

暖海性コンブ目アントクメ配偶体の生長と成熟におよぼす温度の影響

駒澤一朗¹・坂西芳彦²

¹東京都島しょ農林水産総合センター八丈事業所 (〒100-1511 東京都八丈島八丈町三根 4222)

² (独) 水産総合研究センター北海道区水産研究所 (〒085-0802 北海道釧路市桂恋 116)

Ichiro Komazawa¹ and Yoshihiko Sakanishi²: Effects of temperature on the growth and maturation of the gametophytes of the warm temperate kelp *Eckloniopsis radicata* (Laminariales, Phaeophyta). Jpn. J. Phycol. (Sôru) 57: 129–133, November 10, 2009

Gametophytes of *Eckloniopsis radicata*, which seems to be the most warm-adapted among Japanese kelp species, were studied to determine their temperature requirements for understanding of the geographic distribution of this kelp along the Japanese coast. The optimal temperature ranges for growth of male and female gametophytes were from 24°C to 27°C and 20°C to 28°C, respectively, within the investigated range of 20°C to 30°C. The upper critical temperatures for growth of gametophytes were more than 30°C with both of male and female ones. The optimal temperature range for maturation of female gametophytes was 23°C or less. Comparing with the available data for the Laminariales, it is clarified that *E. radicata* has the most warm-adapted temperature characteristics for growth and maturation of gametophytes among members of the Laminariales in coastal waters in all oceans. The seawater temperature ranges in the growth and maturation seasons for the *E. radicata* gametophytes at the almost northern and southern limits of the Pacific distribution agreed well with the optimal temperature ranges for the gametophyte growth and maturation recorded in the present study. The warm-adapted temperature characteristics for growth and maturation of the gametophytes are the major factors determining southern limit of the Pacific distribution of *E. radicata* along the Japanese coast.

Key Index Words: distribution, *Eckloniopsis radicata*, gametophytes, growth, Laminariales, maturation, temperature

¹Hachijo Branch, Tokyo Metropolitan Islands Area Research and Development Center of Agriculture, Forestry and Fisheries, Hachijo-machi, Tokyo, 100-1511 Japan

²Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, Kushiro, Hokkaido, 085-0802 Japan

緒言

褐藻コンブ目のアントクメ *Eckloniopsis radicata* (Kjellman) Okamura は日本の温帯域に分布する固有種で、よく発達した円盤状の付着器、非常に短い茎部および形状の変化が大きい葉状部を持つ (川嶋 1989)。本種は、巨視的な孢子体と顕微鏡的な配偶体という典型的な異世代交代を行う。孢子体は、水温が比較的低い冬から春にかけて著しく生長する (右田 1985, 米山ら 1989, 筒井・大野 1993, 木村 1995, 駒澤ら 2006, 谷口 2006)。夏に成熟した孢子体は子嚢斑を形成して遊走子を放出し、遊走子は遊泳後に岩などの基質に着生、発芽して雌雄の配偶体へと生長する。配偶体は一般に、水温が比較的高い夏に生長すると考えられている (横浜 2001, 2003)。

アントクメは本州太平洋沿岸中・南部および日本海沿岸南部、四国、九州に分布している (川嶋 1989)。分布の南限は、他のコンブ目藻類が分布しない熱帯海域の周縁 (冬季の 20°C の等水温線) 付近に位置する馬毛島 (川嶋 1989) および種子島 (横浜 2003, 新村・田中 2008) 周辺海域とされていたが、近年では、鹿児島県いちき串木野市島平沖の海域 (寺田ら 2004, 新村・田中 2008) との報告がある。分布の南限海域の水温から推察すれば、アントクメは日本沿岸に分布す

るコンブ目藻類の中で最も高水温に適応した種であると考えられる。

水温は藻類の水平分布に影響を与える主要因の一つであり (横浜 1986, van den Hoek & Breeman 1989), 生育および成熟の限界・最適水温は種の水平分布を決定する重要な要因とされている (Fortes & Lüning 1980, Cambridge *et al.* 1984, Lüning 1984, 1990, McLachlan & Bird 1984, van den Hoek 1984, Yarish *et al.* 1984, 1986, Bolton & Levitt 1985, Breeman 1988, tom Dieck 1993, Wiencke *et al.* 1994)。したがって、アントクメの生長・成熟におよぼす温度の影響は、他の日本産コンブ目のそれとは異なる可能性が高い。そこで、本研究では、褐藻コンブ目アントクメの生長と成熟におよぼす温度の影響を明らかにするため、精密な温度制御装置を使った培養実験 (Morita *et al.* 2003a, b, 原口ら 2005) により、配偶体世代の生長および成熟と温度との関係を調べた。

材料と方法

配偶体の培養

2005年9月に伊豆大島の南部、波浮港の水深 11 m の海域 (Fig. 1) で、成熟したアントクメ孢子体を採集した。藻

体の子嚢斑形成部位を解剖バサミで切り出し、Mizuta *et al.* (2001) の方法により洗浄処理を行った。洗浄後、子嚢斑を持つ藻体片は常法により室温で2～3時間乾燥させた後(須藤 1952)、滅菌海水を満たしたビーカーに浸漬した。培養では、メンブレンフィルター(MF-Millipore, 孔径 0.45 μm)で吸引る過後、オートクレーブで滅菌した海水(121°Cで20分間)を使用した。遊走子の放出を確認した後、遊走子懸濁液をピペットでスライドグラス上に滴下し、150 mLのPESI(西澤・千原 1979)海水を満たした培養容器にて3日間静置培養した。遊走子が発芽したのを確認後、培養容器を温度22°C、光強度10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (12L:12D)の条件で静置培養した。約1ヵ月後、雌雄配偶体はそれぞれが直径約1 mmに生長した。この段階において、顕微鏡下で配偶体をスライドグラス上から剥離後、雌性および雄性配偶体をそれぞれ300 mLの培養海水を満たしたビーカーに移し、温度22°C、光強度10 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (12L:12D)の条件で通気し、フリーリビング培養を行った。

生長の測定

配偶体の培養では、高い精度で温度制御ができる温度勾配培養装置(Morita *et al.* 2003a, b)を使用した。培養容器として、スライドグラスを入れた150 mLの染色壺を用いた。フリーリビング培養を行っていた雌雄それぞれの配偶体

を家庭用のミキサーで細断し、20% PESI 海水を満たした培養容器中に滴下し、スライドグラスへの付着を促すため、温度22°C、光強度50 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (12L:12D)の条件で3日間予備培養を行った。スライドグラス上の配偶体は、1 cm^2 あたり5～10個体となるよう配偶体懸濁液の滴下量を調節した。3日間の予備培養の後、生長の測定を行うため、顕微鏡下で雌雄それぞれのスライドグラス上から20個体ずつを選び、個体識別を行った。

配偶体の生長におよぼす温度の影響を明らかにするために、20, 22, 24, 26, 27, 28, 29, 30°Cの8段階の温度条件で配偶体の培養を行った。いずれの培養実験も、光強度を50 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (12L:12D)とし、培地には20%PESI海水を用い、1日おきに交換した。配偶体の生長は、Morita *et al.* (2003a)に従い、顕微鏡に取り付けたデジタルカメラで撮影した配偶体の面積の増大から求めた。デジタル画像としての配偶体の面積は、画像処理ソフト(Adobe社製Photoshop)を使って求めた。生長の測定すなわち配偶体のデジタル画像の撮影は、初日を0日目として6日目まで1日おきに行った。また、雌性配偶体が成熟して卵を形成した場合は、配偶体の面積は卵を除いた部分とした(Morita *et al.* 2003a)。実験期間中の相対生長速度をMorita *et al.* (2003a)に従い、以下の式により算出した。

$$\text{相対生長速度 (\% day}^{-1}\text{)} = \log_e (A/B) \times 100/T$$

ただし、A:6日目の配偶体面積、B:0日目の配偶体面積、T:実験日数である。

成熟率の測定

フリーリビング状態で培養した雌雄配偶体を混ぜてミキサーで細断し、生長の測定の場合と同様な条件で、配偶体を3日間、予備培養した。その後、雌性配偶体の成熟におよぼす温度の影響を明らかにするために、15, 20, 21, 22, 23, 24, 25°Cの7段階の温度条件で配偶体を培養した。いずれの培養実験も光強度を50 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (12L:12D)とし、培地には20%PESI海水を用い、1日おきに交換した。実験期間は2週間とし、雌性配偶体150～250個体についてその成熟率を調べた。それぞれの水温について2つの実験区を設け、成熟率は2つの実験区の平均値とした。

伊豆大島の水温

アントクメ配偶体の生長および成熟の適温と分布海域の水温との関係を検討するため、分布のほぼ北限にあたる伊豆大島の月平均水温を東京都島しょ農林水産総合センターのデータベースから得た。

結果

アントクメ雌雄配偶体の相対生長速度と温度の関係を Fig. 2に示した。培養を行った20～30°Cの条件では、雄性配偶

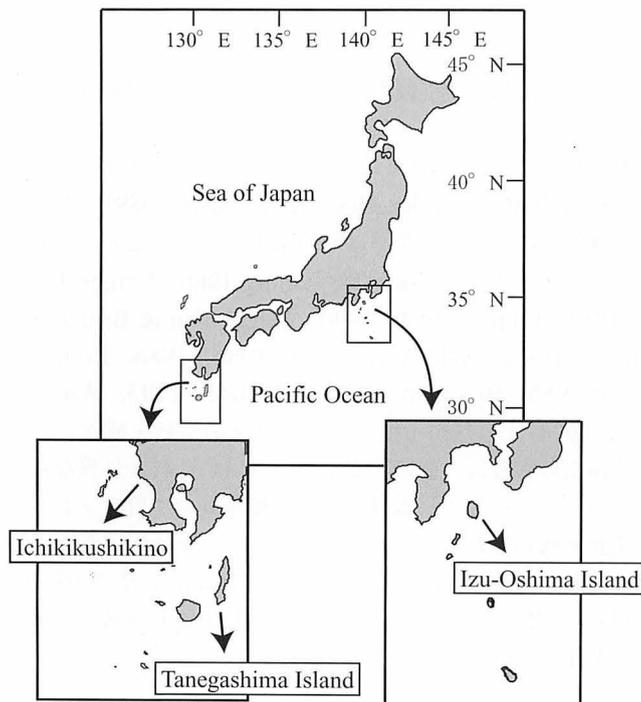


Fig. 1. Maps showing the sampling location at Izu-Oshima Island, Tokyo Metropolitan, Central Japan. Locations of northern or southern limit of the Pacific distribution of *Eckloniopsis radicata* are also shown.

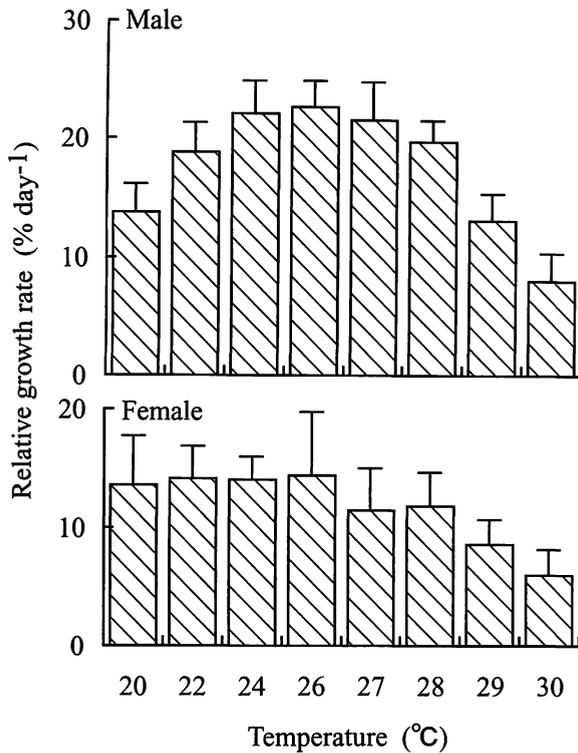


Fig. 2. Relative growth rates of male and female gametophytes of *Eckloniopsis radicata* in the range from 20°C to 30°C. The culture experiments were carried out under the light intensity of 50 μmol photons m⁻² s⁻¹ for 6 days. Vertical bars indicate standard deviation (n=20).

体の生長速度は、雌性配偶体のそれに比べて常に大きな値を示した。雄性配偶体の生長速度は、24～27°Cで高い値を示し(21.6～22.7% day⁻¹)、この温度範囲では、生長速度に有意な差は認められなかった(Steel-Dwass test, p>0.05)。28, 29および30°Cにおける生長速度は、それぞれ19.8, 13.1および8.0% day⁻¹であり、温度の上昇とともに低下した(Steel-Dwass test, p<0.05)。一方、雌性配偶体の生長速度は、20～28°Cで高い値を示し(11.4～14.3% day⁻¹)、この温度範囲では、生長速度に有意な差は認められなかった(Steel-Dwass test, p>0.05)。28, 29および30°Cにおける生長速度はそれぞれ11.8, 8.6および6.0% day⁻¹であり、温度の上昇とともに低下した(Steel-Dwass test, p<0.05)。したがって、アントクメ雌雄配偶体の生長の最適温度は、実験を行った温度範囲(20～30°C)では、それぞれ20～28°Cと24～27°Cであった。各温度における生長速度(平均値)を、平均値が最高値を記録した26°Cにおける値を100%とした相対値で表すと、最適温度域における生長速度(平均値)は、雌雄とも80%以上の値を示した。

アントクメ雌性配偶体の成熟率と温度の関係を Fig. 3 に示した。雌性配偶体の成熟率は、15～23°Cでは97.5～99.7%の範囲にあり、24°Cでは56.2%、25°Cでは5.8%まで低下した。80%以上の成熟率を示す温度を最適温度とみなした場合、アントクメ雌性配偶体の成熟の最適温度は、実験を

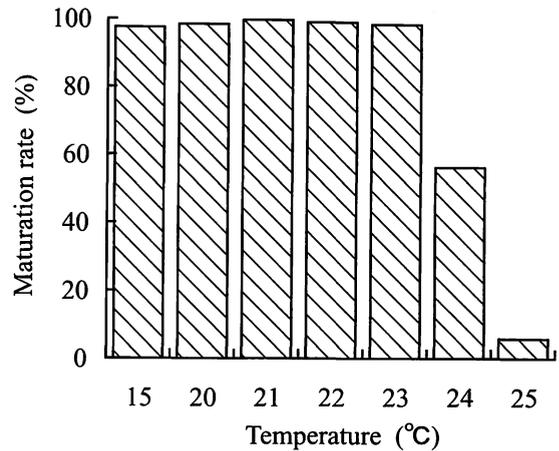


Fig. 3. Maturation rates of the female gametophytes of *Eckloniopsis radicata* in the range from 15°C to 25°C. The culture experiments were carried out under the light intensity of 50 μmol photons m⁻² s⁻¹ for 2 weeks.

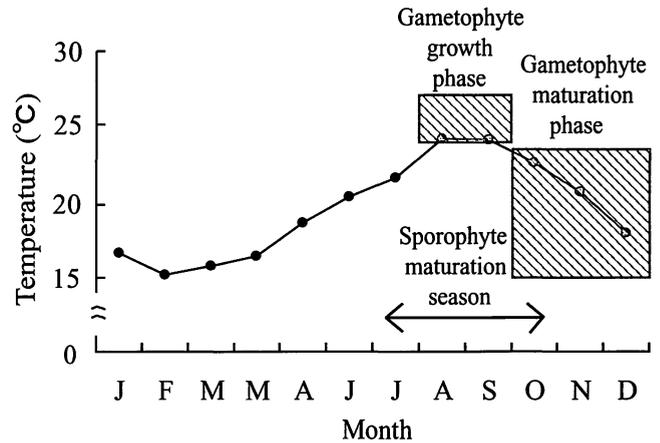


Fig. 4. Seasonal changes of the seawater temperatures of northern limit (Izu-Oshima Island) of the Pacific distribution of *Eckloniopsis radicata*. Sporophyte maturation season at Izu-Oshima Island and temperature ranges for the gametophyte growth and maturation of *E. radicata* of northern limit (gray rectangles) of the Pacific distribution are also shown.

行った温度範囲(15～25°C)では、15～23°Cであった。

伊豆大島の月平均水温の季節変化とアントクメ配偶体の生長期および成熟期との関係を Fig. 4 に示した。伊豆大島における月平均水温は、8月および9月に24.1°Cで最高値を示し、2月に15.1°Cで最低値を示した。

考察

本実験で明らかになったアントクメ雄性配偶体の生長の最適温度は24～27°Cであった。斎藤(1956a)は、ワカメ *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar 配偶体の生長の最適温度を17～20°C、秋山(1965)、Fang *et al.* (1982)とMorita *et al.* (2003a)は15～20°Cと報告している。また、

ヒロメ *Undaria undarioides* (Yendo) Okamura 配偶体の生長の最適温度は 20 ~ 25°C (能登谷ら 1995), 20°C (Morita *et al.* 2003a) と報告されており, 本実験で明らかになったアントクメ配偶体の生長の最適温度は, ワカメ, ヒロメといった他の 1 年生の暖海産コンブ目の配偶体で報告されている値よりも高かった。

また, ワカメおよびヒロメ配偶体は, 29°C では培養 4 日後に枯死したと報告されている (秋山 1965, Morita *et al.* 2003a) のに対し, アントクメは, 30°C で雄性配偶体が 8.0% day⁻¹, 雌性配偶体が 6.0% day⁻¹ の相対生長速度を示した。30°C を超える温度での生長速度は不明だが, アントクメ配偶体の生長の上限温度は, ワカメ, ヒロメといった他の日本の暖海産コンブ目のそれより高いことが明らかになった。

本研究で得られた配偶体の高温耐性に関する実験結果は, 近年, 分布の変化が報告されているものの, かつてのアントクメの分布が日本沿岸に生育するコンブ目藻類の中で最も暖かい海域にまで及んでいたことを支持するものと言える。アントクメ配偶体の高温耐性は, 本種が熱帯域に近い暖海に生育できる重要な要因の一つと思われる。

tom Dieck (1993) は, 世界中に分布するコンブ目全体の約 50% にあたる 47 種の配偶体について温度耐性に関する培養実験を行い, 本邦産コンブ目のアラメ *Eisenia bicyclis* (Kjellman) Setchell およびワカメの配偶体が最も高い生育の上限温度 (28 ~ 30°C) を持つことを明らかにし, その一因として日本沿岸の水温変動の大きさを挙げている。これに対し, 本研究におけるアントクメ雌雄配偶体も 30°C で生長した (Fig. 2)。この温度 (30°C) は, tom Dieck (1993) が報告したワカメ配偶体の生育上限温度 (雄: 28 ~ 29°C, 雌: 27 ~ 29°C) やアラメ雌性配偶体のそれ (29°C) よりも高く, アラメ雄性配偶体のそれ (29 ~ 30°C) と同程度であることから, アントクメは世界中の海に分布するコンブ目藻類の中でも, 最も温度耐性が高い配偶体世代を持つグループに属すると考えられる。

成熟率が 80% 以上となった温度を最適温度とみなすと, 本研究で明らかになったアントクメ雌性配偶体の成熟の最適温度 (15 ~ 23°C, 成熟率 97.5-99.7%) は, 様々な海域のワカメで報告されている値 (10 ~ 15°C (伊勢湾), 15 ~ 20°C (松島湾), 12 ~ 17°C (北海道), 17 ~ 20°C (知多半島), 8 ~ 15°C (京都)) よりも明らかに高く, ワカメよりも適温の高いヒロメのそれ (20 ~ 21°C) よりも高かった (木下・渋谷 1944, 斎藤 1956a, b, 瀬木・喜田 1958, 古旗 1964, 秋山 1965, Fang *et al.* 1982, 能登谷ら 1995, Morita *et al.* 2003a)。

分布の北限に近いと考えられる伊豆大島の海水温と本実験におけるアントクメ配偶体の生長および成熟温度を比較すると, 配偶体の生長の最適温度 (24 ~ 27°C) は夏から秋にかけての水温の範囲にあり, 成熟の最適温度 (23°C 以下) は秋から冬にかけての水温の範囲にあった。分布の北限における水温と本研究で得られた配偶体の生長および成熟の適温はほ

ぼ一致していた。駒澤ら (2006, 2007) は, 伊豆大島におけるアントクメ胞子体の子嚢斑は 7 月中旬以降に認められたことを報告している。また, 伊豆大島の水温は, 10 月に上記の成熟最適温度の範囲になる。したがって, 分布の北限に近い伊豆大島周辺海域でのアントクメ配偶体の生長期および成熟期は, それぞれ 8 ~ 9 月 (水温 24.1°C), 10 ~ 12 月 (水温 17.9 ~ 22.6°C) と推測される。また, 現在の分布の南限と考えられる串木野周辺海域における配偶体の生長期と成熟期は, それぞれ 7 月 (平均水温 26.1°C) 以降, 11 月 (平均水温 22.6°C) 以降と推定される。

近年, 日本沿岸のコンブ目の暖海産種の分布に変化の兆しがある。アントクメでは, 日本海側の分布南限に近い長崎県沿岸において, 水温上昇が原因と思われる分布の北上が確認されている (桐山ら 2004)。また, 土佐湾 (高知県) では, 水温上昇 (10 年間に 0.66°C) に起因すると思われるカジメ *Ecklonia cava* Kjellman 群落の消失が起きている (Serisawa *et al.* 2004)。これらの海域の海水温の上昇と地球温暖化との関係は明らかではないが, 一般に, 海水温の上昇は地球温暖化の予期しうる影響の一つであり (Short & Neckles 1999, 原沢 2003), 藻類の代謝や炭素収支に直接影響し, その結果として, 海藻の水平分布の変化に結びつくと考えられる (Short & Neckles 1999)。水温は, 海藻の分布に影響を与える環境要因の中で最も重要な要素と考えられることから, 実験的に得られた温度に関する生長・成熟の特性は, 温暖化が海藻の分布におよぼす影響を予測する際に, 重要な基礎データとなる。

本研究の結果, 褐藻コンブ目のアントクメが熱帯域に近い暖海で生育できる主な要因として, 配偶体の生長と成熟の適温が高いことが考えられた。また, アントクメは, 世界中に分布するコンブ目の中で, 配偶体の温度耐性が最も高いグループに属するとも言えるかもしれない。今後, 胞子体についても, 配偶体と同様に高い精度での温度制御による培養実験を行い, 胞子体・配偶体両世代の温度特性を解明し, アントクメの分布およびその変動について検討する必要がある。

謝辞

いちき串木野市沿岸 (甌海峡) の水温データを提供して下さった鹿児島県水産技術開発センターに感謝の意を表す。本稿を校閲していただいた東京海洋大学海洋科学部の田中次郎教授, 東京都島しょ農林水産総合センターの加藤憲司主任研究員に御礼申し上げる。

引用文献

- 秋山和夫 1965. ワカメの生態及び養殖に関する研究. 第 2 報 配偶体の生長・成熟条件. 東北水研研究報告 25: 143-170.
- Bolton, J. J. & Levitt, G. J. 1985. Light and temperature requirements for growth and reproduction in gametophytes of *Ecklonia maxima* (Alariaceae: Laminariales). Mar. Biol. 87: 131-135.
- Breeman, A. M. 1988. Relative importance of temperature and other factors in determining geographic boundaries of seaweeds:

- experimental and phenological evidence. *Helgol. Meeresunters.* 42: 199-241.
- Cambridge, M., Breeman, A. M., van Oosterwijk, R. & van den Hoek, C. 1984. Temperature responses of some North Atlantic *Cladophora* species (Chlorophyceae) in relation to their geographic distribution. *Helgol. Meeresunters.* 38: 349-363.
- Fang, T. C., Jixun, D. & Dengoin, C. 1982. Parthenogenesis and the genetic properties of parthenosporophytes of *Undaria pinnatifida*. *Acta Oceanol. Sinica* 1: 107-111.
- Fortes, M. D. & Lüning, K. 1980. Growth rates of North Sea macroalgae in relation to temperature, irradiance and photoperiod. *Helgol. Meeresunters.* 34: 15-29.
- 原口展子・村瀬 昇・水上 謙・野田幹雄・吉田吾郎・寺脇利信 2005. 山口県沿岸のホンダワラ類の生育適温と上限温度. *藻類* 53: 7-13.
- 原沢英夫 2003. 地球温暖化の影響問題. 吉田正敏・福岡義隆 (編) 環境気候学. pp.77-89. 東京大学出版会. 東京.
- 川嶋昭二 1989. 日本産コンブ類図鑑. 北日本海洋センター. 札幌.
- 木村 創 1995. 和歌山県沿岸のヒロメ, アントクメ. *日本水産学会誌* 61: 109-110.
- 木下虎一郎・渋谷三五朗 1944. ワカメの発生適温試験. *北水試月報* 1: 369-373.
- 桐山隆哉・大橋智志・藤井明彦・吉村 拓 2004. 藻場に対する食害実態調査. 平成 15 年度 長崎県総合水産試験場事業報告: 95-104.
- 古旗喜太夫 1964. ワカメの増養殖を目的とする基礎的研究. II. 光, および温度条件が造胞体の発芽とその幼芽の生長に与える影響. *京都府水試*: 9-20.
- 駒澤一朗・杉野 隆・滝尾健二・安藤和人・横浜康継 2006. 伊豆大島におけるアントクメの生長と成熟. *水産増殖* 54: 489-494.
- 駒澤一朗・杉野 隆・滝尾健二・安藤和人・有馬孝和 2007. 伊豆大島におけるスポアバック法を用いたアントクメ群落復活の試み. *水産増殖* 55: 213-218.
- Lüning, K. 1984. Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: The marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example. *Helgol. Meeresunters.* 38: 305-317.
- Lüning, K. 1990. Introduction to vertical and geographical distribution. In Yarish, C. & Kirkman, H. (eds.) *Seaweeds. Their Environment, Biogeography and Ecophysiology*. pp.3-21. John Wiley & Sons. New York.
- McLachlan, J. & 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.
- 右田清治 1985. アントクメの生活史と養殖試験. 長崎大学水産学部研究報告 58: 105-111.
- Mizuta, H., Narumi, H. & Yamamoto, H. 2001. Effect of nitrate and phosphate on the growth and maturation of gametophytes of *Laminaria religiosa* Miyabe (Phaeophyceae). *Suisanzoshoku* 49: 175-180.
- Morita, T., Kurashima, A. & Maegawa, M. 2003a. Temperature requirements for the growth and maturation of the gametophytes of *Undaria pinnatifida* and *U. undarioides* (Laminariales, Phaeophyta). *Phycol. Res.* 51: 154-160.
- Morita, T., Kurashima, A. & Maegawa, M. 2003b. Temperature requirements for the growth of young sporophytes of *Undaria pinnatifida* and *U. undarioides* (Laminariales, Phaeophyta). *Phycol. Res.* 51: 266-270.
- 西澤一俊・千原光雄 1979. *藻類研究法*. 共立出版. 東京.
- 能登谷正浩・木村 創・小倉久学 1995. 室内培養におけるヒロメの生活史と形態形成. *月刊海洋* 27: 47-52.
- 斎藤雄之助 1956a. ワカメの生態に関する研究 - I. 配偶体の発芽, 生長について. *日本水産学会誌* 22: 229-235.
- 斎藤雄之助 1956b. ワカメの生態に関する研究 - II. 配偶体の成熟と芽胞体の発芽, 生長について. *日本水産学会誌* 22: 235-239.
- 瀬木紀男・喜田和四郎 1958. ヒロメの発生に関する研究 - II. 芽胞体の発生とそれに及ぼす光線の強さの影響について. 三重県立大学水産学部研究報告 3: 236-252.
- Serisawa, Y., Imoto, Z., Ishikawa, T. & Ohno, M. 2004. Decline of the *Ecklonia cava* population associated with increased seawater temperatures in Tosa Bay, southern Japan. *Fish. Sci.* 70: 189-191.
- 新村 巖・田中敏博 2008. 鹿児島県の有用藻類 II. 褐藻綱. *藻類* 56: 29-34.
- Short, F. & Neckles, H. 1999. The effects of global climate change on seagrasses. *Aquat. Bot.* 63: 169-196.
- 須藤俊造 1952. ワカメ・カヂメ及びアラメの游走子の放出について - II. *日本水産学会誌* 18: 1-5.
- 谷口秀策 2006. 温帯性コンブ科藻類の生態的研究. 東京海洋大学修士学位论文. 東京.
- 寺田竜太・田中敏博・島袋寛盛・野呂忠秀 2004. 温帯・亜熱帯境界域におけるガラモ場の特性. *月刊海洋* 36: 784-790.
- tom Dieck, I. 1993. Temperature tolerance and survival in darkness of kelp gametophytes (Laminariales, Phaeophyta): ecological and biogeographical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100: 253-264.
- 筒井 功・大野正夫 1993. 高知県須崎湾に生育するワカメ, ヒロメ, アントクメの成長と成熟. *水産増殖* 41: 55-60.
- van den Hoek, C. 1984. World-wide latitudinal and longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of Rhodophytan genera. *Helgol. Meeresunters.* 38: 227-257.
- van den Hoek, C. & Breeman, A. M. 1989. Seaweed biogeography of the North Atlantic: Where are we now?. In: Garbary D. J. & South G. R. (eds.) *Evolutionary Biogeography of the Marine Algae of the North Atlantic*. NATO ASI Series Vol.G22. pp.55-67. Springer-Verlag. Berlin.
- Wiencke, C., Bartsch, I., Bischoff, B., Peters, A. F. & Breeman, A. M. 1994. Temperature requirements and biogeography of Antarctic, Arctic and Amphiequatorial seaweeds. *Bot. Mar.* 37: 247-259.
- Yarish, C., Breeman, A. M. & van den Hoek, C. 1984. Temperature, light, and photoperiod responses of some Northeast American and West European endemic rhodophytes in relation to their geographic distribution. *Helgol. Meeresunters.* 38: 273-304.
- Yarish, C., Breeman, A. M. & van den Hoek, C. 1986. Survival strategies and temperature responses of seaweeds belonging to different biogeographic distribution groups. *Bot. Mar.* 29: 215-230.
- 横浜康継 1986. 海藻の分布と環境要因. 秋山 優・有賀祐勝・坂本 充・横浜康継 (編) *藻類の生態*. pp.251-308. 内田老鶴圃. 東京.
- 横浜康継 2001. 海の森の物語. 新潮社. 東京.
- 横浜康継 2003. 海の森と地球環境. *海洋と生物* 25: 80-84.
- 米山純夫・斎藤 実・堤 清樹・河西一彦・江川紳一郎 1989. 伊豆大島におけるメガイアワビの季節成長. *水産増殖* 37: 147-154.

(Received Mar. 18, 2009; Accepted Aug. 24, 2009)