

藻類学最前線



個から探る海中林—個体標識から親子判別まで—

鈴木はるか

はじめに

個体識別法とは、対象となる生物の個体を区別し、その生態を個別に記録する手法である。個体単位での観察により、対象となる生物の基礎的な生態や生理に関する再現性のあるデータを得られる。また、生活史戦略や行動、個体間関係の解明にもつながり、管理や保全に欠かせない情報も得られる。近年、コンブ目褐藻でも進められている集団遺伝解析は、個体に特有のDNA情報をその個体の標識として用いることから個体識別の1つともいえる。DNA情報の解析により、個体の識別や種同定に加え、親子関係や血縁度の推定といった保全生態学に関する情報も得られる。

海中林を構成するコンブ目褐藻は、固着性のペントスであり、移動性の動物と比べて生育位置の記録が容易である。一度基質に固着した個体は、寿命によって死亡するまでの一生を追跡することも可能である。また、海中林を構成する海藻の寿命は、陸上の森林を構成する樹木の寿命と比べてはるかに短く、一人の研究者がその一生を見届けることも比較的容易である。したがって、海中林で個体識別を駆使するメリットは大きいはずである。しかし、胸高直径の位置にカラフルなテープで標識された陸上の樹木を目にすることは多いが、水中で標識された海藻を見ることはめったにない(図1)。本稿では、海中林を形成するコンブ目褐藻であるアラメ・カジメ類について、個体識別が用いられたこれまでの生態学的な研究について紹介する。また、個体識別と集団遺伝解析を組み合わせた最新の研究についても紹介したい。

基礎的な生態に関する情報を集めるために

コンブ目褐藻が優占する群落は海中林と呼ばれ、ウニやアワビといった水産有用種や様々な海洋生物に食物や生息場を提供することから、種多様性と生産力の高い生態系の1つといわれている (Dayton 1985, Graham 2004, Schiel & Foster 2006)。しかし、近年では気候変動による海中林の分布域の高緯度化 (Wernberg *et al.* 2011) や衰退 (Kumagai *et al.* 2018)、また、沿岸域の開発による消失 (Connell *et al.* 2008) が報告されている。海中林を中心とした沿岸生態系の解明や生態系サービスの利用に関する研究は古くから進められ、現在も海中林の保全や回復に関する研究が盛んに行われている。

海中林に関する基礎的な情報が少なかった1980年代前後では、個体識別による詳細なモニタリング調査が各地で行われ、群落の構造や更新過程などが明らかになった。表1に日本国内で行われたアラメ・カジメ類の個体識別調査の主なものをまとめた。本稿では、三重県におけるサガラメ *Ecklonia*

arborea (Areschoug) M. D. Rothman, Mattio & J. J. Bolton (原文ではアラメ)、カジメ *Ecklonia cava* Kjellman 群落 (喜田・前川 1985, Maegawa & Kida 1989) および宮城県を中心としたアラメ *Ecklonia bicyclis* Kjellman 群落 (谷口ら 1986, 谷口・鬼頭 1988, 谷口 1990a, b) における研究の一部を紹介する。まず、喜田・前川 (1985)、Maegawa & Kida (1989) などの一連の研究では、三重県志摩半島御座沿岸の水深3 m付近のサガラメ群落および浜島沿岸の水深8 m付近のカジメ群落に、1 m × 3 mの永久調査区を2つずつ、合計4つ設置した。調査区内の全てのサガラメおよびカジメは番号のついたタグと生育位置の記録によって個体識別し、加入した幼体についても記録を行った。個体識別とは別に、採集したサガラメとカジメについて藻体の複数の部位を測定したうえで、莖長と他の部位との間に相対成長関係が成り立つことを示し、各個体の莖長により群落構造を解析した (前川・喜田 1984a, b)。1982年から1987年までの6年間のモニタリング調査期間中に標識した個体は1000個体にも及んだ。幼体の加入はサガラメでは3月、カジメでは12~3月に多く、カジメに比べてサガラメ幼体の消長はより成体密度の影響を受けることが示された (喜田・前川 1985)。また、カジメ群落の更新周期は3年であり、そのメカニズムは陸上の森林と同様で、成体の死亡によってギャップが形成されると幼体の加入数が増加するが、それらが成長すると幼体の加入数は減少し、新しい林冠が形成されることを明らかにした (Maegawa



図1. 標識されたアラメ *Ecklonia bicyclis* 細いプラスチックタイを莖状部と仮根部に通して番号のついたプラスチックタグが付けられている。

& Kida 1989)。さらに、1982年から1986年にかけて加入したカジメ 874 個体の加入と死亡のデータを用いて、加入後の時間経過に伴う個体数の減少過程や年齢ごとの平均余命などをまとめた生命表を作成した (Maegawa *et al.* 1988)。これにより、カジメの平均余命は加入直後で 16.5 ヶ月、最大寿命は約 5 年であって、6 年に達する個体は見られなかったことが正確なモニタリングにより示された。一方、谷口・鬼頭 (1988) や谷口 (1990a) などの一連の研究では、宮城県牡鹿半島泊浜沿岸において 2 m × 2 m の永久調査区を水深 4 m および 7 m に設置して、先述と同様に調査区内の全てのアラメを個体識別した。群落構造について標識した個体の枝長を用いて解析し、アラメ群落はいくつかの年齢集団から形成され

ることを示し (谷口・鬼頭 1988)、群落の更新には 5 ~ 6 年かかることを報告した (谷口 1990a)。アラメ幼体の加入についても先述の志摩半島沿岸のサガラメやカジメと同様に成体密度の影響を受け、幼体の加入個体数は成体密度が 5 個体 / m² 未満で多く、10 個体 / m² 以上で少ないことを示した (谷口 1990a)。さらに、アラメの加入数は春から夏にかけて表面水温が相対的に低い年に多いことを福島県常磐沿岸のアラメ群落で観察し (谷口ら 1986)、この現象は宮城県牡鹿半島のアラメ群落でも認められたと述べた (谷口ら 1987)。

さて、それではこれら海中林形成種の年齢を知るにはどこをみればよいのだろうか? 様々な地域での藻体の刈り取り調査や個体識別調査によって、成長と形態との関係は調べられ

表 1. 国内で行われたアラメ・カジメ類の主な個体識別モニタリング調査

対象種	海域	水深 (m)	調査区のサイズまたは調査開始時の標識個体数	調査期間 (年)	主な調査項目	文献
カジメ <i>Ecklonia cava</i>	神奈川県三浦半島	5, 10, 15, 20	各水深 1 m × 1 m または各水深 30 個体	1987 ~ 1990	群落構造, 生産量	寺脇ら (1991)
	三重県志摩半島	8	(1 m × 3 m) × 2	1982 ~ 1984	茎長組成	喜田・前川 (1985)
		8	(1 m × 3 m) × 2	1982 ~ 1985	分布様式	Maegawa & Kida (1991)
		8	(1 m × 3 m) × 2	1982 ~ 1986	生命表解析	Maegawa <i>et al.</i> (1988)
		8	(1 m × 3 m) × 2	1982 ~ 1987	更新過程	Maegawa & Kida (1989)
	静岡県下田市	5	(1 m × 1 m) × 2	1981 ~ 1982	生産量	Yokohama <i>et al.</i> (1987)
	静岡県河津町	10	17 個体	2002 ~ 2004	成長	霜村・長谷川 (2008)
	静岡県牧之原市	10	27 個体 (人工藻場)	2002 ~ 2004	成長	霜村・長谷川 (2008)
	静岡県下田市, 静岡県西伊豆町	5 ~ 10	各 10 個体	1995 ~ 1998	交換移植実験	Serisawa <i>et al.</i> (2003)
	高知県土佐湾から静岡県下田市へ	6 ~ 9	12, 13 個体	1995 ~ 1997	移植実験	Serisawa <i>et al.</i> (2002)
高知県土佐湾	6 ~ 7	0.5 m × 0.5 m	1993 ~ 1994	生産量	富永ら (2004)	
アラメ <i>Ecklonia bicyclis</i> (≡ <i>Eisenia bicyclis</i>)	宮城県松島湾	2 ~ 4	11 個体	1967 ~ 1968	生産量	吉田 (1970)
	宮城県松島湾	-	26 個体, 32 個体	1980 ~ 1982	成長	谷口・加藤 (1984)
		4, 7	(2 m × 2 m) × 2	1983 ~ 1986	年級群組成	谷口・鬼頭 (1988)
	宮城県牡鹿半島	4, 7	(2 m × 2 m) × 2	1987 ~ 1989	更新過程	谷口 (1990a)
		4	27 個体 (1 歳個体)	1988 ~ 1989	成長	谷口ら (1993a)
	福島県いわき市	4 ~ 6	10 個体 (2 ~ 4 歳個体)	1986 ~ 1989	成長	谷口ら (1991)
		4 ~ 6	10 個体 (5 ~ 6 歳個体)	1989 ~ 1991	成長	谷口ら (1993b)
	静岡県伊豆半島	-	22 個体 (幼体)	1964	成長	林田 (1966)
	神奈川県三浦半島	3	1 m × 1 m または 30 個体	1987 ~ 1990	群落構造, 生産量	寺脇ら (1991)
サガラメ <i>Ecklonia arborea</i> (≡ <i>Eisenia arborea</i>)	三重県志摩半島	3	(1 m × 3 m) × 2	1982 ~ 1984	茎長組成	喜田・前川 (1985) ※原文ではアラメ
	愛知県伊勢湾	1	15 個体	2007 ~ 2008	生産量	蒲原ら (2009a)
		1	5 個体	2007 ~ 2008	成熟時期	蒲原ら (2009b)
クロメ <i>Ecklonia kurome</i>	島根県鹿島	7 ~ 8	34 個体, 24 個体	1986 ~ 1988	成長	石田・由木 (1996)
	徳島県牟岐町	12	5 個体	1991 ~ 1992	成長	小島・谷口 (1994)

てきた。しかし、実は、年齢形質は今でも確定されていない。陸上の樹木に形成される年輪のように、アラメ・カジメ類の茎状部にも成長輪が形成されることは古くから確認されており、年齢形質とされてきた。しかし、新崎 (1953) は、アラメの茎状部の断面に見られる粘液腺が年輪状に並ぶことにより、1, 2, 3歳の区別が可能であるが、この年輪はそれ以上増えないことから3歳以上の区別はできないと報告している。林田 (1977) も静岡県下田産カジメの茎状部の横断面に見られる成長輪を指摘し、茎状部の大きさ(茎径の二乗×茎長)により5歳までの年齢判別が可能であるとした。また、この成長輪は藻体を刈り取らなければ年齢を調べることができない。そのため、海中林を破壊せずに外部の形態から年齢を推定しようと様々な部位の測定による検討がなされており、茎長(三重県産サガラメおよびカジメ; 喜田・前川 1985)、茎径(徳島県産アラメ; 小島 1979)、枝長(宮城県・福島県産アラメ; 谷口・加藤 1984)、仮根の段数(青森県産ツルアラメ *Ecklonia stolonifera* Okamura; 能登谷 1995、鳥根県産クロメ *Ecklonia kurome* Okamura; 石田・由木 1996)などが報告されている。年齢形質に関する最も新しい報告は、千葉県銚子沿岸において打ち上げられたアラメの茎径、茎長、枝長および藻体重量を計測した川俣 (2012) である。アラメの枝長を年齢形質とすると、茎径や茎長、藻体重量との間にアロメトリー関係が示されたが、茎長と他の計測部位との相関は低かったことから、枝長は年齢の推定指標になり得ることが示唆されている。なお、年齢に対する茎長のばらつきは大きく、これは生育環境の違いを反映したものと推察されており(川俣 2012)、同様に吉田 (1970) や喜田・前川 (1985) でも茎長が生息水深によって異なることを指摘している。また、芹澤ら (2001, 2002, 2003) では静岡県および高知県産のカジメについて茎状部に形成される成長輪を年齢とみなし、茎長、茎径、中央葉長等の藻体部位との関係を調べたが、外部形態からのカジメの年齢査定は難しいことを報告している。このように、茎状部の断面にある成長輪、茎径、茎長、仮根の段数、枝長などが年齢形質として挙げられているが、今のところアラメにおける枝長が最も有力であるようだ。年齢形質の特定は現在も続く難題なのである。

個体差は環境によるか遺伝によるか

コンブ目褐藻でも、生息場によって形態的な違いが認められることが知られている。例えば、南カリフォルニア沿岸のサガラメは波当たりの強い場所では細い葉を持ち、波当たりの弱い場所では幅の広い葉を持つことが知られている (Roberson & Coyer 2004)。また、Fowler-Walker *et al.* (2005) は西、南、東オーストラリアの *Ecklonia radiata* (C.Agardh) J.Agardh の形態を比較し、東では西や南と比べて葉状部が小さく、幅の狭い形態をなすことを報告している。このような形態の違いは、環境への応答なのか、それとも遺伝的に決まった先天的な特性なのだろうか。形態の違いをもたらす要因を個体の応答に基づき個体識別によって調べた例

として芹澤ら (2001, 2002, 2003)、Serisawa *et al.* (2001, 2002, 2003) などの一連の研究を紹介する。静岡県伊豆半島南西部に位置する下田のカジメは茎長が長く大型であることが知られていた (芹澤ら 2001, 2003)。一方、茎長が短く小型のカジメは、下田より温暖な高知県土佐湾手結地先 (芹澤ら 2001, 2002) や静岡県伊豆半島南東部の中木湾でも知られている (Serisawa *et al.* 2003)。実際に個体識別したカジメを交換移植した Serisawa *et al.* (2003) では、静岡県伊豆半島南西部下田の茎長カジメの幼体と、同県伊豆半島南東部中木湾の茎短カジメの幼体とを採集し、生育場所を交換して成長の記録を行った。3年間の個体識別モニタリングにより、移植した下田産のカジメと移植した中木湾産のカジメとを比較すると、中央葉長の伸長に著しい差は見られなかったが、茎長の伸長は移植した下田産のカジメで大きかった。このことから、茎長の長いもしくは短い形態は環境によらず遺伝的に決められた形質であると結論づけている (Serisawa *et al.* 2003)。なお、高知県土佐湾手結の茎短カジメについても下田に移植する実験を行ったが、手結のカジメでも形態の変化はなく (Serisawa *et al.* 2002)、移植された手結の茎短カジメは下田の茎長カジメと同じ環境にあっても高水温で高い光合成速度を示した (Serisawa *et al.* 2004)。これらより、カジメの茎の長さは水温と関連することが示唆されている (Serisawa *et al.* 2003)。交換移植実験によりコンブ目褐藻の形態が環境への応答か、先天的な特性かを調べた例として、Roberson & Coyer (2004) では波当たりの強い地点と波当たりの弱い地点とで認められる形態の異なるサガラメについて、生育場所を離れた交換移植実験を行った。移植から約120日経っても形態は元の生育場所の特徴を示し、波当たりの強い地点の形態は強い流れへの抵抗やその環境での栄養塩の吸収に適応した結果得られた形態であると結論付けている。また、波当たりの強い地点の個体は波当たりの弱い環境で6ヶ月以内にすべて死亡したが、個体の成長や生残のデータは得られておらず、さらなる形態の理解には個体の情報が重要であると述べている。一方、Fowler-Walker *et al.* (2006) も波当たりの強い地点と弱い地点とで形態の異なる *E. radiata* について交換移植実験を行ったが、波当たりの弱い地点へと移植した個体は、元の生育環境の形態との違いが認められなかったのに対し、波当たりの強い地点へと移植した個体では、元の生育環境の形態と違いが認められた。よりストレスの高い波当たりの強い環境にさらされたことで、環境への応答として形態の変化を示したと結論付けており、形態が変わらなかった波当たりの弱い環境が形態に与える影響も調べる必要があると述べている。個体識別したうえで移植することは、形態形成に関わる要因を特定する方法としては重要だろう (ただし、人為的な移植による遺伝的攪乱を考慮する必要はあるが)。また、移植実験における藻体の移植技術や移植後の詳細なモニタリングは、例えば磯焼け域における海中造林にも有効な情報をもたらすだろう。

個体識別と遺伝子解析からわかること

コンブ目褐藻でも、先述のような形態的な違いと遺伝的な違いとの相関の解明にも集団遺伝解析が用いられ始めている。また、地理的に離れた集団間の遺伝的なつながりの解析も進められている。例えば、Johansson *et al.* (2015) では、北アメリカ大陸太平洋側のアラスカからメキシコに至る沿岸域においてジャイアントケルプ *Macrocystis pyrifera* (Linnaeus) C. Agardh 群落の遺伝的多様性を調べた。合計 62 地点から採集されたサンプルは遺伝的な違いにより 5 つの集団に分けられることを示し、それには海流や生息する深度が関連すると考察している。また、一般に地理的な距離が遠くなると遺伝的な距離も遠くなることが知られているが、Coleman *et al.* (2011) は *E. radiata* 群落の遺伝的距離は地理的な距離だけでなく海流の強さの影響も受けることを示した。オーストラリア南部では東側を東オーストラリア海流、中央をフリンダース海流、西側をルーウィン海流が流れており、それぞれの影響を受ける海域において *E. radiata* 群落の遺伝的な集団構造の違いをマイクロサテライトマーカーで検出した。すると、弱い海流を受ける海域では地理的な距離が遠くても遺伝的な違いは小さいことが明らかになった。このように、比較的広いスケールでは多くの集団遺伝学的な研究が進められており、海洋保護区の設定や海中林の回復に関する示唆がなされている。しかし、例えば、局所的な海中林の保全や人工物の建設といった人為的な攪乱を受けた海中林の回復を目標とした、地理的に小さなスケールでの研究は少ない。

これまで述べてきた個体識別によるモニタリングは、集団遺伝解析と組み合わせることで、これまでの群落の構造や更新過程を裏付けるための強力な武器となる。しかし、個体識別と集団遺伝解析を組み合わせ、個体に着目した最先端の研究はわずか 2 例のみである。まずは Carney *et al.* (2013) である。カリフォルニアの Point Loma 沿岸の水深 12 ~ 14 m において半径 10 m の円 (314 m²) を 3 つ設定し、区画内のジャイアントケルプの成体を、番号のついたタグと生育位置の記録により個体識別した。続いて各区画にランダムに設定した 3 つの 1 m² 区画に生えている海藻をすべて除去し、そこに加入してきたジャイアントケルプの幼体の記録を毎月行った。各区画で標識した成体合計 64 個体および人為的に海藻を除去した区画に加入してきた幼体合計 97 個体についてマイクロサテライトマーカーによる DNA 多型解析を行い、親子関係を調べた。解析の結果、標識した成体由来の幼体はごくわずかであり、95% の信頼度で親子と認められたのは 8 組のみであった。親子関係にあった個体を線で結んでみると、6 個体は親から 12 m 以内、2 個体は親から 40 ~ 60 m 離れていた。一般に、ジャイアントケルプのような巨大なコンブ目褐藻の分散距離は 1 km 以上に及ぶと言われており (Reed *et al.* 2004, Gaylord *et al.* 2006)、親と子の距離もその程度離れていることが予測されるが、Carney *et al.* (2013) は実際に親子解析を行うことで、数十 m で親子関係が認められることを明らかにした。続いて、Itou *et al.* (2019) では、静岡県下田

沿岸において 4 m × 4 m の永久調査区を設定し、区画内の全てのカジメを生育位置の記録と番号タグにより個体識別した。成体 169 個体、幼体 87 個体についてマイクロサテライトマーカーによる解析を行った。下田のカジメは、信頼度 95% では 8 組の親子が認められ、そのうち 3 個体は自家受精によって生まれたことが判明した。この 3 個体は自家受精でも異常なく成長したことが確認されている。自家受精については、ジャイアントケルプ群落では高密度な群落で少なくとも 10% 生じることや (Gaylord *et al.* 2006)、加入直後に大量死 (初期減耗) した幼体のうち自家受精による死亡は 32 ~ 40% に当たると推定され、自家受精で生まれた子の生残率が低いことはジャイアントケルプ群落の遺伝構造に関わると報告されている (Johannsson *et al.* 2013)。これらと比べると下田では自家受精で生まれた子が高い確率で認められたと言える。また、親が判明した子の 8 個体はすべて親から 2.5 m 以内で認められ、カジメは先述のジャイアントケルプに比べてかなり短い距離で親子関係が生じることが示された。Itou *et al.* (2019) では、下田のカジメ群落は自家受精と短い距離で生じる親子関係によって、個体群が維持されていると結論付けている。このように、Carney *et al.* (2013) および Itou *et al.* (2019) では親子解析を行うことで、群落構造や更新過程について目で見ることができなかった新しい知見の取得につながったといえる。最後になるが、著者も個体識別によるアラメ群落のモニタリングを続けている。2012 年に宮城県石巻市狐崎浜沿岸に設置した 4 m × 30 m の永久調査区では、2011 年の東北地方太平洋沖地震によって生じた地盤沈下により浅所で幼体が増加し、深所では高齢な成体のみが生残する状態となった (Suzuki *et al.* 2017)。しかし、地震によって破壊された堤防の改修工事が 2014 年から始まり、海岸線に沿って堤防を嵩上げするために浅所の海底が掘削され、地震後に大量に加入した幼体が死亡し、全体として永久調査区のアラメは個体数が減少した (Suzuki *et al.* 2019)。アラメと形態の似通ったカジメでは親から 2.5 m と短い距離で子が認められる (Itou *et al.* 2019) ならば、アラメで親となる成体が減少した場合にその近くにしか子が生じないため、群落における幼体の供給が減少すると推察される。したがって、2014 年の改修工事後のアラメ群落では遺伝的多様性の低下や個体数の減少が予測される。石巻のアラメ群落については現在解析を進めているところである。海中林形成種の短い寿命を利用して、年代別の親子解析による群落の更新過程と分散距離との関係の解析も興味深い。海中林における個体識別と集団遺伝解析を組み合わせた研究は今はまだ少数だが、無限の可能性を秘めている。

おわりに

現在と比べてダイビング器材や水中カメラ、水中ノートなどが使いにくかった数十年間に、永久枠を設けて複数の個体に標識を付け、定期的に潜水調査を行うことは、並大抵のことではなかっただろう。遺伝子解析の技術が進展し、様々な研究へと広まるにつれ、野外での精密な調査は今までにない

ほど重要になっていくはずだ。これによって、先達たちの労苦から得られたデータの裏付け取りをこれから進めていくことができる。特に、個体識別と遺伝子解析により実現する親子解析は、これまでの群落の維持機構や更新過程に関する知見の裏付けとともに、目では確認できなかった新たなメカニズムの解明につながるほか、保全の観点からも重要な情報をもたらすだろう。本稿が、海中林の野外調査研究における個体識別の重要性を再認識する機会となれば幸いである。

謝辞

本稿をご校閲いただいた東北大学大学院農学研究科の青木優和准教授に心より感謝申し上げます。アラメ個体群の個体識別モニタリング調査は、東北マリンサイエンス拠点形成事業(海洋生態系の調査研究)の支援を受けて行われた。著者は国立環境研究所の気候変動適応研究プログラムによる支援を受けた。

引用文献

- 新崎盛敏 1953. アラメに就いて. 藻類 1: 49–53.
- Carney, L. T., Bohonak, A. J., Edwards, M. S. & Alberto, F. 2013. Genetic and experimental evidence for a mixed-age, mixed-origin bank of kelp microscopic stages in southern California. *Ecology* 94: 1955–1965.
- Coleman, M. A., Roughan, M., Macdonald, H. S., Connell, S. D., Gillanders, B. M., Kelaher, B. P. & Steinberg, P. D. 2011. Variation in the strength of continental boundary currents determines continent-wide connectivity in kelp. *J. Ecol.* 99: 1026–1032.
- Connell, S. D., Russell, B. D., Turner, D. J. et al. 2008. Recovering a lost baseline: missing kelp forests from a metropolitan coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 360: 63–72.
- Dayton, P. K. 1985. Ecology of kelp communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 215–245.
- Fowler-Walker, M. J., Gillanders, B. M., Connell, S. D. & Irving, A. D. 2005. Patterns of association between canopy-morphology and understory assemblages across temperate Australia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 63: 133–141.
- Fowler-Walker, M. J., Wernberg, T. & Connell, S. D. 2006. Differences in kelp morphology between wave sheltered and exposed localities: morphologically plastic or fixed traits? *Mar. Biol.* 148: 755–767.
- Gaylord, B., Reed, D. C., Raimondi, P. T. & Washburn, L. 2006. Macroalgal spore dispersal in coastal environments: mechanistic insights revealed by theory and experiment. *Ecol. Monogr.* 76: 481–502.
- Graham, M. H. 2004. Effects of local deforestation on the diversity and structure of southern California giant kelp forest food webs. *Ecosystems* 7: 341–357.
- 林田文郎 1966. アラメの幼体の生長についての 2, 3 の実験. 東海大学紀要海洋学部 1: 123–134.
- 林田文郎 1977. 海中林構成種カジメの年齢と生長. 日水誌 43: 1043–1051.
- 石田健次・由木雄一 1996. 鳥根県鹿島沿岸におけるクロメの季節変化. 水産増殖 44: 241–247.
- Itou, T., Kanno, M., Suyama, Y., Inaba, K. & Aoki, M. N. 2019. Opening the black box: microspatial patterns of zoospore dispersal, parentage, and selfing in the kelp *Ecklonia cava* as revealed by microsatellite markers. *J. Appl. Phycol.* doi: 10.1007/s10811-019-01790-0
- Johansson, M. L., Alberto, F., Reed, D. C. et al. 2015. Seascape drivers of *Macrocystis pyrifera* population genetic structure in the northeast Pacific. *Mol. Ecol.* 24: 4866–4885.
- Johansson, M. L., Raimondi, P. T., Reed, D. C., Coelho, N. C., Serrão, E. A. & Alberto, F. A. 2013. Looking into the black box: simulating the role of self-fertilization and mortality in the genetic structure of *Macrocystis pyrifera*. *Mol. Ecol.* 22: 4842–4854.
- 蒲原聡・服部克也・原田靖子・和久光靖・芝修一・倉島彰・前川行幸・鈴木輝明 2009a. 伊勢湾東部沿岸サガラメ群落における年間純生産量と炭素・窒素の年間吸収量. 日水誌 75: 1027–1035.
- 蒲原聡・服部克也・石元伸一・原田靖子・山本有司・芝修一・倉島彰 2009b. 伊勢湾東部沿岸におけるサガラメの成熟と加入時期. 愛知水研報 15: 9–12.
- 川俣茂 2012. 寄り藻調査による大型褐藻アラメのアロメトリー、脱落原因および寿命の解析. 藻類 60: 127–133.
- 喜田和四郎・前川行幸 1985. アラメ・カジメ群落に関する生態学的研究—V: 茎長組成および年齢の季節変化. 三重大水研報 12: 119–129.
- 小島博 1979. 徳島県産アラメの生長について. 水産増殖 27: 156–159.
- 小島博・谷口和也 1994. 徳島県牟岐町沿岸における褐藻クロメの成長周期. 日水誌 60: 365–369.
- Kumagai, N. H., Molinos, J. G., Yamano, H., Takao, S., Fujii, M. & Yamanaka, Y. 2018. Ocean currents and herbivory drive macroalgae-to-coral community shift under climate warming. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 115: 8990–8995.
- 前川行幸・喜田和四郎 1984a. アラメ・カジメ群落に関する生態学的研究—III: アラメ藻体における相対生長の季節変化. 三重大水研報 11: 189–198.
- 前川行幸・喜田和四郎 1984b. アラメ・カジメ群落に関する生態学的研究—IV: カジメ藻体における相対生長の季節変化. 三重大水研報 11: 199–206.
- Maegawa, M. & Kida, W. 1989. Regeneration process of *Ecklonia marine* forest in the coastal area of Shima Peninsula, central Japan. *Jpn. J. Phycol.* 37: 194–200.
- Maegawa, M. & Kida, W. 1991. Distributional pattern of *Ecklonia cava* (Phaeophyta) marine forest in the coast of Shima Peninsula, central Japan. *Jpn. J. Phycol.* 39: 173–178.
- Maegawa, M., Kida, W. & Aruga, Y. 1988. A demographic study of sublittoral brown alga *Ecklonia cava* Kjellman in coastal water of Shima Peninsula, Japan. *Jpn. J. Phycol.* 36: 321–327.
- 能登谷正浩 1995. 青森県沿岸のツルアラメ. 日水誌 61: 105–106.
- Reed, D. C., Schroeter, S. C. & Raimondi, P. T. 2004. Spore supply and habitat availability as sources of recruitment limitation in the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 40: 275–284.
- Roberson, L. M. & Coyer, J. A. 2004. Variation in blade morphology of the kelp *Eisenia arborea*: incipient speciation due to local water motion? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 282: 115–128.
- Schiel, D. R. & Foster, M. S. 2006. The population biology of large brown seaweeds: ecological consequences of multiphase life histories in dynamic coastal environments. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 37: 343–372.
- 芹澤如比古・秋野秀樹・松山和世・大野正夫・田中次郎・横浜康継 2001. 水温環境の異なる 2 つの生育地のカジメ群落における現存量、密度、年齢組成の比較. 水産増殖 49: 9–14.
- 芹澤如比古・秋野秀樹・横浜康継 2003. 伊豆下田鍋田湾に生育するカジメ(褐藻, コンブ目)の年齢と形態の関係. 水産増殖 51: 1–6.
- Serisawa, Y., Aoki, M., Hirata, T. et al. 2003. Growth and survival rates of large-type sporophytes of *Ecklonia cava* transplanted to a growth environment with small-type sporophytes. *J. Appl. Phycol.* 15: 311–318.
- 芹澤如比古・上島寿之・松山和世・田井野清也・井本善次・大野正夫 2002. 高知県手結地先に生育するカジメ(褐藻, コンブ目)の年齢と形態の関係. 水産増殖 50: 163–169.

- Serisawa, Y., Yokohama, Y., Aruga, Y. & Bellgrove, A. 2004. Photosynthetic performance of transplanted ecotypes of *Ecklonia cava* (Laminariales, Phaeophyta). *J. Appl. Phycol.* 16: 227–235.
- Serisawa, Y., Yokohama, Y., Aruga, Y. & Tanaka, J. 2001. Photosynthesis and respiration in bladelets of *Ecklonia cava* Kjellman (Laminariales, Phaeophyta) in two localities with different temperature conditions. *Phycol. Res.* 49: 1–11.
- Serisawa, Y., Yokohama, Y., Aruga, Y. & Tanaka, J. 2002. Growth of *Ecklonia cava* (Laminariales, Phaeophyta) sporophytes transplanted to a locality with different temperature conditions. *Phycol. Res.* 50: 201–207.
- 霜村胤日人・長谷川雅俊 2008. 磯焼け域と群落域におけるカジメの生長と光・水温条件との関係. *藻類* 56: 169–178.
- Suzuki, H., Aoki, T., Inomata, E., Agatsuma, Y. & Aoki, M. N. 2019. Effect of breakwater restoration work following the subsidence caused by the 2011 Tohoku Earthquake on the subtidal kelp population. *Phycol. Res.* doi: 10.1111/pre.12376
- Suzuki, H., Aoki, T., Kubo, Y., Endo, H., Agatsuma, Y. & Aoki, M. N. 2017. Distributional changes of the kelp community at a subtidal reef after the subsidence caused by the 2011 Tohoku Earthquake. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 14: 73–83.
- 谷口和也 1990a. 牡鹿半島沿岸におけるアラメ群落の更新過程. *東北水研報* 52: 9–12.
- 谷口和也 1990b. アラメ群落の後継群形成に及ぼす間引き効果. *日水誌* 56: 595–597.
- 谷口和也・磯上孝太郎・小島博 1991. アラメの2～4歳個体の生長および成熟についての観察. *藻類* 39: 43–47.
- 谷口和也・加藤史彦 1984. 褐藻類アラメの年齢と成長. *東北水研報* 46: 15–19.
- 谷口和也・鬼頭鈞 1988. アラメ群落における年級群組成の変動. *日水誌* 54: 1583–1588.
- 谷口和也・小島博・磯上孝太郎 1993b. 褐藻アラメの5, 6歳個体の成長と成熟. *日水誌* 59: 1349–1353.
- 谷口和也・小島博・山田秀秋 1993a. 褐藻アラメの1歳個体における成長と成熟. *日水誌* 59: 441–444.
- 谷口和也・佐藤美智男・大和田淳 1986. 常盤沿岸におけるアラメ群落の変動特性. *東北水研報* 48: 49–57.
- 谷口和也・佐藤陽一・長田稔・末永浩章 1987. 牡鹿半島沿岸におけるアラメ群落の構造. *東北水研報* 49: 103–109.
- 寺脇利信・川崎保夫・本多正樹・山田貞夫・丸山康樹・五十嵐由雄 1991. 海中林造成技術の実証 第2報 三浦半島西部でのアラメおよびカジメの生態と生育特性. *電中研報* U91022.
- 富永春江・芹澤如比古・大野正夫 2004. 高知県土佐湾産カジメにおける葉状部の生産量と葉状部基部の大きさの季節変化. *藻類* 52: 13–19.
- Wernberg, T., Russell, B. D., Moore, P. J. et al. 2011. Impacts of climate change in a global hotspot for temperate marine biodiversity and ocean warming. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 400: 7–16.
- Yokohama, Y., Tanaka, J. & Chihara, M. 1987. Productivity of the *Ecklonia cava* community in a bay of Izu Peninsula on the Pacific Coast of Japan. *Bot. Mag. Tokyo* 100: 129–141.
- 吉田忠生 1970. アラメの物質生産に関する2・3の知見. *東北水研報* 30: 107–112.

(国立環境研究所)