

褐藻コンブ目ネコアシコンブ *Arthrothamnus bifidus* (Gmelin) Ruprecht 胞子体の生長速度

坂西芳彦

独立行政法人水産総合研究センター日本海区水産研究所 (〒 951-8121 新潟県新潟市中央区水道町 1-5939-22)

Yoshihiko Sakanishi*: Growth rate of the blade of *Arthrothamnus bifidus* (Gmelin) Ruprecht (Laminariales, Phaeophyceae). Jpn. J. Phycol. (Sôrui) 62: 137-142, November 10, 2014

Blade growth was measured in the edible kelp *Arthrothamnus bifidus* (Gmelin) Ruprecht cultivated in an experimental tank. Adult sporophytes were collected from the rocky shore of Daikoku-jima Island, off Akkeshi, Hokkaido, Japan, and cultivated under near the natural light and temperature conditions in a 200 L tank placed in a greenhouse. Growth rate of newly formed blades, which were issued from auricles at the basal part of a blade, was calculated from the data for blade area increase. The relative growth rate (2.6% day⁻¹) of *A. bifidus* obtained in the present study was comparable to that of the other member of the Laminariales, *Saccharina longissima* (Miyabe) Lane, Mayes, Druehl et Saunders, being distributed in almost the same area as *A. bifidus*.

Key Index Words: *Arthrothamnus bifidus*, auricle, blade area, growth, Laminariales, RGR, *Saccharina longissima*

Japan Sea National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, Suido-cho 1-5939-22, Chuo-ku, Niigata, Niigata 951-8121, Japan

* Author for correspondence: sakani@fra.affrc.go.jp

緒言

褐藻コンブ目のネコアシコンブ *Arthrothamnus bifidus* (Gmelin) Ruprecht の胞子体は、単状の葉状部、発達した藻体では上部が扁平なくさび形の茎、太く短い繊維状の付着器からなる。本種では、コンブ目一般で見られる胞子体から放出された遊走子に由来する雌雄配偶体がつくる卵と精子による有性生殖のほかに、特異な形態変化を伴う栄養生殖が知られており、秋から冬にかけて胞子体基部の両側が膨らみ、やがては左右両側に1つずつ耳形体 (auricle) と呼ばれる突起となり、その部分から新たな葉状部 (以下、新葉状部) が形成される。4月から5月にかけて耳形体に由来する1対の新葉状部が大きく生長すると、やがて古い葉状部 (以下、旧葉状部) は脱落する。旧葉状部が脱落する時期は不明であるが、5月下旬には僅か一部を残し旧葉状部がほとんど脱落している藻体が、7、8月では旧葉状部が完全に脱落し、ほぼ同じ大きさの2つの新葉状部が茎部でつながった藻体が観察されている (Yamada 1938, 川嶋 1993, 2012)。茎状部は葉状部とは異なり、新たな茎状部が形成されてもすぐには枯死脱落しないが、3年目になると、形としては残るものの生きた組織としての機能は失うものが多くなり、その後朽ちていく (川嶋 2012)。胞子体では、このような栄養生殖を経て、発芽後満1年の冬から毎年1つの葉状部から2つの葉状部が形成される (川嶋 1993, 2012)。

分布域は、北海道沿岸では根室市の納沙布岬 (根室半島先端) から釧路市の三津浦に至る太平洋沿岸、そのほか歯舞諸島、色丹島、南千島、中千島、北千島、カムチャッカ半島及びアリュー

シャン列島の一部で生育が確認されている (川嶋 2012)。主な生育場所は水深5–7 mの岩礁域であるが、厚岸大黒島では低潮線付近の岩礁に生育することが知られている (川嶋 1993)。

ネコアシコンブは漁業資源として一定の価値があり、乾製品は「ねこあし長切」の銘柄として扱われ、甘味と粘性に優れたとろろこんぶ、おぼろこんぶ及びその他加工品の原料となる (川嶋 1993)。主に釧路管内で天然に生育する藻体が漁獲され、年間7トン (過去10ヶ年 (平成15–24年) の平均値) の水揚げがある (水産グラフ編集部 2013)。

本種については、最大の特徴といえる1年目の秋以降の胞子体で見られる栄養生殖、特に藻体基部における耳形体の形成から新葉状部の形成に至る詳細な形態の記載がなされてきた (Yendo 1903, 山田 1934, 1935, Yamada 1938)。また、配偶体と発芽直後の幼胞子体についても、培養藻体の観察から、雌性配偶体の細胞数、造卵器の形態、幼胞子体の仮根形成の時期が、他の北海道産コンブ目藻類 (22種) と比べて明らかに異なることが報告されている (神田 1933, Kanda 1936, 神田 1946)。しかしながら、産業的な利用を考える場合に最も重要な胞子体の生長に関する定量的なデータはなく、この種の生理生態特性に関するデータとしては、夏季の光合成特性 (坂西・飯泉 2001) に限られている。本種の主な生育水深帯が5–7 mであることに加え、有性生殖に由来する幼胞子体の発芽時期や耳形体を経て新葉状部が形成される胞子体の再生生長の時期が、野外での観察が最も困難な時期 (厳冬から早春) にあたっていることも、生長に関するデータが集積されない原因の1つ

と考えられる。そこで、本研究では、自然光を利用した大型の培養装置を用い、一般的な方法では培養が困難な大型藻体（葉長 30–140 cm）を培養し、耳形体を経て形成された新葉状部の生長速度を明らかにしたので報告する。

材料と方法

ネコアシコンブの孢子体は、1999年7月30日に北海道厚岸郡厚岸町沖の大黒島（42°57' N, 144°27' E）（Fig. 1）の低潮線直下から採集し、クーラーボックスに入れて北海道区水産研究所（釧路市桂恋）に持ち帰り、研究所の揚水システム（揚水量 44 ton h⁻¹）で汲み上げた現場水温の海水（Taguchi 1992）をかけ流した自然光培養装置（三本菅ら 1988, 坂西・飯泉 2001）で約5ヶ月間培養した後、2000年1月から5月にかけて耳形体形成の確認を含む生長速度の測定に供した。採集時の藻体は、ほぼ同じ大きさの2つの藻体が茎部でつながって生育していたことから判断して、少なくとも一度は耳形体形成を経た栄養生殖を行い、孢子体として発芽後1年以上が経過したものであった。茎部でつながった2つの藻体の片方のみを、5つ採集した。採集した藻体の葉長は86–135 cmであった。自然光培養装置は、屋外に建てられた透明なガラス製の温室、温室内に配置された藻体を収容するガラス製水槽（180 × 40 × 30 cm）、水槽内の海水を攪拌し、藻体を常に動揺させるために海水を噴射しながら水槽内を往復する可動式の噴射ノズルから成る（Sanbonsuga & Neushul 1978）。上記のガラス製水槽に5つの藻体を収容し、水槽への海水の注水量は4–5 L min⁻¹とした。藻体の受光条件を考慮し、藻体の重なりを軽減するため、水槽底面の一方の短辺（40 cm）に沿って等間隔で配置した5つの潜水用ウェイト（1 kg）に、繊維状根の部分で1藻体ずつ固定し、藻体が水槽底面の長辺（180 cm）に対しほぼ平行に広がる状態で培養を行った。

培養水槽内の海水温は、温度センサー（R900, (株) CHINO, 東京）を接続した記録計（AH-4000, (株) CHINO, 東京）で測定、記録した。連続的に測定した地上の光量子束密度と培養水槽直上と地上で同時に測定した光量子束密度の比から水槽直上の光量子束密度を求め、さらに、そのデータを積分して1日あたりの水槽直上の積算光量子量を算出した。地上の光量子束密度は、光量子センサー（LI-190SA, LI-COR, Nebraska, USA）を接続したデータロガー（LI-1400, LI-COR, Nebraska, USA）を用い、北海道区水産研究所において10分間隔で測定、記録した。記録されたデータは一定期間毎にコンピューターで読み取った。

2000年3月中旬から5月中旬にかけて、デジタルカメラを使い、耳形体を経て新たに形成された葉状部の画像を7–14日間隔で撮影した。その際、場合により、葉状部の面積を正確に画像に反映させるため、葉状部を透明なアクリルボードで押さえた状態で画像を撮影した。葉状部の面積は、Excel マクロ画像解析ソフト（!0_0! Excel「長さ・面積測定」2.20b, (株) ベクター, 東京）を用いて求めた。新葉状部が小さな段階では、ダメージを与えずに葉状部を十分に広げた状態で画像を撮影

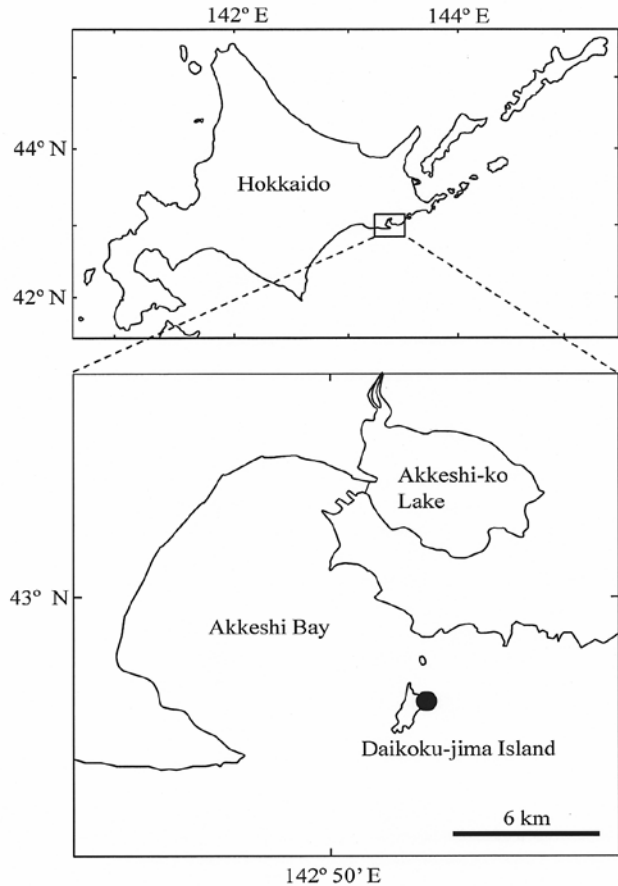


Fig. 1. Map showing the sampling site (closed circle) of *Arthrothamnus bifidus*, Daikoku-jima Island, off Akkeshi, Hokkaido, Japan.

するのが困難であったことから、葉面積が100–200 cm²になった時点で面積測定用の画像撮影を開始した。藻体ごとに1対(2枚)の耳形体を経て形成された2枚の葉状部は必ずしも同様な生長を示さず、一方がほとんど生長せずに枯死脱落し、生長の測定ができなかったものもあったため、藻体ごとに形成された2枚の葉状部のうち、大きな方のみの葉面積を測定した。測定した期間内では、葉状部の先端の形態に殆ど変化が無かったことから、葉面積の減少に反映されるような、末枯れによる葉状部の流失はないと判断し、面積の増大を生長量とみなして生長速度を求めた。

生長速度は、Roleda *et al.* (2004)の方法に従い、Delta Graph Pro 4.5（日本ポラロイド、東京）を用いて、培養日数と葉面積の関係を以下の数式に曲線近似することにより求めた。

$$A_t = A_0 \exp(rt)$$

A_0 , A_t はそれぞれ面積測定開始時および t 日後の面積, r は1日あたりの生長速度, t は培養日数を示す。

また、他種との比較を行うために、以下の式から相対生長速度を求めた。

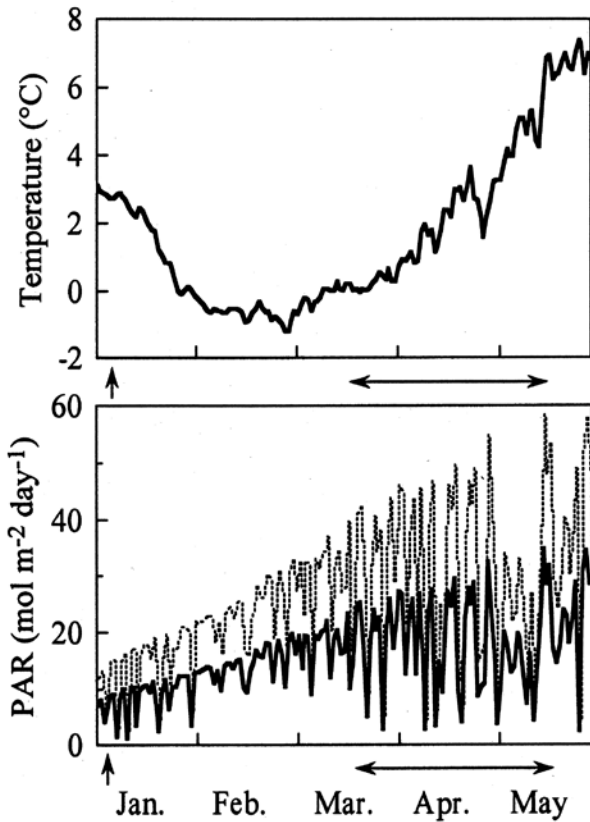


Fig. 2. Seasonal changes in seawater temperature in an experimental tank (upper) and PAR above the experimental tank (solid) and on land (dotted) (lower) from January to May 2000. PAR above the experimental tank was calculated from the measured value of PAR on land and the ratio (0.59) of PAR above the experimental tank to PAR on land. Up arrows indicate the time at which a pair of auricles was observed at the basal part of a blade of *Arthrothamnus bifidus*. Two-way arrows indicate the period during which the blade growth of *A. bifidus* was measured.

$$\text{RGR} = 100 \times (\ln A_t - \ln A_0) / t$$

RGR は相対生長速度 (% day⁻¹), A₀, A_t は測定開始時および t 日後の葉面積, t は培養日数を示す。

結果と考察

培養期間 (2000 年 1–5 月) における自然光培養装置の水槽内の海水温と培養水槽直上 (実線) 及び地上の 1 日あたりの積算光量子量 (点線) を Fig. 2 に示した。培養水槽直上の光量子量は地上のその 59% にあたる。海水温は、1 月 1 日に 3.1°C で、2 月下旬にかけて低下し、2 月 28, 29 日に最低 (-1.2°C) を記録、その後上昇し、5 月 31 日に 7°C となった。培養水槽直上の光量子量 (実線) は、日毎の変動が大きいものの、概ね 1 月から 5 月にかけて増大し、1 月 20 日に培養期間の最低値 2.4 mol m⁻² day⁻¹, 5 月 17 日に最高値 35.4 mol m⁻² day⁻¹ を記録した。生長 (葉面積) を測定した期間 (3 月 15 日–5 月 16 日) の水温と光量子量は、それぞれ -0.1–5.3°C

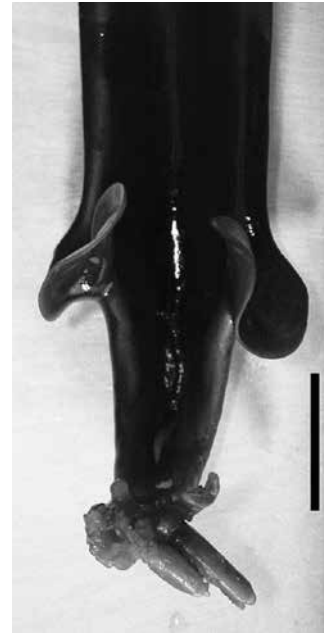


Fig. 3. A pair of auricles formed at the basal part of a blade of *Arthrothamnus bifidus* on January 5, 2000. Scale bar, 2 cm.



Fig. 4. A pair of newly formed blades of *Arthrothamnus bifidus* cultivated in an experimental tank. From left to right: March 15, April 14 and May 16, 2000. Scale bar, 30 cm.

(平均値 2.0°C), 5.2–32.3 mol m⁻² day⁻¹ (平均値 17.6 mol m⁻² day⁻¹) であった。釧路沿岸の海水の吸光係数 (0.45) (Sakanishi *et al.* 2004) から推定すると、実験水槽直上の光環境は水深 1 m (平均水面からの水深) のそれに相当するものであり、採集した水深帯 (大潮まわりの干潮時の低潮線直下 = 平均水面下 0.9 m) とほぼ同じ光環境と言える。

生長測定のために培養した5藻体のうち4藻体では、2000年1月5日の時点で、1対(2枚)の耳形体が形成されていた(Fig. 3)。耳形体を経て形成された1対(2枚)の新葉状部の生長過程の一部をFig. 4に示した。Fig. 4の藻体では、3月15日に約40 cmであった葉状部の長さは、2ヶ月後には140 cm(右側の葉状部)を超えた。4月から5月にかけて、写真の左側の葉状部の一部が欠損したが、これは末枯れではなく、葉状部に本種特有の縦方向の裂け目(川嶋2012)が生じ、先端に近い部分がちぎれた結果である。この藻体では、葉面積の測定は右側の葉状部について行った。

測定開始時に119–208 cm²であった5藻体(Plant 1–5)の新葉状部(1対の片方)の面積は、測定終了時には239–548 cm²となった(Fig. 5)。葉面積の増大を指数関数に近似して得られた生長速度は2.5±0.6 % day⁻¹ (mean±SD, r² = 0.91–0.99, n = 5)であった。また、測定開始時と終了時の葉面積の値から計算した相対生長速度(RGR)は2.6±0.5 % day⁻¹ (mean±SD, n = 5)、測定インターバル毎に計算した相対生長速度の測定期間全体を通じての平均値は2.7±0.5 % day⁻¹ (mean±SD, n = 5)であった。

本研究のネコアシコンブを含むコンブ目12種20個体群についての生長速度をTable 1にまとめた。コンブ目藻類の孢子体の生長速度は、しばしばパンチ法(Parke 1948)により生育現場で測定され、葉長の1日あたりの伸長速度(cm day⁻¹)で表されることも多い(Buggeln 1974, Chapman & Craigie 1977, Gerard & Mann 1979, Gagné *et al.* 1982, 阿部ら1983, Larkum 1986, Sjøtun 1993, Sjøtun & Gunnarsson 1995, Maxwell & Miller 1996, Yoshikawa *et al.* 2001, Fairhead & Cheshire 2004, Dean & Hurd 2007, Miller *et al.* 2011)。しかしながら、葉長以外の生長要素が評価されない事や野外作業での制約もあって測定個体の葉長が記録され

ないため、生長速度に藻体のサイズが反映されない事などの問題もある。それに対し、葉面積の相対生長速度(% day⁻¹)は、藻体の2次元的な広がりに関する生長要素を網羅し、藻体のサイズも反映され、藻体のデジタル画像が撮影できれば、比較的容易に求めることができる(Morita *et al.* 2003, Roleda *et al.* 2004, Komazawa *et al.* in press)。本研究でもネコアシコンブのデジタル画像から葉面積の相対生長速度を求めている。

今回、ネコアシコンブで得られた3–5月にかけての新葉状部の葉面積の相対生長速度(2.6–2.7% day⁻¹)は、ネコアシコンブと分布海域がほぼ重なるナガコンブ *Saccharina longissima* (Miyabe) Lane, Mayes, Druehl et Saundersの再生生長期(4–5月)における新葉状部の葉長、葉幅データ(佐々木1967)から計算した値(2.7% day⁻¹)とほぼ同じである(Table 1)。また、この場合のネコアシコンブとナガコンブの生長測定期間における水温(期間平均値)は、それぞれ–0.1–5.3°C(2.0°C)と2.0–5.1°C(2.8°C)である。水温を含む生育条件が異なる藻体のデータを単純に比較することはできないものの、発芽後満1年以上が経過した春季の孢子体の新葉状部については、ネコアシコンブは、分布域がほぼ重なるナガコンブと同程度の相対生長速度を持つ可能性がある。

ナガコンブの伸長生長速度(3.8 cm day⁻¹)はコンブ目藻類の中ではとりわけ高く(Table 1)、葉の伸長生長速度(cm day⁻¹)と葉長(cm)の値(Table 1)から求められる葉長の相対生長速度(% day⁻¹)でも、ナガコンブで得られる値は高いことから、本研究で得られたネコアシコンブの相対生長速度も、コンブ目の中では平均的なレベルを超えるものなのかもしれない。

一方、スペイン産の *Laminaria ochroleuca* de la Pylaie についても、本研究と同様に培養日数と孢子体の葉面積との関

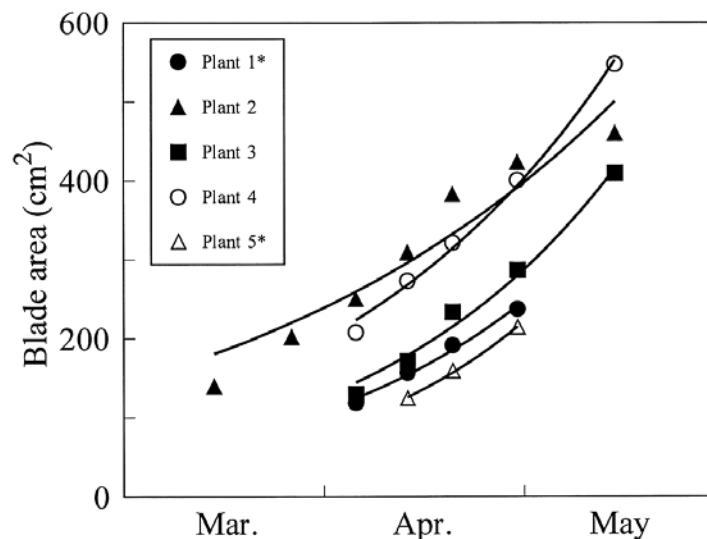


Fig. 5. Growth, in terms of surface area increase, of newly formed blades of *Arthrothamnus bifidus* cultivated in an experimental tank. Data points were fitted to an exponential equation. Blade area measurement was performed for one of a pair of newly formed blades in each plant. *One of a pair of newly formed blades was withered in Plant 1 and 5.

Table 1. Blade growth rates of laminarian kelps. Growth measurements were performed *in situ* at each study site throughout a year unless otherwise specified.

Species	Location	Stage (Blade length in cm)	Growth rate (cm day ⁻¹) ^a	Growth rate (% day ⁻¹) ^b	Reference
<i>Alaria esculenta</i>	Newfoundland, Canada	Adult plants (nd)	0.1–0.5 ^c		Buggeln (1974)
<i>Arthrothamnus bifidus</i>	Hokkaido, Japan	Adult plants (30–140)		2.5–2.7 ^c	Present study
<i>Costaria costata</i>	Washington, USA	Adult plants (nd)	1.8		Maxwell & Miller (1996)
<i>Ecklonia radiata</i>	New South Wales, Australia	Adult plants (26–46)	0.08–0.20		Larkum (1986)
<i>Ecklonia radiata</i>	South Australia, Australia	Adult plants (nd)	0.09–0.22		Fairhead & Cheshire (2004)
<i>Ecklonia radiata</i>	Southland, New Zealand	Adult plants (25–60)	0.06–0.45		Miller <i>et al.</i> (2011)
<i>Eckloniopsis radicata</i>	Tokyo (Izu-Oshima Is.), Japan	Young plants (2–3)		13.4–14.7 ^d	Komazawa <i>et al.</i> (in press)
<i>Laminaria ochroleuca</i>	La Coruña, Spain	Young plants (2–12)		7.2 ^d	Roleda <i>et al.</i> (2004)
<i>Saccharina latissima</i>	Devon & Argyll, UK	Adult plants (40–350)	0.5–2.1		Parke (1948)
<i>Saccharina latissima</i>	The west coast (lat. 60°15'N), Norway	Adult plants (85–150)	0.1–1.2		Sjotun (1993)
<i>Saccharina latissima</i>	Berufjördur, Iceland	Adult plants (nd)	0.1–0.8		Sjotun & Gunnarsson (1995)
<i>Saccharina longicuris</i>	Nova Scotia, Canada	Adult plants (nd)	0.2–0.92		Chapman & Craigie (1977)
<i>Saccharina longicuris</i>	Nova Scotia, Canada	Adult plants (>50)	0.15–1.0		Gerard & Mann (1979)
<i>Saccharina longicuris</i>	Nova Scotia, Canada	Adult plants (100–200)	0.4–1.8		Gagné <i>et al.</i> (1982)
<i>Saccharina longissima</i>	Hokkaido, Japan	Adult plants (125–240)	3.8 ^c	2.7 ^c	Sasaki (1967)
<i>Saccharina religiosa</i>	Hokkaido, Japan	Adult plants (31–128)	0.02–1.81		Abe <i>et al.</i> (1983)
<i>Undaria pinnatifida</i>	Mie, Japan	Young plants (2–3)		13–20 ^d	Morita <i>et al.</i> (2003)
<i>Undaria pinnatifida</i>	Otago, New Zealand	Adult plants (29–80)	0.22–0.85		Dean & Hurd (2007)
<i>Undaria pinnatifida</i>	Iwate, Japan	Adult plants (48–163)	1.0–1.8 ^f		Yoshikawa <i>et al.</i> (2001)
<i>Undaria undarioides</i>	Mie, Japan	Young plants (2–3)		15–17.9 ^d	Morita <i>et al.</i> (2003)

^aGrowth rate, in terms of blade elongation, was obtained by using the hole-punch method of Parke (1948) unless otherwise specified. ^bGrowth rate, in terms of blade area increase, obtained by measuring blade surface area. ^cPlants for growth measurements were cultivated under near the natural light and temperature conditions in an experimental tank in a greenhouse. ^dPlants (sporophytes) for growth measurements and gametophyte cultures, which were used to obtain young sporophytes, were grown under controlled temperature and light conditions in a laboratory. ^eGrowth rates were calculated from the data on the blade length and width measured in April and May. ^fPlants for growth measurements were cultivated by using almost the same method as the commercial cultivation.

係から 10°Cにおける培養藻体(葉長 3–10 cm, 葉面積 2.5–18.0 cm²)の葉面積の生長速度が求められているが、ネコアシコンブの値 (2.5% day⁻¹) に比べて大きな値 (7.2% day⁻¹) が報告されている (Roleda *et al.* 2004) (Table 1)。また、三重県産のワカメ *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringer とヒロメ *Undaria undarioides* (Yendo) Okamura, 伊豆大島産のアントクメ *Eckloniopsis radicata* (Kjellman) Okamura の培養藻体 (葉長 2–3 cm) についても、本研究と同様な方法で相対生長速度が求められているが、それぞれの生育水温帯における値は 13–20% day⁻¹ (8–13°C), 15.0–17.9% day⁻¹ (15–19°C), 13.4–14.7% day⁻¹ (15–20°C) であり (Morita *et al.* 2003, Komazawa *et al.* in press), ネコアシコンブの新葉状部で得られた値 (2.6–2.7% day⁻¹) に比べて明らかに大きい (Table 1)。

ネコアシコンブ葉状部の生長速度 (2.5–2.7% day⁻¹) が、ナガコンブを除く他のコンブ目 4 種 (ワカメ, ヒロメ, *L. ochroleuca*, アントクメ) の培養藻体の生長速度 (7.2–20.0% day⁻¹) (Morita *et al.* 2003, Roleda *et al.* 2004, Komazawa *et al.* in press) に比べて著しく低い (Table 1) 理由はいくつか考えられるが、生育段階の違いが重要な要因と考えられる。ネコアシコンブと分布海域がほぼ重なり、再生生長期 (2.8°C) には同程度の低い相対生長速度 (2.7% day⁻¹) を示すナガコンブでも、発芽後から 30 日までの培養藻体のデータ (岡田ら 1985) から計算した 3–18°C における葉面積の相対生長速度は、比較されたコンブ目 4 種 (ワカメ, ヒロメ, *L.*

ochroleuca, アントクメ) の生長速度 (7.2–20.0% day⁻¹) と同レベルの高い値 (18.0–23.6% day⁻¹) になる。同様なことはネコアシコンブの培養藻体でも予想されるので、生育温度条件が異なっても、生育段階が同じ藻体で比較を行えば、ネコアシコンブの生長速度も他のコンブ目 4 種 (ワカメ, ヒロメ, *L. ochroleuca*, アントクメ) と同程度のものになる可能性がある。今後、生育段階が揃った藻体による比較が必要である。

本研究により、3月中旬から5月中旬 (平均水温 2.0°C, 平均光子量 17.6 mol m⁻² day⁻¹) にかけての再生生長期のネコアシコンブ胞子体の生長速度 (2.5–2.7% day⁻¹) が明らかになったが、今後、様々な環境条件や生育段階におけるネコアシコンブ胞子体の生長に関する定量的データの蓄積が望まれる。また、藻体重量は、乾製品にした場合の格付けにも影響することから、重量ベースでの生長パラメータについても取得する必要がある。

謝辞

大黒島でのネコアシコンブの採集にあたり、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター水圏ステーション厚岸臨海実験所の向井宏教授 (当時) と実験所職員の皆様には様々な便宜を図っていただいた。環境データの収集と積算処理、葉面積の計測では、(独) 水産総合研究センター北海道区水産研究所の川崎康寛主幹研究員, 同葛西広海主任研究員, (独) 水産総合研究センター水産工学研究所の川俣茂主幹研究員,

東京海洋大学大学院海洋科学技術研究科博士前期課程の前田陽一氏（現徳島県立徳島科学技術高等学校）に協力いただいた。東京海洋大学大学院の田中次郎教授，（独）水産総合研究センター日本海区水産研究所の阿部信一郎主任研究員，東京都島しょ農林水産総合センター八丈事業所の駒澤一朗研究員からは草稿に有益なコメントをいただいた。ここに記して厚く御礼申し上げる。

引用文献

- 阿部英治・垣内政宏・松山恵二・金子孝 1983. 忍路湾のホソメコンブの生長と各種体内成分含量の季節変化. 北海道立水産試験場報告, 25: 47-60.
- Buggeln, R. G. 1974. Physiological investigations of *Alaria esculenta* (L.) Grev. (Laminariales). I. Elongation of the blade. J. Phycol. 10: 283-288.
- Chapman, A. R. O. & Craigie, J. S. 1977. Seasonal growth in *Laminaria longicruris*: Relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. Mar. Biol. 40: 197-205.
- Dean, P. R. & Hurd, C. L. 2007. Seasonal growth, erosion rates, and nitrogen and photosynthetic ecophysiology of *Undaria pinnatifida* (Heterokontophyta) in southern New Zealand. J. Phycol. 43: 1138-1148.
- Fairhead, V. A. & Cheshire, A. C. 2004. Rates of primary productivity and growth in *Ecklonia radiata* measured at different depths, over an annual cycle, at West Island, South Australia. Mar. Biol. 145: 41-50.
- Gagné, J. A., Mann, K. H. & Chapman, A. R. O. 1982. Seasonal patterns of growth and storage in *Laminaria longicruris* in relation to differing patterns of availability of nitrogen in the water. Mar. Biol. 69: 91-101.
- Gerard, V. A. & Mann, K. H. 1979. Growth and production of *Laminaria longicruris* (Phaeophyta) populations exposed to different intensities of water movement. J. Phycol. 15: 33-41.
- 神田千代一 1933. 二三の昆布科植物の配偶体に就いて（予報）. 北海道帝国大学理学部海藻研究所報告, 1: 18-38.
- Kanda, T. 1936. On the gametophytes of some Japanese species of Laminariales. Sci. Pap. Inst. Algol. Res., Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ. 1: 221-260.
- 神田千代一 1946. 北海道沿岸産昆布族植物の発生学的研究. 函館水産専門学校水産科学研究所報告, 1: 1-45.
- 川嶋昭二 1993. ネコアシコンブ. 改訂普及版日本産コンブ類図鑑, pp.103-110. (株)北日本海洋センター. 札幌.
- 川嶋昭二 2012. ネコアシコンブ属 *Arthrothamnus*. 日本産寒海性コンブ類の形態と分類, pp. 519-537. 生物研究社. 東京.
- Komazawa, I., Sakanishi, Y. & Tanaka, J. in press. Temperature requirements for growth and maturation of the warm temperate kelp *Eckloniopsis radicata* (Laminariales, Phaeophyta). Phycol. Res.
- Larkum, A. W. D. 1986. A study of growth and primary production in *Ecklonia radiata* (C. Ag.) J. Agardh (Laminariales) at a sheltered site in Port Jackson, New South Wales. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 96: 177-190.
- Maxwell, B. A. & Miller, K. A. 1996. Demographic studies of the annual kelps *Nereocystis luetkeana* and *Costaria costata* (Laminariales, Phaeophyta) in Puget Sound, Washington. Bot. Mar. 39: 479-489.
- Miller, S. M., Hurd, C. L. & Wing, S. R. 2011. Variations in growth, erosion, productivity, and morphology of *Ecklonia radiata* (Alariaceae; Laminariales) along a fjord in southern New Zealand. J. Phycol. 47: 505-516.
- Morita, T., Kurashima, A. & Maegawa, M. 2003. Temperature requirements for the growth of young sporophytes of *Undaria pinnatifida* and *Undaria undarioides* (Laminariales, Phaeophyceae). Phycol. Res. 51: 266-270.
- 岡田行親・三本菅義昭・町口裕二 1985. マコンブ, リシリコンブ, オニコンブおよびナガコンブ幼芽胞体の生長並びに形態と培養温度との関係. 北海道区水産研究所研究報告, 50: 27-44.
- Parke, M. 1948. Studies on the British Laminariaceae. I. Growth in *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 27: 651-709.
- Roleda, M., Hanelt, D., Kräbs, G. & Wiencke, C. 2004. Morphology, growth, photosynthesis and pigments in *Laminaria ochroleuca* (Laminariales, Phaeophyta) under ultraviolet radiation. Phycologia 43: 603-613.
- 坂西芳彦・飯泉仁 2001. 北海道東部沿岸に生育する寒海産コンブ目数種の夏季の光合成-光特性. 藻類 49: 1-6.
- Sakanishi, Y., Ito, H. & Iizumi, H. 2004. Photosynthetic light-response curves in cold water species of Laminariales at the eastern Pacific coast of Hokkaido. Jpn. J. Phycol. 52 (Supl.): 33-39.
- 三本菅義昭・町口裕二・坂西芳彦・嵯峨直恆 1988. ジャイアントケルプの生理・生態解明. 生物資源の効率的利用技術の開発に関する総合研究(バイオマス変換計画). 昭和62年度研究年次報告, pp. 112-113. 農林水産技術会議事務局. 東京.
- Sanbonsuga, Y. & Neushul, M. 1978. Hybridization of *Macrocystis* with other float-bearing kelps. J. Phycol. 14: 214-224.
- 佐々木茂 1967. 釧路地方におけるナガコンブ *Laminaria angustata* var. *longissima* (Miyabe) Miyabe の生態学的研究. 1 冬季発芽群の生活様式. 北海道立水産試験場報告 10: 1-42.
- Sjotun, K. 1993. Seasonal lamina growth in two age groups of *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. in western Norway. Bot. Mar. 36: 433-441.
- Sjotun, K. & Gunnarsson, K. 1995. Seasonal growth pattern of an Icelandic *Laminaria* population (section *Simplices*, Laminariaceae, Phaeophyta) containing solid and hollow-stiped plants. Eur. J. Phycol. 30: 281-287.
- 水産グラフ編集部 2013. 萎んだままの需要の回復が課題-北海道のコンブ漁業-. 水産グラフ. 平成25年8月号: 21-25.
- Taguchi, S. 1992. Usage of seawater system for long-term study of phytoplankton in the boreal coastal water of Hokkaido, Japan. Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 5: 21-27.
- 山田幸男 1934. ねこあしこんぶニ関スル二三の観察. 植物研究雑誌, 10: 56-60.
- 山田幸男 1935. ねこあしこんぶニ関スル二三の観察 (其二). 植物研究雑誌, 11: 22-24.
- Yamada, Y. 1938. Observations on *Arthrothamnus bifidus*. Sci. Pap. Inst. Alg. Res., Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ. 2: 113-118.
- Yendo, K. 1903. *Hedophyllum spirale*, sp. nov., and its relation to *Thalassiophyllum* and *Arthrothamnus*. Bot. Mag. Tokyo 17: 165-173.
- Yoshikawa, T., Takeuchi, I. & Furuya, K. 2001. Active erosion of *Undaria pinnatifida* Suringar (Laminariales, Phaeophyceae) mass-cultured in Otsuchi Bay in northeastern Japan. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 266: 51-56.

(Received May 20, 2014; Accepted Aug. 7, 2014)