

渦鞭毛藻の鎧板 ~ 配列はどのように決まるのか ~

関田諭子・堀口健雄・奥田一雄

はじめに

渦鞭毛藻類は淡水から海水まで広く分布する単細胞の藻類であるが、その形態は単細胞生物とは思えないほど多様性に富んでいる。細胞の最外層を構成する細胞外被構造も多様で、鎧板と呼ばれる板状構造に覆われる種（有殻種）やそのような構造をもたないいわゆる裸の種（無殻種）まであり、鎧板の厚さや表面の模様なども種によって様々である。しかしながら、外形を見ると多様性に富んでいるように見える細胞外被も実はその基本構造はグループ全体を通して共通であり、鞭毛藻類における細胞外被は有殻、無殻を問わず一般にアンフィエスマ *amphiesma* と呼ばれている。

アンフィエスマは次に述べる構造をもつ。細胞の最外層を細胞膜が覆い、これは鞭毛膜と連続している。細胞膜をアンフィエスマ・ベシクルと呼ぶ平たい一層の袋状構造が裏打ちする。アンフィエスマ・ベシクルのさらに内側には細胞骨格系の微小管が並ぶ。アンフィエスマ・ベシクルの大きさは様々で、一般的に無殻の種では小さく、数が多く、有殻の種では数が少なく、ひとつひとつが大きい。さらに有殻の種、すなわち鎧板をもつ種ではこのアンフィエスマ・ベシクルの中に鎧板が存在するが無殻種ではそのような板状構造は存在しない。さらにこれらの膜系や鎧板に加えて、アンフィエスマの構成要素としてペリクルが知られる。ペリクルは一般的に薬剤耐性の薄い、丈夫な層構造であり、特に不動細胞期に肥厚して細胞壁を形成する場合がある。遊走細胞におけるアンフィエスマ構造のどの位置（アンフィエスマ・ベシクルの中かその内側か）にペリクルが存在するのかわについては諸説があり、決着がついておらずここでは詳しくはふれない。

鎧板配列

有殻の種においては鎧板の配列が特に属レベルの第一義的な分類形質として古くから用いられてきた。多少の変異はあるものの鎧板の配列は種内で安定しており、慣れないと多少調べるのに骨は折れるものの多くの場合系統を反映した良い分類形質と言える。ところで、有殻渦鞭毛藻では無性生殖の際の細胞分裂様式に2通りのものが知られる。第一の分裂様式は、遊泳を続けながら分裂をおこなうタイプで、この場合は親の細胞の半分の鎧板を受け継ぎ、残りの足りない部分を再生するという方法である。もうひとつの分裂様式は、細胞分裂の際には運動性を失い、親の鎧板の中で細胞質が分裂し、2個の娘細胞それぞれにおいて完全に鎧板をひとつり再生するという様式である。特に後者の場合、

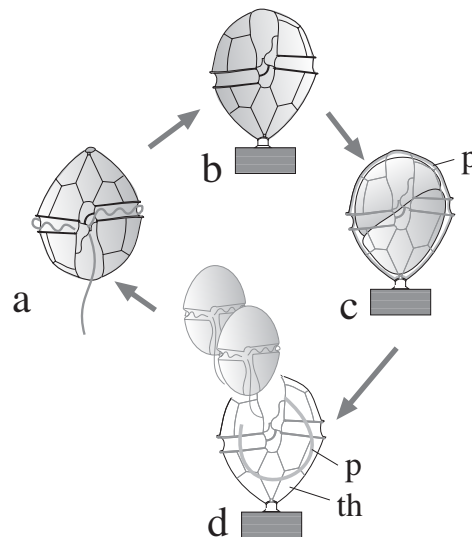


図1 渦鞭毛藻 *Scrippsiella hexapraecingula* の生活環。本種はタイドプールに生育しており、日中の干潮時は活発に泳ぎ回るが(a)、満潮時刻前に基質に固着する(b)、夜間に固着相において細胞分裂をおこなう(c)。翌朝、再び干潮時にタイドプールが露出すると親の殻を破って娘遊走細胞が泳ぎ出す(d)。この時点では鎧板が形成されていないことに注意。p:ペリクル, th: 鎧板



図2 放出された遊走細胞における鎧板の発達過程を示す(カルコフロール染色) 鎧板が徐々に形成されていく過程がわかる。

どのようにして新しい鎧板の配列が決まるのだろうか? 鎧板の生成に関する電子顕微鏡的研究はあるもののそれらは切片による二次元的な解析であって、鎧板の平面的な生成という点を念頭に置いた研究はなかった。

鎧板の組成

その前に、鎧板の成分についても簡単に触れておきたい。鎧板はセルロースでできていると言われ、そのことは組織科学的な証拠に基づいている(Loeblich III 1971)。ところが、かなり古い仕事ではあるが、X線解析を用いた研究によると淡水産の *Peridinium* の鎧板はb-1,3グルカンとb-1,4グルカンの混合物であり、示された回折像もセルロースのそれとは異なっていた。筆者ら(Sekida et al. 1999)はタイドプール性渦鞭毛藻の *Scrippsiella hexapraecingula* を材料として、カルコフロールによる蛍光染色、電子線回折像解析などの結果から鎧板がセルロースで構成されていることを初めて直接的な証拠によって示すことに成功した。

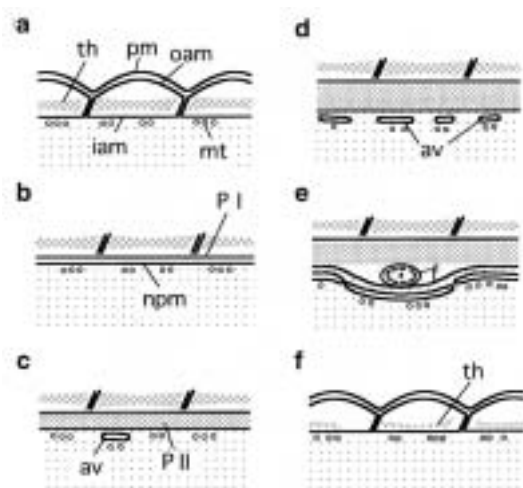


図3 *Scrippsiella hexapraecingula* のアンフィエスマの発達の様子(切片像)。(a)成熟した遊走細胞のアンフィエスマ。(b)不動細胞に移行した直後のアンフィエスマ。最外層の細胞膜とアンフィエスマ・ベシクルの外側の膜は失われている、アンフィエスマ・ベシクルの内側の膜が癒合し、新しい細胞膜になるものと考えられる。(c)ペリクル層(PII)が肥厚するとともに、新しい細胞膜と微小管の間に新しいアンフィエスマ・ベシクルが形成されはじめている。(d)さらにアンフィエスマ・ベシクルが発達する。(e)鞭毛が形成され、遊走細胞の放出の用意ができる(鎧板はまだ無い)。(f)放出された若い遊走細胞のアンフィエスマ。薄い鎧板が形成され始めている。

鎧板の発達

上述の細胞分裂様式のうち、後者の場合、一度脱ぎ捨てた鎧板を分裂した娘細胞ではどのように間違わず種特有の配列を維持して再生するのだろうか。私たち(Sekida et al. 2001)は、再び *Scrippsiella hexapraecingula* を材料として超薄切片法とフリーズ・フラクチャー法を組み合わせさせて鎧板の発達過程を追った。

参考までに本種の生活環を図1に示す。干潮時に遊走細胞はタイドプール中で活発に泳ぎ回るが、夕方になって潮が満ちてくるとプールの底に移動して基質に固着する。夜間、そのような不動相において鎧板層の内側に存在する細胞質が分裂し、2個の娘遊走細胞を形成する。翌朝再び潮が引いてタイドプールが露出すると、親の鎧板を破って2個の遊走細胞が泳ぎ出す。放出の際の遊走細胞は親の鎧板に生じた狭い隙間をア

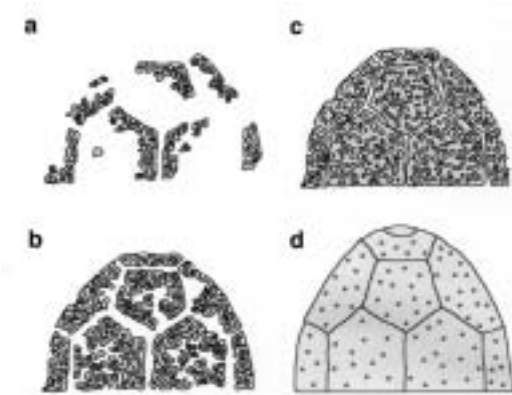


図4 アンフィエスマ・ベシクルの発達過程の模式図。(a)小さなベシクルがアンフィエスマの領域の角に出現する。(b)領域内でベシクルが網目状に発達する、(c)領域内で網目状の構造が融合する。(d)アンフィエスマ・ベシクルが完成し、その配列は将来の鎧板配列となっている。

メーバのようにくぐり抜けて出てくるので、この時点では堅い鎧板はもっていないように見える。ところで、このタイドプール性の *S. hexapraecingula* は鎧板形成の研究には適した材料である。走光性によって大量の遊走細胞を集めることが可能で、さらにそれをメンブラン・フィルターに載せて余分な水を除くだけで多数の細胞を同調的に不動細胞に変換することができる。このフィルターを細分し、培養液につけておき、時間を追って固定していけば鎧板形成の時間的変化が追える訳である。

研究結果を図2, 図3, 図4に示す。まず明らかになったことはセルロース質の鎧板そのものは不動細胞中の分裂細胞内では形成されないことで、翌朝、遊走細胞が親の鎧板を抜け出して放出される時点でもまだ無殻の状態である。その後、泳いでいる間に徐々に鎧板が蓄積されていく(図2)。では、細胞分裂中には一体何が起きているのか? 図3に示すように、網目状に現れた小胞が次々と結合していくことにより、各々のアンフィエスマ・ベシクルは徐々に大きさを増していく。しかも決して無秩序に大きさを拡大していくのではなく、あらかじめ決められた領域を埋めるように発達していく。そしてその領域とはまさしく、将来、鎧板が形成された時にそのように並ぶであろう鎧板配列そのものな

のである。

アンフィエスマ・ベシクルの形成過程は、図2の切片による観察結果とあわせると理解しやすい。遊走細胞が不動細胞に変換された瞬間には、鞭毛が取れるのでそれにつながる最外層の細胞膜も失われ、さらに鎧板を包んでいたアンフィエスマ・ベシクルの外側の膜も同時に失われる。では、新しい細胞膜はどこから来るのかというと私たちはアンフィエスマ・ベシクルの内側の膜が外側の細胞膜消失と同時に、一瞬のうちに融合し(もともと隣通しのアンフィエスマ・ベシクルの膜同士はほとんどくっついている)、新たな細胞膜となるのであろうと考えている。そして、その新しい細胞膜と微小管の間に小胞が集合してきて、それらが融合しやがて決まった形のアンフィエスマ・ベシクルになるのである。

超薄切片法とフリーズ・フラクチャー法を組み合わせて追跡することにより、鎧板の形成と配列維持の仕組みが徐々に明らかになってきた。驚くべきことに、あらかじめ決められた配列に従って、まずはアンフィエスマ・ベシクルがその形に並べられ、その後、そのベシクルの形にあわせるように実際の鎧板が蓄積されていくのである。もちろん、どのような機構で、あらかじめ鎧板配列の領域が決められるのか? また、そこに集合してくる小胞はどのようにしてそれを認識しているのかなどについては今のところ明らかではない。今後の課題である。

文献

- Loeblich, A. R. III 1971. The physiology, morphology and cell wall of the marine dinoflagellate *Cachonina niei*. Ph.D. thesis, University of California, San Diego.
- Nevo, Z. and N. Sharon 1969. The cell wall of *Peridinium westii*, a non cellulose glucan. *Biocim. Biophys. Acta* 173: 161-175.
- Sekida, S., T. Horiguchi and K. Okuda 1999. Direct evidence for cellulose microfibrils present in thecal plates of the dinoflagellate *Scrippsiella hexapraecingula*. *Hikobia* 13: 65-69.
- Sekida, S., T. Horiguchi and K. Okuda 2001. Development of the cell covering in the dinoflagellate *Scrippsiella hexapraecingula* (Peridinales, Dinophyceae). *Phycol. Res.* 49: 163-176.

(¹高知大学理学部自然環境科学科,²北海道大学大学院理学研究科)