



Title	地球環境と光合成の共進化
Author(s)	高林, 厚史; 田中, 歩
Relation	大気圏と生物圏の相互利用. 北海道大学低温科学研究所編
Citation	低温科学, 68, 21-26
Issue Date	2010-03-31
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/45158
Type	departmental bulletin paper
File Information	LTS68_004.pdf



地球環境と光合成の共進化

高林 厚史¹⁾, 田中 歩¹⁾

2010 年 1 月 15 日受付, 1 月 29 日受理

光合成の誕生は生命の進化に留まらず, 地球環境の形成にも重要な役割を担ってきた。また, 地球環境も光合成の進化に決定的な影響を与えてきた。地球環境と光合成は共進化してきたが, 両者の間には矛盾も存在する。ここでは特に, 二酸化炭素と植物の応答に焦点をあて, 地球環境と光合成の関連について議論する。

Evolution of photosynthesis and global environment

Atsushi Takabayashi¹, Ayumi Tanaka¹

The first photosynthetic organism appeared in this planet is photosynthetic bacteria, which did not evolve oxygen in the process of photosynthesis. About 2.5 billion years ago, first oxygenic phototroph, cyanobacteria, appeared on the earth and evolved molecular oxygen. This event was the start of the changes in global environment. The concentration of CO₂ in the atmosphere has been decreased and photosynthetic organisms developed their photosynthetic machinery according to environmental changes. We discuss the evolution of photosynthesis in relation to the environmental changes.

はじめに — 地球環境と光合成の誕生 —

地球上に生物が誕生したのは, もちろん正確にはわからないが, 化石等の研究から 37 億年程度前と考えられている。これは, 地球が誕生し, 灼熱の地球が固まり始めて数億年後の出来事である。このことは, 大気と海ができれば生命の誕生がさほど難しくないと示唆しており, 生命の複雑さを考えれば, 意外なほど早い出来事であった。生命が誕生するためには, アミノ酸などの単純な分子から, 核酸, ピロール環など比較的複雑な分子が必要である。これらの分子のうち, 少なくとも部分的にはこの地球上で, 非生物学的に合成されたものである。もちろん, 宇宙に由来する分子も考えられる。これらの分子が集合し, また重合することによって, 触媒活性のある巨大な分子 (タンパク質, RNA) が作られ, それらが空間的にまとまりのある系を作り (代謝系), 生物が誕生したと考えられる。これらの詳細な過程に関しては, 残念ながら現在推測すら難しい。誕生まもない生物は, 硫化水素など, 地球内部から供給された高エネルギー化合物に依存していたと考えられる。しかし, この生物の

代謝活性は現在の生物に比べ低かっただろう。もし, この状態が維持されたなら, 地球上の生物活動は, 多様性においても, 空間的分布においても, 限られたものになったであろう。

自然に生成した高エネルギー化合物が地球上の生物活動に必要であるという事態を根本的に変えたのが, クロロフィルの登場である。クロロフィルを利用することで, 生物は太陽からの無尽蔵な光エネルギーを, 生物の活動に利用できる化学エネルギーに変換 (光合成) できるようになった。このことは, 生物がエネルギー的に地球から自立し, 独自の進化を進める基盤を作ったことを意味している。このように, クロロフィルの発見, 光合成の誕生は, 生物進化の上で大変大きな出来事であった。この出来事はおおよそ 35 億年前と予想されている (図 1)。初期の光合成生物は, 現存する光合成細菌に似た生物だったと考えられている (Olson and Blankenship, 2004)。この生物は, 光合成をおこなっても酸素を発生することはなかった。光エネルギーを用いて, 硫化水素や有機物から電子を引き抜き, 電子伝達, エネルギー生産を行ったと考えられる。しかし, 光合成の基本的な仕組みと装置はこの時期に作られ, 現在まで引き継がれている。光合成細菌の誕生は生物社会には大きな変革をもたらしたが, 地球環境に対しては後に誕生する光合成生物に比べ, 限られたものであったろう。

1) 北海道大学低温科学研究所

¹ Institute of Low Temperature Science, Hokkaido University, Sapporo, Japan

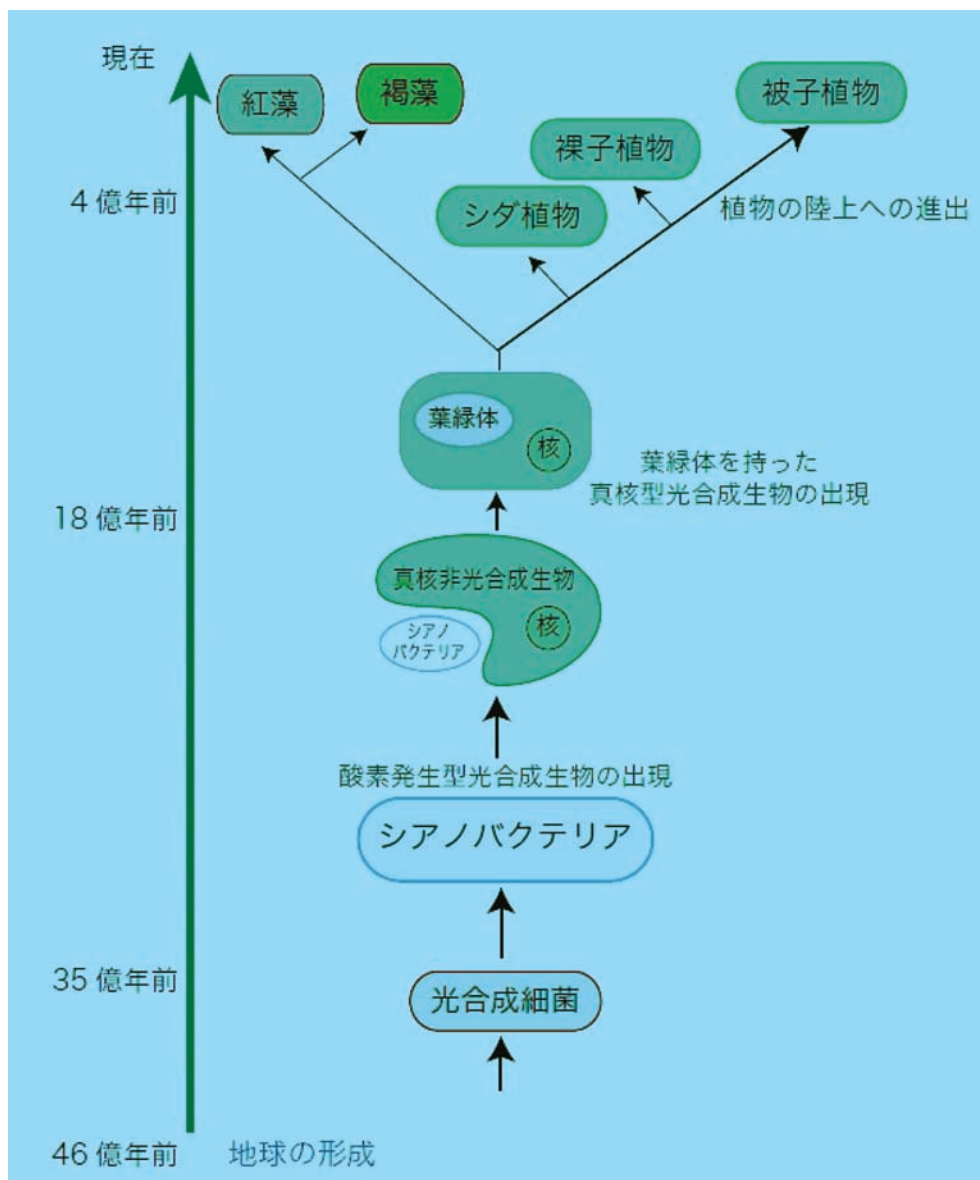


図1：光合成生物の進化

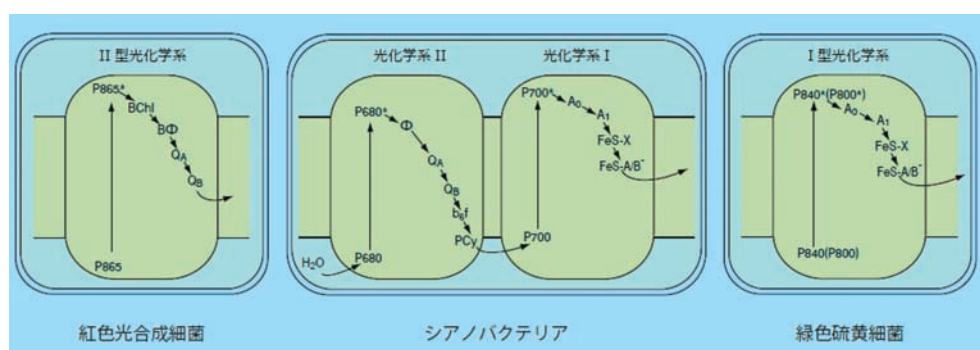


図2：光合成細菌とシアノバクテリアの光化学系

酸素発生型光合成であるシアノバクテリアは2種類の光化学系、光化学系Iと光化学系IIをもっている。しかし、光合成細菌は、光化学系Iに似た光化学系、または光化学系IIに似た光化学系のどちらかしかもっていない。シアノバクテリアは光合成細菌の2種類の光化学系を利用して、新たな光合成を作ったと考えられている。

光合成生物はその後最大の転換点を迎える。それは酸素発生型光合成生物シアノバクテリアの誕生である（Xiong and Bauer, 2002）。これは、水を電子供与体として利用する光合成であり、その結果分子状酸素を発生

させる。約25億年前の出来事である。この光合成はどのようにして誕生したかは不明であるが、それまでの光合成装置を改変し、また新しく組み合わせることで作られたと考えられる（図2）。主な改変点は以下の2つであ

る。1. それまで使われていたバクテリオクロフィルに代えて、クロロフィル a を利用した。2. 光化学系が 2 種類直列につながった電子伝達系を作った。このことによって、水を酸化できる高い酸化還元電位を持った反応中心クロロフィルを構築し、同時にフェレドキシンを還元し、ATP を効率よく形成することができた。シアノバクテリアは、光合成細菌のように、硫化水素などを必要とせず、水と光があれば、光合成を行うことができたため、地球上広く分布することが可能になった。このため、光合成活動も、それまでの光合成細菌だけで行われた時代に比べ、空間的にも広がり、量的にも格段に増加したことは容易に想像できる。このことは生物と地球環境に大きなインパクトを与えた。生物に対する影響としては、短期的には分子状酸素を発生することで、多くの生物の絶滅を招いたと思われる。それまでの生物は、嫌気性生物であり、酸素の存在下では生育できない。生物を構成するタンパク質の幾つかは、酸素によって失活する。また、活性酸素の発生は大きな問題であったろう。活性酸素の消去機構が発達していない生物は、その毒性を直接被ることになる。シアノバクテリア出現以前に、活性酸素消去系がどの程度発達して以下不明であるが、生物が、酸素濃度の増加によって大きな影響を受けたと考えられる。しかし、酸素濃度の上昇は光合成をしない生物にとっても、新たな可能性も生み出した。酸素を最終電子受容体とする呼吸系が発達し、これまでの嫌氣的な呼吸に比べ、格段に多くのエネルギーを生み出すことに成功した。これによって、原核生物から、エネルギーを多く必要とする真核生物への進化を可能にした。地球環境に関しては、大気中の酸素濃度が増加したことがあげられる。それまでの地球環境は、分子状酸素が全くなかったわけではない(浅田, 2009)。紫外線による水の分解などから、現在の生物の細胞内の濃度に匹敵する酸素は存在していたと考えられる。しかし、光合成生物によって、酸素濃度が極めて高くなったのは事実である。一方、光合成は単に酸素を発生だけでなく、それ自身炭素や窒素循環に関与するだけでなく、細菌などの非光合成生物にエネルギー源を与え、その活動を支えることによって、様々な元素の地球規模の循環に寄与している。光合成生物の進化において、もう一つ重要な出来事は、陸上への進出である。それまでは、紫外線の影響で陸上に上がれなかった生物は、自ら引き起こした大気中の酸素濃度の上昇と地表の紫外線の減少に伴って、陸上へ進出することが可能になった。その結果、広大な森が出現し、さらに活発な光合成が行われ、酸素濃度の増加など地球環境への貢献も大きなものになった。

このように、光合成地球環境とともに進化してきたといえるが、しかし、両者は矛盾も抱えることになった。その一つが大気中の二酸化炭素濃度の低下である。光合

成の基本的な仕組みとその構成は、二酸化炭素濃度が今より極端に高い時期に作られた。光合成生物は、その装置を維持しながら、様々な工夫を加えることによって、二酸化炭素の現象に対処してきた。根本的に新しい仕組みを作ることはしなかった。次に、二酸化炭素に対する生物の適応の仕組みとその進化について、地球環境との関連に焦点を当てて考察する。

大気環境の変動と C₄ 植物の誕生と進化

光合成は空気中の二酸化炭素を固定して糖を生産する反応であるが、その二酸化炭素の固定反応を行っているのはリブロース 1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ (Rubisco) と呼ばれる酵素である。この酵素は名前の通り、二酸化炭素だけでなく酸素をも基質とする。二酸化炭素を基質とした場合の一連の反応は「カルビン回路」と呼ばれているが、その一方で酸素を基質とした場合の一連の反応は「光呼吸」と呼ばれている。カルビン回路は糖の生産に利用されているが、その一方で光呼吸では通常の呼吸とは異なり ATP や NADPH といった化学エネルギーは消費され、しかも糖も生産されない。しかし、それにもかかわらず、現在の地球の大気組成では多くの植物でこの光呼吸経路によるエネルギーの損失は無視できない割合で生じてしまうのである。これが、Rubisco による二酸化炭素の固定反応が光合成全体の律速段階となっている理由である。

この光呼吸経路が生じてしまった理由は、Rubisco の進化的な起源にあると考えられている。すなわち、Rubisco が生じたおよそ 30 億年前の地球の大気の組成を考えると、二酸化炭素濃度が非常に高い一方で、酸素はほとんど存在しなかったと考えられている (Sage and Monson, 1999)。そのため、Rubisco のオキシゲナーゼ反応はその時点ではほとんど生じなかったため、その反応を抑制する淘汰圧もかからなかったはずである。しかし、酸素発生型光合成生物が繁栄したことが大きな要因となって、大気中の二酸化炭素濃度は減少し、しかも酸素濃度は上昇することとなった。そのため現在の大気組成の下では、Rubisco が酸素を基質とした時のオキシゲナーゼ反応、すなわち光呼吸経路の活性が Rubisco の誕生時よりもはるかに高くなってしまったのである。前述の通り、光呼吸経路は光合成によって生産された化学エネルギーが無駄に消費してしまうため、大気中の酸素濃度が高まり Rubisco のオキシゲナーゼ反応が増えたことが、光合成の大きな律速要因となってしまったのである。

そこで、この Rubisco の弱点を補うために特殊な進化を遂げたのが C₄ 植物である。C₄ 植物の葉には大きく発達した維管束鞘細胞の周辺を葉肉細胞が取り囲んだ特殊な構造が存在し、これはクランツ構造と呼ばれてい

る。そして、Rubisco はこの発達した維管束鞘細胞にのみ存在する。同時に、 C_4 植物は維管束鞘細胞内の二酸化炭素濃度を飛躍的に濃縮する機構を有している (図 3)。つまり、 C_4 植物は二酸化炭素濃度が上昇した維管束鞘細胞内に Rubisco を閉じ込めることで、Rubisco のオキシゲナーゼ反応を効果的に抑制し、光呼吸によるエネルギー損失をなくすことに成功したのである。なお、 C_4 の名前の由来はこのオキサロ酢酸が炭素数 4 つの化合物であることに由来する。これに対し、通常の光合成を行う植物は Rubisco による炭酸固定反応の最初の産物が炭素数 3 つの化合物であるホスホグリセリン酸であることから、 C_3 植物と呼ばれている。

この二酸化炭素濃縮機構の獲得により、 C_4 植物の光合成特性は C_3 植物と大きく異なっている。まず、 C_4 植物は最大光合成速度が非常に高い。そのため、光が強く温度が十分にある条件では、すなわち C_4 植物にとって最適な生育条件では C_4 植物の炭酸固定能力は非常に高くなる。実際、現在の地球では C_4 植物の占める割合は種類で見ると被子植物の 4 % 未満にすぎないが、地上の炭酸固定の 25-30% 程度を C_4 植物が行っていると見積もられている (Brown et al., 2005)。また、トウモロコシやソルガムやサトウキビなど、世界中の穀物の収穫量の 30% が C_4 植物である (Osborne and Beering, 2006)。

次に、 C_3 植物では高温で Rubisco のオキシゲナーゼ反応の割合が増えることから光合成の不利を受けてしまう。これは、温度が上昇すると気液平衡が移動し大気中の二酸化炭素が水に溶解しづらくなり、溶存二酸化炭素濃度が溶存酸素濃度に対して減少するためである。しかし、 C_4 植物は Rubisco 周辺の二酸化炭素濃度を高めることでこの点を克服している。同時に、 C_4 植物は気孔の開閉を抑制できるようになったことにより、植物体内の水利用効率が上昇し、それにより乾燥条件に耐性を持っている。これらの 2 つの特徴により、高温乾燥地域では C_4 植物は C_3 植物よりも有利である。

しかし、 C_4 植物は光合成の効率化のトレードオフとして C_3 植物よりも多くの ATP を必要とする。具体的には、1 mol の二酸化炭素を固定するために、 C_3 植物は 3 mol の ATP と 2 mol の NADPH を必要とするが、 C_4 植物は 5 mol の ATP と 2 mol の NADPH を必要とする (Hatch, 1987)。この増えた 2 mol の ATP の分が、二酸化炭素濃縮機構を駆動するために必要なエネルギー損失である。例えば温度や光が不足する気候の下では光合成の活性が低下するため、二酸化炭素の濃縮機構を駆動するために必要なエネルギー損失の負担が重くのしかかることになり、 C_4 植物が不利であると考えられる。つまり、森林地域では太陽光が律速するため不利となり、寒冷地域では温度が律速となるため不利となるが、温帯乾燥草原地域では非常に有利である (図 4)。

では、 C_4 植物はいつ出現したのだろうか？

最新の知見によれば、 C_4 植物はおよそ 3200 万年前から 2500 万年前に初めて登場したと考えられている。この漸新世は大気中の二酸化炭素濃度が大きく減少した時代であり、この二酸化炭素濃度の減少が C_3 植物から C_4 植物への進化を促したと考えられている (Osborne and Freckleton, 2009) (図 5)。興味深いことに、 C_3 植物から C_4 植物への進化は、少なくとも 18 の科の植物で 40 回近くも独立して起こったと推定されており、これは植物における収斂進化の代表的な例とされている。

なお興味深いことに、 C_3 植物から C_4 植物への進化の過程の中間的な表現型を示す植物が現在も存在する。とりわけ、キク科のフラベリア属は、 C_3 植物、 C_3 - C_4 中間植物、 C_4 -like 植物、 C_4 植物とその進化的な過程の各段階の植物が存在する貴重な研究材料であり、 C_4 植物の進化研究のモデルとして精力的に研究が進められている (Brown et al., 2005)。

では、 C_4 植物はどのように進化したのであろうか？

様々な研究結果から、 C_4 植物への進化の過程で全く新しい機構を一から作ったというよりも、 C_3 植物が有

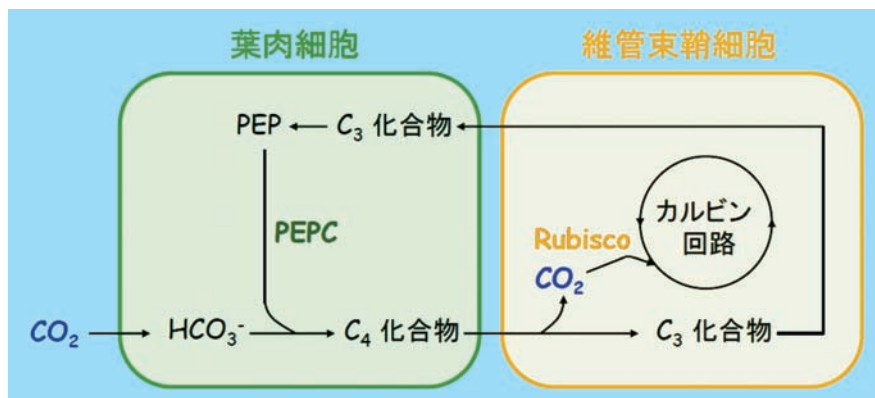


図 3 : C_4 植物の二酸化炭素濃縮機構

C_4 植物は最初の二酸化炭素 (炭酸) の固定を PEPC によって葉肉細胞にて行い、まず C_4 化合物を生成する。次に、その C_4 化合物を発達した維管束鞘細胞に輸送し、そこで二酸化炭素を放出する。 C_4 植物の維管束鞘細胞は気体を通しにくい構造になっており、この反応により維管束鞘細胞の二酸化炭素濃度は高くなる。さらに C_4 植物は、Rubisco をその二酸化炭素濃度の高い維管束鞘細胞に閉じ込めており、これによって光呼吸の活性を効果的に抑制することに成功した。

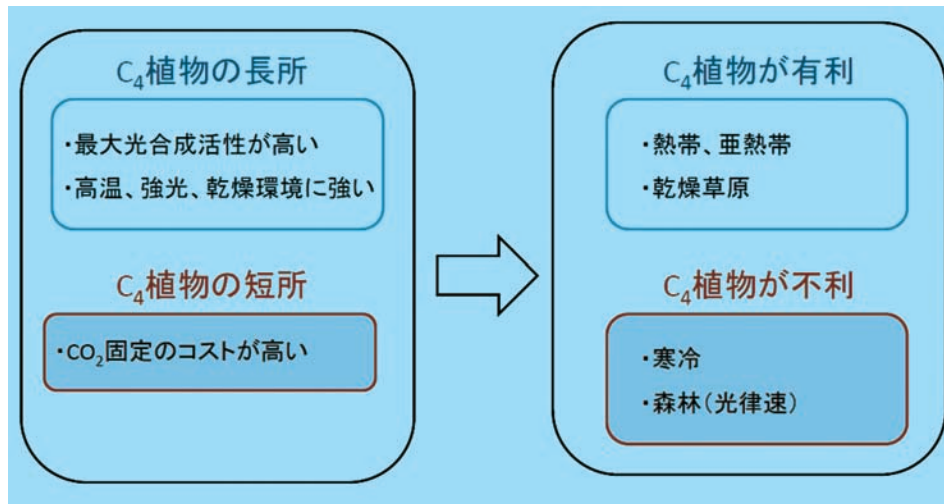


図4：C₄植物の特性と分布

C₄植物はC₃植物と比べて、最大光合成活性が高く、高温、強光、乾燥環境に強いという長所がある。しかし、その一方で1 molのCO₂を固定するために必要なエネルギーはC₃植物よりも多く、高コスト体質である。そのため、温度や光が不足し、それが光合成の律速となる地域では、C₄植物はC₃植物よりも生育に不利である。

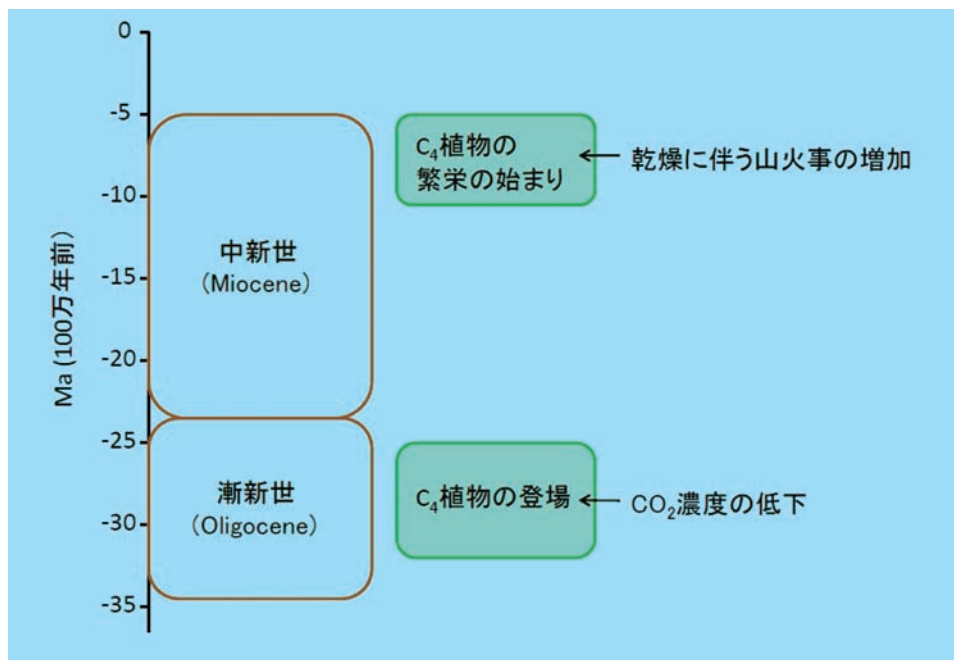


図5：C₄植物の進化と大気環境の変化

C₄植物は大気中の二酸化炭素濃度が顕著に減少した時代である、およそ3200万年前から2500万年前に初めて登場したと考えられている。一方、C₄植物が繁栄を始めた時期は800万年前から500万年前の間と考えられており、その要因は乾燥した気候、およびそれに伴う山火事の増加による草原地域の拡大等によると推測されている。

している機構を改良したのであろうと考えられている。また、そうでなくては多くの科で独立して進化することは難しかったであろう。ここではその一例として、葉緑体NAD(P)H dehydrogenase (NDH) 複合体に着目した筆者の研究を紹介したい。

葉緑体NDH複合体の起源はシアノバクテリアのNDH複合体であると考えられている。シアノバクテリアのNDH複合体は、光合成の光化学系I循環的電子伝達経路に機能するだけでなく、二酸化炭素の濃縮ポンプとしても機能するため、非常に重要である。しかし、シアノバクテリアの細胞内共生の結果として生じた藻類

の多くで葉緑体NDH複合体は失われている。この理由は、藻類が新たに二酸化炭素濃縮機構を獲得したため、葉緑体NDH複合体の重要性が失われたためであろう。そのため、葉緑体ゲノム配列が明らかとなった藻類のうち、葉緑体NDH複合体を有している藻類は原始緑藻と車軸藻類のみである。車軸藻類で葉緑体NDH複合体が失われなかった理由は不明であるが、進化的に最も高等植物に近い藻類は車軸藻類であろうと考えられており、もしも車軸藻類が葉緑体NDH複合体を失っていたら、現在の高等植物は葉緑体NDH複合体を持たなかっただろう。

一方、現存する陸上植物の大半は、葉緑体 NDH 複合体を有している。しかしここにも例外があり、マツ科の植物では葉緑体 NDH 複合体が失われている。この理由も不明である。

では、高等植物の葉緑体 NDH 複合体はどのような機能を持っているのであろうか？

これまでの研究から、葉緑体 NDH 複合体は光化学系 I 循環的電子伝達経路に従事することが明らかとなってきた。この経路は、ATP の生産/補充経路として機能し、とりわけ環境ストレス時など ATP の要求性が高い時に重要な役割を果たしている。

前述のとおり、 C_4 植物では C_3 植物よりも光合成における ATP の要求性が高いため、葉緑体 NDH 複合体の重要性は高いと考えられた。そこで、葉緑体 NDH 複合体の存在量を 4 種類の C_4 植物で調べてみた結果、実際に蓄積量が 10 倍以上増加していることが明らかとなった。また、その蓄積は ATP 要求性が高い細胞 (NAD-ME 型の葉肉細胞および NADP-ME 型の維管束鞘細胞) において顕著であった (Takabayashi et al., 2005)。

これらの結果は、 C_4 植物は進化の過程で、 C_3 植物の兼ね備えている機構を上手く利用することで、その二酸化炭素濃縮経路を獲得したことを示唆している。

なお、 C_4 植物の繁栄に関しては二酸化炭素濃度の低下との正の相関は見られない。 C_4 植物が繁栄が始まったのは中新世の後期である 800 万年前から 500 万年前の間であり、この時代には二酸化炭素濃度は安定しているためである。そのため、この時代の C_4 植物の繁栄の理由としては乾燥した気候、および、それに伴う山火事の増加 (森林の減少と草原の増加を促す) などが有力視されている (図 5)。

ここまで述べたように、地球の大気環境の変化と植物の進化には強い相互作用がある。

光合成研究の課題

地球環境が急速に変化した場合、植物はどのような応答をするのであろうか。また、それは地球環境にどのような影響を与えるのであろうか。今までの歴史を振り返ると、地球環境と光合成は、強い相互作用しながら共進化してきた。現在の、また今後の地球環境を考える場合も、同じ視点が重要になるであろう。しかし、急激な環境変化の場合は、進化は追い付かず、植物の環境に対する応答といった視点が重要になる。しかし、植物 (光合成) が環境にどのように応答するかは予測の難しい課題

である。 C_4 植物を見ても、どのような環境において C_3 植物より有利なのか。また、有利・不利といった考えそのものが間違っているのかも検討する必要がある。今後、 CO_2 濃度と気温が上昇した場合、植物はどのような応答をするのであろうか。今までの実験室での研究は、 CO_2 が上昇すると植物の発育は促進される場合が多い。これは、光合成の仕組みからみると納得の結果であるが、 CO_2 濃度の上昇が光合成活性を抑制する場合もある。野外の多様な植物がどのような応答を示すのかは十分に解明されていない。特に、地球環境に重要な役割を担っている樹木の光合成は、その研究の難しさから、十分解析されていない。我々は、モデル植物を利用した詳細な光合成の仕組みと制御機構を解明すると同時に、多様な生物において、環境変動にどのように応答するのかを個別に検討する必要がある。これは、植物科学にとっても興味深い課題である。光合成の基本的な仕組みが解明された今、この課題に取り組む十分な基盤が形成されている。

参考文献

- 浅田浩二 (2009) 「シアノバクテリアの酸素適応と活性酸素適応」 光合成研究 **19**, 75-80.
- Brown, N. J., Parsley, K. and Hibberd J. M. (2005) The future of C_4 research - maize, Flaveria or Cleome? *Trends. Plant Sci.* **12**, 215-221.
- Hatch MD (1987) C_4 photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochim Biophys Acta* **895**, 81-106
- Olson, J. M. and Blankenship, R. E. (2004) Thinking about the evolution of photosynthesis. *Photosyn. Res.* **80**, 373-386.
- Osborne, C. P. and Beerling, D. J. (2006) Nature's green revolution: the remarkable evolutionary rise of C_4 plants. *Phil. Trans. R. Soc. B.* **361**, 173-194.
- Osborne, C. P. and Freckleton, R. P. (2009) Ecological selection pressures for C_4 photosynthesis in the grasses. *Proc. R. Soc. B.* **276**, 1753-1760.
- Sage, R. F. and Monson, R. K. (1999) C_4 Plant Biology (Academic, San Diego), 3-16.
- Takabayashi, A., Kishine, M., Asada, K., Endo, T. and Sato, F. (2005) Differential use of two cyclic electron flows around photosystem I for driving CO_2 -concentration mechanism in C_4 photosynthesis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **102**, 16898-16903.
- Xiong, J. and Bauer, C. E. (2002) Complex evolution of photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Biol.* **53**, 503-521.