

## 円石形成

白岩善博

円石とは？

円石(ココリス coccolith)とは、ハプト植物門ハプト藻綱プリムネシオ亜綱に分類される単細胞性の真核生物が形成する炭酸カルシウム結晶から成る構造体の名称である。細胞表面に鱗片(殻状)として配置され、円板状、ラッパ状、角状、王冠状など種々の形状をしている。それら円石を形成する生物は円石藻(coccolithophorids)と呼ばれ、円石の形態から現生種で約70属、約200種、中生代に存在した化石種として約190種の記載がある。ドーバー海峡の白い崖がこの円石藻の堆積により形成されたことは有名である。CaCO<sub>3</sub>結晶は方解石型で、アラレ石型は知られていない。単純な構造をしたモザイク状の結晶よりなるホロココリスと車輪状の配列をもつ複雑な結晶構造を有するヘテロココリスの2型がある。前者は一種類の結晶体からなっており、その形成は細胞外で行われる。一方、後者は細胞内石灰化反応により形成され、方向の異なる二種類の結晶体より成る。その形態には多くの亜型があるが、最も一般的なのはプラコリス(placoliths)と呼ばれるもので、円形の楕状構造体が二枚重ねになった形状をしている。外洋で大規模なブルームを形成する円石藻の代表種 *Emiliania huxleyi* (Lohman) Hay & Mohler の円石もこれに含まれ、細胞直径が3-5μmであるのに対し、一枚の円石の直径は2-3μmで、1細胞当たり16個程度が存在する (Green and Leadbeater 1994, Heimdal 1993, Winter and Siesser 1994)。

円石形成機構

ヘテロココリスは、核形成(nucleation)と結晶成長(crystal growth)の2つの過程に明瞭に区別される。核形成は、有機基質前駆体の縁に方解石結晶からなるプロトココリスリングを形成することである。そして、間隙と結晶成長の方向が制御されつつ結晶成長が起こり、完全な形

態へと変化する(図1)。これらの円石形成過程はココリス小胞(ココリス形成コンパートメント)と呼ばれるゴルジ体由来の小胞中で進行し、有機基盤(organic basal plate)上で完成型の円石を形成した後、細胞表面へと運搬され、既存の円石の間にはめ込まれることが明らかとなっている。*E. huxleyi*においては、3時間程度で一枚

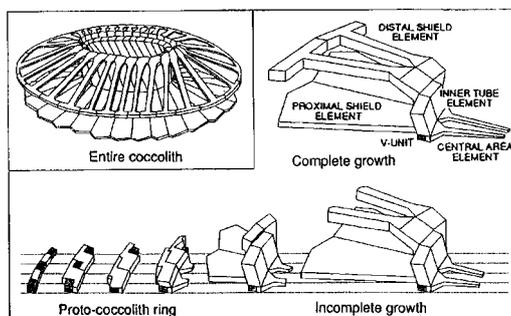


図1 *E. huxleyi*における円石の形成過程 (Young et al. 1992)。

の円石生産速度が報告されている。

基本的な円石形成機構として、radial (R) および vertical (V) に結晶方向が交互に変化する単結晶がリング状に集合するV/Rモデルが提唱されている (Young et al. 1992)。進化的にはVユニットを小さくしRユニットを発達させる方向に進んできたと考えられる。*E. huxleyi*に見られるように、完成型ではR型結晶の優先的な発達が見られ、V型結晶は痕跡的にしか存在しない場合でも、円石形成初期のプロトココリスリング中にはV型結晶が明瞭に存在する例もある(図1)。これら2つの結晶型は酸性多糖などの鋳型分子により決定され、その鋳型分子の合成が遺伝子の支配を受けることによって種特異的な円石の形態がもたらされると考えられる。現在、円石の形成過程に関するタンパク質や遺伝子の情報は皆無であり、その解明はナノテクノロジー

ジー技術の開発にも有用な知見を提供するものと期待される。

銹型分子に関して、*E. huxleyi*においては酸性度の低い、分子量 80 kDa の酸性多糖が見いだされた。また、*Pleurocystis carterae*では、それは分子量 50 ~ 60 kDa の 2 種の酸性多糖であり、一つは、ガラクトuron酸を主成分とする多糖 (PS-1) で、他は、グルクロン酸-酒石酸-グリオキシル酸を含む酸性度の高い多糖 (PS-2) であるとされてきた (岡崎ら 1996)。しかし、最近、その PS-2 とは異なるイズロン酸-酒石酸-グリオキシル酸を繰り返し単位とする新規のポリマー成分 (CMAP) (図 2) が見いだされ、これが銹型として機能する可能性が示された (Ozaki et al. in press)。これらの酸性多糖は、in vitro においては炭酸カルシウム結晶の形成を強く阻害する作用を有することから、in vivo ではココリス小胞に局在しそれが結晶の形態を決定する銹型となり、ココリスの形態デザインの決定因子としての役割を果たすと考えられている。

#### 円石形成の生理的側面

海水 (pH 8.2, 35‰ NaCl, 20 °C) 中には 2 mM の溶解無機炭素 (DIC) が含まれるが、 $\text{CO}_2$ 、 $\text{HCO}_3^-$  および  $\text{CO}_3^{2-}$  の存在比は 1:158:19 である。しかし、円石藻の光合成の基質として利用される分子種は最も存在比の小さい  $\text{CO}_2$  である。光合成時に海水中の  $\text{CO}_2$  が円石藻細胞によって吸収されると、細胞周辺の  $\text{CO}_2$  濃度の低下が生じる。その低下分が平衡反応により海水中の  $\text{HCO}_3^-$  から供給され

ると、 $\text{OH}^-$  の放出 ( $\text{H}^+$  の消費) が起こり、海水のアルカリ化が起こる。一方、石灰化反応の基質として利用される分子種は  $\text{HCO}_3^-$  であり、ココリス小胞中では  $2\text{HCO}_3^- + \text{Ca}^{2+} = \text{CaCO}_3 + \text{CO}_2$  の反応により石灰化が進行し、 $\text{CO}_2$  が放出される。それが細胞外に放出されると海水の酸性化を促す要因となり得る。ただし、円石藻による石灰化反応は光合成依存的で、通常、光合成速度は石灰化反応速度より大きく  $\text{CO}_2$  が再固定されるため、細胞からの  $\text{CO}_2$  が放出は生じない (Sekino and Shiraiwa 1994)。以上述べた  $\text{CO}_2$  と  $\text{HCO}_3^-$  の取り込みが独立的に起こることは、*E. huxleyi* の非石灰化突然変異株が  $\text{HCO}_3^-$  を取り込むことができず、遊離の  $\text{CO}_2$  が存在しない環境下では生存できないことから支持されている。

細胞内小胞での炭酸カルシウム結晶の形成には細胞外からココリス小胞への  $\text{HCO}_3^-$  および  $\text{Ca}^{2+}$  の輸送、結晶核および結晶成長制御物質の関与が不可欠であり、これらの全てがココリス小胞に準備される必要がある。 $\text{Ca}^{2+}$  の取り込みも光依存性であるが、 $\text{HCO}_3^-$  取り込みとは独立的に行われる。 $\text{Ca}^{2+}$  の取り込みは、細胞膜に関しては促進拡散であり、ココリス小胞膜に関しては能動的であると推定されているが、その詳細については不明で、さらなる研究が必要である。

細胞にとっての円石の役割は何かについての明解な答えはまだない。少なくとも in vitro 実験では細胞表面におけるココリスの存在そのものは細胞の光合成および増殖速度には影響がなく、 $\text{CO}_2$  貯蔵体としての役割が示唆されている (Sekino et al. 1996)。今後、海洋における生理生態学的な意味を含めてその解明が待たれる。

#### 展望

円石藻の円石形成を含め、生物が行う生体鉱物形成作用を“バイオミネラリゼーション”と呼ぶ (渡部 1997)。これは生物活動が直接的に地球環境に働きかける実に壮大な影響力をもつ生物反応である。しかしながら、それら構造体はナノスケールレベルのファインな構造を有し、それらを形成する個々の反応は、有機分子による無機物生成の精密な制御機構に基づく生体

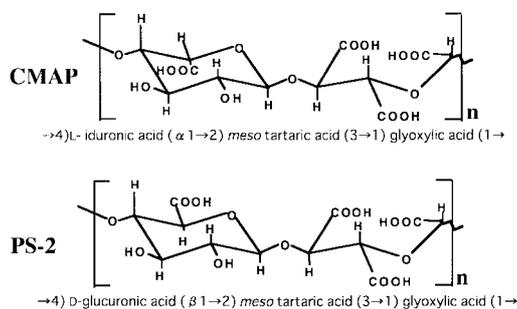


図 2 *P. carterae* の円石形成に関わる酸性多糖の化学構造 (Ozaki et al. in press)

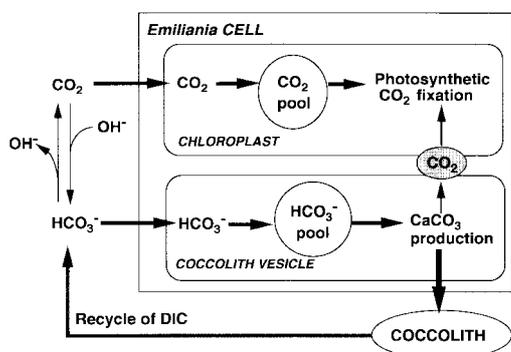


図3 *E. huxleyi*の光合成と石灰化反応における無機炭素フローと細胞外の pH への影響 (白岩 2001)

機分子によるアーキテクチャーである。その生成物は実に見事な構造を有し、それを有する生物を形態的に特徴づけるものである。それら構造体の研究は、既に広くなされてきたが、それら構造体の結晶形成機構及びその制御機構等の研究は不十分である。“円石構造の多様な形態はいかに造られるのか？”の解明は、全てこれからの研究に委ねられている。

#### 文献

Green, J.C. and Leadbeater, B.S.C. (ed.). 1994. The Haptophyte Algae. Oxford University Press, New York.

Heimdal, B.R. 1993. Modern Coccolithophorids. p. 147-247. In: CR Thomas (ed.) Marine Phytoplankton. Academic Press, San Diego.

岡崎恵視, 佐藤達也, 武藤尚子, 和田徳雄 1996. 円石藻の炭酸カルシウムの鱗“コッコリス”の微細構造, 結晶学的特性および酸性多糖. p.117-125. 和田浩爾 小林巖雄 (編著) 海洋生物の石灰化と硬組織. 東海大学出版会, 東京.

Ozaki, N., Okazaki, M., Sakuda, S. and Nagasawa, H. A novel acidic polysaccharide from coccoliths of the coccolithophorid alga, *Pleurochrysis carterae*. Proceedings of the 8th International Symposium on Biomineralization, Tokai University Press, Tokyo, in press.

Sekino, K. and Shiraiwa, Y. 1994. Accumulation and utilization of dissolved inorganic carbon by a marine unicellular coccolithophorid, *Emiliania huxleyi*. Plant Cell Physiol. 35 : 353-361.

Sekino, K., Kobayashi, H. and Shiraiwa, Y 1996. Role of coccoliths in the utilization of inorganic carbon by a marine unicellular coccolithophorid, *Emiliania huxleyi*: a survey using intact cells and protoplasts. Plant Cell Physiol. 37: 123-127.

白岩善博 2001. 光合成生物による石灰化と地球 CO<sub>2</sub> 環境. 日本結晶学会誌 28: 53-60.

渡部哲光 1997. バイオミネラリゼーション, 東海大学出版会, 東京.

Winter, A. and Siesser, W.G. (ed.). 1994. Coccolithophorers. Cambridge University Press, Cambridge.

Young, J.R., Didymus, J.M., Bown, P.R., Prins, B. and Mann, S. 1992. Crystal assembly and phylogenetic evolution in heterococcoliths. Nature 356: 516-518.

(筑波大学生物科学系)