

令和 6 年 6 月 14 日現在

機関番号：12501

研究種目：若手研究

研究期間：2021～2023

課題番号：21K14896

研究課題名（和文）光共生する浮遊性有孔虫の温暖化適応戦略の検証

研究課題名（英文）Adaptive strategies of photosymbiotic planktonic foraminifera to global warming

研究代表者

高木 悠花（TAKAGI, Haruka）

千葉大学・大学院理学研究院・助教

研究者番号：10785281

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,600,000円

研究成果の概要（和文）：光合成藻類を細胞内に保持し栄養的に相互依存する「光共生」は、温暖で貧栄養な海域で適応的な生態であり、環境変動に対する応答を理解することは重要である。本研究では、光共生する浮遊性有孔虫を対象に、高水温下における 温度耐性、光合成生理状態の変化、共生藻組成の変化を検証した。その結果、32℃までは水温によらず健全な共生系を維持できること、共生藻組成は温度による影響を受けないことが明らかとなった。一方で、共生藻を単離状態におくと、30℃で成長を停止してしまうことも判明し、共生という状態が藻類にとって、環境ストレスに対するシェルターの役割をしている可能性が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

浮遊性有孔虫のような微小プランクトンは、海洋の低次生態系を支える重要な構成生物であり、そのバイオマスや群集組成の変化は、より高次の生態系へ影響を及ぼす。従って、本研究で明らかにした温暖化への応答は、将来的な温室地球における海洋生態系の状態を予測するためにも重要である。また、共生という生態は、地球生命史において生物の多様性を生む要因のひとつであることから、環境変動に対する共生系の応答を理解することは、過去の海洋環境変動と、それに応じた生物の進化過程を紐解く上でも重要である。

研究成果の概要（英文）：Photosymbiosis, in which photosynthetic algae are maintained within a host's cell and are nutritionally interdependent, is an important ecology in warm, oligotrophic waters, and understanding its response to environmental changes is important. In this study, I examined (1) temperature tolerance, (2) changes in photophysiology, and (3) changes in symbiotic algal composition in photosymbiotic planktonic foraminifera under high water temperatures. The results showed that a healthy symbiotic system can be maintained regardless of water temperature up to 32°C, and that the composition of symbiotic algae is not affected by temperature. On the other hand, when the symbiotic algae were kept in isolation, they stopped growing at 30°C, suggesting that the symbiotic state may serve as a shelter for the algae against environmental stress.

研究分野：プランクトン生態学

キーワード：浮遊性有孔虫 地球温暖化 環境適応 光共生 共生藻 飼育実験

1. 研究開始当初の背景

人類起源の温室効果ガスによって、現在の海洋は過去に類をみない速度で温暖化しており、そこに棲まう生物にも憂慮すべき影響を与えている。海洋に広く生息する単細胞性の動物プランクトンである浮遊性有孔虫においても、産業革命以降の地球温暖化により、温暖域の群集が高緯度域へ進出している証拠が明示されるなど (Jonkers et al. 2019, Nature), その影響が顕在化しはじめている。有孔虫類には、造礁性サンゴのように共生藻類をもつ種 (光共生種) がおり、サンゴで知られている高温下での白化 (共生藻や光合成色素の喪失) 現象との類比で考えれば、温暖化により白化し、ひいては種を絶滅に追いやるという可能性も否定できない。

しかし一方で、浮遊性有孔虫の化石記録を用いた研究では、光共生する種が非共生種に比べて、温暖化に対する耐性が高いことが指摘されている。例えば、過去の地球の全球的な温暖化イベント時 (暁新世-始新世境界時の温暖化極大 PETM など) では、非共生種が衰退する一方で、光共生種はむしろ多様性が増し、光共生が温暖環境での多様性創出に深く寄与していたことが知られている (Kelly et al., 1998; Ezard et al., 2011)。これは、光共生という生態によって、有孔虫類が温暖化に巧みに適応してきた可能性を示唆している。しかし、こうした知見の多くは、化石記録に基づくマクロスケールでの適応に関するもので、現在の海洋において、光共生性の浮遊性有孔虫が、高海水温下でどう挙動するかという実態は明らかにされていない。

2. 研究の目的

光共生する生物として有名な造礁性サンゴと共生藻の関係では、共生藻の種類によって温暖化への耐性が異なることが知られ、これは 共生藻の生理的な特性の違い に起因している (Takahashi et al., 2004)。また近年の底生有孔虫の研究では、1 個体が様々な共生藻を保持していることが報告され、一部の種では、個体内の共生藻の組成が水温によって変化 することが明らかとなっている (Schmidt et al. 2018)。こうした光共生する様々な分類群の知見を総合すると、光共生する生物では、

- A. 共生藻が 光合成の生理状態を変化 させることで、温暖化耐性を獲得している
- B. 宿主が 細胞内の共生藻組成を変化 させることで、温暖化耐性を獲得している
- C. その両方が起きている

という可能性が考えられる。そこで本研究では、光共生する海洋プランクトンが高水温下において、①どれほどの温度耐性があるか、②生理状態がどう変化するか、③共生藻組成がどう変化するかを、浮遊性有孔虫を対象に明らかにする。飼育実験、光合成生理解析、および遺伝子解析を組み合わせて検証し、光共生の環境適応としての役割を明らかにすることで、「光共生は温暖化適応戦略として機能しうるか？」という問いの答えを導き出すことを目的とした。

3. 研究の方法

「光共生する浮遊性有孔虫は温暖化にどのように応答しているか？」を明らかにすべく、本研究では、浮遊性有孔虫における、高水温環境下での ①順応可能性 (高温耐性)、②生理状態の変化 (光合成生理)、および③共生藻の種類の変化 (共生藻組成) を明らかにする。具体的には、

- ① 水温制御下で飼育実験を行い、個体サイズ、生殖率、生残率から高温耐性を明らかにする
- ② アクティブ蛍光法による解析で、実験①下での光合成の生理特性の違いを明らかにする
- ③ 有孔虫の 1 個体メタバーコーディング解析を行い、細胞内の共生藻組成を明らかにすることを目的とする。これらの達成により、浮遊性有孔虫の光共生という生態が、温暖化適応戦略として機能しているかを議論する。

4. 研究成果

- ① 水温制御下で飼育実験を行い、個体サイズ、生殖率、生残率から水温耐性を明らかにする
沖縄県瀬底島沖、および相模湾真鶴沖で採取した *Trilobatus sacculifer* を対象に、実験を行った。まず 19.5°C、24.5°C、32°C の温度条件で飼育した結果、予想外にも 32°C の最高温区 (サンゴでは

白化が報告されるレベル)でも順調な成長が見られ、配偶子放出も確認された(図1)。そこで、追加で32°C, 34°C, 36°Cの温度区を設定した飼育実験を行い、より高温側の応答について検証した。その結果、36°Cではすぐに生体活動が見られなくなり、耐えられない温度であることが確認された。34°Cでは、数日生存できた個体も確認されたものの、おおむね1日後には生体活動(仮足の流動)は停止し、耐性上限に達していると判断された。一方で32°Cでは、以前の飼育実験の結果同様に、問題なく成長(殻成長)し、餌を捕食し、配偶子放出まで確認され、再現性高く、影響がないことが確認された。結果として、高温耐性は32°Cと34°Cの間にあることが示された。



図1. 温度実験中の *T. sacculifer* の様子. 左から 19.5°C, 24.5°C, 32°Cの温度区の個体. 32°Cという高温でも共生藻の光合成活性が落ちず、宿主の成長や生殖も見られ、サンゴで知られているような「白化現象」は確認されない。

② アクティブ蛍光法による解析で、水温実験下での光合成生理特性の違いを明らかにする

①の実験期間中、高速フラッシュ励起蛍光装置(FRRF)を用いた、クロロフィルのアクティブ蛍光法により、光合成の生理パラメータを取得した。これにより、光共生系の生理状態の継時的な変化を評価した。予想外にも、水温実験区間での光合成生理特性(例えば光合成活性 F_v/F_m)に有意差は見られず、共生系が健全に成長できる水温(32°C)までは、安定的な値を示すことが明らかとなった。34°C, 36°Cの高温では、実験開始24時間後にはすでに光合成能が停止している個体が多くを占めた。①の結果で示したように、同時に宿主の生体活動も停止していたことを鑑みると、共生系の応答は宿主と共生藻を切り離して考えることが困難であることも見えてきた。また当初計画にはなかったが、同時に、共生藻(*Pelagodinium béii*)の単離培養株を用いて同様の温度実験を行ったところ、30°Cでは光合成活性は低下し、増殖できなくなることが明らかとなった

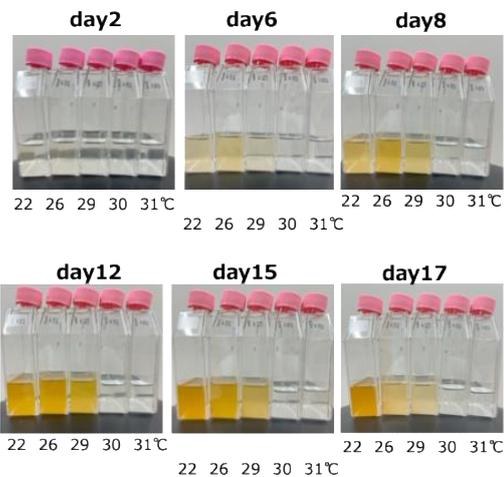


図2. 温度実験中の単離共生藻 *P. béii* の様子. 左から 22°C, 26°C, 29°C, 30°C, 31°Cの温度区のカルチャー. 30°Cでは全く増殖できないことが見て取れる。

(図2)。すなわち、共生状態の藻類では32°Cまでは問題ないが、単離状態ではその温度には耐えられないことになる。これは、共生という状態が、藻類側にとって、何か環境ストレスに対するシェルターのような役割をしている可能性が示唆される。

③ 有孔虫の1個体メタバーコーディング解析を行い、細胞内の共生藻組成を明らかにする

様々な海域で採取した浮遊性有孔虫個体の18S rDNAメタバーコーディング解析を行い、現場における水温環境と共生藻組成の関係について比較した。今回主として対象にした *T. sacculifer* は、亜熱帯外洋域、温帯域、比較的沿岸でも、*Pelagodinium béii* という単一の共生藻を有していることがわかり、少なくとも本種においては、水温環境により共生藻組成を変化させるという、底生有孔虫で確認されているような応答をしないことがわかった。一方で、採取された海域ごとに、異なる(ただし近縁の)共生藻を有する種も確認された。この詳細については、そもそも宿主の遺伝型が違うという可能性も否定できない。あるいは、共生できる利用可能な共生藻が海域ごとに異なっていた可能性もある。いずれにせよ、同一個体内では共生藻の多様性は極めて低く、むしろ高い特異性を示すことが明らかとなった。

上記結果を総合して考えると、浮遊性有孔虫 *T. sacculifer* の光共生系は、

1. 32°Cという比較的高い高温耐性を示し、閾値は32°Cと34°Cの間にあること
2. 温度変化に応じて漸移的に共生藻の生理特性が変化するのではなく、閾値に達するまでは健全な共生系を維持でき、閾値を超えると急激に死亡すること
3. 温度変化に応じて漸移的に共生藻組成が変化するのではなく、共生関係は高い特異性を示すこと
4. 共生藻は単体では30°Cですでに増殖できなくなり、共生状態とは異なる応答を示すこと

が明らかとなった。当初想定していたような、環境勾配に応じた漸移的な変化ではなかったため、水温との関係性を解析するには至らず、高温にどのように応答しているかの詳細は明らかにできなかった。これについては、今後、高温環境下でどのような遺伝子が働いているか等、遺伝子発現解析を行うことで迫ることができると考えている。一方で、単離共生藻の培養株の温度応答と比較することで、共生状態の方がより高温に強いと判明したことは非常に興味深い。今後のさらなる検討が必要ではあるが、共生系のシェルターとしての役割が見えてきたことは、原生生物の共生関係の理解に関して一定の成果があったと考えている。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計3件（うち査読付論文 2件 / うち国際共著 0件 / うちオープンアクセス 2件）

| | |
|---|---------------------|
| 1. 著者名 高木悠花 | 4. 巻 32 |
| 2. 論文標題 光共生を行う浮遊性有孔虫類の海洋生態学的研究 | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 海の研究 | 6. 最初と最後の頁 17-35 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.5928/kaiyou.32.2_17 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |

| | |
|--|----------------------|
| 1. 著者名 Haruka Takagi, Katsunori Kimoto, Tetsuichi Fujiki | 4. 巻 9 |
| 2. 論文標題 Photosynthetic carbon assimilation and electron transport rates in two symbiont-bearing planktonic foraminifera | 5. 発行年 2022年 |
| 3. 雑誌名 Frontiers in Marine Science | 6. 最初と最後の頁 803354 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fmars.2022.803354 | 査読の有無 有 |
| オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である） | 国際共著 - |

| | |
|--|---------------------|
| 1. 著者名 高木悠花 | 4. 巻 55 |
| 2. 論文標題 浮遊瀬有孔虫の光共生－盗細胞という側面－ | 5. 発行年 2023年 |
| 3. 雑誌名 月刊細胞 | 6. 最初と最後の頁 52-56 |
| 掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし | 査読の有無 無 |
| オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難 | 国際共著 - |

〔学会発表〕 計14件（うち招待講演 4件 / うち国際学会 6件）

| |
|--|
| 1. 発表者名 高木悠花 |
| 2. 発表標題 浮遊性有孔虫の飼育実験とその先にあるもの |
| 3. 学会等名 2024年日本プランクトン学会春季シンポジウム（招待講演） |
| 4. 発表年 2024年 |

| |
|------------------------------------|
| 1. 発表者名 高木悠花, 関根真, 齊藤宏明 |
| 2. 発表標題 温度ストレスに対する浮遊性有孔虫光共生系の応答 |
| 3. 学会等名 日本海洋学会2023年度秋季大会 |
| 4. 発表年 2023年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Takagi, H, Saito, H |
| 2. 発表標題 Responses to environmental stressors in photosymbiotic planktonic foraminifera <i>Trilobatus sacculifer</i> |
| 3. 学会等名 2nd Asian Paleontological Congress (国際学会) |
| 4. 発表年 2023年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Takagi, H, Saito, H |
| 2. 発表標題 Responses to DCMU, high light, and high temperature in <i>Trilobatus sacculifer</i> photosymbiosis |
| 3. 学会等名 International Symposium on Foraminifera 2023 (国際学会) |
| 4. 発表年 2023年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Takagi, H, Kimoto, K, Fujiki, T |
| 2. 発表標題 Photosynthetic rates in planktonic foraminiferal symbiosis: Comparison of two measures and its implications for carbon sources for photosynthesis |
| 3. 学会等名 Japan Geoscience Union Meeting 2022 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|----------------------------------|
| 1. 発表者名 高木悠花, 仲村康秀, 齊藤宏明 |
| 2. 発表標題 現生浮遊性有孔虫と共生藻のパートナーシップ |
| 3. 学会等名 日本古生物学会2022年年会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Takagi, H, Kimoto, K, Fujiki, T |
| 2. 発表標題 Difference in photosynthetic rates between <i>Trilobatus sacculifer</i> and <i>Globigerinella siphonifera</i> : Implications for carbon sources for photosynthesis |
| 3. 学会等名 14th International Conference on Paleoceanography (ICP14) (国際学会) |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|-----------------------------------|
| 1. 発表者名 高木悠花 |
| 2. 発表標題 光共生を行う浮遊性有孔虫類の海洋生態学的研究 |
| 3. 学会等名 日本海洋学会2022年度秋季大会 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 高木悠花 |
| 2. 発表標題 海洋の原生生物と微細藻類の生物間相互作用 相利共生か搾取か? |
| 3. 学会等名 第81回日本寄生虫学会東日本支部大会・日本共生物学会第6回大会 合同大会 (招待講演) |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Takagi, H, Kimoto, K, Fujiki, T |
| 2. 発表標題 Photosynthesis in modern symbiont-bearing planktonic foraminifera: toward a better understanding of the symbiotic system and geochemical proxies |
| 3. 学会等名 TMS Annual Meeting 2022 (国際学会) |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--------------------------------------|
| 1. 発表者名 高木悠花 |
| 2. 発表標題 浮遊性有孔虫と藻類の細胞内共生関係に迫る |
| 3. 学会等名 日本藻類学会第46回大会シンポジウム (招待講演) |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 高木悠花, 木元克典, 藤木徹一 |
| 2. 発表標題 浮遊性有孔虫-藻類共生系の光合成: 炭素固定速度と電子伝達速度からの示唆 |
| 3. 学会等名 海洋生物シンポジウム2022 |
| 4. 発表年 2022年 |

| |
|--|
| 1. 発表者名 Takagi, H |
| 2. 発表標題 Advances in planktonic foraminiferal photosymbiosis research: Partnership, photophysiology, and implications on evolution |
| 3. 学会等名 TMS Foram Festival (招待講演) (国際学会) |
| 4. 発表年 2021年 |

| |
|---|
| 1. 発表者名 Takagi, H, Fujiki, T, Kimoto, K |
| 2. 発表標題 Photosynthetic carbon assimilation and electron transport rate in two symbiont-bearing planktonic foraminifera |
| 3. 学会等名 EGU General Assembly 2021 (国際学会) |
| 4. 発表年 2021年 |

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

| 氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号) | 所属研究機関・部局・職 (機関番号) | 備考 |
|---------------------------|-----------------------|----|
|---------------------------|-----------------------|----|

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

| 共同研究相手国 | 相手方研究機関 |
|---------|---------|
|---------|---------|