

クマムシ類の「休眠」について

鈴木 忠

(慶應義塾大学医学部生物学教室)

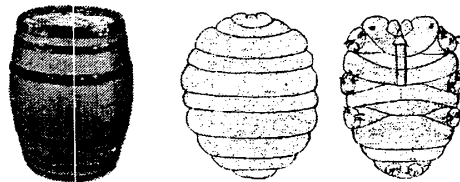
クマムシ（緩歩動物）とは

クマムシは体長1ミリにも満たない微小な動物である。5つの体節と4対の肢をもち、神経系は腹側にある。かつてはダニの仲間として節足動物に入れられたり、等脚類と考えられたりしたこともあり、その後この動物が緩歩動物としてまとめられてからも、しばらくは節足動物門の中の一つの「綱」として扱われていた。しかし、クマムシの肢には関節がなく、牽引筋と体液の圧力によって伸び縮みするだけの構造であるため、現在ではクマムシ類のために緩歩動物門として独立の「門」がたてられている。

クマムシについて常に興味の対象となっているのは、一部の種が備える乾燥耐性と、それらが乾燥時に示す強靱な環境耐性である。クマムシ類の生息環境はさまざまな場所にあるが、それらのうちで陸上のコケ（蘚類や地衣類）の中などに住むような種類では、環境が乾燥していく際に自らも積極的に乾燥して、干涸びた樽型（図1）となって生き続ける。しかもこの形態になると、高温や絶対零度、真空、超高压といった乾燥以外の過酷な条件にも耐えることができる。このような特徴ははやくも18世紀から知られて来た。クマムシの存在が最初に発表された翌年、1774年にイタリアのCortiが報告した「小さな芋虫」は、屋根の樋の中で乾燥した砂の中から水分を得て復活したというのだが、これはまさにクマムシだったと考えられる。Spallanzani (1776)もこれと同様な動物を見つけて「のろま Il Tardigrado」と呼び、水をかければ「死」から復活する特徴を詳しく描写している。そして、この時以来ずっと現在にいたるまで、このような不思議な性質は、クマムシとは何かという際に必ず話題にされてきたのであった（鈴木, 2006）。スパンツァーニによる呼び名は門の名称「緩歩動物 Tardigrada」の語源となった。

図1 酒樽（左）とクマムシ樽（右）

（右図は Baumann(1922)より改変）



クマムシ類の生息環境

からだの小さなクマムシが生活するのは、さまざまな場所にある隙き間である。そのような間隙はもちろんコケの葉の間だけではなく、砂粒の間にもあり、陸上から水域まで地球上のあらゆる場所にある。土壌動物としてクマムシもいれば、淡水産のもの、また海を生息地とするクマムシも多い。数々の海産種は

海辺の砂浜や潮間帯から、はるかな深海の底にいたるまで生息しており、現在までに発表されたものとしては水深 4,000 メートル以深から見つかったクマムシが知られているが、さらに 6,000 メートルより深い海底から採集された未記載種も存在するという (Kristensen RM, 私信)。これらのように、乾燥する危険の無い環境に住むクマムシには乾燥耐性は特に必要がないため、そのような能力は備わっていないことが普通である。ところがクマムシの話になると必ず乾燥耐性が持ち出されるため、乾燥に耐えられないクマムシ達のことを一般の話題にのぼることはほとんどなく、そのようなクマムシが存在することすら知られていないといってもよいほどである。しかし、乾燥耐性がクマムシの普遍的な特徴だとはいえないことに注意すべきである。クマムシの環境適応について考える場合、後述する乾燥耐性とは別の能力も重要である。

クリプトビオシス

「休眠」という日本語は複数の生物学的現象を含んでいる。昆虫が冬眠するというような場合の休眠は、生物学の用語では diapause と呼ばれ、発生の過程であらかじめプログラムされた現象である。それに対して、クマの冬眠というような休眠は、厳しい環境条件に対して一時的な代謝低下状態となる現象で、dormancy という用語が使われる。さて、クマムシのような小さなからだの生物は、環境が急速に乾燥する場合、乾燥を防ぐのではなく、乾燥することによって「無代謝状態」となるように適応した。この現象を示す為には、特に cryptobiosis クリプトビオシスという用語が用いられている (Keilin, 1959)。

先述のように、乾燥耐性を持つクマムシが生活する場所は、陸上のコケ、つまり蘚類や地衣類の中である。生息環境を提供するこれらの生物そのものが、すぐれた乾燥耐性をもち、頻繁に乾燥するような場所に適応している。このようなコケのからだの間には、さまざまな生物が生活している。単細胞のバクテリアや繊毛虫類などの他、多細胞の後生動物としては、クマムシ類、センチュウ類（線形動物）およびワムシ類（輪形動物）という 3 つのグループが代表メンバーである。コケを住处とするこれらの動物はどれも、乾燥しやすい環境への特別な適応性を備えており、ほぼ全生涯にわたってクリプトビオシス能力を示す。これに対して、アルテミアやネムリユスリカなど節足動物の一部が示すクリプトビオシスは発生段階の決まった時期に限られる。クリプトビオシスを引き起こす環境条件としては、乾燥の他に、凍結、高浸透圧や低酸素濃度などが考えられている。

「過度な」耐久性

クリプトビオシスの状態で樽型となったクマムシは、そのまま乾燥に対しての耐性を持つだけでなく、その他のさまざまな過酷な環境条件に耐えることができる。たとえば、はやくも前出の Spallanzani は、高温 (70℃) に耐えることを見出していた。Doyère (1842) は 120℃ の高温におかれた乾燥クマムシが蘇生可能であることを報告した。その他、現在までにこれらの性質をさぐる実験が数多くされてきた。それらの実験でクマムシが耐性を示した条件を列举すると、炭酸ガスや硫化水素ガス処理、-273℃ の超低温や

151℃の高温, 570,000 レントゲン(約 5 kGy)の放射線照射, 6000 気圧という高圧などである (Wright, 2001). 放射線に対する耐性は, クリプトビオシスの状態だけのものではない. 最近の報告では通常の状態のオニクマムシが 6,200 Gy もの照射でも耐えることがわかった (Horikawa et al., 2006). 高圧に対する最近の記録としては, 三枝ら (2007) によって, じつに 7.5 GPa もの高圧にも 6 時間にわたって耐えることができることが報告された. 地球表面でもっとも高圧のかかる場所はマリアナ海溝の底だが, そこでも水圧は約 1000 気圧程度である. すなわち, クマムシの樽が示すのは「過度な」耐久性ともいえる. 現在の地球上には存在しないかのような極端な条件にも抵抗性を持つことに特別な意味があるのかどうかは不明であるが, クマムシが現れた当時の地球上にはそのような条件もあったのか, それともそのような条件の地球外のどこからクマムシがやって来たのだろうか, などと考えをめぐらせるのは面白いが, 高エネルギーの宇宙線を浴びてもクマムシが繁殖できるかは疑問である.

乾燥耐性の分子機構

アルテミアやネムリユスリカのクリプトビオシスでは, トレハロースが蓄積して, からだの乾燥重量の約 20% をも占めるようになる. トレハロースは昆虫では血糖としてもはたらく二糖類である. この糖は, 場合によってはすぐれた抗凍結剤として機能したり, 浸透圧調節のための適合溶質として, あるいはタンパク質を安定化するにはたらくと考えられている. クマムシでも乾燥にともないトレハロースが 20 倍以上も増加するため, この糖がなんらかの関与をすると考えられているが, その割合はからだの重量の約 2.3% にすぎない (Westh & Ramløv, 1991). クマムシと同様にコケの中で乾燥耐性を持つワムシ類ではトレハロースの積極的関与を否定するような結果が報告されている (Tunnacliffe et al., 2005). クマムシのクリプトビオシスにおいて, トレハロース量を調節するためにはたらくトレハラーゼの遺伝子発現について調べた國枝 (2006) によれば, クマムシではトレハロースの蓄積がクリプトビオシスの必要条件ではないという可能性も考えられている.

熱ショックタンパク質も, クマムシが乾燥する過程で変動する (Schill et al., 2004). これは, さまざまな生物において環境ストレスに応答して発現されることが知られており, 特殊にみえる乾燥耐性に関与するしくみも, 生物に一般的に備わった機構の一部を利用している可能性がある. さらに, 昨年の 6 月に開催された第 10 回国際クマムシシンポジウムでは, late embryogenesis abundant (LEA) タンパク質が変動するという報告もされた. LEA タンパク質は, 植物胚の休眠に関連して発現する分子として知られるが, センチュウやワムシ, ネムリユスリカからも発見されており (Kikawada et al., 2006), この分子が乾燥耐性を示す生物に必要な, 重要なはたらきを担っている可能性を示唆している. クマムシのクリプトビオシスにおいて, どのような分子的メカニズムが機能しているか, その詳細については今後の研究成果が期待される.

もう一つの方法: シスト形成

厳しい環境の中でクマムシが示す適応手段として、クリプトビオシスの他にもう一つ「シスト形成」も知られている。これは水質が悪化した際などに何層もの新しいクチクラによって被囊を形成して、その中に閉じこもるという現象で、Guidetti et al. (2006) はこれをロシアの入れ子人形「マトリョーシカ」になぞらえている（図2）。これは脱皮機構の一端を利用して、クリプトビオシスとは根本的に異なった環境対策である。その他、一部の海産クマムシは広範囲の浸透圧に対して調節機構を持つ。これらは古くから知られる現象ではあるが、詳しい研究はまだ始まったばかりと言える。

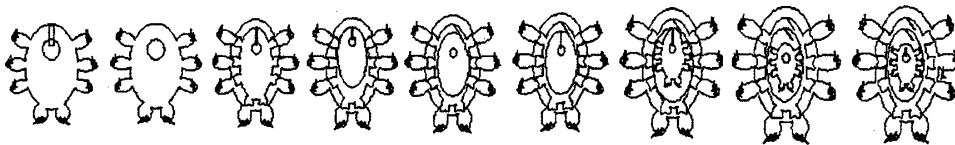


図2 クマムシのシスト形成 (Guidetti et al. (2006)より改変)

クマムシの寿命

クマムシは長寿だと考えられているが、実際どのくらいの寿命なのかを明らかに示したデータは乏しい。*Macrobiotus richtersi* を 14℃ の培養条件のもとで観察した報告によれば、この種は最大 500 日以上にわたって活動状態で生存するという (Altiero et al., 2006)。Suzuki (2003) によるオニクマムシ *Milnesium tardigradum* の飼育観察によれば、連続 58 日の活動状態が記録されている。どちらの種もクリプトビオシス能を備えているため、野外では乾燥と蘇生を繰り返しながら、さらに長期間生存すると考えられる。また、コケに棲むクマムシは多くが単為生殖によって増殖している。単為生殖のみで継続的に繁殖可能なのか、それとも時に両性生殖を差しはさむ必要があるのかは不明である。最近の知見では、単為生殖によって繁殖するオニクマムシ系統の中からオスが出現するらしいことがわかっており (Suzuki, 未発表)、緩歩動物においてもヘテロゴニーのような繁殖様式の交代が存在するのかもしれない。野外集団の観察のみからはこれらの問題を解明することは困難であるが、実験室で維持されているこれらの各系統の観察によって、今後このグループの動物のさらに詳しい生活史が明らかにされていくことが期待される。

参考文献

- Altiero T et al (2006) *Hydrobiologia* 558: 33-40.
 Doyère L (1842) *Ann Sci Nat Ser 2, Zool* 18: 5-35.
 Guidetti R et al (2006) *Zool Anz* 558: 9-21.
 Horikawa DD et al (2006) *Int J Radiat Biol* 82: 843-848.

Keilin D (1959) *Proc Roy Soc London, Ser B* 150:149-191.

Kikawada T et al (2006) *Biochem Biophys Res Com* 348: 56-61.

國枝武和 (2006) *化学と生物*, 44: 732-734.

三枝誠行 他 (2007) *Space Utiliz Res* 23: in press.

Schill RO et al (2004) *J Exp Biol* 207: 1607-1613.

Suzuki AC (2003) *Zool Sci* 20: 49-57.

鈴木忠 (2006) *クマムシ? ! 小さな怪物*, 岩波科学ライブラリー122, 岩波書店.

Tunnacliffe A et al (2005) *Hydrobiologia* 546: 315-321.

Westh P, Ramløv H (1991) *J Exp Zool* 2258: 303-311.

Wright JC (2001) *Zool Anz* 240: 563-582.