

日本植物学会公開シンポジウム 進化の原動力＝細胞内共生

オーガナイザー

長里 千香子

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター

〒051-0003 北海道室蘭市母恋南町 1-13

Endosymbiosis, driving force for evolution

Key words: chloroplast; endosymbiosis; nucleomorph; secondary symbiosis.

Chikako Nagasato

Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University

1-13 Bokoi Minami, Muroran 051-0003, Japan

1. シンポジウム実施の経緯

日本植物学会第 73 回大会（山形）で行われた公開シンポジウムは、「植物の大系統に関する最近の知見」をテーマに若手研究者を中心とした 8 名の演者で構成された。本シンポジウム実施には、前大会にあたる日本植物学会第 72 回大会（高知）の会場において、日本植物学会専務理事と山形大会会長・原慶明先生による会談に端を発している。そこで「これからの大規模な大会の在り方を提示する試み」として、若手が企画し、若手を中心としたシンポジウムを実施してはどうかとの要請を受けた原慶明先生が、シンポジウムの司会者として著者を任命されたのである。

その後は、原慶明先生のご助言・ご協力を仰ぎながら、候補となるべく若手研究者のリストアップをし、シンポジウムの趣旨を添えた書簡と共に講演依頼を行った。各候補者からは円滑な受諾の回答を得たことから、急遽、平成 21 年度科学研究費補助金（研究成果公開促進費）「研究成果公開発表（B）」に、日本植物学会第 73 回（山形）大会公開シンポジウム「奇妙な生物から植物の大系統を探る」として、学会会長名で事務局を通じ申請していただいた。幸運にも採択を受け、今回のシンポジウムの実施に至った。

2. シンポジウムのねらい

最近の生物科学の進歩は著しい。特に生物の進化、系統に関する分子生物学と微細構造学の成果の集積がめざましく、我々がこれまで抱いてきた構図とはかけ離れた生物の世界とその成り立ちを描き出してくれる。「植物」は核と独自のゲノム（DNA）を有するミトコンドリアと葉緑体から成る（真核）細胞でできており、酸素を発生する光合成により光エネルギーを化学エネルギーに変えて、自らエネルギーを獲得できる（独立栄養）という明瞭かつ独特的の特徴を持つ生物群である。そして、古くから動物や菌類（カビやキノコ）とは系統を異にし、「植物」は植物として独自の進化をたどった自然集団と理解してきた。ところが核のゲノ

ムに刻まれた「植物」の過去の歴史を紐解くと極めて複雑で多様な系統から構成されていることがわかつてき。一方で、葉緑体のゲノム情報からはどの「植物」もそれらの葉緑体は單一起源であること、シアノバクテリアをはじめとする原核光合成生物との類縁を示すことが提示されている。これらの結果を総合すると「植物」は多系統であり、「植物」と言う自然集団は存在しないことを示している。

しかしながら、真核従属栄養生物による原核光合成生物の取り込みとオルガネラ化によって葉緑体が獲得される細胞内共生が進化上のイベントとして1回のみ行われたことを想定すれば説明がつく(図1)。この極めて複雑な「植物」の進化プロセスはこれまでのような突然変異、自然選択、遺伝的浮動など、漸進的な進化の理論では説明することはできない。すなわち、「植物」の辿った進化の道筋の中に、我々がこれまで見落とし、見間違いをしていた進化上のイベントが存在していた可能性を示唆するものである。

真核細胞の成立にはミトコンドリアの起源となる好気性バクテリアや葉緑体の起源となるシアノバクテリアなどの原核生物による細胞内共生=共生説が関与したことは周知の事実である。細胞内共生が系統の全く異なる生物(細胞)の間で生じ、構造や機能、あるいは遺伝的な再編統合が行われ、新たな細胞(系統)を形成するという視点はそれほど広く認知されていない。しかし、分子進化・系統学の急速な発展とともに、電子顕微鏡による微細構造学的な知見が蓄積し、いろいろな生物の細胞内構造が明らかとなり、その情報に基づいて「植物」の全体像が把握できるようになった。このような新たな生物学が展開してきた初期の段階でエポックメイキングな2つの研究がある。一つは2核性の渦鞭毛藻類は細胞膜で仕切られた2つの細胞質がイレコになった状態の細胞であること(いつも染色体が凝集している渦鞭毛藻独特の核が持つ細胞質と、他の真核生物の核が持つ細胞質の、2つの細胞質からできている)を明らかにしたものである(Larsen 1992)。もう一つはクリプト藻類の葉緑体は核膜から伸長した粗面小胞体で取り囲まれ、その小胞体と葉緑体包膜の間に細胞質が存在する区画(葉緑体周縁区画)があり、そこには光合成産物のデンプン顆粒やリボソームの他にサイズこそ小さいが核によく似たヌクレオモルフというオルガネラが存在している(Greenwood 1974)。このヌクレオモルフはクリプト藻の葉緑体の起源となる真核独立栄養生物の細胞核が退化したものであろうと推察された(図2)。その後の研究により、ヌクレオモルフにはDNAが存在することが示され(Ludwig & Gibbs 1985)、染色体の構造が真核生物と同様であることが明らかになったのである(Douglas et

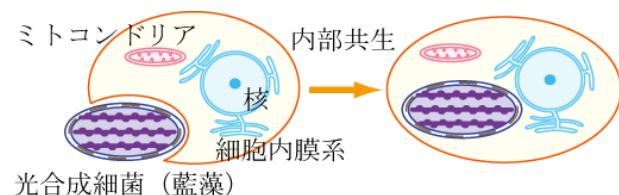


図1 細胞内共生による葉緑体の獲得。葉緑体は光合成細菌(藍藻)が真核細胞に飲み込まれ、共生することによって誕生したと考えられている。

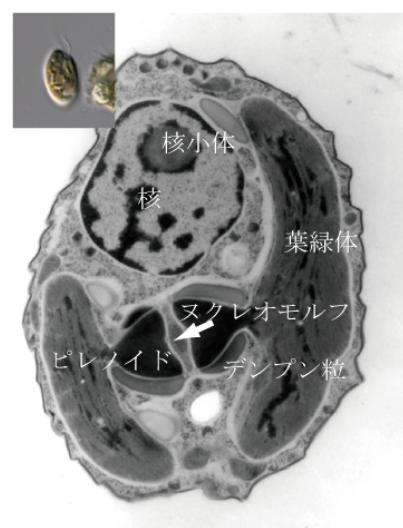


図2 クリプト藻に見られる光合成真核生物の痕跡的な核；ヌクレオモルフ
(写真提供 佐藤友則氏)

al. 2001, Gilson & McFadden 2002)。真核生物の特徴であるこれらの研究を端緒として、真核細胞が成立したときの細胞内共生以外にも細胞内共生が生じていたことを示す多くの証拠が集積してきた。しかも、その細胞内共生は従属栄養の真核細胞と独立栄養の真核細胞の間で起こり、あらたな「植物」の系統を生み出しているということから、細胞内共生=進化の原動力の考え方に関連した。

細胞内共生に関する証拠は微細構造学だけでなく、それらの研究から推察できる一連の現象を分子系統学的な証拠により裏付けられた。この真核生物間での細胞内共生にはいろいろな宿主と共生体の組み合わせがあり、それが「植物」の多系性の原因となり、さらに、宿主と共生体が一つの細胞になるべく、生理的、形態的、遺伝的な再編統合を進める過程があり、その再編統合の進み具合にも多様性があり、「植物」の多系性にバイアスをかけていることが判明した。したがって、「植物」の大系統の成り立ちを理解するためには細胞内共生の介在、それらの組み合わせ、細胞内共生の再編統合を見極める必要がある。それと同時に細胞内共生が解析しやすい生物の発見や探索、すなわち「奇妙な生物」との遭遇が研究の進展と現象の解明に大きく寄与することになる。

この進化の原動力となる細胞内共生の仕組みとそれによって新たに生み出された「植物」の大系統をどのように理解するかを考えてみるというのが本企画の目的である。それを説明する前に知っておいてほしい「奇妙な生物たち」の発見があり、それ抜きには「植物」の進化も、大系統も語れない。また、このシンポジウムに登場する大系統の名前は極めて馴染みの薄く、日本では植物学の分野でも市民権を得ていない。先ずは名前の由来を理解することが肝心で、名前の由来の元となる術語のほとんどは、新しく系統的に認識された大系統の生物間に共通する形態的特徴、すなわち共有派生形質に基づくことが多い。それ故、術語の意味を理解すれば、自ずと大系統の定義や性質が判ることになる。

引用文献

- Douglas, S., Zauner, S., Fraunholz, M., Beaton, M., Penny, S., Deng, L.-T., Wu, X., Reith, M., Cavalier-Smith, T. & Maier, U.-G. 2001. The highly reduced genome of an enslaved algal nucleus. *Nature* 410: 1091-1096.
- Greenwood, A. D. 1974. The Cryptophyta in relation to phylogeny and photosynthesis. In: Sanders, J. V. & Goodchild, D. J. (eds.) *Electron Microscopy* pp. 566-567. eds. Australian Academy of Sciences, Canberra.
- Larsen, J. 1992. Endocytobiotic consortia with dinoflagellate hosts. In: Reisser, W. (ed.) *Algae and Symbiosis*. pp. 427-442. Biopress, Bristol.
- Ludwig, M. & Gibbs, S. 1985. DNA is present in the nucleomorph of cryptomonads: further evidence that the chloroplast evolved from a eukaryotic endosymbiont. *Protoplasma* 127: 9-20.

クロミスタ＝黄色い植物とその仲間たち

上井 進也

新潟大学理学部自然環境科学科

〒950-2181 新潟市西区五十嵐2の町 8050

Chromista, a group of algae with yellow plastids

Key words: Chromista; Cryptophyta; Haptophyta; phylogeny; stramenopile.

Shinya Uwai

Department of Environmental Science, Faculty of Science, Niigata University

Ikarashi 2, Nishiku, Niigata 950-2181, Japan

光合成生物は、陸上植物のような緑色のものばかりではない。コンブやワカメなどの褐藻がその代表例で、緑というよりは黄色がかかった体色をもつ（図1）。このような光合成生物は、光合成色素としてクロロフィルaとクロロフィルcをもっており、「クロミスタ」と呼ばれている。本稿では、クロミスタとよばれる生物群について、その特徴や多様性、進化について解説する。

1. 「クロミスタ」とは

クロミスタには、すでに挙げた褐藻を含む不等毛植物のほかに、ハプト藻類（ハプト植物）やクリプト藻類（クリプト植物）と呼ばれるグループが含まれる。

不等毛植物には、褐藻のほかに、珪藻類をはじめとする多くの微細藻類が含まれ、天然記念物としてしられるヒカリモ（黄金色藻類）や、赤潮の原因藻となる *Chattonella antiqua*（ラフィド藻類）など

が挙げられる。不等毛植物の多くは、光合成色素として、クロロフィルa/c以外にもフコキサンチンをもち、葉緑体（色素体）は褐色を呈する（図1）。もっとも、なかには真眼点藻綱のようにクロロフィルcもフコキサンチンももたないグループが存在するなど、色素組成や細胞構造に大きな多様性がみられ、不等毛植物は現在15以上の綱にわけられている（Andersen 2004）。不等毛植物には、遊泳細胞が2本の不等長の鞭毛（図2）をもち、そのうちの片方（前鞭毛）に3部管状マスチゴネマとよばれる管状小毛が付随する、という基本構造が存在する。面白いことに、水力

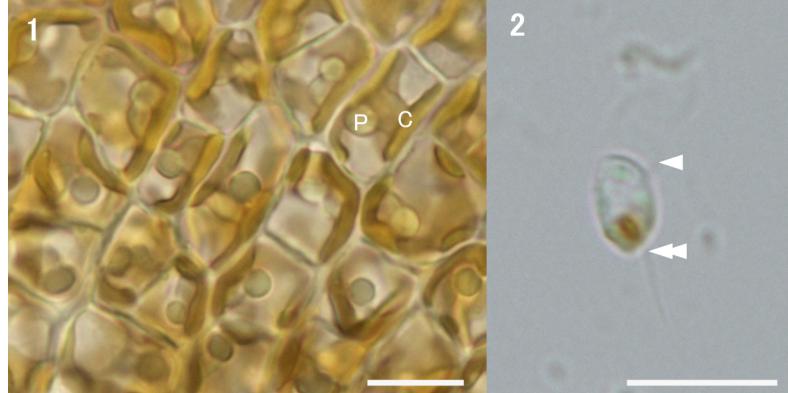


図1, 2 不等毛植物の葉緑体と遊走細胞。1, セイヨウハバノリ（褐藻、シオミドロ目）の表面観。葉緑体（C）に付随している球状の構造は、ピレノイド（P）。2, セイヨウハバノリの遊走子。前鞭毛（矢頭）と後ろ鞭毛（2重の矢頭）の2本の鞭毛が確認できる。スケールはいずれも10 μm。

ビ（卵菌類）やラビリンツラのような菌類的な性質をもつ生物や、ビコソエカのようなバクテリアなどを捕食している、葉緑体をもたない従属栄養性の生物群の遊走細胞にも、同様の基本構造が知られている。卵菌やラビリンツラ、ビコソエカなどの生物群は、不等毛植物と一緒にストラメノパイルというグループとしてまとめられている。分子系統学的解析からもストラメノパイルの単系統性は支持されており、葉緑体をもたない「無色」のグループは、ストラメノパイルの根元で分岐することが知られている（例えば Riisberg et al. 2009）。

ハプト藻類は、ほとんどが海産、遊泳性で、光合成能をもつ单細胞種である。ハプト藻は、多くの点でストラメノパイルと細胞の基本構造を共有しているが、2本の鞭毛に加え、ハプトネマとよばれる「第3の鞭毛」をもち、また2本の鞭毛のいずれもがマスチゴネマを持たないという点で大きく異なっている（井上 2007）。ハプトネマは、いわゆる鞭毛とは構造が異なり、9+2構造を持たず、内部には6-7本の単体の微小管が円形あるいはC字型に並んでいる、糸状の付属物で、ハプト藻にのみ知られている構造である。ハプトネマの発達の程度は様々だが、よく発達したものでは基物への付着や餌の捕食に使われることが知られている（Kawachi et al. 1991, 井上 2007）。ハプト藻のもう一つの特徴は、円石（コッコリス）である。円石とは直径1-15 μm ほどの炭酸カルシウムの円盤で、ハプト藻の仲間（円石藻）が形成する細胞外被である。化石記録としては白亜紀のものがよく知られるが、現代でも *Emiliania huxleyi* のような円石藻が活発に活動しており、しばしば大規模なブルームとなることが知られている。このため、円石藻は、炭素循環やジメチルスルフィドの生産を通じて地球環境に大きな影響を与えていた可能性がある（佐藤・白岩 2005, 井上 2007）。

3つめのグループであるクリプト藻は、左右非対称な特徴的な細胞をもつ、单細胞遊泳性の種からなるグループであるが、その体色は黄色いとは限らない。クリプト藻の多くが光合成能力をもつが、光合成色素としてクロロフィル a/c だけではなく、紅藻やラン藻にみられるフィコビリントンパク質（フィコエリスリンあるいはフィコシアニンのいずれか片方）も持っているため、種によって赤から青緑、青、褐色と、様々な体色を呈する（Cerino & Zingone 2007）。葉緑体は2重チラコイドをもつという点で不等毛植物やハプト藻（いずれも3重チラコイド）と異なるが、さらにチラコイド内部にフィコビリントンをもつという点で、特徴的である。さらにクリプト藻の細胞には、ヌクレオモルフと呼ばれるユニークな小胞が存在している。ヌクレオモルフは、葉緑体包膜と periplast membrane（葉緑体ER内膜；後述）の間の葉緑体周辺区画とよばれる部分に存在し、核膜のような構造や、3本の染色体からなる内容物から葉緑体として取り込まれた真核生物の核の残さであり、二次共生（後述）の証拠と認識されている（Archibald 2007）。

2. クロミスタの葉緑体の起源

このように、一口にクロミスタといつても、細胞構造や色素をみると非常に多様な生物の集まりであることがわかる。クロミスタというグループは、もともとは1980年代に、葉緑体が4重膜に囲まれていること、2本の鞭毛を持っており、そのうちの少なくとも1本が管状小毛をもつこと、を特徴としてまとめられたグループである（Cavalier-Smith 2004）。葉緑体4重膜のうち、最外膜は表面にリボソームをつけて、核膜と連続しており、粗面小胞体（rough ER）として機能している（内側の periplastid membrane とあわせて葉緑体ERと呼ぶこともある）。緑色植物や紅藻など

では葉緑体は2重膜である。クロミスタにみられる4重の葉緑体包膜は、ラン藻を取り込んで葉緑体を獲得した緑色植物や紅藻などの一次共生生物を、さらに別の真核生物（クロミスタの祖先生物）がとりこんで葉緑体とした、という「二次細胞内共生」によって説明される。細胞内共生という複雑な現象が頻繁におこるはずもなく、クロロフィル *a/c* をもつ二次共生生物の成立は1回きりというのが、「クロミスタ仮説」の主張である (Cavalier-Smith 2004)。

実際に、分子系統解析においては、クロミスタの「葉緑体」は単系統群としてまとまり、紅藻のクレードに含まれるため、葉緑体の起源となった共生生物は紅藻であると認識されている (Takishita & Uchida 1999, Zhang et al. 1999, Yoon et al. 2002, Li et al. 2005, Sanchez-Puerta et al. 2007)。またそれ以外にも、葉緑体ではたらく GAPDH (Glyceraldehyde-3-Phosphate Dehydrogenase) や FBA (Fructose-1,6-Bisphosphate Aldolase) という酵素について、クロミスタの3グループで共通性がみられるという報告がなされている。GAPDH タンパク質には、細胞質で働くタイプと葉緑体で働くタイプがあり、いずれのタイプの遺伝子も核ゲノムにコードされている。紅藻や緑色植物では、葉緑体ではたらく GAPDH 遺伝子はラン藻由来のものであるが、クロミスタの葉緑体では、ラン藻由来の遺伝子ではなく、細胞質で機能するタイプの GAPDH 遺伝子の重複により生じたと考えられる遺伝子が使われている (Harper & Keeling 2003)。FBA には、class I と class II という2つのタイプが存在し、紅藻や緑色植物の葉緑体では class I が使われているのに対し、クロミスタの葉緑体では class II が使われていることが報告されている (Patron et al. 2004)。また PRK (Phosphoribulokinase) という酵素についても、クロミスタが紅藻ではなく緑色植物に近縁であったり、緑色葉緑体の系統であるミドリムシが同じクレードに含まれるなど、疑問に感じる点もあるが、やはりクロミスタ3グループの PRK が互いに近縁であることが示されている (Petersen et al. 2006)。これらの事実は、クロミスタの葉緑体が、全て紅藻起源であるというだけではなく、紅藻葉緑体の系統のなかでも非常に類縁性が高いものであることを示している (図3, 右側の系統樹)。正確には、ストラメノパイル・ハプト藻・クリプト藻に加え、渦鞭毛藻類などからなるアルベオラータ (高野の項を参照) の葉緑体もクロミスタと同様の特徴を持っており (表1)，紅藻起源の葉緑体をもつ二次共生生物群は「クロムアルベオラータ」としてまとめられている (Cavalier-Smith 2004, 井上 2007, Keeling 2009)。

表1 クロムアルベオラータおよび紅藻の葉緑体にみられる分子的形質の比較

	ハプト藻	クリプト藻	不等毛植物	アルベオラータ	紅藻	文献
GAPDH	細胞質型	細胞質型	細胞質型	細胞質型	ラン藻型	Harper & Keeling (2003)
FBA	Class II	Class II	Class II	Class II	Class I	Patron et al. (2004)
<i>rpl36</i>	c-type	c-type	p-type	p-type	p-type	Rice & Palmer (2006)

3. クロミスタは単系統群か？

葉緑体に関する形質では近縁性を示すクロミスタ (+アルベオラータ) であるが、核ゲノムではどうなるのか？最近になって大量のシーケンスデータにもとづき、真核生物全体の系統が論じられるようになり、まだまだ異論も多いものの、真核生物全体を6-8個程度のスーパーグループにわける考え方がある (Simpson & Patterson 2006, 井上 2007, Baldauf 2008, Lane

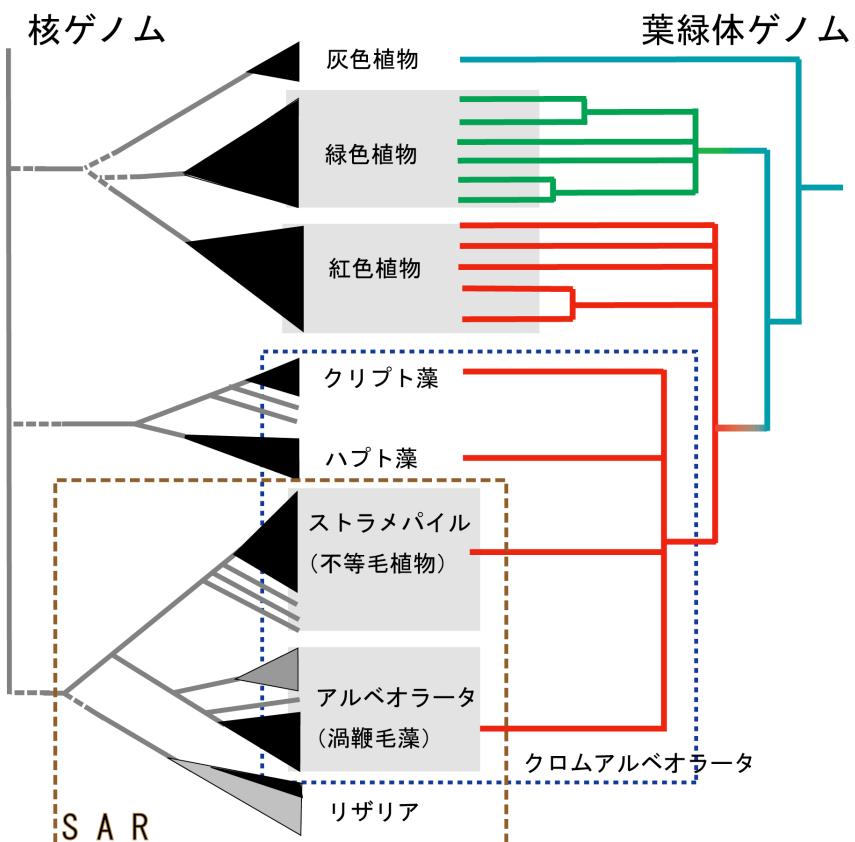


図 3 クロミスタおよびアルベオラータ、リザリアの系統関係。核ゲノム（左）と葉緑体ゲノム（右）のそれぞれにもとづく系統関係の対比を示す。Sanchez-Puerta et al. (2007)などをもとに作図。核ゲノムにもとづく系統樹の点線の部分は系統関係が曖昧なことを示し、黒でしめされたクレードは光合成生物群、灰色のクレードは非光合成生物群を表す。クロムアルベオラータの葉緑体は、紅藻の中の 1 系統に由来する。リザリアの葉緑体（緑色植物由来）の系統については省略した。

& Archibald 2009)。クロムアルベオラータは、このようなスーパーグループの一つとして名前が挙げられることもあるが、実は核ゲノムにもとづく系統解析では、ストラメノパイル（+アルベオラータ）と、ハプト藻、クリプト藻の間の単系統性を、積極的に指示するような結果は得られていない (Harper et al. 2005)。それどころか、最近ではストラメノパイル+アルベオラータはリザリア（リザリアについては太田の項を参照）という別のスーパーグループと近縁であるという結果が報告され、SAR（あるいは RAS）というグループ名でまとめられることがある (Burki et al. 2007, Hackett et al. 2007, Baldauf 2008, Hampl et al. 2009, Reeb et al. 2009 ; 図 3, 左側の系統樹)。一方でハプト藻とクリプト藻の近縁性を示す系統解析の結果も報告されている（上記他, Patron et al. 2007）。また、Rice & Palmer (2006) によると、ハプト藻とクリプト藻の葉緑体 *rpl36* (ribosomal Protein L36) 遺伝子は、c-type とよばれるバクテリアに見られる遺伝子に置き換わっているという。紅藻や珪藻（緑藻や灰色藻の葉緑体、ラン藻でも）では、p-type とよばれる、c-type とは挿入欠失パターンで区別できる別のタイプが見られるため、ハプト藻・クリプト藻にみられる c-type は、両グループの近縁性を示していると、Rice & Palmer (2006) は主張している。ハプト藻・クリプト藻の単系統性については、このような証拠がもっと蓄積されてくる必要があると考えられるが、クロミスタあるいはクロムアルベオラータが単系統群であると考えるのは、現時点ではかなり難しいといえる。

4. 二次共生はどのタイミングで、何回起こったのか

ストラメノパイルとハプト藻・クリプト藻が単系統でないとすると、これらのグループの葉緑体獲得はどの時点で、何回起きたのであろうか？クロミスタ仮説、あるいはその改訂版ともいえ

るクロムアルベオラータ仮説では、共通祖先で1度だけ二次共生による葉緑体の獲得が起こったと考える (Cavalier-Smith 2004)。一方で、ストラメノパイルとハプト藻・クリプト藻が単系統群でないならば、それぞれの系統群で二次共生が起こったはずであるから、複数回の二次共生を想定することが必要になる。複数回の二次共生を仮定すると、逆に葉緑体にみられる近縁性が説明できなくなるという問題が生じる。二次共生で葉緑体を獲得したハプト藻をアルベオラータ・ストラメノパイルの祖先が三次共生により葉緑体としたと考える仮説も提出される (Sanchez-Puerta & Delwiche 2008, Archibald 2009) など、二次共生の回数だけをみても、結論ができるまでにしばらく時間がかかりそうな気配である。

葉緑体獲得のタイミングについては、卵菌の全ゲノム解読において、葉緑体由来の遺伝子がみつかるという、興味深い結果が報告されている (Tyler et al. 2006)。いうまでもなく卵菌は現在では葉緑体をもたないが、陸上植物の病原生物である卵菌の一種 *Phytophthora sojae* と *P. ramorum* のゲノムを解析した結果、855 個もの、ラン藻あるいは紅藻由来の遺伝子が存在することが明らかになった。このデータは、かつては卵菌も葉緑体を持っていた可能性を示すものである。同様のデータはアルベオラータの仲間である繊毛虫でも報告されている (Reyes-Prieto et al. 2008)。現在は葉緑体を持たない近縁群がかつて葉緑体をもっていたかどうかは、葉緑体獲得のタイミングを推定する上で重要なポイントである。

いずれにせよ葉緑体獲得の歴史については今後のさらなる研究を待たなくてはならない。以前とは比べものにならないくらい解像度があがったとはいえ、核ゲノムにもとづく系統解析においては、スーパーグループの間の系統関係をより正確に推定することが必要である。また系統解析だけではなく、現在は「無色」のグループのゲノム解析を進め、「葉緑体の痕跡」を探ることが今後二次共生生物の進化を探る上で重要な情報になると予想される。

引用文献

- Andersen, R.A. 2004. Biology and systematics of heterokont and haptophyte algae. *Am. J. Bot.* 91: 1508-1522.
- Archibald, J.M. 2007. Nucleomorph genomes: structure, function, origin and evolution. *Bioessays* 29: 392-402.
- Archibald, J.M. 2009. The puzzle of plastid evolution. *Curr. Biol.* 19: R81-R88.
- Baldauf, S.L. 2008. An overview of the phylogeny and diversity of eukaryote. *J. Syst. Evol.* 46: 263-273.
- Burki, F., Shalchian-Tabrizi, K., Minge, M., Skjæveland, Å., Nikolaev S.I., Jakbson, K.S. & Pawlowski J. 2007. Phylogenetic reshuffles the eukaryotic supergroup. *PlosONE* 2: e790.
- Cavalier-Smith, T. 2004. Chromalveolate diversity and cell megaevolution: interplay of membranes, genomes and cytoskeleton. In: Hirt, R.P. & Horner D.S. (eds.) *Organelles, Genomes and Eukaryote Phylogeny, An Evolutionary Synthesis in The Age of Genomics.* pp. 75-108. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C.
- Cerino, F. & Zingone, A. 2007. Decrypting cryptomonads: a challenge for molecular taxonomy. In: Brodie, J. & Lewis, J. (eds.) *Unravelling The Algae, The Past, Present, and Future of Algal Systematics.* Pp. 197-214. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C.

- Hackett, J.D., Yoon, H.S., Li, S., Reyes-Prieto, A., Rummel, S.E. & Bhattacharya, D. 2007. Phylogenomic analysis supports the monophyly of cryptophytes and haptophytes and the association of rhizaria with chromalveolates. *Mol. Biol. Evol.* 24:1702–1713.
- Hampl, V., Hug, L., Leigh, J.W., Dacks J.B., Lang, B.F., Simpson, A.G.B. & Roger, A.J. 2009. Phylogenomic analyses support the monophyly of excavata and resolve relationships among eukaryotic “supergroups”. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 3859-3864.
- Harper, J.T. & Keeling, P.J. 2003. Nuclear-encoded, plastid-targeted glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH) indicates a single origin for chromalveolate plastids. *Mol. Biol. Evol.* 20: 1730-1735.
- Harper, J.T., Wanders, E. & Keeling, P.J. 2005. On the monophyly of the chromalveolates using a six-protein phylogeny of eukaryotes. *Int. J. Sys. Evol. Microbiol.* 55:487–496.
- 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.
- Kawachi, M., Inoue, I., Maeda, O. & Chihara, M. 1991. The haptonema as a food-capturing device: observations on *Chrysochromulina hirta* (Prymnesiophyceae). *Phycologia* 30: 563-573.
- Keeling, P.J. 2009. Chromalveolates and the evolution of plastids by secondary endosymbiosis. *J. Eukayot. Microbiol.* 56: 1-8.
- Lane, C.E. & Archibald, J.M. 2008. The eukaryotic tree of life: the endosymbiosis takes its TOL. *Trends Ecol. Evol.* 23: 268-275.
- Li, S., Nosenko, T., Hackett, J.D. & Bhattacharya, D. 2006. Phylogenomic analysis identifies red algal genes of endosymbiotic origin in the chromalveolates. *Mol. Biol. Evol.* 23: 663-674.
- Patron, N.J., Rogers, M.B. & Keeling P.J. 2004. Gene replacement of Furctose-1,6-bisphosphate aldolase supports the hypothesis of a single photosynthetic ancestor of chromalveolates. *Eukaryotic Cell* 3: 1169-1175.
- Patron, N.J., Inagaki, Y. & Keeling P.J. 2007. Multiple gene phylogenies support the monophyly of the cryptomonad and haptophyte host lineages. *Curr. Biol.* 17: 887-891.
- Reeb, V.C., Peglar, M.T., Yoon, H.S., Bai, J.R., Wu, M., Shiu, P., Grafenberg, J.L., Reyes-Prieto, A., Rummel, S.E., Gross, J. & Bhattacharya, D. 2009. Interrelationships of chromalveolates within a broadly sampled tree of photosynthetic protists. *Mol. Phyl. Evol.* 53: 202-211.
- Petersen, J., Teich, R., Brinkmann, H. & Cerff, R. 2006. A “Green” phosphoribulokinase in complex algae with red plastids: evidence for a single secondary endosymbiosis leading to haptophytes, cryptophytes, heterokonts, and dinoflagellates. *J. Mol. Evol.* 62: 143-157.
- Reyes-Prieto, A., Moustafa, A. & Bhattacharya, D. 2008. Multiple genes of apparent algal origin suggest ciliate may once have been photosynthetic. *Curr. Biol.* 18: 956-962.
- Rice, D.W. & Palmer, J.D. 2006. An exceptional horizontal gene transfer in plastids: gene replacement by a distant bacterial paralog and evidence that haptophyte and cryptophyte plastids are sisters. *BMC biol.* 4: 31.
- Riisberg, I., Orr, R.J.S., Kluge, R., Shalchian-Tabrizi, K., Bowers, H.A., Patil, V., Edvardsen, B. & Jakobsen

- K.S. 2009. Seven gene phylogeny of heterokonts. *Protist* 160: 191-204.
- Sanchez-Puerta, M.V., Bachvaroff, T.R. & Delwiche, C.F. 2007. Sorting wheat from chaff in multi-gene analyses of chlorophyll c-containing plastids. *Mol. Phyl. Evol.* 44: 885-897.
- Sanchez-Puerta, M.V. & Delwiche, C.F. 2008. Minireview: a hypothesis for plastid evolution in chromalveorates. *J. Phycol.* 44: 1097-1107.
- 佐藤真奈美・白岩義博 2005. 円石藻におけるココリス形成と光合成. 竹井祥郎（編）海洋生命系のダイナミクス第2巻 海洋生物の機能-生命は海にどう適応しているか-. pp 374-392. 東海大学出版会. 神奈川.
- Simpson, A.G.B. & Patterson, D.J. 2006. Current perspective on high-level grouping of protists. In: Katz, L.A. & Bhattacharya, D. (eds.) *Genomics and Evolution of Microbial Eukaryotes*. pp. 7-30. Oxford University Press, New York.
- Takishita, K. & Uchida, A. 1999. Molecular cloning and nucleotide sequence analysis of *psbA* from the dinoflagellate: origin of the dinoflagellate plastid. *Phycol. Res.* 47: 207-216.
- Tyler, B.M., Tripathy, S., Zhang, X., Dehal, P., Jiang, R.H., Aerts, A., Arredondo, F.D., Baxter, L., Bensasson, D., Beynon, J.L., Chapman, J., Damasceno, C.M., Dorrance, A.E., Dou, D., Dickerman, A.W., Dubchak, I.L., Garbelotto, M., Gijzen, M., Gordon, S.G., Govers, F., Grunwald, N.J., Huang, W., Ivors, K.L., Jones, R.W., Kamoun, S., Krampis, K., Lamour, K.H., Lee, M.K., McDonald, W.H., Medina, M., Meijer, H.J., Nordberg, E.K., Maclean, D.J., Ospina-Giraldo, M.D., Morris, P.F., Phuntumart, V., Putnam, N.H., Rash, S., Rose, J.K., Sakihama, Y., Salamov, A.A., Savidor, A., Scheuring, C.F., Smith, B.M., Sobral, B.W., Terry, A., Torto-Alalibo, T.A., Win, J., Xu, Z., Zhang, H., Grigoriev, I.V., Rokhsar, D.S. & Boore, J.L. 2006. *Phytophthora* genome sequences uncover evolutionary origins and mechanisms of pathogenesis. *Science* 313: 1261-1266.
- Yoon, H.S., Hackett, J.D., Pinto, G. & Bhattacharya, D. 2002. The single, ancient origin of chromist plastids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 15507-15512.
- Zhang, Z. Green B.R. & Cavalier-Smith T. 1999. Single gene circle in dinoflagellate chloroplast genome. *Nature* 400: 155-159.

アルベオラータに見られる多様な生き方～特に渦鞭毛藻類について～

高野 義人
長崎大学環東シナ海海洋環境資源研究センター
〒852-8521 長崎県長崎市文教町 1-14

Diversity of life strategies in Alveolata, especially in dinoflagellate
Key words: Alveolata; Apicomplexa; ciliate; dinoflagellate; diversity.

Yoshihito Takano
Institute for East China Sea Research, Nagasaki University
Bunkyo 1-14, Nagasaki, Nagasaki 852-8521, Japan

1. アルベオラータとは？

纖毛虫、アピコンプレクサ、渦鞭毛藻類の3つの大きな生物群にいくつかの小さな生物群を加えた単細胞性原生生物的一大系統群が“アルベオラータ生物群 (Alveolata)”と称されている。これまで、これらの近縁性はリボゾーム RNA 遺伝子や複数のタンパク質の遺伝子を連結して用いた系統解析によって明らかとされている (Gajadhar et al. 1991, Wolters 1991, Fast et al. 2002, Harper et al. 2005)。そして、共通の形態学的特徴として、原形質膜を裏打ちする扁平な袋状の膜構造物（纖毛虫では cortical alveolus、アピコンプレクサでは inner membrane complex、渦鞭毛藻類では amphiesma vesicle と呼ばれる）を持つ。アルベオラータ (Alveolata) は、この特徴に由来する名である (Cavalier-Smith 1998)。

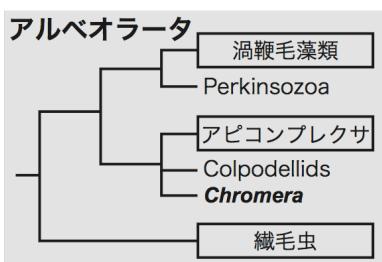


図1 アルベオラータ内の系統関係 (Moore et al. 2008 改変)

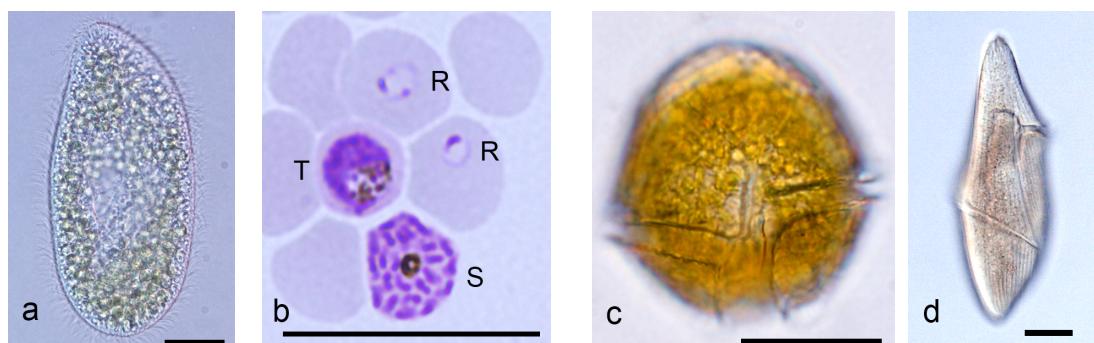


図2 アルベオラータ生物群に含まれる主な3つの生き物たち (スケールバーは 20 μm)。 a. 纖毛虫 ; ミドリゾウリムシ (*Paramecium bursaria*)。 b. アピコンプレクサ ; ヒト赤血球中の熱帯熱マ

マラリア原虫 (*Plasmodium falciparum*) ギムザ染色処理像, R ; リング型 (ring-stage), T ; トロホゾイト (trophozoite), S ; シゾント (schizont)。サンプル提供：長崎大学, 坂口美亜子特任助教。 c-d. 湾鞭毛藻類；c. 独立栄養性種 *Peridinium willei* d. 従属栄養性種 *Gyrodinium spirale*

1-1. 纖毛虫

纖毛虫は、細胞表面に多数の纖毛を持ち、大核と小核を持つ2核性で特徴づけられる。その形態は多種多様で約8,000種が記載されている非常に大きなグループであり、身近な池や田んぼといった淡水中から海水中、さらには土壤中などありとあらゆるところに棲息し、水圈生態系・土壤生態系において捕食者として非常に重要な役割を担っている。“ゾウリムシ” (*Paramecium caudatum*) と言えば、理科の教科書で必ず目にする最も知名度の高い纖毛虫である。そのほとんどが完全な従属栄養性であるが、中には捕食した緑藻類のクロレラ (*Chlorella*) を細胞内共生体として取り込んでいるミドリゾウリムシ (*Paramecium bursaria*; 図2a) や、クリプト藻類などの他の藻類を捕食しその葉緑体を一時的に利用するクレプトクロロプラスト (kleptochloroplast; 詳細は、山口晴代ら 2008 を参照) を行う種も知られている。また、主にブタやサル、ヒトの大腸に寄生し激しい下痢を引き起こすバランチジウム症の原因となる *Balantidium coli* はヒトに寄生する唯一の種として知られている。

1-2. アピコンプレクサ

アピコンプレクサ (Apicomplexa; 孢子虫類) は、無脊椎動物、脊椎動物の細胞内絶対寄生性であり、*Plasmodium* によるマラリアや *Toxoplasma* によるトキソプラズマ症といった人類や家畜に対する重大な病原性を示すものも知られている。その生活史は複雑で、例えば、熱帯熱マラリア原虫である *Plasmodium falciparum* では、ヒトにおいて無性生殖を、蚊 (ハマダラカ) において有性生殖を行いその間さまざまな形態を持つ。蚊の吸血によってヒトの体内に入り血流に乗って肝臓に移行し、肝細胞内で数千個のメロゾイトに増殖する。その後血流に放出され赤血球に侵入し、リング型 (図2b-R), トロホゾイト (図2b-T), シゾント (図2b-S) を経て10~30個の成熟メロゾイトが寄生赤血球を破壊し血流中に放出され (図2c), 再び新たな赤血球に侵入する。赤血球に侵入してから放出まで約48時間である (田辺ら 2000)。

面白いことに、この絶対寄生性のアピコンプレクサが痕跡的な葉緑体 (apicomplexan plastid を省略して“apicoplast; アピコプラスト”と呼ばれる) を持っている (Köhler et al. 1997)。このアピコプラストは、光合成能を失っているが、独自の環状DNAを持ち、脂肪酸などの生合成反応の場として機能しており生存に必須であることが分かっている。このアピコプラストの起源を探る研究は数多く行われているが、遺伝子解析からは紅藻由来であること、また、その形態が4重包膜であることから二次共生によって獲得されたこと以外の情報は得られていない。毎年およそ3~5億人が感染し、年間100万人以上の命を奪っているマラリア原虫が、このような細胞内小器官を持ちヒトとは異なる原核生物型の生合成反応系を持つことから、このアピコプラストをターゲットとしたヒトへの副作用のない抗マラリア薬の開発が進められている (Waller & McFadden 2005,)。

1-3. 湾鞭毛藻類

湾鞭毛藻類の基本形態は、細胞を水平方向に走る横溝とそれに直行する縦溝を持ち、それぞれ

に特徴の異なる 2 本の鞭毛を持ち、くるくると渦を巻くように遊泳する。渦鞭毛藻類の典型的な葉緑体は、3 重の包膜を持ち、クロロフィル a+c とペリディニンという他の藻類には見られない光合成補助色素を持ち茶色を呈する。また、他の植物の葉緑体ゲノムでは環状 DNA 上に複数の遺伝子が並ぶのに対し、渦鞭毛藻類の葉緑体遺伝子は、基本的に一つの遺伝子は一つの小さなサーカル（ミニサーカル）を作つて存在している (Zhang et al. 1999)。このように非常に特異的な渦鞭毛藻類の葉緑体ではあるが、分子系統解析の結果から紅藻類の二次共生に由来することが明らかとなっている (Zhang et al. 1999, Ishida & Green 2002)。渦鞭毛藻類は、その名の通り葉緑体を持つ“藻類”として扱われているが、実際にはこれまで約 2,000 種が知られている中で、その約半数しか葉緑体を持たず (図 2c), 残りは葉緑体を持たない (図 2d)。この葉緑体を持たない種は、二次的に典型的な葉緑体を消失したと考えられる (Saldarriaga et al. 2001)。

渦鞭毛藻類は、淡水域から海水域まで広く分布し、生産者、また消費者として水圏生態系において重要な役割を担っている。葉緑体の有無によって大きく二分できるが、その栄養獲得様式と生活様式は、非常に多様である。1) 葉緑体を持ち自由生活する独立栄養性 (autotroph), 2) 葉緑体を持つが捕食もするもの (mixotroph), 3) 珊瑚やクラゲなどに共生しているもの（褐虫藻とも呼ばれる ; symbiotic), 4) 他の生物を捕食する従属栄養性 (heterotroph), 5) 他の藻類を捕食し、その葉緑体を一時的に利用するクレプトクロロプラストを行うもの, 6) 緑藻類の一種を細胞内共生体として持つもの, 7) 藍藻類を細胞外共生体として持つもの, 8) 他の生物ましてや渦鞭毛藻類にも寄生するもの (parasitic) が知られている。

さらに面白いことに、他の藻類では分類群ごとに同じタイプの葉緑体を共有しているが、渦鞭毛藻類には典型的な葉緑体ではない 3 つのタイプが知られている。1) *Lepidodinium* の葉緑体は、緑藻類の一種のプラシノ藻類に由来する。2) *Karenia*, *Karlodinium* や *Takayama* の葉緑体は、ハプト藻類に由来する。3) *Durinskia* や *Kryptoperidinium* などの葉緑体は、珪藻類に由来する。いずれの場合においても、典型的な葉緑体、つまり二次共生による紅藻由来の葉緑体を消失し、新たな葉緑体に置き換えたと考えられる。1) については、再び二次共生によって葉緑体を獲得したことから、連続的二次共生 (serial secondary endosymbiosis) と呼ばれ、2) と 3) については二次共生による葉緑体を持つ藻類を取り込んでいるので、三次共生 (tertiary endosymbiosis) と呼ばれている。このように、渦鞭毛藻類は他の生物と仲良く、さらには支配し利用するのに長けている生物である。

アルベオラータ～纖毛虫、アピコンプレクサ、渦鞭毛藻類～は共通祖先を持ち、その出発点は同じであるが、一見似ても似つかないさまざまな“かたち”に進化し、さまざまな“生きる術”を編み出した生き物たちである。

2. アルベオラータの葉緑体の起源～*Chromera velia* の発見による新たな一步～

渦鞭毛藻類とアピコンプレクサの葉緑体は、共に二次共生の紅藻由来であることは分かっているが、互いの関連性については不明であった。しかし、2008 年に単離された珊瑚に共生する新たな生物がその答えを与えてくれた。*Chromera velia* と名付けられたこの生物は、アルベオラータたる基本構造 (alveolus など) を持ち、光合成能を有する葉緑体を持つ共生性の藻類である。その核

と葉緑体の遺伝子を解析したところ、*C. velia* はアピコンプレクサと近縁であり、その葉緑体はアピコプラストと近縁であり、さらには渦鞭毛藻類の典型的な葉緑体とも近縁であることが示され、アピコプラストと渦鞭毛藻類の葉緑体が单一起源であることが初めて示された (Moore et al. 2008)。アルベオラータの葉緑体の起源について渦鞭毛藻類からアピコンプレクサまで辿ることができた。それでは、纖毛虫についてはどうなのであろうか?これまで、纖毛虫に葉緑体の痕跡的な器官は見つかっていない。ところが、Reyes-Prieto et al. (2008) はゲノム遺伝子解析を行い、纖毛虫も葉緑体遺伝子を持つことを報告した。遺伝子の水平移動の可能性もあるため、さらなる研究が必要とされるが、もし、纖毛虫からも紅藻由来の葉緑体の痕跡が見つかれば、二次共生による紅藻由来の葉緑体を持つ生物群（クリプト藻類、ハプト藻類、ストラメノパイル類、アピコンプレクサ、渦鞭毛藻類）すべては単系統であり、その葉緑体の取り込みはたった一度であったとするクロムアルベオラータ生物群仮説 (Chromalveolate hypothesis) を支持するさらなる一歩となる。

引用文献

- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73: 203-266.
- Fast, N.M., Xue, L., Bingham, S. and Keeling, P.J. 2002. Re-examining Alveolate Evolution Using Multiple Protein Molecular Phylogenies. *J. Eukaryot. Microbiol.* 49: 33-37.
- Gajadhar, A.A., Marquardt, W.C., Hall, R., Gunderson, J., Carmona, E.V.A. and Sogin, M.L. 1991. Ribosomal RNA sequences of *Sarcocystis muris*, *Theileria annulata* and *Cryptosporidium cohnii* reveal evolutionary relationships among apicomplexans, dinoflagellates and ciliates. *Mol. Biochem. Parasit.* 45: 147-154.
- Harper, J.T., Waanders, E. and Keeling, P.J., 2005. On the monophyly of chromalveolates using a six-protein phylogeny of eukaryotes. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 55: 487-496.
- Ishida, K. and Green, B.R. 2002. Second- and thirdhand chloroplasts in dinoflagellates: Phylogeny of oxygen-evolving enhancer 1 (PsbO) protein reveals replacement of a nuclear-encoded plastid gene by that of a haptophyte tertiary endosymbiont. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 9294-9299.
- Köhler, S., Delwiche, C.F., Denny, P.W., Tilney, L.G., Webster, P., Wilson, R.J.M., Palmer, J.D. and Roos, D.S. 1997. A plastid of probable green algal origin in apicomplexan parasites. *Science* 275: 1485-1488.
- Moore, R.B., Obornik, M., Janouskovec, J., Chrudimsky, T., Vancova, M., Green, D.H., Wright, S.W., Davies, N.W., Bolch, C.J., Heimann, K., Slapeta, J., Hoegh-Guldberg, O., Logsdon, J.M. and Carter, D.A. 2008. A photosynthetic alveolate closely related to apicomplexan parasites. *Nature* 451: 959-963.
- Reyes-Prieto, A., Moustafa, A. and Bhattacharya, D. 2008. Multiple genes of apparent algal origin suggest ciliates may once have been photosynthetic. *Curr. Biol.* 18: 956-962.
- Saldaña, J.F., Taylor, F.J.R., Keeling, P.J. and Cavalier-Smith, T. 2001. Dinoflagellate nuclear SSU rRNA phylogeny suggests multiple plastid losses and replacements. *J. Mol. Evol.* 53: 204-213.
- 田辺和洋・小島莊明・脇誠治・北潔 2000. 「マラリア学ラボマニュアル」菜根出版. 東京.
- Waller, R.F. and McFadden, G.I. 2005. The apicoplast: a review of the derived plastid of apicomplexan parasites. *Curr. Issues Mol. Biol.* 7: 57-80.

Wolters, J. 1991. The troublesome parasites: molecular and morphological evidence that Apicomplexa belong to the dinoflagellate- ciliate clade. *Biosystems* 25: 75–84.

山口晴代・中山剛・井上勲 2008. クレプトクロロプラストを持つ原生生物、特に渦鞭毛藻類について. *Jpn. J. Protozool.* 41: 9-13.

Zhang, Z., Green, B.R. and Cavalier-Smith, T. 1999. Single gene circles in dinoflagellate chloroplast genomes. *Nature* 400: 155-159.

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 half-plant and half-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、ハテナが今まで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？ 今まで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 μm (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を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 μm、短径は 15-20 μm 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。

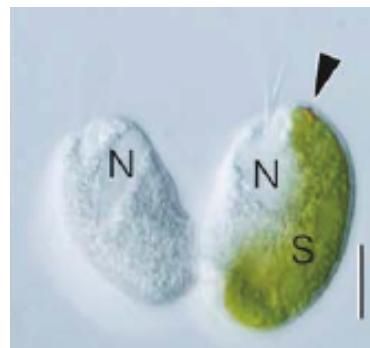


図2 細胞分裂時の光学顕微鏡写真。N=核、S=共生体、矢頭=眼点、bar= 10 μm (Okamoto & Inouye 2006)。

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つ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。

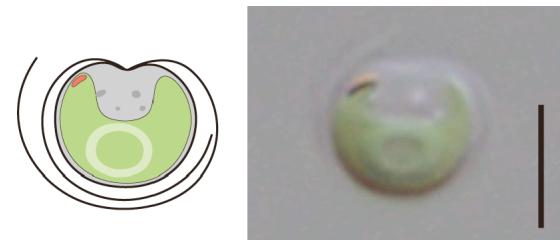


図4 ハテナの共生体だと思われるネフロセルミスの1種。bar= 10 μm 。

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隸化している様が伺える。

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）。共生藻が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

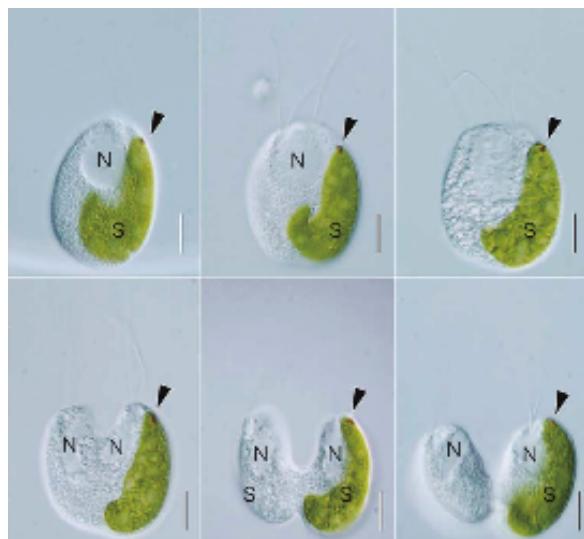
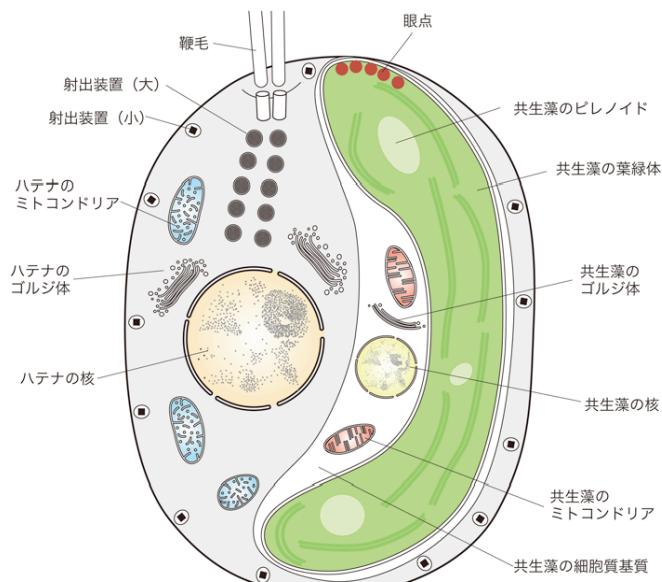


図6 ハテナの細胞分裂の過程。N=核、S=共生体、矢頭=眼点。bar= 10 μm (Okamoto & Inouye 2006)。

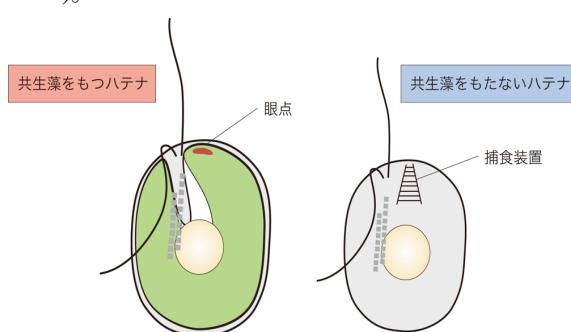


図7 共生藻を持つ細胞での眼点の位置と無色の細胞における捕食装置の位置。

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。

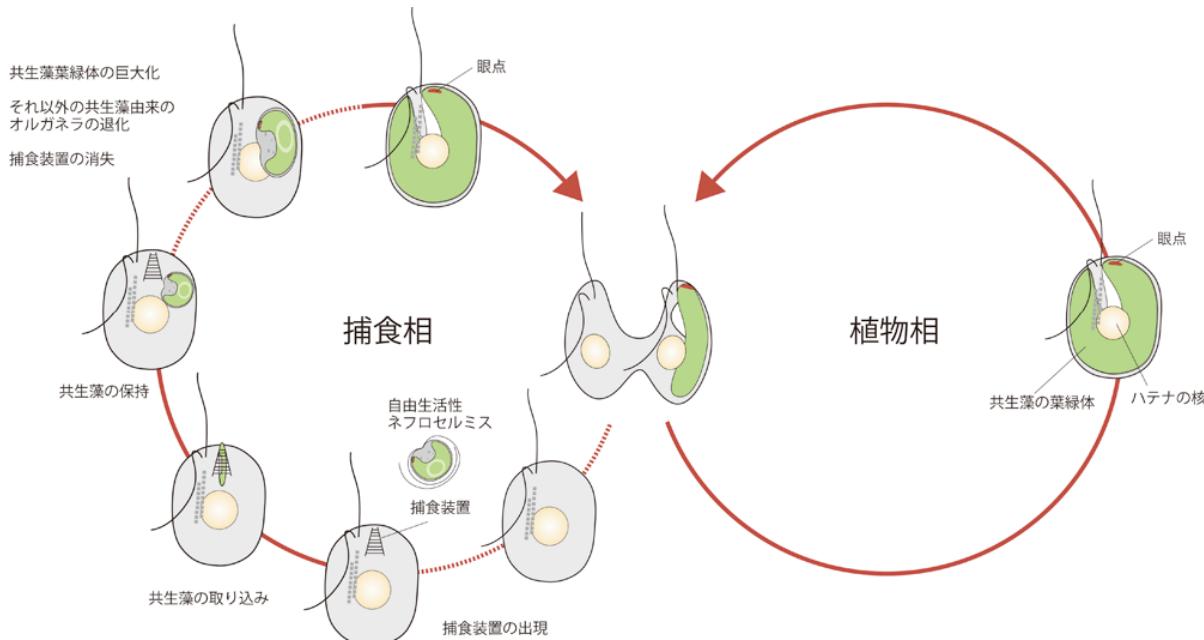


図8 推定されるハテナの生活環。(実線は観察から明らかにされたステップで、破線は予想されるステップを示す、Okamoto & Inouye 2006 の原図をもとに改変)。

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)。

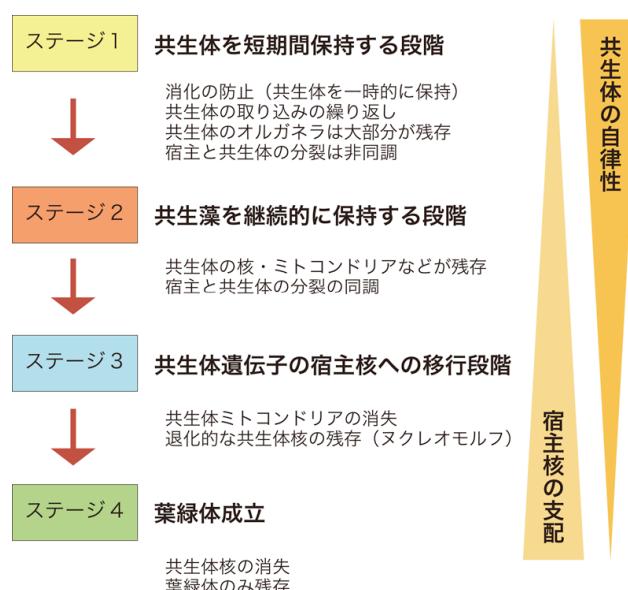


図9 推定される2次共生による植物化の過程。

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、葉緑体が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転移する段階である。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.

光合成リザリア生物について ~クロララクニオン植物を中心に~

大田 修平
フランス・ロスコフ生物学研究所¹⁾

Photosynthetic Rhizarians

Keywords: Chlorarachniophytes; endosymbiosis; *Paulinella*; Rhizaria.

Shuhei Ota
Station Biologique de Roscoff
Place Georges Place Georges Tessier, 29682 Roscoff, France

1. リザリア

リザリアは Cavalier-Smith (2002) が提唱した原生生物の一群であり、有孔虫類、放散虫類、ケルコゾア類を含む真核生物の一系統群を形成している(図 1)。リザリアの単系統性は、近年の複数遺伝子による分子系統解析によっても支持されているが(たとえば, Burki et al. 2007, 2008, 2009, Hackett et al. 2007), その細胞形態は非常に多様である。リザリアの多くは仮足(擬足)が根のように分枝するアメーバ状を呈するものが多く、この特徴がリザリアという名前の語源(ギリシア語: *rhizo*=根)となっている。

最近 Cavalier-Smith (2009) は分子系統データに、細胞体制、運動様式、生活様式、適応帯等のデータを考慮し、真核生物の系統進化を論じた。本講演では、Cavalier-Smith (2009)に基づき、リザリアの系統的位置を簡単に紹介したい。Cavalier-Smith の系統仮説に基づくと、真核生物はユニコントとバイコントの二大グループに分けられる。²⁾ ユニコントは動物、菌類、アメーバゾアの各群からなり、バイコントは狭義の植物(一次植物=緑色植物+紅色植物+灰色植物)、クロムアルベオラータ(=クロミスター+アルベオラータ)、リザリア、エクスカベート、アプロゾアの各群から構成されている。Cavalier-Smith (2003) は、狭義の植物およびクロムアルベオラータをコルティカータとしてまとめており、Cavalier-Smith (2009) では、リザリアをコルティカータの姉妹群として扱っている。³⁾ 最近報告された多遺伝子による大規模分子系統解析においても、コルティカータ+リザリアの単系統性は統計的に強く支持されている(Burki et al. 2007, 2008)。ただし、Burki et al. (2007, 2008) では、クロムアルベオラ

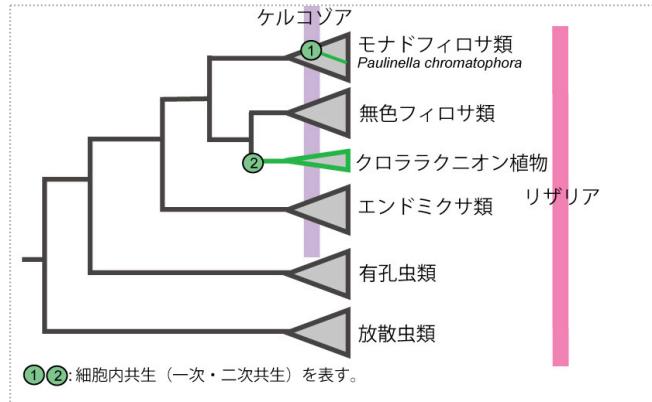


図 1 リザリア生物の系統関係。Bass et al. (2005) を参考に作図。簡略化のため、Proteomyxidea, Metopion 等の系統群は省略した。

ータは単系統とならず、ストラメノパイル+アルベオラータ+リザリア群とクリプト植物+ハプト植物群に分離している。⁴⁾ 以上、簡単にリザリアの系統的位置について触れたが、ここで重要なことは、リザリアはバイコンタの初期に分岐した界レベルに匹敵する系統群と言える点である。

2. リザリア内で見られる光合成生物

2-1. 共生体とオルガネラの間

一次植物（狭義の植物）の葉緑体がシアノバクテリアの細胞内共生を起源とするオルガネラであることは広く知られている（一次共生と呼ぶ）。一方、真核生物全体を見ると、二次（あるいは三次）共生由来の葉緑体を持つグループも多数知られている。またそれぞれの葉緑体では、宿主と共生体の統合の程度（遺伝的な統合、細胞周期の統合、代謝的な統合）も様々である。共生体と葉緑体の間の線引き、すなわち共生体から葉緑体に至るどの進化段階以上を「オルガネラ」として呼べばいいのかは難しい議論である。Keeling & Archibald (2008) は、共生体の遺伝子が核へ移行し、共生体へタンパク質が輸送されている状態をオルガネラの共通見解としているが、彼らはまたその線引きは完全には明確にならないだろうとも述べている。本講演では簡単に、宿主の細胞周期と同調的に分裂する段階以上を葉緑体（オルガネラ）として考える。このような葉緑体を持つリザリア生物には、*Paulinella chromatophora* とクロララクニオン植物が存在する。有孔虫・放散虫は、捕食によって共生体（渦鞭毛藻等）を保持しているグループが存在するが、それらの共生体は単独でも生存可能であるため、ここでは議論から除外する。

2-2. *Paulinella chromatophora*

Paulinella chromatophora はケルコゾアのウロコカムリ目に分類される原生生物で、淡水域から汽水域に棲息する。細胞は倒卵形で長径 30-40 μm、珪酸質の外殻を持つ。外殻には開口部が存在し、そこから糸状仮足を伸長させアーベ運動を行う。*P. chromatophora* は、細胞内に chromatophore（以下、有色体）と呼ばれる共生体を持つ。有色体は形態的にシアノバクテリア的特徴を多く残しており、系統的に Synechococcus/Prochlorococcus クレードに位置することが知られている (Marin et al. 2005)。*P. chromatophora* は、100 年以上前 (1895 年) に記載された生物であるが、近年この生物の培養株が確立されたことにより、*P. chromatophora* の研究が飛躍的に進歩した。最近 Nakayama & Ishida (2009) は光合成関連遺伝子のひとつ *psaE* が *P. chromatophora* の宿主核にコードされていることを報告した。*psaE* 遺伝子は有色体にはコードされておらず、このことは *psaE* 遺伝子が共生体から宿主核へ転移したこと示している。この研究は一次植物とパラレルなオルガネラの獲得過程で、シアノバクテリア共生体（有色体）と宿主の遺伝子レベルの統合を示した最初の報告である。このことはつまり *P. chromatophora* が、一次共生は過去にただ一回起きたとする定説の例外となる可能性を示している。ただし、色素胞と宿主の共生の程度はまだ初期段階であると考えられており、このため、*P. chromatophora* の有色体は、オルガネラの初期進化のモデルとして非常に興味深い（最近の総説として Keeling 2010）。

2-3. クロララクニオン植物

クロララクニオン植物もケルコゾアに属するが、*P. chromatophora* とは異なる系統的位置にある (Bass et al. 2005)。また、それぞれの葉緑体（色素体）の起源も全く異なる。即ち *P. chromatophora* では、葉緑体はシアノバクテリア（原核生物）起源であるが、クロララクニオン植物の場合は、ケルコゾア生物が緑藻を細胞内に共生させた結果オルガネラ化したものである。（詳しくは Takahashi et al. 2007）。

ここでクロララクニオン植物の分類の変遷を簡単に紹介したい。最初に発見された *Chlorarachnion reptans* は、1930 年 Geitler によって黄緑藻綱の藻として記載された。その約 50 年後、Hibberd & Norris は *C. reptans* の培養株の確立に成功した。彼らは確立された培養株を用いて再検討を行い、従来の藻類グループとは異なる特徴を見出した (Hibberd & Norris 1984)。その特徴とは、1) 葉緑体はクロロフィル *a+b* を持つこと、2) 葉緑体は 4 重膜で囲まれていること、3) 葉緑体周縁区画にヌクレオモルフ（共生体の痕跡核）を持つこと、4) 眼点を持たないこと、5) デンプンを欠くことである。このような形質の組み合わせを持つ生物群は当時知られていなかったため、Hibberd & Norris は新たな植物門としてクロララクニオン植物門を設立した (Hibberd & Norris 1984)。2009 年現在、本植物には 7 属 12 種が知られており、すべて海産種のみである。クロララクニオン植物の属は、1) ピレノイド微細構造、2) ヌクレオモルフの位置、3) 栄養細胞のタイプ（アーベバ状、球状、あるいは遊泳性）で決められる。この形質で定義される属は、分子系統と矛盾しない (Ota et al. 2009; ただし *Lotharella* 属のみ多系統)。

本植物の栄養細胞は糸状仮足を持つアーベバ状を呈するものが多いが、細胞壁を持つ球状の種、あるいは 1 本鞭毛を持った遊泳性の種も知られている。アーベバ状を呈する種は、混合栄養（光合成+捕食）を行うが、より植物的な不動の球状細胞への進化の方向性を示す系統群や、外洋の表層水環境への適応を示すと思われるプランクトン性の系統群などが知られている。このように、クロララクニオン植物は様々な栄養様式を持ち、沿岸域から外洋域までハビタットも多岐に渡っているため、生活環が非常に多様化しているのが特徴である。

クロララクニオン植物は葉緑体周縁区画（葉緑体包膜の 2 枚目と 3 枚目の間の区画）にヌクレオモルフと呼ばれる核に似た構造を持つが、これが実際に共生藻の痕跡核であると証明したのは、McFadden et al. (1994) である。ヌクレオモルフは形態的に核に似ているが、ゲノムサイズが極端に縮小している。例えば、全ヌクレオモルフゲノムが解読された *Bigelowiella natans* の場合、そのゲノムサイズは 373 kbp まで縮小している (Gilson et al. 2006)。つまり、ヌクレオモルフの遺伝子は大部分が宿主側の核に移されたか、あるいは消失したと考えられている。しかし、そのゲノムは完全には消えておらず染色体が残されている。このため、本植物の葉緑体は完全にオルガネラ化する一つ手前の段階であり、葉緑体にはまだ真核的な性質が残されていると思われる（詳しくは Archibald 2007）。

3. 終わりに

3-1. 光合成リザリア生物による植物化の理解

リザリア生物群はほとんどが従属栄養生物で構成されており、光合成生物としては、わず

かに *P. chromatophora* とクロララクニオン植物の 2 グループが知られるのみである。しかし上述のように、両生物群は葉緑体獲得過程の途中段階にあるため、葉緑体の獲得機構、進化を理解する上で注目されている。今後、*P. chromatophora* では、ゲノム、細胞生物学的アプローチにより、葉緑体獲得機構やその進化学的研究が展開されていくと思われる。特に *P. chromatophora* は一次植物とはパラレルな進化経路によってシアノバクテリアをオルガネラとして獲得しており、したがって葉緑体タンパク質輸送機構の研究は、オルガネラの初期進化を理解する上で最も興味深いテーマの一つである。一方クロララクニオン植物は、葉緑体にヌクレオモルフが付随している点で興味深い。同様な生物群としては、クリプト植物が知られている。最近、両植物群においてヌクレオモルフのゲノムサイズを比較する研究がなされており、分類群ごとにゲノムサイズが多様であることが明らかにされた (Tanifuji et al. 2006, Silva et al. 2007)。これらの研究は、共生藻核のゲノムの縮小機構を探る基礎研究として重要であり、今後さらにヌクレオモルフのゲノムがどのように再編成されたかといった興味深い研究に発展するだろう。またクロララクニオン植物の一種 *Lotharella amoebiformis* では、すでに遺伝子導入系が確立されており (Hirakawa et al. 2008), 本植物における葉緑体タンパク質輸送機構も徐々に明らかにされつつある。⁵⁾ 一方、ヌクレオモルフの分裂様式など細胞生物学的観点からクロララクニオン植物やクリプト植物を研究することも必要であると考えている。これはヌクレオモルフを含む葉緑体がどの程度「真核生物的性質」を残しているのかといった興味深い研究テーマの出発点となり、共生体のオルガネラ化の機構を理解することにつながると考えている。

3-2. クロムアルベオラータ仮説とリザリア

クロムアルベオラータ仮説 (Cavalier-Smith 1999) とは、紅藻由来（クロロフィル *a+c* タイプ）の色素体を持つ二次植物（渦鞭毛植物、不等毛植物、クリプト植物、ハプト植物）を含むクロミスタとアルベオラータが単系統群であるとする仮説である。クロムアルベオラータの単系統性問題は現在でも多数の議論が交わされており、葉緑体の進学的研究において重要な作業仮説となっている（最近の総説としては Archibald 2009, Keeling 2009, 2010）。リザリアには紅藻由来の色素体を持つグループは発見されておらず、長らくリザリアはクロムアルベオラータ議論の蚊帳の外にあった。しかし、近年の大規模な分子系統解析研究は、クロムアルベオラータ（ストラメノパイル+アルベオラータ）とリザリアが単系統であることを示した (Burki et al. 2007, 2008, 2009, Hackett et al. 2007)。このことは、これからクロムアルベオラータの研究（紅藻起源の色素体の進化研究）において、リザリア生物も視野に入れて議論していく必要があることを示唆している。

引用文献

- Archibald, J.M. 2007. Nucleomorph genomes: structure, function, origin and evolution. *BioEssays* 29: 392-402.
- Archibald, J.M. 2009. The puzzle of plastid evolution. *Curr. Biol.* 19: R81-R88.
- Bass, D., Moreira D., López-García P., Polet S., Chao, E.E., von der Heyden, S., Pawłowski, J. &

- Cavalier-Smith, T. 2005. Polyubiquitin Insertions and the Phylogeny of Cercozoa and Rhizaria. *Protist* 156: 149-161.
- Burki, F., Shalchian-Tabrizi, K., Minge, M., Skjaeveland, A., Nikolaev, S.I., Jakobsen, K.S. & Pawlowski, J. 2007. Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups. *PLoS ONE* 2:e790.
- Burki, F., Shalchian-Tabrizi, K. & Pawlowski, J. 2008. Phylogenomics reveals a new ‘megagroup’ including most photosynthetic eukaryotes. *Biol. Lett.* 4: 366-369.
- Burki, F. et al. 2009. Large-scale phylogenomic analyses reveal that two enigmatic protist lineages, telonemia and centroheliozoa, are related to photosynthetic chromalveolates, *Genome. Biol. Evol.* 2009: 231-238.
- Cavalier-Smith, T. 1999. Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. *J. Eukaryot. Microbiol.* 46: 347-366.
- Cavalier-Smith, T. 2002. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52: 297-354.
- Cavalier-Smith, T. 2003. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. *Eur. J. Protistol.* 39: 338-348.
- Cavalier-Smith, T. 2009. Megaphylogeny, cell body plans, adaptive zones: causes and timing of eukaryote basal radiations. *J. Eukaryot. Microbiol.* 56: 26-33.
- Cavalier-Smith, T. 2010. Kingdoms Protozoa and Chromista and the eozoan root of the eukaryotic tree. *Biol. Lett.* 6: 342-345.
- Geitler, L. 1930. Ein grünes Filarplasmodium und andere neue Protisten. *Arc. Protistenkd.* 69: 615-636.
- Gilson, P.R., Su, V., Slamovits, C.H., Reith, M.E., Keeling, P.J. & McFadden, G.I. 2006. Complete nucleotide sequence of the chlorarachniophyte nucleomorph: nature’s smallest nucleus. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103: 9566-9571.
- Hackett, J.D., Yoon, H.S., Li, S., Reyes-Prieto, A., Rummele, S.E. & Bhattacharya, D. 2007. Phylogenomic analysis supports the monophyly of cryptophytes and haptophytes and the association of rhizaria with chromalveolates. *Mol. Biol. Evol.* 24: 1702–1713.
- Hibberd, D.J. & Norris, R.E. 1984. Cytology and ultrastructure of Chlorarachnion reptans (Chlorarachniophyta divisio nova, Chlorarachniophyceae classis nova). *J. Phycol.* 20: 310-330.
- Hirakawa, Y., Kofuji, R. & Ishida, K. 2008. Transient transformation of a chlorarachniophyte alga, *Lotharella amoebiformis* (chlorarachniophyceae), with *uidA* and *egfp* reporter. *J. Phycol.* 44: 814-820.
- Keeling, P.J. 2009. Chromalveolates and the Evolution of Plastids by Secondary Endosymbiosis. *J. Eukaryot. Microbiol.* 56: 1-8.
- Keeling, P.J. 2010. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 365: 729-748.
- Keeling, P.J. & Archibald, J.M. 2008. Organelle Evolution: what's in a name? *Curr. Biol.* 18:

R345-347.

- Marin, B., Nowack, E.C. & Melkonian, M. 2005. A plastid in the making: evidence for a second primary endosymbiosis. *Protist* 156: 425-432.
- McFadden, G.I., Gilson, P.R., Hofmann, C.J., Adcock, G.J. & Maier, U.G. 1994. Evidence that an amoeba acquired a chloroplast by retaining part of an engulfed eukaryotic alga. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 3690-3694.
- Nakayama, T. & Ishida, K. 2009. Another acquisition of a primary photosynthetic organelle is underway in *Paulinella chromatophora*. *Curr. Biol.* 19: R284-R285.
- Ota, S., Daniel, V., Le Gall, F., Yabuki, A. & Ishida, K. 2009. *Partenskyella glossopodia* gen. et sp. nov., the first report of a chlorarachniophyte that lacks a pyrenoid. *Protist* 160: 137-150.
- Silver, T.D., Koike, S., Yabuki, A., Kofuj, R., Archibald, J.M. & Ishida, K. 2007. Phylogeny and nucleomorph karyotype diversity of chlorarachniophyte algae. *J. Eukaryot. Microbiol.* 54: 403-410.
- Takahashi, F., Okabe, Y., Nakada, T., Sekimoto, H., Ito, M., Kataoka, H. & Nozaki, H. 2007. Origins of the secondary plastids of Euglenophyta and Chlorarachniophyta as revealed by an analysis of the plastid-targeting, nuclear-encoded gene *psbO*. *J. Phycol.* 43: 1302-1309.
- Tanifuji, G., Erata, M., Ishida, K., Onodera, N. & Hara, Y. 2006. Diversity of secondary endosymbiont-derived actin-coding genes in cryptomonads and their evolutionary implications. *J. Pl. Res.* 119: 205-215.

著者注

- ¹⁾ 現所属 : Department of Biology, University of Oslo, P.O. Box 1066 Blindern, NO-0316, Oslo, Norway
- ²⁾ Cavalier-Smith が用いるユニコント、バイコントは階級を持ったグループ名（分類群）ではない。（ユニコントが単系統であるとすると、Cavalier-Smith (2010) のプロトゾア界は明らかに側系統群となることに注意。）詳しくは、Cavalier-Smith (2010) 参照。
- ³⁾ 最近、Cavalier-Smith (2010) はこれまでの分類体系を一部更新した。Cavalier-Smith (2010) の体系に基づくと、ストラメノパイル+アルベオラータ+リザリアからなるグループを Harosa 亜界としてまとめ、これをクロミスタ界に含めている。つまりこの体系では、リザリアはクロミスタ界の一グループとして扱われている。
- ⁴⁾ 最近報告された Burki et al. (2009) の分子系統解析では、クリプト植物、ハプト植物、有中心粒太陽虫類およびテロネマ類から成るグループの単系統性が中程度に支持されることが示された（ブートストラップ値=70%，事後確率=0.88）。彼らはこれを「CCTH クレード」と呼んでいる。さらに、Burki et al. (2009) の系統解析では、CCTH クレードと、ストラメノパイル+アルベオラータ+リザリア群 (SAR クレード=Harosa) が高い統計的支持で単系統となることが示された。詳しくは、Burki et al. (2009) 参照。
- ⁵⁾ 最近、クロララクニオン植物に関する葉緑体タンパク質輸送機構の研究論文が報告された。
- Hirakawa, Y., Nagamune, K. & Ishida, K. 2009. Protein targeting into secondary plastids of chlorarachniophytes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106: 12820-12825.
- Hirakawa, Y., Gile, G.H., Ota, S., Keeling, P.J. & Ishida, K. 2010. Characterization of periplastidal compartment targeting signals in chlorarachniophytes. *Mol. Biol. Evol.* 27: 1538-1545.
- Hirakawa Y. & Ishida K. 2010. Internal plastid-targeting signal found in a RubisCO small subunit protein of a chlorarachniophyte alga. *Plant J.* (in press).

違う生き方を選んだ兄弟: 眠り病原虫とミドリムシ

中山 剛

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

Brothers with different lifestyles: *Trypanosoma* and *Euglena*

Key words: *Euglena*; Euglenozoa; Kinetoplastea; *Trypanosoma*.

Takeshi Nakayama

Graduate School of Life and Environmental Sciences, University of Tsukuba,
Tsukuba, Ibaraki 305-8572, Japan

池や湖の水をとって顕微鏡で覗くと、たいていミドリムシの仲間を見ることができる。ミドリムシは緑色の葉緑体をもって光合成をしており、また鞭毛を伸ばして遊泳する(図 1-4)。細胞の頂端付近には赤くよく目立つ眼点をもっており、学名である *Euglena* (ラテン語で「本当の眼」の意味) の語源になっている。ミドリムシの細胞膜直下にはペリクル板というタンパク質の板が並んでおり、これが互いにずれて頻繁に細胞が変形(ユーグレナ運動)する。ミドリムシは葉緑体をもちながら活発に運動することから、古くから植物と動物の中間形として捉えられてきた。近年では電子顕微鏡や遺伝子を使った研究から、単細胞生物の進化についていろいろなことがわかつってきた。では最近の研究ではミドリムシは植物なのだろうか? 動物なのだろうか?

実はミドリムシの一族はもともと葉緑体をもっていないかった。海水にも淡水にも葉緑体をもたない無色のミドリムシの仲間 (*Petalomonas*, *Entosiphon*, *Peranema* など) が多数存在し、バクテリアや他の真核生物を食べて生きている(図 5-7)。ところがそういった無色のミドリムシのあるものが、あるとき緑藻(近年の研究からピラミモナス類という藻類であったことが判明している; Turmel et al. 2009)を取り込み、これを消化せずにそのまま光合成をさせて利用するようになったらしい(図 8)。現在では両者は切り離せない関係になっており、葉緑体(取り込んだ緑藻)は子孫にもきちんと受け継がれるようになっている。

つまりミドリムシの一族の中で、葉緑体をもったミドリムシは光合成という自活生活を選んだ変わり者なのである。実は真核生物の中には、ミドリムシと同じように葉緑体をもった別の生物

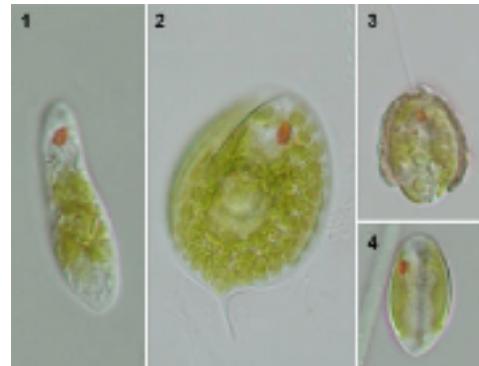


図1-4 葉緑体をもったミドリムシ類。1. *Euglena*; 2. *Phacus*; 3. *Trachelomonas*; 4. *Cryptoglena*。

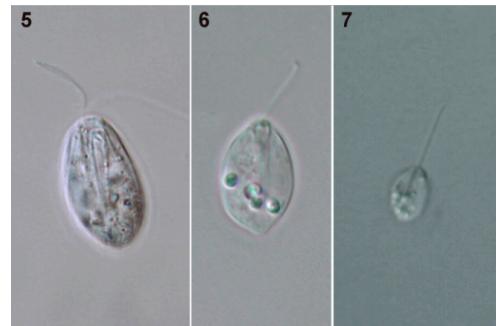


図5-7 葉緑体をもたないミドリムシ類。5. *Entosiphon*; 6. *Ploeotia*; 7. *Petalomonas*.

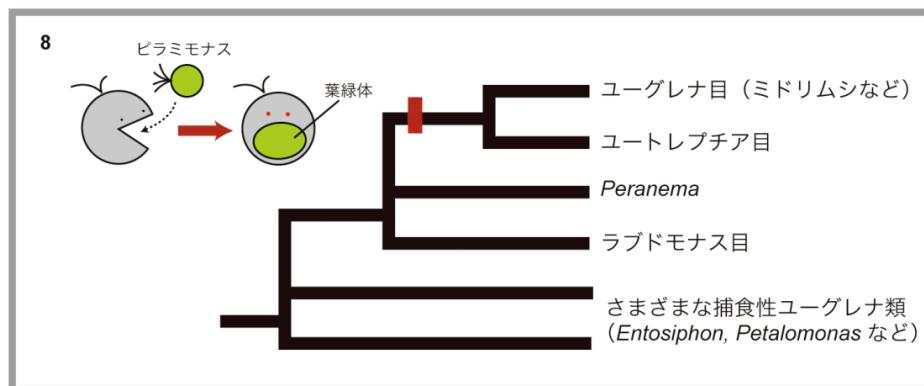


図8 ミドリムシ類（ユーグレナ藻綱）の進化。Busse et al. (2003)を改変。ユーグレナ目とヨートレプチア目の共通祖先の段階で緑色藻（ピラミモナス類）の取り込み、葉緑体化が起こったと考えられている。

を取り込んで葉緑体にしてしまったグループがたくさんいる（褐藻、珪藻、渦鞭毛藻など）。また中にはその途上過程にあるような生物も知られている。このように「食べて生きる」から「光合成をして生きる」への転換は生物の歴史の中で何度も起こっており、そのメカニズムの研究は大変興味深い課題になっている。ミドリムシもそういった視点での研究材料に使われている。さらにミドリムシの仲間には、一度光合成をするようになったのに、再びその能力を失い、ものを食べて（吸収して）生きるようになった種類もいる。このように二次的に光合成能を失った生物はミドリムシの仲間以外にもさまざまなグループに知られており（ラフレシア、マラリア原虫など）、これも真核生物の進化の中で何度も起こったことと考えられている。ミドリムシ一族の中では生き方の転換が何度も起こっているのだ。

ミドリムシはもともと葉緑体をもっていなかったとしたら、動物なのだろうか？しかし真核生物は全てもともと葉緑体をもっていなかったので、この特徴をもとに互いに近縁とは言うことはできない。電子顕微鏡や遺伝子を使った研究から、ミドリムシ一族の親戚はキネトプラステア類という生物群であることが判明している（図9-11）。

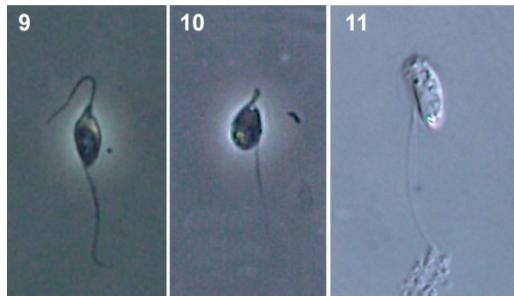


図9-11 キネトプラステア類. 9. *Dimastigella*. 10. *Rhynchomonas*. 11. *Bodo*.

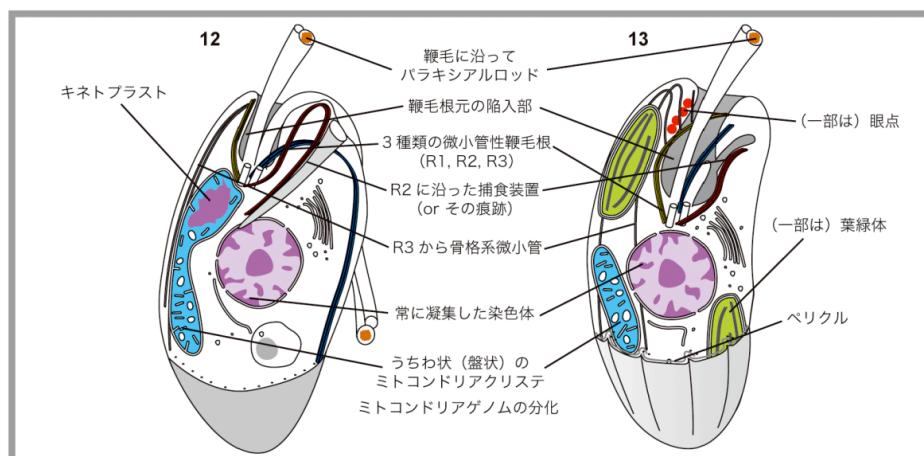


図12, 13 キネトプラステア類（12）とミドリムシ類（13）の細胞構造比較。両者にはさまざまな共通点がある。

キネトプラステア類は鞭毛をもった単細胞生物であり、キネトプラストというミトコンドリアにDNAがたくさん詰まった構造をもっている。ペリクル板をもっていないという点でもミドリムシとは異なるが、それ以外はミドリムシにそっくりである（図12, 13）。キネトプラステア類も

海水から淡水にたくさんすんでおり、ふつうバクテリアを食べて生きている。ところがキネトプラスティ族の中にも変わり者がおり、それがトリパノソーマ類である。トリパノソーマ類は基本的に昆虫に寄生する鞭毛虫だが、中には昆虫を介して哺乳類に寄生する種類もあり、最も有名なのが眠り病の原因となる*Trypanosoma*やリーシュマニア症の原因となる*Leishmania*である。またトリパノソーマ類の中には昆虫を介して陸上植物（コーヒーなど）に寄生するものも知られている（*Phytomonas*）。このようにキネトプラスティ族の中には、「食べて生きる」から「寄生して生きる」への変換をしたものがいるのだ。

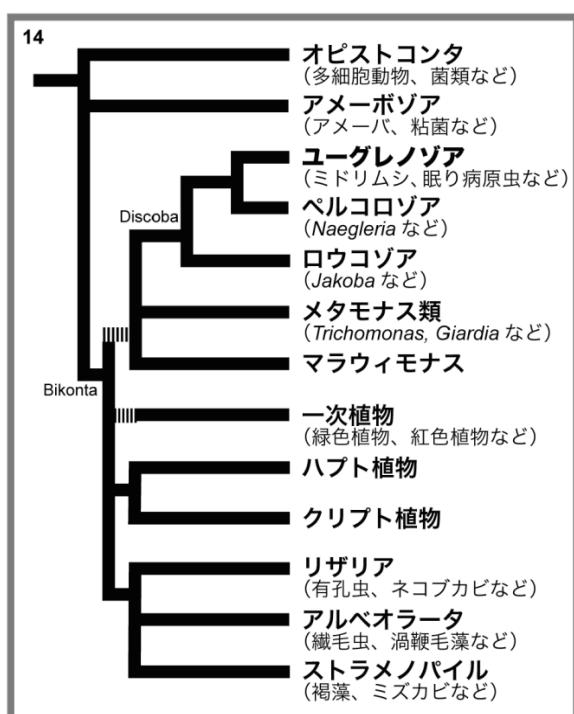


図14 真核生物の系統。Hampl *et al.* (2009) 等をもとに改変。点線はいまだ不確定の部分。

明らかになったとは言えない。身近な池の中にもだ。このような多様性を明らかにすることで、真核生物がどのように進化してきたのか、どのように生き方を変えてきたのかを知ることができると考えられる。

引用文献

- Busse, I., Patterson, D.J. & Preisfeld, A. 2003. Phylogeny of phagotrophic euglenids (Euglenozoa): a molecular approach based on culture material and environmental samples. *J. Phycol.* 39: 828-836.
- Hampl, V., Hug, L., Leigh, J.W., Dacks, J.B., Lang, B.F., Simpson, A.G.B. & Roger, A.J. 2009. Phylogenomic analyses support the monophyly of Excavata and resolve relationships among eukaryotic "supergroups". *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 106: 3859-3864.
- Turmel, M., Gagnon, M.-C., O'Kelly, C.J., Otis, C. & Lemieux, C. 2009. The Chloroplast genome of the green algae *Pyramimonas*, *Monomastix*, and *Pycnococcus* shed new light on the evolutionary history of prasinophytes and the origin of the secondary chloroplasts of euglenids. *Mol. Biol. Evol.* 26: 631-648.

もう一つミドリムシ族に近縁なものとして、ディプロネマ類という生物群が知られている。ディプロネマ類はミドリムシ類とキネトプラスティ族の中間的な形をしており、植物プランクトンの中に入り込んで中身をむさぼり食うという変わりものもいるが、基本的には「食べて生きる」生物群である。現在では、ミドリムシ類（ユーグレナ藻綱）とキネトプラスティ族（キネトプラスティ綱）、ディプロネマ類の3者は、ユーグレノゾア門という大きなグループを形成していることが分かっている。真核生物の中でユーグレノゾア類は植物（緑色植物）と動物（多細胞動物）のどちらにも近縁ではない（図14）。よってミドリムシは動物でも植物でもないと言えるだろう。このように単細胞の生き物の多様性は、動物や植物といった古典的な区分を超えた広がりをもっていることが明らかとなってきた。しかしこのような生物は肉眼では見ることができないため、その本当の多様性はまだまだまだ知られていない单細胞生物が生きているのだ。

植物の上陸作戦＝シャジクモの辿った道

坂山 英俊

神戸大学大学院理学研究科

〒657-8501 神戸市灘区六甲台町 1-1

A strategy for the colonization of land by plants: the evolutionary transition
from charophycean green algae to early land plants

Key words: bryophytes; charophycean green algae; gene evolution; land plants;
origin of sporophyte generations.

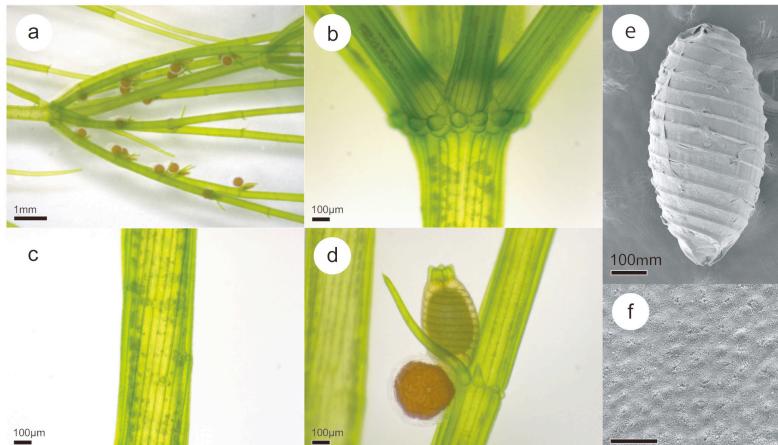
Hidetoshi Sakayama

Department of Biology, Graduate School of Science, Kobe University

Rokkodai 1-1, Nada-ku, Kobe 657-8501, Japan

1. はじめに

我々が普段目にする身近な植物といえば、きれいな花を咲かせる被子植物を思い浮かべる。また、日陰を見るとシダ植物やコケ植物が生えていたりする。このように陸地を見渡せば多様な植物が生えている。一方、湖面をのぞき込めば陸上とは全く違う植生を見ることができる。湖底には背が高く葉を広げた大型の植物も生えているが、その周辺にはゆらゆらとした糸状の藻類が繁茂している。水中には浮遊する



小さな藻類が繁殖している。岩や空き缶があればその表面にも無数の藻類が付着している。我々の目に触れるることは普通まれであるが、このような藻類たちが水中では主役である。そして、その中に約 4.8 億年昔に水中から乾燥した陸地へ進出し、陸上植物へと進化した藻類がい

図 1 シャジクモ類（ソデマクリシャジクモ *Chara leptospora*）の形態 (Sakayama et al. 2009, *J. Phycol.*より Wiley-Blackwell の許可を得て転載)。a. 主軸に枝が放射状に輪生し、「車輪」のように見える葉状体の一部。b. 枝の根元部分の拡大図。枝のすぐ下に球状のかぎりのような細胞（托葉冠）がある。c. 主軸表面の拡大図。チューブ状の細胞（皮層細胞）が内側の細胞を保護するように並んでいる。d. 枝の途中に付いている生殖器官の拡大図。上が生卵器、下が造精器。生卵器内の卵細胞（受精後に接合子になる）は栄養細胞で保護されている。e. 接合子の電子顕微鏡写真。乾燥に耐えられる厚い壁で覆われている。f. 接合子表面を拡大した電子顕微鏡写真。種によって模様が違い、分類する上で明確な基準となる構造。

る。これまでの研究の結果では、シャジクモ藻類のシャジクモ類（図 1）とコレオケーテ類（図 2）が陸上植物に最も近縁だと考えられている（図 3）(Karol et al. 2001, Delwiche et al. 2002, McCourt et

al. 2004, Sakayama et al. 2009)。本稿では、シャジクモ藻類から陸上植物への進化を、「生活環」と「体制」における進化に焦点を絞って紹介する。

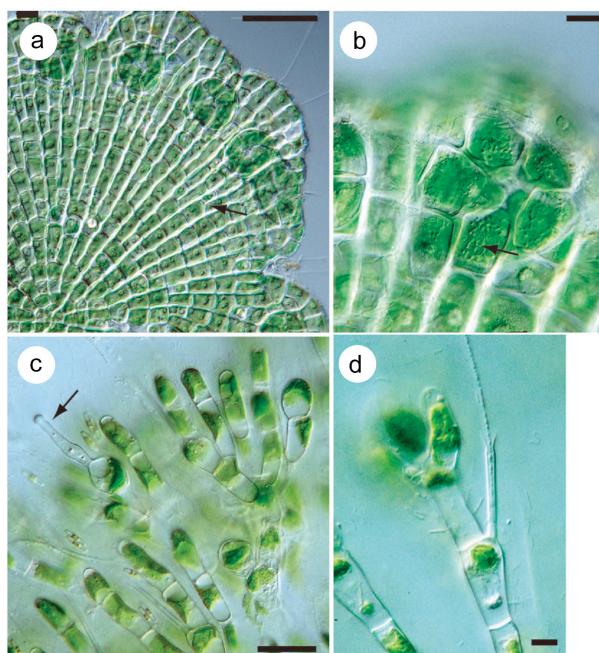


図2 コレオケーテ類の形態 (Delwiche et al. 2002, *J. Phycol.*より Wiley-Blackwell の許可を得て転載)。a, b. コレオケーテ・オルビキュラリス (*Coleochaete orbicularis*)。a. 円盤状の葉状体の一部。スケールバーは 100 μ m。b. 接合子の拡大図。接合子は栄養細胞で保護されている。スケールバーは 32 μ m。c, d. コレオケーテ・プルビナータ (*Coleochaete pulvinata*)。c. 枝分かれした葉状体の一部。枝の先端に生卵器がある。スケールバーは 32 μ m。d. コレオケーテ類を特徴づける毛のような構造の拡大図。スケールバーは 10 μ m。

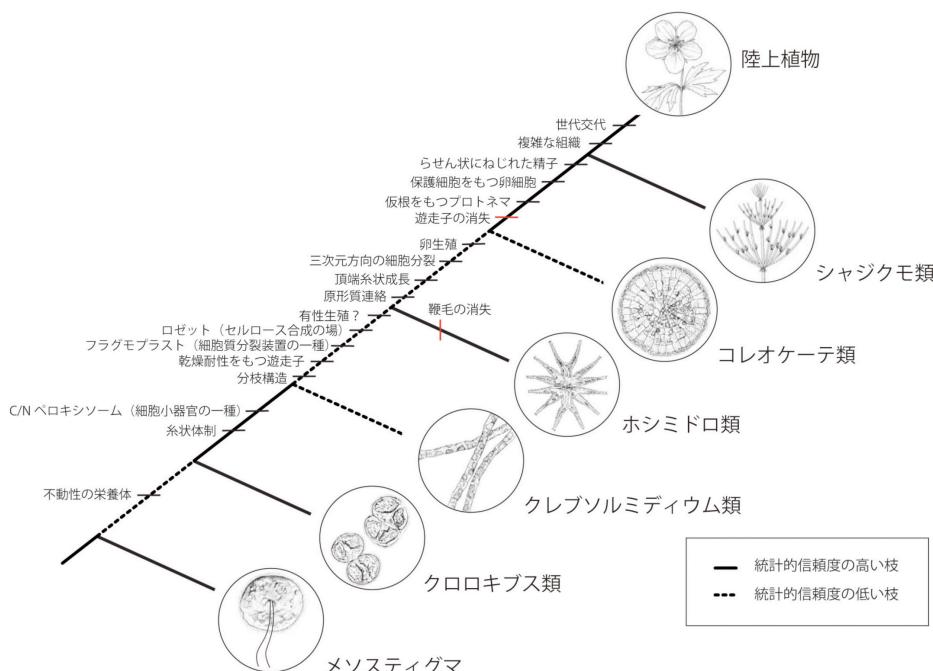


図3 シャジクモ藻類と陸上植物の系統関係 (McCourt et al. 2004, *Trends Ecol. Evol.*を改変した坂山 他 2009, *Biophilia*を改変。Elsevier とアドスリーの許可を得て掲載)。シャジクモ藻類には 6 つグループ (シャジクモ類, コレオケーテ類, ホシミドロ類, クレブソルミディウム類, クロロキブス類, メソスティグマ) がある。この図は右上に進むほど陸上植物に近いことを意味しており, 最近の研究ではシャジクモ類が最も陸上植物に近縁と考えられている。枝の上には進化の過程で獲得 (黒) または消失 (赤) した形態的特徴を示している。

2. シャジクモ藻類と陸上植物の違い

最初に、シャジクモ藻類と陸上植物の「生活環」と「体制」の違いを整理する。陸上植物はすべて胞子体と呼ばれる2倍体世代（両親に由来する2組の染色体を持つ）と配偶体と呼ばれる1倍体世代からなる世代交代を行っている（図4）。胞子体（2倍体）から減数分裂をして生じた胞子が発芽して配偶体（1倍体）ができる。陸上植物の胞子体と配偶体はどちらも多細胞である。コケ植物では胞子体より配偶体の方が大きく形態も複雑であるが、被子植物に近づくに従って大きさが逆転して胞子体の方が大きくなり形態も複雑になる。一方、シャジクモ藻類では配偶体はあるが胞子体はない（図4）。つまり、配偶体（1倍体）が卵と精子を作り接合子（2倍体）ができるが、発芽すると（体細胞分裂をせずに）すぐに減数分裂をしてしまい、再び配偶体になり、胞子「体」を作らない。シャジクモ藻類の配偶体は単細胞だったり多細胞だったりする。シャジクモ藻類の中で派生的なシャジクモ類の配偶体は、複雑な三次元構造をしている（図1）。

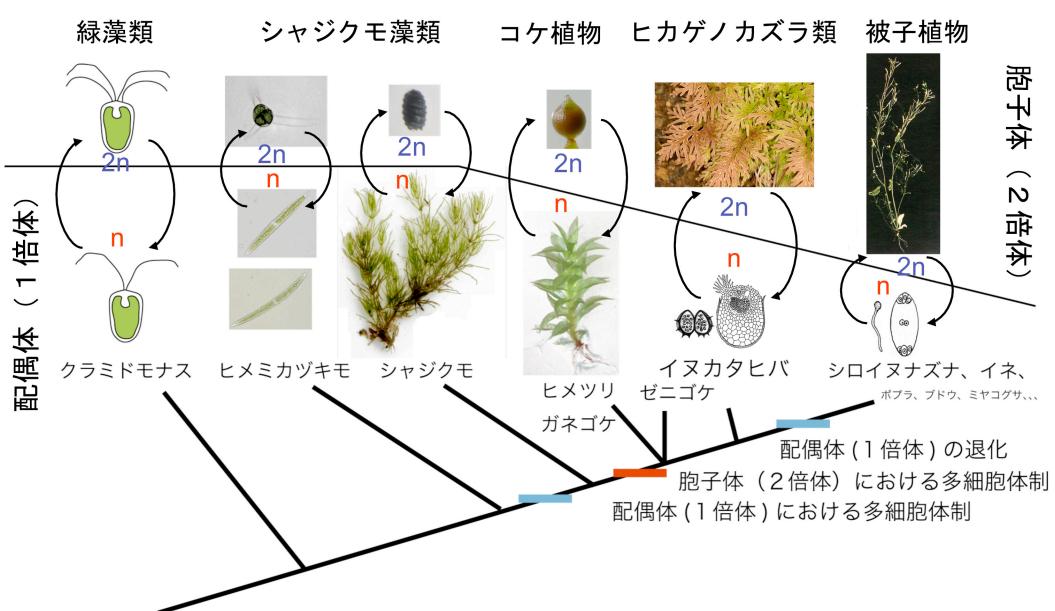


図4 緑色植物の生活環と体制の進化（坂山 他 2009, *Biophilia* よりアドスリーの許可を得て転載）。

シャジクモ藻類では1倍体の方が2倍体よりも生活環に占める時間が長く、体制も大きいものが多いが、被子植物に近づくに従って大きさが逆転し、2倍体の方が大きくなる。また、ヒメミカヅキモとシャジクモの間で1倍体の多細胞化が起こり、シャジクモとヒメツリガネゴケの間で2倍体の多細胞化が起こっている。

3. 植物の上陸作戦

以上のような「生活環」と「体制」における違いから、植物が立てた上陸作戦は次のように考えられている (Graham 1993)。多細胞の配偶体だけの生活環を持つシャジクモ藻類（シャジクモ類またはコレオケーテ類）が接合子（2倍体）において減数分裂を行うタイミングを先送りにしていき、その後、減数分裂の前に体細胞分裂を行うようになり、新たに胞子体を獲得したという作戦である（図5）。

では、植物はいったいどのようにして「減数分裂のタイミング」と「2倍体の体細胞分裂」を制御したのであろうか。この疑問に答えるためには、現生の最初の陸上植物であるコケ植物とその祖先のシャジクモ藻類を「形態」と「遺伝子」のレベルで比較する必要がある。

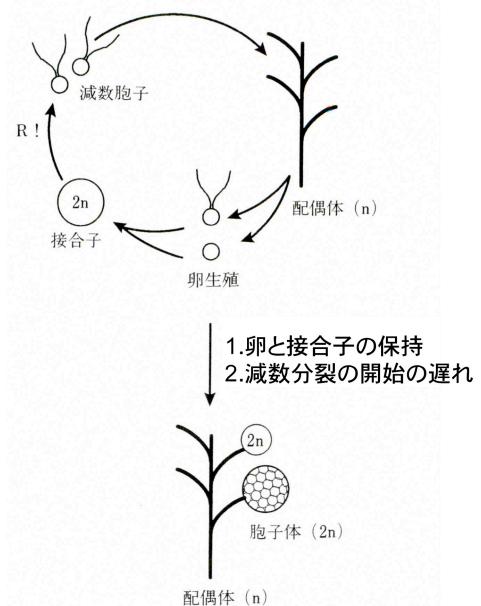


図 5 陸上植物における胞子体の起源（渡邊・堀 1996 より内田老鶴園の許可を得て転載）。シャジクモ類、またはコレオケーテ類に類似した多細胞の配偶体だけの生活環を持つ藻類において、接合子の減数分裂の開始が遅れ、小さな多細胞の 2 倍体世代（胞子体）が形成された（新生説と呼ばれている）。

4. 形態形成遺伝子の進化

コケ植物における胞子体（2倍体）形成関連遺伝子の 1 つに *FLORICAULA (FLO) / LEAFY (LFY)* 遺伝子がある (Tanahashi et al. 2005)。*FLO/LFY* 遺伝子は被子植物のシロイヌナズナでは花の形態形成にかかる MADS ボックス遺伝子の発現を誘導する転写因子である。最近いくつかの生物で進められたゲノム（全遺伝子）解析の結果では、本遺伝子は陸上植物のみからしか存在が報告されていない。本遺伝子は、コケ植物のヒメツリガネゴケにおいて、受精卵の第一分裂に端を発する 2 倍体の細胞分裂全般を制御する因子であることが明らかになっている (Tanahashi et al. 2005) (図 6)。

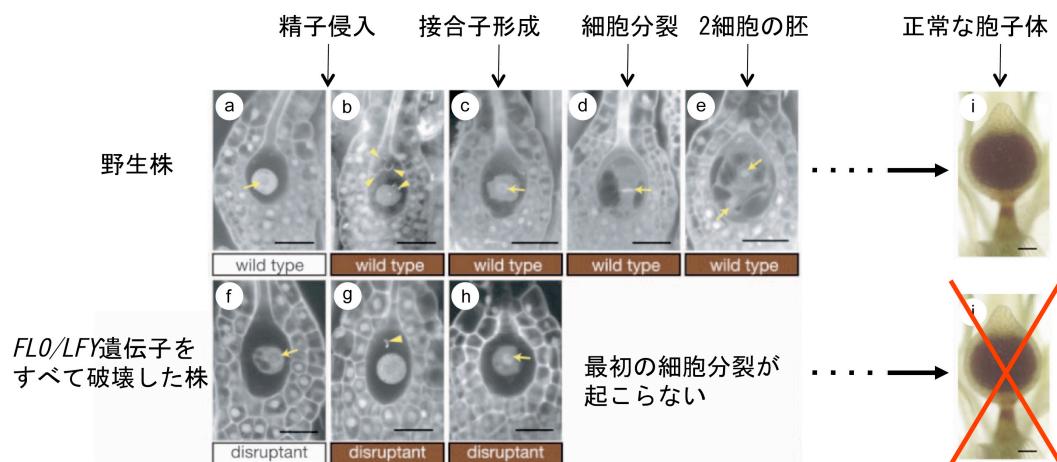


図 6 ヒメツリガネゴケにおける胞子体形成過程 (Tanahashi et al. 2005, *Development* を改変した坂山他 2009, *Biophilia* より転載。The Company of Biologists とアドスリーの許可を得て掲載)。a-h. 造卵器の縦断面図。a-e. 野生株, f-h. *FLO/LFY* 遺伝子をすべて破壊した株, i. 正常な胞子体。矢印 (→) は核, 矢じり (►) は精子。a, f. 精子侵入前, b, g. 精子侵入後, c, h. 受精後に形成された接合子, d. 最初の細胞分裂が起きた接合子, e. 2 細胞の胚。野生株では受精後に接合子が形成されると、細胞分裂が始まり胚を形成して胞子体へと成長する。一方、*FLO/LFY* 遺伝子をすべて破壊した株では受精後に接合子は形成されるが、細胞分裂が起こらず正常な胞子体が形成されない。

したがって、この因子がどのように進化してきたのかを明らかにすることは、「2倍体の体細胞分裂」の制御システムの進化を理解するうえで重要となると予想される。*FLO/LFY* 遺伝子以外にもシロイヌナズナにおいて茎頂分裂組織形成に重要な役割を果たしているクラス 1 *KNOTTED1-LIKE HOMEOPBOX (KNOX)* 遺伝子は、ヒメツリガネゴケにおいて2倍体の発生に関与していることが報告されている (Sakakibara et al. 2008)。シャジクモ藻類においてもこのような遺伝子の解析を行う必要があり、現在研究が進められている (Tanabe et al. 2005, Floyd et al. 2006, Floyd & Bowman 2007, Nishiyama 2007)。まだ研究基盤は十分ではないが、最近、シャジクモ藻類の一部では外来遺伝子の導入も可能になりつつあるため、今後、そのような遺伝子の機能を、生体を用いて解析する研究の展開も期待される (Abe et al. 2008)。

5. シャジクモ藻類の「進化学のすすめ」

このように、シャジクモ藻類には「陸上植物誕生の謎」を解き明かす秘密の情報がたくさん隠されている。したがって、シャジクモ藻類における分子遺伝学的研究基盤の確立が今求められている。そのためには、

- 1) 生活環を短期間に完結できる培養系の確立
- 2) 形質転換系の確立
- 3) ゲノム（全遺伝子）解読（最近は簡単に読めるようになりつつある）

が必須であり、著者らの研究グループはその実現に努力している。これが実現した時、「シャジクモ藻類」は植物進化学の大きなブレイクスルーをもたらすと期待できる。

6. おわりに

本稿では取り上げてはいないが、シャジクモ藻類の中でも大きな進化がいくつも起こっている（図 3）。たとえば、シャジクモ類とコレオケーテ類は多細胞の配偶体を持ち、卵と精子を作るが、これらより祖先的な性質を持つヒメミカヅキモなどの接合藻類（ホシミドロ類）の仲間では、配偶体は単細胞または同じ形の細胞が連なった群体のような体制であり、作られる 2 種類の配偶子は、形態からは卵と精子のように区別することができない（関本 2002）。このように、進化学的な魅力をたくさん持ったシャジクモ藻類の研究を志し、盛り上げてくれる若者の登場を私は待ち望んでいる。

謝辞

本稿を執筆する過程で、西山智明博士（金沢大学学際科学実験センター）、関本弘之博士（日本女子大学理学部）、伊藤元己博士（東京大学大学院総合文化研究科）から多くの助言を頂いた。㈱アドスリーの石井宏幸氏からは本稿のために多くの図と文章の転載許可を頂いた。本稿で紹介した著者らが現在行っている研究の一部は、日本学術振興会科学研究費補助金、文部科学省科学研究費補助金特定領域研究「比較ゲノム」、(財)ひょうご科学技術協会奨励研究助成のサポートを受けている。ここに、深く感謝の意を表したい。

引用文献

- Abe, J., Hiwatashi, Y., Ito, M., Hasebe, M. & Sekimoto, H. 2008. Expression of exogenous genes under the control of endogenous *HSP70* and *CAB* promoters in the *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex. *Plant Cell Physiol.* 49: 625-632.
- Delwiche, C.F., Karol, K.G. & Cimino, M.T. 2002. Phylogeny of the genus *Coleochaete* (Coleochaetales, Charophyta) and related taxa inferred by analysis of the chloroplast gene *rbcL*. *J. Phycol.* 38: 394-403.
- Floyd, S.K. & Bowman, J.L. 2007. The ancestral developmental tool kit of land plants. *Int. J. Plant Sci.* 168: 1-35.
- Floyd, S.K., Zalewski, C.S. & Bowman, J.L. 2006. Evolution of class III homeodomain-leucine zipper genes in streptophytes. *Genetics* 173: 373-388.
- Graham, L.E. 1993. The origin of land plants. John Wiley & Sons, New York.
- Karol, K.G., McCourt, R.M., Cimino, M.T. & Delwiche, C.F. 2001. The closest living relatives of land plants. *Science* 294: 2351-2353.
- McCourt, R.M., Delwiche, C.F. & Karol, K.G. 2004. Charophyte algae and land plant origins. *Trends Ecol. Evol.* 19: 661-666.
- Nishiyama T. 2007. Evolutionary developmental biology of nonflowering land plants. *Int. J. Plant Sci.* 168: 37-47.
- Sakakibara, K., Nishiyama, T., Deguchi, H. & Hasebe, M. 2008. Class 1 KNOX genes are not involved in shoot development in the moss *Physcomitrella patens* but do function in sporophyte development. *Evol. Dev.* 10: 555-566.
- Sakayama, H., Kasai, F., Kawachi, M., Watanabe, M.M., Nozaki, H., Nishihiro, J., Washitani, I., Shigyo, M., Krienitz, L. & Ito, M. 2009. Taxonomic reexamination of *Chara globularis* (Charales, Charophyceae) from Japan based on oospore morphology and *rbcL* gene sequences, and the description of *C. leptospora* sp. nov. *J. Phycol.* 45: 917-927.
- 坂山英俊・西山智明・関本弘之・伊藤元己 2009. 陸上植物の祖先「シャジクモ藻類」の進化学-水中から陸上へのストーリー. *Biophilia* 569-572.
- 関本弘之 2002. 私のおすすめ実験生物 —ミカヅキモ—. 細胞工学 21: 1230-1231.
- Tanabe, Y., Hasebe, M., Sekimoto, H., Nishiyama, T., Kitani, M., Henschel, K., Münster, T., Theissen, G., Nozaki, H. & Ito, M. 2005. Characterization of MADS-box genes in charophycean green algae and its implication for the evolution of MADS-box genes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 2436-2441.
- Tanahashi, T., Sumikawa, N., Kato, M. & Hasebe, M. 2005. Diversification of gene function: homologs of the floral regulator *FLO/LFY* control the first zygotic cell division in the moss *Physcomitrella patens*. *Development* 132: 1727-1736.
- 渡邊信・堀輝三（共訳） 1996. 陸上植物の起源. 内田老鶴園. 東京.

古今東西の植物の定義：これは植物ですか？と聞かれたら

仲田 崇志

慶應義塾大学先端生命科学研究所

〒997-0052 山形県鶴岡市覚岸寺字水上 246-2

Historical Changes in the Definition of Plants: What Do You Say When Asked, "Is This a Plant?"

Key words: kingdom; plant; plastid; taxonomy.

Takashi Nakada

Institute for Advanced Biosciences, Keio University

246-2 Mizukami, Kakuganji, Tsuruoka, Yamagata 997-0052, Japan

「キノコは植物か動物か？」と尋ねられたとすると、多くの一般人は「植物」と答えることだろう。しかしもし訪ねた相手が分類学者であれば、「キノコは植物でも動物でもない」と答えるかもしれない。キノコは吸收栄養性で光合成能力を持たず、陸上植物よりも動物に近いことが知られているが、一方で動物に含めるわけにもいかないため、「植物でも動物でもない」ことになる。ではミドリムシのような鞭毛を持って運動する藻類はどうだろうか？藻類の中には様々な系統群が含まれていて、その扱いは長年混乱していた。そこでここでは植物界¹⁾にどのような生物が含まれられてきたのか、菌類と藻類を巡る議論を含めて、その変遷を辿ってみた。

1. 動かざる植物

近代的な分類学の基礎を築いたリンネ (Carl von Linné: Carolus Linnaeus, 1707-1778) は、自然物を「成長する」鉱物界 (Lapideum), 「成長して生きている」植物界 (Vegetabile), 「成長して生きていて、知覚を持っている」動物界 (Animale) に分類した (Linnaeus 1735)。リンネの分類体系は、造物主が、鉱物よりも高等な植物、植物よりも高等な動物、そして知性を持つという点で動物の中で最も高等なヒトを造った、という神学的思想に根ざしていた。この頃にはまだ植物の光合成は発見されていなかったため、植物は「知覚を持たない」(つまり知覚に応じて運動しない) という点で動物から区別されていた。その結果、リンネはキノコなどの菌類も、顕著な運動をしない海綿のような動物も、植物に分類した。一方でオオヒゲマワリ (*Volvox*) のような鞭毛藻類は動物に分類された (図 1)。

19世紀の中頃になって進化論が台頭してくると、進化を反映した分類体系の構築を目指す研究

運動しない 植物界 陸上植物 (コケ、シダ、種子植物) 菌類 (キノコ、地衣類) 糸状藻類 大型藻類 (海藻、車軸藻など) 海綿動物など	運動する 動物界 後生動物 原生動物 (鞭毛虫類、鞭毛藻類)
--	---

図 1 リンネの二界説。

¹⁾ 生物は階層的に分類され、その階級は上から順に、界、門、綱 (こう)、目 (もく)、科、属、種となっている。例えばヒト (*Homo sapiens*) は動物界 脊索動物門 哺乳綱 靈長目 ヒト科 ヒト属に分類される。植物はしばしば植物界 (Plantae) として扱われてきたため、ここでは「植物」を「植物界に分類される生物」とする。

者が出てきた。ヘッケル (Ernst Haeckel, 1834-1919) は菌類を植物の系統の根元近くに位置づけ、植物界 (Plantae) に分類したが、単細胞生物は藻類であろうと鞭毛虫であろうと原生生物 (Protista) に分類された (Haeckel 1866)。ヘッケルは陸上植物と近縁な植物界、ヒトと近縁な動物界を系統関係に基づいて認める一方で、進化の程度に応じて単細胞生物を多細胞生物から区別した。しかし原核生物と真核生物²、光合成の有無などの違いが重要視されるようになると、分類体系の見直しも必要になった。

2. 光合成をする高等な植物

ヘッケル以降、菌類、藻類、そして原核生物の扱いを巡って、生物の分類は混乱した。これにひとまずの決着を付けたのがホイッタカー (Robert H. Whittaker, 1920-1980) である。彼は原核生物から真核生物への進化と、単細胞生物から多細胞生物への進化を重視し、同時に多細胞生物の生態の違いに着目した。

ホイッタカーの五界説では、藍藻類を含む原核生物はモネラ界 (Monera) に、真核单細胞生物は原生生物界 (Protista) に分類された。そして多細胞生物は光合成を行う植物界 (Plantae)、吸收栄養性の真菌界 (Fungi)、捕食栄養性の動物界 (Animalia) に区別された (図 2; Whittaker 1969)。生態学者であるホイッタカーは系統関係よりも生態の違いを重視し、植物界や真菌界は明らかに系統を反映していなかった。彼の植物界には独自に多細胞化を果たした緑色植物 (緑藻類と陸上植物)、褐藻類、紅藻類の 3 系統が含まれていて、系統関係を重視した多くの分類学者の反発を受けることになる。

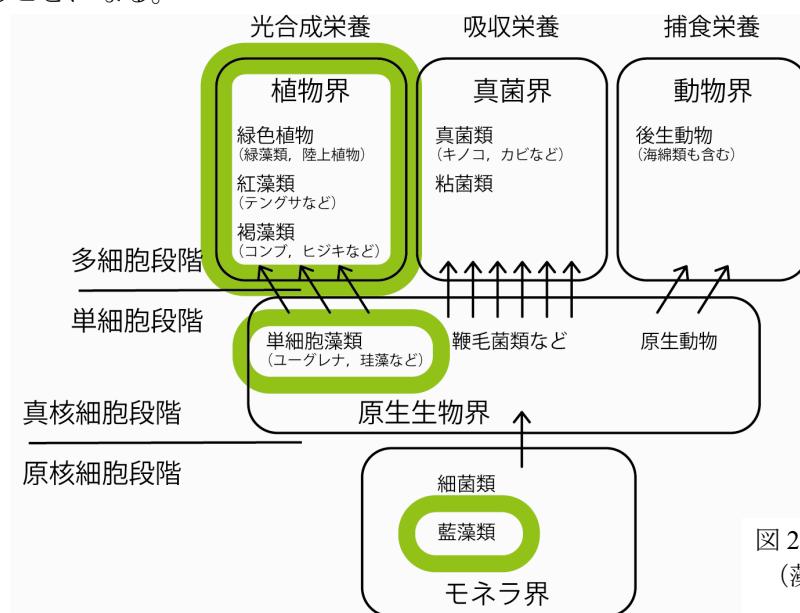


図 2 ホイッタカーの五界説
(藻類を緑枠で示した)。

例えはマーギュリス (Lynn Margulis, 1938-) は植物界をより高等な陸上植物に限定、単系統群として再定義し、あらゆる真核藻類を原生生物 (Protista または Protoctista) に再分類した (Margulis 1971, 1974)。マーギュリスによる修正版の五界説では植物界、真菌界、動物界は系統的によくまとめられたが、原生生物界は逆に、系統関係が不明な雑多な原生動物や藻類、真菌でない菌類 (偽菌類) などを含むようになった。

²⁾ 原核生物と真核生物は核膜の有無など、細胞内部の構造が大きく異なっている。原核生物の中でも藍藻類 (シアノバクテリア) は酸素発生型の光合成を行い、植物として扱われることもあった。

一部の分類学者は系統的に雑多な原生生物を解体・整理することを目指し、真核生物を最大 18 界に分類する案も出された (Leedale 1974)。このような多界説の中には、植物界という名称すら用いず、陸上植物を緑藻類と共に緑色生物界 (Chlorobiota, Viridiplantae など) として扱うものもあった (Jeffrey 1971, Cavalier-Smith 1981)。しかしいずれの分類体系においても、真核生物の中で藻類や陸上植物が別々の界に分類されていて、色素体の進化を説明することはできなかった。

3. 植物とは色素体を持ったもの

ホイッタカー以降、植物界の範囲が定まらなかつた要因として、全く細胞構造の異なる藻類群が色素体を持っているという謎が解決できなかつたことと、藻類群の間、あるいは各藻類群と他の原生生物の間の系統関係が不明だつたことが挙げられる。この混乱を解決に導いたのは、二次共生という現象の発見と、分子系統解析の発展であった。

真核生物の色素体は、元々原核生物の藍藻類が真核生物に細胞内共生（一次共生）したものだと考えられていた。しかし一部の藻類の色素体が色素体を持った別の真核生物の細胞内共生（二次共生）に由来することが明らかとなり、全く異なる細胞構造を持った藻類がよく似た色素体を持っていることが説明できるようになった。

二次共生による進化を考慮に入れて、真核生物の分類を再構成したのがカヴァリエ＝スミス (Thomas Cavalier-Smith, 1942-) である。彼は原生動物とよく似た細胞構造を持つ藻類群の多くが、他の真核生物から色素体を獲得した子孫であると考えた。そして二次共生藻は一次共生植物（陸上植物も含む）とは色素体の起源が異なるため、植物界から除外し、一次共生植物である灰色藻類、紅藻類、緑色植物を植物界にまとめた (Cavalier-Smith 1998, 2002, 2007)。

一方で分子系統解析の進歩によって、形態学では解けなかつた、真核生物全体の系統関係が明らかになってきた。現在、真核生物には大きく 3 つの系統が存在すると考えられている。一つは動物と真菌類、襟鞭毛虫などからなる後方鞭毛類 (opistokonts)，一つは葉状擬足を持ったアメーバや粘菌類等を含むアメーバ動物類 (amoebozoans)，そして最後に藻類や陸上植物、多くの原生生物からなるバイコンタ類 (bikonts) である。バイコンタ類にはアルベオラータ類 (Alveolata；纖毛虫や渦鞭毛藻類など)，エクスカヴァータ類 (Excavata；ミドリムシや様々な鞭毛虫類)，リザリア類 (Rhizaria；糸状擬足を持つアメーバ、クロララクニオ藻類など)，ストラメノパイル類 (stramenopiles；偽菌類や幾つかの鞭毛虫類、不等毛藻類など)，ハプト藻類、クリプト藻類、そして 3 系統の一次共生植物が含まれる。

複数の遺伝子で真核生物全体の系統解析が行われると、一次共生植物が互いに近縁であることが分子系統からも支持された (Baldauf et al. 2000, Moreira et al. 2000)。これによりカヴァリエ＝スミスの植物界は裏付けられ、「植物=一次共生植物」という分類が受け入れられるようになった。

4. 色素体をなくしても植物？

21 世紀に入り、より多くの遺伝情報がより多くの生物について解読されるようになると、大量のデータを用いた真核生物全体の系統解析が盛んに行われるようになった。ところがそうして得られた系統樹では、必ずしも一次共生植物が互いに近縁とはならないことが明らかになる。

真核生物の藻類が全てバイコンタに含まれることは、どの系統解析でも変わらないが、バイコ

ンタの内部の系統関係は解析に用いる遺伝子の選び方や解析手法によって異なる結果が得られている。例えば野崎久義 (Hisayoshi Nozaki, 1955-) らはバイコンタの中で紅藻類はエクスカヴァータ類に、灰色藻類や緑色植物はストラメノパイル類やアルベオラータ類により近縁であるという解析結果を出しているが (Nozaki et al. 2003, 2007, 2009), 逆に一次共生植物が互いに近縁だとする解析結果も示されている (Rodríguez-Ezpeleta et al. 2005, Patron et al. 2007, Hackett et al. 2007) (図 3)。

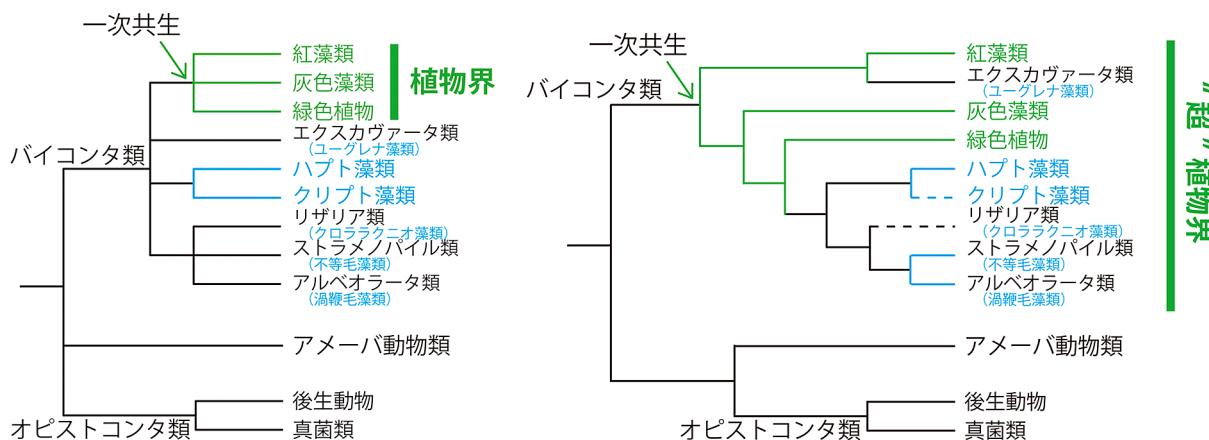


図 3 狹義の植物界と“超”植物界。一次共生植物は緑で、二次共生藻は青で示した。グループの中に二次共生藻を含む場合は、括弧内に示した。

色素体の遺伝子や代謝系の研究から、一次共生植物の色素体はただ一度きりの一次共生に由来すると考えられている。そのためもし野崎らの系統樹が正しいとすると、バイコンタの共通祖先は既に色素体を持っていたことになる。加えて、多くの原生動物（例えばアルベオラータ類の纖毛虫類やリザリア類の糸状擬足アメーバ類など）や二次共生藻の遠い祖先も一次共生色素体を持っていたことにもなるだろう。

この仮説に基づいて、野崎らは一次共生植物と、色素体を失った全ての生物をひっくるめて植物界に分類することを提案している。彼らはこのグループを“超”植物界と呼んでいて、色素体を失ったと思われる原生動物などに遺伝子の痕跡も報告されている (Tyler et al. 2006, Maruyama et al. 2008, 2009, Reyes-Prieto et al. 2008)。“超”植物界にはこれまで植物とは考えられてこなかった原生動物なども含まれているが、その基準はもはや一次共生色素体を「持っている」という特徴ではない。植物とは少なくとも祖先が一次共生色素体を「持っていた」生物であり、一次共生色素体の獲得という過去の出来事に基づいているのである。

5. 植物を見分けるのは

植物界の定義は時代を経て大きく変貌してきた。「動かない生物」という単純で人為的な定義から、光合成を行う多細胞生物という進化段階を反映した定義になり、そして今や一次共生色素体の獲得という歴史と系統に基づいた定義になっている。未知の生物が見つかったときに、それが植物なのかどうかを見分けるのは一層難しくなったが、同時に新しい定義は植物という生物へのより深い理解に基づいているとも言える。

最新の植物界の範囲では、少なくとも灰色藻類、紅藻類、緑色植物の 3 系統群が一次共生によ

って色素体を獲得した子孫と考えられ、もしかすると襟鞭毛虫類とアメーバ動物類を除いたほとんどの原生生物も植物と呼べるのかもしれない。植物の範囲がどこまで広がるのかは、今後の研究の進展に委ねられている。

このように分類とは単に「これは植物である／ない」という回答を与えるものではなく、生物の進化・歴史に対する深い理解を表現するものである。もしある生物が植物かどうかと言う疑問を持ったなら、その生物の進化史にも思いを馳せてみてはいかがだろうか。

番外. 植物の「ような」生物

・光合成細菌

光合成を行う原核生物全般を指す。紅色細菌や緑色硫黄細菌、緑色非硫黄細菌、藍藻類（シアノバクテリア）などが知られるが、藍藻類だけが酸素発生型光合成を行う。非酸素発生型の光合成は分子機構がまるで異なり、藍藻類以外の光合成細菌は藻類にも植物にも含めない。なお藍藻類は色素体の由来になった。

・菌類

栄養細胞に運動性がなく光合成も行わず、胞子で増殖する生物。かつては原始的な植物と考えられた。現在では菌類にも様々な系統が含まれることが知られており、一部の藻類と近縁な菌類も存在する。いわゆるキノコの仲間は独自の真菌界（Fungi）に分類される。

・藻類

酸素発生型光合成を行う生物のうち、陸上植物を除いたもの。二次的に光合成能を失ったものも含めことがある。多数の系統群が知られ、原核生物の藍藻類（シアノバクテリア）、真核生物の灰色藻類、紅藻類、緑色藻類（広義）、ユーグレナ藻類、クロララクニオ藻類、クリプト藻類、ハプト藻類、渦鞭毛藻類、不等毛藻類（褐藻類、珪藻類など）があり、互いに光合成色素、貯藏物質、色素体や鞭毛など細胞の微細な構造が大きく異なる。陸上植物は緑色藻類から誕生したと考えられる。

藍藻類が真核生物に細胞内共生する一次共生により灰色藻類、紅藻類、緑色藻類（と陸上植物）の色素体が誕生し、色素体を持った真核藻類が他の真核生物に細胞内共生する二次共生によってユーグレナ藻類、クロララクニオ藻類、クリプト藻類、ハプト藻類、渦鞭毛藻類、不等毛藻類の色素体が生まれた。二次共生は少なくとも 3 回起こったが、正確な回数はわかっていない。近年は一次共生藻のみを植物として認め、二次共生藻とは区別する傾向にある。

引用文献

- Baldauf, S.L., Roger, A.J., Wenk-Siefert, I. & Doolittle, W.F. 2000. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. *Science* 290: 972-977.
- Cavalier-Smith, T. 1981. Eukaryote kingdoms: Seven or nine? *BioSystems* 14: 461-481.
- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73: 203-266.
- Cavalier-Smith, T. 2002. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52: 297-354.
- Cavalier-Smith, T. 2007. Evolution and relationships of algae: Major branches of the tree of life. In: Brodie,

- J. & Lewis, J. (eds.) Unravelling the Algae. pp. 21-55. CRC Press, Boca Raton.
- Hackett, J.D., Yoon, H.S., Li, S., Reyes-Prieto, A., Rümmele, S.E. & Bhattacharya, D. 2007. Phylogenomic analysis supports the monophyly of cryptophytes and haptophytes and the association of Rhizaria with chromalveolates. *Mol. Biol. Evol.* 24: 1702-1713.
- Haeckel, E.H. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. Reimer, Berlin.
- Jeffrey, C. 1971. Thallophytes and kingdoms: A critique. *Kew Bull.* 25: 291-299.
- Leedale, G.F. 1974. How many are the kingdoms of organisms? *Taxon* 23: 261-270.
- Linnaeus, C. 1735. *Systema Naturae*. Haak, Lerden.
- Margulis, L. 1971. Whittaker's five kingdoms of organisms: Major revisions suggested by considerations of the origin of mitosis. *Evolution* 25: 242-245.
- Margulis, L. 1974. Five-kingdom classification and the origin and evolution of cells. *Evol. Biol.* 7: 45-78.
- Maruyama, S., Matsuzaki, M., Misawa, K. & Nozaki, H. 2009. Cyanobacterial contribution to the genomes of the plastid-lacking protists. *BMC Evol. Biol.* 9: 197.
- Maruyama, S., Misawa, K., Iseki, M., Watanabe, M. & Nozaki, H. 2008. Origins of a cyanobacterial 6-phosphogluconate dehydrogenase in plastid-lacking eukaryotes. *BMC Evol. Biol.* 8: 151.
- Moreira, D., Le Guyader, H. & Philippe, H. 2000. The origin of red algae and the evolution of chloroplasts. *Nature* 405: 69-72.
- Nozaki, H., Iseki, M., Hasegawa, M., Misawa, K., Nakada, T., Sasaki, N. & Watanabe, M. 2007. Phylogeny of primary photosynthetic eukaryotes as deduced from slowly evolving nuclear genes. *Mol. Biol. Evol.* 24: 1592-1595.
- Nozaki, H., Maruyama, S., Matsuzaki, M., Nakada, T., Kato, S. & Misawa, K. 2009. Phylogenetic positions of Glaucophyta, green plants (Archaeplastida) and Haptophyta (Chromalveolata) as deduced from slowly evolving nuclear genes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 53: 872-880.
- Nozaki, H., Matsuzaki, M., Takahara, M., Misumi, O., Kuroiwa, H., Hasegawa, M., Shin-i, T., Kohara, Y., Ogasawara, N. & Kuroiwa, T. 2003. The phylogenetic position of red algae revealed by multiple nuclear genes from mitochondria-containing eukaryotes and an alternative hypothesis on the origin of plastids. *J. Mol. Evol.* 56: 485-497.
- Patron, N.J., Inagaki, Y. & Keeling, P.J. 2007. Multiple gene phylogenies support the monophyly of cryptomonad and haptophyte host lineages. *Curr. Biol.* 17: 887-891.
- Reyes-Prieto, A., Moustafa, A. & Bhattacharya, D. 2008. Multiple genes of apparent algal origin suggest ciliates may once have been photosynthetic. *Curr. Biol.* 18: 956-962.
- Rodríguez-Ezpeleta, N., Brinkmann, H., Burey, S.C., Roure, B., Burger, G., Löffelhardt, W., Bohnert, H.J., Philippe, H. & Lang, B.F. 2005. Monophyly of primary photosynthetic eukaryotes: Green plants, red algae, and glaucophytes. *Curr. Biol.* 15: 1325-1330.
- Tyler, B.M. et al. (53 authors) 2006. *Phytophthora* genome sequences uncover evolutionary origins and mechanisms of pathogenesis. *Science* 313: 1261-1266.
- Whittaker, R. H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science* 163: 150-160.