

原生生物

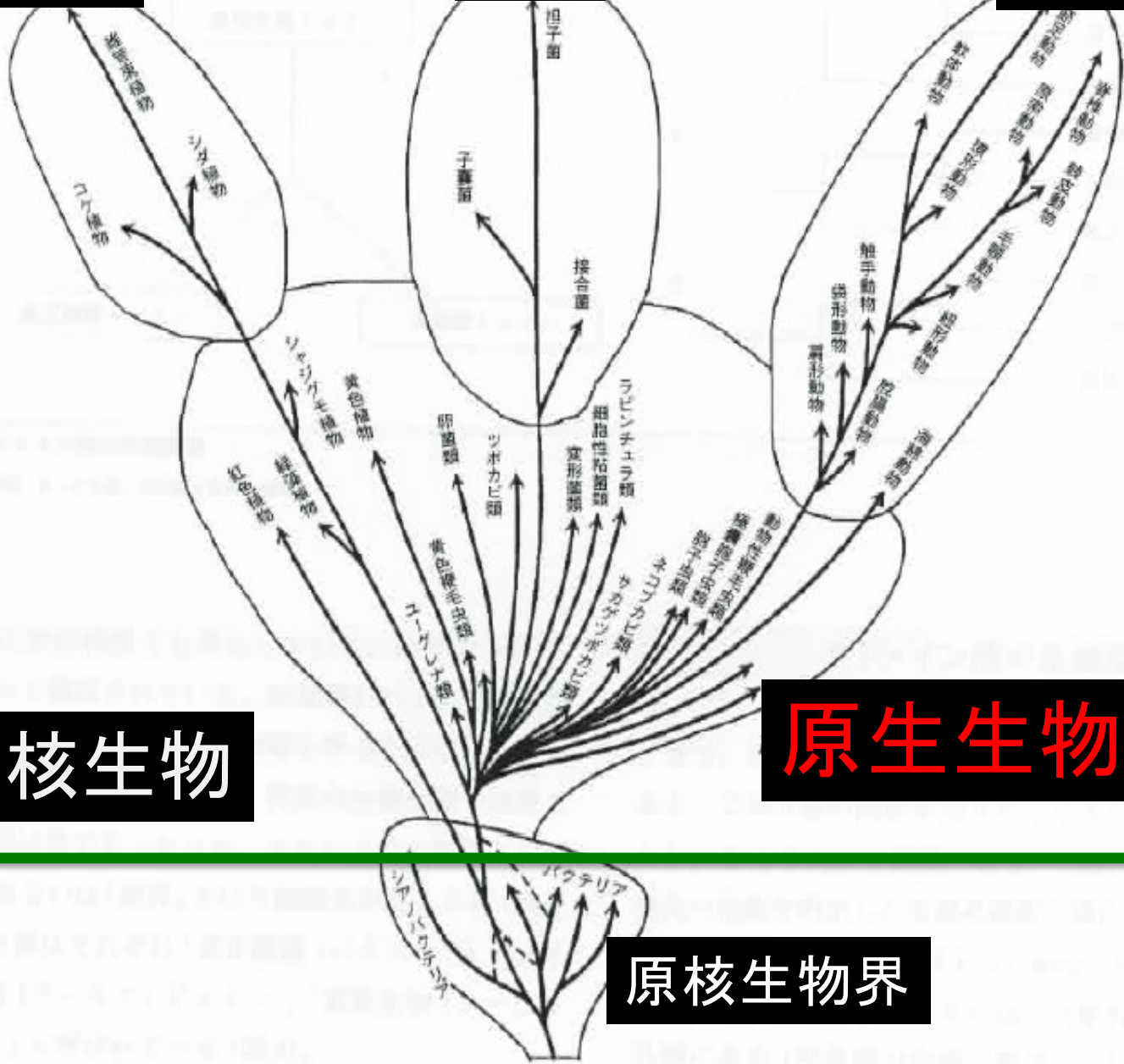
Protist



植物界

菌界

動物界



真核生物

原生生物界

原核生物界

伊藤元己 (2012) 遺伝 66(1), 2-7.

マーグリス-シュワルツの五界説

原生生物の分類の変遷 (1)

リンネ(Carl von Linne)

「自然の体系」(1753)

自然界を、「動物界」、「植物界」、「鉱物界」
に分類。

2界説: 生物は、動物と植物のみという認識。

原生生物の分類の変遷 (2)

1673年: レーベンフック(Antonie van Leewenhoek)
顕微鏡の開発と微小生物の発見

1860年 ホッグ(John Hogg)

顕微鏡サイズの生物をプロトクティスタ(Protoctista、「最初の生物」の)とよび、動物界、植物界、鉱物界に並ぶ第四の界であることを提唱

1866年 ヘッケル(Ernst Haeckel)

顕微鏡サイズの生物を原始的生物と考え、生物の第三の界としてプロティスタ(Protista、「最初の」の意)界を提唱

※ 当初海綿を含んでいたが、後に単細胞に限定

原生生物の分類の変遷 (3)

1925年: シャットン (Edouard Chatton)

全生物を原核生物と真核生物に分類

細菌類をモネラ界 (Monera, 「一つ」の意、単細胞であることから) に格上げした。

1938年 コープランド (Herbert F. Copeland)

真核の原生生物をモネラ界から切り離し、「プロトクティスタ」とした。

1969年 ホイツタカー (Robert Whittaker)

5界説提唱。単細胞真核生物を原生生物とし、プロティスタ界とした。

原生生物の分類の変遷 (4)

1997年 マーギュリス(Lynn Margulis) とシュワルツ(Karlene V. Schwartz)

修正五界説

動物、植物、菌類のいずれにも属さない「**その他の真核生物**」を「**プロトクティスタ**」として原生生物界を構築。

(消去法による定義)

紅藻や褐藻などの多細胞生物も原生動物に含まれることになり、分類として雑多なものとなっている。

動物: 胞胚を作る。

植物: 胚を作る。

菌類: 鞭毛をもたず胞子で増える。

原生生物の分類の変遷 (4)



図1 生物観の変遷

原生生物は、単細胞真核生物または動物、植物、菌類に合致しない真核生物として認識されてきた

マーグリスの五界説は、最も普及している説だが、原生生物は消去法による定義のため雑多な真核生物の寄せ集めとなっている。

その後、ウーズの古細菌の発見(後述)に伴う六界説(原核生物を真正細菌と古細菌に分割)、キャバリエ-スミスによる八界説や修正六界説(いずれも原生生物の分類の見直し)が出されたが、現在真核生物についてはは2005年の国際原生生物学会で発表された新しい分類体系が使用されている。

真核生物は界に相当する**6つのスーパーグループ**に分類される

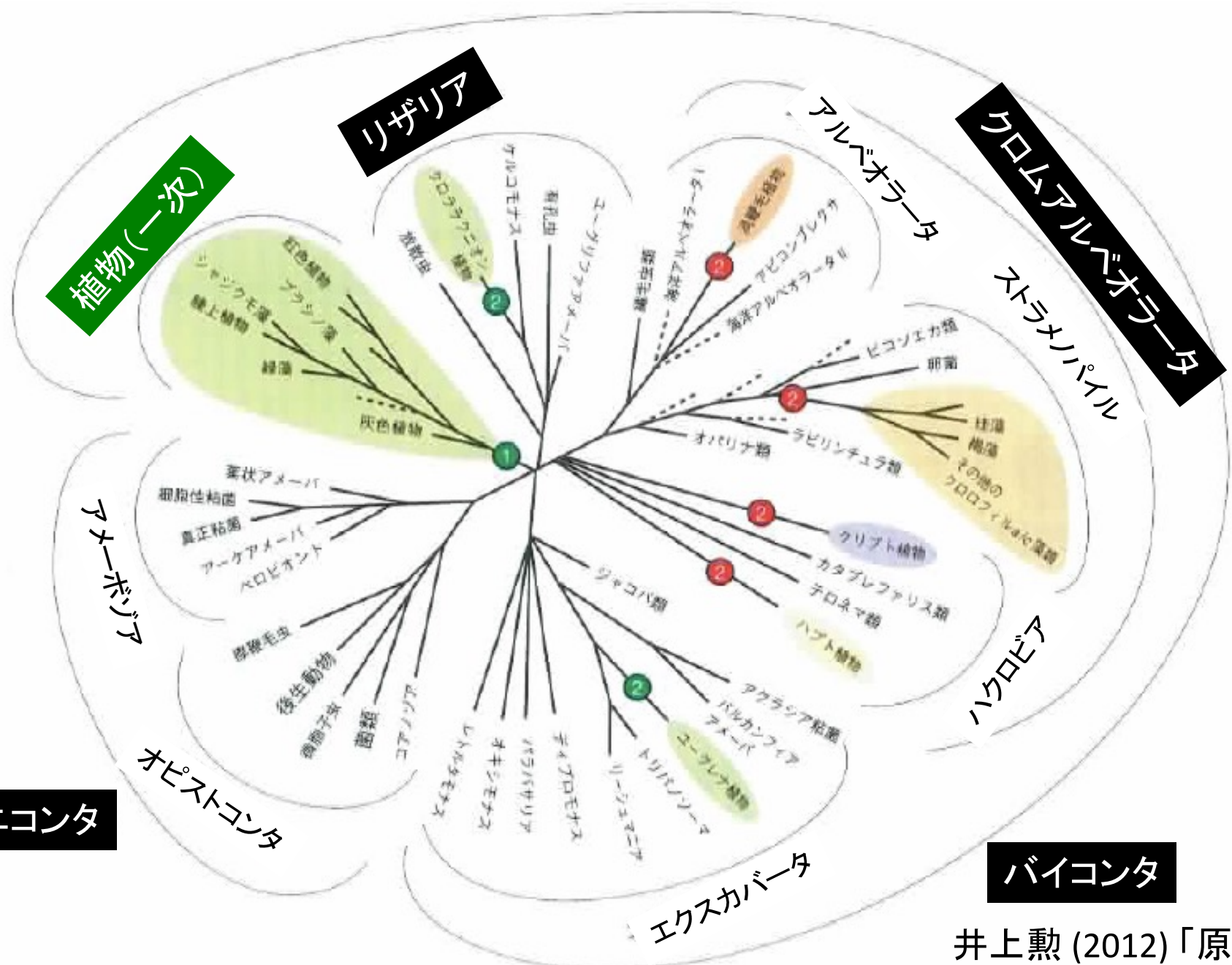
ユニコンタ

オピストコンタ 動物、真菌類を含む
アメーボゾア アメーバ、粘菌など

バイコンタ

アーケプラスチダ 陸上植物、緑藻、紅色植物、灰色植物
エクスカバータ ミドリムシ、トリパノゾーマなどが含まれる
リザリア 有孔虫、放散虫など
クロムアルベオラータ アルベオラータ:アピコンプレクサ(マラリア原虫など)、渦鞭毛虫、
織毛虫(ゾウリムシ、ツリガネムシ)など
ストラメノバイル:不等毛藻(コンブ、ワカメ、珪藻など)
ハプト植物
クリプト植物

※ オピストコンタは、動物界と菌界を含むことから、上界とされる
また、6つのスーパーグループの関係について、さらなる細分化、あるいは統合を示唆する研究も多くある。詳細は原生生物の回で

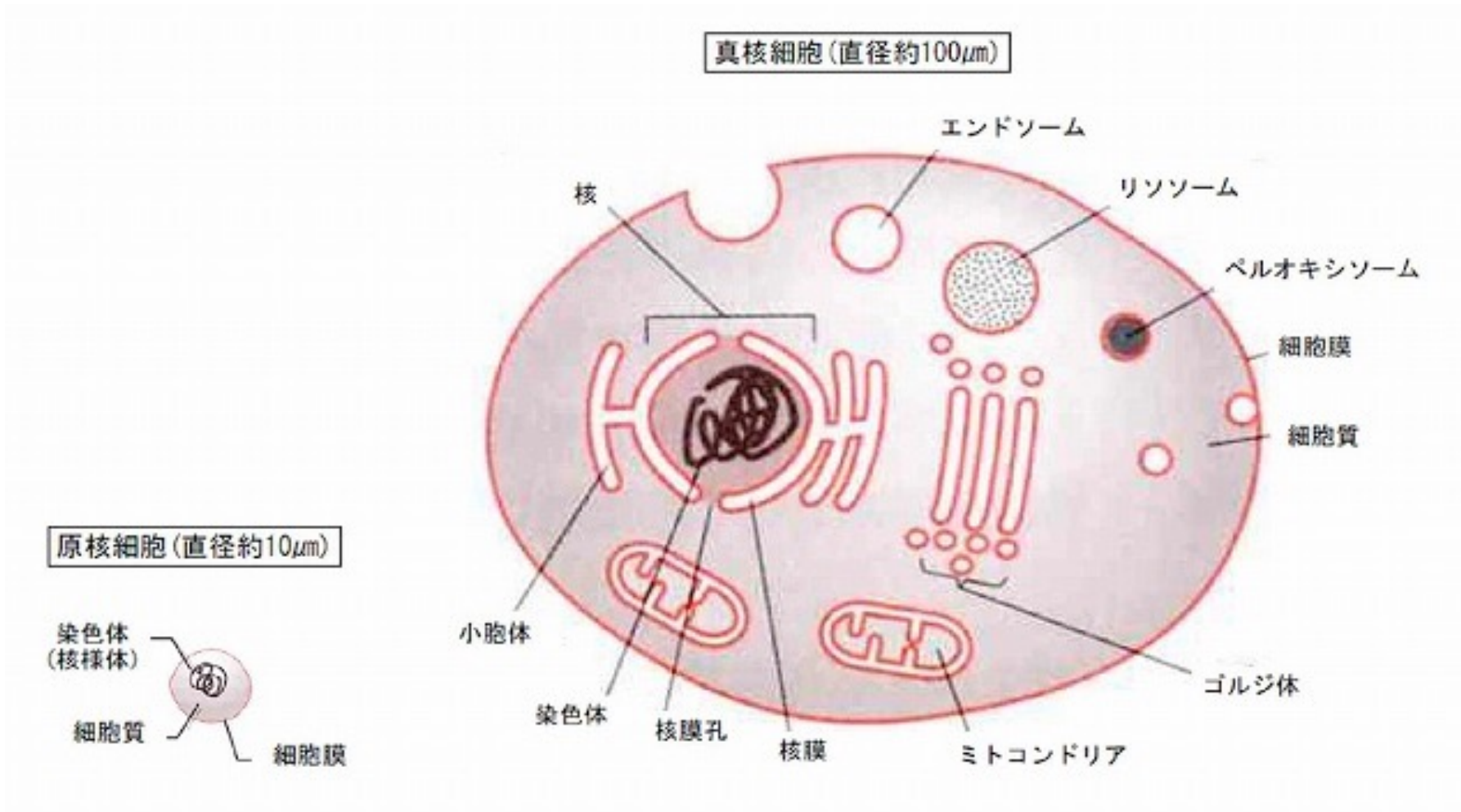


井上勲 (2012)「原生動物」
遺伝 66, p439-444

真核生物の分子系統

ただし、紅色植物の二次共生はクロムアルベオラータの根元で起こったとある

真核細胞



<http://www.seibutsushi.net/blog/2007/10/304.html> より

細胞内共生説 (1)

マーギュリス (1967)

- 細胞小器官のうち、ミトコンドリア、葉緑体、中心体および鞭毛が細胞本体以外の生物に由来すること。
- 酸素呼吸能力のある細菌が細胞内共生をしてミトコンドリアの起源となったこと。
- スピロヘータが細胞表面に共生したものが鞭毛の起源となり、ここから中心体が生じたこと。
- 藍藻が細胞内共生して葉緑体の起源になったこと

細胞内共生説 (2)

- 鞭毛の共生起源は否定されているが、超鞭毛虫では、一部の鞭毛が共生したスピロヘータであることが知られている。
- ミトコンドリアと葉緑体については、独自のゲノムDNAを有することと、それらの解析から共生説が支持された。
- ペルオキシソームが共生起源である可能性が示唆されている。

細胞内共生説 (3)

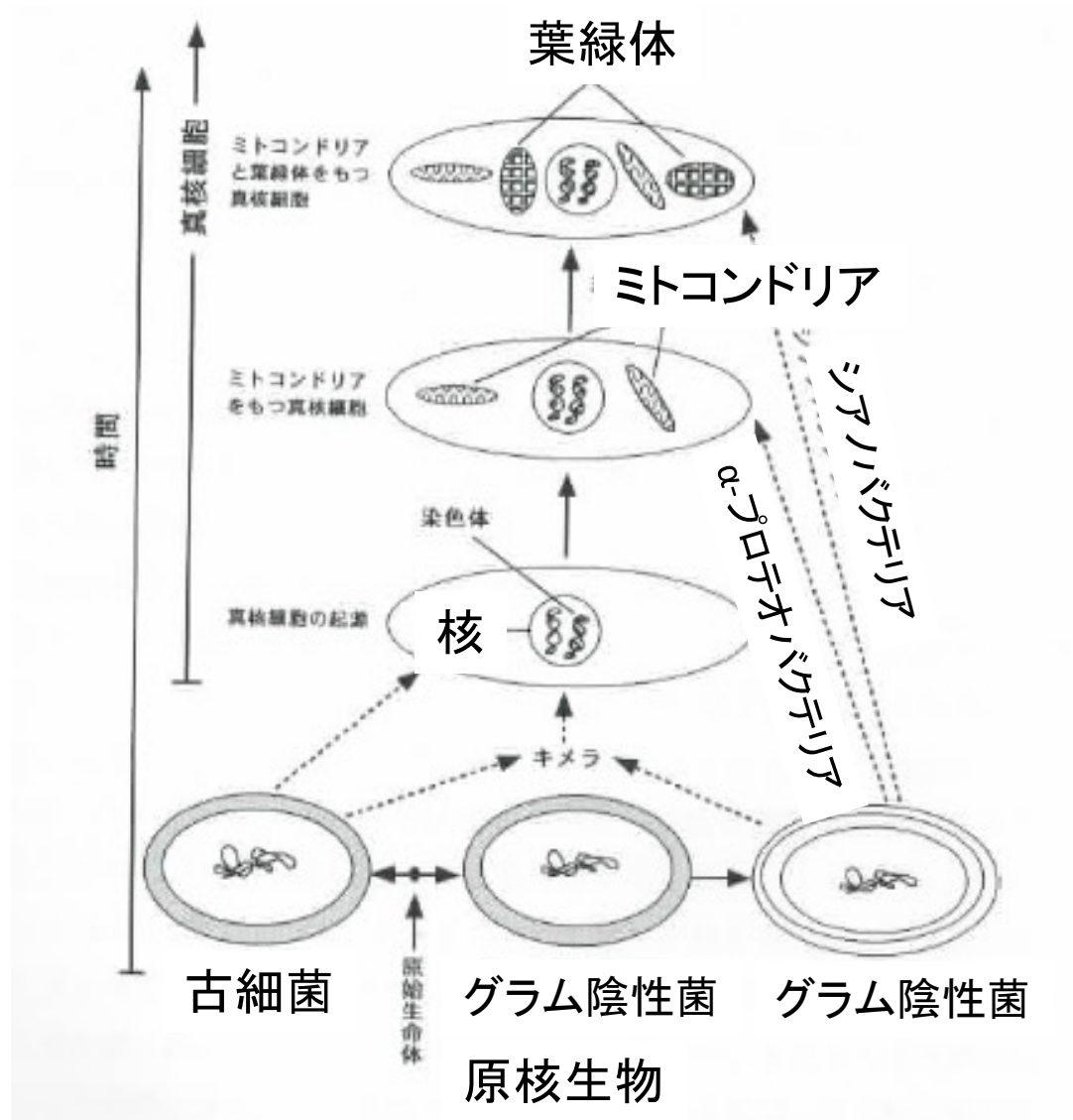
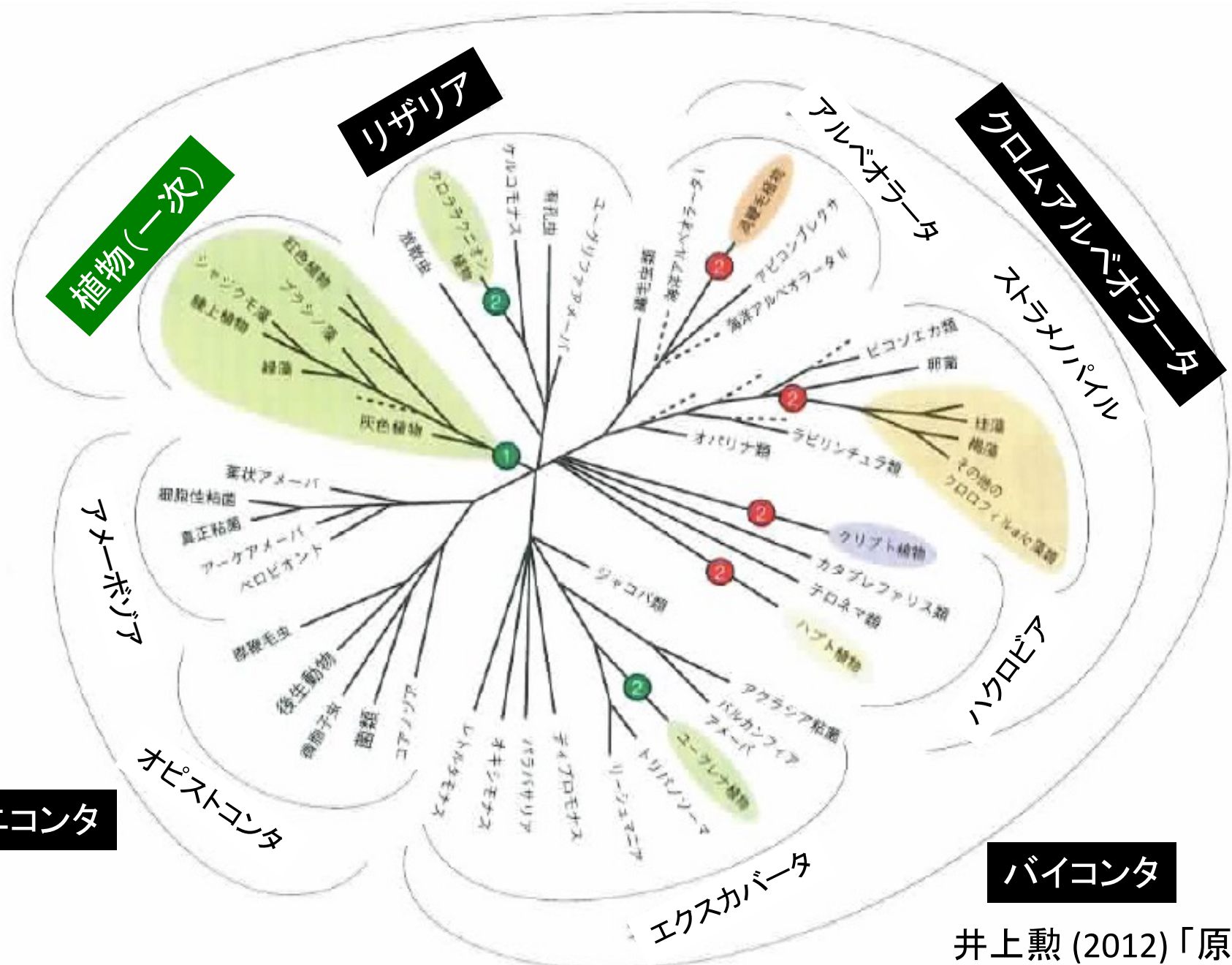


図 2・2 共生による真核生物の起源と進化

渡辺 信「地球をはぐくんだ生命体：藻類」(『遺伝』54 巻 9 月号「特集・藻類と地球環境」)より引用。アーキア：古細菌。グラム陰性細菌には α -プロテオバクテリアやシアノバクテリアが含まれる。ミトコンドリアの起源は α -プロテオバクテリア、葉緑体の起源はシアノバクテリアであると考えられている。

分子系統学によって明らかになった真核生物の全体像と原生生物の多様性

- 真核生物は、門のレベルで異なる数十のグループから構成され、それらは「**スーパーグループ (supergroup)**」とよばれる少数の巨大系統群に分類される。
- 動物と菌類、および少数の原生生物は、スーパーグループ「**オピストコンタ (Opisthokonta)**」を形成。単系統群。
- 陸上植物、緑藻、紅藻、灰色植物は、スーパーグループ「**アーケプラスチダ (Archaeplastida)**」を形成。細胞内共生したシアノバクテリアに由来するプラスチドを持っている。分子系統解析によりプラスチドが単一起源であることが示唆され、単系統群であると考えられている。
- その他のスーパーグループは全て原生生物と分類されていたものからなる。



井上勲 (2012)「原生動物」
遺伝 66, p439-444

真核生物の分子系統

ただし、紅色植物の二次共生はクロムアルベオラータの根元で起こったとある

SAR (ハロサ亜界)

これまで別々のスーパーグループとして扱われていたストラメノパイル, アルベオラータ, リザリアを一つのグループとしてまとめたもの

ストラメノパイル (Stramenopiles), アルベオラータ (Alveolata), リザリア (Rhizaria) の頭文字をとって「SAR」と呼んでいる

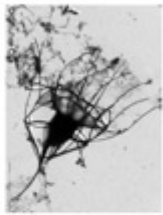
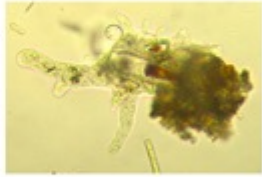
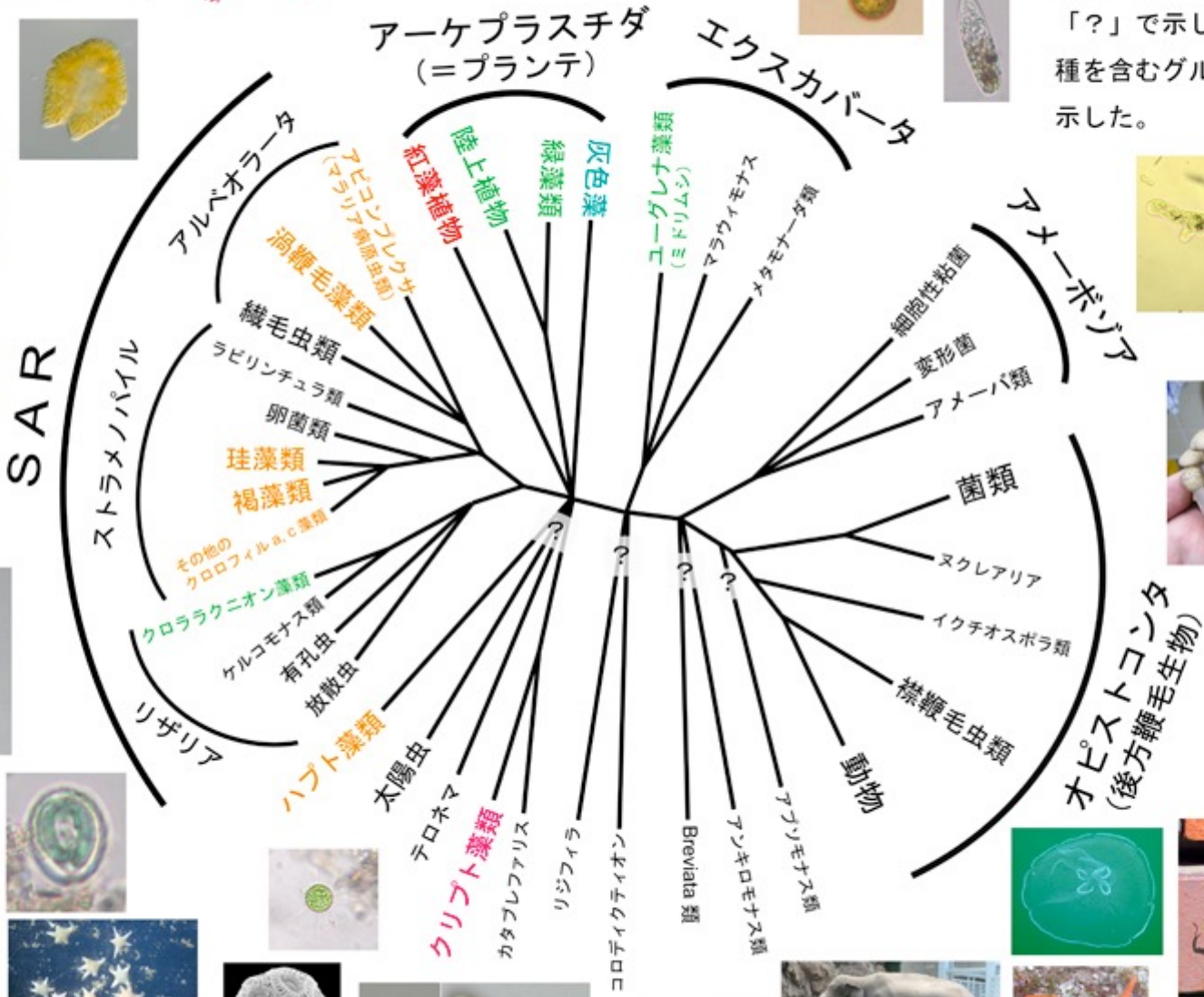
ストラメノパイルとアルベオラータを合わせてクロムアルベオラータ (Chromalveolata) と呼ばれたことも

真核生物の中で最も大きなグループで, 多様な分類群を含んでいる。光合成を行うものも従属栄養性のものもある

テロネマ門 (Telonema) を SAR と同一のクレードに含めた TSAR というグループも提唱されている

真核生物の世界

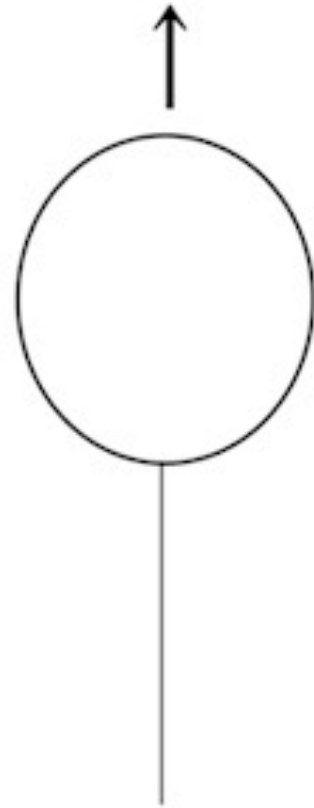
Adl et al. (2012) を基に作成。
所属の定まらないグループを「？」で示し、色素体を持つ種を含むグループをカラーで示した。



ユニコンタとバイコンタ

- 近縁なオピストコンタとアメーボゾアを、ユニコンタ(unikonta)というグループにまとめ、他をバイコンタ(bikonta)という巨大な「グループにする」という主張がある。
- 名称は、ユニコンタの大部分は1本の鞭毛を持ち、バイコンタは基本的に遊泳細胞が二本の鞭毛をもつことによる。
- オピスタコンタは、ピリミジン合成遺伝子の融合遺伝子を共有しており、バイコンタはジヒドロ葉酸・チミジル酸合成酵素の融合遺伝子を共有している、
- ユニコンタでもバイコンタでも、退化によって鞭毛を失っているものも多い。

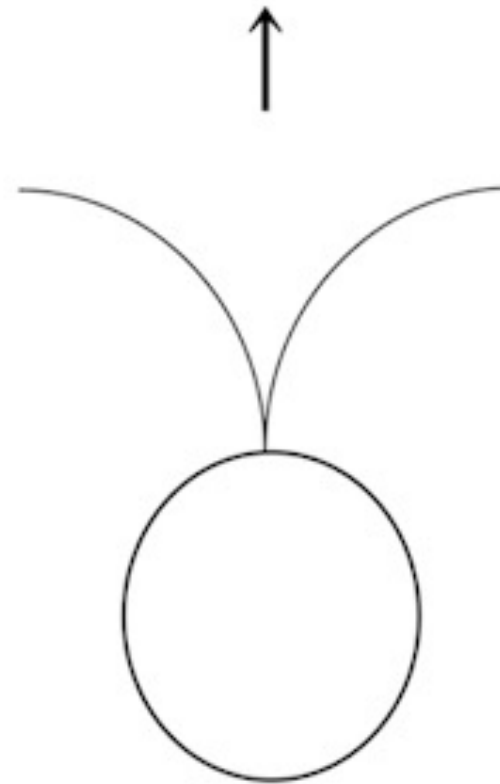
オピストコンタ



鞭毛と反対方向
に遊泳

バイコンタ

*2本鞭毛を持つ全ての真核生物



オピストコンタとバイコンタ(2本鞭毛を持つ全ての真核生物)の
遊泳細胞の模式図

http://natural-history.main.jp/Tree_of_life/Eukaryote/Opisthokonta/Opisthokonta.html
より

アンテロコンタ

- バイコンタとアメーボゾアをまとめて、アンテロコンタ (Anterokonta, antero-=前方、前方鞭毛生物) として、オピストコンタ (opista=後方、後方鞭毛生物) と対比させる考えもある。

アメーボゾアとオピストコンタを除く全ての系統群に光合成を行う真核生物が存在している

スーパーグループ「アーケプラスチダ」では、その共通祖先がシアノバクテリアの共生によって葉緑体を獲得した。

この共生を「**一次共生**」といい、その結果光合成能を獲得した植物を「**一次植物 (Primoplantae)**」とよぶ。

一次植物の緑藻や紅藻が、他の従属栄養生物に共生する現象を「**二次共生**」とよび、その結果新たに出現した光合成能を獲得した生物を「**二次植物**」とよぶ。

系統樹中、網がけしてある部分が光合成を行う生物であるが、二次植物が異なるスーパーグループで出現しており、**二次共生が何度も独立に生じている**ことがわかる。

海洋における生産は、現在二次植物がになっている。

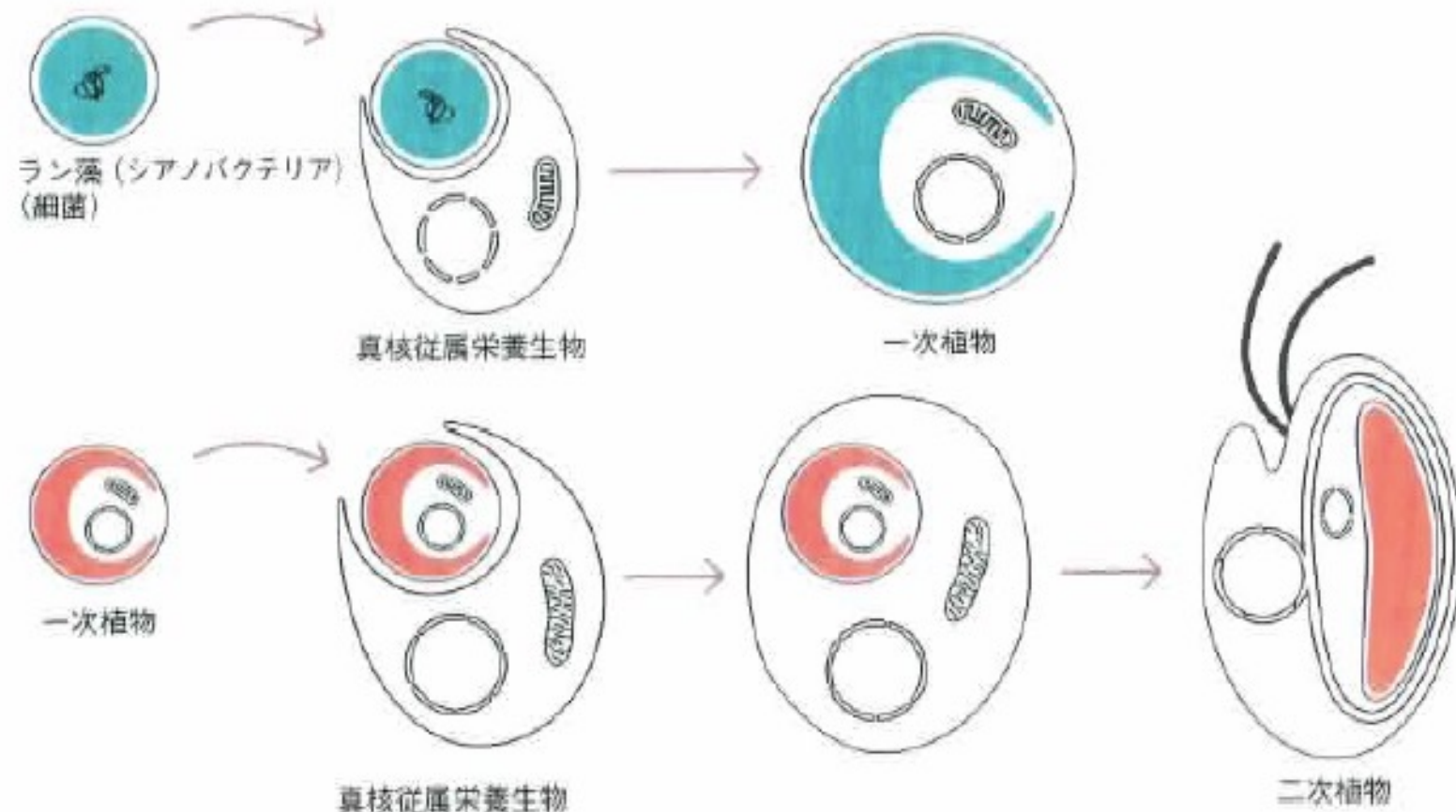
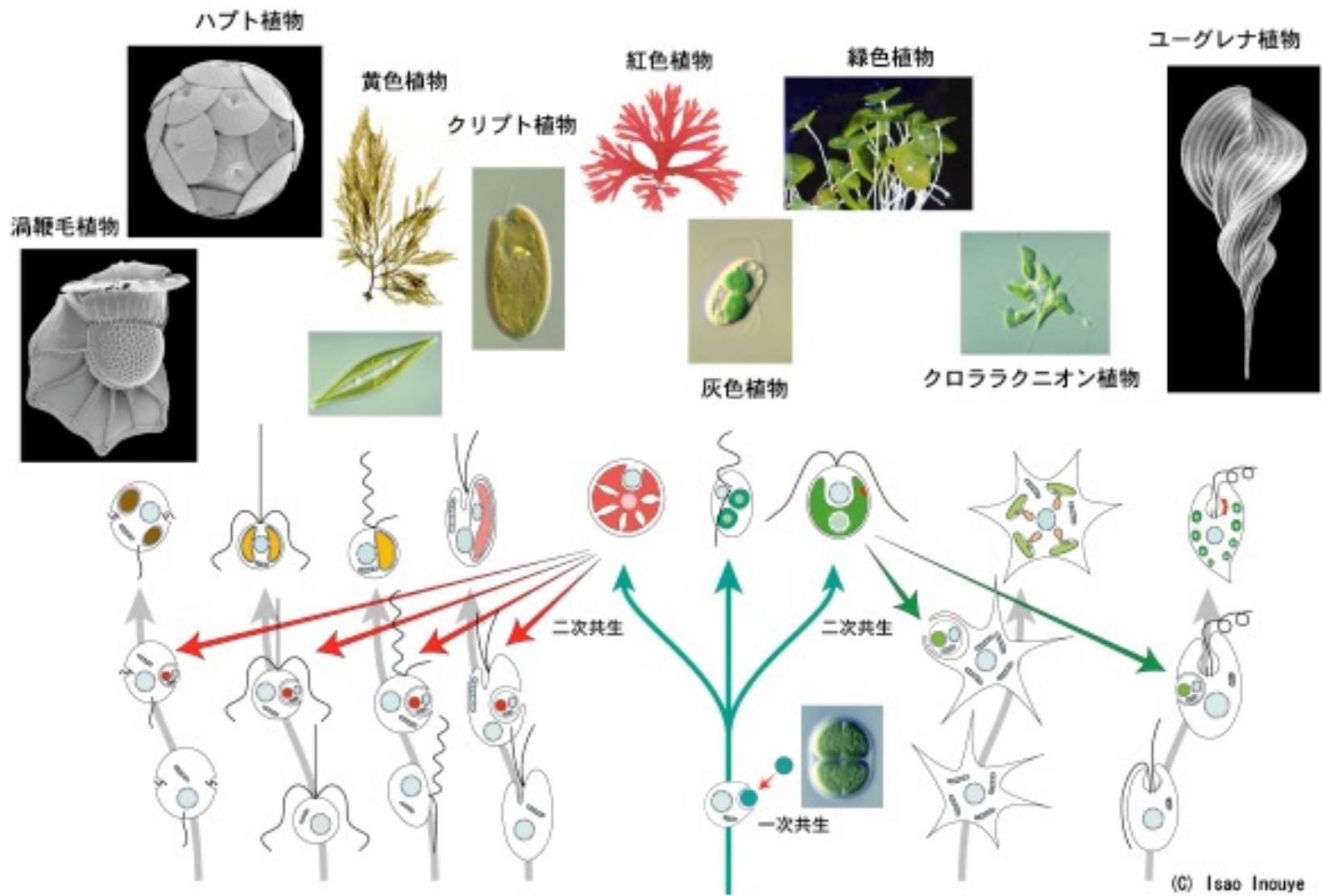


図5 独立栄養真核生物の成立と多様化

真核生物の光合成は、ラン藻(シアノバクテリア)が従属栄養性原生生物に取り込まれることで成立した(一次共生)。この共生は1度だけ起こったと考えられている。一次植物の緑藻と紅藻が他の従属栄養性原生生物と共生(二次共生)することで新たな独立

栄養性真核生物の系統(二次植物)が生まれた。二次共生は複数回起こったと考えられている。現存する光合成真核生物の2/3は二次植物である

井上勲 (2012)「原生動物」
遺伝 66, p439-444



一次共生・二次共生の流れ

一次共生では無色の真核生物にシアノバクテリアが共生して一次植物が誕生した。一次植物は単一系統である。一次植物がさまざまな系統の無色真核生物に共生して二次植物が誕生し、写真の植物群のような多様性が生じた。

葉緑体と色素体

光合成を行うオルガネラ(細胞小器官)のことを「葉緑体 chloroplast」または「色素体 plastid」という。

厳密に言うと「葉緑体」という名称は、緑色をした色素体を指し、分類群では緑色植物のみに用いられる。

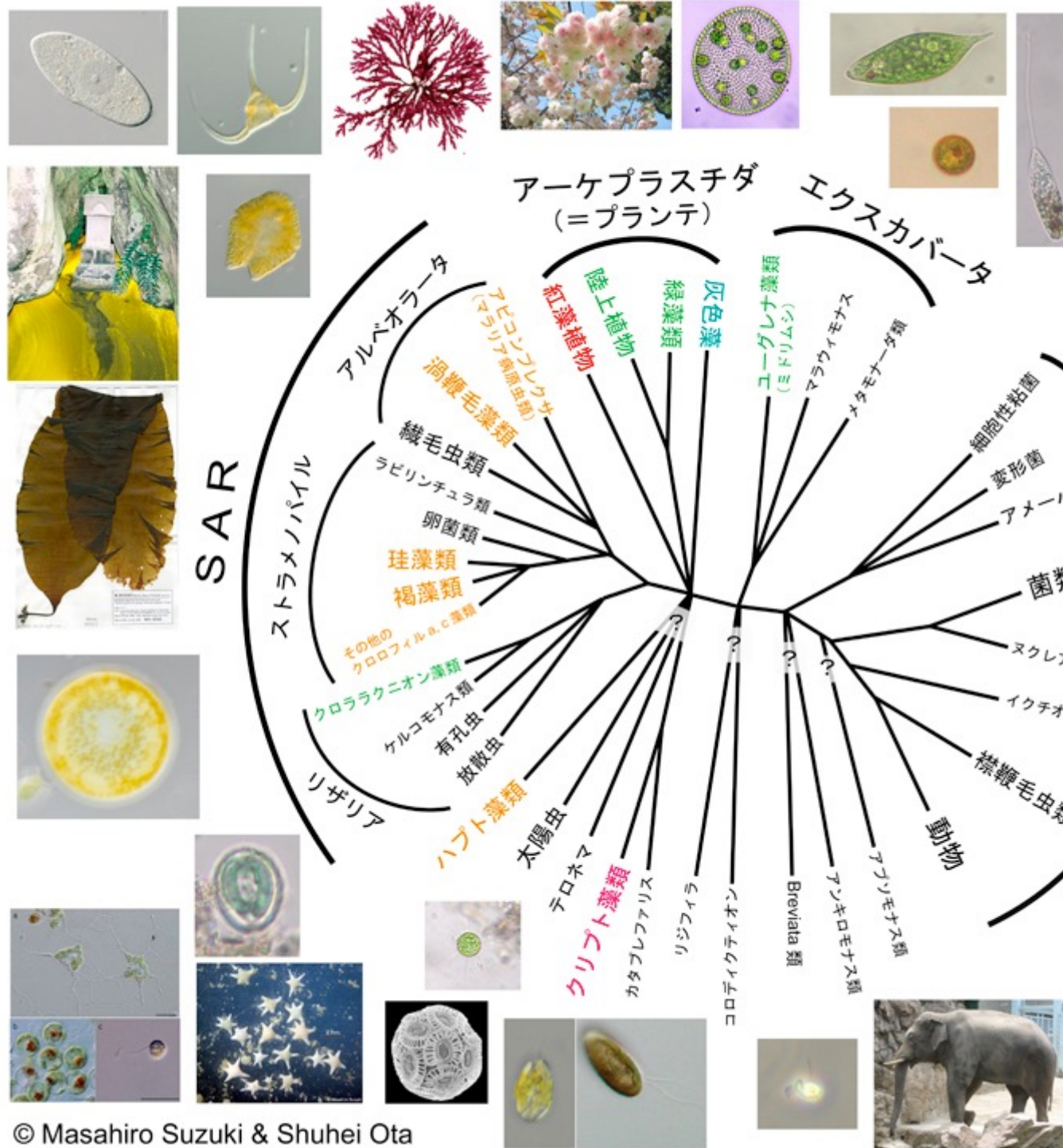
光合成生物は多様で、“葉緑体”の種類(色, 構造, 含有色素など)は様々。緑色植物が持つ「葉緑体」以外は「色素体」と呼んでいる。

緑色植物でも、貯蔵デンプンの前駆体のような光合成色素を持たない“葉緑体”を白色体(leucoplast)と呼ぶ。

http://natural-history.main.jp/Algae_review/Symbiosis/Symbiosis.html より

真核生物の世界

Adl et al. (2012) を基に作成。
 所属の定まらないグループを「？」で示し、色素体を持つ種を含むグループをカラーで示した。



© Masahiro Suzuki & Shuhei Ota

http://natural-history.main.jp/Algae_review/Symbiosis/Symbiosis.html より

ポーリネラ・クロマトフォラ

Paulinella chromatophora

色素体はただ一度の細胞内共生に起源を持つという考えは、広く受け入れられていた。

ポーリネラ・クロマトフォラは、淡水域から汽水域にかけて生息する**有殻アメーバ**の一種。**リザリア**に属す。

細胞分裂の際に仮足を器用に動かし、珪酸質の鱗片を一つずつ積み上げて新しい殻を作り上げる。

ポーリネラ・クロマトフォラの細胞内には、「**シアネレ**」と呼ばれるシアノバクテリア由来の色素体が存在するが、他の全ての生物に共通している葉緑体とは由来が異なる可能性が指摘されており、**生物の進化の過程で「一次共生」が複数回起こったとする説**が提唱されている。

ケルコゾア門に属するがその中では比較的遠縁であり、インブリカテア綱、ユーグリファ目に分類される。同属の近縁種 (*P. ovalis* など) も含めてユーグリファ目の他の生物はクロマトフォアを欠き、捕食栄養性である

<http://www.weblio.jp/content/ポーリネラ・クロマトフォラ>

<http://photosyn.jp/pwiki/index.php?ポーリネラ クロマトフォラ> より

https://www.youtube.com/watch?v=m_UyiiJBaVE より

ガラスの家へ引越すアメーバ / Amoeba Moving into the Glass House



2015/05/18 に公開

筑波大学生命環境系 石田健一郎教授のグループは、有殻アメーバ、ポーリネラ属の1種 *Paulinella chromatophora* (ポーリネラ・クロマトフォラ) の殻構築を顕微鏡下でタイムラプスビデオ撮影することに成功し、そのプロセスを詳細に観察しました。

シアネル(cyanelle)とよばれ、青緑色を呈し、勾玉状、ふつう1細胞に2個存在する。
シアネルは2枚の膜に囲まれ、その間にはペプチドグリカン層が存在

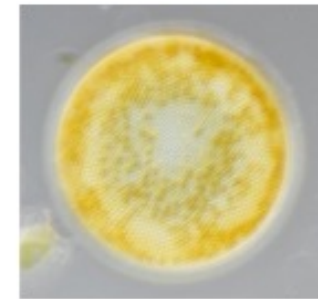
は(進化的な意味で)ごく最近起こったシアノバクテリア(シネココッカスやプロクロロコッカスに近縁であることが示されている)との共生に起因。

葉緑体と比較して、多くの遺伝子を残した比較的大きなDNA(約1000遺伝子, 1 Mb), 多数のカルボキシソーム, 厚いペプチドグリカン層などシアノバクテリア的な特徴を多く残しているが、一方でゲノムサイズの縮小(近縁なシアノバクテリアと比較して約1/3), 一部の遺伝子の喪失および宿主核への転移(endosymbiotic gene transfer, EGT), 細胞分裂における娘細胞への分配など既にオルガネラ化の初期段階にあると考えられている。

http://photosyn.jp/pwiki/index.php?ポーリネラ_クロマトフォラ より

二次光合成生物の色素体

クリプト藻類, ハプト藻類, 黄色藻類(不等毛藻類)

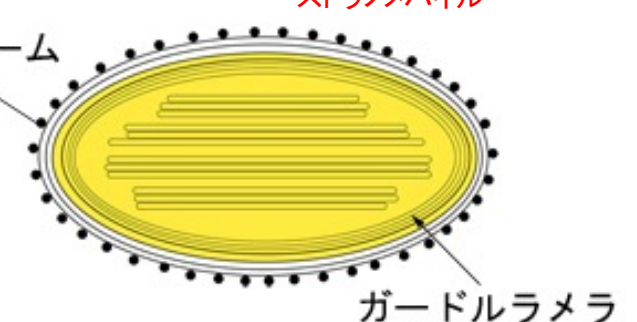
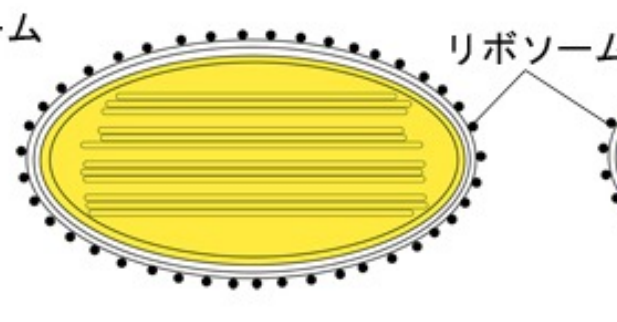
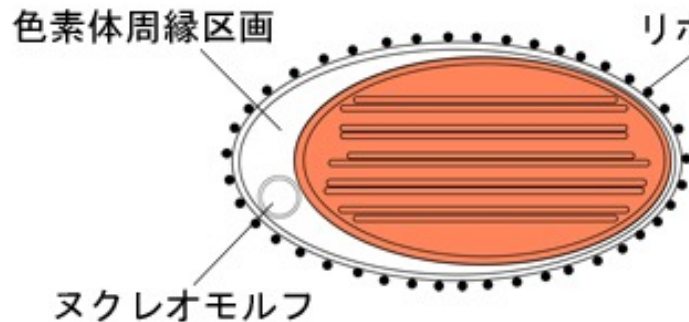


クリプト藻類

ハプト藻類

黄色藻類 (不等毛藻類)

ストラノメパイル



色素体包膜 : 4枚
チラコイド : 2重
主要光合成色素
クロロフィル a
クロロフィル c
フィコピリンタンパク質

色素体包膜 : 4枚
チラコイド : 3重
主要光合成色素
クロロフィル a
クロロフィル c

色素体包膜 : 4枚
ガードルラメラ有
チラコイド : 3重
主要光合成色素
クロロフィル a
クロロフィル c

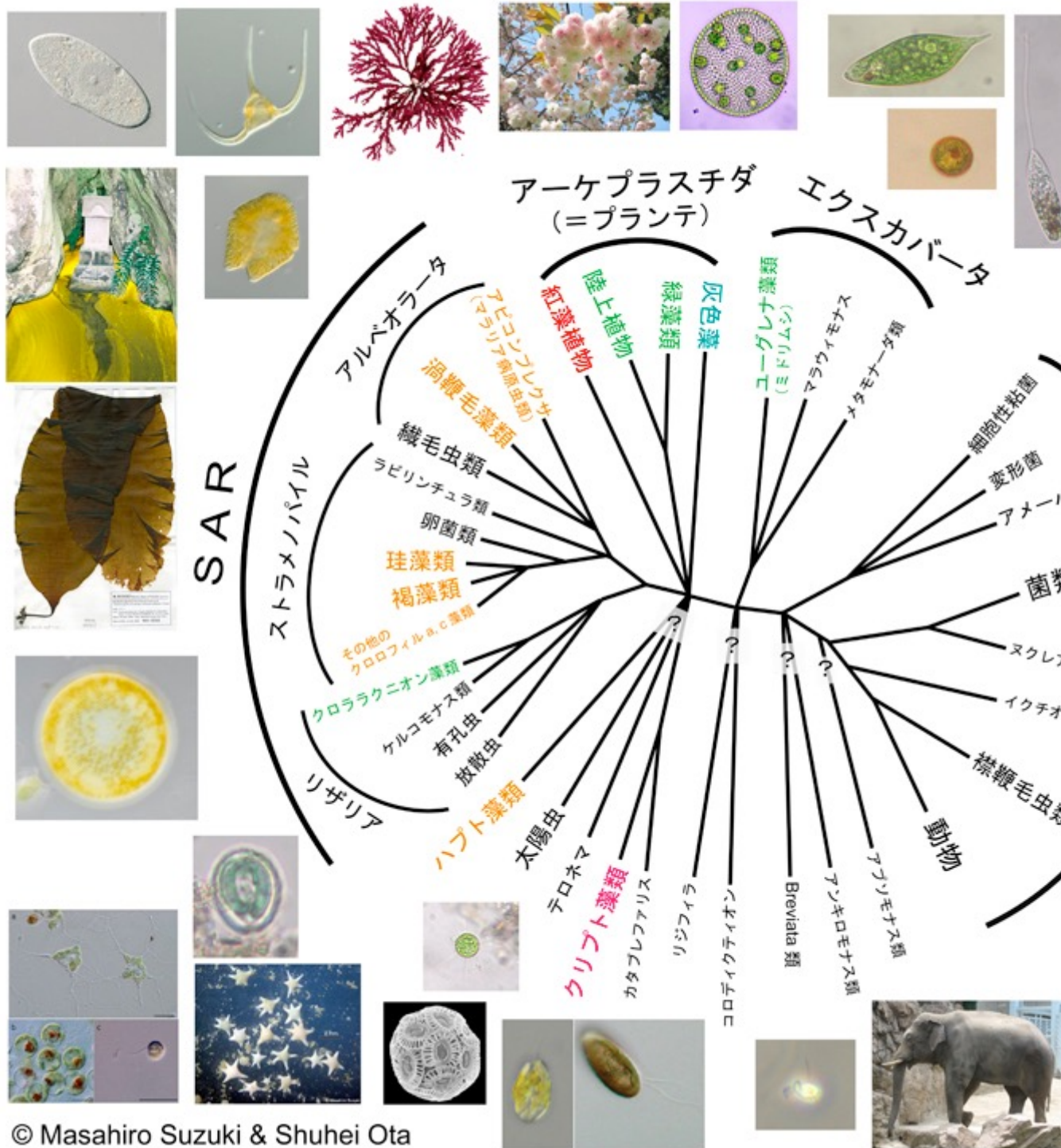
© Masahiro Suzuki & Shuhei Ota

いずれも**紅藻植物**を取り込んで成立した色素体で, 4枚の膜で包まれている

http://natural-history.main.jp/Algae_review/Symbiosis/Symbiosis.html より

真核生物の世界

Adl et al. (2012) を基に作成。
 所属の定まらないグループを「？」で示し、色素体を持つ種を含むグループをカラーで示した。



© Masahiro Suzuki & Shuhei Ota

http://natural-history.main.jp/Algae_review/Symbiosis/Symbiosis.html より

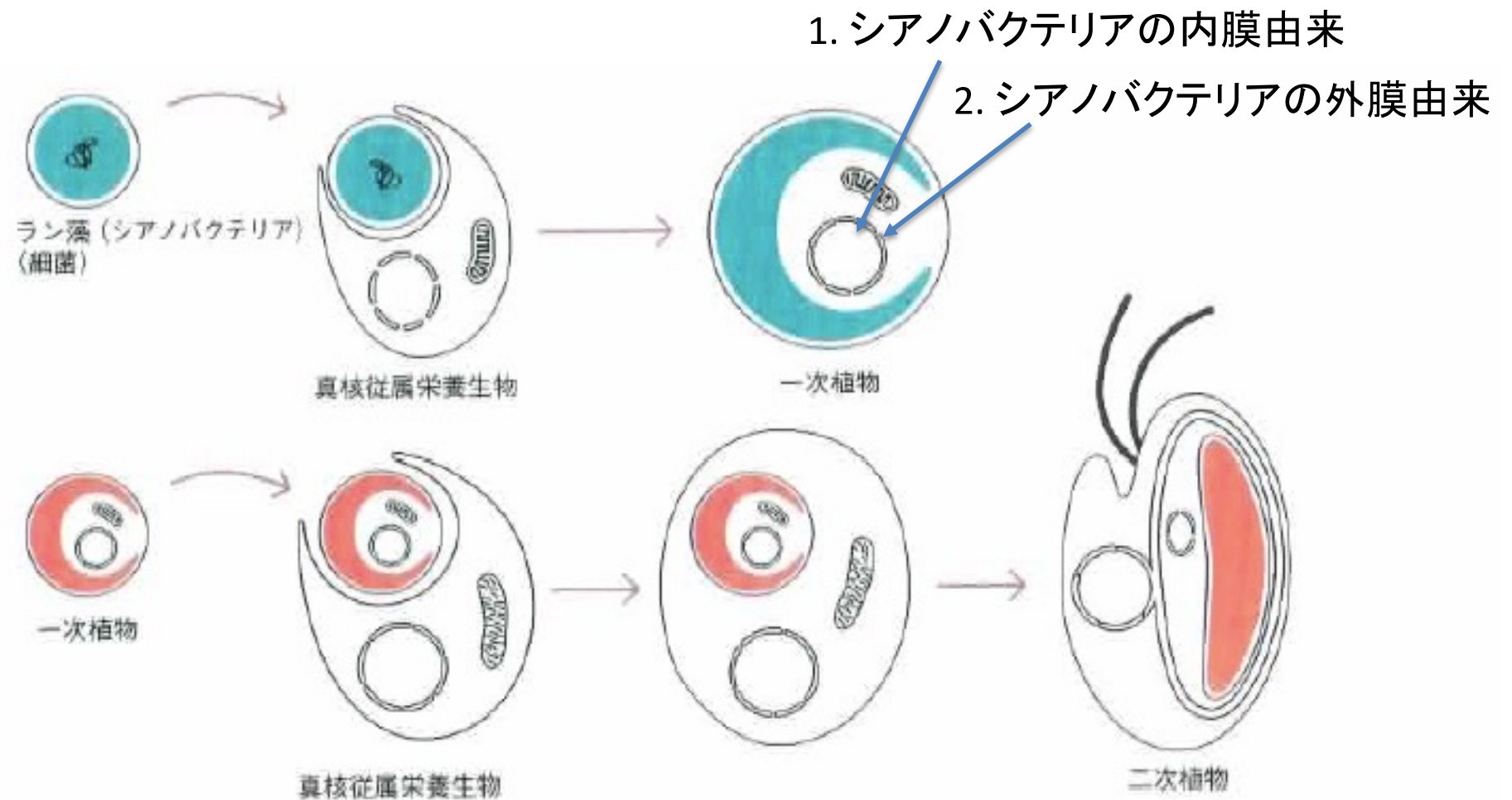


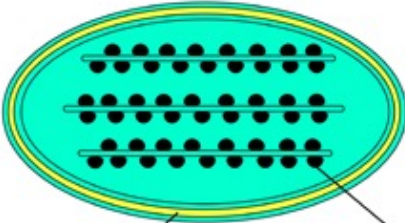
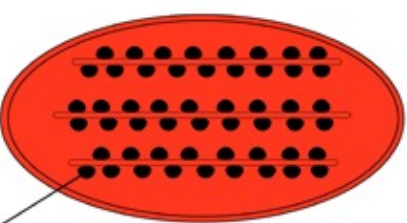
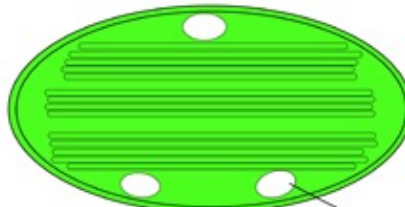
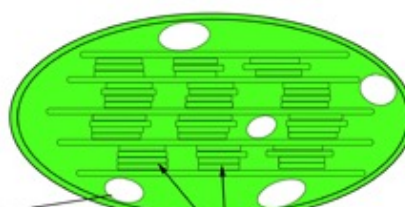
図3 独立栄養真核生物の成立と多様化

真核生物の光合成は、ラン藻（シアノバクテリア）が従属栄養性原生生物に取り込まれることで成立した（一次共生）。この共生は1度だけ起こったと考えられている。一次植物の緑藻と紅藻が他の従属栄養性原生生物と共生（二次共生）することで新たな独立

栄養性真核生物の系統（二次植物）が生まれた。二次共生は複数回起こったと考えられている。現存する光合成真核生物の2/3は二次植物である

井上勲 (2012)「原生動物」
遺伝 66, p439-444

一次植物の色素体／葉緑体

灰色植物	紅藻植物	緑藻植物	緑色植物
			
ペプチドグリカン層	フィコビリソーム	多重チラコイド	グラナ構造
色素体包膜：2枚 ペプチドグリカン層有 チラコイド：1重 主要光合成色素 クロロフィル a フィコビリタンパク質	色素体包膜：2枚 チラコイド：1重 主要光合成色素 クロロフィル a フィコビリタンパク質	同化デンプン 葉緑体包膜：2枚 チラコイド：多重 主要光合成色素 クロロフィル a クロロフィル b	グラナ構造

© Masahiro Suzuki

一次植物の色素体／葉緑体包膜は例外なく2枚
 厳密には緑色植物、緑藻植物のものを葉緑体、他を色素体とよぶ
 一次植物については、植物のところで改めて説明する

1. シアノバクテリアの内膜由来

2. シアノバクテリアの外膜由来

3. 1次植物の細胞膜由来

4. 宿主の食胞膜由来

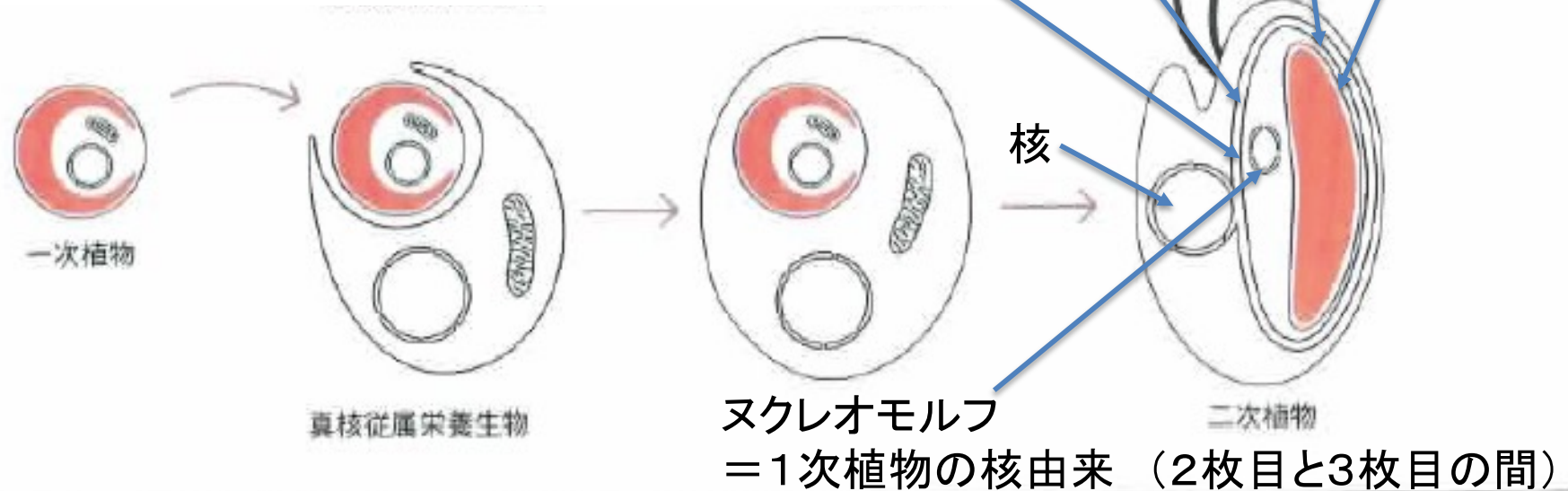


図3 独立栄養真核生物の成立と多様化

真核生物の光合成は、ラン藻（シアノバクテリア）が従属栄養性原生生物に取り込まれることで成立した（一次共生）。この共生は1度だけ起こったと考えられている。一次植物の緑藻と紅藻が他の従属栄養性原生生物と共生（二次共生）することで新たな独立

栄養性真核生物の系統（二次植物）が生まれた。二次共生は複数回起こったと考えられている。現存する光合成真核生物の2/3は二次植物である

井上勲 (2012)「原生動物」
遺伝 66, p439-444

外側の2膜の内、最外膜の表面にはリボソームが付着し、この膜は核の外膜と連結していて粗面小胞体の形態を取る。このため、4枚の色素体包膜の外側の2枚を色素体ER(小胞体)と呼んでいる。色素体ERにリボソームが付着している生物学的理由は不明。

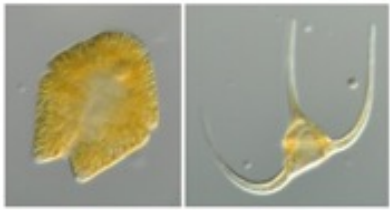
アンテナ色素として新たにクロロフィル c を獲得しています。

クリプト藻類のみ、紅藻植物のアンテナ色素であるフィコビリタンパク質を残しているが、紅藻植物とは違い、フィコビリタンパク質はチラコイド内腔に組み込まれているためフィコビリソームは作らない。

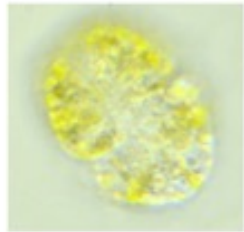
フィコビリタンパク質を残しているクリプト藻類には赤みがかった色素体を持つものが見られるが、フィコビリタンパク質を失ったハプト藻類と黄色藻類の色素体は黄褐色。

http://natural-history.main.jp/Algae_review/Symbiosis/Symbiosis.html より

二次光合成生物の色素体 渦鞭毛類



ペリディニン型
共生藻：紅藻



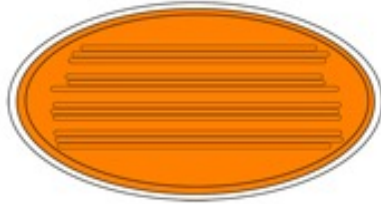
クロロフィル a,b型
共生藻：緑藻



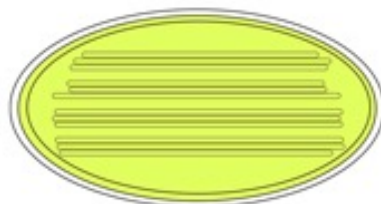
フィコピリンタンパク型
共生藻：クリプト藻

19'-H-フコキサンチン型
共生藻：ハプト藻

フコキサンチン型
共生藻：珪藻



主要光合成色素
クロロフィル a
クロロフィル c
ペリディニン



主要光合成色素
クロロフィル a
クロロフィル b



主要光合成色素
クロロフィル a
クロロフィル c
フィコピリンタンパク質



主要光合成色素
クロロフィル a
クロロフィル c
19'-H-フコキサンチン



主要光合成色素
クロロフィル a
クロロフィル c
フコキサンチン

色素体包膜：3枚 チラコイド：3重 * 盗色素体に相当するものを含む。

© Masahiro Suzuki & Shuhei Ota

渦鞭毛類は 藻類といいながら全体の半分位は色素体を持たない従属栄養性の単細胞生物で、渦鞭毛虫類とも呼ばれている。この仲間は、他の生物と共生関係を持ちやすいようで、他の二次光合成生物が紅藻植物あるいは緑色植物(緑藻)のいずれかを共生体としているのに対し、この仲間は分かっているだけで**紅藻植物**、**緑色植物**、**クリプト藻類**、**ハプト藻類**、**黄色藻類(珪藻)**の5つのグループを細胞内共生している。

http://natural-history.main.jp/Algae_review/Symbiosis/Symbiosis.html より

○ 渦鞭毛類は**紅藻を二次細胞内共生した祖先生物を単一起源**とし、現生の渦鞭毛類あるいは渦鞭毛虫類の中で色素体を持っていないものは、**元々持っていた色素体を二次的に失った**と考えられている

理由: 渦鞭毛類に近縁な**クロメラ**と**アピコンプレクサ**が**紅藻植物**を二次細胞内共生していることと光合成を行う渦鞭毛類のほとんどが紅藻植物を二次細胞内共生した**ペリディニン型**であることから(クロメラとアピコンプレクサについては後述)

色素体は3枚の膜で包まれているが、クロメラとアピコンプレクサの色素体は4枚の膜で包まれていることから、渦鞭毛類の祖先生物の色素体はかつて4枚の膜に包まれていて、それが進化の過程で1枚失われたと考えられる

4枚の膜のうちどれが消失し、また、なぜ消失したのかは解明されていない

○ 渦鞭毛類の中では少数派だが、ペリディニン型以外の仲間の色素体はどのようにして獲得されたのか？

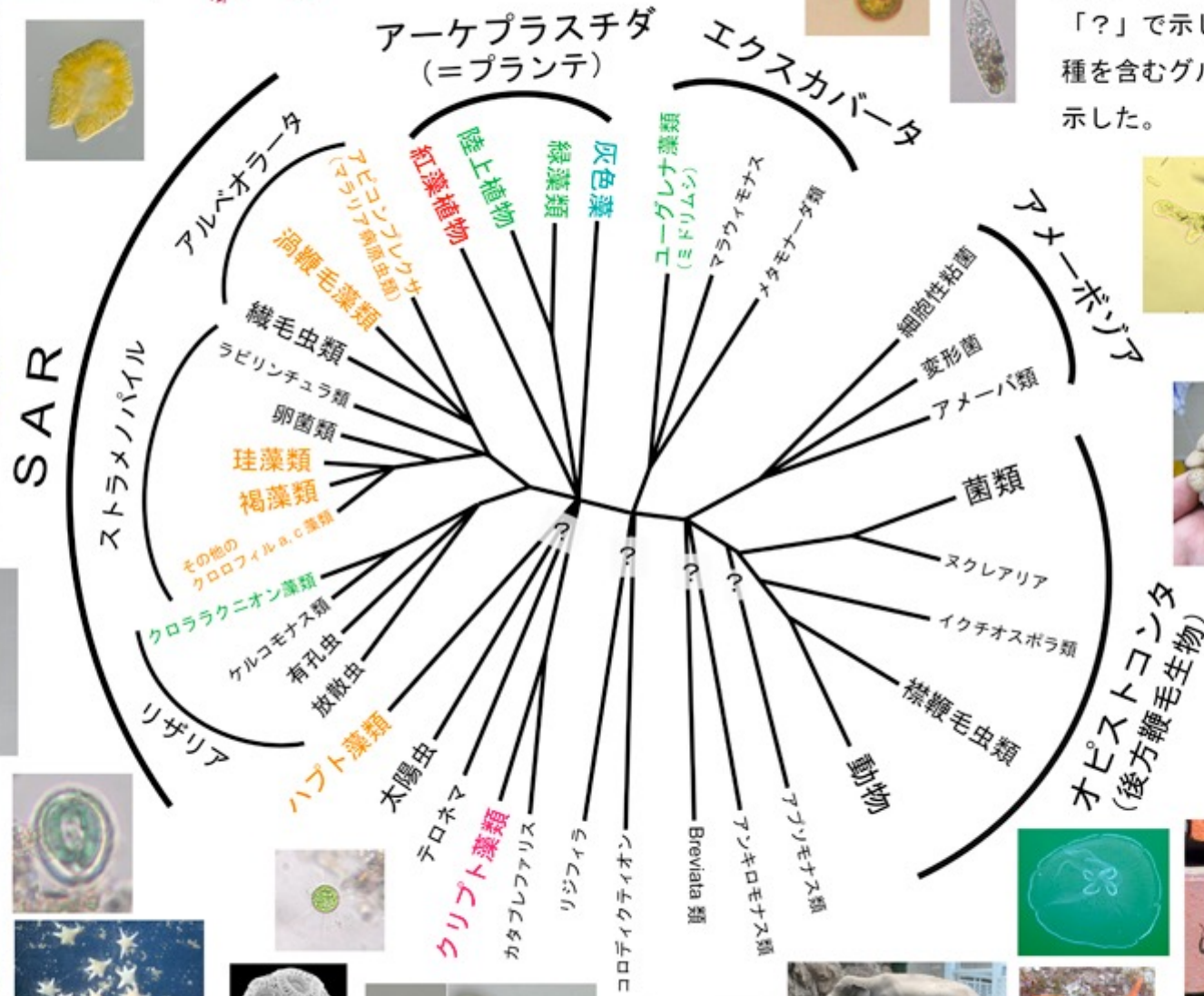
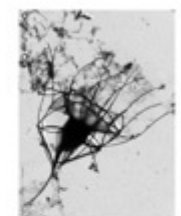
渦鞭毛類の祖先生物は紅藻植物由来の色素体を持っていたと考えられることから、緑色植物を細胞内共生したもの(クロロフィルa, b型)は、紅藻物由来の色素体を一度失い、**緑色植物**由来の色素体を置き換えた事になる。これを**連続的二次細胞内共生**と呼んでいます。残りの3型(フィコビルタンパク型, 19'-H-フコキサンチン型, フコキサンチン型)は、それぞれ紅藻植物由来の色素体を失った後で、二次光合成生物である**クリプト藻類**, **ハプト藻類**, **珪藻**を細胞内共生したものなので**三次細胞内共生**と呼んでいる。

※渦鞭毛類の中には、横溝の中にシアノバクテリアを細胞外共生させているものや、*Symbiodinium*のように渦鞭毛類自身がサンゴなどの動物の共生藻となっているものもある

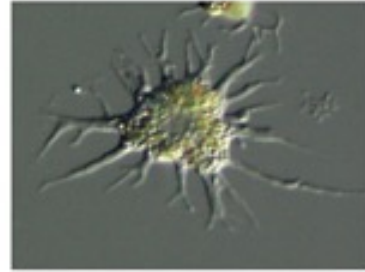
http://natural-history.main.jp/Algae_review/Symbiosis/Symbiosis.html より

真核生物の世界

Adl et al. (2012) を基に作成。
 所属の定まらないグループを「？」で示し、色素体を持つ種を含むグループをカラーで示した。

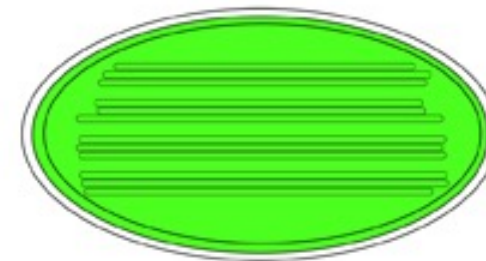
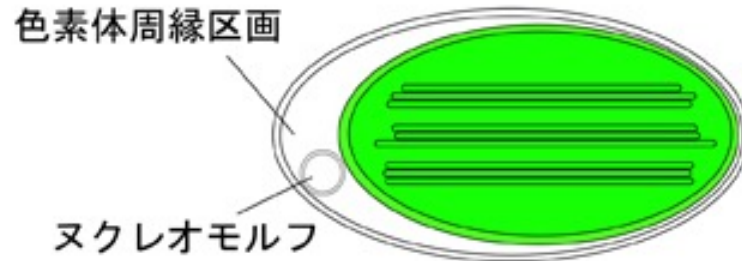


二次光合成生物の色素体 クロララクニオン藻類とミドリムシ藻類



クロララクニオン藻類

ミドリムシ藻類



色素体包膜：4枚
チラコイド：1～3重
主要光合成色素
クロロフィル a
クロロフィル b

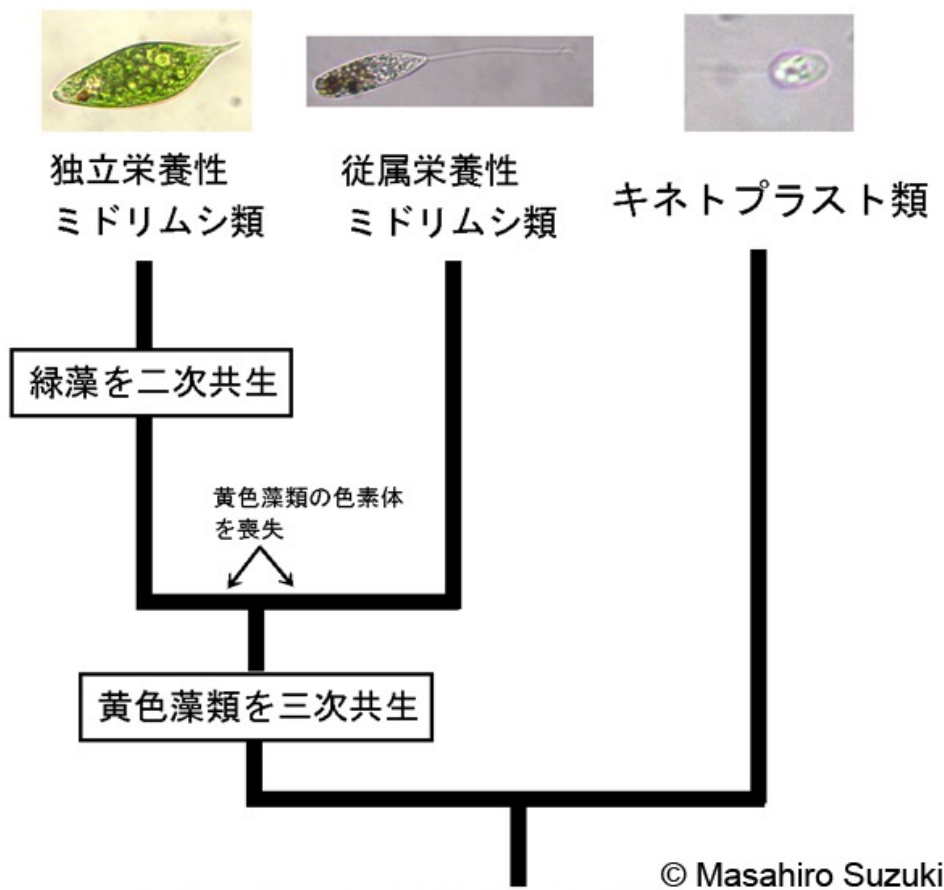
色素体包膜：3枚
チラコイド：3重
主要光合成色素
クロロフィル a
クロロフィル b

© Masahiro Suzuki & Shuhei Ota

共に一次植物の緑色植物(緑藻類)を取り込んで成立した色素体で、
主要光合成色素としてクロロフィルaとbを持ってい

ミドリムシの三次共生と連続二次共生 (エクスカバータに属す)

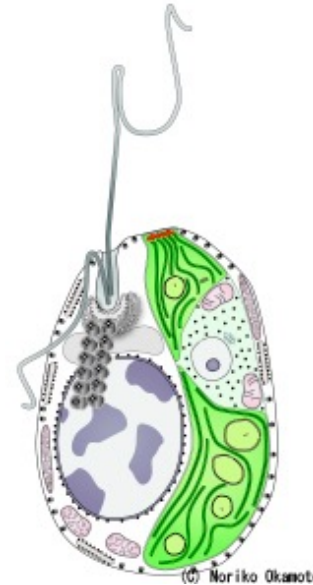
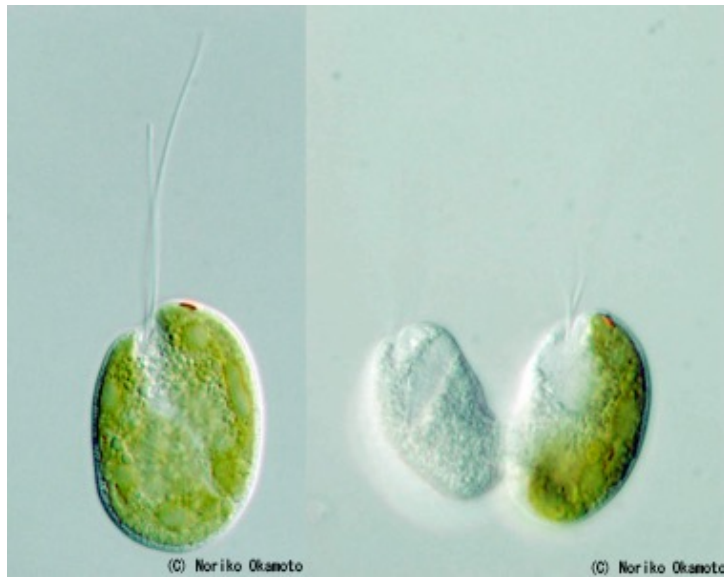
ミドリムシ藻類の色素体は、上述の通り緑色でクロロフィルaとbを持ち、緑藻を二次共生したものと考えられていたが、Maruyama et al. (2011)とYang et al. (2011)により、**ミドリムシの祖先は、珪藻に近い黄色藻類を細胞内共生**していたことが示唆された。珪藻は、スーパーグループ SAR に所属する黄色藻類で、紅藻を二次共生したグループである。ミドリムシの祖先は、珪藻のような黄色藻類を**三次共生**した後、一度獲得した色素体を捨て、新たに緑藻を二次共生した、すなわち「色素体の入れ替え」を行ったと考えられる(**連続二次共生**)。



ミドリムシ (ユーグレナ) 門の系統と色素体獲得の模式図

ハテナ

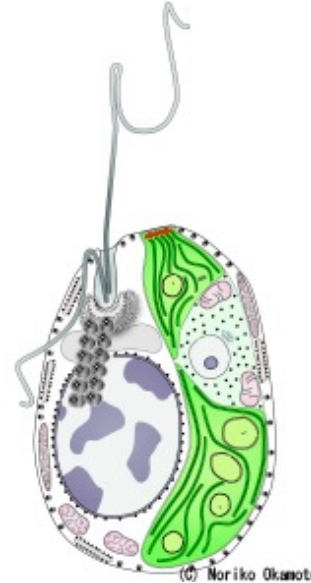
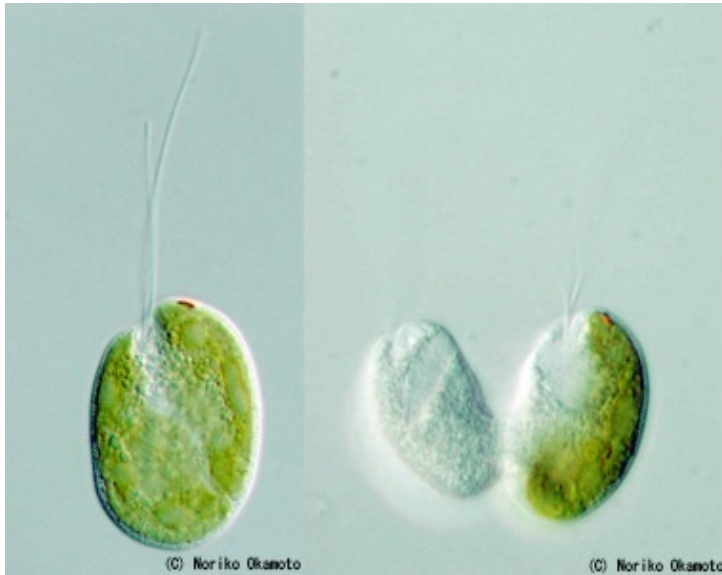
Hatena arenicola



井上勲(筑波大学教授)と岡本典子(日本学術振興会特別研究員)によって発見。カタブレファリスの仲間の鞭毛虫。葉緑体をもつが、この葉緑体には核があり、プラシノ藻類の*Nephroselmis*の1種に由来する共生微生物由来で、**二次共生**している。

ハテナ

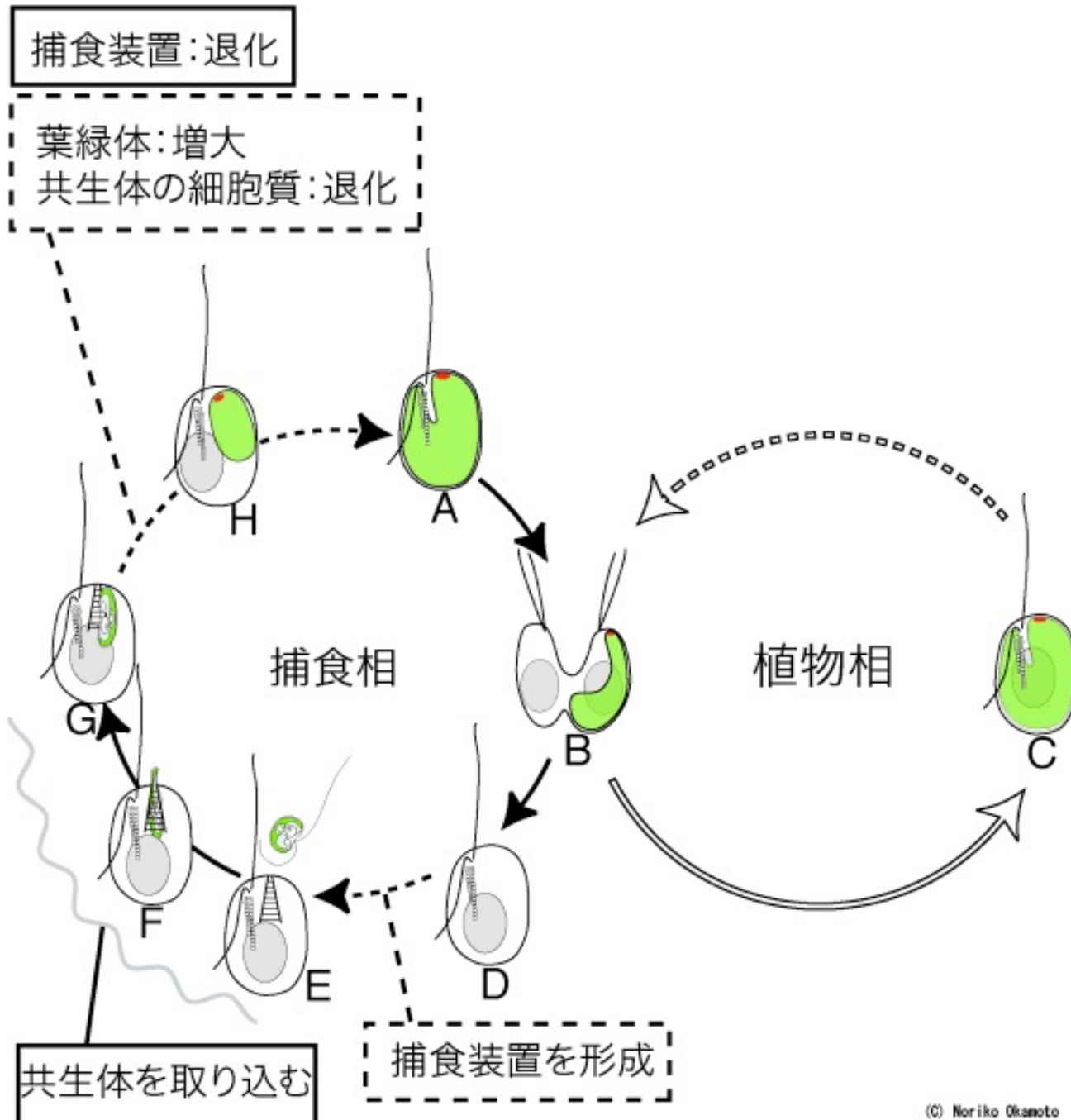
Hatena arenicola



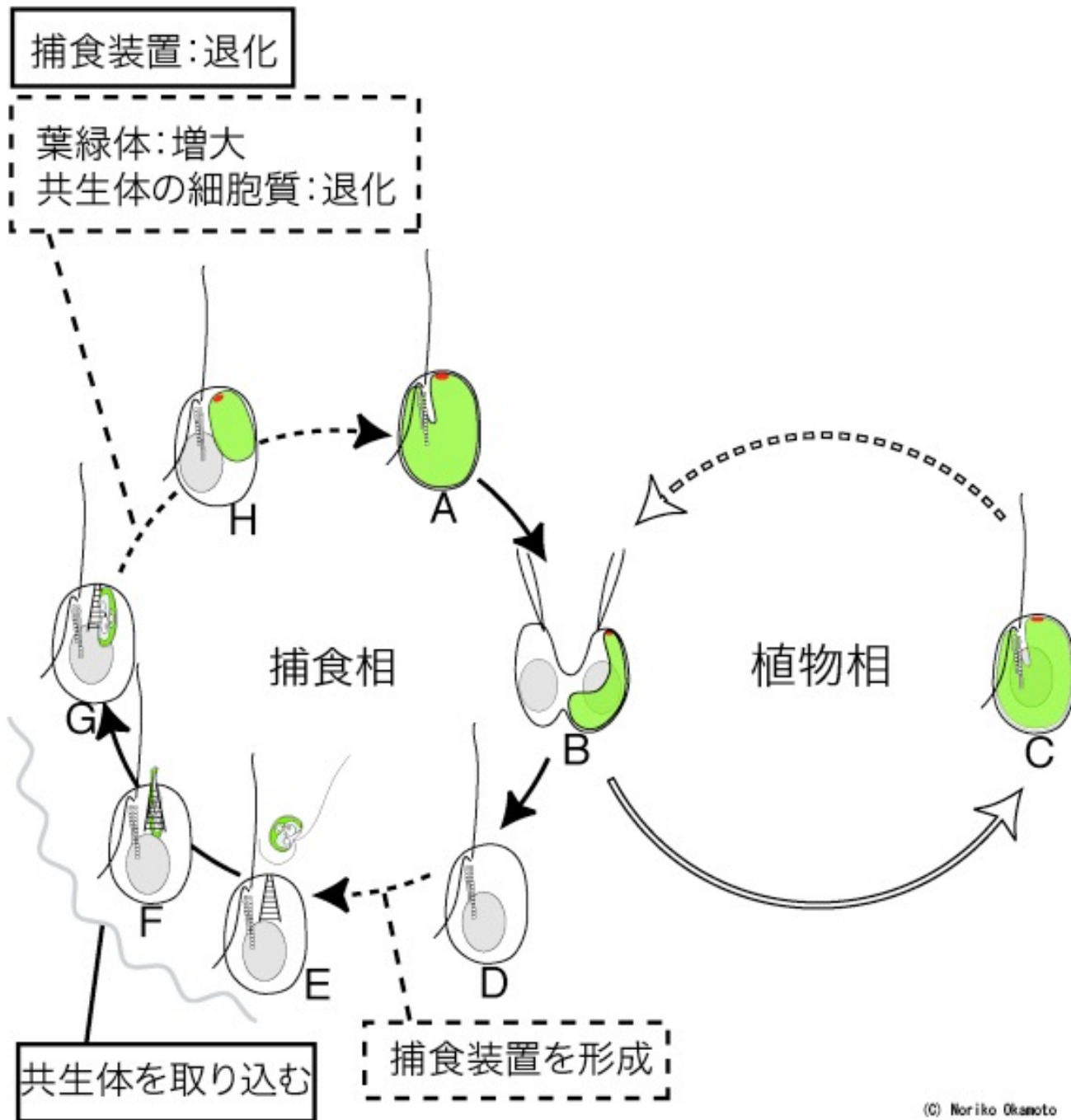
元の藻類とハテナに含まれるものを比べると、ミトコンドリアやゴルジ体は貧弱になり、基底小体などは消失するなど、多くの構造が退化的であるのに対して、葉緑体は大きくなり、ピレノイドは数を増している。つまり、独立の藻類の形から、細胞内の葉緑体の地位への変化が起きている

ハテナの生活環

普通の二次植物は、葉緑体分裂後に核分裂が起き、分裂後の2つの娘細胞それぞれに葉緑体も核も分配される。しかしハテナは片方の娘細胞にしか共生体は受け継がれない。



(C) Noriko Okamoto



分裂後、共生体を受け継いだ娘細胞は植物型の生活をし、受け継がなかった無色の娘細胞は捕食型の生活をするようになる。

無色の個体は、捕食装置を発達させ、緑色藻類を取り込み共生体とすると考えられる。

このようなハテナの生活環は、二次植物の成立過程で、宿主と共生体の分裂が同調する前段階があった可能性を示している。

(C) Noriko Okamoto

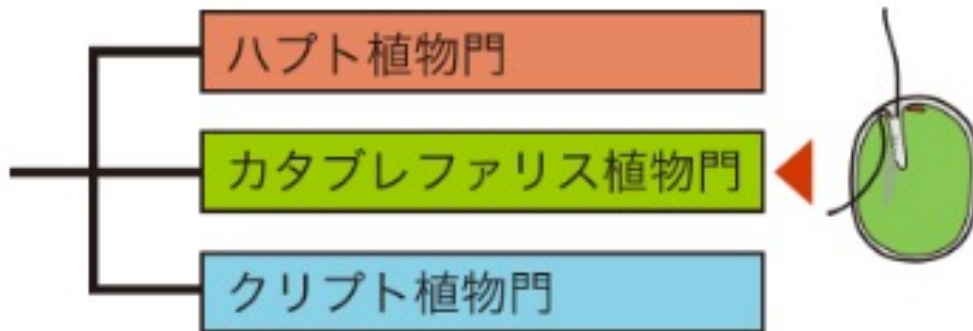


図 3 ハテナの系統的位罫。(Kim & Graham 2008 の系統樹を基に作図)。

ハテナは系統的にはカタブレファリス植物門(または, カタブレファリス門)に属す。カタブレファリス類は淡水域や海域において, ふつうに見られる捕食性の原生生物である。本門において, 葉緑体を持ち光合成をすゝと思われる種はハテナ以外知られていない。

<http://bsj.or.jp/jpn/general/bsj-review/BSJreview2010A4.pdf> より

ミトコンドリアを持たない原生生物

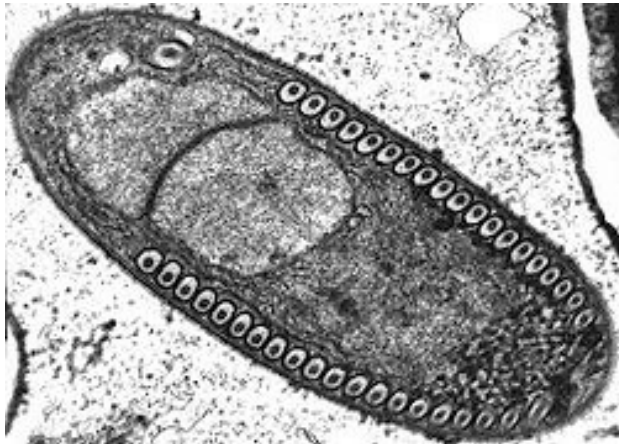
ペロミクサや微孢子虫など、いくつかの真核生物はミトコンドリアを持っていない

細胞内共生が生じる前から生き残ってきた原始的な真核生物(アーケゾア (archezoa))という考えと、二次的欠失(いったん獲得したミトコンドリアを欠失した)という考えがある。

-----→ 二次的に欠失したことを示唆する証拠が多い。

マイトソーム(mitosome)を持つ原生動物

- **マイトソーム**: ミトコンドリアを持たない嫌気性あるいは微好気性の単細胞真核生物(赤痢アメーバ、微孢子虫、ランブル鞭毛虫)に見られる細胞内小器官。
- **ミトコンドリアに由来する(相同)**と思われるが、酸化リン酸化によるエネルギー生産は行わず、ゲノムも持たない。**ミトコンドリア関連オルガネラ**
(mitochondrion-related organelle : MRO)
- 構成タンパク質は核ゲノムにコードされ、ミトコンドリアに類似の移行シグナルで輸送。



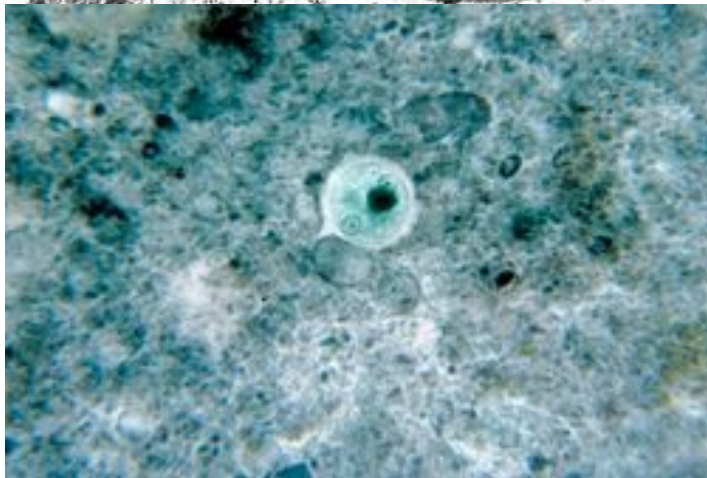
微胞子虫

ドメイン：真核生物 Eukaryota

界：オピストコンタ Opisthokonta

菌類 Fungi ?

門：微胞子虫門 Microspora



赤痢アメーバ

界：アメーボゾア Amoebozoa

綱：コノーサ綱 Conosae

下綱：古アメーバ下綱 Archamoebia

属：エントアメーバ属 *Entamoeba*

種：赤痢アメーバ(エントアメーバ・ヒストリティカ)



ランブル鞭毛虫

ドメイン：真核生物 Eukaryota

界：エクスカバータ Excavata

門：メタモナス門 Metamonada

目：ディプロモナス目 Diplomonadida

科：ヘキサミタ科 Hexamitidae

亜科：ジアルジア亜科 Giardiinae

属：ジアルジア *Giardia*

種：ランブル鞭毛虫 *G. lamblia*

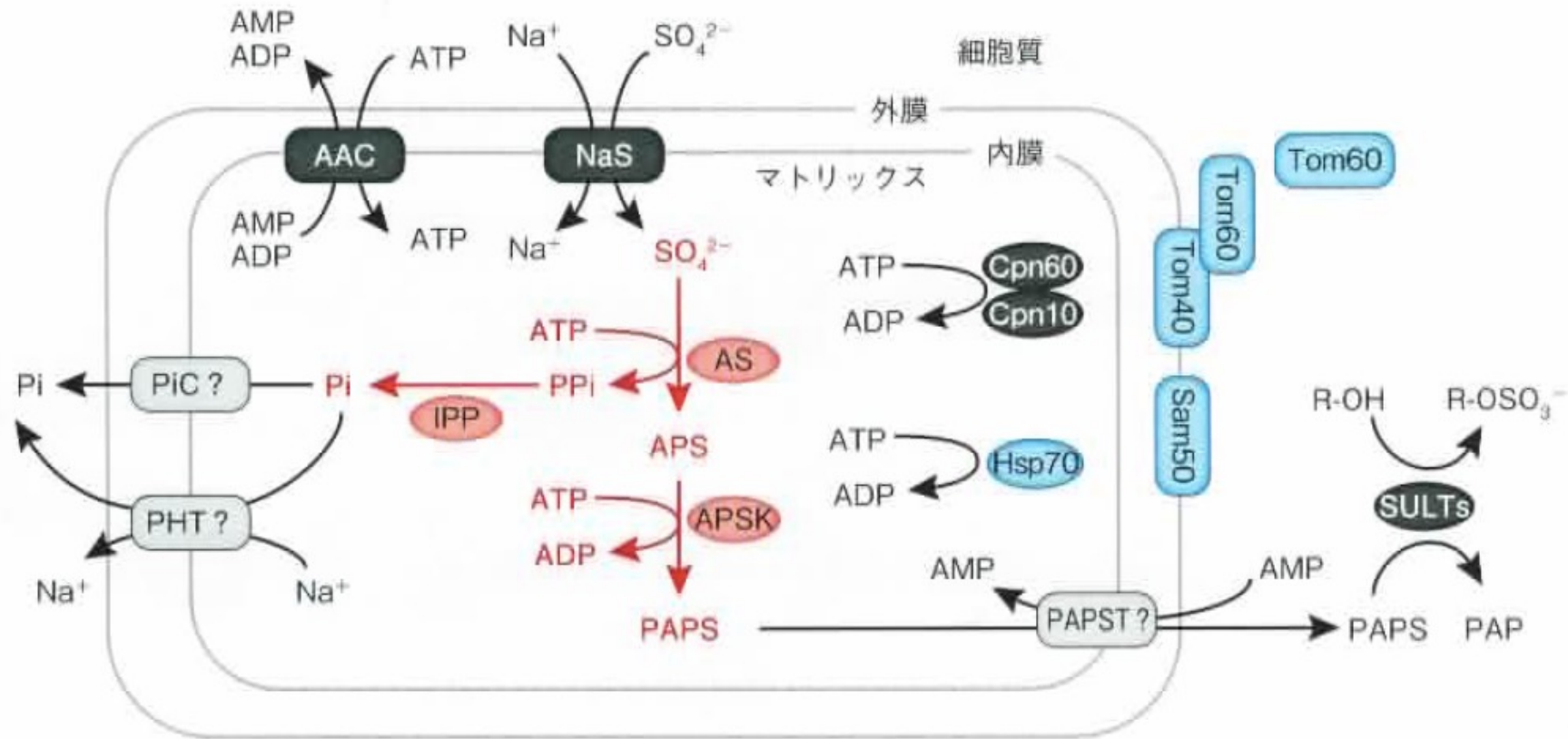
赤痢アメーバのミトソーム

赤痢アメーバが嫌気的環境に適応する過程でミトコンドリア本来の機能を失いミトソーム化

PAPS(3'-phosphoadenosine-5'-phosphosulfate)を産生する硫酸活性化経路がミトソーム中で機能している。

この経路を構成する酵素は、水平遺伝子伝搬で細菌から獲得され、二次的にミトソームに閉じ込められている。赤痢アメーバの嫌気適応との関係は不明

牧内貴志、野崎智義 (2014)「酸素がないっ!そのときミトコンドリアは?」 細胞工学 33, p.334 – p.336.



【図2】 赤痢アメーバのミトソームに局在するタンパク質と硫酸活性化経路

赤色は、硫酸活性化経路に関わる酵素群 (AS : ATP sulfurylase, APSK : APS kinase, IPP : soluble inorganic pyrophosphatase). 黒色は、ミトソームでの局在が証明されているタンパク質 (AAC : ADP/ATP carrier, NaS : sodium/sulfate symporter, Cpn60 : mitochondrial-type chaperonin 60, Cpn10 : mitochondrial-type chaperonin 10) および細胞質局在性タンパク質である SULTs (sulfotransferases). ミトソーム内部で産生された PAPS の硫酸基は、細胞質に局在する SULTs によって、脂質などへ転移される。青色は、細胞質で合成された前駆体タンパク質をミトソームに輸送するために必要なタンパク質群 (Hsp70 : mitochondrial-type heat shock protein 70, Tom40 および Tom60 : 40-および 60-kDa subunit of the TOM complex, Sam50 : 50-kDa subunit of the SAM complex). Tom60 は、ミトソーム外膜上で TOM 複合体を構成すると同時に細胞質にも局在する。灰色は、実験的に局在が検証されていないタンパク質群 (PiC : phosphate carrier, PHT : phosphate transporter, PAPST : PAPS transporter).

ランブル鞭毛虫

Giardia intestinalis



界：エクスカバータ Excavata
門：メタモナス門 Metamonada
目：ディプロモナス目 Diplomonadida
科：ヘキサミタ科 Hexamitidae
亜科：ジアルジア亜科 Giardiinae

単細胞で寄生性の鞭毛虫
ヒトなど哺乳類の消化管(酸素が乏しい環境)に寄生して下痢性胃腸炎などの症状を示すジアルジア症 (giardiasis) を引き起こす。

ミトコンドリアを持たず、マイトソームを持つ。

以前は、アーケゾアと見なされて時期もあるがミトコンドリアに由来する遺伝子を有すること、またマイトソームを有することから、ランブル鞭毛虫はアーケゾアではなく、ミトコンドリアが退化したものと考えられている。

ハイドロジェノソーム

Hydrogenosome

二重膜に囲まれた細胞小器官であり、**嫌気的条件下**でリンゴ酸もしくはピルビン酸からカルボキシル基を酸化的に除去し、酢酸、分子態水素、および二酸化炭素を産生するとともに**ATPを合成する機能**を持つ。

ミトコンドリアから進化したと考えられるが、以下の示すように系統的に離れたもので発見されており、独立に何度も生じたと考えられる。

ハイドロジェノソーム

Hydrogenosome

トリコモナス (*Trichomonas vaginalis*) エクスカバータ
ほ乳類や鳥類にトリコモナス症を引き起こす
嫌気性の単細胞寄生生物。
(ヒトでは性感染症の一つである膣トリコモナス症)
ゲノムDNAを持たない



ネオカリマスティクス (*Neocallimastix*) 菌界
主に反芻動物の胃や盲腸などの消化器(嫌気的環境)に存在
ゲノムDNAを持たない

Nyctotherus ovalis (ゴキブリ寄生性の繊毛虫) アルベオラータ
ゲノムDNAを持つ

ミトコンドリア、マイトソーム、 ハイドロジェノソームの間の関係の研究

相同器官であるこれらの三者の進化的関係の研究が行われている。

(1) ミュラー(2001)

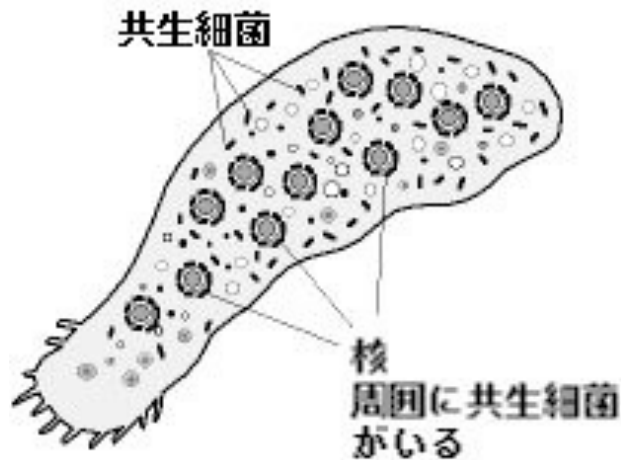
3者の鉄-硫黄クラスターの生合成に関与する遺伝子IscSを単離し、系統関係を推定

プロテオバクテリア起源の共通祖先から分岐したことが示唆された。

(2) バベル・ドレザール (2005)

3者の鉄-硫黄クラスターの生合成に関与する遺伝子産物の輸送システムに共通性があることを見いだす。

カリオブラステア Caryoblastea



ソーセージ状の巨大アメーバ。体長 $100\mu\text{m}$ ～ 4mm 。単一仮足で前端部は半球状。その外縁が小波状に突出してゆっくり漸進する。まれに体側から1～2本の仮足を出すこともある。核はあるが(多核; 数個～数百個; 球形で直径 $5\sim 18\mu\text{m}$)、染色体、小胞体、ゴルジ体、ミトコンドリア、中心粒をもたない。知られているのは *Pelomyxa palustris* を含む4種のみだが、そのユニークな特徴からきわめて原始的な真核生物であると考えられている。

カリオブラステア Caryoblastea

ミトコンドリアをもたないが、細胞内には核の周辺に集まるタイプと細胞質に散在するタイプの二種類の共生細菌がいて、ミトコンドリアの替わりをしていると思われる。

有毛根足虫門(肉質鞭毛虫門)

肉質虫亜門 *Sarcodia*

根足虫上綱 *Rhizopoda*

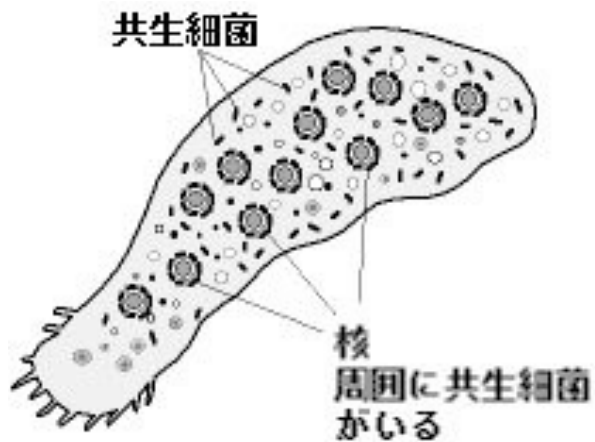
葉状仮足綱 *Lobosea*

裸性葉状根足虫亜綱

ペロミクサ目 *Pelobiontida*

無殻アメーバ亜綱 *Gymnamoebia*

ペロミクサ目 *Pelobiontida*

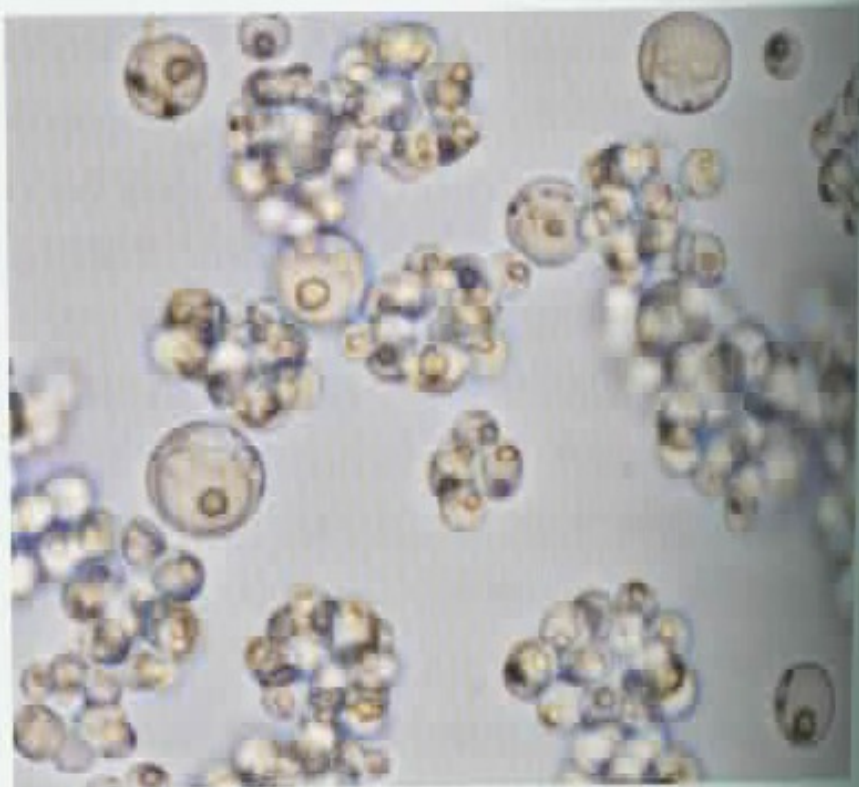


アピコプラスト

- マラリア原虫やその近縁種は光合成能のない葉緑体由来のアピコプラストをもつ
- 機能は脂質合成、ヘム合成、イソプレノイド合成で、原虫の生存に必須
- マラリアの場合、DNAがあり、約30個のタンパク質がコードされている。ほとんどは転写関連、残りは鉄硫黄クラスタ合成関連と見なされるものとシャペロンの2種類
- 渦鞭毛藻に近縁なパーキンサスも光合成能を持たない色素体を有しており、ゲノムDNAが欠失しており、核にも移行していない。

松崎素道 (2014) 「オルガネラDNA, 在るべきか、在らざるべきか」
細胞工学 33, p.214 - 215

パーキンサス

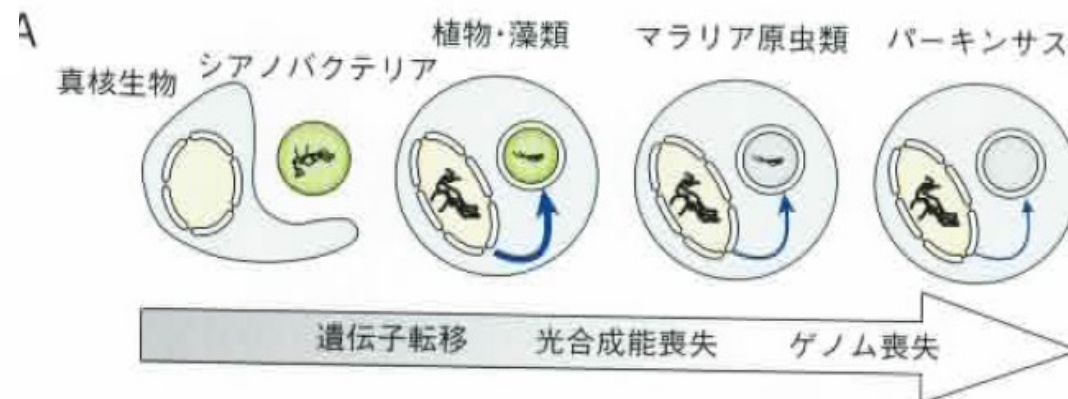


[DATA]

学名: *Perkinsus marinus*

直径: 5 ~ 20 μm

アメリカ合衆国東海岸でヴァージニアガキ *Crassostrea virginica* に寄生して斃死を引き起こし、養殖業に被害を与えている。面白いことに日本のマガキ *C. gigas* やスミノエガキ *C. anakenae* は耐性を持ち、かの地でも盛んに養殖されて人気を博しているという。日本列島沿岸には近縁種 *Perkinsus olseni* が分布しており、アサリの漁獲量低下との関連が疑われている。



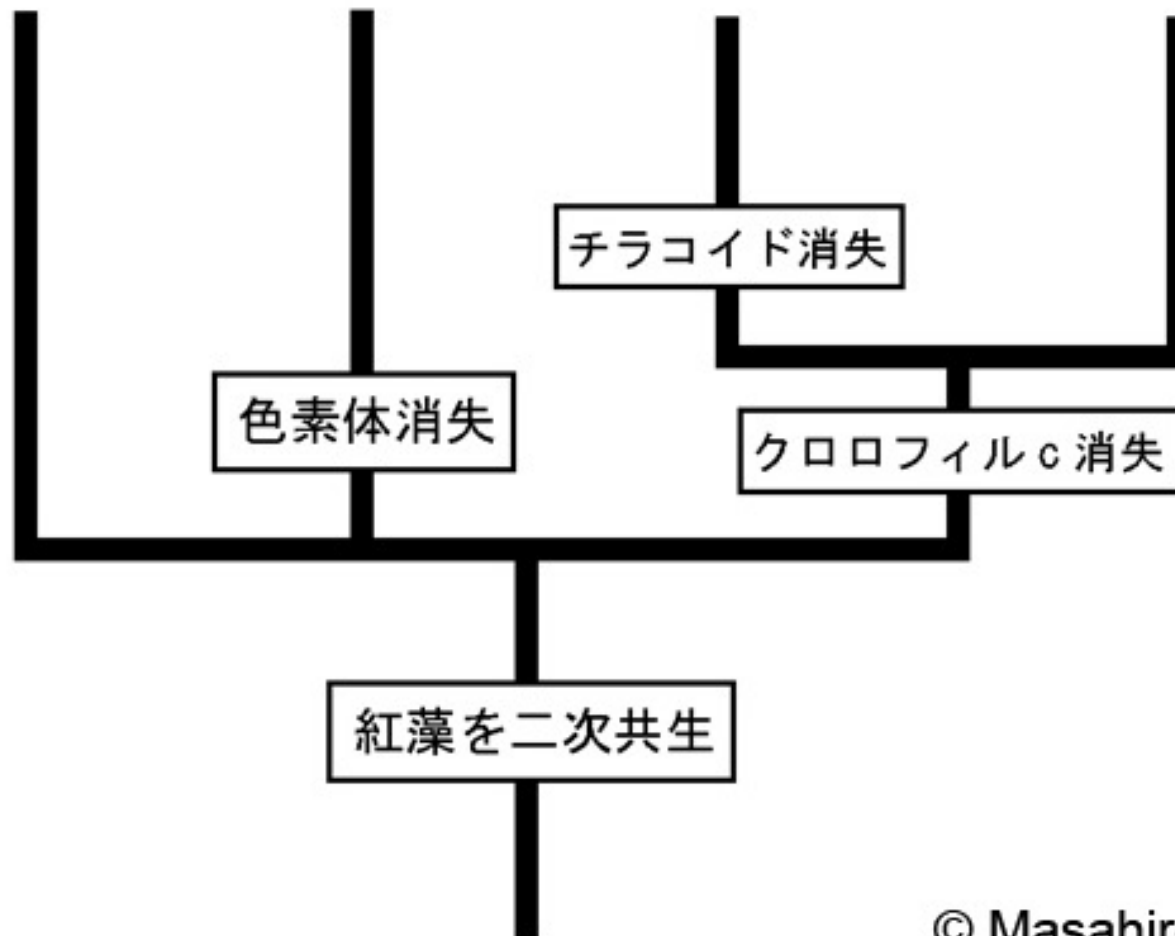
B

	葉緑体	光合成
渦鞭毛藻	±	±
パーキンサス	+	-
クロメラ(サンゴ共生藻)	+	+
マラリア原虫類	+	-

[図1] 葉緑体の進化(A)と パーキンサスを含む系統関係(B)

Aは葉緑体の進化を模式的に示した図。元々のシアノバクテリアの遺伝子は、大部分が細胞核へ転移し細胞質で翻訳されたタンパク質がオルガネラへと輸送される(青矢印)が、一部は葉緑体に維持されている。マラリア原虫類では光合成能が失われているが、依然として葉緑体(アピコプラスト)内にも遺伝子が存在する。パーキンサスでは葉緑体の遺伝子が失われている。Bはマラリア原虫類やパーキンサスの系統関係を模式的に示した図で、共通祖先は光合成性生物だったと推測される。

渦鞭毛藻類 繊毛虫 アピコンプレクサ クロメラ類

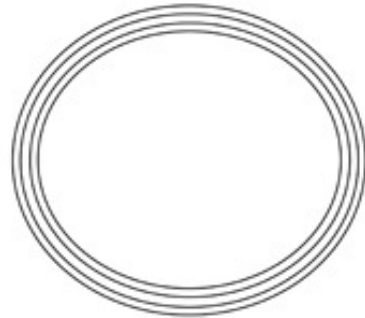


© Masahiro Suzuki

アルベオラータ上門の系統と色素体の獲得の模式図

二次光合成生物の色素体 アピコンプレクサとクロメラ

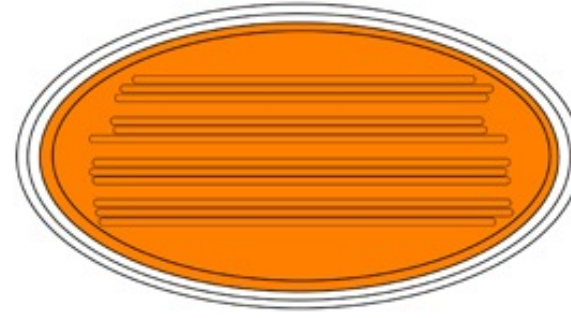
アピコンプレクサ



色素体包膜：4枚
チラコイド：なし
光合成色素：なし

© Masahiro Suzuki

クロメラ



色素体包膜：4枚
チラコイド：3重
主要光合成色素
クロロフィル a

アピコンプレクサとクロメラは、渦鞭毛類、ゾウリムシやツリガネムシ、ラッパムシを含む繊毛虫類と共にアルベオラータ上門に所属。アピコンプレクサは、マラリア原虫 (Plasmodium) やトキソプラズマ症原虫 (Toxoplasma) を含み、細胞内にアピコプラストという退化した色素体を持っている。アピコプラストは4枚の色素体包膜で包まれ、チラコイドや光合成色素は失われており、光合成は行わないが、脂肪酸の代謝などを担っている。4枚の膜に包まれることから二次共生によって獲得された色素体であること、アピコプラストにコードされた遺伝子解析から共生体は紅藻植物と考えられている。

2008年2月、イギリスの科学雑誌ネイチャー(Nature)にクロメラ(*Chromela velia*)という「藻類」が記載(Moore et al. 2008)。

この生物は遺伝子解析や微細構造解析よりアピコンプレクサ類に近縁である(系統樹ではアピコンプレクサと姉妹関係になる)ことが分かり、渦鞭毛藻類とアピコンプレクサ類をつなぐ生物として注目されている。

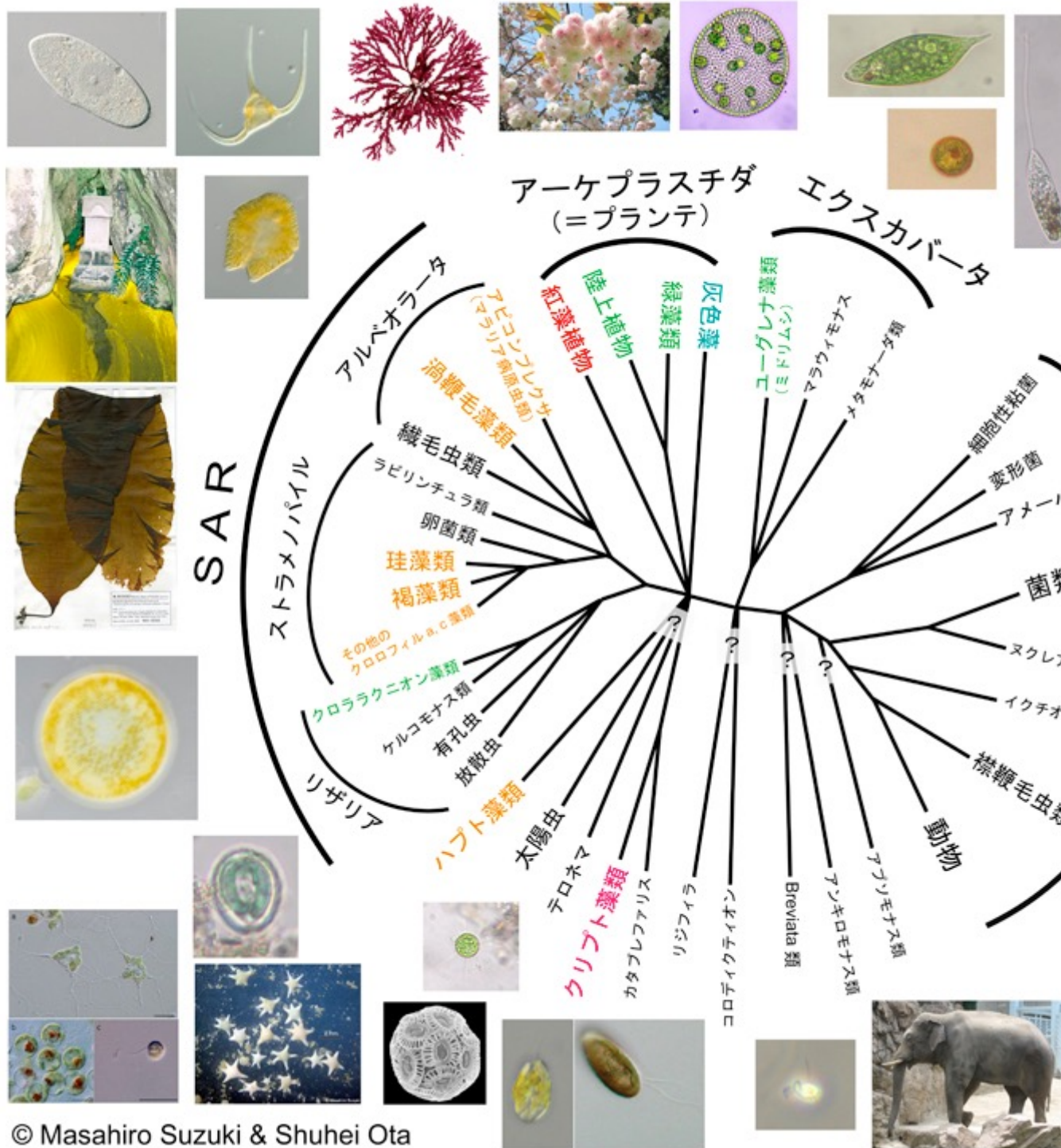
サンゴの一種に共生する藻類で、*C. velia*一種しか知られていないが、既知のどの門にも属さない新門、クロメラ門のメンバーとして記載されました。

遺伝子解析から渦鞭毛藻類、アピコンプレクサ、クロメラの**祖先生物が紅藻植物を二次共生**したことが示唆された。

クロメラの色素体は4枚の膜で包まれ、チラコイドは3重。光合成色素はクロロフィル aのみで、クロロフィル cはクロメラとおそらくアピコンプレクサの共通祖先において失われたと考えられる。

真核生物の世界

Adl et al. (2012) を基に作成。
 所属の定まらないグループを「？」で示し、色素体を持つ種を含むグループをカラーで示した。



© Masahiro Suzuki & Shuhei Ota

http://natural-history.main.jp/Algae_review/Symbiosis/Symbiosis.html より

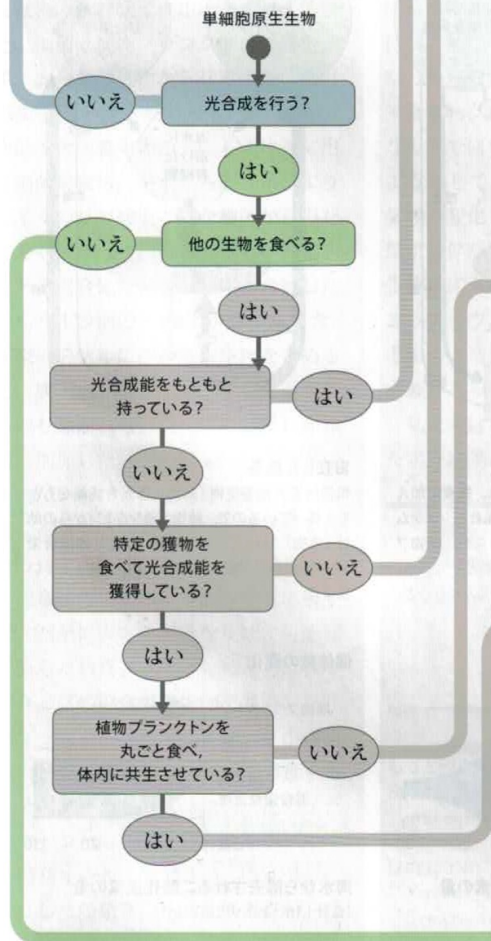
ミクソトロフ 混合栄養生物

海洋食物網は、植物プランクトンと動物プランクトンが出発点になっていると考えられてきた。

しかし、多くのプランクトンは動物のように**捕食**もし、植物のように**光合成**も行っていることが明らかになった

プランクトンの新しい分類

海にすむ単細胞生物の微小プランクトンは最も重要な生態系構成メンバーの1つであり、世界の食物網を支えている。かつて、プランクトンは植物か動物のどちらかに分けられると考えられていた。ところが、新たな証拠によって、ほとんどの微小プランクトンが混合栄養生物であることが示された。彼らは植物のように光合成を行うとともに、様々な戦略で捕食をしている。現在、単細胞プランクトン（原生生物とも呼ばれる）の分類には下のようなチャートが使われる。



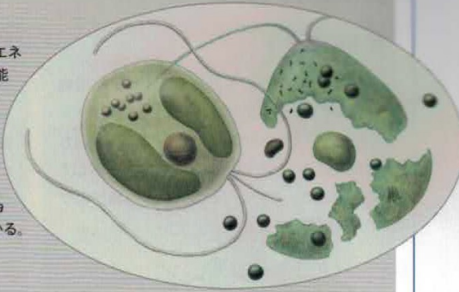
微小動物プランクトン

光合成によって自らを維持する植物のような能力を持たないので、生きるために他のプランクトンを食べる。

混合栄養生物

恒常的混合栄養生物

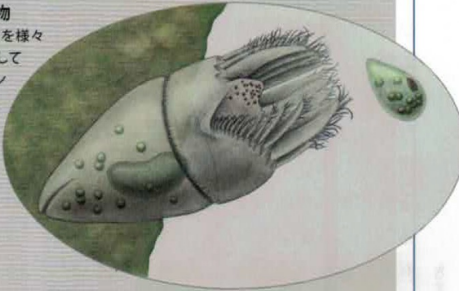
太陽光と栄養物を使ってエネルギーを生み出す生理機能をもともと持っている捕食性細胞。右図では、その1つプリムネシウム・パルバム (*Prymnesium parvum*) がドナリエラ・テルチオレクタ (*Dunaliella tertiolecta*) を攻撃している。



ジェネラリスト

非恒常的混合栄養生物

光合成を行う細胞小器官を様々なプランクトンから略奪して使う。右図では、ストロンビディウム・オキュラタム (*Strombidium oculatum*) がアオサ属 (*Ulva*) の一種から細胞小器官を盗んでいる。

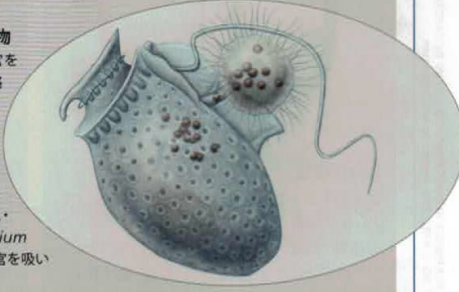


盗葉緑体型

スペシャリスト

非恒常的混合栄養生物

光合成を行う細胞小器官を特定のプランクトンから略奪する。その過程で不運なプランクトンは死ぬ。右図では、ディノフィシス・アキュミナータ (*Dinophysis acuminata*) がメソディニウム・ルブラム (*Mesodinium rubrum*) から細胞小器官を吸い取っている。

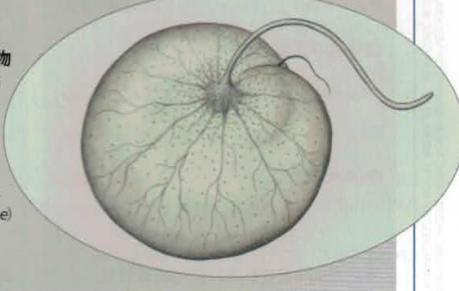


内部共生型

スペシャリスト

非恒常的混合栄養生物

光合成プランクトン集団を体内にすまわせている。右図では、ヤコウチュウ (*Noctiluca scintillans*) の体内に多くのベディノモナス・ノクチルカエ (*Pedinomonas noctilucae*) が共生している。



微小植物プランクトン

地上の植物と同様、光合成によって生きている。

A. ミトラ
海を支配するマイクロの植物怪獣
日経サイエンス, p30-37.
7月号 2018

恒常的混合栄養生物

ジェネラリスト
非恒常的混合栄養生物

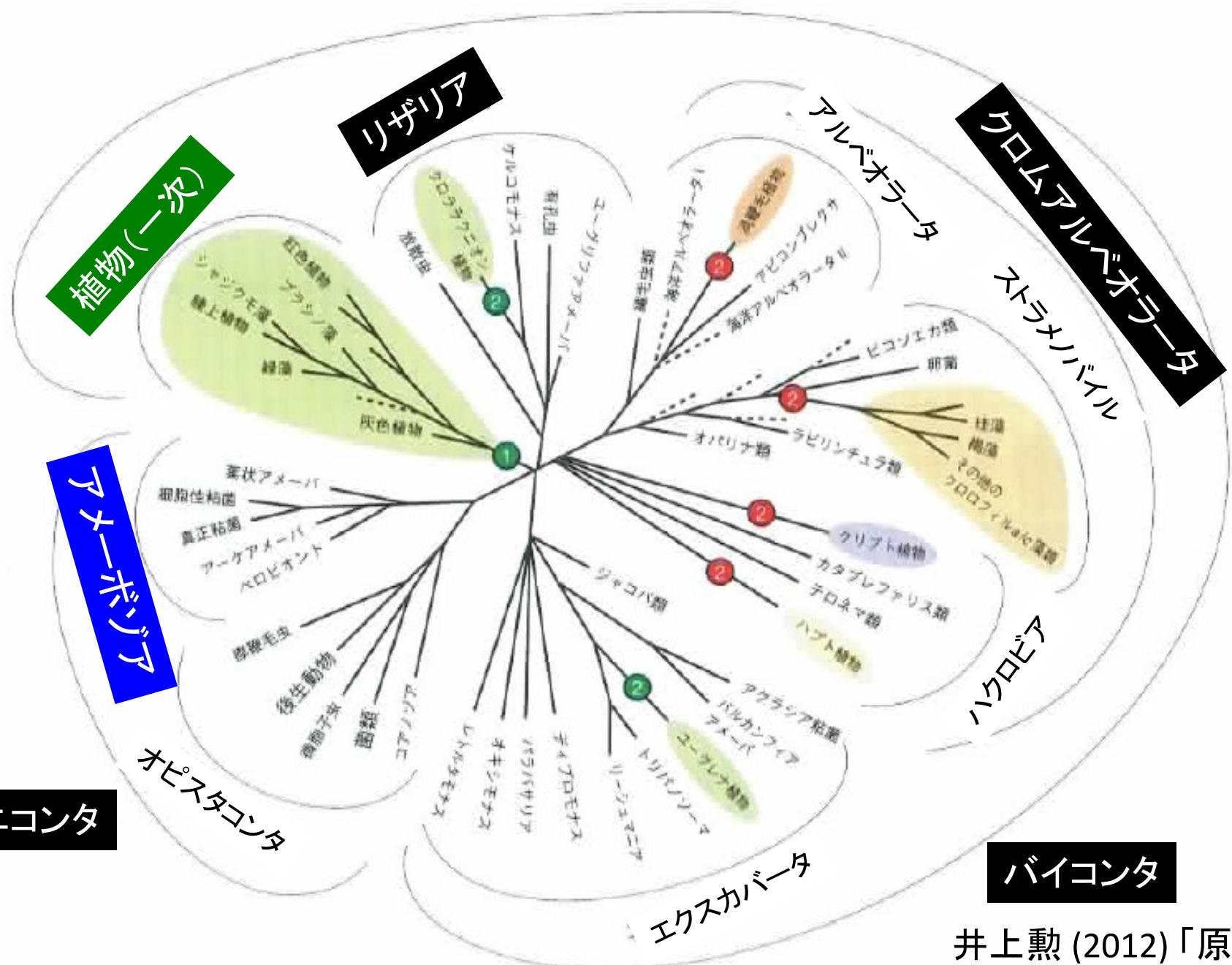
盗葉緑体型
スペシャリスト
非恒常的混合栄養生物

内部共生型
スペシャリスト
非恒常的混合栄養生物

盗葉緑体現象 (Kleptoplasty)

- 餌藻類の葉緑体を細胞内に取り込み一次的に保持する現象
- 取り込まれた葉緑体が光合成能力を保持しており、取り込んだ個体はその光合成から栄養を得ている場合は**機能的盗葉緑体現象**と呼ばれる
- 軟体動物の囊舌目や繊毛虫・有孔虫・渦鞭毛藻で見られる

オピストコンタ	海綿から哺乳類に至るすべての動物（後生動物）と真の菌類（ツボカビ類、糸状菌類、子囊菌類、担子菌類）といくつかの原生生物からなる。動物に最も近縁な原生生物は鞭毛虫類と魚類寄生虫のイクチオスポラ類、菌類に近縁な生物はヌクレアリア類と考えられている。ミトコンドリア・クリステが板状であることと、遊泳細胞が細胞後端に1本鞭毛をもつという共通項がある。オピストコンタは「後方鞭毛」の意。
アメーボゾア	ほとんどがアメーバ性原生生物からなる。葉状またはウチワ状仮足をもつものが多い。代表的なグループに、葉状アメーバ類、変形菌（真正粘菌）や細胞性粘菌（キイロタマホコリカビなど）がある
植物	「アーケプラスチダ」（「古葉緑体」の意）ともいう。灰色植物、紅色植物、緑色藻類と陸上植物からなる。一次共生でラン藻（シアノバクテリア）を取り込んで葉緑体を獲得した藻類の子孫からなる一次植物のグループと考えられている
エクスカバータ	微細構造と分子系統によって認識されたグループ。多くの種が細胞の腹側に捕食溝をもつ。分類群の名前は捕食溝の存在からの命名（“excavate”は「掘る」の意）。嫌気性の鞭毛虫が多く含まれる。 <u>ミドリムシ</u> などユーグレナ植物や、眠り病原虫のトリパノソーマなどを含むキネトプラスト類もこのグループ属する。ユーグレナ植物は緑藻の二次共生によって葉緑体を獲得した
アルベオラータ	アピコンプレクサ類（マラリア原虫を含む）、渦鞭毛植物、繊毛虫からなる。形態的には、細胞膜直下に「アルベオール小胞」といわれる構造をもつことでまとめられ、名前もこれに由来する。 <u>アピコンプレクサ類は退化した葉緑体</u> をもち、マラリア原虫が以前は光合成を行う藻類だったことが明らかになっている。アピコンプレクサに近縁で光合成を行うクロメラ藻類も発見された
ストラメノバイル	不等毛植物、卵菌類、サカゲツボカビ類、ラビリンチュラ類などからなる。形態的には、鞭毛に3部構造からなる管状小毛をもつことでまとめられる。ストラメノバイルは「管状の糸」の意。不等毛植物には褐藻類、珪藻類、ラフィド藻類など多くの藻類が含まれる。卵菌類、サカゲツボカビ類、ラビリンチュラ類は、以前は菌類として扱われていた
クロムアルベオラータ	以前、ストラメノバイル、クリプト植物、そしてハプト植物をまとめたクロミスタ界が提唱されていた。これにアルベオラータを加えた生物群である。単系統性については信頼性が低く、必ずしも受け入れられていない。図2では、ハプト植物とクリプト植物はハクロビアという別の系統群として示している。このグループに含まれる藻類の葉緑体がすべて紅藻の二次共生に由来することが根拠になっている。これらの葉緑体は単系統で、1回の二次共生に由来するとされる。その場合は、繊毛虫や卵菌類など多くの従属栄養性のグループで、葉緑体を二次的に消失したことになる。ただし、二次共生の回数については、今も議論が多い
リザリア	アメーバ性原生生物、鞭毛虫、アメーバ鞭毛虫など多様な原生生物のグループからなる。アメーボゾアと異なり、細い糸状仮足をもつものが多い。“rhiza”は「根」のことで、仮足をもつ生物が多いことからの命名。主要なグループに、有孔虫、放散虫、ケルコゾアがある。自然界に広く存在し、捕食者として重要である。ケルコゾアに属するクロララクニオン植物は、緑藻を取り込んで光合成生物になった二次植物である。なお、リザリア全体がクロムアルベオラータに含まれるという報告もある



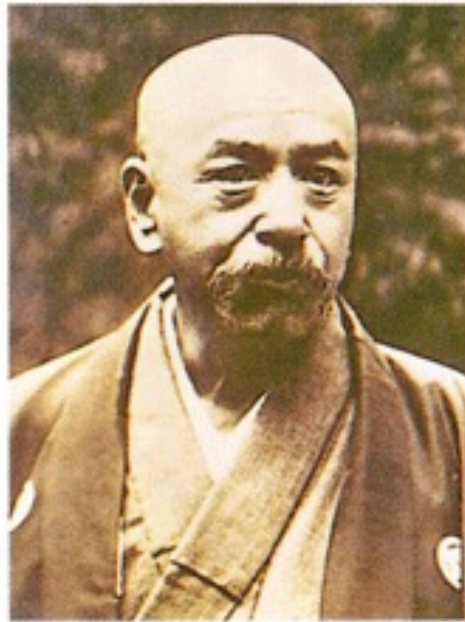
井上勲 (2012)「原生動物」
 遺伝 66, p439-444

真核生物の分子系統

ただし、紅色植物の二次共生はクロムアルベオラータの根元で起こったと
 ある

粘菌

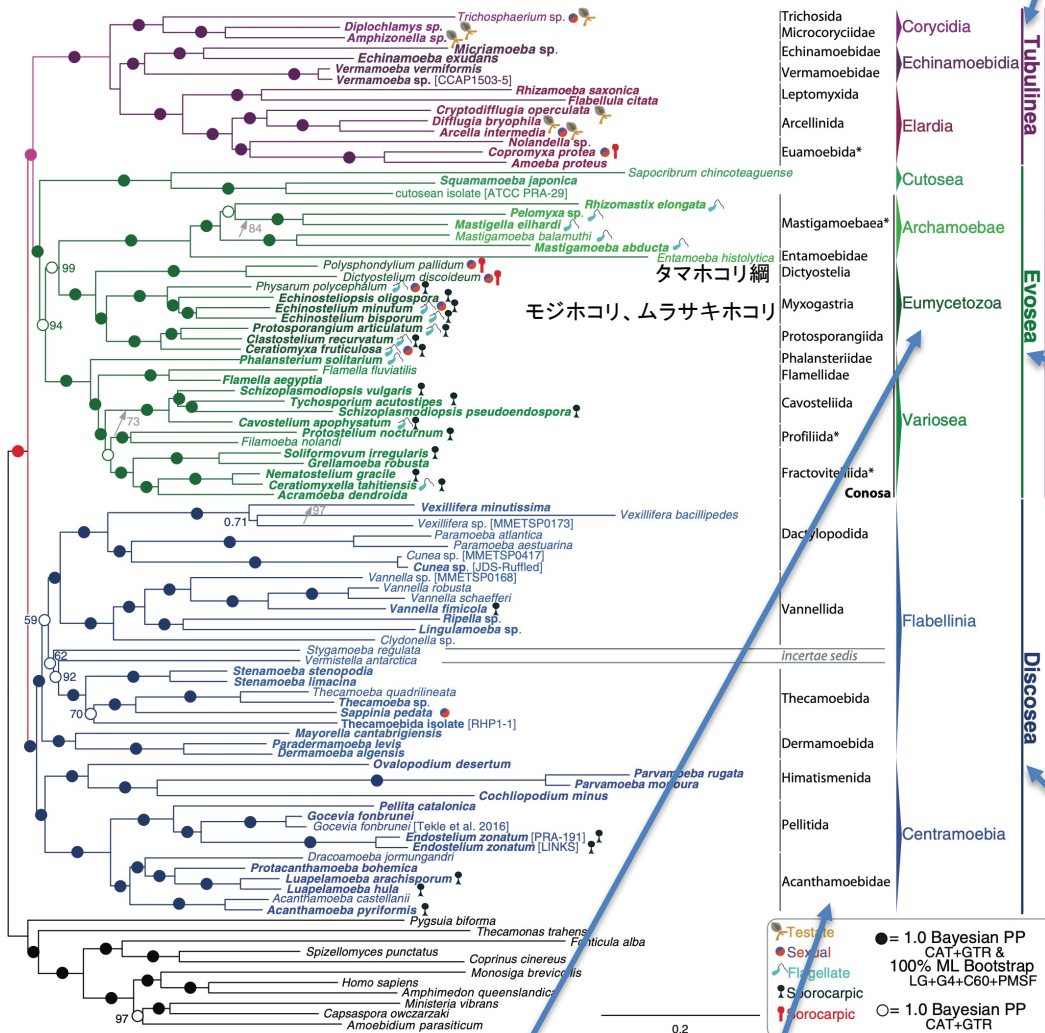
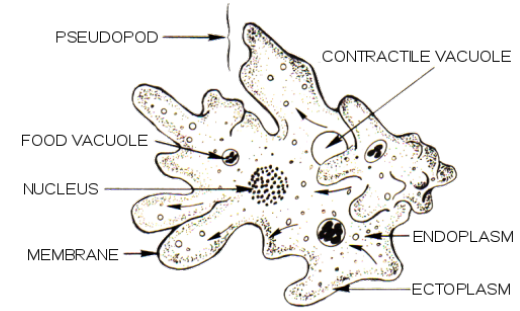
アメーボゾアに分類されている



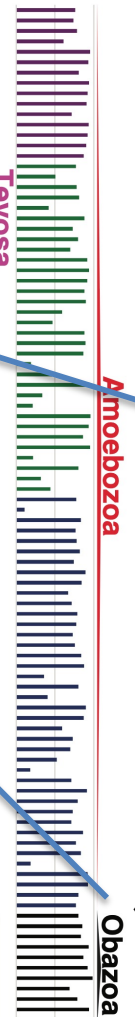
南方熊楠 (1867.4.15~1941.12.29)

和歌山が生んだ博物学の巨星、柳田國男と並ぶ民俗学の創始者。19歳から14年間アメリカ・イギリスなどへ海外遊学、10数ヶ国語を自由に使いこなし、国内外に多くの論文を発表。日本にミナカタありと世界の学者をふり向かせた。生涯、在野の学者に徹し、地域の自然保護にも力を注いだエコロジストとしても注目されている。

ツブリネア綱 - 棍棒状で鞭毛を持たないアメーバ類



タマホコリ綱
モジホコリ、ムラサキホコリ



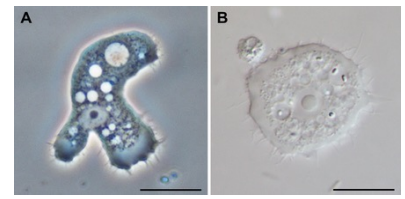
- Testate
- Sexual
- Flagellate
- Sporocarpic
- Sporocarpic

- = 1.0 Bayesian PP
- = 1.0 Bayesian PP
- = 1.0 Bayesian PP

CAT+GTR & LG+G4+C60+PMSF
CAT+GTR

鞭毛を持つなど多様な形態を取りうるアメーバ類

扁平で鞭毛を持たないアメーバ類



赤痢アメーバは、ここに属す

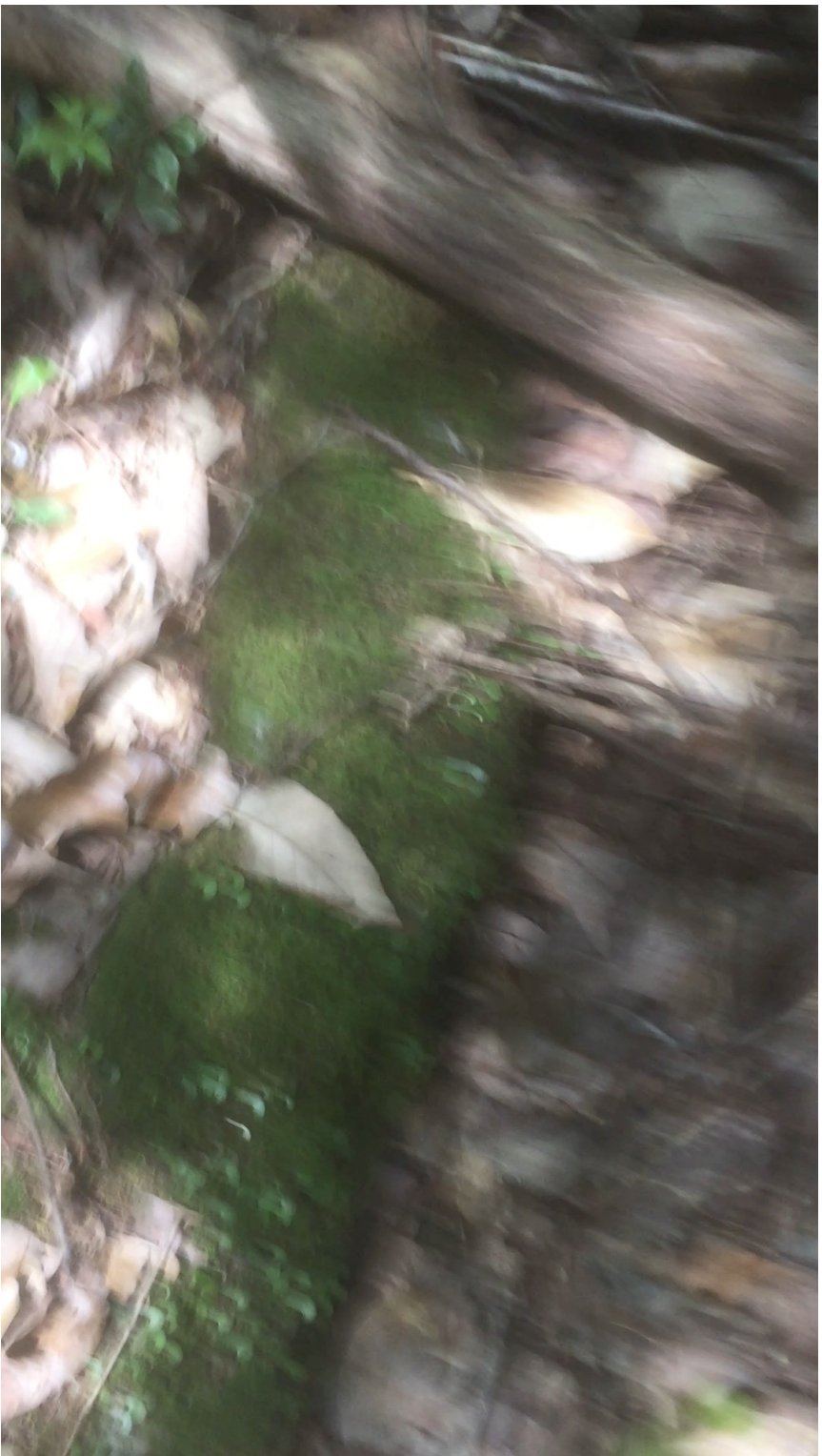
動菌類

変形菌

変形体: アメーバのような姿で自由に体の形を変化させて、落ち葉や倒木の上を動き回りながら、餌となるバクテリアやカビを食べて成長

子実体: 胞子を飛ばすための状態で、種類によって色や形態は多様





Bacterial proteins pinpoint a single eukaryotic root

Romain Derelle^{a,b,1}, Guifré Torruella^c, Vladimír Klimeš^d, Henner Brinkmann^e, Eunsoo Kim^f, Čestmír Vlček^g, B. Franz Lang^h, and Marek Eliáš^d

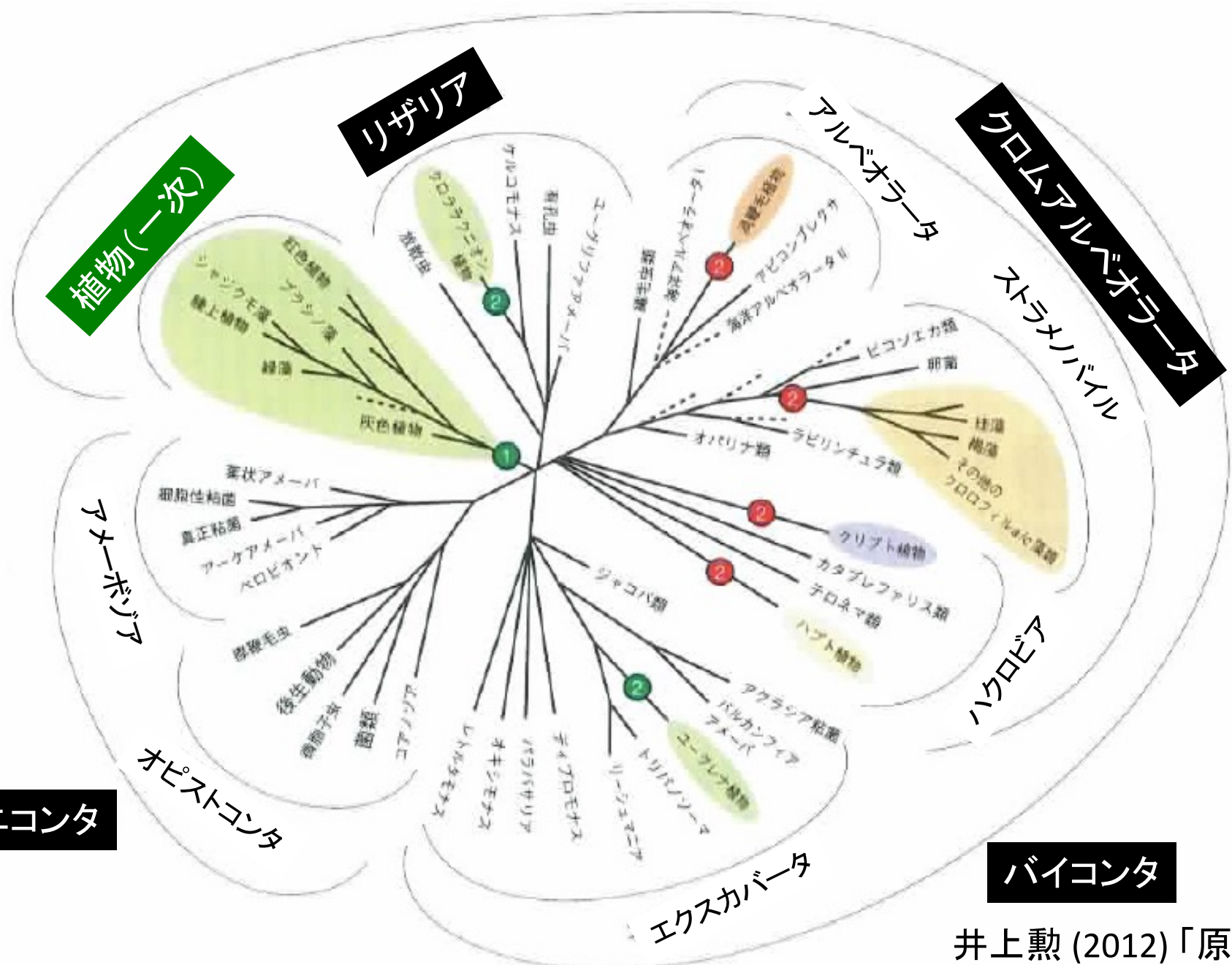
^aCentre for Genomic Regulation, 08003 Barcelona, Spain; ^bUniversitat Pompeu Fabra, 08003 Barcelona, Spain; ^cInstitut de Biologia Evolutiva, Consejo Superior de Investigaciones Científicas–Universitat Pompeu Fabra, 08003 Barcelona, Spain; ^dFaculty of Science, Department of Biology and Ecology, University of Ostrava, 710 00 Ostrava, Czech Republic; ^eLeibniz-Institut DSMZ-Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen GmbH, D-38124 Braunschweig, Germany; ^fSackler Institute for Comparative Genomics and Division of Invertebrate Zoology, American Museum of Natural History, New York, NY 10024; ^gInstitute of Molecular Genetics, Academy of Sciences of the Czech Republic, 142 20 Prague 4, Czech Republic; and ^hRobert Cedergren Centre for Bioinformatics and Genomics, Département de Biochimie, Université de Montréal, Montréal, QC, Canada H3T 1J4

Edited by Thomas Martin Embley, University of Newcastle upon Tyne, Newcastle upon Tyne, United Kingdom, and accepted by the Editorial Board January 13, 2015 (received for review October 28, 2014)

The large phylogenetic distance separating eukaryotic genes and their archaeal orthologs has prevented identification of the position of the eukaryotic root in phylogenomic studies. Recently, an innovative approach has been proposed to circumvent this issue: the use as phylogenetic markers of proteins that have been transferred from bacterial donor sources to eukaryotes, after their emergence from Archaea. Using this approach, two recent independent studies have built phylogenomic datasets based on bacterial sequences, leading to different predictions of the eukaryotic root. Taking advantage of additional genome sequences from the jakobid *Andalucia godoyi* and the two known malawimonad species (*Malawimonas jakobiformis* and *Malawimonas californiana*), we reanalyzed these

constantly find fast evolving eukaryotes at the base of all other eukaryotes (9–12).

In the absence of a close outgroup, rare cytological and genomic changes specific to some eukaryotic lineages have also been considered for rooting of the eukaryotic tree. In this context, the leading hypothesis used to be the Unikonta–Bikonta dichotomy, in which unikonts and bikonts are ancestrally characterized by (arguably) either a single or two flagella, respectively. This subdivision seemed to be supported by the distribution of certain gene fusions (13), and a specific myosin paralog (14), but both characters later proved to have a more complex evolutionary history (2). Furthermore, the idea of the “uniflagellate”



井上勲 (2012)「原生動物」
遺伝 66, p439-444

真核生物のルートを決めたい

ただし、紅色植物の二次共生はクロムアルベオラータの根元で起こったとある

外群の導入

古細菌のオーソログは遠すぎて使えない。

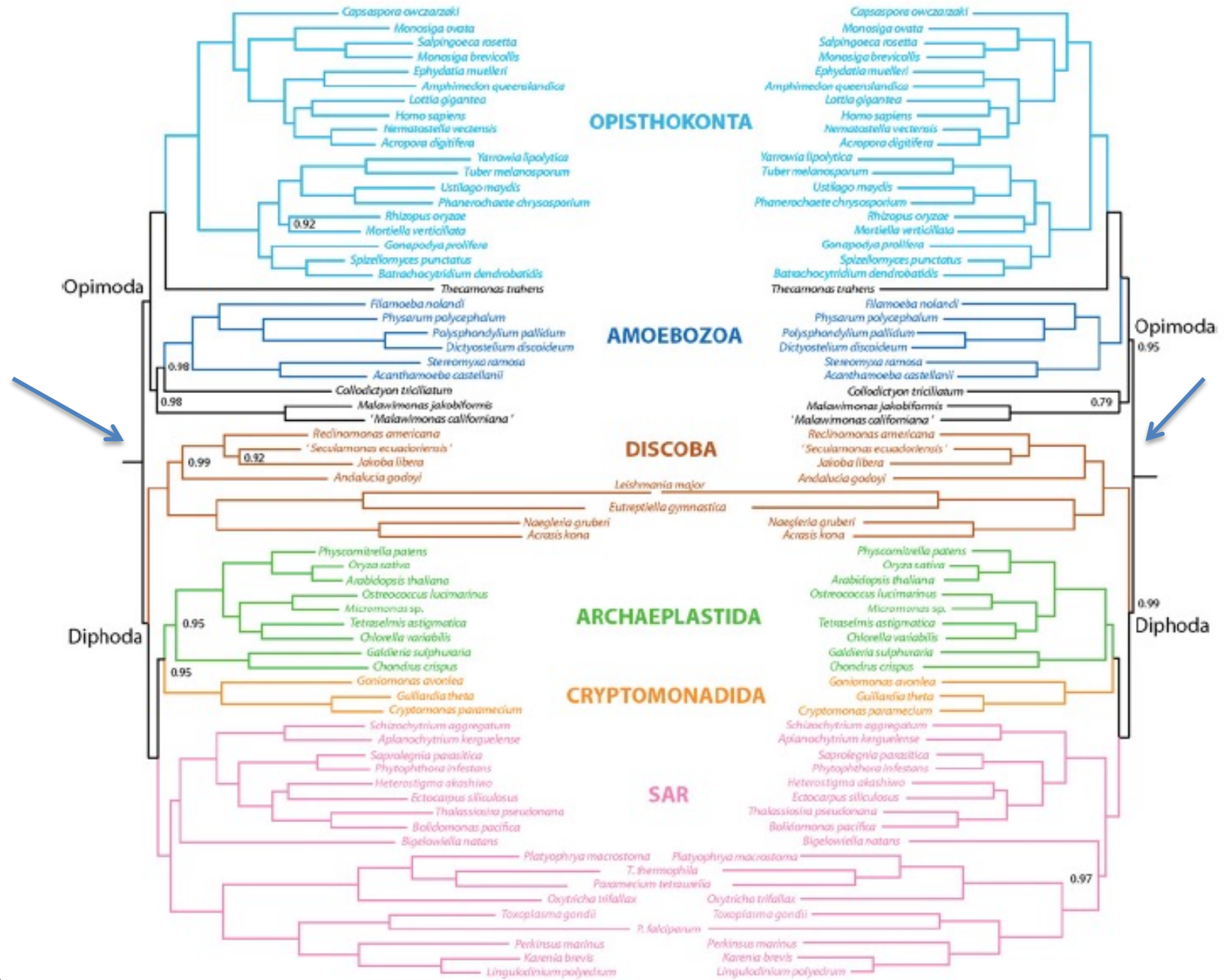
真核生物の共通祖先で、真正細菌から水平伝搬で導入された遺伝子を利用

(ex. ミトコンドリア形成時に、ミトコンドリアのもとになった α プロテオバクテリアから核に導入された遺伝子など)

外群は、真正細菌の遺伝子

ALPHA-PROT dataset

EUBAC dataset



外群が示されていない

- (1) 真核生物のrootはユニコンタとバイコンタの間にある。
- (2) エクスカバータは単系統ではない。
- (3) 真核生物の共通祖先は、二本の鞭毛を持つ。

ユニコンタ ----→ オピモーダ (Opimoda)

バイコンタ ----→ ダイフォーダ (Diphoda)

<http://protist.i.hosei.ac.jp/index-J.html>

原生動物情報サーバ

原生生物
情報サーバ

更新履歴 利用実績&外部評価 **English**

原生生物とその他の微生物の画像（静止画 **81037** 枚、内訳：総計 768 属、3226 種、15872 サンプル、および、動画 2261 クリップ、淡水産が主）と関連情報を提供しています。

2016.03.22 更新

原生生物図鑑

鞭毛虫: オパリナ: 肉質虫: 胞子虫: 繊毛虫: 不等毛類: 紅藻植物: 緑藻植物: その他

研究資料館

デジタル標本館 / 原生生物:

鞭毛虫 | オパリナ | 肉質虫 | 繊毛虫 | 不等毛類 | 緑藻植物 | 菌類他
食作用 | 細胞分裂 | 有性生殖 | オルガネラ | 細胞内共生 | その他
原核生物: 後生動物: ギャラリー: 動画:
採集の記録: 採集地ごとの生息情報: 採集地で出会った生き物達:
Digital Image Book: 関係者一覧: 多様性ランキング:
原生生物の採集と観察 (報告): **New !!**

インターネットと生命科学

日本における生物多様性関連Webサイト一覧

採集の記録

2012年 目次	いたかの森, 他 2016.05.15	古沼, 大峰沼, 他 2016.05.08	陶史の森 2016.04.24
----------	------------------------	--------------------------	--------------------

その他

Googleによるサイト内検索

Copyright 1995-2016 原生生物情報サーバ

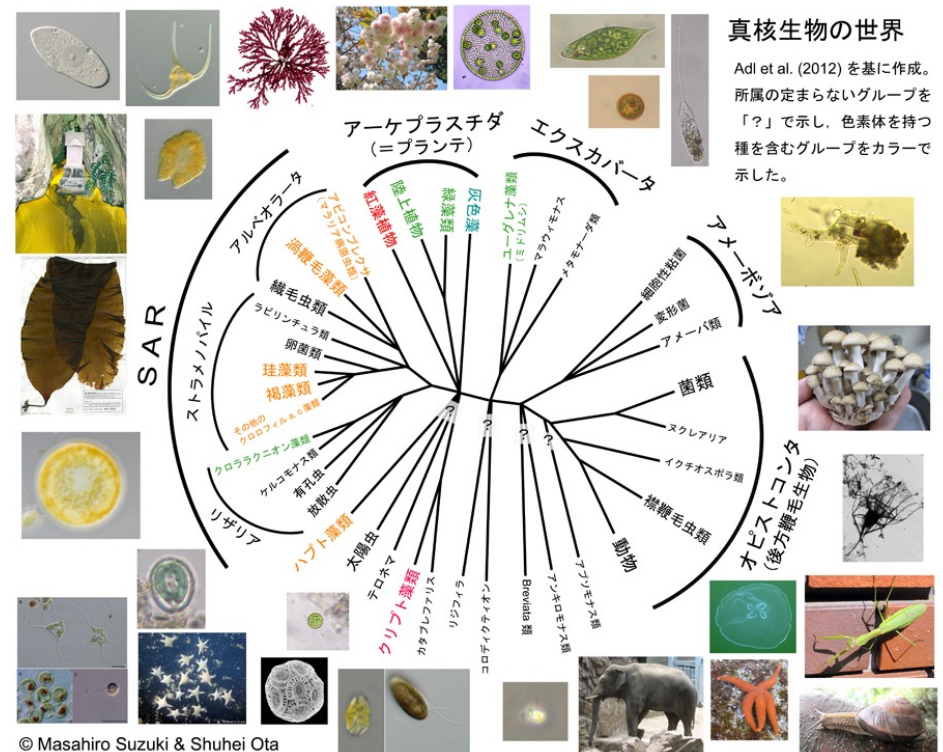


このデータベースは、総合研究大学院大学 共同研究「生物形態資料画像データベースの構築」(研究計画3年, 1997-1999)、および、平成9年度科学技術振興調整費による知的基盤整備推進制度採択課題「生物系研究資料のデータベース化及びネットワークシステム構築のための基盤的研究開発」(研究計画5年, 1997-2001)に参加しています。また、このデータベースは科研費(試験研究B 課題番号 07558052)の補助を受けました。



色素体/葉緑体の成立と多様性

執筆: 鈴木雅大・大田修平 作成日: 2010年10月5日 (2015年5月5日更新)



http://natural-history.main.jp/Algae_review/Symbiosis/Symbiosis.html

原生生物の学習のポイント

スーパーグループと五界の関係

ユニコンタとバイコンタ

細胞内共生説

二次植物(二次共生)、三次植物(三次共生)、連続二次共生

ミトコンドリア、マイトソーム、ハイドロジェノソーム
葉緑体、アピコプラスト

ミクソトロフ、盗葉緑体現象

真核生物のroot (外群の導入)