

令和 2 年 6 月 8 日現在

機関番号：13901

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2017～2019

課題番号：17K07887

研究課題名(和文) 微細藻類のPS 光失活に関する研究：亜寒帯海域の成層化が生物生産に及ぼす影響

研究課題名(英文) Phytoplankton strategy for coping with high-light stress in the NW subarctic Pacific

研究代表者

三野 義尚 (MINO, YOSHIHISA)

名古屋大学・宇宙地球環境研究所・助教

研究者番号：20362303

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：海洋表層の成層強化は、混合層内の平均光量を増加させ、植物プランクトンの光化学系(PS)の光損傷リスクを潜在的に増大させる。本研究では、西部北太平洋亜寒帯域の天然プランクトン群集のPS 光失活特性を実験的に求め、優占種の光防御メカニズムについて検討した。この結果、亜寒帯プランクトン群集はPTOX経路を介した余剰エネルギーの消費によってPSの光損傷リスクを大きく軽減させていることが明らかになった。

研究成果の学術的意義や社会的意義

大気CO<sub>2</sub>吸収域である北太平洋亜寒帯域の生物生産は夏季に最大値をとる。この成層期の生産力に対して温暖化による海洋表層の成層強化がどのように影響するかは、北太平洋の生物ポンプ効率および海洋炭素循環の将来像を予測する上で重要な課題である。本研究では、混合層内の平均光量の増加が植物プランクトンのPSの光損傷リスクを増大させる可能性を検討するため、天然群集のPS 光失活特性を調査した。この結果、亜寒帯プランクトン群集はPTOX経路を介してPS 光損傷リスクを軽減していることが判った。この光防御機能を保持する限り、成層が強化されても光損傷リスクはそれほど増大しないことが予想される。

研究成果の概要(英文)：Global warming leads to a shoaling of the oceanic surface mixed layer and possibly increases a photo-damage risk to photosystem (PS) II of phytoplankton. Here, we investigated the susceptibility to PSII photoinactivation of natural assemblages in the NW subarctic Pacific. Our results suggest that a plastoquinol terminal oxidase (PTOX) mediated electron flow alleviates excessive PSII excitation pressure, corresponding to a 10-35 % reduction in potential inactivation.

研究分野：生物地球化学

キーワード：PS 光損傷 植物プランクトン 光防御メカニズム 西部北太平洋亜寒帯域 基礎生産力 成層強化

様式 C-19、F-19-1、Z-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

海洋表層の成層強化は生物生産分布を大きく変える可能性がある。成層強化による混合層内の平均光量の増加は光合成の光律速を緩和する一方、植物プランクトンの光化学系 (PS) II の光損傷リスクを潜在的に増大させる(=生産力の低下につながる)。特に大気 CO<sub>2</sub> のシンクである西部北太平洋亜寒帯域における生産力は夏季に最大値をとるため、鉄利用が制限された条件下での植物プランクトンの強光応答が近い将来の同海域の生産性を左右する鍵になる。そこで研究代表者は 2011-2014 年に西部北太平洋の観測航海に参加し、天然プランクトン群集の強光ストレス応答について調査した。この結果、亜熱帯域に比べて亜寒帯域プランクトンの PSII 光損傷リスクが小さいことが明らかになった。この要因の候補として、亜寒帯プランクトンの光捕集能が相対的に低いこと、過剰な光エネルギーを効率的に消費するメカニズムを有することが挙げられる。後者については、リニア電子伝達系に連結しているものの正味の CO<sub>2</sub> 還元をもたらさない代替的電子伝達経路 (Alternative Electron Flow) が候補であり、その中のひとつで PQ プールから電子を受け取って酸素還元を行うプラスチド・ターミナル・オキシダーゼ (PTOX) 経路が注目されている。特に鉄制限下で PSI 含量が低いことが予想される HNLC 海域の植物プランクトンにとって、PSI 上流におけるエネルギー消費が光防御メカニズムとして重要である可能性が高い。

2. 研究の目的

西部北太平洋亜寒帯域 (ベーリング海を含む) の天然プランクトン群集の PSII 光失活特性を実験的に調査し、優占種の強光ストレスに対する短時間応答と光防御メカニズムについて検討する。特に光防御メカニズムとしての PTOX 経路に着目し、その機能について定量的に評価する。

3. 研究の方法

(1) 【天然プランクトン群集の PSII 光失活パラメータの空間分布の把握】

北太平洋亜寒帯域の夏季の観測航海に参加し、複数観測点で天然試料を用いた強光ストレス実験を実施した (図 1)。船上実験では、強光条件下 (白色光、 $\sim 500 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) で 90 分間、その後、弱光条件下 ( $\sim 20 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) で 210 分間培養を行い、試料中の植物プランクトンの PSII 活性をモニタリングした。本研究では、試料の PSII 活性としてベンチトップタイプ的高速フラッシュ励起蛍光光度計を用いて PSII 光化学反応の最大量子収率 (Fv/Fm、暗順応 15 分間) を測定した。培養試料毎に、色素タンパク質合成の阻害剤を添加した試料 (リンコマイシン処理) と添加していない試料 (コントロール) を用いることで、各試料の Fv/Fm の時間変化から、植物プランクトンの PSII 失活の光感受性の指標となる (光失活の) 光吸収断面積  $\sigma_i(L)$  と PSII 修復速度定数  $R_{PSII}$  の 2 つのパラメータを算出した。図 2 に示される実験結果の例で説明すると、 $\sigma_i(L)$  はリンコマイシン添加試料の Fv/Fm の時間減少、 $R_{PSII}$  はコントロールとリンコマイシン添加試料の差から算出されるパラメータである。ここでは主に  $\sigma_i(L)$  の結果 (=PSII 光損傷リスク) について検討した。

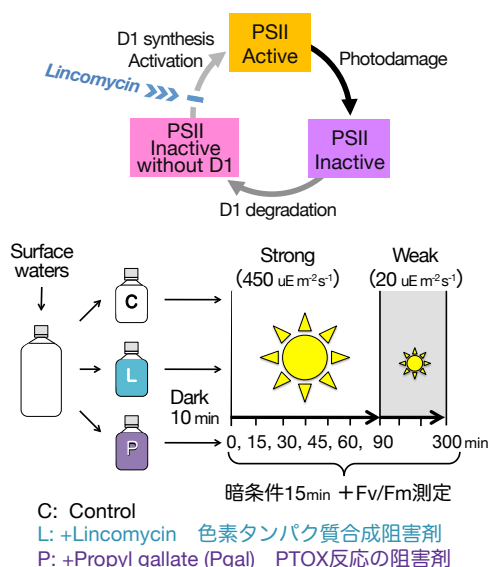


図 1 実験の概念図。(上) PS II が光損傷を受けて失活し、D1 タンパクの再生を経て PS II が回復するサイクルを示す。(下) 強光ストレス実験の手順を示す。試料にリンコマイシンおよび没食子酸プロピルを添加し、強光条件下で 90 分間培養する。試料の Fv/Fm をモニターし、その時間変化から PSII 失活パラメータを算出する。

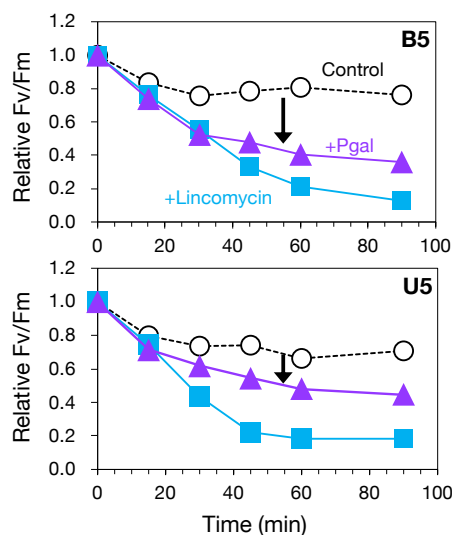


図 2 測点 B5 および U5 で実施した強光ストレス実験中の Fv/Fm 変化。○はコントロール (Control)、■はリンコマイシン添加 (+Lincomycin)、▲は没食子酸プロピル添加 (+Pgal) 試料を示す。

## (2) 【PTOX による光防御機能の定量評価】

天然プランクトン群集の光防御機能として PTOX 経路の役割を解明するため、上記実験に PTOX の阻害剤である没食子酸プロピル (Pgal) を添加した試料を用いた。図 2 の実験結果が示すように、ほとんどの実験でコントロール試料に比べて Pgal 添加試料の Fv/Fm が小さかった。この低下は、PTOX 経路を介したエネルギー消費によって PSII 光失活リスクが低減したことを反映している。本研究では、この PTOX 経路の働きに関して定量評価を行った。この実験に先立ち、外洋域の天然プランクトン試料に対する Pgal 添加実験の報告例は皆無であったため、陸上および航海中に予備実験を行い、実験プロトコルを検討・確立した。また、PTOX 活性を定量評価するためのデータ処理および新規パラメータを検討・考案した。

## 4. 研究成果

### (1) 【天然プランクトン群集の PSII 光失活パラメータの空間分布の把握】

北太平洋亜寒帯域における分布を明らかにするため、本研究期間、複数の観測航海に参加し、様々な測点 (図 3) において表層水試料を用いて培養実験を実施し、PSII 光失活パラメータ  $\sigma_i(L)$  を測定した。観測点を亜寒帯循環域 (WSG) とベーリング海にわけると、ベーリング海のプランクトン群集の平均  $\sigma_i(L)$  が大きいことが明らかになった (図 4)。しかしながら、過去に観測した北太平洋亜熱帯域 (NPSG) における平均  $\sigma_i(L)$  よりも小さく、光によって PSII が損傷を受けにくいプランクトンが優占していたことが明らかになった。これまでの観測データから、 $\sigma_i(L)$  は細胞の光捕集能力 (PSII 有効光吸収断面積  $\sigma_{psII}$  や Chl 光吸収係数  $a^*$ ) に依存することが判っている。また一般に細胞内色素のパッケージ効果によって大型種の光捕集効率が低いことを踏まえると、亜熱帯群集 (ピコシアノバクテリアが主体) に比べて亜寒帯プランクトン群集 (珪藻が主体) の光損傷リスクが相対的に小さいのは、平均細胞サイズが大きいことが一因だと考えられる。

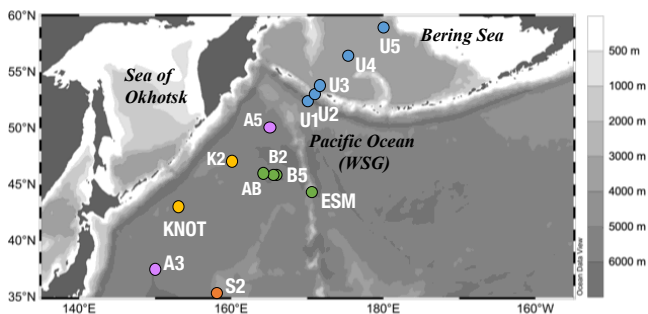


図 3  
船上実験を行った観測点。

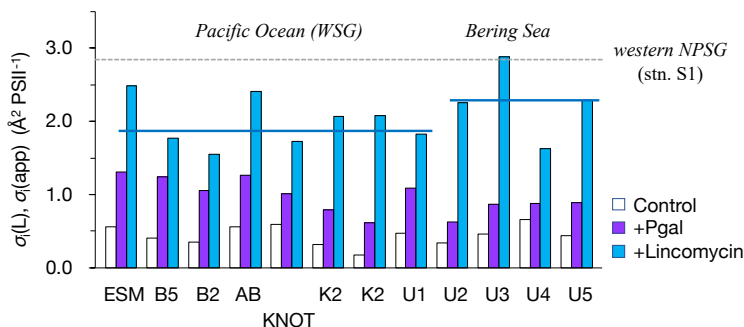


図 4  
リンコマイシン添加試料データから算出した PSII 光失活パラメータ  $\sigma_i(L)$  と、コントロールおよび Pgal 添加試料から算出した「見かけ上の」 $\sigma_i(app)$  の空間変化。実線は WSG およびベーリング海における  $\sigma_i(L)$  の平均値、点線は西部北太平洋亜熱帯循環域 (western NPSG) の平均値を示す。\*2017 年とそれ以前に得られたデータのみを表示した。

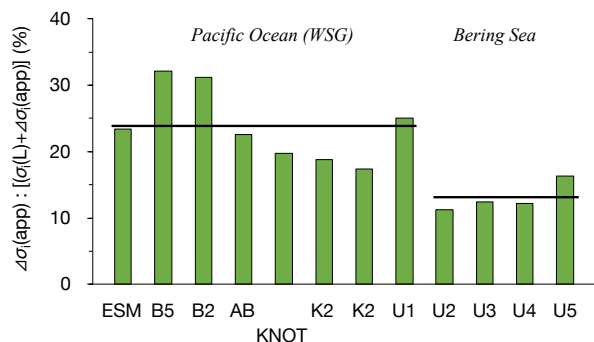


図 5  
PTOX による PSII 光失活の緩和に関する貢献度 (%) の空間変化。実践は WSG およびベーリング海における平均値を示す。\*2017 年とそれ以前に得られたデータのみを表示した。

## (2) 【PTOX による光防御機能の定量評価】

実験試料に Pgal を添加し、PTOX が機能していない状態の強光ストレス応答を調査した。亜寒帯域の植物プランクトン試料を用いたほぼ全て実験で、コントロールに比べて PTOX 阻害剤の Fv/Fm が低下した。このことは、西部北太平洋の亜寒帯プランクトン種全般において、PTOX 経路を介して余剰な電子を消費することによって PSII-PSI 間の過還元状態を緩和し、PSII の光損傷リスクを減らしていることを示している。この働きを定量的に評価するため、コントロールおよび PTOX 阻害剤試料データを用いて「見かけ上」の  $\sigma_i(app)$  を算出し、両者の差 ( $=\Delta\sigma_i(app)$ ) を

PTOX による PSII 失活の緩和効果と仮定した。更に潜在的な PSII の光失活 ( $=\sigma_i(L)+\Delta\sigma_i(\text{app})$ ) に対する PTOX による緩和効果の比を求め、PTOX によってどれくらい PSII 失活リスクが軽減されているかを見積もった。この効果は観測域全体で 10-35% の範囲で変化し、ベーリング海に比べて亜寒帯循環域プランクトン群集の平均値がより大きいことが判った (図 5)。このことは、夏季の西部亜寒帯循環域 WSG における表層の溶存鉄濃度が極めて低く、植物プランクトンの PSI 含量が制限されるため、PSI に関連した代替的電子伝達経路 AEF (water-water サイクル等) ではなく、PTOX のような PSI 上流側におけるエネルギー消費機能をもつプランクトンが優占していたことを反映していると考えられる。逆に観測時のベーリング海では WSG に比べて鉄制限が相対的に緩く、PTOX 以外の AEF や非光化学的消光 (NPQ) に依存したプランクトンが生息していたと推察した。

また亜寒帯域の全ての実験ではないが、コントロールに比べて PTOX 阻害試料の PSII 有効光吸収断面  $\sigma_{\text{PSII}}$  が実験中に有意に低下する現象が観察された。これは、PTOX 経路の働きを制限されたことで別の光防御メカニズムが働き、結果としてアンテナ色素から PSII 反応中心へのエネルギー伝達効率が下がったことを捉えていると考えられる。このメカニズム自体の同定は叶わなかったが、亜寒帯プランクトンは極めてフレキシブルな光防御機能を持つことが示唆された。

### (3) 【成果のまとめ】

夏季の亜寒帯海域の表層環境は、頻繁に生じる気象擾乱 (濃霧の発生と解消、爆弾低気圧の通過など) や鉛直混合に起因する光変化が大きく、更に溶存鉄の可用性が極めて低い (=HNLC 海域)。そのような環境に生息する植物プランクトンは、PTOX 経路を中心とした短時間に強光応答する光防御機能を有していることが本研究によって明らかになった。この機能を保持する限り、温暖化によって亜寒帯域の成層強化が生じた場合でも、亜寒帯プランクトンの PSII 光損傷リスクはそれほど大きくならないと予想される。しかし今以上の鉄制限が、直接・間接的に光防御機能を低下させる可能性もあり、同海域の基礎生産力の将来予測をするためには、今後も亜寒帯プランクトン群集の種組成および PSII 光失活特性をモニターすることが必要である。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 2件／うち国際共著 2件／うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Mino Y., Sukigara C., Honda M. C., Kawakami H., Wakita M., Sasaoka K., Yoshikawa C., Abe O., Kaiser J., Kimoto K., Kitamura M., Fujiki T., Matsumoto K., Saino T.	4. 巻 125
2. 論文標題 Seasonal and Interannual Variations in Nitrogen Availability and Particle Export in the Northwestern North Pacific Subtropical Gyre	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Journal of Geophysical Research: Oceans	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1029/2019JC015600	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Fujiki Tetsuichi, Inoue Ryuichiro, Honda Makio C., Wakita Masahide, Mino Yoshihisa, Sukigara Chiho, Abe Osamu	4. 巻 65
2. 論文標題 Time series observations of photosynthetic oxygen production in the subtropical western North Pacific by an underwater profiling buoy system	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Limnology and Oceanography	6. 最初と最後の頁 1072 ~ 1084
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1002/lno.11372	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 該当する

〔学会発表〕 計15件（うち招待講演 1件／うち国際学会 6件）

1. 発表者名 藤木徹一, 喜多村稔, 細田滋毅, 原田尚美, 脇田昌英, 三野義尚
2. 発表標題 西部北太平洋亜寒帯域の植物プランクトン群集の季節変動：物理・化学プロセスとの関係
3. 学会等名 2018年度日本海洋学会秋季大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Fujiki, T., M. Kitamura, S. Hosoda, N. Harada, M. Wakita, Y. Mino
2. 発表標題 Influence of physical and chemical processes on phytoplankton community in the western subarctic Pacific
3. 学会等名 第二回OMIX国際シンポジウム「海洋混合過程：生物地球化学、気候、生態系への影響」（国際学会）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 三野義尚, 藤木徹一, 本多牧生, 原田尚美, 鋤柄千穂
2. 発表標題 西部北太平洋における植物プランクトン群集の強光応答
3. 学会等名 名古屋大学ISEE共同利用集会「水圏クロロフィル蛍光に関する知識統合と研究戦略」
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Fujiki, T., R. Inoue, M. C. Honda, M. Wakita, C. Sukigara, Y. Mino, O. Abe
2. 発表標題 Relationship between phytoplankton productivity and oxygen cycle in the subtropical western North Pacific
3. 学会等名 ASLO 2019 Aquatic Science Meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Y. Mino, T. Fujiki, C. Sukigara, M. C. Honda, K. Matsumoto, N. Harada
2. 発表標題 Phytoplankton strategy for coping with high-light stress in the NW subarctic Pacific
3. 学会等名 Climate Change Cluster Colloquium 2017: AQUAFLUO II Chlorophyll Fluorescence in Aquatic Sciences (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 三野義尚, 藤木徹一, 鋤柄千穂, 本多牧生, 松本和彦, 原田尚美
2. 発表標題 北西部亜寒帯太平洋における天然植物プランクトン群集の強光応答戦略
3. 学会等名 H29年度OMIX(海洋混合学の創設)全体会議
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 原田尚美、藤木徹一、野口真希、本多牧生、三野義尚、喜多村稔、関宰、近本めぐみ、塩崎拓平
2. 発表標題 北太平洋の海洋低次生態系とその変動機構の解明
3. 学会等名 2018年度日本海洋学会秋季大会
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Fujiki, T., R. Inoue, M. C. Honda, M. Wakita, C. Sukigara, Y. Mino, O. Abe
2. 発表標題 Time-series observation of biogeochemical parameters in the subtropical western North Pacific
3. 学会等名 6th Argo Science Workshop (招待講演)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 (9)Mino, Y., C. Sukigara, M. C. Honda, H. Kawakami, T. Fujiki, M. Kitamura, N. Harada, M. Wakita
2. 発表標題 Seasonal and interannual variations in the upper layer nitrogen availability and particles export in the western subtropical North Pacific
3. 学会等名 第二回OMIX国際シンポジウム「海洋混合過程：生物地球化学、気候、生態系への影響」(国際学会)
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤木徹一、木元克典、石谷佳之、高木悠花
2. 発表標題 FRR 法を用いた浮遊性原生動物と藻類の共生関係の解明
3. 学会等名 名古屋大学ISEE共同利用集会「水圏クロロフィル蛍光に関する知識統合と研究戦略」
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 鋤柄千穂、三野義尚、岡英太郎、植原量行、根田昌典
2. 発表標題 亜熱帯海域における冬季混合と生物応答について
3. 学会等名 名古屋大学ISEE共同利用集会「水圏クロロフィル蛍光に関する知識統合と研究戦略」
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤木徹一、原田尚美
2. 発表標題 無人海洋観測プラットフォームに搭載可能な高速フラッシュ励起蛍光光度計の開発
3. 学会等名 名古屋大学ISEE共同利用集会「水圏クロロフィル蛍光に関する知識統合と研究戦略」
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 藤木徹一、喜多村稔、脇田昌英、渡健介、中野善之、細田滋毅、原田尚美、三野義尚
2. 発表標題 動観測プラットフォームを用いた西部北太平洋亜寒帯域の時系列観測研究
3. 学会等名 ブルーアースサイエンス・テック2019
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 (2)Mino, Y., C. Sukigara, M. C. Honda, H. Kawakami, T. Fujiki, M. Kitamura, N. Harada, M. Wakita
2. 発表標題 Seasonal and interannual variations in the upper layer nitrogen availability assessed by nitrogen isotopic compositions of settling particles in the western subtropical North Pacific
3. 学会等名 ASLO 2019 Aquatic Science Meeting (国際学会)
4. 発表年 2019年



1. 発表者名 Fujiki, T., R. Inoue, M. C. Honda, M. Wakita, C. Sukigara, Y. Mino, O. Abe
2. 発表標題 Time-series observations of primary production in the western subtropical Pacific by an underwater profiling buoy system: relationship between GOP and dissolved oxygen
3. 学会等名 Ocean Science Meeting 2020 (国際学会)
4. 発表年 2020年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	鋤柄 千穂  (SUKIGARA CHIHO)  (90447128)	東京海洋大学・船舶・海洋オペレーションセンター観測部門・特任助教    (12614)	
連携研究者	藤木 徹一  (FUJIKI TETSUICHI)  (30598248)	国立研究開発法人海洋研究開発機構・地球環境観測研究開発センター・主任技術研究員    (82706)	