

ホンダワラ科海藻のキャノピー構造と
海水流動の相互作用に関する
生理学的研究

Physiological study on the interactive
effect of canopy structure and
hydrodynamics of Sargassaceae

2020年8月

長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科

井上幸男

学位審査委員会委員

主査 Gregory N. Nishihara

副査 桑野和可

副査 和田実

目次

目次	i
表目次	iii
図目次	vi
要旨	1
Abstract	3
1 総合序論	5
1.1 藻場生態系の役割と水流との関係	5
1.2 藻体表面スケールにおける水流と生理的応答の関係	6
1.3 藻体の形状と水流の相互作用が生理的応答に与える影響	7
1.4 キャノピー構造と水流の相互作用が生理的応答に与える影響	8
1.5 本研究の仮説と本稿の構成	11
2 個体スケールの生理的応答と流速の関係	13
2.1 材料と方法	13
2.2 結果	16
2.3 考察	18
3 キャノピースケールの生理的応答と流速の関係	21
3.1 材料と方法	21
3.2 結果	28
3.3 考察	30
4 総合考察	36
4.1 実海域においてキャノピーの形状変化と生理的応答の関係に影響する要因	38
4.2 本研究の課題と今後の展望	40
図表	42
謝辞	73

表目次

Table 1	The expected value and 95% highest density intervals of parameters ($\theta_0, \theta_1, \theta_2, \theta_3$) in the model (Eqn. 5), which were estimated by the Bayesian method.	65
Table 2	The expected value and 95% highest density intervals (HDI) of slope and intercept in the Bayesian generalized linear model (Eqn. 7) on each the treatment sections, for gross photosynthesis (GP) and respiration (RP)..	66
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.	67
Table 4	The expected value and 95% highest density intervals (HDI) of slope and intercept in the Bayesian generalized linear model (Eqn. 7) on each the treatment sections, for NO_3^- and PO_4^{3-}	68
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.	69
Table 6	The distance between individuals, the total wet-weight, a, ah, L_c, X_D of each canopy, the double-averaged upstream water velocity, and the canopy height for each experiment. The upstream water velocity was measured 2 cm in front of the leading edge ($x = -2$).	70
Table 7	Mean and 95% highest density interval (95% HDI) of the parameters estimated for $y = \theta + y_{max} \left(1 - \exp \left(-\frac{\alpha}{y_{max}} \bar{u} \right) \right) \exp \left(-\frac{\beta}{y_{max}} \bar{u} \right)$ of the gross photosynthesis rate (GP) and dark respiration rate (RP). θ is the offset and y_{max} is the maximum gross photosynthesis rate or dark respiration rate when $\beta = 0$. These parameters have units of $\mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{ww}}^{-1}$. α indicates the sensitivity of GP and RP to water velocity and β indicates the inhibiting effect at high water velocities. These parameters have units of $(\mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{ww}}^{-1})(\text{cm s}^{-1})^{-1}$	71

Table 8 The differences in the expected log predictive density (Δ ELPD) and the standard error (Std. Err.) of the pair-wise comparisons of the LOOIC for the gross photosynthesis (GP) and respiration (RP) models. 72

目次

Fig. 1	Schematic of water motion on a flat plate under unidirectional flow based on Hurd (2000). U is a vertical profile of streamwise velocity.	43
Fig. 2	Schematic of water motion around submerged canopy edge under unidirectional flow based on Chen et al. (2003). U is the vertical profile of streamwise velocity; x is streamwise coordinate and canopy edge is defined as $x = 0$; h is canopy height; H is water depth; δ is distance that the canopy-scale vortices penetrate into the canopy; X_D is the length of the initial adjustment; S_n is the nearest-neighbor stem spacing; d is the stem diameter.. . . .	44
Fig. 3	The conceptual framework for transitional regimes about a relationship between physiological response rate of macroalgae and water velocity (I–IV) based on Pujol et al. (2019) and Nishihara et al. (2006). R_{\max} is maximum physiological response rate. (a) a saturated line indicates response on a scale of thallus surface. (b) a unimodal line indicates our hypothesis that the physiological response rate is inhibited under high water velocity by canopy deformation.	45
Fig. 4	Schematic of the experimental setup.	46
Fig. 5	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.	47
Fig. 6	The change in angle (Δ Radians) with respect to approaching flow velocities. The model lines indicate the expected value of the model. The shaded regions indicate the 95% highest density interval of the model.	48
Fig. 7	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% highest density interval of the model.	49

Fig. 8	The response of the dark 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% highest density interval of the model.	50
Fig. 9	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% highest density interval of the model.	51
Fig. 10	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% highest density interval of the model.	52
Fig. 11	Plan view of the working section of the flow chamber. The spacing (S) of the seaweeds are set at 4, 6, and 8 cm.	53
Fig. 12	Schematic of the canopy when (a) canopy stand upright or (b) collapse by water flow. S_{n0} is nearest-neighbor stem spacing at the water at rest; θ is an angle of between canopy elements and flow chamber bottom; $S_{n\theta}$ is nearest-neighbor stem spacing when the angle is θ	54
Fig. 13	The streamwise water velocity (\bar{u}) above the canopy ($z = 16$ cm), at top of the canopy ($z = h$) and within the canopy ($z = 6$ cm) at three canopy densities downstream from the leading edge. Values above these figures indicate upstream water velocity treatment (cm s^{-1})	55
Fig. 14	The vertical water velocity (\bar{w}) above the canopy ($z = 16$ cm), at top of the canopy ($z = h$) and within the canopy ($z = 6$ cm) at three canopy densities downstream from the leading edge. Values above these figures indicate upstream water velocity treatment (cm s^{-1})	56

Fig.15	Mean water velocity (V) slowly increases with upstream water velocity (\bar{u}) above the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = 16$ cm), at top of the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = h$) and within the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = 6$ cm) for three canopy densities. The bars indicate standard error.	57
Fig.16	Mean turbulent kinetic energy (TKE) slowly increases with upstream water velocity (\bar{u}) above the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = 16$ cm), at top of the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = h$) and within the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = 6$ cm) for three canopy densities. The bars indicate standard error.	58
Fig.17	Mean turbulence intensity (TI) increases with upstream water velocity (\bar{u}) above the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = 16$ cm), at top of the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = h$) and within the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = 6$ cm) for three canopy densities. The bars indicate standard error.	59
Fig.18	Rate of change of canopy area with upstream water velocity (\bar{u}) for three canopy densities.	60
Fig.19	Angle between canopy elements and flow chamber bottom at canopy edge with upstream water velocity (\bar{u}) for three canopy densities.	61
Fig.20	Length of the initial adjustment (X_D) with upstream water velocity (\bar{u}) for three canopy densities.	62
Fig.21	The response of the gross photosynthesis rate to upstream water velocity (\bar{u}) for three canopy densities. The line and shaded region indicate the expected value and 95% high density interval for Eqn. 21.	63
Fig.22	The response of the dark respiration rate to upstream water velocity (\bar{u}) for for three canopy densities. The line and shaded region indicate the expected value and 95% high density interval for Eqn. 21.	64

要旨

海産大型藻類は、沿岸域の主要な一次生産者である。沿岸域では、海水流動は時空間的に激しく変動しており、大型藻類の生態は海水流動と密接に関係している。大型藻類は、光合成、呼吸、生長に必要な物質を藻体表面から吸収しており、これら生理機能を維持するためには、藻体表面に物質が輸送される必要がある。そのため、主流の流速の増加は、藻体表面への物質輸送を促進し、藻体の生理的応答速度(光合成速度、呼吸速度、栄養塩吸収速度)を増加させることが知られてる。一方で、藻体表面への物質輸送は、大型藻類の持つ多様な形態や密生することで形成される藻場(キャノピー)の構造によって影響を受ける。特に高流速下において、藻体は水流に圧迫され、圧縮されるように形状が変化し、藻体への物質輸送が抑制される可能性がある。したがって、実海域に生育する大型藻類の生理的応答速度の関係を明らかにするためには、藻体の形状やキャノピーの構造を保持した状態で、水流の影響を調べる必要がある。そこで、本研究では、ホンダワラ科海藻を用いて、個体とキャノピースケールで、水流と生理的応答の関係を調べた。

個体スケールの実験には、ホンダワラ科トゲモク *Sargassum micracanthum* を使用した。藻体の形状変化が生理的応答へ及ぼす影響を検証するため、紐で藻体全体を巻くことで形状を固定した藻体と、固定していない藻体の流速 ($2 - 38 \text{ cm s}^{-1}$) に対する応答を比較した。総光合成速度、暗呼吸速度、硝酸吸収速度は、形状を固定した藻体では流速と共に増加し、形状を固定していない藻体では流速の増加と共に減少した。形状が固定された藻体では、流速に関わらず藻体が圧縮されているため、圧縮された藻体の外側を水流が流れた。そのため、流速の増加と共に、藻体外側において物質輸送が促進され、生理的応答速度が増加したと考えられた。一方、形状が固定されていない藻体では、流速の増加と共に、藻体が圧縮される様子が観察された。よって、水流は、低流速では藻体の隙間を通過していたが、高流速では藻体が圧縮することで藻体の外側を流れていたと考えられる。そのため、流速の増加と共に藻体全体への物質輸送が抑制され、生理的応答速度が減少したと考えられた。したがって、個体スケールにおいて、流速の増加によって発生する藻体の形状変化は、生理的応答を抑制する要因となることが示唆された。

キャノピースケールの実験では、ホンダワラ科ヨレモク *Sargassum siliquastrum* で構成されたキャノピーを使用した。キャノピー (長さ: 55–57 cm, 幅: 24 cm, 高さ: 13 cm) は小型回流水槽内に設置され、キャノピー密度を 3 条件、主流流速を 8 条件 ($0.6 - 40 \text{ cm s}^{-1}$) 設定した。キャノピーの流体力学的特性を把握することで、流速に対する総光合成速度、暗呼吸速度の変動を説明することを試みた。総光合成速度、暗呼吸速度は、全密度条件で違いはみられず、主流流速の増加と共に増加し、最大値に達した後、減少した。キャノピー内の平均流速と乱流は、主流流速が 10 cm s^{-1} 以下のとき全密度条件で違いはなかったが、 10 cm s^{-1} 以上のとき、低密度条件で中高密度条件よりも高い傾向を示した。そのため、流動の実測値では、生理的応答速度の変動を明瞭に説明できなかった。しかし、既存研究の知見を用いて推定されたキャノピーの流動特性を示す指標によると、キャノピーの形状変化に伴って、キャノピー内の海水交換が抑制される可能性が示唆された。この流動の実測値と推定された流体力学的指標の矛盾は、ヨレモクによって構成されたキャノピーの物理的な構造が不均一であることに起因していた可能性がある。本研究では、キャノピーの形状変化に伴い、キャノピー構造が不均一であるため、局所的に海水が滞留し、生理的応答を抑制していたと推察した。

形状変化による生理的応答の抑制に関するこれまでの報告は、個体スケールで数例存在するが、いずれも形状変化の影響を明確に証明したものではなかった。本研究は、高流速下において個体・キャノピースケールで形状変化が生理的応答を抑制することを、初めて実験的に明らかにした。この知見は、大型藻類の生態と水流の関係を理解する上で重要であると考えられる。

Abstract

Macroalgae are the main primary producers in coastal areas. Here, water motion changes drastically and is an important physical factor controlling the transport of dissolved inorganic carbon, dissolved oxygen, and nutrients. These solutes are transferred to and from the bulk seawater and the macroalgae surface, where they are absorbed or released. Increasing water velocity enhances mass transfer, which increases physiological responses (e.g. photosynthesis, respiration, and nutrient uptake). However, macroalgae have various forms, and the canopy potentially affects mass transport processes between the macroalgae and the surrounding seawater. 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. I examined the effect of canopy deformation on its physiological response in a recirculating flume by simulating various macroalgal canopy densities.

At the individual scale, I evaluated the effect of water velocities gradients on seaweed deformation, gross photosynthesis rate, dark respiration rate, and nutrient uptake rate. *Sargassum micracanthum* was used for this experiment. Specimens were either allowed to deform (free-form) or were prevented from deforming (fixed-form). Flow velocities were set to 6 levels (2 – 38 cm s⁻¹). My study shows that, for the free-form seaweed, gross photosynthesis rate, dark respiration rate, and nutrient uptake rate 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 altered the flow patterns of water through the seaweed fronds, and could affect gross photosynthesis, dark respiration, and nutrient uptake rates.

At the canopy scale, I measured the spatial distribution of water velocity around and in a *Sargassum siliquastrum* canopy (length: 55 – 57 cm, width: 24 cm, height: 13 cm) and examined its impact on photosynthesis and dark respiration in a recirculating flume. We examined eight water velocities ranging from 0.6 to 40 cm s⁻¹ and three canopy densities. The gross photosynthesis rate

and the dark respiration rate of the canopy increased as water velocity increased. However, the gross photosynthesis rates began to decrease beyond 9 cm s^{-1} , whereas the dark respiration rates began to decrease beyond 4 cm s^{-1} . Canopy density did not influence either of the rates. As water velocity increased, the canopy began to bend with the flow and collapse. Water velocity and turbulence increased within the canopy with increasing upstream water velocity. This could not explain the decrease in gross photosynthesis and dark respiration but the estimated hydrodynamic index (e.g. canopy drag length scale and length of the initial flow adjustment) indicated that water exchange within the canopy decreased due to canopy deformation. Therefore, I conclude that increasing water velocities led to a collapse of the canopy, which inhibited water exchange between the canopy exterior and interior, and further led to the decline in physiological performance at high water velocities.

Previous studies relating to the effect of canopy deformation on physiological responses do not exist except for a few studies at individual scales. For the first time, I experimentally reveal that canopy deformation decreases the physiological response of macroalgae, which is important to understanding the mechanism of the relationship between water motion and the biology and distribution of macroalgae.

第1章 総合序論

1.1 藻場生態系の役割と水流との関係

海産大型藻類は、潮間帯から水深 100m 程に生育し (Graham et al. 2007), 沿岸域の主要な一次生産者である。海産大型藻類は、海藻と被子植物である海草に大別され、中でも海藻は葉緑体に保持する色素の違いから、緑藻、紅藻、褐藻に分類され、それぞれ生育に適する光条件が異なる。また、その大きさ、形状、硬さは実に多様であり、時空間的に変動の激しい沿岸域の環境に適応している。これら大型藻類は密生することで複雑な物理構造を持つ藻場 (キャノピー) を形成する。本稿では、キャノピーとは、森林の上部 (林冠) のみを示す言葉ではなく、海中で密生した植生全体を示す。藻場は、優先する構成種によって呼び名が異なり、ホンダワラ科海藻が優先するガラモ場や、アマモが優先するアマモ場などがある。これらの藻場は、生育環境や物理的な構造が異なるものの、いずれも多様な生態系サービスを提供している。例えば、藻場の単位面積当たりの一次生産力は熱帯雨林に匹敵するほど高く (Whittaker & Niering 1975), 生態系の炭素循環に大きく貢献している (Field et al. 1998; Duarte et al. 2010)。また、藻場の物理的な構造 (キャノピー構造) は、水流を抑制し (Ackerman & Okubo 1993; Komatsu & Murakami 1994; Lacy & Wyllie-Echeverria 2011), 海底基質を安定させ (Folkard 2005; Hendriks et al. 2010), 様々な水生生物の生息、産卵場を提供している (Carr 1994; Chaves et al. 2013; Tano et al. 2017)。さらに、藻体の葉上には様々な付着動物、付着藻類が生息しており (高間 1975; チッティマ・菊池 1988; 櫻井ら 2008), それらは魚介類の餌資源となっている (櫻井ら 2008)。

大型藻類が生育する沿岸域は、海水流動が時空間的に激しく変動する環境であり、水流と大型藻類の生態は密接に関係している (Nishihara & Terada 2010b; Gaylord et al. 2012; Raven & Hurd 2012)。水流は、藻体への物質輸送プロセス (Hurd 2000; Raven & Hurd 2012) や生殖機能に係る遊走子や卵の拡散 (Gaylord et al. 2004; Gaylord et al. 2012) に影響しており、激しい水流は藻体の流失や損傷を引き起こす可能性も指摘されている (Koch 1993)。さらに、水流は藻体の形状 (Gerard 1987; Fowler-Walker et al. 2006; Stewart 2006; Nanba et al. 2011) やキャノピーの密度 (Madsen et al. 2001) にも影響を与え、キャノピーの物理的構造を変化させる要因となる。反対に、水流も大型藻類の持つ形状やキャノピー構造によって変化するため、藻場では複雑な流動環境が形成されている。

大型藻類は、光合成や呼吸、生長に必要な物質 (e.g. 溶存無機炭素, 溶存酸素, 溶存無機リン, 溶存無機窒素) を藻体表面から吸収している. これらの生理機能を維持するためには, 物質が藻体表面に輸送される必要がある. 藻体表面への物質輸送プロセスは, 藻体表面だけでなく, 個体やキャノピーの空間スケールの流速, 乱流に影響を受ける. そのため, 藻体への物質輸送と生理機能の関係は, 藻体表面と個体・キャノピーの空間スケールで理解する必要がある.

1.2 藻体表面スケールにおける水流と生理的応答の関係

水流と大型藻類の生理的応答 (光合成, 呼吸, 栄養塩吸収) の関係に関する研究の多くは, 藻体表面スケールの物質輸送プロセスに着目している (Hurd 2000; Raven & Hurd 2012). 藻体表面スケールの物質輸送は, 平面上に形成される境界層理論に基づき理解されてきた (Wheeler 1980; Hurd 2000; Nishihara & Ackerman 2006; Raven & Hurd 2012). ここで, 藻体表面にみたてた滑らかな平面と平行に層流が発生している場合を考える (Fig. 1). 平面上の流れは, 粘性力が働くことで平面直上で限りなく小さく, 平面から離れるにほど主流の流速に近づく. このような流速の勾配が強い層は流速境界層と呼ばれる. 流速境界層の内側には, 流れが非常に小さく物質の移動が分子拡散によって支配される粘性底層が形成される. また, 平面前縁からの距離を代表の長さとするレイノルズ数 ($Re = xU/v$, x は代表の長さ, U は流速, v は粘性度) が臨界に達する距離で, 流れは層流から乱流へ遷移する. このとき, 物質がよく混合される乱流境界層が平面上に発達し, 粘性底層は薄くなる. 藻体が無機栄養塩の吸収や光合成による酸素の放出を行う場合, 粘性底層内に平面と垂直に濃度勾配が形成され, 拡散境界層が発達する. 拡散境界層内の物質移動は分子拡散により支配される. そのため, 藻体表面スケールにおける大型藻類への物質輸送は, 拡散境界層の厚さによって制御され, 主流の流速の増加は拡散境界層を薄くし, 藻体表面への物質輸送速度を高める. 藻体の拡散境界層に関する初期の研究では, 拡散境界層の厚さはフィックの第一法則 (Eqn. 1) を用いて推定されてきた (Wheeler 1980; Hurd et al. 1996).

$$J = D \frac{\Delta C}{\Delta Z} \quad (1)$$

J は物質輸送フラックス, D は分子拡散係数, ΔC は藻体表面直上と藻体から十分に離れた位置の物質濃度の差, ΔZ は拡散境界層の厚さを示す. このとき, 藻体表面の流れが定常状態であること, 藻体表面直上の物質濃度は藻体の吸収によって 0 となることが前提となる. また, フィックの第一法則から読み取れるように, 藻体への物質輸送フラックスは, 流速だけでなく基質の濃度に依存する. この他にも, 拡散境界層の厚さは, シャーウッド数の使用 (Gonen et al. 1993; Nishihara & Ackerman 2006) や直接藻体表面直上の濃度勾配を測定すること (Raven & Hurd 2012) で調べられてきた. 実際に, プレート状の形状を持つ藻体では, 藻体表面上の物質輸送に関する理論と生理的応答速度 (光合成速度, 呼吸速度, 栄養塩吸収速度) が一致することが報告されている (Wheeler 1980; Koch 1993; Hurd et al. 1996; Nishihara & Ackerman 2006, 2007; McPherson et al. 2015). つまり, 主流の流速の増加は, 拡散境界層を薄くすることで藻体への物質輸送を促進し, 藻体の生理的応答速度を増加させる (Wheeler 1980; Hurd 2000; Nishihara & Ackerman 2006; Raven & Hurd 2012). さらに, 物質輸送速度が物質吸収に係る酵素の反応速度を上回ると, 生理的応答速度は酵素反応に制限され飽和する (Wheeler 1980; Koch 1993; Hurd et al. 1996; Nishihara & Ackerman 2006, 2007; McPherson et al. 2015). したがって, 藻体表面スケールでは, 光合成や栄養塩吸収等の生理的応答速度は, 流速に対して線形および飽和曲線型の応答を示す (Fig. 3).

しかしながら, 水流は大型藻類の持つ多様な形状や密生により形成されるキャノピー構造と相互作用し, 複雑に変化する. このような個体スケールやキャノピースケールにおける水流の変化は, 藻体の生理的応答速度に影響を及ぼすと考えられる. そのため, 実際に沿岸域に生息する大型藻類の流速に対する生理的応答を理解するためには, 藻体の形状やキャノピー構造を保った状態で, 水流に対する影響を調べる必要がある.

1.3 藻体の形状と水流の相互作用が生理的応答に与える影響

大型藻類は種や生育環境によって様々な形状を有し, 藻体が物質を獲得するプロセスと密接に関係している (Hurd et al. 1997; Nishihara & Terada 2010a). コンプ科海藻のようなプレート状で分岐構造が少ない形状よりも複数の分岐構造を持つ形状の方が, 藻体を通過した水流は高い流速で乱流状態に移行する (Hurd et al. 1997). すなわち, 分岐構造を持ち複雑な形状は, 藻体を通過する水流の流速や乱流を抑制する (Anderson & Charters 1982; Hurd et al.

1997). また、分岐構造を持つ藻体では、藻体の外側よりも内側の方が、物質供給が抑制される (Nishihara & Terada 2010a).

多くの大型藻類は柔軟性を有し、海水の流れに藻体が圧迫されることで、藻体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 & Carrington 2006). このような藻体の形状変化は、藻体の内側 (主枝や側枝間) の流速を低下させ、物質供給量の減少や (Anderson & Charters 1982; Boller & Carrington 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、藻体の形状変化は、藻体の生理的応答に影響を及ぼす可能性がある.

藻体の形状変化が生理的応答に及ぼす影響は、分岐構造を持たない種と、分岐構造を持ち形状変化により藻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、飽和した. 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した (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輸送の主な制限要因である考えられる (Hurd 2000). 一方、Stewart & Carpenter (2003) は、複数の枝分かれ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したことを示した. Stewart & Carpenter (2003) は、高流速下に観察された藻体の形状変化が、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. さらにこれらの研究は、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.

1.4 キャノピー構造と水流の相互作用が生理的応答に与える影響

大型藻類が密生することで形成されるキャノピー構造は、キャノピースケールで水流に影響している (Nepf 2012). 先行研究の多くは、一方方向の流れ場におけるキャノピーと水流の関係に着目し (Fig. 2), キャノピースケールの水流の挙動を調べてきた (Gambi et al. 1990;

Ghisalberti & Nepf 2004; Poggi et al. 2004; Nepf 2012; Chen et al. 2013; Kubrak et al. 2015). キャノピー内を通過する水平方向の水流は、キャノピーの抵抗を受け、キャノピーの前縁から内部に向かって減衰する (Gambi et al. 1990; Chen et al. 2013). キャノピーの前縁では、上向きの水流が発達するが、キャノピー内に進行するにしたがって指数関数的に減衰する (Gambi et al. 1990; Chen et al. 2013). この上向きの水流の減衰に伴って、キャノピーの上部と海水の境界面では、強いせん断領域が発達する. この水流の遷移が発生するキャノピー前縁からの距離 (X_D , m) は、Chen et al. (2013) により提案された以下の Eqn. 2で推定できる.

$$\frac{X_D}{L_c} = 1.5(1 + 2.3C_D ah) \quad (2)$$

L_c はキャノピー抗力の長さスケール (m), C_D はキャノピーの抗力係数, a は単位体積当たりの前面遮蔽面積 (m^2/m^3), h はキャノピーの高さ (m) を示す. L_c は、キャノピーの体積密度 (ϕ) を用いて、 $L_c = 2(1 - \phi)/C_D a$ で算出され、水生キャノピーのような体積密度が小さい場合 ($\phi < 0.1$) は、以下の式で近似される (Belcher et al. 2003).

$$L_c = 2/C_D a \quad (3)$$

このキャノピー前縁からの水流の遷移によってキャノピー上部に発達したせん断層は、コーヒレント渦によって支配される (Ghisalberti & Nepf 2009). この流れはせん断スケールの乱流と呼ばれ、キャノピーの海水交換を制御する要因の一つである (Nepf 2012).

キャノピー上部に発達したせん断層がキャノピー内に侵入する深さによって、海水交換は変化する (Nepf 2012). せん断層のキャノピーへの侵入の程度は、キャノピー抗力の長さスケール (i.e., $\delta \approx (C_D a)^{-1}$, δ はせん断層のキャノピーへの侵入の深さを示す, Nepf et al. (2007)) によって定義される. 一方、せん断層より下部では、せん断スケールの乱流と比較して海水交換への寄与が小さいステムスケールの乱流が発達する (Nepf 2012). ステムスケールの乱流は、キャノピーの構成要素 (例えば、茎、空気袋、および生殖器床) の後流によって引き起こされる. ステムスケールの乱流の大きさは、構成要素の直径 (d) と構成要素間の間隔 (S_n) の内、より小さい方に制御される (Nepf 2012). これらせん断スケールとステムスケール

の乱流の挙動は、キャノピー密度に影響を受ける。具体的には、キャノピー密度を表す ah が、 $ah \ll 0.1$ の時 (低密度)、キャノピー抗力による流速の減衰は小さく、主にステムスケールの乱流が優先する。 $ah \approx 0.1$ の時、せん断スケールの乱流が発達し、キャノピー全体の海水交換に大きく寄与する。 $ah \gg 0.1$ の時 (高密度)、せん断スケールの乱流はキャノピー内に浸透せず、ステムスケールの乱流が優先する。特に、キャノピーの鉛直方向の海水交換は、 ah と C_D の積 ($C_D ah$) が 0.3 以上のとき、ステムスケールの乱流に強く依存し、 $C_D ah$ の増加と共に小さくなる (Nepf et al. 2007)。さらに、キャノピー密度が高いときステムスケールの乱流の大きさは、キャノピーの構成要素の直径とその間隔の比 (d/S_n) によって制御され、 $d/S_n < 1$ の時は d/S_n の増加 (つまり、要素間の間隔の減少) と共に乱流は増加するが、 $d/S_n > 1$ の時は d/S_n と共に乱流は減少する (Nepf 2012)。

このように、キャノピー内の海水交換は、キャノピー上部に発達するせん断スケールの乱流の浸透、キャノピーの構成要素の後流により発生するステムスケールの乱流、およびキャノピー内を通る移流に影響される。キャノピー内の海水交換は、キャノピー密度 (Luhar et al. 2008; Lacy & Wyllie-Echeverria 2011) に加えて、構成要素の形状 (Rosman et al. 2010; Kubrak et al. 2015)、柔軟性 (Folkard 2005; Hendriks et al. 2010; Luhar & Nepf 2011; Kubrak et al. 2015) に影響を受ける。

キャノピーの構造は、構成要素が水流方向に藻体が動くことで変化する (Carrington 1990; Gaylord et al. 1994; Lacy & Wyllie-Echeverria 2011; Luhar & Nepf 2011)。このようなキャノピーの形状変化は、藻体の外側を沿うように水流を変化させる (Lacy & Wyllie-Echeverria 2011; Abdolahpour et al. 2018)。この水流の変化は、キャノピー全体にかかる抗力を緩和し (Gaylord et al. 1994; Boller & Carrington 2006)、水流から受ける藻体への機械的な損傷を軽減していると考えられる。一方で、キャノピーの形状変化は、構成要素間の間隔を小さくし、キャノピー内の流速の減衰を促進する可能性がある (Anderson & Charters 1982)。前述したように、構成要素間の間隔の減少はステムスケールの乱流の大きさを抑制する (Tanino & Nepf 2008; Nepf 2012)。そのため、キャノピーの形状変化によって、物質輸送が抑制される可能性がある。加えて、キャノピーの形状変化は自己被陰を強化し、キャノピー内の光量を減少させる (Hay 1981; Koehl et al. 2008)。したがって、生理学的応答はキャノピーの形状変化が発生

する高流速下において、物質輸送と光量の減少によって大幅に制限される可能性がある (Stewart & Carpenter 2003; Ho & Carpenter 2017).

キャノピースケールにおける水流とキャノピーの生理的応答に関する研究はいくつか報告されている。例えば、海草により構成されたキャノピーのアンモニアや硝酸の吸収速度は、流速と共に増加した (Thomas et al. 2000; Cornelisen & Thomas 2004, 2006; Rosman et al. 2010)。また、アンモニアの藻体への物質輸送は、キャノピーの物理的構造の違いによって変化することが示された (Cornelisen & Thomas 2009)。さらに、キャノピー構造による空間的な流動の変動により、生理的応答も空間的に変化する。例えば、現場環境下では、*M. pyrifera* により構成されるキャノピーにおいて、キャノピーの内側より高い流速に曝されるキャノピーの淵で、生長速度と窒素含有量が高くなった (Stephens & Hepburn 2014)。海産被子植物 *Caulerpa prolifera* (Forsskål) J.V.Lamouroux と *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson によって構成されるキャノピーでは、キャノピー内の流速の勾配と、アンモニア吸収速度が対応している様子が観察された (Morris et al. 2013)。水路を用いた実験では、*C. nodosa* および *Zostera noltii* のキャノピー内の流量とアンモニア吸収速度の空間分布は同じ傾向を示した (Morris et al. 2008)。これらの結果は、キャノピーの生理的応答を理解するためには、キャノピーの物理的な構造と水流の相互作用が重要であることを示唆している。

これらの先行研究では、単純な形状を持つコンブ科海藻や海産被子植物によって構成されたキャノピーに関する研究に限定され、現時点でキャノピーの形状変化による生理的応答の抑制は観測されていない (Thomas et al. 2000; Cornelisen & Thomas 2002; Thomas & Cornelisen 2003; Cornelisen & Thomas 2004, 2006; Morris et al. 2008; Cornelisen & Thomas 2009; Morris et al. 2013; Weitzman et al. 2013)。しかしながら、前節で触れたように、分岐構造を有する藻体では、形状変化によって生理的応答が抑制される可能性があり (Stewart & Carpenter 2003; Kregting et al. 2011)、同様に分岐構造を持つ藻体で構成されたキャノピーでは、形状変化によって藻体間の間隔が小さくなり、ステムスケールの乱流が抑制される可能性がある。

1.5 本研究の仮説と本稿の構成

先行研究では、流速に対する藻体の生理的応答は、ドーム型になるという仮説が提案されている (Nishihara & Ackerman 2006; Pujol et al. 2019)。Pujol et al. (2019) は、沿岸域でキャノピーを形成する生物群集 (サンゴ、海藻、海草) を対象に、栄養塩吸収速度と流速の関係に関

する知見をまとめ、そこからこれらの関係に関する単純な枠組みを提案した (Fig. 3). この枠組みでは、キャノピーが経験する流速に対する栄養塩吸収速度を、低流速から高流速にかけて I から IV の 4 つの段階に分けて説明している. I では、栄養塩吸収速度は流速の変化に対して敏感に反応し、直線関係である. このとき、吸収速度は物質輸送制限となり、上記で説明した藻体表面上に形成される拡散境界層の厚さに依存する. II では、吸収速度は流速の変化に対して鈍感であり、キャノピーの潜在的な栄養塩吸収能力を物質供給量が上回る、もしくは釣り合っている状態である. IV では、高流速による物理的なストレスにより、藻体の流失、部位破壊 (断片化) が起こり、吸収速度が阻害されている状態である. 現場環境下では、この段階でキャノピーの形成は困難であると予測される. III は、II から IV への移行期を示す. しかしながら、現時点で高流速下において栄養塩吸収速度が抑制される III の存在を示した知見はない (Pujol et al. 2019).

本研究では、Pujol et al. (2019) が提案した枠組みに加えて、キャノピーの形状変化が生理的応答速度を抑制し、III を引きおこす要因となることを提案する. 上記で論じたように、個体・キャノピースケールにおける生理的応答と流速の関係を調べた研究の多くが、比較的単純な形状を持つコンブ科や海産被子植物を対象としており、キャノピーの形状変化が生理的応答に及ぼす影響は小さかった可能性がある. そこで、本研究では多数の側枝、葉を持ち、キャノピーを形成するホンダワラ科の海藻を対象に、仮説の検証を試みた.

本稿は全 4 章で構成されており、本章は第 1 章である. 第 2 章では、個体スケールにおいて、ホンダワラ科の海藻の形状変化が生理的応答を抑制するか検証した. その際、形状を固定した藻体と固定していない藻体を比較することで、形状変化による作用を、明確に判別することを試みた. 次に、第 3 章では、回流水槽内にホンダワラ科の海藻を用いてキャノピーを構築し、キャノピースケールにおいて、流速に対する生理的応答を調べた. さらに、流速の変化がキャノピーへの物質輸送に与える影響を評価するため、キャノピー内の水流も観測した. 第 4 章では、実海域で本研究結果に影響を及ぼす可能性のある要因について考察した.

第2章 個体スケールの生理的応答と流速の関係

井上幸男・大崎幸一・寺田竜太・Nishihara, G. N. 2020. 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. 藻類. 68: 1-8.

本章では、個体スケールにおいて形状変化が生理的応答速度を抑制するか検証するため、複数の主枝とそれぞれの主枝から分岐した側枝およ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り形状が変化する頻度が高いと推測し、本実験に適していると考えた。

個体スケールの藻体の形状変化による影響を論じた研究は、Stewart & Carpenter (2003) と Ho & Carpenter (2017) に限られる。また、彼ら研究では藻体の形状変化と生理的応答速度の減少を同時に観察したことにとどまり、明確に形状変化による影響であるかは検証できていない。そこで本章では、形状を固定した藻体としていない藻体の流速に対する生理的応答を比較し、形状変化が生理的応答に及ぼす影響を評価した。

2.1 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 (129.761624°N, 33.021114°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、基部から伸びる数本の主枝を有し、葉は藻体全体に形成されていた。研究室内で、藻体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、藻体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らないよう、葉や側枝をいくつか除去することで調節した。剪定した藻体は、海水かけ流し水槽内で保持した。実験開始前に、藻体に付着する生物や泥が肉眼で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 の塩化ビニル管で作成した回流水槽 (容量 16.5 L) を 3 基使用した (Fig. 4). 回流水槽の藻体設置部には透明な塩化ビニル管を使用した. 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, 日動工業株式会社) 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藻体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, 東京理化器械株式会社) 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

藻体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藻体と, 紐を巻き付けることで形状が固定された藻体を用いた (Fig. 5). 3 基の回流水槽は, それぞれ形状が変化する藻体を設置した Free 区 (free-form), 形状が固定された藻体を設置した Fix 区 (fixed-form), 藻体を設置しなかった Control 区とした. 藻体は回流水槽の藻体設置部に磁石で固定した (Fig. 4).

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 (Stewart & Carpenter 2003). 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 (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 (暗期および明期の計 4 時間) ごとに交換した。藻体は、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

藻体の形状変化は、藻体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、藻体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. 5)。側枝間の角度の変化量 (Δ 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. 4)。

$$\Delta\text{Radians} = \theta_i - \theta_f \quad (4)$$

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 時間後で測定した。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 Core Team 2018) を用いて行った。藻体の形状変化と流速の関係は、藻体の形状変化には上限があると推測し、非線形モデル (Eqn. 5) を用いて表した。

$$\Delta\text{Radians} = \theta_0 + \frac{\theta_1}{1 + \exp(-\theta_2(U - \theta_3))} \quad (5)$$

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. 6) (Yvon-Durocher et al. 2012) を用いて, 基準水温 (20°C) に標準化した.

$$r = r_{20} \exp\left(\frac{E_a}{\kappa} \left(\frac{1}{K_{20}} - \frac{1}{K}\right)\right) \quad (6)$$

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, E_a は活性化エネルギー (0.65 eV) (Yvon-Durocher et al. 2012), κ はボルツマン定数 (8.617×10^{-5} 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) が標準化された暗呼吸速度, 総光合成速度, 栄養塩吸収速度へ与える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. 7, $y = \{R, GP, V\}$, σ は誤差項). 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.

$$y = U + T + U \times T + \sigma \quad (7)$$

2.2 結果

海藻の形状変化に及ぼす流速の影響

Free 区における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. 6). モデル (Eqn. 5) から推定された $\Delta\text{Radians}$ の期待値は,

流速 0.219 m s^{-1} [0.177–0.255, 95% Highest density interval (HDI)] 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. 6, Table 1). 尚、Fix 区における側枝間の角度は、全流速を通じて変化せず、 $\Delta\text{Radians}$ は 1.47 であった.

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. 7, 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. 8, 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 $0.018 \mu\text{g min}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (-0.745–0.706, 95% HDI), Fix 区で $3.366 \mu\text{g min}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (2.657–4.106, 95% HDI), Free 区で $8.617 \mu\text{g min}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (7.889–9.356, 95% HDI) を示した (Table 2). 流速に対する暗呼吸速度の切片は、Control 区で $-0.022 \mu\text{g min}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (-0.279–0.234, 95% HDI), Fix 区で $1.242 \mu\text{g min}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (0.991–1.506, 95% HDI), Free 区で $1.488 \mu\text{g min}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (1.220–1.747, 95% HDI) 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、暗呼吸速度では近い値を示した.

NO_3^- 吸収速度と PO_4^{3-} 吸収速度に及ぼす流速の影響

NO_3^- 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. 9, Table 4). 流速に対する NO_3^- 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). PO_4^{3-} 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. 10, Table 4). 流速に対する PO_4^{3-} 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 NO_3^- 吸収速度の切片は、Control 区で $0.05 \mu\text{mol h}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (-0.068–0.174, 95% HDI) , Fix 区で $0.289 \mu\text{mol h}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (0.163–0.404, 95% HDI) , Free 区で $0.388 \mu\text{mol h}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (0.267–0.505, 95% HDI) を示した (Table 4). 流速に対する PO_4^{3-} 吸収速度の切片は、Control 区で $-0.001 \mu\text{mol h}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (-0.009–0.01, 95% HDI) , Fix 区で $0.042 \mu\text{mol h}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (0.032–0.051, 95% HDI) , Free 区で $0.05 \mu\text{mol h}^{-1}\text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (0.041–0.06, 95% HDI) を示した (Table 4). Control 区では、切片は NO_3^- 吸収速度, PO_4^{3-} 吸収速度共に 0 に近い値を示した. Fix 区と Free 区の切片は、 NO_3^- 吸収速度, PO_4^{3-} 吸収速度共に顕著な違いは見られなかった.

2.3 考察

総光合成速度、暗呼吸速度および NO_3^- 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藻体と比較して少ないコンブ科の藻体や藻体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 区の藻体は、常に紐で圧縮されているため、海水は藻体の内側に入りやすく、外側を流れている. そのため、過去の研究と同様に、流速の増加と共に藻体表面への物質供給量が増加し、総光合成速度、暗呼吸速度および NO_3^- 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、暗呼吸速度および NO_3^- 吸収速度の減少傾向は、藻体の形状変化により引き起こされたことを示唆している.

藻体の形状は、物理的に藻体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 et al. 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。 *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、形状が複雑な藻体では、側枝や葉間の隙間が狭く、藻体内側の流れは抑制される. 更に、多くの藻体は柔軟性を有し、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 & Carrington 2006). 高流速下では、流れに藻体が圧迫され、側枝、葉間の隙間がより狭くなるため、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、暗呼吸速度および NO_3^- 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、藻体表面で受容する光量にも影響を受ける。藻体の形状変化は、藻体が重なることで、藻体を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待つシワヤハズと *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、光量が低い時 ($136 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、光制限となるため流速の影響を受けにくく、光量が高い時 ($670 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、流速の増加と共に減少したと報告した。ホンダワラ科の藻体の光合成が飽和する光量は、水温が $20 - 28^\circ\text{C}$ 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 ($100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) では、光制限が起これ、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。Fix 区で増加傾向がみられたことから、流速の増加により、 PO_4^{3-} の物質輸送制限が改善されたことが示唆された。Free 区では、総光合成速度、暗呼吸速度、 NO_3^- 吸収速度と同様に、藻体の形状変化により、流速の増加と共に、藻体への物質輸送が減少していると予測される。しかし、 PO_4^{3-} 吸収速度の場合、藻体の形状変化

による物質輸送の減少効果は、流速の増加による物質輸送の増加効果と同等であり、結果として、流速の増加に対して、 PO_4^{3-} 吸収速度が変化しなかったと考えられる。

本研究結果から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、および減少し始める流速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。

本章では、トゲモクを対象として、塩ビ管製の回流水槽の中で、流速により藻体が形状変化することで、生理的応答が減少することを明らかにした。しかし、本研究で観測された現象は、塩ビ管製の回流水槽を用いたため、実海域で見られる海藻の形状変化や水流の動きとは異なることを注意する必要がある。例えば、本実験では、藻体の形状変化の程度によって、藻体が水流に及ぼす抵抗が変化し、実験区ごとに塩ビ管内海水流動が異なっていた可能性がある。また、塩ビ管製の回流水槽は海藻の設置部分のスペースが限られていたため、海藻は常に倒れた状態であり、実際の海藻の形状変化とは異なると考えられる。次章では、キャノピーを対象とし、キャノピー内の流速を測定し、キャノピーの形状変化が海水流動に及ぼす影響を捉え、キャノピーの形状変化もより実海域に近い状態で観測することで、キャノピーの形状変化が生理的応答へ及ぼす影響を、より詳しく検証した。

第3章 キャノピースケールの生理的応答と流速の関係

Inoue, Y., Terada, R., Belleza, D. F. C., Nishihara, G. N. *in press*. Effect of water velocity on the physiology of a collapsing *Sargassum siliquastrum* canopy under a controlled environment. *Phycological Research*.

本章では、ホンダワラ科の海藻であるヨレモク *Sargassum siliquastrum* (Mertens ex Turner) C. Agardh (Fucales) を用いて実験を行った。ヨレモクは日本、韓国、中国の沿岸域に生育し (Yoshida 1983; Leung et al. 2014), 岩礁域に豊かなキャノピーを形成し、多様な魚介類や無脊椎動物の生息地を提供する。ヨレモクが生育する水深では、波や潮流により水の流れはダイナミックに変動しており、ヨレモクはキャノピーの形状変化が起こりうる環境下に生育している。

キャノピースケールにおいて流速と生理的応答の関係を調べた研究は、主に比較的形状が単純な海産被子植物によって構成されたキャノピーに関するものに限られ、高流速下で生理的応答の減少は確認されていない (Pujol et al. 2019)。そこで本章では、分岐構造を持つヨレモクにより構成されたキャノピーの形状変化に着目し、流速に対する生理的応答がドーム型になるか検証した。さらに、キャノピー内の流動に関する知見は、キャノピーの構成要素として、シリンダー (Ghisalberti & Nepf 2004; Chen et al. 2013)、疑似藻 (Folkard 2005; Rosman et al. 2010; Luhar & Nepf 2011; Kubrak et al. 2015) がよく用いられ、実際の藻体を用いた研究でもアマモが用いられることが多い (Gambi et al. 1990; Hendriks et al. 2010; Lacy & Wyllie-Echeverria 2011)。そのため、分岐構造を有するヨレモクによって構成されたキャノピー内の流動に関する知見は、非常に大まかな観測事例を除けばほぼない。したがって、可能な限りキャノピー内の流動を観測し、流体力学的視点からキャノピーの形状変化と生理的応答の関係を説明することを試みた。

3.1 材料と方法

海藻の採取

実験試料には、日本の長崎県大村湾 (33.020750 °N, 129.076111 °E) において、2018年5月21日にスキューバダイビングで採取したヨレモクを用いた。採取された藻体は、実験室に輸送さ

れた後、藻体上の付着藻類、動物を目視にて丁寧に除去された。その後、実験開始までの1日間、屋内の海水かけ流し水槽内にて保持された。

キャノピーの構築と回流水槽の準備

実験は長崎大学環東シナ海研究センターの屋内実験施設にて、小型回流水槽 (PERSONAL TANK, 西日本流体技研) を用いて実施された。この回流水槽には、観測部として透明なアクリル製の水路 (長さ: 120 cm, 幅: 30 cm, 高さ: 30 cm) が設置されている (Fig. 11)。この水路に流れ込む水流は、プロペラの回転運動によって発生し、整流器により乱流を除去された一方方向の流れである。流速はプロペラの回転周波数によって制御された。水路の底面には、藻体の基盤として厚さ 5 mm のゴム板を敷き詰めた。キャノピーの構成要素として、ヨレモクの主枝の先端から 13 cm の部分を切り取ったものを使用した。切り取れた藻体は、ゴム板にステンレス釘で固定され、移植の間隔が一定となるように千鳥状に配置された (Fig. 11)。キャノピー密度を変化させるため、移植の間隔は、3 cm (高密度)、6 cm (中密度)、8 cm (低密度) の 3 条件用いた。構築されたキャノピー [長さ: 55 cm (低および高密度) および 57 cm (中密度), 幅: 24 cm, 高さ: 13 cm] と水路入口との距離は 30 cm、水路壁面との距離は 3 cm とした。密度条件ごとのキャノピー全体の湿重量を Table 6 に示した。

海水流動の測定

キャノピー内外の流動の特徴を捉えるため、キャノピーの上流から下流にかけて流速を測定した。水路内の位置座標を表現するため、水路内の流れ方向を x 軸、水路幅方向を y 軸、高さ方向を z 軸とし、藻場の前縁を $x = 0$ 、水路中央を $y = 0$ 、水路底面を $z = 0$ とした。本研究では、8 段階の流速が実験に用いられた。これらの流速条件は、キャノピー上流側 ($x = -2$ cm) の流速を、時間と高さで二重に平均した値と定義された (Table 6)。測定位置は、水路の流れ方向に 4 地点 ($x = -2, 13, 43, 62$ cm)、幅方向に 1 地点 ($y = 0$ cm)、高さ方向に 3 地点 ($z = 6, h, 16$ cm) とした。キャノピーの高さ (h) は流速および密度条件によって変化した (Table 6)。流速の測定には、3 つの軸方向 (x, y, z) の流速 (u, v, w) が測定可能な Acoustic doppler velocimeter (ADV, Vectrino plus, Nortek) を使用した。測定時間は、測定地点ごとに 3 分間、測定頻度は 200 Hz とした。測定された流速データに混在するスパイクは、Goring & Nikora (2002) の方法に従って除去した。

各軸方向の流速の時間平均 ($\bar{u}, \bar{v}, \bar{w}$) と時間平均からの残差 (u', v', w') は、各測定位置で計算された。全方向の平均流速 ($V, \sqrt{(\bar{u}^2 + \bar{v}^2 + \bar{w}^2)/3}$) は、各軸方向の時間平均を用いて計算された。乱流エネルギーを表す Turbulence kinetic energy (TKE, $0.5[u'^2 + v'^2 + w'^2]$) および、全方向の平均流速 (V) に対する相対的な乱流運動エネルギーの強さを示す乱流強度 (TI) は、Jonsson et al. (2006) と Nepf et al. (2007) を参照し、計算された。更に、キャノピー内 ($x = 13, 43$ cm, $z = 6$ cm), キャノピー上部 ($x = 13, 43$ cm, $z = h$), キャノピー上 ($x = 13, 43$ cm, $z = 16$ cm) ごとに、 V , TKE, TI を平均した。

キャノピーの形状変化の評価

水流によって引き起こされるキャノピーの形状変化は、水路側面方向からのキャノピー投影面積およびキャノピー前縁部における藻体と水路底面の角度にて評価した。投影面積および角度は、水路側面から撮影したキャノピーの写真から、ImageJ バージョン 1.51 を用いて測定した (Schneider et al. 2012)。

得られた投影面積から、以下の式を用いて、キャノピーの形状変化率 ($Rate_{area}$) を算出した。

$$Rate_{area} = 1 - (Area_v / Area_0) \quad (8)$$

$Area_0$ は、上流流速 ($x = -2$ cm) が 0 cm s^{-1} のときのキャノピーの投影面積、 $Area_v$ は、任意の上流流速条件のときのキャノピーの投影面積を示す。

得られた前縁部における藻体と水路底面の角度は、以下の式により、上流流速が 0 cm s^{-1} のときに 90° となるように標準化された。

$$Angle'_v = Angle_v - Area_0 + 90 \quad (9)$$

$Angle'_v$ は上流流速 ($x = -2$ cm) が 0 cm s^{-1} のとき 90° となるように標準化された角度、 $Angle_v$ は任意の上流流速条件のときの角度、 $Angle_0$ は上流流速 ($x = -2$ cm) が 0 cm s^{-1} ときの角度を示す。

流体力学的指標の算出

キャノピーの流動を特徴づける流体力学的指標を以下の手順で算出した。まず、キャノピー密度を示す ah (第1章参照) を決定するため、止水条件下でキャノピーの前面方向から藻体の写真を撮影し、1藻体当りの投影面積を算出した。それら投影面積から単位体積当たりのキャノピーの前面遮蔽面積 a を推定した。この算出した a は止水条件下の値であり、上流流速の増加に伴うキャノピーの形状変化によって、 a は変動する。しかし、流水条件下における藻体の投影面積の測定は困難であったため、前節で算出した前縁部における藻体と水路底面の角度 ($Angle'_0$) を用いて推定することを試みた。Nepf (2012) より a は以下の式 (Eqn. 10) で定義される。

$$a = \frac{d}{S_n^2} \quad (10)$$

d は構成要素の直径、 S_n は構成要素間の間隔を示す。よって、上流流速が 0 cm s^{-1} のときの a 、 S_n をそれぞれ a_0 、 S_{n0} とすると、 S_{n0} は次式 (Eqn. 11) で表される。

$$S_{n0} = \sqrt{\frac{d}{a_0}} \quad (11)$$

ここでキャノピーが任意の角度 (θ) に傾いたときの構成要素間の間隔 ($S_{n\theta}$) は、全ての要素が均等に傾くと仮定すると (Fig. 12)、次式 (Eqn. 12) で表される。

$$S_{n\theta} = S_{n0} \sin \theta \quad (12)$$

したがって、キャノピーが任意の角度に傾いたときの単位体積当たりのキャノピーの前面遮蔽面積 (a_θ) は、Eqn. 10, 11, 12 から導かれた以下の式 (Eqn. 13) で算出される。

$$a_\theta = \frac{d}{S_{n\theta}^2} = \frac{d}{\left(\sqrt{\frac{d}{a_0}} \sin \theta\right)^2} = \frac{a_0}{\sin^2 \theta} \quad (13)$$

また、キャノピーの抗力スケール (L_c) および顕著な水流の遷移が発生するキャノピー前縁からの距離 (X_D) を、Eqn. 2 & 3 を用いて推定した。このとき、 $C_D \approx 1$ を仮定した (Belcher et al. 2003)。算出した a , ah , L_c , X_D は、密度条件ごとのキャノピー全体の湿重量と合わせて Table 6 に示した。

溶存酸素濃度の測定

キャノピーの光合成速度および呼吸速度を推定するために、水路内の溶存酸素濃度の経時変化を、明暗条件下でそれぞれ測定した。測定の間、回流水槽全体を暗幕で被い、光環境を安定させた。光源として LED ライト (High spec high disk V2, Nichido Ind.Co., Ltd.) を、水路直上に設置した。実験前に、 2π PAR sensor (LI-193SA, LI-COR, Inc.) を用いて、水路底面から高さ 12 cm にて光量子量を測定し、光量子量は約 $800 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。溶存酸素濃度、水温、塩分を同時に測定可能な溶存酸素センサー (YSI ProDSS, Xylem Inc.) を、キャノピーの下流側 ($x = 80 \text{ cm}$, $z = 12 \text{ cm}$) に設置し、これらの測定項目を 1 分間隔で測定した。実験時間は、キャノピー密度および流速条件ごとに、明条件下で 1 時間、暗条件下で 2 時間とした。尚、溶存酸素の過飽和を防ぐため、各実験開始直前に窒素ガスで回流水槽内の海水を曝気し、溶存酸素濃度を 90% 以下に減少させた (Stewart & Carpenter 2003)。

空気-海水間の酸素ガス交換量による溶存酸素濃度の補正

溶存酸素濃度は、生物の影響を受けない環境下であっても、空気と海水のガス交換によって自然に飽和濃度に近づく。この現象は生物による酸素生産と消費の推定を妨げる。そこで、海水のみで満たされた回流水槽を使用して空気-海水間の酸素ガス交換量を推定し、その推定量を用いて実験時の溶存酸素濃度を補正した。

酸素ガスの交換速度は、溶存酸素濃度と飽和溶存酸素濃度の差に依存する。よって、任意の条件下におけるガス交換速度に起因する溶存酸素濃度の変化速度は、以下の Eqn. 14 で表される (Merlivat & Memery 1983; Daniil & Gulliver 1991; Tamburrino & Martínez 2017)。

$$\frac{dC}{dt} = -k(C - C_{sat}) \quad (14)$$

dC/dt は溶存酸素濃度の変化速度, k はガス交換係数, C 溶存酸素濃度, C_{sat} 飽和溶存酸素濃度を示す. k は, 空気と海水の境界面の面積と, 境界面上に形成される拡散境界層の厚さに影響を受ける. C_{sat} は, 水温と塩分に影響を受ける. 本実験では, 水温と塩分の変動は極めて小さく (平均 \pm 標準偏差: 21.42 ± 0.43 °C および 34.62 ± 0.04 PSU), 回流水槽の空気と海水の境界面の面積は一定である. したがって, これらの要因がガス交換速度に及ぼす影響は小さいと仮定した. 境界面上の拡散境界層の厚さは, 境界面付近の空気や海水の動きに影響を受ける. 本実験では, 回流水槽全体を暗幕で常に被っていたため, 空気の流れは最小限に止められた. そのため, 拡散境界層の厚さは, 主に水路内の海水の流れに影響されたと考えられる. これらのことから, k は 4 つの上流流速条件下 ($0.76, 10.17, 21.09, 55.35$ cm s⁻¹) で推定された. k の推定には, 微分方程式 (Eqn. 14) の解である Eqn. 15 を用いた.

$$C_t = D \exp(-kt) + C_{sat,t} \quad (15)$$

C_t は経過時間 t における溶存酸素濃度, D は $t = 0$ における溶存酸素濃度と飽和溶存酸素濃度の差, $C_{sat,t}$ は経過時間 t における飽和溶存酸素濃度を示す. k の推定に必要な測定は, 窒素ガスによる曝気で 90% 以下に減少した溶存酸素濃度が, 飽和濃度に達するまで行われた. これらの測定値を Eqn. 15 にあてはめ, 上流流速条件ごとに k を推定した. 推定された k と流速の関係は, 一次直線式 (Eqn. 16) によって表された ($R^2 = 0.998, p = 8 \times 10^{-4}, n = 4$).

$$k_v = 0.01003v - 2.53 \times 10^{-5} \quad (16)$$

k_v 上流流速 v の時のガス交換係数を示す. Eqn. 16 より得られた k_v を Eqn. 17 に代入し, 実験時のガス交換による溶存酸素濃度の変化量を推定した.

$$Flux_t = \sum_{t=0}^T -k_v(C_t - C_{sat,t}) \quad (17)$$

$Flux_t$ は経過時間 $t = 0$ から任意の時間 $t (T)$ の間のガス交換による溶存酸素濃度の変化量を示す. 得られた $Flux_t$ を Eqn. 18 に代入し, 実験時の溶存酸素濃度を補正した.

$$C'_t = Flux_t + C_t \quad (18)$$

C'_t は経過時間 t における酸素ガス交換量で補正された溶存酸素濃度を示す。以上の方法で補正された溶存酸素濃度を用いて、光合成速度、暗呼吸速度を推定した。

総光合成速度と暗呼吸速度の推定

補正された溶存酸素濃度の時系列データを一次直線にあてはめ、その傾きの絶対値を、明条件では純光合成速度、暗条件では暗呼吸速度とした。実験時の水温変動 (21.42 ± 0.43 °C) による純光合成速度、暗呼吸速度の変動を、可能な限り小さくするため、推定された傾きは、アレニウスの式 (Eqn. 19)(Yvon-Durocher et al. 2012) を用いて、基準水温 20 °C に標準化された。

$$Slope = Slope_{20} \exp\left(\frac{-E_a}{\kappa} \left(\frac{1}{K} - \frac{1}{K_{20}}\right)\right) \quad (19)$$

$Slope$ は溶存酸素濃度の経時変化から得られた傾き、 $Slope_{20}$ は 20 °C に標準化された傾き、 E_a は活性化エネルギー (0.65 eV, Yvon-Durocher et al. (2012)), κ はボルツマン定数 (8.31×10^{-5} eV K⁻¹), K は実験条件ごとの平均絶対温度 (K), K_{20} は基準水温 20 °C の絶対水温 (K) を表す。総光合成速度は、純光合成速度と暗呼吸速度の合計値とした。

流速に対する総光合成速度と暗呼吸速度の応答のモデル化

キャノピーが高流速に曝された際、総光合成速度と暗呼吸速度が抑制されるか統計的に検証するため、以下の 2 つのモデルにデータをあてはめ、比較した。

$$y = \theta + y_{max} \left(1 - \exp\left(-\frac{\alpha}{y_{max}} \bar{u}\right)\right) \quad (20)$$

$$y = \theta + y_{max} \left(1 - \exp\left(-\frac{\alpha}{y_{max}} \bar{u}\right)\right) \exp\left(-\frac{\beta}{y_{max}} \bar{u}\right) \quad (21)$$

y は総光合成速度もしくは暗呼吸速度, \bar{u} は二重平均された上流流速 ($x = -2$ cm), θ は切片, y_{max} は飽和総光合成速度もしくは飽和暗呼吸速度, α は流速に対するこれら生理的応答速度の感度, β は高流速がこれら生理的応答速度に及ぼす抑制効果を示す. これら Eqn. 20 および Eqn. 21 は, それぞれ単純な飽和モデルと減少項を含むドーム型のモデルを表している. 加えて, 暗呼吸速度では, 低流速下において流速の増加に対して明瞭に増加しなかったため, 一次線形モデルも検証された.

統計解析

すべての統計解析は, R version 3.6.3 (R Core Team 2018) と brms パッケージ (Bürkner 2018; Stan Development Team 2018) を使用して実施された. y_{max} および θ の事前分布は位置母数 100, 尺度母数 50 の正規分布, α および β の事前分布は位置母数 $\log(5)$, 尺度母数 $\log(2)$ の対数正規分布とした. 一次線形モデルの傾きの事前分布は brms パッケージの標準設定である一様分布, 切片の事前分布は自由度 3, 位置母数 11, 尺度母数 10 の t 分布とした. 検証した 3 つのモデルの尺度母数 (ϵ) の事前分布は, 自由度 3, 位置母数 0, 尺度母数 10 の t 分布とした. すべてのモデルパラメーターの事後分布は, ハミルトンモンテカルロ連鎖モンテカルロ法 (HMCMC) を用いて探索され, 4 つの HMCMC チェインを用いた. 1 つの HMCMC チェインにつき少なくとも 5000 の有効なサンプルを取り出し, 事後分布の推定に用いた. すべての推定値は, 視覚的に十分に収束したと判断された. モデル選択には LOOIC (leave-one-out cross-validation information criterion) が用いられた.

3.2 結果

水路内の海水流動

全てのの上流流速条件において, 水平方向の流速 (\bar{u}) はキャノピーの上流から下流かけて, キャノピー内 ($z = 6$ cm) およびキャノピー上部 ($z = h$) では減衰し, キャノピー上 ($z = 16$ cm) では増加した (Fig. 13). これらの増減傾向は, 上流流速および密度が高くなるほど顕著であった. しかし, 藻場内の流速は藻場の下流側 ($x = 43$ cm) では, 密度による違いは小さくなり, 全ての密度で同程度の流速まで減衰した.

鉛直方向の流速 (\bar{w}) は, キャノピーの上流から下流にかけてキャノピー内, キャノピー上部では明瞭な傾向はなく, 0 cm s^{-1} を中心に変動した (Fig. 14). キャノピー上では, 中および

高密度においてキャノピー前縁手前 ($x = -2$ cm) で、上方向の流れが発生し、キャノピー上流側 ($x = 13$ cm) で上方向の流れが最大となった。その後、下流に進むにつれて、上方向の流れは減衰した。低密度では、キャノピー上流側でわずかに上方向の流れが発生したが、それ以外の地点では下方向の流れが発達した。しがしながら、キャノピー上流側は全密度条件で増減傾向が類似しており、密度が高い程これらの傾向は顕著であった。

全方向の平均流速 V は、キャノピー内 ($x = 13, 43$ cm, $z = 6$ cm)、キャノピー上部 ($x = 13, 43$ cm, $z = h$) において、上流流速が 10 cm s^{-1} 以下では全密度で上流流速と共に増加した (Fig. 15)。上流流速が 10 cm s^{-1} 以上では、中および高密度において顕著な変化は見られず、低密度において上流流速と共に増加した (Fig. 15)。キャノピー上 ($x = 13, 43$ cm, $z = 16$ cm) では、全密度で上流流速と共に増加した (Fig. 15)。

TKE は、キャノピー内において上流流速が約 10 cm s^{-1} 以下では、全密度で同様に上流流速と共に増加したが、上流流速が約 10 cm s^{-1} 以上では、中および高密度よりも低密度で高かった (Fig. 16)。キャノピー上部およびキャノピー上において、上流流速が約 10 cm s^{-1} 以下では、全密度で上流流速と共に増加したが、上流流速が 14.5 cm s^{-1} から 25 cm s^{-1} のとき高密度で高くなった (Fig. 16)。

乱流強度 (TI) は、キャノピー内、上部、上において全密度で上流流速と共に指数関数的に減少した (Fig. 17)。

キャノピーの形状変化率は全密度で上流流速と共に増加し、 10 cm s^{-1} で増加傾向が強くなった (Fig. 18)。また、キャノピー前縁部における藻体と水路底面の標準化された角度は、全密度で上流流速と共に減少し、 10 cm s^{-1} で減少傾向が強くなった (Fig. 19)。

流体力学的指標

上流流速が 0 cm s^{-1} のときの a は、低、中、高密度においてそれぞれ $4.7, 7.6, 16 \text{ m}^{-1}$ であった (Table 6)。また、上流流速が 0 cm s^{-1} のときの ah は、低、中、高密度においてそれぞれ $0.62, 0.98, 2.1$ であった。全密度条件で上流流速と共に a および ah は増加し、 L_c および X_D は減少した (Table 6)。特に X_D は、上流流速が 10 cm s^{-1} より小さいとき、密度ごとに違いがみられたが、 10 cm s^{-1} 以上で密度間の違いが小さくなった (Fig. 20)。

流速が総光合成速度、暗呼吸速度に及ぼす影響

総光合成速度 (Fig. 21) と暗呼吸速度 (Fig. 22) は、上流流速の増加に伴って増加した。最大値に達した後、これらの生理的応答速度は上流流速の増加に伴って徐々に減少した (Fig. 21 & 22)。キャノピーの密度のこれら生理的応答速度に対する影響は、本実験ではみられなかった。よって、モデル (Eqn. 20 & 21) へのあてはめには、全密度条件を統合したデータを用いた。LOOIC は、飽和型のモデル (Eqn. 21) よりも、減少項を含むモデル (Eqn. 20) の方が、データを良く表していることを示した (Table 8)。モデル (Eqn. 21) のパラメーターの平均値と 95% の高密度区間 (HDI: highest density interval) を Table 7 に示した。

総光合成速度の予測値は、上流流速の増加に伴って増加し、上流流速 9.53 cm s^{-1} で最大値 $0.613 \mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (0.58 - 0.645, 95% HDI) を示した (Fig. 21)。最大値に達した後、徐々に減少し、上流流速 40 cm s^{-1} で $0.475 \mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (0.443 - 0.508, 95% HDI) を示した (Fig. 21)。暗呼吸速度の予測値は、上流流速の増加と共に増加し、上流流速 4.95 cm s^{-1} で最大値 $0.145 \mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (0.121 - 0.17, 95% HDI) を示した (Fig. 22)。最大値に達した後、徐々に減少し、上流流速 40 cm s^{-1} で $0.0724 \mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{ww}}^{-1}$ (0.0499 - 0.0946, 95% HDI) を示した (Fig. 22)。

3.3 考察

キャノピーの流体力学的特性

本節では、ヨレモクにより構成されたキャノピーの流体力学的特性について考察する。キャノピー内の垂直方向の流速 (\bar{w}) は、密度ごとに明瞭な違いはなく、さらに上流流速 10 cm s^{-1} 以上では上流流速の増加に対する変化は小さかった (Fig. 14)。また、キャノピー内の水平方向の流速の減衰は、高および中密度でキャノピー前縁で急激に減少したが、低密度では比較的緩やかに減少した (Fig. 13)。これらの鉛直方向と水平方向の流れを反映して、キャノピー内の平均流速 (V) は上流流速 10 cm s^{-1} 以下では全密度で類似していたが、 10 cm s^{-1} 以上では低密度で高くなった (Fig. 15)。よって、平均流速 (V) の中高密度と低密度の違いには、主に水平方向の流速が寄与していたと考えられる。キャノピー内の TKE は、平均流速 (V) と同様に上流流速 10 cm s^{-1} 以上で、低密度のみ高い傾向を示した (Fig. 16)。これは、平均流速 (V) で示されているように、低密度では中高密度と比較して、キャノピー内により多くの水流が侵入したことが要因であると考えられる。以上の観測結果は、キ

ャノピー内の海水交換が中高密度では類似しており、低密度では中高密度と比較して高くなっていることを示唆している。

一方で、乱流強度 (TI) は、ャノピー内で全密度において上流流速と共に減少した (Fig. 17)。乱流強度は移流対する相対的な乱流を強さを表す指標である。このことから、上流流速の増加に伴って、ャノピー内の海水交換に対する乱流の寄与は小さくなったことが示唆される。

ャノピー内の海水交換は、ャノピー上部と海水の境界で発生するせん断スケールの乱流と、ャノピー内で発生するステムスケールの乱流によって、促進される (Nepf et al. 2007)。ャノピー密度が低い場合、せん断スケールの乱流は、ャノピーの内部に侵入し (Nepf et al. 2007; Ghisalberti & Nepf 2009)、ャノピー全体への物質供給を促進する。反対に、ャノピー密度が高い場合、ステムスケールの乱流が優先し、せん断スケールの乱流がャノピーの深くまで侵入できないため (Fig. 7 in Nepf et al. (2007)), ャノピー全体への物質供給は減少する。このせん断スケールの乱流の侵入の抑制は、 $C_D ah$ (i.e., ャノピーの抗力係数 C_D と単位体積当たりのャノピーの前面遮蔽面積 (a), ャノピーの高さ h の積) が 0.30 を超えたとき発生する (Nepf et al. 2007)。本実験の低, 中, 高密度における a は、止水条件下でそれぞれ 4.7, 7.6, 16 m^{-1} であった。 $C_D \approx 1$ と仮定すると、低, 中, 高密度における $C_D ah$ は、止水条件下でそれぞれ 0.62, 0.98, 2.1 であった (Table 6)。さらに、上流流速の増加は、ャノピーの形状変化を引き起こし (Fig. 18 & 19), a および ah を増加させた (Table 6)。したがって、全密度条件において、ステムスケールの乱流が優先し、上流流速の増加に伴いャノピー内の海水交換はさらに抑制されていたことが示唆される。

ャノピー前縁からの水流の遷移の距離 (X_D) は、それぞれのャノピーの長さよりも十分に長かった (Table 6)。このことは、本実験ではャノピー前縁からの水流の遷移領域を観測していたことを示唆している。遷移領域内では、水平方向の水流の減衰、ャノピーの前縁で発生した上向き水流の減衰、ャノピー上部におけるせん断層の発達が発生する (Gambi et al. 1990; Chen et al. 2013)。本実験でも先行研究と同様に、ャノピー内および上部では水平方向の流速がャノピーに侵入するに従い急激に減衰し、ャノピー上では前縁で上方向の流れが発達し、その後急激に減衰する傾向を観測した。一方で、 X_D は上流流速の増加に伴い減少し、10 $cm s^{-1}$ 以上では密度間の違いが小さくなった (Fig. 20)。これは、キ

ャノピーが形状変化することで、より水流がキャノピー内に侵入しづらくなると共に、密度の異なる3つのキャノピーの流体力学的特性が類似していったことを示唆している。

以上のことから、実測されたキャノピー内の平均流速 (V) や TKE では、上流流速が 10 cm s^{-1} 以上のとき低密度条件で最も海水交換が盛んであることが示唆されるが、流体力学的指標では、全密度条件でキャノピー内の海水交換は抑制され、上流流速が 10 cm s^{-1} 以上では特に密度ごとの差も小さいことが示唆された。この実測値と推定された指標の矛盾は、不均一なキャノピー構造が引き起こした可能性がある。本研究で用いられたヨレモクの形状は複雑であり、ヨレモクによって構築されたキャノピーの藻体間の距離は不均一である。実測値は流速センサーをキャノピー内に差し込んで生まれた空間の流動を表しており、推定された指標はキャノピー全体の平均的な流動特性を表している。そのため、キャノピー構造が不均一であるため、極端に海水交換が低い場所と高い場所が発生している可能性があり、低密度条件では流速センサーで海水交換が高い場所を測定していたと考えられる。

流速の増加が総光合成速度および暗呼吸速度に及ぼす影響

先行研究では、水圏大型藻類の光合成速度は、流速と共に増加することがよく知られている (Wheeler 1980; Koch 1993; Hurd et al. 1996; Nishihara & Ackerman 2006, 2007; McPherson et al. 2015)。これらの研究では、光合成速度は 16 cm s^{-1} 以下で飽和した。本研究では、ヨレモクの総光合成速度は上流流速 9.53 cm s^{-1} 、暗呼吸速度は 4.95 cm s^{-1} で最大値を示し、先行研究と類似した結果が得られた。さらに本研究では、総光合成速度と暗呼吸速度は、最大に達した流速を超えると、上流流速の増加と共に減少した (Fig. 21 & 22)。この結果は、Stewart & Carpenter (2003) が実施した水路実験にみられる結果と類似していた。この研究では、*Z. farlowii* と *D. undulata* の2種類の褐藻の光合成速度と流速の関係を調べた。彼らは、これら2種の光合成速度の流速に対する応答はドーム型であること示し、高流速時に藻体の形状が水流によって圧縮される様子を観察した。本研究結果は、Stewart & Carpenter (2003) の結果を支持すると共に、ヨレモクによって構成されたキャノピーでも、生理的応答速度は流速に対してドーム型応答を示すことを明らかにした。

光合成速度と流速の関係を調べた多くの研究とは異なり、本研究では藻体が密生した状態、すなわちキャノピースケールで実験を行った。キャノピースケールで、藻体の生理的応答速

度と流速の関係を調べた研究の多くは、海草によって構成されたアマモ場を対象としている (Thomas et al. 2000; Cornelisen & Thomas 2004, 2006; Morris et al. 2008; Cornelisen & Thomas 2009). これらの研究では、高流速時にキャノピーの形状変化は観察されたが、アンモニウムや硝酸塩の吸収速度等の生理的応答速度の減少は観察されなかった. これらの研究で対象とされたアマモは、本研究で対象とされたヨレモクよりも、単純な形状を持つため、キャノピー全体の物理的な構造も単純である. このようなキャノピー構造の複雑性の違いは、流動に影響し、生理的応答速度に影響すると考えられる.

大型藻類の形状は周囲の水流を変化させ、その水流の変化は藻体への物質供給プロセスに影響することが報告されてる (Hurd et al. 1997; Nishihara & Terada 2010a). 分岐構造を持つ大型藻類は藻体を通過した水流の流速や乱流を抑制する (Hurd et al. 1997). そのため、そのような分岐構造を持つ藻体によって構成されたキャノピーでは、より単純な形状の藻体に構成されたものよりも、物質輸送は抑制される. さらに、分岐構造を持つ藻体では、水流に圧迫されることで、藻体同士の重なりが増加する. このような藻体の重なりは、藻体への物質輸送や (Anderson & Charters 1982)、藻体可以利用できる光量も抑制する可能性がある (Hay 1981; Koehl et al. 2008). 本実験では、高流速時に総光合成速度だけでなく、光に影響を受けない暗呼吸速度も同様に減少していたことから、物質供給量の減少が、これら生理的応答速度を減少させた主要因であった可能性が高い.

上流流速 10 cm s^{-1} 以下における総光合成速度、暗呼吸速度の増加は、キャノピー内の海水流動 (V や TKE) の増加によって引き起こされたと考えられた. 一方で、上流流速 10 cm s^{-1} 以上では、キャノピーの形状変化によるキャノピー内の海水流動の明瞭な減少はみられず、総光合成速度、暗呼吸速度の減少を、 V や TKE の変動から説明することはできなかった. また、低密度条件では、中高密度よりも海水交換が高い可能性が平均流速 (V) および TKE から示唆されたが、総光合成速度および暗呼吸速度は密度条件ごとに違いはなかった. しかしながら、前節で述べたように推定された流体力学的指標は、高流速下においてキャノピー内の流動に密度間の違いはなく、海水交換が抑制されていたことを示唆していた. よって、実測された海水流動と流体力学的指標の傾向が異なるものの、キャノピーの形状変化によってキャノピー内の海水交換が抑制されたことで、総光合成速度と暗呼吸速度が減少

した可能性が示唆された。前節で述べたように、この実測された海水流動と流体力学的指標の傾向の違いは、キャノピー構造の不均一さに起因していた可能性がある。

本研究で用いたヨレモクで構成されたキャノピーでは、ヨレモクの形状が複雑であることから、キャノピーの密度分布は不均一である。この場合、ステムスケールの乱流の分布も不均一となる (Tanino & Nepf 2008)。ステムスケールの乱流の大きさは、莖の直径とその間隔によって制御され (Tanino & Nepf 2008; Nepf 2012)、莖の直径よりも藻体間の間隔が小さくなると、ステムスケールの乱流は藻体間の間隔に依存し、物質拡散は非常に小さくなる (Tanino & Nepf 2008)。そのため、本研究のキャノピー内の乱流は、藻体が密接している箇所では、局所的に小さくなっていたと推測される。さらに、キャノピーの形状変化により藻体がより密接することで、このようなステムスケールの乱流が非常に小さい箇所が、増加していた可能性がある。実際に、柔軟性を有するキャノピーでは、キャノピー内の海水の鉛直混合は抑制されることが報告されている (Abdolahpour et al. 2018)。本実験で用いた流速センサーでは、局所的な藻体間の乱流を定量的に評価することはできなかったが、上流流速の増加と共に減少した乱流強度 (TI) および流体力学的指標 (ah, L_c, X_D) は、この現象を反映していた可能性がある。よって、キャノピーの生理的応答速度を制限する要因として、キャノピーの形状変化に起因する局所的な物質輸送の低下を提案する。

キャノピー密度の増加やキャノピーの形状変化は、キャノピーが受け取れる光量を減少させ (Hay 1981; Gerard 1984; Koehl et al. 2008; Stewart et al. 2009)、光合成を抑制させる可能性がある。本研究では、キャノピー密度は総光合成速度に、すべての上流流速条件で影響しなかった。これは、最も光量が減衰される高密度条件であっても、光合成が飽和するために必要な光量が、キャノピー全体に供給されていたことを示唆している。使用した光量 $800 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ は、ホンダワラ科海藻の飽和光量を大きく上回っており (Kokubu et al. 2015; Terada et al. 2016, 2020)、光制限を発生させる程、光量が減衰するには、実験に用いたキャノピーの高さ (最大 13cm) では、距離が短かったと考えられる。さらに、水路の壁面は透明なアクリル製であり、キャノピーの側面から光は侵入可能であった。これらのいくつかの理由で、キャノピーの形状変化に伴う光量の変化が、総光合成速度に影響しなかったと推測できるが、完全に流動と光量の影響を分けて評価することは難しい。しかしながら、前述し

たように、総光合成速度だけでなく、光の影響を受けない暗呼吸速度も減少したことから、少なくとも流動の変化は、これら生理的応答速度の減少要因であったことが示唆される。

生理的応答速度が最大に達した流速は、総光合成速度よりも暗呼吸速度の方が低かった。暗呼吸速度は溶存酸素、総光合成速度は溶存無機炭素を基質として利用し、これらの物質供給が制限されることで、暗呼吸速度、総光合成速度は減少する。さらに、ヨレモクは溶存無機炭素源として、二酸化炭素と重炭酸イオンを利用することができる。そのため、それぞれの生理的応答速度の潜在能力と海水中の利用できる基質量の違いは、これら生理的応答速度が最大となる流速を変化させる可能性がある。実際に、Nishihara & Ackerman (2006) は、海水中の基質の濃度によって、生理的応答速度が飽和する流速が異なることを示している。ただし、それぞれの生理的応答速度が最大となる流速を予測するためには、追加の実験が必要である。

本研究では、高流速時にキャノピーが形状変化することで、キャノピーの生理的応答速度と流速がドーム型となることを明らかにした。これは、分岐構造を持つ藻体が密生したキャノピーにおいて、形状変化によって藻体がより密接することで、キャノピー内の海水交換が抑制されることが要因であると結論付けた。

第4章 総合考察

本研究ではホンダワラ科の海藻を対象に、個体、キャノピースケールにおいて藻体の生理的応答速度と流速の関係を調べた。本章ではまず初めに、本研究で得られた結果を概説する。

第2章では個体スケールにおける生理学的応答と流速の関係をホンダワラ科トゲモクを用いて調べた。その際、流速の増加に伴うトゲモクの形状変化が藻体の生理的応答に与える影響を検証するために、形状を固定した藻体(形状変化しない藻体)を形状を固定していない藻体(形状変化する藻体)の流速に対する生理的応答を比較した。その結果、形状を固定した藻体の生理的応答速度(総光合成速度、暗呼吸速度、 NO_3^- 吸収速度)は流速の増加に対して増加傾向を示し、形状を固定していない藻体の生理的応答速度は流速の増加に対して減少傾向を示した(Fig. 7, 8, 9)。形状を固定した藻体では、藻体への物質輸送は、形状変化によって変化しないため藻体表面上に形成される拡散境界層に依存していたと考えられる。そのため、流速の増加によって藻体表面上の拡散境界層が薄くなり物質輸送が増加したことで、生理的応答速度が増加したと推測される。一方、形状を固定していない藻体では、流速の増加に伴い形状が水流によって圧縮されるように変化し(Fig. 6)、側枝間の流れが減少したと考えられる。そのため、流速の増加によって藻体への物質輸送が減少したことで、生理的応答が減少したと推察される。したがって、個体スケールにおいて藻体の形状変化は、生理的応答を抑制することが示唆された。

第3章ではキャノピースケールにおける生理的応答と流速の関係を、ホンダワラ科ヨレモクによって構成されたキャノピーを用いて調べた。キャノピー密度を3条件設定し、キャノピーの流体力学的特性を把握することで、生理的応答の変動を説明することを試みた。キャノピーの生理的応答(総光合成速度、暗呼吸速度)は、全ての密度条件で上流流速の増加とともに増加し最大に達した後、上流流速の増加と共に減少した(Fig. 21, 22)。キャノピー内の平均流速(V)および乱流の強さを示す指標であるTKEは、上流流速が 10 cm s^{-1} 以上とき、高密度($ah = 2.1$)および中密度($ah = 2.1$)では上流流速の増加に対して鈍感であったが、低密度($ah = 2.1$)では上流流速と共に増加した(Fig. 15, 16)。よって、高流速下で密度条件によってキャノピー内の流動は異なったが、生理学的応答には違いがみられず、観測した平均流速(V)およびTKEでは、生理的応答の変動を明瞭に説明することはできなかった。

しかしながら、推定された流体力学的指標 (ah , L_c , X_D) は、キャノピー形状変化に起因して変化し (Table 6, Fig. 20), 全密度条件で海水交換が抑制されていたことを示唆した. $C_D ah > 0.3$ のとき, ステムスケールの乱流が優先し, 海水交換が非常に小さくなり (Nepf et al. 2007), ステムスケールの乱流は, キャノピーの構成要素の間隔が小さくなるほど減少する (Nepf 2012). $C_D \approx 1$ と仮定すると, $C_D ah$ は全密度条件で 0.3 以上であり, 上流流速と共に増加したことから (Table 6), 全密度条件で上流流速の増加と共に海水交換が抑制されたことが示唆された. さらに, キャノピー前縁部からの水流の遷移領域の距離 (X_D) は, 上流流速が 10 cm s^{-1} 以上のとき, 密度間で違いが小さくなった (Fig. 20). これは, キャノピーの形状変化によって, 全密度条件の流体力学的特性が近づいたことを示唆している.

この流動の実測値と流体力学的指標の傾向の違いは, キャノピー構造の不均一さによって引き起こされていた可能性がある. 分岐構造を持つヨレモクによって構成されたキャノピーの物理構造は, 場所によって藻体間の距離が不均一である. よって, 海水交換が低い場所と高い場所が存在する. 実測値では, 流速センサーをキャノピー内に差し込んでできた空間の流動を表しており, 藻体間の間隔が小さい場所の流動は捉えられておらず, 流体力学的指標は, キャノピー全体の平均的な流動特性を表していると考えられる. 以上のことから, ヨレモクによって構成された不均一な物理構造を持つキャノピーでは, 高流速下にキャノピーの形状変化によって, 藻体間の距離が小さくなることで, 海水が滞留する箇所が増加し, 生理的応答速度を抑制している可能性がある.

Pujol et al. (2019) および Nishihara & Ackerman (2006) は, 流速の増加に対してキャノピースケールの生理的応答はドーム型であるということを提案した (Fig. 3). この仮説は高流速下における生理的応答の減少要因として, 水流による藻体への機械的なストレスを挙げているが, 実際にキャノピースケールで高流速下における生理的応答の減少が観察された事例はない. 本研究は, Pujol et al. (2019) が提案した枠組みに加えて, キャノピーの形状変化が生理的応答の減少要因となることを提案した. そして, 上記でまとめたように, 分岐構造を持つホンダワラ科海藻を対象として, 個体およびキャノピースケールにおいて, キャノピーの形状変化が生理的応答を抑制することを明らかにした.

4.1 実海域においてキャノピーの形状変化と生理的応答の關係に影響する要因

本研究でモデル生物としたホンダワラ科トゲモクおよびヨレモクは、水深 2 – 5 m に多くに生息し (能登谷 2003; 八谷ら 2007, 2008; 遠藤ら 2010; 野田ら 2014), 波浪や潮流など多様な流動条件に曝されている。また、本研究でキャノピーの形状変化により生理的応答速度の減少がみられた流速 (約 10 cm s^{-1}) は、沿岸域では、多くの場所で観測される流速である。そのため、実海域においてもホンダワラ海藻の生理的応答は、高流速環境下において、物質輸送が抑制されている可能性があり、藻体やキャノピーの形状変化は、海藻の大きさやキャノピーの密度、生息域を制御する要因となる可能性がある。実際に海水流動が激しく、より形状変化が起こりやすい場所では、キャノピーの密度や海藻の全長、生殖器床の大きさ種数は減少することが報告されている (Engelen et al. 2005; 八谷ら 2007; Baer & Stengel 2010; Nishihara & Terada 2010b)。しかし、実海域における現象は、様々な要因が複雑に相互作用することで成り立っており、本研究で得られた現象も例外ではない。ここからは、本研究で得られた現象に影響すると考えられる要因について考察する。

流動環境の違いによる大型藻類の形態の変化の影響

大型藻類の形態は、生育する流動環境によって変化する (Gerard 1987; Hurd et al. 1996; Stewart & Carpenter 2003; Stewart 2004; Fowler-Walker et al. 2006; Stewart 2006; Nanba et al. 2011)。例えば、プレート上の葉を持つ *M. integrifolia* は、静穏な場所よりも波当たりが良い場所で、葉の幅が狭く、湿重量当たりの表面積は小さくなった (Hurd et al. 1996)。複数の分岐構造を持つ *D. undulata* と *Z. farlowii* も同様に、波当たりの良い場所で、葉の幅が狭く全長が長くなり、藻体体積当たりの表面積が小さくなった (Stewart & Carpenter 2003)。藻体の体積もしくは重量あたりの表面積比 [Surface area/Volume (SA/V) ratio] は、大型藻類は藻体表面を通じて物質を吸収しているため、生理的応答との関係が深い (Rees 2003; Stewart & Carpenter 2003; de-los-Santos et al. 2009)。SA/V の増加と共に物質吸収速度、生長速度、光合成速度は増加するが、藻体の強度は減少することが知られている (Rees 2003; Stewart & Carpenter 2003; de-los-Santos et al. 2009)。すなわち、波当たりの良い場所における形態の変化による SA/V の減少は、生理的応答速度を減少させ、藻体の強度を高める作用があると考えられる。実際に、波当たりの良い場所の *D. undulata* と *Z. farlowii* の光合成速度は、同じ流動条件下で比較した場合、静穏な場所よりも低いことが報告されている (Stewart & Carpenter 2003)。更に、高

流速下における *D. undulata* と *Z. farlowii* の光合成速度の減少は、静穏な場所よりも波当たりの良い場所で採取された個体で小さかった。これは、波当たりの良い場所では藻体の表面積が減少することで、形状変化した際の藻体の重なりが減少し、形状変化による物質の局所的な滞留効果が弱まる可能性を示唆している。

加えて、流動環境は藻体の浮力を変化させ、水流による形状変化の度合いを変化させる要因となる (Stewart 2004, 2006)。藻体の形状変化の度合いは、藻体の弾性力、浮力、および水流から受ける抗力のバランスに制御される (Luhar & Nepf 2011)。Stewart (2006) は、*Turbinaria ornata* の形態は、低流速下よりも高流速下で生育している個体の方が、気泡 (大型藻類の浮力を制御する器官) の数が少なく、葉が細長く、藻体の破断強度が増加したこと観測した。これは、高流速下では水流によって形状が流線形に変化しやすく、水流から受ける抗力が緩和されていることを示唆している。よって、高流速下では、低流速下と比較してより形状変化が起こりやすい可能性がある。このように、流動環境の違いによる大型藻類の形態の変化は、本研究で示した形状変化による生理的応答の抑制に影響する要因となり得る。

キャノピー内に生息する他生物の影響

本研究で提案した仮説 (Fig. 3) は、藻体の光合成や生長に必要な物質がキャノピーの外部から水流によって供給されることを前提としている。この前提の下では、本研究で示されたように、藻体は低流速下と高流速下で物質輸送制限により生理的応答が抑制される可能性がある。しかし、実海域では、キャノピー内に生息する様々な生物由来の物質供給が存在する。キャノピー内の水流は、キャノピー構造により水流が抑制されるため、非常に穏やかである。そのため、様々な魚介類が生息し (Carr 1994; Chaves et al. 2013; Tano et al. 2017)、大型藻類の葉状にも、付着藻類や動物が多数生息している (高間 1975; チッティマ・菊池 1988; 櫻井ら 2008)。特に葉状に生息する付着生物は、藻体の表面を覆うことで、藻体表面上の拡散境界層を厚くし、かつ付着藻類は大型藻類と同様に海水中の栄養を吸収しており、競合関係にあるため、大型藻類の物質吸収を阻害している (Cornelisen & Thomas 2004, 2006)。一方で、藻体表面やキャノピー内で海水が滞留することで、これら生物から排出された物質がキャノピー内に滞留し、大型藻類への物質供給に貢献していると指摘されている (Hurd et al. 1994; Larned & Atkinson 1997)。特に、キャノピー外部からの物質供給が少ない低流速下では、物質供給制限を緩和していると考えられ、高流速下においても形状変化によって局所

的に外部からの物質供給が減少している箇所で、生物由来の物質供給の寄与が高い可能性がある。ホンダワラ科海藻は細かく分岐した構造を持つことから、葉状に生息する付着藻類や動物にとって良好な生息場となっており(能登谷 2003)、生物由来の物質供給は重要な要素であると推測される。

振動流による影響

本研究では、一方方向の水流下における流速と藻体の生理的応答の関係を調べた。しかし、沿岸域の海水流動は、潮流などの一方方向の水流だけでなく風によって発生する振動流によって構成されるため、振動流が生理的応答に与える影響についても調べる必要がある(Koch & Gust 1999)。キャノピースケールでは、一方方向の水流下よりも振動流下の方が、鉛直方向の混合が強化され(Koch & Gust 1999)、生理的応答を促進することが指摘されている(Thomas & Cornelisen 2003; Weitzman et al. 2013)。振動流下におけるキャノピー内の海水交換は、キャノピーの密度、波の高さ、波の周期によって制御され、波が低く、周期が短い程、キャノピー内の海水は滞留する(Abdolahpour et al. 2016)。更に、振動流下では、藻体の形状は流向に合わせて変化するため、水流によるキャノピーの形状変化は、断続的に発生し、周期が長い程、キャノピーが形状変化している時間が長くなり、その影響が顕著に表れると推測される。よって、波が高く、波の周期が長くなる程、キャノピー内の海水交換は促進されるが、キャノピーの形状変化が物質輸送を抑制する作用も大きくなる可能性がある。したがって、振動流下におけるキャノピーの形状変化と物質輸送や生理的応答の関係は、流速やキャノピー密度だけでなく、波の高さや波の周期に影響を受けると考えられる。

4.2 本研究の課題と今後の展望

本研究では、ホンダワラ科トゲモクとヨレモクをモデル生物とし、水流と生理的応答の関係を調べた。しかしながら、大型藻類は種により多様な形態を持ち、形態によって水流と生理的応答の関係は、異なることが想定され、あらゆる種の水流と生理的応答の関係を網羅的に調べることは現実的ではない。Littler & Littler (1980) は大型藻類の形態は、それぞれの生理的特性を密接に関係していると論じ、海藻類の形態を6群に分類することで、それらの生理的特徴を理解しようとした。分類群は次の6群である(Littler & Littler 1980; 吉田ら 2011)。

- (1) 膜状グループ (Sheet group); 薄い細胞層で構成される膜状の形態;
- (2) 糸状グループ (Filamentous group); 細胞の連なりで形成された糸状体で構成された形態;
- (3) 分岐グループ (Coarsely-branched group); 皮層・髓層に分かれた細胞層で構成された分岐状の形態;
- (4) 革状グループ (Thick-leathery group); 皮層細胞層が発達し、藻体が分厚く、複雑に分化した組織や器官を有する形態;
- (5) 有節石灰藻グループ (Jointed-calcareous group); 石灰質に覆われた有節の直立した形態;
- (6) 殻状グループ (Crustose group); 岩礁や他生物の表面に着生する匍匐状や殻状の形態.

高流速下で藻体の形状変化と光合成速度の減少が確認された *D. undulata* と *Z. farlowii* は (Stewart & Carpenter 2003) 分岐グループに属し、トゲモクやヨレモクは革状グループに属する. 形状変化の生理的応答への作用は、分岐構造を有し、水流によって形状が変化しやすい糸状、分岐、革状グループで強いことが予想される. そのため、分類群ごとに形状変化の影響の違いを調べることは、非常に興味深いテーマであり、今後の課題である.

本研究で使いたいいくつかの流体力学的指標は、個体やキャノピーと水流の関係を表すのに非常に有効である. 例えば、キャノピー内の海水交換がどのような流れに制御されているか予測するためには a 、キャノピーの淵からどの程度の距離を水流が侵入しているか予測するためには X_D を使用すると良い. これらの指標は、実海域におけるキャノピーの密度や大きさ、生理的応答の予測に役立つと思われる. しかし、流体力学を専門とする研究以外でこれらの指標が用いられることは稀であり、実海域に生育するキャノピーの流体力学的な情報は限られている. 今後は、ホンダワラ科海藻を含めた様々な大型藻類によって構成されたキャノピーの流体力学的な特徴を調査し、それらの特徴がキャノピーの生態にどのように関わっているか調べるのが望まれる.

图表

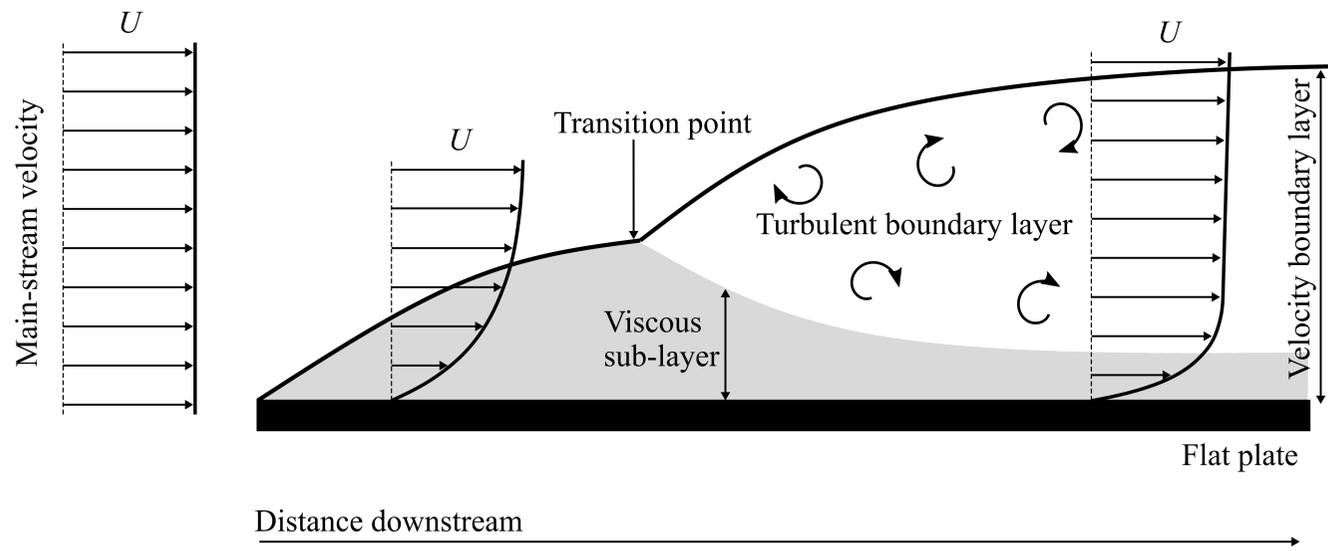


Fig.1. Schematic of water motion on a flat plate under unidirectional flow based on Hurd (2000). U is a vertical profile of streamwise velocity.

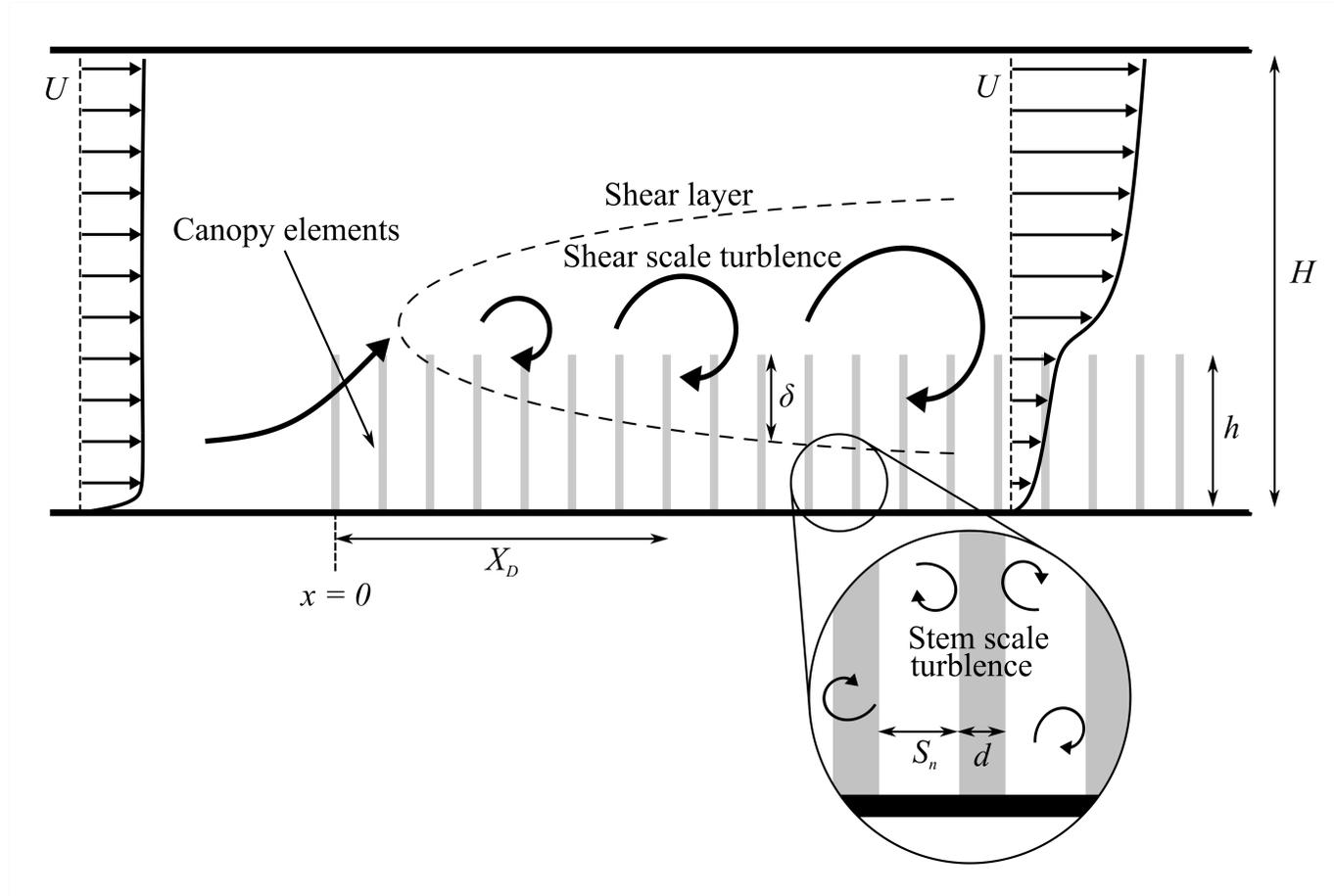


Fig.2. Schematic of water motion around submerged canopy edge under unidirectional flow based on Chen et al. (2003). U is the vertical profile of streamwise velocity; x is streamwise coordinate and canopy edge is defined as $x = 0$; h is canopy height; H is water depth; δ is distance that the canopy-scale vortices penetrate into the canopy; X_D is the length of the initial adjustment; S_n is the nearest-neighbor stem spacing; d is the stem diameter.

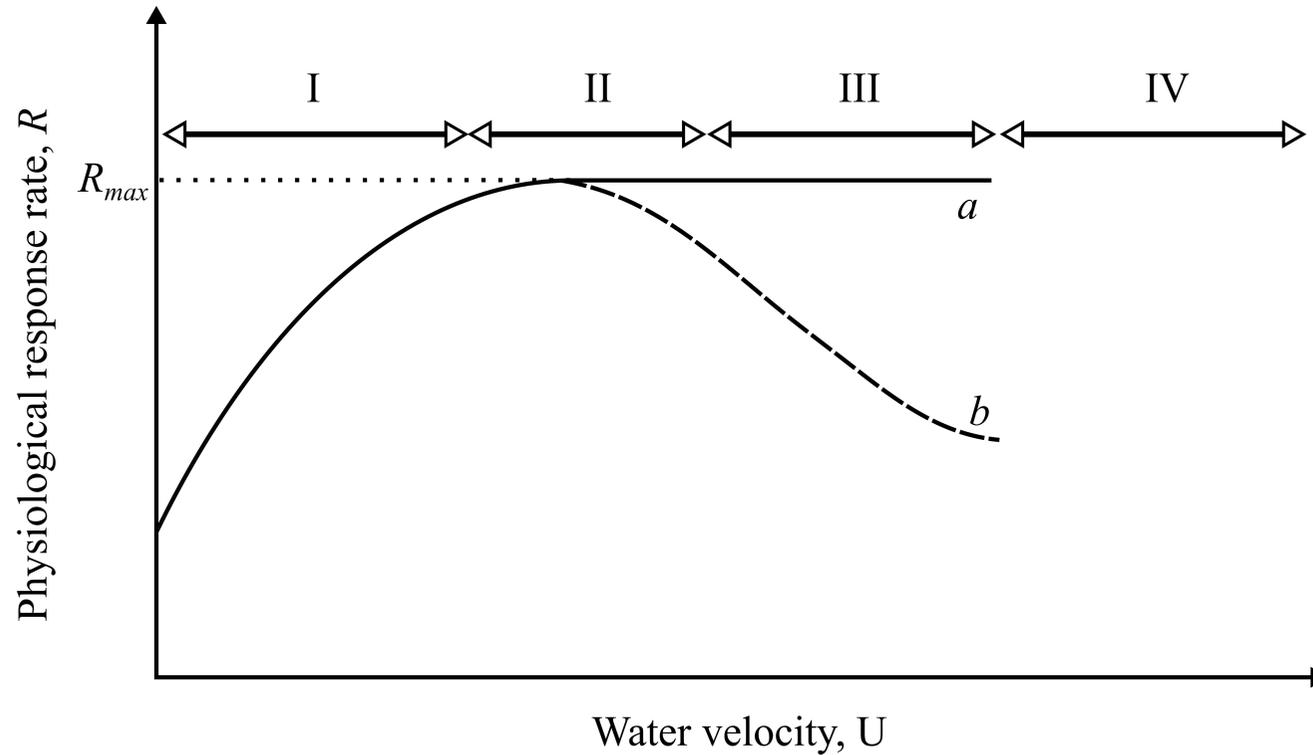


Fig.3. The conceptual framework for transitional regimes about a relationship between physiological response rate of macroalgae and water velocity (I – IV) based on Pujol et al. (2019) and Nishihara et al. (2006). R_{max} is maximum physiological response rate. (a) a saturated line indicates response on a scale of thallus surface. (b) a unimodal line indicates our hypothesis that the physiological response rate is inhibited under high water velocity by canopy deformation.

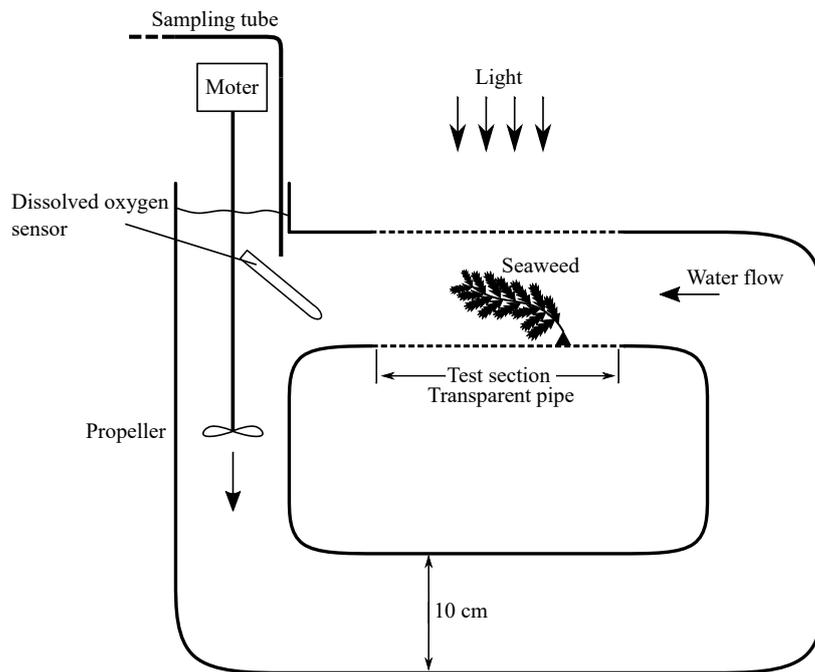
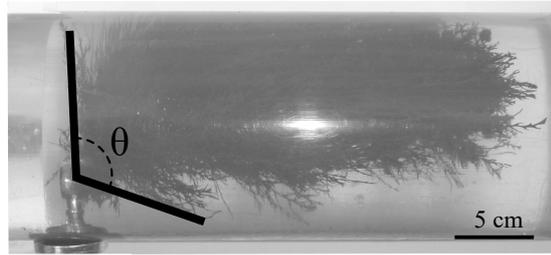


Fig.4. Schematic of the experimental setup.

(A)



(B)



Fig.5. 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.

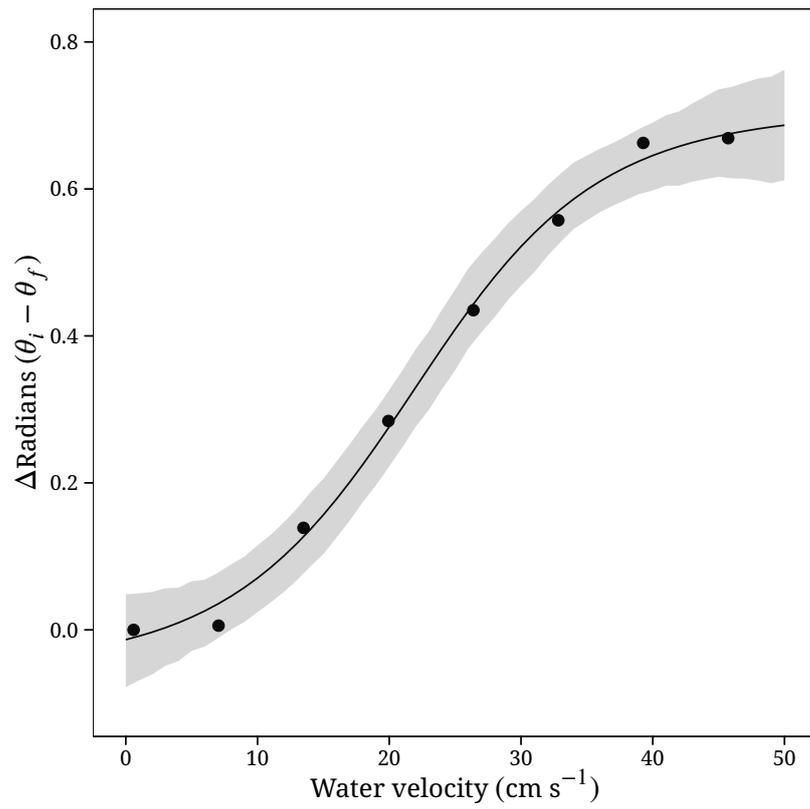


Fig.6. The change in angle (Δ Radians) with respect to approaching flow velocities. The model lines indicate the expected value of the model. The shaded regions indicate the 95% highest density interval of the model.

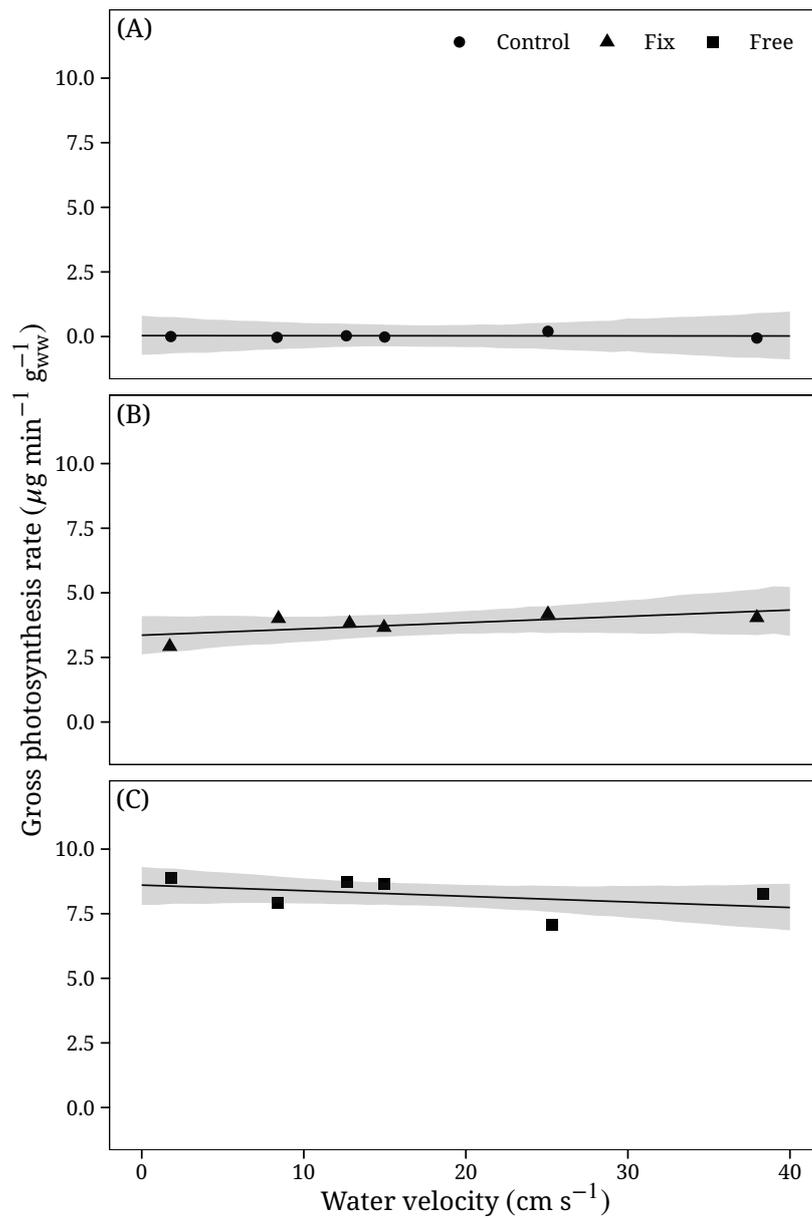


Fig.7. The response of the gross photosynthesis rate to upstream flow velocity on each (A) control section, (B) fix section and (C) free section. The linear lines indicate the expected value of the Bayesian generalized linear model. The shaded regions indicate the 95% highest density interval of the model.

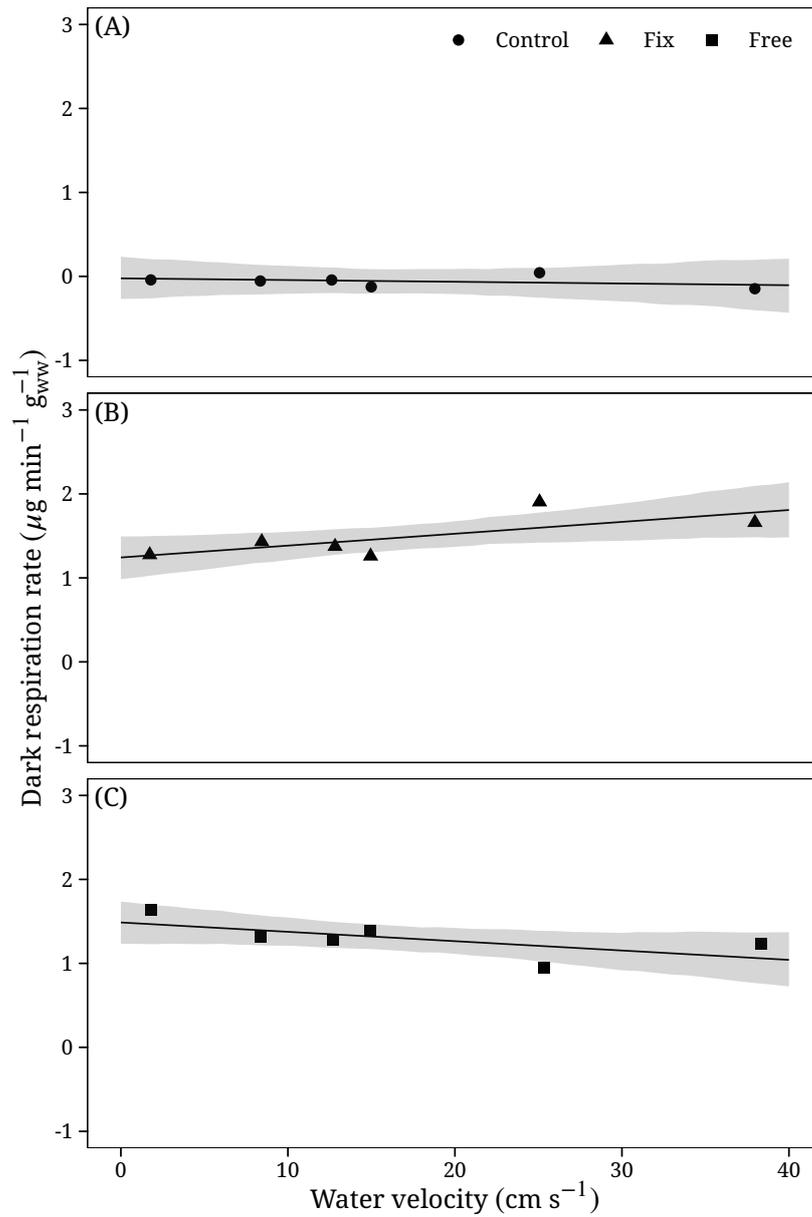


Fig.8. The response of the dark respiration rate to upstream flow velocity on each (A) control section, (B) fix section and (C) free section. The linear lines indicate the expected value of the Bayesian generalized linear model. The shaded regions indicate the 95% highest density interval of the model.

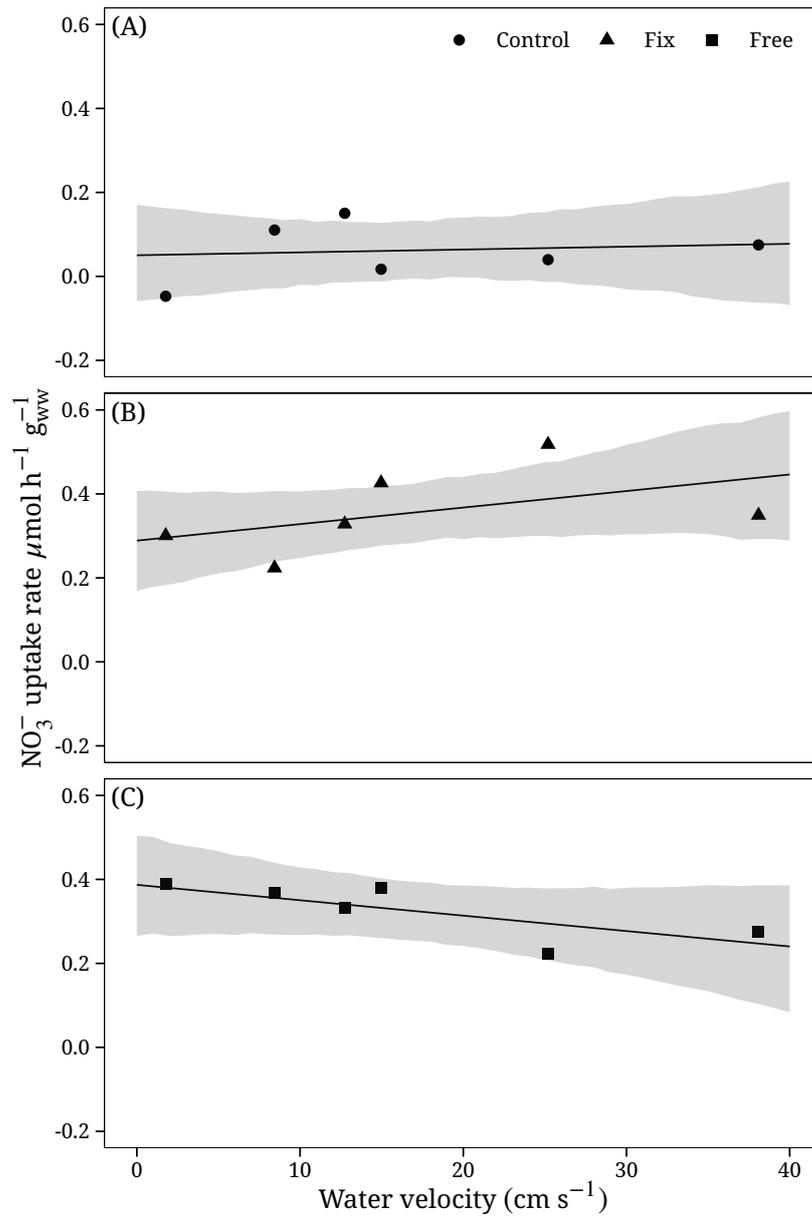


Fig.9. The response of the NO₃⁻ uptake rate to upstream flow velocity on each (A) control section, (B) fix section and (C) free section. The linear lines indicate the expected value of the Bayesian generalized linear model. The shaded regions indicate the 95% highest density interval of the model.

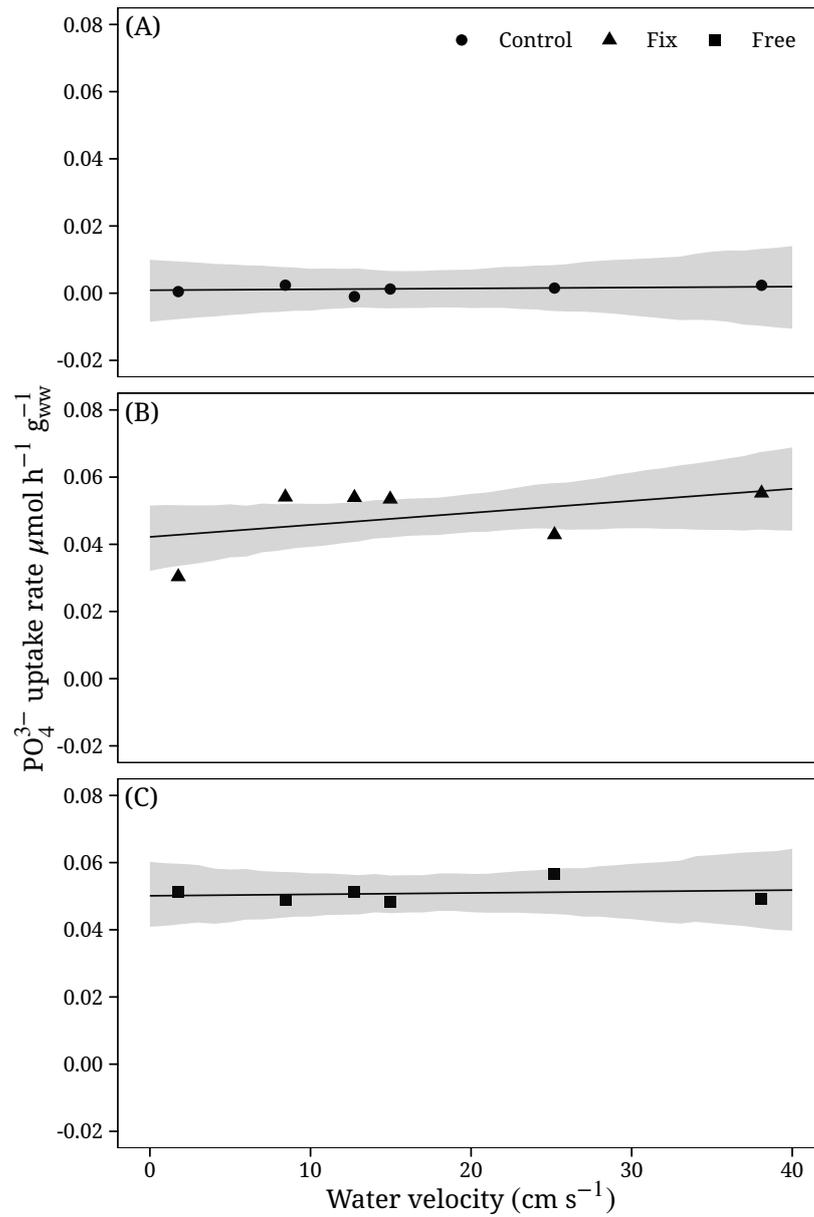


Fig.10. The response of the PO_4^{3-} rate to upstream flow velocity on each (A) control section, (B) fix section and (C) free section. The linear lines indicate the expected value of the Bayesian generalized linear model. The shaded regions indicate the 95% highest density interval of the model.

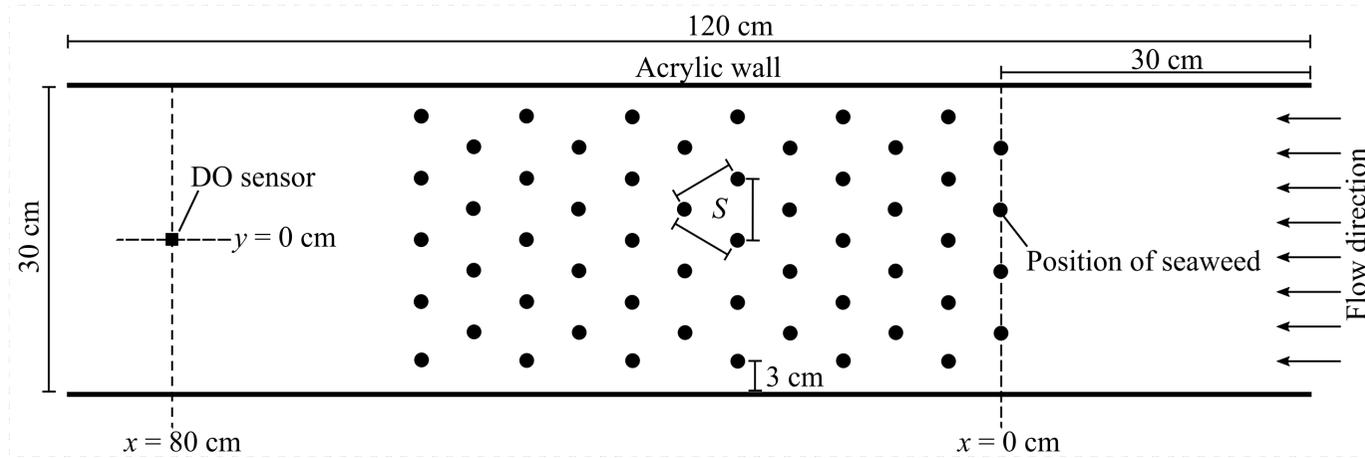
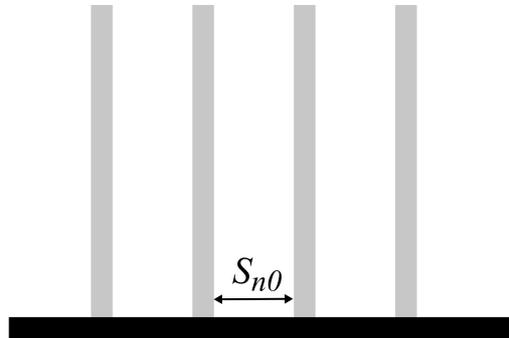


Fig.11. Plan view of the working section of the flow chamber. The spacing (S) of the seaweeds are set at 4, 6, and 8 cm.

(a)

Canopy element



(b)

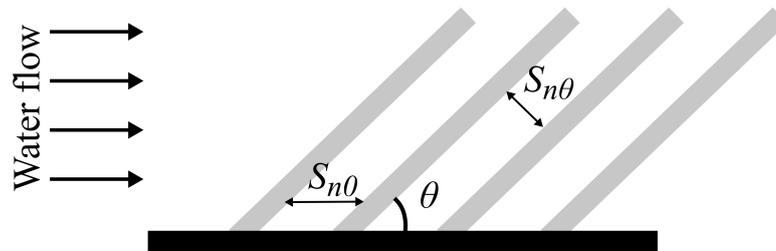


Fig.12. Schematic of the canopy when (a) canopy stand upright or (b) collapse by water flow. S_{n0} is nearest-neighbor stem spacing at the water at rest; θ is an angle of between canopy elements and flow chamber bottom; $S_{n\theta}$ is nearest-neighbor stem spacing when the angle is θ .

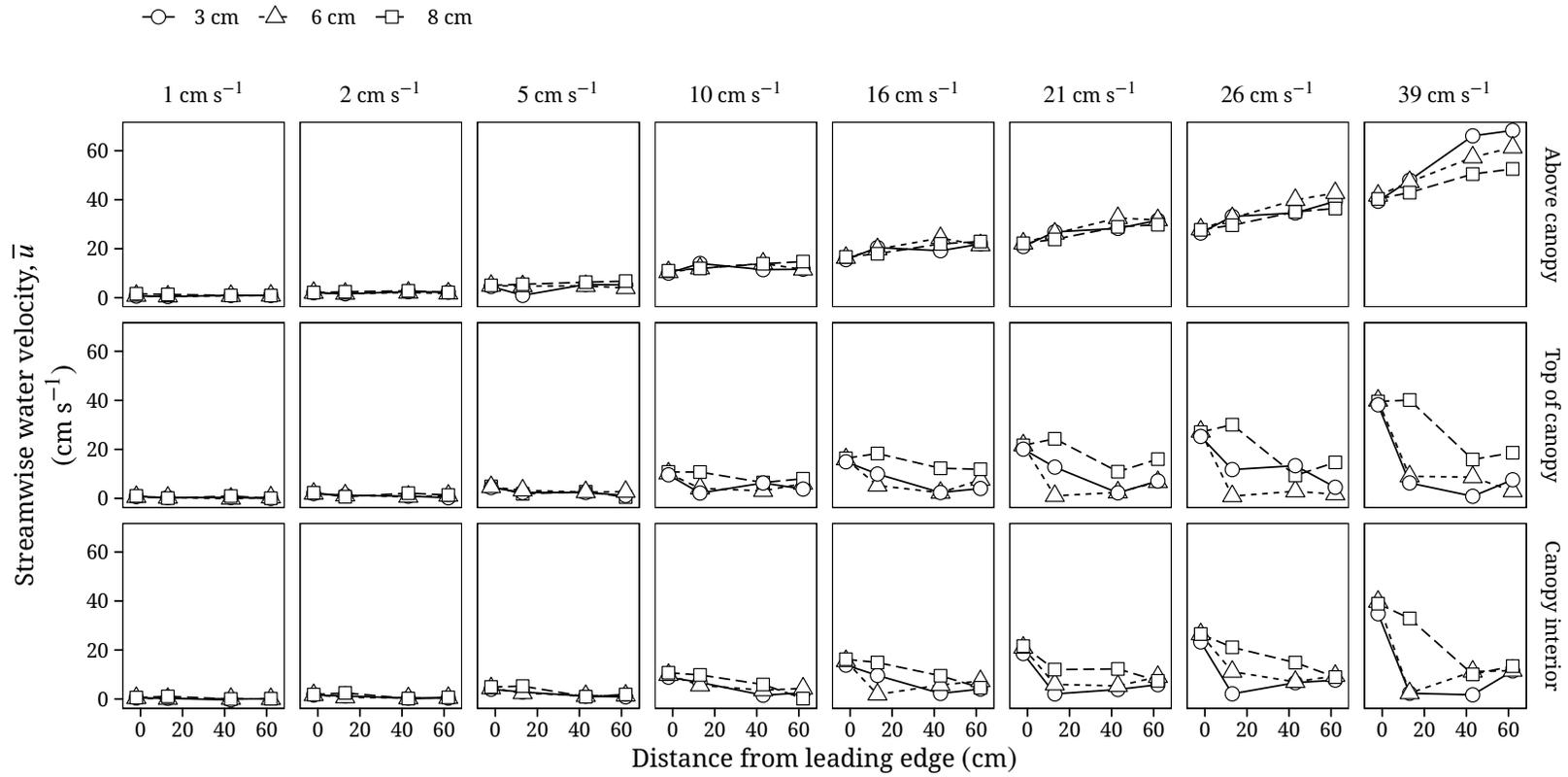


Fig.13. The streamwise water velocity (\bar{u}) above the canopy ($z = 16$ cm), at top of the canopy ($z = h$) and within the canopy ($z = 6$ cm) at three canopy densities downstream from the leading edge. Values above these figures indicate upstream water velocity treatment (cm s⁻¹)

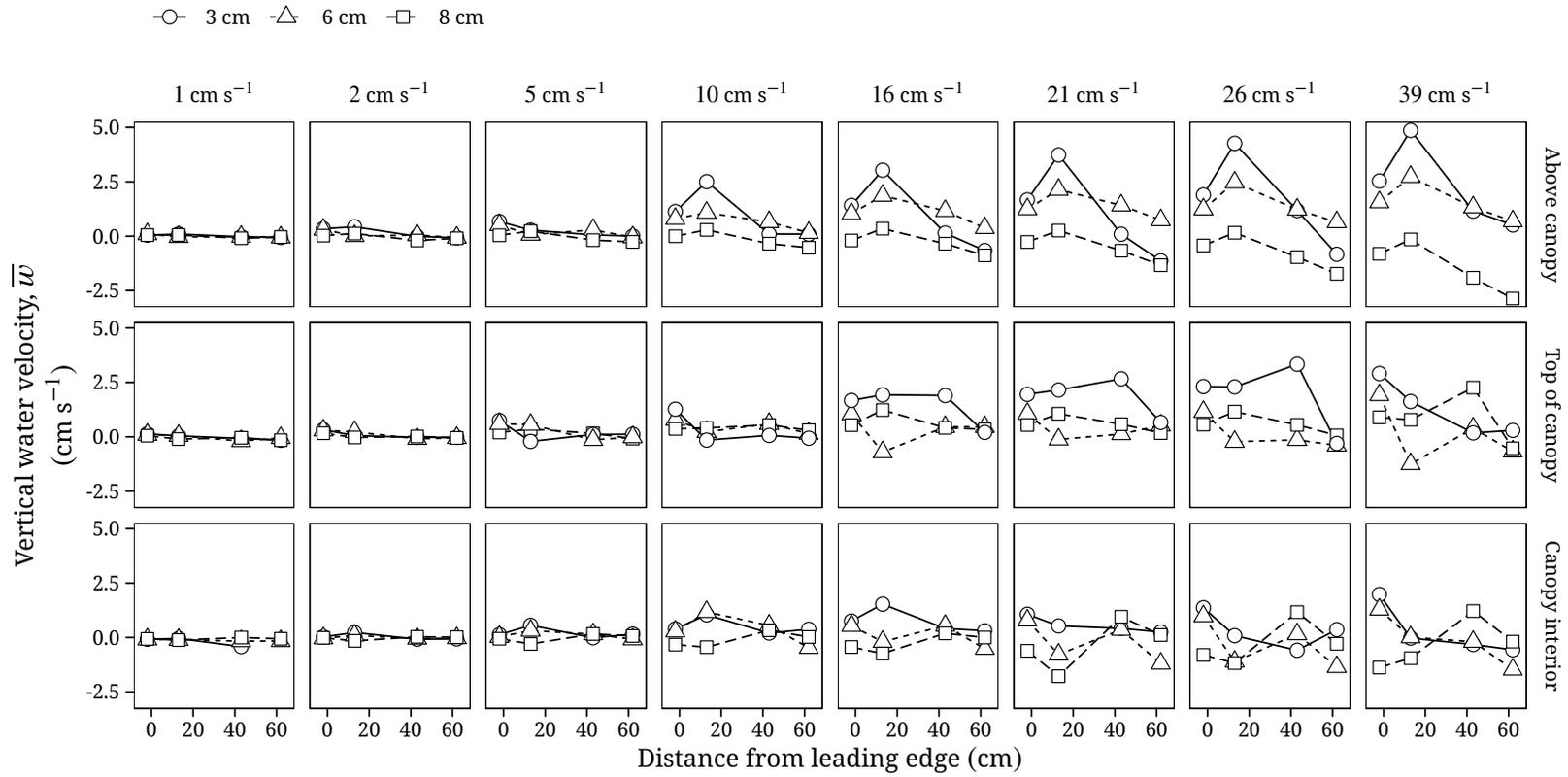


Fig.14. The vertical water velocity (\bar{w}) above the canopy ($z = 16$ cm), at top of the canopy ($z = h$) and within the canopy ($z = 6$ cm) at three canopy densities downstream from the leading edge. Values above these figures indicate upstream water velocity treatment (cm s⁻¹)

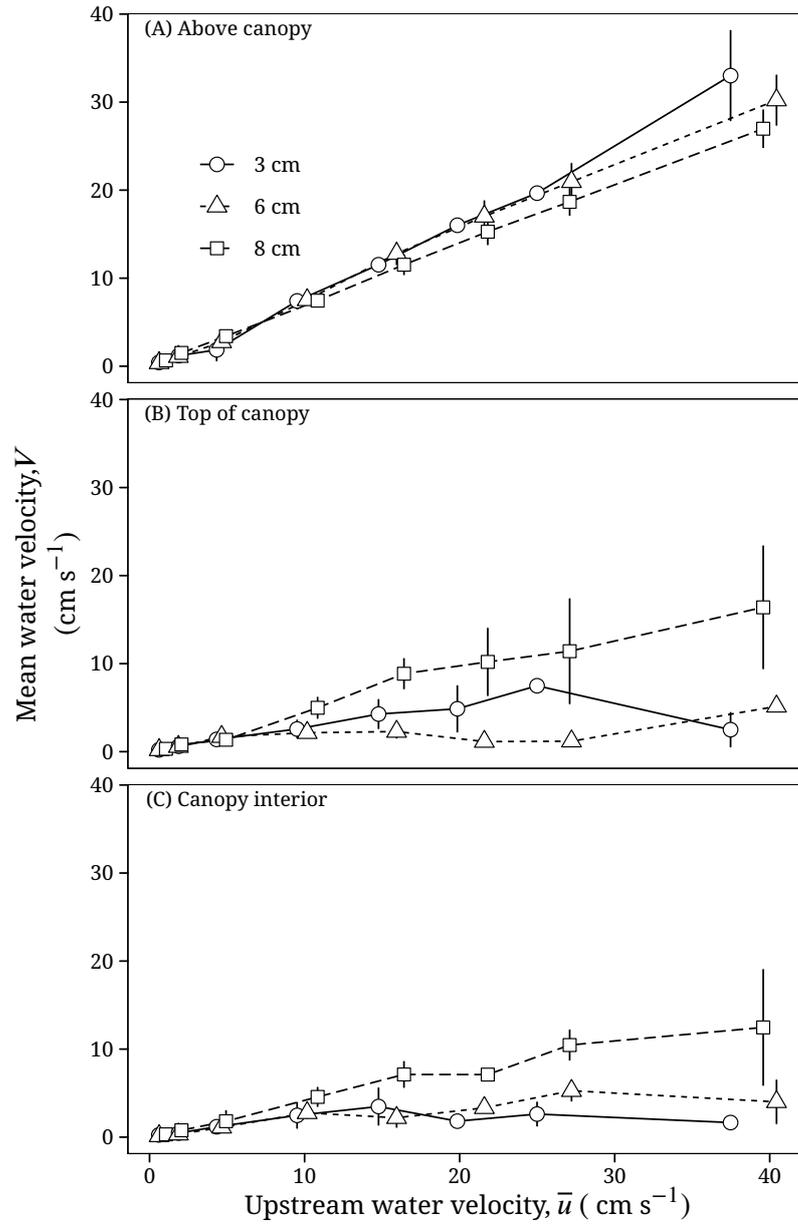


Fig.15. Mean water velocity (V) slowly increases with upstream water velocity (\bar{u}) above the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = 16$ cm), at top of the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = h$) and within the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = 6$ cm) for three canopy densities. The bars indicate standard error.

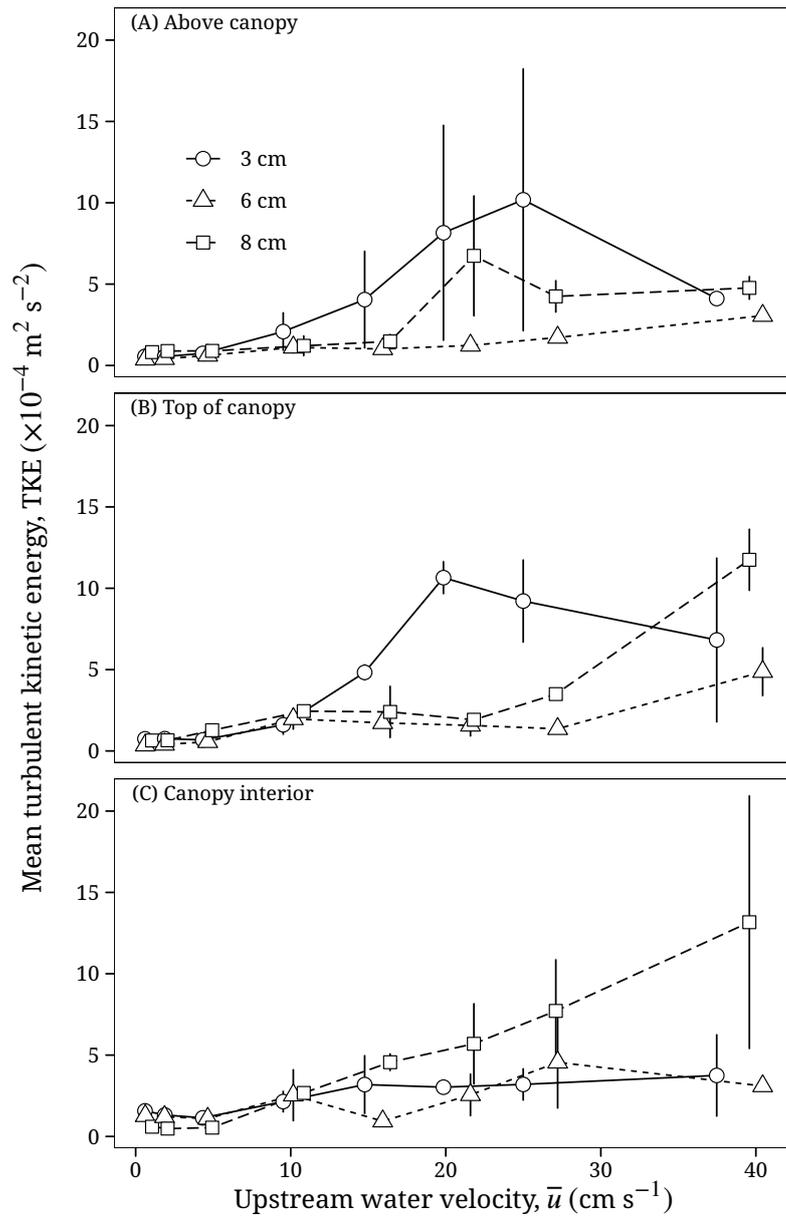


Fig.16. Mean turbulent kinetic energy (TKE) slowly increases with upstream water velocity (\bar{u}) above the canopy ($x = 13$ and 43 cm , $z = 16 \text{ cm}$), at top of the canopy ($x = 13$ and 43 cm , $z = h$) and within the canopy ($x = 13$ and 43 cm , $z = 6 \text{ cm}$) for three canopy densities. The bars indicate standard error.

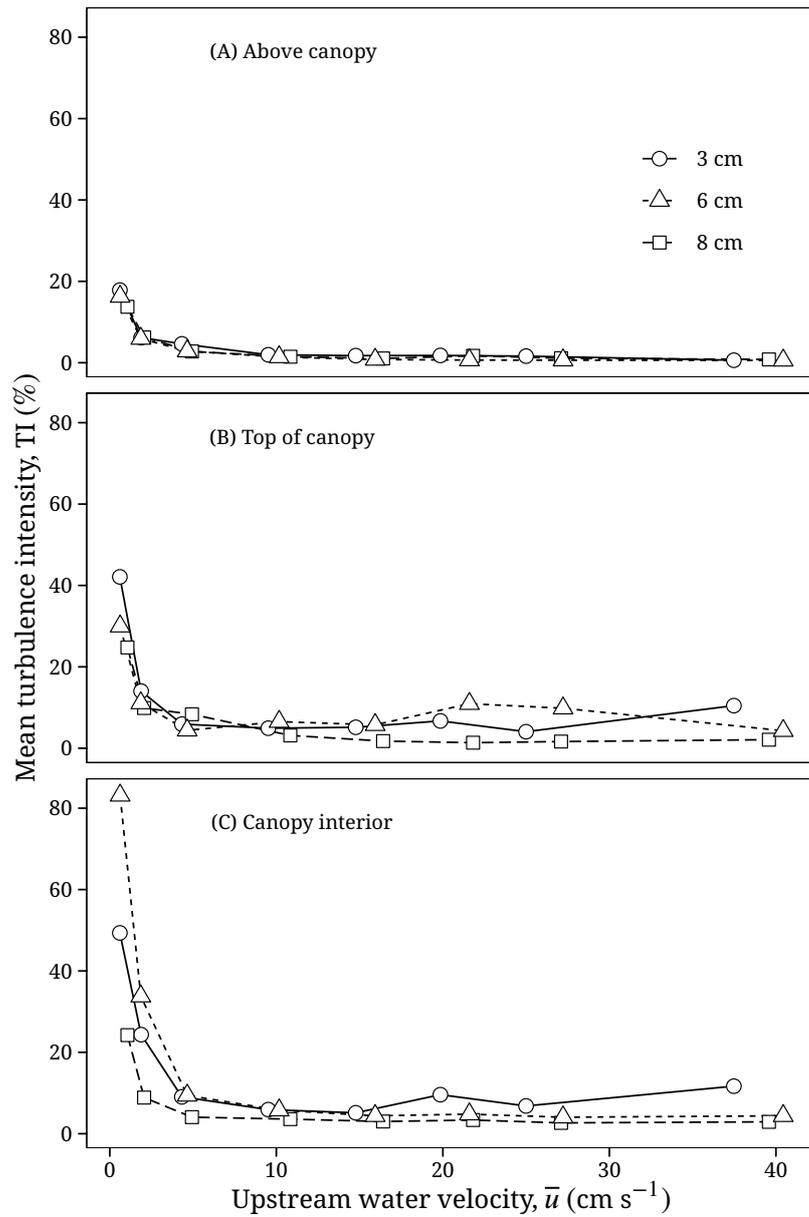


Fig.17. Mean turbulence intensity (TI) increases with upstream water velocity (\bar{u}) above the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = 16$ cm), at top of the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = h$) and within the canopy ($x = 13$ and 43 cm, $z = 6$ cm) for three canopy densities. The bars indicate standard error.

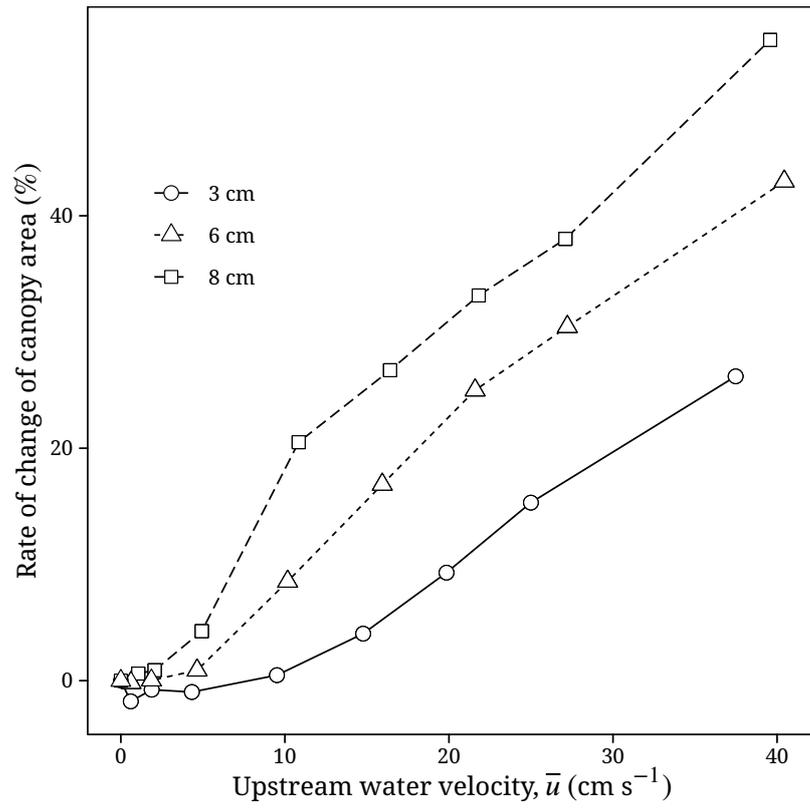


Fig.18. Rate of change of canopy area with upstream water velocity (\bar{u}) for three canopy densities.

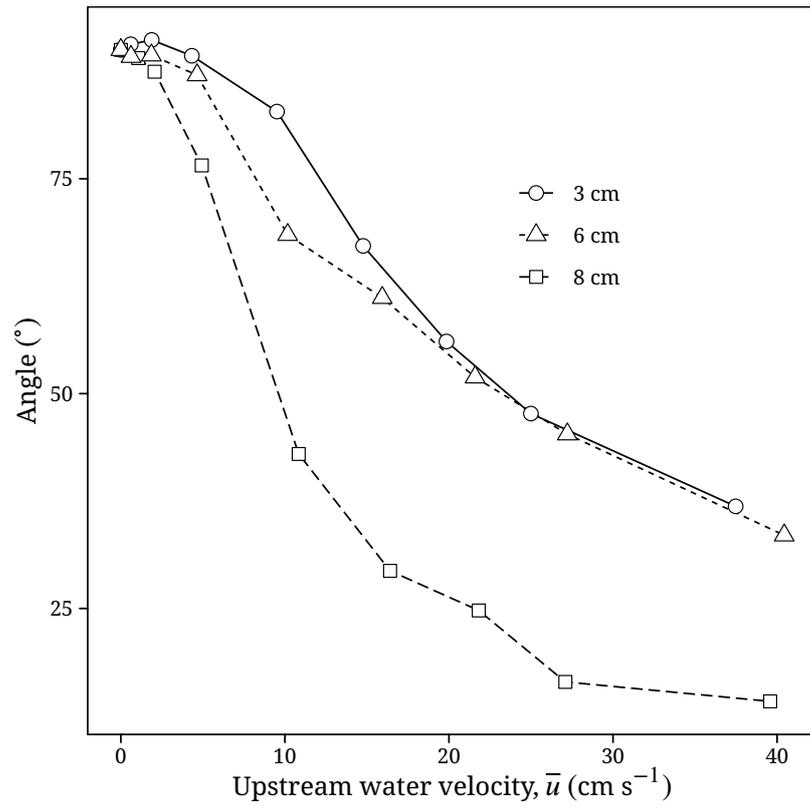


Fig.19. Angle between canopy elements and flow chamber bottom at canopy edge with upstream water velocity (\bar{u}) for three canopy densities.

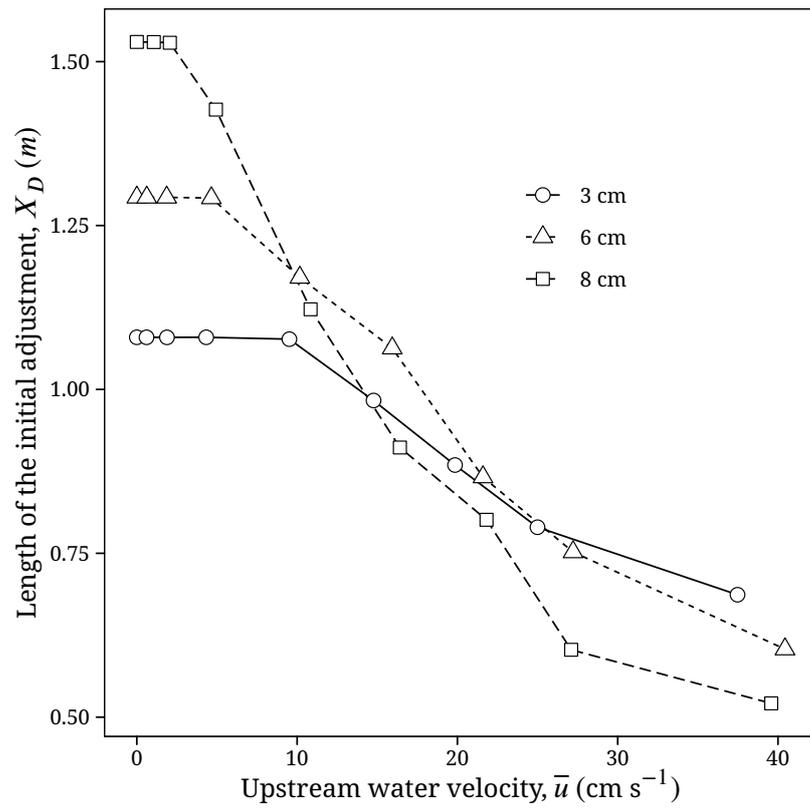


Fig.20. Length of the initial adjustment (X_D) with upstream water velocity (\bar{u}) for three canopy densities.

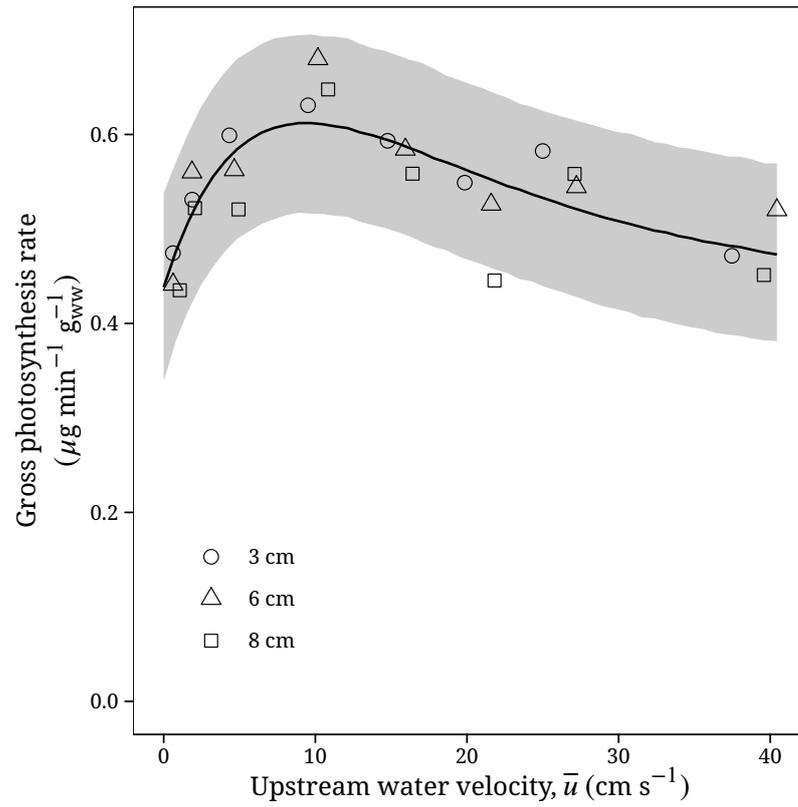


Fig.21. The response of the gross photosynthesis rate to upstream water velocity (\bar{u}) for three canopy densities. The line and shaded region indicate the expected value and 95% high density interval for Eqn. 21.

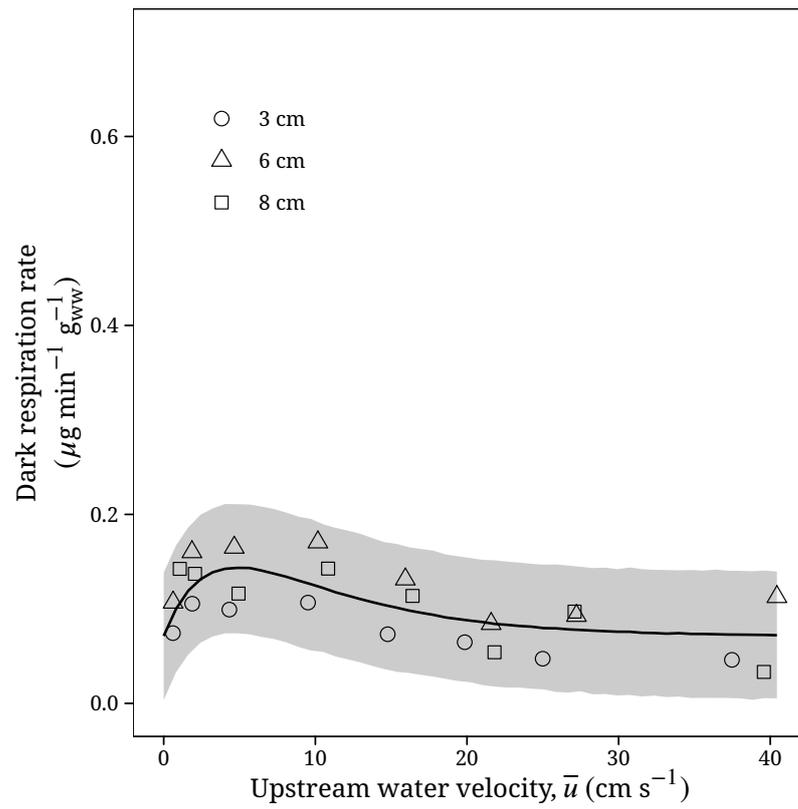


Fig.22. The response of the dark respiration rate to upstream water velocity (\bar{u}) for for three canopy densities. The line and shaded region indicate the expected value and 95% high density interval for Eqn. 21.

Table 1. The expected value and 95% highest density intervals of parameters ($\theta_0, \theta_1, \theta_2, \theta_3$) in the model (Eqn. 5), which were estimated by the Bayesian method.

Parameter	Mean	2.5%	97.5%
Asymptote	0.778	0.582	0.965
Intercept	-0.056	-0.185	0.054
Midpoint	0.228	0.180	0.257
Scale	14.773	8.013	21.808

Table 2. The expected value and 95% highest density intervals (HDI) of slope and intercept in the Bayesian generalized linear model (Eqn. 7) on each the treatment sections, for gross photosynthesis (GP) and respiration (RP).

	Treatment	Slope	95% HDI	Intercept	95% HDI
GP	Control	-0.032	-3.534 to 3.736	0.035	-0.708 to 0.807
	Fix	2.431	-1.088 to 6.039	3.360	2.615 to 4.096
	Free	-2.167	-5.669 to 1.339	8.606	7.837 to 9.31
RP	Control	-0.204	-1.451 to 1.016	-0.023	-0.268 to 0.234
	Fix	1.412	0.18 to 2.683	1.243	0.985 to 1.494
	Free	-1.113	-2.325 to 0.157	1.487	1.235 to 1.736

Note:

Units are $\mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{ww}}^{-1} (\text{m s}^{-1})$

HDI, highest density interval

GP, gross photosynthesis

RP, respiration

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	Odd ratio
GP	Control - Fix > 0	15.61	0.185
	Control - Free > 0	80.88	4.230
	Fix - Free > 0	96.26	25.738
RP	Control - Fix > 0	3.42	0.035
	Control - Free > 0	85.93	6.107
	Fix - Free > 0	99.45	180.818

Note:

GP, gross photosynthesis

RP, respiration

Table 4. The expected value and 95% highest density intervals (HDI) of slope and intercept in the Bayesian generalized linear model (Eqn. 7) on each the treatment sections, for NO_3^- and PO_4^{3-} .

	Treatment	Slope	95% HDI	Intercept	95% HDI
NO_3^-	Control	0.068	-0.475 to 0.643	0.050	-0.059 to 0.171
	Fix	0.394	-0.203 to 0.969	0.289	0.169 to 0.407
	Free	-0.367	-0.974 to 0.191	0.387	0.265 to 0.504
PO_4^{3-}	Control	0.003	-0.046 to 0.047	0.001	-0.009 to 0.01
	Fix	0.036	-0.012 to 0.082	0.042	0.032 to 0.052
	Free	0.004	-0.041 to 0.053	0.050	0.041 to 0.06

Note:

Units are $\mu\text{mol h}^{-1} \text{g}_{\text{ww}}^{-1} (\text{m s}^{-1})$

HDI, highest density intervals

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	Odd ratio
NO_3^-	Control - Fix > 0	19.97	0.250
	Control - Free > 0	86.90	6.634
	Fix - Free > 0	96.37	26.548
PO_4^{3-}	Control - Fix > 0	15.21	0.179
	Control - Free > 0	48.34	0.936
	Fix - Free > 0	83.88	5.203

Table 6. The distance between individuals, the total wet-weight, a , ah , L_c , X_D of each canopy, the double-averaged upstream water velocity, and the canopy height for each experiment. The upstream water velocity was measured 2 cm in front of the leading edge ($x = -2$).

Distance between canopy elements (cm)	Wet weight (g_{ww})	Upstream water velocity ($cm\ s^{-1}$)	Canopy height (cm)	a (m^{-1})	ah	L_c (m)	X_D (m)
3	453.4	0.00	13	16.4	2.14	0.12	1.08
		0.60	13	16.4	2.14	0.12	1.08
		1.88	13	16.4	2.14	0.12	1.08
		4.33	13	16.4	2.14	0.12	1.08
		9.52	13	16.7	2.17	0.12	1.08
		14.77	12	19.3	2.32	0.10	0.98
		19.85	11	23.9	2.63	0.08	0.88
		24.99	10	30.1	3.01	0.07	0.79
		37.48	9	45.6	4.11	0.04	0.69
		6	238.5	0.00	13	7.6	0.98
0.62	13			7.6	0.99	0.26	1.29
1.86	13			7.6	0.99	0.26	1.29
4.65	13			7.6	0.99	0.26	1.29
10.17	12			8.8	1.05	0.23	1.17
15.94	11			9.9	1.09	0.20	1.06
21.59	9			12.2	1.10	0.16	0.87
27.22	8			15.0	1.20	0.13	0.75
40.44	7			24.8	1.74	0.08	0.60
8	153.8			0.00	13	4.7	0.62
		1.06	13	4.7	0.62	0.42	1.53
		2.06	13	4.7	0.62	0.42	1.53
		4.93	12	5.0	0.60	0.40	1.43
		10.84	12	10.2	1.22	0.20	1.12
		16.41	11	19.7	2.17	0.10	0.91
		21.81	10	27.0	2.70	0.07	0.80
		27.10	8	59.1	4.73	0.03	0.60
		39.58	7	78.8	5.52	0.03	0.52

Table 7. Mean and 95% highest density interval (95% HDI) of the parameters estimated for $y = \theta + y_{max} \left(1 - \exp\left(-\frac{\alpha}{y_{max}} \bar{u}\right)\right) \exp\left(-\frac{\beta}{y_{max}} \bar{u}\right)$ of the gross photosynthesis rate (GP) and dark respiration rate (RP). θ is the offset and y_{max} is the maximum gross photosynthesis rate or dark respiration rate when $\beta = 0$. These parameters have units of $\mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{ww}}^{-1}$. α indicates the sensitivity of GP and RP to water velocity and β indicates the inhibiting effect at high water velocities. These parameters have units of $(\mu\text{g min}^{-1} \text{g}_{\text{ww}}^{-1})(\text{cm s}^{-1})^{-1}$.

Process	Parameter	Mean	95% HDI
GP	θ	4.38	3.92 to 4.84
	P_{max}	8.96	3.33 to 15.74
	α	0.52	0.28 to 0.77
	β	0.72	0.12 to 1.39
RP	θ	0.71	0.47 to 0.95
	P_{max}	6.06	1.12 to 12.48
	α	0.43	0.18 to 0.69
	β	1.04	0.11 to 2.29

Table 8. The differences in the expected log predictive density (Δ ELPD) and the standard error (Std. Err.) of the pair-wise comparisons of the LOOIC for the gross photosynthesis (GP) and respiration (RP) models.

Process	Pair-wise comparison	Δ ELPD	Std. Err.
GP	Decreasing model - Saturating model	-7.05	3.58
RP	Decreasing model - Saturating model	-5.36	2.48
	Decreasing model - Linear model	-1.19	2.43

謝辞

本研究を取り纏めるにあたり、ご指導、ご鞭撻を賜りました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 Gregory N. Nishihara 准教授並びに鹿児島大学大学院連合農学研究科 寺田 竜太 教授に、深く御礼申し上げます。また、本論文について、御助言と御校閲の労を賜った長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科 桑野 和可 教授並びに和田 実 教授に厚く御礼申し上げます。

本研究を実施するあたり、ご助言およびご協力を頂きました長崎大学水産学部水圏植物生態学研究室 日野出 賢二郎氏、大崎 幸一氏、紙崎 星美氏、Belleza Dominic 氏、松田 悠平氏、河手 梓氏並びに同研究室各位に心より感謝申し上げます。また、本研究に関するご助言およびご協力を頂きました創価大学理工学部修復生態学研究室 大竹 正弘氏に御礼申し上げます。研究室を移動してからも、研究の進捗を気にかけて頂きました理工学部共生創造理工学科 戸田 龍樹教授に厚く御礼申し上げます。最後に、日々の生活を支えてくださった父、母、そして妻に心より感謝申し上げます。

参考文献

- Abdolahpour, M., Ghisalberti, M., Lavery, P., & McMahon, K. 2016. Vertical mixing in coastal canopies. *Limnol. Oceanogr.* 62: 26–42.
- Abdolahpour, M., Ghisalberti, M., McMahon, K., & Lavery, P. S. 2018. The impact of flexibility on flow, turbulence, and vertical mixing in coastal canopies. *Limnol. Oceanogr.* 63: 2777–2792.
- Ackerman, J. D. & Okubo, A. 1993. Reduced mixing in a marine macrophyte canopy. *Funct. Ecol.* 7: 305–309.
- Anderson, S. M. & Charters, A. C. 1982. A fluid dynamics study of seawater flow through *Gelidium nudifrons*. *Limnol. Oceanogr.* 27: 399–412.
- Baer, J. & Stengel, D. B. 2010. Variability in growth, development and reproduction of the non-native seaweed *Sargassum muticum* (Phaeophyceae) on the Irish west coast. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 90: 185–194.
- Belcher, S. E., Jerram, N., & Hunt, J. C. R. 2003. Adjustment of a turbulent boundary layer to a canopy of roughness elements. *J. Fluid Mech.* 488: 369–398.
- Boller, M. L. & Carrington, E. 2006. The hydrodynamic effects of shape and size change during reconfiguration of a flexible macroalga. *J. Exp. Biol.* 209: 1894–1903.
- Bürkner, P. C. 2018. Advanced Bayesian multilevel modeling with the R package brms. *R J.* 10: 395–411.
- Carr, M. H. 1994. Effects of macroalgal dynamics on recruitment of a temperate reef fish. *Ecology* 75: 1320–1333.

- Carrington, E. 1990. Drag and dislodgment of an intertidal macroalga: consequence of morphological variation in *Mastocarpus papillatus* Kützing. *J. Exp. Biol.* 139: 185–200.
- Chaves, L. T. C., Pereira, P. H. C., & Feitosa, J. L. L. 2013. Coral reef fish association with macroalgal beds on a tropical reef system in North-eastern Brazil. *Mar. Freshw. Res.* 64: 1101–1111.
- Chen, Z., Jiang, C., & Nepf, H. M. 2013. Flow adjustment at the leading edge of a submerged aquatic canopy. *Water Resour. Res.* 49: 5537–5551.
- チッティマアユタカ・菊池泰二 1988. アマモ葉上のメイオベントス群集, 特に自由生活線虫類を中心に (予報). *日本ベントス研究会誌* 33: 53–60.
- Cornelisen, C. D. & Thomas, F. I. M. 2002. Ammonium uptake by seagrass epiphytes: Isolation of the effects of water velocity using an isotope label. *Limnol. Oceanogr.* 47: 1223–1229.
- Cornelisen, C. D. & Thomas, F. I. M. 2004. Ammonium and nitrate uptake by leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*: Impact of hydrodynamic regime and epiphyte cover on uptake rates. *J. Mar. Syst.* 49: 177–194.
- Cornelisen, C. D. & Thomas, F. I. M. 2006. Water flow enhances ammonium and nitrate uptake in a seagrass community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 312: 1–13.
- Cornelisen, C. D. & Thomas, F. I. M. 2009. Prediction and validation of flow-dependent uptake of ammonium over a seagrass-hardbottom community in Florida Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 386: 71–81.
- Daniil, E. I. & Gulliver, J. S. 1991. Influence of waves on air-water gas transfer. *J. Environ. Eng.* 117: 522–540.
- Duarte, C. M., Marbà, N., Gacia, E., Fourqurean, J. W., Beggins, J., Barrón, C., & Apostolaki, E. T. 2010. Seagrass community metabolism: Assessing the carbon sink capacity of seagrass meadows. *Global Biogeochem. Cycles* 24: 1–8.

- 遠藤光・山本圭吾・西垣友和・竹野功璽 2010. 京都府沿岸の潮下帯岩礁域におけるヒバ
マタ目褐藻群落の垂直分布. 京都府農林水産技術センター海洋センター研究報告 32:
13-16.
- Engelen, A. H., Åberg, P., Olsen, J. L., Stam, W. T., & Breeman, A. M. 2005. Effects of wave exposure
and depth on biomass, density and fertility of the fucoid seaweed *Sargassum polyceratum*
(Phaeophyta, Sargassaceae). *Eur. J. Phycol.* 40: 149-158.
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. 1998. Primary production of the
biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237-240.
- Folkard, A. M. 2005. Hydrodynamics of model *Posidonia oceanica* patches in shallow water. *Lim-
nol. Oceanogr.* 50: 1592-1600.
- Fowler-Walker, M. J., Wernberg, T., & Connell, S. D. 2006. Differences in kelp morphology between
wave sheltered and exposed localities: Morphologically plastic or fixed traits? *Mar. Biol.* 148:
755-767.
- Gambi, M. C., Nowell, A. R. M., & Jumars, P. A. 1990. Flume observations on flow dynamics in
Zostera marina (eelgrass) beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 61: 159-169.
- Gaylord, B., Nickols, K. J., & Jurgens, L. 2012. Roles of transport and mixing processes in kelp forest
ecology. *J. Exp. Biol.* 215: 997-1007.
- Gaylord, B., Blanchette, C. A., & Denny, M. W. 1994. Mechanical consequences of size in wave-
swept algae. *Ecol. Monogr.* 64: 287-313.
- Gaylord, B., Reed, D. C., Washburn, L., & Raimondi, P. T. 2004. Physical-biological coupling in
spore dispersal of kelp forest macroalgae. *J. Mar. Syst.* 49: 19-39.
- Gerard, V. A. 1984. The light environment in a giant kelp forest: influence of *Macrocystis pyrifera*
on spatial and temporal variability. *Mar. Biol.* 84: 189-195.

- Gerard, V. A. 1987. Hydrodynamic streamlining of *Laminaria saccharina* Lamour. in response to mechanical stress. *Mar. Bio.* 107: 237–244.
- Ghisalberti, M. & Nepf, H. M. 2004. The limited growth of vegetated shear layers. *Water Resour. Res.* 40: 1–12.
- Ghisalberti, M. & Nepf, H. M. 2009. Shallow flows over a permeable medium: The hydrodynamics of submerged aquatic canopies. *Transp. Porous Media* 78: 309–326.
- Gonen, Y., Kimmel, E., & Friedlander, M. 1993. Effect of relative water motion on photosynthetic rate of red alga *Gracilaria conferta*. *Hydrobiologia* 260-261: 493–498.
- Goring, D. G. & Nikora, V. I. 2002. Despiking acoustic doppler velocimeter data. *J. Hydraul. Eng.* 128: 117–126.
- Graham, M. H., Vázquez, J. A., & Buschmann, A. H. 2007. Global ecology of the giant kelp *Macrocystis*: From ecotypes to ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol.* 45: 39–88.
- Hay, M. E. 1981. The functional morphology of turf-forming seaweeds: persistence in stressful marine habitats. *Ecology* 62: 739–750.
- Hendriks, I. E., Bouma, T. J., Morris, E. P., & Duarte, C. M. 2010. Effects of seagrasses and algae of the *Caulerpa* family on hydrodynamics and particle-trapping rates. *Mar. Biol.* 157: 473–481.
- 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., Durante, K. M., Chia, F. S., & Harrison, P. J. 1994. Effect of bryozoan colonization on inorganic nitrogen acquisition by the kelps *Agarum fimbriatum* and *Macrocystis integrifolia*. *Mar. Biol.* 121: 167–173.

- 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., Harrison, P. J., & Druehl, L. D. 1997. Flow visualization around single- and multiple-bladed seaweeds with various morphologies. *J. Phycol.* 33: 360–367.
- Hurd, C. L. 2000. Water motion, marine macroalgal physiology, and production. *J. Phycol.* 36: 453–472.
- Jonsson, P. R., van-Duren, L. A., Amielh, M., Asmus, R., Aspden, R. J., Daunys, D., Friedrichs, M., Friend, P. L., Olivier, F., Pope, N., Precht, E., Sauriau, P. G., & Schaaff, E. 2006. Making water flow: a comparison of the hydrodynamic characteristics of 12 different benthic biological flumes. *Aquat. Ecol.* 40: 409–438.
- Koch, E. W. 1993. The effect of water flow on photosynthetic processes of the alga *Ulva lactuca* L. *Hydrobiologia* 260-261: 457–462.
- Koch, E. W. & Gust, G. 1999. Water flow in tide- and wave-dominated beds of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 184: 63–72.
- Koehl, M. A. R., Silk, W. K., Liang, H., & Mahadevan, L. 2008. How kelp produce blade shapes suited to different flow regimes: A new wrinkle. *Integr. Comp. Biol.* 48: 834–851.
- Kokubu, S., Nishihara, G. N., Watanabe, Y., Tsuchiya, Y., Amamo, Y., & Terada, R. 2015. The effect of irradiance and temperature on the photosynthesis of a native alga *Sargassum fusiforme* (Fucales) from Kagoshima, Japan. *Phycologia* 54: 235–247.
- Komatsu, T. & Murakami, S. 1994. Influence of a *Sargassum* forest on the spatial distribution of water flow. *Fish. Oceanogr.* 3: 256–266.

- Kregting, L. T., Stevens, C. L., Cornelisen, C. D., Pilditch, C. A., & Hurd, C. L. 2011. Effects of a small-bladed macroalgal canopy on benthic boundary layer dynamics: Implications for nutrient transport. *Aquat. Biol.* 14: 41–56.
- Kubrak, E., Kubrak, J., & Kiczko, A. 2015. Experimental Investigation of Kinetic Energy and Momentum Coefficients in Regular Channels with Stiff and Flexible Elements Simulating Submerged Vegetation. *Acta Geophys.* 63: 1405–1422.
- Lacy, J. R. & Wyllie-Echeverria, S. 2011. The influence of current speed and vegetation density on flow structure in two macrotidal eelgrass canopies. *Limnol. Oceanogr. Fluids Environ.* 1: 38–55.
- Larned, S. T. & Atkinson, M. J. 1997. Effects of water velocity on NH_4 and PO_4 uptake and nutrient-limited growth in the macroalga *Dictyosphaeria cavernosa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 157: 295–302.
- Leung, Y. H., Yeung, C. W., & Ang, P. O. 2014. Assessing the potential for recovery of a *Sargassum siliquastrum* community in Hong Kong. *J. Appl. Phycol.* 26: 1097–1106.
- Littler, M. M. & Littler, D. S. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Am. Nat.* 116: 25–44.
- 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.
- Luhar, M. & Nepf, H. M. 2011. Flow-induced reconfiguration of buoyant and flexible aquatic vegetation. *Limnol. Oceanogr.* 56: 2003–2017.
- Luhar, M., Rominger, J., & Nepf, H. M. 2008. Interaction between flow, transport and vegetation spatial structure. *Environ. Fluid Mech.* 8: 423–439.

- Madsen, J. D., Chambers, P. A., James, W. F., Koch, E. W., & Westlake, D. F. 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 444: 71–84.
- McPherson, M. L., Zimmerman, R. C., & Hill, V. J. 2015. Predicting carbon isotope discrimination in eelgrass (*Zostera marina* L.) from the environmental parameters—light, flow, and [DIC]. *Limnol. Oceanogr.* 60: 1875–1889.
- Merlivat, L. & Memery, L. 1983. Gas exchange across an air-water interface: Experimental results and modeling of bubble contribution to transfer. *J. Geophys. Res.* 88: 707–724.
- Morris, E. P., Peralta, G., Burn, F. G., van-Duren, L., Bouma, T. J., & Perez-Llorens, J. L. 2008. Interaction between hydrodynamics and seagrass canopy structure: Spatially explicit effects on ammonium uptake rates. *Limnol. Oceanogr.* 53: 1531–1539.
- Morris, E. P., Peralta, G., van-Engeland, T., Bouma, T. J., Brun, F. G., Lara, M., Hendriks, I. E., Benavente, J., Soetaert, K., Middelburg, J. J., & Lucas Perez-Llorens, J. 2013. The role of hydrodynamics in structuring in situ ammonium uptake within a submerged macrophyte community. *Limnol. Oceanogr. Fluids Environ.* 3: 210–224.
- Nanba, N., Fujiwara, T., Kuwano, K., Ishikawa, Y., Ogawa, H., & Kado, R. 2011. Effect of water flow velocity on growth and morphology of cultured *Undaria pinnatifida* sporophytes (Laminariales, Phaeophyceae) in Okirai Bay on the Sanriku coast, Northeast Japan. *J. Appl. Phycol.* 23: 1023–1030.
- Nepf, H. M. 2012. Flow and Transport in Regions with Aquatic Vegetation. *Annu. Rev. Fluid Mech.* 44: 123–142.
- Nepf, H. M., Ghisalberti, M., White, B., & Murphy, E. 2007. Retention time and dispersion associated with submerged aquatic canopies. *Water Resour. Res.* 43: W04422.

- 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.
- 野田幹雄・大原啓史・村瀬昇・池田至・山元憲一 2014. アイゴによるアラメおよび数種のホンダワラ類の被食過程と群落構造の関係. *日本水産学会誌* 80: 201–213.
- 能登谷正浩 2003. 藻場の海藻と造成技術. 成山堂書店. 東京.
- 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, p. 173.
- Poggi, D., Katul, G. G., & Albertson, J. D. 2004. A note on the contribution of dispersive fluxes to momentum transfer within canopies. *Boundary-Layer Meteorol.* 111: 615–621.
- Pujol, D., Abdolahpour, M., Lavery, P. S., McMahon, K., & Oldham, C. 2019. Flow velocity and nutrient uptake in marine canopies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 622: 17–30.

- R Core Team 2018. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna. URL: <http://www.r-project.org>.
- Raven, J. A. & Hurd, C. L. 2012. Ecophysiology of photosynthesis in macroalgae. *Photosynth. Res.* 113: 105–125.
- Rees, T. A. V. 2003. Safety factors and nutrient uptake by seaweeds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 263: 29–42.
- Rosman, J. H., Monismith, S. G., Denny, M. W., & Koseff, J. R. 2010. Currents and turbulence within a kelp forest (*Macrocystis pyrifera*): Insights from a dynamically scaled laboratory model. *Limnol. Oceanogr.* 55: 1145–1158.
- 櫻井泉・山内繁樹・金子友美 2008. ガラモ場生態系における付着珪藻の重要性. 2008 年度日本水産工学会学術講演会講演論文集: 17–20.
- 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>.
- Stephens, T. A. & Hepburn, C. D. 2014. Mass-transfer gradients across kelp beds influence *Macrocystis pyrifera* growth over small spatial scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 515: 97–109.
- Stewart, H. L. 2004. Hydrodynamic consequences of maintaining an upright posture by different magnitudes of stiffness and buoyancy in the tropical alga *Turbinaria ornata*. *J. Mar. Syst.* 49: 157–167.
- Stewart, H. L. 2006. Morphological variation and phenotypic plasticity of buoyancy in the macroalga *Turbinaria ornata* across a barrier reef. *Mar. Biol.* 149: 721–730.

- Stewart, H. L. & Carpenter, R. C. 2003. The effects of morphology and water flow on photosynthesis of marine macroalgae. *Ecology* 84: 2999–3012.
- Stewart, H. L., Fram, J. P., Reed, D. C., Williams, S. L., Brzezinski, M. A., MacIntyre, S., & Gaylord, B. 2009. Differences in growth, morphology and tissue carbon and nitrogen of *Macrocystis pyrifera* within and at the outer edge of a giant kelp forest in California, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 375: 101–112.
- 高間浩 1975. アマモ場での葉上付着生物の組成と季節変化. *神水試業績* 79: 73–79.
- Tamburrino, A. & Martínez, N. 2017. Wave and wind effects on the oxygen transfer across an air-water interface: An experimental study. *Can. J. Chem. Eng.* 95: 1594–1604.
- Tanino, Y. & Nepf, H. M. 2008. Lateral dispersion in random cylinder arrays at high Reynolds number. *J. Fluid Mech.* 600: 339–371.
- Tano, S. A., Eggertsen, M., Wikström, S. A., Berkström, C., Buriyo, A. S., & Halling, C. 2017. Tropical seaweed beds as important habitats for juvenile fish. *Mar. Freshw. Res.* 68: 1921–1934.
- 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.
- Terada, R., Nakashima, Y., Borlongan, I. A., Shimabukuro, H., Kozono, J., Endo, H., Shimada, S., & Nishihara, G. N. 2020. Photosynthetic activity including the thermal- and chilling-light sensitivities of a temperate Japanese brown alga *Sargassum macrocarpum*. *Phycol. Res.* 68: 70–79.
- 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 photosyn-

- thesis of two Vietnamese species of *Sargassum*, *S. mcclurei* and *S. oligocystum*, based on the field and laboratory measurements. *Phycol. Res.* 64: 230–240.
- Thomas, F. I. M., Cornelisen, C. D., & Zande, J. M. 2000. Effects of water velocity and canopy morphology on ammonium uptake by seagrass communities. *Ecology* 81: 2704–2713.
- Thomas, F. I. & Cornelisen, C. D. 2003. Ammonium uptake by seagrass communities: Effects of oscillatory versus unidirectional flow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 247: 51–57.
- Weitzman, J. S., Aveni-Deforge, K., Koseff, J. R., & Thomas, F. I. M. 2013. Uptake of dissolved inorganic nitrogen by shallow seagrass communities exposed to wave-driven unsteady flow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 475: 65–83.
- 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.
- Whittaker, R. H. & Niering, W. A. 1975. Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, Production, and Diversity along the Elevation Gradient. *Ecology* 56: 771–790.
- 八谷光介・西垣友和・道家章生・井谷匡志・和田洋藏 2007. 京都府沿岸域の環境特性の異なる生育地でのホンダワラ科海藻の年間純生産量とその比較. *日本水産学会* 73: 880–890.
- 八谷光介・西垣友和・白藤徳夫・竹野功璽 2008. 若狭湾西部海域の無双大谷地先における海藻植生について. *京都府立海洋センター研究報告* 30: 27–30.
- Yoshida, T. 1983. Japanese species of *Sargassum* subgenus *Bactrophyucus* (Phaeophyta, Fucales). *Journ. Fac. Sci., Hokkaido Univ. Ser.* 13: 99–246.
- 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: 1–34.

Yvon-Durocher, G., Caffrey, J. M., Cescatti, A., Dossena, M., Giorgio, P. D., Gasol, J. M., Montoya, J. M., Pumpanen, J., Staehr, P. A., Trimmer, M., Woodward, G., & Allen, A. P. 2012. Reconciling the temperature dependence of respiration across timescales and ecosystem types. *Nature* 487: 472–476.

