

生体機構の進化

中村 運 編



講談社サイエンティフィク

生体機構の進化

中村 運 編

講談社サイエンティフィク

編者紹介

中村 運

理学博士

1958年 京都大学大学院理学研究科修士課程修了

現 在 甲南大学理学部教授

主要著書：基礎生物学，細胞の起原と進化，その他

NDC467 266 p. 22cm

生体機構の進化 定価 3800円

1982 年 3 月 1 日 第 1 刷発行

編 者 中 村 運

発行者 三 木 章

発行所 株式会社 講 談 社

〒112 東京都文京区音羽 2-12-21

電話 (03) 945-1111 (大代表)

振替 東京 8-3930

印刷所 星野精版印刷株式会社

製本所 有限会社 文信社

落丁本・乱丁本は、講談社書籍製作部宛にお送りください。

送料小社負担にてお取替えます。

© Hakobu Nakamura 1982

Printed in Japan

編集 講談社サイエンティフィク

ISBN4-06-139447-9 (KS)

序 文

現存するすべての生物は、それぞれが歩んできた進化の過程の累積によって生まれた産物である。進化はある系統では非常に速いが、停滞した系統もあり、それらはいわゆる“生きた化石”と呼ばれている。これらの一つ一つを生物のしくみからみた場合、それは外形とか器官とか、あるいは細胞構造というような形態的な進化ばかりでなく、機能的な進化についても真実である。一方、単一の高分子のレベルでみた場合、その一次構造の進化は生物の形態的進化とは無関係に定速で進んでいる。

現在までに蓄積された知識の中で生物進化の具体的事実をどのような方向で整理し、まとめるのが最もよく全貌を浮び上げることができるか。新しい進化学の進め方は何か。1979年の夏これらの問題について、石本真（北海道大学）、長野敬（自治医科大学）、石田政弘（京都大学）、越田豊（大阪大学）の4氏とそれに私が加わって、講談社内で一日討論の機会をもった。その結果、「現存する生物体のしくみの中にどのような進化の跡がみられるか」という方向から知識を整理してみよう、ということになった。私はこの討論から生まれた基本計画にもとづいて、具体的な内容の設定やそれらの執筆者の選考を、前述の4氏と打ち合わせながらまとめあげ、1980年の夏ようやく各分担者に執筆に入っていた。

生物種の系統性やこのような生物進化をもたらした原因機構を探る系統分類学や古典進化学、また情報高分子物質の一次構造の系統変異を探る分子進化学についてはすでに多くの労作が世に出ている。しかし、“生体機構”について進化の過程を探ろうとする試みはまだなく、多分本書が最初であろうと思う。私は、この計画が実行できたことに非常に満足しているし、その成果としての本書の内容についても読者の方々に十分喜んでいただけるものと信じている。もちろん、本書の内容が当初の計画をすべて満たしたとは思わないし、多く

の不備は今後の研鑽によって埋めてゆかねばならないと考えている。

本書は、大学生から研究者までを対象に書かれたものであるから、内容はできる限り平易に論述してある。また文献も引用されたもののすべてではなく、むしろ基本的で参考になるものを選んで上げてある。したがって、さらに深く勉強したい方はこれらの文献をお読みになることをお勧めする。

さて本書の内容の配置であるが、まず第1章では、生体進化の基本単位としての細胞進化の全体像を述べ、ついで2章では、細胞内の主な小器官についての形態的・機能的進化の道筋について述べている。3章では、細胞のもっている各種の運動小器官の系統発生を、4章では、生物進化の過程で単細胞生物から多細胞生物が生まれてきた様子を、現存の植物の系統を追いながら論述している。5章では、生体の個性、すなわち自と他の識別能力の系統的な発生と進化について免疫学の立場から、また6章では、ホルモン、フェロモン、神経系など、生体内の器官分化にともなう協調機構の進化を解説している。最後に7章では、生体における器官分化とそれにとともなう栄養、代謝産物等の収配機構について進化の跡を追っている。もとよりこれらの問題は、きめ細かに論じられるほどには現在まだ解明が進んでいない。したがって、まだ多くの部分は推論という仮橋でつながれている。将来生物学の進歩とともに、これらの仮橋は“事実”によって取り変るだろう。

最後になったが、本書の完成にあたっては、講談社の高畠雅映氏には計画の当初から多大のご苦勞をおかけしたし、また後半は武藤修一氏のお世話の下で作業を進めてきた。ここに両氏に対して深くお礼を申し上げる次第である。

1981年12月15日

中村 運

目 次

序 文	iii
1 細胞の進化	1
2 細胞小器官の進化	11
2.1 遺伝装置の進化	11
2.1.1 遺伝装置とは	11
2.1.2 DNA の分子構成とその系統発生	13
2.1.3 原核細胞と真核細胞との遺伝装置の比較	18
2.1.4 核分裂装置の系統発生	22
2.2 光合成器官の進化	31
2.2.1 光合成器官の進化的形成	31
2.2.2 葉緑体形質の原核細胞類似性	38
2.2.3 光合成膜の比較形態・比較生化学	40
2.2.4 光合成色素の系統発生	41
2.2.5 葉緑体 DNA の起原について	42
2.3 発酵・呼吸系の進化	46
2.3.1 発酵・呼吸の場の進化	46
2.3.2 発酵代謝の起原と進化	50
2.3.3 クレブス回路の起原と進化	53
2.3.4 呼吸鎖の起原と進化	55
2.4 タンパク質合成系の進化	57
2.4.1 タンパク質合成系の起原	57
2.4.2 タンパク質合成装置の進化——コドンの進化	62
3 細胞内運動系の進化	73
3.1 細胞と運動	73
3.1.1 分子レベルの突破口	73

目 次

3.1.2 運動系の整理	74
3.2 アクチン・ミオシン系	76
3.2.1 すべり模型と筋繊維構造	76
3.2.2 ミオシン	77
3.2.3 アクチン	80
3.2.4 機能の調節	82
3.3 微小管とチューブリン・ダイニン	86
3.3.1 チューブリン・ダイニン系	86
3.3.2 微小管の進化	90
3.4 他の運動機構	92
3.4.1 細菌の鞭毛	92
3.4.2 原生動物の細胞運動	94
3.5 今後の細胞運動系の進化の研究	96
4 細胞集団の進化	98
4.1 進化を探る手がかり	98
4.1.1 光合成	99
4.1.2 生殖細胞	99
4.1.3 鞭毛	101
4.2 藍色植物の細胞集団の進化	103
4.2.1 藍色植物の体制	103
4.2.2 原形質連絡	105
4.3 紅色植物の細胞集団の進化	105
4.3.1 紅色植物の体制	105
4.3.2 真性紅藻類の多細胞化	106
4.3.3 原柔組織と偽柔組織	108
4.4 黄色植物の細胞集団の進化	109
4.4.1 黄色植物とは	109
4.4.2 黄色植物の体制	110
4.4.3 褐藻の生活史と細胞集団の進化	113
4.5 緑色植物の細胞集団の進化	115
4.5.1 緑色植物とその体制	115
4.5.2 細胞分裂と細胞集団の進化	119
4.5.3 緑藻の細胞集団の多様性	121

5 免疫系の進化	124
5.1 免疫系の進化をどう考えるか	124
5.2 免疫応答のあらまし	126
5.2.1 体液性免疫応答	126
5.2.2 細胞性免疫応答	129
5.2.3 免疫担当の細胞と器官	132
5.2.4 クローン選択説	137
5.3 抗体の構造とその遺伝的基礎	138
5.3.1 免疫グロブリンの構造	138
5.3.2 抗体遺伝子の構造	141
5.4 脊椎動物における免疫応答	144
5.4.1 体液性応答	144
5.4.2 細胞性応答	147
5.4.3 リンパ器官と細胞	152
5.5 無脊椎動物における防御反応	157
5.5.1 体液性応答	157
5.5.2 細胞性応答	159
5.6 今後の研究の方向	163
6 協調系の進化	167
6.1 ホルモン進化	168
6.1.1 栄養情報系(1)	168
6.1.2 走化性	171
6.1.3 栄養情報系(2)——消化管ホルモン群	172
6.1.4 性情報系	177
6.1.5 無脊椎動物の性	179
6.1.6 後口動物の性成熟	181
6.1.7 脊椎動物の性分化情報	184
6.1.8 組織の機能発現	184
6.1.9 安定した内的環境のための制御系	186
6.1.10 脳中枢による神経情報系と化学情報系の統合	187
6.1.11 個体間の化学情報系	189
6.2.12 化学情報受容機構の進化	190

目 次

6.2 神経系の進化	192
6.2.1 原生動物にみられる神経系的要素	192
6.2.2 多細胞生物の神経系	194
6.2.3 神経網の進化	197
6.2.4 中枢神経の確立と条件反射の成立	199
6.2.5 梯状神経系	200
6.2.6 無脊椎動物における脳の優位性	204
6.2.7 脊椎動物の進化と神経系	208
7 移送系の進化.....	219
7.1 海綿動物の移送系.....	219
7.2 腔腸動物の移送系.....	221
7.3 移送系の分化	222
7.4 無脊椎動物の分化した移送系	226
7.4.1 環形動物	226
7.4.2 節足動物	227
7.4.3 軟体動物	230
7.4.4 棘皮動物	233
7.4.5 原索動物	236
7.5 脊椎動物の移送系	237
7.5.1 心臓の進化	237
7.5.2 血管系の進化	240
7.5.3 リンパ系の進化	244
分類表.....	247
索引.....	253

1 細胞の進化

生物の進化が完全な系統樹として表現できるかどうか疑問視する向きもあるが、進化学の教えるところによると、この地球上に生存する 130 万種を超える生物種も、それぞれの共通の祖先を求めて歴史をさかのぼってゆくと、ついには単一種の始原生物にたどりつく。2 章で詳しく説明するように、この生物は 40 億年ほど前に地球上に誕生したと考えられる。地球の形成は約 46 億年前であるから、数億年の間に原始海洋が安定化し、化学進化が進み、生命形成に達したことになる。

この始原生物は単細胞生物であり、内部構造は単純で、代謝も最低限の自己保存と増殖をもたらす、いわば“生命”という属性をかりうじて与えうる有機体であったと考えられる。自己保存と増殖に必要な栄養物質は、化学進化によって自然合成された原始海洋中の有機物スープから吸収・利用していたであろう。始原生物は、紫外線や放射線などかつての化学進化の動因によって突然変異し、その結果いろいろの新生物種が生まれていった。すなわち生物進化の始まりである。始原生物はどのような生物であったのだろうか。化石から推定すると、現存の小さな細菌かあるいはマイコプラズマ様のものであったであろう。DNA すなわち遺伝物質量は少なく、したがって形態的にも機能的にもきわめて単純なものであったにちがいない。

生物が示すあらゆる形態・機能のうち次の世代に伝わるものはすべて遺伝子 (DNA) の支配下にある。したがって細胞進化、ひいては生物進化の基礎は DNA の進化である。DNA における突然変異がその原動力である。

1 細胞の進化

表 1.1 原核生物と真核生物の細胞構造の比較

体 制	原 核 生 物	真 核 生 物
生物種	細菌と藍藻	原核生物を除くすべての生物
生物の起源	35～40億年前	約15億年前
細胞体制	単細胞	単細胞と多細胞
細胞の大きさ	大部分は小型細胞 (1～10 μ m)	大部分は大型細胞 (10～100 μ m)
DNA	裸の単分子 DNA が細胞質に分散 (核様体)	塩基性タンパク質と複合体 (核タンパク質) をつくり, 複数本の染色体をなす. 2 重膜に包まれる (核)
発酵・呼吸系小器官	嫌気性あるいは好気性で, 呼吸系酵素は細胞膜と結合している	すべて好気性で, 呼吸系酵素はミトコンドリア内に存在する
光合成器官	光合成細菌のクロマトフォアと藍藻のチラコイドで, いずれも細胞膜より派生する	葉緑体
内膜系	あまり発達していない	小胞体などよく発達している
リボソーム	70 S (50 S + 30 S)	80 S (60 + 40 S)

細胞においては核が中心的な役割を演じているとの考えから, それが膜に包まれているか否かによって 2 種類に分けられる. 一つは細菌や藍藻に代表される原核細胞で, DNA 糸が核膜に包まれず, 細胞質の全体に分散しているものである. 他はこれらを除く真核細胞で, DNA 糸は一重あるいは二重の核膜に包まれ, それは細胞内で一定の位置を占めている. 原核細胞と真核細胞の間には, このような核構造だけでなく, その他にも表 1.1 にみるようにいろいろの形質の違いがある. 進化的にみると, 40億年前の始原細胞に始まってから25億年間は原核細胞の時代で, 真核細胞が誕生したのは約15億年前である. いいかえると, 生物の歴史の大部分は原核生物の時代にあたる. また上にも述べたように, 始原生物が原始海洋に生まれて以来約35億年間, 生物は海にすみ, 進化してきた. したがってその代謝機能は海水と深い関係をもっている. 動物界および植物界におけるその様子は 4 章と 7 章に述べられている.

細胞の大きさは, 一般的にみると進化とともに大きくなる傾向にある. それは図 1.1 に示すように, 現存する生物細胞の中ではマイコプラズマが最も小さく, その大きさは大型ウイルスとあまり変わらない. しかし, 大腸菌になると

1 細胞の進化

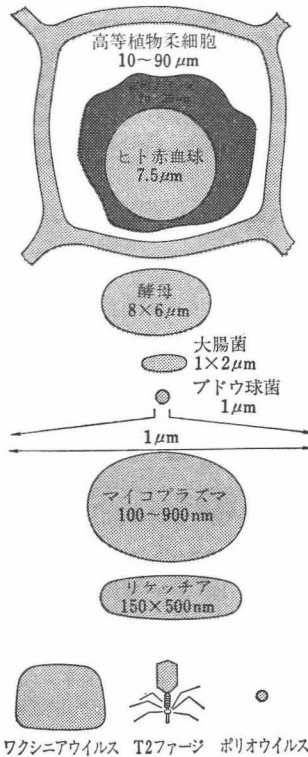


図 1.1 細胞の大きさの進化. マイコプラズマ以下の図は拡大してある.

かなり大きく、真核細胞になるとさらに大きくなる。そして植物の柔組織細胞で最大級となる。この細胞の大きさの進化は、それが含む DNA 量と関係があって、図 1.2 にみるように、細胞進化とともに DNA 含量が増大する。この関係は次のように説明できる。DNA は機能単位としてのシストロンから構成されており、各シストロンは RNA およびタンパク質（酵素）を合成する一そろいの装置を支配している。各酵素はそれぞれ対応する生化学反応を触媒し、各種の細胞物質を生産する。つまり、シストロン数の増加は RNA、タンパク質（酵素）、反応産物などの総量の増加を意味する。ここで注意したいことの第 1 は、2 章の 2.1 節に述べられているように、細胞が進化するにつれて常時翻

1 細胞の進化

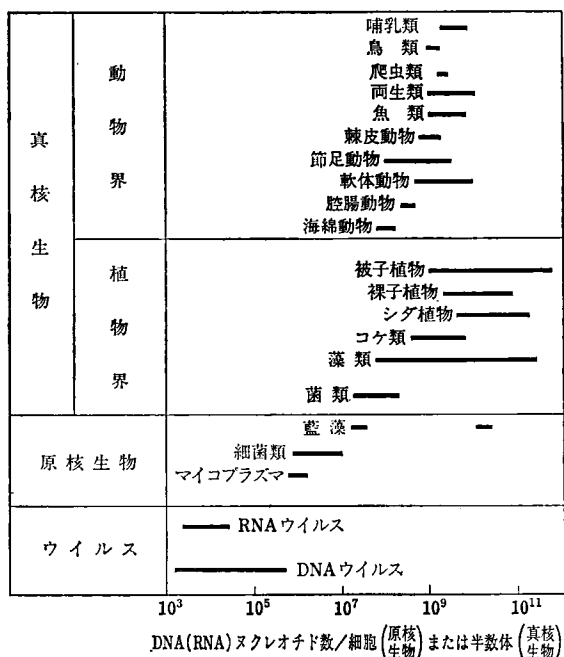


図 1.2 生物界における個体あたり（原核生物、ウイルス）あるいは半数体あたり（真核生物）の DNA 量（ヌクレオチド数）の進化。生物が進化するほど DNA 量は高くなる

訳される遺伝子の割合が減ってくることである。しかし翻訳される情報量も増大し、進化とともに形態、機能ともに複雑になる。

筆者が分離した大腸菌の細胞隔壁形成における温度感受性変異株は高温（43°C）におくと、細胞は次第に伸長し、ついには長い繊維状の細胞となる。これにギムザ核染色を施すと、その核様体は一定の間隔で多数配列しているのがみえる。すなわち多核細胞となる。これは一つのゲノムが合成する細胞物質量は一定で、核数の増加に応じて細胞容積が増大してゆくために起こる現象である。類似の現象は高等植物の倍数体にもみられる。通常の体細胞は両親からのゲノムをもつ、いわば 2 倍体であるが、自然界ではあるいは人工的な処理によって 4 倍体、6 倍体、8 倍体というように多ゲノム細胞が形成される。このとき、細胞の大きさも同時に増大してゆく。細胞の DNA 含量と容積の間に

はこのように同じ傾向がみられるが、細胞容積は DNA 含量ほどには増加しない。たとえば、大腸菌はマイコプラズマの約 5～10 倍の DNA 量を含んでいるが、容積はそれほどにはない。またヒトの DNA 細胞の量は大腸菌の約 1,000 倍であるが、細胞の大きさは 20～30 倍程度にすぎない。この DNA 情報量と細胞容積の間の不均衡は細胞内構造の複雑さによって補足されているようにみえる。つまり細胞は進化とともに内部構造が複雑になっている。始原細胞から始まって 25 億年の原核細胞時代に、嫌氣的発酵系 (2.3 節)、呼吸系 (クレブス回路と呼吸鎖, 2.3 節)、光合成系 (光合成細菌型から藍藻型まで, 2.2 節)、DNA 複製系 (2.1 節)、タンパク質合成系 (2.4 節)、脂質合成系など、生命現象にとって基礎的な代謝系が発生し、それらの基本型はほぼ完成したといえる。そして真核細胞はそれらを受けついでいる。

マイコプラズマ細胞は細胞壁がなく、細胞膜、細胞質、リボソームが主な細胞構造である。一般の細菌類の細胞は細胞壁、細胞膜およびリボソームをもつが、あるものはメソソームと呼ばれる細胞膜から分化した複雑な膜構造をもっている。特にグラム陽性菌細胞では顕著である。メソソームの働きは完全に解明はされていないが、ある人々は呼吸能が強く、したがってミトコンドリア原基であるとし、またある人々は細胞分裂の際の DNA 複製と分配、さらには隔壁形成に関与する核の原基であるとしている。一方、光合成細菌が行う光合成は主として細胞質内に存在するクロマトフォアと呼ばれる小胞で進められている。このクロマトフォアは細胞膜から発生し、ある種のは膜が多層化し、あたかも葉緑体のグラナ構造に似た形をとっている。光合成細菌から進化したと考えられる藍藻では、この光合成膜はさらに発達し細胞内はこの膜構造でいっぱいになる。

次に真核植物の個体発生における葉緑体構造の形成をみてみよう。まず細胞質に形成された無構造で小さい葉緑体原基ともいうべきプロプラスチド (原色素体) は、光の照射を受けて大きさを増し、2 重膜のうち内膜の一部が内方に陥入し、くびれによって小胞を形成する。次にこれらの小胞は連続して集合し、層状化し、いわゆるラメラ構造をつくる。このラメラ構造はさらに発達してグラナラメラとストロマラメラに分化する (2.2 節)。この個体発生における過程は細胞進化における膜進化の過程とよく似ている。

1 細胞の進化

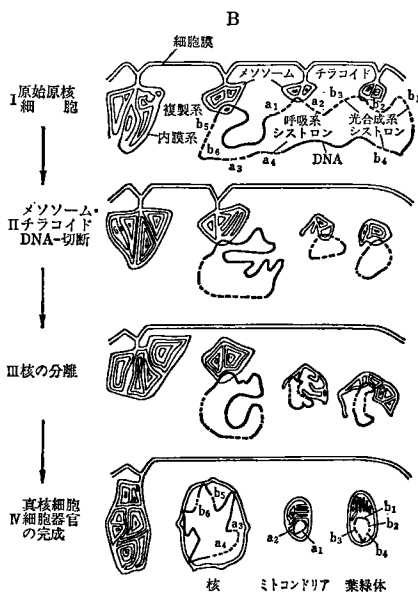
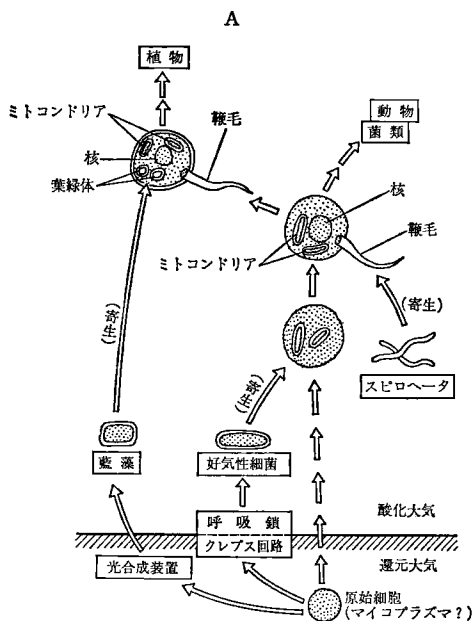


図 1.3 真核生物の起原に関する 2つの学説. A: M argulis (1970) の共生説. B: 中村 (1975) の膜進化説.

共生説では、ミトコンドリアはかつて好気性真正細菌が寄生し、葉緑体は藍藻が寄生し、鞭毛はスピロヘータが寄生し、変形したものであるとする。膜進化説では、好気性代謝系および酸素発生型光合成系の遺伝子をもつ原始原核細胞で、DNA が内膜系の分化によって、分断・隔離され、ミトコンドリアおよび葉緑体となったとする。したがって、呼吸系遺伝子 ($a_1 \sim a_4$) および光合成系遺伝子 ($b_1 \sim b_6$) は、それぞれ一部は小器官に分配され、大部分は核内に移った。共生説は、核の起原については何もふれていないが、膜進化説は、核の起原を他の小器官分化と同様に説明する (中村, 1978)。

細胞内の代謝系は雑然と細胞内に存在しているのではない、それぞれが特異的な構造内に隔離されている。このような代謝の隔離は代謝系の特異性を保ち、その回転速度を高めるのに役だっている。代謝隔離の方法は、一つの代謝に関係する酵素の集合体を形成するもの（脂肪酸分解酵素系）、細胞質酵素系（発酵系）、膜系（大部分の主要代謝）などがある。これらの中で最も興味あるものは最後の膜系代謝であるが、細胞内に膜系の発達していない原核細胞ではこれらの膜系代謝は細胞膜に局在している。一方真核生物では、透過系など限られた代謝系が細胞膜に存在しているが、呼吸系はミトコンドリア内外膜に、光化学系は葉緑体のグラナ膜に、タンパク質合成系は粗面小胞体に（遊離リボソーム上でも行われる）、脂質合成系はゴルジ体あるいは滑面小胞体、というように細胞小器官（あるいはオルガネラ）と呼ばれる膜構造の中に分配されている。

真核細胞の小器官がどのようにして進化的にできあがったかについては、大きくわけて二つの考え方がある。一つは共生説と呼ばれるもので図 1.3A に示すように、ミトコンドリアは好気性細菌が、葉緑体は藍藻が、また鞭毛はスピロヘータが寄生し変形したものであるとする。ミトコンドリアが含んでいる呼吸系酵素群は好気性細菌に含まれており、葉緑体のもっている酸素発生型光合成系酵素群は藍藻に含まれている、というところにその論拠を置いている。いわば真核細胞は原核細胞の合成細胞であるとする考えである。これに対して、細胞進化は寄生モザイクではなく、多少のプラスミドの導入はあったかもしれないが、主として1個の細胞内の連続的な系統進化によるものとする考えがある。図 1.3B は筆者が 1975 年に提唱した膜進化説である。これは共生説を批判して出されたもので、(紙面の都合で詳述できないが)その論拠の主なものは次の通りである。

(1)上に述べたように、原核細胞にあっても内膜系が分化発達しており、代謝の隔離が進んでゆく傾向がみられる。(2)ミトコンドリアや葉緑体に存在する DNA 分子はきわめて小さく、ゲノムと呼ぶにはほど遠い。転移 RNA (tRNA) 遺伝子やリボソーム RNA (rRNA) 遺伝子の他は数種類の酵素遺伝子が含まれるにすぎない。これらの小器官の構造や機能に関する遺伝子のほとんどすべては核 DNA の支配下にある (2.2 節参照)。中には、数種類の亜粒子の集合

1 細胞の進化

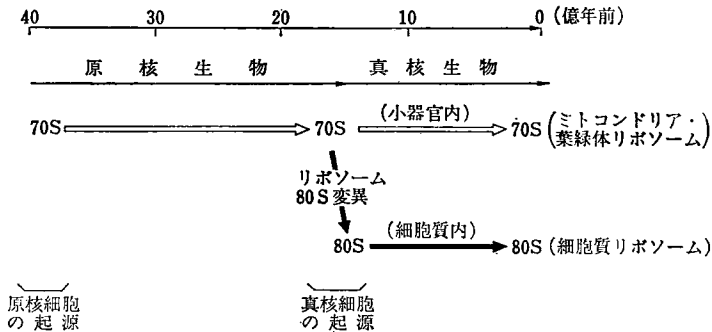


図 1.4 原核型 (70 S) リボソームから真核型 (80 S) リボソームへの進化. 30 数億年前に生まれた 70 S リボソームは, 約 15 億年前に 80 S 変異を起こした. 現存の真核細胞内では, 原核型リボソームは細胞小器官内に保存され, また真核型リボソームは細胞質内に保存されている.

によってできあがっている酵素において, 一部の亜粒子は核 DNA の, また残りの亜粒子は小器官 DNA の支配のもとで合成される, というような繊細な協同作業がみられる. (3)葉緑体 DNA には藍藻 DNA と似ている塩基配列があるが, 好気性細菌 (大腸菌) DNA と酷似する配列領域も含んでいる. (4)ミドリムシの葉緑体 tRNA 遺伝子は葉緑体に含まれる 18 種の tRNA と相補するが, 一方細胞質の 7~9 種の tRNA とも相補する. すなわち, 葉緑体遺伝子は細胞質にも遺伝情報を送っている. (5)ミトコンドリア DNA や葉緑体 DNA には真核生物特有のイントロンが含まれる. (6)小器官のタンパク質合成は細菌のタンパク質合成と共通の阻害剤によって阻害され, 細胞質のそれとは異なる. また, 細胞質リボソームが 80 S 型であるのに対して, 小器官リボソームは 70 S 型 (原核型) である (実際にはミトコンドリアリボソームは 55~80 S までのひらきがある). これらも共生説の有力な論拠となっている. これらの問題は, 小器官のタンパク質合成系が, 未進化の原核型にとどまることを示すもので, 細菌や藍藻が侵入・寄生した証拠とはならない. つまり, 図 1.4 に示すように, 原核細胞 (70 S) から真核細胞 (細胞質 80 S + 小器官 70 S) が生まれたのは, 小器官の分化後細胞質リボソームが 70 S から 80 S に変異したことによるものである. 真核型タンパク質合成系の進化の主題は細胞質における 80 S リボソームの起原にある. (7)アカパンカビのロイシン tRNA 合成酵素にはミトコンドリア