

氏 名(国籍) モラエス , クリスチン ・ ルイーズ ・ ブラウン
Moraes, Cristine Louise Braun

学位の種類 博 士 (農 学)

学位記番号 農 博 第 578 号

学位授与年月日 平 成 11 年 3 月 25 日

学位授与の要件 学位規則第 4 条第 1 項該当

研究科専攻 東北大学大学院農学研究科水産学専攻
(博士課程)

学位論文題目 **Effect of UV-B on Productivity and UV-absorbing
compounds of phytoplankton in the area west of
the antarctic Peninsula**
(南極半島西方海域における植物プランクトンの生産力
と紫外線吸収物質に及ぼす紫外線Bの影響)

論文審査委員 (主 査) 教 授 谷 口 旭
教 授 秦 正 弘
教 授 大 森 迪 夫

論文内容要旨

1. はじめに

水圏生態系における環境ストレス因子としての紫外線 (UV) への関心は 20 年ほど前から強まり、1985 年に南極上空のオゾンホールが発見されてからは、深刻な問題となってきた。さらに最近の研究は、南極上空のオゾンが破壊される時期が春のみならず夏にまで継続し、南極海への UV 放射量が増加していることを示している。UV 放射は 3 つの波長帯、すなわち UV-A、UV-B、UV-C に分けられるが、そのうちオゾン層に起こる変化の影響を受け、かつ生物に影響を与えるのは UV-B (320–280nm) である。水圏植物は陸圏植物とほぼ同量の光合成を行っており、植物プランクトンは年間 90–100 ギガトンの炭素を同化していると言われている。よって、増加した UV-B が植物プランクトンに与える影響を知ることは地球温暖化の将来予測の点で大変重要である。また世界中の動物性蛋白食品の 30 % 以上が海由来であることから、水産学の点でも重要な課題である。

最近の室内研究の結果は、UV-B が植物プランクトンの光合成活性・酵素活性・窒素同化を低下させたり色素を漂白することを示しているが、自然海洋での実験はほとんど行われていない。本研究は、南極海の植物プランクトンが受けている UV-B のストレスについて現場で研究したものである。南極海を対象にした理由は次のようである。まず、南極海の植物プランクトンの密度は、熱帯、亜熱帯におけるよりも 1–2 桁高いので、生物生産や CO₂ の同化沈降に果たす役割が大きいというのが第一の理由である。また、南極への UV-B フラックスの絶対量は熱帯域に比べれば低いために南極海の植物プランクトンは低レベルの UV-B 放射に適応しているにもかかわらず、そこでの UV フラックスの増加は特に急激であるため、その影響が大きいというのが第 2 の理由である。

本研究では、UV-B 放射の生物学的影響に関して 2 つのことを調査した。第 1 は南極半島西方海域における植物プランクトンの UV 吸収物質の分布について、第 2 は UV 放射の有無による光合成活性の差異である。

2. 材料と方法

アメリカのパーマー LTER プログラム研究船 Polar Duke 号による航海に参加し、南極半島西方海域の大陸棚から沖合にかけての海域で実験を行った。初めの航海は 1996 年 1 月から 2 月、2 回目の航海は 1997 年の 1 月から 2 月にかけて行われた。研究海域は 63–68°S、64–73°W の範囲で、ここに 5 本の定線に設定された測点がある (Fig. 1)。これらの測点から CTD–ロゼット採水器システムで環境因子の測定記録と試水の採集を行った。採水層は、第 1 回航海では表面入射光の 100 % (表面)、50 %、24 %、14 %、4 %、2 % に相当する水中光度の各深度、第 2 の航海では 100 %、50 %、30 %、13 %、4 %、0.5 % 光層とした。

第 1 航海上の試水はまず、プランクトン色素の分析に供し、クロロフィル a とフェオピグメントを蛍光法で測定するとともに、HPLC によるカロテノイド系色素の分析も行った。さらに 31 測点の試水は、植物プランクトンを含む懸濁物の紫外–可視域の光吸収スペクトラム測定に供した。後者は Mitchell and Kiefer (1988) に従ってダブルピ

ームの UV/VIS 分光光度計により 300–750 nm 間を、1 nm 幅でスキャンした。

第 2 航海の試水は、色素分析の他に、 ^{14}C 擬似現場法による光合成測定実験にも供した。培養時間は各試水ごとに 2、4、8、24 時間の 4 区としたが、それらの全ての実験区において 30% UV 透過のテフロン瓶と UV 不透過のポリカーボネート瓶を併用し、UV-B の影響の強さを評価した。

3. 結果と論議

3-1. 環境

本研究海域には、基本的には、外側に北西流である南極周極流があり、陸棚上には南方への沿岸流がある。しかし複雑な沿岸・海底地形ため、陸棚上の 100–150m 深に相対的に高温、高塩分の深層水塊が上昇している。そのため、この海域では融氷期が早く、夏には広く開氷域となり、その分植物プランクトンは長く UV にさらされることになる。

観測時の表層水温は、 -0.9 – 1.6 °C の範囲にあり、南半分でより高温、また沿岸で低く沖合で高かった。表層塩分は約 33–33.8 の範囲にあり、やはり陸側から沖にかけて勾配がみられた。これらの水平的な勾配は小さかったが、鉛直勾配は時として明瞭であった。水柱鉛直成層度には測点間で差がみられ、後に述べるように、その差が植物プランクトンの UV-B 反応に影響を及ぼしていることが明らかになった。Fig. 2 は、鉛直成層度が異なるステーションでの水温、塩分、密度、クロロフィル a の分布を示している。上の図は有光層内の成層度が低い例を、下の図は有光層内で成層している例を、それぞれ示している。前者は陸棚上の St. 200.00 を、後者は陸棚スロープ上の St. 200.16 を現している。

全測点においてマクロ栄養塩濃度は十分高く、植物プランクトンの成長を制限するとはみなされなかった。すなわち、磷酸塩の濃度は 0.5 – 2.5 μM であり、硝酸塩の濃度は 4.1 – 32 μM であった。

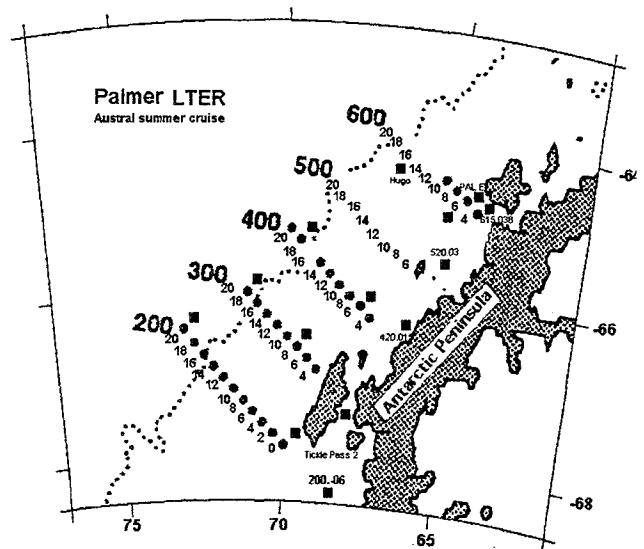


Fig. 1. Map of study area, the Palmer LTER (Long Term Ecological Research) region, located west of the Antarctic Peninsula. The circles shows the location of sampling stations for UV-absorption coefficient measurements (LTER 1996) and the squares shows the location of sampling stations for UV-primary productivity experiments (LTER 1997). The dotted line shows the 1000 m bathymetric contour, indicating the shelf break.

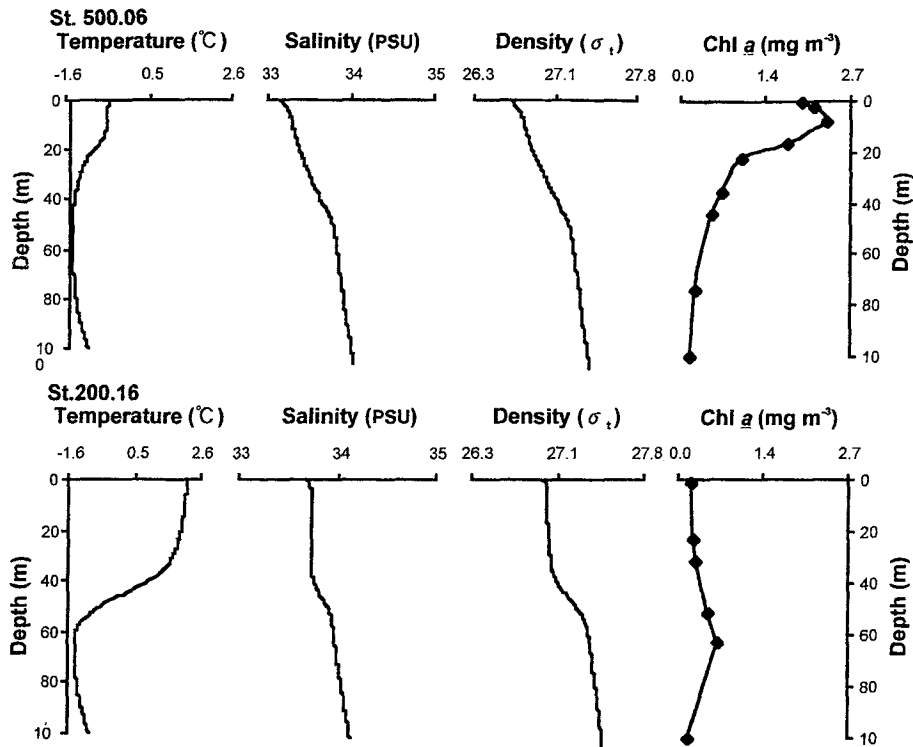


Fig. 2. Vertical profiles of temperature, salinity, density and chlorophyll *a* at two contrasting stations. Top Panel shows Station 500.06, onshore station on Line 500, where the mixed layer was shallow. Bottom panel shows Station 200.16 on the shelf slope on Line 200, where the mixed layer was deep.

3-2. 植物プランクトン色素

1) クロロフィルa: クロロフィルa濃度は大部分の測点では $0.12 - 2.1 \text{ mg m}^{-3}$ の範囲にあったが、北部陸棚域では最高 23.07 mg m^{-3} に達し、植物プランクトンのブルームがあったことを示していた。この理由から、後者の値は他と区別して論議する。定線200と600上では、クロロフィルの鉛直分布のタイプは陸側、陸棚中央、陸棚スロープで明らかに異なっていたが、他の定線上ではタイプの区別は明瞭ではなかった。

Fig. 3は有光層積算クロロフィルa量の値を陸から沖への順で示している。上図は、定線200、300、400、500ではその値が $19 - 85 \text{ mg m}^{-2}$ であることを、下図は定線600での値が、

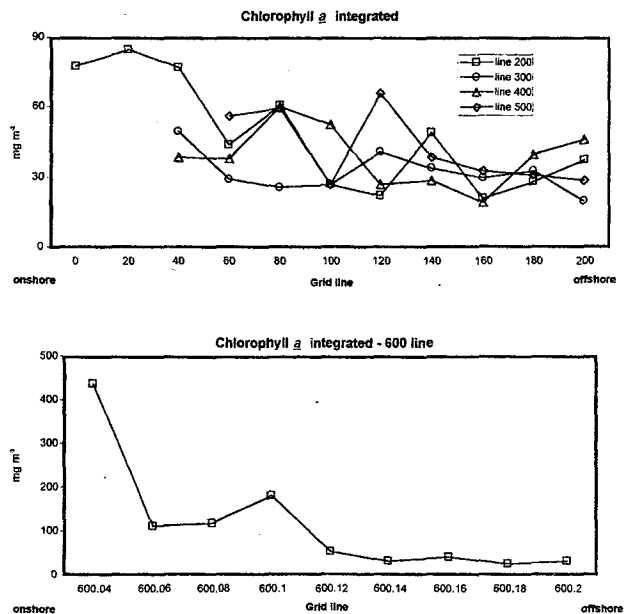


Fig. 3. Onshore-offshore variation of integrated chlorophyll *a*. Top panel shows for Lines 200, 300, 400 and 500. Bottom panel for Line 600, where the scale is five times higher than in top.

他よりも明らかに高いことを示している。最大値はSt. 600.04 で 437 mg m^{-2} に達した。いずれも陸側で高く、沖側で低いという水平勾配がみられた。

2) カロテノイド： 主なカロテノイド色素は fucoxanthin、alloxanthin、 $19'$ hexanoyloxyfucoxanthin、および diadinoxanthin で、このうち diadinoxanthin は光プロテクトカロテノイドと言われている。これらの色素はすべてのサンプルでみられたが、全体的に表層で多く下層で少なかった。Fucoxanthin は、定線 200、300、400、500 上で $0.02-0.7 \text{ mg m}^{-3}$ の値を示し、定線 600 上では最高値 6.63 mg m^{-3} がみられた。Alloxanthin は $0.001-0.24 \text{ mg m}^{-3}$ の範囲で、最大値 4.0 mg m^{-3} は定線 600 上でみられた。 $19'$ hexanoyloxyfucoxanthin は全定線上で $0.001-0.30 \text{ mg m}^{-3}$ の範囲にあり、やはり定線 600 上で高かった。diadinoxanthin は定線 200-500 上で $0.001-0.22 \text{ mg m}^{-3}$ であり、定線 600 線上で 0.71 mg m^{-3} の最大値を示した。これらの他にも量の少ない他のカロテノイド $19'$ butanoyloxyfucoxanthin、 β -carotene、diatoxanthin が検出されたこともあった。

カロテノイド系色素の組成には測点間で差が見られ、それによって優占植物プランクトンが推定された (Fig. 4)。すなわち、70% の測点では珪藻が多いことを示す fucoxanthin が優占しており、特に定線 600 上の測点で多かった。そこではほかに diadinoxanthin、chlorophyll c2、 β -carotene などにも検出された。 $19'$ hexanoyloxyfucoxanthin はプリムネシウム藻に特異的な色素だが、沖にかけて増加する傾向がみられ、クリプト藻に特徴的な alloxanthin は定線 600 上の陸側で卓越した。以上のことから、調査海域では珪藻が広く分布していて、特に陸側で優占しており、加えてプリムネシウム藻も優占していたことがわかる。一方、定線 600 上のブルームはクリプト藻を主群としていたことがわかる。ただし、本研究ではこれらの結果を検鏡で確かめることはできなかった。

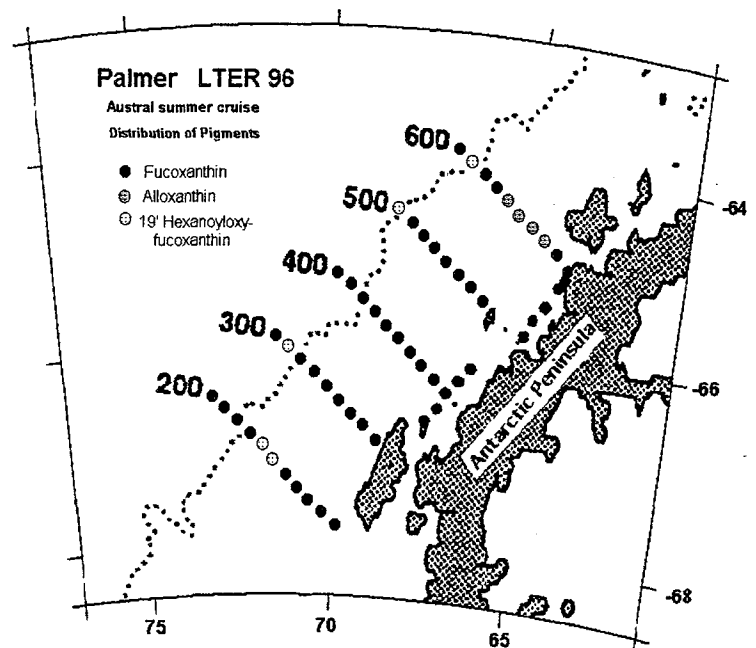


Fig. 4. Spatial distribution of the three most abundant carotenoids in the study area.

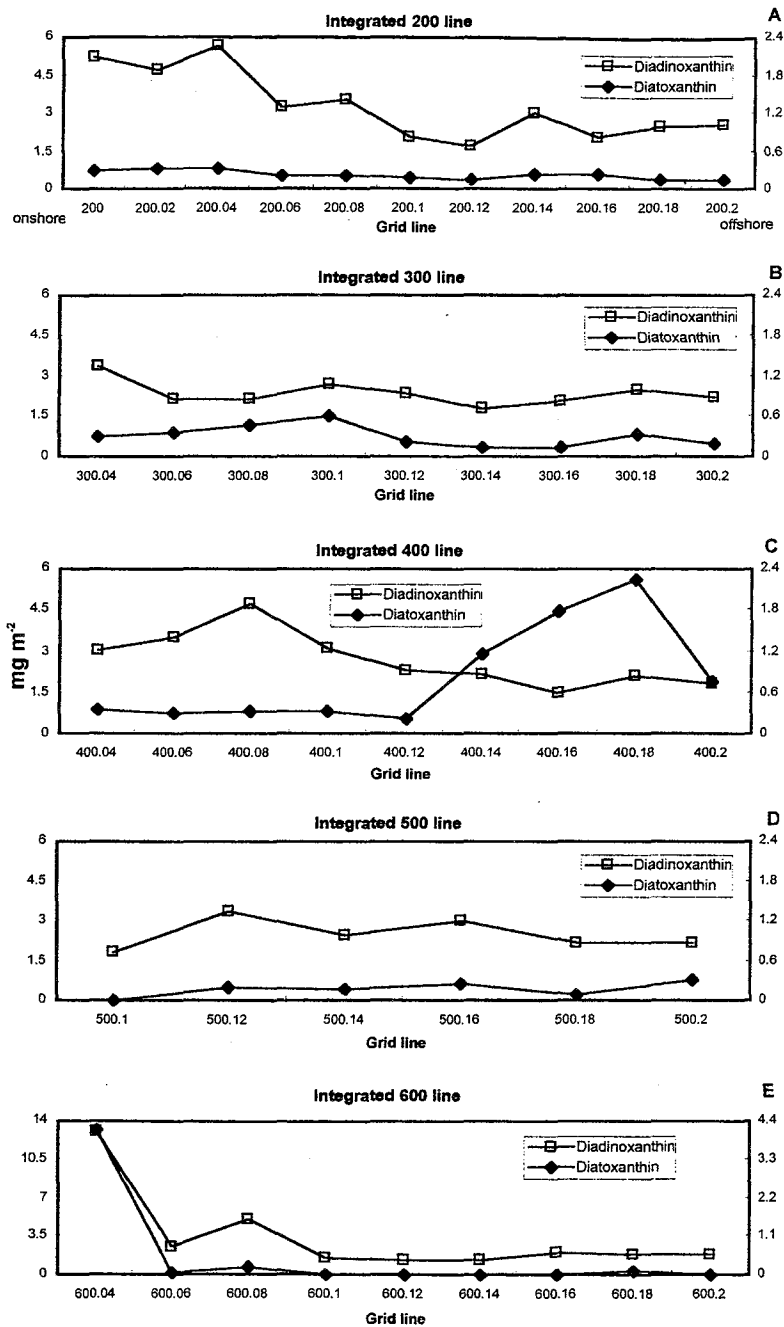


Fig. 5. Onshore-offshore variation of integrated diadinoxanthin and diatoxanthin. Note that scale on the left side is for diadinoxanthin and the scale on the right is for diatoxanthin, note also that the scale for diadinoxanthin is three times higher than for diatoxanthin.

Fig. 5 は、光プロテクト色素と言われる diadinoxanthin と diatoxanthin の有光層積算値の水平分布を示している。Diadinoxanthin は diatoxanthin よりも多く、また、定線 600 上でより多かった。また全体的には陸側で多く、沖合で少なかった。この傾向は、主に珪藻の量によって支配されていると考えられるが、diadinoxanthin はやや低い光条件でより多くなるという報告と考え合わせると、南極海の光条件は穏やかであることを示している。

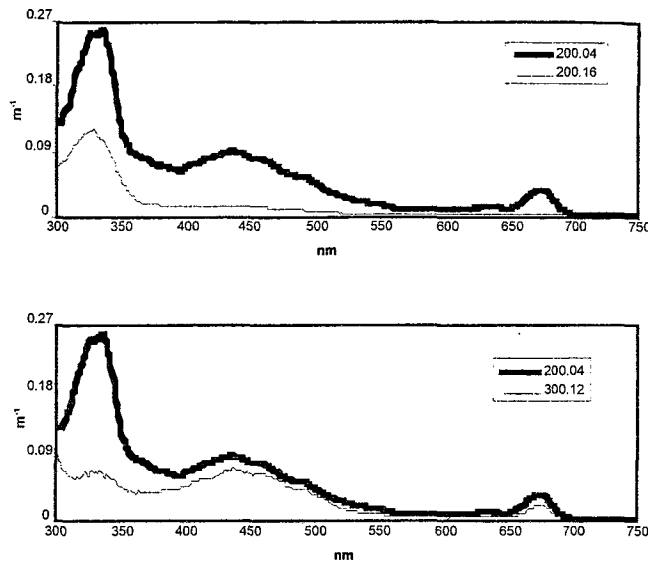


Fig. 6. Two UV-absorption spectra with extreme values for a_p 330 nm observed at two different stations. Low value of a_p 330 nm at Station 300.12 was associated with alloxanthin (cryptomonads) and high value at St. 200.04 was associated with fucoxanthin and 19' hexanoyloxyfucoxanthin (diatoms and prymnesiophytes).

スクリーンは、320–340 nm に最大吸収ピークを持つ化合物によると推察したことも一致する。Bidigare and Ondrusek (1992) は、このような化合物を mycosporine 様アミノ酸 (MAAs) と同定した。

本研究では、植物プランクトンの UV 吸収化合物の濃度は表層で高いという傾向がみられたが、深度にともなう減少は単純なものではなかった。UV 吸収化合物合成の諸過程は、それぞれ異なる波長感受性、異なる反応時間をもつので、海水と共に対流する早さや深度の差が UV 吸収化合物の合成に差を生じさせたと考えられる。従って、海水の鉛直混合のあり方は、植物プランクトン生産の重要な支配要因であるといえる。特に南極海では、水柱の鉛直安定度は弱く、かつ、風が強いので、この観点に注意を払う必要がある。

3) セストン及び植物プランクトンの光吸収スペクトル: Fig. 6 は、全 31 測点のセストンおよび植物プランクトンの光吸収スペクトルの平均を現している。南極の植物プランクトンは 320–340 nm の UV レンジ、330 nm に最大吸収帯を持っていた。この UV 吸収化合物を示す 330 nm 周辺のピークは 436、676 nm の可視光レンジに現れるピークより、ほとんどいつも高かった。436 nm は主にカロテノイド、676 nm はクロロフィルの吸収を示している。これらの結果は、Mitchell ら (1989)、Vernet ら (1989a、1994) による他の植物プランクトンでの観察結果と一致し、また、Garcia-Pichel (1996) が、サン

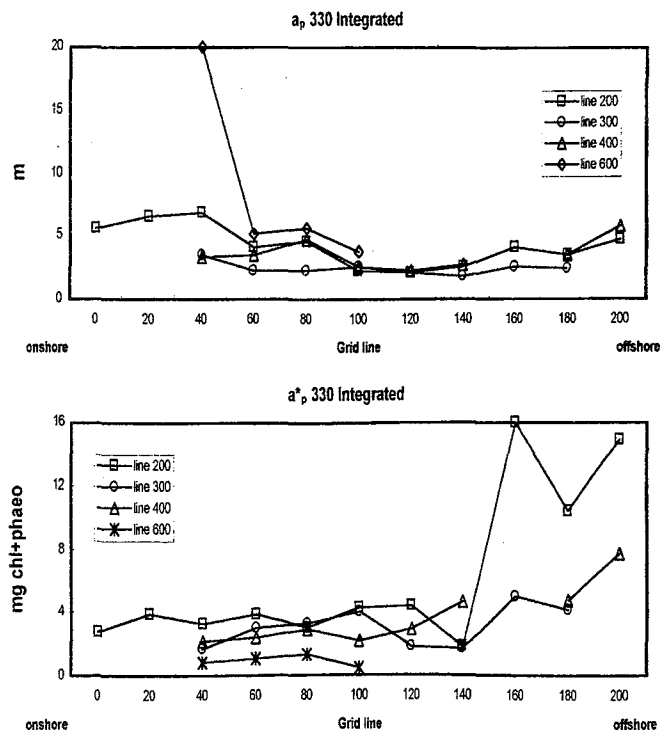


Fig. 7. Comparison of onshore-offshore variation between absolute (a_p 330 top panel) and pigment specific (a^*_p 330 bottom panel) *in vivo* absorption coefficient, at 330 nm along four lines.

Fig. 7 は、セストンおよび植物プランクトンの *in vivo* UV 吸光係数 $a_p 330$ の積算値を示している。セストンの $a_p 330$ は 1.8–6.8 m まで変化し、定線 600 上では最大 21 m であり、全体に陸側で高く、沖合で中間、陸棚縁辺で最低であった。定線 600 上の最大値は植物プランクトン量が多いことによるものであった。そこで、単位クロロフィル+フェオ色素で標準化した値 $a_p^* 330$ をとると、Fig. 7 下図のようになる。すなわち、 a_p^* は、定線 200 上で高く、全体に沖合で高く陸側では低かった。この傾向は a_p の傾向とは逆であり、単位植物プランクトンバイオマス量の UV 吸収化合物の重要性は、むしろ沖合側で大きいことを示している。ただし、 a_p^* の鉛直分布は、全体的に表層で高く、定線 400 上では 14% 光層以浅で、定線 200 と 300 上では 24% 光層以浅で、ともに高い値が見られた。この違いは、混合層の深度が定線 400 上でより深いことによると考えられた。

定線 200 上の高い a_p^* の値は fucoxanthin + 19' hexanoyloxyfucoxanthin の存在に関係していたが、定線 600 上の低い値は alloxanthin に関係していた。このことは、alloxanthin を作るクリプト藻の UV 吸収化合物合成能が低いことを示唆している。Vernetら (1994) も、植物プランクトンの分類群組成が UV 吸収の差をもたらすことを報告している。

4. 光合成活性に対する UV-B の影響

第 2 次航海の TS 環境は第 1 次航海と基本的には同じであった。クロロフィル a の水平および鉛直分布も前年と同様であったが、ブルームの規模は小さかった。また、表層混合層 (UML) の深さや躍層の発達程度と植物プランクトンの鉛直分布との間にも第 1 次航海と同様の関係が見られた (Fig. 2 参照)。このようなときに光合成活性に対する UV-B の影響を調査したことになる。

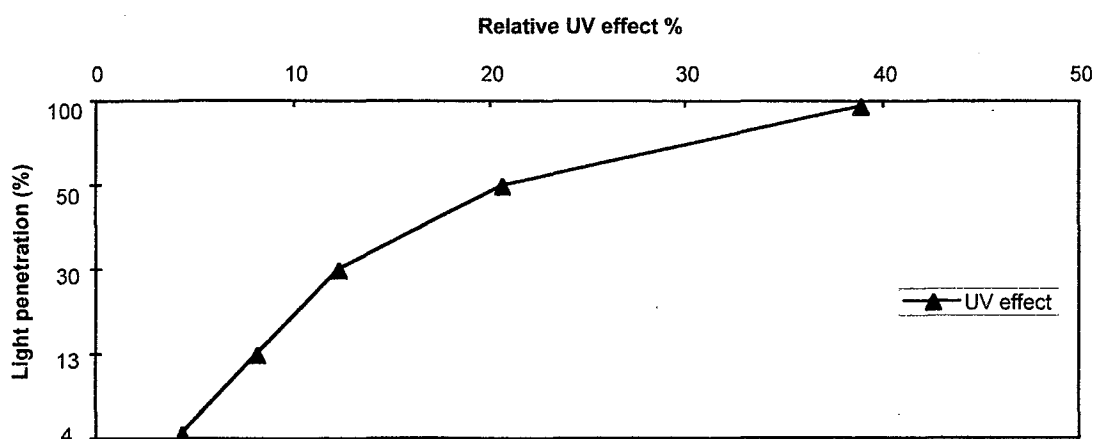


Fig. 8. Vertical change in percentage of UV-effect on primary production. An overall mean for 15 stations is given (n=90).

Fig. 8 は、UV 不透過のポリカーボネート瓶中の光合成値から UV 透過 30 % のテフロン瓶中での値を引いた値を、全 15 測点で平均した図である。その結果は、UV-B 照射下の光合成度が、表面では 39 % 減少することを示した。その減少程度は深度を増すにつれて小さくなり、50 % 光層（約 10 m 深）では約 21 % の減少、4 % 光層（約 40m）では 4 % の減少であった。しかし、この鉛直変化は測点によって異なっており、水柱の鉛直安定度もしくは UML の深さが重要な鍵をにぎっていると考えられた。

そこで、全 15 測点を、海水密度の鉛直分布によって、2 つのグループに分けて解析した (Fig. 9)。この図の左は UML が浅い測点の、右は UML が深い測点の、それぞれ平均値を示している。また、それぞれ上から順に、2、4、8、24 時間の光照射後の結果を示している。浅い混合層の水塊 (SUML) では、2、4、8 時間の UV-B 照射に対してほぼ同一の反応がみられ、24 時間照射後に中下層の値が一斉に低下した。一方、深い混合層の水塊 (DUML) では、より早く、2 時間照射で光合成は低下しはじめ、その後も UV-B 照射と非照射との差が維持された。すなわち DUML の植物プランクトンの方が UV-B 照射の影響を早く受け、かつそれを軽減することができることを示している。これは、SUML の植物プランクトンが既に UV-B に対して適応していたことを示唆する。しかも、どちらの植物プランクトンも UV-B に 24 時間照射される間に負の影響を半分にしたこと、DUML の光合成が最終的には SUML の値と同じレベルに達したことは大変興味深い。このことは、早く発現する反応と、ゆっくり発現する反応との二つのプロセスが、南極の植物プランクトンには備わっていることを示していよう。

5. おわりに

最近の研究は UV-B が水圏生態系に影響を与えていることを示しているが、その影響の大きさを評価することはいまだに困難である。今回の結果は南極海の植物プランクトンの光合成活性が UV-B のために表面では約 39 % 減少しているということを示した。UV の阻害効果は水塊の鉛直構造や植物プランクトンの分類群組成によって異なるので、一般化は単純にはできないが、UV-B が植物プランクトンにストレスを与えていることは、今回の結果から明らかである。特に、混合層が深い海域では顕著であった。UV のストレスは今後ますます増大するであろうから、海洋植物プランクトンの状態を一刻一刻サテライトモニタリングすることが重要になると考えられる。そのときには、本研究で明らかになった、UV 吸収化合物を含む植物プランクトンの色素組成に関する知見が役立つと期待できる。

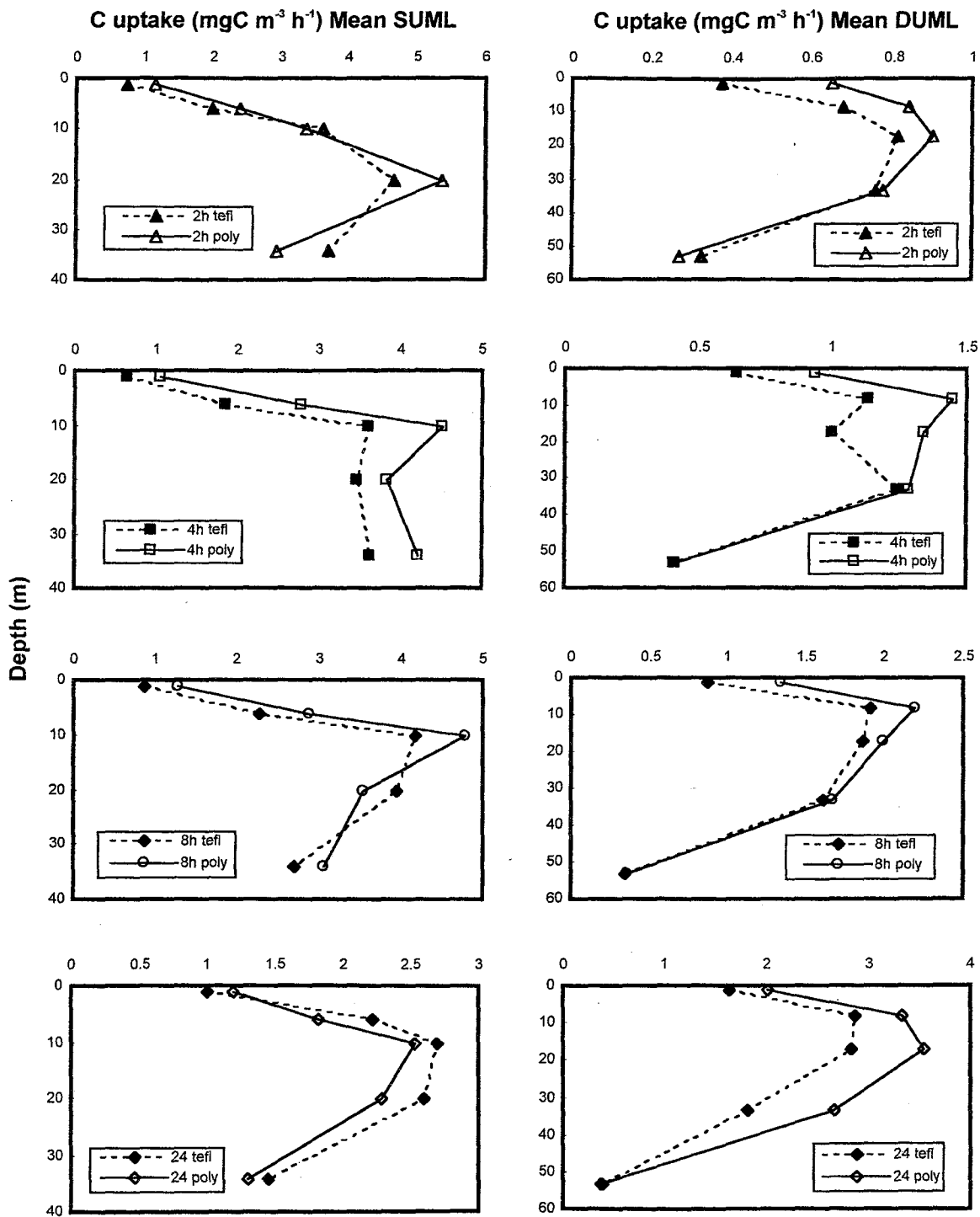


Fig. 9. Vertical distribution of carbon uptake rates with (dotted line) and without (solid line) natural UV-B radiation, after 2, 4, 8 and 24 hours. Number of the stations occupied in the area where upper mixed layer was shallow (SUML) and deep (DUML) were respectively 9 and 5.

6. まとめ

- 1) 南極半島西方海域の植物プランクトン群集には、各種のカロテノイド色素とともに、広く UV 吸収化合物がみられた。
- 2) 南極海の UV 吸収化合物の出現と量を支配する重要な要因のひとつは、植物プランクトンの分類群組成である。最も高い値はプリムネシウム藻の特異的な色素である 19'¹ hexanoyloxyfucoxanthin と珪藻の特異的な色素である fucoxanthin の存在と一致し、最も低い値はクリプト藻の特異的な色素である alloxanthin の存在と一致した。
- 3) 表層に分布する植物プランクトンは、下層に分布する植物プランクトンより多くの UV 吸収化合物を生産していた。
- 4) UV-B 放射による表面の光合成の減少は平均 39 % 程度であった。よって、上空のオゾン消失は、UV フラックスを増加させ、南極海の生産に非常に大きな影響を与えると結論できる。
- 5) UV-B の影響は混合層が深い海域でより明瞭であった。南極海では水柱の安定度が低く、風が強いので、今後の研究ではこの点に注意を払う必要がある。

論文審査結果要旨

本研究では、年ごとに拡大し、今日では南米まで影響が及び始めたオゾンホールを通過する紫外線の、海洋植物プランクトンの生産力への影響を課題とした。極域では、トータルの紫外線入射量が少ないので海洋生物の防御順応が未発達である上に、超高層物理環境がオゾンホールの発達を促すために、そのマイナスの影響は深刻である。南極海の植物プランクトンはグローバルな炭素循環を大きく支配するものとして関心を呼んでおり、また、南極生態系の基礎生産者でもあるので、その動向は地球環境問題および生物生産の観点の双方から重視される。

一方、南極海の現場において自然に近い条件で実験研究を実施することは容易ではなく、そのような研究は発達していない。本研究では、1996、1997の2ケ年の夏にカリフォルニア大学スクリップス海洋学研究所の *Palmer Long Term Ecological Research* 計画航海に参加することによって、南極半島西部海域現場（約 200km×600km）に設定された31測点で実験を行った。1年目には、主に蛍光光度計および HPLC を用いて植物プランクトンの光合成色素と補助色素を、また分光光度計によって植物プランクトンの紫外線吸収物質の定量的研究を行った。2年目には、同様に光合成色素の定量を行うとともに、15測点では、紫外線が植物プランクトンの光合成に与える影響を、C-14を用いて直接測定した。その結果、紫外線によって表層生産力は平均約39%低下していることが明らかになった。

ところで、広い研究海域を通して水温塩分や栄養塩などの環境要因の変化幅は小さく、南極海独特の極めて小さな環境傾斜が記録された。しかし、わずかではあるが水柱の鉛直安定度および表層対流層の深さには地理的な差がみられたので、これに着目して、紫外線入射に対する植物プランクトンの順応のあり方を考察した。すなわち、表層対流層の深度が大きいため、植物プランクトン群集が常に暗い下層まで混合させられている測点と、表層対流層が浅いので植物プランクトン群集が表層に溜まりやすい測点とに分けて、データを解析した。その結果、前者では、表層植物プランクトン群集には紫外線の負の影響が大きく現れるが、それに対して順応し、負の影響を軽減する過程も早いこと、後者の測点ではその逆であることが明らかになった。この現象は、発見されてみれば当然のことと思われるが、これを発見し明確に記載したのは、本研究が最初のものである。

南極上空のオゾンホールの拡大は今後も続くので、永く南極海植物プランクトンの生産力モニターが要求される。広大で遠隔にある南極海では、人工衛星の海色モニターが現実的なので、本研究で得られた各種の色素組成に関するデータは重要な貢献をすることも期待される。

以上のように、*Cristine L. B. Moraes* による本研究の成果には独創性と将来に対する高い貢献の期待があるので、審査員一同は、これを博士（農学）の学位を授与するに値するものと判定した。