

博士論文審査報告書

論 文 題 目

Ontogenetic development and termination of
photosymbiosis in planktic foraminifers:
Photophysiology and stable isotopic signatures

浮遊性有孔虫の光共生の発展と終焉：
光合成生理と同位体シグナル

申 請 者

Haruka	TAKAGI
高木	悠花

地球・環境資源理工学専攻 進化古生物学研究

2016年2月

ジュラ紀後期に誕生した動物プランクトンである浮遊性有孔虫（原生生物・リザリア界）は、白亜紀末、および古第三紀始新世末に大規模な多様性減少を経験しながらも、現世に至るまで海洋表層にて適応放散を繰り返した生物である。浮遊性有孔虫が誕生する以前は、海洋の遠洋域において炭酸カルシウムの殻を形成する生物は存在せず、生物源炭酸塩は淡水域や沿岸の浅海域のみで形成されていた。一方、浮遊性有孔虫が登場したことにより、遠洋域でも炭酸カルシウムが形成されるようになった。その遺骸を含む深海底堆積物は海洋底拡大に伴いプレート収束境界に運搬され、リサイクルされることとなり、浮遊性有孔虫の誕生によって46億年の地球史上で初めて遠洋域での無機炭素固定を通じた炭素循環経路が確立されることとなった。

これまで、遠洋域における浮遊性有孔虫の多様性は、主に地球表層環境の変化、例えば寒冷化や温暖化など、に呼応して変動したと考えられてきた。ところが、近年では、有孔虫内の種間競争や有孔虫の生態の進化が、その多様性変動に重要な役割を担ってきたことが指摘されるようになってきた。特に、光合成藻類との共生関係（光共生）の確立が、貧栄養な遠洋域への分布の拡大にとっては重要であり、その進化や多様化のメカニズムを解き明かす鍵の一つとして注目されてきた。化石種における光共生の解析は、化石殻体の炭素・酸素同位体比分析から試みられてきたが、これまでの研究では、光共生の活性と殻の化学組成との関係は定性的な理解にとどまっており、光共生の有無の判別が主たる目的となってきた。したがって、光共生の活性と殻の化学組成の変化との間のダイナミクスは議論されてこなかった。

そこで申請者は、新たな分析手法（高速フラッシュ励起蛍光法）と、浮遊性有孔虫の継続飼育実験を組み合わせることで、世界で初めて浮遊性有孔虫の個体発生に伴う光共生系の活性の経時測定を試みた。これにより、浮遊性有孔虫細胞内の共生藻の光合成活性の経時変化による有孔虫周囲の微小領域環境改変の動態を明らかにし、殻に記録される化学組成の変化のダイナミクスを解き明かすことに成功した。この成果により、浮遊性有孔虫の進化のダイナミクスを光共生の進化という観点から解き明かすための鍵を得ることに成功し、この研究で得られた知見を化石種に適用することで、地球表層システムの進化の解明に大きく資することが期待される。

第1章は序論であり、これまで個別に解析されてきた藻類の培養実験による光合成活性の知見、浮遊性有孔虫の光共生の知見、および浮遊性有孔虫の殻体に記録される炭素・酸素同位体組成の知見を取りまとめることで、各々の潜在的な関係性を総括した。

第2章では、本研究の中核をなす実験手法である、高速フラッシュ励起蛍光法を、浮遊性有孔虫の光共生系に適用するための手法開発について詳細に記述されている。従来の光合成測定法は、作業の煩雑さや破壊分析であることなどから、飼育個体に対して継続的に適用することが困難であった。本研究では、新たに高速フラッシュ励起蛍光法を用いることで、浮遊性有孔虫に

損傷を与えることなく、繰り返し光合成活性を測定する手法を確立した。

第 3 章では、実際に高速フラッシュ励起蛍光法によって得られた、有孔虫の成長に伴う光共生系の光合成活性の経時変化を報告している。特に、共生させている藻類が異なる 2 種の浮遊性有孔虫 (*Globigerinoides sacculifer*, *Globigerinella siphonifera* Type II) を対象とすることで、種間の生息水深の違いに応じた光共生能の違いを明らかにすることに成功した。さらに、有孔虫の成長末期の性成熟時に、共生藻を消化していることを示唆する結果を得ることに成功した。

第 4 章では、光合成活性に対する海水中の栄養塩濃度の影響を評価した。光共生は、有孔虫が貧栄養海域に進出する際の適応戦略であると解釈されてきたが、光共生活性の栄養塩濃度に対する応答は未だに解析されていなかった。そこで、海水中の栄養塩濃度と採餌率についての対象実験区を設定し、各々の実験区で有孔虫を継続飼育することで光共生活性の変化を解析した。その結果、海水中の栄養塩濃度は光共生系の活性には無関係である一方、採餌をしなければ有孔虫の成長が維持できないことが明らかになった。これはこれまでの常識を覆す成果であり、共生藻は海水の栄養塩を積極的に用いていない、すなわち宿主由来の栄養が重要であることが示された。

第 5 章では、高速フラッシュ励起蛍光法によって得られた、光合成に伴う電子伝達量と、実際に固定されている炭素量との比較を行っている。光共生活性を記録する有孔虫殻体の炭素同位体比の変化にとっては、有孔虫周囲の微小領域における溶存無機炭素の組成の改変が重要であるが、高速フラッシュ励起蛍光法では、この改変を直接観測することはできない。そこで、放射性炭素法を用いることで、溶存無機炭素の変化に直接影響する炭素固定量の測定を行い、電子伝達量と炭素固定量との対比を行った。その結果、炭素固定量の見積もりが可能になったことに加え、光合成には海水中の溶存無機炭素のみでなく、有孔虫の代謝由来の炭素が少なくとも 30% は使用されていることが示唆された。

第 6 章では、第 3 章および第 4 章の飼育実験で得られた有孔虫個体について、極微量炭酸塩安定同位体比分析システムを用いて 1 殻室ごとの炭素・酸素同位体測定を行った。さらに、第 5 章で得られた炭素固定量の計測結果を統合することで、殻体に記録された同位体比に影響を与える要因について解析した。解析にあたっては、有孔虫の呼吸量、共生藻の光合成量、光合成の影響の及ぶ微小領域体積等をパラメーター化し、反応拡散モデルを用いることで、高速フラッシュ励起蛍光法で求められた光合成量や、有孔虫の細胞サイズなどの実測値に基づいて殻体の同位体比を予測した。その結果、殻体に記録される炭素同位体比には、有孔虫の呼吸由来の炭素の寄与が相当程度認められることが明らかになった。さらに、有孔虫の成長最後期における共生藻の消化現象に伴い、光合成の停止と殻体に記録される炭素同位体比の急減との関係を明らかにすることに成功した。

第7章では、第6章までに得られた知見を化石種に適用することで、古第三紀始新世の光共生種の浮遊性有孔虫に認められた炭素同位体比の変動パターンについて、新たな解釈を試みた。これまでは、個体発生に伴う炭素同位体比の増加現象が光共生の証拠とされ、炭素同位体比に増加が認められなくなった場合、共生関係の崩壊が生じたと解釈されてきた。特に、突発的な温暖化イベント時にこの共生関係の崩壊が生じたことが議論されてきた。ところが、本研究による詳細な飼育実験、光合成活性の経時解析、数値実験を用いた殻体の炭素同位体比の予測などから、たとえ光共生系の活性が維持されていても、温暖化時には代謝（呼吸量）が増加することで炭素同位体比に増加現象が認められなくなることが示され、温暖化時代における有孔虫の進化に新たな知見を提示することに成功した。

本研究では、綿密な飼育実験と新たな分析手法の導入により、これまで明らかにされることのなかった、浮遊性有孔虫の光共生系の活性の経時変化と、殻体に記録される光共生シグナルとの間のメカニズムを、生物学的側面と地球化学的側面の両者から具体的に明らかにすることに成功した。これは、浮遊性有孔虫における光共生関係の進化のみならず、光共生を行う生物における共生系の存在形態の多様性の新たな一面を提示した画期的な成果である。

よって、本論文は博士（理学）の学位論文に値するものと認められる。

2016年2月

審査員

主査 早稲田大学理工学術院准教授 博士（理学）（東京大学） 守屋和佳

署名

副査 早稲田大学理工学術院准教授 博士（理学）（早稲田大学） 太田 亨

署名

副査 早稲田大学理工学術院教授 理学博士（東京大学） 園池公毅

署名

副査 海洋研究開発機構プロジェクト長 理学博士（東北大学） 北里 洋

署名

副査 茨城工業高等専門学校准教授 博士（理学）（北海道大学） 石村豊穂

署名

副査 海洋研究開発機構主任技術研究員 博士（理学）（東京大学） 木元克典

署名