

藻類 Q&A

葉緑体の2重膜の起源については、共生者（藍藻）の細胞膜と宿主の食胞膜に由来するものと思っていたのですが、最近、2重膜は共生者の細胞膜と外膜に由来するという説も耳にするようになりました。どちらが本当なのでしょうか？（北大生 S.S.）

葉緑体包膜の起源

葉緑体が無色の真核細胞に共生した藍藻に由来することは、現在では疑う余地のない事実として受け入れられています。しかし葉緑体の構成要素の全てが藍藻に由来するのでしょうか、それとも一部は宿主細胞に由来するのでしょうか？どのようにして共生者である藍藻が一個のオルガネラ（葉緑体）としてホストの細胞に統合されたかは、細胞の共生進化を理解する上で非常に重要なテーマの一つだといえます。

緑色植物や紅藻類などの葉緑体は二重の包膜に囲まれています。この2枚の包膜の由来については、藍藻を含むグラム陰性菌の細胞が2枚の包膜（細胞膜と外膜）を持つことが知られるようになって以来（Stanier and Cohen-Bazire 1977）、長い間論争が続いておりはっきりとした結論が出ていませんでした。なぜなら、宿主細胞による捕食を前提とした共生説に従うと葉緑体の包膜が3枚必要になり（藍藻の2枚の膜とホストの食胞膜）、膜の消失を仮定しなければならないのです。ではどの膜が消失したのでしょうか？これについて主に2つの説が提出されてきました。1つは、葉緑体包膜の内膜は藍藻の細胞膜に、外膜は宿主細胞の食胞膜に由来し、消失したのは藍藻の外膜であるというものです（Whatley and Whatley 1981）。葉緑体の外膜に真核タイプの脂質であるフォスファチジルコリンが存在するというデータ（Douce and Joyard 1990）はこれを支持しています。一方で、陸上植物の葉緑体包膜の脂質組成は内外膜共に概して原核生物の膜に近いことから、消失したのはホストの食胞膜であるという説も提出されました（Joyard *et al.* 1991）。最近の後者の説を支持する研究者が多くなってきましたが決定的な証拠がなく、多くの場合、膜の由来について曖昧なまま葉緑体の共生進化が説明されているのが現状です。

しかしながら最近、ドイツとアメリカの2つのグループ（Bölter *et al.* 1998 と Reumann *et al.* 1999）が独立に相次いで、葉緑体外膜の起源に関して決定的な証拠を提供する論文を発表しました。よく知られているように、高等植物の葉緑体外膜には核コードの葉緑体

タンパクを細胞質から葉緑体へ取り込むためのタンパク複合体が存在します。その中でタンパク輸送の中心的役割を果たす Toc 75 というタンパク質の一次構造が、シアノバクテリア（*Synechocystis* PCC6803）のゲノムに存在する機能のわかっていない ORF（slr1227）の産物とよく似ていることが指摘されていました（Heins *et al.* 1998）。両グループはそれぞれイムノゴールド法（Bölter *et al.* 1998）およびシアノバクテリア膜の分画（Bölter *et al.* 1998, Reumann *et al.* 1999）によって、このタンパク質がシアノバクテリアの外膜に局在することを明らかにしました。つまり、葉緑体外膜にあるタンパク質と構造のよく似たタンパク質が藍藻の外膜に存在していたのです。そうするとこの藍藻のタンパク質（SynToc75 と命名された）と葉緑体の Toc75 が機能的にも相同であるかどうかが問題となります。Bölter *et al.* (1998) は、リボソーム（人工的に作成した脂質二重膜）に大腸菌で発現させた SynToc75 を埋め込み電気生理学的な性質を調べ、Toc75 と同様に SynToc75 もポリアミンやペプチドを通過させることのできるチャンネルとしての性質をもつことを明らかにしました。また、Reumann *et al.* (1999) は、膨大なデータベースサーチによって、SynToc75 がグラム陰性細菌の外膜に存在する毒性因子の分泌に働く特定のチャンネルタンパクの一群に属し、C-末領域に共通のモチーフを持つことを示しました。つまり、SynToc75 は構造的にも機能的にも葉緑体の Toc75 と非常によく似ていることが示されたわけです。この発見は、葉緑体外膜の藍藻由来説を強力に支持しており、両グループは、葉緑体の Toc75 は藍藻の外膜で分泌チャンネルとして働いていた SynToc75 が、共生の後葉緑体へのタンパク質の取り込みに関わるようになったものである可能性が高いと結論しています。

さてこれが本当だとしても、分泌と取り込みでは輸送の方向が逆になってしまいます。どのようにしてこの輸送方向の逆転が起こったのでしょうか？これに関して Reumann *et al.* (1999) は興味深い考察をおこなっています。葉緑体の Toc75 の遺伝子は核にコードされています、したがってこのタンパク質は細胞質で合成さ

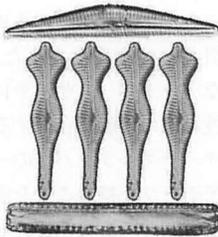
れて葉緑体の外膜に挿入されることになるので、シアノバクテリアのゲノムから発現して内側から外膜に挿入される SynToc75 とはタンパク質の向きが膜の中で逆になっている可能性があるのではあるというのです。もしそうだとすると、この遺伝子が共生者から核へ移行したことが分泌チャンネルの向きの逆転を引き起こし、それによって細胞質から葉緑体へのタンパク質の輸送が可能になり、それが他の様々な葉緑体タンパク質遺伝子の核への移行を可能にしたと考えることができます。こう考えると Toc75 遺伝子の核への移行が、一次共生において共生者が葉緑体として宿主細胞に統合されるための最も重要なイベントの一つであったと言えるかもしれません。

参考文献

- Stanier, R. Y. & Cohen-Bazire, G. (1977) *Annu. Rev. Microbiol.* 31:225-274
- Whatley, J. & Whatley, F. R. (1981) *New Phytol.* 87:233-247
- Douce, R. & Joyard, J. (1990) *Annu. Rev. Cell Biol.* 6:173-216
- Joyard, J., Block, M. A. & Douce, R. (1991) *Eur. J. Biochem.* 199:489-509
- Bölter, B., Soll, J., Schulz, A., Hinnah, S. & Wagner, R. (1998) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:15831-15836
- Reumann, S., Davila-Aponte, J. & Keegstra, K. (1999) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96:784-789
- Heins, L., Collinson, I. & Soll, J. (1998) *Trends Plant Sci.* 3:56-61
- 石田健一郎 (ブリティッシュコロロンビア大学)



学会・シンポジウム情報



第16回 国際珪藻シンポジウム 16th International Diatom Symposium

第16回国際珪藻シンポジウムが2000年8月25日～9月1日にギリシャで開催されます。8月25日～27日までをアテネ市内で基調講演と口頭発表が、また27日午後からは会場を船上に移し、エーゲ海の島々を巡りながら、エクスカージョンを兼ねてポスター発表・討論をおこないます。珪藻に関わるさまざまな研究発表(系統分類学、形態学、生態学、生理学、生化学、生活環、生物指標、古生態学、古環境学、生層序学、培養、藻類毒など)を募集しています。1stサーキュラーは以下のWWWアドレスで見ることができます。また、そこから予備登録することもできます。予備登録者全員に2ndサーキュラーが送付されることになっています。

問い合わせは下記のAthena Economou-Amilli博士、もしくは真山茂樹(e-mail: mayama@u-gakugei.ac.jp, tel. 042-329-7524)まで。

<http://www.uoa.gr/IDS2000>

Dr. Athena Economou-Amilli
Department of Ecology and Systematics
Faculty of Biology, University of Athens
Panepistimiopolis, Athens 15784, Hellas (Greece)
Fax: +30-1-7243325 Email: aamilli@cc.uoa.gr