

ナラワスサビノリ葉体の色調および光合成活性に及ぼす 強光と紫外線の影響

阿部 真比古^{1*}・越智 友哉¹・藤井 香帆^{1,2}・中島 健大朗¹・持留 幸紀¹・村瀬 昇¹

¹ 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産大学校生物生産学科
(〒759-6595 山口県下関市永田本町 2-7-1)

² 現所属：国立研究開発法人水産研究・教育機構水産技術研究所長崎庁舎
(〒851-2213 長崎県長崎市多以良町 1551-8)

Mahiko Abe^{1*}, Tomoya Ochi¹, Kaho Fujii^{1,2}, Kentaro Nakashima¹, Koki Mochidome¹ and Noboru Murase¹:
Influences of high light and ultraviolet radiation in colour tone and photosynthetic activity of *Pyropia*
yezoensis f. *narawaensis* thalli. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 73: 1–13, March 10, 2025

Pyropia yezoensis f. *narawaensis*, nori, is one of important species in Japanese fisheries industry. The quality of nori is evaluated with the colour tone. The colour tone of nori thalli is mainly using L*a*b* values, and nori cultivated in field tend to be bright. However, variations of colour tone are influenced under some environmental conditions such as light, nutrients, etc. In this study, we focused on high light and ultraviolet radiation (UV), and tried to clarify the process of adjustment to light conditions based on photosynthetic pigments and photosynthetic activity. Under high light with UV, L* and b* values increased during culture periods. Phycocyanin content decreased and carotenoids content increased within 3–6 days in culture. Moreover, mycosporine-like amino acids (MAAs) increased until 6 days in culture. Effective PSII quantum yield decreased and non-photochemical quenching increased at 3 days in culture, and then recovered to normal values in both until 6 days in culture. Changes of colour tone under high light including UV occurred by the decrease of phycocyanin, and the increase of carotenoids and MAAs. It is suggested that these changes are protected nori thalli against oxidative stress under high light and UV, and are normalized photosynthetic activity.

Key Index Words: carotenoids, chlorophyll a, colour tone, MAAs, photosynthesis, phycocyanin, phycoerythrin

¹Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University, Japan Fisheries Research and Education Agency, 2-7-1 Nagata-honmachi, Shimonoseki, Yamaguchi 759-6595, Japan

²Present address; Nagasaki Field Station, Fisheries Technology Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, 1551-8 Tairamachi, Nagasaki, Nagasaki 851-2213, Japan

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

緒言

ナラワスサビノリ *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* N. Kikuchi, Niwa et Nakada (以降、ノリと表記) は、ノリ養殖現場で全国的に用いられており、一般的に普及しているノリ養殖品種である。ノリ養殖は、我が国の海面養殖業において主要な産業の一つである。しかし、近年は、地球温暖化による海水温の上昇や海域の栄養塩不足などにより、生産量は減少傾向にある(有賀 2020, 大河内 2020, 農林水産省 2024)。海域の貧栄養化は、養殖ノリの色落ちを引き起こし、色落ちしたノリを原料にした乾海苔は単価が安くなる(川村 2017, 2020)。

ノリの格付は、乾海苔製品の色調で最終的に評価される。乾海苔製品の色調は、海域で養殖しているノリ葉体の色調が関連することから、ノリ生産県独自に作成した色見本票を用いたり、分光測色計を用いた L*a*b* 表色系などで評価される(坂口ら 2003, 久野・川村 2007, 白石 2010, 高木ら 2012, 林ら 2016, 伊藤・須藤 2017, 龍満ら 2021)。また、海苔製

品やノリ葉体の光合成色素を定量している報告もある(斎藤ら 1975, 大房ら 1977, 藤田・右田 1984, 坂口ら 2003, 馬場ら 2006, Niwa *et al.* 2011, 2022, Niwa & Harada 2013)。一方、試料となるノリ葉体の色調や光合成色素含有量は、品種、室内培養条件、野外養殖環境、栄養塩環境などによって異なることが知られている(斎藤ら 1975, 馬場ら 2006, 玉城ら 2014, 尾前ら 2022)。これまでに報告されてきたノリ葉体の色調については、L*a*b* 表色系が用いられることが多い。L* 値は明度を示し、高い値ほど明るいことを示す。a* 値は高い値ほど赤色を、低い値ほど緑色を示す。b* 値は高い値ほど黄色を、低い値ほど青色を示す。L*a*b* 表色系で様々なノリ葉体を評価すると、野外養殖のノリ葉体の方が室内培養の葉体よりも L* 値は高く、a* 値は低く、b* 値は高い傾向にある(久野・川村 2007, 草加ら 2008, 島田 2010, 草加・岩本 2010, 玉城ら 2014, 村山ら 2015, 伊藤・須藤 2017, 清水・草加 2019)。つまり、野外養殖のノリ葉体の色調は室内培養に比べ、

明るく、緑味が強く、黄色味がある、という傾向を示す。

ノリ葉体の色調は、光合成色素含有量と含有量比によって決まってくる(大房ら 1977, 二羽・有賀 2020a)。光合成色素については、多くの報告があるものの、大房ら(1977)はクロロフィル *a* (Chl. *a*) と総カロテノイド (Car) がほぼ一定の値を維持するのに対し、フィコエリスリン (PE) やフィコシアニン (PC) は変動しやすいと報告している。また、馬場ら(2006)は、PE/PC 比から強光になるほど PC の色調が薄れ、PE の色調が強くなることを報告している。さらに、Li *et al.* (2014) は、光の強さだけでなく、太陽光に含まれる紫外線が生長、光合成色素含有量やマイコスポリン様アミノ酸 (MAAs) の変化、光合成活性に影響するとしている。ノリの光合成色素含有量や含有量比の変化は、本来ノリ葉体の環境に対する反応であり、色調と光合成色素の関係だけでなく、Li *et al.* (2014) のように光合成活性との関係性も把握する必要がある。ノリの室内培養では、一般的な光源として 3 波長昼白色蛍光灯が用いられる(藤吉ら 2014)。一方で、野外で行われるノリ養殖では、太陽光下で行われるため、室内培養にはない強い光量や紫外線が降り注ぐ。陸上植物や藻類では、光環境に適応するために光合成色素含有量の変化、細胞内の色素の移動、光エネルギーの伝達効率の変化などが知られている(藤田 1966, 宮尾・水澤 1999, 李ら 2001, 鹿内 2006, 大田・河野 2019)。つまり、ノリ葉体の場合も、強光や紫外線に適応するために、光合成色素含有量や含有量比を変化させていると考えられる。そこで、本研究では、室内と野外で確認されているノリ葉体の色調の違いを理解するために、光環境に着目した。培養光源として太陽光と波長組成が類似する人工太陽照明装置を用い、栄養塩変動や水温変化の影響による色調の変化を可能な限り排除した室内培養実験系を構築した。この室内培養実験系により、光量の違いと紫外線の有無がノリ葉体の色調、光合成色素含有量および光合成活性に及ぼす影響を調べた。

材料と方法

材料は、養殖品種ナラワササビノリ U-51 株(以下、U-51 株)を用いた。U-51 株のフリー糸状体を温度 25°C、光量 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、明暗周期 12 時間明期:12 時間暗期(12L:12D)の条件下で静置培養し、殻胞子嚢を形成させた。殻胞子嚢を形成した糸状体を温度 18°C、光量 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、明暗周期 10L:14D の条件下に移し、毎日換水することで殻胞子を放出させた。放出させた殻胞子の懸濁液は 200 mL 枝付き培養フラスコに入れ、3 cm のクレモナ単糸数本とともに一晚通気し、殻胞子をクレモナ単糸に付着させた。クレモナ単糸に付着させた殻胞子は、2~8 細胞になるまで生長させた後、-30°C で冷凍保存した。冷凍保存したクレモナ単糸は適宜解凍し、1,000 mL 枝付き培養フラスコに入れ、3 日毎に換水を行いながら約 1 ヶ月(葉齢 28~35 日)通気培養した。培養条件は、温度 18°C、光量 60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、明暗周期 10L:14D とした。培地には 1/2SWM-III 改変培地(尾形 1970,

Fujiyoshi & Kikuchi 2006)を用いた。なお、実験を行うまでの光源には、3 波長昼白色蛍光灯を用いた(藤吉ら 2014)。

実験光源には、人工太陽照明装置(XC-100, セリック)を用いた。使用した人工太陽照明装置はキセノンランプであり、その波長組成は 300~800 nm の紫外域から可視光域の範囲内で太陽光に近い波長組成を示す(Morita *et al.* 2009)。

培養試験では、紫外線をカットするために厚さ 3 mm のアクリル板(Morita *et al.* 2009)を設置した試験区(UV なし区)と、培養容器に直接照明を当てる試験区(UV あり区)を設定した。アクリル板の有無による発光波長スペクトルの変化は、光ファイバー(P400-2-SR, Ocean Insight)にコサインコレクタ(CC-3-UVS, Ocean Insight)を取り付け、分光光度計(USB4000, Ocean Insight)に接続した分光多機能ソフトウェア OPwave(ver.6.05, Ocean Insight)を用いて測定し、光源の発光波長スペクトルおよびアクリル板により 380 nm 以下の紫外線がカットされていることを確認した(Fig. 1)。また、本実験で使用したアクリル板は、光源に含まれる 380~400 nm の紫外線のエネルギー量のうち約 80% を透過した。

光量は 60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ および 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の 3 条件とし、各光量において紫外線の有無の試験区(UV あり区, UV なし区)を設けた。その他の条件は、温度 18°C、明暗周期 10L:14D とし、培養期間は 12 日間とした。培地には 1/2SWM-III 改変培地を用いた。

色調と光合成活性の測定

各試験区において、ノリ葉体を 35 個体ずつ 500 mL 枝付き培養フラスコに分け、通気培養を行った。培養期間中、培地の栄養塩類が枯渇しないように換水は 2 日毎に行った。3 日毎に各試験区から 5 個体ずつをランダムに選び、以下の測定を行った。

1 つ目は、分光光度計(CM-2600d, Konica Minolta)を用いて、ノリ葉体の $L^*a^*b^*$ 表色系の測定を行った。

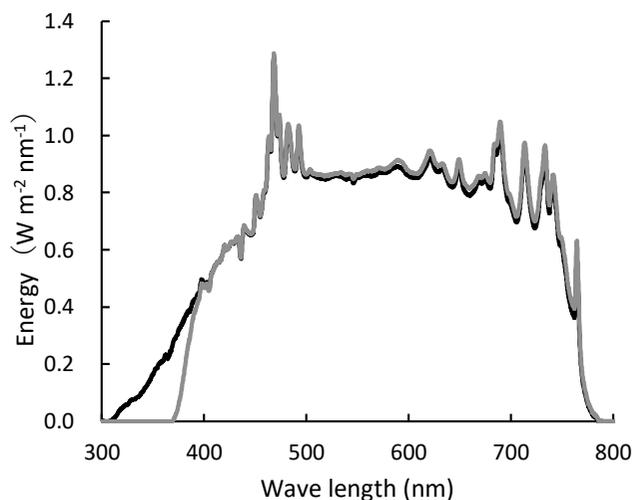


Fig. 1. Light energy spectra ranging from 300 to 800 nm in wavelength (black line) and that in wavelength with 3 mm acrylic plate (gray line).

2つ目は、画像パルス変調クロロフィル蛍光測定装置 (Imaging-PAM MAXI-version, Heinz Walz) を用いて、ノリ葉体の光化学系 II における実効量子収率 (Effective PSII quantum yield, 以下、 Φ_{II}) を測定した。その後 30 分間の暗処理を行い、Fm (飽和パルス光照射時の蛍光の最大値) を測定した。 Φ_{II} 測定時に得た Fm' (明条件における飽和パルス光照射時の蛍光値) と Fm の数値を用い、以下の計算式から非光化学的消光 (Non-photochemical quenching, 以下、NPQ, (1)) を求めた (園池 2005)。

$$NPQ = (Fm - Fm') / Fm' \quad (1)$$

Φ_{II} は、光化学系 II における光量子あたりの電子伝達量を示す。NPQ は、光化学系 II における励起光照射による熱放散の指標を示す。一連の実験は 2 回繰り返した。

光合成色素含有量の測定

各試験区の培養期間中における Chl. *a*, Car, PC および PE のそれぞれの含有量の変化を測定した。各試験区において、ノリ葉体を 20 個体ずつ 500 mL 枝付き培養フラスコに分け、通気培養を行った。培養期間中、培地の栄養塩類が枯渇しないように換水は 2 日毎に行った。3 日毎にランダムに選んだノリ葉体 3 個体について、ノリ葉体中心部を直径 8 mm の生検トレパン (BP-50F, カイインダストリーズ) で 3 枚 (1.5072 cm²) くり抜き使用した。Chl. *a*, Car, PC および PE の各色素の抽出方法は、馬場ら (2006) および Sano *et al.* (2021) の方法を参考に行った。くり抜いたノリ葉片を 1.5 mL のリン酸バッファー (0.1 M, pH 6.8) 中でホモジェナイザー (G10 Tissue Grinder, Coyote Bioscience) を用いて氷中で 5 分間磨り潰した。その後、氷中で 2 時間静置した。得られた懸濁液は、10,000 g にて 15 分間遠心分離 (CF15R, Hitachi) した後、上澄みを回収し 4,000 g で再び 5 分間遠心分離した。この上澄み液を PC および PE 含有量の測定に用いた。PC および PE を抽出した残渣に 1.5 mL の 90% アセトンを加え、軽く攪拌した後、4°C の冷暗所で 24 時間静置した。懸濁液は 10,000 g で 10 分間遠心分離し、上澄み液を Chl. *a* および Car 含有量の測定に用いた。Chl. *a* および Car 含有量の計算には Lichtenthaler (1987) の式 (2, 3) を、PC および PE 含有量の計算には Beer & Eshel (1985) の式 (4, 5) を用いた。なお、予備実験において各試験区における葉厚に差が認められなかったことから、本研究では単位面積あたりの含有量 ($\mu\text{g cm}^{-2}$) とした。また、算出した Chl. *a*, Car, PC, PE の各色素含有量からそれぞれの色素含有量比を求めた。一連の実験は、2 回繰り返した。

$$\text{Chl. } a \text{ (}\mu\text{g cm}^{-2}\text{)} = (12.25 \text{ ABS}_{663.6} - 2.79 \text{ ABS}_{646.6}) \times 0.9952 \quad (2)$$

$$\begin{aligned} \text{Car (}\mu\text{g cm}^{-2}\text{)} = & [(1,000 \text{ ABS}_{470.0} \\ & - 1.82 \times (12.25 \text{ ABS}_{663.6} - 2.55 \text{ ABS}_{646.6}) \\ & - 85.02 \times (20.31 \text{ ABS}_{646.6} - 5.1 \text{ ABS}_{663.6})] / 198 \\ & \times 0.9952 \quad (3) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{PC (}\mu\text{g cm}^{-2}\text{)} = & [(ABS_{618} - ABS_{645}) - (ABS_{592} - ABS_{645}) \times 0.15] \\ & \times 0.15 \times 0.9952 \quad (4) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{PE (}\mu\text{g cm}^{-2}\text{)} = & [(ABS_{564} - ABS_{592}) - (ABS_{455} - ABS_{592}) \times 0.20] \\ & \times 0.12 \times 0.9952 \quad (5) \end{aligned}$$

ABS_n は、波長 *n* における吸光度を示す。

マイコスポリン様アミノ酸 (MAAs) 吸光度の測定

各試験区において、ノリ葉体を 20 個体ずつ 500 mL 枝付き培養フラスコに分け、通気培養を行った。培養期間中、培地の栄養塩類が枯渇しないように換水は 2 日毎に行った。3 日毎にランダムに選んだノリ葉体 3 個体について、マイコスポリン様アミノ酸 (MAAs) の吸光度を次の 2 通りの方法で測定した。

1つ目は、阿部ら (2018) を参考にノリ葉体を 1 個体ずつ石英セルの内側に直接貼り付け、ヘッドオンフォトマル装置 (130-6031, Hitachi) を装着した分光光度計 (U-3000, Hitachi) を用いて、波長 334 nm の吸光度 (ABS_{334}) を測定した。

2つ目は、Maegawa *et al.* (1993) を参考に抽出液から吸光度を測定した。ノリ葉体中心部を直径 8 mm の生検トレパンで 3 枚 (1.5072 cm²) くり抜き、1.5 mL のリン酸バッファー (0.1 M, pH 6.8) 中でホモジェナイザー (G10 Tissue Grinder, Coyote Bioscience) を用いて氷中で 5 分間磨り潰した。その後、氷中で 2 時間静置した。得られた懸濁液は、10,000 g にて 15 分間遠心分離 (CF15R, Hitachi) した後、上澄みを回収し 4,000 g で再び 5 分間遠心分離した。この上澄み液を用いて、波長 334 nm の吸光度 (OD_{334}) を測定した。

なお、予備実験において、各試験区における葉厚に差が認められなかったことから、本研究ではノリ葉体の吸光度 (ABS_{334}) は測定値そのものを使用し、上澄み液の吸光度 (OD_{334}) は単位面積当たりの吸光度 ($OD_{334} \text{ cm}^{-2}$, (6)) とした。

$$OD_{334} \text{ (cm}^{-2}\text{)} = ABS_{334} / 1.5072 \quad (6)$$

統計処理

色調、光合成活性、光合成色素含有量、光合成色素含有量比、MAAs 吸光度のそれぞれの各試験区の値は、培養初日に対する Dannett 検定を行った。また、同一測定日における同光量下での値間において *t*-test を行った。統計には、統計解析ソフト Kyplot 6.0 (KyensLab) を使用した。

結果

光量別における紫外線の有無による色調の変化

Fig. 2 には光量別における紫外線の有無による L* 値, a* 値 および b* 値の変化を示す。培養初日の L* 値は 55.8 ± 3.8 であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fig. 2a) では、UV なし区 の L* 値は、培養 3 日目に 51.6 ± 1.8 と培養初日と比較して有意に低い値を示した。それ以降は $53.3 \pm 2.7 \sim 55.4 \pm 2.7$ の

範囲にあり、培養初日と同程度の値で推移した。UVあり区のL*値は、培養3～9日目は 54.3 ± 2.5 , 56.0 ± 2.1 , 57.6 ± 1.2 と徐々に増加したものの培養初日と比較して有意差は認められなかった。しかし、培養12日目にはL*値は 59.6 ± 2.0 を示し、培養初日と比較して有意に高い値となった。培養期間中、光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ のUVあり区のL*値は、UVなし区のL*値に比べ有意に高い値を示した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 2b) では、L*値はUVなし区とUVあり区で同様の変動を示した。培養3～6日目では、L*値はUVなし区で $51.8 \pm 2.6 \sim 53.0 \pm 2.8$, UVあり区で $51.7 \pm 2.3 \sim 53.3 \pm 3.3$ と培養初日よりも低下したものの培養初日と比較して有意差は認められなかった。培養9～12日目になると、L*値はUVなし区で $55.4 \pm 7.6 \sim 55.5 \pm 3.9$, UVあり区で $56.8 \pm 3.9 \sim 57.0 \pm 4.2$ と培養初日と同程度の値を示した。培養期間中、光量 600

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ のUVなし区とUVあり区のL*値に有意差は認められなかった。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 2c) では、UVなし区のL*値は培養期間中 $52.9 \pm 7.6 \sim 54.8 \pm 3.7$ の範囲にあった。UVあり区のL*値は、培養3日目と6日目はそれぞれ 52.0 ± 1.4 と 51.7 ± 3.5 と培養初日と比較して低下したものの有意差は認められなかった。培養9日目や12日目になると、L*値は 54.0 ± 2.6 と 52.6 ± 5.4 と培養初日と同程度の値を示した。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ のUVなし区とUVあり区のL*値は、培養3日目を除いて有意差は認められなかった。

培養初日のa*値は 12.0 ± 0.6 であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 2d) では、UVなし区のa*値は、培養3日目と6日目は $11.7 \pm 1.8 \sim 13.0 \pm 1.6$ と培養初日と同程度であったが、培養9日目と12日目には $8.5 \pm 0.8 \sim 8.5 \pm 1.2$ と有意に低い値を示した。一方、UVあり区のa*値は、培養6日目に

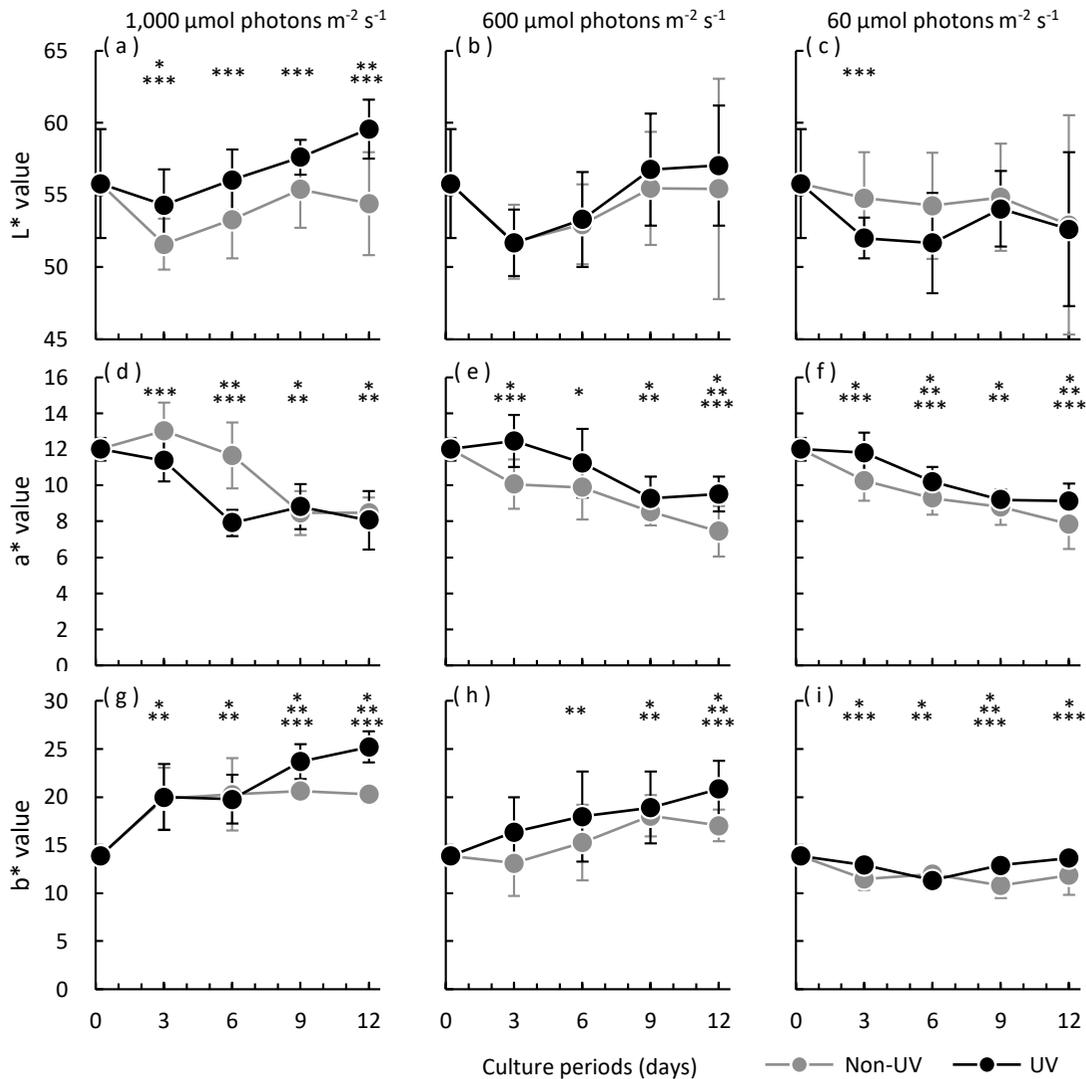


Fig. 2. Changes in L*, a* and b* values of *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* thalli under 1,000, 600 and 60 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ non-including UV radiation (gray lines) or including UV radiation (black lines). Error bars indicate the SD of the mean. Single asterisks indicate significant differences of the values in measurement day to those in initial day under the condition non-including UV radiation. Double asterisks indicate significant differences of the values in measurement day to those in initial day under the condition including UV radiation. Triple asterisks indicate significant differences of the values in measurement day between the conditions including and non-including UV radiation.

は 7.9 ± 0.8 と有意に低い値を示し、その後は $8.1 \pm 1.6 \sim 8.8 \pm 1.2$ の範囲を推移した。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV あり区の a^* 値は、培養 3 日目と 6 日目で UV なし区の a^* 値よりも有意に低い値を示したが、培養 9 日目以降は同程度の値であった。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 2e, f) では、UV なし区の a^* 値が UV あり区の a^* 値よりも低い値で推移する傾向があり、いずれの試験区も培養期間中に徐々に値が低下した。培養 12 日目には光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV なし区で 7.4 ± 1.4 、光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV あり区で 9.5 ± 1.0 、光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV なし区で 7.8 ± 1.4 、光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV あり区で 9.1 ± 1.0 となった。

培養初日の b^* 値は 13.9 ± 0.7 であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 2g) では、UV なし区の b^* 値は、培養 3 日目には 19.8 ± 3.2 まで増加し、培養初日と比較して有意に高い値を示した。その後は $20.3 \pm 0.9 \sim 20.6 \pm 0.9$ の範囲を推移した。UV あり区の b^* 値は、UV なし区と同様に培養 3 日目には 20.0 ± 3.4 まで増加し、培養初日と比較して有意に高い値を示した。その後は、培養 6 日目に 19.8 ± 2.6 、培養 9 日目に 23.7 ± 1.8 と増加し、培養 12 日目には 25.2 ± 1.6 となった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV あり区の b^* 値は、培養 9 日目と 12 日目で UV なし区の b^* 値よりも有意に高い値を示した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 2h) では、UV なし区の b^*

値が UV あり区の b^* 値よりも低い値で推移する傾向があり、いずれの試験区も培養期間中に徐々に値が増加した。UV あり区の方が UV なし区に比べ b^* 値の増加が早く、培養 6 日目には 18.0 ± 4.7 と培養初日と比較して有意に高い値を示した。その後も緩やかに b^* 値は増加し、培養 12 日目には 20.9 ± 2.9 となった。一方、UV なし区の b^* 値は、培養 9 日目に 18.0 ± 2.1 と培養初日と比較して有意に高い値を示し、培養 12 日も 17.0 ± 1.6 と高い値を示した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV なし区と UV あり区の b^* 値は、培養 12 日目のみ有意差が認められた。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 2i) では、UV なし区と UV あり区の b^* 値は、それぞれ $10.8 \pm 1.4 \sim 12.0 \pm 0.7$ と $11.3 \pm 1.0 \sim 13.6 \pm 0.9$ と培養初日と比較して低いか、同程度の値を示した。また、培養期間中、UV なし区の b^* 値は、培養 6 日目を除いて UV あり区の b^* 値よりも有意に低い値を示した。

以上の結果から、 L^* 値は強光で紫外線が含まれると値の増加が認められた。また、 a^* 値は光量の強さや紫外線の有無に関わらず、培養期間が進むと低下した。 b^* 値は光量が強くなるほど値が高くなり、紫外線が含まれるとより高い値を示した。

光量別における紫外線の有無による Φ_{II} と NPQ の変化

Fig. 3 には光量別における紫外線の有無による Φ_{II} と NPQ の変化を示す。培養初日の Φ_{II} 値は 0.45 ± 0.02 であった。光

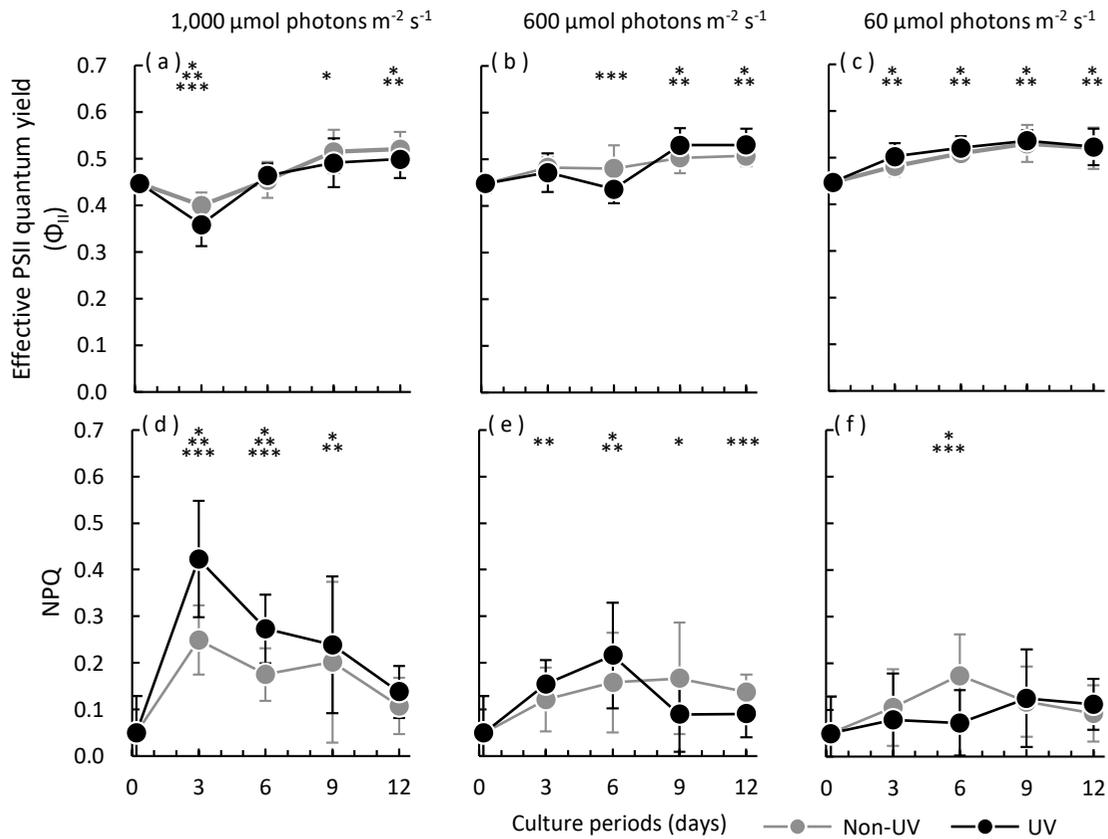


Fig. 3. Changes in effective PSII quantum yield (Φ_{II}) and non-photochemical quenching (NPQ) of *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* thalli under 1,000, 600 and $60 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ non-including UV radiation (gray lines) or including UV radiation (black lines). Error bars indicate the SD of the mean. See caption of Fig. 2 for asterisks.

量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3a) では、培養3日目には UV なし区と UV あり区の Φ_{II} でそれぞれ 0.40 ± 0.03 と 0.36 ± 0.05 と培養初日に比べ有意に低下し、UV あり区の方が低い値を示した。培養6日目には UV なし区と UV あり区の Φ_{II} でそれぞれ 0.45 ± 0.04 と 0.46 ± 0.03 となり、培養初日と同程度まで増加した。培養9日目や12日目には、UV なし区と UV あり区の Φ_{II} はそれぞれ $0.52 \pm 0.04 \sim 0.52 \pm 0.05$ と $0.49 \pm 0.05 \sim 0.50 \pm 0.04$ の範囲にあった。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3b,c) では、培養期間中にいずれの試験区の Φ_{II} 値も緩やかに増加傾向にあり、培養12日目には光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV なし区で 0.51 ± 0.02 、光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV あり区で 0.53 ± 0.03 、光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV なし区で 0.52 ± 0.04 、光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV あり区で 0.52 ± 0.04 まで増加した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ では、 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の培養6日目を除いて UV の有無による差は認められなかった。

培養初日の NPQ は 0.05 ± 0.08 であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3d) では、培養3日目には UV なし区も UV あり区も NPQ がそれぞれ 0.25 ± 0.07 と 0.42 ± 0.12 と培養初日と比較して有意に高くなり、UV あり区の方が UV なし区に比べ有意に高い値を示した。培養6日目には UV あり区で 0.27 ± 0.07 まで低下したが、UV なし区の 0.18 ± 0.06 よりも有意に高い値を示した。その後 UV あり区の NPQ は徐々に低下し、培養12日目には 0.14 ± 0.06 と培養初日と同程度の値まで低下した。UV なし区でも、培養6日目以降は徐々に低下し、培養12日目には 0.11 ± 0.06 と培養初日と同程度の値まで低下した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3e) では、UV なし区の NPQ は緩やかに増加し、培養6日目には 0.16 ± 0.11 と培養初日と比較して有意に高い値を示した。培養9日目も NPQ は 0.17 ± 0.12 と高い値を示したが、培養12日目には 0.14 ± 0.04 と低下した。UV あり区の NPQ は培養3日目には 0.15 ± 0.05 と培養初日と比較して有意に高い値となり、培養6日目には 0.22 ± 0.11 まで増加した。その後、培養9日目には NPQ は 0.09 ± 0.08 まで低下し、培養12日目も 0.09 ± 0.05 と同程度であった。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 3f) では、培養6日目に UV なし区で NPQ の増加は認められたが、培養期間を通じて UV なし区で $0.09 \pm 0.06 \sim 0.17 \pm 0.09$ 、UV あり区で $0.08 \pm 0.10 \sim 0.12 \pm 0.10$ の範囲で推移した。

以上の結果から、 Φ_{II} 値は UV の有無に関わらず、強光下では培養初期に低下したが、培養期間が進むと強光であっても他の光量の試験区と同程度の値となった。また、 Φ_{II} 値は、強光でも紫外線が含まれる方が培養初期により値が低下した。NPQ は強光で紫外線が含まれると培養初期に増加したが、培養期間が進むと低下し、他の試験区と同程度の値となった。

光量別における紫外線の有無による光合成色素含有量の変化

Fig. 4 には光量別における紫外線の有無による Chl. *a*, Car, PC および PE のそれぞれの含有量の変化を示す。培養初日の Chl. *a* 含有量は $2.9 \pm 0.2 \mu\text{g cm}^{-2}$ であった。Chl. *a* 含有量は、

培養期間を通して光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4a) の UV なし区で $2.7 \pm 0.6 \sim 3.4 \pm 0.3 \mu\text{g cm}^{-2}$ 、UV あり区で $2.6 \pm 0.4 \sim 3.1 \pm 0.5 \mu\text{g cm}^{-2}$ 、光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4b) の UV なし区で $2.8 \pm 0.3 \sim 3.1 \pm 0.6 \mu\text{g cm}^{-2}$ 、UV あり区で $2.8 \pm 0.2 \sim 3.0 \pm 0.3 \mu\text{g cm}^{-2}$ 、光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4c) の UV なし区で $2.3 \pm 0.3 \sim 3.1 \pm 0.5 \mu\text{g cm}^{-2}$ 、UV あり区で $2.8 \pm 0.3 \sim 3.1 \pm 0.5 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲で推移した。また、いずれの光量でも、UV の有無に関わらず含有量の変化は小さく、光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の培養3日目を除いて有意差は認められなかった。

培養初日の Car 含有量は $0.44 \pm 0.02 \mu\text{g cm}^{-2}$ であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4d) では、UV なし区と UV あり区の Car 含有量が培養3日目にそれぞれ $0.80 \pm 0.21 \mu\text{g cm}^{-2}$ と $0.90 \pm 0.13 \mu\text{g cm}^{-2}$ と培養初日と比較して有意に増加した。その後は培養12日目までそれぞれ $0.86 \pm 0.16 \sim 0.90 \pm 0.08 \mu\text{g cm}^{-2}$ と $0.96 \pm 0.12 \sim 0.98 \pm 0.20 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲で推移した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4e) でも、UV なし区と UV あり区の Car 含有量が培養3日目にそれぞれ $0.61 \pm 0.14 \mu\text{g cm}^{-2}$ と $0.74 \pm 0.13 \mu\text{g cm}^{-2}$ と培養初日と比較して有意に増加した。その後は培養12日目までそれぞれ $0.68 \pm 0.09 \sim 0.81 \pm 0.07 \mu\text{g cm}^{-2}$ と $0.80 \pm 0.07 \sim 0.89 \pm 0.09 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲で推移した。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ では、UV なし区の方が UV あり区よりも低い値を示す傾向にあった。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4f) では、UV なし区と UV あり区の Car 含有量は、培養6日目の $0.71 \pm 0.18 \mu\text{g cm}^{-2}$ と $0.70 \pm 0.07 \mu\text{g cm}^{-2}$ まで緩やかに増加した。培養6日目以降はそれぞれ $0.53 \pm 0.06 \sim 0.66 \pm 0.18 \mu\text{g cm}^{-2}$ と $0.64 \pm 0.10 \sim 0.69 \pm 0.15 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲で推移した。

培養初日の PC 含有量は $5.5 \pm 1.4 \mu\text{g cm}^{-2}$ であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4g) では、UV なし区の PC 含有量は培養期間中 $5.5 \pm 0.8 \sim 6.9 \pm 1.1 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲にあり、培養初日と同程度の値で推移した。一方、UV あり区の PC 含有量は、培養3日目に $2.0 \pm 1.8 \mu\text{g cm}^{-2}$ まで減少し、培養初日と比較して有意に低い値を示した。その後は、 $3.7 \pm 0.5 \sim 4.0 \pm 1.3 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲で推移した。培養期間中は UV あり区の方が UV なし区よりも低い値を示した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4h) では、UV なし区で $5.9 \pm 2.4 \sim 7.3 \pm 1.0 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲で、UV あり区で $4.1 \pm 0.5 \sim 4.6 \pm 0.6 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲でそれぞれ推移し、UV あり区の方が UV なし区よりも低い値を示した。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4i) では、UV あり区が培養3日目に UV なし区よりも高い値を示したものの、培養期間を通して UV なし区で $4.3 \pm 2.1 \sim 5.9 \pm 0.7 \mu\text{g cm}^{-2}$ 、UV あり区で $4.3 \pm 2.8 \sim 5.9 \pm 0.7 \mu\text{g cm}^{-2}$ と同程度で推移した。

培養初日の PE 含有量は $15.3 \pm 3.7 \mu\text{g cm}^{-2}$ であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4j) では、UV なし区で培養期間中 $14.8 \pm 2.1 \sim 17.6 \pm 2.2 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲にあり、培養初日と同程度の値で推移した。一方、UV あり区では、培養3日目に $9.8 \pm 3.8 \mu\text{g cm}^{-2}$ まで減少し、培養初日と比較して有意に低い値を示した。その後は、 $13.1 \pm 1.1 \sim 13.9 \pm 1.2 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲で推移した。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の PE 含有量は、培養

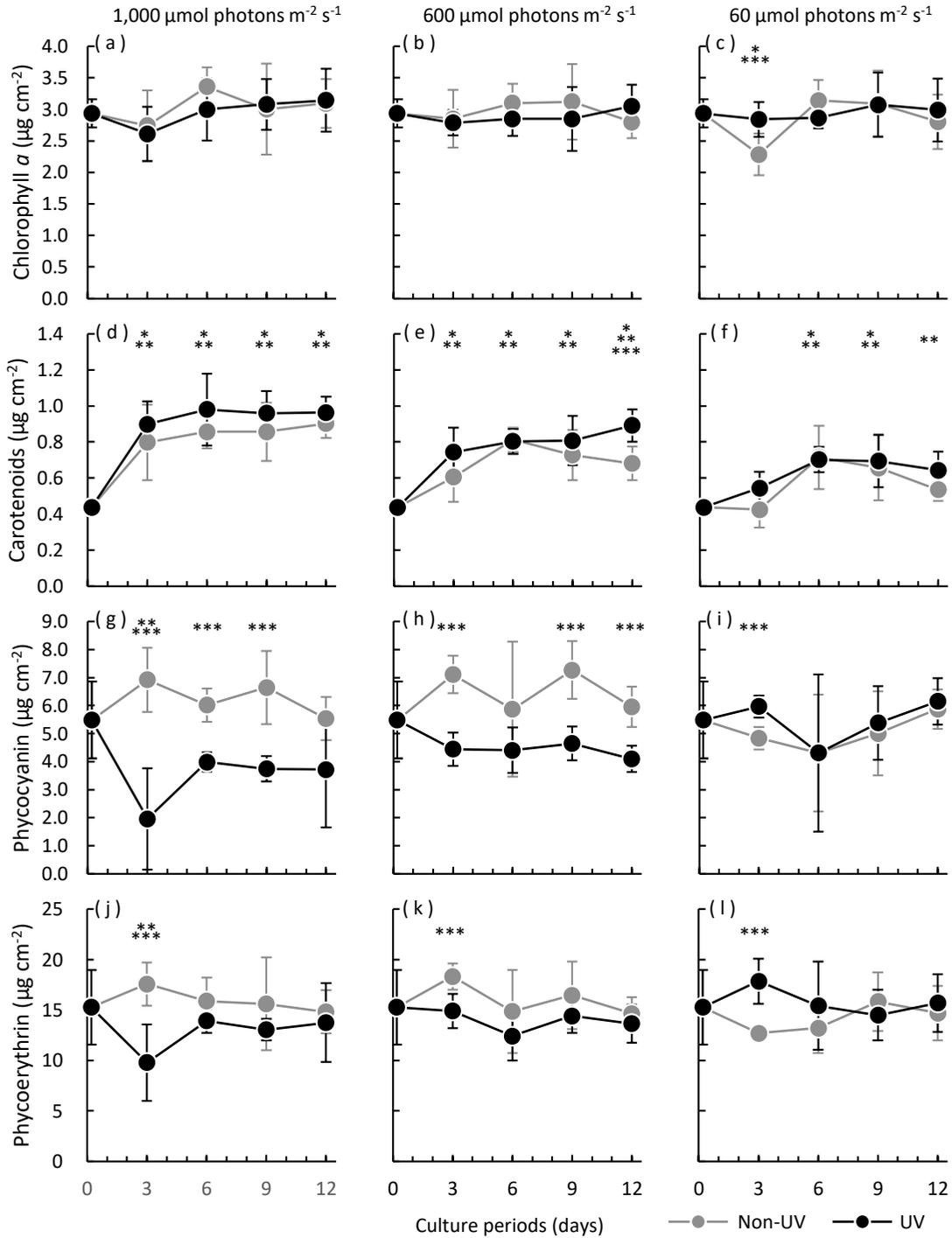


Fig. 4. Changes in the contents ($\mu\text{g cm}^{-2}$) of chlorophyll *a*, carotenoids, phycocyanin, and phycoerythrin of *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* thalli under 1,000, 600 and 60 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ non-including UV radiation (gray lines) or including UV radiation (black lines). Error bars indicate the SD of the mean. See caption of Fig. 2 for asterisks.

期間を通して UV あり区の方が UV なし区よりも低い値を示す傾向にあった。光量 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4k) では、UV なし区で $14.6 \pm 1.6 \sim 18.3 \pm 1.3 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲で、UV あり区で $12.4 \pm 2.5 \sim 14.9 \pm 1.7 \mu\text{g cm}^{-2}$ の範囲で推移した。光量 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の PE 含有量は、培養期間を通して UV あり区の方が UV なし区よりも低い値を示す傾向にあった。光

量 60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 4l) では、UV あり区の PE 含有量が培養 3 日目に UV なし区よりも有意に高い値を示したものの、培養期間を通して UV なし区で $12.7 \pm 0.7 \sim 15.8 \pm 2.9 \mu\text{g cm}^{-2}$ 、UV あり区で $14.5 \pm 2.5 \sim 17.9 \pm 2.2 \mu\text{g cm}^{-2}$ と同程度で推移した。

以上の結果から、Chl. *a* 含有量は光量の違いや UV の有無

に関わらずほとんど変化しなかった。しかし、Car 含有量は光量が強くなるほど増加した。また、光量と紫外線量が強くなると、PC 含有量は減少し、PE 含有量も減少する傾向にあった。

光量別における紫外線の有無による光合成色素含有量比の変化

Fig. 5 には、光量別における紫外線の有無による Chl. a,

Car, PC および PE の含有量比の変化を示す。培養初日の Chl. a 含有量比は $12.6 \pm 2.1\%$ であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5a) では、UV なし区で培養 3 日目に Chl. a 含有量比が $9.8 \pm 1.5\%$ と培養初日と比較して有意に低い値を示したが、その後は $11.6 \pm 1.1 \sim 12.9 \pm 1.1\%$ の範囲で推移した。一方、UV あり区は培養 3 日目に Chl. a 含有量比が $18.9 \pm 5.1\%$ まで

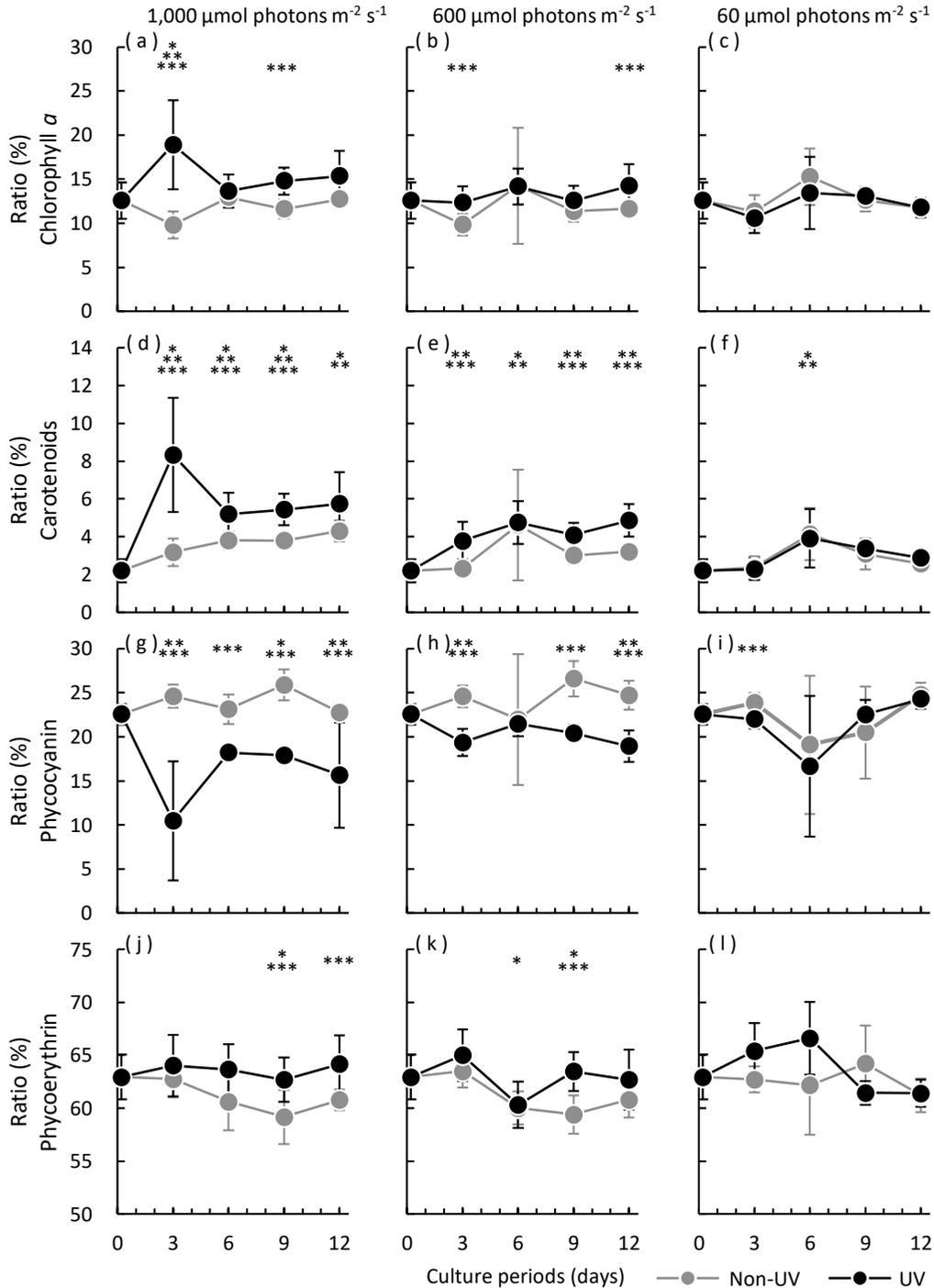


Fig. 5. Changes in the ratio (%) of chlorophyll a, carotenoids, phycocyanin, and phycoerythrin contents of *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* thalli under 1,000, 600 and 60 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ non-including UV radiation (gray lines) or including UV radiation (black lines). Error bars indicate the SD of the mean. See caption of Fig. 2 for asterisks.

増加した。その後は、 $13.6 \pm 1.9 \sim 15.3 \pm 2.8\%$ の範囲で推移した。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の Chl. *a* 含有量比は、UV あり区が UV なし区に比べ高い値を示す傾向にあった。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5b) では、UV なし区の Chl. *a* 含有量比が $9.8 \pm 1.2 \sim 14.2 \pm 6.6\%$ 、UV あり区の Chl. *a* 含有量比が $12.3 \pm 1.9 \sim 14.2 \pm 2.0\%$ の範囲にあり、培養期間中は UV あり区が UV なし区に比べ高い値を示す傾向にあった。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5c) では、UV なし区の Chl. *a* 含有量比が $11.3 \pm 1.8 \sim 15.3 \pm 3.2\%$ 、UV あり区の Chl. *a* 含有量比が $10.6 \pm 1.7 \sim 13.4 \pm 4.1\%$ と同程度で推移した。

培養初日の Car 含有量比は $2.2 \pm 0.6\%$ であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5d) では、UV なし区で培養 3 日目に $3.2 \pm 0.7\%$ と有意に増加した。その後も Car 含有量比は増加し続け、培養 12 日目には $4.3 \pm 0.6\%$ となった。一方、UV あり区は培養 3 日目に Car 含有量比が $8.3 \pm 3.0\%$ まで増加した。その後は $5.2 \pm 1.1 \sim 5.7 \pm 1.7\%$ で推移した。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の Car 含有量比は、培養期間を通して UV あり区が UV なし区に比べ高い値を示した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5e) では、UV なし区の Car 含有量比は $2.3 \pm 0.5 \sim 4.6 \pm 2.9\%$ の範囲で推移した。一方、UV あり区の Car 含有量比は $3.8 \pm 1.0 \sim 4.9 \pm 0.8\%$ と培養初日と比較して有意に高い値を示した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の Car 含有量比は、培養期間を通して UV あり区が UV なし区に比べ高い値を示した。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5f) では、UV なし区の Car 含有量比が $2.4 \pm 0.6 \sim 4.1 \pm 1.4\%$ 、UV あり区の Car 含有量比が $2.3 \pm 0.6 \sim 3.9 \pm 1.5\%$ と同程度で推移した。

培養初日の PC 含有量比は $22.6 \pm 1.1\%$ であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5g) では、UV なし区で培養期間中 $22.7 \pm 1.0 \sim 25.9 \pm 1.7\%$ の範囲にあり、培養初日と同程度で推移した。一方、UV あり区の PC 含有量比は培養 3 日目に $10.5 \pm 6.7\%$ まで低下し、その後は $15.7 \pm 6.0 \sim 18.2 \pm 0.6\%$ の範囲で推移した。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の PC 含有量比は、培養期間を通して UV あり区が UV なし区に比べ有意に低い値を示した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5h) では、UV なし区の PC 含有量比は $22.0 \pm 7.4 \sim 24.7 \pm 1.7\%$ 、UV あり区の PC 含有量比は $18.9 \pm 1.8 \sim 21.5 \pm 1.4\%$ の範囲で推移した。培養 6 日目に UV なし区と UV あり区で同程度の PC 含有量比を示したが、培養 3 日目、9 日目、12 日目は UV あり区が有意に低い値を示した。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5i) では、UV なし区の PC 含有量比が $19.1 \pm 7.8 \sim 24.7 \pm 1.4\%$ 、UV あり区の PC 含有量比が $16.6 \pm 8.0 \sim 24.3 \pm 1.1\%$ と同程度で推移した。

培養初日の PE 含有量比は $62.9 \pm 2.1\%$ であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5j) では、UV なし区の PE 含有量比は $59.2 \pm 2.6 \sim 62.7 \pm 1.7\%$ の範囲で推移した。PE 含有量比は、培養初日と有意差はないものの、徐々に低下する傾向にあった。UV あり区の PE 含有量比は、培養期間中は $62.7 \pm 2.1 \sim 64.2 \pm 2.7\%$ の範囲にあり、培養初日と同程度で推移した。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の PE 含有量比は、培養期間を通

して UV なし区が UV あり区に比べ低い値を示し、培養 9 日目や 12 日目の培養後半になると UV なし区が UV あり区に比べ有意に低い値となった。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5k) では、UV なし区の PE 含有量比は $59.4 \pm 1.8 \sim 63.5 \pm 1.6\%$ 、UV あり区の PE 含有量比は $60.3 \pm 2.2 \sim 65.0 \pm 2.4\%$ の範囲で推移した。培養 6 日目までは、UV なし区と UV あり区で同程度の PE 含有量比を示したが、培養 9 日目や 12 日目の培養後半になると UV なし区が UV あり区に比べ低い値を示す傾向にあった。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5l) では、UV なし区の PE 含有量比は $61.2 \pm 1.6 \sim 64.2 \pm 3.6\%$ 、UV あり区の PE 含有量比は $61.4 \pm 1.1 \sim 66.6 \pm 3.4\%$ の範囲で推移した。培養 3 日目や 6 日目では、UV あり区が UV なし区よりも高い値を示す傾向にあったが、培養 9 日目や 12 日目になると同程度の値となった。

以上の結果から、光量が強く、紫外線が含まれると、Chl. *a*、Car および PE のそれぞれの含有量比は増加し、PC 含有量比が低下した。

光量別における紫外線の有無による ABS_{334} と OD_{334} の変化

Fig. 6 には、光量別における紫外線の有無による ABS_{334} および OD_{334} の変化を示す。培養初日の ABS_{334} は 0.731 ± 0.019 であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 6a) では、UV なし区と UV あり区の ABS_{334} はいずれも培養 3 日目でそれぞれ 1.511 ± 0.068 と 1.318 ± 0.063 と培養初日に比べ有意に高い値を示した。その後、UV なし区の ABS_{334} は、培養日数が進むにつれて 1.328 ± 0.101 、 1.317 ± 0.009 、 1.189 ± 0.090 と徐々に低下した。一方、UV あり区の ABS_{334} は、 $1.294 \pm 0.085 \sim 1.400 \pm 0.035$ の範囲で推移した。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の ABS_{334} は、培養 3 日目で UV なし区の ABS_{334} が UV あり区の ABS_{334} よりも有意に高い値を示した。しかし、培養 12 日目になると、UV なし区の ABS_{334} が UV あり区の ABS_{334} よりも有意に低い値を示した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 6b, c) では、 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV なし区で $0.848 \pm 0.110 \sim 0.960 \pm 0.027$ 、 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV あり区で $0.808 \pm 0.071 \sim 1.008 \pm 0.313$ 、 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV なし区で $0.645 \pm 0.015 \sim 0.925 \pm 0.110$ 、 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の UV あり区で $0.634 \pm 0.002 \sim 0.880 \pm 0.134$ の範囲にあり、いずれの試験区も培養初日とほぼ同程度で推移した。

培養初日の OD_{334} は $0.53 \pm 0.01 \text{ cm}^{-2}$ であった。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 6d) では、UV なし区と UV あり区の OD_{334} はいずれも培養 3 日目、6 日目で増加し、培養 6 日目にはそれぞれ $1.26 \pm 0.04 \text{ cm}^{-2}$ と $0.97 \pm 0.03 \text{ cm}^{-2}$ と培養初日と比較して有意に高い値を示した。その後、培養 9 日目と 12 日目では、UV なし区で $0.85 \pm 0.05 \sim 0.99 \pm 0.05 \text{ cm}^{-2}$ 、UV あり区で $1.25 \pm 0.13 \sim 1.28 \pm 0.04 \text{ cm}^{-2}$ の範囲で推移した。光量 $1,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の OD_{334} は、培養 6 日目以降において UV あり区の方が UV なし区に比べて高い値を示した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 6e) では、UV なし区と UV あり区の OD_{334} が、培養 3 日目にそれぞれ $0.77 \pm 0.03 \text{ cm}^{-2}$ と 0.94

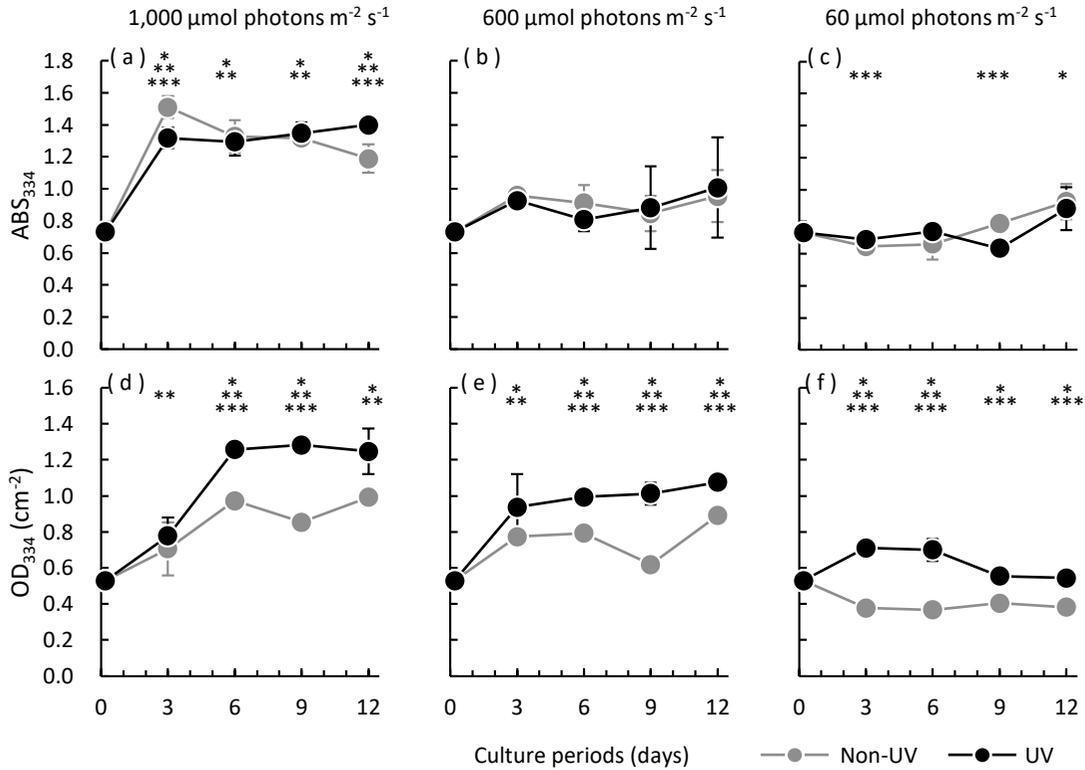


Fig. 6. Changes in absorbances of thalli (ABS_{334}) and those of extracts (OD_{334}) at 334 nm of *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* thalli under 1,000, 600 and 60 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ non-including UV radiation (gray lines) or including UV radiation (black lines). Error bars indicate the SD of the mean. See caption of Fig. 2 for asterisks.

$\pm 0.18 \text{ cm}^{-2}$ と培養初日と比較して有意に高い値を示した。その後は培養 12 日目までそれぞれ $0.62 \pm 0.03 \sim 0.89 \pm 0.05 \text{ cm}^{-2}$ と $0.99 \pm 0.05 \sim 1.07 \pm 0.05 \text{ cm}^{-2}$ の範囲で推移した。光量 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の OD_{334} も、UV あり区の方が UV なし区に比べて高い値を示した。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 6f) では、UV なし区の OD_{334} は、培養期間中 $0.37 \pm 0.01 \sim 0.40 \pm 0.02 \text{ cm}^{-2}$ の範囲で推移し、培養初日と比較して有意に低い値を示した。一方、UV あり区の OD_{334} は、培養 6 日目までは緩やかに増加したものの、培養期間中は $0.54 \pm 0.02 \sim 0.71 \pm 0.03 \text{ cm}^{-2}$ の範囲で推移した。光量 $60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の OD_{334} も、UV あり区の方が UV なし区に比べて高い値を示した。

以上の結果から、 ABS_{334} は紫外線の有無に関わらず光量が強くなるほど高い値を示した。一方、 OD_{334} は ABS_{334} と同様に光量が強くなるほど高い値を示したが、紫外線が含まれるとより高い値を示した。

考察

本研究では、ノリ葉体が強光や紫外線に曝された時に起こる色調、光合成色素含有量や光合成色素含有量比、MAAs の吸光度、光合成における光エネルギーの伝達効率などの変化を調べた。

本実験における L^* 値は、強光かつ紫外線が含まれた場合に高い値、つまり明るくなった。また、 a^* 値は、光量の強さや

紫外線の有無に関わらず値が低下、つまり緑味が強くなった。 b^* 値は、強光になるほど高い値を示し、紫外線が含まれる方がより高い値、つまり黄色味が強くなった。これまでに報告されてきたノリ葉体の色調については、室内培養では L^* 値は 45 ~ 58、 a^* 値は 6 ~ 15、 b^* 値は 10 ~ 16 であり、野外養殖では L^* 値は 43 ~ 70、 a^* 値は -2 ~ 13、 b^* 値は 12 ~ 22 と、野外養殖のノリ葉体の方が L^* 値は高く、 a^* 値は低く、 b^* 値は高い傾向にある (久野・川村 2007, 草加ら 2008, 島田 2010, 草加・岩本 2010, 玉城ら 2014, 村山ら 2015, 伊藤・須藤 2017, 清水・草加 2019)。また、色調は品種、室内培養条件、野外養殖環境、栄養塩環境などによって異なることが知られており (斎藤ら 1975, 馬場ら 2006, 藤吉ら 2014, 玉城ら 2014, 川村 2017, 尾前ら 2022)、特に栄養塩が影響しているとされる (川村 2017, 2020)。本研究では、栄養塩が十分に存在したとしても、強光や紫外線によりノリ葉体の L^* 値や b^* 値は上昇し、色調が変化することが明らかとなった。また、 a^* 値は培養期間が長くなる、つまり葉齢が高くなると光量に関わらず低くなることも明らかとなった。

光合成色素含有量においては、紫外線を含む強光の場合に Car 含有量と Car 含有量比は増加し、PC 含有量と PC 含有量比は低下した。生体内で黄色や橙色を示す Car 含有量と含有量比が増加し、生体内で青色を示す PC 含有量と含有量比が低下したことにより、 L^* 値や b^* 値が上昇したと考えられる。

PC はノリ葉体の濃淡において重要な色素であり、海域の窒素が不足した場合、PC 含有量が減少することが知られている(二羽・有賀 2020b)。また、ノリの色の濃淡は、溶存無機態窒素などの栄養塩濃度の影響を強く受けることが報告されている(川村 2017)。しかし、本研究では、栄養塩が十分に存在したとしても、太陽光のような紫外線を含む強光により PC 含有量が低下することが明らかとなった。シアノバクテリアでは、光量が強くなると PC 含有量が低下する強光応答が知られている(近藤ら 2009)。また、PC、PE やアロフィコシアニンは、可視光よりも紫外線の影響を強く受けることも報告されている(Rastogi *et al.* 2015)。本研究では、強光で紫外線を含む場合、PC 含有量だけでなく、PE 含有量が低くなる傾向にあった。したがって、紫外線を含む強光下でのナラワスサビノリの PC や PE 含有量の変化は、シアノバクテリアと同様の強光応答が起こっていると考えられる。

一方、Car 含有量の増加は、強光下における光合成活性と関連していると考えられる。Car は、光合成における励起エネルギーを熱に変換して過剰エネルギーを散逸したり、光合成電子伝達反応から生じた活性酸素を消去することにより酸化ストレス障害を防いでいる(高橋 2013, 高橋・西山 2018)。本研究で実効量子収率(Φ_{II})と非光化学的消光(NPQ)を測定したところ、紫外線を含む強光下では培養 3 日目に Φ_{II} が低下するとともに、NPQ の上昇が認められた。NPQ は過剰なエネルギーを熱放散している指標であり、通常 NPQ が増加すると、 Φ_{II} が低下することが知られている(園池 2009)。したがって、本研究では、ノリ葉体は培養 3 日目までは強光や紫外線のストレスを受け、熱放散することにより過剰なエネルギーを散逸させていたと推察される。しかし、培養 6 日目になると Φ_{II} は培養初日と同程度に、NPQ は培養初日より高い値ではあるが低下したことから、培養 6 日目にはノリ葉体は強光や紫外線に対して適応したと考えられる。Car 含有量は、培養 3 日目までは増加しており、その後ほとんど増加していない。本研究では強光の他に紫外線に着目し、紫外線吸収物質の観点から MAAs として ABS_{334} と OD_{334} を測定した。MAAs は紫外線吸収物質だけでなく、抗酸化物質としての役割を持つことが知られている(田口・平良 2012)。ノリ葉体で測定した ABS_{334} は紫外線の有無に関わらず光量が強くなるほど高い値を示した。一方で、抽出液を使用した OD_{334} は、 ABS_{334} と同様に強光になるほど増加したものの、同じ光量でも紫外線が含まれた方がより高い値を示した。また、 OD_{334} は、強光下では紫外線の有無に関わらず培養 6 日目まで数値が上昇した。可視光域(400~700 nm)におけるノリ葉体の生体吸収スペクトルは、光合成色素含有量の多少により吸光度が増減することが知られている(二羽・有賀 2020a, 2020b)。しかし、紫外域である 334 nm におけるノリ葉体の吸光度(ABS_{334})は、抽出液での吸光度(OD_{334})、つまり含有量の差を判別することはできなかった。ノリ葉体と抽出液では紫外線の有無により MAAs の変化に若干のずれが生じていたものの、強光になるほど高い値を示した。Torres *et al.*

(2016) では、紅藻 *Gracilariopsis tenuifrons* (C.J. Bird & E.C. Oliveira) Fredericq *et Hommersand* も紫外線を含まない強光下で MAAs 量が増加すると報告していることから、MAAs が光防御機能を果たしていると考えられる。 Φ_{II} 、NPQ、Car 含有量および MAAs の変化から、強光下ではノリ葉体内の酸化ストレス障害を防ぐために、Car 含有量の増加だけでなく、MAAs を増加させ、活性酸素を消去していると示唆された。

大房ら(1977)は光量 50,000 lux (約 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) の強い光環境下で 4 週間以上培養したノリ葉体を用い、Chl. *a* と Car がほぼ一定の値を維持するのに対し、PC や PE は変動しやすいと報告している。本研究においては、Chl. *a* は光量や紫外線の有無に関わらず、値が安定していた。一方、Car は強い光量になるほど値が上昇し、1 週間程度で値が安定した。大房ら(1977)では試験前にノリ葉体を強光下で長期間培養したことで、Car の値が安定していたと考えられる。また、本研究における PC や PE 含有量については、大房ら(1977)に比べると安定していると思われるが、標準偏差が大きくなる時もあった。大房ら(1977)と本研究は、光合成色素の分析には同一培養条件下の異なる個体を用いている。このため、PC や PE は、Chl. *a* や Car に比べると個体間で変動しやすいと考えられる。さらに、馬場ら(2006)は光量 60, 80, 100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ でノリ葉体を培養し、PE / PC 比から強光になるほど PC の色調が薄れ、PE の色調が強くなることを報告している。本研究でも、同様に各試験区の PE / PC 比を算出(データ未表示)したが、光量や紫外線の有無に関わらず概ね 2~3 で安定していた。馬場ら(2006)は 5~7 週間と本研究の 12 日間よりも長期間の培養を行っていることから、試験区間の PE / PC 比に差が生じた可能性がある。

Li *et al.* (2014) は、太陽光下でノリ葉体を培養し、日中の太陽の放射エネルギー量が高くなると実効量子収率(Li *et al.* 2014 では $\Delta F / F_m'$) が低下し、UV-A (315~400 nm) と UV-B (280~315 nm) が含まれるとより低下すると報告している。また、光合成色素や MAAs については、Chl. *a* は弱光で高い値を示すが、UV-B が含まれると低下すること、Car は強光で UV-A や UV-B が含まれると高い値を示すこと、PC や PE は弱光で UV-A が含まれると高い値を示すが、UV-B が含まれると低下すること、MAAs は UV-A や UV-B を含む強光になると高い値を示すことを報告している。本研究では、UV-A や UV-B を区別していないが、Chl. *a* 含有量は光量や紫外線の有無に関わらず同程度の値を、Car 含有量は紫外線の有無に関わらず光量が強くなるほど高い値を示し、Li *et al.* (2014) とは結果が異なった。一方で、MAAs については、Li *et al.* (2014) と同様の結果であった。Li *et al.* (2014) では、実験を行うまでにノリ葉体を室内や屋外で培養しており、その条件を数日程度で変更している。本研究では、実験に使用するノリ葉体の培養光源には 3 波長昼白色蛍光灯を用いており、人工太陽照明装置を用いた培養条件に変更した後、光合成色素含有量や MAAs が安定化するまで 3~6 日間要している。また、ノリ葉体は水温や光量によって光合成活性が変化することも知られている

(渡邊ら 2013, Watanabe *et al.* 2016)。これらのことから、大房ら (1977), 馬場ら (2006) や Li *et al.* (2014) と本研究における光合成色素含有量の変化の違いは、実験に使用する直前のノリ葉体の培養条件や培養期間が影響した可能性がある。したがって、ノリ葉体を用いて光量や光質などの実験を行う場合には、光合成色素や光合成活性を安定させるための培養期間も考慮する必要がある。

本研究において、ノリの色調は栄養塩が十分に存在したとしても、紫外線が含まれる強光下では L* 値と b* 値が上昇することが明らかとなった。また、ノリ葉体の光合成色素含有量と光合成活性の変化から、ノリ葉体は強光や紫外線に対する酸化ストレス障害を防ぐために、Car, PC, MAAs の含有量を変化させていると示唆された。これらの結果から、室内と野外で確認されているノリ葉体の色調の違いは、室内の培養光源と野外における太陽光の光量の違いと紫外線の有無が関係すると考えられた。室内培養では、光源として紫外線をほとんど含まない 3 波長昼白色蛍光灯を用い、光量は $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以下で行うことが一般的である。一方で、野外ではノリ養殖期間中にあたる 11 ~ 4 月の南中時の平均光量は $566.3 \sim 1115.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (村瀬 2001) と、室内培養に比べて強光であり、太陽光には紫外線も含まれている。野外養殖では、光量は日々変化するものの、光量が強くなった場合 3 ~ 6 日程度の短期間でノリ葉体の色調は明るく変化する。その結果として、野外養殖したノリ葉体の色調は、室内培養したノリ葉体に比べ明るい傾向を示すと考えられる。

謝辞

本研究で使用した人工太陽照明装置は、三重大学大学院生物資源学研究所倉島彰教授のご厚意により貸与いただきました。深く感謝申し上げます。

引用文献

- 阿部真比古・塩田真由・村瀬昇・鹿野陽介 2018. クロロフィル蛍光を活用した紅藻サビノリ葉体の貧栄養ストレスの評価. 水産大学校研究報告 67: 13-23.
- 有賀祐勝 2020. ノリ養殖技術の発展. 二羽恭介 (編著) ノリの科学. pp. 17-25. 朝倉書店, 東京.
- 馬場祐太・富松亮介・高橋潤・遠藤博寿・北出幸広・嵯峨直恒 2006. サビノリ (紅色植物門・ウシケノリ目) の野生型および色彩変異株 2 株における光量と光合成色素含有量の関係. 水産育種研究会 36: 58-59.
- Beer, S. & Eshel, A. 1985. Determining phycoerythrin and phycocyanin concentrations in aqueous crude extracts of red algae. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 36: 785-792.
- 藤田善彦 1966. フィコビル色素系の適応的变化と光合成活性. 植物の化学調節 1: 173-175.
- 藤田雄二・右田清治 1984. 養殖ノリ色彩変異型の光合成色素. 長崎大学水産学部研究報告 56: 7-13.
- Fujiyoshi, E. & Kikuchi, N. 2006. Growth of excised species containing elongated denticles from the lower marginal parts of *Porphyra tanegashimensis* and *Porphyra haitanensis* gametophytes. *Bull. Fish. Res. Agency* 16: 9-13.

- 藤吉栄次・小林正裕・玉城泉也 2014. 培養条件について. 藤吉栄次・玉城泉也・小林正裕・有瀧真人 (編) アマノリ類養殖品種の特性. pp. 24-28. 独立行政法人水産総合研究センター西海区水産研究所, 長崎.
- 林俊裕・長谷川健一・梶山誠 2016. 千葉県富津市地先ノリ養殖漁場における栄養塩濃度 (DIN, DIP) とノリ葉体の色調の関係について. 千葉県水産総合研究センター研究報告 10: 19-25.
- 伊藤博・須藤篤史 2017. 仙台湾におけるノリ色調と栄養塩濃度の関係. 宮城県水産研究報告 17: 29-34.
- 川村嘉広 2017. 新海苔ブック. 技術編 2. 海苔産業情報センター, 福岡.
- 川村嘉広 2020. 施肥. 二羽恭介 (編著) ノリの科学. pp. 116-118. 朝倉書店, 東京.
- 近藤久益子・佐藤桃子・広瀬侑・渡邊麻衣・池内昌彦 2009. フィコビリソーム. *低温科学* 67: 295-301.
- 久野勝利・川村嘉広 2007. 養殖ノリにおける生ノリと乾ノリの色調評価およびその相互関係. 佐賀県有明水産振興センター研究報告 23: 5-10.
- 草加耕司・岩本俊樹 2010. 養殖ノリの施肥試験. 岡山県農林水産総合センター水産研究所報告 25: 45-50.
- 草加耕司・清水泰子・難波洋平 2008. 岡山県の浮き流し養殖漁場における養殖ノリ 3 品種の特性. 岡山県水産試験場報告 23: 20-28.
- 李進才・趙習コウ・松井鏗一郎 2001. 光ストレスおよび遮光栽培における *Cattleya* と *Cymbidium* 葉の抗酸化酵素活性および色素含量の変化. *園芸学会雑誌* 70: 372-379.
- Li, X., Feng, Z. & He, P. 2014. Effects of solar radiation on photosynthesis and pigmentation in the red alga *Pyropia yezoensis* Ueda (Bangiales, Rhodophyta). *Indian J. Mar. Sci.* 43: 473-480.
- Lichtenthaler, H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Meth. Enzym.* 148: 350-382.
- Maegawa, M., Kunieda, M. & Kida, W. 1993. Difference of the amount of UV absorbing substance between shallow- and deep-water red algae. *Jpn. J. Phycol. (Sôru)* 41: 351-354.
- 宮尾 (徳富) 光恵・水澤直樹 1999. 強光環境から身を守る植物の防御機構. *化学と生物* 37: 396-400.
- Morita, T., Maekawa, Y., Uchida, M., Kurashima, A. & Maegawa, M. 2009. Vertical distribution and UV resistance in two *Undaria* species, *Undaria pinnatifida* and *U. peterseniana* (Laminariales, Phaeophyta). *Aquaculture Sci.* 57: 541-548.
- 村瀬昇 2001. 褐藻ノギリモク *Sargassum macrocarpum* C. Agardh の生態学的研究. 水産大学校研究報告 49: 131-212.
- 村山史康・清水泰子・高木秀蔵 2015. 岡山県ノリ漁場における栄養塩濃度とノリの色調および乾海苔単価との関係. *日本水産学会誌* 81: 107-114.
- 二羽恭介・有賀祐勝 2020a. ノリ色彩と色調. 二羽恭介 (編著) ノリの科学. pp. 72-74. 朝倉書店, 東京.
- 二羽恭介・有賀祐勝 2020b. ノリ色落ち現象. 二羽恭介 (編著) ノリの科学. pp. 75-80. 朝倉書店, 東京.
- Niwa, K. & Harada, K. 2013. Physiological responses to nitrogen deficiency and resupply in different blade portions of *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* (Bangiales, Rhodophyta). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 439: 113-118.
- Niwa, K., Iga, H. & Sato, T. 2022. Potential of *Neoporphyra kitoi* (Bangiales, Rhodophyta) as a candidate species for marine crops with high temperature tolerance. *Aquaculture* 548: 737650.
- Niwa, K., Yamamoto, T., Furuita, H. & Abe, T. 2011. Mutation breeding in the marine crop *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta): Cultivation experiment of the artificial red mutant isolated by heavy-ion beam mutagenesis. *Aquaculture* 314: 182-187.
- 農林水産省 2024. 海面漁業生産統計調査. 2024年2月29日更新 (2024年5月15日閲覧). https://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/kaimen_gyosei/

- 尾形英二 1970. 新しい海藻培養液 SWM-III について. 藻類 18: 171-173.
- 大河内裕之 2020. 国内生産と輸入, 消費の動向. 二羽恭介 (編著) ノリの科学. pp. 183-189. 朝倉書店, 東京.
- 尾前優希・吉田和広・川村嘉広・木村圭 2022. 乾海苔が含有する光合成色素の新定量法開発. 藻類 70: 99-108.
- 大房剛・荒木繁・桜井武磨・斎藤宗勝 1977. アマノリの日周変化に関する生理的研究—I 室内培養下の藻体にみられた細胞の大きさ・生理活性および光合成色素量について. 日本水産学会誌 43: 245-249.
- 大田修平・河野重行 2019. ヘマトコッカス藻の強光回避戦略. Plant Morphology 31: 19-23.
- Rastogi, R. P., Sonani, R. R. & Madamwar, D. 2015. Effects of PAR and UV radiation on the structural and functional integrity of phycocyanin, phycoerythrin and allophycocyanin isolated from the marine cyanobacterium *Lyngbya* sp. A09DM. Photochem. Photobiol. 91: 837-844.
- 龍満直起・宮川昌志・阿保勝之・末永慶寛・多田邦尚・本城凡夫 2021. 香川方式ノリスカートによるノリ養殖漁場への新施肥技術. 日本水産学会誌 87: 23-30.
- 斎藤宗勝・荒木繁・桜井武磨・大房剛 1975. 乾海苔における光合成色素含量および全窒素・全遊離アミノ酸・全遊離糖含量の時期的変動と産地間の相違. 日本水産学会誌 41: 365-370.
- 坂口研一・落合昇・柿沼真・天野秀臣 2003. 色落ちノリの色調評価と硫酸アンモニウム添加海水への浸漬による色調回復. 日本水産学会誌 69: 399-404.
- Sano, F., Ikeura, A., Takasugi, A. & Niwa, K. 2021. First record of *Neoporphyra haitanensis* (T.J. Chang & B.F. Zheng) J. Brodie & L.-E. Yang (Bangiales, Rhodophyta) from Shikinejima Island and Hachijojima Island of the Izu Islands, southern central Japan. Phycol. Res. 69: 258-265.
- 鹿内利治 2006. 植物の光環境適応戦略. 化学と生物 44: 121-127.
- 島田裕至 2010. 北海道から採取した野生スサビノリの生理形態特性. 水産増殖 58: 473-479.
- 清水泰子・草加耕司 2019. 岡山県の浮き流し養殖漁場における養殖ノリの高水温適応育種素材の特性. 岡山県農林水産総合センター水産研究所報告 34: 12-17.
- 白石日出人 2010. ノリ葉体の色調変化に関する研究. 福岡県水産海洋技術センター研究報告 20: 131-134.
- 園池公毅 2005. パルス変調クロロフィル蛍光測定におけるデータ解釈. 日本光合成研究会会報 42: 7-12.
- 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.
- 田口哲・平良 (宿里) ひとみ 2012. 紫外線吸収物質—マイコスポリン様アミノ酸. 渡邊信 (監修) 藻類ハンドブック. pp. 298-302. エヌ・ティー・エス, 東京.
- 高木秀蔵・清水泰子・草加耕司ら 2012. 河川から間欠的に供給される栄養塩によるノリ色調の回復. 日本水産学会誌 78: 246-255.
- 高橋拓子・西山佳孝 2018. 光合成におけるカロテノイドの機能. 植物科学最前線 9: 52-53.
- 高橋俊一 2013. 過剰な光エネルギーで起こる光阻害とその防御について. 光合成研究 23: 57-61.
- 玉城泉也・藤吉栄次・小林正裕 2014. 色調. 藤吉栄次・玉城泉也・小林正裕・有瀧真人 (編) アマノリ類養殖品種の特性. pp. 36-40. 独立行政法人水産総合研究センター西海区水産研究所, 長崎.
- Torres, P. B., Chow, F., Ferreira, M. J. P. & dos Santos, D. Y. A. C. 2016. Mycosporine-like amino acids from *Gracilariopsis tenuifrons* (Gracilariales, Rhodophyta) and its variation under high light. J. Appl. Phycol. 28: 2035-2040.
- 渡邊裕基・Nishihara, G. N.・寺田竜太 2013. 熊本県産天然アサクサノリ配偶体の光合成に対する光と温度の影響. 藻類 61: 141-148.
- Watanabe, Y., Yamada, H., Mine, T., Kawamura, Y., Nishihara, G. N. & Terada, R. 2016. Photosynthetic responses of *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* (Bangiales, Rhodophyta) to a thermal and PAR gradient vary with the life-history stage. Phycologia 55: 665-672.

(2024年7月29日受付, 2024年12月11日受理)

通信担当編集委員: 島袋 寛盛