

高 坤山・有賀祐勝・浅田浩二・石原利章・赤野 徹・清原正高：流水条件下に
おける紅藻スサビノリの CO₂ 固定の促進効果

Kunshan Gao, Yusho Aruga, Kozi Asada, Toshiaki Ishihara, Toru Akano and
Masataka Kiyohara: Enhancement of photosynthetic CO₂ fixation of
the red alga *Porphyra yezoensis* Ueda in flowing seawater

The effect of seawater current speed on the light-saturated photosynthesis of *Porphyra yezoensis* Ueda was evaluated for the development of its biomass production technology with utilization of high CO₂. Photosynthetic rate was found to increase with increase of seawater current speed and to be saturated over 3 cm s⁻¹. The highest photosynthetic rate (1.8-2.0 μmol O₂ cm⁻²h⁻¹) in flowing sea water was about twice that in still seawater. Seawater flow seems to be an important factor in improving *Porphyra* production with addition of CO₂.

Key Index Words: CO₂-diffusion boundary layer—O₂—*Porphyra yezoensis*—*Rhodophyta*—*Rubisco*—seawater current.

Kunshan Gao, Kansai Environmental Engineering Center, Nakazaki-nishi 2-3-39, Kita-ku, Osaka, 530 Japan (present address: University of Hawaii, Hawaii Natural Energy Institute, 2540 Dole Street, Holmes 246, Honolulu, HI 96822, U.S.A.)

Yusho Aruga, Tokyo University of Fisheries, Konan-4, Minato-ku, Tokyo, 108 Japan

Kozi Asada, Research Institute for Food Science, Kyoto University, Uji, Kyoto, 611 Japan

Toshiaki Ishihara, Toru Akano and Masataka Kiyohara, Technical Research Center, The Kansai Electric Power Co. Inc., Nakoji, Amagasaki, Hyogo-ken, 661 Japan

著者らは、最近の地球温暖化に関連して有用海藻類を用いた CO₂ の有効利用を検討し、スサビノリ (*Porphyra yezoensis* Ueda) の光合成と生長が CO₂ の添加によって促進されることを明らかにしてきた (Gao *et al.* 1991)。高濃度の CO₂ を利用したスサビノリの生産システムでは、流水方式を用いて N と P の供給や個体群落内の CO₂ と O₂ の拡散による影響を減らした方が高い生産力が期待できるものと考えられる。それ故、海水の流速がスサビノリの光合成に及ぼす影響についての知見が必要とされる。海藻類の光合成に及ぼす流れの影響に関しては Wheeler (1980) が *Macrocystis pyrifera* について、高 (1991) が *Sargassum thunbergii* について光合成による酸素発生が流速の増加に伴い増加することを報告しているが、スサビノリについてはそのような基礎的データはない。そこで、著者らはスサビノリの光合成が海水の流れによる影響をどの程度受けるものかについて検討した。

材料のスサビノリ (ZGRW 株) は殻胞子から得られた葉状体を 15°C, 300 μmole photons m⁻²s⁻¹ の条件下で通気培養したものを用い、培養液 (PES 添加滅菌海水) は 1 日おきに交換した。光合成の測定は透過膜—マススペクトロメーターによる光合成流水測定シ

ステム (Fig. 1) を用いて、水温 15°C, 光強度 (陽光ランプ, Toshiba 400 W) 600 μmole photons m⁻²s⁻¹ (光合成飽和光強度) の下で行った。スサビノリの葉状体 (12~18 個体) を同化パイプ (長さ 40 cm, 内径 2 または 3 cm) 内に維持して海水を循環させ、透過膜 (シリコン, 125 μm) を隔ててマススペクトロメーターに直結した海水中のガス成分 (O₂, CO₂, N₂ など) がマススペクトロメーターの高真空によって透過膜を通過したものを、マススペクトロメーターによって連続的に測定し、3~10 秒おきにコンピューターに記録した (Fig. 2)。透過膜プローブを挿入した海水チャンパーには攪拌子が入れてあり、測定時にスターラによって攪拌し、透過膜を通過したガスの量が海水の流速による影響を受けないようにした。一測定は 5 分以内で行われた。光合成速度 (Pn, μmole O₂ cm⁻²h⁻¹) は以下の式に基づき算出した。

$$Pn = \Delta PR \times K \times V/S \times 60$$

ここに ΔPR は酸素分圧変化と時間との直線関係から求めた酸素分圧変化速度 (torr min⁻¹) であり、K は酸素分圧変化量 ΔPO₂ (torr) に対する酸素濃度変化量 ΔO₂ (μmole) の比 (ΔO₂/ΔPO₂)、V は閉鎖系の容積 (l)、S

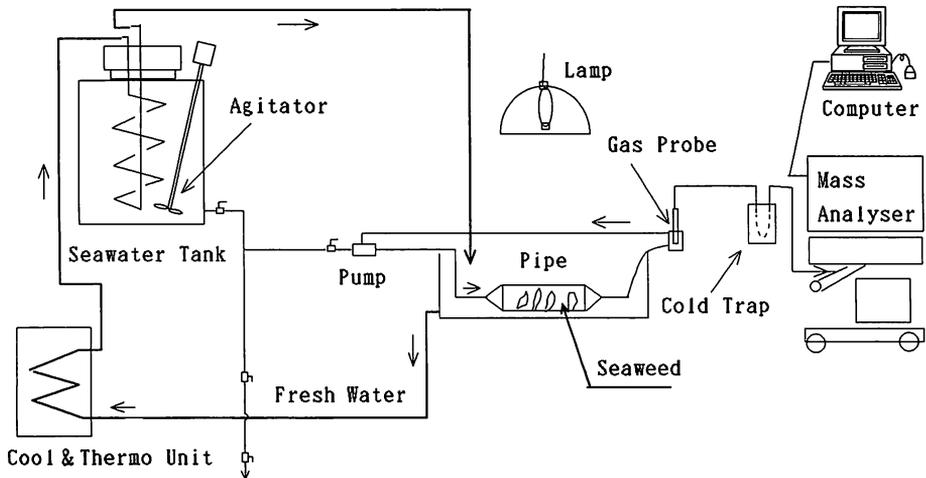


Fig. 1. The flow-water photosynthesis measurement system jointed with a permeable membrane mass spectrometer (Ametek M200).

はスサビノリの葉面積 (cm^2) である。また、流速 0 の場合には、同化パイプ内の海水を静止させた一定時間 (5 分) の間に光合成を行わせた後に光源を消して海水を循環させ、閉鎖系内の酸素増加量を測定した。

葉齢の異なるスサビノリの葉状体を用いて 3 回測定した結果、光合成による酸素発生速度は海水の流速の増加に伴って増加し、流速 3 cm s^{-1} 以上で飽和に達することが明らかになった (Fig. 3)。また、流水中のスサビノリの最大光合成酸素発生速度 ($1.8\text{--}2.0 \mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) は止水の場合より約 2 倍速かった。光合成を制限する流速条件下では、光合成の進行に伴い、

スサビノリの葉状体に近づくにつれて炭酸濃度が低くなり酸素濃度が高くなるような拡散境界層 (濃度勾配) が光合成速度を制限するものと考えられる。スサビノリの葉状体を囲む CO_2 境界層と O_2 境界層の存在で葉状体近辺における CO_2 に対する O_2 の比 (O_2/CO_2) が大きくなり、細胞内の O_2/CO_2 比も大きくなりうる。細胞内において O_2/CO_2 比が高まれば、Rubisco (リブローズ 1, 5-二リン酸カルボキシラーゼ・オキシゲナーゼ) のオキシゲナーゼとしての活性が高まり、カルボキシラーゼとしての活性が低下して光合成効率が悪くなる。それ故、流水の流速が遅い場合には光合成

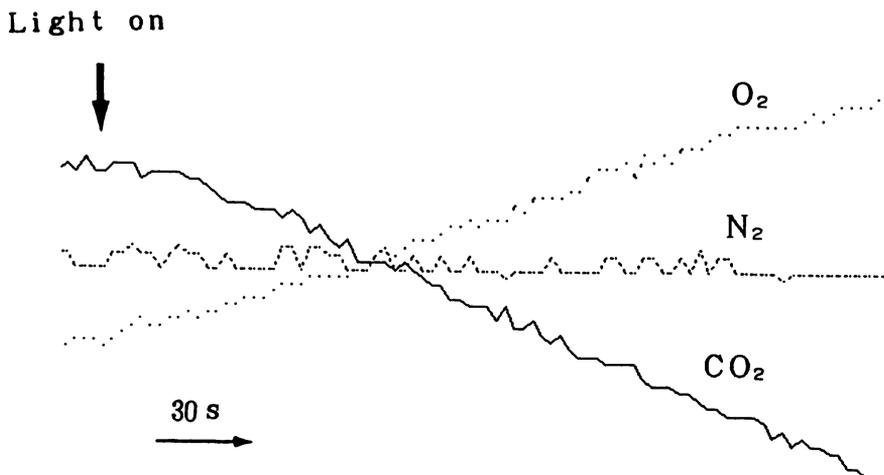


Fig. 2. Photosynthetic O_2 evolution and CO_2 removal by *Porphyra yezoensis* measured with the system (Fig. 1) and visualized on a NEC computer. " N_2 ", which is irrelevant to photosynthesis, was used as a control for the permeable-membrane stability.

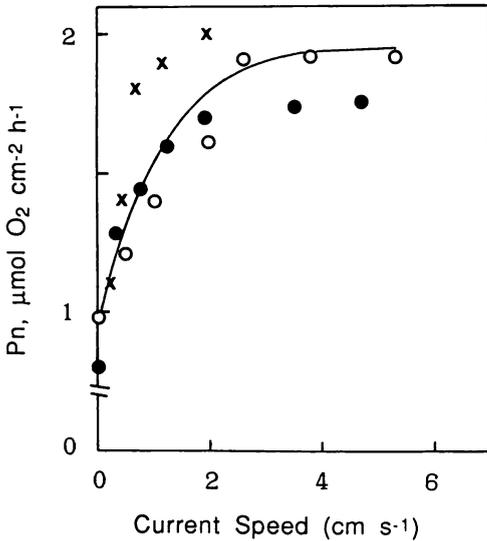


Fig. 3. Relationship of light-saturated net photosynthesis (Pn) of *Porphyra yezoensis* to seawater current speed. Measurements were conducted with the thalli (4–6 cm long) aged 52 (×), 54 (●) and 65 (○) days (after conspore attachment), 12–18 individuals (d.w. 0.21–0.23 g) of which were maintained in an assimilation pipe (40 cm long) of 2 (○) or 3 (×, ●) cm in inner diameter.

速度が低いものと考えられる。海水の流速が速くなるにつれてササビノリ葉状体を囲む CO₂ 境界層と O₂ 境界層が薄くなり、葉状体表面における O₂/CO₂ 比が海水のそれに近づき、流速 0 の場合に比べて小さくなり、細胞内の Rubisco のカルボキシラーゼとしての活性が高まる。光合成速度が飽和する流速の下では葉状体表面における O₂/CO₂ 比は海水のものと同様であり、拡散境界層による影響を受けなくなるものと考えられる。

Wheeler (1980) は、*Macrocystis pyrifera* の光合成速度が閉鎖系内の海水の流速の増加に伴って増加し、流水中の最大光合成速度は止水での 4 倍以上になることを報告している。紅藻 *Coelothrix irregularis* の光合成速度は流速の増加に伴って増加し、4 cm s⁻¹ で飽和に達したと報告されている (Carpenter *et al.* 1991)。これは本実験で得たササビノリの光合成飽和流速 3 cm s⁻¹ に近い。高 (1991) は開放系 (flow-through) でウミトラノオの光合成酸素発生速度と流速との関係を調べ、流速が 2 倍 (0.5–1.0 cm s⁻¹) になると酸素発生速度は 40% ほど増加すると報告している。ササビノリに関する今回の測定は閉鎖系で行われたが、開放系でも類似した結果が得られると考えられる。ウミトラノオとササビノリを比較してみれば、海水が藻体を通るときに、線形の葉を主枝また側枝にいっぱい付けている前

者では葉と葉の間に乱流が生じやすいが、薄い葉状体である後者では葉状体の上に層流が生じやすいものと考えられる。流速が海藻の光合成に及ぼす効果は乱流か層流によって異なるものとされている (Wheeler 1980)。また、海藻の群落の光合成生産に及ぼす海水の流れの影響は藻体の形態以外に群落の構造、その周囲の海底の地形及び波の強さによって異なるものと考えられる。

CO₂ と O₂ の拡散係数は空気中では約 10⁻¹ cm² s⁻¹、水中では 1.7 と 2.4 × 10⁻⁵ cm² s⁻¹ である (e.g. Wheeler 1980)。これは生物体の内部と外部とのガス交換に及ぼす CO₂ と O₂ の境界層の影響は、水生生物の方が陸生生物より遥かに大きいことを意味する。このような CO₂ と O₂ の境界層の厚さは水の流速の増加にしたがって薄くなるから、CO₂ と O₂ のガス交換を伴う水生生物の代謝は水流の影響を受け易い。Carpenter *et al.* (1991) は珊瑚礁内の藻類の一次生産力が流速の増加とともに (16 cm s⁻¹ まで) 増加したと報告している。流れは藻類の光合成に影響する以外に、その呼吸と栄養塩の吸収にも影響する。Schumacher and Witford (1965) は、淡水産の緑藻 (*Oedogonium kurzii*)、珪藻 (*Eunotia pectinalis*)、黄藻 (*Tribonema monochlorum*, *Vaucheria ornithocephala*) 及び紅藻 (*Batrachospermum macrosporum*) の暗呼吸及びリンの吸収は流水 (18 cm s⁻¹) の方が止水より著しく速いと報告している。Riber and Wetzel (1987) は付着珪藻群落の代謝が水の流速によって影響されることを報告している。また、藻類以外に珊瑚虫類の呼吸速度も流速によって影響されることが報告されている (Patterson and Sebens 1989)。

海藻類はほとんどの波や潮流による機械的なドラッグ (drag) に耐えられ、藻体に形態的なダメージを与える海水の流速は 80 cm s⁻¹ 以上だとされている (Sheath and Hambrook 1988)。*Porphyra tenera* Kjellm の成長は富栄養下では流速 5 cm s⁻¹ で貧栄養下では 30 cm s⁻¹ で最大に達したと報告されている (松本 1959)。*Sargassum muticum* の生産力は栄養塩無添加の海水では流れが十分速ければ栄養塩を添加した静止の海水の場合と同程度であった (Gellenbeck and Chapman 1986)。これは流速が十分速い場合に栄養塩濃度が低くても海藻が十分な栄養塩を獲得できることを示唆している。海藻が固着することによって得る利点として、海水の流速が十分速ければその成長が低栄養塩濃度によって制限されにくいことと、光合成に伴うガス交換が水の動きによって促進されることが挙げられる。また、Wheeler (1980) は、海水の流速が速い場合

には *Macrocystis pyrifera* の光合成速度を最大に達させるのに高い炭酸濃度が要求されることを明らかにした。高濃度の CO₂ を添加してスサビノリの生産力を高めるため、速い流速が要求されるものであろう。ノリの養殖場ではノリ養殖筏の下方で CO₂ を通気すれば、深所の海水の upwelling をもたらずので深所の栄養塩の利用と群落内の流れが促進されるから、生産量を増やすことは可能であるし、養殖場を外洋へ広げることにも可能と考えられる。

地球温暖化に対する関心が高まっている中、光合成生物のバイオマスを生体燃料に変換する研究開発が行われている(例えば、米国のハワイ自然エネルギー研究所では深海の低温海水を汲み上げ温度差発電を行いながら、深海の海水の豊富な栄養塩を利用して大量生産した海藻のバイオマスを燃料に変換するプロジェクトが進められている)。光合成生物(例えば、ノリ)のバイオマスが食物または燃料として利用された時に生じた CO₂ はそのバイオマスに固定されていたものであるから、CO₂ の収支は 0 であるから、大気中の CO₂ 濃度に影響しない。化石燃料が有限であることと、その使用に伴い地域と地球環境問題が深刻化しつつあることから、環境的にも経済的にも適した新エネルギーを鑑定し開発しなければならない。

謝 辞

著者らはスサビノリのフリー糸状体(ZGRW)を提供して下さった東京水産大学名誉教授の三浦昭雄先生に感謝の意を表す。

文 献

Carpenter, R. C., Hackney, J. M. and Adey, W. H. 1991. Measurements of primary productivity and nitrogenase activity of coral reef algae in a chamber

incorporating oscillatory flow. *Limnol. Oceanogr.* 36: 40-49.

Gao, K., Aruga, Y., Asada, K., Ishihara, T., Akano, T. and Kiyohara, K. 1991. Enhanced growth of the red alga *Porphyra yezoensis* Ueda in high CO₂ concentrations. *J. Appl. Phycol.* 3: 355-362.

高 坤山 1991. 海水の流速が褐藻ホンダワラの光合成による酸素発生に及ぼす影響. *藻類* 39: 291-293.

Gellenbeck, K. and Chapman, D. 1986. Feasibility of mariculture of the brown seaweed, *Sargassum muticum* (Phaeophyta): growth and culture conditions, culture methods, alginic acid content and conversion to methane. p. 107-115. In W. R. Barclay, and R. P. McIntosh [eds] *Algal Biomass Technologies*. J. Cramer, Berlin.

松本文夫 1959. ノリ生育に対する環境、特に水流の影響に関する研究. *広島大学水畜学部紀要* 2: 249-333.

Patterson, M. R., Sebens, K. P. 1989. Forced convection modulates gas exchange in cnidarians. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86: 8833-8836.

Riber, H. H. and Wetzel, R. G. 1987. Boundary-layer and internal diffusion effects on phosphorus fluxes in lake periphyton. *Limnol. Oceanogr.* 32: 1181-1194.

Schumacher, G. J. and Witford, L. A. 1965. Respiration and ³²P uptake in various species of freshwater algae as affected by a current. *J. Phycol.* 1: 78-80.

Sheath, R. G. and Hambrook, J. A. 1988. Mechanical adaptations to flow in freshwater red algae. *J. Phycol.* 24: 107-111.

Wheeler, W. N. 1980. Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Mar. Biol.* 56: 103-110.

[高 坤山, 530 大阪市北区中崎西2-3-39 関西総合環境センター (present address: University of Hawaii, Hawaii Natural Energy Institute, 2540 Dole Street, Holmes 246, Honolulu, HI 96822, U.S.A.); 有賀祐勝, 108 東京都港区港南4-5-7 東京水産大学; 浅田浩二, 611 京都府宇治市 京都大学食糧科学研究所; 石原利章・赤野 徹・清原正高, 661 尼崎市若王子3-11-20 関西電力総合技術研究所]