

藻類学最前線



石田健一郎：藻類はなぜカラフルになり得たか

真核光合成生物の葉緑体やシアノバクテリアのチラコイド膜には光化学系-Iと-IIという二つの光化学系が存在することはよく知られている。この酸素発生型の光合成系は、25～35億年前という太古の昔に祖先シアノバクテリアが獲得して以来、一次共生や二次共生を介して様々な真核生物の葉緑体にも受け継がれ、地球上で最も成功した光エネルギー獲得装置として今日に至っている。この間、酸素発生型の光合成生物は驚異的な進化と多様化を遂げてきたわけであるが、光合成系そのものについて見てみると「色(色素組成)」の多様化がその最も顕著なものの一つと言えるのではないだろうか。光合成生物の色彩は多種多様であり我々の目を楽しませてくれるが、それは太陽光のエネルギーを捕獲するために不可欠な基本要素であると同時に、主要な分類群を識別するための分類形質にもされている。従って、光合成生物における「色」の多様化機構の解明は生物学の重要なテーマの一つと言える。

酸素発生型光合成生物の光化学系はそれぞれ、反応中心を含むコア部分とそれに附随するペリフェラルアンテナから構成されている(図1)。実は、コア部分を構成する反応中心とコアアンテナは、シアノバクテリアから高等植物や褐藻類に至るまで全ての酸素発生型光合成生物の間で非常に保存されており、長い進化の歴史の間にほとんど変化していない。逆にペリフェラルアンテナ系にはそれを構成するタンパク質と結合色素の両方に大きな多様性が認められ、光合成系の多様化が主にペリフェラルアンテナ系に起こったことがわかる^(1,2)。真核光合成生物のペリフェラルアンテナタンパク質には主に、紅藻、灰色藻、クリプト藻に存在する水溶性のフィコビリルン、ペリディニン色素を含む渦鞭毛藻に特有の水溶性PCP(peridinin-chlorophyll-*a* binding protein)、そして疎水性でチラコイド膜内在性のLHC(light harvesting complex)タンパク質がある。この中でLHCタンパク質はほぼ全ての真核光合成生物に

存在し(灰色藻では見つかっていない)、構造が高度に保存されていることから、共通の祖先から進化した一つの大きなタンパク質ファミリーとして認識されている⁽³⁾。しかしながら、そこに結合する色素は実に様々であり、その組合せは分類群間で大きく異なっている(表1)。例えば、紅藻では光化学系-IにのみLHCタンパク質(LHC-I)が存在し、クロロフィル a とキサントフィル色素のゼアキサントニンが結合するのに対して、不等毛藻では、LHCタンパク質(FCPと呼ばれる)は光化学系-II(および光化学系-I?)に存在し、クロロフィル a と c そして多くの場合フコキサントニンが結合する。また、緑藻や陸上植物では光化学系-Iと-IIの双方にLHCタンパク質が存在し(LHC-IおよびLHC-II)、クロロフィル a と b そしてキサントフィルとして主にルテインが結合する。

さてここで疑問となるのが、どうしてLHCタンパク質に結合する色素はこんなに多彩なのかということである。LHCのような一つのタンパク質ファミリーにこれほどの結合色素の多様性がどのようにして存在するようになったのだろうか?

今年の2月27日号のPNASに論文を発表したGrabowskiら⁽⁴⁾は、試験管内での色素-LHCタンパク複合体の再構築実験系を用いてこの疑問に答えている。論文の著者らは、大腸菌内で人工的に

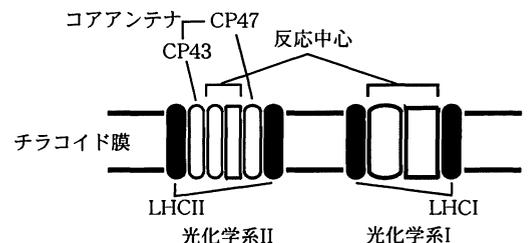


図1 光化学系-Iと-IIの模式図。これは高等植物の例(他の植物群の模式図は三室1996⁽¹⁾を参照)。白抜きはコア部分を構成するサブユニット、黒塗りはペリフェラルアンテナを構成するサブユニットを指す。

表1 ペリフェラルアンテナを構成するタンパク質と結合色素

光合成器官の進化段階	分類群	タンパク質	主な結合色素
酸素発生型原核光合成生物	シアノバクテリア	PE, PC, APC	PEB, PCB
		IsiA* (鉄分欠乏時)	Chl a
一次共生由来の葉緑体	原核緑色藻	PCB*	Chl a, Chl b
		灰色藻	PE, PC, APC
	紅藻	PE, PC, APC	PEB, PCB, PUB
		LHC-I	Chl a, Zea
	緑色植物	LHC-I	Chl a, Chl b, Lut
		LHC-II	Chl a, Chl b, Lut
二次共生由来の葉緑体 (紅藻系列)	クリプト藻	PE, PC	PEB, PCB
		LHC (CAC)	Chl a, Chl c, Zea?
	ハプト藻	LHC (FCP)	Chl a, Chl c, Fuc?
	不等毛藻	LHC (FCP)	Chl a, Chl c, Fuc
	渦鞭毛藻 (ペリディニン種)	LHC (iPCP**)	Chl a, Chl c, Per
		PCP**	Chl a, Per
二次共生由来の葉緑体 (緑藻系列)	ユーグレナ藻	LHC	Chl a, Chl b, Lut?
	クロララクニオン藻	LHC	Chl a, Chl b, Lut?

*: IsiA と PCB は、CP43 というコアアンテナタンパク質から派生した互いに近縁なタンパク質である。

** : LHC (iPCP) と PCP は進化的に全く別のタンパク質とされる。

IsiA: iron-atress-induced protein, PCB: prochlorophyte chlorophyll *a/b* protein, LHC: light harvesting complex protein, PE:フィコエリスリン, PC:フィコシアニン, APC:アロフィコシアニン, PCB:フィコシアノビルン, PEB:フィコエリスロビルン, PUB:フィコウロビルン, Chl:クロロフィル, Fuc:フコキサンチン, Lut:ルテイン, Per:ペリディニン, Zea:ゼアキサンチン

発現させた紅藻の LHC タンパク質 (色素が結合していない) と 3 つの異なる分類群 (不等毛藻, 陸上植物, 渦鞭毛藻) からそれぞれ抽出した色素を使い, 各色素がタンパク質に結合するかどうかを調べた。その結果, 本来紅藻には存在しない緑色植物のクロロフィル *b* や不等毛藻, 渦鞭毛藻のクロロフィル *c*, さらにルテイン, フコキサンチン, ペリディニンなどのキサントフィルもちゃんと結合することが判明した。さらに, これら外来の色素で再構築した複合体は, 光合成に必要なエネルギー伝達も行なうことが蛍光スペクトルから示された。つまり, 紅藻の LHC タンパクは本来細胞内に存在しない他の生物由来の色素であっても, ちゃんと機能する形で結合することができるのである。このことは LHC タンパク質が色素結合において大きな柔軟性を持つことを示すと共に, 藻類の色素組成は LHC タンパクがどの色素を結合するかではなく, 細胞内でどの色素が合成されるかによって決まることを示唆している。

ところで, 結合色素の多様性は LHC タンパク質だけに限られたものではなく, 実は原核光合成

生物のシアノバクテリア/原核緑色藻群のペリフェラルアンテナタンパク質にも見られる。原核緑色 (プロクロロン) 藻類はよく知られているように, クロロフィル *a* と *b* をもちフィコビルンを欠くシアノバクテリアであるが, この藻群ではクロロフィル *a* と *b* が PCB (prochlorophyte chlorophyll *a/b* protein) と呼ばれるペリフェラルアンテナタンパク質に結合している。この PCB タンパク質は, 光化学系-II のコアアンテナの一つである CP43 というタンパク質から派生し, 進化的には LHC とは全く類縁性が無いとされている⁽⁵⁾。

一方で, シアノバクテリアにも IsiA (iron-stress-induced protein) という, やはり CP43 から派生した PCB に非常に近縁なタンパク質が存在する。このタンパク質は鉄分欠乏時に特異的に発現するタンパクとして知られ, 機能がよくわかっていなかったが, クロロフィル *a* を結合し, 光化学系-I の周りに集合してペリフェラルアンテナとして機能するらしいことが最近明らかになった^(6,7)。どうやらシアノバクテリアにおいて鉄分欠乏時にクロロフィル *a* だけを結合して一時的なアンテナ

の役割を果たしていたIsiAタンパク質が、原核緑色藻の誕生とともにクロロフィル*b*も結合するようになりPCBタンパク質という恒久的なペリフェラルアンテナとして働くようになったと考えることができそうである⁽⁵⁾。さらに、原核緑色藻類は複数の系列が異なるシアノバクテリアから並行的に進化した多系統群であると考えられることから、IsiAタンパク質からPCBタンパク質への変換が進化の過程で複数回起こったことになり、IsiAタンパク質にもLHCタンパク質の場合と同じように色素結合に対する柔軟性が存在する可能性が高い。シアノバクテリアのIsiAタンパク質が現在でもクロロフィル*b*を結合できるかどうか興味のあるところである。

藻類は水深数十メートルの海中から陸上に至るまで、分類群ごとに様々な光環境に対応して分布している。例えば多くの紅藻は海の比較的深いところに多く分布するのに対して緑藻の多く光のよく当たる比較的浅いところに多く分布することはよく知られている。これは、各分類群がそれぞれの色素組成に最も適した光環境を生育場所としているためであるとしばしば説明される(補色適応説⁽⁸⁾)。今回のGrabowskiらの報告などから考えると、ペリフェラルタンパク質の色素結合に対する柔軟性があったからこそ、細胞内で合成される

色素の変化に光合成系が柔軟に対応でき、光合成生物が様々な光環境へ生育域を拡大することが可能になったと解釈することもできるのではないだろうか。現在我々の目を楽しませてくれる藻類のカラフルさには、ペリフェラルアンテナタンパク質のご都合主義が一役買っていたと言えるかも知れない。

参考文献

- (1) 三室 守 1996. 藻類 Jpn. J. Phycol. (Sôrui) 44:75-86
- (2) 三室 守 1999. 藻類の多様性と系統 (千原光雄編) pp. 68-94
- (3) Durnford DG, Deane JA, Tan S, McFadden GI, Gantt E and Green BR 1999. J. Mol. Evol. 48:59-68
- (4) Grabowski B, Cunningham FX and Gantt E 2001. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98:2911-2916
- (5) van der Staay GWM, Yurkova N and Green BR 1998. Plant Mol. Biol. 36:709-716
- (6) Bibby TS, Nield J and Barber J 2001. Nature 412:743-745
- (7) Boekema EJ, Hifney A, Yakushevskaya AE, Piotrowski M, Keegstra W, Berry S, Michel K-P, Pistorius EK and Kruijff J 2001. Nature 412:745-748
- (8) 千原 光雄 1999. 藻類の多様性と系統 (千原光雄編) pp. 2-14

(カナダ・ブリティッシュコロンビア大学)