

Kleptoplastien säilyvyyden mekanismit ja kleptoplastien fotosynteettiselle merietanalle tuottama hyöty

Biokemian
kandidaatintutkielma

Laatija(t):
Tytti Sandholm

29.4.2026
Turku

Turun yliopiston laatu järjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu
Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.

Kandidaatintutkielma

Tutkinto-ohjelma, oppiaine: Biokemia

Tekijä(t): Tytti Sandholm

Otsikko: Kleptoplastien säilyvyyden mekanismit ja kleptoplastien fotosynteesiselle merietanalle tuottama hyöty

Ohjaaja(t): Dosentti Esa Tyystjärvi

Sivumäärä: 24 sivua

Päivämäärä: 7.5.2026

Jotkin lajit *Sacoglossa*-lahkon nilviäisistä kykenevät varastamaan ja säilömään saalislevänsä viherhiukkasia omiin kudoksiinsa. Näitä nilviäisiä kutsutaan fotosynteesiksi merietanoiksi ja ilmiötä kleptoplastiksi. Tutkimus keskittyy erityisesti niihin merietanoihin, jotka kykenevät säilömään varastamia viherhiukkasia, eli kleptoplasteja pitkiä aikoja, jopa kuukausia. Merietanat ja laakamadot ovat eläinkunnan ainoita kleptoplastisia eliöitä.

Kleptoplastien fotosynteesituotteiden on havaittu kulkeutuvan merietanan kudoksiin, myös niihin elimiin, joissa kleptoplasteja ei ole. Useissa tutkimuksissa on havaintoja, joiden mukaan merietanat, joilla on kleptoplasteja selviävät paremmin nälkiintymisestä. On myös havaintoja fotosynteesituotteiden mahdollisesta vaikutuksesta limantuotantoon sekä munien määrään. Kleptoplastien aikaansaama vihreä, saalislevän kaltainen väri voi auttaa merietanaa naamioitumaan ympäristöönsä.

Varastettujen viherhiukkasten eli kleptoplastien on havaittu säilyvän fotosynteesistä aktiivisina pitkiä aikoja vieraassa ympäristössä, merietanan kudoksissa. Mahdollisia säilyvyyteen vaikuttavia tekijöitä on havaittu monia, mutta selkeää kuvaa asiasta ei ole. Kleptoplastin omat ominaisuudet sekä mahdollisesti merietanan kleptoplastiin aiheuttamat muutokset vaikuttavat kleptoplastien säilyvyyteen.

Avainsanat: kleptoplastia, fotosynteesinen merietana, kleptoplasti, saalislevä

Sisällys

1	JOHDANTO	4
2	SAALISLEVÄN VIHHERHIUKKASTEN VARASTAMISEN HYÖDYT	5
2.1	FOTOSYNTESITUOTTEIDEN MERKITYS RAVINTONA	5
2.2	FOTOSYNTESITUOTTEIDEN MERKITYS LISÄÄNTYMISKYVYSSÄ	6
2.3	SUOJAAVA VÄRI	8
2.4	FOTOSYNTESITUOTTEIDEN MERKITYS LIMAN TUOTANNOSSA	9
3	VARASTETTUJEN VIHHERHIUKKASTEN TOIMINNALLISUUDEN YLLÄPITO	11
3.1	KLEPTOPLASTIN KALVOT JA KLEPTOSOMIRAKENNE	11
3.2	VALONSUOJAUSMEKANISMIT	12
3.3	UV-SÄTEILYLTÄ SUOJAAMINEN	14
3.4	REAKTIIVISILTA HAPPIRADIYHDISTEILTÄ SUOJAAMINEN	14
3.5	SAALISLEVÄN OMINAISUUDET	16
4	YHTEENVETO	18

1 Johdanto

Joillain *Sacoglossa*-lahkon nilviäisillä on harvinainen kyky puhkaista saalislevää hampaillaan (*engl. radula*) ja imaista saalislevän viherhiukkaset itselleen säilyttäen niiden rakenteen (Rumpho ja muut 2000). Viherhiukkasten keräämistä ja säilömistä fotosynteettiseltä organismilta heterotrooppisilla organismeilla kutsutaan kleptoplastiksi (*engl. kleptoplasty*) (Rumpho ja muut 2006). Kleptoplastiaa on tavattu yksisoluisissa huokoseläimissä sekä ripsieläimissä. Eläinkunnasta kleptoplastiaa on havaittu vain *Sacoglossa*-lahkon nilviäisissä sekä merilaakamadoissa (Van Steenkiste ja muut 2019).

Merietanoita esiintyy rannikoilla matalassa vedessä niin kylmissä kuin trooppisissakin olosuhteissa (Jensen 2007). Käsitteellä fotosynteettinen merietana tarkoitetaan niitä merietanalajeja, jotka hankkivat ja säilövät kleptoplasteja ruuansulatusjärjestelmänsä soluihin (Hirose 2005). Vaikka itse merietana ei ole fotosynteettinen, ovat sen hankkimat viherhiukkaset fotosynteettisesti aktiivisia. Kleptoplastiset merietanat jaetaan yleensä varastettujen kleptoplastien toiminnallisuuden keston mukaan. Näistä ryhmistä eniten kiinnostusta herättävät ne merietanat, joiden kudoksissa kleptoplastit säilyvät toiminnallisina jopa kuukausia (Händler ja muut 2009).

Merietanan ja saalislevän välillä ei todistettusti ole havaittu geenien siirtymistä saalislevästä merietanan genomiin (Maeda ja muut 2021). Viherhiukkasten toimintaa ylläpidetään siis ilman leväsolun tuman geenejä. Tämän uniikin ilmiön mekanismeista moni on vielä selvittämättä. Niistä hyödyistä, joita merietana saa kleptoplastiasta ei ole saatu tarkkaa kokonaiskuvaa. Kleptoplastien pigmentit määrittävät myös merietanan värityksen, joka on saalislevän kaltainen. Tämä voi auttaa merietanaa naamioitumaan ympäristöönsä. Useat havainnot viittaavat siihen, että merietanat hyötyvät kleptoplastin fotosynteesituotteista.

Tässä tutkielmassa käsitellään havaintoja kleptoplastien tarjoamista mahdollisista hyödyistä merietanalle sekä havaintoja erilaisista mekanismeista ja ominaisuuksista, jotka saattavat olla osallisena kleptoplastien toiminnallisuuden säilyttämisessä. Tämän tutkielman tarkoituksena on käsitellä keskeisiä tuloksia fotosynteettisten merietanoiden tutkimuksesta ja yhdistää ne kahteen aiheen tutkimuksessa paljon esillä olevaan teemaan, merietanan saamiin hyötyihin ja kleptoplastien säilyvyyteen.

2 Saalislevän viherhiukkasten varastamisen hyödyt

Sytä kleptoplastiaan tutkitaan yleensä hyötyjen näkökulmasta. Ymmärrys kleptoplastian tarjoamista hyödyistä merietanoille voisi selittää, miksi merietanat ovat kleptoplastisia. Keskeisinä tutkimuskohteina pidetään kleptoplastien fotosynteesituotteiden merkitystä ravintona. Koska merietana ei heti hajota kleptoplasteja, vaan säilöö ne soluissaan, saattavat niiden tarjoamat fotosynteesituotteet olla ravinnollisesti merkittäviä (Allard ja muut 2025). Fotosynteesituotteilla on havaittu olevan positiivinen vaikutus myös merietanan liman tuotannossa (Lopes ja muut 2025) sekä lisääntymisessä (Cartaxana ja muut 2021). Kleptoplastien aikaansaamasta vihreästä, saalislevän kaltaisesta väriytyksestä voi olla apua naamioitumisessa.

2.1 Fotosynteesituotteiden merkitys ravintona

Ensimmäinen ja merkittävin hypoteesi, joka selittää viherhiukkasten toiminnalliseen säilömiseen merietanan kudoksissa on niiden tarjoamien fotosynteesituotteiden ravinnollinen merkitys. *Elysia viridis*-lajin merietanoiden havaittiin hyötyvän hankittujen kleptoplastien fotosynteesistä ravinnonlähteen puutteessa (Cartaxana ja muut 2017). *Elysia chlorotica*-lajin merietanoiden kuolleisuuden havaittiin olevan matalampaa valoisissa olosuhteissa ilman ravinnonlähdetä kuin pimeissä olosuhteissa ilman ravinnonlähdetä (Pelletreau ja muut 2014). Tämä vahvistaa hypoteesiä siitä, että fotosynteesituotteet voivat toimia merietanan ravinnonlähteenä. Kleptoplasteja ei hajoteta suoraan ravinnoksi näлкиintymisen edetessä.

Baumgartnerin ja muiden (2015) tutkimuksessa verrattiin kahden erilaisen levän, *Codium fragile* ja *Cladophora rupestris*, ravinnollista merkitystä *E. viridis*-lajin merietanoille. Yksilöt, joiden ravinnonlähteenä oli *C. fragile*-levä kasvoivat nopeammin erittäin valoisissa olosuhteissa verrattuna matalan valon olosuhteisiin. Yksilöt, joiden ravinnonlähteenä oli *C. rupestris*-levä eivät osoittaneet vaihtelua kasvussa erilaisissa valo-olosuhteissa. *C. fragile*-levän viherhiukkaset pystyvät säilyttämään toiminnallisuutensa pitkään merietanan kudoksissa (Hinde ja Smith 1972). *C. rupestris*-levän viherhiukkaset taas eivät pysy toiminnallisina pitkiä aikoja merietanan kudoksessa ja ovat osoittaneet matalampaa fotosynteesistä aktiivisuutta (Baumgartner ja muut 2015). Varastettujen viherhiukkasten fotosynteesin tehokkuudella on siis vaikutus merietanoiden kasvuun.

Välittömästi saatavilla olevien fotosynteesituotteiden sijaan kleptoplastien sisällä olevat tärkeysvarastot saattavat tarjota merkittävän ravinnollisen hyödyn merietanalle muun ravinnon ollessa vähissä (Laetz ja muut 2017). Ilman ravintoa pidetyissä *Elysia timida*-lajin merietanoissa havaittiin ensin kasvava määrä tärkeysjyväsiä, jotka ajan kuluessa hajotettiin sokereiksi. Jatkuvasti ruokitun kontrolliryhmän yksilöissä ei havaittu tärkeysjyväsiä. *E. timida*-lajin saalislevän

*Acetabularia acetabulum*in primäärimetaboliitti on tärkkelys, jota merietanan kudoksissa olleet kleptoplastit tuottivat tarjoten merietanalle energiavaraston vähäravinteisiin olosuhteisiin.

Vertaamalla *E. crispata* -lajin merietanoiden ja *Aplysia californica* -lajin merietanoiden nälkiintymistä havaittiin toiminnallisten kleptoplastien pidentävän nälkiintyvän merietanan elinikää (Allard ja muut 2025). *A. californica* -lajin merietanat eivät kykene säilyttämään toiminnallisia viherhiukkasia. *A. californica* -lajin yksilöt selvisivät 3–4 viikkoa ilman ravintoa, kun taas *E. crispata* -lajin yksilöt pysyivät elossa lähes neljä kuukautta ravinnotta. Molemmilla merietanoilla havaittiin mTOR (*engl. mechanistic Target of Rapamycin*, mTOR) inaktivoituminen, kun nälkiintymistä oli jatkunut viikon ajan. mTOR on keskeisessä tehtävässä solun aineenvaihdunnan säätelyssä. Merietanoiden transkriptio myös hidastui nälkiintymisen seurauksena. Tutkijoiden mukaan nämä havainnot viittaavat siihen, että molemmilla etanalajeilla oli samankaltaisia merkkejä nälkiintymisen alkamisesta. Nälkiintymisvasteen geenien kuten transkription negatiivisen säätelyn geenin (*Ylpml*), glukoosinälkiintymisen aikana aktiivisen kaperonin (*Hspa5*) ja autofagosomin järjestäytymisen tekijän geenin (*Vmp1*) transkriptiomäärät olivat koholla (*engl. upregulation*). *E. crispata* -lajin viherhiukkasten fotosynteesin geenien havaittiin olevan ensimmäiset neljä viikkoa nälkiintymisestä aktiivisesti ilmentyviä, mikä todennäköisesti vaikutti positiivisesti elinikään.

Samassa Allard ja muiden (2025) tutkimuksessa havaittiin nälkiintyneiden *E. crispata* -lajin yksilöiden kleptoplastien läheisyydessä paljon Rab7-merkkiainetta. Rab7 säätelee monia myöhäisen endosytoosin (*engl. late endocytic pathway*) tapahtumia, kuten endosomin kuljetusta lysosomiin (Guerra ja Bucci 2016). Nälkiintyneillä yksilöillä havaittiin Rab7-merkkiaineen lisäksi paljon lysosomeja (Allard ja muut 2025). Ruokituilla *E. crispata* -lajin yksilöillä ei havaittu korkeita määriä lysosomeja eikä Rab7-merkkiainetta. Nälkiintyneiden yksilöiden vihreä väri alkoi muuttua oranssiksi neljän viikon jälkeen ja klorofyllin autofluoresenssia ei ollut enää havaittavissa. Kleptoplastit alkoivat siis hajoamaan tai niitä alettiin hajottamaan merietanan toimesta. Aluksi aktiivisesti ilmentyneet viherhiukkasen geenit alkoivat hiljentyä nälkiintymisen jatkuessa yli kuuden viikon ajan. Rab7-merkkiaineen ja lysosomien määrän lisääntyminen samaan aikaan viherhiukkasten toiminnallisuuden heikentyessä merkitsee sitä että, *E. crispata* -lajin merietanat saattavat käyttää hajotettuja kleptosomeja ravinnonlähteenään niiden fotosynteesin lakatessa.

2.2 Fotosynteesituotteiden merkitys lisääntymiskyvyssä

Isotooppitutkimusten kuten leimatun ammoniumkloridin tai natriumvetykarbonaatin avulla voidaan havaita ja seurata kleptoplastin sitomia epäorgaanisia yhdisteitä. Isotooppitutkimusten hyöty on, ettei merietana voi itse käyttää esimerkiksi hiilidioksidin tai muiden epäorgaanisten yhdisteiden hiiltä

orgaanisten yhdisteiden valmistukseen. Merietanan varastama viherhiukkanen kuitenkin voi hyödyntää epäorgaanisia yhdisteitä sitoen sen orgaanisiin yhdisteisiin. Samoin kuin epäorgaanisten hiiliyhdisteiden kohdalla, eläinsolut eivät voi sitoa epäorgaanista typpeä, toisinkuin viherhiukkaset. Isotooppitutkimusten yhdistäminen tehokkaaseen kuvantamisteknologiaan antaa tutkijoille mahdollisuuden paikantaa leimattuja yhdisteitä tarkasti merietanan kudoksista.

Toinen hypoteesi, joka selittää viherhiukkasten varastamista ja pitkäaikaista säilymistä toiminnallisina merietanan kudoksissa on niiden fotosynteesituotteiden merkitys lisääntymiskyvyssä (Cartaxana ja muut 2021). Merietanat ovat hermafrodiitteja eli niillä on niin naaraan kuin uroksen sukupuolielimet, jotka ovat samaan aikaan toiminnalliset. *E. timida* -lajin merietanoiden hedelmällisyyden tutkimuksissa havaittiin toiminnallisten kleptoplastien tukevan hedelmällisyyttä.

Isotooppitutkimuksessa ^{13}C -leimatun natriumvetykarbonaatin ja ^{15}N -leimatun ammoniumkloridin havaittiin kulkeutuvan valossa merietanan elimistössä ruoansulatustiehyihin (*engl. digestive tubules*) sekä elimiin, joissa ei ole kleptoplasteja eli lisääntymiselimiin kuten albumiinirauhaseen (*engl. albumin gland*), sekä sukupuolirauhasen follikkeleihin (*engl. gonadal follicles*). Lisääntymiselimissä ei ole kleptoplasteja eli on todennäköistä, että fotosynteesituotteet ovat kulkeutuneet näihin elimiin.

Pimeässä olleilla merietanoilla ei ollut elimistössään ^{13}C -leimattuja yhdisteitä ja pienempi määrä ^{15}N -leimattuja yhdisteitä kuin valoisissa olosuhteissa olleilla *E. timida* -lajin merietanoilla (Cartaxana ja muut 2021). Fotosynteesituotteiden siirtyminen elimiin, joissa ei ole kleptoplasteja viittaa siihen, että fotosynteesituotteita saatetaan aktiivisesti kuljettaa energianlähteeksi esimerkiksi lisääntymiselimien soluille. Typen sisäänotto ja kulkeutuminen tukee hypoteesia siitä, että merietana hyötyy fotosynteesituotteista myös muilla tavoin kuin vain ravinnonlähteenä. Tutkijoiden mukaan kleptoplastien tuottamat orgaaniset typpiyhdisteet saattavat olla osana merietanan solujen proteiinisynteesiä.

E. viridis -lajin merietanoiden isotooppianalyysissä havaittiin ^{13}C -leimatun bikarbonaatin ja ^{15}N -leimatun ammoniumin kulkeutuneen ruoansulatustiehyistä lisääntymiselimiin (Cruz ja muut 2020). Tutkimuksessa leimoja tarkkailtiin 12-tunnin ajan. Fotosynteesituotteiden siirtyminen jo 12-tunnin aikana elimiin, joissa ei ole kleptoplasteja viittaa tuotteiden aktiiviseen kuljetukseen.

Rasvahappojen synteesi tapahtuu levillä virhehiukkasessa (Fan ja muut 2011). *E. timida* -lajin rasvahappoanalyysissä havaittiin valossa olleiden merietanoiden yleisimpien rasvahappojen sisältävän ^{13}C -leimaa (Cartaxana ja muut 2021). Rasvahappoanalyysi kesti 36 tuntia, jona aikana havaittiin ^{13}C -leiman määrän kasvavan monityydyttymättömissä rasvahapoissa ja laskevan tyydyttyneiden ja kertatytydyttymättömien rasvahappojen esiasteissa. Pimeässä olleiden merietanoiden

rasvahappoanalyysissä ei havaittu ^{13}C -leimaa rasvahapoissa. Saalislevä *Acetabularia acetabulum* rasvahappokoostumus ei ollut yhtä monimuotoinen kuin *E. timida* -yksilöiden.

E. timida-lajin saalislevän *A. acetabulum* rasvahappoanalyysissä havaittiin matalia määriä monityydyttymättömiä rasvahappoja (Cartaxana ja muut 2021). Yksi merietanan yleinen monityydyttymätön rasvahappo ei ollut lainkaan havaittavissa saalislevässä. Tämä monityydyttymätön rasvahappo on siis muodostunut merietanan omissa soluissa kleptoplasteilta saaduista esiasteista, koska siinä havaittiin ^{13}C -leimaa. Rasvahappoja on tutkijoiden mukaan syntetisoitu ruoansulatusputkien solujen kleptoplasteissa, joista ne ovat siirtyneet merietanan muihin kudoksiin.

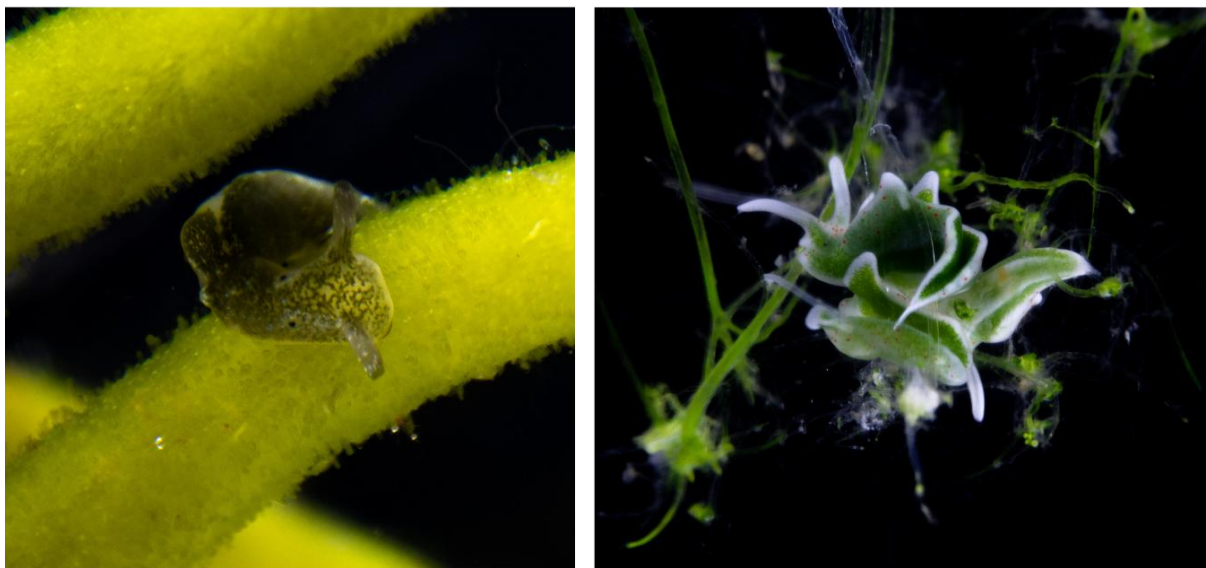
Monityydyttymättömien rasvahappojen on havaittu osallistuvan meressä elävien selkärangattomien sukusolujen muodostumiseen, alkionkehitykseen sekä toukan kehitykseen (Hendriks ja muut 2003). Monityydyttyneet rasvahapot osallistuvat rakenteisiin sekä signaalointiin solussa (Cartaxana ja muut 2019). *E. timida* -lajin merietanan monityydyttymättömien rasvahappojen tuotanto saattaa olla riippuvainen kleptoplastin tuottamista rasvahapoista ja näin ollen toiminnalliset kleptoplastit vahvistavat merietanan lisääntymiskykyä (Cartaxana ja muut 2021).

E. timida-lajin merietanoiden hedelmällisyyttä tutkittiin myös arvioimalla laskettujen munien määrää (Cartaxana ja muut 2021). Tutkimuksessa havaittiin munien määrän olevan suurempi merietanoiden ollessa valossa kuin hämärässä. Havainto vahvistaa käsitystä siitä, että toiminnalliset kleptoplastit tukevat merietanan hedelmällisyyttä, koska ne mahdollisesti lisäävät munien määrää. Hämärässä merietana ilmeisesti vähentää lisääntymispanostaan, sillä munien määrä oli pienempi. Hämärässä lasketut munat kuitenkin säilyttävät saman kehitykselle tärkeän rasvahappokoostumuksen, kuin valoisissa olosuhteissa lasketut munat.

2.3 Suojaava väri

Viherhiukkasia ruoansulatusputkistoon varastoivilla merietanoilla ei ole suojaavaa kuorta, minkä takia petoeläimiltä suojautumiseen tarvitaan muita keinoja, kuten naamioituminen. *Elysia* -suvun merietanoiden ruoansulatusputkisto, johon kleptoplastit varastoituvat, on laaja ja haaroittunut (Rumpho ja muut 2000). Useat *Elysia* -suvun merietanat kuten *E. crispata* ovat läpikuultavia tai valkoisia ilman kleptoplasteja ja niiden sisältämää klorofylliä sekä muita pigmenttejä (Cartaxana ja muut 2022). Kun ruoansulatusputkistoon kerääntyy kleptoplasteja, merietanan väritys muuttuu saalislevän viherhiukkasten pigmentin mukaisesti (kuva 1) (Costa ja muut 2012). Naamioituminen saalislevän väriseksi auttaa suojautumaan pedoilta vedessä (Wägele ja Klusmann-Kolb 2005).

Giménez-Casaldueon ja muiden (2002) tutkimus *E. timida* -lajin merietanoiden värityksestä *Thalassoma pavo* kalalta suojaautumisessa esittää väitteen merietanan värityksestä varoittavana naamioivan sijaan. *E. timidan* -lajin merietana on yleensä vihreä ja siinä on pieniä punaisia pilkkuja (kuva 1). Merietana myös erittää limaansa polypropionaatteja jotka toimivat tehokkaana kemiallisena puolustuksena petokalaa vastaan, koska ne ovat haitallisia kalalle. Värityksen avulla *E. timida* viestittää vaarallisuudestaan.



Kuva 1. Vasemmalla kuvassa *Elysia viridis* ja sen saalislevä *Codium tomesium*. Oikealla kuvassa *Elysia timida* ja saalislevä *Acetabularia acetabulum*. Kuvat: Vesa Havurinne

2.4 Fotosynteesituotteiden merkitys liman tuotannossa

Merieläinten erittämä lima tai geeli on yleensä laimea polymeerien ylläpitämä massa, josta suuri osa on vettä (Smith 2002). Nämä polymeerit ovat proteiini-polysakkaridikomplekseja, jotka tuottavat limalle ominaiset piirteet ja ovat rakenteellisesti tärkein osa limaa. Lima auttaa suojaamalla ja eristämällä merieläintä haastavasta vesiympäristöstä (Davies ja Hawkins 1998). Haastavassa vesiympäristössä lima on tärkeä apu liikkumisessa. Se voi myös sisältää pedoille myrkyllisiä yhdisteitä, sekä auttaa ruuan hankinnassa. Merietanan tuottama lima on tärkeä liikkumisen lisäksi lisääntymisessä (Lopes ja muut 2025). Yksi hypoteesi, joka selittää kleptoplastien pitkäaikaista säilyttämistä on niiden fotosynteesituotteiden merkitys liman tuotannossa.

E. crispata ja *Elysia diomedea* -lajien ^{14}C -isotooppitutkimuksissa havaittiin epäorgaanisen ^{14}C -leiman siirtyneen merietanan kudoksiin ja erittyvään limaan (Trench ja muut 1972). Merietanat, joilla oli toiminnallisia kleptoplasteja, erittivät myös suuremman määrän limaa kuin ne, joilla ei ollut kleptoplasteja. Liman analyysissä havaittiin, että ^{14}C -leima oli limassa hiilihydraatteina.

Kleptoplastien tuottamat sokerit voivat kulkeutua limaan ja merietana voi hyötyä runsaammasta limantuotannosta. Toisaalta on vielä epäselvää mitkä kaikki tekijät vaikuttavat merietanoiden limantuotannon määrään.

Kuivuusstressille altistettut *E. crispata* -lajin yksilöt tuottivat enemmän limaa valossa kuin pimeässä olleet yksilöt (Lopes ja muut 2022). Tutkimuksen mukaan kleptoplastien fotosynteesi siis lisää merietanan limantuotantoa tarjoamalla fotosynteesituotteina liman yhdisteiden esiasteita. Fotosynteesituotteet myös vaikuttavat liman ominaisuuksiin ja hiilihydraattipitoisuuteen. Tutkimuksessa havaittiin valossa olleiden merietanoiden tuottaman liman olevan viskoosimpaa ja sisältävän enemmän hiilihydraatteja, kuin pimeässä olleiden merietanoiden lima.

E. crispata -lajin ^{13}C - ja ^{15}N -isotooppitutkimuksessa epäorgaanisen hiilen havaittiin sitoutuneen orgaanisiin yhdisteisiin, liman polysakkarideihin sekä proteiineihin valossa olleissa merietanoissa (Lopes ja muut 2025). Hämärässä olleiden merietanoiden kudoksissa eikä limassa ollut havaittavissa ^{13}C -leimaa. Tutkimuksessa havaittiin kuitenkin ^{15}N -leiman siirtyvän merietanan kudoksiin ja limaan myös hämärässä. Epäorgaanisten typpiyhdisteiden oletetaan sitoutuvan orgaanisiksi typpiyhdisteiksi kleptoplastissa glutamiinisyntaasi – glutamaattisyntaasi (GS-GOGAT) reitin kautta (Teugels ja muut 2008). Reitissä käytetään ammoniumia typen lähteenä ja saatu typpi sitoutuu vaiheittain orgaanisiksi typpiyhdisteiksi. Kleptosomit saattavat siis tarjota fotosynteesituotteiden lisäksi typpiyhdisteitä merietanalle.

Hydrolaasit ja oksidoreduktaasit *E. crispata*-lajin limassa ovat katalyyttisesti aktiivisia (Lopes, Aveiro, ja muut 2024). Liman proteiinit aktiinit ja tubuliinit ovat vastuussa liikkuvuuden mahdollistamisesta. *E. crispata* -lajin liman on havaittu olevan antimikrobiaalista, antioksidanttista sekä tulehdusta lievittävää (Lopes, Cunha, ja muut 2024). Tutkijoiden mukaan liman antioksidanttinen ominaisuus voisi suojata merietanaa reaktiivisilta happiyhdisteiltä, ROS:lta (*engl. reactive oxygen species*) jotka voivat aiheuttaa vauriota soluissa. Toisaalta on epäselvää, miten tämä suojaaminen tapahtuisi, koska lima ei päädy solujen sisälle vaan on etanan pinnalla. Todennäköisempää on, että liman antioksidanttiset ominaisuudet suojaavat itse limaa.

3 Varastettujen viherhiukkasten toiminnallisuuden ylläpito

Luotettavia havaintoja horisontaalisesta geeninsiirrosta saalislevän ja merietanan välillä ei ole. Valo aiheuttaa vauriota fotosynteesikoneistolle ja kasveilla vauriota korjataan yleensä tuman koodaamien geenien avulla (Sarvikas 2017). Fotosynteesikoneistoa suojaavia ominaisuuksia sekä merietanan rakenteen on havaittu suojaavan kleptoplasteja, jotta kleptoplastit voivat säilyä fotosynteettisesti aktiivisena jopa kuukausia. Kleptoplastien toiminnallisuuteen ylläpitoon vaikuttaa osallistuvan niin merietana (Allard ja muut 2025; Havurinne ja muut 2022) kuin myös kleptoplastit (de Vries ja muut 2013; Havurinne ja muut 2021).

3.1 Kleptoplastin kalvot ja kleptosomirakenne

E. timida -lajin merietanat fagosytoivat kerätyt viherhiukkaset ruoansulatusrauhasen (engl. *digestive gland*) soluihin (Martin ja muut 2013). Ruoansulatusrauhasen solut fagosytoivat solukalvottomia viherhiukkasia, joilla on jäljellä tylakoidikalvosto ja strooma. Martin ja muiden (2013) tutkimuksen mukaan fagosytoituja rakenteita ympäröi yksinkertainen fagosomikalvo. Toisen merietanan *P. ocellatus* -yksilöiden ruoansulatusjärjestelmän kleptoplastien rakenteessa viherhiukkasen tylakoidikalvostoa ja stroomaa havaittiin ympäröivän myös vain fagosomikalvo (Martin ja muut 2015). Viherhiukkasen ulko- sekä sisäkalvo puuttuivat kleptoplastista ja kalvojen puuttuessa myös viherhiukkaselle ominaiset proteiinien kuljetukseen tarvittavat mekanismit puuttuivat.

Viherhiukkasten fagosytointi ilman sen omia kalvorakenteita niin *E. timida* -lajin (Martin ja muut 2013) kuin myös *P. ocellatus* -lajin merietanoilla (Martin ja muut 2015) viittaa siihen, että kalvorakenteiden puuttuminen tukee kleptoplastien toiminnallisuutta merietanan kudoksissa. Toisaalta mikään muu tutkimus ei ole toistanut havaintoja kalvorakenteiden puuttumisesta. Martinin ja muiden (2015) tutkimuksessa arvellaan, että viherhiukkasen omat kalvorakenteet saattaisivat esimerkiksi aiheuttaa kleptoplastien aikaisen hajotuksen, kun taas merietanan oma rakenne, fagosomikalvo, viivyttaa hajotusta. Kleptoplastien kalvorakenteita tutkimuksessaan tarkastelleet Allard ja muut (2025) eivät mainitse viherhiukkasten omien kalvorakenteiden puuttumista, mutta eivät myöskään esitä havaintoja viherhiukkasen kalvoston keskeisistä proteiineista, kuten Tic- (engl. *Translocon on the Outer chloroplast membrane*) ja Toc-translokoneista (engl. *Translocon on the Inner chloroplast membrane*). Käsitys kleptoplastien tarkasta kalvorakenteesta on siis vielä epätarkka.

Varastetut viherhiukkaset fagosytoidaan erikoistuneisiin soluelimiin, kleptosomeihin (Allard ja muut 2025). Soluelimenä fagosomien tarkoitus solussa on erottaa luumen muusta solusta ja ylläpitää solusignaalein tarkkaa fysiologista tilaa. Kleptosomin merkitys soluelimenä on ylläpitää transkriptionaalisesti ja fotosynteettisesti toiminnallista viherhiukkasta, ennen sen hajotusta

ravinnoksi. *E. crispata* -lajin merietanoiden kleptosomien kalvolta löydettiin NPC-2 lipiditransportteri, ionikanavia ja protonipumppu VHA, jotka kaikki ovat merkkejä tarkasti säädeltävissä olevasta fysiologisesta tilasta, joka vallitsee kleptosomin luumenissa. Kleptosomin kalvo on ioneille läpäisemätön toisinkuin viherhiukkasen oma ulompi kalvo.

Kleptosomi ei vain passiivisesti säilö varastettua viherhiukkasta vaan se käyttää viherhiukkasen tuottamaa ATP:tä signaalimolekyylinä kleptosomin kalvon P2X4 ATP-reseptorin avulla (Allard ja muut 2025). P2X4 reseptorin häiritseminen antagonistilla 5-BDBD:llä heikensi tutkimuksissa viherhiukkasen hapen tuotantoa kleptosomissa. Tutkimuksen havaintojen perusteella kleptosomin kalvorakenne siis ylläpitää viherhiukkasen toimintaa.

E. crispata -lajin sekä *E. timida* -lajin merietanoiden kleptoplastit ovat pallonmuotoisia sekä pienempiä, kuin niiden saalislevien suuremmat vaihtelevan muotoiset viherhiukkaset (Havurinne ja muut 2025). Samoja rakenteellisia ominaisuuksia havaittiin myös *E. viridis* -lajin merietanoiden kleptoplasteissa. Tekijöiden mukaan pallomainen rakenne on saattaa olla seurausta uuden ympäristön aiheuttamasta osmoottisesta shokista. Kleptoplastien pieni koko viherhiukkaseen verrattuna taas voi aiheutua merietanan aiheuttaman mekaanisesta stressistä sen syödessä saalislevää. Saalislevien viherhiukkasten havaittiin myös menettävän kyvyn sopeutua valoon tilasiirtymien (*engl. state transitions*) avulla, kun ne otettiin merietanan ruoansulatusputkistoon. Pallomaisen rakenteen tarkkoja hyötyjä ei tunneta. Tutkijoiden mukaan rakenne saattaa auttaa kleptoplasteja säilymään pidempään merietanan soluissa, koska kleptoplastien pallomaisuutta ei havaittu kuin vain pitkän aikaa kleptoplasteja säilövässä merietanoissa.

3.2 Valonsuojausmekanismit

Valo aiheuttaa fotoinhibitiota (*engl. photoinhibition*) eli fotosynteesikoneiston vaurioitumista fotosynteettisissä organismeissa (Sarvikas 2017). Monet fotosynteettiset merietanat esiintyvät matalissa vesissä rannikoiden läheisyydessä. Merietanat ovat kykeneviä säätelemään nopeasti itseensä kohdistuvaa valon määrää (Burgués Palau ja muut 2024). Ne voivat siirtyä vedessä varjoisampaan paikkaan ja käyttää kehonsa reunoilla olevia siipimäisiä ulokkeita, parapodioita (*engl. parapodia*) suojatakseen kleptosomeja. Nämä ovat fotosynteettisten merietanoiden käytöksellisiä ja fysiologisia valonsuojausmekanismeja.

Pitkään viherhiukkasia säilövä *E. crispata* -lajin merietanapopulaation ei havaittu välttelevän valoa eikä hakeutuvan valoon (Burgués Palau ja muut 2024). Merietanat kuitenkin käyttivät parapodioitaan

peittääkseen kleptoplastit kirkkaalta valolta ja hämärässä laskivat parapodiat alas. Myös pitkään viherhiukkasia säilövä *P. ocellatus*-merietana käyttää parapodioita suojatakseen kleptoplasteja samalla naamioituen ympäristöönsä (Richards Donà ja muut 2022). Koska *P. ocellatus* -merietanan kleptoplastien ei havaittu olevan kykeneviä fotoakklimaatioon eli kykyyn mukautua vaihtelevaan valon voimakkuuteen, parapodioilla suojaaminen saattaa kompensoida tätä puutetta. Parapodioiden tuoma varjo voi olla vahvasti yhteydessä viherhiukkasten säilyvyyteen (Burgués Palau ja muut 2024). Valolta suojaaminen vähentää reaktiivisten happiyhdisteiden syntymistä ja valovauriota.

E. timida -lajin merietanat pystyvät vaikuttamaan kleptoplasteihin ylläpitämällä valonsuojausmekanismeja, jotka saattavat pidentää viherhiukkasten toiminnallisuutta (Havurinne ja Tyystjärvi 2020). *A. acetabulum* on *E. timida* -lajin saalislevä. Kleptoplastien plastokinonivarannon (*engl. plastoquinone pool*) on havaittu olevan hapettuneempi kuin levän viherhiukkasten. Pimeässä varanto ei pelkisty yhtä nopeasti kleptoplasteilla kuin levän viherhiukkasilla. Hapettuneempi plastokinonivaranto saattaa auttaa merietanaa säilyttämään viherhiukkasia toiminnallisena.

Ei-valokemiallisen vaimenemisen eli NPQ (*engl. non-photochemical quenching*) havaittiin olevan voimakkaampaa *E. timida* -yksilöillä kuin saalislevän viherhiukkasissa (Havurinne ja Tyystjärvi 2020). NPQ:n havaittiin olevan voimakkaampaa myös *E. chlorotica* -lajin merietanoiden kleptoplasteissa, kuin sen saalislevän *Vaucheria litorea* viherhiukkasissa (Cruz ja muut 2015). Havaittu voimakkaampi NPQ saattaa olla yksi tekijä kleptoplastien toiminnallisuuden säilyvyydelle.

Samalla saalislevällä *A. acetabulum* ruokitut *E. timida* -lajin ja *E. crispata* -lajin merietanoilla havaittiin eroava kyky ylläpitää kleptoplastien fotosynteesistä aktiivisuutta (Morelli ja muut 2024). *A. acetabulum* on *E. timida* -lajin ainoa ravinnonlähde, kun taas *E. crispata* -laji käyttää muitakin leviä ravinnonlähteitä. *E. timida* -lajin merietanoiden kleptoplasteissa havaittiin toimiva ksantofyllisykli sekä tehokasta D1-proteiinin hajotusta sekä synteesiä. Korjauskierrossa PSII toiminnalle keskeinen D1-proteiini vaurioituu ja toimimaton proteiini hajotetaan sekä tilalle syntetisoidaan uusi D1-proteiini. Korjauskierron avulla PSII on taas aktiivinen, kunnes D1-proteiini vaurioituu uudelleen ja sykli toistetaan. Ksantofyllisyklissä taas entsyymit diadinoxantiini ja diatoksantiini osallistuvat energiasta riippuvaan vaimenemiseen, joka on osa valonsuojausmekanismeja.

Samassa Morelli ja muut (2024) tutkimuksessa *E. timida* -lajin merietanoilla havaittiin myös viherhiukkasten toimintaa edistävien yhdisteiden, antioksidanttien sekä kaperonien synteesiä. Kaperoni HSP70 voi olla tärkeä osa valonsuojausmekanismeja kleptoplastissa, koska sen tuotto tehostui, kun merietanat altistettiin kirkkaalle valolle. HSP70 on osana D1-proteiinin synteesin apuproteiineja ja edistää vaurioituneiden proteiinien hajottamista. HSP70-synteesiä ei ollut havaittavissa *E. crispata* -lajin merietanoilla, joilla oli tutkimuksessa kuitenkin sama ravinnonlähde *A.*

acetabulum. Tutkijat epäilevät kleptoplastien ominaisuuksien eroavaisuuksien johtuvan isäntäeliön eli merietanan kleptoplastille aiheuttavista metabolisista sopeumista. Nämä sopeumat ovat mahdollisesti lajikohtaisia, joka selittäisi sen miksi eri lajien merietanat voivat säilyttää saman lajin saalislevän kleptoplasteja eri ajan.

3.3 UV-säteilyltä suojaaminen

UV-säteilyn rajoittaminen esimerkiksi lehtien pinnan materiaalin sekä väriaineiden avulla on tärkeää kasvin selviytymiselle. UV-B vaurioittaa DNA:ta ja UV-valo vaurioittaa PSII:ta tehokkaammin kuin näkyvä valo (Vanhaelewyn ja muut 2020). Fysikaaliset mekanismit kuten levän pinnan peittävä limakerros (*engl. surface mucilage sheats*) ja UV-säteilyä absorboivat yhdisteet sekä pigmentit suojaavat leviä tehokkaasti UV-säteilyltä (Holzinger ja Lütz 2006).

Kleptoplastien suojaaminen UV-säteilyltä saattaa pidentää viherhiukkasten toiminnallisuutta merietanan kudoksissa. UV-säteily ei vaikuta aiheuttavan *E. timida* -lajin yksilöiden kleptolasteille yhtä huomattavaa määrää fotoinhibitiota toisinkuin saalislevä *A. acetabularialle* (Havurinne ja muut 2022). Levän ja merietanan absorbtiospektrit ovat samankaltaiset kun *E. timida* -yksilöt ovat ruokittuja. *E. timida* -yksilöt kuitenkin absorboivat huomattavasti vähemmän valoa klorofyllimolekyylä kohti kuin saalislevä. Matala valon absorbtio johtuu kloroplastien tiiviistä, kerrostuneesta pakkautumisesta merietanan kudoksissa. Myös ravinnotta pidetyt *E. timida* -yksilöt ovat kykeneviä suojaamaan kleptoplasteja UV-säteilyltä. Fotoinhibition reaktionopeusvakiossa (*engl. photoinhibition rate constant, k_{PI}*) ei havaittu suurta eroa UV-A-säteilylle altistetuilla *E. timida* -yksilöillä riippumatta siitä oliko yksilöitä pidetty ilman ravintoa tai ei. Näkyvä valo kuitenkin aiheutti suurempaa fotoinhibitiota nälkiintyneissä yksilöissä kuin ruokituissa. Nälkiintyneiden *E. timida* -yksilöiden kleptoplasteja aletaan nälkiintymisen edetessä hajottamaan ravinnonsaantia varten, jolloin kleptoplastien määrä pienenee. Tiheästi pakkautuneet kleptoplastit toimivat näkyvältä valolta suojaavana fysikaalisena ominaisuutena, kun taas *E. timida* -lajin kudokset tai lima suojaavat UV-säteilyltä (Havurinne ja muut 2022).

3.4 Reaktiivisilta happiradiyhdisteiltä suojaaminen

Reaktiiviset happiyhdisteet ovat haitallisia yhdisteitä, jotka pystyvät vaurioittamaan niin fotosynteesikoneistoa kuin myös merietanan omia soluja (Havurinne ja muut 2021). Reaktiivisia happiyhdisteitä syntyy viherhiukkasessa valon vaikutuksesta. Myös UV-säteily aiheuttaa reaktiivisten happilajien syntyä. Reaktiivisilta happiyhdisteiltä suojautuminen ja niiden välttely saattavat olla avaintekijä kleptoplastien pitkäaikaiselle säilyttämiselle merietanoissa (de Vries ja muut 2015). *E.*

timida -yksilöt selvisivät ilman ravintoa huomattavasti pidempään, kuin *Elysia cornigera* -lajin yksilöt, jotka menehtyivät nopeasti. Tekijöiden spekulointina on, että menehtyminen olisi tapahtunut ROS:ien kertymisen seurauksena. Molemmilla lajeilla on sama saalislevä, mutta *E. cornigera* -lajin merietanat kerryttivät ROS-yhdisteitä huomattavasti enemmän.

E. chlorotica -lajin ja *E. timida* -lajin merietanat tuottavat rakenteellisesti monimutkaisia polyketidejä, polypropionaattipyroneja, jotka voivat toimia suojaavina yhdisteinä singlettihapelta ja UV-säteilyltä (Torres ja muut 2020). Yleisesti polyketidien tuottajina on pidetty kasveja sekä yksisoluisia organismeja, mutta myös joidenkin merieliöiden tunnetaan tuottavan polyketidejä.

Polyketidien syntaasiproteiinit (*engl. polyketide synthase protein*, PKS) syntetisoivat polyketidejä käyttäen yleensä substraattina metyyylimalonyyli-CoA:ta tai malonyyli-CoA:ta (Torres ja muut 2020). Merietanoilla on havaittu polypropionaattien syntaasiproteiinit EcPKS2 ja EcPKS1, joista jälkimmäinen käyttää substraattinaan selektiivisesti vain metyyylimalonyyli-CoA:ta. Tämä substraattivalinta on harvinainen monisoluisilla polyketidien tuottajilla. Muista pitkän aikaa toiminnallisina viherhiukkasia säilyttävistä merietanoista *P. ocellatus*- sekä *Elysia diomeda* -lajin genomista löytyy homologisia geenejä *EcPKS1*-geenille.

EcPKS1-geenin ilmeneminen vaikuttaa riippuvan elinkaaren eri vaiheista *E. chlorotica*-lajilla (Torres ja muut 2020). Geeniä aletaan ilmentää toukkavaiheen ja nuoren merietanan kehittyessä ennen viherhiukkasten keräämistä ja säilyttämistä. EcPKS1-entsyymillä on siis todennäköisesti tärkeä tehtävä kleptosomien toiminnan ylläpitämisessä, koska sitä ei esimerkiksi tuoteta ennen toukkavaihetta. *E. timida* -lajin merietanoiden *EtPKS1*-geenin, joka on *EcPKS1*-geenin ortologi, ilmeneminen keskittyy kleptoplastien hankinnan ja fotosynteesin aikaan. EcPKS1-syntaasilla saattaa olla merkitystä kleptoplastien hankinnassa ja säilytyksessä.

Morelli ja muut (2024) tutkimuksessa alfa-tokoferolia kertyi *E. timida* -lajin merietanoiden saalislevältä *A. acetabulum* peräisin oleviin kleptoplasteihin valoaltistuksen seurauksena. Alfa-tokoferoli on rasvaliukoinen antioksidantti ja saattaa tutkimuksen tekijöiden mukaan vaikuttaa kleptoplastien säilyvyyteen, koska se vaimentaa singlettihapetta tehokkaasti.

Fotosynteesipigmentit kuten klorofyllit ja karotenoidit absorboivat valoa. Karotenoidipigmentit suojaavat fotoinhibitiolta sekä toimivat antioksidanteina. *P. ocellatus* -lajin merietanoista havaittiin suuria määriä fotosynteesisiä sekä valolta suojaavia pigmenttejä (*engl. photoprotective pigments*) (Richards Donà ja muut 2022). Havaitut pigmentit viittaavat siihen että *P. ocellatus* -lajin merietanat käyttävät saalislevänään sellaista levää, joka on sopeutunut voimakkaaseen valoon. Toisen pitkään toiminnallisena kleptoplasteja säilyttävän merietanan mikrobiomin 16S rRNA sekvensoinnissa *E.*

viridis -lajin bakteerikannasta havaittiin karotenoidipigmenttejä tuottava *Fluvibacter*-kanta (Martins ja muut 2026). Merietanan pigmenttianalyysissä havaittiin myös tunnistamaton karotenoidipigmentti, joka ei ollut peräisin saalislevästä. Pigmentti saattaa olla peräisin *Fluvibacter*-kannan bakteerista ja sen läsnäolo merietanassa saattaa hyödyttää sekä edistää kleptoplastien toiminnallisuutta estämällä ROS:n kertymisen.

3.5 Saalislevän ominaisuudet

Useiden pitkiä aikoja toiminnallisia kleptoplasteja säilyttävien merietanoiden, kuten *E. timida* (Morelli ja muut 2024) ja *E. chlorotica* (Rumpho ja muut 2009) saalislevät ovat makroleviä, joilla on koenosyyttinen (*engl. coenocytic*) eli monitumainen rakenne (Ciancia ja muut 2020). Levän suuret solut sisältävät useiden tumien lisäksi paljon viherhiukkasia (de Vries ja muut 2013). Merietanat *E. timida*, *E. chlorotica* ja *P. ocellatus* ovat erikoistuneet melkein vain yhden levälajin käyttöön ravintona. Näiden saalislevien viherhiukkasia on kuvailtu kestäviksi (*engl. robust*).

Viherhiukkasilla on oma genomi, jota kutsutaan plastomiksi. Plastomi on bakteerigenomin kaltainen ja sen geenit koodaavat yleensä fotosynteesiin tarvittavia proteiineja sekä suuren osa viherhiukkasen transkriptio- ja translaatiokoneistosta. de Vries ja muut (2013) sekvensoivat *E. timida* -lajin saalislevän *A. acetabulum* plastomin. Toisinkuin useissa kasveissa, joissa FtsH-proteaaasia koodaava geeni sijaitsee kasvin tuman genomissa, saalislevällä geeni havaittiin plastomissa. FtsH-proteaaasi, jota *ftsH*-geeni koodaa, on keskeinen PSII-kompleksin korjauskierrolle, koska se hajottaa vaurioituneen D1-proteiinin ja on mukana muissa korjauskierron tapahtumissa (Sarvikas 2017).

Kuukauden ilman ravintoa pidettyjen *E. timida* -lajin merietanoiden transkriptomista havaittiin *ftsH*-geenin lisäksi *tufA*-geeni sekä *psbA*-geeni (de Vries ja muut 2013). Nämä transkriptit ovat peräisin merietanan kleptoplastien plastomista. *tufA*-geeni koodaa viherhiukkasen translaationaalista pidennystekijää EF-Tu jolla on keskeinen tehtävä proteiinisynteesissä (Lee ja muut 1999) ja *psbA*-geeni koodaa PSII:n D1-proteiinia (Nixon ja muut 1991). Yleensä tumassa olevien *ftsH*- ja *tufA*-geenin sijainti *A. acetabulum* -levän plastomissa saattaa olla yksi kleptoplastien toiminnallisuutta pidentävä tekijä, koska niillä kaikilla on merkittävä tehtävä PSII:n korjauskierrossa.

V. litorea-lajin viherhiukkaset ovat geneettisesti autonomisia *E. timida* -lajin merietanan kudoksissa ja pystyvät ylläpitämään fotosynteesiä plastomin geeneillä (Havurinne ja muut 2021). Sytosolista eristettyjen viherhiukkasen *ftsH*- ja *tufA*-geenien transkription havaittiin olevan kohonnutta kontrolligeeneihin verrattuna. Tutkimuksessa viherhiukkasten transkriptiota seurattiin seitsemän päivän ajan. *E. timida* -lajin merietanoita altistettiin kirkkaalle valolle ja havaittiin kleptoplastien

kykenevän palauttamaan valoaltistuksen jälkeen madaltuneen PSII aktiivisuuden lähelle alkuperäistä aktiivisuutta. Havainnot transkriptiossa tukevat käsitystä siitä, että kleptoplasteilla on tarvittavat mekanismit säilyä toiminnallisena jonkin aikaa ilman leväsolun tumaa.

Kleptoplastien transkriptio pysyy aktiivisena ilman leväsolun tuman geenejä ja ilman merietanan koodaamia geenejä (Allard ja muut 2025). Jotta viherhiukkanen pystyy säilymään fotosynteesistä aktiivisena eristettynä, viherhiukkasella olisi tärkeää olla ominaisuuksia, jotka tukevat viherhiukkasen toiminnallisuutta ilman kasvisolun tumaa. Merietana *E. viridis* ei pysty säilyttämään levän *Codium tomesium* kleptoplasteja toiminnallisina yhtä pitkän aikaa kuin sen muiden saalislevien kleptoplasteja (Cruz ja muut 2015). *C. tomesium* -levää verrattaessa *E. chlorotica* -lajin saalislevään *V. litorea*, selkeitä eroja havaittiin ei-valokemiallisessa vaimenemisessa. Ksantofyllisykli on osa ei-valokemiallista vaimenemista ja aktivoituu kirkkaassa valossa, kun luumenin pH-laskee (Sarvikas 2017). Kleptoplastien pigmenttikooستمuksessa havaittiin ksantofyllisyklin pigmentit diadinoxantiini ja diatoksantiini *V. litorea* -levästä, mutta ei *C. tomesium* -levästä (Cruz ja muut 2015). Toiminnallinen ksantofyllisykli voi olla yksi saalislevän ominaisuuksista, joka edistää viherhiukkasten kykyä säilyä toiminnallisena merietanan soluissa, koska sen pigmenttejä esiintyi vain *V. litorea* -levällä.

V. litorea -levän eristettyjen tylakoidikalvostojen havaittiin tuottavan $^1\text{O}_2$:ta vähemmän verrattaessa pinaatin eristettyihin tylakoidikalvostoihin (Havurinne ja muut 2021). $^1\text{O}_2$ eli singlettihappi aiheuttaa erittäin helposti haittaa PSII-kompleksille, joten sen vähäinen tuotto voi olla yksi PSII vaurioitumista suojeleva tekijä. *V. litorea* -levän eristetyt tylakoidikalvostot olivat enemmän alttiita yleiselle hapettavalle stressille kirkkaassa valossa verrattuna pinaatin eristettyihin tylakoidikalvostoihin. Kuitenkin haitallisen $^1\text{O}_2$:n matala tuotto saattaa vähentää PSII kuormitusta. *V. litorea* -levän eristetyillä tylakoidikalvostoilla havaittiin kuitenkin enemmän reaktiivisten happiyhdisteiden aiheuttamaa vauriota, kuin pinaatilla.

4 Yhteenveto

Kleptoplastien tarjoamat hyödyt vaikuttavat olevan tutkimustulosten perusteella merkityksellisiä merietanan kehitykselle, limantuotannolle sekä lisääntymiselle. Toisaalta merietanat vaikuttavat voivan elää, erittää limaa ja lisääntyä myös ilman kleptoplasteja. Tutkimuksissa elinikä ilman kleptoplasteja oli usein lyhyempi ja liman tuotanto vähäisempää. Munien määrä oli myös pienempi ilman kleptoplasteja. Kuten isotooppitutkimuksissa on havaittu fotosynteesituotteet kulkeutuvat etanan elimistössä laajasti ja on todennäköistä, että tuotteita kuljetetaan aktiivisesti kohteisiinsa.

Todennäköisesti kleptoplastien pitkäaikainen säilyvyys on monitekijäinen ilmiö, johon vaikuttavat niin viherhiukkasen kuin merietanan ominaisuudet. Merietanan ruumis ja sinne päällekkäin järjestäytyneet kleptoplastit jo itsessään tuottavat jonkin verran suojaa valon haitallisilta vaikutuksilta. Kleptoplastin ympärille muodostuva kalvorakenne, kleptosomi, jolla voi olla mahdollisuus säädellä tarkasti mikroympäristöä saattaa vaikuttaa säilyvyyteen myös. Itse saalislevän viherhiukkasen ominaisuudet kuten plastomin geenit voivat vaikuttaa siihen, ettei viherhiukkanen ole yhtä riippuvainen tuman genomista toiminnan ylläpitämiseksi ja valon aiheuttaman vaurion korjaamiseksi. Reaktiivisilta happiyhdisteiltä suojaavat yhdisteet kuten polyketidit ovat myös yksi suojaava ominaisuus, joka voi lisätä kleptoplastien toiminnallisuuden kestoa.

Fotosyntettisten merietanoiden tutkiminen ja tulosten luotettava tulkinta on haasteellista. Esimerkiksi luonnossa elävien merietanoiden havainnoiminen saattaa olla työlästä ja optimaalisen luonnonympäristön kaltaisen valon intensiteetin määrittäminen on tärkeää valon vaikutuksia tutkittaessa. Rannikon vesistöissä, joissa useat merietanalajit viihtyvät on vaihteleva valon intensiteetti ja tätä saattaa olla vaikea toisintaa laboratoriossa. Luonnosta kerätyt yksilöt ja laboratorio-oloissa kasvatetut merietanat saattavat erota myös esimerkiksi käytökseltään, mikä voi vaikuttaa tutkimustuloksiin. Tässä tutkielmassa on käsitelty tutkimustuloksia sekä laboratorio-oloissa kasvatetuilta merietanoilta että luonnosta kerätyiltä merietanoilta.

Lähdeluettelo

- Allard, C. A. H., Thies, A. B., Mitra, R., Vaelli, P. M., Leto, O. D., Walsh, B. L., Laetz, E. M. J., Tresguerres, M., Lee, A. S. Y. & Bellono, N. W. (2025) A host organelle integrates stolen chloroplasts for animal photosynthesis. *Cell* **188**:5266-5277.e13.
- Baumgartner, F. A., Pavia, H. & Toth, G. B. (2015) Acquired phototrophy through retention of functional chloroplasts increases growth efficiency of the sea slug *Elysia viridis*. *PLoS ONE* **10**:e0120874.
- Burgués Palau, L., Senna, G. & Laetz, E. M. J. (2024) Crawl away from the light! Assessing behavioral and physiological photoprotective mechanisms in tropical solar-powered sea slugs exposed to natural light intensities. *Marine Biology* **171**:50.
- Cartaxana, P, Rey, F., Ribeiro, M., Moreira, A., Domingues, M., Calado, R. & Cruz, S. (2019) Nutritional state determines reproductive investment in the mixotrophic sea slug *Elysia viridis*. *Marine Ecology Progress Series* **611**:167–177.
- Cartaxana, Paulo, Lopes, D., Martinez, B., Martins, P., Cruz, S. (2022) Aposymbiotic specimen of the photosynthetic sea slug *Elysia crispata*. *Diversity* **14**.
- Cartaxana, Paulo, Rey, F., LeKieffre, C., Lopes, D., Hubas, C., Spangenberg, J. E., Escrig, S., Jesus, B., Calado, G., Domingues, R., Köhl, M., Calado, R., Meibom, A. & Cruz, S. (2021) Photosynthesis from stolen chloroplasts can support sea slug reproductive fitness. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **288**:20211779.
- Cartaxana, Paulo, Trampe, E., Köhl, M. & Cruz, S. (2017) Kleptoplast photosynthesis is nutritionally relevant in the sea slug *Elysia viridis*. *Science Reports* **7**:7714.
- Ciancia, M., Fernández, P. V. & Leliaert, F. (2020) Diversity of sulfated polysaccharides from cell walls of coenocytic green algae and their structural relationships in view of green algal evolution. *Frontiers in Plant Science* **11**.
- Costa, J., Giménez-Casaldueiro, F., Melo, R. & Jesus, B. (2012) Colour morphotypes of *Elysia timida* (*Sacoglossa*, *Gastropoda*) are determined by light acclimation in food algae. *Aquatic Biology* **17**:81–89.

- Cruz, S., Cartaxana, P., Newcomer, R., Dionísio, G., Calado, R., Serôdio, J., Pelletrau K. & Rumpho, M. E. (2015) Photoprotection in sequestered plastids of sea slugs and respective algal sources. *Scientific Reports* **5**:7904.
- Cruz, S., LeKieffre, C., Cartaxana, P., Hubas, C., Thiney, N., Jakobsen, S., Escrig, S., Jesus, B., Kühl, M., Calado, R. & Meibom, A. (2020) Functional kleptoplasts intermediate incorporation of carbon and nitrogen in cells of the Sacoglossa sea slug *Elysia viridis*. *Scientific Reports* **10**:10548.
- Davies, M. S. & Hawkins, S. J. (1998) Mucus from Marine Molluscs. Teoksessa *Advances in Marine Biology* (Vol. 34, s. 1–71). Academic Press.
- de Vries, J., Habicht, J., Woehle, C., Huang, C., Christa, G., Wägele, H., Nickelsen J., Martin W. F. & Gould, S. B. (2013) Is *ftsH* the key to plastid longevity in sacoglossan slugs? *Genome Biology and Evolution* **5**:2540–2548.
- de Vries, J., Woehle, C., Christa, G., Wägele, H., Tielens, A. G. M., Jahns, P. & Gould, S. B. (2015) Comparison of sister species identifies factors underpinning plastid compatibility in green sea slugs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **282**:20142519.
- Fan, J., Andre, C. & Xu, C. (2011) A chloroplast pathway for the de novo biosynthesis of triacylglycerol in *Chlamydomonas reinhardtii*. *FEBS Letters* **585**:1985–1991.
- Giménez-Casaldueiro, F., Muniain, C. & García-Charton, J. (2002) *Elysia timida* (Risso, 1818) (*Gastropoda, Opisthobranchia*): Relationship and feeding deterrence to a potential predator on the south-western Mediterranean coast. *Marine Biology* **141**:1051–1057.
- Guerra, F. & Bucci, C. (2016) Multiple roles of the small GTPase Rab7. *Cells* **5**:34.
- Havurinne, V., Aitokari, R., Mattila, H., Kämpylä, V. & Tyystjärvi, E. (2022) Ultraviolet screening by slug tissue and tight packing of plastids protect photosynthetic sea slugs from photoinhibition. *Photosynthesis Research* **152**:373–387.
- Havurinne, V., Handrich, M., Antinluoma, M., Khorobrykh, S., Gould, S. B. & Tyystjärvi, E. (2021) Genetic autonomy and low singlet oxygen yield support kleptoplast functionality in photosynthetic sea slugs. *Journal of Experimental Botany* **72**:5553–5568.

- Havurinne, V., Rivoallan, A., Mattila, H., Tyystjärvi, E., Cartaxana, P. & Cruz, S. (2025) Loss of state transitions in *Bryopsidales* macroalgae and kleptoplastic sea slugs (Gastropoda, Sacoglossa). *Communications Biology* **8**:869.
- Havurinne, V. & Tyystjärvi, E. (2020) Photosynthetic sea slugs induce protective changes to the light reactions of the chloroplasts they steal from algae. *eLife* **9**.
- Hendriks, I. E., Van Duren, L. A. & Herman, P. M. J. (2003) Effect of dietary polyunsaturated fatty acids on reproductive output and larval growth of bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **296**:199–213.
- Hinde, R. & Smith, D. C. (1972) Persistence of Functional Chloroplasts in *Elysia viridis* (Opisthobranchia, Sacoglossa). *Nature New Biology* **239**:30–31.
- Hirose, E. (2005) Digestive System of the Sacoglossan Plakobranthus ocellatus (Gastropoda: Opisthobranchia): Light- and electron-microscopic observations with remarks on chloroplast retention. *Zoological Science* **22**:905–916.
- Holzinger, A. & Lütz, C. (2006) Algae and UV irradiation: Effects on ultrastructure and related metabolic functions. *Micron* **37**:190–207.
- Händler, K., Grzybowski, Y. P., Krug, P. J. & Wägele, H. (2009) Functional chloroplasts in metazoan cells—A unique evolutionary strategy in animal life. *Front Zool* **6**:28.
- Jensen, K. R. (2007) Biogeography of the Sacoglossa (Mollusca, Opisthobranchia). *Bonner Zoologische Beiträge* **55**:255–281.
- Laetz, E. M. J., Moris, V. C., Moritz, L., Haubrich, A. N. & Wägele, H. (2017) Photosynthate accumulation in solar-powered sea slugs—Starving slugs survive due to accumulated starch reserves. *Frontiers in Zoology* **14**:4.
- Lee, J. H., Lee, J. W., Chung, Y.-Y., Paek, K. H., Shin, J. S., Yun, C.-H. & Kim, J.-K. (1999) Cloning and characterization of the chloroplast elongation factor EF-Tu cDNA of *Oryza sativa* L. *Molecules and Cells* **9**:484–490.
- Lopes, D., Aveiro, S. S., Cruz, S., Cartaxana, P. & Domingues, P. (2024) Proteomic analysis of the mucus of the photosynthetic sea slug *Elysia crispata*. *Journal of Proteomics* **294**:105087.

- Lopes, D., Cartaxana, P., Ferreira, S. S., Silva, M. I., Nunes, M., Barata, J., Nunes, C. & Cruz, S. (2025) Mucopolysaccharides secreted by the sea slug *Elysia crispata* incorporate carbon via kleptoplast photosynthesis. *Frontiers in Marine Science* **12**:1580478.
- Lopes, D., Cruz, S., Martins, P., Ferreira, S., Nunes, C., Domingues, P. & Cartaxana, P. (2022) Sea slug mucus production is supported by photosynthesis of stolen chloroplasts. *Biology* **11**.
- Lopes, D., Cunha, E., Conde, T., Moreira, A., Cruz, S., Domingues, P., Oliveira, M. & Cartaxana, P. (2024) Antimicrobial, antioxidant and anti-inflammatory activities of the mucus of the tropical sea slug *Elysia crispata*. *Molecules* **29**:4593.
- Maeda, T., Takahashi, S., Yoshida, T., Shimamura, S., Takaki, Y., Nagai, Y., Toyoda, A., Suzuki, Y., Arimoto, A., Ishii, H., Satoh, N., Nishiyama, T., Hasebe, M., Maruyama, T., Minagawa, J., Obokata, J. & Shigenobu, S. Chloroplast acquisition without the gene transfer in kleptoplastic sea slugs, *Plakobranthus ocellatus*. *eLife* **10**:e60176.
- Martin, R., Walther, P. & Tomaschko, K.-H. (2013) Phagocytosis of algal chloroplasts by digestive gland cells in the photosynthesis-capable slug *Elysia timida* (Mollusca, Opisthobranchia, Sacoglossa). *Zoomorphology* **132**:253–259.
- Martin, R., Walther, P. & Tomaschko, K.-H. (2015) Variable retention of kleptoplast membranes in cells of sacoglossan sea slugs: Plastids with extended, shortened and non-retained durations. *Zoomorphology* **134**:523–529.
- Martins, P., Cartaxana, P. & Cruz, S. (2026) Microbiome characterization of the sea slugs *Elysia viridis* and *Placida dendritica*: Insights into potential roles in kleptoplasty. *BMC Microbiology* **26**:19.
- Morelli, L., Havurinne, V., Madeira, D., Martins, P., Cartaxana, P. & Cruz, S. (2024) Photoprotective mechanisms in *Elysia* species hosting *Acetabularia* chloroplasts shed light on host-donor compatibility in photosynthetic sea slugs. *Physiologia Plantarum* **176**:e14273.
- Nixon, P. J., Rogner, M. & Diner, B. A. (1991) Expression of a higher plant *psbA* gene in *Synechocystis* 6803 yields a functional hybrid photosystem II reaction center complex. *The Plant Cell* **3**:383-395

- Pelletreau, K. N., Weber, A. P. M., Weber, K. L. & Rumpho, M. E. (2014) Lipid accumulation during the establishment of kleptoplasty in *Elysia chlorotica*. *PLOS ONE* **9**:e97477.
- Richards Donà, A., Evertsen, J. & Johnsen, G. (2022) The role of parapodia and lack of photoacclimation in kleptoplasts of the sacoglossan sea slug *Plakobranthus ocellatus*. *Coral Reefs* **41**:319–332.
- Rumpho, M. E., Dastoor, F. P., Manhart, J. R. & Lee, J. (2006) The Kleptoplast. Teoksessa R. R. Wise & J. K. Hooper (Toim.), *The Structure and Function of Plastids* (s. 451–473). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Rumpho, M. E., Pochareddy, S., Worful, J. M., Summer, E. J., Bhattacharya, D., Pelletreau, K. N., Tyler, M. S., Lee, J., Manhart J. R. & Soule, K. M. (2009) Molecular characterization of the calvin cycle enzyme phosphoribulokinase in the stramenopile alga *Vaucheria litorea* and the plastid hosting mollusc *Elysia chlorotica*. *Molecular Plant* **2**:1384–1396.
- Rumpho, M. E., Summer, E. J. & Manhart, J. R. (2000) Solar-powered sea Slugs. Mollusc/Algal chloroplast symbiosis. *Plant Physiology* **123**:29–38.
- Sarvikas, P., Suorsa, M., Rintamäki, E., Vapaavuori, E., Aro, E., Tyystjärvi, E. & Lepistö, A. (2017) *Fotosynteesi*. (1. painos.). Helsinki, Suomi: Books on Demand GmbH.
- Smith, A. M. (2002) The structure and function of adhesive gels from invertebrates. *Integrative and Comparative Biology* **42**:1164–1171.
- Teugels, B., Bouillon, S., Veuger, B., Middelburg, J. & Koedam, N. (2008) Kleptoplasts mediate nitrogen acquisition in the sea slug *Elysia viridis*. *Aquatic Biology* **4**:15–21.
- Torres, J. P., Lin, Z., Winter, J. M., Krug, P. J. & Schmidt, E. W. (2020) Animal biosynthesis of complex polyketides in a photosynthetic partnership. *Nature Communications* **11**:2882.
- Trench, R. K., Trench, M. E. & Muscatine, L. (1972) Symbiotic chloroplasts; their photosynthetic products and contribution to mucus synthesis in two marine slugs. *The Biological Bulletin* **142**:335–349.
- Van Steenkiste, N. W. L., Stephenson, I., Herranz, M., Husnik, F., Keeling, P. J. & Leander, B. S. (2019) A new case of kleptoplasty in animals: Marine flatworms steal functional plastids from diatoms. *Science Advances* **5**:eaaw4337.

- Vanhaelewyn, L., Van Der Straeten, D., De Coninck, B. & Vandenbussche, F. (2020) Ultraviolet radiation from a plant perspective: The plant-microorganism context. *Frontiers in Plant Science* **11**:597642
- Wägele, H. & Klussmann-Kolb, A. (2005) *Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda)* – more than just slimy slugs. Shell reduction and its implications on defence and foraging. *Frontiers in Zoology* **2**:3.