

原著論文

オゴノリ類6種の成長と生残に及ぼす温度, 光量, 塩分の影響

馬場将輔\* §

Effects of Temperature, Irradiance and Salinity on the Growth and  
Survival of Six Gracilarioid Species (Rhodophyta)  
in Laboratory Culture

Masasuke Baba\* §

**要約:** 新潟県産シラモ, カバノリ, オゴノリ, ツルシラモ, 大分県産セイヨウオゴノリ, 沖縄県産クビレオゴノリのオゴノリ類6種について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。各種の成長適温と生育上限温度は, クビレオゴノリが25°Cと34°C, シラモが20~25°Cと33°C, カバノリが20~25°Cと34°C, オゴノリが20~25°Cと36°C, ツルシラモが20°Cと34°C, セイヨウオゴノリが15~20°Cと34°Cであった。成長に適した光量は, カバノリが80~120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , シラモが120~160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , オゴノリが160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , その他3種が80~160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であった。成長に適した塩分は, オゴノリが16~32psu, その他5種が32psuであった。これらの結果から, 培養した6種のうちオゴノリが温度変化と低塩分に対して最も耐性が強い種であることが示唆された。本研究の成果と既往知見をもとにオゴノリ類の生育と環境要因の関係を比較した。

**キーワード:** オゴノリ属, ツルシラモ属, 光量, 成長適温, 塩分, 生育上限温度

**Abstract:** Growth and tolerance of six gracilarioid species collected from Niigata Pref. (*Gracilaria parvispora*, *G. textorii*, *G. vermiculophylla* and *Gracilariopsis chorda*), from Ohita Pref. (*Gp. lemaneiformis*) and Okinawa Pref. (*G. blodgettii*) were examined under different temperature, irradiance and salinity conditions in laboratory culture. Optimal growth temperature and upper critical temperature were 25°C and 34°C for *G. blodgettii*, 20-25°C and 33°C for *G. parvispora*, 20-25°C and 34°C for *G. textorii*, 20-25°C and 36°C for *G. vermiculophylla*, 20°C and 34°C for *Gp. chorda*, 15-20°C and 34°C for *Gp. lemaneiformis*, respectively. Optimal irradiance for growth was 80-120  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  for *G. textorii*, 120-160  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  for *G. parvispora*, 160  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  for *G. vermiculophylla*, 80-160  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  for the rest of three species, respectively. Optimal salinity for growth was 16-32 psu for *G. vermiculophylla* and 32 psu for the rest of five species, respectively. These results suggest that *G. vermiculophylla* appears to be the most tolerant species to wide temperature changes and low salinity levels among the six species cultured. Growth characteristics and environmental factors of gracilarioid species were compared with the present results and the published literatures.

**Key words:** *Gracilaria*, *Gracilariopsis*, irradiance, optimal temperature, salinity, upper critical temperature

(2014年12月5日受付, 2015年1月22日受理)

\* 公益財団法人海洋生物環境研究所 中央研究所 (〒299-5105 千葉県夷隅郡御宿町岩和田300番地)

§ E-mail: baba@kaiseiken.or.jp

## まえがき

紅藻オゴノリ類（オゴノリ属，ツルシラモ属，*Hydropuntia*属に所属する種）は熱帯から温帯の浅海域に広く分布し，粉末寒天の原藻あるいは食用として重要な海藻であり，全世界で採藻，養殖が行われている（Armisen, 1995; 大野, 2001, 2004）。国内では，クビレオゴノリ*Gracilaria blodgettii*，シラモ*Gracilaria parvispora*，オゴノリ*Gracilaria vermiculophylla*，ツルシラモ*Gracilariopsis chorda*，セイヨウオゴノリ*Gracilariopsis lemaneiformis*などが主に採取されてきた（当真, 1988; 伊藤, 2001; 山本・寺田, 2004）。オゴノリ類は外海に面した岩礁域から内湾の砂泥域など様々な環境下で生育し（McLachlan and Bird, 1986），特に内湾の栄養塩に富み陸水の影響による塩分変動が激しい干潟域に多産する（寺田・能登谷, 2001）。

これまでに国内ではオゴノリ類の生態について，季節的消長（Chirapart *et al.*, 1995; Gerung *et al.*, 1997; 寺田ら, 2000; 伊藤, 2001; Terada *et al.*, 2010）が報告されている。さらに，栽培手法の開発として，胞子の放出と着生条件（瀬川ら, 1955a, 1955b; 沢田, 1958, 1964; 片田, 1963），種苗生産技術（山田・須藤, 2008, 2009, 2011）が検討されているほか，オゴノリ類の採藻漁業（右田ら, 1993; 伊藤, 2001）の実態が記録されている。オゴノリ類の生育に及ぼす環境要因を明らかにするための室内培養実験が，水温（Orosco and Ohno, 1992; Chirapart *et al.*, 1994; Gerung *et al.*, 1997; Yokoya *et al.*, 1999; Raikar *et al.*, 2001; Kakita and Kitamura, 2003; Kakita and Kamishima, 2006; 山田・須藤, 2009），光量（Raikar *et al.*, 2001; Kakita and Kitamura, 2003; Kakita and Kamishima, 2006; 山田・須藤, 2008），日長（Kakita and Kitamura, 2003），塩分（Raikar *et al.*, 2001; 寺田・能登谷, 2001），栄養塩（寺田・能登谷, 2001; Kakita and Kamishima, 2006），光合成（Phooprong *et al.*, 2007, 2008; Terada *et al.*, 2013）の要因について，それぞれ実施されている。

これら日本産オゴノリ類の知見は成体の枝先端部を材料に用いた単一の環境要因によるものがほとんどであり，複合要因による培養実験は限られている（Phooprong *et al.*, 2007, 2008; 山田・須藤, 2008, 2009）。一方，国外では栽培技術開発のための基礎的な生理特性の把握，あるいは寒天原藻として生産効率の良い株を見いだすことを目的と

した研究が行われ，発芽体や成体について，温度のほか光量，塩分，日長等による単一あるいは複合要因による培養実験が実施されている（Engledow and Bolton, 1992; Orduña-Rojas and Robledo, 1999; Bunsom and Prathep, 2012; Guillemain *et al.*, 2013）。

公益財団法人海洋生物環境研究所では，発電所取放水に係わる温排水の影響を予測するために必要な知見の充実を図ることを目的として，さまざまな海生生物を対象とした実内実験を実施している。本研究では，オゴノリ類6種の成長と生残に及ぼす水温，光量，塩分の影響を室内培養により調べた。なお，本研究は経済産業省から委託された「大規模発電所取放水影響調査（温排水生物複合影響調査）」の事業成果（海洋生物環境研究所, 2006）の一部を許可を得て公表するものである。

## 材料と方法

**供試材料** クビレオゴノリ，シラモ，カバノリ*Gracilaria textorii*，ツルシラモ，オゴノリの5種は成熟した雌性配偶体を採集し，それらの嚢果から放出された果胞子を単離して育てた培養藻体を実験に用いた。クビレオゴノリは2003年2月に沖縄県金武町並里の水深約1mの小石に着生する藻体を採集した。シラモとツルシラモは2004年6月に，それぞれ新潟県出雲崎町尼瀬の水深0.4~1mの岩上に生育する藻体を採集した。カバノリは2002年6月に新潟県柏崎市鯨波の水深1mの岩上に生育する藻体を採集した。オゴノリは2004年7月に新潟県糸魚川市能生町小泊の低潮線付近の岩上に生育する藻体を採集した。このほか，セイヨウオゴノリは，ほとんどの藻体が成熟することなく栄養繁殖する（伊藤, 2001）ことから，2001年7月に大分県宇佐市和間の低潮線付近でスゴカイイソメ*Diopatra sugokai*の棲管に着生した栄養体を採集し，それらの枝先端部分を培養して実験に用いた。

採集した各種藻体は，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，新潟県柏崎市の公益財団法人海洋生物環境研究所実証試験場へ運んだ。セイヨウオゴノリ以外の5種では，次の培養操作を行った。成熟した嚢果を実体顕微鏡下で選別して切り取り，滅菌海水で数回洗浄後に，PES培地（McLachlan, 1973）を添加した培養液を満たした直径15cmのガラス製シャーレに入れ果胞子を放出させた。放出された果胞子は，

ピペット洗浄法により単離操作を行い、22×22mmのカバーガラスを敷き詰めて培養液150mLを入れたシャーレに添加した。この状態で20°C、光量50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、12時間明期:12時間暗期(以下、12L:12D)の条件で静置培養を行い、1週間ごとに培養液を交換した。発芽体の長さが約5mmになった時期にカバーガラスから剥がし、通気条件で培養を継続した。その後、藻体が長さ約5cmまで成長したところで、藻体の選別を行い、先端から2cmの長さに切り揃えて各実験に用いた。このほか、セイヨウオゴノリでは、採集した枝を選別した後にピンセットで付着生物を取り除き、先端部から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、20°C、光量50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、12L:12D、通気条件で予備培養を2週間行ったのち、枝を先端から2cmの長さに切り揃えて各実験に使用した。

**温度の影響** 成長に及ぼす温度の影響の実験では、温度10、15、20、25、30、32、34、36、38°Cの9段階、光量100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の1段階とした9条件を設定した。500mL三角フラスコに培養液500mLを入れ5個体の試料を収容した。培養期間は20日間とし5日毎に培養液を交換し、20日目の藻体の湿重量を測定した。なお、各実験は3回の繰り返しとした。実験中および実験終了時に白化した藻体は、20°C、光量50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の条件でさらに4週間の継続培養を行い、その後の生死の確認を行った。日間成長率(daily growth rate: DGR)は以下の方法で計算した。 $\text{DGR}=100(\ln n_t/n_0)t^{-1}$ 、ここで $n_0$ は培養開始時の湿重量、 $n_t$ は終了時の湿重量、 $t$ は測定日間隔である。なお、本研究の各培養実験で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、光周期は白色蛍光ランプ(東芝ラテックス製、FL40SS・EX-N/37-H)を用いて12L:12Dに設定した。

生残に及ぼす温度の影響の実験では、培養装置としてユニット恒温槽(タイテック製、サーモミランダール SX-10R)を23°Cに設定した培養室内に設置して使用した。温度は32、33、34、35、36、37°Cの6段階に設定した。光源には白色蛍光ランプを使い、光量50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、12L:12Dとした。培養液500mLをあらかじめ入れた500mL三角フラスコに10個体を収容し、1温度区にフラスコを6本準備して10日間の通気培養を行った。実験期間中に

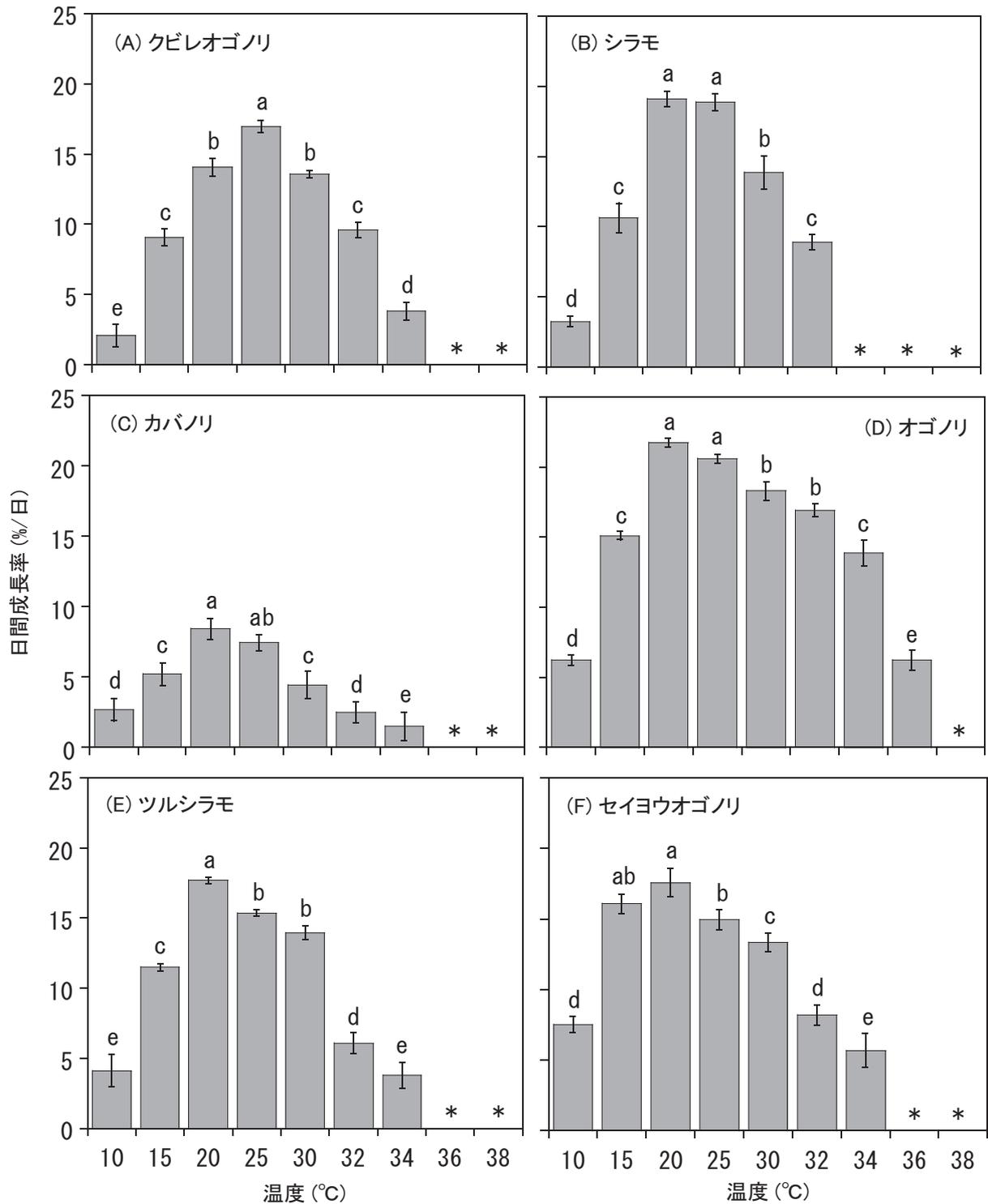
培養液の交換は行わなかった。培養が終了した時点で、培養液の全量を交換したのちに温度20°C、光量50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、12L:12Dで2週間培養を継続して最終的な生死の判別を行った。その際、実体顕微鏡による観察を行い、成長がみられず体表面が変色した個体を枯死と判定した。

**光量の影響** 実験には、温度20°Cの1段階、光量40、80、120、160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の4段階とした4条件を設定し、12L:12Dとした。上記の「成長に及ぼす温度の影響」と同じ方法で20日間の培養を行い、日間成長率を求めた。

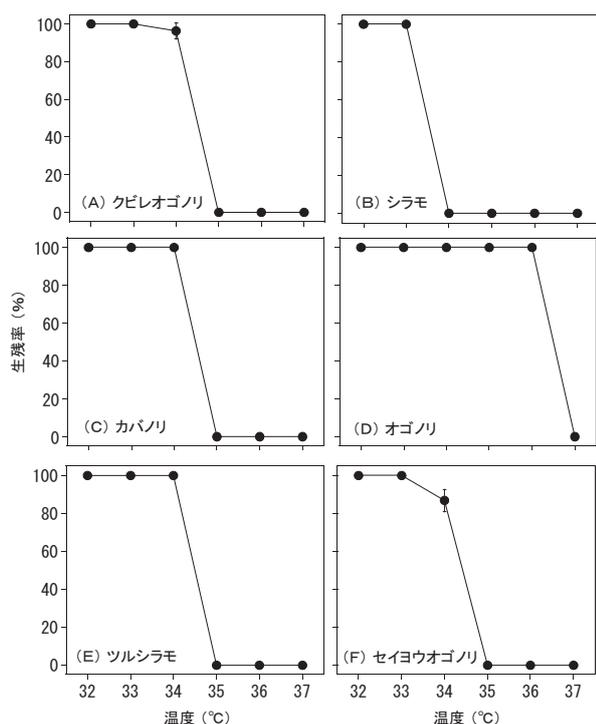
**温度と塩分の影響** 培養液は、塩分調整を32~33psuの濾過海水またはそれを凍結・濃縮させて作製した約65psuの高塩分海水と蒸留水をそれぞれ混合して行ったのち、PES培地を添加した。成長に及ぼす温度と塩分の実験では、温度15、20、25、30、34°Cの5段階として、塩分8、16、24、32psuの4段階を組み合わせた20条件を設定し、光量100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、12L:12Dとした。上記の「成長に及ぼす温度の影響」と同じ方法で20日間の培養を行い、日間成長率を求めた。

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個体を収容し、通気培養した。実験には、温度10、15、20、25、28、30、32、34、36、38、40°Cの11段階、塩分8、16、24、32psuの4段階を組み合わせた44条件を設定し、光量50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、12L:12Dとした。各実験は4回の繰り返しとし、4日間の培養を行った。実験終了時のサンプルは、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、光量50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、12L:12Dの条件で通気培養を継続し、7日後に生残の有無を観察した。

**統計処理** 温度、光量の各実験結果は一元配置の分散分析、温度と塩分の実験結果は二元配置の分散分析により、それぞれ検定を行った。そして、有意な差が認められた場合にStudent-Newman-Keulsの検定、あるいはTukey-Kramerの多重比較検定により各区間の平均値の有意差( $P < 0.05$ )を判定した。なお、成長に関するデータは対数変換を、また、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。



第1図 異なる温度条件で培養したオゴノリ類6種の日間成長率。20日間の日間成長率を平均±標準偏差で示す（3回反復）。（A）クビレオゴノリ，（B）シラモ，（C）カバノリ，（D）オゴノリ，（E）ツルシラモ，（F）セイヨウオゴノリ。図の棒グラフ上のアルファベットは、異なる場合に温度区間の値に有意差が認められたことを示す（ $P < 0.05$ ）。\*の温度区は実験終了時までには藻体がすべて枯死したことを示す。



第2図 温度接触によるオゴノリ類6種の生残率。(A) クビレオゴノリ, (B) シラモ, (C) カバノリ, (D) オゴノリ, (E) ツルシラモ, (F) セイヨウオゴノリ。10日間の生残率を平均±標準偏差で示す(6回反復)。

## 結果

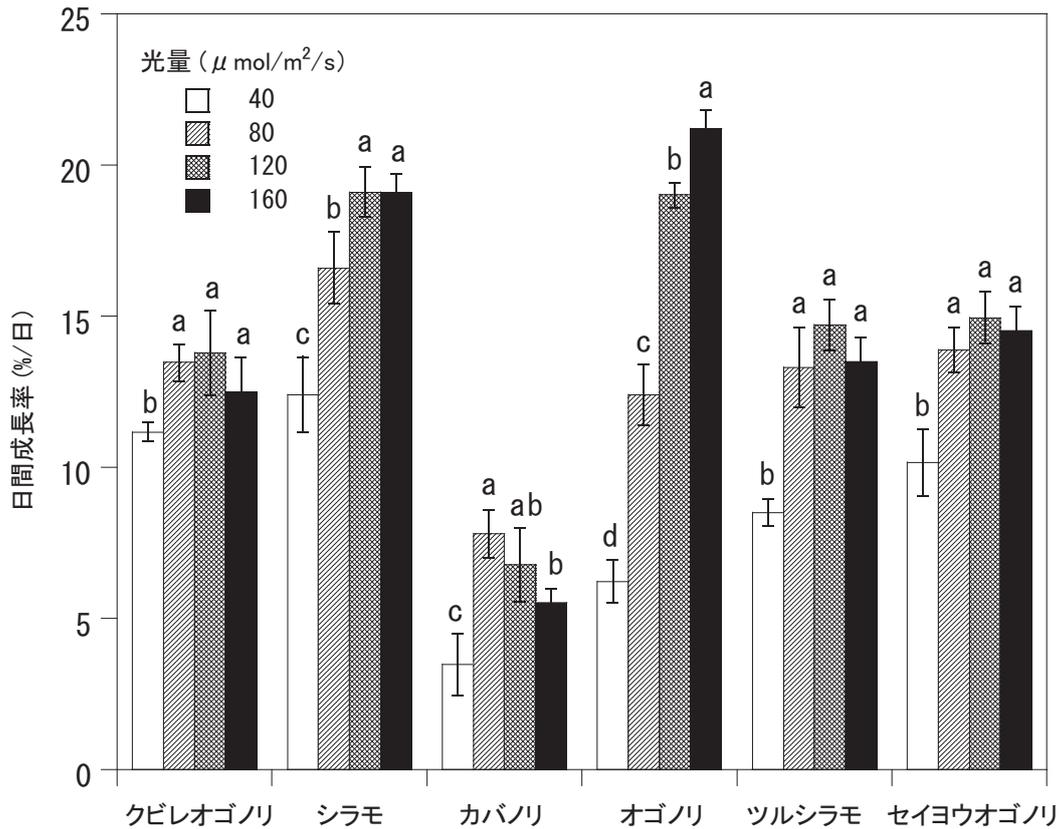
**成長と生残に及ぼす温度の影響** オゴノリ類6種の温度と成長との関係を第1図に示す。10～38°Cの範囲において成長がみられた温度は、シラモが10～32°C、クビレオゴノリ、カバノリ、ツルシラモ、セイヨウオゴノリが10～34°C、オゴノリが10～36°Cであり、成長に適した温度は種により異なった。クビレオゴノリは25°Cの成長率が17.0%であり、他の温度区よりも有意に高い値を示し( $P < 0.001$ )、36, 38°Cではすべての藻体が枯死した(第1図A)。シラモは20, 25°Cの成長率が18.9～19.1%であり、他の温度区よりも有意に高い値を示し( $P < 0.001$ )、34～38°Cではすべての藻体が枯死した(第1図B)。カバノリは20, 25°Cの成長率が7.4～8.4%であり、他の温度区よりも有意に高い値を示し( $P < 0.001$ )、36, 38°Cではすべての藻体が枯死した(第1図C)。オゴノリは20, 25°Cの成長率が20.7～21.7%であり、他の温度区よりも有意に高い値を示し( $P < 0.01$ )、38°Cではすべての藻体が枯死した(第1図D)。ツルシラモは20°Cの成長率が17.7%であり、他の温度区より

も有意に高い値を示し( $P < 0.05$ )、36, 38°Cではすべての藻体が枯死した(第1図E)。セイヨウオゴノリは15, 20°Cの成長率が16.1～17.7%であり、他の温度区よりも有意に高い値を示し( $P < 0.05$ )、36, 38°Cではすべての藻体が枯死した(第1図F)。

オゴノリ類6種の10日間の温度接触による生残率を第2図に示す。クビレオゴノリの生残率は、32, 33°Cが100%, 34°Cが96%, 35～37°Cが0%であった(第2図A)。シラモの生残率は32, 33°Cが100%, 34～37°Cが0%であった(第2図B)。カバノリおよびツルシラモの生残率は32～34°Cが100%, 35～37°Cが0%であった(第2図C, E)。オゴノリの生残率は32～36°Cが100%, 37°Cが0%であった(第2図D)。セイヨウオゴノリの生残率は32, 33°Cが100%, 34°Cが87%, 35～37°Cが0%であった(第2図E)。

**成長に及ぼす光量の影響** オゴノリ類6種の20°Cにおける光量と成長との関係を第3図に示す。カバノリの成長率は、80 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ までは光量の増加に伴い上昇し、120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 以上で低下する傾向を示した。オゴノリの成長率は光量の増加に伴い上昇し、160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ で最も高い値を示した。シラモの成長率は120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ まで光量の増加とともに上昇し、160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ と同程度であった。その他3種の成長率は、120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ までは光量の増加に伴い上昇し、160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ で低下する傾向を示した。各種の成長に適した光量条件は、カバノリが80～120 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、クビレオゴノリ、ツルシラモ、セイヨウオゴノリが80～160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、シラモが120～160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、オゴノリが160 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であり、それぞれの種においてその他の光量区よりも有意に高い値を示した( $P < 0.05$ )。

**成長に及ぼす温度と塩分の影響** オゴノリ類6種の成長と温度・塩分の関係を第4図に示す。設定した15～34°C, 8～32psuの範囲において、クビレオゴノリ、ツルシラモ、セイヨウオゴノリは、それぞれ34°Cが8psuにおいて、すべての藻体が枯死した(第4図A, E, F)。シラモは15～30°Cが8psuおよび34°Cが全塩分区において(第4図B)、また、カバノリは15～25°Cが8psu, 30°Cが8, 16psuおよび34°Cが8～24psuにおいて(第4図C)、それぞれすべての藻体が枯死した。一方、オゴノリ



第3図 異なる光量条件で培養したオゴノリ類6種の日間成長率。20日間の日間成長率を平均±標準偏差で示す（3回反復）。図の棒グラフ上のアルファベットは、異なる場合に光量区間の値に有意差が認められたことを示す（ $P < 0.05$ ）。

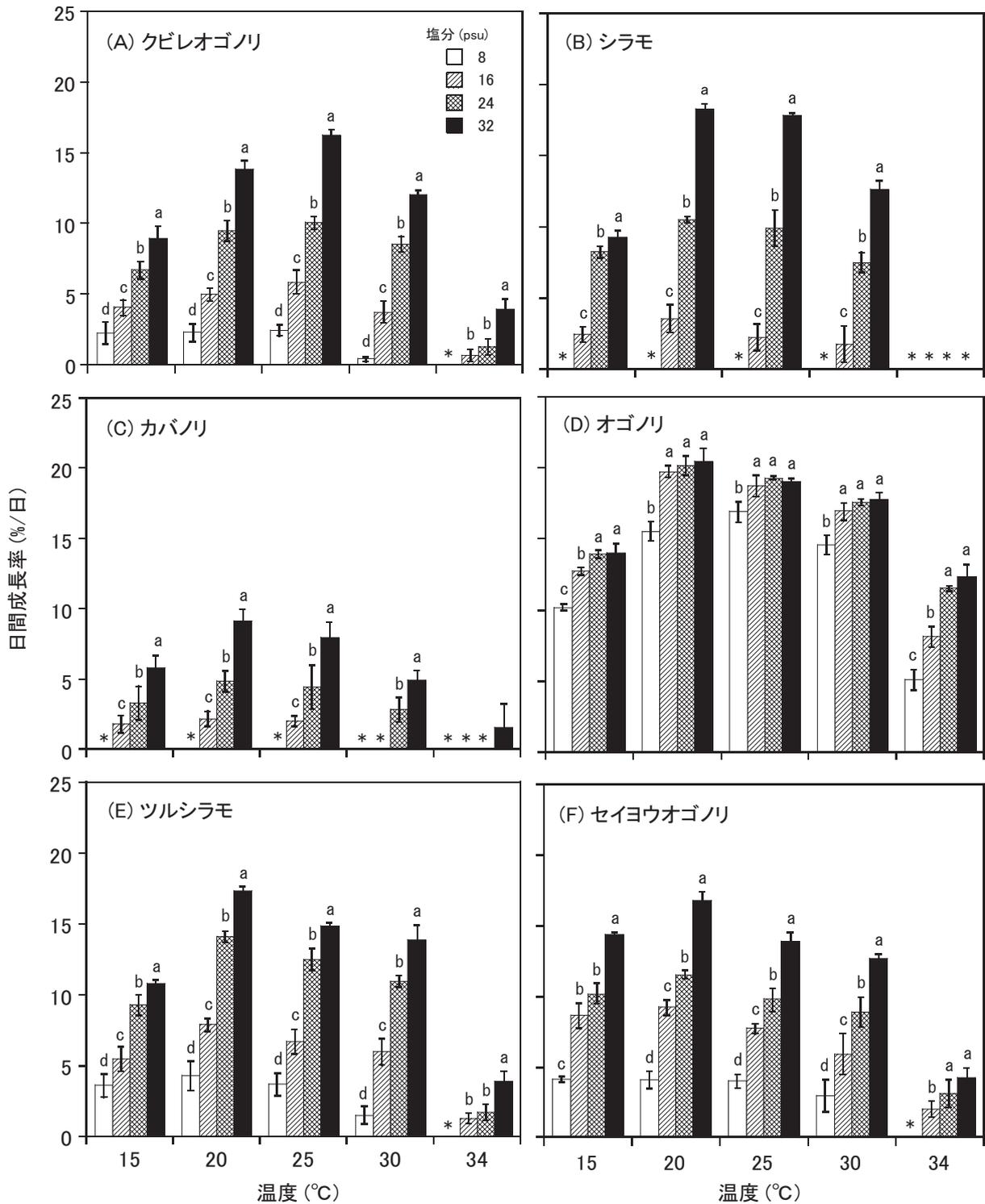
りは設定した条件で枯死することはなかった（第4図D）。オゴノリ類の成長と塩分の関係は、各種とも各温度区で塩分の増加とともに日間成長率が高くなる傾向を示した。オゴノリを除く5種の日間成長率は、それぞれ各温度の32psuが24psu以下よりも有意に高い値を示した（ $P < 0.01$ 、ただしセイヨウオゴノリの34℃を除く）。これとは異なり、オゴノリの日間成長率は、15、34℃が24、32psuで、20～30℃が16～32psuでそれぞれ有意な差は認められなかった（ $P > 0.05$ ）。

**生残に及ぼす温度と塩分の影響** 96時間接触でのオゴノリ類6種の異なる温度と塩分条件における生残率を第5図に示す。生残率は種により異なり、それぞれ高温側の低塩分条件において低下傾向が顕著になった。クビレオゴノリの生残率は10～28℃で8～32psuが100%であり、30～34℃で8、16psuは24psu以上よりも有意に低い値（ $P < 0.001$ ）を示した（第5図A）。シラモは8psuで温度区に係わらず藻体はすべて枯死し、その生残率は10、15℃で16～32psuが100%であり、20℃以上で

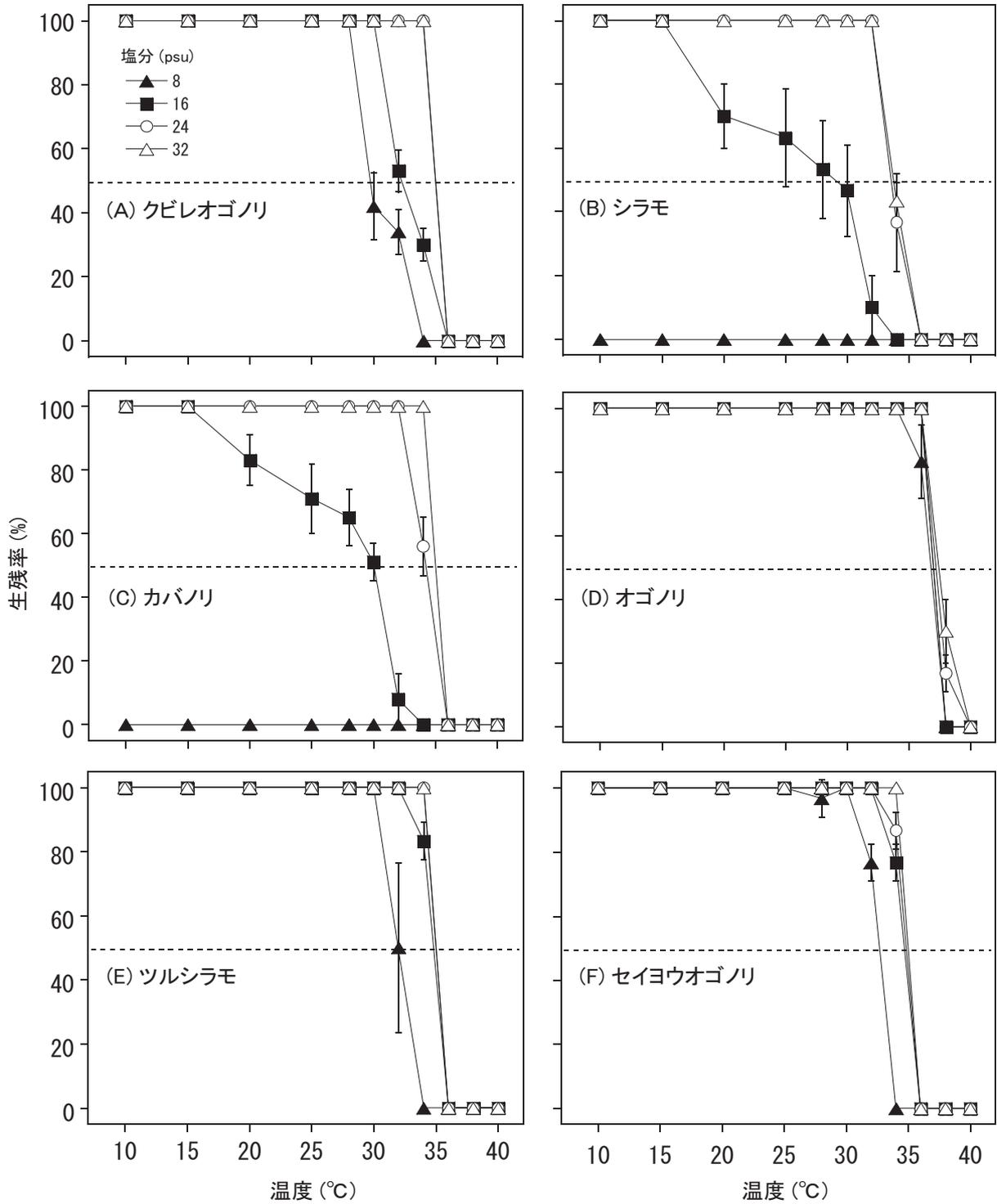
16psuが24psu以上よりも有意に低い値（ $P < 0.001$ ）を示した（第5図B）。カバノリの生残率はシラモの結果と類似する傾向がみられ、8psuで温度区に係わらず藻体はすべて枯死し、20℃以上で16psuの生残率が24psu以上よりも有意に低い値（ $P < 0.001$ ）を示した（第5図C）。オゴノリの生残率は、10～34℃で8～32psuが100%であり、36℃で8psuにおいて16psu以上よりも有意に低い値（ $P < 0.001$ ）を示した（第5図D）。ツルシラモの生残率は、10～30℃で8～32psuが100%であり、32℃で8psuおよび34℃で16psuにおいてそれぞれ32psuよりも有意に低い値（ $P < 0.001$ ）を示した（第5図E）。セイヨウオゴノリの生残率は、10～30℃で8～32psuが96～100%であり、32℃で8psuおよび34℃で16、24psuがそれぞれ32psuよりも有意に低い値（ $P < 0.01$ ）を示した（第5図F）。

## 考 察

本研究ではオゴノリ類6種について、成長と生残に及ぼす温度、光量、塩分の影響を室内培養に



第4図 異なる温度と塩分の条件で培養したオゴノリ類6種の日間成長率。20日間の日間成長率を平均±標準偏差で示す(3回反復)。(A)クビレオゴノリ、(B)シラモ、(C)カバノリ、(D)オゴノリ、(E)ツルシラモ、(F)セイヨウオゴノリ。図の棒グラフ上のアルファベットは、異なる場合に塩分区間の値に有意差が認められたことを示す( $P < 0.05$ )。\*の温度区は実験終了時までには藻体がすべて枯死したことを示す。



第5図 異なる温度と塩分の条件で96時間培養したオゴノリ類6種の生残率。(A) クビレオゴノリ, (B) シラモ, (C) カバノリ, (D) オゴノリ, (E) ツルシラモ, (F) セイヨウオゴノリ。生残率は平均±標準偏差で示す (4回反復)。塩分の凡例は (A) に示す。

より検討した。10~38°Cの9温度条件での成長適温は、セイヨウオゴノリが15~20°C、ツルシラモが20°C、シラモ、カバノリ、オゴノリが20~25°C、クビレオゴノリが25°Cであることが明らかになった。日本に生育するオゴノリ類では、本研究の結果も含めこれまでに9種について成長と温度の関係が明らかにされている（第1表）。これらの種が分布する生物地理区分を基準にして各種の成長適温を比較すると、冷温帯から熱帯に分布するオゴノリが18~25°C、冷温帯と暖温帯に分布するツルシラモ、カバノリが、それぞれ15~29°C、20~25°C、暖温帯に分布する種のうちオオオゴノリ *Gracilaria gigas*が22°C、シラモが20~25°C、セイヨウオゴノリが15~25°C、暖温帯と熱帯に分布するユミガタオゴノリ *Gracilaria arcuata*が20°C、熱帯に分布するクビレオゴノリが25°Cである。この生物地理区分と成長適温の関係は、Raikar *et al.* (2001) が示した温帯、亜熱帯、熱帯にそれぞれ分布するオゴノリ類9種の成長適温の結果に類似する傾向が認められた。さらに、McLachlan and Bird (1984) は大西洋と太平洋東岸の熱帯から温帯に分布するオゴノリ類15種の温度反応を比較した結果から、この海域でのオゴノリ類の成長適温が冷温帯種は15~20°C、暖温帯種は20°C以上であることを根拠に、この温度特性が種の分布に直接関係すると指摘している。

オゴノリ類は世界各地の熱帯で広く栽培が行われ、効率的な収穫をめざした環境条件が検討されている（大野，2004）。熱帯を中心に分布するオゴノリ類の温度特性の既往知見を整理した結果、その生育適温は25~32°Cの範囲にあり、本研究で明らかにした冷温帯と暖温帯に分布する種の生育適温よりも高温側にあることが分かった。それらの種と生育適温は、インド産 *Gracilaria corticata* および *Gracilaria foliifera* (Raikar *et al.*, 2001)、タイ産 *Hydropuntia fisheri* (Chirapart and Ohno, 1993) の3種が25°C、タイ産ナンカイオゴノリ *Gracilaria firma* とフィリピン産フシクレノリ *Gracilaria salicornia* (Chirapart and Ohno, 1993) の2種が27°C、中国産クビレオゴノリが28~33°C (Huang *et al.*, 2014)、ブラジル産 *Hydropuntia caudata* (Macchiavello *et al.*, 1998) とインド産カタオゴノリ *Hydropuntia edulis* (Raikar *et al.*, 2001) の2種が30°C、マレーシア産および中国産の *Gracilaria lichenoides* (Raikar *et al.*, 2001; Xu *et al.*, 2009) が30~32°Cである。

本研究ではオゴノリ類の生育上限温度を30~37°Cの範囲で1°C間隔で調べた。その結果、10日間の温度接触による生育上限温度は、シラモが33°C、カバノリ、ツルシラモ、セイヨウオゴノリ、クビレオゴノリが34°C、オゴノリが36°Cであった。これまでに、オゴノリ類について1°C間隔で生育上限温度を詳細に検討した例は、中国海南島産 *Gracilaria changii* の35°C (Bischoff-Bäsmann *et al.*, 1997) の報告に限られる。それ以外では、Raikar *et al.* (2001) が長崎県産オゴノリ属4種の高温耐性を30~37.5°Cの範囲で2.5°C間隔で調べ、その上限温度をオゴノリが35°C、カバノリとミゾオゴノリ *Gracilaria incurvata* が32.5°C、ユミガタオゴノリが30°Cであるとしている。これらのうち、オゴノリとカバノリの上限温度は本研究の結果よりもやや低い値であった。また、Gerung *et al.* (1997) は沖縄産クビレオゴノリの高温耐性を27~39°Cの範囲で3°C間隔で調べ、33°Cで藻体の白化がみられ、36°C以上で生残しないと報告している。本研究で材料にしたクビレオゴノリはGerung *et al.* (1997) と同じ採集地点のものであり、その生育上限温度は34°Cであったことから、この先行研究の結果を裏付けるものであった。このほか、オゴノリ類の生育上限温度について、大西洋と太平洋東岸の熱帯から温帯に分布する15種の温度反応を比較したMcLachlan and Bird (1986) は、34°Cに耐えた種は2種、36°Cに耐えた種はないとしている。

光量と塩分は、温度とともに海藻類の生育や分布に影響を及ぼす重要な非生物的環境要因である (Druehl, 1981; Lüning, 1990)。本研究で明らかになったオゴノリ類6種の成長に適した光量は、クビレオゴノリ、ツルシラモ、セイヨウオゴノリが80~160  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、カバノリが80~120  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、シラモが120~160  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、オゴノリが160  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であった。この結果を含めこれまでに知られているオゴノリ類18種の成長最適光量をまとめて第2表に示す。これらの種の成長に適した光量は、おおよそ30~200  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の範囲にあるが、タイ産 *Gracilaria tenuistipitata* で700  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  (Bunson and Prathep, 2012) と報告されている。オゴノリ類は透明度が高い外海域に面した岩礁域から透明度が低い内湾や汽水域などの多様な環境下に生育している。特に内湾域に分布する種では、懸濁物が多い低光量の環境に適応して比較的低い光量でも光飽和することが指摘され、こ

第1表 オゴノリ類の成長適温の比較

生物地理区分 <sup>*1</sup>	種名	産地	成長適温 (°C)	文献
冷温帯, 暖温帯, 熱帯	オゴノリ	高知県	18	Orosco and Ohno (1992)
		香川県	25	Yokoya <i>et al.</i> (1999)
		香川県	20	Kakita and Kitamura (2003)
		長崎県	25	Raikar <i>et al.</i> (2001)
		韓国	25	Kim <i>et al.</i> (2002) <sup>*2</sup>
		韓国	25	Choi <i>et al.</i> (2006)
		スウェーデン	20	Rueness (2005)
		ポルトガル	20	Abreu <i>et al.</i> (2011)
		デンマーク	25	Nejrup and Pedersen (2012)
	新潟県	20-25	本研究	
冷温帯, 暖温帯	ツルシラモ	高知県	15	Orosco and Ohno (1992)
		徳島県	20	Kakita and Kitamura (2003)
		徳島県	18-24	Kakita and Kamishima (2006)
		韓国	25	Choi <i>et al.</i> (2006)
		国内4か所 <sup>*3</sup>	20-29	Terada <i>et al.</i> (2013)
	新潟県	20	本研究	
冷温帯, 暖温帯	カバノリ	高知県	20	Orosco and Ohno (1992)
		長崎県	20	Raikar <i>et al.</i> (2001)
		新潟県	20-25	本研究
暖温帯	オオオゴノリ	高知県	22	Orosco and Ohno (1992)
暖温帯	ミノオゴノリ	高知県	20	Orosco and Ohno (1992)
		長崎県	25	Raikar <i>et al.</i> (2001)
暖温帯	シラモ	新潟県	20-25	本研究
暖温帯	セイヨウオゴノリ	高知県	16	Chirapart <i>et al.</i> (1994) <sup>*4</sup>
		中国	25	Zhou <i>et al.</i> (2013)
		大分県	15-20	本研究
暖温帯, 熱帯	ユミガタオゴノリ	長崎県	20	Raikar <i>et al.</i> (2001)
熱帯	クビレオゴノリ	沖縄県	25	Gerung <i>et al.</i> (1997)
		沖縄県	25	山田・須藤 (2009)
		フィリピン	25	Carton and Notoya (2008)
		沖縄県	25	本研究

<sup>\*1</sup> Lüning (1990)による生物地理区分。冷温帯(北海道, 本州北部), 暖温帯(本州南部, 四国, 九州), 熱帯(南西諸島以南)

<sup>\*2</sup> *Gracilaria verrucosa*として; <sup>\*3</sup> 北海道, 千葉県, 鹿児島県, 沖縄県; <sup>\*4</sup> *Gracilaria* sp.として

の適応性のため単一種で大きな群落を作ることが可能であるとされている (McLachlan and Bird, 1986; Yu *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2014)。Dawes *et al.* (1999) はフロリダ産 *Gracilaria cornea* の光合成能を調べ, 光飽和に達する光量を  $90 \sim 127 \mu\text{m}^2/\text{s}$  であると示し, これは藻体が生育していた水深1~2mの光環境に適応した結果であると説明している。

成長に及ぼす温度と塩分の複合影響を検討した結果から, 各種の成長率は塩分の上昇に伴い増加する傾向が認められた。オゴノリ, ツルシラモ, セイヨウオゴノリ, クビレオゴノリが  $8 \sim 32 \text{psu}$ ,

カバノリとシラモが  $16 \sim 32 \text{psu}$  の範囲で成長し広塩性の性質を示した。成長に最適な塩分条件は  $15 \sim 30^\circ\text{C}$  の範囲において, オゴノリが  $16 \sim 32 \text{psu}$ , そのほかの5種が  $32 \text{psu}$  であった。  $34^\circ\text{C}$  ではオゴノリを除く5種において, 高温と低塩分の影響による成長率の低下傾向が顕著になった。この結果を含めこれまでに知られているオゴノリ類19種の成長最適塩分をまとめて第2表に示す。オゴノリ, ツルシラモ, *G. tenuistipitata* 等の種は, 降水や淡水の流入による影響を受けやすい内湾域に生育する広塩性の性質を持ち (Bird and McLachlan, 1986; 寺田・能登谷, 2001), 低塩分条件での高い

馬場：オゴノリ類の成長と環境要因

第2表 オゴノリ類の成長に適した光量，塩分の比較

種名	産地	最適光量 ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ )	最適塩分 (psu)	文献
ユミガタオゴノリ	長崎県	30	30	Raikar <i>et al.</i> (2001)
クビレオゴノリ	沖縄県	—	34	寺田・能登谷 (2001)
	沖縄県	128	—	山田・須藤 (2008)
	中国	120	23-33	Huang <i>et al.</i> (2014)
	フィリピン	100	20-35	Carton and Notoya (2008)
	沖縄県	80-160	32	本研究
ミゾオゴノリ	長崎県	60	30	Raikar <i>et al.</i> (2001)
シラモ	新潟県	120-160	32	本研究
カバノリ	長崎県	80	30	Raikar <i>et al.</i> (2001)
	新潟県	80-120	32	本研究
オゴノリ	香川県	80-100	15-30	Yokoya <i>et al.</i> (1999)
	長崎県	80	15	Raikar <i>et al.</i> (2001)
	鹿児島県	—	25	寺田・能登谷 (2001)
	徳島県	80-100	—	Kakita and Kitamura (2003)
	韓国	100	—	Kim <i>et al.</i> (2002)
	韓国	—	15-25	Choi <i>et al.</i> (2006)
	スウェーデン	—	10	Rueness (2005)
	デンマーク	—	15-30	Nejrup and Pedersen (2012)
	新潟県	160	16-32	本研究
	ツルシラモ	鹿児島県	—	25
徳島県		60-100	—	Kakita and Kitamura (2003)
徳島県		60-120	—	Kakita and Kamishima (2006)
韓国		—	25	Choi <i>et al.</i> (2006)
新潟県		80-160	32	本研究
セイヨウオゴノリ	中国	—	25-30	Zhou <i>et al.</i> (2013)
	大分県	80-160	32	本研究
カタオゴノリ	インド	60	30	Raikar <i>et al.</i> (2001)
	マレーシア	100	15-20	Yu <i>et al.</i> (2013)
<i>Gracilaria aculeata</i>	南アフリカ	70	30	Wison and Critchley (1997)
<i>Gracilaria chilensis</i>	チリ	—	25	寺田・能登谷 (2001)
<i>Gracilaria chouae</i>	中国	—	30	Jin <i>et al.</i> (2012)
	中国	120	—	Lu <i>et al.</i> (2014)
<i>Gracilaria corticata</i>	インド	80	25	Raikar <i>et al.</i> (2001)
<i>Gracilaria domingensis</i>	ブラジル	100	40	Ramlov <i>et al.</i> (2012)
<i>Gracilaria foliifera</i>	インド	80	30	Raikar <i>et al.</i> (2001)
<i>Gracilaria gracilis</i>	ナミビア	—	30	Rebello <i>et al.</i> (1996)
	南アフリカ	170	35	Wison and Critchley (1997)
	ロシア	—	10-20	Skriptsova and Nabivailo (2009)
<i>Gracilaria lichenoides</i>	マレーシア	80	25	Raikar <i>et al.</i> (2001)
	中国	240	30	Xu <i>et al.</i> (2009)
<i>Gracilaria tenuistipitata</i>	中国	200	20	Xu <i>et al.</i> (2009)
	中国	—	12-20	Wang <i>et al.</i> (2014)
	ベトナム	—	10-30	Skriptsova and Nabivailo (2009)
	タイ	700	25	Bunsom and Prathep (2012)
	マレーシア	60-130	10-15	Yu <i>et al.</i> (2013)
<i>Gracilaria tikvahiae</i>	カナダ	50	—	Bird <i>et al.</i> (1979)
<i>Gracilaria verrucosa</i>	南アフリカ	80	31	Engledow and Bolton (1992)
<i>Gracilariopsis bailiniae</i>	ベトナム	—	20-30	Skriptsova and Nabivailo (2009)

成長率を維持することから、栽培対象の候補になっている (Raikar *et al.*, 2001; Choi *et al.*, 2006; Yu *et al.*, 2013)。Bird and McLachlan (1986) は大西洋と太平洋東岸から採取したオゴノリ類17種の培養株について塩分と成長の関係を比較した結果から、これらの種は15~38psuが最大成長を示す塩分範囲であり、30psu付近で最大成長を示す種は20psu以下で成長率の低下が顕著になることを示した。本研究で培養した6種の塩分と成長の関係も、この見解を支持するものであり、オゴノリ以外の5種は24psu以下で成長率の低下が著しかった。

本研究ではオゴノリ類6種の生残に及ぼす温度と塩分の影響を4日間の培養実験により検討した。その結果から、10~15°Cでは塩分の影響はシラモとカバノリ以外の4種ではみられず、20°C以上で種による反応に違いが現れはじめた。すなわち、温度と低塩分の複合的な要因による成長率の低下傾向は、シラモとカバノリが20°C以上、クビレオゴノリが30°C以上、ツルシラモとセイヨウオゴノリが32°C、オゴノリが36°Cで、それぞれ顕著になることが推測された。これは各種の垂直分布の特徴 (山本・寺田, 2004) と一致し、塩分変動のある干潟に生育するツルシラモやセイヨウオゴノリ、および潮間帯中部から下部の岩上に生育するオゴノリは、漸深帯の岩上に生育するシラモ、カバノリよりも低塩分に対する耐性が強いことが示唆される。

オゴノリは北東アジアが原産地であり (山本・寺田, 2004; Kim *et al.*, 2010), この20年間に北太平洋東岸のメキシコ、カリフォルニアとブリティッシュコロンビア (Bellorin *et al.*, 2004; Saunders, 2009), 北大西洋西岸のノースカロライナ, バージニア (Thomsen *et al.*, 2005; Freshwater *et al.*, 2006) とニューイングランド (Nettleton *et al.*, 2013), 北大西洋東岸のモロッコからスカンジナビア半島 (Rueness, 2005; Thomsen, 2007), バルト海 (Weinberger *et al.*, 2008), 地中海 (Sfriso *et al.*, 2010) への移入, 定着が確認されている。オゴノリは温度変化, 低塩分, 干出, 堆積物への埋没などのさまざまな環境ストレスに対して高い耐性を持つことが本研究を含めた培養実験により確認されていることから (Yokoya *et al.*, 1999; Nyberg, 2007; Weinberger *et al.*, 2008; Nyberg and Wallentius, 2009), 移入先の環境条件に適応して拡大を広げ, 既存生態系の攪乱や生物多様性への

影響, 新たな生息場の創出が懸念されている (Hu and Juan, 2014)。ヨーロッパ産オゴノリは5psuの低塩分条件でも生育可能であることが報告されている (Nyberg, 2007; Weinberger *et al.*, 2008)。オゴノリの定着が確認されている北アイルランドでは, 地球規模の気候変動による降雨量の増加が顕在化する傾向にあり, 潮間帯生物が低塩分環境に晒される状況が増加し, 低塩分でも適応可能な本種の分布拡大による在来種との競合が懸念されている (Cook *et al.*, 2013)。

本研究では, オゴノリ類の成体 (枝先端部) を用いて温度, 光量, 塩分の環境要因が成長と生残に及ぼす影響を室内培養により詳細に検討し, 種の生育特性を明らかにした。海藻類では成長した成体に比べ, 胞子や発芽体などの生活史初期段階は環境に対する耐性が弱いことが指摘されている (Santelices, 1990; Vadas *et al.*, 1992)。オゴノリ類では発芽体と成体での成長特性の違いが指摘されているが (Ramlov *et al.*, 2012), これまでに日本産オゴノリ類の発芽体についての環境要因との関連を調べた報告は見当たらない。したがって今後は, 知見が少ないオゴノリ類の生活史初期に及ぼす環境要因の影響を調べることで, 発育段階別の生育特性を明らかにすることが重要である。

## 謝 辞

本論文の取りまとめには (公財) 海洋生物環境研究所中央研究所の道津光生博士にご助言を頂いた。研究に用いたオゴノリ類の種査定と培養手法は北海道大学水産学部の山本弘敏教授 (当時) に, セイヨウオゴノリの採集は大分県農林水産研究指導センターの伊藤龍星博士に, それぞれご協力頂いた。クビレオゴノリの生育地は, 鹿児島大学水産学部の寺田竜太博士に情報提供して頂いた。各位に謹んで深謝申し上げる。

## 引用文献

- Abreu, M.H., Pereira, R., Sousa-Pinto, I. and Yarish, C. (2011). Ecophysiological studies of the non-indigenous species *Gracilaria vermiculophylla* (Rhodophyta) and its abundance patterns in Ria de Aveiro lagoon, Portugal. *Eur. J. Phycol.*, **46**, 453-464.
- Armisen, R. (1995). World-wide use and importance

- of *Gracilaria*. *J. Appl. Phycol.*, **7**, 231–243.
- Bellorin, A.M., Oliveira, M.C. and Oliveira, E.C. (2004). *Gracilaria vermiculophylla*: a western Pacific species of Gracilariaceae (Rhodophyta) first recorded from the eastern Pacific. *Phycol. Res.*, **52**, 69–79.
- Bird, C.J. and McLachlan, J. (1986). The effect of salinity on distribution of species of *Gracilaria* Gev. (Rhodophyta, Gelidiales): an experimental assessment. *Bot. Mar.*, **29**, 231–238.
- Bird, N.L., Chen, L.C.M. and McLachlan, J. (1979). Effects of temperature, light and salinity on growth in culture of *Chondrus crispus*, *Furcellaria lumbricalis*, *Gracilaria tikvahiae* (Gigartinales, Rhodophyta), and *Fucus serratus* (Fucales, Phaeophyta). *Bot. Mar.*, **22**, 521–527.
- Bischoff-Bäsmann, B., Bartsch, I., Xia, B. and Wiencke, C. (1997). Temperature responses of macroalgae from the tropical island Hainan (P.R. China). *Phycol. Res.*, **45**, 91–104.
- Bunsom, C. and Prathep, A. (2012). Effects of salinity, light intensity and sediment on growth, pigments, agar production and reproduction in *Gracilaria tenuistipitata* from Songkhla Lagoon in Thailand. *Phycol. Res.*, **60**, 169–178.
- Carton, R.J. and Notoya, M. (2008). Growth and metabolic responses of the tropical red alga *Gracilaria blodgettii* Harvey under different abiotic factors. *Algal Resources*, **1**, 9–16.
- Chirapart, A. and Ohno, M. (1993). Growth in tank culture of species of *Gracilaria* from the Southeast Asian waters. *Bot. Mar.*, **36**, 9–13.
- Chirapart, A., Ohno, M., Sawamura, M. and Kusunose, H. (1994). Effect of temperature on growth rate and agar quality of a new member of Japanese *Gracilaria* in Tosa Bay, southern Japan. *Jpn. J. Phycol.*, **42**, 325–329.
- Chirapart, A., Ohno, M., Sawamura, M. and Kusunose, H. (1995). Phenology and morphology on a new member of Japanese *Gracilaria* in Tosa Bay, southern Japan. *Fish. Sci.*, **61**, 411–414.
- Choi, H.G., Kim, Y.S., Kim, J.H., Lee, S.J., Park, E.J., Ryu, J. and Nam, K.W. (2006). Effects of temperature and salinity on the growth of *Gracilaria verrucosa* and *G.chorda*, with the potential for mariculture in Korea. *J. Appl. Phycol.*, **18**, 269–277.
- Cook, E.J., Jenkins, S., Maggs, C., Minchin, D., Mineur, F., Nall, C. and Sewell, J. (2013). Impacts of climate change on non-native species. *MCCIP Science Review 2013*, 155–166.
- Dawes, C.J., Orduña-Rojas, J. and Robledo, D. (1999). Response of the tropical red seaweed *Gracilaria cornea* to temperature, salinity and irradiance. *J. Appl. Phycol.*, **10**, 419–425.
- Druehl, L.D. (1981). Geographical distribution. In "The biology of seaweeds" (eds. Lobban, C.S. and Wynne, M.J.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 306–325.
- Engledow, H.R. and Bolton, J.J. (1992). Environmental tolerances in culture and agar content of *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss (Rhodophyta, Gigartiales) from Saldanha Bay. *S. Afr. J. Bot.*, **58**, 263–267.
- Freshwater, D.W., Montgomery, F., Greene, J.K., Hamner, R.M., Williams, M. and Whitfield, P.E. (2006). Distribution and identification of an invasive *Gracilaria* species that is hampering commercial fishing operations in southeastern North Carolina, USA. *Biol. Invasions*, **8**, 631–637.
- Gerung, G.S., Kamura, S. and Ohno, M. (1997). Phenology and agar yield of *Gracilaria blodgettii* in the tropical water, Okinawa, Japan. *Bull. Mar. Sci. Fish., Kochi Univ.*, **No. 17**, 23–28.
- Guillemin, M.L., Sepúlveda, R.D., Correa, J.A. and Destombe, C. (2013). Differential ecological responses to environmental stress in the life history phases of the isomorphic red alga *Gracilaria chilensis* (Rhodophyta). *J. Appl. Phycol.*, **25**, 215–224.
- Hu, Z.M. and Juan, L.B. (2014). Adaptation mechanisms and ecological consequences of seaweed invasions: a review case of agarophyte *Gracilaria vermiculophylla*. *Biol. Invasions*, **16**, 967–979.
- Huang, Z., Song, Z., Yang, X., Lai, X., Liu, T. and Chen, W. (2014). Effects of ecological factors on growth and biochemical constituents of *Gracilaria blodgettii*. *South China Fish. Sci.*, **10**, 27–34.

- 伊藤龍星 (2001). 日本の採取・増養殖の現状。「オゴノリの利用と展望」(寺田竜太・能登谷正浩・大野正夫編), 恒星社厚生閣, 東京, 58-74.
- Jin, Y., Wu, W. and Chen, W. (2012). Effects of different temperature and salinity on growth and biochemical constituents of *Gracilaria chouae*. *South China Fish. Sci.*, **8**, 51-57.
- 海洋生物環境研究所(2006). 平成17年度大規模発電所取放水影響調査(温排水生物複合影響調査)報告書 -平成10~17年度調査結果のまとめ-. 海洋生物環境研究所, 東京, 1-117.
- Kakita, H. and Kamishima, H. (2006). Effects of environmental factors and metal ions on growth of the red alga *Gracilaria chorda* Holmes (Gracilariales, Rhodophyta). *J. Appl. Phycol.*, **18**, 469-474.
- Kakita, H. and Kitamura, T. (2003). Hemagglutinating activity in the cultivated red alga *Gracilaria chorda* Holmes, from Japan. In "Proceedings of the 17th International Seaweed Symposium" (eds Chapman, A.R.O., Anderson, R.J., Vreeland, V.J. and Davison, I.R.), Oxford University Press, New York, 175-181.
- 片田 実 (1963). 胞子を種苗としたオゴノリの養殖-I. 水産増殖, **11**, 105-112.
- Kim, S.Y., Weinberger, F. and Boo, S.M. (2010). Genetic data hint at a common donor region for invasive Atlantic and Pacific populations of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariales, Rhodophyta). *J. Phycol.*, **46**, 1346-1349.
- Kim, Y.S., Choi, H.G., Kim, H.G., Nam, K.W. and Sohn, C.H. (2002). Temperature and light responses in growth of *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyta) and its potential for mariculture in Korea. *J. Fish. Sci. Tech.*, **5**, 108-113.
- Lu, X., Li, M., Wang, Z., Hu, F., Wu, H. and Sun, F. (2014). Effects of different temperature and illumination intensity on growth and biochemical constituents of *Gracilaria chouae*. *J. Fish. Sci. China*, **21**, 1236-1243.
- Lüning, K. (1990). Seaweeds. Their environment, biogeography, and ecophysiology. Wiley, New York, i-xiii + 1-527.
- Macchiavello, J., Paula, E.J. and Oliveira, E.C. (1998). Growth rate responses of five commercial strains of *Gracilaria* (Rhodophyta, Gracilariales) to temperature and light. *J. World Aquaculture Soc.*, **29**, 259-266.
- McLachlan, J. (1973). Growth media-marine. In "Handbook of phycological methods: Culture methods and growth measurements" (ed. Stein, J.R.), Cambridge University Press, London, 25-51.
- McLachlan, J. and Bird, C.J. (1984). Geographical and experimental assessment of the distribution of *Gracilaria* species (Rhodophyta: Gigartinales) in relation to temperature. *Helgoländer Meeresunters.*, **38**, 319-334.
- McLachlan, J. and Bird, C.J. (1986). *Gracilaria* (Gigartinales, Rhodophyta) and productivity. *Aquat. Bot.*, **26**, 27-49.
- 右田清治・中島信次・林 江崑・玉置昭夫 (1993). 紅藻ツルシラモの有明海熊本沿岸での大繁殖. 水産増殖, **41**, 149-154.
- Nejrup, L.B. and Pedersen, M.F. (2012). The effect of temporal variability in salinity on the invasive red alga *Gracilaria vermiculophylla*. *Eur. J. Phycol.*, **47**, 254-263.
- Nettleton, J.C., Mathieson, A.C., Thornber, C., Neefus, C.D. and Yarish, C. (2013). Introduction of *Gracilaria vermiculophylla* (Rhodophyta, Gracilariales) to New England, USA: estimated arrival times and current distribution. *Rhodora*, **115**, 28-41.
- Nyberg, C.D. (2005). Introduced marine macroalgae and habitat modifiers – their ecological role and significant attributes. Doctoral thesis, Göteborg University, Göteborg, 1-61.
- Nyberg, C.D. and Wallentinus, I. (2009). Long-term survival of an introduced red alga in adverse conditions. *Mar. Biol. Res.*, **5**, 304-308.
- 大野正夫 (2001). 海外の採取・増養殖の現状。「オゴノリの利用と展望」(寺田竜太・能登谷正浩・大野正夫編), 恒星社厚生閣, 東京, 48-57.
- 大野正夫 (2004). 世界の海藻資源の概観。「有用海藻誌」(大野正夫編著), 内田老鶴圃, 東京, 297-329.
- Orduña-Rojas, J. and Robledo, D. (1999). Effects of irradiance and temperature on the release and growth of carpospores from *Gracilaria cornea* J.

- Agardh (Gracilariales, Rhodophyta). *Bot. Mar.*, **42**, 315-319.
- Orosco, C.A. and Ohno, M. (1992). Growth rates of *Gracilaria* species (Gracilariales, Rhodophyta) from Tosa Bay, southern Japan. *Jpn. J. Phycol.*, **40**, 239-244.
- Phooprong, S., Ogawa, H. and Hayashizaki, K. (2007). Photosynthetic and respiratory responses of *Gracilaria salicornia* (C. Ag.) Dawson (Gracilariales, Rhodophyta) from Thailand and Japan. *J. Appl. Phycol.*, **19**, 795-801.
- Phooprong, S., Ogawa, H. and Hayashizaki, K. (2008). Photosynthetic and respiratory responses of *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss collected from Kumamoto, Shizuoka and Iwate, Japan. *J. Appl. Phycol.*, **20**, 743-750.
- Raikar, S.V., Iima, M. and Fujita, Y. (2001). Effect of temperature, salinity and light intensity on the growth of *Gracilaria* spp. (Gracilariales, Rhodophyta) from Japan, Malaysia and India. *Indian J. Mar. Sci.*, **30**, 98-104.
- Ramlov, F., de Souza, J.M.C., Farias, A., Maraschin, M., Horta, P.A. and Yokoya, N.S. (2012). Effects of temperature, salinity, irradiance, and nutrients on the development of carposporelings and tetrasporophytes in *Gracilaria domingensis* (Kütz.) Sonder ex Dickie (Rhodophyta, Gracilariales). *Bot. Mar.*, **55**, 253-259.
- Rebello, J., Ohno, M., Critchley, A.T. and Sawamura, M. (1996). Growth rates and agar quality of *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) Steentoft from Nambia, southern Africa. *Bot. Mar.*, **39**, 273-279.
- Rueness, J. (2005). Life history and molecular sequences of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariales, Rhodophyta), a new introduction to European waters. *Phycologia*, **44**, 120-128.
- Santelices, B. (1990). Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **28**, 177-276.
- Saunders, G.W. (2009). Routine DNA barcoding of Canadian Gracilariales (Rhodophyta) reveals the invasive species *Gracilaria vermiculophylla* in British Columbia. *Mol. Ecol. Resour.*, **9** (suppl. s1), 140-150.
- 沢田武男 (1958). オゴノリの果胞子放出に関する研究. 第3報 蔭干によらない果胞子放出について. 九大農学芸誌, **16**, 387-396.
- 沢田武男 (1964). オゴノリの四分胞子の放出. 九大農学芸誌, **21**, 117-121.
- 瀬川宗吉・尾形英二・沢田武男 (1955a). オゴノリの果胞子放出に関する研究. 第1報 蔭干に伴う果胞子放出について. 九大農学芸誌, **15**, 235-243.
- 瀬川宗吉・尾形英二・沢田武男 (1955b). オゴノリの果胞子放出に関する研究. 第2報 果胞子放出の機作について. 九大農学芸誌, **15**, 245-254.
- Sfriso, A., Maistro, S., Andreoli, C. and Moro, I. (2010). First record of *Gracilaria vermiculophylla* (Gracilariales, Rhodophyta) in the Po Delta Lagoons Mediterranean Sea (Italy). *J. Phycol.*, **46**, 1024-1027.
- Skriptsova, A.V. and Nabivailo, Y.V. (2009). Comparison of three gracilarioids: growth rate, agar content and quality. *J. Appl. Phycol.*, **21**, 443-450.
- 寺田竜太・能登谷正浩 (2001). 生活史と生長特性. 「オゴノリの利用と展望」(寺田竜太・能登谷正浩・大野正夫編), 恒星社厚生閣, 東京, 25-36.
- 寺田竜太・木村 充・山本弘敏 (2000). 北海道函館産オゴノリ *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss (紅藻オゴノリ目) の生長と成熟. 藻類, **48**, 203-209.
- Terada, R., Abe, T. and Kawaguchi, S. (2010). Reproductive phenology of three species of *Gracilaria*: *G. blodgettii* Harvey, *G. vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss and *G. salicornia* (C. Agardh) Dawson (Gracilariales, Rhodophyta) from Okinawa, Ryukyu Islands, Japan. *Coastal Mar. Sci.*, **34**, 129-134.
- Terada, R., Inoue, S. and Nishihara, G.N. (2013). The effect of light and temperature on the growth and photosynthesis of *Gracilariopsis chorda* (Gracilariales, Rhodophyta) from geographically separated locations of Japan. *J. Appl. Phycol.*, **25**, 1863-1872.
- 当真 武 (1988). オゴノリ類. 「サンゴ礁域の増養殖」(諸喜田茂充編), 緑書房, 東京, 78-83.
- Thomsen, M.S., Gurgel, C.F.D., Fredericq, S. and

- McGlathery, K.J. (2005). *Gracilaria vermiculophylla* (Rhodophyta, Gracilariales) in Hog Island Bay, Virginia: a cryptic alien and invasive macroalga and taxonomic correction. *J. Phycol.*, **42**, 139–141.
- Thomsen, M.S., Staehr, P.A., Nyberg, C.D., Schwaerter, S., Krause-Jensen, D. and Silliman, B.R. (2007). *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss, 1967 (Rhodophyta, Gracilariaceae) in northern Europe, with emphasis on Danish conditions, and what to expect in the future. *Aquat. Invasions*, **2**, 83–94.
- Vadas, R.L., Johnson, S. and Norton, T.A. (1992). Recruitment and mortality of early post-settlement stages of benthic algae. *Br. Phycol. J.*, **27**, 331–351.
- Wang, C., Lei, A., Zhou, K., Hu, Z., Hao, W. and Yang, J. (2014). Growth and nitrogen uptake characteristics reveal outbreak mechanism of the opportunistic macroalga *Gracilaria tenuistipitata*. *PLoS ONE*, **9**(10), e108980.
- Weinberger, F., Buchholz, B., Karez, R. and Wahl, M. (2008). The invasive red alga *Gracilaria vermiculophylla* in the Baltic Sea: adaptation to brackish water may compensate for light limitation. *Aquat. Biol.*, **3**, 251–264.
- Wilson, A.J. and Critchley, A.T. (1997). Studies on *Gracilaria gracilis* (Stackhouse) Steentoft, Farnham and Irvine and *Gracilaria aculeata* (Hering) Papenfuss from southern Africa. I. The influence of temperature, irradiance, salinity and nitrogen–nutrient on growth. *S. Afr. J. Bot.*, **63**, 465–473.
- Xu, Y., Wei, W. and Fang, J. (2009). Effects of salinity, light and temperature on growth rates of two species of *Gracilaria* (Rhodophyta). *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, **27**, 350–355.
- 山田真之・須藤祐介 (2008). クビレオゴノリ養殖技術開発. 沖縄水海研セ事報, **No. 69**, 50–53.
- 山田真之・須藤祐介 (2009). クビレオゴノリ四分孢子体の生長に及ぼす水温の影響 (クビレオゴノリ養殖技術開発・マリンバイオ産業創出事業). 沖縄水海研セ事報, **No. 70**, 51–53.
- 山田真之・須藤祐介 (2011). 天然海域におけるクビレオゴノリ四分孢子体の生長 (クビレオゴノリ養殖技術開発・マリンバイオ産業創出事業). 沖縄水海研セ事報, **No. 72**, 156–157.
- 山本弘敏・寺田竜太 (2004). オゴノリ類. 「有用海藻類」(大野正夫編著), 内田老鶴圃, 東京, 226–254.
- Yokoya, N.S., Kakita, H., Obika, H. and Kitamura, T. (1999). Effects of environmental factors and plant growth regulators on growth of the red alga *Gracilaria vermiculophylla* from Shikoku Island, Japan. *Hydrobiologia*, **398/399**, 339–347.
- Yu, C.H., Lim, P.E. and Phang, S.M. (2013). Effects of irradiance and salinity on the growth of carpospore-derived tetrasporophytes of *Gracilaria edulis* and *Gracilaria tenuistipitata* var. *liui* (Rhodophyta). *J. Appl. Phycol.*, **25**, 787–794.
- Zhou, W., Sui, Z.H., Wang, J.G. and Chang, L.P. (2013). An orthogonal design for optimization of growth conditions for all life history stages of *Gracilariopsis lemaneiformis* (Rhodophyta). *Aquaculture*, **392-395**, 98–105.