

緑藻ボルボックスの行動のしくみ—5,000 細胞の集合体が多細胞生物として機能するには

(法政大学¹) ○植木 紀子¹

Coordination of 5,000 cells produces swimming and phototactic behavior in the multicellular green alga *Volvox* (¹Science Research Center, Hosei University) ○Noriko Ueki¹

The spherical green alga *Volvox*, which lives in freshwater, is a simple multicellular organism consisting of ~5,000 cells. Flagella of each cell beat to generate a large water current, allowing the spheroid to swim forward as an individual. A *Volvox* spheroid steers toward light for photosynthesis and moves to the optimal environment. These behaviors are achieved by each cell following simple rules, not a commander or cell-cell communication. The mechanism and its evolutionary process will be discussed.

Keywords : Multicellularity; *Volvox*; Green Algae; Flagella; Behavior

ボルボックスは池や田など淡水に棲む植物プランクトンであり、くるくると回りながら遊泳する様子はまるでミラーボールのように美しい。球形の個体の表面に約 5,000 の体細胞が規則正しく並び、ここから生える鞭毛がその推進力を生み出している (図 1 a)。全ての鞭毛が個体の後端方向に向けて鞭のように打つことで、全体が前進する。この鞭毛の打ち方は「繊毛打」と呼ばれる (図 1 b)。回転遊泳するのは、繊毛打が個体の真後ろでなく、前後軸に対してやや傾いた向きに打つためである。

光合成をするボルボックスにとって、環境の光に素早く反応することが生存に重要である。そのため、急に周囲の光強度が変わると個体は遊泳を一時的に停止し、ブレーキをかけるような動きをする (光驚動反応)。また、一方向から来る光に対しては、光源方向へと向きを変えて移動する (走光性)。たった約 5,000 の細胞が集合した形のボルボックスが、どのようにしてこのような合目的な行動を行うのだろうか。また、そのしくみは単細胞生物から多細胞生物へと進化する過程でどのように獲得され、変化してきたのだろうか。本発表では、我々の研究から見てきたボルボックス光反応行動の自律分散システムとその進化について述べる。

我々は、それらの行動の要素として、ボルボックス細胞が周囲の光強度変化に対して一時的に繊毛打の方向を変化させることを見出した (図 1 c)。その反応性は個体前方の細胞ほど高く、前端では光刺激に反応して繊毛打方向がほぼ 180° 逆転した。光驚動反応の行動は、この繊毛打の方向変化で説明できる。一方、走光性では光の方向を検出する必要があるが、これは個体の回転により各細胞が感知する光が周期的に変動することを利用して。つまり、回転

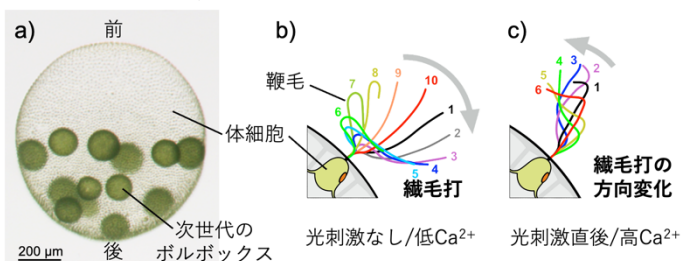


図 1 ボルボックスの体のつくりと体細胞から生える鞭毛の動き

遊泳によって光源側を向いた細胞のみ光強度の増加を感知し、一時的に繊毛打方向が変化してまたすぐ戻る。その結果、個体の光源側のみ推進力が減少し、光源方向へ向きを変える。実際、光の周期変動に反応して繊毛打の方向変化が繰り返し起きることを、実験的に確かめることができた¹⁾。

つまり、それぞれの細胞は「光強度の増加を感知したら繊毛打の方向を変える」という単純なルールに従っているだけであった。これに加えて、個体の前後にかけて光感受性の勾配があるだけで、ボルボックスは光驚動反応・走光性という2種類の光反応行動を見事に実現していることが判明した。

次に我々は、このしくみの進化過程を検証した。ボルボックスの光反応行動システムは細胞一つだけでは機能し得ない。祖先単細胞生物は異なるしくみを持ち、多細胞化進化の過程で変化したはずである。ボルボックスの属する生物群には、多細胞化進化の過程を反映する様々な細胞数の近縁種が現存している(図2)。ボルボックスが一つのルールで2種類の光反応行動を行うのに対し、近縁の単細胞種クラミドモナスは全く別の鞭毛運動で2種類の行動を行う。通常の繊毛打波形を「鞭毛打」波形に変換することで光驚動反応を行い、二本の鞭毛の打つ強さのバランスを変化させることで走光性の方向転換を行う。前者は 10^{-6} M以上、後者は 10^{-7} M程度の鞭毛内 Ca^{2+} で調節されることが報告されている。そこで我々は、ボルボックスにおける繊毛打の方向変化の由来を明らかにするため、界面活性剤で除膜処理した個体にATPを加えて運動を再活性化させる実験(通称ゾンビ・ボルボックス法)により、鞭毛運動に対する Ca^{2+} の影響を調べた。その結果、 10^{-6} M以上の Ca^{2+} で繊毛打方向変化が見られたことから、単細胞祖先生物の波形変換反応に由来すると考えられた²⁾。

さらに、中間的な細胞数を持つ種を含めた鞭毛の光反応様式は「反応なし」「繊毛打の停止」を加えた4パターンに分類できた(図2)。単細胞祖先生物が最初の多細胞化を経たとき光に対する鞭毛の反応が一旦なくなり、その後球形に進化すると繊毛打の停止を素要因とする光反応行動を行うようになったと考えられる。「繊毛打の方向変化」は最大サイズが1 mmを超える種に限られることもわかった。多細胞化進化の過程で、より大きな個体サイズの運動制御に適した様式が獲得されたと思われる。

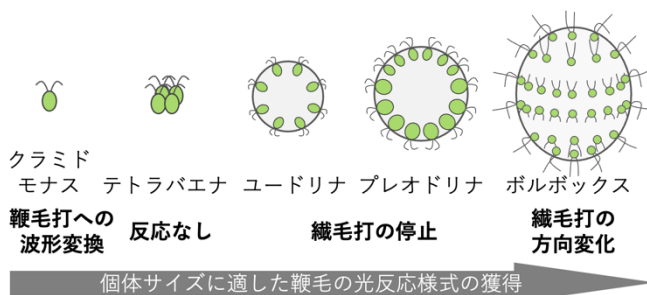


図2 大型化進化に合わせて獲得された鞭毛の光反応様式

- 1) How 5000 independent rowers coordinate their strokes in order to row into the sunlight: Phototaxis in the multicellular green alga *Volvox*. N. Ueki, S. Matsunaga, I. Inouye, A. Hallmann. *BMC biology*. **2010**, 8, 103.
- 2) Detergent-extracted *Volvox* model exhibits an anterior-posterior gradient in flagellar Ca^{2+} sensitivity. N. Ueki, K. Wakabayashi. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **2018**, 115(5), E1061-E1068.