

「植物になる」という進化:ハテナをめぐる

筑波大学大学院生命環境科学研究科教授 井上 勲

1. はじめに

筆者らがハテナと名づけた原生生物に関する論文¹⁾が、新聞や雑誌で取りあげられた。動物なのか植物なのかという視点から取りあげられていた。記事の多くは大筋では正しかったが、理解の前提となる知識が社会に浸透していないために、内容の紹介としては必ずしも十分ではなかった。ハテナという生物のもつ進化的意味を理解するには、少しだけ複雑な生物の進化論を導入する必要がある。

2. 五界説の功罪

高等学校「生物」教科書では、生物を五界説でとらえるのが普通である。真核生物のうち、動物、植物、菌の三界を、捕食、独立栄養(光合成)、分解吸収という生態的役割に対応させており、理解が容易で広く普及している^{2,3)}。この説のすぐれた点である。しかし一方で、これら三界に所属させることが困難なすべての真核生物を原生生物(プロティスタまたはプロトクティスタ)としてひとくくりに扱うことで、2つの深刻な誤解が生じている。1つは、アメーバやゾウリムシなどの単細胞の生物は、古くて原始的な生物であるということ、もう1つは、動物、植物、菌類は、最も新たに進化した系統群であるということである。これらの誤解が、生物界の構成についての理解を歪め、生物進化の本当の姿を理解することを困難にしている。現在の生物科学が明らかにしてきた生物界の構成とその進化的変遷は、五界説ではとらえられない。特に、光合成生物としての植物の進化と多様性は、真核生物の全体像を把握するなかで理解する必要がある⁴⁾。

3. 真核生物のスーパーグループ

分子系統解析の精度が上がり、真核生物の構成について全体像が見えてきた。現在の見解では、真核生物は6つか8つのスーパーグループからなる⁵⁾(図1)。この系統樹を見て最初に気づくことは、私たち動物も、スーパーグループの中に埋もれているということである。後生動物(海綿を最も原始的なグループとする系統群)は「オピストコント」というグループに属する。注目すべきことは、同じグループに菌類が属することである。五界説では、菌類は動物と並んで独立した界を構成していた。これらが分子系統樹では同一のスーパーグループに属しているのである。動物と菌類は似ても似つかない生物だが、実は重要な共通項がある。いずれも、遊泳細胞が鞭毛を細胞後方で運動して遊泳するのである。オピストコントとは、*opisthe*=後方、*kontos*=竿、から鞭毛の意で、後方で運動する鞭毛をもつ生物ということである。

一方、光合成を行う生物は、5つのスーパーグループに分散している。これは、光合成が、複数のスーパーグループで独立に獲得されたということの意味する。すなわち、光合成生物は複数の起源をもつ

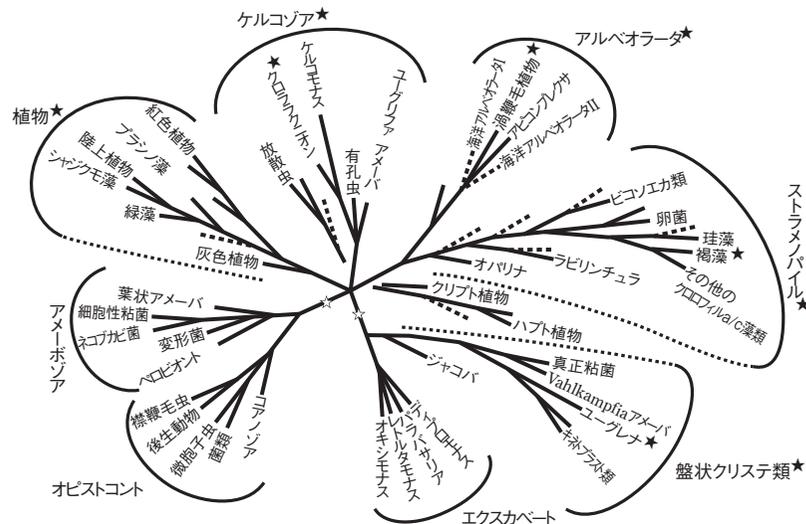


図1. 真核生物を構成するスーパーグループを示す系統樹。★印は光合成生物を含む系統を示している。☆印は真核生物全体の根元と想定される位置。Baldauf 2003を改変。

いうことである。緑色、紅色そして灰色植物で構成されるスーパーグループは、単独で「植物」を構成している。つまり、系統に即して言えば、他の光合成真核生物は「植物」ではない。褐藻や珪藻などの不等毛植物は卵菌など、従来菌類と分類されていた真核生物とともに「ストラメノパイル」というスーパーグループを構成する。赤潮などで名を馳せる渦鞭毛植物は繊毛虫(ゾウリムシやツリガネムシ)やアピコンプレクサ類(マラリア原虫など)とともに「アルベオラータ」というスーパーグループに属する。さらに、ユーグレナ植物(ミドリムシ類)は、キネトプラスト類(眠り病原虫など)とともに「盤状クリステ類」というスーパーグループを構成している。

4. 一次植物

スーパーグループとしての「植物」は最初にラン藻(シアノバクテリア)を取りこんで葉緑体として定着させた一群である。ラン藻を取りこんで最初の葉緑体をもたらし細胞共生を、一次共生とよんでいる。一次共生で生まれた最初の植物の子孫は現在も生き続けており、一次植物とよばれる。木や草を含む緑色植物、アサクサノリなどの紅色植物、そして灰色植物が属する。灰色植物は、二重膜に包まれた葉緑体のような構造をもっている。その2枚の膜の間にラン藻と同じペプチドグリカンの細胞壁があることから、ラン藻の共生体であると考えられていた。後の研究で、このラン藻様構造は135kbという葉緑体ほど(ラン藻のおよそ1/20)のゲノムをもち、遺伝子配列も葉緑体と類似性が高いことが明らかになった。こうしたことから現在では、灰色植物は、ラン藻の細胞壁を残す葉緑体をもつ植物と理解されている。一次植物には、葉緑体が二重膜に包まれ、それ以外の余分な包膜をもたないという共通項がある。

5. 植物の多様化:二次共生と二次植物

では、コンブやケイソウ、ミドリムシなどの光合成生物はどのようにして誕生したのだろうか。クリプト植物とクロララクニオン植物という2つの藻類が答えを提供してくれた(図2)。いずれも、葉緑体は合計4枚の包膜に包まれている。そして、外側の2枚と内側の2枚の間の区画にリボソームなどを含む細胞質をもち、また孔の開いた二重膜に包まれた構造がある。この構造は核に似ているという意味でヌクレオモルフとよばれる。ヌクレオモルフにはDNAとRNAが含まれており、退化した核であると考えられるようになった。遺伝子による系統解析から、いずれの藻類でも、細胞核とヌクレオモルフは系統的に離れており、ヌクレオモルフは、クリプト植物では紅色植物に、クロララクニオン植物では緑色植物に近縁であることが明らかになった。すなわち、クリプト植物は紅色植物を、クロララクニオン植物は緑色植物を細胞に取りこむことで葉緑体を獲得したのである。

このような、真核藻類を取りこんで光合成生物を生み出す細胞共生を二次共生といい、新たに出てきた真核光合成生物を二次植物という。不等毛植物、渦鞭毛植物、ハプト植物そしてユーグレナ植物は、ヌクレオモルフも消失して葉緑体だけが残された状態と理解される。現在、真核の光合成生物には9つの植物門が認識されているが、その2/3が二次植物である(図3)。つまり、現在の植物の世界をつくる

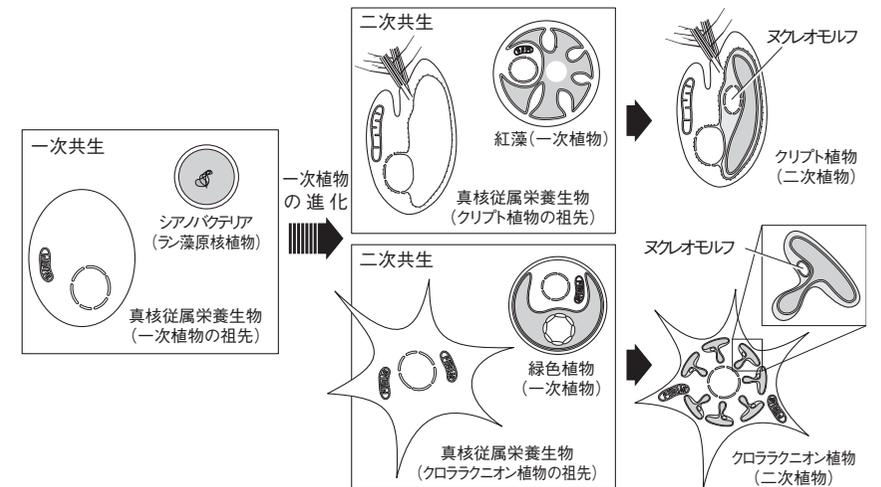


図2. 二次共生によってクリプト植物とクロララクニオン植物が成立した進化過程。従属栄養性の鞭毛虫とアメーバがそれぞれ一次植物の紅藻と緑色植物を取りこみ、ミトコンドリアを消失し核がヌクレオモルフに退化している。

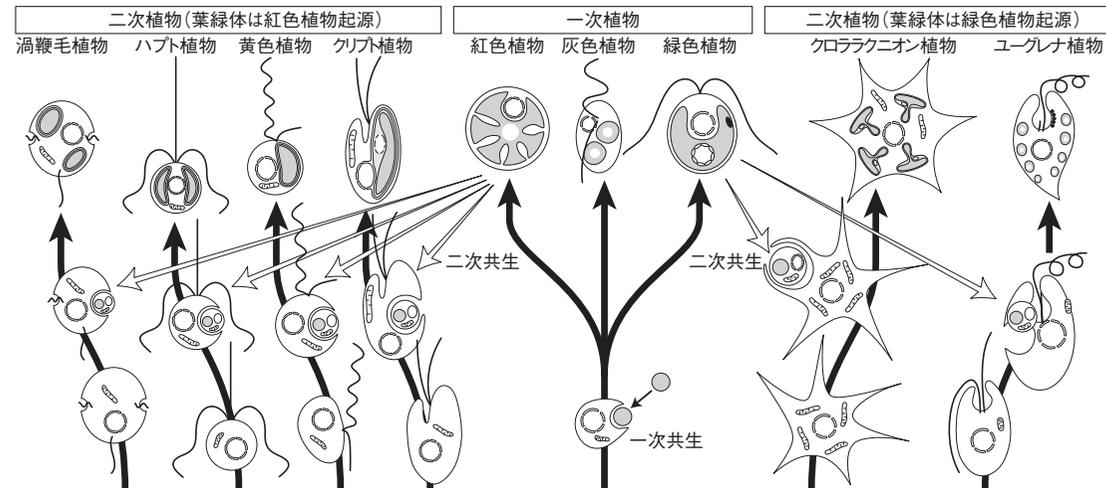


図3. 真核植物の構成。一次共生で生まれた一次植物と二次共生で生まれた二次植物からなる。

推進力となったのは二次共生という進化である。

6. 植物になること

藻類には、二次共生の中間段階の例が多数知られており、これらの比較から図4のような進化過程が想定できる。最も初期の段階は、原生生物が真核藻類を共生体として保持する状態である。共生関係がまだ十分に確立していないために、共生体は最終的に消化される。だから、再び藻類を取りこんで利用する。つまり、宿主は真核藻類を繰り返し取りこむことで植物として生きている。このような共生体は、

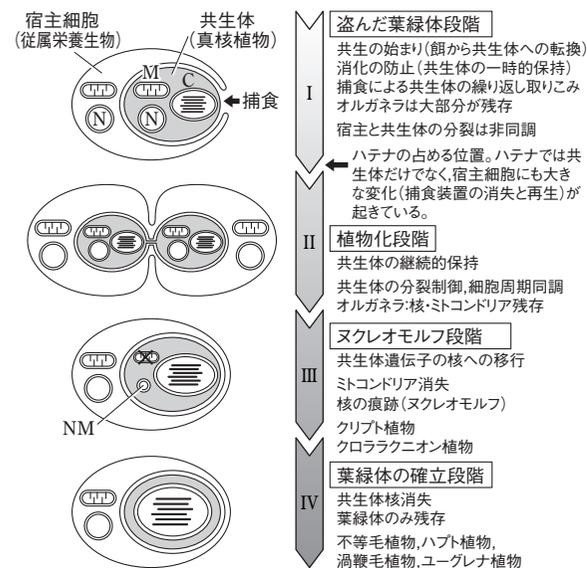


図4. 二次共生によって植物が進化する過程。ハテナはIとIIの間に位置づけられる(岡本典子氏原図から作成)。

「盗んだ葉緑体」あるいは「中古の葉緑体」とよばれる。この段階の共生体からは、鞭毛や細胞骨格だけが細胞から失われている。

共生体の子孫に継承されるには、宿主と共生体の細胞周期が同調することが不可欠である。同調が確立した段階では、共生体には核や、ミトコンドリアが残されているが、核分裂は紡錘体を伴わない無糸分裂に変わっている。共生関係がさらに進むと、共生体のミトコンドリアが完全に消失し、退化した核が残る。クリプト植物やクロララクニオン植物の段階である。最後にヌクレオモルフさえ消失し、葉緑

体だけが残された段階に至れば、葉緑体は完全に細胞の部品として定着し、新たな植物のなかまが誕生したことになる。不等毛植物(コンブ、ワカメなどの褐藻類や珪藻など)、ハプト植物、渦鞭毛植物、ユーグレナ植物(ミドリムシのなかま)な



図5. ハテナの栄養細胞(左)と分裂中の細胞(右)(岡本典子氏撮影)。

どの二次植物はこの最後の段階に到達している。この一連の過程で共生体の核遺伝子の大部分が宿主の核へ移動し、宿主による支配が確立したことになる。

7. ハテナ

図5がハテナである。自然界から採集されるハテナはほとんどが緑色で、無色の細胞はごくまれにしか見られない。緑色の構造は、真核藻類の共生体で、共生体自身の核とミトコンドリアあるいは退化したゴルジ体を残しているが、細胞内膜系や細胞骨格は完全に消失している。つまり共生体は完全に自立性を失っている。葉緑体遺伝子

(16S rDNA)の調査から、共生体は緑色植物プラシノ藻のネフロセルミスの1種であることがわかったが、自由生活をしているネフロセルミス属の種に比べると著しく大きい。取りこまれた後で、共生体は明らかに増大しているのである。しかも、共生体の眼点(光受容装置の構成要素)は例外なくハテナの細胞先端に位置している。このことから、共生体は宿主によって高度に制御されていることがわかる。

8. 半藻半獣モデル

ハテナの驚くべき性質は、細胞分裂時に共生体が常に一方の娘細胞に受け継がれ、他方の娘細胞は共生体をもたない無色の細胞になること、そして、無色細胞が捕食装置をもつことである。共生体をもつ細胞には捕食装置はなく、その部位は共生体の眼点と葉緑体で占められている。これは、分裂で生まれた無色の細胞が、新たに捕食装置を発達させることを意味している。試しにネフロセルミスの1種(共生体とは異なる種類)を与えると、無色のハテナはネフロセルミスを捕食する。以上の事実から、図6の生活環が想定される。ハテナは分裂のたびに、一方で光合成の能力を有する細胞を再生産すると同時に、他方で捕食を必要とする細胞を生みだしていると考えられる。私たちはこれを半藻半獣モデルとよんでいる。

ハテナは植物化という進化プロセスのどこに位置づけられるだろうか。ハテナの共生は「中古の葉緑

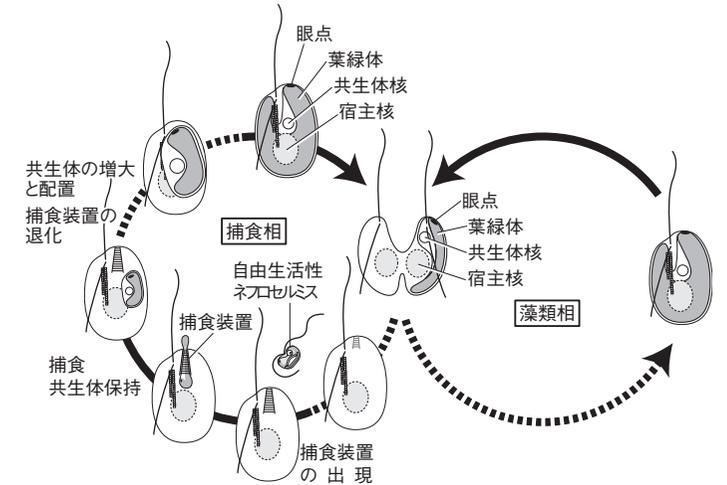


図6. ハテナの推定される生活環。細胞分裂時に共生体を一方の娘細胞にのみ受け継ぎ、他の娘細胞は捕食相にもどる。捕食細胞は捕食装置を形成し、共生体を外界から取り入れる。(半藻半獣モデル)。Okamoto and Inouye 2005をもとに作図。

体」の段階より進んでいる。一方、宿主と共生体の細胞分裂が同調している段階より前の段階にある。半藻半獣の状態から一歩進んで宿主と共生体の分裂が同調すれば、植物という生き方が成立する。ハテナにおける半藻半獣の生活環の存在は、一次共生、二次共生を含めて、捕食性真核生物が植物化する過程で通過する進化について可能性の1つを示している。ハテナは、植物化のプロセスでは、共生体が葉緑体として改変される一方で、宿主細胞も大きな変革を強いられていることを教えてくれる。

文献

- 1) Okamoto, N. and Inouye, I. 2005. A secondary symbiosis in progress? Science 310, 287.
- 2) Whittaker, R. H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. Science 163, 150-160.
- 3) Margulis, L. and Schwartz, K.V. 1987. 図説・生物界ガイド 五つの王国. 日系サイエンス社. pp. 365.
- 4) 井上 勲 2006. 藻類 30 億年の自然史 藻類から見る生物進化 東海大学出版会, pp. 472.
- 5) Baldauf, S. L. 2003. The deep roots of eukaryotes, Science 300, 1703-1706.