日本産アマモ *Zostera marina* の分布南限群落における 季節的消長と光合成特性

河野 敬史,¹ Gregory N. Nishihara,² 寺田 竜太^{1*}

(2011 年 11 月 12 日受付, 2012 年 4 月 6 日受理)

¹鹿児島大学水産学部,

²長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科附属環東シナ海環境資源研究センター

Phenology and photosynthetic characteristics of a Japanese seagrass *Zostera marina*
at the southern end of its distribution in the northwestern Pacific

TAKASHI KAWANO,¹ GREGORY N. NISHIHARA² AND RYUTA TERADA^{1*}

¹Department of Fisheries, Faculty of Fisheries, Kagoshima University, Shimoarata, Kagoshima 890-0056,

²Institute for East China Sea Research, Graduate School of Fisheries Science and Environmental Studies,
Nagasaki University, Taira-machi, Nagasaki 851-2213, Japan

The phenology and photosynthetic characteristics of a Japanese seagrass *Zostera marina* were examined from April 2010 to September 2011 at Yamagawa, Ibusuki City, Kagoshima Prefecture, which is near the southern distributional limit in the northwestern Pacific. A line-transect survey conducted to elucidate its community structure showed that it is distributed at depths of 2–2.5 m. The biomass of this species showed a peak in May accompanying maturation; meanwhile, it disappeared from the substratum from August to October, suggesting that this population has an annual life history. Photosynthesis in this species was determined over a range of temperatures (12–32°C) by dissolved oxygen sensor, and revealed that the net photosynthetic rate was highest at 20°C. An ANOVA analysis indicated that there were no significant differences from 12°C to 24°C. Pulse-amplitude modulated fluorometry was used to demonstrate that the relative electron transport rate (rETR) of photosystem II (water/plastoquinone oxido-reductase) increased quickly with increasing PAR, was highest at 611 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and decreased as PAR further increased. Summer seawater temperature was around 28–31°C in the natural habitat of the community examined, suggesting that respiration and photosynthetic activity might be influenced by the natural conditions.

キーワード : PAM, アマモ, 海草, 光合成, 水温, 生態, 光, 分布南限

アマモ *Zostera marina* L. (オモダカ目アマモ科) は北半球の亜寒帯から温帯に広く分布する海産顕花植物であり, 日本では北海道から九州にかけての静穏な内湾等に生育する。^{1,2)} アマモは沿岸域における重要な基礎生産者であると共に, 本種の高密度群落 (アマモ場) は魚類やベントスなどの生息場や産卵場として機能し, 種多様性の高い空間を形成する。また, アマモ場は地下茎の発達によって底質を安定させ, 栄養塩の吸収によって水質を浄化するなど, さまざまな機能を有している。近年では, アマモ場を含む藻場そのものが資源として捉えられており, 水産業の持続的な発展の観点から藻場の重要性

が指摘されている。³⁾ しかし, 日本のアマモ場は沿岸域の埋め立てや水質等の環境の変化で減少傾向にあり, 海藻を含めた藻場全体では過去 30 年間で約 40% 消失したと報告されている。³⁾

九州南部は, 温帯域に主な分布域を持つ海産植物 (温帯性種) と熱帯・亜熱帯に主な分布を持つ種類 (熱帯性種) の分布推移帯 (Ecotone) に位置しており, 両種の群落が混成する海域として知られている。⁴⁾ 近年, 鹿児島湾やその近傍の海域では, 夏季や冬季水温の上昇が報告されている。⁵⁾ 鹿児島湾中部に位置する袴腰ではトサカモク *Sargassum cristaefolium* C. Agardh やコナフキモ

* Tel/Fax : 81-99-286-4131. Email : terada@fish.kagoshima-u.ac.jp

ク *Sargassum glaucescens* J. Agardh といった亜熱帯性海藻と温帯性海藻の混成群落が確認されており、環境変動と藻場の構成種の変化が指摘されている。⁶⁾

北半球の太平洋沿岸におけるアマモの分布南限はメキシコのカリフォルニア半島中部 (26°N) と報告されているが,^{7,8)} 太平洋西部での分布南限は薩摩半島南部の鹿児島県指宿市山川とされている。^{6,9,10)} また、本種は一般に地下茎を発達させて複数年にわたって繁茂する多年生草本だが、南限群落を含む鹿児島湾の個体群は種子から発芽した草体が夏季までに成熟、枯死流失する一年生の生活史を有することが知られており、異なる生態を有する。¹⁰⁾

アマモは世界各地に分布し、沿岸域における重要な基礎生産者として種多様性の高い空間を形成することから、本種の群落構造や成立要因、生産力、水温耐性、光合成特性等に関してさまざまな報告がある。¹¹⁻¹⁹⁾ 分布の南限個体群の生理生態に関しては、メキシコ・カリフォルニア半島の個体群が報告されているが、太平洋西部の南限個体群についてはほとんど知見がない。^{8,10)}

環境変動に関連して冬季や夏季の水温が長期的に変化する場合、分布南限域での海草植生も影響を受けることが懸念される。このため、九州南部のアマモ場では、群落の垂直分布構造や季節的な変化、生育環境を把握するとともに、今後の変化を予測するためにアマモの生理生態学的な知見の集積が求められている。生理生態学的な知見として注目されるのは、光合成や呼吸の活性と水温・光量との関連である。海産植物の光合成活性の測定は、プロダクトメーターや酸素電極などが広く用いられているが、近年ではパルス変調クロロフィル蛍光法も海産顕花植物などで用いられるようになってきた。²⁰⁻²²⁾ 本方法の原理は、光化学系Ⅱに光エネルギーを与えると、光化学反応に利用されないエネルギーが熱ならびに蛍光エネルギーとして放出されることを利用したものである。具体的には、葉に光を照射する前後の蛍光強度の比から、光化学系Ⅱにおける化学反応のエネルギー消費量を求め、光合成速度を推定する。²³⁾ また、本測定法では光化学系Ⅱの電子伝達速度 (ETR) を測定できることから、酸素発生速度を測定する方法 (プロダクトメーターや酸素電極法) と併せて用いた場合、酸素発生速度の低下に伴った電子伝達の阻害等を把握できる可能性がある。

日本産の一年生アマモに対するパルス変調クロロフィル蛍光法に関する報告はこれまでなく、鹿児島産の個体群については酸素発生速度による純光合成速度や呼吸に関する知見も欠けている。また、実験系で得られた光や水温の結果を垂直分布や季節性、生育地の光・水温環境と絡めて考察できれば、生育地の光や水温が南限群落の成立に与える影響をよりの確に把握することができる。

そこで本研究では、鹿児島県指宿市に生育するアマモの分布南限群落を対象とし、群落の垂直分布を把握すると共に、季節変化と生育環境を明らかにすることを第一の目的とした。さらに、酸素電極とパルス変調クロロフィル蛍光測定器を用いてさまざまな水温条件での光合成活性を明らかにし、生育地の水温の季節変化や生育水深の光量の結果も併せ、本群落の生育や生残に影響を及ぼす水温や光条件について論じることを第二の目的とした。

材料および方法

群落の垂直分布と調査対象の選定 調査は、鹿児島県水産技術開発センターと鹿児島大学水産学部 (寺田) が2006年に実施した鹿児島湾の広域藻場分布調査 (未発表) を基に、鹿児島県指宿市山川の児ヶ水海岸に生育するアマモ分布南限群落で実施した (Fig. 1)。

一年生アマモは、成熟後に地下茎も含めて枯死し、種子からの新規個体の加入で新たな群落が形成される。同じ場所に毎年群落が形成される場合もあるが、年によって分布範囲が著しく変化する場合も考えられる。研究対象とするアマモの生育範囲と年変化を把握するために、ライントランセクト法を用いて2010年4月26日と2011年4月29日に垂直分布構造を調査した。調査では、潮間帯最上部 (大潮時高潮線) に3カ所の基点

Fig. 1 Map showing the study site in Yamagawa, Ibusuki City, Kagoshima Prefecture, Japan.

(基点1: 31°09.967'N, 130°35.358'E; 基点2: 31°09.996'N, 130°35.369'E; 基点3: 31°10.003'N, 130°35.370'E)を海岸線に沿って約30mの間隔で設置し、沖合方向(北東50°)に約50mの調査測線をそれぞれ平行に設置した。各測線では概ね5m間隔で50cm四方の方形枠を設置し、SCUBAを用いて生育する種類の被度と水深、底質を目視により記録した。

季節的消長 アマモの季節的な変化を把握するために、2010年5月26日から2011年4月29日まで6回採集調査を実施した。調査はSCUBAで行い、25cm四方の方形枠を群落内に無作為に3ヶ所設置し、枠内に生育する材料を毎回全て採取した。採取した材料は鹿児島大学水産学部を持ち帰り、成熟の有無を観察した後、草体長、乾重量、生殖株数の計測を行った。なお、草体長は今尾、伏見²⁴⁾に従い、地下茎に1番近いひげ根を出している節から最も長い葉までと定義した。乾重量は定温乾燥器(TSE, Drying Oven, 三洋電機)で60°C, 48時間乾燥させた後、電子天秤(ELT602, Sartorius Mechatronics)で秤量した。

調査時には、多項目水質メーター(Model 556MPS, YSI Incorporated)を用いて水温、塩分、溶存酸素を生育水深で毎回測定した。また、アマモ群落内の生育水深に水温データロガー(HOBO UA-002, Onset Computer Corporation)を設置し、2010年4月15日から2011年9月6日まで記録した。2010年5月26日から2010年7月28日はデータが欠測したことから、調査地の約14km北東に位置する鹿児島県水産技術開発センター(31°17.371'E, 130°60.194'N)沖の水深3mに設置したデータロガーの記録を借用した。

水中の光量は、鹿児島大学水産学部附属練習船南星丸のCTDに光量子ロガー(MDS-MkV-L S/N200457, JFEアレック)を設置し、2011年6月11日の15時25~40分(晴天)に調査地の沖合(31°11.536'N, 130°40.400'E)において測定した。なお、光量は0(海面), 5, 10, 20, 30, 40, 50mの各水深でそれぞれ1分間測定し、平均値を算出した。また、生育群落における光環境を把握するため、光量子計(Model LI-250 Light Meter および水中球形光量子センサーLI-193SA, Li-Cor Biosciences)を用いて0(海面), 1.6, 2.1m(海底)の光量子量を2011年9月11日12時35~50分(晴天)に測定した。光量はBeer-Lambertの法則から、以下の式を用いて山川沖および生育地の消散係数を推定した。

$$I_D = I_0 e^{-kD} \quad I: \text{光量子量}; D: \text{任意の水深(m)};$$

$$I_0: \text{水深0mにおける光量}; k: \text{消散係数}$$

光合成活性 光合成活性の測定には、葉から放出される酸素発生速度を酸素電極で測定する方法と、パルス変調クロロフィル蛍光測定法を用いた。材料には、草体長が最大に達する時期の草体を用い、2010年4月17日

に採取した。採集した材料は海水に浸した状態でクーラーボックスに保存し、直ちに鹿児島大学水産学部を持ち帰った。材料は、屋内タンク(2m×1m×0.5m)で生育環境に準じた水温・光条件で通気予備培養を行った。

アマモの光合成活性は部位で異なることや、切断直後は著しく低下すること、切除後5時間以上経過すると光合成活性が回復し、2週間まで安定することが知られている。²⁵⁾ 実験には葉身の基部で付着生物等のない部分を用い、長さ約3cmの葉片を摘出した。葉片は微小な付着物や汚れをペーパータオルで丁寧に拭き取り、インキュベータ(MTI-201, 東京理化工機)内で水温20°C(予備培養と同条件)、光量100 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、明暗周期12L:12Dで12時間以上前培養を行った。

酸素電極法を用いた各水温条件下の光合成活性 実験に際しては、酸素電極とDOメーター(BOD5905, Model 58と5100, YSI Incorporated)を用い、単位時間当たりの酸素発生量および呼吸消費量を求めた。反応容器には滅菌濾過海水を満たした約100mLのBODボトルを用い、葉の組織片を入れ密閉し実験を行った。また、測定する際には、酸素電極に取り付けてあるスターラーで反応容器内の海水が一定速度で攪拌されるようにした。反応容器は恒温水循環装置(CL-80F, タイテック)を取り付けた水槽内に設置し、水温を調節しながら実験を行った。光源にはメタルハライドランプ(ML-70, Rei-Sea)を装填した照明装置(LUC-150, Rei-Sea)を使用した。

異なる温度条件下における光合成速度の実験は、光量220 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で行い、水温を12, 16, 20, 24, 28, 32°Cの6条件で測定した。また呼吸速度を同じ条件で測定した。実験に際しては各水温条件で30分以上試料を馴致させ、光合成速度と呼吸速度を5回ずつ測定した。なお、本実験での光量はAbe *et al.*¹⁹⁾や尾田²⁶⁾の光合成・光曲線の結果を参考にすると共に、パルス変調クロロフィル蛍光測定法の結果から、光合成-光曲線中の電子伝達速度活性の初期勾配と光飽和、強光阻害の影響がみられない光量と考えて実験を行った。

組織片は実験後に直ちに冷凍し、クロロフィルa(chl-a)量の測定まで保管した。クロロフィルaはN,N-ジメチルホルムアミド(DMF)によって抽出し、冷暗所(4°C)で24時間静置した後、多項目水質分析計(DR 5000, HACH Company)にて663.8, 646.8nmでの吸光度を測定し、以下の計算式²⁷⁾から算出した。

$$chl-a = 12.00 A_{663.8} - 3.11 A_{646.8}$$

$A_{663.8}$: 663.8nmにおける吸光度; $A_{646.8}$: 646.8nmにおける吸光度

実験結果は、一元配置の分散分析(One-way ANOVA)で検定後、純光合成速度が最も高かった温度条件

の値とその他の水温条件の値を Tukey の多重比較を用いて比較し、純光合成速度が最も高かった条件の値と有意な差のない水温範囲を検討した。アマモ葉片中のクロロフィル *a* 量は季節によって変化することが知られていることから、²⁸⁾本研究での純光合成速度は葉片面積や湿重量あたりとせず、クロロフィル *a* 量あたりの値で考察した。

パルス変調クロロフィル蛍光測定法を用いた各光量条件下の電子伝達速度活性 パルス変調クロロフィル蛍光測定法は Imaging-PAM (Heinz Waltz GmbH) を用い、光化学系 II の電子伝達速度 (ETR) を測定した。実験は温度条件 10~36℃ の 17 条件とし、光合成有効放射密度 (光量; photosynthetic active radiation; PAR) は 0~1076 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の 20 条件に設定した。実験には 10 cm 前後に切り出したアマモ草体を用い、ペーパータオルで付着物や汚れをきれいに拭き取り、滅菌濾過海水を満たしたアルミ製のプレートに静置し、ブロックインキュベーター (BI-535A, 株式会社アステック) に設置した。なおアルミ製のプレート内とブロックインキュベーターの温度差を避けるためにプレート内の水温をデジタル水温計 (testo925, 0628 0026, testo AG) で常時測定した。実験に際しては各水温条件で 30 分以上試料を馴致させ、それぞれの水温、光条件で 10 回のデータを得た。なお、*rETR* は以下の式に基づいて算出した。

$$rETR = 0.5 \times Abs \times \Phi_{II} \times PAR$$

rETR: 電子伝達速度; *Abs*: 光吸収率; Φ_{II} : 量子収率 (Yield); *PAR*: 光合成有効光放射量密度

Imaging-PAM は葉による光吸収率 (*Abs*) を 0.84、光化学系 I と II のエネルギー分配率を 1:1 と仮定し演算している。^{29,30)} 上記の式で得られた結果は、以下の式³¹⁾に当てはめ、各水温条件における、*PAR* と *rETR* を曲線で結んだ。

$$rETR = A_0 \times [1 - \exp(-A_1/A_0 \times PAR)] \times \exp(-A_2/A_0) \times PAR$$

rETR: 電子伝達速度; A_0 : 光合成阻害のないときの最大 ETR; A_1 : 光合成活性の変数; A_2 : 光合成阻害の変数; *PAR*: 光合成有効放射密度

結 果

群落の垂直分布構造 調査地は鹿児島湾の薩摩半島側の最南部に位置し、北東方向に開いた入江となっている。入江の最奥部は砂浜だが、西側には岩礁が形成されており、いずれも潮間帯下部以深は遠浅の砂泥底だった。

アマモ群落は海岸線に沿って水深 2~2.5 m の場所に見られた。測線 1 の海岸線付近 (離岸距離 0~20 m) は大礫が点在する砂浜となっていた (Table 1)。2010 年の調査では離岸距離 12~15 m、水深 0.5 m 前後にヒト

エグサ *Monostroma nitidum* Wittrock が見られたが、2011 年の調査時にはすでに消失していた。アマモは兩年とも、離岸距離 50~60 m 前後の水深約 2 m に見られ、最大で被度 100% に達する純群落を形成していた。

測線 2 と 3 の海岸線付近 (離岸距離 0~20 m) は岩盤、岩塊の岩礁域になっており、水深 1 m 前後にヒジキ *Sargassum fusiforme* (Harvey) Setchell の群落が見られ、その下にウミトラノオ *Sargassum thunbergii* (Mertens ex Roth) Kuntze が見られた。アマモは離岸距離 20~50 m の範囲の水深 2~2.5 m に見られ、最大被度は 100% に達した。離岸距離 50 m 以遠、水深 2.6 m 以深の場所に海藻・海草類は見られなかった。

アマモの生育帯では被度 100% に達する純群落が見られたが、同じ水深帯には裸地の場所もあり、群落の周縁部ではパッチ状またはモザイク状に形成されていた。群落の中心部分は 2010 年、2011 年で概ね同じ地点に見られたが、群落の周縁部は変化している場所もあった。

季節的消長 アマモ群落の生物量 (乾重量) は、2010 年 5 月に単位面積 (1 m²) あたり 71.42 g だったが、7 月は 21.08 g、8 月は 0.67 g と減少し、その後群落は消失した (Fig. 2a)。一方、11 月には新規個体の加入で 0.89 g となり、2011 年 2 月は 63.83 g、4 月は 316.92 g となった。

単位面積当たりの株密度は 2010 年 5 月に 400 株だったが、7 月は 150 株、8 月は 25 株と減少した (Fig. 2b)。11 月には新規加入個体が 1417 株確認されたが、2011 年 2 月は 417 株、4 月は 475 株だった。

アマモの 1 個体あたりの体長と生物量 (乾重量) は 2010 年 5 月に 31.8 cm、0.21 g だったが、7 月に 10.6 cm、0.12 g、8 月に 3.1 cm、0.02 g と減少し、その後枯死流失した (Fig. 2c, d)。一方、新規加入個体は 11 月に確認され、体長 15.1 cm、生物量 (乾重量) 0.02 g だった。草体は冬から春にかけて伸長・増大し、2011 年 4 月には 62.7 cm、0.65 g に達した。

種子を付けた株数 (花穂数) は 2010 年 5 月に単位面積当たり 542 株だったが、7 月に 58 株と減少した。翌年は、2011 年 4 月に 1941 株が確認された。また、地下茎を通じて分枝した側生株を 2011 年 2 月、4 月にそれぞれ 16 個体、48 個体確認した。

生育環境 調査期間中に群落内の生育水深で計測した水温は、最低 12.8℃ (2011 年 1 月 8 日)、最高 31.7℃ (2010 年 8 月 24 日) の間で推移した (Fig. 3, Table 2)。特に、4 月から 8 月にかけては 20℃ 前後から 30℃ 前後に著しく上昇し、8 月から 9 月にかけては 27~31℃ で推移した。10 月以降は低下し、11 月は 21~22℃、12 月は 18~19℃ だった。2011 年 1 月以降は徐々に上昇し、4 月には再び 18~19℃ となった。一方、鹿児島県水産技術開発センター沖水深 3 m の水温は、最低 11.1

Table 1 Vertical and horizontal distributions of the seagrass/seaweed communities in Yamagawa, Ibusuki City, Kagoshima Prefecture, on April 26, 2010 and April 29, 2011**A. Transect #1: Apr. 26, 2010**

Distance from MHWS (m)	0	5	12	15	24	35	53	55	57	60	62	65	70	72	75
Depth (m)*	0.6	-0.3	-0.5	-0.6	-0.8	-1.3	-1.9	-2.1	-2.1	-2.1	-2.1	-2.3	-2.3	-2.4	-2.4
Substrata	S	S	S,C	S,C	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS
<i>Monostroma nitidum</i>		+	5	5											
<i>Ulva conglobata</i>			+	+											
<i>Caulacanthus ustulatus</i>			+	+											
<i>Ulva fasciata</i>			+	+											
<i>Zostera marina</i>								100		5	100		+	+	
Others		+	+	+											

B. Transect #1: Apr. 29, 2011

Distance from MHWS (m)	0	22	32	33	37	42	47	52	56	57	60	62	64	67	72
Depth (m)*	0.6	-0.8	-1.1	-1.2	-1.3	-1.7	-1.7	-1.9	-2.0	-2.0	-2.2	-2.2	-2.2	-2.2	-2.4
Substrata	S	S,C	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS
<i>Zostera marina</i>									80	100	100	80			
Others		+													

C. Transect #2: Apr. 26, 2010

Distance from MHWS (m)	0	5	14	16	19	21	25	28	30	33	40	45	47	49	50
Depth (m)*	0.6	-0.8	-0.9	-0.9	-1.3	-1.9	-2.0	-2.0	-2.1	-2.3	-2.3	-2.4	-2.5	-2.5	-2.5
Substrata	BR	BR	BR	BR,B	BR,B	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS
<i>Polyopes affinis</i>			5												
<i>Sargassum fusiforme</i>			40	30	5										
Crustose coralline algae			10	10	30										
<i>Zostera marina</i>						10	20	30	100	100	100	100	20	+	
Others			+	+	5										

D. Transect #2: Apr. 29, 2011

Distance from MHWS (m)	0	5	9	14	16	19	27	29	32	34	39	42	44	45	49
Depth (m)*	0.6	-1.2	-1.3	-1.2	-1.9	-2.0	-2.3	-2.3	-2.5	-2.5	-2.5	-2.5	-2.7	-2.7	-2.7
Substrata	BR	BR	BR	BR	BR,B	BR,B	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS
<i>Chondracanthus intermedius</i>		30													
<i>Sargassum fusiforme</i>		+	30	80	5										
<i>Zostera marina</i>							50	60	100	100	100	100			
Others		+	+	+	+										

E. Transect #3: Apr. 26, 2010

Distance from MHWS (m)	0	9	12	17	18	22	23	25	27	31	33	37	43	44	47
Depth (m)*	0.6	-1.0	-1.5	-1.8	-2.0	-2.0	-2.1	-2.2	-2.3	-2.4	-2.4	-2.6	-2.6	-2.6	-2.6
Substrata	BR	BR	BR	BR	S,C	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS
<i>Sargassum fusiforme</i>		80	5												
<i>Pterocladia tenuis</i>		+	10												
Crustose coralline algae		+	30	10											
<i>Zostera marina</i>							10	50	100		50	100	100	40	
Others		5		5											

F. Transect #3: Apr. 29, 2010

Distance from MHWS (m)	0	5	6	10	12	22	25	29	33	42	47	57	59	61	62
Depth (m)*	0.6	-1.2	-1.7	-1.9	-2.0	-2.3	-2.3	-2.5	-2.5	-2.8	-2.8	-2.9	-2.9	-3.1	-3.1
Substrata	BR	BR	BR	BR	S,C	S,C	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS	MS
<i>Sargassum fusiforme</i>		30	30												
<i>Sargassum thunbergii</i>				10											
<i>Zostera marina</i>							+		80	80	100	100	100	20	
Others		+	+	+											

A: Transect #1 (31° 09.967' N 130° 35.358' E; Apr. 26, 2010); B: Transect #1 (Apr. 29, 2011); C: Transect #2 (31° 09.996' N 130° 35.369' E; Apr. 26, 2010); D: Transect #2 (Apr. 29, 2011); E: Transect #3 (31° 10.003' N 130° 35.370' E; Apr. 26, 2010); F: Transect #3 (Apr. 29, 2011). Values for each species indicate the coverage of the quadrat (50 cm × 50 cm). “+” indicates less than 5% coverage.

Substratum: BR: Beadrock; B: Boulder; C: Cobble; S: Sand; MS: Muddy Sand.

Datum of depth: 1.55 m below mean sea level.

MHWS: Maximum high water spring.

Fig. 2 Seasonal changes of the biomass (a), shoot density (b), length (c) and dry weight (d) of *Zostera marina* in Yamagawa, Ibusuki City, Kagoshima Prefecture, Japan, from April 2010 to April 2011. Mean $\pm$ S.E.; N.C., Not collected.

℃ (1月17日), 最高 30.6℃ (8月24日) の間で推移した (Table 2)。

調査時に計測した塩分 (psu) は 30.3 psu (2010年8月25日) から 34.7 psu (2011年4月29日), 溶存酸

Fig. 3 Seasonal changes of seawater temperature at the study site (black dots) and offshore of Kagoshima Prefectural Fisheries Technology and Development Center (KPFTDC; Gray dots), both in Ibusuki City, Kagoshima Prefecture, Japan during the study period. The data loggers of the study site were placed on the substratum within the seagrass community at a depth of 2.5 m. Those of KPFTDC were placed on the bottom of the floating dock at a depth of 3 m.

Table 2 Water temperature (W.T.), salinity, and dissolved oxygen (DO) at the study site from May 26, 2010 to April 29, 2011

Date	W.T. (°C)	Salinity (psu)	DO (mg L ⁻¹)
2010 May 26	22.0	34.6	6.83
Jun. 29	27.3	32.3	6.15
Aug. 25	30.6	30.3	9.26
Nov. 23	20.9	33.8	6.73
2011 Feb. 15	15.2	34.1	6.63
Apr. 29	18.2	34.7	7.27

素濃度 (DO) は 6.15 mg L⁻¹ (2010年7月29日) から 9.26 mg L⁻¹ (2010年4月15日) の間で推移した。

山川港沖における6月11日の光量子量 (Fig. 4, Table 3) は海面直下 0 m で 1729.3 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 水深 5 m で 852.2, 水深 10 m で 294.9, 水深 20 m で 67.6, 水深 30 m で 19.9, 水深 40 m で 8.8, 水深 50 m で 3.4 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と水深に伴って減少した。9月11日の児ヶ水地先では, 海面直下 0 m で 2048.5 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 1.6 m で 1243.2, 海底 2.1 m で 1265.1 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と減衰した。また山川港沖と児ヶ水地先における消散係数 (k) はそれぞれ, 0.21 と 0.25 であった。

光合成速度と呼吸速度 各水温条件下におけるクロロフィル a 量あたりの純光合成速度および呼吸速度を Fig. 5 に示した。純光合成速度は, 12℃ で 30.4 $\mu\text{g O}_2$

Fig. 4 Underwater photosynthetic active radiation, PAR ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) at the study site (black squares; 12 : 35 to 12 : 50, September 3, 2011) and offshore of the study site (white circles; 15 : 25 to 12 : 40, June 11, 2011), Yamagawa, Ibusuki City, Kagoshima Prefecture, Japan.

Table 3 Modeled underwater photosynthetic active radiation (PAR) offshore* and at the study site** if the surface PAR was 2000 or 2200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Depth (m)	Offshore of study site* ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		Study site** ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	
	2000	2200	2000	2200
3	1373.8	1511.1	953.8	1049.2
5	1069.5	1176.4	582.3	640.5
10	571.9	629.1	169.5	186.5
20	163.5	179.9	14.4	15.8
30	46.8	51.4	1.2	1.3
40	13.4	14.7	0.1	0.1
50	3.8	4.2	0.0	0.1

*** Extinction coefficient was determined by measured data on June 11, 2011 (Offshore) and September 11, 2011 (Study site), respectively.

* Offshore: $I_{(D)} = I_{(0)} e^{-0.12 \cdot D}$

** Study site: $I_{(D)} = I_{(0)} e^{-0.25 \cdot D}$

$I_{(D)}$: PAR at the objective depth (m)

$I_{(0)}$: PAR at the surface

D : Objective depth (m)

$\text{mg chl-}a^{-1} \text{min}^{-1}$, 16°C で $33.5 \mu\text{g O}_2 \text{mg chl-}a^{-1} \text{min}^{-1}$ と高水温条件ほど高い値を示し, 20°C で $41.5 \mu\text{g O}_2 \text{mg chl-}a^{-1} \text{min}^{-1}$ と最高値を示した。20°C より高い水温条件では, 高水温ほど純光合成速度が低下し, 24°C で $32.2 \mu\text{g O}_2 \text{mg chl-}a^{-1} \text{min}^{-1}$, 28°C で $22.7 \mu\text{g O}_2 \text{mg chl-}a^{-1} \text{min}^{-1}$ を示した。32°C では光合成速度は $8.7 \mu\text{g O}_2 \text{mg chl-}a^{-1} \text{min}^{-1}$ と最低値を示した。また, 12°C,

Fig. 5 Net photosynthesis (a; black squares) and dark respiration (b; white circles) of *Zostera marina* in Yamagawa explants at six treatment temperatures and PAR $220 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Error Mean $\pm$ S.D. (One-way ANOVA, **: $p < 0.01$, $F_{(5,2)} = 5.06$).

16°C, 24°C の 3 条件と 20°C (純光合成速度の最高値) の間には, 有為な差が認められなかった ($p > 0.01$, $F_{(5,2)} = 5.06$)。しかし, 28°C と 32°C の 2 条件は 20°C と比べ有為に低い値を示した ($p < 0.01$, $F_{(5,2)} = 5.06$)。

呼吸速度は, 12°C で $4.9 \mu\text{g O}_2 \text{mg chl-}a^{-1} \text{min}^{-1}$, 16°C で $4.8 \mu\text{g O}_2 \text{mg chl-}a^{-1} \text{min}^{-1}$ だったが, 20°C 以上では高水温ほど高い値を示し, 28°C で $19.9 \mu\text{g O}_2 \text{mg chl-}a^{-1} \text{min}^{-1}$, 32°C で $22.5 \mu\text{g O}_2 \text{mg chl-}a^{-1} \text{min}^{-1}$ を示した。

電子伝達速度 (rETR) 水温 10~36°C の 17 条件における光化学系 II の rETR を Fig. 6 に示し, モデル式のパラメータを Appendix に示した。いずれの温度条件においても, 暗条件から PAR の増加に伴って rETR が増加し, 最高値を示した後, それ以上の条件では rETR が減少する曲線を示した。

rETR は, 水温 32°C, PAR が $611 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の時に $27.18 \mu\text{mol electron s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と最高値を示した。20°C 以下の条件では, rETR の最高値は, $10 \mu\text{mol electron s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 前後で推移した。また, 34°C 以上では, rETR の最高値は 34°C で $20.0 \mu\text{mol electron s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 36°C で $19.5 \mu\text{mol electron s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ だった。

Fig. 6 Rapid light response curves of *Zostera marina* from Yamagawa explants determined by imaging-PAM fluorometry over a temperature gradient of (a) 36°C, (b) 34°C, (c) 32°C, (d) 31°C, (e) 30°C, (f) 29°C, (g) 28°C, (h) 26°C, (i) 24°C, (j) 20°C, (k) 19°C, (l) 18°C, (m) 17°C, (n) 16°C, (o) 14°C, (p) 12°C, (q) 10°C. White circles indicate measured relative electron transport rates (rETR) and black circles are the mean values with respect to photosynthetic active radiation (PAR). The solid lines indicate the fitted model: $rETR = A_0 \times [1 - \exp(-A_1/A_0 \times PAR)] \times \exp(-A_2/A_0 \times PAR)$; where A_0 is the maximum photosynthesis rate in the absence of photoinhibition, A_1 is the coefficient of photosynthetic activity, and A_2 is the coefficient of photoinhibition.

Fig. 6 Continued.

rETR が最高値を示した PAR は、水温 28~34°C にかけて 611~801 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と変化し、高水温ほど強光条件になる傾向が見られたが、36°C では 281 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に低下した。一方、水温 10~20°C では 186 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 未満となり、250 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の PAR では rETR が顕著に低下した。

考 察

アマモは北海道から九州にかけて広く分布するが、大隅諸島（種子島や屋久島等）以南には見られないことから（寺田、未発表）、鹿児島湾南部が日本および太平洋西部における分布の南限に位置すると考えられる。鹿児島湾南部では鹿児島県指宿市や肝属郡錦江町や南大隅町に本種群落が見られるが、調査地を含めて分布の最南部の個体群と捉えることができる。

調査地では海岸線に沿った水深 2~2.5 m にかけての

Appendix Values of the coefficients of the equation describing the rapid light curve equation

Temperature (°C)	A_0	A_1	A_2
10	23.9	0.194	0.042
12	12.9	0.194	0.060
14	16.3	0.165	0.029
16	16.8	0.194	0.054
17	21.5	0.199	0.041
18	17.0	0.145	0.100
19	17.1	0.192	0.081
20	20.7	0.180	0.037
24	20.7	0.180	0.010
26	19.0	0.110	0.000
28	19.0	0.110	0.050
29	18.1	0.179	0.002
30	41.0	0.340	0.000
31	27.0	0.163	0.011
32	20.0	0.163	0.028
34	17.0	0.151	0.002
36	18.9	0.092	0.002

$rETR = [A_0 \times (1 - \exp(-A_1/A_0 \times PAR))] \times \exp(-A_2/A_0) \times PAR$; where $rETR$ is the relative electron transport rate, A_0 is the maximum photosynthesis rate in the absence of photoinhibition, A_1 is the coefficient of photosynthesis, A_2 is the coefficient of photoinhibition, and PAR is the photosynthetic active radiation.

砂泥底上にアマモ群落はパッチ状、モザイク状に分布し、群落内はアマモが優占する純群落となっていた (Table 1)。また、群落は夏季にすべて消失し、秋以降に種子からの新規個体によって新たに形成される一年生個体群であった (Fig. 2)。2010 年と 2011 年では概ね同じ場所に群落が見られたが、群落の周縁部は年によって異なり、異なる地点にパッチ状の群落が形成されていた場所も見られた。アマモの生物量 (乾重量) は季節的に著しく変化し、4 月に 316.92 g と最大を示したが、9 月には地下茎も含めて消失した。

アマモの草丈は、発芽直後の 11 月から 4 月にかけて急速に伸長し、生物量 (乾重量) も生殖株の形成に伴って 4 月に最大となった。一方、株密度は新規個体の出現時期が最も高く、その後減少する傾向が見られた。地下茎はほとんど発達せず、地下茎から分枝した側生株は 2011 年 4 月に 48 個体のみであった。地上部の草体は、ほぼ全て種子から直接発芽した草体のみで構成されていると言える。

草体は 5 月以降、上部から徐々に流失し、9 月までに消失した。アマモの草丈は報告によって異なり、松名瀬で最大 200 cm、³²⁾ 瀬戸内海の小豆島沿岸で最大 166 cm、³³⁾ 舞鶴湾で 150 cm³⁴⁾ と報告されている。本調査地のアマモの草丈は最大 62 cm だったことから、純群落を形成する点では他のアマモ場と類似するが、草体は他

地域よりも小型であることが示唆された。

アマモの加入・伸長期 (11 月～4 月) の水温は、約 20～12°C で推移し、体サイズが減少する時期 (5 月～9 月) は約 20～31°C に上昇した。一方、新規個体の加入期 (10～11 月) の水温は、25～20°C だった。舞鶴湾では、アマモの伸長期の水温は 13～23°C、浜名湖では 15～20°C 前後と報告されており、本研究の伸長期の水温と概ね一致した。一方、草体の流失開始期は舞鶴湾で 23～25°C、松名瀬湾で 25°C 以上と報告されている。流失開始期の水温は地域で異なるが、いずれも年間水温が最も高くなる時期であった。

アマモは一般に複数年にわたって生育する多年生の生活史を有するが、鹿児島湾や浜名湖等では一年で枯死流失する一年生の生活史を有することが知られている。一年生のアマモの生育環境についてはさまざまな報告があり、夏季の日射や冬季の霜、³⁵⁾ 泥底³⁶⁾ が関係していると報告されている。また、今尾、伏見ら²⁴⁾ は、低塩分が浜名湖の一年生アマモ群落の成立に影響を与えていると指摘している。本調査地の塩分は約 30～35 psu、溶存酸素濃度は約 6～9 mg L⁻¹ を示し、汽水域や静穏域に見られるような低塩分、貧酸素環境ではなかった (Table 2)。

太平洋東部におけるアマモの分布南限であるカリフォルニア湾にも一年生アマモが生育するが、生育環境は高塩分であると報告されており、27～32°C に達する夏季の高水温が制限要因になっていると報告されている。^{37,38)} 本研究の水温も夏季に 31°C に達しており、一年生アマモの生育環境としてはこれらの報告に近いと言える。

純光合成速度は 20°C で最も高い値を示した。また、12, 16, 24°C の純光合成速度は 20°C の値と比べて有意差がなかったことから、12～24°C の水温帯でも 20°C と同程度の光合成活性を有すると推察された (Fig. 5)。12～24°C の水温は、アマモの加入期 (11 月) から伸長期を経て最大サイズ (最大草長、最大重量) に達する時期 (5 月) の水温と一致する (Table 2, Figs. 2, 3)。これらの時期は、純光合成を行う上で至適な温度条件にあると考えられる。

一方、28°C と 32°C の純光合成速度は 20°C と比べて有為に低かった。呼吸速度は高水温ほど高い値を示すことを Dennison¹⁶⁾ が指摘している。本研究でも同じ傾向が見られ、28°C と 32°C 間での純光合成速度の低下量と呼吸速度の増加量はほぼ同程度だったことから、純光合成速度の低下には呼吸速度の増加が影響していると考えられる。これは、24～32°C の総光合成速度自体がほぼ一定で、呼吸の方が水温の影響を顕著に受けていると解釈できる。

電子伝達速度 (rETR) は水温の上昇に伴って増加し、

32°Cで最大に達した後、34°C以上で緩やかに低下した。一般に、高温での障害は光化学系などにおけるタンパク質の変性や膜構造の破壊が原因と考えられている。8月の水温は28~32°Cで推移したことから、アマモの衰退・流失期においてもrETRは高い活性を有すると考えられたが、この点については、生育地においてrETRの季節変化をさらにモニタリングすることで検討する必要があると考えられた。本研究では、純光合成速度の値が高い水温（12~24°C）とrETRが高い水温（32°C）は著しく異なったが、園池²⁷⁾は光合成速度とrETRは必ずしも一致しないことを指摘している。この要因は、rETRを算出する段階で葉の吸収係数（0.84）と光化学系ⅠとⅡ間のエネルギー分配比（1:1）が必ずしも正確でないことや、炭素固定系の鍵酵素であるRubiscoの光呼吸による影響が挙げられている。^{27,39)}しかし、本種の総光合成速度は24~32°Cの間ではほぼ一定であり、rETRが最大値を示した32°Cでも高い値を示していることから、総光合成速度とrETRの活性は概ね同じ傾向であると捉えることができる。

アマモの生育上限水温は一般的に、英虞湾で28°C,⁴⁰⁾カリフォルニア湾で27~32°C^{37,38)}と報告されており、Miki⁴¹⁾は27°Cが分布の南限と報告している。本研究では、28°Cと32°Cの純光合成速度が12~24°Cの同速度よりも有意に低い結果になった。これらの水温は生育水深における8月の水温と一致することから、8月の水温ではrETR自体に障害は見られないが、呼吸速度の増加によって純光合成速度が有意に低下する環境であると言える。現実には、8月から9月にかけては栄養株も存在しておらず、純光合成速度の有意な低下が夏季に枯死流失する季節性に何らかの影響を与えている可能性は高い。しかし、本調査地のアマモの高温耐性や生態を結論づけるには、さらにいくつかの研究が必要である。特に、Abe *et al.*⁴²⁾のような長時間馴致による光合成活性の変化や、培養による生長試験、地下茎等の温度耐性に関する知見が不可欠である。また、種子は30°C以上に達する水温中で生残し、秋季に発芽していることから、鹿児島産一年生個体群の種子の温度耐性についても明らかにする必要がある。

さまざまなPAR条件でのrETRから得られたモデル式は、PARが暗条件から増加するに伴ってrETRが著しく増加する初期勾配を示し、飽和に達した後はPARの増加に伴いゆるやかに低下した（Fig. 6, Appendix）。モデル式の初期勾配は高水温ほどゆるやかになり、rETRが最高値を示したPARは、28~34°Cにかけて611~801 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と変化し、高水温ほど高いPARになる傾向が見られた。これは、この水温の範囲内では高水温ほど強光条件でのrETRの活性低下が少ないことを意味すると共に、高水温条件で高い

rETR活性を得るためには強い光を必要とすること意味する。一方、20°C以下の条件では顕著な光阻害が見られた。

水中光量の測定で得られた光の消散係数と、晴天時の正午前後に観測した海面上のPARは約2000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ だったことから、晴天時の生育群落の水深（2~3 m）には約1000~1200 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 前後の光が照射されていると推察された（Tables 1, 3, Fig. 4）。一般に、浅所に生育する海草類は、強い光量環境で光阻害を受けており、光量子収率（Yield）は日の出直後と日の入り直前が高く、日中低下することが知られている。⁴³⁾調査地の消散係数は沖合で0.21、群落内で0.25と低く、透明度が高い。光量は季節や天候、海水の透明度で大きく変化することから、光阻害の環境は常時形成されないが、13°C台まで低下する冬季の日中は、rETRの活性が著しく低いと推察される。冬季はアマモの加入・伸長期として草長や乾重量が増加していることから、20°C以下におけるrETR活性の低下や光阻害は、本種の季節性と相反する結果とも言える。

強光に対する防御機構としては、過剰な光エネルギーを熱に変換して発散させる非光化学消光と呼ばれるシステムの他に、過剰なエネルギーによって生成した一重項酸素（活性酸素）を消去する活性酸素消去系などが知られている。⁴⁴⁾しかし、藍藻の一種 *Synechocystis* sp. は、光化学系Ⅱの活性を低下させることによって低温・強光下での活性酸素の生成を抑え、同条件下での持続的な生育を可能にしていると報告されている。⁴⁵⁾rETR活性の低下は光ストレスを生き延びるための適応である可能性も考えられるが、本研究では結論に至らなかった。

アマモ群落は水深2~2.5 mの水深帯に限られていたが、晴天時（表面が2000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の場合）の推定光量は水深5 mで約580 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、水深10 mで170 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の光量が到達しているの見積もられた。これらの光量はrETR活性が停滞するほどの低光量でないが、同水深帯にアマモは生育していない。今回測定した光量は夏季の晴天時の日中に1回のみだったため、雨天時の光量や河川の濁りによる光量の変化などは把握していない。また、冬季における晴天時の光量は、夏季よりも低くなると考えられる。さらに、草体の成長によって葉面積指数（Leaf Area Index: LAI）が高くなり、群落内の光量はさらに低くなることも考えられる。葉に当たる光量は、葉の体勢やLAIに大きく影響されることから、群落内の光環境は群落の密度や場所、草体中の部位によって多様である可能性が高い。生育下限付近の光量についてはさらに詳細に調査し、rETRとの関係について考察すべきであると考えらる。

本研究において、rETRの活性は高水温ほど強い光を

必要とすることが示唆された。温暖化等で生育地の水温が上昇していく場合、この影響は低光量環境である生育下限水深付近の群落に最初に見られる可能性がある。高温によって藻場が衰退する場合は、深い方から影響が見られると言い換えることもできる。

低水温条件でのrETR活性の低下や光阻害のメカニズムは本研究で結論に至らなかったが、興味深い結果と言える。今後は、群落内の光環境について詳細に調査すると共に、LAIと現場光量との関係、生育地でのrETR活性の日周変化や季節変化等を明らかにすることが求められると考える。

本研究の結果、分布南限のアマモ個体群は冬から夏にかけてのみ繁茂する1年生の季節消長を示し、アマモの草長は他地域の報告よりも小型であることが明らかになった。加入・伸長期(11~5月)は純光合成活性の点で至適な水温の範囲にあり、生育地の夏季水温(8月)でも電子伝達の阻害が見られないことから、生育地の水温環境に現時点では適応していると解釈できる。ただし、枯死流失期(8~9月)の水温は、呼吸速度の増加で純光合成速度が有意に低下する環境であると考えられた。

鹿児島県本土では、枕崎や志布志の海水温が最近約30年間で上昇傾向にあることを報告している。^{46,47)} また、土屋⁵⁾は、鹿児島県垂水市(鹿児島湾中部、調査地の北約30km)の1972~2010年の水温を解析し、38年間で冬季水温が1°C、夏季水温が約0.5°C上昇したと報告している。分布南限群落における夏季水温は、呼吸速度の上昇と純光合成速度の低下が生じる環境であると示唆されたが、水温環境の長期的な変化が群落自体の衰退や存続に影響を及ぼすことも懸念される。本研究の調査地は、環境省第7回自然環境保全基礎調査⁴⁸⁾を経て、環境省モニタリングサイト1000沿岸域調査⁴⁹⁾の調査サイトとして選定されていることから、モニタリングによって環境の変化と群落への影響が明らかにされることが期待される。

謝 辞

本研究は科学研究費補助金(寺田:基盤(C)10008021)および文部科学省学術振興調整費「若手研究者の自立的な研究環境整備促進」(Nishihara)の一部で遂行されたことを付記し、協力いただいた鹿児島大学水産学部と長崎大学環東シナ海海洋環境資源研究センターの関係各位に謝意を表す。

鹿児島県指宿市岩本沖の水温は鹿児島県水産技術開発センター漁場環境部の徳永成光氏にご提供いただいた。また、本研究における現地調査に関しては、環境省モニタリングサイト1000沿岸域調査における鹿児島湾アマモ場モニタリングの責任者である独立行政法人水産総合

研究センター瀬戸内海区水産研究所の堀正和博士にご助言をいただいた。この場を借りて関係各位に御礼申し上げる。

文 献

- 1) Aioi, K, Nakaoka, M The seagrass of Japan. In: Green, EP and Short, FT (eds). *World atlas of Seagrass*. University of California Press, California, 2003; 185-192.
- 2) 大場達之, 宮田昌彦. 「日本海草図譜」北海道大学出版会, 札幌. 2007.
- 3) 平成20年度水産白書. 水産庁, 東京. 2009.
- 4) 寺田竜太, 田中敏博, 島袋寛盛, 野呂忠秀. 温帯・亜熱帯境界域におけるガラモ場の特性. 月刊海洋 2004; **36**: 784-790.
- 5) 土屋勇太郎, 坂口欣也, 寺田竜太. 鹿児島湾桜島におけるホンダワラ属(ヒバマタ目)藻類4種, マメタワラ, ヤツマタモク, コブクロモク, キレバモクの季節的消長と生育環境. 藻類 2011; **59**: 1-8.
- 6) 寺田竜太. 藻場の長期モニタリング, 背景と課題. 海洋と生物 2011; **195**: 291-297.
- 7) Riosmena-Rodriguez, R, Sanchez-Lizaso, JL. The southern distributional limit of *Zostera marina* L. and *Phyllospadix torreyi* Watson for Northwestern Mexico. *Oceanides* 1996; **11**: 45-48.
- 8) Cabello-Pasini, A, Muñoz-Salazar, R, Ward, DH. Annual variations of biomass and photosynthesis in *Zostera marina* at its southern end of distribution in the North Pacific. *Aquat. Bot.* 2003; **76**: 31-47.
- 9) Green, EP, Short, FT. (Eds). *World atlas of Seagrass*. University of California Press, California, 2003
- 10) 玉置 仁, 田中敏博, 荒武久道, 渡辺雅子, 松本里子, 山本智子, 相生啓子, 新井章吾. 日本南限の多年生アマモおよび1年生アマモの垂直分布に関する観察事例. 藻類 2007; **55**: 1-6.
- 11) Marshall-Adams, S. The ecology of eelgrass, *Zostera marina* (L.), fish communities. I. Structural analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1976; **22**: 269-291.
- 12) Mukai, H, Aioi, K, Ishida, Y. Distribution and biomass of eelgrass (*Zostera marina* L.) and other seagrasses in Odaiba bay, central Japan. *Aquat. Bot.* 1980; **8**: 337-342.
- 13) Fonsecab, MS, Fisherc, JS, Ziemanb, JC, Thayerd, GW. Influence of the seagrass, *Zostera marina* L., on current flow. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 1982; **15**: 351-358.
- 14) Dennison, WC. Alberte, RS. Photosynthetic responses of *Zostera marina* L. (Eelgrass) to *in situ* manipulations of light intensity. *Oecologia* 1982; **55**: 137-144.
- 15) Dennison, WC. Alberte, RS. Role of daily light period in the depth distribution of *Zostera marina* (eelgrass). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1985; **25**: 51-61.
- 16) Dennison WC. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquat. Bot.* 1987; **27**: 15-26.
- 17) Koch, EW, Beer, S. Tides, light and the distribution of *Zostera marina* in Long Island Sound, USA. *Aquat. Bot.* 1996; **53**: 97-103.
- 18) Nakaoka, M. Aioi, K. Ecology of seagrasses *Zostera* spp. (Zosteraceae) in Japanese waters: A review. *Otsuchi Marine Science* 2001; **26**: 7-22.
- 19) Abe, M, Hashimoto, N, Kurashima, A, Maegawa, M. Estimation of light requirement for the growth of *Zostera marina* in central Japan. *Fish. Sci.* 2003; **69**: 890-895.
- 20) Ralph, PJ. Gademann, A, Dennison, WC. *In situ* seagrass

- photosynthesis measured using a submersible, pulse-amplitude modulated fluorometer. *Mar. Biol.* 1998; **132**: 367–373.
- 21) Beer, S, Vilenkin, B, Weill, A, Veste, M, Susell, L, Eshel, A. Measuring photosynthetic rates in seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1998; **174**: 293–300.
 - 22) Beer, S, Björk, M. Measuring rates of photosynthesis of two tropical seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *Aquat. Bot.* 2000; **66**: 69–76.
 - 23) 佐藤達雄, 吉田 誠, 大矢武志. パルス振幅変調 (PAM) クロロフィル蛍光測定法による野菜の高温ストレス耐性の検定. 園芸学雑誌 2002; **71**: 101–106.
 - 24) 今尾和正, 伏見 浩. 浜名湖におけるアマモ (*Zostera marina* L.) の生態, 特に 1 年生アマモの成立要因. 藻類 1985; **33**: 320–327.
 - 25) 尾田 正. アマモの光合成活性に関する 2, 3 の実験. 岡山水試報 1999; **14**: 8–10.
 - 26) 尾田 正. プロダクトメーターによって測定したアマモの光合成量. 岡山水試報 2006; **21**: 11–15.
 - 27) Porra RJ, Thompson WA, Kriedemann PE. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents; verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta* 1989; **975**: 384–394.
 - 28) 尾田 正. アマモ葉片における呼吸速度の季節変化. 岡山水試報 2002; **17**: 61–63.
 - 29) Schreiber, U, Hormann, H, Neubauer, C, Klughammer, C. Assessment of photosystem II, photochemical quantum yield by chlorophyll fluorescence quenching analysis. *Aust. J. Plant Physiol.* 1995; **22**: 209–220.
 - 30) 園池公毅. パルス変調クロロフィル蛍光測定におけるデータの解釈. 日本光合成研究会会報 2005; **42**: 7–12.
 - 31) Platt, T, Gallegos, CL, Harrison, WG. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* 1980; **38**: 687–701.
 - 32) 阿部真比古, 橋本奈央子, 倉島彰, 前川行幸. 三重県松名瀬沿岸におけるアマモ群落の構造と季節変化. 日水誌 2004; **70**: 523–529.
 - 33) 藤原宗弘, 山賀賢一, 香川哲, 末永慶寛. 瀬戸内海東部の香川県小豆島沿岸における海草の分布とアマモの季節変化. 香水誌研報 2009; **10**: 9–14.
 - 34) 道家章生, 井谷匡志, 葭矢護. 舞鶴湾におけるアマモ群落の特徴 I—密度, 現存量, 草丈組成の季節変化—. 京都府立海洋センター研究報告 2000; 22–28.
 - 35) Keddy, CJ, Patriquin, DG. An annual form of eelgrass in Nova Scotia. *Aquat. Bot.* 1978; **5**: 163–170.
 - 36) Aioi, K. Seasonal change in the standing crop of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Odawa Bay, central Japan. *Aquat. Bot.* 1980; **8**: 343–354.
 - 37) Phillips, RC, Backman, TW. Phenology and reproductive biology of eelgrass (*Zostera marina* L.) at Bahia Kino, Sea of Cortez, Mexico. *Aquat. Bot.* 1983; **17**: 85–90.
 - 38) Phillips, RC, McMillan, C, Bridges, KW. Phenology of eelgrass, *Zostera marina* L., along latitudinal gradients in North America. *Aquat. Bot.* 1983; **15**: 145–156.
 - 39) 遠藤 剛. PAM クロロフィル蛍光計による光合成測定 の原理と応用. 植物の生長調節 2002; **37**: 69–75.
 - 40) 前川行幸, 倉島 彰, 森田晃史, 上野成三, 高山百合子, 大松秀史, 清水浩視, 浜田稔, 中西嘉人, 橋爪不二夫, 山本有子. アマモ場の特徴と再生技術. 海洋と生物 2008; **176**: 316–327.
 - 41) Miki S. On the sea-grasses in Japan. I. *Zostera* and *Phyllospadix*, with special reference to morphological and ecological characters. *Bot. Mag. (Tokyo)* 1933; **47**: 842–62.
 - 42) Abe, M, Kurashima, A, Maegawa, M. High water-temperature tolerance in photosynthetic activity of *Zostera marina* seedlings from Ise Bay, Mie Prefecture, central Japan. *Fish. Sci.* 2008; **74**: 1017–1023.
 - 43) Silva, J, Santos, R. Daily variation patterns in seagrass photosynthesis along a vertical gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2003; **257**: 37–44.
 - 44) 園池公毅 2007. 光もストレスになる. 「光合成の科学」 (東京大学光合成教育研究会編). 東京大学出版会, 東京. 208–211.
 - 45) Sonoike, K, Hihara, Y, Ikeuchi, M. Physiological significance of the regulation of photosystem stoichiometry upon high light acclimation of *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Plant Cell Physiol.* 2001; **42**: 379–384.
 - 46) 島袋寛盛, 樋口福久, 寺田竜太, 野呂忠秀. 鹿児島県志布志湾における褐藻ヨレモクモドキとシロコモクの季節消長. 日水誌 2007; **73**: 244–249.
 - 47) 島袋寛盛, 寺田竜太, Gregory N. Nishihara, 野呂忠秀. 鹿児島県薩摩半島南部における褐藻フタエモク *Sargassum duplicatum* (Fuciales, Phaeophyceae) の季節的消長. 日水誌 2007; **73**: 454–460.
 - 48) 第 7 回自然環境保全基礎調査. 浅海域生態系調査 (藻場調査) 報告書. 環境省自然環境局生物多様性センター, 富士吉田. 2008.
 - 49) 平成 20 年度重要生態系監視地域モニタリング推進事業 (モニタリングサイト 1000) 沿岸域調査業務報告書. 環境省自然環境局生物多様性センター, 富士吉田. 2009.