

D-4 サンゴ礁生態系の維持機構の解明とその保全に関する研究

(1) 飼育系による環境ストレスがサンゴに及ぼす影響の解明

② サンゴ虫の成育に及ぼす影響

研究代表者 琉球大学理学部海洋自然科学科 日高道雄

琉球大学理学部海洋自然科学科 日高道雄・山里 清
琉球大学放射性同位元素取扱施設 山城秀之

平成6—8年度合計予算額 8,727千円
(平成8年度予算額 2,757千円)

[要旨]

本研究では、サンゴに及ぼす様々な環境要因の影響を調べるためにサンゴの健康度を示す指標としてなにが適しているのかを調べること、人間活動による海水の富栄養化がサンゴの成長にどのような影響を及ぼすかについて調べること、そして様々なストレスによりサンゴが白化する機構を明らかにすることを目的とした。

光合成速度、石灰化速度、糖含量、共生藻密度は暗黒下で低下することから、これらのパラメータはサンゴの健康度の指標となると思われる。

高濃度のアンモニア(30-60mM)を添加した海水中で飼育したアザミサンゴでは、共生藻密度は変化しなかったが、成長速度は有意に低下した。このことは高濃度のアンモニアがサンゴに直接作用して成長速度の低下を引き起こしていることを示唆する。

アンモニウムなどの栄養塩を与えても、高温下におけるサンゴの白化を防げなかったことから、「高温下でサンゴが白化するのは、サンゴが共生藻に窒素などの栄養塩を十分供給できなくなり、その結果共生藻がサンゴから逃げ出すためである」という仮説は否定された。サンゴ群体の光合成の温度依存性が、培養共生藻で報告されている温度依存性と似ていたことから、高温下では共生藻の光合成が阻害され、その結果共生藻が排出される可能性が示唆された。高温および強光ストレスを受けたサンゴは、変性した共生藻を選択的に排出していた。強光ストレスは、他のストレスと異なり、直接共生藻に作用し、クロロフィルを分解した。ストレスの種類が異なれば共生藻の変性過程も異なることが示された。

[キーワード] サンゴ、白化、共生藻、環境ストレス、栄養塩、

1. 序

サンゴ礁に影響を及ぼす環境要因として地球温暖化による海水温の上昇、海水の富栄養化などが注目されている。様々な環境要因のサンゴに与える影響を評価するために、サンゴの健康度として何を指標とするかを決定し、次にその指標を用いて様々な環境要因のサンゴの健康に及ぼす影響を実験系で調べる必要がある。

造礁サンゴは単細胞の渦鞭毛藻類（褐虫藻）を体内に共生させており、サンゴは共生藻の光合成産物を利用することにより効率的に石灰化を行うことができる。また窒素などの栄養をサンゴ-共生藻間でリサイクルすることにより、熱帯の貧栄養の海でも繁栄している。しかしサンゴと共生藻の共生関係は、微妙なバランスの上になり立っており、様々な環境ストレスにより共生関係が破綻することが知られている^{1)・2)}。高温、紫外線、強光、低塩分濃度などのストレスにさらされると、サンゴは共生藻を失い白化する。一方でアンモニウムなどの栄養塩濃度を高めると、サンゴの共生藻密度は高まる^{3)・4)}。高アンモニウム濃度のもとでは、共生藻密度は増加するものの、共生藻1細胞あたりの光合成効率は低下し⁵⁾、共生藻からサンゴに渡される有機物の量そしてサンゴの成長速度も減少することが報告されている⁶⁾。高濃度のアンモニアがどのような機構でサンゴの成長速度を低下させるのかはまだ分かっていない。

サンゴの白化を引き起こす機構についてはいくつかの仮説が出されている。高温下で培養共生藻の光合成が低下することから、光合成産物を分泌しなくなった共生藻をサンゴが排除するという考え⁷⁾、高温などのショックによりサンゴの細胞が影響を受け、共生藻を含んだままサンゴの細胞が離脱するという考え⁸⁾、そして高温下でリソゾームが不安定になったり、リソゾーム酵素活性が高まるために共生藻が消化されやすくなるという考え⁹⁾などが出されている。サンゴの白化は、サンゴが共生藻に窒素源などの栄養を十分供給できないために共生藻がサンゴから逃げ出すために起こるという可能性も指摘されている²⁾。高温、低温、強光、紫外線、低塩分濃度などがサンゴの白化を引き起こすことはよく知られているが、様々なストレスが同じ機構でサンゴの白化を起こしているという保証はなく、むしろストレスの種類によって白化の機構も異なると考えられている。また、これらのストレスが、サンゴに作用しているのか、それとも共生藻に作用しているのかはまだ明らかでない。白化は、ストレスにより損傷された共生藻が排出される過程なのか、それとも宿主であるサンゴが損傷を受け健康な共生藻を排出しているのかはまだ不明である。

2. 研究目的

本研究では以下の3点を明らかにすることを目的とした。

(1) サンゴの健康度の指標

様々な期間暗黒下で飼育したショウガサンゴのタンパク量、脂質量、光合成速度、石灰化速度、共生藻密度などを測定し、サンゴの「健康度」を表す指標として、なにが適切かを調べる。

(2) 富栄養化のサンゴに及ぼす影響

高濃度のアンモニアがサンゴの成長速度を抑制する機構を調べるために、アンモニア濃度の上昇がアザミサンゴの共生藻密度、成長速度にどのような影響を及ぼすかを調べる。

(3) 各種ストレスによるサンゴの白化機構について

- ①「高温などのストレス下では、サンゴから共生藻に溶存無機窒素などの栄養が十分に供給されないため、共生藻がサンゴ組織から逃げ出す」という仮説を検証する。
- ②様々な温度下で、サンゴ体内の共生藻の光合成速度を測定し、光合成速度の温度感受性を調べる。この結果を報告されている培養共生藻の温度感受性⁷⁾と比較することにより、温度感受性が共生藻によって決まるのかサンゴによって決まるのかを考察する。
- ③サンゴに各種ストレスを与え、宿主内に残存する共生藻と排出された共生藻の形態を比較することにより、変性共生藻が選択的に排出される可能性を調べる。またストレスを与えた宿主内の共生藻と単離後に同様なストレスを与えた共生藻を比較し、宿主細胞による共生藻の消化が白化の主要原因かについて調べる。
- ④高温、強光、低塩分濃度、光合成阻害剤、暗黒下飼育の各種ストレスを与えて白化させたアザミサンゴの組織および共生藻の形態観察を行い、ストレスの種類により白化機構が異なるかを調べる。アザミサンゴ組織片および解離胃層細胞を、高温ストレス下で連続観察することにより、胃層細胞の崩壊、共生藻の変性過程を調べる。
- ⑤イシサンゴ3種（ショウガサンゴ *Stylophora pistillata*、パリカメノコキクメイシ *Goniastrea aspera*、ヤッコアミメサンゴ *Psammocora contigua*）で、高温下で飼育した場合の白化しやすさを比較し、野外での白化の起こりやすさ、生息分布などに関連づける。

3. 実験の方法

(1) サンゴの健康度の指標

暗黒下で0、4.5、9、17日間飼育したショウガサンゴの枝を2時間光照射し、14Cの組織および骨格への取り込み速度から光合成速度、石灰化速度を求めた。同時にアセチルアセトン法でグリセロール量を、フェノール硫酸法で糖量を、ローリー法により蛋白量を測定した。脂質量はホルマリン固定組織をクロロフォルム・メタノールで抽出し、その乾重量を測定し、全乾重量に占めるパーセントで表した。また血球計算板を用いて、共生藻の計数も行った。

(2) 富栄養化のサンゴに及ぼす影響

アザミサンゴの単離ポリプを9本ずつマウントに固定したものを12個用意し、これらを3グループに分けて、流海水水槽で4週間飼育した。1グループはコントロールとして通常の海水を流し、第2、第3のグループは、ペリスタルポンプで高アンモニアを一定量加えることにより、最終濃度が30および60mMになるようにした海水を流して飼育した。ポリプの成長量は、サンゴの水中重量を1週間おきに測定することにより測定した。成長測定用とは別に用意したポリプを1週ごとにサンプルし、その共生藻密度を測定した。

(3) 各種ストレスによるサンゴの白化機構について

- ①アザミサンゴを高温下（32℃）で10日間飼育した場合に、飼育海水中にアンモニウム（100mM）またはリン酸（10mM）を加えることにより共生藻密度、クロロフィル量の低下を抑えられるかどうかを調べた。

② エダコモンサンゴの枝をマウントに保持したものを材料とし、光合成に及ぼす温度の影響を調べた。飽和光強度 ($1200\text{mEm}^{-2}\text{s}^{-1}$) における光合成速度と暗黒下での呼吸速度を 28°C (コントロール) で測定し、続いて高温 ($30, 32, 34, 36^\circ\text{C}$) 下で測定した。

③ 各種ストレス処理したアザミサンゴ内の共生藻を観察するために、アザミサンゴを高温 (31°C)、低塩分濃度 (20%)、強光 ($4000\text{-}5000\text{mMm}^{-2}\text{s}^{-1}$)、コントロール (20°C) で 3 時間処理した後 9 時間回復させた。強光以外のストレス処理および回復は暗黒下で行った。ポリブを 10% ホルマリンで固定し、組織片を検鏡することにより宿主内の共生藻の形態を観察した。ストレス処理により排出された共生藻を観察するために、上記のストレス処理したサンゴより排出された共生藻を遠心によって集めた。単離共生藻を直接ストレス処理した時の影響を調べるために、単離共生藻をガラス試験管にとり、上と同様の条件で処理した。単離共生藻は、アザミサンゴより Waterpik を用いて共生藻懸濁液を得、ホモジェナイズした後遠心により洗浄したものを材料として用いた。

④ 各種ストレス処理したサンゴ組織および共生藻の形態を調べるために、ストレス処理したサンゴを電子顕微鏡用に固定し、光学顕微鏡、電子顕微鏡下で観察した。アザミサンゴよりポリブを単離し、マウントにセットし 1 週間以上流海水中で回復させた後、高温 (36°C 、100分)、強光 ($6000\text{mMm}^{-2}\text{s}^{-1}$)、光合成阻害剤 (10^{-5}M DCMU、2 週間)、暗黒下飼育 (2 週間) の各種ストレスを与えた。コントロールは $24\text{-}26^\circ\text{C}$ の流海水水槽で飼育したアザミサンゴを用いた。

共生藻を含む解離胃層細胞に顕微鏡下で高温ストレスを与え、その影響を調べた。アザミサンゴの組織片を 35°C で 30 分間処理することにより、細胞を解離した。共生藻を含む解離胃層細胞を載せたスライドグラスをウォームプレートを用いて 35°C に保ち、顕微鏡下で経時的に観察した。またマイクロチューブに 1ml の濾過海水とアザミサンゴの組織片を採り、 35°C の恒温槽に入れて、0, 1, 2, 3, 4, 5 時間後にサンプルし、共生藻の形態を観察し、共生藻の変性過程を調べた。

⑤ 種による高温ストレスにたいする感受性の違いを調べるために、3 種のサンゴ (ショウガサンゴ *Stylophora pistillata*、パリカメノコキクメイシ *Goniastrea aspera*、ヤッコアミメサンゴ *Psammocora contigua*) について群体の破片を多数用意し、それらを $28, 30, 31.5, 33^\circ\text{C}$ の 4 温度、および暗黒下の 5 条件下で飼育し、1 週間おきにサンプルしては、その共生藻密度、クロロフィル量を測定することを 6 週間続けた。このようにして 3 種のサンゴについて時間経過とともに共生藻密度やクロロフィル量が減少していく様子を比較した。

4. 実験結果

(1) サンゴの健康度の指標

光合成活性、石灰化速度、共生藻密度とともに、暗黒下においた時間とともに低下した。17 日間暗黒下においたものでは、光合成活性、石灰化速度、共生藻密度はそれぞれ自然光下で飼育したコントロールの $30\%, 25\%, 34\%$ に減少した (図 1)。暗黒下で 15 日間飼育しても蛋白量、グリセロール量の低下は見られなかったが、糖量は暗黒下で有意に低下した (図 2)。脂質量は、暗黒下で最初増加したが、3 週間後には低下する傾向を示した。

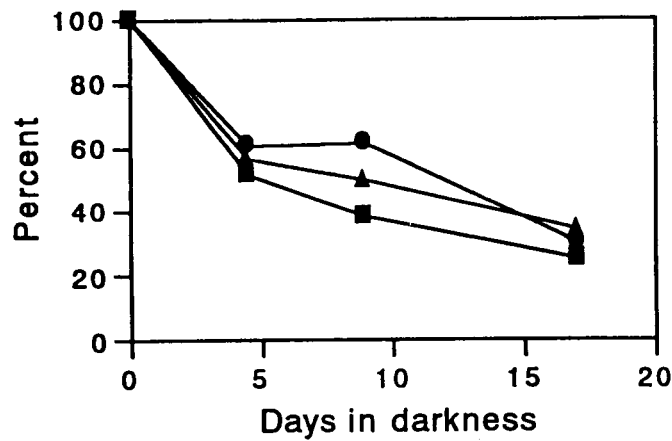


図1 様々な期間暗黒下で飼育したショウガサンゴの光合成速度 (●)、石灰化速度 (■)、共生藻密度 (▲)。

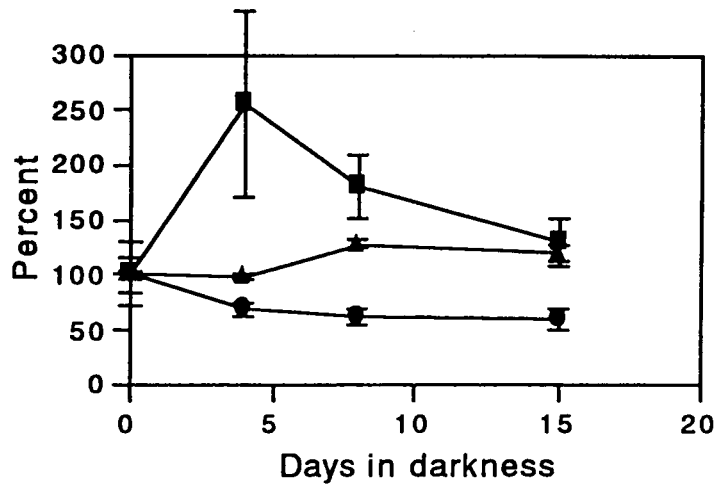


図2 様々な期間暗黒下で飼育したショウガサンゴの糖量 (●)、グリセロール量 (■)、蛋白量 (▲)。

(2) 富栄養化のサンゴに及ぼす影響

高濃度のアンモニアがアザミサンゴの共生藻密度および成長速度にどのような影響を及ぼすかを調べた。高濃度アンモニア存在下でも共生藻密度はコントロールに比べ有意には増加しなかったが、成長速度は、高アンモニア存在下で有意に低下した場合が見られた (図3)。

(3) 各種ストレスによるサンゴの白化機構について

①アザミサンゴのポリプを32℃で10日間飼育したところ、共生藻密度は40~50%低下した。飼育海水に100mMアンモニウムまたは10mMリン酸を加えても、この共生藻密度やクロロフィル量の低下を防ぐことはできなかった (図4)。

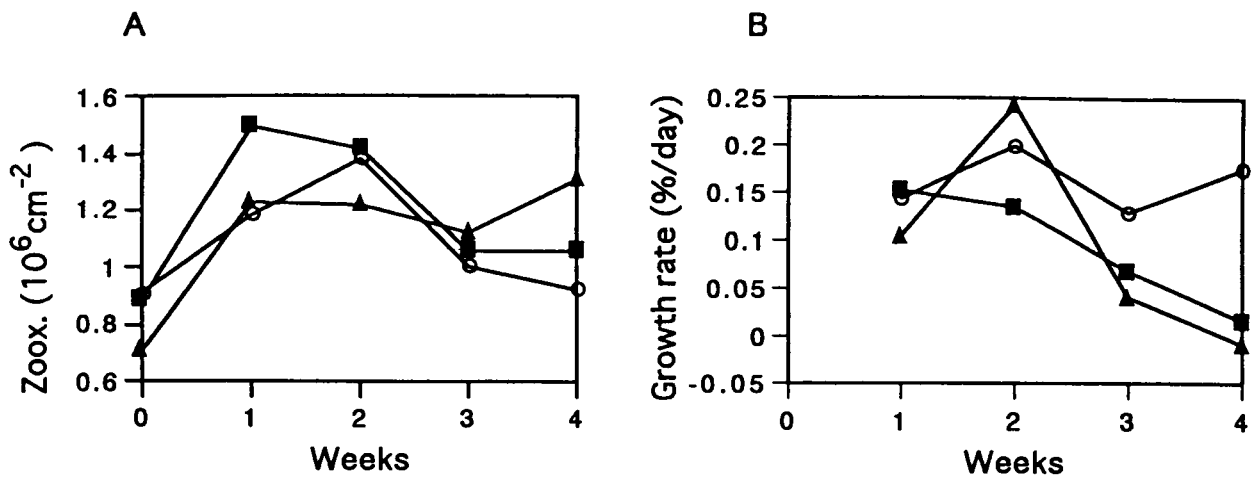


図3 アザミサンゴの共生藻密度 (A) および成長速度 (B) に及ぼすアンモニウムの影響。○、対照群；▲、30mMアンモニウム；■、60mMアンモニウム。共生藻密度はアンモニア添加群とコントロールとの間に有意差はなかった。アンモニア添加群の成長速度は4週目にはコントロールに比べ有意に低かった。

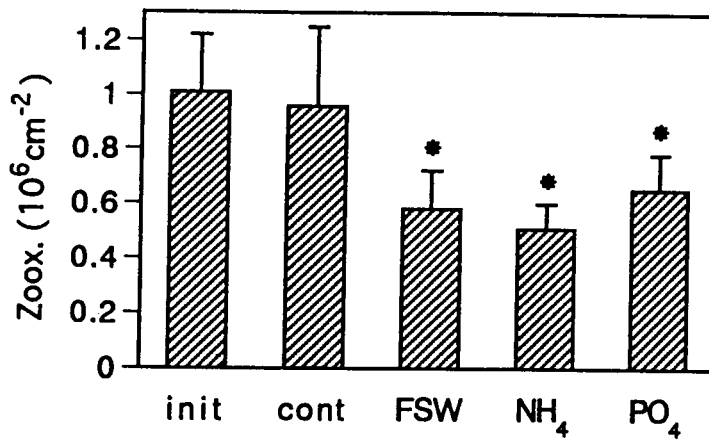


図4 32°Cで10日間飼育したアザミサンゴの共生藻密度。initialは実験開始時、controlは流海水のタンク、FSWは濾過海水。アンモニウム、リン酸の有無に関わらず、共生藻密度は開始時に比べ有意に減少していた(*: $P < 0.05$)。

②エダコモンサンゴの光合成速度の温度依存性を図5に示す。純光合成速度は34°Cから低下し、36°Cではほとんど0となった。一方呼吸速度は36°Cで増加し、36°Cでもサンゴが生存していることが分かる。

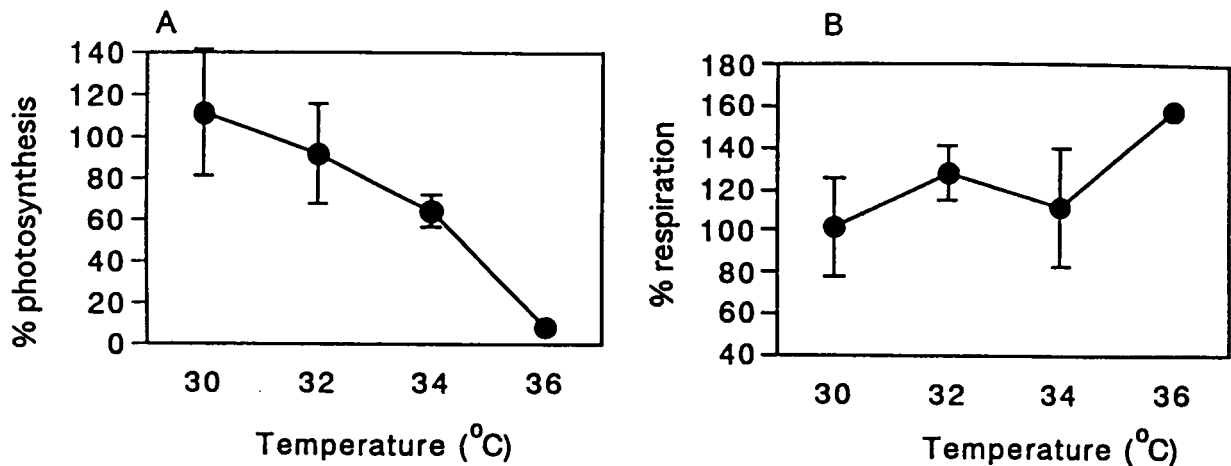


図5. エダコモンサンゴの純光合成 (A) および呼吸 (B) に及ぼす温度の影響。純光合成および呼吸は28°Cにおける値を100として表した。

③ ストレスを与えた宿主内共生藻、単離共生藻、および排出共生藻の形態の比較

今回は、変性共生藻を下記の6種にクラス分けした。細胞内に円形の空胞が見えるもの (H0)、細胞質の一部が欠けて透明な空間の生じた共生藻 (DG1)、さらに空間が広がり、細胞壁と細胞質の間に隙間が生じた共生藻 (DG2)、赤色の小顆粒 (RP)、細胞壁が壊れて中身が溶解したもの (ME)、色素が消失して透明な共生藻 (CL) である (図6)。

共生藻が消化されたと思われる赤い顆粒 (RP) は、高温処理したサンゴで増加した (0.23% → 0.67%) が、同様に高温処理した単離共生藻では、増加しなかった。赤い顆粒は宿主細胞による消化の結果生じることが示唆される。強光では、褐色が抜け透明になった共生藻 (CL) が見られるが、サンゴを強光処理した場合と単離共生藻を強光処理した場合とで差がなかった (図7)。CLでは共生藻の細胞あたりのクロロフィル量が顕著に減少していた。強光は直接共生藻に作用しクロロフィルを分解していることが示唆される。

排出される共生藻は、コントロール群と高温ストレス処理群では、変性共生藻 (DG2) と赤い小顆粒 (RP) が多く、これらが選択的に排出されていることが示唆された。強光処理群ではDG2, RPに加え、色素の抜けた共生藻 (CL) も排出されていた (図8)。

④ 様々なストレス処理したアザミサンゴの組織および解離胃層細胞の観察

アザミサンゴの胃層細胞を高温処理すると、まず胃層細胞が崩壊し、共生藻が残された。また胃層細胞により覆われていることの確認できた共生藻の割合は、高温処理時間とともに減少し、共生藻内に空間が生じたり、破裂して内容物の出た共生藻の割合は増加した。

アザミサンゴ組織および共生藻の形態は、ストレスの種類により異なっていた。高温処理では、サンゴ組織が胃層、皮層の区別が付きにくいほど変性していた。また中膠内に共生藻が侵入していた。共生藻には内部に空間が生じ三日月型を示すものが多く見られた。

強光処理では、光学顕微鏡下で、共生藻の染色性が薄くなっていた。光合成阻害剤処理では、共生藻内部に網状の空胞が生じ、共生藻の変性が顕著であった。暗黒下では、共生藻の内部に空間が生じ、そこで共生藻が消化されているような像が観察された。

共生藻の胃層細胞からの排出（暗黒下）、共生藻を含んだ胃層細胞が胃腔へ放出される像（高温、強光）も見られたが、これらがどの程度一般的な過程なのかはまだ不明である。

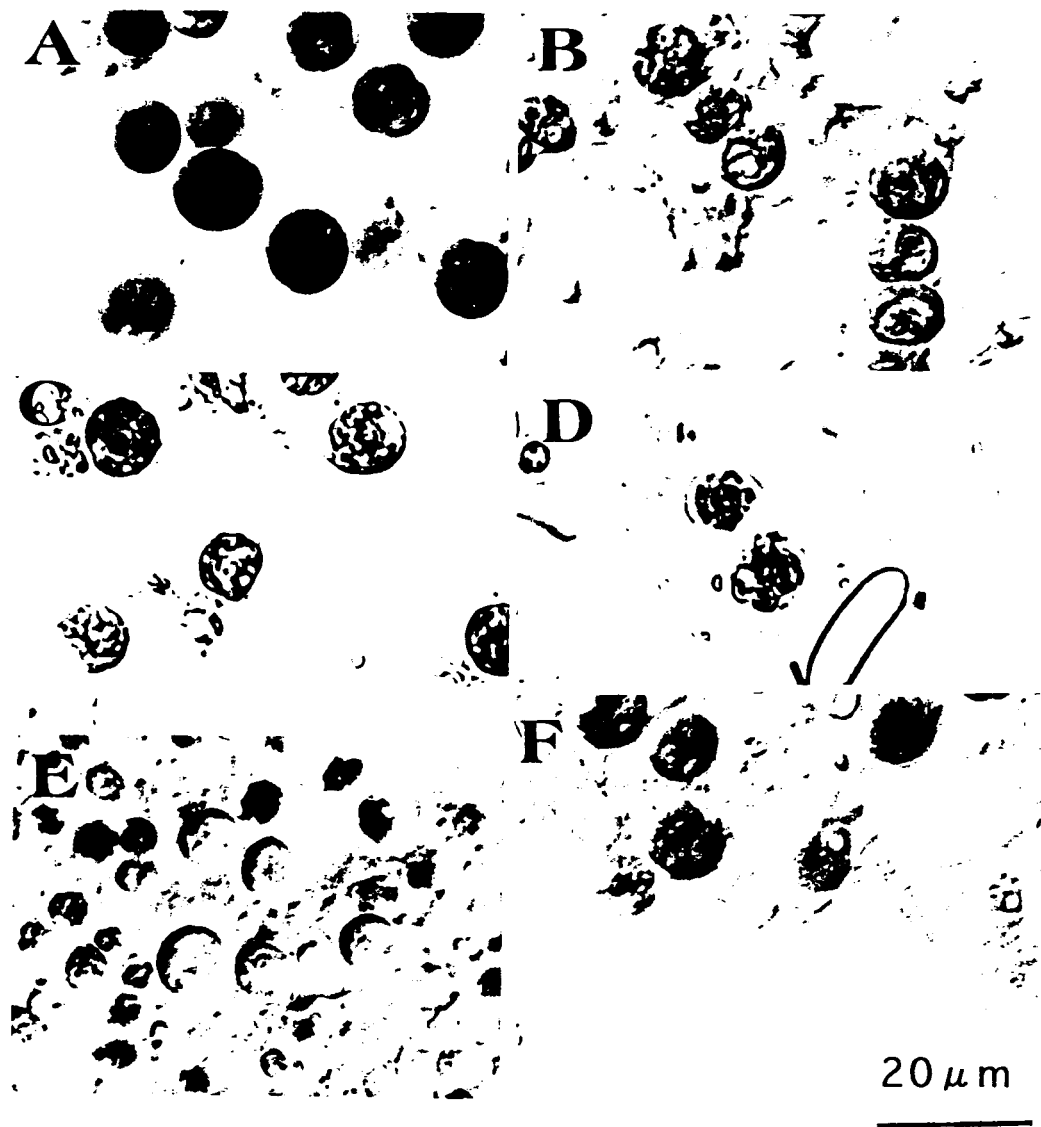


図6 様々な変性段階の共生藻。A、正常共生藻(N0) B、一部窪んだ共生藻(H0) C、細胞質の一部が欠けて透明な空間の生じた共生藻(DG1) D、細胞壁と細胞質の間に隙間が生じた共生藻(DG2) E、赤色の小顆粒(RP)および色素が消失して透明な共生藻(CL) F、細胞壁が壊れて中身が溶解したもの(ME)

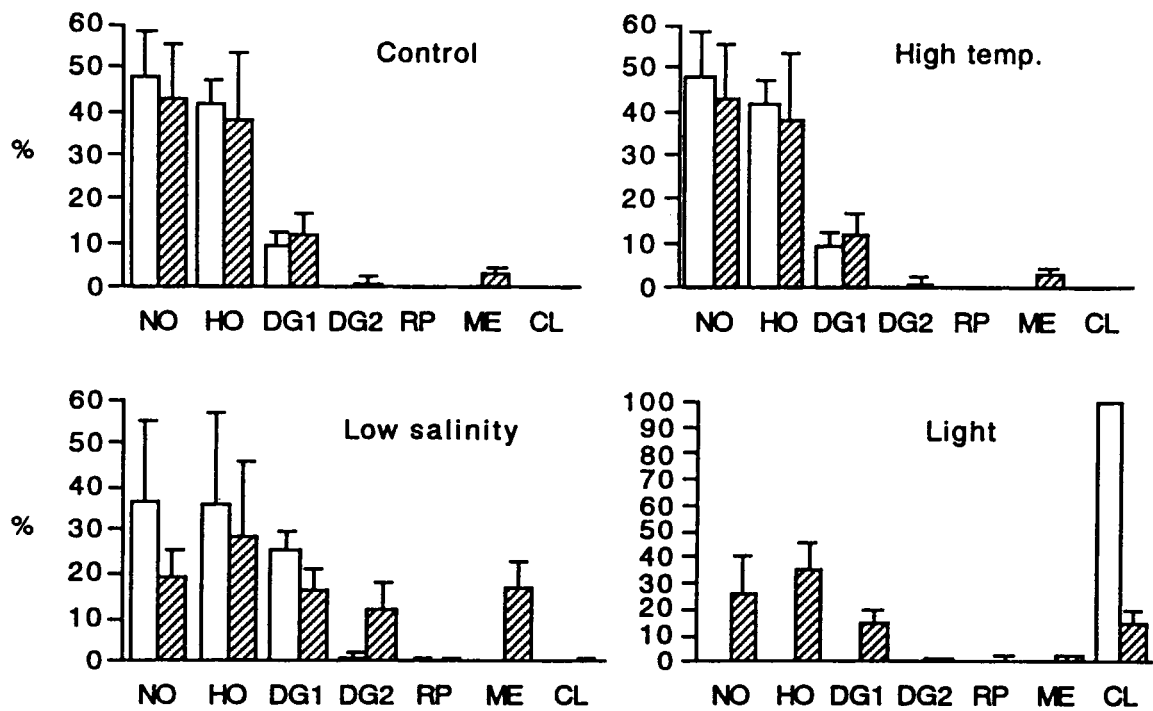


図7. 高温、低塩分濃度、強光の各種ストレス処理したアザミサンゴポリプ内に見られる各種変性共生藻の頻度（白）および単離共生藻に直接ストレスを与えた場合の各種変性共生藻の頻度（斜線）。記号は図6参照。

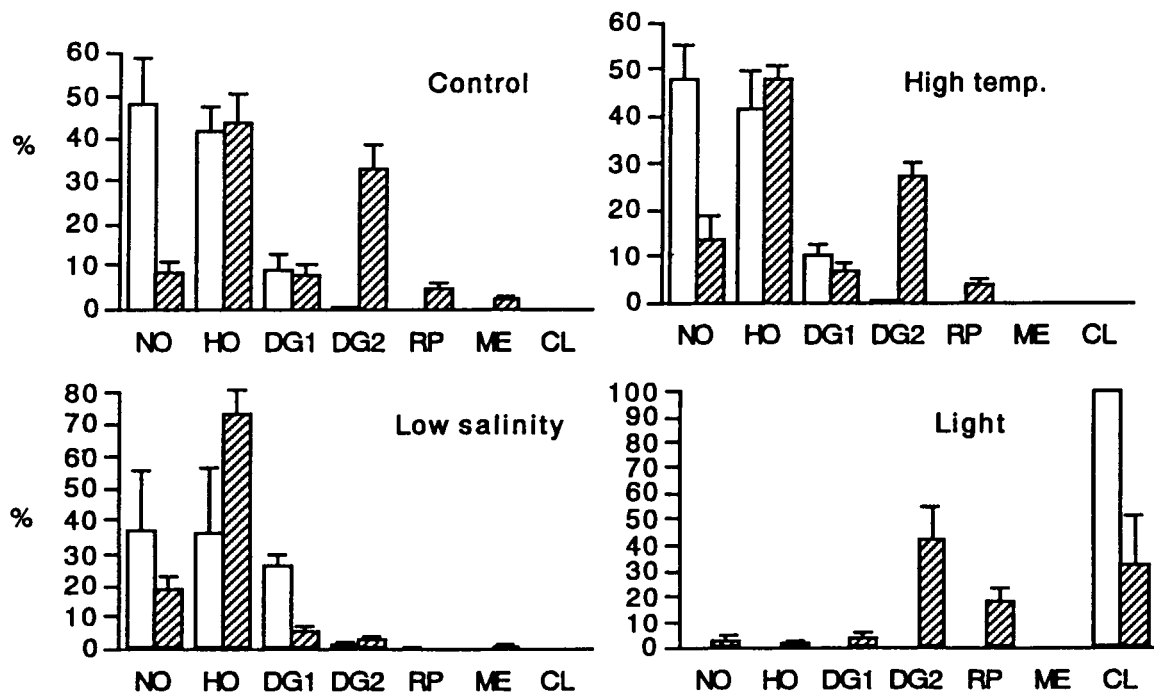


図8. 高温、低塩分濃度、強光の各種ストレス処理したアザミサンゴポリプ内に見られる各種変性共生藻の頻度（白）および排出共生藻内の各種変性共生藻の頻度（斜線）。記号は図6参照。

⑤ 共生藻密度が50%に減少するのに要する時間を3種で比較した結果を図9に示した。高温に対する感受性のもっとも高かったのはショウガサンゴで、パリカメノコキクメイシはもっとも抵抗性を示した。

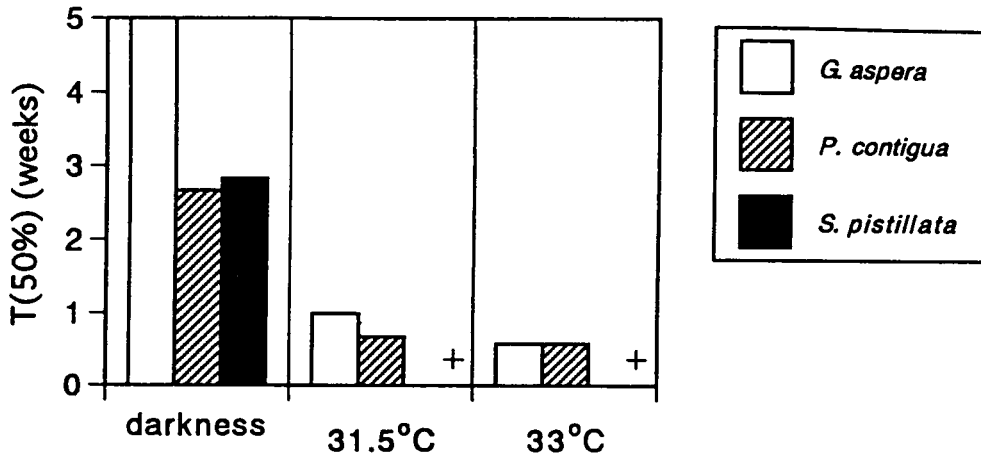


図9 3種のサンゴにおける白化しやすさの比較。共生藻密度が50%に減少するに要する時間。+ : 1週間以内に死亡。

5. 考察

(1) サンゴの健康度の指標としては、光合成活性、石灰化速度、共生藻密度、糖量が使えそうである。脂質量は長期間暗黒下におくと低下するので、慢性的なストレスの影響を見るには有効であると思われる。サンゴを暗黒下に移した後しばらくはグリセロール量や脂質量が増加するように見えるが、もし本当なら興味深い。

(2) 今回の結果は20-60mMのアンモニアがサンゴの石灰化速度を低下させることを示した。アンモニア濃度を上げると共生藻密度が上昇し、それが微妙な共生関係のバランスを崩し、サンゴの成長率が低下すると考えられてきた。共生藻密度が上昇すると、共生藻が重なり合って影を作るため共生藻あたりの光合成効率が低下し、また共生藻の光合成産物の多くが共生藻自身の増殖に用いられるためサンゴに渡される栄養分が減少することになり、結果としてサンゴに悪影響を及ぼす可能性が指摘されている4)。しかし今回の結果は、高アンモニア濃度が共生藻密度の増加を伴わずに石灰化速度を低下させたことを示し、アンモニアが直接サンゴに悪影響を及ぼしている可能性を示唆する。

(3) 白化の機構について

① 今回の結果は、高温下で起こるサンゴの白化は、サンゴが共生藻に窒素などの栄養を十分供給できないために共生藻が逃げ出すことによるのではなく、他のメカニズムによることを示唆する。高温下で培養共生藻の光合成が低下することから、光合成産物を分泌しなくなった共生藻をサンゴが排除するという考えが出されている⁷⁾。また高温などのショッ

クによりサンゴの細胞が影響を受け、共生藻を含んだままサンゴの細胞が離脱するという考え⁹⁾や、高温下でリソゾームが不安定になったり、リソゾーム酵素活性が高まるために共生藻が消化されやすくなるという考え⁹⁾が出されている。

②今回は単離共生藻とサンゴ内共生藻の両方について光合成速度の温度依存性を求め、比較することはできなかった。しかし今回得られたエダコモンサンゴの光合成速度の温度依存性は、Iglesias-Prieto *et al.*⁷⁾が報告した培養共生藻の光合成の温度依存性に似ている。このことは、高温下で共生藻の光合成が阻害され、その結果共生藻が排出される可能性を示唆する。

③高温および強光ストレスを受けたサンゴは、変性した共生藻を選択的に排出していた。強光ストレスは、他のストレスと異なり、直接共生藻に作用し、クロロフィルを分解すると考えられる。低塩分濃度処理では、サンゴの細胞が直接損傷されるため、選択性なしに共生藻を排出することになると思われる。赤い小顆粒は、共生藻が宿主により消化されたために生ずると思われ、最近の報告と一致する¹⁰⁾。

④ストレスの種類によりサンゴ組織および共生藻に及ぼす影響は異なっていた。高温ではサンゴ組織の変性、強光では共生藻の染色性低下、光合成阻害剤では共生藻の分解、暗所では共生藻の消化が主に起こっているようであった。しかし、今回は短時間で白化が起こるよう、極端なストレス処理を行ったため、同質のストレスでも、ストレスの強度により、組織像が異なってくる可能性はある。

高温ストレス下では、サンゴの胃層細胞が先ず崩壊し、共生藻は残る。残った共生藻もさらにストレスを当て続けると、細胞壁と細胞質の間に空所が生じたり、破裂して中身が溶解した。

⑤今回調べた3種のうち高温に対して最も抵抗性を示したパリカメノコキクメイシは、最も浅いところに生息するので、高温感受性は生息分布と関係すると思われる。野外での白化しやすさにも種により違いがあることが報告されている。これらの違いが、種の生理的な違いを反映しているのか、生息場所における環境変動の大きさの違いによるのか必ずしも明確ではなかった。種間の白化しやすさはサンゴの違いによるのか、共生藻の違いによるのかを探ることにより、環境ストレスがサンゴと共生藻のどちらに悪影響を及ぼしているのかがわかり、白化のメカニズムを知る手がかりが得られると思われる。

6. まとめ

今回様々な環境ストレスがサンゴ組織や共生藻の形態にどのような影響を与えるかを調べた。その結果ストレスの種類によりサンゴ組織や共生藻の変性過程が異なることが分かった。今後このような研究を進めることにより、サンゴおよび共生藻の形態学的変化より、そのサンゴの受けたストレスの種類などを推定する病理診断ができるようになるかもしれない。また環境ストレスに対する感受性はサンゴの種により異なるが、感受性の差がサン

ゴによるのか共生藻によるのかも解明できると思われる。

7. 参考文献

- 1) Glynn PW (1993) Coral reef bleaching: ecological perspective. *Coral Reefs* 12: 1-17.
- 2) Brown BE and JC Ogden (1993) Coral bleaching. *Scientific American* Jan. 1993: 44-50.
- 3) Muscatine L, PG Falkowsky, Z Dubinsky, PA Cook and LR McCloskey (1989) The effect of external nutrient resources on the population dynamics of zooxanthellae in a reef coral. *Proc. R. Soc. Lond. B236*: 311-324.
- 4) Hoegh-Guldberg O and GJ Smith (1989) Influence of the population density of zooxanthellae and supply of ammonium on the biomass and metabolic characteristics of the reef coral *Seriatopora hystrix* and *Stylophora pistillata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 57: 173-186.
- 5) Dubinsky Z, N Stambler, M Ben-Sion, LR McCloskey, L Muscatine and PG Falkowski (1990) The effect of external nutrient resources on the optical properties and photosynthetic efficiency of *Stylophora pistillata*. *Proc. R. Soc. Lond. B239*: 231-246.
- 6) Stimson J and RA Kinzie III (1991) The temporal pattern and rate of release of zooxanthellae from the reef coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus) under nitrogen-enrichment and control conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 153: 63-74.
- 7) Igresias-Prieto R, JL Matta, WA Robin, RK Trench (1992) Photosynthetic response to elevated temperature in the symbiotic dinoflagellate *Symbiodinium microadriaticum* in culture. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 10302-10305.
- 8) Gates RD, G Baghdasarian, L Muscatine (1992) Temperature stress causes host cell detachment in symbiotic cnidarians: Implications for coral bleaching. *Biol. Bull.* 182: 324-332.
- 9) Suharsono, RK Pipe, BE Brown (1993) Cellular and ultrastructural changes in the endoderm of the temperate sea anemone *Anemonia viridis* as a result of increased temperature. *Mar. Biol.* 116: 311-318.
- 10) Titlyanov EA, TV Titlyanova, VA Leletkin, J Tsukahara, R van Woesik, and K Yamazato (1996) Degradation of zooxanthellae and regulation of their density in hermatypic corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 139: 167-178.

[国際共同研究等の状況]

平成6年度にハワイ大学を訪問し、動物学科、植物学科、ハワイ海洋生物研究所、太平洋生物医学研究所のサンゴ礁研究者と会い、情報交換を行った。平成8年度はオーストラリアのシドニー大学を訪問し、サンゴと共生藻の共生関係に及ぼす環境ストレスの影響を研究しているグループと情報交換を行った。

[研究発表の状況]

原著論文および総説

Titlyanov EA, TV Titlyanova, VA Leletkin, J Tsukahara, R van Woesik, and K Yamazato (1996) Degradation of zooxanthellae and regulation of their density in hermatypic corals. Mar. Ecol. Prog. Ser. 139: 167-178.

Yamashiro H and K Yamazato (1996) Morphological studies of the soft tissues involved in skeletal dissolution in the coral *Fungia fungites*. Coral reefs 15: 177-180.

Yamashiro H and T Samata (1996) New type of organic matrix in corals formed at the decalcified site: structure and composition. Comp. Biochem. Physiol. 113A: 297-300.

Yamashiro H and M Nishihira (1995) Phototaxis in Fungiidae corals (Scleractinia) Mar. Biol. 124: 461-465.

Yamashiro H (1995) The effects of HEBP, an inhibitor of mineral deposition, upon photosynthesis and calcification in the scleractinian coral, *Stylophora pistillata*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 191: 57-63.

伊佐英信・山城秀之 (1996) イシサンゴの石灰化と脱石灰 (和田浩爾・小林巖雄編著) 海洋生物の石灰化と硬組織 pp65-84、東海大学出版会

日高道雄 (1996) サンゴ 1 : 実験動物としてのサンゴ 遺伝 50(6):61-64.

学会発表

深堀芳雄・日高道雄 サンゴの白化機構：ストレスによる共生藻の分解と排出 沖縄生物学会第34回大会 1997年5月沖縄

伊藤慎美子・日高道雄 サンゴ礁における共生藻伝播の経路：弱ったサンゴ組織を食べる繊毛虫の役割 日本動物学会第67回大会 1996年9月札幌

Hidaka M and M Ito (1996) Ciliates that feed on damaged corals: possible role in transfer of zooxanthellae. 8th Int. Coral Reef Symp. (Panama)