

特集

繊毛から眺める海の生き物

●文：稲葉一男（筑波大学下田臨海実験センター）

理科の授業で淡水性のゾウリムシの繊毛を観察することはあっても、海洋生物を含む生命全般にとって非常に重要な、いろいろなタイプの毛のことを、じっくりと教わる機会はありません。

そこで今回は、伊豆の海辺で生き物の毛を長年見つけ、『毛』という著書もある稲葉一男先生に、

その神秘的かつ意義深い世界の入り口をご案内いただきました。

「細胞の毛」と生物の進化

本稿ではあまり知られていない細胞に生えている毛のことをお話します。肉眼で見えることはほぼ不可能です。これらの「細胞の毛」は、鞭毛(べんもう)とか繊毛(せんもう)とよばれています。精子がしっぽを波打って泳ぐことは皆さんご存知かと思います。このしっぽは「鞭毛」です。また、私たちの気管支でバイ菌を追いつく毛の動きをテレビCMでご覧になったことがある方も多いかと思います。これは「繊毛」です。鞭毛と繊毛は、1個の細胞に生えている数や長さで区別されているものの、基本的に同じ構造です(図1)。

鞭毛や繊毛は「真核生物」が出現したのとはほぼ同時に見られるようになりました。生命誕生の初期にDNAが核膜で囲まれていない原核生物(細菌)が誕生し、その中でアーキア(古細菌)が生まれました。さらにアーキアを起源として、DNAを含む染色体が核膜で囲まれ、ミトコンドリアや葉緑体が細胞の中に獲得され真核細胞が生まれたと考えられています。真核生物は多細胞になり、体を大きくするとともに、体の中にいろいろな組織や器官を作り出しました。それらの中で水流を作るために鞭毛や繊毛は進化の過程でずっと受け継がれてきました。これらの「細胞の毛」は当然、海の生物にも欠かすことができない構造です。本稿では、鞭毛・繊毛がどのような構造をしており、海の生き物といかに関わっているのかを紹介いたします。

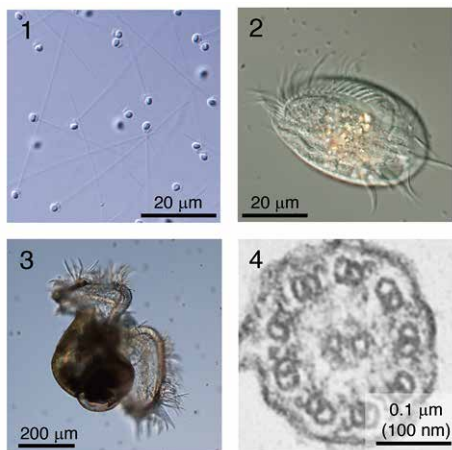


図1 鞭毛と繊毛。1.精子(アカハタ)、2.繊毛虫(ユープロテス)、3.幼生(巻貝)、4.ホヤ精子鞭毛の断面図(透過型電子顕微鏡像)

ミクロの流れを起こす鞭毛・繊毛

鞭毛、繊毛は小さな細胞の毛です。精子の鞭毛はおおむね30~50マイクロメートル(ミクロン)、上皮の繊毛は10マイクロメートルです。もちろん例外はあります。これらの鞭毛、繊毛の中央には基本構造である「9+2構造」の軸糸が貫いています(図2)。軸糸の直径は0.2マイクロメートルです。9+2とは微小管の数です。微小管は、細胞の分裂や顆粒などの輸送に関わる細胞骨格とよばれる繊維状の構造で、チュープリンというタンパク質が重合してできています。外側の9本の微小管にはさまざまな突起が観察されますが、その中でも「ダイニン」は鞭毛・繊毛の波打ち運動を起こす分子モーターの役割を果たしています。ナノメートル(1マイクロメートルの1000分の1)の世界の話です。

私たちの体の中にも多数の繊毛が生えています。脳室とよばれる部分には脳脊髄液が満たされており、繊毛はこの液の循環に役立っています。気管や鼻腔の繊毛は呼吸と共に侵入した細菌などを外側に排出します。海に暮らすクラゲやウニ、魚の体内にも多数の繊毛が生えています。つまり、真核生物が誕生してから長い間ずっと、この構造は保存されてきたということです。この小さな毛はなぜ進化の過程で保存されてきたのでしょうか。それは、ミクロの世界で水流を起こすのに重要だからです。

鞭毛・繊毛の波は根本から先端に伝わります(図3)。精子は前に進み、ウニ幼生の体の周りには一方向の流れができて、幼生は前に進みます。精子は対称な波が伝播する場合にはまっすぐ進みますが、非対称の波では直進ではな

く、曲がって進みます。上皮の繊毛は非対称波を伝えます。まっすぐ打つ有効打の時に流れを起こします。また、隣の細胞の繊毛同士は協調しており、順番に波打ちが伝わる半同調的な波(メタクロナル波)を伝播させます。これは、効率よく水流を起こすのに重要です。

水のなかを動く生き物は粘性と慣性の力を受けます。「レイノルズ数」は

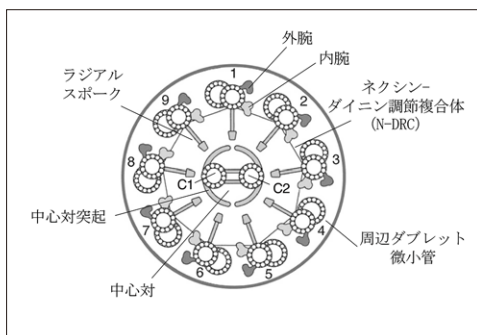


図2 繊毛の部品。繊毛の中央部には9+2本の微小管があり、9本の周辺微小管には分子モーターである「ダイニン」が結合し、力を出している

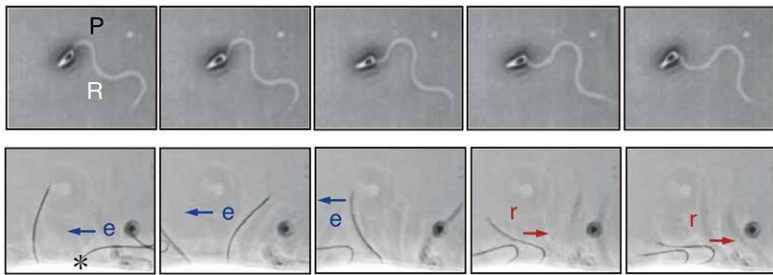


図3 鞭毛と繊毛の波の伝播。左から右へと時間経過を示す。(上段)ウニ精子の鞭毛。非対称波の伝播の様子を示す。屈曲の大きな主屈曲(P)と小さな逆屈曲(R)が伝播している。(下図)ウニ幼生表面の繊毛。星印(*)の繊毛を見ると、推進力を生み出す有効打(e)とともに戻る回復打(r)を繰り返し、一方向の流れを生み出している

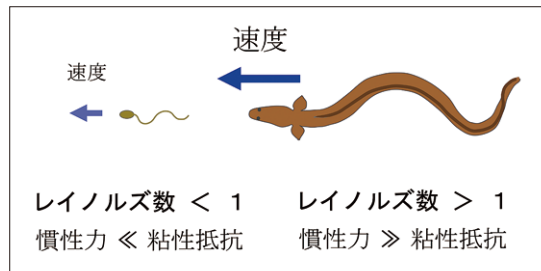


図4 精子とウナギが水から受ける影響。レイノルズ数が1よりも小さい精子では、慣性力は無視でき、粘性抵抗により動く。1よりも大きいウナギの場合、慣性力の影響が大きい

その指標としてしばしば使われます(図4)。詳細は省略しますが、たとえば形が似ている精子とウナギを比較しますと、レイノルズ数にして1億倍の違いがあります。ウナギが粘性抵抗の影響をさほど受けず水の中をサラサラと泳ぐのに対し、精子の場合は溶液から受ける粘性抵抗により動きます。ウナギは動きを止めても慣性の力で進むことができますが、慣性の影響を受けない精子は動きを止めるとその場に止まってしまいます。魚類などのように体が大型化すると、遊泳には筋肉を使うようになりました。その方が泳ぐ効率が良かったのでしょう。もちろん、大きな体を筋肉で動かす生き物も、鰓(えら)など体内では繊毛を使ってミクロの動きを作り出しているのです。

海の生物の営みと繊毛

海の生き物から鞭毛・繊毛がなくなったら、あるいは異常が起こったらどうなるでしょうか。精子の鞭毛がなくなったら当然受精できません。また、幼生も動くことができなくなります。環境からの刺激にも反応できなくなります。このほかにも、鞭毛・繊毛によるミクロの水流の発生は海に暮らす生き物になくしてはなりません。ここではいくつか例を挙げて、鞭毛・繊毛が海の生き物の営みにどのように関わっているのかを説明しましょう。

濾過摂食を行う生物は、自ら起こした水流で海水を取り込み、そこに含まれる微小なプランクトンなどを栄養として摂取しています。多くは、繊毛により発生した水流に依存しています。例えば、二枚貝では鰓に多数の繊毛が効率よく並んでいて水流を起こします(図5)。海水と共に取り込んだ

プランクトンは、粘膜にトラップされ、消化器官に送られます。濾過能力は非常に高く、カキでは1日に200リットル以上の海水を吸い込み、その中のプランクトンを餌にしていると言われ、高い浄化作用を示します。

カキやイガイは岩などに張り付いて生活するため、砂に潜る必要がなく、足は退化してしまいました。アサリなど砂に潜る二枚貝の足の表面を拡大してみると無数の繊毛が生えていることがわかります(図6)。これは粘液の周りの細かい砂などを移動させて砂に潜るのを助けているとか、貝殻内に溜まった砂をかき出すなどの作用があると考えられています。その他、ヒラムシなど匍匐(ほふく)運動を行う生物でも共通して体表に繊毛を有しています。筋肉による運動とともに、まわりの粘液を繊毛で移動させ、基質の上を動くことができるのです。



図6 (左図)足で潜砂中のアサリ(右図)足表面を拡大すると表面にびっしり繊毛が生えている

サンゴには鰓はありません。共生する褐虫藻(渦鞭毛藻類)の光合成により栄養分を得ていますが、同時に、イソギンチャクで見られるように触手や口にある繊毛の運動で動物プランクトンを取り込み、消化しています。また、それ以外の体表の繊毛は、運動により水流の渦を起こし、効率的に酸素や二酸化炭素、栄養の運搬を行っています。繊毛はサンゴが分泌する粘液を効率よく動かすのに役立っています(図7)。

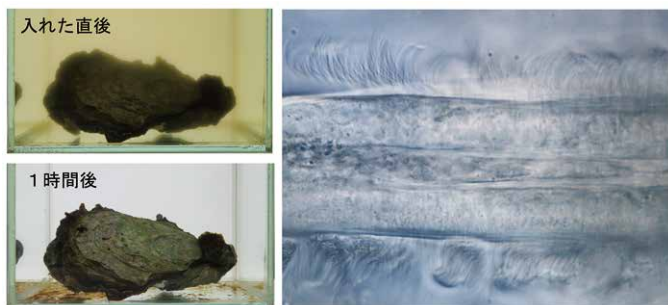


図5 (左図)濃い濃度の珪藻をマガキの水槽に入れた直後と1時間後の様子(右図)マガキの鰓弁に生えている無数の繊毛が波打ち、鰓孔で水流を起こしている様子

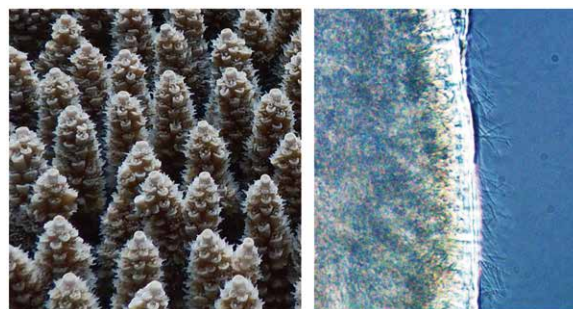


図7 (左図)サンゴ(ウスエダミドリシ)。写真は北之坊誠也氏提供(右図)ポリプ表面で水流を起こしている上皮繊毛

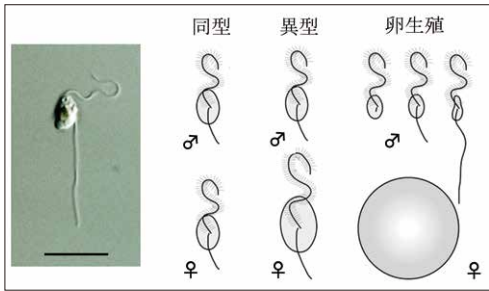


図8 (左図)コンブの精子。スケールバーは10 μ m。(右図)褐藻類に見られる生殖様式。褐藻類の種類を比較することにより、同型配偶子接合(同型)、異型配偶子結合(異型)、卵生殖へと移行した様子を観察することができる。右図は寺内菜々氏の論文(2017)に基づく

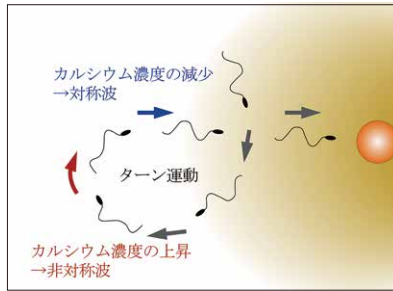


図9 ホヤ精子の走化性。精子は細胞内のカルシウム濃度を変化させて鞭毛の対称性を変え、ターニング運動により卵に近づいていく

精子は個体から離れ、新たな環境にさらされながら単独で海水中を泳ぎます。効率よく受精することは子孫の存続に関わります。このため、精子の形態や運動調節は生き物によりさまざまです(図10)。海産魚の精子は、海水の高い浸透圧で運動が活性化されますが、カレイ類のように高濃度の二酸化炭素で運動が止まってしまう例もあります。また極端な例として、マダコのように1ミリメートル近い精子を持つものもいます。節足動物の体表はクチクラで囲まれており、体表の繊毛は失われました。甲殻類の一部では精子の鞭毛も無くなってしまったものもいます(図11)。

子孫の繁栄—海の生物の受精・発生と繊毛

生物は生殖によって次の子孫を残します。海には再生能力が高い生き物がいますが、体の一部が分裂して増えるのは無性生殖です。しかし多くの場合、オスとメスがそれぞれ精子や卵などの配偶子を作り、それらの受精により新たな世代が生まれます。この有性生殖も、もともとは同じ形をした鞭毛をもつオスとメスの配偶子の合体によって生まれました。さまざまな褐藻類の観察により、こうした同型配偶子による接合から、異型配偶子型接合、そして卵生殖に至った様子がわかります(図8)。

動物の精子は体を離れ、卵に向かって遊泳し受精します。体外受精の場合、海水中をランダムに泳いでいるだけでは効率的に卵と出会うことはできません。そこでほとんどの場合、精子を誘引する物質が卵から放出されます。精子はその誘引源に向かって泳ぐわけです(走化性)。この際、走化性物質が精子に作用すると精子内のカルシウム濃度が上昇し、鞭毛の波が非対称になり、泳ぐ方向を変えることができます(図9)。

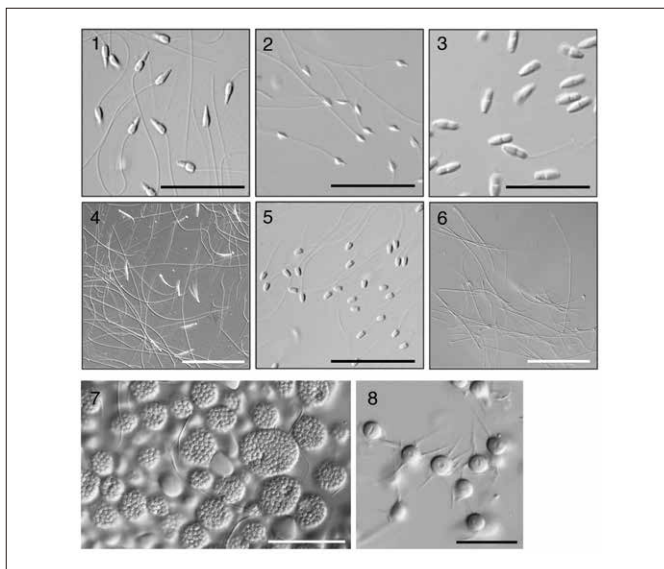


図10 さまざまな海産動物の精子。1.バフンウニ、2.ユレイボヤ、3.スガイ、4.マダコ、5.クサフグ、6.ムカデメイワ、7.タカアサガニ(精包)、8.タカアサガニ(精子)。タカアサガニのオスは土屋泰孝氏に提供いただいた。スケールバーは黒色が20 μ m、白色が100 μ m

受精すると卵は分裂して胚へと発生していきます。やがて幼生へと成長し、プランクトン生活を送るようになります。詳細は省略しますが、この幼生の形作りにも繊毛運動が関係していると考えられています。底生で暮らすベントスは、幼生の時にはプランクトン生活を送り、小さなプランクトンをたくさん食べて成長します。ヒトデなどの幼生はプランクトンなどの餌を口に吸い込む繊毛の流れが泳ぐ時とは逆向きのために、食餌の時に一時的に繊毛を動かす方向を逆転することが知られています。貝類やゴカイなどの旧口動物のトロコフォア幼生では両者の方向が同じであるために、一時停止は行いません。繊毛の働き

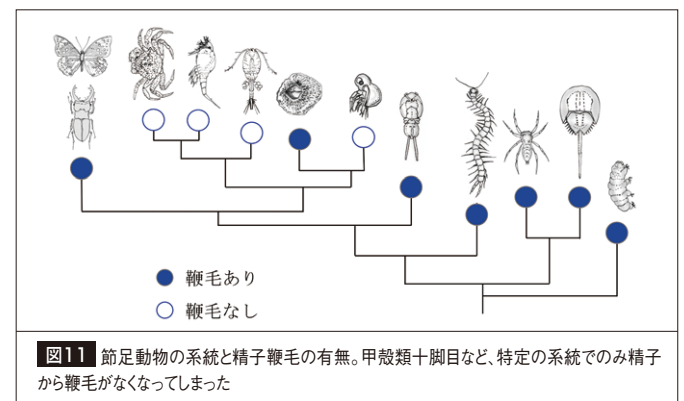


図11 節足動物の系統と精子鞭毛の有無。甲殻類+脚目など、特定の系統でのみ精子から鞭毛がなくなっていた

受精すると卵は分裂して胚へと発生していきます。やがて幼生へと成長し、プランクトン生活を送るようになります。詳細は省略しますが、この幼生の形作りにも繊毛運動が関係していると考えられています。底生で暮らすベントスは、幼生の時にはプランクトン生活を送り、小さなプランクトンをたくさん食べて成長します。ヒトデなどの幼生はプランクトンなどの餌を口に吸い込む繊毛の流れが泳ぐ時とは逆向きのために、食餌の時に一時的に繊毛を動かす方向を逆転することが知られています。貝類やゴカイなどの旧口動物のトロコフォア幼生では両者の方向が同じであるために、一時停止は行いません。繊毛の働き

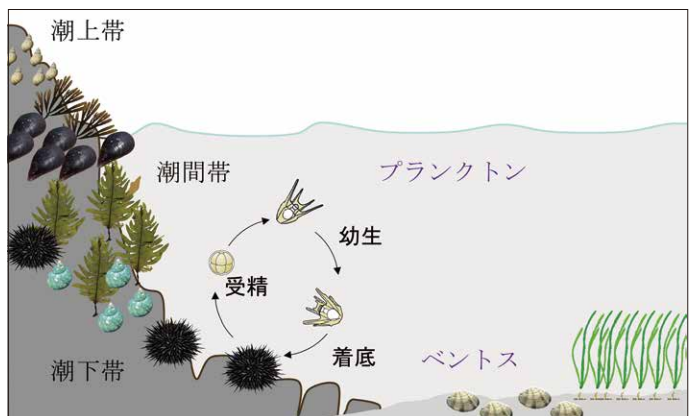


図12 底生生物(ベントス)の生活様式の変化。ウニなどのベントスは幼生の繊毛によりプランクトン生活を送るが、成長すると変態して着底し底生生活を送るようになる。着底の際には幼生がさまざまな環境からの刺激を受けて、着底場所が決まると考えられている

が系統を反映している一例です。

精子は化学物質に応答しますが、このほかにも鞭毛や繊毛は光、機械刺激、重力など周囲の環境を感知するアンテナの役割も果たしています。それにより運動を変化させ、行動変化につなげています。ゴカイ(環形動物)の幼生の前方には2個の眼点があります。幼生の片方から光が当たると、眼点によって受け取られた光刺激は神経に伝えられます。その結果、繊毛運動の速さや波形が変化し、幼生は螺旋を描いて光に向かいます。ベントスの場合、幼生はやがて変態し、岩や砂などの海底に着底します。固着生物の場合には、着底後は別の場所に移動できなくなってしまうので、着底場所は極めて重要です。適切な着底場所に向かって移動するのも、繊毛の大切な働きです(図12)。

海洋環境と繊毛

海の生態系が維持されるためには、微小な生物の行動は極めて重要です。バクテリアやウイルスとともに微生物の生態系の主要分解者メンバーである繊毛虫も、単細胞に生えた多数の繊毛を巧みに動かして動植物の死骸へと向かっていきます。また、食物網の底辺で重要なプランクトンを眺めてみても、小さな生き物では繊毛を使って移動し、大きなものは筋肉を使うようになったことがわかります(図13)。進化の過程で繊毛をなくしてしまった系統がいる一方で、繊毛を数万本も束ねることによって巨大な運動装置である櫛板をつくり出した大型プランクトンである有櫛動物(クシクラゲ)もいます(図14)。虹色に輝く櫛板は実にきれいです。

食物網を構成する生物の分布や行動は、海洋生態系が維

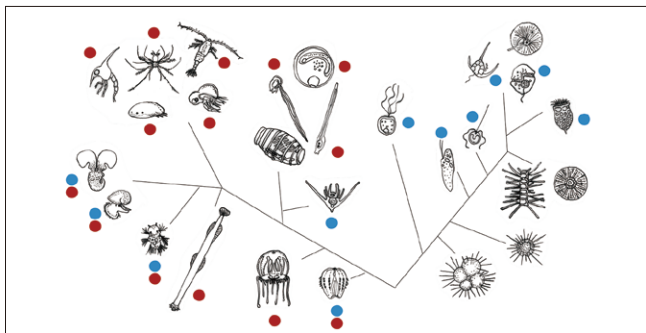


図13 プランクトンの系統と遊泳運動。主に繊毛で動くものを青丸、筋肉で動くものを赤丸で示す。印のないものは目立った遊泳を示さない

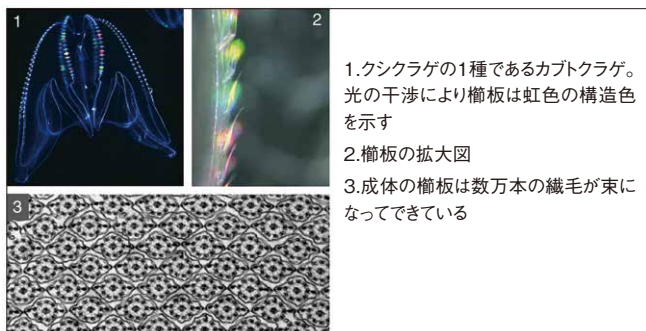


図14 クシクラゲを特徴づける巨大繊毛「櫛板」

持されるために重要です。プランクトンの日周鉛直移動はその根底にあります。この移動は、必ずしも光だけの刺激により制御されるわけではありませんが、基本的には日の出や日没に合わせて走光性により植物プランクトンが移動し、それに合わせて動物プランクトンが移動します。単細胞緑藻類は、光の強度に合わせて鞭毛の波形を変え、遊泳方向を変えることができます。この運動は、日周鉛直移動において極めて重要です。

温室効果ガスである二酸化炭素が過剰に海に溶け込み、海水の緩衝作用を超えてpHが低下してしまうのが海洋酸性化です。海洋酸性化は海洋生物にさまざまな影響を与えることが知られています。鞭毛や繊毛の制御にpHは極めて重要です。実際、予測されている100年後の海水pHの中で単細胞緑藻類を長期で飼っておくと、鞭毛の形成異常が起こります。また、運動がおかしくなり鉛直移動の効率が著しく低下します(図15)。海洋酸性化により、植物プランクトンを底辺とする海洋生態系が異常になると予測されています。これは海の生き物にとってたいへんなことです。

おわりに

本稿では、海の生き物と海洋環境を「細胞の毛」という違った側面から眺めました。海洋生態学は、さまざまな海洋生物と環境の相互作用を研究対象とします。分子モーター

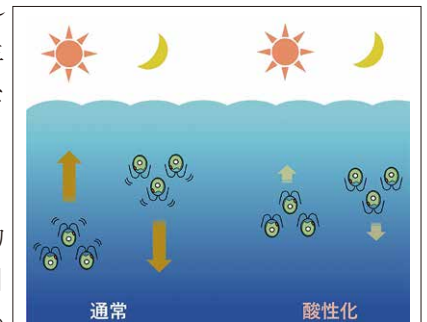
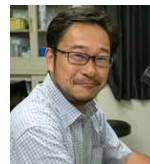


図15 海洋酸性化が及ぼす単細胞緑藻類への影響。海水の酸性化により、鞭毛の形成や動きが異常になり、鉛直日周運動が大きく変わることが予測されている。この変化は、単細胞緑藻類にとどまらず、食物網を介して海洋生態系全体に及ぶと考えられる

ダイニンによる小さな繊毛の動きの研究など、無視されてしまうかもしれません。しかし、目に見えないこの小さな「毛」は広い海の生き物を理解する上で横の線をつなぐ重要な構造なのです。本稿では、鞭毛や繊毛がどのようにして動いているか、そのメカニズムについてはほとんど触れませんでした。ナノマシンがいかに連携して波打ち運動を起こしているのか、そこにも生物の不思議を見ることができます。また、一次繊毛や感覚繊毛といったアンテナ機能に特化した動かない毛も、海の生き物の生存や行動になくしてはならないものです。これらについて詳しくは、参考図書をご覧ください。

参考図書

神谷律『太古からの9+2構造 繊毛のふしぎ』(2012年)
稲葉一男『毛 生命と進化の立役者』(2021年)



稲葉 一男 いなば・かずお

筑波大学下田臨海実験センター教授。1962年生まれ。静岡大学理学部生物学科卒業。1990年東京大学大学院理学系研究科相関理化学専攻修了(理学博士)。東京大学三崎臨海実験所助手、東北大学浅虫臨海実験所助教授を経て、2004年から現職。2005～2018年下田臨海実験センター長。鞭毛・繊毛を通して海の生物の生理、生殖、進化などを長年探求している。