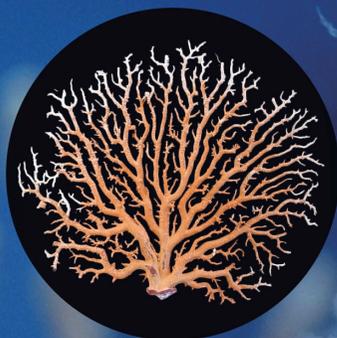


# 生物の科学 遺伝

【特集Ⅰ】  
**宝石サンゴ研究の  
最前線**

【特集Ⅱ】  
**変わる光合成研究**  
——光エネルギー変換の時空間的理解を目指して



【特集Ⅰ】

## 宝石サンゴ

【特集Ⅱ】

## 光合成のダイナミズム

[生物のナビゲーションに学ぶ]

サケの回帰ナビゲーションとバイオロギング

[実験観察の勤どころ]

ボルボックス属の観察と  
簡易培養・人工培地による利用

Vol.72 2018 MAY.

No.3

発酵・醸造分野における最新技術と従来技術を対比しながら、  
伝統技術を次世代の技術者へ伝えていくための実践書！



# 発酵と醸造のいろは

伝統技法からデータに基づく製造技術まで

定価：32,000円＋税  
 発刊日：2017年10月17日  
 B5判 398頁，上製・函入  
 ISBN 978-4-86043-519-6

食に携わる専門家の  
コラムも必見！

## 主な目次

序 論 食文化における発酵技術

第1編 発酵・醸造の基礎

第1章 発酵とは

第1節 発酵食品の歴史と醸造工業の変遷

第2節 食品の発酵／腐敗と熟成

第3節 伝統発酵食品における微生物の共存と共生

第2章 主な発酵微生物とその取扱い？性質，選別，  
育種，培養，利用など？

第1節 酵母菌

第2節 麹菌

第3節 乳酸菌

第4節 酢酸菌

第5節 納豆菌

コラム1 “もやし屋”という仕事

第3章 食品発酵でおこる化学反応

第1節 アルコール発酵

第2節 乳酸発酵 (Lactic acid fermentation)

第3節 酢酸発酵と酸化発酵

第4章 食品工場への HACCP 導入と発酵食品の  
衛生管理

コラム2 発酵調味料<味噌>を生かした調理法

第2編 発酵・醸造食品製造における伝統技術と  
最新技術

第1章 日本酒

第1節 清酒醸造の歴史と製造技術

第2節 清酒の製造技術～少量生産から  
大量生産まで～

コラム3 私と蔵仕事と子育て

第2章 ワイン

第1節 ワイン生産の歴史と製造技術

コラム4 ハイッ チーズ！

第2節 ブランド名のワインから，品種および  
産地表示のワインへ

コラム5 北国におけるブドウ栽培とワイン造り

第3章 ビール生産の歴史と製造技術

コラム6 世界のビールと味の違い

第4章 本格焼酎の歴史と製造技術

第5章 泡盛の歴史と製造技術

コラム7 泡盛の世界によろこ

第6章 本みりんの歴史と製造技術

第7章 醤油の歴史と製造技術

第8章 味噌製造技術の変遷

第9章 食酢の歴史と製造技術

第10章 うま味調味料

第1節 グルタミン酸発酵生産の歴史と発酵機序

第2節 グルタミン酸発酵生産技術の最近の進歩

第11章 漬物類の歴史と製造技術

コラム8 「ぬか漬け」美味しいひみつ

第12章 豆 類

第1節 納豆の歴史と製造技術について

第2節 テンペの歴史と製造技術

コラム9 納豆の関西食文化の推移

第13章 乳製品／乳酸菌飲料

第1節 チーズの種類と製造技術

第2節 ヨーグルトの歴史と製造技術

第3節 乳酸菌飲料の歴史と製造技術

コラム10 乳酸菌・時代の流れ

第14章 水産発酵食品の起源と製造技術

コラム11 中国の発酵食品

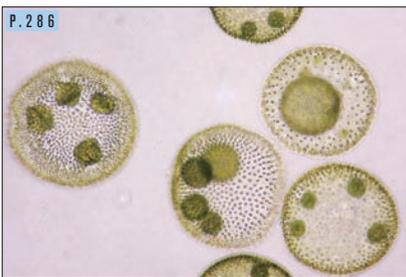
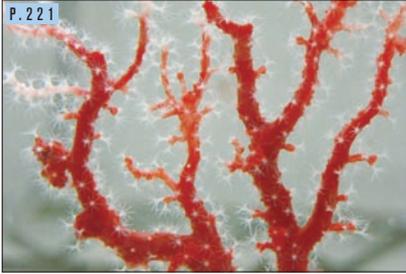
第15章 その他発酵食品

第1節 製パンを支える発酵微生物とその機能開拓

第2節 発酵茶の歴史と製造技術

第3節 鯉節の伝統的製造技術

コラム12 発酵食品と健康のいい関係



**国内・海外TOPICS** ..... 281

**Hot & Cool サイエンスカフェへようこそ! 新連載**

シリーズ開始にあたって ..... 309

サイエンス・カフェ札幌 [Vol.1] ..... 310

丸善ゼミナール [Vol.1] ..... 311

ウィークエンド・カフェ・デ・サイエンス (WEcafe) [Vol.1] ..... 312

新刊一覧 ..... 313 次回予告 ..... 316

遺伝学普及会コーナー ..... 315

表紙: シロサンゴのポリプ (撮影協力: 沼津港深海水族館) と、アカサンゴ加工品 (撮影協力: 菊地珊瑚)。写真は、いずれも岩崎望。

**CONTENTS**

巻頭グラビア 宝石サンゴ ..... 206

**特集I 宝石サンゴ研究の最前線** ..... 213

総論 宝石サンゴの持続的利用  
——漁業と保護は両立するのか  
岩崎 望 (立正大学) ..... 214

① 宝石サンゴの組織構造と生殖細胞の発達  
関田 諭子・奥田 一雄 (高知大学) ..... 221

② 宝石サンゴの遺伝子研究  
——ミトコンドリアゲノム解析と研究動向  
宇田 幸司・鈴木 知彦 (高知大学) / 井口 亮 (産業技術総合研究所) ..... 227

③ 宝石サンゴの骨格形成と成長速度  
——X線CTによる観察と天然放射性核種を用いた成長速度の推定  
山田 正俊 (弘前大学) / 漆原 良昌 (兵庫県立大学) / 鈴木 淳 (産業技術総合研究所) ..... 234

④ 宝石サンゴ骨軸中の微量成分と色の起源  
長谷川 浩 (金沢大学) / 為則 雄祐 (高輝度光科学研究センター) ..... 241

⑤ 地中海ベニサンゴの研究動向と漁業管理  
Riccardo Cattaneo-Vietti (マルケ大学) / Giorgio Bavestrello (ジェノヴァ大学) ..... 249

**特集II 変わる光合成研究**  
——光エネルギー変換の時空間的理解を目指して ..... 255

総論 光合成研究の新しい展開  
園池 公毅 (早稲田大学) ..... 256

① 複合体間の相互作用による光合成の動的な制御  
鹿内 利治 (京都大学) ..... 260

② タンパク質複合体の原子構造から見る光合成反応の仕組み  
沈 建仁 (岡山大学) ..... 267

③ 環境制御された実験室とは異なる  
野外の光環境に対する光合成応答  
——変動する光環境に対する光合成応答  
矢守 航 / 河野 優 / 寺島 一郎 (東京大学) ..... 275

**裏山の昆虫誌**

[Vol.26] マルクビツチハンミョウ  
丸山 宗利 (九州大学総合研究博物館) ..... 212

**生物のナビゲーションに学ぶ**

[第3回] サケの回帰ナビゲーションとバイオリギング  
牧口 祐也 (日本大学) ..... 282

**実験観察の働どころ**

ボルボックス属の観察と簡易培養・人工培地による利用  
黒澤 望 (埼玉県立川口高等学校) / 垂塚 弘美 (埼玉県立熊谷高等学校) ..... 286

**寄稿**

「メンデルの軌跡を訪ねる旅」から(4)  
——メンデルとダーウィン①  
長田 敏行 (東京大学名誉教授・法政大学名誉教授) ..... 296

**大学入試「生物」を攻略する**

[第15回] 2018 国立大の二次試験を振り返って  
道上 達男 (東京大学) ..... 300

**ハイエンド研究・分析装置への招待状 [Vol.2 次世代シーケンサー]**

[第6回] トランスオミクス解析が拓く有用成分の生合成研究  
解良 康太 (東北大学) / 鈴木 秀幸 (かずさDNA研究所) ..... 302

# 宝石サンゴ



①

生きている宝石サンゴは、花が咲いたように見える。ところが骨軸は固く、鉱物のようである。これを加工したのが「珊瑚」である。その利用の歴史は古く、2万5千年前のドイツの遺跡から出土しており、日本では奈良時代から装飾品として使われてきた。深さ100 m以深の生息域の研究には深海探査艇を用い、全貌解明に向けた研究が近年、急ピッチで進んでいる。

岩崎 望 (立正大学 地球環境学部, 写真: 特記以外は筆者)



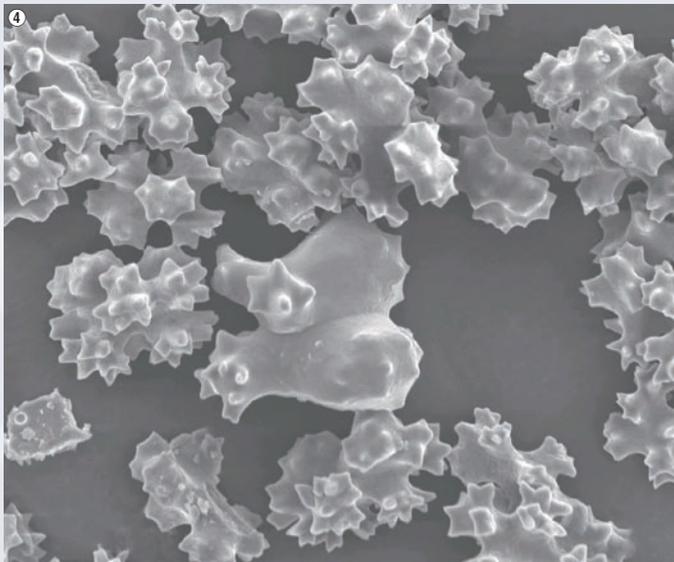
②



③

- ① イタリア、トッレ・デル・グレコの珊瑚商のもとで飼育されていた地中海産ベニサンゴ<sup>1)</sup>
- ② 鹿児島産アカサンゴ。横幅約38 cm。宝石サンゴの形状は扇型をした樹状であり、内骨格としての骨軸に支えられている。
- ③ 日本産モモイロサンゴ骨軸の横断面。骨軸中央部は白く、斑とよばれている。

# 1. 形態



④ 奄美産アカサングの骨片。骨軸周辺には有機層(共肉)があり、骨片が多数存在する。中央の大型骨片の長さは約50 $\mu\text{m}$ 。走査型電子顕微鏡写真。

⑤ 地中海産ベニサング。三つのポリプの群体。出芽(無性生殖)により増殖し、複数のポリプが集めた群体を形成する。成長すると樹状となる。(撮影: Giorgio Bavestrello)<sup>2)</sup>

⑥ 鹿児島産アカサング。三つのポリプの群体。ポリプの口の周囲には8本の触手があり、触手の両側面には羽状突起が並ぶ。海中を懸濁する有機物やプランクトンを摂食する。比較的大きなものは触手によって捕獲される。(撮影: 東京シネマ新社)<sup>3)</sup>

⑦ 地中海産ベニサングのポリプ。宝石サングの基本的な体制は袋状をしたポリプである。(撮影: Giorgio Bavestrello)<sup>2)</sup>

⑧ 鹿児島産シロサングのポリプ。沼津港深海水族館の飼育展示群体。



## 2. 生態と調査



⑨ 鹿児島県三島村近海水深約100 mのモモイロサンゴ。(撮影: 森田貴大)

⑩ 鹿児島県三島村近海水深約100 mのシロサンゴ。岩等の固い基盤に固着する。

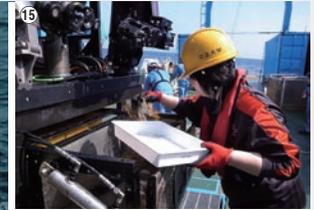
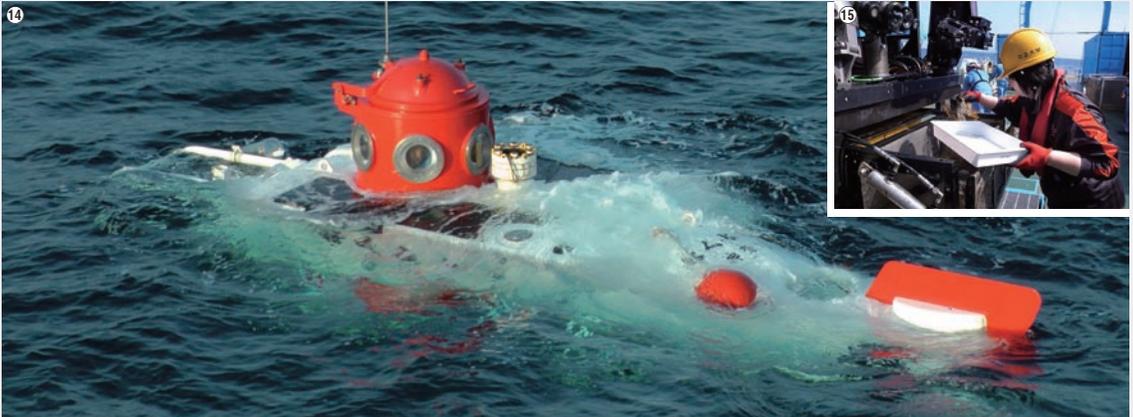
⑪ 鹿児島県三島村近海水深約100 mのアカサンゴ<sup>1)</sup>。

⑫ 鹿児島県三島村近海水深約100 mのシロサンゴ。

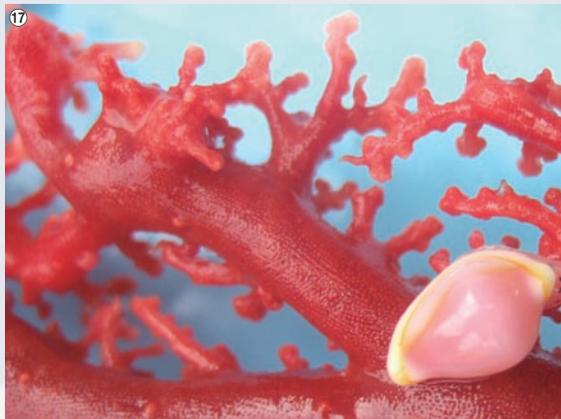
⑬ 調査で活躍したROVはくよう3000。

⑭ 調査で活躍した有人潜水艇はくよう。写真⑨～⑭を観察。

⑮ 小笠原近海での調査、ROVで採集されたヤギ類を整理する。



### 3. 付着生物と漁業



- ①⑥ アカサンゴに付着していたコシオリエビの仲間，鹿児島県三島村近海<sup>1)</sup>。
- ①⑦ アカサンゴに付着していたツキヨミケボリの仲間，炭素・窒素安定同位体比分析により，アカサンゴを摂食していることがわかった<sup>3)</sup>。
- ①⑧ 高知県大月町の珊瑚漁船。高知県では珊瑚漁が許可されるのは，20トン未満の船舶に限られる。
- ①⑨ 高知県大月町で用いられていた珊瑚網。重しの石に長さ1m程度の網がつく。
- ②⑩ 高知県室戸市で用いられている珊瑚網。

## 4. 加工品



- ②1 小笠原産シロサンゴ<sup>4)</sup>。
- ②2 東シナ海産モモイロサンゴ。ボケとよばれる薄い桃色をした珊瑚，珍重される<sup>4)</sup>。
- ②3 淡いモモイロから濃い赤まで多様な色合いがある。(撮影協力：菊地珊瑚)
- ②4 アカサンゴの玉。(撮影協力：菊地珊瑚)
- ②5 さまざまな色合いの珊瑚彫刻。(撮影協力：菊地珊瑚)



## 5. 文化

26



27



28



29



26 「波に千鳥」艶甲簪飾。明治末期。国立歴史民俗博物館蔵<sup>2)</sup>。

27 珊瑚簪。国立歴史民俗博物館蔵。

28 江戸時代、舶来品を扱う店先に宝石サンゴが並ぶ。宝石サンゴは輸入品であった。歌川国芳「権源氏東國初旅」(1847～1852)。明治大学中央図書館蔵<sup>2)</sup>。

29 愛媛の珊瑚漁。明治20年ごろ。珊瑚漁は明治初年に高知で始まり、各地に広がった。「漁業旧慣調」愛媛県立図書館蔵<sup>2)</sup>。

〔文献 図版の出典〕

- 1) Iwasaki, N. (ed.). A Biohistory of Precious Corals: Scientific, Cultural and Historical Perspectives (Tokai University Press, 2010).
- 2) 岩崎朱実, 岩崎望・編著. 珊瑚 宝石珊瑚をめぐる文化と歴史 (東海大学出版会, 2011).
- 3) 岩崎望, 東京シネマ新社. 宝石サンゴ 科学調査の現場から (DVD, 26分, 東京シネマ新社).
- 4) 岩崎望. 宝石の四季 **213**, 14-18 (2011).

[Vol.26]

# マルクビツチハンミョウ

丸山 宗利 *Munetoshi Maruyama*

九州大学総合研究博物館 助教

ツチハンミョウという甲虫をご存知だろうか。ハンミョウと聞くと、墓地や道路、河川敷などで素早く動き回る捕食性の昆虫を思い出すだろうが、そのハンミョウとは同じ甲虫でもまったくの遠縁である。ハンミョウはオサムシ科の一部であるが、ツチハンミョウは近縁なマメハンミョウとともにツチハンミョウ科に属し、大きく見るとゴミムシダマシなどに近い（このゴミムシダマシもよくわからない方が多いかもしれないが）。

実はこのように遠縁の二つの分類群に「ハンミョウ」という言葉が付いていることには意味がある。もともと中国で「班蝥<sup>はんみょう</sup>」や「芫青<sup>げんせい</sup>」の名で、ツチハンミョウ科の昆虫が生薬として広く知られていた。その情報が日本に渡ったとき、形や色合いに共通点があるため、まっ先にオサムシ科のハンミョウ（薬効はない）と誤同定され、間違っただけにこの名が適用されてしまったのである（漢字は「班猫」に変えられた）。そして本当に薬効があるほうには、「ツチ」や「マメ」が付いたのであった。ちなみに現在では中国でも、オサムシ科のハンミョウが「班蝥」とよばれることもある。

名前のお話が長くなってしまったが、日本本土で身近なツチハンミョウには2種がいる。一つはヒメツチハンミョウで、もう一つが今回紹介するマルクビツチハンミョウである。

ツチハンミョウのなかまは全身が紫色や藍色の金属光沢を持ち、ずんぐりとした軟らかい甲虫である。ツチハンミョウ科に共通するのは、触ると黄



マルクビツチハンミョウ

(茨城県つくば市, 撮影: 小松 貴)

色い液体を出すことである。これはカンタリジンという物質で、漢方で薬効があるとされる毒物質である。そのため、ツチハンミョウのなかまを好んで食べる天敵はほとんどおらず、春先に草むらや道端をのんびり堂々と歩いている姿を見つげられる。

一見して変わった昆虫だが、変わっているのはその姿だけではない。ツチハンミョウ属に共通することとして、幼虫はハナバチ類の巣に寄生して成長するという面白い習性がある。

まず、成虫が地下に数千の卵を産みつける。昆虫としては膨大な数である。孵化した幼虫には爪が発達しており、植物の茎に登り、そこが運よく花で、さらに運よく寄主となるハナバチがそこにやってきたとき、そのハナバチにしがみつき、巣に運び込まれる。花にたどり着けないことも多いだろうし、関係のない昆虫につかまってしまうこともあるだろう。またどのハナバチでもいいわけではないので、ちがったハナバチにしがみついてもダメである。想像するだけでも大変な道のりで、そのための膨大な産卵数なのである。

運良く目的の巣にたどり着いた幼虫は、まずはハチの卵を食べ、次に巣に蓄えられた花粉と蜜の塊を食べて成長する。また、終齢幼虫の前に「擬蛹」という口や脚の退化した段階があり、「過変態」という成長様式を持つ点でも変わっている。

変わったことづくしの甲虫であるが、緑豊で草原に隣接した環境が必要で、低地林の開発が著しい近年では各地で減少しつつある。

特集I

# 宝石サンゴ 研究の最前線



宝石サンゴは長年にわたる漁獲のため、資源が減少している。そのため、2017年3月に環境省のレッドリストに準絶滅危惧種に指定された。また、2019年に開催されるワシントン条約締約国会議で取り上げるべきかどうかについて議論がおこなわれている。生物学的知見が極めて少ない分類群であったが、この10年間で多くのことが明らかになった。最新の研究成果を紹介するとともに持続的利用の可能性について論議する。

## 【総論】 宝石サンゴの持続的利用

—— 漁業と保護は両立するのか

岩崎 望

## 1 宝石サンゴの組織構造と 生殖細胞の発達

関田 諭子 / 奥田 一雄

## 2 宝石サンゴの遺伝子研究

—— ミトコンドリアゲノム解析と研究動向

宇田 幸司 / 鈴木 知彦 / 井口 亮

## 3 宝石サンゴの 骨格形成と成長速度

—— X線CTによる観察と天然放射性核種を用いた成長速度の推定

山田 正俊 / 漆原 良昌 / 鈴木 淳

## 4 宝石サンゴ骨軸中の 微量成分と色の起源

長谷川 浩 / 為則 雄祐

## 5 地中海ベニサンゴの 研究動向と漁業管理

Riccardo Cattaneo-Vietti / Giorgio Bavestrello

〈総論〉

# 宝石サンゴの 持続的利用

## ——漁業と保護は両立するのか



岩崎 望 *Nozomu Iwasaki*

立正大学 地球環境科学部 環境システム学科 教授

2017年、環境省は宝石サンゴ3種を準絶滅危惧種に選定した。資源の減少が懸念される中、価格の急騰により珊瑚漁船の数が増加し、漁獲圧の増大が見られる。本論では主要産地である高知県の珊瑚漁を取り上げ、漁業と保護を両立させることができるのかどうかについて議論する。

### 1 増加する漁獲圧と 高まる保護の世論

2014年秋、中国漁船が大挙して小笠原近海に押し寄せた。アカサンゴを狙い日本の排他的経済水域 (EEZ) 内はおろか領海内に侵入し、その数は1日最大212隻にのぼった<sup>1)</sup>。これは中国経済の好況で中国富裕層向けの宝石サンゴ、特にアカサンゴの需要が高まり、一攫千金を狙ってのことであった。宝石サンゴの価格 (高知県における入札の平均単価) は2010年から急騰し、2013年には2009年の約6倍である197.7万円/kgを記録した (図1)。アカサンゴの価格は、2014年に664万円/kgまで高騰した。そのため日本国内でも珊瑚漁の機運が高まり、小笠原では中断されて

いた漁が再開され、和歌山県では新たに漁が開始されるなど各地で珊瑚漁船の数が増加した。このような状況下、環境省は2017年3月レッドリス



高知県室戸岬近海水深110 mでROVにより観察されたアカサンゴ

#### 【関連する領域】

**組織**：大学 (理学系, 水産学系), 環境省, 水産庁, 地方自治体, CITES, FAO, GFCM, TRAFFIC  
**業界**：環境, 海洋, 水産業, 宝飾業

**学 科**：生物  
**学 問**：生物学, 水産学, 海洋学  
**情報源**：宝石サンゴ その持続的利用を目指してHP, CITESのWebページ

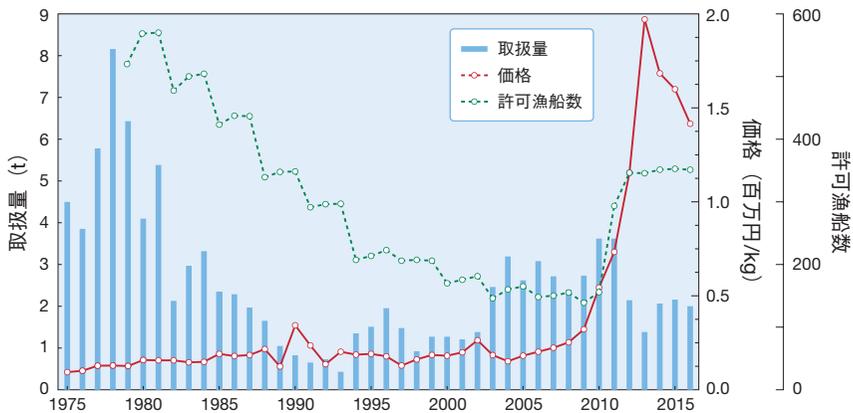


図1 高知産宝石サンゴ入札取扱量と平均単価，高知県における珊瑚漁許可漁船数

(データ提供：宿毛珊瑚協同組合，日本珊瑚商工協同組合，高知県水産振興部)<sup>7)</sup>

ト\*においてアカサンゴ，モモイロサンゴ，シロサンゴを準絶滅危惧種に選定した。現時点では絶滅の危険度は大きくないが，漁業資源としては減少していること，許可漁船数の増加と外国漁船による密漁のため漁獲圧が高まっていることが選定の理由である<sup>2)</sup>。

宝石サンゴの保護を求める世論は国際的に高まっており，第14回(2007年)および第15回(2010年)ワシントン条約\* (絶滅のおそれのある野生動植物の種の国際取引に関する条約) 締約国会議では，宝石サンゴを含むサンゴ科全種を附属書Ⅱに掲載することが提案された。提案は2回の締約国会議とも否決されたが，中国政府は2008年に中国産4種を附属書Ⅲに掲載し，それらの貿易が規制されるようになった<sup>3)</sup>。第17回(2016年)締約国会議では宝石サンゴの資源と流通について調査をおこなうことが決定され，第18回締約国会議(2019年5月)に向けて議論が続いている。

## 2 日本の漁業の現状

宝石サンゴとは，サンゴ類(刺胞動物で骨格を持つもの)のうち骨格が宝飾品に用いられるもの

の総称である。現在の主な漁獲域は，地中海と日本・台湾近海であり，未記載種を含む8種が流通している(表1)。宝石サンゴは造礁サンゴと混同されることがあるが，それらは分類群も生態も異なる生物である。宝石サンゴは八放サンゴ亜綱\*に属するのに対して，多くの造礁サンゴは六放サンゴ亜綱\*に属している。また，宝石サンゴが生息する水深は造礁サンゴよりも深く，日本近海で

### 用語解説 Glossary

#### 【環境省レッドリスト】

環境省が選定するレッドリスト(絶滅のおそれのある野生生物の種のリスト)で，絶滅の恐れ具合により九つの区分がある。「準絶滅危惧」は，現時点での絶滅危険度は小さいが，生息条件の変化によっては「絶滅危惧」に移行する可能性のある種である。

#### 【ワシントン条約】

野生動植物の国際取引を規制することで，絶滅の恐れがあるものを保護することを目的とした条約。対象となる生物は，国際取引の規制内容に応じて附属書Ⅰ，Ⅱ，Ⅲのいずれかに掲載される。

#### 【八放サンゴ亜綱，六放サンゴ亜綱】

刺胞動物の基本的な体制の一つであるポリプは一端に口がある袋状をしている。ポリプには通常個員と管状個員があり，通常個員の口の周囲には触手がある。触手が8本のもを八放サンゴ亜綱に分類し，例外はあるが6の倍数のものに六放サンゴ亜綱に分類する。

表1 宝石さんごの種類と特徴<sup>4)</sup>

種名	和名 (括弧内は市場での名称)	分布海域	分布深度 (m)	群体の形状・ 大きさ	骨軸の色	漁獲方法
<i>Corallium rubrum</i>	ベニサンゴ	地中海, ボルトガル～セネガル大西洋沿岸	10～800 主に30～120	樹状, 高さ約20 cm 最大約50 cm	一様に赤い	スキューバ潜水
<i>Corallium japonicum</i>	アカサンゴ	相模湾, 三重, 和歌山, 高知, 五島, 八丈島, 小笠原, 鹿児島～北部南シナ海, フィリピン	75～300	扇状, 高さ約30 cm	白に近い桃色から暗赤色, 骨軸横断面中心部は白い	珊瑚網, 水中ロボット
<i>Pleurocorallium elatius</i>	モモイロサンゴ	三重, 和歌山, 高知, 五島, 小笠原, 鹿児島～北部南シナ海, ベトナム	100～320	扇状, 高さ約90 cm 最大約110 cm	白に近い桃色から暗赤色, 骨軸横断面中心部は白い	珊瑚網, 水中ロボット
<i>Pleurocorallium konojoi</i>	シロサンゴ	三重, 和歌山, 高知, 五島, 小笠原, 鹿児島～北部南シナ海, ベトナム	76～300	扇状, 高さ約30 cm	白色	珊瑚網, 水中ロボット
<i>Hemicorallium sulcatum</i>	ミゾサンゴ (ミス)	房総沖, 台湾	400～450	扇状, 高さ約24 cm	ピンク色	珊瑚網, 台湾近海で漁獲
<i>Coralliidae</i> sp. サンゴ科の未記載種	(深海サンゴ, ミッド)	ミッドウェー, 天皇海山	900～1,500	扇状	桃色で白色と交じり合う, 赤い斑点が見られるものがある	現在漁獲無し
<i>Hemicorallium regale</i>	(ピンクコーラル)	ハワイ, ミッドウェー	350～600	扇状	暗いピンク色から赤色	現在漁獲無し
<i>Pleurocorallium secundum</i>	(深海サンゴ, ミッド)	ハワイ, ミッドウェー	350～475	扇状, 高さ75 cm	薄いピンク色	現在漁獲無し

注) 台湾近海に分布する *Pleurocorallium carusrubrum* がモモイロサンゴとして流通している可能性がある。

は80～300 mに分布している(表1)<sup>4)</sup>。

日本の珊瑚漁は明治初年(1871年)に高知で始まり, その後長崎(1887年), 鹿児島(1897年), 小笠原(1915年), そして当時日本の植民地下にあった台湾(1924年)へと漁場が広がった<sup>5)</sup>。現在, 珊瑚漁がおこなわれているのは東京(小笠原), 和歌山, 愛媛, 高知, 長崎, 鹿児島, 沖縄であり, アカサンゴ, モモイロサンゴ, シロサンゴが漁獲されている。FAO(国連食糧農業機関)の統計によれば日本の漁獲量は年平均5.3 tであり, 世界の漁獲量の7.6%を占めている<sup>6)7)</sup>。

日本の珊瑚漁は都道府県知事許可漁業であり, 自治体ごとに漁法や操業の条件などが定められている。東京(小笠原), 和歌山, 高知, 長崎では, 伝統的な珊瑚網が用いられている。一方, 鹿児島と沖縄では珊瑚網は選択的な漁法ではないとの理由で禁止されており, ROV(水中ロボット)による選択的な漁法のみが認められている<sup>7)</sup>。

高知県では, 国際的な世論の高まりを受け2012年から漁業規制が強化された。それまでは1, 2月を禁漁としていたが, 産卵期に関する研究成果に基づき<sup>8)</sup>, 産卵期である6, 7月も禁漁とした。また, 操業海区の制限, 漁獲量の制限(年間で生木が0.75 t以内), 操業時間の制限, 漁獲サイズの制限が定められた。一方で許可漁船数が増加したが, 漁船数増加後の漁獲努力量が増加前と同じになるように操業時期や操業海区の制限が強化された。

### 3 高知近海における資源の現状

漁業資源を考える上で漁獲量は重要なデータであるが, 珊瑚漁では非公開のところやデータそのものがとられてないところがある。高知県では, 県内で漁獲されたほぼすべての宝石サンゴは年数

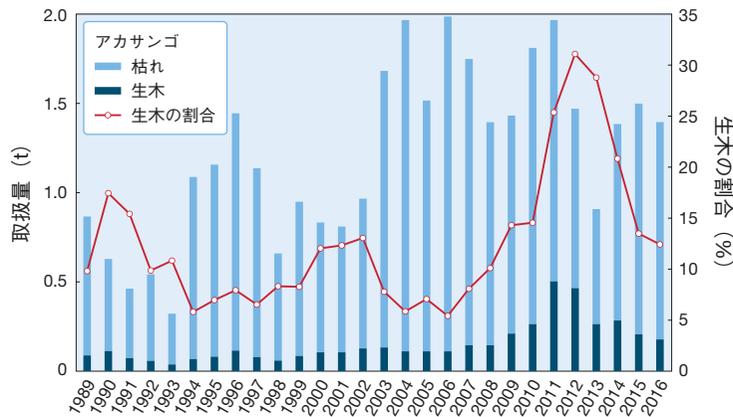


図2 高知産アカサンゴ入札取扱量に占める生木と枯れの割合

(データ提供：日本珊瑚商工協同組合)<sup>7)</sup>

再開催される入札会に出品され、漁業者から加工および流通業者に販売される。この入札取扱量のデータを用い、資源の現状を把握することができる。入札時には宝石サンゴが種や色で区別されるほかに、生木と枯れに区分される。生木とは採取された際に生きていたものを指し、枯れとは遺骸として海底に残されていた骨軸を指す。漁獲量に占める生木の割合は新たに発見された漁場では高く、採取が進むにつれて減少する<sup>7)</sup>。そのため、資源の状況を判断する手助けとなる。次に、入札取扱量と生木の割合を指標として、高知近海における資源の現状を考察する。

高知県における入札取扱量は1978年に8.2 tであったが、その後減少の一途を辿り1993年には0.4 tと最低を記録した(図1)。近年の年間平均取扱量は1.9 t(2012~2016年)であり、漁獲量の記録がある明治時代と比較すると9分の1(1899~1920年の平均は17.5 t)に減少している<sup>7)</sup>。

高知近海における漁獲の特徴は、枯れが多いことである。1989年から2016年までの年間入札取扱量に占める3種合計(アカサンゴ、モモイロサンゴ、シロサンゴ)の枯れの割合は、平均86.2%であった。特に、アカサンゴの枯れは年間入札取扱量の平均66.6%を占めており、高知近海の

珊瑚漁はアカサンゴの遺骸を採取することで成り立っている(図2)。枯れを主体に漁獲するぶんには生存しているものへの影響は少ないと考えられるが、近年の高騰後に影響の増大が見られた<sup>7)</sup>。この現象をアカサンゴでみると、生木の取扱量とその割合は2006年には106.2 kg, 5.3%であったものが、2011年には497.5 kg, 25.3%と増加し、生木取扱量は約5倍に達した(図2)。この急増は、高騰により珊瑚漁の許可漁船数が急増した時期と一致する(図1)。このことから多数の漁船により操業許可海域内が綿密に探査された結果、生木の発見率が高まり、生木取扱量が急増したと考えられる。アカサンゴだけでなく、シロサンゴでも同様の傾向が見られた<sup>7)</sup>。

3種合計の入札取扱量および生木取扱量は、2012年から減少に転じた(図1, 2)。高知県では2012年1月から珊瑚漁の規制が強化されたため、規制の効果によりそれらが減少したと考えられる。しかし、入札取扱量の急増(2010~2011年)の前後(2005~2009年, 2012~2016年)で入札取扱量を比較すると、アカサンゴ、シロサンゴでは急増後は急増前に比べて多い(図3)。特に、シロサンゴでは生木の年平均取扱量が、急増前には9.0 kgであったものが、急増後に45.1 kgと増加し

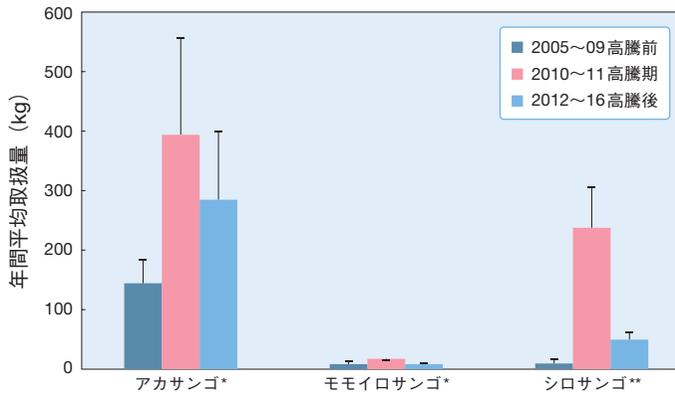


図3 宝石サンゴ高騰期前後における高知産生木の入札取扱量

\*P < 0.05, \*\*P < 0.001, one-way ANOVA

(データ提供：日本珊瑚商工協同組合)<sup>7)</sup>

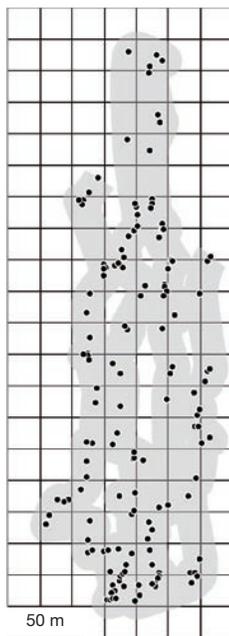


図4 鹿児島県奄美近海におけるROV(水中ロボット)によるアカサンゴの分布、ROVによる観察範囲(灰色部分)とアカサンゴの位置(黒点)<sup>12)</sup>

た。これは、規制が強化されたにもかかわらず、資源への漁獲圧が増大していると考えられる。

モモイロサンゴは、入札取扱量、生木の取扱量および割合が最も少ない種である。最盛期である

1904～1920年の漁獲量に占めるモモイロサンゴの割合は20.6%であったが<sup>9)</sup>、1989年～2016年の期間では年間入札取扱量の2.0%に過ぎない。また、その期間の生木の年平均取扱量は4.7 kgと少なく、その割合は平均1.3%と低い。これらのことからモモイロサンゴの現存量は、明治時代の最盛期に比べて明らかに減少していると考えられる。2010年ごろの操業船増加に伴う生木取扱量の増加が見られなかったことから、多数の漁船による探査にもかかわらず、現存量の少なさ故に新たな生息場所が発見されなかったと推測できる。モモイロサンゴではアカサンゴ、シロサンゴと比べて少ない資源を対象に採取が続いており、このままではその生存が危惧される。

このような現状を鑑みると、資源の保全のためには少なくとも2010年以前の漁船数に戻すべきであると考えられる。漁船数の削減では、台湾が先行して実施している。1979年から珊瑚漁船数を段階的に減らし、1983年にはその当時に存在していた150隻以外を認めず、2009年には許可数を56隻、2010年には60隻とした<sup>10)11)</sup>。日本においても漁船数の削減に早急に取り組む必要がある。また、総操業日数(漁船数×操業日数)を指標とし、その上限を定めて操業を管理する必要がある。

## 4 分布調査と持続的利用の可能性

日本近海の宝石サンゴは、水深80～300 mの海底で岩などの基盤に固着して生息している。このような場所では、生物採集にドレッジを用いると海底に引っかかる恐れがあるため、通常の方法では調査は難しい。そこで、ROVを用いる調査方法が考案された。分布密度を正確に推定するために、海底直上でROVを往復させて観察し、向きを変えるときには横方向に移動し測線をずらすようにした。これにより、海底を面として観察することができた。また、宝石サンゴの採集は必要最小限に留め、観察時に計数と大きさの計測をおこなった。

この方法を用い、鹿児島県奄美近海の水深200 mでアカサンゴの年齢構成を調査した<sup>12)</sup>。その結果、珊瑚魚がおこなわれていない海域では、年齢20～50年と推定されるものが生息しており、少数ではあるが年齢60～70年のものも分布していた。一方、その周辺では年齢30～50年のアカサンゴが漁獲されており、操業後の海域には年齢10～20年のものが残されていた。これは操業後に少なくとも10～20年の休漁期間をおくと漁獲サイズまで成長することを示している(図5)。そしてこの結果は、休漁期間を設けること、ROVによる選択的な漁法により一定の大きさのものを採取することで持続的な漁業が可能であることを示している。漁獲するものを選ぶことができない珊瑚網漁では、操業海域を複数の区画に分け、操業区と休漁区を組み合わせる輪番で操業する方法が有効であると考えられる。さらに、繁殖期を休漁にする、保護海域を設けるなどの規制を組み合わせることでより効果的な資源管理ができると考える。

## 5 エシカルコーラルの提案

前述のように中国産宝石サンゴがワシントン条約附属書Ⅲに掲載されているのにも拘わらず、小

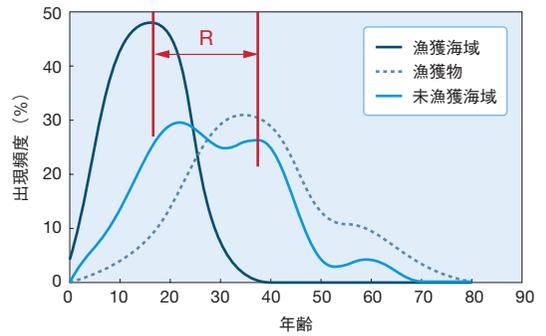


図5 鹿児島県奄美近海におけるアカサンゴ操業海域と未操業海域および漁獲物の年齢構成

漁獲されたサイズのピークは未漁獲海域のピークと一致し、そのサイズが漁獲されていないことを示している。一方、漁獲海域ではそのサイズが欠けており、若い群体が漁獲サイズまで成長するには少なくとも10～20年かかることを示している(R)<sup>12)</sup>

笠原近海における密漁事件を防ぐことができなかった。このことから、宝石サンゴの保全には流通を規制するよりも、漁獲の段階で規制する方が効果的であると考えられる。

ハワイ近海の珊瑚魚では、数学的なモデルを用いて資源を減少させずに漁獲量が最大となる量(最大持続収穫量, MSY)を推定し<sup>13)</sup>、漁獲枠が定められた<sup>14)</sup>。また、地中海では正確な年齢査定に基づき数学的なモデルが提案され、漁獲の影響や海水温の上昇による死滅の影響が評価された<sup>15)16)</sup>。そして、これらの研究成果が珊瑚魚の管理に生かされている<sup>17)</sup>。一方、日本では宝石サンゴの水産資源学的な研究は遅れており、モデルを構築するために必要な現存量, 加入量, 死亡率などのデータはほとんどなく、成長速度が知られているのみである。今後、生物学, 生態学的な知見を集積し、科学的な漁業管理計画を構築する必要がある。

現状では科学的な漁業管理が不十分な中、漁業者による新たな取り組みが始まった。2017年3月、沖縄および鹿児島におけるROVによる珊瑚魚が、マリン・エコラベル・ジャパン(MEL)の認証を得た。MELとは資源と生態系の保護に積極的に取り組んでいる漁業を認証するものであり、一定の大きさの宝石サンゴを選択的に採取する方

法が資源と周辺環境の保全を図れる漁法であると評価された<sup>18)</sup>。同年9月、西オーストラリアの真珠貝(シロチョウガイ)養殖漁業が持続可能な漁業であるとの認証をMSC(海洋管理協議会)から得た<sup>19)</sup>。これにより、水産エコラベル\*が貝柱だけでなく真珠にも表示されて流通することになるであろう。宝石サンゴも真珠も漁業である以上、持続可能性が求められるのは必須のことであり、その証として認証を得ることで消費者に受け入れられると考える。

宝石サンゴの流通において産地はさほど重要視されておらず、製品に産地が表示されている例は少ない。季刊「宝石の四季」の清水良美編集長は、入札から製品に至るまで産地を明示して流通させ、産地をブランドとすることを提案している。これは製品に付加価値を加えるだけでなく、トレーサビリティを可能とし、違法に採取されたものを排除するのに有効である。そのため、密漁など違法操業抑止の一助となる提案である。

現在の珊瑚漁の有り様を維持するのではなく、漁獲圧を減少させる手段を講じ、科学的な管理方法を確立することが必要であり、そのことで保護と漁業とが両立できると考える。宝石サンゴはその美しさ故に多くの人々を魅了してきた<sup>20)</sup>。今後はその美しさに加え、合法であることはもちろん、資源と環境に配慮して採取された「エシカルコーラル」こそが消費者に歓迎されるであろう。

#### [文献]

- 1) 海上保安庁. 海上保安レポート2015, 4-14 (2015).
- 2) 環境省版海洋生物レッドリストの公表について. 取得日2018年1月29日 <<http://www.env.go.jp/press/103813.html>> (2017).

#### 用語解説 Glossary

##### 【水産エコラベル】

環境と資源の持続的な利用に配慮して漁獲・養殖されたことが認証された水産製品に表示される。海洋管理協議会(MSC)が認証する「海のエコラベル」、日本水産資源保護協会が認証する「マリン・エコラベル・ジャパン(MEL)」などがある。

- 3) 岩崎望. 海洋と生物, **186**, 25-32 (2010).
- 4) 岩崎望, 鈴木知彦. 宝石サンゴの生物学. 珊瑚の文化誌 宝石サンゴをめぐる科学・文化・歴史(岩崎望編)3-27 (東海大学出版会, 2008).
- 5) 荻慎一郎. 近代日本における珊瑚漁と黒潮圏. 珊瑚の文化誌 宝石サンゴをめぐる科学・文化・歴史(岩崎望編)201-240 (東海大学出版会, 2008).
- 6) FAO Global Production Statistics (online query). 取得日2018年2月10日 <<http://www.fao.org/fishery/topic/16140/en>>
- 7) Iwasaki, N. *Rissho Int. J. Acad. Res. Cult. Soc.*, **1**, 225-258 (2018).
- 8) Sekida, S. Iwasaki, N. Okuda, K. *Zool. Sci.*, **33**(3), 320-336 (2016).
- 9) 荻慎一郎. 近代における高知県の珊瑚漁と地域. 珊瑚の文化誌 宝石サンゴをめぐる科学・文化・歴史(岩崎望編)241-300 (東海大学出版会, 2008).
- 10) Chen, C.-S. *Mar. Policy*, **36**, 623-629 (2012).
- 11) 張水鑑, 楊雅清, 岩崎望. 2014太平洋産宝石珊瑚国際検討会 結案報告, 189-198 (2015)
- 12) Iwasaki, N., Fujita, T., Bavestrello, G. & Cattaneo-Vietti, R. *Mar. Freshwat. Res.*, **63**(5), 468-474 (2012).
- 13) Grigg, R. W. *Mar. Fish. Rev.*, **55**(2), 50-60 (1993).
- 14) The Western Pacific Regional Fishery Management Council. 取得日2018年2月16日 <<http://www.wpcouncil.org/hawaii/PreciousCorals.htm>>
- 15) Santangelo, G., Bramanti, L. & Iannelli, M. *J. Theor. Biol.* **244**, 416-423 (2007).
- 16) Priori, C., Mastascusa, V., Erra, F., Angiolillo, M., Canese, S. *et al. Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **118**, 43-49 (2013).
- 17) General Fisheries Commission for the Mediterranean. Scientific Advisory Committee 15 Session, Inf.22.
- 18) 日本水産資源保護協会. 取得日2018年2月16日 <[http://www.fish-jfrca.jp/04/mel\\_4.html](http://www.fish-jfrca.jp/04/mel_4.html)>
- 19) Marine Stewardship Council (海洋管理協議会). 取得日2018年2月12日 <<https://www.msc.org/newsroom-ja/news/akfeoe>>
- 20) 岩崎朱実, 岩崎望編著. 珊瑚 宝石珊瑚をめぐる文化と歴史 (東海大学出版会, 2011).



#### 岩崎 望 Nozomu Iwasaki

立正大学 地球環境科学部 環境システム学科 教授

1985年, 東京大学農学系研究科修了, 農学博士。高知大学海洋生物教育研究センター准教授を経て, 2011年から現職。2004年, 宝石サンゴの科学と文化に関する研究組織を結成。2016年, ドキュメンタリー「宝石サンゴ 科学調査の現場から」を制作 (DVD, 東京シネマ新社)。専門分野は, 海洋生物学。第43回科学技術映像祭内閣総理大臣賞, 第28回寺田寅彦記念賞を受賞。主な著書に, 珊瑚の文化誌 宝石サンゴをめぐる科学・文化・歴史(編著, 東海大学出版会, 2008), 珊瑚 宝石珊瑚をめぐる文化と歴史(共編著, 東海大学出版会, 2011)。

# 1 宝石サンゴの組織構造と生殖細胞の発達

関田 諭子 *Satoko Sekida*

高知大学 総合科学系黒潮圏科学部門 准教授

奥田 一雄 *Kazuo Okuda*

高知大学 総合科学系黒潮圏科学部門 教授

足摺岬沖のアカサンゴは雌雄異体である。春期に生殖巣を形成し、初夏に放卵放精する。生殖巣は管状個員の隔膜から突出し、その内部で卵細胞または精子嚢ができる。卵細胞と精子嚢は薄い間充ゲルの袋で包まれ、そのまわりを胃層が被う。卵細胞は卵黄物質を蓄積するのに対し、精子嚢では細胞分裂した多数の精子細胞が精子へ分化する。

## 1 サンゴの二つのなかま

みなさんは「サンゴ」と聞いたら、どのようなサンゴを思い浮かべるでしょうか？ サンゴ礁をつくるのは造礁サンゴのなかまでである。造礁サンゴは光合成をするので、太陽光が届く比較的浅い海にすんでいる。それに対して宝石サンゴは光合成をせず、水深およそ100 m付近の海底、またはそれよりももっと深いところにすむ。

造礁サンゴと宝石サンゴはともに刺胞動物門の花虫綱に属する。どちらも花の形をした多数のポリプ（個虫）からからだができている。だから、

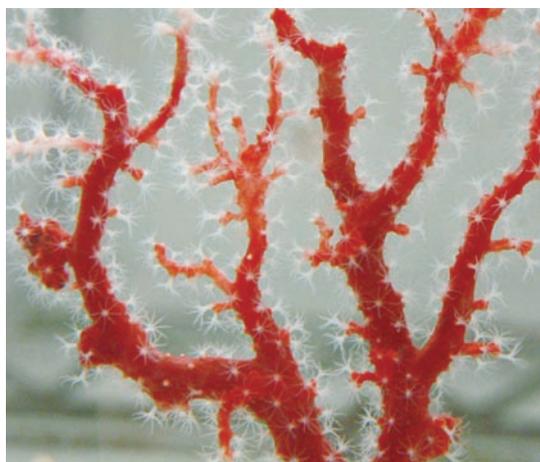


図1 水槽で飼育しているアカサンゴの群体

### 【関連する領域】

**組織**：大学（理学系、水産学系）、農林水産省、環境省、地方自治体  
**業界**：漁協、宝石サンゴ加工販売  
**学科**：生物  
**学問**：生物学、水産学、動物学

**情報源**：宝石サンゴ その持続的利用を目指して〈<http://es.ris.ac.jp/~iwasaki/sango/index.html>〉、八放サンゴの生殖についてのレビュー 〈[http://www.ucs.louisiana.edu/~scf4101/Bambooweb/repro\\_AS.html](http://www.ucs.louisiana.edu/~scf4101/Bambooweb/repro_AS.html)〉、日本サンゴ礁学会 〈<http://www.jcrs.jp>〉、高知サンゴ工房 〈<http://www.kochi-sango.com/index.html>〉

からだ全体は個体ではなく、群体なのである。また、造礁サンゴも宝石サンゴもからだを支える硬い骨格をもつ。その骨格の表面を薄く被っているのが、まさしくサンゴの生きている部分、すなわち、個虫を含んでいる群体の組織である。

宝石サンゴは深い海にすんでいるので、どこにどれだけいて、また、どのように成長していつどのように殖えるのかなどの情報を得るのが容易ではない。本稿では、本邦に産する高価な宝石サンゴの一つとして足摺岬沖で採集したアカサンゴを取り上げ、そのからだの基本的な構造を最初に述べる。アカサンゴは有性生殖をおこなうために卵と精子という生殖細胞をつくる。ここでは、生殖細胞をつくる組織を生殖巣とよぶ。また、卵をつくる雌性生殖巣を卵細胞、精子をつくる雄性生殖巣を精子嚢とよぶことにする。アカサンゴのからだの構造を基本に、卵細胞と精子嚢がどのように発達するのかについて概説する。

## 2 二つのタイプの個虫

今回、足摺沖で採集されたアカサンゴの多くは高さ10～15 cmの樹木状の形をしていた。枝分

かれは手の平を広げたように一平面上でおこる。海底から採集した生きたアカサンゴを水槽で数日間静かに飼育したところ、からだの表面から多数の白い花が美しく咲いたようになった(図1)。これらの花一つひとつが通常個員とよぶ個虫の一部である。個虫は基本的に壺状ないしは巾着状の構造をなす。花の中心に口があり、その口のまわりから8本伸びる細い花びらが通常個員の触手である。触手が八つあるので、宝石サンゴは八放サンゴのなかまに分類される。外部環境の変動などによって触手が個虫内部へひっこむと、そのぶん個虫が膨らんでからだの表面から隆起する。そのため、触手が見えなくても、隆起している部位に通常個員が存在することはすぐにわかる。

アカサンゴには、もう一つ別のタイプの個虫、管状個員がある。管状個員は通常個員よりも小さく、また、触手をもたず、からだの表面に口が開いているだけで隆起もしない。そのため、管状個員を肉眼で見つけるのは難しい。

通常個員と管状個員は、群体組織の骨軸側に巡らされた胃水管を通して互いに連結している(図2)。個虫内部は胃腔とよび、8枚の隔膜で縦に仕切られる。通常個員の触手は水中に浮遊する有機物などのえさを捕捉するはたらきをもつ。捉えた

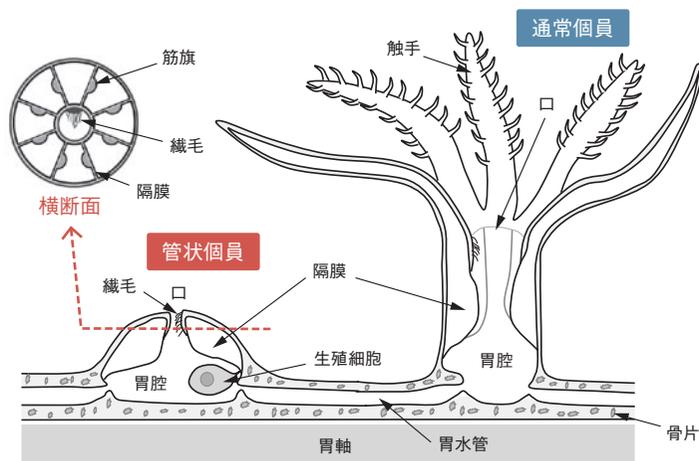


図2 アカサンゴの縦断面の模式図

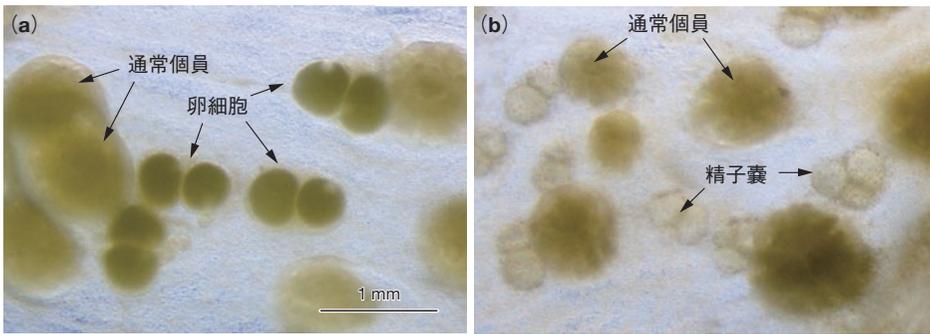


図3 アカサンゴの生殖巣：卵細胞(a)と精子囊(b)

えさは胃腔で消化される。一方、管状個員は口のすぐ内側（口道）の一側面に、とくに顕著に発達した繊毛組織（管溝）をもつ。繊毛運動は水流を発生させ、それにより群体組織内に海水が循環する。管状個員の口道を含む平面をそぎ切りにした横断面では、放射状に配列する8枚のそれぞれの隔膜上に小さな隆起があった。これは筋肉組織で筋旗とよぶ。アカサンゴの管状個員の筋旗の配列は、八放サンゴの通常個員でいままでに知られている筋旗の配列と逆であった。

### 3 生殖巣と雌性性

宝石サンゴの生殖に関する研究をおこなった先駆者の一人に日本の研究者がいる。当時農商務技師であった岸上謙吉は明治38年に「さんごノ研究」という論文を発表した<sup>1)</sup>。その論文で、アカサンゴを含む本邦産の宝石サンゴは通常個員ではなく管状個員に生殖細胞ができることを図（顕微鏡で観察したスケッチ）で示し、さらに雌雄の生殖細胞は別々の群体にできること（雌雄異体）や、春期の繁殖を推察していることなどの重要な事実を明らかにした。私達が最近発表した研究<sup>2)</sup>は基本的にこの論文の内容を追認しており、その意味でも、今から百年以上前におこなわれた岸上謙吉の研究の正確さと卓見に対し、大いに敬意を表す

るものである。

採集してきたアカサンゴをそのまま観察しただけでは生殖巣を作っているか否かを判定することは困難であった。そのため、アカサンゴをキレート溶液に浸し、骨軸と骨片を溶かす脱灰という処理をした。数日間で骨軸が細くなり、骨軸とそれを被っていた群体組織が分離した。ピンセットで薄皮を剥ぐように群体組織を骨軸から外した。

そのような群体組織は実体顕微鏡下で半透明の膜として観察された。生殖巣の有無は一目瞭然で判定できた。生殖巣があれば、卵黄物質の存在のせいで乳白色を呈した大きな卵細胞 [図3(a)] と、半透明で淡い灰色の精子囊 [図3(b)] とが区別された。卵細胞は単独か、2~3個の集団をなした。精子囊は単独よりも2~5個の集団で形成される場合が多かった。卵細胞も精子囊も成熟が進むにつれ直径が増加した。また、生殖巣の直径の平均値で比較すると、卵細胞は精子囊よりも大きかった。卵細胞をつくるか精子囊をつくるかは群体ごとに異なっていたことから、アカサンゴの雌雄性は雌雄異体であると考えた。ただし、生殖巣をつくっていない未成熟群体の性別は判断できなかった。

### 4 生殖巣ができる時期と繁殖様式

表1は2012年の2月から12月までの間に足摺

岬沖で採集したアカサンゴの成熟状況である<sup>2)</sup>。雌性と雄性はそれぞれ卵細胞と精子嚢を形成していた群体、未成熟は生殖巣をつくっていなかった群体を示す。4月と5月に比較的多くの成熟群体が出現したが、7月以降には生殖巣をもつ群体が急減した。その原因として、アカサンゴの繁殖様式が放卵放精タイプであることが考えられる<sup>2)3)</sup>。地中海にすむベニサンゴは、体内受精した後、その受精卵を雌性群体の中でプラヌラ幼生になるまで育てる。ベニサンゴの繁殖はプラヌラ幼生の放出によってなされる。しかし、本邦に産するアカサンゴでは、いままでにプラヌラ幼生は確認されていない。海底にいるアカサンゴはおそらくは卵と精子を一斉に体外へ放出し、海水中で受精がなされているのだろう。

## 5 生殖巣の構造

脱灰した群体組織を樹脂に包埋して切片を作製

し、光学顕微鏡と電子顕微鏡で観察した。光学顕微鏡では、卵細胞[図4(a)]と精子嚢[図4(b)]は明らかに管状個員の胃腔内に形成されていることがわかる。卵細胞は核小体を含む大きな核(透明に見える)を一つもっている。精子嚢は全体が小顆粒で満たされており、成熟が進むと中心部が裂けて一部が中空となった。

宝石サンゴは基本的に二つの細胞組織からなる。皮層(外胚葉)と胃層(内胚葉)という二つの細胞組織の間に間充ゲルという無細胞の基質がはさまっている。個虫の胃腔と隔膜は胃層で被われている。一方、個虫の口から外側の部分(通常個員では触手の外側表面も)は皮層となる。

発達初期の卵細胞と精子嚢は管状個員の隔膜の縁に、まるで枝にイチジクの実がなっているように、短く細い柄で結合して胃腔内へ突出した(図2)。たとえば、このイチジクの実の中身が生殖細胞になっていくのである。

電子顕微鏡で観察すると、隔膜の間充ゲルが細い柄と連続しており、その柄の先端が風船のよう

表1 足摺沖アカサンゴにおける生殖巣形成の月別頻度

成熟群体の性別と未成熟群体	採集した月											
	2月	3月	4月	5月	6月	7月	8月	9月	10月	11月	12月	
雌性	0	1	3	6	0	0	1	1	0	0	0	
雄性	1	1	4	7	2	0	0	0	0	0	0	
未成熟	6	6	5	2	0	1	10	6	3	5	2	

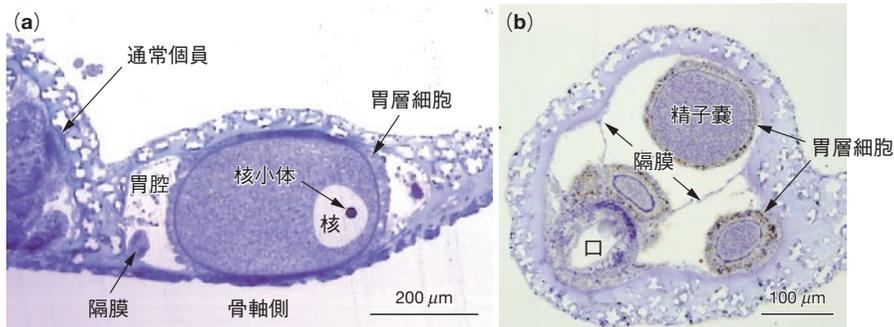


図4 生殖巣の切片：管状個員内の卵細胞の縦断面(a)と精子嚢の横断面(b)

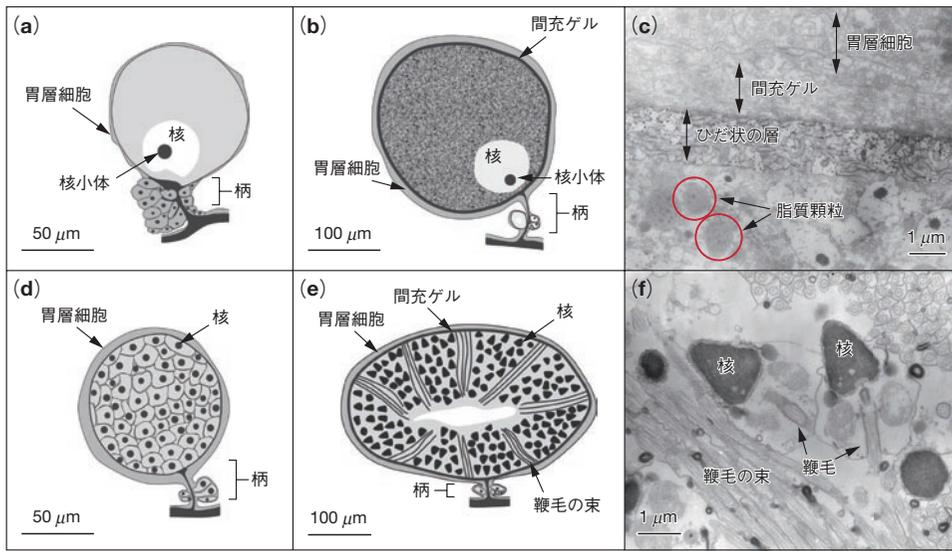


図5 卵細胞(a)~(c)と精子嚢(d)~(f)の発達

に膨らみ、袋状となった。膨らんだ袋の部分は厚さの薄い間充ゲルである。この袋の中で生殖細胞が発達する。雌性生殖巣では、間充ゲルの袋は発達中の卵細胞全体を包んだ〔図5(a)〕。雄性生殖巣では、分裂途上の精子細胞集団の全体がそのような間充ゲルの袋に包まれた〔図5(d)〕。両性ともに胃層細胞組織はその袋の外側全体を被った。胃層は、管状個員の内部表面から隔膜表面、生殖巣の細い柄の表面を経由し、そのまま連続して間充ゲルの袋の外側表面全体を被った。

このように卵細胞と精子嚢が、胃腔に突出し、胃層で被われた間充ゲルの薄い袋の中で発達するという生殖巣のできかたは、アカサンゴを含む八放サンゴのなかまに共通している。しかし、これは造礁サンゴやイソギンチャクを含む六放サンゴろっぽうのなかまの生殖巣のできかたとは違っている。六放サンゴのなかまでは、胃層中の胚細胞とよぶ特定の細胞が、胃層から隔膜の間充ゲルの内部へ移動して入り込む。胚細胞は卵と精子の起源となる始原生殖細胞である。隔膜の間充ゲルの中に移動した胚細胞は、その間充ゲルの内部に留まったまま、そこで卵と精子をつくる。このような生殖巣

のできかたはクラゲのなかまの一部でもみられる。

アカサンゴの生殖巣は決して隔膜の間充ゲルの内部にできない。しかし、卵と精子の生殖細胞は明らかに間充ゲルの袋の中で発達する。その袋の中身の起源は胚細胞であるはずである。そうであるなら、アカサンゴの胚細胞はいつどこからどのように間充ゲルの袋の中へ入ったのだろうか。

## 6 生殖巣の発達と生殖細胞の形成

生殖巣の発達の過程は雌雄によってまったく異なっていた。

一つの間充ゲルの袋の中に一つの卵細胞が発達した。発達初期の卵細胞（直径100～150 μm）の細胞質内には少量の脂質顆粒しか含まなかったのに〔図5(a)〕、大きくなった卵細胞（直径400 μm以上）は種々の脂質顆粒（卵黄物質）を大量に蓄積した〔図5(b)〕。卵黄物質は間充ゲルの袋の外側を被う胃層細胞組織から供給されると考えられる。間充ゲルの袋は膨潤して厚くなり、その内側表面に接する卵細胞の細胞膜がひだ状になった

[図5(c)]。これは細胞膜の表面積を顕著に増加させ、間充ゲル層を介して供給されてくる栄養物質を活発に細胞内へ取り込むためであると考えられる。このように卵細胞の拡大と卵黄形成が雌性生殖巣の発達の特徴である。

一方、精子嚢は一つの間充ゲルの袋の中に多数の細胞を含む。初期の精子嚢(直径100~150  $\mu\text{m}$ )では、精母細胞が細胞分裂を繰り返し、数百を超える多数の精子細胞をつくった[図5(d)]。細胞の数が増加するにつれ、細胞の大きさは小さくなった。精子嚢が大きくなると(直径約350  $\mu\text{m}$ )、精子細胞は1本の鞭毛を形成した。鞭毛は数本が束になって精子嚢の中心方向へ伸長した[図5(e)]。精子嚢を包む間充ゲルの袋の厚さは薄いままで、間充ゲルを介して胃層細胞組織から精子嚢の各細胞へ栄養物質が活発に供給されているようには観察されなかった。精子嚢の直径が400  $\mu\text{m}$ 以上となり、実体顕微鏡で全体が黒っぽく観察されるとき、精子細胞は精子(遊泳前)へ分化し、細胞の形が顕著に変化した[図5(f)]。精子の頭部に円錐形の核があり、頭部と鞭毛との間に襟巻きのような膨らみがあり、そこにミトコンドリアと脂質粒が整然と並んでいた。精子嚢の発達の特徴は、細胞分裂による細胞数の増大と精子形成である。

## 7 おわりに

足摺岬沖のアカサンゴは、おもに春期に生殖巣をつくるという季節性をもっている。雌雄が異なる群体であることから、両性が同じ季節に同調して生殖巣を発達させることは有性生殖にとって重要である。完全に成熟した卵と精子の両方が同時に体外へ放出されて効率よく受精が起こることで、数多くの子孫を残すことができる。どのような要因が春期に生殖巣を形成させるのだろうか。水温、日長、それとも上から舞い降りてくるえさの量ののだろうか。また、何が放卵放精のタイミングを

合わせるのだろうか。月周期、それとも性フェロモンなのだろうか。これらの要因を明らかにすることは今後の課題となる。

アカサンゴを含む宝石サンゴでは、細胞・組織の微細構造に関する研究が極めて少ない。生殖巣の発達過程を電子顕微鏡で観察したのは足摺岬沖のアカサンゴが初めてであった<sup>2)</sup>。アカサンゴの生殖細胞の起源となる胚細胞をつきとめることは、栄養成長から生殖成長への転換機構を明らかにする上で重要である。また、アカサンゴの卵細胞や精子嚢へ異なる栄養を供給するシステムを明らかにすることも重要である。

海底から注意深く採集したアカサンゴを実験室や水族館などの水槽で長期間にわたって飼育し、種々の環境条件を整え、群体の成長だけではなく、生殖細胞の形成をコントロールできるようになれば、アカサンゴの多くの謎が解明できるのではないかと考えている。

### [文献]

- 1) 岸上謙吉. 水産調査報告**14**, 1-31 (1904).
- 2) Sekida, S., Iwasaki, N. & Okuda, K. *Zoological Science* **33**, 320-336 (2016).
- 3) Nonaka, M., Nakamura, M. & Muzik, K. *Pacific Science* **69**, 15-46 (2015).



### 関田 諭子 Satoko Sekida

高知大学 総合科学系黒潮圏科学部門 准教授

1999年、高知大学大学院理学研究科生物学専攻修士課程修了。1999年、高知大学理学部助手。2005年、博士(理学)。2004年、高知大学大学院黒潮圏海洋科学研究科助手。2008年、高知大学教育研究部総

合科学系黒潮圏科学部門助教を経て2010年から現職。専門分野は、藻類の細胞生物学。



### 奥田 一雄 Kazuo Okuda

高知大学 総合科学系黒潮圏科学部門 教授

1980年、北海道大学大学院理学研究科植物学専攻修士課程修了。1982年、高知大学理学部助手。1985年、理学博士。1997年、同理学部教授。2004年、高知大学大学院黒潮圏海洋科学研究科教授を経て2008

年から現職。専門分野は、植物形態学、細胞生理学。



## 2 宝石サンゴの遺伝子研究 ——ミトコンドリアゲノム解析と研究動向

宇田 幸司 *Kouji Uda*

高知大学 理工学部 講師

鈴木 知彦 *Tomohiko Suzuki*

高知大学 理工学部 教授

井口 亮 *Akira Iguchi*

産業技術総合研究所 地質調査総合センター  
地質情報研究部門 主任研究員

近年のミトコンドリアゲノム解析によって、これまで混乱していた宝石サンゴ類の系統関係が明らかになった。また、ミトコンドリアゲノムや核ゲノムの塩基配列を用いることで、宝石サンゴの遺伝的多様性の解析も進んでいる。

### 1 はじめに

宝石サンゴとして広く利用されているものは、主にアカサンゴ、シロサンゴ、モモイロサンゴ、ベニサンゴの4種類であり、これらは刺胞動物門花虫綱八放サンゴ亜綱ウミトサカ目サンゴ科に分類される。宝石サンゴが属するサンゴ科 (Coralliidae) には、長い間 *Corallium* 属のみが含まれていたが、2003年に骨軸の形態の違い等に基づき *Paracorallium* 属が創設され、サンゴ科は二つの属に分割された<sup>1)</sup>。宝石サンゴでは、アカサンゴのみが *Corallium* 属から新しい *Paracorallium* 属に移されたが、残りの三種は *Corallium* 属に残された。しかし、高知県をはじめ日本産のアカサンゴには

アカサンゴ



シロサンゴ



モモイロサンゴ



ベニサンゴ



宝石サンゴに使われる代表的な4種のサンゴ

(写真：岩崎 望)

#### 【関連する領域】

組織：大学 (理学系、水産学系)、環境省、水産庁、地方自治体  
業界：漁業

学科：生物  
学問：生物学、動物学、バイオテクノロジー、海洋学  
情報源：DDBJ (日本DNAデータバンク, DNA Data Bank of Japan)

*Paracorallium* 属の特徴とされる骨軸の形質が確認されないことから、この分類については議論の余地が残っていた。サンゴ科の分類は群体、ポリプ、骨軸、骨片の形質に基づきおこなわれるが、種を決定づける分類形質が少ない一方で、種内変異が大きく、その分類は容易ではない。そのため、サンゴ科の各種における分類形質の精査や、遺伝子情報を加味した分類体系の再検討が求められていた。本稿では、宝石サンゴ類においておこなわれているミトコンドリアDNAを用いた分類体系の再検討と、ミトコンドリアDNAおよび核ゲノムを用いた遺伝的多様性調査に関する研究を紹介する。

## 2 ミトコンドリアDNAによる 宝石サンゴの分子系統解析

動物の分子系統解析において、ミトコンドリアDNAは、母系遺伝すること、相同組換えがほとんど起こらないこと、核ゲノムに比べて進化速度が10倍以上速いことから、特に近縁種の比較や種内

変異の検討によく用いられる<sup>2)</sup>。宝石サンゴの属する八放サンゴ亜綱の生物種においても、ミトコンドリアDNAの一部配列を用いた分子系統解析が広くおこなわれ、分類群の再検討にも寄与している<sup>3)4)</sup>。しかし、これまでの研究から、八放サンゴのミトコンドリアDNAの進化速度は、他の動物のミトコンドリアDNAに比べて10~100倍程度遅いことが示されている<sup>5)~7)</sup>。この進化速度の低下は、八放サンゴのミトコンドリアDNAにのみ特異的に存在するDNA mismatches修復遺伝子 (*mtMutS*) の働きによると考えられている<sup>5)</sup>。そのため、ミトコンドリアDNAの一部配列のみを用いた解析では、DNAの変異個所が少ないため、近縁種である宝石サンゴの分子系統解析は困難であった。そこで、筆者らは日本近海で採集されたアカサンゴ、モモイロサンゴ、シロサンゴと地中海で採集されたベニサンゴについて、全ミトコンドリアDNA配列を決定し、その比較をおこなった<sup>8)9)</sup>。宝石サンゴのミトコンドリアDNAは約18,900塩基であり、他の八放サンゴのミトコンドリアDNAと同様の17種類の遺伝子を有していた(図1)。宝石サン

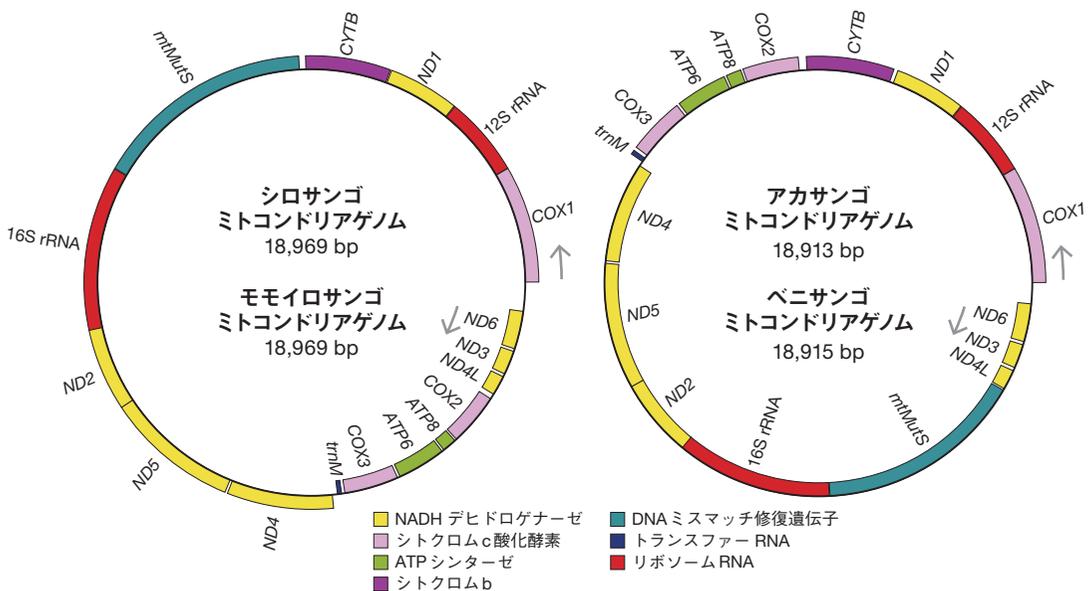


図1 宝石サンゴのミトコンドリアDNAの遺伝子配置

OrganelleGenomeDRAW<sup>24)</sup>を用いて作製した。矢印は遺伝子の転写方向を示す。

表1 宝石ミトコンドリアDNAの塩基配列の置換数と一致率

塩基配列の一致率 塩基配列の置換数	アカサンゴ	ベニサンゴ	モモイロサンゴ	シロサンゴ
アカサンゴ		99.5%	96.3%	96.3%
ベニサンゴ	102		96.2%	96.2%
モモイロサンゴ	703	726		99.9%
シロサンゴ	703	726	10	

ゴ間のミトコンドリアDNAの塩基配列を比較すると、シロサンゴとモモイロサンゴの間には全塩基配列中に僅か10塩基の差異しか認められなかった(表1)。また、複数のアカサンゴ個体のミトコンドリアDNAを比較したところ、その種内変異が最大9塩基であったことから、同じ *Corallium* 属とされていたシロサンゴとモモイロサンゴの高い近縁性が示された。一方で、同じ *Corallium* 属のベニサンゴは、同属のシロサンゴやモモイロサンゴ(726塩基の違い)よりも *Paracorallium* 属のアカサンゴ(102塩基の違い)との近縁性が認められた(表1)。さらに、4種の宝石サンゴのミトコンドリアDNAの遺伝子の並び方(遺伝子配置)を比較したところ、シロサンゴとモモイロサンゴに共通する遺伝子配置と、アカサンゴとベニサンゴに共通する遺伝子配置の二種類のパターンが確認された(図1)。八放サンゴのミトコンドリアDNAでは、その進化速度が遅いにもかかわらず、遺伝子配置が変化する遺伝子配置変動が他の動物に比べて頻繁に起こっていることが知られている<sup>10)11)</sup>。しかし、これまでの八放サンゴの遺伝子配置変動は亜目レベルで生じており、宝石サンゴのように同科内に複数の遺伝子配置が存在する例は他に知られていない<sup>11)</sup>。これらのことは、アカサンゴおよびベニサンゴと、シロサンゴおよびモモイロサンゴの各グループの間には大きな隔たりがあること、現在の *Corallium* 属と *Paracorallium* 属の分類には再考の余地があることを示唆した。また、筆者らを含むいくつかの研究グループが、ミトコンドリアDNAの複数の遺伝子を使った分子系統解析によって、サンゴ科は三

つの系統に分類可能ではないかと推測した<sup>8)12)13)</sup>。しかしこれらの研究では、サンプル数が少ないこと、形態情報との関連性が不足していることからサンゴ科の属の再定義には至っていなかった。

そうしたなか、2015年にTuら<sup>14)</sup>はサンゴ科全体を網羅する110個体をサンプルとし、ミトコンドリアDNAの八つの遺伝子と、核ゲノムの1領域を用いた大規模な分子系統解析と、サンゴ科27種の標本の形態学的特徴の再検討をおこなった。そして、分子系統樹上に現れた三つのグループ(図2のIA, IBおよびII)が、Gray<sup>15)</sup>によって提案されていたサンゴ科の三つの属(*Corallium*, *Hemicorallium*, *Pleurocorallium*)とよく対応することを見だし、新たに各属の分類学的形質の再定義をおこなった。この定義に基づき、サンゴ科の42種のうち、*Corallium* 属に7種が、*Hemicorallium* 属に18種が、*Pleurocorallium* 属に17種が分類された<sup>14)16)</sup>。宝石サンゴでは、アカサンゴがベニサンゴと同属の *Corallium* 属に戻され、シロサンゴとモモイロサンゴが *Pleurocorallium* 属に移された。また、Tuら<sup>14)</sup>の分子系統解析では、シロサンゴ8個体とモモイロサンゴ3個体をサンプルとしたが、それぞれの種は単系統にならず両種の個体が混在するグループを形成したことから、この2種の分類については、さらなる検討が必要であると考えられた。

### 3 アカサンゴのミトコンドリアDNAの多様性

宝石サンゴの中でアカサンゴは水産資源として

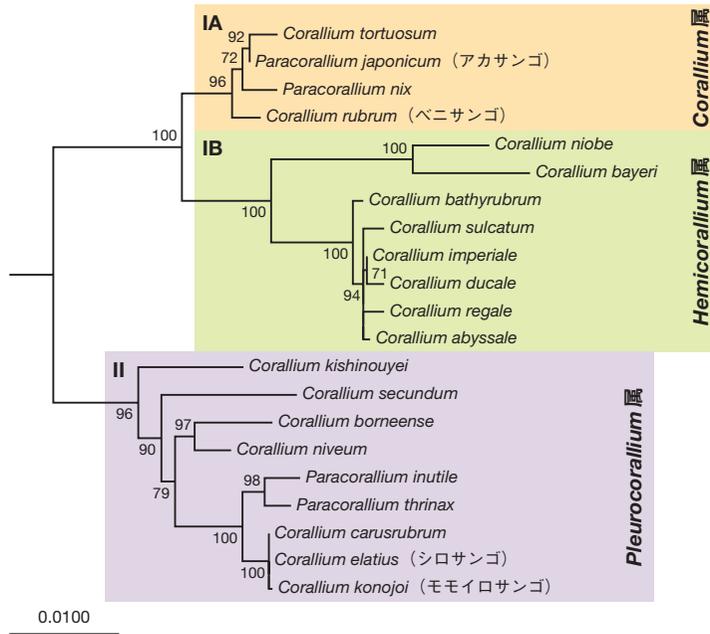


図2 ミトコンドリアDNAの8遺伝子(約3,600塩基)によるサンゴ科の分子系統樹

Tuら<sup>14)</sup>が用いた110サンプルのうち、種名の特定された22種の配列のみを用い、最尤法で分子系統樹を作製した。系統樹上の種名はBayer and Cairnsによる分類<sup>1)</sup>に従った。IA、IB、IIは系統樹上の三つのグループを示し、それぞれが、*Corallium*属、*Hemicorallium*属、*Pleurocorallium*属として再定義された。分岐点の数値はブートストラップ値を示す。

特に価値が高い。そのため、アカサンゴを持続的に利用するための戦略を考えるうえで、種としての遺伝的多様性が担保されているかどうかの調査は重大な関心事となる。多様性を検出するためのDNAマーカーとしては、核ゲノムよりも進化速度の高いミトコンドリアゲノムが一般的には使われてきた。しかし、アカサンゴを含む八放サンゴのミトコンドリアゲノムは、特異的にミスマッチ修復遺伝子を持つことから、進化速度が核ゲノムよりも遅く、短い領域のミトコンドリアDNAの比較では多様性を検出するに至らない。また、多様性の研究を開始した2008年当時は、アカサンゴの核DNAに関する情報もまったく得られていなかったため、筆者らは、全ミトコンドリアゲノムのなるべく広範な領域をシーケンスすることで、種の多様性を検出することにした。

室戸岬沖、足摺岬沖、鹿児島沖、奄美大島周辺、沖縄周辺、石垣島周辺の水深115～130メートル

から採集された合計47個体のアカサンゴサンプルから、それぞれDNAを抽出し、12S rRNA、16S rRNA、*mtMutS*、*mtMutS-ND4L*、*ND6*、*ND6-COX1*の6領域(図1を参照)をPCR増幅し、ダイレクトシーケンス法で計7,200塩基の配列を決定した。これはミトコンドリアゲノムの38%の領域に相当する。

鹿児島沖で採集されたアカサンゴの配列をレファレンスとして(タイプA)、表2に47個体間のミトコンドリア配列の相違個所を示した。少なくとも1塩基が異なる配列を区別すると、アカサンゴのミトコンドリアDNAは11タイプ(A-K)に分けられた。最も優占しているのはAタイプであり、全体の57%を占めるとともに室戸沖から石垣島周辺まで幅広い海域に分布していた。二番目にはBタイプが多く(13%)、足摺岬沖から沖縄周辺に分布する。次いでDタイプ(8.5%)が続く、足摺岬沖から石垣島周辺に広く分布していた。

表2 アカサンゴのミトコンドリアDNA配列の種内変異

増幅遺伝子領域	全塩基中の位置	長さ (bp)	位置 (bp)	ミトコンドリアDNAタイプ											
				A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	
12S rRNA	1985-86	1096	395-396	AA	AA	AA	AA	AA	AA	欠損	AA	AA	AA	AA	AA
	2028		438	C	C	C	C	C	C	C	C	欠損	C	C	C
	2407		817	T	T	T	A	T	T	T	T	T	T	T	T
	2575		985	C	C	C	C	C	C	C	C	C	T	C	C
16S rRNA	14080	2249	263	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	T
	13983		360	A	A	A	欠損	A	A	A	A	A	A	A	A
	12763-65		1578-1580	AAC	AAC	AAC	GTT	AAC							
	12321		2022	C	C	C	C	C	A	C	C	C	C	C	C
mtMutS	15882	2991	1452	GAT (Asp)	GAC (Asp)	GAT (Asp)									
	15635		1699	ACC (Thr)	ACC (Thr)	ACC (Thr)	ACC (Thr)	ACC (Thr)	ACC (Thr)	ACC (Thr)	ACC (Thr)	ACC (Thr)	ACC (Thr)	GCC (Ala)	ACC (Thr)
	15310		2024	GAT (Asp)	GAT (Asp)	GAT (Asp)	GGT (Gly)	GAT (Asp)							
mtMutS-ND4L	17337	14	4	T	T	T	T	T	T	C	T	T	T	T	
ND6	18483	555	141	GGA (Gly)	GGA (Gly)	GGA (Gly)	GGA (Gly)	GGG (Gly)	GGA (Gly)	GGG (Gly)	GGA (Gly)	GGA (Gly)	GGA (Gly)	GGA (Gly)	
ND6-COX1	18685	290	62	A	A	A	A	G	A	G	A	A	A	A	
	18724		101	A	A	欠損	A	A	A	A	A	A	A	A	
	18729		106	T	T	T	T	T	C	T	T	T	T	T	

優占するタイプAと異なる部分を赤字で記した。

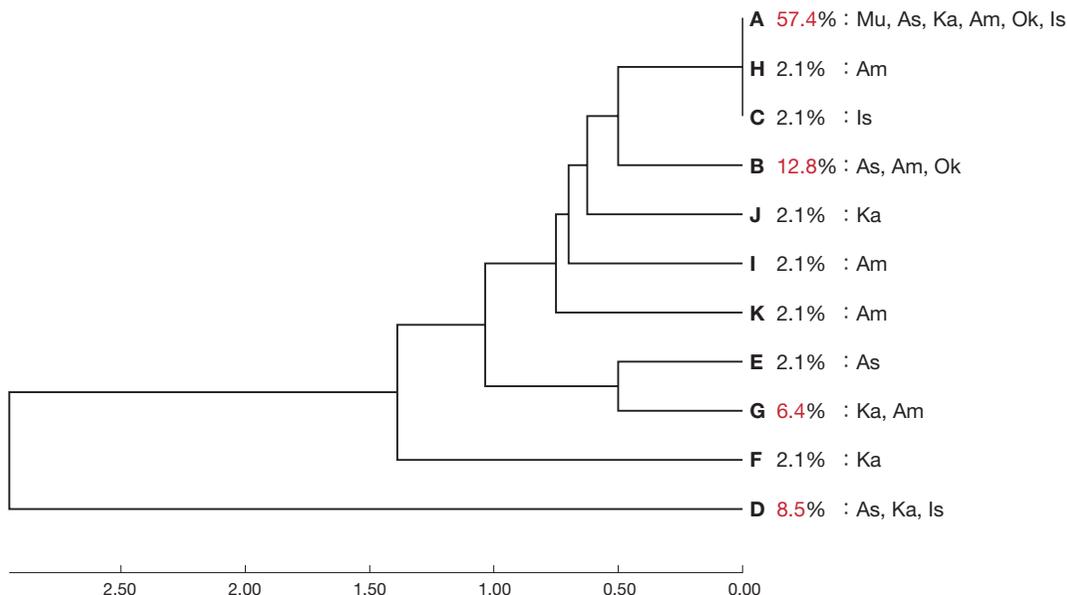


図3 アカサンゴのミトコンドリアDNAの多様性

表2の変異部分に基づき、UPG法でタイプ間の遺伝的距離を見積もった。タイプ別の占有割合(%)、およびサンプルの採集地点 (Mu : 室戸岬沖, As : 足摺岬沖, Ka : 鹿児島沖, Am : 奄美大島周辺, Ok : 沖縄周辺, Is : 石垣島周辺) も併記してある。

図3では、タイプ間の相対的な遺伝的距離を unweighted pair group (UPG) 法で推定しているが、優占するAタイプと最も距離があるのはDタイプであることがわかる。今回の研究は予備的なものであるが、アカサンゴのミトコンドリアDNAの進化速度が遅いこと、Aタイプの優占率は60%弱であること、および検出された変異タイプが局所的な場所に偏在することなく広い海域に分布していることから判断すると、アカサンゴの遺伝的多様性はある程度担保されていると思われる。

最近筆者らは、核遺伝子の一つであるアルギニンキナーゼ遺伝子の配列をアカサンゴとベニサンゴ間で比較し、両者のアミノ酸配列は同一であるものの塩基間の相違は1.28%あることを示した<sup>17)</sup>。これは、両者のミトコンドリアゲノムの相違(0.54%)の2倍以上にあたり、より精度の高い多様性の検出には核ゲノムを使用することが有効であることを示している。

#### 4 次世代シーケンサーを用いた 宝石サンゴの遺伝子研究の可能性

近年、次世代シーケンサー (Next Generation Sequencer: NGS) を活用した遺伝子解析が、さまざまな分類群において定番となりつつある。特に、Illumina社のNGSであるMiSeqやHiSeqは、大量の塩基配列データが比較的容易に取得できるため、近年普及が進んでいる。そのため、宝石サンゴにおいても、NGSを活用して遺伝子配列の種間・種内変異情報を取得し、多角的な研究がおこなわれることが期待される。種内変異に着目して各集団の遺伝的多様性や集団間の遺伝的交流関係を把握する分子集団遺伝学的解析においては、ミトコンドリアDNAを用いた解析が主流であるが、変異に乏しい場合は、マイクロサテライトマーカーによる解析が有効である。マイクロサテライトマーカーの開発は手間とコストがかかる

のが難点であったが、NGSを用いてゲノム配列またはトランスクリプトーム情報を大量に取得し、PAL\_FINDERなどを用いたマイクロサテライト領域の抽出によるマーカー開発の効率化が進んでおり<sup>18)</sup>、宝石サンゴにおいても今後適用されることが期待される。また、NGSを用いてゲノム上の制限酵素認識サイト周辺の一塩基多型情報 (Single Nucleotide Polymorphisms: SNPs) を網羅的に取得可能なrestriction site-associated DNA sequencing (RAD-seq)<sup>19)</sup>や、マイクロサテライト領域周辺のSNPs情報取得に有効な multiplexed inter simple sequence repeat (ISSR) genotyping by sequencing (MIG-seq) によるアプローチ<sup>20)</sup>も、今後の宝石サンゴの集団解析の実施には有効である。RAD-seqもMIG-seqも、ゲノム情報がない非モデル生物に適用することができ、特に後者はPCRを介した手法であるため、DNA濃度が低い場合でも適用することができる。RAD-seqに関しては、雑種形成や祖先多型の影響で種間変異の検出が難しい場合にも有効であることが知られている<sup>21)</sup>。宝石サンゴの種間レベルでの解析においても、SNPsベースのアプローチを適用することで、これまでミトコンドリアDNAや核DNAの塩基配列ベースでの解析では把握できなかった、より詳細な種間関係の解明 (例としてシロサンゴとモモイロサンゴなど) が期待される。種間変異に関しては、海水サンプルから生物の在・不在情報を網羅的に検出できる、NGSを用いた環境DNA解析<sup>22)</sup>も、今後の宝石サンゴ研究への適用が望まれる。環境DNA解析に関しては、宝石サンゴではEverett and Park<sup>23)</sup>によって既に報告がある。彼らの研究では、宝石サンゴのミトコンドリアの *mtMutS* 遺伝子を対象にプライマーを設計して、海水サンプルからのNGSによる宝石サンゴの配列取得をおこない、また、目視での在・不在情報も合わせて検討を進めた結果、環境DNA解析による宝石サンゴの在・不在情報の取得に成功している。環境DNA解析はその感度の高さから、コンタミ

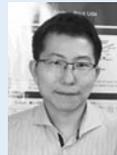
ネーションの問題に注意を要するが、調査が難しい深海域での宝石サンゴのモニタリングにおいて、今後重要なツールになることが期待されている。

## 5 おわりに

以上のように、宝石サンゴにおいて、ミトコンドリアDNAを用いた系統解析、遺伝的多様性解析、環境DNA解析がおこなわれている。しかし、他の動物に比べて、宝石サンゴのミトコンドリアDNAには個体間の変異が乏しいため、遺伝的多様性調査には限界があった。今後は、ミトコンドリアDNAよりも変異の大きいゲノムDNAを用いた解析によって、宝石サンゴのより詳細な種間関係や遺伝的多様性が明らかになることを期待したい。

### [文献]

- 1) Bayer, F. M. & Cairns, S. D. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **116**, 222–228 (2003).
- 2) Castro, J. A., Picornell, A. & Ramon, M. *Int. Microbiol.* **1**, 327–332 (1998).
- 3) McFadden, C. S., France, S. C., Sánchez, J. A. & Alderslade, P. *Mol. Phylogenet. Evol.* **41**, 513–527 (2006).
- 4) Sánchez, J. A., Lasker, H. R. & Taylor, D. J. *Mol. Phylogenet. Evol.* **29**, 31–42 (2003).
- 5) Bilewicz, J. P. & Degnan, S. M. *BMC Evol. Biol.* **11**, 228 (2011).
- 6) Fukami, H. & Knowlton, N. *Coral Reefs* **24**, 410–417 (2005).
- 7) Hellberg, M. E. *BMC Evol. Biol.* **6**, 24 (2006).
- 8) Uda, K., Komeda, Y., Fujita, T., Iwasaki, N., Bavestrello, G. *et al. Comp. Biochem. Physiol. Part D Genomics Proteomics* **8**, 209–219 (2013).
- 9) Uda, K., Komeda, Y., Koyama, H., Koga, K., Fujita, T. *et al. Gene* **476**, 27–37 (2011).
- 10) Brugler, M. R. & France, S. C. *J. Mol. Evol.* **67**, 125 (2008).
- 11) Figueroa, D. F. & Baco, A. R. *Genome Biol. Evol.* **7**, 391–409 (2014).
- 12) Ardila, N. E., Giribet, G. & Sánchez, J. A. *BMC Evol. Biol.* **12**, 246 (2012).
- 13) Figueroa, D. F. & Baco, A. R. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **99**, 83–91 (2014).
- 14) Tu, T.-H., Dai, C.-F. & Jeng, M.-S. *Mol. Phylogenet. Evol.* **84**, 173–184 (2015).
- 15) Gray, J. in *Proceedings of the Zoological Society of London.* **35**, 125–127.
- 16) Tu, T.-H., Dai, C.-F. & Jeng, M.-S. *Mar. Biol. Res.* **12**, 1003–1038 (2016).
- 17) Matsuo, T., Yano, D., Uda, K., Iwasaki, N. & Suzuki, T. *Protein J.* **36**, 502–512 (2017).
- 18) Shinzato, C., Yasuoka, Y., Mungpakdee, S., Arakaki, N., Fujie, M. *et al. Front. Mar. Sci.* **1**, 11 (2014).
- 19) Davey, J. W., Hohenlohe, P. A., Etter, P. D., Boone, J. Q., Catchen, J. M. *et al. Nat. Rev. Genet.* **12**, 499 (2011).
- 20) Suyama, Y. & Matsuki, Y. *Sci. Rep.* **5**, 16963 (2015).
- 21) Takahashi, T., Nagata, N. & Sota, T. *Mol. Phylogenet. Evol.* **80**, 137–144 (2014).
- 22) Miya, M., Sato, Y., Fukunaga, T., Sado, T., Poulsen, J. Y. *et al. R Soc Open Sci* **2**, 150088 (2015).
- 23) Everett, M. V. & Park, L. K. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* (2017).
- 24) Lohse, M., Drechsel, O., Kahlau, S. & Bock, R. *Nucleic Acids Res.* **41**, W575–W581 (2013).



### 宇田 幸司 Kouji Uda

高知大学 理工学部 講師

2005年、高知大学大学院博士後期課程修了。日本学術振興会特別研究員、高知大学理学部助手、助教、講師、米国ケンタッキー大学客員研究員を経て、2017年より現職。専門分野は、比較生化学。D-アミノ酸学会奨励賞(2016年度)を受賞。



### 鈴木 知彦 Tomohiko Suzuki

高知大学 理工学部 教授

1981年9月、東北大学理学研究科博士後期課程退学。同年10月、高知大学助手。1989年、助教授。2001年より教授。2014年より理学部長。2017年より理工学部長(2019年まで)。専門分野は、比較生化学。日本生化学会奨励賞(1989年)を受賞。



### 井口 亮 Akira Iguchi

産業技術総合研究所 地質調査総合センター  
地質情報研究部門 主任研究員

2008年、オーストラリアJames Cook Universityにて、博士号を取得。琉球大学熱帯生物圏研究センター研究員、東京大学大気海洋研究所・学術振興会特別研究員PD、沖縄工業高等専門学校助教を経て、2018年より現職。専門分野は、生態学。日本ベントス学会奨励賞(2009年度)、日本サンゴ礁学会川口奨励賞(2014年度)を受賞。主な著書に、Iguchi A, Hongo C (Eds.). *Coral Reef Studies of Japan*. (Springer Singapore, 2018).



# 3 宝石サンゴの骨格形成と成長速度

—— X線CTによる観察と天然放射性核種を用いた成長速度の推定

山田 正俊 *Masatoshi Yamada*

弘前大学 被ばく医療総合研究所 教授

漆原 良昌 *Yoshimasa Urushihara*

兵庫県立大学 産学連携・研究推進機構 研究員

鈴木 淳 *Atsushi Suzuki*

産業技術総合研究所 地質調査総合センター  
地質情報研究部門 海洋環境地質研究グループ長

宝石サンゴを持続的に利用するためには骨軸の形成過程と成長速度を知ることが重要である。本稿では骨軸形成メカニズムについて概説し、骨軸形成の場である骨軸先端をX線CT法により直接観察した結果について紹介する。また、骨軸成長速度の各種推定法について概説し、天然放射性核種\* (鉛-210) を用いた肥大成長速度について紹介する。

## 1 はじめに

「五島列島の南西男女群島附近の海はまさに暴風雨圏に入ろうとしていた。明治三十八年八月七日の午後のことである。金吾の乗ったサンゴ船は大きな波のうねりに乗って軽々と持ち上げられた。金吾は高い丘の上から遠くを眺めるような気持ちで周囲を見廻した。さっきまで、附近にいた数十艘のサンゴ船が十艘ほどに減っていた。」——これは、新田次郎著の小説「珊瑚」<sup>1)</sup>の冒頭部分である。本の帯には、「その日、五島列島沖の珊瑚漁船数百艘は、未曾有の大暴風雨を迎えていた。歴史に埋もれた空前の海難事故と、華やかな珊瑚景



表面障壁型シリコン検出器付アルファ線スペクトロメーター

### 【関連する領域】

組織：農林水産省，地方自治体  
業界：サンゴ加工工業，サンゴ漁業者  
学科：生物

学問：生物学，農学，水産学，動物学，海洋学  
情報源：山田研究室 [http://www.irem.hirosaki-u.ac.jp/bumon\\_03.htm](http://www.irem.hirosaki-u.ac.jp/bumon_03.htm), SPring-8  
内，兵庫県専用ビームライン <http://www.hyogo-bl.jp/index.html>, 宝石サンゴ(岩崎研究室) <http://es.ris.ac.jp/~iwasaki/sango/index.html>

気の陰に、海に生きる若者たちの愛と夢を描きあげる！」とある。

宝石サンゴは、古くから宗教的な用途や装飾品として世界中で流通し、地中海が主要な供給地であったという。日本での宝石サンゴは、シルクロードを通り、中国経由で正倉院に収められたサンゴに始まるらしい。日本近海でのサンゴ漁は、明治初期に高知近海で始まり、この小説にある五島列島、鹿児島、沖縄等で漁獲されるようになった。明治後期から大正にかけて、サンゴ景気に湧き、サンゴ漁が盛んにおこなわれた<sup>2)3)</sup>。

漁獲が続くことにより、貴重な漁業資源である宝石サンゴの枯渇が懸念されている。宝石サンゴを資源として持続的に利用するためには、どれくらいの速さで宝石サンゴが成長していくのかを知ることが重要である。本稿では、骨軸の形成過程と成長速度の各種推定法について概説し、筆者らがおこなった日本近海産宝石サンゴの骨軸形成に関する研究と天然放射性核種を用いた骨軸の肥大成長速度（骨軸が太る速度、骨軸横断面の半径あたりの成長速度）の推定法について紹介する。

## 2 宝石サンゴの骨軸

宝石サンゴは樹枝状の骨格「骨軸」を有する生物である。生物による鉱物形成作用をバイオミネラルゼーションという。宝石サンゴでは、海水中のカルシウムイオンと重炭酸イオンから炭酸カルシウムを生成（石灰化）し、鉱物の方解石（カルサイト）と同じ結晶構造をした骨軸が形成される<sup>2)</sup>。骨軸は堅く、磨くことで美しい光沢が得られることから、宝飾品として利用される。

宝石サンゴは骨軸の根元が海底の岩などに固着

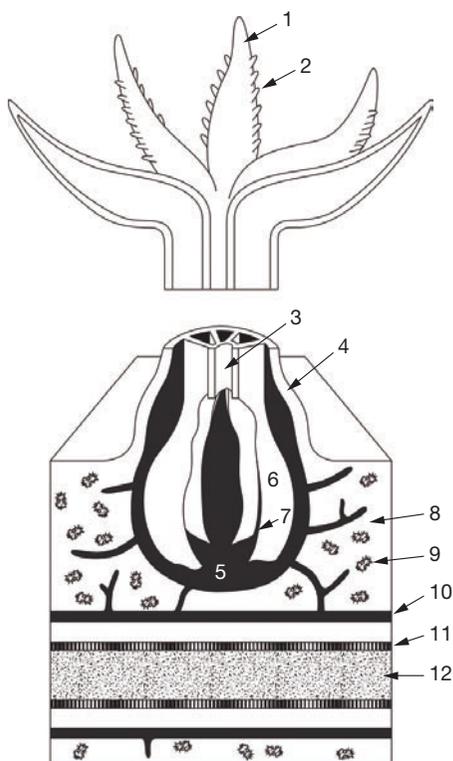


図1 ポリプの模式図

1. 触手 2. 羽状突起 3. 口道 4. 肛 5. 胃腔 6. 隔膜 7. 隔膜糸  
8. 共肉 9. 骨片 10. 胃水管 11. 骨軸上皮 12. 骨軸

(原図制作：岩崎詩子) [文献2) を改変]

し生息している。骨軸の周囲を覆うように複数のポリプが分布している（図1）。ポリプは袋状の形をしており、口の周囲には8本の触手がある。ポリプがお互いに連結している共肉には、擦傷を防ぐ役割を果たす「骨片」が多数分散している。骨片は複数の突起をもつ大きさが数十 $\mu\text{m}$ の粒子であり、主成分は骨軸と同じカルサイト構造の炭酸カルシウムである。そのため、必然と骨片は骨軸の形成・成長のキーポイントの一つとして考えられてきた。

## 3 地中海産ベニサンゴの骨軸形成に関する研究

骨軸形成に関する研究は、19世紀の1864年に

### 用語解説 Glossary

#### 【天然放射性核種】

地球ができた当初から主に地殻中に存在する放射性核種、またはその子孫核種。

Lacaze-Duthiersによって初めて報告された<sup>4)</sup>。Lacaze-Duthiersはベニサンゴ (*Corallium rubrum*) の骨軸の表面と骨片の形体的特徴である突起物の観察から、骨片がセメント物質により膠着することで骨軸は形成されるとの仮説を提案した。その後、1世紀以上の時を経てモナコ科学センター (Centre Scientifique de Monaco) のAllemandらの精力的な研究<sup>5)~10)</sup>により、新たな仮説が提案された。本仮説は骨軸形成の初期段階と、骨軸横断面の外側方向への肥大成長段階の2段階から成る。初期段階である骨軸先端部分では、Lacaze-Duthiersによって提案されたように骨片の集合・膠着により骨軸形成が進むのに対して、肥大成長段階では、骨軸を覆っている上皮 (骨軸上皮) のバイオミネラリゼーションにより骨軸表面が石灰化して肥大する。

Vielzeufらはベニサンゴ骨軸に対して結晶構造の観点から研究をおこなっている<sup>11)~13)</sup>。電子顕微鏡観察により、骨軸のナノメートルからミリメートルレベルまでの組織的な階層構造を解明し、マイクロメートルサイズの板状カルサイト結晶が骨軸表面に対して平行に層状配列していることを明らかとした。このことは肥大成長におけるAllemandらの仮説を支持している。

宝石サンゴの研究は、ベニサンゴを対象としてヨーロッパが先行している。地中海がベニサンゴの主な漁場であり、古代より漁獲され利用されてきたためである。日本近海も宝石サンゴの主要な漁場であり、アカサンゴ (*Corallium japonicum*)、モモイロサンゴ (*Pleurocorallium elatius*) シロサンゴ (*Pleurocorallium konojoi*) が漁獲されている。

#### 4 骨軸先端領域のX線CT観察

X線CT法 (Computed Tomography) は透過力

の高いX線を用いて撮影した多数の試料の透視画像から計算処理によって3次元像に再構成する方法である。また測定に際して、試料の前処理や加工の必要はなく、試料の見たい部分を非破壊で3次的に観察できる特徴をもつ。特にSPring-8<sup>\*</sup>の放射光<sup>\*</sup>から得られる高輝度かつ高平直なX線を利用することで、高空間分解能かつ高画質なCT像を得ることができる<sup>14)15)注1)</sup>。このX線CT法を宝石サンゴに適応し、骨軸の初期形成のある骨軸の先端部分を観察した<sup>16)</sup>。

図2には、シロサンゴの枝先端の光学写真およびX線CT像を示した。シロサンゴは西表島沖の水深290 mから無人潜水機「はくよう3000」により採取されたものである。可視光の光学写真 [図2(a)] では外観のみしか観察できないが、X線CT撮影をおこなうことで内部形態まで観察できる [図2(b)~(d)]。特に骨格成分である骨軸および骨片 (平均サイズ50 μm) は、それぞれ枝先端の中央、共肉中に鮮明に映し出されている。骨軸表面を詳細に観察すると、骨片に似た小突起 (平均高さ20 μm) が確認できる (たとえば図2中の赤矢印)。これらはベニサンゴなどの宝石サンゴに共通して存在するものであり、前述したように、Lacaze-Duthiersは骨軸表面の小突起と骨片の形態的な類似性を基に、骨片の集合・膠着によ

#### 用語解説 Glossary

##### 【大型放射光施設 SPring-8】

SPring-8はSuper Photon ring-8 GeVに由来する施設の愛称。兵庫県の播磨科学公園都市にあり、理化学研究所が所有する。世界最高性能の放射光を発生することができ、1997年より大学、研究機関や企業などによる利用が開始された。

##### 【放射光】

光とほぼ等しい速度まで加速した電子が強力な磁石により曲げられたときに発生する電磁波のことである。SPring-8では、赤外線から軟X線、硬X線に至る幅広いエネルギー領域において非常に強力な放射光を利用することができる。

注1) 本稿で紹介するX線CT測定は、SPring-8内の兵庫県ビームラインBL08B2 (課題番号: 2012B3368) で実施された。

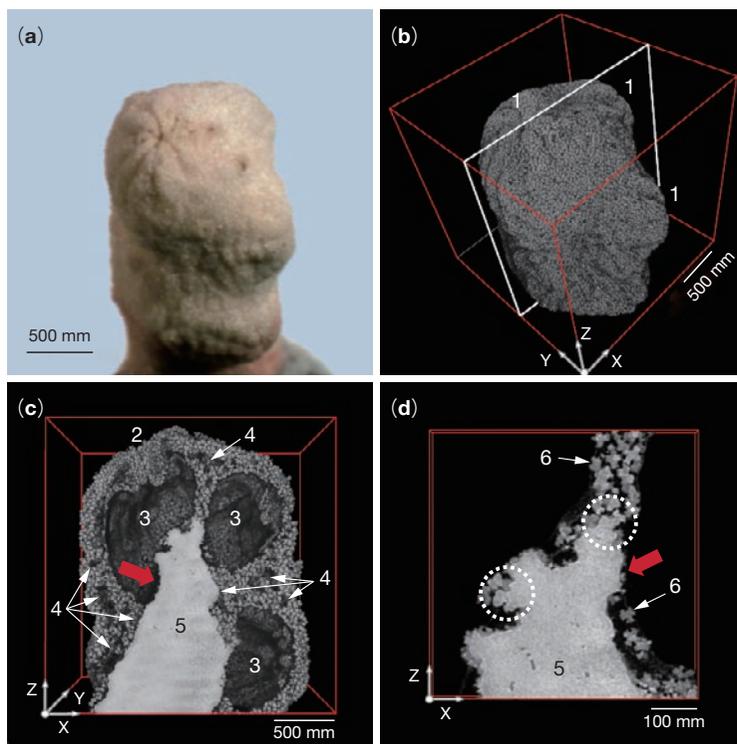


図2 シロサンゴ枝先端の光学写真(a)とX線CT像(b)~(d)<sup>16)</sup>

b. 全体像 c. 縦断面像 (bの白線に沿って分割) d. 骨軸先端部分の拡大  
1. 莖 2. 口道 3. 胃腔 4. 胃水管 5. 骨軸 6. 骨片

る骨軸形成説を提案した。その後の研究により、小突起は骨片とは別の石灰化物であり、肥大成長段階で形成されるものであることが報告されている<sup>7)8)11)</sup>。

骨軸先端部分の拡大像を図2(d)に示した。先端部分に限り、明らかに骨片が骨軸に膠着してできた大きな突起[図2(d)中の白破線枠]が観察された。一方で、骨軸先端領域であっても小突起が分布した滑らかな表面[図2(d)中の赤矢印]も存在する。これらの知見から、骨軸形成初期では、骨片の集合・膠着と骨軸上皮のバイオミネラリゼーションが協奏的に生じていることが示唆された。本稿では紹介していないが、日本近海産のアカサンゴおよびモモイロサンゴにおいても同様の観察結果が得られており、宝石サンゴ共通の現象であると考えられる。

X線CT法により直感的に理解しやすい視覚情報として骨軸形成初期に起きている現象を捉えることができた。このように視覚情報として、3次元かつ定量的なデジタルデータとして提供するX線CT法は、他の研究への展開が期待される。たとえば一般的に利用されている医療用CTでは、人体の骨だけでなく内臓組織も可視化できる。今回の観察では、乾燥試料のためか一部壊れてしまっている生体組織もあったものの、共肉中のポリブ組織の形態的特徴を確認することができた[図2(b), (c)]。今後、宝石サンゴを生きのまま、あるいは生体組織構造を維持した状態でのX線CT測定が可能となれば、組織学的研究へ大きく寄与できるものと考えられる。

## 5 骨軸の肥大成長速度の推定法

### (1) 現場飼育実験による方法

Bramantiら<sup>17)</sup>は、イタリアトスカーナ州リヴォルノ沿岸の水深25 mと35 mのところに、地中海産ベニサンゴ (*Corallium rubrum*) を設置し、4年間にわたって現場飼育実験をおこない、その成長速度を直接観測した。その結果、骨軸の平均肥大成長速度(半径)は、 $0.31 \pm 0.095$  mm/yrであった。また、Garrabou and Harmelin<sup>18)</sup>は、フランスマルセイユ沿岸の水深27 mにおいて、地中海産ベニサンゴの現場飼育実験を21年間にわたっておこない、 $0.12 \pm 0.025$  mm/yr (最大0.18 mm/yr, 最小0.09 mm/yr) の骨軸平均肥大成長速度(半径)を得た。

### (2) 骨軸横断面の年輪様の成長線による方法

宝石サンゴは骨軸の成長に伴い有機基質層が形成され、骨軸横断面に年輪様の成長線が現れる<sup>19)</sup>。Marschalら<sup>20)</sup>は、骨軸薄片をトルイジンブルーで染色することにより、1年に1本形成される年輪様の有機基質成長線を検出できることを明らかにした。この方法を用いて、地中海産ベニサンゴの骨軸平均肥大成長速度(半径)は、 $0.175 \pm 0.075$  mm/yrであることを示した。

Luanら<sup>21)</sup>は、高分解能のデジタル顕微鏡を用いることにより、成長輪(年輪)の色彩を高精度に解析し、日本産アカサンゴの骨軸平均肥大成長速度(半径)は0.10~0.14 mm/yr, モモイロサンゴは0.15 mm/yr, シロサンゴでは0.22 mm/yrと推定した。

### (3) 放射光赤外分光法

岩崎ら<sup>22)</sup>は、高輝度な赤外放射光マイクロビームによる放射光赤外分光法で得られた赤外吸収スペクトルの二次元分布から宝石サンゴの材質に現れる化学的特徴を詳細に解析した。放射光赤外分光法において観測された吸収ピークの周期的な増減は宝石サンゴの成長と関連しており、ピーク間

の長さを用いて成長速度を推定する方法を新たに開発した。赤外吸収スペクトルの周期的な変化は年変動であり、ピーク間の長さは年間成長速度であると考えられ、骨軸平均肥大成長速度(半径)は0.11~0.175 mm/yrと推定した。また、放射光赤外分光法は宝石サンゴの同定および真贋判定と成長速度推定に有効な手法であることも示した。

### (4) 放射性炭素(<sup>14</sup>C)による方法

1945年から1980年までに、米国、旧ソ連、イギリス、フランス、中国が543回の大気圏核実験をおこなった。そのうち、最も強烈な核実験は1961年から1962年にかけておこなわれた。核実験がおこなわれたピークの年は1962年で、北半球では1963年に放射性核種の年間降下量が最大となった<sup>23)</sup>。Roarkら<sup>24)</sup>は、大気圏核実験起源の放射性炭素をタイムマーカーとして用いて、ハワイオアフ島沖の水深450 mから採取したハワイ産モモイロサンゴの骨軸肥大成長速度(半径)を0.170 mm/yrと推定した。骨軸中カルサイトの炭素の主要な起源は、現場海水中の溶存無機炭素であるとして成長速度を推定している。

## 6 天然放射性核種を用いた骨軸肥大成長速度の推定

鉛-210 (<sup>210</sup>Pb) は、ウラン系列(<sup>238</sup>Uから始まる放射壊変系列)に属する天然放射性核種で、その半減期\*は22.3年である。鉛-210は、過去100年くらいの時間スケールで起こる現象の年代測定に有効であることが知られている。たとえば、湖沼や沿岸堆積物の堆積速度を見積もるのに用いられている。この鉛-210法を宝石サンゴに

#### 用語解説 Glossary

##### 【半減期】

放射性核種の放射能がもともとの値の2分の1になるのに要する時間。

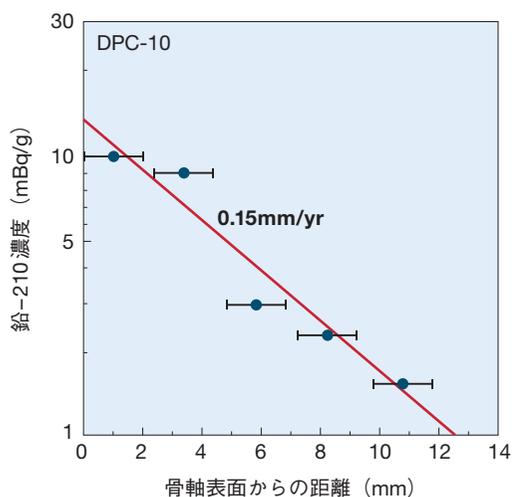


図3 琉球諸島近海産モモイロサンゴ

半径あたりの骨軸肥大成長速度

[文献25)の図を一部改変]

適用し、骨軸肥大成長速度の推定を試みた。

鉛-210を用いた宝石サンゴの成長速度推定法は、海水中からサンゴに直接取り込まれた鉛-210の濃度が、22.3年の半減期で、時間が経つにつれて放射壊変のみにより減少するという原理を用いる。サンゴ骨軸の肥大成長速度は、サンゴの骨軸表面から内部方向に対して鉛-210の濃度を測定し、その減衰を解析することにより求めることができる。サンゴ試料中の鉛-210は極低濃度であるために、子孫核種であるポロニウム-210 ( $^{210}\text{Po}$ : 半減期, 138.4日)と鉛-210が放射平衡にあると仮定して、ポロニウム-210のアルファ線を測定して求める。この際、分析操作中の化学的収率を求めるためにポロニウム-209 ( $^{209}\text{Po}$ : 半減期, 102年)をスパイクする。ポロニウム同位体の測定は、表面障壁型シリコン検出器を接続した波高分析器を用い、アルファ線スペクトロメトリー\*によりおこなう。

琉球諸島周辺海域の水深200~300 mから採取されたモモイロサンゴの鉛-210の結果を図3に示す<sup>25)</sup>。これによると、モモイロサンゴの骨軸肥大成長速度(半径)は、0.15 mm/yrと見積

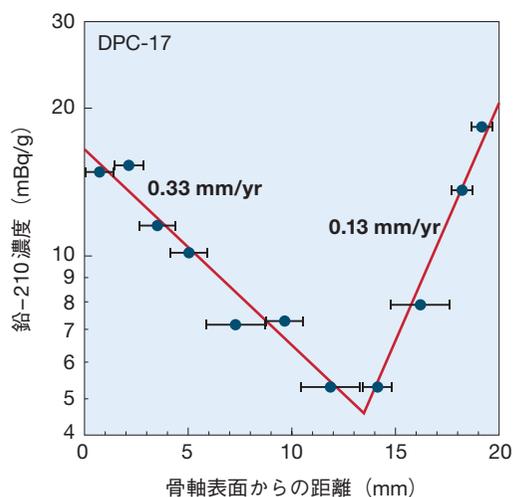


図4 鹿児島県近海産シロサンゴ

半径あたりの骨軸肥大成長速度

もられ、他の方法により得られた成長速度とおおむね一致した。

鹿児島県近海の水深100~150 mから採取されたシロサンゴの鉛-210の結果を図4に示す。これは骨軸表面から中心を通り反対側の表面まで(直径)まで切断し、試料とした。この試料の場合、中心から同じ速度で両側に成長しているわけではなく、骨軸肥大成長速度(半径)は0.33 mm/yrおよび0.13 mm/yrと見積もられた。骨軸肥大成長速度(直径)では、0.46 mm/yrとなる。

琉球諸島周辺から採取されたモモイロサンゴの骨軸肥大成長速度の結果から、大人の小指くらいの太さである15 mm程度まで成長するのに約50年かかるということが明らかになった。貴重な漁業資源である宝石サンゴを枯渇させずに持続的に利用するため、休漁期間を設けるなど、適切な資源管理が必要である。

用語解説 Glossary

【アルファ線スペクトロメトリー】

アルファ線の線束とエネルギースペクトルを測定し、核種を同定するとともにその存在量を定量すること。

[文献]

- 1) 新田次郎. 珊瑚 (新潮社, 1978).
- 2) 岩崎望, 鈴木知彦. 宝石サンゴの生物学. 宝石サンゴの文化誌 (岩崎望編著) 3-27 (東海大学出版会, 2008).
- 3) 荻慎一郎. 近代日本における珊瑚漁と黒潮圏. 宝石サンゴの文化誌 (岩崎望編著) 201-240 (東海大学出版会, 2008).
- 4) Lacaze-Duthiers, H. *Histoire naturelle du corail*. J.B. pp. 110-124 (Baillière et Fils, Paris, 1864).
- 5) Allemand, D. & Grillo, M. -C. *J. Exp. Zool.* **292**, 237-246 (1992).
- 6) Allemand, D. *Precious Corals Octocoral Res.* **2**, 19-39 (1993).
- 7) Grillo, M. -C., Goldberg, W. M., Allemand, D. *Mar. Biol.* **117**, 119-128 (1993).
- 8) Allemand, D. & Bénazet-Tambutté, S. *J. Exp. Zool.* **276**, 270-278 (1996).
- 9) Debreuil, J., Tambutte, S., Zoccola, D., Segonds, N., Techer, N. *et al. Comp. Biochem. Physiol. B*, **159**, 40-48 (2011).
- 10) Debreuil, J., Tambutté, E., Zoccola, D., Deleury, E., Guigonis, J.M. *et al. J. Bio. Chem.* **287**, 19367-19376 (2012).
- 11) Vielzeuf, D., Garrabou, J., Baronnet, A., Grauby, O., Marschal, C. *Am. Mineral.* **93**, 1799-1815 (2008).
- 12) Vielzeuf, D., Floquet, N., Chatain, D., Bonnet, F., Ferry, D., Garrabou, J. & Stolper, E. M. *Am. Mineral.* **95**, 242-248 (2010).
- 13) Perrin, J., Vielzeuf, D., Ricolleau, A., Dallaporta, H., Valton, S. *et al. Am. Mineral.* **100**, 681-695 (2015).
- 14) Uesugi, K., Suzuki, Y., Yagi, N., Tsuchiyama, A. & Nakano, T. *Nucl. Instr. and Meth. A* **467-468**, 853-856 (2001).
- 15) Takano, H., Urushihara, Y. & Matsui, J. *Spring-8 Research Frontiers 2010*, 140 (2011).
- 16) Urushiharai, Y., Hasegawa, H. & Iwasaki, N. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **475**, 124-128 (2016).
- 17) Bramanti, L., Magagnini, G., Maio, L. D. & Santangelo, G. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **314**, 69-78 (2005).
- 18) Garrabou, J. & Harmelin, J. G. *J. Anim. Ecol.* **71**, 966-978 (2002).
- 19) 岩崎望. 月刊地球 号外**59**, 40-44 (2008).
- 20) Marschal, C., Garrabou, J. Harmelin, J. G. & Pichon, M. *Coral Reefs*, **23**, 423-432(2004).
- 21) Luan, N. T., Rahman, M. A., Maki, T., Iwasaki, N. & Hasegawa, H. *Exp. Mar. Bio. Ecol.* **441** (2013).
- 22) 岩崎望, 長谷川浩, 鈴木淳, 森脇太郎, 池本夕佳. 分析化学, **63**, 593-602 (2012).
- 23) UNSCEAR. *Ionizing Radiation: Sources and Biological Effect*. (United Nations Scientific Committee on the Effects of Atomic Radiation, United Nations, New York, 1982).
- 24) Roark, E. B., Guilderson, T. P., Dunbar, R. B. & Ingram, B. L. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **327**, 1-14 (2006).
- 25) 長谷川浩, 山田正俊. 宝石サンゴの炭酸塩骨格の化学分析 宝石サンゴの文化誌 (岩崎望・編著) 46-68 (東海大学出版会, 2008).



**山田 正俊 Masatoshi Yamada**

弘前大学 被ばく医療総合研究所 教授

北海道大学水産学部卒業。北海道大学大学院水産学研究科博士後期課程修了(水産学博士)。放射線医学総合研究所主任研究官, チームリーダーを経て, 2011年より現職。専門分野は, 地球化学, 環境放射能学, 化学海洋学。第24回海洋化学学術賞(石橋賞)(2009年)を受賞。主な著書に, 第5版実験化学講座 環境化学(分担執筆, 日本化学会編, 丸善出版, 2007), 珊瑚の文化誌(分担執筆, 岩崎望編著, 東海大学出版会, 2008), 環境分析ガイドブック(分担執筆, 日本分析化学会編, 丸善出版, 2011), Handbook of Environmental Isotope Geochemistry(分担執筆, Edited by Mark Baskaran, Springer, 2011), 同位体環境分析(分担執筆, 馬淵久夫, 宮崎章, 山下信義・編, 丸善出版, 2013)。



**漆原 良昌 Yoshimasa Urushihara**

兵庫県立大学 産学連携・研究推進機構 研究員

神戸大学大学院自然科学研究科分子集合化学専攻博士後期課程修了(工学博士), 財団法人ひょうご科学技術協会 研究員を経て, 2013年より現職。専門分野は, 高分子化学, 材料物性科学, X線イメージング。



**鈴木 淳 Atsushi Suzuki**

産業技術総合研究所 地質調査総合センター 地質情報研究部門 海洋環境地質研究グループ長

1992年, 東北大学大学院理学研究科博士課程後期中退。産業技術総合研究所地質調査総合センターの前身である工業技術院地質調査所に入所。1995年, 博士(理学)。専門分野は, 生物地球化学, 海洋地質学。海洋における炭素循環の研究, サンゴ骨格による古気候復元の研究をおこなってきた。第32回海洋化学学術賞(石橋賞)(2017年)を受賞。

## 4 宝石サンゴ骨軸中の微量成分と色の起源

長谷川 浩 *Hiroshi Hasegawa*

金沢大学 理工研究域 物質化学系 教授

為則 雄祐 *Yusuke Tamenori*

公益財団法人高輝度光科学研究センター 利用研究促進部門 主席研究員

宝石サンゴの骨軸中に取り込まれた微量成分は、骨軸が持つ美しい色彩を生み出すとともに、サンゴの生息環境などについて、さまざまな情報を持っていることがわかってきた。本稿では、骨軸中に取り込まれたさまざまな微量成分に焦点をあて、色彩との関わりを中心に最新の知見を紹介する。

### 1 はじめに

宝石サンゴの宝石価値は、光沢を持つ赤や朱色の美しい色彩に由来する。装飾品として扱われているのは骨軸\*とよばれる部位に相当し、炭酸塩とよばれる炭酸カルシウム ( $\text{CaCO}_3$ ) を主成分とする鉱物である。同様に、炭酸塩の殻や骨格を持つ生物として、造礁サンゴや二枚貝などが知られている。炭酸塩にはいくつか異なる結晶系が存在し、宝石サンゴの骨軸を形成しているのはカルサイト (方解石) とよばれる炭酸塩である。ほかにはアラゴナイト (あられ石) とドロマイトがあり、同じサンゴでも珊瑚礁を形成する造礁サンゴはアラゴナイトである。結晶が粗な造礁サンゴと比較



大型放射光施設SPring-8に設置された軟X線顕微鏡

#### 【関連する領域】

**組織**：大学 (理学系, 環境学系), 農林水産省, 地方自治体 (高知・沖縄・小笠原), 博物館

**業界**：美術館・博物館, 宝飾業, 水産業

**学科**：生物, 化学, 地学

**学問**：環境工学, 化学工学, 生物学, 水産学, 環境学, 海洋学, 歴史・文化・民俗・民族学

**情報源**：上記の宝石サンゴ関連業界HP, 農林水産省HP

して、宝石サンゴの骨軸には結晶が密に詰まっております。研磨することで美しい光沢を持つようになります。一方で、純粋なカルサイトは白色であり、宝石サンゴの美しい色彩は、炭酸塩の結晶中に混入した微量成分に起因する。この色彩の起源に関する科学的な研究の歴史は古く、19世紀にまでさかのぼる。1937年には、RansonとDurivaultによって、①酸化鉄などの無機化合物、②動物由来の有機化合物、③カロテノイド色素\*の三つの候補が、色の起源として示された<sup>1)</sup>。その後、化学分析技術の進歩に伴って、今日では宝石サンゴの色彩は③の色素を起源とする説が有力となっている<sup>2)</sup>。一方で、色彩との直接的な関係性は薄れたものの、骨軸中に取り込まれた無機化合物や微量元素などの成分は、宝石サンゴの生態や生息環境についてさまざまな情報を持っていることもわかってきた。本稿では、宝石サンゴの骨軸中に取り込まれたさまざまな微量成分に焦点をあて、特に宝石サンゴの色彩との関係を中心に最新の研究を紹介する。

## 2 骨軸中の微量元素

宝石サンゴ骨軸の主成分はカルサイトである。特に、マグネシウムを高濃度で含むことから、高マグネシウムカルサイトとよばれている。たとえば、ベニサンゴ (*Collarium rubrum*) では、約88%のカルシウム塩に対して、約12%のマグネシウム塩の組成を持つといわれている<sup>3)</sup>。そのほかにも、生物が生成する炭酸カルシウムの結晶中にはさまざまな微量元素が取り込まれることが知られており、宝石サンゴでは、ストロンチウム・バリウム・ヨウ素・モリブデン・臭素・マンガン・亜鉛・カドミウム・リン・硫黄などの存在が確認されている<sup>4)</sup>。これら元素の大部分は無機的な金

属元素であり、それらに加えて酸性タンパク質や多糖などの有機基質が含まれている<sup>3)</sup>。宝石サンゴの色の起源は、このような有機的な成分の一つであると考えられている。

一方、微量な無機元素が混入すると白色の無機カルサイトが着色することは良く知られている。たとえば、マンガン (Mn) を含むピンクカルサイト、鉄 (Fe) を含むオレンジカルサイト、ニッケル (Ni) を含むグリーンカルサイト、ストロンチウム (Sr) を含むブルーカルサイトなどを博物館の鉱物ショップなどで見かけることができる。Ransonらの指摘にもあるように、かつては、宝石サンゴの色も酸化鉄 (Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub>) などの無機化合物を起源とする説もあったが、その後の研究により骨軸中に含まれている鉄は極微量で、色と無関係であることがわかった<sup>5)</sup>。図1に、(a) アカサンゴ (*Corallium japonicum*) ならびに (b) ベニサンゴ骨軸中の微量元素を蛍光X線分析法\*により分析した結果を示した<sup>注1)</sup>。ここでも鉄はほとんど検出されておらず、これまでの研究報告と整合的な結果となっている。一方で、バリウムやスト

### 用語解説 Glossary

#### 【骨軸】

宝石サンゴがつくる無機鉱物の集合体で、扇形をした樹木状の形をしている。海底の岩石などに固着して、年間0.2～0.6 mm程度の速度で太さ（直径）が成長する。たとえば、モモイロサンゴでは根元部分の直径が10 cm以上に達する個体もある。

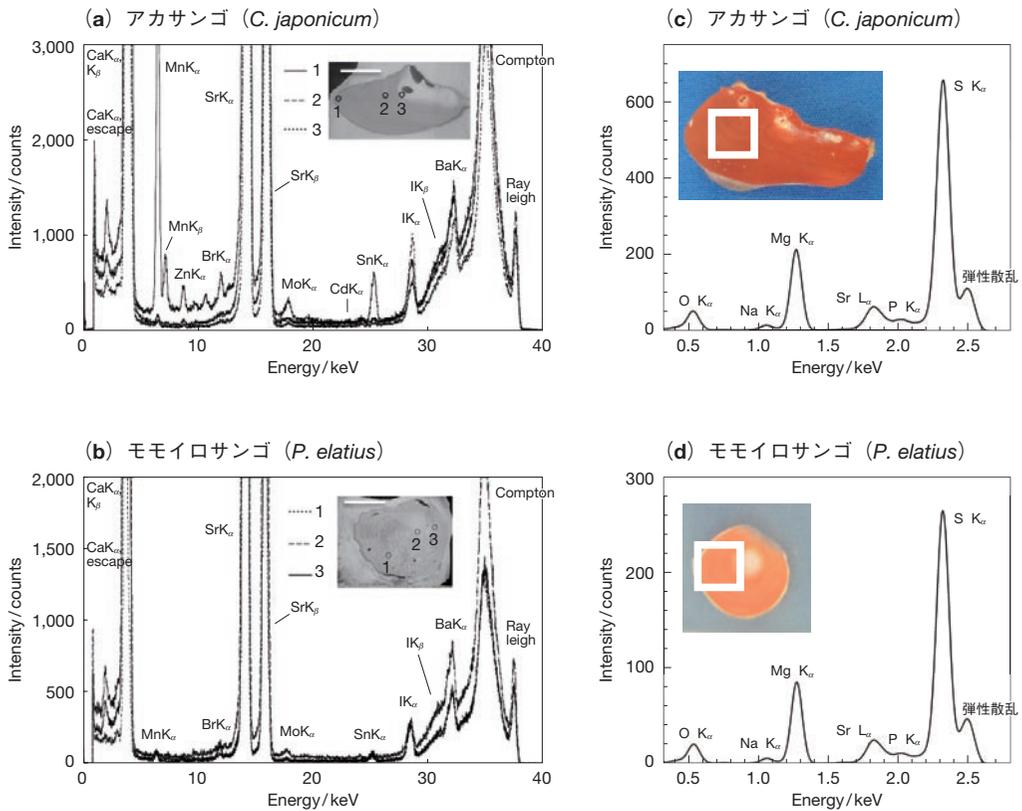
#### 【カロテノイド色素】

赤、オレンジ、黄色を示す天然色素の一群で、植物、動物、微生物から750種類以上が同定されている。ニンジンなどに含まれるβカロテン、トマトなどに含まれるリコペンは、カロテノイド色素の仲間である。

#### 【蛍光X線分析法】

物質にX線を照射すると、X線に励起された物質は二次X線（蛍光X線）を発生する。蛍光X線のエネルギーは元素ごとに決まっていることを利用し、対象物質の元素組成やその組成比を分析する手法。

注1) 本稿で紹介した蛍光X線分析は、SPRing-8のBL27SU（軟X線）ならびに、BL37XU（硬X線）で実施された。



**図1** 硬X線励起(37.6 keV)ならびに軟X線励起(2.51 keV)により得られた、(a)(c) アカサンゴ、ならびに、(b)(d) モモイロサンゴの蛍光X線スペクトル

(a)(c) では写真中の各点で得られたスペクトルをそれぞれ示し、(c)(d) では白枠の領域で得られた結果の平均強度を示した。

ロンチウム、ヨウ素などの元素が高濃度で検出されている。これらの元素の取り込み量は、海水中の元素濃度や、水温など生息地の物理的・化学的条件などによって変化する。たとえば、骨軸中のマグネシウムやバリウムの含有量は、産地によって特徴的な値を示すことが報告されている<sup>4)6)</sup>。ミッドウェーの水深1,000~1,500 m に生息するサンゴは、より浅い水深に分布する地中海産(50~100 m)や日本近海産(100~300 m)のサンゴに比べて、マグネシウムが低くバリウムが高い。これは、深海の低い水温と高いバリウム濃度を反映していると考えられる。このような特徴は、サンゴの生息環境に加えて産地を同定する際の指標となることが期待されている。

図1(c)ならびに(d)には、アカサンゴとモモ

イロサンゴに対して、低いエネルギーのX線を用いておこなわれた蛍光X線分析の結果を示した<sup>7)</sup>。こちらの測定では、試料の**励起エネルギー\***が低いことから、主に軽い元素が検出されている。軽元素の分析では、宝石サンゴ形成する高マグネシウムカルサイトの特徴を反映して、マグネシウムが高い濃度で検出されている。ほかには、硫黄が高濃度で検出されているとともに、リンやナトリウムの信号が見られることが特徴的である。リン

#### 用語解説 Glossary

##### 【励起エネルギー】

通常、物質中の原子あるいは分子は安定な状態(エネルギーが低い状態)にあり、これを活性な状態(エネルギーが高い不安定な状態)へ移行するために必要なエネルギー。

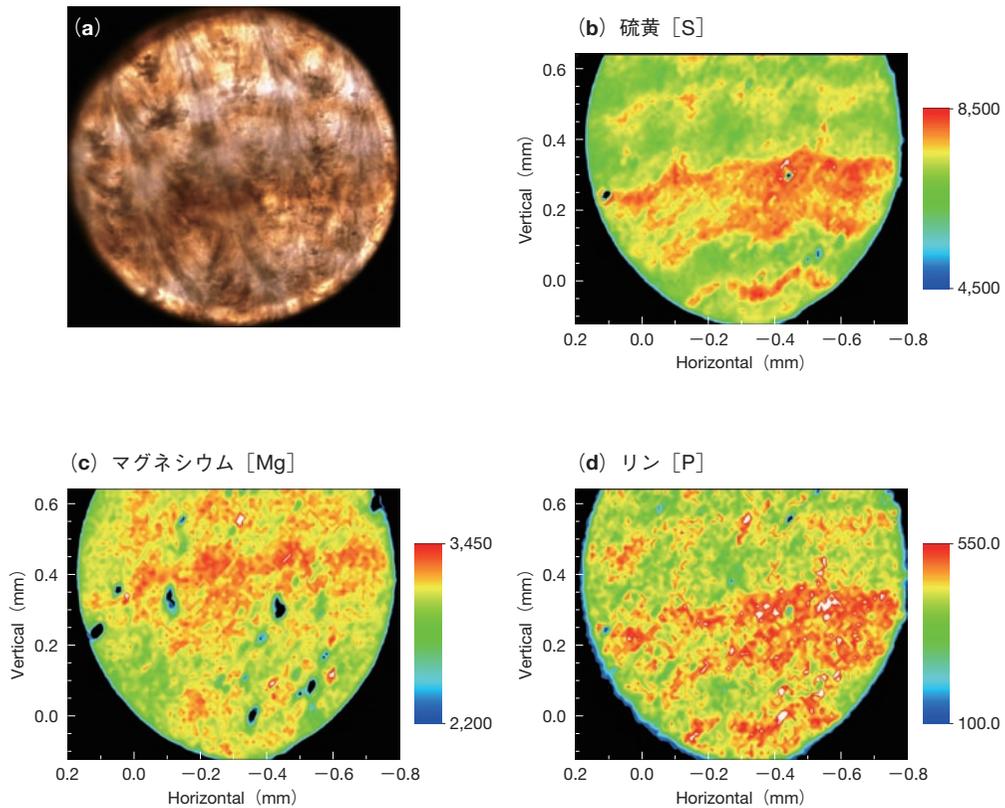


図2 (a) 薄片化されたアカサンゴ骨軸断面のマイクロスコップ写真, および, (b) 硫黄, (c) マグネシウム, (d) リンの元素分布

や硫黄などは、色彩との相関が期待される有機分子にも多く含まれる元素である。たとえば、リンはおもにリン脂質やアミノ酸などを含む有機基質を反映していると考えられる。一方、硫黄については、従来はリンと同様に多糖やアミノ酸などの有機基質に由来すると考えられてきたが、X線による化学状態分析の結果などから、現在では、骨軸の主成分である炭酸イオンを置換した無機の硫酸イオンが大部分であるとする説が有力である<sup>8)9)</sup>。

### 3 微量元素の分布と骨軸断面模様の関係

骨軸の成長過程では、新しい炭酸塩は骨軸の外周部に付加しながら成長をおこなう。そのため、

宝石サンゴの骨軸の断面には木の切り株にみられるような成長線が現れる。骨軸を時系列に見た場合、中心部が最も古い時期に形成された部位であり、外周に行くほど形成時期が新しくなる。成長線の数を数えるとサンゴの年齢を知ることができ、成長線の間隔を調べると成長量の変化を知ることができる。先に述べたとおり、微量元素の取り込み量は海水中の濃度や水温などの周辺環境によって変化する。このように特定の環境情報と明確に対応づけられた元素は「環境指標」とよばれ、成長線と合わせて分析することにより、宝石サンゴの生育状況や周辺環境の時間変化を知る手がかりとなる。たとえば、ベニサンゴにおいては、マグネシウムの含有量は温度と正相関を示し、またストロンチウムは成長量に逆比例することが報告されている<sup>10)</sup>。このことから、マグネシウムやス

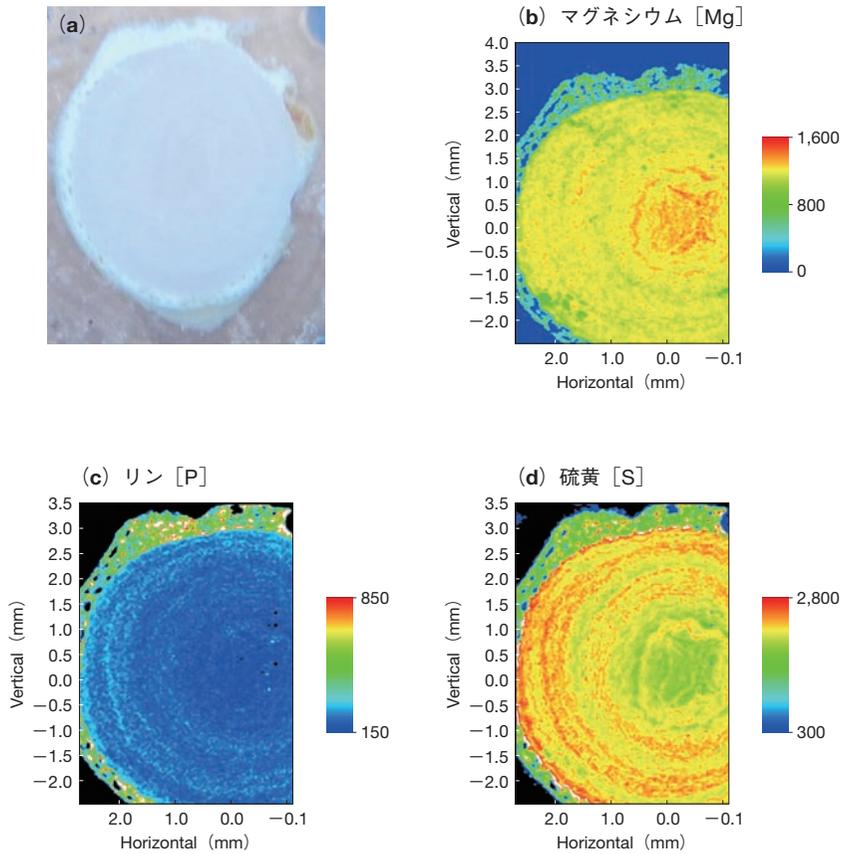


図3 (a) シロサンゴ骨軸断面のデジタル写真, および, (b) マグネシウム, (c) リン, (d) 硫黄の元素分布

トロンチウムの分布から宝石サンゴの生息域の水温の変化を知ることができると期待されている。

アカサンゴの骨軸断面から製作した薄片の顕微鏡写真 (a) ならびに, 同じ領域を測定した硫黄 (b)・マグネシウム (c)・リン (d) の濃度分布を図2に示した<sup>7)</sup>。宝石サンゴの骨軸断面を薄片化して詳細に観察すると, 数100  $\mu\text{m}$ 程度の大きさを持つウロコ様の模様が, 連続的に分布している様子が観察できる<sup>8)</sup>。黒く見える部分は有機物の含有量が多い部位に相当しており, 色の起源となる色素成分はこの部位に多く含まれると考えられる。図2が示すとおり, 骨軸断面中の有機物質の分布は均一では無い。したがって, このような有機物質とさまざまな微量元素の分布の相関を調べることで, 有機物質, 特に色素成分の組成や構成元

素の手がかりが得られる。実際に, ベニサンゴやアカサンゴでは, このような骨軸断面中の模様と特定の微量元素の分布が良く対応していることが報告されている<sup>7)8)</sup>。

図3(a)には, 同様にシロサンゴ (*Pleurocorallium konojoi*) の骨軸断面の写真を示した。アカサンゴやモモイロサンゴ (*Pleurocorallium elatius*) はそれぞれアカやモモといった特有の色を持つ一方で, シロサンゴの断面は主として白色であり色素成分の存在量は極めて少ないことがわかる。しかしながら, 図3(b)~(c)に示すとおり, シロサンゴの骨軸にもマグネシウム・硫黄・リンは含まれる。これらの微量元素の分布は, ベニサンゴと類似したウロコ模様を持つとともに, 同心円方向に明確な濃淡模様を形成している。さらに, ベ

ニサンゴと同様にリンと硫黄は正相関を示し、マグネシウムはこれらの元素に対して逆相関を示している。このように、有色のベニサンゴやアカサンゴのみならず、白色のシロサンゴにおいても同様の空間分布が観察されることから、硫黄やマグネシウムなどの無機成分は骨軸の色彩の直接的な起源である可能性は低い。その一方で、これら元素は有機基質の分布と強く相関することから、間接的に色素成分と関連する可能性がある。マグネシウムは炭酸カルシウムのカルシウムと置換され、硫黄は硫酸イオンとして炭酸イオンと置換される。いずれもカルサイトの結晶中に欠陥や格子の乱れを生む要因であり、色素成分が入り込む空間の形成やそれらの定着などに関与している可能性などが考えられるが、その関係はまだ明らかになっていない。

#### 4 有機物と色素成分

地中海で採れる宝石サンゴのベニサンゴの骨軸は鮮やかな真紅、日本近海で採れるアカサンゴ、モモイロサンゴ、シロサンゴの骨軸はそれぞれ赤、ピンク、白色である。現在、宝石サンゴの色彩の由来として最も有力なのは、主成分である白色の炭酸カルシウムに、有機物の色素成分が色合いをつけているとする考え方である。宝石サンゴの骨軸断面を拡大すると、上記の4種類の宝石サンゴの骨軸に共通してみられる特徴は、色素成分の色合いで識別される10～100 μmオーダーのパーツが数百μmの間隔で同心円状の帯を形成していることである(図4)<sup>1)</sup>。一方、ベニサンゴでは色素成分が骨軸に一様に分布するのに対し、アカサンゴ、モモイロサンゴでは骨軸中心に「ふ」とよばれる色素成分を含まない白い部分が見られる。

宝石サンゴの色素成分について、2007年にCvejicらはベニサンゴの**有機組織\***と骨軸から抽出することにはじめて成功し、カロテノイド色素のカンタキサンチン(C<sub>40</sub>H<sub>52</sub>O<sub>2</sub>)を同定した<sup>2)</sup>。

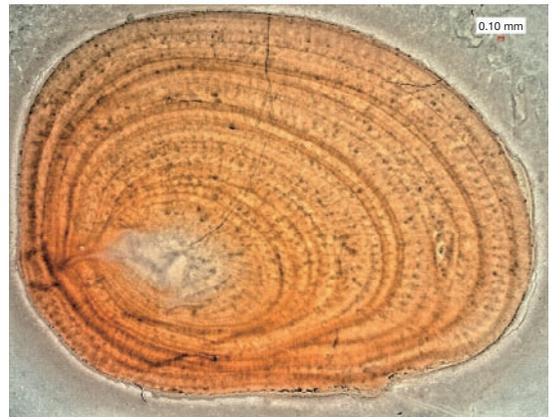


図4 アカサンゴの骨軸断面の拡大写真

カロテノイド色素は、ニンジン、トマト、バナナ等の植物や、フラミンゴの羽毛やサケ、マスの魚肉、カニ等の動物に広く存在する天然の色素である。フラミンゴや甲殻類等では、カロテノイド色素がタンパク質と複合体を形成して赤色に発色することが明らかにされている。一般に動物はカロテノイドを自らつくることができないため、食物から摂取することが知られている。宝石サンゴも海水中からエサとして摂取した有機物粒子(植物プランクトンの遺骸を含む)からカロテノイドあるいはその原料を得ていると考えられている。

筆者らは、日本近海から産出されるアカサンゴやモモイロサンゴについて色素成分の分析に取り組んだ。ベニサンゴと同じ方法では骨軸から色素成分が抽出されなかったため、アカサンゴ、モモイロサンゴの骨軸試料を脱灰後、色素成分とタンパク質を分離して色素成分を同定した(図5)。液体クロマトグラフ質量分析\*において、ベニサンゴと同じ色素成分であるカンタキサンチンがどち

#### 用語解説 Glossary

##### 【有機組織】

有機物からなる生物組織。宝石サンゴの有機組織には、ヒトの皮膚のように骨軸表面を覆う「共肉部」とイソギンチャクにみられるような円筒形の突起の先に8本の触手がついた「ポリプ」がある。

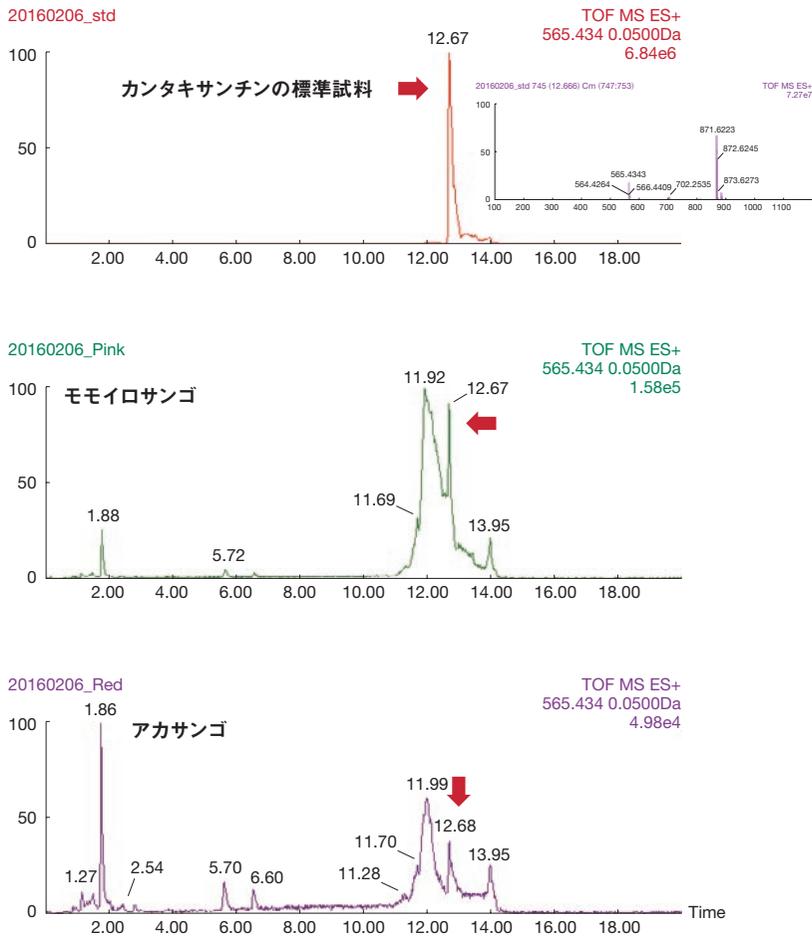


図5 液体クロマトグラフ質量分析による宝石サンゴ骨軸中の色素成分の分析

赤い矢印は、カンタキサンチンの信号位置を示している。

らの骨軸からも検出された。

ちなみに、宝石サンゴの類似品として販売されているアオサンゴ、クロサンゴ、ゴールドコーラルについては、アオサンゴの青色はピリン化合物、クロサンゴ、ゴールドコーラルの色合いはヨウ素

を含む角質が色素成分である。

## 5 おわりに

宝石サンゴ骨軸では、骨軸の主要成分である炭酸カルシウムの白色をベースとし、赤色系有機色素であるカンタキサンチンの含有量の程度やマイクロメートルオーダーの微細なパーツの組み合わせにより、多種多様な色彩が発現すると考えられる。宝石サンゴは種によらず同一の色素成分を有しており、骨軸の色合いがアカ、モモ、ベニ等と

### 用語解説 Glossary

#### 【液体クロマトグラフ質量分析】

液体クロマトグラフ (LC) 部において、固定相と移動相に対する相互作用の差を利用して液体試料中の成分を分離した後、質量分析 (MS) 部で目的成分をイオン化して質量電荷比ごとに検出する分析法。

異なるのはカンタキサンチン含有量に起因している可能性が高い。一方、骨軸に含まれるマグネシウムや硫酸イオンなどの無機微量元素もまた、骨軸断面に不均一に分布して微細な模様を形成している。これらは、有機色素がつくる模様とも強い相関を示していることから、両者の分布における相関や化学的な相互作用の研究は、骨軸中での有機色素の定着や、それらの含有量を支配する構造的因子を紐解く鍵となる可能性を秘めており、今後の研究の進展が期待される。

[文献]

- 1) Ranson, G. & Durivault, A. *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie Paris*. **126**, 1149-1151 (1937).
- 2) Cvejic, J. Tambutté, S. Lotto, S. Mikov, M. Slacanin, I. *et al. Mar. Biol.* **152**, 855-862 (2007).
- 3) Fürst, S. Müller, K. Gianni, L. Paris, C. Bellot-Gurlet, L. *et al. Minerals* **2**, 56 (2016).
- 4) 長谷川浩, 岩崎望, 鈴木淳, 牧輝弥, 早川慎二郎. *分析化学* **59**, 521-530 (2010).
- 5) Marline, J. C. & Dele, M. L. *Bull. Soc. Zool. France*. **108**, 289-301 (1983).
- 6) Hasegawa, H., Rahman, M. A., Luan, N. T. Maki, T. & Iwasaki, N. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **414-415**, 1-5 (2012).
- 7) Luan, N. T., Rahman, M. A., Maki, T., Tamenori, Y.,

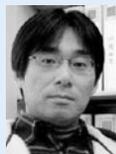
- Yoshimura, T. *et al. Geochim. Cosmochim. Acta.* **127**, 1-9 (2014).
- 8) Vielzeuf, D., Garrabou, J., Gagnon, A., Ricolleau, A., Adkins, J. *et al. Chem. Geol.* **355**, 13-27 (2013).
- 9) Tamenori, Y., Yoshimura, T., Luan, N. T., Hasegawa, H., Suzuki, A. *et al. J. Struct. Biol.* **186**, 214-223 (2014).
- 10) Weinbauer, M. G., Brandstatter, F. & Velimirov, B. *Mar. Biol.* **137**, 801-809 (2000).
- 11) Luan, N. T., Rahman, M. A., Maki, T., Iwasaki, N. & Hasegawa, H. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **441**, 117-125 (2013).



**長谷川 浩 Hiroshi Hasegawa**

金沢大学 理工研究域 物質化学系 教授

1993年3月、京都大学大学院理学研究科修士課程修了、博士(理学)。専門分野は、水圏化学、分析化学。財クリタ水・環境科学振興財団 優秀研究賞などを受賞。主な著書に、*Environmental Remediation Technologies for Metal-Contaminated Soils* (編, Springer Japan, 2017)、*海はめぐる* (分担執筆, 地人書館, 2012)、*珊瑚の文化誌* (分担執筆, 東海大学出版会, 2008)。



**為則 雄祐 Yusuke Tamenori**

公益財団法人高輝度光科学研究センター  
利用研究促進部門 主席研究員

1999年3月、兵庫県立姫路工業大学大学院(現:兵庫県立大学)理学研究科博士課程修了、博士(理学)。1999年4月より公益財団法人高輝度光科学研究センターに在職。専門分野は、軟X線科学, 地球科学。

## 5 地中海ベニサンゴの研究動向と漁業管理

Riccardo Cattaneo-Vietti

マルケ大学 元教授

Giorgio Bavestrello

ジェノヴァ大学 教授

地中海産ベニサンゴは乱獲が進み、保護が叫ばれるようになって久しい。本稿では近年の研究から明らかになった生態的な特徴や動態、漁の方法、地球環境の変化や漁が与える影響などに触れ、保護に向けての動きを紹介し、その未来を考察する。

### 1 地中海のベニサンゴ

宝石サンゴとよばれるベニサンゴ、*Corallium rubrum* (L., 1758) (刺胞動物門、花虫綱) は地中海の固有種で、その分布は近隣の大西洋沿岸にもわずかに見られる。古代から重要な漁業資源であり、宗教上、魔よけの意味を持ち、幸運をもたらすと信じられていた。今日でも珊瑚のお守りや首飾りは、神の怒りを鎮める宝飾品として幼児や花嫁に贈られている。地中海沿岸のベニサンゴが生息しているバンク(海底が盛り上がったところ)では何千年にもわたり漁がおこなわれ、地中海周辺や中央ヨーロッパでは枝状の珊瑚が現在でも有史以前の墓から見つかっている。枝状のベニサン

ゴの原木が、サルデーニャ島古代フェニキア人の町タロスの遺跡(紀元前5年から紀元後1年)から出土した。サルデーニャには今でも地中海地域



図1 地中海北西部、水深40 mにある崖の垂直面に生息するベニサンゴ

#### 【関連する領域】

組織：大学(理学系、水産学系)、環境省、水産庁、地方自治体、CITES、FAO、GFCM  
業界：環境、海洋、水産業、宝飾業

学 科：生物

学 問：生物学、水産学、海洋学

情報源：General Fisheries Commission for the Mediterranean (GFCM) のWebサイト

有数のベニサンゴに富んだバンクがある。

ベニサンゴは**群体\***を形成し、主に水深が15から350 mの海盆の中央部や西側部分の暗い岩石底に生息するが、より多く見られるのは水深30から120 mの海域である。地中海中央部(シチリア海峡)では、水深600から800 mにある突出した岩にいくつかの群体が散在しているのが見つかった<sup>1)</sup>。ベニサンゴは地中海の石灰藻起源の基層\*<sup>2)</sup>に生息する群集の極めて重要な構成要素であり、ヤギ類、大きな海綿動物、そしてその他の底生無脊椎動物と共存している(図1, 図2)。

ベニサンゴの分布密度は、群体の平均的な大きさに反比例することが明らかにされていた。しかし、それが自然下の個体群の特性なのか、漁の長期的な影響なのかは定かではない。群体の分布密度とその大きさは、実のところ幼生の着床と同様に漁に影響を受ける<sup>3)</sup>。大量な漁獲の後にできた空き地には、高い割合で幼生が着生する。また、新たに着床した群体は密生し、“低木の茂み”のような構造になる。そのため、過度な採取は個体群の構造を“森林のような”から“草原のような”状態へと変化させやすい<sup>4)</sup>。この草原のような状態は長く続くこともあり、種内競争に起因して群体の数はかなり抑えられる。

## 2 漁業

前世紀の間に開発が進んだベニサンゴのバンクがイタリア沿岸各地にいくつかあるとはいえ(図3)、商業的に価値のある群生地はサルデーニャ島周辺の海域、シシリー海峡、またモロッコからチュニジアにかけてのアフリカ大陸沿岸にある。2013年の地中海での全漁獲量は54トンであった<sup>5)</sup>。地中海では違法な漁や闇取引が日常的だと考えられている<sup>6)</sup>ため、このデータは明らかに過小評価である。また、コスタブラバ(スペイン)、イタリア、そしてギリシャでは密漁が確認されており、おそらく地中海全域で一般的におこなわれている

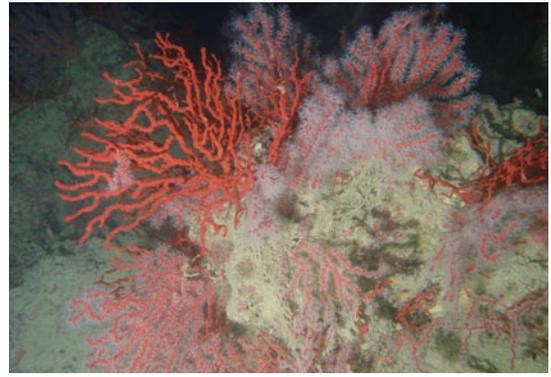


図2 シシリー海峡水深約100 mにおける石灰藻起源の基層露頭面に生息するベニサンゴ

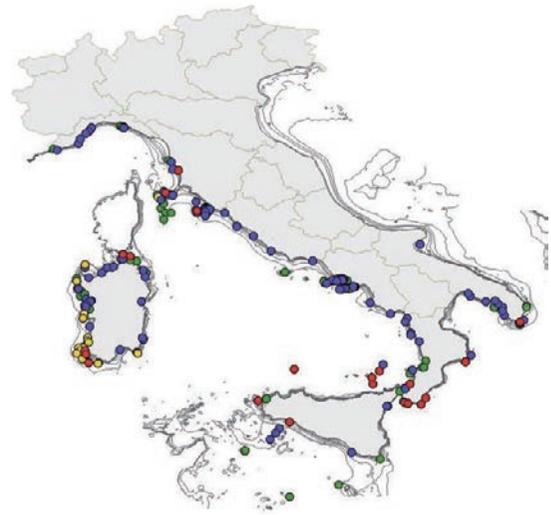


図3 過去150年間に採取が進んだイタリア沿岸におけるベニサンゴのバンク

赤：Canestrini, 1883; 黄：Parona, 1898; 青：Mazzarelli, 1915; Mazzarelli and Mazzarelli, 1918; 緑：その他の著者

### 用語解説 Glossary

#### 【群体】

成長した宝石サンゴは扇型をした樹状であり、内骨格である骨軸で支えられている。表面には複数のポリプが存在し、互いに連結している。ポリプ一つが形態的なまとまりを持った一つの個体である。複数のポリプが集合したものは群体とよばれており、生理学的には一つの個体である。

#### 【石灰藻起源の基層 coralligenous substratum】

石灰藻が堆積した生物起源の基層である。複雑な立体的構造を持つ岩を形成し、地中海ベニサンゴの典型的な生息場所である。

のであろう。

紀元前4から3世紀以降何百年もの間、ベニサンゴの漁師はトロール漁の道具（セント・アンドリュースの十字架）を使っていた。20世紀半ばには、セント・アンドリュースの十字架の代わりに改良型“イタリアンバー（イタリアの棒）”を使うようになった（図4、図5）。サルデーニャでは1989年に、欧州連合（EU）全域では1994年にEU理事会規則（No 1626/94）により、このような非選択的な漁具の使用が禁止された<sup>7)</sup>。遠隔操作探査機（ROV）を使ったシシリー海峡での違法サンゴ漁の痕跡調査で近年実証されたように、これらのトロール漁具はサンゴ個体群やその生息地に対する破壊力が非常に大きいため、どうしても禁止する必要があった<sup>6)</sup>。スキューバダイバーによる漁は大きめの個体を採取するためより選択的だと考えられ、ベニサンゴの生息地への影響はあまりないように見えた<sup>8)</sup>。

漁獲量からみると、イタリアでのこの150年間は34年の間（1875～1888年，1893～1914年）に1万8,000トンという桁外れな量が採集されたことに特徴づけられる。これは、シャッカ堆積群（シシリー海峡）からの大量の半化石（化石化の過程の終了していないもの）状のベニサンゴが採取されたものであり、150年間に採取された全漁獲量の約90%に当たる（図6）。その34年を除くと、この期間の当初には年平均約100トンの採取があったものが100年後には28トンにまで減少した。サンゴ資源の深刻な乱獲状態を示している。深海のベニサンゴバンクでの漁はもはや採算が合わず、漁業活動はされていないところが多い<sup>9)</sup>。

### 3 繁殖と新規幼生加入

ベニサンゴは生涯に何度も繁殖する（多回繁殖性）種で、体内で受精し孵化<sup>ふか</sup>が起きる。年1回の周期で夏に一斉にプラヌラ幼生を海中に分散し、放出後再び生殖腺が発育する<sup>4)10)</sup>。胚は30日ほ

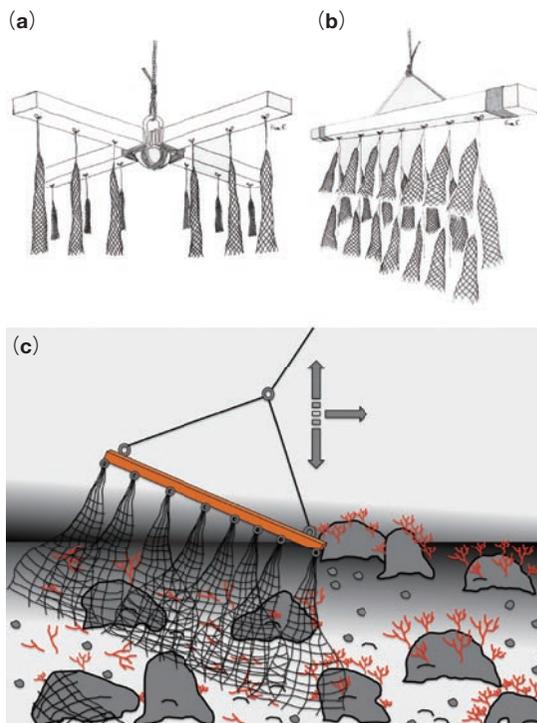


図4 漁具「インジェニョ」

- (a)「セント・アンドリュースの十字架」は、十字に組んだ長さ4～5 mのまっすぐな2本の木製の棒で、1、2個の鉛玉や石が錘として付いている。十字の2本の棒全体にベニサンゴを絡み取るための長さ8 mにもなる網が6個ずつ付いている。
- (b)「イタリアの棒」は長さ3～4 mの木製あるいは鉄製の1本の棒、または、ときに短い横棒が交差したものに10～15個の網の房が付いている。
- (c) 海底で使われている「イタリアの棒」。



図5 イタリアの珊瑚漁船

[A. Clossによる木版画25]

どかけてプラナラ幼生になり、数時間から数日海中を浮遊したあと親群体のごく近くに着底する。ベニサンゴは群体でもポリプのレベルでも、完全に雌雄異体であると考えられる<sup>4)10)</sup>。また、十分ではないが無性生殖もおこなうと考えられる。

繁殖能力は群体が大きくなるにつれて急激に高まる。一般的には、大きな群体は小さいものより多くの卵母細胞と精嚢を持ち、100以上のプラナラ幼生を生むこともある(数十のものもある)<sup>4)10)</sup>。最初に生殖活動が見られるのは、群体の大きさが高さ約24 mm、基部直径3~4 mm、重さ0.6 gの、おそらく7~10歳のころである<sup>11)</sup>。生息空間での群体の密度や占有空間をめぐる競争との関係で、新規幼生加入率は余地空間と時期により大きく異なる<sup>12)</sup>。

#### 4 寿命と成長

ベニサンゴは長く生きる種ではあるが、その長さについてはまだ定説がない。100年を超えという研究もある<sup>13)</sup>。測定法に応じて基部直径の成長速度は年間0.22から0.68 mmと幅がある<sup>14)</sup>。最も成長速度が高いのは生後の1年間で、その後4から5年でほとんど成長しなくなる<sup>15)</sup>。

#### 5 遺伝的特徴

遺伝学的研究により、数十m離れた集団間の遺伝子には差異が現れる(遺伝的分化)ことが明らかになった。実際、プラナラ幼生の分散の有効な範囲は10 m以内に限定されている可能性がある。Costantini *et al.*<sup>16)</sup>は、水深40から50 mの海域から採集したサンプルに遺伝的なつながりが途切れる境界があることを報告した。また、サルデーニャ深海の集団(水深80~120 m)では数百mから1 km足らずの距離の範囲で、遺伝的分化が明らかになった<sup>17)</sup>。異なる深さ(水深30~60 mと80~120 m)に生息する集団の間にも明瞭な遺伝

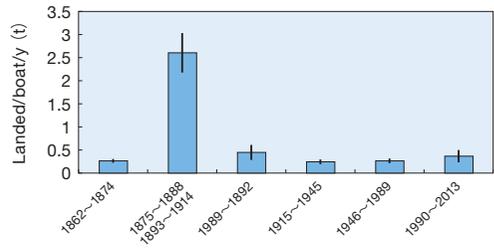


図6 イタリアにおける過去150年間における時期別漁船当たりの年間平均ベニサンゴ漁獲量(±標準誤差)

縦軸: 漁船1隻当たりの年間平均ベニサンゴ漁獲量(トン)

横軸: 150年間の異なる6時期

的分化があると報告されている。その背景には、深度勾配に沿って分布する集団間の遺伝子流動\*は制限されている可能性がある。一般的に、隣接する集団の間に明らかな遺伝的分化が見られる場合は、乱獲を受けた集団の回復は主にその集団内での加入に頼らざるを得ず深場のサンゴ礁域レフュージア説\*<sup>17)</sup>が成り立たないことを意味する。

#### 6 死亡率

商業的価値の高いベニサンゴの死には自然なものだけでなく、漁獲によるものもある。自然の死は、海綿動物や他の固着生物との占有空間の奪い合い、穿孔性動物の活動や地震による海底の変動、捕食、海底の堆積物の増加などによって生息環境から排除されることから起こる。また、流行病

#### 用語解説 Glossary

##### 【遺伝子流動】

ある地域における異なる集団の間での遺伝子の交換。その集団を構成する種の配偶子が分散することや幼生を含む個体が移動することによって起こる。

##### 【深場のサンゴ礁域レフュージア説 deep reef refugia hypothesis】

人間活動に起因するストレスが少ない深海域に生息しているサンゴ群集が、浅海域に生息しているサンゴ類の避難場所となり、減少を続ける浅海域のサンゴ類の再生に寄与するかもしれないとする説。

のための広域に及ぶ死もある(図7)。特に、1990年代後半以降に異常な高水温とそれに関連するできごとにより、浅海域のベニサンゴに大量死が起こった<sup>18)19)</sup>。ベニサンゴにおける大量の死は群体の大きさにより一様ではなかった。大きな群体は自然界のストレス要因にはより強い回復力を持つが、漁獲の対象になりやすい。一方、小さい群体はそれ全体が死に至る割合がより高かった。

多数の種(主に海綿動物、甲殻類動物、腕足動物、軟体動物、そして棘皮動物)がベニサンゴ群体上やその中に、あるいはそれと密接な共生関係を保ちながら生息していることが報告されている<sup>20)</sup>。寄生種をはじめ、それらの中にはベニサンゴの死亡率を高め、そのためにベニサンゴの個体群構成に多大な影響を与えるものもいる(図8)。海綿動物はベニサンゴの自然な死の主な原因であるほか、群体を傷つけるため、商業価値を下げしてしまう<sup>21)</sup>。

## 7 保全

数百年に及ぶ乱獲や、長い寿命、ゆっくりとした成長、低い繁殖能力、そして十分ではない幼生分散能力、またその結果として数十mの規模で現れる明らかな遺伝的分化などから、地中海ベニサンゴは地中海で絶滅のおそれが高くて高い資源だと考えてもよいだろう。現在は絶滅危惧種とは考えられてはいないが、資源管理が提案されるいくつかの国際協定(SPAMI Annex III; Berna Annex III; Habitat Directive Annex V; Barcelona Convention)には記載されている。2007年に米国はベニサンゴを含むサンゴ科のすべての種をワシントン条約(絶滅のおそれのある野生動物種の国際取引に関する条約, CITES)の附属書IIに載せることを提案したが、過半数の支持を得ることはできなかった<sup>22)</sup>。

ベニサンゴに与える漁業の影響は深刻であるが、自然下におけるストレス要因や気候変動の影響も見過ごすことはできない。浅海域において特に顕

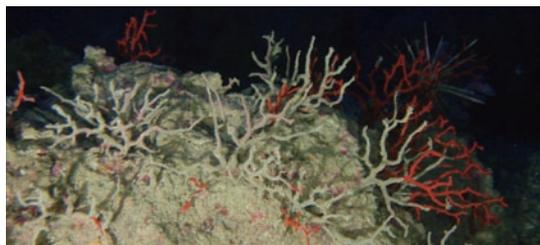


図7 生きていたままの状態で見えている死んだベニサンゴの群体

骨軸を取り巻く有機組織(共肉)が完全になくもや一部が残っているものが見える。背後には生きている群体が見える。

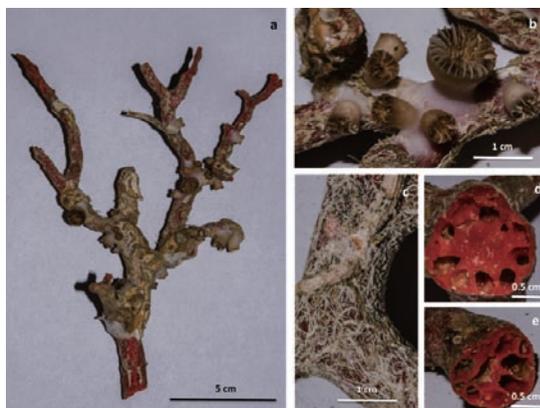


図8 地中海南部で採集された最近死亡したベニサンゴの群体(a)、大きさの異なる二つのイシサンゴ目の仲間(b)と網状に張り巡らされたカンザシゴカイ類の棲管(c)が付着している。骨軸基部には海綿 *Spiroxya laevispira* が穿孔した典型的な空洞が見られる(d)(e)

著で、1990年代後半から浅海域のベニサンゴで大量死が起こった。それは真菌症や原虫症に起因し、異常な高水温と関連があるとされている。また、マグネシウムを含むカルサイトから成るベニサンゴの骨軸は酸に溶けやすく、気候変動に伴う海洋酸性化の影響を受けやすいと考えられている。最近の実証的研究では、有害な海洋酸性化がこの貴重な種に影響を与えている事実が初めて明らかになった<sup>23)</sup>。最近のベニサンゴ集団についての定量的な研究では、乱獲にもかかわらず、ベニサンゴのバンクが依然として主に浅海域に広く分布していることを示している<sup>9)</sup>。群体は全体的に小型で高密度になる傾向にはあるが、これらのバンクのベニサンゴは著しい回復力を見せた。しかし、

漁業活動の終了後、もとの構造を取り戻すのに必要な時間はかなり長くなると思われ、さまざまな地域にある昔からの乱獲の進んだバンクに再び群体が戻ることはないのかもしれない。

これらの事実を地中海の深海に生息するベニサンゴの保護対策に結びつける必要がある。しかし、ゆっくり成長するベニサンゴの森の消滅は、ことによると取り返しのつかない段階にあることを表している可能性もある。再生にはおそらく数十年、いや数世紀さえかかるのだろう<sup>2)</sup>。フランスとスペインの海洋保護区において20から30年の保護期間をおいた例では、群体の大きさは元の大きさになることはなく<sup>4)</sup>、完全な回復には数十年の有効な保護が必要になることが明らかになった<sup>24)</sup>。マデス群島(スペイン)海域での14年間の保護では“森林のような”構造を取り戻すまでには至らなかった<sup>4)</sup>。一方、ポルトフィーノ(イタリア)の個体群は、わずか50年で十分に成長した“森林のような”構造に回復する最初の兆候を示した<sup>19)</sup>。

[文献]

1) Taviani, M., Freiwald, A., Beuck, L., Angeletti, L., Remia A. *et al. Proceedings of the International Workshop on Rd Coral Science, Management, and Trade: Lessons from the Mediterranean* (eds. Bussoletti, E., Cottingham, D., Bruckner, A., Roberts G., Sandulli, R.) 87–93 (NOAA Technical Memorandum CRCP-13, Silver Spring, 2010).

2) Ballesteros, E. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **44**, 123–195 (2006).

3) Rossi, S., Tsounis, G., Orejas, C., Padrón, T., Gili, J. M. *et al. Mar. Biol.*, **154**, 533–545 (2008).

4) Tsounis, G., Rossi, S., Gili, J.-M., Arntz, W. *Mar. Biol.*, **149**, 1059–1070 (2006).

5) Cau, A., Cannas, R., Sacco, F. & Follena, M. C. *General Fisheries Commission for the Mediterranean, Scientific Advisory Committee 15 Session, Inf.22, 3rd part*, 1–50 (2013).

6) Cattaneo-Viatti, R., Bavestrello, G., Bo, M., Canese, S. & Andaloro, F. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.*, **27** (3), 604–616 (2017).

7) EUR-Lex. 取得日2018年2月18日(<http://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX%3A31994R1626>)

8) Santangelo, G. & Bramanti, L. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **418**, 295–297 (2010).

9) Cattaneo-Viatti, R., Bo, M., Cannas, R., Cau, A. I., Follena, C. *et al. Ital. J. Zool.*, **83**(4), 443–455 (2016).

10) Santangelo, G., Carletti, E., Maggi, E. & Bramanti, L. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **248**, 99–108 (2003).

11) Torrents, O., Garrabou, J., Marschal, C. & Harmelin, J.

-G. *Biol. Conserv.*, **121**, 391–397 (2005).

12) Garrabou, J. Perez, T., Santoretto, S. & Harmelin, J. -G. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **217**, 263–272 (2001).

13) Roark, E. B., Guilderson, T.P. Dunbar, R. B. & Ingram, B. L. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **327**, 1–14 (2006).

14) Marschal, C., Garrabou, J., Harmelin, J. G. & Pichon, M. *Coral Reefs*, **23**(3), 423–432 (2004).

15) Bavestrello, G., Cerrao, C. & Cattaneo-Viatti, R. 2010. *Proceedings of the International Workshop on Red Coral Science, Management, and Trade: Lessons from the Mediterranean* (eds. Bussoletti, E., Cottingham, D., Bruckner, A., Roberts G., Sandulli, R.) 151–158 (NOAA Technical Memorandum CRCP-13, Silver Spring, 2010).

16) Costantini, F., Rossi, S., Pintus, E., Cerrano, C., Gili, J. M. *et al. Coral Reefs*, **30**, 991–1003 (2011).

17) Cannas, R., Sacco, F., Cau, A., Cuccu, D., Follena, M. C. *et al. Aquatic Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, **26**(2), 236–250 (2016).

18) Cerrano, C., Bavestrello, G., Bianchi, C. N., Cattaneo-Viatti, R., Bava, S. *et al. Ecol. Lett.*, **3**, 284–293 (2000).

19) Bavestrello, G., Bo, M., Bertolino, M., Betti, F. & Cattaneo-Viatti, R. *Mar. Ecol.*, **36**(4), 1354–1363 (2015).

20) Calcinai, B., Cerrano, C., Iwasaki, N., Bavestrello, G. *Proceedings of the International Workshop on Rd Coral Science, Management, and Trade: Lessons from the Mediterranean* (eds. Bussoletti, E., Cottingham, D., Bruckner, A., Roberts G., Sandulli, R.) 165–171 (NOAA Technical Memorandum CRCP-13, Silver Spring, 2010).

21) Corriero, G., Pansini, M. & Sarà, M. *FAO Fish. Rep.*, **413**, 73–78 (1988).

22) Bruckner, A. W. *Curr. Opin. Environ. Sustainability.*, **7**, 1–8 (2014).

23) Cerrano, C., Cardini, U., Bianchelli, S., Corinaldesi, C., Pusceddu, A. *et al. Sci. Rep.*, **3**, 1457 (2013).

24) Torrents, O. & Garrabou, J. *Mar. Biol.*, **158**, 1019–1028 (2011).

25) Stieler, K., Paulus, E. & Kaden, W. *Italien: eine Wanderung von den Alpen bis zum Aetna* (J. Engelhorn, 1876).



**Riccardo Cattaneo-Viatti**

マルケ大学 元教授

1972年、ジェノヴァ大学生物科学科卒業。底生生物群集、海洋保護区管理の多数研究プロジェクトに関与。マルケ工科大学(イタリア・アンコーナ)理学部環境学科教授を退職。地中海、南極の底生群集の海洋生態学や海洋生物学を中心に研究する、軟体動物後鰓類の専門家。海洋生態学と漁業に関する本9冊。国際的学術誌を中心に350を超える科学出版物に研究概要を発表。



**Giorgio Bavestrello**

ジェノヴァ大学 教授

ジェノヴァ大学, PhD. ジェノヴァ大学, 教授。専門分野は、海洋生物学。地中海とインドネシア、ヴェトナム、日本を中心としたインド太平洋の海綿動物、刺胞動物など底生生物の分類学、生物学、生態学の研究。海綿動物と刺胞動物の分類に遺伝学的手法を採用し新属、新種を多数記載。地中海でのヤギ類と海綿類の大量死にいち早く注目する。

特集Ⅱ

# 変わる 光合成研究



——光エネルギー変換の時空間的理解を目指して

光のエネルギーを化学エネルギーに変換する光合成は古くから研究されてきたが、ここ数年、巨大複合体が離合集散して光合成が制御されることや、変動する自然光環境では、光合成が定常光下とは異なるふるまいを示すことなど、従来の考え方では想定されていなかった新しい現象が見つかってきている。また、技術的進歩によって反応中心複合体の原子構造が光合成の反応のステップごとに変化する様子を調べることも可能になった。本企画では、そのような光合成研究の新しい展開を紹介する。

## 【総論】光合成研究の 新しい展開

園池 公毅

### ① 複合体間の相互作用による 光合成の動的な制御

鹿内 利治

### ② タンパク質複合体の 原子構造から見る 光合成反応の仕組み

沈 建仁

### ③ 環境制御された実験室とは異なる 野外の光環境に対する光合成応答

——変動する光環境に対する光合成応答

矢守 航／河野 優／寺島 一郎

〈総論〉

# 光合成研究の新しい展開

園池 公毅 *Kintake Sonoike*

早稲田大学 教育・総合科学学術院 教授



光合成の研究は、現在、原子レベルでの構造機能相関と時間軸を考慮に入れた光合成の応答をキーワードとする新たな転換点を迎えている。本稿では特集「変わる光合成研究」の総論として、光合成の基本メカニズムを振り返るとともに、従来の静止画的な光合成像を、ダイナミックな動画に変える研究の必要性について論じる。

## 1 はじめに

小学生でも名前を知っている植物の「光合成」。その研究が新たな段階に入ってきた。光という、生物学者にとっては、ある意味で直感的に把握しにくいエネルギーを利用して、植物が自らの体をどのように作り上げていくのか、というメカニズムの解明において、日本は生化学的、分光学的な解析を中心に世界の研究をリードしてきた。さらに1990年代以降、分子生物学的な解析手法の導入によって光合成の研究は加速し、その基本的なメカニズムはほぼ解明されたといってもよい。しかし、そこで明確になったのは、それだけでは光合成を理解したことにはならないということである。後述するように、自然条件における光合成の理解には、新たな時空間的把握が必須となる。そして、そのような光合成の理解は、人類の持続可能な社

会にとっても必須であるという認識が広まっている。以下では、地球環境における光合成の位置づけとこれまでに明らかとなった光合成のメカニズムの概略を最初に紹介したのち、現代の光合成研究が、どこを目指しているのかを見ていきたい。



植物の葉がおこなう光合成の反応は、地球生態系を支えている

### 【関連する領域】

**組織**：大学（理学系・工学系・農学系）  
**業界**：農業、バイオテクノロジー、エネルギー  
**学科**：生物、物理、化学

**学問**：環境工学、化学工学、生物学、農学、水産学、植物学、バイオテクノロジー、環境学  
**情報源**：「光合成の森」<http://www.photosynthesis.jp/>

## 2 光合成と地球環境

約46億年前に誕生した地球に生命が出現したのは、おそらく30数億年前であると考えられる。生命の誕生は、もちろん極めて重要なイベントであったが、原始地球に出現した当初の生物の現存量は、きわめて少なかったと考えられる。これは、それらの生物のエネルギー源が光ではなく、非生物的に蓄積した有機物もしくは無機物であったことによる。この状況は、光合成細菌とよばれる光エネルギーを利用する生命の形態が出現しても、さほど変化しなかった。これらの光合成細菌は、光のエネルギーを利用できるようになった一方、相変わらず硫化水素などの特定の物質が存在する環境でしか生育できなかったためである。

しかし、30億年ぐらい前になって、水を分解して酸素を発生する、現在の植物の光合成と同じ反応をおこなう生物が進化した。これがシアノバクテリア\*である。シアノバクテリアは、単細胞の原核生物であるが、水が存在すれば、光のエネルギーを利用して水中でも地上でも生育が可能である。その結果、地球上に広く分布するようにな

り、地球上の生物現存量は一気に増加した。シアノバクテリアが共生によって葉緑体へと進化した結果として植物が誕生し、大気中の二酸化炭素濃度は減少し、酸素濃度が上昇していった。このような地球環境の変化は、新たな生物の進化を誘発し、現在の地球生態系が形作られていった。

減少した大気中の二酸化炭素は、部分的に地中に化石資源として蓄積され、現在の地球環境問題の一部は、この何億年もの時間をかけて蓄積された資源の、人類による急速な消費の結果としてとらえることができる。人類社会の持続的な発展のためには、何らかの対策が必須であり、そのためにも、植物による光合成のメカニズムの理解と、そこに基盤を置いた人工光合成の研究が求められている。

## 3 光合成の基本メカニズム

では、光合成の基本メカニズムはどこまでわかってきているのだろうか。光合成は光のエネルギーを利用して二酸化炭素から有機物を作り出す反応である。有機物を燃焼（酸化）させると二酸化炭素が生じることから推測できるように、二酸化炭素を有機物に変換する反応は、酸化の逆反応である還元反応である。生物は、還元反応を進めるために、ATP\*のエネルギーと、NADPH\*という物質の還元力を用いる。植物は、カルビン・ベンソン回路という代謝経路によってATPとNADPHを利用して二酸化炭素から有機物を合成するが、この反応は、実は、光合成をしない化学合成細菌とよばれる生物における有機物の合成反応経路と同一である。つまり、光合成の光合成たるゆえんは、有機物の合成ではなく、光のエネルギーを用いてATPとNADPHを作り出す点にある。

還元力として用いられるNADPHは、チラコイド膜\*とよばれる生体膜上に存在する三つの巨大なタンパク質複合体が関与する光合成電子伝達により作られる(図1)。電子伝達では、一連の酸化

### 用語解説 Glossary

#### 【シアノバクテリア】

原核の単細胞光合成生物で、植物と同様に水を分解して酸素を発生する光合成をおこなう。真核細胞に共生することによって葉緑体へと進化した。

#### 【ATP】

アデノシン三リン酸 (adenosine triphosphate) の略称。生体内で、反応を進行させるためのエネルギーを供給する役割を果たす物質で、エネルギー通貨と表現される。加水分解によってADP (アデノシン二リン酸) と無機リン酸になる際に放出するエネルギーにより物質の合成や輸送などの反応が進む。

#### 【NADPH】

ニコチンアミドアデニンジヌクレオチドリジン酸 (nicotinamide adenine dinucleotide phosphate) の略称。生体内の酸化還元反応において還元力を媒介する物質として働く。ほかの物質を還元して自らが酸化されるとNADP<sup>+</sup>となる。光合成などの同化の反応では主にNADPHが使われるが、呼吸などの異化の反応では、リン酸基が少ないNADHが同じ役割を果たす。

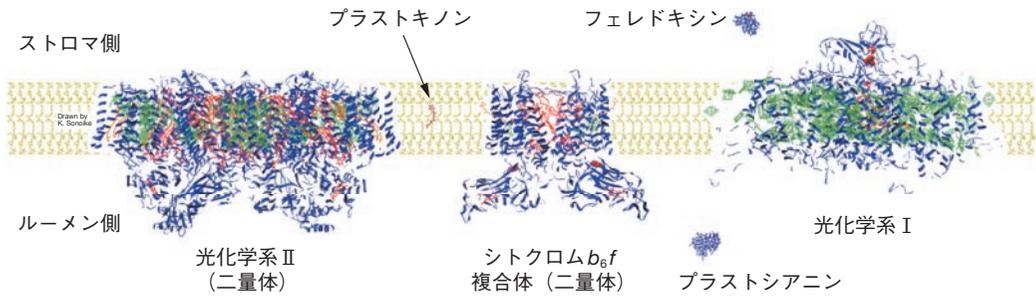


図1 チラコイド膜の中の巨大なタンパク質複合体が光合成の電子伝達を担っている

還元反応が連続して起き、水を酸化して酸素を発生する際に生じる電子が、数多くの成分を経て  $\text{NADP}^+$  を還元して  $\text{NADPH}$  が生じる。還元剤として働く (=より酸化されやすい物質である)  $\text{NADPH}$  が還元されて (より酸化されにくい物質である) 水が酸化される反応は、自発的には進行し得ないので、電子伝達を進めるためには外部からエネルギーが投入される必要がある。実際に、**光化学系<sup>\*</sup> I** と光化学系 II とよばれるクロロフィルを結合した2種類のタンパク質複合体が、光のエネルギーにより反応を駆動する役割を果たす。

具体的には、光化学系 II において光エネルギーを用いて水を分解して酸素が発生され、その際に生じる電子は、プラストキノンという膜に溶けた有機分子を経てシトクロム  $b_6/f$  複合体という三つ目のタンパク質複合体に渡される。次いでプラス

トシアニンという水溶性のタンパク質、光化学系 I、そしてフェレドキシンを経て最終的に  $\text{NADP}^+$  に電子が渡される。この光化学系 I においてさらに光エネルギーが投入されることになる。この光合成の電子伝達に伴って、電子が動くだけではなく水素イオン (プロトン) がチラコイド膜の外側 (ストロマ側) から内側 (ルーメン側) へと移動し、この濃度勾配が、膜中に存在する4番目のタンパク質複合体である ATP 合成酵素を駆動して、エネルギー物質である ATP を合成する。

このような電子伝達の基本的な流れは、すでに40年ほど前には明らかになっており、そこにかかわる複合体の中の個々の電子伝達成分についても、20年前までにはほぼ確定した。生体膜の中の環境は疎水的であるため、その中のタンパク質複合体の構造を明らかにすることには困難が伴ったが、それについても20世紀の最後には技術的な突破口が開かれた。しかし、以下に述べるように、光合成の真の理解には、これまでの研究だけでは足りないことが明らかになりつつある。

#### 4 光合成の真の理解のために

では、光合成を真に理解するためには、さらに何が必要なのだろうか。第一に考えなくてはならないのは、あるタンパク質がある機能を担っていることがわかったとしても、なぜそのような機能

#### 用語解説 Glossary

##### 【チラコイド膜】

葉緑体もしくはシアノバクテリアの細胞中にみられる光合成機能に特化した生体膜。光合成の電子伝達には、このチラコイド膜上の三つの巨大なタンパク質複合体が関与する。また、電子伝達によりチラコイド膜を隔てて形成されるプロトン濃度勾配によって、膜上の ATP 合成酵素が ATP を合成する。

##### 【光化学系】

光エネルギーを化学エネルギーに変換する色素とタンパク質からなる複合体。光化学系 I、光化学系 II の二種類があり、これらが共同して光エネルギーを用い、電子伝達を駆動する。

を發揮することが可能であるのかについては、わからない場合が結局は多いということである。光合成の反応においては、光の吸収や分子の励起といった物理的な現象や、水の酸素への酸化などの酸化還元反応に代表される化学的な現象が重要な位置を占める。そのような物理化学的な反応に基盤を置く光合成を理解するためには、遺伝子の発現やタンパク質の機能に重きを置く生物学のセントラルドグマだけでは不十分である。

もう一つ重要なのは、環境要因としての光の特殊性である。生物は、常に変動する環境の中で生育しており、移動の能力を持たない植物の場合は特に、置かれた環境に対応して常に変化し続けることを強いられる。そして、その環境のさまざまな要因の中で、光ほど劇的に、かつ短時間に変動する要因はほかに存在しない。たとえば、温度は、一日の間に20℃程度の変化を示すことはよくあるが、比熱の大きな水の中の環境ではもちろん、周囲が空気である陸上環境においても、その変化には一定の時間を要する。一方、光の強さは夜昼で異なるのはもちろん、太陽光が雲や葉にさえぎられることなどによって、植物が受ける光量は、1秒にも満たない時間の中で10倍以上変動することも珍しくはない。一定の光が当たる条件での光合成を調べただけでは、自然環境中の光合成を理解することはできない。

では、これらの問題を解決するためには何が必要だろうか。最初のポイントに対して必要なのは、タンパク質を全体としてとらえるのではなく、その特定のアミノ酸残基や、配位する金属の構造など、原子レベルの構造にまで踏み込んで、機能を解明することである。つまり、より高分解な構造機能相関が、研究の一つの方向性となる。そして、第二のポイントに対して必要なのは、構造に加えて、時間軸を考慮に入れて植物の環境応答などを解析することである。すなわち、光合成のダイナミクスに焦点を当てた方向性といえよう。

## 5 本特集の構成

以上のような方向に向けて光合成の研究をさらに推進するために、文部科学省による科学研究費助成事業である新学術領域研究「光エネルギー変換システムの再最適化(新光合成)」が2016年度から、同じく「光合成分子機構の学理解明と時間制御による革新的光-物質変換系の創製(革新的光物質変換)」が2017年度からスタートした。どちらも、5年間の研究期間のうちに、それぞれ100名を超える研究者が情報を交換しながら光合成の研究を新たな段階に進めるために結集する。

本特集においては、「革新的光物質変換」の領域代表を務める岡山大学の沈建仁さんに、光合成における光エネルギー変換の初発反応が起こる反応中心について、その原子レベルでの構造を反応ステップごとにとらえる研究の紹介をお願いした。また、「新光合成」の計画研究代表者である京都大学の鹿内利治さんには、流動するチラコイド膜の中で、巨大なタンパク質複合体が離合集散しながら相互作用をして光合成を制御している様子をとらえる研究の紹介をお願いした。また、「新光合成」の総括班で光合成解析センターを担当する東京大学の矢守航さんには、植物を一定の光量の下で育てて光合成を測定していたのではわからなかった、自然環境の変動する光の下での光合成を紹介していただくことにした。

原子レベルの構造とダイナミクスをキーワードに切り取った最新の研究の紹介によって、光合成研究の進展と熱気を感じ取っていただければ幸いである。



**園池 公毅** *Kintake Sonoike*

早稲田大学 教育・総合科学学術院 教授

東京大学教養学部卒。東京大学大学院理学系研究科博士課程修了。理学博士。東京大学助手、准教授を経て、早稲田大学教授。専門は植物生理学、特に光合成。光合成の光エネルギー変換の研究を進めるとともに、サイト「光合成の森」などにより一般向けに光合成の紹介をおこなう。「光合成に関する啓蒙活動」に対して日本植物学会特別賞(2013年度)を受賞。主な著書に、光合成とはなにか(講談社、2008)、植物の形には意味がある(ベレ出版、2016)など。

関連する  
学科



関連する  
学問



# 1 複合体間の相互作用による 光合成の動的な制御

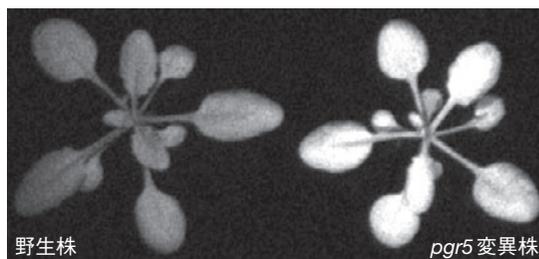
鹿内 利治 *Toshiharu Shikanai*

京都大学 理学研究科 教授

光合成による光エネルギーの変換は、葉緑体のチラコイド膜上で起きる電子伝達反応に依存し、それは、二つの光化学系を含むいくつかのタンパク質複合体によって触媒される。この過程は、過剰な光による傷害の危機にいつも曝されている。そのため、これらのタンパク質複合体は、その構造を変えたり、他の複合体と超複合体を形成することで柔軟に電子伝達を制御し、変動する光環境に適応している。

## 1 はじめに

光合成は、太陽の光エネルギーを用いて大気中のCO<sub>2</sub>を糖などの有機物に固定する。まず光エネルギーが、生命が利用できるNADPHとATPに変換される。カルビン・ベンソン回路は、このNADPHとATPを用いてCO<sub>2</sub>を固定する一連の酵素反応である。したがって、実際に光が関わるのは電子伝達反応である。光エネルギーの初期変換をおこなうのが、葉緑体チラコイド膜に埋め込まれたタンパク質と色素から成る大きな複合体が触媒する二つの光化学反応である(図1)。光化学



シロイヌナズナ野生株と *pgr5* 変異株のクロロフィル蛍光のイメージング

*pgr5* 変異株は、PSI周辺サイクリック電子伝達に異常を示し、強光下でチラコイドルーメンを十分に酸性化できない。そのため、変異株は熱散逸を誘導することができず、高いクロロフィル蛍光を発する。

### 【関連する領域】

組織：大学（理学系，農学系）  
業界：農業，バイオテクノロジー，エネルギー  
学科：生物，化学

学問：生物学，農学，植物学，バイオテクノロジー，環境学  
情報源：植物分子遺伝学研究室 [http://www.bot.kyoto-u.ac.jp/j/5\\_iden.html](http://www.bot.kyoto-u.ac.jp/j/5_iden.html)，日本光合成学会 <http://photosyn.jp>

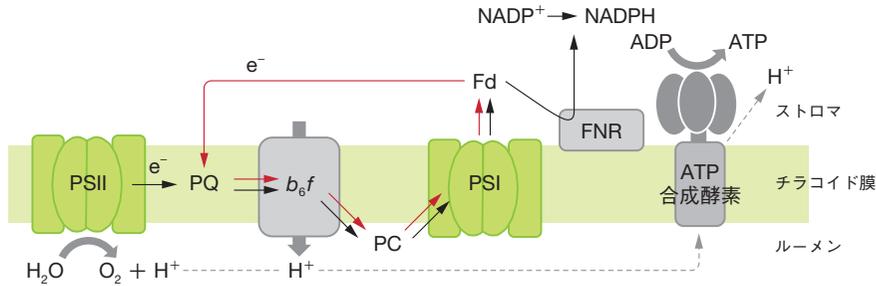


図1 電子伝達の概略図

黒矢印は、水からNADP<sup>+</sup>へのリニア電子伝達、赤矢印はPSI周辺サイクリック電子伝達を示す。チラコイド膜を介して形成されるH<sup>+</sup>濃度勾配は、ATP合成に利用される。PC；プラストシアニン。Fd；フェレドキシン。b<sub>6</sub>f；シトクロムb<sub>6</sub>f複合体。FNR；フェレドキシン-NADP<sup>+</sup>還元酵素。

系II (PSII) は、水を酸化することで電子を引き抜き、電子の運び屋であるプラストキノン (PQ) を還元する。二つの光化学系間の電子伝達を触媒するのがシトクロム b<sub>6</sub>f 複合体であり、PQ から受け取った電子をプラストシアニンに渡す際に、プロトン (H<sup>+</sup>) をストロマからチラコイドルーメンに流入させる。一方、光化学系 I (PSI) は、プラストシアニンから電子を受け取り、フェレドキシンを還元する。フェレドキシンは、酸化型の NADPH である NADP<sup>+</sup> を還元し、最終的に水から得られた電子は、NADPH の還元力として蓄えられる。一方、水分解の際にルーメンに放出される H<sup>+</sup> とシトクロム b<sub>6</sub>f 複合体による H<sup>+</sup> 流入により、チラコイド膜を介し、ストロマとルーメンの間に H<sup>+</sup> 濃度勾配 (ΔpH) が形成される。この ΔpH は ATP 合成酵素による ATP を合成する力 (H<sup>+</sup> 駆動力) に貢献する。図1の黒矢印は、この一連の反応 (リニア電子伝達) を表している。しかし、実際の電子伝達装置は、このように整然と並んだものではない。それどころか、それぞれの

複合体は他の複合体と相互作用したり、必要に応じて構成や構造を変えている。本稿では、近年明らかになってきた、この電子伝達装置のダイナミックな動きが関与する光合成の柔軟な制御について解説する。

## 2 チラコイドルーメンの酸性化を検知する LHCII の移動

PSII は電子伝達反応をスタートさせ (図1)、その活性制御は、過剰な電子伝達反応を防ぐために重要である。PSII では、特殊な分子環境にあるクロロフィル a である P680 が励起エネルギーを受け電子を放出することで、水を分解する強い酸化力を生み出す (水分解の詳細な仕組みは、沈博士の解説を参照)<sup>1)</sup>。水の分解により得られた電子は、最終的に PQ に渡される。この反応をおこなうのが、PSII の反応中心であり、コアアンテナとよばれるクロロフィルを多数結合したタンパク質 (CP43, CP47) と相互作用し、またルーメン側には、水分解に関わる酸素発生系が結合することで PSII コアを形成する (図2)。さらに二つの PSII コアが会合し、二量体を形成する。この PSII コア二量体の周辺には、多くの PSII の集光アンテナタンパク質 (LHCII) \* が結合する。これが、PSII 超複合体である<sup>2)</sup>。実際、水分解に使わ

### 用語解説 Glossary

#### [LHCII]

light-harvesting chlorophyll protein complex II の略。チラコイド膜を貫通するタンパク質で、多くのクロロフィル a と b、カロテノイドを結合する。光の捕集に機能し、それによる励起エネルギーを PSII 反応中心に伝える。本来 PSI に結合するものが LHCI である。

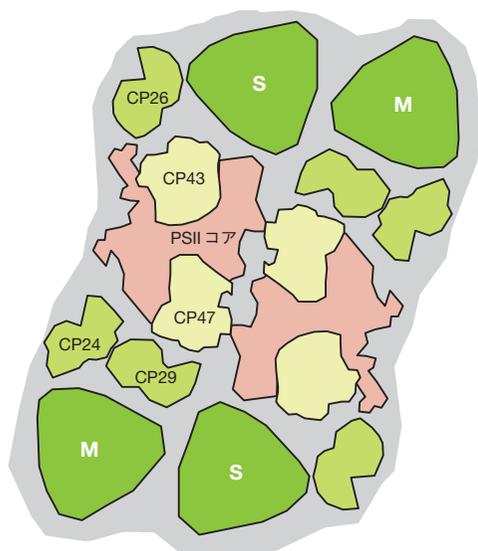


図2 PSII超複合体の構造

PSIIの二量体に単量体LHCII (CP24, CP26, CP29) が各2分子、LHCII三量体SとMの位置に2分子それぞれ結合している。そのため $C_2S_2M_2$ とよばれる構造である。文献2の単粒子解析画像からトレースした。

れる光エネルギーの多くは、このLHCIIに結合するクロロフィルにより捕捉される。

植物において、 $CO_2$ 固定に利用できる光エネルギーは限られており、過剰な光エネルギーの受容は、活性酸素の生成を介して光合成装置を傷める。これが光傷害である。植物は光傷害を回避するため、光エネルギーの利用効率を調節する。この過程は、分子遺伝学の導入によって飛躍的に理解が進んだ。遺伝学では、光合成の制御に注目する際、その制御が異常な突然変異体（一遺伝子の異常により遺伝する異常をもつ）を選抜する。目に見えない光合成制御に関わる突然変異株を単離するのに、クロロフィル蛍光イメージングが貢献した（イメージ写真参照）。調節メカニズムの一つとして、LHCIIが受容した余剰な光エネルギーをPSII反応中心に渡さず、熱エネルギーに換えて安全に捨てる。この過程は、PSIIが発するクロロフィル蛍光の減少（NPQ）\*として観察される。蛍光の概念は難解であるが、おおむね植物が過剰な光に対応する制御を見ていると理解できる（用語解説参照）。

NPQにはいくつかの成分があるが、被子植物で重要なのが、チラコイドルーメンの酸性化をモニターして誘導される熱散逸である。強光下では、電子伝達反応が活性化され、多くの $H^+$ がチラコイドルーメンに流入する。カルビン・ベンソン回路が光合成を律速すると、ATP合成酵素によるATP合成と共役したストロマへの $H^+$ 流出が充分おこなわれず、ルーメンが強く酸性化する。植物は、このpH変化を検知することで、光の過剰を認識する。この過程に関わるpHセンサーがPsbSタンパク質である<sup>3)</sup>。PsbSはチラコイド膜を貫通するタンパク質であり、ルーメン側に出る部分が酸性化の検知に関わる。さらにもう一つpHのセンサーとして働くのが、ビオラキサンチンデエポキシダーゼという酵素で、その至適pHが酸性領域にあり、強光下でカロテノイドの変換をおこなう。ルーメンの酸性化が感受されると、LHCIIのクロロフィルの励起エネルギーが熱エネルギーに変換されることで安全に捨てられる。熱変換の分子機構は完全には理解されていないが、LHCIIの凝集により、反応中心へのエネルギー伝達が阻害されることが関係すると考えられている<sup>4)</sup>。光が弱いときに熱散逸が誘導されると、光合成の効率が低下する。熱散逸は、ルーメンの酸性化をモニターすることで、弱光時には誘導されないように制御されているが、野外では秒の時間オーダーで光強度が変わる。基本的な光合成装置は究極に近い状態まで進化しているが、光の効率的利用と光傷害の回避はトレードオフの関係にある。この作物ごとの栽培環境にあわせたトレードオフ

#### 用語解説 Glossary

##### 【NPQ】

non-photochemical quenchingの略。クロロフィル蛍光は、PSIIで吸収された光のうち、光化学反応に利用されなかった一部が赤色の光として放出されるものである。吸収されたエネルギーがPSIIの光化学反応に対して余剰である場合、光の利用効率の制御により余剰光エネルギーが熱として捨てられるため、クロロフィル蛍光が減少（quenching）する。被子植物でNPQの主な成分は、チラコイドルーメンの酸性化を検知して誘導される熱散逸である。

の再最適化に光合成能力の人為的な強化の可能性が秘められている<sup>5)</sup>。

### 3 ステート遷移による LHCII の移動

ステート遷移\*は、シトクロム  $b_6f$  複合体が、PQ プールの還元状態をモニターすることで、リン酸化を介して LHCII を二つの光化学系の間で動かす制御である (図3)。藻類で発見され、二つの光化学系の励起のバランスをとる機構と考えられてきた。ステート遷移に関わるリン酸化酵素が、被子植物シロイヌナズナでは STN7 であり<sup>6)</sup>、単細胞緑藻クラミドモナスでは Stt7 である<sup>7)</sup>。これらのモデル生物で変異株が単離され、ステート遷移の生理的な機能が再評価された。

シロイヌナズナでは、暗所で PQ プールは酸化され、LHCII は PSII に結合する (ステート 1)。一方、弱光下では、STN7 が PQ プールの還元を感知し、LHCII の一部をリン酸化することで、それらが受容した光エネルギーは PSII ではなく PSI に伝達される (ステート 2)。さらに強光になると、PQ プールは還元されているが、別のメカニズムにより STN7 は不活性化され、LHCII が脱リン酸化されることでステート 1 に戻る。光が過剰なときに PSII に光エネルギーを集めるのは不利と思われるが、これは PSII が優秀な熱散逸装置をもつためである。ステート遷移を誘導できないシロイヌナズナ *stn7* 変異株は、光強度が短時間で変動すると生育が阻害される<sup>8)</sup>。これは、弱光下でステート 2 を誘導できないため、強光に移行した直後に PSII が PSI より効率よく光を集めてしまい、電子伝達系に流入する過剰な電子により PSI の光傷害が起きるためである。被子植物でのステート遷移の活性は低いが、その本当の生理機能が、突然変異株を調べることにより明らかになった。

クラミドモナスでは、シロイヌナズナに比べてステート遷移の活性が大きく、ステート 2 では、多くの LHCII がリン酸化を受けて PSII を離れる。

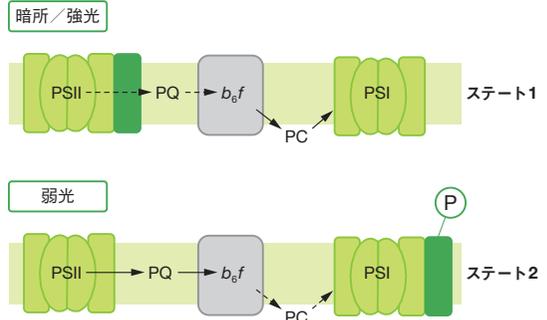


図3 被子植物のステート遷移

ステート 1 では、PSI が PSII より強く励起し、PQ プールが酸化する。STN7 は活性化されず、LHCII は PSII に結合する。ステート 2 では、PSII が PSI より励起され、PQ プールが還元し、STN7 が LHCII をリン酸化する。リン酸化された LHCII の一部は、PSI にエネルギーを送る。弱光下では、別のメカニズムで STN7 が不活性化され、ステート 1 に戻る。クラミドモナスでも本質的にメカニズムは同じであるが、呼吸鎖に似た活性で暗所でも PQ プールが還元される。

しかしその一部のみが PSI に再結合して PSI を励起している。その他の多くのリン酸化された LHCII は、エネルギーの行き場をもたず、エネルギーを熱に換えて捨てている<sup>9)</sup>。この過程は、ステート遷移ではなく、分子機構は熱散逸に似る。しかし、熱散逸がルーメンの酸性化により誘導されるのに対し、ステート遷移は PQ プールの還元状態を検知し誘導される。シロイヌナズナで熱散逸誘導の際に pH センサーとして機能する PsbS と類似した機能をもつのが、クラミドモナスの LHCSR3 である<sup>10)</sup>。被子植物の PsbS が緑色組織に恒常的に蓄積するのに対し、クラミドモナスの LHCSR3 は強光時のみに発現が誘導される。二つのモデル生物で、過剰な光に対する分子装置はある程度類似しているが、その使い方は異なる。

#### 用語解説 Glossary

##### 【ステート遷移】

プラストキノンプールが還元すると、シトクロム  $b_6f$  複合体に結合する STN7/Stt7 キナーゼが PSII に励起エネルギーを送る LHCII をリン酸化し、PSI を励起するようにする。光化学系間の励起バランスをとる働きが考えられてきたが、本文に示すように、分子機構も生理機能も一部見直されている。

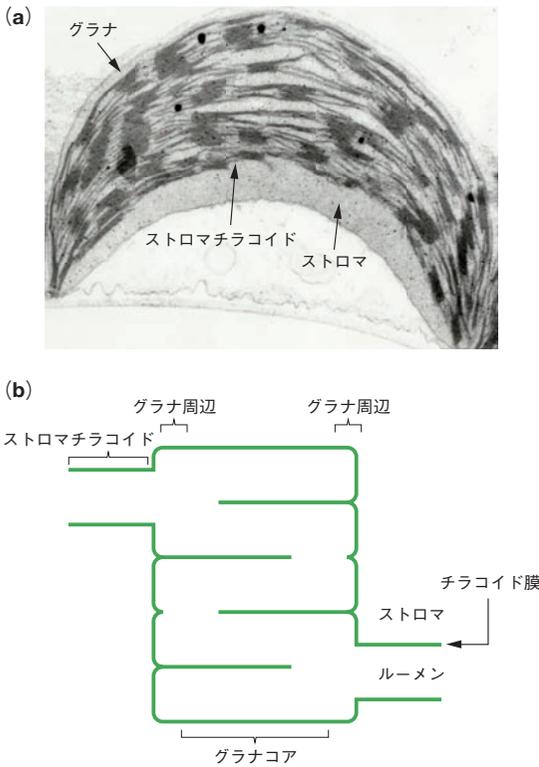


図4 被子植物のチラコイド膜の構造

- (a) タバコの葉緑体の電子顕微鏡写真。  
 (b) チラコイド膜の構造の概略図。チラコイド膜は、グラナとストロマチラコイドから成る。グラナコアは、PSIIを含む。一方、ストロマチラコイドは、PSIを含む。グラナ周辺部は、PSIとPSIIが混在し、ステート遷移やPSI-PSII超複合体形成の場になっていると考えられている。

#### 4 光化学系間の相互作用

チラコイド膜は、シリンダー状に積み重なるグラナと単層のストロマチラコイドに分けられる(図4)。PSIIはグラナに、PSIはストマラメラに局在するイメージが定着しているが、それほど単純ではない。グラナ周辺部にはPSIとPSIIが混在し、多くのLHCIIに囲まれている。したがって受容された光エネルギーは、PSIにもPSIIにも伝達可能である。さらにこのLHCIIがSTN7でリン酸化を受けた際には、励起エネルギーは効率よくPSIに伝達される。このモデルは、リン酸化されたLHCIIがチラコイド膜の異なる領域に移動

するのではなく、エネルギーの伝達の方向が変わることでステート遷移を説明している<sup>11)</sup>。

一方で、グラナ周辺部では、PSIとPSIIが直接相互作用し、PSI-PSII超複合体を形成する<sup>12)</sup>。この超複合体の中では、相互作用する光化学系コアの間で直接エネルギーが移動する。これは、LHCIIがエネルギーの伝達先を選択するステート遷移とは異なり、LHCIIのリン酸化を必要としない。このPSI-PSII超複合体の形成は強光下で促進され、PSIIの電子受容側が還元して電子移動が滞っている際に、過剰な励起エネルギーをPSIに漏らすことで消去する生理機能をもつと考えられる<sup>12)</sup>。

#### 5 PSI周辺サイクリック電子伝達を触媒する複合体

水からNADP<sup>+</sup>へのリニア電子伝達において、1分子のNADPHの生成に必要な2電子の移動によりルーメン取り込まれるH<sup>+</sup>の数は3である。立体構造から予測されるように、葉緑体ATP合成酵素が3分子のATPを合成するのに14のH<sup>+</sup>を必要であるとすると、この値は、カルビン・ベンソン回路の要求するATP/NADPH=1.5を満たさない。不足するATPは、フェレドキシンからPQに電子を戻すPSI周辺サイクリック電子伝達\*により供給される(図1赤矢印)。遺伝学解析から、PSI周辺サイクリック電子伝達は、被子植物では、PGR5/PGRL1タンパク質に依存する経路と、NDH複合体\*に触媒される経路より成ることが示

#### 用語解説 Glossary

##### 【PSI周辺サイクリック電子伝達】

フェレドキシンからプラストキノンへの電子伝達により、PSIの駆動力のみで電子を循環的に移動させることで、NADPHの蓄積無しに、プロトン駆動力を形成する。リニア電子伝達で不足するATPを供給する一方で、熱散逸などチラコイドルーメンの酸性化による電子伝達抑制を誘導することで、光合成制御における中心的な役割を果たす。

されている<sup>13)</sup>。一方、クラミドモナスにはNDH複合体が存在しないが、PSI、シトクロム $b_6/f$ 複合体、LHCIIなどを含む巨大複合体がPSI周辺サイクリック電子伝達を触媒することが報告されている<sup>14)</sup>。この超複合体は、PGR5/PGRL1タンパク質を含み、被子植物のPGR5/PGRL1依存経路に対応するものと考えられる。クラミドモナスのこの超複合体形成は、ステート2への移行と同時に起きる。PSIにLHCIIを集めることは、効率の良いPSI周辺サイクリック電子伝達には好都合である<sup>15)</sup>。しかし、超複合体形成はPSIからの電子受容体の枯渇により引き起こされ、ステート遷移とは独立に起こり得る<sup>16)</sup>。表現型から見える現象の因果関係を分子のレベルで結論するには、詳細な解析の積み重ねが必要である。

## 6 複合体の安定化に関わる相互作用

葉緑体NDH複合体は、構造的に呼吸鎖に機能するNADHデヒドロゲナーゼ(複合体I)に類似するが、NADHの酸化に関わるサブユニットを欠く<sup>17)</sup>。葉緑体NDHは、NADHあるいはNADPHではなく、フェレドキシンから電子を受け取る<sup>18)</sup>。被子植物では、葉緑体NDHは、2分子のPSI超複合体とさらにNDH-PSI超複合体を形成する。この超複合体形成はNDH活性には必要ではないが、NDH複合体の安定化に必要である<sup>19)</sup>。

シロイヌナズナにおいて、PSI超複合体は、PSIコアと四つのPSI集光アンテナタンパク質(LHCI, Lhca1~Lhca4)から成る。NDH複合体と超複合体を形成するには、別のLHCIであ

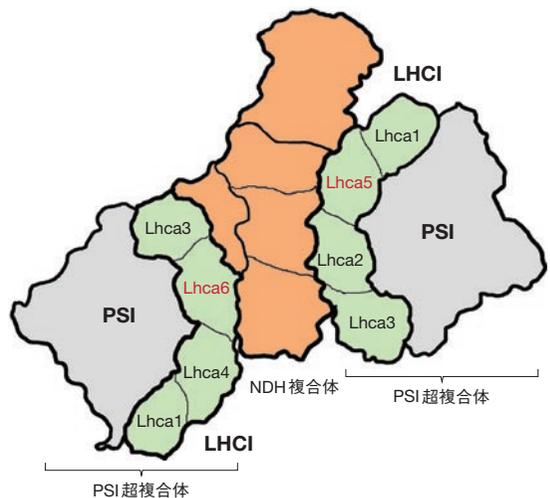


図5 シロイヌナズナのNDH-PSI超複合体の構造モデル

NDH複合体は、2コピーのPSI超複合体とNDH-PSI超複合体を形成する。超複合体形成には、赤字で示したLhca5とLhca6が、それぞれLhca4とLhca2に置き換わって入ることでリンカーとして機能する。文献20)の図を改変した。オリジナルの図は、文献22)の単粒子解析像をトレースしたものである。

るLhca5がLhca4の位置に、またLhca6がLhca2の位置に入ることによって、おそらくNDHとの結合部位を形成する(図5)<sup>20)</sup>。最近の研究で、Lhca6を介したNDH複合体とPSI超複合体との相互作用が、NDH複合体がすべて組み上がる前に起きることが明らかになった<sup>21)</sup>。植物は、NDH複合体を安定化するために、アセンブリ過程を変更することで、PSIとの効率の良い超複合体形成を可能にしている。葉緑体NDH複合体は、複合体Iとの相同性から呼吸鎖に関連した生理機能が考えられていたが、陸上植物の進化の過程で、機能的にも構造的にもPSIと密接な関連をもつようになった。

## 7 おわりに

教科書に描かれる光合成の電子伝達反応は非常に美しく、もう何もわからないことはないという印象さえ与える。しかし、水分解のような基本的

### 用語解説 Glossary

#### [NDH複合体]

葉緑体ゲノムの解明により存在が示唆されていた。呼吸鎖に働くNDHデヒドロゲナーゼ(複合体I)に構造的に類似するが、フェレドキシンから電子を受け取り、主にPSI周辺サイクリック電子伝達の装置として働く。

反応のメカニズム解明が、最先端の光合成研究の課題なのである。本稿で扱ったステート遷移やPSI周辺サイクリック電子伝達の装置や生理機能も、ようやく理解され始めたところである。科学者は、目の前の現象をわかりやすく説明しようとする。そして理解が進むに連れて、複雑な説明を加える修正を余儀なくされる。そのうちそれらを別の次元で統一的に説明しようとする試みが生まれる。筆者らの仕事は、その繰り返しのようだが、その過程で、ものごとの本質に少しでも近づいていることを願いたい。

[文献]

1) 沈建仁 光合成反応中心複合体の原子構造を反応ステップごとに見る  
 2) Kouřil, R., Dekker, J. P. & Boekema, E. J. *Biochim. Biophys. Acta* **1817**, 2–12 (2012).  
 3) Li, X. P., Björkman, O., Shih, C., Grossman, A. R., Rosenquist, M., *et al. Nature* **403**, 391–5 (2000).  
 4) Ruban, A. V. *Plant Physiol.* **170**, 1903–16 (2016).  
 5) Kromdijk, J., Głowacka, K., Leonelli, L., Gabilly, S. T., Iwai, M. *et al. Science* **354**, 857–61 (2016).  
 6) Bellafiore, S., Barneche, F., Peltier, G. & Rochaix, J.-D. *Nature* **433**, 892–5 (2005).  
 7) Depège, N., Bellafiore, S. & Rochaix, J.-D. *Science* **299**, 1572–5 (2003).  
 8) Tikkanen, M., Grieco, M., Kangasjärvi, S. & Aro, E.-M. *Plant Physiol.* **152**, 723–35 (2010).  
 9) Nagy, G., Ünneper, R., Zsiros, O., Tokutsu, R., Takizawa, K., *et al. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **111**, 5042–7 (2014).  
 10) Peers, G., Truong, T. B., Ostendorf, E., Busch, A.,

Elrad, D., *et al. Nature* **462**, 518–21 (2009).  
 11) Grieco, M., Suorsa, M., Jajoo, A., Tikkanen, M. & Aro, E.-M. *Biochim. Biophys. Acta* **1847**, 607–19 (2015).  
 12) Yokono, M., Takabayashi, A., Akimoto, S. & Tanaka, A. *Nat. Commun.* **6**, 6675 (2015).  
 13) Munekage, Y., Hashimoto, M., Miyake, C., Tomizawa, K., Endo, T., *et al. Nature* **429**, 579–82 (2004).  
 14) Iwai, M., Takizawa, K., Tokutsu, R., Okamuro, A., Takahashi, Y., *et al. Nature* **464**, 1210–3 (2010).  
 15) Finazzi, G., Rappaport, F., Furia, A., Fleischmann, M., Rochaix, J.-D., *et al. EMBO Rep.* **3**, 280–5 (2002).  
 16) Takahashi, H., Clowez, S., Wollman, F.-A., Vallon, O. & Rappaport, F. *Nat. Commun.* **4**, 1954 (2013).  
 17) Peltier, G., Aro, E.-M. & Shikanai, T. *Annu. Rev. Plant Biol.* **67**, 55–80 (2016).  
 18) Yamamoto, H., Peng, L., Fukao, Y. & Shikanai, T. *Plant Cell* **23**, 1480–93 (2011).  
 19) Peng, L. & Shikanai, T. *Plant Physiol.* **155**, 1629–39 (2011).  
 20) Otani, T., Kato, Y. & Shikanai, T. *Plant J.* in press (2018).  
 21) Kato, Y., Sugimoto, K. & Shikanai, T. *Plant Physiol.* **176**, 1728–38 (2018).  
 22) Kouřil, R., Strouhal, O., Nosek, L., Lenobel, R., Chamrád, I., *et al. Plant J.* **77**, 568–76 (2014).



鹿内 利治 Toshiharu Shikanai

京都大学 理学研究科 教授

博士(農学)。北海道大学理学部生物学科卒業後、(株)ニチレイ、(財)地球環境産業技術研究機構、奈良先端科学技術大学院大学バイオサイエンス研究科、九州大学農学研究院を経て現職。シロイヌナズナを用いた分子遺伝学を中心に、サイクリック電子伝達など光合成の電子伝達制御、RNA編集など葉緑体での遺伝子発現の調節、光合成に関係する微量金属イオンの恒常性維持機能などについて研究をおこなっている。

## 2 タンパク質複合体の原子構造から見る光合成反応の仕組み

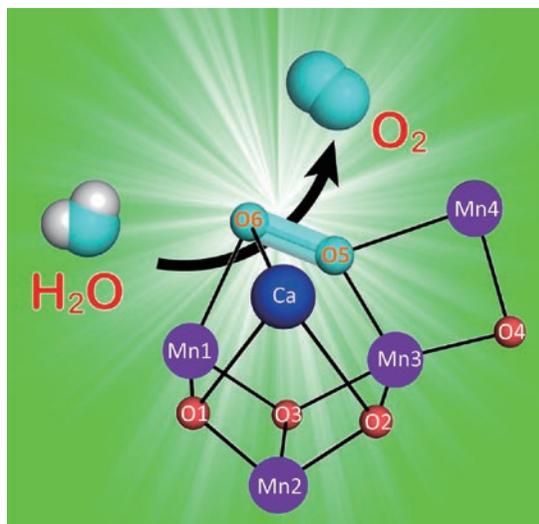
沈 建仁 *Jian-Ren Shen*

岡山大学 異分野基礎科学研究所 教授

光合成の光エネルギー変換過程は、多くのタンパク質が集まってできた複合体の中で時間的、空間的に厳密に制御されながらおこなわれている。この過程に関わっているのが主に光化学系II、光化学系Iという二つの複合体である。本稿では、近年解析された光化学系IIと光化学系Iの立体構造を中心に、水分解反応の仕組みや光化学系Iにおける光エネルギーの高効率伝達の仕組みを紹介する。

### 1 はじめに

光合成の光エネルギー変換反応は、チラコイド膜上に存在する光化学系II (Photosystem II, PSII) と光化学系I (Photosystem I, PSI) という二つの膜タンパク質\*複合体によっておこなわれる。この反応のきっかけは、本質的には“光電効果”と同じで、ある分子に光を当てると、電子が飛び出すことである。この現象を利用して光エネルギーを有効に利用するためには、どの分子にどのような(波長)の光を当てるか、飛び出した(励起した)電子をいかに元の状態に戻ることなく、取り出して有効利用するか、そしてその電子が二酸化炭素を有機物に変換するのに使われた後、い



光化学系IIのS<sub>3</sub>状態における水分解触媒Mn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>クラスターの構造と水分解反応の機構

#### 【関連する領域】

組織：大学(理学系)、自然科学系研究所  
業界：農業、バイオテクノロジー、エネルギー

学科：生物、化学  
学問：環境工学、生物学、植物学、環境学  
情報源：PDBデータベース

かにしてコストのかからない分子から新たな電子を獲得し、補給するか、といった課題を解決しなければならない。長い進化の結果、酸素発生型光合成生物がこれらの課題をみごとに解決し、そのおかげで今日の地球上ほぼすべての生命活動が光合成によって支えられている。これまでの多くの研究によって、私たちは上記の課題に対する答えをよく知っている。すなわち、光合成ではクロロフィルが光を受けて電子を飛び出させる分子であり、クロロフィルの構造的長から利用できる光は紫色と赤色が最も効果的で、飛び出した電子はPSII, PSI, およびその間をつなぐシトクロム $b_6/f$ 複合体から構成される「電子伝達系」によって伝達され、最終的に $\text{NADP}^+$ を $\text{NADPH}$ に還元するのに使用される。また、最終的な電子の供給源は水分子である。しかし、この過程における一連の光エネルギー移動・電子伝達、および水分解・酸素発生反応を詳細に理解するためには、それらを担っているタンパク質複合体の立体構造を高分解能で解析し、反応に関わっている分子の空間配置を詳細に解明する必要がある。20世紀の終わりと現在まで、PSII, PSIなどの構造が解析され、それぞれが担っている反応をより詳細に議論できるようになった。本稿では、PSII, PSIの立体構造を紹介し、それらに基づき、PSIIにおける水分解反応やPSIにおける光エネルギーの高効率伝達の仕組みを紹介する。

## 2 PSIIと水分解触媒の高分解能構造

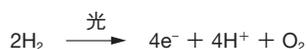
PSIIは光合成電子伝達系で働いている最初のタンパク質複合体で、「反応中心」である特殊な

### 用語解説 Glossary

#### 【膜タンパク質】

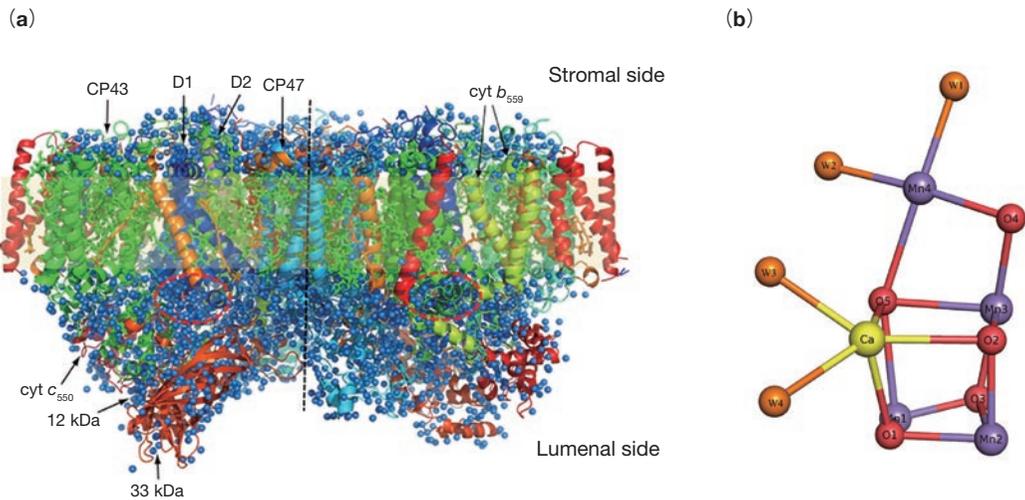
生体膜中に存在する、水への溶解度が低い、または不溶であるタンパク質の総称。水溶性のタンパク質に比べ、結晶化が困難である。

環境にあるクロロフィルP680が光を吸収し、それによって励起された電子が近くにあるフェオフィチンに移動することから反応が始まる<sup>1)2)</sup>。この電子はPSIIに結合したプラストキノンなどを経由して最終的にPSIに渡される。一方、酸化された反応中心は近傍にあるチロシン残基によって還元され、酸化されたチロシン残基は $\text{Mn}_4\text{CaO}_5$ クラスターとよばれる水分解の触媒中心 (Oxygen-evolving center, OEC) から電子を引き抜き、そしてOECは水分子から電子を引き抜く。二つの水分子から合計四つの電子を引き抜かれると、次式で示すように水は分解され、1分子の酸素を放出する。



この反応は一見単純に見えるが、水は極めて安定な分子であり、その分解には高いエネルギーと効率のよい触媒が必要である。水分解と電子伝達をおこなうため、PSIIは極めて複雑な膜タンパク質複合体として進化してきた。現在見られるシアノバクテリアから高等植物までの酸素発生型光合成生物において、PSIIの中心部分(コア)は高度に保存されている(PSIIコアの外側には光エネルギー捕集をおこなっているさまざまなアンテナ色素タンパク質が結合しているが、本稿ではスペースの関係で詳述しない)。筆者らは、好熱性シアノバクテリアである*Thermosynechococcus vulcanus*由来のPSIIコア二量体の高分解能結晶化に成功し<sup>3)</sup>、その結晶構造を原子分解能(1.9 Å)で決定した<sup>4)</sup>[図1(a)]。この構造において、PSII単量体は17個の膜貫通タンパク質と3個の膜表面在性(親水性)タンパク質、および35個のクロロフィルa分子を含む計75以上の補因子を含んでおり、総分子質量が350 kDaとなっている。したがって、PSII二量体は40個のタンパク質サブユニットを含み、総分子質量が700 kDaになる。

水分解の触媒中心はチラコイド膜のルーメン側表面に結合しており、 $\text{Mn}_4\text{CaO}_5$ の化学組成を持つ



**図1** 光化学系IIと水分解触媒の構造

- (a) チラコイド膜側面から見た光化学系II二量体の構造。薄黄色領域は膜貫通領域、赤い破線で囲んだ領域は水分解触媒の結合部位。青色のボールは水分子を表す。
- (b) 水分解触媒 [(a) の図で赤い破線で囲んだ部位]  $Mn_4CaO_5$  クラスターの構造。

ていることが1.9 Å分解能構造解析でわかった<sup>4)5)</sup> [図1(b)]。この金属クラスターは、歪んだイス型の形を取っており、イスの座部は三つのMnイオン、一つのCaイオンが四つの酸素原子(オキソ酸素)によって結ばれて形成されている。四つ目のMn (Mn4) は二つの酸素原子によってイスの座部と結ばれイスの背もたれを形成している。そしてMn4とCaにそれぞれ二つずつの水分子が結合し、構造を安定化する配位子として働いている。MnとCaのほかの配位子は主にPSIIのD1タンパク質から供給され(一つのアミノ酸のみがCP43によって供給されている)、これらは計六つの酸性アミノ酸(カルボキシルアミノ酸)と一つヒスチジンである [図2(a)]。

$Mn_4CaO_5$  クラスターの歪んだ形は、このクラスターの構造がある程度不安定である、言い換えれば、構造が変化しやすいことを示唆している。これは、水分解反応を触媒するのに必要な、重要な特徴ともいえる。なぜなら、水分解反応が進むにつれて、触媒である $Mn_4CaO_5$  クラスターの構造が変化することが必要であり<sup>6)7)</sup>、歪んだ形は触

媒の構造を変化しやすくさせており、効率的な触媒として働くのに適しているからである。PSIIによる水分解反応は、一つ的光子を吸収するごとに一つの電子が引き抜かれて進み、反応のサイクルは「S-状態遷移」(Kok-サイクル)というモデルによって説明できることが知られている<sup>8)9)</sup> (図3)。このS-状態モデルにおいて、光未照射で安定的に存在するのが $S_1$ 状態で、その後1光子を吸収するごとに次のS状態に進み、 $S_3 \rightarrow (S_4) \rightarrow S_0$ 状態の遷移において二つの水分子が分解され、酸素が放出されることになる。各S状態において $Mn_4CaO_5$  クラスターの微小な構造変化が起きることが知られているが<sup>6)10)11)</sup>、もし構造が規則正しく、対照的であれば、構造変化が容易でなく、触媒としての機能が果たせないかもしれない。

$Mn_4CaO_5$  クラスターの構造上の歪みを作り出している要因は、クラスター中の原子間距離の違いに由来している<sup>4)5)</sup>。図2(b)に示したように、Mn—O原子間の典型的な結合距離は1.8~2.1 Åであるのに対して、Ca—O原子間の距離は2.3~2.7 Åで、Mn—O間の距離よりも長い。これは、

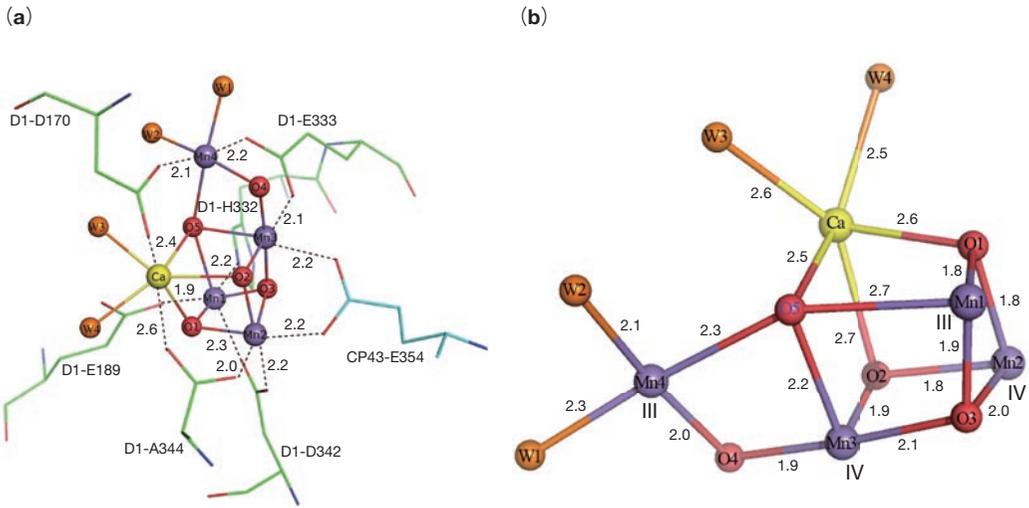


図2  $Mn_4CaO_5$  クラスターの配位構造と原子間距離

- (a)  $Mn_4CaO_5$  クラスターの配位構造。アミノ酸と金属イオンの配位結合を破線で表している。数字は結合距離 (Å)。  
 (b) X線自由電子レーザーで決定された  $Mn_4CaO_5$  クラスターの放射線損傷を受けていない構造。原子間距離を Å で表している。

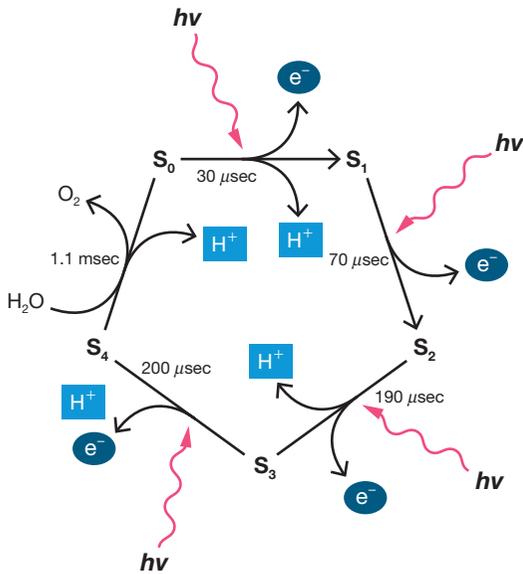


図3 水分解反応のS-状態遷移モデル

“ $h\nu$ ”は光子を表す。

PSIIに結合しているMnイオンは3+または4+の価数であるのに対して、Caは2+であることに起因している。また、五つの酸素原子のうち、

O5原子とMnとの結合距離が、他のO—Mn距離に比べて著しく長くなっている。これらの原子間結合距離の違いが、歪んだ $Mn_4CaO_5$ クラスターという特徴的な構造を作り出している。

上記の歪みを作り出している要因のうち、O5と近傍のMnイオンとの結合距離が長いことは重要な意味を持っているかもしれない。なぜなら、原子間の長い距離は、O5と近傍のMnイオンとの結合が弱く、そのため、反応サイクルの途中で結合が切断され、O5が酸素分子( $O_2$ )を作るための材料(基質)原子の一つを提供することが可能であることを示唆しているからである<sup>12)</sup>。言い換えれば、O5を中心とする領域は反応部位であり、酸素分子が発生する場所であるかもしれない。しかし、結晶構造解析\*によって明らかになったのは $S_1$ 状態の構造であり、上記の推論は $S_1$ 状態の構造に基づいたものである。たとえこの推論が正しいとしても、2個目の基質酸素原子がどこにあるかはわからない。また、 $Mn_4CaO_5$ クラスターには4分子の水が結合しており、さらにその近傍にも多くの水分子が存在しているため、酸素

分子の形成部位は他にあることも考えられる<sup>12)</sup>。

### 3 S<sub>3</sub> 状態の構造と水分解反応の機構

上記の疑問に答え、水分解・酸素発生反応の機構を解明するためには、S状態遷移の他の状態(中間状態)の構造を解析する必要がある。各S中間状態のうち、S<sub>4</sub>状態は不安定で極めて短寿命であり、S<sub>3</sub>状態から閃光照射を受けてS<sub>4</sub>が生じると自発的にS<sub>0</sub>状態に遷移し、その間に分子状酸素を放出する。したがって、S<sub>3</sub>状態は酸素分子が放出される直前の「準安定」状態である。筆者らは、S<sub>3</sub>状態の構造を解析するため、フェムト秒のX線自由電子レーザー\* (X-ray free electron laser, XFEL) を利用して、2回の可視光閃光照射によって誘導されるS<sub>3</sub>状態の結晶由来のX線回折データを日本のXFEL施設であるSACLA<sup>13)</sup>で収集し、構造解析をおこなった<sup>14)</sup>。この方法は、可視光レーザーによる閃光照射を「ポンプ」として反応を駆動し、XFELを「プローブ」に用いて構造変化を検出するので、「ポンプ&ローブ法」\*とよば

れる。また、XFELの1パルスの時間は10フェムト秒程度であり、極めて短い時間に構造解析可能なX線回折データを得るためには極めて強いX線パルスが必要であるので、この超強力X線パルスをタンパク質結晶に照射すると、結晶は破壊されることになる。このため、XFELの1パルスごとに結晶を交換する必要がある。さらに閃光照射によるS<sub>3</sub>状態の生成効率を十分高くするため、微小なPSII結晶を使用する必要がある。このため、プローブとしてXFELを用いた回折データの収集方法は、微小結晶を流しながらX線パルスを一定間隔(30ヘルツ)でランダムに照射するという、シリアルフェムト秒結晶構造解析法 (Serial femtosecond crystallography, SFX法) を用いた。

上記の手法を用いて得られたS<sub>3</sub>状態由来の電子密度から、S<sub>1</sub>状態の電子密度を差し引くと、両者間の構造変化を反映した差電子密度図が得られる。この方法はフーリエ差電子密度法という。得られた結果から、S<sub>1</sub>からS<sub>3</sub>状態への遷移に伴って、電子伝達・プロトン移動によって誘導された構造変化がいくつか見つかり、特にMn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>クラスターの周辺において顕著な構造変化が見られた<sup>14)</sup>[図4(a)]。そのうち、O5原子の近傍に明らかかな正の電子密度が現れ、この電子密度はS<sub>1</sub>からS<sub>3</sub>状態への遷移に伴って新たに挿入された水分子(酸素原子)に由来するものであると解釈できる。図4(b)で示したように、この酸素原子O6はO5と近い距離にあり、したがって、O5との間でO=O結合を形成することが可能である。この結果から、O5は酸素分子を形成する際の基質原子の一つであり、その近傍の領域が反応部位であることが示された<sup>14)</sup>。

#### 用語解説 Glossary

##### 【X線結晶構造解析】

分子の中の原子の立体配置を決める実験手法。分子を規則正しく配列させた結晶にX線を入射すると、入射されたX線は分子中の電子と相互作用し、反射されたX線は干渉によって回折現象を引き起こす。回折斑点の位置と強度は結晶中の原子の位置と種類に依存しているため、回折斑点を測定することで結晶中の原子の位置を決めることができる。

##### 【X線自由電子レーザー】

極めて短い波長(X線)とパルス時間(フェムト秒)、そして極大強度をもつX線レーザー。XFELと略称される。アメリカのスタンフォードで建設されたLCLSが世界最初のXFEL施設で、日本の西播磨にあるSACLAは世界2番目の施設である。現在はヨーロッパを初め世界各国で複数のXFEL施設が建設中、または稼働しようとしている。

##### 【ポンプ・プローブ法】

化学反応のメカニズムを研究する実験手法の一つ。ある種の刺激(ポンプ)を用いて化学反応を駆動させ、その中間状態を探り針の役割を果たすもの(プローブ)を用いて検出することで、反応に伴う中間状態の情報を取得する。

### 4 高等植物のPSI-LHCI超複合体の構造と高効率光エネルギー伝達の仕組み

PSIはPSIIと同様、光エネルギーを利用した電子伝達をおこなっており、その電子を最終的に

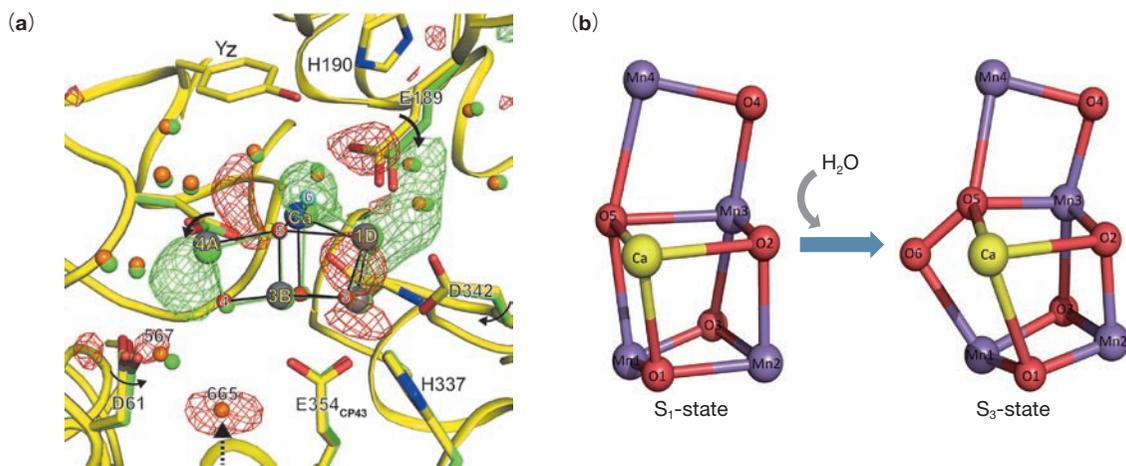


図4 S<sub>1</sub>状態からS<sub>3</sub>状態へのMn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>クラスターの構造変化

- (a) 2閃光照射によって引き起こされる構造変化。緑と赤はそれぞれS<sub>3</sub>→S<sub>1</sub>状態の正と負の差フーリエ電子密度。
- (b) S<sub>1</sub>状態からS<sub>3</sub>状態への遷移によって引き起こされたMn<sub>4</sub>CaO<sub>5</sub>クラスターの構造変化。

NADP<sup>+</sup>に渡している。PSIの電子伝達反応は中心部分(コア)でおこなわれており、コアのタンパク質組成はシアノバクテリアから高等植物まで高度に保存されている。しかし、高等植物のPSIコア周辺には、光エネルギーを効率よく捕集し、PSI反応中心に渡している光捕集アンテナ\*LHCI (light-harvesting complex I) が結合し、PSIコアと超分子複合体を形成しているが、シアノバクテリアのPSIには光捕集アンテナが結合していない。PSI-LHCIの重要な特徴は、LHCIで吸収した光エネルギーが90%以上の効率<sup>15)</sup>でコアに伝達され、電子伝達反応を助けていることである。

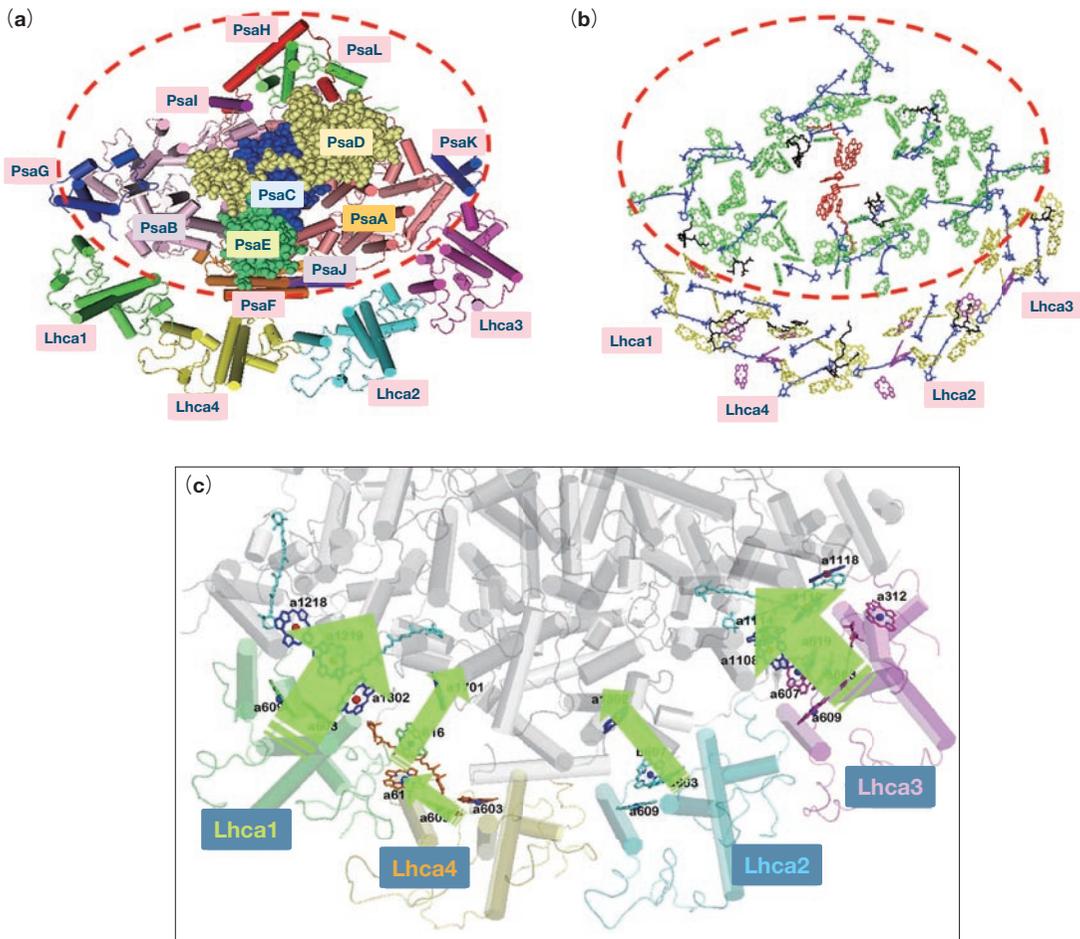
PSI-LHCIにおける光エネルギーの高効率移動のメカニズムを解明するため、その結晶構造を解析する研究が進められた<sup>16)~18)</sup>。その結果、図5(a)に示したように、PSI-LHCIは扇型の構造をしており、PSIコアには12個のサブユニットが存在し、その片側に四つのLHCIサブユニット(それぞれLhca1-Lhca4)が結合し、分子質量が650 kDaに達する超分子複合体を形成していることがわかった。四つのLHCIのうち、Lhca1-Lhca4とLhca2-Lhca3がそれぞれ弱い相互作用をもつ二量体を

形成し、全体がベルト状の構造でPSIコアの外側に結合している。色素間の相対距離や配向から[図5(b), (c)], 四つのLHCIからPSIコアへのエネルギー移動の可能なパスは四つあるが<sup>18)19)</sup>、これらのパスは四つのLHCIサブユニットに均一に分布しているのではないことが明らかになった。LHCIベルトの両端にあるLhca1, Lhca3はPSIコアのクロロフィルとの距離が近く、高い効率で光エネルギーをコアに渡しているが、Lhca2からコアクロロフィルへの距離がやや遠く、エネルギー伝達の効率はあまり高くない。また、Lhca4からコアへの距離はさらに遠く、エネルギーを直接コアに伝達するのがほぼ不可能で、隣のLhca1を経由してコアへエネルギーを伝達していることが示唆された。

用語解説 Glossary

【光化学系I-光捕集アンテナI複合体】

真核藻類や陸上植物に存在する光化学系Iコア(PSI)と光捕集アンテナI(LHCI)との超分子複合体。陸上植物では、PSIコアが12個のサブユニット、LHCIが四つのサブユニットを含んでいる。LHCIのサブユニット数は藻類と陸上植物で大きく異なることがある。



**図5** 高等植物エンドウ豆由来 PSI-LHCI の構造と光エネルギーの移動経路

- (a) ストroma側から見たPSI-LHCIのサブユニット構造。赤い破線で囲まれた領域はPSIコアを示す。
- (b) ストroma側から見たPSI-LHCI中の色素分布。緑はPSIコア中のクロロフィル、赤はPSIコア中の反応中心色素および電子伝達に参加している鉄-硫黄センター、黄色はLHCI中のクロロフィルa、ピンク色はLHCI中のクロロフィルb、青はカロチノイドや脂質分子。
- (c) LHCIからPSIコアへの可能な四つのエネルギー移動経路(緑の矢印)。太い矢印はLHCIとPSIコアの色素間の距離が近く、エネルギー移動の効率が高く、細い矢印は色素間の距離が遠く、エネルギー移動の効率が低いことを示す。

## 5 おわりに

光合成の初期反応における光エネルギーの利用効率は極めて高く、また、これらの反応とカップリングして水分解反応が効率よく進む。これらの反応はピコ秒 ( $10^{-12}$  秒) から数ミリ秒の間で完成するようになっている。これら一連の高効率光エネルギー変換反応のおかげで、太陽光エネルギーは化学エネルギー (ATP と NADPH) に変換され、カルビン・ベンソン回路で二酸化炭素から糖を合

成するのに必要なエネルギーを供給している。高速・高効率の光エネルギー変換反応を可能にしているのは、進化によって作られた極めて複雑なタンパク質複合体である。近年、光合成研究の重要な流れの一つは、それに関わっているタンパク質複合体の高精度構造解析で、その解析から光合成光エネルギー変換反応が原子レベルで最適化されていることを伺い知ることができる。これも生物の長い進化の歴史が生み出した精巧な仕組みであるが、同時にこれらの反応を人工的に模倣するこ

とができれば、地球に降り注ぐほぼ無尽蔵の太陽光エネルギーと水から「クリーン」で再生可能なエネルギーを取り出すことができると考えられる。これは「人工光合成」の研究領域になるが、自然光合成の仕組みの解明は、人工光合成の研究にも重要な知見を提供すると確信している。

[文献]

- 1) Photosystem II: The light-driven water:plastoquinone oxidoreductase. Eds. Wydrzynski, T.J. & Satoh, K. (Springer, Netherlands, 2005).
- 2) Nelson, N. & Junge, W. *Annu. Rev. Biochem.* **84**, 659–83 (2015).
- 3) Shen, J.-R. & Kamiya, N. *Biochemistry* **39**, 14739–14744 (2000).
- 4) Umena, Y., Kawakami, K., Shen, J.-R. & Kamiya, N. *Nature* **473**, 55–60 (2011).
- 5) Suga, M., Akita, F., Hirata, K., Ueno, G., Murakami, H. *et al. Nature* **517**, 99–103 (2015).
- 6) Yano, J. & Yachandra, V. K. *Chem. Rev.* **114**, 4175–205 (2014).
- 7) Najafpour, M. Renger, G., Holyńska, M., Moghaddam, A., Aro, E.-M. *et al. Chem. Rev.* **116**, 2886–2936 (2016).
- 8) Joliot, P., Barbieri, G. & Chabaud, R. *Photochem. Photobiol.* **10**, 309–331 (1969).
- 9) Kok, B., Forbush, B. & McGloin, M. *Photochem. Photobiol.* **11**, 457–75 (1970).
- 10) Glöckner, C. Kern, Y., Broser, M., Zouni, A., Yachandra, V. *et al. J. Biol. Chem.* **288**, 22607–22620 (2013).
- 11) Dau, H., Grundmeier, A., Loja, P., Haumann, M. *Philos. Trans. R. Soc. London B.* **363**, 1237–1244 (2008).
- 12) Shen, J.-R. *Annu. Rev. Plant Biol.* **66**, 23–48 (2015).
- 13) Ishikawa, T. Aoyagi, H., Asaka, T., Asano, Y., Azumi, N., *et al. Nature Photonics.* **6**, 540–544 (2012).
- 14) Suga, M., Akita, F., Sugahara, M., Kubo, M., Nakajima, Y., *et al. Nature* **543**, 131–135 (2017).
- 15) Nelson, N. J. *Nanosci. Nanotech.*, **9**, 1709–1713 (2009).
- 16) Ben-Shem, A., Frolov, F., Nelson, N. *Nature* **426**, 630–635 (2003).
- 17) Amunts, A., Drory, O., Nelson, N. *Nature* **447**, 58–63 (2007).
- 18) Qin, X., Suga, M., Kuang, T., Shen, J.-R. *Science* **348**, 989–995 (2015).
- 19) Suga, M., Qin, X., Kuang, T., Shen, J.-R. *Curr. Opin. Struct. Biol.* **39**, 46–53 (2016).



**沈建仁 Jian-Ren Shen**

岡山大学 異分野基礎科学研究所 教授

博士(理学)。中国生まれ。中国浙江農業大学卒業後、東京大学大学院理学系研究科博士課程修了。理学博士。理化学研究所研究員、先任研究員を経て現職。専門分野は、生化学、特に光合成の生化学と生物物理学。2011年に光化学系IIの高分解能結晶構造解析に成功し、同年 Science 誌の世界十大成果の一つに選出。朝日賞、みどりの学術賞、日本光合成学会特別賞、日本植物学会学術賞などを受賞。

# 3 環境制御された実験室とは異なる 野外の光環境に対する光合成応答 —— 変動する光環境に対する光合成応答

矢守 航 *Wataru Yamori*

東京大学 大学院理学系研究科 准教授

河野 優 *Masaru Kono*

東京大学 大学院理学系研究科 特任助教

寺島 一郎 *Ichiro Terashima*

東京大学 大学院理学系研究科 教授

植物の環境応答を詳細に解析するため、これまでに多くの研究が実験室内でおこなわれてきた。しかし、植物の本来の生育場所は実験室ではなく、複雑に変動する野外の環境である。最近の研究結果から、野外で見られる植物応答は実験室内で研究されてきた植物応答と大きく異なることが明らかになってきた。本稿では、野外の変動環境に対する植物の光合成応答について、近年明らかになった知見を紹介する。

## 1 はじめに

野外に生育する植物にとって、その光合成の最大能力が発揮できる機会はわずかであり、ほとんどの場合、光合成は、高温、低温、強光、弱光、乾燥、過湿、栄養塩不足など、さまざまな環境ストレス要因によって制限されている。多くの人は学校や職場で「ストレス」を感じ、それに打ち克った経験があるかもしれない。植物もストレスに対して、さまざまな生理的応答を示す。ストレスが穏やかなものであれば、生理学的な応答や、遺伝



木の葉や枝の隙間から差し込む日光

### 【関連する領域】

組織：大学（理学系、農学系、環境系）、環境省、農水省、文部科学省  
業界：農業、環境、林業、バイオテクノロジー、エネルギー

学科：生物

学問：環境工学、生物学、農学、植物学、バイオテクノロジー、環境学、気象学

情報源：<http://wataruyamori.web.fc2.com/>

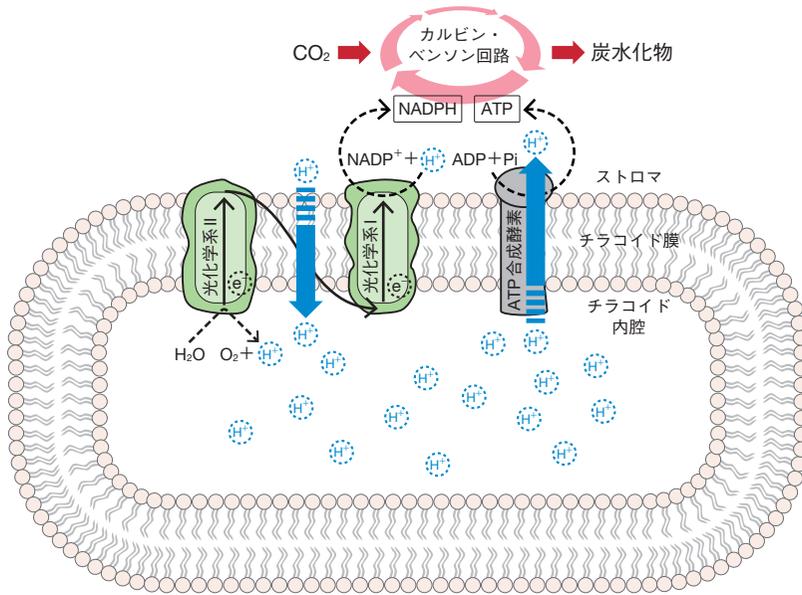


図1 光合成反応

光化学系IIでは水(H<sub>2</sub>O)が酸化され電子(e<sup>-</sup>)が引き抜かれるとともに、チラコイド内腔に酸素(O<sub>2</sub>)と水素イオン(H<sup>+</sup>)が放出される。光化学系IIから生じたe<sup>-</sup>は、光化学系Iを含む電子伝達系を経てNADPHの生成に使われる(黒線はe<sup>-</sup>の流れを示す)。また、電子伝達の過程で、水素イオンがチラコイド内腔に運ばれるため、チラコイド膜を介した水素イオンの濃度勾配を利用して、ATP合成酵素がATPを生産する(青線はH<sup>+</sup>の流れを示す)。

子発現をとまなう耐性機構の駆動により、ストレスによる攪乱を防いだり回避したりすることができる。しかし、厳しいストレス条件下では、植物は成長を阻害され、場合によっては死に至ることもある。地球環境が大きく変化している現在、植物のストレス応答や回避・耐性のメカニズムの理解は、近未来の農業生産の向上や、生態系の機能の維持・向上、沙漠緑化などの環境改善のために必須である。その中でも、植物の光合成は、私たちの呼吸に必要な酸素を生産するだけでなく、食糧や化石燃料、その他のバイオマスを生産するエネルギー変換反応であり、地球上のあらゆる生命にとって非常に重要である。したがって、光合成研究は、食糧とエネルギー不足および大気CO<sub>2</sub>削減などの極めて重要な問題の解決に直結しているといえよう。しかしながら、野外の自然環境における光合成の理解はそれほど進んでいない。本稿では、野外環境で観察される変動光環境に対する植物の光合成応答に重点を置き、最新の知見を解説したい。

## 2 光合成とは？

陸上植物や藻類などの光合成反応は太陽光からの光エネルギーを生命が利用できる形(ATPとNADPH)に変換する過程と、それらを利用して、カルビン・ベンソン回路によってCO<sub>2</sub>を固定し、炭水化物を生産する過程に大別できる。光合成反応で最も重要な反応の一つである光エネルギー変換は、葉緑体内に存在するチラコイド膜の諸反応によっておこなわれる(図1)。陸上植物や藻類などの光合成電子伝達系では、光化学系Iと光化学系IIが連動して働く。光が照射されると、光化学系IIでは水が酸化され電子が引き抜かれて利用されるとともに、チラコイド内腔に酸素と水素イオンが放出される。光化学系Iで再び光を受けることで、電子は最終的に安定な還元力であるNADPH生成に使われる。光化学系IIから光化学系Iへの電子伝達反応と共役して、水素イオンがチラコイド内腔に運ばれるので、さらにチラコイド内腔の水素イオン濃度が増加する。チラコイド膜を介し

たこれらの水素イオンの濃度勾配の電気化学的ポテンシャル差を利用して、ATP合成酵素が駆動され、生物エネルギーであるATPが生産される。

### 3 光の効果の二面性

#### —— 光合成の駆動と光阻害

陸上植物や藻類などの光合成生物にとって、光は光合成を駆動するために必要不可欠なものである。光量と光合成の関係を図2に示す。光合成速度は光量の上昇とともに増加し、ある光量で飽和に達する。しかし、さらに光量を上げ、長時間、光照射すると、光合成速度の低下が見られる。この現象は光阻害（光傷害）とよばれる。光合成に利用できない過剰な光エネルギーの一部は安全に熱として消去されるが、一部は最終的に細胞内に存在するO<sub>2</sub>に渡され、有毒な活性酸素が生じてしまう。生成される活性酸素の量は、呼吸で吸収するO<sub>2</sub>の1%にも満たない量であるとしても、その反応性は非常に高いため、いったん、活性酸素が生成すると、速やかにタンパク質や核酸などの生体分子が破壊され、光合成装置や細胞の機能障害を引き起こし、結果として生育阻害を招く。このように、光は光合成を駆動すると同時に、光合成装置の光阻害を引き起こすという二面性を持つ。

### 4 光化学系IIが主に光阻害を受けるという考え

光阻害は強光下で植物の成長や収量の低下の原因となるため、基礎研究から応用研究まで幅広い分野における重要課題として取り上げられてきた。光阻害の研究の歴史は古い。文献をたどってみると、1956年に報告されたコックの研究にたどりつく<sup>1)</sup>。彼はクロレラを実験材料に用いて、強光照射すると光合成が不可逆的に阻害されることを初めて報告した。それ以降、これまで60年以上

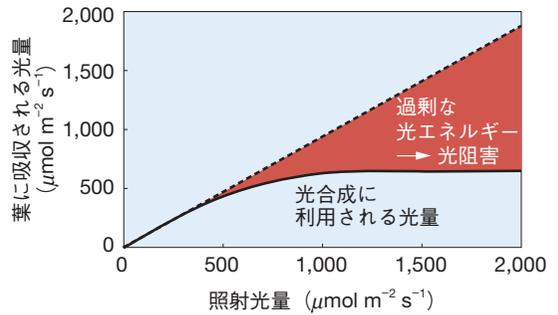


図2 光量と光合成、そして、光阻害との関係

にわたって、数多くの研究者が光阻害の研究に携わり、そのメカニズムに関しても多くのことが明らかになってきた。

光阻害は、強光ストレス環境で起こりやすい。ただし、低温や乾燥などのストレス環境下では、光合成に利用できるエネルギー量が低下するので、比較的に弱光下でも光阻害が起こる。光化学系Iは連続光による強光ストレスに対しては頑丈に作られている一方で、光化学系IIは光阻害を受けやすいことがよく知られている<sup>2)</sup>。したがって、「光阻害」というと、「光化学系IIの光阻害」を指すことがほとんどである。光化学系IIは光阻害を起こしやすい一方で、修復速度も非常に速く、およそ数時間以内に光化学系IIの活性が回復する。したがって、さまざまなストレス環境下では、光化学系IIの光阻害を、光合成の電子伝達経路において電子の流れを閉ざすヒューズ、もしくはブレーカーのようなものであると捉えることもできる。このような光化学系IIの光ストレスに弱い性質が光化学系Iを光阻害から守る働きをしているとも考えられている。

### 5 野外で見られる変動光ストレスは光化学系Iを優先的に阻害する

植物の環境応答の分子生理学的メカニズムを詳

細に解析するため、これまでに多くの研究が実験室内でおこなわれてきた。栽培環境や実験環境をできる限りコントロールし、より緻密な実験系で研究をおこなうためである。たとえば、光量が一定の定常光を用いて、弱光から強光までさまざまな光量に対する植物応答が解析され、定常光を用いた強光ストレス実験によって、光合成の光阻害の詳細なメカニズムが明らかになってきた。しかし、植物の本来の生育環境は実験室ではなく野外の自然環境である。したがって、実際に野外環境で起こる環境変動に対する植物応答を理解する必要がある。野外では、植物の受ける光量は刻々と変化する(図3)。雲の切れ間から降り注ぐ光や風で揺らめく植物の葉の間から差し込む光は数秒～数分単位でその光量が変化しており、野外の光環境は実にダイナミックに変動している。たとえば、森林の中を歩いていると、上層の葉の隙間から強光が差し込むことを経験する。これを木漏れ日とよぶ。このように複雑に変動する野外の光環境に対して、植物はどのように応答しているのだろうか。

筆者らは、野外で見られる変動する光環境に着目して研究をおこなっている。

前述のとおり、光化学系Iの光阻害は、実験室の定常光下で見られることはほとんどない。たとえば、植物の生葉を長時間の強光ストレスに曝しても光化学系Iは光阻害を受けず、いつも決まって光化学系IIが光阻害を受ける。しかし、モデル実験植物であるイネやシロイヌナズナを用いた実験で、野外で見られるような弱光と強光を繰り返す変動光ストレス下では、光化学系IIではなく光化学系Iが先に光阻害を受けることがわかってきた(図4)。変動する光環境下では、光化学系I内に電子が停滞することによって、過剰な光エネルギーが蓄積し、最終的に活性酸素種の発生につながり、光化学系Iの崩壊が引き起こされるようだ<sup>3)</sup><sup>4)</sup>。木漏れ日は私たちの心身をリラックスする効果があるといわれているが、植物は、私たちが想像する以上に、変動光ストレスに翻弄されている。

光化学系Iの光阻害は、1994年に別の研究例が報告されている。低温感受性植物であるキュウ

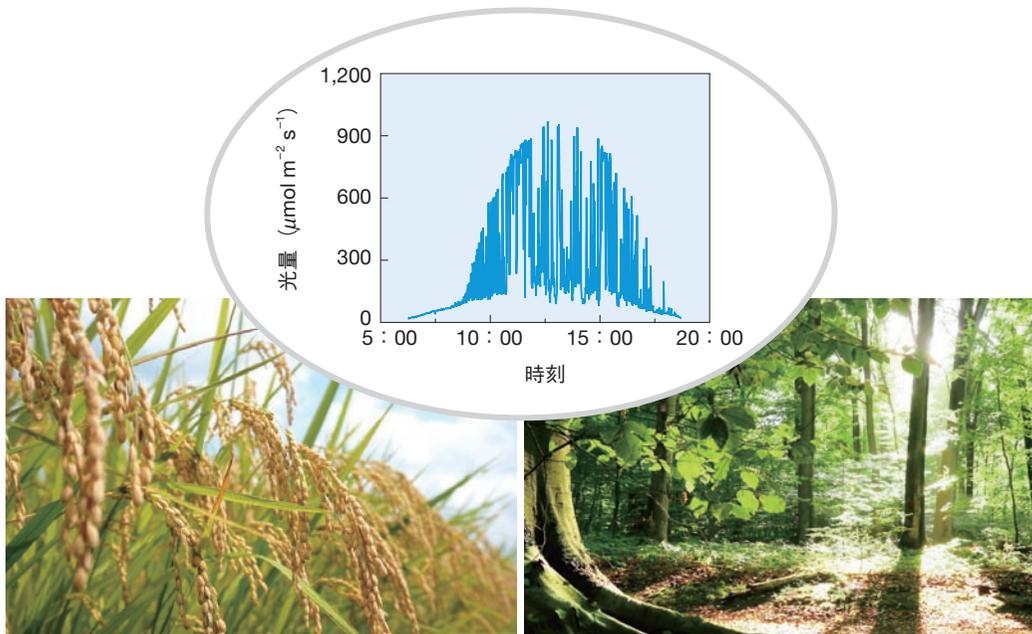


図3 野外でみられる変動する光環境 (イネ群落と林床)

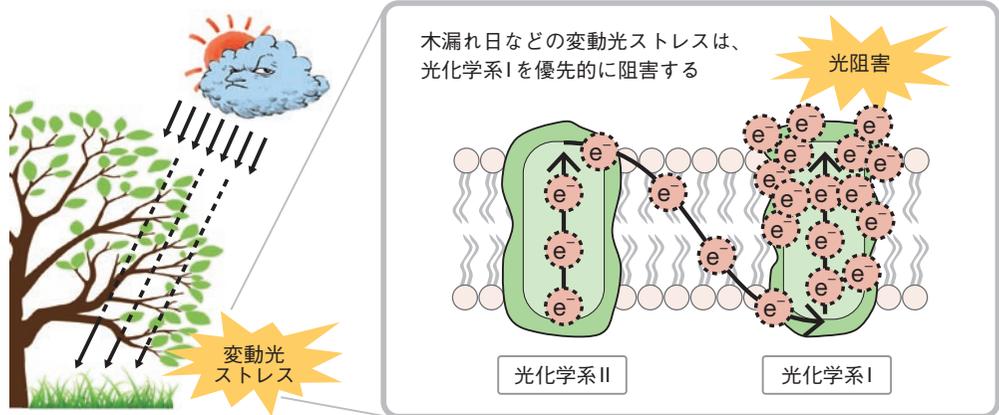


図4 変動光ストレスは光化学系Iを優先的に阻害する

りの葉に低温下で弱光を照射すると、光化学系Iのみが特異的に光阻害を受ける<sup>5)</sup>。メカニズムは違う可能性もあるが、低温耐性植物であるオオムギ、ライムギ、そして、シロイヌナズナなど多くの植物においても、低温下における光化学系Iの光阻害が報告されている<sup>6)</sup>。光化学系Iは修復が非常に遅く、一度失活した光化学系Iが完全に回復するために数日～数週間を要してしまうため、光化学系Iの光阻害は植物にとって致命傷となるだろう。光化学系Iの光阻害メカニズムや修復メカニズムについては未だ不明な点が多いのが現状である。

変動光下や低温下における光ストレスが光化学系IIではなく、光化学系Iを優先的に阻害することの発見は、実際の野外環境で見られるストレス条件を検討することによって初めて明らかとなった<sup>7)</sup>。つまり、野外環境では常に光強度が変動しているという点、また、1日の中で1番冷え込むのは明け方であり、その際には太陽が地平線から顔を出し空が明るくなり始めるころである。そして、それらのストレス環境下で阻害を受けやすい部位を詳細に探索することによって、光化学系Iが先に光阻害を受けることが明らかとなったのである。

## 6 野外環境における植物の光合成効率の改善を目指して

光阻害は農産物の収量低下をもたらす<sup>8)</sup>。高温、低温や乾燥などのストレス環境下では光阻害が慢性化するため、荒廃地における森林再生の妨げにもなっている<sup>9)</sup>。世界レベルで増え続ける人口を養うためには、2050年までに主要作物の生産量を、現在よりも約70%も増加させる必要があると警告されている。農地面積の拡大には制限があるため、植物の光合成能力を飛躍的に高めることによって、地球規模での作物生産の増加を図らなければならないだろう。また、植物に環境ストレス耐性を付与することによって、高温や乾燥などの環境ストレスが深刻な地帯でも、作物栽培を可能にしなければならない。実際、これまでに作物の光合成能力を改良することによって、生産性の向上を目指した研究が多くおこなわれている<sup>10)11)</sup>。これらの研究の多くは、光量が一定で厳密に制御された実験室の環境においておこなわれている。しかし、植物の本来の生育場所は実験室ではなく、複雑に変動する野外の環境である。野外環境において作物の生産性の向上を望むのであれば、実際に野外環境を考慮した実験系を組み立てる必要がある。本稿で紹介したとおり、実際には、実験室

内で研究されてきた植物応答と野外で見られる植物応答は大きく異なることがわかってきた。これまでは光阻害というと光化学系IIのみが注目されてきたが、野外で見られる変動する光環境下では、光化学系Iが優先的に光阻害を受ける可能性も出てきた。野外環境での光化学系Iの光阻害に関する知識はいまだ乏しい。最近の光合成研究では、光合成を駆動しやすい赤色光と青色光を主に含むLEDが使われる。一方で、太陽光にはそれらに加えて遠赤光や紫外光も含んでいる。今後、自然条件により近い波長組成の光の影響も含めて、光合成の変動光応答について研究しなければいけない<sup>12)</sup>。また、変動する自然環境下で生育する植物は、さまざまな環境応答のメカニズムを発達させているはずであるが、そのメカニズムについても未解明の部分が多い<sup>13)</sup>。今後は、実験室や野外環境における研究やそれらの知見が、相互に理解・活用される必要がある。現在、地球環境問題はますます深刻化している。近未来において、地域によっては地球温暖化に伴う大気中の水蒸気量の増加、世界的な降水パターンの変化や激しい気象現象の増加などが予測されている。これらはいずれも、雲量の増加によって太陽光の遮蔽頻度が増加し、将来的には光の変動がますます増大し、かつ、複雑化する可能性を示唆する。野外の変動する光環境に対する光合成の調節メカニズムの解明は、環境変化に強いストレス耐性植物の作出につながり、農業生産性の向上や環境改善に寄与するだろう。

[文献]

1) Kok, B. *Biochim. Biophys. Acta* **21**, 234–244 (1956).  
 2) Aro, E. M., Virgin, I., & Andersson, B. *Biochim. Biophys. Acta* **1143**, 113–134 (1993).  
 3) Kono, M., Noguchi, K. & Terashima, I. *Plant Cell Physiol.* **55**, 990–1004 (2014).

4) Yamori, W., Makino, A. & Shikanai, T. *Scientific Reports* **6**, 20147 (2016).  
 5) Terashima, I., Funayama, S. & Sonoike, K. *Planta* **193**, 300–306 (1994).  
 6) Sonoike, K. *Physiol. Plant.* **142**, 56–64 (2011).  
 7) Yamori, W., Shikanai, T. *Annu. Rev. Plant Biol.* **67**, 81–106 (2016).  
 8) Burgess, A.J., Retkute, R., Pound, M.P., Foulkes, J., Preston, S.P. *et al. Plant Physiol.* **69**, 1192–1204 (2015).  
 9) Alves, P., Magalhaes, A. C. N., & Barja, P. R. *Bot. Rev.* **68**, 193–208 (2002).  
 10) Long, S. P., Zhu, X. G., Naidu, S. L., & Ort, D. R. *Plant Cell Environ.* **29**, 315–330 (2006).  
 11) Yamori, W., Kondo, E., Sugiura, D., Terashima, I., Suzuki, Y. *et al. Plant Cell Environ.* **39**, 80–87 (2016).  
 12) Kono, M., Yamori, W., Suzuki, Y. & Terashima, I. *Plant Cell Physiol.* **58**, 35–45 (2017).  
 13) Yamori, W. *J. Plant Res.* **129**, 379–395 (2016).



矢守 航 Wataru Yamori

東京大学 大学院理学系研究科 准教授

大阪大学理学研究科生物科学専攻修了(理学博士)後、オーストラリア国立大学博士研究員、東北大学博士研究員、千葉大学助教を経て現職。さまざまな野生植物や形質転換植物を実験材料に、光合成の環境応答メカニズムの包括的解明を目指す。また、植物の環境応答の理解から、植物工場において、効率の良い作物栽培技術の開発を目的とした研究もおこなっている。日本植物学会奨励賞(2013年度)、日本農学会日本農学進歩賞を受賞。2017年度 東京大学卓越研究員に認定。



河野 優 Masaru Kono

東京大学 大学院理学系研究科 特任助教

東京大学理学系研究科生物科学専攻修了(理学博士)後、東京大学博士研究員を経て、2018年より現職。専門分野は、植物生理生態学。野外環境下での植物光合成系の真の応答の理解を目指す。



寺島 一郎 Ichiro Terashima

東京大学 大学院理学系研究科 教授

東京大学理学系研究科植物学専攻修了(理学博士)後、オーストラリア国立大学博士研究員、東京大学理学部助手、筑波大学生物学系助教授、大阪大学理学研究科教授を経て現職。専門分野は、植物生理生態学(個葉や個体のレベルで光合成の環境応答を調べている)。日本生態学会賞(2010年)、みどりの学術賞(2017年)を受賞。主な著書に、朝倉植物生理学 環境応答(編著、朝倉書店、2001)、植物生態学(共著、朝倉書店、2004)、植物の生態—生理機能を中心に(裳華房、2013)など。

## テングザルの大きな鼻は雄選択に有利 京大霊長研などが証明

京都大学霊長類研究所、中部大学、国内外の動物園、研究機関からなる国際共同研究グループは、テングザルの雄の鼻の大きさが雌の雄選択に有利であるという進化のシナリオを実証した。テングザルの生息環境である熱帯雨林のような見通せない場所で、大きな鼻から発せられる低い声によって、雌が雄を選択する重要な要素となっていることがわかった。

テングザルは、天狗のように長く大きな鼻を持ち、東南アジアのボルネオ島の沿岸部や川沿いに広がる密林にのみ生息し、絶滅危惧種に指定されている。

10年以上にわたる野外観察によるテングザルの生態や形態データの蓄積から、テングザルの雄の鼻のサイズと体重、睪丸容量に正の相関関係が発見された。視覚だけでなく、聴覚での情報によって、雌の雄選択がおこなわれているほか、雄同士の無用な争いの回避にも役立っているとする。詳細は、<http://www.jst.go.jp/pr/announce/20180222/index.html>を参照。

## 生物種の多さが海の生態系安定に貢献 龍谷大、京大などが新解析手法で発見

龍谷大学、京都大学ほか日本、台湾、アメリカの国際研究グループは、新しい数理的データ解析手法を用いることにより、海に生息する複数の生物間の複雑な関係性が時間変化する様子を捉えることに成功した。生態系の安定化や自然のバランスを捉える新しい手法とする。

ある生物の個体数が増減すると他の生物の個体数が影響を受けて増減する種間相互作用がある。

研究グループは、舞鶴湾において約12年間、魚類とクラゲを含む15種の生物の個体数変動データを解析してきた。これを、非線形力学理論を利用して開発した新しい数理的データ解析手法で解析することで、種間の関係性が時間によって変動する様子を詳細に捉えられたとする。これによると、生態系の安定化には出現する生物種が多いことや、種間に及ぼし合う影響が緩やかになることが大きな役割を果たしていることが発見されたとする。詳細は、<http://www.jst.go.jp/pr/announce/20180208/index.html>を参照。

## ワモンゴキブリをゲノム解析 都市環境への高い適応力を確認

Chinese Academy of Sciences (中国科学院)の研究グループは、ワモンゴキブリ (*Periplaneta americana*) のゲノム解析により、都市環境への適応がその急速な成長、高い繁殖力、および組織再生能力によるものであるとする知見が得られたと発表した (doi: 10.1038/s41467-018-03281-1)。

ワモンゴキブリのゲノムが、昆虫の中ではバツ

タに次いで大きいことと、化学受容と解毒作用に関連する遺伝子ファミリーが拡大していることがわかった。これにより、環境における化学的、生物学的な刺激に対する対応力が強化されたとする。

同研究グループは、ワモンゴキブリの発生と再生に関連するシグナル伝達経路の同定にも成功した。これにより、ゴキブリの生物学的性質を調べるためのモデル生物としてワモンゴキブリを利用可能になったとし、ゴキブリを駆除するための新しい方法の開発が期待されるとする。



# サケの 回帰ナビゲーションと バイオリギング

牧口 祐也 *Yuya Makiguchi*

日本大学 生物資源科学部 海洋生物資源科学科 魚群行動計測学研究室 専任講師

サケは川で生まれて海に降り、3~4年後に繁殖のために遠く離れた外洋から生まれた川に戻ってくる。大規模回遊を可能にするサケの回帰メカニズムは古くから多くの科学者の興味を惹き付けてきた。本稿では、これまで明らかにされてきたサケの嗅覚ナビゲーションおよび地磁気ナビゲーションについて解説するとともに、ナビゲーションメカニズム解明を牽引してきたバイオリギング手法について紹介する。

動物は繁殖のために生まれた場所に回帰することが知られている。繁殖場所と摂餌場所を数千キロも移動する動物もある。このような長距離移動を可能にするナビゲーションメカニズムの全貌は解明されていない。たとえば、ウミガメ (*Caretta caretta*) は幼体期に産卵域の磁場を記憶し、数千キロの回遊後、記憶した地磁気を頼りに産卵域に戻ってくると考えられている<sup>1)</sup>。地磁気を利用した長距離移動を地磁気ナビゲーションとよぶ。メバル属の種は、目標物がない環境で産卵場や生息域などに正確に回帰する。本種の鼻にワセリンを塗布して観察すると回帰行動が阻害されたことから、産卵場や生息域特有の何らかの匂いを頼りに特定の場所に回帰している可能性が示されている<sup>2)</sup>。これは嗅覚ナビ

ゲーションとよばれる。このように動物はさまざまな感覚を使ってナビゲーションをおこなっている。

本稿の主役であるサケ (*Oncorhynchus keta*) は、河川で生まれ1gほどに成長すると海へ降り、3~4年の索餌回遊を経て生まれた河川に回帰する。北海道や東北地方では9~12月ごろになると3kgほどに成長したサケが群れて河川に遡上してくるため、日本人には馴染み深い魚である(図1)。古くからサケの母川回帰メカニズム解明のためにさまざまな研究がおこなわれてきた。これまでの研究からサケはナビゲーションのスケールに合せて嗅覚ナビゲーション

と地磁気ナビゲーションを使い分けていることが示唆されている。そこで本稿では、サケに関する嗅覚ナビゲーションと地磁気ナビゲーションについて解説する。さらに、ナビゲーションメカニズム解明のために、行動学、電気生理学、内分泌学など幅広い学問分野を通して研究が進められてきたが、その中でバイオリギング手法の貢献は非常に大きなものである。そ



図1 北海道標津川に遡上したサケとカラフトマス

ここで、バイオリギング手法と筆者が取り組んでいる研究についても紹介する。

## 1 嗅覚ナビゲーション

サケが嗅覚を使って生まれた川を選択していると示した有名な実験がある。Wisby & Hasler<sup>3)</sup>は二股に分かれた河川の片方に遡上したギンザケ (*O. kisutch*) を捕獲し、半数の鼻にワセリンをつけたコットンを詰め嗅覚を阻害し、残りの半数には処理をおこなわなかった(コントロール)。その後、二股に分かれた河川の下流側に実験魚を放流すると、嗅覚を阻害したグループは自分の川に遡上しなかったが、コントロールのグループは自分の川に遡上した。これは、サケが生まれた川を嗅覚により選択していることを示したはじめての

研究である。では、サケはどのような匂いを頼りに河川に戻るのだろうか。河川では、有機物や無機物が複雑に混合しさまざまな化学物質が局所的に存在する。また、河川ごとにこの構成は異なる。サケの嗅覚に影響を与える匂い物質の候補として、胆汁酸、プロスタグランジン、バイオフィルム、無機陽イオン、フェロモン、皮膚粘液、アミノ酸などがあげられ、それらは河川を構成する微生物、土壌、水生および陸生植物などから供給されている<sup>4)5)</sup>。

近年、河川水中に存在するアミノ酸が重要な嗅覚ナビゲーションの指標となっていることが報告されている。Yamamoto *et al.*<sup>6)</sup>は電気生理学的手法とY字水路を用いた行動学的手法により、河川に存在している固有のアミノ酸組成を嗅覚の指標として生まれた川へ回帰している可能性を示した。ア

ミノ酸はタンパク質の構成要素であり、河川水中で安定的に存在できることから有力な嗅覚ナビゲーション物質の候補である。では、サケはどのようなタイミングで河川の匂いを記憶するのだろうか。サケ科の種類や集団によって多少の違いはあるものの、一般に、海へ降る直前に匂いを記憶していると考えられている。サケ科魚類は海へ降る際にスモルト化とよばれる生理的・外見的变化が起こる。具体的には、浸透圧調節機能が淡水から海水環境へ適応できるようになる。また、パーマークがなくなり、体色が銀色に変化する。電気生理学および分子生物学的手法を用いた研究により、L-プロリンやL-グルタミン酸といった特定のアミノ酸をスモルト期に記名させることで、サケやサケ科魚類の一種であるヒメマス (*O. nerka*) が海に降る2週間前から降海の直前

### 〈生き物 Profile〉

名称：サケ  
 学名：*Oncorhynchus keta*  
 科名：サケ科 Salmonidae  
 属名：サケ属 *Oncorhynchus*  
 英名：Chum salmon  
 分布：東は韓国から北米側のカリフォルニアまでの北太平洋およびその周辺

サケは、新巻鮭や焼き鮭などとして食され、日本では多く人に馴染みの深い魚である。サケは河川で生まれてすべての個体

が海に降り、3~4年間餌をとりながら外洋を回遊し、産卵のために生まれた川に戻ってくる。このようにサケは水産重要魚種としての側面と、長距離・短距離ナビゲーションをおこなうため、生物学的な面白さを兼ね備えた生きものである。長距離ナビゲーションでは、地磁気・太陽コンパス、短距離ナビゲーションでは河川の匂いを使った匂いナビゲーションによってオリエンテーションしていると考えられているが、いまだ謎が多く存在する。

さらに、サケは河川に遡上すると雄と雌がパートナーを見つけ産卵する。これは配偶者選択とよばれ、サケがどのようにパートナーを選ぶのかという興味深いテーマにもなっており、行動学・生理学・分子生物学・遺伝学などさまざまな分野から研究が進められている。



にかけて母川の匂いを記憶していることが示された<sup>7)8)</sup>。このように記憶した川の匂いは、成長して生まれた川へ戻るまでの3~4年間保持され、想起される。回帰するサケが生まれた川の匂いを探索している可能性を示した研究がある。Tanaka *et al.*<sup>9)</sup>はバイオリギング手法(後述)を使って沿岸から河川へ遡上するサケの移動を調べた。具体的には、岩手県沿岸に回帰したサケに速度、加速度、水深および水温を計測する小型記録型を13尾に装着し放流した。その結果、7尾が放流場所近傍の河川で捕獲された。記録されたデータの解析からサケは河口付近と推察される場所で鉛直移動を繰り返していた。河口付近には河川から流れ込む淡水と海水の躍層が形成されており、サケは母川の匂いを探索していたのかもしれない。どのようなタイミングでこの記憶が想起されるのかについてはほとんど明らかになっていない。

## 2 地磁気ナビゲーション

日本で生まれ降海したサケは、数千km離れたベーリング海まで回遊し3~4年の成長期間を経て、日本沿岸まで戻ってくる。何の目標物もない広大な海から生まれた川の近くまで戻ってくるために、サケは太陽コンパスや地磁気といった環境情報を使っていると考えられている。しかし、これまで外洋のサケを追跡することは非常に困難であったため、サケの長距離ナビゲーションを支持する直接

的な証拠は得られていなかった。ここでバイオリギング手法が力を発揮した。Tanaka *et al.*<sup>10)</sup>はサケに速度、水深および水温を計測する小型記録計を27尾のサケに装着し、日本から数千キロ離れたベーリング海へ放流した。放流から67日後に、日本沿岸で運良く1尾を回収することができた。遊泳速度のデータから算出されたサケの総移動距離は、放流場所から捕獲場所までの直線距離とほぼ一致していた。つまり、サケはベーリング海から日本沿岸までほぼ直線的にオリエンテーション(方向定位)していた。このような理由から、太陽コンパスや地磁気などを使ってサケの長距離ナビゲーションにおいて重要な役割を果たしている可能性が支持されている。さらに、サケの地磁気ナビゲーションについては間接的な証拠が明らかとなっている。Putman *et al.*<sup>11)</sup>は、カナダバンクーバー沿岸に回帰した56年間分のサケの漁獲データを解析し、沿岸における漁獲場所の変化が地磁気の年変動によって説明できることを示した。この結果はサケが地磁気を利用して生まれた河川の沿岸まで回帰していることをはじめ実証している。このように、サケの地磁気ナビゲーションについて証拠が明らかになっており、今後さらなる研究の進展が期待される。

## 3 バイオリギング

サケの嗅覚ナビゲーションや地磁気ナビゲーションについて明ら

かにするうえでバイオリギング手法は大きな役割を果たして来たのは上述のとおりである。バイオリギングとはさまざまなセンサおよび記録装置を搭載した小型記録型を対象動物に取り付けることで動物自らが周囲の環境情報を計測するとともに、それにとまう動物の内的(生理的)変化を記録することができる手法である。本来、大型の海棲哺乳類の潜水行動を調べるために開発された手法であったため、当時の記録装置は大型かつアナログであった。しかし、近年のバイオテクノロジーの進歩により魚類にも装着可能なデジタル記録装置が開発されるようになった。また、センサ開発の進歩も著しい。環境情報のセンサとして深度、水温、照度、地磁気、GPSなどがあげられる。さらに、生理情報のセンサとして、体温、筋電位、心電図、脳神経活動、血液性状などがあげられる。このようにさまざまなセンサが登場しているが、生理情報のセンサについては装着技術の難易度が高く、まだ一般的でないのが現状である。そのような状況で、近年野外で脳神経活動を記録する技術が鳥類において確立されてきた。Vyssotski *et al.*<sup>12)</sup>は帰巢性の高いハトにGPS機能を搭載した脳神経ロガーを装着し、帰巢時の脳神経活動と位置情報を記録することでハト(*Columbiformes Latham*)の意思決定メカニズムを明らかにした。実験によると、ハトが街や海岸線などを目印(ランドマーク)として視覚で認識し、空間情報を把握して帰巢していることが示された

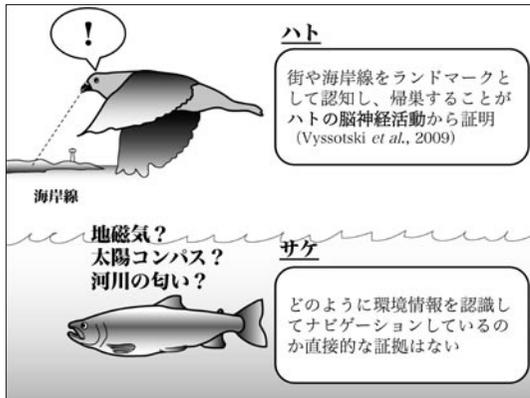


図2 ハトとサケのナビゲーション比較図



図3 脳神経ロガーを装着して遊泳しているサケ

(図2)。このように環境情報と内的情報を同時に計測することで本手法をサケにも適用できれば、本種のナビゲーション原理解明の一助になるかもしれない(図3)。魚類の視覚・聴覚・嗅覚などといった感覚情報は末端の感覚器で受容された後に情報が伝達され、最終的な情報処理が終脳でおこなわれる。魚類の終脳はかつてその大部分が嗅覚に関与していると考えられていたが、嗅球と終脳の大きさの違いや、嗅球の投射先が限局されていることが明らかとなっている。具体的には、繁殖行動や空間認識・ナビゲーションなど嗅覚以外の機能も終脳に存在することが解明されつつある<sup>13)</sup>。しかし、魚類では、水中における微弱な生体電位記録・脳神経ロガーの装着の困難さ、小型化に伴う電池容量制限のための記録時間の短さから、安定した脳波の記録には至っていない。大規模回遊するサケの環境情報および内部状態の変化を数週間から数ヶ月という長期に渡り記録するために、これらの問題をクリアしなくてはならず、技術改善

を進めていく必要がある。

【文献】

- 1) Lohmann, K. J., Putman, N. F. & Lohmann, C. M. *Proc Natl Acad Sci U S A* **105**, 19096–19101, doi: 10.1073/pnas.0801859105 (2008).
- 2) Mitamura, H., Arai, N., Sakamoto, W., Mitsunaga, Y., Tanaka, H. *et al. J Exp Mar Biol Ecol* **322**, 123–134, doi:DOI 10.1016/j.jembe.2005.02.010 (2005).
- 3) Wisby, W. J. & Hasler, A. D. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **11**, 472–478, doi:10.1139/f54-031 (1954).
- 4) Groot, C., Quinn, T. P. & Hara, T. *J. Can. J. Zool.* **64**, 926–932, doi: 10.1139/z86-140 (1986).
- 5) Keefer, M. L. & Caudill, C. C. *Rev. Fish Biol. Fisher.* **24**, 333–368, doi:10.1007/s11160-013-9334-6 (2013).
- 6) Yamamoto, Y., Shibata, H. & Ueda, H. *Zoolog. Sci.* **30**, 607–612, doi:10.2108/zsj.30.607 (2013).
- 7) Yamamoto, Y., Hino, H. & Ueda, H. *Plos One* **5**, doi:Artn E8633, Doi 10.1371/Journal.Pone.0008633 (2010).
- 8) Bandoh, H., Kida, I. & Ueda, H. *Plos One* **6**, doi:ARTN e16051, DOI 10.1371/journal.pone.0016051 (2011).
- 9) Tanaka, H., Takagi, Y. & Naito, Y. *J. Exp. Biol.* **204**, 3895–3904 (2001).
- 10) Tanaka, H., Naito, Y., Davis, N. D., Urawa, S., Ueda, H. *et al. Mar Ecol Prog Ser* **291**, 307–312, doi: Doi 10.3354/Meps291307 (2005).
- 11) Putman, N. F., Lohmann, K. J., Putman, E. M., Quinn, T. P., Klimley, A. P. *et al. Curr Biol* **23**, 312–316, doi:10.1016/j.cub.2012.12.041 (2013).
- 12) Vyssotski, A. L., Dell’Omo, G., Dell’Ariccia, G., Abramchuk, A. N., Serkov, A. N. *et al. Curr. Biol.* **19**, 1159–1166, doi:DOI 10.1016/j.cub.2009.05.070 (2009).
- 13) Canfield, J. G. & Mizumori, S. J. *Journal of Neuroscience Methods* **133**, 127–134, doi: S016502700300339X [pii] (2004).



牧口 祐也 Yuya Makiguchi

日本大学 生物資源科学部 海洋生物資源科学科 魚群行動計測学研究室 専任講師  
 2007～2009年、日本学術振興会特別研究員。2009年、北海道大学大学院環境科学院生物園科学専攻にて学位を取得。博士(環境科学)。2010年、日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科助手。2014年、日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科助教。2017年から現職。2015～2016年カナダUniversity of Windsor, Great Lakes Institute for Environmental Research, Pitcher Lab Postdoctoral Fellow。日本水産学会、日本バイオロギング研究会に所属。専門分野は、繁殖行動学、行動生態学。

# ボルボックス属の観察と 簡易培養・人工培地による利用

黒澤 望 *Nozomu Kurosawa*

埼玉県立川口高等学校 教諭

蕪塚 弘美 *Hiromi Niraduka*

埼玉県立熊谷高等学校 主任実習教員

ボルボックスの輝きながらゆっくりと回転して泳ぐ姿は美しく、一度見れば専門家でなくとも魅了されてしまう。ボルボックスは単に美しいだけではなく、「進化」や「生殖」といった観点から考えるうえでも重要な生物である。今回は、そんなボルボックスを観察するうえでのちょっとしたコツと、授業での扱い方や活用法、さらには埼玉県の高校教員が今まで多くの先生方から受け継ぎ、改良してきた簡易培養法について紹介する。

## ① はじめに

中学・高等学校における生物の学習で、実物を観察させることの意義は大きい。しかし、2011年の学習指導要領改訂を受けて、高校生物の科目は、「生物基礎」と「生物」に分かれ、そのうち多くの生徒が履修する「生物基礎」の基本単位数は2単位となった。これにより、実験・観察が思うようにできない学校が増加しているようにも感じられる。近年では、教科書や資料集には素晴らしい写真が掲載され、わかりやすい説明文が添えられている。それでも実物に触れ、観察させることにこだわるのは、それ以上に実物からしか学べな

いことが多いからである。

このような思いから、埼玉県高校生物研究会・教材生物研究委員会（以下、埼玉高生研委員会）では、40年ほど前から継代的に多くの原生生物等を培養し、県内の高等学校を中心に、さまざまなニーズに合わせて提供してきた。その中でもボルボックス\*の人気と需要は常に高い（図1）。



図1 実験観察でのボルボックスの検鏡例

### 用語解説 Glossary

#### 【ボルボックス】

ボルボックスは緑藻類ボルボックス目ボルボックス科の5属9種に分類される。ボルボックスが属する緑藻類の種類は極めて多く、現在13目約700属が知られている。

## ② ボルボックスとはどんな生きものか

ボルボックスを含む緑藻類の生息環境は湖沼、水田、ため池などいたるところにわたり、私たちにとっても非常に身近な存在である<sup>1)</sup>。その中でもボルボックスが学校教育現場で注目される理由は、ボルボックス科の特徴である「群体性から多細胞へ」につぎるだろう。ボルボックス科の中でもボルボックス属は、500～50,000個という多くの細胞が規則正しく球形に並び、直径約500～1,000 μmの大型の群体を形成している。そのため肉眼でもその姿を容易に観察することが可能で、実験でも扱いやすい。

これに加え、春から秋にかけて、**富栄養化\***のあまり進んでいない綺麗な水田などで比較的手軽に採集することができること、さらには後述する方法で実験室での簡易的な培養が可能である点で、ボルボックスは有用性が高い。このようなことから、埼玉高生研委員会では教材生物の確保と活用(1984)の取り組み以来広く継代されたもの(おもに *Volvox aureus*) が観察実験に利用されている。

ボルボックスは、発生過程も非常に興味深い。一般的にボルボックスは無性生殖によって急激に増殖するイメージが強いが、有性生殖もおこなっている。また、生殖方法に基づいて3タイプに区別できる(表1)。

ボルボックスは栄養細胞と、生殖に関わる生殖細胞からなる。顕微鏡でボルボックスを観察してみると、親群体の中に緑色の濃い部分が確認できる場合が多く、この部分が次の世代の群体(娘群体という)となる。生殖細胞が親群体の中で分裂を繰り返しながら小さな娘群体となるが、この娘群体は完成前に劇的な変化ともいえる「反転(inversion)」という現象をみせる<sup>2)3)</sup>。独立したてのボルボックスから娘群体の完成までの様子を知っておくと、生徒の混乱に対応しやすい(図2)(故・高知滋氏のご厚意により埼玉高生研委員会と共有している資料より)。たとえば、まだ無性生殖細胞が球体の

表1 ボルボックスの性の3様態

<b>1. 雌雄異体</b> (ヘテロタリック)
同一クローンから雌または雄のみが発生するタイプ。 例) <i>V. carteri</i>
<b>2. 雌雄異体</b> (ホモタリック)
同一クローンから雌と雄が発生するタイプ。 例) <i>V. aureus</i>
<b>3. 雌雄同体</b> (ホモタリック)
同一個体中に卵と精子がつくられるタイプ。 例) <i>V. globator</i>

内側に張り付いているときは球状の娘群体が見えない(図2①)。生徒は、これを別の種類のプランクトンと勘違いする場合もある。ボルボックスを二相培地(詳細は後述)で培養して大量の無性生殖群体を得ると、図2①～⑥すべての段階を観察することが可能であるが、授業等で生徒に観察させるときには、娘群体の状態の違いは、固定的なものではなく成長過程によるものであることを理解させるとともに、反転途中のもの(図2⑤)を“異常なもの”と勘違いさせないように注意したい。

## ③ 授業でのボルボックスの位置づけ

高校でボルボックスは、単細胞生物と多細胞生物を比較する際の例として扱われる。ボルボックスはこの多細胞生物の中でも、単細胞生物のクラミドモナス型の細胞がひとまとまりになっている「細胞群体」\*の例として登場する。「群体」という言葉は広義に解釈することができ<sup>4)</sup>(米澤義彦・半本

### 用語解説 Glossary

#### 【富栄養化】

湖沼などの水域に、自然にまたは人間活動(生活排水や農業廃水など)によって窒素やリンなどの有機物が流入することで起こる現象。富栄養化で植物プランクトンが増えると水は濁り、多量にできた有機物の分解で溶存酸素を使い果たすため、結果的に水質は悪化する。培養の際は要注意。

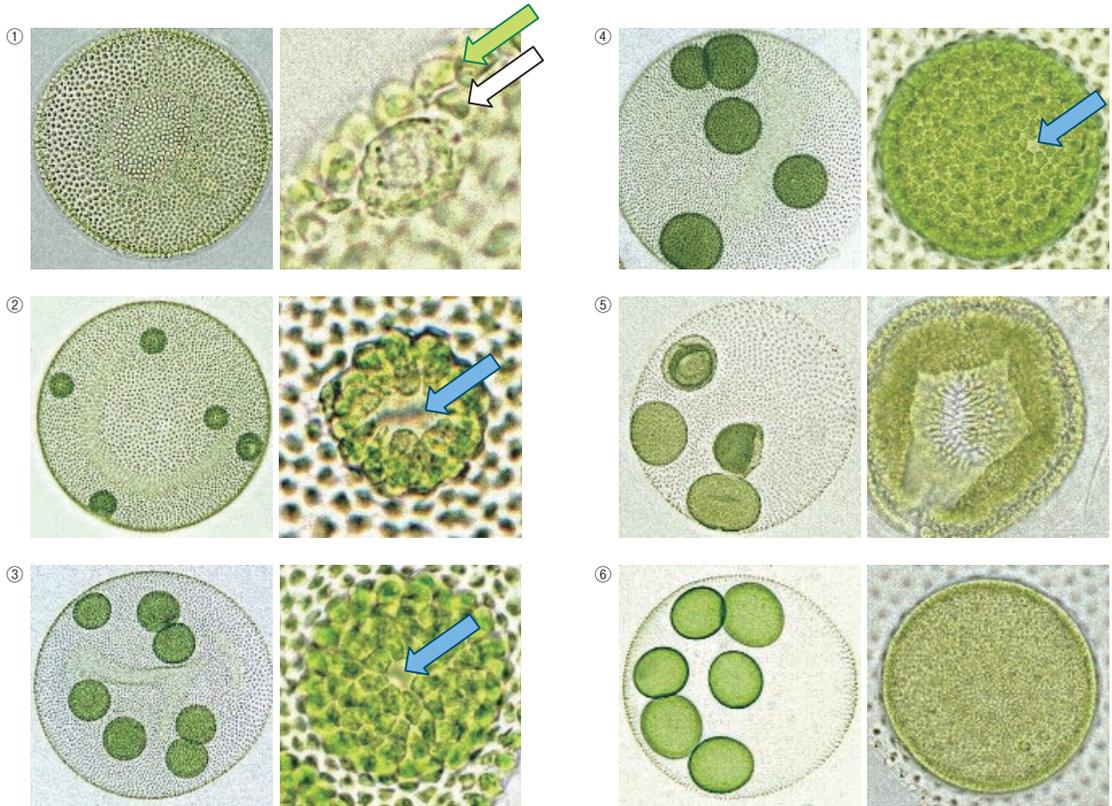


図2 *Volvox.sp* の無性生殖による栄養細胞から娘群体の形成過程

①2本の矢印は栄養細胞と内側の生殖細胞を示す。②③④の矢印は⑤娘細胞完成期反転の際の裏返り口になる孔を示す。⑤では反転中の娘群体のようすがわかる。

(故・高知滋氏のご厚意による)

秀博2000), それによって逆に勘違いを招くことが多々ある。ボルボックスは栄養細胞と生殖細胞からなることから、簡単ではあるが細胞の分化がみられることがわかる。また、精子と卵を用いた有性生殖もおこなっているため、スコット・F・ギルバード(1991)はれっきとした「多細胞生物」

であると指摘している<sup>5)</sup>。よく、「細胞群体であるボルボックスは、単細胞生物のクラミドモナス型の細胞が集まってできており、バラバラになると一つひとつの細胞として生きていくことができる」と勘違いされていることもあるので注意が必要である。なお、現在では東京大学の研究チームにより、ボルボックスよりもっと単純な「シアワセモ」とよばれる世界最小の多細胞生物が発見され<sup>6)</sup>(2013)、単細胞生物と多細胞生物の境界をより明確に定義するための研究が進められている。このように、ボルボックスは単細胞生物から多細胞生物への進化の過程を明らかにするための重要なモデル生物\*の側面ももつ。

#### 用語解説 Glossary

##### 【細胞群体】

群体の一種で、単細胞生物が2個以上集まってできた連結帯のこと。「学術用語集 植物学編(増訂版)」(文部省1990)に記載がある。ただ、その後「連結生活体」・「定数群体」などの用語が同時併行に使われるようになり、用語自体に議論の余地がある。

そのほかにも、光に対して向かっていく習性(正の光走性\*)をもつことから、生物の環境応答(生得的行動)の実験としても用いることができる。実験方法については、後述する。

#### 4 ボルボックスの観察方法(実験)

##### (1) 全体像の観察(透過光・暗視野)

ボルボックスは直径約500~1,000  $\mu\text{m}$ と淡水プランクトンの中でもかなり大きい<sup>7)</sup>ため、一般的な生物顕微鏡の透過光で観察することで、細部まで詳しく観察することができる。

観察をするときは、ホールスライドガラスに培養液ごとボルボックスを数匹とり、カバーガラスをかけて観察する。普通のスライドガラスを用いると、カバーガラスをかけた際にボルボックスが潰れてしまうことが多く、適さない。

ボルボックスは形状が球体のため、観察するときに全体にピントを合わせることはできない。そのようなときは、顕微鏡の微動ねじ(ない場合は調節ねじ)をゆっくりと回して微調整しながら、表面の細胞の並び方や、親群体の中にある娘群体のようすを一つずつ順番に観察していく。

ボルボックス属は、群体内の細胞間に細胞質連絡糸\*をもつ種が多い<sup>8)</sup>。*Volvox aureus*を用いて細胞質連絡糸の観察をおこなったものが写真である(図3上)。

連絡糸を観察するときは、なるべく視野を明るくしてからコンデンサ絞りを少しずつ絞っていく。すると、細胞間に透明な糸のような模様が見えてくる。コンデンサ絞りを絞すぎると、影がついて逆に見にくくなる。この連絡糸は、ボルボックスの成長度合いによって異なるため、連絡糸を観察することで、成長度合いをある程度予測することが可能である。

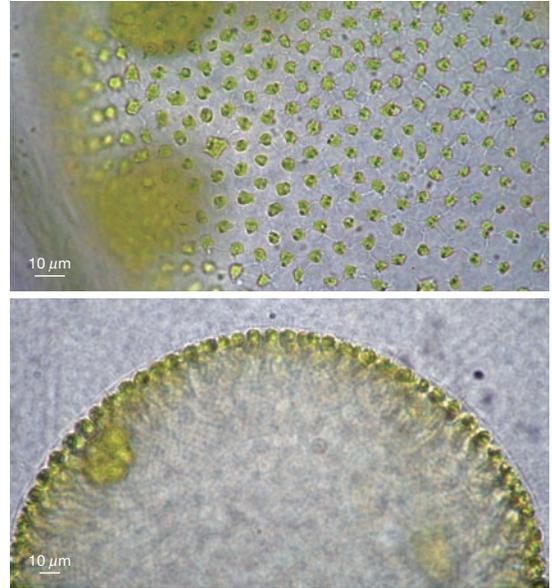


図3 高倍率で観察したボルボックス表面のようす

上：連絡糸・栄養細胞を見る。下：表面の鞭毛。

##### (2) 栄養細胞の鞭毛の確認

ボルボックスの体を構成する栄養細胞は、1個につき2本の鞭毛をもち、クラミドモナス型の細胞となる。この鞭毛を、群体の前端・側面・後端でそれぞれ配置を変えることで、約2,000個の細胞がもつ4,000本の鞭毛は、群体の前方から後方に向けて振り下ろされるため、ボルボックスは回

#### 用語解説 Glossary

##### 【モデル生物】

生物の代表として研究に使用される生物の総称。他の生物にも共通する現象(進化など)を、より抽象化して論理的に説明するのに適した実験用生物。

##### 【走性】

生物が外部からの刺激に対して起こす行動のうち、刺激の方向と一定の関係をもつもの。生まれながらにしてとる行動(生得的行動)の一種で、刺激に近づく場合を「正」、遠ざかる場合を「負」で表す。

##### 【細胞質連絡糸】

ボルボックスの群体表面の細胞を互いに連結している糸。細胞間をつなぐだけでなく、原形質連絡を形成して隣り合った細胞どうしでさまざまな物質交換も行う。連絡糸の有無はボルボックス属の同定にも用いられている。



図4 暗視野観察の方法

左：黒厚紙をプラスチック板に張ったもの。 右：百円玉を光源部に置く。

転しながら前進することが可能になる<sup>2)</sup>。この鞭毛の動きは、400倍以上の倍率で最外層の細胞にピントを合わせ、コンデンサ絞りをかなり絞った状態に調節することで観察が可能である(図3下)。

また暗視野照明(落射照明)を用いると、鞭毛の動きはより明確となる。暗視野照明では、光源から発せられる光のうち標本に当たって二次的に回折してきた光だけが目に入ることになるため、ボルボックスは暗い視野に光って見えるようになる。暗視野での観察には通常、暗視野専用のコンデンサレンズが必要になるが、学校にない場合は自作の装置でも代用可能である。装置といってもその作り方は簡単で、中央の光を遮閉することができればよいので、絞りを開いた状態で、光源とコンデンサの間に丸い遮閉物を入れるだけである。遮閉する場所は、顕微鏡の種類にもよるが光源よりもコンデンサ絞りに近い方がよいため、丸く切った黒厚紙を透明のプラスチック板に貼り、フィルター枠部分に差し込む(図4左)。

さらなる簡易法に、コンデンサの下にある照明部分に、100円硬貨を置くだけの「100円玉法」があげられる。これはコンデンサ絞りに少し離れた部分で光を遮閉することになるため、暗視野効果は本来のものよりは多少弱くなるが、それでもボルボックス表面にある細胞をはじめ輪郭が浮かび上がってコントラストが強くなり、解像度が

上がる(図4右)<sup>9)</sup>。

この観察法を用いれば、黒い背景に白い鞭毛が小刻みに動く様子や、また細胞やプレパラート中のゴミも基本的にすべて白く見えるため、それらの流れる様子から、それぞれの細胞の鞭毛運動によりどのような水流がボルボックスの周りに生じているかも観察しやすくなる(図5)。

### (3) ゴニウム・パンドリナなどとの比較観察

筆者の場合、実際の授業ではボルボックスのみを観察させることは少なく、他の原生生物と一緒に観察させる場合がほとんどである。筆者はクラミドモナスやミドリムシといった単細胞生物と、ゴニウムやパンドリナといった同じボルボックス科の細胞群体をボルボックスと一緒に観察させ、それぞれの違いや共通点について考えさせる実験をおこなっている<sup>10)</sup>。このような比較させる観察から、生徒にはボルボックスの大きさの意味や鞭毛の存在、そして「ボルボックスは単細胞生物の集まりなのか、多細胞生物なのか」などについて、しっかりと考えさせたい。

### (4) ボルボックスの光走性の観察

ボルボックスは正の光走性を示す。メスピペットにボルボックスを含む培養液を10 mL程度入れ、部屋を暗くした状態で2~3分待ち、そのあと横

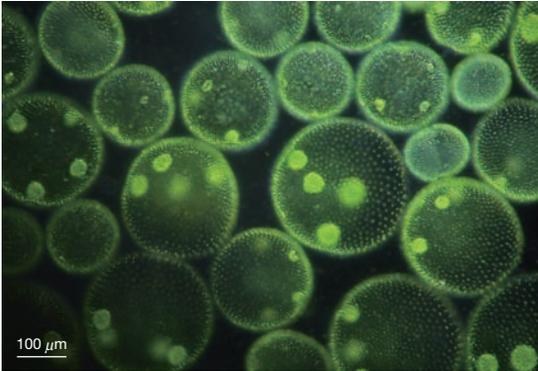


図5 暗視野で見たボルボックス

から150 W程度のライトで光を照射する(ただしフラッシュのような強い光だと「光驚動反応」\*が起こり、ボルボックスの動きは停止する)。左右交互に光を照射し、照射後の秒数とボルボックスの移動のようす(距離)をピペットの目盛りから測定する(測定した時間と距離から、ボルボックスの移動速度を計測させてもよい)。鞭毛を使って泳ぐ藻類のほとんどは光の刺激を感知して行動する習性があるが<sup>11)</sup>、ミドリムシやクラミドモナスを用いるよりも、肉眼ですぐに行動の変化を確認できるという点でボルボックスは非常に扱いやすい(図6)。なお、ボルボックスは各細胞に橙色の眼点\*を一つずつもっており、それらが外部からの光刺激を受容している。ボルボックスを構成する前後の細胞は大きさが違い、前方で大きく後方で小さい。これに伴い眼点の大きさも後方のほうが小さくなるため、光受容体の密度に差ができ、結果的にボルボックスは回転しながら光に向かって移動する<sup>2)</sup>。液浸レンズ\*を用いた1,000倍の高倍率観察が可能ならば、眼点の観察に挑戦してみるのもおもしろい。

#### 〈発展的な実験〉

——ボルボックス(*V. globator*)の有性生殖と性誘起物質の抽出

ボルボックスには無性生殖群体と有性生殖群体

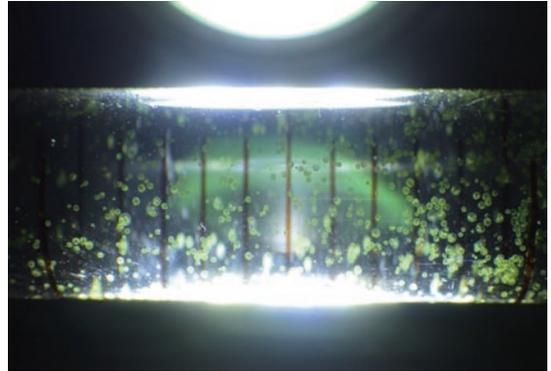


図6 正の走光性を肉眼で観察

がいることが知られている。Kochi, S. (高知滋, 1991)はこの無性生殖群体から有性化した次世代を取り出し、その後の有性生殖群体から性誘起物質(sex-inducing substance, 以下, SIS)の抽出およびその生理活性について、詳しく報告した<sup>12)</sup>。その研究をもとに生徒実験としてもこのSISを用い、人為的有性化を探究型の授業として行った。また、SISを埼玉高生研一部メンバーにも配布した。さらに探究すべき点は多く、深みのある課題となるだろう。

#### 用語解説 Glossary

##### 【光驚動反応】

生物が刺激に対して起こす急激な反応で、光強度を感じてそれまでおこなっていた運動を停止したり、逆方向に進路を変化させたりする一種のショック反応のこと。ボルボックスの場合、光に敏感な前方の細胞にある鞭毛が、動く向きを逆転させることで起こる。

##### 【眼点】

原生生物や無脊椎動物がもつ、小型で構造の簡単な光受容器の総称。カロテノイドを含むため、赤色(またはオレンジ色)に見える。眼点が直接光を感じるのではなく、光をさえぎることで、光の強弱や方向を感知している。ボルボックス属などでは葉緑体の中にある。

##### 【液浸レンズ】

対物レンズとカバーガラスの間に、専用の液体(イメージジョンオイルなど)を入れて観察する。空気より屈折率が高くなるため、対物レンズの性能が向上する。100倍以上の高倍率に対応した対物レンズのほとんどが、液浸レンズである。

ボルボックス属の中でも *Volvox carteri* などでは、生殖細胞は完全に生殖のために特殊化しており、卵と精子による有性生殖をおこなう。同一クローンから生まれた雄が作り出した精子は**精子束\***となって泳ぎだし、同じく同一クローンの雌が作った卵に出会うとばらばらになって受精する。受精後にできる接合子は厚い壁をつくり、黄色～橙色になるため、有性生殖をしたボルボックスは、他のボルボックスと容易に区別がつく。このような有性生殖期のボルボックスや精子束を、無性生殖群体と比較させながら生徒に観察させるのもよいだろう。有性生殖群体は普通の二相培地での培養で得ることができるが、黄から橙色の接合子にな

るまで、見馴れないと気づきにくい。

なお有性生殖後、ボルボックス自体は死んでしまいが、受精してできた接合子は乾燥などにも強く、水底に沈んだまま再び環境が生育に適した状態になるまで休眠することで、次世代に遺伝子をつないでいる。このとき、二相培地ではなく**VT培地\***<sup>13)</sup>のうち、Glycyl glycineをHEPESに変えた培地を用いるとよい。VT培地培養瓶の底にろ紙を敷いておけば、接合子が付着し色づく。これを乾燥させて冷蔵庫で保存すれば、随時接合子からの発生も観察できる。

\* \* \*

ここまで、ボルボックスを用いたいくつかの教育実践と、発展的課題について紹介させていただいた。次の項では、筆者を含む埼玉県の教員が、長年にわたり受け継ぎ、研究してきたボルボックスの簡易的な培養法について紹介する。

(文責：黒澤 望)

#### 用語解説 Glossary

##### 【精子束】

雄から放出される、精子の小さな塊。精子は互いに一緒にしっかりと固まっているが、やがて運動性をもつようになり、集合を解いて泳ぎだす。ボルボックスの精子は2鞭毛をもった細長い紡錘形で、群体のところどころにできた精母細胞中に、束状になってつくられる。

##### 【VT培地】

以下のような薬品を配合して作成した培地のことをいう。

Ca(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> ・4H <sub>2</sub> O	11.78 mg
β-Na <sub>2</sub> glycerophosphate・5H <sub>2</sub> O	5 mg
MgSO <sub>4</sub> ・7H <sub>2</sub> O	4 mg
KCl	5 mg
Vitamin B <sub>12</sub>	0.01 μg
Biotin	0.01 μg
Thiamine HCl	1 μg
PIV metals <sup>1)</sup>	0.3 ml
Glycyl glycine (HEPES50 mgの方が良好)	50 mg
Distilled water (蒸留水)	99.7 mL
pH7.5 (1 mol/LNaOHで調整)	

1) PIV metals

Na <sub>2</sub> EDTA	750 mg
FeCl <sub>3</sub> ・6H <sub>2</sub> O	97 mg
MnCl <sub>2</sub> ・4H <sub>2</sub> O	41 mg
ZnCl <sub>2</sub>	5 mg
CoCl <sub>2</sub> ・6H <sub>2</sub> O	2 mg
Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> ・2H <sub>2</sub> O	4 mg
Distilled water	500 mL

## 5 藻類ボルボックス属の簡易培養法

教材生物研究委員会で受け継いできたことをもとの、さらに簡略化した培養法を紹介する。高校だけではなく、小・中学校でも可能な方法であると考えられる。また各地でボルボックス属の培養を実践されている方々は、それぞれ工夫された独特な培養法を実践されていると聞く。ぜひこの機会にご指摘、ご指導をいただきたい。

ボルボックスの培養には植物が成長、増殖する養分が必要である。

培地の主養分として、窒素、リン酸、カリウム、硫黄、マグネシウム、カルシウム、炭素、そして微量元素として鉄、マンガン、ホウ素、亜鉛、銅、モリブデン、コバルト、塩素、ナトリウム、ビタミンが必要とされる。「簡易培養方法」を3種類紹介し、それらの比較とともに、比較した際のコ

ツヤポイントを紹介する。

### (1) 二相培地による培養

二相培地とは、土と液体を用いた自然環境に近い状態での培養法である(図7)。

#### 〈培地作成のための素材〉

赤玉土(焼き赤玉土)・大理石・ハイポネックス・(マグアンプK)・瓶・アルミホイル

- ① 高压滅菌に耐えられる瓶や試験管を用意する。培養用のメジューム瓶(200 ml 790円ぐらい)というものもあるが、滅菌に耐えられれば、ねじ蓋付きの試験管やジャムの空き瓶、コーヒーの空き瓶(透明)で十分である。ただ、雑菌の混入等を防ぐには空気に触れる可能性のある口の部分は小さい方が望ましい。瓶はよく洗っておく。
- ② 赤玉土を崩さないように注意してよく洗う。この水洗は数回おこなう。水道水でよい。ただし、濾過水やイオン交換水があれば土に浸み込む最初と最後の水洗はこれを用いるのがよい。赤玉土の良し悪しが培養の成否に大きくかわる。産地によってはうまくいかないこともあるようである。水で洗う手間を簡略化するためにやや高価だが焼き赤玉土は使い勝手がよい。増殖には時間がかかる。ただ、ボルボックスやミドリムシではあまり問題は見られないが、ゴニウム等では焼き赤玉土でない方が経験上、培養が容易であると感じている。濁りがなくなるまで良く洗った赤玉土を瓶に入れ、小豆粒位の大理石または石灰石の破片を1粒入れる。pH調整等で緩衝作用があるため、水質が安定する。
- ③ 次に市販の液肥ハイポネックス(ハイポネックスジャパン)を1,000倍に薄めて入れる。薄める水はイオン交換水か濾過水がよい。液肥の代わりに固形のマグアンプKを入れることでも簡易培養ができる。ただ、焼き赤玉土



図7 簡易培養比較

左から順に赤玉土・ハイポネックス、焼き赤玉土・ハイポネックス、赤玉土・マグアンプ、焼き赤玉土・マグアンプをそれぞれに赤玉土10gと大理石1粒そして60mlの1,000倍希釈ハイポネックス液、または60mlの水にマグアンプ2粒をガラス容器に入れる。

表2 培養に適していた市販水3種と組成

市販水	ヴォルビック	エビアン	南アルプス天然水
原産地	フランス	フランス	日本
pH	7.0	7.2	約7
加熱処理	なし	なし	あり
エネルギー	0 kcal	0 kcal	0 kcal
Na	1.16 mg	0.7 mg	0.4~1.0 mg
Ca	1.15 mg	8.0 mg	0.6~1.5 mg
Mg	0.80 mg	2.6 mg	0.1~0.3 mg
K	0.62 mg	表記無	0.1~0.5 mg

を使用される際はお勧めできない。焼き赤玉土からの微量元素の溶液中への供給が遅いためであると考えられる。

- ④ 瓶蓋をする。ふたとしてアルミホイルを用いる場合は二重にしっかりと口を覆う。瓶蓋は強く締めすぎると減圧で蓋が開かなくなるので注意する。この状態で培養液が入った瓶ごと高压滅菌をする。オートクレーブがあれば121℃、1.2気圧で20分蒸気滅菌する。このときに、植え継ぐためのピペットもアルミホイルに包み滅菌する。今では滅菌されたプラスチックポイントも安価であり、そちらを



図8 天然水ボルヴィックでの培養例

エビアン、南アルプス天然水でも同様の結果が得られた(矢印部にボルボックスが密集している)。



図9 実験室の片隅に白い発泡スチロール箱に入れて、明るい窓辺の近くで培養

使われるのも良いかと思う。また、オートクレーブがない場合は圧力鍋で30分、普通の鍋で30分×2回程グツグツ煮ても滅菌はできる。その際はガラス容器内に水が入らないよう注意が必要である。

## (2) 合成培地(各種試薬による) 培養法

培養に必要な成分を配合して滅菌し使う培地である。増殖は速く、また土を使わないため接合子などを採る時には便利である。

市村<sup>13)</sup>(1972)の示したVT培地がボルボックスの培養に適している。筆者は小川なみ<sup>14)</sup>(1995)の実践を参考に試みてきた。Kochi, S.(高知滋, 1991)は、ほとんど二相培地を用いず、長年VT培地(GlycylglycineをHEPESに変えた)で培養をおこなっていた。VT培地では、性誘起物質の抽出や効力を確かめるのに大変適していることを示している。

以下の必要な薬品を入れて二相培地同様滅菌する。三角フラスコ等も適している。VT培地(ボルボックス・クンショウモなどに適す)。それぞれ微量な薬品量なため1,000倍で作り使うときに薄めて使用するとよい。残りは冷蔵庫で保存すると腐敗が防げる。

## (3) 究極の天然水を用いた培養

上記の二つの培養法はいずれも滅菌をしなければならぬが、市販の天然水を用いることで滅菌操作なしで培養することも可能である(図8)。ヨーロッパ産の天然水の基準は、次のようである。

「特定の水源より採水された地下水の内、地下でのミネラルが自然に溶け出た物。人体の健康に有益なミネラルを一定保持し、ミネラルバランスが良い殺菌処理は一切おこなってはいけない。また、地下の水源から空気に触れることなくボトリングされていること。」

日本では、多くの場合は沈殿・過熱・濾過殺菌がなされている。二相培地では、赤玉土を入れることで土から各種ミネラルが溶け出して培養液中にゆっくり供給する。しかし、水耕栽培等で使われる微粉ハイポネックス(ハイポネックスジャパン)を用いても、同様の養分を供給できる(天然水500 mlに0.5 g微粉ハイポネックス、また液肥ハイポネックスなら0.5 mlでも代用可)。筆者の経験から良好な結果が得られているのは、市販の天然水ではボルヴィック・エビアン・南アルプス天然水であるが、ほかの天然水でも可能なものはある。

培養環境について若干補足する。藻類なので、ボルボックス属の培養では、温度管理だけでなく、



図10 培養コンディションを簡易に見分ける

左矢印部分上部に比較的多い(コンディションが良い), 右矢印部分下部に比較的多い(コンディションが悪くなっている)。

適当な光量が必要になる。直射日光の当たらない窓辺で、擦りガラスがあればさらに良い環境である。最低3,000~10,000ルクス位の光量が日中必要である。筆者の勤務校は、人工気象器もあるが、上部ライトのみのため光量が足りず横から光源装置で光を当てている。

人工気象器がなくても培養は可能である。窓辺で発泡スチロールに入れた物でも増殖率は高い(図9)。ただ夏場はエアコンのある部屋への移動が好ましい。

人工気象器では22℃前後の場合、植え継ぎ目安は季節によって違うが夏場で3週間以内、冬場で2ヶ月位である。長く維持していくためには、元気なものを植え継ぐことが大事である。日中水面近くにいるか上下に動いているものを植え継ぐ。培養器中の下に沈んでいるものは要注意である(図10)。

おわりに、生きた教材を生徒の身近に置き、自然に触れる楽しさを感じ理科好きな子供たちの増えることを願っている。

(文責: 葦塚 弘美)

[謝 辞]

今回の原稿を書くにあたり故・高知滋先生から受け継いだ資料を使わせていただきました。また、半本秀博先生、小川なみ先生をはじめ、多くの方々からご指導いただき、その手法を受

け継ぐことで、さらに工夫もできました。川越女子高校主任実習教員 持田睦美先生には、校閲をしていただきました。ここに感謝申し上げます。

[文献]

- 1) 小川なみ, 植物プランクトン 白幡沼の浮遊性藻類 種類と量の変化を調べる74-88 (悠光堂, 2017).
- 2) 井上勲, 藻類30億年の自然史 藻類から見る生物進化・地球・環境 第2版133-142 (東海大学出版会, 2006).
- 3) 西井一郎, ボルボックスで探る多細胞生物への進化 RIKEN NEWS No.310 April 2007 5-7.
- 4) 米澤義彦, 半本秀博, 会員の広場 オオヒゲマワリは細胞群体系か生物教育 41-1, 21-24 (2000).
- 5) スコット F. ギルバート; 塩川光一郎・深町博史・東中川徹 訳 発生生物学—分子から形態進化まで—上巻 21 (トッパン, 1991).
- 6) 世界最小の多細胞生物の発掘—4細胞で2億年間ハッピーな生きた化石“しあわせ藻”— (https://www.s.u-tokyo.ac.jp/ja/press/2013/47.html).
- 7) 日本プランクトン学会監修, 見ながら学習 調べてなっとく ずかん プランクトン 24-25 (技術評論社, 2011).
- 8) 山岸高旺, 淡水藻類入門 淡水藻類の形質・種類・観察と研究 187-199 (内田老鶴圃, 1999).
- 9) 山村紳一郎, 顕微鏡で見るミクロの世界 48-51, 128-129 (誠文堂新光社, 2012).
- 10) 滋賀県琵琶湖環境科学研究所センター, 一瀬諭, 若林徹哉, 普及版やさしい日本の淡水プランクトン 図解ハンドブック 40-46 (合同出版, 2007).
- 11) 有賀祐勝, 井上勲, 田中次郎, 横濱康繼, 吉田忠生, 藻類学実験・実習60-61, 100-101 (講談社, 2000).
- 12) Kochi, S. *Jpn. J. Phycol.* 39, 49-54 (1991).
- 13) 市村輝宣, 生物の科学 遺伝 26 (2), 73-75 (1972).
- 14) 小川なみ, 生物課題実験マニュアル 教材生物研究グループ編 123-143 (1995).



黒澤 望 Nozomu Kurosawa

埼玉県立川口高等学校 教諭

大学では主に生態学を学び、卒業後は2007年度より理科の実習教員として埼玉県内の高校に勤務。実験・観察の技術習得に尽力。その後、2013年度に教諭となる。専門は生物。多くの生物を飼育しながら、生徒が主体的に学ぶための方策を日々模索している。



葦塚 弘美 Hiromi Niraduka

埼玉県立熊谷高等学校 主任実習教員

埼玉県高等学校生物研究会 教材生物研究委員。

# 「メンデルの軌跡を訪ねる旅」から(4)

## ——メンデルとダーウィン①

長田 敏行 *Toshiyuki Nagata*

東京大学名誉教授・法政大学名誉教授

筆者は近著「メンデルの軌跡を訪ねる旅」<sup>1)</sup>で、遺伝学の創始者メンデル (Gregor Johann Mendel) の実像をできるだけ忠実に表わすことを試み、彼の活動の実体に迫ろうと努めた。メンデルによって始められた遺伝学が現代生物学の重要な礎となっていることはいうまでもないが、メンデルを追跡すると、必然的に佇立するもう一人の巨人ダーウィン (Charles Darwin) の存在を意識せざるを得ない。ダーウィンの提出した進化の概念はその後も発展し、その研究領域は現代科学に広範な影響を与えていることは今更述べるまでもない事実であるが、それは社会全体もカヴァーしているということが特徴である。その両巨人がどのような関係にあったかは大いに関心のあるところであるが、上記書では紙幅の制限もあり、ほとんど触れることはできなかった。刊行に際して準備した資料もあるので、ここでメンデルとダーウィンの関係を描写してみたい。関係があるといっても、両者は会ったこともないであろうと推定されているので、残された成果は互いに関係があるということを述べるに過ぎないが、それでも、それをおこなうことは意義あると思うわけである。というのは、両者はさまざまな点で極めて対照的であるからである。

メンデルについて書かれたものはある程度はあるが、ダーウィンについて書かれたものは邦書に限っても極めて多く、また、多種多様である。筆

者も精粗はあるが、今回参照したダーウィンに関係する本は25冊を超えているが、ここではその内2冊のみ<sup>2)3)</sup>を参照にするに留めた。この2書に限った理由は、ダーウィンについては神格化が甚だしく、その実像が捉えにくいのが、この2書ではそれが多く除かれていることによる。ところが、両者の関係について書かれたものはまったくないというわけではないが、断片的であったり、一方的であったりすることは大いに気になるところである。そこで、本稿ではその点について述べることを目的とするが、際立っているのは両者が余りにもその過ごした生活環境が違っていることで、まずはその点から始める。

### メンデルとダーウィン

メンデル (図1) (1822~1884) とダーウィン (図2) (1809~1882) を並べると、ダーウィンの方がいくぶん年長であるが、両者はほとんど同時代人である。しかし、過ごした環境が著しく異なることに気づく。メンデルは、ハプスブルク帝国のオーストリア・シレジアの貧しい農家の生まれで、向学の意思は強かったが大学へは行くことができず、セント・トーマス修道院に入って修道士となり、国立高等実科学校の教師としても勤めながら、エンド



図1 メンデル像

[文献5) より]

ウの交配実験により遺伝法則を発見した。この間に正規の教員資格を得るべく2回の検定試験を受けるも失敗に終わった。しかし、これを契機にウィーン大学で物理学、植物学を中心に2年間学んだことが、その後の研究の発展に大きく働いた。1865年に、8年にわたるエンドウの交配実験の結果を2回に分けて地元の自然科学協会の例会で口頭発表し、その翌年は同協会の紀要に論文を発表したが、その研究内容は人々の理解されるどころでなかった。なお、発表の後の方の日に合わせて3月8日を国際メンデルデーとすることが2016年に決められている。メンデルはその後修道院長に選任され、62歳で亡くなるも、研究者として認められていたわけではない。なお、当時の修道院長は単なる聖職者ではなく、モラビア地方の顕職者でもあったことは記憶に留めておくべきことであろう。1900年になって、初めて3人の研究者〔ド・フリース (H. de Vries)、コレンス (C. Correns)、チェルマック (E. von Tschermak-Seysenegg)〕によりメンデル法則として再発見され、その意義が知られるようになった。その後は新しい学問領域として遺伝学が発足し、進展することとなった<sup>1)</sup>。



図2 若き日のダーウィン像

[ネット映像より]

一方、ダーウィンは富裕な医師の子弟として生まれ、最初エジンバラ大学で医学を学び始めるも、医学への興味を失ったことから、ケンブリッジ大学へ移って英国国教会の聖職者となるべく勉学に励んだ。その間に地質学・植物学を学んだことから、折しも南アメリカを始めとする新大陸の調査・探検に派遣されるイギリス海軍の調査艦ビーグル号に博物学者として乗り込むことになった。1831年から5年間を南アメリカの各地や島々を探検し、それぞれの土地の地質、化石、動植物の生態を知ることとなった。とりわけ、ガラパゴス諸島での体験が後の生物進化のアイデアの中心となった。この間に地質学者ライエル (Charles Lyell) の「地質学原理」を入手して読んだことが研究発展の基礎となった。これらの経験を下として発表された「ビーグル号航海記」は人々の人気を博し、今日でも読まれているが、より革命的な生物進化の原理である自然選択の考えは、慎重に考察を進め、博物学者としての地歩を築いていった。その考えの要点は「エッセー」に記され、親しい友人らには披露されていたが、公刊はされなかった。折しも、1857年にモルッカ群島テルテナにいた

ウォレス (Alfred R. Wallace) から彼の下へ、進化に関する論文 (いわゆるテルテナ文書) が届けられたことから、親しい友人であるライエル、植物学者フッカー (Joseph Hooker) とも相談して、急遽彼の論説の要点をまとめてリンネ協会誌へ投稿した。両人の論文が同誌に並んで登場することとなった。それが、「種の起原」であるが、これに関しては先取権の論争があるが、それには立ち入らない。その後、「栽培動植物の変異」、「ヒトの起原」他の著述を発表し、それまで聖書の「創造説」に支配されてきた西洋世界に生命進化の考えを広め、ヒトが決して特別な存在ではないことを知らしめた。進化学説が発表されると、宗教界からは強い反発があったが、産業革命が進行していたヴィクトリア女王治世のイギリスでは受け入れられ、世界にも広く流布することとなった。これは、当時多くの人々はペイリー (W. Paley) の「自然神学」を受け入れており、ラマルクの「獲得形質の遺伝説」には抵抗があったものの、彼の進化説とその示された根拠には説得されていったことを意味していよう。その結果、科学者としては最も高みに登り、生前に栄誉を受け、亡くなった後にはウェストminster 寺院に葬られたが、その場所はニュートン (Isaac Newton) の墓の隣であった。没後、ダーウィン説は時代によって支持と不支持の波があったが、今日自然選択が実際に実験的に示されており、ダーウィンの初期の説の正当性が示されたことで、進化学説は強固なものとなっているが、ここではそれには立ち入らない。これは、数ある中のダーウィンの伝記と評伝<sup>2)3)</sup>を抜き出したに過ぎないが、メンデルと比べてその圧倒的な量の多さに違いがあり、特に次の点是对蹠的である。

メンデルとダーウィンの最も顕著な違いは、その発表された論考の多寡の差である。メンデルは、遺伝学に関して発表した論文はたった2編だけであり、その他には、1866年に発表された論文の自筆原稿が奇跡的状况で発見されたほかは、ほとんどすべて失われている<sup>1)</sup>。亡くなった時点で修道院長としては尊敬されていたが、科学者として

はまったく認められていなかったからである。そのため、彼の実験ノートはもちろん、彼の思索をたどれるような草稿もまったく存在しないが、それは没した時点ですべて焼かれてしまったからである。一方、ダーウィンの場合は、著わした多数の著書のほか、「種の起原」を発表するまでの思索過程をたどれる「エッセー」の他にノートがA-C, D, EからM, Nまで残されており、その解析に多くの人が関わり、さまざまな論考が発表されている。このため「ダーウィン産業」と揶揄されるような響きのある言葉さえ存在する。さらに、当時のさまざまな人々との手紙の往復も数多残されており、ダーウィンが親しい友人と意見を交わし、進化説を深めていく思考の変遷も追跡され、解析されている<sup>2)3)</sup>。このような両者の関係を追跡した論考はほとんどないが、それぞれはその後の生物学の発展の中で重要な働きをしているわけであるので、追跡に値すると考えられる。

## メンデルとダーウィンの関係

メンデルが、ダーウィンの「種の起原」を知っていたことは確実である。というのも、セント・トーマス修道院に残されているメンデルの蔵書の中にそのドイツ語訳があり、いたるところにメンデルの鉛筆による書入れがあるからである。それは、1863年に刊行された「種の起原」の第三版の独訳で、ドイツ語圏でもダーウィンの考えは相当に広まっていた。また、メンデルがエンドウの交配実験の結果を発表したのは、地元の自然科学協会の例会であったが、その会でも最近の新しい学説として紹介されている。ただし、この進化学説に関してメンデルは、否定的に反応していることが伝えられている<sup>4)</sup>。

一方、ダーウィンがメンデルの論文を知っていたかに関しては、いくつかの追跡があり、以下のような事実が知られている<sup>4)</sup>。まず、ギーセン大学教授のホフマン (Herrmann Hoffmann) は植物雑種

に関する小冊子を1870年に発表しているが、これはダーウィンの蔵書の中にあり、その本の52ページにはメンデルのエンドウの交配の実験内容が書かれている。その本はダーウィンの没後、息子のフランシスによりケンブリッジ大学へ寄贈されているので、それが読まれているかどうかはたどれるが、50, 51, 53, 54, 55ページには書入れがあるが、肝心の52ページには何もない。したがって、実験内容についてどの程度認識していたかははっきりしない。筆者のホフマン自身メンデルの研究内容の革新性に気づいてはいなかったのだから、メンデルという名前が記憶に残った程度であろう。

もう一つの事実は、ダーウィンの研究協力者として次回の稿で触れるローマンズ (George Romans) は、ダーウィンの指示を仰ぎながら1881年に発刊されたエンサイクロペディア・ブリタニカに「植物雑種」の項目を書いている。その時ローマンズが参照したのは、ドイツ人医師であるフォッケ (Wilhelm Focke) が発表した大部の植物雑種の本“Pflanzen Mischlinge”であり、その108~111ページにわたって、メンデルの研究をかなり詳しく紹介しているのである。ただし、この場合もフォッケはメンデルの革新的な発見に気づいている様子はなく、それ以前のいずれもドイツ人であるケールロイター (Joseph G. Kölreuter) やゲルトナー (Carl F. Gärtner) とメンデルとを並列的に並べているだけであるので、メンデルの研究内容を理解しているのではないであろう。また、肝心のページが切り開かれた形跡のないこともこの考えを支持する。

なお、想像をたくましくする人々の中には、メンデルが作成した40部の論文別刷りの一部はダーウィンに送られたであろうとか、1862年にはメンデルは団体旅行の一員として、パリとロンドンであった万国博覧会を訪問しているので、その折ダーウィンを訪問したのではと述べているのであるが、いずれもそのことを示す証拠はない。特に後者は、そのころダーウィン自身病気であり、また、子弟は病気に伏せており、その当時ケン

ト州ダウンの自邸にほとんど訪問者を受け付けていなかったことから否定的である。

このように、メンデルはダーウィンの「種の起原」を知っていたが、彼の生物進化の考えをどのように捉えていたかについては、まったくわからない。しかし、カトリックの修道士としてキリスト教の創造説に挑むような考えは持たず、遺伝機構については遺伝因子が粒子性をもって挙動して子孫に伝わることを彼の得意であった物理学と絡めて認識していたのであろうと推定される。ダーウィンの方はメンデルの名前を知っていた程度で、その考え方の革新性はまったく理解していなかったと思われるが、彼の遺伝に関する考えがどのようなものであったかは次回の稿で触れたい。

\* \* \*

ここでお断りしなければならないのは、当初準備した稿が通例の「遺伝」に載る稿より長めになったので、ここまです前半の稿として、後半は次回に回させていただくことである。ここまでの稿では、メンデルとダーウィンにはまったく接点が無かったわけではないと指摘するとどめて、この先のダーウィンの進化学説における遺伝の考えは次回に譲らせていただく。

#### [文献]

- 1) 長田敏行. メンデルの軌跡を訪ねる旅 (裳華房, 2017).
- 2) ド・ピア. ダーウィンの生涯 (八杉貞雄・訳) (東京図書, 1978).
- 3) ピーター・J・ボウラー. チャールズ・ダーウィン 生涯・学説・その影響 (横山輝雄・訳) (朝日選書, 1997).
- 4) Galton, D. J. Man of Science, Man of God, Gregor Mendel (Timaeus Press, 2015).
- 5) Iltis, H. Gregor Johann Mendel: Leben, Werk und Wirkung (Springer-Verlag, 1924).



長田 敏行 Toshiyuki Nagata

東京大学名誉教授・法政大学名誉教授

専門分野は、植物生理学、科学史。フンボルト研究賞 (1997年)、イグ・ノーベル化学賞 (2013年) を受賞。主な著書に、イチョウの自然誌と文化史 (裳華房, 2014)、メンデルの軌跡を訪ねる旅 (裳華房, 2017) 他。



大学入試「生物」を攻略する

## [第15回] 2018 国立大の 二次試験を振り返って

道上 達男 *Tatsuo Michiue*

東京大学 大学院総合文化研究科 教授

今回は2月下旬におこなわれた国立大の二次試験について、いくつかの観点から見ていきたいと思う。まず目についたのは、(これまでにはなかったとはいわないが) 大問一つのなかに複数の分野が織りこまれている、いわゆる複合問題である。

見ていただくとわかるように、問1は酵素(タンパク質)の問題、問2はホメオスタシス(血糖値調節)、問4は代謝、そして問5は進化・多様性に関する問題である。紙面の都合上かなりの部分を省略したが、複合問題である様子ははっきりとわかるだろう。生物の勉強で学んだ知識を広く使ってもらいたいという意図が透けて見える。この問題のもう一つの特徴は、最近のセンター試験でも導入され始めた会話調という出題形式である。同時に、「パン」という私たちの生活になじみのある食べ物を試験の題材に取り上げている。これらは、生物という学問そのものを受験生に身近に感じてほしいという出題者のいわば願いだと推察する。もう一つの例は東大の第二問である。これはタスマニアデビルの悪性腫瘍に関する問題で、小問Aでは進化と系統から、小問Bではバイオテクノロジーから、小問Cは神経(動物の環境応答)から、小問Gでは免疫から……と、やはり教科書の複数の分野の知識を使って解答するような問題が作題されている。この問題では更に電気泳動のパターンや実験から考察させる小問も設定されて

おり、つまりは総合力が試される問題であるといえる。さらに、東北大の第三問では、一見すると植物という一つの分野からの出題に見えるが、花芽形成(環境応答:問1)、遺伝(問2)、ABCモデル(植物の発生:問3)と実は(少なくとも指導要領的に)複合的な作問がなされている。出題者側からは、一つの引き出しよりは複数の引き出しの中身(=受験生の習熟度)を知りたいし、それらをどう組み合わせることができるかを評価したいと考えている。逆に受験者側としては、たとえば動物や植物、タンパク質、病気……といったキーワードについて、教科書のあちこちに書かれている知識を自分なりに集め、そして考える、といった練習を積むことが受験対策になると思われる。

最後にもう一つ。いくつかの大学の入試問題を見ると、SNPを始めとする遺伝子の小さな変異に関する問題そして小分子RNAによる遺伝子改変のことが多く扱われていたように思う(京都大第一問・第三問、九州大第四問、阪大第四問、東大第一問など)。特に東大では次世代シーケンサーによるRNAseqについて出題された。CRISPR-Cas9と併せ、来年度以降さまざまな大学でも同様の問題が出題されるようになるだろう。第四回でも触れたように、特に二次試験の考察問題は実験がベースになることから、新しい実験技術を知っているだけでも有利なのは間違いない。

花子：白米もパンも デンプンが消化されてエネルギー源として使われるのは同じけど、消化・吸収のされやすさが食品によって違うみたいね。

太郎：そういえば、食品の種類によって 血糖値の上がり方が違うって聞いたことがあるよ。

(中略)

太郎：さすが生物系志望だけあってよく知っているね。

花子：微生物って不思議よね。このパンも 酵母を使って生地を膨らませることでふっくら仕上がるの。

太郎：微生物って僕たちの食生活と深く関わっているんだね。

花子：食生活だけじゃなくて生物の進化とも深く関わっているみたいよ。 植物や動物の細胞にも大昔の微生物の痕跡があるらしいわよ。

問1 下線部aに関連する下の文章中の(ア)～(エ)に適切な語句を入れよ。

(中略)

一般に酵素は特定の物質にだけ作用する(ウ)という性質を持ち、これはそれぞれの酵素タンパク質が特有の(エ)を持つためである。

問2 下線部bについて、ヒトの血糖値とその調節に関連する以下の(A)～(D)の文章のうち謝った記述を含むものを2つ選び、その文章の記号を解答欄に記入せよ。また、誤りを含むそれぞれの文章について、誤っている語句およびそれを正した語句を解答欄に記入せよ。(選択肢は省略)

問4 下線部dについて、以下の図1は酵母によるアルコール発酵を示したものである。(ア)～(キ)に当てはまる化合物を記入し、パン生地を膨らませた生成物を答えよ。なお化合物については化学式または化合物名のどちらを用いても構わない。

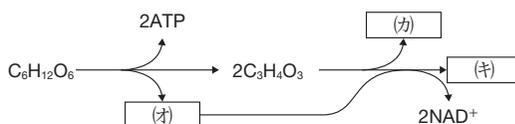


図1 酵母によるアルコール発酵

問5 下線部eは細胞内共生説のことを指している。植物と動物の細胞にみられる細菌由来と推定される細胞小器官の名称を答えよ。また、細胞内共生により真核生物の進化および多様化が進んだと考えられている。この点について、下の文章中の間に答えよ。

(以下略)

(2018 北大)

ただ、最新技術のキャッチアップを高校の先生に求めるのは難しく、ここは大学教員側が頑張らねばならないところである。なぜなら、大学が受験生を選抜しているのだから。



### 道上 達男 Tatsuo Michiue

東京大学 大学院総合文化研究科 教授

1990年、東京大学理学部生物化学科卒業。1995年、同博士課程修了〔博士(理学)〕。同助手、JST特別研究員、東京大学大学院総合文化研究科助手を経て、2006年～産業技術総合研究所主任研究員、2008年～東京大学大学院総合文化研究科准教授、2015年より現職。専門分野は、ツメガエル胚・幹細胞を用いた分子発生生物学・幹細胞生物学。キャンベル生物学(丸善)の翻訳、高校教科書(実教出版)の執筆などもおこなっている。

[第6回]

# トランスオミクス解析が拓く 有用成分の生合成研究

解良 康太 *Kota Kera*

東北大学大学院 工学研究科 応用生物物理化学分野 助教

鈴木 秀幸 *Hideyuki Suzuki*

かずさDNA研究所 バイオ研究開発部 機器分析グループ グループ長

近年、分析機器の性能が目覚ましいスピードで発達しており、これまでは困難であった大規模分析を短時間でおこなうことができるようになった。本稿では、細胞内成分（メタボローム）と遺伝子発現（トランスクリプトーム）の大規模情報を組み合わせたトランスオミクス解析が拓く研究分野について、植物が生産する有用成分の生合成研究を例に概説する。

## ① 植物は多様な成分を生合成している

生物が生産する成分は、「一次代謝物」とよばれるアミノ酸などの基本的な成分と、「二次代謝物」とよばれる特定の生物種のみが生産する成分に大別することができる。移動の自由を持たない

植物は、生存戦略として多様な二次代謝物を生産する仕組みを発達させてきた（図1）。これら二次代謝物は、植物にとって有用だけではなく、薬、色素などとして古来より健康や文化の面でも人類の生活に役立てられてきた。植物種および植物成分の総数については諸説あるが、地球上には推定



図1 植物が生産する二次代謝物とその活用

22～26万種類の植物と100万種類もの植物成分が存在するという報告もあり、今現在も新たな有用二次代謝物の探索が進められている。

## 2 有用二次代謝物の安定供給に向けて

医薬、機能性食品、工業などさまざまな分野で二次代謝物が利用される機会が増えてきた(図1)。しかし、人々の暮らしが豊かになる一方で、その消費量が増えることにより供給量不足の問題も発生している。二次代謝物は構造の多様性からすべてを化学合成で生産することが困難なものが多く、植物からの抽出に頼っているものも少なくない。たとえば生薬「甘草」の主成分であるグリチルリチンは、根から抽出されるために栽培に時間がかかり、資源の枯渇が進んでいる。また、タイヤ生産に欠かせない天然ゴムも限られた資源であり、新興国の自動車需要の伸びに対して供給が追いつかなくなってきている。これらの問題を解決するために、「植物が二次代謝物を生産する仕組み」を解き明かし、安定した供給システムを構築することが期待されている。

## 3 植物が二次代謝物を生産する仕組み

植物は、基本的な成分に対して、細胞内で酸化、還元、環状化、置換基の付加などさまざまな化学反応を段階的におこなうことで、二次代謝物を生合成している。それら一連の化学反応を「生合成経路」、各化学反応を触媒するタンパク質を「生合成酵素」とよぶ。二次代謝物を生合成する仕組みを解き明かすとは、生合成経路を解明することであり、生合成経路を構築するために必要な遺伝子を見つけることが必要である。2000年にシロイ

ヌナズナの全遺伝子(ゲノム)配列が解読されたことを皮切りに、代表的な植物のゲノム配列が解読されてきた。その結果、植物研究の分野でも、ゲノム配列からセントラルドグマ\*の考えに基づき個々の遺伝子の機能を解明しようとするポストゲノム研究の時代が訪れた。大腸菌のような原核生物では、生合成経路関連遺伝子はオペロンとよばれる一つの単位としてゲノム上にまとまって存在しており、一度に転写される。一方、真核生物である植物では、一般にオペロンは存在せず、ゲノムのさまざまな領域に点在した遺伝子が、転写因子とよばれるタンパク質によって協調的に転写(遺伝子発現)制御される(図2)。したがって、植物における生合成研究では、ゲノム配列情報に加え、ゲノム上に存在するすべての遺伝子の発現情報(トランスクリプトーム)が大きな意味を持つことになった。

## 4 複合的な解析手法であるトランスオミクス解析

オミクス解析とは、遺伝子、遺伝子発現、タンパク質、成分(代謝物)など個々の要素についての網羅的解析(オーム解析)を組み合わせた多変量解析のことであり、特にトランスクリプトームを基軸にしたオミクス解析をトランスオミクス解析という(図3)。言い換えると、生合成経路を遺伝子発現という一元的な視野から眺めるのではな

### 用語解説 Glossary

#### 【セントラルドグマ】

1958年にフランシス・クリックによって提唱された「遺伝情報が、遺伝子(DNA)→転写→RNA→翻訳→タンパク質の順に伝達される」という概念。その後、逆転写(RNAからDNAが合成される)などの発見を受けて修正されている。

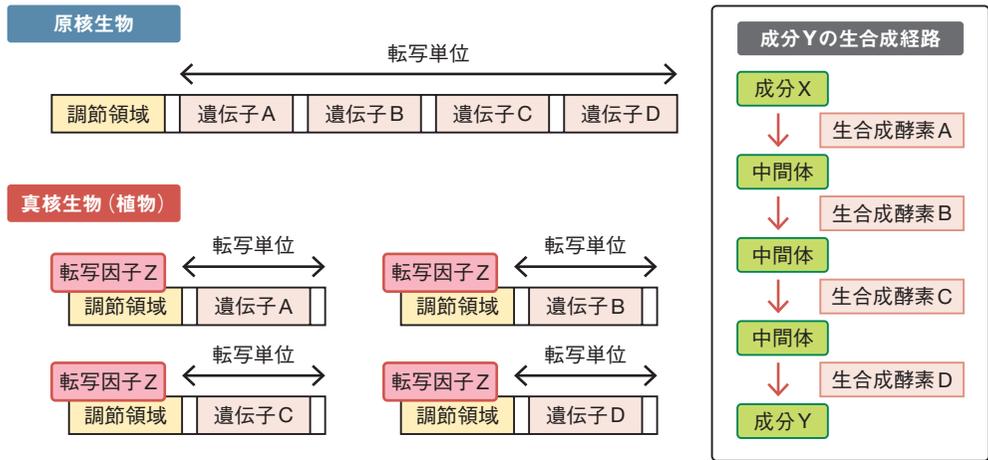


図2 原核生物と真核生物の転写単位の違い

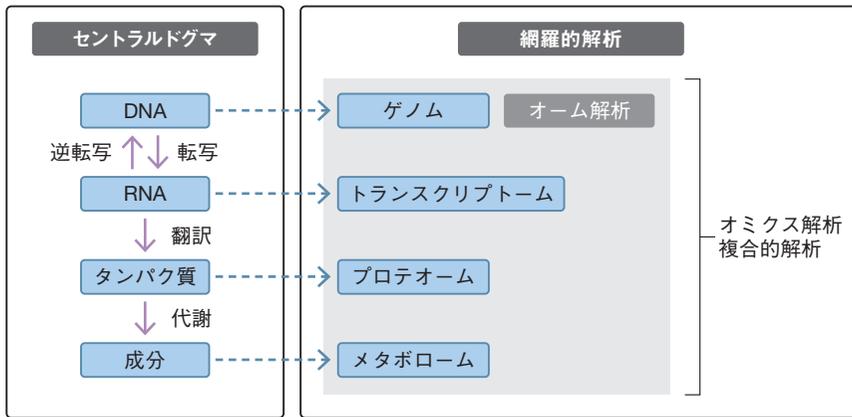


図3 セントラルドグマとオミクス解析

く、同時に複数の視野から多面的に眺めることにより、関連性や類似性を見いだす解析手法である。本稿では、生合成酵素遺伝子の探索において、有効な手法として用いられている網羅的な成分の蓄積情報(メタボローム)と組み合わせたトランスオミクス解析の流れとポイントについて以下に概説する(図4)。

## 5 トランスオミクス解析

——試料の準備に関して

生合成酵素の探索を目的とする場合、目的の二次代謝物を「蓄積している試料」と「蓄積していない試料」に分けて分析し、比較することが重要となる(図4)。たとえば、試料は①部位、②成長

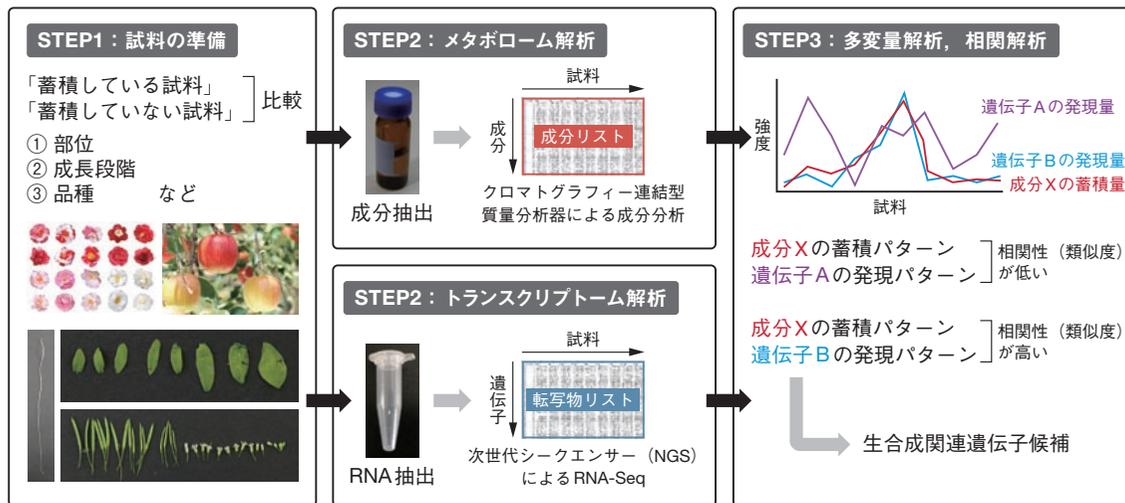


図4 生合成研究におけるトランスオミクス解析の流れ

段階, ③品種などの観点から準備される。植物の部位で比較する場合, 同じ植物を根, 葉, 茎, 果実, 花などのさまざまな部位に分けて採取し, それぞれから成分を抽出することになる。もちろん, 蓄積部位と生産部位が異なる可能性を頭の片隅に置いておく必要がある。成長段階で比較する場合, 芽生えから成長に合わせて数段階に分けて採取することになる。特に果実に含まれる成分の場合はわかりやすく, 受粉後の未成熟な果実 (子房), 若い果実, 熟した果実というように成熟段階で採取される。品種で比較する場合は多少難しく, なるべく近縁種を比較対象とする必要がある。あまり種が離れすぎると変動するものが多くなりすぎ

るため, この後の絞り込みが困難になるからである。花色に関する研究などで品種間の比較がよくおこなわれる背景には, 近縁種でさまざまな色の花を準備することがたやすいからである。

## 6 トランスオミクス解析

### —メタボローム解析による成分の蓄積パターンの取得

準備した試料から成分を抽出する場合, 抽出溶媒を検討する必要がある。成分には水に溶けやすいものから油 (有機溶媒) に溶けやすいもの, 揮発しやすいものまで多様な性質がある。したがって漠然と抽出するのではなく, 目的の二次代謝物の性質をよく考える必要がある。植物抽出液はこの後クロマトグラフィー-連結型質量分析器\*で分析される。この分析システムでは, 短時間に抽出液に含まれる成分を一斉解析することが可能である。得られる情報は保持時間と質量電荷比 ( $m/z$ ) であ

#### 用語解説 Glossary

##### 【クロマトグラフィー-連結型質量分析器】

クロマトグラフィーとは成分を分離する技術であり, 質量分析器は成分の質量を量る装置である。細胞抽出物のような複雑な成分の混合物を質量分析器で分析する際は, クロマトグラフィーで成分を分離する必要がある。



図5 遺伝子組み換えによる二次代謝物の高生産例

り、「代謝物アノテーション」とよばれる  $m/z$  から組成式\*や成分名(代謝物名)の推定がおこなわれる。これにより、各試料に含まれる成分の保持時間、成分名、蓄積量のリストが準備される(図4)。次に、アラインメント\*とよばれる作業によって、試料間で成分リストが関連づけられることで、初めて成分の蓄積パターンが比較できるようになる。

新規である可能性が高い。これらの理由からプローブを必要とするマイクロアレイ\*よりNGSの方が使いやすい場面が多い。NGSにより得られた配列データはアセンブルおよびBLAST解析によって「転写物アノテーション」され、転写物リストが作成される(図4)。このとき、各転写物量(遺伝子発現量)を算出する手法として、リード数に転写産物の長さなどの補正を加えたRPKM

## 7 トランスオミクス解析

### —トランスクリプトーム解析による 遺伝子発現パターンの取得

現在、植物のトランスクリプトーム解析では、次世代シーケンサー(NGS)によるRNA-Seqがとても有効である。前述したように、地球上には推定22~26万種類の植物が存在しており、解析したい植物のゲノム情報が解読されていることは極めて稀である。更に有用成分の多くは二次代謝物として特定の種でのみ生産、蓄積しているため、当然その合成酵素遺伝子の転写物の配列は

#### 用語解説 Glossary

##### 【組成式の推定】

組成式とは成分の元素組成を示すものである。質量分析器の測定値と最も近い計算値となる元素組成を推定する。生体成分は、炭素、水素、窒素、酸素、硫黄、リンの組み合わせが大半を占める。

##### 【アラインメント】

試料間で質量電荷比や保持時間などを指標に、異なるピークと共通のピークを識別し、整列化する作業。

##### 【マイクロアレイ】

基板上のセルとよばれる区画に、多数のRNAの相補配列(プローブ)を配列ごとに配置したもの。試料中に含まれるRNAを蛍光標識し、プローブと結合させた後、蛍光強度を測定することで発現量を解析する。

(Reads per kilobase of exon per million mapped read) などが使用される。

## 8 トランスオミクス解析

### ——成分の蓄積パターンと 遺伝子発現パターンの比較

素直な予想として、「目的の成分が蓄積している試料では生合成経路関連遺伝子が発現している」というように考えられる。この考え方に基づく、「探している生合成関連遺伝子の発現パターンは目的成分の蓄積パターンと比例関係を持つ」ということになる。このパターンの比較解析をおこなう手法は**相関解析\***とよばれ、代表的な手法としてピアソン相関、コサイン類似度がある。必ずしもどちらが正解ということはないが、成分の蓄積量、遺伝子発現量で比較する場合、どちらも正の値しかとらないため、コサイン類似度の方がわかりやすい結果を得やすい。注意点として、成長段階で比較している場合、成分の蓄積と遺伝子発現は必ずしも同時に起こっていないことがある。転写→翻訳→酵素反応→成分の蓄積となるため、そこには時間的遅れが生じやすい。解決策として、相関解析の時にパターンの位相を変えて比較することが必要である。

## 9 トランスオミクス解析

### ——個別解析へ

これまでの解析で、個別解析が可能な数まで候補が絞り込めたら最後に実験によってタンパク質の機能を解析する。候補遺伝子の中には、生合成酵素遺伝子のほかにもそれらの発現を制御している転写因子の遺伝子も含まれていることが期待で

きる。ここで期待とするのは、候補が必ずしも正解とは限らないからである。トランスオミクス解析は膨大な情報データから、着目すべき、可能性の高い候補を導き出す手法であり、あくまで予測にすぎないということに留意しなければいけない。可能な限り予測の精度を高めたいと考えるのが人間の心理であるが、精度を高めようとするがあまり、非常に厳しい条件設定をしてしまうと正解の候補まで振り落としてしまう危険性がある。現状では、ある程度の段階まで絞り込んだら、素直に**予測は予測**と割り切って個別実験を進める方が良い。候補遺伝子を見つけられた場合、大腸菌、酵母、植物培養細胞などに遺伝子導入をすることで目的の二次代謝物、またはその中間体が生合成されるか検証する手法が一般的である(図5)。いくらトランスオミクス解析が有用であるとはいえ、タンパク質の機能を決定するためには、最後は個別解析が必要であることを忘れてはいけない。

## 10 トランスオミクス解析

### ——万能な手法ではない

これまでに述べてきた解析の流れは一例であり、すべてがこの手法でうまくいくわけではない。これまで述べてきた手法が、成分の蓄積パターンと遺伝子発現パターンが関連しているという前提に立っていることを忘れてはいけない。生合成酵素は生体内で複雑に制御されており、遺伝子発現量

#### 用語解説 Glossary

##### 【相関解析】

二つの事象の関連性を示す手法。ピアソン相関は-1~+1の値を取り、0は無関係、-1に近いほど反比例、+1に近いほど比例を示す。コサイン類似度は0~+1の値を取り、0は無関係、+1に近いほど類似度が高いことを示す。

(生合成酵素量)のみで調節されているわけではない。遺伝子発現量(生合成酵素量)で制御をおこなうということは、いわば工場に注文が入ってから生産装置を組み上げているようなものである。より迅速に対応するために、生合成酵素をあらかじめ作っておいて、必要でないときは、何らかの因子によって活性をOFFにしているかもしれない。そのような場合には成分の蓄積パターンと遺伝子発現パターンの間に関連は見られず、この手法では候補遺伝子を絞り込むことはできないだろう。

## 11 最後に

分析機器をはじめ、情報解析のためのソフトウェアなどは年々性能が向上している。この分野では、「短時間で解析可能!」、「ハイスループット!」といった宣伝文句が飛び交っているが、実際にトランスオミクス解析に取り組むとそう簡単でないことに気づかされる。どんなに分析機器や情報解析スピードが向上しても、目的に合わせて適切な分析を実施し、そのデータを解釈し、さらなる研究につなげる部分は結局ユーザーである。「とりあえずトランスオミクス解析をすれば何かわかるかもしれない」といった姿勢で臨むとあまり良い結果を生まないように思う。ユーザー自身が個々の分析原理を理解し、明確な目的を持ってトランスオミクス解析を活用することが大切である。

### [文献]

- 1) 齊藤和季. 植物はなぜ薬を作るのか(文春新書, 2017).
- 2) 鈴木秀幸, 柴田大輔. 物質生産プロセス基盤リソースの整備と植物の物質生産機能の解析 BIO INDUSTRY 特集: 植物の物質生産プロセス制御基盤技術開発 **26**-5, 8-13 (シーエムシー出版, 2009).
- 3) 福崎英一郎, 宮野博, 石濱泰, 原田和生, 馬場健史, 他. メタボロミクスの先端技術と応用 (シーエムシー出版, 2008).
- 4) 鈴木秀幸, 齊藤和季. ポストゲノム科学における植物メタボロミクスの実例と課題 BIO INDUSTRY 特集: 植物メタボロミクス **21**, 19-27 (シーエムシー出版, 2004).



### 解良 康太 Kota Kera

東北大学大学院 工学研究科 応用生物物理化学分野 助教

日本学術振興会特別研究員に採用され、東北大学工学研究科にて学位を取得[博士(工学)]。在学中、優秀若手研究者海外派遣事業に採択され、8ヶ月間スイス連邦工科大学チューリッヒ校に留学。公益財団法人かずさDNA研究所プロジェクト研究員、千葉大学薬学研究院特任研究員を経て現職。専門分野は、植物分子生物学。第二十回天然薬物の開発と応用シンポジウム・優秀発表賞、Metabolomics 2015 Agilent Travel Awardを受賞。



### 鈴木 秀幸 Hideyuki Suzuki

かずさDNA研究所 バイオ研究開発部 機器分析グループ グループ長

1995年、千葉大学薬学研究所にて学位を取得。博士(薬学)。北里大学薬学部生薬学教室助手、千葉大学大学院遺伝子資源応用研究室(斉藤和季教授)特別研究員を経て、2000年、米国ノーブル財団植物遺伝子研究所のリチャードディクソン所長の研究室に留学。2003年、かずさDNA研究所に勤務。現在に至る。その期間、NEDOプロジェクト研究のチームリーダー、主任研究員、主席研究員を経て、現在グループ長として従事。専門分野は、植物オミックス研究、植物生合成、植物代謝工学。日本細胞分子生物学会論文賞(2004年9月)、日本細胞分子生物学会学術奨励賞(2008年9月)を受賞。

本誌2018年1月発刊号の特集I「日本海の生物と環境」総論<sup>1)</sup>後段記事『サイエンスカフェにいがたの活動』(以下 記事1)で国内のサイエンスカフェを概観したうえでサイエンスカフェにいがたの紹介をした。そこで

“高校生が協力して自分たちでお話を聴いてみたいゲストを招いてカフェを開催するのもよいだろう”と記し、科学に関心を持ってもらううえでサイエンスカフェは有用な場であることを述べた。

そのことをより詳しく伝えるためにそれぞれにユニークなカフェや関連活動を紹介する『Hot & Coolサイエンスカフェへようこそ』シリーズを始めることになった。本記事はその露払い的な位置づけであるが、連載で登場するカフェ等へのリンクページ<sup>2)</sup>も公開して読者の便宜を図りたい。

記事1で紹介した全国のカフェ情報を網羅しているサイエンスカフェ・ポータル<sup>3)</sup>には2018年2月21日現在で国内のカフェや関連活動など184件へのリンクが張られているという活況である。同サイトを管理している立花浩司さんにも次号から記事をお願いしている。

筆者がサイエンスカフェの存在を知ったのは2006年の第1回サイエンスアゴラに出展した際に、科学コミュニケーション養成をおこなっている11の大学・科学館のポスター展示があり、活動例としてサイエンスカフェが紹介されていたためである。その中で北海道大学「科学技術コミュニケーション養成プログラム(CoSTEP)」<sup>4)</sup>は2005年から政府の科学技術振興調整費を受けて3大学で始まった「科学コミュニケーション」関連プログラムの一つであり、同プログラム終了後にもサイエンスカフェほか幅広い活動を展開・発信している。最初に実際のサイエンスカフェを見たのも



サイエンスカフェポスター展2010 (TISF) の会場写真

## HOT & COOL

### サイエンスカフェへようこそ!

#### シリーズ開始にあたって

2006年の札幌出張時にCoSTEPで主催したものであった。

豊富なスタッフを擁するCoSTEPの古澤輝由さんほかに本連載へのご寄稿をお願いしたが、CoSTEP部門長の川本思心さんには記事1で紹介した第

16回サイエンスカフェにいがた『トキ放鳥』(2008年)でファシリテーターを担当してもらい(当時の所属は東京工業大学)、同カフェ開催経緯を含めて論文をまとめていただけた<sup>5)</sup>。同論文にはサイエンスカフェにいがたの開催会場であるジュンク堂書店新潟店の初代店長でカフェ開催を認めてくれた坂本恭亮さんのご協力ぶりも紹介されているのだが、同氏は現在丸善名古屋本店店長として2016年から「丸善ゼミナール」<sup>6)</sup>を大変な頻度で開催されているので、その紹介をお願いした。

2000年代後半が日本におけるサイエンスカフェの黎明期と言え、東京国際科学フェスティバル(TISF)において2009年と2010年に全国のサイエンスカフェが集うポスター展が開催され、サイエンスカフェの認知度向上を試みた。2009年<sup>7)</sup>は22のカフェ、2010年<sup>8)</sup>は14のカフェ(本号記事のWEcafe<sup>9)</sup>も参加)がポスター出展し情報交換がなされた。早期から全国のカフェが繋がっていたことも本連載開始のきっかけとなっている。本シリーズに期待していただくと同時に、サイエンスカフェ空白地域で新しいカフェが立ち上がることを楽しみにしたい。

文◎ 本間 善夫 (ecosci.jp, サイエンスカフェにいがた)

#### [文献]

- 1) 本間善夫. <<http://www.ecosci.jp/iden201801/>>.
- 2) 本間善夫. <[http://www.ecosci.jp/iden\\_scifcafe/](http://www.ecosci.jp/iden_scifcafe/)>.
- 3) サイエンスカフェ・ポータル. <<http://cafesci-portal.seesaa.net/>>.
- 4) CoSTEP. <<http://costep.open-ed.hokudai.ac.jp/costep/>>.
- 5) 川本思心, 浅羽雅晴, 大石麻美, 武山智博 *et al.* 科学技術コミュニケーション, **5**, 19 (2009). <<https://eprints.lib.hokudai.ac.jp/dspace/handle/2115/36206>>.
- 6) 丸善名古屋本店「丸善ゼミナール」. <[https://honto.jp/store/news/detail\\_041000024082.html](https://honto.jp/store/news/detail_041000024082.html)>.
- 7) サイエンスカフェポスター展2009. <<http://www.ecosci.jp/scp2009/>>.
- 8) サイエンスカフェポスター展2010. <<http://www.ecosci.jp/scp2010/>>.
- 9) WEcafe. <<http://blog.goo.ne.jp/wecafe>>.

# HOT & COOL

## サイエンスカフェへ ようこそ!



### サイエンス・カフェ札幌 [Vol.1]

開催場所：紀伊國屋書店札幌本店（札幌市中央区）のオープンスペースなど

開催頻度：年6回

主 宰：北海道大学 CoSTEP

U R L：http://costep.open-ed.hokudai.ac.jp

「他にも『折り紙』の医療への転用事例があったら教えてください。」

何やらカードを手にした参加者が、ゲストに問いかけます。

「動脈瘤の治療に使用される『ステントグラフト』というチューブ状の医療器具に『なまこ折り』のパターンをつけることで、小さく折り畳むめ、血管へのスムーズな挿入が可能になりました。」

質問に答える女性研究者の帯には、鶴があしらわれています——

これは2017年5月に開催されたサイエンス・カフェ札幌の一コマです。

サイエンス・カフェ札幌は、北海道大学 高等教育推進機構 オープンエデュケーションセンター 科学技術コミュニケーション教育研究部門（以下、CoSTEP）によって運営されています。CoSTEPは、科学技術の専門家と市民の橋渡しをする人材、科学技術コミュニケーションを育てる教育研究組織です。e-learningと3日間のスクーリングによっても受講ができることから、学生から社会人まで日本全国に受講生がおり、今までに800名を超える修了生を輩出してきました。

サイエンス・カフェ札幌は、2005年より始まりました。この年は日本で急速にサイエンスカフェが普及したことから「サイエンスカフェ元年」とよばれ、サイエンス・カフェ札幌はその時期から続く、歴史の長いサイエンスカフェの一つといえます。北海道大学でお



立ち見が出るほど混むことも

こなわれている先端研究を軸に、専門家と市民が語り合う場を作り続け、2018年6月にはいよいよ第100回を迎えます（テーマはイグ・

ノーベル賞。詳細は上記Webより）。会場は札幌駅近くに位置する紀伊國屋書店のオープンスペース。書店内にはカフェも併設され、まさに



参加者と談笑するゲストの繁富さん

コーヒーを片手に科学の話をするができます。

参加者の数が100人を超えることも少なくありません。多くの人の前で発言をすることはなかなか勇気がいりますが、サイエンス・カフェ札幌では「コミュニケーションカード」を参加者に配布して質問や意見を記入してもらったり、「聞き手」役がゲストの研究者と参加者の間を取り持ったりと、双方向のコミュニケーションを促進できるような工夫をおこなっています。CoSTEPの受講生が「聞き手」役を務めることもあります。

冒頭に紹介した第94回サイエンス・カフェ札幌「生きている折り紙～細胞は平面から立体へと旅をする～」では、ゲストに繁富（栗林）香織さん（北海道大学 高等教育推進機構 新渡戸スクール 特任准教授）をお迎えしました。繁富さんは、マイクロ・ナノ工学を用いて、細胞を立体的に培養することを可能にする「細胞折り紙」技術を開発しました。50マイクロメートルほどのプレート上で培養された細胞は、自身の牽引力によってプレートを折りたたみ、キューブ型、球型、そしてチューブ型などの立体構造を作ります。その様子は、まさに「生きている折り紙」といえます。

カフェでは研究のほかにも、「折り紙」のさまざまな分野への応用から、繁富さんのライフストーリーまで話が広がりました。参加者との対話を通して思いもよらない方向に話が展開したり、コンセプトに合わせゲストが着物を着たり……講義や学会ではなく、リラックスして科学を楽しむサイエンスカフェだからこそできることです。

次回以降は、カフェに彩りを添えるチラシ等のデザインについて、そして記念すべき第100回サイエンス・カフェ札幌について、CoSTEPの池田貴子さん、種村剛さんとお伝えしていきます。それでは、サイエンス・カフェ札幌でお会いしましょう。

文◎ 古澤 輝由（北海道大学 CoSTEP 特任助教 / 科学技術コミュニケーション）

# HOT & COOL

## サイエンスカフェへ ようこそ!



### 丸善ゼミナール [Vol.1]

開催場所：愛知県名古屋市中区栄三丁目8番14号

開催頻度：毎週1～2回

主 宰：丸善名古屋本店

Twitter：https://twitter.com/MARUZENNAGOYA?lang=ja

U R L：https://honto.jp/store/news/detail\_041000024082.html#detail\_041000024082.html

哲学カフェ：http://cafephil.jp/about/

### 「丸善ゼミナール」企画意図と開催まで

丸善名古屋本店は1874年(明治七年)に開業、2015年4月にリニューアルオープンした東海地区最大面積と蔵書数を持つ書店です。現在の出版業界は1998年以降、売上減少が止まらず、一方で廃業する出版社や書店は増えています。また、激化するネット販売との競争に対抗するため、リアル店舗に何ができるかという課題が常にあります。当店では、顧客に足を運んでもらう「場」としての存在意義を高めるため、著者や研究者をはじめとしたゲストをお招きし、場合によっては店員も議事進行役として壇上にあがるトークセッションをはじめました。連続性のある催しにしたいと考え、屋号を用いた「丸善ゼミナール(マルゼミ)」と名づけました。記念すべき第1回は、沼津高専の客員教授も務める浅井登さんにご登壇いただいた「はじめての人工知能」で、リニューアルオープンから1年後の2016年4月15日でした。

### キャッチコピーを「まるで学べるマルゼミ」とし、 コンセプトを以下のようにしました

「書店は、人と文具、そして本と出逢う場所です。それは情報、知識、感動、文化が出逢うスペースともいえます。(略)このスペースに、自然・人文・社会科学の分野から、硬軟織り交ぜた教養的な講座を開催することを企画致しました。題して「丸善ゼミナール」、略して「 (マル)ゼミ」。昨今のサイエンスカフェのように、日常的な空間にその道の専門家と市民が集う、双方向の啓発に充ちた場でありたいと考えます。」



『ドーナツの穴を求める真夏の週末』「存在と穴」  
(第78回・連続講座全4回)

実はこのコンセプトは、かつて異動先・新潟でジュンク堂書店新潟店立ち上げの際、地元大学で教鞭をとっておられた本間善夫さんからお申し出をいただき、店内カフェスペースを利用してサイエンスカフェを始めた経験が根幹にあります。イベントを定期的におこない集客につなげたい店の考えと、新潟でサイエンスカフェを立ち上げるべく、開催できる場所を探されていた本間さんのお考えとの幸福なマリアージュでした。文系畑の私にとって、自然科学の世界はまさにセンス・オブ・ワンダーで、「サイエンスカフェにいがた」での毎回のカフェ、終了後の懇親会での講師と有志の皆様による「延長講義」はとても刺激的でした。講演会やサイン会では味わえない充実感、ゲストと参加者との双方向的なやり取りに感激し、発言の場の魅力に惹かれました。

マルゼミでは、ご参加ごとにスタンプ(1単位)を押印しており、6単位、12単位の取得ごとに丸善オリジナルノベルティを差し上げています。まったく別分野の回にも「サボらず」に来てくださいという遊び心です(年間で36単位! 習得の方も)。当初、名古屋での人脈がまったくないなかでのゲスト交渉はこころもとないものでしたが、とにかくさまざまな出版社の営業ご担当に当ゼミのコンセプトをお伝えして反応を待ちました。文系にも理系の話にも興味を持つ、知的好奇心の旺盛な顧客は必ずいらっしゃるはず。社会に出てからのほうが、実務的な学習と教養的な学びに対しての欲求が強いのではと考え、勤務帰りのサラリーマンをメインに想定し、企画しました。

次回は、生物関連の開催テーマをご紹介します。

文◎ 坂本 恭亮 (丸善名古屋本店店長)

# HOT & COOL

## サイエンスカフェへ ようこそ!



### ウィークエンド・カフェ・デ・サイエンス (WEcafe) [Vol.1]

開催場所：東京都台東区谷中5-4-14 穴田ビル1階「さんさき坂カフェ」

開催頻度：月1回

主 宰：WEcafe事務局

連絡先：wecafe@takeda-foundation.jp

ブログ：https://blog.goo.ne.jp/wecafe

### ちょっと変わった下町のトークイベントWEcafe

東京の下町に住む私は、平日は会社員をしながら、週末の趣味で科学のトークイベント「WEcafe(ウィークエンド・カフェ)」を開催しています。扱う題材は微生物から宇宙に至るまで、科学や技術に関することなら何でもあり(表1)。毎月のように研究者や技術者をゲストに招き、20名弱の参加者と一緒にワイワイとお喋りします。アルコールありで週末の夜に開催しているため、参加者には20～30代社会人の姿が目立ちます。科学の予備知識はいりません。「なぜ」「どうして」を追究する好奇心旺盛な方にぴったりのイベントです。

科学を扱うトークイベントはサイエンスカフェとも

表1 最近のWEcafe イベント一覧

WEcafe vol.67	「いつかパパ・ママになりたい!」を叶える最先端の生殖補助医療技術」(医学)
WEcafe vol.66	「ジビエブームは農家を救う? 野生動物からの畑の守りかた」(農学)
WEcafe 忘年会	「私の好きな石」(地質学)
WEcafe vol.65	「発見ってなんだ!？」(科学史)
WEcafe vol.64	博物館見聞録「シンガポールの水族館・動物園」(博物館学)
WEcafe vol.63	「水に流すとどこに行く?～東京湾でみる環境汚染～」(環境化学)
WEcafe vol.62	「冷凍食品カフェ～ひやし方でおいしさが変わる～」(食品冷凍学)
WEcafe vol.61	「細胞(のモデル)つくっちゃいました」(生物物理学)
WEcafe vol.60	「市(いち)先生の油相談室」(栄養学)
WEcafe vol.59	「人が交流するカフェ、しないカフェ～シミュレーションで探る豊かな地域へのヒント～」(シミュレーション科学)

よばれ、日本ではその多くが大学や研究機関によって開催されています。WEcafeは2009年から(一財)武田計測先端知財団の協力を得て社



写真1 写真左がファシリテータを務める筆者

会人・学生の市民ボランティア数名で企画運営しています。お借りしている会場は下町の喫茶店(さんさき坂カフェ)です。

WEcafeの目標は、私たち市民自身が科学的なモノの見方や考え方を体得して、情報を鵜呑みにせず「知的ツッコミ」を入れられるようになることです。対象は科学ファンに限らないので、科学に興味のない方でも楽しめるように工夫を凝らしています。

90分間のサイエンスカフェのうち、最初の20分ほどは参加者全員の自己紹介で盛り上がります。コミュニケーションを円滑にするには、趣味や仕事の話でのアイスブレイクが欠かせません。その後もぎっくばらんな対話を引き出すために、常にファシリテータが参加者の側に立って、トークの仲立ちをします(写真1)。専門用語があればその意味を尋ねたり、難しい話題が続いたら自らあえて初歩的な質問を投げかけたり。こうして初心者もあーだこーだといいやすいムードになるのがWEcafeの特徴です。参加者から質問が出ると、ゲストがそれに答える前に、他の参加者が「私はこう思う!」と気軽に割って入り、楽しい脱線を繰り返しながら幅広い意見が交わされます。

今どき科学の知識を得るだけならインターネットや本で事足りるのに、わざわざ対面で話し合う意味って何なのでしょう。WEcafeではさまざまな立場の参加者の方と直接交流でき、協調に終始しない対話の面白さに気づきます。研究者の論理的思考を体験するだけでなく、ときとして、研究者の持論そのものにツッコミを入れることもあるわけです。自分と異質な考え方に会えるサイエンスカフェだからこそ、科学的なモノの見方が自然と身についてくるように感じます。参加者が主役となって遠慮なく言い合える対話の面白さが、何度来ても楽しめる魅力だと思います。

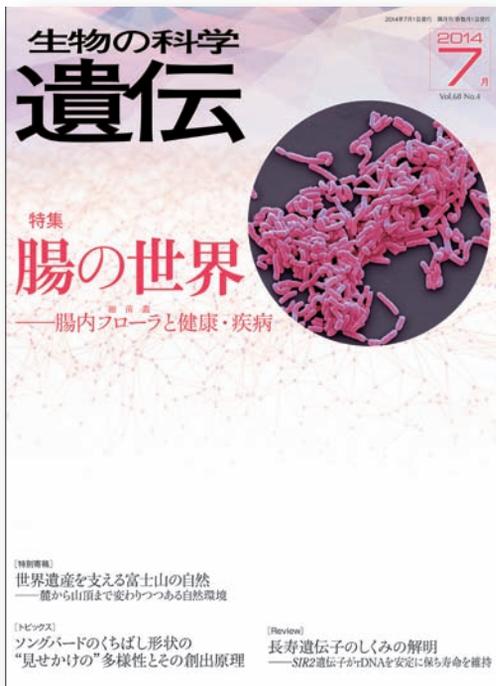
文◎ 蓑田 裕美 (WEcafe事務局)

## 【新刊一覧】

2018年1月～4月に出版された生物関連の書籍をご紹介します。

詳細は各出版社、または書店にお問い合わせください。

書籍名	著者、訳者	出版社	発売日
大堀先生 高校生物をわかりやすく教えてください！ (細胞・遺伝・生殖・発生)	大堀求 / 著	学研	2018年4月
人体 神祕の巨大ネットワーク2 第2集●驚きのパワー!“脂肪と筋肉”が命を守る 第3集●“骨”が出す!最高の若返り物質	NHKスペシャル「人体」取材班 / 編	東京書籍	2018年4月
NATURE'S ROBOTS それはタンパク質研究の壮大な歴史	チャールズ・タンフォード, ジャクリン・レイノルズ / 原著 浜窪隆雄 / 監訳	エヌ・ティー・エス	2018年3月
危険生物100	柴田佳秀 / 執筆	講談社	2018年3月
日本魚類館 精緻な写真と詳しい解説	中坊徹次 / 編・監修 松沢陽士 / ほか写真	小学館	2018年3月
日本産テンナンショウ属図鑑	邑田仁, 大野順一, 小林精樹, 東馬哲雄 / 著	北隆館	2018年3月
植物 奇跡の化学工場～光合成、菌との共生から有毒物質まで	黒柳正典 / 著	築地書館	2018年3月
持続可能性社会を拓くバイオミメティクス 生物学と工学が築く材料科学	日本化学会 / 編	化学同人	2018年3月
歩行するクジラ 800万年で陸上から水中へ	J. G. M. シューウィセン / 著 松本忠夫 / 訳	東海大学出版部	2018年3月
シンプル微生物学	小熊恵二, 堀田博, 若宮伸隆 / 編集	南江堂	2018年3月
医動物学	吉田幸雄, 有蘭直樹, 山田稔 / 著	南山堂	2018年3月
キャンベル生物学	キャンベル / [ほか著] 池内昌彦, 伊藤元己, 箸本春樹, 道上達男 / 監訳	丸善出版	2018年3月
生物学の基礎はこたわざにあり カエルの子はカエル? トンビがタカを生む?	杉本正信 / 著	岩波書店	2018年3月
基礎から学べる菌類生態学	大園享司 / 著	共立出版	2018年3月
闘う微生物～抗生物質と農薬の濫用から人体を守る	エミリー・モノッソン / 著 小山重郎 / 訳	築地書館	2018年3月
タガメとゲンゴロウの仲間たち	市川憲平 / 著	サンライズ出版	2018年3月
生命の起源はどこまでわかったか 深海と宇宙から迫る	高井研 / 編	岩波書店	2018年3月
理系総合のための生命科学 第4版 分子・細胞・個体から知る“生命”のしくみ	東京大学生命科学教科書編集委員会 / 編	羊土社	2018年3月
図説免疫学入門	David Male / 著 山本一夫 / 訳	東京化学同人	2018年3月
京大発! フロンティア生命科学	京都大学大学院生命科学研究科 / 編	講談社	2018年3月
生命進化の謎 LIFE ON EARTH, A NEW PREHISTORY DVD-BOX		NHKエンタープライズ	2018年2月
生命進化の謎 LIFE ON EARTH, A NEW PREHISTORY 巨大昆虫はなぜ絶滅したのか		NHKエンタープライズ	2018年2月
生命進化の謎 LIFE ON EARTH, A NEW PREHISTORY ほ乳類はどこから来たのか		NHKエンタープライズ	2018年2月
生命進化の謎 LIFE ON EARTH, A NEW PREHISTORY 鳥は恐竜の子孫なのか		NHKエンタープライズ	2018年2月
日本の海岸植物図鑑	中西弘樹 / 著	トンボ出版	2018年2月
外来生物はなぜこわい? 3 水辺の外来生物	阿部浩志, 丸山貴史 / 著 小宮輝之 / 監修 向田智也 / イラスト	ミネルヴァ書房	2018年2月
道具を使うカラスの物語 生物界唯一の頭脳をもつ鳥カレドニアガラス	バメラ・S. ターナー / 著 アンディ・コミンズ / 撮影 グイド・デ・フィリッポ / 挿絵 杉田昭栄 / 監訳 須部宗生 / 翻訳	緑書房	2018年2月
溺れる魚, 空飛ぶ魚, 消えゆく魚 モンスーンアジア淡水魚探訪	鹿野雄一 / 著	共立出版	2018年2月
ウソとマコトの自然学 生物多様性を考える	池田清彦 / 著	中央公論新社	2018年2月
絵でわかる進化のしくみ 種の誕生と消滅	山田俊弘 / 著	講談社	2018年2月
進化には生体膜が必要だった 膜がもたらした生物進化の奇跡	佐藤健 / 著	裳華房	2018年2月
チョウの生態「学」始末	渡辺守 / 著	共立出版	2018年2月
APG樹木図鑑	邑田仁, 米倉浩司 / 監修	北隆館	2018年2月
したがるオスと嫌がるメスの生物学 昆虫学者が明かす「愛」の限界	宮竹貴久 / 著	集英社	2018年2月
洞窟の疑問30 探検から観光, 潜水生物まで, のぞきたくなる未知の世界	日本洞窟学会 / 監修 伊藤田直史, 後藤聡 / 編著	成山堂書店	2018年2月
外来生物のひみつ ヒアリからカミツキガメ, アライグマまで	今泉忠明 / 監修	PHP研究所	2018年2月
理科が楽しくなる大自然のふしぎ 絶景ビジュアル図鑑	市村均 / 編著 神奈川県立生命の星・地球博物館 / 監修	学研	2018年2月
休み時間の免疫学	齋藤紀先 / 著	講談社	2018年2月
東京の里山2 狭山丘陵に息づく生命	広瀬敦司 / 著	山と溪谷社	2018年2月
山中伸弥教授が語る最新iPS細胞	ニュートンムック	ニュートンプレス	2018年2月
脳の左右差 右脳と左脳をつくり上げるしくみ	伊藤功 / 著	共立出版	2018年2月
原寸大でわかる! 人体の不思議	坂井建雄 / 監修	宝島社	2018年2月
外来生物はなぜこわい? 2 陸の外来生物	阿部浩志, 丸山貴史 / 著 小宮輝之 / 監修 向田智也 / イラスト	ミネルヴァ書房	2018年1月
図説人体の不思議1 血液と臓器の小宇宙	西永裕 / 著 西永奨 / 写真	秀和システム	2018年1月



# 生物の科学 遺伝

## 2014年7月発行号

### 特集「腸の世界」が

### 電子版(PDF)で

### 再登場！！

## 腸の世界

### —腸内フローラ（細菌叢）と健康・疾病

「腸内フローラ」ブームの先駆けとなった本特集号は、すでに完売しておりますが、「腸の世界II」の発行に合わせて電子版でご購入いただけることになりました。

『生物の科学 遺伝』Online Shop

<http://iden.thebase.in/>

からダウンロードいただけます。

決済はクレジットカードのみとなっております。また、複数アイテムをお求めになりたい場合は、お手数ですが1アイテムごとの決済をお願いいたします。  
(お支払いに関することは、Online Shop内のフォームからお問い合わせください)

『生物の科学 遺伝』2014年7月発行号  
特集「腸の世界」電子版(PDF)

総ページ数：58 ページ

(表紙含む。その他のコラムの掲載はありません)

論文数：11

販売価格：1,200 円(税込み)

< ページの印刷、データコピーはできません >

#### ■目次

#### 【特集にあたって】

腸内フローラと健康・疾病との関わり

- 神谷 茂

#### Part 1 腸管と腸内フローラ

腸内常在菌の構成と生活特性—新しい健康診断法の確立に向けて

- 辨野 義己

メタゲノムによる腸内フローラ解析—一次世代シーケンサーで読み解く腸内細菌叢の全体像

- 服部 正平

#### Part 2 腸内フローラと健康

腸管免疫—腸内フローラと免疫系の接点

- 八村 敏志

腸内細菌による短鎖脂肪酸の生成と便通—短鎖脂肪酸を介して宿主の健康が維持される共生関係が明らかに

- 横田 篤/桑原 厚和

プロバイオティクス、プレバイオティクス、バイオジェニックス—進化する機能性食品

- 大澤 朗

#### Part 3 腸内フローラと疾病

肥満と代謝疾患—環境要因としての腸内フローラの役割

- 吉田 康人/宮崎 幸司

腸管感染症としての炎症性腸疾患(IBD)—膨大な腸内細菌からの原因菌・菌群の特定進む

- 大草 敏史

アトピー性皮膚炎—プロバイオティクスによる予防と抑制の可能性

- 伊藤 浩明/弘田 辰彦

腸内細菌と動脈硬化—腸内細菌は新たな心血管病の治療標的となり得るか

- 笠原 和之/山下 智也/佐々木 直人/平田 健一

#### 【コラム】

家畜とプロバイオティクス

- 藤澤 倫彦/大橋 雄二

本誌のコーナー「がんばれ生物クラブ」「実験/観察のページ」「環境保全の現状」では読者の方からのご寄稿を歓迎しております。貴方の研究や活動の成果、発見などについて記事にまとめてご投稿下さい。お待ちしております。

なお詳細については編集部まで電子メールにてお問い合わせ下さい。

〈お問い合わせ・原稿送付先〉

株式会社エヌ・ティー・エス 雑誌編集部  
〒102-0091 東京都千代田区北の丸公園2-1  
TEL.03-5224-5433 FAX.03-5224-5437  
E-mail: iden@nts-book.co.jp

## 遺伝学普及会コーナー

近年、ヒト生活習慣病の発症に関与する遺伝子をはじめ、遺伝子導入食用植物の安全性、トリインフルエンザ、環境変異原といった人間社会の持続的な発展を左右する要因に遺伝子が深く関与していることがわかってきました。このような問題を正しく理解し、健全な社会の発展を考えるためには、分子から個体・集団に至る遺伝学の知識を一般社会にわかりやすい形で広め、さらに個人の遺伝子の違いやゲノムの多様性の正しい理解を進めることが必要です。このことは、環境の大切さを再認識するだけでなく、他人への敬意や尊重の重要性を一般的な社会的認識として育み、広い視野に基づく生命観や世界観の健全な形成にも役立つでしょう。このように、遺伝学リテラシーというべき遺伝子および遺伝学に関する正しい知識を社会一般に広めることは、社会的貢献として本財団に課せられた大きな責務であります。

財団法人遺伝学普及会は、昭和22(1947)年に国立遺伝学研究所設立の準備母体として発足しましたが、以来60年にわたり遺伝学の社会への普及に努めてきました。この間この財団活動に対する多くの関係

者や企業の御理解と御協力を得て、遺伝学の学問的および社会的な情報を広く発信するための雑誌『遺伝』や生物学に関連した図書の編集、新しいCD-ROMやインターネットを媒体とするアリ、サクラ、アサガオ等の貴重な生物遺伝資源の画像情報の配信、大学院学生等の若手研究者の海外における研究発表旅費の援助、生命情報構築事業への協力等幅広い活動を続けて参りました。

とりわけ、雑誌『遺伝』の編集事業は本財団によって60年前の1947年に始められ、当初は(株)北隆館から、次いで(株)裳華房から刊行されてきましたが、2006年から(株)エヌ・ティー・エスから刊行されています。財団法人遺伝学普及会は、この事業活動を一段と充実して参りたく、ご関心をお持ちの研究者、教育者および一般市民の皆様方ならびに企業の方々の一層のご理解とご協力をお願いいたします。

公益財団法人遺伝学普及会 代表理事 五條堀 孝

### 役員名簿 (2017年6月1日現在)

代表理事 五條堀 孝[国立遺伝学研究所名誉教授・アブドラ国王科学技術大学ディスティングイッシュト・プロフェッサー]・小林 武彦[東京大学教授・総合研究大学院大学教授(兼任)] | 業務執行理事 城石 俊彦[国立遺伝学研究所副所長・教授]・斎藤 成也[国立遺伝学研究所教授・総合研究大学院大学教授(兼任)] | 理事 小幡 裕一[理化学研究所バイオリソースセンターセンター長]・遠藤 隆[龍谷大学教授] | 監事 佐藤 清[前日本医療研究開発機構主幹] | 評議員 山口 建[静岡県立静岡がんセンター総長]・石和 貞男[お茶の水大学名誉教授]・池村 淑道[長浜バイオ大学客

員教授(名誉教授)・国立遺伝学研究所名誉教授]・勝部 定信[中伊豆温泉病院名誉院長]・菅原 秀明[国立遺伝学研究所名誉教授]・高畑 尚之[総合研究大学院大学学長]・川内 十郎[静岡新聞編集局社会部長兼論説委員]・嵯峨井 均[元旭化成ファーマ(株)医薬営業本部医薬営業統括総部医薬学術部学術支援グループ部長]・桜井 豊[元(株)エフエムみしま・かんなみ相談役]・颯田 葉子[総合研究大学院大学教授]・峰田 武[公益財団法人佐野美術館理事長]・桂 勲[国立遺伝学研究所所長]・吉田 隆[(株)エヌ・ティー・エス代表取締役社長]

### 維持会員名簿 (2017年6月1日現在)

団体会員 (株)裳華房[代表取締役社長 吉野和浩]・全業工業(株)研究本部[取締役本部長 榎並淳平]・(株)トミ-精工[代表取締役社長 富永健二郎]・日本クレア(株)[代表取締役 木本重信]・(株)池田理化[代表取締役社長 高橋秀雄]・(株)エヌ・ティー・エス[代表取締役社長 吉田 隆]・遠藤科学(株)[取締役社長 遠藤一秀]・順天堂大学医学部附属静岡病院[院長 三橋

直樹]・三島信用金庫[理事長 稲田精治]・一般社団法人 フェルマバレープロジェクト支援機構[代表理事 井上謙吾]・三島市[市長 豊岡武士]・三嶋大社[宮司 矢田部盛男] | 個人会員 公益財団法人 平和中島財団[理事長 中島 潤]・(株)新健食・富士ウエルネスセンター [代表取締役 佐々木雅浩]

### 〈生物画像データベースCD-ROM等頒布のご案内〉

当財団では、インターネット上で公開されております下記データベースのCD-ROM及び冊子「遺伝研のさくら」を頒布しております。詳細は当財団(TEL: 055-981-6857 FAX: 055-981-6877 E-mail: genetics@nig.ac.jp)までお問い合わせください。(価格は送料別です。)

- ・冊子「遺伝研のさくら」2011(全面改訂版)……………(1,500円)
- ・アサガオ画像データベース……………(100円)
- ・牧野標本館所蔵タイプ標本画像データベース……………(100円)
- ・絵ハガキ「国立遺伝学研究所の桜(Ⅱ)」(16枚セット)……………(600円)
- ・絵ハガキ「国立遺伝学研究所の桜(Ⅲ)」(8枚セット)……………(400円)
- ・絵ハガキ「アサガオ」(8枚セット)……………(300円)

2018年7月1日発行予定 ISBN978-4-86043-552-3

特集I **クワガタ大全**

総論 荒谷 邦雄 (九州大学)

① **クワガタムシの進化発生生物学**

後藤 寛貴 (名古屋大学)

② **クワガタムシの行動学**

鈴木 良芽 (日本環境衛生センター)

③ **クワガタムシの系統地理学**

土肥 聖知 (九州大学)

④ **クワガタムシの栄養生理学**

三島 達也 (九州大学)

⑤ **クワガタムシの共生酵母**

棚橋 薫彦 [日本学術振興会特別研究員 (PD)]

特集II **微生物と人類の闘いと共存**総論 **共存できる微生物(常在菌など)と病原微生物**

神崎 秀嗣 (秀明大学)

① **共存, 闘争のキーポイント**

正井 久雄 (東京都医学総合研究所)

② **耐性のできる仕組みとゲノム**

美田 敏宏 (順天堂大学)

③ **将来の人類像と微生物の関わり**

矢島 孝浩 (矢島歯科医院)

## 生物のナビゲーションに学ぶ

[第4回] **アリのロボット**

藤澤 隆介 (八戸工業大学)

## 実験観察の勘どころ

**緑藻ヘマトコッカスの環境応答によるアスタキサンチンの赤色化を探る**

三堀 春香 (東京都立大江戸高等学校)

## 大学入試「生物」を攻略する

## 裏山の昆虫誌

## Hot &amp; Cool サイエンスカフェへようこそ!

## 新刊一覧

※予告は変更の可能性があります。

本文の内容の一部あるいは全部を無断で複写、複製(コピー)することは、法律で認められた場合を除き、著作権および出版社の権利の侵害となりますので、その場合は予めご連絡ください。

## 編集後記

「光合成が今あたらしい!」と聞いて、今回の特集を企画しました。今、流行りの人工光合成のことかと最初は思ったのですが、それは杞憂(きゆう)でした。自然という変動する厳しい環境の中で、植物が力強く栄養を作り出す巧妙な仕組みが明らかになり、光合成研究がまさに新たな段階に入ったということです。

光合成といえば、陸上の植物のことをすぐに思い浮かべますが、地球にとって最もパワフルな光合成は、海中の藻類が担っています。地球の大半の生物にとって重要な酸素供給と栄養素の供給を葉緑素が担っているというのは、まさに奇跡といえそうです。

地球環境の変動によって、海中の環境も影響を受けます。温暖化によるサンゴの白化現象は深刻です。さらに、宝石サンゴは乱獲や不当な漁による減少も続いています。地球環境を守るための人間の知識と知恵、そして人々の協力が求められます。(大)

生物の科学  
遺伝

第72巻 第3回配本 2018年5月1日発行

発行人 吉田 隆  
編集人 吉田 隆  
発行所 株式会社 エヌ・ティー・エス  
〒102-0091  
東京都千代田区北の丸公園2-1 科学技術館2階  
(雑誌編集室)  
TEL. 03-5224-5433 FAX. 03-5224-5437  
(営業部)  
TEL. 03-5224-5430 FAX. 03-5224-5407  
<http://www.nts-book.co.jp/>

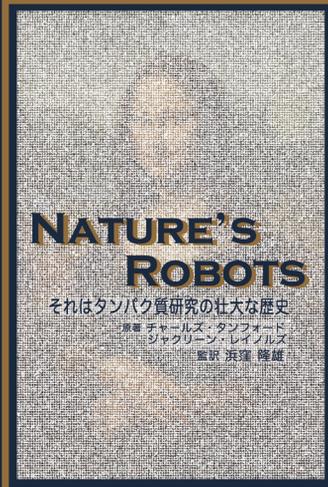
編集顧問 中島 雄次郎 山口 彦之  
編集委員会 石浦 章一 (同志社大学 特別客員教授/東京大学名誉教授)  
伊藤 元己 (東京大学 教授)  
逸藤 一佳 (東京大学 教授)  
大政 謙次 (東京大学名誉教授)  
五條堀 孝 (国立遺伝学研究所 名誉教授)  
小林 武彦 (東京大学 教授)  
佐倉 統 (東京大学 教授)  
城石 俊彦 (国立遺伝学研究所 教授)  
鶴崎 展巨 (鳥取大学 教授)  
長田 敏行 (東京大学名誉教授/法政大学名誉教授)  
半本 秀博 (放送大学 埼玉学習センター教員)  
本間 善夫 (ecosci.jp 代表)  
正木 春彦 (東京大学名誉教授)

編集スタッフ 大西 順雄  
タイトルロゴ 山形 季央  
アートディレクション 坂 重輝 (有限会社グランドグループ)  
印刷所 三美印刷 株式会社

ISBN978-4-86043-551-6

©2018 NTS INC. Printed in Japan

Nature's Robots — A History of Proteins  
By Charles Tanford & Jacqueline Reynolds



NTS

# NATURE'S ROBOTS

それはタンパク質研究の壮大な歴史

生命デザイン新時代に向けて  
タンパク質の秘密に迫るヒストリー

(原題) NATURE'S ROBOTS—A HISTORY OF PROTEINS  
(原著者) Charles Tanford & Jacqueline Reynolds

私たち生化学を学ぶ者にとって、タンフォード先生は神様のようなものだ。タンパク質の疎水結合理論を確立した。しかし、そもそも疎水性とは何だろう。何に起因する力だろう。恥ずかしながらプロの私もちゃんと説明できない。本書はタンパク質科学の基本から応用までを網羅した画期的名著。初心者には格好の教科書となり、専門家には学び直しの契機を与えてくれる。タンフォード先生渾身の、遺言ともいえる力作の明快な日本語訳教科書。  
福岡 伸一(生物学者)

発刊 2018年3月  
体裁 A5判並製・カバー・342頁  
定価 2,800円+税  
ISBN978-4-86043-473-1

【監 訳】 浜窪 隆雄(東京大学)

【翻訳幹事】 小笹 徹 [横浜薬科大学]

【翻訳スタッフ】 太期 健二(東京大学) 三井 健一 [東京大学]  
高松 佑一郎(東京大学) 平松 巴瑠香(横浜薬科大学)

## 目 次

### 序章

ロボットについての説明  
一般読者に対する化学の言葉の使用について  
全体的目的

### 第1部 化学

第1章 ネーミング  
1838年:ヤコブ・ベルセリウスとヘリット・ミュルデル  
リービヒの影響  
化学式量または分子量  
第2章 結晶性 ヘモグロビン  
序  
多くの種からのヘモグロビンの結晶  
純度の基準としての結晶性  
19世紀の化学とヘモグロビンの分光学  
その他の結晶化されたタンパク質  
結語

第3章 ペプチド結合  
序:タンパク質はアミノ酸からできている  
最先端にいたドイツ  
エミール・フィッシャー(1852-1919)  
フランツ・ホフマイスター(1850-1922)  
余波:見果てぬ夢  
ペプチド結合への挑戦

第4章 タンパク質は真の高分子量分子である  
序:コロイド説と高分子量分子の論争  
組成分析の結果は、タンパク質が高分子量をもつ  
ことを確信させた  
コロイド化学の台頭  
タンパク質化学者たちの反応:1900-1920  
スヴェドベリの転向  
シュタウディングの対決

第5章 密生する電荷  
序  
双性イオン:プレディッチからピエルムまで  
(1894-1923)  
電場における動き  
タンパク質の滴定  
球状の形  
球状タンパク質

### 第6章 繊維状タンパク質

繊維組織  
X線回折  
タンパク質繊維  
アストベリーの推測  
第7章 分析の必要性  
初期の分類法  
電気泳動による解決策  
分配コロマトグラフィー

アミノ酸分析  
第8章 アミノ酸配列  
ウシインスリンのアミノ酸配列  
他の動物種について  
当時の懐疑論  
第9章 サブユニットとドメイン  
ヘモグロビンのサブユニット  
前駆体  
ポリペプチドドメイン  
結語

### 第2部 詳細な構造

第10章 タンパク質フォールディングの初期の試み  
問題の定式化  
ハナールの予言的ビジョン  
幻想的飛翔  
ドロシー・リンチとサイクロール理論  
タンパク質変性  
極性および非極性基  
イオン結合について  
全体像

第11章 水素結合と $\alpha$ ヘリックス  
水の構造  
水素結合とタンパク質フォールディング  
 $\alpha$ ヘリックスと $\beta$ シート

第12章 アーヴィング・ラングミュアと疎水性因子  
定義と初期の歴史  
猛烈な論争の数週間:J・D・バナルらによるサイ  
クロール理論への攻撃  
戦争の介入  
エントロピーとエンタルピー  
結語

第13章 三次元構造  
単結晶:原子レベルの解像度への道  
マックス・ペルレーと位相問題  
ヘモグロビンとミオグロビン  
「特殊なタンパク質を超えた」重要性  
結語

### 第3部 生理機能

第14章 古くは多面性のある科学  
哲学的イントロダクション  
醸造家と医師  
扱う範囲について  
結語

第15章 酵素はタンパク質か?  
論争を巻き起こしたゆっくりとした酵素科学の誕生  
特異性  
酵素はタンパク質?それとも?  
ジェームズ・B・サムナーとウレアーゼの結晶化

ジョン・H・ノースロップとペプシンの結晶化  
エピソード

第16章 抗体  
細胞性免疫と液性免疫  
免疫化学の誕生  
イムノグロブリンGの構造  
抗体の多様性  
細胞免疫学

第17章 色覚  
最初の問題提起は驚くほど正しかった  
色覚異常

ヘルマン・ヘルムホルツ  
杆体細胞と錐体細胞とロドプシン  
発色団と光化学的機構

### 第18章 筋収縮

序  
筋肉タンパク質:無視された1世紀  
ハンガリーにおける戦時中の画期的な成果  
収縮機構のための予想モデル  
スライディングフィラメントモデル(フィラメント滑り説)  
頭部、尾部とヒンジ  
1927年のノーベル賞  
結語

第19章 細胞膜  
膜タンパク質の重要性  
シトクロムb5の化学的原理  
SDSゲル電気泳動  
生理的機能  
優れたロボット:ナトリウム/カリウムポンプ  
神経信号伝達について

### 第4部 タンパク質はどのように作られているか?

第20章 遺伝学へのリンク  
はじめに  
1遺伝子1酵素  
鑄型タンパク質?  
タンパク質自体が遺伝情報の運び手?  
物理学者の役割  
DNAと二重らせん

第21章 二重らせんの後—トリプレットコード  
配列仮説  
遺伝暗号に関連する数秘術  
細胞内RNA  
暗号を実験で決定する

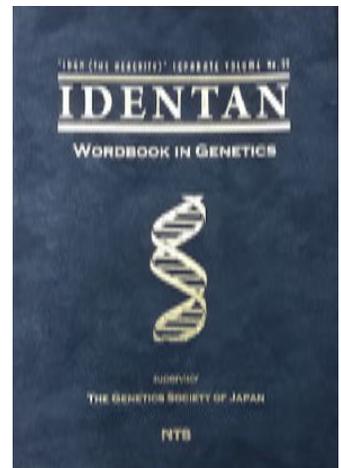
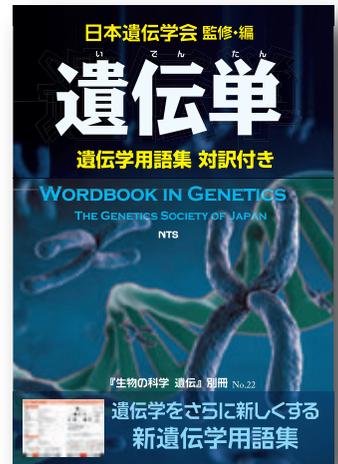
第22章 新しい錬金術  
進化:タンパク質と種  
遺伝子と疾患  
勇敢な新世界  
最後の言葉

日本遺伝学会 監修・編。新解釈に基づく遺伝学用語集  
「ヒト遺伝」を正しく理解するための学習参考書  
一般教養から専門課程、理科教員の方々も必携！

日本遺伝学会 監修・編  
い で ん た ん  
**遺伝単**  
遺伝学用語集 対訳付き  
生物の科学 遺伝 別冊No.22

発刊 2017年9月29日  
定価 本体価格2,800円＋税  
体裁 A5判372ページ、上製本カバー付き  
ISBN 978-4-86043-499-1 C3047

「優性/劣性のもつ誤った語感、長らく日本の遺伝学教育の妨げになってきたと考えられます。実際に学生にアンケートをとりますと、『優れた、劣った』という理解をもつ学生が意外に多く、遺伝を正しく理解できていないことが分かります。・・・この本が、遺伝学関連用語に対する日本遺伝学会からの意思表示となり、オールジャパンでの遺伝学関連用語の改訂、そしてオーダーメイド医療時代に向けての遺伝学教育への一助となることを願っています。」  
—まえがきより



カバーを外せば、シックな本皮調の装丁。注目の的に。

新しい遺伝学用語の提案

dominant  
優性 ⇨ **顕性**  
recessive  
劣性 ⇨ **潜性**  
allele  
対立遺伝子 ⇨ **アレル**  
mutation  
突然変異 ⇨ [突然] **変異**  
variation  
変異 ⇨ **多様性**  
その他…

【目次】

基本用語の解説

セクション1 -----キホンのキホン 生命多様性の単位—遺伝子  
セクション2 -----表現型から見た遺伝現象 遺伝間相互作用の結果  
セクション3 -----遺伝情報とその継承および変化 分子メカニズムから進化まで  
セクション4 -----細胞と染色体 遺伝メカニズムの巨大パッケージ  
セクション5 -----ゲノム科学  
セクション6 -----ヒトの遺伝—医療への関わり  
遺伝学用語対訳集 ---【英和編】【和英編】



株式会社

エヌ・ティー・エス

〒102-0091 東京都千代田区北の丸公園2-1 科学技術館2階  
TEL.03-5224-5295 FAX.03-5224-5407