

カロテノイド：その多様性と普遍性が切り拓く新展開

篠村知子

帝京大学理工学部バイオサイエンス学科

〒320-8551 栃木県宇都宮市豊郷台 1-1

Tomoko Shinomura

Diverse physiological roles of widespread carotenoids in photosynthetic organisms

Key words: carotenoid, carotene, xanthophyll, photoprotection, antioxidation

Department of Biosciences, School of Science and Engineering, Teikyo University

1-1 Toyosatodai, Utsunomiya, Tochigi, 320-8551, Japan

DOI: 10.24480/bsj-review.9b1.00133

カロテノイドの存在の普遍性

カロテノイドはテトラテルペノイド (C_{40}) の一種であり、その構造からカロテン類とキサントフィル類に大別される。カロテン類は、炭素の共役 2 重結合からなる基本骨格 (ポリエン鎖) とその両端につくエンドグループが、炭素と水素原子のみで構成される (図 1A)。一方、キサントフィル類に分類されるカロテノイドのエンドグループには、アルコール、ケトン、アルデヒド、カルボン酸、エポキシド、ラクトンなどの酸素原子を含む官能基がある (図 1B) (Niyogi *et al.*, 2015; 眞岡, 2009)。カロテノイドの種類は非常に多く、原核生物から動物や高等植物までを含む 683 種類の生物種から約 1100 種類以上の天然カロテノイドが報告されている (Yabuzaki, 2017)。カロテノイドを生合成するのは植物と藻類と、ごく限られた種類のバクテリアと菌類に限られることから、様々な植物種や藻類種の生産するカロテノイド組成やその合成酵素遺伝子を調べることで、進化的な類縁関係や葉緑体の共生による進化の歴史が議論されてきた (三室ら, 2006)。動物は食物連鎖によってカロテノイドを摂取するので、動物種のカロテノイド組成を調べることは生態系の食物連鎖の関係を明らかにすることになる (眞岡, 2009)。

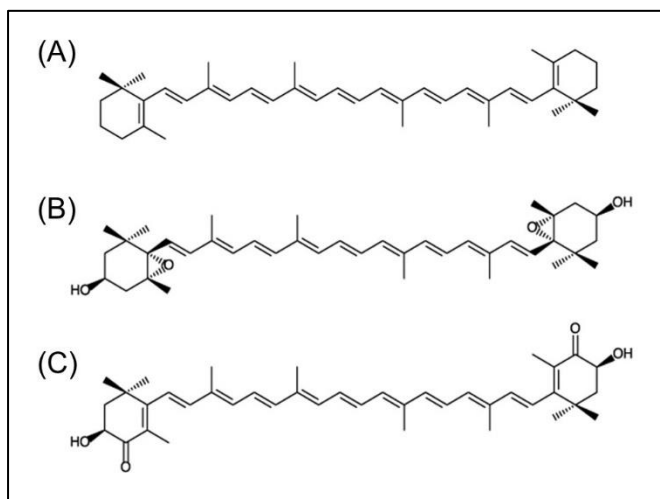


図1 代表的なカロテノイドの構造

(A) β -カロテン; 炭素と水素原子のみで構成されるカロテン類の代表的なカロテノイド

(B) ビオラキサントフェン; 分子内に酸素原子を含む官能基をもつキサントフィル類の一種

(C) アスタキサントフェン; 強力な抗酸化作用をもち、食品、機能性サプリメント、化粧品、飼料および水産養殖分野で利用されているカロテノイド

カロテノイドの機能の多様性と進化

生物はこのように非常に多種類のカロテノイド分子を、どのような生理機能に利用しているのだろうか。植物や藻類の光合成においては、補助色素としての作用や、キサントフィルサイクルを介する「光防御作用」や「抗酸化作用」などが明らかになりつつある（本総説集の高橋と西山 参照）。すなわち、カロテノイドは、シアノバクテリアや藻類や植物が光合成のための光を絶対的に必要とする反応系において、補助色素としての集光の役割や、光を受け取ることで必然的に生じる過剰エネルギーやラジカルなどのストレス要因を緩和するための機能性分子の役割を果たしてきたと考えられる。さらに、食品栄養科学や医療分野でも、ヒトにおけるカロテノイドの欠乏症が夜盲症などの重篤な疾病を引き起こすこと、 β -カロテンなどを「ビタミンAの前駆体」（プロビタミンA）として摂取すると小腸から吸収される際に酸化開裂酵素によりレチナール（ビタミンAの一種）に変換されてそれが視細胞のロドプシンの発色団となること、ヒト網膜の最も光が集まる黄斑にはゼアキサンチンが集中的に蓄積していることが知られている（三室ら, 2006）。これらの研究から、カロテノイドは生物進化の非常に早い段階から、光をエネルギー源として利用する反応系や、光を情報媒体として利用する反応系において、生物が必ず利用してきた化合物分子であるといえるであろう。

一方、ヒトや類人猿には、光とは一見関係がなさそうな脳組織にルテインなどのキサントフィル類が蓄積することが報告されている（Erdman *et al.*, 2015）。その他にも、ある種のカロテノイドがビタミンAに変換されるのではない機構（ノンプロビタミンA活性）で抗癌作用や抗動脈硬化作用を示すことが報告されており、その機能は、カロテノイドの「活性酸素の消去作用」、すなわち「抗酸化物質」としての働きによると説明されている（三室ら, 2006; 宮下, 2009）。抗酸化作用のあるカロテノイドとして最も注目を集めているのはアスタキサンチン（図1C）であろう。アスタキサンチンはキサントフィル類の一種で、単細胞性の鞭毛をもつ緑藻の一種である *Haematococcus pluvialis* の休眠胞子に蓄積し、強力な抗酸化活性をもつことがよく知られている（Kobayashi *et al.*, 1997）。これらの微細藻類やある種のバクテリアなどが生合成して蓄積したものを、生態系のより上位の消費者のエビやカニやサケなどが摂取して鮮やかな赤色やピンク色の色素物質として蓄積する（矢澤, 2009）。

このように、カロテノイドが非光合成生物を含む生物界全体に広く分布することや、その機能が光受容関連の反応系にとどまらず多様な機能を示すことは、光受容体フィトクロムの進化研究の飛躍的拡大の道筋を連想させる。近年、フィトクロムタンパク質遺伝子に類似したフィトクロム様タンパク質遺伝子が、シアノバクテリアにも（Ikeuchi & Ishizuka, 2008）、非光合成バクテリアにも見出され（Davis *et al.*, 1999）、フィトクロム進化の議論は、一気に陸上植物の範囲を超えて非光合成バクテリアや菌類や後生動物を含むほぼすべての生物群がもつ酸素センサーとしてのヘムタンパク質にまで起源を求めるほどに深化したことは記憶に新しい（Montgomery & Lagarias, 2002）。カロテノイドがさらに興味深いのは、多くの動物はカロテノイドを一部改変するとはいえ基本的には生合成せず、分子そのものを摂取して利用することで進化を遂げてきたのである。こんなユニークな生体分子が他にあるだろうか。カロテノイド分子をめぐる進化は生命進化そのものの本質に迫る新しい知見を示すに違いないと筆者は確信する。

本総説集の構成と今後の展開

本総説集は、日本植物学会第81回大会（2017年9月、東京理科大学 野田キャンパス）で開催さ

れたシンポジウム「カロテノイド：その多様性と普遍性が切り拓く新展開」の内容をもとに、発表者らの協力のもとにまとめたものである。このシンポジウムでは、まずカロテノイドの機能解析の最も進んでいる光合成における機能解析や（本総説集の高橋と西山 参照）、合成経路探索の最先端研究が紹介された（本総説集の高市 参照）。続いて進化系統上ユニークな材料であり産業応用も期待されている *Euglena gracilis* のカロテノイド合成系の遺伝子探索や、カロテノイド合成と強光ストレス耐性との関連を議論し（本総説集の加藤と篠村 参照）、カロテノイド合成経路探索の一連の研究が広く生物界に分布するシトクロム P450 の機能解析の研究と結びついたことも紹介された（本総説集の玉木と今石 参照）。さらに、鞭毛をもつ微細藻類の眼点の主な組成がカロテノイドであることはよく知られているが、近年、*Chlamydomonas reinhardtii* の走光性の研究においてカロテノイド欠損株を用いた興味深い研究から、カロテノイドはレドックス制御を介する走光性の「高精度な光反射板」として機能することが明らかになったことが紹介された（本総説集の若林ら 参照）。本シンポジウム後半には、シアノバクテリアを用いてカロテノイドを高蓄積させるための遺伝子改変の試みや（本総説集の島田ら 参照）、合成経路の代謝工学的な改変などの最新のアプローチが紹介された（梅野ら 大会要旨集 p. 105）。カロテノイドの分析技術に関しては、HPLC 解析や LC-MS 解析が飛躍的進歩を遂げたことは言うを待たないが、ラマンスペクトル分光法の目ざましい発展により、生きた細胞のカロテノイド分布を無標識でイメージング解析することが可能になりつつあることが紹介された（鈴木ら 大会要旨集 p. 105）。玉木博士、梅野博士および鈴木博士らは他学会からの招待講演者であり、カロテノイド研究の新展開を学会横断的に共有しつつ、進化生物学の考察から将来の医療や化粧品やサプリメントなどの産業応用への新たな進展までも議論する貴重な機会となった。

今日なお、希少な種類のカロテノイドが、大腸菌等を用いて合成して分析することで新規な種類のカロテノイドとして報告されている (Takemura *et al.*, 2015)。生物はどのようにして、そしてどのような生理機能上の必要があつて、かくも多様なカロテノイドを進化させてきたのだろうか。その解明は緒に就いたばかりであり、生物学的興味は尽きない。

謝辞

シンポジウムの企画に際してはオーガナイザーとして池内昌彦博士（東京大学総合文化研究科）に多大な協力を仰いだこと、シンポジウム開催と総説集執筆に際して大会実行委員や編集委員の先生方、および発表者の方々に深謝することをここに記す。

引用文献

- Davis, S. J., Vener, A. V., Vierstra, R. D. 1999. Bacteriophytochromes: phytochrome-like photoreceptors from nonphotosynthetic eubacteria. *Science* 286: 2517–2520.
- Erdman, J. W. Jr., Smith, J. W., Kuchan, M. J., Mohn, E. S., Johnson, E. J., Rubakhin, S. S., Wang, L., Sweedler, J. V., Neuringer, M. 2015. Lutein and brain function. *Foods* 4: 547–564. doi: 10.3390/foods4040547
- Ikeuchi, M., Ishizuka, T. 2008. Cyanobacteriochromes: a new superfamily of tetrapyrrole-binding photoreceptors in cyanobacteria. *Photochem. Photobiol. Sci.* 7: 1159–1167.
- Kobayashi, M., Kakizono, N., Nishio, N., Nagai, S., Kurimura, Y., Tsuji, Y. 1997. Antioxidant role of astaxanthin in the green alga *Haemtococcus pluvialis*. *Appl. Environ. Biotechnol.* 48: 351–356.

- 眞岡孝至 2009. カロテノイドの構造と生物界における分布. 宮下和夫 (編) カロテノイドの科学と最新応用技術. pp. 3-14. シーエムシー出版. 東京
- 宮下和夫 2009. プロビタミンA活性とノンプロビタミンA活性. 宮下和夫 (編) カロテノイドの科学と最新応用技術. pp. 107-115. シーエムシー出版. 東京.
- 三室守, 高市真一, 富田純史 2006. 高市真一 (編) カロテノイドーその多様性と生理活性ー. 裳華房. 東京.
- Montgomery, B. L., Lagarias, J. C. 2002. Phytochrome ancestry: sensors of bilins and light. *Trends Plant Sci.*, 7: 357-366.
- Niyogi, K. K., Wolosiuk, R. A. & Malkin, R. 2015. Photosynthesis. In: Buchanan, B. B., Gruissem, W. & Jones, R. L. (eds.) *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*, Second edition. pp. 508-566. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Takemura, M., Maoka, T., Misawa, N. 2015. Biosynthetic routes of hydroxylated carotenoids (xanthophylls) in *Marchantia polymorpha*, and production of novel and rare xanthophylls through pathway engineering in *Escherichia coli*. *Planta* 241: 699-710.
- Yabuzaki, J. 2017. Carotenoids Database: structures, chemical fingerprints and distribution among organisms. *Database* box004: 1-11, doi:10.1093/database/bax004
- 矢澤一良 (編) 2009. アスタキサンチンの科学. 成山堂書店. 東京.