

藻類のセルロース

奥田一雄・関田諭子

はじめに

セルロースは地球上で最も大量に存在する天然高分子で、主に植物によって毎年約1兆トン生産される。植物は光合成を通して大気中の二酸化炭素を吸収して炭水化物に変換し、その一部を生命活動のためのエネルギー源として、また、残りをセルロースを含む細胞壁成分として用いる。人類はこのような細胞壁セルロースを、綿花や麻から衣類へと、木材パルプから紙へと加工して文明生活のために利用している。

セルロースを試験管内で合成する試みが、ある種の細菌類や植物の細胞から単離した原形質膜標品等、または、種々のセルロース分解酵素を用いてなされてきている。しかし、生きた植物細胞が行う天然のセルロース合成よりも優る効率の良い人工的合成方法は未だ確立されていない。最近、陸上高等植物から多くのセルロース合成系遺伝子がクローニングされ、これら遺伝子の機能や調節機能が研究されているところである。

藻類のセルロースは人類にほとんど利用されていない。また、セルロース合成に関する生化学的、分子生物学的研究のための材料としても藻類は用いられていない。しかし、藻類は多様な系統群を含む。セルロースの構造や生合成のしくみなどを生物多様性と生物進化の観点から理解するためには、藻類は絶好の研究対象となる。本稿では、藻類のセルロースマイクロフィブリルの形態、および、それを合成する酵素複合体の構造の多様性について概説する。

セルロースマイクロフィブリル

セルロース分子の一次構造は、グルコース残基が(1-4)-グリコシド結合によって結合した鎖状の高分子である(図1)。天然セルロースでは、多数のセルロース分子は同一の伸長極性をもって平行に配列し、分子内および分子間水素結合を形成して結晶性のセルロースマイクロフィブリルを構成する。かつて、セルロースには最小の基本フィブリルが存在すると考えられていたが、現在では、セルロースマイクロフィブ

リルの形態と大きさ、および結晶構造は生物種に固有のものであると認識されている。つまり、セルロースマイクロフィブリルを構成するセルロース分子の数と配列様式、結晶形が生物の系

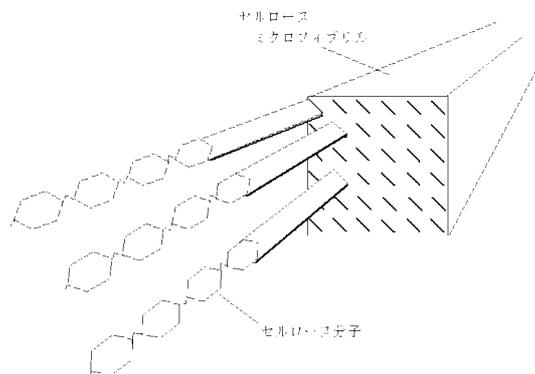


図1. セルロースマイクロフィブリルの構造

統によって決まっている。

図2 A-Cは系統の異なる藻類の細胞壁から単離したセルロースマイクロフィブリルを示す。図2 Aのマイクロフィブリルは約4 nmの直径をもつ。これは、セルロース分子がマイクロフィブリルの横および縦方向にそれぞれ6-7列配列し、約40本のセルロース分子から構成されていると考えられる(図1も参照)。この形態のマイクロフィブリルはセルロースI(単斜晶)からなり、シャジク藻綱に属する緑藻と陸上植物(コケ植物、シダ植物、種子植物)が合成する。一方、セルロース分子が縦(厚さ)よりも横(幅)方向に多数配列すると、扁平なりボン状のマイクロフィブリルができる(図2 B)。紅藻、褐藻、黄緑藻はりボン状のセルロースマイクロフィブリルを合成し、その厚さと幅は一定程度変化する。また、緑藻綱とアオサ綱に属する数種の緑藻は、厚さと幅が10 nmを越える太いセルロースマイクロフィブリルを合成する(図2 C)。上記のりボン状、および太いマイクロフィブリルはセルロースI(三斜晶)とI'からなる複合結晶である。

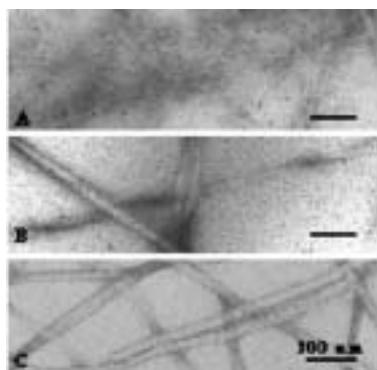


図2 . セルロースマイクロフィブリルの形態

セルロース合成酵素複合体

一般に、セルロースマイクロフィブリルは原形質膜で直接合成されて結晶化する。細胞を急速に凍結して真空中で原形質膜を切断する方法（フリーズフラクチャー法）により、原形質膜に結合するタンパク顆粒を電子顕微鏡で観察できる。セルロースマイクロフィブリルの先端部には、タンパク顆粒の集合体が存在するので、この顆粒集合体がセルロース合成と結晶化に参与するセルロース合成酵素複合体（terminal complex = TC）であると考えられている。TCはセルロースマイクロフィブリルを合成して細胞壁へ沈着させるのと同時に、TC自身が原形質膜に沿って移動する（TCが動きながら連続的にセルロースマイクロフィブリルを合成している）と想像されている。

いままでに様々な顆粒配列を呈するTCが見つけれられてきている。図3 A-Dは異なる構造をもつ4つのTCを示す。興味深いことに、同じ系統群に属する種は同じ構造のTCをもつことが分かってきた。シャジク藻綱の緑藻と陸上植物は共通の起源から進化したと考えられているが、これらの種はロゼットとよばれるTCをもつ（図3 A）。緑藻綱とアオサ藻綱に属する緑藻は、顆粒が3列、または複数列直線状に配列するTCをもつ（図3 B）。褐藻のTCは一列直線状の顆粒配列であり（図3 C）、黄緑藻は斜めに傾いた顆粒配列が複数平行に配列するTCをもつ（図3 D）。

すべてのTCはセルロースマイクロフィブリルを合成するという共通の機能をもつ。それでは、同じ機能を果たすために、なぜ構造の異なる多様なTCが存在するのだろうか。

TCの構造は、TCが合成するセルロースミクロ

フィブリルの形態と結晶形に関係する。ロゼットTCはセルロースI からなる直径約4 nmのマイクロフィブリルを合成する。緑藻綱とアオサ綱のTCは太い大きなマイクロフィブリルを、また、紅藻、褐藻、黄緑藻のTCはリボン状のマイクロフィブリルをつくる。マイクロフィブリルの形が異なることは、セルロース分子を配列して結晶化させる様式としくみが異なることである。このことは、TC構造の多様性はセルロースの結晶

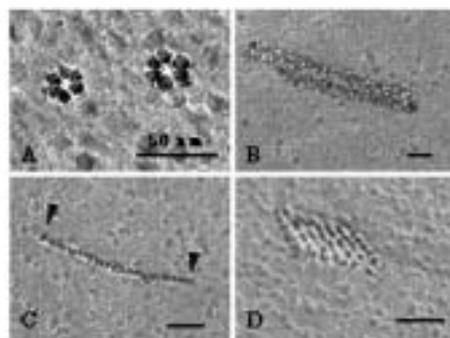


図3 . セルロース合成酵素複合体の構造

化機構の進化を反映していることを示唆する。

セルロース合成能の起源は何だろうか、さらに、TCの進化はどのように起こったのだろうかなど、セルロースについての興味ある問題は尽きないのである。

文献

- 奥田一雄 1999. 藻類のセルロース合成. 電子顕微鏡 34 : 81-86 .
 Okuda, K. 2002. Structure and phylogeny of cell coverings. J. Plant Res. 115: in press
 奥田一雄・空閑重則 2000. 酵素複合体とマイクロフィブリルの構造. p. 60-70. セルロース学会(編)セルロースの事典. 朝倉書店, 東京.
 Okuda, K. and Sekida, S. 2001. Organization of cellulose-synthesizing terminal complexes. p. 93-100. In: Morohoshi, N. and Komamine, A. (eds.) Molecular breeding of woody plants. Elsevier, Amsterdam.
 奥田一雄・水田俊 1993. 緑色植物におけるセルロース合成酵素複合体の多様性と進化. 藻類 41 : 151-173 .
 奥田一雄・峯一朗 1997. 藻類セルロースの合成. Cellulose Commun. 4 : 101-107 .
 Tsekos, I. 1999. The sites cellulose synthesis in algae: diversity and evolution of cellulose-synthesizing enzyme complexes. J. Phycol. 35: 635-655.
 (高知大学理学部自然環境科学科)