

細胞内共生 — その論理と実態

石川 統

エンドウヒゲナガアブラムシは体長約 3 mm でソラマメ師管液を栄養源としている。そのため有機窒素源であるアミノ酸の組成も極端にバランスを欠いている。しかしながら、非常に旺盛な繁殖力を持っており、親の腹部では絶えず胚が成長していて、その胚の中でもまた次の胚が成長するというような入れ子構造を見せている。アブラムシは脂肪体中に細胞内共生体 (symbiont) を含む菌細胞 (bacteriocyte) を持っている。一つの菌細胞には最大 20 万匹程度という高密度で共生微生物が生存している。この共生体は発生のごく初期に親から感染して引き継がれるので、約 1 万年以上に渡り細胞内に住み続けている。

共生体は細胞内にいる時と自由生活時では合成するタンパク質が異なる。菌細胞内では共生体はシンビオニンと呼ばれているタンパク質以外はほとんど作らず、これは大腸菌の GroEL タンパク質と極めて相同性の高い分子量 63 K のモノポリマーであることがわかっている。このことからシンビオニンは分子シャペロン (分子シャペロンとは他のタンパク質に正しい機能的な高次構造をとらせる役目をするタンパク質のことである。) の役目を果たすシャペロニンと総称されるものの一つであり熱ショックタンパク質であることが推定できる。(このことは、他の実験からも証明されている。) 実際、共生微生物は自由生活時には様々な種類のタンパク質を合成するがシンビオニンはあまり作らず、熱ストレスをかけてやると選択的にシンビオニンを作るようになる。以上のことから、共生体は菌細胞内ではどのようなものかはわからないがなんらかのストレスを受けている状態にあることが想定できる。

大腸菌の GroEL 遺伝子は GroES 遺伝子と 2 つでオペロンを構成しており、GroEL タンパク質も GroES タンパク質と協同することによりシャペロン活性を発揮することができる。共生体におけるシンビオニンについても同様で、SymS 遺伝子と SymL 遺伝子がオペロンをなし協同してシャペロン活性を示す。しかしながら SymS タンパク質の合成量は SymL タンパク質に比べて極端に少なく、実際には SymL タンパク質のみが選択的に合成される傾向にあり、これは自由生活細菌と細胞内共生体では遺伝子の発現が異なっており共生体が細胞小器官への進化の過程にあると考えることもできる。(細胞小器官では GroEL 遺伝子に相当するものしか存在しない。) このことはアブラムシの 2 次共生体について同じことを調べてみると、より確信が持てる。2 次共生体は 1 次共生体よりも共生の歴史が浅いので上記のような共生進化が事実だとすれば 2 次共生体の SymS タンパク質合成量は 1 次共生体のものより多いはずである。そこで GroES タンパク質の抗体と GroEL タンパク質の抗体を使って両者

の各タンパク質合成量について調べたところ、GroEL タンパク質については合成量に違いはなかったが GroES タンパク質では 2 次共生体はたくさん合成しているが 1 次共生体ではほとんど合成していないことが確かめられた。以上のことから、細胞内共生の歴史が長ければ長いほど GroES タンパク質の発現が抑えられ、細胞小器官（GroES 遺伝子がもはや存在しない。）に至ると解釈できるだろう。

次に GroEL 遺伝子 GroES 遺伝子と SymL 遺伝子 SymS 遺伝子の塩基配列を比較してみる。大腸菌と細胞内共生体の遺伝子の相似度は、塩基配列で 75 % アミノ酸配列に読み替えたレベルで約 85 % に達し非常に近縁であることを示している。ところが一方で、共生体ではアデニン（A）とチミン（T）が大腸菌よりも異常に多いこともわかる。この差は大腸菌の遺伝子から共生微生物の遺伝子に置換により変化するとすると、その 90 % 以上が A と T が増加する方向に変化するということになる。このことから共生体のゲノムの受ける塩基置換はランダムではなく明らかに A/T プレッシャーを受けていると言える。同じことを大腸菌と他のバクテリア（近縁度が共生体と同程度であるもの）について調べたところ、A、D、C、G の変化率はほぼ一定で A/T プレッシャーは受けていない。つまり、A/T プレッシャーは共生によって引き起こされたものであり、その原因は細胞内環境にあるはずである。このような偏ったゲノムは不安定であると思われるので、今後は DNA が切断されやすくなり、徐々に共生体は遺伝子を失って細胞小器官へと進化していくと思われる。