

光合成と酸素発生：構造が記憶する起源と進化

Origin and Evolution of Oxygenic Photosynthesis

岩城 雅代 [1], 伊藤 繁 [1], 大岡 宏造 [2]

Masayo Iwaki [1], Shigeru Itoh [1], Hirozo Oh-oka [2]

[1] 基生研, [2] 阪大・理・生

[1] Natl. Inst. Basic Biol., [2] Dept. Bio., Grad. Sch. Sci., Osaka Univ.

光合成、特に酸素を発生する光合成は地球環境を大きく変え、生命進化に大きな影響を及ぼした。酸素を発生しない光合成細菌（緑色細菌と紅色細菌）は光合成反応中心を一種ずつ持つ。それらが進化し、一つの細胞の中で2種の反応中心（光化学系Iと光化学系II）が共存するようになった。これがシアノバクテリアであり、シアノバクテリアが葉緑体として他の大型細菌に共生すると植物になる。地球に酸素大気をもたらしたのは、光化学系II反応中心の光による水分解反応である。反応中心の反応機構と分子構造をもとに光合成の起源と進化を考察する。

水惑星最大の化学反応、光合成は地球の大気組成を変え、生物にとって後戻りできない進化を促した。光合成生物は光エネルギーを電気エネルギーに変換し、炭酸固定する。この光電変換を担う装置を反応中心複合体という。現在、反応中心は二タイプ、四種存在する。光化学系II反応中心のみが酸素発生能を持つ。36億年前の岩石中に発見された微化石がシアノバクテリアなのかどうか、何であれそれが酸素発生をしていたかは興味深い問題である。我々は生物が酸素発生する他の仕組みを知らないのだ。今回の発表では、進化途上で絶滅したかもしれない酸素発生光合成の可能性を探り、光合成の反応機構と分子構造をもとに光合成の起源と地球との共進化を考察する。

<1.反応中心> 光合成生物のうち緑色細菌と紅色細菌は酸素発生しない。緑色細菌はI型、紅色細菌はII型の反応中心を持つ。酸素発生するものにはシアノバクテリアと植物がある。シアノバクテリアは光化学系I（I型）と酸素発生する光化学系II（II型）の両方を細胞内に持つ。シアノバクテリアが葉緑体として他の大型細菌に細胞内共生したものが植物である。遺伝子や蛋白質のアミノ酸配列解析から四種の反応中心は単一起源を持ち、非酸素発生型から酸素発生型へ進化したと考えられている。

<2.光反応> 反応中心複合体は直径約5nmの蛋白質である。内部にクロロフィル、鉄、マンガン等が結合する。"アンテナ"クロロフィルが太陽光エネルギーを集め、特別なクロロフィル二量体（反応中心クロロフィル）を励起する。励起された反応中心クロロフィルは電子を放出し、隣のクロロフィルを還元する。続いて電子移動が起こり反応中心蛋白質の両端に正負の電荷が発生する。蛋白質の片側の還元力は炭酸固定に利用され、酸化力は別の仕事に使われるが、光化学系IIではここで水が酸化される。光化学系IIで酸化された反応中心クロロフィルは蛋白質内のチロシン残基、マンガン原子を通して水を酸化し分子状酸素を放出する。

<3.クロロフィル> シアノバクテリアはクロロフィルaを持ち植物はaとbを持つ。酸素発生しない細菌はバクテリオクロロフィルを持つ。バクテリオクロロフィルは、クロロフィルより弱いエネルギーの赤外光を吸収する。水分解できる強い酸化力を作るには強い光エネルギーを利用できるクロロフィルaが必須と考えられていた。しかし、最近発見されたAcaryochloris marinaというシアノバクテリアは主要色素としてクロロフィルdを持ち酸素発生をする。クロロフィルdはエネルギー的にはクロロフィルaとバクテリオクロロフィルgの間にあり、クロロフィルaよりも7%小さいエネルギーを利用できる。この生物の光化学系II反応中心クロロフィルもクロロフィルdの可能性が高く、酸素発生光合成がクロロフィルaで始まったとはいきれなくなった。また、中心金属が亜鉛のバクテリオクロロフィルで光合成する好酸性紅色細菌、Acidiphilium rubrumも発見され、マグネシウム以外の金属を利用した光合成の可能性が現実のものとなった。

<4.緑が先か紅が先か> 始原的な反応中心は簡単に合成できる色素と蛋白質から成り、効率も悪かったろう。現在の反応中心はどれも複雑で反応も最適化されており、どれが始原型かわからない。緑色細菌が嫌氣的に生育するのは初期の地球に生まれた痕跡を残しているせいかもしれない。紅色細菌は二種の蛋白質一組で反応中心を構築するが、緑色細菌の反応中心は一種の蛋白質二個できている。紅色細菌の方が複雑で進化しているのだろうか。一方、遺伝子配列の解析から、紅色細菌型のクロロフレクサスが始原型に近いと示唆されている。細胞内ではクロロフィルの後でバクテリオクロロフィルが合成されるが、酸素発生しない細菌は反応中心クロロフィルとしてバクテリオクロロフィルのみを使う。緑色細菌が補助色素としてクロロフィルを持つのは植物型に近い証なのか、それとも単純な色素で光合成していたときの名残りののだろうか。

<5.酸素発生に至るまで> 一体反応中心はどの段階で酸素発生能を獲得したのか。単一起源からI型とII型に分化し、緑色細菌から光化学系Iへ、紅色細菌から光化学系IIへ進化し、シアノバクテリアになったというのもっともらしいシナリオにさえ奇妙な点がみえた。ごく最近発表された光化学系II反応中心の立体構造をみると、電子移動を担う部分は紅色細菌に似ているがアンテナ部分は光化学系Iの構造と類似している。光化学系IIのアンテナはI型から移行したのだろうか。始原的な反応中心がI型とII型に分化した後、I型から緑色細菌と光化学系Iと光化学系II

ができた可能性も考えられる。