

カルビン回路, じゃない方の炭酸固定

金尾 忠芳

無機物の二酸化炭素 (CO₂) から生体成分となる有機物を生み出す生物的炭酸固定は、生態系の根幹を成す極めて重要な代謝である。炭酸固定代謝と言えば、多くの人は植物のカルビン回路を答えるであろう。しかし生物は多様性を持つことでさまざまな環境に適応しており、これは炭酸固定代謝においても例外ではない。そして「カルビン回路じゃない方」の炭酸固定代謝経路は、高温や嫌気など、植物が生育できない極限環境において顕著に観察される。

炭酸固定代謝経路は、2000年まではカルビン回路以外に3種類発見されていた。アセチルCoA経路、還元的TCA (RTCA) 回路、3-ヒドロキシプロピオン酸 (3-HP) 回路である。そして21世紀になり新たにジカルボン酸/4-ヒドロキシブチル酸 (DC/4-HB) 回路と3-ヒドロキシプロピオン酸/4-ヒドロキシブチル酸 (3-HP/4-HB) 回路が発見され全部で6種類となった。また従来の炭酸固定経路においても新たな知見が得られており、本稿ではこれらについて紹介したい。

20世紀に発見された4つの炭酸固定代謝経路の内、3-HP回路は比較的新しく、緑色非硫黄細菌の *Chloroflexus aurantiacus* において報告された¹⁾。本回路では、アセチルCoAカルボキシラーゼ、プロピオニルCoAカルボキシラーゼによって2分子のCO₂ (正確にはHCO₃⁻) から1分子のグリオキシル酸 (C2化合物) を生成するが、グリオキシル酸からの菌体構成成分の合成経路は長い間未解明であった。今世紀初頭、プロピオニルCoAとグリオキシル酸から最終的にピルビン酸を生成する経路が発見され、3-HP回路は8の字型の (bi-Cyclic) 経路によって3分子のHCO₃⁻から1分子のピルビン酸 (C3化合物) を生成することが解明された²⁾。

DC/4-HB回路は超好熱性アーキアの *Thermoproteus neutrophilus* や *Ignicoccus hospitalis* で報告された炭酸固定代謝経路である。この回路では出発物質であるアセチルCoAがRTCA回路と類似の経路を辿って2分子のHCO₃⁻を取り込みスクシニルCoAを生成し、特徴的な中間体である4-HBを経由して2分子のアセチルCoAを

生成する (図1左半分)³⁾。この回路の一部がRTCA回路と同一であることから、*T. neutrophilus* は当初、RTCA回路で独立栄養生育をすると考えられたが、実際にはその一部のみが共通であった。同様に、好熱好酸性アーキアの *Sulfolobus* 属において発見された3-HP/4-HB回路の場合、アセチルCoAが3-HP回路と類似の経路を辿って2分子のHCO₃⁻を取り込み、スクシニルCoAを生成する。その後は上記と同様に4-HBの生成を経て2分子のアセチルCoAを生成する (図1右半分)³⁾。このように炭酸固定酵素とそれにリンクする代謝との組合せによって、今後も新たな炭酸固定代謝の発見が期待される。

次に、カルビン回路じゃない方のRubiscoについても紹介する。Rubiscoは、リブロース 1,5-ビスリン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼであり、カルビン回路での炭酸固定反応を触媒する鍵酵素と認知されてきた。ところが前世紀末にカルビン回路を持たない従属栄養性の超好熱性アーキアからRubiscoが発見された。このアーキア特有の新型 (Type III) Rubiscoは発見当初、その生理的意義が大きな謎であった。これが今世紀に入り、アーキアにおける全ゲノム解析や遺伝子破壊システムの構築などにより研究が大きく進展した結果、Type III Rubiscoはカルビン回路ではなく、新規なヌクレオチド代謝に寄与することが解明された⁴⁾。本代謝系により、AMPなどのヌクレオチドは、塩基の過リン酸分解反応によりリブロース 1,5-ビスリン酸となり、アーキア特有の異性化酵素によりリブロース 1,5-ビスリン酸に異性化され、最終的にRubiscoによって3-ホスホグリセリン酸を生成して解糖/糖新生系に合流する。本経路はアーキア特有のアナプレロティック (補充的) な炭酸固定代謝と言っても良いだろう。アーキアでは従来の常識を覆す代謝反応がしばしば見つかることから、代謝研究の対象生物としても極めて興味深い。

無機物であるCO₂を取り込む炭酸固定代謝と関連酵素は、地球上に生命が存在し続けるために必要不可欠である。本稿では炭酸固定代謝の主流であるカルビン回路ではなく、あえて「じゃない方」の最近の研究成果に注目してみた。しかしながら、カルビン回路に関わるRubiscoは地球上でもっとも大量に存在するタンパク質であると言われ、その重要性は揺るぎないものである。大気中のCO₂濃度の上昇に伴う気候変動が懸念される中、「じゃない方」の経路も含め、炭酸固定代謝に関する今後のさらなる発見と応用研究に注目したい。

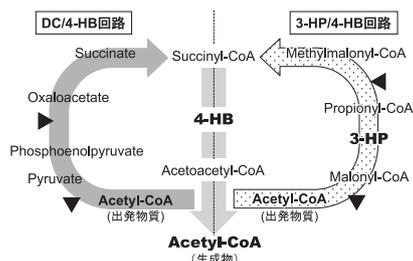


図1. DC/4-HB回路 (左半分) と3-HP/4-HB回路 (右半分) の模式図。▲は炭酸固定反応を表す。

- 1) Strauss, G. et al.: *Eur. J. Biochem.*, **215**, 633 (1993).
- 2) Herter, S. et al.: *J. Biol. Chem.*, **277**, 20277 (2002).
- 3) Berg, I. A. et al.: *Nat. Rev. Microbiol.*, **8**, 447 (2010).
- 4) Sato, T. et al.: *Science*, **315**, 1003 (2007).