

令和 3 年 6 月 7 日現在

機関番号：32675

研究種目：研究活動スタート支援

研究期間：2019～2020

課題番号：19K23758

研究課題名(和文)光合成生物の環境応答メカニズムの進化過程の解明

研究課題名(英文) Evolutionary transition of environmental response mechanisms in photosynthetic organisms

研究代表者

植木 紀子(Ueki, Noriko)

法政大学・法学部・教授

研究者番号：80415116

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,100,000円

研究成果の概要(和文)：遊泳性の微細藻類のように、光合成に適した光環境に移動しながら生存する微生物は、進化の過程で多細胞化・大型化を果たした後も光応答行動能力を維持しなければならない。本研究では、いかにしてその両立がなされたのかを解明すべく、緑藻ボルボックス目の様々な細胞数の種が光に対してどのように反応するかを調べた。その結果、鞭毛の反応において異なる4種のパターンがあることを見出した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

それぞれの種が光刺激後にどの鞭毛反応パターンを示すかという結果を系統的關係と合わせることで、多細胞化進化によって個体が大型化し、その運動を制御するより適した鞭毛の光応答パターンが新たに獲得されたという進化過程が見えてくる。さらに、その獲得は複数回起きたことが推測された。本研究結果は、光合成生物の光反応行動と段階的な多細胞化進化の関係をとらえた初めての成果と言える。

研究成果の概要(英文)：Microorganisms that survive by migrating to environments suitable for photosynthesis must maintain their ability of photobehavior even after evolution has increased their cell number and individual's size. In this study, to understand how this compatibility was achieved, flagellar light response was investigated in Volvocales species with various cell numbers, consisting of one cell to of thousands of cells. As a result, at least four different flagellar light response patterns were found in Volvocales. Combined with the phylogenetic relationship, it is indicated that acquisition of the new flagellar patterns enabled larger species to control their locomotion.

研究分野：分子細胞生理学

キーワード：環境応答 走光性 鞭毛 ボルボックス 多細胞化

### 1. 研究開始当初の背景

緑藻ボルボックス目にはさまざまな細胞数と大きさの種が属しており、それらの共通祖先生物は、直径約 10  $\mu\text{m}$  の単細胞生物クラミドモナスのような生物であったと考えられる。それが分岐したのは約 2 億年前という比較的最近であることから、ボルボックス目に見られる個体あたりの細胞数の多様性は、進化における段階的な多細胞化を反映するものと考えられている (Herron et al. 2009)。いずれも鞭毛を使って水中を泳ぎ、周囲の光環境を感知して、光合成に最適な場所へと移動する。光に対する反応行動は同じであるにもかかわらず、一つ一つの細胞から生える鞭毛の光刺激に対する振る舞いは、単細胞性のクラミドモナスと数千細胞からなるボルボックスでは大きく異なっていることがこれまでに判明している (図 1) (Ueki et al. 2010, Ueki and Wakabayashi 2018)。これは、多細胞化進化の結果、大型化した個体の動きを制御するために獲得されたものと考えられる。しかし、どの時点でどのような変化が起きたかを考察するためには、これらの中間の細胞数の種との比較が必要であった。

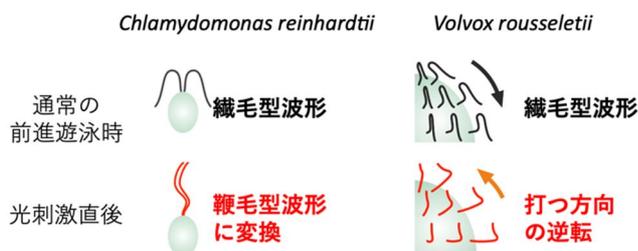


図 1 光刺激に対する一時的な鞭毛の反応の違い

### 2. 研究の目的

単細胞生物から細胞数を増加させる進化の過程で、多細胞生物としての巧みなシステムが、どのように段階的に獲得されていったのか。特に、光合成生物の場合は、体制の変化や大型化といった進化の遷移過程でも、光合成に必要な光反応行動の能力が維持されなければならない。このような制約の中、「大型化」と「光反応行動能力」という一見相容れない二つの優れた性質がどのように両立されていったのか。本研究は、その進化過程を明らかにすることを目的とし、緑藻ボルボックス目のさまざまな細胞数の種を用い、光反応行動をもたらし要素の素過程を調査し比較した。

### 3. 研究の方法

これまで、緑藻ボルボックス目における多細胞化進化の出発地点を反映している単細胞種クラミドモナス、ゴール地点を反映する数千細胞から成るボルボックスの鞭毛の光反応パターンがわかっていた (図 1)。そこで本研究では、それらの中間的な細胞数を持ち、かつ緑藻ボルボックス目の系統全体を代表する種を選び、以下の実験を行うこととした。数分間赤色光を照射した状態の藻体に白色光の光刺激を与えた時の鞭毛運動の様子を高速度カメラで撮影する。個体が直径 100  $\mu\text{m}$  を越す種についてはスライドガラスとカバーガラスに挟んでトラップした状態で撮影する。それより小さい種については遊泳中の個体を撮影する。こうして得た光刺激直前と直後の鞭毛波形のデータを解析・比較する。

### 4. 研究成果

ボルボックス目系統全体に渡る 11 種を選び、増殖速度の速い条件下でそれぞれ安定するまで培養した株を用いることで以下の結果を安定して得ることができた。最終的に、ボルボックス目における鞭毛光反応パターンは以下の 4 パターンに分類できることがわかった。(1)「波形変換」パターン：単細胞種クラミドモナスでのみ見られ、本研究で用いた多細胞種でこのパターンを示すものはいなかった。(2)「反応なし」パターン：光刺激に反応せず繊毛型波形で遊泳し続ける。4 細胞性のテトラバエナでのみ観察された。(3)「停止」パターン：光刺激直後に一時的に鞭毛運動を停止し、その後、元の繊毛型波形に戻る。鞭毛運動停止の際、どの種も共通して、繊毛型波形の回復打から有効打へ切り替わる時と同じ波形で動きを止めていることがわかった。個体サイズが中間的な多くの種で見られた。(4)「逆転」パターン：光刺激直後に一時的に繊毛型波形の打つ方向を逆転もしくは角度変化させ、その後、元の方向に戻る。個体サイズが約 1 mm を超す大型の種でのみ観察された。

以上の結果を系統関係と合わせると (図 2)、最初の多細胞化が起きた段階で一度鞭毛の光反応自体を失っていることが示唆された。その後の進化過程で個体の細胞数が増し、全体が球の形をとるようになると光刺激に反応して鞭毛が一時的に「停止」するパターンが出現する。さらに

多細胞化段階が進み、個体全体のサイズが1 mm を超す程度になると、個体の運動制御をさらに効率的にするために積極的に繊毛打方向を「逆転」するようになった、という流れが推測できる。こうして、多細胞化進化によって体制や個体サイズが変化しても、鞭毛の光反応様式をそれに合わせて変えることで走光性能力が維持されていったと考えられた。

これら「停止」や「逆転」パターンの反応は近縁の単細胞種には見られず、多細胞種に特有のものであり、また、これらの鞭毛運動調節のメカニズムは全くわかっていない。今後、変異体解析・鞭毛のプロテオミクス等によりこの分子基盤が判明すれば、光合成生物の行動進化を分子レベルで示すことができるものと期待できる。

<引用文献>

Herron, M. D., Hackett, J. D., Aylward, F. O. & Michod, R. E. 2009. Triassic origin and early radiation of multicellular volvocine algae. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 106: 3254–3258

Ueki, N., Matsunaga, S., Inouye, I & Hallmann, A. 2010. How 5000 independent rowers coordinate their strokes in order to row into the sunlight: Phototaxis in the multicellular green alga *Volvox*. BMC Biol. 8(1):103.

Ueki, N. & Wakabayashi, K. 2018. Detergent-extracted *Volvox* “model” exhibits an anterior-posterior gradient in flagellar Ca<sup>2+</sup> sensitivity. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 115(5): E1061–E1066.

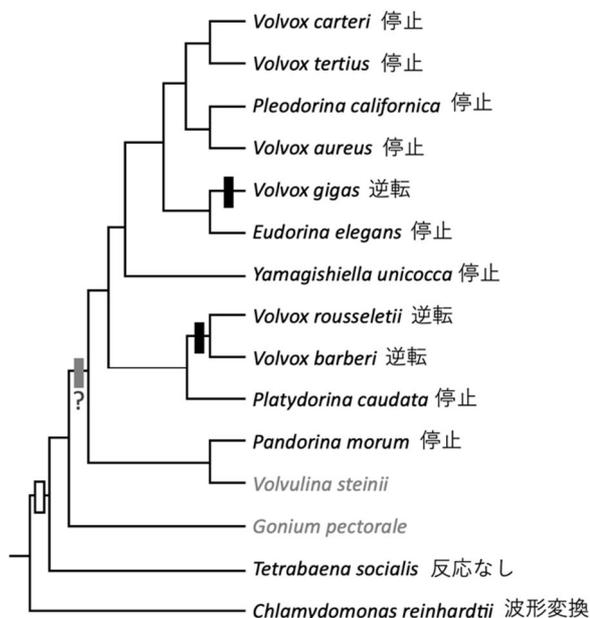


図2 ポルボックス目に見られた4パターンの鞭毛の光反応と系統

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 植木紀子	4. 巻 68
2. 論文標題 緑藻ボルボックスの生理学 走光性機構から見る多細胞化進化	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 藻類	6. 最初と最後の頁 9-12
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Nakajima Masako, Iizuka Kosuke, Ueki Noriko, Isu Atsuko, Yoshimura Kenjiro, Nakagaki Toshiyuki, Hisabori Toru, Sato Katsuhiko, Wakabayashi Ken-ichi	4. 巻 -
2. 論文標題 Basis for the phototaxis sign reversal in the green alga <i>Chlamydomonas reinhardtii</i> studied by high-speed observation	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 bioRxiv	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1101/2020.12.06.414052	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計1件（うち招待講演 0件/うち国際学会 0件）

1. 発表者名 植木紀子, 若林憲一
2. 発表標題 緑藻ボルボックス目における鞭毛の光反応様式の多様性
3. 学会等名 日本藻類学会第45回大会
4. 発表年 2021年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 白木 賢太郎 編	4. 発行年 2020年
2. 出版社 東京化学同人	5. 総ページ数 400
3. 書名 相分離生物学の全貌（現代化学増刊46）	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------