

# 葉緑体から見えてきた 細胞内共生による大進化

20億～10億年前、生物は大きな進化を遂げた。

約20億年前、DNAを保護する核を持った真核生物が誕生。その真核生物は、酸素を使ってエネルギー物質を効率的につくり出す別の生物を細胞内に共生させて、それを“ミトコンドリア”にした。

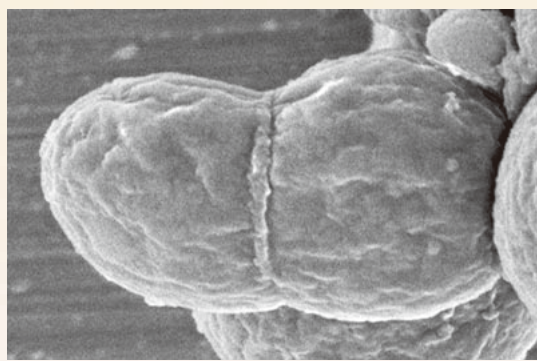
その後、約10億年前までに、真核生物の一種が光合成を行うシアノバクテリアを細胞内に共生させて“葉緑体”にした。植物の祖先の誕生だ。

細胞内のミトコンドリアや葉緑体は、それぞれ自身の分裂によってのみ増殖する。

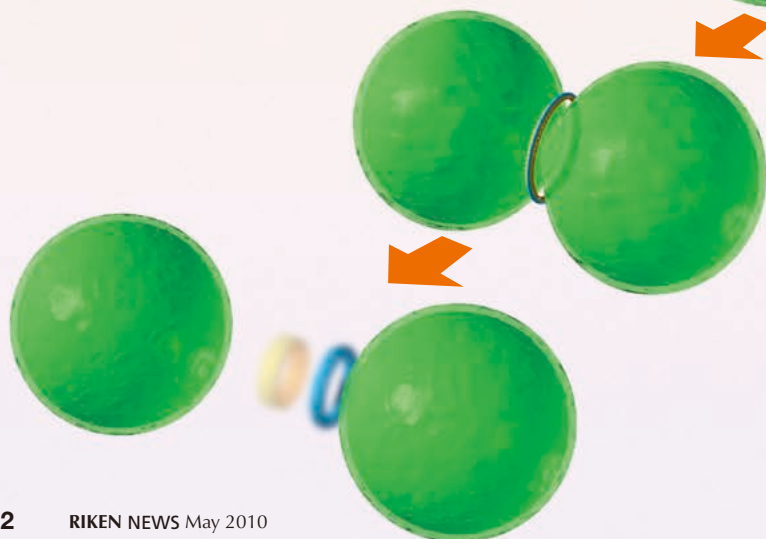
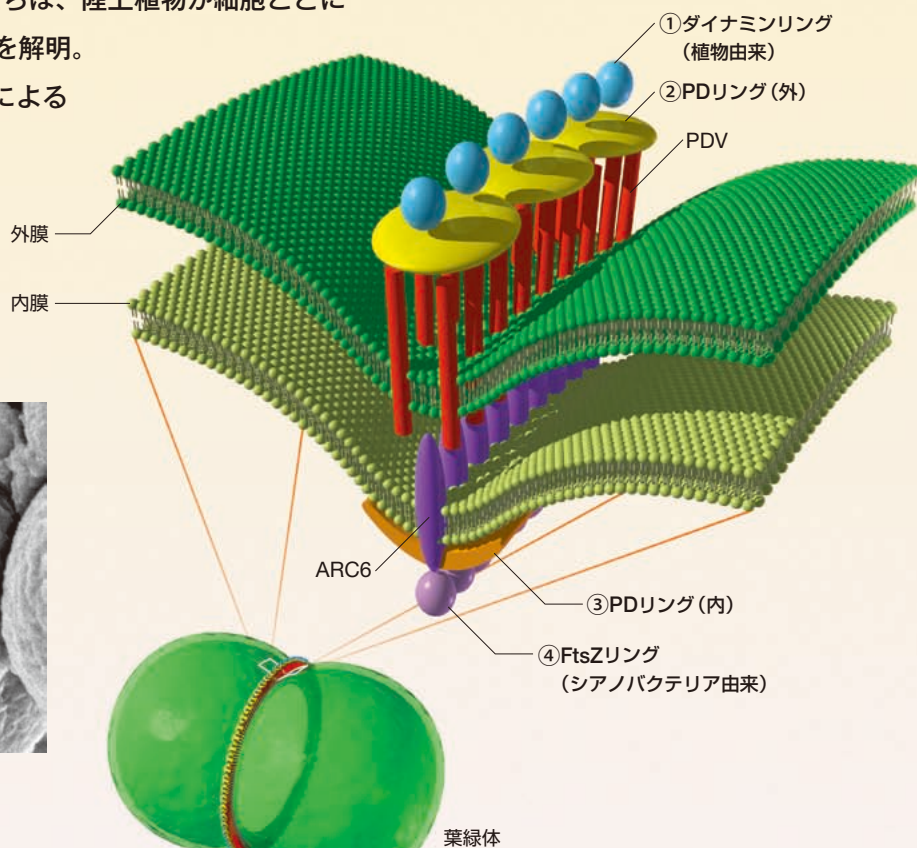
2009年、宮城島 進也 独立主幹研究員たちは、陸上植物が細胞ごとに

葉緑体の分裂速度を調節するメカニズムを解明。

徐々に明らかになってきた“細胞内共生”による生物の大進化の原理を紹介しよう。



葉緑体の色素体分裂リング（PDリング）（外）



### 陸上植物の葉緑体の分裂装置

葉緑体は内膜と外膜の2枚の膜で覆われている。葉緑体に分裂装置となるリングが巻き付き縮まることで二つに分裂する。

分裂装置は、葉緑体の外側に①植物由来のダイナミンのリングと②PDリング（外）、内側に③PDリング（内）と④シアノバクテリア由来のFtsZのリングがあり、少なくとも四重のリング構造になっている。

陸上植物にはリング同士をつなぐPDVという部品があり、分裂速度を調整している。

過去に起きた進化を  
完全に証明することはできません。  
しかし、進化を深く理解すれば、  
未知の現象を予測することができます。

## 宮城島進也

基幹研究所  
宮城島独立主幹研究ユニット  
独立主幹研究員



みやぎしま・しんや。1975年、静岡県生まれ。博士（理学）。東京大学大学院理学系研究科博士課程修了。立教大学博士研究員、ミシガン州立大学博士研究員を経て、2006年より現職。専門は、葉緑体とミトコンドリアの分裂制御機構。

### ■ 細胞内共生による大進化

「大学の講義で、ミトコンドリアと葉緑体が植物の細胞内で複雑に動く様子を見て興味を持ちました。この二つは、ほかの細胞内小器官とは違い、元は別の生物でした。遺伝子の突然変異による進化ではなく、別の生物を丸ごと取り込んで共生させることで、まったく新しい生物になるという大きな進化が起きたのです。このような細胞内共生による大進化に興味を持ち、研究を進めてきました」

まず、生物の進化の歴史を簡単に振り返ってみよう（図1）。約46億年前に誕生した地球に最初の生命が現れたのは、38億年前ごろだと考えられている。そして約27億年前までに、光合成により酸素を放出するシアノバクテリアが登場した。「約27億年前までの海洋や大気には酸素がなく、当時生息していた生物は酸素があると生存できない嫌気性細菌だったと考えられています。シアノバクテリアが放出する酸素は、当時の生物にとっては“猛毒”でした。体をつくるタンパク質やDNAを酸化して損傷するからです」

やがて呼吸により酸素を取り込み、糖からエネルギー物質を効率的につくり出す好気性細菌が登場した。さらに20億年前ごろ、DNAを保護する核を持った真核生物の祖先が誕生。真核生物は好気性細菌の一種を取り込んで共生させ、ミトコンドリアにした。「あらゆる真核生物はミトコンドリアを持っているか、かつて持っていた痕跡があります。一方、細菌など核を持たない原核生物でミトコンドリアを持つものは見つかりません。ミトコンドリアを持ったことと、真核生物の誕生には、深い関連があるはずです」

真核生物は原核生物よりも細胞のサイズがはるかに大きくなった。「ミトコンドリアが酸素を取り込んで生み出すエネルギーが巨大化した細胞の原動力となっています。そしてミトコンドリアを持った真核生物は、長い年月をかけて菌類や動物に進化しました」

その後、10億年前ごろまでに、ミトコンドリアを持つ真核生物の一種が光合成により酸素を放出するシアノバクテリアを共生させ、葉緑体にした。植物の祖先の誕生だ。

ミトコンドリアと葉緑体が、元は別の生物だった証拠に、それぞれ独自のDNAを持ち、そこに書き込まれた遺伝情報からタンパク質をつくる装置も独自に持っている。「ただし、元の生物が持っていた遺伝子のほとんどは失われたか、真核生物の核内のDNAに取り込まれています」

では、どんな遺伝子をミトコンドリアや葉緑体は持ち続けているのか。「どちらもエネルギー生産にかかわる遺伝子を持っています。例えば葉緑体のDNAには、光エネルギーを化学エネルギーに変換するための装置（光化学系）の遺伝子と、自身の遺伝情報を発現するための遺伝子が残されています。光の強さによって光化学系の数などを増減させなければ、光合成に伴い活性酸素などの有害物質がたくさん発生してしまいます。時々刻々変化する光の強さに素早く対応するには、核内のDNAからの指令を待っていたのでは遅過ぎます。葉緑体のDNAに一部の遺伝子を残し、即座に対応させているのです」

### ■ 大進化の鍵を握る葉緑体の分裂調整メカニズム

真核生物や植物の誕生という大進化を引き起こした細胞内共生は、どのようにして可能になったのか。「ポイントは、取り込んだ生物の分裂をどのようにコントロールするかです」と宮城島独立主幹研究員。「真核生物が細胞分裂するとき、ミトコンドリアや葉緑体も増やさなければなりません。しかし、ミトコンドリアと葉緑体は、それぞれ自身の分裂によってのみ増殖します。もし勝手に分裂し、増殖を続けたら、真核生物は死んでしまいます」

真核生物はどのようにミトコンドリアや葉緑体の分裂をコントロールしているのか。「それを知るにはまず、分裂

装置を調べる必要があります」。ミトコンドリアと葉緑体の分裂メカニズムには共通点が多い。ここでは葉緑体の研究を中心に紹介しよう。

1986年、黒岩常祥<sup>つねよし</sup> 教授（現・立教大学）が、分裂を始めた葉緑体の外側にリング状の繊維が巻き付き、中央部分がくびれていることを電子顕微鏡で発見、そのリングを“色素体分裂リング（PDリング）”と名付けた（2ページの写真）。このPDリングが分裂装置の一部となり、リングの直径が徐々に縮まることで、葉緑体は最終的に分裂する。

1997年、東京大学大学院の黒岩教授の研究室に入った宮城島独立主幹研究員は、葉緑体の分裂装置の全体像解明に取り組んだ。そして、葉緑体の祖先であるシアノバクテリアが細胞分裂に使っていた“FtsZ”というタンパク質が、葉緑体の内側でPDリングとは別のリングをつくっていることを突き止めた。「一方、PDリングは植物由来だと考えられます。しかし細胞から不純物の混じっていないPDリングを取り出すことが難しく、PDリングをつくるタンパク質は、いまだに不明です」

さらに2003年、宮城島独立主幹研究員は、分裂装置に“ダイナミン”というタンパク質があることを発見した。「ダイナミンは植物が自分自身の細胞分裂に使っていたタンパク質です。ダイナミンは葉緑体の分裂装置の最も外側のリングをつくります」（2ページの図）

こうして分裂装置は、葉緑体の外側に①植物由来のダイナミンのリングと②PDリング（外）、内側に③PDリング（内）と④シアノバクテリア由来のFtsZのリングがあり、少なくとも四重のリング構造になっていることが分かった。

「葉緑体が勝手に分裂しないように、もともとシアノバクテリアにあったFtsZをつくる遺伝子は細胞核内のDNAに取り込まれています。さらに、植物由来のダイナミンのリングを分裂装置の最も外側へ付け加え、FtsZのリングと協調させて分裂をコントロールしているのです」

## ■ 葉緑体の大きさや数を調節する陸上植物

その後、宮城島独立主幹研究員は米国ミシガン州立大学に博士研究員として赴任し、陸上植物の葉緑体分裂の研究に取り組み始めた。「それまで私は、水中にすむ原始的な植物である藻類を使って研究をしていました。ほとんどの藻類では1個の細胞に葉緑体が1個です。一方、陸上植物では細胞ごとに葉緑体の数や大きさが異なります」

藻類には単細胞と多細胞のものがあるが、多細胞の藻類でも、細胞は生殖細胞とそれ以外の体細胞の2種類くらいしかない。陸上植物では体細胞がたくさん種類の細胞に分化し、根や茎、葉などの組織をつくっている。新しい葉の細胞では、葉緑体が次々に分裂して小さな葉緑体がたくさんできる。「藻類では細胞分裂に同調して、ほぼ一定の速度で葉緑体が分裂します。一方、陸上植物では、細胞分裂と葉緑体の分裂は同調していません。細胞ごとに葉緑体の分裂速度を調節することができるのです」

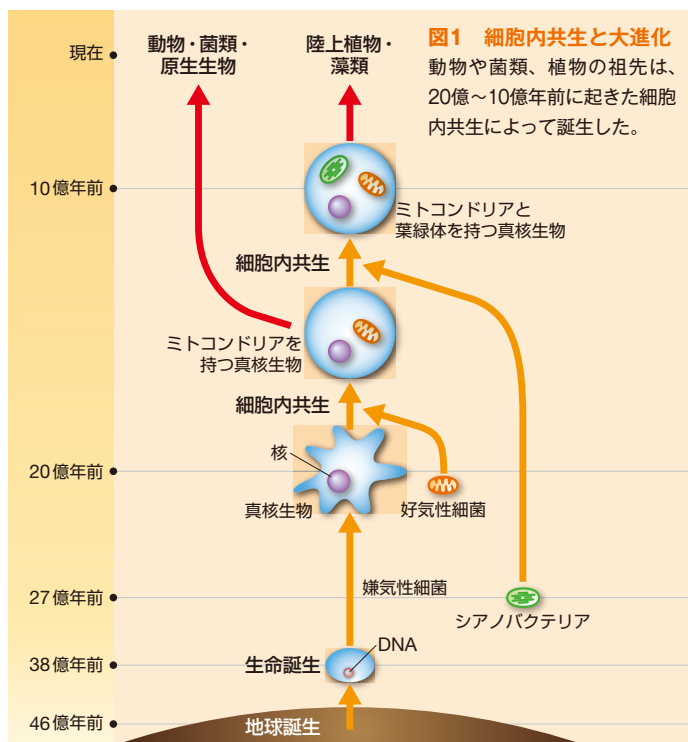
藻類と陸上植物では葉緑体の分裂装置にどのような違いがあるのか。「私はシロイヌナズナを使った研究により、陸上植物にだけ、葉緑体の外膜を貫通するPDVというタンパク質があることを発見しました。PDVは、内膜を貫通するタンパク質ARC6と結合して、外側のダイナミンと内側のFtsZのリングをつなぐ部品でした」（2ページの図）

## ■ PDVが葉緑体の分裂速度を調整していた

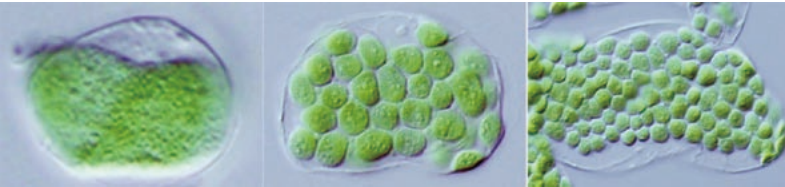
2006年、宮城島独立主幹研究員は理研に研究室を立ち上げた。「藻類だけではなく、陸上植物でも分裂装置の構造が分かってきたので、いよいよ分裂の調節メカニズムの解明を進めることにしました。1個の細胞に葉緑体を1個持つ藻類では、細胞分裂に合わせて分裂装置をつくって葉緑体を分裂させ、それが終わったら分裂装置を分解してしまうことが分かってきました」

では、陸上植物はどうやって葉緑体の分裂速度を変えることができるのか。「理研植物科学研究センターと共同研究を行い、シロイヌナズナのさまざまな遺伝子を過剰に発現させて、葉緑体の分裂速度の速い変異体を見つけました」。そして2009年、宮城島独立主幹研究員たちは、葉緑体の分裂速度を調節している因子を発見した。「葉緑体の分裂速度の速い変異体で過剰に発現している遺伝子を調べてみると、驚いたことにPDVをつくる遺伝子でした」

PDVの量を減少させると葉緑体の分裂は抑制され、逆に量を増やすと分裂が促進された（図2）。「私の発見した



PDVが存在しない細胞      正常な細胞      PDVの量が多い細胞



**図2 PDVの量を変えたときの葉緑体の様子**

PDVが存在しない細胞では、巨大な葉緑体が1個だけ観察された(左)。逆にPDVの量が多い細胞では、正常な細胞(中)に比べて葉緑体の数が倍となり、小さな葉緑体がたくさん見られた(右)。

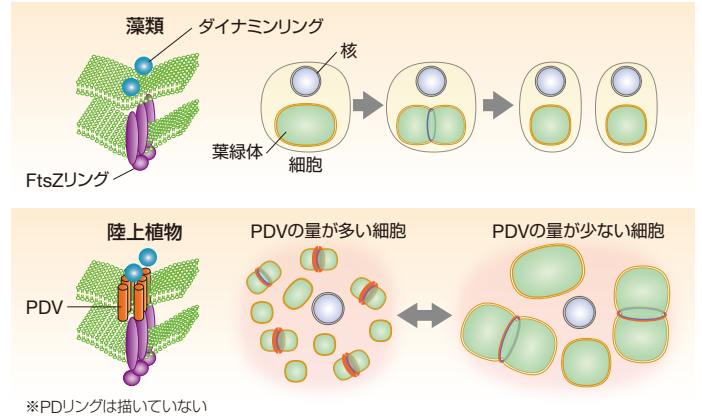
分裂装置の部品 (PDV) 自体が、分裂速度を調節する因子だったのです。PDVの量は、成長や細胞分化にかかわるサイトカニンという植物ホルモンによって制御されていることが分かりました」

陸上植物の葉緑体は、PDVがなくてもゆっくりと分裂はするが、PDVがあるとすぐに分裂する。「FtsZやダイナミンのリングなどPDV以外の分裂装置の部品は、ほとんどの葉緑体に常備されていることが分かりました。PDVがない状態でもゆっくりと分裂できます。そこにPDVが供給されると、それらのリングがつながれ、協調して素早く葉緑体を分裂させると考えられます(図3)。PDVは、藻類から陸上植物への進化で最初に分岐したコケ類でも見つかりました」

植物が陸上に進出したのは約5億年前のことだ。そのころPDVが生み出され、葉緑体の分裂スピードを調節できるようになったことが、陸上進出を可能にした大きな要因の一つだと考えられる。「水中に比べて陸上は、乾燥していたり有害な紫外線が直接降り注いでいたり、とても厳しい環境です。その環境に適応するには、さまざまな種類の細胞に分化し、細胞ごとに葉緑体の分裂速度を調節して、葉緑体の数や大きさを変化させる必要があったでしょう。例えば、光が弱いときには葉緑体が細胞表面に並び、光が強いときには光から逃れるように細胞側面へ移動する現象が知られています。細胞1個に大きな葉緑体が1個の藻類では、そのような環境適応ができません」

## ■ 細胞内共生の共通原理を探る

細胞内共生による進化は、現在でもさまざまな生物で進行している。宮城島独立主幹研究ユニットの中鉢 淳 基幹研究所研究員は、アブラムシと細菌の共生関係を研究している。アブラムシは細菌を共生させるために、菌細胞という特別な細胞を持つ。そして菌細胞内に1億年前からブフネラという細菌を共生させ、親から子へと受け渡してきた。アブラムシはブフネラが合成する必須アミノ酸やビタミンなどの栄養分がないと繁殖できない。中鉢 基幹研究所研究員たちは2009年、アブラムシがかつて共生させていた別の細菌から取り込んだ遺伝子を菌細胞で発現させ、ブフネラの生存に役立っていることを発見した。



※PDリングは描いていない

**図3 藻類と陸上植物の葉緑体分裂メカニズムの違い**

藻類にはPDVがなく、細胞の分裂に合わせて葉緑体も分裂する(上)。一方、陸上植物では、PDVの量が多い細胞ではたくさんの葉緑体が分裂し、逆にPDVの量が少ない細胞では分裂する葉緑体の数が少ない(下)。

さらに2010年、国際共同研究によりアブラムシのゲノム(全遺伝情報)の解読に成功。アブラムシは共生細菌から10種類以上の遺伝子を獲得し、その多くを菌細胞で発現させていることを明らかにした。アブラムシは共生細菌の遺伝子を取り込みながら、複雑な進化を遂げてきたのだ。

「共生細菌の遺伝子を取り込み利用するには、長い時間がかかると考えられます。ただし、遺伝子の移動がなくても、細胞内共生により二つの生物が同調して活動することは可能です。例えば、ミドリゾウリムシは、藻類の一種であるクロレラを体内に数百個共生させ、その活動に同調して細胞分裂します」

このような同調化はどのようにして可能になるのか。「クロレラを持たないゾウリムシは、自分のリズムに合わせて光のある場所へ集まる集光行動や生殖行動(接合)をします。一方、クロレラを持つミドリゾウリムシは、クロレラの光合成活性の増減に合わせてそれらの行動をします。つまり取り込んだ生物の代謝を、宿主の生物が感知して同調するのです。それが細胞内共生を維持する原理かもしれません」

宮城島独立主幹研究員は、葉緑体の光合成が植物細胞の分裂周期に与える影響を調べ始めている。「細胞内共生は、取り込んだ生物を宿主の生物がコントロールするという一方通行の関係ではありません。取り込まれた生物の活動が宿主の生物にどのような影響を与えているのか、という逆の視点からの研究も必要です。今後、ミトコンドリアや葉緑体以外にも研究対象を広げ、細胞内共生に共通する原理を解明し、生物の進化の理解を深めていきたいと思います」

(取材・執筆: 立山 晃/フォトンクリエイト)

## 関連情報

- 2010年2月23日プレスリリース  
「世界的な農業害虫“アブラムシ”のゲノム解読に成功」
- 2009年7月1日プレスリリース  
「植物の葉緑体の数と大きさを調節する仕組みを解明」