

TOPICS

北海道サロマ湖に生息するアイスアルジーにおける明反応の日周変動

兵庫県立大学大学院 生命理学研究科 生命科学専攻

藍川晋平

1. アイスアルジーについて

1-1 アイスアルジー

アイスアルジーは海氷底部で光合成を行い繁殖する微細藻類群であり、ケイ藻や渦鞭毛藻がその主たる構成種である¹⁾。アイスアルジーは北極海、南極海などの高緯度の海氷域から日本のサロマ湖（図1）のような低緯度の季節海氷域にまで生息しており、海氷生態系を支える重要な光合成生物である^{2,3)}。アイスアルジーが生育する海氷底部の光強度は、海氷面よりも格段に小さく、海氷の厚さにも拠るが、10%程度から1%程度以下しか届かない弱光環境である⁴⁾。このような弱光環境にも関わらずアイスアルジーはほぼ一日に一回分裂し⁵⁾、海氷底部を褐色に染めるほど増殖する^{6,7)}（図2a）。

1-2 これまでにわかっているアイスアルジーの光合成特性

アイスアルジーは弱光環境に適した光合成を行っており、炭素固定速度は光エネルギーの量に律速されている^{8,9)}。より効率的な光合成のため、海水下の弱光環境とはいえ、刻々と変化する光強度に合わせ光合成系を調節していると予想される。これまでもアイスアルジーの光合成の一日の中での変化が調べられている¹⁰⁻¹²⁾。しかし、天候の影響や測定例が少ない事もあり、光強度の変化に対するアイスアルジーの光合成特性の変化との間に明瞭な相関関係を見いだされていない。

1-3 本研究について

そこで本研究では自然環境において一日を単位とした光強度の周期的な変化の下、アイスアルジーが効率的な光合成のために光合成系をどのように調節しているのか、北海道サロマ湖に棲息するアイスアルジーを対象として調べた。サロマ湖は2カ所でオホーツク海

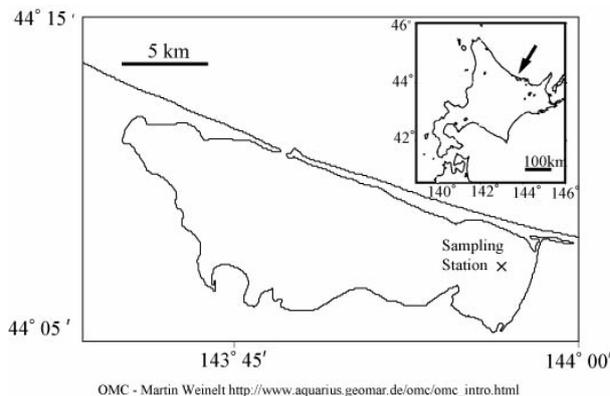


図1 北海道とサロマ湖およびアイスアルジー採集地点の地図

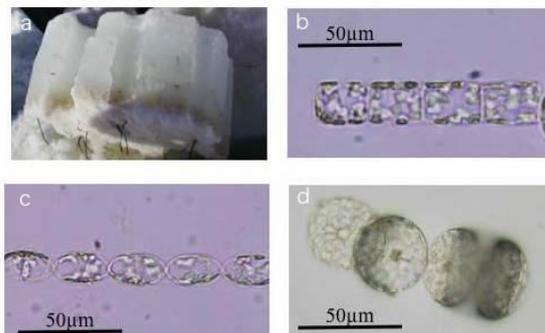


図2 サロマ湖における海水下のアイスアルジー (a) とその主な優先種 *Detonula confervacea* (b)、*Thalassiosira* spp. (c) および *Melosira arctica* (d)

とつながる潟湖であり、冬期は50cm程度の海氷に覆われる。3月初めのサロマ湖の海水下では0から35 $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ の光強度の日周的变化が観測されている¹²⁾。2005年3月3日および4日の連続した2日間に亘り、湖岸から2 km沖合の氷上で、午前9時、11時、午後2時、5時にアイスアルジーを採集した。合計8回の採集は、半径2 m以内の地点で行った。直径7 cmのアイスコアドリルで氷柱を切り出し、底部の茶色に染まった部分（図2a）を切り取り、測定用試料とした。採集後一時間以内にPulse Amplitude Modulation（PAM）により光合成の能力を示す最大電子伝達活性(ETR_{max})

および過剰な光エネルギーの消散の程度を示す非光化学的消光 ($NPQ = [Fm - Fm'] / Fm$) の測定を行った。また光エネルギー捕集や過剰な光エネルギーの消散機構に関わる光合成色素の日周変化を色素分析によって調べた。

2. 基礎データ

2-1 光強度の日周変化

サロマ湖に近い網走気象台における日照量 ($MJ \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$) のデータ¹³⁾や氷上で計測した光量子数 (PAR; $\mu mol \text{ photons} \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) のデータによると、2005年3月2、3、4日の光環境は三日ともほぼ同じ変化を示した。このことから、3月3日と3月4日に採集したアイスアルジーは共に同じような光環境の変化を経験しており、受光履歴の類似した試料であると言える。

2-2 採集試料による種構成の違い

2005年3月3日および4日に午前9時、11時、午後2時、5時に採集したそれぞれの試料の種構成を顕微鏡により分析した。その結果、本研究で採集したアイスアルジーは主にケイ藻で構成されていた。また、いずれの試料においても *Detonula confervacea* (図 2 b)、*Thalassiosira* spp. (図 2 c) および *Melosira arctica* (図 2 d) が細胞数全体のおよそ80%を占めており、特に *Detonula confervacea* が全体の50%近くを占めていた。このことから採集時間の異なる試料間の光合成特性の違いに対して、種構成の相違を考慮する必要は小さいといえる。

3. PAMによる測定結果

3-1 光合成活性

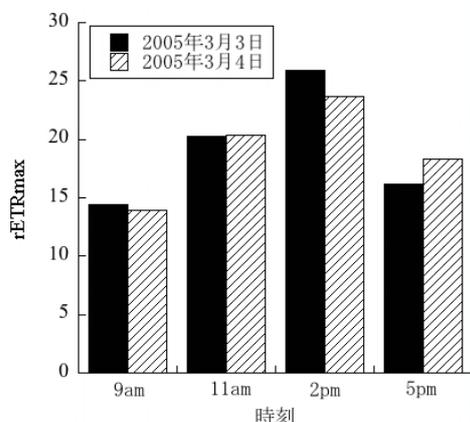


図3 rETRmax の日周変動 (2005年3月3日および4日)

PAM蛍光法により光合成活性の測定を行った。低温下で暗順応 (20–60分) を行ったアイスアルジーに対し、一定強度 ($64, 120, 240$ あるいは $350 \mu mol \text{ photons} \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) の連続光を五分間照射し、蛍光および照射した連続光の強度から相対的な電子伝達速度 (rETR) を算出した。このrETRの最大値rETRmaxの時刻による変化を図3に示した。rETRmaxは正午頃に高くなるベル型の変化を示した。この変化は光強度の変化とよく対応していた。このことから、アイスアルジーは刻々と変化する光強度に合わせて光合成機構を調節し、より効率よく光合成を行っていると考えられる。これらの結果は他の光合成生物で得られている炭酸固定の日周変化とよく一致している¹⁴⁾。

3-2 NPQ

低温で暗順応した (>30分) アイスアルジーを使い各種光強度 (64 と $350 \mu mol \text{ photons} \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) の連続光照射下で5分間、過剰な光エネルギーの消散の程度を示すNPQを測定した。いずれの連続光強度においても、約5分間の励起光照射によりNPQは定常状態に達した。この定常状態に達したNPQの値 (NPQss) の日周変化を図4に示した。 $64 \mu mol \text{ photons} \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ の励起光を照射した場合、2005年3月3日、3月4日のNPQssは午前9時から正午頃 (午前11時、午後2時) にかけて減少し、再び午後5時に増加した。 $350 \mu mol \text{ photons} \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ の励起光を照射した場合、NPQssは午前9時から正午頃 (午前11時、午後2時) にかけて増加し、午後2時から午後5時にかけて減少した。これらの変化は光強度の変化とよく対応しており、アイスアルジーが光強度の変化に合わせて過剰な光エネルギーの消散機構を調節していると考えられる。

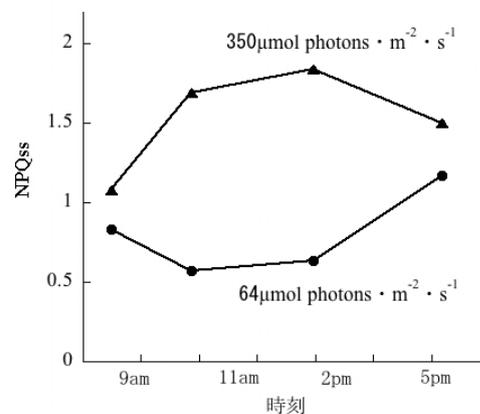


図4 NPQの日周変動 (2005年3月3日)

3-3 色素分析(HPLC)

光エネルギー捕集や過剰な光エネルギーの消散機構には、補助色素が深く関わっている。本研究で採集したアイスアルジーを主に構成するケイ藻はFucoxanthin chlorophyll binding protein (FCP)によって光捕集を行っており、FCPは主にChl *a*、Chl *c1+c2*、fucoxanthinなどの光合成色素を含んでいる¹⁵⁾。また、ケイ藻の過剰な光エネルギーの消散機構にはdiadinoxanthin (DD)、diatoxanthin (DT) が関わっていることが報告されている¹⁶⁻¹⁸⁾。

上述のように、日中の光強度の変化に応じてrETR_{max}およびNPQが変化した。そこで2005年3月3日と3月4日に採集したアイスアルジーにおいて、これらの光合成色素がどのような日周変動を示すのかHPLCによる色素分析を行い調べた(図5 a)。本研究で採集したアイスアルジーに含まれる主な光合成色素はChl *a*、Chl *c1+c2*、fucoxanthin、diadinoxanthin、diatoxanthin、 β -caroteneであった。相対値は、上記の主な色素のChl *a*量 (mol) に対するそれぞれの色素のモル比で表した。図5 a に示した結果から、fucoxanthin、Chl *c1+c2*はChl *a*に対しての65%、30%をそれぞれ占め、時刻による有意な変化はなかった。このことからアンテナタンパク質の量は変化していないと考えられる。

次に本研究で採集したアイスアルジーにおけるDDとDTの合計量はChl *a*量の約4%程度と少量であったので、 β -carotene (Chl *a*量の約1%) と共にそれらの色素の各時間における相対値を図5 b に拡大し、示した。 β -caroteneの含量は時刻による顕著な変化は確認できなかったが、DD+DTの量は日照時間の経過とともに増加し、明朝には再びもとの値程度まで減少していた。午後5時におけるDD+DTの量は午前中(午前9時あるいは午前11時)のおよそ1.25倍に増加していたが、図4に示したNPQの日周変化と一致しなかった。

4. まとめ

本研究により、サロマ湖のアイスアルジーが刻々と変化する光強度に応じて光合成電子伝達系やその保護機構をダイナミックに調節している事を示す結果を得ることができた。時刻によってアイスアルジーの光合成特性は二つタイプに大別できる。Aタイプは午前9時、午後5時にみられたタイプで弱光を効率的に光合成

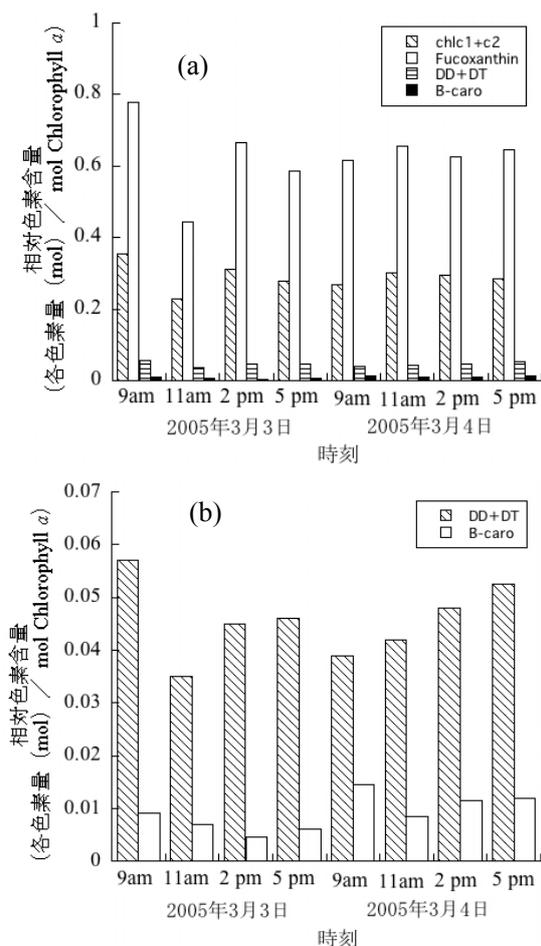


図5 Chl *a*に対する光合成色素の相対含有量 (a) と含有量の少ないDD+DTおよび β -caroteneを拡大し表した (b)

に利用する事が出来るが、強光に対する防御機構は比較的低い光合成タイプ、Bタイプは午前11時、午後2時にみられたタイプでより強い光強度でも光合成を行う事ができ、強光に対する防御機構も比較的高い光合成タイプである。AタイプはBタイプよりも弱光をより効率的に利用できる。このようなAタイプとBタイプ間のシフトが光強度に応じて起こっていると考えられる。つまり、光エネルギー電子伝達活性および過剰な光エネルギーの消散機構は日の出から正午ごろにむけて光強度の増加と共にAタイプからBタイプにシフトしていき、さらに正午ごろから夕暮れにむけて光強度の減少と共にBタイプからAタイプにシフトしていくといった変化が起こっているのではないだろうか。そして、光強度に応じ、AタイプとBタイプの相対的な量比が絶妙に調整されているのではないだろうか。さらに、本研究により過剰な光エネルギーの消散機構、つまりその最大活性が、光強度に合わせてごく短時間の内に変わる事が明らかになった。この変化はDD+DTの日周変

化と一致しない事から、これまで室内実験などで明らかになっているキサントフィルサイクルの調節機構だけで単純に理解する事はできない。過剰な光エネルギーの消散は、DD+DTの量だけではなく、その他の要因によっても調節されているという事を示唆するものである。この点については今後さらなる研究が必要であろう。

自然界において光合成生物はそれぞれに生存戦略があると考えられるが、海氷下の限られた環境ではより低コストで生活しつつも、より多くの光エネルギーを集める事が重要であろう。そのために、タンパク質や色素などの物質の代謝をなるべく抑え、限られた光エネルギーを効率的に光合成に利用する方法をアイスアルジーは備えていると言えるのではないだろうか。

参考文献

- Gosselin, M., Levasseur, M., Wheeler, P. A., Horner, R. A., and Booth, B. C. (1997) New measurements of phytoplankton and ice algal production in the Arctic Ocean, *Deep Sea Res. II* 44, 1623–25.
- Hoshiai, T., and Fukuchi, M. (1981) Sea ice colored by ice algae in a lagoon, Lake Saroma, Hokkaido, Japan, *南極資料 (Antarct. Rec.)* 71, 113–120.
- Gosselin, M., Levasseur, M., Wheeler, P. A., Horner, R. A., and Booth, B. C. (1997) New measurements of phytoplankton and ice algal production in the Arctic Ocean, *Deep sea Res. II* 44, 1623–1625.
- 岸野 元彰 (2002) 海氷と光環境: 月刊海洋 海氷生態系 号外No. 30, pp 84–93, 海洋出版株式会社.
- Kudoh, S. (1993) Response of microalgal primary productivity to the reduction of sea ice coverage in Lake Saroma during winter, *Bull. Plankt. Soc. Japan* 39, 155–156.
- Suzuki, Y., Kudoh, S., and Takahashi, M. (1995) Photosynthetic characteristics of ice algae with special emphases on temperature and light conditions, *Proc. NIPR Symp. Polar Biol.* 8, 57–59.
- Suzuki, Y., Kudoh, S., and Takahashi, M. (1997) Photosynthetic characteristics of ice algae with special emphases on temperature and light conditions, *J. Mar. Syst.* 11, 111–122.
- Kudoh, S. (1995) Characteristics of ice algal community and the primary production in Saroma Ko lagoon and Resolute Passage, 1992, *Proc. NIPR Symp. Polar Biol.* 8, 54–56.
- Kudoh, S., Imura, S., and Kashino, Y. (2003) Xanthophyll cycle of ice algae on the sea ice bottom in Saroma Ko lagoon, Hokkaido, Japan, *Polar Biosci.* 16, 86–97.
- Macminn, A., Ryan, K., and Gademann, R. (2003) Diurnal changes in photosynthesis of Antarctic fast ice algal communities determined by pulse amplitude modulation fluorometry, *Mar. Biol.* 143, 359–367.
- Macminn, A., and Hattori, H. (2006) Effect of time of day on the recovery from light exposure in ice algae from Saroma Ko lagoon, Hokkaido, *Polar Biosci.* 20, 30–36.
- Kudoh, S., Robineau, B., Suzuki, Y., Fujiyoshi, Y., and Takahashi, M. (1997) Photosynthetic acclimation and the estimation of temperate ice algal primary production in Saroma-ko lagoon, Japan, *J. Mar. Syst.* 11, 93–109.
- Japan Meteorology Agency, Abashiri Meteorological Observatory, <http://www.sapporo-jma.go.jp/abashiri.html>.
- Kark, J. T. O. (1994) Rapid adaptation of the photosynthetic system: Light & Photosynthesis in Aquatic Ecosystems, pp 416–427, Cambridge University Press.
- Gugliemelli, L. A., Dutton, H. J., Jurisic, P. A., and Siegelman, H. W. (1981) Energy transfer in a light-harvesting carotenoid-Chlorophyllc-Chlorophylla-protein of *Phaeodactylum tricorutum*, *Photochemistry and Photobiology* 33, 903–907.
- Olaizola, M., Bienfang, P. K., and Ziemann, D. A. (1992) Pigment analysis of phytoplankton during a subarctic spring bloom: xanthophylls cycling, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 158, 59–74.
- Olaizola, M., and Yamamoto, H. Y. (1994) Short-term response of the diadinoxanthin cycle and fluorescence yield to high irradiance in *Chaetoceros muelleri* (Bacillariophyceae), *J. Phyco.* 30, 606–612.
- Kashino, Y., and Kudoh, S. (2003) Concerted response of xanthophylls-cycle pigments in a marine diatom, *Chaetoceros gracilis*, to the shifts of light condition, *Phycol. Res.* 51, 168–172.