

解 説

## 蛍光特性を利用したサンゴ群集のモニタリング

松本 陽\* §

### Coral monitoring using the fluorescent property

Akira Matsumoto\* §

**要約:** 近年, 世界中のサンゴ礁で白化現象が深刻化しており, 多くの海域でサンゴ保全のための詳細な調査の必要性が指摘されている。本稿では, サンゴが有する蛍光特性を利用した紫外励起蛍光画像(蛍光画像)の有用性について紹介する。第1に蛍光画像による群体サイズ計測の有効性を示した。千葉県館山湾周辺のニホンアワサンゴ *Alveopora japonica* を対象として, 蛍光画像による群体サイズ計測を行った結果, 蛍光画像は群体とそれ以外の背景とのコントラストが明瞭であり, 微小群体の検出が可能であった。第2に沖縄県石垣島周辺海域において, キクメイシ科サンゴ群体のダメージを比較した。蛍光画像では生残ポリプの部位は明瞭な蛍光を発するため, 群体の死亡及び生残面積を客観的かつ正確に計測可能であった。第3に分類群ごとの蛍光タンパク質の有無を整理し, 実用化の可能性を検討した結果, 多くの分類群で蛍光特性が確認されていることから, 本稿で紹介した蛍光手法は多くの種に適用可能であると考えられた。

**キーワード:** サンゴ, 白化現象, 蛍光タンパク質, モニタリング手法

**Abstract:** Recently, coral bleaching around the world has become increasingly serious, and detailed surveys are required for conservation in many coral reefs. In this paper, we confirmed the superiority of ultraviolet-excited fluorescence images (fluorescence images) that utilize the fluorescent properties of corals. First, we proved the effectiveness of colony size measurement using fluorescence images. We measured the colony size of *Alveopora japonica* around Tateyama Bay, Chiba Prefecture using fluorescent images. In the fluorescence image, the contrast between the colonies and their background was clear, and it was possible to detect small colonies. Second, we assessed damage to Faviidae colonies around Ishigaki Island, Okinawa Prefecture using fluorescence images. In the fluorescence image, the live part and fluorescent part corresponded to each other, so it was possible to measure the living part objectively and accurately. Third, we reviewed the presence of fluorescent proteins in various species. Fluorescent properties have been confirmed not only in the Acroporidae and Faviidae, which have a large number of species and large biomass, but also in taxonomic groups such as Poritidae, which includes *Alveopora japonica*, and Pocilloporidae. These methods were considered applicable to many species.

**Key words:** coral, bleaching, fluorescent protein, monitoring technique

#### まえがき

#### -サンゴ礁生態系とその崩壊, 白化現象-

サンゴ礁は造礁サンゴ(以下, サンゴ)の炭酸カルシウム骨格が集積して形成される。サンゴ礁は主に熱帯・亜熱帯域の貧栄養海域に分布するにも関わらず, 熱帯雨林生態系に匹敵する生物多様

性の高い生態系を構築することが知られている(Roberts *et al.*, 2002; Hughes *et al.*, 2002; Dornelas *et al.*, 2006; Latimer *et al.*, 2005; Volkov *et al.*, 2005)。サンゴ礁生態系はサンゴと褐虫藻との共生関係(以下, サンゴ-褐虫藻共生関係)を基盤としているが(Muscantine *et al.*, 1984), 近年, そのサンゴ-褐虫藻共生関係が崩壊し(Hoegh-Guldberg,

(2023年11月1日受付, 2024年1月19日受理)

\*1 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: matsumoto@kaiseiken.or.jp

1999), サンゴ宿主からの褐虫藻の減少または消失が発生している (Kuroki and van Woessik, 1999)。この現象は白化と呼ばれ, 1998年以降, 世界中のサンゴ礁で深刻化している (Baker *et al.*, 2008)。

従来, サンゴ礁の詳細な調査は主にスクーバ潜水により実施され, トランセクトラインの本数やコードラートのサイズ及び設置方法により, いくつかの手法が考案されている (English *et al.*, 1997; Hill and Wilkinson, 2004; Leujak and Ormond, 2007)。これらの手法は, 対象であるサンゴに直接アプローチすることから, 詳細な情報が得られる (English *et al.*, 1997; Hill and Wilkinson, 2004)。更に, 近年のデジタル画像センサーの飛躍的な進歩により, 水中でのコードラート撮影にもデジタルカメラの使用が一般的になり (Nakajima *et al.*, 2010), ミリメートル単位の高分解能のデータが得られることから (Leujak and Ormond, 2007), 群体の加入, 成長, 死亡, 群集の遷移等を明らかにするための詳細調査に有効である (Nozawa *et al.*, 2008)。しかし, 加入直後の微小群体の検出や種同定は極めて困難である (Babcock *et al.*, 2003)。サンゴの同定形質の1つは骨格の形態的特徴である。この骨格は同種であっても流速等の環境条件によって変異が大きく, 種同定を困難にしている。中でもミドリイシ属 (Genus *Acropora*) やキクメイシ科 (Family Faviidae) といった, 属する種数が多い分類群では種同定に経験が必要である (深見ら, 2010)。コードラートを使用した直接観測手法においても, 「微小群体や群体スケールのわずかな変化の見落としや種同定が困難な種の存在は正確なサンゴ分布及び個体群動態を知る上で無視できないと考えられている。」本稿では, 高い空間分解能で詳細にサンゴを計測できる手法として, サンゴが有する蛍光特性を利用した計測手法を紹介する。

### サンゴが有する蛍光タンパク質とその特性

サンゴは, クラゲやイソギンチャクと近縁の刺胞動物であり, ノーベル賞を受賞した研究の対象でもあったオワンクラゲ *Aequorea victoria* の緑色蛍光タンパク質 (以下, *Aequorea GFP*; *Aequorea green fluorescent protein*, Shimomura *et al.*, 1962) と分子構造が類似した蛍光タンパク質 (GFP-like protein) を有することが知られている (Miyawaki, 2002; Papina *et al.*, 2002)。サンゴの蛍光タンパク

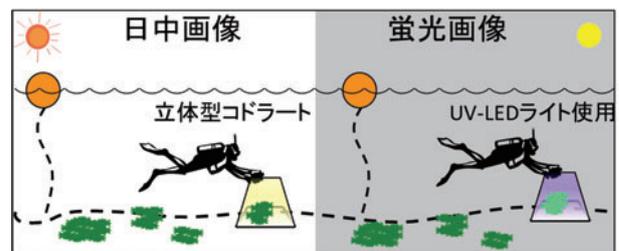
質は古くから認識されていたが (Kawaguchi, 1944), 詳細な分子構造はMatz *et al.* (1999) によって明らかにされた。その後, 多種のサンゴから多様な蛍光タンパク質が見いだされてきた (Gruber *et al.*, 2008; Labas *et al.*, 2002; Alieva *et al.*, 2008)。本稿では, 細胞, 組織または個体レベルでタンパク質等の分布や局在を捉え, その動態を画像として解析するバイオイメージングの原理に着目し, サンゴが元来有する蛍光タンパク質の特性を用いた (1) 群体サイズ計測, (2) ダメージ評価について紹介し, さらに (3) サンゴの分類群ごとに蛍光タンパク質の有無をレビューすることで, 実用化の可能性を解説する。

### 1. 群体サイズ (個体群構造)

まず, サンゴ蛍光特性を利用した群体サイズの計測を行い, 従来の手法との比較及び個体群構造について検討した。

千葉県館山湾のニホンアワサンゴ *Alveopora japonica* を対象として, コドラートを使用した従来の日中の画像と蛍光画像のコントラスト (輝度の比) を比較した (第1図)。

$$\text{コントラスト} = \frac{\text{サンゴ領域の平均輝度} - \text{背景の平均輝度}}{\text{サンゴ領域の平均輝度} + \text{背景の平均輝度}}$$



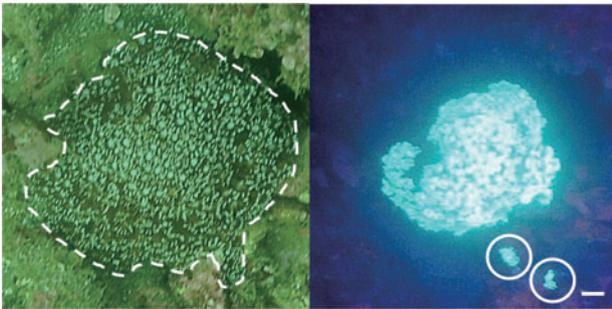
第1図 日中画像撮影及び夜間の蛍光画像撮影の模式図 (松本ら, 2012)

昼夜で同一のトランセクトラインに沿って立体的コードラートに撮影装置を取り付けて撮影した。

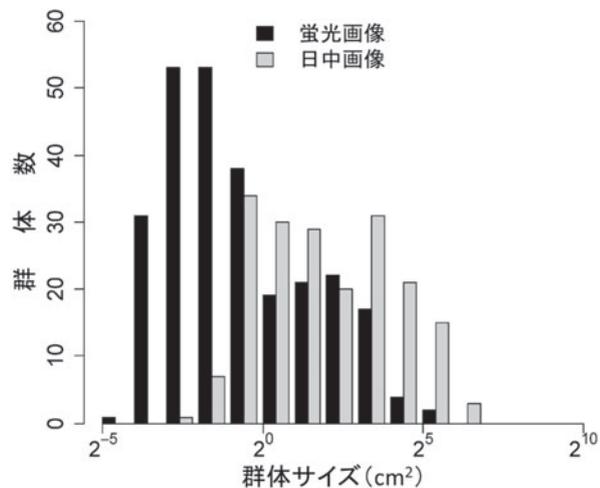
撮影にはデジタルカメラを用い, 蛍光画像はUV-LEDライト (波長365nm) による励起により得た。

日中画像でサンゴとそれ以外の海底のコントラストは0.07 (第2図左), 蛍光画像で0.58 (第2図右) となり, 蛍光画像の方が顕著に高く, 対象とした本種群体の検出及び識別が容易であった (松本ら, 2012)。従来の日中画像では, サンゴと海底との

コントラストが不明瞭であり微小群体 (0.05–1.65 cm<sup>2</sup>) の見落としが懸念された (第2図右の白丸)。過去の報告では、ニホンアワサンゴは比較的小さなサイズ分布であることが示されている (Vermeij and Bak, 2003; Nozawa *et al.*, 2008)。蛍光画像では、サンゴ群体と背景の海底とのコントラストが明瞭であるため、新規加入を含む微小群体の検出が容易であり (Baird *et al.*, 2006; Piniak *et al.*, 2005)、推定したサイズ分布がより小型であることが浮き彫りとなった (第3図) (松本ら, 2012)。蛍光特性を利用した場合、サンゴ群体の検出感度が高いため、微小な群体 (0.05–1.65 cm<sup>2</sup>) の見落としが改善した。結果として、個体群構造の詳細な把握が可能であるという優位性を見出した。



第2図 千葉県館山湾のニホンアワサンゴ *Alveopora japonica* (松本ら, 2012より)  
 左：日中に潜水して撮影した画像。点線は群体の輪郭を示す。  
 右：同群体における夜間の蛍光画像。スケールバーは1cmを示し、左右で縮尺は同一。  
 左ではポリプの伸張により全体が1つの群体に見えるが、右では3つの群体であることがわかる。

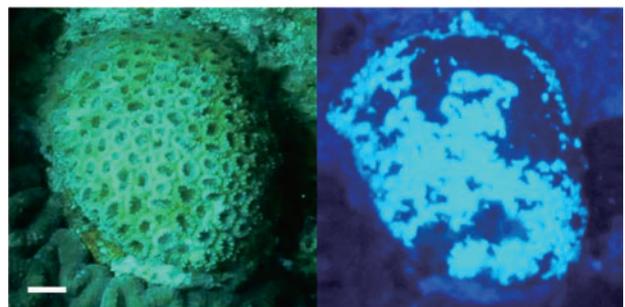


第3図 日中画像及び蛍光画像による群体サイズ分布の比較 (松本ら, 2012より)

## 2. ダメージ評価

次に蛍光特性を利用して群体の死亡面積及び生残面積を詳細に計測し、サンゴのダメージ評価を行った。

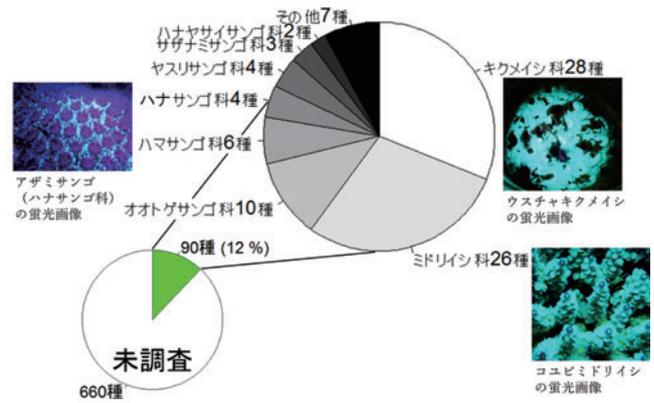
蛍光特性を利用すると群体の生死の判別が容易に行える。沖縄県石垣島周辺海域において、キクメイシ科サンゴについてのコドラート調査に蛍光画像を用いて群体サイズとともに部分的死亡及び生残面積の計測を試みた。従来の日中画像では、キクメイシ群体のポリプや骨格の範囲が識別できた (第4図左)。しかし、画像の輝度がほぼ一様であるため、群体の一部が部分的に死亡している場合であっても、生残部位と誤認する場合があった。一方、蛍光画像では生残部位と死亡部位とのコントラストが明瞭であり (日中画像; 0.07に対し、蛍光画像; 0.63)、両者の判別が客観的かつ容易であった (第4図右)。日中画像で生死の誤認が起こる理由として、サンゴの死亡部位に珪藻等が付着し (Kutser *et al.*, 2003)、類似した褐色を呈するため、群体内で生残ポリプと死亡したポリプの色彩による判別が困難であることが挙げられる。従来の日中画像を用いて群体中の部分的死亡を扱った多くの研究では、部分的死亡を目視により判別しているが (Dikou and van Woesik, 2006; Nugues and Roberts, 2003)、ここに示したように蛍光画像を用いることによって容易に判別することが可能になる。



第4図 沖縄県石垣島周辺のキクメイシ属サンゴ *Favia* sp. (Matsumoto *et al.*, 2010より)  
 左：日中に潜水して撮影した画像。スケールバーは5cmを示す。  
 右：同一群体における夜間の蛍光画像。左右で縮尺は同一。  
 右では部分的に死滅した部位が明瞭にわかる。

### 3. サンゴの蛍光蛋白特性の現状

様々なサンゴ分類群への本方法の適用の可能性を探るため、これまで明らかになっているサンゴの蛍光特性をレビューした。現在、約90種（12科42属）のサンゴで蛍光特性が確認されているが（第5図，第1表），サンゴの総種数（25科246属750種以上）に対して12%未満に留まる。現状では，蛍光の有無が確認されていない種が圧倒的に多い。また，ショウガサンゴ *Stylophora pistillata* では非蛍光性の色素タンパク質のみが確認されていることから（Alieva *et al.*, 2008），蛍光タンパク質を持たない種も存在すると考えられる。しかし，種数が多くバイオマスも大きいミドリイシ科（Family Acroporidae）やキクメイシ科（Family Faviidae）のみならず，ニホンアワサンゴ等が属するハマサンゴ科（Family Poritidae）やハナヤサイサンゴ科（Family Pocilloporidae）等の多岐にわたる科で蛍光特性が確認されており（第5図），本稿で紹介した手法は，そうした種に適用可能である。



第5図 蛍光特性が確認されているサンゴの組成（松本，未発表）

第1表(1) 蛍光タンパク質を有するミドリイシ科サンゴ

種	科	極大 [nm]	出典
<i>Acropora aculeus</i>	Acroporidae	502	Alieva <i>et al.</i> , 2008
<i>Acropora eurystoma</i>	Acroporidae	515	Alieva <i>et al.</i> , 2008
<i>Acropora millepora</i>	Acroporidae	489	Alieva <i>et al.</i> , 2008
<i>Acropora nobilis</i>	Acroporidae	490	Salih <i>et al.</i> , 2000
<i>Acropora pulchra</i>	Acroporidae	483	D'Angelo <i>et al.</i> , 2008
<i>Acropora aspera</i>	Acroporidae	490	Dove <i>et al.</i> , 2001
<i>Acropora digitifera</i>	Acroporidae	490	Dove <i>et al.</i> , 2001
<i>Acropora horrida</i>	Acroporidae	485	Dove <i>et al.</i> , 2001
<i>Acropora humilis</i>	Acroporidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Acropora latistella</i>	Acroporidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Acropora samoensis</i>	Acroporidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Acropora tenuis</i>	Acroporidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Acropora cervicornis</i>	Acroporidae	517	Mazel, 1995
<i>Acropora nasuta</i>	Acroporidae	451	Papina <i>et al.</i> , 2002
<i>Acropora secale</i>	Acroporidae	450	Papina <i>et al.</i> , 2002
<i>Acropora yongei</i>	Acroporidae	516	Roth <i>et al.</i> , 2010
<i>Montipora efflorescens</i>	Acroporidae	492	Alieva <i>et al.</i> , 2008
<i>Montipora millepora</i>	Acroporidae	492	Alieva <i>et al.</i> , 2008
<i>Montipora digitata</i>	Acroporidae	486	D'Angelo <i>et al.</i> , 2008
<i>Montipora monasteriata</i>	Acroporidae	490	Dove <i>et al.</i> , 2001
<i>Montipora caliculata</i>	Acroporidae	485	Dove <i>et al.</i> , 2001
<i>Montipora foliosa</i>	Acroporidae	483	D'Angelo <i>et al.</i> , 2012
<i>Montipora spongodes</i>	Acroporidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008

極大波長の記載がない欄は、蛍光タンパク質が抽出されているものの、その極大波長の記述がない種を示す。

第1表(2) 蛍光タンパク質を有するキクメイシ科サンゴ

種	科	極大 [nm]	引用文献
<i>Colpophyllia natans</i>	Faviidae	515	Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Caulastrea echinurata</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Caulastrea tumida</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Cyphastrea microphthalma</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Echinopora mammiformis</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Favia complanata</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Favia fавus</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Favia marshae</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Favia pentagona</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Favia rotumata</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Favia veroni</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Favia lizardensis</i>	Faviidae		Harii <i>et al.</i> , 2009
<i>Favites abdita</i>	Faviidae	520	Alieva <i>et al.</i> , 2008
<i>Goniastrea australensis</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Goniastrea pectinata</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Leptastrea bewickensis</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Leptastrea pruinosa</i>	Faviidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Manicina areolata</i>	Faviidae	515	Mazel, 1995
<i>Montastraea annularis</i>	Faviidae	479	Mazel, 1995
<i>Montastraea cavernosa</i>	Faviidae	516	Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Montastraea faveolata</i>	Faviidae		Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Montastraea franksii</i>	Faviidae		Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Platygyra lamellina</i>	Faviidae	514	Alieva <i>et al.</i> , 2008
<i>Plesiastrea versipora</i>	Faviidae	505	Dove <i>et al.</i> , 2001
<i>Diploria strigosa</i>	Faviidae		Palmer <i>et al.</i> , 2009

極大波長の記載がない欄は、蛍光タンパク質が抽出されているものの、その極大波長の記述がない種を示す。

第1表(3) 蛍光タンパク質を有するその他の科のサンゴ

種	科	極大 [nm]	出典
<i>Agaricia agaricites</i>	Agariciidae		Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Agaricia fragilis</i>	Agariciidae		Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Fungia cyclolites</i>	Fungiidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Eusmilia fastigiata</i>	Meandrinidae	517	Mazel, 1995
<i>Meandrina meandrites</i>	Meandrinidae	515	Mazel, 1995
<i>Dendrogyra cylindrus</i>	Meandrinidae		Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Dichocoenia stokesii</i>	Meandrinidae		Palmer <i>et al.</i> , 2009
<i>Hydnophora grandis</i>	Merulinidae	492	D'Angelo <i>et al.</i> , 2008
<i>Merulina scabricula</i>	Merulinidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Merulina ampliata</i>	Merulinidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Acanthastrea faviaformis</i>	Mussidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Acanthastrea rotundiflora</i>	Mussidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Lobophyllia hataii</i>	Mussidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Lobophyllia pachysepta</i>	Mussidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Lobophyllia hemprichii</i>	Mussidae		Wiedenmamm <i>et al.</i> , 2004
<i>Isophyllastrea rigida</i>	Mussidae		Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Mussa angulosa</i>	Mussidae		Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Mycetophyllia ferox</i>	Mussidae		Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Mycetophyllia lamarckiana</i>	Mussidae		Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Scolymia cubensis</i>	Mussidae	506	Labas <i>et al.</i> , 2002
<i>Galaxea fascicularis</i>	Oculinidae		Karasawa <i>et al.</i> , 2003
<i>Echinophyllia echinata</i>	Pectiniidae	510	Alieva <i>et al.</i> , 2008
<i>Echinopora forskaliana</i>	Pectiniidae	609	Alieva <i>et al.</i> , 2008
<i>Mycedium elephantotus</i>	Pectiniidae	576	Alieva <i>et al.</i> , 2008
<i>Pocillopora damicornis</i>	Pocilloporidae	499	Dove <i>et al.</i> , 2001
<i>Seriopora hystrix</i>	Pocilloporidae	482	Dove <i>et al.</i> , 2001
<i>Alveopora japonica</i>	Poritidae	491	松本ら, 2012
<i>Porites astreoides</i>	Poritidae	500	Mazel <i>et al.</i> , 2003
<i>Porites cylindrica</i>	Poritidae	496	Salih <i>et al.</i> , 2000
<i>Porites porites</i>	Poritidae	507	Alieva <i>et al.</i> , 2008
<i>Porites murrayensis</i>	Poritidae	485	Dove <i>et al.</i> , 2001
<i>Porites lobata</i>	Poritidae	490	D'Angelo <i>et al.</i> , 2012
<i>Psammocora superficialis</i>	Siderastreidae		Gruber <i>et al.</i> , 2008
<i>Pseudosiderastrea tayamai</i>	Siderastreidae		Harii <i>et al.</i> , 2009
<i>Siderastrea siderea</i>	Siderastreidae		Palmer <i>et al.</i> , 2009
<i>Trachyphyllia geoffroyi</i>	Siderastreidae	518	Labas <i>et al.</i> , 2002

極大波長の記載がない欄は、蛍光タンパク質が抽出されているものの、その極大波長の記述がない種を示す。

## おわりに

1. ～3.に紹介したように、サンゴの蛍光特性を利用することでサイズ、ダメージ等の情報を従来手法よりも客観的かつ正確に得ることが可能である。蛍光画像を活用した調査は、近年衰退が著しい日本周辺のサンゴ群集のモニタリング、移植や保全のための適地選択に資すると考えられる。

## 謝 辞

本稿の執筆にあたり、多くの貴重なご意見を賜った、北里大学名誉教授 加戸隆介博士並びに東京大学名誉教授 古谷 研博士に心より感謝する。

## 引用文献

- Alieva, N.O., Konzen, K.A., Meleshkevitch, E.A., Hunt, M.E., Beitran-Ramirez, V., Miller, D. J., Wiedenmann, J., Salih, A. and Matz, M.V. (2008). Diversity and evolution of coral fluorescent proteins. *PLoS ONE*, **3**, e2680. Doi.org/10.1371/journal.pone.0002680.
- Babcock, R.C., Baird, A.H., Piromvaragorn, S., Thomson, D.P. and Willis, B.L. (2003). Identification of scleractinian coral recruits from Indo-Pacific reefs. *Zool. Stud.*, **42**, 211-226.
- Baird, A.H., Salih, A. and Trevor-Jones, A. (2006). Fluorescence census techniques for the early detection of coral recruits. *Coral Reefs*, **25**, 73-76. Doi.org/10.1007/s00338-005-0072-7.
- Baker, A.C., Glynn, P.W. and Riegl, B. (2008). Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trend and future outlook. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **80**, 435-471. Doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.003
- D'Angelo, C., Denzel, A., Alexander, V., Matz, M. V., Oswald, F., Salih, A., Nienhaus, G. U. and Wiedenmann, J. (2008). Blue light regulation of host pigment in reef-building corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **364**, 97-106.
- D'Angelo, C., Smith, E. G., Oswald, F., Burt, J., Tchernov, D. and Wiedenmann, J. (2012). Locally accelerated growth is part of the innate

immune response and repair mechanisms in reef-building corals as detected by green fluorescent protein (GFP)-like pigments. *Coral Reefs*, **31**, 1045-1056.

- Dikou, A. and van Woesik, R. (2006). Partial colony mortality reflects coral community dynamics: A fringing reef study near a small river in Okinawa, Japan. *Mar. Pollut. Bull.*, **52**, 269-280. Doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.08.021.
- Dornelas, M., Connolly, S.R. and Hughes, T.P. (2006). Coral reef diversity refutes the neutral theory of biodiversity. *Nature*, **440**, 80-82. Doi.org/10.1038/nature04534.
- Dove, S. G., Hoegh-Guldberg, O. and Ranganathan, S. (2001). Major color patterns of reef-building corals are due to a family of GFP-like proteins. *Coral Reefs*, **19**, 197-204.
- English, S., Wilkinson, C. and Baker, V. (1997). Survey manual for tropical marine resources, 2nd edition. Australian Institute of Marine Science. Townsville, Australia, 1-390.
- 深見裕伸・立川浩之・鈴木豪・永田俊輔・杉原薫 (2010). 日本における造礁性イシサンゴ類の同定の現状とその分類学的問題点. 日本サンゴ礁学会誌, **12**, 17-31. Doi.org/10.3755/jcrs.12.17
- Gruber, D.F., Kao, H., Janoschka, S., Tsai, J. and Pieribone, V.A. (2008). Patterns of fluorescent protein expression in scleractinian corals. *Biol. Bull.*, **215**, 143-154. Doi.org/10.2307/25470695
- Harii, S., Yasuda, N., Rodriguez-Lanetty, M., Irie, T. and Hidaka, M. (2009). Onset of symbiosis and distribution patterns of symbiotic dinoflagellates in the larvae of scleractinian corals. *Mar. Biol.*, **156**, 1203-1212.
- Hill, J. and Wilkinson, C. (2004). Methods for ecological monitoring of coral reefs. Australian Institute of Marine Science. Townsville, Australia, 1-117.
- Hoegh-Guldberg, O. (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Mar. Freshwater Res.*, **50**, 839-866. Doi.org/10.1071/MF99078
- Hughes, T.P., Baird, A.H., Dinsdale, E.A., Harriott, V.J., Moltchanowskyj, N.A., Pratchett, M.S., Tanner, J.E. and Willis, B.L. (2002). Detecting

- Regional Variation using Meta-Analysis and Large-scale sampling : Latitudinal Patterns in Recruitment. *Ecology*, **83**, 436-451. Doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0436:DRVU MA]2.0.CO;2
- Karasawa, S., Araki, T., Yamamoto-Hino, M. and Miyawaki, A. (2003). A green-emitting fluorescent protein from Galaxeidae coral and its monomeric version for use in fluorescent labeling. *J. Biol. Chem.*, **278**, 34167-34171. Doi.org/10.1074/jbc.M304063200
- Kawaguchi, S. (1944). On the physiology of reef corals VI. Study on the pigments. *Palao Tropical Biological Station Studies*, **2**, 616-673.
- Kuroki, T. and van Woesik, R. (1999). Changes in zooxanthellae characteristics in the coral *Stylophora pistillata* during the 1998 bleaching event. *Journal of the Japanese Coral Reef Society*, **1**, 97-101. Doi.org/10.3755/jcrs.1999.97
- Kutser, T., Dekker, A.G. and Skirving, W. (2003). Modeling spectral discrimination of Great Barrier Reef benthic communities by remote sensing instruments. *Limnol. Oceanogr.*, **48**, 497-510. Doi.org/10.4319/lo.2003.48.1\_part\_2.0497
- Labas, Y.A., Gurskaya, N.G., Yanushevich, Y.G., Fradkov, A.F., Lukyanov, K.A., Lukyanov, S.A. and Matz, M.V. (2002). Diversity and evolution of the green fluorescent protein family. *PNAS*, **99**, 4256-4261. Doi.org/10.1073/pnas.062552299
- Latimer, A.M., Silander, J.A. and Cowling, R.M. (2005). Neutral ecological theory reveals isolation and rapid speciation in a biodiversity hot spot. *Science*, **309**, 1722-1725. Doi.org/10.1126/science.1115576
- Leujak, W. and Ormond, R.F.G. (2007). Comparative accuracy and efficiency of six coral community survey methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **351**, 168-187. Doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.028
- Matsumoto, A., Hashimoto, S. and Arakawa, H. (2015). Short-term population dynamics of high-latitude *Alveopora japonica* in Tateyama Bay, Japan. *Galaxea, Journal of Coral Reef Studies*, **17**, 33-39. Doi.org/10.3755/galaxea.17.1\_33
- Matsumoto, A., Sasano, M., Hitomi, K., Kiriya, N., Yamanouchi, H., Tamura, K. and Arakawa, H. (2010). Coral Damage Assessment using Fluorescence Imagery. *Proceedings of Techno-Ocean 2010*, 4pp.
- 松本 陽・篠野 雅彦・樋富 和夫・桐谷 伸夫・山之内 博・田村 兼吉・増尾 和彦・荒川 久幸 (2012). 昼夜コドラート撮影によるニホンアワサンゴ *Alveopora japonica* のコロニー計測. *日本サンゴ礁学会誌*, **14**, 5-17. Doi.org/10.3755/jcrs.14.5
- Matz, M.V., Fradkov, A.F., Labas, Y.A., Savitsky, A.P., Zarausky, A.G., Markelov, M.L. and Lukyanov, S.A. (1999). Fluorescent proteins from nonbioluminescent Anthozoa species. *Nat. Biotechnol.*, **17**, 969-973. Doi.org/10.1038/13657
- Mazel, C. H. (1995). Spectral measurements of fluorescence emission in Caribbean cnidarians. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **120**, 185-191.
- Mazel, C. H., Lesser, M. P., Gorbunov, M. Y., Barry, T. M., Farrell, J. H., Wyman, K. D. and Falkowski, P. G. (2003). Green-fluorescent proteins in Caribbean corals. *Limnol. Oceanogr.*, **48**, 402-411.
- Miyawaki, A. (2002). Green fluorescent protein-like proteins in reef Anthozoa animals. *Cell Struct. Funct.*, **27**, 343-347. Doi.org/10.1247/csf.27.343
- Muscatine, L. Falkowski, P.G., Porter, J.W. and Dubinsky, Z. (1984). Fate of photosynthetic fixed carbon in light- and shade-adapted colonies of the symbiotic coral *Stylophora pistillata*. *PNAS*, **222**, 181-202. Doi.org/10.1098/rspb.1984.0058
- Nakajima, R., Nakayama, A., Yoshida, T., Kushairi, M.R.M., Othman, B.H.R. and Toda, T. (2010). An evaluation of photo line-intercept transect (PLIT) method for coral reef monitoring. *Galaxea, Journal of Coral Reef Studies*, **12**, 37-44. Doi.org/10.3755/galaxea.12.37
- Nozawa, Y., Tokeshi, M. and Nojima, S. (2008). Structure and dynamics of a high-latitude scleractinian coral community in Amakusa, southwestern Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **358**,

- 151–160. Doi.org/10.3354/meps07342
- Nugues, M.M. and Roberts, C.M. (2003). Partial mortality in massive reef corals as an indicator of sediment stress on coral reefs. *Mar. Pollut. Bull.*, **46**, 314–323. Doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00402-2
- Palmer, C. V., Modi, C. K. and Mydlarz, L. D. (2009). Coral Fluorescent Proteins as Antioxidants. *PLoS One*, **4**, e7298.
- Papina, M., Sakihama, Y., Bena, C., van-Woesik, R. and Yamasaki, H. (2002). Separation of highly fluorescent proteins by SDS-PAGE in Acroporidae corals. *Comp. Biochem. Physiol. Part B*, **131**, 767–774. Doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00025-8
- Piniak, G.A., Fogarty, N.D., Addison, C.M. and Kenworthy, W.J. (2005). Fluorescence census techniques for coral recruits. *Coral Reefs*, **24**, 496–500. Doi.org/10.1007/s00338-005-0495-1
- Roberts, C.M., McClean, C., Veron, J.E.N., Hawkins, J.P., Allen, G.R., McAllister, D.E., Mittermeier, C.G., Schueler, F.W., Spalding, M., Wells, F., Vynne, C. and Werner, T.B. (2002). Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science*, **295**, 1280–1284. Doi.org/10.1126/science.1067728
- Roth, M. S., Latz, M., Goericke, R. and Deheyn, D. D. (2010). Green fluorescent protein regulation in the coral *Acropora yongei* during photoacclimation. *J. Exp. Biol.*, **213**, 3644–3655.
- Salih, A., Larkum, A., Cox, G., Kuhl, M. and Hoegh-Guldberg, O. (2000). Fluorescent pigments in corals are photoprotective. *Nature*, **408**, 850–853. Doi.org/10.1038/35048564
- Shimomura, O., Johnson, F.H. and Saiga, Y. (1962). Extraction, purification and properties of Aequorin, a bioluminescent protein from the luminous hydromedusam, *Aequorea*. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **59**, 223–239.
- Vermeij, M.J.A. and Bak, R.P.M. (2003). Species-specific population structure of closely related coral morphospecies along a depth gradient (5–60 m) over a Caribbean reef slope. *Bull. Mar. Sci.*, **73**, 725–744.
- Volkov, I., Banavar, J.R., He, F., Hubbell, S.P. and Maritan, A. (2005). Density dependence explains tree species abundance and diversity in tropical forests. *Nature*, **438**, 658–661. Doi.org/10.1038/nature04030
- Wiedenmamm, J. Ivanchenko, S., Oswald, F., Schmitt, F., Rucker, C., Salih, A., Spindler, K. and Nienhaus, G. U. (2004). EosFP, a fluorescent marker protein with UV-inducible green-to-red fluorescence conversion. *PNAS*, **101**, 15905–15910.