

鹿児島県産淡水紅藻オキチモズク *Nemalionopsis tortuosa* の 光合成における光阻害と低温の複合作用

小園淳平¹・Gregory N. Nishihara²・遠藤 光³・寺田竜太^{1*}

¹鹿児島大学大学院連合農学研究科 (〒 890-0065 鹿児島市郡元 1 丁目 21-24)

²長崎大学海洋未来イノベーション機構・環東シナ海環境資源研究センター (〒 851-2213 長崎市多良町 1551-7)

³鹿児島大学水産学部 (〒 890-0056 鹿児島市下荒田 4 丁目 50-20)

Jumpei Kozono¹, Gregory N. Nishihara², Hikaru Endo¹ and Ryuta Terada¹: The interactive effects of photoinhibition and chilling stress on the photosynthesis of a freshwater red alga, *Nemalionopsis tortuosa* from Kagoshima, Japan. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 66: 1-6, March 10, 2018

The occurrence of photoinhibition caused by chilling and light stress on the photosynthetic performance of the freshwater red alga, *Nemalionopsis tortuosa* (Thoreales) from Kagoshima, Japan was revealed by using optical oxygen sensors and PAM-chlorophyll fluorometry. Oxygenic photosynthesis-irradiance ($P-E$) curve of this alga at 16°C showed a characteristic curve in the net photosynthetic rates with low saturating PAR (E_s) and compensation PAR (E_c) occurring at 15 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 5 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectively. Furthermore, net photosynthetic rate at 1,000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ was depressed from 200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, suggesting the occurrence of photoinhibition. Continuous 12-hours PAR exposures at 100 and 1,000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at 12°C and 24°C demonstrated a decline in effective quantum yields (Φ_{PSII}); thereafter, maximum quantum yields (F_v/F_m) generally recovered after 12-hours of dark acclimation at 24°C for both PAR treatments, but only at 1,000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ at 12°C, suggesting recovery from photoinhibition was temperature dependent. Therefore, high PAR combined with low temperature may have a critical influence on the photosynthetic efficiency of this species.

Key Index Words: *Nemalionopsis tortuosa*, photoinhibition, photosynthesis, pulse amplitude modulation (PAM)-chlorophyll fluorometry

¹United Graduate School of Agricultural Sciences, Kagoshima University, Korimoto 1-21-24, Kagoshima 890-0065, Japan.

²Institute for East China Sea Research, Organization for Marine Science and Technology, Nagasaki University, Taira-machi 1551-7, Nagasaki 851-2213, Japan.

³Faculty of Fisheries, Kagoshima University, Shimoarata 4-50-20, Kagoshima 890-0056, Japan.

*Author for correspondence: terada@fish.kagoshima-u.ac.jp

緒言

オキチモズク *Nemalionopsis tortuosa* Yoneda et Yagi (チスジノリ目チスジノリ科) は淡水域に生育する紅藻類で、湧水が流れ込む小さな用水路や小河川に生育する (熊野 2000, 吉田 2007)。本種は八木・米田 (1940) によって愛媛県温泉郡川上村吉久 (現, 東温市) のお吉泉を基準産地として原記載され (Kumano et al. 2008), 本州中南部や四国, 九州, 南西諸島などで見られる (右田・高崎 1991, 吉田 2007, 須田ら 2008, 林・田中 2015, Fujimoto et al. 2016, 深川・飯間 2016, 鮫島ら 2016)。しかし, 国内の生育地は約 20 カ所程度と限定的であり (飯間・吉田 2015), 環境省レッドリストで絶滅危惧 I 類 (CR+EN) に指定されていると共に (環境省 2015), 基準産地や長崎県の土黒川, 熊本県の志津川の個体群は文部科学大臣が指定する天然記念物となっている (文化庁 2017)。

本種の生活史に関しては, 岡田・右田 (1956) や右田 (1986) によって単胞子による無世代交代型の生活史が報告されているが, Yoshizaki (2004) は精子嚢と果胞子嚢の存在を長崎県産の材料より報告している。しかし, それ以降に有性生殖器官の報告はなく, 生活史は十分には解明されてい

ない。一方, 季節的消長を含む本種の生態に関しては, 吉田 (2007) や稲留・山本 (2013), 飯間ら (2012), Fujimoto et al. (2014) が福岡県や長崎県, 鹿児島県の材料を基に報告しており, 冬から初夏にかけて主に繁茂することが知られている。本種は一般に, 木陰や用水路壁面など, 直射日光が届きにくい日陰の場所に多く見られており, 純光合成速度に基づく本種の光合成-光曲線も 10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 程度で飽和光量 (E_k) に達し, 低光量環境に適応していることが示唆されている (Fujimoto et al. 2014)。しかし, Fujimoto et al. (2014) の報告は低光量環境への適応を示唆する一方で, 測定した最大光量は 500 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ までであり, 南中時の水中光量に該当するような 1,000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ における強光阻害等は未解明のままである。本種の生育に至適環境を維持・創出するには, 至適環境条件の把握と共に, 阻害条件になりうるような環境条件の把握も強く求められる。特に近年, 大型藻類においても低温時に光ストレスの負荷が重なることで光合成活性に影響が生じることが知られるようになり, 陸上植物で見られる Chilling-light stress のような現象が報告されている (Borlongan et al. 2017a, b)。しかし, 淡水紅藻において, 低温時の光阻害の発生について

は十分に把握されていない。また、Fujimoto *et al.* (2014) が示した光合成-光曲線は、光阻害を考慮しないモデル式であるため、強光量条件下におけるより正確な光合成活性を把握するため、光阻害のパラメーターを考慮に入れたモデル式を用いて光合成-光曲線を再検討する必要がある。

そこで、本研究は鹿児島県南九州市で採集したオキチモズクの光合成活性を改めて測定し、光合成-光曲線において光阻害の有無を考慮したモデル式にフィットさせると共に、光と温度による複合作用による影響を再検討することを目的とした。

材料と方法

採集地と材料

オキチモズクの藻体は、鹿児島県南九州市川辺町勝目 (31°22' 24" N, 130°21' 22" E) において、2016年4月11日に採集した。また、水温を多項目水質計 (556MPS, YSI Incorporated, Yellow Springs, Ohio) にて測定した。採集後、藻体を生育地の水で満たしたポリカーボネート製ボトル (500 mL) 数本に入れてクーラーボックスに保存し、採集時の水温を概ね維持しながら、鹿児島大学に直ちに持ち帰った。研究室では、三角フラスコ (500 mL) に藻体を数個体ごとに入れ、インキュベーター (EYELA MTL-201, 東京理化工機, 東京) 内で水温 16°C、光合成有効放射 (Photosynthetically Active Radiation; PAR) 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、明暗周期 12L:12D で予備培養を行った。なお、予備培養および光合成測定に用いた試水は、採集地近傍の湧水から採水したものを濾過滅菌 (濾紙: Whatman GF/C, GE Healthcare Life Sciences, Chicago, Illinois; 滅菌温度 121°C, 20分) して用いた。また、本種の繁茂期である 2017年2月16日の南中時に光量子計 (Model LI-250 および球形水中光量子センサー LI-193SA, LI-COR Biosciences, Lincoln, Nebraska) を用いてオキチモズク群落直上の水中光量を測定した。生育地はコンクリート3面張りの用水路であることから、底面と壁面の群落上で測定を行い、その際は30秒間の平均値を6回ずつ測定した。

純光合成速度と呼吸速度に対する光量の影響

実験は Fujimoto *et al.* (2014) の方法に準じた。大型藻類の光合成活性は外傷等により低下することが知られているため (Knoop & Bate 1988)、組織片を摘出後に水温 16°C、明暗周期 12L:12D のインキュベーターで12時間以上予備培養をした後に実験を行った。測定には光学 (蛍光) 式センサーと DO メーター (ProODO-OBOD, YSI Incorporated, Yellow Springs, Ohio) を用い、約 100 mL のメーカー純正 BOD ボトル内の溶存酸素濃度の変化 (30分間) から酸素発生速度を計算し、純光合成速度と呼吸速度を求めた。また、測定の際にはセンサーに付属のスターラーで容器内の試水を攪拌し、組織片の全ての面に光が照射されると共に、試水の攪拌によって溶存酸素濃度の境界層が生じないように配慮

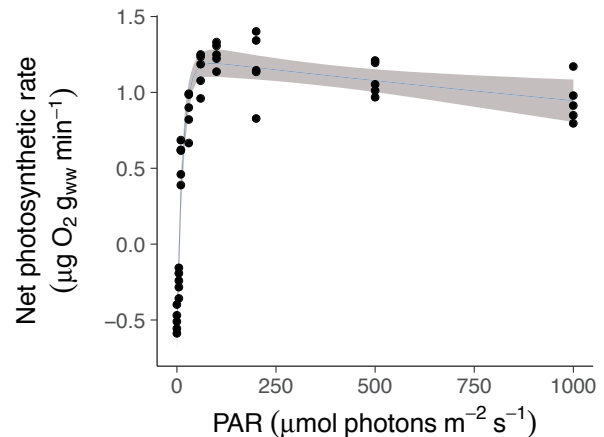


Fig. 1. The response of the net photosynthetic rates of a freshwater red alga, *Nemalionopsis tortuosa* from Kagoshima, Japan to PAR at 16°C. The dots indicate the measured rates ($n = 5$), the lines indicate the expected value, and the shaded regions indicate the 95% Bayesian credible interval (BCI) of the model.

した。水温の調整には恒温水循環装置 (CL-600R, タイテック, 越谷) を設置したウォーターバスを用い、採取時の水温に準じた 16°C で実験を行った。なお、水温はウォーターバス内の水温と共に、DO センサーの温度も常時確認した。光源にはメタルハライドランプ (MHN-150MS-S 及び HQT-TSEX 150W/NDL, 日動工業, 寝屋川) を用い、PAR を 0, 5, 10, 30, 60, 100, 200, 500, 1,000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の 9 条件で測定した ($n = 5$)。実験後、得られた結果をモデル式 (Jassby & Platt 1976, Platt *et al.* 1980, Henley 1993) に光阻害のパラメーターを加えた以下の式に近似させた。

$$P = P_{max} \left(1 - \exp\left(-\frac{\alpha}{P_{max}}E\right) \right) \exp\left(-\frac{\beta}{P_{max}}E\right) - R_d$$

P : 純光合成速度; P_{max} : 最大光合成速度; α : 光合成-光曲線の初期勾配; E : 光量; β : 光阻害のパラメーター; R_d : 呼吸速度

このモデルから、飽和光量 (E_k) は P_{max} / α より求められ、光補償点 (E_c) は $P_{max} \log\left(\frac{P_{max}}{P_{max}-R_d}\right) / \alpha$ より求められた。モデルの統計解析は R version 3.3.3 (R Development Core Team 2017) を用い、モデルへのフィットは rstan version 2.14.1 (Stan Development Team 2017) を用いた。パラメーターは、ベイズ推定を用いて、モデルをフィットさせた。rstan ではパラメーターの事後分布を構成するハミルトン・モンテカルト法 (Hamiltonian Monte Carlo sampler) を改変した方法を用い、生成された 50,000 以上のサンプルを基にデータの収束を評価した。低情報事前分布 (weakly informative priors) はモデルの全てのパラメーターに配置され、半コーシー事前分布 (half-cauchy prior) はモデルのス

ケールパラメーターに配置された (Gelman 2004, 2006)。

光化学系 II の最大および実効量子収率に光量と温度が及ぼす影響

測定には Maxi Imaging-PAM (Heinz Walz GmbH, Effeltrich) を用い、光化学系 II (PSII) における最大量子収率 (F_v/F_m) と実効量子収率 (Φ_{PSII}) を測定した。実験は水温を 12°C と 24°C の 2 条件 (群落の冬季と夏季の水温を想定)、PAR を 100 と 1,000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の 2 条件 (光合成光曲線で光阻害のない光量と正中時の直射水中光量に近い光量を想定) とし、それらを組み合わせて 4 条件を設定した。また、実験条件の水温に馴染させるために、実験前日に各水温条件で遮光して予備培養を行った。

測定は、遮光中の藻体の F_v/F_m を初期値として測定した後 12 時間連続で各光・温度条件下に曝露させ、実験開始 1, 2, 4, 6, 8, 10, 12 時間後の Φ_{PSII} を測定した。さらに、光・温度曝露 12 時間後の藻体を再度遮光し、同じ温度で 12 時間暗馴致させ、暗馴致 12 時間後に F_v/F_m を測定して初期値と比較した。なお、光・温度曝露に際しては、滅菌濾過試水を満たしたビーカー (500 mL) に藻体を入れ、ビーカーを恒温水循環装置で温度を調整したウォーターバスに入れて光曝露を行った。その際には、ビーカー下部にマグネチックスターラーとコントローラー (S-1, CS-4, アズワン, 大阪) を設置し、光が藻体に満遍なく届くようにビーカー内の水を回転子で常時回転させた。なお、 F_v/F_m と Φ_{PSII} は以下の式 (Cosgrove & Borowitzka 2011) に基づいて算出した。

$$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$$

F_v/F_m : 最大量子収率; F_m : 飽和パルス照射時の蛍光の最大値; F_o : 暗順応下の蛍光

$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F)/F_m'$$

Φ_{PSII} : 実効量子収率; F_m' : 非光化学消光時の蛍光の最大値; F : 励起定常時の蛍光

実験結果は、一元配置の分散分析 (One-way ANOVA) で検定後、光・温度曝露開始前の F_v/F_m と光・温度曝露終了後 12 時間暗馴致した後の F_v/F_m 、その他の条件の値を Turkey の多重比較を用いて比較し、有意差の有無を検討した。

結果

オキチモズク群落の光量

オキチモズクは鹿児島県南九州市川辺町勝目の用水路内に見られ、水深は 2017 年 2 月 16 日で約 40 cm であった。調査日の南中時 (晴天) における本種群落直上の水中光量は、直射光が当たる川床においては 1,570 (± 17 standard deviation, SD) $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、壁面沿いの日影にお

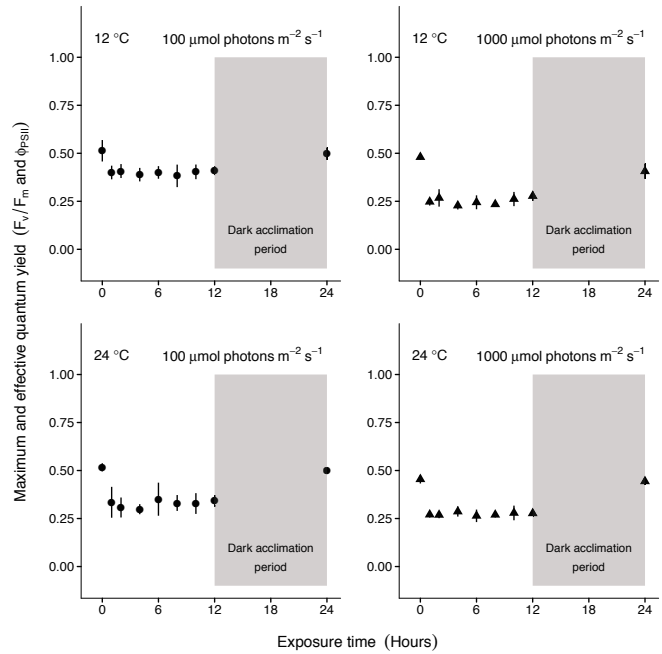


Fig. 2. The hourly response of Φ_{PSII} and F_v/F_m in a freshwater red alga, *Nematolionopsis tortuosa* to PAR at 100 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (circle) and 1,000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (triangle), under 12°C (top) and 24°C (bottom). The symbols indicate the average of actual values measured ($n = 10$), and bars indicate standard deviation. Initial values and the values after 12-hour dark acclimation were measured as F_v/F_m .

いては 75 (± 2 SD) $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。また、ほぼ同時刻における水面上の大気中光量は 2,150 (± 23 SD) $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。調査時の天候は快晴であり、日光を遮る雲は見られなかった。また、水温は 16°C であった。

純光合成速度と呼吸速度に対する光量の影響

呼吸速度または純光合成速度を光量 0 ~ 1,000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の 9 条件で測定した結果、実測値に基づく呼吸速度 (R_d) は -0.50 (± 0.07 SD) $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{min}^{-1}$ となり、光量 5, 10, 30, 60, 100, 200, 500, 1,000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の純光合成速度はそれぞれ -0.24 (± 0.08 SD), 0.56 (± 0.12 SD), 0.87 (± 0.13 SD), 1.14 (± 0.12 SD), 1.25 (± 0.08 SD), 1.17 (± 0.22 SD), 1.09 (± 0.11 SD), 0.94 (± 0.15 SD) $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{min}^{-1}$ となった。

これらの値をモデルにフィットさせた結果、呼吸速度 R_d は 0.55 $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{min}^{-1}$ (0.48–0.62, 95 % Bayesian credible interval, BCI) であったが、その後 PAR の増加と共に純光合成速度は急激に増加して飽和光量 (E_k) は 15 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (13–17, 95% BCI) となり、最大純光合成速度 (NP_{max}) は 1.19 (1.14–1.24, 95 % BCI) $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{min}^{-1}$ に達した (Fig. 1)。その後、純光合成速度は光量 500 と 1,000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で 1.08 と 0.95 $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{min}^{-1}$ と有意に減少した。なお、初期勾配 (α) は 0.12

$\mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{min}^{-1}$ (0.10–0.14, 95% BCI), 光補償点 (E_c) は $5 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (4–6, 95% BCI) となった。

光化学系IIの最大および実効量子収率に光量と温度が及ぼす影響

オキチモズク藻体を 12°C と 24°C において, 100 と $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に 12 時間曝露した結果, いずれの条件においても光曝露開始 1 時間後には Φ_{PSII} が初期値の F_v/F_m よりも低下し, 光曝露中は一定の値で推移した (Fig. 2)。また, 12 時間光曝露後に暗馴致を 12 時間行った結果, F_v/F_m は光曝露中の Φ_{PSII} よりも高い値を示したが, 初期値の F_v/F_m との比較では条件によって異なった。

水温 12°C , 光量 $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の条件では, 実験開始時の F_v/F_m は $0.51 (\pm 0.06 \text{ SD})$ を示し, Φ_{PSII} は 0.4 前後で推移した。光曝露終了 12 時間後の暗順応をさせた時の値は $0.50 (\pm 0.03 \text{ SD})$ と概ね回復し, 初期値との間に有意な差は見られなかった ($P > 0.01$)。また, 水温 12°C , 光量 $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の条件は, 実験開始時の F_v/F_m は $0.48 (\pm 0.01 \text{ SD})$ を示し, Φ_{PSII} は 0.25 前後で推移した。光曝露終了 12 時間後の暗順応をさせた時の値は $0.41 (\pm 0.04 \text{ SD})$ となり, 初期値との間に有意な差が見られた ($P < 0.01$)。

一方, 水温 24°C , 光量 $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の条件では, 実験開始時の F_v/F_m は $0.51 (\pm 0.02 \text{ SD})$ を示し, Φ_{PSII} は 0.32 前後で推移した。光曝露終了 12 時間後の暗順応をさせた時の値は $0.49 (\pm 0.01 \text{ SD})$ と概ね回復し, 初期値との間に有意な差は見られなかった ($P > 0.01$)。さらに, 水温 24°C , 光量 $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の条件では, 実験開始時の F_v/F_m は $0.45 (\pm 0.02 \text{ SD})$ を示し, Φ_{PSII} は 0.28 前後で推移した。光曝露終了 12 時間後の暗順応をさせた時の値は $0.44 (\pm 0.02 \text{ SD})$ と概ね回復し, 初期値との間に有意な差は見られなかった ($P > 0.01$)。

考察

オキチモズクは一般に木陰や用水路の垂直面等の日陰に多く見られたが, 直射光が当たるような川床にも一部見られた。繁茂期である 2017 年 2 月 16 日の南中時に群落直上で光量を測定した結果, 直射光が当たる川床で $1,570 (\pm 17 \text{ SD}) \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 日影で $75 (\pm 2 \text{ SD}) \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ となり, Fujimoto *et al.* (2014) の報告 (直射光が当たる川床で $1,336 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 日影で $104 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) と概ね同程度の値となった。淡水紅藻類は一般に, 木陰や直射光が当たらないような場所に多く見られ, 鹿児島県と論島産のシマチスジノリ *Thorea gaudichaudii* C. Agardh (チスジノリ科) 群落の南中時 (12 ~ 13 時) の平均光量は $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 最大光量も $50 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 未満と報告されている (Terada *et al.* 2016)。

一方, ブラジル産カワモズク類の一種 *Batrachospermum delicatulum* (Skuja) Necchi *et* Entwisle (カワモズク科) などは光量 $1,500 \sim 2,400 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に達するような環境下に生育しており, 強光に対する耐性が指摘されてい

る (Necchi & Zucchi 2001, Necchi 2005)。また, オキチモズクと同じチスジノリ科に属するブラジル産 *Thorea hispida* (Thore) Desvaux では $100 \sim 400 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 程度の光環境で生育していることが報告されており (Necchi 2005), 淡水紅藻の光環境は種によって多様であることが示唆される。本研究や Fujimoto *et al.* (2014) で見られたオキチモズクの光環境は, 木陰や日陰の群落では晴天の日中でも最大 $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 程度の光量であるが, 直射光が当たる群落では $1,500 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に達する強光下にも不定期に曝されることもある。

光阻害のパラメーターを加えたモデルに光合成-光曲線をフィットさせた結果, 光量 $15 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で E_k に達した後, 純光合成速度は高光量ほど低下する光阻害が観察された。特に, 光量 $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ における純光合成速度は, 光量 $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ での値と比べて 20% 低下しており, 有意に低かった。一方, E_k は $15 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, E_c は $5 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ となり, 光阻害以外のパラメーターは Fujimoto *et al.* (2014) のモデルの各パラメーターに概ね一致して低光量に適応していることが示唆された。実際, 日陰のオキチモズク群落の南中時光量 ($100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 前後) は E_k よりも数倍高いが, モデルより得られた最大の純光合成速度と実測値はそれぞれ $1.19 \mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{min}^{-1}$ と $1.25 \mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{min}^{-1}$ であり, 生育地の光環境下でも NP_{max} に近い光合成速度を示した (Fig. 1)。これらのことから, 本種は日陰の生育環境によく適応しているが, 川床の藻体は天候や日当たりによって $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 前後の強光条件下に曝されている。このような環境では光阻害が起こりうることから, 夜間の暗馴致等による回復のメカニズム等の存在が推察された。

オキチモズク藻体を水温 12°C と 24°C , 光量 100 と $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, の条件の組み合わせで 12 時間曝露した後に, 12 時間の暗馴致による PSII の F_v/F_m の回復の有無を測定した実験では, 光・温度曝露中の Φ_{PSII} が全ての条件で初期値の F_v/F_m よりも低下する一方で, 暗馴致 12 時間後の F_v/F_m の回復の有無は条件によって異なった。なお, 本種生育地の水温は年間 $9.5 \sim 25.4^\circ\text{C}$ で推移することから (Fujimoto *et al.* 2014), 12°C と 24°C の水温条件は冬季と夏季の水温に相当する。実験の結果, Φ_{PSII} は 12°C と 24°C の両水温とも, 光量 $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ よりも $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ でより顕著に低下した。また, 12°C と 24°C の光量 $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ では, 12 時間暗馴致後の F_v/F_m が初期値と同程度に回復し, 24°C の光量 $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ でも F_v/F_m は初期値と同程度に回復したことから, これらの条件では強光・弱光にかかわらず夜間の暗馴致によって光合成活性が回復する可能性が示された。

一般に, 光阻害による光合成活性の低下は, PSII が光損傷を受けて不活性化することに起因するが, 不活性化した PSII は反応中心のチラコイド膜タンパク質成分である D_1 タンパク質の新規合成を介した修復機構によって再活性化されるこ

とが知られている (Nixon *et al.* 2010)。したがって、光阻害は光損傷と修復速度のバランスの過程で見られ、 F_v/F_m の回復は PSII の修復機構による可能性が示される (Takahashi & Murata 2008, Takahashi & Badger 2011)。

一方、 12°C の光量 $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ においては、12 時間暗馴致後の F_v/F_m が初期値と比べて有意に低かった。このことは、冬季の水温条件で光量 $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に達するような強光条件に長時間曝される場合、夜間に相当する 12 時間の暗馴致を経ても F_v/F_m が十分に回復しない可能性を示しており、Chilling-light stress に似た現象であると推察される。一般に、高温や低温、高塩などの環境ストレスにより、過酸化水素 (H_2O_2) などの活性酸素の生成によって D_1 タンパク質の合成が阻害されて PSII の修復が阻害され、光阻害が促進されることが知られている (Nishiyama *et al.* 2005, 2006, 2011, Murata *et al.* 2007, Takahashi & Murata 2008, Takahashi & Badger 2011)。一方、過剰な光エネルギーから光合成系を守る光防御機構としては、紅藻類のカロテノイドが活性酸素の除去に関連しているという報告がある (Sampath-Wiley *et al.* 2008)。また、キサントフィルサイクルが余剰の光エネルギーを熱に変えて散逸させることで PSII への熱エネルギーを減少させることが高等植物および一部の藻類で知られている (Goss & Jakob 2010)。ただし、紅藻類はこのサイクルを構成する色素を持つことが知られているが (Marquardt & Hanelt 2004, Schubert *et al.* 2006)、キサントフィルサイクルが光阻害からの防御として機能しているかは十分には把握されていない (Goss & Jakob 2010)。 12°C の光量 $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で見られた光阻害は、PSII の修復機構や防御機構、抗酸化物質などの阻害に関連していると推察されるが、淡水紅藻におけるこのメカニズムの解明には今後の研究が必要である。実際の生育環境では、水温 12°C の環境でも本種は見られる。群落では日の出から日中、日没まで、光量は刻一刻と変化していることから、直射光が連続して当たったとしても光阻害を受ける時間はごく短いものであると推察される。また、オキチモズクが生育する農業用水路は、三方をコンクリートで形成されており、岸に繁茂している草や木が日陰を形成するので、日中晴天時以外は光阻害がすみやかに回復していると考えられる。仮に、護岸の草木が刈り取られるなどの環境変化があった場合、強光がより長時間藻体に降り注ぐことになり、冬季には低温と強光の複合ストレスによって致命的なダメージを受ける可能性も予想される。

用水路の川床では、オキチモズクは水草などと底質を巡って競合している。本研究の結果、オキチモズクの光合成には顕著な光阻害が見られるが、低温条件以外では $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の 12 時間連続照射でも夜間の暗馴致等で光合成活性が回復することから、明るい光環境が単純に生育に不適とは考えにくい。本種は強光から弱光の広い範囲で光合成可能であるが、低光量環境への適応によって他種と競合しにくい日陰等での群落形成に成功しているとも解釈できる。

今後は強光に対する耐性と光阻害に対する修復機構のメカニズムをより詳細に検証し、至適な光環境の把握と生育環境の保全に関する基礎的知見を深める必要があると考える。

謝辞

オキチモズクの生態と生育状況に関して、貴重なご助言を賜った北海道大学名誉教授の吉田忠生先生と長崎大学環境科学部の飯間雅文先生に御礼申し上げる。なお、本研究の一部は科学研究費補助金 (基盤研究 (A): #26241027, 基盤研究 (B): #16H02939) の助成を受けて実施された。研究にご協力いただいた鹿児島大学大学院連合農学研究科と水産学部、長崎大学海洋未来イノベーション機構・環東シナ海環境資源研究センターの関係各位に謝意を表す。

引用文献

- Borlongan, A. I., Nishihara, G. N., Shimada, S. & Terada, R. 2017a. Effect of temperature and PAR on the photosynthesis of *Kappaphycus* sp. (Solieriaceae, Rhodophyta) from Okinawa, Japan, at the northern limit of native *Kappaphycus* distribution in the western Pacific. *Phycologia* 56: 444–453.
- Borlongan, A. I., Nishihara, G. N., Shimada, S. & Terada, R. 2017b. Photosynthesis performance of the red alga *Solieria pacifica* (Solieriaceae) from two different depths in the sublittoral waters of Kagoshima, Japan. *J. Appl. Phycol.* 29: 3077–3088.
- 文化庁 2017. 国指定文化財等データベース. http://kunishitei.bunka.go.jp/bsys/index_pc.html (2017 年 8 月 12 日閲覧)
- Cosgrove, J. & Borowitzka, M. A. 2011. Chlorophyll fluorescence terminology: an introduction. In: Suggett, D. J., Prásl, O. & Borowitzka, M. A. (eds), *Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences: methods and applications*, pp. 1–17. Springer, Dordrecht.
- Fujimoto, M., Nitta, K., Nishihara, G. N. & Terada, R. 2014. Phenology, irradiance and temperature characteristics of a freshwater red alga, *Nemalionopsis tortuosa* (Thoreales), from Kagoshima, southern Japan. *Phycol. Res.* 62: 77–85.
- 深川元太郎・飯間雅文 2016. 絶滅危惧淡水紅藻オキチモズクの長崎県新産地、五島列島福江島. *長崎県生物学会誌* 78: 61–63.
- Gelman, A. 2004. Parameterization and Bayesian Modeling. *J. Am. Stat. Assoc.* 99: 537–545.
- Gelman, A. 2006. Prior distributions for variance parameters in hierarchical models. *Bayesian Analysis* 1: 515–533.
- Goss, R. & Jacob, T. 2010. Regulation and function of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in algae. *Photosyn. Res.* 106: 103–122.
- 林直也・田中次郎 2015. 絶滅危惧種の淡水紅藻オキチモズク (チヌジノリ科, 紅藻) を東京都で初確認. *植物研究雑誌* 90: 134–136.
- Henley, W. J. 1993. Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes. *J. Phycol.* 29: 729–39.
- 飯間雅文・栗嵩稔・行平真也 2012. 長崎県島原半島北部における絶滅危惧種淡水紅藻オキチモズク *Nemalionopsis tortuosa* Yoneda *et* Yagi の季節的消長. *藻類* 60: 123–126.
- 飯間雅文・吉田忠生 2015. オキチモズク. 環境省 (編) レッドデータブック 2014. 9 植物 II. 日本の絶滅のおそれのある野生生物. pp. 294, ぎょうせい, 東京.
- 稲留陽尉・山本智子 2013. 出水平野で確認されたオキチモズク (*Nemalionopsis tortuosa*) の生育状況. *Nature of Kagoshima* 39: 161–165.
- Jassby, A. D. & Platt, T. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 21: 540–547.

- 環境省 (編) 2015. レッドデータブック 2014. 9 植物 II. 日本の絶滅のおそれのある野生生物. 579 pp., ぎょうせい, 東京.
- Knoop, T. W. & Bate, C. G. 1988. The effect of wounding on the photosynthetic rate of three subtropical rhodophytes. *Bot. Mar.* 31: 149–153.
- 熊野茂 2000. 世界の淡水産紅藻. 395 pp., 内田老鶴圃, 東京.
- Kumano, S., Seto, R. & Yoshida, T. 2008. Lectotypification of *Nemalionopsis tortuosa* Yoneda *et* Yagi, Thoreales, Rhodophyta. *Phycol. Res.* 56: 312–313.
- Marquardt, J. & Hanelt, D. 2004. Carotenoid composition of *Delesseria lancifolia* and other marine red algae from polar and temperate habitats. *Eur. J. Phycol.* 39: 285–292.
- 右田清治 1986. 淡水産紅藻オキチモズクの室内培養. 長崎大学水産学部研究報告 59: 23–28.
- 右田清治・高崎真弓 1991. 新産地甘木市の紅藻オキチモズクについて. 長崎大学水産学部研究報告 69: 1–5.
- Murata, N., Takahashi, S., Nishiyama, Y. & Allakhverdiev, S. I. 2007. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochim. Biophys. Acta* 1767: 414–421.
- Necchi, O. Jr. 2005. Light-related photosynthetic characteristics of freshwater rhodophytes. *Aqua. Bot.* 82: 193–209.
- Necchi, O. Jr. & Zucchi, M. R. 2001. Photosynthetic performance of freshwater Rhodophyta in response to temperature, irradiance, pH and diurnal rhythm. *Phycol. Res.* 49: 305–318.
- Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S. I. & Murata, N. 2005. Inhibition of the repair of photosystem II by oxidative stress in cyanobacteria. *Photosynth. Res.* 84: 1–7.
- Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S. I. & Murata, N. 2006. A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Biochim. Biophys. Acta* 1757: 742–749.
- Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S. I. & Murata, N. 2011. Protein synthesis is the primary target of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Physiol. Plant.* 142: 35–46.
- Nixon, P. J., Michoux, F., Yu, J. F., Boehm, M. & Komenda, J. 2010. Recent advances in understanding the assembly and repair of photosystem II. *Ann. Bot.* 106: 1–16.
- 岡田喜一・右田清治 1956. オキチモズクの生活史について. 長崎大学水産学部研究報告 4: 1–6.
- Platt, T., Gallegos, C. L. & Harrison, W. G. 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* 38: 687–701.
- R Development Core Team 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org> (2017年8月12日閲覧)
- 鮫島正道・新地浩一郎・楠本章一・扶川洋三郎・村田拓之・下永田奈七子・中村麻里子 2016. 川辺町勝目の希少淡水産紅藻オキチモズクの生育状況調査. *Nature of Kagoshima* 42: 493–496.
- Sampath-Wiley, P., Neefus, C. D. & Jahnke, L. S. 2008. Seasonal effects of sun exposure and emersion on intertidal seaweed physiology: fluctuations in antioxidant contents, photosynthetic pigments and photosynthetic efficiency in the red alga *Porphyra umbilicalis* Kützinger (Rhodophyta, Bangiales). *J. Exp. Mar. Bot. Ecol.* 361: 83–91.
- Schubert, N., García-Mendoza, E. & Pacheco-Ruiz, I. 2006. Carotenoid composition of marine red algae. *J. Phycol.* 42: 1208–1216.
- Stan Development Team 2015. Stan: A C++ Library for Probability and Sampling. Version 1.3. URL: <http://mc-stan.org> (2017年8月12日閲覧)
- 須田彰一郎・比嘉清文・久場安次・横田昌嗣・香村真徳・熊野茂 2008. 沖縄県に生息する絶滅危惧藻類オキチモズク (チスジノリ目, 紅藻綱) について. *沖縄生物学会誌* 46: 23–32.
- Takahashi, S. & Murata, N. 2008. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends Plant Sci.* 13: 178–182.
- Takahashi, S. & Badger, M. R. 2011. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends Plant Sci.* 16: 53–60.
- Terada, R., Watanabe, Y., Fujimoto, M., Tatamidani, I., Kokubu, S. & Nishihara, G. N. 2016. The effect of PAR and temperature on the photosynthetic performance of a freshwater red alga, *Thorea gaudichaudii* (Thoreales) from Kagoshima, Japan. *J. Appl. Phycol.* 28: 1255–1263.
- 八木繁一・米田勇一 1940. 淡水産紅藻の一新種オキチモズクに就きて. *植物分類地理* 9: 82–86.
- 吉田忠生 2007. 福岡県朝倉市 (甘木) のオキチモズクの生育状況. *藻類* 55: 13–14.
- Yoshizaki, M. 2004. Thallus and reproductive organs of *Nemalionopsis tortuosa* (Rhodophyta). *Bull. Natn. Sci. Mus., Tokyo, Ser. B* 30: 55–62.

(Received Sep. 25, 2017; Accepted Nov. 7, 2017)