

トゲモク *Sargassum micracanthum* (Kützinger) Endlicher の形状変化が 光合成速度と栄養塩吸収速度に及ぼす影響

井上幸男¹・大崎幸一¹・寺田竜太²・Gregory N. Nishihara^{3*}

¹長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科 (〒852-8521 長崎県長崎市文教町 1-14)

²鹿児島大学大学院連合農学研究科 (〒890-0065 鹿児島市郡元 1 丁目 21-24)

³長崎大学海洋未来イノベーション機構環東シナ海環境資源研究センター (〒851-2213 長崎県長崎市多良町 1551-7)

Yukio Inoue¹, Koichi Osaki¹, Ryuta Terada² and Gregory N. Nishihara^{3*}: Effects of seaweed deformation on photosynthesis rate and nutrient uptake rate. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 68: 1-8, March 10, 2020

For seaweeds with complex structures, such as the *Sargassum*, increasing water velocities can cause the fronds to collapse into a more streamlined shape. Such deformation makes it difficult for seawater to flow through the fronds and can decrease mass transfer rates, and the rates of respiration (R), gross photosynthesis (GP), and nutrient uptake (V) may decrease. In this study, we evaluated the effect of a gradient of water velocities on seaweed deformation, R, and GP and V. *Sargassum micracanthum* (Kützinger) Endlicher was used for the experiment. Specimens were either allowed to deform (free-form) or were prevented from deforming (fixed-form). Flow velocities were set to 6 levels (0.018 to 0.381 m s⁻¹). Our study suggests that, for the free-form seaweed, R, GP, and V tended to decrease with increasing water velocity. However, for the fixed-form seaweed an opposite trend was observed. As the free-form seaweed deformed with increasing water velocity, it changed into a shape similar to that of the fixed-form seaweed. This result suggests that seaweed deformation alter the flow patterns of water through the seaweed fronds, and could affect RP, GP, and V.

Key Index Words: nutrient uptake, photosynthesis, respiration, seaweed deformation, water velocity

¹Graduate School of Fisheries and Environmental Sciences, Nagasaki University, Bunkyo-machi 1-14, Nagasaki City, Nagasaki 852-8521, Japan.

²United Graduate School of Agricultural Sciences, Kagoshima University, Korimoto 1-21-24, Kagoshima City, Kagoshima 890-0065, Japan.

³Institute for East China Sea Research, Organization for Marine Science and Technology, Nagasaki University, Taira-machi 1551-7, Nagasaki City, Nagasaki 851-2213, Japan.

*Author for correspondence: gnishihara@gmail.com

緒言

水圏大型藻類は、光合成や生長のために必要な物質（栄養塩、酸素、炭素）を、水中から藻体表面を通じて吸収している。藻体表面への物質供給は、藻体表面に形成される運動及び濃度境界層により制限され（Hurd 2000）、物質濃度と流速に影響を受ける（Nishihara & Ackerman 2006）。これらの境界層は、藻体表面付近の流速が増加することで薄くなり、藻体への物質供給量は増加する（Nishihara & Ackerman 2006）。そのため、藻体表面のスケールにおいて、流速の増加は大型藻類の光合成や栄養塩吸収速度を促進する（Wheeler 1980, Hurd *et al.* 1996, Larned & Atkinson 1997, Nishihara & Ackerman 2006, 2007）。

海藻は種や生育環境によって様々な形状を有し、海藻が物質を獲得するプロセスと密接に関係している（Hurd & Stevens 1997, Nishihara & Terada 2010a）。多くの海藻は柔軟性を有し、海水の流れに海藻が圧迫されることで、海藻の形状が圧縮されるように変化する（Anderson & Charters 1982, Carrington 1990, Gaylord *et al.* 1994, Boller 2006）。この様な海藻の形状変化は、海藻の内側（側枝間）の流速を低下させ、物質供給量の減少や（Anderson & Charters

1982, Boller 2006）、自己被陰（Hay 1981）を引き起こすことが推測されている。したがって、この様な海藻の形状変化は、海藻の生理的応答に影響を及ぼす可能性がある。

海藻の形状変化が生理的応答に及ぼす影響は、枝分かれが少ないプレート状の種と、枝分かれが多く形状変化により葉状体が重なりやすい種では異なることが予測される。例えば、プレート状の葉状部を有する *Macrocystis integrifolia* Bory (Hurd *et al.* 1996) や *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh (Wheeler 1980) では、光合成速度や栄養塩吸収速度は流速と共に増加し、飽和する。同様に、淡水被子植物の *Vallisneria americana* は、細長く扁平な葉を有し、その光合成速度は流速の増加と共に飽和する（Nishihara & Ackerman 2006）。この様な形状が単純な種では、形状変化による影響は小さく、藻体表面に形成される境界層の厚さが物質供給量の主な制限要因であると考えられる（Hurd 2000）。一方、Stewart & Carpenter (2003) は、複数の枝分かれした形状を有したシワヤハズ *Dictyopteris undulata* Holmes と *Zonaria farlowii* Setchell & N. L. Gardner の光合成速度が、高流速下において流速の増加と共に減少することを示した。Stewart & Carpenter (2003) は、高流速下に観察され

た海藻の形状変化が、光合成速度が減少した原因であると推察している。しかし、このような形状変化による生理的応答の抑制に関する報告は、光合成速度 (Stewart & Carpenter 2003) と相対生長速度 (Ho & Carpenter 2017) について論じたものに限られている。更にこれらの研究は、高流速下における生理的応答の減少と形状変化の観測のみにとどまっており、形状変化の有無が生理的応答にどのように影響を及ぼすか検証していない。

本研究では、海藻の形状変化が光合成速度と栄養塩吸収速度に与える影響を検証するため、複数の主枝とそれぞれの主枝から分岐した側枝及び鋸状の葉を持つトゲモク *Sargassum micracanthum* (Kützinger) Endlicher (瀬川 1977) を用いて実験を行った。トゲモクは、温帯域における藻場構成種の1つであり、比較的波当たりの良い環境下で生育することが報告されている (大野ら 1990)。そのため、現場環境下で海水の流れによる形状変化の頻度が高いことが推測される。

Nishihara & Ackerman (2006) は、水圏植物の光合成速度と海水流動の相互作用により、光合成速度が飽和する流速 (U_{sat}) と、光合成速度が減少し始める臨界流速 (U_{crit}) があるという仮説を提唱した。そこで本研究では、トゲモクを用いて、形状が固定された海藻と固定されていない海藻の流速に対する生理的応答を比較することで、(1) 流速の増加に伴う形状変化が光合成速度、暗呼吸速度、栄養塩吸収速度を抑制するか、(2) 臨界流速 U_{crit} は存在するかを明らかにすることを目的とした。

材料と方法

海藻採集

実験試料には、2018年12月2日に長崎県大村湾四本堂公園 (33.021114° N, 129.761624° E) で採取したトゲモクを用いた。採取したトゲモクは、防水性のバックに入れ、湿ら

せた状態を維持しながら速やかに研究室に持ち帰った。採取したトゲモクの全長は60–70 cm程であった。また、基部から数本の主枝を有し、葉は藻体全体に形成されていた。研究室で、海藻の基部からの高さが20 cmとなるように切り揃えた。その際、海藻を基部から上部方向に対して、定規に沿わせるように作業台の上に置き、基部から20 cmの位置で主枝を切断した。更に、海藻ごとに湿重量が大きく異なるように、葉や側枝をいくつか除去することで調節した。剪定した海藻は、海水かけ流し水槽内で保持した。実験開始前に、海藻に付着する生物や泥が肉眼的に確認されなくなるまで濾過海水を用いて丁寧に洗浄した。

実験装置概要

実験には、直径10.0 cmの塩ビ管で作成した回流水槽 (容量16.5 L) を3基使用した (Fig. 1)。回流水槽の海藻設置部には透明な塩ビ管を使用した。これらの回流水槽を500 L黒色パンライト水槽内に設置した。光源にはLEDライト (ハイスペックハイディスク V2, 日動工業) を使用し、パンライト水槽の中央上部に設置した。それぞれの回流水槽の海藻設置部に照射される光量が等しくなるように、回流水槽とLEDライトの配置を調節し、パンライト水槽全体を暗幕で覆った。濾過海水16.5 Lで、回流水槽を満たした。

水流は、プロペラを取り付けた攪拌機 (NZ-1000S, 東京理化器械) で発生させた。流速は、プロペラの直径と攪拌機の回転速度によって制御した。実験前に、直径が異なる3種類のプロペラ (直径4 cm, 6 cm, 8 cm) ごとに、回転速度を0–800 rpmの間で100 rpm区切りで変化させ、超音波ドップラー流速計 (Vectrino plus, Nortek) を用いて流速を測定した。これらの流速データから、各プロペラにおける流速と回転速度の直線回帰式を算出した。得られた直線回帰式を用いて、実験時の回流水槽内の流速を推定した。

回流水槽内には、溶存酸素濃度と栄養塩濃度 (NO_3^- , PO_4^{3-}) の時系列データを得るために、溶存酸素センサー (YSI Pro ODO, Xylem, Inc.) と採水用のチューブを設置した。

実験条件

海藻の形状変化の影響を評価するため、処理を施さず流速によって形状が変化する海藻と、紐を巻き付けることで形状が固定された海藻を用いた (Fig. 2)。3基の回流水槽は、それぞれ形状が変化する海藻を設置したFree区 (free-form)、形状が固定された海藻を設置したFix区 (fixed-form)、海藻を設置しなかったControl区とした。海藻は回流水槽の海藻設置部に磁石で固定した (Fig. 1)。

実験開始直前に、溶存酸素の過飽和を防ぐために、回流水槽内の海水を窒素ガスで曝気し、溶存酸素濃度を低下させた。更に、 NO_3^- 濃度が $30 \mu\text{mol L}^{-1}$ 、 PO_4^{3-} 濃度が $2 \mu\text{mol L}^{-1}$ となるように栄養塩を添加した。実験時間は暗期2時間、明期2時間の計4時間とし、水温は平均 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ 、明期の光量は $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ とした。光量は、光量子センサー

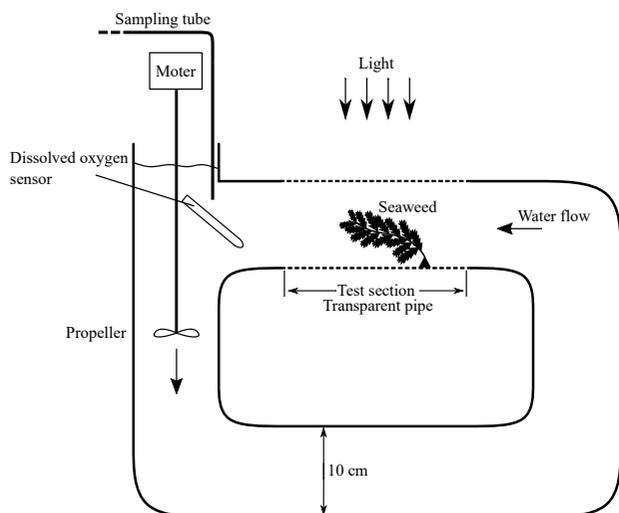


Fig. 1. Schematic of the experimental setup.

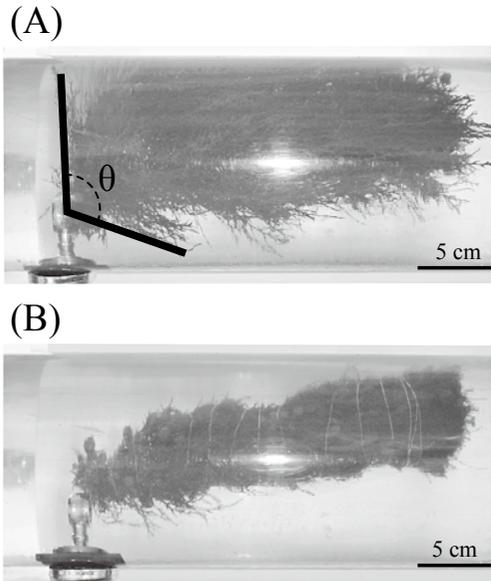


Fig. 2. The image on (A) the top is the free seaweed, while the image on (B) the bottom shows the fixed seaweed. In the free seaweed, the seaweed deformation was determined by the change in angle (θ) indicated by the black lines.

(LI-193SA, LI-COR, Inc.) を用いて、回流水槽の透明管内に海水を満たした状態で測定した。流速は 6 条件 ($0.018, 0.084, 0.127, 0.150, 0.252, 0.381 \text{ m s}^{-1}$) とした。回流水槽内の濾過海水は、流速条件（暗期及び明期の計 4 時間）ごとに交換した。海藻は、流速条件間における個体差による誤差をなくすため、実験区ごとで同じ海藻を繰り返し使用した。

海藻の形状変化の評価

海藻の形状変化は、海藻の側枝間の角度の変化量を用いて評価した。実験終了後に、海藻設置部の横方向から海藻の写真を撮り、imageJ バージョン 1.51 (Schneider *et al.* 2012) を用いて側枝間の角度 (radians) を算出した (Fig. 2)。側枝間の角度の変化量 ($\Delta \text{Radians}$) は、流速 0 m s^{-1} における角度 θ_i から任意の流速における角度 θ_f を引いて算出した (Eqn. 1)。

$$\Delta \text{Radians} = \theta_i - \theta_f \quad (\text{Eqn. 1})$$

溶存酸素濃度および栄養塩濃度の測定

溶存酸素濃度は光条件ごとに 1 分間隔で 2 時間測定した。解析には、実験開始時を基点として 30 分後から明期では 80 分後、暗期では 100 分後までの溶存酸素濃度データを使用した (明期: $n = 50$, 暗期: $n = 70$)。栄養塩濃度は、上述の流速条件ごとに実験開始時および 30 分後、1, 2, 3, 4 時間後に測定した。解析には、1 時間後から 4 時間後の計 4 点を使用した。栄養塩濃度の測定に使用する海水サンプルは、回流水槽に固定したチューブを介し、シリンジで吸引して採取した。得られた海水サンプルは孔径 $0.45 \mu\text{m}$ のメンブレン

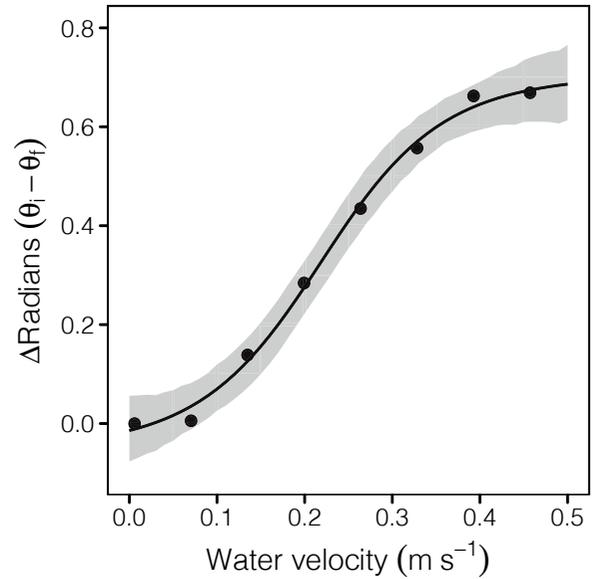


Fig. 3. The change in angle ($\Delta \text{Radians}$) with respect to approaching flow velocities. The model lines indicate the expected value of the model. The shaded regions indicate the 95% Bayesian confidence interval of the model.

フィルター (Millex-HA Filter Unit, Merck Millipore Ltd.) でろ過し、分析を行うまで -80°C で冷凍保存した。栄養塩濃度 (NO_3^- , PO_4^{3-}) の分析は、海水サンプルを解凍した後、自動栄養塩測定装置 (AACS4, BL TEC) を用いて行った (Parsons *et al.* 1984)。なお、Free 区の流速 0.381 m s^{-1} の条件において、実験開始から 3 時間後の NO_3^- 濃度にコンタミネーションが認められたため、 NO_3^- 吸収速度の算出には用いなかった。そのため、Free 区の流速 0.381 m s^{-1} の条件では、 NO_3^- 吸収速度は実験開始時および 30 分後、1, 2 時間後の NO_3^- 濃度データを用いて算出した。

解析方法

すべての解析は統計解析ソフト R version 3.5.2 (R Development Core Team 2018) を用いて行った。海藻の形状変化と流速の関係は、海藻の形状変化には上限があると推測し、非線形モデル (Eqn. 2) を用いて表した。

$$\Delta \text{Radians} = \theta_0 + \frac{\theta_1}{1 + \exp(-\theta_2 \cdot (U - \theta_3))} \quad (\text{Eqn. 2})$$

θ_0 は切片、 θ_1 は形状変化の上限値と切片の差、 θ_2 は変化の強度を表す係数、 θ_3 は $\Delta \text{Radians}$ が切片と上限値の中間値であるときの流速を表す。モデルへのあてはめは、統計ソフト R の brms パッケージ version 2.8.0 (Stan Development Team 2018) を用いて、ベイズ法にて行った。

暗呼吸速度 (R)、純光合成速度 (NP) および栄養塩吸収速度 (V) は、溶存酸素濃度および栄養塩濃度の時系列データを線形モデルにあてはめ、その傾きから推定した。更に、

実験中の水温の変動 ($20 \pm 1^\circ\text{C}$) による影響を小さくするため、アレニウスの式 (Eqn. 2) (Yvon-Durocher & Allen 2012) を用いて、基準水温 (20°C) に標準化した。

$$r = r_{20} \exp\left(\frac{Ea}{k} \left(\frac{1}{K_{20}} - \frac{1}{K}\right)\right) \quad (\text{Eqn. 3})$$

r は推定された速度 (R, NP, V), r_{20} は基準水温 (20°C) に標準化された速度, Ea は活性化エネルギー (0.65 eV) (Yvon-Durocher & Allen 2012), k はボルツマン定数 ($8.617 \cdot 10^{-5} \text{ eV K}^{-1}$), K と K_{20} は実験中の水温と基準水温の絶対温度 (kelvin) を表す。更に、暗呼吸速度と純光合成速度を合計し、総光合成速度 (GP) を算出した。

流速 (U) と実験区 (T) の標準化された暗呼吸速度, 総光合成速度, 栄養塩吸収速度への影響を評価するため、得られたデータをベイズ法にて一般化線形モデルに当てはめた (Eqn. 4, : R ; GP ; V, : 誤差項)。あてはめには、統計解析ソフト R の rstanarm パッケージ version 2.18.2 (Stan Development

Team 2018) を用いて、ベイズ法にて行った。

$$y = U + T + U \times T + \sigma \quad (\text{Eqn. 4})$$

結果

海藻の形状変化に及ぼす流速の影響

トゲモクの側枝間の角度の変化 ($\Delta\text{Radians}$) は、流速と共に増加し、高い流速で飽和する傾向を示した (Fig. 3)。モデル (Eqn. 2) から推定されたの期待値は、流速 0.219 m s^{-1} [0.177–0.255, 95% Bayesian Confidence Interval (BCI)] で最も激しく変化し、流速 0.219 m s^{-1} から離れるにつれて変化が緩やかになった (Fig. 3, Table 1)。

総光合成速度と暗呼吸速度に及ぼす流速の影響

総光合成速度は、トゲモクを入れない Control 区では流速の増加に対して顕著な変化は見られず、トゲモクを紐で固定して設置した Fix 区では増加傾向を示し、トゲモクを固定せずに設置した Free 区では減少傾向を示した (Fig. 4, Table 2)。ベイズ法により推定された事後分布を比較すると、流速に対する

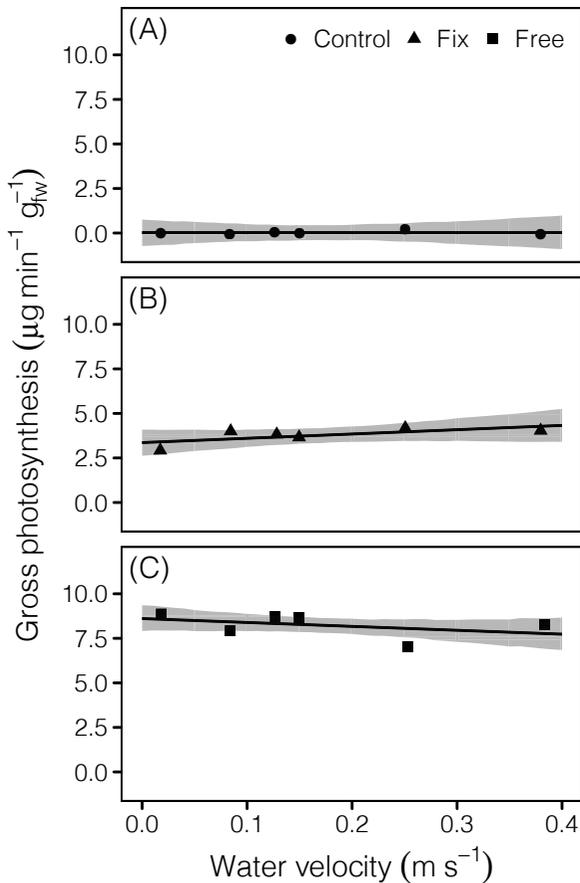


Fig. 4. The response of the gross photosynthesis rate to upstream flow velocity on each (A) control section, (B) fix section and (C) free section. The linear lines indicate the expected value of the Bayesian generalized linear model. The shaded regions indicate the 95% Bayesian confidence interval of the model.

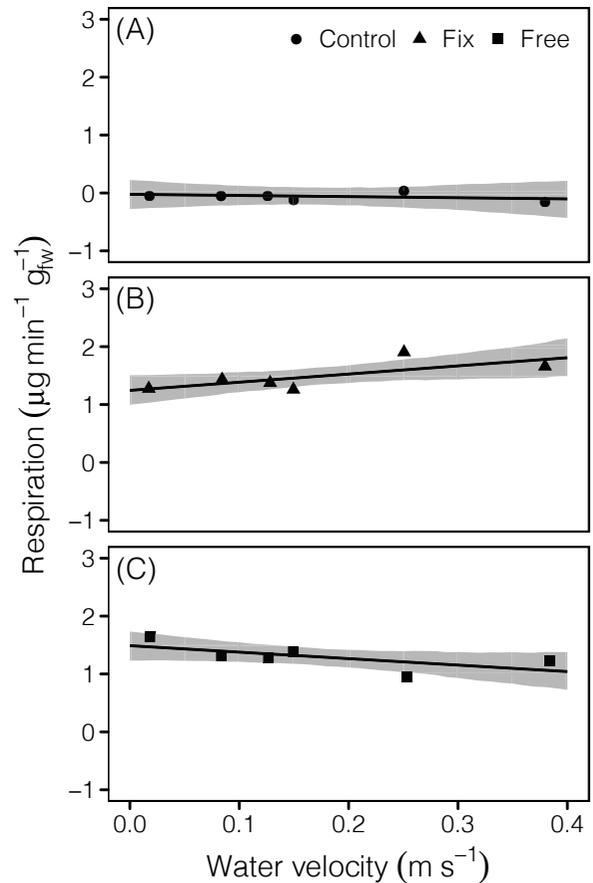


Fig. 5. The response of the respiration rate to upstream flow velocity on each (A) control section, (B) fix section and (C) free section. The linear lines indicate the expected value of the Bayesian generalized linear model. The shaded regions indicate the 95% Bayesian confidence interval of the model.

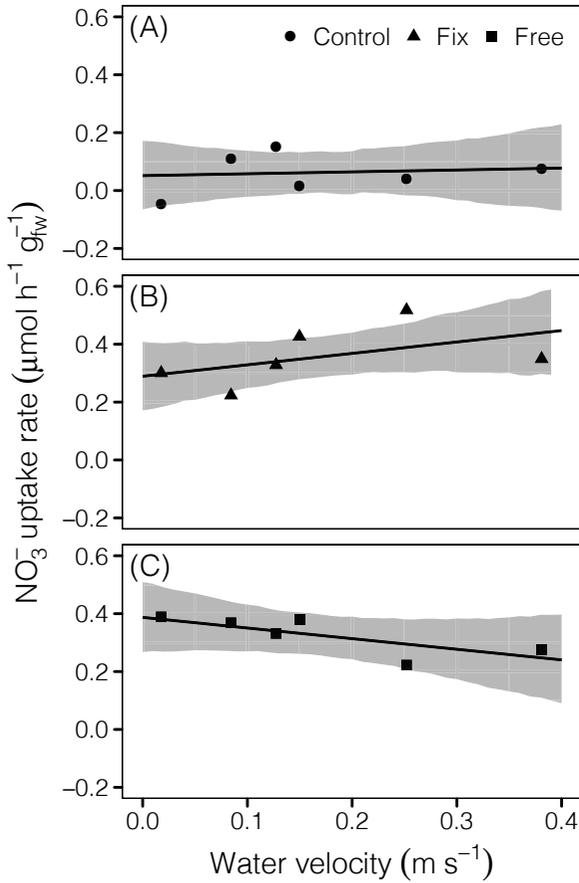


Fig. 6. The response of the NO_3^- uptake rate to upstream flow velocity on each (A) control section, (B) fix section and (C) free section. The linear lines indicate the expected value of the Bayesian generalized linear model. The shaded regions indicate the 95% Bayesian confidence interval of the model.

Table 1. The expected value and 95% Bayesian confidence interval of parameters ($\theta_0, \theta_1, \theta_2, \theta_3$) in the model (Eqn. 2), which were estimated by the Bayesian method.

| Parameter | Mean | 2.5% | 97.5% |
|--------------------------|--------|-------|--------|
| Intercept (θ_0) | -0.059 | -0.18 | 0.079 |
| Asymptote (θ_1) | 0.773 | 0.568 | 0.961 |
| Scale (θ_2) | 14.869 | 8.347 | 22.439 |
| Midpoint (θ_3) | 0.219 | 0.177 | 0.255 |

総光合成速度の傾きは、Free区よりもFix区の方が96.73% (Odds: 29.581) の確率で高い値を示した (Table 3)。暗呼吸速度は総光合成速度と同様に、Control区では流速の増加に対して顕著な変化は見られず、Fix区では増加傾向を示し、Free区では減少傾向を示した (Fig. 5, Table 2)。流速に対する暗呼吸速度の傾きは、Free区よりもFix区の方が99.43% (Odds: 174.439) の確率で高い値を示した (Table 3)。

流速に対する総光合成速度の切片は、Control区で $0.018 \mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{fw}}^{-1}$ (-0.745–0.706, 95%BCI), Fix区で $3.366 \mu\text{g}$

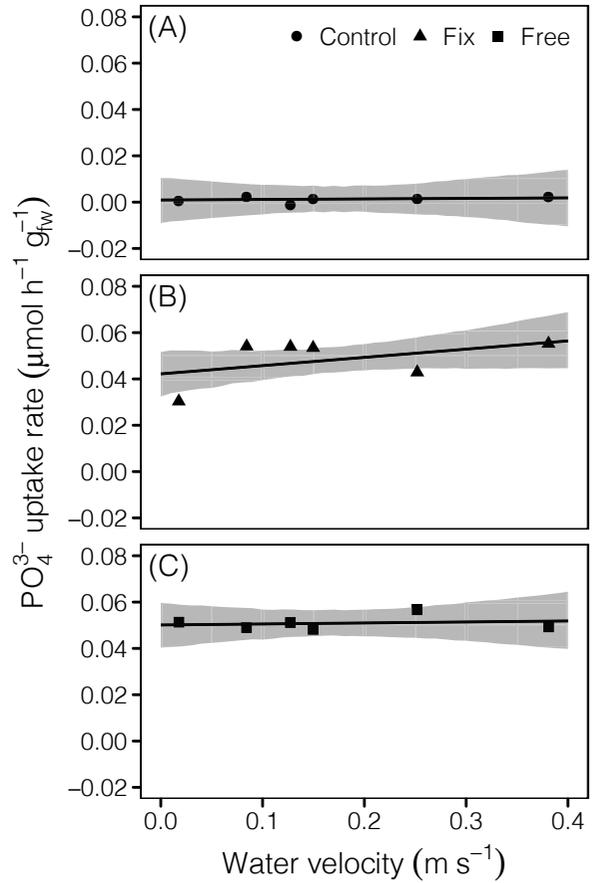


Fig. 7. The response of the PO_4^{3-} rate to upstream flow velocity on each (A) control section, (B) fix section and (C) free section. The linear lines indicate the expected value of the Bayesian generalized linear model. The shaded regions indicate the 95% Bayesian confidence interval of the model.

Table 2. The expected value and 95% Bayesian confidence interval (BCI) of slope and intercept in the Bayesian generalized linear model (Eqn. 4) on each the treatment sections, for gross photosynthesis (GP) and respiration (RP).

| Treatment | Slope | 95%BCI | Intercept | 95%BCI |
|------------|--------|-----------------|-----------|-----------------|
| GP Control | 0.036 | -3.421 to 3.683 | 0.018 | -0.745 to 0.706 |
| GP Fix | 2.402 | -1.263 to 5.937 | 3.366 | 2.657 to 4.106 |
| GP Free | -2.214 | -5.698 to 1.349 | 8.617 | 7.889 to 9.356 |
| RP Control | -0.206 | -1.525 to 1.031 | -0.022 | -0.279 to 0.234 |
| RP Fix | 1.414 | 0.171 to 2.667 | 1.242 | 0.991 to 1.506 |
| RP Free | -1.106 | -2.339 to 0.18 | 1.488 | 1.22 to 1.747 |

Note: Units of Slope are $\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{fw}}^{-1} (\text{m s}^{-1})$, units of Intercept are $\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{fw}}^{-1}$

$\text{min}^{-1} \text{g}_{\text{fw}}^{-1}$ (2.657–4.106, 95%BCI), Free区で $8.617 \mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{fw}}^{-1}$ (7.889–9.356, 95%BCI) を示した (Table 2)。流速に対する暗呼吸速度の切片は、Control区で $-0.022 \mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{fw}}^{-1}$ (-0.279–0.234, 95%BCI), Fix区で $1.242 \mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{fw}}^{-1}$ (0.991–1.506, 95%BCI), Free区で $1.488 \mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{fw}}^{-1}$ (1.220–1.747, 95%BCI) を示した (Table 2)。

Control区では、切片は総光合成速度、暗呼吸速度共に0に近い値を示した。Fix区とFree区の切片は、総光合成速度では2倍以上の差が見られたが、呼吸速度では近い値を示した。

NO₃⁻吸収速度とPO₄³⁻吸収速度に及ぼす流速の影響

NO₃⁻吸収速度は、Control区では流速の増加に対して顕著な変化は見られず、Fix区では増加傾向を示し、Free区では減少傾向を示した (Fig. 6, Table 4)。流速に対するNO₃⁻吸収速度の傾きは、Free区よりもFix区の方が96.47% (Odds: 27.329) の確率で高い値を示した (Table 5)。PO₄³⁻吸収速度は、Control区とFree区では流速の増加に対して顕著な変化は見られず、Fix区では増加傾向を示した (Fig. 7, Table 4)。流速に対するPO₄³⁻吸収速度の傾きは、Free区よりもFix区の方が83.04% (Odds: 4.896) の確率で高い値を示した (Table 5)。

流速に対するNO₃⁻吸収速度の切片は、Control区で0.05 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}_{\text{fw}}$ (-0.068–0.174, 95%BCI), Fix区で0.289 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}_{\text{fw}}$ (0.163–0.404, 95%BCI), Free区で0.388 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}_{\text{fw}}$ (0.267–0.505, 95%BCI) を示した (Table 4)。流速に対するPO₄³⁻吸収速度の切片は、Control区で-0.001 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}_{\text{fw}}$ (-0.009–0.01, 95%BCI), Fix区で0.042 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}_{\text{fw}}$ (0.032–0.051, 95%BCI), Free区で0.05 $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1}_{\text{fw}}$ (0.041–0.06, 95%BCI) を示した (Table 4)。Control区では、切片はNO₃⁻吸収速度、PO₄³⁻吸収速度共に0に近い値を示した。Fix区とFree区の切片は、NO₃⁻吸収速度、PO₄³⁻吸収速度共に顕著な違いは見られなかった。

考察

総光合成速度、暗呼吸速度及びNO₃⁻吸収速度は、Fix区では流速の増加に伴い増加し、Free区では減少する傾向を示した。両実験区の傾向の違いは統計的に明瞭であった。Fix区の増加傾向は、側枝の分岐がホンダワラ科の海藻と比較して少ないコンブ科の海藻や海藻の部位を用いた過去の研究 (Wheeler 1980, Parker 1981, Hurd *et al.* 1996, Larned & Atkinson 1997) と類似していた。Fix区の海藻は、常に紐で圧縮されているため、海水は海藻の内側に入りにくく、外側を流れている。そのため、過去の研究と同様に、流速の増

加と共に海藻表面への物質供給量が増加し、総光合成速度、暗呼吸速度及びNO₃⁻吸収速度が増加したと推測される。一方、Free区では、流速の増加に伴い、流れに海藻が圧迫され側枝間の隙間が小さくなるように形状が変化した。そのため、Free区における総光合成速度、暗呼吸速度及びNO₃⁻吸収速度の減少傾向は、海藻の形状変化により引き起こされたことを示唆している。

海藻の形状は、物理的に海藻周囲の海水の流れに作用し、形状の違いによって海水の流れへの影響は異なる (Hurd & Stevens 1997)。*M. integrifolia* は、プレート状の形状を持ち、流速1.5 cm s⁻¹で葉上の流れが、層流から乱流へ変化した。また、*Gelidium coulteri* Harvey は、小さく高度に分岐した側枝を持ち、流速5 cm s⁻¹で乱流へ変化した。また、トゲキリンサイ *Eucheuma serra* (J. Agardh) J. Agardh の内側と外側の物質供給量は、内側で小さくなった (Nishihara & Terada 2010a)。このように、形状が複雑な海藻では、側枝や葉状部間の隙間が狭く、海藻内側の流れは抑制される。更に、多くの海藻は、柔軟性を有し、流れの強弱によって形状が変化する (Anderson & Charters 1982, Carrington 1990, Gaylord *et al.* 1994, Boller 2006)。高流速下では、流れに海藻が圧迫され、側枝、葉間の隙間が狭くなるため、海藻内側に海水が浸透し難くなると考えられる。これらのことから、形状変化による物質供給量の減少が、Free区の総光合成速度、暗呼吸速度及びNO₃⁻吸収速度が流速と共に減少した要因であると推測される。

総光合成速度は、上述した物質供給量だけでなく、海藻表面で受容する光量にも影響を受ける。海藻の形状変化は、藻体が重なることで、海藻が受容する光量を減少させると推測されている (Hay 1981)。流速の増加に伴う形状変化は、光量と物質供給量を同時に変化させるため、それぞれの影響を明確にわけて評価することは難しい。しかし、本研究では、実験区間の切片に光量の影響が強くみられた。Free区とFix区の切片を比較すると、総光合成速度はFree区で高く、暗呼吸速度は両実験区に違いはみられなかった。これは、Fix区よりFree区の方が側枝間の隙間が大きく、より多くの光量を受容したことで、総光合成速度はFree区の方が高くなり、光の影響を受けない暗呼吸速度は明瞭な違いがなかったことを示唆している。

Stewart & Carpenter (2003) は、複数の分岐した葉状部を持つシワヤハズと *Z. farlowii* を用いて、流速の増加に対する純光合成速度の応答を調べた。流速の増加は、本研究のFree区と同様に、シワヤハズと *Z. farlowii* の形状を変化させ、純光合成速度を減少させた。Stewart & Carpenter (2003) は光合成速度の減少は、物質供給量と光量の減少により引き起こされたとして推測しており、本研究の結果は、彼らの仮説を支持した。更に、Stewart & Carpenter (2003) は、純光合成速度は、光量が少ない時 (136 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) は光制限となるため流速の影響を受けにくく、光量が多い時 (670 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) は流速の増加と共に減少したと報告した。ホ

Table 3. Pair-wise comparisons of the slopes between the treatment sections for gross photosynthesis (GP) and respiration (RP), which were conducted by comparing these posterior distributions.

| | Pair-wise comparison | Probability [%] | Odds |
|----|----------------------|-----------------|---------|
| GP | Control - Fix > 0 | 16.03 | 0.191 |
| | Control - Free > 0 | 82.18 | 4.612 |
| | Fix - Free > 0 | 96.73 | 29.581 |
| RP | Control - Fix > 0 | 3.36 | 0.035 |
| | Control - Free > 0 | 85.31 | 5.807 |
| | Fix - Free > 0 | 99.43 | 174.439 |

Table 4. The expected value and 95% Bayesian confidence interval (BCI) of slope and intercept in the Bayesian generalized linear model (Eqn. 4) on each the treatment sections, for NO_3^- and PO_4^{3-} .

| | Treatment | Slope | 95%BCI | Intercept | 95%BCI |
|--------------------|-----------|--------|-----------------|-----------|-----------------|
| NO_3^- | Control | 0.071 | -0.507 to 0.648 | 0.05 | -0.068 to 0.174 |
| | Fix | 0.39 | -0.215 to 0.967 | 0.289 | 0.163 to 0.404 |
| | Free | -0.372 | -0.956 to 0.215 | 0.388 | 0.267 to 0.505 |
| PO_4^{3-} | Control | 0.002 | -0.042 to 0.048 | 0.001 | -0.009 to 0.01 |
| | Fix | 0.036 | -0.012 to 0.082 | 0.042 | 0.032 to 0.051 |
| | Free | 0.004 | -0.044 to 0.049 | 0.05 | 0.041 to 0.06 |

Note: Units of Slope are $\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1} \text{fw}$ (m s^{-1}), units of Intercept are $\text{mol h}^{-1} \text{g}^{-1} \text{fw}$

ンダワラ科の海藻の光合成が飽和する光量は、水温が 20 – 28 °C のとき、300 – 400 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と報告されている (Terada *et al.* 2016, 2018)。そのため、本研究で設定した光条件 (100 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) では、光制限が起り、流速の影響が小さくなっている可能性がある。

PO_4^{3-} 吸収速度は、流速の増加に対し、Fix 区では増加傾向を示したが、Free 区では変化は見られず、Control 区との差はなかった。これは、海藻の形状変化による物質供給の抑制が、 PO_4^{3-} 吸収速度の変動に寄与しなかったことを示唆している。海藻への物質供給量は、物質濃度と流動によって制御され、海藻の物質吸収速度は、物質供給量が海藻の物質吸収能力を超えると飽和する (Hurd 2000)。そのため、物質濃度が高く、物質吸収能力に対して十分に物質が供給されている時、流動による影響は小さくなると考えられる。Nishihara & Ackerman (2006) は、*V. americana* を用いて、溶存無機炭素濃度が高くなるに従い、光合成速度が飽和する流速が低くなることを示した。これらのことから、トゲモクの PO_4^{3-} 吸収能力に対して PO_4^{3-} 濃度が高く、海藻の形状変化による流動の抑制の影響が小さくなっていた可能性がある。

海藻は種によって多様な形状を持ち、形状と海藻の生理的応答を関連づけるために海藻の体積もしくは重量あたりの表面積比 [Surface area/Volume (SA/V) ratio] が用いられてきた (Rees 2003, Stewart & Carpenter 2003, de los Santos *et al.* 2009)。海藻の SA/V 比は、アオサやシオグサなどのシート状や糸状の種で高く、ホンダワラ類やコンブ類などの葉状部が厚く、高度に分化した組織を有している種で低くなる傾向がある (Rees 2003, Stewart & Carpenter 2003, de los Santos *et al.* 2009)。海藻は、海藻表面を通じて物質を吸収するため、SA/V 比の増加と共に物質吸収速度、生長速度、光合成速度が増加することが知られている (Rees 2003, Stewart & Carpenter 2003, de los Santos *et al.* 2009)。一方で、SA/V 比が低い程、藻体の物理的な強度が増加し、摂食や流動による藻体の流失を減少させる可能性がある (吉田ら 2011)。実際に、SA/V 比が低いホンダワラ類は、藻体の強度が高く、比較的流動が激しい環境下で優占することが報告されている (Nishihara & Terada 2010b)。更に、海藻の形

Table 5. Pair-wise comparisons of the slopes between the treatment sections for NO_3^- and PO_4^{3-} , which were conducted by comparing these posterior distributions.

| | Pair-wise comparison | Probability [%] | Odds |
|--------------------|----------------------|-----------------|--------|
| NO_3^- | Control - Fix > 0 | 21.18 | 0.269 |
| | Control - Free > 0 | 86.25 | 6.273 |
| | Fix - Free > 0 | 96.47 | 27.329 |
| PO_4^{3-} | Control - Fix > 0 | 14.73 | 0.173 |
| | Control - Free > 0 | 47.21 | 0.894 |
| | Fix - Free > 0 | 83.04 | 4.896 |

状変化は、抗力を緩和するため (Carrington 1990, Gaylord *et al.* 1994, Boller 2006)、流失の危険性を減少させ、高流速環境下での生存に寄与していると考えられる。一方で本研究結果から、ホンダワラ類のような複数に分岐した形状を持つ種では、流速の増加による海藻の形状変化が生理的応答を抑制している可能性が示された。このことから、海藻の生育状態や分布に、SA/V で表されるような海藻の強度だけでなく、海藻の形状や柔軟性も関与していると考えられる。

本研究結果からは、トゲモクにおける総光合成速度、暗呼吸速度、栄養塩 (NO_3^- , PO_4^{3-}) 吸収速度が飽和する流速 (U_{sat})、及び減少し始める流速 (U_{crit}) を推定することができなかった。実験の規模や必要な時間の問題から、実験試行数が少なくなったことが、最大の要因であると考えられる。一方で、流速の変動に対するデータのばらつきが、予測していた以上に大きかったことは考慮すべき点である。データのばらつきを大きくする要因は無数に存在するが、海藻の生理的応答への流速の影響は、光量、物質濃度やわずかな形状の違いによって変化すると考えられる。そのため、今後はより多くのデータを蓄積すると共に、光量や物質濃度といった流れ以外の条件との相互作用を調べていくことが求められる。

これまで海藻の形状変化による影響は推測の範疇であったが、本研究は、海藻の形状変化が総光合成速度、暗呼吸速度、 NO_3^- 吸収速度を抑制することを証明した。しかし、本研究の結果は一方向の流れ場で観測され、現場環境でみられる振動流下では、同様の結果が観測されるかは不明である。振動流下では、海藻の動きも複雑となり、海藻が折りたたまれている状態は、断続的に発生すると考えられる。今後は、一方向の流れ場だけでなく、振動流下における海藻の形状と生理的応答の関係も調査する必要があるだろう。

謝辞

本研究で使用した実験装置は、東京農工大学大学院農学府梅澤有准教授より拝借させて頂きました。心より感謝申し上げます。また、長崎大学水産学部桑野和可教授、和田実教授には、本稿の御高閲を賜り、御指導、御助言を頂きました。心より感謝申し上げます。

引用文献

- Anderson, S. M. & Charters, A. C. 1982. A fluid dynamics study of seawater flow through *Gelidium nudifrons*. *Limnol. Oceanogr.* 27: 399–412.
- Boller, M. L. 2006. The hydrodynamic effects of shape and size change during reconfiguration of a flexible macroalga. *J. Exp. Biol.* 209: 1894–1903.
- Carrington, E. 1990. Drag and dislodgment of an intertidal macroalga: Consequence of morphological variation in *Mastocarpus papillatus* Kützing. *J. Exp. Biol.* 139: 185–200.
- de los Santos, C. B., Pérez-Lloréns, J. L. & Vergara, J. J. 2009. Photosynthesis and growth in macroalgae: Linking functional-form and power-scaling approaches. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 377: 113–122.
- Gaylord, B., Blanchette, C. A. & Denny, M. W. 1994. Mechanical consequences of size in wave-swept algae. *Ecol. Monogr.* 64: 287–313.
- Hay, M. E. 1981. The functional morphology of turf-forming seaweeds: Persistence in stressful marine habitats. *Ecology* 62: 739–750.
- Ho, M. & Carpenter, R. C. 2017. Differential growth responses to water flow and reduced pH in tropical marine macroalgae. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 491: 58–65.
- Hurd, C. L. 2000. Water motion, marine macroalgal physiology, and production. *J. Phycol.* 36: 453–472.
- Hurd, C. L., Harrison, P. J. & Druehl, L. D. 1996. Effect of seawater velocity on inorganic nitrogen uptake by morphologically distinct forms of *Macrocystis integrifolia* from wave-sheltered and exposed sites. *Mar. Biol.* 126: 205–214.
- Hurd, C. L. & Stevens, C. L. 1997. Flow visualization around single- and multiple-bladed seaweeds with various morphologies. *J. Phycol.* 33: 360–367.
- Larned, S. & Atkinson, M. 1997. Effects of water velocity on NH₄ and PO₄ uptake and nutrient-limited growth in the macroalga *Dictyosphaeria cavernosa*. *Mar. Ecol. Ser.* 157: 295–302.
- Nishihara, G. N. & Ackerman, J. D. 2006. The effect of hydrodynamics on the mass transfer of dissolved inorganic carbon to the freshwater macrophyte *Vallisneria americana*. *Limnol. Oceanogr.* 51: 2734–2745.
- Nishihara, G. N. & Ackerman, J. D. 2007. The interaction of CO₂ concentration and spatial location on O₂ flux and mass transport in the freshwater macrophytes *Vallisneria spiralis* and *V. americana*. *J. Exp. Biol.* 210: 522–532.
- Nishihara, G. N. & Terada, R. 2010a. Spatial variations in nutrient supply to the red algae *Euclima serra* (J. Agardh) J. Agardh. *Phycol. Res.* 58: 29–34.
- Nishihara, G. N. & Terada, R. 2010b. Species richness of marine macrophytes is correlated to a wave exposure gradient. *Phycol. Res.* 58: 280–292.
- 大野正夫・寺脇利信・本田正樹 1990. 南日本のがら藻場の生態と藻場造成. 沿岸海洋研究ノート 27: 127–135.
- Parker, H. S. 1981. Influence of relative water motion on the growth, ammonium uptake and carbon and nitrogen composition of *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Mar. Biol.* 63: 309–318.
- Parsons, T. R., Maita, Y. & Lalli, C. M. 1984. A Manual of Chemical & Biological Methods for Seawater Analysis. Pergamon press, Oxford.
- R Development Core Team 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL [http:// www.R-project.org](http://www.R-project.org).
- Rees, T. A. V. 2003. Safety factors and nutrient uptake by seaweeds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 263: 29–42.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S. & Eliceiri, K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods* 9: 671–675.
- 瀬川宗一 1977. 原色日本海藻図鑑 増補版. 保育社. 大阪.
- Stan Development Team 2018. Stan: A C++ Library for Probability and Sampling. URL <http://mc-stan.org>.
- Stewart, H. L. & Carpenter, R. C. 2003. The effects of morphology and water flow on photosynthesis of marine macroalgae. *Ecology* 84: 2999–3012.
- Terada, R., Vo, T. D., Nishihara, G. N., Matsumoto, K., Kokubu, S., Watanabe, Y. & Kawaguchi, S. 2016. The effect of photosynthetically active radiation and temperature on the photosynthesis of two Vietnamese species of *Sargassum*, *S. mcclurei* and *S. oligocystum*, based on the field and laboratory measurements. *Phycol. Res.* 64: 230–240.
- Terada, R., Matsumoto, K., Borlongan, I. A., Watanabe, Y., Nishihara, G. N., Endo, H. & Shimada, S. 2018. The combined effects of PAR and temperature including the chilling-light stress on the photosynthesis of a temperate brown alga, *Sargassum patens* (Fucales), based on field and laboratory measurements. *J. Appl. Phycol.* 30: 1893–1904.
- Wheeler, W. N. 1980. Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Mar. Biol.* 56: 103–110.
- Yvon-Durocher, G. & Allen, A. P. 2012. Linking community size structure and ecosystem functioning using metabolic theory. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 367: 2998–3007.
- 吉田吾郎・新村陽子・樽谷健治・浜口昌巳 2011. 海藻類の一次生産と栄養塩の関係に関する研究レビュー - および瀬戸内海藻場の栄養塩環境の相対評価 -. 水研センター研報 34: 1–31.

(Received Jun. 18, 2019; Accepted Nov. 8, 2019)