

17 章 原生生物の進化

17.1 真核生物の細胞内小器官は細胞内共生により生じた

原生生物は真核生物である。真核細胞には核と膜を持つ様々な細胞内小器官が存在する。細胞内共生説による説明では、少なくともミトコンドリアと葉緑体は独立した原核細胞に由来する。この説は観察的データにより支持される。例えば、ミトコンドリアと葉緑体は好気性細菌と藍色細菌にそれぞれ類似している。例えばアメーバのような原生生物がこれらの原核生物を細胞内に取り込んだのかもしれない。この仮説はミトコンドリアと葉緑体が二重膜を持つことを説明できる。現に、外膜はそれらを含む生物の細胞膜に類似しており、内膜は原核生物と同様の構造を持つ。

細胞内共生体は、現在のミトコンドリアと葉緑体が行っているように二分裂による増殖とタンパク質の生産を行う能力を維持していただろう。その後の進化により、現在見られるような双利関係が確立したと考えられる。

ミトコンドリアは全ての原生生物に見られるが、葉緑体はそうではない。原生生物の中には4重膜の葉緑体を持つものがある。このことは、その葉緑体が元々は別の原生生物の一部であったことを示唆する。このことから、生物進化において細胞内共生は普遍的な事象であると考えることができる。

17.2 原生生物は多様な生物群である

原生生物は、顕微鏡下でのみ観察可能なものから長さ 200 μ m を超えるものまでそのサイズが多様である。ほとんどの原生生物は単細胞性であるが、細胞内の仕組みは複雑である。アメーバとせん毛虫は収縮胞などの独自の細胞内小器官を持つ。

原生生物は体細胞分裂による無性生殖を通常行い、減数分裂と孢子形成を伴う有性生殖は悪条件下でのみ生じる。孢子は生活に不利な条件に耐えることのできる半数性の休眠細胞で、環境条件が回復するまでその状態で生き延びる。孢子とは異なる休眠状態であるシストを形成する原生生物もある。

原生生物の中にはヒトの病気を引き起こすものがあり、医学面で重要視される生物群である。一方、原生生物は生態学的にも非常に重要である。光合成を行う原生生物は水中に酸素を供給し、淡水ならびに海水の生態系において一次生産者として機能する。光合成原生生物はプランクトンの主要な構成要素であり、従属栄養性の原生生物や動物の餌としての役割を果たしている。

原生生物は他の生物と共生し、寄生ならびに双利関係を築く。例えば、ある種の寄生性原生生物は動物やヒトの病原となる。サンゴ礁の形成には、サンゴ虫の組織内に共生する光合成原生生物が大きく寄与する。

原生生物は複雑で多様性に富むため、分類と系統関係の推定が困難である。本章では、栄養摂取様式に基づき Figure 17.2 のように分類する。原生動物 (protozoans) と粘菌 (slime molds) は、摂食性従属栄養生物である。水生菌 (ミズカビ water molds) は、吸収性従属栄養生物である。藻類は、独立栄養生物である。

17.3 原核生物の分類

原生生物は従来、従属栄養生物である原生動物および粘菌と独立栄養生物である藻類に分類されてきた。現在、分類群間の進化的関係が明らかになるにしたがって分類体系に変更が加えられつつある。分子データによる系統解析の結果の一例が Figure 17.3 である。この図にはアメーバと粘菌が含まれていない。これは、これらの生物群の系統学的位置がほとんど不明であるためである。

17.4 鞭毛虫は鞭毛を用いて運動を行う

鞭毛虫 (zooflagellates) はほとんど単細胞性で従属栄養生活を営み、鞭毛を用いて運動を行う生物のグループであり、数千の種がふくまれる。

寄生性の鞭毛虫

多くのトリパノソーマはヒトの病気の原因となる。ここで3つの例を挙げておく。(1) *Trypanosoma brucei* は、ツェツェバエにより媒介され、眠り病を引き起こす。(2) 別の種 *Trypanosoma cruzi* は、中南米のシャガス病の原因となる。(3) リーシュマニア病は、サシチョウバエが媒介するトリパノソーマ (*Leishmania* 属などの種) に感染することにより発病する。*Giardia lamblia* の胞子は汚染された水により伝染する。本種はヒトの腸壁に吸着し、重篤な下痢を引き起こす。*Giardia* はヒトの消化器における最も普遍的な鞭毛虫であり、他の多くの哺乳動物の体内にも棲息する。*Trichomonas vaginalis* は性的接触により伝染し、膣、尿道、前立腺、精嚢に感染する。

ユーグレナ植物は、約 1000 種を含む淡水性の単細胞生物である。3分の1程度の属は葉緑体を持つ。ユーグレナ植物の葉緑体は緑藻のものに似ており、緑藻との細胞内共生に起源すると考えられている。ユーグレナ植物の葉緑体にはピレノイドと呼ばれる多糖類からなる特殊な領域が存在する。ユーグレナ植物はパラミロンとく特殊な多糖類を生産する。葉緑体を持たないユーグレナ植物は吸収もしくは食作用により栄養を摂取する。

ユーグレナ植物は2本の鞭毛を持つ。長い鞭毛(前鞭毛)はつぼ型の鞭毛溝から体外へ伸長する。前鞭毛上には鞭毛小毛が生じる。鞭毛の基部付近には眼点があり、光受容体へ照射する光を遮断する。ユーグレナ植物は帯状のタンパク質が並んだ柔軟な外被に覆われており、細胞質の波動や収縮に合わせて変形することが可能である。

17.5 アメーバは仮足を用いて運動を行う

仮足 (pseudopods) は細胞質がある方向へ流動した時に形成される伸長部分である。仮足を用いて移動する原生生物は通常水中で生活し、海洋や淡水性湖沼における動物性プランクトンの一部である。

アメーバ動物は、仮足を用いて移動し食作用を行う原生生物である。アメーバには数百の種が含まれる。*Amoeba proteus* は、よく研究されている淡水性の種である (Figure 17.5)。アメーバが食物を摂取する時、仮足により藻類、細菌、他の原生生物などの餌を包囲し、食作用を行う。その後食胞 (food vacuole) で消化が起こる。淡水性アメーバには収縮胞 (contractile vacuole) がある。収縮胞には細胞質の余分な水分が集積し、後に収縮して細胞膜の一時的な開口部から体外へ水分が排出される。

Entamoeba histolytica はヒトの大腸に棲息しアメーバ赤痢を発症させるアメーバである。赤痢ア

アメーバは孢子を形成することができるため、アメーバ赤痢は伝染性がある。赤痢アメーバが腸壁に侵入・繁殖し、肝臓や脳に至ると死に至ることもある。

有孔虫 (foraminiferans) と放射虫 (radiolarians) は美しい形状の殻を持つ。有孔虫は、炭酸カルシウムを含有する殻の孔から仮足を伸ばす。数百万年におよぶ有孔虫の排出物が堆積して、ドーバーのホワイトクリフが形成された (Figure 17.5B)。放射虫にはケイ酸の内骨格がある (Figure 17.5C)。有孔虫や放射虫の死骸の殻は海底に 700-4000m もの厚さの堆積層を形成する。ガラス質の殻は高圧化では不溶であるため、放射虫の層は有孔虫より深い。これらの層の存在は、石油の存在の指標となる。有孔虫と放射虫の化石の年代は前カンブリア紀まで遡り、原生生物の起源の古さを示す証拠となっている。地質年代ごとに出現する有孔虫の種類が異なるため、堆積岩中の有孔虫は年代特定の指標となる。エジプトのピラミッドは有孔虫起源の石灰岩を用いて建造されている。

17.6 繊毛虫は繊毛を用いて運動を行う

繊毛虫 (ciliates) は約 8000 種の単細胞原生生物からなる。この門を構成する生物は繊毛を使って移動するので繊毛虫と呼ばれる。繊毛虫は原生生物の中で最も複雑で特殊化した構造を持つ。多くの繊毛虫は自由生活を営むが、寄生性、固着性、ならびに群体形成を行う種も存在する。繊毛虫の代表例はゾウリムシ *Paramecium* である。この単細胞性の繊毛虫は池や水路に普通に見られる。外被の小孔から出る数百の繊毛は規則的に動く (Figure 17.6A)。細胞質内に外被に沿って毛胞 (trichocyst) が多数分布する。物理的ないし化学的刺激を受けると、防御や採餌に役立つ有刺毛が毛胞から発せられる。

ゾウリムシが食作用を行う時、餌は細胞咽喉へ運ばれ、その奥で食胞が形成される。消化に続いて、可溶養分は細胞質へ吸収され、未消化の残渣は細胞肛門から排出される。

繊毛虫は、二分裂により無性生殖を行う。繊毛虫は大核と小核の二種類の核を持つ。大核は細胞内の通常の代謝を制御し、小核は生殖に関わる。有性生殖は接合を伴う (Figure 17.6B)。大核が崩壊し、小核の減数分裂後、個体間での半数性の小核の交換が行われる。その後、全ての遺伝子コピーを持つ大核が新たに合成される。

17.7 孢子虫は可動性ではない

孢子虫 (sporozoan) は寄生性で孢子を形成する 3900 種程度の原生生物のグループである。ニューモキスティス *Pneumocystis carinii* は、エイズ患者が罹患するカリニ肺炎の原因である。有性生殖によって、肺胞壁内でシストが形成される。シストが内包する孢子は分裂を繰り返し、最終的にシストが破れて孢子が放出される。それぞれの孢子は無性生殖を行う個体となり、さらに有性生殖の段階に入って新たなシストを形成する。

今日、マラリアにより一年で 100 万人程度が死亡する。マラリアは、*Plasmodium* 属の 4 種類の寄生性孢子虫が引き起こす病気である。マラリアは、原虫を媒介する蚊により伝染する。

マラリア原虫の一種 *Plasmodium vivax* の生活環を Figure 17.7 に示す。マラリア蚊 *Anopheles* は卵の形成に必要なタンパク質を得るためにヒトや動物から吸血する。(1) 蚊がマラリア原虫を吸収すると、蚊の体内で有性生殖が行われ、体細胞分裂によって多数のスポロゾイトが形成される。(2) 続いて吸血されたヒトにマラリア原虫のスポロゾイトが侵入する。(3) マラリア原虫

は肝臓で無性生殖を行いメロゾイトを形成する。(4)メロゾイトが赤血球に感染し破壊する時に悪寒と発熱が生じる。(5)赤血球が破壊される時メロゾイトと毒性物質が放出される。(6)一部のメロゾイトは配偶子母細胞嚢 (gametocyte) となり、蚊に吸収される。

17.8 原生生物には粘菌と水生菌が含まれる

変形菌 (真正粘菌)

変形菌 (plasmodial slime molds) は通常、二倍性で多核の変形体 plasmodium として存在し、植物の遺骸を消化する (Figure 17.8)。これまでおよそ 500 種の変形菌が記載されている。多くの種は明るい色を示す。乾燥条件など成長に適さない環境下では、変形菌は子実体 (sporangia) を形成する。子実体は胞子を生産する。

子実体により生産された胞子は、発芽に十分な湿度が得られるまで生き延びる。胞子は半数性の鞭毛細胞もしくはアメーバ状細胞を形成する。これらの配偶子が接合して接合子が形成されると、養分を得て成長し、多核性の変形体が再び形成される。

細胞性粘菌

細胞性粘菌はアメーバ状細胞として存在する。細胞性粘菌は土壌内に普遍的に存在し、細菌や酵母を餌とする。70 種程度の記載がある。

餌の供給が不足したり生育に不適な条件が生じた時、各細胞は化学物質を放出し細胞が集合して偽変形体を形成する。偽変形体は一時的なものであり、偽変形体は累積子実体を形成し、そこで胞子が生産される。好適な条件が回復すると、胞子は発芽して半数性アメーバ状細胞を放出し、再び無性生殖世代が始まる。

水生菌 (ミズカビ)

17.9 珪藻と渦鞭毛藻は海洋における重要な藻類である

珪藻 (約 11000 種) は自由生活性の水生光合成生物である。珪藻は淡水および海水で最も数の多い単細胞性藻類であり、従属栄養生物に食料と酸素を供給する役割を果たす光合成プランクトンの主要構成要素である。

珪藻の構造は、被殻と呼ばれる 2 個に分かれる細胞壁からなり、大型の被殻が小型の被殻をふたのように隙間なく覆う (Figure 17.9A)。無性生殖の際には、2 個の娘細胞はそれぞれの被殻を 1 個ずつ受け継ぎ、新しい被殻が古い被殻の内側に形成される。したがって、無性生殖によって形成される個体は親個体より小型になる。有性生殖によってサイズが元に戻る。

珪藻の細胞壁はケイ酸を含む。被殻の表面には様々な条線や胞紋が存在する。これらの穿孔構造により被殻の内側の細胞が外側の環境と接することができる。

渦鞭毛藻 (約 4000 種) は通常、ケイ酸を含むセルロースの板 (鎧板) に覆われている。渦鞭毛藻は 2 本の鞭毛を持っている。そのうち 1 本 (縦鞭毛) は縦溝内から後方へ伸びる。もう 1 本 (横鞭毛) は細胞をとりまく横溝内に納まっている。縦鞭毛は舵の役割を果たし、横鞭毛がうねることにより細胞が回転し前方へ移動する。

渦鞭毛藻の葉緑体は黄緑色から褐色まで色の変異がある。また、*Noctiluca* 属のように生物発光を行う種も存在する。光合成プランクトンの構成要素として、渦鞭毛藻は海洋性小型動物の重要な

食料源となる。さらに、共生生物として無脊椎動物の体内に生息するものもある。共生性渦鞭毛藻は鎧板と鞭毛を持たず、褐虫藻 (zooxanthellae) と呼ばれる。

珪藻と同様、渦鞭毛藻も海洋環境における最も重要な一次生産者の一つである。しかし、特に夏季の汚染水域において、個体群が急成長し 1 ミリリットルあたり 30000 個体以上の密度となる。*Gonyaulax* のような渦鞭毛藻が大量増殖すると、赤潮とよばれる現象が発生し、これらの渦鞭毛藻が産生する神経毒により魚類の大量死が起こる。また、*Gonyaulax* の大量発生中に成長した貝をヒトが食べることにより、貝中毒による呼吸器の麻痺に陥る。

17.10 紅藻と褐藻は多細胞性である

紅藻は 5000 種以上の種を含む多細胞生物である。主に温暖な海水域に生育し、間潮帯から水深 200m を超える海底まで分布する。単純な繊維状の構造を持つものもあるが、多くは複雑な分枝を示す。

紅藻は経済的に重要である。寒天は主に *Gelidium* や *Gracilaria* から採れる。寒天は薬剤のカプセル、歯型の材料、化粧品の高質などとして利用される。細菌の培養のための培地や電気泳動用のゲルなど生物学実験における用途もある。また、ゼリーなどの材料や海苔の原料として食用もされる。

褐藻は 1500 種以上の種を含む海藻である。褐藻は、単純な繊維状の小型のものから 100m に達する長さを示すものまである。多くの褐藻は寒帯に生育する。褐藻は葉緑体にクロロフィル a とクロロフィル c ならびにフコキサンチンというカロテノイドを含み、特徴的な色を示す。

緑藻、紅藻ならびに褐藻のうち多細胞性のものは海藻とよばれる。

17.11 緑藻は植物の祖先である

緑藻はクロロフィル a とクロロフィル b を含み、炭水化物をデンプンとして貯蔵し、細胞壁にセルロースを含むため、植物に分類されることもある。しかし、陸上での生活に適応した陸上植物と異なり、緑藻は組織によって保護された胚を持たない。

緑藻はおおよそ 7500 種を含む。緑藻はクロロフィルを含有するが、必ずしも緑色ではなく、それ以外の色素によってオレンジ色や赤色を呈する種もある。緑藻は海洋、淡水、雪堤、樹皮、亀の甲羅の表面など多様な環境に生育する。緑藻は菌類、植物、動物などと共生関係を結ぶ。多くの緑藻は単細胞性である。しかし、繊維状ないし群体状の形態も認められる。レタスの葉に似た形態を示す多細胞性の緑藻 (アオサなど) も存在する。

クラミドモナス

アオミドロ

ボルボックス

シャジクモ

17.12 藻類の生活環は多様である