

環境中の電子移動と微生物

鹿島 裕之

生命活動は電子の流れとともにある。呼吸鎖という細胞内電子回路に電子を走らせATPを合成する酸化的リン酸化反応は、我々ヒトから原核生物に至るまで広く共有されている。しかし、この電子回路へどのように電子を投入し、また取り出すかの様式において、生命は多様な機構を進化させてきた。たとえば、ヒトは「食べもの」の分子を細胞に取り込み、そこから引き抜いた電子を呼吸鎖に投入し、同じく細胞に取り込んだ酸素分子を使って電子の取り出しを行う。微生物には多様な分子を使って電子の投入・取り出しを行うものたちがいるが、その多くは細胞内で完結した電子回路を使う。換言すれば、彼らの多くは呼吸鎖への電子の入出力のために細胞内への基質分子の取り込みが必要であることで共通する。

一方、電子の入出力に関わる分子を細胞に取り込まず、代わりに細胞外環境から呼吸鎖に直接電子を取り込んだり電子を捨てたりする微生物もいる。すなわち、呼吸鎖につながる電子回路を細胞外まで伸長させ、細胞外電子伝達による呼吸を行う微生物である。モデル生物の *Shewanella* 属、*Geobacter* 属細菌では、複数のシトクロム *c* タンパク質が呼吸鎖のある内膜と細胞外膜表面とを結ぶ電子回路として働く^{1,2)}。彼らは細胞外電子伝達を行うことで、(水)酸化鉄など不溶性の電子受容体を利用して呼吸することができる。このように、細胞内外を結ぶ電子回路を使う微生物は、彼らの近くにあるが細胞内へ取り込めない固体物質を利用して効率的にエネルギーを獲得することができるのだ。

それではこの電子回路を環境中のさらに遠くまで伸長できたらどうなるだろうか？これを考えるため、細胞が基質分子と出会う過程に注目したい。細菌細胞では、呼吸に必要な電子供与体と電子受容体がそれぞれほどよい濃度で細胞周辺の微小空間(数 μm^3)に存在しなければならず、その供給は細胞を取り巻く流体の移動や分子拡散に依存する。攪拌混合培養のように分子移動が十分行われる系では問題とならないが、固形物に覆われた地下・海底下環境やバイオフィーム内部などで生きる微生物にとって、この物質移動は生命活動を規定する決定的な支配因子となる。

これとは対照的に、環境中に何らかの電子回路が存在し、それと細胞外電子伝達系を接続して離れた場所から電子を運び込んだり運び出したりするケースを想定すると、そこには分子の移動とは様相の異なる電子移動に規定された世界が広がっている。電子は、電位の異なる場

が導電体でつながれると電流として移動するが、電位差は環境中のあちこちに存在する。たとえば、海底では酸化的な海水と還元的な海底下との間に数百mVの電位差が安定的に生じる。また、導電体についても、鉱物や導電性分子を含む生物マトリクスが微生物代謝を支えるのに十分な電子移動を担い得ることが明らかになりつつある³⁾。Pfefferらは海底堆積物を用いた実験で、多数の細胞が連なったフィラメント状 *Desulfobulbaceae* 科細菌が導電体として働き、1 cm以上離れた堆積物の深層と表層で起こる硫化物酸化と酸素還元とを共役すると報告した⁴⁾。これは、電気的な架橋で空間的に隔たれた酸化還元反応が共役されること、さらに微生物が生きて電気ケーブルとして電子移動を担うことを示す結果で興味深い。細菌細胞(大きさ1 μm と仮定)にとって、1 cmの距離は自身の1万倍、ヒト(身長約2 m)にとっての約20 kmもの距離に相当する。ケーブルを張り電子の流れを使って呼吸する能力は、自身から遙か彼方に存在する基質へのアクセスを可能にし、物質移動が制限される環境での生存に圧倒的な競争優位性をもたらすと想像できる。

さらに、深海熱水噴出孔周辺では、導電性の硫化鉱物を介し海底下の還元的な熱水から酸化的な海水に向かう電子の流れが発生していること、すなわち熱水と海水とを隔てる硫化鉱物が燃料電池のように機能し、電流が流れていることが示された⁵⁾。これは、鉱物を介した長距離(少なくとも数十cm以上)の電子移動であり、鉱物・海水境界面では、安定的に供給される電子を細胞外電子伝達で利用する生命活動が育まれている可能性もある。

これらの発見は、これまで分子の移動に依存すると考えられていた環境中のエネルギー・物質の挙動が、鉱物や微生物を流れる電流によっても規定されることを示すもので、我々に生物・地球化学的プロセスの考え方を拡張するよう要求している。電子移動で形づくられる世界を前提に微生物のふるまいを見つめ直したとき、そこには何が見えてくるだろうか。

- 1) Kumar, A. *et al.*: *Nat. Rev. Chem.*, **1**, 24 (2017).
- 2) 井上謙吾: *生物工学*, **90**, 132 (2013).
- 3) Malvankar, N. S. *et al.*: *ISME J.*, **9**, 527 (2015).
- 4) Pfeffer, C. *et al.*: *Nature*, **491**, 218 (2012).
- 5) Yamamoto, M. *et al.*: *Angew. Chem. Int. Ed.*, **56**, 5725 (2017).