

## 九州西岸に生育するホンダワラ属 13 種の付着器からの再生能力

八谷光介<sup>1</sup>・清本節夫<sup>1</sup>・吉田吾郎<sup>2</sup>・吉村 拓<sup>1</sup>

<sup>1</sup> 独立行政法人水産総合研究センター西海区水産研究所 (〒 851-2213 長崎県長崎市多良町 1551-8)

<sup>2</sup> 独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所 (〒 739-0452 広島県廿日市市丸石 2-17-5)

Kousuke Yatsuya<sup>1</sup>, Setuo Kiyomoto<sup>1</sup>, Goro Yoshida<sup>2</sup> and Taku Yoshimura<sup>1</sup>: Regeneration of the holdfast in 13 species of the genus *Sargassum* grown along the western coast of Kyushu, south-western Japan. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 60: 41–45, July 10, 2012

We investigated regeneration of the holdfast (vegetative propagation of a holdfast) in 13 species of the genus *Sargassum*. Thalli of these species were collected from the western coast of Kyushu. At the start of the experiment, stems and upright parts of the thalli were removed from holdfasts using scissors. The holdfasts were then incubated at 20°C, ca. 70  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , and 12L:12D for ca. 40 days. During the experiment, seven species (*S. hemiphyllosum*, *S. patens*, *S. assimile*, *S. glaucescens*, *S. piluliferum*, *S. carpophyllum*, and *S. alternato-pinnatum*) regenerated all holdfasts, and two species (*S. ringgoldianum* ssp. *coreanum*, and *S. macrocarpum*) showed no regeneration at all. The other four species (*S. fulvellum*, *S. siliquastrum*, *S. serratifolium*, and *S. tenuifolium*) regenerated 20–87% of the holdfasts. Only the well-regenerated species were observed to grow in the seaweed bed which is subjected to severe grazing pressure. *Sargassum piluliferum* and *S. alternato-pinnatum* maintained the ability to regenerate the holdfast even after they had been incubated at a higher water temperature (32.5°C) for 5, 11, and 17 days, if returned to a moderate temperature (20°C). Holdfast regeneration could be an important ability promoting survival through severe seasons with a higher grazing pressure and/or higher water temperature.

**Key Index Words:** holdfast, regeneration, *Sargassum*

<sup>1</sup> Seikai National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 1551-8 Taira, Nagasaki 851-2213, Japan

<sup>2</sup> National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Fisheries Research Agency, Maruishi 2-17-5, Hatsukaichi, Hiroshima, 739-0452, Japan

九州西岸では、大型海藻が周年繁茂する藻場が減り、形成期間が春から初夏に限られる藻場が増えてきた(吉村ら 2009)。前者の藻場では、多年生ホンダワラ属が周年にわたり主枝を形成し「藻場」の景観を維持するのに対し、後者では夏以降に植食性魚類の摂食などにより、ホンダワラ属は付着器だけ残され「磯焼け」の景観を呈する。吉村ら(2009)は、このような藻場の形成期間に着目し、前者を「四季藻場」、後者を「春藻場」と呼んでいる。これらの藻場を構成するホンダワラ属には、どちらかの藻場でしかみられない種や、マメタワラ *Sargassum piluliferum* (Turner) C. Agardh やヤツマタモク *S. patens* C. Agardh のように両タイプの藻場で生育している種がある。

春藻場に生育する多年生ホンダワラ属は、夏以降、付着器しか残存しないものが多いため、付着器からの再生能力が群落の維持にとって重要であると考えられる。しかし、その再生能力の観察は、後述するように天然藻体に限られており、実験的に検証された例は少ない。また、付着器から再生できる種に対しては、付着器の高水温耐性も個体の生残にとって重要な特性と考えられる。しかし、ホンダワラ属については、主枝先端部や幼体などの高水温耐性は調べられているものの(原口ら 2005, 馬場 2007)、付着器については知見がない。

ホンダワラ属の栄養繁殖の一種である付着器からの再生は、いくつかの種で観察されている。吉田(1985)は付着器の形態との関連に着目し、繊維状根を持つイソモク *S. hemiphyllosum*

(Turner) C. Agardh やヒジキ *S. fusiforme* (Harvey) Setchell, 盤状根を持つマメタワラやヤツマタモクでは付着器からの栄養繁殖があり、オオバモク *S. ringgoldianum* Harvey やノコギリモク *S. macrocarpum* C. Agardh のように付着器が大型円錐状となる種では、栄養的な繁殖は全くないと述べている。また、*Sargassum* 亜属については、主枝の匍匐するコバモク *S. polycystum* C. Agardh は栄養繁殖するが、それ以外の種では観察事例が少ないので今後の研究が必要であるとも述べている。海外でも、野外のホンダワラ属群落を対象とした研究において、付着器からの再生体が観察されたと報告されている(Ang 1985, Kendrick & Walker 1994)。

九州西岸でみられる四季藻場と春藻場では、前述したようにホンダワラ属の種組成の違いがみられ、春藻場では *Sargassum* 亜属の種が多く生育する。吉田ら(2010)は、*Sargassum* 亜属を含む 8 種のホンダワラ属について、種苗生産した幼体の付着器を細分化し、その付着器片の再生率が種によって異なることを示した。しかし、春藻場に生育するホンダワラ属は、初夏に成熟期を迎えるため(八谷ら 2011)、夏以降に付着器だけが残存するのは、発芽直後の幼体ではなく成熟後の成体であると考えられる。そこで、本研究では九州西岸の藻場から成体の付着器を採集し、それらの再生能力を調べた。また、付着器からの再生能力は、主枝や葉などの生育できない高水温下でも維持される可能性がある。この点を検証するために、ホンダワラ属の主枝先端部で調べられた

生育限界水温（原口ら 2005）を上回る水温（32.5°C）で付着器を数日間培養し、その後も再生能力が維持されているかどうか調べた。

## 材料と方法

ホンダワラ属 13 種の付着器からの再生能力

2010 年 4 月中旬から 5 月下旬に、長崎県壱岐市および長崎市沿岸に生育する 13 種のホンダワラ属藻類を付着器ごと採集した (Table 1)。これらは、すべて成熟期前後にあたる藻体であり、主枝流失後のホンダワラ *S. fulvellum* (Turner) C. Agardh, 生殖器床が流失し始めていたヨレモク *S. siliquastrum* (Turner) C. Agardh, 生殖器床が形成されたウスバノコギリモク *S. serratifolium* (C. Agardh) C. Agardh (2 回目の実験) 以外の種は、生殖器床形成前の生長段階のものであった。また、採集した藻体の平均全長は、ホンダワラが最短で 5.9 cm, マジリモク *S. carpophyllum* J. Agardh が

最も長く 89.4 cm であった。実験に用いたそれぞれの種の付着器の直径の平均値は、繊維状根のイソモクが 23.9 mm, 仮盤状のホンダワラが 16.5 mm と高かったが、それ以外の種では 7.8 ~ 13.8 mm の範囲であった。なお、採集地で 2010 年に観測された水温は約 12 ~ 30°C の範囲内であり (著者ら, 未発表), 後述する培養温度の 20°C は両海域の春と秋の水温に相当する。

採集した藻体は濾過海水をかけ流した水槽に収容し、その後の実験に供した。藻体を付着器のみが残る状態にするために、茎と付着器の境界を解剖バサミで切断した。濾過海水 800 mL を入れた透明プラスチック容器に付着器を 5 個ずつ入れ、各種につき 3 個の容器 (合計 15 個の付着器) を用いた。なお、ヤツマタモクについては、サンプリング時の不都合により目標数を得られなかったため 4 個の付着器を入れた 2 個の容器 (合計 8 個の付着器) を用いた。実験開始後は、濾過海水を通気し、水温 20°C, 光条件を約 70  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 12L:12D で培養した。水温および光周期は、天然海域で付着器が主に再生すると考えられる秋季に対応させた。これらの実験はすべて採集から 2 日後までに開始した。

実験は、多くの種で「再生」した付着器の割合が安定した約 40 日後に終了した。実験開始から約 10, 20, 30, 40 日後の 4 回、全部の付着器の観察と濾過海水の交換を行った。本研究では、付着器から茎葉が形成されたものを「再生」とみなし (Fig. 1), 各付着器における最長の茎葉の長さを測定した。なお、主枝が形成されたイソモクでは、茎葉の代わりに主枝長を測定した (Fig. 1)。

高水温経験後の付着器からの再生能力

2010 年 7 月 23 日に長崎市田熊地先において、マメタワラとキレバモク *S. alternato-pinnatum* Yamada を付着器ごと採集した。両種とも採集時には藻体の一部で生殖器床や主枝が流失しており、卵放出は終わっていた。マメタワラとキレ

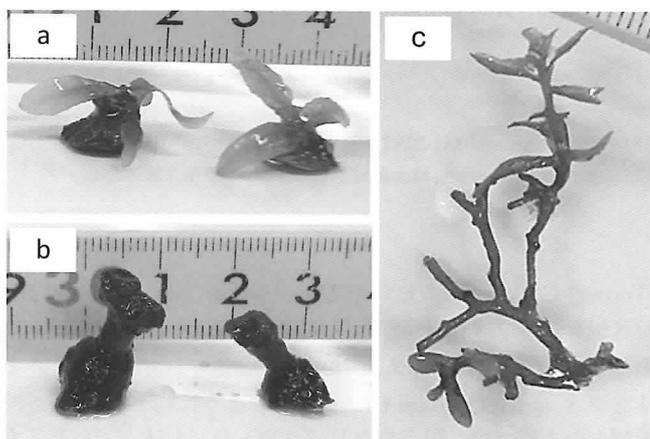


Fig. 1. Photographs show regenerated (a: *Sargassum assimile*, c: *S. hemiphyllum*) or un-regenerated (b: *S. macrocarpum*) holdfasts. *S. assimile* (a) and *S. hemiphyllum* (c) form stem leaves and primary lateral branches, respectively.

Table 1. Sampling site, date, maturity and size of the 13 species of *Sargassum* used in this experiment.

Species	Sampling site	Date of sampling	Maturity	Total length (cm)		Holdfast diam. (mm)	
				Mean	Max-Min	Mean	Max-Min
<i>Sargassum fulvellum</i> (F)	Hatsuyama, Iki	Apr. 15	Post-mature	5.9	8 - 4	16.5	22.6 - 8.3
<i>S. hemiphyllum</i> (S, F)	Hatsuyama, Iki	Apr. 15	Pre-mature	23.6	32 - 6	23.9	35.0 - 13.6
<i>S. ringoldianum</i> ssp. <i>coreanum</i> (F)	Hatsuyama, Iki	Apr. 15	Pre-mature	23.8	43 - 11	12.0	11.7 - 8.5
<i>S. alternato-pinnatum</i> (S)	Ushiro-koshima, Iki	Apr. 16	Pre-mature	19.2	33 - 9	8.5	11.8 - 6.3
<i>S. macrocarpum</i> (F)	Waka, Iki	Apr. 16	Pre-mature	23.2	42 - 10	13.2	18.0 - 9.4
<i>S. serratifolium</i> (F) Trial 1	Waka, Iki	Apr. 16	Pre-mature	29.9	48 - 14	11.5	16.0 - 9.4
<i>S. assimile</i> (S)	Sango-zaki, Iki	Apr. 16	Pre-mature	13.3	24 - 8	10.7	15.6 - 7.5
<i>S. siliquastrum</i> (F)	Kotate, Nagasaki	May 15	Late maturation	26.1	44 - 5	12.4	16.6 - 8.6
<i>S. carpophyllum</i> (S)	Takuma, Nagasaki	May 16	Pre-mature	89.4	161 - 8	7.8	11.1 - 5.7
<i>S. glaucescens</i> (S)	Takuma, Nagasaki	May 16	Pre-mature	46.1	74 - 16	11.0	15.9 - 6.3
<i>S. patens</i> (S, F)	Takuma, Nagasaki	May 16	Pre-mature	38.6	57 - 14	10.6	17.3 - 5.4
<i>S. piluliferum</i> (S, F)	Takuma, Nagasaki	May 16	Pre-mature	30.7	69 - 16	9.3	12.2 - 6.1
<i>S. serratifolium</i> Trial 2	Waka, Iki	May 21	Matured	50.7	109 - 19	13.8	17.2 - 11.1
<i>S. tenuifolium</i> (S)	Nishinohama, Nagasaki	May 27	Pre-mature	25.0	37 - 12	9.3	12.1 - 7.1

The type of seaweed bed in which these species grow is shown in parenthesis. The macroalgal community in the seaweed bed appears in spring (S) or is present in all four seasons (F). All samples were collected in Nagasaki Prefecture during 2010.

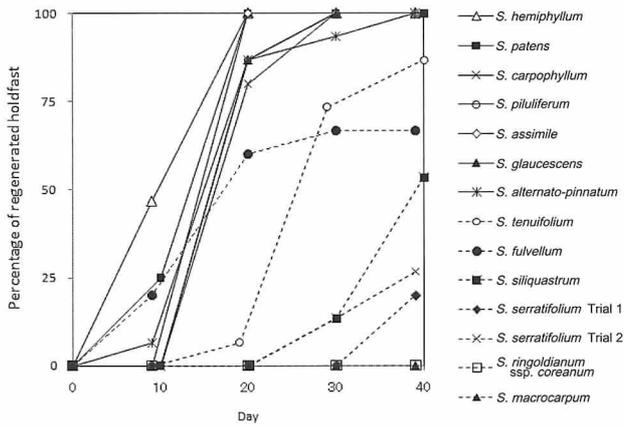


Fig. 2. Change in the percentage of regenerated holdfasts in 13 species of the genus *Sargassum*. Solid or broken lines indicate the species in which the percentage of the regenerated holdfast reached 100% or was less than 100%, respectively.

バモクの付着器の平均直径はそれぞれ 10.3, 12.9 mm であった。採集の翌日に付着器から高さ 2~5 cm の位置で主枝の下部を残して切断し、付着器を含む藻体を水槽に浮かべたザルの中に收容した。ホンダワラ属では主枝先端部の生育限界水温が 12 日間の培養で 31°C と報告されているため (原口ら 2005), 本研究ではそれを上回る 32.5°C で付着器を培養した。約 70  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 12L:12D に設定し、備え付けのポンプで調温海水を循環させた水槽で 5, 11, 17 日間 (キレバモクでは 5, 11 日間) 培養したのち、茎と付着器の境界を切断した。両種とも、付着器を 5 個入れた容器を 2 個ずつ用い、20°C, 約 70  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 12L:12D で濾過海水を通気しながら培養し、約 40 日後まで定期的に付着器の観察と濾過海水の交換を行った。

結果

ホンダワラ属 13 種の付着器からの再生能力

実験に用いたホンダワラ属 13 種のうち、イソモク、ヤツマタモク、ツクシモク *S. assimile* Harvey, コナフキモク *S. glaucescens* J. Agardh, マメタワラ, マジリモク, キレバモクの 7 種は、10~20 日後に多くの付着器が再生し始め、約 40 日後までにすべての付着器が再生した (Fig. 2)。一方、ヤナギモク *S. ringoldianum* ssp. *coreanum* (J. Agardh) Yoshida とノコギリモクはすべての付着器が再生しなかった (Fig. 2)。ホンダワラとウスバモク *S. tenuifolium* Yamada は 10~30 日後に再生した付着器の割合が上昇したが、約 40 日後でも再生した付着器の割合はそれぞれ 67% と 87% にとどまった。ヨレモクとウスバノコギリモクは、20 日以降に再生がみられ、約 40 日後には 20~53% の付着器が再生した。

茎葉 (イソモクでは主枝長) の生長速度は、再生した付着器の割合の高い種ほど、高い傾向がみられた (Fig. 3)。すべ

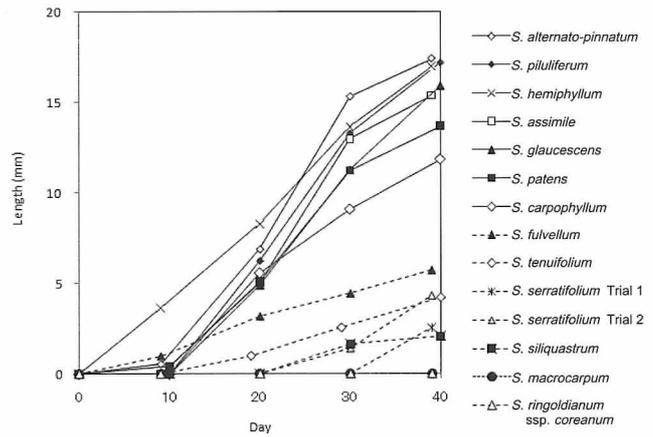


Fig. 3. Change in the length of regenerated stem leaves for 13 species of the genus *Sargassum*. Solid or broken lines are as in Fig. 1.

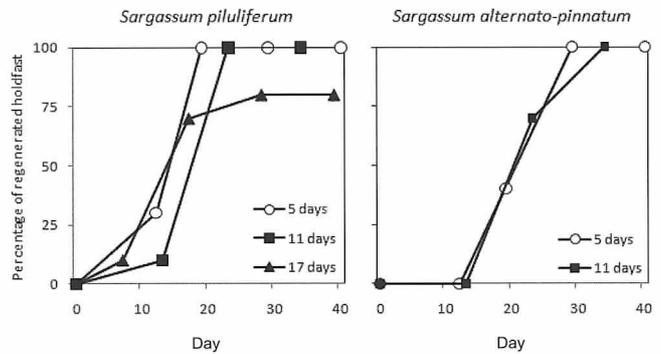


Fig. 4. Change in the percentage of regenerated holdfast for *Sargassum piluliferum* and *S. alternato-pinnatum* which had been incubated at a higher water temperature (32.5°C) for 5, 11, and 17 days before being incubated at 20°C. The horizontal axis indicates the incubation period at 20°C.

での付着器が再生したイソモク、ヤツマタモク、ツクシモク、コナフキモク、マメタワラ、マジリモク、キレバモクの 7 種では、約 10 日後から茎葉 (あるいは主枝) が速く生長し、約 40 日後の平均茎葉長は 11.9~17.4 mm に達した。一部の付着器しか再生しなかったホンダワラ、ウスバモク、ヨレモク、ウスバノコギリモクは、再生した茎葉の長さの平均値は約 40 日後でも 2.1~5.7 mm の範囲内であり、すべての付着器が再生した種よりも茎葉の生長が遅かった (Fig. 3)。

高水温経験後の付着器の再生能力

マメタワラとキレバモクの付着器は、5 日間以上にわたり高水温 (32.5°C) を経験しても、その後 20°C で培養すると多くのものが再生した (Fig. 4)。5 または 11 日間の高水温を経験したものでは、両種ともすべての付着器が再生し、高水温期間が 17 日間であったマメタワラでは、付着器の 80% が再生した (Fig. 4)。

## 考察

本研究では、九州西岸に生育するホンダワラ属 13 種の付着器を室内培養する実験を行い、付着器から茎葉を形成できる種と全く形成できない種があることを示した。また、マメタワラとキレバモクについては、主枝先端部の生育限界水温を上回る水温 (32.5°C) を 5 日から 17 日間経験しても、付着器からの再生能力が維持されることが分かった。

ここで、本研究の対象種について、生育地 (春藻場か四季藻場) と付着器の再生率 (実験終了までに再生した付着器の割合) を比較する。春藻場にしかみられない種はツクシモク、コナフキモク、マジリモク、キレバモク、ウスバモクであり (著者ら, 未発表), これらの種の付着器の再生率は、ウスバモクの 87% を除いて 100% であった。一方、四季藻場でしかみられない種はノコギリモク、ヤナギモク、ホンダワラ、ヨレモク、ウスバノコギリモクであり (著者ら, 未発表), 付着器からの再生が全くなかったか、再生率が 100% に達しなかった。また、再生率が 100% に達したイソモク、ヤツマタモク、マメタワラは、四季藻場・春藻場の両タイプの藻場に生育している。以上のように春藻場と四季藻場のホンダワラ属の種組成の違いは、付着器からの再生能力と関連しており、春藻場に生育できる種の付着器の再生率のほうが、春藻場にみられない種 (四季藻場のみでみられる種) よりも高い傾向があった。

付着器の再生率が 100% に達しなかった種は *Bactrophyucus* 亜属で盤状・仮盤状あるいは円錐状根を持つ種であり、再生率が 100% に達した種は *Sargassum* 亜属の種か、*Bactrophyucus* 亜属で繊維状根を持つイソモクであった。この結果から、付着器の持つ再生能力は、亜属レベルの分類群や付着器の形態と対応して変化する特性と解釈できる。このことは *Sargassum* 亜属が主に高温で魚類の摂食圧の高い亜熱帯に生育し、*Bactrophyucus* 亜属が温帯に生育することと関連していると思われる。

著者らの観察によれば、天然で個体識別したマメタワラ、キレバモク、ヤツマタモクは、夏以降に付着器以外の部位を失っても、それらの付着器が茎葉を再生し翌年の成熟期には生殖器床を形成した。また、マジリモクについては、水槽内で付着器から再生させた藻体を海域に移植したところ、翌年度には生殖器床を形成したことを観察している。よって、本研究の培養実験で確認された付着器からの茎葉の再生は、天然群落でも起こりえる現象であり、付着器からの再生体も成熟する能力を有すると考えられる。しかし、付着器からの再生がみられた種でも、成熟に至るまでの観察が行われていない種も多く残されており、それらについても確認する必要がある。

ノコギリモクとヤナギモクでは、付着器から茎葉が全く再生しなかった。ノコギリモクでは、天然に生育したままの藻体を観察した実験で、茎の先端部が残れば茎葉は形成される一方、茎先端部を除去すると全く再生しないことが観察されている (著者ら, 未発表)。このことから、ノコギリモク

は付着器だけが残っても再生しないと考えられる。ヤナギモクについては、どの部位が残れば主枝や葉が再生するか現時点では明らかではなく、今後の課題である。

本研究の結果は、ホンダワラ属の付着器が水温や摂食圧などの厳しい環境下でも生残できることを示している。マメタワラとキレバモクの付着器は、主枝先端部の生育限界水温 (原口ら 2005) を超える高水温を経験しても、茎葉を再生させる能力を失っていなかった。付着器は主枝などよりも魚類に食べられにくい形態である上に、砂への埋没耐性も有しており (吉田ら 2010), 砂に埋もれることによってウニ類の摂食を回避することも期待される (川俣ら 2010)。このように、ホンダワラ属の付着器の再生能力、高水温耐性、摂食されにくい形態、砂埋没耐性などは、環境条件の不適な時期の生き残りを可能にする特性と考えることができる。不適な時期が終われば、生き残った付着器が再生し、主枝や葉などの生長が可能になるため、ホンダワラ属の藻場が形成されるであろう。九州西岸域などでみられる春藻場は、このようなホンダワラ属群落の繁茂状態の季節変化によって、「磯焼け」と「藻場」の景観を変化させていると考えられる。

ホンダワラ属の付着器からの再生能力の違いが藻場の変遷過程に影響したことを示唆する事例もある。五島列島北部の小値賀島では、近年、植食性魚類の食害による海藻群落の衰退が顕著であるが、ノコギリモク群落が消失した 2009 年以降もウスバノコギリモクが浅所にパッチ状に残っていたことが観察されている (清本, 未発表)。本研究では、ウスバノコギリモクは 20~27% の付着器が再生しており、付着器の全く再生しなかったノコギリモクよりも再生能力が高いと考えられる。群落の消失過程には、両種間の温度耐性や食害の受けやすさといった違いも関連していると思われるが、付着器からの再生能力の高い種ほど食害のある場所で生き残りやすいというメカニズムが存在する可能性もある。

付着器からの再生能力が低い種が、食圧や水温の厳しいと考えられる春藻場で生育できない可能性が示された一方で、春藻場に生育できる *Sargassum* 亜属の種が四季藻場でみられない理由は、今のところ明らかではない。*Sargassum* 亜属のキレバモク、フタエモク *S. duplicatum* Bory は、九州西岸で観測されている冬季の低水温でも生長できることが示されており (吉田ら 2008), これらの種が四季藻場にみられない理由については水温以外の要因も考慮すべきである。四季藻場では、周年にわたりホンダワラ属の藻場が形成されており、その林床部の光量は常に低く保たれていると予想される。著者らは、*Sargassum* 亜属の種が四季藻場でみられないのは、光量不足のためではないかという仮説に基づいた野外・室内実験を行っている。

## 謝辞

本研究の一部は、科研費「亜熱帯性ホンダワラ類の分布拡大メカニズムの解明」(21780192)、農林水産技術会議温暖化プロジェクト研究「地球温暖化が水産分野に与える影響評

価と適応技術の開発, 暖流域の藻場生態系への温暖化の影響評価と適応技術の開発」の助成を受けたものである。

## 引用文献

- Ang, P. O. Jr. 1985. Regeneration studies of *Sargassum siliquosum* J. Ag. and *S. paniculatum* J. Ag. (Phaeophyta, Sargassaceae). Bot. Mar. 28: 231-235.
- 馬場将輔. 2007. ホンダワラ類 8 種の初期成長に及ぼす温度と光量の影響. 海生研報 10: 9-20.
- 原口展子・村瀬 昇・水上 譲・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生育適温と上限温度. 藻類 53: 7-13.
- 川俣 茂・吉満 敏・猪狩忠光・徳永成光・田中敏博 2010. 鹿児島県沿岸磯焼け域での藻場形成とホンダワラ類の耐砂性. 藻類 58: 45.
- Kendrick, G. A. & Walker, D. I. 1994. Role of recruitment in structuring beds of *Sargassum* spp. (Phaeophyta) at Rottenest Island, Western Australia. J. Phycol. 30: 200-208.
- 吉田吾郎・荒武久道・島袋寛盛・原口展子・吉村 拓 2008. 褐藻キレバモク, フタエモクの培養と地理的分布に関する考察. 藻類 56: 66.
- 吉田吾郎・島袋寛盛・荒武久道・秋本恒基・中嶋 泰・八谷光介・吉村 拓. 2010. 九州産ホンダワラ類幼体の付着器からの再生能と埋没耐性の比較. 藻類 58: 44.
- 吉田忠生 1985. ホンダワラ類の繁殖様式. 海洋と生物 7: 269.
- 吉村 拓・桐山隆哉・清本節夫 2006. 変わりゆく九州西岸域の藻場. 藤田大介・野田幹雄・桑原久実 (編) 海藻を食べる魚たち. pp. 33-51. 成山堂書店, 東京.
- 吉村 拓・清本節夫・八谷光介・中嶋 泰 2009. 長崎市沿岸に広がる“春藻場”とは?—その実態と今後の課題について—. 月刊海洋 41: 629-636.

(Received Mar. 15, 2012; Accepted June 3, 2012)