

植物プランクトンが持つ色素と キサントフィルサイクルについて

橋本 絢

1. はじめに

植物プランクトンの生長が光合成に依存していることはよく知られている。光合成には、太陽から得られる光エネルギーが必須の条件である。光合成生物は太陽エネルギーの全てを利用するのではなく、可視光と呼ばれる 400 nm から 700 nm の波長範囲の光エネルギーを利用する。この波長範囲は光合成有効放射 (Photosynthetically active radiation: PAR) と呼ばれ、地上に到達する短波放射の約 50% を占める (浅田 1999)。植物プランクトンをはじめとする光合成生物は進化の過程で、この限られた波長範囲の PAR を出来るだけ有効に吸収、利用するために、色素の多様化を遂げてきた。植物プランクトンはこれにより、光エネルギーの効率的な捕集、伝達を可能にしている。さらに、色素は光エネルギーを捕集、伝達するだけでなく、過剰な光エネルギーを除去する役割も持つ。これはキサントフィルサイクルと呼ばれる特定のキサントフィル色素の働きであり、突発的な光環境の変化に短時間で反応する。

代表的な色素として全植物プランクトンの持つクロロフィルはよく知られているが、色素全般について理解することは植物プランクトンの分類、同定に携わるうえで重要であると考えられる。そこで、本稿では、植物プランクトンが持つ色素の分類・構造・特色と、光防御色素の働きの 1 つであるキサントフィルサイクルについて紹介したい。

2. 光合成色素

光合成色素はクロロフィル、フィコビリリン、カロテノイドをさし、光エネルギーの捕集・伝達を行う

色素である。このうちカロテノイドは光を捕集するだけでなく光防御としての役割をもつ。以下に各光合成色素の構造と光エネルギー吸収特性について述べる。

2-1. クロロフィルの構造と分類

光合成有効放射 PAR 400 nm から 450 nm と、600 nm から 700 nm の波長帯を効率的に吸収するクロロフィル色素はマグネシウムを持つポリフィリン (四隅にピロール環を含む) 化合物である。またフィトールと呼ばれる脂質の鎖と結合している (図 1)。植物プランクトンの、すべての種がクロロフィルを持ち (服部 1973)、ピロール (窒素原子 1 個を含む 5 員環複素環芳香族化合物) 基につく側鎖の違いからクロロフィル a (Chl a) ・クロロフィル b (Chl b) ・クロロフィル c (Chl c) に分けられる。緑色光合成生物は共通して Chl a を持ち、Chl a 以外の光合成色素は補助色素と呼ばれ生物によって著しく異なる。大きく①、Chl a

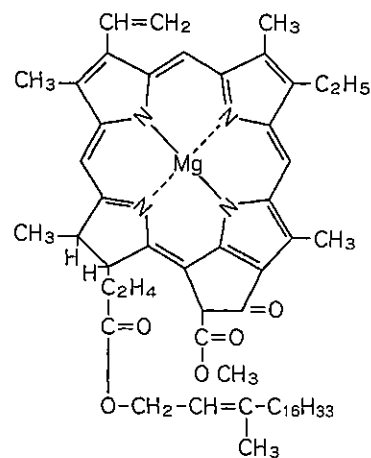


図 1 クロロフィル a の構造 (服部 1973 より)

表1 海産植物プランクトンの色素組成(高橋ら1996より)

色素		珪藻綱	渦鞭毛藻綱	黄金色藻綱	緑藻綱	藍藻綱	ラフィド藻綱	クリプト藻綱	ブラシノ藻綱	ハプト藻綱
クロロフィル	a	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
	b				++				++	
	c	++	++	+			(+)	++		++
カロテン	α							+++	+	
	β	+++	+++	+++	+++	+++	+++		+++	+++
	γ								+	
キサントフィル										
フコキサンチン	+++	(+)	+++				+++			+++
ネオフコキサンチン	++		++							++
ディアディノキサンチン	++	++	++				++			++
ダイアトキサンチン	+						+			+
ダイノキサンチン			+							
ペリディニン			+++							
ネオペリディニン			+							
ルテイン					+++					++
ゼアキサンチン					+					+
フラボキサンチン					+					
ピオラキサンチン				+	+					++
ネオキサンチン					+					
アロキサンチン(1+2)								+++		
モノドキサンチン								+		
クロコキサンチン								++		
ミクソキサンチン						++				
ミクソキサントフィル						++				
アンセラキサンチン						(+)				
シフォナキサンチン					+ ^a					+
未同定の色素数			2		1		1	2	8	1
フィコピリン						++		++		

():存在が不確かなもの。+++:主要色素。++:一般に存在することが報告されている。+:時々存在が報告される。a:非プランクトン態のものに限定。

とChl *b* の両色素を持つもの、②、Chl *a* と Chl *c* を持つもの、③、Chl *b* も Chl *c* の両色素を持たないが Chl *a* とフィコピリン色素蛋白を持つ生物の3つに区分できる。①の生物としては高等植物、緑藻類、ミドリムシ藻類などがあげられる。また②の生物には珪藻、渦鞭毛藻類、褐藻類、ハプト藻及びラフィド藻が分類され、③の生物としては紅藻や藍藻が知られている(表1)。しかし例外として、Chl *a* のみを持つ黄色鞭毛藻や Chl *c* とフィコピリン色素蛋白を合わせ持つクリプト藻も存在する(服部1973, 高橋ら1996)。

クロロフィル色素の分子構造からマグネシウムを失った色素をフェオフィチンと呼ぶ。このフェオフィチンはクロロフィル色素とは異なる光吸収ピー

クを持ち、400 nm から 450 nm の吸収極大がクロロフィルより短波長に存在する(服部1973)。

2-2. フィコピリンの構造と特性

フィコピリンは環状構造をとらないテトラピロール誘導体を色素団とする色素蛋白で、フィコエリスリン、フィコシアニン、アロフィコシアニンの3種類がある。フィコエリスリンとフィコシアニンは生物により吸収特性が異なるほか、紅藻、藍藻ではチラコイド(クロロフィルが存在し、光を化学エネルギーに変換する膜)外面に規則的に配列されており(フィコビリゾームという)、クロロフィルやカロテノイドによる光の吸収の少ない波長域(500 nm から 600 nm)で光エネルギーを吸収し、吸収したエネルギーをチラコイド

膜内の蛋白質に結合したクロロフィル *a* に伝達する光捕集色素として働いている。アロフィコシアニン、吸収特性は生物全てに共通しているが、フィコエリスリンやフィコシアニンと比べ、一般に含有量は低い(服部 1973)。クリプト藻はフィコピリン色素蛋白をもつが、藍藻、紅藻と異なりフィコビリゾームはなく、チラコイド膜内側表面に一様に分布している(八杉ら 1996)。波長 540 nm の緑色光で生育した藍藻細胞では、540 nm から 565 nm の吸収極大を持つフィコエリスリン含量が高くなるのに対し、640 nm の赤色光で育った細胞では波長 610 nm から 640 nm に吸収極大を持つフィコシアニン含量が多くなることが知られている(千原 1999)。

2-3. カロテノイド(Carotenoid)

カロテノイドはイソプレノイドの重合体で両端が閉環する構造を持ち、一般に 350 nm から 500 nm に幅広い吸収帯を持っている(服部 1973)。炭水化物であるカロテンと分子内に酸素を含むキサントフィル色素の 2 つに区分され、光合成生物のカロテノイドは 100 種類をこえ(千原 1999)、植物プランクトンによって、著しくその組成が異なる(表 1)ことから植物プランクトン組成の指標として扱われることが多い。これらの色素は、特に青色の波長域の光を効率よく吸収し、光合成に利用する光捕集色素としての働きを持つ。海洋における水中の光スペクトル組成は表層付近の数メートルを除くと 470 nm から 550 nm 付近の波長で占められているため、クロロフィル自身はこの範囲の光を吸収することができない。よってほとんどの光エネルギーはカロテノイド色素に吸収され、そのエネルギーがクロロフィルに転移され、利用されていると考えられる。

(1) カロテン

カロテンは、黄赤色ないし、赤紫色の結晶で(金田一ら 1998)、 α カロテン、 β カロテン、 γ カロテンがある。そのうち α カロテンはクリプト藻に多く含まれており(服部 1973)、 β カロテンはクリプト藻を除

く全ての植物プランクトンに共通し存在する(表 1)。光捕集色素としての働きを持つ。

(2) キサントフィル色素

100 種類以上あるカロテノイドのほとんどはキサントフィル色素であり(千原 1999)、生物により持つ色素の種類は異なる。高等植物、緑藻、紅藻ではルテインが、珪藻類、黄金色藻類、ラフィド藻類、ハプト藻類ではフコキササンチンが、渦鞭毛藻ではペリディニンが、藍藻ではミクソキサントフィルが主なキサントフィルとして知られている(表 1)。また、プラシノ藻類は数多くのキサントフィルを含んでいるものの、その多くはまだ正確には同定されていない(高橋ら 1996)。これらキサントフィル色素は光捕集色素としての働きを持つほか、光合成の調節や活性物質の消去剤として働いている。

一方、ディアディノキササンチン(DD)とダイアトキササンチン(DT)といったキサントフィル色素も知られている。これらの色素はキサントフィルサイクルとして相互に変換することにより細胞の過剰なエネルギーの分散に関与し、光合成を過剰な光環境から防御する働きを持つ(奥・鎌谷 1998)。

3. 光防御機構キサントフィルサイクル

光合成生物の光合成はある最大値 P_{max} に達するまで光強度とともに増大するが光強度が P_{max} 以上になると光合成が低下する。これを強光阻害と呼ぶ(Lalli and Parsons 1993)。

強光阻害の原因となる過剰な光量子エネルギーを消去する光防御機構の 1 つとして、キサントフィルサイクルがあげられる。

キサントフィルサイクルは、高等植物や緑藻では、ピオラキササンチン、アンセラキササンチン、ゼアキササンチン(図 2)が(Suchubert *et al.* 1994)、また、植物プランクトンの珪藻、渦鞭毛藻、プリムネシオ藻、黄金色藻では DD と DT(図 3)が働いていることが確認されている(Olaizola *et al.* 1992)。

キサントフィルサイクルの役割としては、過剰な

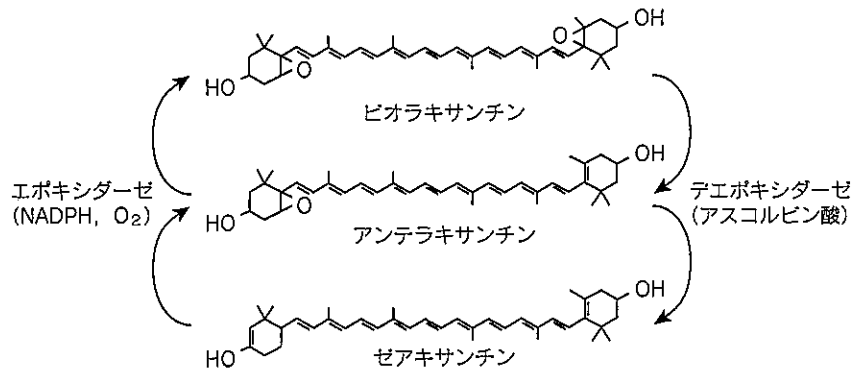


図2 高等植物、緑藻におけるキサントフィルサイクル(浅田1999より)

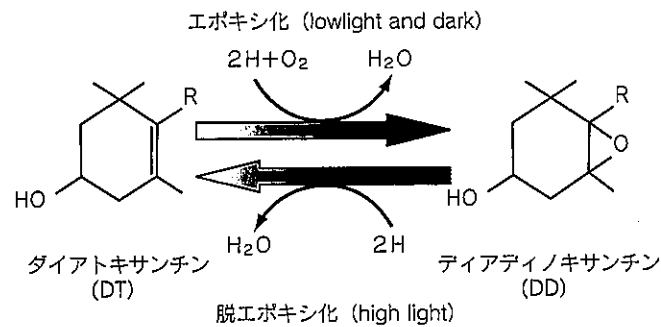


図3 珪藻、渦鞭毛藻におけるキサントフィルサイクル(Oku and Kamatani 1999より)

光を受けるとチラコイド膜を隔ててルーメン(チラコイド膜の内側)とストロマ(チラコイド膜の外側)間に水素イオン濃度の差(ΔpH)が形成される。 ΔpH によってルーメンのpHが低くなり、キサントフィルサイクルで脱エポキシドキサントフィル色素の含量が増加する。これにともなって、色素-蛋白質複合体(キサントフィルが結合している色素と蛋白質の結合)である光捕集クロロフィル蛋白質(LHC II)から反応中心クロロフィル(P680)への励起エネルギー移動の効率が低下し、光による励起エネルギーが熱として失われる(浅田1999)。逆に、弱光下や暗所においては、エポキシダーゼ酵素の活性化により、緑藻ではゼアキササンチンはビオラキササンチンへ(図2)、珪藻や渦鞭毛藻においてはダイアトキササンチンからディアディノキササンチンへとエポキシ化される(図3)。つまり、光が弱いときはビオラキササンチンやDDという物質になり、光エネルギーを吸収、その一部を光合成に利用させ、強い光のもとではゼアキササンチンやDTという物質に変換される。ゼア

キササンチンやDTはクロロフィルが吸収した光エネルギーを熱に変換し放出し、余剰エネルギーの発生をおさえる働きを持つ。

これらのキサントフィル色素の相互変換は、珪藻 *Chaetoceros muelleri* では5分から10分(Olaizola and Yamamoto 1994)、珪藻 *Phaeodactylum tricorutum* では10分から15分(Olaizola et al. 1994)、渦鞭毛藻 *Alexandrium excavatum* と珪藻 *Thalassiosira pseudonana* においては1時間(Demers et al. 1991)、ハプト藻 *Phaeocystis globosa* では5分以内で起こるとされ(Meyer et al. 2000)、キサントフィルサイクル速度は植物プランクトンの種によって異なると報告されている。

キサントフィルサイクルの測定は、DDやDTをもつ植物プランクトンが受けた光環境や水の濁度などの指標とされる可能性があると考えられる(Brunet et al. 1993)。また、キサントフィルサイクルと紫外線に関する研究もいくつか報告されている(Pfündel et al. 1992、Döhler et al. 1997、Goss et al. 1999)。

植物プランクトンは激しい環境変動に対応するため様々な色素を合成してきた。海洋環境に対する植物プランクトンへの影響として色素に着目することは重要であると考えられる。

参考文献

- 浅田浩二 1999 植物の環境応答. 秀潤社, 東京, pp. 107-119.
- Brunet, C., Brylinski, J. M. and Lemoine, Y. 1993 In situ variations of the xanthophylls diatoxanthin and diadinoxanthin: photoadaptation and relationships with a hydrodynamical system in the eastern English channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 102: 69-77.
- 千原光雄 1999 藻類の多様性. 裳華房, 東京, pp. 68-94.
- Demers, S., Roy, S., Gagnon, R., and Vignault, C. 1991 Rapid light-induced changes in cell fluorescence and in xanthophylls-cycle pigments of *Alexandrium excavatum* (Dinophyceae) and *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae): a photo-protection mechanism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 76: 185-193.
- Döhler, G., Drebes, G., and Lohmann, M. 1997 Effect of UVA and UVB radiation on pigments, free amino acids and adenylate content of *Dunaliella tertiolecta* Butcher (Chlorophyta). *J. Photochem. Photobiol.*, 40: 126-132.
- Goss, R., Mewes, H., and Wilhelm, C. 1999 Stimulation of the diadinoxanthin cycle by UV-B radiation in the diatom *Phaeodactylum tricornerutum*. *Photo. Res.*, 59: 73-80.
- 服部明彦 1973 海洋科学基礎講座 II, 海洋生化学, 東京大学出版会, pp. 218-322.
- 金田一晴彦・石毛直道・村井純 1998 新世紀ビジュアル大辞典. 学習研究社, pp. 541.
- Lalli, C. and Parsons, T. R. 1993 Biological Oceanography an introduction. Elsevier Science Inc., New York.
- Meyer, A. A., Tackx, M., and Daro, N. 2000 Xanthophyll cycling in *Phaeocystis globosa* and *Thalassiosira* sp.: a possible mechanism for species succession. *J. Sea Res.*, 43: 373-384.
- 奥修・鎌谷昭善 1998 珪藻 *Chaetoceros pseudocurvisetus* の休眠孢子形成に伴うキサントフィル色素組成の変化. *日本プランクトン学会報*, 45(2): 123-132.
- Oku, O., and Kawamura, A. 1999 Resting spore formation and biochemical composition of the marine plankton diatom *Chaetoceros pseudocurvisetus* in culture: ecological significance of decreased nucleotide content and activation of the xanthophyll cycle by resting spore formation. *Mar. Biol.*, 135: 425-436.
- Olaizola, M., Bienfang, P. K., and Ziemann, D. A. 1992 Pigment analysis of phytoplankton during a Subarctic spring bloom: xanthophylls cycling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 158: 59-74.
- Olaizola, M., Roche, J. L., Kolber, Z., and Falkowski, G. 1994 Non-photochemical fluorescence quenching and the diadinoxanthin cycle in a marine diatom. *Photosynthesis Research*, 41: 357-370.
- Olaizola, M. and Yamamoto, H. Y. 1994 Short-term response of the diadinoxanthin cycle and fluorescence yield to high irradiance in *Chaetoceros muelleri* (bacillariophyceae). *Journal of Physiology*, 30: 606-612.
- Pfündel, E. E., Pan, R. S., and Dilley, R. A. 1992 Inhibition of violaxanthin deepoxidation by ultraviolet-B radiation in isolated chloroplasts and intact leaves. *Plant Physiology*, 98: 1372-1380.
- Schubert, H., Kroon, B. M. A., and Matthijs, H. C. P. 1994 *In Vivo* Manipulation of the Xanthophyll Cycle and the Role of Zeaxanthin in the Protection against Photodamage in the Green Alga *Chlorella pyrenoidosa*. *J. Biol. Chem.*, 269: 7267-7272.
- 高橋正征・古谷研・石丸隆 1996 生物海洋学, プランクトンの分布/化学組成, 東海大学出版会, pp. 67-70.
- 八杉龍一, 小関治男, 古谷雅樹, 日高敏隆 1996 岩波生物学辞典第4版, 岩波書店, pp. 658-1185.