

## 紅藻マクサの生育に及ぼす温度, 光量, 塩分の影響

馬場将輔

### Effects of Temperature, Irradiance and Salinity on the Growth of *Gelidium elegans* (Rhodophyta) in Laboratory Culture

Masasuke Baba\*

**要約:** 千葉県沿岸産の寒天原藻マクサについて, 孢子, 発芽体, 側枝の成長と生残に及ぼす温度, 光量, 塩分の影響を室内培養により調べた。成長に適した温度と光量の条件は, 発芽体が28°Cで100~180  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , 側枝が25~30°Cで160~320  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であり, いずれも32°Cが生育上限温度であった。孢子の発芽に適した温度と塩分の条件は20~25°Cで32psuであった。成長に適した温度と塩分の条件は, 発芽体が25~30°Cで32psu, 側枝が20~25°Cで24~32psuであった。高温下では低塩分による生残率の低下傾向が顕著になり, 発芽体では32°C以上で, 側枝では28°C以上でそれぞれ認められた。本研究の結果をもとに, マクサの生育特性をこれまでに報告されているテングサ属の他種の知見と比較した。

**キーワード:** マクサ, 成長, 光量, 側枝, 発芽体, 塩分, 温度

**Abstract:** Effects of temperature, irradiance and salinity on the growth and survivorship of sporelings and lateral branches in the agarophyte *Gelidium elegans* collected at the coast of Chiba Pref., central Japan were examined under laboratory cultures. Optimal growth conditions of sporelings and lateral branches were 28°C/100-180  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  and 25-30°C/160-320  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , respectively. The upper critical temperature for growth of both stages was 32°C. As for temperature/salinity conditions, optima of sporelings and lateral branches were 25-30°C/32 psu and 20-25°C/24-32 psu, respectively. Sudden declining of survivorship with low salinity was observed in high temperature higher than 32°C for sporelings and 28°C for lateral branches. Based on these results, growth characteristics and tolerance of *G. elegans* were compared with those of other *Gelidium* species.

**Keywords:** *Gelidium elegans*, growth, irradiance, lateral branch, sporeling, salinity, temperature

#### まえがき

マクサ *Gelidium elegans* は南西諸島から北海道西岸に分布し, 低潮線付近から水深20mまでの岩礁域に生育する多年生の紅藻であり, 品質の高い寒天原藻として最も重要とされている (大野, 1987; 吉田, 1998)。マクサ等のテングサ類からなる大きな群落はテングサ場と呼ばれ, イセエビの稚エビやサザエの稚貝などの保育場としても注目されている (藤田, 2003)。

マクサの生育と環境要因に関連する研究は, こ

れまでに寒天資源としての増産を図ることを目的として実施されてきた。片田 (1955) はテングサ類の増殖技術を確立するため, 発芽に及ぼす温度, 塩分の影響を調べた。山崎 (1962) はテングサ漁場の生産管理の基礎的研究として, 孢子の発芽と初期成長に及ぼす影響を検討し, さらに, 山田 (1967) は施肥によるテングサ類の増産を図るための調査を行った。このほか, マクサと他の海藻との生理的な特性の違いを比較するため, 初期成長に及ぼす環境要因の影響 (Ohno, 1969), 光合成活性 (Ogata and Matsui, 1965; Yokohama, 1972; 前川・杉山, 1995) が報告されているほか, 海洋

(2009年11月2日受付, 2010年1月19日受理)

\*1 財団法人海洋生物環境研究所 実証試験場 (〒945-0017 新潟県柏崎市荒浜4-7-17)

\* E-mail: baba@kaiseiken.or.jp

深層水による効率的な栽培条件が検討されている(松村ら, 2005)。国内外でのテングサ類の生育と環境要因に関する生理生態的な知見は, Akatsuka (1986), Santelices (1988, 1991), Macler and Zupan (1991), Friedlander (2008) の総説にまとめられている。

財団法人海洋生物環境研究所では, 発電所温排水の影響を予測するために必要な知見の集積を目的として, 海藻類を対象とした室内実験を実施している。本研究では, マクサの孢子, 発芽体, 側枝に及ぼす複合的な影響を検討することを目的として, 本種の生育を左右する重要な環境要因である温度, 光量, 塩分の影響を室内培養実験により調べた。

### 材料と方法

**供試材料** 孢子および発芽体の培養に使用したマクサ成熟藻体は, 千葉県鴨川市の千葉大学海洋バイオシステム研究センター小湊実験場地先の潮間帯下部で, 2003年6月に四分孢子子体を, 同年7月に配偶体をそれぞれ採集し, 海水を満たしたビニール袋に入れたのちアイスボックスに収容した。そして当日中に(財)海洋生物環境研究所実証試験場(新潟県柏崎市)に運び, 以下の培養操作を行った。成熟した枝を実体顕微鏡下で選別し切り取り, ピンセットで付着物を取り除いた。それらの枝を滅菌海水で数回洗浄したのち, 下記の培養液150 mLを満たした直径15cmのガラス製シャーレに入れ孢子を放出させた。孢子はパスツールピペットで吸い上げ, 滅菌海水で数回洗浄したのち, あらかじめカバーグラス(22×22mm)を敷き詰めて培養液150mLを入れたガラス製シャーレに添加した。孢子がカバーグラスに着生して発芽するまで約1日静置培養したのち, 各実験に用いた。なお, 本研究で用いた培養液は, 海水を濾過滅菌した後にPES培地(McLachlan, 1973)を添加したものである。

側枝の培養に使用した藻体は, 前出のマクサ生育地と同じ場所で, 2003年9月に採集した四分孢子子体である。採集当日に(財)海洋生物環境研究所実証試験場に運び, 培養作業を行った。生殖器官を形成していない側枝を実体顕微鏡下で選別し, 成長点のある先端部から長さ2cmの位置で切り取ったのち, 滅菌海水で数回洗浄した。これらを5Lの培養液を入れた5L三角フラスコに50個体

ずつ収容し, 15°C, 40 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/s, 12時間明期・12時間暗期(以下12L:12D), 通気条件で1ヶ月間の予備培養を行った。その後, 生殖器官を形成していない個体を選び, それらを先端から2cmの長さに切り揃えて各実験に使用した。実験には植物インキュベーター(トミー精工製, CU-350およびCF-305)を使用し, 光周期は白色蛍光灯(東芝ラテックス製, FL40SS・EX-N/37-H)を用いて12L:12Dとした。

**温度と光量の影響** 発芽体の成長に及ぼす温度と光量の実験では, 培養液15mLを各穴に入れた組織培養用マイクロプレート(6穴, イワキ製)を使用し, 四分孢子あるいは果孢子の各発芽体が着生したカバーグラスをそのなかに入れた。実験には, 温度10, 15, 20, 25, 28, 30, 32, 34°Cの8段階, 光量10, 25, 100, 180 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sの4段階を組み合わせた32条件を設定し, 12L:12Dとした。培養期間は28日間とし7日間毎に培養液を交換した。28日目の発芽体について50個体を実体顕微鏡下でトレースし, それらを画像解析ソフト(NIH Image)で処理することにより葉面積を測定した。

側枝の成長に及ぼす温度と光量の実験では, 500mL三角フラスコに培養液500mLを入れ3個体の試料を収容した。実験には, 温度10, 15, 20, 25, 30, 32, 34°Cの7段階, 光量40, 80, 160, 320 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sの4段階を組み合わせた28条件を設定し, 12L:12Dとした。28日間の通気培養を行い, 7日毎に培養液を交換し湿重量を測定した。さらに実験終了時には全長も測定した。なお, 各実験は3回の繰返しとした。

**温度と塩分の影響** 培養液は, 塩分調整を32~33psuの濾過海水またはそれをマイナス25°Cで凍結・濃縮させて作製した約65psuの高塩分海水と蒸留水を混合することにより行ったのち, PES培地を添加した。孢子の発芽に及ぼす温度と塩分の実験では, カバーグラスと培養液15mLを各穴に入れた組織培養用マイクロプレートを使用し, これに四分孢子あるいは果孢子を50個体ずつ添加した。各実験は6回の繰返しとした。実験には, 温度15, 20, 25, 30, 32°Cの5段階, 塩分8, 16, 24, 32, 40psuの5段階を組み合わせた25条件を設定し, 培養期間は24時間, 光量は60 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sとした。培養終了時に倒立顕微鏡下で孢子の発芽状況を観察し, 発芽体および枯死体の数をそれぞれ測定し

た。

発芽体の成長に及ぼす温度と塩分の実験では、培養液15mLを入れた6穴マイクロプレートを使用し、四分孢子あるいは果孢子の各発芽体が着生したカバーグラスをそのなかに入れた。実験には、温度15、20、25、28、30、32、34°Cの7段階、塩分8、16、24、32、40psuの5段階を組み合わせた35条件を設定し、12L:12Dとした。光量は100 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sとした。実験期間は28日間とし、7日毎に培養液を交換した。28日目の発芽体について50個体を実体顕微鏡下でトレースし、前述の温度と光量の実験と同様の方法で葉面積を測定した。

側枝の成長に及ぼす温度と塩分の実験では、500mL三角フラスコに培養液500mLを入れ3個体の試料を収容した。実験には、温度10、15、20、25、30、32、34°Cの7段階、塩分8、16、24、32psuの4段階を組み合わせた28条件を設定し、12L:12Dとした。光量は100 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sとした。28日間の通気培養を行い、7日毎に培養液を交換し湿重量を測定した。さらに実験終了時には全長も測定した。なお、各実験は3回の繰返しとした。

発芽体の生残に及ぼす温度と塩分の実験では、培養液を15mLずつ入れた6穴マイクロプレートを使用し、50個体の果孢子発芽体が着生したカバーグラスをその中に入れた。実験には、温度15、20、25、28、30、32、34、36°Cの8段階、塩分8、16、24、32psuの4段階を組み合わせた32条件を設定し、12L:12Dとした。光量は100 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sとした。なお、各実験は6回の繰返しとし、24時間および96時間の接触実験を行った。所定の時間が経過した時点で発芽体が着生しているカバーグラスを取り上げ、32psuに調整した培養液を入れた6穴マイクロプレートに移し、20°C、50 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sの条件で引き続き培養を行い、1週間後に生残の有無を観察した。

側枝の生残に及ぼす温度と塩分の実験では、300mL三角フラスコに培養液300mLを入れ10個体の試料を収容し、通気培養した。実験には、温度10、15、20、25、28、30、32、34°Cの8段階、塩分8、16、24、32psuの4段階を組み合わせた32条件を設定し、12L:12Dとした。光量は100 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sとした。なお、各実験は4回の繰返しとし、24時間および96時間の接触実験を行った。所定の時間が経過した藻体は、32psuに調整した培養液を300mL入れた三角フラスコに移し、20°C、50 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/s、12L:12Dで通気培養を継続し、1週間後に生残

の有無を観察した。

**成長率** 発芽体および側枝の日間成長率 (daily growth rates: DGR) は次式によって計算した。 $DGR = (\ln A_t - \ln A_0) / t \times 100$ 、ここで $A_0$ は開始時の葉面積、全長あるいは湿重量。 $A_t$ はt日後の葉面積、全長あるいは湿重量。

**統計処理** データは二元配置の分散分析により検定を行い、次に Tukey-Kramer の多重比較検定により、各実験区の平均値の有意差 ( $P < 0.05$ ) を判定した。なお、成長率のデータは対数変換を、また発芽率と生残率のデータは逆正弦変換をそれぞれ行い、統計処理を実施した。

## 結 果

**発芽体の成長に及ぼす温度と光量の影響** 設定したすべての光量条件において、マクサの四分孢子発芽体と果孢子発芽体は10~32°Cで成長がみられたが、34°Cでは培養開始から7日以内にすべて枯死した (Fig. 1A, 1B)。Fig. 2に25°C、100 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sの条件で28日間培養した四分孢子発芽体を示す。日間成長率は四分孢子発芽体が7.2~24.4%、果孢子発芽体が7.7~23.2%の範囲にあり、それぞれ28°Cの100、180 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sにおいて、その他の実験区よりも有意に高い値 ( $P < 0.01$ ) を示した。四分孢子および果孢子の各発芽体の温度と光量に対する成長反応は類似し、100、180 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sの日間成長率は10~28°Cにおいて高温側で増加する傾向がみられた。また、10、25 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sの日間成長率は10~20°Cでは温度の上昇とともに増加する傾向を示したが、20~28°Cではほぼ同じ範囲にあり有意な差は認められなかった ( $P > 0.05$ )。いずれの光量条件でも28°Cを超える温度では、日間成長率が低下し始め、32°Cでの成長率の低下傾向は四分孢子発芽体よりも果孢子発芽体で顕著であった。

**側枝の成長に及ぼす温度と光量の影響** 設定したすべての光量条件において、マクサの側枝の成長は10~32°Cでみられたが、34°Cでは光量条件に係わらず培養開始から5日以内にすべて枯死した (Fig. 3)。全長の日間成長率は0.4~2.2%の範囲にあり (Fig. 3A)、いずれの光量区においても25°Cで最も高い値を示したが、各温度区では光量の違いによる有意な差は認められなかった ( $P > 0.05$ )。一方、湿重量の日間成長率は0.8~5.6%の

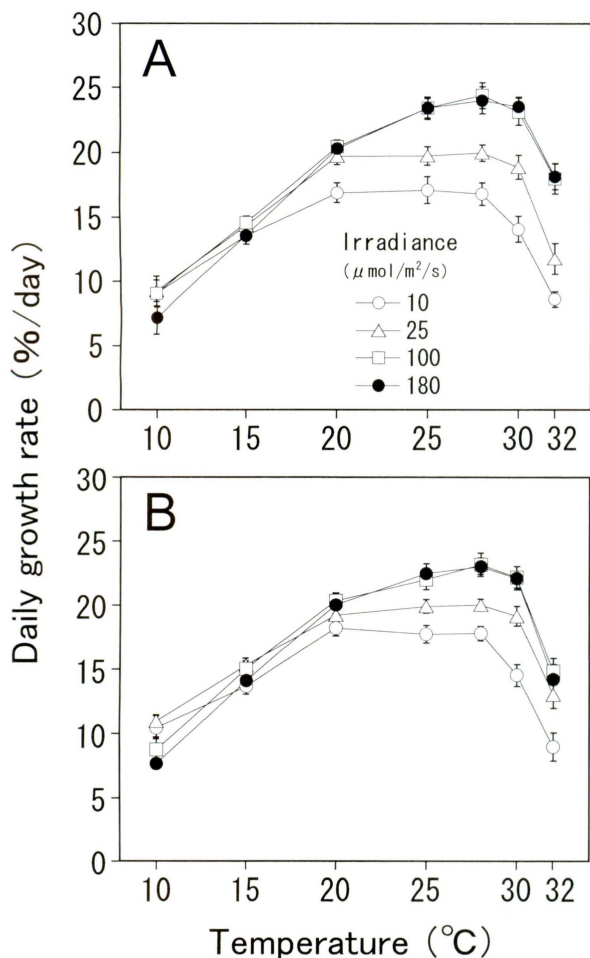


Fig. 1 Growth of tetrasporelings (A) and carposporelings (B) of *Gelidium elegans* after 28 days culture under different temperature and irradiance conditions. Data are expressed as mean value  $\pm$  standard deviations (n=50). Symbols of irradiances are given in Fig. 1A.

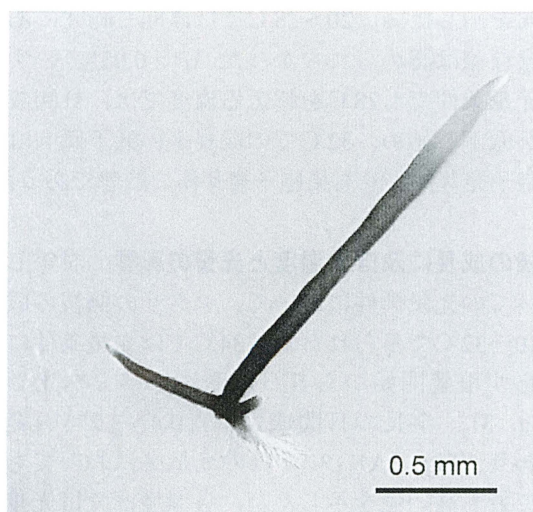


Fig. 2 A tetrasporeling of *Gelidium elegans* after 28 days culture at 25°C, 100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ .

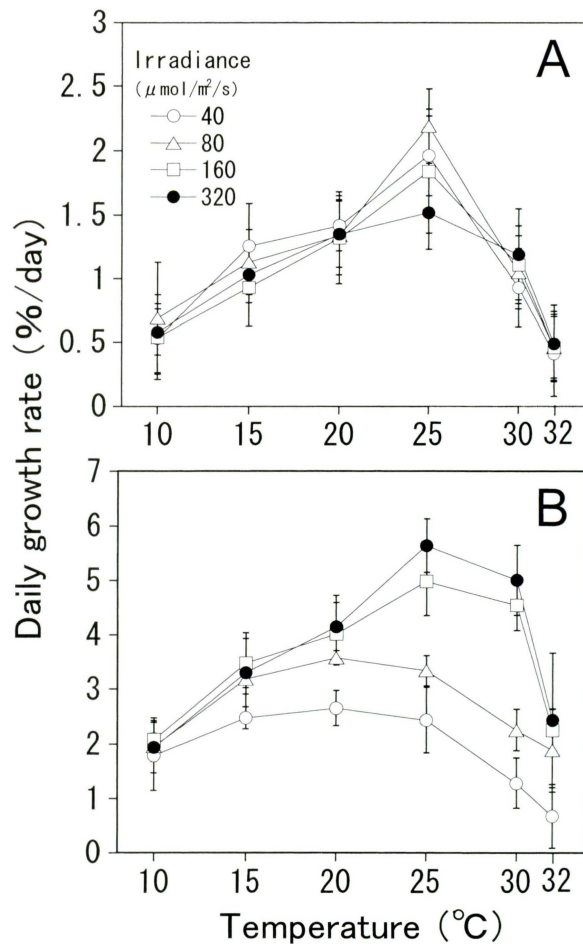


Fig. 3 Growth of lateral branches of *Gelidium elegans* after 28 days culture under different temperature and irradiance conditions. (A) total length, (B) wet weight. Data are expressed as mean value  $\pm$  standard deviations (three replicates). Symbols of irradiances are given in Fig. 3A.

範囲にあり (Fig. 3B), 25, 30°Cの160, 320 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において, 他の条件よりも有意に高い値を示した ( $P < 0.05$ )。しかし, 40, 80 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の低光量では, 15~25°Cの湿重量日間成長率に有意な差はなく ( $P > 0.05$ ), 30°Cで成長率が有意に低下した ( $P < 0.05$ )。25°Cの各光量条件で28日間培養した藻体をFig. 4に示す。側枝の形態を比較すると, 40, 80 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  (Fig. 4A, 4B) よりも160, 320  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  (Fig. 4C, 4D) において羽状分岐する小枝の形成が促進される傾向が観察され, この傾向は30°Cの藻体でも同様であった。なお, 28日の実験期間内に生殖器官を形成した個体は, いずれの条件においても観察されなかった。

胞子の発芽に及ぼす温度と塩分の影響 実験開始



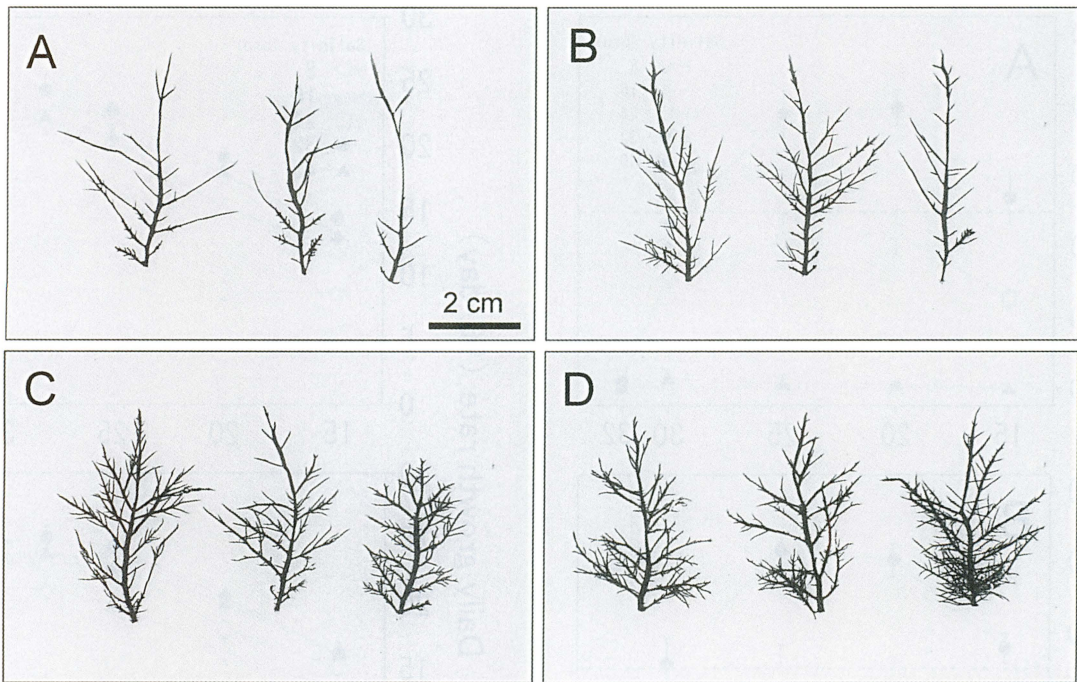


Fig. 4 Morphological differences of lateral branches of *Gelidium elegans* after 28 days culture under different conditions at 25°C. (A) 40 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , (B) 80 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , (C) 160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  and (D) 320 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ . Scale bar in Fig. 4A applies to Fig. 4B-4D.

24時間後における25°Cのマクサ四分胞子の発芽状態をFig. 5に示す。8 psuではすべての胞子は溶解して顆粒状になり枯死した (Fig. 5A)。16, 40psuでは胞子は基質に着生せず未発芽のものが大半を占めたが (Fig. 5B, 5E), 24, 32psuでは胞子は基質に着生して胞子細胞の外膜が付着した基本細胞 (片田, 1955) の状態まで発芽が進行していた。四分胞子および果胞子の発芽には温度よりも塩分の影響が大きく、温度条件に係わらず8, 16psuでは全く発芽せず、40psuの発芽率も0~5.3%の範囲にあった (Fig. 6A, 6B)。一方、20°Cおよび25°Cの32psuの発芽率は、四分胞子が73~79%、果胞子が81~83%であり、それぞれ他の条件よりも有意に高い値を示した ( $P < 0.001$ )。高温による発芽率の低下は25°Cを越える温度でみられ、32°Cでは塩分の違いに係わらずほとんど発芽しなかった。

**発芽体の成長に及ぼす温度と塩分の影響** 設定したすべての塩分条件において、マクサの四分胞子発芽体と果胞子発芽体は10~32°Cで成長がみられたが、34°Cでは培養開始から7日以内に、また、

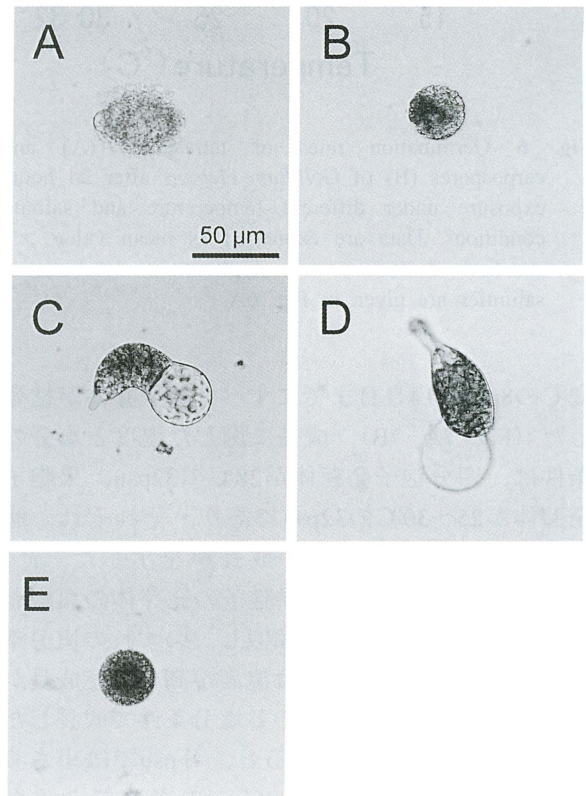


Fig. 5 Morphological differences of tetraspore germinations of *Gelidium elegans* after 24 hours exposure under different salinity conditions at 25°C. (A) 8 psu, (B) 16 psu, (C) 24 psu, (D) 32 psu and (E) 40 psu. Scale bar in Fig. 5A applies to Fig. 5B-5E.

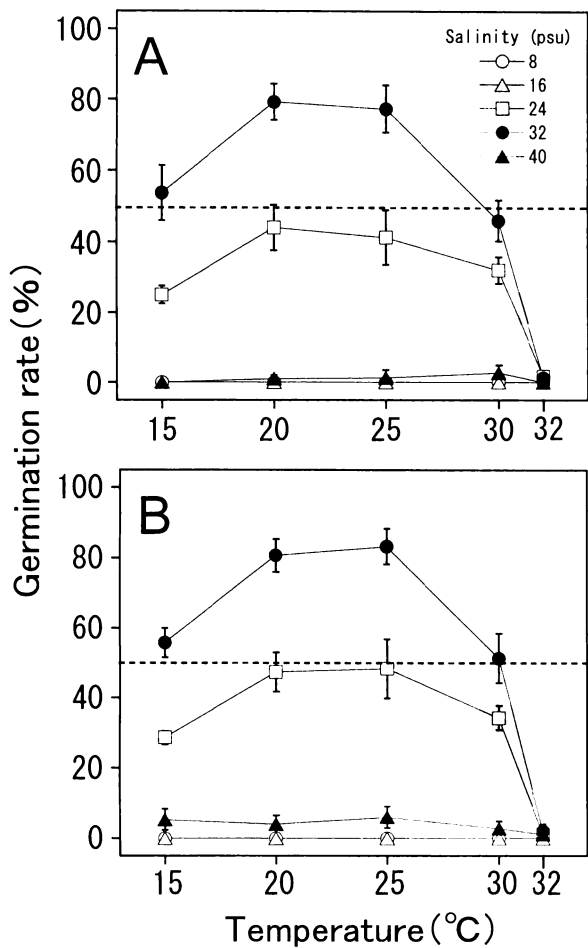


Fig. 6 Germination rates of tetraspores (A) and carpospores (B) of *Gelidium elegans* after 24 hours exposure under different temperature and salinity conditions. Data are expressed as mean value  $\pm$  standard deviations (six replicates). Symbols of salinities are given in Fig. 6A.

32°Cの8psuで14日目までにすべての発芽体が枯死した (Fig. 7A, 7B)。成長に適した温度と塩分の条件は、四分胞子発芽体が28°Cの32psu、果胞子発芽体が25~30°Cの32psuであり、それぞれ、他の条件よりも有意に高い成長率を示した ( $P < 0.001$ )。四分胞子および果胞子の発芽体の温度と塩分に対する成長反応は類似し、いずれの塩分条件においても、28°Cまでは温度が高いほど成長がよい傾向にあった。25°Cの各塩分条件で成長した四分胞子発芽体を比較すると、8 psuでは小さく第1次発芽枝 (片田, 1955) のままであるが (Fig. 8A), 16~40psuでは長く伸びた側芽が観察された (Fig. 8B-8E)。

側枝の成長に及ぼす温度と塩分の影響 マクサの

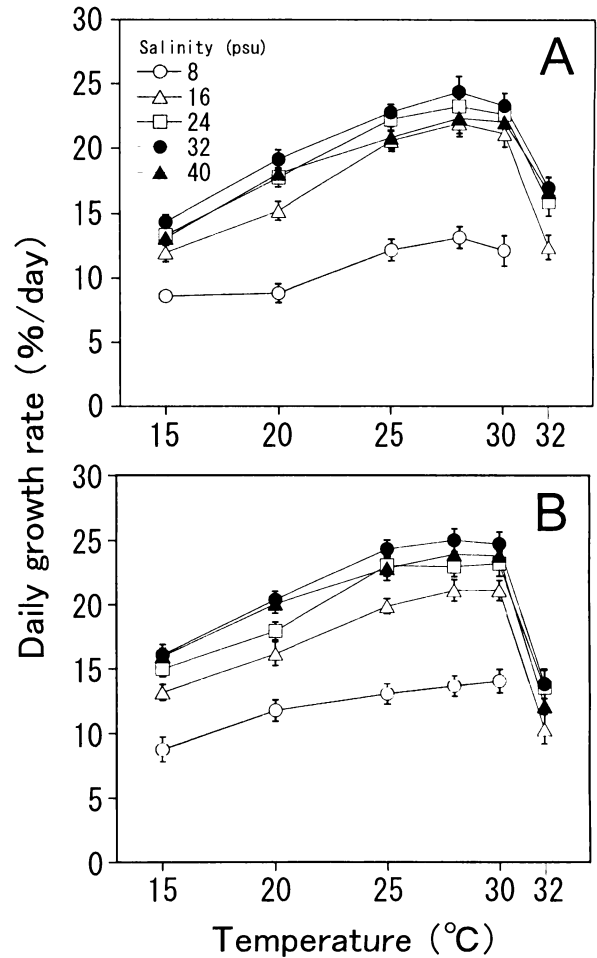


Fig. 7 Growth of tetrasporelings (A) and carposporelings (B) of *Gelidium elegans* after 28 days culture under different temperature and salinity conditions. Data are expressed as mean value  $\pm$  standard deviations ( $n = 50$ ). Symbols of salinities are given in Fig. 7A.

側枝の成長は、温度と塩分の条件により異なった。34°Cでは塩分条件に係わらず培養開始から5日以内に、また、25~32°Cの8 psu, 32°Cの16psuでは培養終了時まで、それぞれ全個体が枯死した。日間成長率は、全長が0.06~1.8% (Fig. 9A), 湿重量が0.3~5.8% (Fig. 9B) の範囲にあり、いずれも20, 25°Cの24, 32psuにおいて、その他の実験区よりも有意に高い値を示した ( $P < 0.05$ )。さらに、15~30°Cでは、各温度区の24, 32psuの成長率に有意な差は認められなかった ( $P > 0.05$ )。ほか、それぞれ16psuの成長率よりも有意に高い値を示した ( $P < 0.05$ )。実験終了時の25°Cの藻体をFig. 10に示すが、16psuでは低塩分の影響で枝の一部が白化する個体が観察されたが (Fig. 10A), 24, 32psuでは健全な状態であった (Fig. 10B, 10

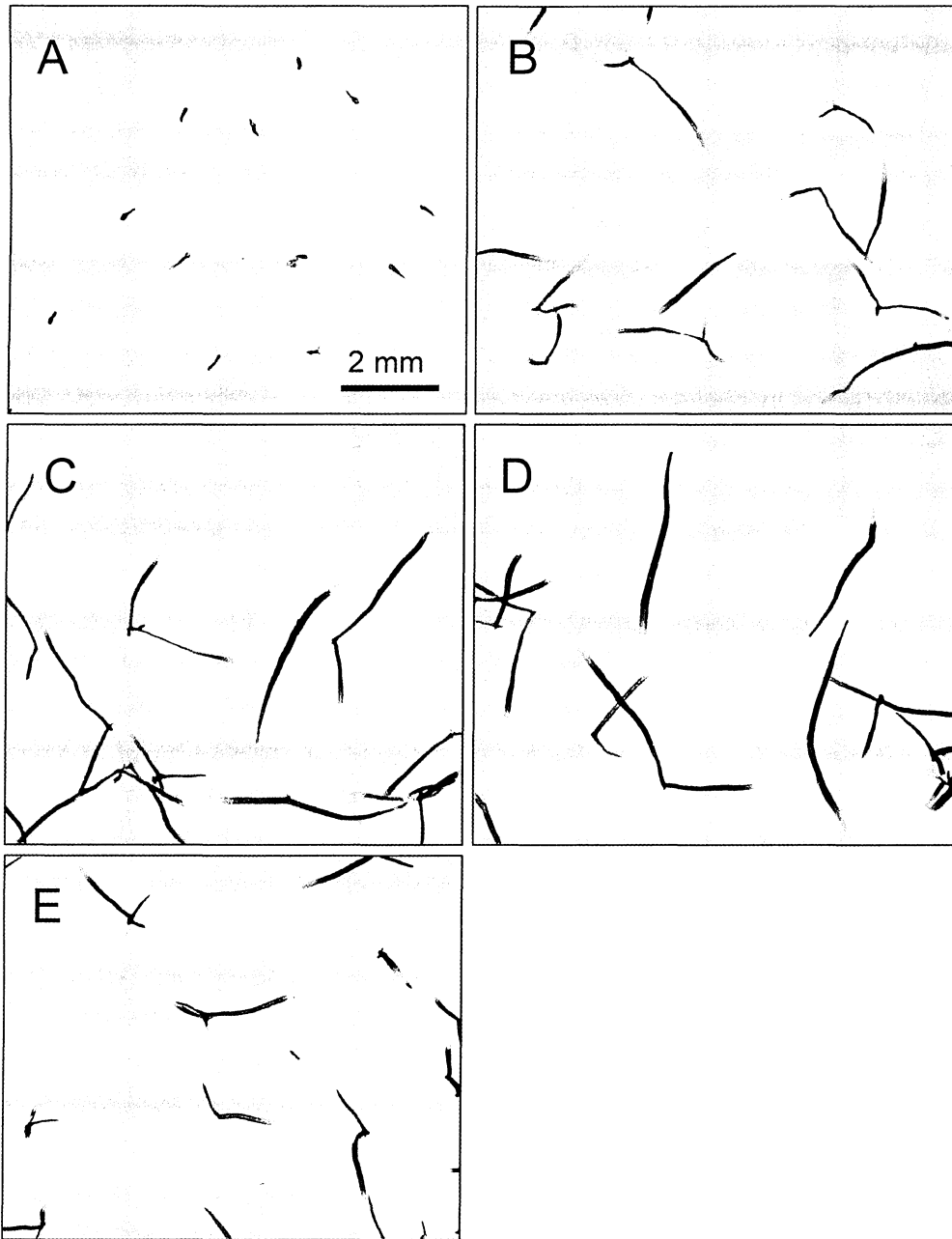


Fig. 8 Morphological differences of tetrasporelings of *Gelidium elegans* after 28 days culture under different salinity conditions at 25°C. (A) 8 psu, (B) 16 psu, (C) 24 psu, (D) 32 psu and (E) 40 psu. Scale bar in Fig. 8A applies to Fig. 8B-8E.

C)。なお、28日の実験期間内に生殖器官を形成した個体は、いずれの条件においても観察されなかった。

**発芽体の生残に及ぼす温度と塩分の影響** 24時間接触でのマクサ果胞子発芽体の生残率は、15～34℃では8～32psuの範囲でほぼ100%であり、36℃では8～24psuで50%以下であった (Fig. 11A)。

また、96時間接触での発芽体の生残率は、15～30℃において塩分条件に係わらず98～100%の範囲にあり、温度あるいは塩分の影響は認められなかった (Fig. 11B)。しかし、32、34℃において高温と低塩分による生残率の低下が顕著になり、32℃では16psu以下で、また34℃では24psu以下でそれぞれ32psuよりも有意に低い値を示した ( $P < 0.001$ )。さらに36℃では全ての塩分区分で発芽体は

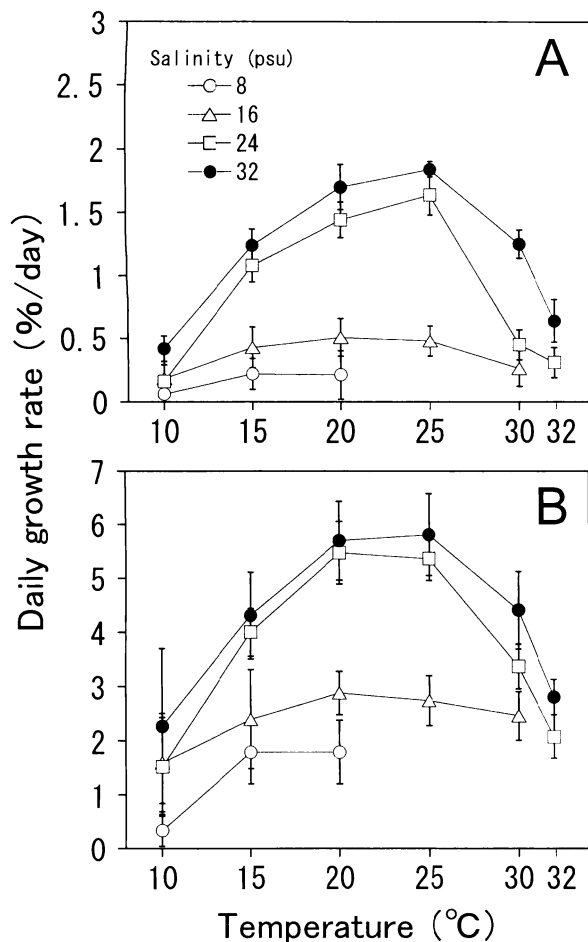


Fig. 9 Growth of lateral branches of *Gelidium elegans* after 28 days culture under different temperature and salinity conditions. (A) total length, (B) wet weight. Data are expressed as mean value  $\pm$  standard deviations (three replicates). Symbols of salinities are given in Fig. 9A.

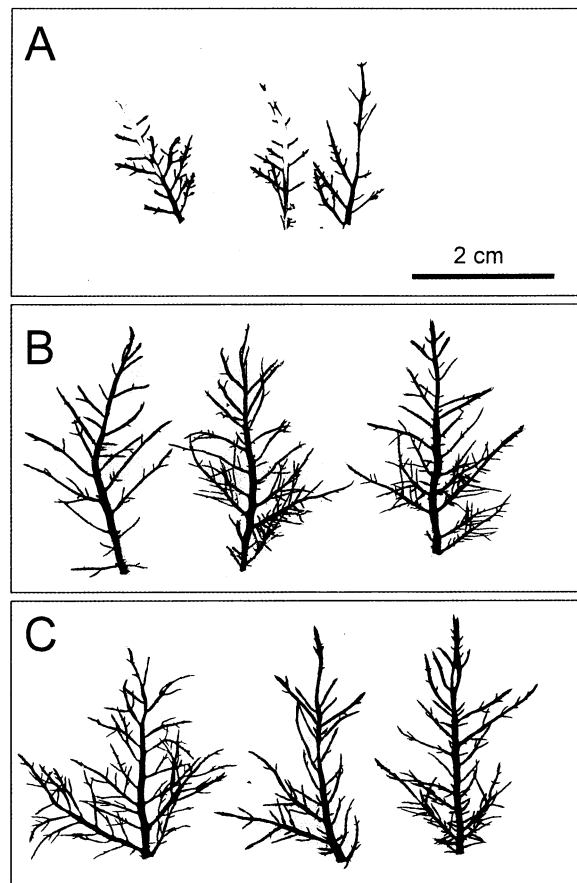


Fig. 10 Morphological differences of lateral branches of *Gelidium elegans* after 28 days culture under different salinity conditions at 25°C. (A) 16 psu, (B) 24 psu and (C) 32 psu. Scale bar in Fig. 10A applies to Fig. 10B, C.

生残しなかった。96時間接触において発芽体が50%以上の生残率を示した条件は、10~32°Cが8~32psu、34°Cが32psuであった。

**側枝の生残に及ぼす温度と塩分の影響** 24時間接触でのマクサの側枝の生残率は、15~34°Cでは8~32psuの範囲で約100%であり、温度あるいは塩分の影響は認められなかった (Fig. 12A)。96時間接触での側枝の生残率は、10、15°Cでは塩分に係わらず100%であったが、20~32°Cでは8 psuにおいて低下し、28~32°Cでは66~70%であった (Fig. 12B)。34°Cの生残率は、32psuが40%、28psuが33%であった。96時間接触において側枝が50%以上の生残率を示した条件は、10~32°Cでは8~32psuであった。

## 考 察

本研究では、マクサの生育を左右する重要な環境要因である温度、光量、塩分について、発育段階別にそれぞれ室内培養による実験を行った。マクサの生活環は、雌雄配偶体と四分胞子体が同型同大のイトグサ型である。四分胞子囊の分割時に減数分裂が起こり、核相は四分胞子が単相、果胞子が複相である (吉崎・神谷, 1999; 藤田, 2004)。天然海域ではマクサの四分胞子体の出現頻度がその配偶体よりも著しく高いことが観察され (殖田, 1936; 木下, 1949; 小野寺ら, 1954; Akatsuka, 1986)、この不均衡の原因として、匍匐枝の繁殖力は四分胞子体が配偶体よりも強いためであると



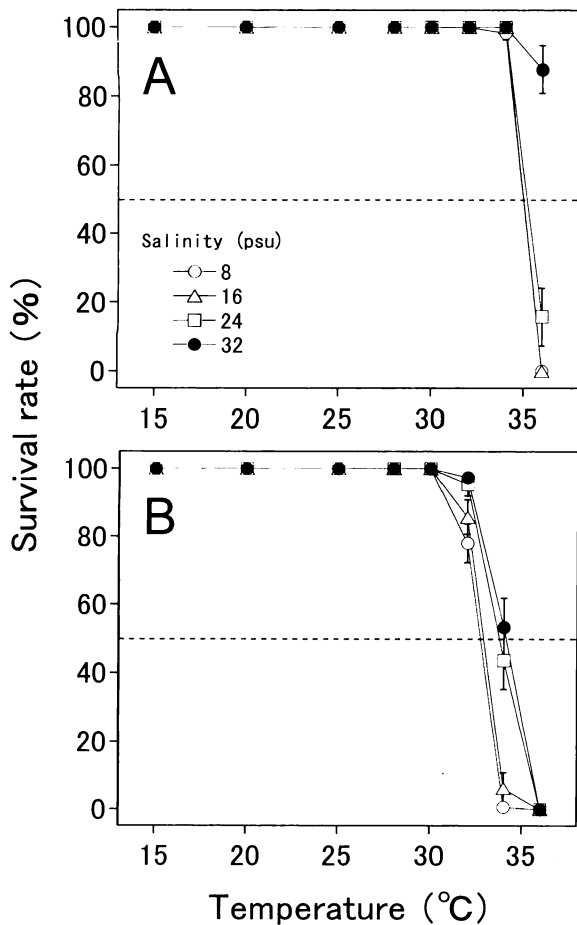


Fig. 11 Survival rates of carposporelings of *Gelidium elegans* after 24 hours (A) and 96 hours (B) exposure under different temperature and salinity conditions. After exposure to experimental conditions, sporelings were transferred into 32 psu PES medium and postcultivated at 20°C, 50 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/s, 12L:12D condition for 7 days. Data are expressed as mean value  $\pm$  standard deviations (six replicates). Symbols of salinities are given in Fig. 11A.

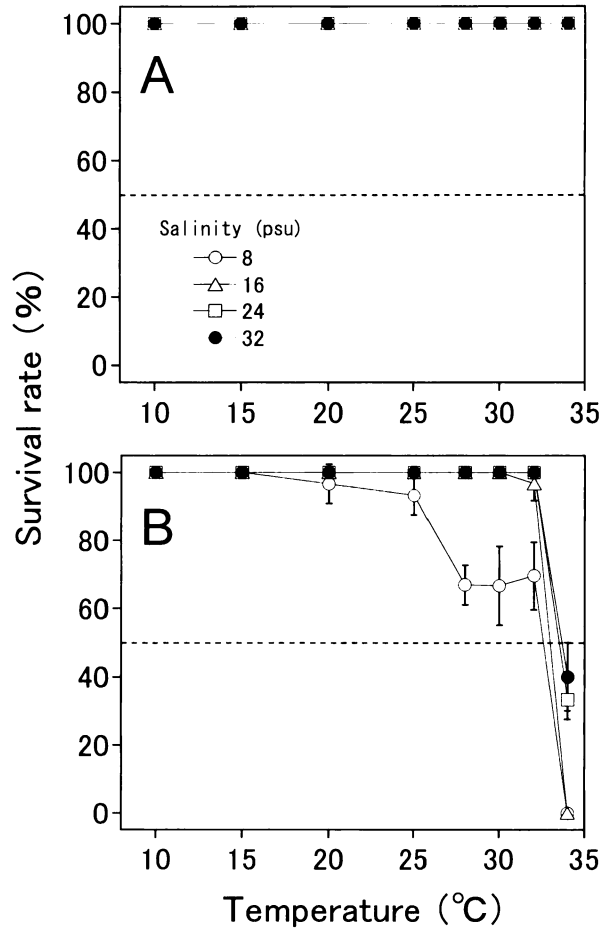


Fig. 12 Survival rates of lateral branches of *Gelidium elegans* after 24 hours (A) and 96 hours (B) exposure under different temperature and salinity conditions. Post exposure treatment is the same procedures as described in the caption of Fig. 11. Data are expressed as mean value  $\pm$  standard deviations (four replicates). Symbols of salinities are given in Fig. 12A.

推測されている (山崎・大須賀, 1960)。このほか、マクサ以外のテングサ属の種でも四分孢子体が高い出現傾向を示すという報告があり、室内培養あるいは栽培試験により孢子体と配偶体の生理生態的な特性の違いが検討されている (Montalva and Santelices, 1981; Carter, 1985; Macler and West, 1987; Salinas, 1991; Melo and Neushul, 1993; Sosa *et al.*, 1993; Santos and Duarte, 1996; Carmona and Santos, 2006)。本研究でマクサの四分孢子と果孢子の各発芽体の成長を比較した結果 (Fig. 1) からは、核相の違いによる成長の違いは僅かであり、片田 (1955) の報告と一致するこ

とが分かった。マクサ以外のテングサ属でも、南アフリカ産 *Gelidium pristoides* (Carter, 1985)、メキシコ産 *Gelidium coulteri* (Macler and West, 1987)、ポルトガル産 *Gelidium sesquipedale* (Carmona and Santos, 2006) において、四分孢子世代と配偶体世代の違いによる成長の比較が行われ、成長に差はないことが報告されている。

マクサ発芽体の成長に適した条件は、28°Cの100 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sであり、高温側の生育上限温度は32°Cであることが明らかになった。発芽体の成長が良好な25~30°Cにおいて、100, 180 $\mu$ mol/m<sup>2</sup>/sの成長率はほぼ同じ範囲にあることから、この光量で

**Table 1** Comparison of optimal levels of temperature and irradiance for growth of sporelings and lateral branches in *Gelidium* species

Species	Optimal temperature (°C)	Optimal irradiance ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	Experiment duration (days)	Reference
Sporeling				
<i>G. chilensis</i>	20	25-75	30	Correa <i>et al.</i> (1985)
<i>G. elegans</i>	24-25	—	4	Katada (1955 as <i>Gelidium amansii</i> )
	25	13-39	7	Ohno (1969 as <i>G. amansii</i> )
	28	100-180	28	This study
<i>G. lingulatum</i>	20	50-75	30	Correa <i>et al.</i> (1985)
<i>G. pristoides</i>	15-23	—	12	Carter (1985)
<i>G. sesquipedale</i>	21	30	30	Carmona and Santos (2006)
Lateral branch				
<i>G. coulteri</i>	20-27	150-250	60	Macler and West (1987)
<i>G. elegans</i>	22	—	7	Yamada (1967 as <i>G. amansii</i> )
	20-25	60-100	10	Matsumura <i>et al.</i> (2005)
	25-30	160-320	28	This study
<i>G. flicinum</i>	20	45-120	30	Oligier and Santelices (1981)
<i>G. lingulatum</i>	15	120	30	Oligier and Santelices (1981)
<i>G. pulchellum</i>	—	130-240	42	Sousa-Pinto <i>et al.</i> (1999)
<i>G. pusillum</i>	15-20	45-120	30	Oligier and Santelices (1981)
	26	300	30	Rueness and Fredriksen (1990)
<i>G. spinulosum</i>	15	120	30	Oligier and Santelices (1981)
	20-25	300	30	Rico (1991 as <i>G. latifolium</i> )
	20-28	100-300	23	Fredriksen <i>et al.</i> (1993 as <i>G. latifolium</i> )

光飽和に達していることが推測された。一方、発芽体は20~32°Cの範囲において、光量の低下により成長率が鈍化し、その傾向が28°Cを越える高温側で顕著になっていくことから、高温と光量低下が複合的に作用することにより、初期成長に影響を及ぼすことが示唆された。これまでマクサの発芽体について、温度の影響（片田，1955；山崎，1962）、温度と光量の影響（Ohno，1969）がそれぞれ報告されている。片田（1955）は千葉県小湊産のマクサ発芽体について、12~34°Cで4日間培養して成長を比較し、24~25°Cが好適であり、枯死温度は28~29°Cであること、さらに31°Cでは培養を開始してすぐに枯死することを報告した。山

崎（1962）は静岡県下田産のマクサ四分胞子発芽体について温度影響を調べ、発芽まもない幼芽は高水温に対してかなり強く、短期間（6日間）では31°Cが生残限界であるとしている。このほか、Ohno（1969）は神奈川県横須賀産の発芽体について温度と光量の影響を調べ、10~30°C、500~10,000 lux〔 $\approx 6.6\sim 132\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ；換算値はThimijan and Heins（1983）の方法による。以下も同様〕の条件で7日間培養し、10、15°Cの成長は20°Cよりも顕著に遅いこと、25°Cが成長の至適温度であり、30°Cでは低下するが、20°Cと同程度であると報告している。さらに、この温度範囲では、光が強くなるにしたがい成長が良くなり、

1,000~3,000 lux [≒ 13~39 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ] で飽和光量に達することを明らかにしている。本研究の結果と比較すると、発芽体の生育適温と生育上限温度、飽和光量はやや低い値であるが、これは実験条件と培養期間が異なるためであると考えられる。

マクサの側枝について成長と温度・光量の関係を調べた結果から、成長に適した条件は、25, 30 $^{\circ}\text{C}$ の160, 320 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であり、生育上限温度は32 $^{\circ}\text{C}$ であることが明らかになった。発芽体の結果と比較すると、成長適温と生育限界温度はほぼ一致したが、成長に適した光量は発芽体よりも成体が高くなる傾向が認められた。これまでにマクサの側枝について、成長適温は静岡県産が22 $^{\circ}\text{C}$  (山田, 1967)、富山県産が20~25 $^{\circ}\text{C}$  (松村ら, 2005)、また、成長に適した光量は20 $^{\circ}\text{C}$ の条件で60~100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  (松村ら, 2005) とそれぞれ報告されている。

本研究では、マクサ側枝の成長適温が光量条件により異なり、低光量では15~25 $^{\circ}\text{C}$ 、高光量では25, 30 $^{\circ}\text{C}$ であることを明らかにした。このことから、漸深帯に生育するマクサ群落では、水深による受光量の変化 (山崎, 1962)、枝の密生による自己遮蔽効果 (Gal-Or and Israel, 2004) により藻体が受ける光量が低下し、成長適温が低温側に移行する可能性が推察された。さらに、本研究では、光量の違いは主軸の伸長よりも羽状分岐する側枝と小枝の形成に影響を及ぼすことが明らかになった (Fig. 4)。同様の結果が村松ら (2005) により観察されているほか、*G. coulteri* では50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 以下の弱光条件で枝が線状になり (Macler and West, 1987)、*Gelidium latifolium*では高光量条件で小枝の形成が促進されると (Fredriksen and Rueness, 1989)、それぞれ指摘されている。なお、現場の群落内でのマクサの形態と水中照度の関係では、水深が深くなるにしたがい、光量の低下により藻体の枝が次第に細くなるのが知られている (大須賀・山崎, 1960)。マクサ成体の光合成と温度の関係について、静岡県下田産では15~30 $^{\circ}\text{C}$ において高温ほど光合成は上昇するが、最大光合成活性は30 $^{\circ}\text{C}$ であること (Yokohama, 1972)、三重県浜島産では光合成最適温度が25 $^{\circ}\text{C}$ 、光合成限界温度と呼吸限界温度は40 $^{\circ}\text{C}$ であると報告されている (前川・杉山, 1995)。このように、マクサ成体の光合成に適した温度は25~30 $^{\circ}\text{C}$ であることが推測され、本研究の高光量条件における成長適温の結果とほぼ一致した。

テングサ属植物は寒天原藻として経済価値が高いため、世界各地で藻体の成長と環境要因との関係が室内培養により検討され、これまでにテングサ属の5種の発芽体および7種の側枝について、成長に適した温度と光量の条件が報告されている (Table 1)。これらの報告では培養条件がそれぞれ異なるが、今回得られたマクサ発芽体の成長に適した温度と光量は、他種の結果と比較すると、やや高い範囲にあることが明らかになった。マクサの枝状部の成長に適した温度と光量の条件は、*G. coulteri*, *Gelidium spinulosum*などの種の結果と類似することが分かった。

本研究では、さらにマクサの胞子、発芽体、側枝について、生残と成長に及ぼす温度と塩分の影響をそれぞれ検討した。その結果、四分胞子と果胞子およびそれらの発芽体の生育反応は類似し、核相の違いによる差は、温度と光量の実験の結果と同様に認められなかった。マクサの四分胞子と果胞子の発芽適温は、32psuにおいて20~25 $^{\circ}\text{C}$ であり、発芽率は73~83%であった。さらに、32psuよりも高塩分 (40psu) および低塩分 (16psu以下) の条件では、温度条件に係わらずほとんど発芽しないことが明らかになった。マクサの成熟盛期 (胞子放出時期) の海水温度について、三重県では四分胞子が21~25 $^{\circ}\text{C}$ 、果胞子が25 $^{\circ}\text{C}$ 以上 (高山, 1939)、また、千葉県および山口県では四分胞子および果胞子ともに21~27 $^{\circ}\text{C}$  (片田, 1955) であることが報告されている。このように、マクサの胞子放出時期の海水温度は、本研究の結果で明らかになった胞子の発芽適温およびその発芽体の成長適温と、ほぼ一致することが示唆された。

マクサ以外のテングサ属では、5種について胞子の発芽率が報告されている。それらの発芽率は通常塩分条件において、チリ産 *Gelidium chilensis* が50~70% (Correa et al., 1985) および75% (Hoffmann and Camus, 1989)、メキシコ産 *G. coulteri* が74% (Macler and West, 1987)、南アフリカ産 *G. pristoides* が11~30% (Carter, 1985)、カリフォルニア産 *Gelidium robustum* が10~60% (Melo and Neushul, 1993)、ポルトガル産 *G. sesquipedale* が15~90% (Carmona and Santos, 2006, Fig. 7からの読み取り) である。さらに、周年にわたり四分胞子放出が観察される *G. robustum* では、その発芽率が冬季に低く、夏季に高いことが明らかにされている (Melo and

Neushul, 1993)。これらの報告では実験方法が異なるが、テングサ属各種の発芽率にはかなりの幅があり、孢子放出期の水温が発芽率に大きく影響を及ぼすと推測されている (Akatsuka, 1986 ; Carmona and Santos, 2006)。

マクサの成長に及ぼす温度と塩分の複合的な影響を調べた結果、発芽体は側枝よりも高温と低塩分に対して耐性が強いことが明らかになった。発芽体の成長は25, 30°Cの32psuで良く、15~30°Cまでは塩分の影響が大きく、30°Cを越えると低塩分になるほど成長率の低下が顕著に現れることが明らかになった。さらに、マクサ側枝の成長は20, 25°Cの24, 32psuで良く、この温度範囲では温度よりも塩分の影響が大きく、10, 15°Cの低温側および28°Cを越える高温側において、低塩分になるほど成長率の低下が著しくなることが分かった。このことから、マクサの温度と塩分の成長への影響は、発芽体で30°C、側枝で28°Cを越える高温条件において、低塩分 (24psu以下) が複合的に作用することにより、顕著になると推測された。このほか、生残率からみた発芽体と側枝の温度と低塩分への影響は、発芽体は32°C以上、側枝は28°C以上で、それぞれ高温と低塩分の複合的な作用による生残率の低下が推測された。

マクサ発芽体の塩分影響について、片田 (1955) は発芽初期のものほど低塩分に弱いことを指摘し、10psu以上では発芽体の成長に差がないとしている。一方、山崎 (1959) は発芽直後の発芽体がそれよりも発育が進んだものよりも低塩分耐性が強いと報告している。低塩分でのマクサ側枝への影響は、22psu以下で成長が低下し (山田・大久保, 1972), 20psuで枯死する (山田, 1967) ことが知られている。なお、マクサ以外のテングサ属では6種において、側枝の成長に適した塩分条件が培養実験による報告され、チリ産の *Gelidium filicinum*, *Gelidium lingulatum*, *Gelidium pusillum*, *G. spinulosum* がそれぞれ35psu (Oligier and Santelices, 1981 ; 実験範囲は15~55psu, 以下同様), メキシコ産 *G. coulteri* が25~35psu (Macler, 1988 ; 10~50psu), ノルウエー産 *G. latifolium* が30~35psu (Rueness and Fredriksen, 1989) とされている。本研究で得られたマクサ側枝の成長と塩分の関係は *G. coulteri* に類似し、やや低い塩分にも適応できることが推察された。

本研究ではマクサの発芽期および成体期について、生育に及ぼす温度、光量、塩分の複合的な影

響を室内培養により明らかにすることができた。今後は、このような基本的な生育特性の情報が不足している海藻類について、同様の知見を得て比較することより、海域の環境変化がこれらの海藻類へ及ぼす影響の程度を比較検討することが重要である。

## 謝 辞

本論文を御校閲下さった東京大学名誉教授 日野明德博士、(財) 海洋生物環境研究所理事 清野通康博士に謹んで感謝の意を表す。マクサの採集にご協力いただいた千葉大学海洋バイオシステム研究センター小湊実験場の平野義明博士 (当時) に深く感謝する。この論文は、経済産業省原子力安全・保安院から委託された温排水生物複合影響調査の報告のうち一部を許可を得て公表するものであり、関係各位に謝意を表す。

## 引用文献

- Akatsuka, I. (1986). Japanese Gelidiales (Rhodophyta), especially *Gelidium*. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **24**, 171-263.
- Carmona, R. and Santos, R. (2006). Is there an ecophysiological explanation for the gametophyte-tetrasporophyte ratio in *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyta)? *J. Phycol.*, **42**, 259-269.
- Carter, A.R. (1985). Reproductive morphology and phenology, and culture studies of *Gelidium pristoides* (Rhodophyta) from Port Alfred in South Africa. *Bot. Mar.*, **28**, 303-311.
- Correa, J., Avila, M. and Santelices, B. (1985). Effects of some environmental factors on growth of sporelings in two species of *Gelidium* (Rhodophyta). *Aquaculture*, **44**, 221-227.
- Fredriksen, S. and Rueness, J. (1989). Culture studies of *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. et Thur. (Rhodophyta) from Norway. Growth and nitrogen storage in response to varying photon flux density, temperature and nitrogen availability. *Bot. Mar.*, **32**, 539-546.
- Fredriksen, S., Rico, J.M. and Rueness, J. (1993). Comparison of *Gelidium latifolium* (Grev.)

- Born, et Thur. (Gelidiales, Rhodophyta) isolated from Spain and Norway. *J. appl. Phycol.*, **5**, 117-122.
- Friedlander, M. (2008). Advances in cultivation of Gelidiales. *J. appl. Phycol.*, **20**, 451-456.
- 藤田大介 (2003). テングサ. 「藻場の海藻造成技術」(能登谷正浩編著), 成山堂書店, 東京, pp. 145-160.
- 藤田大介 (2004). テングサ類. 「有用海藻誌」(大野正夫編著), 内田老鶴圃, 東京, pp. 201-225.
- Gal-Or, S. and Israel, A. (2004). Growth responses of *Pterocladia capillacea* (Rhodophyta) in laboratory and outdoor cultivation. *J. appl. Phycol.*, **16**, 195-202.
- Hoffmann, A.J. and Camus, P. (1989). Sinking rates and viability of spores from benthic algae in central Chile. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **126**, 281-291.
- 片田 実 (1955). テングサ類の増殖に関する基礎的研究. 農林省水産講習所研究報告, **5**, 1-87, pls. I-VII.
- 木下虎一郎 (1949). ノリ・テングサ・フノリ及びギンナンサウの増殖に関する研究. 北方出版社, 札幌, 109pp.
- Macler, B.A. (1988). Salinity effects on photosynthesis, carbon allocation, and nitrogen assimilation in the red alga, *Gelidium coulteri*. *Plant Physiol.*, **88**, 690-694.
- Macler, B.A. and West, J.A. (1987). Life history and physiology of the red alga, *Gelidium coulteri*, in unialgal culture. *Aquaculture*, **61**, 281-293.
- Macler, B.A. and Zupan, J.R. (1991). Physiological basis for the cultivation of the Gelidiaceae. *Hydrobiologia*, **221**, 83-90.
- 前川行幸・杉山 篤 (1995). 潮間帯に生育する海藻の高温耐性と垂直分布の関係. 水産増殖, **43**, 429-435.
- 松村 航・渡辺 建・南條暢聡・浦邊清治・林正敏・池田知司・藤田 大介 (2005). 海洋深層水を用いたマクサの培養と富山湾深層水放水域での成長予測. 海深研, **6**, 1-8.
- McLachlan, J. (1973). Growth media-marine. In "Handbook of Phycological Methods: Culture Methods and Growth Measurements" (ed. Stein, J.R.), Cambridge University Press, London, pp. 25-51.
- Melo, R.A. and Neushul, M. (1993). Life history and reproductive potential of the agarophyte *Gelidium robustum* in California. *Hydrobiologia*, **260/261**, 223-229.
- Montalva, S. and Santelices, B. (1981). Interspecific interference among species of *Gelidium* from central Chile. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **53**, 77-88.
- Ogata, E. and Matsui, T. (1965). Photosynthesis in several marine plants of Japan as affected by salinity, drying and pH, with attention to their growth habitats. *Bot. Mar.*, **8**, 199-217.
- Ohno, M. (1969). A physiological ecology of the early stage of some marine algae. *Rep. Usa. Mar. Biol. Stn.*, **16**, 1-46.
- 大野正夫 (1987). テングサ類. 「海藻資源養殖学」, 緑書房, 東京, pp. 183-192.
- 大須賀穂作・山崎 浩 (1960). テングサ漁場の水中照度と着生量. 水産増殖, **8**, 111-116.
- Oliger, P. and Santelices, B. (1981). Physiological ecology studies on Chilean Gelidiales. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **53**, 65-75.
- 小野寺 裕・松岡哲雄・萩野珍吉 (1954). 和歌山県に於けるテングサの成熟期と化学的性状の季節変化. 水産増殖, **2**, 10-16.
- Rico, J.M. (1991). Field studies and growth experiments on *Gelidium latifolium* from Asturias (northern Spain). *Hydrobiologia*, **221**, 67-75.
- Rueness, J. and Fredriksen, S. (1989). Field and culture studies of *Gelidium latifolium* (Grev.) Born. & Thur. (Rhodophyta) from Norway. *Sarsia*, **74**, 177-185.
- Rueness, J. and Fredriksen, S. (1990). Field and culture studies of species of *Gelidium* (Gelidiales, Rhodophyta) from their northern limit of distribution in Europe. *Hydrobiologia*, **204/205**, 419-424.
- Salinas, J.M. (1991). Spray system for re-attachment of *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Born. et Thur. (Gelidiales: Rhodophyta). *Hydrobiologia*, **221**, 107-117.
- Santelices, B. (1988). Synopsis of biological data on the seaweed genera *Gelidium* and *Pterocladia* (Rhodophyta). *FAO Fisheries*



- Synopsis*, No. 145, 55pp.
- Santelices, B. (1991). Production ecology of *Gelidium*. *Hydrobiologia*, **221**, 31-44.
- Santos, R. and Duarte, P. (1996). Fecundity, spore recruitment and size in *Gelidium sesquipedale* (Gelidiales, Rhodophyta). *Hydrobiologia*, **326/327**, 223-228.
- Sosa, P.A., Jiménez del Río, M. and García-Reina, G. (1993). Physiological comparison between gametophytes and tetrasporophytes of *Gelidium canariensis* (Gelidiaceae: Rhodophyta). *Hydrobiologia*, **260/261**, 445-449.
- Sousa-Pinto, I., Murano, E., Coelho, S., Felga, A. and Pereira, R. (1999). The effect of light on growth and agar content of *Gelidium pulchellum* (Gelidiaceae, Rhodophyta) in culture. *Hydrobiologia*, **398/399**, 329-338.
- 高山活夫 (1939). 三重県における天草について. 三重県水産試験場時報, **101**, 205-212.
- Thimijan, R.W. and Heins, R.D. (1983). Photometric, radiometric, and quantum light units of measure: a review of procedures for interconversion. *HortScience*, **18**, 818-822.
- 殖田三郎 (1936). テングサの増殖に関する研究 (I). 日水誌, **5**, 183-186.
- 山田信夫 (1967). 寒天原藻テングサ類の施肥に関する研究. 静岡水試伊豆分場研報, **No. 32**, 1-96.
- 山田信夫・大久保修司 (1972). 伊豆半島沿岸海水の汚染防止に関する基礎的研究-I. テングサの光合成と生長に及ぼすいくつかの要因. 静岡水試研報, **No. 5**, 79-87.
- 山崎 浩 (1959). 天草増産に関する基礎的研究 (IV) 胞子の放出, 発芽についての二三の実験. 静岡水試伊豆分場研報, **No. 8**, 1-8.
- 山崎 浩 (1962). テングサ類増殖に関する基礎的研究. 静岡県水試伊豆分場研報, **No. 19**, 1-92.
- 山崎 浩・大須賀穂作 (1960). 天草増産に関する基礎的研究-V. 投石場におけるマクサ (*Gelidium amansii* LMX.) の嚢果体と四分胞子体の出現比率について. 日水誌, **26**, 9-12.
- Yokohama, Y. (1972). Photosynthesis temperature relationships in several benthic marine algae. *Proc. Int. Seaweed Symp.*, **7**, 286-291.
- 吉田忠生 (1998). 新日本海藻誌. 内田老鶴圃, 東京, 1-25+1222pp.
- 吉崎 誠・神谷充伸 (1999). 紅藻植物門. 「藻類の多様性と系統」(千原光雄編集), 裳華房, 東京, pp. 177-189.