

## 緑藻クビレズタとスリコギズタの温度と光に関する光合成特性\*

倉島彰<sup>1</sup>・芹澤如比古<sup>2</sup>・神林友広<sup>3</sup>・当真武<sup>4</sup>・横浜康継<sup>5</sup>

<sup>1</sup>三重大学生物資源学部 (〒514-8507 三重県津市上浜町 1515)

<sup>2</sup>千葉大学海洋バイオシステム研究センター (〒299-5502 千葉県安房郡天津小湊町内浦 1)

<sup>3</sup>青森県西津軽郡岩崎村役場 (〒038-2202 青森県西津軽郡岩崎村大字岩崎字松原 51-7)

<sup>4</sup>株式会社沖縄環境分析センター (〒901-2215 沖縄県宜野湾市真栄原 3-11-7)

<sup>5</sup>志津川町自然環境活用センター (〒986-0761 宮城県本吉郡志津川町戸倉字坂本 40)

Akira Kurashima,<sup>1</sup> Yukihiko Serisawa,<sup>2</sup> Tomohiro Kanbayashi,<sup>3</sup> Takeshi Toma,<sup>4</sup> and Yasutsugu Yokohama<sup>5</sup>: Characteristics in photosynthesis of *Caulerpa lentillifera* J. Agardh and *C. racemosa* (Forsskål) J. Agardh var. *laete-virens* (Montagne) Weber-van Bosse with reference to temperature and light intensity.\* Jpn. J. Phycol. (Sôru) 51: 167-172, Nov. 10, 2003

Photosynthesis-light curves at 15, 20 and 25°C and photosynthesis-temperature curves at 400 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> were compared between *Caulerpa lentillifera* and *C. racemosa* var. *laete-virens*. The compensation light intensities were lower in *C. lentillifera* at all temperatures investigated. The light saturated photosynthetic rate was similar in the both species at 15°C, but significantly higher in *C. racemosa* at 20 and 25°C. Although the net photosynthetic rates reached maximum at 30°C in the both species, the net photosynthetic rates of *C. racemosa* decreased sharper than those of *C. lentillifera* at supra-optimal temperature 35°C. *Caulerpa lentillifera* had a lower chlorophyll *a/b* ratio than *C. racemosa*. These results suggest that *C. lentillifera* has ability to acclimate to lower light condition and higher temperature than *C. racemosa*.

Key Index Words: *Caulerpa lentillifera*, *Caulerpa racemosa*, light, photosynthesis, temperature

<sup>1</sup>Faculty of Bioresources, Mie University, Mie 514-8507, Japan,

<sup>2</sup>Marine Biosystems Research Center, Chiba University, Amatsu-kominato, Awa-gun, Chiba 299-5502, Japan,

<sup>3</sup>Iwasaki village office, Nishitsugaru-gun, Aomori 038-2202, Japan,

<sup>4</sup>Okinawa Environment Analysis Center Co. Ltd., Okinawa 897-0957, Japan,

<sup>5</sup>Shizugawa Nature Center, Miyagi 986-0781, Japan

クビレズタ (*Caulerpa lentillifera* J. Agardh) とスリコギズタ (*C. racemosa* (Forsskål) J. Agardh var. *laete-virens* (Montagne) Weber-van Bosse) は、平滑な匍匐部と密に小枝を出す円柱形の葉状部からなるイワズタ属の緑藻である。クビレズタは熱帯海域に広く産し、日本においては南西諸島のみ分布する (香村 1962, 吉田 1998)。*C. racemosa* は日本沿岸では6変種が本州太平洋南部から南西諸島にかけて分布し、その一変種であるスリコギズタは、沖縄ではサンゴ礁域に生育している (吉田 1998)。生育水深は、クビレズタでは水深1-2mの浅所から水深30mの深所までの砂泥底に生育するのに対し (当真 1992, 2001, Yokohama *et al.* 1992), スリコギズタは水深1m付近の浅所の岩上に生育すると報告されている (榎本・大葉 1994)。

イワズタ属の多くは食用に供され、フィリピンにおいて広大な養殖池や礁湖を利用して粗放的に養殖が行われている (当真 1988, 1992, Trono 1999)。日本においても1975年に沖縄県でクビレズタの試験栽培が開始され、その後技術改良されて養殖されるようになり、「海ぶどう」あるいは「グリーン・キャビア」として市販されている (当真 1992, 2001)。

藻類の養殖を行うには、水温や光量が対象種の生長や光合

成に与える影響についての知見が重要であるが、イワズタ属藻類についてはこれらの研究は少ない。その中で、変種が多く形態や生育環境が多様な *Caulerpa racemosa* については、水温と光量が生殖、発生や形態に大きな影響を及ぼすことが明らかにされている (Enomoto & Ohba 1987, Ohba & Enomoto 1987, Peterson 1972)。また、Peterson (1972) は強光下に生育するコハギズタ *C. racemosa* var. *uvifera* (C. Agardh) J. Agardh と弱光下に生育する *C. racemosa* var. *lamourouxii* (Turner) Weber-van Bosse f. *requienii* (Montagne) Weber-van Bosse の光合成特性を、Collado-vides and Robledo (1999) は、タカツギズタ *C. racemosa* var. *peltata* (Lamouroux) Eubank を含む数種のイワズタ属藻類の形態および光合成特性を比較し、生育環境や形態によって光合成特性が異なることを示している。しかし食用海藻として有用なクビレズタについての光合成に関する知見はほとんどない。

上記のように、クビレズタとスリコギズタは分布域および生育水深が異なることから、両種間には水温や光量に対する光合成特性に違いがあるものと考えられる。しかし、両種の光合成や呼吸を統一した方法で比較検討した報告はない。そこで、本研究では水温と光量に関係したクビレズタとスリコギズタの光合成特性を比較することにより、両種の分布域の制限要因や、養殖条件に関する基礎的な知見を得ることを目

的とした。

### 材料と方法

1995年8月および9月に光合成および呼吸の測定実験を行った。クビレズタは、沖縄県水産試験場八重山支場内で養殖されていたものを1995年8月に筑波大学下田臨海実験センターに空輸し、同センター内の屋外流水槽で培養したものを実験に用いた。スリコギズタは、筑波大学下田臨海実験センターの屋外流水槽中に自生していたものを実験に用いた。屋外流水槽の深さはいずれも50–80cmであった。

大型藻類の光合成および呼吸活性は、藻体の傷害により影響を受けることが知られている (Knoop and Bate 1988, Sakanishi *et al.* 1988)。そこで、藻体から葉状部を切り取った後、傷害による影響を避けるため、濾過海水を入れた500mLの培養容器中で通気しながら12時間以上予備培養を行った。予備培養時の水温は、光合成—光曲線用の試料については測定時と同じ水温 (15, 20, 25°C) とし、光合成—温度曲線用の試料については20°Cとした。イワズタ目の藻類には概日リ

ズムや光周期に伴って葉緑体が移動する種があるため (Haupt 1983, Drew and Abel 1990), 予備培養は連続明期 (100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) で行い、光合成速度の測定は午前9:00より開始し、日没までに終了するようにした。

光合成および呼吸速度の測定には差動式検容計の一種であるプロダクトメーター (横浜ら 1986) を用い、以下の手順で測定した。反応容器および対照容器 (容積約50mLの三角コルベン型ガラス容器) に濾過海水を10mLずつ入れ、反応容器に葉状部を横たわるように入れた後、両容器をプロダクトメーター本体に接続し、恒温水槽中の振盪器に固定した。振幅2.5cm, 毎分140往復の振盪と反応容器底面への光照射を開始し、約10分間の予備振盪を行った後、試料から発生する酸素の累積量を3分毎に約20分間測定し、純光合成速度を求めた。海水交換は一回の測定終了後ごとに行った。恒温水槽内の水温は恒温水循環装置 (タイテック社 CL-150F) を用いて調節した。光源には白熱電球の装填されたスライド用プロジェクター (エルモ社 S-300) を用い、ニュートラルフィルター (東芝硝子社 TND-50, 25, 12.5) で光強度の調節を行った。光強

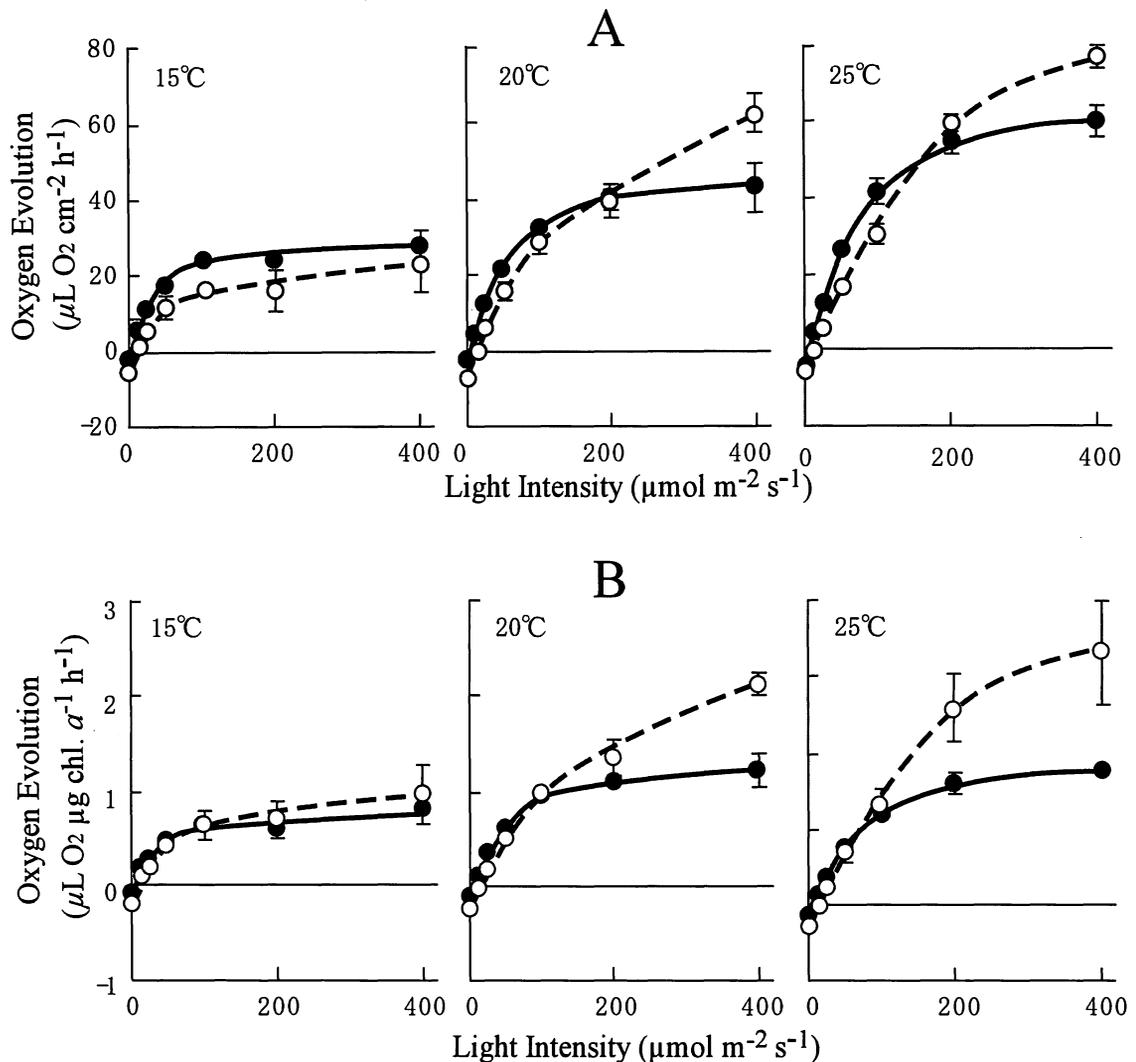


Fig. 1. Photosynthesis-light ( $P-I$ ) curves of *Caulerpa lentillifera* (●) and *C. racemosa* var. *laete-virens* (○) on projection area (A) and Chlorophyll *a* (B) bases at different temperatures. Vertical bars indicate SD ( $n=4$ ).

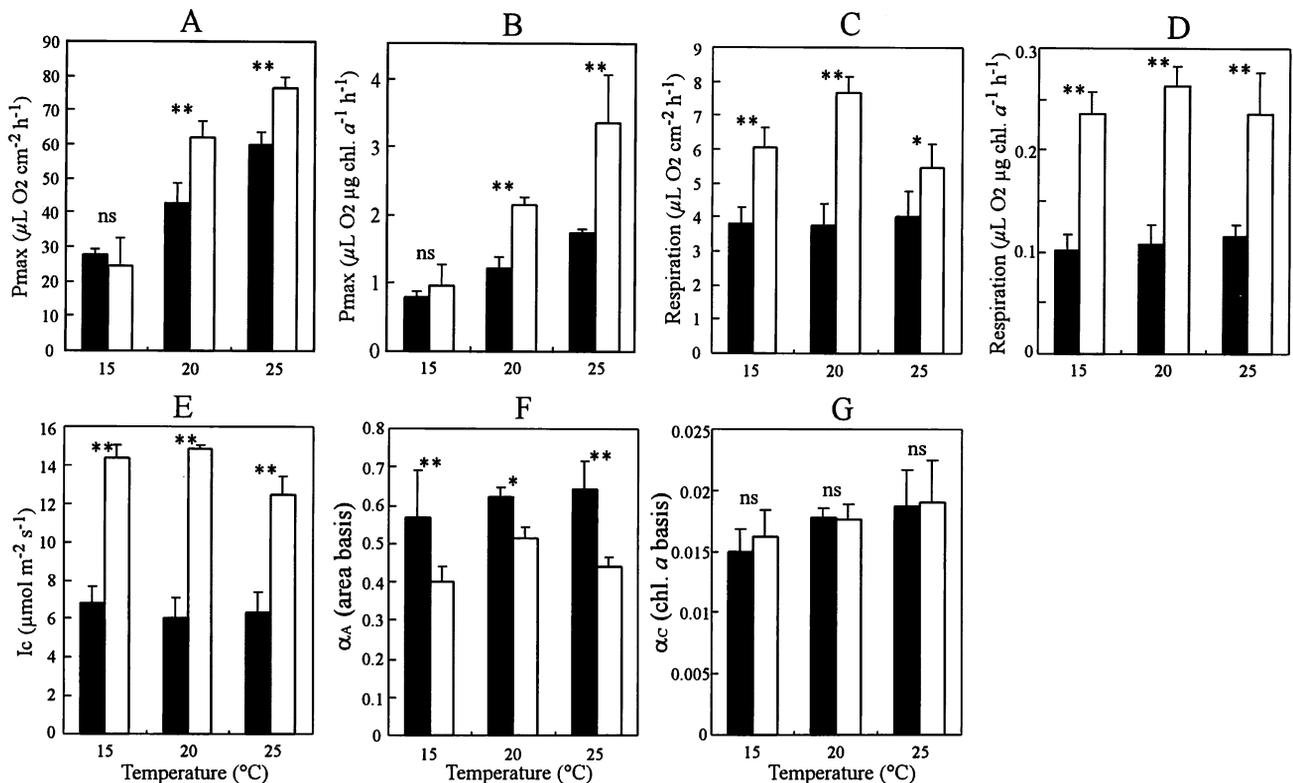


Fig. 2. Photosynthetic parameters of *Caulerpa lentillifera* (■) and *C. racemosa* var. *laete-virens* (□). (A),  $P_{max}$  of  $P-I$  curves on area basis; (B),  $P_{max}$  of  $P-I$  curves on chlorophyll *a* basis; (C), Dark respiration on area basis; (D), Dark respiration on chlorophyll *a* basis; (E), Compensation light intensities ( $I_c$ ); (F), initial slopes ( $\alpha_A$ ) of  $P-I$  curves on area basis; (G), initial slopes ( $\alpha_C$ ) of  $P-I$  curves on chlorophyll *a* basis. Vertical bars indicate SD (n=4). The asterisks indicate significant differences (\*, significant at  $p < 0.05$ ; \*\*, significant at  $p < 0.01$ ) and "ns" show not significant differences (One-way Factorial ANOVA and Fisher's PLSD post hoc test).

度の測定には光量子計 (LI-COR 社 LI-185B) を用いた。

光合成-光曲線を得るために, 15, 20, 25 °Cの温度条件で, それぞれ光強度を 400, 200, 100, 50, 25, 12.5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  および暗黒下へと順次光量を低下させて測定を行った。

光合成-温度曲線では光強度 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  で, 呼吸-温度曲線では暗黒下でそれぞれ測定を行った。急激な温度変化による障害を避けるため, 20°Cから10°Cまで5°Cずつ水温を下降させながら測定を行った後に, 別の試料を用いて20°Cから35°Cまで5°Cずつ水温を上昇させながら測定を行った。

光合成-光曲線の初期勾配 ( $\alpha$ ) は 25, 12.5  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  および暗黒下における純光合成速度から一次回帰直線を求め, その傾きから求めた。光補償点 ( $I_c$ ) は呼吸速度を  $\alpha$  で除することにより求めた。

光合成測定の終了後, 暗室にて実験に用いた藻体を測定時と同様の状態になるようにガラス板の上に置き, ガラス板の下に印画紙を敷いた。真上から露光して藻体の影を焼きつけ, その印画紙を現像し, 受光面積 (投影面積) の測定を行った。測定に用いた試料の受光面積はクビレズタが 3.2 – 5.1  $\text{cm}^2$ , スリコギズタが 2.2 – 4.4  $\text{cm}^2$  であった。

面積測定後, 葉状部をただちに冷凍庫 (-20°C) に入れ, クロロフィル *a* および *b* の測定を行うまで保管した。クロロフィル *a* および *b* を藻体からアセトンで抽出した後に, 分光光度計 (Shimadzu UV-3000) を用いて抽出液の 663 および 645 nm

での吸光度を測定し算出した (藤田 1979)。本研究では受光面積とクロロフィル *a* 量を光合成速度の基準に用いた。

クロロフィル *a/b* 比の種間差を *t*-test により, また最大光合成速度 ( $P_{max}$ ),  $I_c$  および  $\alpha$  への温度の影響を One-way Factorial ANOVA と Fisher's PLSD post hoc test により検定した。

## 結果

クビレズタとスリコギズタの面積当たり光合成-光曲線を Fig. 1A に示す。クビレズタは 15°C では 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  で, 20, 25°C では 200  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  で光飽和に達した。一方, スリコギズタは 15°C では 100  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  で光飽和に達したが, 20°C と 25°C では 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  でも光飽和に達しなかった。両種とも 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  における最大光合成速度 ( $P_{max}$ ) は温度が高いほど高くなった ( $p < 0.01$ ) (Figs. 1A, 2A)。15°C における  $P_{max}$  には両種の間に有意な差は認められなかった ( $p > 0.05$ )。しかし, 20°C および 25°C においてはスリコギズタの方が有意に高い値を示した ( $p < 0.01$ )。面積当たりの呼吸速度は, いずれの温度でもスリコギズタの方が高い値を示した (15°C, 20°C,  $p < 0.01$ ; 25°C,  $p < 0.05$ ) (Figs. 1A, 2C)。

両種のクロロフィル *a* 量当たりの光合成-光曲線を Fig. 1B に示す。最大光合成速度 ( $P_{max}$ ) は両種とも温度が高いほど

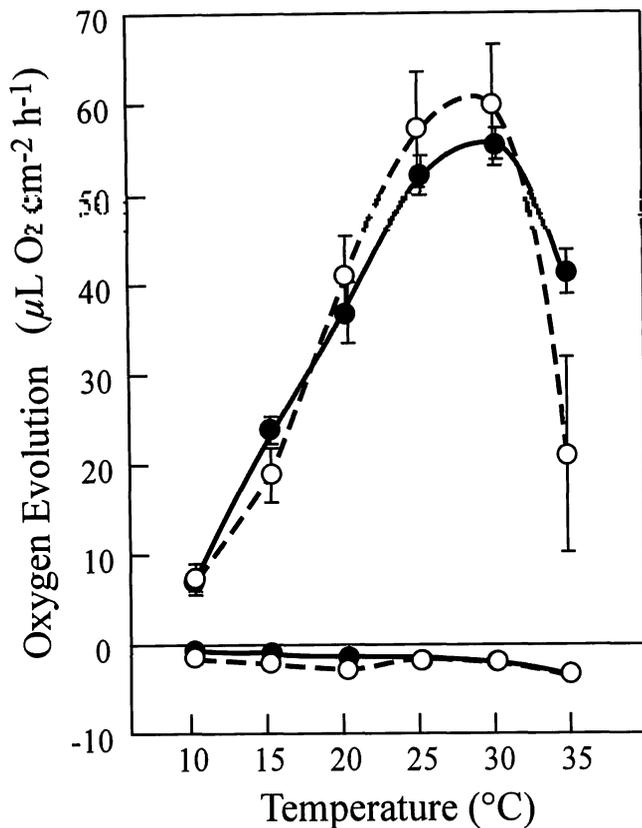


Fig. 3. Photosynthesis-temperature curves and respiration-temperature curves of *Caulerpa lentillifera* (●) and *C. racemosa* var. *laete-virens* (○). Vertical bars indicate SD (20 °C, n=8; the other temperatures, n=4).

高くなった ( $p < 0.01$ ) (Figs. 1B, 2B)。 $P_{max}$ は15°Cにおいては両種間に有意な差は認められず ( $p > 0.05$ )、20°Cおよび25°Cにおいてはスリコギズタの方が有意に高い値を示した ( $p < 0.01$ )。クロロフィルa量当たりの呼吸速度は、いずれの温度でもスリコギズタの方が高い値を示した ( $p < 0.01$ ) (Figs. 1B, 2D)。

両種の光補償点 ( $I_c$ ) はいずれの温度でもスリコギズタの方がクビレズタよりも2倍程度高い値を示した ( $p < 0.01$ ) (Fig. 2E)。スリコギズタの  $I_c$  は温度によって違いが見られ、25°Cにおいて有意に低くなった ( $p < 0.01$ ) が、クビレズタでは温度による違いは認められなかった ( $p > 0.05$ )。

面積当たりの光合成-光曲線における初期勾配  $\alpha_A$  ( $\mu\text{L O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ ) は、クビレズタの方がスリコギズタよりも高かった (20°C,  $p < 0.05$ ; 15°C, 25°C,  $p < 0.01$ ) (Fig. 2F)。スリコギズタの  $\alpha_A$  は温度により違いが見られ、20°Cにおいて有意に高かった ( $p < 0.01$ ) が、クビレズタの  $\alpha_A$  は

Table 1. Chlorophyll contents on area basis and chlorophyll a/b ratio in *Caulerpa lentillifera* and *C. racemosa* var. *laete-virens*. Data are expressed mean with SD (n=28).

	chl. a (nmol cm <sup>-2</sup> )	chl. b (nmol cm <sup>-2</sup> )	a/b
<i>C. lentillifera</i>	39.0±4.42	27.2±3.15	1.44±0.09
<i>C. racemosa</i>	29.1±4.64	16.3±2.65	1.79±0.10
p (t-test)	<0.01	<0.01	<0.01

温度による違いが見られなかった ( $p > 0.05$ )。クロロフィルa当たりでの光合成-光曲線における初期勾配  $\alpha_c$  ( $\mu\text{L O}_2 \mu\text{g chl. a}^{-1} \text{ h}^{-1} (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ ) は両種間に有意差は認められなかった ( $p > 0.05$ ) (Fig. 2G)。また、両種とも  $\alpha_c$  は温度による違いが見られなかった ( $p > 0.05$ )。

クビレズタとスリコギズタの面積当たり光合成-温度曲線および呼吸-温度曲線をFig. 3に示す。両種とも純光合成速度は10-30°Cの間では温度の上昇に伴って高くなり、30°Cで最大値を示した後に35°Cで低下した。35°Cでの光合成活性の低下はスリコギズタで顕著であり、30°Cでの純光合成速度を100%とした35°Cでの相対値は、クビレズタが73.9%、スリコギズタが33.5%であった。クビレズタの呼吸速度は、温度の上昇に伴って増加した。スリコギズタの呼吸速度も概ね温度の上昇に伴って増加したが、全ての試料が25°Cで一度呼吸速度が減少した。

両種の面積当たりのクロロフィルa, b量およびクロロフィルa/b比をTable 1に示す。面積当たりのクロロフィルa量はクビレズタが39.0 nmol cm<sup>-2</sup>、スリコギズタが26.0 nmol cm<sup>-2</sup>であり、クビレズタの方が高い値を示した ( $p < 0.01$ )。クロロフィルb量も、クビレズタが27.2 nmol cm<sup>-2</sup>、スリコギズタが16.3 nmol cm<sup>-2</sup>であり、クビレズタの方が高い値を示した ( $p < 0.01$ )。しかし、クロロフィルa/b比はクビレズタが1.44、スリコギズタが1.79であり、スリコギズタの方が高い値を示した ( $p < 0.01$ )。

## 考察

クビレズタとスリコギズタは緑色光吸収光合成色素とされるシホナキサンチン (Kageyama *et al.* 1977, Yokohama *et al.* 1977) およびシホネイン (Kageyama *et al.* 1978) を持つイワズタ目の深所型緑藻である (横浜1981) が、その生育水深、分布域は異なっており、クビレズタの方がスリコギズタよりも、深所および高温域に分布している (香村1962, 吉田1998, Ohba & Enomoto 1987, 当真1992)。

両種の光合成-光曲線を比較した結果、20°C以上ではクビレズタの方が最大光合成速度 ( $P_{max}$ ) および光飽和点が低いことが明らかになった (Figs. 1, 2)。また、光補償点 ( $I_c$ ) および呼吸速度についても、クビレズタの方がどの温度でも低いことがわかった。これらのことは、クビレズタが深所のより弱い光環境に、スリコギズタが浅所のより強い光環境に適応していることを示している。初期勾配は、面積当たり ( $\alpha_A$ ) ではクビレズタの方が高かったにもかかわらず、クロロフィルa当たり ( $\alpha_c$ ) では種間差が認められなかった (Fig. 2)。このような違いはクビレズタの方が面積当たりのクロロフィルa含量が多いことによるものと考えられる。

倉島ら (1996) は、アラメとカジメの  $I_c$  が温度に伴って変化することに着目し、高温下では  $I_c$  が高くなり、生育に必要な光量が多くなるため生育可能水深が浅くなるとしている。しかし、本研究ではクビレズタの  $I_c$  には温度による影響は認められず、スリコギズタでは25°Cにおいてわずかに低くなるという結果が得られた (Fig. 2)。このことから、両種とも15

-25°Cの範囲では温度の上昇に伴う生育に必要な光量の変化はほとんど無く、生育可能水深は変わらないと考えられる。 $I_c$ は短期的には高温ほど高くなるが、長期的に高温下で培養することにより、温度による差が少なくなるとされている(Davison 1991)。本実験では、光合成測定前に12-18時間の予備培養を行ったが、この間に馴化が起こった可能性がある。

*Caulerpa racemosa*の変種の間では、コハギズタの $I_c$ が $1.6 \text{klux} (\cdot 0-32 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$ 、*C. racemosa* var. *lamourouxii* f. *requineii*はその約1/2と報告されている(Peterson 1972)。照度と光量子束密度を一概に比較することはできないが、スリコギズタの $I_c$ はコハギズタよりも低く、*C. racemosa* var. *lamourouxii* f. *requineii*と同程度であろう。また光飽和指数 $I_k$ 値は、コハギズタが約30°Cにおいて $100 \text{klux} (\cdot 200-2000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$ 以上、*C. racemosa* var. *lamourouxii* f. *requineii*が約30°Cにおいて $50 \text{klux} (\cdot 00-1000 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$ 程度(Peterson 1972)、タカツギズタが28°Cにおいて $178.3 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であったと報告されている(Collado-vidas & Robledo 1999)。本研究でスリコギズタは25°Cにおいて $400 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ でも光飽和に達していないが(Fig. 1)、 $I_k$ 値は光合成-光曲線から $200-400 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の間になると推測され、スリコギズタはタカツギズタよりも陽生型であると考えられる。したがって、これら変種間ではコハギズタ-*C. racemosa* var. *lamourouxii* f. *requineii*、スリコギズタ-タカツギズタの順で陽生型となっていると推測される。また、クビレズタはタカツギズタよりもさらに陰生型と考えられる。

クロロフィル $a/b$ 比はクビレズタでは1.44、スリコギズタは1.79でクビレズタの方が有意に低い値であったが、両種とも他のイワズタ属藻類で報告されている値(0.91-2.12)の範囲内であった(Collado-vidas & Robledo 1999, Yokohama & Misounou 1980)。緑藻ではクロロフィル $a/b$ 比は生育水深によって異なり、深所産の種の方がクロロフィル $a/b$ 比が低いことが報告されている(Yokohama *et al.* 1992, Yokohama & Misounou 1980)。屋外流水槽のほぼ同一の水深で培養していたにもかかわらず、両種のクロロフィル $a/b$ 比に違いが見られたことから、クビレズタの方が深所性の強い特徴を持つ種であると考えられる。

沖縄県宮古島周辺に生育するクビレズタは水温が28-29°Cになる夏期に最も生長するとされている(当真1992)。本研究で得られたクビレズタの光合成-温度曲線は30°Cにおいて極大値を示し、天然における生長期の温度とほぼ一致した。

クビレズタとスリコギズタの光合成-温度曲線には、10-30°Cの範囲では大きな差は認められなかったが、35°Cではクビレズタの方が光合成速度の低下の割合が少なかった。したがって、クビレズタの方がスリコギズタよりも高温に耐性があると考えられる。20°Cおよび25°Cでは、スリコギズタの光合成-光曲線と光合成-温度曲線の測定値に乖離が見られた。光合成-温度曲線は20°Cで予備培養をした後に、種々の温度で測定を行ったのに対し、光合成-光曲線は各測定温度で予

備培養をした後に測定を行った。したがって、温度馴化の影響で光合成-温度曲線と光合成-光曲線の測定値に乖離が生じたと考えられる。

*C. racemosa*は培養時の光強度によって大きく形態や光合成色素含量が変化することから(Ohba & Enomoto 1987, Peterson 1972)、光合成特性も形態の変化に伴って変化すると考えられる。クビレズタとスリコギズタの葉状部の形態は、ともに密に小枝を出す円柱状であるが、小枝の形状や密度の差異が、両種の葉状部の受光量や光透過率、光合成-光特性に影響している可能性がある。

本研究の結果から、クビレズタはスリコギズタと比較して弱い光環境、高い温度環境に適応しているという両種の分布域に対応した結果が得られた。しかし、15°C以下の低温域においては光合成速度に差が認められなかった。今回の実験は数十分から一晩という比較的短期間での温度馴化後に測定を行ったことがその一因と考えられる。本研究では、両種の光合成におよぼす光と温度の短期間での影響について比較することができたが、さらに長期の培養によって、両種の低温域での光合成特性が顕著に異なってくることが予想される。

#### 引用文献

- Collado-vidas, L. & Robledo, D. 1999. Morphology and photosynthesis of *Caulerpa* (Chlorophyta) in relation to growth form. *J. Phycol.* 35: 325-330.
- Davison, I. R. 1991. Environmental effects on algal photosynthesis: Temperature. *J. Phycol.* 27: 2-8.
- Drew, E. A. and Abel, K. M. 1990. Studies on *Halimeda*. III. A daily cycle of chloroplast migration within segments. *Bot. Mar.* 33: 31-45.
- Enomoto, S. & Ohba, H. 1987. Culture studies on *Caulerpa* (Caulerpales, Chlorophyceae) I. Reproduction and development of *C. racemosa* var. *laetevirens*. *Jap. J. Phycol.* 35: 167-177.
- 榎本幸人・大葉英雄1994. スリコギズタ. p274-275. 堀輝三(編)藻類の生活史集成第1巻 緑藻類. 内田老鶴圃. 東京.
- 藤田義彦1979. 光合成色素の定性と定量法 クロロフィルの定量. p. 474-507. 千原光雄・西澤一俊(編)藻類研究法. 共立出版. 東京.
- Kageyama, A. & Yokohama, Y. 1978. The function of siphonin in a siphonous green alga *Dichotomosiphon tubrasus*. *Jap. J. Phycol.* 26: 151-155.
- Kageyama, A., Yokohama, Y., Shimura, S. & Ikawa, T. 1977. An efficient excitation energy transfer from a carotenoid, siphonaxanthin to chlorophyll *a* observed in a deep-water species of chlorophycean seaweed. *Plant & Cell Physiol.* 18: 477-480.
- 香村真徳1962. 琉球列島産海藻見(1). 藻類 10: 17-23.
- Knoop, W. T. & Bate, G. C. 1988. The effect of wounding on the photosynthetic rates of three subtidal Rhodophytes. *Bot. Mar.* 31: 149-153.
- 倉島彰・横浜康継・有賀祐勝1996. 褐藻アラメ・カジメの生理特性. 藻類 44: 87-94.
- Haupt, W. 1983. Movement of chloroplast under the control of light. *Prog. Phycol. Res.* 2: 227-281.
- Ohba, H. & Enomoto, S. 1987. Culture studies on *Caulerpa* (Caulerpales, Chlorophyceae) II. Morphological variation of *C. racemosa* var.

- laetevirens* under various culture conditions. Jap. J. Phycol. 35: 178-188.
- Peterson, R. D. 1972. Effects of light intensity on the morphology and productivity of *Caulerpa racemosa* (Forsskål) J. Agardh. Micronesia 8: 63-66.
- Sakanishi, Y., Yokohama, Y. & Aruga, Y. 1988. Photosynthetic measurement of blade segments of brown algae *Ecklonia cava* Kjellman and *Eisenia bicyclis* Setchell. Jpn. J. Phycol. 36: 24-28.
- 当真武 1988. クビレズタ. p. 47-56. 諸喜田茂充 (編) サンゴ礁の増養殖. 緑書房. 東京.
- 当真武 1992. クビレズタ. p. 69-80. 三浦昭夫 (編) 食用藻類の栽培. 恒星社厚生閣. 東京.
- 当真武 2001. 沖縄県海洋深層水研究所特別報告第1集 亜熱帯における有用海藻の生態と養殖に関する研究. 沖縄県企画開発部海洋深層水研究所. 沖縄.
- Trono, G. C. Jr. 1999. Diversity of the seaweed flora of the Philippines and its utilization. Hydrobiologia 398/399: 1-6.
- 横浜康継 1981. 海産緑藻における緑色光吸収色素, その生態的意義と系統的意義. 藻類 29: 209-222.
- Yokohama, Y., Hirata, T., Misonou, T., Tanaka, J. & Yokochi, H. 1992. Distribution of green light-harvesting pigments, siphonaxanthin and siphonin, and their precursors in marine green algae. Jpn. J. Phycol. 40: 25-31.
- 横浜康継・片山舒康・古谷庫造 1986. 改良型プロダクトメーター (差働式検容計) とその海藻の光合成測定への応用. 藻類 34: 37-42.
- Yokohama, Y. & Misonou, T. 1980. Chlorophyll *a:b* ratios in marine benthic green algae. Jap. J. Phycol. 28: 219-223.
- Yokohama, Y., Kageyama, A., Ikawa, T. & Shimura, S. 1977. A carotenoid characteristics of chlorophycean seaweeds living in deep coastal waters. Bot. Mar. 20: 433-436.
- 吉田忠生 1998. 新日本海藻誌. 内田老鶴圃. 東京.

(Received 26 June, Accepted 30 Sept. 2003)