ルビスコとカルビン回路の進化

跡見晴幸・今中忠行

筆者らは超好熱始原菌 *Thermococcus kodakaraensis* を対象として研究を進めている。全生物の進化系統樹の中で超好熱菌は進化の源流に位置し、現存する生物の中で最も原始生命体に近い生物としてとらえられる。したがって超好熱菌と、より進化した生物を比較することにより、複数の分子機能が関与する代謝系などがどのような進化経路をたどったかが見えてくる可能性がある。ここでは超好熱菌由来ルビスコとカルビン回路の進化について紹介する。

ルビスコはもともと植物や藻類・藍藻の炭酸固定を担うカルビン回路の鍵酵素として同定されたが、現在は一次構造に基づいて4種の酵素群(I~IV型)が知られている。I, II型はカルビン回路で機能し、リブローズ 1,5-ビスリン酸 (RuBP), CO_2 と H_2O から2分子の3-ホスホグリセリン酸 (3-PGA) を生成する。生物界は大きく真核生物、細菌、始原菌に分かれるが、カルビン回路は真核生物と細菌でのみ確認されている。われわれが発見したIII型ルビスコは始原菌にのみ存在し、ルビスコ活性を示すもののその生理的役割は不明であった。さらにルビスコ活性を示さないIV型ルビスコも存在し、これらの一部はエノラーゼとして methionine salvage 経路 (MS 経路) で機能する²⁾。

III型ルビスコが存在するものの、始原菌にはルビスコの基質である RuBP を供給するホスホリブロキナーゼ (PRK) が存在しないことからカルビン回路が機能している可能性は低いと考えられた。MS 経路についても、始原菌ゲノム上に MS 経路を構成する酵素遺伝子の大部分はないことからその存在は否定された。しかし多くの始原菌ゲノム上に MS 経路の反応の一つメチルチオリブローズ 1-リン酸からメチルチオリブローズ 1-リン酸への反応を担う YkrS ホモログが複数存在した。経路全体が存在しないならばこの酵素の必要はないことから、YkrS が予想された反応ではなくリブローズ 1,5-ビスリン酸 (R15P) から RuBP への反応を触媒する可能性があると考えた (図1)。始原菌の全 YkrS ホモログの系統樹を作製した結果、ルビスコをもつ始原菌の YkrS ホモログのみからなるグループが浮かび上がった。このグループ内の *T. kodakaraensis* 由来 YkrS (E2b2) を解析した結果、R15P から RuBP への反応を触媒することが判明した。次にルビスコと E2b2 をもつ始原菌にのみ存在する遺伝子を探索したところ、チミジンホスホリラーゼ (DeoA) ホモログが候補としてあがった。生化学的な解析の結果、DeoA も本来の活性では

図1 DeoA (A) と YkrS (B) が本来触媒する反応 (上段) と本研究により明らかとなった活性 (下段)

図2 III型ルビスコが機能する AMP 代謝経路と原始的な炭酸固定経路

F6P: フルクトース 6-リン酸, GAP: グリセルアルデヒド 3-リン酸, R5P: リブローズ 5-リン酸, Ru5P: リブローズ 5-リン酸, PRPP: ホスホリブシロリン酸。カルビン回路では PRK の機能により Ru5P から RuBP へのバイパス経路が形成されている。

なく AMP とリン酸から R15P とアデニンの生成を触媒することがわかった (図1)。以上の結果から、始原菌のIII型ルビスコは従来のI, II型ルビスコと異なり、AMPの代謝にかかわる新規な代謝経路で機能することが判明した³⁾。まだ推測の段階であるが、この経路は原始的な炭酸固定回路の一部を担っている可能性があり (図2)、カルビン回路との進化的な関係を今後明らかにしていきたい。

文 献

- 1) S. Ezaki, N. Maeda, T. Kishimoto, H. Atomi, T. Imanaka: *J. Biol. Chem.*, **274**, 5078 (1999)
- 2) H. Ashida, Y. Saito, C. Kojima, K. Kobayashi, N. Ogawara, A. Yokota: *Science*, **302**, 286 (2003)
- 3) T. Sato, H. Atomi, T. Imanaka: *Science*, **315**, 1003 (2007)

Haruyuki ATOMI 京都大学大学院工学研究科合成・生物化学専攻・准教授, 工学博士。専門は極限環境微生物学。
Tadayuki IMANAKA 同上・教授, 工学博士。専門は生物工学。
Evolution of the Calvin Cycle and RuBisCO Proteins