

# 原生生物における種進化とは？

形態および機能レベルにおける収斂進化の可能性

月井雄二(法政大・教養・生物)

## これまでの経緯

接合型(mating type; 交配型とも言う)はヒメゾウリムシ(*Paramecium aurelia*)で最初に発見された(Sonneborn, 1937)。その後、ゾウリムシ属や他の繊毛虫の各形態種内には、接合型のグループ(他とは接合しない)が複数あることがわかった(ゾウリムシ *P. caudatum* 16; ヒメゾウリムシ *P. aurelia* 14; ミドリゾウリムシ *P. bursaria* 6など)。

各接合型グループは生殖的に隔離されているはずなので、各接合型グループは遺伝学的種に相当すると思なされた。ただし、各々を種として識別できる形態的特徴がないため、接合型グループはシンジェン(Syngen; 同質遺伝子個体群)と総称され、各々は番号で区別された(Sonneborn, 1957)。ヒメゾウリムシ、および、テトラヒメナでは、その後、アイソザイムなどの分子的特徴で各シンジェンを識別できることがわかり、各々に種名がつけられ従来の形態種は種複合体(Species complex)と呼ばれるようになった(Sonneborn, 1975; Nanney & MacCoy, 1976)。



図1 ゾウリムシの交配反応(mating reaction)  
相補的な接合型(mating type)の細胞どうしをまぜると繊毛を介した細胞凝集反応が起こる。これが引金となって接合対が誘導される。

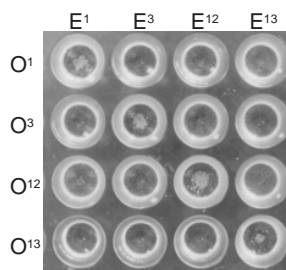


図2 ゾウリムシのシンジェン(Syngen)  
複数の野外株を相互に混ぜ合わせると、交配反応をする組み合わせとしないものに分かれる。ここではO<sup>1</sup>-E<sup>1</sup>、O<sup>3</sup>-E<sup>3</sup>等をそれぞれSyngen1, Syngen 3と呼び、互いに他とは生殖的に隔離されていると推測する。

一方、ゾウリムシ(*P. caudatum*)では、人為的に誘導したシンジェン間交雑実験から接合型遺伝子が発見された(Tsukii & Hiwatashi, 1983)。これにより、*P. caudatum*のシンジェン(接合型グループ)間雑種には妊性があることがわかった。さらに、*P. caudatum*では各グループをアイソザイム等では識別できず、グループ間の遺伝的距離はかな)近いことが示唆された(Khadem & Gibson, 1985)。このため、*P. caudatum*の接合型グループをシンジェンと呼んでよいか問題になった。

そこで、分子系統樹を作成して、接合型グループ間の系統関係を調べてみることにした。最初に、ミトコンドリアDNAのRFLPに基づく系統樹を作成した(Tsukii, 1994)。その結果、ミトコンドリアDNAの系統樹は接合型グループと一致しなかった。すなわち、同じ接合型がミトコンドリアDNAの複数の系統にあり、系統樹上における各接合型の分布は重なり合っていた(図3)。

シンジェン間雑種には妊性がある上、野外採集株の中に他のシンジェンと反応する接合型の多型も見ついている(Tsukii, 1988; 堀ら, 1988)。したがって、野外でもシンジェン間交雑が起きている可能性があり、それがミ

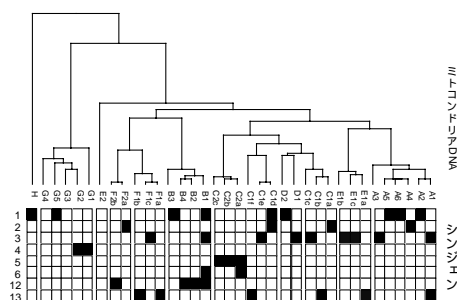


図3 ミトコンドリア DNA の系統とシンジェン

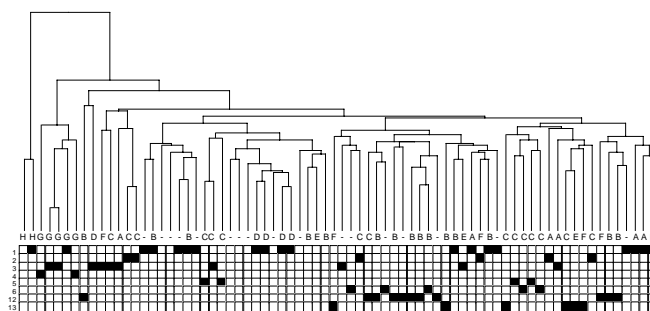
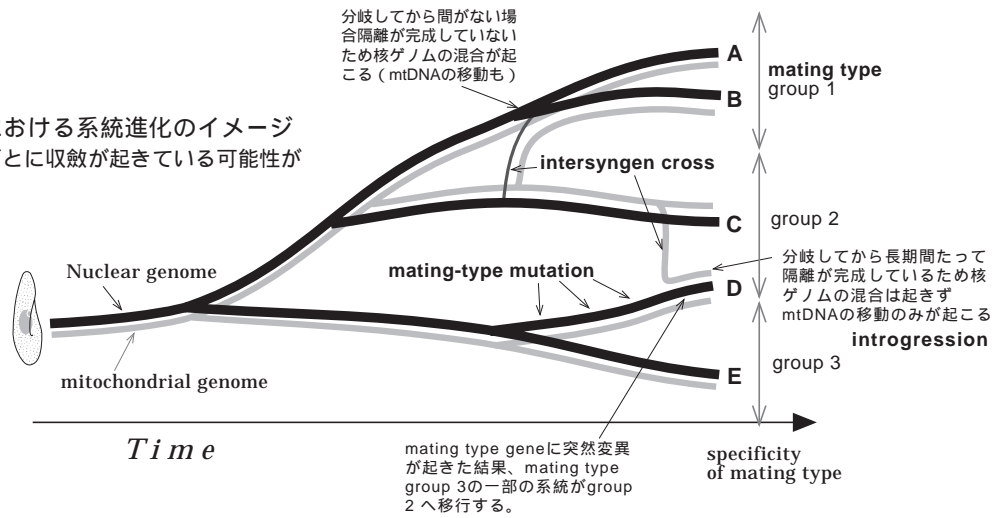


図4 RAPD 法による大核 DNA の系統樹

図5 ゾウリムシにおける系統進化のイメージ  
各接合型グループごとに収斂が起きている可能性が高い。



トコンドリアDNAの系統樹と接合型の分布が一致しなかった理由の一つかも知れない。

つぎに、大核DNAを鋳型とするRAPD系統樹を作成した(Tsukii, 1996)。結果は同じで、大核DNAのRAPD系統樹は、ミトコンドリアDNAの系統樹とは整合性があるが、接合型グループとは一致しなかった(図4)。

以上の結果から、*P. caudatum*では、従来、接合型グループ=遺伝学的種(シンジエン)であるとしてきたのは、誤りである可能性が高まった。すなわち、各接合型グループは、多系統であり、いくつかの系統が収斂進化を起している可能性が高い(図5)。

#### 分類上の疑問:

ならば、接合型の違いを無視して形態種であるゾウリムシをひとつの生物学的種とすべきか?しかし、接合型グループ間の雑種では組み換えの抑制、染色体不分離が起こるなど、野外ではある程度の隔離が起きていることを示唆する結果もある(Tsukii, 1988)。したがって、単純にひとつの生物学的種とみなすことはできない…。系統+接合型+隔離の度合いでゾウリムシを細分化すべきか?いずれにせよ、接合型が同じであれば同種、異なれば別種とする従来の見方が誤りであることは確か。

## 最近の成果

対象を形態種(*P. caudatum*)の枠を超えて周辺の種についても調べてみた(木下・月井・高橋, 2000)。

大核DNAを鋳型としたRAPD系統樹を作成したところ、*P. caudatum*種内の接合型グループの場合と同様の結果が得られた。*P. caudatum*と近縁種(*P. multimicronucleatum*)との差はわずかで、いずれに属するか判定できないものもいた。また、*P. multimicronucleatum*と*P. aurelia* complexの一部の種とは入交じっていて、形態種レベルでも収斂進化が起きている可能性が示された(データ不足のため、現在、rDNAなど他の分子マーカーで検証中)。

## 今後の展望

### 1) 接合型および形態種における収斂進化の可能性

昨年、始めてゾウリムシ属の化石が発見された(図6)。それによると、2億3000万年前にはすでにいた、というゾウリムシは形態種としてはかなり古い(当然か)。

しかし、これまでに属内で知られている形態種はわずか(27種?; Fokin, 1997)。種判定の基準となる形態的特徴が少ない故だろうか、起原の古さを考慮すれば、二十数種に分かれて、その後何の変化もしていない、はずがない! 接合型および形態種レベルでは、存在しうる変異に限られている?!結果として、収斂進化が頻繁に起きている可能性がある。これを確かめたい。

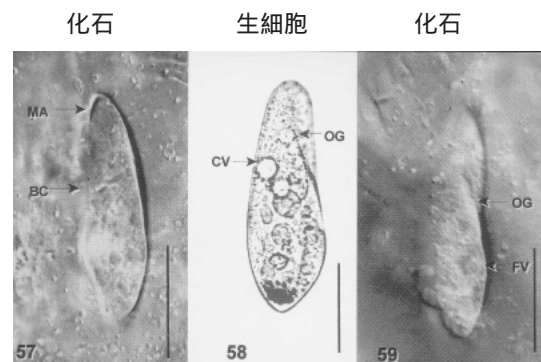


図6 ゾウリムシの化石

Schoenborn, et al, 1999 より

## 2) 無性生殖のみで進化する生物における種とは? その種進化過程の解析

ゾウリムシなどの繊毛虫類の場合、有性生殖をするので系統解析がややこしくなる。ならば、有性生殖をしない生物を使えば、系統解析はより容易になるのでは? と考えた。よくよく考えると、繊毛虫以外の原生生物のほとんどは有性生殖をしない(ないしは、知られていない)、無性的に増殖するのみ。繊毛虫以外の他の原生生物の種進化に興味湧いてきた。そこで、今年からは、無性生殖のみで増える原生生物の種進化の研究を始めた。

幸い、一方で行っているデータベース構築作業の過程で、実験材料として有望ないくつかの生物群が見つかった(参考: [http://protist.i.hosei.ac.jp/Protist\\_menu.html](http://protist.i.hosei.ac.jp/Protist_menu.html))

### 1) マヨレラ属 *Mayorella*

裸性アメーバの仲間。属内は多様で、野外における出現頻度も高い。分布も広い。培養も容易で、実験材料として適している。にも関わらずDNAデータベースにこの属の名前はない。その意味でも調査する意義は高いと考えた。途中経過を今年度の日本原生動物学会(金沢)で発表(月井 2000)

核DNAのRAPD系統樹では、種内の違いは種間の違いに匹敵するほど大きかった(図8)

ここでも収斂進化が起きている可能性がある。

### 2) キロモナス属 *Chilomonas*

クリプト藻類の仲間だが、葉緑体は持たない。野外における出現頻度は極めて高く、分布も広い。しかし、なぜか属内の多様性は著しく低く、日本で知られている種はわずか1種(*Chilomonas paramecium*, 70の文献による。最近は多少増えているかも)。ここが面白い。なぜ頻度が高いのに、多様化しないのか。

このグループは簡単に無菌培養ができ、大量培養も容易。実験材料に適している。

これは来年の課題。現在、日本各地で野外採集を行ない無菌培養株を確立する作業を行っている。



## 種概念の認知科学的問題について

無性生殖のみで進化する生物を集団として扱おうとすると、「いやでも種とは何か」という問題に取り組みざるを得なくなる。また、「種概念」の問題については、進化とは別の視点(ファジィ論理)からも関心があった。

参考: <http://protist.i.hosei.ac.jp/protistology/Kawatabi98/index.html>

今回の会合は「過去の研究成果より『種分化研究の問題点と今後』に力点がおかれているようなので、時間があれば『種概念の認知科学的考察』についても触れてみたい。

参考: <http://protist.i.hosei.ac.jp/protistology/Kawatabi98/03.html>

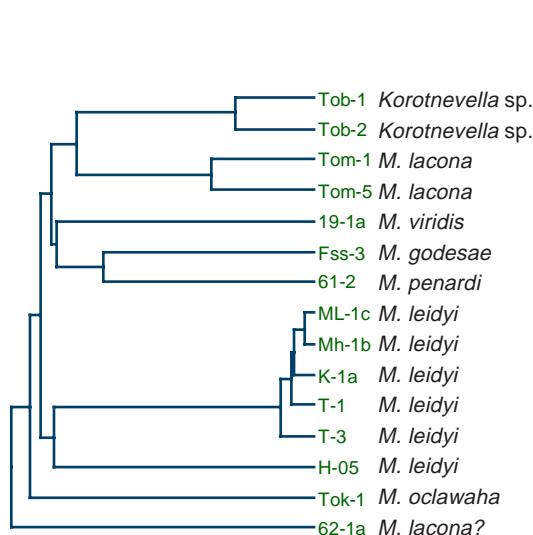


図8 マヨレラ属のRAPD系統樹

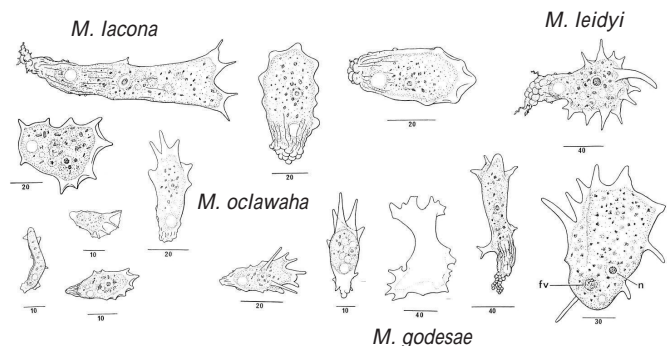


図7 マヨレラ属の一部

from Page, An illustrated key to freshwater and soil amoebae, 1976

注: この系統樹では、株間の違いは最大94%にもなり、違いが飽和に達している可能性が高い。このため、RAPD法はMayorella属全体の系統を調べるには不適當であろう。



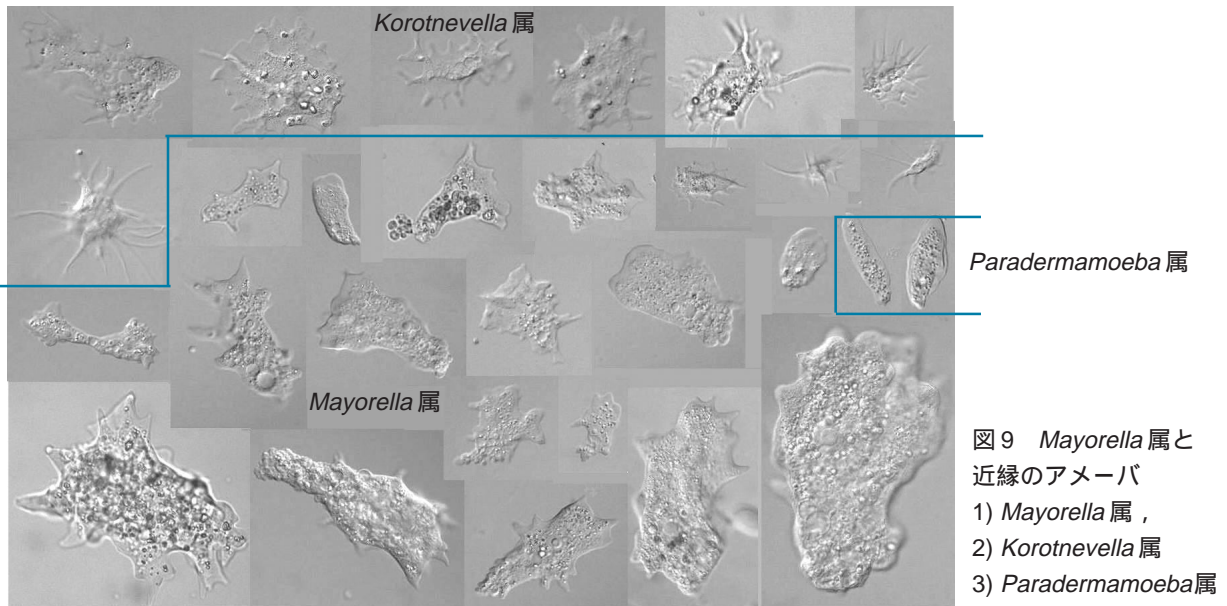


図9 Mayorella属と近縁のアメーバ  
1) Mayorella 属,  
2) Korotnevella 属  
3) Paradermamoeba 属

Tsukii, Y. and Hiwatashi K. (1983) Genes controlling mating-type specificity in *Paramecium caudatum*: Three loci revealed by intersyngenic crosses. *Genetics* 104, 41-62.

Tsukii, Y. and Hiwatashi K. (1985) Meiotic nondisjunction and aneuploids in intersyngenic hybrids of *Paramecium caudatum*, *Genetics*, 111, 779-794.

Tsukii, Y. (1988) Genetic and chromosomal instability and induction of aneuploidy in *Paramecium*, In: *Aneuploidy, Part B: Induction and test system*, Alan R. Liss, Inc., pp. 209-225.

Tsukii, Y. (1988) Mating type inheritance, In: *Paramecium*, Springer-Verlag, pp. 59-69.

Tsukii, Y. (1994) Evolution of mitochondrial DNA in *Paramecium caudatum*., *Jpn. J. Genet.*, 69: 307-319.

Tsukii, Y. (1996) Genetic diversity among natural stocks of *Paramecium caudatum* revealed by RAPD markers, *Europ. J. Protistol.*, 32, 165-169.

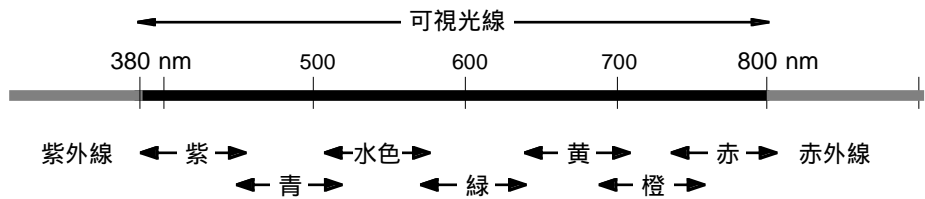


図10 電磁波と「色」

ヒトは連続したものでも不連続なものとしてとらえようとする傾向がある。その際 既存の知識や自身の生理機能(感覚特性 脳の機能)に影響を受ける可能性がある。

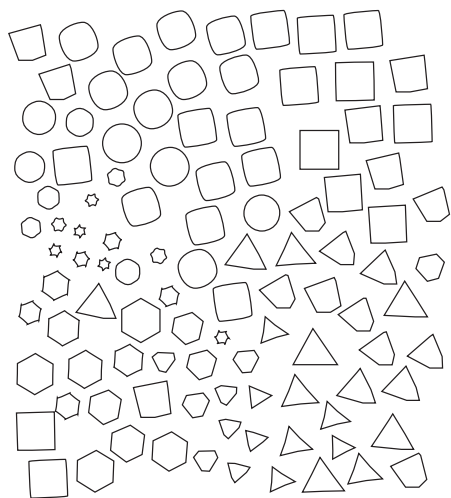


図11 これらの図形はいくつのグループに分けられるだろうか・・・。

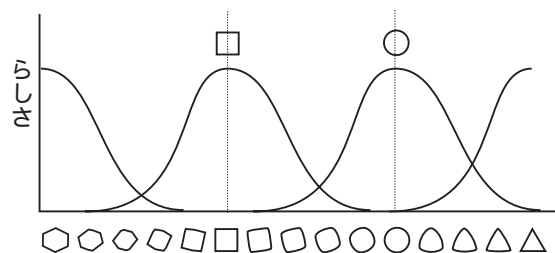


図12 プロトタイプの任意性(典型的の意味するもの)  
形としてはどれも皆同じはずだが、我々はその中の特定の「形」に名前をつけて他はそれに類似した形として整理・分類しようとする・・・。脳には形を識別する神経組織があるそうだが、。