

藻類学最前線



石田健一郎：ルビスコ遺伝子群の複雑な進化

葉緑体可溶性タンパクの約半分の量を占め、光合成においてCO₂固定の最初の反応を担う重要な酵素の一つがルビスコ(Rubisco)タンパク質である。このルビスコタンパクの進化、実はなかなかの癖ものである。

真核藻類のルビスコタンパクには起源の異なる3つのタイプが存在する。「I型緑色タイプ」, 「I型紅色タイプ」, 「II型」である。I型緑色タイプはラン藻由来と考えられ、緑藻、ユーグレナ藻、クロララクニオン藻などの緑色系列および灰色藻の葉緑体に存在する⁽¹⁾。I型紅色タイプは一部のプロテオバクテリア由来と考えられ、紅藻、クリプト藻、不等毛藻、ハプト藻など、いわゆる紅色系列の葉緑体にみられる⁽¹⁾。II型はペリディニン色素を含む渦鞭毛藻に特異的に存在し、嫌気性プロテオバクテリア由来と考えられる⁽²⁾。全ての葉緑体は一次共生した(おそらく一つの)ラン藻に由来することはほぼ疑いのない事実となっているのに、葉緑体の機能に必須であるルビスコタンパクにどうしてこのような起源の異なる3つのタイプが存在するのだろうか? 最近、I型のルビスコ遺伝子群について答えが出されつつある。

I型の中で、緑色タイプの起源は葉緑体自身の起源と一致している。問題は紅色タイプの進化である。これについて様々な説が出されてきたが、大きく分けると次の2つになる。一つは、プロテオバクテリアから紅色系列の葉緑体の祖先へのルビスコ遺伝子群の水平移動^(3,4)。もう一つは、葉緑体の祖先となったラン藻に両タイプのルビスコ遺伝子群がすでに存在し、緑色系列と紅色系列でそれぞれ異なる一つが欠失したというものである^(1,4)。さてどちらが正しいのだろうか? ドイツのMaierらのグループがこれに関する興味深いデータと考察を提出している⁽⁵⁾。

ラン藻(I型緑色タイプ)とプロテオバクテリア(I型紅色タイプ)のルビスコ遺伝子群のゲノム上での構造は少々異なっている(図1)。ラン藻では、ルビスコ大サブユニット(*rbcl*)と小サブユニット(*rbcs*)の各遺伝子がオペロン(*rbcl-rbcs*)を形成し、それとは離れた位置にルビスコ転写活性因子の遺伝子(*rbcr*)が存在する。

これに対し、プロテオバクテリアでは *cbbR*(=*rbcr*)と *rbcl-rbcs*に加えてルビスコ活性化酵素(*rubisco activase*)遺伝子(*cbbX*)が一つのクラスター(*cbbR-rbcl-rbcs-cbbX*)を形成している。面白いことに、紅藻とクリプト藻の葉緑体ゲノム上ではプロテオバクテリアにみられるような *rbcl-rbcs-cbbX* のオペロンが存在すると同時に、ラン藻のように *rbcr* 遺伝子が独立して存在する。Maierら⁽⁵⁾は、この紅色系列の *rbcr* 遺伝子の進化を調べるため、報告されている全ての *rbcr* (*cbbR*) 遺伝子をもちいて分子系統解析を行った。その結果、紅色系列の *rbcr* 遺伝子は灰色藻のものと同様、ラン藻由来であることが分かった。つまり、少なくとも紅色系列の葉緑体の祖先の段階でラン藻由来とプロテオバクテリア由来の2つのルビスコ遺伝子群が存在していたといえる。おそらく、その後ラン藻由来の *rbcl-rbcs* オペロンが消失し、プロテオバクテリア由来の *rbcl-rbcs-cbbX* オペロンだけがゲノムに入り込み、生き残ったのであろう(図2)。

ではこのプロテオバクテリア由来のI型ルビスコ遺伝子群はいつ葉緑体の系列に入り込んだのだろうか? ルビスコ遺伝子群の水平伝搬は、実はプロテオバクテリアどうしあるいはプロテオバクテリアとラン藻の間で複数回起こっていたことが示唆されている。そしてそれにはある種のプラスミドが一役買っていた可能性も指摘されている(*Alcaligenes eutrophus* などからI型紅色タイプのルビスコ遺伝子群を持つプラスミドが報告されている⁽⁶⁾⁽⁷⁾)。つまり原核生物間でのこの遺伝子群の水平伝搬は比較的容易であったといえる。また、

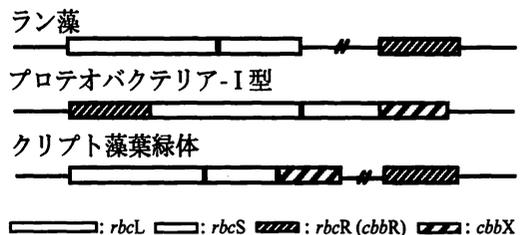


図1. ルビスコ遺伝子群の構造

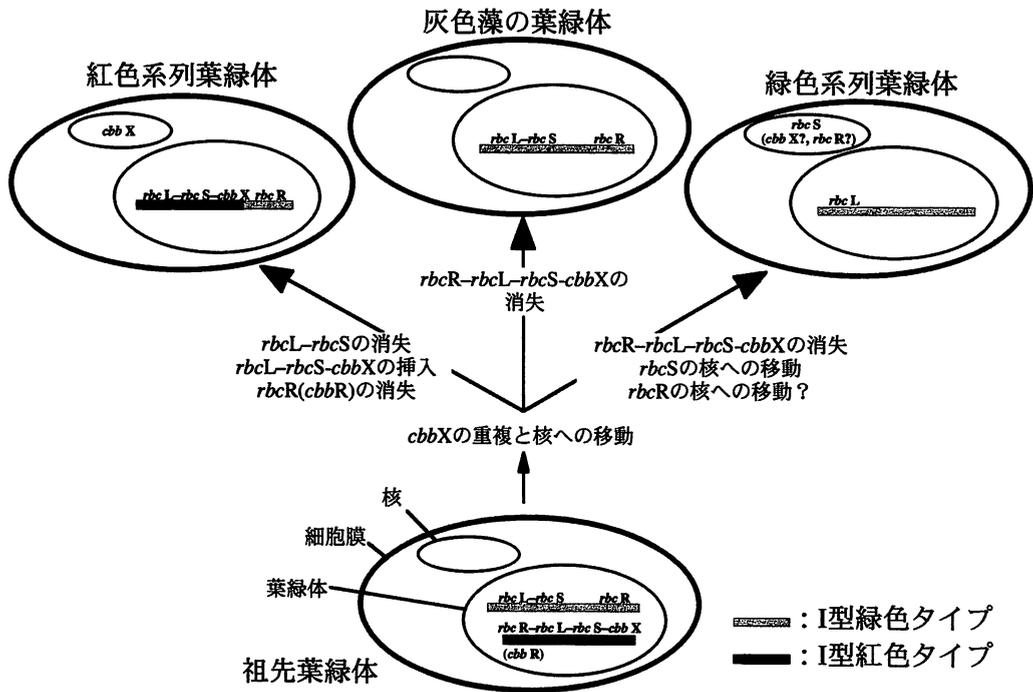


図2. 想像されるルビスコ遺伝子群の進化 (Maier *et al.* 2000) より改変

イネのEST(expressed sequence tag)データベースからI型紅色タイプに存在するはずの*cbbX* 遺伝子に類似の配列が見つかっており⁽⁵⁾, 緑色植物にもプロテオバクテリア由来の遺伝子が存在していることをほのめかしている。これらのことを考えあわせると, どうやら全ての葉緑体の共通祖先に両タイプのルビスコ遺伝子群が存在していたと考えるのがよさそうである⁽⁵⁾。その場合, 緑色系の葉緑体では紅藻系列のものとは反対に, プロテオバクテリア由来の*rbcL-rbcL*が消失したと考えられる(図2)。

ゆっくりではあるがルビスコ遺伝子群の複雑な進化の過程が解明されつつある。そして解明されればされるほどその複雑さと細胞の持つ柔軟性に驚嘆させられる。しかしながら, もっと大きなミステリーが解決されずに残っている。渦鞭毛藻のII型ルビスコである。I型とは大きく異なるこの嫌気性酵素が, どうして紅藻由来(と思われる)の渦鞭毛藻の葉緑体(好気的環境)で機能できるのだろうか? 本当にI型は存在しないのだろうか? ルビスコタンパクはまだまだ我々を楽しませてくれそうである。

引用文献

- (1) 中山 剛 1999. 藻類の多様性と系統(千原光雄編) pp. 30-49.
- (2) Morse D., Salvolis P., Markovic P. and Hastings J. W. 1995. Science 268:1622-1624.
- (3) Cavalier-Smith T. 1989. The chromophyte algae: problems and perspectives pp. 379-405.
- (4) Delwiche C. F. and Palmer J. D. 1997. Pl. Syst. Evol. 11 (Suppl.): 53-86.
- (5) Maier U.-G., Fraunholz M., Zauner S., Penny S. and Douglas S. 2000. Mol. Biol. Evol. 17: 576-583.
- (6) Kusian B., Bednarski R., Husemann M. and Bowien B. 1995. J. Bacteriol. 177: 4442-4450.
- (7) Delwiche C. F. and Palmer J. D. 1996. Mol. Biol. Evol. 13: 873-882.

(ブリティッシュ・コロンビア大学)