【165】

氏　名（本籍）	岡　本　典　子（兵庫県）（おかもとのりこ）
学位の種類	博　　士（理　　学）
学位記番号	博　甲　第　3712　号
学位授与年月日	平成 17 年 3 月 25 日
学位授与の要件	学位規則第 4 条第 1 項該当
審査研究科	生命環境科学研究科
学位論文題目	**Ultrastructural and Molecular Phylogenetic Studies on a Possibly Ongoing Secondary Endosymbiosis in a Katablepharid Flagellate.** （二次共生による葉緑体獲得途上にあると推定されるカタブレファリス類鞭毛虫の微細構造および分子系統研究）

主　査	筑波大学教授	理学博士	井　上　　勲
副　査	筑波大学教授	理学博士	白　岩　善　博
副　査	筑波大学教授	学術博士	橋　本　哲　男
副　査	筑波大学教授	理学博士	沼　田　　治

論文の内容の要旨

真核光合成生物は複数の系統群の集合で，これらは細胞の形態が互いに大きく異なる 9 植物門に分類される。一方，葉緑体は共通祖先から派生したと考えられている。つまり，真核植物では，細胞本体は複数起源だが葉緑体は単一起源をもつ。この矛盾は，細胞内共生による複数回の葉緑体の獲得という現象で説明される。真核植物は, 光合成を行う原核生物のシアノバクテリアが真核生物に細胞内共生することで誕生した(一次共生)。祖先植物から派生したのが，灰色植物門・紅色植物門（紅藻）・緑色植物門（緑藻 + 陸上植物）(一次植物）である。さらに，一部の一次植物は別の真核生物に細胞内共生で取り込まれ，新たな植物群が生まれた（二次共生)。緑藻の二次共生によってユーグレナ植物門・クロララクニオン植物門が，また紅藻の二次共生によって黄色植物門・ハプト植物門・クリプト植物門・渦鞭毛植物門などの二次植物が生じたと考えられている。このように，細胞内共生を繰り返すことで，光合成は真核生物の様々な系統に広がったと理解される。細胞内共生は植物の進化と多様化の主要な要因であり，真核生物全体の進化を理解する上でも重要である。

岡本氏は，細胞内共生体として緑色植物のプラシノ藻をもつ単細胞鞭毛虫を発見した。共生体は赤色の眼点を持ち，それは例外なく宿主の細胞先端部分に配置されていた。共生体は細胞分裂で片方の娘細胞にのみ受け継がれ，また数週間の培養の間に退縮した。16SrDNA の解析の結果，共生体はプラシノ藻綱の *Nephroselmis* 属藻類であることが明らかになった。*Nephroselmis* は単細胞遊泳性の藻類で，葉緑体にはピレノイドは一つしかない。しかし，共生体の葉緑体には複数のピレノイドが存在しており，しかも通常の *Nephroselmis* の少なくとも 10 倍以上のサイズがあった。すなわち，宿主の細胞内に取り込まれることで，共生体は葉緑体のサイズを増大させ，形態を変化させる一方で，他の細胞内小器官を退化させている。オルガネラの退化が共生体細胞質の代謝の低下をもたらすことは明らかであり，このことは，葉緑体増大の過程で宿主鞭毛虫からの物質供給が行われていることを示唆している。また，共生体の眼点は常に宿主鞭毛虫の細胞前端に位置しており，その部位では，眼点と葉緑体の内膜・外膜，共生体包膜，鞭毛虫の細胞膜が接し

ていた。本鞭毛虫は細胞前端を前にして基質上を進むため，そこにある眼点は宿主の進行方向からの光を検出できる位置にある。こうしたことから，鞭毛虫と共生体の間には機能的な協調があると考えられる。

微細構造の観察から，鞭毛虫のカタブレファリス類に近縁と予想されたので，*Katablepharis japonica*（新種）を新たに培養して比較した。微細構造レベルの比較から，一重膜で包まれた，コイルしたリボン状の射出装置を持つ，微細な有機鱗片が規則的に並んだ細胞外皮構造を持つ，そして細胞先端に多数の微小管とリング状の管状構造からなる捕食装置を有するなどの特徴から，両者は近縁の生物であると判断された。また，18SrDNA および β チューブリンの解析でも，本鞭毛虫を含むカタブレファリス類は単一のクレードを形成するという結果が得られた。

以上の結果から，本鞭毛虫と *Nephroselmis* の間の共生現象を，他の二次共生生物と比較しその生物学的意義を議論し，共生体の支配が，共生体とホストの細胞周期が同調する段階以前に既に始まっていること，本鞭毛虫の共生は，現在の多くの二次植物を生み出した二次共生現象に近いと結論した。

さらに，本論文は，本鞭毛虫を含むカタブレファリス類が，既知の真核生物群には含まれず，クリプト植物門と遠い姉妹群関係にあることを明らかにした。両者の形態的差異は分類上の門レベルの差異にあたる。これらの事実に基づいてカタプレファリス門の新設を提唱した。

審 査 の 結 果 の 要 旨

真核藻類の共生によって葉緑体を獲得する二次共生は，真核光合成生物の多様化の原動力である。二次共生の進化的メカニズムの解明は植物多様性研究の最も重要な課題の一つであるが，共生の初期段階についての知見はほとんどない。本研究は，二次共生の初期段階にあると考えられる鞭毛虫を発見し，共生体の実体を微細構造と分子系統解析によって明らかにしたものである。この共生体は分裂が宿主細胞と同期せず，娘細胞の一つに伝えられる。一方で，共生体をもたない娘細胞は眼点に相当する位置に捕食装置をもち，*Nephroselmis* を捕食する。これらの事実から，岡本氏はこれまでの細胞共生では知られていない，葉緑体を継承する娘細胞は独立栄養細胞として存続し，無色にもどった細胞は新たに共生体を取り入れるという新たな仮説を提示した。本研究で二次共生の過程に新たな解釈が提供されたことは，真核光合成生物の成立がどのように起こったかという重要な課題に大きな貢献をしたものとして高く評価できる。また，本研究は，宿主である鞭毛虫とカタブレファリス類が真核生物の新規の分類群であることを示して，真核生物の新門カタブレファリス門を設立するという成果も上げ，真核生物の分類の再構築という生物学の最も重要な研究分野においても貴重な貢献を果たした。

よって，著者は博士（理学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認める。