

海産緑藻におけるルテインとその誘導体の分布

横 浜 康 継

筑波大学下田臨海実験センター (415 静岡県下田市 5-10-1)

YOKOHAMA, Y. 1982. Distribution of lutein and its derivatives in marine green algae. Jap. J. Phycol. 30: 311-317.

The distribution of lutein, loroxanthin, siphonaxanthin and siphonein was investigated in the seven orders of green algae. All the materials used are marine benthic algae with the exception of *Dichotomosiphon tuberosus* which is a fresh water alga but a member of the Siphonales, the other members of which are marine algae.

As a general rule, a large amount of lutein is contained in the thalli of shallow-water species, while a large amount of loroxanthin or siphonaxanthin is in those of deep-water species. In the eusiphonean orders (Siphonales) such as the Codiales, Derbesiales and Caulerpales, however, the thalli of shallow-water species do not contain as large an amount of lutein as those of shallow-water ones of the Ulvales, Cladophorales, and Siphonocladales.

At least, in the latter group of algae, a large amount of lutein seems essential to shallow-water species. Deep-water species having loroxanthin but lacking siphonaxanthin can not absorb green light as efficiently as those having siphonaxanthin. The former type of deep-water species might have derived from the latter type by failing to oxidize loroxanthin into siphonaxanthin. In the same fashion shallow-water species having abundant lutein might have derived from deep-water ones having loroxanthin.

Key Index Words: green algae; lutein; loroxanthin; siphonaxanthin; siphonein. Yasutsugu Yokohama, Shimoda Marine Research Center, The University of Tsukuba, Shimoda, Shizuoka, 415 Japan.

緑藻の色素組成は本質的には高等植物のそれと変わりが無いとの観点から。高等植物からは検出されないシホナキサンチンやロロキサンチンなどは一部の緑藻に含有される特殊なカロチノイドとみなされていたようであり、それらの機能や存在意義については従来ほとんど議論されていない。

STRAIN (1951) はシホナキサンチンとそのエステルであるシホネインとがクダモ類 (Siphonales) に特有なものであるとし、さらに KLEINIG (1969) はこの2種の色素が、クダモ類中の調べた種のひとつすべてに分布していることを報告した。しかしクダモ類以外の緑藻の場合、シホナキサンチンが深所または陰地に生育するものに特異的に含有されること、またこの色素とそのエステルがそのような環境に優占する緑色光を特異的に吸収する光合成色素であることが最近判

明した (YOKOHAMA *et al.* 1977, KAGEYAMA *et al.* 1977, KAGEYAMA and YOKOHAMA 1978)。クダモ類の場合にはほとんどの種にこれら2種の色素が分布しているという KLEINIG (1969) の報告を筆者 (1981a) は再確認したが、同時に浅所陽地産のものではクロロフィル *a* 含量に対するシホナキサンチンおよびシホネイン含量の比の小さいことを見出し、これらの海藻にとってシホナキサンチンやシホネインという緑色光吸収色素は、かつて深所や陰地で生育していた祖先の形質の痕跡であろうとの議論を試みた。

一方クダモ類に属さないシオグサ目やミドリゲ目の中には、深所あるいは陰地に生育しながらシホナキサンチンもシホネインも含まない種が見出されるが (YOKOHAMA 1981)、それらにはこの色素の直接の前駆体であるロロキサンチンが多量に含まれていることが判明した (YOKOHAMA *in review*)。ロロキサンチン含有する藻体が深所型の生体吸収スペクトル (YOKOHAMA *et al.* 1977) を示さないため、このキサン

* 下田臨海実験センター業績 No. 404
文部省科学研究費補助金 No. 534027, No. 534028
および No. 56540416 による。

トフィルはシホナキサンチンと異なって、緑色光を捕捉する機能はほとんど持たないものとみなされる。そのかわりに、このような型の緑藻は極端に大きなクロロフィル *b/a* 比を示すので、多量のクロロフィル *b* によって、深所や陰地に多い短波長光を効率的に捕捉しているものと考えられる (YOKOHAMA in review, cf. YOKOHAMA and MISONOU 1980)。このようなシホナキサンチンを欠きその前駆体のロロキサンチンを多量に含有する種としてはオオシオグサ (*Cladophora japonica*)、カタシオグサ (*C. ohkuboana*) およびミドリゲ (*Cladophoropsis zollingeri*) などを挙げることができるが、その生育は深所か陰地に限定されている。このことは、これらの緑藻が浅所陽地での生育に必要な何らかの機能を欠くためであると思われる。またクダモ類以外でシホナキサンチンを含有する種も浅所陽地に見出すことはできない。ロロキサンチンあるいはシホナキサンチンを多量に含有するこれらの深所

種に共通する性質は、ロロキサンチンの直接の前駆体でありそれゆえシホナキサンチンの前駆体でもあるルテインをほとんど含まないことである。一方陸上植物と浅所陽地産の緑藻はルテインを多量に含有するようである。

本研究ではルテインとそれから派生する一連の誘導体ロロキサンチン、シホナキサンチンおよびシホネインの緑藻内における分布を調べ、その意義を検討した。

材料および方法

本研究の対象は海産底生緑藻およびそれらと系統上密接な関係にある淡水産種のチョウチンミドロに限定した。採集は伊豆下田、奄美大島および沖縄で行なったが、下田で採集した藻体は多量の海水と共に筑波大学下田臨海実験センターに運び、奄美大島および沖縄で採集した藻体は凍結して同臨海実験センターに運んで、それぞれ色素の分析に用いた。

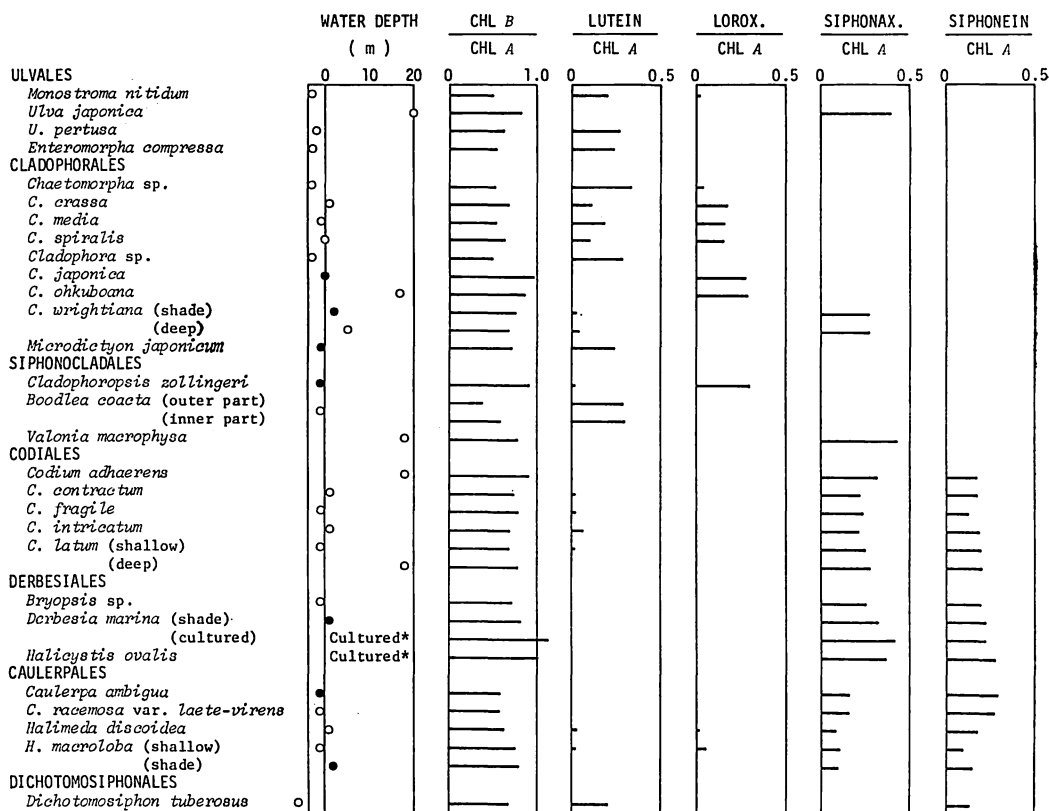


Fig. 1. Relative pigment composition of the green algae in the different habitats.

*Cultured for more than one month under 2 klux fluorescent light with a day length of 14 hr at 20° C. *Dichotomosiphon tuberosus* was collected from the fresh water. Closed circle denotes shaded site. CHL A=chlorophyll a; CHL B=chlorophyll b; LOROX.=loroxanthin; SIPHONAX.=siphonaxanthin.

色素の抽出、分離および定量は既報 (YOKOHAMA *et al.* 1977, YOKOHAMA 1981a) の方法によって行なった。

結 果

Fig. 1 に7目の緑藻の採集深度とクロロフィル *b*, ルテイン, ロロキササンチン, シホナキササンチンおよびシホネイン含量のクロロフィル *a* 含量に対するモル比を示した。クロロフィル *b/a* 比が深所産および陰地産のものほど大となること, シホナキササンチンはクダモ類以外では深所あるいは陰地産のものにだけ特異的に含まれるが, クダモ類ではチョウチンミドロを除くすべての種に含まれ, そのエステルがクダモ類のすべてに含まれること, クダモ類以外の深所あるいは陰地産のものの一部がシホナキササンチンのかわりに多量のロロキササンチンを含むことなどは既に報告したとおりである (YOKOHAMA *et al.* 1977, YOKOHAMA and MISONOU 1980, YOKOHAMA 1981a in review)。ルテインは深所および陰地産のものではほとんど検出されないが, クダモ類以外すなわちアオサ目 (Ulvales), シオグサ目 (Cladophorales) およびミドリゲ目 (Siphonocladales) の浅所陽地産のものに0.3前後の対クロロフィル *a* 比で含有されている。この値は深所種におけるシホナキササンチンやロロキササンチンの対クロロフィル *a* 比に匹敵する。これに対してクダモ類すなわちミル目 (Codiales), ツユノイト目 (Derbesiales), イワヅタ目 (Caulerpales) およびチョウチンミドロ目 (Dichotomosiphonales) では, 浅所陽地産のものでもルテインの対クロロフィル *a* 比は小さく, 中にはルテインの検出されないものもある。そのような一般的傾向は採集深度とルテイン対クロロフィル *a* 比との

関係を表わした Fig. 2 から一層明確に把握することができる。

クロロフィル *b/a* 比は深所あるいは陰地のものほど大となることはすでに報告したが (YOKOHAMA and MISONOU 1980, YOKOHAMA 1981a), それらの値のうち陰地産の藻体について得られたものを除外して, 生育深度との関係を表わしたものが Fig. 3 である。この図から明らかなように, 両者の間には相関関係が認められるので, クロロフィル *b/a* 比を藻体のおかれている光環境の指標とみなすことができる。その値と他の色素の対クロロフィル *a* 比との関係を Fig. 4 に表わしたが, 同図には陰地産のものも包括されている。Fig. 4-A から明らかなように, シホナキササンチンとシホネインの総量対クロロフィル *a* 比あるいはロロキササンチン対クロロフィル *a* 比とクロロフィル *b/a* 比との間には正の相関関係が存在する。一方ルテイン対クロロフィル *a* 比とクロロフィル *b/a* 比とは負の相関関係にあることを Fig. 4-B は示している。以上の事実は, シホナキササンチンやシホネインあるいはロロキササンチンを多量に含有するのは深所あるいは陰地産のものであり, それらの前駆体であるルテインを多量に含有するのは浅所陽地産のものであるという傾向の存在を示している。

考 察

生育環境と色素組成との関係を目別に整理すると, 非クダモ類 (アオサ目, シオグサ目, ミドリゲ目) とクダモ類とに大別でき, 後者はさらにチョウチンミドロ目とそれ以外 (ミル目, ツユノイト目, イワヅタ目) とに別けることができる (Table 1)。

非クダモ類の場合, 浅所陽地産のものには例外なく

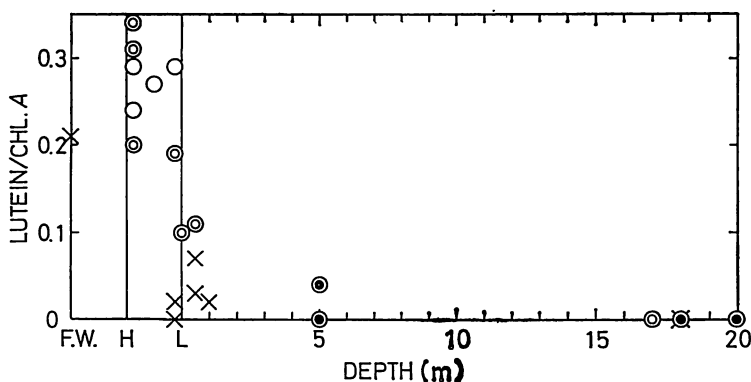


Fig. 2. Correlation between the molar ratio of lutein/chlorophyll *a* and water depth. Data with the materials collected from shaded sites are excluded.

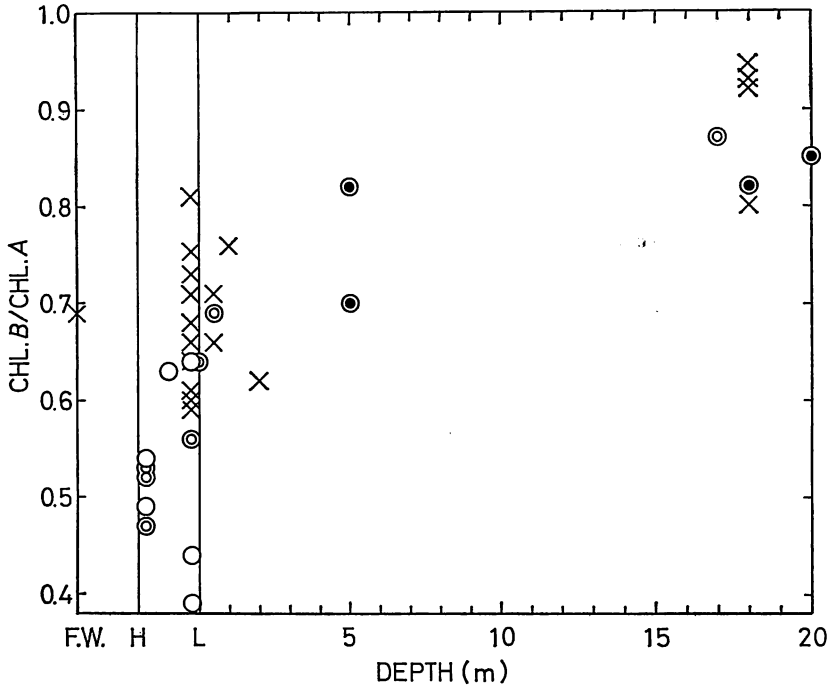


Fig. 3. Correlation between the molar ratio of chlorophyll *b*/chlorophyll *a* and water depth. Data with the materials collected from shaded sites are excluded.

多量のルテインが含まれるのに対して、深所あるいは陰地産のものではそれがほとんどあるいは全く検出されず、そのかわりに多量のロロキサンチンあるいはシホナキサンチンが含まれている。また浅所陽地産のものでロロキサンチンの検出されるものも存在するが、その含有量は深所種に比べるとかなり少ない。しかし浅所種の中でもジュズモ属の3種（ホソジュズモ、エナガジュズモ、フトジュズモ）はロロキサンチンをクロロフィルの0.15前後の割合で含有しているが、これら3種のルテイン含量が他の浅所種に比べてロロキサ

ンチン含量に相当する分だけ少なくなっている事実は注目に値する (Fig. 1)。一般にルテインとその誘導体の総量はクロロフィル *a* の0.3前後であると言えそうである。

以上のような一般的傾向からはずれる顕著な例外としてアミモヨウ (*Microdictyon japonicum*) が存在する (Fig. 1)。この種類は陰地に生育し、深所あるいは陰地産藻体に特有な大きなクロロフィル *b/a* 比を示しながら、シホナキサンチンもロロキサンチンも含有せず、そのかわりに多量ルテインを含有している。

Table 1. Distribution of xanthophylls in the seven orders of green algae.

Order	Habitat	Lutein	Loroxanthin	Siphonaxanthin	Siphonein
Ulvales Cladophorales Siphonocladales	Sun	+	Trace or -	-	-
	Deep or Shade	Trace or -	+ -	+	-
Codiales Derbesiales Caulerpales	Sun	Trace or -	Trace or -	+	+
	Deep or Shade	Trace or -	-	-	-
Dichotomosiphonales	Sun	+	-	-	+

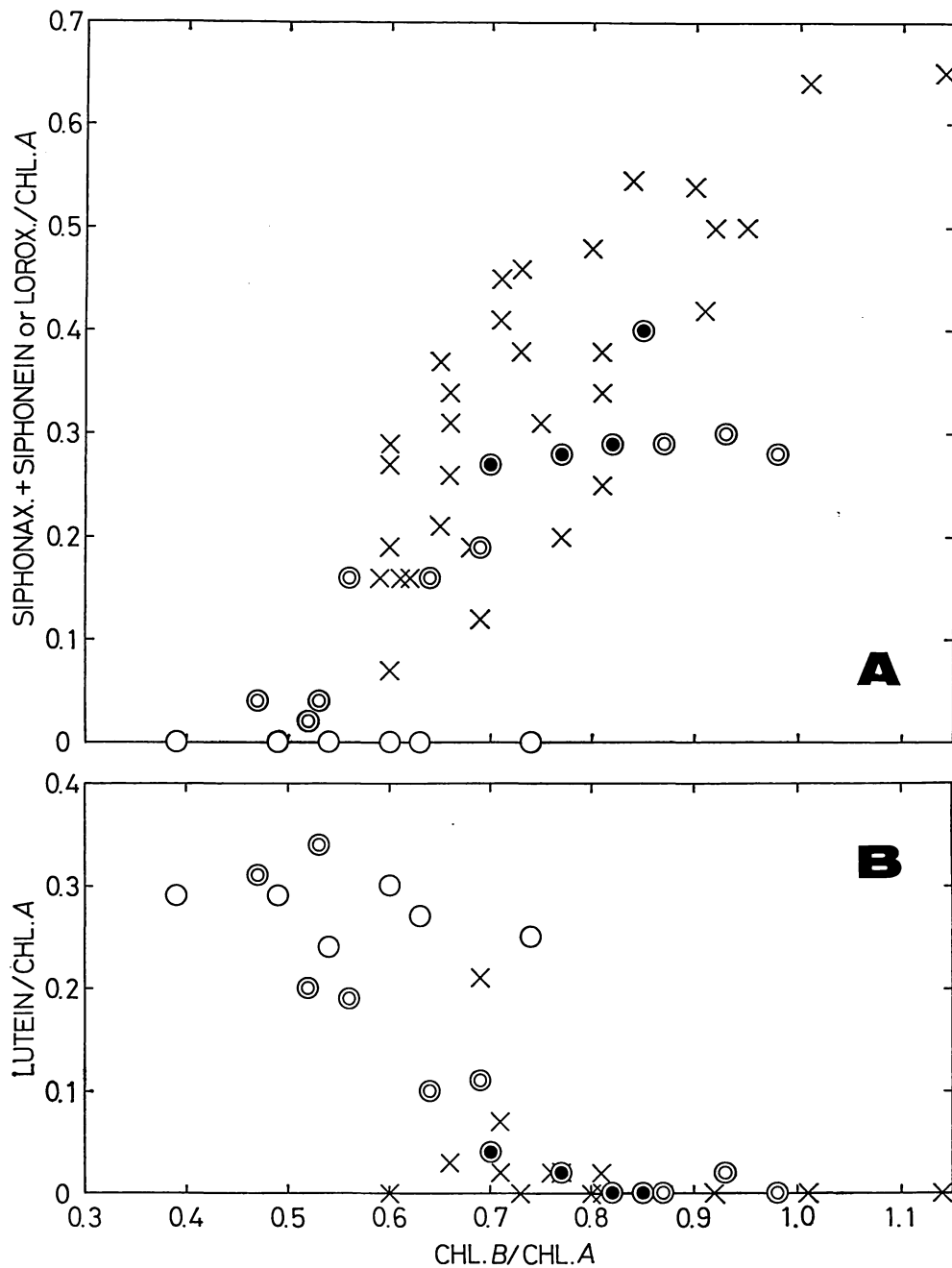


Fig. 4. Correlations between the molar ratio of siphonaxanthin+siphonein/chlorophyll *a* or loroxanthin/chlorophyll *a* and chlorophyll *b*/chlorophyll *a* (A) and between lutein/chlorophyll *a* and chlorophyll *b*/chlorophyll *a* (B). ×, species of the Siphonales (Codiales, Derbesiales, Caulerpales, Dichotomosiphonles) having siphonaxanthin and siphonein with the exception of *Dichotomosiphon tuberosus* lacking siphonaxanthin. Others denote the species of the Ulvales, Cladophorales or Siphonocladales, but ○, those lacking loroxanthin, siphonaxanthin and siphonein; ◐, those having loroxanthin but lacking siphonaxanthin and siphonein; ◑, those having siphonaxanthin but lacking loroxanthin and siphonein.

このような例外の存在については検討の余地が残るが、一般に浅所陽地産種が多量のルテインを含有し、深所あるいは陰地産の種はルテインをほとんど含まないという、非クダモ類にみられる傾向は、この仲間の緑藻にとって多量のルテインが浅所陽地での生育に必要であることを示唆している。おそらくこの色素は浅所陽地に豊富な短波長光や紫外線の光破壊作用から光合成器官を保護する役割を担っているであろう (YOKOHAMA in review)。

深所あるいは陰地産でありながらシホナキサンチンを含有せず、ルテインからシホナキサンチンが生成される過程の中間産物であるロロキサンチンを多量に含有するオオシオグサ (*Cladophora japonica*)、カタシオグサ (*C. ohkuboana*)、ミドリゲ (*Cladophoropsis zollingeri*) などは、シホナキサンチンを多量に含有する型 (深所種) とルテインを多量に含有する型 (浅所種) との中間型にあたる。この型の緑藻の生体吸収スペクトルの緑色部に顕著な吸収帯がみられないことから、ロロキサンチンはその誘導体のシホナキサンチンとは異なって、緑色光を効率よく吸収できないものとみなせる (YOKOHAMA in review)。しかしこれらの緑藻は緑色光が優占している深所か陰地にその生育が限定されている。ルテインをほとんど含まないために、浅所陽地では生育することができないのであろうが、シホナキサンチンを含まないために、深所や陰地の光もそれほど効率よく利用できないであろう。これらの緑藻はクロロフィル *a* よりは効率よく短波長光を捕捉できるクロロフィル *b* を多量に含有することによって、深所や陰地の光環境に適応していると言えるが (YOKOHAMA and MISONOU 1980)、これらの緑藻に多量に含まれているロロキサンチンの機能は不明である。AITZETMÜLLER *et al.* (1969) はこのキサントフィルが *Scenedesmus obliquus*, *Chlorella vulgaris*, *Cladophora trichotoma*, *C. ovoides* などの緑藻に含まれていることを報告しているが、その存在意義については言及していない。深所や陰地に生育しているながら、そこでの光利用を効率化するシホナキサンチンを含有せず、そのかわりにその前駆体であるロロキサンチンを多量に含有するオオシオグサなどの存在は、この型の緑藻がシホナキサンチンを多量に含有する深所型緑藻 (YOKOHAMA *et al.* 1977) を祖先として、ロロキサンチンをシホナキサンチンに転換する酵素を失うことによって生じたことを暗示しているように思われる (YOKOHAMA in review)。さらにロロキサンチンを生成する酵素を失うことによって、その

前駆体のルテインを多量に蓄えた型 (浅所種) が出現したと考えることもできる (YOKOHAMA 1981b)。緑藻が先カンブリア時代に出現したとするなら、その時代を通じて、致死量の紫外線が水深 5 m ないし 10 m まで透過していたと言われるので (BERKNER and MARSHALL 1965)、始原緑藻は深所あるいは陰地でのみ生育が可能であったと言える。そのような環境で光利用を効率化する光合成色素シホナキサンチンを、始原緑藻はすでに含有していた可能性がある。緑色植物中の原始的な群と考えられる (CHIHARA and HORI 1970) ブラシノ藻綱中にシホナキサンチンやシホネインを含有する種が見出される (RICKETTS 1966, 1967a, 1967b, 1967c, 1970, 1971) という事実も、そのような可能性を暗示している。このように始原緑藻がシホナキサンチンを含有していたとするなら、その前駆体であるルテインを多量に含有した浅所種は、やはり上記のようにして出現したと考えることができる。

一方クダモ類の場合の生育環境と色素組成との対応関係は Table 1 が示すように、非クダモ類の場合と大きく異なる。クダモ類ではチョウチンミドロ目を除けば、浅所陽地産のものでもルテインをわずかしか含まず、中にはそれの全く検出されないものもある。それらは浅所陽地に生育しているにもかかわらず、ルテインのほとんどすべてをシホナキサンチンやシホネインに転換していると言える。非クダモ類ではルテインが果たしている役割を、クダモ類の場合には別の物質が担っているものと思われる。しかしクダモ類の場合でも、深所あるいは陰地産のものではルテインが全く検出されないのに対して、浅所陽地産のものほとんどからわずかながらそれが検出される。さらにヒラミル (*Codium latum*) やヒロハサボテングサ (*Hali-medea macroloba*) は同一種の個体が浅所陽地と深所あるいは陰地との双方から採集されたが、浅所陽地産の個体のみからルテインが検出されている上、サボテングサ属の 2 種の浅所陽地産の個体からはロロキサンチンがわずかながら検出されている (Fig. 1)。このことはルテインからの誘導体の生成が光環境によってある程度調節される可能性を示している。

クダモ類の場合には、深所や陰地での光利用を効率化するシホナキサンチンやシホネインが浅所陽地産の藻体にも含まれているという事実は、それらの祖先がかつて深所や陰地で生育していた可能性を示唆するものと考えたが (YOKOHAMA 1981a)、クダモ類ばかりでなくすべての緑藻の祖先を、シホナキサンチンなどを含有した深所種と考えることも可能であることは上

に述べた。クダモ類だけが生育環境に関係なくシホナキサンチン含有しているのは、この群の浅所陽地への進出が非クダモ類よりかなり遅れたためではないかと考えることもできよう。

謝 辞

本研究の遂行上必要な諸種の情報提供あるいは検討に関して、筑波大学生物科学系千原光雄教授、猪川倫好助教授、堀輝三助教授、原慶明講師の協力を得た。ここに厚く感謝の意を表する。

引用文献

- AITZETMÜLLER, K., STRAIN, H. H., SVEC, W. A., GRANDOLFO, M. and KATZ, J. J. 1969. Loro-xanthin, a unique xanthophyll from *Scenedesmus obliquus* and *Chlorella vulgaris*. *Phytochem.* 8: 1761-1770.
- BERKNER, L. V. and MARSHALL, L. C. 1965. On the origin and rise of oxygen concentration in the earth's atmosphere. *J. Atmos. Sci.* 22: 225-261.
- CHIHARA, M. and HORI, T. 1970. A review of the recent study on the Class Prasinophyceae (I). *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 18: 33-42 (in Japanese).
- KAGEYAMA, A., YOKOHAMA, Y., SHIMURA, S. and IKAWA, T. 1977. An efficient excitation energy transfer from a carotenoid, siphonaxanthin to chlorophyll *a* observed in a deep-water species of chlorophycean seaweed. *Plant & Cell Physiol.* 18: 477-480.
- KAGEYAMA, A. and YOKOHAMA, Y. 1978. The function of siphonein in a siphonous green alga *Dichotomosiphon tuberosus*. *Jap. J. Phycol.* 26: 151-155.
- KLEING, H. 1969. Carotenoids of siphonous green algae: A chemotaxonomical study. *J. Phycol.* 5: 281-284.
- RICKETTS, T. R. 1966. The carotenoids of phytoflagellate, *Micromonas pusilla*. *Phytochem.* 5: 571-580.
- RICKETTS, T. R. 1967a. The pigments of the phytoflagellates, *Pedinomonas minor* and *Pedinomonas tuberculata*. *Phytochem.* 6: 19-24.
- RICKETTS, T. R. 1967b. The pigment composition of some flagellates possessing scaly flagella. *Phytochem.* 6: 669-676.
- RICKETTS, T. R. 1967c. Further investigation into the pigment composition of green flagellates possessing scaly flagella. *Phytochem.* 6: 1375-1386.
- RICKETTS, T. R. 1970. The pigments of the Prasinophyceae and related organisms. *Phytochem.* 9: 1835-1842.
- RICKETTS, T. R. 1971. Identification of xanthophylls KI and KIS of the Prasinophyceae as siphonein and siphonaxanthin. *Phytochem.* 10: 161-164.
- STRAIN, H. H. 1951. The pigments of algae. *In*: G. M. Smith (ed.) *Manual of Phycology*. p. 243-265.
- YOKOHAMA, Y. 1981a. Distribution of the green light-absorbing pigments siphonaxanthin and siphonein in marine green algae. *Bot. Mar.* 24: 637-640.
- YOKOHAMA, Y. 1981b. Green light-absorbing pigments in marine green algae, their ecological and systematic significance. *Jap. J. Phycol.* 29: 209-222. (in Japanese)
- YOKOHAMA, Y. A xanthophyll characteristic of deep-water green algae lacking siphonaxanthin. *Bot Mag.* (in review)
- YOKOHAMA, Y. and MISONOU, T. 1980. Chlorophyll *a:b* ratios in benthic green algae. *Jap. J. Phycol.* 28: 219-223.
- YOKOHAMA, Y., KAGEYAMA, A., IKAWA, T. and SHIMURA, S. 1977. A carotenoid characteristic of chlorophycean seaweeds living in deep coastal waters. *Bot. Mar.* 20: 433-436.