

南極湖沼における
藻類群集の光生理・生態学的研究

田邊 優貴子

博士（理学）

総合研究大学院大学
複合科学研究科
極域科学専攻

平成 20 年度
(2008)

目次

略語	4
要旨	5
第1章 研究背景と目的	9
1-1 研究背景	9
1-2 研究目的	15
第2章 南極湖沼の環境変動特性	16
2-1 背景と目的	16
2-2 方法	17
2-2-1 調査湖沼と水質の計測	17
2-2-2 気象観測装置と係留式湖沼観測システムの設計と設置	18
2-2-3 昭和基地と東京における太陽光スペクトル測定	19
2-3 結果	21
2-3-1 宗谷海岸露岩域の淡水湖の湖沼学的性質	21
2-3-2 気象要素の季節変動性	22
2-3-3 昭和基地と東京における太陽光スペクトル測定	23
2-3-4 湖沼の環境変動性	24
(1) 親子池の湖沼環境変動	24
(2) 仏池の湖沼環境変動	25
(3) 長池の湖沼環境変動	26
2-4 考察	28
第3章 湖底藻類群集の光合成特性と色素組成	37

3-1	背景と目的	37
3-2	方法	39
3-2-1	湖沼中の光スペクトル測定と藻類試料採集方法	39
3-2-2	藻類群集の光合成測定と藻類群集内の透過光の測定	39
3-2-3	色素分析と形態観察用試料の処理	41
3-2-4	色素類の抽出と分析	41
3-2-5	MAA の抽出と分析	43
3-3	結果	45
3-3-1	水中の光スペクトル	45
3-3-2	湖底藻類マットの構造と光の透過性	45
3-3-3	湖底藻類群集の光合成	46
3-3-4	湖底藻類マット中の種分布	47
3-3-5	藻類マット中の色素の吸収スペクトルと色素の鉛直分布	48
3-3-6	藻類マット中の MAA の鉛直分布	50
3-4	考察	52
3-5	まとめ	57
第4章	光の変動に対する湖底藻類群集の応答	59
4-1	背景と目的	59
4-2	方法	61
4-2-1	調査湖沼と調査期間	61
4-2-2	係留式湖沼観測システムの設計と設置	61
4-2-3	夏期の湖沼観測と試料採集方法	61
4-2-4	湖盆・湖岸形態と湖底植生の調査	62
4-2-5	藻類群集の光合成測定	63
4-2-6	色素分析と形態観察用試料の処理	63
4-2-7	光環境制御下での培養実験	63
4-3	結果	65

4-3-1 長池の湖盆・湖岸形態と湖沼学的性質	65
4-3-2 地上と水中の光環境	66
4-3-3 長池湖底藻類群集の構造と構成種の分布	67
4-3-4 藻類群集の光合成変動	68
4-3-5 藻類群集の色素組成変動	69
4-3-6 光環境制御実験での藻類群集の光合成変動	70
4-3-7 光環境制御実験での藻類群集の色素組成変動	72
4-4 考察	74
4-5 まとめ	79
第5章 総合考察	80
5-1 南極湖沼とその生態系	80
5-2 湖底藻類群集の強光と紫外線の防御・制御・利用	85
謝辞	89
引用文献	91
表の部	105
第2章の表	106-109
第3章の表	110-121
第4章の表	122-135
図の部	136
第1章の図	137-144
第2章の図	145-159
第3章の図	160-172
第4章の図	173-198
第5章の図	199-202

略語

c.f.	参照
chl	Chlorophyll、クロロフィル
DMF	<i>N,N</i> -dimethyl formamide
DO	Dissolved Oxygen、溶存酸素
DOC	Dissolved Organic Carbon、溶存有機炭素
e.g.	例
HPLC	High Performance Liquid Chromatography、高速液体クロマトグラフィー
λ_{\max}	最大吸収波長
MAA	Mycosporine-like Amino Acid、マイコスポリン様アミノ酸
ND	Neutral Density、減光
<i>NPQ</i>	Non Photochemical Quenching、非光化学的消光
OD	Optical Density、光学密度
Orp	Oxidation-Reduction Potential、酸化還元電位
PAM	Pulse-Amplitude Modulation chlorophyll fluorometer、パルス強度変調クロロフィル蛍光計
<i>PAR</i>	Photosynthetically Active Radiation、光合成有効放射
<i>PAR_L</i>	PAR 長波長域(波長 500-720nm)
<i>PAR_S</i>	PAR 短波長域(波長 400-500nm)
pH	水素イオン活動度
PS I	Photosystem I、光化学系 I
PS II	Photosystem II、光化学系 II
psu	practical salinity unit、実用塩分単位
<i>rETR</i>	Relative Electron Transport Rate、相対電子伝達速度
<i>rETR_{max}</i>	Maximum rETR、最大相対電子伝達速度
TBAA	Tetrabutyl ammonium acetate
TN	Total Nitrogen、全窒素
TP	Total Phosphorous、全リン
UV	Ultraviolet radiation、紫外線 (波長 280-400nm)
UV-A	紫外線-A (波長 320-400nm)
UV-B	紫外線-B (波長 280-320nm)

南極湖沼における藻類群集の光生理・生態学的研究 (要旨)

背景と目的

昭和基地周辺の宗谷海岸縁辺には、氷床から解放され大陸岩盤が剥き出しとなった露岩域があり、そこには多様な湖沼が数多く点在している。これらのうち、淡水湖沼中には、藻類・コケ類を中心としたマット状の植物群落が湖底一面に広がっている。マット状の藻類群集は他の南極地域の湖沼においても普遍的に分布し、東南極における陸域生態系の中で最も豊穡な植生として知られている。

南極の淡水湖沼は一般的に貧栄養、低温であり、年間日射量が少ないため、低・中緯度域の湖沼に比べ生産性の低い生態系である。また、日射の季節変動が大きい上、南極湖沼の多くは一年のほとんどが氷に覆われ、氷の厚さや積雪が水中の光環境に大きく影響する。湖沼中の藻類にとっては確実に光の得られる夏こそが成長期と考えられてきた。しかし夏季は地表に到達する光の日長が長く強い上、湖水中の紫外線吸収物質が低濃度であるために多量の紫外線が湖内に到達しやすい。従って、これらが藻類の光合成を阻害するという可能性が近年指摘されてきた。限られた成長期である夏季に、藻類群集は強光・強紫外線による障害の回避・軽減と、光エネルギーの利用、という相反する2つの戦略を巧く実現し、死滅せずに成長していると考えられる。一方、観測の困難さから、南極湖沼生態系の冬季の実態は捉えきれておらず、湖沼環境の詳細な年間の季節変動性は未知で、その変動特徴と、それが湖沼中の藻類に与えている影響の実態は不明であった。

本研究は、1) 周年の連続的な南極湖沼環境の変動特徴を捉える、2)湖底藻類の光合成特性と保持色素組成の応答を明らかにすることによって、南極大陸の中で繁栄を成し遂げた藻類の群集としての適応的戦略を、光生理・生態学的観点から解明を目指した。

結果と考察

宗谷海岸露岩域における3つの貧栄養淡水湖沼（親子池、仏池、

長池)を対象とし、水温・*PAR* (photosynthetically active radiation)・*chl a* (chlorophyll *a*) の連続観測記録を解析した。湖水中の光環境は、地表到達光の大きな季節変動性に加え、湖氷と積雪の有無によって大きく変動した。*chl a* 濃度は、3湖沼で共通し、年間で最も光エネルギーの高い真夏に最低となった。さらに、僅かな入射光によって晩秋と早春に *chl a* は増加を開始し、光の急増によって停止・急減した。地上の日積算日射量は、本研究地域では真夏である 12月に、中緯度の東京での月平均最大値と比べ、約 2 倍であり、紫外域のエネルギーも高く、藻類に障害を与え得るレベルであった。また、湖水は光の透過性が高く、湖底まで強光・強紫外線が到達していた。以上から、本研究湖沼において夏季には、藻類は光合成活動により生存する上で、光防御／制御機構を持つ必要があることが示唆された。

次に、相互に近接し、同程度の水深を持つ 4 つの浅い湖沼 (地藏池、菩薩池、仏池、扇池) において、水中の光環境と、湖底の藻類群集の光合成、保持色素類に関する研究を進めた。解氷後の水中の光スペクトルと湖底藻類群集内部の透過光スペクトルの鉛直的な変化の測定、PAM クロロフィル蛍光測定装置による光合成特性の鉛直的な変化の測定、HPLC (high performance liquid chromatography) による保持色素類の鉛直的な変化の分析を実施した。

全湖沼の光測定データから、湖氷の消失していた夏には紫外線と *PAR* が地表の 20~70% のレベルで湖底まで到達しており、湖底藻類群集は強光に曝されていた。この影響のためか、いずれも群集表層は光合成の PS II (photosystem II) 最大量子収率および電子伝達速度と効率が低く、強いストレス状態であった。群集表層はオレンジに呈色し、紫外線・強光防御物質であるカロテノイド・*scytonemin*・*MAA* (mycosporine-like amino acid) を高割合で含有していた。これらにより紫外域・可視短波長域が吸収され、群集表層下の緑色層は可視長波長域に富む弱い光環境にあった。

防御物質を多く含有した表層群集の光合成は、光利用効率の低い *PAR-rETR* (relative electron transport rate) 関係を示していたが、強

光障害は見られなかった。緑色層は chl *a* を多量に含み、相対的に弱光利用効率が高かったが、強光照射時には障害が生じ得ることが明らかになった。また、湖沼間で比較すると、僅かに強い UV-B と PAR 下に置かれた群集は、紫外線・強光防御物質を高含有率で保持し堅く密な群集構造をとっており、防御物質が多量なためか $rETR_{max}$ (maximum $rETR$) は低かった。相対的に弱い UV-B や PAR に置かれていた群集は構造が柔らかく、前者に比べ防御物質の含有率も僅かに低く、 $rETR_{max}$ は比較的高かった。

さらに、光変動に対する藻類群集の光合成と保持色素類の応答特性の解明のため、長池にて、湖水の消失前後の 2 ヶ月間、1 週間おきに水中の光スペクトル測定、湖底藻類採取、光合成測定を繰り返した。

1 月中旬の湖水消失により、水深約 3m に入射する 450nm の光は約 6 倍に増加した。藻類の PS II 最大量子収率は、湖水消失に伴う光の急増によって大幅に低下したが、その後、強光環境が持続したにも関わらず、2 月初旬には回復を見せた。この最大量子収率の変化と同期するように全カロテノイドの含有率は、湖水消失直後に 2 割程度減少したのち、再び 2 月には増加し、結氷中と同程度となった。これら全カロテノイドのうち、光防御機能を持つカロテノイドの含有率は、解氷後の強光下で増加していた。この変化は、藻類群集が光の変動に伴い保持していたカロテノイド類の主な機能と量を変化させていたことを示唆する。つまり、(1) 結氷期の弱光下での光捕集、(2) 湖水消失直後の強光下での光捕集の減少、(3) 強光環境下での光防御、である。このようにして藻類群集は、大幅に変動する夏季の光環境下での生育を可能としていたと推察された。さらに、深い群集 (10m の湖底) に比べて強光環境である浅い群集 (水深 4m の湖底) では藍藻類が多く、また同一水深でも強光の持続に伴い藍藻類が増加していった。これらのことから、光変動に対して藻類群集が示した保持色素の組成を変化させるという応答は、群集の優占藻類の変化をも含むことが示唆された。

自然群集を扱う上で、試料採集地点による生物分布の不均一性に

伴う差が生じることも予想された。そこで、結氷中に採集した藻類群集試料を容器中で湖面培養し、同一試料の光合成・色素類の変動を追跡する現場実験を実施することにより、これまでの結果の検証を試みた。その結果、光増加によって最大量子収率とカロテノイド相対含有率の低下は1日以内に生じ、強光下に群集を維持することで、1～8週間以内に最大量子収率の回復とカロテノイド類の増加が生じることが確認された。強光時の急低下とその後の回復、および優占群集の変化を伴った応答は、自然生育下で見られたものと同様であった。これにより、これまでの結果は、光環境の変動に対して藻類が示した応答現象であったことを確証した。

本研究で扱った全ての湖沼において見られた、藻類群集表層のオレンジ色は紫外線防御物質とカロテノイドの相対含有率が高いことに起因していた。これまでに、群集表層のオレンジ色が冬季でも観察されてきたことから、藻類群集は、表層にこれらの防御色素類を年間通して保持していると推察された。これによって、光合成の効率を高め難くなるが、積雪や湖氷の消失により突如入射する強光にも大きな障害を受けず生存できると考えられた。

本研究によって、藻類群集は群集内における保持色素量の鉛直差に加え、色素類の光防御・光捕集・光制御という3つの機能を組み合わせ、光環境に応じて各作用の大きさを調整しつつ、群集という一つのシステムとして南極の湖底環境に応答していることを示すことが出来た。藻類群集は、光エネルギーを獲得可能であるが強光・強紫外線環境という夏の短期間に、過剰な光の防御によって死滅を回避し、可能な範囲の光エネルギーを利用することによって正の光合成を維持でき、南極の湖底で大群落を築き上げていたと考えられた。

尚、本研究を遂行するにあたり、回復に多大の時間を要する南極の生態系を破壊することが無いよう、十分な注意を払った。

第 1 章 研究背景と目的

1-1 研究背景

南極大陸の縁辺には、氷床から解放され大陸岩盤が剥き出しとなった露岩域と呼ばれる地帯が点在している。南緯 69 度、東経 39 度に位置する昭和基地周辺の東南極宗谷海岸縁辺にも幾つかの露岩域が存在し(図 1-1)、これらは氷期-間氷期サイクルという地球規模の環境変動の影響を受け、数万年前に南極氷床が後退して形成された環境であり、その形成史に関して地学的研究が進められている(三浦ら 2002)。この露岩域では、夏季に雪や氷の融け水が供給されるような場所に藻類・コケ類・地衣類群落が生育しており、種の形態分類と分布や生態に関する報告が為されている(Hirano 1961、1983、Ohtani 1986、Ohtani et al. 1991、2000、Inoue 1995、鮎川ら 2001、Kanda et al. 2004)。また、ラングホブデ(図 1-1)の雪鳥沢にあるユキドリの集団営巣地の傍には、東南極でも有数の豊かなコケ類・地衣類群落が発達した地帯があり、南極特別保護区(Antarctic Specially Protected Area)に指定されている(図 1-2)。しかし、これら露岩域は陸上生物の限られた生育場所であるにも関わらず、ほとんどは植生に乏しく、岩石砂漠が広がっているような環境である。

宗谷海岸露岩域には多様な大きさ・形状・水質の湖沼が数多く点在している(Imura et al. 2003)。第 8 次日本南極地域観測隊によって初めて 2 つの湖沼(すりばち池と舟底池)の水質調査が行われ、塩湖の存在が発見された(杉村 1971)。これ以降、活発に宗谷海岸一帯の湖沼調査が行われ、1967 年～69 年にかけてオングル島の 2 湖沼、ラングホブデの 4 湖沼、スカーレンの 8 湖沼の水質調査が日向野(1977)によって実施された。その後、村山(1977)が 1971 年～73 年にかけて日の出岬の 7 湖沼、オングル島の 11 湖沼、ラングホブデの

13 湖 沼、スカーレンの 5 湖 沼、スカルブスネスの 10 湖 沼、ブレイドボーグニッパの 3 湖 沼の水質分析を、平林と小坂(1977)が 1972 年～74 年にかけてオングル島の 1 湖 沼、ラングホブデの 8 湖 沼、スカルブスネスの 3 湖 沼の水質分析結果を報告している。1973 年に、秋山(1975)によってスカルブスネスの塩湖である舟底池で、昭和基地周辺の湖 沼では初めて植物プランクトンの調査が行われ、珪藻の存在が確認された。同池で、秋山(1975)は湖底堆積物の調査を初めて行い、その有機物含量、色素抽出液の吸光スペクトル、珪藻死骸の存在に関して報告している。また、最近になって、ラングホブデの塩湖であるぬるめ池で、カイアシ類のソコミジンコの存在が発見された(瀬戸 2001、Kudoh et al. 2008)。

近年になって、湖底堆積物の年代測定が行われ、これら湖沼群は最終氷期以降およそ数万年から数千年前に氷床が後退し創生されたものであることが明らかになっている(瀬戸ら 2002、Matsumoto et al. 2006)。これら湖沼群は同じ露岩域にある近接した湖沼であるにも関わらず、その多くは河川や集水域によって相互につながったものはほとんどない。このように最終氷期以降の氷床後退を主要因として形成された後、湖盆形態や涵養のされ方による差異により、水質が異なる湖沼として一様な気候条件の下、現在まで維持されてきたのである(図 1-3)。

これら湖沼群のうちの淡水湖沼中で、藻類のみによる、もしくは藻類・コケ類によるマット状の植物群落が湖底一面に広がっていることが(図 1-4)、近年の日本南極地域観測隊の活動により発見され、報告されてきた(Imura et al. 1999、Kudoh et al. 2003a)。宗谷海岸露岩域以外の南極地域においても、マット状の湖底藻類群集は、南極大陸における湖沼から陸上全てにわたる生態系の中で最も豊穡な植生として知られ(Vincent et al. 1993、Ellis-Evans et al. 1996、Tang et al. 1997、Verleyen et al. 2003、2004、Sabbe et al. 2004)、また、稀に北極域の湖沼でもその存在が知られている(Quesada et al. 1999、Bonnilla et al. 2005)。南極の植生は陸上から湖沼環境まで

の広範囲にわたって藻類が優占構成要素となっており、特に藍藻が優占していると言われてきた(Vincent 1988、Wynn-Williams 1990、Vincent et al. 1993)。

南極淡水湖沼は一般的に貧栄養、低温であることに加え、高緯度に位置するため年間日射量が少なく(図 1-5、Campbell and Arup 1989、Larcher 2001)、低・中緯度域の湖沼に比べ生産性の低い生態系となっている。さらに、高緯度であるため夏の日照時間が長く、真夏¹には一日中光が降り注ぐが、冬には全く光の入射しない期間が続く、といった日射の大きな季節変動がある(図 1-6)。南極湖沼の多くは一年のほとんど、もしくは全ての期間にわたって氷に覆われており、氷や積雪の厚さや状態の季節変動によっても湖水中の光環境が大きく影響を受ける(Howard-Williams et al. 1998、Fritsen and Priscu 1999、Vincent et al. 1998、Kudoh et al. 2003b)。そのため、湖沼中の光合成生物にとっては確実に光の得られる夏を中心とした短い期間こそが唯一の成長期と一般的に考えられてきた。

そのような考えを反映して、また、冬季における観測の困難さのために、南極大陸の湖沼における植物プランクトンや湖底藻類群集の量、その光合成に関する観測例のほとんどが夏の期間に集中している。限られた報告ではあるが、Vestfold Hills(図 1-7)の Crooked 湖(68°35'S、78°25'E)と Watts 湖(68°36'S、78°13'E)、昭和基地近くの西オングル大池(69°01'S、39°35'E)で年間を通して観測を行った例もある。Watts 湖や西オングル大池では植物プランクトンは9月～10月に増殖ピークに達するという変動性を示したが(Heath 1988、Ohya et al. 1990、1992)、Crooked 湖では明確な季節変動パターンは見られていない(Bayliss et al. 1997)。また、これらは月に一度か二度程度の時間解像度の低い観測結果であり、年間を通じた湖

¹南極の四季を記述するために、本研究では、以下のように便宜的に区分し説明を行った。春：8-10月、夏 11-1月、秋：2-4月、冬：5-7月。

沼環境自体の詳細な季節変動性を解析した報告はなされていない。従って、湖沼環境の変化幅や変動特性など、湖沼中で生活を営む藻類に影響を与える要因の変動実態は未だ不明であった。

一年中湖面が結氷した多年結氷湖を含め、南極の淡水湖沼の湖水中には紫外線領域を吸収するDOC(Dissolved Organic Carbon)が低濃度であるため(Morris et al. 1995)、湖底まで多量の紫外線を含む光が到達しやすい(Roos and Vincent 1998、Vincent et al. 1998)。従って、このように強く有害な光に富み、且つ季節的に光エネルギーの利用期間を限られた光環境で湖底藻類群集が生存するためには、強光・強紫外線による障害の回避・軽減と、光エネルギーの制御・利用という相反するような2つの戦略が同時に要求されるであろう。

湖底一面に広がるマット状の藻類群集は、その表面がオレンジ色やピンク色、黒色などに呈色していることが、初期の南極探検家や科学者達によって発見され、報告されてきた。Shackleton 率いる Ross Island(図 1-7)への探検隊の一員であった生物学者の James Murray は、凍結した湖沼の底がオレンジ色の生物フィルムで覆われていることを報告しており(Murray 1910)、現在ではこれらが藍藻主体の藻類群集であることが知られている(Wharton et al. 1983)。その後、1963年に陸水学者の Goldmanらが同湖沼において呈色した藍藻マットを調べ、この色は極地の夏期に一日中降り注ぐ強い光に対して有効な防御策となっているのではないかと示唆していた(Goldman et al. 1963)。

現在まで、このような藻類マット表面の色素特性に関する研究が幾つか報告されてきている。1989年に Howard-Williamsと Vincentは、Southern Victoria Land(図 1-7)の沢でフィルム状に群棲する藍藻を採集し、chl *a* に対するカロテノイド類(吸収波長域 400-550nm、Jeffrey et al. 1997、Neale et al. 1998、Gröniger and Häder 2002、Britton et al. 2004、高市ら 2006)の割合が高いことを、アセトン抽

出液の吸光スペクトルから明らかにした (Howard-Williams and Vincent 1989)。その後、Dry Valley や Prydz 湾 (図 1-7) 縁辺の湖沼において、HPLC 分析を用いた研究が進められ (Vincent et al. 1993、Hodgson et al. 2004)、湖底の藍藻マット表面はカロテノイド類とともに、藍藻類の一部が鞘に持つ UV-A 吸収物質の scytonemin (最大吸収波長 λ_{max} : 380nm、Garcia-Pichel and Castenholz 1991) を多く保持していることが明らかになってきた。また、藍藻類と紅藻類が持つと言われている UV-B 吸収物質の MAA (Mycosporine-like amino acid) (主吸収波長帯 280-360nm、Sivalingam et al. 1976、Karentz et al. 1991、Bandaranayake 1998) を保持していることも報告されて来た。

これらの物質は、図 1-8 に示した以下 ①～③ の 3 つの機能が知られている (Proteau et al. 1993、Ehling-Schulz et al. 1997)。

- ① カロテノイド、scytonemin、MAA については、強光・強紫外線防御の機能、つまり過剰な光の遮断 (サングラス効果) のほか、特にカロテノイドは光による PS II 反応中心の酸化の直接的な防御 (Telfer et al. 1991、Garcia-Pichel and Castenholz 1992、Streb et al. 1997)、PS I 光阻害 (Sonoike 1996、Terashima et al. 1998) の防御。

カロテノイドと MAA については、強光により受けたダメージの修復機能である活性酸素の消去や (Jialal et al. 1991、Wildi and Lütz 1996、Misonou et al. 2003、Suh et al. 2003)、ラジカル分子の消去 (Jialal et al. 1991)、などの役割。

- ② クロロフィルおよびカロテノイドの中で β -carotene、violaxanthin、lutein、fucoxanthin については、一般的な光エネルギー捕集機能 (高市ら 2006)。
- ③ キサントフィル類 (violaxanthin、antheraxanthin、zeaxanthin、diadinoxanthin、diatoxanthin、lutein) については、キサントフィルサイクルによる過剰光エネルギーの熱への散逸機能 (Yamamoto and Kamite 1972、Sakshaug et al. 1987、Demmig-Adams 1990、

Demers et al. 1991、Olaizola et al. 1994、Lohr and Wilhelm 1999、Kashino and Kudoh 2003）。

酸化障害に対する幅広いカロテノイドの防御機能は、生合成過程を含むために修復速度が遅くなると考えられる低温環境下で、特に重要となってくると考えられる(Roos and Vincent 1998)。しかしながら、これまで行われてきた極域での研究は、藻類マットの形状やカロテノイド、scytonemin、MAA の保持量に関するもののみに留まっている(Vincent et al. 1993、Quesada et al. 1999、Mueller et al. 2005)。

1-2 研究目的

本研究では、1)連続的な南極湖沼環境の変動特性を解析するとともに、南極湖沼での浮遊藻類の動態を捉える、2)成長期と考えられる夏季に、野外研究と現場実験を実施することにより、湖底藻類の光合成応答と保持色素組成の関係を追求した。以上のアプローチによって、未解明である南極湖沼環境と藻類群集の光に対する応答性の解明を目指した。

本研究論文は、まず第2章にて、宗谷海岸露岩域における様々な淡水湖沼の環境特性を明らかにした。次に第3章では、近接した4つの淡水湖沼において、水中の詳細な光特性と、そこに棲息する湖底藻類群集の光合成特性・保持色素類との関係を明らかにした。第4章では、藻類群集が光の変動に対して示す応答性を、その光合成特性・保持色素類の変化から論じた。最後に、第5章ではこれらをまとめて総合的に考察し、南極で繁栄を成し遂げている藻類群集の湖沼環境中での生長と生存についての共通原理、すなわち、藻類の群集としての光に対する適応的戦略の解明を目指した。

第 2 章 南極湖沼の環境変動特性

2-1 背景と目的

南極湖沼環境の時間連続的な変動特性を明らかにすることは、湖沼内での生物活動への環境影響を評価する上で重要である。1999 年、第 40 次日本南極地域観測の取り組みで、宗谷海岸露岩域の湖沼中に水温と *PAR* (光合成有効放射) のデータロガーを設置し、観測が試みられた (Kudoh et al. 2003b)。その後も数年間にわたって幾度かデータロガーの設置と回収が為されてきたが、発達した湖水に機器類が取り込まれて設置物が移動したため、観測水深が特定できない、湖水が融解せずに回収できない、回収できた機器類が作動していなかった、あるいはプロトタイプの機器を用いたため記録値の信頼性が低い、といった様々な原因により、環境特性を評価できるようなデータの取得は困難を極めていた。しかし、これら様々な問題点を改良することにより、2004 年 1 月に第 45 次日本南極地域観測によって設置された計測機器類は、1 年後に無事回収され、データの記録に成功した。

本章では、南極湖沼の貴重な観測データである宗谷海岸露岩域の複数湖沼における水温・*chl a* 濃度・濁度・*PAR* の連続記録データを中心に解析を行った。これにより湖沼環境の季節変動の特性を解明することを目指した。

2-2 方法

2-2-1 調査湖沼と水質の計測

昭和基地から約 40km 南にあるスカルブスネス露岩域 (69°28'S、39°36'E) に存在する親子池 (標高: 5m、面積: 0.048km²、最大水深: 8.0 m)、仏池² (標高: 120m、面積: 0.006km²、最大水深: 3.0 m)、長池 (標高: 70m、面積: 0.048km²、最大水深: 10.2m)、地藏池³ (標高: 120m、面積: 0.005km²、最大水深: 3.1m)、扇池 (標高: 110m、面積: 0.003km²、最大水深: 2.6m)、菩薩池⁴ (標高: 130m、面積: 0.009km²、最大水深: 4.8m) の 6 つの淡水湖沼を対象に (表 2-1、図 2-1、図 2-2)、水質測定を実施した。長池の測定は 2008 年 1 月、他の 5 湖沼での測定は第 48 次日本南極地域観測隊の活動により 2007 年 1 月に実施された。測定には多項目水質計 (YSI6600、YSI、USA) を使用し、およそ湖心部で空気注入式ゴムボート (EC2-521、アキレス株式会社) 上から、水温、塩分、DO (溶存酸素)、pH、Orp (酸化還元電位)、chl *a* 蛍光を鉛直的に測定した。この観測時に、それぞれの湖の湖水を水深 2~4m から採取し、湖水中の栄養塩類と chl *a* 濃度の測定用試料とした。水試料 200mL を濾過した直径 25mm のグラスファイバーフィルター (GF/F、Whatman International、UK) を、6mL の DMF (*N,N*-dimethylformamide、試薬特級、和光純薬工業株式会社) 中に入れ、約 -20°C で懸濁態 chl *a* を抽出し、蛍光光度計 (Model 10-AU fluorometer、Turner Design、USA) にて測定を行った (Moran and Porath 1980)。また、湖水を 0.20μm のシリンジカートリッジフィルター (DISMIC-25、Cellulose acetate、ADVANTEC、東洋濾紙株式会社) で濾過後、もしくは濾過せずそのまま凍結させておいた試料を用い、以下の要領

² Imura et al. 1999、Kudoh et al. 2003a-c にて B-4 池という名称で記載されている。

³ Imura et al. 2003 にて B-2 池と記載されている。

⁴ Imura et al. 2003 にて B-1 池と記載されている。

で栄養塩類の分析を行った。濾過後、凍結した試料を室温にて融解させ、栄養塩自動分析装置 (TRACCS-800、BRAN LUEBE、Germany) を使用し、硝酸、亜硝酸、リン酸、ケイ酸塩濃度の比色定量を行った。また、無濾過試料を融解させたものは、TP (全リン)・TN (全窒素) 分析に用いた。加酸して無機化後、ポータブル全窒素・全りん計 (TNP-10、東亜 DKK 株式会社) にて溶液中の全リン・全窒素濃度の比色定量を行った。

2-2-2 気象観測装置と係留式湖沼観測システムの設計と設置

親子池より西北西の方向に約 3 km 離れた、スカルブスネス露岩域のほぼ中央に位置するすりばち池湖岸 (69°29'S、39°41'E、図 2-1) に第 45 次南極地域観測隊が総合気象観測装置 (KADEC-Me、コーナシステム株式会社) を設置した。各種気象要素を 1 分毎に自動的に測定し、30 分間の積算平均値を記録するよう設定した。各種データの中から、風速 (設置高: 2.5m)、気温 (設置高: 1.7m) および日射量データ (波長 305-2800nm、設置高: 1.3m) を本研究の解析に使用した。

湖内の水質環境の連続記録のため、第 45 次南極地域観測以降、図 2-3 に示したように設計し取り付けた水質計測機器類を幾つかの湖の最深部に設置し、水温、*PAR*、*chl a*、濁度の変動を観測している。これらの装置は最上部のフロートが結氷時でも氷の下面以深になり、湖水に計測機器が取り込まれ、この動きとともに設置位置が移動したり、係留索が切断されたりしないように係留策の長さを調節している。それぞれの測定機器の水中重量は、温度計 +0 kg、*PAR* 計 +0 kg、*chl a*・濁度計 + 約 1 kg、錘 5 kg であり、これらを外径 180 mm のプラスチックフロート (浮力: 2.1 kgf、CT-188、宇部樹脂加工株式会社) を用いて湖底から立ち上げ、湖内に係留設置している (図 2-3)。各データの測定は 10 分から 1 時間間隔であり、設置してから約一年後、各計測機器類の回収を行い、各データを収集した。本研究で解析を

行った観測期間は、親子池と仏池は2004年3月からの約1年間、長池は2007年1月からの約1年間である。

係留に用いた機器は、chl *a* 蛍光・濁度計 (COMPACT-CLW、アレック電子)、PAR 計 (MDS-MkV/L、アレック電子)、水温計 (NWT-SN、日油技研工業) である。これらの機器は係留前と回収後にメーカーによる検定を実施し、観測期間中に測定値の大きなずれ等がないことを確認した。また、係留に用いた計測機器補正を行うため、設置、回収時、および越冬期間中に、係留系設置点にて、多項目水質計 (WQC-22A、TOA-DKK; YSI6600、YSI、USA)、水中 PAR 計 (193S、LI-COR) にて測定された水質と光データを用いた。また、北原式採水器にて、chl *a* 蛍光・濁度計設置水深から採集した湖水を GF/F グラスファイバーフィルターに集め、懸濁態 chl *a* の測定試料とし、その濃度測定値を用いて、chl *a* 蛍光と濃度の関係を示す以下の式 (1) を導き、これによって係留系で観測された chl *a* 蛍光強度を濃度に換算した。

$$(\text{chl } a \text{ 濃度 } [\mu\text{g/L}]) = 0.45 \times (\text{chl } a \text{ 蛍光強度}) + 0.26 \quad (1)$$

さらに、chl *a* 蛍光強度が示す日周期的な増減⁵の影響を除くため、得られた60分間隔の chl *a* 濃度データを一日の平均値に直した。

2-2-3 昭和基地と東京における太陽光スペクトル測定

南極の地表に到達する太陽光のスペクトル特性を捉える目的で、昭和基地、環境科学棟の脇に設置してある鉄柱の高い位置(地面からの高さ約5m)に、障害物等で太陽光が遮られないように、放射光スペクトル計 (RAMSES-UV/VIS、TriOS、Germany) のセンサー面を

⁵ 生きた植物体(藻類体)から発せられるクロロフィル蛍光値は、同一濃度を保持している場合でも、光合成活性など生理的状態の変化に伴って変動する。通常、蛍光値は日中小さく、夜間に大きくなる。

上空に向け水平に設置した。ソフトウェア TriOS MSDS ver.7.5.30 により、280-720nm の太陽光スペクトルを 10 分間隔で自動的に計測するように設定し、2007 年 12 月 19 日 21 時から 2007 年 12 月 21 日 21 時まで測定した(夏至付近で快晴であったため、この期間を選定)。

東京での測定は、国立極地研究所の研究棟屋上(7 階)で行った。南極での方法と同様に、放射光スペクトル計のセンサー面を上空に向けて水平にし、鉄製の三ツ足スタンドにクランプで固定し太陽光が遮られない場所に設置した。観測は 2008 年 6 月 13 日 11 時から 2008 年 6 月 18 日 16 時にかけて行った。本研究では 2008 年 6 月 13 日 12 時から 6 月 15 日 0 時までのデータのみを使用した(夏至付近で快晴であったため、この期間を選定)。

2-3 結果

2-3-1 宗谷海岸露岩域の淡水湖の湖沼学的性質

スカルプスネス露岩域に存在する 6 つの湖沼、親子池・仏池・長池・地蔵池・菩薩池・扇池のうち、標高 5m に位置する親子池のみ海洋起源湖で、他は融雪水をたたえた単純な湖岸線の淡水湖である(図 2-2)。これら湖沼の水温、塩分、DO、pH、Orp、chl *a* の鉛直分布を、図 2-4 に示した。地蔵池と扇池の塩分は水深 1m 付近までは 0.2psu 程度であったが、湖底付近の塩分濃度は高く、その値は最大 5psu(地蔵池)、8.5psu(扇池)であった。また、この 2 湖沼の水温は湖底付近で高く、15°C(地蔵池)、20°C(扇池)に達しており、DO は 2 湖沼ともに 13mg/L であったが湖底付近で低く、それぞれ 9mg/L(地蔵池)、8mg/L(扇池)であった。仏池も若干、湖底に高塩分・高水温の水が存在していたが、その差は前述の 2 湖沼より小さなものであった。他の 3 湖沼(親子池、長池、菩薩池)の水温・塩分・DO 値は鉛直的にほぼ一様であり、塩分濃度は 0.16~0.95psu、水温は 5~8°C、DO は 11~13mg/L の範囲であった。これらの観測値が、水面からある深度もしくは湖底まで一様であったことは、この測定時に湖水は鉛直混合していたことを意味するものである。また、菩薩池の湖面付近の pH のみが高く、10 を超えていたが、0.5m 以深では他の 5 湖沼と同様に pH は 7~9 程度となっていた。さらに Orp は、いずれも正の値のみを示し、低い順に親子池で 50mV 付近、仏池で約 60~80mV、扇池で約 70~120mV、菩薩池で約 90mV、地蔵池で約 100~150mV であった。長池では、Orp センサー故障によるデータ欠測のため、実態が分からないが、全層で DO 値が飽和値近傍であったことから、Orp 値も正の値を取っていたと推察された(日本陸水学会編 2006 参照)。従って、これら 6 湖沼は全て調和型栄養湖⁶(吉村 1976、沖野 2002)

⁶ 吉村信吉が Naumann (1921) と Thienemann (1931) の湖沼分類を基にして、日本の湖沼に当てはめられるように修正を加えた湖沼分類体系。

に区分できる。Chl *a* は、親子池で 0.3～1.1 µg/L を記録し、表層ほど高い値であった。しかし、その他の湖沼は全層にわたって、測定機器の検出限界レベル付近の値である 0.5 µg/L を下回っていた。

また、2007 年 1 月に採取した水の栄養塩データを表 2-1 にまとめた。SiO₃²⁻は 41.9～193.5 µmol/L、PO₄²⁻は 0.100～0.150 µmol/L、NO₃⁻は 0.410～1.32 µmol/L、NO₂⁻は 0.03～0.07 µmol/L、TP は 0.019～0.058 mg/L、TN は 0.100～0.287 mg/L、chl *a* は 0.08～0.64 µg/L の範囲で、いずれの湖沼も SiO₃²⁻を除き低い濃度であり、貧栄養湖に区分された(詳しくは、沖野 2002 にてレビューされている)。

2-3-2 気象要素の季節変動性

すりばち池湖岸における日射量は、昼夜に伴う変動を繰り返し、また、年間を通して天候に左右されながらも、大きな季節変動を見せていた(図 2-5)。南極の冬期間にはほとんど日射が観測されず(2004 年 5 月 3 日から 8 月 14 日までおよそ 103 日間)、その後、夏に向かって徐々に増加した。夏至前後での日中最大の日射量はおよそ 800 W/m² に達した。夏至前後での日射量の日積算量は 2005 年 1 月 1 日で 35.6 MJ/m²/day を記録し、2004 年 12 月の日積算量月平均値は 28.3 MJ/m²/day となった(表 2-2)。

気温の年間の変動は日射量のそれと類似したベル型を示した(図 2-6a)。3 月初旬の気温は時々 0°C 以上になり、4 月～10 月初旬の間は常に氷点下となっていた。3 月下旬以降、最高気温が 0°C 以上になることはほとんどないため、もはや氷が融解する機会がほぼ無くなると考えられた。秋から冬にかけて月間の気温格差は大きくなり、冬期

調和型湖沼：富栄養湖、中栄養湖、貧栄養湖

非調和型湖沼：腐植栄養湖、アルカリ栄養湖、鉄栄養湖、酸栄養湖

調和型湖沼は、普通の水質で、水中の生物が生活する上で、その環境が水質的に調和のとれた、特定の項目に偏りのない湖。

非調和型湖沼は、生物の生息環境として水質項目の幾つかに偏りがあるもの。

間には気温 -40°C 近くまで達することもあり、しばしば 0°C 付近まで上昇することが確認された。9 月以降の早春の日中にも、極度に日射量が小さな期間に高い気温と同時に風速 20m/s の強風が記録されていたことは(図 2-7)、この時ブリザードが来襲していたと考えられた。気象庁による昭和基地での気温観測データからも、冬季に 0°C 前後まで上昇することが示されている(図 2-6b)。11 月下旬になると、しばしば気温が 0°C 以上を記録するようになり、12 月中旬以降～1 月中旬までは、終日プラスの値であった。従って、この期間に雪と氷の融解が活発に生じていたと推察される。日射量と気温のデータは月別平均値、最大値、最小値として表 2-2 にまとめた。

2-3-3 地表に到達する太陽光スペクトルの特徴

夏至付近の快晴時、正午に地表に到達する光スペクトルを測定したところ、高緯度である昭和基地では、東京と比べて 400nm 以上の可視光域のエネルギーが低かった(図 2-8)。それにもかかわらず、UV 域(400nm 以下)のエネルギーは昭和基地での方が高かった。これは、太陽光が地表に達するまでに短波長域の光を散乱・吸収する物質が南極では極めて少なく、大気の透過性が高いためであると考えられた。

さらに、UV-B ($280\text{-}320\text{nm}$)、UV-A ($320\text{-}400\text{nm}$)、 PAR_S ($400\text{-}500\text{nm}$)、 PAR_L ($500\text{-}720\text{nm}$)の波長域毎にエネルギーを積算し、1 日の変動として図 2-9 に示した。白夜であるため、1 日中光は観測され、正午に $280\text{-}720\text{nm}$ 全体で最大 397W/m^2 、 PAR で 342W/m^2 、UV-A で 52.0W/m^2 、UV-B で 3.28W/m^2 に達し、深夜 0 時においても PAR だけでなく UV も入射する環境であった(表 2-3)。

さらに、これらの連続測定値の日最大・日最小・日平均エネルギー、日積算エネルギーを波長域別に表 2-3 にまとめた。東京に比べ、昭和基地での光エネルギーの日積算値は UV で 1.6 倍、 PAR で約 1.3 倍であった。

2-3-4 湖沼環境の季節変動性

(1) 親子池の湖沼環境変動

1 月から 3 月初旬にかけて、親子池の水深 2.8m と 5.0m の水温は両水深で同じように日変動しながら低下しており、同時期の 7.5m で記録された水温と比べると、その日変動幅は表層ほど大きかった(図 2-10)。3 月初旬には、一度全ての水深で水温が 0 °C に達した後、3 月末まで上昇に転じていた。湖面が完全に氷で覆われ、風の影響を受けなくなったためか、3 月初旬から水温の日変動の振幅が小さくなっていた。全層で水温が氷点に達した 3 月初旬に、濁度の急上昇が記録されており、恐らく、この濁度上昇は水中で氷核が生成され、濁度計が放つ測定光を散乱させ、この値をセンサーが計測したためと考えられる。3 月下旬～10 月初旬の期間は、淡水の密度が最大になる水温 4 °C 付近の最も重く最も温かい水が湖底に、最も冷たい水が表層に存在するという逆成層化が認められた。10 月 8 日から水中への *PAR* の入射量が突如増加し(図 2-11a を参照)、全水深での水温が急上昇し始めた。12 月の間、表層(2.8m)の水温のみが低下し、同時に濁度が増加したことから、この時に集水域からの雪解け水の流入が生じたことが推察された。12 月後半になると、2.8m と 5.0m の水温が再び一致し、同じような日変動の傾向を示していた。

親子池の水深 3.8m における *PAR* は観測期間の初めに $20\text{mol/m}^2/\text{day}$ 以上であった(図 2-11a)。その後、大きく変動しながら、3 月初旬に向けて全体的に減少傾向にあった。冬期には、4 月 14 日から 8 月 6 日までの 115 日間、*PAR* の値が検出限界以下であった。8 月 7 日に、*PAR* が検出可能レベル($0.07\text{mol/m}^2/\text{day}$ 以上)を越え、徐々に増加し 9 月 6 日には $0.38\text{mol/m}^2/\text{day}$ に達したが、9 月 7 日に *PAR* が突如減少し(5 分の 1 以下)、それから 10 月 9 日までの約 1 ヶ月間は検出感度を僅かに超える程度の値が続いた。春の間(9 月～10 月)、何度か *PAR* の突発的な減少と増加が起きており、とりわけ、強風(最大瞬間風速 30～40 m/s)が観測された直後に急激な増加が発生していた。地上ではその様な日射の変動が観測されていないこ

とから、湖氷上への降雪とその飛散消失による影響であると考えられる⁷。

一年間にわたり計測機器を設置していたために、2005年夏の回収時には *PAR* 計のセンサー表面に藻類が付着していたのが確認された。このため、夏期の *PAR* 値が設置当初の2004年と回収直前の2005年とで大きく異なっており、観測期間の後半(2004年終わり～2005年初め)に記録された値は過小評価されていると考えられた。この問題を解決するために、2004年9月7日午前11時15分に測定された親子池水中 *PAR* の記録を基に、補正を試みた(表2-4)。これによると、水深4mにおける *PAR* は $5.3 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ で、同日午前11時の連続記録データでは $0.77 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であったことから、図2-11a中の観測期間後半の *PAR* は6～7倍小さい値であったと推定された。

chl a 濃度は、秋の湖面が結氷した時期に徐々に増加し、真っ暗な冬の時期にわずかに減少した(図2-11b)。9月に観測された $0.1 \sim 0.4 \text{ mol}/\text{m}^2/\text{day}$ 程度の僅かな光の下で *chl a* 濃度は急増し、9月下旬には $2.45 \mu\text{g}/\text{L}$ のピークに達した。しかし、その後10月8日～11月5日に *PAR* 値の上昇に伴って急減した。11月初旬に再び *chl a* 濃度はピーク値を示したものの、*PAR* が水中に最も入射する夏の時期に $0.47 \mu\text{g}/\text{L}$ という年間で最小の値となっていた。

(2) 仏池の湖沼環境変動

年間を通した水温の変動は親子池と似た特徴を示していた(図2-12)。しかし、親子池と同年の観測であったが、湖水の年最高温度は 11.7°C (2.0m と 2.5m) で親子池の 10.5°C より高く、完全結氷後の最低温度は全層にわたって $0 \sim 0.5^\circ\text{C}$ で親子池の $1.3 \sim 2.2^\circ\text{C}$ より低かった。2月下旬に湖面が完全結氷し、 0°C に達した後の上層の水温上昇と、10月初旬の水中への光の入射に伴った水温上昇速

⁷ 雪の覆いはアルベドを大きく増加させ、90%以上の光を反射することさえある (Horne and Goldman 1994)。

度が親子池に比べて速く、また、冬季結氷中の水温低下の速度も速かった。

PAR と *chl a* の季節変動パターンも親子池で観測されたパターンと類似しており、*chl a* 濃度は *PAR* の低い時期である秋と春に増加していた(図 2-13)。秋の *chl a* の増加は、春の増加にくらべて速く、大きかった(図 2-13b)。親子池と同様の 2004 年 10 月 10 日に、湖氷面の雪の消失による *PAR* の急激な増加も観測された(図 2-13a)。仏池では、2005 年に係留機器を回収する際、*PAR* センサー面への藻類の付着は視覚的には確認されなかった。親子池と比較して、秋の *chl a* のピーク値は同程度で、春のピーク値は 4 分の 1 程度であった。ここでも、*chl a* は氷が融け、光の入射量が大きな真夏に最低値を記録していた。

(3) 長池の湖沼環境変動

ここでの水温の季節変動もまた親子池・仏池と似たようなパターンを示していた(図 2-14)。親子池・仏池と観測実施年が異なるため、直接の比較ができるものではないが、長池の年間の最高水温は 10.2°C で親子池と同程度、最低水温は $0.2\sim 2.1^{\circ}\text{C}$ で、この時の湖底と表層の水温差が他の 2 湖沼よりも大きかった。また、10 月下旬から 2 月中旬の期間、湖底付近(9.5m)の水温が表層 2.1m、中層 6m とほぼ一致していたことから、湖面から湖底まで完全に鉛直混合されていたことが推察された。

PAR と *chl a* の季節変動パターンも、親子池・仏池と類似していた(図 2-15)。ただ、親子池の *PAR* は水深 3.8m で年間最大で約 $23\text{ mol/m}^2/\text{day}$ であったが、長池の *PAR* は 8.5m と深いにもかかわらず、最大値は $25\text{ mol/m}^2/\text{day}$ であった(図 2-15a)。また、親子池・仏池で観測されたように、2007 年 10 月 9 日に湖氷面の雪の消失に伴うと推察される *PAR* の急激な増加も観測された(図 2-15a)。前述した 2 湖沼と同様、*chl a* 濃度は *PAR* の低い時期である秋と春に増加傾向にあったが、その増加量と増加速度は他の湖沼に比べて小さく、濃

度は最大 $0.5\mu\text{g/L}$ で親子池の 2 割程度、仏池の 6 割程度であった (図 2-15b)。

2-4 考察

東南極宗谷海岸露岩域には、湖底に藻類やコケ類が群棲する多数の湖沼が点在している。これら湖沼のほとんどは面積 1km^2 以下の小さな浅い独立した氷河湖であり、電気伝導度の測定により、淡水から海水の数倍に達する塩分を保持するものまで存在する(国立極地研究所 生物圏研究グループ湖沼データベース、<http://polaris.nipr.ac.jp/~penguin/Terrestrial/regal/DataBase/index.htm>)。従って、その水質は多様である。現在、海水よりも高塩分を保持する湖は、そのほとんどが現在の海面高度よりも低い窪地であり、これら湖沼の湖岸には海産生物の化石を産すること、湖底堆積物中に海由来の生物化石を有する(三浦ら 2002)ことから、海洋起源の塩湖(thalassohaline lakes)と考えられる。海水の 5 倍以上の塩分を持つざくろ池(ラングホブデ露岩域北部)、舟底池(スカルブスネス露岩域西部)、すりばち池の湖底には藻類やコケ類が発達した群落は見出されていない(Imura et al. 2003)。しかし、塩分をほとんど含まない淡水湖沼の湖底は、通常数十 cm～数 m に達するマット状の藻類堆積物とコケ群落で覆われていることが、近年の日本南極地域観測隊の活動によって明らかにされてきた。

本章で取り上げた 6 湖沼は、親子池を除き、高度 70～130m に位置する。この地域の氷床後退に伴う陸地の隆起(isostatic rebound)が 20m 程度以内である(Miura et al. 1998)ことを考慮すると、これら 5 湖沼は氷床後退後と考えられる湖沼誕生から現在まで海面下に没せず、もっぱら集水域からの融雪水や降雪による水の供給と流出・蒸発のバランスによって湖水が維持されてきたと考えられる。親子池は本章の水質データでも示したように、現在はほとんど塩分を含まない淡水湖となっているが、典型的な海岸段丘の湖岸で囲まれていること、標高わずか 5m の海岸脇に位置することから、陸地の隆起によって浅い海が隔離されてできた海洋起源湖(marine relic lake)と考えられる。湖水が淡水に置換されているのは、親子池が比較的広い集水域

を持ち、融雪水流入量が大きいと推察される。

湖沼の水質は、流入・出する水の質と量によって、多大な影響を受けるのが一般的である(Horne and Goldman 1994)。ここで示した 6 湖沼は、直に大陸氷床とは接しておらず、また、河川によって氷床水が供給されているわけではない。従って、それぞれの湖沼が持つ集水域の水の性質とその収支がそれぞれの湖水水質に影響する最大の要因となる。昭和基地における降水(雪)量が年間 648mm 程度であるのに対し、蒸発量が上回る気候であるためか(1999 年から 2007 年までの平均値、気象庁 <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>)、露岩表面に乾固した塩類結晶を至る所で発見できる。風送塩として海から運搬されてきた塩類が降雪として地表に到達し、その一部が融雪水として湖沼に流入することで、湖水の塩濃度上昇を導き、非海洋起源湖沼での高塩分化(athallasohaline lakes)の要因となっているのかも知れない。本章で扱った 6 湖沼は、いずれも湖水のほとんどが塩分 0.5psu 以下という淡水湖の範囲であるが、一部の湖水は淡水湖と塩湖を区分する境界付近の塩分を保持しており、幾つかの湖は湖最深部付近に 5psu を超える塩分を保持していた(図 2-4)。非海洋起源湖での湖底への高塩水の滞留と蓄積メカニズムとしては、季節的に発達・消長を繰り返している湖水生成に伴う、密度の高い高塩水の排出作用(cf. 海水生成に伴う brine rejection)が原動力と考えられる。親子池を除き、顕著な流入出河川が認められないほぼ完全止水湖である 5 湖沼においては特に、集水域の積雪中の塩濃度とその供給量、及び湖水生成に伴う湖底への塩の蓄積がこれら小さな浅湖の塩濃度形成に多大な影響を及ぼしてきたと考えられる。

本研究で取り上げた 6 湖沼では親子池のみ周辺にわずかながらユキドリの集団営巣地があるものの、他の全ての湖沼の集水域には海鳥やペンギン等の動物の集団営巣地は存在せず、周辺の陸上植生も極めて乏しい環境である。従って、親子池を除く他湖沼は動物に起因する直接の栄養塩供給がないばかりか、周辺陸上植生からの栄

養流入にも乏しいため、貧栄養湖となっていると考えられる(表 2-1)。親子池はユキドリ由来の栄養塩が供給され、他の湖沼に比べ chl *a* 濃度が高くなっていたと推測される(表 2-1)。

3 つの湖沼に設置した係留観測機器の水温データ⁸から、これら湖沼の水温は 0~12°C の範囲で変動していることが明らかとなった(図 2-10、図 2-12、図 2-14)。湖水が完全に消失していた夏の水温は、3 湖沼とも日中に表層付近ほど高温となり、中・下層との間に 0.5~1°C 程度の温度差を生じさせている場合があった(daily thermocline; 日周期的温度躍層の形成)。この温度差は夜間に消失するか、もしくは終日温度差は形成されなかった(特に浅い仏池で顕著)場合がほとんどであることから、風や放射冷却に伴う熱対流により、夏季には湖水が鉛直混合を頻繁に繰り返していることが推察された。

夏から秋に向かったの気温の低下(図 2-6)は、水温の低下を導き、気温が 0°C を下回る 3 月に向かつて湖水温も徐々に低下し、やがて 3 月中旬頃までには湖水が湖面全体を覆うようになったと推察される。湖面を覆った湖水は、風による水の攪乱と湖水から大気中への熱の放散を妨げるのか、一旦氷点付近まで低下していた水温は、測定した全水深において上昇に転じ、深部ほど高水温であったことが分かる。これはこの季節、湖水を通して晩秋の日射(図 2-5)が湖内へ入射し、湖水を暖めるだけのエネルギー供給があることを示唆するものである。しかしながら 5 月に入るとその日射も低下し、やがて日射を観測できなくなる極夜期が訪れるため、湖水温が鉛直格差を保ったまま低下していく様子が分かる。湖水の温度低下や水温の鉛直分布パターンには、観測湖沼によって若干の違いが認められる(例えば、仏池と他 2 湖沼)ものの、結氷してから気温が漸減している厳冬期は、おおむね水

⁸ 尚、親子池及び仏池の最深部に位置する水温計は湖底の柔らかく厚い藻類群集に埋没し、その内部温度を記録していた可能性が高い。群落(堆積物)内部に捉えられている水と湖水との間の水や熱の移動が遅く、全体として滑らかな変動性を示した可能性が高い。

温が逆成層構造を取り、この期間の水の鉛直混合は3湖沼ともほとんど生じていないと推察された。

親子池・長池に比べ、仏池では水温変動幅が大きい上に、年間最高水温が高く、最低水温が低い。また、3月の結氷後から厳冬期へ向かった水温低下と、10月初旬の水中への光入射による水温上昇が、他の2湖沼よりも著しく速かった。仏池は親子池・長池に対して面積8分の1、水深3分の1程度であるため、湖水の体積が遥かに少ない。明らかに、湖全体としての熱容量が小さいため、温まりやすく冷えやすいのだと考えられる。

3つの湖沼での水温上昇は、早春に湖内への光の入射によって突如引き起こされているようである(図2-10、図2-12、図2-14)。地上に到達する日射は8月以降徐々に増加し、9月までには夏至時の3分の1程度にまでなっているものの(図2-5)、この期間には湖水を覆う雪の影響で水中にはほとんど入射していなかった(図2-11、図2-13、図2-15)。強風で湖面の積雪が吹き飛んだことによって、それまで遮られていた光が湖内へと入射した途端、水温は急上昇した。この時間上昇率は浅い仏池の湖水で特に顕著であった。この季節(9月~10月)の気温が -20°C 前後(図2-6)のほぼ年間最低値付近であること、この季節に暖かい流入水の供給など他の熱供給源がないことを考えると、この水温上昇は日射エネルギーの湖内への入射が直接湖水と湖底を暖めたことによると推察される。暖まり出した湖水は淡水密度が最大となる約 4°C に達するまでは鉛直差が認められるものの、 4°C に達した付近で鉛直差がなくなり水温はほぼ全層一致した。これ以降、湖水は計測した範囲の全層で混合しながら、入射エネルギー量に応じて水温が上昇していくようであった。

10月以降の湖水温は、湖面が完全に結氷状態であるにもかかわらず、12月には $5\sim 10^{\circ}\text{C}$ を超えた。また、測定した全層にわたって 4°C 以上で温度差がない(すなわち計測範囲では鉛直混合が生じている)期間が、湖水の消失前に1ヶ月以上続いていたことを読み取ることができる。この期間に湖水が消失してしまわない理由として、この観

測では測定されていない湖氷と湖水との間（湖氷直下）に冷却された低密度の水層が存在し、これが温度上昇したより下層の湖水からの熱伝導を遮断していたものと推測された⁹。

湖内へ入射する光エネルギー増加が湖水温度上昇の主要因であり、これは季節的な太陽高度変化に伴うものである。しかし、湖内への光の入射は、この係留測定記録を見る限り、湖氷上の積雪の有無で激変し得るものと言える。これら湖の水温環境や鉛直循環パターンは、その後の湖氷の消失タイミングを含め、湖氷上の積雪とその消失と言う、いつ生じるか予想困難な自然現象によって大きく影響されているようである。このような積雪の消失に伴う湖内への突然の光の入射は、湖内で生息する光合成生物の活動へも大きな影響を与え、深刻な問題となっているのではないだろうか。

春の時期、水中への入射光は雪や氷の影響を大きく受けていたが、夏に向かって徐々に雪解けや解氷が進み、夏季になると湖面を覆っていた氷が完全に融け、日射を遮るものは全くない状態となった。この時期、水中で最も光エネルギーを獲得できる期間にもかかわらず、chl *a* 濃度は年最低の値となっていた。これは、完全に暗闇状態が続く真冬の時期に観測された値よりも、さらに低いものであった。

chl *a* 濃度の変動する理由として、単純に植物プランクトンの増加・減少（増殖や死亡消失など）、光環境の変動に対する植物プランクトンの生理的な光順応、湖水の鉛直混合による植物プランクトンの輸送、植物プランクトンの沈降、走光性・走化性といった植物プランクトン自身の力による移動、あるいはこういった要因が複合的に関与したこと、が挙げられる（e.g. Morgan-Kiss et al. 2006）。連続観測を行った3湖沼において chl *a* が3月～4月と8月～9月に増加した際、

⁹ 1気圧における水の密度は水温と塩分濃度によって決まり、以下の近似式によって表される（Mamaev 1968）。

$$(\rho - 1.0) \times 10^3 = 28.14 - 0.0735T - 0.00469T^2 + (0.0802 - 0.002T) \times (S - 35)$$

この際、 ρ は水の密度、 T は水温、 S は塩分濃度である。

水温データから湖水は逆成層構造になっており、水の鉛直混合は停滞していたと考えられる(図 2-10、図 2-12、図 2-14)。もし、この晩秋と早春という弱光期に、遊泳能力を持つ植物プランクトン(e.g. 緑藻・黄金緑藻・プラシノ藻・渦鞭毛藻などに属する鞭毛藻類)が、彼らの好む表層付近に存在していたとすると、その後(10月初旬)の *PAR* の急増により生じる水の鉛直混合によって、水中全体に拡散されるに違いない。ところが、植物プランクトンが湖内で拡散されるであろう鉛直混合が生じている時期(11月初旬)においても、chl *a* 濃度は度々増加に転じていた。従って、ここで観測された chl *a* 濃度の変動は、植物プランクトンが湖水の成層、運動性、沈降によるものではないことは明らかである。

10月初旬の *PAR* が急増した際の chl *a* の急減は、弱光適応した植物プランクトンが光阻害による障害を起こした結果、引き起こされたと考えることもできる。低温環境下において、弱光適応した植物プランクトンが強光に曝されることによって、障害を受け死亡することや、chl *a* 含有量が減少することが報告されてきている(Morgan-Kiss et al. 2006)。これら藻類の生理応答(死亡を含む)もまた、chl *a* 濃度の変動を論じる際の考慮すべき重要な要因であろう。

これまで、南極湖沼において、本研究と同様に春に植物プランクトンが増殖するという例が少数ながら報告されている(Heath 1988, Ohyama et al. 1990, Laybourn-Parry and Bayliss 1996)。早春の弱光下で植物プランクトンが生長するのは、この地域(東南極)の植物プランクトンが弱い光エネルギーを捉え光合成を行う能力を持つ(弱光適応)からではないかと推察されてきた(Lizotte and Priscu 1992, Lizotte et al. 1996)。一方、東南極 Taylor Valley の Bonney 湖(78°43'S, 162°23'E)において、9月から2月にかけての半年間、月に1~2度の間隔でクロロフィル量や基礎生産速度の測定と、半年間連続して *PAR* の測定を行った研究では(Fritsen and Priscu 1999)、全湖水中(水深積算)において chl *a* 濃度・一次生産速度は湖中に入射した範囲の弱い光と正の直線形を示し、chl *a* 濃度は

夏季に向かって増加していた。彼らの研究は、水深が十分に深い部分循環湖であり湖水の攪乱がないため、観測された範囲の弱い *PAR* の増加によって植物プランクトンの増加が真夏に向かって生じるのだらうと推察していた。しかしながら、Bonney 湖は最大水深 40m で平均 3 ~ 5m の氷厚を持つ多年結氷湖であるため、本研究で扱っている宗谷海岸の湖沼群の環境は、湖水の消長、湖水の循環や入射光量において極めて異なっている。このような環境の違いが *chl a* 濃度変動の季節的な違いを引き起こしている可能性が高い。

浅くて季節的に氷が消失する湖の水は夏季には風と熱対流により、極めて鉛直混合され易いため、植物プランクトンは必然的に強い光を直接浴び、水中に存在する限りその強光から逃れることは困難であらう。Henshaw and Laybourn-Parry (2002) は、東南極の Vestfold Hills に位置する浅い湖盆 2 つ (5m と 7m) と深い湖盆 (45m) を持つ Druzhby 湖において、*chl a* 濃度は浅い湖盆では早春にピークに達し、深い湖盆では夏にピークに達したと報告している。このように、同一湖内で湖盆の水深 (すなわち混合水深) の違いによって *chl a* 濃度のピークが季節的に違うということは、混合水深の差によってそれぞれの生息場における生長時期に違いがもたらされていることを示している。つまり、植物プランクトンが経験しうる光環境が、それらの生理応答や生長を大きく左右していることを示すものである (Bell and Laybourn-Parry 1999)。混合水深が大きければ、水深に応じて光が減衰するため、夏でも植物プランクトンは平均的な弱光下に置かれるが、浅い季節解氷湖である本研究湖沼における植物プランクトンは、鉛直混合によっても夏季の強光を回避できず、生理・生長阻害を引き起こしているのではないだろうか。

chl a 濃度が植物プランクトン濃度であると仮定すれば、本研究での連続観測は各湖沼中における光環境の変動に対する植物プランクトン量の変動を表したものと言える。観測した 3 つの湖沼で共通して、年間を通して最も光エネルギー獲得可能な時期である真夏に、植物プランクトンが最低量となったと言える。さらに、ごく僅かな光の入射に

よって晩秋と早春に chl *a* の増加が始まり、それらは光の急増によって急減することを示した。こういった弱光下での増殖ピークに加え、PAR 急増と chl *a* 急減とが逆相関である例は、本研究湖沼の植物プランクトンは弱光環境での増殖が可能だが、強光下では増殖できないような弱光適応型群集であった可能性が高いことを示すものである(図 2-11、図 2-13、図 2-15)。

一般的に植物にとっての非生物型環境ストレスは、エネルギーの過小、あるいは過大によって生じるもの、その他の外的要因により引き起こされるものなど様々である。これらストレスは、大部分が大気中、土壌中、水中での環境、すなわち強光・弱光、高温・低温、貧栄養・富栄養、乾燥・湿潤、無風・強風などが要因となって引き起こされる(Kreeb 1974、Levitt 1980ab、Larcher 2001、Falkowski and Raven 2007)。本研究で明らかにしたように南極湖沼中の光環境は、地表到達光の大きな季節変動性に加え湖水の有無、氷の厚さ・状態の季節変動や積雪といった要因により、変動する。また、高緯度ほど夏季の日照時間は長く、日射量の日積算値は大きくなる(cf. Lalli and Parsons 1993)。日積算日射量は、本研究地域では12月に、東京(35°40'N、39°45'E)におけるその月平均最大値と比べ、2倍近くになる(表 2-2、表 2-3)。日積算値のみならず、大気中で光を散乱・吸収する物質が少ないためか、UV 領域に関しても一日の最大瞬時値及び日積算値が東京より高く(図 2-8)、深夜でさえ入射していた(図 2-9)。すなわち、この地域の夏は極めて紫外線に富んだ強光が降り注ぐ環境と言える。この日射は、貧栄養であるため透明度の高い湖水に入射した際にも大きく減衰せずに、浅い湖底まで到達していた。特に、本研究で扱った長池では水中の chl *a* 濃度が低く、水深 8.6m という湖底付近に 1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 近い(地表の 60~70%) PAR が観測されたことから、最深部の湖底まで強光環境になっていたと考えられる。以上のように、本研究湖沼における夏期間は、光合成生物である藻類が生活する上で、十分に光防御／制御機構を持っていなければ、強光・強紫外線によるストレスを受けやすい時期と結論

される。

宗谷海岸露岩域の淡水湖沼では、植物プランクトン量が少ないことと対照的に、数 cm～数 m にも及ぶ藻類とコケ類とが優占したマット状の植生が一面に広がっている。では、このような貧栄養で強光が降り注ぐストレスの大きな南極の湖沼環境中において、果たして湖底の藻類は、如何に群落を築き上げているのであろうか。次章において、これら浅い湖底に一般的に見られる藻類群集に焦点を絞り研究を進めた。

第 3 章 湖底藻類群集の光合成特性と 色素組成

3-1 背景と目的

南極大陸の陸上域の植生は、これまで極めて乏しいものと理解されてきた。東南極における湖沼から陸上全てにわたる生態系においても同様とされてきたが、近年になって豊穡な植生としてマット状の湖底藻類群集が知られ(e.g. Vincent et al. 1993、Ellis-Evans et al. 1996、Tang et al. 1997、Quesada et al. 1999、Sabbe et al. 2004)、また、稀に北極の湖沼でもその存在が知られている(Bonnilla et al. 2005)。宗谷海岸露岩域の淡水湖沼中にも厚いマット構造を取った湖底藻類群集が分布している。他の南極湖沼で見られるものと同様に、その表面はオレンジ色を呈している。前章で明らかとなったが、これらの湖沼は夏季には極めて強い光が透過する。藻類マット表面に見られる呈色現象は、その中にカロテノイド類などの強光防御に関する物質を保持しているものと推察される。しかし、これまでこの種の研究は保持色素量のみ報告に留まっており、光環境と藻類の光合成応答・保持色素類との関係を明らかにした研究例は無い。

そこで、本研究では互いに約 1km の範囲内に近接する、同程度の最大水深を持つ 4 つの浅い貧栄養淡水湖(地蔵池、菩薩池、仏池、扇池)において、夏の湖水が消失した後の湖沼内の光スペクトル特性、藻類マット内の光の透過性、藻類マットの鉛直的な光合成特性、藻類マットの構成種、藻類マットの鉛直的なクロロフィル・カロテノイド・scytonemin・MAA の組成と分布を調べた。これにより、宗谷海岸露岩域湖沼中での光環境特性を明らかにし、湖沼の光環境への応答現象として、湖底藻類群集の保持している色素量と光合成特性との

関係を明らかにすることを目的とした。

3-2 方法

3-2-1 湖沼中の光スペクトル測定と藻類試料採集方法

4つの湖沼、地藏池、菩薩池、仏池、扇池において(図 2-1)、2007 年 1 月 11~12 日に藻類群集試料の採集と以下測定を実施した。各湖沼の湖心にて、光放射スペクトル計 (RAMSES-UV/VIS、TriOS、Germany)を用いて、光スペクトルの測定(空中、湖面直下、湖底)を行った。この測定は、前述のゴムボート上から、適宜正確な水深を音響測定しながら(PS-7、Hondex)実施した。空中光スペクトルの強度に対する、湖水内を透過した光スペクトル強度との比から、相対透過率を決定した。また、湖水中での光の消散係数 k_d [m^{-1}]を以下の式にて算出した。

$$I_d = I_0 \times e^{-k_d \times d} \quad (2)$$

ここで、 d は水深 [m]、 I_0 は湖面に入射した光強度、 I_d は水深 d に入射した光強度である。

湖底藻類群集試料はグラブサンプラー(Ekman-Birge 型、離合社)を用いて、光スペクトルを測定した地点の湖底から採集した。採集後、直ちに湖岸にてステンレス製のナイフで直方体(縦 10cm x 横 10cm x 厚さ 5cm 程度)に加工し、湖水を満たしたプラスチック製のコンテナーボックスに遮光保存した。

3-2-2 藻類群集の光合成測定と藻類群集内の透過光の測定

採集した湖底藻類試料を、解剖用はさみによって厚さ約 2mm~3mm ごとに鉛直的に切り分け、薄層状切片を作成した。各試料はまず初めに、PAM(パルス強度変調クロロフィル蛍光測定装置、Water-PAM、WALTZ、Germany)による測定を行い、その後、放射光スペクトル計(RAMSES-UV/VIS、TriOS、Germany)を用いて藻類群集内を透過する光スペクトルの測定を実施した。

Water-PAM クロロフィル蛍光測定装置と蛍光解析ソフトウェア WinControl(ver. 2.08、WALTZ、Germany)を用いて、励起光の強度を9段階にして光合成収率(PS II(光化学系 II)の量子収率)を測定し、光合成速度 $rETR$ (相対電子伝達速度)を決定した。各藻類試料のうち少量を Water-PAM の測定用キュベットに入れ、約 1.5mL の湖水で満たしたのち、WinControl ソフトウェア上で設定した光-光合成曲線測定プログラムにより、光-光合成曲線を得た。光合成速度は以下の式によって $rETR$ として表した(Schreiber et al. 1994、McMinn and Hegseth 2004)。

$$rETR = (Fm' - F) / Fm' \times PAR \quad (3)$$

励起光を一定時間当てた際、 F と Fm' はその時の蛍光値と最大蛍光値であり、 $(Fm' - F) / Fm'$ は PS II 有効量子収率、 PAR は光合成有効放射を示す。 NPQ (非光化学的消光)は以下の式(3)によって表した。

$$NPQ = (Fm - Fm') / Fm' \quad (4)$$

Fm は遮光下にあった試料の最大蛍光値を示す。

得られたデータは KaleidaGraph(ver. 3.6 for Mac、Synergy Software、Reading、PA)上で、Levenberg-Marquardt 回帰法を用いた以下の式に曲線回帰させた。

$$rETR = PAR / (aPAR^2 + bPAR + c) \quad (5)$$

a 、 b 、 c は曲線回帰のための回帰係数である。光合成パラメーターは以下の計算を用いた(Eilers and Peeters 1988、Ban et al. 2006)。

$$\alpha = 1/c \quad (6)$$

$$rETR_{\max} = \left[b + 2(ac)^{0.5} \right]^{-1} \quad (7)$$

$$E_k = rETR_{\max} / \alpha \quad (8)$$

α は光-光合成曲線の初期傾斜、 E_k は最大飽和光、 $rETR_{\max}$ は最大相対電子伝達速度を表す。

各藻類試料を透過する光特性の測定は以下のように行った。放射光スペクトル計はセンサー面を真上に向けて、鉄製の三ツ足スタンドにクランプで固定し太陽光を遮らない場所に設置した。まず初めに空中で太陽光スペクトルを、次に薄層状藻類試料をセンサーの上に置き、表層、中層、下層の順に、それぞれ3回ずつ測定した。測定中、太陽光が大きく変化する影響を最小限に抑えるべく、一連の作業は試料1組(空中光、表層、中層、下層)につき、1分以内で完了した。試料測定の直前に測定した空中光スペクトルの強度に対する、試料内を透過した光スペクトルの強度との比から、各薄層藻類試料の相対透過率を決定した。

3-2-3 色素分析用と形態観察用試料の処理

薄層状切片にした試料は、光合成と透過光を測定した後、1.5mLのクライオチューブに入れ、観測小屋での実験・観測中の数日間は遮光下-20°Cで保存した。その後、-80°Cの冷凍庫に移し替え、色素分析を実施するまで遮光下で冷凍保存した。試料の一部は、蓋付きスクリーガラス瓶中で2.5% Glutaraldehyde水溶液(湖水で希釈)で固定し、形態分類用として4°Cで保存した。固定した各薄層状切片試料は、大谷修司教授(島根大学教育学部)のもとで、光学顕微鏡(BX-60、OLYMPUS)を用いて観察・同定され、分布頻度の推定が行われた。顕微鏡による観察写真はデジタルカメラ(DP-12、OLYMPUS)にて撮影された。

3-2-4 色素類の抽出と分析

薄層状切片試料を 30 時間かけて遮光下で凍結乾燥し(凍結乾燥機 FDU-810、EYELA; 油回転式真空ポンプ GLD-051、ULVAC)、セラミック製乳鉢(直径約 6cm)で試料を粉碎した。粉末状の試料 10mg を 400 μ L の DMF 中に入れよく攪拌し、-20 $^{\circ}$ C 遮光下で 24 時間静置した。上清を取り、0.20 μ m のシリンジカートリッジフィルター(DISMIC-13_{JP} PTFE、ADVANTEC、東洋濾紙株式会社)で濾過し、粒状物を除去した。分光光度計(UV-visible spectrometer UV-2400、島津製作所)を用いて、色素抽出液の吸収スペクトル(波長 300-800nm)を測定した。

色素の分析は、島津製作所 HPLC Prominence Series、システムコントローラー(CBM-20A)、冷却式オートサンプラー(SIL-20A)、カラムオーブン(CTO-10AS_{VP})、送液ユニット(LC-20AT)、オンラインデガッサ(DGU-20A₃)、UV/VIS 検出器(SPD-20A)、フォトダイオードアレイ検出器(SPD-M20A)、Phenomenex ガードカートリッジ(C8、4mm x 3mm)で保護した Phenomenex LUNA C8(2) カラム(150mm x 4.6mm、粒子径 3 μ m)を用いた。移動相、濃度勾配は Heukelem and Thomas (2001)に記載された方法に幾つかの改変を加えた。移動相 A は 70:30 (v/v) = メタノール(HPLC グレード、和光純薬工業株式会社): 28mM TBAA (Tetrabutyl ammonium acetate、Sigma-Aldrich)、移動相 B はメタノールを使用し、71 分間かけて流速 1mL/min で流出させた。移動相 B の割合を、初めの 18 分間で 20%から 45%に、次に 65 分で 90%、その後 66 分で 95%にし、高疎水性の色素類を全て流出させるためにそのまま 5 分間 95%で保持し続けた。UV/VIS 検出器で 450nm を、フォトダイオードアレイ検出器で 300~750nm をモニター・記録し、検出された色素を Shimadzu LCsolution ver. 1.21 SP1 で解析した。標準色素 chlorophyll *a*、chlorophyll *b*、chlorophyll *c*₂、chlorophyll *c*₃、pheophytin *a*、violaxanthin、zeaxanthin、antheraxanthin、diadinoxanthin、diatoxanthin、lutein、fucoxanthin、aphanizophyll、myxoxanthophyll、alloxanthin、echinenone、 β -carotene (DHI

Institute of Water and Environment, Denmark)、canthaxanthin (LKT Laboratories)、scytonemin (CALBIOCHEM)を用いて、保持時間と光吸収スペクトルから定量・定性を行った。

また、南極で採集した藻類群集試料中の色素類分析に先立ち、上記手法での分析上の誤差の検討を行った。凍結乾燥し粉末状にした2試料(長池湖底藻類、図2-1地図参照)を別々に秤量し、それぞれ色素抽出から分析まで行い、見積もられる含有量の差として比較した(表3-1)。抽出分離された色素類は乾燥重量当り、chl *a* で約7%、カロテノイド類で約8%、キサントフィル類で約9%程度であり、上記手法で同一試料を分析した場合、概ね10%以内の誤差で定量されるものと考え、以降HPLCによる試料分析を実施した¹⁰。

3-2-5 MAAの抽出と分析

約5mgの凍結乾燥した粉末状の試料を、25%メタノール水溶液1mL中に入れ、よく攪拌した後、45°Cのウォーターバス中で2時間置いた。5000g、4°Cで5分間遠心分離した後、上清400μLを1.5mLのエッペンドルフチューブに移し、これを遠心濃縮機(Eppendorf Concentrator 5301)で乾燥させた。乾燥抽出物を800μLの80%エタノール水溶液で再び溶解させ、30秒間攪拌した。0.20μmのシリンジフィルター(ADVANTE DISMIC-13JP、東洋濾紙株式会社)を通した後、分光光度計(UV-visible spectrometer UV-2400、島津製作所)を用いて290-800nmの吸光スペクトルを測定した。Karstenら(2005)の方法に基づき、幾つかの改変を加え、色素分析と同様のShimadzu Prominence Series HPLCシステムを用いて、各MAAの分離を試みた。Phenomenex ガードカートリッジ(C8、4mm x 3 mm)で

¹⁰ 天然試料は、藻類群集中に砂粒など非藻類起源の物質が偶発的に混在する場合があります、これらを完全に除去することは実質的に不可能である。従って、色素保持量(含有量)を乾燥重量当りで表した場合、この値が藻類群集の変動のみに起因したものとして考えると、深刻な誤りとなる場合も想定される。本研究では、可能な限り乾燥重量当りの測定値も記述しているが、上記のような誤りを回避するため、色素量はchl *a* 当りの相対値の変化として表現し、説明を進めた。

防護した Phenomenex LUNA C8(2)カラム(150mm x 4.6 mm、粒径 3 μ m)、移動相はアセトニトリルを 1%添加した 25%メタノール水溶液(全て体積%)を用い、流速 0.3mL/min で定組成溶離させた。MAA はフォトダイオードアレイ検出器の吸収波長 330nm でリアルタイムに検出し、分離ピークの吸収スペクトル(290-400nm)を記録した。

3-3 結果

3-3-1 水中の光スペクトル

全ての湖沼において、空中光スペクトル(図 3-1 で“Air”と表示)、湖面直下(図 3-1 中の“Surface”)、湖底(図 3-1 中の“Bottom”)は 2007 年 1 月 11 日もしくは 12 日の晴天時の正午付近に測定された。測定時の太陽高度や天候が若干違うため、各湖沼間でスペクトルの形状や強度に違いが見られたが、空中光に対して湖底に到達していた光の相対透過率のスペクトルは酷似していた。

最大放射強度は波長 450nm 付近で見られ、エネルギー強度はそれよりも短波長では急激に、長波長域では緩やかに減少していた(図 3-1)。300nm 以下の光はスペクトル放射計の検出限界レベルであったが、湖面にはこれより長波長域の UV-B と UV-A が多量に入射しており、さらに湖底にまでも多量の UV が到達していた。

湖面直下と湖底に入射する光の割合(空中光に対する)を、相対透過率として図 3-2 に示した。全波長域における光エネルギーの約 20% 近くが、主に反射によって湖面でなくなっていた。しかし、500nm 付近の光エネルギーの約 60% が扇池を除く 3 湖沼の湖底まで到達していた。扇池はこれより低く、約 45% という値であった。

扇池を除く 3 湖沼の湖底では、UV-B が空中光の約 20% であったが、扇池湖底には 30~40% が到達していた。UV-A の透過率は全湖沼の湖底で 40% 以上であった。各湖沼中における UV-B、UV-A、 PAR_S 、 PAR_L の消散係数 k_d を式(2)にて計算し、表 3-2 にまとめて表した。

3-3-2 湖底藻類マットの構造と光の透過性

各湖底藻類マットはそれぞれ独特の構造をしていた(図 3-3)。地藏池の湖底マットは最も柔らかく、鉛直的に繊維質であり髪の毛のような構造で、菩薩池のものは柔らかく、スポンジのような質感でフレーク状の薄い層が重なった構造を持っていた。仏池のマットは若干密度の高

詰まった多糖質状で、扇池のものはさらに密度の高い詰まった質感で堅く重みのある構造であった。このように、それぞれの湖沼間で、マットの形態や質感に多様性が見られたが、表面は鮮やかなオレンジ色を呈し、その直下は黄緑色、さらにその下は緑色、表面から 1.5~2cm 下になると灰黒緑色と続く、という鉛直的に色に変化するという共通性が認められた(図 3-3)。

藻類マット中の消散係数 k_{mat} ¹¹は湖水中の k_d と比べて $10^3 \sim 10^4$ 倍もの大きさであり、これは光エネルギーが藻類マットに入射しても僅か数 mm で検出できないほど小さくなることを示している(表 3-3、図 3-4)。UV-B と UV-A を含む 500nm 以下の波長域では、表面に到達した光の 10% 以下というほんの僅かな光エネルギーだけしか、マット表層から 2mm 以深部へ透過できなかった(図 3-4)。しかしながら、長波長側の透過率は相対的に大きく、特に柔らかい構造の地藏池と菩薩池のマットでは、およそ 20% の PAR_L がその表層 2mm を透過していた。仏池と扇池の藻類マットは PAR_L の透過が前 2 者に比べ少なかった。特に、堅く密に詰まった扇池のマットは、表層 2mm で 305~690nm にわたる光エネルギーが 95% 以上吸収・散乱され、その下部にはほとんどの光エネルギーが到達しないことが明らかになった(図 3-4)。扇池を除く他の 3 湖沼では、マット表層を透過した PAR_L のほとんどが 5~10mm 下部の層で吸収・散乱されていた。

3-3-3 湖底藻類群集の光合成

PAM クロロフィル蛍光測定装置を用い、様々な光強度における PS II 量子収率と $rETR$ 、 NPQ を決定した(図 3-5)。藻類マットの表面から 12mm までの深さの層の PS II 最大量子収率は、0.08~0.32 の範囲であった。これは、全くストレスを受けていない状態の緑色植物が示す値 0.8~0.84(cf. Schreiber and Bilger 1993)と比較すると、10

¹¹ k_{mat} [mm^{-1}] は、藻類マット表面での光強度と任意の厚さ (2mm) のマット下まで透過した光強度を用いて、水の消散係数を求めた (1) 式を利用して計算したものである。

分の1～2分の1程度のかかなり小さい値である(図3-5)。PS II 最大量子収率はオレンジ色の表層に比べて、深部の緑色層の方が大きかった。20mm以深の黒もしくは灰色の部分ではPS II 量子収率は検出できなかった(データは示していない)。照射光の増加に伴い、PS II 量子収率は全湖底マットの全ての層において大きく減少していった(図3-5)。

光- $rETR$ 曲線を見てみると、扇池を除く3湖沼のマット表層での強光阻害は見られなかったが、扇池のマット表層と全湖沼の表層以深部では、ある光強度以上で $rETR$ が低下するという強光阻害が生じた(図3-5)。また、最大 $rETR$ は、堅い藻類マット(仏池と扇池)よりも柔らかい藻類マット(地蔵池と菩薩池)の方が高い値を示した。

NPQ は、過剰な光エネルギーの非光化学的な消光、つまりキサントフィルサイクルによる熱散逸の活性を表すパラメーターとして理解されている(e.g. Demmig-Adams 1990、Schreiber et al. 1994)。照射光の増加によって、仏池の0mmと5mmでのみ顕著な NPQ の増加(0.2以上)が認められた(図3-5)。他の試料では若干の増加もしくはほとんどシグナルが検出されなかった。

光合成と光の関係を、式(6)、(7)、(8)を用いて、 α 、 $rETR_{max}$ 、 E_k として表3-4にまとめた。 α の値が大きいほどPS IIでの光エネルギー変換効率が高いことを示すが、若干の例外を除きいずれの湖沼においても全試料のより深層部分で高く、 $rETR_{max}$ と E_k (相対的な強光適応度の指標となる)は表層部分で大きかった。

3-3-4 湖底藻類マット中の種分布

糸状藍藻である *Leptolyngbya perelegans* (図3-6A)と *L. tenuis* (図3-6B)が全試料中で最も高い頻度で見られた。*L. perelegans* は表層(オレンジ色層)で優占していたが、*L. tenuis* は3つの湖沼(地蔵池、仏池、扇池)のマットの下層(緑色層)で優占していた(表3-5)。菩薩池と仏池では中層(黄緑色層)において *Nostoc* sp.1 (図3-6C)が高頻度で観察された。

緑藻は所々で優占して見られた。cf. *Thorakochloris* sp. (図 3-6D) が菩薩池の表層でかなり高い頻度で、菩薩池ほどではないが仏池の表層でも高い頻度で観察された。*Kentrosphaera grandis* (図 3-6E) が扇池の下層で高頻度に、扇池の表層、地藏池の下層、菩薩池の表層～中層では稀に見られたが、仏池では全層にわたって一度も見られなかった。糸状の群集を形成する *Oedogonium* sp. (図 3-6F) は、仏池の表層～中層、菩薩池の表層でかなりの頻度で見られたが、地藏池と扇池では全層で全く見い出されなかった(表 3-5)。

珪藻は藍藻・緑藻ほど多く存在してなかったが、*Amphora* sp.、*Diadlesmis* sp.、*Navicula* sp. が多く見られ、特に地藏池では全層にわたって珪藻がかなり多く存在していた。しかし、仏池のみ、珪藻は全く観察されなかった。また、褐色をした種(直径 6-7 μ m)と細胞が球型の2種(直径 16-18 μ m と 18-24 μ m)という3つの未同定種が菩薩池を除く3湖沼で共通して見られた(表 3-5)。

地藏池と扇池は湖底マットの構造や質感が極度に異なるにもかかわらず、優占種とその鉛直分布の傾向は極めて類似していた。

3-3-5 藻類マット中の色素の吸収スペクトルと色素の鉛直分布

藻類マットの各層毎に DMF で抽出した色素の吸収スペクトルを測定し、波長 663nm の値(chl *a* の長波長側の吸収ピークに対応する)を基準として表示したところ、吸収パターンに鉛直的な違いが見られた(図 3-7)。表面のオレンジ層は短波長域(350-500nm)の吸光度が高かった。これら群集表層における吸収スペクトルの吸収ピークの波長と高さは湖沼間で様々であり、これは湖沼によって、この波長域に吸収帯を持つ色素類の組成が大きく異なることを示唆するものであった。

HPLC により分離・同定された色素組成は、藍藻由来の色素(scytonemin、aphanizophyll、myxoxanthophyll、echinenone)と緑藻由来の色素(chl *b*、violaxanthin、antheraxanthin、lutein)が全

ての試料から多量に検出された。それに続き、珪藻類などの chl c を有する藻類由来の色素 (chl c、diadinoxanthin、fucoxanthin) が検出された(表 3-6)。この検出色素量の違いは、概ね顕微鏡観察での藻類優占度と対応するものであった。ただし、顕微鏡では仏池において珪藻が見られなかったが、HPLC により僅かながら有色藻類の色素が検出されたのは、この試料中にも多少の珪藻が存在するか未同定の種がこの色素を保持していたと考えられた。

全湖沼で、試料の乾燥重量当りの chl a 量は群集下層と表層で大きく異なっていた(図 3-8)。その傾向はおおむね全湖沼で類似し、つまり、chl a 量は常に下層側で多かったが、その値とピークの位置は湖沼によって異なっていた。柔らかい質感の地蔵池と菩薩池の表層には、他の 2 湖沼に比べて chl a が多く含まれていた。その値は、地蔵池で 256 μ g/g、菩薩池で 320 μ g/g、仏池で 178 μ g/g、扇池で 106 μ g/g であった(表 3-6)。菩薩池、仏池、扇池の 3 湖沼では、chl a の最大値は 6-9mm 層で見られ、その値はそれぞれ 1219 μ g/g、469 μ g/g、529 μ g/g であったが、地蔵池では更に深い 14-16mm 層で見られ、値は 1094 μ g/g であった。地蔵池と菩薩池でのこの chl a 最大値は他の 2 湖沼よりも約 2 倍大きかった。

Scytonemin は全ての湖沼において表層～中層でのみ検出された。とりわけ仏池と菩薩池の表層で多く、それぞれ 27.0 μ g/g と 28.2 μ g/g であった(表 3-6)。他の 2 湖沼、地蔵池と扇池の表層では、それぞれ 3.98 μ g/g と 4.45 μ g/g であった。

全カロテノイド(キサントフィルを含む)、全キサントフィル(キサントフィルサイクル色素：violaxanthin、diadinoxanthin、zeaxanthin、antheraxanthin、lutein)、scytonemin の chl a に対する相対率は、全湖沼ともにほぼ表層で最も高かった(図 3-8)。その値は、全カロテノイド、全キサントフィル、scytonemin の順に、地蔵池では 46%、8.9%、1.6%、菩薩池では 51%、11%、8.8%、仏池では 79%、33%、15%、扇池では 65%、16%、4.2%であった。とくに仏池の表層でこの値が高く、また、扇池の表層でも全カロテノイド相対率が高かったが、その中で

zeaxanthin と antheraxanthin の相 対 率 は 低 か っ た。各 湖 沼 間 で この 相 対 率 は 可 能 な り 異 な っ て い た が、表 層 で 高 く、深 く なる に つ れ 低 く なる という 傾 向 は 似 て い た。

3-3-6 藻類マット中の MAA の鉛直分布

80%メタノール水溶液で抽出した溶液の吸収スペクトルは、MAA の吸収波長帯(310-360nm)で鉛直的に異なっていた(図 3-9)。MAA の吸収は菩薩池を除く 3 湖沼では表層で最も高かったが、菩薩池では逆のパターンを示していた。しかしながら、バルクの抽出液には MAA の吸収帯付近に吸収特性を持つ大量の疎水性色素やタンパク質、核酸などが混在する可能性があり、この方法では正確な定量は困難である。OD_{330nm}/OD_{663nm} 比を、chl *a* に対する MAA の相対値の概算として評価を試みた。3 つの湖沼では最高値が表層にあり、深くなるほどその値は徐々に低下した(表 3-7)。仏池と扇池の表層では MAA が特に高い割合で含まれていた。表層、中層、下層の順に、地藏池では 2.70、2.19、1.34、仏池では 3.63、2.41、2.17、扇池では 3.29、2.21、1.79 であった。一方、菩薩池では表層で最も低く、順に 1.20、1.40、2.27 となっていた。

さらに、MAA の正確な定量と同定を HPLC 分析によって試みたところ、3 種類の MAA が保持時間 4.3~4.6min で検出された。1 つ目は最大吸収波長 320nm、2 つ目は 330nm、3 つ目は約 360nm のものであった(図 3-10)。しかし、HPLC のフォトダイオードアレイ検出器によって、吸収スペクトルから MAA の識別のみは可能であったが、依然として短波長域に吸収を持つ分離できていない物質が MAA のピークに重なっていたため、この抽出・精製方法での正確な定量もまた困難と考え、本研究では定性的な解釈にとどめた。

最大吸収波長 320nm の MAA は仏池の 0-5mm 層と 5-10mm 層で、扇池では全層で検出された。最大吸収波長 330nm のものは地藏池の表層で、360nm のものは扇池の 5-10mm と 10-15mm 層、菩薩池の全層で見られた。湖沼によって、または藻類試料の鉛直位置によって、

検出された MAA 種が異なっていたことが判明した。

3-4 考察

前章で見てきた通り、本章で扱った4つの湖沼は全て、貧栄養の浅い湖沼である。これに加え、本章ではUV-BとUV-Aを含む強い光エネルギーが、これら4つの浅い湖沼の湖底まで到達していたことを光スペクトル測定データの解析から示すことができた。全湖沼ともに湖水の消散係数 k_d は、全波長域で他の南極湖沼(e.g. Morris et al. 1995、Vincent et al. 1998、Ellis-Evans et al. 1998、Fritsen and Priscu 1999、Henshaw and Laybourn-Parry 2002)と同等で小さく、本研究湖沼の湖水は光透過性が高い性質であることが示された(表 3-2)。各湖沼間で、各波長域の k_d が僅かに異なることと、試料を採集した水深が異なることとが絡み合って、試料を採集した湖底水深に到達していた光エネルギーの各波長域の相対透過率に若干の違いがあり、最も浅い扇池でUV-Bは高くPARが低かった(表 3-8)。

4湖沼の湖底を覆う藻類群集マットの表層は、オレンジに呈色しており、この層を透過した光の質は変化していた。UV-B、UV-A、 PAR_S の波長域はマット表層2mm以下で数%まで減衰していた(図 3-4、表 3-9)。4湖沼の中で最も強いUV環境下におかれていた扇池の堅い湖底マットのみ、2mmより上側でも PAR_L が減衰していた(図 3-4)。しかし、他の3湖沼では、湖底に到達した光の10-20%の PAR_L が表層直下の緑層まで透過していたと推定された。藻類が光合成に利用するにあたって PAR_L が有効であるならば、全湖沼ともに太陽光エネルギーの20-60%のPARが湖底に到達することを考慮すると、上述した藻類マット内の光条件で少なくとも後者の3湖沼ではマット4~7mm程度部分でも光合成生産が正の値を維持できると考えられる。湖底マット4~7mm部分の光環境はUVを欠くため、弱光ではあるが光合成生物にとっては非常に安全であるものと考えられる。従って、表面のオレンジ層は強光・紫外線を遮断し、その下層の群集に穏やかな光環境を作り出していると考えられる。

マット表層から10mm以深の藻類群集が経験する光エネルギーは

地表に置ける太陽光の0.1%以下のレベルと見積もられるにもかかわらず(図 3-8)、この層の群集は光合成活性を示していた(図 3-5)。これは、藻類が光が無くともしばらくは光合成能力を失わずに生存可能であることを示唆する。夏季の南極湖沼において、藻類マットが湖底から剥離し、湖面にその破片が浮遊しているのはよく観察される現象である。こういった剥離現象が生じた際に、無光下で生残していた藻類群集にも再び光エネルギーを獲得し光合成生産を開始できる機会が巡ってくる。従って、無光下での光合成能力の維持は藻類マット剥離後において群集の速やかな回復に貢献すると考えられる。

光- $rETR$ 曲線は測定した全てにおいて、表層の群集がその下部よりも全体的に低効率(α の値が小さい)となっていたが、ほとんどの場合、強光阻害は示さなかった。それに比べ、扇池を除く3湖沼の深部の群集はやや効率的な光- $rETR$ 関係を示していた(表 3-4、図 3-5)。扇池のマットは全層にわたって、全 PAR 範囲で非常に低 $rETR$ ・低効率であった(図 3-5)。これは、この群集の光合成機構が何らかの障害、もしくは強いストレスを受けている状態にあったことを示唆するものである。マット表層の群集は十分な光エネルギーを利用できる状況にあったが、その光の中には多大な量の UV が含まれていた。表層の藻類群集が、光合成生産を行い南極の浅い湖沼環境で生残するには、有害な過剰光エネルギーのから防御、ラジカル分子や活性酸素の消去、光障害を受けた光化学系反応中心タンパク質の修復等をする必要がある。このような防御や修復に掛かるエネルギーコストによって、恐らく、藻類マット表層での $rETR_{max}$ が低下していたと考えられる。

NPQ はキサントフィルサイクルの活性度合いと考えられ、過剰な強い光エネルギーを制御する機構の一つとしてよく知られており(Sakshaug et al. 1987、Demmig-Adams 1990、Demers et al. 1991、Olaizola et al. 1994、Lohr and Wilhelm 1999、Kashino and Kudoh 2003)、寒冷環境に生息する植物プランクトンやアイスアルジーでも機能している機構である(Kashino et al. 1998、2002、Kudoh et al. 2003d)。しかしながら、本研究での4湖沼では、照射光強度の増加に伴い、仏

池の表層～中層と菩薩池の表層からの、一部の試料でのみ明瞭な NPQ の増加が検出された(図 3-5)。その他の NPQ の値はごく僅か、もしくは無視できる程度であった。これら浅い湖沼の藻類群集が似たような強光環境を経験し得るにもかかわらず、同様の NPQ 応答を取ることが出来ない理由は未だ不明瞭ではある。しかし、考えられる理由として、強 UV によってキサントフィルサイクルの脱エポキシ化反応が阻害されているために(Pfündel et al. 1991)、キサントフィルサイクルが有効に機能できない可能性や、優占している藻類グループがキサントフィルサイクルのような有効な強光エネルギー散逸機構(緑藻の violaxanthin- antheraxanthin-zeaxanthin サイクル、珪藻の diadinoxanthin- diatoxanthin サイクル)を持たない藍藻類であったことが挙げられる。仏池の群集は他の湖沼より緑藻類の相対存在量が大きく、キサントフィルサイクル色素保持量も大きかったために、この反応による過剰光の散逸が捉えられ NPQ が高かったのかも知れない。

南極の陸上から陸水環境にわたる植生の中で藍藻は優占構成要素であり(Vincent 1988、Wynn-Williams 1990、Vincent et al. 1993)、冒頭で述べた通り、鮮やかなオレンジ色をした湖底藻類マットは浅い南極湖沼の一般的な特徴の一つである(Goldman et al. 1963)。これらはしばしば「藍藻マット」と呼称されることもあり、宗谷海岸湖沼のマット状湖底藻類もまた藍藻が主要構成要素であったことは疑いない。しかしながら、オレンジ色を呈した藻類マット中には、藍藻と同時に多量の緑藻も存在する場合がほとんどであった(表 3-5)。これはまた、色素分析によって緑藻由来の色素(chl *b*、violaxanthin、antheraxanthin、lutein)が大量に検出されたことから確認できた(表 3-6)。本対象湖沼中には、藻類群集とともに水棲のコケ類が湖底に繁殖しており、Imura et al.(1999)と Kudoh et al.(2003a)が報告しているように一部の湖沼ではそれらが「コケ坊主」を構築していた。昭和基地周辺以外では、このような水棲コケ類の湖底での分布は極めて稀で、インド・Maitri 基地(図 1-7 参照)周辺の 1 湖沼で報告されているのみで(Pankow et al. 1991)、他の東南極地域での報告は

ない。藍藻だけではなく他の分類群の底生植物にとっても、この宗谷海岸露岩域の湖沼環境が好適なものであるために、本研究で見られたようにマット群集中で藍藻の他に、緑藻の優占を可能にしていたのかも知れない。

藻類群集では特に *Leptolyngbya* 属の、*L. perelagans* と *L. tenuis* の2種が優占していた。前者は全湖沼のマット表層で、後者はほとんどの湖沼のマット下層で主に見られ、両種ともに糸状の群体で、マットの繊維状の基質となっていた。マット群集中での両種の分布位置が異なっていたのは、互いに必要な光条件が違うためなのかも知れない。地蔵池と扇池の藻類群集は、この優占種2種の組成と位置やその他の構成種も極めて相似していたにもかかわらず、マットの外観や形状がかなり異なっていた。これは藻類群集が、同じ群集組成でも周囲の環境に応じて多様な構造を形成する能力があることを意味するものではないだろうか。

藻類マットはその質感や形態に大きな多様性を示していたが、共通の特徴も数多く持っていた。全藻類マットの表面はオレンジ色、その下は緑色を呈しており(図 3-3)、chl *a* の最大含有量(試料乾燥重量辺り)は深部の緑色層にあった(表 3-6)。この chl *a* 最大含有量が深部にあるのは、表層群集よりも深層群集の方がより弱光適応している可能性を示唆するものである。Chl *a* 量に対して、ほとんどの群集の表層では高含有率でカロテノイドを保持しており(図 3-8)、堅い群集である仏池と扇池ではその値が特に高かった。その中でも仏池の群集ではカロテノイド、scytonemin、MAA 全てが高い値をとっていた。MAA は 300-350nm、scytonemin は 350-410nm、カロテノイドは 400-500nm の波長域がそれぞれの主な吸収領域であるから、これらにより有害な高エネルギー領域の短波長域が減衰させられていたと考えられる。これらの作用と同時に、第1章で概説したようにカロテノイド類には短波長光によって生じる各種の障害の修復機能を果たすことが知られ、障害に対する幅広いカロテノイドの防御・修復機能は、生合成過程で修復速度が遅くなる低温環境下で、特に重要であろう

(Vincent et al. 1993、Roos and Vincent 1998)。本研究で扱った全藻類群集が保持する chl *a* に対する全カロテノイド含有率と入射する PAR 推定値との間、さらに chl *a* に対する scytonemin 含有率と入射する UV-A 推定値との間には正の相関が認められた(図 3-12A、B)。従って、これら色素類が高含有であったことは、湖底に到達した紫外線や過剰光の防御とともに光酸化ダメージの修復としても機能していたためと推察される。

本研究対象の水深が同程度で浅い 4 湖沼全ての湖底藻類群集は、強い PAR と UV に暴露される環境におかれていた。しかし、それぞれの湖沼を比較してみると、湖底に到達する光の質と強度、光合成能力はそれぞれに違いが見られた。扇池の群集は全湖沼中で最も高い UV-B に照射される環境であり、その試料採集水深 1.67m で光の相対透過率が 0.34 と、他の湖沼よりも 1.4~1.8 倍の強さであったが、PAR は全湖沼中で最も低かった(表 3-9)。仏池の群集は最も高い PAR に暴露されており、試料採集水深 2.06m での相対透過率は 0.55 となっていた。藻類群集は、これらの経験し得る光環境に応答して強光防御のための色素・物質類に加え、群集自身の粗密さや構造をも変化させることにより、例えば強い UV と PAR では堅く詰まった群集を構築し、過剰で危険なレベルの光をより確実に防御していることも考えられた。これがそれぞれの湖沼での藻類マット群集の見た目上の多様性になっていたと思われる。これらの色素類や群集構造によって有害で危険なレベルの、300-500nm の短波長域は湖底マット表層で速やかに減光され、安全な長波長域に富む光がマット深部に到達していた(図 3-11)。表層下の部分は 550-600nm にピークを持つオレンジ色の光環境と推定されるので、フィコビルリン(520-620nm を主に吸収)を豊富に持つ構成種に好適な条件となっていたと考えられる。

3-5 まとめ

本章で、浅い南極湖沼における湖内の光環境と湖底藻類群集の光合成特性を調べた結果、湖氷の消失していた夏には湖底まで強いUVとPARが到達し、湖底藻類群集はその強い光環境に曝されることが明らかになった。また、南極の浅い湖沼で一般的に見られた湖底藻類マットのオレンジ色を呈した表面は、UVと PAR_s を防御し表面下の群集に対して PAR_L が豊富で穏やかな光環境を作り出していた。全湖沼の藻類マットの光合成は、PS II量子収率が低かったことからストレスを受けた状態であることを示唆していたが、表層～10mm以深まで低いながらも正の光合成活性を維持していた。

UVと強光を防御する色素・物質保持量と光利用効率 α の大きさとの間には負の相関があり(図 3-12C)、それぞれの藻類群集は自らの生育環境に適応した以下のような戦略で生存していた。第一に、UV・強光防御物質を高い割合で含有していた表層群集は低効率な $PAR-rETR$ で $rETR_{max}$ も低かったが、深層部の群集は高い $rETR_{max}$ でchl *a*を多量に保持し相対的に弱光利用効率が高かった。第二に、強いUV-BとPAR下の群集は堅い構造を取り、UV・強光防御物質を高含有率で保持していたが、これらを持つためか $rETR_{max}$ は低いものであった。第三に、若干弱いUV-BやPAR下の群集は柔らかい構造を取り、僅かに防御物質の含有率が低く、 $rETR_{max}$ は比較的高かった(図 3-13)。

互いに近接し、同程度の最大水深を持つこれら4つの貧栄養湖は、似たような起源を持ち、同じ気候変動の下で同程度の年月を経てきた。それにもかかわらず、それぞれの湖沼は独自の集水域を持ち、湖沼の形態やサイズ、地理的条件に若干の違いがあるために、それぞれに独立した固有の湖沼環境がその中に形成され、その中で固有の藻類群集が発達してきたと考えられる。藻類が南極湖沼環境で繁栄していくため、あるいは繁栄してきた結果、この僅かな差だが極めて重大な問題となる各湖底での強光(UVを含む)環境に対して、それぞれの

藻類群集が僅かな光環境の差に応じた異なった応答を取っていると考えられる。そして、このような藻類の光合成、マット内の色素組成と分布位置、マット構造の違いが、南極の湖底藻類マットに多様さをもたらしていると説明できるのではないだろうか。

第2章で見たように、南極湖沼で藻類に多大な影響を及ぼす光環境は季節的にも、そして湖氷と積雪の存在と言ったいつ生じるか予想困難な要因によってもダイナミックな変動を示す環境であった。光環境が湖沼の藻類にとっての深刻な環境であり、また、本章で見たように、藻類の保持色素や示した光合成がその生育場で経験し得る光環境に対応しているのであれば、生育場の光環境の変動で引き起こされる藻類の応答現象は如何なるものであろうか。

次章では、湖内の光環境が大きく変動すると予想される夏の期間における湖沼中の光環境変動の実態と、それに対する藻類の保持色素と光合成の応答性の変化を追求し、研究を進めた。

第 4 章 光の変動に対する湖底藻類群集の 応答

4-1 背景と目的

第 3 章では、湖底に到達する光環境と藻類群集内部への光の入射、湖底藻類群集の保持色素、光合成パターンとの対応関係を中心に解析した。南極の 1 年の中で、夏は光合成生物にとって大いに光エネルギーを利用できる時期でもあり、第 2 章で明らかになった通り湖氷の消失に伴って湖沼内の光環境が大きく変化すると予測される時期でもある。しかし、これまで扱ってきたデータは夏のある一瞬のものに過ぎない。

これまでに、光の変動に対する藻類の興味深い応答についての研究がいくつか報告されている。例えば、南極の藍藻 *Phormidium murrayi* を 5°C で、10~500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の可視光と紫外光を組み合わせた様々な光条件下で 5 日間培養したところ、chl *a* に対するカロテノイドの相対比が強光下で、尚かつ紫外線照射時ほど高くなり、最大同化指数 (mg C/mg chl *a*/h) は低下したという例が報告されている (Roos and Vincent 1998)。また、南極の藻類ではないが、同じく実験室内で可視光と紫外光を組み合わせ *Nostoc commune* DRH1 に対して照射し、一日でカロテノイド/chl *a* 比、scytonemin/chl *a* 比、MAA/chl *a* が増加したと Ehling-Schulz ら (1997) が報告している。自然生育下では、Brenowitz and Castenholz (1997) により、アメリカの Yellowstone 国立公園でバイオフィルム状に単一種で群生している藍藻 *Calothrix* での研究がなされている。彼らによると、6 月から 9 月にかけての 91 日間で単位面積当りのクロロフィル量が若干減少したのに対し、カロテノイドは約 2 倍、scytonemin の量は約 5 倍近くまで

増加していたと報告している。これらの研究は、南極湖沼の藻類もまた光環境の変動に応じた色素組成比をとる可能性があることを示唆している。

本章では、長池において、2007年12月24日～2008年2月12日の夏期間、湖水中の光スペクトル測定、湖底藻類試料採取、光合成測定を繰り返すと同時に、現場実験を実施した。これにより、南極の夏期間における湖沼中の光環境変動の詳細を明らかにし、その光環境の変動に対して藻類群集の保持色素の種類と量、光合成パターンがどのように応答・変化するのか、解明を目指した。尚、長池を研究対象として選定したのは、すでに係留式湖沼環境観測システムが設置され、第2章で示したような詳細な環境変動を知ることが可能であることと、観測小屋からのアクセスがある程度容易であること、同一湖沼内での光環境の差異による藻類群集の応答現象を調べる上で、ある程度の深さ(最大水深 10.2m)を持ち光環境の変動幅が大きいこと、以上の点から調査に適していたためである。

4-2 方法

4-2-1 調査湖沼と調査期間

2007 年 12 月 24 日～2008 年 2 月 12 日にわたって、スカルプスネス露岩域きざはし浜観測小屋から約 1km 南東に位置する長池（図 2-1、標高：70m、面積：0.048km²）にて、以下に記載する方法にて試料採集、観測、測定を実施した。

4-2-2 係留式湖沼観測システムの設計と設置

2007 年 1 月 13 日に第 48 次南極地域観測隊が長池に設置した自動湖沼観測システムを 2008 年 1 月 16 日に回収した。回収後に各計測機器の位置を記録したものを、図 4-1a に示した。回収とともに再び、図 4-1b のように設計した係留機器を同じ地点に設置した。さらに、2008 年 2 月 6 日にこれを回収し、図 4-1c のように設計したものを設置し、2008 年 2 月 12 日に回収し、本章での観測期間中における連続記録データを取得した。各機器は第 2 章 (p.19) に記載したものと同様のものを使用した。2008 年 1 月 16 日～2 月 6 日に設置した係留システムの PAR 計測にはワイパー付き PAR 計 (COMPACT-LW、アレック電子株式会社) を使用した。各機器の測定間隔はそれぞれの期間において、PAR データは 10 分間隔 (2008 年 2 月 6 日まで)、1 分間隔 (2008 年 2 月 6 日～2 月 12 日)、水温データは 30 分間隔 (2008 年 2 月 6 日まで)、5 分間隔 (2008 年 2 月 6 日～2008 年 2 月 12 日)、クロロフィルデータは 1 時間間隔 (2008 年 2 月 6 日まで)、5 分間隔 (2008 年 2 月 6 日～2 月 12 日) で記録した。

4-2-3 夏期の湖沼観測と試料採集方法

長池の湖心 (69°29.251'S、39°35.842'E) にて、多項目水質計 (YSI-6600V2、YSI、USA) を用いて、水温、塩分 (電気伝導度)、DO (溶存酸素)、pH、クロロフィル蛍光の鉛直プロファイルを測定した。

光スペクトルの測定（空中、湖面直下、水深約 3m、湖底）は光放射スペクトル計（RAMSES-UV/VIS、TriOS、Germany）を用いて行った。水試料は円柱状テフロン製採水器を用いて水深約 3m もしくは約 6m より 1L 採取した。湖底藻類群集試料はグラブサンプラー（Ekman-Birge 型、離合社）を用いて、水質・光計測時と同じ地点から採集した。湖面が結氷していた 2007 年 12 月 24 日～2008 年 1 月 5 日までの期間は、湖氷上からエンジンドリル（8 inch Ice drill Model No.30、JIFFY、USA）にて直径約 20cm の穴を開けての観測と試料採集を、それ以降は前述したゴムボート上から、適宜正確な水深を音響測深しながら（PS-7、Hondex）実施した。そのため、2007 年 12 月 24 日と 2008 年 1 月 5 日の水中の光スペクトル測定は、湖氷に穴をあけた後、水面の光を測定し、穴があいた状態のまま垂直にセンサーを下ろし、水中での測定を行ったものである。

水試料はボート上ですぐに 1L のポリエチレンボトルに移し替え、遮光下で保存し、数時間以内に観測小屋の実験室へ運搬した。グラブサンプラーにより採集した湖底藻類試料は、すぐさま湖岸にてステンレス製の板状ナイフで直方体（縦 10cm x 横 10cm x 高さ 5cm 程度）に切断加工し、湖水を満たしたプラスチック製のコンテナボックスに遮光保存した。

水試料は第 2 章で記載した方法と同様の手順にて分析を行い、栄養塩類と chl *a* を定量した。決定した chl *a* 濃度は他項目水質計のクロロフィル蛍光強度の補正に用いた。残りの水試料は Whatman GF/F フィルターにて濾過し、光合成測定時に使用した。

4-2-4 湖盆・湖岸形態と湖底植生の調査

長池の湖盆・湖岸形態と湖底植生を明らかにするため、2008 年 1 月 15 日に全 12 地点からグラブサンプラーを用いて湖底植生の試料を採集し、採集地点の GPS データ（GPSmap 60CS、GARMIN、USA）と音響測深データ（PS-7、Hondex）を記録した。採集した植物試料は、蓋付きガラスバイアル瓶中に 2.5% Glutaraldehyde（湖水で

希釈、試薬特級、和光純薬工業株式会社)で固定し 4°C で保存、残りはアルミ製のファスナー付き遮光袋に入れ-20°C で保存した。その後、2008 年 2 月 12 日に湖岸を含む計 47 地点の GPS と水深情報を測定した。得られた GPS と水深データから、ArcMAP (ArcGIS 9.2、ESRI ジャパン)ソフトウェアを用いて湖盆図を作成した。

4-2-5 藻類群集の光合成測定

湖底藻類試料は解剖用はさみを用いて、厚さ約 3mm ごとに切り分け、表層 0-3mm (オレンジ色)、中間層 3-6mm (黄緑色)、下層 6-9mm (緑色)の3つの薄層状切片を作成した。各試料はまず初めに、第 3 章で実施した方法に基づいてパルス増幅変調クロロフィル蛍光計 (Phyto-PAM、WALTZ、Germany)による測定を行い、その後、放射光スペクトル計 (RAMSES-UV/VIS、TriOS、Germany)を用いて藻類群集内を透過する光スペクトルの測定を実施した。

4-2-6 色素分析と形態観察用試料の処理

薄層状切片にした試料は、光合成と透過光を測定した後、1.5mL のクライオチューブに入れ、観測小屋での実験・観測中の数日間は遮光下 -20°C で保存した。その後、-80°C の冷凍庫に移し替え、色素分析を実施するまで遮光下で冷凍保存した。試料の一部は、蓋付きスクリーガラス瓶中で 2.5% Glutaraldehyde 水溶液 (湖水で希釈)で固定し、形態分類用として 4°C で保存した。固定した各薄層状切片試料は光学顕微鏡 (BH-2、OLYMPUS)を用いて観察・同定し、分布量を推定した。試料の写真はデジタルカメラ (DP-12、OLYMPUS)にて撮影を行った。

色素抽出と色素の HPLC 分析、及び MAA の分析は第 3 章に記述した方法により、分離・同定・定量を行った。

4-2-7 光環境制御下での培養実験

自然群集を扱う上で、試料採集の際のばらつきが生じることが考え

られたため、以下の方法での現場実験を実施した。2007年12月24日にグラブサンプラーにて水深10mより採集した湖底藻類試料を、ステンレス製解剖用はさみを用いて立方体(縦5cm x 横5cm x 高さ2cm)に切り、暗所にて湖水を満たしたプラスチック製のコンテナボックスに移した。ボックスの上部は、光透過性の異なる4つの蓋(石英ガラス板、ND(減光)フィルター、UV-AB カットフィルター、UV-B カットフィルター)で覆い、水切りカゴにマジックテープで固定した(図4-2a-b)。水切りカゴには直径10cmのフロート(CT-125、宇部樹脂加工株式会社)を4個と温度ロガーを取り付け(図4-2c-d)、観測小屋のすぐ脇にある親子池(図2-1)の湖面に浮かべ、太陽光を暴露した。それぞれの蓋は、石英ガラス板(紫外域～可視光まで90%の光を透過、サイズ:10cm x 10cm x 3mm、英興株式会社)、NDフィルター(可視光域50%透過、UV-B領域は完全に遮断、UV-A領域透過率は<50%、SCF-50S-37L、サイズ:5cm x 5cm x 2.5mm、シグマ光機株式会社)、UV-AB カットフィルター(紫外線領域は完全に遮断、可視光域85%透過、SCF-50S-42L、サイズ:5cm x 5cm x 2.5mm、シグマ光機株式会社)、UV-B カットフィルター(UV-B領域は完全に遮断、UV-A領域～可視光域85%透過、可視光域85%透過、AND-50S-50、シグマ光機株式会社)を用いた(図4-3)。

以上のように設計・設置したものを12月30日までの6日間にわたって一日毎に約1cm角ずつ解剖用はさみを用いて切り取り、光合成測定を実施した後、1.5mLのクライオチューブに入れ、色素分析用として遮光下で-20°Cにて保存した。12月30日以降はそのまま湖面で培養し続け、2008年2月11日に最後の採取と測定を実施した。

また、2008年1月15日に、長池の水深4m(69°29.176'S、39°35.941'E)よりグラブサンプラーにて採集した湖底藻類試料も上記と同様の設計・設置方法にて光を暴露し、1月20日までの5日間にわたって一日毎に変化を追跡した。1月20日以降は湖底10mの試料と同様に2月11日の採取・測定まで湖面での培養を続けた。

4-3 結果

4-3-1 長池の湖盆・湖岸形態と湖沼学的性質

GPS・深度データから長池は、中心部に最大水深 10.2m の単一湖盆を持ち、短軸約 150m x 長軸約 450m、面積 0.048km²、湖岸線の長さ 1.00km²、肢節量 1.30 の長細い形態をしていた(図 4-4)。また、花崗岩を起源とする変成岩(含ザクロ石花崗岩質片麻岩と輝石片麻岩)に周囲を囲まれ(Ishikawa et al. 1977)、顕著な流入・流出河川等はなく、標高 70m に位置することから、これまでに海洋履歴の無い止水湖である。

2007 年 12 月 24 日～2008 年 2 月 12 日の観測期間中、水温、塩分、pH、DO、chl *a* 濃度の値は全層にわたり鉛直的な変化はなく、湖水がよく鉛直混合されていた(図 4-5)。観測期間中、水温は 3.5～6°C、塩分は常に 1psu 以下、pH は 8.8～8.9、DO は 11～12mg/L であった。また、chl *a* 濃度は 0～0.4μg/L でかなり低く、これはほとんど蛍光センサーの検出限界に近いものであった。また、栄養塩の濃度も観測期間を通して非常に低い値で(表 4-1)、第 2 章、第 3 章で扱ってきた他の湖沼の値と同程度かそれ以下であった。

水温の連続記録データを図 4-6 に示した。観測開始から水温は緩やかな低下を示し、2008 年 1 月 5 日に急低下した。湖岸からの目視観測では、この日を境に湖面の大部分の氷が融け出し、1 月 8 日には北湖岸の一部のみに氷が残存するまで融解したことを確認した。この残氷も 1 月 15 日の観測時には完全に消失しており、湖水温はこの時から日周変動をしながら、1 月 27 日まで徐々に上昇した。観測期間中、水温は全水深にわたってほとんど差がなく、鉛直差が生じた場合も、夜間にはほぼ必ず一致した値を取っていたことから、熱対流や風による鉛直混合が顕著であったことが示唆された。その後、徐々に水温は下がっていき、2 月に入ると 5°C 付近から約 3.5°C まで急低下していた。

4-3-2 地上と水中の光環境

夏の間、地上における日射量は、特に観測期間の前半は曇りの天候を反映して、しばしば $20\text{MJ}/\text{m}^2/\text{day}$ を下回っていたが、1月中旬からは安定した晴天が続き、 $20\text{MJ}/\text{m}^2/\text{day}$ 以上の日が多かった(図 4-7)。しかしながら、晴天時の太陽高度が最大になる日中の瞬時値は、夏至付近から2月に向けて徐々に減少していたことが明らかであった。

これに対し、長池の湖心に設置した水中 PAR 計のデータを見ると(図 4-8)、1月中旬までまだ湖面が結氷し時々湖水面を雪が覆っている環境が続いていたためか、水中に入射する PAR は夏至付近から1月中旬まで非常に低いものであった。雪が風や日射等により消失したのち、湖面を覆っていた氷が完全に融け、1月15日頃に急激に PAR が高くなった。この時期を境に、天候がよい日は水深 7.6m で日中最大 $1200\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 近くまで、水深 2.7m では最大 $1800\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ という非常に強い光が入射する環境であることが明らかになった。

水深約 3m と約 8.5m に入射する光スペクトルのエネルギー強度と、空中の太陽光に対して水中に入射する光の相対値を透過率として波長に対してプロットしたものを図 4-9 と図 4-10 に示した。第3章での4湖沼のデータ(図 3-1、図 3-2)と同様、日によって天候や測定した時刻が異なるため、スペクトル強度に多少の違いが見られた。しかし、湖面が結氷していた時期の2007年12月24日と、解氷後の2008年2月6日の測定時刻は13時50分頃でほぼ同じものを比較すると、水深約 3m における波長 450nm 付近での透過率は結氷時約 11%、解氷後は約 65%と、約 6 倍に上昇していたことが分かる(図 4-9b)。この時水深約 8.5m へ入射した光は、結氷時 450nm 付近で 10%程度、解氷後は 60%程度であり(図 4-10b)、この波長の光は湖水に入射してもほとんど減衰しないことが分かった。しかし、580nm 以上の長波長域、400nm 以下の短波長域は 3m と比較してのかなり減衰を見せていた。解氷後、水深 3m では UV-B が地上の約 30~45%、

UV-A が約 45～65%、水深 8.5m では UV-B が約 10～20%、UV-A が約 20～50%となっていた。これらのデータから、長池の水中における UV-B (300-320nm)、UV-A (320-400nm)、 PAR_S (400-500nm)、 PAR_L (500-700nm)の消散係数 k_d を計算し、表 4-2 にまとめた。解氷後の長池の $UV_{average}$ (300-400nm)と $PAR_{average}$ (400-700nm)の k_d 平均値は、ともに 0.12 m^{-1} をとった。

4-3-3 長池湖底藻類群集の構造と構成種の分布

湖面からの観察とサンプリングを実施したところ、長池の湖底には、水深 0～1.5m は砂でほとんど植生はなく、1.5～4m まではコケ植物が湖底の大部分をカーペット状に覆い優占していた(図 4-11)。3m 付近のコケ類群落は所々盛り上がり、直径 5cm 高さ 5cm 程度のドーム状の突起状となっており、7m 付近にかけてその突起サイズは大きくなり、6～7m 程度の領域にはおよそ直径 20cm 高さ 25cm の大きな筍状コケ類群集が湖底から立ち上がっていた(図 4-11 湖底植生写真参照)。水深 4m 付近ではコケのカーペット状群落に混じって、パッチ状に藻類マットが出現した。さらに深度が深くなるにつれて、藻類マットの被覆割合が高くなり、約 8.5m 以深は藻類のみで湖底植生が構成されていた。

これまで第 3 章で扱ってきた各湖底藻類群集間で、その形態や質感にかなりの多様性が見られたように、長池の湖底藻類群集もまた他の湖沼とは異なる形態と質感を持っていた。長池の群集は全体的にゼリー状もしくは寒天質で柔らかいが、マット状の構造中に間隙が少なく詰まった質感を持っていた。さらに、湖沼間ほどの大きな違いではないが、同じ長池の中でも水深による違いも見られた。水深 10m の群集は寒天質が多くかなり柔らかい質感で、表面に所々小さな突起(高さ 5mm 程度)があった。水深 4m の群集は同様に寒天質であるが、10m 群集より寒天状の物質は少なくかなり堅く詰まっており、10m 群集に比べて数は少ないが大きな突起(大きいものだと高さ 4cm 程度)があり、切断面を見ると鉛直的な繊維状の構造を持っていた。以上

のように、長池の藻類群集はこれまで取り扱った湖沼とは異なる構造と質感を持っており、さらに、水深による構造の違いも見られたが、表面はオレンジ色、その直下は黄緑色、さらにその下は緑、黒緑と続く、という鉛直的な色の共通性はやはりこれまでと同様であった(図 4-11 水深 4m と 10m 湖底藻類群集の写真)。

長池の湖底藻類群集は、大部分が藍藻と緑藻で構成され、他には珪藻もある程度高い頻度で観察された。その中でも特に高い頻度で観察され、4m と 10m とともに群集中で優占し、繊維状の構造を形成していたのは、糸状藍藻の *Nostoc* spp. (図 4-12A)、*Leptolyngbya perelegans* (図 3-6A)、糸状緑藻 *Oedogonium* sp. (図 4-12B) であった。続いて、未同定の緑色球体種(図 4-12G、細胞サイズ 5 μ m で無色の多糖質の外皮を持つ)、緑藻の *Cosmarium* cf. *clepsydra* (図 4-12C)、*Thorakochloris* cf. *tetras* (図 4-12D)、珪藻の *Amphora* sp. (図 4-12E)、*Craticula* sp. (図 4-12F) が高頻度で観察された。

Phyto-PAM による、藍藻、緑藻、chl *c* を有する藻類それぞれに由来する蛍光測定値から、群集全体中での相対的な存在率を推定した(図 4-13)。それによると、4m と 10m の群集どちらも藍藻と緑藻が優占し、水深で比較すると 10m の群集に比べ 4m 群集の方が藍藻の割合が高かった。さらに、10m の群集表層での藍藻の蛍光値は、結氷時に 0.16~0.23 であったのが、解氷直後に 0.27、解氷 1ヶ月経過後に 0.36 まで増加した。

4-3-4 藻類群集の光合成変動

PAM クロロフィル蛍光測定装置を用い、様々な光強度における PS II 量子収率と *rETR* を決定した(図 4-14、図 4-15)。採集した 2008 年 12 月 24 日~2008 年 2 月 12 日の期間中、水深 10m マットの表面 0-3mm 群集の PS II 最大量子収率は、0.08~0.43 の範囲で変動した(図 4-14a)。結氷中、値は 0.35~0.43 を示していたが、完全に湖水が消失した 2008 年 1 月 15 日には 0.10 まで急激に低下した。そ

の 8 日後の 1 月 23 日には更に 0.08 まで低下し、研究期間中で最低値となった。しかし、その後、2 月 6 日には 0.25、急激な低下時から約 1 ヶ月間後の 2 月 12 日には 0.33 まで回復していった。光- $rETR$ 曲線から、結氷期間(12 月 24 日、1 月 5 日)にも大きな強光阻害は起きていなかったが、解氷後に $rETR$ は大きく低下し、 $100\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 以上の光強度でのシグナルは得られなかった。光- $rETR$ 曲線はその後回復を見せ、2 月 12 日には光飽和時の $rETR$ は強光阻害を受けない平ら形状とっていた(図 4-14b)。

水深 4m マットの表面 0-3mm 群集では、2008 年 1 月 15 日から 2 月 12 日の期間、PS II 最大量子収率は 0.17~0.32 の範囲で変化していた(図 4-15a)。採集開始した時点(1 月 15 日)ですでに湖氷は無く、値は 0.17 で、水深 10m の表層群集と比較すると高い値であった。8 日後の 1 月 22 日には 0.17、22 日後の 2 月 6 日には 0.20 とあまり変化がなく、28 日後の 2 月 12 日には 0.32 となり、水深 10m 群集とほぼ変わらない値を示した。10m と比較して、4m の群集はより強光阻害が起きにくく、解氷直後の期間でも $rETR$ が検出限界を下回ることはなかった(図 4-15b)。

光合成と光の関係を、第 3 章で記載した式(3)、(4)、(5)を用いて、 α 、 ETR_{max} 、 E_k として表 4-3-1 に記載した。 α の値が大きいほど PS II への光エネルギー伝達効率が低いことを示すが、10m の群集は 2008 年 1 月 5 日で最も高い値で 0.343、2008 年 1 月 15 日で最も低く 0.0298 であった。 ETR_{max} は 2008 年 1 月 5 日、 E_k (相対的な強光適応度)は 2008 年 1 月 15 日で見られた。4m の群集の最大 α は 2008 年 2 月 12 日で 0.315、最小 α は 2008 年 1 月 23 日で 0.0564、最大 ETR_{max} は 2008 年 2 月 12 日、最大 E_k は 2008 年 1 月 23 日で見られた。また、最大 $rETR$ を示す飽和 PAR の値が、10m 群集では $230\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であったのに対して、4m 群集では $300\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であることから、4m の藻類群集がより強光適応していたものと考えられる。

4-3-5 藻類群集の色素組成変動

10m の群集は全期間を通して、chl *a* の含有量（乾燥重量に対する色素重量）はマット表層で最も少なく、中層、下層となるにつれて高いという状態であった（図 4-16）。この chl *a* 量に対する全カロテノイド量と全キサントフィル量（violaxanthin、diadinoxanthin、diatoxanthin、antheraxanthin、zeaxanthin、lutein）、藍藻のみに由来するカロテノイド量（aphanizophyll、myxoxanthophyll、echinenone）の相対率は、全期間を通してマット表層で最も高く、次に中層、下層という順になっていた（図 4-17、表 4-4）。マット表層におけるカロテノイドの相対率は、結氷時には 96%であったのが、解氷直後に 74%、採集終了時に 93%と変化しており、解氷直後に低下した後、秋に向けて増加する傾向が見られた（表 4-4）。全キサントフィルの相対率は全層にわたって、顕著な変化は認められなかった。藍藻由来のカロテノイドの相対率を見ると、期間の終わりにかけて徐々に増加傾向にあった。また、全期間を通して 10m の群集から scytonemin は全く検出されなかった。検出されたカロテノイド類のうち、防御としてのみ機能するカロテノイド（Myxoxanthophyll、Aphaizophyll、Echinenone、Alloxanthin）は、解氷後から測定期間最終日にかけて増加傾向にあった（図 4-17）。この値を全カロテノイドに対する割合として表すと（図 4-18）、防御カロテノイドは、測定開始時には 17~19%であったが、解氷直後には 24%、解氷 1ヶ月後には 29%にまで増加していることが分かった。

4m の群集は、採集を開始した時点（1 月 15 日）ですでに明るい環境であったためか、全期間を通してマット表層における全カロテノイドの相対率は 67%~83%で、目立った変動は見られなかった（図 4-19、表 4-5）。しかし、10m の群集が保持していなかった scytonemin が全期間にわたって検出され、また、10m と比較して chl *b* や fucoxanthin の相対率が低く、更には藍藻由来のカロテノイド相対率が高かった（表 4-5）。これらのことから、4m の群集は 10m に比べ、さらに高い割合で藍藻が優占していると考えられた。

4-3-6 光環境制御実験での藻類群集の光合成変動

3種類のフィルターと石英ガラス板を用いて4つの異なる光環境下で培養し(図4-20、図4-21)、PAMによってPS II量子収率と $rETR$ を決定した。結氷期間に採集した10mの群集を湖面で培養し、人為的に強光環境下に置いたところ、1日経過後すぐに全群集のPS II最大量子収率(図4-20)と $rETR_{max}$ (表4-4-2)は低下した。特に地上光の約90%という最も強光な環境条件(石英ガラス)では、PS II最大量子収率が0.24から0.05まで急低下した(図4-20)。石英ガラス、UV-Bカット、UV-ABカット条件下では、全て2日経過後(2008年12月26日)でほとんど最低となり、6日間の1日毎の測定中にはほとんど回復は見られなかった。解氷後の湖底と似たような光環境であるNDフィルター下では、0.25から0.11と収率の低下幅は小さく、6日経過後には0.21まで回復を見せた。培養開始から培養最終日である49日後には測定した全ての試料は、培養開始時程度もしくはそれ以上の値を取り、特に湖底と同程度の光環境であったNDフィルター下では、自然条件下で生育していた試料とほとんど同じような値であった(図4-14a)。この培養最終日、PS II最大量子収率はNDで0.35、UV-ABカットで0.32、UV-Bカットで0.24、という光条件が穏やかな順に数値が高かった(図4-20)¹²。

既に解氷した後採集した4mの試料も同様に湖面で培養したところ、1日経過後、石英ガラス下の群集はPS II最大量子収率が0.17から0.03まで大きく低下した(図4-21)。比較的穏やかな光環境であるND、UV-Bカット下では、5日間中に顕著な変動は見られなかった。27日が経過した培養最終日には、石英ガラスを除く3つの条件下では開始時よりもPS II最大量子収率は高くなり、全て同程度の値であった。

10m群集と4m群集ともに、光- $rETR$ 曲線から算出した α 、 $rETR_{max}$ 、 E_k を表4-3-2に示した。これら光合成パラメーターの値を見ると、培養

¹² 石英ガラス下の試料のみ、最終日の採集時に培養カゴから離脱・落下してしまったため、回収できず、データを得ることが出来なかった。

開始後1日目で α と $rETR_{max}$ がともに低下し、その後徐々に回復していくという、PS II 最大量子収率の変化と同様の傾向を示した。

4-3-7 光環境制御実験での藻類群集の色素組成と優占藻類群の変動

自然生育下の群集と同様に、HPLC を用いて色素の変動を追跡した。水深 10m の群集は、培養開始時には chl *a* に対する全カロテノイドの相対率が 96%であったが、全ての光条件下で、培養 1 日後には相対率が低下し、その値は ND で 61%、UV-AB カットで 52%、UV-B カットで 77%、石英ガラスで 74%であった(表 4-6、図 4-22)。その後、徐々に全カロテノイドと全キサントフィルの相対率が高くなり、49 日後には ND で全カロテノイド 180%、全キサントフィル 81%、UV-AB カットで 130%、63%、UV-B カットで 110%、39%となり、光が穏やかな条件の順に全カロテノイドと全キサントフィルが多く含まれていた。藍藻由来カロテノイドの相対率を見ると、培養期間中、常に石英ガラス下の群集で最も高く、多少増減しながらも3層全てにおいて増加する傾向が見られた(表 4-6)。さらに、自然生育下の 10m 群集では一度も検出されなかった scytonemin が、紫外光領域を完全に遮断した UV-AB カットを含む全ての条件下で検出され、特に UV-B カット下でその増加量が最も大きく、培養 1 日で相対率が 0 から 12%にまで増加していた。Phyto-PAM による蛍光強度値から、10m 群集を構成する藍藻類・緑藻類・有色藻類の相対存在率を推定したところ(図 4-23)、培養開始から 6 日間で全ての光条件下で藍藻類の割合が増加した。また、その値は強光条件下(石英ガラス)ほど高いものであった。

4m の群集は培養開始後、ND フィルター下では、全カロテノイドの相対率が 67%から 1 日後には 74%、2 日後には 100%と、明らかに増加傾向を示した(表 4-7、図 4-24)。他の3つの条件でも、まず全カロテノイドの相対率が多少高くなるが、6 日間は 10m 群集ほどの大きな変動は見られなかった。その後、27 日後には全ての条件下で開始時よりも、全カロテノイド、キサントフィル、scytonemin の相対率は大きくなってお

り、その値は ND でカロテノイド 91%、キサントフィル 34%、scytonemin 13% (表 4-7-1)、UV-AB カットで 110%、51%、4.5% (表 4-7-2)、UV-B カットで 130%、51%、61% (表 4-7-3)、石英ガラスで 120%、42%、10%であった (表 4-7-4)。石英ガラスを除き、光環境の厳しい UV-B カット、UV-AB カット、ND の順に全カロテノイドとキサントフィルの相対率が高いという、10m の群集とは逆の傾向が見られた。また、藍藻由来カロテノイドの相対率は、10m の場合と同様に石英ガラス下で最も高く、自然生育下と同様に 10m と比べて 4m の群集の方が高い値であった (表 4-6、表 4-7)。10m と同様に Phyto-PAM による蛍光強度値から、4m 群集を構成する藍藻類・緑藻類・有色藻類の相対存在率を推定したところ (図 4-25)、培養開始から 5 日間で ND フィルター以外の 3 条件下で、藍藻類の割合は増加した。

4-4 考察

南極の光環境は、第 2 章で見てきたように全く光エネルギーが得られない極夜が 1 ヶ月以上続く期間と、一日中光が射し込む時期があり、年間で大きく変動する。その中でも南極の夏は、湖面を覆っていた氷が完全に融けると、水深 3m に入射する 450nm 付近の光は結氷期の約 6 倍にも増加し、一年の中で最も光環境が強い時期を迎えていた(図 4-8～図 4-10)。

第 3 章で扱った浅い(最大水深 2～3m 程度)貧栄養淡水湖の水の消散係数は UV-B で 0.52～0.71、UV-A で 0.30～0.37、 PAR_S で 0.10～0.32、 PAR_L で 0.25～0.57 であった。これに比べ、長池(解氷後)は、UV-B が 0.27 で約 2～3 分の 1、UV-A が 0.11 で約 3～4 分の 1、 PAR_S が 0.062 で約 2～5 分の 1、 PAR_L が 0.17 で約 2～3 分の 1 という小さな値であることから、より光の透過性の高い湖であることが明らかとなった(表 4-2)。そのため、長池の 4m といった浅い水深はもちろん極めて強光・強紫外線環境であるが、さらに、水深 10m というある程度の深さにおいても、他の浅い湖沼における藻類群集と同程度、もしくはそれを上回る強度の可視光・紫外線が入射しており、長池の水深 10m の湖底藻類群集はその光に暴露される環境に置かれていたと言える。

1 月中旬の湖氷の消失による急激な光の増加に伴い、湖底 10m 藻類群集の PS II 最大量子収率(図 4-14)、光- $rETR$ 曲線パラメーター α 、 $rETR_{max}$ (表 4-3-1)はいずれも大きく低下し、強光による大きなストレスを受けていることが分かった。4m の群集は既に強光が入射していた解氷後に採集したため、測定初期からすでに PS II 最大量子収率は低く、強光ストレス下にあったと考えられる(図 4-15)。その後、10m と 4m の群集ともに、生育場へ到達した日中最大の光強度は解氷直後とほとんど変わらないにもかかわらず、秋に向けて最大量子収率は高まった。ただし、1 月中旬～下旬の解氷直後の最大量子収率は 10m 群集では 0.08～0.1、4m 群集では 0.17～0.18 であり、

4m 群集の方が 2 倍程度高い値をとっていた。10m と比べると 4m の群集は chl *a* に対する chl *b* の相対率が低く、藍藻由来のカロテノイド相対率が高かった(表 4-4、表 4-5)。また、Phyto-PAM の 4 波長励起光による蛍光強度から推定される群集構成藻類組成比からも、藍藻の割合は浅い水深に棲息する群集ほど高い傾向にあった(図 4-13)。以上のことから、藍藻の割合が高い 4m の浅い群集で、解氷直後の急激な光の増加による PS II 最大量子収率低下の度合いが小さかったのは、緑藻類よりも藍藻類が強光に対してストレスを受けにくい性質を持つということを意味するのかもしれない。

解氷直後の急激な光の増加に伴い、一時的に chl *a* に対する全カロテノイドの相対率が低下したものの、その後秋に向けて徐々にこの相対率は高くなっていった(図 4-17)。しかし、この中で防御にのみ機能するカロテノイドは、解氷後の強光環境持続に伴って増加していた(図 4-17、図 4-18)。このことから、光増加に対して藻類群集は、弱光環境である結氷下で保持していた光捕集として機能するカロテノイドを減少させ、防御機能カロテノイドを増加させたと考えられる。このように、保持色素の機能を変化させることによって、PS II 最大量子収率も回復したものと考えられる。

自然生育下での藻類群集が示した応答が実際に同一群集の示したものであるかを確かめるために、藻類群集を人為的に強光環境下に置き、光の強度と質をコントロールした上で、さらに短い時間スケールで光合成と色素の応答を調べた。全ての実験環境下において、1 日で PS II 最大量子収率の低下が見られた(図 4-20、図 4-21)。4m 群集を用いた実験では、石英ガラス下以外の条件では、最大量子収率が大きく低下することはなかったが(図 4-21)、10m 群集は全ての条件で顕著な低下を示した(図 4-20)。その後、10m の群集は 1 週間で僅かながら回復を見せ、49 日経過後の培養最終日に、PS II 最大量子収率は ND、UV-AB カット、UV-B カット、という光条件が穏やかな順に高い値であった(図 4-20)。4m の群集は最終的に大きく回復し、石英ガラス下以外の 3 条件ではほぼ同程度の値であった

(図 4-21)。以上の結果から、光の増加によって最大量子収率の低下とカロテノイド類相対含有率の変化(図 4-22、図 4-24)が1日以内に生じ、強光下に群集を維持することで、5日～49日間以内に最大量子収率の回復とカロテノイド類相対含有率の増加が生じることが確認された。従って、この現場実験によって、本研究で得られた結果は自然群集の応答を捉えたものであると言える。

10m 群集で、培養最終日に PS II 最大量子収率がかなりの回復を見せていたにもかかわらず、より弱光環境(ND)であるほど chl *a* に対する全カロテノイドと全キサントフィル相対率が最も高い値となっていた(表 4-8)。この 10m 群集は当初、強光によってダメージを受け最大量子収率が低下し、これをカロテノイド類や scytonemin を作り出すことによって防御を機能させ、収率を回復させたと考えられる。しかし、最終的に弱光下ほど、これら色素類を高い割合で保持しているということから、防御機能としての色素類だけではなく、それに加えて光エネルギー捕集機能としてのカロテノイド類と制御機能としてのキサントフィルサイクル色素を増加させたと推察される(図 1-8)。

4m 群集では、培養最終日に石英以外の 3 条件下で PS II 最大量子収率が同程度まで回復していたが(図 4-21)、10m 群集とは逆に、より強光な環境下ほど全カロテノイドと全キサントフィル相対率が高かった(表 4-8)。この際の光環境に対する保持色素の組成に注目すると、ND 下の UV-A 光 < 50% に対し scytonemin 13%、可視光 50% に対し全カロテノイド 91%・全キサントフィル 34%、UV-AB カット下の可視光 85% に対し scytonemin 4.5%・全カロテノイド 110%・全キサントフィル 51%、UV-B カット下の UV-A 光(ND の約 2 倍量)に対し scytonemin 61%、可視光 85% に対し全カロテノイド 130%・全キサントフィル 51%となっていた(表 4-8)。このように、4m の藻類群集はそれぞれの光環境の質と強度に応答した見事な色素配分でバランスを取り(表 4-8)、また、10m とは逆に強光下ほど全色素類を高い割合で保持していたことから、これら色素類を強光防御として機能させることにより光合成を行っていたと推察される(図 1-8)。

元々強光に対してある程度耐性や適応能力を持っていたであろう4mの群集が、石英ガラス下では最も強い光環境であるにもかかわらず、全カロテノイド・全キサントフィルの相対率がともにUV-Bカット下に比べて低く(図4-24)、PS II最大量子収率も他の3つの条件ほどの回復を見せなかった(図4-21)。

これまで、*Nostoc commune*に可視光(約 2.4 W/m^2 の蛍光灯)に加えて 1.6 W/m^2 (λ_{max} : 315nm)のUV-B+UV-A短波長域もしくは、約 1.7 W/m^2 (λ_{max} : 375nm)のUV-Aを照射し、カロテノイド、scytonemin、MAAの増加を調べた研究が行われている(Ehling-Schulz et al. 1997)。それによると、chl *a*に対するカロテノイドの相対率はUV-B+UV-A照射1日で最大37%増加に達した後に減少していたが、UV-Aのみの照射では、1日で26%増加した後も増え続け、4.5日で最大45%増加に達していた。

昭和基地における夏至付近の快晴時に1日中平均して地上に降り注ぐ太陽光エネルギーは、UV-Bで 11.5 W/m^2 、UV-Aで 24.7 W/m^2 、PARで 173.0 W/m^2 である。本来、強光・紫外線により形成される活性酸素に対するクエンチャーや強光防御として合成が誘導され、機能するはずのカロテノイド(Glaeser and Klug 2005)が増加しない理由として、本研究では非常に強いUV-Bを含む紫外線と可視光に暴露される環境(石英ガラス下だと上述した地上光の約90%のエネルギー)であり、活性酸素の発生やチミンダイマーの形成等により色素合成系や光化学系に及ぼす障害が大きく、カロテノイド等の合成や活性酸素の除去が間に合わないものと考えられる(Benson et al. 1992, Cullen et al. 1992, Caldwell et al. 1998, Turcsányi and Vass 2000, He et al. 2002, Misonou et al. 2003, Nishiyama et al. 2006)。

また、Ehling-Schulzら(1997)の光照射実験によると、UV-A照射、UV-B+UV-A照射どちらでもscytoneminの合成が誘導され(特にUV-A照射で顕著)、照射後2.5日後で最大に達した後、合成が停止され大きく減少していくと報告されている。しかし、本研究において

完全に 400nm 以下の領域を遮断した UV-AB カットフィルターの条件下にもかかわらず、10m の群集において初期段階で検出されなかった scytonemin の合成が 2 日で誘導された(表 4-6-2)。これは、scytonemin の吸収スペクトルが 400nm より長波長側にも及んでいる(図 4-26)ことから、紫外光だけではなく短波長域の可視光によっても scytonemin 合成が誘導されたと考えられ、さらに scytonemin が可視短波長域の強光防御としての役割も果たしていることを示唆する結果であった。

光制御実験において、10m、4m 群集どちらも、最も強光環境である石英ガラス下で chl *a* に対する藍藻由来のカロテノイド相対率が高かった(表 4-6-4、表 4-7-4)。また、強光下で藍藻の割合が上昇したこと(図 4-13b、図 4-23、図 4-25)や、自然生育下の群集において 4m 群集の方が 10m に比べて藍藻の割合が高かった(図 4-13a)ことから、より強光な環境下では藍藻が優占していく傾向にあるのではないかとすることが強く示唆された。これらに加え、光制御実験下で、4m 群集より 10m 群集の方が chl *a* に対するキサントフィルの相対率が高く、さらにこの際、より弱光環境下(ND フィルター)になるほどこの相対率が高かった。以上のことから、強光に曝されやすい環境である水深が浅い地点に生息する群集は、緑藻・珪藻よりも藍藻が優占し、キサントフィルサイクルのような光を制御する機構を働かせることよりも、専ら強光と紫外線を防御するという機能を強化し、群集全体として強光・紫外線によるダメージを回避したものとなっていたと考えられた。水深 4m 群集の光制御実験において、ND フィルター下で藍藻の割合が増加しなかった(図 4-25)のは、湖氷消失後に水深 4m へ到達する光環境が、波長によっては ND フィルター下の光環境よりも強くなっていたからだと考えられる。

4-5 ま と め

本章での研究結果を以下に纏める。南極湖沼の夏季において、湖水が消失する時期に湖底は急激に入射光が増加していた。長池は水深 10m という、ある程度の深さがある湖とは言え、湖水が極めて清澄であるために、湖心付近の湖底においてもかなりの強光・強紫外線環境であることが判明した。光の急激な増加とともに PS II 最大量子収率は大幅に低下し、現場実験によって、光合成・色素組成が 1 日程度で変動していたことを明らかにした。その後、さらに数十日かけて色素組成を変化させ、強光・強紫外線下でも PS II 最大量子収率を回復させていった。自然生育下での 4m の群集は 10m に比べて藍藻が多く、さらに光増加に伴い藍藻類が増加していく傾向が認められた。また、現場実験で最も強光環境である石英ガラス下で藍藻由来カロテノイドの相対率が最も高かった。これらのことから、急激に変動する夏季の光環境に対して藻類群集が見せた、保持色素類の量と組成を変化させる応答は、群集の優占藻類の変化をも含むものであることが示唆された。

以上のように、光環境の変動に対して藻類群集は、一日から一夏という時間スケールの中で確実に光の変化に対して、上述したような方向性を持って応答を示していた。ところが、4m と 10m の群集を同じ光環境下に一夏の間置くと、最終的に両群集ともに同程度の PS II 最大量子収率を示すことができたにもかかわらず、同じような藻類の組成・色素の組成にはならなかった。これらのことは、恐らく、本研究程度の時間スケールでは植生の遷移とまでは至らないが、このような短い時間での応答が繰り返し積み重ねられ、更なる長い時間を経過することによって、ようやくその場の光環境に適した組成の藻類群集が構築されるということを示しているであろう。

第 5 章 総合考察

5-1 南極湖沼とその生態系

南極大陸の僅か2%程度を占める露岩域は植物の限られた生育地であるにもかかわらず、寒冷で乾燥した極限環境下であるため、その大部分は利用可能な水に乏しい「岩石砂漠」となっている。その中に存在する湖沼には例外的に水に恵まれた生態系が存在し、南極探検の黎明期より湖内には「マット状」のオレンジ色を呈する色鮮やかな藻類が棲息分布している姿が報告されてきた(Murray 1910、Goldman et al. 1963)。マット状の藻類群集は湖底一面を覆うように生育し、昭和基地周辺の湖沼においても湖底に厚さ 2m を超えるほどの藻類群集の堆積物を構築している例があり(瀬戸ら 2002)、岩石砂漠である南極の陸域生態系内において際立った存在と言える。

南極における露岩域の大部分がそうであるように、本研究を実施した宗谷海岸露岩域は最終氷期以降、大陸氷床が後退した後に露出したものであり、その形成年代に関しては精力的に研究が為され、現在では Miura et al. (1998、2002) によって、地形学図として纏め上げられている。これによると、本研究対象としたスカルプスネスは宗谷海岸に面する露岩域の中で最大の面積を有し、およそ2万年前に大陸氷床から解放された陸地である。従って、この中に存在する湖は、地球や生物進化の歴史などに比べれば、「つい最近」形成されたばかりとも言える、ごく僅かな歴史しか持たないものである。とは言え、南極露岩域の湖沼に限らず、人間がなんとか把握できる時間スケール程度の、数千年～数万年という寿命を大部分の湖は持っており、また、湖は遷移するものとしても知られている。湖が何らかの作用により出来上がり、当初は無生物空間から始まったとしても、生物は湖を地球上に新たに出来た生息可能な空間として、その場に一つのシステム、すな

わち生態系を構築する能力を持つ。そのため、やがて湖には一つの小宇宙にも例えられる「湖沼生態系」が出来上がってくる(Forbes 1887、Forel 1901、西條 1992)。一般的な湖沼生態系では、浮遊あるいは湖底生活をする光合成生物(藻類や水生植物など)が基礎生産者となり、食物網を通じた数段階の消費者、およびバクテリアや菌類などの分解者の生物作用によって、湖沼生態系の中の栄養やエネルギー循環の流れが作り上げられている。1923年の関東大震災で出来た震生湖(神奈川県)や、1910年の小貝川の氾濫により形成された中沼(茨城県)など、我々の身近に存在する比較的新しい自然発生湖沼の生態系を見る限り、その中に魚類までも含む複雑な食物網が100年以内で構築されている。ところが南極の湖沼は誕生からそれよりも遥かに長い時間が経過しており、基礎生産者としての藻類は湖底に普遍的に存在してはいるのだが、これらを捕食して生活する動物は極めて稀で、ほとんど存在しないに等しいのである。このように、目立った消費者が存在しないことが、南極湖沼生態系の特徴であると言われている。これは、南極が高緯度に位置し、暴風圏が取り巻く孤立した大陸であるため、他の生態系からの移入を妨げる、もしくは侵入しても定着困難な環境であるため、未だ基礎生産者のみが辛うじて湖沼を棲息可能な場所とし、定着できているのかも知れない。

生物の生活場所としての南極湖沼の環境特性を捉えるため、本研究では1999年から日本南極地域観測隊が取り組んできた湖沼観測活動で、2005年に取得成功したデータの解析を行った。ほとんどの南極湖沼は夏季の短い期間、湖面を覆う氷が融解して水面を現わすこともあるが、一年の大部分、もしくは周年、湖面は氷で覆われる。このような背景からか、これまで報告されている時間連続的な湖沼環境に関するデータは夏季を中心としたものがほとんどであった。そのため、一年を通じた湖沼環境変動記録は日本の南極地域観測が初めて捉えた極めて貴重なデータである(Kudoh et al. 2003b、Tanabe et al. 2008)。

南極湖沼という言葉から一般的に想像される環境の特徴は、「常に

凍結寸前の寒冷な水」をたたえていることかも知れない。しかしながら、本研究で示したように、宗谷海岸露岩域の淡水湖沼において、一年のうちで水温は 10°C 前後の季節変動を示すこと、淡水の結氷温度である 0°C まで水温が低下するのは限られた表層付近のみで、湖水の大部分はそれよりも高水温状態を保っていた。湖面が氷で覆われた後に水温が上昇する現象や、夏に向かうまだ氷が湖面を覆っている状況で年間最高水温をとるという興味深い現象も捉えることが出来た。低温は、確かに生物にとって代謝速度全般を低下させる環境要因である。しかし、南極湖沼中の温度環境は周年低温を維持しているわけではない上に、湖水が完全に凍結してしまわない限り(液体の水が存在する限り)、凍結温度付近にすら低下しないものであった。周年海水の結氷温度の -1.8°C 付近ではほとんど季節変動を示さないような極域沿岸海洋(工藤と菓子野 2002、土屋ら 2002 に年間の水温が記載)において、植物プランクトンやアイスアルジーといった光合成生物の増殖は、ごく一般的に生じる現象である(Hoshiai 1981a、Hoshiai and Fukuchi 1981、工藤 2008)。従って、南極湖沼の水温はそれよりも十分に高く、湖沼に棲息する光合成生物の増殖を温度環境という単一の要因が厳しく制限しているものではないであろうと推測される。

湖沼環境の連続記録データの一つとして、水中のクロロフィル濃度の変動を解析した結果、水中のクロロフィル濃度は湖水の温度がむしろ低温状態である晩秋と初夏に極大期を迎え、高水温期である真夏には極小期を迎えていたことが明らかになった。この現象は異なる時期に観測した異なる湖沼でも共通して認められた現象であり、また、昭和基地周辺で過去に実施された研究でも、低い時間解像度ながら観測報告されていたことから(Ohyama et al. 1990、1992)、この地域もしくは東南極の浅い淡水湖中の一般的な変動特性なのかも知れない。クロロフィル濃度の変化が水中の植物プランクトン量の変化を表すとする、植物プランクトンの増殖ピークは秋と春の2回生じるという中緯度域の湖沼でのパターンと同一と捉えることもできる。しかしなが

ら、貧栄養湖沼であるためか、その増殖ピークのクロロフィル濃度は 1L 中で $1\mu\text{g}$ 前後という低い値であった。

この水中のクロロフィル濃度の連続観測結果で、特に本研究で注目した現象は、増殖時の光環境の微弱さと、早春の増殖が停止し急減する時の湖内の光環境の急増と言う対応関係である。秋に結氷した湖内で増殖が生じた光環境は、真夏に湖底へ到達していた光エネルギーの半分以下であり、日積算 PAR 量で $10\text{mol}/\text{m}^2/\text{day}$ 以下であった。これに対し、早春に水中のクロロフィル増加が見られた時の光強度は、その 20 分の 1 程度という更なる微弱なものであった。秋・春ともに、湖内の光環境が弱まった際にクロロフィル量は増加したのだが、その強度に一桁ほどの差があり、この現象が光合成を通じた植物プランクトンの増殖だとすれば、春のクロロフィル増加を担った植物プランクトンは、一年で最も弱光適応した群集によって引き起こされていたと考えることもできる。早春の極度に弱光適応した植物プランクトン群集にとって、 $5\sim 10\text{mol}/\text{m}^2/\text{day}$ 程度、つまり秋のブルームを引き起こした光レベルの入射は、程度によっては致死的、あるいは不可逆的な強光阻害を引き起こしたために、クロロフィル濃度の減少を導き、もしくは植物プランクトンの強光環境への光合成の順化を誘導したものと、第 2 章の考察中で議論した。南極湖沼における夏の強光環境での光合成低下や阻害に関する幾つかの研究 (Lizotte and Priscu 1992, Lizotte et al. 1996) が報告されており、以下のように推察されている。これによると、本研究湖沼を含む南極の湖沼は、貧栄養であることに加えて、強過ぎる光が原因となって水中の植物プランクトン量増殖の阻害が生じており、そのために南極湖沼は地球上の湖沼の中でも特に植物プランクトンが乏しい環境になっているというものである。この推察とともに、この研究で年間を通して明らかになった水中のクロロフィル量変動の現象は、南極湖沼の植物プランクトンが光のストレスを強く受けていることを裏付けるものである。

紫外線到達量の測定結果から南極の夏には、光合成生物の光合成能力低下や各種阻害や障害を起こすのに十分な強度の UV-B、

UV-A (Vincent and Quesada 1994、Ehling-Schulz et al. 1997) が到達していた。第 2 章から第 4 章まで通して議論してきたように、湖氷の消失後、清澄な湖水を透過した紫外線は地表の 10～50%レベルで湖底まで到達していた。湖氷と湖水は紫外線を減衰させる作用を持っているのだが、氷の消失後に実際に湖底に到達していた紫外線は日中最大 $5.5 \sim 27.6 \text{ W/m}^2$ 程度と見積もられ、これは光合成生物に阻害や障害を引き起こすのに十分な量である。この影響は、透過率が高い湖水ほど、また、浅い湖底に棲息するものほど強いと推察される。

これらから、南極湖沼中の藻類は、限られた光エネルギー利用可能な時期である夏を中心とした季節に、「強い光と紫外線」の影響を受けやすいため、何らかの戦略を持って生存しているものと考えられた。浅い南極の淡水湖沼の湖底一面に、普遍的に存在しているマット状の藻類群集は、この問題をどのようにして解決し、現在の南極湖沼での繁栄を可能にしているのだろうか。本研究では、過剰な光と紫外線を防御・制御・利用する機能を持つと考えられる色素類の保持量と組成やその変動性、光合成との関係に焦点を当てて、湖底藻類群集の研究を進めた。

5-2 湖底藻類群集の強光と紫外線の防御・制御・利用

本研究で扱った湖沼は、地形学的研究 (Miura et al. 1998) と湖底堆積物からの古環境復元研究によって (瀬戸ら 2002、Matsumoto et al. 2006)、同じような起源により誕生したことが分かっている。従って、扱った湖底藻類群集はいずれも、同一気候条件下で同程度の時間をかけて成立してきた貧栄養淡水湖沼群の中に群落を構築していたものである。湖盆水深や面積、地理的状况、流出入域などの差異により、それぞれの湖沼中にはそれぞれ独立した、独自の環境が成り立っていた。そのため、それぞれの湖沼はどれも貧栄養淡水湖ではあるが、その水質は若干異なり、その結果、湖底藻類群集はそれぞれの生育環境に応じた光合成・保持色素類の応答と変化を示し、その構造・質感・構成種も生育場に応じたものになっていたと考えられた。しかし、どの群集も表面のオレンジ色部分に強光・強紫外線を防御するような色素類 (MAA、scytonemin、カロテノイド類) を保持することで、強光・強紫外線を遮断していた。これによって、その下部には短波長域がほとんど入射しない穏やかな光環境が形成されていた。

しかし、これら色素類を多く持つと、強光阻害を受けにくくなるが、光合成効率は小さくなるという光合成反応を示すことが分かった。逆に、これら色素類を多く保持していないためか、内部藻類群集の光合成効率は光の届く範囲においては表層より高いものであった。果たして表層の群集は、強光が注ぐ夏の期間、常に防御システムばかりを機能させているのだろうか。もし、表層群集が光合成効率を上げ生長していくためには、第 1 章で示したような強光によるダメージを受けにくくする光防御や抗酸化による活性酸素・ラジカル分子の消去、これに加えて、光エネルギーの捕集や、光を微調整可能なシステムを機能させる必要がある (図 1-8)。

藻類群集表層の光合成効率の変動を追跡すると、湖水の消失直後に急激に低下し、秋に向けて徐々に回復していくと言うものであった。PS II 最大量子収率に日積算 PAR の平均値に乗じたものを 1 日の

光合成生産量として表すと、見積もった範囲においてその変動は湖水の消失直後に最低値をとり、2月上旬に最大となった(図 5-1a)。12月下旬～翌2月中旬という期間のみではあるが、水中の植物プランクトンと同様に、湖底の藻類も夏の強光により阻害を受け光合成生産は小さくなると推察された。しかし、光合成反応に阻害を受け、大きくその効率は低下したものの、光化学反応で見る限り、光合成生産は正の値をとっており、夏の強光下でも湖底藻類群集は生長可能と考えられた。

これに対応したカロテノイド類の変動に注目すると、結氷中の弱光下で保持していたカロテノイド相対含有量が、光エネルギーが増加するにつれて減少しており(図 5-1b)、これは結氷中に保持していたカロテノイド類は主に光エネルギー利用として機能していたものと考えられる。しかし、解氷後に大きく光合成効率は低下するが、完全にシグナルが無くならなかったことから、ある程度防御機能色素類を持っていたことも推察される。結氷中の光環境に比べてかなりの強光環境である2月の時期に、再びカロテノイド類の保持量を増やし、光合成効率も回復していた。このことから、この前の段階、恐らく強光が入射した時点で、強光防御として機能するカロテノイド類合成のステップに転じており、ここからこれらの機能を持つカロテノイド類の保持割合を高めていったものと考えられる(図 1-8)。これにより、強光環境下でも生育可能な群集になったと考えられるが、この時、これら強光防御色素類を多く保持していたために弱光利用効率が低下していたものと推察される(図 4-14b)。植物プランクトンの場合において、春季のブルームが開始した *PAR* レベルに比べて、秋季のブルームが日中最大 20 倍程度の *PAR* レベルで開始していたのも、以上のような強光防御機能を持つ色素類の保持が要因の一つであるのかも知れない。

湖底藻類群集は、結氷中においても解氷中とほとんど変わらない鮮やかなオレンジ色をしており、防御色素類の含有率も表層から内部に向かって鉛直的に明瞭な勾配が見られた。また、過去に冬季(2004年9月)の湖底から藻類群集を採集した際に、表面がオレンジ色を

呈していたことが観察されている(図 5-2)。本研究で扱った全ての湖底藻類群集のオレンジに呈色した表層部分の全カロテノイド相対率は、ほぼ 50%以上の値をとっており、さらにその色素量に変動している期間中も、常にその割合以上で推移していた(図 3-8、4-17、4-19)。また、視覚的に緑色の部分はどの湖沼においても約 50%を下回っており、夏期間の変動値も同様であった。つまり、季節的な光の変動に伴うオレンジ色をした表層のカロテノイド類の変動幅は、群集内の鉛直的な差異に比べて小さいものと言えるであろう(図 5-3)。これらから、湖底藻類群集の表層は強光が入射する時期のみに、これら色素類を大量に合成するのではなく、恐らく、ある一定の割合で年間を通して保持し続けるのだと考えられる(図 5-3)。このように年間通じて色素類をある一定量で保持し続けることによって、湖水や積雪の消失といういつ生じるか予想困難な現象への備えとし、湖水の消失後にも光合成効率が完全に無くならず正の光合成生産を示していたと推察される。

同一湖沼内で水深 4m と 10m の湖底藻類群集は、群集を構成する藍藻類と緑藻類の割合に違いがあり、水深が浅いほど藍藻の優占度が高かった(図 5-4a)。また、強光環境下に群集を置くと、時間経過とともに群集中の藍藻優占度が高くなっていったことから(図 5-4b)、より強光環境下におかれている浅い群集中には藍藻が多く、このような水深による群集構成種の違いが生じていると考えられた。両水深の群集を同一の光環境下で培養すると、浅い群集は強光環境下ほど防御色素類を多く保持し、深い群集はこの逆であった(表 4-8)。これは、藍藻優占度が高い浅い群集は *scytonemin* とカロテノイド類により専ら光防御、緑藻が多い深い群集はキサントフィル類・カロテノイド類による光の制御・捕集、という群集構成種の違いから生じた異なる応答の結果と考えられる(図 1-8)。また、強光下においた直後、藍藻が多い浅い群集の方が光合成効率の低下度合いが極めて小さかったことから、光の瞬間的な増加に対して藍藻が高耐性であることが推察された。以上のように、水深によって平均的にも瞬間的にも群集が浴

びる光強度が大きく異なるため、4m と 10m の藻類群集に様々な違いを生んでいたのであろう。

このように、藻類群集は様々な応答を示し、ある方向性を持った変化傾向を見せた。しかし、同一光環境下に置いたにもかかわらず、同じような群集構成と色素組成にはならなかった。これは、2 ヶ月という期間では群集の遷移とまでは至らず、光環境の変化に対して群集が示したこの短い期間での変化が、長い時間かけて繰り返し積算されて、ようやく現在その場に反映している群集が成立するということを予想させるものであった。

以上見てきたように、湖底藻類群集は、その生育光環境によって若干の違いは見られるものの、①年間を通してその表層にある一定以上の防御色素類を保持し続けることによって、急激に入射する強光を防御し(図 5-3「表層への一定量以上のカロテノイドを維持した変動」)、それに加えて、②入射する光環境に応じて防御・制御・利用という色素類が持つ3つの機能を組み合わせ、各機能の作用度合いを変化させ(図 5-3「光環境に応じた色素機能の変化」)ていた。光エネルギーを獲得可能であるが、強光・強紫外線環境という障害を受けやすい貧栄養な南極湖沼の夏の短期間に、以上①と②の戦略によって、藻類群集は過剰な光の防御によって死滅を回避しながらも、可能な範囲の光エネルギーを利用するように応答することで、正の光合成を維持できていたと考えられる。これらが南極湖沼に棲息する藻類群集の共通の生長・生存原理であり、これによって湖底藻類群集は南極湖沼環境で繁栄を成し遂げていたと考えられた。

謝 辞

本研究を纏めるまでの全ての過程にわたり、国立極地研究所准教授工藤栄先生には、計画の立案、現地での研究の遂行から、本論文の校閲まで、懇切な御指導と多くの助言をいただきました。また、国立極地研究所教授福地光男先生には、貴重な御指導・助言・激励をいただき、終始本研究を支えていただきました。国立極地研究所准教授伊村智博士、島根大学教育学部教授大谷修司博士、東京大学理学部教授寺島一郎博士、兵庫県立大学生命理学研究科菓子野康浩博士には、本論文を御校閲いただき、有益な議論・助言をいただきました。国立極地研究所教授神田啓史博士、国立極地研究所教授渡邊研太郎博士、国立極地研究所助教内田雅己博士、国立極地研究所准教授高橋晃周博士には、研究の様々な面において多くの的確な助言をいただきました。国立極地研究所助教飯田高大博士には、南極での調査を共に行い、惜しめない御協力と貴重なアドバイスをいただきました。

私自身が参加した日本南極地域観測隊第 49 次隊での調査を含め、本研究で用いたデータは第 45 次、48 次、49 次隊の生物研究チームの方々によって実施された観測から使用させていただきました。工藤栄博士(45 次・48 次・49 次)、伊村智博士(45 次・49 次)、国立極地研究所助教笠松伸江博士(48 次)の皆様の現地でのご尽力無しには本研究は成り立ちませんでした。また、日本南極地域観測隊第 45 次・48 次・49 次隊の皆様、各隊次での南極観測船しらせ乗員の皆様には、現地での研究の実施・運営に関して甚大なるサポートをしていただきました。藻類の同定に関しては大谷修司博士に、湖水の栄養塩類の分析に当たっては第 49 次隊海洋化学隊員杉本綾氏に御協力いただきました。藻類色素分析方法の検討に関

しては、信州大学理学部准教授朴虎東博士、信州大学理学研究科博士後期課程渡邊琴文氏に御協力いただきました。土屋泰孝氏をはじめとする筑波大学下田臨海実験センターのスタッフの皆様には、南極での観測訓練において大変お世話になりました。総合研究大学院大学博士課程國分互彦氏には、研究をまとめる過程で議論の相手となっただき、また湖盆図作成に際して御教示いただきました。総合研究大学院大学博士課程菅尚子氏、井上武史氏には、本研究をまとめるに当たって多くの意見・励ましをいただき、様々な面で支えていただきました。生物圏研究グループの教員、博士研究員、事務補佐員ならびに学生諸氏には普段の研究・実験から現場研究の準備に至るまで、多岐にわたって多大なる御支援、御協力、激励をいただきました。皆様のご尽力に心より深謝申し上げます。

最後に、長年にわたり大学院における研究生活を全ての面で支えていただきました家族に謝意を表します。

引用文献

- 秋山 優 (1975) 南極スカルプスネス舟底池のプランクトンと湖底堆積物、
島根大学教育学部紀要 (自然科学編) **9**: 29-42
- 鮎川 恵理、伊村 智、神田 啓史 (2001) 南極ラングホブデ雪鳥沢における
蘚類の繁殖体バンク、南極資料 **45(3)**: 32-328
- Ban, A., Aikawa, S., Hattori, H., Sasaki, H., Sampei, M., Kudoh, S., Fukuchi, M.,
Satoh, K., Kashino, Y., (2006) Comparative analysis of photosynthetic
properties in ice algae and phytoplankton inhabiting Franklin Bay, the
Canadian Arctic, with those in mesophilic diatoms during CASES 03-04.
Polar Bioscience **19**: 11-18
- Bandaranayake, W.M., (1998) Mycosporines: are they nature's sunscreens?.
Natural Product Reports **15**: 159-172
- Bayliss, P., Ellis-Evans, J.C., Laybourn-Parry, J., (1997) Temporal patterns of
primary production in a large ultra-oligotrophic Antarctic freshwater lake.
Polar Biology **18**: 363-370
- Bell, E.M., Laybourn-Parry, J., (1999) Annual plankton dynamics in an Antarctic
saline lake. *Freshwater Biol* **41**: 507-519
- Benson, E.E., Lynch, P.T., Jones, J., (1992) Variation in free-radical damage in
rice cell suspensions with different embryogenic potentials. *Planta* **188(3)**:
296-305
- Bonilla, S., Villeneuve, V., Vincent, W.F., (2005) Benthic and planktonic algal
communities in a high Arctic lake: Pigment structure and contrasting
responses to nutrient enrichment. *Journal of Phycology* **41**: 1120-1130
- Brenowitz, S., Castenholz, R.W., (1997) Long-term effects of UV and visible
irradiance on natural populations of a scytonemin-containing

- cyanobacterium (*Calothrix* sp.). *FEMS Microbiology Ecology* **24**(4): 343-352
- Britton, G., Liaaen-Jensen, S., Pfander, H., (2004) Carotenoids Handbook. *Birkhäuser Verlag*, Basel, pp660
- Caldwell, M.M., Björn, L.O., Bornman, J.F., Flint, S.D., Kulandaivelu, G., Teramura, A.H. and Tevini, M., (1998) Effects of increased solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* **46**: 40-52
- Campbell, J.W., Aarup, T. (1989) Photosynthetically available radiation at high latitudes. *Limnology and Oceanography* **34**: 1490-1499
- Cullen, J.J., Neale, P.J. and Lesser, M.P., (1992) Biological weighting function for the inhibition of phytoplankton photosynthesis by ultraviolet radiation. *Science* **258**: 646-650
- Demers, S., Roy, S., Gagnon, R. and Vignault, C., (1991) Rapid light-induced changes in cell fluorescence and in xanthophyll-cycle pigments of *Alexandrium excavatum* (Dinophyceae) and *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae): a photo-protection mechanism. *Marine Ecology Progress Series* **76**: 185-193
- Demmig-Adams, B., (1990) Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the xanthophylls zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta* **1020**: 1-24
- Ehling-Schulz, M., Bilger, W. and Scherer, A.S., (1997) UV-B-Induced Synthesis of Photoprotective Pigments and Extracellular Polysaccharides in the Terrestrial Cyanobacterium *Nostoc commune*. *Journal of Bacteriology* **179**(6): 1940-945
- Eilers, P.H.C. and Peeters, J.C.H., (1988) A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecological Modelling* **42**: 199-215
- Ellis-Evans, J.C., (1996) Microbial diversity and function in Antarctic

- freshwater ecosystems. *Biodiversity and Conservation* **5**: 1395-1431
- Ellis-Evans, J.C., Laybourn-Parry, J., Bayliss, P.R.S., Perriss, J., (1998) Physical, chemical and microbial community characteristics of lakes of the Larsemann Hills, continental Antarctica. *Archiv für Hydrobiologie* **141**: 209-230
- Falkowski, P.G., Raven, J.A., (2007) Aquatic Photosynthesis: second edition. *Princeton University Press*, Princeton, pp484
- Forbes, S.A., (1887) The lake as a microcosm. *Bull. Sci. Assoc.*: 77-87. Reprinted in *Illinois Nat. Hist. Survey Bulletin* **15(9)**: 537-550
- Forel, F.A., (1901) Handbuch der Seen Kunde: allgemeine Limnologie. *J. Engelhorn*, Stuttgart, pp249
- Fritsen, C.H., Priscu, J.C., (1999) Seasonal change in the optical properties of the permanent ice cover on Lake Bonney, Antarctica: consequences for lake productivity and phytoplankton dynamics. *Limnology and Oceanography* **44**: 447-454
- Garcia-Pichel, F., Castenholz, R.W., (1991) Characterization and biological implications of sytonemin, a cyanobacterial sheath pigment. *Journal of Phycology* **27**: 395-409
- Garcia-Pichel, F., Castenholz, R.W., (1992) Evidence for an ultraviolet sunscreen role of the extracellular pigment scytonemin in the terrestrial cyanobacterium *Chlorogloeopsis* sp.. *Photochemistry and Photobiology* **56**: 17-23
- Gates, D.M., (1962) Energy exchange in the biosphere. *Harper and Row Biological Monographs*, New York, pp151
- Glaeser, J., Klug, G., (2005) Photo-oxidative stress in *Rhodobacter sphaeroides*: protective role of carotenoids and expression of selected genes. *Microbiology* **151**: 1927-1938

- Goldman, C.R., Mason, D.T. and Wood, B.J.B., (1963) Light injury and inhibition in Antarctic freshwater phytoplankton. *Limnology and Oceanography* **8 (3)**: 313-322
- Gröniger, A., Häder, D.P., (2002) Induction of the synthesis of an UV-absorbing substance in the green alga *Prasiola stipitata*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* **66**: 54-59
- Heath, C.W., (1988) Annual primary productivity of an Antarctic continental lake: phytoplankton and benthic algal mat production strategies. *Hydrobiologia* **165**: 77-87
- Henshaw, T., Laybourn-Parry, J., (2002) The annual patterns of photosynthesis in two large, freshwater, ultra-oligotrophic Antarctic lakes. *Polar Biology* **25**: 744-752
- He, Y-Y., Klisch, M., Häder, D-P., (2002) Adaptation of cyanobacteria to UV-B stress correlated with oxidative stress and oxidative damage. *Photochemistry and Photobiology* **76(2)**: 188-196
- 日向野 良治 (1977) 昭和基地周辺の湖沼の水質、*南極資料* **58**: 32-42
- Hirano, M., (1961) The algae of Syowa base and Langhovde area. *Antarctic Records* **11**: 162-164
- Hirano, M., (1983) Freshwater algae from Skarvsnes, near Syowa Station. *Mem. Natl Inst. Polar Res., Ser. E* **35**: 1-31
- 平林 順一、小坂 丈予 (1977) 昭和基地周辺の塩湖の水質の由来と変化、*南極資料* **58**: 93-107
- Hodgson, D.A., Vyverman, W., Verleyen, E., Sabbe, K., Leavitt, P.R., Taton, A., Squier, A.H., Keely, B.J., (2004) Environmental factors influencing the pigment composition of *in situ* benthic microbial communities in east Antarctic lakes. *Aquatic Microbial Ecology* **37**: 247-263
- Heukelem, L.V., Thomas, C.S., (2001) Computer-assisted high-performance liquid chromatography method development with applications to the

- isolation and analysis of phytoplankton pigments. *Journal of Chromatography A* **910**: 31-49
- Hoshiai, T., (1981a) Proliferation of ice algae in the Syowa station area, Antarctica. *Memoirs of National Institute of Polar Research Ser. E* **34**: 1-12
- Hoshiai, T., (1981b) Solar radiation and stability of the undersurface of sea ice governing ice algal proliferation. *Antarctic Record* **73**: 23-39
- Hoshiai, T., Fukuchi, M., (1981) Sea ice colored by ice algae in a lagoon, Lake Saroma, Hokkaido, Japan. *Antarctic Record* **71**: 113-120
- Horne, A.J., Goldman, C.R., (1994) Limnology (2nd edition). *McGraw-Hill, Inc.*, New York, pp639
- Howard-Williams, C., Vincent, W.F., (1989) Microbial communities in southern Victoria Land streams (Antarctica) I. Photosynthesis. *Hydrobiologia* **172(1)**: 27-38
- Howard-Williams, C., Schwarz, A-M., Hawes, I., Priscu, J.C., (1998) Optical properties of the McMurdo Dry Valley Lakes, Antarctica. In: Priscu J.C. (ed) Ecosystem dynamics in a polar desert. The McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Antarctic Research Series* **72**: 189-204. American Geophysical Union, Washington, DC
- Imura, S., Bando, T., Saito, S., Seto, K. and Kanda, H., (1999) Benthic moss pillars in Antarctic lakes. *Polar Biology* **22**: 137-140
- Imura, S., Bando, T., Seto, K., Ohtani, S., Kudoh. S., Kanda, H., (2003) Distribution of aquatic mosses in the Sôya Coast region, East Antarctica. *Polar Bioscience* **16**: 1-10
- Inoue, M., (1995) The lichen flora and habitats of the Syowa region, continental Antarctica. *Lichenologist* **27(6)**: 451-462
- Ishikawa, T., Yanai, K., Matsumoto, Y., Kizaki, K., Kojima, S., Tatsumi, T., Kikuchi, T., Yoshida, M., (1977) Explanatory text of geological map of

- Skarvsnes, Antarctica. Antarctic geological map series sheet **6** Skarvsnes, *National Institute of Polar Research*, Tokyo
- Jeffery, S.W., Mantoura, R.F.C., Wright, S.W., (1997) Phytoplankton pigments in oceanography. UNESCO Publishing, Paris, pp661
- Jialal, J., Norkus, E.P., Cristol, L. AND Grundy, S.M., (1991) β -carotene inhibits the oxidative modification of low-density lipoprotein. *Biochimica et Biophysica Acta* **1086**: 134-138
- Kanda, H., Imura, S., Ueno, T., (2004) On the structures of moss colony in the Yukidori Valley, Langhovde, East Antarctica. *Polar Bioscience* **17**: 128-138
- Karentz, D., McEuen, ES., Land, M.C. and Dunlap, W.C., (1991) Survey of mycosporine-like amino acid compounds in Antarctic marine organisms: potential protection from ultraviolet exposure. *Marine Biology* **108**: 157-166
- Karsten, U., Friedl, T., Schumann, R., Hoyer, K. AND Lembecke, S., (2005) Mycosporine-like amino acids and phylogenies in green algae: Prasiola and its relatives from the Trebouxioephyceae (Chlorophyta). *Journal of Phycology* **41**: 557-566
- Kashino, Y., Fujimoto, K., Akamatsu, A., Koike, H., Satoh, K., Kudoh, S., (1998) Photosynthetic pigment composition of ice algal and phytoplankton assemblages in early spring in Saroma Ko lagoon, Hokkaido, Japan. *Proc. NIPR Symp. Polar Biology* **11**: 22-32.
- Kashino, Y., Kudoh, S., Hayashi, Y., Suzuki, Y., Odate, T., Hirawake, T., Satoh, K., Fukuchi, M., (2002) Strategies of phytoplankton to perform effective photosynthesis in North Water. *Deep-Sea Research Part II* **49**: 5049-5061
- Kashino, Y., Kudoh, S., (2003) Conserted response of xanthophylls-cycle pigments in a marine diatom, *Chaetoceros gracillis*, to the shift of light condition. *Phycological Research* **51**: 168-172

- Kreeb, K., (1974) Ökophysiologie der Pflanzen. *Fischer*, Jena, pp211
- 工藤 栄、菓子野 康浩 (2002) 海氷藻類の生理生態、*月刊海洋* 号外 **30**: 130-139
- Kudoh, S., Tsuchiya, Y., Ayukawa, E., Imura, S., Kanda, H., (2003a) Ecological studies of aquatic moss pillars in Antarctic lakes 1. Macro structure and carbon, nitrogen and chlorophyll *a* contents. *Polar Bioscience* **16**: 11-22
- Kudoh, S., Watanabe, K., Imura, S., (2003b) Ecological studies of aquatic moss pillars in Antarctic lakes 2. Temperature and light environment at the moss habitat. *Polar Bioscience* **16**: 23-32
- Kudoh, S., Kashino, Y., Imura, S., (2003c) Ecological studies of aquatic moss pillars in Antarctic lakes 3. Light response and chilling and heat sensitivity of photosynthesis. *Polar Bioscience* **16**: 33-42
- Kudoh, S., Imura, S., Kashino, Y., (2003d) Xanthophyll cycle of ice algae on the sea ice bottom in Saroma Ko lagoon, Hokkaido, Japan. *Polar Bioscience* **16**: 86-97
- Kudoh, S., Tanabe, Y., Takahashi, T.K., (2008) Abundance of benthic copepods in a saline lake in East Antarctica. *Polar Biology* **31**: 1539-1542
- 工藤 栄 (2008) 海氷生態系、*月刊海洋* **40(6)**: 386-390
- Lalli, C.M., Parsons, T.R., (1993) Biological oceanography. *Elsevier Science*, Oxford, pp230
- Larcher, W., (2001) Ökophysiologie der Pflanzen. 6th edition. *Eugen Ulmer*, Stuttgart, pp350
- Laybourn-Parry, J., Bayliss, P., (1996) Seasonal dynamics of the planktonic community in Lake Druzhby, Princess Elizabeth Land, Eastern Antarctica. *Freshwater Biology* **35**: 57-67
- Levitt, J., (1980a) Responses of plants to environmental stresses, I. Chilling, freezing and high temperature stresses. 2nd edition, *Academic Press*, New York, pp497

- Levitt, J., (1980b) Responses of plants to environmental stresses, II. Water, radiation, salt, and other stresses. 2nd edition, *Academic Press*, New York, pp670
- Lizotte, M.P., Priscu, J.C., (1992) Photosynthesis-irradiance relationships in phytoplankton from the physically stable water column of a perennially ice-covered lake (Lake Bonney, Antarctica). *Journal of Phycology* **28**: 179-185
- Lizotte, M.P., Sharp, T.R., Priscu, J.C., (1996) Photosynthesis dynamics in the stratified water column of Lake Bonney, Antarctica. *Polar Biology* **16**: 155-162
- Lohr, M. and Wilhelm, C., (1999) Algae displaying the diadinoxanthin cycle also possess the violaxanthin cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**: 8784-8789
- Mamaev, O.I., (1968) A simplified relationship between density, temperature and salinity of sea water. *Bulletin of the Academy of Sciences of the U.S.S.R. Geophysics series* **2**: 180-181
- Matsumoto, G.I., Komori, K., Enomoto, A., Imura, S., Takemura, T., Ohyama, Y., Kanda, H., (2006) Environmental changes in Syowa Station area of Antarctica during the last 2300 years inferred from organic components in lake sediment cores. *Polar Bioscience* **19**: 51-62
- McMinn, A., Hegseth, E.N., (2004) Quantum yield and photosynthetic parameters of marine microalgae from the southern Arctic Ocean, Svalbard. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* **84**:865-871
- Misonou, T., Saitoh, J., Oshiba, S., Tokitomo, Y., Maegawa, M., Inoue, Y., Hori, H., Sakurai, T., (2003) UV-Absorbing Substance in the Red Alga *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta) Block Thymine Photodimer Production. *Marine Biotechnology* **5**: 194-200
- Miura, H., Maemoku, H., Igarashi, A., Moriwaki, K., (1998) Late quaternary

- raised beach deposits and radiocarbon dates of marine fossils around Lützow-Holm Bay, with explanatory text, 46p. *Special map series of National Institute of Polar Research No. 6*, Tokyo
- 三浦 英樹ら (2002) 総特集 -第四紀の南極氷床変動と古海洋・古気候変動 -, *月刊地球* **24(1)**、pp82
- Moran, R., Porath, D., (1980) Chlorophyll determination in intact tissues using N,N-dimethylformamide. *Plant Physiology* **65**: 478-479
- Morgan-Kiss, R.M., Priscu, J.C., Pocock, T., Gudynaite-Savitch, L., Huncr, N.P.A., (2006) Adaptation and Acclimation of photosynthetic microorganisms to permanently cold environments. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* **70**: 222-252
- Morris, D.P., Zagarese, H., Williamson, C.E., Balseiro, E.G., Hargreaves, B.R., Modenutti, B., Moeller, R. and Queimalinos, C., (1995) The Attenuation of Solar UV Radiation in Lakes and the Role of Dissolved Organic Carbon. *Limnology and Oceanography* **40(8)**: 1381-1391
- Mueller, D.R., Vincent, W.F., Bonilla, S., Laurion, I., (2005) Extremotrophs, extremophiles and broadband pigmentation strategies in a high arctic ice shelf ecosystem. *FEMS Microbiology Ecology* **53**: 73-87
- 村山 治太 (1977) 昭和基地付近の露岩地帯に存在する湖沼の一般的性状について、*南極資料* **58**: 43-62
- Murray, J., (1910) On collecting at Cape Royds. In British Antarctic Expedition 1907-1909 Reports on Scientific Investigations, vol. 1, (Biology Murray, J., editor), *Heinemann*, London: 1-15
- Naumann, E., (1921) Einige grundlinie der regionalen limnologie. *Lunds Universitets Årsskrift N. F. Avd. 2* **17(8)**: 1-22
- Neale, P.J., Banaszak, A.T., Jarriel, C.R., (1998) Ultraviolet sunscreens in *Gymnodinium sanguineum* (Dinophyceae): Mycosporine-like amino acids protect against inhibition of photosynthesis. *Journal of Phycology* **34**:

- 日本陸水学会編 (2006) 陸水の事典、講談社、東京、pp590
- Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S.I. and Murata, N., (2006) A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta* **1757**: 742-749
- Ohtani, S., (1986) Epiphytic algae on mosses in the vicinity of Syowa Station, Antarctica. *Memoirs of National Institute of Polar Research, Special Issue* **44**: 209-219
- Ohtani, S., Akiyama, M., Kanda, H., (1991) Analysis of Antarctic soil algae by the direct observation using the contact slide method. *Antarctic Record* **35(3)**: 285-295
- Ohtani, S., Suyama, K., Yamamoto, H., Aridomi, Y., Itoh, R., Fukuoka, Y., (2000) Distribution of soil algae at the monitoring sites in the vicinity of Syowa Station between austral summers of 1992/1993 and 1997/1998. *Polar Bioscience* **13**: 113-132
- Ohya, Y., Morimoto, K., Mochida, Y., (1990) Seasonal changes of water temperature and chlorophyll concentration in Lake Ô-Ike. *Proceedings of NIPR Symposium on Polar Biology* **3**: 201-206
- Ohya, Y., Morimoto, K., Mochida, Y., (1992) Seasonal changes of nutrient concentration in Lake Ô-Ike near Syowa Station, Antarctica. *Proceedings of NIPR Symposium on Polar Biology* **5**: 146-150
- 沖野 外輝夫 (2002) 新・生態学への招待 湖沼の生態学、共立出版株式会社、東京、pp194
- Olaizola, M., Roche, J.L.A., Kolber, Z., Falkowski, P.G., (1994) Non-photochemical fluorescence quenching and the diadinoxanthin cycle in a marine diatom. *Photosynthesis Research* **41**: 275-282
- Pankow, H., Haendel, D., Richter, W., (1991) Die algenflora der schirmacheroase (Ostantarktika). *J. Cramer*, Berlin / Stuttgart, pp195

- Pfündel, E.E., Pan, R.-S., Dilley, R.A., (1991) Inhibition of Violaxanthin Deepoxidation by Ultraviolet-B Radiation in Isolated Chloroplasts and Intact Leaves. *Plant Physiology* **98**: 1372-1380
- Proteau, P.J., Gerwick, W.H., Garcia-Pichel, F., Castenholz, R., (1993) The structure of scytonemin, an ultraviolet sunscreen pigment from the sheaths of cyanobacteria. *Experientia* **49**: 825-829
- Quesada, A., Vincent, W.F., Lean, D.R.S., (1999) Community and pigment structure of Arctic cyanobacterial assemblages : the occurrence and distribution of UV-absorbing compounds. *FEMS Microbiology Ecology* **28**: 315-323
- Roos, J.C. and Vincent, W.F., (1998) Temperature dependence of UV radiation effects on Antarctic cyanobacteria. *Journal of Phycology* **34**: 118-125
- Sabbe, K., Hodgson, D.A., Verleyen, E., Taton, A., Wilmotte, A., Vanhoutte, K., Vyverman, W., (2004) Salinity, depth and the structure and composition of microbial mats in continental Antarctic lakes. *Freshwater Biology* **49**: 296-319
- 西條 八束 (1992) 小宇宙としての湖、大月書店、東京、pp197
- Sakshaug, E., Demers, S., Yentch, C.M., (1987) *Thalassiosira oceanica* and *T. pseudonana*: Two different photoadaptational responses. *Marine Ecology Progress Series* **41**: 275-282
- Schreiber, U., Bilger, W., (1993) Progress in chlorophyll fluorescence research: major developments during the past years in retrospect. *Progress in Botany* **54**:151-173
- Schreiber, U., Bilger, W., Neubauer, C., (1994) Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In *Ecophysiology of photosynthesis, Vol.100* (Schulze, E. -D. and M. M. Caldwell, eds), Springer, Berlin, 49-70
- 瀬戸 浩二 (2001) むるめ池における水塊成層構造と底質環境、第 24 回極

- 域生物シンポジウム講演要旨集、国立極地研究所、東京、p75
- 瀬戸 浩二、伊村 智、坂東 忠司、神田 啓史 (2002) 南極湖沼に記録された完新世の古環境、*月刊地球* **24(1)**: 31-36
- Sivalingam, P.M., Ikawa, T., Nisizawa, K., (1976) Physiological roles of a substance 334 in Algae. *Botanica Marina* **19**: 9-21
- Sonoike, K., (1996) Photoinhibition of Photosystem I: Its physiological significance in the chilling sensitivity of plants. *Plant Cell Physiology* **37**: 239-247
- Streb, P., Feierabend, J. and Bligny, R., (1997) Resistance to photoinhibition of photosystem II and catalase and antioxidative protection in high mountain plants. *Plant, Cell and Environment* **20**: 1030-1040
- 杉村 行勇 (1971) スカルプスネスの塩湖、*極地* **7(1)**: 10-12
- Suh, H-J., Lee, H-W., Jung, J., (2003) Mycosporine glycine protects biological systems against photodynamic damage by quenching singlet oxygen with high efficiency. *Photochemistry and Photobiology* **78 (2)**: 109-113
- 高市 真一、三室 守、富田 純史 (2006) カロテノイド -その多様性と生理活性- 、裳華房、東京、pp267
- Tanabe, Y., Kudoh, S., Imura, S. and Fukuchi, M., (2008) Phytoplankton blooms under dim and cold conditions in freshwater lakes of East Antarctica. *Polar Biology* **31**: 199-208
- 田邊 優貴子 (2007) 南極淡水湖沼における藻類群集の強光・紫外線に対する適応戦略、*光合成研究* **17(3)**: 58-62
- Tang, E.P.Y., Tremblay, R., Vincent, W.F., (1997) Cyanobacterial dominance of polar freshwater ecosystems: are high-latitude mat-formers adapted to low temperature? *Journal of Phycology* **33**: 171-181
- Telfer, A., Rivas, J.D.L., Barber, J., (1991) β -carotene within the isolated photosystem II reaction centre: photo-oxidation and irreversible bleaching of this chromophore by oxidised P680. *Biochimica et Biophysica Acta*

1060: 106-114

- Terashima, I., Noguchi, K., Ito-Nemoto, T., Park, Y-M., Kubo, A., Tanaka, K., (1998) The cause of PS I photoinhibition at low temperatures in leaves of *Cucumis sativus* L., a chilling sensitive plant. *Physiologia Plantarum* **103**: 295-303
- Thienemann, A., (1931) Tropische seen und seetypenlehre. *A. f. H. Suppl.* **9**: 205-231
- 土屋 泰孝、工藤 栄、佐藤 克文、福地 光男 (2002) 南極昭和基地沿岸におけるウニ *Sterechnus neumayeri* (Meissner) の繁殖期と初期発生、*南極資料* **45(2)**: 157-170
- Turcsányi, E., Vass, I., (2000) Inhibition of photosynthetic electron transport by UV-A radiation targets the photosystem II complex. *Photochemistry and Photobiology* **72(4)**: 513-520
- Verleyen, E., Hodgson, D.A., Vyverman, W., Roberts, D., McMinn, A., Vanhoutte, K., Sabbe, K., (2003) Modelling diatom responses to climate induced fluctuations in the moisture balance in continental Antarctic lakes. *Journal of Paleolimnology* **30**: 195-215
- Verleyen, E., Hodgson, D.A., Sabbe, K., Vanhoutte, K., Vyverman, W., (2004) Coastal oceanographic conditions in the Prydz Bay region (East Antarctica) during the Holocene recorded in an isolation basin. *The Holocene* **14**: 246-257
- Vincent, W.F., (1988) Microbial ecosystems of Antarctica. *Cambridge University Press*, Cambridge, pp320
- Vincent, W.F., Downes, M.T., Castenholz, R.W., Howard-Williams, C. (1993) Community structure and pigment organization of cyanobacteria-dominated microbial mats in Antarctica. *European Journal of Phycology* **28**: 213-221
- Vincent, W.F., Quesada, A., (1994) Ultraviolet radiation effects on cyanobacteria: implications for Antarctic microbial ecosystems. *Antarctic*

Research Series **62**: 111-124

Vincent, W.F., Rae, R., Laurion, I., Howard-Williams, C., Priscu, J.C., (1998)

Transparency of Antarctic ice-covered lakes to solar UV radiation.

Limnology and Oceanography **43**: 618-624

Wharton, R.A., Parker, B.C., Simmons, G.M., (1983) Distribution, species composition and morphology of algal mats in Antarctic Dry Valley lakes.

Phycologia **22**: 355-365

Wildi, B., Lütz, C., (1996) Antioxidant composition of selected high alpine plant species from different altitudes. *Plant Cell and Environment* **19**: 138-146

Wynn-Williams, D.D., (1990) Ecological aspects of Antarctic microbiology.

Advances in microbial ecology **11**: 71-146

Yamamoto, H.Y. and Kamite, L., (1972) The effects of dithiothreitol on violaxanthin de-epoxidation and absorbance changes in the 500-nm region.

Biochimica Biophysica et Acta **267**: 538-543

吉村 信吉 (1976) 湖沼学 増補版、生産技術センター、東京、pp6、439、69、25

表の部

学位論文

「南極湖沼における藻類群集の光生理・生態学的研究」

田邊 優貴子（総合研究大学院大学 複合科学研究科 極域科学専攻）

表2-1. 各湖沼の最大水深、面積、標高と2007年1月における水の栄養塩。

	Maximum Depth	Area	Altitude	Sampling Depth	SiO ₃ ²⁻	PO ₄ ²⁻	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	TP	TN	Chl <i>a</i>
	[m]	[km ²]	[m]	[m]	[μmol/L]			[mg/L]			[μg/L]
Oyako Ike	8.0	0.048	5	2	109	0.150	0.340	0.06	0.036	0.179	0.64
Hotoke Ike	3.0	0.006	120	2	122	0.100	1.32	0.03	0.019	0.166	0.20
Naga Ike	10.2	0.048	70	4	126	0.140	0.850	0.06	0.019	0.166	0.08
Jizou Ike	3.1	0.005	120	2	41.9	0.130	0.440	0.05	0.058	0.100	0.08
Bosatsu Ike	4.8	0.009	130	2	85.5	0.120	0.510	0.04	0.054	0.248	0.41
Ougi Ike	2.6	0.003	110	2	193.5	0.100	0.410	0.07	0.027	0.287	0.08

表 2-2. 2004 年 3 月から 2005 年 1 月にすりばち池湖岸で観測された月別日射量（月平均、日積算値の

最大・最小値とその SD）と月別気温（月平均、最大・最小値とその SD）。

	Mar-04	Apr-04	May-04	Jun-04	Jul-04	Aug-04	Sep-04	Oct-04	Nov-04	Dec-04	Jan-05
Solar radiation [MJ/m ² /day]											
Average	5.10	1.03	0.01	0.00	0.00	0.28	5.54	12.81	22.78	28.25	25.98
Maximum	12.38	2.65	0.23	0.00	0.00	2.00	12.40	22.57	30.51	33.89	35.60
Minimum	1.44	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.91	10.19	14.20	4.68
SD	2.84	0.79	0.04	0.00	0.00	0.49	2.96	4.44	6.09	5.48	7.05
Temperature [°C]											
Average	-3.71	-8.24	-11.66	-11.85	-20.81	-18.19	-19.94	-9.49	-5.10	2.61	2.41
Maximum	3.25	1.36	-2.42	-0.51	-6.22	-5.32	-0.03	1.90	5.52	9.46	8.19
Minimum	-12.25	-18.66	-24.34	-22.69	-38.74	-38.14	-35.09	-28.00	-17.61	-3.41	-1.95
SD	3.27	3.65	4.30	4.81	7.56	6.46	4.78	4.93	5.32	2.07	2.01

表2-3. 昭和基地と東京における夏至付近の太陽光280-720nmの波長域別積算エネルギー。

Location	Syowa St.				Tokyo			
Date	2007/12/20				2008/6/13			
Climate	Clear				Clear			
	Daily integrated	Daily maximum	Daily minimum	Daily averaged	Daily integrated	Daily maximum	Daily minimum	Daily averaged
	[MJ/m ² /day]	[W/m ²]	[W/m ²]	[W/m ²]	[MJ/m ² /day]	[W/m ²]	[W/m ²]	[W/m ²]
UV-B (280-320nm)	0.0990	3.28	0.0251	1.15	0.0773	3.04	0	0.895
UV-A (320-400nm)	2.13	52.0	1.79	24.7	1.28	48.9	0	14.8
UV	2.23	55.1	1.82	25.8	1.36	52.0	0	15.7
<i>PAR_S</i> (400-500 nm)	5.13	119	4.79	59.4	3.55	134	0	41.1
<i>PAR_L</i> (500-720 nm)	9.82	223	6.97	114	7.84	306	0	90.7
<i>PAR</i>	14.9	342	12.0	173	11.4	439	0	132
Total (280-720nm)	17.2	397	14.0	199	12.8	491	0	148

表 2-4. 2004 年 9 月 7 日 午前 11:15 に測定した親子池における水中の PAR [$\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$] (Water) とその時の空中光 (Skylight)。測定地点における湖水の厚さは 1.6m であった。

Depth [m]	Skylight [$\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$]	Water [$\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$]
0	240.0	123.0
1	233.0	24.0
2	235.0	15.7
3	235.0	8.7
4	235.0	*5.3
5	235.0	3.5
6	236.0	2.4
7	236.0	1.6
8	237.0	1.1

* PAR monitored at 3.8 m depth in L. Oyako Ike at 11:00 AM on 7 September 2004 by using the mooring system was 0.77 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$.

表3-1. HPLC色素分析における試料間誤差。

	Weight [μg] / Mat [g]				Average	SD	Error [%]
	Algal mat sample						
	#1	#2	#3	#4			
Chlorophylls							
Chl <i>a</i>	720	666	618	640	661	44.0	6.65
Chl <i>b</i>	38.9	37.6	34.4	35.8	36.7	1.97	5.37
Chl <i>c</i>	6.42	6.06	5.88	5.86	6.06	0.263	4.34
Carotenoids							
Scytonemin	5.42	4.95	4.45	5.39	5.05	0.455	9.01
Carotenoids							
Xanthophylls							
Violaxanthin	19.0	18.5	16.0	16.7	17.5	1.434	8.17
Diadinoxanthin	60.0	58.0	51.0	50.8	55.0	4.738	8.62
Diatoxanthin	150	143	125	126	136	12.4	9.08
Zeaxanthin	28.7	26.5	22.6	24.5	25.6	2.62	10.2
Lutein	43.9	42.4	36.2	37.9	40.1	3.62	9.04
*Total Xanthophylls	301	289	251	256	274	24.61	8.97
Other Carotenoids							
Fucoxanthin	164	159	145	143	153	10.2	6.68
Aphanizophyll	19.3	17.6	15.4	16.5	17.2	1.64	9.56
Myxoxanthophyll	21.5	19.9	17.4	18.9	19.4	1.72	8.84
Alloxanthin	25.7	24.1	20.4	20.6	22.7	2.63	11.6
Canthaxanthin	41.7	39.0	34.0	36.0	37.6	3.37	8.96
Echinenone	4.24	3.98	3.67	3.74	3.91	0.258	6.62
β-Carotene	77.1	71.5	63.0	67.0	69.6	6.07	8.72
Total Carotenoids	655	624	550	563	598	50.0	8.36

表 3-2. 各湖沼における湖水の UV-B (300-320nm)、UV-A (320-400nm)、 PAR_S (400-500nm)、 PAR_L (500-700nm)領域の消散係数 k_d [m^{-1}]。

	Jizou Ike	Bosatsu Ike	Hotoke Ike*	Ougi Ike*
UV-B	0.75	0.61	0.59	0.52
UV-A	0.36	0.32	0.30	0.37
UV _{average}	0.44	0.38	0.36	0.40
PAR_S	0.14	0.14	0.10	0.32
PAR_L	0.39	0.32	0.25	0.57
$PAR_{average}$	0.31	0.26	0.20	0.49

*80% of radiation energy of solar radiation is assumed to penetrate the surface water.

表 3-3. 各湖底藻類マットの UV-B、UV-A、 PAR_S 、 PAR_L 領域における消散係数 k_{mat} [mm^{-1}]。

	Jizou Ike			Bosatsu Ike			Hotoke Ike			Ougi Ike		
Density [g-DW/cm ³]	0.14			0.18			0.13			0.33		
Texture	Vertically fibrous			Spongy-flakey			Mucilaginous			Packed		
Section [mm]	0-2	5-7	10-12	0-2	5-7	10-12	0-2	5-7	10-12	0-2	5-7	10-12
Color	Orange	Orange	Green	Orange	Green	Green	Orange	Green	Dark-Green	Orange	Green	Dark-Green
k_{mat}												
UV-B	1.89	2.14	2.23	2.30	1.92	2.40	1.98	1.74	2.26	1.84	1.70	2.45
UV-A	1.04	2.59	2.91	2.60	2.32	4.23	2.57	2.15	2.90	2.20	1.88	3.10
PAR_S	1.80	2.28	2.32	2.00	2.08	3.77	2.22	2.26	2.91	2.12	1.73	2.64
PAR_L	0.97	1.25	1.45	0.93	1.46	2.28	1.30	1.93	2.38	1.78	1.42	1.79

表 3-4. 各湖沼における湖底藻類マットの光-光合成曲線パラメータ。

Lakes	Section [mm]	Color	α	$rETR_{max}$	E_k
Jizou Ike	0-2	Orange	0.170	19.9	117
	5-7	Orange	0.174	14.0	80.1
	10-12	Green	0.257	17.1	66.6
Bosatsu Ike	0-2	Orange	0.246	22.3	90.8
	5-7	Green	0.151	11.3	75.1
	10-12	Green	0.299	23.0	76.9
Hotoke Ike	0-2	Orange	0.097	6.75	69.6
	5-7	Green	0.176	9.90	56.2
	10-12	Dark-green	0.042	3.81	90.7
Ougi Ike	0-2	Orange	0.044	5.43	123.6
	5-7	Green	0.103	8.57	83.6
	10-12	Dark-green	0.120	8.23	68.5

表3-5. 各湖沼における湖底藻類マットの種分布と出現頻度。

Taxa	Jizo Ike		Bosatsu Ike			Hotoke Ike			Ougi Ike	
	U	L	U	M	L	U	M	L	U	L
Cyanophyceae										
cf. <i>Synechococcus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	r	r
<i>Aphanocapsa</i> spp.	r	-	-	r	-	r	r	r	r	r
<i>Aphanothece</i> sp.	-	-	-	r	r	r	-	-	-	-
<i>Cyanothece major</i>	-	-	-	-	rr	-	-	-	-	-
<i>Leptolyngbya perelegans</i>	cc	-	cc	cc	cc	cc	-	-	cc	-
<i>Leptolyngbya tenuis</i>	r	cc	r	r	-	r	c	*c	r	cc
<i>Oscillatoria</i> sp.	-	-	-	-	rr	-	-	-	-	-
<i>Nostoc</i> sp. 1	-	rr	r	c	r	r	c	r	-	rr
<i>Nostoc</i> sp. 2 (brown mucilage)	-	-	+	-	r	-	-	-	rr	-
<i>Calothrix parietina</i>	-	-	rr	-	-	-	-	-	-	-
Bacillariophyceae										
<i>Amphora</i> sp.	+	+	r	-	-	-	-	-	rr	-
<i>Ceraticula</i> sp.	r	rr	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Diadesmis</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Luticola murrayi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	rr
<i>Navicula gregaria</i>	-	r	-	-	-	-	-	-	-	rr
<i>Navicula</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Chlorophyceae										
cf. <i>Thorakochloris</i> sp.	-	-	cc	-	r	+	-	-	-	-
<i>Kentrosphaera grandis</i>	-	rr	rr	r	-	-	-	-	rr	c
<i>Oedogonium</i> sp.	-	-	+	r	r	c	+	-	-	-
<i>Gonatozygon</i> sp.	-	-	r	r	-	-	-	-	-	-
<i>Actinotaenium cucurbita</i>	-	-	r	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cosmarium</i> cf. <i>clepsydra</i>	-	-	rr	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cosmarium subcrenatum</i>	-	-	r	-	r	-	-	-	-	-
<i>Staurostrum</i> sp.	-	-	rr	-	-	-	-	-	-	-
Unidentified species										
brown cells (diam. 6-7 μ m)	c	-	-	-	-	-	-	-	+	+
spherical cells (diam. 16-18 μ m)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
spherical cells (diam. 18-24 μ m)	+	c	-	-	-	-	-	-	+	-

U: upper part of mat, M: middle part of mat, L: lower part of mat.

cc: very abundant, c: abundant, +: common, r: rare, rr: very rare, -: absent.

* cells almost decayed and exact identification is difficult.

表3-6-1. 湖底藻類マット乾燥重量当りの各色素類重量の鉛直分布。○印はその分類群に特徴的なものを示す。

Jizou Ike

Pigment	Distribution in algae			Weight [μg] / Mat [g-DW]									
				Depth from surface of algal mats [mm]									
	C	G	D	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20
Chlorophylls													
Chl <i>a</i>	○	○	○	256	120	176	128	288	286	444	1090	756	777
Chl <i>b</i>		○		6.57	6.71	4.07	4.31	5.80	0	5.40	3.67	31.7	25.1
Chl <i>c</i> ₂			○	0	0	0	0	9.33	14.4	18.3	48.8	11.5	17.1
Scytonemin													
Scytonemin	○			3.98	4.63	4.67	2.97	3.56	0	0	0	0	0
Carotenoids													
Xanthophylls													
Violaxanthin		○		2.74	1.37	1.18	0	0	0	0	0	0	0
Diadinoxanthin			○	10.2	11.3	8.30	7.16	14.0	19.8	31.8	67.3	13.7	31.8
Antheraxanthin		○		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zeaxanthin	○	○	○	6.46	5.04	5.31	3.43	3.87	2.06	2.79	4.14	6.81	4.61
Lutein		○		3.45	4.97	3.21	2.94	2.90	1.65	1.69	1.95	11.1	9.89
*Total Xanthophylls				22.9	22.7	18.0	13.5	20.8	23.5	36.2	73.4	31.6	46.3
Other Carotenoids													
Alloxanthin				9.83	9.36	7.78	4.33	3.30	2.78	2.96	4.78	0	2.01
Fucoxanthin			○	17.6	23.4	17.2	16.7	45.6	74.7	105	269	59.2	110
Aphanizophyll	○			9.16	5.37	5.71	4.08	3.78	0	0	0	5.58	0
Myxoxanthophyll	○			4.97	3.49	3.38	2.68	2.65	2.36	2.20	4.43	2.95	1.94
Canthaxanthin	○			8.25	4.55	4.48	2.69	2.46	0.838	0.557	1.10	0.832	0.535
Echinenone	○			16.2	9.15	11.5	7.92	10.6	6.13	8.17	17.5	29.2	17.3
β-Carotene	○	○	○	28.9	20.5	24.6	16.7	24.6	18.5	29.5	58.5	92.0	85.8
Total Carotenoids				118	98.5	92.7	68.6	114	129	185	428	221	264

C: cyanobacteria, G: green algae, D: diatoms

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

表3-6-2. 前ページの続き。

Bosatsu Ike

Pigment	Distribution in			Weight [μ g] / Mat [g-DW]					
	algae			Depth from surface of algal mats [mm]					
	C	G	D	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-15
Chlorophylls									
Chl <i>a</i>	○	○	○	320	345	709	1219	555	800
Chl <i>b</i>		○		12.2	21.6	23.7	93.2	11.9	43.7
Chl <i>c</i> ₂			○	19.4	0.224	0.343	0.173	0.090	0.091
Scytonemin									
Scytonemin	○			28.2	5.56	6.26	0	0	0
Carotenoids									
Xanthophylls									
Violaxanthin		○		0	8.66	0	3.97	1.94	2.93
Diadinoxanthin			○	0	0	0	0	0	6.94
Antheraxanthin		○		5.68	5.77	19.7	30.8	4.27	7.56
Zeaxanthin	○	○	○	14.3	9.79	18.4	20.4	6.62	10.6
Lutein		○		14.6	22.2	19.4	43.0	5.92	15.4
*Total Xanthophylls				34.7	46.5	57.5	98.2	18.7	43.5
Other Carotenoids									
Alloxanthin				0	0	0	0	0	0
Fucoxanthin			○	11.2	4.02	6.12	4.90	1.66	14.1
Aphanizophyll	○			24.4	12.0	19.8	17.4	7.10	8.78
Myxoxanthophyll	○			9.40	6.68	10.9	5.49	2.85	4.30
Canthaxanthin	○			25.3	11.2	16.7	10.7	4.52	5.57
Echinenone	○			27.8	23.5	45.0	41.8	25.2	24.5
β -Carotene	○	○	○	30.8	38.8	66.5	213.8	52.7	92.2
Total Carotenoids				164	143	222	392	113	193

C: cyanobacteria, G: green algae, D: diatoms

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

表3-6-3. 前ページの続き。

Hotoke Ike

Pigment	Distribution in algae			Weight [μ g] / Mat [g-DW]				
	C	G	D	Depth from surface of algal mats [mm]				
				0-3	3-6	6-9	9-12	12-15
Chlorophylls								
Chl <i>a</i>	○	○	○	178	347	469	147	27.6
Chl <i>b</i>		○		32.3	46.5	53.4	26.9	8.51
Chl <i>c</i> ₂			○	0.084	0.063	0.048	0.054	0.089
Scytonemin								
Scytonemin	○			27.0	7.86	2.03	0	0
Carotenoids								
Xanthophylls								
Violaxanthin		○		7.09	15.4	11.1	4.57	0.479
Diadinoxanthin			○	1.90	0	0	0	0
Antheraxanthin		○		6.59	4.09	3.64	1.14	0
Zeaxanthin	○	○	○	9.66	8.59	8.42	3.11	1.54
Lutein		○		33.1	34.5	31.4	14.5	6.09
*Total Xanthophylls				58.4	62.6	54.5	23.4	8.11
Other Carotenoids								
Alloxanthin				3.74	0	0	0	0
Fucoxanthin			○	10.3	0	0	0	0
Aphanizophyll	○			5.38	4.66	4.98	2.04	2.01
Myxoxanthophyll	○			2.23	1.42	1.40	0.92	1.31
Canthaxanthin	○			9.66	8.59	8.42	3.11	1.54
Echinenone	○			33.1	34.5	31.4	14.5	6.09
β -Carotene	○	○	○	18.0	33.0	44.6	9.77	2.97
Total Carotenoids				141	145	145	54	22

C: cyanobacteria, G: green algae, D: diatoms

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

表3-6-4. 前ページの続き。

Ougi Ike

Pigment	Distribution in			Weight [μ g] / Mat [g-DW]						
	algae			Depth from surface of algal mats [mm]						
	C	G	D	0-3	3-6	6-9	9-12	12-15	15-18	18-21
Chlorophylls										
Chl <i>a</i>	○	○	○	106	170	529	449	212	262	116
Chl <i>b</i>		○		10.5	8.97	101	105	61.4	62.3	21.2
Chl <i>c</i> ₂			○	4.42	2.59	0.099	1.10	1.37	4.79	1.29
Pheophytin <i>a</i>	○	○	○	0	0	0	0	0	0	67.7
Scytonemin										
Scytonemin	○			4.45	4.05	3.90	3.55	2.42	5.38	2.44
Carotenoids										
Xanthophylls										
Violaxanthin		○		1.42	0	3.80	5.12	2.15	2.96	0.599
Diadinoxanthin			○	5.88	2.69	0	0	0	3.49	0.735
Antheraxanthin		○		0	0	0	0	0	0	0
Zeaxanthin	○	○	○	3.83	3.09	6.12	5.53	2.66	2.31	1.35
Lutein		○		5.34	4.50	38.3	43.6	18.7	18.6	6.19
*Total Xanthophylls				16.5	10.2	48.2	54.2	23.5	27.3	8.88
Other Carotenoids										
Alloxanthin				2.02	0	0	0	0	0	0
Fucoxanthin			○	10.2	5.90	7.52	8.47	5.90	19.3	3.56
Aphanizophyll	○			4.22	4.94	7.51	5.46	2.57	1.62	1.30
Myxoxanthophyll	○			2.24	2.12	2.28	1.48	0	1.00	0
Canthaxanthin	○			4.58	4.19	6.85	5.56	2.87	2.45	2.27
Echinenone	○			9.47	14.6	26.7	17.2	6.98	5.38	3.74
β -Carotene	○	○	○	19.7	26.6	126	112	44.7	38.0	16.3
Total Carotenoids				68.9	68.5	225.3	204.5	86.5	95.0	36.1

C: cyanobacteria, G: green algae, D: diatoms

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

表3-7. 各湖底群集の各層抽出液の吸光スペクトル測定により得られた
663nm光度（OD_{663nm}、chl *a*に起因）に対する330nmの吸光度（OD_{330nm}、
MAAに起因）比（80%エタノール水溶液中）。

Depth from surface of algal mats [mm]	Ratio of OD _{330 nm} to OD _{663 nm}			
	Jizou Ike	Bosatsu Ike	Hotoke Ike	Ougi Ike
0-5	2.70	1.20	3.63	3.29
5-10	2.19	1.40	2.41	2.21
10-15	1.34	2.27	2.17	1.79

表 3-8. 各湖沼の光スペクトル測定水深における、UV-B (300-320 nm)、UV-A (320-400 nm)、 PAR_S (400-500 nm) 、 PAR_L (500-700 nm) の光エネルギーの相対透過率。

	Jizou Ike	Bosatsu Ike	Hotoke Ike	Ougi Ike
Depth [m]	1.80	2.51	2.06	1.67
UV-B	0.20	0.19	0.24	0.34
UV-A	0.41	0.38	0.44	0.44
UV	0.36	0.34	0.39	0.41
PAR_S	0.57	0.59	0.65	0.47
PAR_L	0.40	0.41	0.51	0.32
PAR	0.46	0.47	0.55	0.37

表 3-9. 各層類マット表層と 2mm 以深における各波長帯比と、表層と 2mm 以深における光エネルギー透過率の相対率 (TR ratio)。

	Jizou Ike	Bosatsu Ike	Hotoke Ike	Ougi Ike
Surface				
UV/ <i>PAR</i>	0.106	0.107	0.107	0.167
UV-B/UV-A	0.022	0.022	0.026	0.040
2 mm below				
UVR <i>PAR</i>	0.024	0.009	0.020	0.105
UV-B/UV-A	0.030	0.041	0.086	0.082
TR ratio (%)				
UV-B	2.3	1.0	1.9	2.5
UV-A	1.7	0.6	0.5	1.2
UV	1.8	0.6	0.8	1.4
<i>PAR</i>	8.2	7.7	4.1	2.3

表4-1. 夏期間の長池の栄養塩の経日変化。

Date [Y/M/D]	Depth [m]	NH ₄ ⁺	SiO ₃ ²⁻	PO ₄ ²⁻	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	TP	TN	COD
				[μmol/L]			[mg/L]		
2007/12/24	3	0.45	87.5	0	0	0.03	0	0.054	2.2
2008/1/5	5	0.55	164	0	0.01	0	0	0.061	4.0
2008/1/15	6	0.49	161	0	0.01	0	0	0.15	2.6
2008/1/23	6	0.79	157	0.04	0.01	0	0	0.039	2.2
2008/2/6	6	0.50	161	0	0	0	0	0.11	1.8
2008/2/12	6	0.33	164	0	0	0	0	0.005	0

TP: total phosphorous, TN: total nitrogen, COD: chemical oxygen demand.

表4-2. 夏期間の長池の水中におけるUV-B(300-320nm)、UV-A(320-400nm)、 PAR_S (400-500nm)、 PAR_L (500-700nm)の消散係数 k_d [m^{-1}]の経日変化。

Wavelength range	Date [Y/M/D]							Average in open-water
	2007/12/24*	2008/1/5*	Average in ice-period	2008/1/15	2008/1/23	2008/2/6	2008/2/12	
UV-B	0.53	0.51	0.52	0.28	0.26	0.26	0.27	0.27
UV-A	0.37	0.35	0.36	0.13	0.10	0.11	0.12	0.11
UV _{average}	0.37	0.35	0.36	0.13	0.11	0.11	0.13	0.12
PAR_S	0.30	0.28	0.29	0.078	0.045	0.057	0.067	0.062
PAR_L	0.40	0.40	0.40	0.19	0.16	0.16	0.18	0.17
$PAR_{average}$	0.35	0.34	0.35	0.14	0.11	0.11	0.13	0.12

湖面から湖底までの到達光から計算

*結氷下での測定

表4-3-1. 水深10mと4mに生息する湖底藻類マット表層の光合成パラメーターの変化。
数値は図4-14bと図4-15bで示した光合成曲線から得られた。

Depth	Date [Y/M/D]	α	$rETR_{max}$	E_k
10 m	2007/12/24	0.251	32.4	129
	2008/1/5	0.343	38.4	112
	2008/1/15	0.0298	12.1	407
	2008/1/23	0.0790	3.28	41.5
	2008/2/6	0.102	23.1	225
	2008/2/12	0.307	23.2	75.5
4 m	2008/1/15	0.131	15.2	116
	2008/1/23	0.0564	15.0	267
	2008/2/6	0.191	24.1	126
	2008/2/12	0.315	34.4	109

表4-3-2. 光制御実験下での湖底藻類マット表層の光合成パラメーターの変化。
数値は図4-20b-eと図4-21b-eで示した光合成曲線から得られた。

Depth	Date [Y/M/D]	ND filter			UV-AB cut filter			UV-B cut filter			Quartz glass		
		α	$rETR_{max}$	E_k	α	$rETR_{max}$	E_k	α	$rETR_{max}$	E_k	α	$rETR_{max}$	E_k
10 m	2007/12/24	0.0552	18.5	335	0.0552	18.5	335	0.0552	18.5	335	0.0552	18.5	335
	2007/12/25	0.0171	10.0	586	0.0239	8.44	353	0.0114	9.89	870	nd	nd	nd
	2007/12/26	0.0105	4.73	451	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
	2007/12/27	0.0505	12.5	248	0.0122	4.77	390	nd	nd	nd	nd	nd	nd
	2007/12/28	0.0571	8.64	151	0.0130	3.63	278	nd	nd	nd	nd	nd	nd
	2007/12/29	0.0748	12.4	166	0.0152	4.09	269	nd	nd	nd	nd	nd	nd
	2007/12/30	0.107	12.2	114	nd	nd	nd	0.0125	5.53	443	nd	nd	nd
	2008/2/11	0.232	40.7	176	0.223	28.9	130	0.214	27.0	126	-	-	-
4 m	2008/1/15	0.131	15.2	116	0.131	15.2	116	0.131	15.2	116	0.131	15.2	116
	2008/1/16	0.0249	9.54	384	0.0290	12.2	419	0.121	19.5	161	0.0101	2.72	270
	2008/1/17	0.0588	13.0	221	0.0939	14.1	151	0.0140	8.98	642	nd	nd	nd
	2008/1/18	0.0355	9.39	265	0.134	14.4	107	0.120	7.54	62.9	0.0383	7.65	200
	2008/1/19	0.129	12.4	96.6	0.106	6.77	64.1	0.0382	11.0	288	nd	nd	nd
	2008/1/20	0.0812	13.5	167	0.0832	11.4	137	0.00147	3.96	2690	nd	nd	nd
	2008/2/11	0.223	18.4	82.6	0.196	29.5	151	0.287	32.1	112	0.0536	14.6	272

nd: Not determined due to low signals.

表4-4. 湖底10mに生息する藻類群集の各層に含まれる各色素のクロロフィル a に対する重量相対率[%]の変化。

Pigment	Percentage to chlorophyll a [%]																	
	2007/12/24						2008/1/5						2008/1/23					
	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot
Chlorophylls																		
Chl b	8.4	14	13	18	13	9.0	8.3	13	11	13	18	13	14	16	12	9.3	14	11
Chl c	0	0.71	0.63	0	0.75	0.45	0	0.64	0.5	0	0.31	0.28	0	0.89	0.46	0	0.79	0.38
Phco a	0	22	36	0	13	24	0	15	17	0	15	27	0	26	27	0	21	31
Scytonemin																		
Scytonemin	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carotenoids																		
Xanthophylls																		
Violaxanthin	10	4.1	3.6	6.9	5.0	2.9	7.6	6.0	3.8	6.3	5.0	3.4	9.5	6.7	4.1	4.5	3.8	3.9
Diadinoxanthin	6.2	6.1	4.4	8.8	5.1	2.7	6.3	7.4	5.0	5.0	2.8	2.1	8.2	5.3	3.4	12	6.1	2.5
Diatoxanthin	0	0	1.4	0	1.5	2.2	2.0	1.7	2.1	0	1.9	2.7	0	0.26	2.2	0	0.76	2
Antheraxanthin	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zeaxanthin	6.0	2.0	1.5	5.6	2.9	1.7	6.6	3.6	2.0	6.2	3.0	2.0	6.4	4.0	2.0	5.4	3.2	2.3
Lutein	13	7.8	5.7	11	8.8	3.7	8.4	9.4	5.5	13	9.8	5.8	12	12	5.7	8.2	9.0	4.7
*Total Xanthophylls	35	20	17	32	23	13	31	28	18	30	22	16	36	28	17	30	23	15
Other Carotenoids																		
Fucoxanthin	19	22	18	19	20	14	13	17	17	14	9.2	8.7	15	16	13	14	13	10
Aphanizophyll	2.8	0.68	0.59	2.0	1.3	0.54	2.9	1.7	0.6	2.3	1.4	0.93	4.9	2.4	0.79	4.3	1.8	0.66
Myxoxanthophyll	4.2	0.84	0.23	3.0	1.4	0.32	4.4	2.0	0.22	3.3	1.5	0.35	6.1	2.4	0.42	5.6	2.8	0.56
Alloxanthin	5	2	0.87	5.4	2.3	0.75	5.6	3.1	1.1	7.8	1.8	0.74	8.0	3.3	0.69	9.2	2.6	0.87
Canthaxanthin	5.5	0.61	0.32	3.1	1.2	1.3	4.5	1.9	1.6	3.9	1.1	1.6	7.6	2.4	1.6	7.2	2.0	1.8
Echinenone	0.75	0.33	0.31	0.48	0.43	0.34	0.74	0.49	0.28	0.64	0.46	0.39	1.2	0.69	0.38	1.2	0.60	0.42
β -Carotene	24	11	8.3	16	13	8.0	14	13	9.0	16	6.7	9.2	22	16	9.7	21	16	9.1
Total Carotenoids	96	58	45	81	63	38	76	68	48	78	45	38	100	70	44	93	61	39
**Carotenoids from cyanobacteria	7.8	1.9	1.1	5.5	3.2	1.2	8.1	4.2	1.1	6.2	3.4	1.7	12	5.5	1.6	11	5.2	1.6

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

**Carotenoids from cyanobacteria indicates aphanizophyll, myxoxanthophyll, and echinenone.

表4-5. 湖底4mに生息する藻類群集の表層に含まれる各色素のクロロフィル a に対する重量相対率[%]の変化。

Pigment	Percentage to chlorophyll a [%]			
	Date [Y/M/D]			
	2008/1/15	2008/1/23	2008/2/6	2008/2/12
Chlorophylls				
Chl b	3.1	6.2	5.9	5
Chl c	0	0	0	0.53
Pheo a	0	0	0	0
Scytonemin				
Scytonemin	4	33	2	2.3
Carotenoids				
Xanthophylls				
Violaxanthin	0	0	0	6.6
Diadinoxanthin	2.8	4.4	0.16	7.9
Diatoxanthin	5.5	7.7	0	16
Antheraxanthin	0	0	0	0
Zeaxanthin	5.7	4.3	4.8	3.1
Lutein	3.6	11	4.5	3.7
*Total Xanthophylls	18	28	9.5	38
Other Carotenoids				
Fucoxanthin	7	7.5	9.8	14
Aphanizophyll	5	2.1	5.5	3.3
Myxoxanthophyll	6.6	4.8	8.7	3
Alloxanthin	3.9	3.5	3.5	2.6
Canthaxanthin	15	13	16	11
Echinenone	1.1	1.3	1.4	0.91
β -Carotene	11	21	14	11
Total Carotenoids	67	81	68	83
**Carotenoids from cyanobacteria	13	8.2	16	7.3

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

**Carotenoids from cyanobacteria indicates aphanizophyll, myxoxanthophyll, and echinenone.

表4-6-1. 光環境制御実験下での湖底10mに生息する藻類群集の各層中に含まれる各色素のクロロフィル a に対する重量相対率[%]の変化。

ND filter	Percentage to chlorophyll <i>a</i> [%]																							
	Date [Y/M/D]																							
	2007/12/24			2007/12/25			2007/12/26			2007/12/27			2007/12/28			2007/12/29			2007/12/30			2008/2/11		
Pigment	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot
Chlorophylls																								
Chl <i>b</i>	8.4	14	13	12	-	-	13	10	-	11	12	9.8	11	14	11	11	14	11	9.3	10	10	7.5	13	
Chl <i>c</i>	0	0.71	0.63	0	-	-	0	0.66	-	0	0.57	0.62	0	0.40	0.41	0	0.49	0.44	0	0.53	0.56	0	0.88	
Pheo <i>a</i>	0	22	36	0	-	-	0	0.44	-	0	0.61	19	0	0.38	36	0	0.73	33	0	0.40	23	0	0.25	
Scytonemin																								
Scytonemin	0	0	0	0	-	-	0	0	-	0	0	0	1.7	0	0	1.7	0	0	2.0	0	0	6.2	0	
Carotenoids																								
Xanthophylls																								
Violaxanthin	10	4.1	3.6	4.6	-	-	5.6	1.5	-	6.0	1.6	2.4	5.5	1.7	2.3	6.6	1.5	2.6	3.4	4.5	2.6	14	20	
Diadinoxanthin	6.2	6.1	4.4	3.5	-	-	3.2	2.8	-	4.9	4.3	3.0	5.6	2.6	2.2	6.5	3.6	2.9	8.1	5.6	4.6	48	8.7	
Diatoxanthin	0	0	1.4	0.93	-	-	0	0	-	2.3	0	0.71	2.6	1.1	0.87	0	0	1.0	1.1	1.0	1.9	0	2.5	
Antheraxanthin	0	0	0	0	-	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0.86	0	0	1.1	0	0	
Zeaxanthin	6.0	2.0	1.5	5.6	-	-	7.4	2.8	-	7.2	4.4	2	6.6	3.2	1.9	7.3	4.3	1.9	6.1	3.6	1.9	9.2	3.2	
Lutein	13	7.8	5.7	9.2	-	-	12	5.9	-	10	9.6	3.8	10	6.7	3.8	9.8	8.9	4.8	11	8.2	4.7	9.8	10	
*Total Xanthophylls	35	20	17	24	-	-	28	13	-	31	20	12	30	15	11	30	18	14	29	23	17	81	44	
Other Carotenoids																								
Fucoxanthin	19	22	18	11	-	-	10	17	-	10	17	17	12	11	11	14	14	14	14	16	15	34	19	
Aphanizophyll	2.8	0.68	0.59	1.8	-	-	2.2	1.2	-	2.7	1.9	0.75	2.8	1.8	0.76	3.2	2.2	0.73	2.6	1.8	0.69	6.7	1.8	
Myxoxanthophyll	4.2	0.84	0.23	3.0	-	-	3.7	1.5	-	4.1	2.4	0.41	4.4	1.9	0.50	4.8	2.5	0.43	3.8	2.1	0.19	5.2	2.1	
Alloxanthin	5.0	2.0	0.87	4.4	-	-	5.7	2.4	-	4.7	4.1	0.94	5.7	1.8	0.74	8.1	3.2	0.78	5.7	3.1	0.86	12	2.4	
Canthaxanthin	5.5	0.61	0.32	4.1	-	-	5.4	2.3	-	5.4	3.7	1.0	5.3	1.5	1.5	6.0	4.5	1.3	4.3	4.1	1.1	11	4.9	
Echinenone	0.75	0.33	0.31	0.60	-	-	0.73	0.60	-	0.80	0.54	0.39	0.77	0.70	0.50	1.0	0.83	0.38	0.71	0.63	0.34	1.7	0.75	
β-Carotene	24	11	8.3	12	-	-	13	8.2	-	14	11	7.0	16	11	7.1	17	12	6.8	14	11	7.3	26	15	
Total Carotenoids	96	58	45	61	-	-	69	46	-	73	60	39	77	44	33	84	57	38	74	62	43	180	90	
**Carotenoids from cyanobacteria	7.8	1.9	4.5	5.5	-	-	6.6	3.3	-	7.6	4.9	1.6	7.9	4.4	1.8	9.1	5.6	1.5	7.1	4.5	1.2	14	4.6	

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

**Carotenoids from cyanobacteria indicates aphanizophyll, myxoxanthophyll, and echinenone.

表4-6-2. 表4-6-1の続き。

UV-AB cut filter

Pigment	Percentage to chlorophyll <i>a</i> [%]																							
	Date [Y/M/D]																							
	2007/12/24			2007/12/25			2007/12/26			2007/12/27			2007/12/28			2007/12/29			2007/12/30			2008/2/11		
	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot
Chlorophylls																								
Chl <i>b</i>	8.4	14	13	9.8	-	-	12	9.9	-	14	11	9.9	10	13	10	13	17	11	15	15	9.1	9.6	15	10
Chl <i>c</i>	0	0.71	0.63	0	-	-	0	0.37	-	0	0.35	0.46	0	0.41	0.45	0	0.31	0.35	0	0.42	0.54	0	0.93	0.91
Pheo <i>a</i>	0	22	36	0	-	-	0	0.12	-	0	0.34	17	0	0.75	0.16	0	0.41	20	0	0.30	26	0	0.25	15
Scytonemin																								
Scytonemin	0	0	0	0	-	-	1.6	0	-	2.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carotenoids																								
Xanthophylls																								
Violaxanthin	10	4.1	3.6	4.3	-	-	4.7	2.3	-	5.0	1.3	2.1	5.2	3.8	2.6	5.9	1.4	2.3	7.0	4.4	2.5	9.2	7.0	3.6
Diadinoxanthin	6.2	6.1	4.4	2.6	-	-	6.8	1.9	-	3.0	2.4	2.4	4.9	3.4	2.5	3.4	2.2	2.4	5.6	3.6	3.9	26	8.7	4.6
Diatoxanthin	0	0	1.4	0.69	-	-	2.5	2.1	-	0	0.85	0	0	0	1.5	0	0.70	1.8	15	1.1	1.9	12	1.1	2.5
Antheraxanthin	0	0	0	0	-	-	0	0	-	0	0	2.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zeaxanthin	6.0	2.0	1.5	5.5	-	-	8.2	2.6	-	10	3.5	2.3	9.9	6.0	2.3	8.9	5.1	2.3	9.8	4.7	2.1	5.2	3.1	1.8
Lutein	13	7.8	5.7	7.9	-	-	11	4.5	-	13	6.2	4.7	9.9	9.9	5.0	13	10	4.5	16	10	4.6	11	13	6.2
*Total Xanthophylls	35	20	17	21	-	-	33	13	-	31	14	14	30	23	14	31	20	13	53	24	15	63	33	19
Other Carotenoids																								
Fucoxanthin	19	22	18	7.4	-	-	8.3	10	-	9.6	12	14	12	11	12	10	10	11	12	14	17	22	22	26
Aphanizophyll	2.8	0.68	0.59	2.1	-	-	3.2	0.90	-	3.8	1.5	1.0	5.4	3.1	0.85	3.8	1.9	0.92	3.8	1.5	0.69	3.0	1.2	0.71
Myxoxanthophyll	4.2	0.84	0.23	3.1	-	-	2.9	0.99	-	4.7	1.5	0.64	6.2	3.2	0.43	4.6	2.1	0.36	4.8	2.0	0.32	2.8	1.5	0.38
Alloxanthin	5.0	2.0	0.87	3.2	-	-	6.3	1.1	-	6.8	2.0	1.1	8.9	4.5	1.1	7.7	3.3	0.87	7.8	4.1	0.92	7.7	2.8	0.91
Canthaxanthin	5.5	0.61	0.32	3.9	-	-	4.9	1.9	-	5.8	3.0	1.6	6.2	7.0	1.8	5.8	4.6	1.2	6.4	4.2	1.2	5.3	3.8	1.9
Echinenone	0.75	0.33	0.31	0.68	-	-	0.79	0.47	-	0.97	0.61	0.54	1.2	0.96	0.42	0.98	0.69	0.42	1.0	0.56	0.36	0.81	0.52	0.35
β-Carotene	24	11	8.3	11	-	-	14	8.9	-	15	9.0	8.2	15	13	7.9	15	11	7.7	15	10	7.1	22	16	10
Total Carotenoids	96	58	45	52	-	-	73	38	-	78	44	41	84	66	38	79	54	36	100	61	43	130	81	59
**Carotenoids from cyanobacteria	7.8	1.9	4.5	5.9	-	-	6.9	2.4	-	9.4	3.6	2.2	13	7.3	1.7	9.4	4.7	1.7	9.6	4.0	1.4	6.6	3.3	1.4

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

**Carotenoids from cyanobacteria indicates aphanizophyll, myxoxanthophyll, and echinenone.

表4-6-3. 表4-6-2の続き。

UV-B cut filter

Pigment	Percentage to chlorophyll <i>a</i> [%]																							
	Date [Y/M/D]																							
	2007/12/24			2007/12/25			2007/12/26			2007/12/27			2007/12/28			2007/12/29			2007/12/30			2008/2/11		
	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot
Chlorophylls																								
Chl <i>b</i>	8.4	14	13	8.6	-	-	9.2	9.7	-	11	13	11	8.9	15	10	7.3	14	11	8.1	12	11	7.8	11	8.3
Chl <i>c</i>	0	0.71	0.63	0	-	-	0	0.20	-	0	0.40	0.48	0	0.40	0.47	0	0.49	0.48	0	0.54	0.53	0	0.95	0.76
Pheo <i>a</i>	0	22	36	0	-	-	0	0.22	-	0	0.61	26	0	0.68	25	0	0.78	23	0	0.39	21	0	0.37	21
Scytonemin																								
Scytonemin	0	0	0	12	-	-	8.7	0	-	10	0	0	7	0	0	14	3.2	0	6.2	0	0	0	0	0
Carotenoids																								
Xanthophylls																								
Violaxanthin	10	4.1	3.6	5.5	-	-	4.7	2.0	-	6.4	1.2	2.3	6.7	1.5	2.5	6.4	1.3	2.2	6.5	2.8	2.7	11	3.9	1.7
Diadinoxanthin	6.2	6.1	4.4	3.6	-	-	2.3	1.3	-	3.4	2.3	2.4	4.4	2.7	2.7	2.9	3.1	2.6	5.6	4.6	4.5	14	8.6	4.0
Diatoxanthin	0	0	1.4	0	-	-	0	0.28	-	0	0	0.69	0	0	1.5	0	0	0.41	0	0	1.2	0	0.77	2.2
Antheraxanthin	0	0	0	0	-	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.9	0
Zeaxanthin	6.0	2.0	1.5	8.8	-	-	8.5	1.3	-	11	4.4	2.3	9.8	5.6	2.2	9.7	6	2.7	7.1	4.7	2.3	6.6	3.3	3.0
Lutein	13	7.8	5.7	10	-	-	12	2.8	-	15	8.5	4.7	12	11	4.5	12	11	5.3	12	11	5.6	7.4	10	5.1
*Total Xanthophylls	35	20	17	28	-	-	28	7.6	-	36	16	13	33	21	13	31	22	13	31	23	16	39	29	16
Other Carotenoids																								
Fucoxanthin	19	22	18	9.3	-	-	8.7	7.1	-	13	13	13	10	11	12	11	16	13	15	16	14	19	24	19
Aphanizophyll	2.8	0.68	0.59	3.8	-	-	2.9	0.70	-	4.6	1.7	0.75	3.5	2.1	0.88	3.6	2.2	0.96	2.3	1.4	0.69	5.0	1.5	1.1
Myxoxanthophyll	4.2	0.84	0.23	5.2	-	-	4.1	0.83	-	5.8	2.1	0.42	4.9	2.4	0.38	3.6	2.5	0.48	3.5	1.8	0.14	6.7	1.4	0.84
Alloxanthin	5.0	2.0	0.87	6.6	-	-	6.7	0.70	-	9.0	3.4	1.1	7.4	3.1	0.83	8.6	6.0	1.4	6.4	4.6	1.0	9.9	4.6	1.1
Canthaxanthin	5.5	0.61	0.32	6.6	-	-	5.5	1.3	-	7.4	3.4	1.2	6.2	4.3	1.2	6.9	4.4	1.3	5	3.9	1.3	9.4	4.4	2.9
Echinenone	0.75	0.33	0.31	1.1	-	-	0.85	0.45	-	1.4	0.76	0.38	0.99	0.77	0.4	1.1	0.84	0.45	0.76	0.57	0.36	1.4	0.64	0.55
β-Carotene	24	11	8.3	16	-	-	15	6.6	-	19	11	8.4	16	12	8.2	17	13	8.0	13	10	7.5	17	13	8.0
Total Carotenoids	96	58	45	77	-	-	71	25	-	95	51	38	82	56	37	82	67	39	77	62	41	110	78	49
***Carotenoids from cyanobacteria	7.8	1.9	45	10	-	-	7.9	2.0	-	12	4.5	1.6	9.4	5.2	1.7	8.4	5.6	1.9	6.5	3.8	1.2	13	3.5	2.5

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

**Carotenoids from cyanobacteria indicates aphanizophyll, myxoxanthophyll, and echinenone.

表4-6-4. 表4-6-3の続き。

Quartz glass

Pigment	Percentage to chlorophyll <i>a</i> [%]																							
	Date [Y/M/D]																							
	2007/12/24			2007/12/25			2007/12/26			2007/12/27			2007/12/28			2007/12/29			2007/12/30			2008/2/11		
	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot	Top	Mid	Bot
Chlorophylls																								
Chl <i>b</i>	8.4	14	13	14	-	-	12	7.8	8.0	11	13	7.8	5.3	14	7.6	11	15	9.4	12	13	8.2	-	-	-
Chl <i>c</i>	0	0.71	0.63	0	-	-	0	0.31	0.72	0	0.45	0.80	0	0.28	0.51	0	0.21	0.25	0	0.41	0.46	-	-	-
Pheo <i>a</i>	0	22	36	0	-	-	0	18	20	0	19	22	0	0.77	21	0	0.73	18	0	0.56	33	-	-	-
Scytonemin																								
Scytonemin	0	0	0	0	-	-	1.4	0	0	1.7	0	0	0	0	0	2.8	0	0	0	0	0	-	-	-
Carotenoids																								
Xanthophylls																								
Violaxanthin	10	4.1	3.6	4.3	-	-	5.2	1.1	0.75	7.0	2.5	0.66	9.1	4.1	2.4	6.4	3.2	1.4	7.7	2.2	1.5	-	-	-
Diadinoxanthin	6.2	6.1	4.4	2.5	-	-	0.13	2.1	3.0	0.16	3.9	3.4	0.29	3.1	3.0	0.28	5.3	1.8	0.14	3.2	3.1	-	-	-
Diatoxanthin	0	0	1.4	0.86	-	-	1.4	0	0	0	0	0	0	0	0.79	0	0	2.2	1.7	0.52	2.2	-	-	-
Antheraxanthin	0	0	0	0	-	-	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-
Zeaxanthin	6.0	2.0	1.5	8.5	-	-	8.1	2.0	3.0	8.7	4.5	2.8	6.0	6.6	2.3	8.9	6.5	2.6	7.6	5.4	2.4	-	-	-
Lutein	13	7.8	5.7	12	-	-	10	3.3	4.3	11	8.4	3.5	5.2	12	3.8	11	12	4.4	13	11	4.1	-	-	-
*Total Xanthophylls	35	20	17	28	-	-	25	8.6	11	27	19	10	21	26	12	27	27	12	30	22	13	-	-	-
Other Carotenoids																								
Fucoxanthin	19	22	18	9.6	-	-	6.6	9.0	18	7.8	14	20	5.3	8.8	14	6.6	6.6	7.5	7.2	12	12	-	-	-
Aphanizophyll	2.8	0.68	0.59	2.8	-	-	3.0	0.91	1.4	3.2	1.5	1.2	4.3	2.7	0.81	4.3	2.7	0.90	3.3	2.1	0.77	-	-	-
Myxoxanthophyll	4.2	0.84	0.23	3.9	-	-	4.7	0.71	1.1	5.7	1.3	1.1	7.5	3.7	0.6	7.4	2.0	0.55	5.8	2.7	0.47	-	-	-
Alloxanthin	5.0	2.0	0.87	5.7	-	-	4.6	0.87	1.8	6.2	2.5	1.5	4.9	3.5	0.82	7.2	3.1	0.79	4.8	3.9	0.91	-	-	-
Canthaxanthin	5.5	0.61	0.32	5.6	-	-	5.2	1.6	2.0	6.4	3.6	1.5	10	7.6	1.5	8.5	7.1	1.8	7.0	6.1	1.9	-	-	-
Echinenone	0.75	0.33	0.31	0.77	-	-	0.83	0.61	0.74	1.1	0.86	0.68	1.6	1.0	0.53	1.4	1.0	0.51	0.96	0.86	0.47	-	-	-
β-Carotene	24	11	8.3	14	-	-	13	7.4	8.6	16	10	7.6	15	13	7.9	17	14	8.1	15	12	7.3	-	-	-
Total Carotenoids	96	58	45	71	-	-	63	30	44	73	53	44	69	66	38	79	63	32	73	62	37	-	-	-
**Carotenoids from cyanobacteria	7.8	1.9	1.1	7.4	-	-	8.5	2.2	3.2	9.9	3.7	2.9	13	7.5	1.9	13	5.8	2.0	10	5.7	1.7	-	-	-

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

**Carotenoids from cyanobacteria indicates aphanizophyll, myxoxanthophyll, and echinenone.

表4-7-1. 光環境制御実験下での湖底4mに生息する藻類マットの表層に含まれる各色素のクロロフィル*a*に対する重量相対率[%]の変化。

ND filter

Pigment	Percentage to chlorophyll <i>a</i> [%]						
	Date [Y/M/D]						
	2008/1/15	2008/1/16	2008/1/17	2008/1/18	2008/1/19	2008/1/20	2008/2/11
Chlorophylls							
Chl <i>b</i>	3.1	5.1	4.0	6.2	4.0	3.7	2.9
Chl <i>c</i>	0	0.064	0.082	0.49	0.082	0.23	0.35
Pheo <i>a</i>	0	0	0	0	0	0	0
Scytonemin							
Scytonemin	4.0	22	98	5.8	3.7	2.6	13
Carotenoids							
Xanthophylls							
Violaxanthin	0	0	0	0	0	0	0
Diadinoxanthin	2.8	0	0	8.2	2.2	4.2	8.1
Diatoxanthin	5.5	0	0	10	2.8	9.7	18
Antheraxanthin	0	0	0	0	0	0	0
Zeaxanthin	5.7	5.8	5.6	7.8	6.2	4.9	5.0
Lutein	3.6	6.1	4.8	6.4	4.6	3.9	3.1
*Total Xanthophylls	18	9.8	6.4	32	16	23	34
Other Carotenoids							
Fucoxanthin	7.0	5.8	8.2	19	5.6	8.4	16
Aphanizophyll	5.0	6.1	6.5	5.1	4.8	4.1	4.9
Myxoxanthophyll	6.6	9.8	7.9	5.6	6.4	5.1	5.9
Alloxanthin	3.9	2.2	2.2	6	1.6	2.3	1.7
Canthaxanthin	15	20	24	11	13	11	13
Echinenone	1.1	1.7	2.1	1.3	1.1	0.99	1.4
β-Carotene	11	16	27	12	10	10	14
Total Carotenoids	67	74	100	92	59	65	91
**Carotenoids from cyanobacteria	13	18	16	12	12	10	12

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

**Carotenoids from cyanobacteria indicates aphanizophyll, myxoxanthophyll, and echinenone.

表4-7-2. 表4-7-1の続き。

UV-AB cut filter

Pigment	Percentage to chlorophyll <i>a</i> [%]						
	Date [Y/M/D]						
	2008/1/15	2008/1/16	2008/1/17	2008/1/18	2008/1/19	2008/1/20	2008/2/11
Chlorophylls							
Chl <i>b</i>	3.1	2.5	2.4	3.4	2.4	2.6	7.2
Chl <i>c</i>	0	0.36	0.26	0.31	0.26	0.29	0.49
Pheo <i>a</i>	0	0	0	0	0	0	0
Scytonemin							
Scytonemin	4.0	0.76	4.2	1.6	1.1	0.92	4.5
Carotenoids							
Xanthophylls							
Violaxanthin	0	0	0	0	0	0	0
Diadinoxanthin	2.8	0	0	4.2	4.2	4.7	9.4
Diatoxanthin	5.5	6.2	5.7	8.9	9.1	10	23
Antheraxanthin	0	0	0	0	0	0	0
Zeaxanthin	5.7	11	7.8	7.0	5.7	6.7	7.8
Lutein	3.6	6.0	4.7	4.4	2.9	3.2	11
*Total Xanthophylls	18	5.7	4.8	25	22	25	51
Other Carotenoids							
Fucoxanthin	7.0	11	7.8	10	7.8	9.4	15
Aphanizophyll	5.0	6.0	4.9	4.6	4.7	6.4	5.3
Myxoxanthophyll	6.6	5.7	5.8	6.0	4.8	6.5	5.7
Alloxanthin	3.9	3.4	2.4	4.8	3.0	3.7	1.8
Canthaxanthin	15	13	14	14	12	15	13
Echinenone	1.1	1.1	0.98	1.1	1.1	1.2	1.3
β-Carotene	11	14	12	12	11	13	17
Total Carotenoids	67	80	68	77	67	80	110
**Carotenoids from cyanobacteria	13	13	12	12	11	14	12

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

**Carotenoids from cyanobacteria indicates aphanizophyll, myxoxanthophyll, and echinenone.

表4-7-3. 表4-7-2の続き。

UV-B cut filter

Pigment	Percentage to chlorophyll <i>a</i> [%]						
	Date [Y/M/D]						
	2008/1/15	2008/1/16	2008/1/17	2008/1/18	2008/1/19	2008/1/20	2008/2/11
Chlorophylls							
Chl <i>b</i>	3.1	5.4	2.8	2.8	2.8	4.8	1.3
Chl <i>c</i>	0	0.23	0.17	0.16	0.17	0.22	0.056
Pheo <i>a</i>	0	0	0	0	0	0	0
Scytonemin							
Scytonemin	4.0	3.1	8.9	4.5	4.2	5.1	61
Carotenoids							
Xanthophylls							
Violaxanthin	0	0	0	0	0	0	0
Diadinoxanthin	2.8	0	0	3.1	2.8	2.9	12
Diatoxanthin	5.5	6.2	5.2	5.6	3.9	3.5	25
Antheraxanthin	0	0	0	0	0	0	0
Zeaxanthin	5.7	9.1	7.0	6.7	5.2	7.0	7.7
Lutein	3.6	5.2	4.3	3.4	3.1	5.3	5.7
*Total Xanthophylls	18	7.3	6.1	19	15	19	51
Other Carotenoids							
Fucoxanthin	7.0	9.1	9.5	7.5	7.0	8.6	21
Aphanizophyll	5.0	5.2	6.0	5.6	4.3	4.9	6.9
Myxoxanthophyll	6.6	7.3	7.3	6.8	6.1	6.5	7.8
Alloxanthin	3.9	4.1	4.4	5.0	2.9	4.9	2.8
Canthaxanthin	15	16	18	20	14	15	22
Echinenone	1.1	1.3	1.2	1.2	1.3	1.2	0.84
β-Carotene	11	13	14	13	11	11	19
Total Carotenoids	67	77	83	78	62	71	130
**Carotenoids from cyanobacteria	13	14	15	14	12	13	16

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

**Carotenoids from cyanobacteria indicates aphanizophyll, myxoxanthophyll, and echinenone.

表4-7-4. 表4-7-3の続き。

Quartz glass

Pigment	Percentage to chlorophyll <i>a</i> [%]						
	Date [Y/M/D]						
	2008/1/15	2008/1/16	2008/1/17	2008/1/18	2008/1/19	2008/1/20	2008/2/11
Chlorophylls							
Chl <i>b</i>	3.1	2.2	2.9	2.5	2.9	5.5	2.7
Chl <i>c</i>	0	0.13	0	0.34	0	0.053	0.28
Pheo <i>a</i>	0	0	0	0	0	0	0
Scytonemin							
Scytonemin	4.0	6.6	2.8	13	15	73	9.9
Carotenoids							
Xanthophylls							
Violaxanthin	0	0	0	0	0	0	0
Diadinoxanthin	2.8	0	0	0.064	0.11	0.18	9.5
Diatoxanthin	5.5	6.5	0	0	0	0	20
Antheraxanthin	0	0	0	0	0	0	0
Zeaxanthin	5.7	7.0	5.0	6.1	8.3	9.6	7.5
Lutein	3.6	6.3	6.8	3.5	5.4	8.8	4.7
*Total Xanthophylls	18	7.2	9.4	9.7	14	19	42
Other Carotenoids							
Fucoxanthin	7.0	16	5.7	6	5.0	4.5	20
Aphanizophyll	5.0	1.3	6.8	5.6	6.8	5.3	7.9
Myxoxanthophyll	6.6	14	8.9	7.5	9.4	9.1	8.2
Alloxanthin	3.9	6.6	3.8	4.3	2.2	2.1	5.1
Canthaxanthin	15	16	21	16	19	21	19
Echinenone	1.1	1.3	1.3	1.2	1.6	1.7	1.7
β-Carotene	11	14	13	12	14	16	14
Total Carotenoids	67	74	71	61	73	78	120
**Carotenoids from cyanobacteria	13	16	17	14	18	16	18

*Total xanthophylls indicates xanthophyll cycle pigments: violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, diadinoxanthin, and lutein.

**Carotenoids from cyanobacteria indicates aphanizophyll, myxoxanthophyll, and echinenone.

表4-8. 光環境制御実験後に藻類群集が保持していた色素類のchl *a*に対する相対率 [%]と各光環境。

Depth [m]	Pigment	ND filter			UV-AB cut filter			UV-B cut filter		
		Transmitted light [%]			Transmitted light [%]			Transmitted light [%]		
		UV-B	UV-A	PAR	UV-B	UV-A	PAR	UV-B	UV-A	PAR
		0	~45	45	0	0	85	0	~85	85
4	Scytonemin			13			4.5			61
	Carotenoids			91			110			130
	Xanthophylls			34			51			51
10	Scytonemin			6.2			0			0
	Carotenoids			180			130			110
	Xanthophylls			81			63			39

図の部

学位論文

「南極湖沼における藻類群集の光生理・生態学的研究」

田邊 優貴子（総合研究大学院大学 複合科学研究科 極域科学専攻）

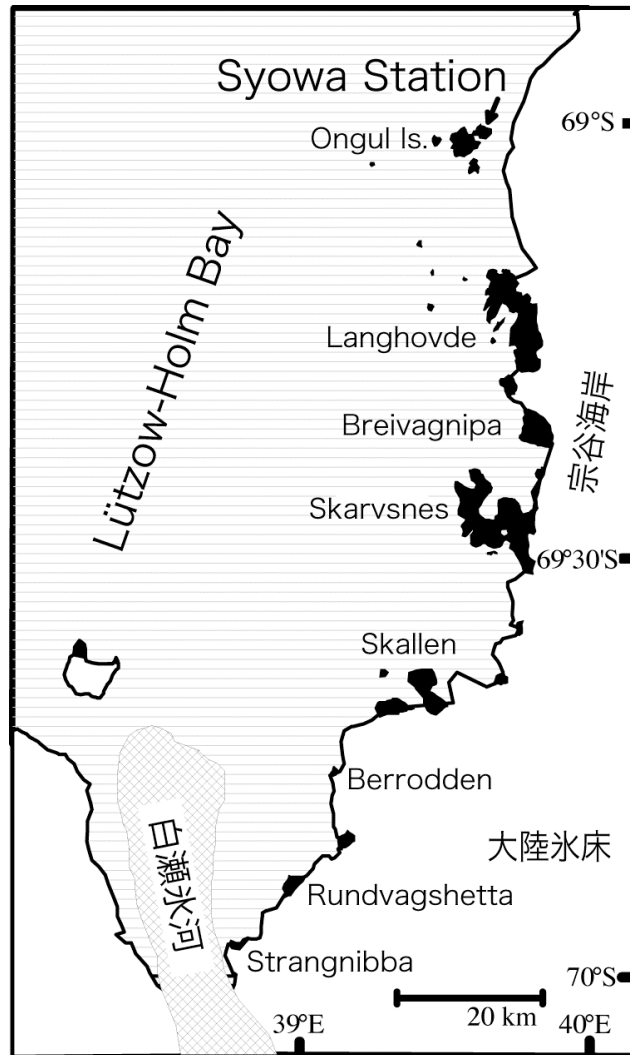


図 1-1. 東南極宗谷海岸縁辺に存在する露岩域（黒の塗りつぶし）と昭和基地の位置。



図 1-2. 南極特別保護区に指定されたラングホブデ（図 1-1 参照）雪鳥沢に発達した植生の様子。東南極の露岩域の中でも有数の豊かな植生である。

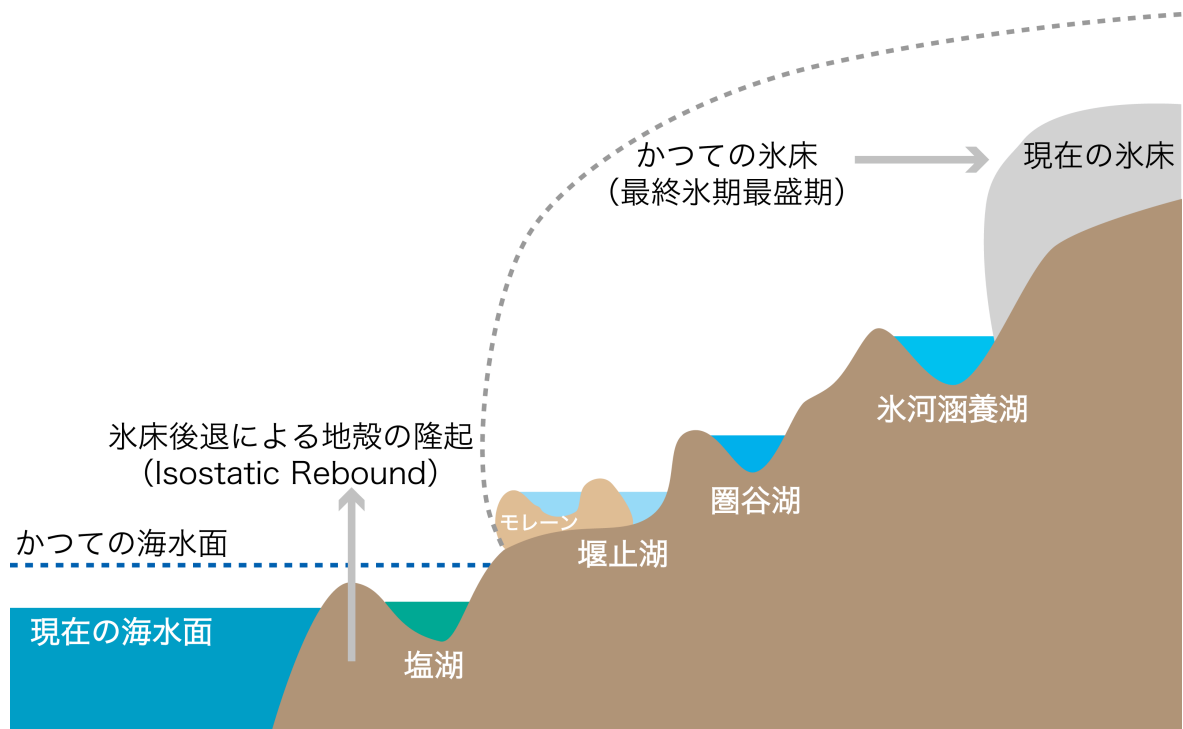


図 1-3. 南極大陸の露岩域における、最終氷期後の大陸氷床後退による様々な湖沼の創成とその後の湖沼の成立。

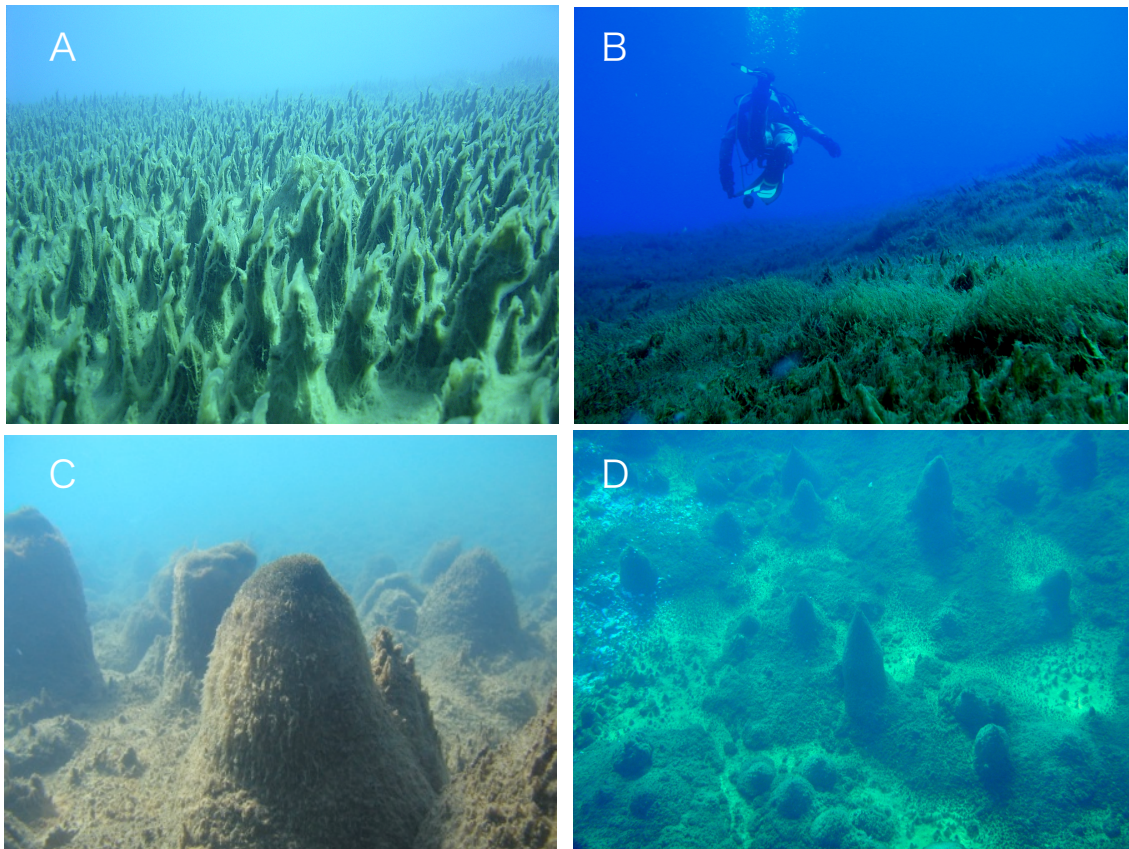


図 1-4. スカルプスネス露岩域に存在する様々な湖沼の湖底に広がる植物群落。
A、B: なまず池、C: 仏池*、D: 長池。
*仏池は仮称である。

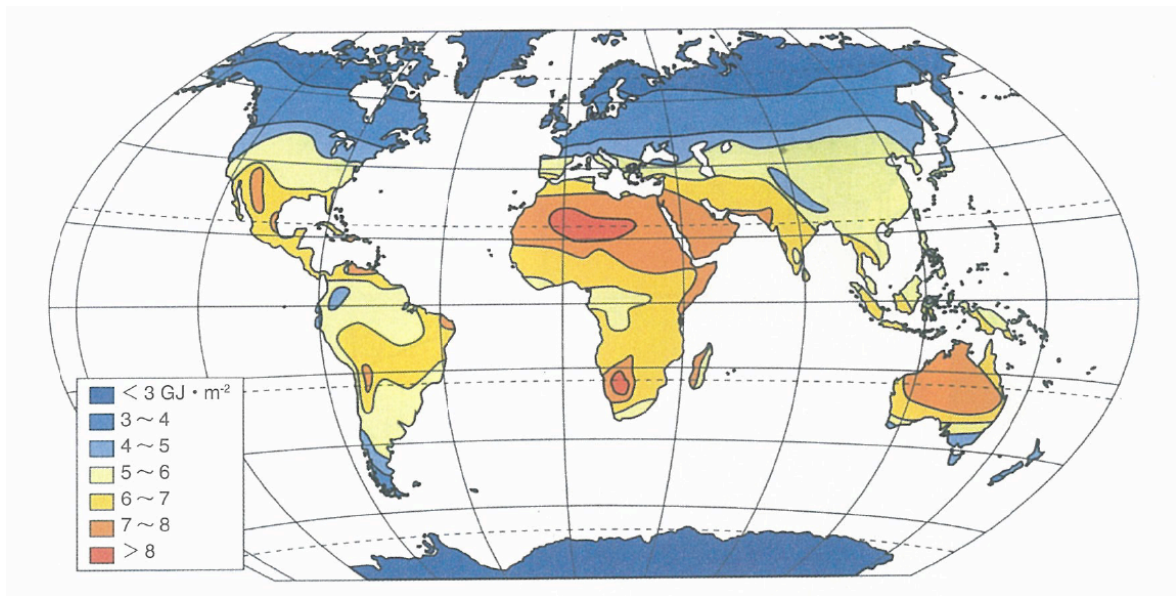


図 1-5. 年間総全天日射量 (GJ/m²)。地域的な差異はおもに緯度と局地的な雲量の違いによる (Larcher 2001 より)。

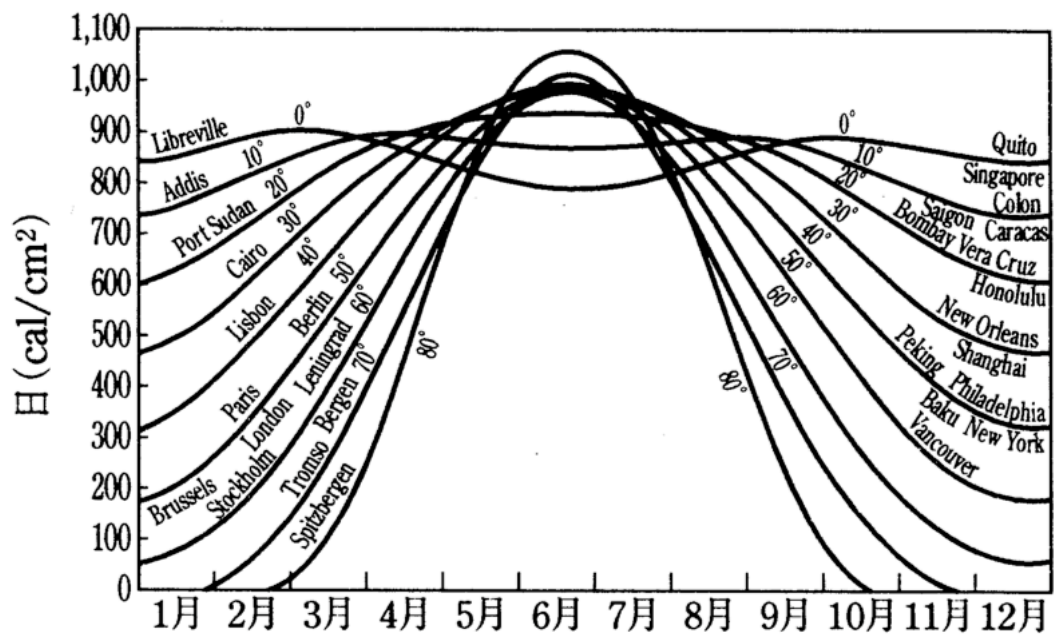


図 1-6. 緯度と季節（北半球）による地表面に到達する総輻射量の変化。
各月の 15 日を基準として晴天日について推定された数値で、 $\text{cal/cm}^2/\text{day}$
で表示されている（Gates 1962 を引用）。

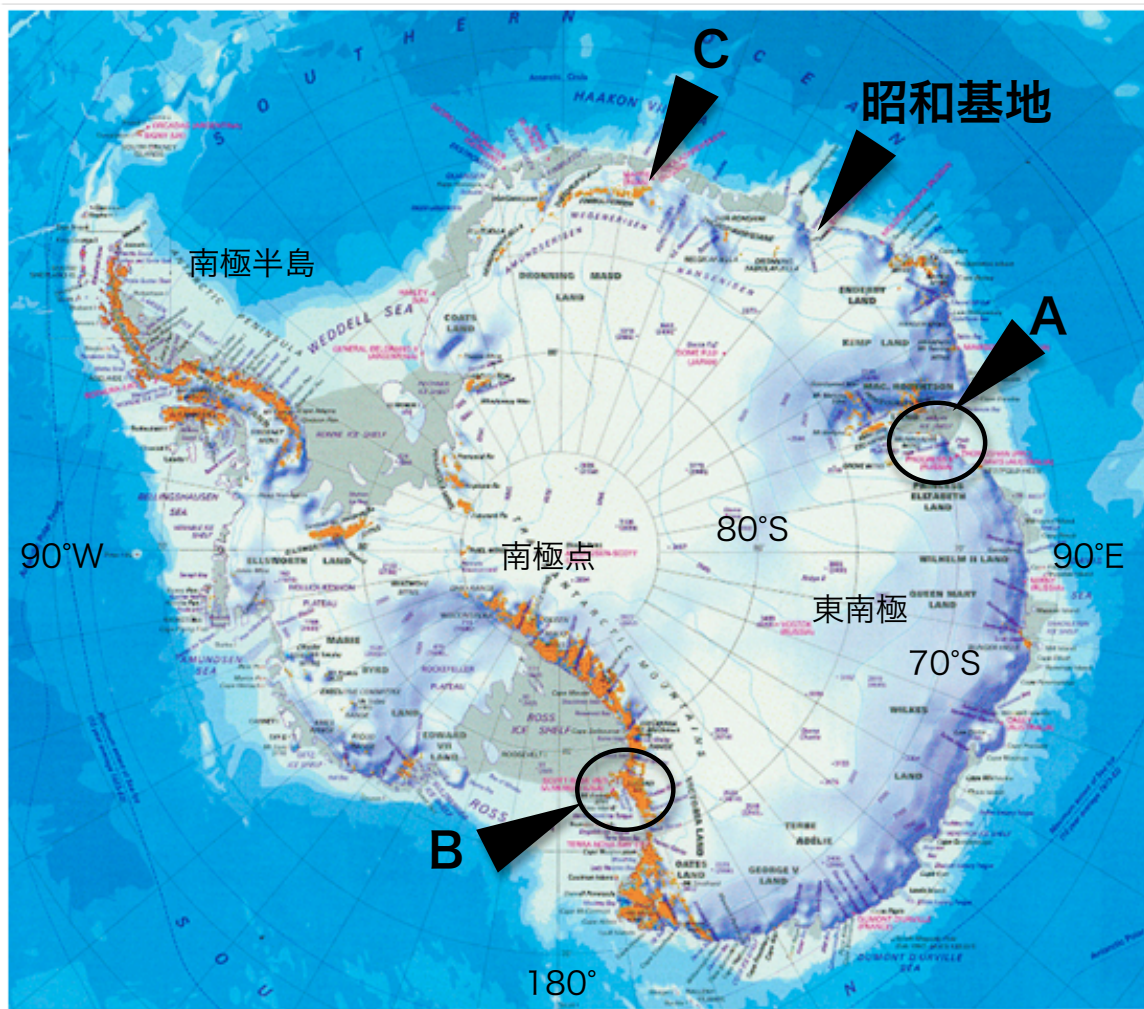


図 1-7. 他の南極地域の代表的な露岩域と調査湖沼の位置。

A: Vestfold Hills、Prydz 湾、B: Ross Island、Dry Valley、Southern Victoria Land、
C: Maitri 基地。

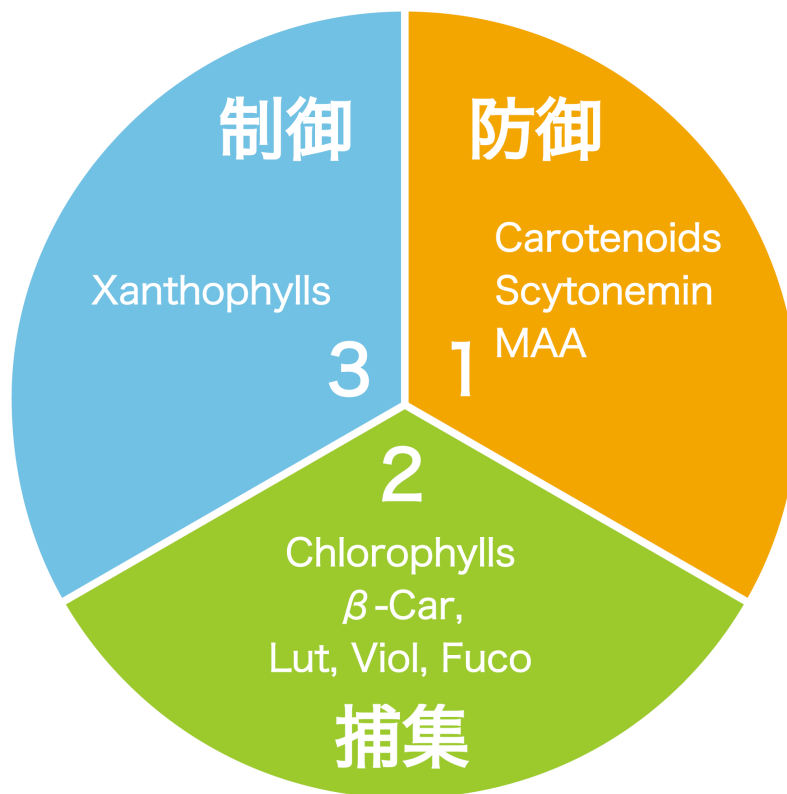


図 1-8. カロテノイド類、キサントフィル類、scytonemin、MAA の現在まで報告されている光に対して作用する各機能。

機能 1: 光の防御 (サンスクリーン、活性酸素やラジカルの消去)、機能 2 : 光の捕集、機能 3: 過剰な光の散逸による制御 (キサントフィルサイクル)。ここで表現した Carotenoids は Xanthophylls として本研究で扱う violaxanthin、diadinoxanthin、zeaxanthin、antheraxanthin、diatoxanthin、lutein を含む、全てのカロテノイド類である。光捕集機能として示した 4 種類のカロテノイド (β-Car: β-carotene、Lut: lutein、Viol: violaxanthin、Fuco: fucoxanthin) は、光化学系反応中心複合体、光化学系中心集光装置、光化学系周辺集光装置と結合するものの代表例で (高市ら 2006 より)、本研究で検出されたものである。

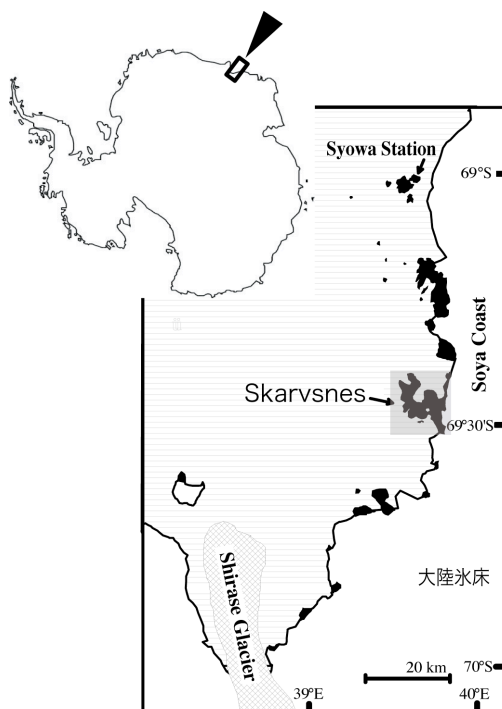
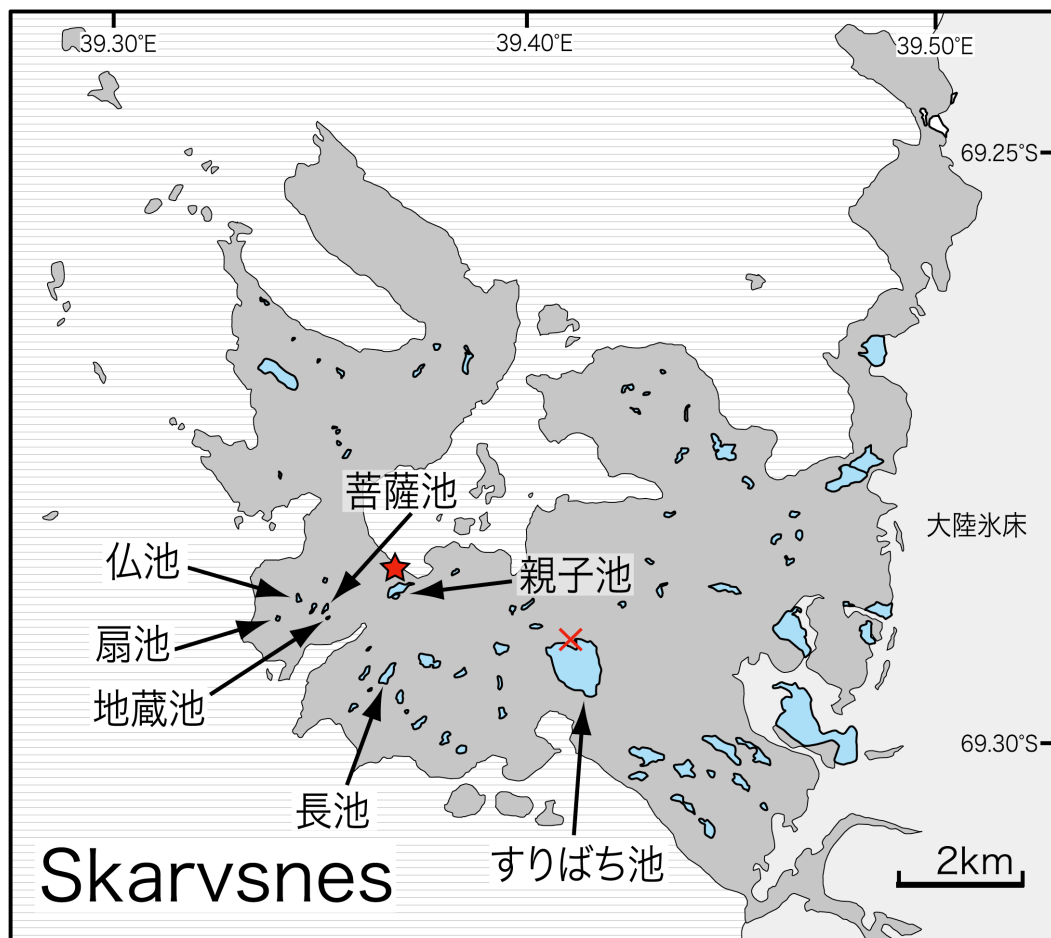


図 2-1. スカルブスネス露岩域と係留式観測機器および気象観測システムを設置した湖沼の位置。赤色の★印は、きざはし浜観測小屋、赤色の X 印は、気象観測装置の設置点を示す。



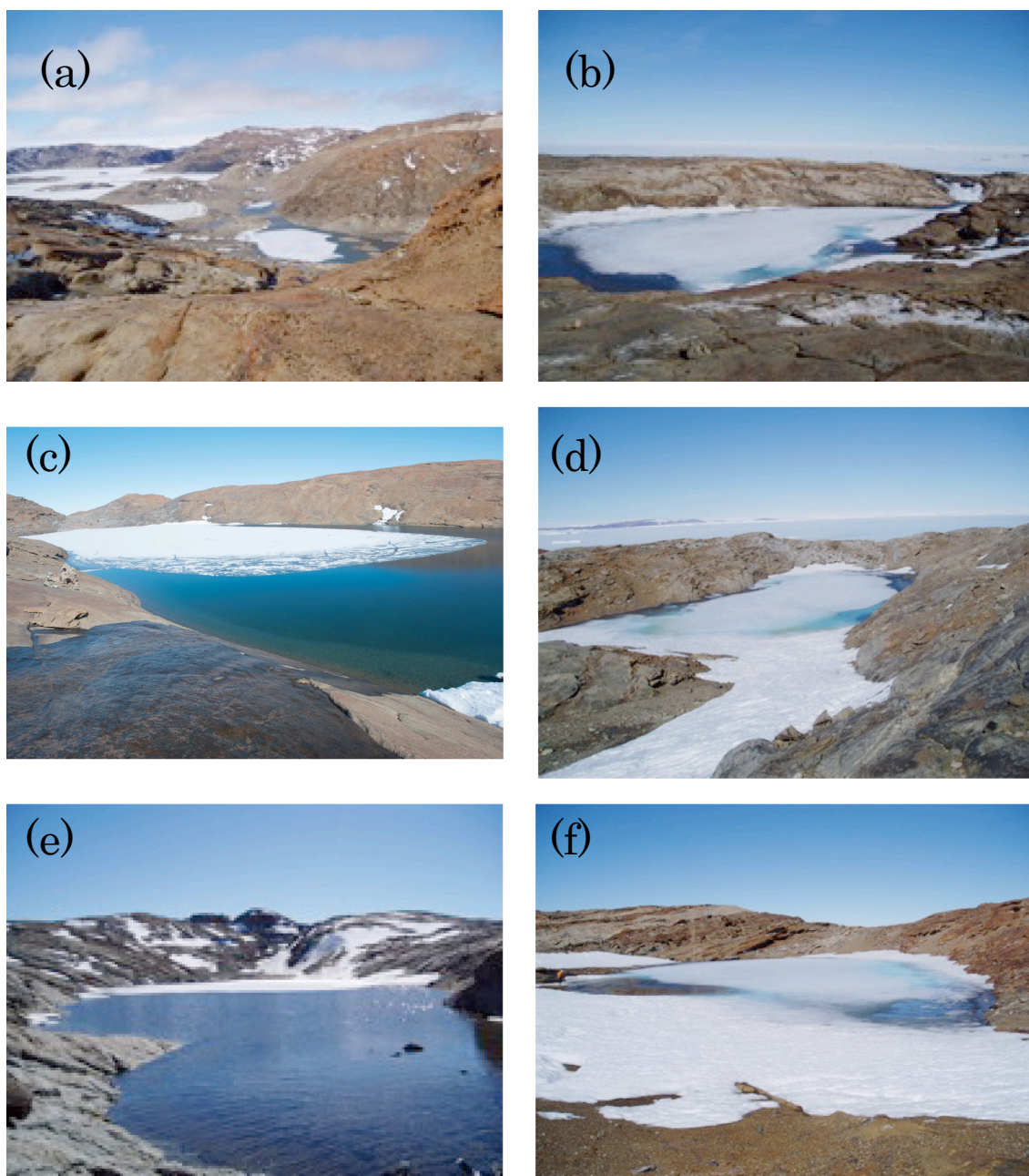


図 2-2. 夏期に撮影した(a)親子池、(b)仏池*、(c)長池、(d)地藏池*、(e)菩薩池*、(f)扇池*の景観。

*これらの湖沼名は仮称である。

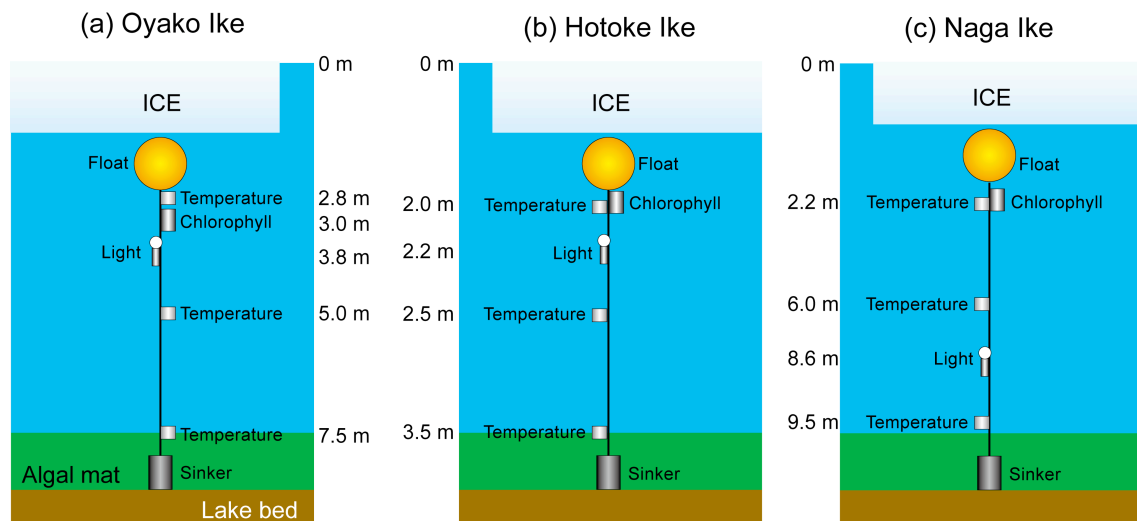


図 2-3. 各湖沼に設置した係留式観測機器の設計図。

(a) 親子池、(b) 仏池、(c) 長池。

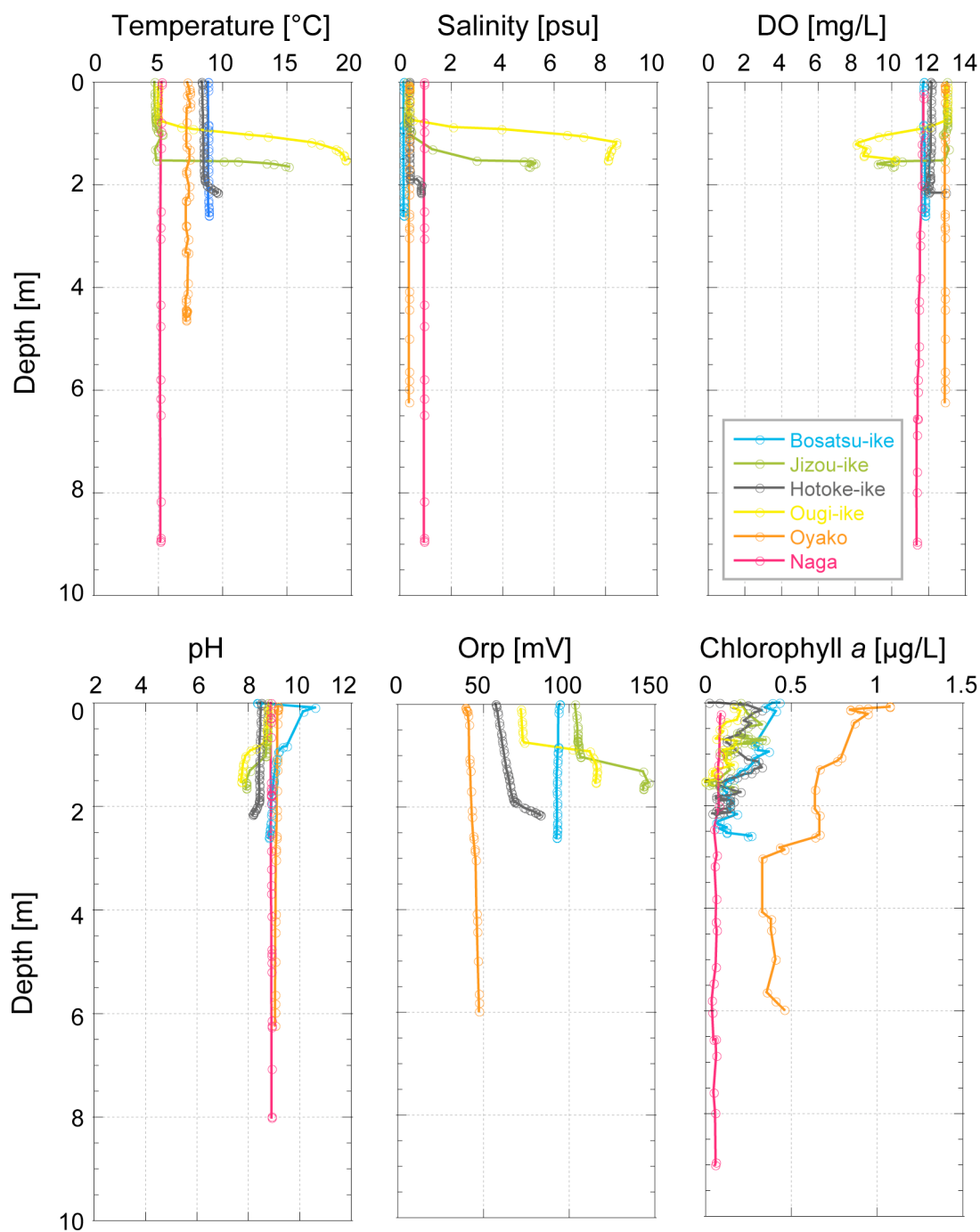


図 2-4. スカルプスネス露岩域湖沼における湖沼学的パラメーターの鉛直プロファイル。プロットとラインの色はそれぞれの湖沼を区別したものである。菩薩池、地藏池、仏池、扇池、親子池は 2007 年 1 月、長池は 2008 年 1 月に計測した。尚、長池は Orp センサー故障により、この項目のみ未計測である。

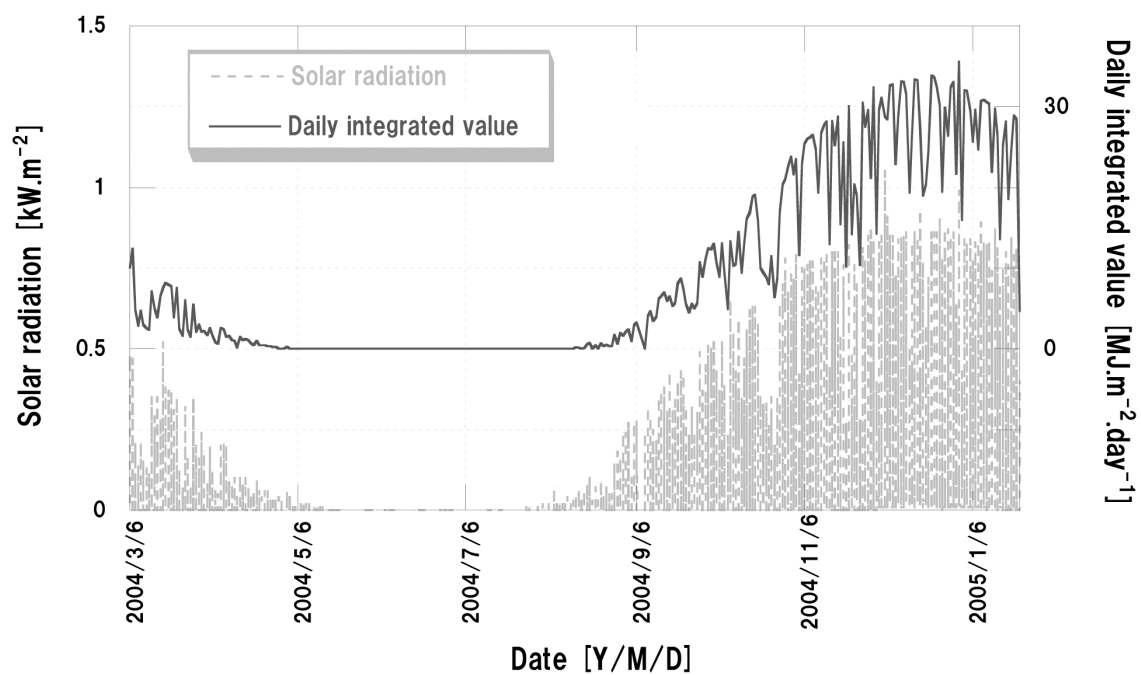


図 2-5. すりばち池湖岸で観測された日射量(灰色の点線)と日射量の日積算値(黒線)の変動。

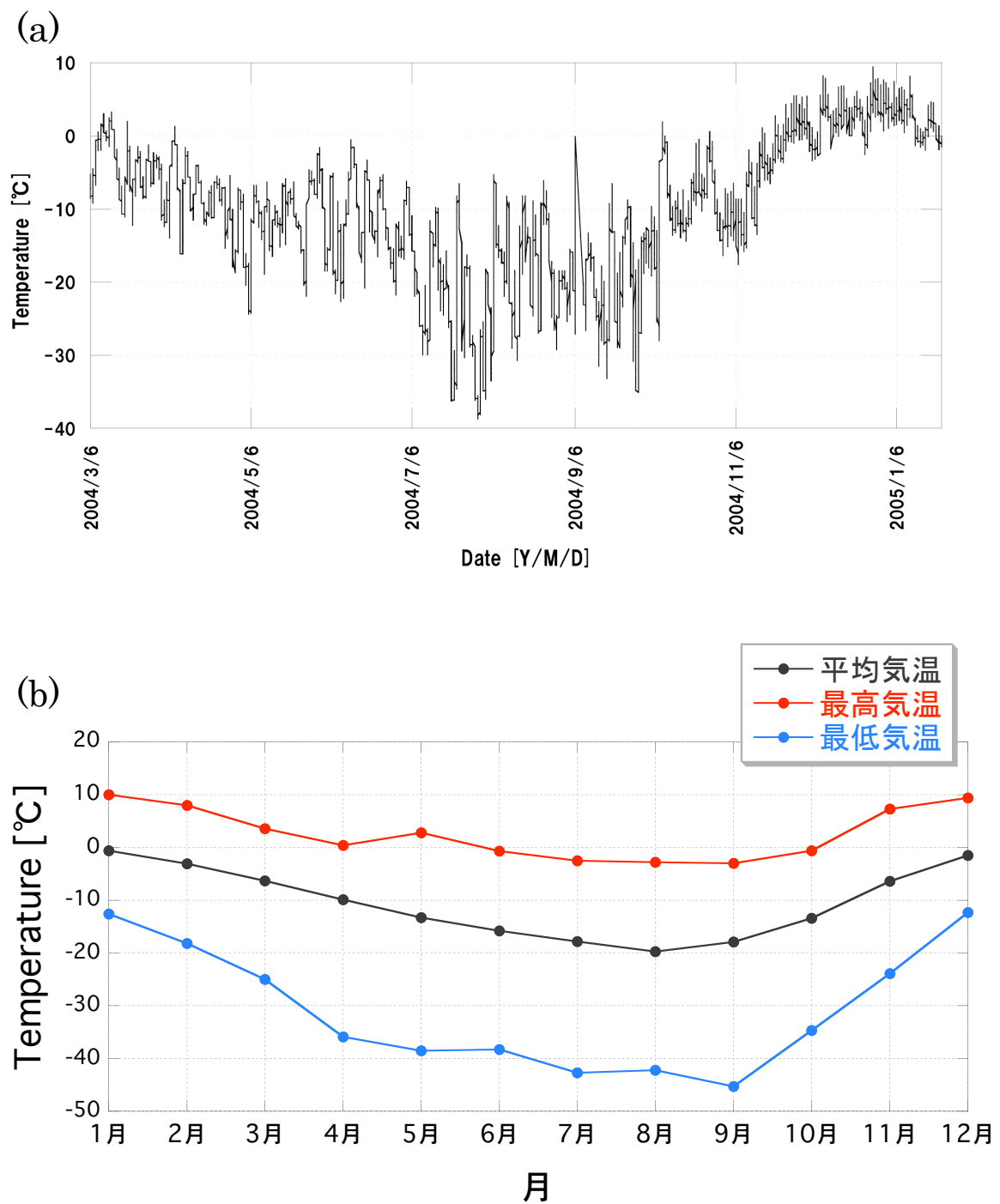


図 2-6. (a)すりばち池湖岸で観測された気温の変動。

(b)昭和基地で観測された月別平均気温、最高気温、最低気温の変動（気象庁公開データベース <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php> より。1977～2000 年にかけての観測値から統計し作図）。

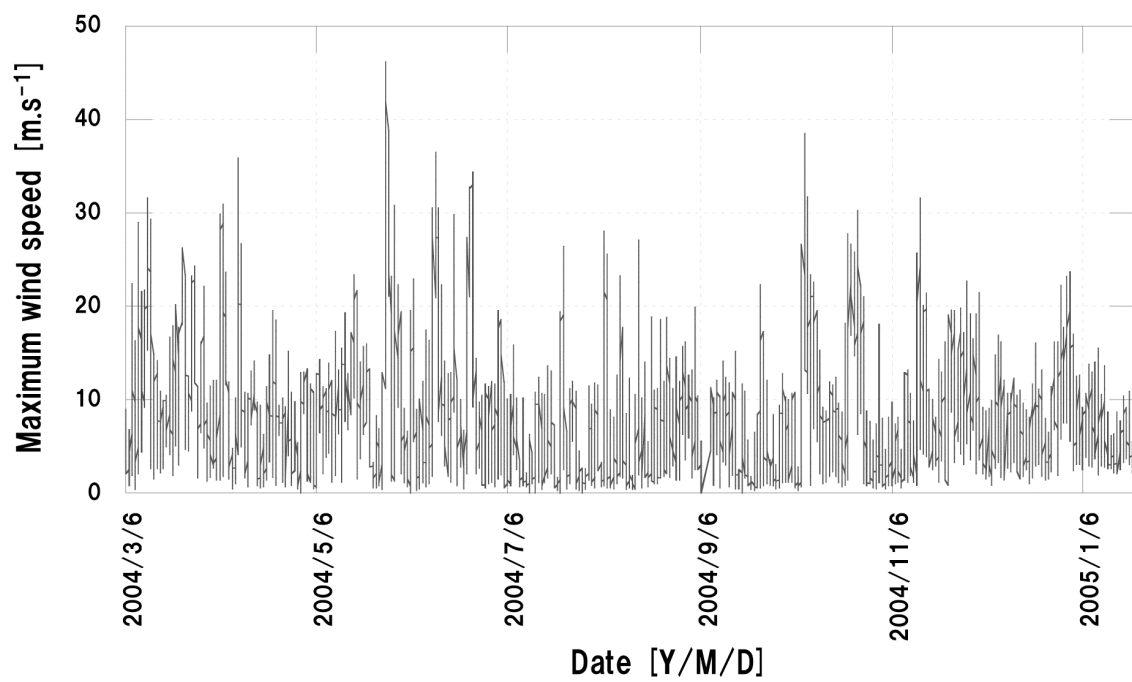


図 2-7. すりばち池湖岸で観測された最大風速。

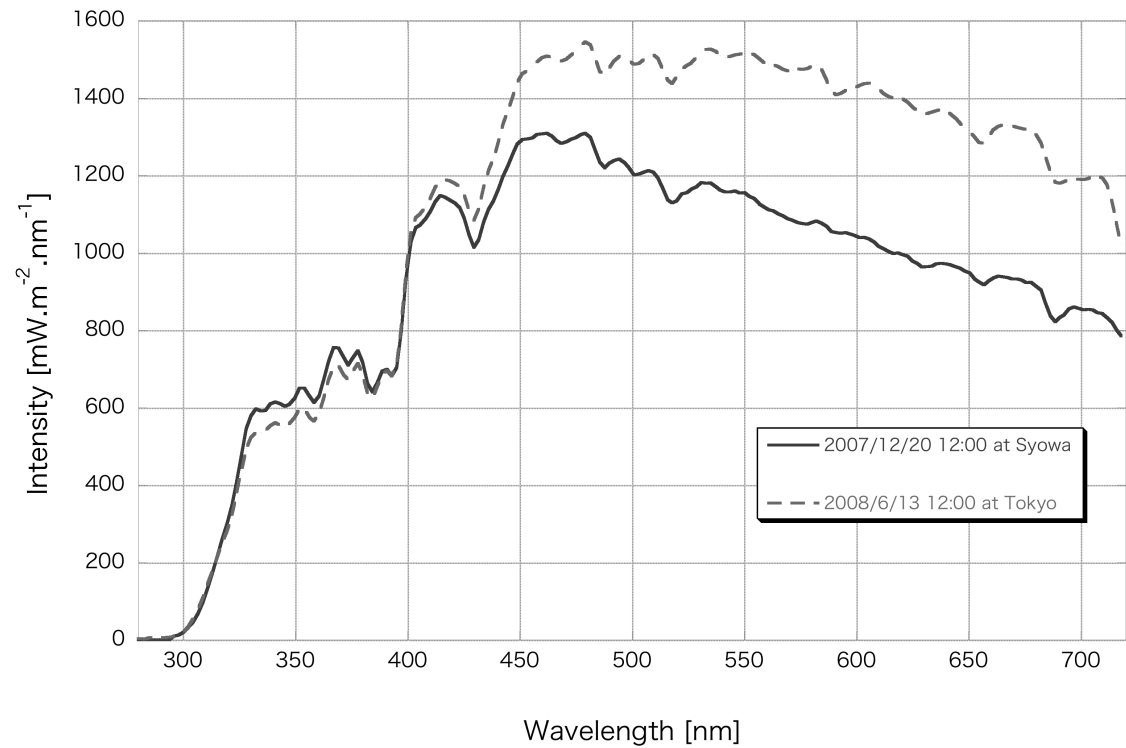


図 2-8. 快晴時の夏至付近に測定した昭和基地（実線）と東京（破線）における正午の太陽光スペクトル。

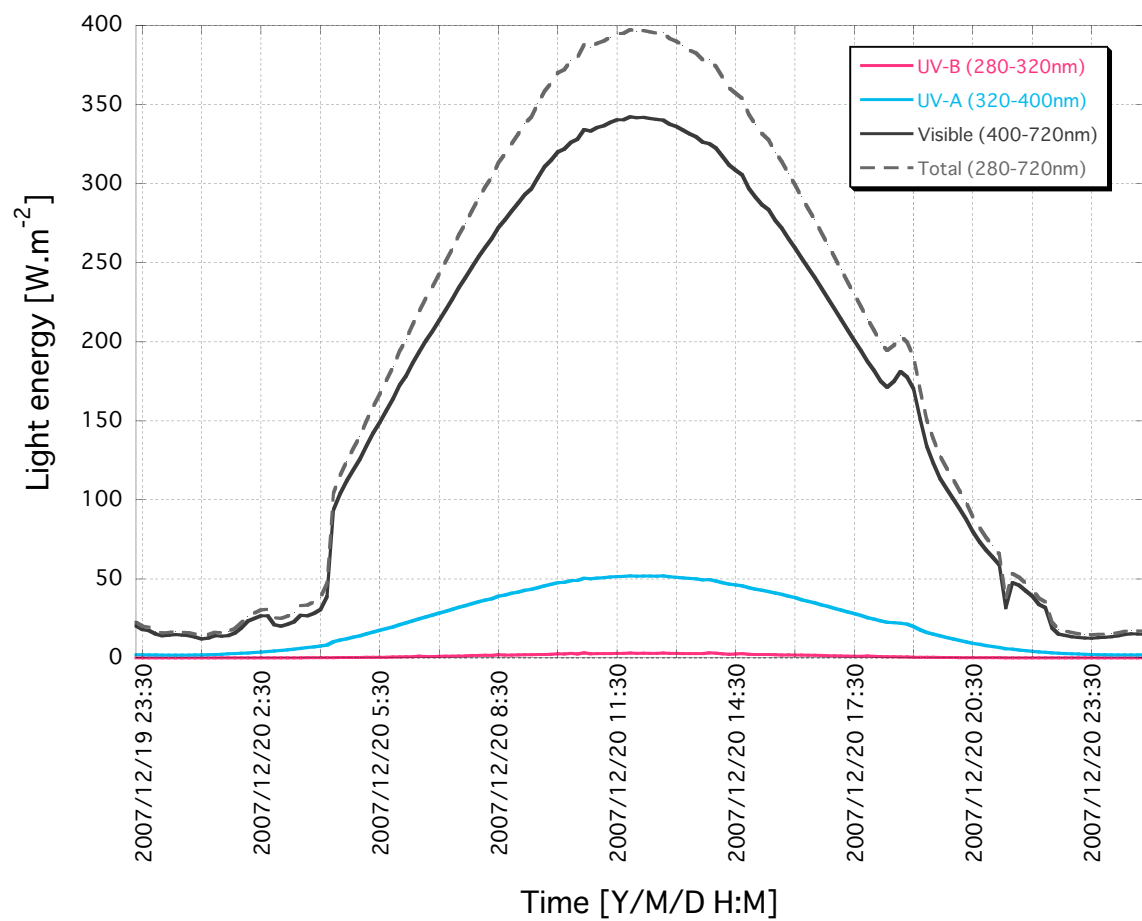


図 2-9. 快晴時の夏至付近に測定した昭和基地の太陽光エネルギー（UV-B: 280-320nm 赤色の実線、UV-A: 320-400nm 水色の実線、Visible:400-720nm 黒色の実線、Total: 280-720nm 黒色の点線）の日周変動。

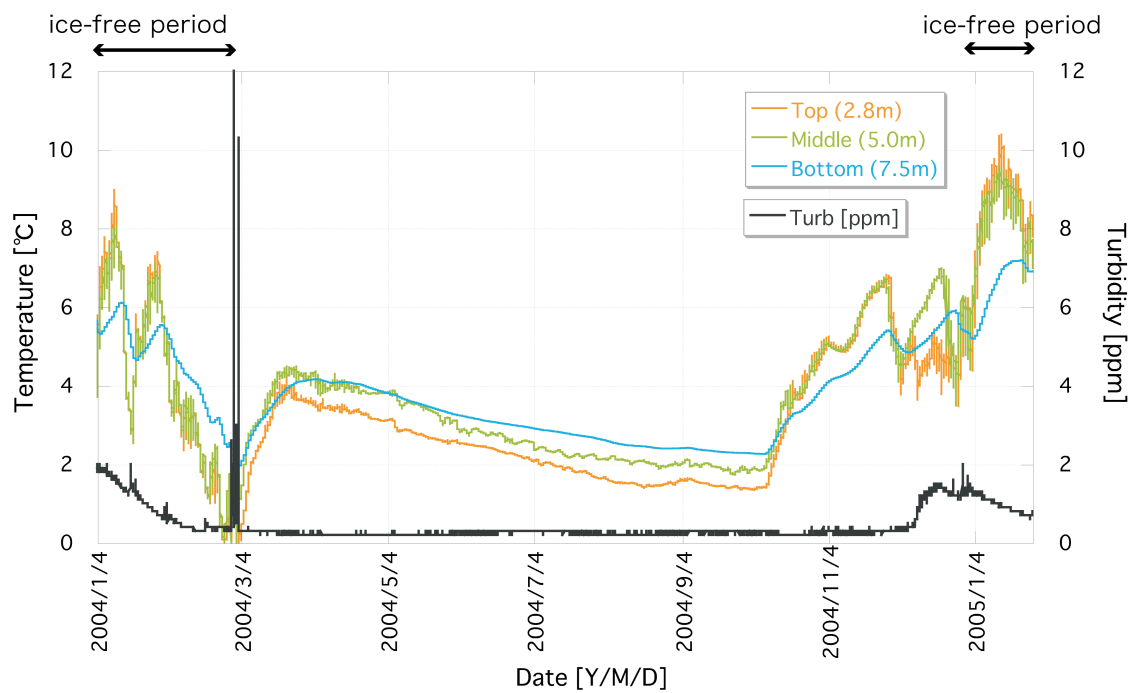


図 2-10. 親子池水中における濁度（水深 3m）と各水深の水温の変動。ラインの色の違いは測定水深を区別したものである。

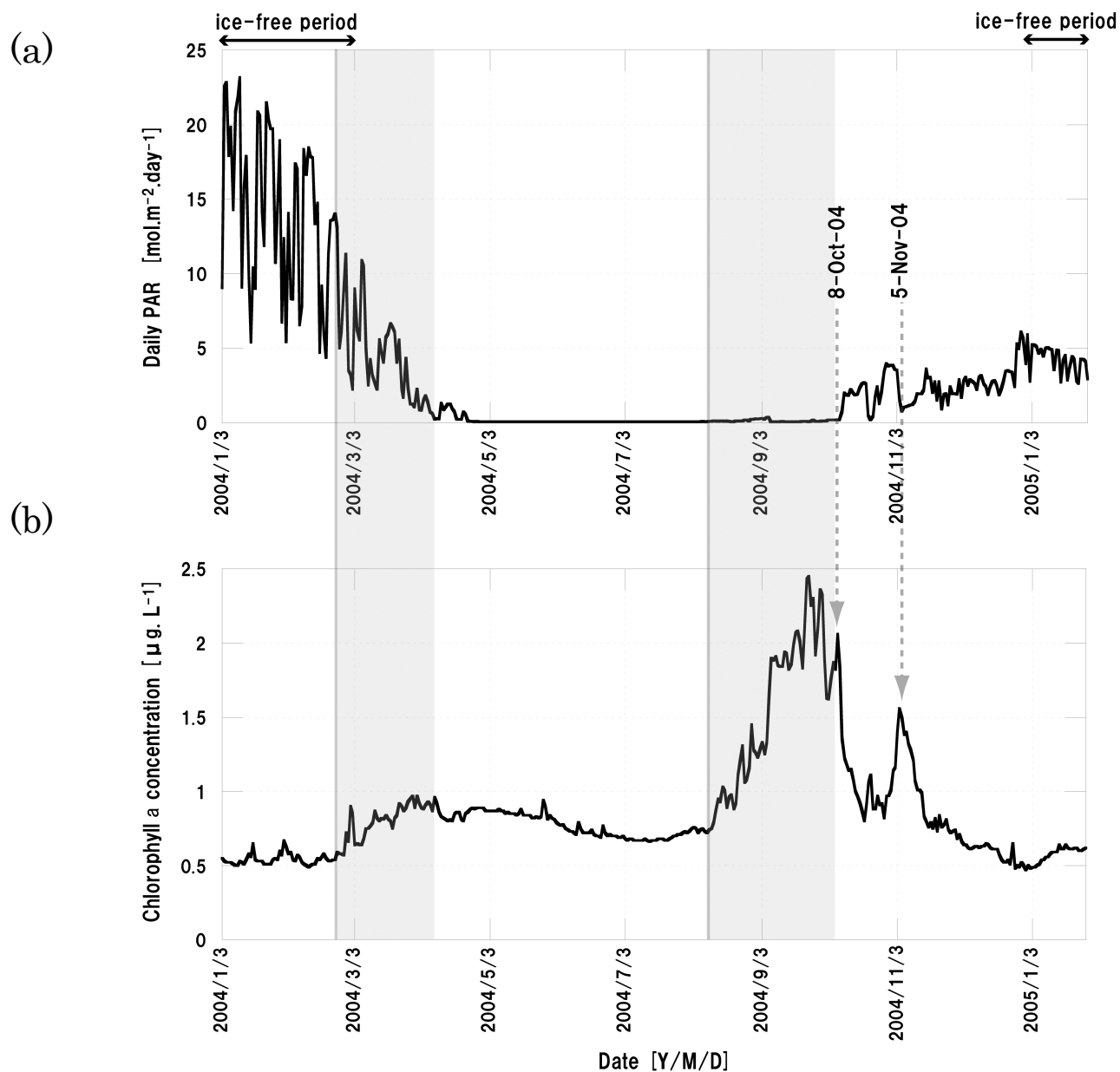


図 2-11. 親子池の (a) 水深 3.8m における PAR と、(b) 3.0m における chl *a* 濃度の変動。灰色に塗ったエリアは chl *a* の蛍光値に増加が認められた期間を示す。

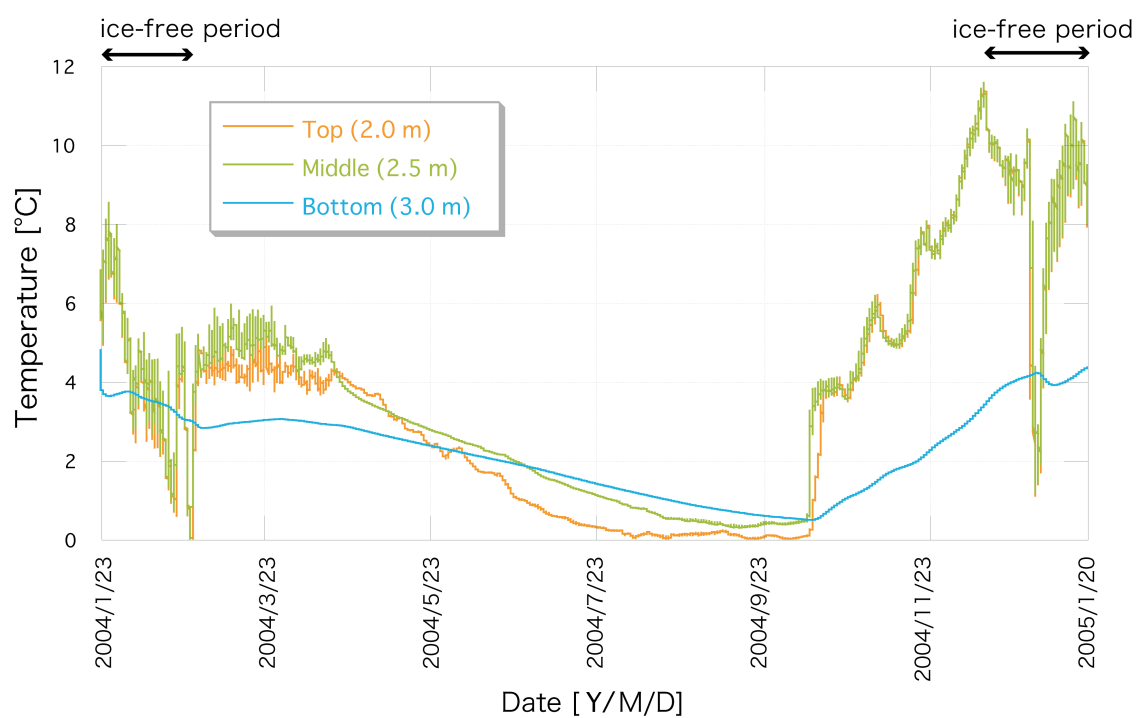


図 2-12. 仏池の各水深における水温の変動。ラインの色の違いは測定水深を区別したものである。

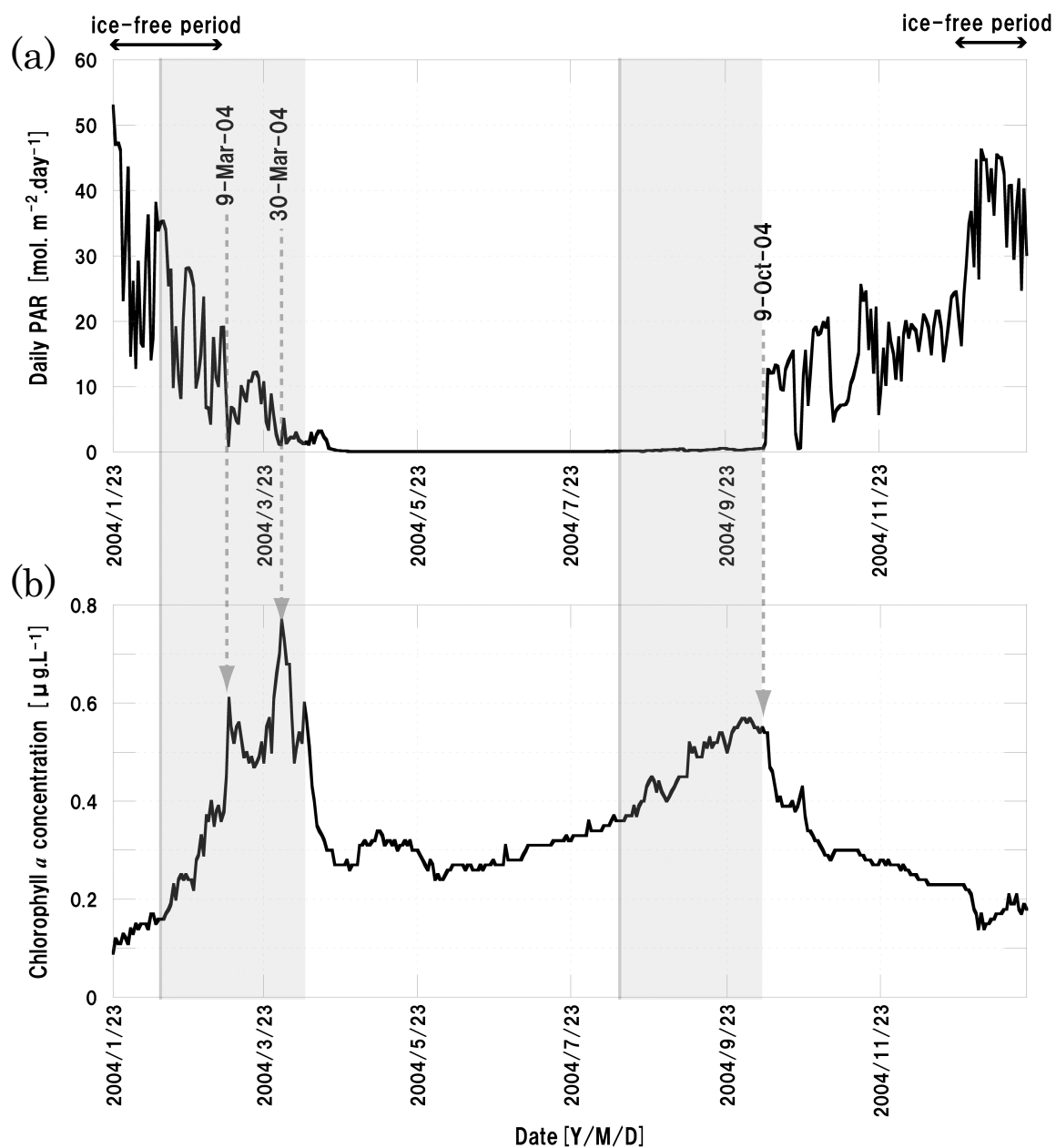


図 2-13. 仏池の (a) 水深 2.2m における PAR と、(b) 2.0m における chl *a* 濃度の変動。灰色に塗ったエリアは chl *a* の蛍光値に顕著な増加が認められた期間を示す。

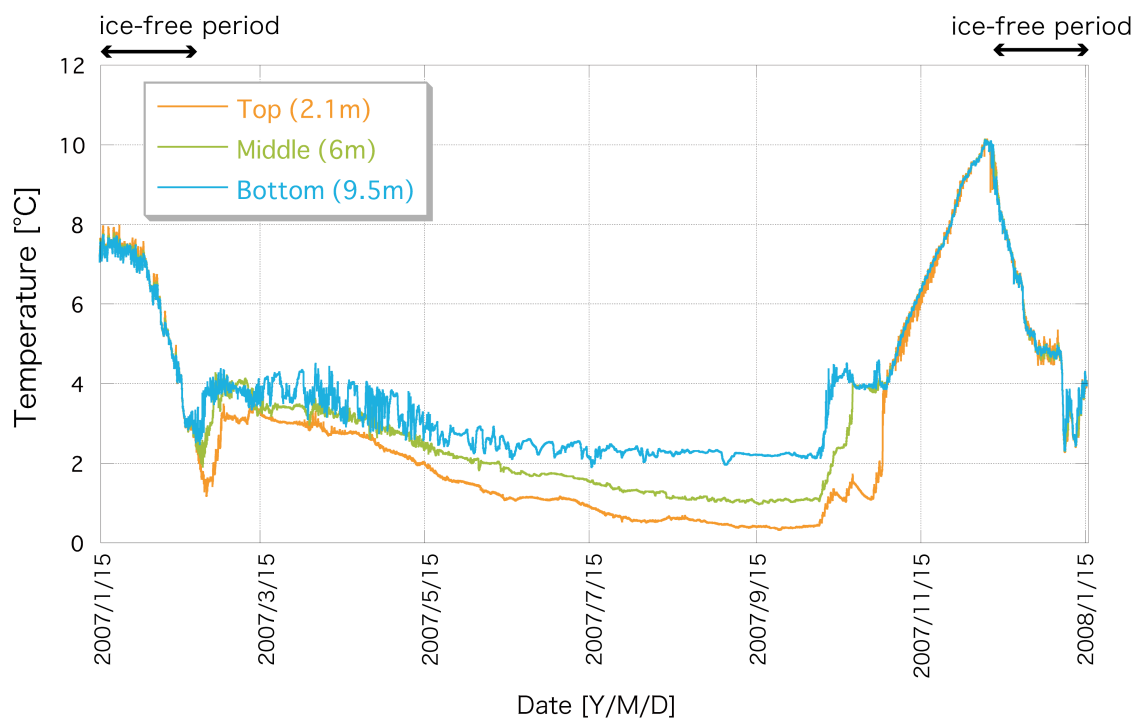


図 2-14. 長池の各水深における水温の変動。ラインの色の違いは測定水深を区別したものである。

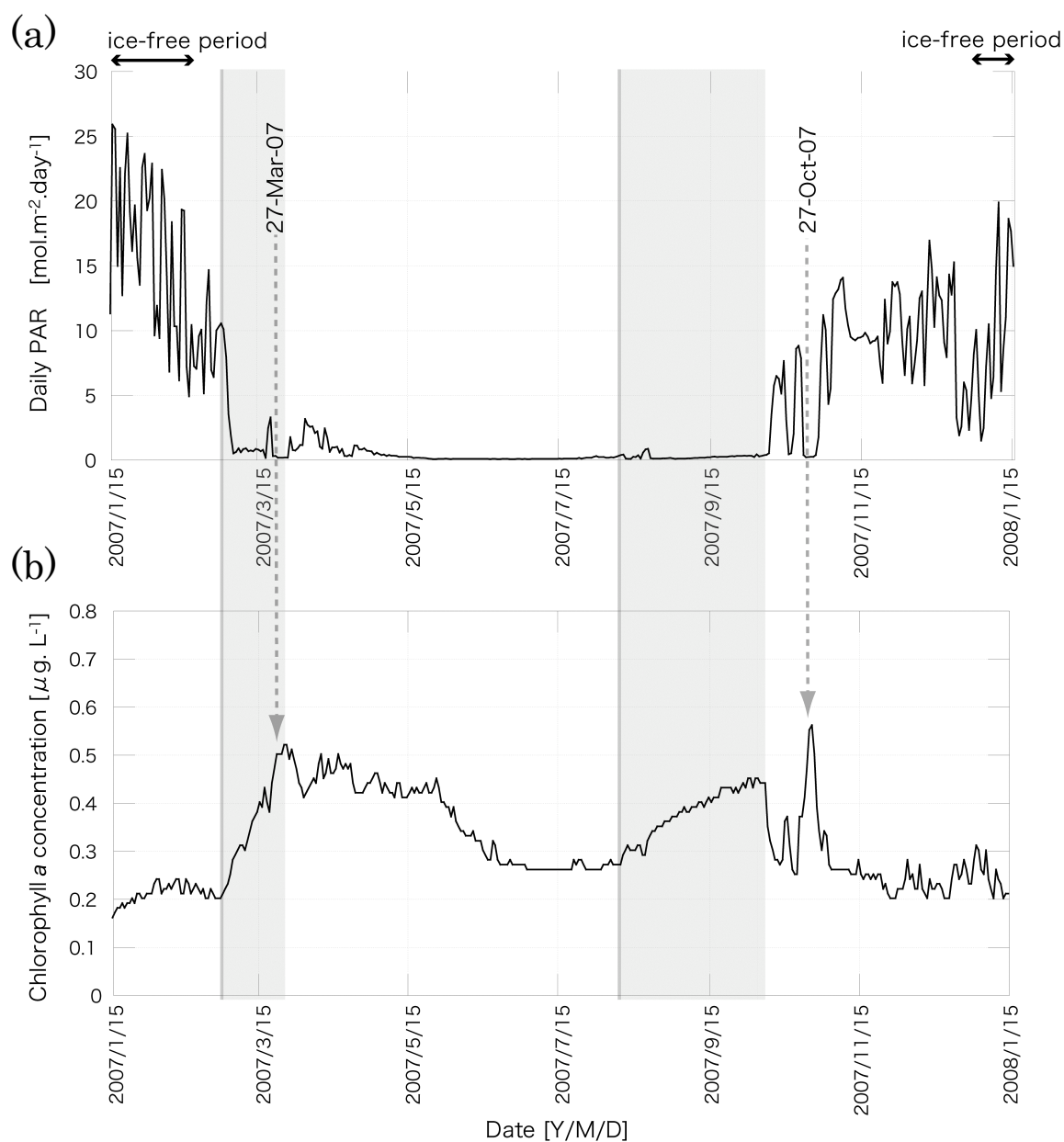


図 2-15. 長池の (a) 水深 8.5m における PAR と、(b) 2.1m における chl *a* 濃度の変動。灰色に塗ったエリアは chl *a* の蛍光値に顕著な増加が認められた期間を示す。

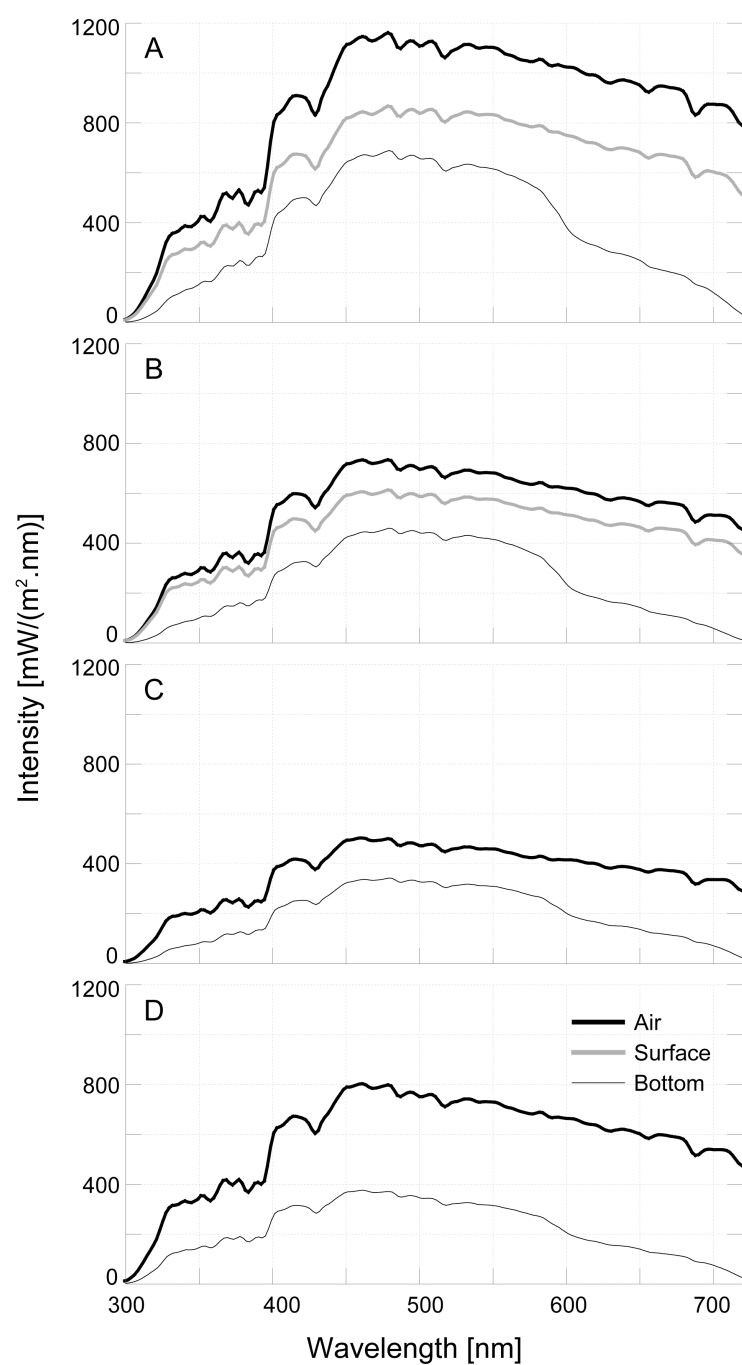


図 3-1. 空中(Air)、湖面(Surface) 、湖底(Bottom)における光スペクトル強度。
A: 地蔵池、B: 菩薩池、C: 仏池、D: 扇池。 仏池と扇池の湖面における
光スペクトルは、測定ミスによりデータ欠損。測定した湖底水深は、地蔵
池で 1.80m、菩薩池で 2.51m、仏池で 2.06m、扇池で 1.67m であった。

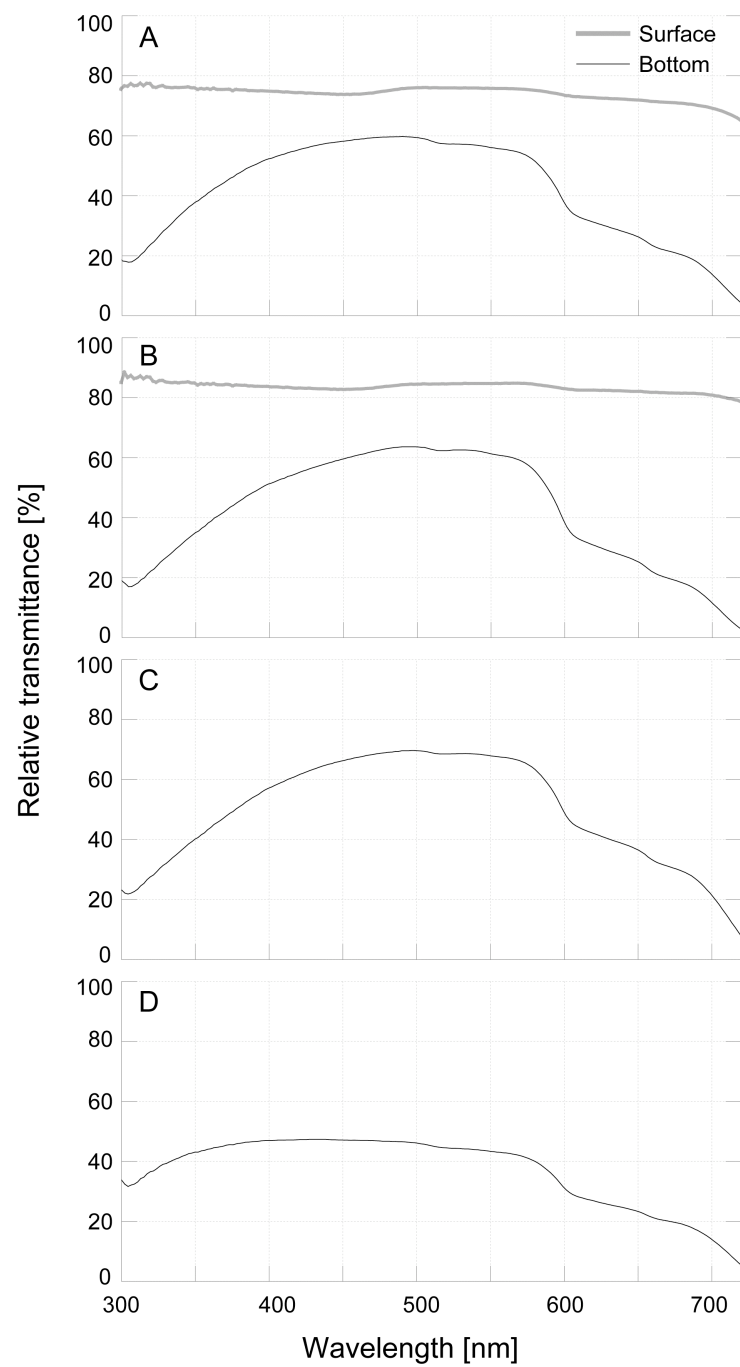


図 3-2. 湖面に到達した光スペクトルに対して湖底に到達した光スペクトルの相対透過率。A: 地藏池、B: 菩薩池、C: 仏池、D: 扇池。

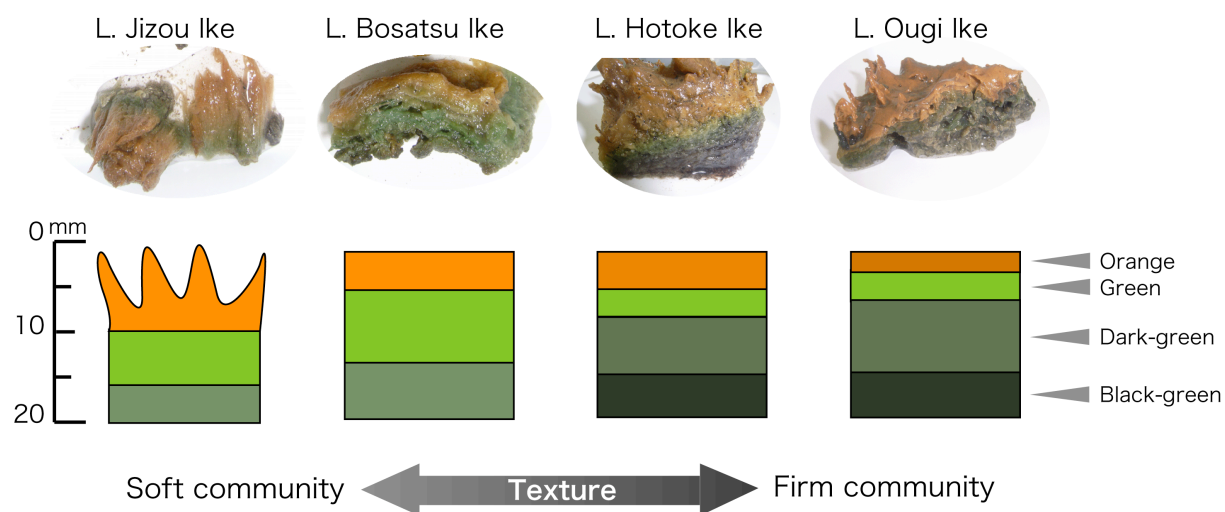


図 3-3. 各湖底藻類の鉛直断面写真と、色の変化・群集の質感を表した模式図。

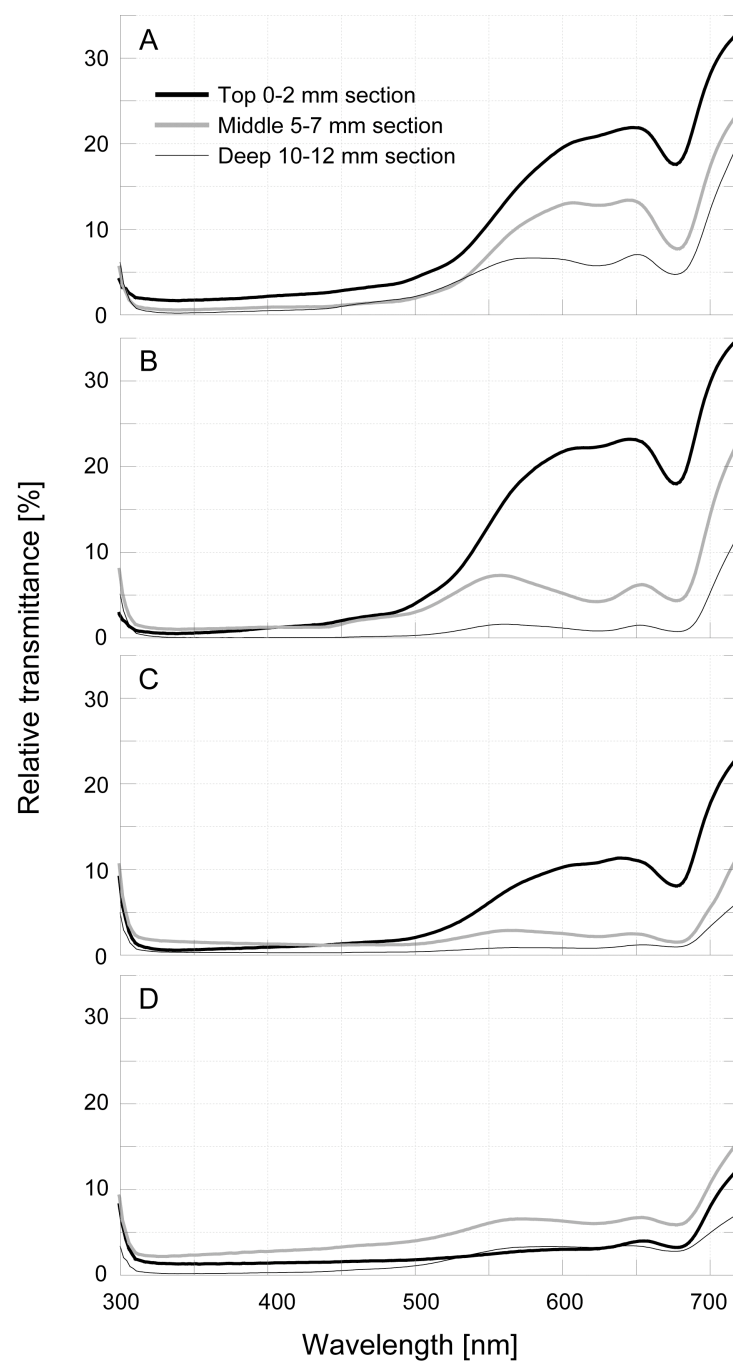


図 3-4. 各湖底藻類の表層から各層（表層 0-2mm、中層 5-7mm、下層 10-12mm）まで到達した光スペクトルの相対透過率。A: 地藏池、B: 菩薩池、C: 仏池、D: 扇池。

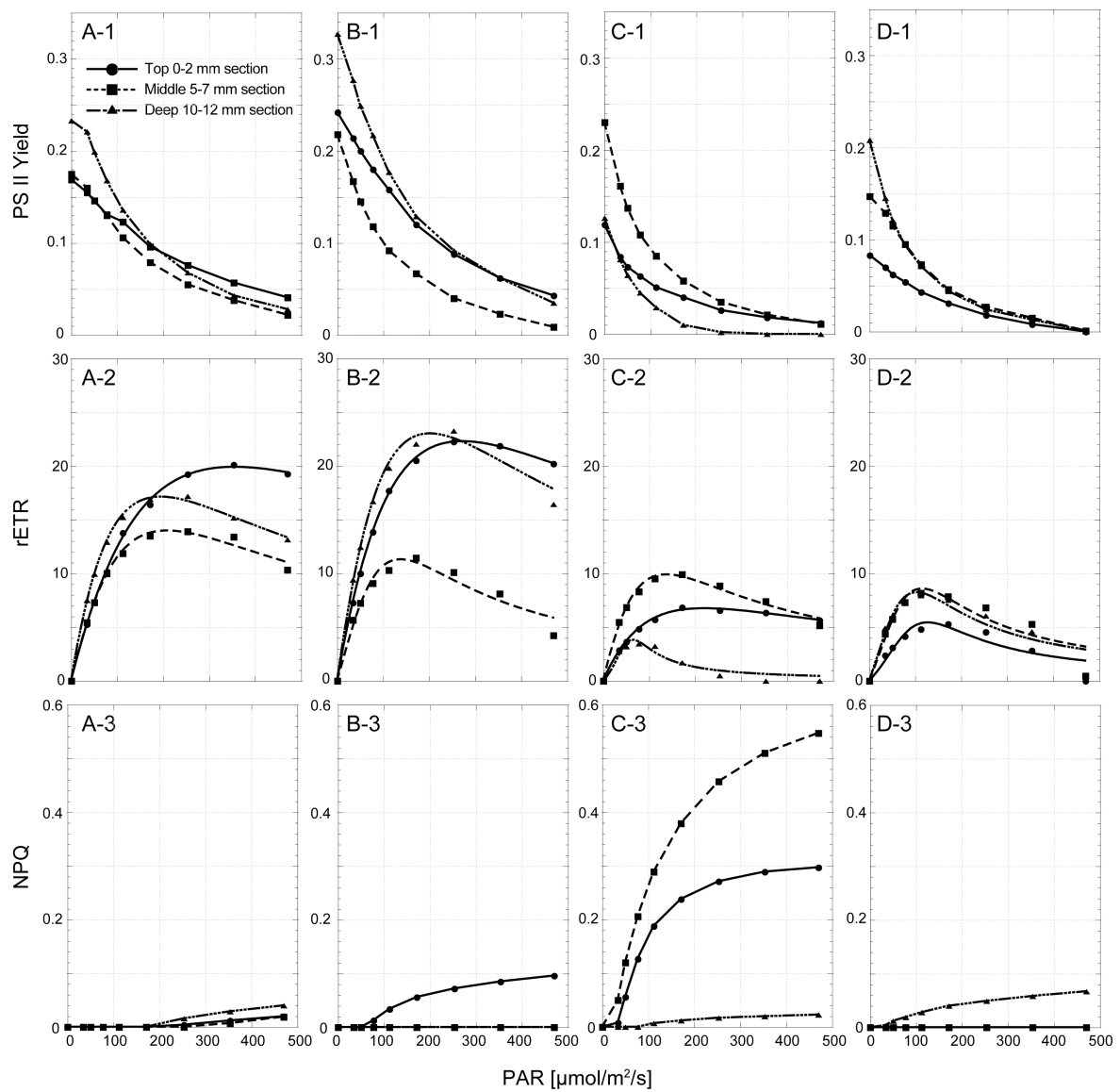


図 3-5. PAM 測定結果から決定した光-光合成曲線。光強度に対する 1: PS II 量子収率、2: $rETR$ 、3: NPQ の変化。A: 地藏池、B: 菩薩池、C: 仏池、D: 扇池。

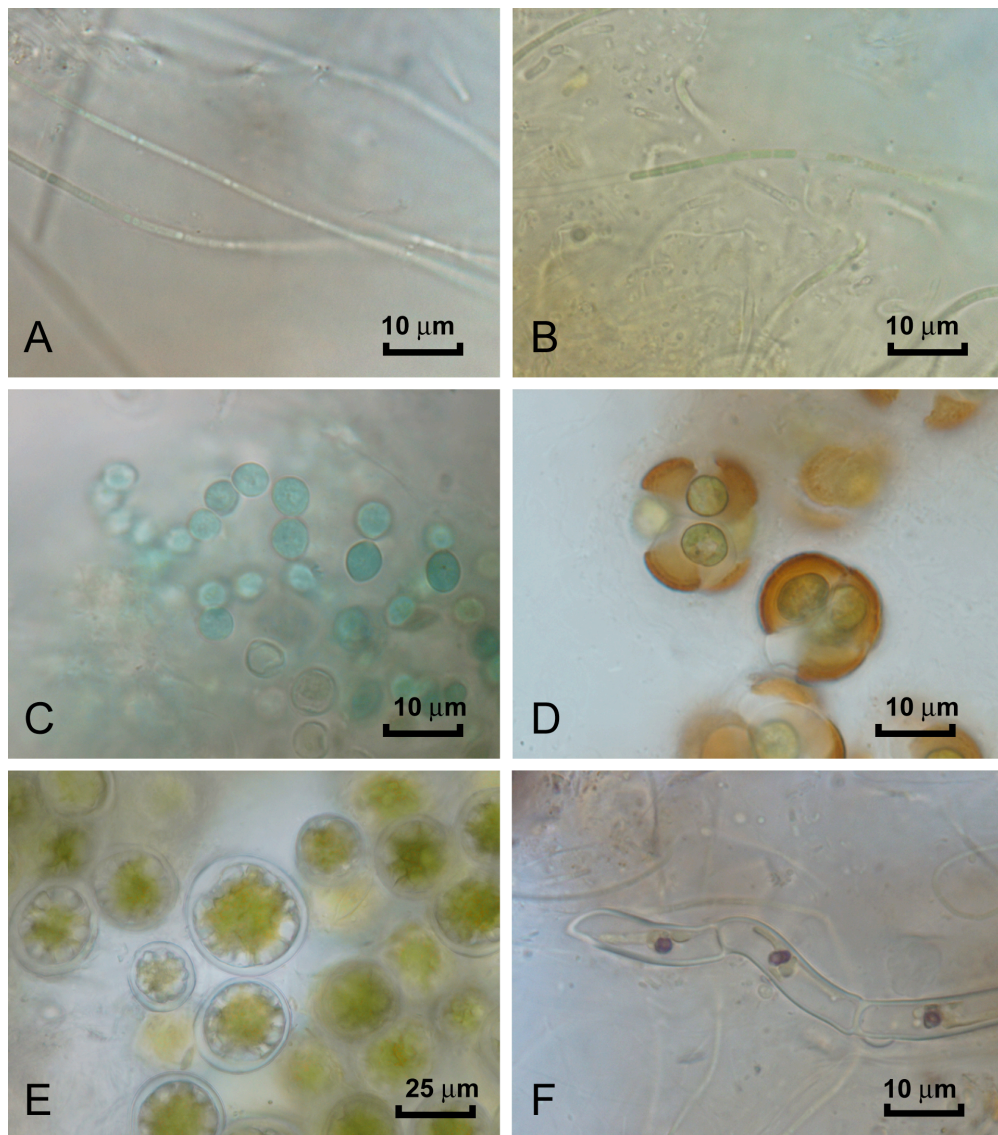


図 3-6. 各湖底藻類マット中の優占種の写真。A: *Leptolyngbya perelegans*、
B: *Leptolyngbya tenuis*、C: *Nostoc* sp.1、D: cf. *Thrakochloris* sp、
E: *Kentrosphaera grandis*、F: *Oedogonium* sp.。各細胞のピレノイドは
ルゴール染色をしたものである。

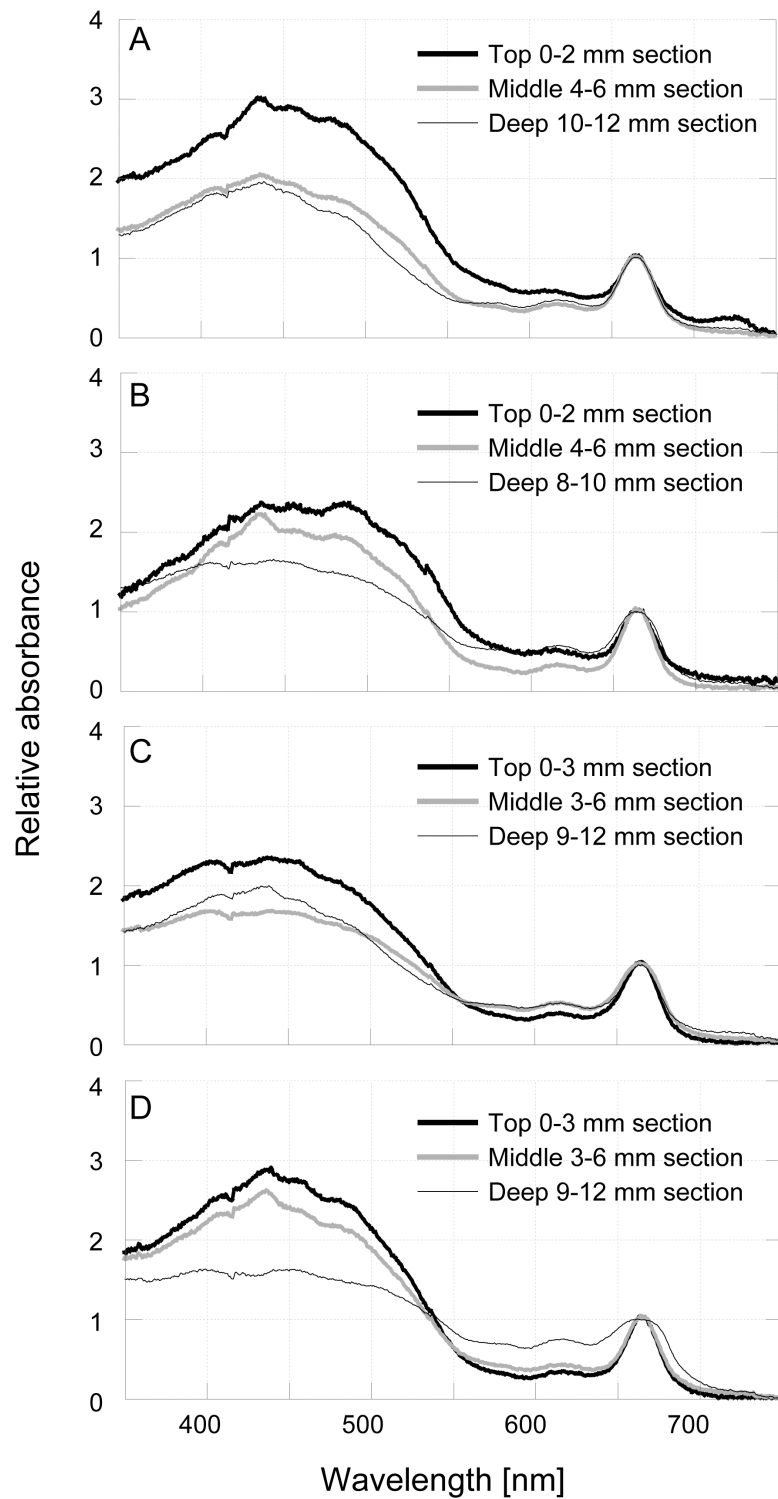


図 3-7. 各湖底藻類の各層（表層 0-2mm、中層 5-7mm、下層 10-12mm）における、DMF 抽出液の吸収スペクトル。全てのスペクトルは 663nm (chl *a* の長波長側の吸収に起因する) の値を 1 として表示した。A: 地蔵池、B: 菩薩池、C: 仏池、D: 扇池。

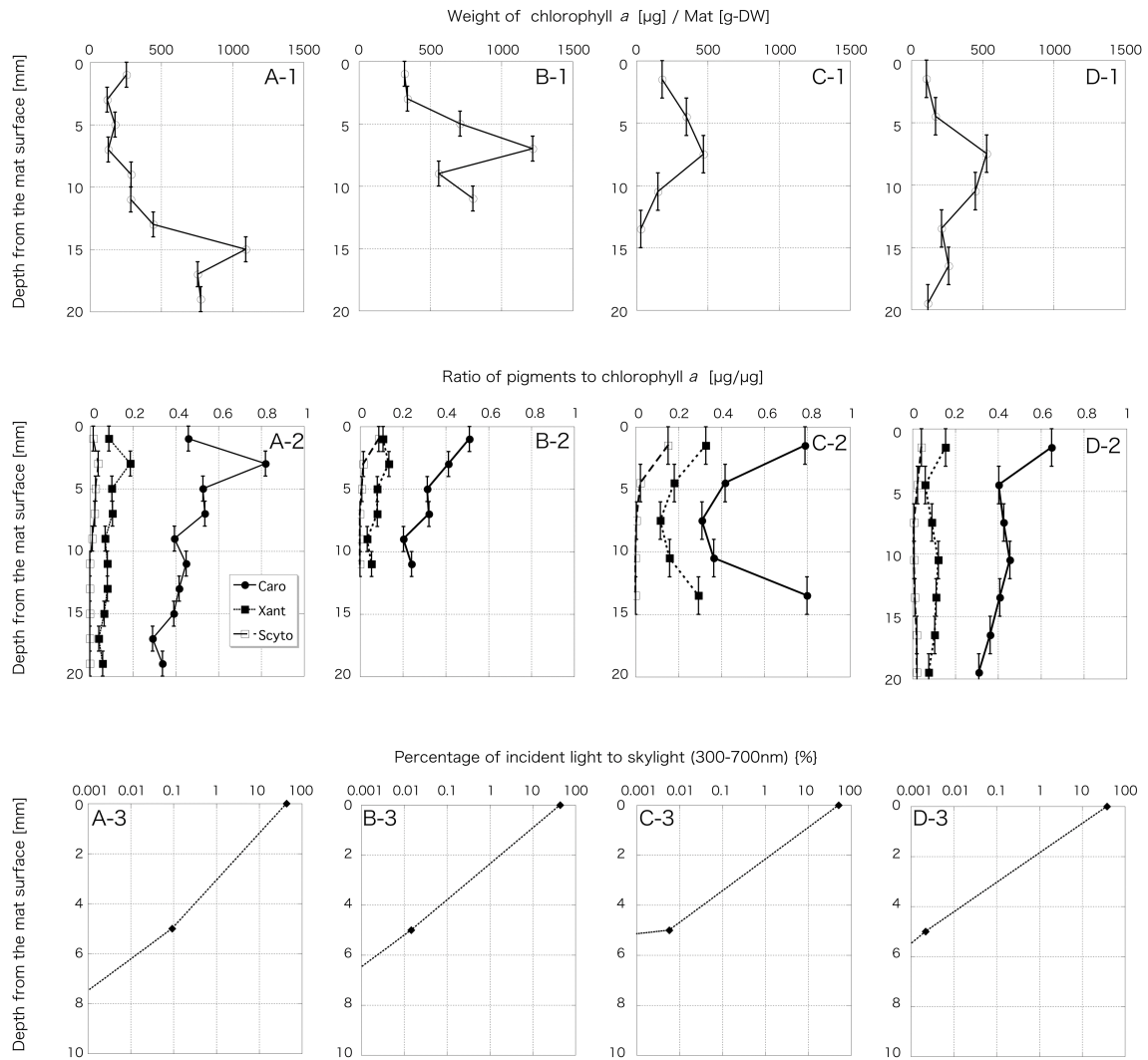


図 3-8. 各藻類群集中における以下の鉛直プロファイル。

最上部 4 つのパネル：chl *a* 含有量[μg /乾燥重量 g]、

中央 4 つのパネル：chl *a* に対する各色素類の重量比（黒丸の実線：全カロテノイド類、黒四角の点線：全キサントフィル類、白抜き四角の破線：scytonemin）、

最下部 4 つのパネル：地上光に対する群集内部への入射光の推定値 (300-700nm)。

A: 地蔵池、B: 菩薩池、C: 仏池、D: 扇池。

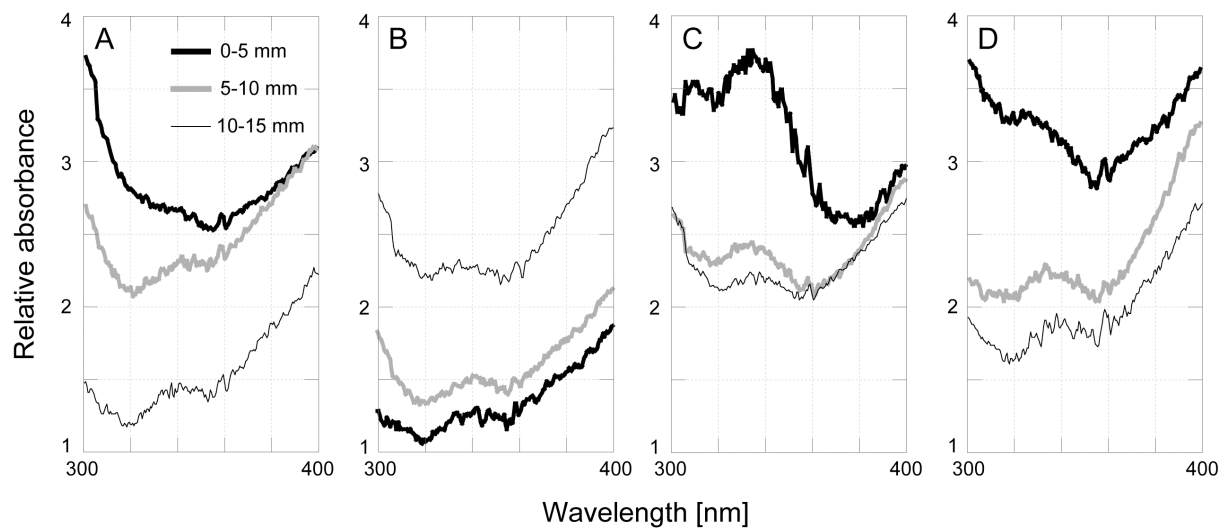


図 3-9. 各湖底藻類の各層（表層 0-2mm、中層 5-7mm、下層 10-12mm）における、80%エタノール水溶液抽出物の吸収スペクトル。全てのスペクトルは 663nm（chl *a* の長波長側の吸収に起因する）の値を 1 として表示した。
A: 地蔵池、B: 菩薩池、C: 仏池、D: 扇池。

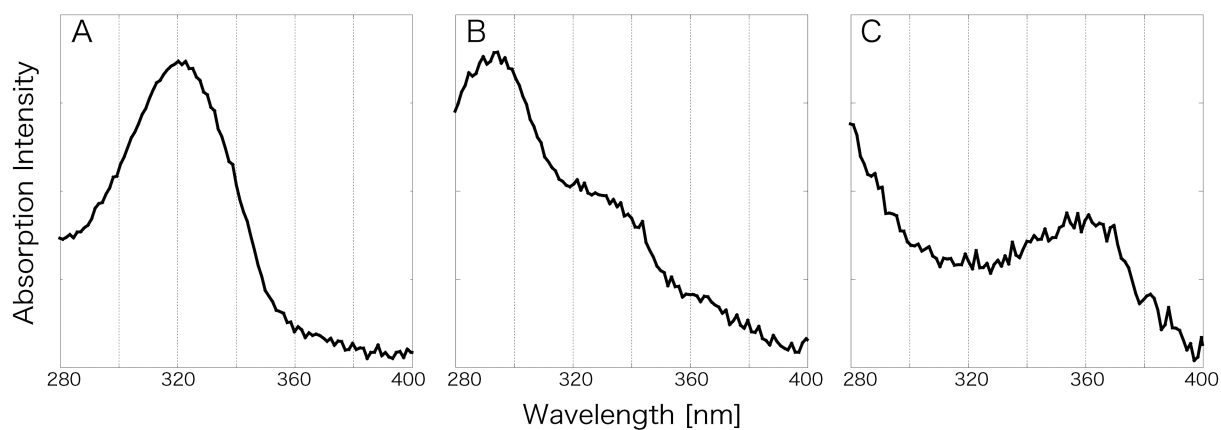


図 3-10. 各湖底藻類から HPLC システムのフォトダイオードアレイにより検出された不純物と重なった 3 種類の MAA の吸収スペクトル。それぞれの MAA は A: 320 nm、B: 330 nm、C: 360 nm の最大吸収波長を持っていた。

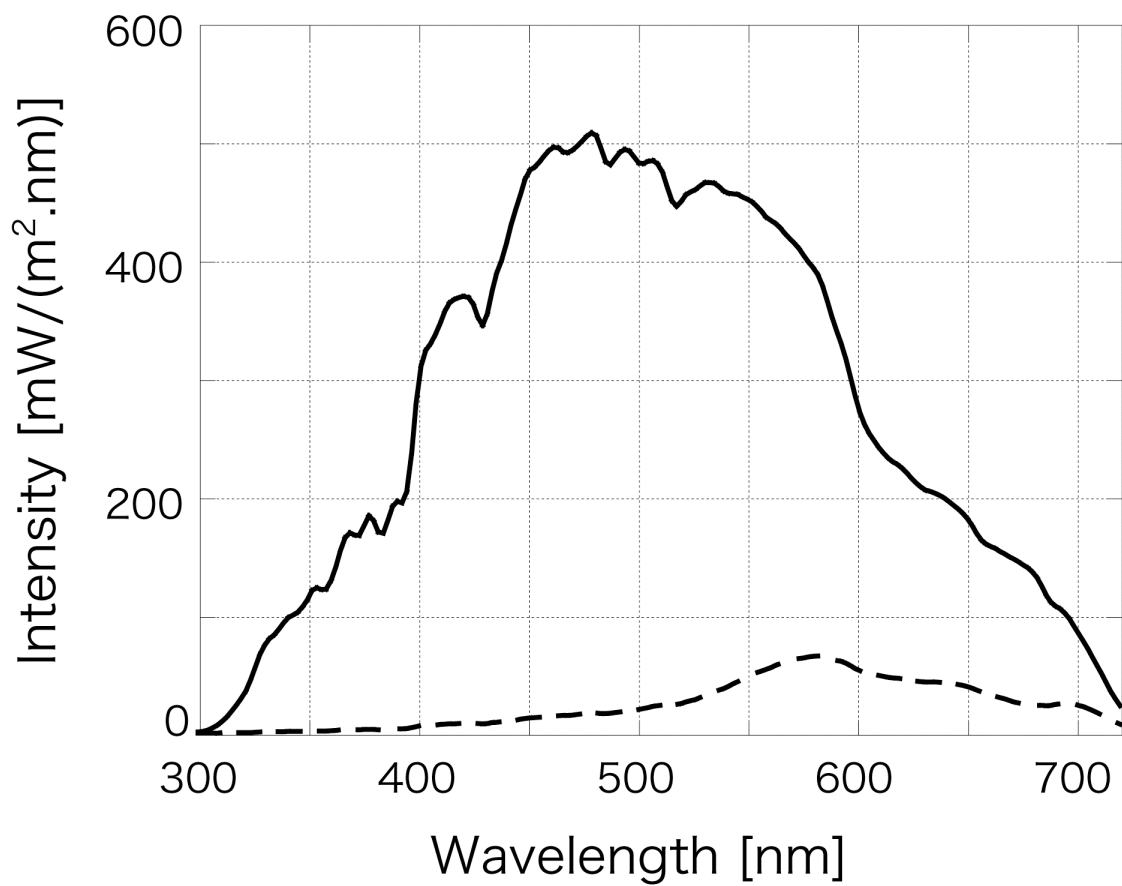


図 3-11. 図 3-1 を基に作図した仏池の湖底（実線）と湖底藻類群集表層下（破線）に到達する光スペクトル。群集表層下に到達する光は図 3-4 に示した藻類マット表層の相対透過率から計算した。

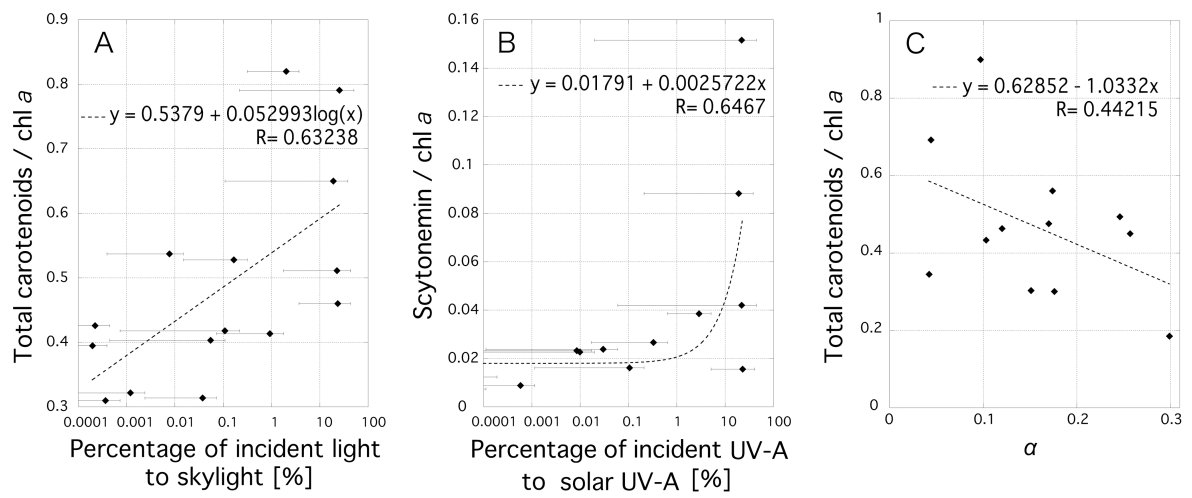


図 3-12. 保持色素の重量相対比と光、光利用効率 α との相関。

A: 全カロテノイド類/chl a と藻類群集内部への入射光 [%]、

B: Scytonemin/chl a と藻類群集内部への入射 UV-A [%]、

C: 全カロテノイド類/chl a と光利用効率 α 。

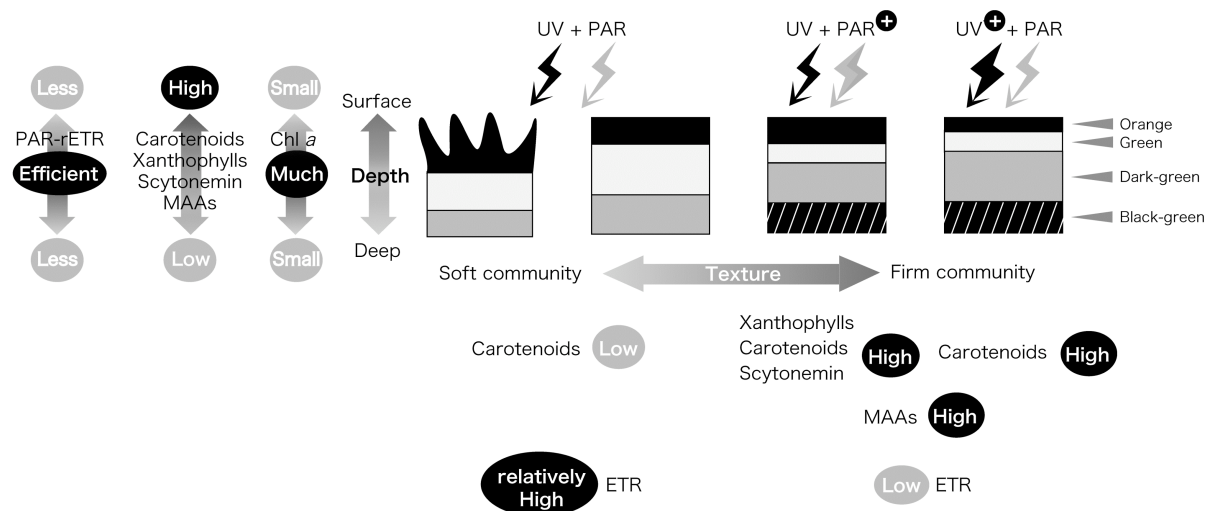


図 3-13. 湖底藻類群集の鉛直的な保持色素と *ETR* の相関と、生育光環境が異なる湖沼間での保持色素と *ETR* の相関を表した模式図。

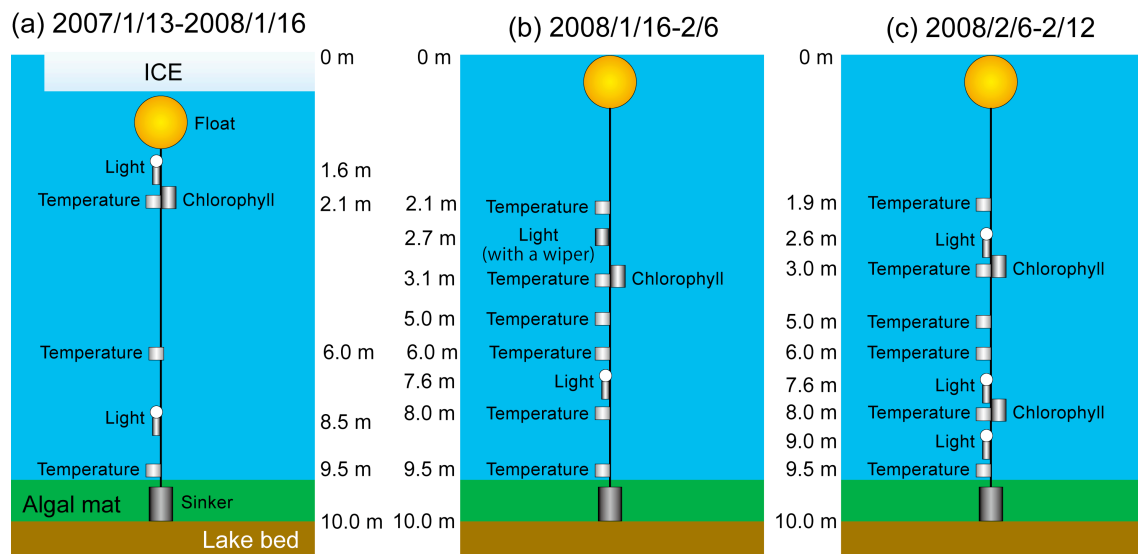
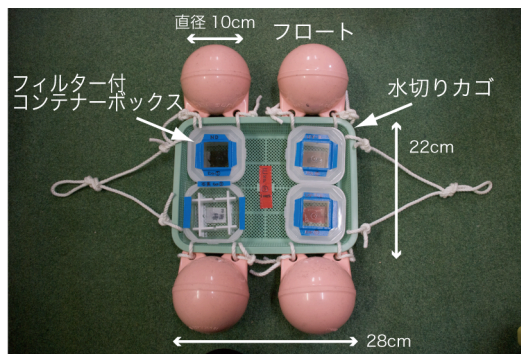


図 4-1. 長池に設置した係留計測機器の設計・設置図。

(a) 2007 年 1 月 13 日～2008 年 1 月 16 日、(b) 2008 年 1 月 16 日～2 月 6 日、
(c) 2008 年 2 月 6 日～2 月 12 日。

(a)



(b)

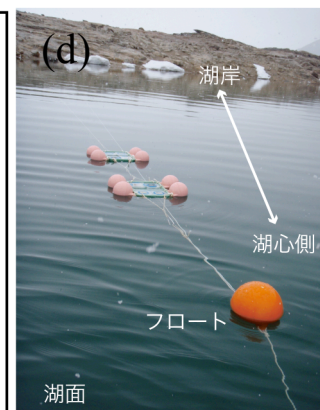
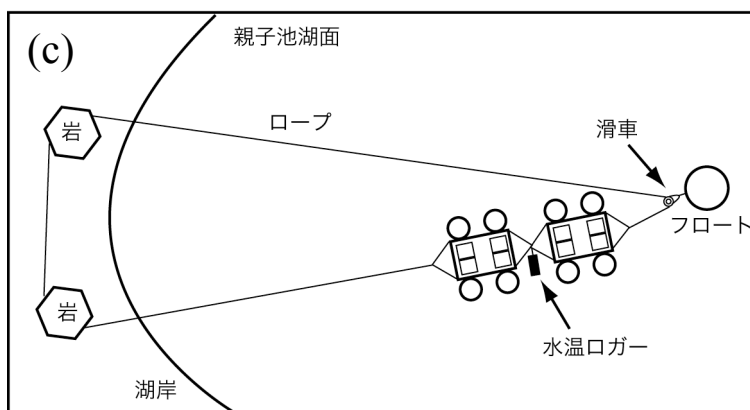
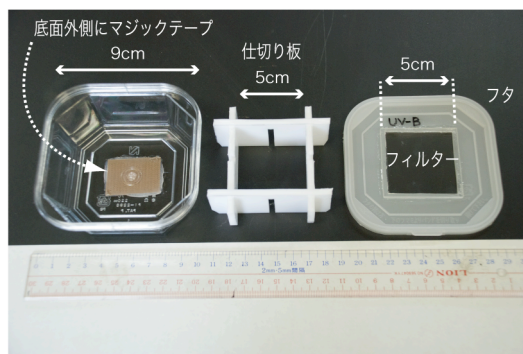


図 4-2. 光制御培養実験の設計・設置図と写真。

(a)実験装置全体の設計、(b)藻類マットを入れるためのプラスチック製コンテナボックスの設計、(c)実験装置の湖面への設置概略図、(d)実験装置の湖面への設置の様子。

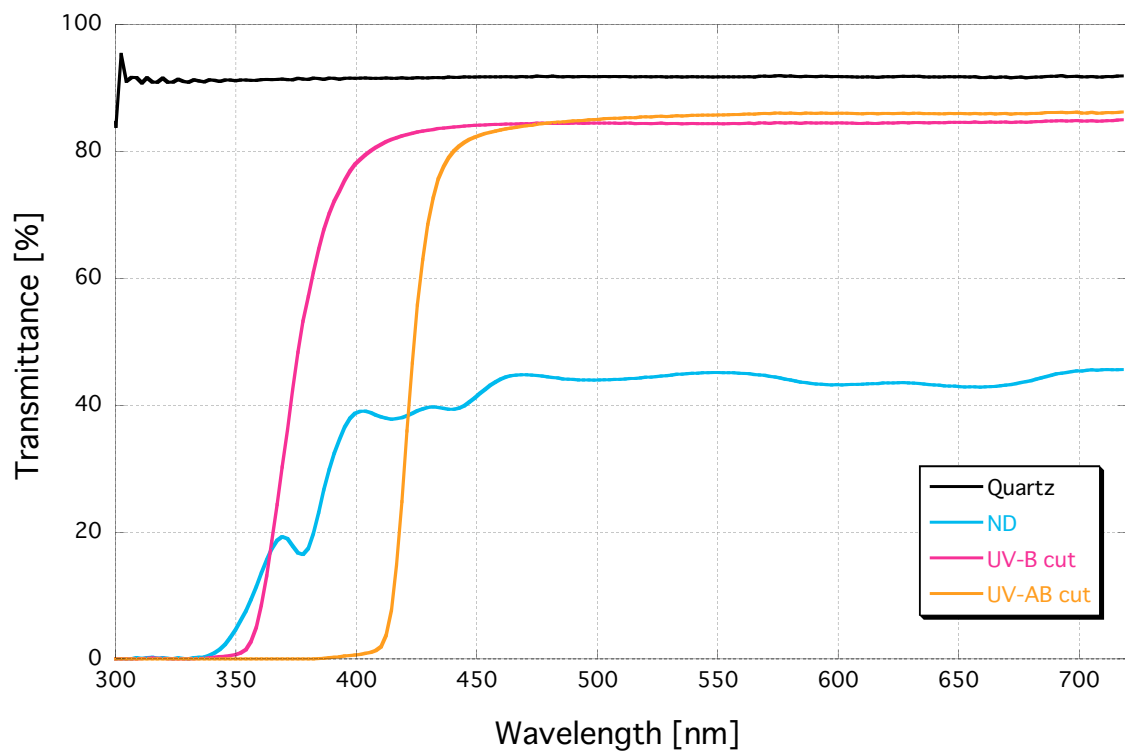


図 4-3. 光環境制御実験に用いた各フィルターと石英ガラス板の光透過特性。
色の違いはフィルターの違いを示す。

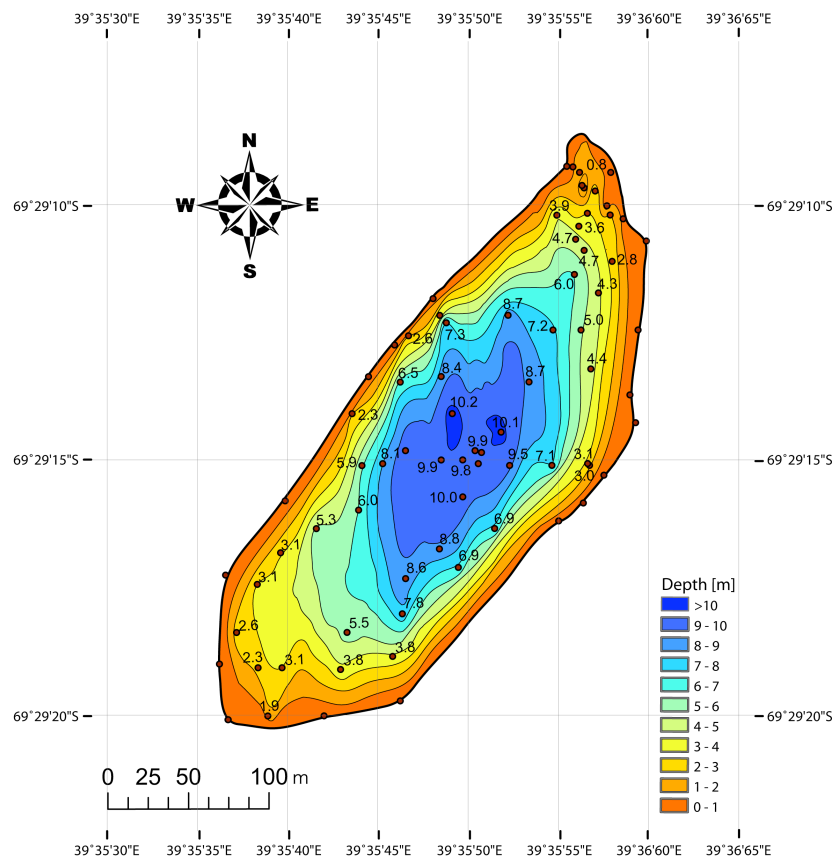


図 4-4. 長池の湖盆図。色の違いにより水深を識別し示した。

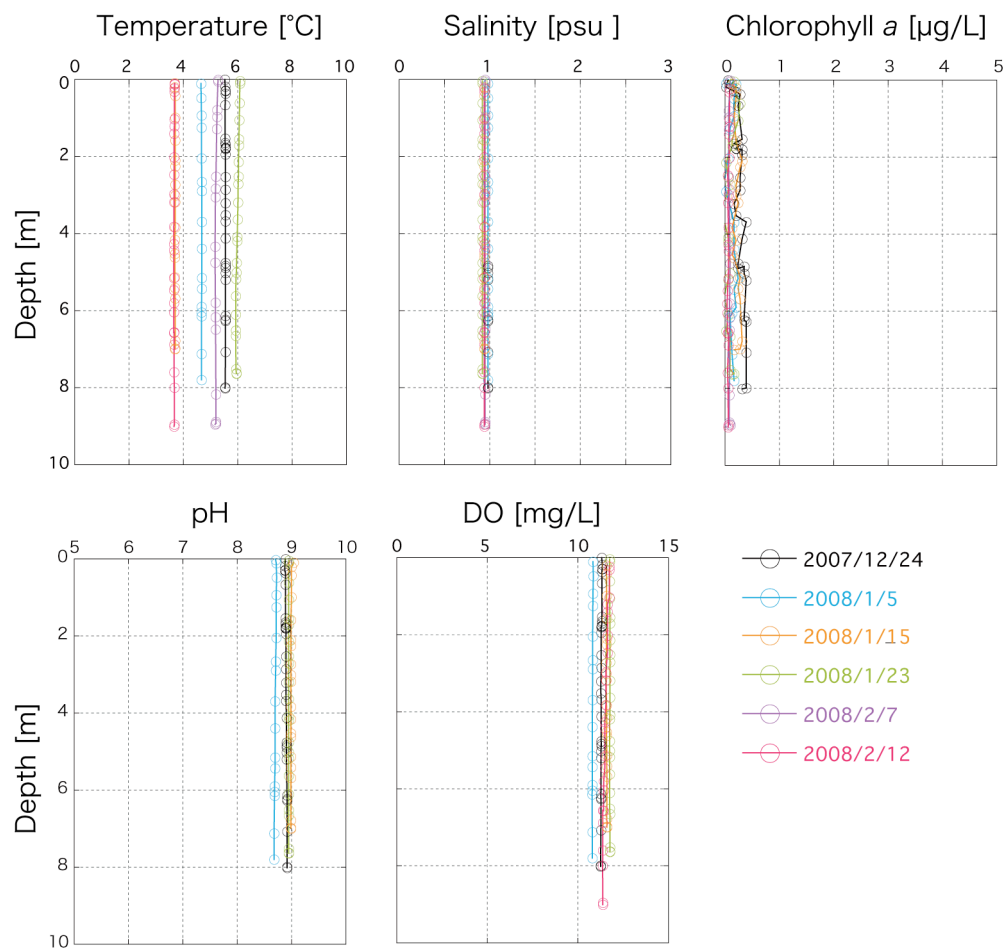


図 4-5. 長池の湖沼学的パラメーターの鉛直プロファイル。色の違いは測定日の違いを示す。

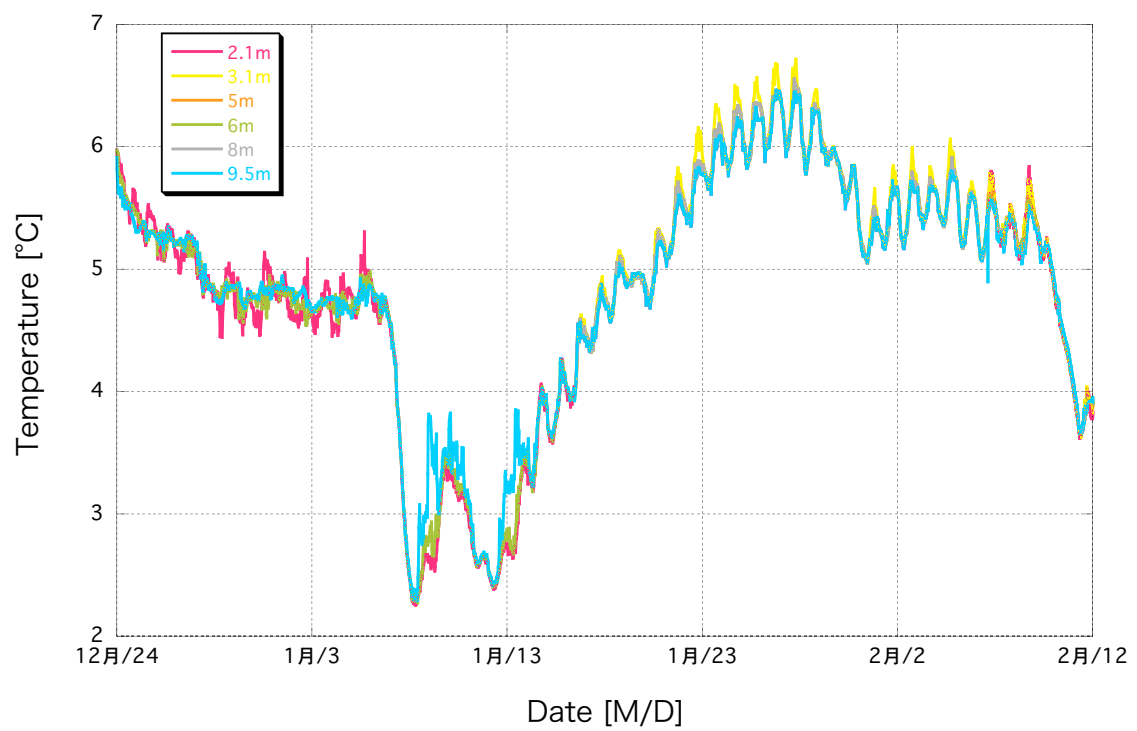


図 4-6. 長池の各水深における夏期の水温変動。色の違いは測定水深の違いを示す。

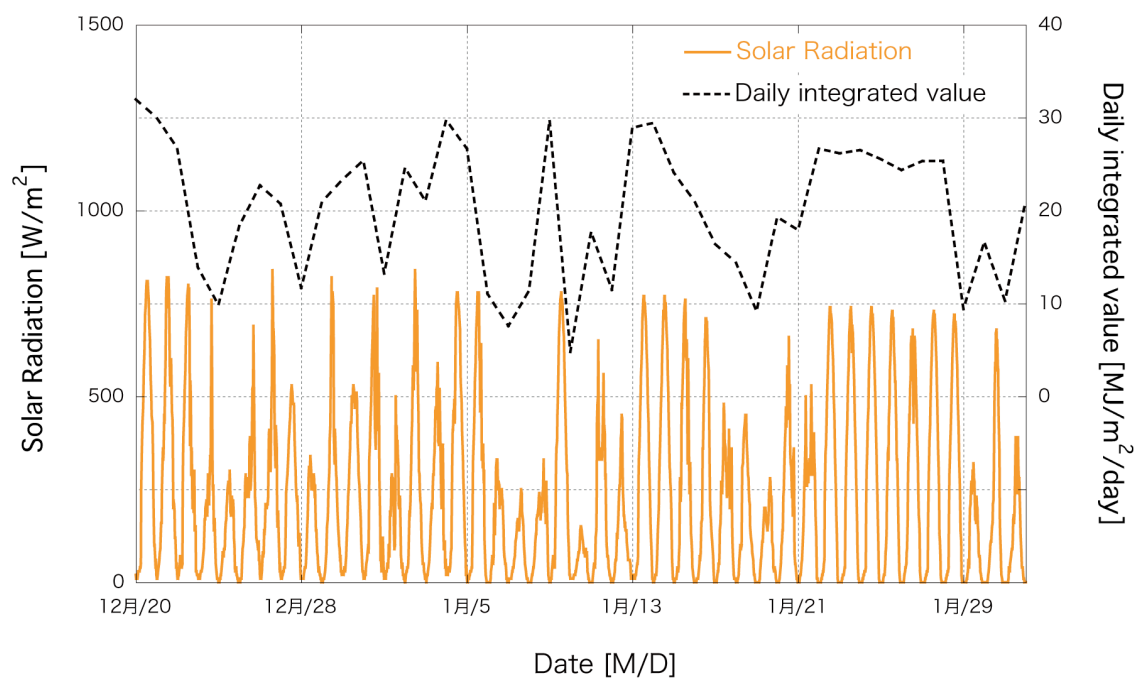


図 4-7. ラングホブデ雪鳥沢における夏期の地上日射量（オレンジ色線）と日射量の日積算値（黒色破線）の変動。

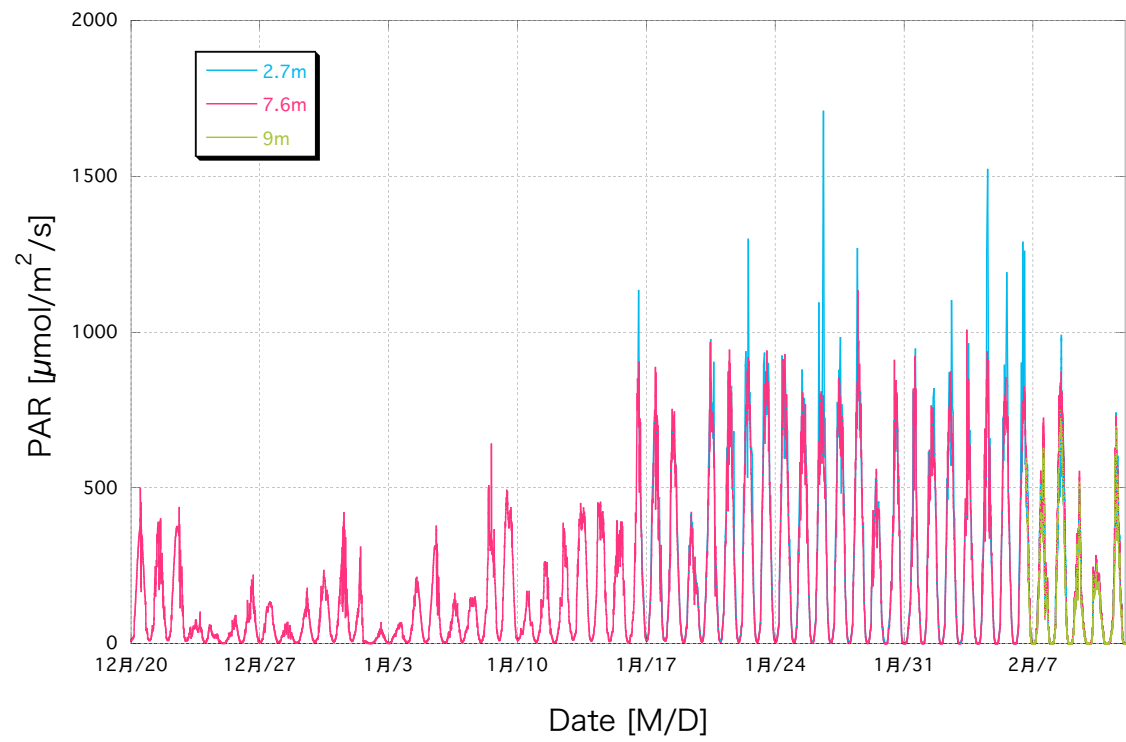


図 4-8. 長池水中における夏期の *PAR* の変動。色の違いは測定水深の違いを示す。

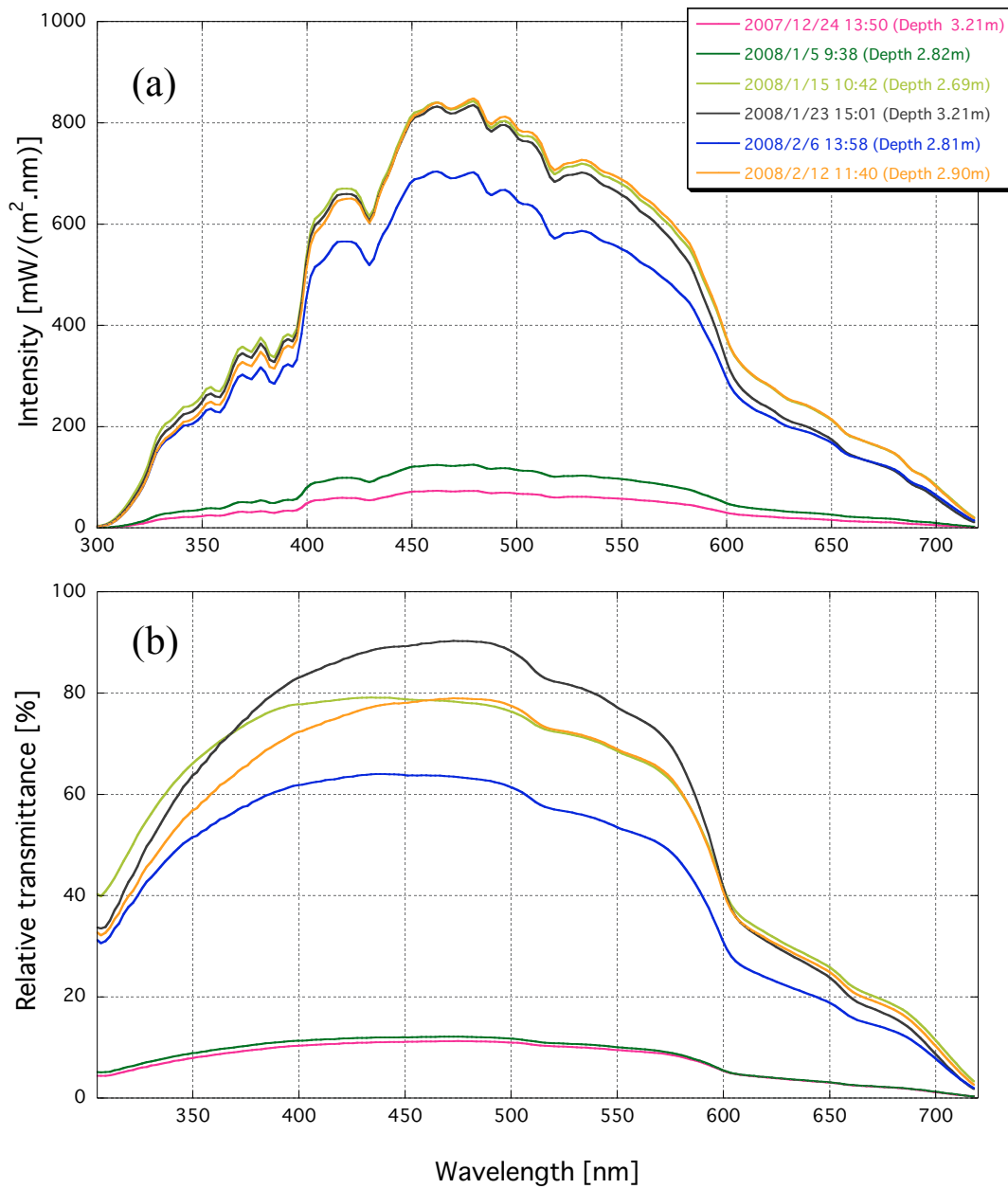


図 4-9. 長池水深約 3m へ入射する(a)光スペクトル、(b)光の相対透過率。
 色の違いは測定日の違いを示す。

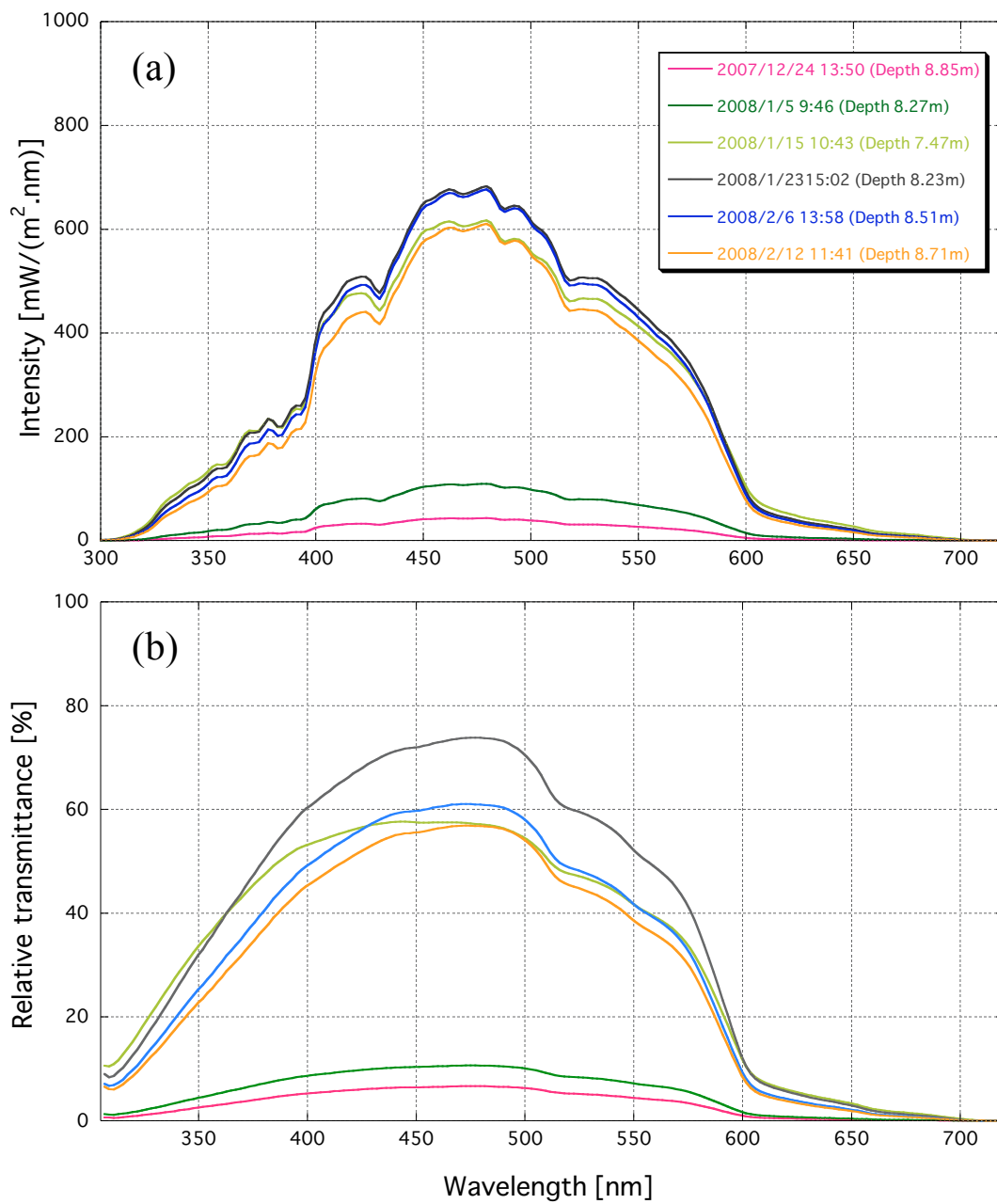
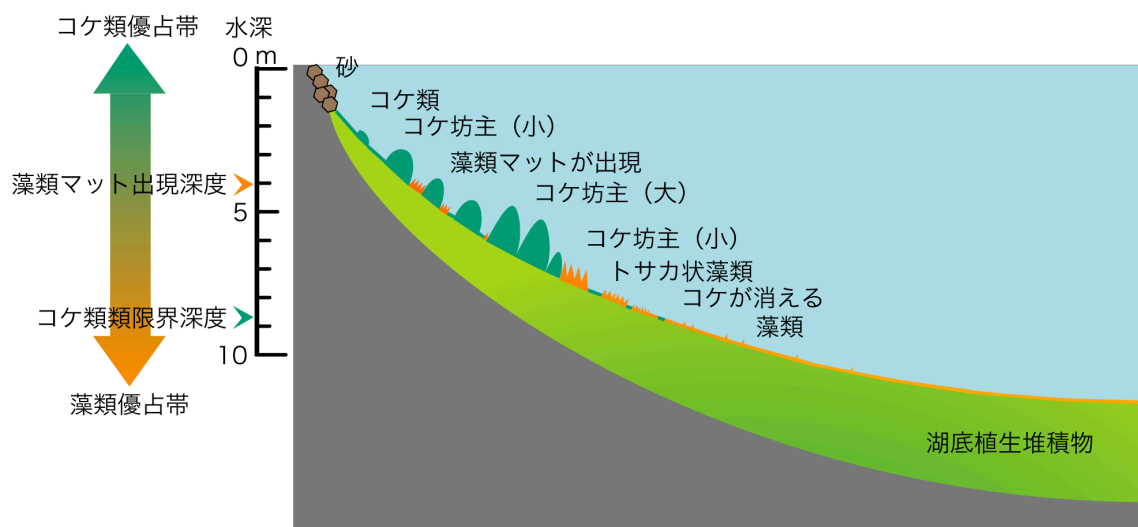
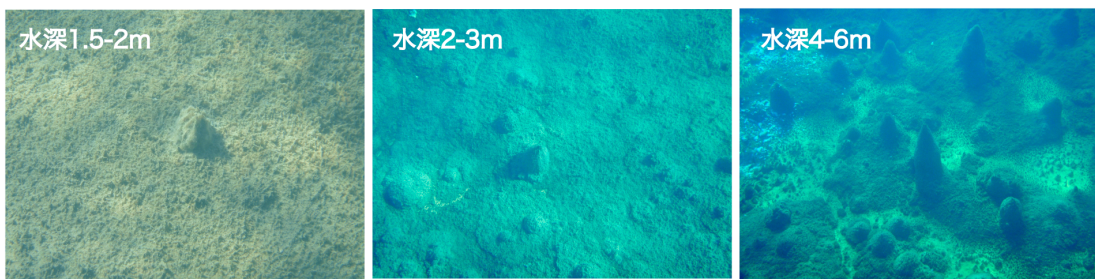


図 4-10. 長池水深 8.5 m へ入射する(a)光スペクトルと(b)光の相対透過率。
色の違いは測定日の違いを示す。



湖面から撮影した湖底植生の様子



採集した湖底植物群集
水深3m



水深4m



水深8.5m



水深10m

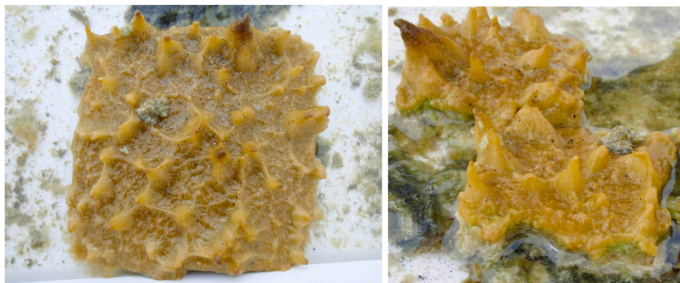


図 4-11. 長池湖底植生図、湖底藻類群集と湖底の写真。

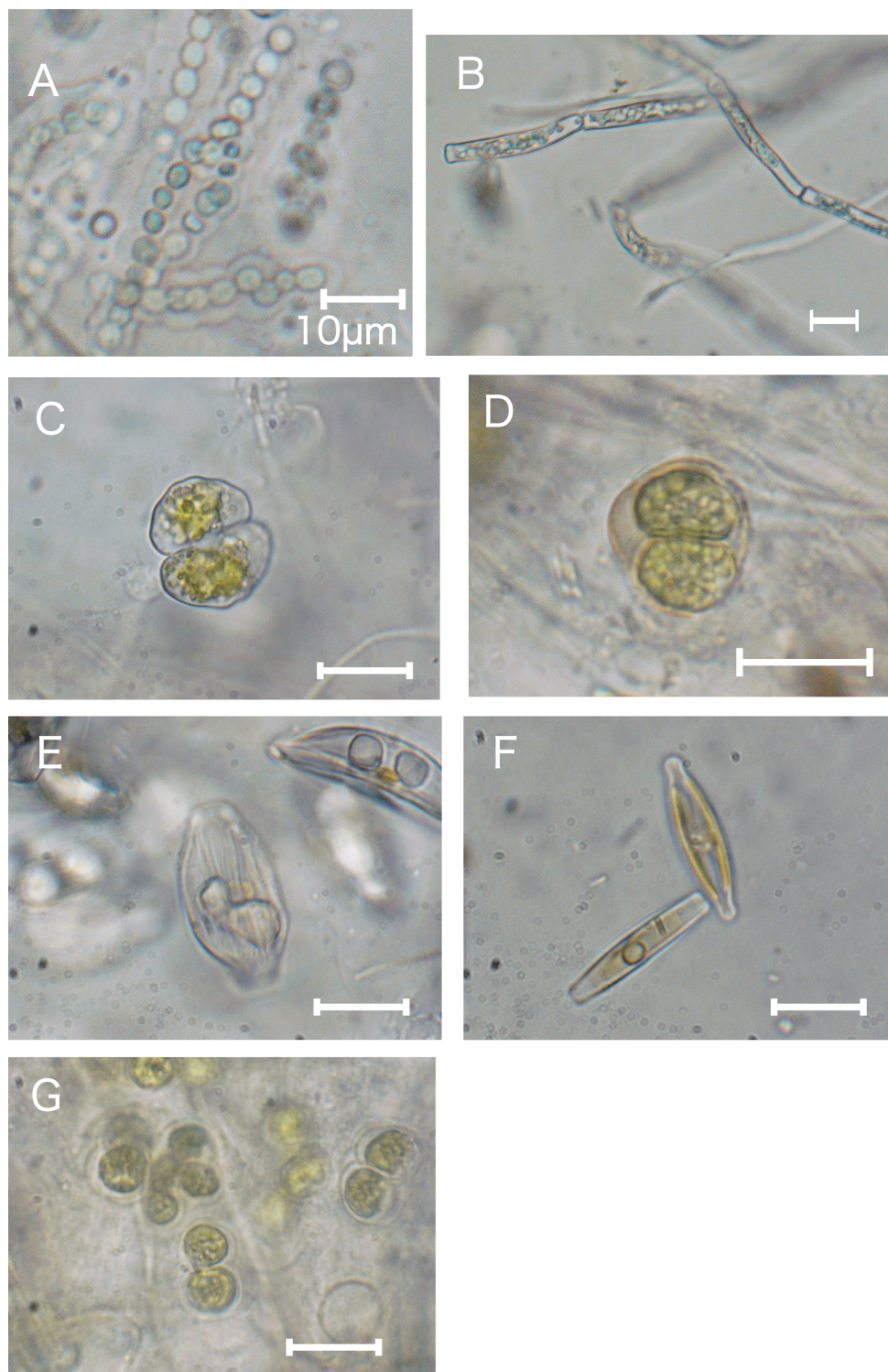


図 4-12. 長池湖底藻類群集中の優占種。スケールは全て 10 μ m を表す。

A: *Nostoc* spp.、B: *Oedogonium* sp.、C: *Cosmarium clepsydra*、D: *Thorakochloris* cf. *tetras*、E: *Amphora* sp.、F: *Craticula* sp.、G: 未同定の緑色球体種。

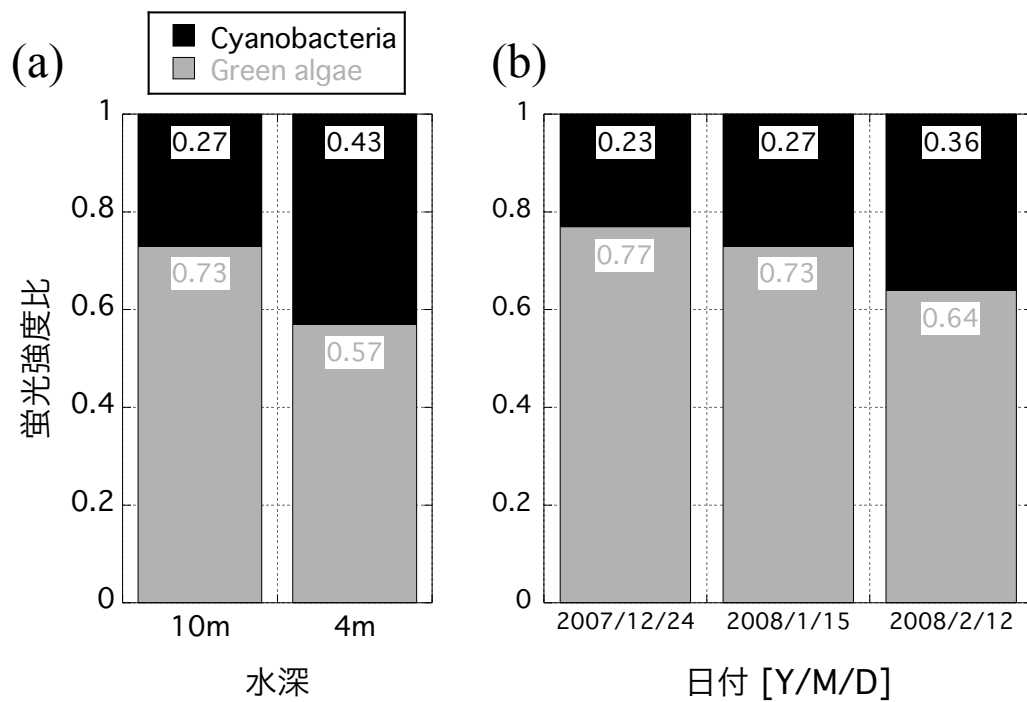


図 4-13. Phyto-PAM の 4 波長励起による蛍光強度から推定した、群集表層における藍藻類・緑藻類・chl *c* を有する藻類の相対存在比。

(a)2008/1/15 における水深による違い、(b)10m 群集の経日変化。

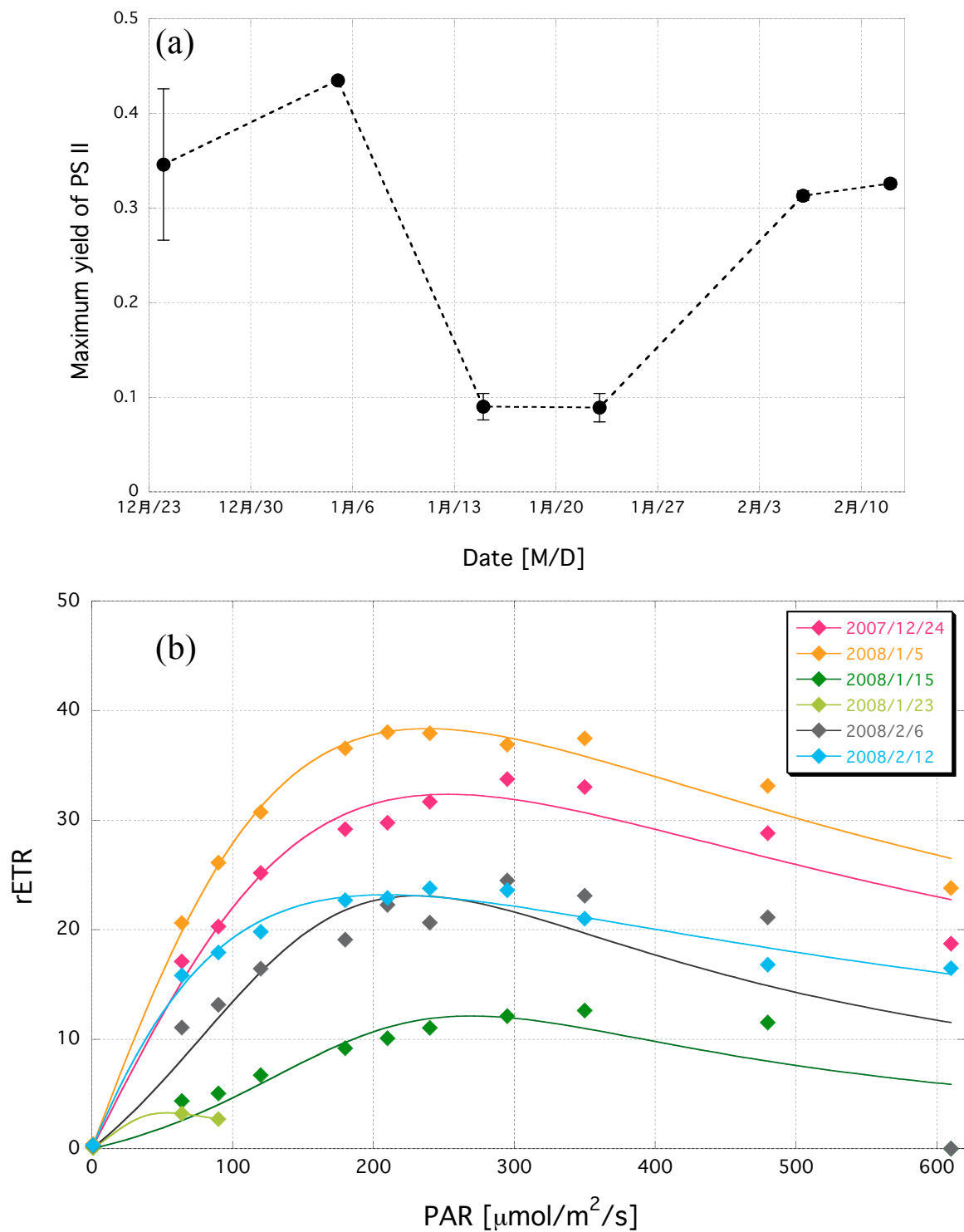


図 4-14. PAM によるクロロフィル蛍光測定から得られた湖底 10m 藻類マット表層の(a) PS II 最大量子収率と(b) $PAR-rETR$ の変化。
色の違いは測定日の違いを示す。

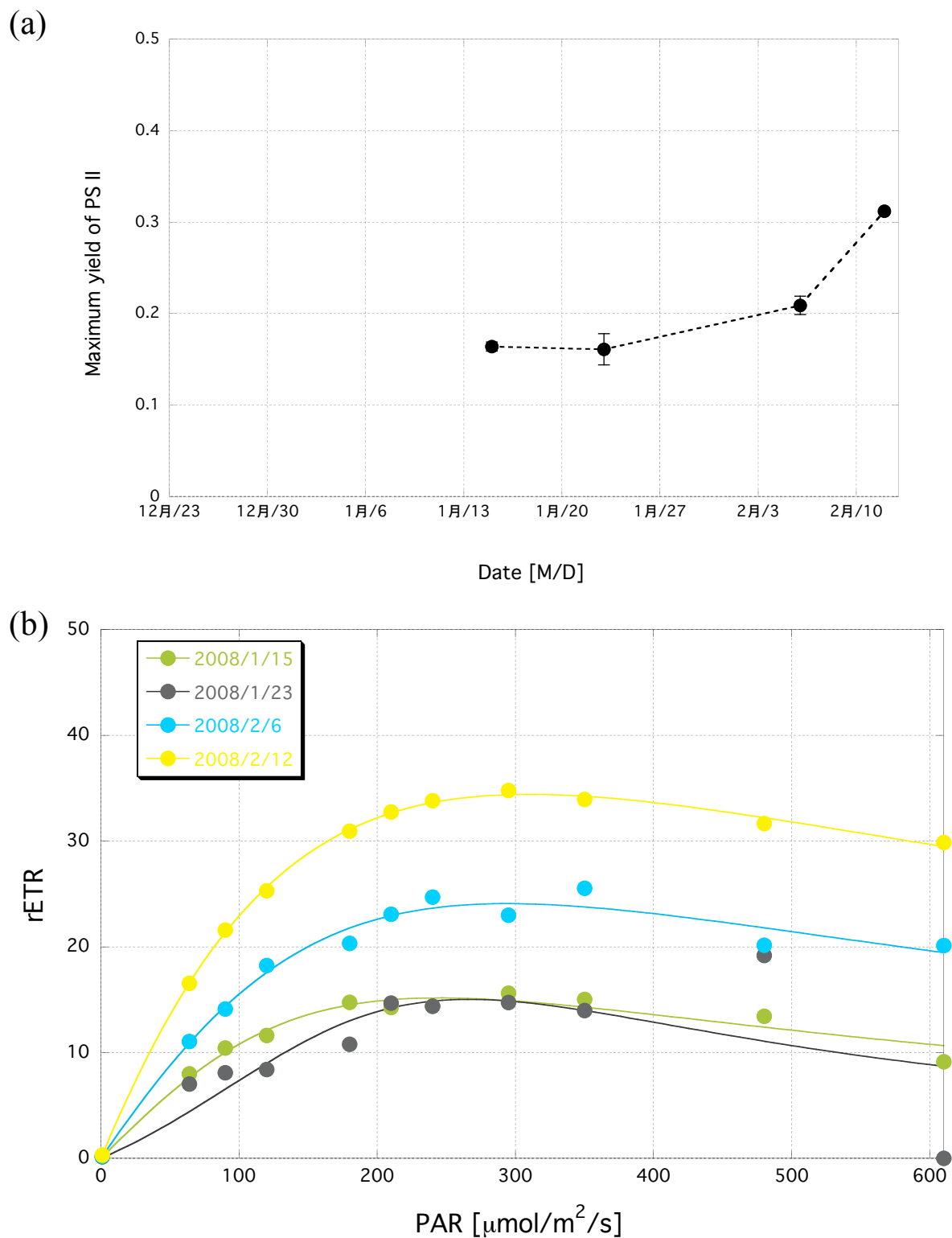


図4-15. PAMによるクロロフィル蛍光測定から得られた湖底4m藻類マット表層の(a) PS II 最大量子収率と(b) $PAR-rETR$ の変化。色の違いは測定日の違いを示す。

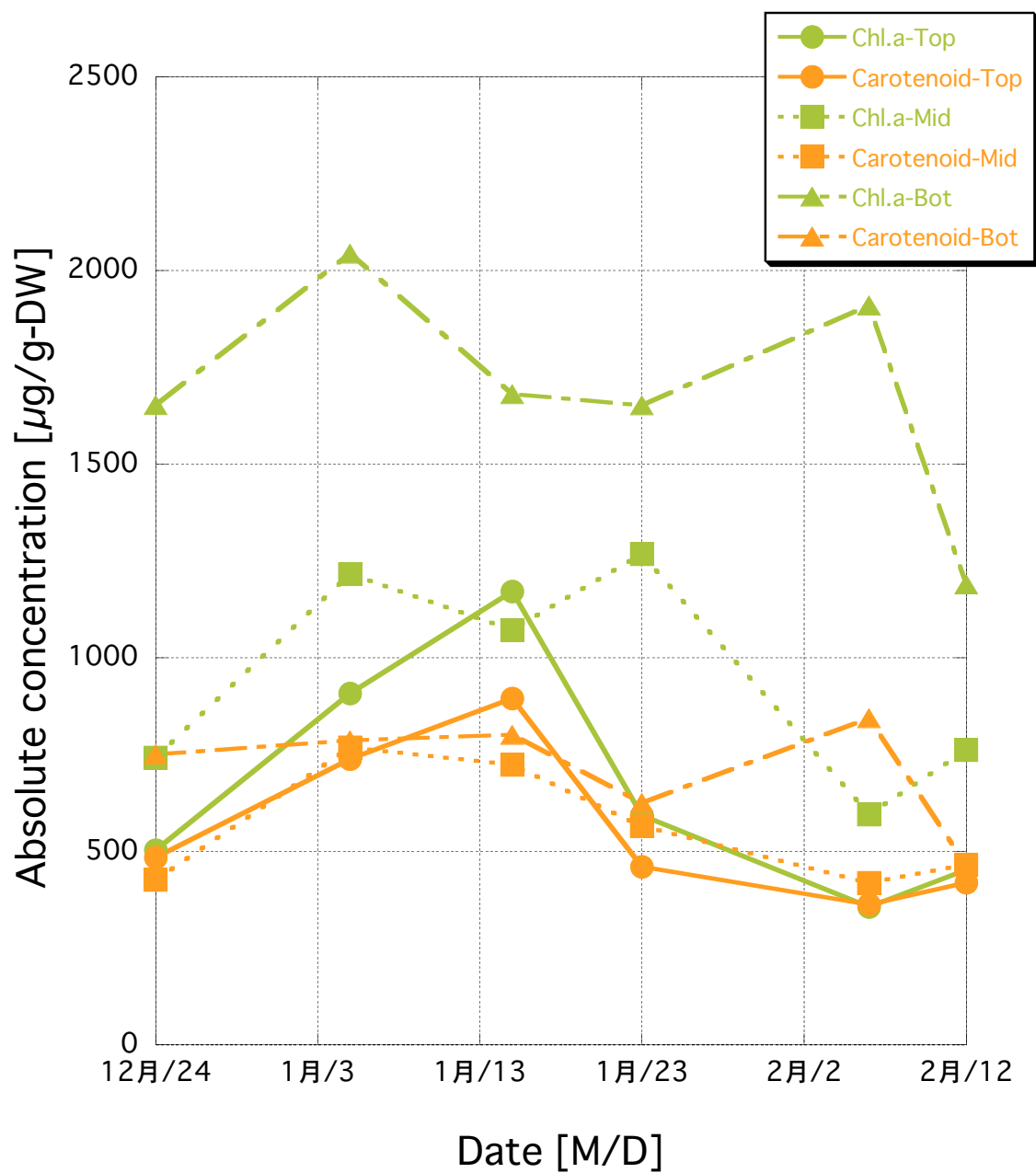


図 4-16. 湖底 10m 藻類マットの各層中に含まれるクロロフィル *a*、カロテノイド、キサントフィルの濃度（乾燥重量辺りの重量）の変化。色の違いは色素の違いを示す。

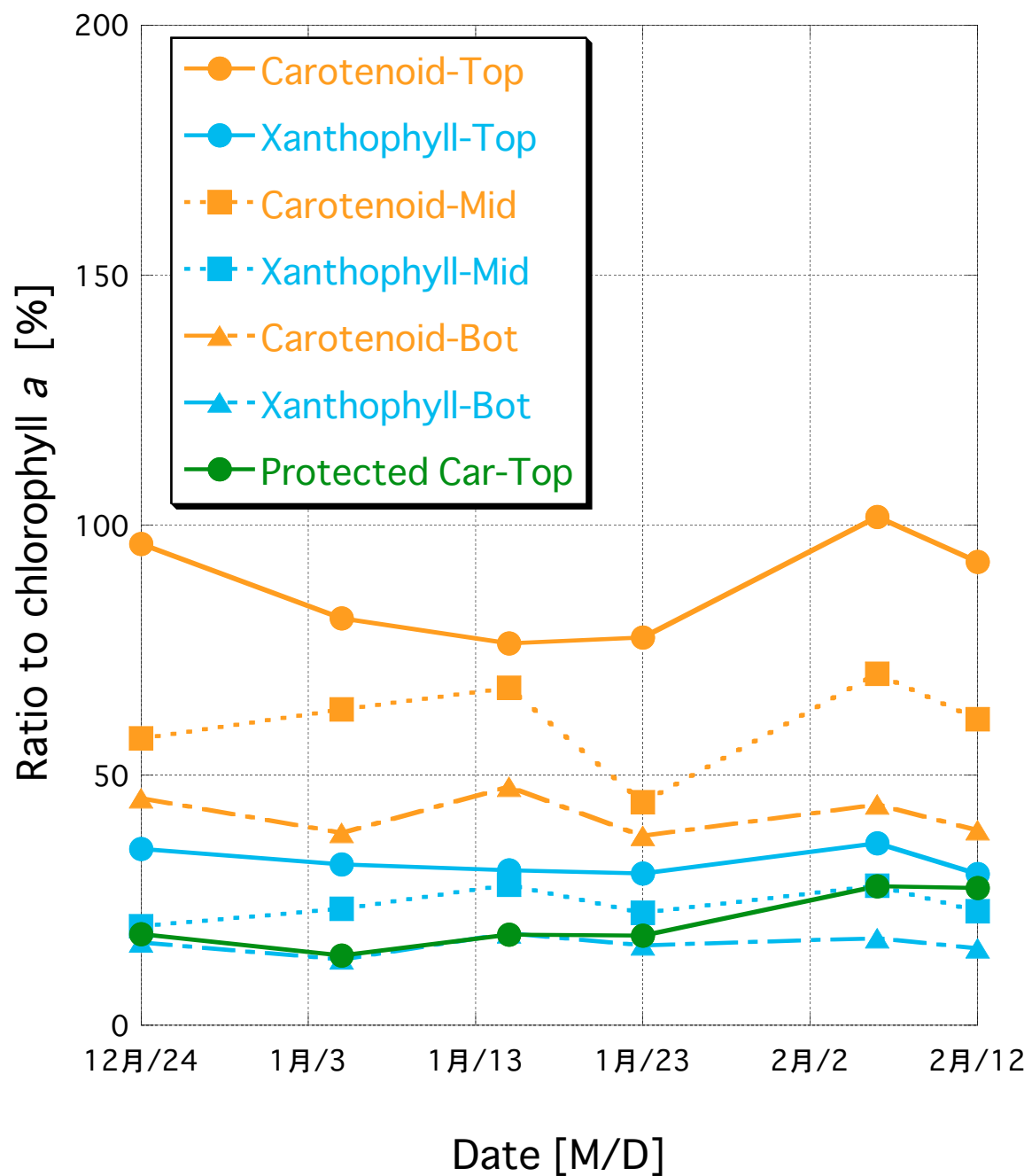


図 4-17. 湖底 10m 藻類マットの各層中に含まれるクロロフィル *a* に対するカロテノイドとキサントフィルの重量相対率の変化。色の違いは色素の違いを示す。

Protected Car: 防御としてのみ機能するカロテノイド (Myxoxanthophyll、Aphanizophyll、Echinenone、Alloxanthin)。

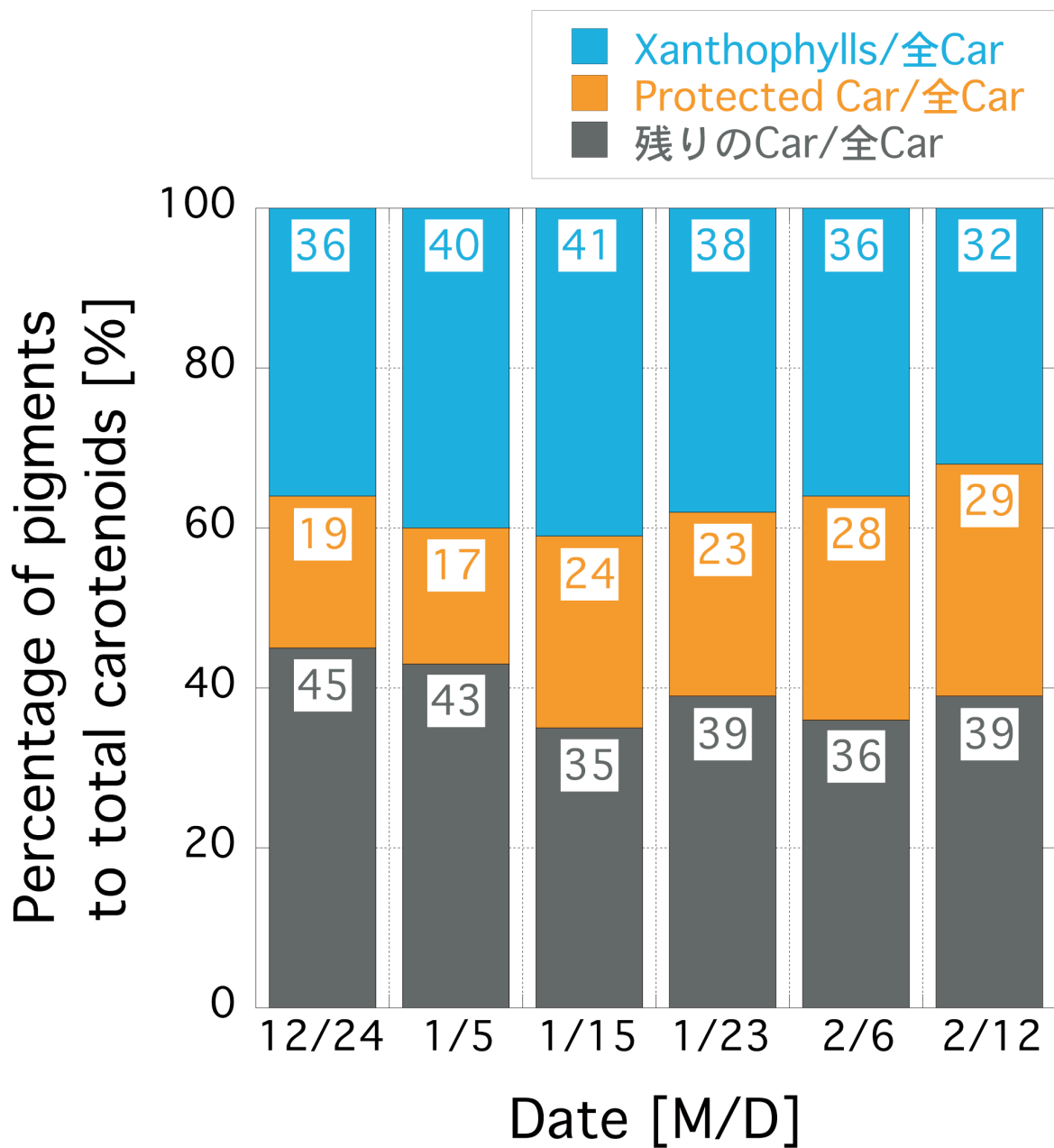


図 4-18. 湖底 10m 藻類マットの各層中に含まれる全カロテノイドに対するキサントフィル、防御カロテノイド、残りのカロテノイドの重量%の経日変化。色の違いは色素の違いを示す。

Protected Car: 防御としてのみ機能するカロテノイド (Myxoxanthophyll、Aphanizophyll、Echinenone、Alloxanthin)。全 Car: 全カロテノイド。

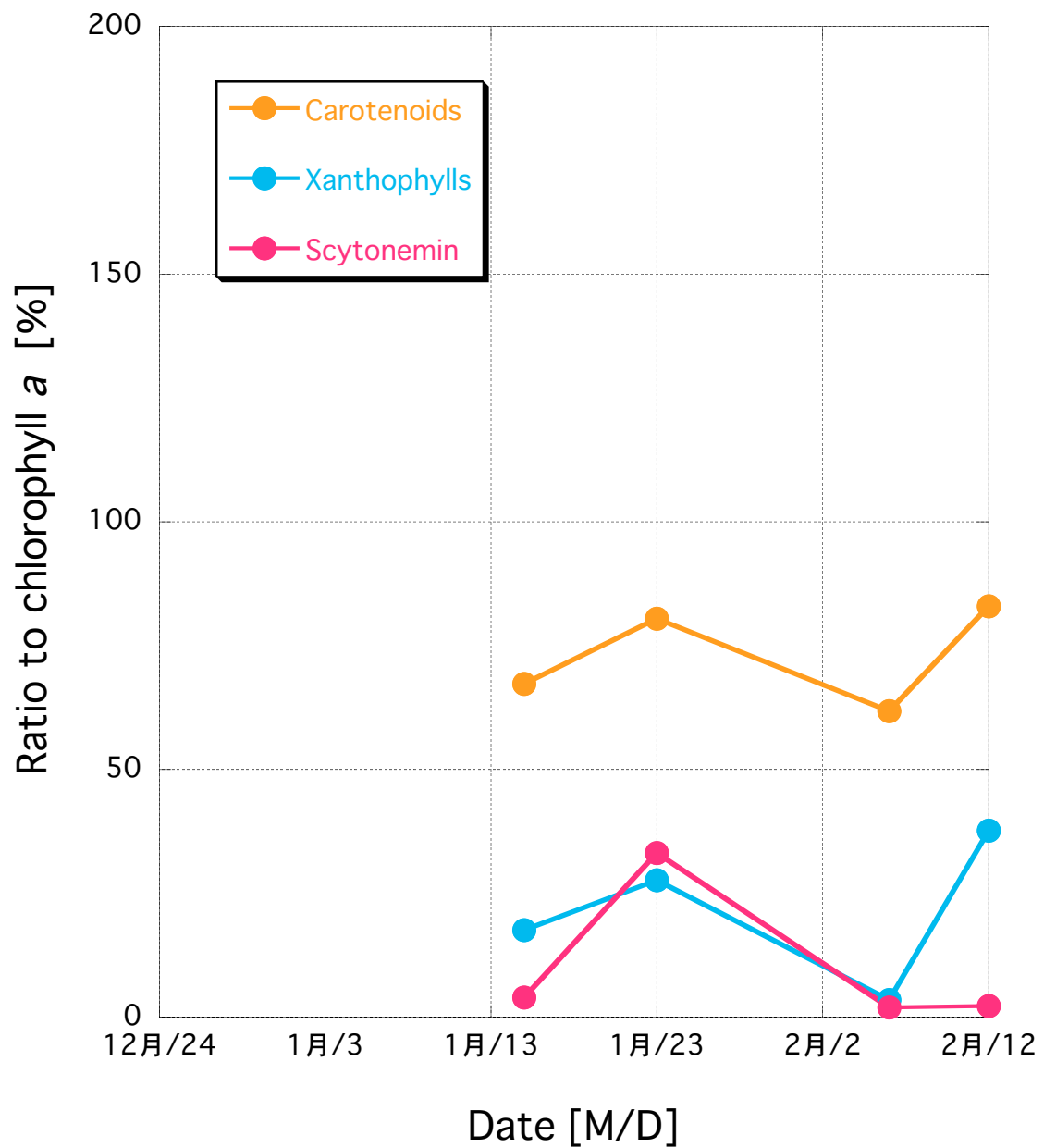


図 4-19. 湖底 4m 藻類マットの表層中に含まれるクロロフィル *a* に対するカロテノイド、キサントフィル、scytonemin の重量相対率の変化。色の違いは色素の違いを示す。

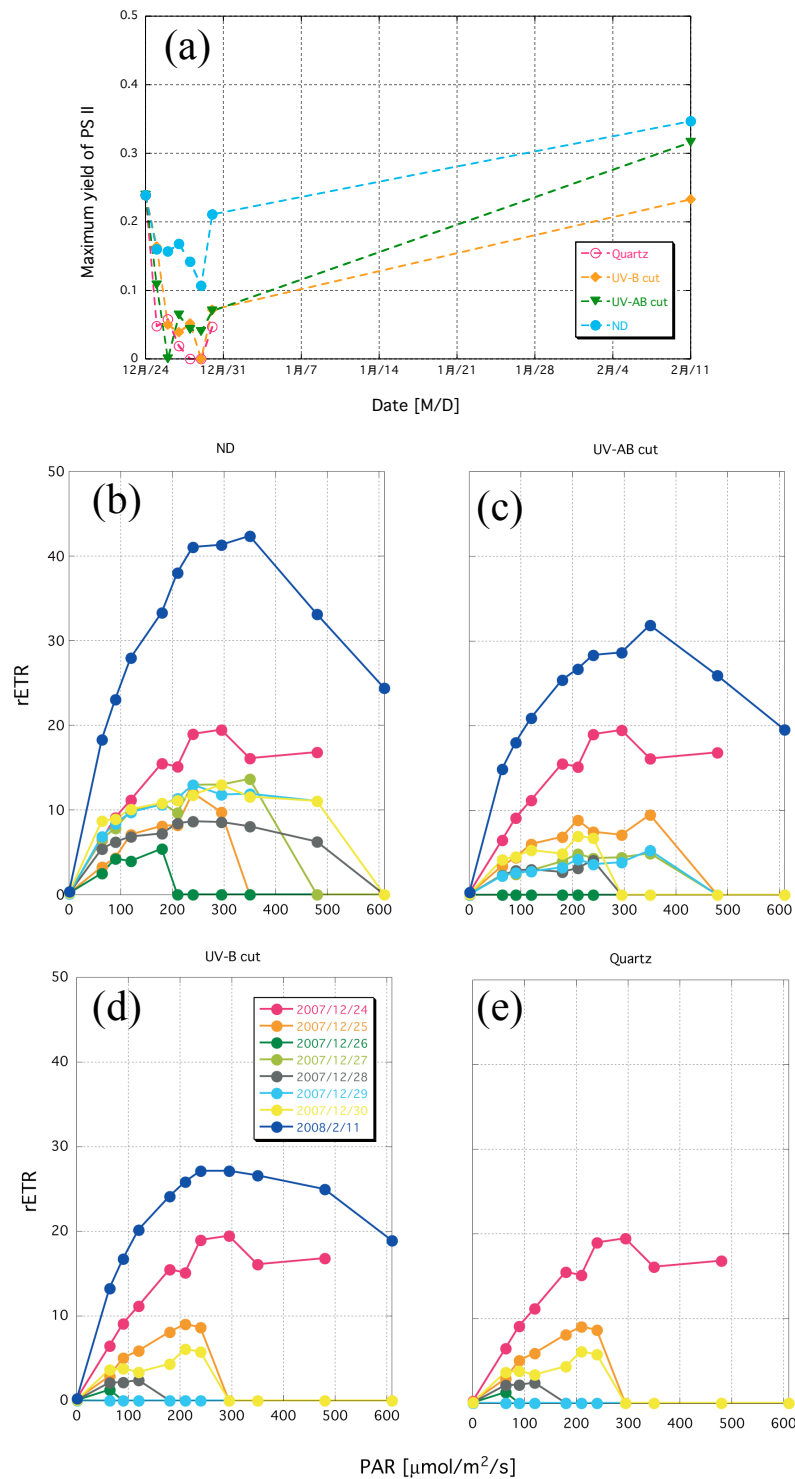


図 4-20. PAM を用いたクロロフィル蛍光測定による、光制御実験下での湖底 10m 藻類マット表層の(a)PS II 最大量子収率の変化。色の違いは使用フィルターの違いを示す。(b)-(e)PAR-rETR の変化。色の違いは測定日の違いを示す。

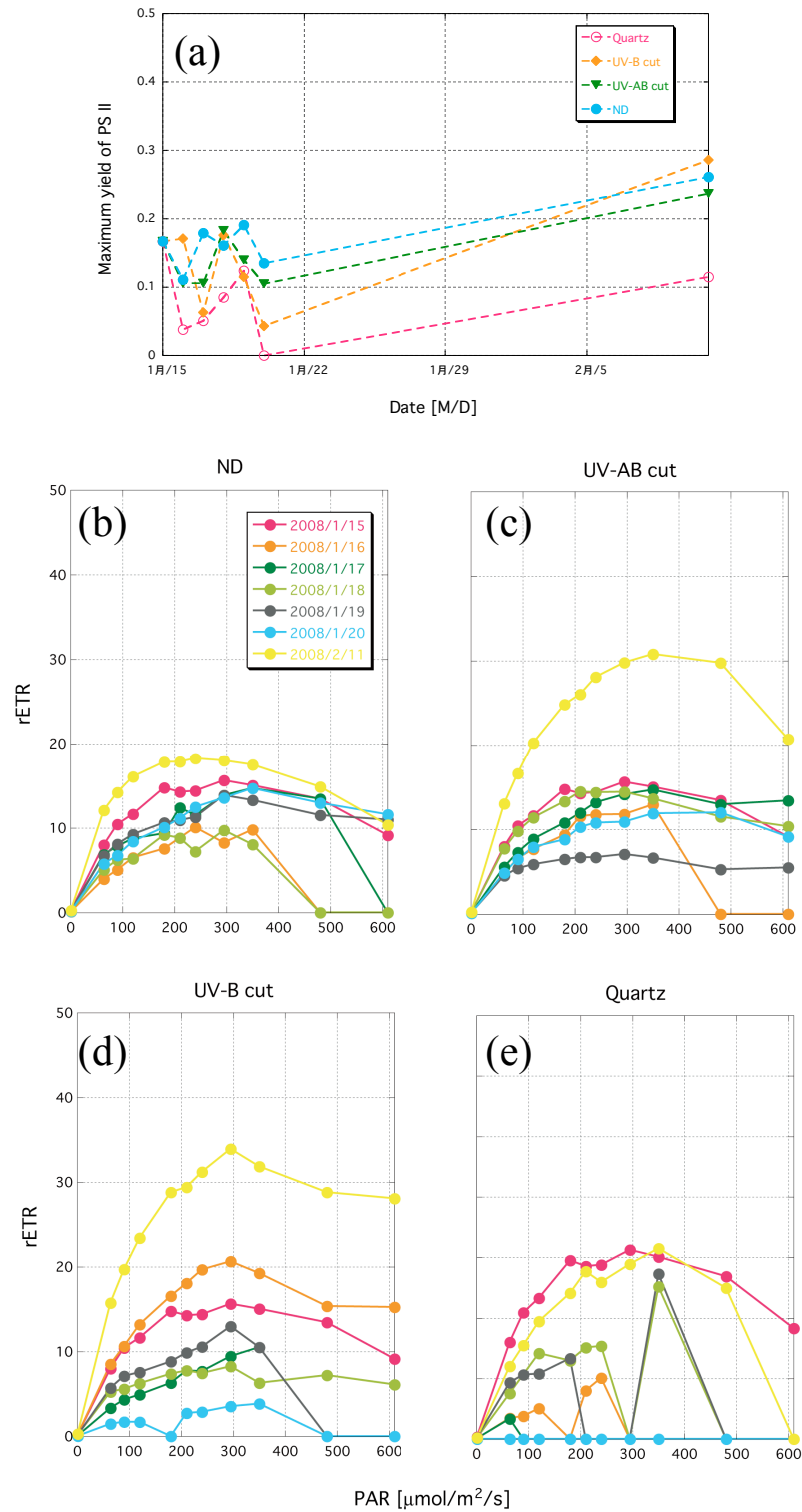


図 4-21. PAM を用いたクロロフィル蛍光測定による、光制御実験下での湖底 4m 藻類マット表層の(a) PS II 最大量子収率の変化。色の違いは使用フィルターの違いを示す。(b)-(e) PAR-rETR の変化。色の違いは測定日の違いを示す。

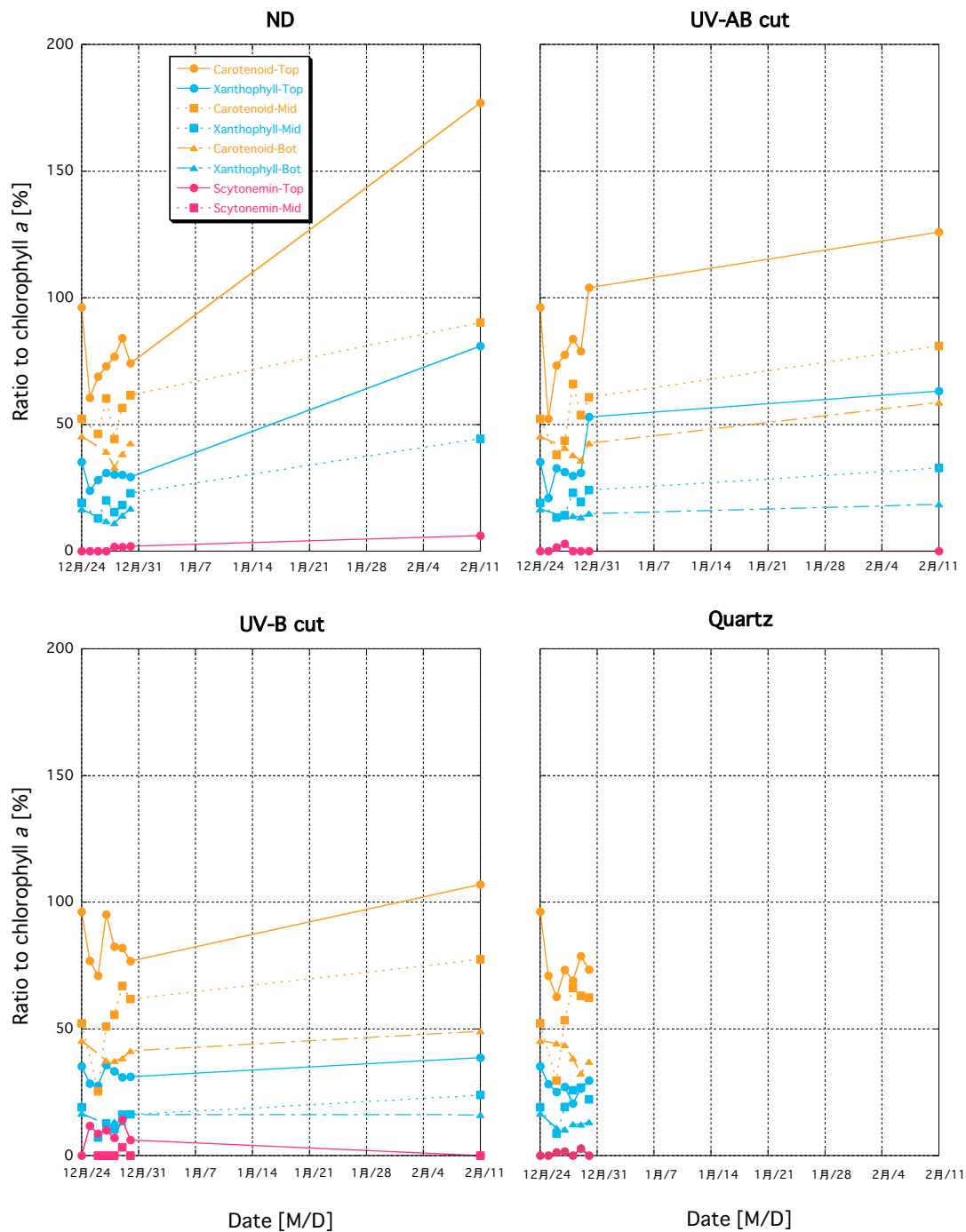
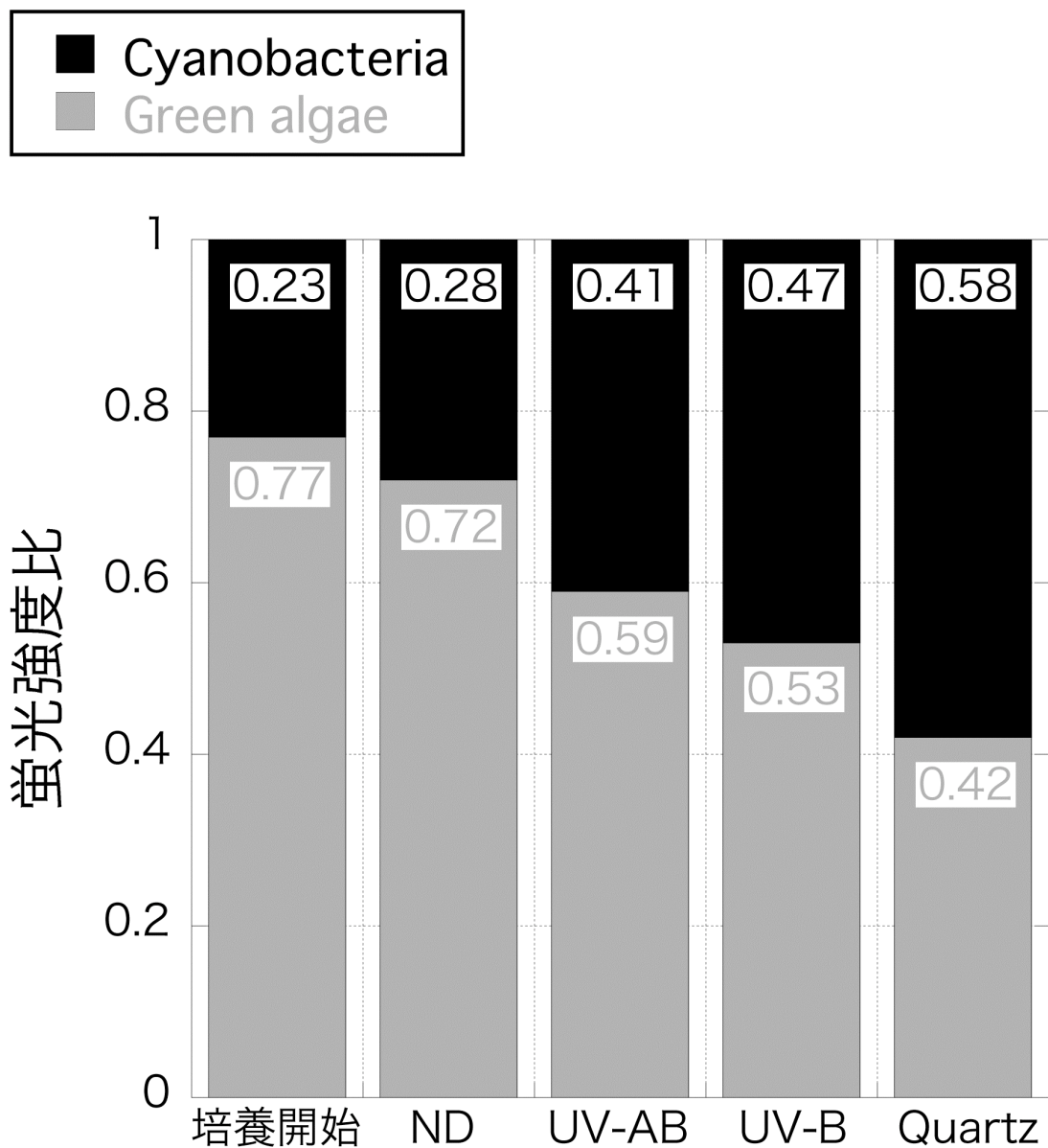


図4-22. 光制御実験下での湖底10m藻類マットの各層中に含まれるchl *a* に対するカロテノイド、キサントフィル、scytoneminの重量相対率の変化。色の違いは色素の違いを示す。



6日経過後の各条件下での値

図 4-23. Phyto-PAM の 4 波長励起による蛍光強度から推定した、湖底 10m 藻類マット表層を構成する藍藻類・緑藻類・chl *c* を有する藻類の相対存在比。培養開始時と、各光制御実験下での 6 日経過後の変化。

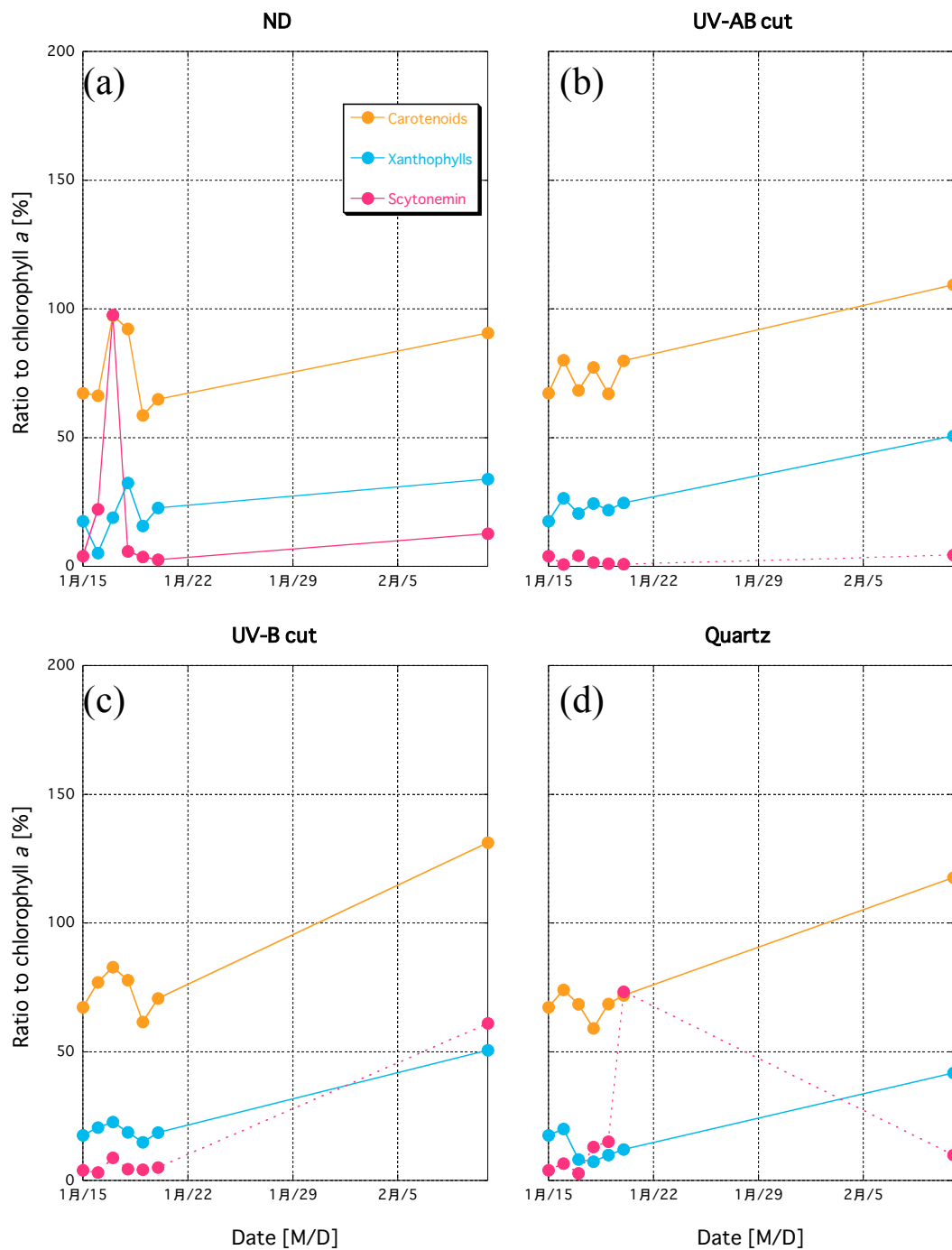
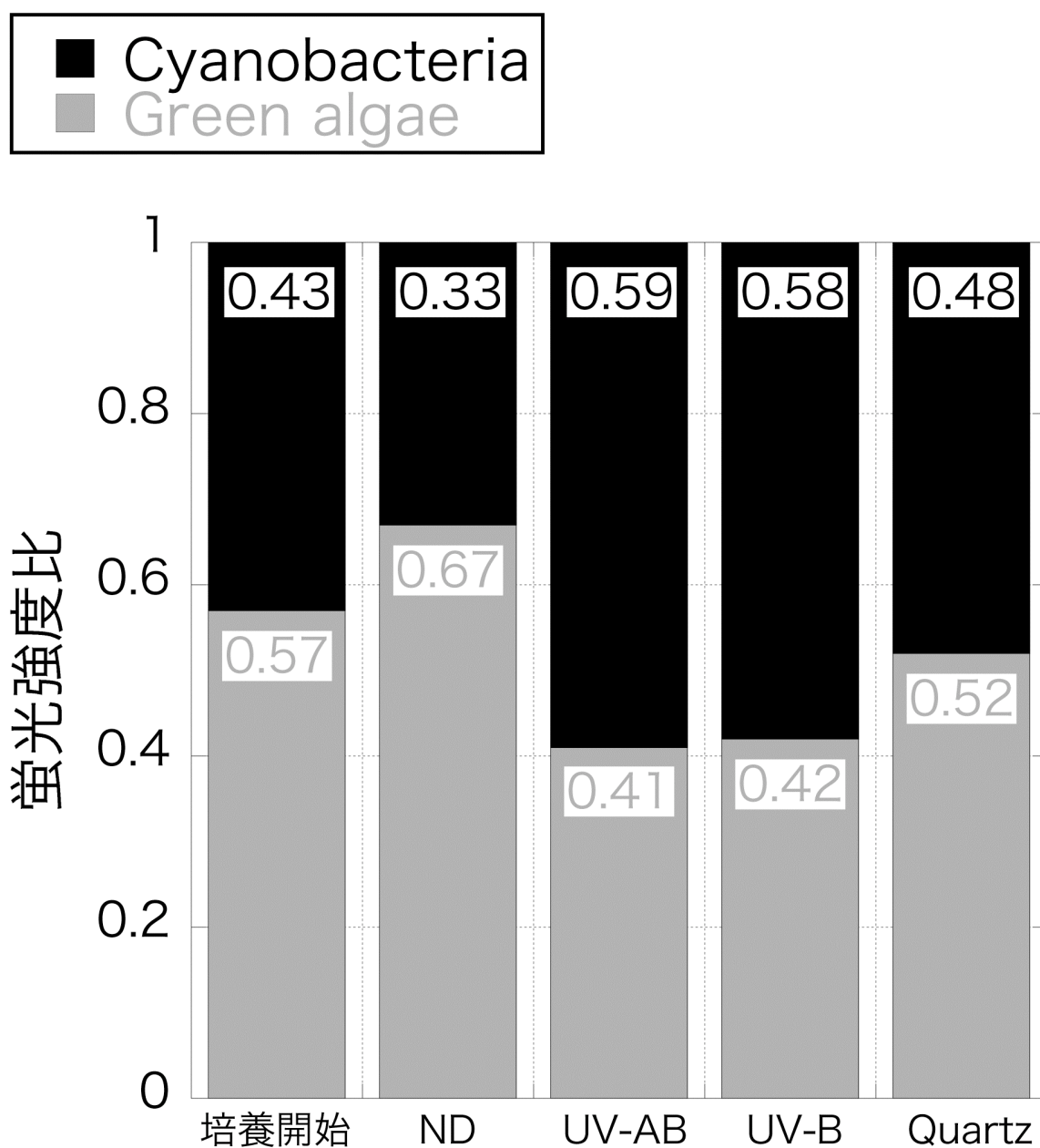


図 4-24. 光制御実験下での湖底4m藻類マット表層中に含まれるchl *a* に対するカロテノイド、キサントフィル、scytonemin の重量相対率の変化。色の違いは色素の違いを示す。



5日経過後の各条件下での値

図 4-25. Phyto-PAM の 4 波長励起による蛍光強度から推定した、湖底 4m 藻類マット表層を構成する藍藻類・緑藻類・chl *c* を有する藻類の相対存在比。培養開始時と、各光制御実験下での 5 日経過後の変化。

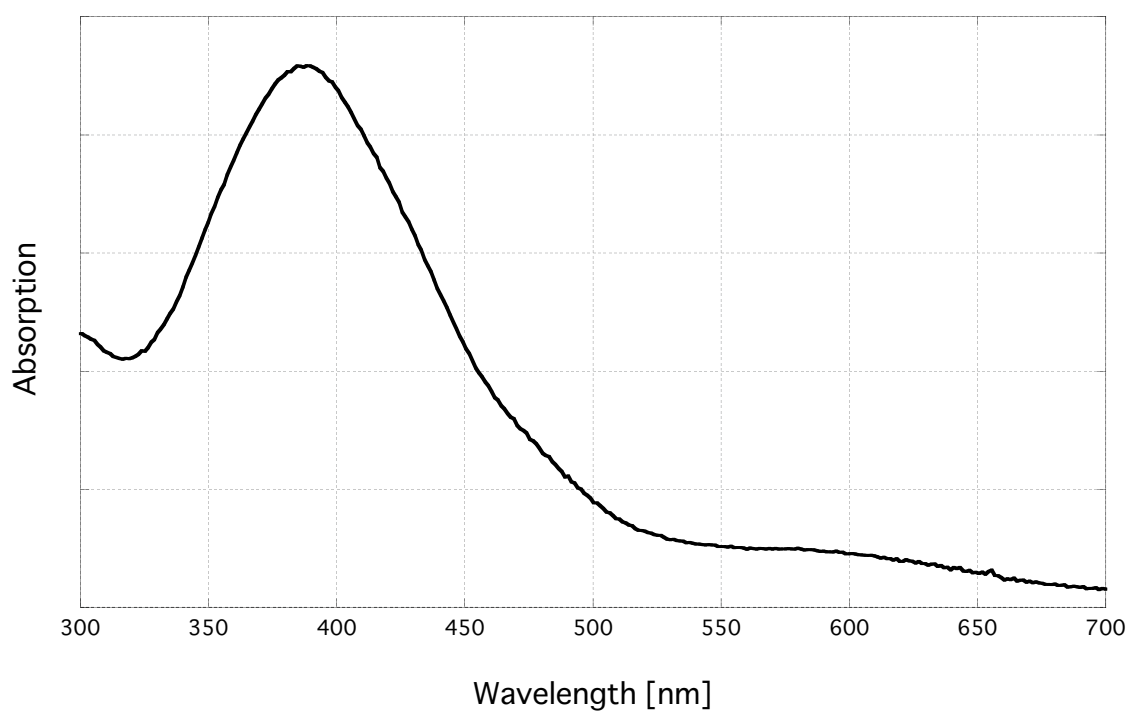


図 4-26. HPLC 移動相中（70%移動相 A : 30%移動相 B）での Scytonemin の吸収スペクトル

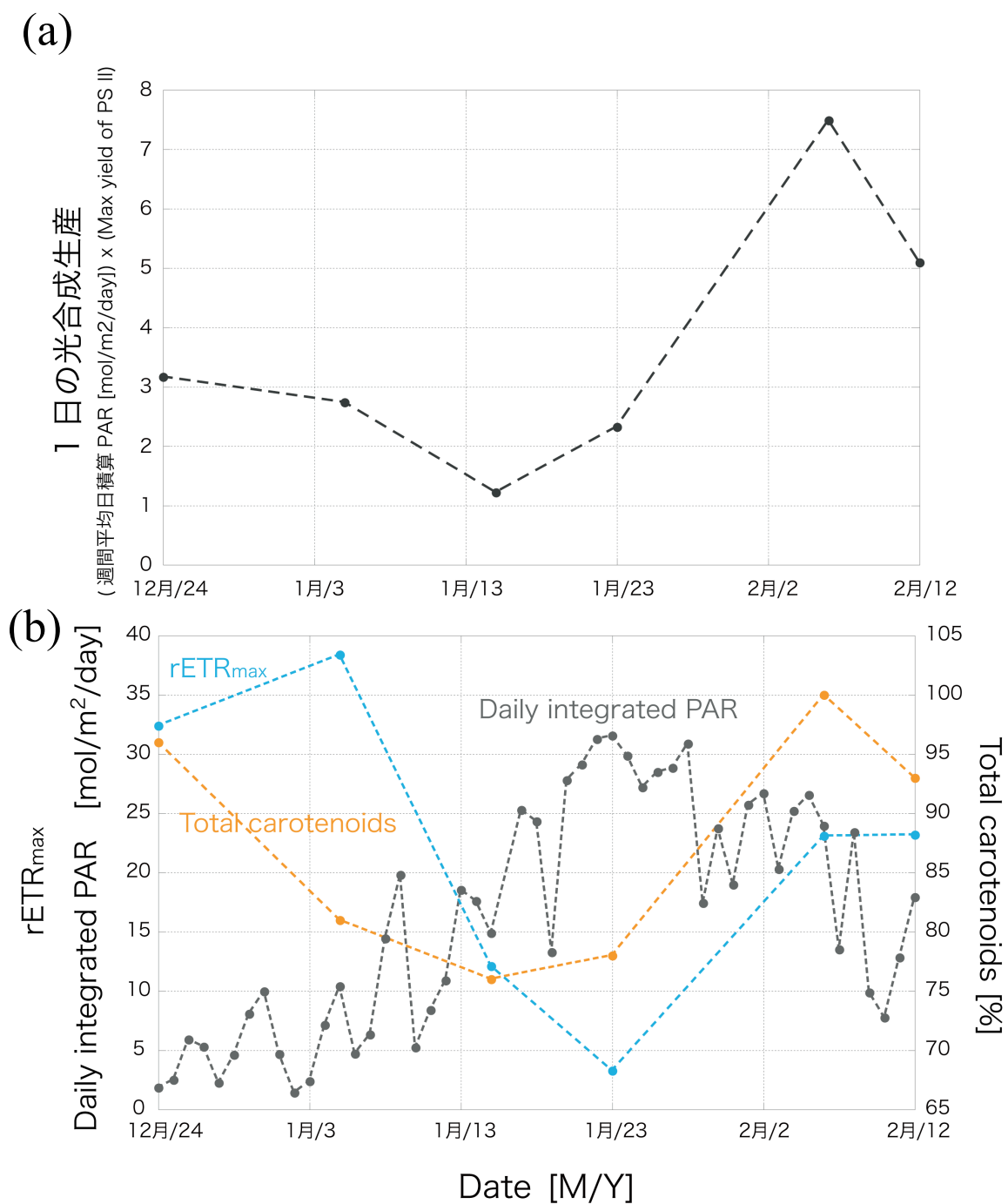


図 5-1. 湖底藻類群集（長池 10m）の、(a) 1日の光合成生産（週間平均日積算 PAR に PS II 最大量子収率を掛けたもの）と (b) 日積算 PAR、rETR_{max}、全カロテノイドの chl *a* に対する含有率。



図 5-2. 冬季に採集した湖底藻類群集の写真（2004 年 9 月スカルブスネス露岩域の三角池にて）。

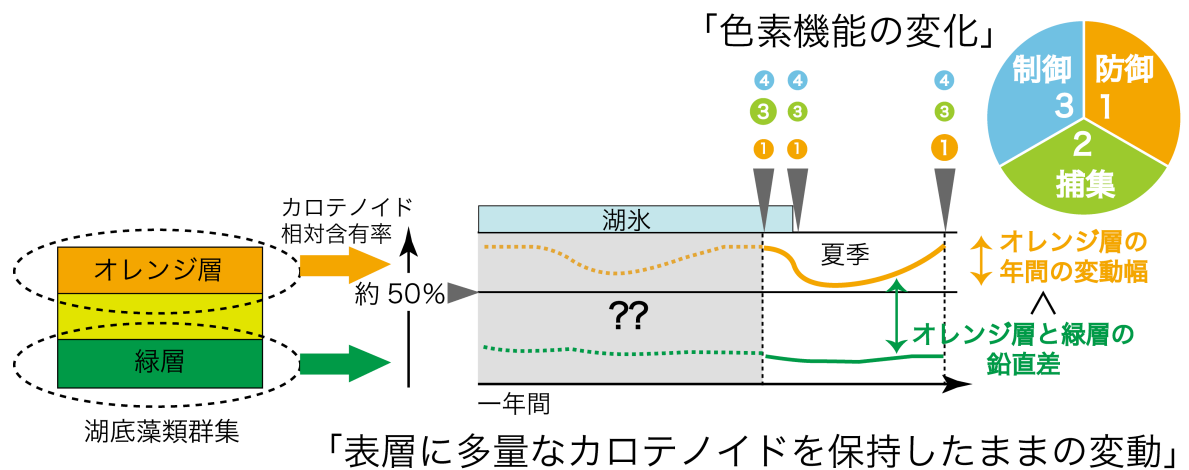


図 5-3. 湖底藻類群集の「表層に多量なカロテノイドを保持したままの変動」と「色素機能の変化」。記載した番号は、色素類による 3 つの機能、1:光防御、2:光捕集、3:光制御を、その作用の度合いを文字の大きさに示し、概略図として表した。

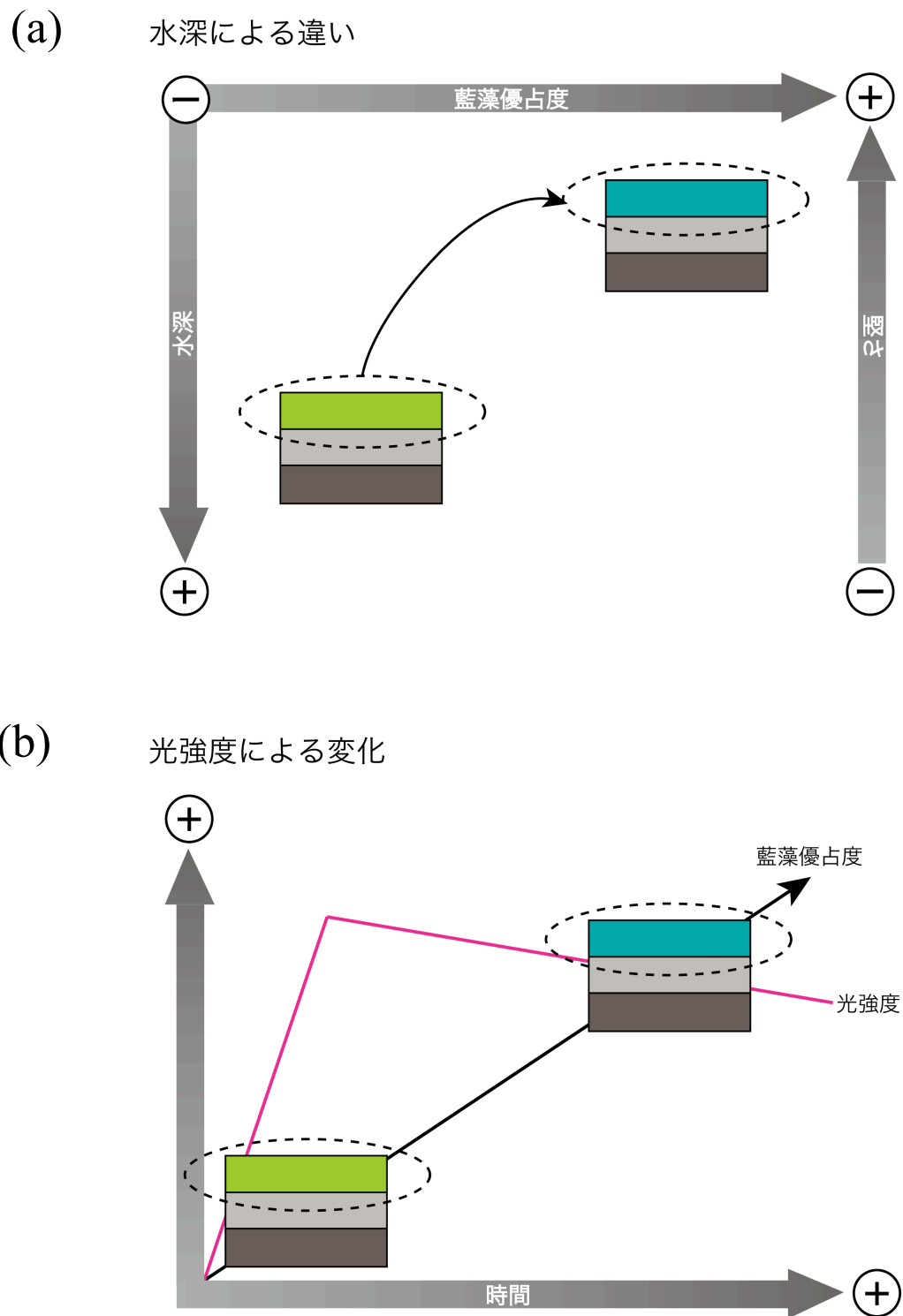


図 5-4. 湖底藻類群集（長池 10m）の、(a) 水深による質感と、藍藻優占度の違い
(b) 光強度の変化に対する藍藻優占度の変化に関する模式図。