

創発セミナー第1回報告（前半）

「原形質流動」というシンプルな好奇心が、地球環境まで役立つ研究・開発につながる

早稲田大学 教育・総合科学学術院 准教授 富永基樹氏

先ごろ神田の学士会館において、大隅基礎科学創成財団「第一回創発セミナー」が開催された。第一回目の創発セミナーでは、早稲田大学の富永基樹氏と、財団理事長の大隅良典氏が講演を行った【写真1】。セミナー開催にあたって、同財団理事の谷川史郎氏が挨拶に立った【写真2】。同氏は「財団理事長の大隅先生には、疎遠になった基礎科学者と企業との間で、新たな関係をつくりたいという課題意識があります。このセミナーは“小さな気づきからブレークスルーへ”というサブタイトルを掲げていますが、いま基礎生物の世界で何が起きているのかということ、また基礎生物学者が一体どんなモノの見方をするのかということについて、肌で感じてもらえればと考えています」と、本セミナーの目的について語った。



【写真1】 学士会館で開催された大隅基礎科学創成財団「第一回創発セミナー」の様相



【写真2】 大隅基礎科学創成財団 理事 谷川史郎氏

植物ミオシン XI の分子レベルでの研究から、原形質流動の謎を解き明かす

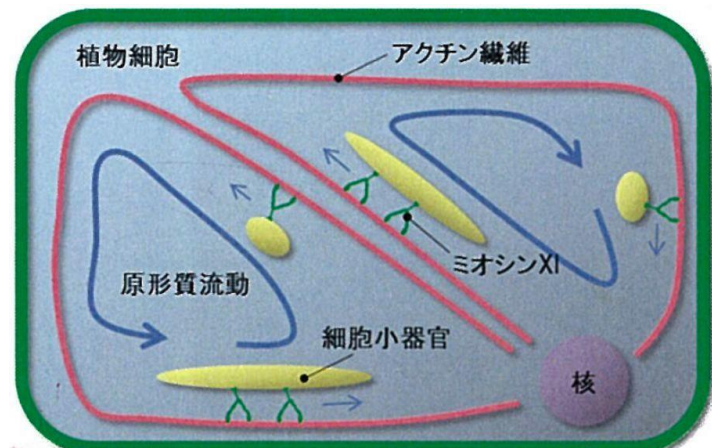
続いて、早稲田大学 教育・総合科学学術院 准教授 富永基樹氏【写真3】が、『動かない植物の原形質流動の謎』をテーマに最初の講演を行った。

長年にわたり、植物の研究に身を投じてきた同氏は、「植物は大地に一度でも根を張ると動

けません。そのため、植物はソーラーパネルである葉を展開し、光合成で太陽光を化学エネルギーに変化させ、さらに子孫を残すための花器官（種子植物の花を形成する器官）にエネルギーを送る装置と見なせます。根ざした環境下で展開する植物は、周囲環境に見合ったサイズや形に成長する仕組みがあり、自ら移動できる動物とは異なる独特の生命システムを発達させてきました」と、動物と植物の相違点について説明した。

しかし、一見すると動かないように見える植物でも、その細胞内では「原形質流動」と呼ばれる活動が行われている。この現象は藻類から高等植物まで、あらゆる植物に見られ、植物にとって必要不可欠で基本的な細胞内輸送システムと考えられている。原形質流動は、イタリアで 200 年前に発見されたものだが、その役割については明らかではなかった。富永氏は、その本質的な役割を解明したのだ。

【写真 3】早稲田大学 教育・総合科学学術院 准教授富永基樹氏



【写真 4】植物細胞内の原形質流動の模式図

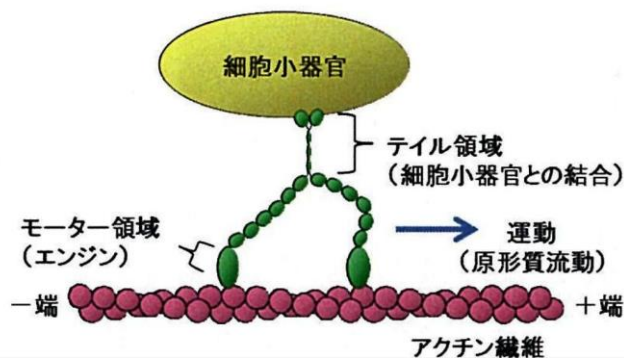
植物の細胞内は【写真 4】のように、繊維状たんぱく質のアクチン繊維（細胞骨格）が張り巡らされている。細胞小器官に結合したモーターたんぱく質（植物ミオシン XI）が、アクチン繊維上で方向性を持って滑り運動することで、原形質流動が発生していることが知られている。

動物ミオシン II の力発生は、筋肉の収縮に使われているが、昔から様々な分子レベルでの解析が行われてきた。しかし、植物ミオシン XI の分子レベルでの研究については、ほとんど進んでいなかったようだ。

「そこで、まずタバコ培養細胞を大量に液体培養し、すり潰して精製することで、活性を持った植物ミオシン XI を得ることができました。それを使って、従来まで着手してこなかった分子レベルの解析を行いました。その結果、植物ミオシン XI は 2 つのモータードメイン（エンジン）と、それぞれに 6 つの軽鎖を持つ長いネック領域、また底部に細胞小器官と結合する球状尾部を持ち、動物ミオシン V とよく似た形をしていることが初めて判明しました」（富永氏）【写真 5】。

また同氏は、植物ミオシン XI が具体的にどのように駆動しているのかという点も調べた。ビーズに 1 分子のミオシン XI を結合させると、ガラス表面に固定したアクチン繊維上で連続運動する。このビーズを光ピンセットで捉え、ミオシン XI の単一分子の運動を測定したという。

「これにより植物ミオシン XI は、2 つのモータードメインを交互に結合・解離させ、あたかも人が歩くように移動できることが分かりました。35nm の歩幅、7 $\mu\text{m/s}$ の高速型モーターで、1 秒間に 100 歩ほど歩けます。この運動は、モータードメインにおける高い ATP（生体エネルギー）分解活性に依存しており、同タイプの動物ミオシン V よりも 10 倍以上の速度を発生しています。植物ミオシン XI は、少数分子での高速輸送に適したモーターでした」（富永氏）【写真 6】。



	速度 ($\mu\text{m/sec}$)	ATPase ($\text{P}_i/\text{head/sec}$)	力 (pN)	歩幅 (nm)	連続運動能 (processivity)
ミオシン XI (高等植物)	7	80	0.5	35	○
ミオシン V (動物、神経)	0.4	3~15	3	36	○
ミオシン II (動物、骨格筋)	5	15	5	-	×

【写真 5】 植物ミオシン XI の分子レベルでの構造と、原形質流動の発生メカニズム

【写真 6】 ミオシンの性能比較。ミオシン XI は、ミオシン V より 1 ケタ速い 7 $\mu\text{m/s}$ で連続運動する

原形質流動が植物サイズを規定する重要因子であることを突き止める

次に富永氏が挑んだのが、原形質流動の本質的な役割の解明だった。陸上植物は4億~5億年前に、緑色植物の一種である「車軸藻（ジャジクモ）類」の上陸から誕生した。つまり現在の陸上植物は、この車軸藻類をルーツとする単系統の生物群が進化して多様化したものだ。

「この先祖となる淡水産藻類シャジクモの節間細胞は、10 cm以上に大きく成長し、原形質流動は高等植物の10倍以上になります。駆動力となるシャジクモミオシン XI は、“生物界最速のモーター”として知られています。これにより動物よりも大きく成長する植物細胞には、速い原形質流動が必要なのではないということが想像できます」（富永氏）。

たとえば、モデル高等植物シロイヌナズナを、緑色蛍光たんぱく質 GFP を導入して表皮細胞をレーザー顕微鏡で観察すると、高等植物でも細胞が大きく軌道が複雑なため、ミオシン XI による能動的な物質輸送が非常に重要なことが理解できる。逆に、今度はミオシン XI 遺伝子をノックアウトする（つぶす）と、シロイヌナズナの成長が抑制されてしまう。

「これにより、原形質流動が植物の成長に重要なシステムであることが予想されます。ただし、従来のように遺伝子をつぶしたり、見るだけの手法では、分子と個体レベルの関係が分かった気にはなれませんでした。そこで腑に落ちるような新しいアプローチを考えました」（富永氏）。

ここで高等植物ミオシン XI の運動速度を“クルマ”の速度と仮定すると、動物ミオシン V の運動速度は“人”が歩く程度であり、生物界最速のシャジクモミオシン XI は“ジェット機”に相当するスピードになる。

「各速度に相当な違いがあることから、ミオシン固有の速度は細胞内の輸送機能に応じて最適化されているものと考えられます。そこでミオシンの速度を規定するモータードメインに人工的な速度改変を施し、高速化あるいは低速化することで、原形質流動や植物の成長に与える影響を解析しました」（富永氏）。

具体的には、前出のシロイヌナズナのみオシン XI のボディに、10 倍速いシャジクモミオシン XI や、10 倍遅いヒトミオシン V のモータードメインを分子生物学的に置換することで、

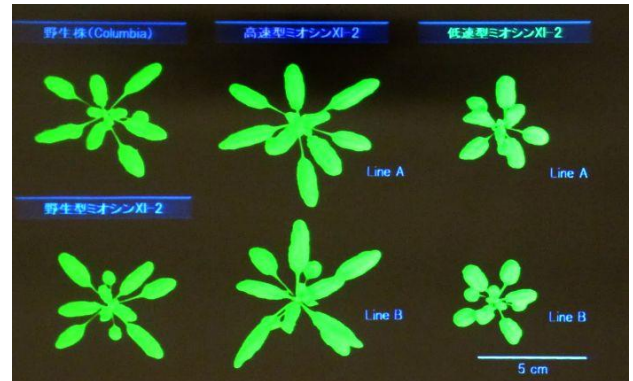
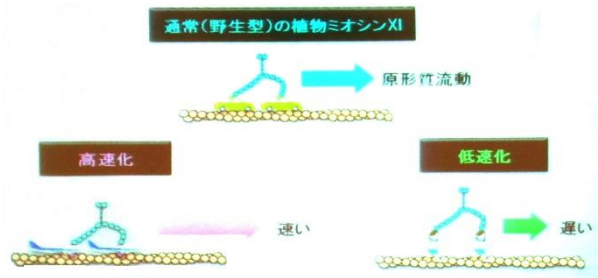
人工的な速度改変型キメラミオシン XI-2 の開発を行った【写真 7】。次に、この高速型および低速型ミオシン XI-2 の遺伝子を、それぞれシロイヌナズナに導入し、個体レベルでの変化を調べたという。

「興味深いことに、高速型ミオシン XI-2 を発現させた株は大型化し、一方の低速型ミオシン XI-2 では小型化することが明らかになりました。35 日の成長過程を見ると、葉の数に差はありませんが、葉のサイズが変化しています。細胞数は変化しないため、細胞サイズの増減が大型・小型化の要因であることが示されました」（富永氏）【写真 8】。

このときの原形質流動の速度は、野生株で $4\ \mu\text{m/s}$ 、ミオシン XI-2 をノックアウトすると $1\ \mu\text{m/s}$ に減速した。次にノックアウト株に外部から野生型ミオシン XI-2 の遺伝子を導入すると、原形質流動の速度が回復した。一方、低速型ミオシン XI-2 では、方向性をもった原形質流動が見られなくなった。最後に高速型ミオシン XI-2 の場合は、原形質流動の速度が 1.5~2 倍ほど速くなったという。

富永氏は、一連の研究成果のまとめとして「原形質流動の速度と植物サイズに比例的な相関が示されたことから、原形質流動が植物サイズを規定する重要因子であること」と、「細胞が大きく成長して軌道が複雑な植物では、単純拡散のみによる物質輸送に時間がかかるため、何らかの成長関連物質の細胞間輸送に、原形質流動の高速化がポジティブに寄与している可能性があること」を示唆した。

「シャジクモ類は、重力の影響が少ない水中で立ち上がるため、細胞が大きくなり、原形質流動速度の速いミオシン XI を獲得したと想像できます。一方、陸上の植物は重力を受けて立ち上がるため、細胞が小さくなり、結果的に原形質流動速度も遅くなりました。とはいえ、実験のように高速型ミオシン XI を導入すると、重力環境下でも植物が大型化するため、植物は本来のサイズより大きく育つポテンシャルを有しています。ただし原形質流動で、生育環境に適したサイズに規定されるものと考えられます」（富永氏）。



【写真 7】開発に成功した人工的な速度改變型キメラミオシン XI (高速型、および低速型)

【写真 8】速度改變型キメラミオシン XI の発現体。左が通常の野生株、中央が高速型ミオシン XI の発現体、右が低速型ミオシン XI の発現体

さまざまな植物やバイオマスの増産の基盤として期待される原形質流動の仕組み。将来的に地球温暖化の問題改善も目指す

本研究は、原形質流動の役割を解明し、バイオマス増産の基盤技術の応用面にもインパクトの高い成果として大きな話題になった。植物を大きくできるのだ。

「しかし、まだ原形質流動の全容がわかったわけではありません。シャジクモがミオシン XI を数種類しか持たないのに対し、シロイヌナズナには 13 種類もあります。おそらく陸上化に伴って、ミオシンの機能の多様性が起きたことが想像できます」(富永氏)。

ノックアウト解析によって、原形質流動の発生には、ミオシン XI-2 に加えて、B、I、K という 4 つのメンバーが関与していることが示唆された。これらが XI-2 と同じ作用があるかどうかを調べるために、ミオシン XI-K に対して同様の高速化を施して実験したという。

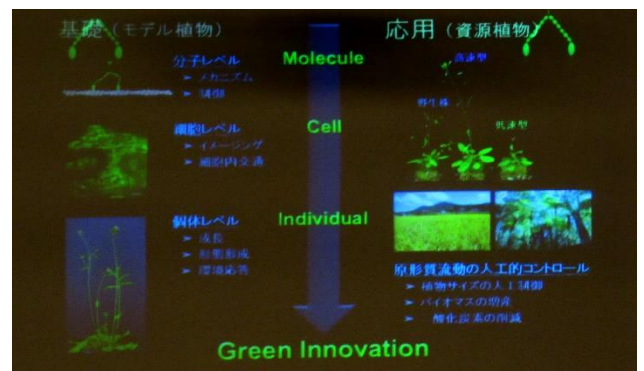
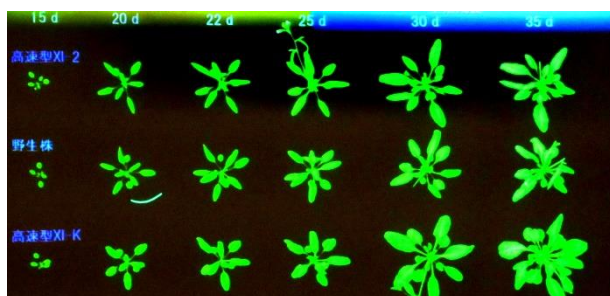
「高速型ミオシン XI-2 では初期成長から大型化が見られ、30 日前後で一定になりました。一方、高速型ミオシン XI-K は、初期成長ではあまり影響がなく、成長後期で葉の大型化が顕著になり、30 日後も葉の肥大化が見られました。双方とも大型化しますが、その効果が異なるのです。原形質流動は植物の恒常的な物質攪拌を行うのではなく、成長システムとし

て使い分けられているのでは？ という新しい疑問がわきました」【写真 9】。

たとえば植物を建築物に見立てると、シヨジクモの構造はシンプルであるため、1つの節間細胞は上下（1次元）の細胞間輸送を考えればよいことになる。しかし高等植物の構造は複雑であり、環境に応じた成長制御や形態形成が必要だ。そのため複数のミオシン XI を時間・空間的に使い分けることによって、地上における風や雨などの物理的刺激に対する環境応答を進化させたと想像しているようだ。

この原形質流動は、すべての植物の基本的な輸送システムであることから、さまざまな植物やバイオマスの増産基盤として期待できる。そこで現在、JST の先端的低炭素化技術開発「ALCA」(<https://www.jst.go.jp/alca/>)において、早稲田大学、千葉大学、日本たばこ産業のグループが協力し、植物バイオマス増産の基盤技術を確認すべく研究中だ。応用としては、単子葉モデル植物ブラキポディムの大型化も可能になった。

最後に富永氏は「単子葉モデルであるトウモロコシ、イネ、コムギといった資源植物への展開も期待できます。現在はバイオエタノールや、飼料として重要なトウモロコシの大型化を目指して研究を進めているところです。将来的には温室効果ガスによる地球温暖化の問題の改善に貢献したいと考えています」と抱負を語った【写真 10】。次回のレポート後編では、財団理事長の大隅良典氏による講演を中心にご報告する。



【写真 9】 ミオシン XI-K に対して高速化を施して実験。こちらでも大型化するが、成長過程の効果が異なっていた

【写真 10】 植物やバイオマスの増産基盤として期待がかかる原形質流動。将来的には資源植物の増産や地球温暖化の問題にも挑戦するという

(後半へ続く)