

[特集] サンゴの生物学

共生

サンゴと褐虫藻の共生関係の成立から破綻まで

高橋 俊一

サンゴを含む刺胞動物の中には褐虫藻（共生能力を有する渦鞭毛藻の総称）を細胞内共生させているものがある。共生者の褐虫藻は光合成で生産したエネルギー（糖）を宿主の動物に提供する。一方、宿主は、代謝の過程で出た老廃物（無機窒素化合物や無機リン酸など）を褐虫藻に提供する。この共生関係により、両者は貧栄養な環境に適応している。サンゴに共生する褐虫藻はサンゴ礁生態系の主な生産者であり、その生態系に棲む生物の生存に必要なエネルギーを支えている。しかし、近年、海水温の上昇に伴いサンゴ礁の減少が進んでいる。その主な原因の一つは、サンゴの白化（サンゴと褐虫藻の共生関係の破綻）である。本稿では、サンゴと褐虫藻の共生関係がどのように開始し、それが高温ストレス時にどのように破綻するのかについて紹介する。

キーワード：サンゴ, 共生, 白化

熱帯や亜熱帯の沿岸に見られるサンゴ礁の面積は海洋全体の0.1%以下にすぎない。しかし、そこには海洋生物の少なくとも25%の種が生息しており、生物多様性に富んだ生態系が築かれている。サンゴ礁域は貧栄養な環境で、本来は生物の成育に適さない。では、なぜサンゴ礁にこれほど多くの生き物が生息できるのだろうか？その答えは、サンゴと褐虫藻の共生にある。栄養塩の必要な褐虫藻はサンゴの細胞の中に共生することにより貧栄養な環境から逃れている。また、サンゴは、プランクトンが少ないために捕食が困難な貧栄養な環境で、共生させた褐虫藻からエネルギーをもらうことで、捕食に頼らない生活様式を獲得した。つまり、サンゴと褐虫藻はお互いの弱点を補い合い、貧栄養な環境に適応しているのである。

褐虫藻を細胞内に共生させる刺胞動物は、サン

ゴの他に、ソフトコーラル、イソギンチャク、クラゲがいる。シャコガイも褐虫藻を体内に共生させているが、これは消化管が特殊化した器官内の細胞外共生である。宿主動物ごとに共生する褐虫藻に違いはなく、サンゴから単離した褐虫藻を異なる宿主動物（たとえばイソギンチャク）に共生させることも可能である。共生した褐虫藻は、光合成を行い、作られた光合成産物の一部を宿主に提供する。最近の研究では、グルコースが褐虫藻から宿主のサンゴに提供されると報告されている (Burriesci *et al.* 2012)。宿主動物は、餌を捕獲してエネルギーを得ることもできるが、貧栄養な環境では餌となるプランクトンが少ない。そのため、宿主動物の多くは、必要なエネルギーの大部分を褐虫藻が提供するエネルギーに頼っている。一方、褐虫藻は宿主動物から提供される栄養塩やCO₂を利用して光合成などの代謝を行っている。

褐虫藻というのは、刺胞動物などに共生する渦鞭毛藻類の総称であり、英語ではZooxanthellaeと呼ばれる。褐虫藻には、*Symbiodinium* や *Amphidinium* や *Gymnodinium* などが含まれる。その中で最も良く知られ、研究が進んでいるのが *Symbiodinium* である。*Symbiodinium* は

Takahashi Shunichi : Symbiotic relationship
between corals and algae : from association to
disassociation.

〒444 - 8585 岡崎市明大寺町西郷中38
基礎生物学研究所

E - mail : shun@nibb.ac.jp

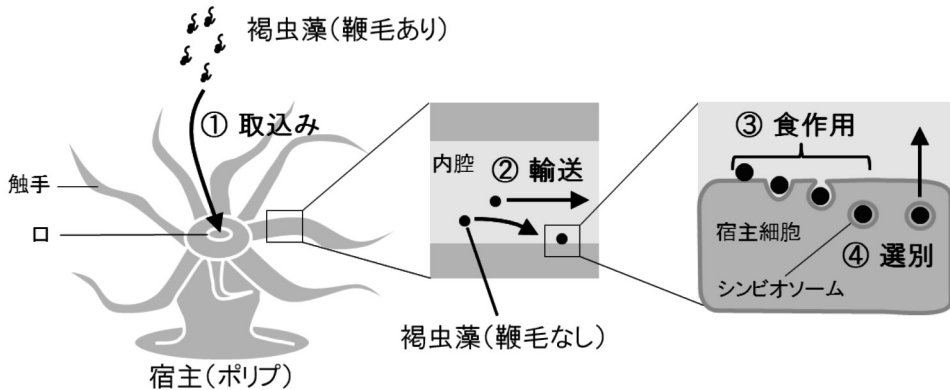


図1. 褐虫藻の共生機構。

宿主のポリプが褐虫藻を共生させるには、環境中の褐虫藻の取り込み、褐虫藻の輸送、細胞内への取り込み、褐虫藻の選別の過程を経る。

大きくAからIの九つのグループ（クレード）に分けられており（Pochon & Gates 2010）、それぞれのクレードにはいくつもの遺伝型の異なるタイプ（ここでは簡易的に種と呼ぶ）が存在する。褐虫藻種の違いにより、特徴が異なっており、褐虫藻サイズ（Schoenberg & Trench 1980）、ゲノムサイズ（LaJeunesse *et al.* 2005）、光合成活性（Fitt 1985）、高温耐性（Tchernov *et al.* 2004）、強光耐性（Karim *et al.* 2015）が異なっている。そのため、宿主の動物は、どの褐虫藻種を共生させるかにより、環境適応力が異なってくる。サンゴでは、環境や季節によって優占する褐虫藻種が異なることがある。また、白化現象の前後で褐虫藻種が変化したという報告もある。そのため、サンゴは、優占する褐虫藻種を変化させることで、環境変化に対応していると考えられている（Baker 2001, Baker *et al.* 2004）。

1. 共生のプロセス

褐虫藻の取込みは、親から子に伝わる垂直伝播（vertical transmission）と環境から取り込む水平伝播（parallel transmission）とがある。褐虫藻が垂直伝播するサンゴ種は決まっており、産卵の前に親の褐虫藻が子に伝わる。一方、褐虫藻が垂直伝播しないサンゴ種では、共生藻を持たない状態で産卵が起こり、成長の過程（プラヌラや幼ポリ

プの段階）で環境から褐虫藻を取り込む。多くのサンゴ種で、環境変化に伴い共生させる褐虫藻種の変化が見られるため、水平伝播による褐虫藻の取込みは、どのサンゴ種でも起こると考えられている。サンゴが褐虫藻を共生させるには、(1) 環境中の褐虫藻を口から胃腔内に取り込み、(2) 内腔を通して褐虫藻を共生させる細胞まで輸送し、(3) 食作用により細胞内に取り込み、(4) 褐虫藻を選別するという、大きく4つの過程を経る（図1）（Davy *et al.* 2012）。共生状態の褐虫藻は球形で鞭毛を有しないが、環境中では渦鞭毛藻に特有のダルマ型で2本の鞭毛を有する。そのため、サンゴは、遊泳している褐虫藻を捕獲し、胃腔内に取り込むと予想される（図1の①）。海水中の褐虫藻の密度は非常に低いので、サンゴと褐虫藻が出会う確立は非常に低い。そのため、サンゴは何らかの方法で褐虫藻を引き寄せていると考えられているが、その詳細は不明である。胃腔内に取り込まれた褐虫藻は、しばらくするとサンゴの内腔を循環し始める（図1の②）。人工ピーズなどでも同じように内腔を循環することから、褐虫藻の内腔の循環は鞭毛運動によるものでなく、サンゴの内腔に存在する繊毛が作り出す水流によるものと考えられる。褐虫藻がサンゴ細胞（内胚葉）に接触すると、食作用（ファゴサイトーシス）によりサンゴ細胞の膜に包まれながら、細胞内に取り込まれる（図

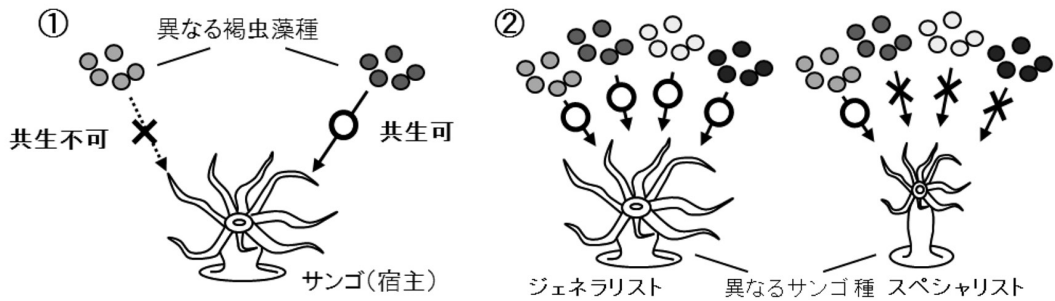


図 2. 宿主と褐虫藻の種特異性.

①それぞれのサンゴ種(宿主)は特定の褐虫藻種とのみ共生関係を築くことができる。②種特異性の強さは、サンゴ種間で異なる。ココでは示さないが、種特異性の強さは褐虫藻種間でも異なる。種特異性の低いものはジェネラリスト、強いものはスペシャリストと呼ばれる。

1の③)。そのため、取り込まれた褐虫藻は膜に包まれた状態である。この小胞はシンビオソームと呼ばれる。取り込まれた褐虫藻は、適合性が判断され、取り込まれた環境(サンゴ種や自然環境)に見合った褐虫藻(種)が共生者となる(図1の④)。その他は、細胞外へ吐き出される。褐虫藻とサンゴ細胞の表面にはお互いの認識に関わるタンパク質が存在し、それによってサンゴ細胞は褐虫藻を認識していると考えられている。この考えは、もともとヒドラと緑藻(クロレラ)との共生系で示された考えで、サンゴと褐虫藻の共生系にも適用されている(Meints & Pardy 1980)。今のところ、褐虫藻の細胞表面に存在するグリカン(糖鎖)と宿主動物細胞表面に存在するレクチン(糖と特異的に結合するタンパク質)が認識に関わっていると考えられている。しかし、実験的証明には至っていないというのが現状である。また、これらが取込みに重要なのか、それとも選別に重要なのかもわかっていない。また、なぜ褐虫藻が共生できて、他の渦鞭毛藻類や藻類が共生できないのかもわかっていない。

2. 種特異性

サンゴと褐虫藻の共生は、種特異的であることが知られている。つまり、それぞれのサンゴ種は特定の褐虫藻種とのみ共生関係を築くことができる(図2の①)。これは、共生藻を持たないポリプに、それぞれ異なる褐虫藻種を加え、共生(感染)

の可否を確認する共生実験からも明らかになっている(取り込まれる褐虫藻種と取り込まれない褐虫藻種とがいる)。ちなみに、種特異性はサンゴのみならず、褐虫藻を共生させる刺胞動物で共通にみられている。種特異性の強さはサンゴ種で異なっており、種特異性の弱いサンゴ種は、多くの褐虫藻種と共生関係を結ぶ(このようなサンゴ種はジェネラリストとよばれる)(図2の②)。逆に、種特異性の強いサンゴ種は、限られた少ない褐虫藻種と共生関係を結ぶ(このようなサンゴ種はスペシャリストとよばれる)(図2の②)。褐虫藻も同じで、種特異性の弱い種(ジェネラリスト)と強い種(スペシャリスト)とがいる。種特異性やその強さを決める因子(要因)については、明らかになっていない。いま考えられているのは、褐虫藻とサンゴ細胞の表面に存在する認識物質の違いが種特異性を作り出しているというもの。ただこれは、あくまで、褐虫藻の細胞表面に認識に関わりそうな物質が存在し、またその種類が褐虫藻種で異なるという結果から推測されているだけで、実験的に証明されているわけではない。以前、種特異性がプラヌラ幼生とポリプとで異なるという報告があり、種特異性が成長過程で変化すると考えられていた(Little *et al.* 2004)。しかし、この実験では、プラヌラ幼生と成長したポリプとに共生している褐虫藻種に違いが見られただけで、実際にそれぞれの成長段階での共生実験を行ったわけではない。ちなみに、イソギンチャク

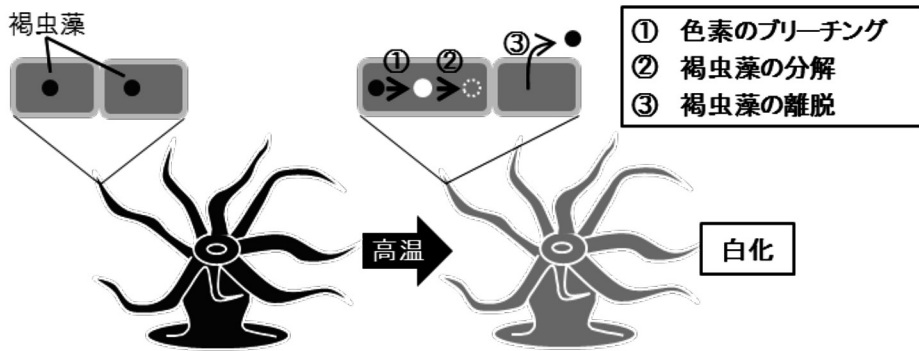


図3. 高温による白化機構.

高温ストレスによる白化は、①褐虫藻色素のブリーチング、②褐虫藻の分解、③褐虫藻の離脱に分かれる。

では、プラヌラとポリプとで共生実験を行い、成長段階で種特異性に違いがないことが示されている (Hambleton *et al.* 2014) .

種特異性の低いサンゴ種は、多くの褐虫藻種と共生関係を築くことができるため、より環境に適した褐虫藻種を共生させる確立が高い。一方、種特異性の高いサンゴ種は、その逆である。しかし、種特異性の高いサンゴ種であっても、種特異性の低い褐虫藻種が豊富に存在する環境では、より環境に適した褐虫藻種を見つけることができると予想される。ただ、実験的にこれを明らかにした報告はない。種特異性の高いサンゴ種は環境適応能力が低いと考えられるが、それでも自然界で適応している。種特異性が高いことに何らかのメリットがあるのかもしれないが、それが何なのかは不明である。

3. 高温ストレスによる白化

褐虫藻を共生させたサンゴは、褐色をしている。これは、褐虫藻がもつ光合成色素（ペリジニン）の色である。海水温が上昇すると、サンゴが褐色を失い、骨格の白色が透けて見えるようになる。これが白化と呼ばれる現象である。夏の海面水温の月平均が平年より2～3度高くなると、大規模なサンゴの白化現象が見られるようになる。白化直後のサンゴ（ポリプ）は生きていますが、白化状態が続くと栄養不足となり死滅する。白化現象は、30年前から徐々に頻繁に見られるようになっ

てきており、その頻度と規模は大きくなっている。これは、地球温暖化による海水温の上昇と大きな関係があると考えられている。すでに、30%のサンゴ礁が大きなダメージを受けており、地球温暖化が進むと2030年までに60%のサンゴが失われると予想されている (Hughes *et al.* 2003) .

サンゴの白化は、「共生している褐虫藻色素の欠失」と「共生している褐虫藻の欠失」のいずれかに起因する (図3)。後者の褐虫藻の欠失はさらに二つの要因があり、一つは褐虫藻の離脱 (サンゴからの放出) (図3の③)、もう一つは褐虫藻のサンゴ細胞内での消化である (図3の②)。海水温の上昇によるサンゴの白化が起こる前に、共生する褐虫藻の光阻害 (光合成装置の損傷) が起こることから、光阻害が白化の原因となると考えられている。以前は、光阻害が褐虫藻の離脱を引き起こすというモデルが提唱されていた (Hoegh-Guldberg 1999)。しかし、光阻害は光がないと起こらないのに対し、褐虫藻の離脱は光が無くても起こることから (Belda-Baillie *et al.* 2002)、光阻害が褐虫藻の離脱の主な原因ではない (Tolleter *et al.* 2013)。ただ、光阻害が強く起こる褐虫藻では、褐虫藻色素の欠失が見られる (Takahashi *et al.* 2004, Takahashi *et al.* 2008)。これは、光合成生物で一般的に見られる現象で、光合成色素のフォトブリーチングと呼ばれる (図3の①)。褐虫藻の場合、高温ストレスにより光損傷を受けた光合成装置 (光化学系II) の修復が阻

害され、光損傷を受けた光化学系IIの蓄積（光阻害）と光損傷を受けた光化学系IIに結合するアンテナタンパク質（多くの光合成色素を結合させている）の減少（フォトブリーチング）が起こることがわかっている（Takahashi *et al.* 2008）。また、修復の温度感受性は褐虫藻種で異なっており、高温に弱い褐虫藻種では、高温下で光阻害（Takahashi *et al.* 2009）もフォトブリーチング（Takahashi *et al.* 2008）も起こりやすい。光阻害が長期化すると、褐虫藻の壊死により、宿主細胞内での分解が起こると考えられ、その場合は褐虫藻の欠失による白化の原因ともなる（図3の②）。このことは、高温下で光阻害を起こしやすい褐虫藻種を共生させたサンゴでは、海水温が上昇した際に、光合成色素の欠失と褐虫藻のサンゴ細胞内での分解による褐虫藻の欠失が起こりやすく、白化しやすいことを意味する。また、光依存型の白化の場合、その感受性は褐虫藻の温度感受性だけでなく光感受性によっても異なり、それぞれの感受性は褐虫藻の種類によって異なる（Karim *et al.* 2015）。そのため、高温感受性が高く、さらに強光感受性の高い褐虫藻が、最もこのタイプの白化を起こしやすいと予想される。また、このタイプの白化は、強光ストレスのみでも起こる（Takahashi *et al.* 2004）。海水温が上昇した後に、強光に曝されたサンゴでより白化が強くなり起こっていたという報告があるが、これもこのタイプの白化が関与していると予想される。

では、高温下で光阻害を起こしにくい褐虫藻種を共生させていれば、サンゴの白化は起こらないのかというと、そうではない。海水温の上昇による褐虫藻の離脱による白化は、前述したように光阻害が見られなくても起こる。この褐虫藻の離脱に関する機構はほとんどわかっておらず、また、何がその感受性を決めているのかもわかっていない。従来の説では、高温下で褐虫藻のCO₂固定に関わるルビスコの活性が低下し、そのせいで光エネルギー（電子）が過剰となり、その結果として生成される活性酸素種が褐虫藻の離脱を引き起こすということになっていた。これを支持する結果として、海水中に活性酸素の消去に働くアスコルビン酸を添加すると、白化が緩和されたという報

告がある（Lesser 1997）。しかし、これ以来、同様の結果を示す報告はない。また、葉緑体からの活性酸素の生成は光依存であるのに対し、褐虫藻の離脱は光非依存である。そのため、葉緑体からの活性酸素が褐虫藻離脱の主要原因であるとは考えにくい。ただ、葉緑体からの活性酸素が「高温による褐虫藻の離脱」を促進するという可能性は否定できない。高温ストレスによる褐虫藻の離脱に関するメカニズムはほとんどわかっていない。

4. 今後の研究の展望

共生機構や白化機構に関する研究は、活発に行われてきたはずである。しかし、実際に明らかになっていることは、ごく僅かであり、ほとんどが仮説の範囲を脱していない。研究が進まない原因の一つは、サンゴが室内実験に不向きなことである。サンゴは(1)水槽での培養・維持が難しく、(2)骨格があるために実験に使いにくく、(3)褐虫藻のない状態での維持が難しいため、ある任意の褐虫藻のみを共生させることが困難である。そのため、最近では、サンゴの代わりにイソギンチャク (*Aiptasia*) がモデルとして利用されるようになってきている（Weis *et al.* 2008）。*Aiptasia*はサンゴと同様に *Symbiodinium* を共生させ、高温下で白化する。また、褐虫藻を持たない状態で維持することや、任意の褐虫藻種を共生させることが容易である。ゲノムも解読されており（Baumgarten *et al.* 2015）、分子レベルでの研究環境が揃いつつある。今後は、形質転換や任意の遺伝子のノックアウトやノックダウンといった分子生物学的手法の導入が期待される。一方、褐虫藻のゲノムも解



種名: *Aiptasia*
ゲノムサイズ: 260 Mb
遺伝子数: 29,269

図 4. モデル生物 (*Aiptasia*)。

読されており (Shoguchi *et al.* 2013), 分子レベルでの研究ができる環境が整いつつある。褐虫藻での形質転換に関する報告は幾つかある (Ortiz-Matamoros *et al.* 2015, ten Lohuis & Miller 1998)。しかし、実用レベルには至っていない。そのため、褐虫藻の場合も、研究のボトルネックは、形質転換や任意の遺伝子のノックアウトやノックダウンができないことである。これらが克服されれば、共生に関する研究が分子レベルで明らかにできるようになるはずである。

本稿の執筆の機会をお与え下さった東京経済大学の
大久保奈弥先生に感謝申し上げます。また、原稿を読み
適切な助言を下されたJAMSTECの丸山正先生に感謝
申し上げます。

引用文献

- Baker, A.C. 2001 *Nature* **411** : 765-766.
 Baker, A.C. *et al.* 2004 *Nature* **430** : 741-741.
 Baumgarten, S. *et al.* 2015 *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*.
112 : 11893-11898.
 Belda-Baillie, C.A. *et al.* 2002 *Biol. Bull.* **202** : 74-85.
 Burriesci, M.S. *et al.* 2012 *J. Exp. Biol.* **215** : 3467-3477.
 Davy, S.K. *et al.* 2012 *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **76** : 229-261.
 Fitt, W.K. 1985 *Proc. 5th Int. Coral Reef Congr.* **6** : 131-136.
 Hambleton, E.A. *et al.* 2014 *J. Exp. Biol.* **217** : 1613-1619.
 Hoegh-Guldberg, O. 1999 *Mar. Freshwater Res.* **50** : 839-866.
 Hughes, T.P. *et al.* 2003 *Science* **301** : 929-933.
 Karim, W. *et al.* 2015 *Plant Cell Physiol.* **56** : 1162-1171.
 LaJeunesse, T.C. *et al.* 2005 *J. Phycol.* **41** : 880-886.
 Lesser, M.P. 1997 *Coral Reefs* **16** : 187-192.
 Little, A.F. *et al.* 2004 *Science* **304** : 1492-1494.
 Meints, R.H. & Pardy, R.L. 1980 *J. Cell Sci.* **43** : 239-251.
 Ortiz-Matamoros, M.F. *et al.* 2015 *Ceinc. Mar.* **41** : 21-32.
 Pochon, X. & Gates, R.D. 2010 *Mol. Phylogenet. Evol.* **56** : 492-497.
 Schoenberg, D.A. & Trench, R.K. 1980 *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* **207** : 429-444.
 Shoguchi, E. *et al.* 2013 *Curr. Biol.* **23** : 1399-1408.
 Takahashi, S. *et al.* 2004 *Plant Cell Physiol.* **45** : 251-255.
 Takahashi, S. *et al.* 2008 *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **105** : 4203-4208.
 Takahashi, S. *et al.* 2009 *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **106** : 3237-3242.
 Tchernov, D. *et al.* 2004 *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101** : 13531-13535.
 ten Lohuis, M.R. & Miller, D.J. 1998 *Plant J.* **13** : 427-435.
 Tolleter, D. *et al.* 2013 *Curr. Biol.* **23** : 1782-1786.
 Weis, V.M. *et al.* 2008 *Trends Ecol. Evol.* **23** : 369-376.