

## 九州に生育するオニアマノリとイチマツノリ配偶体の光合成に対する光と温度の影響

渡邊裕基<sup>1\*</sup>・Gregory N. Nishihara<sup>2</sup>・寺田竜太<sup>3</sup>

<sup>1</sup> 鹿児島大学大学院連合農学研究科・日本学術振興会特別研究員 DC (〒 890-0065 鹿児島市郡元 1 丁目 21-24)

<sup>2</sup> 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 1557-7)

<sup>3</sup> 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)

Yuki Watanabe<sup>1\*</sup>, Gregory N. Nishihara<sup>2</sup> and Ryuta Terada<sup>3</sup>: The effect of irradiance and temperature on the photosynthesis of two red algal gametophytes, *Pyropia dentata* and *Pyropia seriata*, from Kyushu Island, Japan. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 64: 131-138, November 10, 2016

The effects of irradiance and temperature on the photosynthesis of the red algae, *Pyropia dentata* and *Pyropia seriata*, were determined for naturally occurring gametophytes collected from Kyushu Island, Japan. Photosynthetic efficiency was measured using both pulse-amplitude modulation (PAM) fluorometry and dissolved oxygen sensors. The maximum quantum yield ( $F_v/F_m$ ) was determined over a range of temperatures (8–36°C), revealing that the highest values in *P. dentata* and *P. seriata* occurred at 11.9°C and 12.2°C, respectively. Additionally, the highest gross photosynthesis rate (GP) in the two species were 40.4  $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  at 26.3°C and 66.6  $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  at 20.7°C, respectively. Furthermore, dark respiration rates (DR) increased from 0.91  $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  at 8°C to 15.5  $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  at 36°C for *P. dentata*, and increased from 2.52  $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  at 8°C to 16.7  $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  at 36°C for *P. seriata*. The response of oxygenic net photosynthesis to PAR was different between them. The estimated saturation irradiance ( $E_k$ ) of *P. dentata* and *P. seriata* was 105  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  and 209  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectively.

**Key Index Words:** Algae, Nori, Photosynthesis, Pulse amplitude modulation (PAM)-chlorophyll fluorometry, Temperature

<sup>1</sup>United Graduate School of Agricultural Sciences, Kagoshima University (Research Fellow of Japan Society for the Promotion of Science), Korimoto 1-21-24, Kagoshima 890-0065, Japan.

<sup>2</sup>Institute for East China Sea Research, Organization for Marine Science and Technology, Nagasaki University, Taira-machi 1557-7, Nagasaki 851-2213, Japan

<sup>3</sup>United Graduate School of Agricultural Sciences, Kagoshima University, Korimoto 1-21-24, Kagoshima 890-0065, Japan.

\*Author for correspondence: watanabe.yuki17@gmail.com

### 緒言

オニアマノリ *Pyropia dentata* (Kjellman) Kikuchi et Miyata とイチマツノリ *Pyropia seriata* (Kjellman) Kikuchi et Miyata (ウシケノリ科) は北海道南部から九州と朝鮮半島の沿岸に分布し、配偶体は 11 月から 4 月頃にかけて、主に潮間帯の岩上に生育する (吉田 1998)。両種とも、生活史において原胞子を放出しないため、原胞子の断続的な放出に伴う高密度な群落は形成しないとされているが、オニアマノリについては生育環境によって群落を形成することも報告され (芳永・八柳 1960)、九州南部においても高密度な群落が場所によって見られる。両種を用いた養殖は日本で行われていないが、「岩海苔」として漁村等で摘採されており、特にオニアマノリは鹿児島県南さつま市坊津で「あかのり」の名前で地域内消費されている (新村・田中 2008, 寺田 2016)。

日本のアマノリ類の研究は、ナラワササビノリ *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* Miura やオオバアサクサノリ *Pyropia tenera* var. *tamatsuensis* Miura などの養殖品種

を中心に、1960 年代から 1970 年代にかけて多く報告され、養殖技術の開発などに大きく貢献した (Iwasaki 1961, 右田 1964, 1966, Dring 1967, Satomi *et al.* 1968, Miura 1988, 菊地 2012)。オニアマノリについては至適光量・水温条件を検索するための培養試験や組織培養などが報告されており (Notoya *et al.* 1993, Notoya 1999)、イチマツノリについては殻胞子の形態や放出条件、幼配偶体の生長に至適な水温等が報告されている (新村ら 1967, 新村 1968, 新村・田中 1968)。また、海外では、台湾における養殖オニアマノリのプロトプラスト形成 (Gall *et al.* 1993) や韓国産イチマツノリの熱ストレスに対するヒートショックプロテインの塩基配列 (Park *et al.* 2012) などが報告されている。しかし、両種の生理生態学的知見は培養等による研究を除いて不足しており、光合成活性に関する基礎的な知見は全くない。

大型藻類を対象とした光合成活性の測定では、プロダクトメーターや酸素電極などが広く用いられてきたが、近年ではパルス変調クロロフィル蛍光測定法 (PAM 法) も

用いられるようになってきた (Watanabe *et al.* 2014b, Fujimoto *et al.* 2015, Kokubu *et al.* 2015, Terada *et al.* 2015)。本手法は、藻体を迅速かつ非破壊的に測定することが可能で、多様なストレスに対する光化学系IIの機能低下の指標として、陸上植物をはじめ、海産顕花植物、共生藻により光合成を行うサンゴなど、様々な光合成生物で報告されている (Winters *et al.* 2003, Campbell *et al.* 2006, 園池 2009)。アマノリ類に関しても、環境要因 (温度、塩分、乾燥) によるストレス応答等が報告されてきているが (Wang *et al.* 2011, Zhang *et al.* 2012, 2014, Watanabe *et al.* 2014a), それらの報告は養殖品種が中心であり、日本産種に関する報告も限られている。PAM法による光合成活性の測定は、その利便性から海藻養殖の現場においても藻体の早期診断、養殖品種の作出等への応用が期待されるが、そのための基礎的な知見は十分とは言えず、多様な環境に生育する、様々な種類に関する知見の集積が求められている。

オニアマノリとイチマツノリの生育する九州中・南部沿岸の海域は、温帯性種と亜熱帯性種の分布推移帯に位置しており、両者が混生する海域として知られている (寺田ら 2004, 寺田 2011)。近年、各地で海藻植生の変化も報告されており、温帯性種の衰退や亜熱帯性種の分布の北上も各地で報告されている (吉田ら 2009, 田中ら 2013)。オニアマノリとイチマツノリは九州中南部西岸に見られるが、南西諸島ではイチマツノリが報告されておらず、オニアマノリも大隅諸島や奄美群島の一部を除いてほとんど見られないことから、九州中南部の個体群は日本産種の分布南限に近いと考えられ、海洋環境の変動により現在の生育地が変化することも懸念される。生育地の保全や温暖化等の影響を考える際には、光合成活性に対する光や温度の影響を把握する必要があり、また、これらの知見は高温耐性株の作出への活用も期待される。そこで本研究では、オニアマノリとイチマツノリの天然個体群の配偶体の光合成特性に水温と光が及ぼす影響を、パルス変調クロロフィル蛍光測定法と酸素電極法を用いて明らかにし、生育環境と併せて考察した。

## 材料および方法

### 採集地と材料

材料には、2015年3月6日に鹿児島県南さつま市坊津町 (31° 15' 33.4" N, 130° 12' 36.8" E) で採取されたオニアマノリと、2015年3月9日に熊本県上天草市大矢野町 (32° 34' 38.6" N, 130° 25' 08.0" E) で採取されたイチマツノリの配偶体を用いた。採取後は、クーラーボックスにて温度を一定に保ちつつ、直ちに鹿児島大学水産学部を持ち帰った。

研究室では、滅菌濾過海水 (塩分 33‰) を満たした 300 mL の三角フラスコに配偶体を数個体入れ、インキュベーター (MTI-201, 東京理化工業) 内で 1~3 日間の予備培

養を行った。予備培養の水温は、それぞれの採取時の生育地の海水温に準じ、オニアマノリは水温 16°C, イチマツノリは 12°C とし、光量 90  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 明暗周期 12L:12D で通気培養を行った。培養液には改変型 1/2 SMW-III 培地 (尾形 1970, Fujiyoshi & Kikuchi 2006) を用いた。

### 最大量子収率 ( $F_v/F_m$ ) に対する水温の影響

パルス変調クロロフィル蛍光測定には Maxi Imaging-PAM (Heinz Walz) を用い、光化学系IIの最大量子収率 ( $F_v/F_m$ ) を測定した (Fujimoto *et al.* 2014a, b, 2015, Watanabe *et al.* 2014a, b)。藻体は滅菌濾過海水を満たしたステンレス製のプレート (12×10×3 cm) に静置し、ブロックインキュベーター (BI-535A, Astec) 上に設置した。プレート内の水温を正確に把握するため、デジタル水温計 (Model 925, test AG) を使用して水温を常時測定した。 $F_v/F_m$  の測定は 8°C から 36°C までの 15 条件 (2°C 間隔) で測定した。実験に際しては、各水温条件で 30 分以上試料を遮光した上で馴致を行い、それぞれの水温条件で 10 カ所のデータ (N = 10) を得た。

### 光合成速度と呼吸速度に対する水温の影響

測定には光学式の酸素電極 (ProODO-BOD, YSI Inc.) を用い、単位時間当たりの酸素発生量および呼吸消費量を求めた。反応容器には滅菌濾過海水を満たした容量約 100 mL の BOD ボトルを用い、容器内に藻体を入れ密閉し、測定を行った。使用する藻体は、基部、老成部および、変色部分以外の葉状部から無作為に複数切り出し、各反応容器内に投入した材料の湿重量が 30~80 mg になるように調整した。湿重量はペーパータオルにより藻体表面の水を除去した後に、電子天秤 (ML104, Mettler Toledo inc.) を用いて測定し、解析に用いた。また、切断による光合成活性や呼吸への影響を避けるため、藻体を切り出した後に 12 時間以上予備培養を行った (渡邊ら 2013, Watanabe *et al.* 2014a)。測定中は電極に付属のスターラーにて、反応容器内の海水が均一に攪拌されるようにした。反応容器は恒温水循環装置 (Coolnit CL-600R, Taitec Inc.) を取り付けた水槽内に設置し、水温を 8 条件 (8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 36°C, N = 5) で調整し測定を行った。酸素発生速度と呼吸速度の測定に際しては、各条件において 30 分以上藻体を馴致させた後、5 分ごとに計 30 分間の測定を行った。酸素発生速度の測定時の光源にはメタルハライドランプ (MHN-150MS-S 及び HQI-TSEX 150W/NDL, 日動工業) を用い、飽和光量前後またはそれ以上に該当する光量 (200  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) にて実験を行った。また、呼吸速度の測定では、反応容器をアルミホイルで遮光をした上で測定を行った。

光合成速度と呼吸速度に対する光量の影響

異なる光量条件による光合成速度の測定では、光量を9条件 (0, 30, 60, 100, 150, 200, 250, 500, 1,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $N = 5$ ) で調整し、測定を行った。測定時の水温は予備培養の水温に準じてオニアマノリは  $12^\circ\text{C}$ 、イチマツノリは  $16^\circ\text{C}$  に調整し、光合成速度と呼吸速度に対する水温の影響と同様の方法により測定を行った。

モデル式への近似

光合成速度と  $F_v/F_m$  が水温に対してどのように応答するかを把握するため、得られたデータを Eq. 1 の peaked-Arrhenius モデル (Alexadrov & Yamagata 2007) にフィットさせた。

$$y = \frac{y_{\max} \cdot H_a \cdot \exp\left(\frac{H_a \cdot (K - K_{\text{opt}})}{K \cdot R \cdot K_{\text{opt}}}\right)}{\left(H_a - H_a \cdot \left(1 - \exp\left(\frac{H_a \cdot (K - K_{\text{opt}})}{K \cdot R \cdot K_{\text{opt}}}\right)\right)\right)} \quad (\text{Eq. 1})$$

$K$ : 絶対温度 (Kelvin scale);  $y_{\max}$ : 任意の温度 ( $K_{\text{opt}}$ ) におけるモデルの最大値 (総光合成速度や量子収率の最大値);  $H_a$ ,  $H_d$ : 活性化エネルギーおよび非活性化エネルギー;  $R$ : 気体定数 ( $8.314 \text{ J mol}^{-1}$ )

また、呼吸速度の応答の把握には Eq. 2 の Arrhenius の式にフィットさせた。

$$R_d = R_m \exp\left(-\frac{E_a}{R} \left(\frac{1}{K} - \frac{1}{K_m}\right)\right) \quad (\text{Eq. 2})$$

$R_d$ : 呼吸速度;  $R_m$ : 平均温度 ( $K_m$ ) における呼吸速度;  $E_a$ : 活性化エネルギー;  $R$ : 気体定数;  $K$ : 絶対温度

さらに、Eq. 1 および Eq. 2 から総光合成速度についても同様に、モデルへ近似させた。異なる光量における光合成速度のデータは、Eq. 3 の指数方程式を用いて曲線に近似させた (Jassby & Platt 1976, Platt *et al.* 1980, Henley 1993)。

$$P_{\text{net}} = P_{\text{max}} \left(1 - \exp\left(-\frac{\alpha}{P_{\text{max}}} E\right)\right) - R_d \quad (\text{Eq. 3})$$

$P_{\text{net}}$ : 純光合成速度;  $P_{\text{max}}$ : 最大光合成速度;  $\alpha$ : 光合成・光曲線の初期勾配;  $E$ : 入射光量;  $R_d$ : 呼吸速度

このモデルからは、飽和光量 ( $E_k$ ) は  $P_{\text{max}} / \alpha$  より求められ、補償点 ( $E_c$ ) は  $P_{\text{max}} \log\left(\frac{P_{\text{max}}}{(P_{\text{max}} - R_d)}\right) / \alpha$  より求められた。

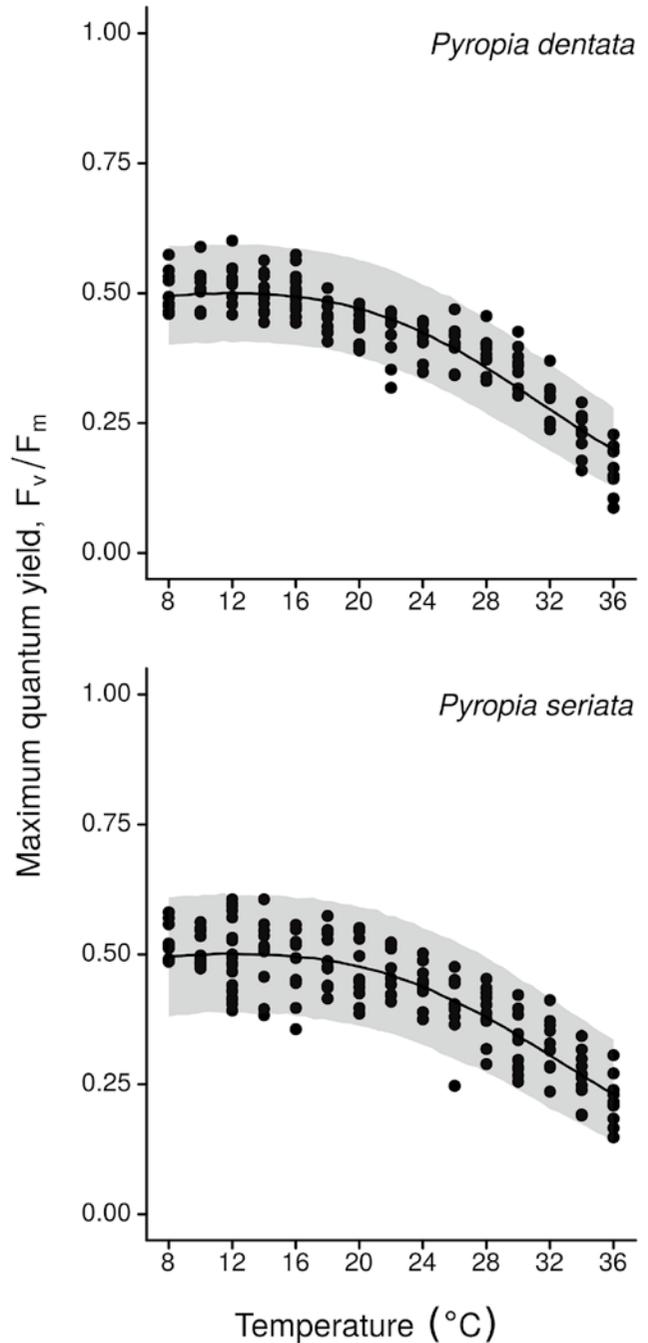


Fig. 1. The response of the maximum quantum yield ( $F_v/F_m$ ) to temperature in *Pyropia dentata* and *Pyropia seriata*. The dots indicate the observations ( $n = 10$  at each level), the solid lines indicate the expected value, and the shaded region indicates the 95% Bayesian credible interval.

統計解析

すべてのモデル統計解析は R version 3.2.3 (R Development Core Team 2015) を使い、モデルへのフィットは rstan version 2.9 (Stan Development Team

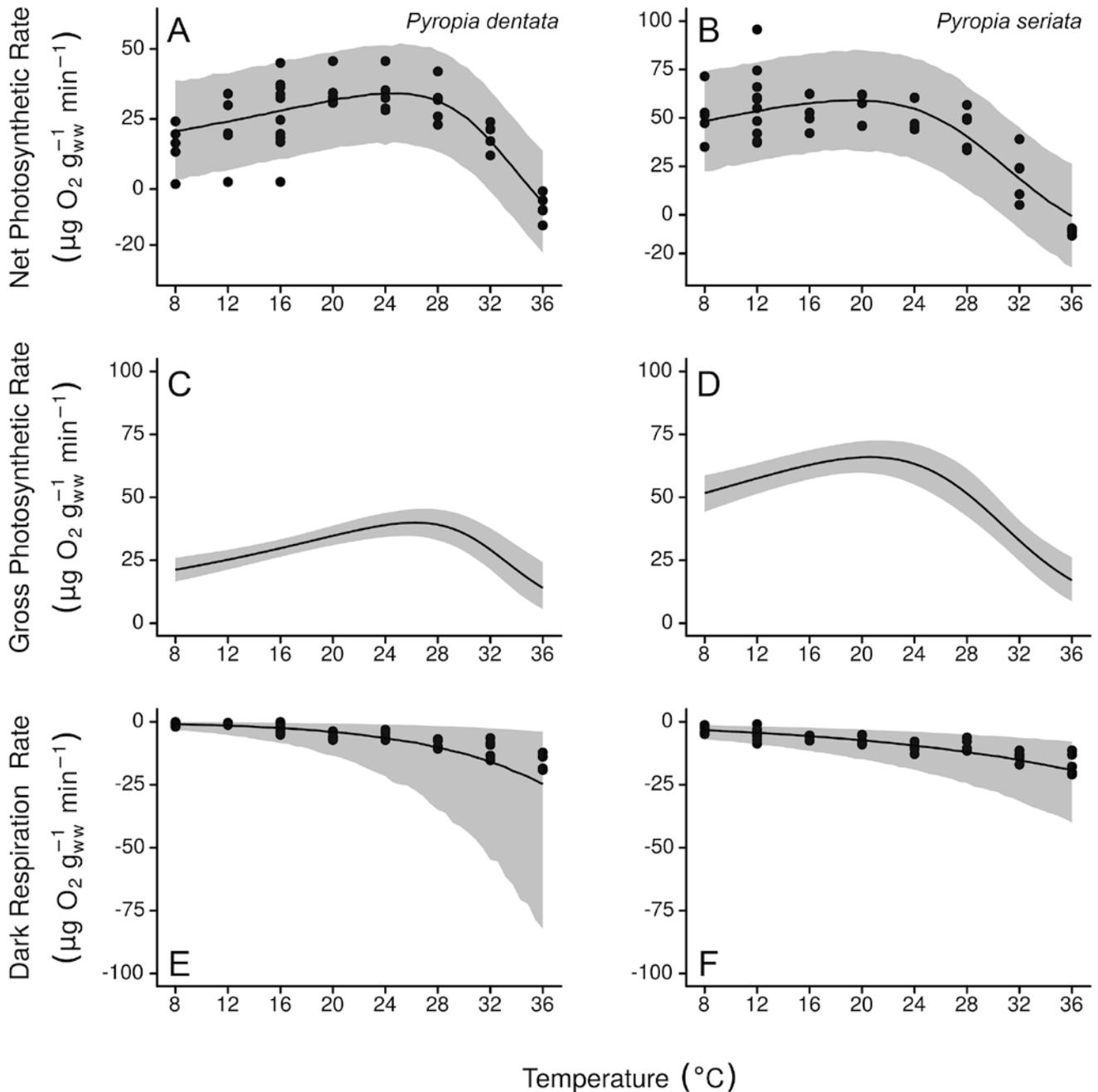


Fig. 2. The response of the net photosynthesis (A, B), the gross photosynthesis (C, D) and dark respiration (E, F) to temperature of cultivated *Pyropia dentata* (A, C, E) and *Pyropia seriata* (B, D, F). A & B: The oxygenic net photosynthesis of *P. dentata* (A) and *P. seriata* (B) to temperature determined at the PAR of  $200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . C & D: The gross photosynthetic rate of *P. dentata* (C) and *P. seriata* (D) to temperature determined at the PAR of  $200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . E & F: The dark respiration rate of *P. dentata* (E) and *P. seriata* (F) to temperature at  $0 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . The dots indicate the observations ( $n = 5$  at each level), the lines indicate the expected value, the shaded region indicates the 95% Bayesian credible interval.

2015) を用いた。パラメーターは、ベイズ推定を用いて、各モデル (Eq. 1 ~ 3) にフィットさせた。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)。

## 結果

最大量子収率 ( $F_v/F_m$ ) に対する水温の影響

最大量子収率 ( $F_v/F_m$ ) を水温  $8^\circ\text{C}$  から  $36^\circ\text{C}$  の間の 15 条件で測定した結果、両種とも低温で高い値を示し、水温の上昇に伴い徐々に低下する傾向を示した (Fig. 1)。測定により得られた  $F_v/F_m$  の平均値の最高は、オニアマノリは  $12^\circ\text{C}$  で  $0.52$  ( $0.44\text{--}0.60$ , 95% 信用区間 (CI)), イチマツノリは  $8^\circ\text{C}$  で  $0.52$  ( $0.49\text{--}0.56$ , 95% CI) となり、最小となる  $36^\circ\text{C}$  でそれぞれ  $0.16$  ( $0.07\text{--}0.26$ , 95% CI) と  $0.22$  ( $0.17\text{--}0.27$ , 95% CI) まで低下した。

モデル式から得られた  $F_v/F_m$  の最大値とその水温は、オニアマノリが  $11.9^\circ\text{C}$  で  $0.50$  ( $0.49\text{--}0.51$ , 95% ベイズ信用区間 Bayesian credible interval (BCI)), イチマツノリが  $12.2^\circ\text{C}$  で  $0.50$  ( $0.49\text{--}0.52$ , 95% BCI) となった。また、活性化エネルギーはそれぞれ、 $5.98\text{ kJ mol}^{-1}$  ( $1.93\text{--}4.79$ , 95% BCI) と  $6.06\text{ kJ mol}^{-1}$  ( $2.11\text{--}10.6$ , 95% BCI) と求められ、非活性化エネルギーは  $114\text{ kJ mol}^{-1}$  ( $96.0\text{--}140$ , 95% BCI) と  $106\text{ kJ mol}^{-1}$  ( $87.7\text{--}129$ , 95% BCI) であった。

## 光合成速度と呼吸速度に対する水温の影響

光合成速度に対する水温の影響では、オニアマノリとイチマツノリで異なる傾向を示した (Fig. 2)。オニアマノリの純光合成速度の平均値は、 $20^\circ\text{C}$  で最高値  $35.1\text{ }\mu\text{g O}_2\text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1}\text{ min}^{-1}$  ( $23.3\text{--}47.0$ , 95% CI) を示し、それ以上または以下の水温条件で低下した (Fig. 2A)。一方、イチマツノリでは、 $12^\circ\text{C}$  で最高値  $57.7\text{ }\mu\text{g O}_2\text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1}\text{ min}^{-1}$  ( $22.2\text{--}93.2$ , 95% CI) を示し、それ以上の水温条件で低下した (Fig. 2B)。

オニアマノリの総光合成速度は  $26.3^\circ\text{C}$  で最高値  $40.4\text{ }\mu\text{g O}_2\text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1}\text{ min}^{-1}$  ( $35.0\text{--}45.8$ , 95% BCI) を示し、活性化エネルギーと非活性化エネルギーはそれぞれ  $29.4\text{ kJ mol}^{-1}$  ( $17.0\text{--}46.8$ , 95% BCI) と  $286\text{ kJ mol}^{-1}$  ( $167\text{--}468$ , 95% BCI) となった (Fig. 2C)。一方、イチマツノリの総光合成速度は  $20.7^\circ\text{C}$  で最高値  $66.6\text{ }\mu\text{g O}_2\text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1}\text{ min}^{-1}$  ( $60.5\text{--}73.0$ , 95% BCI) を示し、活性化エネルギーと非活性化エネルギーはそれぞれ  $20.2\text{ kJ mol}^{-1}$  ( $8.11\text{--}37.4$ , 95% BCI) と  $202\text{ kJ mol}^{-1}$  ( $123\text{--}335$ , 95% BCI) であった (Fig. 2D)。

暗呼吸速度は、両種とも水温の上昇に伴い増加する傾向を示し、オニアマノリは  $8^\circ\text{C}$  の  $0.91\text{ }\mu\text{g O}_2\text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1}\text{ min}^{-1}$  ( $0.21\text{--}1.61$ , 95% CI) から  $36^\circ\text{C}$  で  $15.5\text{ }\mu\text{g O}_2\text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1}\text{ min}^{-1}$  ( $12.8\text{--}18.26$ , 95% CI) まで増加、イチマツノリは  $8^\circ\text{C}$  の  $2.52\text{ }\mu\text{g O}_2\text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1}\text{ min}^{-1}$  ( $0.73\text{--}4.31$ , 95% CI) から  $36^\circ\text{C}$  で  $16.7\text{ }\mu\text{g O}_2\text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1}\text{ min}^{-1}$  ( $12.9\text{--}20.4$ , 95% CI) まで増加した (Fig. 2E, F)。

## 光合成速度に対する光量の影響

オニアマノリとイチマツノリの純光合成速度は、PAR

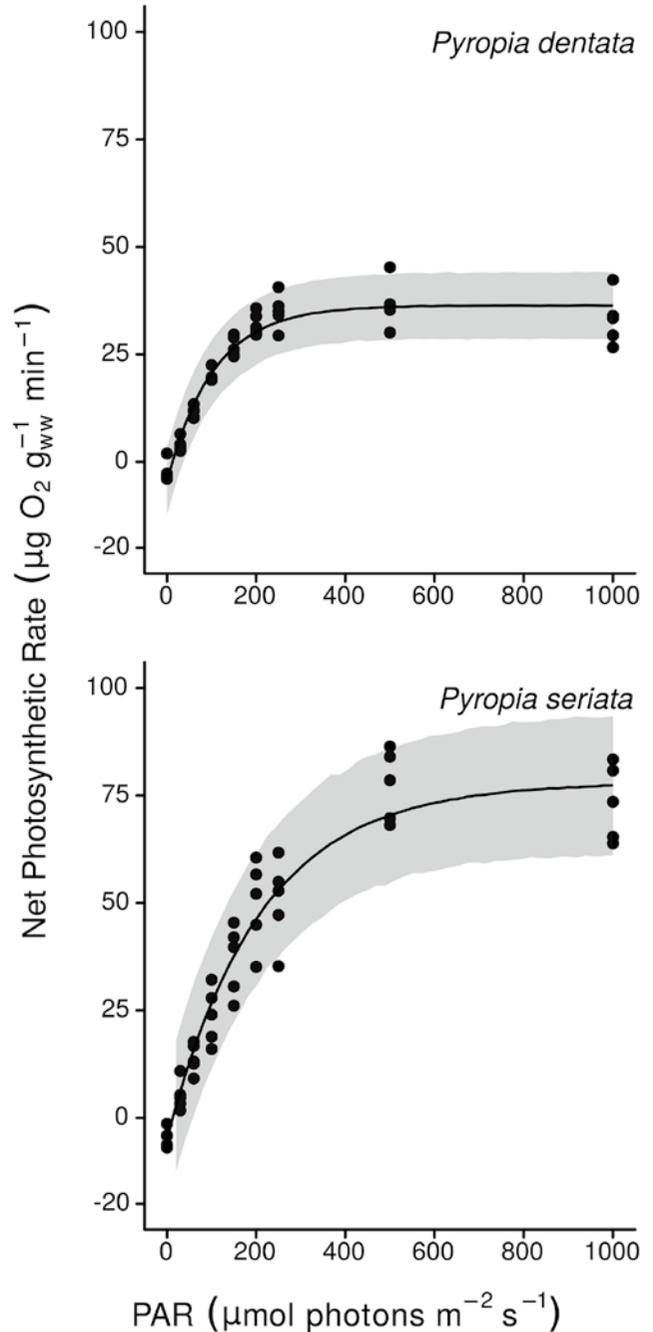


Fig. 3. The response of the net photosynthetic rates of *Pyropia dentata* and *Pyropia seriata* to photosynthetically active radiation (PAR). The dots indicate the observations ( $n = 5$  at each level), the solid line indicates the expected value and the shaded region indicates the 95% Bayesian credible interval.

が  $0\text{ }\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  でそれぞれ  $-2.34\text{ }\mu\text{g O}_2\text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1}\text{ min}^{-1}$  ( $-7.11\text{--}2.42$ , 95% CI) と  $-4.57\text{ }\mu\text{g O}_2\text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1}\text{ min}^{-1}$  ( $-8.84\text{--}0.31$ , 95% CI) であったが、光量の上昇に伴って増加し、PAR が  $1,000\text{ }\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{ s}^{-1}$  でそれぞれ  $33.2\text{ }\mu\text{g O}_2\text{ g}_{\text{w.w.}}^{-1}\text{ min}^{-1}$  ( $21.5\text{--}44.8$ , 95% CI) と  $73.4\text{ }\mu\text{g}$

$O_2$   $g_{w.w.}^{-1} min^{-1}$  (56.1–90.7, 95% CI) に達した (Fig. 3)。モデル式により得られた初期勾配 ( $\alpha$ ) は、オニアマノリが  $0.39 \mu g O_2 g_{w.w.}^{-1} min^{-1}$  (PAR  $\mu mol photons m^{-2} s^{-1}$ )<sup>-1</sup> (0.33–0.46, 95% BCI) であり、イチマツノリが  $0.40 \mu g O_2 g_{w.w.}^{-1} min^{-1}$  (PAR  $\mu mol photons m^{-2} s^{-1}$ )<sup>-1</sup> (0.34–0.47, 95% BCI) であった。光補償点 ( $E_c$ ) と飽和光量 ( $E_k$ ) はそれぞれ、オニアマノリが  $11.9 \mu mol photons m^{-2} s^{-1}$  (6.46–17.1, 95% BCI) と  $105 \mu mol photons m^{-2} s^{-1}$  (89.0–123, 95% BCI) となり、イチマツノリが  $12.6 \mu mol photons m^{-2} s^{-1}$  (5.65–21.0, 95% BCI) と  $209 \mu mol photons m^{-2} s^{-1}$  (175–250, 95% BCI) となった。また、最大光合成速度 ( $P_{max}$ ) はそれぞれ、 $40.8 \mu g O_2 g_{w.w.}^{-1} min^{-1}$  (37.8–43.8, 95% BCI) と  $83.0 \mu g O_2 g_{w.w.}^{-1} min^{-1}$  (76.6–89.6, 95% BCI) であった。

### 考察

本研究のモデル式より得られた鹿児島県産オニアマノリと熊本県産イチマツノリ配偶体の最大量子収率 ( $F_v/F_m$ ) は、8–20°C の水温条件でピークに達し、20°C より高い水温条件において顕著に低下する傾向がみられた。ピーク付近の  $F_v/F_m$  は 0.50 前後の値を呈し、高等植物で報告される 0.8–0.83 と比較すると低いものの、これらの傾向は過去に報告されたアサクサノリの  $F_v/F_m$  (渡邊ら 2013, Watanabe *et al.* 2014a) と似た傾向を示し、冬季の水温への適応を示唆するものと推察された。

本研究で用いたオニアマノリ (鹿児島県南さつま市坊津) 生育地近傍の配偶体繁茂期 (1–2月) の水温は、南さつま市笠沙で 16–18°C と報告されている (中島ら 2013)。また、イチマツノリ生育地 (熊本県上天草市大矢野) 近傍の水温は、熊本県宇土市長浜で 10–12°C と報告されている (日本海洋データセンター 2016)。培養試験に基づく過去の報告では、神奈川県江ノ島産オニアマノリの配偶体の生長に適した水温は 10–25°C であり、20°C において最大になる (Notoya *et al.* 1993)。一方、鹿児島県出水市産イチマツノリの幼芽の生長に適した水温は 15–20°C であると報告されている (新村・田中 1968)。両種の生育地の配偶体繁茂期の水温は、本研究で得られた 2 種の  $F_v/F_m$  が他の水温と比べ高い値を示す水温帯の範囲にあったことから、繁茂期の生育環境中で  $F_v/F_m$  は高い値を示している可能性が考えられた。一方、酸素発生速度による光合成活性は 2 種で異なり、オニアマノリの方がより高水温でピークを示す傾向が見られた。特に、純光合成速度が最高値を示す水温は、両種の配偶体繁茂期の水温に概ね一致しており、培養試験の報告とも概ね一致していることから、生育地の繁茂期の生育環境では効率よく光合成を行っている と推察された。しかし、総光合成速度の最高値を示す水温は、オニアマノリで 26.3°C でピークに達し、イチマツノリで 20.7°C でピークに達する曲線を示したように、繁茂期の水温よりも 6–8°C 高い傾向を示した。この要因には呼吸速度の

増加が関連していると考えられ、これらの水温帯では光合成活性自体は高いものの、呼吸速度の増加によって差し引きの酸素発生量は低下していると考えられ、同じ傾向は鹿児島県出水市産のアサクサノリ配偶体でも報告されている (渡邊ら 2013)。これらの結果から、鹿児島産オニアマノリと熊本産イチマツノリの配偶体では、オニアマノリの方が冬季水温でやや高い水温環境に適応していることが考えられた。本研究で用いたイチマツノリは有明海南部に位置するのに対し、オニアマノリの採集地は東シナ海に面しており、冬季の水温はやや高くなる。イチマツノリは八代海でも見られるが (新村 1968)、薩摩半島や大隅半島の外海に面した場所では見られないことから、冬季水温の違いがこの海域で本種の分布に影響を与えている可能性がある。ただし、両種は北海道南部から九州にかけて広く分布していることから、地域個体群によって適応水温は多様である可能性も考えられる。分布の中心が異なる種についても、光合成に至適な水温環境を明らかにすることで、各種の生育地と適応水温の把握に繋がると期待される。

オニアマノリの純光合成速度による光合成・光曲線においては、飽和光量 ( $E_k$ ) が  $105 \mu mol photons m^{-2} s^{-1}$  と見積もられ、最大光合成速度 ( $P_{max}$ ) が  $40.8 \mu g O_2 g_{w.w.}^{-1} min^{-1}$  となった一方で、イチマツノリでは、 $E_k$  が  $209 \mu mol photons m^{-2} s^{-1}$ 、 $P_{max}$  が  $83.0 \mu g O_2 g_{w.w.}^{-1} min^{-1}$  となり、強光条件下において高い光合成活性を示した。しかし、光補償点 ( $E_c$ ) と初期勾配 ( $\alpha$ ) は、オニアマノリとイチマツノリではほとんど差が見られなかったことから、生育地の水温環境においては、イチマツノリの方がより広範囲の光条件に適応し、高い光合成活性を示すことが推察された。渡邊ら (2013) は、鹿児島産天然アサクサノリ配偶体の  $E_k$  を  $71.9 \mu mol photons m^{-2} s^{-1}$  と報告していることから、イチマツノリはアサクサノリよりも飽和光量が高いことが示された。今回、光合成・光曲線の測定をした光量の範囲は 0–1,000  $\mu mol photons m^{-2} s^{-1}$  であり、測定光量内においては、明瞭な強光阻害は見られなかった。一般に、アマノリ類は秋季から冬季に配偶体が繁茂するため、夜間に潮が引く秋季から冬季においては、日中に 1,000  $\mu mol photons m^{-2} s^{-1}$  を超える高光量に晒される条件はそれほど頻繁でないと思われる。しかし、群落の衰退期である 2–3 月にかけては日中に干出する潮汐へと変化するため、強光条件が生残に影響を及ぼす可能性も考えられる。そのため、今後はより強光条件下における光合成活性の応答についても明らかにする必要があるほか、水温や乾燥などの複合的な影響についても明らかにすることが求められる。

本研究では、天然に生育する配偶体のみを測定に用いたが、アマノリ類はその生活史において巨視的な配偶体と微小な孢子体の 2 つの世代を持ち、異型世代交代を行う (Drew 1949, 1954, Iwasaki 1961, 黒木 1961)。世代によって出現する時期が異なることから、世代間で光合成活性も異なることが養殖株について知られている (Watanabe

*et al.* 2014a)。一方、天然に生育する種類・個体群では、胞子体が穿孔する貝殻等がどのような場所や水深、光環境下に生育しているかについても十分には把握されていない。リアルタイム PCR を用いた環境 DNA の把握等でアマノリ類の胞子体の所在を明らかにし、胞子体と配偶体の光や温度環境を明らかにしていくことが求められる。また、今後、本研究で扱った 2 種についても世代間での光合成特性の相違を把握することで、季節的に大きく異なる水温や光環境への適応のメカニズムを明らかにしていくことが重要と考えられる。

## 謝辞

材料の同定に関してご助言をいただきました千葉県立中央博物館分館海の博物館の菊地則雄博士に深く感謝申し上げます。本研究は日本学術振興会による特別研究員奨励費(課題番号:115J02533)の助成により遂行されたことを付記し、研究にご協力いただいた鹿児島大学水産学部と長崎大学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

- Alexandrov, G. A. & Yamagata, Y. 2007. A peaked function for modeling temperature dependence of plant productivity. *Ecol. Model.* 200: 189–192.
- Campbell, S., McKenzie, L. & Kerville, S. 2006. Photosynthetic responses of seven tropical seagrasses to elevated seawater temperature. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 330: 455–468.
- Drew, K. M. 1949. Conchocelis-phase in the life-history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kütz. *Nature* 164: 748–749.
- Drew, K. M. 1954. Life-history of *Porphyra*. *Nature* 173: 1243–1244.
- Dring, M. J. 1967. Effects of daylength on growth and reproduction of the conchocelis-phase of *Porphyra tenera*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 47: 501–510.
- Fujimoto, M., Nishihara, G. N. & Terada, R. 2014a. The effect of irradiance and temperature on the photosynthesis of two agarophytes *Gelidium elegans* and *Pterocladia tenuis* (Gelidiales) from Kagoshima, Japan. *Fish. Sci.* 80: 695–703.
- Fujimoto, M., Nitta, K., Nishihara, G. N. & Terada, R. 2014b. Phenology, irradiance and temperature characteristics of a freshwater red alga, *Nemalionopsis tortuosa* (Thoreales), from Kagoshima, southern Japan. *Phycol. Res.* 62: 77–85.
- Fujimoto, M., Nishihara, G. N., Prathep, A. & Terada, R. 2015. The effect of irradiance and temperature on the photosynthesis of an agarophyte, *Gelidiella acerosa* (Gelidiales, Rhodophyta), from Krabi, Thailand. *J. Appl. Phycol.* 27: 235–242.
- Fujiyoshi, E. & Kikuchi, N. 2006. Growth of excised pieces containing elongated denticles from the lower marginal parts of *Porphyra tanegashimensis* and *P. haitanensis* gametophytes. *Bull. Fish. Res. Agen.* 16: 9–13.
- Gall, E. A., Chiang, Y.-M. & Kloareg, B. 1993. Isolation and regeneration of protoplasts from *Porphyra dentata* and *Porphyra crispata*. *Eur. J. Phycol.* 28: 277–283.
- 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.
- Henley, W. J. 1993. Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photo inhibition and diel changes. *J. Phycol.* 29: 729–739.
- Iwasaki, H. 1961. The life-cycle of *Porphyra tenera* *in vitro*. *Biol. Bull.* 120: 173–187.
- Jassby, A. D. & Platt, T. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 21: 540–547.
- 菊地則雄 2012. アマノリ. 渡邊信(編・監修)藻類ハンドブック, pp. 611–616, 株式会社エヌ・ティー・エス, 東京.
- Kokubu, S., Nishihara, G. N., Watanabe, Y., Tsuchiya, Y., Amano, Y. & Terada, R. 2015. The effect of irradiance and temperature on the photosynthesis of a native brown alga, *Sargassum fusiforme* (Fuciales) from Kagoshima, Japan. *Phycologia* 54: 235–247.
- 黒木宗尚 1961. 養殖アマノリの種類とその生活史. 東北水研研究報告 18: 1–115.
- 右田清治 1964. アマノリ葉体の生体凍結保存-1: 海水中および半乾燥状態で凍結保存したアサクサノリ葉体の生存能力について. 長崎大学水産学部研究報告 17: 44–54.
- 右田清治 1966. アマノリ葉体の生体凍結保存-2: 冷却速度と葉体含水量の耐凍性に及ぼす影響. 長崎大学水産学部研究報告 21: 131–138.
- Miura, A. 1988. Taxonomic studies of *Porphyra* species cultivated in Japan, referring to their transition to the cultivated variety. *J. Tokyo Univ. Fish.* 75: 311–325.
- 日本海洋データセンター 2016. 定地水温データ(日本全国沿岸水温の記録). [http://www.jodc.go.jp/jodcweb/JDOSS/infoCoastalTemp\\_j.html](http://www.jodc.go.jp/jodcweb/JDOSS/infoCoastalTemp_j.html) (2016年5月27日閲覧).
- 中島広樹・田中敏博・吉満敏・寺田竜太 2013. 鹿児島県笠沙におけるホンダワラ属藻類3種の季節変化と藻場垂直分布の長期変化. *藻類* 61: 97–105.
- Notoya, M. 1999. 'Seed' production of *Porphyra* spp. by tissue culture. *J. Appl. Phycol.* 11: 105–110.
- Notoya, M., Kikuchi, N., Matsuo, M., Aruga, Y. & Miura, A. 1993. Culture studies of four species of *Porphyra* (Rhodophyta) from Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 59: 431–436.
- 尾形英二 1970. 新しい海藻培養液 SWM-II について. *藻類* 18: 171–173.
- Park, H. S., Jeong, W. J., Kim, E. C., Jung, Y., Lim, J. M., Hwang, M. S., Park, E. J., Ha, D. S. & Choi, D. W. 2012. Heat shock protein gene family of the *Porphyra seriata* and enhancement of heat stress tolerance by *PsHSP70* in *Chlamydomonas*. *Mar. Biotechnol.* 14: 332–342.
- 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 2015. 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>.
- Satomi, M., Aruga, Y. & Iwamoto, K. 1968. Effect of aging on the seasonal change in photosynthetic activity of *Porphyra yezoensis* grown in the culture ground. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 34: 17–22.
- 新村巖・椎原久幸・田中剛 1967. イチマツノリの糸状体の殻胞子放出におよぼす日長条件. *藻類* 15: 124–126.
- 新村巖 1968. イチマツノリ殻胞子の形態発生. *藻類* 16: 63–67.
- 新村巖・田中剛 1968. 室内培養におけるイチマツノリ幼芽の生長と水温. *藻類* 16: 4–6.
- 新村巖・田中敏博 2008. 鹿児島県の有用紅藻類 III. 紅藻綱. *藻類* 56: 123–128.
- 園池公毅 2009. クロロフィル蛍光と吸収による光合成測定. *低温科学* 67: 507–524.
- Stan Development Team 2015. Stan: A C++ Library for Probability and Sampling, Version 1.3. URL: <http://mc-stan.org>.

- 田中敏博・吉満敏・今吉雄二・石賀好恵・寺田竜太 2013. 鹿児島湾における藻場の分布と特性. *Nippon Suisan Gakkaishi* 79: 20–30.
- 寺田竜太・田中敏博・鳥袋寛盛・野呂忠秀 2004. 温帯・亜熱帯境界域におけるガラモ場の特性. *月刊海洋* 36: 784–790.
- 寺田竜太 2011. 藻場の長期モニタリング, 背景と課題. *海洋と生物* 195: 291–297.
- 寺田竜太 2016. 海藻の利用と食文化: 鹿児島, 奄美を中心に. 鮫島奈々美・叶内宏明・塩崎一弘・吉崎由美子 (編), 鹿児島の食環境と健康食材. pp. 139–154, 南方新社, 鹿児島.
- Terada, R., Watanabe, Y., Fujimoto, M., Tatamidani, I., Kokubu, S. & Nishihara, G. N. 2015. The effect of PAR and temperature on the photosynthetic performance of a freshwater red alga, *Thorea gaudichaudii* (Thoreaales) from Kagoshima, Japan. *J. Appl. Phycol.* 28: 1255–1263.
- Wang, W. J., Wang, F. J., Zhu, J. Y., Sun, X. T., Yao, C. Y. & Xu, P. 2011. Freezing tolerance of *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta) gametophyte assessed by chlorophyll fluorescence. *J. Appl. Phycol.* 23: 1017–1022.
- 渡邊裕基・Gregory N. Nishihara・寺田竜太 2013. 熊本産アサクサノリ天然配偶体の光合成に対する光と温度の影響. *藻類* 61: 41–148.
- Watanabe, Y., Nishihara, G. N., Tokunaga, S. & Terada, R. 2014a. Effect of irradiance and temperature on the photosynthesis of a cultivated red alga, *Pyropia tenera* (= *Porphyra tenera*), at the southern limit of distribution in Japan. *Phycol. Res.* 62: 187–196.
- Watanabe, Y., Nishihara, G. N., Tokunaga, S. & Terada, R. 2014b. The effect of irradiance and temperature responses and the phenology of a native alga, *Undaria pinnatifida* (Laminariales), at the southern limit of its natural distribution in Japan. *J. Appl. Phycol.* 26: 2405–2415.
- Winters, G., Loya, Y., Röttger, R. & Beer, S. 2003. Photoinhibition in shallow-water colonies of the coral *Stylophora pistillata* as measured in situ. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1388–1393.
- 吉田吾郎・寺脇利信・吉村拓 2009. 海の砂漠化?—広がる藻場の異変と温暖化—. 水産総合研究センター (編), 地球温暖化とさかな. pp. 122–137, 成山堂書店, 東京.
- 吉田忠生 1998. *Porphyra* C. Agardh 1824, nom cons. あまのり属. 新日本海藻誌. pp. 438–453, 内田老鶴圃, 東京.
- 芳永春男・八柳健郎 1960. イワノリ類の増殖学的研究 第3報 山口県日本海沿岸産オニアマノリとウップルイノリについて. *水産増殖* 7: 12–23.
- Zhang, T., Shen, Z., Xu, P., Zhu, J., Lu, Q., Shen, Y., Wang, Y., Yao, C., Li, J., Wang, Y. & Jiang, H. 2012. Analysis of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence characteristics of different strains of *Porphyra yezoensis*. *J. Appl. Phycol.* 24: 881–886.
- Zhang, T., Li, J., Ma, F., Lu, Q., Shen, Z. & Zhu, J. 2014. Study of photosynthetic characteristics of the *Pyropia yezoensis* thallus during the cultivation process. *J. Appl. Phycol.* 26: 859–865.

(Received Jul. 6, 2016; Accepted Aug. 24, 2016)