

— 総説 —

造礁サンゴにおける温度ストレスの生理学的影響と生態学的影響*

中村 崇†

要旨

大気中への二酸化炭素 (CO₂) 排出量の増加に伴う地球規模での気候変動が、生物および生態系に与える影響が危惧されるようになって久しい。近年では、陸域生態系への影響はもとより、資源管理や防災の観点からも、海洋生態系に対する影響の評価と将来予測が急務となりつつある。本総説では、温暖化・海洋酸性化といった地球規模の環境問題のうち、温暖化の直接影響ともいえる異常な高水温が海洋生物に与える影響について、サンゴ礁生態系の基礎生物である造礁サンゴを中心に述べる。また、温暖化に伴う環境負荷応答として見られるサンゴの白化現象が世界各地のサンゴ礁生態系に与える影響と、今後の研究の展望について述べたい。

キーワード：地球温暖化，環境負荷，共生，サンゴ礁

1. はじめに

1992年ブラジルのリオデジャネイロで開かれた地球サミットにおいて採択された「持続可能な開発のための人類の行動計画（アジェンダ21）」には、「サンゴ礁やマングローブ林は、地球上でも最も多様で、総合的かつ生産的な生態系であり、生態学上の重要な機能を果たすと同時に、海岸を保護し、また食料、観光及び経済発展のための重要な資源となっている。その一方で、世界の多くの部分でこのような沿岸系が人為・自然の双方の多様な負荷要因によって脅かされつつある」との文言がみられる（UNEP, 1992）。それから約20年の間、オゾン

層破壊、温暖化、さらには海洋酸性化など、地球規模での環境問題が次々に明らかになっており、我々人類を含めた生態系の健全性保持だけでなく、生物圏全体の存続が懸念されるに至っている。

こうした急激な環境変動に際し、サンゴ礁の生物、特に光合成をおこなう渦鞭毛藻類との密接な共生関係を持ち、主に固着性の生活を送る造礁サンゴ類が、他の生物よりも鋭敏な反応をみせ、なおかつ世界的な環境負荷指標になりえることから、浅海域の生態系の中では特に、サンゴ礁生態系を対象にした温暖化影響の研究がすすめられている。

サンゴ礁が広がる海の面積は、海洋全体からみるとほんの1%以下であるが、海産魚類種の約25%がサンゴ礁域で見つかるといわれるほど多種多様な生物が生息している（Spalding *et al.*, 2001）。特に、体内に渦鞭毛藻類の仲間である褐虫藻（zooxanthellae）とよばれる単細胞の植物プランクトンを組織表面の1cm²あたり数百万個の密度で保持する「造礁サンゴ類（以下サンゴ；

* 2011年12月14日受領；2012年4月18日受理
著作権：日本海洋学会，2012

† 琉球大学 理学部 海洋自然科学科
〒903-0213 沖縄県西原町千原1番地
TEL・FAX: 098-895-8897
098-895-8577 (生物系事務室)
e-mail: takasuke@sci.u-ryukyuu.ac.jp

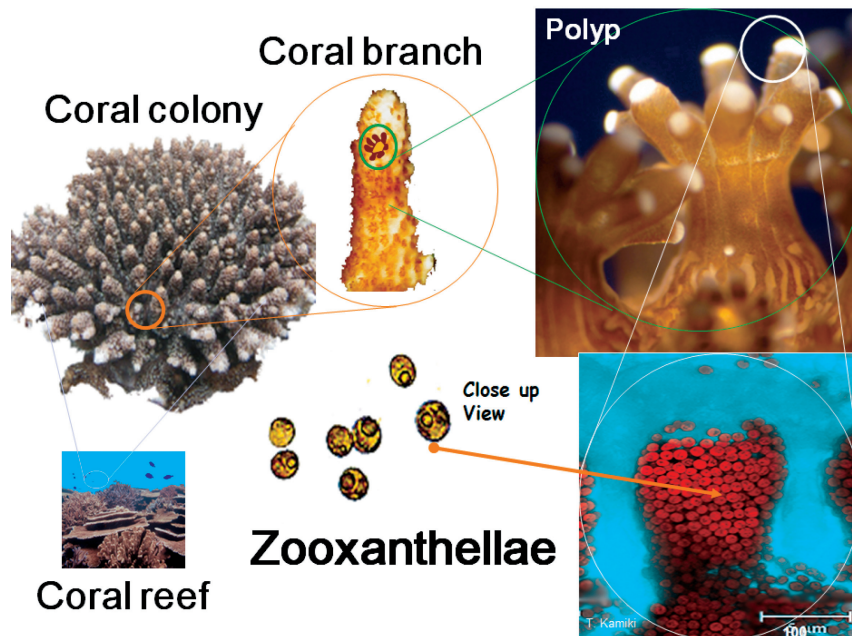


Fig. 1. Corals from macro scale (coral reef) to micro scale (tissue and symbiotic algae: zooxanthellae).

Fig. 1)」の周囲には、活発に成長するサンゴ群体の炭酸カルシウム骨格がつくり出す複雑な3次元構造を巧みに利用する生物が多数生息している。これはサンゴが直接食糧源として他の生物に利用されると同時に、多様な生物の生息に適したさまざまな微環境を創出するからでもある（西平ら, 1995）。

サンゴと褐虫藻との間には「相利共生」の関係が存在し、サンゴは褐虫藻がおこなう光合成産物の多くを受け取ることで、群体成長や生殖に必要なエネルギーの殆どを賄うことができる（Muscatine, 1967; Muscatine *et al.*, 1989）。加えて、褐虫藻は宿主であるサンゴが排出するアンモニアなどの窒素源などを利用して増殖をおこなうと同時に、サンゴが呼吸により排出する二酸化炭素をそのまま光合成に利用することができるため、サンゴと褐虫藻の共生関係は、熱帯海洋域特有の貧栄養な状態、特に硝酸、亜硝酸、アンモニアなどの窒素含量が少ない条件でも効率よく、安定した光合成をおこなうのに適しているといえる（Fig. 2）。また、排出される粘液はバクテリアによる分解を経て、生態系の他の栄養段階の生物に利用される（Odum and Odum, 1955）。栄養塩濃

度の低い環境でも活発にサンゴが骨格を作ることで礁が形成され、多様な生物群が維持される基礎をサンゴが担っている理由は、貧栄養ながら豊富な太陽輻射エネルギーが得られる特殊な環境に適応した、光合成藻類との共生というユニークな生活方式によるところが大きいといえる。

2. 海水温上昇とサンゴ白化現象

サンゴ礁をとりまく地球温暖化に伴う深刻な問題として、夏季海水温度の異常上昇による「サンゴ白化」現象と、その後のサンゴの斃死によって引き起こされる生態系の移行（フェーズシフト）が強く懸念されている（Bellwood *et al.*, 2004）。例えば、大規模白化に伴うサンゴの大量死によって空いた生息空間に、比較的成長の早い藻類が繁茂してしまう状態などが見受けられる。また、それと同時にサンゴ群集回復の基礎となる成熟群体からの新規幼生の供給も衰退した状態が続くため、元の状態への回復が一層困難になってしまう（Fig. 3）。通常、サンゴの多くは体内に高密度で存在する褐虫藻の由来の褐色・緑褐色を基調とした色彩を持っているが、環

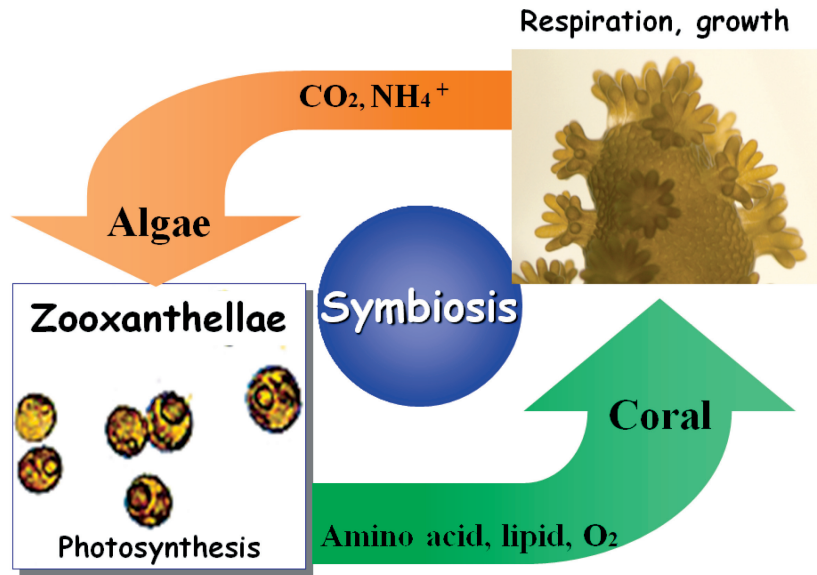


Fig. 2. Mutual symbiosis between coral and symbiotic algae.

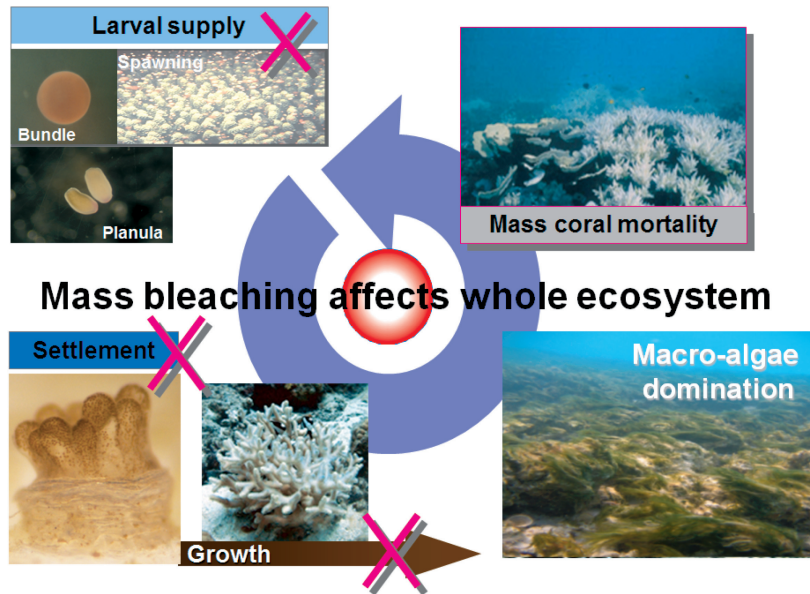


Fig. 3. Ecosystem phase-shift caused by mass-scale coral bleaching event.

境負荷の高い状態が続くと、共生していた褐虫藻が体内からいなくなってしまう。その結果、サンゴ本来の半透明な組織を透して、組織下にある炭酸カルシウムの白い骨格が透けて見えるため、漂白（Bleach）されたかのように真っ白い外観をもった状態となる。これが近年、

世界中のサンゴ礁域で大きな問題となっている「サンゴ白化=Coral Bleaching」と呼ばれている現象である。

白化の直後、サンゴはしばらくの間生存が可能であるが、褐虫藻を失った状態が続くと、サンゴは共生藻から

得られていた光合成生産物を十分に受け取ることができなくなるために群体の成長速度や生殖能力が低下し (Baird and Marshall, 2002), 加えて様々な病原菌などへの抵抗力が弱まった状態となる。そのまま環境の改善が見られない場合サンゴが死亡してしまうのである。

大規模なサンゴ白化現象については、1980年代から蓄積されてきた野外調査による知見から、海水温度の上昇が主原因であることが示唆されていた (Hoegh-Guldberg and Salvat, 1995)。実際に、大規模なサンゴ白化現象はエルニーニョの傾向の強い年に各地から報告されており、1982-83年のエルニーニョの後、カリブ海沿岸の各国から米国フロリダ州にかけての広い大西洋地域でサンゴの白化が見られるなどの事例がみられた。また、1998年には、世界各地の主要なサンゴ礁域で大規模なサンゴ白化がみられ、日本国内では、沖縄県の石垣島周辺のサンゴ礁域で、ミドリイシ属サンゴを中心に60%以上が白化現象によって失われたと言われている (Wilkinson, 2002)。その後のオーストラリア海洋科学研究所 (AIMS) による報告では、世界のサンゴ礁の27%が1980年代からの20年間に白化によって深刻な被害を受けていたことが示され、2012年頃までにさらに14%の健全なサンゴ礁が失われることが予測されていた (Wilkinson, 2002)。その後、サンゴ礁地形が発達し、多様なサンゴ種を要する東南アジア地域の広い範囲を中心として、広範囲での水温の異常上昇と大規模な白化現象、その後のサンゴ群集の衰退状態が報告されている (Wilkinson, 2008)。

もし、温暖化と連携した水温上昇傾向が続くと、多くのサンゴが死亡したままとなり、そのままサンゴ群集の回復が進まなければ、サンゴが残した骨格構造までもが物理的・生物的な要因によって時間と共に崩壊していく。そのため、サンゴを食料とする生物だけでなく、避難・生活・保育・産卵場所としてサンゴ骨格構造を利用して生物までもが次第に影響を受け、姿を消す事になることが示唆されている。並行して、サンゴを基礎とした生態系から、大型の海草類や海綿などが海底面を覆う主な光合成生物として優占した別の生態系への移行が予測されている (Bellwood *et al.*, 2004)。2006年にオース

トラリアの研究機関がまとめた「Reef Manager's Guide to Coral Bleaching」によると、1980年代以前にはわずか数件であった白化現象報告数がその後2000年までには500件以上になったことが明らかになっている。白化の被害を受けた海域は1998年から更に拡がり、2006年時点では地球上のほぼすべてのサンゴ礁域における深刻な被害が報告されている。白化についての認識と研究の活発化にともない、白化報告数が増えた可能性を加味する必要があるが、温暖化に伴う水温異常がサンゴ礁生態系に対する世界的脅威として認識されてきていることがうかがえる。Wilkinson (2008) によれば、調査対象となっているサンゴ礁域全体の46%が比較的健全な状況にあるとする一方で、2004年の報告に比べ、調査対象となっていたサンゴ群集の19%が実質失われており、15%が深刻な状況に置かれていることを報告している。特に生物多様性の高い東南アジアで40%が実質失われた状況にあり、今後回復が難しいと考えられるサンゴ礁域の増加が懸念されている (Wilkinson, 2008)。

3. 野外における白化現象の理解と複合ストレス要因

野外での環境変化は同時複合的に起こっており、それぞれの環境負荷とそのストレス応答のどちらについても単独に現れることは非常に稀である。そのため、複数の環境負荷がかかった状態のサンゴにおいては、個々の環境負荷と、それぞれのストレス応答の因果関係を特定することが容易ではない。特に野外で観察される白化現象については、ほぼ間違いなく複数のストレス要因が関与していること、それぞれのストレスの強さや時期のずれから、結果として主原因を特定することが困難な場合がある。

同種サンゴ間についても、サンゴ礁特有の複雑な地形に由来する微環境の違い、例えば、水深・透明度や傾斜による光量の違いや、潮流の速さによっても反応が異なり、あるサンゴ種では、一般的に白化が見られるような30°Cを超える水温でも、濁りのある場所では白化が見られないケースなども報告されている (Marshall and

Baird, 2000; Loya *et al.*, 2001; Mumby *et al.*, 2001; Stimson *et al.*, 2002; McClanahan *et al.*, 2004)。また、白化しやすい種・白化はするが回復しやすい種・白化すると高確率で死亡してしまう種といった種間での違いも報告されている (Baird and Marshall, 2002)。しかしながら、さまざまなストレス応答とその原因を個々に解明し、理解していくことは、サンゴ礁保全の観点からも期待されることである。そこで、各複合ストレス要因を分けて考えていくために、各負荷要素の度合いを段階的に変えながら相互影響を調べることで、自然環境下でサンゴが示すストレス応答の一端を解明する方法がとられている (Takahashi *et al.*, 2004)。また、それら基礎的知見から、サンゴ種ごとの耐性の違いの原因が明らかになりつつあり、将来的にはサンゴ群集の構成や、種の分布に温暖化が与える影響について、積み上げ式に考えていくことが可能となるかもしれない。

4. ストレスに対する閾値と集団としての緩衝能力

さまざまな地域で温暖化の影響が表面化するに従って、将来予測に資する知見を得るための基礎研究が盛んになっている (Chown and Gaston, 2009; Helmuth, 2009; Portner and Farrell, 2008; Widdicombe and Spicer, 2008)。一般的に、ある生物における生理学的な環境許容範囲を決定するメカニズムを探るためには、特定の環境パラメータに着目した環境負荷耐性についての研究がまずおこなわれる。この場合、生物には元来、最大のパフォーマンスを発揮できる一定の幅を持った最適環境条件があるという前提が存在する。もし、環境による負荷がその範囲を超えてしまうと、時間経過と共にパフォーマンスは低下し、最終的には死に至る「閾値」が存在するという考え方である (Fry, 1971)。この場合、環境変化に対する個体の感受性と同時に、同種集団としての環境変化に対する応答差を集団としての緩衝能力の違いとしてとらえることが可能である。

5. 温度環境への順応性

生態学的な見方をすると、温度は生物の数、分布を決

定づける最重要環境要因である (Kassahn *et al.*, 2009)。とはいえ、地球規模での温暖化に対して、異なる種、同種であるが生息域を異にする個体群がそれぞれ同様の応答を見せるとは限らない。例えば、温度環境の悪化に対して、集団としての単純な反応を挙げてみると、以下のどれかに該当するのではないだろうか。

- 1) 今より適した環境にすみやかに移動して、パフォーマンスの低下をさける (ただし、移動コスト < 順応コストの場合)。
- 2) 変化に対して高い順応性を発揮できる場合は、移動をせず周囲の環境変化に順応 (一世代限りの応答) し、最適なパフォーマンスを発揮する (移動コスト > 順応コストの場合)。
- 3) 世代間での遺伝的变化を蓄積しつつ、環境に応じた「適応」によって生息し続ける (集団としての死滅リスク低下を図る)。
- 4) 上記のいずれもが起こらないまま局所的に死滅する

いずれにせよ、現在予測されている環境変化のスピードが移動や順化、遺伝的变化よりも速ければ、究極的にその種・個体群の存続が危ぶまれることになる。そのため、水温上昇の影響は、個体レベルの耐性の違いが生態学的な種分布にまで影響を及ぼし、生態系を新たな形に再構築してしまう可能性がある (Kassahn *et al.*, 2009)。まさに、そのような生物種分布のシフトが、温度変化のパターンとリンクしているとの報告さえある (Pamesan, 2006; Root *et al.*, 2003; Walther *et al.*, 2002)。サンゴ礁においては、上記で述べたように、生態系自体が改変されてしまうほどの影響が懸念されているが、複雑な要因が重なっていることから、その予測は容易ではない。どのような生理学的・生態学的プロセスを介して生態系シフトが起こっているのかについては、依然不明な点が多く、メカニズム解明が急がれている。

6. 高水温への生化学的適応と細胞レベルでのメカニズム

サンゴを含む海洋生物 (特に無脊椎動物) の大多数は、体温調節機構を持たない、いわゆる変温性生物である。特に温暖化はそれらの生物へ影響を及ぼしやすいことか

ら、ここでは特に変温性の生物における温度負荷応答について述べていく。温度負荷について考える上で重要となる、温度環境が生物に与える影響について、その高温閾値、低温閾値をはっきりと定義づける決定的な生理・生化学的メカニズムについては往々にして不明な場合が多い。そこで、環境変化、特に温度環境がどのようにして生物の温度耐性を決定しうるかについて、いくつかの例を挙げつつ概説する。まずは、生物の温度感受性を支配するメカニズムについて述べる。その後、現在の生物群がどれだけ各生物の高温閾値に近い環境に生息しているか、そして今後予測される変化がそれら生物の生理や種分布、個体数に与えるインパクトについて述べる。

変温性生物に限らず、温暖化の影響を緩衝する能力をつかさどるのは、細胞レベルでの恒常性である。しかしながら、最適温度や閾値を決定するメカニズムを精査した研究の多くが、その時間スケールを数時間から数週間に絞ったものであり、年単位以上での研究が乏しいことから、比較的長期間での温度閾値を決定するメカニズムについて、明確な答えは出ていない。とはいえ、比較的短い時間スケールで見られるメカニズムから導かれる環境耐性の閾値は、その生物が長期スケールでどれだけ柔軟に環境変化に対応可能かを示唆する上で重要な情報となりえる。また、温度ストレス応答の基礎は生化学的反応の連鎖であるが、キイロショウジョウバエ *Drosophila melanogaster* などのモデル生物を用いた研究では、世代間を超えて獲得される進化的な適応の結果、温度負荷影響が緩和されうるといふ報告もある (Hochachka and Somero, 2002)。

7. 温度と酵素安定性

ここで、あるサンゴ種が環境順応性・適応性を持っており、今後数十年間に予測されている環境変化のスピードに対して、それぞれの形質・表現型についてある程度柔軟に対応できる「伸びしろ」をもっていると仮定すると、それらがどのような速度で環境に応じて変化しうるか？ という疑問が浮かぶはずである。

一般的な温度環境下では、ほとんどの酵素は安定的であり、十分な代謝をおこなうための機能、特に反応を触

媒するために必要なたんぱく質の構造的柔軟性を保持している (Somero, 1995)。また、数万～数百万年のスケールで見ると、生物は環境の変化に応じて、アミノ酸の置換などにより、各世代でより安定的なタイプの酵素を発現させ、パフォーマンスを最適化しつつ、生存安定性を保っているとも考えられる (Fields and Somero, 1998)。

温暖化が進行する時間スケールにおいては、生物は既存のタンパク質を変化させつつ、より安定に保つような、何らかのメカニズムを働かせる可能性があるが、これらのメカニズムにも限界があり、温度が変化し続ければ、いずれタンパク質の温度安定性は失われ、酵素が失活することは明らかである。そのような高温負荷に伴うタンパク質の構造・機能の安定性に関する閾値についての報告もある (Somero, 2002)。例えば、アミノ酸置換の速度 (潜在的な進化速度) にもよるが、ある機能をもった酵素について、環境の変化に対応しうる新しいタイプに置き換わるために、どの程度の遺伝的変化が必要であるかをもとにして、その遺伝的変化を達成するのに必要な理論上の時間を計算したところ、問題となっている温暖化の進行速度には到底間に合わないほど緩やかな変化であることが示唆されている (Dong and Somero, 2009; Fields *et al.*, 2006)。とはいえ、ショウジョウバエなどの例を除くと、温度耐性に関する形質の遺伝的な変化についての知見は限られており、特にサンゴのような、一世代が最低数年以上かかるような生物については、長期的なモニタリングとともに、今後の分子生物学的研究による進化・適応メカニズムの解明が期待される。

8. 細胞レベルでの防御メカニズムと回復

高温下での生存については、攪乱をうけた後に、多様なタンパク質で構成された生命維持機構の統合性や、酵素の質・量をどれだけ速やかに再調整できるかが重要といえる。生物における細胞レベルでの防御機構の一つとして、温度ショック反応 (Heat Shock Response) が挙げられる。これは進化上保存性の高い分子シャペロンである「ヒートショックタンパク質 (hsp)」の発現誘導をともなう反応で、細胞内の恒常性を保つため、変性してしまったタンパク質の機能回復や、不可逆的に機能を

失ったタンパク質の分解と合成後の再挿入を制御しているといわれている (Tomanek, 2008)。サンゴにおいてもキクメイシ科サンゴの一種である *Montastraea annularis* における、水温の季節的变化に伴った hsp60 および hsp70 の量的変化が示されており (Downs *et al.*, 2002)、サンゴの健全度を測るための指標の一つとして利用されている (Downs *et al.*, 2005)。Hsp に関する詳細な知見のいくつかは、サンゴと同じ潮間帯に生息するイガイ類の研究からも得られている (Tomanek, 2008; Hoffmann *et al.*, 2003)。温度の急変に伴う反応経路は、hsp の生産と機能維持に必要なエネルギー供給に依ると考えられており、イガイの仲間である *Modiolus barbatus* においては、温度上昇と共に起こる呼吸機能の低下が、ピルビン酸キナーゼの活性上昇を引き起こし、それに続いて hsp の発現が増加するという、高温ストレスのシグナリング経路が示されている (Anestis *et al.*, 2008)。

9. 生体膜の特性と温度ストレス

細胞膜は、物理的障壁としての構造的な機能だけではなく、流動性を保った構造であるが故に、物質移送のコントロール、膜内外でのイオン濃度勾配の調節やシグナル伝達など、生命を維持する上で重要な働きを担っている。温度環境の異常変化は、そのような生体膜の流動性を変えてしまい、本来の機能を失わせることがある。そのため、高温順応・適応の過程において、細胞膜の持つ機能を保てるかどうかは、その生物が温度変化に耐えるかどうかの重要なカギを握っている。

細胞膜に含まれる飽和脂肪酸の量やコレステロール量を変えるなどして、膜脂質の構造や性質を変えることで、細胞膜自体の粘性を調節することは、温度変化に対して有効な手段の一つと考えられており (Sinensky, 1974; Hazel, 1995)、生体内ではそれらの変化が数時間で起こりえることが知られている (Johnson, 1972)。

生物は、さまざまな空間・時間スケールで膜の形態や流動性を柔軟に変えることが可能である。例えば、高温環境に適応もしくは順化した生物と、より寒い環境に生

息する生物を比較すると、高温環境の生物は比較的「硬め」の細胞膜をもっており、高温下での膜の粘性低下に伴う機能の不安定化に対抗していると考えられる (Dahlhoff and Somero, 1993)。前述のイガイの仲間である、*M. barbatus* の生体膜の流動性は、潮汐に伴う環境温度の上下に合わせて数時間で変化することが可能であり、環境に合わせてダイナミックに膜機能の維持をおこなっていることが示されている (Williams and Somero, 1996)。また、ミトコンドリアの呼吸が変調をきたすとされる、アレニアスブレイク温度 (ABT) は、一般的に細胞内のミトコンドリアにおける膜の安定性と密接に相関しており、低温適応した生物に比べて、高温適応した生物の ABT は、それらの生物が生息している環境で経験する最高温度に近いことが示されている。そのため、ABT と環境の最高温度の差が最も小さくなるであろう、熱帯域の生物種の多くは、生存可能な高温ぎりぎりの環境に生息しているとも考えられる。

10. 個体レベルでのパフォーマンスの重要性和その可塑性

温度変化に一時的に対応し、個体の生存が保たれたとしても、長期的には、個体群が存続できないという可能性もありうる (種ではなく個体の適応度が低下する結果、集団が存続できない場合)。生物が一定の温度範囲内に適応・順化するとはいえ、最適 (狭い範囲の) 温度条件下でのパフォーマンス維持に必要なコストが最小である点は疑いようがない。したがって、最適範囲外では環境変化に柔軟に対応できたとしても、エネルギー消費は大きくなってしまふのが普通であり、その場合、変化に対応する為の対価として個体の成長や生殖などが犠牲となってしまうと考えられる。

高温下での変温動物のパフォーマンス低下の一因として、酸素の需要・供給の関係が挙げられる (Portner, 2001)。例えば、温度上昇に伴う酸素要求量の増加に対して、酸素の吸収・運搬にかかわる酵素の活性が低下し、重要と供給のバランスが崩れるといった状況であろう。特に、異なる温度環境下でのサンゴと共生藻との量的関係をつかさどるメカニズムについても、上記の酸素需要・

供給のバランス変化が重要な意味を持つであろう。酸素供給と需要のバランスが崩れたままの状態では、活動、成長、生殖、さらには特定種の温度ニッチや地理的な分布が制限されてしまう。温暖化の生態系レベルでの影響を予測する上では、さらに温度の平均・最高・最低・変化率などが種の適応度に対してどのような影響を持つかを明らかにしていかなければならない。

11. 平均温度の違い、異常温度の頻度が生物集団へ与える影響

温暖化の速度は生物の温度耐性の限界と密接に関わる要素である。Peck ら (Peck *et al.*, 2009) が南極の 14 種の無脊椎動物について、温度上昇速度と生存率との関係を調べた結果、温暖化（温度上昇）の速度が遅くなるに従って、温度閾値が急激に低下することを示唆している。

Farrell ら (Farrell *et al.*, 2008) は、太平洋で鮭の一種について、もっとも運動パフォーマンスが高くなる水温と、産卵時の河川の平均水温との密接な関連性を示している。例えば、例年よりも暖かい夏には、生まれた川に通常よりも遅く戻った個体群は、産卵活動に適さない温度域を経験することとなり、結果的にそのような集団は次第に子孫を残せなくなってしまうことが示唆されている。同様に、Nilsson ら (Nilsson *et al.*, 2009) の研究によると、グレートバリアリーフのサンゴ礁魚種の一部では、例年よりわずかに数°C 高い水温下でも、運動パフォーマンスが急激に低下することが示されている。さらに、種間での温度感受性が大きく異なることが示されており、温暖化が魚類の群集構造に及ぼす影響が注視されている。

一方、Deutsch ら (Deutsch *et al.*, 2008) は、緯度に沿って温暖化が昆虫に与える影響を調べ、環境の平均温度 (T_{hab})、最適温度 (T_{opt})、最高致死温度 (T_{max}) を用いて、ある生物種の温暖化耐性 ($WT = T_{max} - T_{hab}$) と温度限界 ($TSM = T_{opt} - T_{hab}$) といった考え方を提案している。また、種間や集団間での反応の違いを考慮すると、特定の環境負荷影響を受けた結果、A 種は比較的速やかに分布域を変えて対応するのに対して、B 種は分布を変えずに速やかに代謝を落とすなどして高負荷時期をや

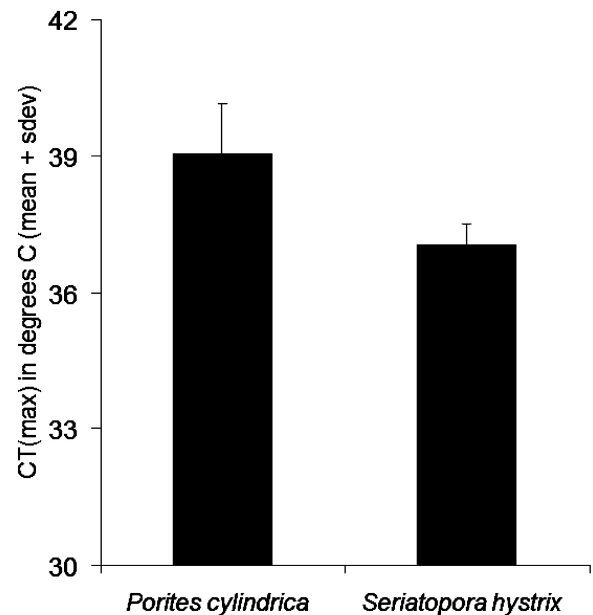


Fig. 4. Critical thermal maxima estimated in *Porites cylindrica* and *Stylophora pistillata*. (n=6, Mean \pm SD) (Adopted from Baird *et al.*, 2012)

り過ぎすなど、時間・空間的な生物のパターンが柔軟に変わる場合も考えられる。

種内での T_{max} の幅、世代時間を考慮することで、ある集団が予想されている温度変化に対応するために必要な時間（世代数）を割り出す試みもおこなわれている (Baird *et al.*, in press; Fig. 4)。実験結果から Baird らは、高温負荷条件下での光合成活性・生存率変化を基準として、ショウガサンゴ (*Stylophora pistillata*) とユビエダハマサンゴ (*Porites cylindrica*) の 2 種のサンゴ（世代時間がそれぞれ >2 年、>4 年）を使って試算した結果、1.5°C の上昇に対応するためには、ショウガサンゴで 13.3 世代 (27~67 年)、ユビエダハマサンゴでは 5.5 世代 (22 年~55 年) であるとしており、今世紀の終わりまでに 2.0°C の温度上昇に対応する潜在的可能性を示唆している。今後、繰り返し高水温にさらされ、白化被害を受けてきた海域の集団での T_{max} と、比較的溫度負荷を受けてきていない集団間での T_{max} のさらなる比較が必要になると同時に、共生藻類の違いにも着目した研究がおこなわれる必要がある。

温度異常によってストレスを受けた場合、回復に要する時間の違いは、ある生物種が今後存続できるかどうかを左右する大事な要素と言える。Donner ら (Donner *et al.*, 2007) のモデルによると、サンゴが高温耐性を 1–1.5°C 上昇させることで、白化現象による負の影響を 30–50 年間程度遅らせることが出来るとしている。しかしながら、特定の種や成長形態を持つグループは、他のグループよりも効率的に耐性を確保する可能性が高いことから (Marshall and Baird, 2000; McClanahan *et al.*, 2004)、将来のサンゴ群集構造が大幅に変わってしまうことも示唆されている。

12. 共生系における温度耐性

変動する環境下で共生関係を築いてきた生物群は、互いに環境ストレスへの耐性を高めるような相補的メカニズムを有していると考えられる。特に、共生する生物の生理学的な特性は、共生系全体のストレス耐性を左右するといっても過言ではないだろう。そのような生物の代表例が体内に酸素発生型の光合成をおこなう渦鞭毛藻類の仲間である褐虫藻を保持し、相利共生関係を持っている造礁サンゴ類である。白化の原因とメカニズムが一般的に知られるようになったのは、この 10 年ほどである。そのきっかけとなった 1998 年夏の大規模な白化現象は、世界的なエルニーニョにともなう異常高水温とともに観察され、甚大な被害を及ぼした。その後の研究から、高水温時に起きる、サンゴ体内の褐虫藻が行う光合成での異常が白化の原因の一つであることが分かってきた (Takahashi *et al.*, 2004)。

光合成速度と光の強さは、直線的な比例関係にある。しかし、ある一定以上の光の強さになると光合成速度は飽和に達し、比例関係は失われてしまう。これは、光合成が単位時間に処理できるエネルギーフラックスに上限があるためである。利用可能な域を超えた光は、過剰エネルギーとして光合成システムを破壊してしまう。この光による光合成活性の低下は「光合成の光阻害現象」と呼ばれている。共生藻の光合成も光阻害現象を示す。実際に、野外でも光自体が生理的機能障害の原因となっている例が多く見られる (Brown *et al.*, 1999, Brown *et*

al., 2000, Dunne and Brown, 2001, Jones and Hoegh-Guldberg, 2001, Brown *et al.*, 2002)。

光合成は、電子伝達をおこなう一連の光化学反応系 (明反応) と二酸化炭素を吸収し糖を合成する酵素反応系 (暗反応, カルビン回路) によって構成されている。明反応は光合成色素 (クロロフィルや補助色素) によって光を捕獲し、還元力 (NADPH) と高エネルギー化合物 (ATP) の生成を行なう。暗反応では、明反応で変換された化学エネルギーを使って、二酸化炭素を同化し炭水化物を最終代謝産物として生産する。酸素は水分解反応の副産物 (廃棄物) として明反応で発生する。明反応過程の中で酸素発生を行なっているのが葉緑体に存在する光化学系 II (PS II) といわれるタンパク質集合体である。PS II 複合体の主要構成成分の中に D1 と呼ばれる膜タンパクがある。D1 タンパクは、電気回路のヒューズやブレーカーの働きを担っており、システムの過負荷状態を回避する機能の一部である。D1 タンパク部分が壊れることで、過剰な光エネルギーが光合成系へ流れてしまうのを防いでいるのである。

野外での光の強さは時々刻々と変化しており、植物体が光合成活性を高く維持できるのは、上記の過負荷状態防止の仕組みが備わっているためである。即ち、光ストレスを受けた場合も、D1 タンパクを再合成することによって光化学系 II が速やかに機能を回復することができるからである (Aro *et al.*, 1993)。サンゴ光合成の阻害と回復に対する高温ストレスの影響を調べると、高水温 (高温条件) が光合成の傷害を増幅させることが判明した (Takahashi *et al.*, 2004)。日本国内でも 400 種前後が見つかるサンゴ種の中でもコユビミドリイシ (*Acropora digitifera*) は比較的溫度ストレスに敏感であり、高水温期に野外で白化している群体を頻繁に観察することができる。そこで、光合成の修復速度を異なる水温条件下で詳しく調べていくと、白化が起こる 30°C 付近を境にして修復能力が急激に落ちることが判明した (Takahashi *et al.*, 2004)。そのため、高水温条件下では、本来光阻害をおこさないレベルの比較的 low 光量条件でも光合成効率が悪くなったままになってしまう (Fig. 5)。一方、白化耐性種であるシコロサンゴ (*Pavona decussata*) で

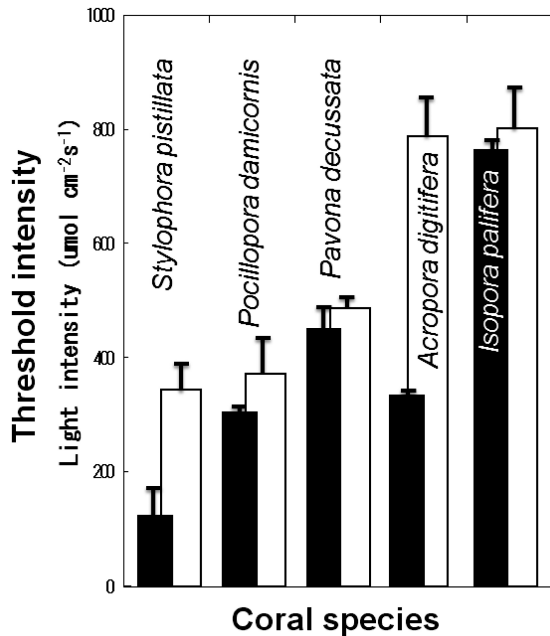


Fig. 5. Species-dependent differences in light-stress sensitivities among 5 representative coral species at 28°C and 32°C conditions. Bars indicate the light intensity required to induce 50% damage in photosynthesis for certain exposure duration ($n=12$, Mean \pm SD).

は、30°Cを上回る水温でも修復速度の低下は全く起こっていない (Takahashi *et al.*, 2004)。光阻害現象はサンゴ白化の誘発要因の一つであると考えられている (Warner *et al.*, 2002)。上記の結果は、高水温が光ストレスの閾値を下げることを示しており、システム修復機構の重要性を示唆している。培養株を使った研究では、サンゴに共生する褐虫藻の光合成系に関わる光受容タンパク質や光化学系 II 反応中心の高温負荷反応が異なることなども示されており (Takahashi *et al.*, 2008)、共生藻類の光合成機構がサンゴの温度ストレス応答に関わる重要な役目を持つことが示唆されている。

最近の研究では、褐虫藻が過剰な光や高水温環境によってストレスを受けると、葉緑体の酸素発生部位にエネルギーが過剰供給される状態となってしまう、活性酸素 (分子構造は本来の酸素分子と大きく変わらないが、化学的に高い活性を持ったもので、非常に不安定で強い酸化力を持っている) 等が生成されるという事がわかってい

る (Downs *et al.*, 2002)。これらは様々な生体防御反応系を介して、細胞毒性が高く、透過性の高い過酸化水素 (H_2O_2) の状態になる。すでにストレス下の褐虫藻での過酸化水素の生成が示されており、これらが速やかに体外 (海水中) に排出されれば問題無いのだが、排出が滞るとサンゴ組織中に高濃度に蓄積してしまう為、褐虫藻だけでなく宿主サンゴの細胞や組織まで破壊されてしまう。

温度耐性についてのいくつかの研究 (Brown *et al.*, 2002; Edmunds and Gates, 2008) によると、宿主動物であるサンゴ体内に存在する褐虫藻のタイプや組み合わせ、存在比などによって温度感受性に違いがあること、白化現象の引き金となる高水温条件への耐性に違いがあることが示唆されている (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007; Baker *et al.*, 2008; Weis, 2008)。また、あるサンゴ種が環境条件に応じて、外部環境から新たなタイプの褐虫藻を取り込む場合や、もともと体内にいる温度耐性の高いグループの褐虫藻を選択的に増やす (もしくは宿主体内での競争の結果増減する) など、共生藻類の体内での構成が変わることによって、「サンゴ-褐虫藻」共生体としての全体の高温耐性を高めるプロセスについて、現在研究がすすめられている。野外での移植実験では、共生する褐虫藻のうち、高温耐性があるといわれているクレード D が相対的に増えたサンゴでは、温度ストレス耐性が 1.0–1.5°C 上昇したことが報告されている (Berkelman and van Oppen, 2006)。以上のことから、現状の温暖化速度にある程度は対応可能だとする考え方もある (Donner *et al.*, 2009)。

野外の集団においても、高水温環境と共生褐虫藻のタイプの分布には関連性が指摘されており (Oliver and Palumbi, 2009)、タイプの異なる褐虫藻間の相互作用を含め、白化現象時には共生褐虫藻の入れ替えや、複数タイプの褐虫藻の体内での相対量調整をとまなう高温耐性の上昇が示唆されている (Baker *et al.*, 2004; Jones *et al.*, 2008; Sampayo *et al.*, 2008)。上記の観察や実験の結果からも、造礁サンゴ類は、共生藻類を環境条件に合わせて変えていくことで、進行している海水温上昇に対して順応していることが示唆される。ただし、温度耐

性が特に高いとされるハマサンゴ属などでは、ある特定タイプの共生褐虫藻との強固な関係がみられ、共生褐虫藻の入れ替えが難しい可能性も報告されている (Thornhill *et al.*, 2006)。

当初、白化現象への短期的な応答として考えられていた宿主体内の共生藻が変化するメカニズムは、長期的な高温耐性獲得の有効な手段となりうるかもしれない。しかし、共生藻の多様性や環境応答差については種やタイプ分けの作業と同時進行している段階であり (Apprill and Gates, 2007; Mieog *et al.*, 2007; Mieog *et al.*, 2009), 依然流動的である。また、温度耐性が高いとされる共生藻は代謝効率が良くないためサンゴの成長が遅くなるなどの報告まであり、共生藻の存在がサンゴの長期的な温度耐性をどれだけ変えることが出来るかは十分に検討できていないとする意見もある (諏訪・井口, 2008)。

2010年には東南アジアにおける異常高水温を伴う大規模な白化現象が観測された。この時の白化・斃死状況を種・属レベルで記録した結果、1998年の大規模白化時に比べて、ミドリイシ科やハナヤサイサンゴ科の種における温度適応を示唆するデータが得られている (Guest *et al.*, 2012)。今後予測される環境変化に造礁サンゴ類が対応していけるかどうかを明らかにするには、実際の温度上昇のスピード、褐虫藻が世代を隔てて高温耐性を獲得するスピードに加え、入れ替えによる高温耐性獲得が起り得るかどうか、起こるとすればその相対的なスピードなどについて明らかにされる必要がある。

最後に

サンゴはその分布域が熱帯・亜熱帯域・温帯域の一部まで広がっており、水温変動や紫外線に弱いことから、地球規模での気候や海洋環境の変動に対する生物指標として重要視されている。また、陸からの生活排水や泥などの流入物によって影響を受けやすいことから、比較的局地的に起こりえる人為的な海洋汚染を知るための有効な指標ともなりうる。特に、生物多様性の高い、多種混合の生態系システムでもあるサンゴ礁生態系では、単純

に各生物種の生息域の変化だけでなく、成長パターンの変化や生殖時期の変化などが、密接に関わりあう複数種間で同時並行的に起こりえることから、広域における長期的変化を精密に予測することは困難を極めると考えられる。それらの時間的・空間的なズレが今後の温暖化の進行や同時に起こるとされる酸性化に伴って増幅されることが危惧される。特に、サンゴ礁生態系では、鍵を握るグループとも言えるサンゴ類を中心として、それらに依存する他の生物群への2次的・3次的な影響を考慮する必要があるだろう。今後は、サンゴ種レベルでの生理学的な研究と、サンゴに密接に関わりをもつ生物群を含めた生態学的研究の展開と、各研究分野間に見られる知見のギャップを埋めるべく、橋渡しの研究が必要とされると思われる。例えば、単一種での精密な実験による研究と並行して、多種混合の複雑なシステムを理解するための大型水槽によるメソコスム実験、野外での操作実験等を含め、互いの知見を相補的に深めていくような戦略的研究のアプローチがより一層必要になるとと思われる。

謝 辞

本総説は、環境省環境研究総合推進費 (RF-1009, 課題名: サンゴ骨格を用いたサンゴ礁環境に及ぼす人間活動の影響評価に関する研究) および、JSPS KAKENHI No.24710030 若手研究(B) による成果である。

References

- Anestis, A., Portner, H., Lazou, A., Michaelidis, B. (2008) Metabolic and molecular stress response of sublittoral bearded horse mussel *Modiolus barbatus* to warming sea water: implications for vertical zonation. *J. Exp. Biol.* **211**, 2889–2898.
- Apprill, A.M., Gates, R.D. (2007) Recognizing diversity in coral symbiotic dinoflagellate communities. *Mol. Ecol.* **16**, 1127–1134.
- Aro, E.M., Virgin, I., Andersson, B. (1993) Photoinhibition of Photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. *Biochem. Biophys. Acta.*, **1143**, 113–134.
- Baird, A.H., Marshall, P.A. (2002) Mortality, growth and reproduction in scleractinian corals following bleaching on the Great Barrier Reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **237**, 133–141.
- Baird, A.H., Nakamura, T., Yamasaki, H. (2012) Evolution of thermal thresholds: can corals adapt to projected rates of change in sea surface temperatures. Proc. 2nd Asia Pacific Coral Reef Symposium. *In press*

- Baker, A.C., Glynn, P.W., Riegl, B. (2009) Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, **80**, 435–471.
- Bellwood, D.R., Hughes, T.P., Folke, C., Nystrom, N. (2004) Confronting the Coral Reef Crisis. *Nature*, **429**, 827–833.
- Berkelman, R., van Oppen, M. (2006) The role of zooxanthellae in the thermal tolerance of corals: a 'nugget of hope' for coral reefs in an era of climate change. *Proc. R. Soc. London Ser. B*, **273**, 2305–2312.
- Brown, B.E., Ambarsari, I., Warner, M.E., Fitt, W.K., Dunne, R.P., Gibb, S.W., Cummings, D.G. (1999) Diurnal changes in photochemical efficiency and xanthophyll concentrations in shallow water reef corals: evidence for photoinhibition and photoprotection. *Coral Reefs* **18** : 99–105
- Brown, B.E., Dunne, R.P., Warner, M.E., Ambarsari, I., Fitt, W.K., Dunne, R.P., Gibb, S.W., Cummings, D.G. (2000) Damage and recovery of Photosystem II during a manipulative field experiment on solar bleaching in the coral *Goniastrea aspera*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **195** : 117–124
- Brown, B., Dunne, R., Goodson, M., Douglas, A. (2002) Experience shapes the susceptibility of a reef coral to bleaching. *Coral Reefs*, **21**, 119–126.
- Chown, S.L., Gaston, K.J. (2009) Macrophysiology for a changing world. *Proc. R. Soc. London Ser. B*, **275**, 1469–1478.
- Dahlhoff, E., Somero, G.N. (1993) Effects of temperature on mitochondria from abalone (genus *Haliotis*): adaptive plasticity and its limits. *J. Exp. Biol.*, **185**, 151–168.
- Deutsch, C., Tewksbury, J., Huey, R., Sheldon, K., Ghalambor, C. (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**, 6668–6672.
- Dong, Y., Somero, G.N. (2009) Temperature adaptation of cytosolic malate dehydrogenase of limpets (genus *Lottia*) : differences in stability and function due to minor changes in sequence correlates with biogeographic and vertical distributions. *J. Exp. Biol.*, **212**, 169–177.
- Donner, S.D., Knutson, T.R., Oppenheimer, M. (2007) Model-based assessment of the role of human-induced climate change in the 2005 Caribbean coral bleaching event. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **104**, 5483–5488.
- Donner, S.D., Skirving, W.J., Little, C.M., Oppenheimer, M., Hoegh-Guldberg, O. (2009) Global assessment of coral bleaching and required rates of adaptation under climate change. *Global Change Biol.*, **11**, 2251–2265.
- Downs, C.A., Fauth, J.E., Halas, J.C. (2002) Oxidative stress and seasonal coral bleaching. *Free Rad Biol. Med.* **33**, 533–543
- Downs, C.A., Fauth, J.E., Robinson, C.E., Curry, R., Lanzendorf, B., Halas, J.C., Halas, J., Woodley, C.M. (2005) Cellular diagnostics and coral health: Declining coral health in the Florida Keys. *Mar. Poll. Bull.* **51**, 558–569.
- Dunne, R.P., Brown, B.E. (2001) The influence of solar radiation on bleaching of shallow water reef corals in the Andaman Sea, 1993–1998. *Coral Reefs* **20** : 51–65
- Edmunds, P.J., Gates, R.D. (2008) Acclimatization in tropical reef corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **361**, 307–310.
- Farrell, A.P., Hinch, S.G., Cooke, S.J., Patterson, D.A., Crossin, G.T. (2008) Pacific salmon in hot water: applying aerobic scope models and biotelemetry to predict the success of spawning migrations. *Physiol. Biochem. Zool.*, **81**, 697–709.
- Fields, P.A., Somero, G.N. (1998) Hot spots in cold adaptation: localized increases in conformational flexibility of lactate dehydrogenase A4 orthologs of Antarctic notothenioid fishes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **95**, 11476–11481.
- Fields, P.A., Rudomin, E., Somero, G.N. (2006) Temperature sensitivities of cytosolic malate dehydrogenase from native and invasive species of marine mussels (genus *Mytilus*) : sequence-function linkages and correlations with biogeographic distribution. *J. Exp. Biol.*, **209**, 656–667.
- Fry, F. (1971) *The Effect of Environmental Factors on the Physiology of Fish*, pp.1–98. New York: Academic Press.
- Guest, J.R., Baird, A.H., Maynard, J.A., Muttakin, E., Edwards, A.J., Campbell, S.J., Yewdall, K., Affendi, Y., Am, Chou, L.M. (2012) Contrasting patterns of coral bleaching susceptibility in 2010 suggest an adaptive responses to thermal stress. *Plos One* **7**, e33353.
- Hazel, J.R. (1995) Thermal adaptation in biological membranes: Is homeoviscous adaptation the explanation? *Annu. Rev. Physiol.*, **57**, 19–42.
- Helmuth, B. (2009) From cells to coastlines: How can we use physiology to forecast the impacts of climate change? *J. Exp. Biol.*, **212**, 753–760.
- Hochachka, P.W., Somero, G.N. (2002) *Biochemical Adaptation. Mechanism and Process in Physiological Evolution*. New York: Oxford Univ. Press. 480pp.
- Hoegh-Guldberg, O., Salvat, B. (1995) Periodic mass-bleaching and elevated sea temperatures: bleaching of outer reef slope communities in Moorea, French Polynesia. *Mar Ecol Prog Ser*, **121**, 181–190.
- Hoegh-Guldberg, O., A. P. Mumby, A. J. Hooten, R. S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C. D. Harvell, P. F. Sale, A. J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C. M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R. H. Bradbury, A. Dubi, and M. E. Hatzioiols (2007): Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, **318**, 1737–1742.
- Hoffmann, A.A., Sorensen, J.G., Loeschcke, V. (2003) Adaptation of *Drosophila* to temperature extremes: bringing together quantitative and molecular approaches. *J. Therm. Biol.*, **28**, 175–216.
- Johnson, C.R. (1972) Diel variation in the thermal tolerance of *Litoria gracilentia* (Anura: Hylidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, **41**, 727–730.
- Jones, A., Berkelman, R., van Oppen, M., Mieog, J., Sinclair, W. (2008) A community change in the algal endosymbionts of a scleractinian coral following a natural bleaching event: field evidence of acclimatization. *Proc. R. Soc. London Ser. B*, **275**, 1359–1365.
- Jones, R., Hoegh-Guldberg, O. (2001) Diurnal changes in the photochemical efficiency of the symbiotic dinoflagellates (Dinophyceae) of corals: photoprotection, photoinactivation and the relationship to coral bleaching. *Plant Cell Environ.* **24** : 89–99
- Kassahn, K., Crozier, R., Portner, H.O., Caley, M. (2009) Animal performance and stress: responses and tolerance limits at different levels of biological organisation. *Biol. Rev.*, **84**, 277–292.
- Loya, Y., Sakai, K., Yamazato, K., Nakano, Y., Sambali, H., van

- Woesik, R. (2001) Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecol. Letters*, **4**, 122–131.
- McClanahan, T.R., Baird, A.H., Marshall, P.A., Toscano, M.A. (2004) Comparing bleaching and mortality responses of hard corals between southern Kenya and the Great Barrier Reef, Australia. *Mar. Poll. Bull.*, **48**, 327–335.
- Marshall, P.A., Baird, A.H. (2000) Bleaching of corals on the Great Barrier Reef: differential susceptibilities among taxa. *Coral Reefs*, **19**, 155–163.
- Mieog, J., van Oppen, M., Cantin, N., Stam, W., Olsen, J. (2007) Real-time PCR reveals a high incidence of *Symbiodinium* clade D at low levels in four scleractinian corals across the Great Barrier Reef: implications for symbiont shuffling. *Coral Reefs*, **26**, 449–457.
- Mieog, J.C., Van Oppen, M.J.H., Berkelmans, R., Stam, W.T., Olsen, J.L. (2009) Quantification of algal endosymbionts *Symbiodinium* in coral tissue using real-time PCR. *Mol. Ecol. Resour.* **9**, 74–82.
- Mumby, P.J., Chisholm, J.R.M., Edwards, A.J., Andrefouet, S., Jaubert, J. (2001) Cloudy weather may have saved Society Island reef corals during the 1998 ENSO event. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **222**, 209–216.
- Muscatine, L. (1967) Glycerol excretion by symbiotic algae from corals and *Tridacna* and its control by the host. *Science*, **156**, 516–519.
- Muscatine, L., Porter, J.W., Kaplan, I.R. (1989) Resource partitioning by reef corals as determined from stable isotope composition. I. $\delta^{13}\text{C}$ of zooxanthellae and animal tissue vs dept. *Mar Biol*, **100**, 185–193.
- Nilsson, G.E., Crawley, N., Lunde, I.G., Munday, P.L. (2009) Elevated temperature reduces the respiratory scope of coral reef fishes. *Global Change Biol.*, **15**, 1405–1412.
- 西平守孝・酒井一彦・佐野光彦・土屋誠・向井宏 (1995) サンゴ礁—生物がつくった<生物の楽園> : 共生の生態学 5. pp.232, 平凡社, 東京.
- Odum, H., Odum, E.P. (1995) Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Enewetok Atoll. *Ecol. Monogr.*, **25**, 291–320.
- Oliver, T.A., Palumbi, S.R. (2009) Distributions of stress-resistant coral symbionts match environmental patterns at local but not regional scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **378**, 93–103.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **37**, 637–669.
- Peck, L.S., Clark, M., Morley, M., Massey, A., Rossetti, H. (2009) Animal temperature limits and ecological relevance: effects of size, activity and rates of change. *Funct. Ecol.*, **23**, 248–256.
- Portner, H.O. (2001) Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, **88**, 137–146.
- Portner, H.O., Farrell, A.P. (2008) Ecology: physiology and climate change. *Science*, **322**, 690–692.
- Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., Pounds, J.A. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57–60.
- Sampayo, E.M., Ridgway, T., Bongaerts, P., Hoegh-Guldberg, O. (2008) Bleaching susceptibility and mortality of corals are determined by fine-scale differences in symbiont type. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **105**, 10444–10449.
- Sinensky, M. (1974) Homeoviscous adaptation—a homeostatic process that regulates the viscosity of membrane lipids in *Escherichia coli*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **71**, 522–525.
- Somero, G.N. (1995) Proteins and temperature. *Annu. Rev. Physiol.*, **57**, 43–68.
- Somero, G.N. (2002) Thermal physiology and vertical zonation of intertidal animals: optima, limits, and costs of living. *Integ. Comp. Biol.*, **42**, 780–89.
- Spalding, M.D., Ravilious, C., Green, E.P. (2001) World atlas of coral reefs, UNEP-WCMC, Cambridge. 436pp.
- Stimson, J., Sakai, K., Sembali, H. (2002) Interspecific comparison of the symbiotic relationship in corals with high and low rates of bleaching-induced mortality. *Coral Reefs*, **21**, 409–421.
- 諏訪僚太・井口亮 (2008) サンゴに共生する褐虫藻の分子系統学的研究に関するレビュー (北太平洋を中心に). 日本サンゴ礁学会誌, **10**, 1–11.
- 諏訪僚太, 中村 崇, 井口 亮, 中村雅子, 守田昌哉, 加藤亜記, 藤田和彦, 井上 麻夕里, 酒井一彦, 鈴木 淳, 小池勲夫, 白山義久, 野尻幸宏 (2010) 海洋酸性化がサンゴ礁域の石灰化生物に及ぼす影響 (総説) *Oceanography in Japan*, **19**, 21–40.
- Takahashi, S., Nakamura, T., Sakamizu, M., van Woesik, R., Yamasaki, H. (2004) Repair machinery of symbiotic photosynthesis as the primary target of heat stress for reef-building corals. *Plant Cell Physiol.*, **45**, 251–255.
- Takahashi, S., Whitney, S., Maruyama, T., Badger, M. (2008) Heat stress causes inhibition of the de novo of antenna proteins and photobleaching in cultured *Symbiodinium*. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, **105**, 4203–4208.
- Thornhill, D., Fitt, W., Schmidt, G. (2006) Highly stable symbioses among western Atlantic brooding corals. *Coral Reefs*, **25**, 515–519.
- Tomanek, L. (2008) The importance of physiological limits in determining biogeographical range shifts due to global climate change: the heat shock response. *Physiol. Biochem. Zool.*, **81**, 709–717.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389–395.
- Warner, M.E., Chilcoat, G.C., McFarland, F.K., Fitt, W.K., (2002) Seasonal fluctuations in the photosynthetic capacity of photosystem II in symbiotic dinoflagellates in the Caribbean reef-building coral *Montastrea*. *Mar. Biol.*, **141**, 31–38.
- Weis, V.M. (2008) Cellular mechanisms of Cnidarian bleaching: Stress causes the collapse of symbiosis. *J. Exp. Biol.*, **211**, 3059–3066.
- Widdicombe, S., Spicer, J.I. (2008) Predicting the impact of ocean acidification on benthic biodiversity: What can animal physiology tell us? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **366**, 187–197.
- Williams, E.E., Somero, G.N. (1996) Seasonal-, tidal cycle- and microhabitat-related variation in membrane order of phospholipid vesicles from gills of the mussel *Mytilus californianus*. *J. Exp. Biol.*, **199**, 1587–1596.
- Wilkinson, C. R. (2002) Status of Coral Reefs of the World: 2002. Australian Institute of Marine Science, pp.363.
- Wilkinson, C. (2008) Status of Coral Reefs of the World: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Center, Townsville, Australia. 296pp.

Physiological impacts and ecological consequences of thermal stress on reef-building corals

Takashi Nakamura †

Abstract

The impact of global climate change due to the increase in atmospheric CO₂ level has become greatest threat to organisms as well as ecosystem during the last decades. It has now become an urgent mission to predict its impacts not only to the organisms but also to the ecosystem in marine environment. In this review, I summarize basic knowledge about thermal stress on marine organisms especially focusing on coral reef ecosystem where the corals have been suffering from bleaching phenomena due to global warming trend.

Key words: Coral Reef, Environmental stress, Global warming, Symbiosis

(Corresponding author's e-mail address: takasuke@sci.u-ryukyu.ac.jp)

(Received 14 December 2011; accepted 18 April 2012)

(Copyright by the Oceanographic Society of Japan, 2012)

† Takashi Nakamura Ph. D.

Faculty of Science, Univ. of the Ryukyus, Okinawa

903-0213, Japan

Phone&FAX: +81 98-895-8897

+81 98-895-8577 (Dept. Office)