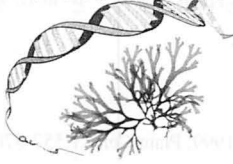


藻類学最前線



石田健一郎：二次共生由来の葉緑体へのタンパク質輸送機構—ユーグレナの場合—

真核光合成生物の葉緑体タンパク質のほとんどは、遺伝子が核ゲノムにコードされている。これらのタンパク質は細胞質で合成された後、他のタンパク質と混同されることなく正しく葉緑体まで運ばれ、細胞質とストロマを仕切る葉緑体包膜を通り抜けて葉緑体の中に移送されなければならない。葉緑体包膜が2枚の高等植物では、核コードの葉緑体タンパク質の前駆体は、細胞質に浮遊するリボソームで合成される。この前駆体はN-末端にストロマ輸送シグナル(transit peptide)と呼ばれる余分な配列(いわば葉緑体行の切符)を持っており、これが葉緑体包膜に存在する輸送装置(translocon)に結合することによってタンパク質が葉緑体内に移送される⁽¹⁾。同じく葉緑体包膜が2枚の、緑藻⁽²⁾、紅藻⁽³⁾、灰色藻⁽⁴⁾などでも似たようなメカニズムで葉緑体へのタンパク質の取り込みが行われることが示唆されており、いわゆる一次共生⁽⁵⁾で葉緑体を獲得したグループは全て類似の機構を持っていると言えそうである。

一方、二次共生⁽⁵⁾で葉緑体を獲得した藻群の葉緑体は、真核生物由来であり、3枚以上の包膜を持つ点で一次共生由来のものとは大きく異なっている。したがって二次共生由来の藻類では、核コード葉緑体タンパクが葉緑体内に運ばれるためには、もともと存在する2枚の葉緑体包膜に加えて二次共生によって付加された膜も通過しなければならない。ではどのようなメカニズムでそれらの膜をタンパク質は通過するのだろうか?これは、二次共生においてホストとなった細胞が、どのようにして共生した真核細胞を葉緑体として飼いならすことができたかをより深く理解することにもつながる興味深い問題である。

二次共生由来の藻類における葉緑体へのタンパク質輸送に関する研究はユーグレナで最も進んでいる。

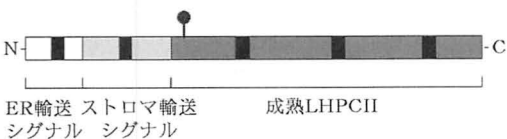


図1 LHCPII 前駆体の構造 黒塗：親水性領域 ●：糖類付加シグナル

ユーグレナの葉緑体は、緑色藻が起源だと考えられ、3枚の包膜に囲まれている。このうち内側の2枚は共生した緑色藻の葉緑体包膜に由来すると考えられるので、残る最外膜をタンパク質がどうやって通過するかが一つの大きな関心事である。ユーグレナの核コード葉緑体タンパク前駆体は、ストロマ輸送シグナルに加えてER輸送シグナルと呼ばれる別の輸送シグナル(小胞体行の切符)も持っており(図1)、小胞体で合成された後、ゴルジ体を經由して葉緑体に輸送されることがすでに明かにされていた^(6,7,8)。通常、ER輸送シグナルを持つタンパク質は、粗面小胞体上のリボソームで合成されると同時に小胞体内腔に移送されるか、膜タンパクとして折り畳まれた状態で小胞体膜に埋め込まれて、小胞輸送によって行き先まで運ばれる。しかし昨年、Sulli *et al.* (1999)によって、ユーグレナの核コード葉緑体タンパクの一つであるLHCPII (Light Harvesting Chlorophyll a/b binding Protein II)の前駆体は小胞体上で合成される際に小胞体内腔の中に移送されず、一部のみが小胞体膜(後にゴルジ輸送小胞膜)に埋め込まれた状態で葉緑体まで輸送されるらしいことが発表された⁽⁹⁾。著者らは、ユーグレナLHCPIIの成熟タンパクのN-末端付近に、小胞体内腔での糖鎖付加サイト(N-linked glycosylation site)と同様の配列が存在すること(図1)に注目し、そこに糖鎖が付加されるかどうかを、市販のマイクロソーム(哺乳類細胞から精製された粗面小胞体膜)を用いて試験管内で調べた。その結果、ER輸送シグナルの除去は起こるが糖鎖付加は起こらず、この糖鎖付加サイトの前で前駆体

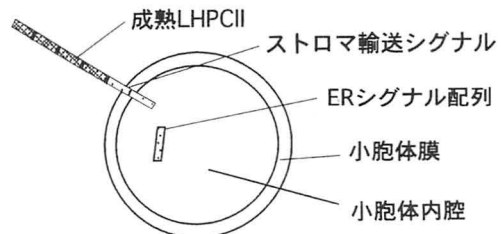


図2 小胞体上で合成された後のLHCPII前駆体の様子

の膜の通過が止まることを突き止めた。さらに、この糖鎖付加シグナルをストロマ輸送シグナルのN-末端付近に人工的に導入した前駆体では糖鎖付加が起こる事から、ストロマ輸送シグナルの少なくとも一部は膜を通過して小胞体内腔に達することが明かとなった。これらの結果は、この前駆体のストロマ輸送シグナルにある粗水性領域が小胞体膜に埋め込まれており、それよりC-末端側は小胞体の外に露出した状態にあることを示唆している(図2)。つまり、この前駆体は頭だけを膜に突っ込んだ状態で小胞体内腔への輸送がストップし、タンパク質の本体は細胞質側に残されたままゴルジ体を経て葉緑体へ輸送されると考えられるのである。

これらの実験は哺乳類のマイクロソームを使って行われたものであり、実際にユーグレナの細胞内で同様のことが起こっているかはわからない。しかし、もしこれがユーグレナでの一般的な葉緑体タンパクの輸送方法だとしたらその意味は何であろうか。もしかしたら葉緑体タンパクと他の分泌タンパクとの混同を防ぐためにユーグレナが編み出した離れ業と言えるかもしれない。あるいは残り2枚の包膜と協調してタンパク質を葉緑体内に輸送するメカニズム⁽⁸⁾が発達した結果であろうか。今後の研究の進展が待ち遠しいところである。

ゴルジ体を介してタンパク質を葉緑体に輸送するのがはっきりと示されているのは、今のところユーグレナだけであるが、二次共生の過程で宿主細胞にすでに存在していたタンパク輸送機構を巧みに利用して、葉緑体を維持してきたことがうかがわれる。一次共生

の過程においては、共生者であるシアノバクテリアに存在したタンパク輸送機構が利用されたこと^(10, 11)を考えると、対照的で興味深い。

引用文献

- (1) Keegstra, K. and Cline, K. 1999. *Plant Cell* 11:557-570.
- (2) Howe, G. and Merchant, S. 1993. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A* 90:1862-1866.
- (3) Apt, K. E., Hoffmann, N. E. and Grossman, A. R. 1993. *J. Biol. Chem.* 268:16208-16215.
- (4) Jakowitsh, J., Neumann-Spallart, C., Ma, Y., Steiner, J., Schenk H. E. A., Bohnert, H. J. and Löffelhardt, W. 1996. *FEBS Lett.* 381:153-155.
- (5) 千原光雄(編)1999. 藻類の多様性と系統. 裳華房, 東京.
- (6) Osafune, T., Sumida, S., Schiff, J. A. and Hase, E. 1991. *Exp. Cell Res.* 193:320-330.
- (7) Kishore, R., Muchhal, M. S. and Schwartzbach, S. D. 1993. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A* 90:11845-11849.
- (8) Sulli, C. and Schwartzbach, S. D. 1995. *J. Biol. Chem.* 270:13084-13090.
- (9) Sulli, C., Fang, Z.-W., Muchhal, U. and Schwartzbach, S. D. 1999. *J. Biol. Chem.* 274:457-463.
- (10) Bölter, B., Soll, J., Schulz, A., Hinnah, S. and Wagner, R. 1998. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:15831-15836.
- (11) Reumann, S., Davila-Aponte, J. and Keegstra, K. 1999. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96:784-789.

(ブリティッシュ・コロンビア大学)