



大型藻のアレロパシーに関する最新研究

羽生田岳昭

「アレロパシー」は化学物質を介した生物間の相互作用であり、化学物質によって引き起こされる阻害的作用の他、促進的作用も含まれる（鈴木・沖野 2002）。植物が作り出す二次代謝産物（アレロケミカル）は防御作用や情報伝達に寄与していると考えられており、近年ではアレロパシーが生態系や生物地理、そして進化の中で果たす役割についても注目が集まっている（Inderjit *et al.* 2011）。

海藻類は多様な二次代謝産物（テルペン、ステロール、ポリフェノールなど）を産生し、それらが様々な生物に対してアレロパシー的な化学防御機能を持つことが知られている（Pereira & da Gama 2008）が、大型藻の間のアレロパシー現象に関してはこれまでそれほど多くの知見がない。

ここでは、アオノリ類とオゴノリ類の間に見られたアレロパシー現象に関する最近の研究を紹介する。また、近年サンゴ礁の減少の要因の一つとして考えられている大型藻とサンゴの間のアレロパシー現象に関する論文についても紹介する。

海藻 vs. 海藻；アオノリとオゴノリのせめぎ合い

最初に紹介する論文は Xu *et al.* (2012) である。2008 年の北京五輪の際のセーリング会場であった青島沿岸で大規模なグリーンタイドが発生したというニュースを覚えている人も多いかと思う。その後、このグリーンタイドについては原因となった種類が特定され、スジアオノリ *Ulva prolifera* を含む *Ulva linza-procera-prolifera complex* が主要な構成要素であったことが明らかとなっている（Leliaert *et al.* 2009, Pang *et al.* 2010）。Xu *et al.* (2012) では、スジアオノリと *Gracilaria lichvoides* (AlgaeBase ではカタオゴノリ *Hydropuntia edulis* のシノニムとされている（Guiry & Guiry 2013））の相互関係に着目し、室内実験を行っている。

東シナ海で採集されたスジアオノリと *G. lichvoides* の天然藻体を滅菌処理し、前培養を行った後で 96 時間共培養した結果、単独で培養した場合に比べスジアオノリの生長（湿重量で換算）が顕著に抑制された（図 1A）。栄養塩（N と P）を追加しないバッチ培養と、24 時間毎に栄養塩を添加する準連続的な培養の双方でほぼ同様の結果が得られたことから、栄養塩の影響は除外された。

また、スジアオノリと *G. lichvoides* のそれぞれを単独で 48 時間培養した培地から藻体を除去し、フィルターで濾過したものを培地として培養を行ったところ、*G. lichvoides* の培地で培養したスジアオノリの生長が抑制された（図 1B）。栄養塩の影響と同様に光条件や pH の変化についても原因とは考えにくいことから、*G. lichvoides* から放出されたアレ

ロケミカル物質がスジアオノリの生長を抑制した可能性が示唆された。

一方、共培養実験において、*G. lichvoides* の生長や光合成（PAM を用いた光合成活性の測定）に対するスジアオノリの有意な影響は見られなかったが、スジアオノリの培地を用いた実験において、*G. lichvoides* の生長や光合成に有意な抑制が認められ、培地の希釈率が低くなるにつれて抑制の程度が増す傾向が見られた。従って、スジアオノリからもアレロケミカル物質が放出されている可能性が示唆された。

スジアオノリはグリーンタイドを引き起こし生態的、経済的に多大な影響を及ぼす種であるが、自生する *G. lichvoides* の存在がスジアオノリの増殖を抑えているのかもしれない。2008 年に青島で起きた大規模なグリーンタイドの後に同地域で行われたアオサ類のモニタリング調査では、グリーンタイドの際に優占していたスジアオノリの系統株と同じ遺伝子型を持つ株が見つからないという結果が報告されているが（Liu *et al.* 2010）、こうした結果も大型藻の間のアレロパシー的な相互作用に因るものなのかもしれない。また、著者らは未発表データとして、ウスバアオノリ *U. linza* がセイヨウオゴノリ *G. lemaneiformis* の生長や光合成を制限するという結果についても言及していた。

ここから先は個人的な推測であるが、スジアオノリとウスバアオノリの間、あるいは同種内の系統間における競合種とのアレロパシー的な相互作用の違いが、ハビタットの違いに影響を与えている可能性があるのではないだろうか。アレロケミカルの特定や、自然界での効果の有無や程度の検証など課題は多いと思われるが、海藻群落の構造や海藻類の相互関係を理解する上で重要なヒントになると考えられる。

触ると大火傷？；意外と激しい海藻によるサンゴへの攻撃

続いて紹介する論文は Rasher *et al.* (2011) である。こちらは野外実験により、大型藻が直接的にサンゴに与えるダメージの大きさやメカニズムの一端を明らかにし、4 種類のアレロケミカルについても同定している。

著者らは、フィジーの実験区内に移植された 3 種のサンゴ（ハイマツミドリイシ *Acropora millepora*、エダコモンサンゴ *Montipora digitata*、ハナヤサイサンゴ *Pocillopora damicornis*）の枝に 8 種の海藻（実験区周辺の普通種であり、サンゴとの接触が観察されている種；*Amphiroa crassa*、マユハキモ *Chlorodesmis fastigiata*、オオマタアミジ *Dictyota bartayresiana*、フサガラガラ *Galaxaura filamentosa*、*Liagora* sp.、アカバウミウチワ *Padina*

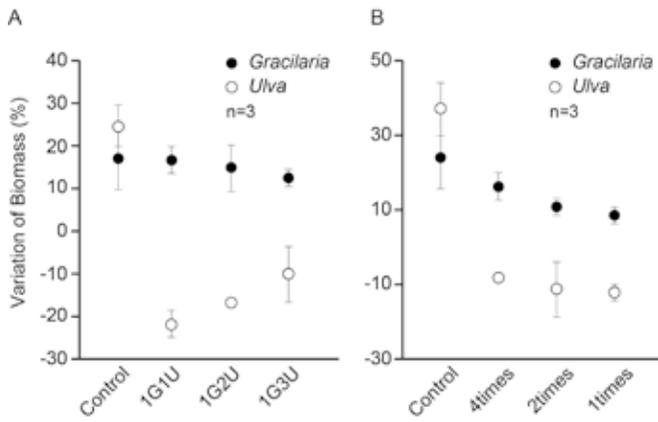


図1. (A) 共培養下におけるスジアオノリと *G. lichvoides* の相互関係。スジアオノリと *G. lichvoides* を同量用いた場合 (1G1U) から、*G. lichvoides* に対しスジアオノリを2倍量用いた場合 (1G2U)、3倍量用いた場合 (1G3U) を示す。コントロールの値は単独培養の結果を示す。(B) 培養液の効果。スジアオノリあるいは *G. lichvoides* を培養した後に得られた培養液の希釈倍率を4times, 2times, 1times として示した。コントロールの値は培養液の交換をしなかった場合の増加量。A, B 共に実験開始前の湿重量を0とし、実験開始後の増加または減少をパーセンテージで示している。Xu *et al.* (2012) を改変。

boryana, コバモク *Sargassum polycystum*, カサモク *Turbinaria conoides*) を接触させ、2日後、10日後、20日後に変化を観察するとともに、PAMを用いて(共生藻の)光合成活性を調べた。また、メタノールを用いて大型藻の藻体全体から疎水性化合物を抽出し、この抽出液(藻体内と同程度の濃度)を含ませたゲルをサンゴに固定してサンゴへの影響を調べた他、サンゴへの影響が最も顕著であった3種(マユハキモ、オオマタアミジ、フサガラガラ)を含む4種について、ヘキサンをを用いて大型藻表面の疎水性化合物を抽出し、この抽出液を含ませたゲルをサンゴに固定してサンゴへの影

響を調べた。

その結果、大型藻を直接サンゴに接触させた24通りの組み合わせ(前述の3種のサンゴと8種の高藻類の全組み合わせ)のうち、光合成の抑制が見られたのが79% (19通り)、明らかにサンゴに白化が見られたのが50% (12通り)、完全に死んだ例が33% (8通り)であった。図2は24通りの組み合わせのうち、ハイマツミドリイシと8種の高藻類の組み合わせの結果を示しており、カサモクとコバモクを除く6種の高藻との接触による白化や死滅(図2A)、ならびにそれらの高藻の疎水性抽出物による光合成の抑制(図2B)を示している(図3は先行研究であるRasher & Hay (2010)における実験結果の一部を示しており、*Lobophora variegata* (矢印)の影響によりハマサンゴ属の1種 *Porites porites* が白化している様子が見取れる)。サンゴに対する負の影響が大きい高藻と小さい高藻の傾向は3種のサンゴで共通していたが、影響の大きさはサンゴの種間で大きく異なっていた。一方、大型藻には全くダメージが見られなかった。大型藻の接触による遮蔽などの物理的影響を調べるため、膜状や糸状の藻体のモデルを利用した接触実験も行われたが、サンゴへの負の影響は見られなかった。

大型藻由来の疎水性抽出液を用いた実験の結果は、大型藻を直接サンゴに接触させた場合と同等かそれ以上の負の影響を示した(図2B)。加えて、藻体表面の疎水性化合物を用いた実験も同様の結果を示しており、抽出の際の細胞の溶解も起きていないことが確認されたことから、著者らは大型藻の表面に存在する疎水性のアレロケミカルがサンゴに直接的にダメージを与えた可能性が高いとした。

サンゴに対する負の影響が最も大きかった3種の高藻(マユハキモ、オオマタアミジ、フサガラガラ)のうち、マユハキモとフサガラガラを用いてアレロケミカルの同定を試み、メタノールで抽出されたマユハキモとフサガラガラの抽出液

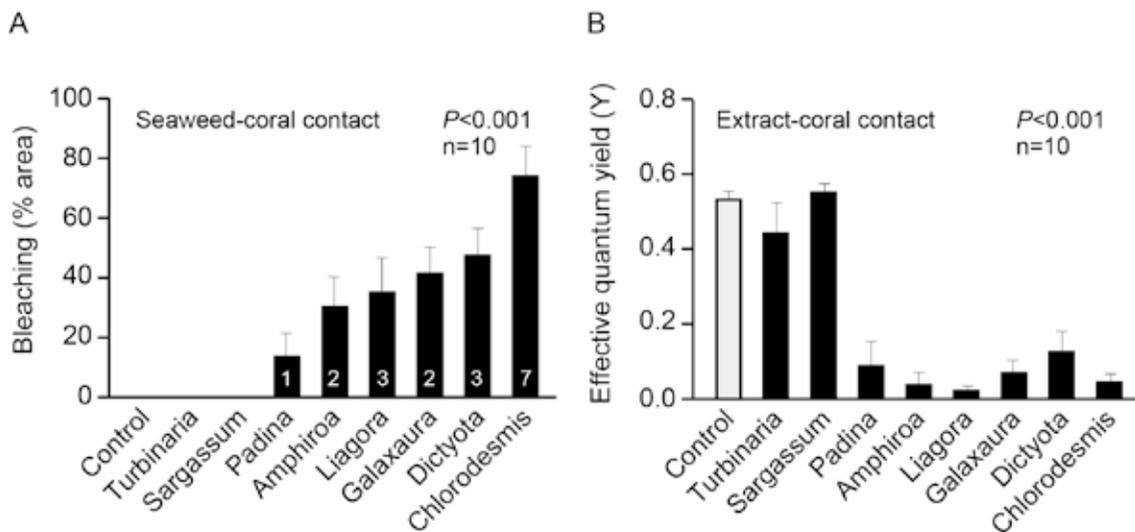


図2. 大型藻やその抽出物のサンゴ (*A. millepora*) への影響。(A) 大型藻をサンゴに接触させてから20日後のサンゴの白化率。棒の中の数字は、実験中に死んだサンゴの個体数を示す。(B) 大型藻由来の疎水性抽出物をサンゴに接触させてから24時間後の実効量子収率(Y)。A, B 共にデータの統計処理にはクラスカル・ウォリス検定を用いており、組み合わせの間に有為な差があることを示している。Rasher *et al.* (2011) を改変。



図3. *Lobophora variegata* (矢印) をハマサンゴ属の1種 (*Porites porites*) に接触させた実験の様子 (Rasher & Hay 2010). Hay 博士の許可を得て HP から転用.

から、HPLC などを用いてそれぞれ2種類のアレロケミカルを単離し、さらにNMR法や質量分析法を用いて構造解析を行った。フサガラガラからは2つのロリオライド誘導体が、マユハキモからは2つのアセチル化ジテルペンが同定された。このうちフサガラガラから得られたロリオライド誘導体は、ワカメから報告されていたものと同一であった。

著者らは、大型藻のアレロパシーが、海産微生物への防御を目的として複数の系統で独立に獲得されてきたと考えており、それがサンゴとの競合関係においてもプラスに働いた結果、サンゴに代わり大型藻が優占するリーフが増加する現象 (Bruno *et al.* 2009) の一因になっていると推測している。

彼らはその後、海藻類あるいはその疎水性抽出物をサンゴに接触させた場合のサンゴの遺伝子発現の変化を調べ、接触後24時間以内にタンパク質の分解や触媒活性や代謝活性の有意な変化が起こることを示した (Shearer *et al.* 2012)。こうした反応は、アレロパシー的な相互作用がサンゴ内における酸化作用と抗酸化作用のバランスを崩すとする仮説と一致しており、酸化と抗酸化のアンバランスな状態がアポトーシスや壊死に結びつくと考えられた。

アレロパシーをめぐる海藻と動物の興味深い関係

Rasher *et al.* (2011) や Shearer *et al.* (2012) のラストオーダーである Hay 博士のグループは、この他にも海藻類 (のアレロパシー) と動物の相互関係に着目したユニークな研究を行っている。例えば Dixon & Hay (2012) では、サンゴの1種 *Acropora nasuta* が、マユハキモあるいはその抽出物と接触した直後 (数分以内) にある種の匂い成分を分泌すること、そしてこの匂いにおびき寄せられたハゼ科の魚 (*Gobiodon histrio*, *Paragobiodon echinocephalus*) にマユハキモを食べさせることによって、マユハキモのアレロケミカルによるダメージを劇的に減少させていることを明らかにしており、こうしたサンゴとハゼ科魚類との関係が陸上におけるアリと植物の関係にあたるとしている。また、10年

以上前の研究になるが、Stachowicz & Hay (1999) では、クモガニ科の1種 *Libinia dubia* の若い個体がアミジグサ属の1種 *Dictyota menstrualis* を使って甲羅をデコレーションし、アミジグサが魚に対して持つ防御機構を利用する形で魚から身を守っていると考えられる現象を報告している。

前述のように陸上植物においては、生態系や進化におけるアレロパシーの役割に着目した研究が進んでいる。藻類においても、アレロケミカルを通じた直接的な相互関係に留まらず、様々な視点からの研究が進むことを期待している。

引用文献

- Bruno, J. F., Sweatman, H., Precht, W. F., Selig, E. R. & Schutte, V. G. W. 2009. Assessing evidence of phase shifts from coral to macroalgal dominance on coral reefs. *Ecology* 90: 1478–1484.
- Dixon, D. L. & Hay, M. E. 2012. Corals Chemically Cue Mutualistic Fishes to Remove Competing Seaweeds. *Science* 338: 804–807.
- Guiry, M. D. & Guiry, G. M. 2013. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available from URL: <http://www.algaebase.org>; [Cited May, 2012].
- Inderjit, Wardle, D. A., Karban, R. & Callaway, R. M. 2011. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy. *Trends Ecol. Evol.* 26: 655–662.
- Leliaert, F., Zhang, X. W., Ye, N. H., Malta, E. J., Engelen, A. H., Mineur, F., Verbruggen, H. & De Clerck, O. 2009. Identity of the Qingdao algal bloom. *Phycol. Res.* 57: 147–151.
- Liu, F., Pang, S. J., Chopin, T., Xu, N., Shan, T. F., Gao, S. Q. & Sun, S. 2010. The dominant *Ulva* strain of the 2008 green algal bloom in the Yellow Sea was not detected in the coastal waters of Qingdao in the following winter. *J. Appl. Phycol.* 22: 531–540.
- Pang, S. J., Liu, F., Shan, T. F., Xu, N., Zhang, Z. H., Gao, S. Q., Chopin, T. & Sun, S. 2010. Tracking the algal origin of the *Ulva* bloom in the Yellow Sea by a combination of molecular, morphological and physiological analyses. *Mar. Environ. Res.* 69: 207–15.
- Pereira, R. C. & da Gama, B. A. P. 2008. Macroalgal chemical defenses and their role in structuring tropical marine communities. In: Amsler CD, ed. *Algal Chemical Ecology*. Springer, New York. pp 25–55.
- Rasher, D. B. & Hay, M. E. 2010. Chemically rich seaweeds poison corals when not controlled by herbivores. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107: 9683–9688.
- Rasher, D. B., Stoutb, E. P., Engela, S., Kubanek, J. & Hay, M. E. 2011. Macroalgal terpenes function as allelopathic agents against reef corals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 17726–17731.
- Shearer, T. L., Rasher, D. B., Snell, T. W. & Hay, M. E. 2012. Gene expression patterns of the coral *Acropora millepora* in response to contact with macroalgae. *Coral Reefs* 31: 1177–1192.
- Stachowicz, J. J. & Hay, M. E. 1999. Reducing predation through chemically mediated camouflage: indirect effects of plant defenses on herbivores. *Ecology* 80: 495–509.
- 鈴木稔・沖野龍文 2002. アレロパシー現象. 21世紀初頭の藻学の現況. 日本藻類学会. pp. 63–66.
- Xu, D., Gao, Z., Zhang, X., Fan, X., Wang, Y., Li, D., Wang, W., Zhuang, Z. & Ye, N. 2012. Allelopathic Interactions between the Opportunistic Species *Ulva prolifera* and the Native Macroalga *Gracilaria lichvoides*. *PLoS ONE* 7: e33648.