

褐藻ナガコンブの光合成 - 温度特性について

坂西芳彦・飯泉 仁

水産庁・北海道区水産研究所 (085-0802 北海道釧路市桂恋 116)

Sakanishi, Y. and Iizumi, H. 1998 : Photosynthesis-temperature relationship of *Laminaria longissima* Miyabe (Laminariales, Phaeophyta). Jpn. J. Phycol. (Sôrui) 46:105-110.

Photosynthetic response of sporophyte of *Laminaria longissima* to temperature was examined in summer and winter. This species is distributed along the eastern Pacific coast of Hokkaido. Photosynthesis and respiration were measured by the light and dark bottle method and a Clark-type oxygen electrode system with discs cut out of the middle part of a blade. *L. longissima* could retain higher photosynthetic activity at 5 °C or less, which inhibited photosynthetic activity in the warm-temperate kelp. The optimum temperature for the light-saturated photosynthesis was 20 °C, except for an optimum of 25 °C in August, and was higher than the seawater temperature by about 5 °C in summer but by about 20 °C in winter. However, experiments under lower light intensities showed the optimum temperature at lower temperatures. In July, at light intensities similar to those on the thallus surface in a dense kelp bed, the optimum temperature for photosynthesis was about 10 °C, which was close to the monthly average of the seawater temperature.

Key index words : kelp, *Laminaria longissima*, Laminariales, photosynthesis, respiration, temperature

Hokkaido National Fisheries Research Institute, 116, Katsurakoi, Kushiro-shi, Hokkaido, 085-0802 Japan

緒言

ナガコンブ *Laminaria longissima* Miyabe は多年生のコンブ目褐藻で、釧路の知人岬から根室の納沙布岬にかけての北海道東部太平洋岸、歯舞諸島、色丹島と国後島および択捉島の太平洋沿岸に生育する (Fig.1) (川嶋 1989, 1996a)。ナガコンブ胞子体は繊維状の付着器と直径 5-7mm, 長さ 3-6cm の茎状部と細長い葉状部からなり、葉状部は非常に細長く、葉幅は 6-15cm, 葉長は釧路地方の平均で 7-8m, 歯舞地方では 10m をこえ、15m に達するものもあると報告されている (川嶋 1989, 1996a)。ナガコンブは浅海岩礁域においては主要な一次生産者であり、物質循環及びエネルギー転流の起点となっている一方で、藻体自身が重要な漁獲対象種となっている。その年間生産量は過去 10 年 (1987-1996 年) の平均値で 6695 トン (乾燥重量) であり、全国生産の 92% を占める道内のコンブ生産量の 24% を占め、種類別では国内最大である (水産グラフ編集部 1997)。従来、ナガコンブに関する研究はフィールドにおける胞子体の生長、成熟、個体群動態等を中心に行われており (佐々木ら 1964, 1967, 佐々木 1969, 1973, 1977, Kawashima 1972, 川嶋 1996b, 岡田・三本菅 1980, 岡田ら 1985), 生理学的な研究は比較的少ない

(Sakanishi *et al.* 1990, 1991)。

分布が北海道周辺海域でも寒流の影響を強く受ける沿岸に限定されることから、ナガコンブは生育水域の低水温環境に適応した生理的特性を持つものと考えられるが、その確証は得られていない。本研究は本邦産のコンブ目褐藻で最も低い水温環境に生育する種類の一つであるナガコンブについて光合成および呼吸と温度条件との関係から生理学的特性を明らかにすることを目的として行われた。

材料と方法

ナガコンブの胞子体は、北緯 42° 57', 東経 144° 27' にある北海道釧路市桂恋の北海道区水産研究所前の岩礁地帯 (Fig.1) の低潮線直下から水深 2 m までの範囲から採集した。ナガコンブ藻体は採集後直ちに研究施設に持ち帰り、実験に供する直前まで水温が現場水温に近い流海水水槽中に保持した。実験は冬季 (1992 年 1, 2, 3 月) と夏季 (1992 年 7, 8, 9 月) に行った。釧路市桂恋地先の月平均水温は 9 月に最高値 15.7°C, 2 月に最低値 -0.3°C を示した (Fig. 2)。

光合成および呼吸の測定には、胞子体の体軸に沿った中央部の縁辺付近からコルクボーラーで打ち抜いた

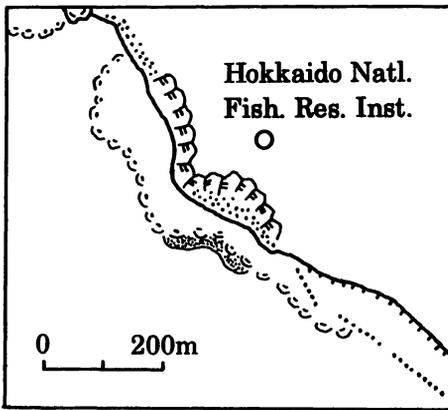
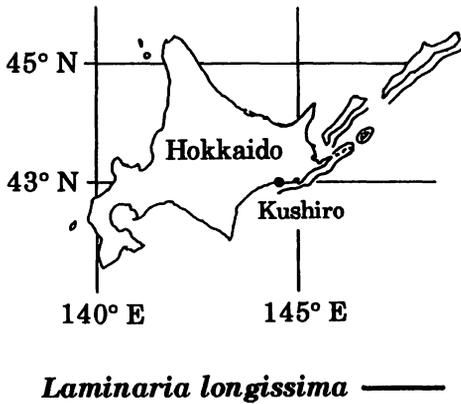


Fig. 1. Map showing the distribution of *Laminaria longissima* and the study site at Kushiro, Hokkaido Prefecture. Shaded area is the sampling area (lower).

面積3.1cm²の藻体片を用いた。同じコンブ科に属するアラメおよびカジメの場合は、打ち抜き直後の藻体片では、純光合成速度として異常に低い値が得られるが、流海水中で3時間以上浸した藻体片では正常とみなせる値の得られることが明らかにされている (Sakanishi *et al.* 1988)。ナガコンブについても同様な傾向がみられたため、藻体片は打ち抜いてから流海水中に一晩浸した後に実験に供した。流海水の温度は各季節における現場の海水温とおおむね一致していた。

光飽和条件下における光合成-温度特性を求める実験では、酸素びん法を用いて純光合成速度と呼吸速度の測定を行った。ガラスファイバーフィルター (Whatman GF/C) で濾過した濾過海水を満した容積約 100 ml の酸素びんに藻体片を入れ、種々の温度・光

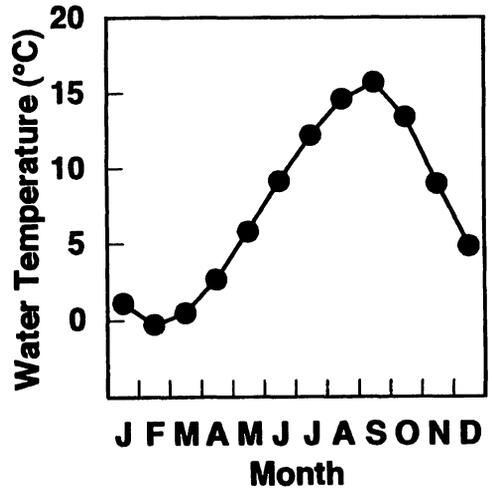


Fig. 2. Seasonal change in the monthly averages of seawater temperature for 7 years from 1986 to 1992 in the study site.

条件下でインキュベートすることにしたが、酸素びんを静置した場合、特に強光下では純光合成速度が正常値より低くなることが報告されているので (Yokohama & Ichimura 1969), 酸素びんを振とう機に固定し、振幅 3cm, 周期 120 回/分で振とうしながらインキュベートを行った。光源にはフォトリフレクターランプ (National 100V 500W) を用いた。インキュベートを行った水槽内の水温調節には恒温水循環装置 (TAITEC CL-150F) を用いた。光強度の測定には光量子計 (LI-COR LI-1000/LI-192S) を用いた。呼吸の測定では酸素びんをアルミ箔で覆い、遮光した。インキュベートの時間は光合成測定では 15 分、呼吸測定では 45 分とした。インキュベート終了後、静かに藻体片を取り出し、ウインクラー法を用いて溶存酸素量を求め、インキュベート前後の酸素量の増加・減少からそれぞれ純光合成速度・呼吸速度を求めた。測定水温は -1 (2, 3 月のみ) または 1-30°C までの 7 段階とし、測定は同一の藻体片を用いて、-1°C または 1°C から始め順次水温を上げてゆく方式で行った。純光合成速度を測定する際の光強度は 400 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ とした。

種々の光条件下における光合成-温度特性は以下のような方法で求めた。ナガコンブ胞子体の中央部の縁辺から打ち抜いた藻体片 (1.5 cm²) を測定試料とした。打ち抜き後の処理は、光飽和条件下における光合成速度-温度特性を求めると同様とした。0°C から 20°C までの 5 段階の温度の、それぞれにおいて、0 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ から 400 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ までの 7 段階の光強度での純光合成速

度を求め、種々の光条件における純光合成-温度曲線を作成した。光合成及び呼吸の測定にはクラーク型酸素電極(Rank Brothers AE-1)を用い(金井 1983), 反応槽に4 mlの濾過海水とともに藻体片を入れて、反応槽内の酸素濃度の変化を測定した。反応槽内の海水はマグネチックスターラーで常時攪拌した。反応槽のまわりのウオータージャケットに恒温水循環装置(TAITEC COOLNIT CL-150F)を用いて一定温度の水を流して、反応槽内の水温を調節した。溶存酸素の増減は記録計(東亜電波 EPR-111A)のチャートに記録し、測定終了後、チャートから単位時間当たりの溶存酸素量の変化を読みとり、純光合成速度と呼吸速度の計算に用いた。計算に必要な海水の飽和酸素濃度は、使用した海水を種々の測定温度に保った状態で、十分通気させた後にウィンクラ法で定量した。光源装置としてはハロゲンランプ(林時計工業 JCR 15V 150W)とライトガイドを組み合わせた光源装置(林時計工業 ルミナエス LA-150S)を用い、ニュートラルフィルター(HOYA ND-50, ND-25, ND-13)で光量子束密度を調節した。反応槽内の光強度の測定にはセンサー部分が小さい光量子計(Hansatech QRT-1)を用いた。

結果と考察

ナガコンブの光強度 $400 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ における光合成-温度曲線および暗中における呼吸-温度曲線を Fig.3 に示す。純光合成速度は、8月を除くいずれの月でも 20°C 付近で最大となったが、高温域での純光合成速度の低下は、海水温が最低となる2月に最も顕著となり、それに次ぐ著しい傾向は3月にみられた。低温域での純光合成速度は、夏季に比べ明らかに冬季の方が高かった。呼吸速度は一般に温度の上昇につれて増大する傾向がみられたが、高水温期には顕著でなくなり、海水温が最高となる9月には 5°C から 25°C までの範囲で呼吸速度に殆ど違いがみられなくなった。

今回ナガコンブでみられた光合成-温度特性および呼吸-温度特性の季節変化は、他の海藻(Kanwisher 1966, Yokohama 1973, 畑・横浜 1976, Niemeck and Mathieson 1978, 松山 1983, 斉藤ら 1986, Sakanishi et al. 1989) や天然の植物プランクトン群集(Aruga 1965)でも報告されているが、光合成最適温度は、冬季に比べ夏季に高くなるものの、ほとんどの場合、 $20\text{--}30^\circ\text{C}$ の範囲であり、その季節変動は生育水温の季節変動に比べてと小さいという結果が得られている。ナガコンブの場合も、光合成最適温度は約 25°C となった8月以外は通年約 20°C に維持されることが Fig.3 から明らか

である。これは水温が 0°C 前後となる冬季も例外ではないため、ナガコンブの光合成最適温度と生育現場の温度との差が 20°C 以上に達することになる。冬季の月平均水温が 13°C 前後となる伊豆半島下田湾に産する多年生コンブ目褐藻カジメ *Ecklonia cava* Kjellman についても筆者ら(Sakanishi et al. 1989)は光合成最適温度が通年 25°C 付近であるという結果を得ている。下田湾の冬季の水温とカジメの光合成最適温度との差は約 12°C であったが、釧路における冬季の水温とナガコンブの光合成最適温度との差は、それをはるかに上回るものと言える。

極海域に生育する海藻(*Cheatomorpha* sp., *Desmarestia anceps* (sporophyte), *Himantothallus grandifolius*, *Fucus* sp., *Gigartina skottsbergii*, *Iridaea cordata*, *Halosaccion glandiforme*)の光合成最適温度も $15\text{--}25^\circ\text{C}$ の範囲にあるとの報告がある(Healey 1972, Drew 1977, Drew and Hastings 1992, Wiencke et al. 1993)。生育現場の温度と光合成最適温度との差は、海藻の場合、約 25°C が最大とみなせるが、生育現場の温度が高くなると、それは縮小するようである(Yokohama 1973, 畑・横浜 1976, Sakanishi et al. 1989)。ナガコンブの場合も、同様の傾向が見られたが、夏季でも現場水温に対して光合成最適温度は $5\text{--}10^\circ\text{C}$ 高かった。海藻の光合成最適温度が現場水温より一般に高く、低温環境では両者の差が拡大するという傾向について、Lüning (1990) および Wiencke et al. (1993) らは生理学的見地から考察を行っているが、仮説の域を出ない。

Berry and Raison (1981) は、光合成-温度曲線を用いて植物の温度特性を論じる場合、光合成最適温度に着目するだけでなく、生育温度においてどれだけの光合成能力が発揮できているかを評価する必要があると指摘している。釧路の冬季の(1-3月)の月平均水温は $-0.3\text{--}1.1^\circ\text{C}$ であるが、この時期のナガコンブの -1°C および 1°C における光飽和純光合成速度は、伊豆半島下田湾産の冬季のカジメについて報告されている $5\text{--}10^\circ\text{C}$ における光飽和純光合成速度とほぼ等しく、同時期のナガコンブの 5°C における光飽和純光合成速度は、カジメのその $2.6\text{--}5.7$ 倍であった(Sakanishi et al. 1989)。また、光合成-温度曲線の極大値を100%とした相対値で各温度における光合成速度を表した場合、冬季のナガコンブは -1°C および 1°C において30%以上、 5°C では60%以上の活性を示すのに対し、同時期のカジメでは 5°C においても30%程度の活性を示すにとどまった(Sakanishi et al. 1989)。光合成最適温度で判断する限

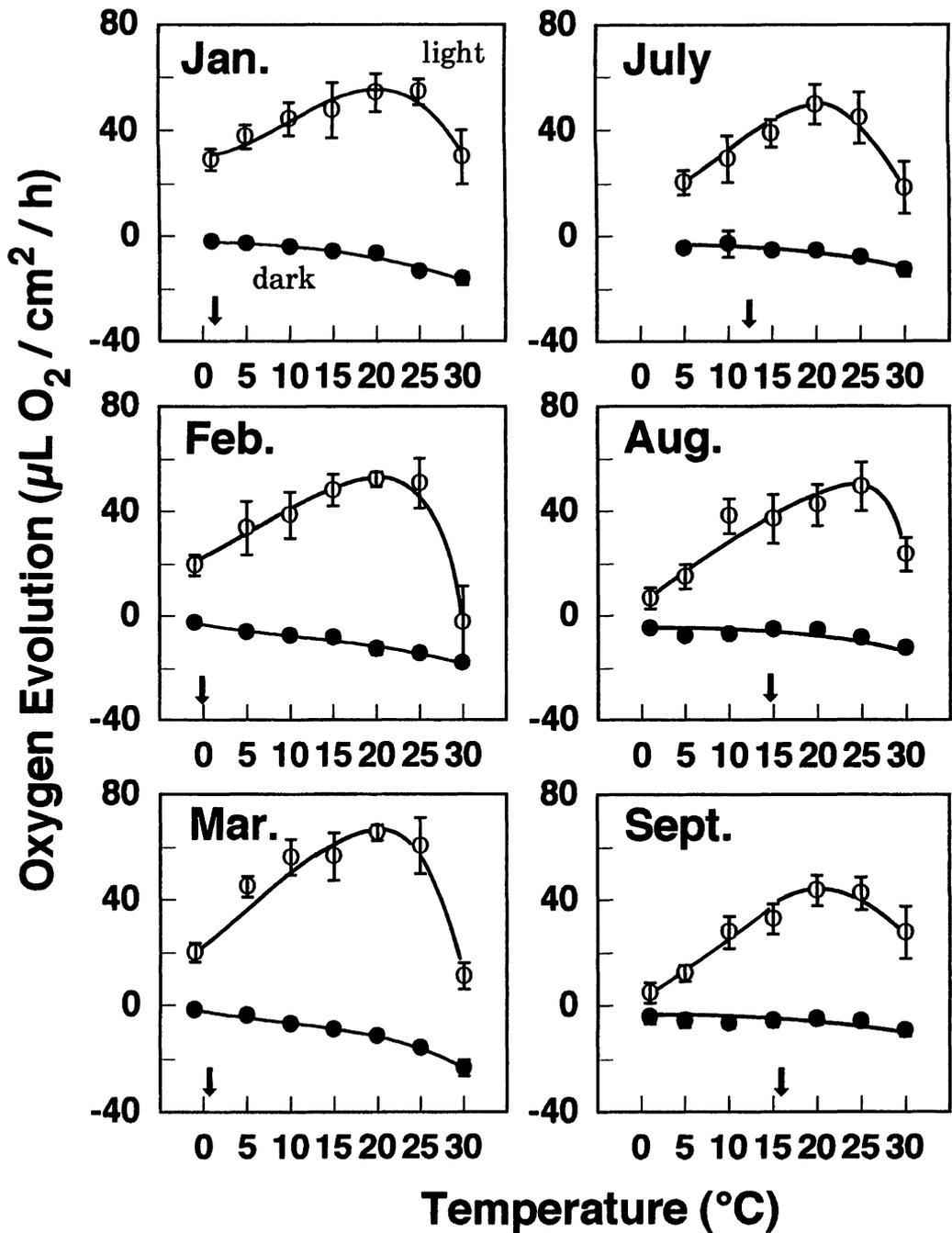


Fig. 3. Effects of temperature on oxygen evolution at $400 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ (○) and dark (●) in sporophytes of *Laminaria longissima*. Determined in January, February, March, July, August and September 1992. Vertical bars denote SD of means. Arrows show the monthly averages of seawater temperature in the study site.

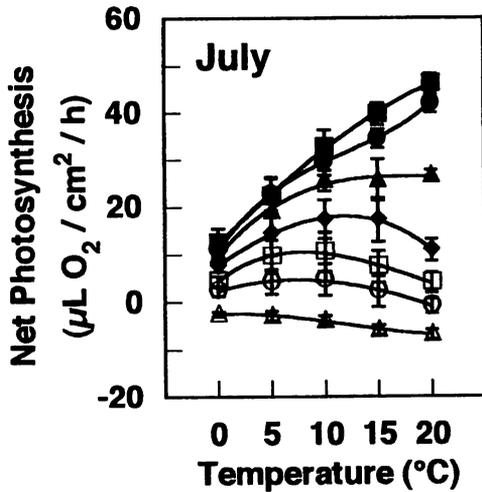


Fig. 4. Net photosynthesis-temperature curves at different light intensities in sporophytes of *Laminaria longissima* determined in July 1997. Vertical bars denote SD of means. Δ , 0(dark); \square , 13; \square , 25; \blacklozenge , 50; \blacktriangle , 100; \bullet , 200; \blacksquare , 400 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$.

り、ナガコンブの光合成特性は、それほど低温に適しているようには見えないが、本州中部に生育する比較的近縁な種類と冬季の低温における光合成速度を比較すると、低水温環境に適したナガコンブの特性がより明瞭になることがわかる。

近年、倉島ら(1996)は、カジメとその近縁種アラメ *Eiseinia bicyclis* Setchell について、群落内部の藻体各部分に達する光が極めて弱いものとなる事実に着目して実験を行い、群落内の光条件を再現した条件下で1日の純生産量が最大となる温度は現場水温に極めて近くなること、光合成最適温度は光強度の減少につれて低下することを明らかにした。そこで、ナガコンブについても群落内光条件での生理特性を明らかにするために、7月に採集した藻体について種々の光・温度条件で光合成測定を行い、その結果をもとに得られた光合成-温度曲線を Fig.4 に示した。

光強度が400および200 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ の場合、ナガコンブの純光合成速度は20℃まで温度の上昇とともに増加したが、100 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ になると10-20℃間でほぼ一定となり、50 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ になると10-15℃間で極大となり、さらに25、13 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ になると10℃で極大となった。本研究の材料を採集した水深2mのナガコンブ群落内で藻体が日中に受ける平均的な光強度を推定したところ、7月の場合40 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ 前後(坂西ら 投稿準備中)であったことから、その光条件下で純光合成速度が極大

に達する温度は10℃付近になるはずであり、7月の月平均水温である12.2℃とほぼ一致すると言える。

低温環境に適したナガコンブの生理特性の一部が明らかにされたが、群落内光条件における生理特性については冬季における実験が今後の課題として残されている。

謝辞

ナガコンブの生産量についてご教示いただいた元北海道立網走水産試験場長川嶋昭二博士に感謝いたします。

引用文献

- Aruga, Y. 1965. Ecological studies of photosynthesis and matter production of phytoplankton I. Seasonal changes in photosynthesis of natural phytoplankton. Bot. Mag. Tokyo 78: 280-288.
- Berry, J.A. and Raison, J.K. 1981. Responses of macrophytes to temperature. p. 278-338. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B. and Ziegler, H. (eds) Physiological plant ecology I. Responses to the physical environment. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Drew, E.A. 1977. The physiology of photosynthesis and respiration in some Antarctic marine algae. Br. Antarct. Sur. Bull. 46: 59-76.
- Drew, E.A. and Hastings, R.M. 1992. A year-round ecophysiological study of *Himantothallus grandifolius* (Desmarestiales, Phaeophyta) at Signy Island, Antarctica. Phycologia 31: 262-277.
- 畑 正好・横浜康継 1976. 本邦北部産海藻の光合成-温度特性とその季節変化. 藻類 24 :1-7.
- Healey, F.P. 1972. Photosynthesis and respiration of some Arctic seaweeds. Phycologia 11: 267-271.
- 金井龍二 1983. 酸素電極を用いた O_2 ガス交換の測定. p.151-154. 加藤 栄・吉田精一(編) 実験生物学講座 17, 植物生理学(III). 丸善, 東京.
- Kanwisher, J. 1966. Photosynthesis and respiration in some seaweeds. p.407-420. In Barnes, H. (ed) Some contemporary studies in marine science. George Allen and Unwin Ltd., London.
- Kawashima, S. 1972. A study of life history of *Laminaria angustata* Kjellm. var. *longissima* Miyabe by means of concrete block. p.93-107. In: Abbott, E. and Kurogi, M. (eds) Contribution to the systematics of the benthic marine algae of the north Pacific. Jpn. Soc. Phycol., Kobe.

- 川嶋昭二 1989. 日本産コンブ類図鑑. 北日本海洋センター, 札幌.
- 川嶋昭二 1996a. 日本産コンブ類の分類と分布-58. ナガコンブ (1). 海洋と生物 104: 227-230.
- 川嶋昭二 1996b. 日本産コンブ類の分類と分布-59. ナガコンブ (2). 海洋と生物 105: 311-315.
- 倉島 彰・横浜康継・有賀祐勝 1996. 褐藻アラメ・カジメの生理特性. 藻類 44:87-94.
- Lüning, K. 1990. Seaweeds. Their Environment, Biogeography and Ecophysiology. John Wiley & Sons, New York.
- 松山恵二 1983. 忍路産褐藻ナンブワカメ (*Undaria pinnatifida* Suringar f. *distans* Miyabe et Okamura) の光合成 I. 光合成速度と呼吸速度の季節変化. 北海道水産試験場報告 25:187-193.
- Niemeck, R.A. and Mathieson, A.C. 1978. Physiological studies of intertidal fucoid algae. Bot. Mar. 21: 221-227.
- 岡田行親・三本菅義昭 1980. コンブ類の雌性配偶体の生長と成熟に及ぼす温度の影響 I. マコンブ, リシリコンブ, オニコンブ, ホソメコンブおよびナガコンブについて. 北水研報 45:51-56.
- 岡田行親・三本菅義昭・町口裕二 1985. マコンブ, リシリコンブ, オニコンブ, ホソメコンブおよびナガコンブ幼芽胞体の生長らなびに形態と培養温度との関係. 北水研報 50:27-44.
- 斉藤宗勝・片山舒康・横浜康継 1986. 大槌産海藻の光合成-温度特性について. 大槌臨海研究センター報告 12:9-14.
- 佐々木 茂 1969. 釧路地方におけるナガコンブ *Laminaria angustata* var. *longissima* (Miyabe) Miyabe の生態学的研究. 1 冬季発芽群の生活様式. 北海道立水産試験場報告 10:1-42.
- 佐々木 茂 (編) 1973. ナガコンブ *Laminaria angustata* var. *longissima* (Miyabe) Miyabe の生活様式に関する研究. 北海道立釧路水産試験場ほか.
- 佐々木 茂 1977. ナガコンブの生活様式と漁獲. p.39-59. 日本藻類学会(編) 北海道周辺のコンブ類と最近の増殖学的研究. 日本藻類学会.
- 佐々木 茂・岩井 肇・中島静夫. 1964. ナガコンブの生活について. 北水試月報 21: 60-77.
- 佐々木 茂・清水富士夫・金田清太郎・本間 瑛. 1967. ナガコンブの生活について(2). 北水試月報 24:168-179.
- Sakanishi, Y., Yokohama, Y. and Aruga, Y. 1988. Photosynthesis measurement of blade segments of brown algae *Ecklonia cava* Kjellman and *Eisenia bicyclis* Setchell. Jpn. J. Phycol. 36: 24-48.
- Sakanishi, Y., Yokohama, Y. and Aruga, Y. 1989. Seasonal changes of photosynthetic activity of a brown alga *Ecklonia cava* Kjellman. Bot. Mag. Tokyo 102: 37-51.
- Sakanishi, Y., Yokohama, Y. and Aruga, Y. 1990. Seasonal changes in photosynthetic capacity of *Laminaria longissima* Miyabe (Phaeophyta). Jpn. J. Phycol. 38: 147-153.
- Sakanishi, Y., Yokohama, Y. and Aruga, Y. 1991. Photosynthetic capacity of various parts of the blade of *Laminaria longissima* Miyabe (Phaeophyta). Jpn. J. Phycol. 39: 239-243.
- 水産グラフ編集部. 1997. 本年度のコンブ生産予想. 月刊水産グラフ (1997年7月号) 22 (7): 29.
- Wiencke, C., Rahmel, J., Karsten, U., Weykam, G. and Kirst, G.O. 1993. Photosynthesis of marine macroalgae from Antarctica: Light and temperature requirements. Bot. Acta 106: 78-87.
- Yokohama, Y. 1973. A comparative study on photosynthesis-temperature relationships and their seasonal changes in marine benthic algae. Int. Revue ges. Hydrobiol. 58: 463-472.
- Yokohama, Y. and Ichimura, S. 1969. New device of differential gas-volumeter for ecological studies on small aquatic organisms. J. Oceanogr. Soc. Japan 25: 75-80.

(Received Apr. 8 1998, Accepted Jun. 5 1998)