

光合成をするウミウシ

山本義治¹、種村尚典¹、遊佐陽一²、平野弥生³、平野義明³、本村泰三⁴、小保方潤一^{1,5}

盗んだ葉緑体を家畜化する

うみうし通信の読者にとってはおなじみのウミウシであるが、その中には特異な方法で光合成を行うものがある(図1にそれらしいウミウシを示した)。囊舌目ウミウシである。光合成をする動物といえばサンゴが有名であるが、サンゴは自身の細胞内に単細胞性の藻類(褐虫藻)を共生させ、「細胞内共生」によって光合成を行う。囊舌目のウミウシの場合は状況が異なり、海藻から細胞内小器官である葉緑体だけを奪い取り、それを自身の細胞内に取込んで光合成をさせる。この葉緑体のウミウシ細胞への取込みは「盗葉緑体」と呼ばれる極めて特異な現象であり、日本の川口二郎先生(岡山大学玉野臨海実験所)らが1965年に発見(Kawaguti & Yamasu, 1965)された。以来生理学的な研究はある程度進展しており、実際にウミウシ体内で光合成が行われ光合成産物が体内を転流していくことなどが確認されているが、一方でどのようにして葉緑体がウミウシの細胞に取り込まれるのか、エネルギー的にはどの程度光合成に依存しているのか等、よく分かっていない事が多い。

葉緑体の取込み

囊舌目ウミウシは独特の単列の歯舌を持っており、その歯で餌の海藻の細胞に穴を開け内容物を吸い取る(図2A)。餌となる海藻はウミウシの種類によって異なるが、ミルやハネモ、フシナシミドロなどの大型の多核細胞からなる管状の藻類を食べるものが多く、細胞一つ一つに穴を開けて中身を吸い取るという面倒な作業の割には効率よく餌を摂取出来る。ウミウシには中腸腺という腺状組織があり、食物の消化や吸収、輸送を担っているが、葉緑体は消化されずにその中腸腺に運ばれ、中腸腺の細胞に葉緑体が入り込まれる(図2BC)。取込みの詳細な過程は知られていないが、哺乳類の細胞などでも見られる細胞の食作用(ファゴサイトーシス)によるものではないかと想像されている。

細胞生物学上の疑問

植物細胞にある葉緑体の起源はラン藻のような原核光合成細菌であり、それが

植物細胞の祖先に細胞内共生を行い、進化の過程でその共生者が退化し現在見られるような葉緑体という細胞内小器官になった。その退化の過程において葉緑体ゲノムが保持していたほとんどの遺伝子は核ゲノムへ移ってしまい、現在葉緑体ゲノムに含まれている情報だけでは葉緑体を維持出来ない、というのが現在の一般的な考えである。ちなみに現存するラン藻ゲノムには小さいものでも3,000程度の遺伝子があるが、高等植物の葉緑体ゲノムには100程度しか残っていない。

植物の核ゲノムは葉緑体の構成タンパク質の大半の遺伝子情報を保持しているだけではなく、環境変化や細胞分化に伴い葉緑体/色素体の活性や分化の制御を行ういわゆるコンダクターの役割も担っている。葉緑体は光合成を行う細胞内の「エネルギー工場」というべきものであり、指揮を間違えると電子伝達鎖から危険なラジカルが漏出し、簡単に致死的状況を招いてしまう。

さて、ウミウシ体内の盗葉緑体は種によっては極めて安定であり、取り込まれた後半年以上維持されることが報告されている。この長期間の保持については盗葉緑体が発見された1960年代には葉緑体の自律性を示す例として解釈されていたようだが、現在知られている葉緑体と核との依存関係からすれば理解し難い現象である。いったいどのようなメカニズムが長期間の保持を可能にしているのだろうか。

光合成能を持つ日本産ウミウシの探索

日本で発見された盗葉緑体という現象

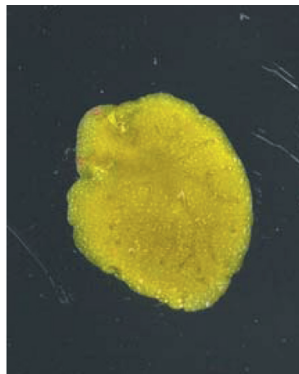


図1 A) ヒラタイミドリガイ
全身緑色である。
体長10mm程度



図1 B) ヒラミミドリガイ
これも全身緑色。背景は餌のミル。体長20mm程度



図2 A) ハネモの原形質を吸う
コノハミドリガイ

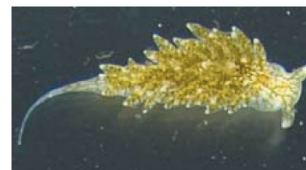


図2 B) ミドリアマモウミウシ
緑色の中腸腺がよく見える

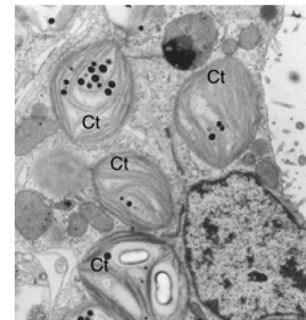


図2 C) ヒラミミドリガイの透過型電子顕微鏡写真
ウミウシ細胞内に健全そうな葉緑体が見られる(Ct)。葉緑体内部の丸く白いものはデンプン粒。

ではあるが、その後は主に英、米で研究が進み、残念ながら国内での知見は多くない。盗葉緑体によるウミウシの光合成能についてもこれまで20種程度で調査されているが(Evertsen et al, 2007)、日本に棲息するウミウシについての報告は極めて少ない。そこで、私達はまずどの種が盗葉緑体を行う可能性があるのかを、植物生理学的手法を使って検索することにした。光合成能の指標としてクロロフィル蛍光(図3B)によるFv/Fm値を測定し、光合成能がありそうなら盗葉緑体を保持している可能性が高いと推定

¹名古屋大学遺伝子実験施設、²奈良女子大学大学院理学研究科、³千葉大学海洋バイオシステム研究センター、⁴北海道大学北方生物圏フィールド科学センター、⁵京都府立大学大学院生命環境科学研究科



図3A) コノハミドリガイ

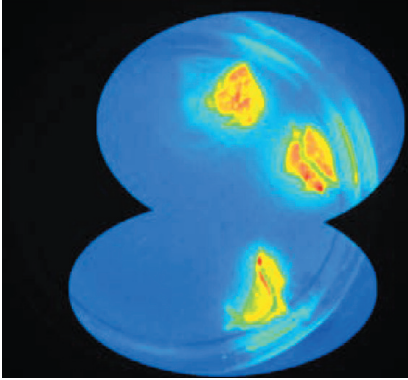


図3B) コノハミドリガイのクロロフィル蛍光像
蛍光の強弱を疑似カラーで示した。
蛍光が強いところは赤で示される。



図4 採集風景 (沖縄県瀬底にて)

した (Fv/Fm については東大園池研究室の HP に詳しい解説がある <http://sunlight.k.u-tokyo.ac.jp>)。この測定は非破壊で簡便に出来る機器計測であり、生体内のクロロフィルが光合成に使われていけば高い値を示す。ウミウシの採集は大学の臨海実験所のある神奈川県三崎、和歌山県白浜、沖縄県瀬底の三カ所において2007年から2008年にかけて行った。図4に沖縄県瀬底における採集風景を示した。

採集の結果11種の囊舌目ウミウシを手手することが出来た (図5)。採集されたすべての種についてクロロフィル蛍光解析を行ったところ、少なくとも8種において Fv/Fm 値の高い活性が認められた (表1)。チドリミドリガイについては光合成活性が既に報告されているが (Evertsen *et al.*, 2007)、残りの7種についてはこれまで光合成能に関する報告は無く、新規の知見になる。この解析により思いの外幅広い種において光合成能が見

図5 採集地と採集されたウミウシ



種名	採集地	検定個体数	過去の報告による光合成能 ⁽¹⁾
<i>Bosellia</i> 属			
ヒラタイミドリガイ	沖縄県瀬底	4	-
<i>Elysia</i> 属			
ヒラミルミドリガイ	神奈川県三崎	6	-
コノハミドリガイ	和歌山県白浜、神奈川県三崎	8	-
コノハミドリガイ近縁種	沖縄県瀬底	2	-
<i>Julia</i> 属			
ゼブラユリヤガイ	沖縄県瀬底	1	-
<i>Placida</i> 属			
ミドリアマモウミウシ	神奈川県三崎、沖縄県瀬底	10	-
<i>Plakobranchnus</i> 属			
チドリミドリガイ	沖縄県瀬底	1	活性クロロフィルあり
<i>Thuridilla</i> 属			
ヨゾラミドリガイ	沖縄県瀬底	1	-

表1. 光化学的に活性なクロロフィルを持つウミウシ

11種の囊舌目ウミウシを採集、解析した結果上記のものか陽性であった。陰性だったものについては今のところは結論を保留している。

(1) Evertsenら (2007) のまとめによる。解析の報告が無い場合には“-”で示した。

られることを明らかにすることが出来た。また、日本に棲息する種にも光合成を行っているものが数多くいることもわかった。

おわりに

光合成をするウミウシとしては *Elysia* 属の *E. viridis* や *E. chlorotica* などが有名であり知見の蓄積も比較的多いが、今回の調査ではそれ以外にもいくつかの属のウミウシがあたりまえに (?) 光合成を行っていることを垣間見ることができた。光合成能が確認出来たウミウシの中でも蛍光強度や葉緑体の保持期間、絶食状態での生存期間は種によるばらつきが大きかったので、盗葉緑体への依存度や関わり方はまちまちなようである。このような状況はウミウシ盗葉緑体という現

象の歴史の浅さを示しているのかも知れないし、あるいは海藻の葉緑体の方が変化しているためになかなか成熟した関係が築けない、ということなのかも知れない。今回得られた知見をもとにして、今後は分子・ゲノムレベルでの解析を行い、盗葉緑体という不思議な現象の背後にあるしくみを解き明かしていきたい。

文献

- Evertsen, J., Burghardt, I., Johnsen, G., Wägele, H. (2007) Retention of functional chloroplasts in some sacoglossans from Indo-Pacific and Mediterranean. *Mar Biol* 151, 2159-2166.
- Kawaguti, S., and Yamasu, T. (1965) Electron microscopy on the symbiosis between an elysioid gastropod and chloroplasts of a green alga. *Biol J Okayama Univ* 11, 57-65.