

原著論文

オゴノリ類5種の発芽体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 Sporelings  
Growth of Five Gracilarioid Species (Rhodophyta)  
in Laboratory Culture

Masasuke Baba\* §

**要約:** 紅藻オゴノリ類5種の発芽体について生育に及ぼす温度, 光量, 塩分の影響を室内培養により調べた。発芽体の生育上限温度は, シラモが33°C, クビレオゴノリ, カバノリおよびツルシラモが34°C, オゴノリが35°Cであった。これら5種の発芽体の日間成長率は, いずれも温度および光量の増加とともに増加したが, 四分孢子発芽体と果孢子発芽体では成長に差はなかった。発芽体の成長に適した温度と光量の条件は, カバノリが20~30°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , シラモが25, 30°Cで100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , オゴノリが25, 30°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , クビレオゴノリとツルシラモが30°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であった。発芽体の成長に適した温度と塩分の条件は, カバノリが20, 25°Cで24, 32psu, オゴノリが25, 30°Cで24, 32psu, クビレオゴノリ, シラモ, ツルシラモが30°Cで32psuであった。これら5種では, 温度と塩分はともに成長率に影響を及ぼしたが, 生残率には温度よりも塩分の影響が顕著であった。

**キーワード:** オゴノリ属, ツルシラモ属, 成長, 光量, 塩分, 発芽体, 温度

**Abstract:** Effects of temperature, irradiance and salinity on the growth and survivorship of sporelings in five gracilarioid species (*Gracilaria blodgettii*, *G. parvispora*, *G. textorii*, *G. vermiculophylla* and *Gracilariopsis chorda*) were examined in laboratory culture. The upper critical temperature of sporelings was 33°C for *G. parvispora*, 34°C for *G. blodgettii*, *G. textorii* and *Gp. corda*, and 35°C for *G. vermiculophylla*, respectively. Daily growth rate of sporelings was increased with increment of temperature and irradiance, but there was no difference in growth between tetrasporeling and carposporeling. Optimal growth condition of sporelings at different temperature/irradiance combinations was 20-30°C/100, 180  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  for *G. textorii*, 25, 30°C/100  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  for *G. parvispora*, 25, 30°C/100, 180  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  for *G. vermiculophylla*, and 30°C/100, 180  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  for *G. blodgettii* and *Gp. chorda*, respectively. Optimal growth condition of sporelings at different temperature/salinity combinations was 20, 25°C/24, 32 psu for *G. textorii*, 25, 30°C/24, 32 psu for *G. vermiculophylla*, 30°C/32 psu for *G. blodgettii*, *G. parvispora* and *Gp. corda*, respectively. In these species, temperature and salinity had significant effects on growth rates, while survival rates were influenced more by salinity than temperature.

**Key words:** *Gracilaria*, *Gracilariopsis*, growth, irradiance, salinity, sporeling, temperature

---

(2016年10月29日受付, 2017年1月10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

紅藻オゴノリ類の種は世界各地で寒天の原料として採藻、養殖が行われている重要な海藻であり、日本ではオゴノリ *Gracilaria vermiculophylla*, ツルシラモ *Gracilariopsis chorda* 等が刺身のつまとしても伝統的に利用されている（大野, 2001）。オゴノリ類は河口付近の淡水が混じる内湾の砂泥域に多産するほか、外海に面した岩礁域など多様な環境下に生育し（山本・寺田, 2004）、環境変化に対して耐性を持つ種が多いとされている（McLachlan and Bird, 1984; 寺田・能登谷, 2001; Mantri *et al.*, 2010）。

オゴノリ類の生育に及ぼす環境要因は、主に成体を対象とした研究がこれまでに実施され、成長の最適条件として、温度が32種、光量が18種、塩分が19種でそれぞれ明らかにされている（馬場 (2015) の第1, 2表; Kim *et al.*, 2016; Gorman *et al.*, 2017）。生活史初期の発芽体は、成体の時期よりも環境に対して脆弱であり（Santelices, 1990; Vadas *et al.*, 1992; Coelho *et al.*, 2000）、発芽体の生育に及ぼす環境影響は種の拡散や加入に重要な役割を果たすことが指摘されている（Mantri *et al.*, 2010）。しかし、オゴノリ類の発芽体に関する知見は、成体に比べ著しく少なく、成長に最適な条件として、温度が6種（Friedlander and Dawes, 1984; Chen and Ren, 1987; Yokoya and Oliveira, 1993; Orduña-Rojas and Robledo, 1999; Abreu *et al.*, 2011; Miranda *et al.* 2012; Ramlov *et al.* 2012）、光量が3種（Friedlander and Dawes, 1984; Ramlov *et al.*, 2012; Miranda *et al.*, 2012）、塩分が5種（Friedlander and Dawes, 1984; Yokoya and Oliveira, 1993; Milanda *et al.*, 2012; Ramlov *et al.*, 2012）でそれぞれ報告されているが、日本産種について関連する報告は見当たらない。

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集積を図ることを目的として、さまざまな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、知見が乏しいオゴノリ類5種の発芽体に及ぼす複合的な影響を検討することを目的として、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明らかにした。なお、本報告は、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** 孢子および発芽体の培養に用いたオゴノリ成熟藻体のうち、シラモ *Gracilaria parvispora* を2000年6月に、ツルシラモを2001年6月にそれぞれ新潟県出雲崎町の水深0.4~1mのコンクリートブロック上で、オゴノリを2001年7月に新潟県糸魚川市能生町の潮間帯下部の岩上で、さらにカバノリ *Gracilaria textorii* を2002年6月に新潟県柏崎市の水深1mの岩上でそれぞれ採集した。クビレオゴノリ *Gracilaria blodgettii* は2000年1月に沖縄県金武町の水深1mの転石上で採集した。

採集した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、シラモ、ツルシラモ、オゴノリ、カバノリは当日中に、またクビレオゴノリは採集した翌日に（公財）海洋生物環境研究所実証試験場（新潟県柏崎市）へ運び、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、水彩用の絵筆で表面の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、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四分孢子あるいは果孢子（以下、孢子）を放出させた。放出された孢子は、ピペット洗浄法により単離操作を行い、あらかじめ22×22mmのカバーガラス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。この状態で孢子がカバーガラス上で発芽し4細胞に分割するまで約2日間、20°C、光量40  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、12時間明期・12時間暗期（以下、12L:12D）で静置培養したのち、各実験に用いた。なお本研究のすべての培養実験では、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とした。

**温度の影響** 発芽体の生育上限温度の実験では、培養装置にユニット恒温槽（タイテック製、サーモミンダー SX-10R）を使用した。温度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 $50\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ とした。培養液50mLをあらかじめ入れた50mLガラス製管ビンに、果胞子発芽体が約50個体着生したカバーガラスを1枚入れ、1温度区に管ビンを6本準備して静置条件で10日間の培養を行った。実験期間中に培養液の交換は行わなかった。培養が終了した発芽体は、別に準備した培養液50mLを入れた50mLガラス製管ビンに移し、 $20^\circ\text{C}$ 、光量 $50\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ で2週間継続培養して、最終的な生死の判別を行った。その際、倒立顕微鏡による観察を行い、成長がみられず藻体表面が変色した個体を枯死と判定した。

**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、四分胞子あるいは果胞子の各発芽体が着生したカバーガラスをそのなかに入れた。実験には、温度15、20、25、30、 $35^\circ\text{C}$ の5段階、光量10、25、100、 $180\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ の4段階を組み合わせた20条件を設定した。培養期間は21日間とし7日間毎に培養液を交換した。21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、盤状部の面積および直立部の長さを測定した。

**温度と塩分の影響** 培養液の塩分調整は32～33psuの濾過海水またはそれをマイナス $25^\circ\text{C}$ 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い、塩分調整ののち、PES培地を添加した。胞子の発芽に及ぼす温度と塩分の実験はクビレオゴノリを除く4種で行い、カバーガラスと培養液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、これに四分胞子あるいは果胞子を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、 $30^\circ\text{C}$ の4段階、塩分8、16、24、32、40psuの5段階を組み合わせた20条件を設定し、培養期間は3日間、光量は $60\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ とした。培養終了時に倒立顕微鏡下で胞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、四分胞子あるいは果胞子の各発芽体が着生したカバーガラスをそのなかに入れた。実験には、温度15、20、25、30、 $35^\circ\text{C}$ の5段階（但し、クビ

レオゴノリのみ $20\sim 35^\circ\text{C}$ の4段階）、塩分8、16、24、32、40psuの5段階を組み合わせた20ないし25条件を設定した。光量は $100\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ とした。実験期間は21日間とし、7日毎に培養液を交換した。21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盤状部の面積および直立部の長さを測定した。

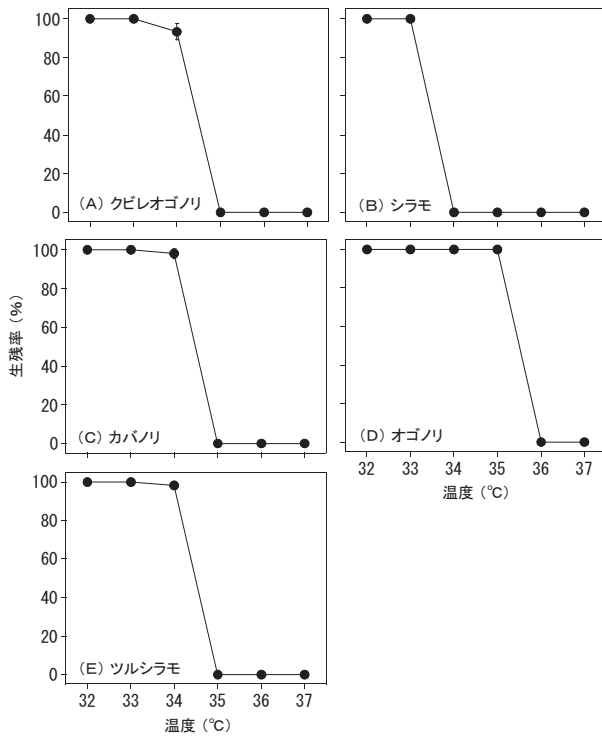
発芽体の生残に及ぼす温度と塩分の実験では、培養液を15mLずつ入れた6穴マイクロプレートを使用し、50個体の果胞子発芽体が着生したカバーガラスをそのなかに入れた。実験には、温度15、20、25、30、32、34、36、 $38^\circ\text{C}$ の8段階、塩分4、8、16、24、32、40psuの6段階を組み合わせた48条件を設定した。光量は $100\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ とした。なお、各実験は6回の繰返しとし、96時間の培養を行った。培養が終了した時点で発芽体が着生しているカバーガラスを取り上げ、32psuに調整した培養液15mLを各穴に入れた6穴マイクロプレートに移し、 $20^\circ\text{C}$ 、 $50\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 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。

**成長率** 日間成長率（daily growth rates : DGR）は発芽体盤状部の面積をもとに次式によって計算した。 $DGR = (\ln A_t - \ln A_0) / t \times 100$ 、ここで $A_0$ は開始時の盤状部面積、 $A_t$ はt日後の盤状部面積である。

**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、直立部の長さおよび日間成長率のデータは対数変換を、発芽率、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

**発芽体の生育上限温度** オゴノリ類5種の10日間培養における生残率を第1図に示す。クビレオゴノリの生残率は32、 $33^\circ\text{C}$ が100%、 $34^\circ\text{C}$ が93%、 $35\sim 37^\circ\text{C}$ が0%であった（第1図A）。シラモの生残率は32、 $33^\circ\text{C}$ が100%、 $34\sim 37^\circ\text{C}$ が0%であった（第1図B）。カバノリの生残率は32、 $33^\circ\text{C}$ が100%、 $34^\circ\text{C}$ が97%、 $35\sim 37^\circ\text{C}$ が0%であった（第1図C）。オゴノリの生残率は $32\sim 35^\circ\text{C}$ が100%、



第1図 異なる温度で10日間培養したオゴノリ類5種の発芽体の生残率。(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。生残率は平均±標準偏差で示す(6回反復)。

36, 37°Cが0%であった(第1図D)。ツルシラモの生残率は32, 33°Cが100%, 34°Cが98%, 35~37°Cが0%であった(第1図E)。

**発芽体の成長に及ぼす温度と光量の影響** オゴノリ類5種の四分胞子発芽体および果胞子発芽体の成長と温度・光量の関係を第2~6図に示す。

**クビレオゴノリ** 設定したすべての光量条件において、クビレオゴノリの四分胞子発芽体と果胞子発芽体は、15~30°Cで成長したが15°Cでは直立部が未形成であり、35°Cでは培養開始から4日以内にすべて枯死した(第2図)。盤状部の日間成長率は、四分胞子発芽体では6.7~23.5%(第2図A)、果胞子発芽体では1.2~25.1%(第2図C)の範囲にあり、それぞれ30°Cで180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において、その他の実験区よりも有意に高い値( $P < 0.001$ )を示した。

直立部の形成は光量条件に係わらず20~30°Cでみられ、その長さは四分胞子発芽体が30°Cで180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、果胞子発芽体が30°Cで100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において、それぞれ他の実験区よりも有意に

高い値( $P < 0.05$ )を示した(第2図B, D)。

**シラモ** 設定したすべての光量条件において、シラモの四分胞子発芽体と果胞子発芽体は、15~30°Cで成長したが、15°Cでは直立部が未形成であり、35°Cでは培養開始から7日以内にすべて枯死した(第3図)。盤状部の日間成長率は四分胞子発芽体が9.0~28.8%(第3図A)、果胞子発芽体が10.1~28.9%(第3図C)の範囲にあり、四分胞子発芽体が30°Cで100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、果胞子発芽体が25°Cで100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において、その他の実験区よりも有意に高い値( $P < 0.001$ )を示した。

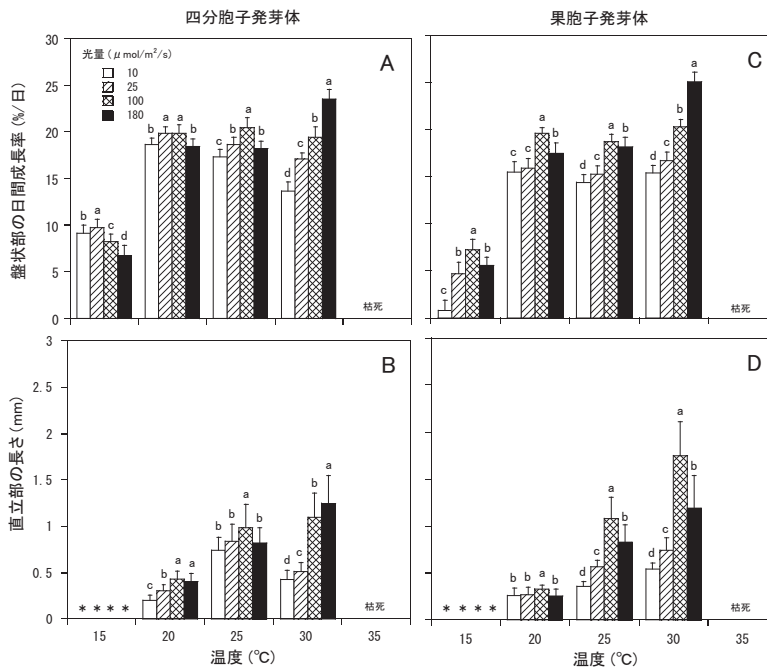
直立部の形成は光量条件に係わらず20~30°Cでみられ、その長さは四分胞子発芽体が30°Cで100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、果胞子発芽体が25°Cで100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において、その他の実験区よりも有意に高い値( $P < 0.05$ )を示した(第3図B, D)。

**カバノリ** 設定したすべての光量条件において、カバノリの四分胞子発芽体と果胞子発芽体は、15~30°Cで成長したが15°Cでは直立部が未形成であり、35°Cでは培養開始から4日以内にすべて枯死した(第4図)。盤状部日間成長率は四分胞子発芽体が8.5~17.7%(第4図A)、果胞子発芽体が12.1~19.8%(第4図C)の範囲にあり、四分胞子発芽体は25, 30°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において、また、果胞子発芽体は25°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において、それぞれその他の実験区よりも有意に高い値( $P < 0.01$ )を示した。

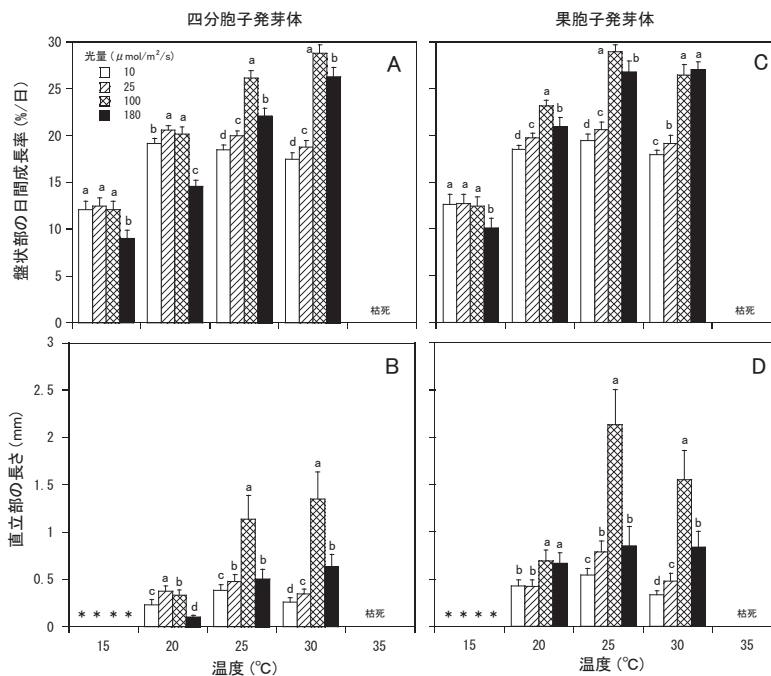
直立部の形成は光量条件に係わらず20~30°Cでみられ、その長さは四分胞子発芽体が20°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、果胞子発芽体が20°Cで180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において、それぞれ他の実験区よりも有意に高い値( $P < 0.05$ )を示した(第4図B, D)。

**オゴノリ** 設定したすべての光量条件において、オゴノリの四分胞子発芽体と果胞子発芽体は15~35°Cで成長したが、15, 35°Cでは直立部が未形成であった(第5図)。盤状部の日間成長率は四分胞子発芽体が11.0~26.3%(第5図A)、果胞子発芽体が10.2~25.5%(第5図C)の範囲にあり、四分胞子発芽体が30°Cで180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、果胞子発芽体が25, 30°Cで180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において、その他の実験区よりも有意に高い値( $P < 0.05$ )を示した。

直立部の形成は光量条件に係わらず20~30°Cでみられ、その長さは四分胞子発芽体が30°Cで180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、果胞子発芽体が25°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において、その他の実験区よりも有

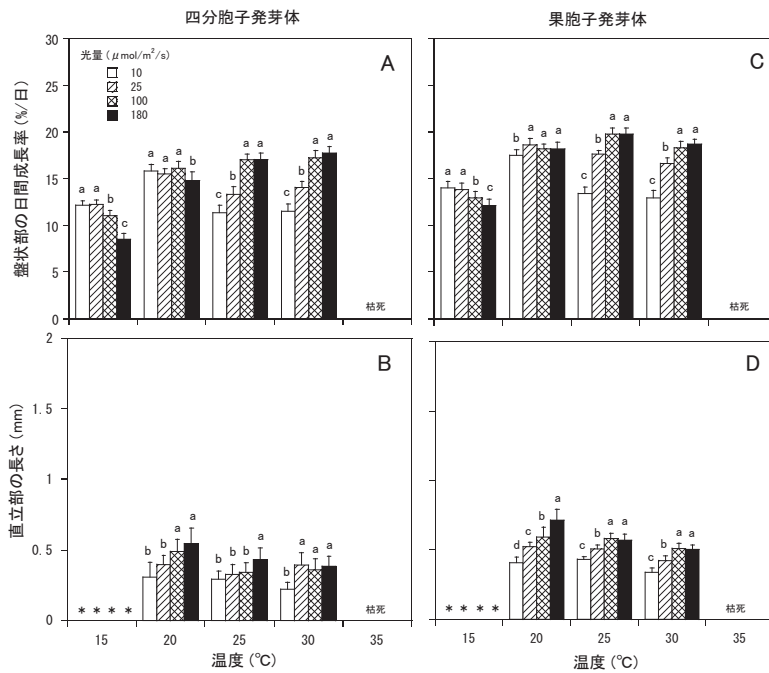


第2図 クビレオゴノリ発芽体の成長に及ぼす温度と光量の影響。四分孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (A) と直立部の長さ (B) および果孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (C) と直立部の長さ (D) について、21日間の培養結果を平均±標準偏差 ( $n=50$ ) で示す。図中の棒グラフ上の文字は、異なる場合に光量区間の値に有意差が認められたことを示す ( $P < 0.05$ )。光量の凡例は第2図Aに示す。\*の実験区は実験終了時まで直立部が形成されなかったことを示す。

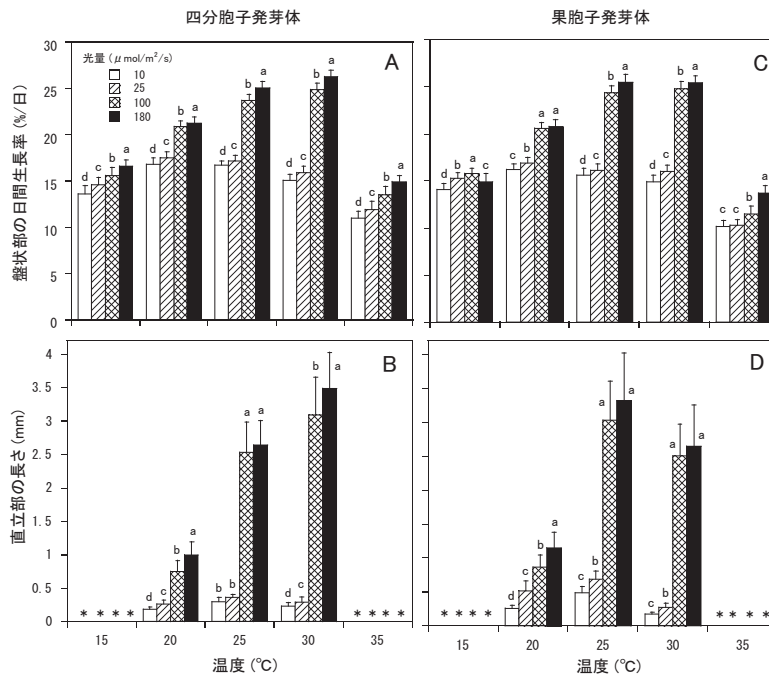


第3図 シラモ発芽体の成長に及ぼす温度と光量の影響。四分孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (A) と直立部の長さ (B) および果孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (C) と直立部の長さ (D) について、21日間の培養結果を平均±標準偏差 ( $n=50$ ) で示す。図中の棒グラフ上の文字は、異なる場合に光量区間の値に有意差が認められたことを示す ( $P < 0.05$ )。光量の凡例は第3図Aに示す。\*の実験区は実験終了時まで直立部が形成されなかったことを示す。

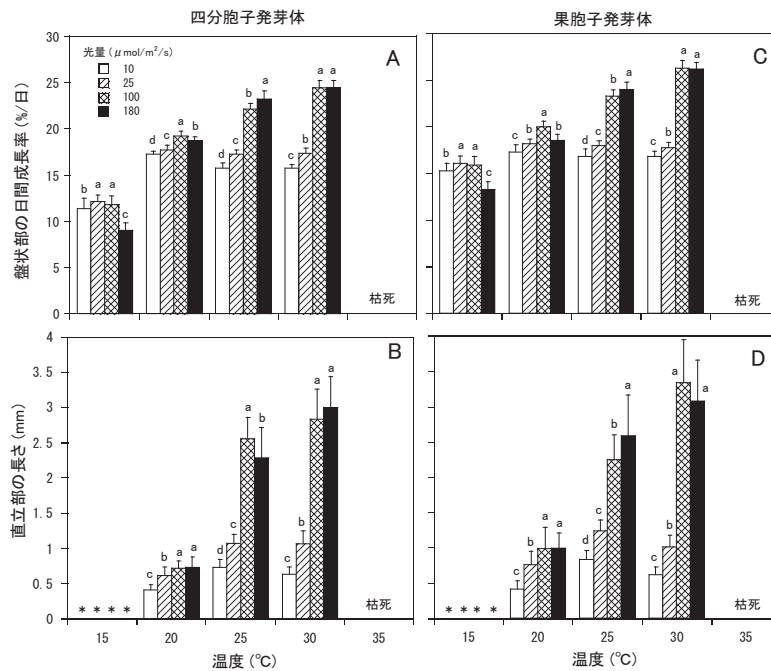
馬場：オゴノリ類発芽体の生育と環境要因



第4図 カバノリ発芽体の成長に及ぼす温度と光量の影響。四分胞子発芽体の盤状部の日間成長率 (A) と直立部の長さ (B) および果胞子発芽体の盤状部の日間成長率 (C) と直立部の長さ (D) について、21日間の培養結果を平均±標準偏差 (n=50) で示す。図中の棒グラフ上の文字は、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)。光量の凡例は第4図Aに示す。\*の実験区は実験終了時まで直立部が形成されなかったことを示す。



第5図 オゴノリ発芽体の成長に及ぼす温度と光量の影響。四分胞子発芽体の盤状部の日間成長率 (A) と直立部の長さ (B) および果胞子発芽体の盤状部の日間成長率 (C) と直立部の長さ (D) について、21日間の培養結果を平均±標準偏差 (n=50) で示す。図中の棒グラフ上の文字は、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)。光量の凡例は第5図Aに示す。\*の実験区は実験終了時まで直立部が形成されなかったことを示す。



第6図 ツルシラモ発芽体の成長に及ぼす温度と光量の影響。四分胞子発芽体の盤状部の日間成長率 (A) と直立部の長さ (B) および果胞子発芽体の盤状部の日間成長率 (C) と直立部の長さ (D) について、21日間の培養結果を平均±標準偏差 ( $n=50$ ) で示す。図中の棒グラフの上の文字は、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 ( $P < 0.05$ )。光量の凡例は第6図Aに示す。\*の実験区は実験終了時まで直立部が形成されなかったことを示す。

意に高い値 ( $P < 0.05$ ) を示した (第5図B, D)。

**ツルシラモ** 設定したすべての光量条件において、ツルシラモの四分胞子発芽体と果胞子発芽体は、15~30°Cで成長したが15°Cでは直立部が未形成であり、35°Cでは培養開始から7日以内にすべて枯死した (第6図)。盤状部の日間成長率は四分胞子発芽体が8.9~24.4% (第6図A)、果胞子発芽体が13.3~26.3% (第6図C) の範囲にあり、四分胞子発芽体と果胞子発芽体ともに30°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において、その他の実験区よりも有意に高い値 ( $P < 0.001$ ) を示した。

直立部の形成は光量条件に係わらず20~30°Cでみられ、その長さは四分胞子発芽体および果胞子発芽体ともに、30°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ において、その他の実験区よりも有意に高い値 ( $P < 0.05$ ) を示した (第6図B, D)。

**胞子の発芽に及ぼす温度と塩分の影響** オゴノリ類4種の四分胞子および果胞子の発芽率と温度・塩分の関係を第7図に示す。

シラモ胞子の発芽率は、8, 16psuが温度条件に係わらず0%であり、24~40psuが20~30°Cで高くなる傾向を示し、四分胞子が30~94%、果胞子が

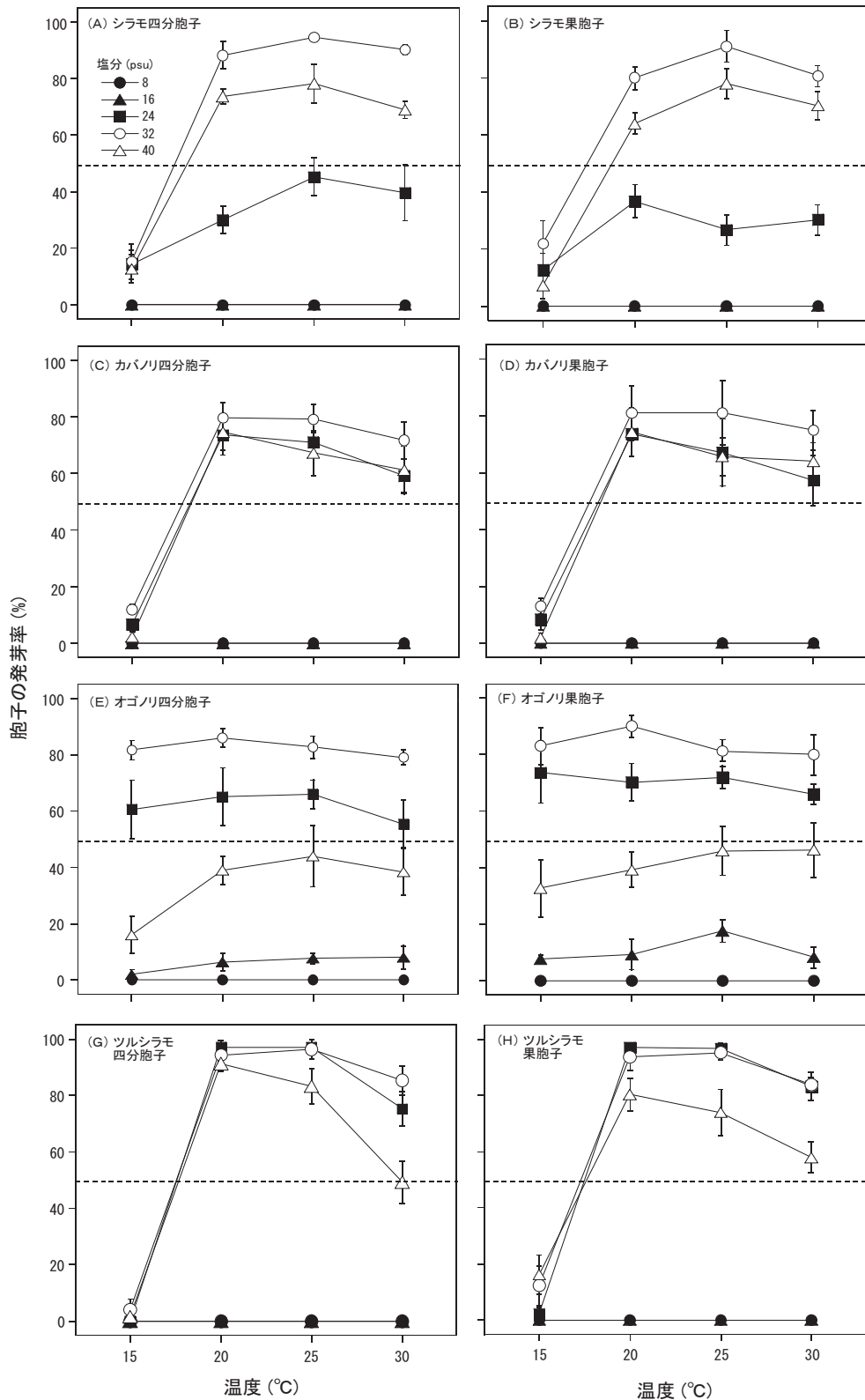
27~91%であった (第7図A, B)。20~30°Cにおける発芽率は、32psuが24, 40psuよりも有意に高い値を示した ( $P < 0.001$ )。

カバノリ胞子の発芽率は、8, 16psuが温度条件に係わらず0%であり、24~40psuが20~30°Cで高くなる傾向を示し、四分胞子が59~80%、果胞子が57~81%であった (第7図C, D)。20~30°Cの発芽率は、20°Cが24~40psuにおいて有意な差は認められなかったが、25, 30°Cが32psuで24, 40psuよりも有意に高くなった ( $P < 0.05$ )。

オゴノリ胞子の発芽率は、温度条件に係わらず8psuが0%、16psuが2~18%であった (第7図E, F)。15~30°Cにおける24~40psuの発芽率は、四分胞子が16~86%、果胞子が33~90%にあり、それぞれ32psuで有意に高い値を示した ( $P < 0.001$ )。

ツルシラモ胞子の発芽率は、温度条件に係わらず8, 16psuが0%であり、24~40psuが20~30°Cで高くなる傾向を示し、四分胞子が49~96%、果胞子が58~97%であった (第7図G, H)。20~30°Cの発芽率は、20, 25°Cで24, 32psuにおいて高い値を示し、その他の条件よりも有意に高い値を示したが ( $P < 0.05$ )、30°Cで低下する傾向を示した。

馬場：オゴノリ類発芽体の生育と環境要因



第7図 異なる温度と塩分で72時間培養したオゴノリ類4種の胞子発芽率。シラモの四分胞子 (A) と果胞子 (B), カバノリの四分胞子 (C) と果胞子 (D), オゴノリの四分胞子 (E) と果胞子 (F), ツルシラモの四分胞子 (G) と果胞子 (H)。発芽率は平均±標準偏差で示す (6回反復)。塩分の凡例は第7図Aに示す。



**発芽体の成長に及ぼす温度と塩分の影響** オゴノリ類5種の四分孢子発芽体および果孢子発芽体の成長と温度・塩分の関係を第8～12図に示す。設定した15～35℃(但し、クビレオゴノリのみ20～35℃), 8～40psuの範囲において、クビレオゴノリ, カバノリおよびツルシラモは35℃で全塩分区(第8, 10, 12図), シラモは15～30℃で8psuおよび35℃で全塩分区(第9図), オゴノリは35℃で8psu(第11図)において, それぞれすべての発芽体が枯死した。

各種の発芽体の成長と塩分の関係については, 各温度区ともに32psuまでは塩分の増加とともに盤状部の日間成長率, 直立部の長さが高い値を示す傾向がみられた。クビレオゴノリ(第8図B, D), カバノリ(第10図B, D), ツルシラモ(第12図B, D)では, 8psuで直立部の形成がみられなかった。オゴノリの直立部の成長は, 24psuが32psuよりも有意に高い値( $P < 0.05$ )を示す場合があったが(第11図B, D), その他の4種では概ね32psuで有意に高い値( $P < 0.05$ )を示した。

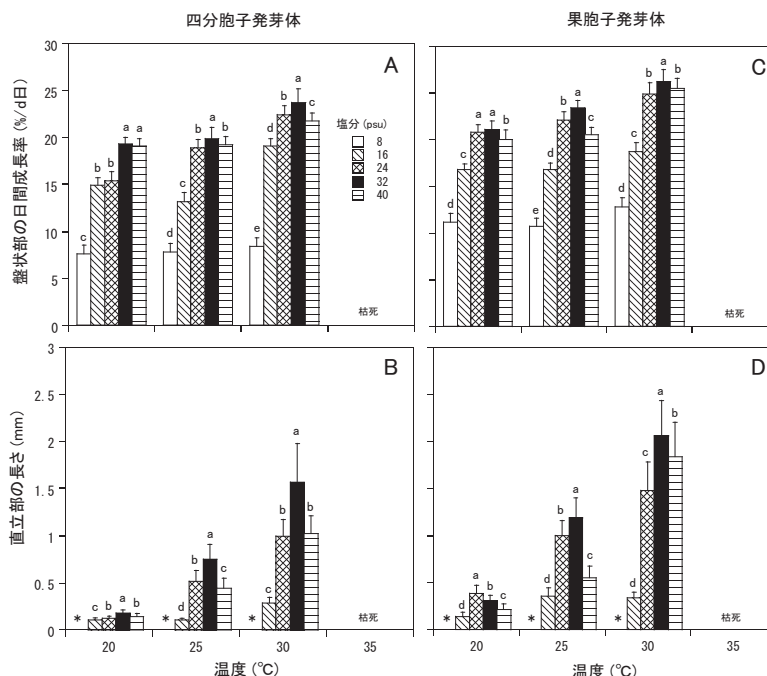
**発芽体の生残に及ぼす温度と塩分の影響** 96時間培養でのオゴノリ類5種の発芽体の生残率と温度・塩分の関係を第13図に示す。生残率は種により異なり, それぞれ高温と低塩分の条件により低下する傾向が顕著になった。

クビレオゴノリ発芽体の生残率は15～30℃において, 4psuが0%, 8psuが71～76%, 16～40psuが約100%であり, 32℃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13図A)。

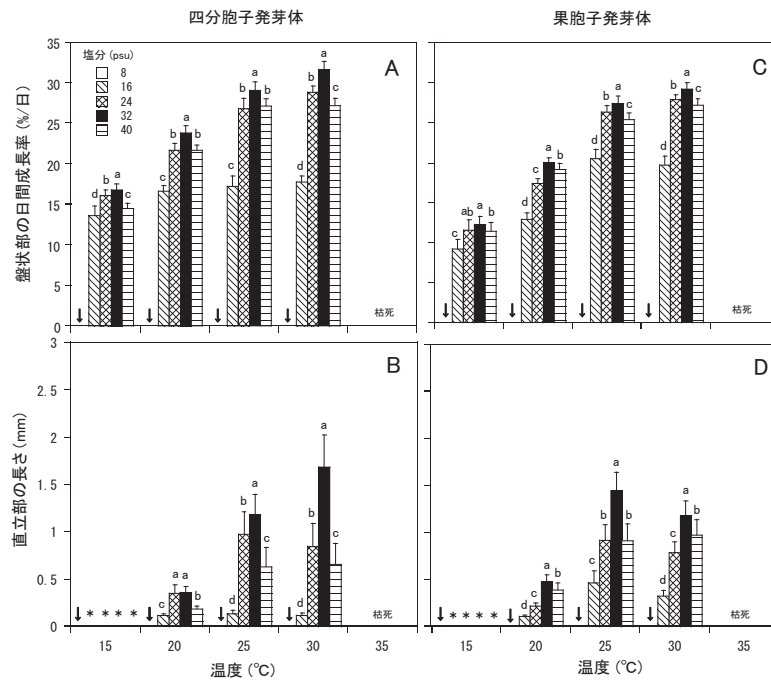
シラモ発芽体の生残率は15～30℃において, 4psuが0%, 8psuが77～81%, 16～40psuが約100%であり, 32℃で8psuの生残率が30℃以下よりも有意に低い値( $P < 0.001$ )を示した(第13図B)。

カバノリ発芽体の生残率は15～25℃において, 4psuが0%, 8～40psuが100%であり, 30℃で8psuの生残率が16psu以上よりも有意に低い値( $P < 0.001$ )を示した(第13図C)。

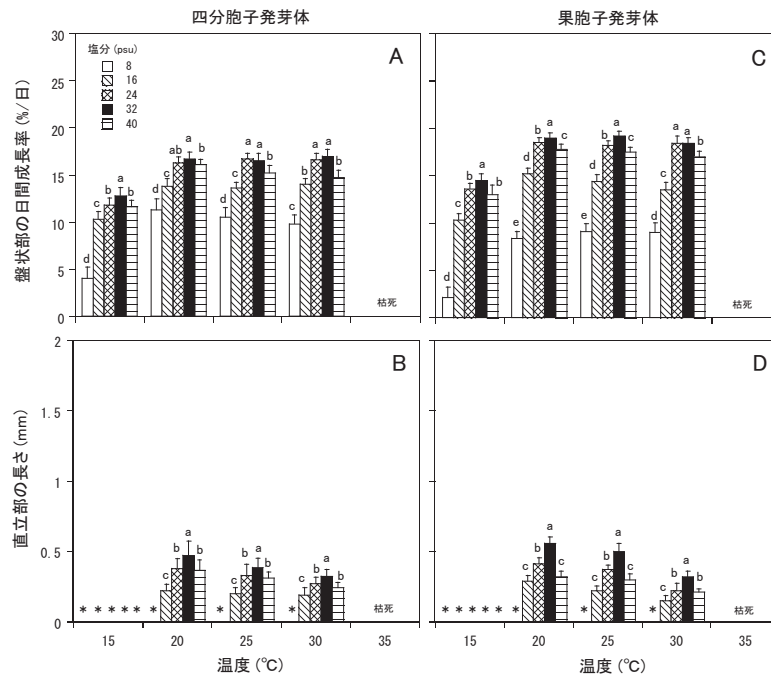
オゴノリ発芽体の生残率は15～34℃において, 4～40psuがほぼ100%であり, 36℃で8psuの生残



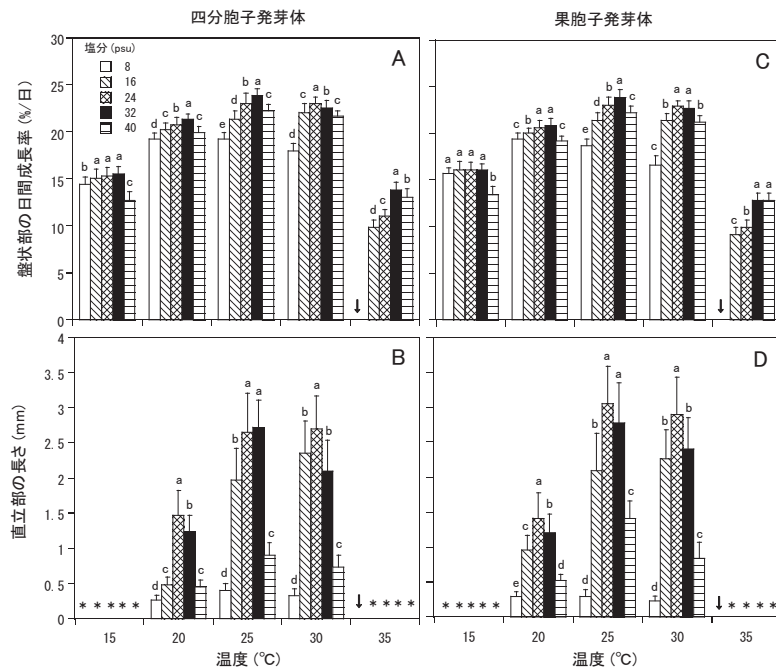
**第8図** クビレオゴノリ発芽体の成長に及ぼす温度と塩分の影響。四分孢子発芽体の盤状部の日間成長率(A)と直立部の長さ(B)および果孢子発芽体の盤状部の日間成長率(C)と直立部の長さ(D)について, 21日間の培養結果を平均±標準偏差( $n=50$ )で示す。図中の棒グラフ上の文字は, 異なる場合に塩分区間の値に有意差が認められたことを示す( $P < 0.05$ )。塩分の凡例は第8図Aに示す。\*の実験区は実験終了時まで直立部が形成されなかったことを示す。



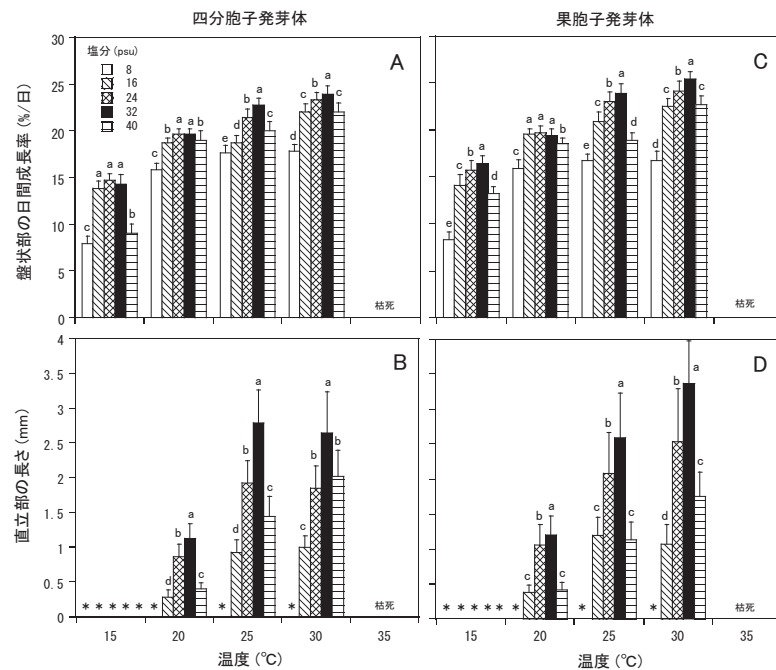
第9図 シラモ発芽体の成長に及ぼす温度と塩分の影響。四分孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (A) と直立部の長さ (B) および果孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (C) と直立部の長さ (D) について、21日間の培養結果を平均±標準偏差 ( $n=50$ ) で示す。図中の棒グラフ上の文字は、異なる場合に塩分区間の値に有意差が認められたことを示す ( $P < 0.05$ )。塩分の凡例は第9図Aに示す。矢印で示す15~30°Cで8psuの実験区はすべて枯死したほか、\*の実験区は実験終了時まで直立部が形成されなかったことを示す。



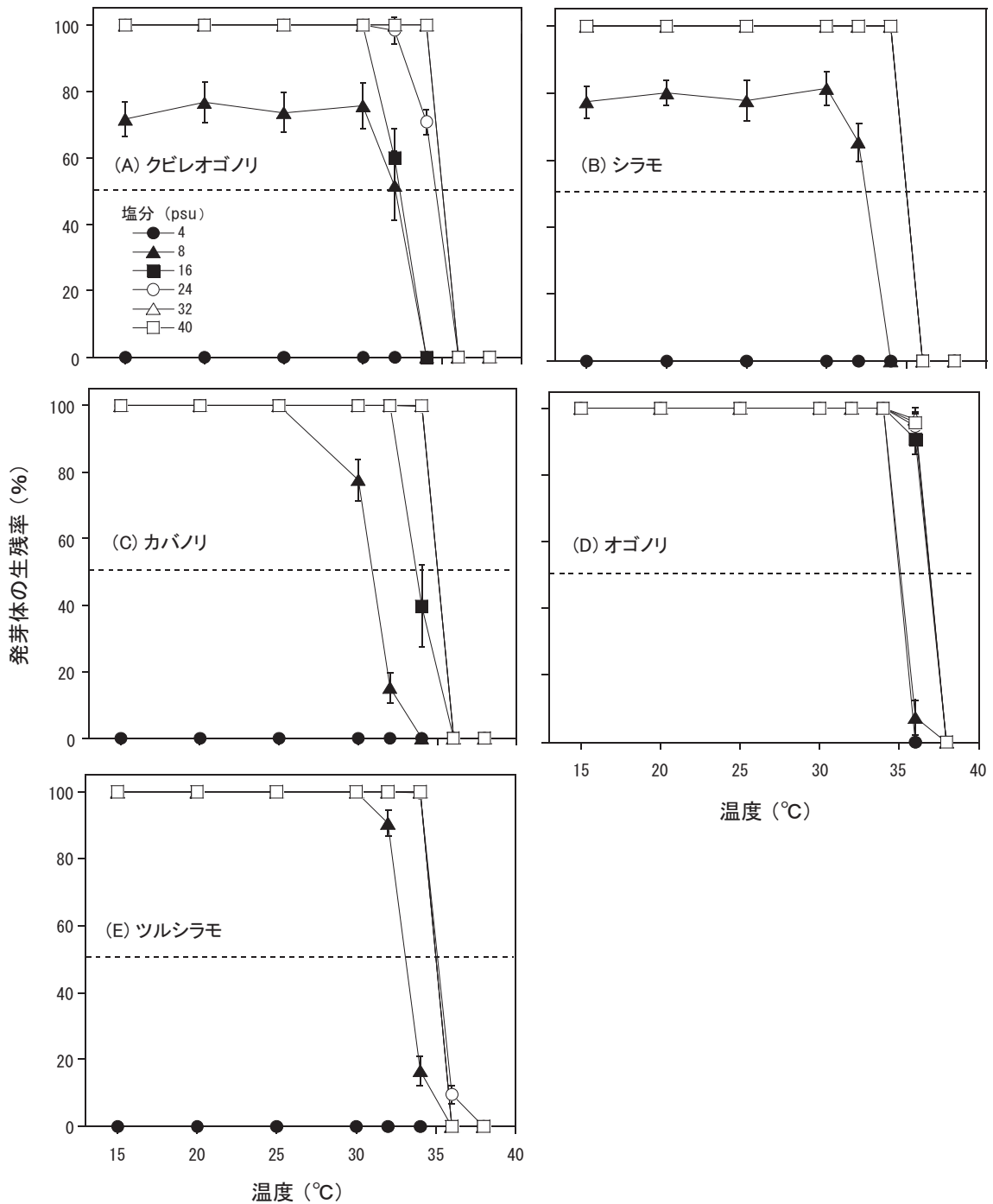
第10図 カバノリ発芽体の成長に及ぼす温度と塩分の影響。四分孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (A) と直立部の長さ (B) および果孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (C) と直立部の長さ (D) について、21日間の培養結果を平均±標準偏差 ( $n=50$ ) で示す。図中の棒グラフの上の文字は、異なる場合に塩分区間の値に有意差が認められたことを示す ( $P < 0.05$ )。塩分の凡例は第10図Aに示す。\*の実験区は実験終了時まで直立部が形成されなかったことを示す。



第11図 オゴノリ発芽体の成長に及ぼす温度と塩分の影響。四分孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (A) と直立部の長さ (B) および果孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (C) と直立部の長さ (D) について、21日間の培養結果を平均±標準偏差 ( $n=50$ ) で示す。図中の棒グラフ上の文字は、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 ( $P < 0.05$ )。塩分の凡例は第11図Aに示す。矢印で示す35°Cで8psuの実験区はすべて枯死したほか、\*の実験区は実験終了時まで直立部が形成されなかったことを示す。



第12図 ツルシラモ発芽体の成長に及ぼす温度と塩分の影響。四分孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (A) と直立部の長さ (B) および果孢子発芽体の盤状部の日間成長率 (C) と直立部の長さ (D) について、21日間の培養結果を平均±標準偏差 ( $n=50$ ) で示す。図中の棒グラフ上の文字は、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 ( $P < 0.05$ )。塩分の凡例は第12図Aに示す。\*の実験区は実験終了時まで直立部が形成されなかったことを示す。



第13図 異なる温度と塩分で96時間培養したオゴノリ類5種の発芽体の生残率。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。生残率は平均±標準偏差で示す(6回反復)。塩分の凡例は第13図Aに示す。

率が16psu以上よりも有意に低い値 ( $P < 0.001$ ) を示した (第13図D)。

ツルシラモ発芽体の生残率は15~30°Cにおいて、4psuが0%、8~40psuが約100%であり、32°Cで8psuの生残率が16psu以上よりも有意に低い値 ( $P < 0.001$ ) を示した (第13図E)。

## 考 察

本研究ではオゴノリ類5種の発芽体について、温度、光量、塩分の異なる条件で室内培養実験を行った。これまで国内外のオゴノリ類発芽体の生育上限温度について調べた報告はなく、本研究が初めての成果である。オゴノリ類発芽体を32~37°Cの範囲で1°C間隔で10日間の培養により調べた結果から、生育上限温度はシラモが33°C、クビレオゴノリ、カバノリおよびツルシラモが34°C、オゴノリが35°Cであった。これまでに、オゴノリ類の生育上限温度の知見は、成体の枝先端部を用いる培養手法により、28種で報告されている (McLachlan and Bird, 1984; Bischoff-Bäsmann *et al.*, 1997; Gerung *et al.*, 1997; Raikar *et al.* 2001; 馬場, 2015; Kim *et al.*, 2016)。それらのうち本研究で実施した1°C間隔の培養手法による日本産種の成体の生育上限温度は、シラモが33°C、カバノリ、ツルシラモ、セイヨウオゴノリが34°C、クビレオゴノリが35°C、オゴノリが36°Cである (馬場, 2015)。

発芽体の成長に適した温度と光量の条件は、シラモが25, 30°Cで100 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、オゴノリが25, 30°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、クビレオゴノリとツルシラモが30°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であり、これらの種では盤状部および直立部の成長に適した条件が一致した。それとは異なりカバノリでは、成長に適した条件は盤状部が25, 30°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、直立部が20°Cで100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であった。これはカバノリが扁平であるのに対し、その他4種が円柱状であることから (山本・寺田, 2004)、直立部の形態の違いが影響している可能性がある。なお、Friedlander and Dawes (1984) はフロリダ産 *Gracilaria tikvahiae* (*Gracilaria foliifera* var. *angustissima* として) の発芽体の成長に及ぼす温度と光量の条件を検討し、25°Cで80 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ が最適条件であるとしている。このほか、本研

究でオゴノリ類の四分胞子と果胞子の各発芽体の成長を比較した結果、核相の違いによる相違は認められず世代間で成長に違いがないとする報告 (Littler, *et al.*, 1987; Zhang and van der Meer, 1987; Zhou *et al.*, 2016) と一致することが分かった。

オゴノリの発芽体の成長と温度の関係について Chen and Ren (1987, *Gracilaria asiatica* として) は、中国産オゴノリの発芽体盤状部の成長が25, 30°Cで良好であると報告しており、本研究での新潟県産オゴノリの結果と同じ範囲であることが分かった。これまでにオゴノリ類発芽体の成長最適温度について、チリ産 *Gracilaria chilensis* が18~22°C (Yokoya and Oliveira, 1993)、ブラジル産 *Gracilaria domingensis* が25, 30°C (Ramlov *et al.*, 2012)、ブラジル産 *Gracilaria gracilis* が26~30°C (Yokoya and Oliveira, 1993; *Gracilaria* aff. *verrucosa* として)、ブラジル産 *Hydropuntia caudata* が25°C (Miranda *et al.*, 2012) であると報告されている。本研究の結果から、オゴノリ類5種の発芽体の成長に最適な光量は100, 180 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ であることが明らかになった。発芽体の成長に最適な光量についての知見は少なく、これまでにブラジル産 *G. domingensis* で100~150 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  (Ramlov *et al.*, 2012)、ブラジル産 *H. caudata* で200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  (Miranda *et al.*, 2012) と報告されているに過ぎない。

本研究では、オゴノリ類の胞子の発芽、発芽体の生残と成長について、温度と塩分の複合影響を検討した。その結果、四分胞子と果胞子およびその発芽体に関する生育反応は類似することから、核相の違いによる差は、上述の温度と光量に関する結果と同様に認められなかった。オゴノリ類4種 (シラモ、カバノリ、オゴノリ、ツルシラモ) の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温度が高いほど成長がよい傾向にあった。Yokoya and Oliveira (1993) はブラジル産オゴノリ類の培養実験の結果から、四分胞子発芽体は果胞子発芽体よりも温度と塩分の変化に対して影響を受けやすいとしている。

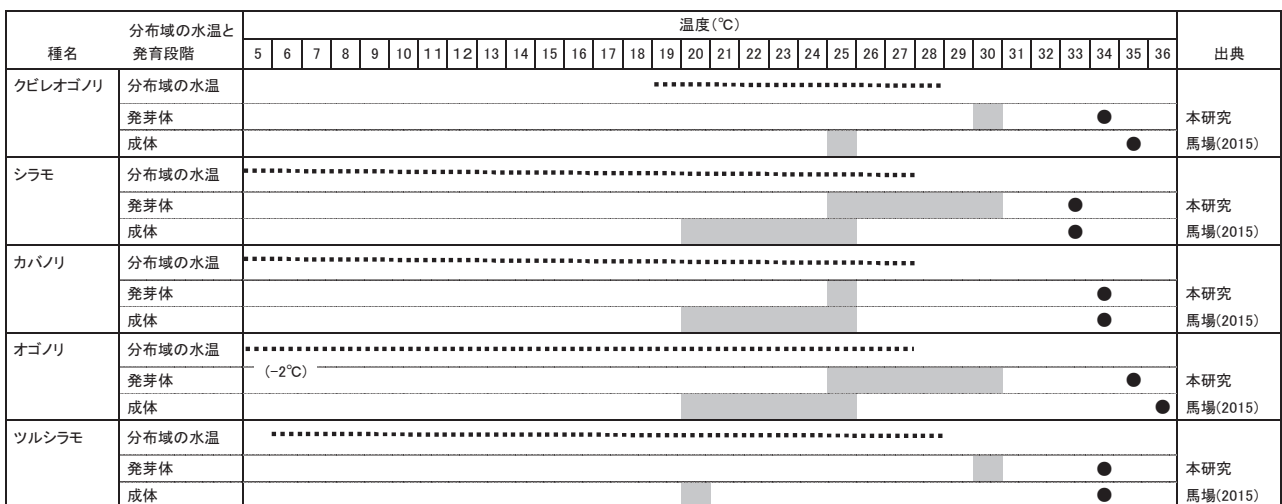
本研究で胞子の発芽について温度と塩分の影響を調べた結果、シラモ、カバノリ、ツルシラモの3種は、15°Cで温度の影響が、20~30°Cで塩分の影響がそれぞれ強く作用する一方、オゴノリは15

～30℃で温度よりも塩分の影響が強い傾向がみられた。胞子の発芽に適した温度と塩分の条件は、四分胞子および果胞子で大きな違いはみられず、シラモが20～30℃で32psu, カバノリが20, 25℃で32psu, オゴノリが15～30℃で32psu, ツルシラモが20, 25℃で24, 32psuであった。Abreu *et al.* (2011) はポルトガル産オゴノリの胞子発芽と温度の関係を5～25℃で調べ、四分胞子および果胞子の発芽率が20, 25℃で最大になり、四分胞子がほぼ100%, 果胞子が80～90%であったことを報告している。本研究ではオゴノリの32psuでの胞子発芽率は、四分胞子および果胞子とも20℃で最大となったが、発芽率は四分胞子が86%, 果胞子が90%でありほぼ同じ範囲にあった。ハワイ産シラモ (Garza-Sánchez *et al.*, 2000; *Gracilaria pacifica* として) の胞子の着生と生残を室内培養により調べ、胞子の生残率は最大で、四分胞子が34%, 果胞子が29%であると報告し、安定した胞子の採取方法を検討する必要があることを指摘している。さらに, Ye *et al.* (2006) は中国産 *Gracilariopsis lemaneiformis* (*Gracilaria lemaneiformis* として) では10～30℃の範囲で、四分胞子の発芽率は20℃で最も高いが、胞子の成長には15℃が良いとしている。

オゴノリ類の多くの種は広塩性の性質を持つことが知られ (Bird and McLachlan, 1986), 本研究に用いた5種の発芽体も同様に (8～) 16～40psuで成長可能であった。発芽体の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、四

分胞子体と果胞子体の発芽体は類似した成長傾向を示すとともに、低塩分での成長可能条件が、種により異なり生育地の環境を反映することが示唆された。漸深帯に生育するシラモは8psuで生育できず、潮間帯下部から漸深帯に生育するクビレオゴノリ, カバノリ, ツルシラモは8psuでは盤状部が形成できるが直立部は未形成, 潮間帯上部に生育するオゴノリは8psuで盤状部, 直立部ともに形成された。これまでに、オゴノリ類発芽体の成長に適した塩分については、ブラジル産 *G. domingensis* が30psu (Ramlov *et al.*, 2012), ブラジル産 *G. gracilis* が20～40psu (Yokoya and Oliveira, 1993; *G. aff. verrucosa* として), フロリダ産 *G. tikvahiae* が30psu (Friedlander and Dawes, 1984; *G. foliifera* var. *angustissima* として), ブラジル産 *Gracilariopsis tenuifrons* が20～35psu (Yokoya and Oliveira, 1993; *Gracilaria tenuifrons* として), ブラジル産 *H. caudata* が35psu (Miranda *et al.*, 2012) の5種で報告され、各種とも生育地の塩分環境の違いを反映していることが指摘されている。

発芽体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、カバノリでは15～25℃, クビレオゴノリ, シラモ, ツルシラモでは15～30℃, オゴノリでは15～34℃の範囲において、生残率に及ぼす影響は温度よりも塩分の方が大きいと推測された。そして高温と低塩分の複合的な作用による発芽体の生残率の低



第14図 同一産地の材料に基づくオゴノリ類5種の発育段階別の成長適温と生育上限温度。図中の ■ は成長適温範囲, ● は生育上限温度を示す。分布域の水温は、オゴノリが須藤 (1992) によるほか、その他4種が山本・寺田 (2004) の示した種別の分布域に須藤 (1992) の海域別水温を適用した。

下傾向は、カバノリが30℃、クビレオゴノリ、シラモ、ツルシラモが32℃、オゴノリが36℃から現れることが明らかになった。

近年の地球規模の気候変動と温暖化および21世紀末までの変化予測から (IPCC, 2014; 気象庁, 2017), 広範囲あるいは局所的な海水温の上昇を伴う海域の環境変化が進行するとともに, 海藻類を含む海洋生物の分布および多様性に及ぼす影響が顕在化する可能性が指摘されている (Andrews *et al.*, 2014; Bennett *et al.*, 2015; Ji *et al.*, 2016; Molinos *et al.*, 2016)。ここでは, 本研究で明らかになった日本産オゴノリ類5種の発芽体と同じ産地の成体を用いた培養実験から (馬場, 2015), 発芽体および成体の知見と分布域の水温との関係を整理した結果を第14図に示す。発芽体の生育適温は各種の分布域の夏季の水温付近ないしより高い範囲にあり, 成体ではそれよりも低い温度域にあることが分かる。さらに, 生育上限温度は各種の分布域の上限温度よりも6~9℃高いことから, 今後予想されている海水温の上昇傾向に対して耐性を持つことが示唆される。発芽体と成体の生育上限温度を比較すると, シラモ, カバノリ, ツルシラモは同じ温度であるが, クビレオゴノリ, オゴノリでは成体が発芽体よりも1℃高いことが明らかになった。

本研究では, オゴノリ類5種について, 成体と比較して知見が少ない生活史の初期段階である孢子, 発芽体に関する生残と成長に及ぼす温度, 光量, 塩分の複合的な影響を室内培養により詳細に検討し, 初期加入時の生育特性を明らかにした。海藻類の生育には, 温度, 光量, 塩分の変動とともに, 水流, 浮泥堆積, 栄養塩等の変化, さらに植食性動物の採食圧等の間接的な要因が複合的に作用することが知られている (Harley *et al.*, 2012; Neto *et al.*, 2015; Takao *et al.*, 2015)。今後予想される温暖化傾向に伴うこれらの環境要因の変化に対して, 海藻類の適応能力を総合的に検討することが重要である。

## 謝 辞

本論文の取りまとめにあたりご助言を頂いた (公財) 海洋生物環境研究所中央研究所の道津光生博士に深謝いたします。研究に用いたオゴノリ類の種査定は北海道大学水産学部の山本弘敏教授 (当時) にご指導頂いたほか, クビレオゴノリの

生育地情報は鹿児島大学大学院連合農学研究科の寺田竜太教授に提供して頂いた。ここに謹んで感謝申しあげる。

## 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.
- Andrews, S., Bennett, S. and Wernberg, T. (2014). Reproductive seasonality and early life temperature sensitivity reflect vulnerability of a seaweed undergoing range reduction. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **495**, 119-129.
- 馬場将輔 (2015). 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. 海生研報, **No.20**, 41-56.
- Bennett, S., Wernberg, T., Joy, B.A., de Bettignies, T. and Campbell, A.H. (2015). Central and rear-edge populations can be equally vulnerable to warming. *Nat. Commun.*, **6**, 10280. doi:10.1038/ncomms10280
- Bird, C.J. and McLachlan, J. (1986). The effect of salinity on distribution of species of *Gracilaria* Grev. (Rhodophyta, Gelidiales): an experimental assessment. *Bot. Mar.*, **29**, 231-238.
- 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.
- Chen, M. and Ren, G. (1987). The effect of temperature on the early growth and development of sporelings of *Gracilaria asiatica* Zhang and Xia. *Oceanol. Limnol. Sin.*, **18**, 301-308.
- Coelho, S.M., Rijstenbil, J.M. and Brown, M.T. (2000). Impacts of anthropogenic stresses on the early development stages of seaweeds. *J. Aquat. Ecosyst. Stress Recov.*, **7**, 317-333.
- Friedlander, M. and Dawes, C.J. (1984). Studies on spore release and sporeling growth from carpospores of *Gracilaria foliifera* (Forsskål)

- Børgesen var. *angustissima* (Harvey) Taylor. I. Growth responses. *Aquat. Bot.*, **19**, 221–232.
- Garza-Sánchez, F., Zertuche-González, J.A. and Chapman, D.J. (2000). Effect of temperature and irradiance on the release, attachment and survival of spores of *Gracilaria pacifica* Abbott (Rhodophyta). *Bot. Mar.*, **43**, 205–212.
- 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.
- Gorman, L., Kraemer, G.P., Yarish, C., Boo, S.M. and Kim, J.K. (2017). The effects of temperature on the growth rate and nitrogen content of invasive *Gracilaria vermiculophylla* and native *Gracilaria tikvahiae* from Long Island Sound, USA. *Algae*, **32**, 56–66.
- Harley, C.D.G., Anderson, K.M., Demes, K.W., Jorve, J.P., Kordas, R.L., Coyle, T.A. and Graham, M.H. (2012). Effects of climate change on global seaweed communities. *J. Phycol.*, **48**, 1064–1078.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2014). Climate change 2014: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds. Core Writing Team, Pachauri, R.K. and Meyer, L.A.), IPCC, Geneva, Switzerland, i–xvi+1–151.
- Ji, Y., Xu, Z., Zou, D. and Gao, K. (2016). Ecophysiological responses of marine macroalgae to climate change factors. *J. Appl. Phycol.*, **28**, 2953–2967.
- 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年度調査成果のまとめ—。海洋生物環境研究所, 東京, 1–117.
- Kim, J.K., Yarish, C. and Pereira, R. (2016). Tolerance to hypo-osmotic and temperature stresses in native and invasive species of *Gracilaria* (Rhodophyta). *Phycologia*, **55**, 257–264.
- 気象庁 (2017). 海洋の健康診断表 海面水温の長期変化傾向 (日本近海). [http://www.data.jma.go.jp/kaiyou/data/shindan/a\\_1/japan\\_warm/japan\\_warm.html](http://www.data.jma.go.jp/kaiyou/data/shindan/a_1/japan_warm/japan_warm.html) (2017年9月14日アクセス)
- Littler, M.M., Littler, D.S. and Taylor, P.R. (1987). Functional similarity among isomorphic life-history phases of *Polycavernosa debilis* (Rhodophyta, Gracilariaceae). *J. Phycol.*, **23**, 501–505.
- Mantri, V. A., Reddy, C.R.K. and Jha, B. (2010). Reproductive processes in red algal genus *Gracilaria* and impact of climate change. In “Seaweeds and their role in globally changing environments” (eds. Israel, A., Einav, R. and Seckback, J.), Springer, Dordrecht, 319–338.
- 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. *Helgol. Meeresunters.*, **38**, 319–334.
- Miranda, G.E.C., Yokoya, N.S. and Fujii, M.T. (2012). Effects of temperature, salinity and irradiance on carposporeling development of *Hydropuntia caudata* (Gracilariales, Rhodophyta). *Braz. J. Pharmacogn.*, **22**, 818–824.
- Molinos, J.G., Halpern, B.S., Schoeman, D.S., Brown, C.J., Kiessling, W., Moore, P.J., Pandolfi, J.M., Poloczanska, E.S., Richardson, A.J. and Burrows, M.T. (2016). Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. *Nature Clim. Change*, **6**, 83–88.
- Neto, J.M., Juanes, J.A., Pedersen, A. and Scanlan, C. (2015). Marine macroalgae and the assessment of ecological conditions. In “Marine algae: biodiversity, taxonomy, environmental assessment, and biotechnology” (eds. Pereira, L. and Neto, J.M.), CRC Press, Boca Raton, FL, 97–139.
- 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.
- 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.
- 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.
- Santelices, B. (1990). Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **28**, 177-276.
- 須藤俊造 (1992). 海藻・海草相とその環境条件との関連をより詰めて求める試み. 藻類, **40**, 289-305.
- Takao, S., Kumagai, N.H., Yamano, H., Fujii, M. and Yamanaka, Y. (2015). Projecting the impacts of rising seawater temperatures on the distribution of seaweeds around Japan under multiple climate change scenarios. *Ecol. Evol.*, **5**, 213-223.
- 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・大野正夫編著), 恒星社厚生閣, 東京, 25-36.
- 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.
- 山本弘敏・寺田竜太 (2004). オゴノリ類. 「有用海藻誌」(大野正夫編著), 内田老鶴圃, 東京, 226-254.
- Ye, N., Wang, H. and Wang, G. (2006). Formation and early development of tetraspores of *Gracilaria lemaneiformis* (Gracilaria, Gracilariaceae) under laboratory conditions. *Aquaculture*, **254**, 219-226.
- Yokoya, N.S. and Oliveira, E.C. (1993). Effects of temperature and salinity on spore germination and sporeling development in South American agarophytes (Rhodophyta). *Jpn. J. Phycol.*, **41**, 283-293.
- Zhang, X. and van der Meer, J.P. (1987). A study of heterosis in diploid gametophytes of the marine red alga *Gracilaria tikvahiae*. *Bot. Mar.*, **30**, 309-314.
- Zhou, W., Sui, Z., Wang, J., Hu, Y., Kang, K.H., Kim, H.B. and Niaz, Z. (2016). Mass cultivation of economically important red alga *Gracilariopsis lemaneiformis* (Gracilariaceae, Rhodophyta) from tetraspores and carpospores. *Aquaculture*, **460**, 25-31.