

## ミトコンドリアの多様性と進化

千葉 洋子

代表的な細胞小器官の一つであるミトコンドリアは、酸素を最終電子受容体（電子の受け皿）として有機物を酸化し、エネルギー通貨すなわちATPを産生するエネルギー産生工場として機能する。このミトコンドリアは、真核生物の祖先に細胞内共生した $\alpha$ -プロテオバクテリアに由来する。酸素を用いたエネルギー産生が可能な本細菌が共生したことで、真核生物は効率的なエネルギー産生能を獲得した。一方、共生細菌側はその機能の多くを失い、残ったエネルギー産生などに関与するタンパク質遺伝子のほとんどを宿主の核ゲノムに移行させた。これにより本共生細菌は生物としての独立性を失い、細胞小器官となった。

さて、現存する真核生物の一部は、宿主の腸管や深海などの低～無酸素環境に生息している。このような酸素を必要としない真核生物に、ミトコンドリアは存在するのだろうか？結論から言うと、存在すると考えられている。ただし、その形状や性質はかなり変化している。図1に示すように、 $\alpha$ -プロテオバクテリア由来細胞小器官は機能に基づき5つに分類される<sup>1)</sup>。ATPを産生する分類1-4の中で、酸素を必要とする典型的なミトコンドリア（Canonical (or aerobic) mitochondria）は1に分類される。これに電子伝達系を有する分類2, 3を含めた分類1-3は（広義の）ミトコンドリアと呼ばれる。これに対し、最終電子受容体に $H^+$ を用いるために $H_2$ を生成する分類3, 4はハイドロジェノソームと呼ばれる。そして、そもそもATPを産生しない分類5はマイトソームと呼ばれる。なお、分類4, 5は独自のDNAを完全に失っている。

また、ハイドロジェノソームおよびマイトソームは mitochondrion-related（もしくはmitochondrial remnant）organelle（MRO）とも呼ばれる。MROがミトコンドリア由来であるといわれる所以については、Rogerらの解説<sup>2)</sup>および引用文献1などをご参照いただきたい。

ところで、ATP産生能を失ったマイトソームは何をしているのだろうか？寄生性原虫の一種である *Giardia intestinalis*（ランブル鞭毛虫）のマイトソームは、鉄-硫黄クラスターを合成する酵素を有する<sup>3)</sup>。本酵素は分類1のミトコンドリアにも存在することから、*G. intestinalis*のマイトソームはATP産生能を失いつつも鉄-硫黄クラスター合成能を「残した」と考えられる。その理由は定かではないが、非常に酸素に弱い本酵素をオルガネラ膜で包むことにより、酸化ストレスから守っているという説がある<sup>4)</sup>。一方で、寄生性原虫 *Entamoeba histolytica*（赤痢アメーバ）のマイトソームは *G. intestinalis* とのそれとは独立にMRO化しており、その主な機能は硫酸の活性化である<sup>5)</sup>（興味深いことに、真核生物の系統群の中で、ミトコンドリアのMRO化は独立して複数回起きている<sup>1)</sup>）。硫酸活性化能はごく限られた例外を除き、ミトコンドリアやMROには存在しない。他生物では細胞質もしくは葉緑体に存在する硫酸活性化能がなぜ *E. histolytica* のマイトソームに局在するのか、その理由は未解明である。

酸素を用いたATP産生能や独自のDNAを欠くMROは、「退化型」ミトコンドリアであるといわれる一方で、これらには分類1のミトコンドリアにはない機能も存在する。したがってMROは、それを取り巻く外部環境の変化（たとえば宿主生物の低～無酸素環境への適応）に対応して機能を変化させた、 $\alpha$ -プロテオバクテリア由来細胞小器官の多様性の一つともいえる。すなわち、ミトコンドリアだけでなくMROの機能と進化の原動力を理解することは、生物の共生、そしてその究極の形ともいえる細胞小器官化というイベントを理解する上で欠かせない。

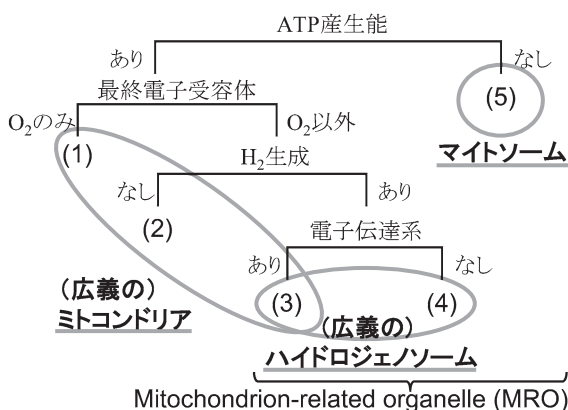


図1. 機能に基づく $\alpha$ -プロテオバクテリア由来細胞小器官の分類。引用文献1に基づく分類を示す。括弧内の数字は本文中の分類番号を示す。なお、狭義のハイドロジェノソームは分類4のみを意味する。

- 1) Müller, M. et al.: *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, **76**, 444 (2012).
- 2) Roger, A. J. and Silberman, J. D.: *Nature*, **418**, 827 (2002).
- 3) Tovar, J. et al.: *Nature*, **426**, 172 (2003).
- 4) Henze, K. and Martin, W.: *Nature*, **426**, 127 (2003).
- 5) Mi-ichi, F. et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **107**, 21731 (2009).