



地中海のイチイヅタ

内村真之*

瀬戸内海区水産研究所 (〒 739-0452 広島県佐伯郡大野町丸石 2-17-5)

Uchimura, M.: *Caulerpa taxifolia* (Caulerpaales, Chlorophyta) in the Mediterranean sea. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 47: 187-203.

Caulerpa taxifolia (Vahl) C. Agardh is an alga of tropical origin used for decoration of aquarium. This alga has been accidentally introduced into the Mediterranean Sea in 1984 (Meinesz and Hesse 1991). In the new environment, this foreign species is progressively spreading at remarkable rate. It has already formed extensive populations along the coasts of France, Italy, Spain and Croatia. The covered zones represented 400 ha in 1992, 1300 ha in 1993 and more than 5000 ha at the end of 1997. Its rapid expansion is due to its surprising resistance to winter temperatures, efficient systems of reproduction and more vigorous development than in the tropical regions. It grows on all types of substrates, including rock, sand, mud, and natural meadows of the marine phanerogams *Posidonia* or *Cymodocea*. It can cover up to 100% of the sea bottom in depths of 1 to 35 m. Below this depth, it has been observed at much smaller densities as far down as 100 m. It grows equally in any kind of waters as well away of sources of pollution as in harbors; it is found off headlands just as well as in sheltered bays (Boudouresque *et al.* 1992, Meinesz *et al.* 1993).

From the Caulerpaales, about 50 terpenes have been identified. The principal secondary metabolite in *Caulerpa taxifolia* is caulerpenyne, which is an acetylenic sesquiterpene. Studies showed that on the one hand, the amount of caulerpenyne is higher in the Mediterranean-adapted green seaweed than in the other tropical species, and on the other hand, this molecule is toxic on several organisms and can be harmful to the marine food web (Guerriero *et al.* 1992, Lemée *et al.* 1993). It has, furthermore, a repulsive effect on herbivorous predators.

The expansion of this invading species is continuing. This trend, as well as the environment impacts, indicates that *Caulerpa taxifolia* is a major risk to the underwater shallow ecosystems of the Mediterranean.

Key Index Words: *Caulerpa taxifolia* - introduced species - Mediterranean - competition - littoral ecosystems

National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, 2-17-5 Maruishi, Ohno, Saeki, Hiroshima 739-0452, Japan

1. はじめに

近年、地中海北西部沿岸域に、在来種でない海藻が移入され大増殖している (Meinesz and Hesse 1991)。この海藻は *Caulerpa taxifolia* (イチイヅタ) で、本来なら世界中の亜熱帯・熱帯海域に 100 種類以上生育している緑藻イワヅタの一種である (Calvert *et al.* 1976)。

C. taxifolia は 1984 年の発見以来、驚異的な速さで地中海諸国沿岸域を覆い始め、1998 年末にはすでに 5 か国、5000 ha にまで広がった。

このような単一種のみによる海底の被覆は、世界にはまったく類を見ない。生態調査・研究が進むに連れて、本来の分布域である亜熱帯・熱帯海域の *C. taxifolia* と地中海の *C. taxifolia* には数々の大きな相違のあることがわかった。

亜熱帯・熱帯海域の *C. taxifolia* は 20 °C 以下における生存は不可能であり、生育場所については、最大水

深 - 30 m までであるが、地中海の移入種は低温に耐性があり冬季 10 °C の水温下でも死滅せず、光がほとんどない水深 - 100 m (Belsher and Meinesz 1995) でも生育可能で、岩の上、砂状地、泥状地、湾内などの懸濁域、透明度の高い海域など、生育条件・場所を問わない。

また、*C. taxifolia* の生殖方法は他のイワヅタ類と同様に雌雄同株で、雌雄配偶子による受精から発生、成長するものと考えられているが、現在のところ地中海の *C. taxifolia* では無性生殖 (栄養繁殖) しか報告されていない (Meinesz *et al.* 1993)。そして、亜熱帯・熱帯海域の *C. taxifolia* の葉状部は最大 25 cm までしか成長しないのに、地中海のものは 65 cm と巨大化をしている。

地中海の *C. taxifolia* のより大きな特徴としては、十数種類の毒性を持つ二次代謝産物を含んでいることである。その中心となるのが caulerpenyne で、亜熱帯・熱帯域の *C. taxifolia* の含有量より 10 倍以上含まれ、その毒性はウニの卵や幼生の発生、成長に異常を起こしたり (Lemée *et al.* 1993, 1996)、人間の組織細胞培養阻害

* 科学技術振興事業団, 科学技術特別研究員

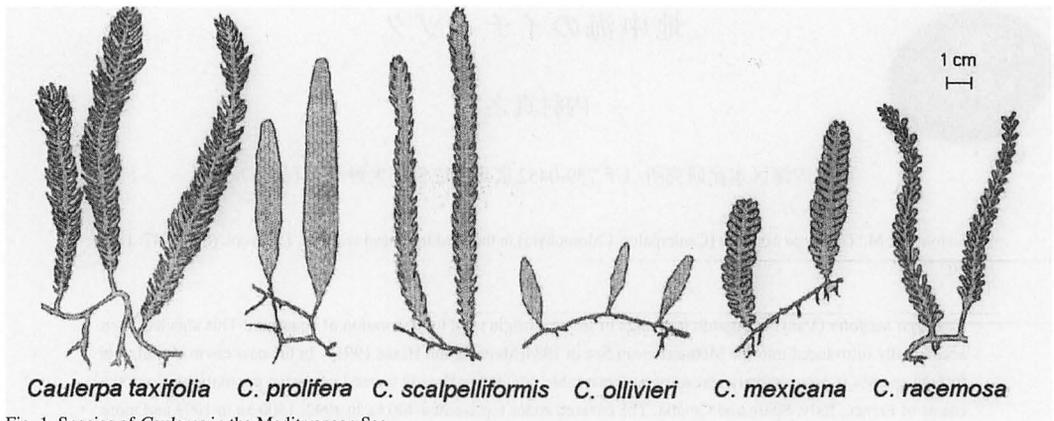


Fig. 1. Species of *Caulerpa* in the Mediterranean Sea

も報告されている (Parent-Massin *et al.* 1996)。この様な毒性のある二次代謝産物のために地中海には捕食者が全く存在せず、従来種である海藻や海産顕花植物などとの光の奪い合いや生育場所の競争 (Villele and Verlaque 1995) だけでなく、甲殻類や軟体動物 (Bellan-Santini *et al.* 1996)、魚類 (Harmelin-Vivien *et al.* 1996) にまでその影響を及ぼしている。また、Uchimuraら (1999b) が、海産動物の生殖機構に影響を及ぼす可能性を示し、地中海を構成しているその他の種の存続、つまり、次世代の資源枯渇問題まで懸念されている。

移入種である *C. taxifolia* が何故この様に変異してしまったのか。その原因には水族館で長期間培養飼育している間や運搬中の温度ショック、水槽水の紫外線殺菌等による遺伝子変化などが考えられる。そうすればこの巨大化や、生殖方法の変化も説明できるのではないだろうか。

ヨーロッパの研究機関や国連プロジェクトで、*C. taxifolia* の除去・撲滅、あるいは有効利用などの方向で研究が続けられているが、現在までその効果的な解決策は見つかっていない。このために *C. taxifolia* の猛威は衰えず拡大し続け、海洋環境問題のみならず、大きな社会問題となっている。

2. Caulerpales (イワツタ目) の分類学的位置

Caulerpales (イワツタ目) は、Feldmann (1946) によって創設された緑藻綱の division に入る嚢状体 (coenocyte) の大型海産緑藻である。Mattox and Stewart (1984) によって提唱された、Ulvoephyceae (アオサ藻綱) に含まれる 6 目; ヒビミドロ目 (Ulotrichales), アオサ目 (Ulvales), ミドリゲ目 (Siphonocladales), イワツタ目 (Caulerpales), カサノリ目 (Dasycladales), フェオフィラ目 (Phaeophylales: Chappell らによって 1990 年

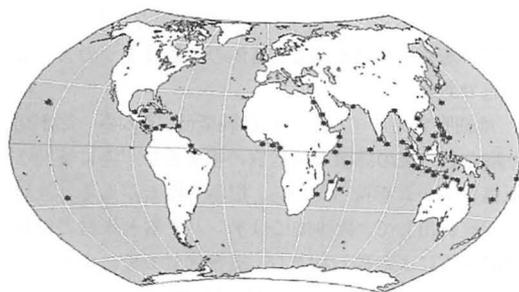
新設) の中に位置している。

Feldmann (1954) は、イワツタ目の特徴として、siphonein と siphonaxanthin を含有する葉緑体 (Chloroplaste) と、炭水化物を含む (Calvert *et al.* 1976) 白色体 (amyloplast, leucoplast, plast amylogene) の 2 つのプラストを持ち (heteroplasty)、生殖時には一つの細胞 (藻体) が成熟する際に、藻体全体がそのまま配偶子嚢となる holocarp (全実性) であるとしている。イワツタ目の雌雄配偶子は、それぞれ 2 本の鞭毛を持ち (Enomoto and Ohba, 1987)、雄性配偶子 (male gamete) が雌性配偶子 (female gamete) よりやや小形の小配偶子 (microgamete) である。この軽度の異形配偶子 (anisogamete, heterogamete) が合体し、異形配偶 (anisogamy) が起る。

heteroplasty であるイワツタ目の細胞壁の主成分は xylan で、homoplasty である他の植物主成分 cellulose とは異なる。

Meinesz (1980) は、イワツタ目をアオサ藻綱の中で、他の目と区別する特徴として次の 3 点を上げている。第 1 に、イワツタ目の藻体は一巨大単細胞多核体であり、仮根 (rhizoid)、匍匐茎 (stolon)、葉状部 (frond) と区分される、それぞれ高等植物の根、茎、葉に相当する偽器官 (pseudo-organ) から構成されている。第 2 に、葉状部、仮根の成長は限界があるために一定の大きさ以上にはならないが、匍匐茎ではその生育環境によって左右されるものの成長限界はない。

しかし、野生藻体では 1 年以上配偶体として生存しているものはなく、藻体の成長は大変速いことから、このようなタイプを偽多年生 (pseudoperennate) と呼ぶことを提唱している。第 3 に、イワツタ目の monogenic (単性) の生活史は球形体 (spherical body)、プロトネマ様体 (protonema-like filament)、成体 (typical type) に

Fig. 2. Distribution of *Caulerpa taxifolia*

分別されるとした。

イワヅタ目は大型海産緑藻類の中で1番種数が多く、220種以上も存在し、雌雄異株(dioecism)であるUdoteaceae (ハゴロモ科)に含まれる14属と、monoecism (雌雄同株)のCaulerpaceae (イワヅタ科)に含まれる2属に分かれる (Goldstein and Morall 1970, Meinesz 1979, 1980)。Caulerpaceaeは、*Caulerpa* (緑藻の属名)と-ella (小さい)という意から付けられた*Caulerpella* (Prud'homme Van Reine and Van Den Hoek, 1990) (ヒメイワヅタ属)に属する*Caulerpella anbigua*の1種と、ラテン語でcaulos (茎)とerpo (這う)の意から作られた*Caulerpa* (Lamouroux, 1809) (イワヅタ属)の73種、亜種まで含むと111種 (Calvert et al. 1976)からなる。*Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh 1817 (イチイヅタ)は、葉状部が針葉樹のイチイ (*Taxus cuspidata*)の葉によく似ていることから命名された。

3. 分布

3-1. Caulerpales (イワヅタ目)の分布

イワヅタ目は地中海において、新しく移入された*C. aulerpa taxifolia* (イチイヅタ)以外に10種類が生育し、このうち7種が地中海西部に存在しその生育北限となっている (Meinesz 1980)。Udoteacea (ハゴロモ科)では、*Pseudochlorodesmis furcellata* (Zanardini) Boergesen, *Udotea petiolata* (Turra) Boergesen (= *Flabellia petiolata* (Turra) Nizamuddin), *Halimeda tuna* (Ellis and Solander) Lamouroux, *Penicillus capitatus* Lamarckの4種であり、Caulerpaceae (イワヅタ科)では、*C. prolifera* (Forsskål), *Caulepa olivieri* (Dostal)と最近イタリアやフランスのマルセイユで発見された*C. racemosa* (Forsskål) J. Agardhの3種である。

また、他の3種はアドリア海北部に局所的に生育する*Ps. tenuis* Ercegovicと地中海東部の*C. scalepelliformis* (Brown ex Turner)と*C. mexicana* (Sonder ex Kützing) (ex *C. crassifolia* (C. Agardh) J. Agardh)である。

5種類のイワヅタ属 (Fig. 1)の中で*C. prolifera* (Forsskål)と*C. olivieri*の2種のみが在来種であり、*C. scalepelliformis*, *C. mexicana*, *C. racemosa*の3種は、紅海からスエズ運河を通じて地中海に移入したレセップス種である。レセップス種とは、1869年にレセップスによって開通したスエズ運河を通じて移入された種のことである。主に船体に付着していたり、船のバラスト水として利用された水塊中に混入し運搬されて移入し、新地に同化した種をいう。

3-2. *C. taxifolia*の分布

*C. taxifolia*は、熱帯性の緑藻で世界中の熱帯・亜熱帯海域であるブラジル、ベネズエラ、コロンビア、コスタリカ、アンティル諸島、セネガル、ギニア湾、紅海、ソマリア、ケニア、タンザニア、モザンビーク、マダガスカル、モルジブ、セイシェル、パキスタン、インド、セイロン、バングラディシュ、マレーシア、インドネシア、フィリピン、ベトナム、中華人民共和国、日本、ハワイ、フィジー、ニューカレドニア、オーストラリア、etc. (Fig. 2)と広域にわたり生息する (Meinesz 1973)。地中海に於いて1984年以前は、*C. taxifolia*の観察報告はない。

4. *Caulerpa taxifolia* (イチイヅタ)の生物学及び生理学的特徴

4-1. 形態的な特徴

地中海における*C. taxifolia*は、1991年 Meinesz と Hesseにより初めて報告された。

*C. taxifolia*は蛍光の緑色のしなやかな緑藻で、その藻体は匍匐茎に特徴がある。

一般的に匍匐茎はなめらかで分枝し、その下方側には基盤に付着するため重力屈性 (geotropism)のある繊維糸状の仮根 (rhizoid)を有している。また、上方に向かっては、正の走光性 (phototaxis)のある葉状部 (frond)が伸び、この部分に数々の扁平な楕円形状の小枝部 (pinnule)があり、その基部はくびれ先端部が微突形である (Fig. 3)。

*C. taxifolia*はしばしばその形態上の類似から*C. mexicana* (Sonder ex Kützing)と間違えられる。しかし、Taylor (1977)はその違いを明確にした。*C. mexicana*の小枝部の長さは幅に比較して2.5から5倍に対して、*C. taxifolia*の小枝部では5から12倍である。また、Meinesz (1994)はそれを確認するとともに、*C. mexicana*の仮根が0.5 cm以下と小さく、加えてそれぞれの仮根の間隔は1 cm以内であるが、*C. taxifolia*の仮根では1~10 cmとより長いことを報告した。

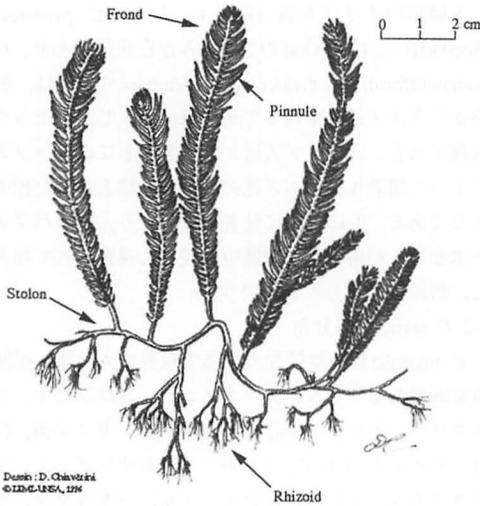


Fig. 3. Morphology of *Caulerpa taxifolia*

Chisholmら(1995)によって、地中海の*C. taxifolia*は*C. mexicana*の変態(metamorphosis)と唱えられたが、MeineszとBoudouresque(1996)は両者が別種であることを主張し、Joussonら(1998)はこれが分子生物学的に異なる種であることを証明した(参照5-1)。

地中海沿岸における*C. taxifolia*の藻体の大きさは、生育している深度と相関がある。海面下-5~-10mのものは、十分に自然光にさらされているために、葉状部は羽状葉かまたは分枝しており、約5~10cmの長さである。より深い場所ではその生育密度は大きく、葉状部の長さも40cm以上、中には65cmにまでも達する。これに対して、一般的な熱帯域の*C. taxifolia*は、深さに関係なく大きさが常に2~25cm範囲にある。stolonは直径1~3mmで、平均の長さは50~80cmであるが、1mに達するものめずらしくはない。また、葉状部は1つの藻体に30から120を有しており、小枝部は直径1mmで、その長さは0.5mmである。

Meineszら(1995)によれば、最繁茂時には13080 frond数/m²、352m stolon長/m²、25000分枝数/m²で、その乾燥重量は480~700g/m²(湿重量約7kg)であった。このような繁茂状況は通常熱帯域の*C. taxifolia*には見られない。

4-2. 細胞学

イワヅタ科の各種は形態的にはその外観が大きく異なるにも関わらず、細胞学的にはその構造がサイフォン状の多核細胞(coenocyte)であることは共通している。つまり細胞隔壁がない単細胞で、多くの繊維状の細胞支柱構造(trabeculae)によってその形が支えられている。表皮近くに数多くの細胞小器官である核、ミ

トコンドリア、プラスト類、ゴルジ体が存在している。細胞質基質は粘性が高く、藻体の内側は1つの大きな液胞である。

単細胞であるイワヅタ科の特徴は、藻体の一部が切り取られた後の急激な原形質の損失を防ぐ為に特別な癒傷システムを持っている。損傷や切断があると液胞液が流れ出して、数秒後にはタンパク質と磷酸多糖類の混合液による砂石状及び、繊維状質の栓により傷を閉鎖させる(Dawes and Goddard 1978)。

4-3. 成長と発達

亜熱帯・熱帯海域に生息する*C. taxifolia*は匍匐茎が伸びると、1番古い部分の葉状部が枯死流失し、新しい匍匐茎から再び葉状部が成長する。このような成長を続けるイワヅタ類は、1年以上生存している部位はなく(Meinesz 1980)、匍匐茎、葉状部のいずれの部位からでも年間を通じて出芽することが可能である。

これに対して地中海の*C. taxifolia*は、季節によってその成長に差がある。海水温が18℃を越えると成長が開始され、温度の上昇と共に成長率は大きくなる(Komatsu et al. 1994b)。春季には0.25~2.8mm/日、夏期は10.4~13.9mm/日(最高32mm/日)成長し、冬期(12月~4月)は、部分的に壊死して小さな藻体になるか枯死する。水平的なコロニーの成長は1~3m/年である。

4-4. 生殖

4-4-1. 栄養繁殖(無性生殖)

イワヅタ類における栄養繁殖は、次の3通りである。

1) 匍匐茎の分割

藻体の拡がりや群落の拡大もなく(匍匐茎は伸長はない)行なわれるもので、波浪や海流の影響で藻体がちぎれたり、温度変化によって枯死流失した部位より藻体が分けられる。

2) 匍匐茎の分枝とその部位の壊死

匍匐茎は伸長しその部位が壊死することによって、二つの藻体に分けられることであり、群落の拡大増加はない。

3) 藻体の一部の分割とその繁殖

これは唯一地中海でみられる生殖方法で、数mmの個体片(匍匐茎、葉状体)からでも出芽し、一つの藻体となり繁殖していく(Meinesz 1992)。

4-4-2. 有性生殖

*C. taxifolia*はイワヅタ目の特徴の一つである、holocarpbyによって繁殖する。つまり核がgameteに変わり、葉状部にできる小さな放出管(papilla)から24時間以内に海水中へ放出されるのである。male gameteと

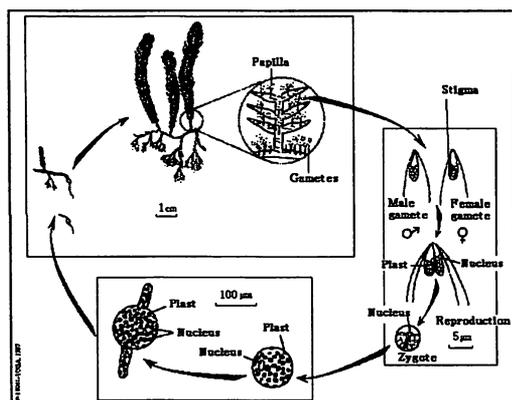


Fig. 4. Theoretical life cycle of *Caulerpa taxifolia* at the tropical sea (Meinesz *et al.* 1997)

female gameteは同じ藻体から放出された後、合体しzygoteを経由して一つの成体となっていく。元来、亜熱帯・熱帯海域での*C. taxifolia*は、雌雄同株(monoecism) (Goldstein and Morall 1970)であるが、地中海ではmale gameteしか発見されていない (Meinesz 1993b)。

地中海の在来種の一つである*C. prolifera*も勿論雌雄同株で、眼点(stigma)を持つfemale gameteは、眼点を持っていないmale gameteよりやや大きい。この接合が観察された (Price 1972) が、その後の発生過程はまだ確認されていない。

亜熱帯・熱帯海域の*C. taxifolia*についても、その生殖過程は仮説のみ (Fig. 4) であるが、今までに報告があった他のイワヅタ科の*C. okamurae* (Ishiwara *et al.* 1981), *C. racemosa* var. *clavifera* (Enomoto and Ohba 1987, Ohba *et al.* 1987), *C. racemosa* var. *peltata* (Ohba and Enomoto 1992) の生殖サイクルを考慮すると、2本の鞭毛を持ったgameteが一つの成熟体より放出された後接合し、zygoteはspherical body (球形体) を経てから、6か月後に成体になると考えられる。これらの有性生殖は夏場、水温の上昇と共に誘発される。このような生殖サイクルは、地中海に生息する他のイワヅタ目的一种である*H. tuna*と、*U. petiolata*とも同じである (Meinesz 1972a, 1972b)。

地中海海域においての*C. taxifolia*のgameteの放出はスペインのマジョルカ島とモナコのマルタン岬でそれぞれ一回ずつ確認されたが、放出管から放出されたgameteは、maleだけであった (Meinesz *et al.* 1993)。

4-5. 二次代謝と毒性

4-5-1. 二次代謝

現在、全海藻類の二次代謝産物としては、約500～

600種類が確認されていて (Hay and Fenical 1988, Faulkner 1984, 1986, 1987, 1988), それらのほとんどがテルペン類, 芳香族化合物, 各種アミノ酸やポリフェノール類である。これらの二次代謝産物は、従属栄養生物 (heterotrophs) である微生物, 寄生虫や付着生物, 競争者との争いの為の自己防御システムであると考えられる (McLachlan and Crairgie 1966, Hornsey and Hide 1974, Faulkner 1987, Harlin 1987, Paul and Fenical 1985, Hay and Fenical 1988)。

*C. taxifolia*にはその他のUlvophyceae (アオサ藻綱) の種と同じように、クロロフィルa, クロロフィルb, β -カロチン, カロチノイド類 (ルテイン, ゼアキサンチン), ステロール (特にclionasterol) が含まれている (Artaud *et al.* 1994)。

イワヅタ科の持つ特徴として毒性の高い物質, 特にテルペン類のsesquiterpene (C_5H_8)³, diterpene (C_5H_8)⁴が多く蓄積されている。中でもコーレルペニン (caulerpenyne) は特徴的で、多くのイワヅタ類に存在している (Paul and Fenical 1986)。sesquiterpeneは, Amicoら (1978) によって*Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamourouxから初めて分離され、その後PaulとFenical (1986) により他の9種類のイワヅタからも分離抽出された。

地中海の*C. taxifolia*もこのcaulerpenyneが二次代謝産物の主成分になっている (Guerrero *et al.* 1992, Guerrero *et al.* 1994)。caulerpenyneは冬期の乾燥藻体中には $3 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 含まれ、夏期にはその10倍の $30 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ が含有される (Valls *et al.* 1995)。

8種類の他のテルペン類, oxytoxine 1, 10,11-epoxycaulerpenyne, taxifoliales A, B, C, D, caulerpenynol, taxifolioneが, Ciminoら (1990) によって抽出された (Fig. 5)。これらの含有量は極めて少ないが、高い毒性を示すものもある。例えば、10,11-epoxycaulerpenyneは、ネズミやハムスターの繊維芽細胞 (fibroblast) に高い毒性を示し (Pesando *et al.* 1994), 多毛類には突然変異が観察された (Guerrero *et al.* 1992)。

テルペン類でない二次代謝産物として重要なのは, caulerpineとcaulerpicineで、この2種類はイワヅタ科に特有な物質であるが、全ての種に含まれているわけではない (Schwede *et al.* 1987)。caulerpicineは, DotyとAguilar (1966), Aguilar-SantosとDoty (1968) によって、初めて*C. racemosa*から長いヒドロキシアミン鎖を有する化合物として抽出された。その後, Mahendranら (1979) によって、この分子はsphingosineの誘導体の化合物であるとされたが、1982年Nielsenらによって、sphinganineのセラミドの誘導体化合物であるとされ

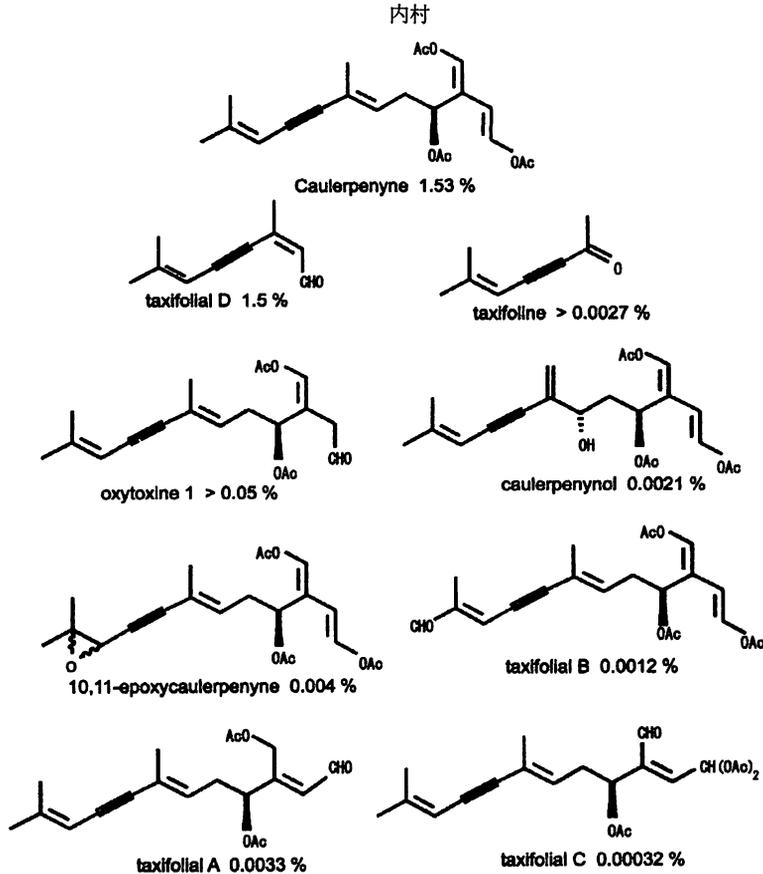


Fig. 5. Chemical structure of 9 terpenoids extracted from *Caulerpa taxifolia* (% on freeze-dried seaweed) (Guerriero *et al.* 1996)

た。caulerpineは赤燈色の色素で, Aguilar-Santos (1970), Aguilar-Santos と Doty (1971)によって *C. racemosa* から分離抽出され, auxineに近い tryptophaneの誘導体の di-indolo pentacyclic と考えられた(Maiti and Thomson 1978)。そしてその役割は, 成長と発芽のホルモンの前駆体 (precursor)と判明した(Schwede *et al.* 1987, Raub *et al.* 1987)。caulerpicineは *C. taxifolia* にその存在は認められていないが, caulerpineは Maiti と Thomson (1978) によって確認されている。

捕食者に対する自己防御の目的として, イワツタ目の二次代謝産物は次の生物的活性を示している。

- 1) 抗バクテリア活性 (Hodgson 1984, Paul and Fenical 1986, 1987, Paul *et al.* 1987, Giannotti *et al.* 1994, Giannotti *et al.* 1996)
- 2) 抗真菌活性 (Paul and Fenical 1986, 1987)
- 3) 多毛類に対する細胞障害 (Dini *et al.* 1992, 1994, 1996, Guerriero *et al.* 1992)
- 4) ウニの卵と幼生における抗有糸分裂活性 (Paul and Fenical 1986, 1987; Lemée *et al.* 1993, 1996, Pesando

et al. 1994, Taibei *et al.* 1994, Taieb and Viscante 1996, Sucri *et al.* 1996)

5) 脊椎動物に対する毒性 (Faulkner 1984, Hodgson 1984, Paul and Fenical 1986, 1987, Lemée *et al.* 1993, Pesando *et al.* 1994, Fischel *et al.* 1994, Lecoix and Vicente 1994, Jouhaud *et al.* 1996, Bartfai and Vicente 1996, Parent-Massin *et al.* 1996)

6) 酵素の活性阻害 (Schwartz *et al.* 1990, Mayer *et al.* 1993)

4-5-2. 毒性

C. racemosa や *C. lentillifera* (クビレツタ, ウミブドウ) は, 伝統的に太平洋沿岸諸国, 日本 (Trono and Toma 1993, Ohno and Largo 1998), ベトナム (Nang and Dinh 1998), タイ (Lewmanomont 1998), マレーシア (Phang 1998), フィジー (South 1998), そして特にフィリピン (Aguilar-Santos and Doty 1968, 1971, Aguilar-Santos 1970, Sotto 1978, Anjaneyulu *et al.* 1991, Perez *et al.* 1992, Trono and Toma 1993, Doumenge 1995, Trono 1998) で水産物 (食品: サラダなど) として消費されて

きた。

*C. racemosa*の養殖は1950年代、Kalawisan島で始まり (Taylor 1977, Modero *et al.* 1987), 3750 kg/ha/年の生産量をあげている (Horstmann 1983)。クビレヅタの養殖はMactan島とCebu島で、15~18 tonnes/ha/年 (Trono 1998)の生産量であるが、これらの海藻は雨季になるとコショウ辛くなる (毒化?) ため、その間は採取が止められている (Aguilar-Santos and Doty 1968, Doty and Aguilar-Santos 1966)。日本では1986年から宮古島でクビレヅタの養殖が始まった (Toma 1988, Trono and Toma 1993) が、現在では沖縄本島 (本部) でのみ行なわれている。

地中海において、*Salpa sarpa* (ヒラダイ) によるシガテラタイプの中毒症が報告されている (De Haro *et al.* 1993)。これは草食性の*Salpa*が*C. prolifera*を摂餌したための毒化ではないかと考えられている (Chevaldonne 1990)。DotyとAguilar-Santos (1966) によれば、海産脊椎動物がイワヅタ類を食することによる毒化は、caulerpineとcaulerpicineが関与していると提唱してい

るが、毒性テストでは証明されていない (Vidal *et al.* 1984, Paul *et al.* 1987, Meyer and Paul 1992, Mac Connel *et al.* 1982)。魚類やウニは、元々、*C. taxifolia*を摂餌することはなく、摂食するのは冬期の毒物活性の低い時期だけなので、現時点では食物連鎖による毒物の蓄積の危険性はないと考えられている。

しかしながら、*C. taxifolia*の主成分であるcaulerpenyneの毒性の研究は近年、盛んに行なわれている。生物の解毒システムの中で最も重要な存在である、チトクロームP450の生理活性にcaulerpenyneが多大な影響を及ぼすこと (Fig. 6) が、カサゴの肝ミクロソームを使って証明された (Uchimura *et al.* 1999a)。また、caulerpenyneがチトクロームP450の*自殺基質 (suicide substrate) であることから (Uchimura *et al.* 1999b)、ゼノバイオティクス (薬物) 代謝システムの破壊はもとより、チトクロームP450の働きの一つであるsteroid hormoneの生合成が出来なくなることになる。steroid hormoneはその分子構造と生理作用から副腎皮質ホルモン (corticoid) と男性ホルモン (androgen)、さらに卵胞ホルモン (estrogen) と黄体ホルモン (progesterin) を含めた女性ホルモン (female sex hormone) に分類されている。つまりこれらの生合成に支障をきたせば生物が生殖活動を損ない、次世代生物集団の存在が危ぶまれるのである。

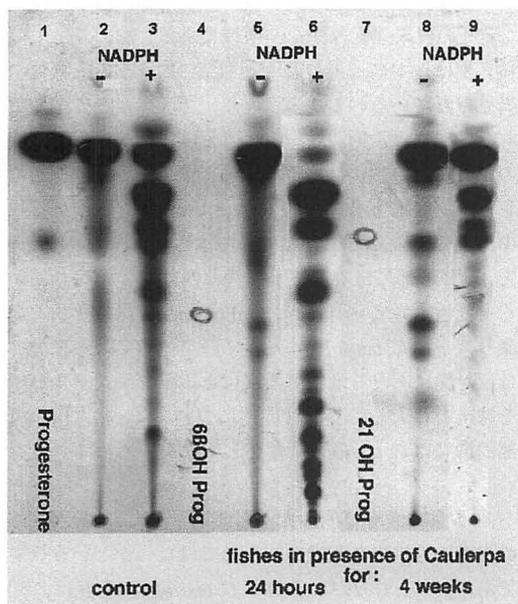


Fig. 6. Autoradiogram of TLC of progesterone metabolites. TLC plate was developed twice with chloroform/ethyl acetate/ethanol (4:1:0.2): progesterone substrate alone (lane 1); NADPH dependent metabolism of progesterone by liver microsomes prepared from: control fish (lanes 2 and 3); fish caged 24 h in the presence of *Caulerpa taxifolia* (lanes 5 and 6); fish caged 4 weeks in the presence of *C. taxifolia* (lanes 8 and 9); authentic 6 β -hydroxy- and 21-hydroxyprogesterone derivatives (lanes 4 and 7) localized under UV illumination (Uchimura *et al.* 1999a).

5. 生態学

5-1. 水深と光量

地中海における *Caulerpa taxifolia* にとって最適水深は、-2 m から -35 m である (Meinesz and Hesse 1991, Meinesz *et al.* 1993a)。しかし、フランスのIFREMER (国立海洋研究所) の海底探査機・Griffon に備え付けられたビデオカメラにより、水深 -100 m で固着生活している *C. taxifolia* が発見された (Meinesz and Belsher 1993, Belsher and Meinesz 1995)。

Komatsu ら (1997) によって、*C. taxifolia* が微量な光量 (1.36 ~ 1.98 mol.m⁻².日⁻¹) でも生育でき、生育可能限界光量が低いことが確認された。この光量は地中海において -50 ~ -99 m の水深と同量の値である。また、光合成活性からこの海藻の生育限界深度は、リヨン湾では約 -25 m、地中海中央部では -90 m 台と推定され、これらの調査や研究結果を裏付けた (Gacia *et al.* 1994)。また、日本は、*C. okamurae* Weber-van Bosse (フサイワヅタ) が同様に水深 -100 m で発見されている

*自殺基質 (suicide substrate): 触媒経路で酵素自身と反応し、活性中心に結合するなどして酵素を不活性化するもの

(Arasaki 1964)。

強光阻害については、 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (12/12 h) になれば成長速度が遅くなる。このことは天然の海域において、4月から8月に水深0～-5 mにおいてその被覆率が下がることから証明された (Komatsu *et al.* 1994)。

5-2. 基質

地中海における *C. taxifolia* はかなり遍在性があり、いろいろな海底基質；岩礁、砂礫、泥や他の植物の上でも生育が可能である (Meinesz and Hesse 1991, Meinesz *et al.* 1993, Ganteaum 1994)。

5-3. 温度

元来熱帯性であった *C. taxifolia* の耐寒性については、枯死に至る最低水温は9℃から10℃である (Komatsu *et al.* 1994a)。つまり、*C. taxifolia* が生育する地中海北西部の冬期における最低水温11～13℃下であるので、生存することができる。しかし、藻体の一部である匍匐茎が伸長を始めるのは、15℃以上である (Komatsu *et al.* 1994b)。最適条件は20℃から30℃で、枯死する最高水温は31.5～32.5℃である (Komatsu *et al.* 1997)が、このような高水温は地中海では未だ観測されていない。

5-4. 栄養塩

地中海の *C. taxifolia* は他の海藻と異なり、栄養塩要因では明確な成長阻害は見られない (Sant *et al.* 1996)。このことは、地中海における *C. taxifolia* が他の海藻や海産顕花植物に対する競争において、その生存能力が高いことを十分裏付けることにもなる (Delgado *et al.* 1996)。

5-5. 乾燥

普通の状態 (湿度70～75%，室温22～24℃) における、乾燥に対する *C. taxifolia* の耐性は約1時間と短い。しかし網やアンカーを収める船倉内 (湿度85～90%，室温18℃) においては、なんと10日間も生存した (Sant *et al.* 1996)。このことはレジャーボートや漁船のアンカーや、網に引っかけられた *C. taxifolia* の藻体は、次の停泊地である遠距離まで運ばれた後も生存する可能性が高いことを示すので、分布の拡大要因と推察されている。

6. 起源と移入

6-1. 起源

亜熱帯・熱帯海域にしか存在していなかった *Caulerpa taxifolia* が何故地中海で発見されたのか。その由来については数多くの論議がなされた。

Chisholm ら (1995) によれば、もともと *C. taxifolia* は地中海に細々と存在、潜伏していたが、量的に少なかったために発見されなかった。しかし、近年の地球温暖化現象は地中海も例外ではなく年々海水温が上昇傾向にあるため、*C. taxifolia* にとってよりよい生育環境になり、急速に増殖し各地に拡がったという説である。しかし、この説は最も起り難いことである。何故ならば、*C. taxifolia* は10℃の冬季3か月間に耐え、枯死しないのである。平均水温が上昇したとしても、0.1～0.5℃位では、急激なこの海藻の繁茂状況を説明しきれないし、また、1年間を通じて平均海面水温が15℃を切らないというよりよい生育環境であるはずの地中海東部、南部海域には *C. taxifolia* が存在していないからである (Meinesz and Boudouresque 1996)。

二番目の仮説として、この *C. taxifolia* はレセップス種 (lessepsienne) であるという (Chisholm *et al.* 1995)。このようにして紅海から地中海に移入されてきたイワヅタとして *C. mexicana* (Sonder ex Kützing) がある。しかしスエズ運河が開通して一世紀以上経過したにもかかわらず、やっとイタリアのシシリー島に達したほどで、その侵入速度はかなり緩慢である。加えて全ての移入種は途中の通過の証明として、数多くの生育地が発見されているのである。レセップス種として移入された動植物は、約200～300種と言われているが、そのほとんどの生物は、紅海と同じ様な生活環境にあるレセップス地方 (province lessepsienne) とも呼ばれる地中海東部でのみで生育している (Lombard 1994)。一方、船体下部に付着して地中海北西部まで運ばれていく可能性も考えられるが、fouling として報告される海藻リストに *C. taxifolia* は入っていない。また、紅海とは反対側にあたる地中海西端にあるジブラルタル海峡を越えて移入してくる可能性については、北大西洋東部海域には *C. taxifolia* は存在していないためありえない。

3番目に最も可能性大として示されたのが、水族館の水槽から排出され定着したのではないかという仮説である。ヨーロッパにおける *C. taxifolia* の存在は、起源は不明であるが、1950年代にドイツ、シュトゥットガルトの Wilhelma zoologisch-botanischer Garten の熱帯水槽中の展示海藻として始まった。そして、80年代前半に水族館間の交換品として、フランスのナンシーやパリの水族館、モナコの海洋博物館へ運ばれた。当時、*C. taxifolia* は、フランスやスペインの熱帯魚屋の店頭やカタログ内で普通に販売されていた。そして1984年、ヨーロッパでは初めて水槽内以外の場所、天然海域で

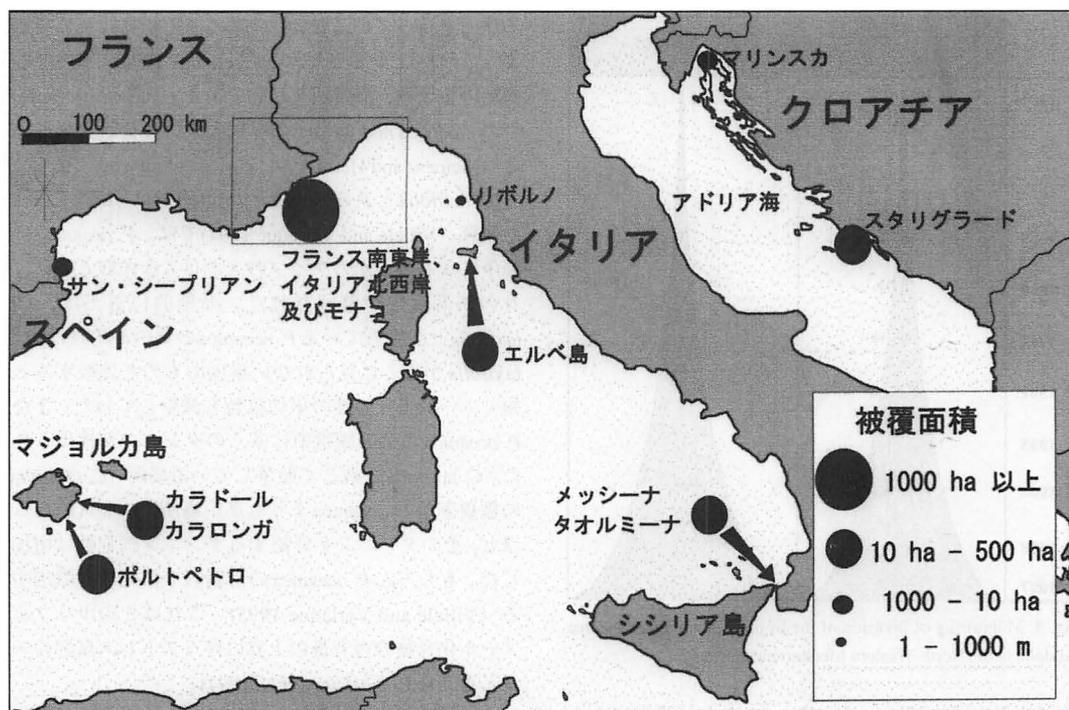


Fig. 7. Monitoring of invasion of *Caulerpa taxifolia* (Meinesz et al. 1997)

ある地中海北西部のモナコ海洋博物館の水深12 mにある排水口前の海底で、被覆範囲1 m²で発見されたのである。また、死んだ珊瑚 (*Porites somaliensis*) の上で生育している *C. taxifolia* がプロバンス地方の Lecques (Var, France) の浅海で発見されたことは、水族館の排水から伝播する可能性を示している。そして、この仮説を分子生物学的に証明したのがスイス・ジュネーブ大学の Jousson ら (1998) で、遺伝子を調べることによって地中海の *C. taxifolia* はヨーロッパ中の水族館にあるそれと同株であると証明した。同時に、彼等は *C. mexicana* と *C. taxifolia* は種レベルで違うもので、*C. taxifolia* は *C. mexicana* の変異種でないかという Chisholm ら (1995) の仮説を退けた。

6-2. 歴史

1984年に初めてモナコ浅海域で発見されて、その5年後の1989年には1~2 haにまでも拡がり (Meinesz and Hesse 1991), 1990年には初めてフランスの海域内であるRoquebrune-Cap Martin (Alpes-Maritimes) で発見された。しかし、地域のダイバーの後日談によれば、すでに1987年から存在していたとのことである。その後、次々とフランス各地で発見され、1991年にはスペインとの国境の街、Saint-Cyprienにまで拡大した。そして、1992年にはイタリアとスペインまで及び、1993年

にはイタリア最南端、シシリア島まで達し、1995年にアドリア海のクロアチア沿岸まで勢力を延ばした (Meinesz et al. 1995; Fig. 7)。

6-3. 移入

6-3-1. 移入の推進力

C. taxifolia の分布域は、1984年モナコで初めて発見された当時わずか1 m²だったのが、今日ではモナコを中心とした沿岸10 kmだけで3000 ha、その被覆率は90%以上を占める。またイタリア、スペイン、クロアチアの3か国で1500 ha以上にまで拡がった (Fig. 8)。成長速度が速いために、わずか1片からでも1年後には7 m²、2年後には28 m²と、年々同心円状に直径3 m位づつその被覆領域は拡大する (Fig. 9)。加えて、後で述べるような繁殖方法などにより、Fig. 10の様に拡大、侵略していく。*C. taxifolia* の成長には季節性があり、6月から11月までの高水温時期にのみ繁茂するだけであるものの、1984年の発見以来、この伸長速度は全く衰えを見せていない。

6-3-2. 繁殖方法

地中海における *C. taxifolia* の有性生殖は未だに確認されていない。つまり栄養繁殖のみで、拡大成長を続けていることになる。繁殖方法の第一は人為的な方法で、船のアンカーの投錨や漁船の網などによって、藻

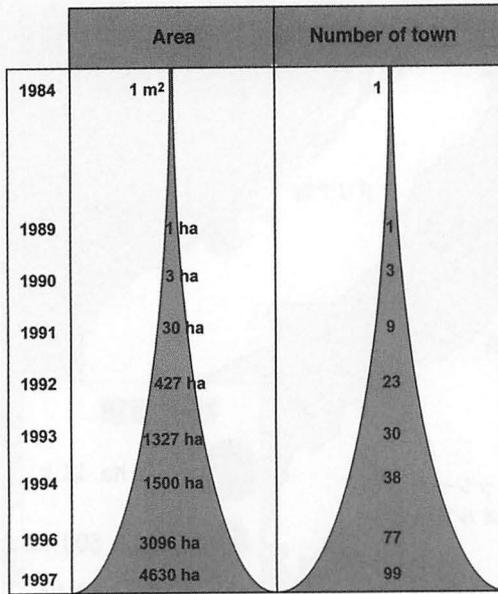


Fig. 8. Monitoring of invasion of the tropical green alga *Caulerpa taxifolia* in the North-Western Mediterranean Sea

体が他の海域に運ばれて定着する。第二は自然による繁殖で、海流の流れによってちぎれた藻体（や、その一部分）が移動し繁殖する。しかし、これは距離にしておよそ1 kmが限度であるために、この*C. taxifolia*の伸長の速さを考えると、レジャーボートや漁船のアンカーや網によって次の係留地まで運ばれたり（乾燥に強い、参照4-5）、トロール船の網に引きずり回されて拡がっていったと考えられる。

6-4. 移入の結果

6-4-1. 植物相への影響

*C. taxifolia*は、すべての海底基質（岩礁、砂礫、泥や他の植物の上など）や波浪の強さに関係なく入植す

る能力を持っているため、従来の植物相を破壊してしまう危険性は非常に大きい（Verlaque 1994）。地中海の藻場の重要種、海産顕花植物である *Posidonia oceanica* や *Cymodocea nodosa* はその存続を大いに脅かされている（Meinesz and Hesse 1991）。

C. taxifolia と *P. oceanica* との競争について調べられた研究（Villele and Verlaque 1994）では、*P. oceanica* に競争による幾つかのタイプのストレス症候群とそれ自身の防御反応が確認された。形態的に言えば、*C. taxifolia* と混生している *P. oceanica* の葉の平均長は、*C. taxifolia* が近くに見られない集団のものと比較すると短く、一株当りの葉の平均枚数も減少していた。また *P. oceanica* の葉の細胞中に多くのタンニンが検出された。*C. taxifolia* と厳しく競争している場所（*C. taxifolia* の被覆率が *P. oceanica* よりも高い場所）になればなるほど、そのタンニンを分泌するタンニン細胞数は増加した。もちろん *P. oceanica* の落葉数や枯死数も増加する（Villele and Verlaque 1995）。これはこのポリフェノール化合物の含有量の上昇に伴うストレス反応の一つと考えられる（Cuny et al. 1994）。

加えて、この *P. oceanica* が枯死した後に残る地下茎（rhizome）や、葉や地下茎などが朽ちた破片が堆積した海底は、*C. taxifolia* にとって藻体をしっかり固定され、固着生活するのに大変に都合のよい基盤となる。

また、この二種間で annual life cycle 上、明確な季節性の違いがある。それは、*P. oceanica* の葉が一年で一番短くなる時期は秋で、この時期 *C. taxifolia* の葉状部は逆に年間を通じて最大長に達しているのである。このように *C. taxifolia* の存在が *P. oceanica* への光を遮り、若芽の成長を抑制する（Meinesz et al. 1993a）。これらの結果、この二者におけるスペースと光の奪い合いにおいては、*C. taxifolia* の方が有利で、逆の現象、つま

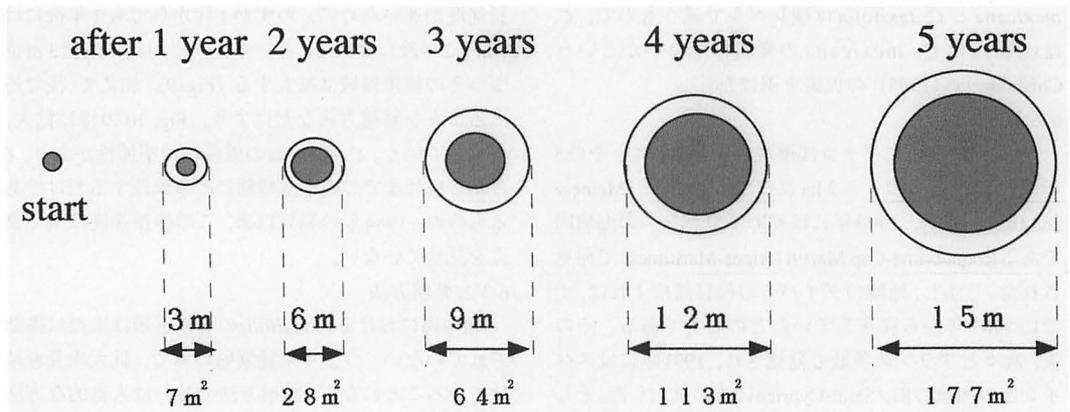


Fig. 9. Growth (vegetative reproduction) of *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean (Meinesz et al. 1997)

Isolated colony

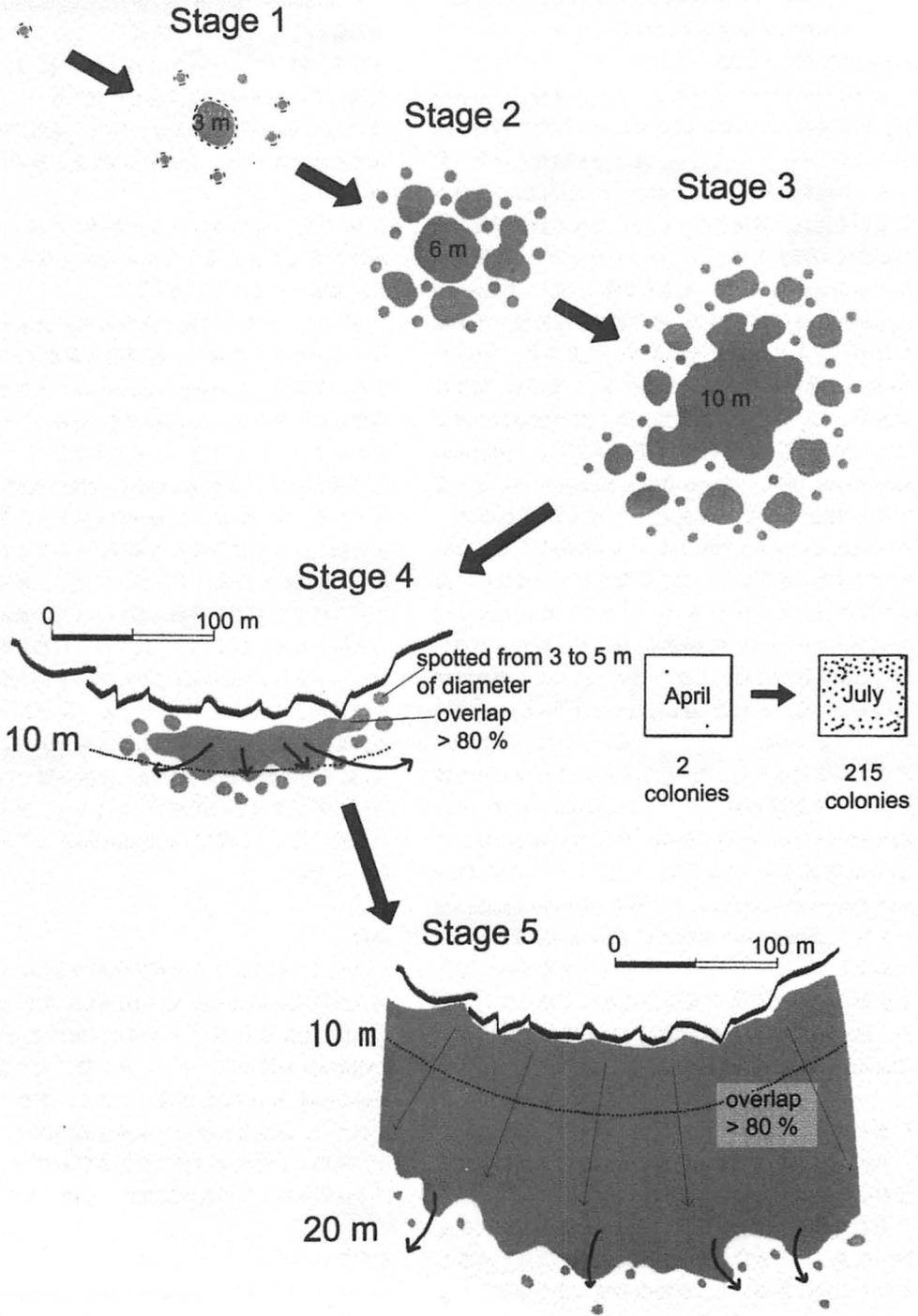


Fig. 10. Description of first five stages of invasion (Meinesz *et al.* 1997)

り *P. oceanica* が *C. taxifolia* を攻めて壊滅させている現象は一箇所も観察されていない (Meinesz *et al.* 1993a)。付着ケイ藻も二次代謝産物の含有量の低い冬期を除いて、*C. taxifolia* の藻体表面には見られない。

6-4-2. 動物相への影響

C. taxifolia の持つ毒である二次代謝産物は、草食魚類、軟体動物、ウニ類の捕食者に対する化学的自己防御の役割を持っているため、ほとんど捕食圧はゼロである (Boudouresque *et al.* 1992)。*C. taxifolia* に被覆されている海域と被覆されていない海域の動物群集の比較が多くの研究者によって行われてきた。堆積土壌中の meiofauna に非常に大きな影響を与え (Poizat and Boudouresque 1996)、また、軟体動物、端脚類や多毛類などのベントス類ではその生育が攪乱され、他の *C. taxifolia* が存在しない地域と比べると、集団数、個体数は減少した。そして、端脚類、多毛類の種類数の減少はみられるが、軟体動物は逆に増加した (Bellan-Santini *et al.* 1994, 1996a, b, Bellan-Santini 1995)。地中海の代表的なウニで、食品として最も消費量の多い *Paracentrotus lividus* の集団は、*C. taxifolia* が存在しない場所では 213 個体/m²、一方、被覆されている場所では 0.2 個体/m² しか発見されていない (Ruitton and Boudouresque 1994)。*C. taxifolia* の拡大に対するの魚類相へ影響を見るためにトランセクト法による視覚的調査によって行われた (Francour *et al.* 1994, Harmelin-Vivien *et al.* 1994)。これらの結果によれば、魚類相の組成には変化はなかったが、引き続いて行われた調査ではその影響が見られた (Francour *et al.* 1995 Harmelin-Vivien *et al.* 1996)。魚類の biomass は、*C. taxifolia* 被覆地域の方が低い。しかし、バラ科の *Coris julis*、*Symphodus ocellatus*、タイ科の *Diplodus annularis* やハタ科の *Serranus cabrilla* などは *C. taxifolia* の被覆海域で集団をなしている。魚類の分布やその豊かさに与える影響は、さまざまな要因が複雑に交絡しているため、*C. taxifolia* のみが影響しているとは断定し難い (Harmelin-Vivien *et al.* 1994)。

7. まとめ

現時点において、*Caulerpa taxifolia* の人間に対する強力な毒性は明白にはされていない。

草食魚類やウニが、冬期に *C. taxifolia* の二次代謝産物が減少したときにそれを捕食した後、人間が消費した場合の食物連鎖による毒物の蓄積もまだ確認されていない。しかし、毒性研究の第 1 に注目されている caulerpenyne だけでなく、それが分解されていく過程

の物質が人間に与える危険性も無視することはできない。

C. taxifolia の地中海への移入が人間に与えるその他の影響のうち、経済的な問題として以下のことがあげられる。第一に、1993 年 3 月 4 日以来、*C. taxifolia* の被覆している海域の浚渫が不可能になった。というのは *C. taxifolia* がこの日より、採取、運搬、販売や、藻体または藻体の一部の海域への廃棄が禁止になったためである。

第二に、一番大きなリスクが伴うのは、長い年月をかけて育んできた豊かな地中海の生態系の均衡が崩れ、破壊されることである。

第三に、今までに地中海沿岸域に従来の集団を作っていた多くの種は、経済的に重要度が高いので、生物の多様性 (diversity of organisms) と生態系における種組成の多様さ (ecological divergence) への影響をみのがすことはできないことである。

地中海における *C. taxifolia* の今後の展開は、2 つ考えられる。第一には、*C. taxifolia* にとって生育環境が 1 番厳しかった北西部を占領後、さらなる拡大が引き続いて、暖かい海域つまり成長に適した地中海東部や南部海域全てをより容易に覆いつくし、地中海の一大占領種となる。第二には、数年後に自然制御がおとづれる。つまり *C. taxifolia* に対してある捕食者がある期を境に増加して、その拡大をストップさせるのである。現在まで、ただ一種類の移入種が大いに繁殖した後、従来の生態系種との競争と環境分離 (住み分け) の時期を経てその繁茂が減少し、そして、従来種と生態系を同一化して、帰化 (naturalization) していくのはまれではない。

謝辞

本研究を行うにあたり終始御指導を頂いたフランス国立膜研究所の Roger SANDEAUX 博士、Jacqueline SANDEAUX 博士、フランス国立医療研究所の Christian LARROQUE 博士と、モンペリエ第二大学理工学部の Jean-Claude BACCOU 講師に、また、本稿をまとめるに当たり、御協力を頂いた水産庁瀬戸内海区水産研究所、藻場・干潟生産研究室長の寺脇利信博士、吉川浩二主任研究官、吉田吾郎研究員に感謝の意を表します。

引用文献

- Agardh, C. A. 1817. Synopsis algarum scandinavicae, adjecta dispositione universali algarum. Berling, Lund.
Aguilar-Santos, G. and Doty, M.S. 1968. Drugs from the sea.

- Marine Technology Society, Washington, D.C.
- Aguilar-Santos, G. 1970. Caulerpin, a new red pigment from green algae of the genus *Caulerpa*. J. Chem. Soc., (c): 842-843.
- Aguilar-Santos, G. and Doty, M. S. 1971. Constituents of the green alga *Caulerpa lamourousii*. Lloydia, 34(1): 3593-3596.
- Amico, V., Oriente, G., Piattlli, M., Tringali, C., Fattorusso, E., Magno, S. and Mayol, L. 1978. Caulerpenyne, an unusual sesquiterpenoid from the green alga *Caulerpa prolifera*. Tetrahedron Letters. (38): 3593-3596.
- Anjineyulu, A. S. R., Prakash and Mallavadhani, U. V. 1991. Two caulerpin analogues and a sesquiterpene from *Caulerpa racemosa*. Phytochemistry 30(9): 3041-3042.
- Arasaki, S. 1964. How to know the seaweed of Japan and its vicinity fully illustrated in colours. Hokuryukan, Japan.
- Artaut, J., Valls, R., Archais, A. and Piovetti, L. 1994. Composition stérolique de l'extrait de *Caulerpa taxifolia* méditerranéenne. p.169. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Bartfai, E. and Vicente, N. 1996. Effets d'une alimentation base de *Caulerpa taxifolia* sur l'histo physiologie de l'appareil digestif de *Liza aurata* (Risso, 1810): poisson teleosteen de Mediterranee. p.329-335. In: Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. and Gravez, V. (eds.) Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Universitat Barcelona Publ., Espagne.
- Bellan-Santini, D. 1995. Faune d'invertébrés du peuplement à *Caulerpa taxifolia*. Données préliminaires pour les côtes de Provence (Méditerranée nord-occidentale). Biol. Mar. Medit. 2(2): 635-643.
- Bellan-Santini, D., Arnaud, P.-M., Bellan, G. and Verlaque, M. 1994. Résultats préliminaires sur la faune d'invertébrés du peuplement à *Caulerpa taxifolia* des côtes de provence (Méditerranée nord-occidental). p.365-369. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Bellan-Santini, D., Arnaud, P. M. and Bellan, G. 1996a. Affinités entre peuplements méditerranéens benthiques avec et sans *Caulerpa taxifolia*. p.387-390. In: Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. and Gravez, V. (eds.) Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Universitat Barcelona Publ., Espagne.
- Bellan-Santini, D., Arnaud, P. M., Bellan, G. and Verlaque, M. 1996b. The influence of the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia* on the biodiversity of the mediterranean marine biota. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 76: 235-237.
- Belsher, T. and Meinesz, A. 1995. Deep-water distribution of the tropical alga introduced into the Mediterranean : *Caulerpa taxifolia*. Aquat. Bota. 51: 163-169.
- Boudouresque, C.F., Meinesz, A., Verlaque, M. and Knoepfler-Peguy, M. 1992. The expansion of the tropical alga *Caulerpa taxifolia* (Chlorophyta) in the Mediterranean. Crypto. Algolo. J. 13(2): 144-145.
- Calvert, H. E., Dawes, C. J. and Borowitzka, M. A. 1976. Phylogenetic relationships of *Caulerpa* (Chlorophyta) based on comparative chloroplast ultrastructure. J. Phycol. 12: 149-162.
- Chappel, D. F., O'Kelly, C. J., Wilcox, L. W. and Floyd, G. L. 1990. Zoospore flagellar apparatus architecture and the taxonomic position of *Phaeophila dendroides* (Ulvophyceae, Chlorophyta). Phycologia 29: 515-423.
- Chevaldonne, P. 1990. Ciguatera and the saupe, *Sarpa salpa* (L.), in the Mediterranean : a possible misinterpretation. J. Fish Biology 37: 503-504.
- Chisholm, J. R. M., Jaubert, J. M. and Giaccone, G. 1995. *Caulerpa taxifolia* in the northwest Mediterranean : introduced species or migrant from the Red Sea? C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life sciences 318: 1219-1226.
- Cimino, G., Crispino A., Di Marzo, V., Gavagnin, M. and Ros, J. D. 1990. Oxytoxins, bioactive molecules produced by the marine opisthobranch mollusc *Oxynoe olivacea* from a diet-derived precursor. Experientia 46: 767-770.
- Cuny, P., Serve, L., Jupin, H. and Boudouresque, C. F. 1994. Les composés phénoliques hydrosolubles de *Posidonia oceanica* (Phanérogame marine) dans une zone colonisée par la Chlorophyte introduite *Caulerpa taxifolia* (Alpes Maritimes, France, Méditerranée). p.355-364. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Dawes, C. J. and Goddard, R. H. 1978. Chemical composition of the wound plung and entire plants for species of coenocytic green alga, *Caulerpa*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 35: 259-263.
- De Haro, L., Treffot, M. J., Jouglaud, J. and Perringue, C. 1993. Trois cas d'intoxication de type ciguatérique après ingestion de sparidae de Méditerranée. Ictyophysiol. Acta 16: 133-146.
- Delgado, O., Rodriguez-Prieto, C., Gacia, E. and Ballesteros, E. 1996. Lack of a severe nutrient limitation of *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh in Cap Martin (Alpes Maritimes, France). p.185-189. In: Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. and Gravez, V. (eds.) Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Universitat Barcelona Publ., Espagne.
- Dini, F., Capovani, C., Durante, M., Pighini, M., Ricci, N., Tomei, A. and Pietra, F. 1996. Principles of operation of the toxic system of *Caulerpa taxifolia* that undertook a genetically

- conditioned adaptation to the Mediterranean Sea. p.247-254. In: Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. and Gravez, V. (eds.) Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Universitat Barcelona Publ., Espagne.
- Dini, F., Guerriero, A., Giubbilini, P., Meinesz, A., Pesando, D., Durand-Clement, M. and Pietra, F. 1992. Ciliates as a probe for biological pollution produced by the seaweed *Caulerpa taxifolia*. 8.1. In: The Third Asian Conference on Ciliate Genetics Cell Biology and Molecular Biology, Shenzhen China, July 1-6.
- Dini, F., Rosati, G., Erra, F., Verni, F. and Pietra, F. 1994. The environmental toxicity of secondary metabolites produced by the Mediterranean-adapted seaweed *Caulerpa taxifolia* using marine ciliate protists as a model. p.203-207. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Doty, M.S. and Aguilar-Santos, G. 1966. Caulerpicin, a toxic constituent of *Caulerpa*. Nature. 211: 990.
- Doumenge, F. 1995. Quelques réflexions sur les algues caulerpes. Biol. Mar. Médit. 2(2): 613-633.
- Enomoto, S. and Ohba, H. 1987. Culture studie on *Caulerpa* (Caulerpales, Chlorophyceae) I. Reproduction and development of *C. racemosa* var. *laetevirens*. Jap. J. Phycol. (Sôru) 35: 167-177.
- Faulkner, D. J. 1984. Marine natural products: Metabolites of marine invertebrates. Natural product reports. 552-598.
- Faulkner, D. J. 1986. Marine natural products: Metabolites of marine invertebrates. Natural Product Reports 3: 1-32.
- Faulkner, D. J. 1988. Marine natural products: Metabolites of marine invertebrates. Natural Product Reports 4: 540-542.
- Faulkner, D. J. 1987. Marine natural products: Metabolites of marine invertebrates. Natural Product Reports 5: 613-663.
- Feldmann, J. 1946. Sur l'hétéroplastie de certaines siphonales et leur classification. C. R. Acad. Sc. Paris 222: 752-753.
- Feldmann, J. 1954. Sur la classification des chlorophycées siphonnées. Congr. Intern. Botan. 8ème Congr. Paris. 17: 96-98.
- Fischel, J.-L., Lemeé, R., Formento, P., Caldani, C., Moll, J. L., Pesando, D., Meinesz, A., Grelier, P. and Milano, G. 1994. Mise en évidence d'effets antiproliférants de la Caulerpényne (de *Caulerpa taxifolia*). Expérience sur cellules tumorales humaines en culture. Bull. Cancer 81(6): 489.
- Francour, P., Harmelin-Vivien, M., Harmelin, J. G. and Duclerc, J. 1994. Evolution des peuplements de poissons, entre 1992 et 1993, dans les zones colonisées par *Caulerpa taxifolia* à Menton. p.379-384. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Ganteaume, A. 1994. Suivi d'une station envahie par l'algue verte *Caulerpa taxifolia* sur la face Est du Cap Martin (Alpes Maritimes, France). p.155-159. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Giannotti, A., Ghelardi, E. and Senesi, S. 1994. Characterization of seawater bacterial communities within environments colonized by the tropical green seaweed *Caulerpa taxifolia*. p.197-201. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Giannotti, A., Ghelardi, E., Dini, F., Pietra, F. and Senesi, S. 1996. Progressive modification of mediterranean bacterial communities along with the spreading of *Caulerpa taxifolia*. p.255-260. In: Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. and Gravez, V. (eds.) Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Universitat Barcelona Publ., Espagne.
- Goldstein, M. and Morrall, S. 1970. Gametogenesis and fertilization in *Caulerpa*. Annals New York Academy of Sciences 175: 660-672.
- Guerriero, A., Meinesz, A., D'ambrosio, M. and Pietra, F. 1992. Isolation of toxic and potentially toxic Sesqui- and Monoterpenes from the tropical green seaweed *Caulerpa taxifolia* which has invaded the region of Cap Martin and Monaco. Helvetica Chim. Acta 75: 689-695.
- Guerriero, A., D'ambrosio, M., Guella, G., Dini, F. and Pietra, F. 1994. Secondary metabolites of the green seaweed *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean sea, and a comparison with ciliates of the genus EUPLOTES. p.171-175. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Guerriero, A., Depentori, D., D'ambrosio, M., Durante, M., Dini, F., Geroni, C. and Pietra, F. 1996. Ecologically harmful though photodegradable terpenoids from the green seaweed *Caulerpa taxifolia* adapted to the Mediterranean Sea. p.233-246. In: Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. and Gravez, V. (eds.) Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Universitat Barcelona Publ., Espagne.
- Harlin, M. 1987. Allelochemistry in marine macroalgae. Critical Reviews in Plant Sci. 5(3): 237-249.
- Harmelin-Vivien, M., Harmelin, J. G. and Francour, P. 1994. Influence de quelques facteurs du milieu sur le peuplement de poissons des prairies à *Caulerpa taxifolia* à Monaco. p.385-391. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V.

- (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Hay, M. E. and Fenical, W. 1988. Marineplant-herbivore interactions: the ecology of chemical defense. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 111-145.
- Hodgson, L. M. 1984. Antimicrobial and Antineoplastic in some south Florida seaweeds. *Botanica Marina* 17: 387-390.
- Homsey, I. S. and Hide, D. 1974. The production of antimicrobial compounds by British marine algae. I. Antibioti-producing marine algae. *Br. Phycol.* 9: 353-361.
- Horstmann, U. 1983. Cultivation of the green alga, *Caulerpa racemosa*, in tropical waters and some aspects of its physiological ecology. *Aquaculture* 32: 361-371.
- Ishiwara, J., Hirose, H. and Enomoto, S. 1981. The life-history of *Caulerpa okamura* Weber van Bosse. p.112-116. In: Fogg, G. E. and Jones, W. E. (eds.) Proceedings 8th International Seaweed Symposium.
- Jouhaud, R., Valls, R., Fourcault, B. and Brusle, J. 1996. Expériences préliminaires d'intoxication alimentaire du Serran *Serranus cabrilla* par *Caulerpa taxifolia*: induction de modifications hépatiques. p.323-328. In: Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. and Gravez, V. (eds.) Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Universitat Barcelona Publ., Espagne.
- Jousson O., Pawlowski J., Zaninetti, L., Meinesz, A. and Boudouresque, C. F. 1998. Molecular evidence for the aquarium origin of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced to the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 172: 275-280.
- Komatsu, T., Meinesz, A. and Buckles, D. 1994. Données préliminaires sur l'influence de la température et de la lumière sur le développement et la croissance de *Caulerpa taxifolia* en culture. p.301-307. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Komatsu, T., Molenaar, H., Blachier, J., Buckles, D., Lemée, R. and Meinesz, A. 1994. Premières données sur la croissance saisonnière des stolons de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. p.279-283. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Komatsu, T., Meinesz, A. and Buckles, D. 1997. Temperature and light responses of alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146: 145-153.
- Lamouroux, J. V. F. 1809. Observations sur la physiologie des algues marines, et description de cinq nouveaux genres de cette famille. *Nouv. Bull. Sc. Soc. Phil. Paris* 1: 330-333.
- Lecoix, E. and Vicente, N. 1994. Effets d'une alimentation à base de *Caulerpa taxifolia* chez *Lisa aurata* (poisson Téléostéen de Méditerranée). p.257-264. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Lemée, R., Pesando, D., Durand-Clement, M., Dubreuil, A., Meinesz, A., Guerriero, A. and Pietra, F. 1993. Preliminary survey of toxicity of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean. *J. Appl. Phycol.* 5: 485-493.
- Lemée, R., Boudouresque, C. F., Gobert, T., Malestroit, P., Mari, X., Meinesz, A., Menager, V. and Ruitton, S. 1996. Feeding behavior of *Paracentrotus lividus* in the presence of *Caulerpa taxifolia* introduced in the Mediterranean Sea. *Oceanol. Acta* 19(3-4): 245-253.
- Lewmanomont, K. 1998. The seaweed resources of Thailand. p.70-78. In: Critchley, A. T. and Ohno M. (eds.) Seaweed resources of the world. Japan International Cooperation Agency Publ., Japan.
- Lombard, P. 1994. *Caulerpa taxifolia*, si au moins nous avions réagi tout de suite...*Med. et Littoral* 1: 11-16.
- Mahendran, M., Somasundaram, S. and Thomson, R. H. 1979. A revised structure for caulerpicin from *Caulerpa racemosa*. *Phytochemist.* 18: 1885-1886.
- Maiti, B. C. and Thomson, R. H. 1978. The structure of caulerpin, apigment from *Caulerpa algae*. *J. Chem. Res. (M)*: 1682-1693.
- Mattox, K. R. and Stewart, K. D. 1984. Classification of the green algae. A concept based on comparative cytology. In: Irvine, D. E. G. and John, D. M. (eds.) Systematics association special vol. no27. Systematics of the green algae. Acad. Press Inc. Publ. London.
- Mayer, A. M. S., Paul, V. J., Fenical, W., Norris, J. N., De carvalho, M. S. and Jacobs, R. S. 1993. Phospholipase A2 inhibitors from marine algae. *Hydrobiol.* 260/261: 521-529.
- McConnell, O. J., Hugues, P. A., Targett, N. M. and Daley, J. 1982. Effect of secondary metabolites from marine algae on feeding by the sea urchin *Littechinus variegatus*. *J. Chem. Ecol.* 8(12): 1437-1453.
- Mclachlan, J. and Crairgie, J. S. 1966. Antialgal activity of some simple phenols. *J. Phycol.* 2: 133.
- Meinesz, A. 1972a. Sur le cycle de l'*Halimeda tuna* (Ellis et Solander) Boergesen. *C. R. Ac. Sc. Paris* 275D: 1363-1365.
- Meinesz, A. 1972b. Sur le cycle de l'*Udotea petiolata* (Turra) Boergesen. *C. R. Ac. Sc. Paris* 275D: 1975-1977.
- Meinesz, A. 1973. Les caulerpales des côtes françaises de la Méditerranée. Biologie et écologie. Thèse Doctorat: Biologie Végétale. Univ. Paris VI.

- Meinesz, A. 1979. Contribution à l'étude de *Caulerpa prolifera* (Forsskål) Lamouroux (Chlorophycée, Caulerpale). Bot. Mar. 12: 117-121.
- Meinesz, A. 1980. Contribution à l'étude des caulerpales (Chlorophytes) avec une mention particulière aux espèces de la Méditerranée occidentale. Thèse d'Etat. Université de Nice.
- Meinesz, A. and Hesse, B. 1991. Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée nord-occidentale. Oceanol. Acta 14 (4): 415-426.
- Meinesz, A. 1992. Modes de dissémination de l'algue *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. Comm. Int. Exp. Sc. Med., Rapp. Comm. Int. Mer Médit. 33: B 44.
- Meinesz, A. 1994. Répartition de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée à la fin de l'année 1993. Histoire d'une colonisation spectaculaire. Les entretiens de Ségur Paris Fr., 1: 8-27.
- Meinesz, A. and Belsher, T. 1993. Observations en sous-marin de *Caulerpa taxifolia* dans l'étage circalittoral de l'est des Alpes-Maritimes. Rapport du Laboratoire Environnement Marin Littoral, Université de Nice-Sophia Antipolis et du Laboratoire d'Ecologie IFREMER Centre de Brest-DEL.
- Meinesz, A., de Vaugelas, J., Hesse, B. and Mari, X. 1993. Spread of the introduced tropical green alga *Caulerpa taxifolia* in northern Mediterranean waters. J. Appl. Phycol. 5: 141-147.
- Meinesz, A., Benichou, L., Blachier, J., Komastu, T., Lemée, R., Molenaar, H. and Mari, X. 1995. Variations in the structure, morphology and biomass of *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean Sea. Bot. Mar. 38: 499-508.
- Meinesz, A. and Boudouresque, C. F. 1996. Sur l'origine de *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. C. R. Acad. Sci. Paris 319: 603-613.
- Meinesz, A., Cottalorda, J. M., Chiverini, D., Braun, M., Carvalho, N., Febvre, M., Ierardi, S., Mangialajo, L., Passeron-Seitre, G., Thibaut, T. and de Vaugelas, J. 1997. Suivi de l'invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* devant les côtes françaises de Méditerranée. Laboratoire Environnement Marin Littoral-CNRS UMR "DIMAR" 6540-Université de NICE-Sophia Antipolis, France.
- Meyer, K. D. and Paul, V. J. 1992. Intraplant variation in secondary metabolite concentration in three species of *Caulerpa* (Chlorophyta: Caulerpales) and its effects on herbivorous fishes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 82: 249-257.
- Nang, H. Q. and Dinh, N. H. 1998. The seaweed resources of Vietnam. p.62-69. In: Critchley, A. T. and Ohno, M. (eds.) Seaweed resources of the world. Japan International Cooperation Agency Publ. Japan.
- Nielsen, P. G., Carle, J. S. and Christophersen, C. 1982. Final structure of caulerpicin, a toxic mixture from the green alga *Caulerpa racemosa*. Phytochemistry 21: 1643-1645.
- Ohba, H. and Enomoto, S. 1987. Culture studies on *Caulerpa* (Caulerpales, chlorophyceae) II. Morphological variation of *C. racemosa* var. *laetevirens* under various culture conditions. Jpn. J. Phycol. 35: 178-188.
- Ohba, H., Nashima, H. and Enomoto, S. 1992. Culture studies on *Caulerpa* (Caulerpales, Chlorophyceae) III. Reproduction, development and morphological variation on laboratory-cultured *C. racemosa* var. *peltata*. Bot. Mag. Tokyo 105: 589-600.
- Ohno, M. and Largo, D. B. 1998. The seaweed resources of Japan. p.1-14. In: Critchley, A. T. and Ohno, M. (eds.) Seaweed resources of the world. Japan International Cooperation Agency Publ. Japan.
- Parent-Massin, D., Fournier, V., Amade, P., Lemée, R., Durant-Clement, M., Delescluse, C. and Pesando, D. 1994. Evaluation of the toxicological risk to man of caulerpenyne using human haematopoietic progenitors, melanocytes and keratinocytes in culture. J. Environ. Health. 47:47-59.
- Paul, V. J. and Fenical, W. 1985. Diterpenoid metabolites from Pacific marine algae of the order caulerpales (Chlorophyta). Phytochemistry 24 (10): 2239-2243.
- Paul, V. J. and Fenical, W. 1986. Chemical defense in tropical green algae, order Caulerpales. Mar. Ecol. Prog. Ser. 34: 157-169.
- Paul, V. J. and Fenical, W. 1987. Natural products chemistry and chemical defense in tropical marine algae of the *Phylum chlorophyta*. Bioorganic Mar. Chemistry 1: 1-29.
- Paul, V. J., Littler, M. M., Littler, D. S. and Fenical, W. 1987. Evidence for chemical defense in tropical green alga *Caulerpa ashmeadii* (Caulerpales: Chlorophyta): Isolation of new bioactive sesquiterpenoids. J. Chem. Ecol. 13(5): 1171-1185.
- Perez, R., Kaas, R., Campello, F., Arbault, S. and Barbaroux, O. 1992. La culture des algues marines dans le monde. IFREMER, Brest, France, 613p.
- Pesando, D., Lemée, R., Durand-Clement, M., Dubreuil, A., Amade, P., Valls, R., Berhaut, J., Pedrotti, M.-L., Fenaux, L., Guerriero, A., Pietra, F. and Meinesz, A. 1994. Risques liés à la toxicité de *Caulerpa taxifolia*. p.265-269. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Phang, S. M. 1998. The seaweed resources of Malaysia. p.79-91. In: Critchley, A. T. and Ohno, M. (eds.) Seaweed resources of the world. Japan International Cooperation Agency Publ. Japan.
- Piozat, C. and Boudouresque, C. F. 1996. Méiofaune du Cap Martin (Alpes-Martimes, France). p.375-386. In: Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. and Gravez, V. (eds.) Second International Workshop on *Caulerpa*

- taxifolia*. Universitat Barcelona Publ., Espagne.
- Price, I. R. 1972. Zygote development in *Caulerpa* (Chlorophyta, Caulerpales). *Phycologia* 11: 217-218.
- Prudhomme van Reine, W. F. and Lokhorst, G. M. 1992. *Caulerpella* gen. nov.: a non-holocarpic member of the Caulerpales (Chlorophyta). *Nova Hedwigia* 54(1-2): 113-126.
- Raub, M. F., Cardellina, J. H. and Schwede, J. G. 1987. The green algal pigment caulerpin as a plant growth. *Phytochemistry*, 26 (3) : 619-620.
- Ruiton, S. and Boudouresque, C.F. 1994. Impact de *Caulerpa taxifolia* sur une population de l'oursin *Paracentrotus lividus* à Roquebrune-Cap Martin (Alpes-Maritimes, France). p.371-378. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Sant, N., Delgado, O., Rodriguez-Prieto, C., Gacia, E., Ribera, G. and Ballesteros, E. 1996. Comparative study of photosynthetic characteristics between some autochthonous Mediterranean dominant macroalgae and *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. p.191-196. In: Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. and Gravez, V. (eds.) Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Universitat Barcelona Publ., Espagne.
- Schwartz, R. E., Hirsch, C. F., Sesin, D. F., Flor, J. E., Chartrain, M., Fromtling, R. E., Harris, G. H., Salvatore, M. J., Liesch, J. M. and Yudin, K. 1990. Pharmaceuticals from cultured algae. *J. Indust. Microbiol.* 5: 113-124.
- Schwede, J. G., Cardellina, J. H., Grode, S. H., James, jr. T. R. and Blackman, A. J. 1987. Distribution of the pigment caulerpin in species of the green alga *Caulerpa*. *Phytochem.* 261(1): 155-158.
- Scuri, R., Della Pietà, F., Mozzachiodi, R., Cinelli, F. and Brunelli, M. 1996. Changes in invertebrate single neuron activity produced by crude extract of *Caulerpa taxifolia*. p.343-348. In: Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. and Gravez, V. (eds.) Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Universitat Barcelona Publ., Espagne.
- Sotto, F. 1978. The culture of *Caulerpa racemosa* in Kalawisan, Mactan Island, Cebu, Philippines: a potential for the seaweed industry. *The Philippine Scientist*: 109-110.
- South, R. G. 1998. The seaweed resources of the south Pacific islands. p.146-155. In: Critchley, A. T. and Ohno, M. (eds.) Seaweed resources of the world. Japan International Cooperation Agency Publ. Japan.
- Taieb, N., Valls, R. and Vicente, N. 1994. Histophysiologie de la glande digestive de *Aplysia punctata* (Cuvier) nourrie avec *Caulerpa taxifolia*. p.251-255. In: Boudouresque, C. F., Meinesz, A. and Gravez, V. (eds.) First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. GIS Posidonie Publ., France.
- Taieb, N. and Vicente, N. 1996. Ultrastructure des cellules de la glande digestive de *Aplysia punctata* nourrie à *Caulerpa taxifolia*. p.315-321. In: Ribera, M. A., Ballesteros, E., Boudouresque, C. F., Gomez, A. and Gravez, V. (eds.) Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Universitat Barcelona Publ., Espagne.
- Taylor, W. R. 1977. Notes on plants of the genus *Caulerpa* in the herbarium of Maxwell S. Doty at the University of Hawaii. *Atoll Res. Bull.* 208: 1-17.
- Toma, T. 1988. Kubire-zuta (umi-budou). p.47-56. In: Shokita, S. (ed) Aquaculture in tropical areas. Midori Shobo, Tokyo.
- Trono, G. and Toma, T. 1993. Cultivation of the green alga *Caulerpa lentillifera*. p.17-24. In: Ohno, M. and Critchley, A. T. (eds.) Seaweed cultivation and marine ranching. Japan International Cooperation Agency Publ., Japon.
- Trono, JR. G. C. 1998. The seaweed resources of the Philippines. p.47-61. In: Critchley, A. T. and Ohno, M. (eds.) Seaweed resources of the world. Japan International Cooperation Agency Publ. Japan.
- Uchimura, M., Larroque, C. and Sandeaux, R. 1999a. The enzymatic detoxifying system of a native mediterranean scorpion fish is affected by *Caulerpa taxifolia* in its environment. *Environ. Sci. Technol.* 33: 1671-1674.
- Uchimura, M., Bonfis, C., Sandeaux, R., Terawaki, T., Amade, Philippe. and Larroque, C. 1999b. Caulerpenyne, The major terpene extracted from the alga *Caulerpa taxifolia* is an inhibitor of cytochrome P450 dependent activities. p.137. In: 11th International Conference on cytochrome p450. Aug. 29 - Sep. 2 Sendai Japon.
- Valls, R., Petard, E., Amade, P., Piovetti, L. and Artaud, J. 1995. Etude de la fraction lipidique de l'algue verte *Caulerpa taxifolia*. *Cryptogamie Algologie* 16(3): 155-156.
- Verlaque, M. 1994. Inventaire des plantes introduites en Méditerranée: origines et répercussions sur l'environnement et les activités humaines. *Oceanol. Acta* 17(1): 1-23.
- Vidal, J.P., Laurent, D., Kabore, A., Rechencq, E., Boucard, M., Girard, J.P., Escale, R. and Rossi, C. 1984. Caulerpin, Caulerpicin, *Caulerpa scalpelliformis*: Comparative acute toxicity study. *Bot. Mar.* 27: 533-537.
- Villele, X. De and Verlaque, M. 1995. Changes and degradation in a *Posidonia oceanica* bed invaded by the introduced tropical alga *Caulerpa taxifolia* in the north western mediterranean. *Bot. Mar.* 38: 79-87.

