

捕食者が増えたとそのストレスがミジンコの形を変形させる。同じことが人工化学物質によって引き起こされる。

野外を汚染する人工化学物質（殺虫剤）は天然の化学物質を介した生物達のコミュニケーションを攪乱する—環境ホルモンに似た殺虫剤の影響

花里 孝幸

はなざと・たかゆき—信州大学理学部附属諏訪湖実験所 教授・所長

1. はじめに

野外には無数の生物が棲息している。それらは食う—食われる関係や競争関係などを介してお互いに関係を持っており、それにより生物群集、ひいては生態系が維持されている。

ある生態系の中で、一部の感受性の高い生物が環境を汚染する有害化学物質によって影響を受け、行動や増殖速度などを変えると、その影響は生物間相互の関係を介して他の生物達にも及ぶ。この影響は、生態系における有害化学物質の間接影響と呼ばれているが、この影響を知ることには有害化学物質の生態系影響を評

価するために大変重要なことである。

湖沼生態系におけるこの間接影響を調べるために、メソコスムを用いた実験的な解析が行われている。それは湖沼に設置した隔離水界や水槽に実験生態系をつくり、そこに人為的に有害化学物質を投入して生態系または一部の生物群集の変動を解析するというものである（文献1）。メソコスム実験では、間接影響の結果としての生物群集の変化を観察する事になり、生物間相互関係にどのように有害化学物質が作用するかについて詳しく知ることはむずかしい。そこで、その目的のために、ある生物間相互関係を実験室に持ち込み、それへの有害化学物質の影響を解析するという手段がとられる。

近年、ミジンコと捕食者の間に天然の化学物質を介したおもしろい関係のあることが明らかとなった。捕食者が放出する化学物質（捕食者の匂い）に反応してミジンコが食われないように形態を変化させたり行動を変化させるといふものがある（文献2）。

私はこの天然の化学物質を介した関係に人工の化学物質である殺虫剤が影響を与えたといい興味深い現象を発見した。本稿ではそれを紹介する。

2 天然の化学物質を介したミジンコと捕食者の関係

ミジンコの捕食者にはいろいろなもの

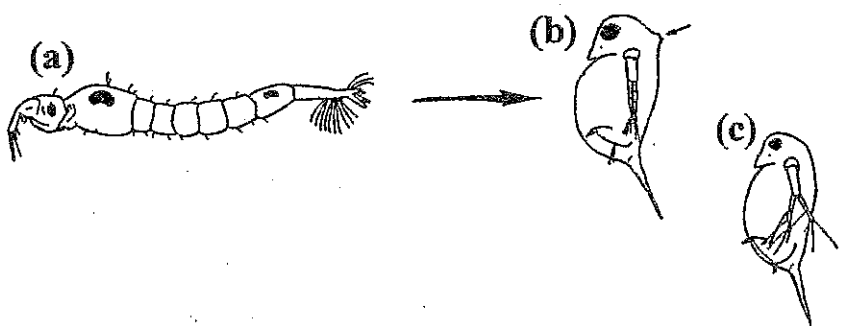


図1 捕食者フサカ幼虫 (a) とミジンコ (*Daphnia pulex*) の幼体。捕食者幼虫のカイロモンを感知したミジンコ (b) は後頭部突起 (小さな矢印で示した部分) をつくる。(c) はカイロモンにさらされていないミジンコ (通常の状態)。

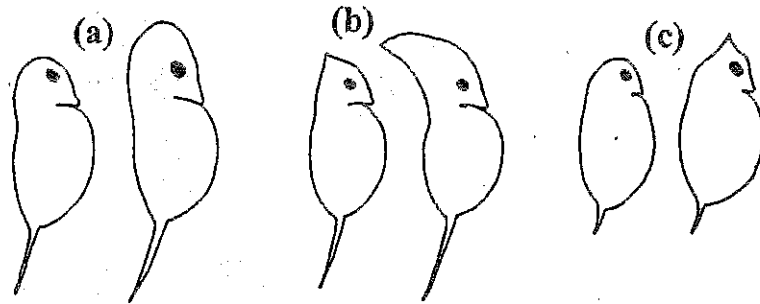


図2 フサカのカイロモンに反応して形態を変化させるミジンコ
(a) *Daphnia galeata mendotae*; (b) *Daphnia retrocurva*; (c) *Daphnia ambigua*; それぞれのペアで、左が通常の形態、右が形態を変化させた個体

がいてるが、ここで扱う捕食者はフサカ幼虫である(図1)。フサカ (*Chaoborus*) は双翅目昆虫(蚊の仲間)であり、成虫は蚊に似て空を飛ぶ。しかし餌は食べない。もちろん人を刺したりはしない。この成虫は水面に卵塊を産み(直径1cmほどの透明な円盤状のゼラチン様物質で

その中に40ほどの小さな黒い卵が入っている)、そこから体長約1.5mmの幼虫が生まれる。幼虫は無色透明で、水中を漂う。すなわち、動物プランクトンとなる。フサカは昆虫で唯一動物プランクトンとなったグループである。この幼虫はミジンコやワムシを好んで食べ、終齢(4齢)で約10mmにまで成長する。1981年に、ミジンコ (*Daphnia pulex*) をフサカ幼虫を飼っていた水で飼育すると、幼虫が後頭部に突起を持つことがはじめて報告された(文献3)(図1)。これは、ミジンコがフサカ幼虫の匂いをシグナルとして形態を変えたものである。この後頭部突起がミジンコに対するフサカ幼虫の捕食効率を下げることを示された。すなわち、ミジンコはフサカ幼虫に食われないうように形態を変えたのである。その後、さまざまなダフニア属のミジンコが、フサカ幼虫の匂いにさらされると形態を変化させることが見いだされ(図2)、これは多くのミジンコで共通の現象であることがわかった。この匂い(化学物質)は放出する側(フサカ幼虫)よりもそれを受け取る側(ミジンコ)に利益を与えることから「カイロモン」と呼ばれている。

この化学物質の化学構造はまだ明らかにはなっていない。化学物

表1 「フサカのカイロモン」を含む水で飼育された *D. pulex* の生活史特性

生活史特性		対照水	カイロモン水
成熟時間(日)	サンプル数	10	12
	平均	5.2	6.3
	標準誤差	0.13	0.13
成熟サイズ(mm)	サンプル数	10	12
	平均	1.67	1.56
	標準誤差	0.039	0.014
第1回の抱卵数	サンプル数	10	11
	平均	4.0	2.5
	標準誤差	0.47	0.21

対照水はカイロモンを含まない。

質の存在量が少なく、分析できるだけの量を集めることができない。大井(文献4)はその化学物質の構造決定を試みており、その物質は100 ppt (ng/l)以下の濃度でミジンコに対して十分に効力を持つことを示唆している。

ミジンコは捕食者がいると食われないうちに頭を尖らす。一方、捕食者がいないとなると頭を尖らすのをやめる。これは環境によって形態を変化させるという表現型の可塑性の典型的な例である。表現型の可塑性には常にコスト(不利益・代償)とベネフィット(利益)が伴っていると考えられている。すなわち、この場合、頭を尖らすのは被食率を下げるという

3 殺虫剤によるミジンコの形態変化の誘導

私は、ミジンコが最も殺虫剤に敏感になるのは成長段階のいつかを調べるため、マギレミジンコ (*Daphnia ambigua*) をさまざまな成長段階でカーバメイト系殺虫剤カルバリルにさらし、その影響を解析していた。そのとき、ある条件でマギレミジンコが頭を尖らすことに気がついた。この形態変化は、このミジンコがフサカ幼虫の匂いに反応して見せるものと全く同じものであった。

その条件とは、母親の育房内に産み出された卵が発生を進め、胚発生を終期

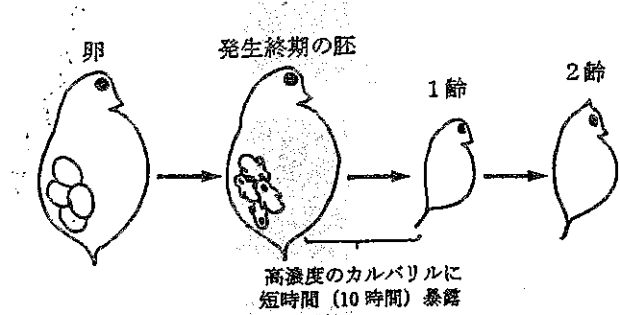


図3 マギレミジスコにおける殺虫剤カルバリルによる尖頭形成誘導の模式図

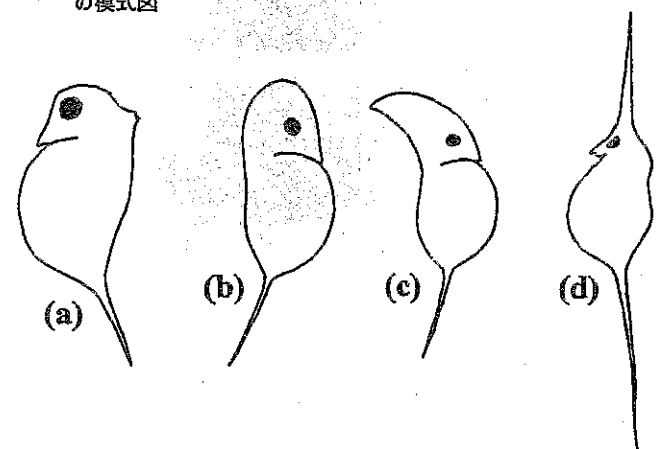


図4 殺虫剤カルバリルにより形態変化が誘導されたミジスコ (a) *Daphnia pulex*; (b) *Daphnia galeata mendotae*; (c) *Daphnia retrocurva*; (d) *Daphnia lumholtzi*
*D. pulex*で後頭部突起が発達し、他のミジスコでは頭頂部の突起が伸長した。

この実験で用いられた薬剤はカルバリルであったが、他の農薬でも同様のことが起きるのかどうかを確かめるために、殺虫剤や除草剤、殺菌剤を用いて同様の実験を行った(文獻6)。ここで用いた農薬は、カル

表2 実験に使われた農薬とそれによるミジスコの形態変化の誘導の有無

農薬	形態変化の誘導
カーバメイト系殺虫剤 カルバリル BPMC	有 有
有機リン系殺虫剤 テメホス ダイアジノン フェントロチオン フェンチオン	有 有 有 無
除草剤 チオベンカーブ オキサジアゾン	無 無
殺菌剤 IBP	無

(は)つきりとした一つの複眼ができ、第二触角も形成されてきた段階)になったときに、5μg/lのカルバリルに10時間さらすというものである(文獻6)。この濃度のカルバリルはマギレミジスコには致死量にあたり、このミジスコを卵のときからこの濃度にずっとさらしているとき、全ての個体が2齢までに死亡する。この10時間のうちに育苗内のミジスコは産み出される。つまり1齢個体として誕生する。その後、カルバリルのない環境に移されて飼育されると、脱皮をして2齢になる。このときフサカのカイロモンにさらされたときと同様に頭を尖らせた(図3)。実験では、ミジスコをこれとは異なる成長段階にカルバリルにさらしたり、カルバリル濃度も5μg/lよりも低くしてみたが、いずれも顕著な尖頭形成は見られなかった。

この実験で用いられた薬剤はカルバリルであったが、他の農薬でも同様のことが起きるのかどうかを確かめるために、殺虫剤や除草剤、殺菌剤を用いて同様の実験を行った(文獻6)。ここで用いた農薬は、カルバリルを含めて殺虫剤6種類、除草剤2種類、殺菌剤1種類である(表2)。どの農薬の場合も、そのまま長くさらされているとマギレミジスコが死んでしまうような致死濃度に胚発生終期の個体を短時間さらして形態変化を観察した。その結果、ほとんどの殺虫剤でマギレミジスコは尖頭を形成したが、除草剤と殺菌剤ではそれが見られなかった。実験に用いられた殺虫剤はカーバメイト系および有機リン系殺虫剤であった。これらは神経系阻害剤(アセチルコリンエステラーゼ阻害剤)であったことから、ミジスコの神経系への何らかの刺激がミジスコに尖頭形成を誘導したものと考えられる。

次なる疑問は、マギレミジスコ以外のミジスコにも同じ現象が見られるかということである。ダフニアの仲間の多くの種は、捕食者カイロモンにさらされると頭を伸長させたり後頭部突起を形成するといった形態変化を起こすことが知られている。私がウィスコンシン大学に留学したときに、これらのミジスコに出会うことができたので、それらを胚発生終期に高濃度のカルバリルにさらしてみた。すると、実験に用いた全てのミジスコで捕食者カイロモンにさらされたときと同じ形態変化を見せたのである(図4)(文獻7)。このことは、殺虫剤によって形態変化が誘導されるという現象が多くのミジスコに共通のものであることを示し

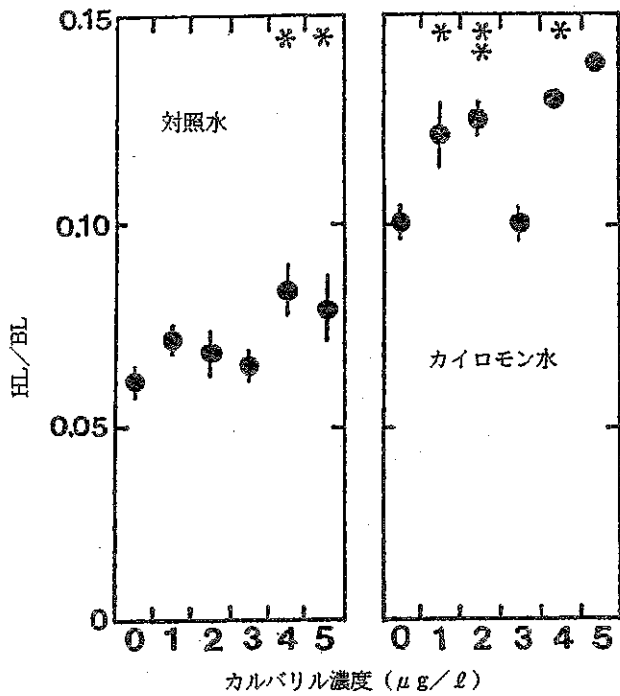


図6 各濃度のカルバリル (0, 1, 2, 3, 4, 5 $\mu\text{g}/\ell$) とフサカのカイロモンで飼育したマギレミジンコ2齢の頭長:体長比 (HL/BL) 対照水はカイロモンを含まない。縦棒は標準誤差 (SE) を示す。アスタリスクは各飼育水で、0 $\mu\text{g}/\ell$ カルバリル処理と各処理との間の統計的有意差を示す。*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$

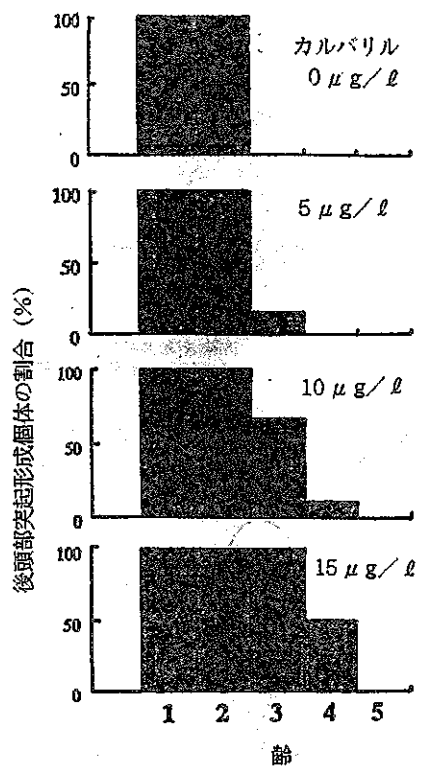


図5 フサカのカイロモンと各濃度 (0, 5, 10, 15 $\mu\text{g}/\ell$) のカルバリルとを含んだ水で飼育されたミジンコ (*D. pulex*) 1~5 齢の後頭部突起形成の割合 (%)

ている。さて、ここでひとつの疑問が生じる。多くの湖沼は殺虫剤を含め様々な化学物質で汚染されている。実際に湖沼を汚染している化学物質はミジンコの形態形成に影響を与えているのであるか。これまでの実験結果からみると答えは否である。その可能性は低いであろう。なぜならその条件が限られているからである。ミジンコが形態を変えるためには、限られた成長段階のときにそのままではミジンコが死んでしまうような高濃度の殺虫剤に短時間だけさらされなければならぬ。このような条件は野外では起こりにくい。

ところが、その後低濃度のカルバリルでもミジンコの形態変化を誘導することがわかった。それが見いだされたのは、カルバリルとフサカのカイロモンの複合影響を調べたときであった。カルバリルがカイロモンと似たような作用をするのなら、ミジンコがこれら二つの化学物質に同時にさらされたらどうなるだろうか、といった疑問からその実験は行われた。実験ではミジンコ (*D. pulex*) 1 齢はフサカのカイロモンに対し後頭部突起をつくる (図1) を異なったカイロモン濃度 (カイロモンある・なし) とカルバリル濃度 (0, 5, 10, 15, 20 $\mu\text{g}/\ell$) にさらし、形態や成長などを調べた。

コにとってかなり毒性が高く、3 齢までに全ての個体が死亡した (文献8)。15 $\mu\text{g}/\ell$ でも 87% の個体が 5 齢までに死亡した。しかし、10 $\mu\text{g}/\ell$ かそれ以下では毒性がかなり低くなり、ミジンコの成長は対照 (カルバリル 0 $\mu\text{g}/\ell$) の成長と差が見られなかった。さて、ミジンコの形態に対する影響であるが、カイロモンの無い条件では、どの処理でもミジンコは後頭部突起をつくらなかった。一方、カイロモンのある条件では、カルバリル濃度が 0 $\mu\text{g}/\ell$ の場合、ミジンコは 1 齢と 2 齢のときに顕著な後頭部突起をつくり、3 齢になったときにそれを失った (図5)。5 $\mu\text{g}/\ell$ カルバリルにさらしたときには、15.4% の個体が 3 齢になっても後頭部突起を維持していた。そして、この割合はカルバリルの濃度が上昇するにつれ高くなった。10 $\mu\text{g}/\ell$ カルバリルでは 66% の個体が 3 齢で突起を持ち、10% の個体が 4 齢になってもそれを維持していた。さらに、15 $\mu\text{g}/\ell$ では 4 齢まで生き残った個体のうち半数が後頭部突起を持った。この結果は、成長に影響を与えないような低濃度のカルバリル (5, 10 $\mu\text{g}/\ell$) に長期間さらされるという条件でも、そこにフサカのカイロモンが存在しているとミジンコの形態変化に影響が現れることを示している。

同様の実験をマギレミジンコでも行ってみた。その結果、このミジンコにおい