

## 共生藻をもつヤコウチュウ

顧問 古谷 研

### はじめに

ヤコウチュウは直径0.2～2mmほどの桃の形をした単細胞生物であり、細胞は透明で一見ゼラチン質にも見え、18世紀に初めて科学的に記載された際にはクラゲ*Medusa*属に分類されたほどであるが、実際には微細藻類に含まれる渦鞭毛藻の一種である。とはいえ典型的な渦鞭毛藻とは形態が異なり、2本の鞭毛はきわめて短く、うち1本は痕跡的で全く目立たない。一方で、特徴的な触手をもつ(写真1)。葉緑体をもたず光合成能はなく粒子食を行う従属栄養者であり、その動物的な性質から動物図鑑では渦鞭毛虫として記載される。写真1は、緑藻を餌として与えた個体であるが、細胞容積の半分近くを食胞が占め活発に餌を取り込んでいる様子がうかがえる。触手の先端に餌の緑藻3細胞がついており、これも食べようとしているところである。多様な粒子を餌とし、プランクトンばかりでなく魚卵やカイアシ類の卵を食べ、共食も行ふ。時には木片を細胞内に取り込んでいる個体も観察されるほど貪欲な粒子食者である。ビーズを使った実験的解析によれば10 $\mu$ m以下から100 $\mu$ m以上の幅広いサイズの粒子を食べるが、60～80 $\mu$ m程度の粒子を好むようである。多様な餌を食べるヤコウチュウであるが、これが何に食われているかについては良く分かっていない。動物プランクトンや魚類の消化管内に細胞の痕跡が残りにくいことが原因なのか、ヤコウチュウを食べる生物についての知見は乏しい。後述するように細胞内の高濃度のアンモニアのためか魚類が避けるとの報告もあり、食物連鎖では上位の栄養段階に物質の流れがつかない、隘路あるいは行き止まりではないかと考える研究者もいる。もしそうならば、魚卵を食べるといった直接的な被害とともに、食物連鎖を遮断するという2重の意味で魚類生産に負のはたらきをしていること

になる。

ヤコウチュウは高濃度のアンモニアやリン酸イオンを細胞内に蓄える性質があり、冬から春に最大濃度に達し、夏から秋にかけて最小濃度となるサイクルを繰り返す。赤潮が減衰する際にアンモニアが海水中に放出されて魚介類の斃死の原因になることが知られている。ヤコウチュウの液胞は酸性(pH4.5～5.5)であるため、液胞内のアンモニアはアンモニウムとなっていて無害であるが、弱アルカリ性の海水では水素イオンが解離して生物毒性のあるアンモニアになるためである。12ページの表紙写真の説明にも記載しているが、初夏の風物詩として私たちになじみ深いヤコウチュウであるが、魚卵食やアンモニア放出による漁業被害や環境悪化をもたらす有害プランクトンなのである。



写真1 細胞の大部分を食胞が占めているヤコウチュウ。触手の先端には餌の緑藻を付けている。

### ヤコウチュウの二つの生態型

ヤコウチュウにはもう1つの生態型がある。細胞内に緑色の単細胞性鞭毛藻であるペディノ藻 *Pedinomonas noctilucae* を共生させているヤコウチュウである(写真2)。宿主1細胞に最大12,000細胞もの共生藻を持ち緑色を呈する。以下、

共生藻をもたないヤコウチュウをアカヤコウチュウ、共生藻を持つものをミドリヤコウチュウと呼び区別する。アカヤコウチュウは亜寒帯域から熱帯の海に広く出現するが、ミドリヤコウチュウは東南アジア熱帯域を中心に年間を通して水温が25℃以上の海域に分布し、東はニューギニアから西は中近東にわたる海域にのみ分布する(図1)。こうした分布域の違いや共生藻の有無からミドリヤコウチュウはアカヤコウチュウとは別種でないかとの検討もされたが、形態的に差異がないことからアカヤコウチュウとミドリヤコウチュウは同種であるとされており、著者らによるrDNAの塩基配列の解析もこれを支持しており(投稿準備中)、両者は同一種の異なる生態型であると考えて良い。



写真2 細胞内に共生藻*Pedinomonas noctilucae*をもつヤコウチュウ。細胞内の多数の微小な点が共生藻。スケールバーは100μm。



図1 共生藻を持つヤコウチュウの分布域 (Furuya et al., 2010).

ミドリヤコウチュウは粒子食を行うとともに共生藻が生産する有機物を消費して有機物を得る。このため、明条件であれば共生藻が光合成を行うので餌がなくても増殖することができ、共生藻の存在により餌密度の低い環境でも生存が担保される。こうした微細藻類を細胞内共生者としてもつ生物はほかにも存在するが、ミドリヤコウチュウと*P. noctilucae*の共生関係は他にはないユニークな特徴がある。それは、*P. noctilucae*がホストの液胞内を自由に遊泳していることである。一般に微細藻類の細胞内共生では、共生藻は異物であり共生藻はホスト由来の膜に包まれてホストの原形質とは隔離されている。しかし、ミドリヤコウチュウでは共生藻が膜に包まれてなく運動性を示す。とはいえ、液胞は膜に包まれているためホストの原形質とは隔離されている。また、*P. noctilucae*が環境中には存在しないこともほかの共生関係とは異なる特徴である。これまでに明らかになっているヤコウチュウ以外の細胞内共生では、共生藻の獲得は食作用からはじまるとされており、共生藻は環境中でも生存する。しかし、*P. noctilucae*の場合は海水中では生存できず、ミドリヤコウチュウの細胞内以外では生息できない。前述したようにミドリヤコウチュウの細胞内は酸性であり、*P. noctilucae*の増殖の至適pHは4.5~5.5と酸性環境に特化しているためpH8程度の海水中では生育できないのである。ミドリヤコウチュウの共生藻は*P. noctilucae*以外では見つかっていないことから、この共生関係は種特異性が高いといえる。

### ミドリヤコウチュウの分布拡大

東南アジアでは20世紀末頃から、経済発展と都市部の人口集中により沿岸域の富栄養化が進み、珪藻類や渦鞭毛藻による赤潮の発生状況が重篤化している。ミドリヤコウチュウはこれらを活発に補食して緑色の「赤潮」を形成し(写真3)、その大規模化・広域化が進んでいる。特に、経済発展著しい東南アジアのメガシティに面するマニラ湾、タイ湾奥部、ジャカルタ



写真3 マニラ湾におけるミドリヤコウチュウによる緑色の「赤潮」。  
500 $\mu$ g/L以上のクロロフィルa量に達する場合も珍しくない(右)。

湾では前世紀の末頃から濃密な「赤潮」が形成されている。ミドリヤコウチュウが大量発生すると魚類等の斃死や養殖生産の低下などの水産被害やリゾート域での観光資源の損失が生ずることから、東南アジアでは本種の「赤潮」発生抑制が社会的急務となっている。

南シナ海ではミドリヤコウチュウの分布はベトナム中部付近およびバシー海峡が北限であるが、不可逆的に進行する温暖化に伴い、ミドリヤコウチュウの分布の北進が予想され、その被害が温帯域側に向けて拡大することが懸念されている。実際に、今世紀に入りそれまで分布していなかった中近東からアラビア海の広範な海域に分布が拡大し(図1)、季節によっては水温が25 $^{\circ}$ C以下になる海域からも出現するようになり、地球温暖化との関連が報告されている。また、共生藻が温帯域の生態型の細胞内に移行するようになれば、分布の拡大が加速すると懸念される。これまでヤコウチュウ赤潮に関する知見はアカヤコウチュウに集中し、ミドリヤコウチュウについては研究が遅れ、生態的な優位性に関する定性的な知見に限られてきた。特に温暖化に伴う分布拡大に関わる点に関しては知見が極めて乏しい。これは、ミドリヤコウチュウの培養が困難であったことに加えて、共生藻の生理に着目した研究が欠落していたためである。

今後、ミドリヤコウチュウがもたらす社会問題への対処のために、ミドリヤコウチュウの生理生態研究の進展が求められる。

参考文献 (本稿では引用文献を省略したが、詳細については下記を参照されたい。)

- ・Furuya, K., P. M. Glibert, M. Zhou, and R. Raine (2010) Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms: Harmful Algal Blooms in Asia. IOC and SCOR, Paris and Newark, Delaware. 68 pp.
- ・Harrison P. J., K. Furuya, P. M. Glibert, J. Xu, H.B. Liu, K. Yin, J. H. W. Lee, H. Liu R., Gowan A. R. Al-Azri, A. Y. T. Ho and D. M. Anderson (2011) Chinese Journal of Oceanology and Limnology, 29, 807-831.
- ・齋藤春菜・古谷 研 (2006) 日本プランクトン学会報, 53, 14-21.