

# 動物と植物のあいだ？-半藻半獣の生き物ハテナ-

山口 晴代

筑波大学大学院生命環境科学研究科

〒305-8572 茨城県つくば市天王台 1-1-1

Between animal and plant?; *Hatena arenicola* is harf-plant and harf-predator

Key words: cell division; chloroplast; *Hatena arenicola*; *Nephroselmis*; secondary endosymbiosis.

Haruyo Yamaguchi

Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba

Tsukuba, Ibaraki 305-8572, Japan

## 1. はじめに

2005年、ハテナという奇妙な単細胞生物の発見がアメリカの科学雑誌 *Science* に報告された (Okamoto & Inouye 2005)。ハテナが発見されたことは様々な新聞や雑誌で取り上げられ、ついには妖怪図鑑でも紹介された。なぜ、ハテナがこれほどクローズアップされたのだろうか？

それは、ハテナが今まさに動物から植物になろうとしている生き物だと受け止められたからである。植物は捕食性の真核生物が細胞内に藻類を取り込むことで誕生したという細胞内共生説は現在では広く受け入れられているが、その進化がどのように進んだのか、実はよくわかっていない。私たちは大昔にタイムスリップして、過去に起こった細胞内共生の一部始終を研究することはできない。では、どうしたらいいだろうか？今まさに植物になろうとしている、ハテナのような生き物を研究すればいいのである。ハテナは、生活環のなかで、動物のように捕食して生きる細胞と、光合成を行う細胞の両方を生み出す。つまり、ハテナは時期によって、「動物」であり、「植物」なのである。どうしてこのようなことが可能なのだろうか。これがハテナが注目される理由である。



図 1 ハテナの光学顕微鏡写真。N=核、矢頭=眼点、bar= 10  $\mu\text{m}$  (Okamoto & Inouye 2006)。

## 2. ハテナの名前の由来・形態・生息場所

ハテナの正式名称は *Hatena arenicola* (ハテナ・アレニコラ) と言い、属名の *Hatena* は日本語の不思議なという言葉ラテン語化したもので、種小名の *arenicola* はラテン語で砂浜に住むという意味である。種小名の通り、ハテナは砂浜の砂粒のあいだの水の中に生息している。砂粒という障害物を避けて生活するのに都合がいいのか、細胞は非常にぺったんこで、細胞の長径は30-40  $\mu\text{m}$ 、短径は15-20  $\mu\text{m}$  で2本の鞭毛を持つ (図1)。これは単細胞の原生生物

の中では細胞サイズの大きい部類に含まれる。また、ハテナは遊泳をせず、地べたを這いつくばるように動く。

ハテナの一番の特徴はその細胞内に1-4個の共生藻(図1)を持つ一方で、共生藻を持たない細胞(図2の左)も存在することである。共生藻を持っているときには、共生藻の数にかかわらず細胞前端に1個の眼点を持っている。眼点とは細胞が光の方向を認識するのを助ける細胞内構造のことである。また、興味深いことに、共生藻を持たない細胞は、つねに共生藻を持つ細胞よりも小さい。

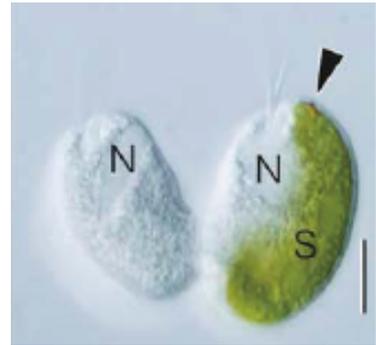


図2 細胞分裂時の光学顕微鏡写真。N=核, S=共生体, 矢頭=眼点, bar= 10 μm (Okamoto & Inouye 2006)。

### 3. ハテナとその共生藻の系統的位置

ハテナは系統的にはカタブレファリス植物門(または、カタブレファリス門)に属す。カタブレファリス類は淡水域や海域において、ふつうに見られる捕食性の原生生物である。本門において、葉



図3 ハテナの系統的位置。(Kim & Graham 2008 の系統樹を基に作図)。

緑体を持ち光合成をすると思われる種はハテナ以外知られていない。

また、カタブレファリス植物門に一番近縁な分類群は、クリプト植物門やハプト植物門であることが分子系統解析の結果から予想されているものの、解析する遺伝子によってこれらの関係が支持されない場合もあり、実はよくわからない(図3)。

一方、ハテナが取り込んだ共生藻は緑色植物門ネフロセルミス藻綱に属する *Nephroselmis* 属藻類(以下、ネフロセルミス)(図4)であることがわかっているが、その中のどの種がハテナの共生藻になっ

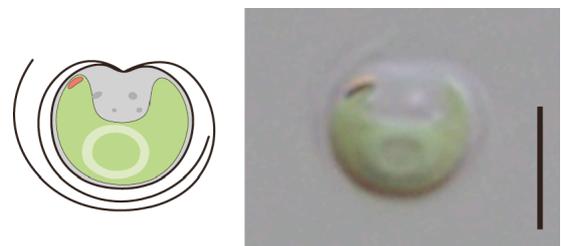


図4 ハテナの共生体だと思われるネフロセルミスの1種。 bar= 10 μm。

たのかは不明である。ネフロセルミスは2本の鞭毛で遊泳し、細胞には1つの葉緑体と1個の眼点を持つ。小さな分類群だが、海水域において頻繁に出現する。

### 4. ハテナの細胞の微細構造

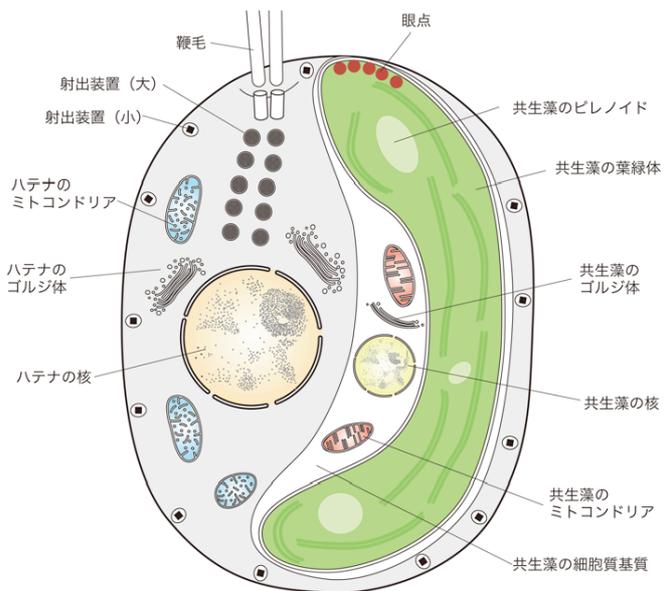
ふつう、細胞内に取り込まれた藻類はエサとして認識され、すぐに消化されてしまうが、ハテナは取り込んだ藻類を一時的な葉緑体として保持することが可能である。取り込まれた共生藻はハテナの細胞内でどのようになっているのだろうか？

図5はハテナが共生藻を保持しているときの細胞の微細構造を模式的に表したものである。ハテナに取り込まれたネフロセルミスがもともと持っていた核、ミトコンドリア、ゴルジ体は残存しているが非常に退化的で、鞭毛、細胞骨格、小胞体に至っては完全に失われている。一方で、葉緑体は肥大化し、ピレノイドの数は自由生活性のネフロセルミスが1個しか持たな

いのに対し、ハテナ共生藻では複数個観察される。また、取り込まれた共生藻の葉緑体には眼点があるが、例外なくハテナの細胞前端を向いて配置されている。

以上のことから、ハテナにとっては共生藻の葉緑体が非常に重要であると考えられる。その葉緑体を維持するのに不必要なものはどんどん失われる方向にあると思われ、このことは他の二次植物でも見られる（クロララクニオン植物とクリプト植物では共生藻の葉緑体以外に核が退化的だが残存している）。

また、図5 共生体をもっているときのハテナの細胞模式図。眼点は光の方向性を認識するのに重要であるが、共生藻葉緑体の眼点をいつでも同じ位置に配置するなど、ハテナが共生藻を自分の一部であるかのように奴隷化している様が見える。



## 5. ハテナの奇妙な細胞分裂と生活環

単細胞生物において、有性生殖の存在が知られている例はまれで、多くは無性的な2分裂による増殖のみが知られる。ハテナにおいても、有性生殖の存在は知られておらず、もっぱら無性的に増殖すると考えられる。

植物細胞の細胞分裂時には、ふつう娘細胞に複製された葉緑体が均等に分配される。しかし、ハテナでは常に一方の娘細胞にのみ共生藻が受け継がれる (図2, 6)。共生藻を受け継がれなかった無色の細胞では、共生藻を持っている細胞において眼点が配置されていた場所に捕食装置が新たに出現する (図7)。捕食装置を持った無色のハテナは、新たに共生藻であるネフロセルミスを探し出し、取り込み、保持することによって、ふたたび共生藻を持ったハテナに戻ると考えられる。つまり、ハテナは一度分裂するごとに捕食性の細胞と光合成性の細胞の再生産を行っているのである。

以上の結果から推定されるハテナの生活環を図8に示す。このようにハテナは細胞分裂後

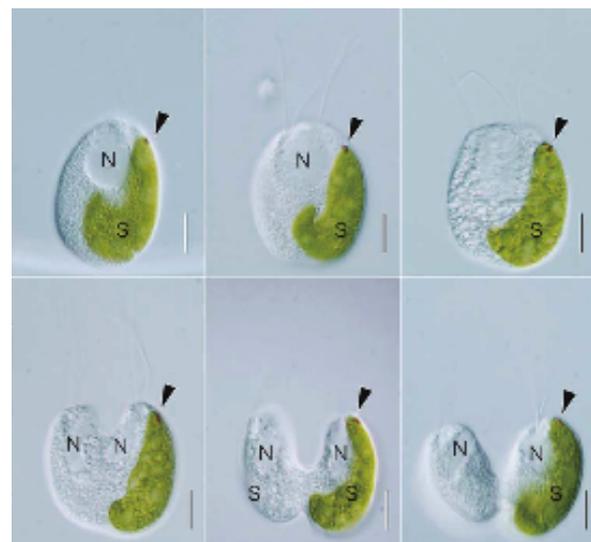


図6 ハテナの細胞分裂の過程。N=核, S=共生体, 矢頭=眼点。bar= 10  $\mu$ m (Okamoto & Inouye 2006)。

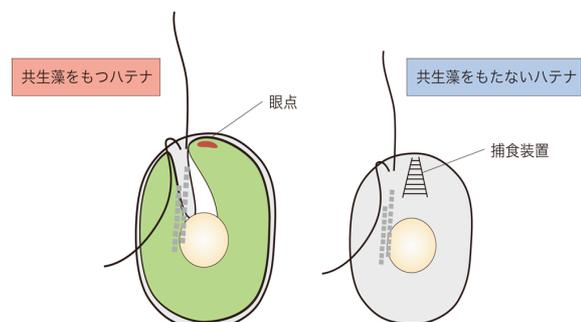


図7 共生藻を持つ細胞での眼点の位置と無色の細胞における捕食装置の位置。

に半分は藻類として、残りの半分は捕食性の鞭毛虫として獣のように生きている。この半藻半獣とも言うべき生活環は、捕食性真核生物が植物化する過程で通過するステップの1つだと考えられる。この状態から、ハテナと葉緑体の同調分裂が起これば、ハテナは晴れて完全に「植物になった」と言えよう。真核生物が誕生した時点で「もともと植物だった」生物は存在せず、動物的な捕食性真核細胞が藻類を細胞内共生させるイベントを経て、「植物化」したのである。

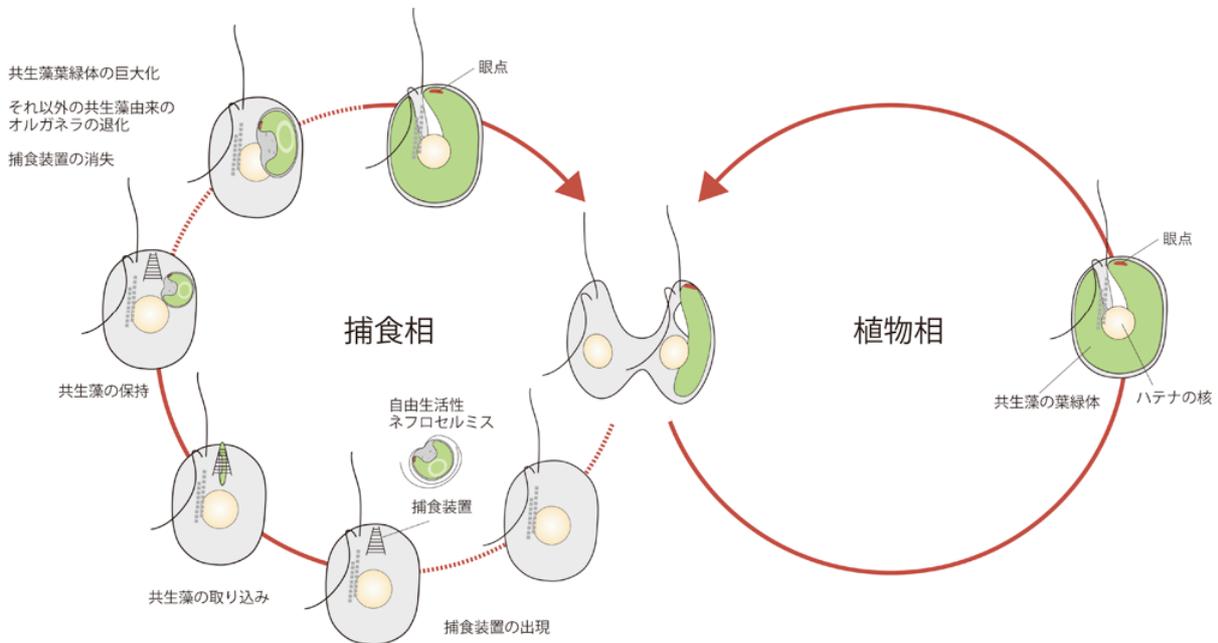


図8 推定されるハテナの生活環。(実線は観察から明らかにされたステップで、破線は予想されるステップを示す、Okamoto & Inouye 2006 の原図をもとに改変)。

## 6. 2次共生による植物化の過程

このようにハテナは、細胞内共生による植物の成立を考える上で非常に興味深い現象を見せてくれる。真核藻類の細胞内共生によって新たな植物が生まれる進化を二次共生という。ハテナは真核藻類を取り込んで植物になろうとする二次共生の中間段階の生物である。実はハテナと同様に、現在進行形で植物になろうとしているいくつかの原生生物が知られており、二次共生のさまざまな事例についての知見が蓄積されている。それらを総合すると、2次共生による植物化の過程は図9のようであったと推測される (井上2007)。

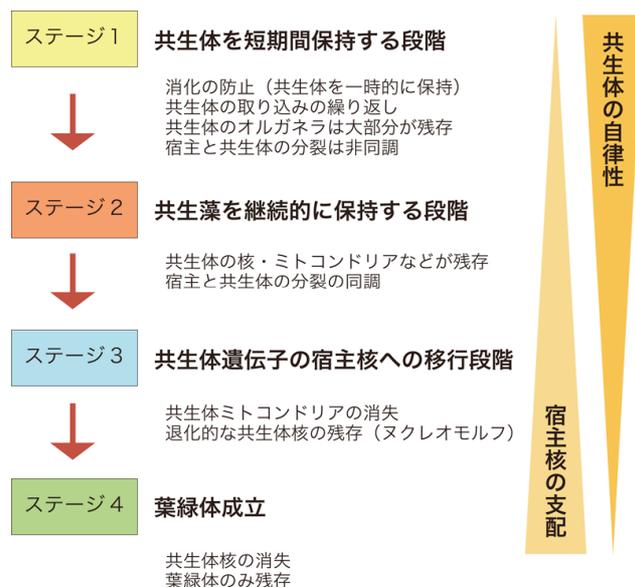


図9 推定される2次共生による植物化の過程。

ステージ1は、取り込んだ藻類をエサとして消化せず、短期間だけ細胞内に維持する段階である。この段階で、特定の藻類だけは消化しない遺伝的しくみが確立されると思われる。しかし、共生関係が不十分であるため、宿主は共生体を繰り返し取り込む必要がある。

ステージ2は宿主と共生藻の分裂が同調する段階である。ミトコンドリアなど共生体の細胞小器官が残存しているが、葉緑体の子孫に伝えられるので、機能的には植物である。

ステージ3は共生藻のミトコンドリアが消失し、共生藻の核の遺伝子の大部分が宿主核に移る段階である。共生藻由来の葉緑体はもはや宿主の一部に組み込まれており、植物として確立している。クリプト植物などがこの段階の生物である。

ステージ4は共生藻の核が消失し、葉緑体のみが残存する段階で、二次共生の完結である。不等毛植物がその例である。

ハテナの共生段階は、植物化の過程のステージ1からステージ2の間にあると考えられる。実は、ステージ2以降の段階の生き物は比較的簡単に培養ができるが、ステージ1にある生き物は培養が困難である。培養ができればゲノム解析やEST解析が可能になる。実際、このような生物についてさまざまな遺伝的データが蓄積されつつある。現時点で培養ができないために、ステージ2以前の生物については、限られた実験しかできず、植物化のごく初期に何が起こったかについてはいまだブラックボックスのまま残されている。植物化の初期進化の解明には、ステージ1の生物の培養と遺伝的解析が課題である。

## 謝辞

Seven of the figures in this article were published in *Protist*, 157, Okamoto, N. & Inouye, I., *Hatena arenicola* gen. et sp. nov., a Katablepharid undergoing probable plastid acquisition, 401-419, Copyright Elsevier (2007).

## 引用文献

- 井上勲 2007. 藻類30億年の自然史-藻類から見る生物進化・地球・環境-. 東海大学出版会. 神奈川.
- Kim, E. & Graham, L. 2008. EEF2 analysis challenges the monophyly of Archaeplastida and Chromalveolata. *PLoS ONE* 3: e2621.
- Okamoto, N. & Inouye, I. 2005. A secondary symbiosis in progress? *Science* 310: 287.
- Okamoto, N. & Inouye, I. 2006. *Hatena arenicola* gen. et sp. nov., a Katablepharid undergoing probable plastid acquisition. *Protist* 157: 401-419.