

アレロパシー現象

鈴木稔・沖野龍文

はじめに

海洋生物が生産する二次代謝産物は、多種多様な化学構造を有しかつ極めて多彩な生物活性を発現することが発見されるにおよび、海洋生態系での生物種間関係が食物連鎖ばかりではなく、化学物質を介して成り立っていることが明らかとなってきた。

以下、海藻に関わるいくつかのアレロパシー現象を紹介する。アレロパシーには化学物質によって引き起こされる阻害的作用ばかりでなく、促進的相互作用も含まれる。

海藻 vs. 海藻

1. 形態形成作用

ある種の大型海藻は、自然界で認められる植物形態を発現し維持するために異種生物が生産し分泌した何らかの有機化合物を必要とする。例えば、アオサ科およびヒトエグサ科の葉状性緑藻は、無菌的環境下で単細胞化したり、単列糸状化して本来の葉状形態を消失する。単細胞化した緑藻マキヒトエは、海産バクテリアの再感染によって正常な葉状体が誘導されるほかに、バクテリアの培養濾過液でも形態回復がみられる。さらに、アカバやカヤモリなどとの二藻培養によっても形態形成機能を回復する(Tatewaki *et al.* 1983)。これらの現象は、海水中に溶出してくる

ある種の"形態形成物質"の存在を示唆している。"形態形成物質"としてフェノール性化合物、ニンヒドリン陽性物質、酸性糖脂質などの報告があるが、活性物質が極めて微量かつ不安定なために構造解明には成功していない。

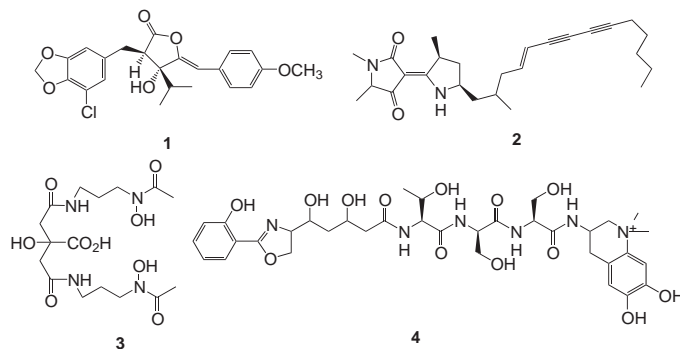
2. 付着誘導作用

海藻において、ホスト選択性の強い着生藻が古くから知られてきた。

モリモトソゾマクラ(ウラボシに着生)(斉藤ら 1977, Nonomura & West 1981)、ベンテンモ(ユナに着生)、アネヤカタノリ(イバラノリ属に着生)、フシクレタケ(オゴノリ属に着生)、フノリノウシゲ(フクロフノリに着生)、オオノリ(クロバギンナンソウに着生)、モカサ(アマモやスガモに着生)、チリモミジ(ムカデノリ科の大型紅藻に着生)、コブノヒゲ(コンブに着生)、モツキヒトエ(スガモに着生)、ウイキョウモ(カヤモノリやヒバマタに着生)などが見つかっており、この現象には「走化性」の存在が示唆される。しかし、紅藻の不動胞子の場合にはどのように宿主へ到達するのだろうか。“付着誘導物質”についての報告は未だない。

3. 化学防御作用

海藻が他の藻類の生育を抑える物質を出すことは、まさに狭義のアレロパシー現象であるが、大型海藻における研究例は少ない。“化学防御物質”も明らかになった例としては、オキナワモズクのアレロケミカルである高度不飽和脂肪酸 6Z,9Z,12Z,15Z オクタデカテトラエン酸(Kakisawa *et al.* 1988) や 5Z,8Z,11Z,14Z,17Z エイコサペンタエン酸(Suzuki *et al.* 1996) が報告されている。また、紅藻サン



ゴモによるアレロパシー作用も知られている (Denboh *et al.* 1997)。

微細藻類では、数多くのアレロパシー現象が知られ、優占種の遷移に関わっていることが報告されている。しかしながら、アレロケミカルが明らかにされたものは少ない。ラン藻からは光化学系に作用するアレロケミカルが報告されている。例えば、淡水産ラン藻 *Scytonema hofmanni* から単離された γ ラクトン構造と塩素を有する cyanobacterin (1) および *Fischerella muscicola* から単離されたエンジイン構造とヘテロ環を有する fischerellin A (2) などは、ラン藻類や緑藻類の増殖を阻害した (Mason *et al.* 1982, Hagmann & Jüttner 1996)。また、ラン藻は鉄結合物質であるシデロフォアを分泌し、他種に対し栄養欠乏を引き起こして間接的に増殖を阻害するようである。ラン藻にとっても鉄は重要で、例えば窒素固定を行う酵素ニトロゲナーゼには鉄が含まれている。古くにはラン藻 *Anabaena sp.* からヒドロキサム酸型の schizokinen (3) が報告されている (Simpson & Neilands 1976)。最近、*A. cylindrica* からペプチド系のシデロフォア anachelin (4) が単離された (Itou *et al.* 2001)。水圏におけるシデロフォアの役割は今後注目されようである。

海藻 vs. 動物

1. 無脊椎動物幼生の着底・変態誘導作用

磯焼けの持続要因の一つとしてウニなどの植食動物による食害が考えられている。磯焼け地帯になぜウニが蟠集するのかについては、無節サンゴモがウニ幼生の着底・変態を誘導するためと考えられてきた。

"着底・変態誘導物質 (Chemical Inducers)" として高度不飽和脂肪酸 (アラキドン酸やエイコサペンタエン酸) (Kitamura *et al.* 1993)、ジプロモメタン (Taniguchi *et al.* 1994)、グリセロ糖脂質 (Takahashi *et al.* 2002) などが報告されているが、

Chemical Cues は未解明である。グリセロ糖脂質は、植食動物に対する "摂餌刺激物質" としても知られている (Sakata *et al.* 1988)。

2. 摂食阻害作用

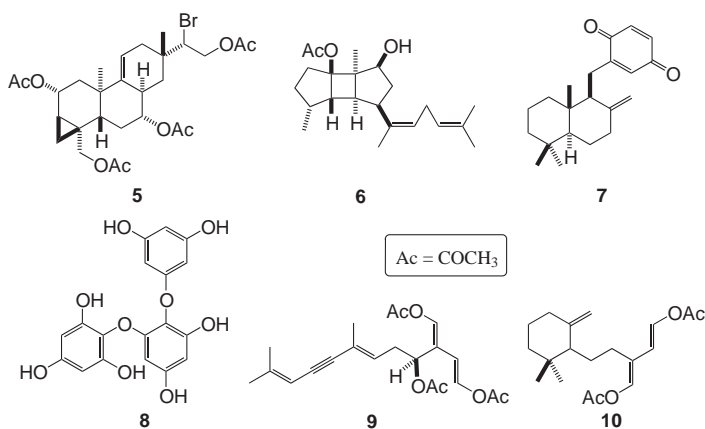
磯焼け海域でもウニなどの植食動物と同所的に生育している海藻が処々にみられ、これらの海藻は摂食を阻害する化学物質を生産し含有することによって植食動物による摂食を免れる化学的防御機構を備えていることが示唆される。

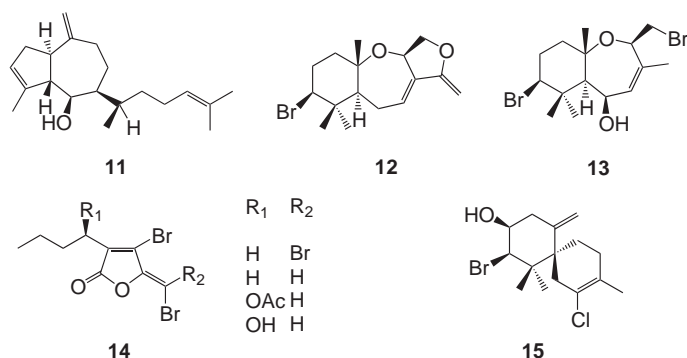
北海道日本海沿岸に面した寿都や忍路の磯焼け地帯に生育する紅藻マギレソゾは、含臭素ジテルペン類 (5 など) (Kurata *et al.* 1998) で防御していることが判明した。ソゾが含有するこれらハロゲン化合物の生成は、胞子の放出直後から始まっていることが最近明らかとなった (鈴木ら 未発表)。

一方、褐藻は、テルペン類 (6, 7 など) (Kurata *et al.* 1990, 1996) やフロロタンニン類 (8 など) (谷口ら 1991) の "摂食阻害物質" を生産して植食動物の攻撃を防御しているらしい。また、在来の生態系を崩壊させるために "キラー海藻" と呼ばれて地中海を中心に問題となっている緑藻イワズタ科の海藻 (Meinesz 1999) は、末端に特異な 1,4-ジアセトキシシブタジエン構造を有する "摂食阻害物質" (9, 10 など) を生産している (Paul & Fenical 1982, 内村 1999)。

3. 付着阻害作用

船底などの付着防止剤の開発を目的とした探





索研究は多いが、自然界においても実際に付着生物の着生阻害の役割を果たしていることを示す研究は少ない。ここでは、海藻由来の化合物で自然界における濃度で作用する“付着阻害物質”を紹介する。褐藻アミジグサ *Dictyota menstrualis* には付着生物が着生することが少ないが、含有するジテルペン pachydictyol A(11)および dictyol E はフサコケムシ幼生の着生を低濃度で阻害した(Schmitt *et al.* 1995)。海藻表面を綿で拭き取って抽出すると着生阻害活性を示し、これらの化合物を含んでいた。紅藻 *Laurencia obtusa* から得られた含ハロゲン化合物 palisadin A (12) および 5β-hydroxyaplysiastatin(13) は 0.1 μg/cm² で緑藻 *Ulva lactuca* の胞子の着生を、1 μg/cm² でフサコケムシの幼生の着生を阻害した(de Nys *et al.* 1998)。ただし、これらの化合物は、海藻表面から放出されてはいない。

海藻 vs. 微生物

藻類の抗菌活性物質は古くから研究されており、ポリフェノール類やテルペノイド類など多くの化合物が知られている。これらの“抗菌物質”は、微生物の着生から身を守るために役立っていると考えられる。また、海藻表面に微生物のフィルムができると、付着生物の着生を誘引するので、まず微生物から身を守ることは非常に重要である。しかし、実際に生態系における抗菌活性物質の役割を実験的に証明するには、自然界における濃度や対象生物の問題があって難しい。

最近の特筆すべき研究として、オーストラリ

アの紅藻タマイタダキ *Delisea pulchra* から単離されたハロゲン化フラノン化合物(14)は、海藻表面に 100 ~ 500 ng/cm² の濃度で存在し、この濃度範囲で抗菌活性を示した(de Nys *et al.* 1998)。この化合物は、グラム陰性細菌の情報伝達物質であるアシル化ホモセリンラクトン(AHL)の類縁体である。AHLはクオラム

センシングのシグナル化合物として最近注目を集めており、細胞密度依存的に生産される。そのため、この紅藻はフラノン化合物により、バクテリアのクオラムセンシングシステムを阻害して身を守っていると予想される。

一方、紅藻ソゾ *Laurencia* 属の生産している elatol(15)などの含ハロゲン化合物が、海藻群落より単離した海洋細菌に対し抗菌活性を示すことが明らかとなった(Vairappan *et al.* 2001)。これらの化合物は紅藻の表皮細胞のみに存在するサクランボ小体(*corps en cerise*)で合成され、貯蔵されることが知られており、外部から微生物が感染した際にバリケードとして効果的に機能すると考えられる。

おわりに

以上、海藻のアレロパシー現象を概観してきた。多くの現象に化学物質が関与していることが明らかになっているし、活性のある化学物質も発見されてきた。しかし、それらが真に自然界においてアレロパシーの役割を果たしていることを証明した例は少ない。それは水界という化学物質が蓄積しにくいところでの現象であるからである。また、複雑な生態系を実験室ではなかなか再現しにくい。そこで、低濃度の化学物質を分析する機器分析技術が進歩した現在において、以上のことを踏まえたアレロパシーの化学が進展することが期待される。

文献

Denboh, T., Suzuki, M., Mizuno, Y. & Ichimura, T. 1997. Suppression of *Laminaria* sporelings by allelochemicals

- from coralline red algae. *Bot. Mar.* 40: 249-256.
- Hagmann, L. & Jüttner, F. 1996. Fischerellin A, a novel photosystem-II-inhibiting allelochemical of the cyanobacterium *Fischerella muscicola* with antifungal and herbicidal activity. *Tetrahedron Lett.* 37: 6539-6542.
- Itou, Y., Okada, S. & Murakami M. 2001. Two structural isomeric siderophores from the freshwater cyanobacterium *Anabaena cylindrica* (NIES-19). *Tetrahedron* 57: 9093-9099.
- Kakisawa, H., Asari, F., Kusumi, T., Toma, T., Sakukrai, T., Oohusa, T., Hara, Y. & Chihara, M. 1988. An allelopathic fatty acid from the brown alga *Cladosiphon okamuranus*. *Phytochemistry* 27: 731-735.
- Kitamura, H., Kitahara, S. & Koh, H. B. 1993. The induction of larval settlement and metamorphosis of two sea urchins, *Pseudocentrotus depressus* and *Anthocidaris crassispina*, by free fatty acids extracted from the coralline red alga *Corallina pilulifera*. *Mar. Biol.* 115: 387-392.
- Kurata, K., Taniguchi, K., Shiraishi, K. & Suzuki, M. 1990. Feeding-deterrent diterpenes from the brown alga *Dilophus okamurai*. *Phytochemistry* 29: 3453-3455.
- Kurata, K., Taniguchi, K. & Suzuki, M. 1996. Cyclozonarone, a sesquiterpene-substituted benzoquinone derivative from the brown alga *Dictyopteris undulata*. *Phytochemistry* 41: 749-752.
- Kurata, K., Taniguchi, K., Agatsuma, Y. & Suzuki, M. 1998. Diterpenoid feeding-deterrents from *Laurencia saitoi*. *Phytochemistry* 47: 363-369.
- Mason, C., Edwards, K. R., Carlson, R. E., Pignatello, J., Gleason, F. K. & Wood, J. M. 1982. Isolation of chlorine-containing antibiotic from the freshwater cyanobacterium *Scytonema hofmanni*. *Science* 215: 400-402.
- Meinesz, A. 1999. *Killer Algae*. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Nonomura, A. M. & West, J. A. 1981. Host specificity of *Janczewskia* (Ceramiales, Rhodophyta). *Phycologia* 20: 251-258.
- de Nys, R., Dworjanyn, S. A. & Steinberg, P. D. 1998. A new method for determining surface concentrations of marine natural products on seaweeds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 162: 79-87.
- Paul, V. J. & Fenical, W. 1982. Toxic feeding deterrents from the tropical marine alga *Caulerpa bikiniensis* (Chlorophyta). *Tetrahedron Lett.* 23: 5017-5020.
- 齊藤 讓・米田哲郎・吉川元秀. 1977. 寄生性紅藻 *Janczewskia tokidaei* と宿主 *Laurencia nipponica* ウラソゾの関係. *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 25: 311-317.
- Sakata, K., Sakura, T. & Ina, K. 1988. Algal phagostimulants for marine herbivorous gastropods. *J. Chem. Ecol.* 14: 1405-1416.
- Schmitt, T. M., Hay, M. E. & Lindquist, N. 1995. Constraints on chemically mediated coevolution: multiple functions for seaweed secondary metabolites. *Ecology* 76: 107-123.
- Simpson, F. B. & Neilands, J. B. 1976. Siderochromes in *Cyanophyceae*: Isolation and characterization of schizokinen from *Anabaena* sp. *J. Phycol.* 12: 44-48.
- Suzuki, M., Wakana, I., Denboh, T. & Tatewaki, M. 1996. An allelopathic polyunsaturated fatty acid from red algae. *Phytochemistry* 43: 63-65.
- Takahashi, Y., Itoh, K., Ishii, M., Suzuki, M. & Itabashi, Y. 2002. Induction of larval settlement and metamorphosis of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* by glycolipids from the green alga *Ulva lens*. *Mar. Biol.* 140: 763-771.
- Taniguchi, K., Kurata, K., Maruzoi, T. & Suzuki, M. 1994. Dibromomethane, a chemical inducer of larval settlement and metamorphosis of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. *Fish. Sci.* 60: 795-796.
- 谷口和也・蔵多一哉・鈴木 稔. 1991. 褐藻ソルアラメのポリフェノール化合物によるエゾアワビに対する摂食阻害作用. *Nippon Suisan Gakkaishi* 57: 2065-2071.
- Tatewaki, M., Provasoli, L. & Pintner, J. 1983. Morphogenesis of *Monostroma oxyspermum* (Kütz.) Doty (Chlorophyceae) in axenic culture, especially in algal culture. *J. Phycol.* 19: 409-416.
- 内村真之. 1999. 地中海のイチイヅタ. *藻類* 47: 187-203.
- Vairappan, C. S., Daitoh, M., Suzuki, M., Abe, T. & Masuda, M. 2001. Antibacterial halogenated metabolites from the Malaysian *Laurencia* species. *Phytochemistry* 58: 291-297.

(北海道大学大学院地球環境科学研究科)