

令和 6 年 6 月 19 日現在

機関番号：15401

研究種目：若手研究

研究期間：2022～2023

課題番号：22K14937

研究課題名（和文）低栄養が植物プランクトンの強光防御機構および分類群組成に及ぼす影響

研究課題名（英文）Effect of oligotrophication on protective mechanism against strong light and taxa composition of phytoplankton

研究代表者

小原 静夏（Ohara, Shizuka）

広島大学・統合生命科学研究科（生）・特任助教

研究者番号：10878276

交付決定額（研究期間全体）：（直接経費） 3,500,000円

研究成果の概要（和文）：海の主要な基礎生産者である珪藻と、漁業に有害な種を含み物理的鉛直移動が可能な鞭毛藻を対象とした。珪藻8種と鞭毛藻3種の種ごとの強光防御機構（NPQ）の最大値を比較し、珪藻1種と鞭毛藻1種のNPQ能が低かった。これら2種はNPQ以外の強光回避機構（鉛直移動による物理的回避を含む）を持つことが示唆された。続いてこれら11種について、リン制限下におけるNPQ変化の違いを比較し、珪藻の内の多くが低栄養と強光の複合ストレスに弱い傾向があること、珪藻にも鞭毛藻にも貧栄養かつ強光下に有利な種と不利な種が混在していること、同じ属でも種によってこの複合ストレスへの応答が異なる場合があること、が示唆された。

研究成果の学術的意義や社会的意義

強光防御機構である非光化学消光（NPQ）に着目した研究は陸上植物では盛んである。本研究で対象とする珪藻についてもいくつか研究例があるが、その多くは干潟の底生珪藻や極地に生息する種に関する研究で、瀬戸内海のような沿岸域に代表的な浮遊性珪藻類や鞭毛藻類のNPQ能に関する知見は不足している。一方、瀬戸内海では珪藻類減少による生産力の低下や有害な鞭毛藻類赤潮による漁業被害に悩まされており、植物プランクトン種遷移をコントロールしうるNPQ能の違いを理解することは、基礎生産力低下の要因や有害鞭毛藻類赤潮の発生機構の解明に繋がると期待される。

研究成果の概要（英文）：Diatoms, which are major primary producers in the ocean, and flagellates, which include species harmful to fishery and capable of vertical migration, were selected. Comparing the maximum value of strong light defense mechanism (non-photochemical quenching: NPQ) of each species of 8 diatoms and 3 flagellates, 1 diatom and 1 flagellate had low NPQ ability. It was suggested that these two species have a mechanism of high-light avoidance other than NPQ, including physical avoidance by vertical migration. Then, the difference of NPQ change under phosphorus limitation was compared for these 11 species, and it was indicated that many diatoms tended to be weak to the combined stress of low nutrient and high light, that both diatoms and flagellates had the species which were advantageous and disadvantageous under the oligotrophic and high light, and that the response to this combined stress might be different by species even in the same genus.

研究分野：浮遊生物生態学

キーワード：植物プランクトン 貧栄養化 強光阻害 非光化学消光 分類群組成 珪藻類 鞭毛藻類 瀬戸内海

様式 C - 19、F - 19 - 1 (共通)

1. 研究開始当初の背景

植物プランクトンは海の生物生産を支える基礎生産者であり、その内、珪藻類は全海域の基礎生産の約半分を担う重要な生物群である。一方で沿岸域において珪藻類と競合する鞭毛藻類には赤潮化すると魚介類の斃死をもたす有害種が多く含まれている。日本最大の半閉鎖性海域である瀬戸内海では積極的な栄養塩削減により、赤潮発生件数がピーク時の3分の1にまで減少したが、依然として年間100件程赤潮が発生している。

研究代表者は瀬戸内海中央部に位置する備後灘において8年間、毎月植物プランクトンモニタリングを行っている。その結果、夏季(6~9月)の植物プランクトンバイオマスの内、約半分が鞭毛藻類で占められており、珪藻類を上回った。このような、珪藻類の減少と有害鞭毛藻類の増加は瀬戸内海各地で夏季に見られ、瀬戸内海の貧栄養化と絡めて議論されることが多い。前述のとおり瀬戸内海では積極的な栄養塩削減を実施し、今では貧栄養化したと言われている。さらに近年の水温上昇により特に表層が暖められ、下層の低温の水との間に顕著な密度差が生じ、水柱が鉛直的に混合しない現象(成層化)が顕著である。この様な状況下、鞭毛を持たず移動できない珪藻類は、表層の光と河川から流れ込む栄養塩に頼って光合成を行うが、そもそも流入河川の少ない瀬戸内海中央部では、総量規制も相まって栄養塩が枯渇する。その一方、多くの鞭毛藻類は鉛直移動能によって夜間に底層の豊富な栄養塩を吸収し、日中に表層で光合成を行い増殖する。これが、夏季に珪藻類が衰退し、鞭毛藻類が優占するメカニズムの基本である。これに加え本研究では、近年の瀬戸内海における光環境の変化に着目した。

近年、瀬戸内海では大気の大気清澄化により日射量が増加している。日射量の増加に加え、透明度も顕著に上昇しており、植物プランクトンが強光に曝される機会(強光イベント)は増えている。植物にとって太陽光は不可欠である一方で、強すぎる光は有害である。一般に陸上植物は強すぎる光を熱として消光し光合成系を守る「非光化学消光(Non-photochemical quenching; NPQ)」を備えている。陸上植物よりも強光に曝される機会が少ないであろう植物プランクトンにおいて、この消光機構はこれまで注目されてこなかったが、一部の珪藻類は高いNPQ能を持ち、鉛直移動できない彼らにとって強光から自らを守る重要な役割を持つと考えられるようになってきた。そこで、前述の長年の現場観測データから植物プランクトン群集のNPQ値を抽出したところ、珪藻類が多いほどNPQ値が高く、NPQ値が高い時はリン酸塩濃度が高いという傾向が見られた。一方、珪藻類の割合が低い(=鞭毛藻類の割合が高い)時もある程度高いNPQ値が見られ、それはリン酸塩濃度と相関が無かった。陸上植物ではリン酸塩の低下がNPQ低下につながることはよく知られるので、沿岸域に出現する浮遊性珪藻類 *Skeletonema costatum* をリン酸塩制限下で培養したところ、やはりNPQ値が低下し、リン酸塩の再添加でNPQ能の上昇が見られた。

以上から、主に表層に出現し強光から身を守る必要がある珪藻類はNPQ能を備えるが、瀬戸内海で深刻なリン酸塩の枯渇がNPQ能を低下させ、強光阻害を受けやすくなる。一方、鉛直移動によって強光から逃避でき、底層の豊富な栄養塩を利用できる鞭毛藻類が有利となるが、鞭毛藻類にもNPQ能を備える種があり、鉛直移動+NPQによって強光を調節でき、一層有利であるという仮説を考えた。

2. 研究の目的

瀬戸内海から分離された珪藻類・鞭毛藻類培養株を用いて;(1)植物プランクトン種ごとのNPQ能の比較,(2)リン酸塩濃度とNPQ誘導との関連,(3)潜在的NPQ能およびリン制限下におけるNPQ能の変化と、各植物プランクトン種の生態(鉛直移動の有無など)との関連性、以上3つの個別の問いを解決することで、本研究の仮説「リン酸塩枯渇+強光イベントの増加が珪藻類のNPQ能の低下や強光阻害を引き起こし、鞭毛藻類の優占や有害赤潮の増加を誘引する」を検証することを目的とする。

3. 研究の方法

次の12種の植物プランクトンを実験に供した;浮遊性珪藻7種 *Skeletonema costatum* *S. japonicum*, *Chaetoceros lorenzianus*, *Chae. didymus*, *Thalassiosira* sp., *Odontella* sp., *Eucampia zodiacus*, 底生珪藻2種 *Navicula ramosissima*, *Cylindrotheca closterium*, 渦鞭毛藻1種 *Prorocentrum shikokuense*, ラフィド藻2種 *Chattonella antiqua*, *Heterosigma akashiwo*。

まず潜在的なNPQ能を比較するため、いずれの種にとっても好適な条件(温度25°C,光量子量150 $\mu\text{mol-photon m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ (明暗周期12hL:12hD), f/2培地)で10日程度培養し、24時間ごとにイメージング型パルス変調型蛍光光度計(Closed FluorCam, Photon systems instruments社)で現場表層であるうる強光強度に近い956 $\mu\text{mol-photon m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ の光を当てたときの非光化学消光NPQを測定した(NPQ₉₅₀とする)。植物プランクトン種ごとに培養期間中の最大NPQ値を比較した。

さらに同じ12種について、完全f/2培地区、窒素1/10濃度区、リン1/10濃度区の3つの栄養塩条件下で同じく10日程度培養し、24時間ごとにClosed FluorCamを用い8段階の光強度下(126~1,873 $\mu\text{mol-photon m}^{-2} \text{sec}^{-1}$)で非光化学消光NPQを測定した。本実験ではさらに光化学系II下流の光合成収率qPも測定し、NPQ発現時に光化学系が保護されているかも検討した。培

養時の温度、光強度、明暗周期は上記培養実験と同様とした。

また培養実験で得られた NPQ 能と各植物プランクトン種の生態特徴が実環境でも観察するため、広島県呉市沿岸にて夏季に週 1 回の定期モニタリングを実施した。ただし例年本調査点では夏季に鞭毛藻類の優占が確認されていたものの、本研究期間には常に珪藻類が台頭していたため、珪藻類内の種または属遷移に着目してデータを解析した。

4. 研究成果

まず栄養塩充足時の NPQ 能を比較した。最大 NPQ の試験した 12 種の平均値は 1.35 で、この平均値から極端に NPQ が低い 2 種（底生珪藻 *Cy. closterium*、ラフィド藻 *Chat. antiqua*）を潜在的な NPQ 能が低い「低 NPQ 種」とした。特に *Chat. antiqua* の最大 NPQ 値は 0.25 と極めて低かった。平均よりも最大 NPQ が極端に高い種はなく、浮遊性珪藻の最大 NPQ はいずれの種も平均値と有意な差はなかった。一方で底生珪藻や鞭毛藻は種ごとの最大 NPQ の差が大きく、似た生態を持つ種でも強光防御機構 NPQ の能力に差があることが示唆された。

次に栄養塩条件による最大 NPQ₉₅₀ の変化を比較したところ、その変化パターンは植物プランクトン種ごと、栄養塩種ごとに異なった（図 1）。これら栄養塩条件による NPQ の差に加え、NPQ 最大値を示したときの qP を各栄養塩条件下で比較したところ、各植物プランクトンについて以下のような特徴を捉えることができた。

前述のとおり、珪藻類 1 種と鞭毛藻類 1 種で低 NPQ 種が見つかり、これら 2 種は熱放散以外の強光回避機構（鉛直移動による物理的回避を含む）を持つことが示唆された。低 NPQ 種の鞭毛藻 *Chat. antiqua* は、NPQ 能は低いが栄養塩制限下でも強光下でも高い qP を維持しており、栄養塩条件に左右されず強光に強い種であることが示唆された。本種が低 NPQ にもかかわらず強光下で高い光合成収率を維持できる理由は本研究では不明であるが、実現場でも本種は高い鉛直移動能を持ち現場海域に表層に集積することが多く、この生態的特徴をよく反映した結果である。同じく低 NPQ 種の底生珪藻 *Cy. closterium* は完全培地でも強光下で qP が大きく低下しており、強光に極めて弱い種であると考えられた。本種は珪藻類ではあるが運動能力を持つ（滑走運動）ことが知られており、実環境中において砂粒の下に潜るなど物理的な強光回避を行っていることが推測される。

NPQ 能が比較的高い種の内、栄養塩制限によって NPQ が低下した種は浮遊性珪藻 *Sk. costatum* と鞭毛藻 *P. shikokuense* の 2 種で、栄養塩制限下でかつ強光下において qP が低下した。つまりこの 2 種は低栄養によって NPQ 能が低下し強光阻害を受けやすくなると推測される。高 NPQ 種の内、低栄養条件で NPQ が変化しなかった種は浮遊性珪藻 *Odontella* sp. のみで、本種は栄養塩制限下でも qP は低下しなかった。高 NPQ 種の内、栄養塩制限下で NPQ が上昇した種は 6 種であった。残りの 5 種（浮遊性珪藻 *Chaetoceros* 属 2 種、*Thalassiosira* sp.、*E. zodiacus*、底生珪藻 *N. ramosissima*）は栄養塩制限下で NPQ の上昇と qP の低下が確認され、栄養塩の減少によって NPQ 能をより働かせるものの強光阻害を受けやすくなってしまうと推測した。

当初、浮遊性珪藻類は強光×低栄養の複合ストレスに弱いと推測したが、例えば浮遊性珪藻の中でも *Skeletonema* 属がリン制限下で強光阻害を受けやすいのに対し、*Chaetoceros* 属は低栄養条件下でも高い収率をキープできるといったように同じような生態を持つグループの中でも強光と低栄養に対する応答が異なることが明らかになった。

これらの培養実験から、1) 一部に潜在的な NPQ 能が極めて低い種がいること、2) 珪藻内の多くが低栄養と強光の複合ストレスに弱い傾向があること、3) 珪藻にも鞭毛藻にも貧栄養かつ強光下に有利な種と不利な種が混在していること、が示唆された。このように NPQ 能は植物プランクトン種ごとに大きく異なり、さらに低栄養時の NPQ 能の変化と強光阻害の有無にも多様なタイプが存在することが明らかとなった。そしてこのタイプの違いが近年の瀬戸内海の植物プランクトンの量や種組成の変化に影響していると考えられる。

実際に本研究では広島県呉市沿岸にて、夏季（6 月～8 月）の植物プランクトン種組成および NPQ のモニタリングも合わせて実施した。本研究期間中には残念ながら鞭毛藻類の出現が少なく、珪藻類と鞭毛藻類の遷移は捉えられなかったため、珪藻類内での遷移に着目した。観測初期には浮遊性珪藻 *Skeletonema* 属が優占したが、日照時間の増加や表層のリン酸塩濃度低下とともに *Chaetoceros* 属が優占した。この結果は上記の培養実験で得られた知見と矛盾がなく、両属の強光や低栄養に対する反応の差を示したと考えられる。

本研究では沿岸域に生息する植物プランクトンの強光および低栄養に対する応答について種ごとの違いを細かく捉えた最初の研究となった。今後はさらに多くの植物プランクトン種の NPQ について知見を蓄積し、現場海域に起こる種遷移の要因を説明する一助としたい。

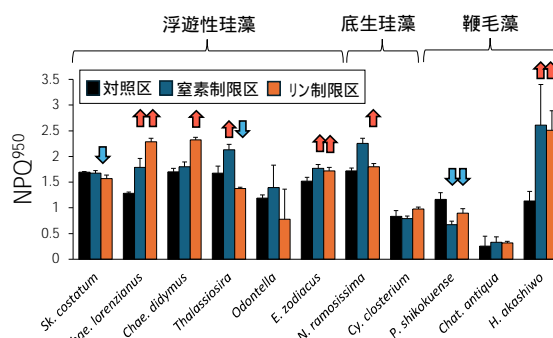


図 1. 強光照射時の NPQ 最大値（栄養塩条件別）
青矢印は対照区より有意に低い試験区、赤矢印は対照区より有意に高い試験区

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計2件（うち査読付論文 1件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 1件）

1. 著者名 Ohara Shizuka, Yano Ryoko, Furuya Kenichiro, Sato Takafumi, Ikeda Syunichiro, Koike Kazuhiko	4. 巻 10
2. 論文標題 The effects of sea-bottom plowing on phytoplankton assemblages: a case study of northern Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea of Japan	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Frontiers in Marine Science	6. 最初と最後の頁 01/16
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fmars.2023.1222810	査読の有無 無
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 -

1. 著者名 Yano Ryoko, Ohara Shizuka, Koike Kazuhiko	4. 巻 10
2. 論文標題 High light stress under phosphorus limitation in summer may accelerate diatom shift from Skeletonema to Chaetoceros in an oligotrophic coastal area of Japan	5. 発行年 2023年
3. 雑誌名 Frontiers in Marine Science	6. 最初と最後の頁 01/12
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.3389/fmars.2023.1095762	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 -

〔学会発表〕 計4件（うち招待講演 0件/うち国際学会 2件）

1. 発表者名 中川真優菜, 小原静夏, 矢野諒子, 小池一彦
2. 発表標題 低栄養が植物プランクトンの強光防御機構および種組成に及ぼす影響
3. 学会等名 2023年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2023年

1. 発表者名 小原静夏・隠塚俊満・成瀬将太郎・植木尚子・矢野 諒子・小池一彦
2. 発表標題 Difference in the sensibility for herbicides and antibiotics between marine diatoms and phytoflagellates
3. 学会等名 Joint Aquatic Science Meeting (国際学会)
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 矢野 諒子・隠塚俊満・成瀬 将太郎・小原静夏・小池一彦
2. 発表標題 Can recent drastic changes in phytoplankton species in Japanese coastal areas be explained by oligotrophication alone? A proposal to incorporate other extreme changes above the sea surface
3. 学会等名 Unifying Ecology Across Scales, Gordon Research Conference 2022 ((国際学会))
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 矢野 諒子・隠塚俊満・中川真優菜・小原静夏・小池一彦
2. 発表標題 リン欠乏と強光は瀬戸内海における珪藻Skeletonema costatumの衰退要因として考えうるか : 強光を防御する仕組みへの影響
3. 学会等名 022年度日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会
4. 発表年 2022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
---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------