

南日本産海産顕花植物 3 種,

アマモ, ウミジグサ, ウミシヨウブの光合成に対する光と温度の影響

(The effect of temperature and irradiance on the photosynthesis of tree seagrasses, *Zostera marina*, *Halodule uninervis*, and *Enhalus acoroides* from southern Japan)

島田 菜摘 Natsumi Shimada

2023

## 目次

要旨.....	i
1. 緒言.....	1
2. 材料と方法.....	9
2.1. 鹿児島産アマモ <i>Zostera marina</i> 実生の光合成に対する温度や光の影響.....	9
材料の採取と前培養 .....	9
光化学系 II の実効量子収率に対する温度の影響.....	9
光化学系 II の最大および実効量子収率に光量と温度が複合的に及ぼす影響.....	10
光合成速度と呼吸速度に対する温度の影響.....	12
生育環境下における実効量子収率の日周変化 .....	13
モデル式への近似 .....	14
統計解析.....	15
2.2. 奄美大島産ウミジグサ <i>Halodule uninervis</i> の光合成における温度や光の影響.....	16
材料の採取と前培養 .....	16
光合成速度と呼吸速度に対する光量の影響.....	16
光合成速度と呼吸速度に対する温度の影響.....	17

光化学系 II の最大量子収率に対する温度の影響.....	17
光化学系 II の最大および実効量子収率に光量と温度が複合的に及ぼす影響.....	18
生育地における温度と光量 .....	19
モデル式への近似 .....	20
統計解析.....	20
2. 3. 水中測定によるウミショウブの光合成光化学効率の日周変化.....	20
<b>3. 結果.....</b>	<b>22</b>
3. 1. 鹿児島産アマモ <i>Zostera marina</i> 実生の光合成に対する温度や光の影響.....	22
光化学系 II の実効量子収率に対する温度の影響.....	22
光化学系 II の最大および実効量子収率に光量と温度が複合的に及ぼす影響.....	22
光合成速度と呼吸速度に対する温度の影響.....	24
生育環境下における実効量子収率の日周変化 .....	24
3. 2. 奄美大島産ウミジグサ <i>Halodule uninervis</i> の光合成における温度や光の影響.....	27
純光合成速度と呼吸速度に対する光量の影響 .....	27
光合成速度と呼吸速度に対する温度の影響.....	28
光化学系 II の最大量子収率に対する温度の影響.....	28

光化学系 II の最大および実効量子収率に光量と温度が複合的に及ぼす影響.....	29
生育地における温度と光量 .....	30
3. 3. 水中測定によるウミシヨウブの光合成光化学効率の日周変化.....	31
<b>4. 考察.....</b>	<b>33</b>
4. 1. アマモ.....	33
4. 2. ウミジグサ.....	38
4. 3. ウミシヨウブ.....	41
4. 4. 総合考察.....	42
<b>謝辞.....</b>	<b>46</b>
<b>文献.....</b>	<b>47</b>
<b>図表.....</b>	<b>61</b>

## 要旨

鹿児島県本土および奄美大島, 沖縄県八重山諸島の石垣島に生育する海産顕花植物 3 種, アマモ *Zostera marina*, ウミジグサ *Halodule uninervis*, ウミシヨウブ *Enhalus acoroides* を対象とし, 光合成に対する光量や温度に対する応答について, パルス変調クロロフィル測定器と溶存酸素センサーを用いて明らかにすることを目的として研究を行った。鹿児島産の一年生アマモを用いた実験では, 光合成に対する温度の影響や光と温度の複合応答および生育環境中の個体群での光合成の日周変化を明らかにした。実効量子収率 ( $\Delta F/F_m$ ) の温度への応答は 8–28°C で高かったが, より高温で低下した。光と温度の複合応答では, 低温強光条件で量子収率が顕著に低下し, その後の暗馴致でも初期値まで回復しなかった。溶存酸素センサーによる光合成・温度曲線は, 総光合成速度が 31°C で最大となったが, より高温で低下し,  $\Delta F/F_m'$  と似た傾向を示した。群落での水中測定では,  $\Delta F/F_m'$  が光に対して負の応答を示し, 正中前後で最低となった。奄美大島産のウミジグサでは, 15°C と 24°C における光合成・光曲線は, 最大純光合成速度が 15°C で顕著に抑制された。総光合成速度による光合成・温度曲線は 30.5°C で最大となった。一方, 最大量子収率 ( $F_v/F_m$ ) に対する温度の応答では 23.9°C で最大となった。水温 15°C と 24°C, 光量 300 と 1,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  の組み合わせによる光と温度の複合応答では, 低温・強光条件で量子収率が顕著に低下し, その後の暗馴致でも初期値まで回復しなかった。八重山諸島の石垣島産のウミシヨウブ *Enhalus acoroides* の光化学系IIにおける  $\Delta F/F_m'$  の日周変化を自然光下の水中で測定した結果,  $\Delta F/F_m'$

は日の出直後と日の入り前で高く、正中前後に低下す応答を示したことから、アマモと同様に光に対して負の応答を示すことが示唆された。またウミシヨウブの葉上の光量は最大で約  $600 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  程度だったが、大潮の干潮時には葉の上部が海面に達する時間帯もあり、本種の光環境は天候や干満で大きく変化すると考えられた。アマモとウミジグサで見られた光合成に対する温度の応答と、光と温度の複合ストレスに関する応答では、両種がそれぞれの調査地であるアマモの分布南限、ウミジグサの分布北限近傍の生育環境に適応していることを示唆したが、夏季の水温については両種の閾値に近いことが示唆された。

The effect of temperature and light on the photosynthesis of three seagrasses, *Zostera marina*, *Halodule uninervis*, and *Enhalus acoroides* from southern Japan was determined by field and laboratory measurements using a pulse amplitude modulation (PAM)-chlorophyll fluorometer and optical dissolved oxygen sensors. Regarding the seedlings of *Z. marina* from the annual population in Kagoshima, the temperature response of  $\Delta F/F_m'$  under  $50 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (12L12D photoperiod) and during five days of cultivation revealed that  $\Delta F/F_m'$  gradually increased to the optimal temperature (19.0–27.4°C), then quickly declined at higher temperatures. The 12-hour chronic combined effects of temperature and light at 8 and 20°C, under 200 and 1,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  showed that the depression of  $\Delta F/F_m'$  was more pronounced under the low temperature with high light, indicating the occurrence of chronic low temperature–light stress. The temperature response of the oxygenic gross-

photosynthesis curve indicated an optimal temperature at 31.0°C, then declined at higher temperatures.

The underwater measurements of natural communities of *Z. marina* in Kagoshima showed that the  $\Delta F/F_m'$  declined with increasing incident light, with a minimum occurring during noon to early afternoon. Nevertheless,  $\Delta F/F_m'$  recovered by sunset. On a tropical seagrass, *Halodule uninervis* from Amami-Oshima Island, the response of oxygenic photosynthesis to irradiance (0–1000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) at 15 and 24°C revealed that the maximum net photosynthesis ( $NP_{max}$ ) was 14.7 and 51.9  $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$ , respectively. The temperature response of gross photosynthesis showed the highest gross photosynthetic rate occurred at 30.5°C. In contrast, the temperature response of the maximum quantum yield ( $F_v/F_m$ ) of photosystem II after 3 days of cultivation in darkness revealed that  $F_v/F_m$  gradually increased to the optimal temperature at 23.9°C, then gradually declined at higher temperatures. The combined effects of 12-hour chronic exposure to temperature and irradiance at 15 and 24°C, under 300 and 1000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  showed that the depression of  $F_v/F_m$  was more pronounced under the low temperature with high irradiance, indicating the occurrence of chronic low temperature–light stress. The underwater measurements of the  $\Delta F/F_m'$  in a tropical seagrass, *Enhalus acoroides* from Yaeyama Islands of Okinawa under incident sunlight from sunrise through sunset revealed that the  $\Delta F/F_m'$  declined with increasing incident sunlight in the morning, with the  $\Delta F/F_m'$  minima occurring during noontime. Thereafter, the  $\Delta F/F_m'$  gradually recovered during the afternoon incident sunlight decreased, indicating a dynamic negative response to the excess sunlight. The decline

of  $\Delta F/F_m'$  in the *Z. marina* and *E. acoroides* habitats is likely a photoprotective response to protect the photosynthetic reaction center from damage by excess light energy. Apparently, three species seem to be adapted to the current temperature range at the habitat where it is in the northernmost/southernmost distributional limit; however, it might be close to their threshold level for each species. More importantly, the combined effect of low temperature and high irradiance might be caused a strong depression of the photochemical efficiency, and it might be influenced the flourishing or elimination of each species, especially for the habitat at the northern distributional limit.

本学位論文は、以下の学術雑誌で刊行された論文を基にしていることを付記する。

1. 島田菜摘, 豊谷伊織, Gregory N. Nishihara, 寺田竜太. 2022. 鹿児島産一年生アマモ *Zostera marina* 実生の光合成に対する温度や光の影響. 日本水産学会誌 88 (6): DOI: 10.2331/suisan.22-00011 (早期公開 : 2022 年 11 月 11 日)
2. 島田菜摘, Gregory N. Nishihara, 寺田竜太. 2022. 自然光下の測定によるウミショウブの光合成光化学効率の日変化. 水産増殖 (受理 : 2022 年 7 月 8 日)
3. 島田菜摘, Gregory N. Nishihara, 寺田竜太. 2023. 奄美大島産ウミジグサ *Halodule uninervis* の光合成における温度や光の影響. 日本水産学会誌 (受理 : 2022 年 11 月 2 日)

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17

## 1. 緒言

海産顕花植物（海草）の大規模で高密度な群落はアマモ場と呼ばれ，沿岸生態系において基礎生産の場として機能すると共に，魚介類の生息場や隠れ家となっており，沿岸域の生物多様性を維持する上で重要な存在である（Green and Short 2003）。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（水産庁 2009）。

九州南部から薩南諸島北部にかけての海域は，温帯性の海草や海藻類の分布推移帯（エコトーン）となっており，九州南部は温帯性種主体の植生だが，大隅諸島以南では亜熱帯性種主体の植生に大きく変化する（河野ら 2012a, b; 寺田ら 2004; Terada *et al.* 2021a; Watanabe *et al.* 2014）。しかし近年，九州南部では，温暖化に関連すると思われる温帯性海草・海藻群落の消失や，植生の変化が報告されており，沿岸域の生物多様性や水産資源の持続的な利用の点で深刻な懸念となっている（環境省自然環境局生物多様性センター 2019a; 寺田ら 2021b）。例えば，温帯や亜寒帯域に広く分布するアマモ *Zostera marina*（アマモ科）は鹿児島湾とその周辺が太平洋西部における分布南限である。アマモは一般に，多年生種として知られているが，日本における分布南限である鹿児島湾の個体群は，種子から発芽した草体が春に花を咲かせて夏までに全て枯死流失する一年生の個体群であることが知られている（河野ら 2012b; 島袋ら 2012）。

18 アマモは世界各地に広く分布することから、多くの国々でその生態や生理特性等につい  
19 て研究されている。日本の個体群についても、三重県の英虞湾や松名瀬沿岸、京都府舞鶴湾、  
20 静岡県浜名湖の個体群の生態や生殖戦略、岩手県三陸沿岸の個体群に対する東日本大震災  
21 の津波による影響、アマモの種子の分布や発芽特性など、本州中部や北部の個体群を中心に、  
22 アマモ場の保全や再生を見据えた知見が蓄積されている (Abe *et al.* 2003, 2008a, b, d; 阿部ら  
23 2004, 2008c, 2009; 今尾と伏見 1985; 森田ら 2016; Morita *et al.* 2007, 2009, 2010; 仲岡ら 2017;  
24 山木ら 2006)。アマモの光合成についても国内外で報告があり、特に酸素発生速度に基づく  
25 光合成における温度や光等の環境条件の影響について、三重県や愛知県の個体群、米国大西  
26 洋岸 (マサチューセッツ州やバージニア州, コネチカット州) やポルトガル南部の個体群等  
27 で報告されている (Abe *et al.* 2003, 2008b; Dennison and Alberte 1982; Goodman *et al.* 1995; Koch  
28 and Beer 1996; Maesh *et al.* 1986; Silva *et al.* 2013; Wetzel and Neckles 1986; 吉田ら 2006)。  
29 光合成の測定については、パルス変調クロロフィル蛍光 (PAM) を用いた研究も報告され  
30 ており、光化学系 II (PSII) の阻害の指標である最大量子収率 ( $F_v/F_m$ ) や電子伝達活性 (rETR),  
31 過剰な光エネルギーをキサントフィルサイクルで放出する熱放散の指標である非化学的消  
32 光 (Non-photochemical quenching, NPQ) 等を指標にした至適環境やストレス応答等が報告さ  
33 れている (Beer *et al.* 1998; Bertelli and Unsworth 2018; Gao *et al.* 2019; Li *et al.* 2010; Mochida *et*  
34 *al.* 2019; Ochieng *et al.* 2010; Zhao *et al.* 2021)。しかし、日本の分布南限である鹿児島湾の一  
35 年生個体群については、季節消長や遺伝的多様性、藻場の分布に関して報告されているが、

36 光合成活性とその環境応答については、PAM を用いた rETR 等の温度応答の予備試験が報  
37 告されているものの、知見は十分でない（河野ら 2012a,b; 島袋ら 2012; 豊谷ら 2014; 田中  
38 ら 2013）。近年、著者らのグループは、海藻類の温度や光のストレス応答、自然群落での光  
39 合成活性の日周変化等に注目した研究を報告しているが（Kokubu *et al.* 2015; Terada *et al.*  
40 2021c）、分布南限における一年生アマモの知見はない。また、三重県の多年生個体群では、  
41 アマモ場の光環境と草体の分布様式、生育下限水深が報告されているが（Abe *et al.* 2003,  
42 2008d）、実際に生育するアマモの葉身上の光環境や光合成活性の日周変化等は、一年生・多  
43 年生個体群を問わず、明らかになっていない。さらに、純光合成速度に基づくアマモの光合  
44 成活性は、多年生株は 28°C が上限と報告されているが（Abe *et al.* 2008b）、純光合成速度と  
45 同様に温度に応じて変化するパラメーターである PSII の実効量子収率 ( $\Delta F/F_m'$ ) の温度応  
46 答も十分に解明されていない。一年生アマモは形態や生態、生育環境が他地域の多年生個体  
47 群と異なることから、生育環境への適応と耐性は、多年生個体群と異なる可能性もあり、知  
48 見の集積が重要と考える。

49 近年、九州南部では、温暖化に関連すると思われる温帯性海草・海藻群落の消失や、植生  
50 の変化が報告されており、沿岸域の生物多様性や水産資源の持続的な利用の点で深刻な懸  
51 念となっている（環境省自然環境局生物多様性センター 2019a; 寺田ら 2021b）。事実、鹿児  
52 島湾の一年生アマモについては、環境省モニタリングサイト 1000（モニ 1000）沿岸域調査  
53 において鹿児島県指宿市山川の個体群が 2008 年以降モニタリングされているが、2015 年頃

54 より衰退傾向が顕著になり，2018 年以降は消失した状態が続いている（環境省自然環境局  
55 生物多様性センター2019a,b）。また，モニ 1000 沿岸域調査でモニタリングされている鹿児  
56 島県長島の褐藻アントクメ *Ecklonia radicata* (Kjellman) Okamura（コンブ目コンブ科）やヒ  
57 ジキ *Sargassum fusiforme* (Harvey) Setchell（ヒバマタ目ホンダワラ科）などの群落も，東シナ  
58 海に面した沿岸で 2016 年以降広範囲に消失しており，当地ではヒジキの漁獲もできない状  
59 態が継続している（Terada *et al.* 2021a,b）。鹿児島湾の一年生アマモに関する生理生態学的知  
60 見を蓄積することは，現在の生育環境の理解や，保全や再生に向けた取り組みに際し，大変  
61 有益である。

62 九州南部が温帯性種のアマモの分布南限に位置するのに対し，南西諸島は熱帯性海草が  
63 主体の分布域となっている。奄美大島はリュウキュウスガモ *Thalassia hemprichii* やウミヒ  
64 ルモ *Halophila ovalis*（いずれもトチカガミ科），リュウキュウアマモ *Cymodocea serrulata*，  
65 ベニアマモ *Cymodocea rotundata*（いずれもベニアマモ科）などの分布北限となっており，海  
66 草の構成種が緯度的に大きく変化する（大場と宮田 2020；鈴木ら 2022a,b）。奄美大島は，熱  
67 帯性の海草が主体となるアマモ場としては太平洋北西部で最北限に位置するが，群落構造  
68 と藻場の景観は，より南に位置する与論島や沖縄県などのアマモ場とは異なる。特に奄美大  
69 島では，リュウキュウスガモなどの大形の種類があまり見られず，ウミヒルモやウミジグサ  
70 類が優占種となる群落が多いことから，ウミヒルモ類よりも草丈の長いウミジグサが広く

71 キャノピーを形成する (河野ら 2012a)。中でもウミジグサは太平洋西部とインド洋熱帯域  
72 に広く分布する種だが、南西諸島が太平洋西部における分布の北限に位置する。

73 奄美大島でのアマモ場の保全を考える場合、分布が局所的であり、生育地でも疎生程度と  
74 なっているリュウキュウスガモ等の保全と共に、アマモ場の主体となっているウミジグサ  
75 の保全に向けた基礎的知見の集積が重要である。特に、生育に至適な温度や光環境の把握、  
76 ストレス応答、季節消長や群落更新の過程等の解明が求められる。ウミジグサの生理生態、  
77 特に光合成における温度や光の応答等に関する研究は、オーストラリアの熱帯域など海外  
78 で報告されており、光合成における至適温度や高温耐性、遮光の影響、(Collier *et al.* 2011,  
79 2012, 2017) 光合成活性と溶存無機炭素の利用特性の関係 (Ow *et al.* 2016)、クロロフィル蛍  
80 光の光化学効率に対する温度の応答や水深の影響等が報告されていると共に (Beer and  
81 Waisel 1982; Campbell *et al.* 2006, 2007)、ウミジグサはリュウキュウスガモと比較して日陰型  
82 の応答を示すことも報告されている (Lan *et al.* 2005)。しかし、日本産のウミジグサの光合  
83 成と環境応答に関しては全く報告がなく、奄美大島の分布北限域は、温度環境が特に冬季に  
84 おいて熱帯域と大きく異なることから、低温耐性やストレス応答等にも注目した研究が求  
85 められる。

86 本種の光合成に関する海外の報告にはパルス変調クロロフィル蛍光 (PAM) を用いたもの  
87 があるが (Campbell *et al.* 2006, 2007)、酸素発生速度に基づく光合成・光曲線や光合成・温  
88 度曲線、 $F_v/F_m$  の温度応答、低温・光阻害に注目した温度と光の複合ストレスに関しては、

89 分布北限の温度環境への適応を考える上で有益にも係わらず、海外を含めてこれまで報告  
90 されてない。また、奄美大島の生育地における海水温の季節変化や、水中光量の日周変化に  
91 関する知見も不足している。

92 南西諸島南部八重山地方の西表島と石垣島では、太平洋とインド洋の熱帯域に広く分布  
93 する熱帯性種のウミシヨウブ *Enhalus acoroides* (トチカガミ科) が礁池やマングローブの周  
94 辺の砂泥底で見られ、本種の分布北限となっている (Green and Short 2003)。本種は、リュ  
95 ウキュウスガモ *Thalassia hemprichii* (トチカガミ科) やリュウキュウアマモ *Cymodocea*  
96 *serrulata* (ベニアマモ科) などと共に高密度なアマモ場を両島で形成するが、ウミシヨウブ  
97 はこれらの種類の生育帯よりもやや深い水深 2 m 前後に繁茂する (大場と宮田 2020)。

98 本種の分布や生態については分布の中心である海外で多く報告されているが (McMillan  
99 1984)、日本では西表島における分布や生育環境条件、有性繁殖、種子の分散力等が報告さ  
100 れている (平山ら 2005; 竹山ら 2014; 村上ら 2014; 水谷ら 2019)。また、生物相の長期観測  
101 事業である環境省のモニタリングサイト 1000 沿岸域調査では、石垣島の個体群が 2008 年  
102 以降モニタリングされている (環境省自然環境局生物多様性センター2022)。本種の生理生  
103 態は、光や温度、栄養塩、乾燥等の環境要因が生長や生物量、光合成に与える影響等につい  
104 て多岐にわたって報告されている (Björk *et al.* 1997, 1999; Terrados *et al.* 1999; Agawin *et al.*  
105 2001; Unsworth *et al.* 2012; Jiang *et al.* 2014; Pedersen *et al.* 2016; Artika *et al.* 2020; Che *et al.*  
106 2022)。しかし、日本産の個体群に関する生理生態、特に環境要因に対する光合成の応答に

107 関する報告はなく、特にフィールドでの水中測定に基づく光合成活性については、国内外含  
108 めて本種で把握されていない。近年、石垣島では本種群落の衰退や生育不良が環境省モニ  
109 1000 の調査等で報告されており、草食生物による食圧の変化等の可能性が指摘されている  
110 が、原因については十分に解明されていない（環境省自然環境局生物多様性センター2022）。  
111 国内における本種の生育地は石垣島や西表島に限られているが、分布北限域の群落として  
112 希少性が高いと共に、サンゴ礁・マングローブ生態系における基礎生産の場としても重要で  
113 あることから、分布北限域における本種の生育環境と生理生態に関する知見の集積が求め  
114 られる。

115 海草植生のエコトーンとなっている九州南部と南西諸島において、鹿児島湾の一年生ア  
116 マモや奄美大島のウミジグサ、八重山諸島のウミシヨウブは、それぞれの生育地においてキ  
117 ャノピーを構成する優占種として機能すると共に、分布の南限や北限の個体群として、分布  
118 を制限する様々な環境要因の影響を受ける中で群落が成立していると考えられる。九州南  
119 部や南西諸島には15種以上の海草類が分布するが、これらの3種の温度や光の適応と至適  
120 条件を明らかにすることは、分布南限や北限群落がどのような環境条件の中で成立してい  
121 るかを理解する上で重要であり、環境変動が指摘される中での今後の盛衰を考える上でも  
122 重要である。また、これらの知見は、九州南部から南西諸島に生育する3種以外の温帯・熱  
123 帯性海草類の生理生態と環境適応を考えていく上でも、貴重な基礎的知見になり得る。そこ  
124 で本研究では、鹿児島湾の一年生アマモと奄美大島産ウミジグサ、八重山諸島産ウミシヨウ

125 ブを用い、クロロフィル蛍光を用いた PSII の実効量子収率 ( $\Delta F/F_m'$ ) や最大量子収率 ( $F_v/F_m$ ),  
126 溶存酸素センサーを用いた純光合成速度や呼吸速度に及ぼす温度や光の応答を明らかにす  
127 ることを目的とし、室内実験系および自然群落を対象にした水中測定での実験を行った。実  
128 験には採集した草体そのものや実生を用いて実験系で測定すると共に、水中携行型のクロ  
129 ロフィル蛍光測定器を用い、生育地における自然光下での  $\Delta F/F_m'$  のリアルタイム応答も測  
130 定した。  
131

132

## 2. 材料と方法

133

### 2.1. 鹿児島産アマモ *Zostera marina* 実生の光合成に対する温度や光の影響

134

材料の採取と前培養：実験に用いたアマモ実生は、鹿児島県鹿児島市与次郎の長水路

135

(31°33'29.8"N, 130°33'45.5"E)において、2015年11月5日、2017年1月20日、2月3日、

136

2021年11月21日にSCUBAまたは素潜りで採集した。採集した材料は直ちに鹿児島大学

137

に持ち帰り、濾過海水（塩分約33 psu, pH 8.0–8.1）を満たした約200L水槽で、水温20°C

138

（採集時の水温に準拠）、光量  $50 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、明暗周期12時間明期12時間暗期

139

（12L:12D）、エアレーションの条件で、実験に供するまで前培養を行った。実験は前培養

140

開始後2日程度馴致させてから実施した。

141

142

光化学系IIの実効量子収率に対する温度の影響：実験には2021年11月21日に採集した

143

材料（全長3–6cm程度の実生全体）を用いた。パルス変調クロロフィル蛍光測定にはMini

144

Imaging-PAM（Heinz Walz GmbH, Effeltrich）を用い、PSIIの $\Delta F/F_m'$ を測定した。 $\Delta F/F_m'$ の測

145

定は4–40°Cまでの10条件（4°C間隔）下で行い、サンプルを滅菌濾過海水を満たした500

146

mLのフラスコに入れ（ $n = 10$ ）、実験前日に前培養と同条件の水温（20°C）で一晩暗馴致

147

させた。翌日、実験を開始し、サンプルを入れたフラスコを各水温条件、光量  $50 \mu\text{mol photons}$

148

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、明暗周期12L:12Dに設定した温度勾配型恒温器（MTI-201B, 東京理科器械株式会

149

社、東京）内で温度暴露を行い（暴露開始日を0日）、実験開始1, 2, 3, 5日後に測定し

150 た (Terada *et al.* 2021a)。Imaging-PAM の測定に際しては、草体を滅菌濾過海水で満たした  
151 ステンレス製のプレート (12×10×3 cm) に静置し、ブロックインキュベーター (BI-536T,  
152 株式会社アステック, 福岡) 上に設置して培養温度を維持し、サンプルの上から葉身部分に  
153 ついて測定した。プレート内の水温を把握するため、デジタル水温計 (Model 925, testo AG,  
154 Lenzkirch) を使用して水温を常時測定した。なお、 $\Delta F/F_m'$  は、Cosgrove and Borowitzka (2010)  
155 に記載されている以下の式に基づいて算出した。

$$156 \quad \Delta F/F_m' = (F_m' - F) / F_m'$$

157  $\Delta F/F_m'$ 、実効量子収率； $F_m'$ 、非光化学消光時の蛍光の最大値； $F$ 、励起定常時の蛍光

158

159 **光化学系 II の最大および実効量子収率に光量と温度が複合的に及ぼす影響**：実験には  
160 2017 年 1 月 20 日と 2 月 3 日に採集した全長 3–6 cm 程度の実生全体を用いた。測定には  
161 Maxi Imaging-PAM (Heinz Walz GmbH, Effeltrich) を用い、PSII の  $F_v/F_m$  と  $\Delta F/F_m'$  を測定し  
162 た。実験は水温を 8°C と 20°C の 2 条件、光量を 200 と 1,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  の 2 条件と  
163 し、それらを組み合わせて 4 条件で実験を行った。光源にはメタルハライドランプ (MHN-  
164 150MS-S, HQI-TSEX 150W/NDL, 日動工業株式会社, 大阪) を用いた。また、実験条件の  
165 水温に馴致させるために、実験前日に滅菌濾過海水を満たした 500 mL フラスコにサンプル  
166 を入れ、各水温条件で遮光して予備培養を行った。なお、光量 1000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  の  
167 実験は 2017 年 1 月 20 日、200  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  の実験は 2 月 3 日に採集した材料を用い

168 たが、各月に使用した材料の  $F_v/F_m$  初期値は同程度の値を示した。

169 測定は Ito *et al.* (2021) の方法に準じ、遮光中の草体の  $F_v/F_m$  を初期値として測定した後

170 に、各光・温度条件に 12 時間連続で暴露させ、実験開始 1, 2, 4, 6, 8, 12 時間後の  $\Delta F/F_m'$

171 を測定した ( $n=10$ )。その後、光・温度暴露 12 時間後の草体を再度遮光して 30 分後（実

172 験開始 12.5 時間）に、暗馴致開始 30 分後の状態における  $F_v/F_m$  を調べた。さらに、同じ温

173 度で一晩暗馴致させ、暗馴致 12 時間後（実験開始 24 時間後）に  $F_v/F_m$  を測定して初期値と

174 比較した。なお、光・温度暴露に際しては、滅菌濾過海水を満たしたビーカー（500 mL）に

175 草体を入れ、ビーカーを恒温水循環装置（クールニット CL-600R, タイテック株式会社, 埼

176 玉）で温度を調整したガラス製ウォーターバス（幅 45 cm, 奥行 20 cm, 高さ 22 cm）に入

177 れて光暴露を行った。その際には、ビーカー下部にマグネチックスターラー回転子を入れ、

178 ビーカーを水中用マグネチックスターラーコントローラー（S-1, CS-4, アズワン株式会社,

179 大阪）の上に設置し、これらをガラス製ウォーターバス内に設置した。光暴露に際しては、

180 スターラー回転子をゆっくりと回転させ、草体自体が回転することで、光が草体全体に届く

181 ようにした。Imaging-PAM の測定に際しては、上述の温度実験と同様に、ブロックインキュ

182 ベーター（BI-535A, 株式会社アステック, 福岡）上にステンレス製のプレートを設置して

183 培養温度を維持し、サンプルの上から測定した。なお、 $F_v/F_m$  は Cosgrove and Borowitzka (2010)

184 に記載されている以下の式に基づいて算出した。

185 
$$F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m$$

186  $F_v/F_m$ , 最大量子収率;  $F_m$ , 飽和パルス光照射時の蛍光の最大値;  $F_o$ , 暗順応下の蛍光

187

188 **光合成速度と呼吸速度に対する温度の影響**: 実験には, 2015 年 11 月 5 日に採集した材料

189 (全長 3–6 cm 程度の実生全体) を用いた。測定には光学式の DO センサー (ProODO-BOD,

190 YSI Incorporated, Ohio) を用い, Terada *et al.* (2021b) や Ito *et al.* (2021) の方法に準拠して単

191 位時間 (1 分間) 当たりの酸素発生量および呼吸による酸素消費量を求めた。反応容器には

192 滅菌濾過海水を満した容量約 100 mL の BOD ボトルを用い, 容器内に草体 (実生全体,  $n$

193 = 5, 各ボトル約 300 mg) を入れ, 空気の入らないように密閉し, 測定を行った。湿重量は

194 ペーパータオルにより草体表面の水を除去した後に, 電子天秤 (ML104, Mettler Toledo

195 International Inc., Greifensee) を用いて測定した。また, 実験開始前に, 前培養の条件で 12 時

196 間以上遮光してから実験を行った。測定中は電極に付属のスターラーにて, 反応容器内の海

197 水が均一に攪拌されるようにした。反応容器は恒温水循環装置 (クールニット CL-600R, タ

198 イテック株式会社, 埼玉) を取り付けたガラス製ウォーターバス (幅 45 cm, 奥行 20 cm,

199 高さ 22 cm) に設置し, 水温を 9 条件 (8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 36, 40°C,  $n = 5$ ) で

200 調整し測定を行った。酸素発生速度と呼吸速度の測定に際しては, 各条件において 30 分以

201 上草体を馴致させた後, 5 分ごとに計 30 分間の測定を行った。酸素発生速度の測定時の光

202 源にはメタルハライドランプ (MHN-150MS-S, HQI-TSEX 150W/NDL, 日動工業株式会社,

203 大阪) を用い, 過去の知見 (Abe *et al.* 2008b; 河野ら 2012b) で飽和光量以上の光量に該当

204 する光量 ( $300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) にて実験を行った。また、呼吸速度の測定では、反応容  
205 器をアルミホイルで遮光をした上で、光合成と同様に 30 分間の間に 5 分間隔で測定を行っ  
206 た。光合成と呼吸の速度は、5 分間隔の測定結果を直線に近似させ、重量あたりの速度に換  
207 算した。

208

209 **生育環境下における実効量子収率の日周変化：**生育環境下におけるアマモの実効量子収  
210 率 ( $\Delta F/F_m'$ ) における光の影響とその日周変化を明らかにするため、鹿児島県鹿児島市与次  
211 郎の長水路において、2013 年 5 月 12 日 (開花期) , 2014 年 1 月 10 日 (伸長期) , 2014 年  
212 3 月 23 日 (繁茂期) に、パルス変調クロロフィル蛍光の水中測定が可能な Diving-PAM (Heinz  
213 Walz GmbH, Effeltrich) を用いて  $\Delta F/F_m'$  と葉身直上の光量, 海水温を測定した。測定は Kokubu  
214 *et al.* (2015) の方法に準じて SCUBA で行い、水深 2–2.5 m に生育するアマモに対し、日の  
215 出から日没まで (2013 年 5 月 12 日 6:08–19:10 ; 2014 年 1 月 10 日 7:30–17:10 ; 2014 年 3 月  
216 23 日 6:26–18:17) , 概ね 1 時間ごとに 30 回 (30 株) ずつ測定を行った。測定の際は、Diving-  
217 PAM にメーカーオプションの Universal sample holder (Diving-USH ; 照射角  $60^\circ$ ) を装着し、  
218 メーカー推奨の 0.8 Hz の飽和パルス光 (PAM の設定レベルの 8) で測定した。また、海面  
219 直上の光量についても平面型センサーを装着した光量子計 (LI-190, LI-250A LI-COR  
220 Biosciences, Nebraska) を用いて 1 時間ごとに 5 回ずつ測定した。なお、測定した日はいずれ  
221 も晴天だった。

222

223 モデル式への近似：室内実験で得られた光合成速度と  $\Delta F/F_m$  が温度に対してどのように

224 応答するかを把握するため、得られたデータを「光合成活性が最大となる温度を超えると光

225 合成活性が低くなる」と仮定した peaked-Arrhenius モデル [Eq. (1)] にフィットさせた。<sup>46,</sup>

226 <sup>47)</sup>

$$y = \frac{y_{max} \cdot H_d \cdot \exp\left(\frac{H_a \cdot (K - K_{opt})}{K \cdot R \cdot K_{opt}}\right)}{\left(H_d - H_a \cdot \left(1 - \exp\left(H_d \cdot \frac{(K - K_{opt})}{(K \cdot R \cdot K_{opt})}\right)\right)\right)} \quad (1)$$

227  $K$ , 絶対温度 (Kelvin scale) ;  $y_{max}$ , 任意の温度 ( $K_{opt}$ ) におけるモデルの最大値 (総光合成

228 速度や量子収率の最大値) ;  $K_{opt}$ ,  $y$  を最大化する絶対温度 ;  $H_a$ ,  $H_d$ , 活性化エネルギーお

229 よび非活性化エネルギー ;  $R$ , 気体定数 ( $8.314 \text{ J mol}^{-1}$ ) ;  $y$ , 総光合成速度または実効量子

230 収率

231 また、暗呼吸速度 ( $R_d$ ) は、任意の基準温度 (実験の平均温度  $K_m = 289.15$ ) における呼吸

232 速度を  $R_m$ , 活性化エネルギーを  $E_a$  とする以下の Arrhenius の式 [Eq. (2)] にフィットさせ

233 た。

$$R_d = R_m \exp\left(-\frac{E_a}{R} \left(\frac{1}{K} - \frac{1}{K_m}\right)\right) \quad (2)$$

234  $R_d$ , 呼吸速度 ;  $R_m$ , 平均温度 ( $K_m$ ) における呼吸速度 ;  $E_a$ , 活性化エネルギー ;  $R$ , 気体

235 定数 ;  $K$ , 絶対温度

236

237  $\Delta F/F_m'$ の温度応答を解析する際、Eq. (1)では実測値 0 を適応させることができないため、  
238 ゼロ過剰なベータモデル [Eq. (3); zero-inflated beta distribution model] を追加で適用した。ゼ  
239 ロの確率 ( $\pi$ ) は温度の一次関数として logit スケールで評価した。

$$f(y) = \pi + (1 - \pi)g(0) \text{ if } y = 0 \tag{3}$$

$$f(y) = (1 - \pi)g(0) \text{ if } y > 0$$

240

241 さらに、Eq. (1)および Eq. (2)から総光合成速度についても同様に、モデルへ近似させた。

242

243 **統計解析：**すべてのモデル統計解析は R version 4.1.2 を用い (R Core Team 2022)、ベイズ  
244 解析は brms パッケージで実施した (Bürkner 2017, 2018)。パラメーターに関する事前確率分  
245 布 (Prior probability distribution) をモデルに使用し (Ito *et al.* 2021)、各パラメータの少なく  
246 とも 10,000 サンプルをモンテカルロサンプラーからサンプリングし、Markov Chains とモデ  
247 ルの適合性を視覚的に評価した。

248 また、温度と光量の組み合わせを変えて、 $F_v/F_m$  と  $\Delta F/F_m'$  に及ぼす光・温度暴露の複合影  
249 響も統計解析した。この解析では、1つの因子による線形モデルを温度と光量の組み合わせ  
250 ごとにフィットさせ、因子は 0, 12, 12.5, 24 時間の暴露時間とした。この結果に対して、  
251 Tukey の範囲 (Honestly significant difference, HSD) 検定を用い、組み合わせ間の統計的有意  
252 性を明らかにした。有意水準は 0.05 で、0-12 時間, 0-24 時間, 12-12.5 時間, 12-24 時間の

253 比較にのみ関心があったので、ボンフェローニ補正した有意水準は  $0.05/4 = 0.0125$  となっ  
254 た。

255

## 256 2.2. 奄美大島産ウミジグサ *Halodule uninervis* の光合成における温度や光の影響

257 **材料の採取と前培養:** 材料のウミジグサは、奄美大島北部に位置する鹿児島県大島郡龍郷  
258 町赤尾木 (28.415340 N, 129.630073 E) において、2016年6月23日と11月1日にスノーケ  
259 リングで採集した。採集した材料は直ちに鹿児島大学に持ち帰り、濾過海水(塩分約 33 psu,  
260 pH 8.0–8.1) を満たした約 200L 水槽で、水温 24°C (採集時の水温に準拠)、光合成有効放射  
261 (以後は光量と表記)  $40 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、明暗周期 12 時間明期 12 時間暗期 (12L:12D)、  
262 エアレーションの条件で、実験に供するまで前培養を行った。実験は前培養開始後に数日間  
263 馴致させてから実施した。

264

265 **光合成速度と呼吸速度に対する光量の影響:** 測定にはアマモの実験と同様に蛍光式の DO  
266 センサーを装着した DO メーターを用い、溶存酸素濃度の変化 (30 分間) から 1 分間当た  
267 りの酸素発生速度を計算し、葉身の重量あたりの純光合成速度と呼吸速度を求めた。測定に  
268 は葉身を切り出した組織片 (長さ約 2 cm) を用い、組織片を摘出後に前培養と同じ条件で  
269 12 時間以上予備培養をした後に実験を行った。測定に際しては、滅菌濾過海水を満たした  
270 各 BOD ボトルに葉身の組織片を約 300 mg (湿重量) ずつ入れ、15°C と 24°C でアマモと同

271 様に測定した。なお、実験条件の水温 15°Cは奄美大島の2月頃の水温約 20°Cよりもやや低  
272 い温度（または、分布北限のすぐ北に位置する鹿児島湾の冬季水温）とし、24°Cは採取時の  
273 6月や11月の水温に準じた。光源にはメタルハライドランプを用い、光量を 0, 30, 60,  
274 100, 150, 200, 250, 500, 1,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  の9条件で測定した ( $n=5$ )。実験は  
275 2016年6月に採取した材料で実施した。

276

277 **光合成速度と呼吸速度に対する温度の影響**：測定には、前述の光合成・光曲線の実験と同  
278 じ DO センサーを用い、水温以外は同じ方法で酸素発生速度と呼吸速度を測定した。水温  
279 は、8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 36, 40°C の9条件 ( $n=5$ ) で調整して測定した。酸素発  
280 生速度と呼吸速度の測定に際しては、各条件において30分以上サンプルを馴致させた後、  
281 5分ごとに計30分間の測定を行った。光源にはメタルハライドランプを用い、前述の実験  
282 で得られた飽和光量以上の光量に該当する光量 ( $300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) にて実験を行っ  
283 た。また、呼吸速度の測定では、反応容器をアルミホイルで遮光をした上で、光合成と同様  
284 に30分間の間に5分間隔で測定を行った。実験には、2016年11月に採集した材料を用い  
285 た。

286

287 **光化学系 II の最大量子収率に対する温度の影響**：パルス変調クロロフィル蛍光測定には  
288 Maxi Imaging-PAM (Heinz Walz GmbH, Effeltrich) を用い、PSII の最大量子収率 ( $F_v/F_m$ ) を

289 測定した。 $F_v/F_m$ の測定は前述の温度実験と同じ8–40°Cの9条件(4°C間隔)とし、滅菌濾  
290 過海水で満たした500 mLのフラスコにサンプルを入れ(長さ約2 cmの葉身)、実験前日に  
291 前培養水温(24°C)で一晩暗馴致させた。翌日、温度勾配型恒温器を用い、サンプルを入れ  
292 たフラスコを各水温条件(各水温  $n=10$ ; 暗条件)で温度暴露を3日間行い(暴露開始日を  
293 0日)、実験開始1, 2, 3日後に測定した。Imaging-PAMの測定に際しては、草体を滅菌濾  
294 過海水で満たしたステンレス製のプレート(12×10×3 cm)に静置し、ブロックインキューベ  
295 ター(BI-535A, 株式会社アステック, 福岡)上に設置して培養温度を維持し、この作業の  
296 間はわずかな光(最低限の室内灯,  $10 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以下)があるため、PAMにセット  
297 してから機器全体を10分間以上遮光してからサンプルの上から葉身部分を測定した。なお、  
298 実験には2016年6月に採集した材料を用いた。

299

300 **光化学系 II の最大および実効量子収率に光量と温度が複合的に及ぼす影響**：測定には、  
301 Maxi Imaging-PAMを用い、アマモの実験と同様にPSIIの $F_v/F_m$ と $\Delta F/F_m'$ を測定した。実験  
302 は水温を15°Cと24°Cの2条件、光量を300と1,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の2条件(メタル  
303 ハライドランプ)とし、それらを組み合わせて4条件(各条件  $n=10$ )で実験を行った。ま  
304 た、実験条件の水温に馴致させるために、実験前日に滅菌濾過海水を満たした500 mLフラ  
305 スコにサンプル(長さ約2 cmの葉身)を入れ、各水温条件で遮光して予備培養を行った。

306 測定は、遮光中の草体の  $F_v/F_m$  を初期値として測定した後に、各光・温度条件に 12 時間  
307 連続で曝露させ、実験開始 1, 2, 4, 6, 8, 12 時間後の  $\Delta F/F_m'$  を測定した ( $n = 10$ )。その  
308 後、光・温度曝露 12 時間後の草体を再度遮光して 30 分後（実験開始 12.5 時間）に、暗馴  
309 致開始 30 分後の状態における  $F_v/F_m$  を調べた。さらに、同じ温度で一晩暗馴致させ、暗馴  
310 致 12 時間後（実験開始 24 時間後）に  $F_v/F_m$  を測定して初期値と比較した。なお、光・温度  
311 曝露に際しては、滅菌濾過海水を満したビーカー（500 mL）に葉身を入れ、ビーカーを恒  
312 温水循環装置で温度を調整したガラス製ウォーターバスに入れて光曝露を行った。なお測  
313 定の詳細については、アマモの実験と同様である。実験には 2016 年 6 月（1,000  $\mu\text{mol photons}$   
314  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）と 11 月（300  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ）に採集した材料を用いた。

315

316 **生育地における温度と光量**：鹿児島県奄美市笠利町前肥田（28.458969 N, 129.659066 E）  
317 のウミジグサ群落（水深約 2 m）に温度と光量のロガーを設置し、水温の季節変化と光量の  
318 日周変化を記録した。温度ロガーは HOBO ペンダントロガー（UA-002-64, Onset Computer  
319 Corporation, Bourne）を用い、2016 年 11 月 2 日から 2017 年 10 月 21 日の間に 1 日 4 回ずつ  
320 水温を記録し、各月の平均値を算出した。光量のロガー（DEFI-L, JFE アドバンテック株式  
321 会社、兵庫）は、2017 年 3 月 28 日午前 11 時 30 分から 3 月 29 日 14 時 50 分までの間と 11  
322 月 28 日 11 時 30 分から 11 月 29 日 13 時 30 分の間 2 回、前肥田のウミジグサ群落に設置  
323 し、光量を 1 秒間隔で記録した。なお、光量データは回収後、毎秒のデータを 1 分間の平均

324 値に換算し、解析に用いた。天候は、3月28日と11月29日が晴天だったが、3月29日と  
325 11月28日は曇天だった。

326

327 **モデル式への近似**：酸素発生速度に基づく光合成・光曲線は、得られた結果をアマモの実  
328 験結果と同じモデル式に近似させた (Jassby and Platt 1976; Platt *et al.* 1980; Henley 1993)。詳  
329 細についてはアマモの欄に記載のとおりである。

330

331 **統計解析**：モデル統計解析はアマモの実験と同様に R version 4.1.2 を用い、ベイズ解析は  
332 brms パッケージで実施した (Bürkner 2017, 2018)。詳細についてはアマモの欄に記載のとおり  
333 である。

334

### 335 2.3. 水中測定によるウミシヨウブの光合成光化学効率の日周変化

336 ウミシヨウブの調査は、西表島の船浮湾 (24.324882 N, 123.740294 E) において 2015 年 6  
337 月 22 日に実施した。測定には Diving-PAM を用い、ウミシヨウブの  $\Delta F/F_m'$  と葉上の光量を  
338 測定した。測定方法はアマモと同様の測定法とした (Kokubu *et al.* 2015; Terada *et al.* 2018)。  
339 測定は日の出から日没まで (5:30–19:40)、概ね 1–2 時間ごとに各測定時に 20 回 (葉身 1 枚  
340 につき 1 ヶ所、1 株につき葉身 5 枚) ずつ測定を行った。測定では、Diving-PAM に Universal  
341 sample holder (照射角 60°) を装着し、メーカー推奨の 0.8 Hz の飽和パルス光 (PAM の設定

342 レベルの 8) で測定した。測定日の天候は薄曇りだったが日差しはあり、降雨はなかった。

343 光量と  $\Delta F/F_m'$  の関係については一般化線形モデル (GLM) を使用し、統計解析には R version

344 4.1.2 を用いた。

345

346

347

### 3. 結果

348

#### 3.1. 鹿児島産アマモ *Zostera marina* 実生の光合成に対する温度や光の影響

349

光化学系 II の実効量子収率に対する温度の影響：アマモの実生を 5 日間（暴露開始日を

350

0 日，以後 1–5 日後），水温 4–40°C の 10 条件で光量 50  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ，12L12D で温

351

度暴露した結果，実効量子収率  $\Delta F/F_m'$  は，実験開始 1, 2, 3, 5 日後のいずれの測定におい

352

ても，8–28°C で高く，それ以上の温度で大きく低下した (Fig. 1)。実験開始 1, 2, 3, 5 日

353

後の  $\Delta F/F_m'$  の実測値の最高値は，1 日後が 24°C ( $0.707 \pm 0.020$  standard deviation, SD)，2 日

354

後以降が 20°C (2 日後,  $0.705 \pm 0.014$ ; 3 日後,  $0.696 \pm 0.011$ ; 5 日後,  $0.677 \pm 0.015$ ) でみら

355

れた。得られた値を peaked-Arrhenius モデルにフィットさせた結果，各測定日のピークは 1

356

日後に 27.4°C (25.8–28.8, 95% 最高密度信用区間, highest density credible intervals, 95% HD CI)

357

で  $\Delta F/F_m'$  が 0.705 (0.685–0.725, 95% HD CI;  $\Delta F/F_m'_{(\text{max})}$ )，2 日後に 26.6°C (24.9–28.0, 95%

358

HD CI) で 0.697 (0.678–0.720, 95% HD CI)，3 日後に 19.0°C (16.0–22.0, 95% HD CI) で 0.698

359

(0.676–0.717, 95% HD CI)，5 日後に 23.1°C (21.7–24.3, 95% HD CI) で 0.699 (0.675–0.721,

360

95% HD CI) と推定された (Fig. 1, Table 1)。他のパラメータについては，Table 1 に記す。

361

362

光化学系 II の最大および実効量子収率に光量と温度が複合的に及ぼす影響：アマモの実

363

生を 8°C，光量 200  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で暴露した結果，初期値  $0.770 \pm 0.018$  SD ( $F_v/F_m$ ) に

364

対して光・温度暴露中は 2 時間で  $0.660 \pm 0.034$  (光暴露中は  $\Delta F/F_m'$ )，4 時間で  $0.594 \pm 0.038$ ,

365 8 時間で  $0.609 \pm 0.044$ , 12 時間で  $0.598 \pm 0.057$  (対初期値  $p < 0.0001$ ) とやや低下した (Fig.  
366 2a)。暴露後, 遮光して暗馴致開始 30 分後 (実験開始 12.5 時間後) は  $0.656 \pm 0.036$  ( $F_v/F_m$  ;  
367 対初期値  $p < 0.0001$ ) で推移し, 暗馴致 12 時間後 (実験開始 24 時間後) は  $0.647 \pm 0.050$   
368 ( $F_v/F_m$  ; 対初期値  $p < 0.0001$ ) となり, 十分に回復しなかった (Supplementary Table S1)。

369 アマモ草体を  $8^\circ\text{C}$ , 光量  $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で暴露した結果, 初期値  $0.719 \pm 0.075$   
370 ( $F_v/F_m$ ) に対して光・温度暴露中は 2 時間で  $0.466 \pm 0.029$  (光暴露中は  $\Delta F/F_m'$ ) , 4 時間  
371 で  $0.310 \pm 0.079$ , 8 時間で  $0.259 \pm 0.075$ , 12 時間で  $0.325 \pm 0.088$  (対初期値  $p < 0.0001$ ) と  
372 顕著に低下した (Fig. 2b)。暴露後, 遮光して暗馴致開始 30 分後 (実験開始 12.5 時間後)  
373 は  $0.342 \pm 0.097$  ( $F_v/F_m$  ; 対初期値  $p < 0.0001$ ) で推移し, 暗馴致 12 時間後 (実験開始 24 時  
374 間後) は  $0.483 \pm 0.043$  ( $F_v/F_m$  ; 対初期値  $p < 0.0001$ ) となり, 回復しなかった。

375 アマモ草体を  $20^\circ\text{C}$ , 光量  $200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で暴露した結果, 初期値  $0.726 \pm 0.026$   
376 ( $F_v/F_m$ ) に対して光・温度暴露中は 2 時間で  $0.537 \pm 0.086$  (光暴露中は  $\Delta F/F_m'$ ) , 4 時間  
377 で  $0.563 \pm 0.058$ , 8 時間で  $0.589 \pm 0.082$ , 12 時間で  $0.579 \pm 0.054$  (対初期値  $p < 0.0001$ ) と  
378 やや低下した (Fig. 2c)。暴露後, 遮光して暗馴致開始 30 分後 (実験開始 12.5 時間後) は  
379  $0.632 \pm 0.065$  ( $F_v/F_m$  ; 対初期値  $p = 0.0025$ ) で推移し, 暗馴致 12 時間後 (実験開始 24 時間  
380 後) は  $0.656 \pm 0.053$  ( $F_v/F_m$  ; 対初期値  $p = 0.0315$ ) となり, ほぼ回復した。

381 アマモ草体を  $20^\circ\text{C}$ , 光量  $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で暴露した結果, 初期値  $0.733 \pm 0.035$   
382 ( $F_v/F_m$ ) に対して光・温度暴露中は 2 時間で  $0.568 \pm 0.052$  (光暴露中は  $\Delta F/F_m'$ ) , 4 時間で

383 0.576 ± 0.027, 8 時間で 0.573 ± 0.0485, 12 時間で 0.475 ± 0.066 (対初期値  $p < 0.0001$ ) とや  
384 や低下した (Fig. 2d)。暴露後, 遮光して暗馴致開始 30 分後 (実験開始 12.5 時間後) は 0.569  
385 ± 0.0029 ( $F_v/F_m$ ; 対初期値  $p < 0.0001$ ) で推移し, 暗馴致 12 時間後 (実験開始 24 時間後)  
386 は 0.627 ± 0.046 ( $F_v/F_m$ ; 対初期値  $p = 0.0001$ ) となり, 暗馴致 12 時間後には元の値には至  
387 らないが概ね回復した (Supplementary Table S1)。

388

389 **光合成速度と呼吸速度に対する温度の影響**: アマモ実生の純光合成速度と呼吸速度から  
390 得られたデータを peaked-Arrhenius モデルにフィットさせた総光合成速度は, 31.0°C ( $T_{opt}^{GP}$   
391 28.4–33.2, 95% HDCI) で 21.4  $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{ww}}^{-1} \text{min}^{-1}$  ( $GP_{\text{max}}$  19.8–23.0, 95% HDCI) に達し, 山なり  
392 の曲線を呈した (Fig. 3a, Table 2)。他のパラメータは Table 2 に記す。

393 純光合成速度の実測値は, 28°C で最高値 17.02 ± 2.68 (SD)  $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{ww}}^{-1} \text{min}^{-1}$ , モデルにフ  
394 イットさせた最高水温は 30.3°C となり, 32°C 以上は著しく低い値となった。低温側も徐々  
395 に低い値となり, 8°C で 7.09 ± 0.31  $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{ww}}^{-1} \text{min}^{-1}$  となった (Fig. 3b)。暗呼吸速度の実測  
396 値は, 水温が高くなるほど呼吸の消費速度が高くなり, 8°C で -0.94 ± 0.16  $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{ww}}^{-1} \text{min}^{-1}$   
397 だったが, 40°C で -10.14 ± 0.59  $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{\text{ww}}^{-1} \text{min}^{-1}$  となった (Fig. 3c)。

398

399 **生育環境下における実効量子収率の日周変化**: 鹿児島市与次郎で 2013 年 5 月 12 日に実  
400 施した  $\Delta F/F_m'$  の日周変化測定時の天候は, 15:20 頃に短時間みられた薄い雲を除き, 雲のな

401 い晴天だった。6:04 頃、太陽光は海面に直接あたらず、海面直上の光量は平均  $69.3 \pm 0.9$  (SD)  
402  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  だった (Fig. 4, Supplementary Table S2)。なお、太陽光は 6:55 まで海面  
403 に直接あたらず、海面直上の光量は  $139 \pm 0.2 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  だったが、7:00 には海面に  
404 直射光が届くようになり、 $513.3 \pm 34.1 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となった。その後、海面直上の光  
405 量は時間の経過と共に増加し、12:00 に  $1,940.8 \pm 2.6 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  と増加した後、午後  
406 は時間の経過と共に減少した。17:00 には、太陽が調査地の西側にある建築物 (8 階建) の  
407 陰に入り、19:02 に  $10.1 \pm 0.8 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  まで低下した後、19:06 に日没となった。  
408 2014 年 1 月 10 日と 3 月 23 日 (Fig. 4) の海面直上の光量も概ね同様の日周変化となったこ  
409 とから、誌面の関係上、この両日の結果については Supplementary Table S2 に測定値を掲載  
410 するに留めた。

411 2013 年 5 月 12 日に測定したアマモの  $\Delta F/F_m'$  は日の出直後の 6:08–6:24 で平均  $0.694 \pm 0.074$   
412 (SD) , 葉身直上の光量は平均  $38.2 \pm 10.2 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  だった。日の出直後の太陽の  
413 直射光はアマモ群落に到達していなかったが、午前 7 時頃には直射光が海面に到達するよ  
414 うになった (Fig. 4a, d) 。その後、 $\Delta F/F_m'$  は光量の増加と共に低下し、13:04–13:13 に  $\Delta F/F_m'$   
415 は  $0.438 \pm 0.071$  , またその時の葉身直上の光量は  $642.4 \pm 124.4 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  であった。  
416  $\Delta F/F_m'$  は 14:10–14:18 に日間の最低値  $0.258 \pm 0.060$  を示した。その後、16:03–16:09 に  $\Delta F/F_m'$   
417 は  $0.344 \pm 0.066$  , 葉身直上の光量は  $299.3 \pm 88.6 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となったが、17:00 に太  
418 陽が隣接する建物の陰となり、直射光がアマモ群落にあたらなくなると  $\Delta F/F_m'$  が回復し、日

419 没時刻の 19:03–19:09 に  $0.650 \pm 0.055$  と  $1.0 \pm 0.0$   $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となった。各時刻の測  
420 定値は Supplementary Table S3 に記す。

421 2014 年 1 月 10 日に測定したアマモの  $\Delta F/F_m'$  は日の出直後の 7:32–7:43 で  $0.762 \pm 0.021$ ,  
422 葉身直上の光量は  $13.7 \pm 1.6$   $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  だった。 $\Delta F/F_m'$  は光量の増加と共に低下し,  
423 正中直後の 12:44–12:54 に  $\Delta F/F_m'$  は日間の最低値  $0.489 \pm 0.091$ , またその時の葉身直上の光  
424 量は  $407.1 \pm 89.2$   $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となった (Fig. 4b, e, Supplementary Table S3)。その後,  
425  $\Delta F/F_m'$  が光量の低下に伴って回復し, 日没直前の 17:04–17:11 に  $0.755 \pm 0.044$  と  $13.3 \pm 1.3$   
426  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となった (Supplementary Table S3)。

427 2014 年 3 月 23 日に測定したアマモの  $\Delta F/F_m'$  は, 日の出直後の 6:26–6:33 に  $0.659 \pm 0.036$ ,  
428 葉身直上の光量は  $8.0 \pm 1.7$   $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  だった。 $\Delta F/F_m'$  は光量の増加と共に低下し,  
429 13:28–13:38 に  $\Delta F/F_m'$  が日間最低値  $0.298 \pm 0.077$ , またその時の葉身直上の光量は  $433.6 \pm$   
430  $36.7$   $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となった (Fig. 4c, f, Supplementary Table S3)。その後,  $\Delta F/F_m'$  が光  
431 量の低下に伴って回復し, 日没直前の 18:10–18:17 に  $\Delta F/F_m'$  が  $0.723 \pm 0.042$ , 光量  $7.8 \pm 1.7$   
432  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となった (Supplementary Table S3)。なお, Diving-PAM で測定時のアマ  
433 モ場の海水温は, 2013 年 5 月 12 日で約  $20^\circ\text{C}$ , 2014 年 1 月 10 日で約  $14^\circ\text{C}$ , 2014 年 3 月 23  
434 日で約  $15^\circ\text{C}$  だった。

435 Diving-PAM を用いてアマモの自然群落で水中測定した  $\Delta F/F_m'$  と測定時の葉身直上の光量  
436 は負の相関があり, 線形近似した傾きは 2013 年 5 月 12 日で  $-0.366 \times 10^{-3}$ , 2014 年 1 月 10 日

437 で $-0.484 \times 10^{-3}$ , 2014年3月23日で $-0.767 \times 10^{-3}$ だった ( $P < 0.0001$ ; Fig. 5, Table 3)。光量  
438 0のときの $\Delta F/F_m'$  (y切片) はそれぞれ, 0.636, 0.729, 0.653と推定された。また, 相関係  
439 数 $R^2$ はそれぞれ, 0.388, 0.484, 0.755だった ( $P < 0.0001$ ; Table 3)。

440

### 441 3.2. 奄美大島産ウミジグサ *Halodule uninervis* の光合成における温度や光の影響

442 純光合成速度と呼吸速度に対する光量の影響：水温 15°Cでは, ウミジグサ葉身の暗条件  
443 下 ( $0 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) の暗呼吸速度は $-6.34 \pm 2.53 \mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  ( $\pm$  標準偏差, SD)  
444 となり, 光量  $200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で  $6.8 \pm 4.4 \mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  となった (Fig. 6)。純光合  
445 成速度 ( $P_{\text{net}}$ ) の実測値の最高値は光量  $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で  $9.5 \pm 5.2 \mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$   
446 となった。一方, 水温 24°Cでは, 暗条件下の暗呼吸速度は $-5.93 \pm 0.97 \mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  と  
447 なり, 光量  $200 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で  $P_{\text{net}}$  が  $24.3 \pm 3.5 \mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  となった。 $P_{\text{net}}$  の実測  
448 値の最高値は光量  $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で  $45.3 \pm 7.1 \mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  となった。

449 モデルカーブにフィットさせた結果, 水温 15°Cの最大純光合成速度 ( $NP_{\text{max}}$ ) は  $14.7 \mu\text{g O}_2$   
450  $\text{g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  (11.9 – 17.7, 最高密度信用区間, highest density credible intervals, 95% HDCl), 補償  
451 光量 ( $E_c$ ) と飽和光量 ( $E_k$ ) はそれぞれ  $47.1 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (31.2 – 67.4, 95% HDCl)と  
452  $103.8 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (62.1 – 174.3, 95% HDCl)となった。一方, 水温 24°Cの  $NP_{\text{max}}$  は  $51.9$   
453  $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$  (48.4 – 55.5, 95% 95% HDCl),  $E_c$  と  $E_k$  はそれぞれ  $29.3 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$

454 (22.1 – 36.1, 95% HDCl)と 226.3  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (192.8 – 264.7 95% HDCl)となった。初期  
455 勾配 ( $\alpha$ ) と暗呼吸速度は Table 4 に示す。

456

457 **光合成速度と呼吸速度に対する温度の影響**：ウミジグサ葉身の純光合成速度と呼吸速度  
458 から得られたデータを peaked-Arrhenius モデルにフィットさせた総光合成速度は、水温  
459 30.5°C ( $T_{opt}^{GP}$ ; 29.3 – 31.8, 95 %HDCl) で 32.0  $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{ww}^{-1} \text{min}^{-1}$  (最大総光合成速度  $GP_{max}$ ; 29.8  
460 –34.0, 95 %HDCl) に達し、山なりの曲線を呈した (Fig. 7a; Table 5)。他のパラメータは Table  
461 5 に記す。

462 純光合成速度の実測値は、水温 28°Cで最高値  $18.5 \pm 2.96$  (SD)  $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{ww}^{-1} \text{min}^{-1}$ , 32°Cで  
463  $17.6 \pm 5.08$  (SD)  $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{ww}^{-1} \text{min}^{-1}$  となり、それ以上の温度で低下した。低温側も徐々に低下  
464 し、8°Cで  $2.32 \pm 1.12$   $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{ww}^{-1} \text{min}^{-1}$  となった (Fig. 7b)。暗呼吸速度の実測値は、水温が高  
465 くなるほど呼吸の消費速度が高くなり、8°Cで  $-1.96 \pm 1.076$   $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{ww}^{-1} \text{min}^{-1}$  だったが、40°C  
466 で  $-12.3 \pm 0.91$   $\mu\text{g O}_2 \text{g}_{ww}^{-1} \text{min}^{-1}$  となった (Fig. 7c)。

467

468 **光化学系 II の最大量子収率に対する温度の影響**：ウミジグサの草体を 3 日間 (暴露開始  
469 日を 0 日, 以後 1–3 日後), 水温 8–40°Cの 9 条件で温度暴露した結果, 実験開始 2 日後の  
470 40°Cで  $F_v/F_m$  が  $0.596 \pm 0.057$  (SD)とやや低下し, 3 日後の 12°Cで  $0.613 \pm 0.064$  と低下した  
471 (Fig. 8)。なお, 3 日目の 8°Cはインキュベーターの温度制御不良により解析から削除した。

472 得られた値を peaked-Arrhenius モデルにフィットさせた結果, 各測定日のピークは 1 日後に  
473 21.0°C (10.7 – 30.0, 95% 最高密度信用区間, highest density credible intervals, 95% HDCl) で  
474  $F_v/F_m$  が 0.748 (0.730 – 0.769, 95% HDCl;  $F_v/F_m(max)$ ), 2 日後に 21.9°C (16.4 – 26.4, 95% HDCl)  
475 で  $F_v/F_m$  が 0.783 (0.766 – 0.800, 95% HDCl), 3 日後に 23.9°C (22.0 – 26.1, 95% HDCl) で  
476  $F_v/F_m$  が 0.804 (0.783 – 0.824, 95% HDCl) と推定された (Fig. 8a, b, c)。他のパラメータにつ  
477 いては, Table 6 に記す。

478

479 **光化学系 II の最大および実効量子収率に光量と温度が複合的に及ぼす影響：ウミジグサ**  
480 の草体を水温 15°C, 光量 300  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で暴露した結果, 初期値  $0.789 \pm 0.021$  SD  
481 ( $F_v/F_m$ ) に対して光・温度暴露中は 2 時間で  $0.551 \pm 0.139$  (光暴露中は  $\Delta F/F_m'$ ), 4 時間で  
482  $0.547 \pm 0.077$ , 8 時間で  $0.555 \pm 0.061$ , 12 時間で  $0.507 \pm 0.0073$  (対初期値  $p < 0.0001$ ) とや  
483 や低下した (Fig. 9a)。暴露後, 遮光して暗馴致開始 30 分後 (実験開始 12.5 時間後) は  $0.608$   
484  $\pm 0.078$  ( $F_v/F_m$ ; 対初期値  $p < 0.0001$ ) で推移し, 暗馴致 12 時間後 (実験開始 24 時間後) は  
485  $0.660 \pm 0.066$  ( $F_v/F_m$ ; 対初期値  $p = 0.0004$ ) となり, 概ね回復した (Table S4)。

486 草体を 15°C, 光量 1,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で暴露した結果, 初期値  $0.737 \pm 0.071$  ( $F_v/F_m$ )  
487 に対して光・温度暴露中は 2 時間で  $0.375 \pm 0.054$  (光暴露中は  $\Delta F/F_m'$ ), 4 時間で  $0.283 \pm$   
488  $0.159$ , 8 時間で  $0.158 \pm 0.145$ , 12 時間で  $0.230 \pm 0.120$  (対初期値  $p < 0.0001$ ) と顕著に低下  
489 した (Fig. 9b)。暴露後, 遮光して暗馴致開始 30 分後 (実験開始 12.5 時間後) は  $0.170 \pm 0.075$

490 ( $F_v/F_m$ ; 対初期値  $p < 0.0001$ ) で推移し, 暗馴致 12 時間後 (実験開始 24 時間後) は  $0.375$   
491  $\pm 0.183$  ( $F_v/F_m$ ; 対初期値  $p < 0.0001$ ) となり, 回復しなかった。

492 草体を  $24^\circ\text{C}$ , 光量  $300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で暴露した結果, 初期値  $0.800 \pm 0.018$  ( $F_v/F_m$ )  
493 に対して光・温度暴露中は 2 時間で  $0.706 \pm 0.041$  (光暴露中は  $\Delta F/F_m'$ ), 4 時間で  $0.593 \pm$   
494  $0.115$ , 8 時間で  $0.592 \pm 0.101$ , 12 時間で  $0.625 \pm 0.060$  (対初期値  $p < 0.0001$ ) とやや低下し  
495 た (Fig. 9c)。暴露後, 遮光して暗馴致開始 30 分後 (実験開始 12.5 時間後) は  $0.731 \pm 0.040$   
496 ( $F_v/F_m$ ; 対初期値  $p = 0.0044$ ) で推移し, 暗馴致 12 時間後 (実験開始 24 時間後) は  $0.735$   
497  $\pm 0.040$  ( $F_v/F_m$ ; 対初期値  $p = 0.0070$ ) となり, ほぼ回復した。

498 草体を  $24^\circ\text{C}$ , 光量  $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で暴露した結果, 初期値  $0.782 \pm 0.032$  ( $F_v/F_m$ )  
499 に対して光・温度暴露中は 2 時間で  $0.462 \pm 0.069$  (光暴露中は  $\Delta F/F_m'$ ), 4 時間で  $0.389 \pm$   
500  $0.111$ , 8 時間で  $0.358 \pm 0.095$ , 12 時間で  $0.349 \pm 0.109$  (対初期値  $p < 0.0001$ ) と低下した (Fig.  
501 9d)。暴露後, 遮光して暗馴致開始 30 分後 (実験開始 12.5 時間後) は  $0.510 \pm 0.139$  ( $F_v/F_m$ ;  
502 対初期値  $p < 0.0001$ ) で推移し, 暗馴致 12 時間後 (実験開始 24 時間後) は  $0.717 \pm 0.064$   
503 ( $F_v/F_m$ ; 対初期値  $p = 0.4315$ ) となり, 回復した (Supplementary Table S4)。その他の有意性  
504 の検定は Supplementary Table S4 に記す。

505

506 **生育地における温度と光量**: ウミジグサ生育地における月平均水温は, 最低水温が 2017  
507 年 3 月の  $20.8^\circ\text{C} \pm 0.6 \text{ SD}$ , 最高水温が 8 月の  $30.4^\circ\text{C} \pm 1.0 \text{ SD}$  で推移した (Table 7)。なお,

508 実測値での最低値と最高値は、2017年3月27日の18.4°C、7月25日の32.8°Cだった。光  
509 量ロガーを設置した期間の中で、晴天だった3月28日の正午12時台の平均光量は1,615 ±  
510 75  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (±SD) となり (Fig. 10a), 11月28日12時台は583 ± 54  $\mu\text{mol}$   
511  $\text{photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 29日の12時台は481 ± 272  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  だった (Fig. 10b)。なお、3  
512 月28日と29日は干潮時刻が13:23 (12 cm) と14:01 (2 cm) で正中時刻は潮が引いてい  
513 た。一方、11月28日と29日は満潮時刻が14:47 (156 cm) と15:39 (166 cm) と正中時刻  
514 は潮が高かった。

515

### 516 3.3. 水中測定によるウミシヨウブの光合成光化学効率の日周変化

517  $\Delta F/F_m'$ は、日の出前の5:31–5:42の測定で平均 $0.741 \pm 0.026$ (標準偏差, standard deviation),  
518 葉上の光量は0  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  だった (Fig. 11)。その後、5:57に日の出時刻を迎え、  
519  $\Delta F/F_m'$ は6:33–6:40の測定で $0.749 \pm 0.018$ , 葉上の光量は $22.5 \pm 2.8 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  だっ  
520 た。 $\Delta F/F_m'$ と葉上の光量は、8:45–8:54の測定で $0.283 \pm 0.119$  と $445.2 \pm 189.8 \mu\text{mol photons}$   
521  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となり、光量の増加に伴って $\Delta F/F_m'$ が低下した。一方、11:17–11:27の測定では雲が  
522 断続的に通過して日差しが不安定となり、 $\Delta F/F_m'$ と葉上の光量は $0.438 \pm 0.123$  と $350.5 \pm 68.2$   
523  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となった。正中前後は日差しも回復し、12:30–12:37の測定で $0.318 \pm$   
524  $0.065$ , 光量 $629.5 \pm 215.5 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となった。その後、 $\Delta F/F_m'$ と葉上の光量は、13:29  
525 –13:35の測定で $0.346 \pm 0.103$  と $291.4 \pm 89.2 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 14:26–14:32の測定で0.315

526  $\pm 0.056$  と  $390.9 \pm 57.4 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で推移し, 15:25 – 15:29 の測定で  $0.426 \pm 0.062$  と  
527  $164.2 \pm 8.8 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 16:26 – 16:30 の測定で  $0.386 \pm 0.083$  と  $195.7 \pm 20.5 \mu\text{mol}$   
528  $\text{photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 17:26 – 17:31 の測定で  $0.404 \pm 0.117$  と  $138.5 \pm 24.9 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  となっ  
529 た。雲が 13 時頃から 15 時頃に断続的に通過した関係で日差しが不安定だったものの, 全  
530 体としては光量の低下に伴って  $\Delta F/F_m'$  がゆるやかに回復した。夕刻には日差しも傾き,  
531  $\Delta F/F_m'$  と葉上の光量は 18:25 – 18:28 の測定で  $0.490 \pm 0.124$  と  $83.3 \pm 8.5 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$   
532 となり, 日没時刻の 19:36 直後の測定では (19:36 – 19:40) では,  $0.678 \pm 0.075$ , 光量  $1.0 \pm$   
533  $0.0 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  と  $\Delta F/F_m'$  が日の出時に近い値まで回復した。 $\Delta F/F_m'$  と測定時の葉上光  
534 量は負の相関があり, GLM に近似した結果は  $y^{-1} = 1.5372 + 0.0036x$ ,  $R^2_{\text{adj}} = 0.532$  だった (Fig.  
535 12)。  
536

537

## 4. 考察

538

### 4.1. アマモ

539

日本のアマモの生育環境に関する報告において、最も寒冷な北海道では年間の水温変動

540

範囲は 3–20°C の間の約 17°C、鹿児島湾の場合は 15–28°C の間の約 13°C 程度である（河野ら

541

2012b; Kokubu *et al.* 2015; 寺田ら 2021b)。光量 50  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  において、各温度で 5

542

日間の暴露をした  $\Delta F/F_m'$  の温度応答は、温度曲線が最大値となる水温  $T_{opt}^{\Delta F/F_m'}$  が暴露期間中

543

に 19.0–27.4°C の間となる山なり状となり、4°C においても、 $\Delta F/F_m'$  が 0.5 以上の値を示した。

544

一方、 $\Delta F/F_m'$  は 28°C までは高く推移したが、32°C では暴露開始 2 日後以降顕著に低下し、

545

36°C、40°C ではほぼ 0 となった。光合成活性の温度応答は、酸素発生速度による総光合成速

546

度でも同様の応答を示し、最大水温  $T_{opt}^{GP}$  が 31.0°C となった（河野ら 2012b）。この温度は  $T_{opt}^{\Delta F/F_m'}$

547

よりも高かったが、呼吸速度が高温ほど高くなることから、代謝を加味した純光合成速度で

548

はやや低い温度（30.3°C）をピークに低下しており、 $\Delta F/F_m'$  と総光合成速度の高温側の温度

549

応答は概ね似た結果と評価できる。これらの光合成温度応答は、28–30°C を光合成活性低下

550

の閾値とし、30°C では葉の炭素収支が負になって枯死に至るとする三重県や米国マサチュ

551

ーセッツ州の多年生株の報告と類似していた（Marsh *et al.* 1986; Abe *et al.* 2008b）。さらに、

552

三重県の草体の相対成長率に基づく上限温度も 28°C と報告されており、本研究の光合成に

553

基づく閾値とも概ね一致した（Abe *et al.* 2008a）。草体の成長試験は本研究で実施していな

554

いが、光合成活性低下の閾値の温度は多年生株と一年生株で顕著な違いはないことから、鹿

555 児島産の一年生株の相対成長率についても同程度の温度が閾値であると推察される。鹿児島  
556 島湾の水温は7月下旬から8月、9月上旬に28℃台に達するが、日平均水温で29℃以上に  
557 達する日が1週間程度継続達する場合もある（河野ら2012b; Kokubu *et al.* 2015）。鹿児島湾  
558 のアマモ場では、夏期に成長の上限温度や光合成活性低下の閾値温度よりも高いレベルで  
559 水温が比較的長期にわたり推移することが、夏期に株が残存しない理由のひとつである可  
560 能性が示唆された。実際、一年生アマモは夏期の期間、底質中に種子のままで越夏し、水温  
561 が25℃を下回る10月中下旬頃に発芽がみられる。鹿児島湾の一年生個体群については、種  
562 子の温度耐性等も今後、明らかにしていく必要があると考える。

563 光合成における高温ストレスは、葉緑体のチラコイド膜の構造変化や過酸化水素(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>)  
564 の蓄積に関連し、PSIIの反応中心を構成するサブユニットのひとつであるD<sub>1</sub>タンパク質の  
565 新規合成(*de novo synthesis*)を阻害することが知られている(Allakhverdiev and Murata. 2004,  
566 2008; Takahashi and Murata 2008; Roleda 2009)。本研究において、36℃以上で $\Delta F/F_m'$ や総光合  
567 成速度が著しく低下したことから、高温ストレスによってPSIIが不活性化されたと推察  
568 された。また、高温暴露では、光合成による同化に加え、呼吸による異化を含む草体のすべ  
569 ての代謝に負荷が生じて生理状態が悪化し、結果として光合成活性の低下に拍車がかかっ  
570 た可能性も考えられた。

571 本研究では低温側においても、4℃において $T_{opt}^{GP}$ 時の光合成速度の半分程度を維持してお  
572 り、こちらも $\Delta F/F_m'$ とよく似た温度応答を示した。鹿児島湾のアマモ実生が10℃未満の温

573 度に自然環境でさらされることは、冬期の寒波の際に干出して気温の影響を受ける可能性  
574 等を除いてほとんどないが、10°C未満での温度環境も光合成活性は維持されると推察され  
575 ることから、この傾向についても、多年生株と概ね同等と考えられた。しかし、8°Cの条件  
576 で光量  $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  を12時間光暴露した結果、光暴露した状態で測定する  $\Delta F/F_m'$   
577 が同じ光量での20°Cの結果と比べて顕著に低下し、暴露後の12時間の暗馴致後に測定する  
578  $F_v/F_m$  が初期値まで回復しなかったことから、低温と強光の複合ストレスによって光阻害が  
579 助長されたことが示唆された。実際、PSIIの反応中心を構成するD<sub>1</sub>タンパク質の新規合成  
580 は温度低下とともに減少することから、低温条件はPSIIの修復に負の影響を与えており、  
581 その結果として光阻害からの回復が停滞した可能性が考えられた (Allakhverdiev and Murata.  
582 2004; Takahashi and Murata 2008)。

583 自然環境下におけるアマモの  $\Delta F/F_m'$  の日周変化では、伸長期 (1月)、繁茂期 (3月)、開  
584 花期 (5月) のいずれにおいても、 $\Delta F/F_m'$  が光量と負の応答を示し、一日の中でダイナミッ  
585 クに変化した。また、海面直上の光量は5月の正中時に最大  $1,941 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  に達  
586 したが、この値は鹿児島湾の春の海面光量に関する過去の報告 (約  $2,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$   
587 <sup>1)</sup> と概ね同程度であった (Kokubu *et al.* 2015; Terada *et al.* 2018)。調査日のアマモ葉身上の  
588 光量は最大  $700 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  程度だったが、大潮の干潮時には葉の上部が海面に達す  
589 る時間帯もあり、アマモの光環境は天候や干満で大きく変化すると考えられる。実際、 $\Delta F/F_m'$   
590 は日の出時に高く、正中時に最低を示したが、午後の光量の減少に伴って回復し、日没時に

591 は日の出時とほぼ同じ値まで回復した。ただし、アマモ葉上の光環境と  $\Delta F/F_m'$  は、測定日  
592 の同じ時間帯でも株によりばらつきが大きかった。測定は葉身の光があたる面を測定した  
593 が、葉の向きや波浪等で光環境は一様でないことに起因すると考えられる。しかし、光量に  
594 対する  $\Delta F/F_m'$  の負の応答は、3回の調査を通じて共通してみられ、ポルトガル産の *Zostera*  
595 *noltii* Hornemann (アマモ科) や *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson (ベニアマモ科)、メキ  
596 シコ産 *Thalassia testudinum* K.D.Koenig (トチカガミ科)、オーストラリア産の *Posidonia*  
597 *australis* Hooker f. (ポシドニア科) やウミヒルモ *Halophila ovalis* (R.Brown) Hooker f. (トチ  
598 カガミ科) などの海草類でも報告されている (Ralph *et al.* 1998; Enríque *et al.* 2002; Silva and  
599 Santos 2003)。また、同様の応答は、ホンダワラ類やコンブ類などの海藻類でも報告されて  
600 おり、海産光合成生物に広くみられる応答であるとも言える (Heanelt *et al.* 1993; Abdala-Díaz  
601 *et al.* 2006; Gévaert *et al.* 2003)。このような日周変化の応答は、強光阻害そのものと捉えるこ  
602 とも可能かもしれないが、午後の光量低下ですみやかに回復することから、強光下での慢性  
603 的な光阻害を回避するための応答とも推察される。強光条件下では、 $\Delta F/F_m'$  の減少と共に、  
604 過剰な光エネルギーから光反応中心を守るために、光エネルギーを熱として放出する熱放  
605 散の量的指標である NPQ が増加すると言われている。本研究では NPQ を測定していない  
606 ことから、今後は強光ストレス条件下での NPQ の応答を一年生アマモでも明らかにする必  
607 要がある。本研究において、晴天の正中時に  $\Delta F/F_m'$  が顕著に低下したが、このような光環境  
608 で一次生産が抑制されているかについても今後の研究が必要と考える。三重県産のアマモ

609 実生を用いた純光合成速度による光合成・光曲線では、光量  $100 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  前後で  
610 飽和光量に達することが報告されており、顕著な強光阻害はみられていない (Abe *et al.* 2008b)。  
611 このことから察すると、アマモの  $\Delta F/F_m'$  は日中低下するものの、一次生産は午前中の早い段  
612 階から飽和に達し、日中は一定で推移する可能性も示唆される。これらの点についても、鹿  
613 児島湾の一年生アマモを用いて明らかにする必要があると考える。

614 自然群落の日周変化の測定では、正中後は光量の低下に伴って  $\Delta F/F_m'$  が回復したが、実験  
615 系での 12 時間の強光暴露 ( $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) では、 $F_v/F_m$  が  $8^\circ\text{C}$  で回復せず、 $20^\circ\text{C}$   
616 においては概ね回復したもの、初期値までには至らなかった。自然の生育環境では、光量は  
617 時間に沿って山なりの曲線となることから、 $1,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  を超える強光条件が  
618 12 時間に及ぶことがないのに対し、実験系では 12 時間の連続暴露を行ったことが暗馴致後  
619 の結果に影響したと考えられた。このことから、低温で光阻害が複合的に発生する可能性は、  
620 多年生個体群の分布北限域の冬季を除き、一年生個体群では現実的に起こりにくいと推察  
621 された。

622 本研究の調査地は、水深 2–3 m の平坦な砂泥底を底質とし、葉身上の光量は、海面光量の  
623 5.7% とされている補償光量よりも高い光環境にみられた (Abe *et al.* 2003)。一方で、薩摩半  
624 島北西部の笠沙では、アマモが水深 4–6 m の砂泥底に生育することが報告されている (中  
625 島ら 2013)。今後は、一年生アマモの生育可能水深の推定や、西日本における藻場の減少の  
626 要因のひとつと言われる食害等の影響の解明、モニ 1000 調査地も含めた鹿児島湾内外のア

627 マモの分布現況を調査することで、一年生個体群の保全や再生を見据えた基礎的知見を得  
628 ることが求められる。

629

#### 630 4.2. ウミジグサ

631 ウミジグサは太平洋西部とインド洋熱帯域に広く分布するが、南西諸島が太平洋西部に  
632 おける分布の北限に位置する。本種は種子島での採集記録があるが、九州南部からは報告さ  
633 れていない。また、大隅諸島（種子島、屋久島等）と奄美大島の間位置するトカラ列島に  
634 は海草の生育適地がないことから、まとまった群落としては奄美大島以南が主な分布域と  
635 なっている（河野ら 2012; 大場と宮田 2020; 鈴木ら 2022a,b）。奄美大島北部の本種生育地で  
636 測定された月平均水温は 2017 年 3 月で 20.8°Cを示し、20°C付近が冬季の最低水温となっ  
637 ている（Fukumoto *et al.* 2018）。また、種子島の冬季水温（2–3 月頃）も、黒潮とその分枝流の  
638 影響から 18–19°Cで推移し（水産研究・教育機構リアルタイム海洋情報収集解析システム、  
639 <https://buoy.nrifs.affrc.go.jp/>, 2022 年 6 月 19 日閲覧）、奄美大島の冬季水温の環境に比較的  
640 近い（Xu *et al.* 2021）。一方、九州南部の鹿児島湾の藻場では冬季水温が 15°C前後まで低下す  
641 ることから、大隅諸島以南と九州南部では冬季の水温環境が大きく異なる（河野ら 2012b;  
642 Watanabe *et al.* 2014; 倉堀ら 2022）。

643 水温 15°Cと 24°Cで得られた光合成・光曲線は、どちらもミカエリス・メンテン式に準じ  
644 た曲線を示したが、最大純光合成速度 ( $NP_{max}$ ) は大きく異なり、水温 15°Cでは 24°Cの  $NP_{max}$

645 の約 30%まで抑制された。また、光量  $300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  下で得られた光合成・温度曲  
646 線は  $30.5^\circ\text{C}$  ( $T_{opt}^{GP}$ ) で最大総光合成速度 ( $GP_{max}$ ) に達したが、 $20^\circ\text{C}$ 未満では総光合成速度と  
647 呼吸速度とも顕著に低下した。さらに、最大量子収率 ( $F_v/F_m$ ) の応答においても、 $16^\circ\text{C}$ 以下  
648 で低下したことから、鹿児島湾の冬季水温に該当する  $15^\circ\text{C}$ の温度環境では、生理状態が著  
649 しく抑制されることが示唆された。

650  $F_v/F_m$  の最大値 ( $F_v/F_{m \max}$ ) は 3 日間の温度暴露で  $23.9^\circ\text{C}$  ( $T_{opt}^{Fv/Fm}$ ) と推定されたことか  
651 ら、 $T_{opt}^{GP}$  の方が高い傾向を示した。 $F_v/F_m$  は PSII の電子伝達の状態に影響を受けるが、総光  
652 合成速度は光合成に加え、呼吸も含めた代謝に負荷が生じて生理状態が影響を受けやすい。  
653 一般に、呼吸速度は高温ほど増加することから、 $T_{opt}^{GP}$  は草体の生理状態全体で捉えた場合、  
654 閾値と見なすことができる (Eggert *et al.* 2012)。奄美大島の生育地の夏季水温は、龍郷湾や  
655 笠利湾の湾奥部の浅所に位置することと、気温や太陽光の影響で  $30^\circ\text{C}$ 台に達したが、 $T_{opt}^{GP}$  に  
656 一致することから、夏季の水温環境は光合成の閾値に近い環境であると示唆された。光合成  
657 における高温ストレスは、PSII の反応中心を構成するサブユニットのひとつである  $D_1$  タン  
658 パク質の新規合成 (*de novo synthesis*) を阻害することについてはアマモの欄に記述のとおり  
659 である。本研究における高温での  $F_v/F_m$  や総光合成速度の低下に関してもこれらの影響が考  
660 えられるが、本種についても活性酸素の蓄積や *de novo synthesis* の阻害等についても今後明  
661 らかにしていく必要があると考える。

662 本種を水温 15°C と 24°C, 光量 300 (低光) と 1000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (強光) で 12 時間  
663 温度・光暴露を行い, その後は夜間に該当する 12 時間の暗馴致を各実験温度条件で行った  
664 結果, いずれの条件でも光暴露中に実効量子収率 ( $\Delta F/F_m'$ ) が低下したが, 暗馴致後の回復  
665 の有無は実験条件によって異なった。24°Cでは, 両光条件とも光暴露中に  $\Delta F/F_m'$ が低下し  
666 たが, 12 時間の暗馴致後は, (遮光下で測定する)  $F_v/F_m$ が実験開始時(初期値)の  $F_v/F_m$ と  
667 ほぼ同程度まで回復した(低光:  $p = 0.0070$ ; 強光:  $p = 0.4315$ )。15°Cの低光条件において  
668 も, 12 時間の暗馴致後の  $F_v/F_m$ は初期値の  $F_v/F_m$ と概ね同程度まで回復した ( $p = 0.0004$ )。  
669 また, 暗馴致中は馴致開始 30 分で回復の過程が始まっており, 夜間間にすみやかに回復  
670 が開始することが示唆された。しかし, 15°Cの強光条件では, 光暴露中に  $\Delta F/F_m'$ が顕著に  
671 低下し, 暗馴致後も  $F_v/F_m$ が回復しなかったことから ( $p < 0.0001$ ), アマモの場合と同様に,  
672 低温と強光の複合ストレスによって光障害が助長されたことが示唆された。

673 本種の光合成・光曲線における飽和光量 ( $E_k$ ) は 15°Cで 103.8  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 24°C  
674 で 226.3  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ だったが, 生育水深は 2 m 前後であり, 晴天時の正中の光量は  
675 約 1,600  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に達していた。しかし, 24°Cの条件では光量 1,000  $\mu\text{mol photons}$   
676  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ に 6 時間光暴露された場合でも, 夜間に該当する 12 時間の暗馴致によって回復して  
677 いることから, 強光環境に比較的適応していると推察される。一方, 15°Cの条件では顕著な  
678 光障害が発生し, 夜間の暗馴致を経ても回復に至らない。このような低温と強光の複合スト

679 レスの存在も、冬季水温が 15°Cに達する九州南部に本種が見られない要因のひとつになっ  
680 ている可能性も考えられた。

681 奄美大島に生育するウミジグサは、20–30°Cにおける光合成によく適応しており、この水  
682 温帯では強光に対する耐性も高いと考えられたが、分布の北限よりも北に位置する鹿児島  
683 湾などの冬季水温条件では光合成が抑制され、光阻害も起きやすいことが示唆された。しか  
684 し、本研究では、生育地の光環境はロガーを用いて測定出来たが、生育地における実際の生  
685 育環境下での光合成活性の挙動等は明らかになっていない。今回、アマモとウミシヨウブに  
686 対して Diving-PAM を用いた水中測定を行ったが、ウミジグサに対しては実施できなかった。  
687 今後は本種についても水中測定を行うことで、実際の生育環境下での光合成の応答等を明  
688 らかにしていく必要があると考える。また、本種を中心とした亜熱帯性アマモ場の保全に際  
689 しては、季節的な消長や開花期の把握等、分布北限域における生態の解明も不可欠である。  
690 今後はこのような研究を行い、保全に際しての有効な基礎的知見を充実することが望まれ  
691 る。

692

#### 693 4.3. ウミシヨウブ

694 ウミシヨウブの光合成の水中測定の結果、アマモの場合と同様に、本種の  $\Delta F/F_m'$  も光量と  
695 負の応答を示し、一日の中でダイナミックに変化する応答を示した。また、ウミシヨウブの  
696 葉上の光量は最大で約  $600 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  程度だったが、大潮の干潮時には葉の上部が

697 海面に達する時間帯もあり、本種の光環境は天候や干満で大きく変化すると考えられた。こ  
698 のような日周変化の応答は、強光阻害そのものと捉えることも可能かもしれないが、午後の  
699 光量低下ですみやかに回復していることから、強光下での慢性的な光阻害を回避するため  
700 の応答とも推察される。本種でも、アマモと同様に暗馴致を必要とする NPQ を測定できな  
701 かったが、NPQ が  $\Delta F/F_m'$  と連動する場合、正中付近では NPQ が顕著に増加する可能性も考  
702 えられる。今後は強光ストレス条件下での NPQ の応答をウミシヨウブでも明らかにするこ  
703 とが求められる。

704 本研究では水深 2 m 前後の海面に近い葉を測定したが、*Z. noltii* では垂直分布の上限と下  
705 限の個体で  $F_v/F_m$  の低下の程度が異なると報告されており (Silva and Santos 2003)、水深を  
706 変えた測定も今後は必要であると考え。今回は調査時間等の制約で  $\Delta F/F_m'$  と光量の測定  
707 に留まったが、西表島での水中測定は、今回のような練習船の錨泊中のような機会でないか  
708 ぎり難しいことから、このような結果が得られたこと自体は大変な貴重なものとする。

709

#### 710 4.4. 総合考察

711 本研究では、海草や海藻のエコトーンである九州南部から薩南諸島北部、および亜熱帯性  
712 種の群落を形成している八重山諸島に生育するアマモ、ウミジグサ、ウミシヨウブの 3 種に  
713 ついて、光合成に対する温度や光の影響を室内実験と生態系における測定を通して研究を  
714 行った。

715 光合成活性に基づく高温の応答と耐性は、温帯性種のアマモと熱帯性種のウミジグサで  
716 異なった。アマモの  $\Delta F/F_m'$  は暴露1日目まで 28°Cまで高く推移したものの、32°Cでは2日  
717 目以降顕著に低下し3日目以降ではほぼ0の値となった。総光合成速度による光合成・温  
718 度曲線の最大総光合成速度 ( $GP_{max}$ ) の温度 ( $T_{opt}^{GP}$ ) は 31.0°Cで最大となったが、光合成・温  
719 度曲線の最大値の温度はそれ以上で光合成活性が低下する閾値となっており、高温では呼  
720 吸速度増加に伴って代謝も高くなることから、28°Cより高い温度環境には適応していない  
721 と示唆される。一方、ウミジグサの光合成温度曲線の最適温度 ( $T_{opt}^{GP}$ ) はより高温という訳  
722 ではなく、30.5°Cとアマモと同程度となった。ただし、 $F_v/F_m$  はでは暴露1日目の28°C以上  
723 でも高い値で推移しており、3日目の36°C以上で低下が見られたことと、オーストラリアの  
724 グレートバリアリーフ産のウミジグサも高温の耐性を有することが知られていることから、  
725 アマモと比べてより高い水温に適応している可能性は高いと示唆される。ただし、本研究で  
726 はアマモを明暗条件で5日間の暴露を行って  $\Delta F/F_m'$  を測定したのに対し、ウミジグサにつ  
727 いては暗条件で暴露を行って  $F_v/F_m$  を測定したことから、単純な比較は難しい。同条件で再  
728 実験を行うことでより自然環境下に近い温度応答が明らかになると考えられる。鹿児島湾  
729 と奄美大島の生育地で測定した水温は、前者は下記に28°Cに達して最大30°C近くになるの  
730 に対し、奄美大島の生育地では内湾の浅所ということもあって31°C台に達する。鹿児島湾  
731 のアマモは夏季に全て消失するが、これまで通年見られていた下甕島のアマモ群落が2022

732 年夏に全て枯死したことから（寺田，私信），鹿児島湾および周辺域の水温環境はアマモの  
733 夏季の生残の閾値に近いことが推察される。

734 光と温度の複合的なストレスがアマモとウミジグサの PSII の最大および実効量子収率に  
735 及ぼす影響と応答では，低温と強光が重なる環境下で  $\Delta F/F_m'$  の顕著な低下が共通して見ら  
736 れ，夜間に該当するその後の暗馴致を経ても， $F_v/F_m$  の回復が見られなかった。アマモに関  
737 しては， $\Delta F/F_m'$  の温度に対する応答から，北海道まで広く分布する多年生株と鹿児島産の  
738 一年生株で同等の応答を示すことが示唆されたが，本実験において低温と強い光の複合ス  
739 トレスによって光阻害が助長されることも示唆された。ウミジグサについては本種が生育  
740 する奄美大島の生育水温以下の  $15^{\circ}\text{C}$  の低温環境でアマモと同様の複合ストレスによる光阻  
741 害の助長がみられ，光合成・光曲線の実験で得られた酸素発生速度・呼吸速度における応答  
742 からも低水温での顕著な光阻害が見られた。両種の光と温度の複合ストレス実験は，低温条  
743 件の温度が異なることから単純比較はできないが，低温で極端に強い光環境に晒される場  
744 合，低温光ストレスとなる可能性が示唆される。しかし，冬季は夜間に引き潮となることが  
745 多いことと，低温の強光環境になる可能性を考えた場合，ゼロとは言えないがそれほど高く  
746 ないと考える。ただし，ウミジグサの光合成・光曲線と温度曲線が  $15^{\circ}\text{C}$  で強く抑制される  
747 ことと， $15^{\circ}\text{C}$  での強光ストレスが顕著に生じていることを考慮すると，本種が南西諸島より  
748 北に位置する鹿児島湾で見られない主要因となっていると考えられた。ただし，本種は種子  
749 島での生育記録もあることから，温暖化等で鹿児島湾の冬季水温が高止まりした場合，加

750 入・定着する可能性は十分に考えられる。また、ウミジグサの種子島での現在の生育状況や  
751 生育環境の知見もさらに集積する必要がある。

752 本研究ではウミショウブについて同様の室内実験を行うことはできなかったが、石垣島  
753 での本種群落の衰退や生育不良が近年益々顕著となっていることから（水産研究教育機構、  
754 島袋寛盛氏、私信）、アマモやウミショウブと同様の光合成における生理生態の知見を明ら  
755 かにし、生育環境の過去の知見や最新のデータとともに原因の追究が急がれる。

756 九州南部や南西諸島には 15 種類以上の海草類が分布しており、本研究ではそのなかから  
757 3 種を取り扱った。九州南部から南西諸島では海草構成種の種構成や生育環境が地域によっ  
758 て異なり、各種の温度や光応答が異なることから、アマモ場の保全に際しては、対象地域の  
759 植生や環境を十分に把握して実施することが重要と思われる。本研究において、分布と生育  
760 環境の異なる 3 種の知見を得たことにより、今後は 3 種以外の温帯・熱帯性海草の生理生  
761 態と環境適応の知見を蓄積していくことが重要と考える。特に、八重山諸島に生育するウミ  
762 ショウブの群落では、様々な下草が混生することで高密度なアマモ場を形成している。ウミ  
763 ショウブの生育水深は一般にリュウキュウスガモやリュウキュウアマモよりやや深い 2 m  
764 前後の水深であることや、大型のウミショウブ群落の中で生育する小型海草の光環境はウ  
765 ミショウブが生育していない八重山諸島以北に生育する同種とは異なると推察されること  
766 から、ウミジグサを含めた八重山諸島に生育する熱帯性海草の生育環境下での  $\Delta F/F_m'$  の日  
767 周変化を明らかにすることで、八重山諸島の植生変化に対する知見を得られると考える。

768

## 5. 謝辞

769 本研究を遂行するに際し、ご指導を賜りました鹿児島大学大学院連合農学研究科教授の寺  
770 田竜太先生と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教授  
771 の Gregory N. Nishihara 先生に心より御礼申し上げます。また、鹿児島大学水産学部教授の山  
772 本智子先生、鹿児島大学総合研究博物館教授の本村浩之先生、水産学部助教の遠藤光先生に  
773 は、研究の遂行や学位論文の編纂、公開審査会において有益なご助言を賜りましたことに対  
774 し謝意を表す。なお、本研究は、科学研究費補助金（基盤研究 C：25340012；基盤研究 B：  
775 16H02939, 20H03076, 21H03651）の助成を受けて実施された。研究にご協力いただいた鹿  
776 児島大学大学院連合農学研究科と水産学部、長崎大学海洋未来イノベーション機構・環東シ  
777 ナ海環境資源研究センターの関係各位に感謝申し上げます。

778

779

## 6. 文献

- 780 Abdala-Díaz RT, Cabello-Pasini A, Pérez-Rodríguez E, Conde Álvarez RM, Figueroa FL. 2006. Daily  
781 and seasonal variations of optimum quantum yield and phenolic compounds in *Cystoseira*  
782 *tamariscifolia* (Phaeophyta). Mar. Biol. 148: 459–465.
- 783 Abe M, Hashimoto N, Kurashima A, Maegawa M. 2003. Estimation of light requirement for the growth  
784 of *Zostera marina* in central Japan. Fish. Sci. 69: 89–895.
- 785 阿部真比古, 橋本奈央子, 倉島彰, 前川行幸 2004. 三重県松名瀬沿岸におけるアマモ群落  
786 の構造と季節変化. 日本水産学会誌 70: 523–529.
- 787 阿部真比古, 井上孝広, 森田晃央, 倉島彰, 前川行幸 2009. アマモ種子の水中での姿勢と発  
788 芽の関係. 水産増殖 57: 249–253.
- 789 Abe M, Kurashima A, Maegawa M. 2008a. Temperature requirements for seed germination and  
790 seedling growth of *Zostera marina* from central Japan. Fish. Sci. 74: 589–593.
- 791 Abe M, Kurashima A, Maegawa M. 2008b. High water-temperature tolerance in photosynthetic  
792 activity of *Zostera marina* seedlings from Ise Bay, Mie Prefecture, central Japan. Fish. Sci. 74:  
793 1017–1023.
- 794 阿部真比古, 倉島彰, 前川行幸 2008c. 現存量法を利用したアマモ群落の生産力推定. 水産  
795 増殖 56: 567–572.

- 796 Abe M, Yokota K, Goto M, Kurashima A, Maegawa M. 2008d. Relationship between distribution  
797 patterns of shoots and light conditions on population floor in *Zostera marina* population. Fish.  
798 Sci. 74: 299–307.
- 799 Agawin N. S. R, Duarte CM, Fortes MD, Uri JS, Vermaat JE. 2001. Temporal changes in the  
800 abundance, leaf growth and photosynthesis of three co-occurring Philippine seagrasses. J. Exp.  
801 Mar. Biol. Ecol. 260: 217–239.
- 802 Allakhverdiev SI, Kreslavski VD, Klimov VV, Los DA, Carpentier R, Mohanty P. 2008. Heat stress:  
803 an overview of molecular responses in photosynthesis. Photosyn. Res. 98: 541–550.
- 804 Allakhverdiev SI, Murata N. 2004. Environmental stress inhibits the synthesis de novo of proteins  
805 involved in the photodamage-repair cycle of photosystem II in *Synechocystis* sp. PCC 6803.  
806 Biochim. Biophys. Acta. 1657: 23–32.
- 807 Artika SR, Ambo-Rappe R, Teichberg M, Moreira-Saportii A, Viana I 2020. Morphological and  
808 physiological responses of *Enhalus acoroides* seedlings under varying temperature and nutrient  
809 treatment. Front. Mar. Sci. 7: DOI: 10.3389/fmars.00325.
- 810 Björk M, Uku J, Weil A, Beer S. 1999. Photosynthetic tolerances to desiccation of tropical intertidal  
811 seagrasses. Mar. Ecol. Prog. Ser. 191: 121–126.
- 812 Björk M, Weil A, Semesi S, Beer S. 1997. Photosynthetic utilisation of inorganic carbon by seagrasses  
813 from Zanzibar, East Africa. Mar. Biol. 129: 363–366.

814 Beer S, Waisel Y. 1982. Effects of light and pressure on photosynthesis in two seagrasses. *Aqua. Bot.*  
815 13: 331–337.

816 Beer S, Vilenkin B, Weil A, Veste M, Susel L, Eshel A. 1998. Measuring photosynthetic rates in  
817 seagrasses by pulse amplitude modulated (PAM) fluorometry. *Mar. Ecol. Prog. Res.* 174: 293–  
818 300.

819 Bertelli CM, Unsworth RKF. 2018. Light stress responses by the eelgrass, *Zostera marina* (L). *Front.*  
820 *Environ. Sci.* 6: 39.

821 Bürkner PC. 2017. brms: An R package for Bayesian multilevel models using Stan. *J. Stat. Soft.* 80:  
822 1–28.

823 Bürkner PC. 2018. Advanced Bayesian Multilevel Modeling with the R Package brms. *The R Journal*,  
824 10: 395–411.

825 Che X, Zhang T, Li H, Zhang L, Liu J. 2022. Effect of hypoxia on photosystem II of tropical seagrass  
826 *Enhalus acoroides* in the dark. *Photochem. Photobiol.* 98: 421–428.

827 Campbell SJ, McKenzie LJ, Kerville SP. 2006. Photosynthetic responses of seven tropical seagrasses  
828 to elevated seawater temperature. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 330: 455–468.

829 Campbell SJ, McKenzie LJ, Kerville SP, Bité JS 2007. Patterns in tropical seagrass photosynthesis in  
830 relation to light, depth and habitat. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 73: 551–562.

- 831 Collier CJ, Uthicke S, Waycott M. 2011. Thermal tolerance of two seagrass species at contrasting light  
832 levels: Implications for future distribution in the Great Barrier Reef. *Limnol. Oceanogr.* 56:  
833 2200–2210.
- 834 Collier CJ, Waycott M, Ospina AG. 2012. Responses of four Indo-West Pacific seagrass species to  
835 shading. *Mar. Pollut. Bull.* 65: 342–354.
- 836 Collier CJ, Ow YX, Langlois L, Uthicke S, Johansson CL, O'Brien KR, Hrebien V, Adams MP. 2017.  
837 Optimum temperatures for net primary productivity of three tropical seagrass species. *Front.*  
838 *Plant Sci.* 8: 1446.
- 839 Cosgrove J, Borowitzka MA. Chlorophyll Fluorescence Terminology: An Introduction. In: Suggett DJ,  
840 Prášil O, Borowitzka MA (eds). 2010. Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences: Methods  
841 and applications. *Developments in applied phycology book 4*, Springer, Dordrecht, pp. 1–17.
- 842 Dennison WC, Alberte RS. 1982. Photosynthetic responses of *Zostera marina* L. (Eelgrass) to in situ  
843 manipulations of light intensity. *Oecologia.* 55: 137–144.
- 844 Eggert A. Seaweed responses to temperature. In: Wiencke C, Bischof K. (eds). 2012. *Seaweed biology;*  
845 *Novel insights into ecophysiology, ecology and utilization.* *Ecological Studies* 219. Springer,  
846 Berlin / Heidelberg, pp. 47–66.
- 847 Enríquez S, Merino M, Iglesias-Prieto R. 2002. Variations in the photosynthetic performance along  
848 the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Biol.* 40: 891–900.

- 849 Fukumoto R, Borlongan IA, Nishihara GN, Endo H, Terada R. 2018. The photosynthetic responses to  
850 PAR and temperature including chilling-light stress on the heteromorphic life history stages of  
851 a brown alga, *Cladosiphon okamuranus* (Chordariaceae) from Ryukyu Islands, Japan. *Phycol.*  
852 *Res.* 66: 209–217.
- 853 Gao Y, Jiang Z, Du M, Fang J, Jiang W, Fang J. 2019. Photosynthetic and metabolic responses of  
854 eelgrass *Zostera marina* L. to short-term high-temperature exposure. *J. Oceanol. Limnol.* 37:  
855 199–209.
- 856 Gévaert F, Créach A, Davoult D, Migné A, Levavasseur G, Arzel P, Holl AC, Lemoine Y. 2003.  
857 *Laminaria saccharina* photosynthesis measured in situ: photoinhibition and xanthophyll cycle  
858 during a tidal cycle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 247: 43–50.
- 859 Goodman JL, Moore KA, Dennison WC. 1995. Photosynthetic responses of eelgrass (*Zostera marina*  
860 L.) to light sediment sulfide in a shallow barrier island lagoon. *Aquat. Bot.* 50: 37–47.
- 861 Green EP, Short FT (eds). 2003. *World atlas of Seagrass*. University of California Press, California.
- 862 Hanelt D, Huppertz K, Nultsch W. 1993. Daily course of photosynthesis and photoinhibition in marine  
863 macroalgae investigated in the laboratory and field. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 97: 31–37.
- 864 Henley WJ. 1993. Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in  
865 the context of photo inhibition and diel changes. *J. Phycol.* 29: 729–739.

- 866 平山琢二, 小倉剛, 須藤健二, 上原一郎, 比嘉辰雄, 向井宏, 大泰司紀之 2005. 沖縄県西  
867 表島の西岸における海草の種類と分布. 琉球大学農学部学術報告 52: 1-3.
- 868 今尾和正, 伏見浩 1985. 浜名湖におけるアマモ (*Zostera marina* L.) の生態, 特に一年生ア  
869 マモの成立要因. 藻類 33: 320-327.
- 870 Ito T, Borlongan IA, Nishihara GN, Endo H, Terada R 2021. The effects of irradiance, temperature,  
871 and desiccation on the photosynthesis of a brown alga, *Sargassum muticum* (Fucales), from a  
872 native distributional range in Japan. J. Appl. Phycol. 33: 1777-1791.
- 873 Jiang Z, Huang X, Zhang J, Zhou C, Lian Z, Ni Z 2014. The effects of air exposure on the desiccation  
874 rate and photosynthetic activity of *Thalassia hemprichii* and *Enhalus acoroides*. Mar. Biol. 161:  
875 1051-1061.
- 876 Jassby AD, Platt T. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and  
877 light for phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 21: 540-547.
- 878 環境省自然環境局生物多様性センター 2019a. モニタリングサイト 1000 沿岸域調査, 磯・  
879 干潟・アマモ場, 藻場, 2008-2016 年度とりまとめ報告書. 環境省自然環境局生物多様  
880 性センター, 富士吉田.
- 881 環境省自然環境局生物多様性センター 2019b. 平成 30 年度モニタリングサイト 1000 アマ  
882 モ場・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.

- 883 環境省自然環境局生物多様性センター 2022. 2021 年度モニタリングサイト 1000 アマモ場・  
884 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.
- 885 河野敬史, 猪狩忠光, 今吉雄二, 田中敏博, 徳永成光, 吉満敏, 寺田竜太 2012a. 薩南諸島  
886 と近傍における温帯性および熱帯性海産顕花植物の分布. 水産増殖 60: 359–369.
- 887 河野敬史, Gregory N. Nishihara, 寺田竜太 2012b. 日本産アマモ *Zostera marina* の分布南限  
888 群落における季節的消長と光合成特性. 日本水産学会誌 78: 692–704.
- 889 Koch EW, Beer S 1996. Tides, light and the distribution of *Zostera marina* in Long Island Sound,  
890 USA. *Aquat. Bot.* 53: 97–107.
- 891 Kokubu S, Nishihara GN, Watanabe Y, Tsuchiya Y, Amano Y, Terada R 2015. The effect of irradiance  
892 and temperature on the photosynthesis of a native brown alga, *Sargassum fusiforme* (Fucales)  
893 from Kagoshima, Japan. *Phycologia.* 54: 235–247.
- 894 倉堀宇弘, 島袋寛盛, 猪狩忠光, 寺田竜太 2022. 鹿児島湾産褐藻ホンダワラ属藻類 2 種,  
895 イソモクとコナフキモクの季節的消長と生育環境. 日本水産学会誌 88: 12–19.
- 896 Lan CY, Kao WY, Lin HJ, Shao KT 2005. Measurement of chlorophyll fluorescence reveals  
897 mechanisms for habitat niche separation of the intertidal seagrasses *Thalassia hemprichii* and  
898 *Halodule uninervis*. *Mar. Biol.* 148: 25–34.
- 899 Li WT, Park JI, Park SR, Zhang XM, Lee KS. 2010. Chlorophyll  $\alpha$  fluorescence as an indicator of  
900 establishment of *Zostera marina* transplants on the southern coast of Korea. *Algae* 25: 89–97.

- 901 Marsh Jr. JA, Dennison WC, Alberte RS 1986. Effects of temperature on photosynthesis and  
902 respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). J. Exp. Biol. Ecol. 101: 257–267.
- 903 McMillan C 1984. The distribution of tropical seagrasses with relation to their tolerance of high  
904 temperatures. Aqua. Bot., 19, 369–379.
- 905 水谷晃, 井上太之, 玉本満, 北原侑治, 藤吉正明, 村上智一, 中瀬浩太, 河野裕美 2019. 西  
906 表島周辺における熱帯性海草ウミシヨウブ *Enhalus acoroides* (L.f.) Royle の有性繁殖：  
907 分布北限域の開花時期, 結果率および果実の生残. 保全生態学研究 24: 1–11.
- 908 Mochida K, Hano T, Onduka T, Ito K, Yoshida G 2019. Physiological responses of eelgrass (*Zostera*  
909 *marina*) to ambient stresses such as herbicide, insufficient light, and high water temperature.  
910 Aquat. Toxicol. 208: 20–28.
- 911 森田晃央, 柿沼誠, 藤井瑞穂, 今井亜美, 倉島彰, 前川行幸 2016. 多年生アマモ種子の異な  
912 る発芽温度による草体の繁殖特性. 水産増殖 64: 391–398.
- 913 Morita T, Okumura H, Abe M, Kurashima A, Maegawa M 2007. Density and distribution of seeds in  
914 bottom sediments in *Zostera marina* beds in Ago Bay, central Japan. Aquat. Bot. 87: 38–42.
- 915 Morita T, Tsuchihayashi Y, Okamura H, Kurashima, Maegawa M 2009. Reproductive strategy of  
916 annual and perennial *Zostera marina* in Mie, central Japan. Aquacult. Sci. 57: 431–540.

- 917 Morita T, Kakinuma M, Mizuno G, Okumura I, Kokubu H, Kurashima A, Maegawa M 2010.  
918 Morphological characteristics of annual *Zostera marina* shoots at various germination  
919 temperatures. *Aquat. Bot.* 92: 49–54.
- 920 村上智一, 河野裕美, 岩崎彩加, 蔵持登士江, 下川信也, 木村賢史 2014. 生態調査に基づく  
921 西表島網取湾におけるウミシヨウブ種子の分散力の数値解析. 土木学会論文集 B3 (海  
922 洋開発) 70: 1074–1079.
- 923 中島広樹, 田中敏博, 吉満敏, 寺田竜太 2013. 鹿児島県笠沙におけるにおけるホンダワラ  
924 属藻類 3 種の季節変化と藻場垂直分布の長期変化. *藻類* 61: 97–105.
- 925 仲岡雅裕, 玉置仁, 村岡大祐, 徳岡誠人, 小松輝久, 田中法生 2017. 三陸沿岸域におけるア  
926 マモ場の東日本大震災前後の変化. *日本水産学会誌* 83: 659–663.
- 927 大場達之, 宮田昌彦 2020. 日本海草図譜 (改訂版). 北海道大学出版会, 札幌.
- 928 Ochieng CA, Short FT, Walker DI. 2010. Photosynthetic and morphological responses of eelgrass  
929 (*Zostera marina* L.) to a gradient of light conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 382: 117–124.
- 930 Ow YX, Uthicke S, Collier CJ. 2016. Light levels affect carbon utilisation in tropical seagrass under  
931 ocean acidification. *PLOS ONE*. 11: e0150352.
- 932 Pedersen O, Colmer TD, Borum J, Zavala-Perez A and Kendrick GA 2016. Heat stress of two tropical  
933 seagrass species during low tides – impact on underwater net photosynthesis, dark respiration  
934 and diel in situ internal aeration. *New Phytol.* 210: 1207–1218.

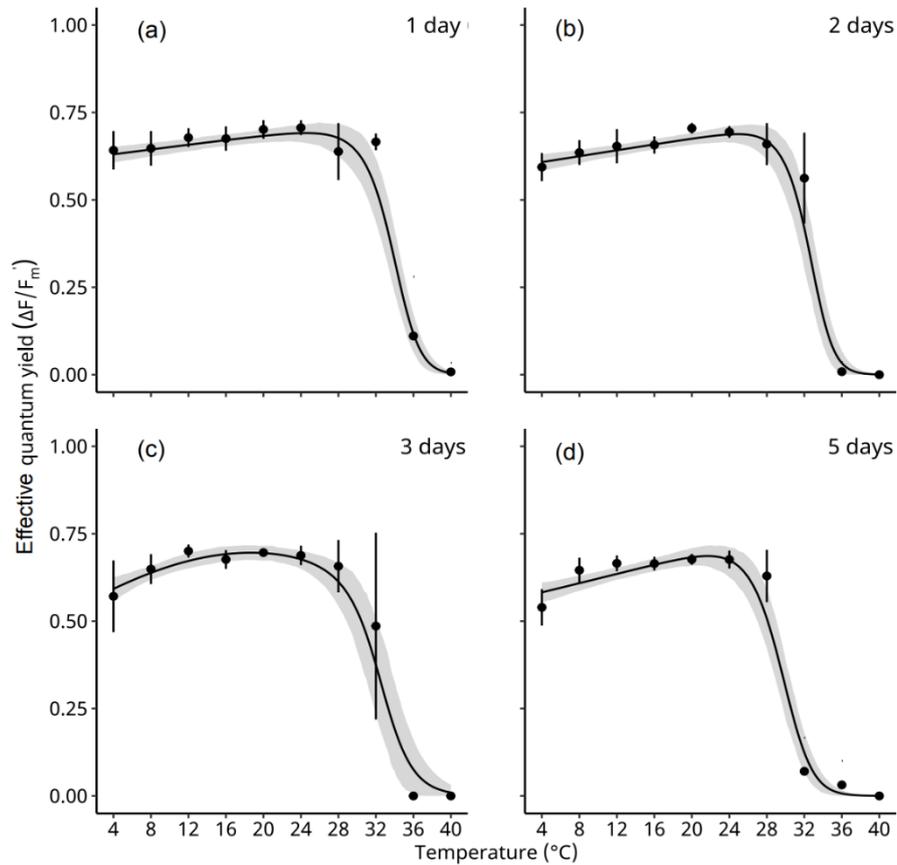
- 935 Platt T, Gallegos CL, Harrison WG 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of  
936 marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* 38: 687–701.
- 937 Ralph PJ, Gademann R, Dennison WC 1998. In situ seagrass photosynthesis measured using a  
938 submersible, pulse-amplitude modulated fluorometer. *Mar. Biol.* 132: 367–373.
- 939 R Core Team. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for  
940 Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 941 Roleda MY. 2009. Photosynthetic response of Arctic kelp zoospores exposed to radiation and thermal  
942 stress. *Photobiol. Sci.* 8: 1302–1312.
- 943 水産庁 2009. 平成 20 年度水産白書. 東京.
- 944 島袋寛盛, 堀正和, 吉満敏, 徳永成光, 猪狩忠光, 佐々木謙介, 仲岡雅裕, 川根昌子, 吉田  
945 吾郎, 浜口昌己 2012. 鹿児島湾に生育する一年生アマモ局所個体群間の遺伝的分化.  
946 *日本水産学会誌* 78: 204–211.
- 947 Silva J, Santos R. Daily variation patterns in seagrass photosynthesis along a vertical gradient. *Mar.*  
948 *Ecol. Prog. ser.* 2003; 257:37–44.
- 949 Silva J, Barrote I, Costa MM, Albano S, Santos R 2013. Physiological responses of *Zostera marina*  
950 and *Cymodocea nodosa* to light-limitation stress. *PLOS ONE* 8: e81508.
- 951 鈴木英治, 丸野勝敏, 田金秀一郎, 寺田竜太, 久保紘史郎, 平城達哉, 大西亘 2022a. 鹿児  
952 島県内の維管束植物標本分布図集–全県版–. 鹿児島大学総合研究博物館報告 17: 1–526.

- 953 鈴木英治, 丸野勝敏, 田金秀一郎, 寺田竜太, 久保紘史郎, 平城達哉, 大西亘 2022b. 鹿児島  
954 島県内の維管束植物標本分布図集-奄美群島版-. 鹿児島大学総合研究博物館報告 18:  
955 1-252.
- 956 Takada Y, Abe O 2002. Local variations in shoot density, shoot morphology, and bite mark frequency  
957 of subtropical seagrasses in Japan. Bull. Fish. Res. Agen. 4: 1-10.
- 958 Takahashi S, Murata N. 2008. How do environmental stresses accelerate photoinhibition Trends Plant  
959 Sci. 13: 178-182.
- 960 竹山佳奈, 河野裕美, 蔵持登士江, 岩崎彩加, 村上智一, 木村賢史, 鶴飼亮行, 中瀬浩太 2014.  
961 西表島北西部における熱帯性海草ウミシヨウブの広域分布および生育環境条件につ  
962 いて. 土木学会論文集 B3 (海洋開発) 70: 1068-1073.
- 963 田中敏博, 吉満敏, 今吉雄二, 石賀好恵, 寺田竜太 2013. 鹿児島湾における藻場の分布と特  
964 性. 日本水産学会誌 79: 20-30
- 965 暈谷伊織, 倉堀宇弘, 島袋寛盛, 寺田竜太 2014. 鹿児島県大隅半島西岸における藻場構成  
966 種と分布の特性. 藻類 62: 152-160.
- 967 Terada R, Matsumoto K, Borlongan IA, Watanabe Y, Nishihara GN, Endo H, Shimada S 2018. The  
968 combined effects of PAR and temperature including the chilling-light stress on the  
969 photosynthesis of a temperate brown alga, *Sargassum patens* (Fucales), based on field and  
970 laboratory measurements. J. Appl. Phycol. 30: 1893-1904.

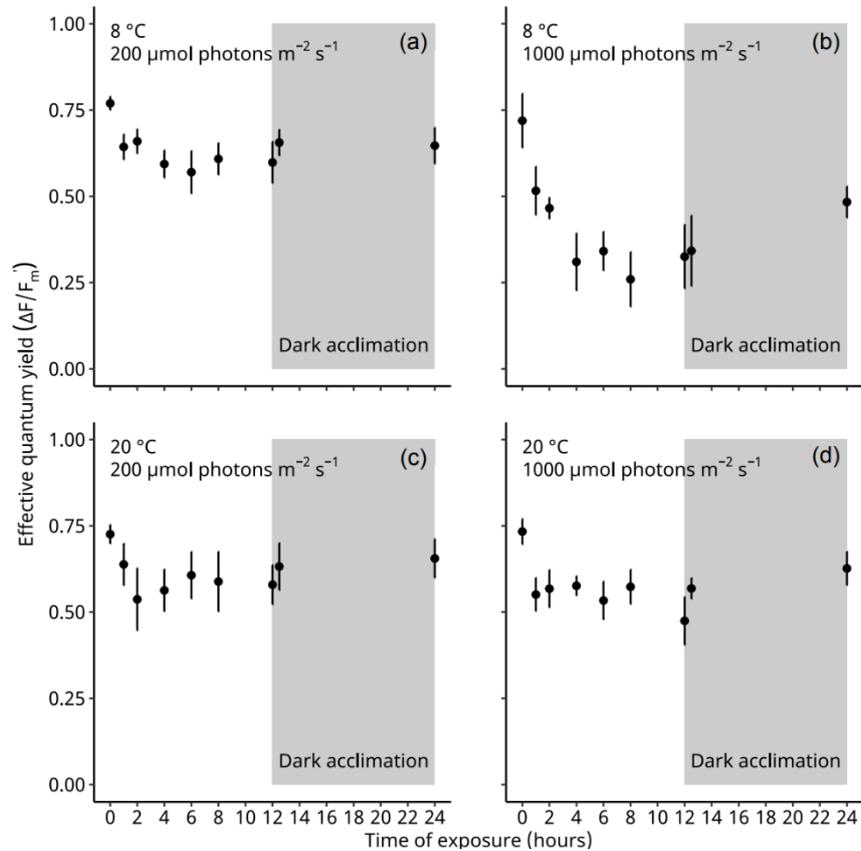
- 971 Terada R, Abe M, Abe T, Aoki M, Dazai M, Endo H, Kamiya M, Kawai H, Kurashima A, Motomura  
972 T, Murase N, Sakanishi Y, Shimabukuro H 2021a. Japan's nationwide long-term monitoring  
973 survey of seaweed communities known as the "Monitoring Sites 1000": Ten-year overview and  
974 future perspectives. *Phycol. Res.* 69: 12–30.
- 975 寺田竜太, 進藤蒼, 田中美和, 江崎聡 2021b. 鹿児島県長島における藻場の長期変化, 特に  
976 東シナ海に面した沿岸からの藻場の消失. *日本水産学会誌* 87: 631–641.
- 977 Terada R, Takaesu M, Borlongan IA, Nishihara GN 2021c. The photosynthetic performance of a  
978 cultivated Japanese green alga *Caulerpa lentillifera* in response to three different stressors,  
979 temperature, irradiance, and desiccation. *J. Appl. Phycol.* 33: 2547–2559.
- 980 寺田竜太, 田中敏博, 島袋寛盛, 野呂忠秀 2004. 温帯, 亜熱帯境界域におけるガラモ場の特  
981 性. *月刊海洋* 36: 784–790.
- 982 Terada R, Vo TD, Nishihara GN, Matsumoto K, Kokubu S, Watanabe Y, Kawaguchi S 2016. The effect  
983 of PAR and temperature on the photosynthesis of two Vietnamese species of *Sargassum*,  
984 *Sargassum mcclurei* and *Sargassum oligocystum*, based on the field and laboratory  
985 measurements. *Phycol. Res.* 64: 230–240.
- 986 Terrados J, Agawin NSR, Duarte CM, Fortes MD, Kamp-Nielsen L and Borum J 1999. Nutrient  
987 limitation of the tropical seagrass *Enhalus acoroides* (L.) Royle in Cape Bolinao, NW  
988 Philippines. *Aqua. Bot.* 65: 123–139.

- 989 Unsworth R. KF, Rasheed MA, Chartrand KM, Roelofs AJ 2012. Solar radiation and tidal exposure  
990 as environmental drivers of *Enhalus acoroides* dominated seagrass meadows. PLOS ONE 7:  
991 e34133.
- 992 Watanabe Y, Nishihara GN, Tokunaga S, Terada R 2014. The effect of irradiance and temperature  
993 responses and the phenology of a native alga, *Undaria pinnatifida* (Laminariales), at the  
994 southern limit of its natural distribution in Japan. J. Appl. Phycol. 26: 2405–2415.
- 995 Wetzel RL, Neckles HA 1986. A model of *Zostera marina* L. photosynthesis and growth: Simulated  
996 effects of selected physical-chemical variables and biological interactions. Aquat. Bot. 26: 307–  
997 323.
- 998 Xu G, Terada R, Watanabe Y, Nishihara GN 2021. Temperature characteristics on the growth and  
999 photosynthesis of a red alga, *Phycocalidia tanegashimensis* (= *Pyropia tanegashimensis*,  
1000 Bangiales) reveal adaptation to subtropical environments due to year-round occurrence of the  
1001 macroscopic gametophyte. J. Appl. Phycol. 33: 1765–1775.
- 1002 山木克則, 小河久朗, 吉川東水, 難波信由 2006. アマモ種子における塩分および温度制御  
1003 による発芽促進効果. 水産増殖 54: 347–351.
- 1004 吉田司, 芝修一, 前川行幸, 阿部真比古, 鈴木輝明, 高倍昭洋 2006. 三河湾三谷町地先にお  
1005 けるアマモの光合成特性. 水産工学 42: 239–244.

- 1006 Zhao W, Zhang QS, Tan Y, Ma MY, Wang MX, Luo CY. 2021. An underlying mechanism of *qE*
- 1007 deficiency in marine angiosperm *Zostera marina*. *Photosyn. Res.* 148: 87–99.
- 1008

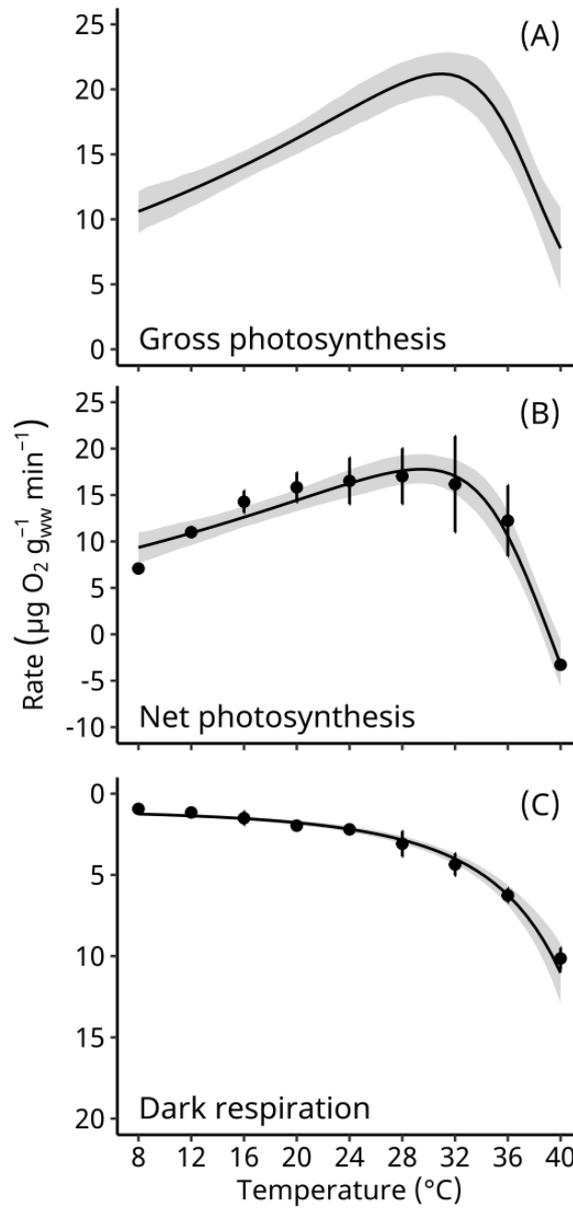


**Fig. 1** Temperature response (4, 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 36, and 40°C) of the effective quantum yields ( $\Delta F/F_m'$ ) of photosystem II in *Zostera marina* seedlings from the annual population in Kagoshima, Japan exposed to  $50 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (12L:12D photoperiod) in 1 (a), 2 (b), 3 (c), and 5-day (d) culture. The dots indicate the mean value of the observations, and the vertical lines indicate one standard deviation ( $n = 10$ ). The solid line and shaded region indicate the expected value of the model and the 95% highest density credible interval (95% HD CI).



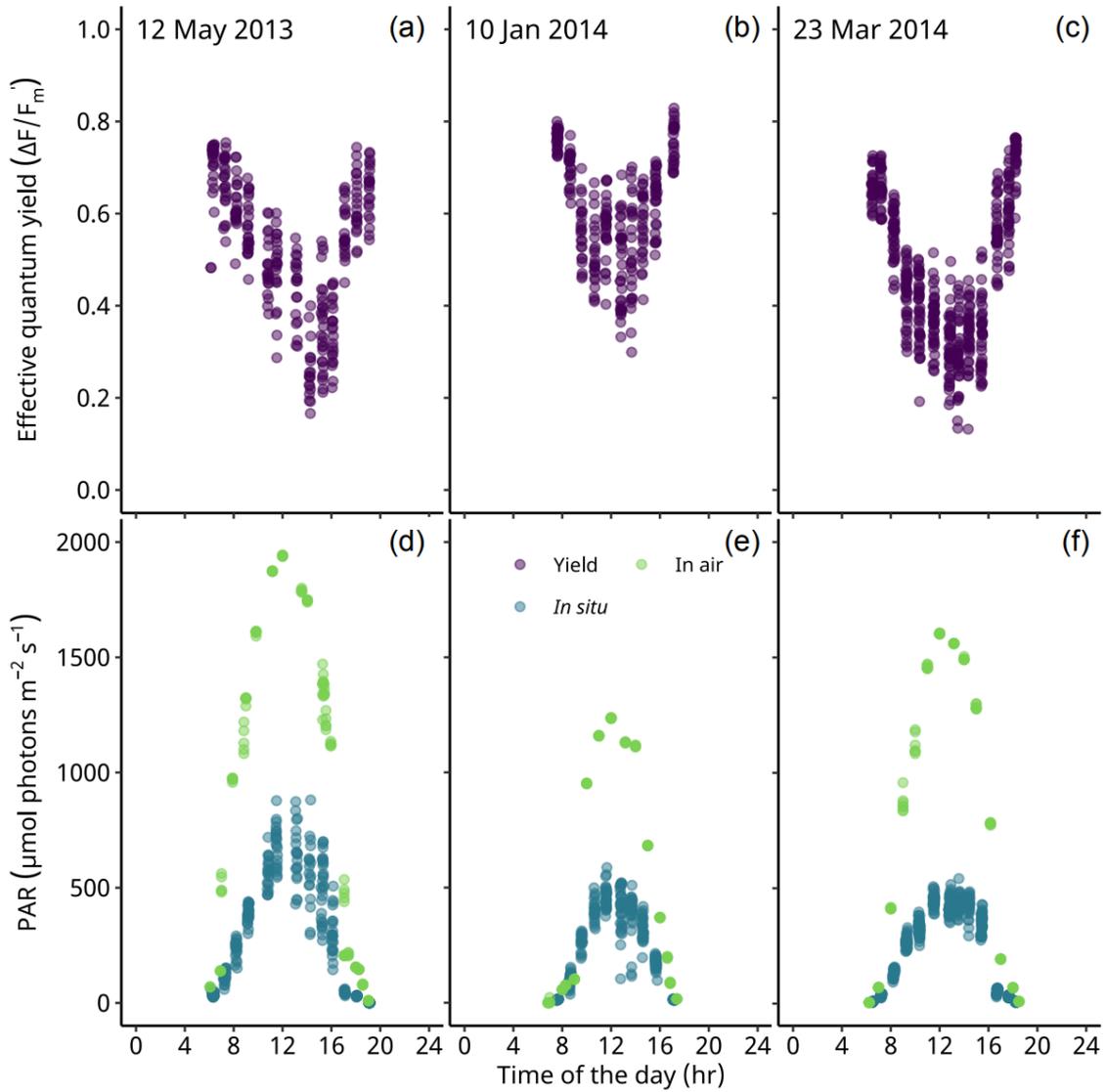
**Fig. 2** Effective quantum yield ( $\Delta F/F_m$ ) of *Zostera marina* seedlings from the annual population in Kagoshima, Japan taken over the course of 24 hours. (a) 8°C and 200  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , (b) 8°C and 1,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , (c) 20°C and 200  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , and (d) 20°C and 1,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . The dots indicate the mean value of the observations, and the vertical lines indicate one standard deviation ( $n = 10$ ). The photosynthetically active radiation (PAR) and temperature exposure occurred for 12 hours; thereafter the seedlings were acclimated for 12 hours under dark conditions (0  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). There was one measurement at 12.5 hours to reveal if recovery occurred shortly after the start of dark acclimation. Note that the initial (0 hour), 12.5 hours, and the last (24 hours) measurements of the quantum yield were taken after 10 minutes under dark conditions (as  $F_v/F_m$ ).

1012  
1013

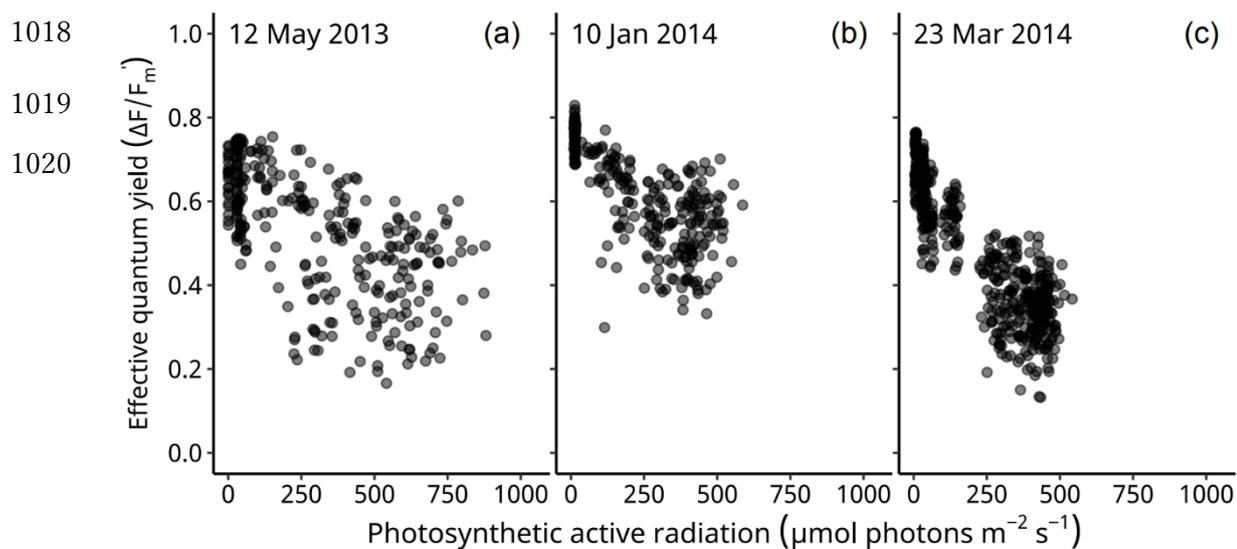


**Fig. 3** Temperature response of the (a) gross photosynthesis, (b) net photosynthesis, and (c) dark respiration rates of *Zostera marina* seedlings from the annual population in Kagoshima, Japan. The photosynthetically active radiation (PAR) was  $300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and  $0 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  and the temperature was 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 36, and  $40^\circ\text{C}$ . The dots indicate the mean values, and the vertical lines indicate one standard deviation ( $n = 5$ ). The solid line and shaded areas indicate the expected value of the fitted model and the 95% highest density credible interval (95% HD CI).

1014  
1015  
1016  
1017

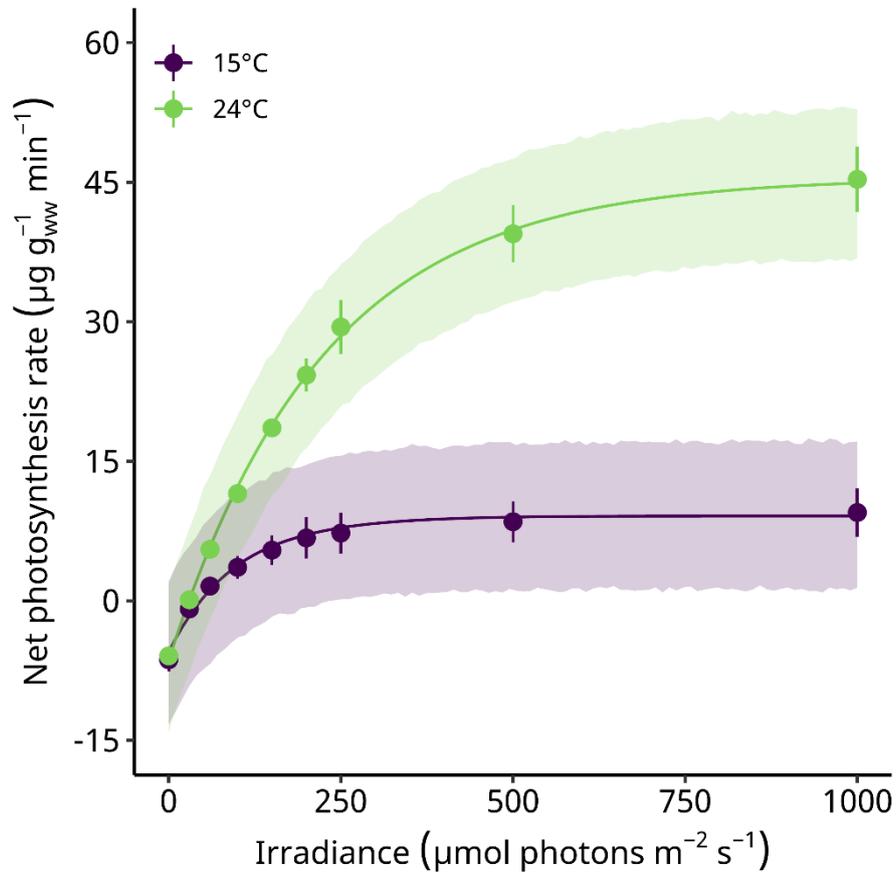


**Fig. 4** Diurnal variation of the effective quantum yield ( $\Delta F/F_m$ ) in *Zostera marina* seedlings from the annual population in Kagoshima, Japan, photosynthetically active radiation (PAR) *in situ*, and in air over time. (a) and (d) Observations taken on 12 May 2013. (b) and (e) Observations taken on 10 January 2014. (c) and (f) Observations taken on 23 March 2014.



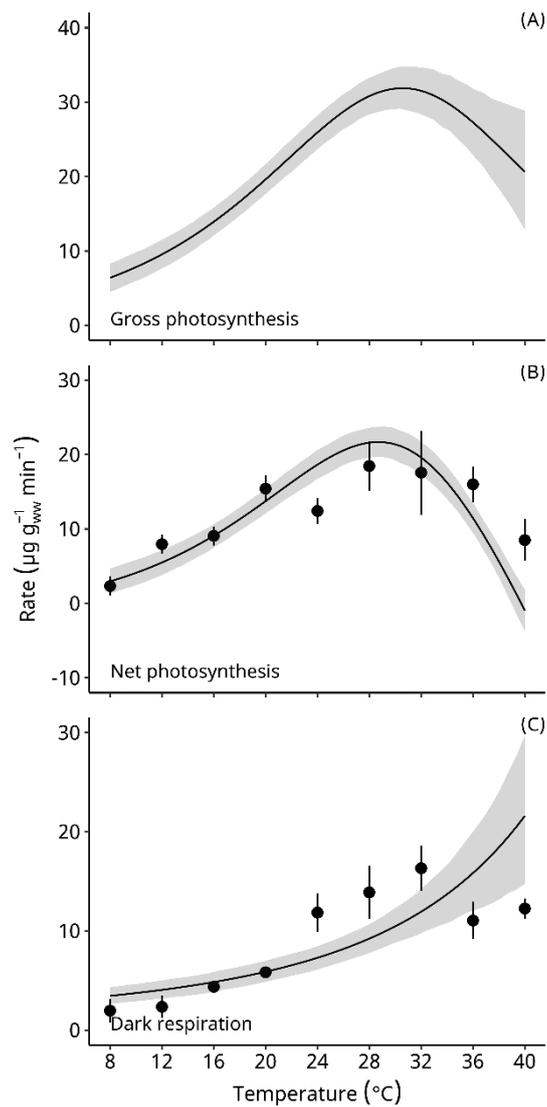
**Fig. 5** Effective quantum yield ( $\Delta F/F_m'$ ) of *Zostera marina* seedlings measured *in situ* from the annual population in Kagoshima, Japan taken during (a) 12 May 2013, (b) 10 January 2014, and (c) 23 March 2014. The dots indicate individual observations, the solid line indicates the expected value of a linear regression, and the shaded region indicates the 95% confidence interval of the linear regression. The adjusted  $R^2$  of the model is also provided for each fit.  $P < 0.0001$  for all linear regressions (Table 3).

1021  
1022  
1023



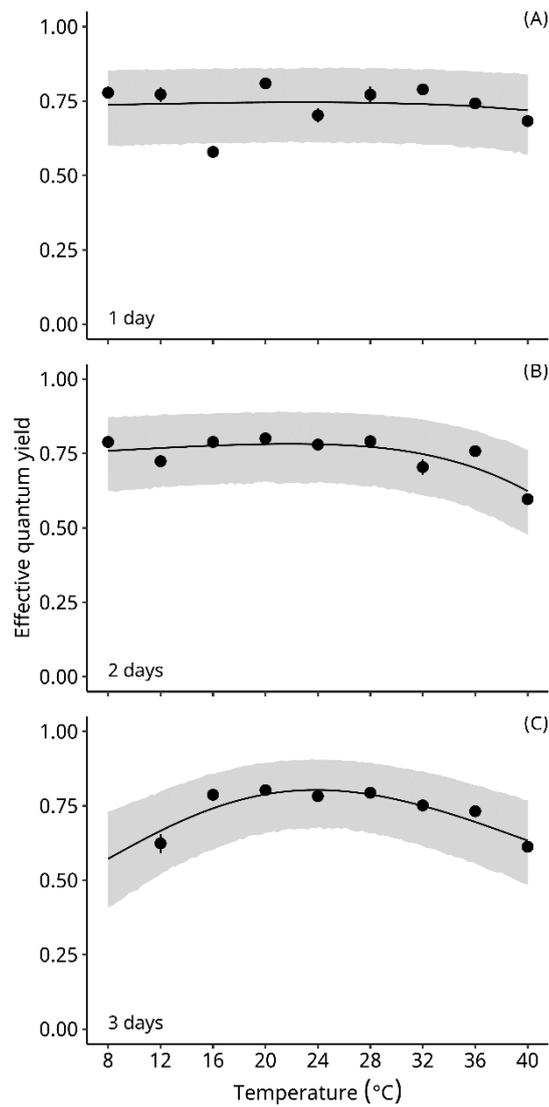
**Fig. 6** The response of the net photosynthetic rates of *Halodule uninervis* from Amami-Oshima Island, Kagoshima, Japan to irradiance at 24 and 15°C. The symbols indicate the mean and standard deviation of the observations ( $n = 5$  per irradiance) and the lines indicate the expected values of the model. The shaded area indicates the 95% highest density credible interval (HDCI) of the predictions.

1024  
1025  
1026

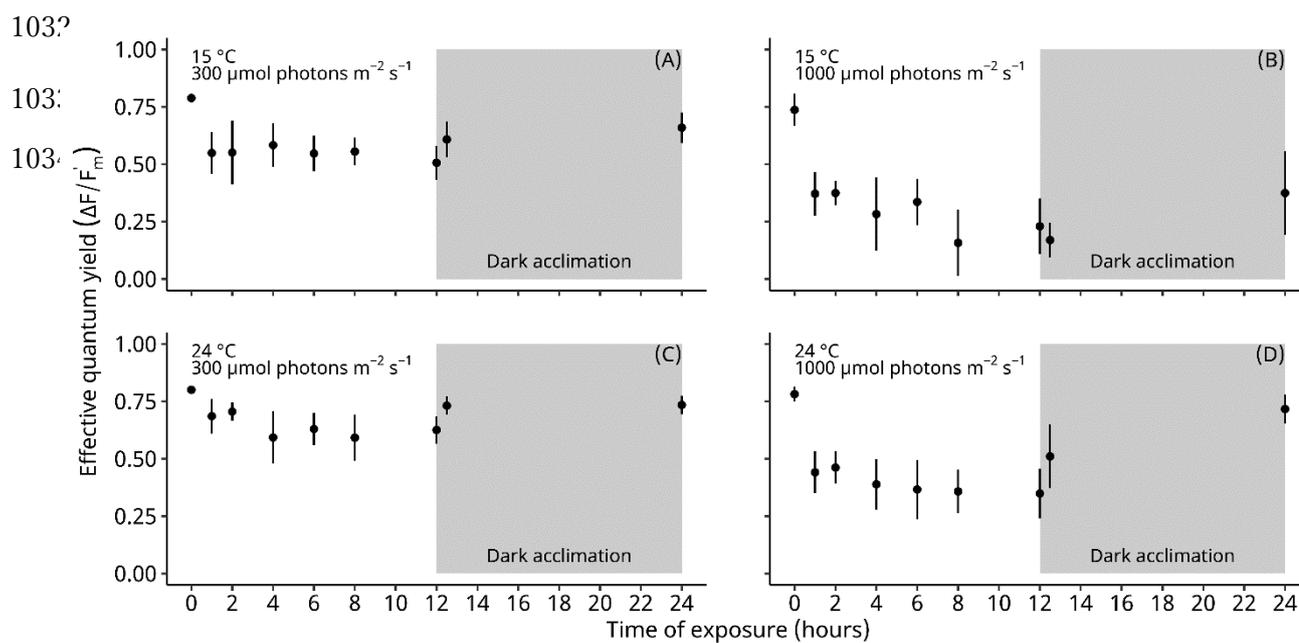


**Fig. 7** The response of the oxygenic gross photosynthesis (a), net photosynthesis (b) and dark respiration rates (c) of *Halodule uninervis* from Amami-Oshima Island, Kagoshima, Japan to temperature (8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 36, and 40°C). Net photosynthesis measurements were done at  $300 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , and the dark respiration at  $0 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $n = 5$  per temperature). The data of gross photosynthesis was derived from the model curve of net photosynthesis (b) and dark respiration (c). The symbols indicate the mean and standard deviation of the observations ( $n = 5$ ), and the lines indicate the expected values of the model. The shaded area indicates the 95% highest density credible interval (HDCI) of the predictions.

1027  
1028  
1029  
1030  
1031



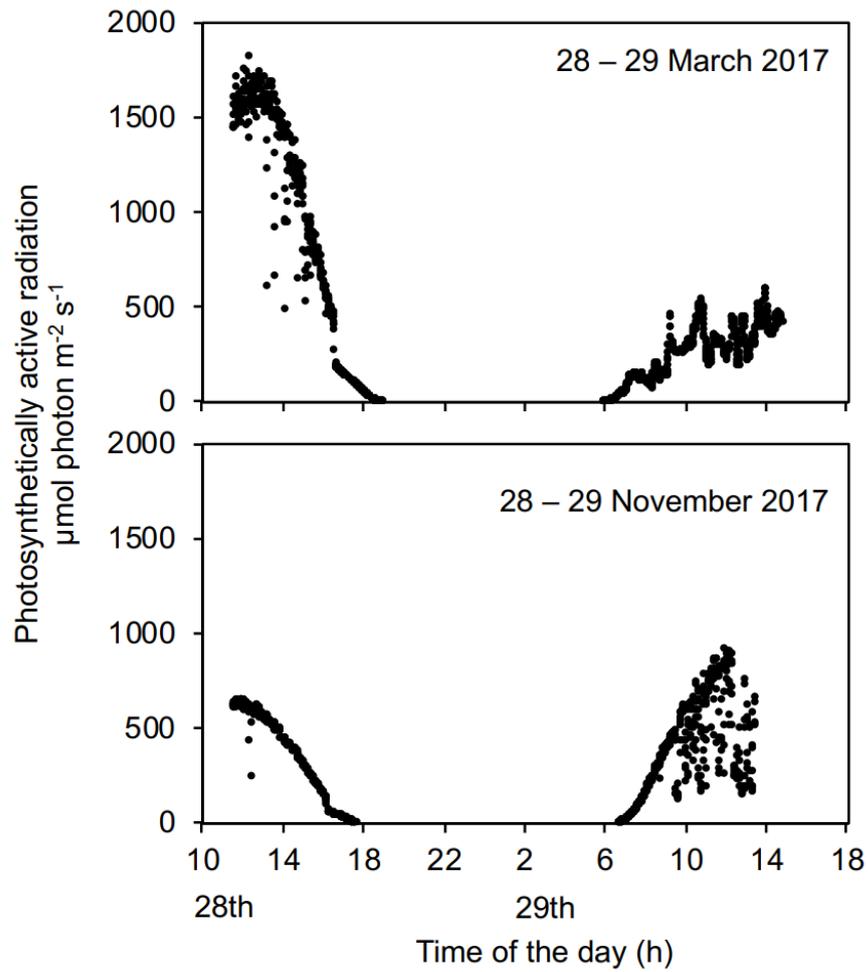
**Fig. 8** The temperature response (8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 36, and 40°C) of the maximum quantum yields ( $F_v/F_m$ ) of photosystem II in *Halodule uninervis* from Amami-Oshima Island, Kagoshima, Japan in 1- (a), 2- (b), and 3-day (c) culture. The dots indicate the mean and standard deviation of the observations ( $n = 10$ ). The solid line and shaded region indicate the expected value of the model and the 95% highest density credible interval (95% HDCI) of the predictions. Note that observations are missing for 8°C in 3-d culture (c) due to operator error.



**Fig. 9** The hourly response of photochemical efficiency ( $F_v/F_m$  and effective  $\Delta F/F_m'$ ) in *Halodule uninervis* from Amami-Oshima Island, Kagoshima, Japan to irradiance at 200 (a, c) and 1,000 (b, d)  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  under 15 (a, b) and 24°C (c, d). The symbols indicate the mean and standard deviation of the observations ( $n = 10$ ). The irradiance and temperature exposure occurred for 12 hours, thereafter the explants were acclimated for 12 hours in darkness ( $0 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). There is one measurement at 12.5 hours to reveal if recovery occurred shortly after the start of dark acclimation. Note that the initial (0 hour), 12.5 hours, and the last (24 hours) measurements of the quantum yields were taken after 10 minutes under dark conditions (as  $F_v/F_m$ ).

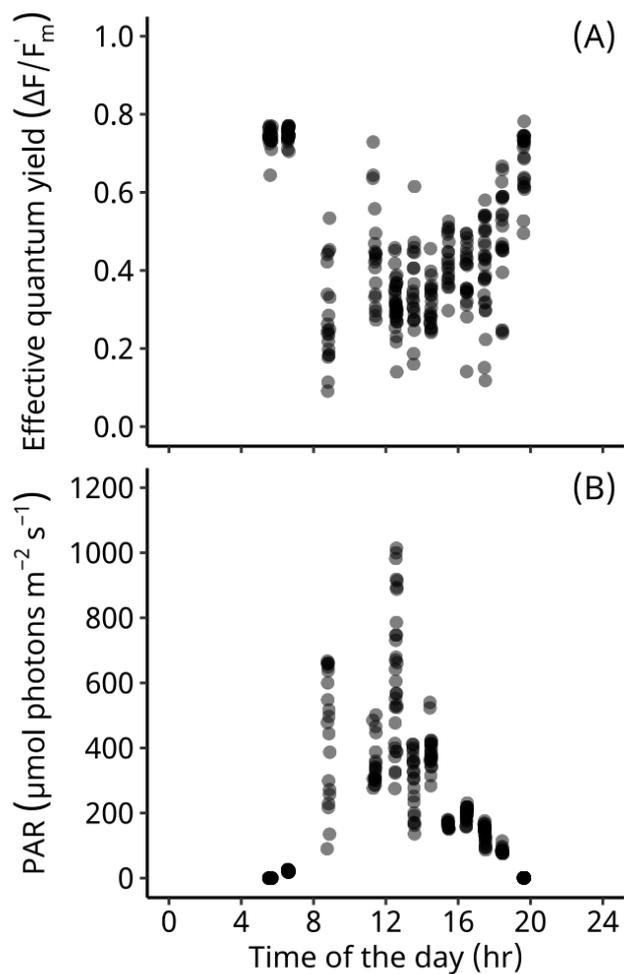
1035

1036



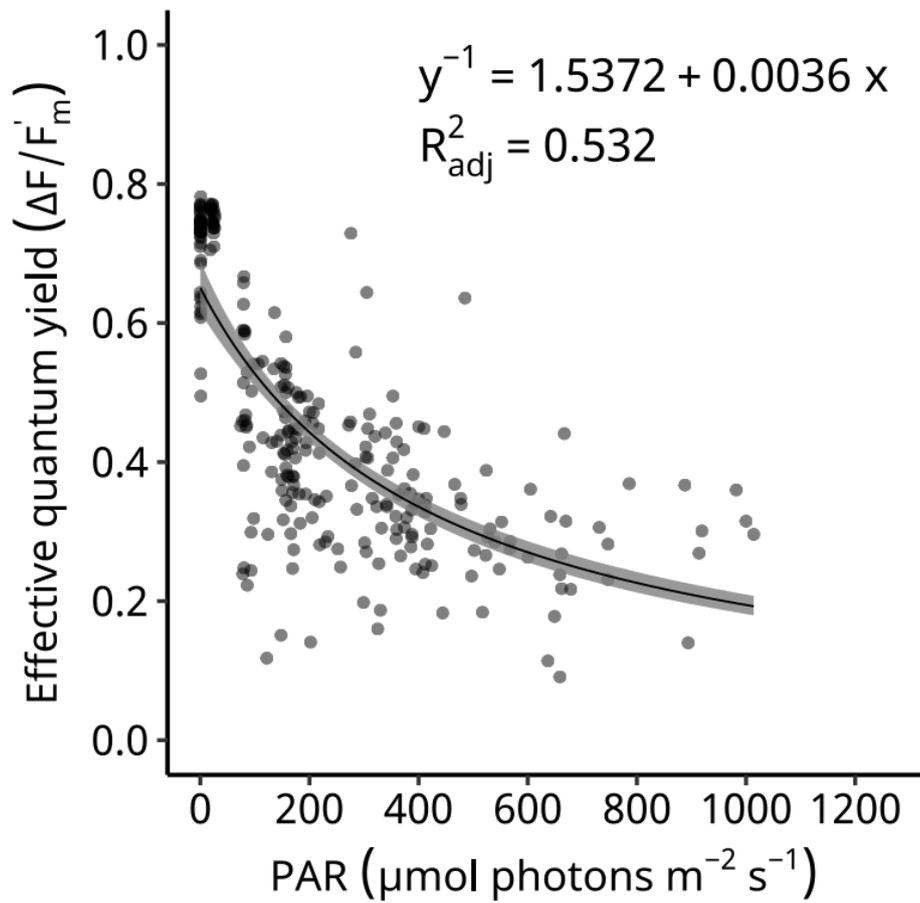
**Fig. 10** The diurnal variation of *in situ* irradiance on the habitat of *Halodule uninervis* population in Amami-Ohshima Island, Kagoshima, Japan on 28 – 29 March (a) and 28 – 29 November (b), 2017.

1037  
1038  
1039  
1040  
1041



**Fig. 11** The diurnal variation in the effective quantum yield (A) of *Enhalus acoroides* from Iriomote-jima Island, Okinawa, Japan and the *in situ* photosynthetically active radiation (B) time-series. Observations were taken on June 22, 2016.

1042  
1043  
1044



**Fig. 12** The relationship between effective quantum yield of *Enhalus acoroides* and *in situ* photosynthetically active radiation. The dots indicate individual observations, the solid line indicates the expected value of a linear regression, and the shaded region indicates the 95% confidence interval of the linear regression. The adjusted  $R^2_{\text{adj}}$  of the model is also provided for fit.

1045 **Table 1** Mean and 95% highest density credible intervals (HDCI) of the parameters estimated for the  
 1046 effective quantum yield in photosystem II ( $F_v/F_m$ ) – temperature model in *Zostera marina* from the  
 1047 annual population in Kagoshima, Japan exposed for 1, 2, 3, and 5-d  
 1048

Parameter	1-d		2-d		3-d		5-d	
	Mean	95% HDCI						
$\Delta F/F_m'_{(max)}$	0.705	0.685 – 0.725	0.697	0.678 – 0.720	0.698	0.676 – 0.717	0.699	0.675 – 0.721
$H_a$	3.51	2.26 – 4.84	4.47	2.83 – 6.34	26.2	2.32 – 59.3	7.18	4.69 – 9.98
$H_d$	531	403 – 663	521	346 – 690	73.0	43.4 – 125	407	308 – 515
$T_{opt}^{\Delta F/F_m'}$	27.4	25.8 – 28.8	26.6	24.9 – 28.0	19.0	16.0 – 22.0	23.1	21.7 – 24.3
$\pi$	0.437	0.226 – 0.668	0.63	0.32 – 0.98	0.630	0.352 – 0.970	0.476	0.254 – 0.689

$\Delta F/F_m'_{(max)}$  = maximum value of the effective quantum yield;  $H_a$  = activation energy for photosynthesis ( $\text{kJ mol}^{-1}$ );  $H_d$  = deactivation energy ( $\text{kJ mol}^{-1}$ );

$T_{opt}^{\Delta F/F_m'}$  = optimum temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ),  $\pi$  = zero-inflation rate slope.

1051 **Table 2** Mean and 95% highest density credible intervals (HDCI) of parameters estimated for gross  
 1052 photosynthesis–temperature ( $P$ – $T$ ) model of *Zostera marina* seedlings from the annual population in  
 1053 Kagoshima, Japan

1054

1055	<b>Parameter</b>	<b>Mean</b>	<b>95% HDCI</b>
1056			
1057	$GP_{max}$	21.4	19.8 – 23.0
	$H_a$	24.6	15.8 – 33.7
	$H_d$	327	169 – 493
	$T_{opt}^{GP}$	31.0	28.4 – 33.2
	$R_d$	0.781	0.701 – 0.864
	$E_a$	54.2	47.8 – 60.7

$GP_{max}$  = maximum gross photosynthesis ( $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$ );  $H_a$  = activation energy for photosynthesis ( $\text{kJ mol}^{-1}$ );  $H_d$  = deactivation energy ( $\text{kJ mol}^{-1}$ );  $T_{opt}^{GP}$  = optimum temperature ( $^{\circ}\text{C}$ );  $R_d$  = respiration rate at  $24^{\circ}\text{C}$  ( $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$ );  $E_a$  = activation energy for respiration ( $\text{kJ mol}^{-1}$ ).

1058 **Table 3** Model statistics and each linear regression between photosynthetically active radiation (PAR)  
 1059 and effective quantum yield ( $\Delta F/F_m'$ ) in *Zostera marina* from the annual population in Kagoshima,  
 1060 Japan shown in Fig. 5.

1061

1062

1063

1064

1065

1066

1067

1068

1069

<b>Date</b>	<b>Linear regression</b>	<b>R<sup>2</sup><sub>adj</sub></b>	<b>P-value</b>
12 May 2013	$y = -0.366 \cdot 10^{-3} + 0.636$	0.388	$P < 0.0001$
10 January 2014	$y = -0.484 \cdot 10^{-3} + 0.729$	0.484	$P < 0.0001$
23 March 2014	$y = -0.767 \cdot 10^{-3} + 0.653$	0.755	$P < 0.0001$

1070 **Table 4** Mean and 95% highest density credible intervals (95% HDCl) of net  
 1071 photosynthesis – irradiance ( $P-E$ ) parameters of *Halodule uninervis* from Amami-  
 1072 Oshima Island, Kagoshima, Japan at 15 and 24°C  
 1073

Parameter	15°C		24°C	
	Mean	95% HDCl	Mean	95% HDCl
$NP_{max}$ <sup>a</sup>	14.7	11.9 – 17.7	51.9	48.4 – 55.5
$\alpha$ <sup>b</sup>	0.151	0.086 – 0.228	0.231	0.200 – 0.264
$R_d$ <sup>c</sup>	5.49	3.52 – 7.42	6.34	4.48 – 8.27
$E_c$ <sup>d</sup>	47.1	31.2 – 67.4	29.3	22.1 – 36.1
$E_k$ <sup>e</sup>	103.8	62.1 – 174.3	226.3	192.8 – 264.7

1074 <sup>a</sup>  $NP_{max}$  = maximum net photosynthesis ( $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$ )

1075 <sup>b</sup>  $\alpha$  = initial slope [ $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1} (\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ ]

1076 <sup>c</sup>  $R_d$  = respiration rate ( $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$ )

1077 <sup>d</sup>  $E_c$  = compensation irradiance ( $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )

1078 <sup>e</sup>  $E_k$  = saturation irradiance ( $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )

1079

1080

1081

1082 **Table 5** Mean and 95% highest density credible intervals (HDCI) of parameters estimated for gross  
 1083 photosynthesis – temperature ( $P-T$ ) model of *Halodule uninervis* from Amami-Oshima Island,  
 1084 Kagoshima, Japan  
 1085

Parameter	Mean	95% HDCI
$GP_{max}$ <sup>a</sup>	32.0	29.8 – 34.0
$H_a$ <sup>b</sup>	68.9	52.3 – 90.2
$H_d$ <sup>c</sup>	164.3	135.2 – 202.8
$T_{opt}^{GP}$ <sup>d</sup>	30.5	29.3 – 31.8
$E_a$ <sup>e</sup>	20.9	14.7 – 27.0
$R_{20}$ <sup>f</sup>	1.77	1.59 – 1.95

1086 <sup>a</sup>  $GP_{max}$  = maximum gross photosynthesis ( $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$ )

1087 <sup>b</sup>  $H_a$  = activation energy for photosynthesis ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )

1088 <sup>c</sup>  $H_d$  = deactivation energy ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )

1089 <sup>d</sup>  $T_{opt}^{GP}$  = optimum temperature ( $^{\circ}\text{C}$ )

1090 <sup>e</sup>  $E_a$  = activation energy for respiration ( $\text{kJ mol}^{-1}$ )

1091 <sup>f</sup>  $R_{20}$  = respiration rate at  $20^{\circ}\text{C}$  ( $\mu\text{g O}_2 \text{ g}_{\text{ww}}^{-1} \text{ min}^{-1}$ ).

1092

1093 **Table.6** Mean and 95% highest density credible intervals (HDCI) of the parameters estimated for the  
 1094 maximum quantum yield in photosystem II ( $F_v/F_m$ ) – temperature model in *Halodule uninervis* from  
 1095 Amami-Oshima Island, Kagoshima, Japan exposed for 1-, 2-, and 3-day  
 1096

Parameter	1-d		2-d		3-d	
	Mean	95% HDCI	Mean	95% HDCI	Mean	95% HDCI
$F_v/F_m (max)$ <sup>a</sup>	0.748	0.730 – 0.769	0.783	0.766 – 0.800	0.804	0.783 – 0.824
$H_a$ <sup>b</sup>	2.45	0.098 – 13.6	2.82	0.936 – 8.08	46.8	15.2 – 91.9
$H_d$ <sup>c</sup>	66.7	2.33 – 211	128	58.6 – 208	80.4	64.1 – 110
$T_{opt}^{Fv/Fm}$ <sup>d</sup>	21.0	10.7 – 30.0	21.9	16.4 – 26.4	23.9	22.0 – 26.1

1097 <sup>a</sup>  $F_v/F_m (max)$  = maximum value of the effective quantum yield

1098 <sup>b</sup>  $H_a$  = activation energy for photosynthesis (kJ mol<sup>-1</sup>)

1099 <sup>c</sup>  $H_d$  = deactivation energy (kJ mol<sup>-1</sup>)

1100 <sup>d</sup>  $T_{opt}^{Fv/Fm}$  = optimum temperature (°C)

1101

1102 **Table.7** Seasonal changes of the monthly mean seawater temperature at *Halodule uninervis* habitat  
 1103 (ca. 2 m in deep) in Amami-Oshima Island, Kagoshima, Japan from November 2016 through October  
 1104 2017  
 1105

<b>Year</b>	<b>Month</b>	<b>Mean Monthly Temperature °C</b>	<b>SD</b>
2016	November	25.1	0.8
	December	23.2	0.8
2017	January	21.9	0.8
	February	21.2	0.8
	March	20.8	0.6
	April	22.5	1.1
	May	23.6	0.5
	June	25.1	1.0
	July	29.9	1.5
	August	30.4	1.0
	September	29.3	0.7
	October	28.1	0.5

1106  
 1107

1108 **Supplementary Table S1** Tukey's honestly significant difference test of the four pairwise  
 1109 comparisons.

1110

Temperature	Irradiance	Contrasts	df	Difference	<i>t</i> -value	<i>P</i> -value
8	200	0 - 12	36	0.171	8.464	< 0.0001
8	200	0 - 12.5	36	0.114	5.623	< 0.0001
8	200	0 - 24	36	0.123	6.063	< 0.0001
8	200	12 - 12.5	36	-0.057	-2.841	0.0354
8	200	12 - 24	36	-0.049	-2.401	0.0949
8	200	12.5 - 24	36	0.009	0.44	0.9712
20	200	0 - 12	36	0.146	6.022	< 0.0001
20	200	0 - 12.5	36	0.094	3.856	0.0025
20	200	0 - 24	36	0.07	2.89	0.0315
20	200	12 - 12.5	36	-0.053	-2.166	0.1522
20	200	12 - 24	36	-0.076	-3.132	0.0173
20	200	12.5 - 24	36	-0.023	-0.966	0.7694
8	1000	0 - 12	36	0.394	10.658	< 0.0001
8	1000	0 - 12.5	36	0.377	10.207	< 0.0001
8	1000	0 - 24	36	0.236	6.382	< 0.0001
8	1000	12 - 12.5	36	-0.017	-0.452	0.9689
8	1000	12 - 24	36	-0.158	-4.277	0.0007
8	1000	12.5 - 24	36	-0.141	-3.825	0.0027
20	1000	0 - 12	36	0.259	11.878	< 0.0001
20	1000	0 - 12.5	36	0.165	7.564	< 0.0001
20	1000	0 - 24	36	0.107	4.906	0.0001
20	1000	12 - 12.5	36	-0.094	-4.314	0.0007
20	1000	12 - 24	36	-0.152	-6.972	< 0.0001
20	1000	12.5 - 24	36	-0.058	-2.657	0.0543

1117

1118 **Supplementary Table S2** Mean values of the ground PAR during the underwater measurements of  
 1119 photochemical efficiency for *Zostera marina* from the annual population in Kagoshima, Japan in 2013  
 1120 / 2014.

1121  
 1122

Date	Time	Ground PAR	SD
12-May-2013	6:04	69.3	0.9
12-May-2013	6:55	139.0	0.2
12-May-2013	7:00	513.3	34.1
12-May-2013	7:54	969.5	6.9
12-May-2013	8:50	1,142.0	51.2
12-May-2013	9:00	1,315.3	13.7
12-May-2013	9:50	1,606.9	8.1
12-May-2013	11:10	1,874.0	1.4
12-May-2013	12:00	1,940.8	2.6
12-May-2013	13:34	1,789.5	6.6
12-May-2013	14:02	1,745.8	4.0
12-May-2013	15:17	1,361.9	78.8
12-May-2013	15:20	1,386.1	31.0
12-May-2013	15:25	1,352.2	17.0
12-May-2013	15:33	1,219.1	29.6
12-May-2013	15:57	1,123.0	7.3
12-May-2013	17:03	271.6	132.1
12-May-2013	17:23	211.1	6.0
12-May-2013	18:00	155.2	1.0
12-May-2013	18:15	145.4	0.4
12-May-2013	18:34	79.5	2.3
12-May-2013	19:02	10.1	0.8
10-Jan-2014	6:50	0.0	0.0
10-Jan-2014	6:58	4.8	9.1
10-Jan-2014	8:00	57.1	0.7
10-Jan-2014	8:17	76.1	0.9
10-Jan-2014	9:00	102.3	0.7
10-Jan-2014	10:00	952.0	1.4
10-Jan-2014	11:00	1,159.1	1.4
10-Jan-2014	12:00	1,235.7	2.2
10-Jan-2014	13:10	1,130.4	2.4
10-Jan-2014	14:00	1,114.3	3.5
10-Jan-2014	15:00	682.6	1.0
10-Jan-2014	16:00	369.9	1.3
10-Jan-2014	16:36	196.8	3.3
10-Jan-2014	16:50	86.4	2.8
10-Jan-2014	17:23	16.9	0.5
23-Mar-2014	6:14	4.3	0.3
23-Mar-2014	7:00	69.7	0.7
23-Mar-2014	8:00	412.7	2.8
23-Mar-2014	9:00	879.8	41.7
23-Mar-2014	10:00	1,133.0	42.0
23-Mar-2014	11:00	1,461.9	7.4
23-Mar-2014	12:00	1,603.6	1.7
23-Mar-2014	13:10	1,560.3	0.9
23-Mar-2014	14:00	1,494.2	5.4
23-Mar-2014	15:00	1,288.7	8.9
23-Mar-2014	16:10	781.2	3.1
23-Mar-2014	17:00	193.2	1.0
23-Mar-2014	18:00	69.0	1.6
23-Mar-2014	18:30	9.5	0.6

1123 **Supplementary Table S3** Mean values of the effective quantum yield and incident PAR during the  
 1124 underwater measurements photochemical efficiency for *Zostera marina* from the annual population in  
 1125 Kagoshima, Japan in 2013 / 2014.

Date	Measurement period		$\Delta F/F_m'$	SD	Incident PAR	SD
12-May-2013	6:08	- 6:24	0.694	0.074	38.2	10.2
12-May-2013	7:10	- 7:22	0.668	0.058	115.4	24.1
12-May-2013	8:08	- 8:17	0.621	0.051	234.9	36.5
12-May-2013	9:06	- 9:15	0.573	0.057	386.3	36.0
12-May-2013	10:45	- 10:52	0.484	0.060	561.8	66.2
12-May-2013	11:27	- 11:34	0.481	0.078	683.1	87.9
12-May-2013	13:04	- 13:13	0.438	0.071	642.4	124.4
12-May-2013	14:10	- 14:18	0.258	0.060	567.3	139.8
12-May-2013	15:08	- 15:21	0.357	0.092	502.1	131.3
12-May-2013	16:03	- 16:09	0.344	0.066	299.3	88.6
12-May-2013	17:03	- 17:08	0.562	0.055	45.0	7.1
12-May-2013	18:02	- 18:06	0.623	0.063	30.3	1.6
12-May-2013	19:03	- 19:09	0.650	0.055	1.0	0.0
10-Jan-2014	7:32	- 7:43	0.762	0.021	13.7	1.6
10-Jan-2014	8:33	- 8:43	0.700	0.036	98.5	30.4
10-Jan-2014	9:32	- 9:38	0.561	0.062	266.3	32.6
10-Jan-2014	10:36	- 10:42	0.511	0.070	402.3	43.8
10-Jan-2014	11:32	- 11:39	0.570	0.065	460.7	49.6
10-Jan-2014	12:44	- 12:54	0.489	0.091	407.1	89.2
10-Jan-2014	13:38	- 13:45	0.520	0.108	380.6	96.2
10-Jan-2014	14:32	- 14:39	0.575	0.069	322.8	50.3
10-Jan-2014	15:36	- 15:47	0.631	0.058	171.1	25.0
10-Jan-2014	17:04	- 17:11	0.755	0.044	13.3	1.3
23-Mar-2014	6:26	- 6:33	0.659	0.036	8.0	1.7
23-Mar-2014	7:08	- 7:16	0.659	0.040	34.1	4.5
23-Mar-2014	8:10	- 8:20	0.558	0.050	133.6	15.7
23-Mar-2014	9:12	- 9:21	0.424	0.060	269.0	22.9
23-Mar-2014	10:15	- 10:24	0.391	0.071	328.4	31.5
23-Mar-2014	11:27	- 11:35	0.368	0.057	446.8	26.6
23-Mar-2014	12:44	- 12:55	0.311	0.065	426.8	36.9
23-Mar-2014	13:28	- 13:38	0.298	0.077	433.6	36.7
23-Mar-2014	14:19	- 14:28	0.337	0.062	423.2	37.9
23-Mar-2014	15:22	- 15:30	0.341	0.078	349.0	40.6
23-Mar-2014	16:39	- 16:46	0.563	0.064	54.9	10.3
23-Mar-2014	17:36	- 17:43	0.612	0.068	31.4	3.8
23-Mar-2014	18:10	- 18:17	0.723	0.042	7.8	1.7

1128 **Supplementary Table S4** Tukey's honestly significant difference test of the four pairwise  
 1129 comparisons.

1130

1131

Temperature	Irradiance	Contrasts	df	Difference	<i>t</i> -value	<i>P</i> -value
15	300	0 - 12	36	0.282	9.882	< 0.0001
15	300	0 - 12.5	36	0.180	6.325	< 0.0001
15	300	0 - 24	36	0.129	4.521	0.0004
15	300	12 - 12.5	36	-0.101	-3.557	0.0057
15	300	12 - 24	36	-0.153	-5.362	< 0.0001
15	300	12.5 - 24	36	-0.052	-1.805	0.2878
15	1000	0 - 12	36	0.507	9.379	< 0.0001
15	1000	0 - 12.5	36	0.567	10.493	< 0.0001
15	1000	0 - 24	36	0.362	6.699	< 0.0001
15	1000	12 - 12.5	36	0.060	1.114	0.6833
15	1000	12 - 24	36	-0.145	-2.680	0.0516
15	1000	12.5 - 24	36	-0.205	-3.794	0.0029
24	300	0 - 12	36	0.175	9.255	< 0.0001
24	300	0 - 12.5	36	0.069	3.646	0.0044
24	300	0 - 24	36	0.066	3.476	0.0070
24	300	12 - 12.5	36	-0.106	-5.609	< 0.0001
24	300	12 - 24	36	-0.109	-5.778	< 0.0001
24	300	12.5 - 24	36	-0.003	-0.169	0.9982
24	1000	0 - 12	36	0.433	10.178	< 0.0001
24	1000	0 - 12.5	36	0.271	6.378	< 0.0001
24	1000	0 - 24	36	0.065	1.529	0.4315
24	1000	12 - 12.5	36	-0.162	-3.800	0.0029
24	1000	12 - 24	36	-0.368	-8.649	< 0.0001
24	1000	12.5 - 24	36	-0.206	-4.849	0.0001