

## 室内培養下の褐藻マメタワラの成長・成熟特性

吉田吾郎<sup>1</sup>・荒武久道<sup>2</sup>・寺脇利信<sup>3</sup>

<sup>1</sup> (独) 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)

<sup>2</sup> 宮崎県水産試験場 (〒889-2162 宮崎県宮崎市青島 6-16-3)

<sup>3</sup> 富山県農林水産総合技術センター水産研究所 (〒936-8536 富山県滑川市高塚 364)

Goro Yoshida<sup>1</sup>, Hisamichi Aratake<sup>2</sup> and Toshinobu Terawaki<sup>3</sup>: Growth and maturation of *Sargassum piluliferum* under laboratory culture. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 56: 179–184, November 10, 2008

Long-term culture of Sargassaceous plants under laboratory conditions has rarely been successful. We successfully cultured *Sargassum piluliferum* through its life cycle (from embryo to maturation stage) and maintained the culture over the period of two years in a batch mode. Embryos were isolated from natural thalli and cultured under 20°C, 12L:12D with 100  $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$  illumination. PESI was used for the culture medium. After primary branches started to elongate, the plants were transferred to larger flasks (first to 0.5 L, next to 1 L and finally to 2 L flasks) with aeration. After 161 days, the temperature condition was changed from 20°C to 15°C, under which the cultured plants growing larger in size kept healthy growth. Receptacles were first produced after 176 days, and eggs were released after 208 days. After 291 days, cultured plants reached about 50 cm in mean length and had a mean of 14 primary branches. Culture was maintained with occasional excision of fertile branches, and a mean of 33 branches were produced during the two years. Mean stem height also reached 5.5 cm which showed the growth was remarkably promoted under the culture conditions comparing with natural conditions.

**Key Index Words:** growth, laboratory culture, life cycle, maturation, *Sargassum piluliferum*

<sup>1</sup>National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Fisheries Research Agency, Maruishi 2-17-5, Hatsukaichi, Hiroshima, 739-0452 Japan

<sup>2</sup>Miyazaki Prefectural Fisheries Experimental Station, Aoshima, Miyazaki, Miyazaki, 889-2162 Japan

<sup>3</sup>Fisheries Research Laboratory, Toyama Prefectural Agricultural, Forestry & Fisheries Research Center, Takatsuka 364, Namerikawa, Toyama, 936-8536 Japan

大型褐藻のホンダワラ類は全長数 m に達し、ガラモ場を形成することにより沿岸域において重要な生態学的役割を担っている。一般的にホンダワラ類は極めて明瞭な季節消長を示し、主枝・茎など直立部の急速な伸長や、生殖器床の形成は毎年ほぼ同じ季節に観察される (梅崎 1985)。

海藻類における直立体の形成や、成熟の開始などの生活環上の事象は、多くの場合日長や水温など環境要因の季節的变化により誘導されており、そのために明瞭な季節消長が生じる (Lüning & tom Dieck 1989)。このような海藻類の生活環と環境要因との関係を解明するために、室内培養実験は不可欠である。しかし、ホンダワラ類は室内での長期培養が困難であるとされ、またその藻体サイズから培養実験への供使にも限界があった。これまでに行われたホンダワラ類の培養実験では、ほとんどの場合幼体期の藻体や藻体組織の 1 部が材料として用いられている (e. g., De Wreede 1978, 小河 1982, 1983, Hales & Fletcher 1989, 1990, 吉田ら 1995, 原口ら 2005)。

このような背景の中、タマハハキモク *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Uchida *et al.* 1991) およびアカモク *S. horneri* (Turner) C. Agardh (Uchida 1993) については、1990 年代に生活環全体を通じた室内培養系が確立された。同

培養系では、両種の幼胚を単離後、温度と光周期を制御することによりフラスコ内で最大 25 cm 程度にまで育成し、約数ヵ月程度で成熟藻体を得ている。光周期は 9L:15D と 15L:9D の 2 条件が設定され、両種とも 9L:15D 下で茎・主枝を形成・伸長し、またあるサイズに到達した藻体は 15L:9D 下で 1 ヶ月程度培養された後に生殖器床を形成している。これらの結果より、2 種の生活環は光周期により制御できることが明らかになるとともに、天然の個体群の季節消長においても日長の変化が重要な役割を果たしていることが示唆された (Uchida *et al.* 1991, Uchida 1993)。

ホンダワラ類の室内培養技術は、その確立を通じて上記のような基礎的な生物学的特性を把握できるだけでなく、様々な応用研究を進める上でも極めて有用であると考えられる。しかし、前出の 2 種以降、生活環を通じた長期の培養事例は見あたらない。本研究では、我が国の主要なホンダワラ類の 1 種マメタワラ *S. piluliferum* (Turner) C. Agardh について、生活環を通じた長期室内培養に成功したのでその概要を報告する。また、本種を野外で育成した事例 (寺脇ら 1982) との比較から、室内培養下での藻体の成長・成熟の特性を明らかにし、ホンダワラ類の生活環と環境要因との関係について新たな考察を加える。

## 材料と方法

培養に供したマメタワラの母藻は、2005年6月に瀬戸内海・広島湾内の阿多田島（広島県大竹市）で採集した。成熟した雌雄数個体を持ち帰り、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内の屋外水槽中で培養し、放卵させた。受精を確認後、幼胚を保持した雌性生殖器床を摘み取り、滅菌海水を満たしたシャーレ中で振とうして幼胚を落下させた。落下した幼胚をパスツールピペットにより滅菌海水中で数回洗浄し、培養液を満たした組織培養用24穴プレートの各穴に単離して単藻培養とした。プレートを、20°C、12L:12Dの光周期に設定した培養庫に移し、培養を開始した。光源には白色蛍光灯を用い、光量は培養容器の表面でおよそ100  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ であった。

培養開始後、藻体の成長にしたがって、33日後に各個体を100 mL容の円筒形ガラス容器に移し、さらに46日後には0.5 Lの球形フラスコに移した。球形フラスコではエアポンプによる毎分0.3 L程度の通気を行い、藻体をfree-living状態にして培養した。さらに主枝の伸長が始まり、藻体が大型化するのにもない、74日後には1 Lの球形フラスコに、98日後には2 Lの球形フラスコに移した。この間培養個体数を順次減らし、0.5 Lのフラスコには20個体を、また最終的に2 Lのフラスコには8個体を選抜し移した。

培養期間を通じて培養液にはPESI (Tatewaki 1966)を用い、培養液交換は2~3週間に1回行った。個体の形態形成過程の観察と全長測定を約1カ月ごとに行い、主枝の伸長が始まってからは、主枝数の計数と生殖器床の形成の確認も行った。

2005年12月以降は成熟する個体が順次出現した。成熟個体では生殖器床が形成された主枝の枯死が進み、培養液の濁りの原因となったため、2006年4月、8月、2007年2月には生殖器床を保有した主枝を全て茎上から切除した。しかし培養期間が長期になるに伴い、枯死した落葉の残存などによりフラスコ内の汚れが著しくなったので、2年後の2007年6月に培養を終了した。

培養条件は、前述の通り光周期12L:12D、光量100  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ を基本としたが、一部の個体に傷みが見られた2005年11月に温度を20°Cから15°Cに下げ、これ以後同温度を基本とした。培養中、一部の個体については、基本設定と異なる光周期、温度条件を適用したが、それについては結果の項で観察経過とともに詳述する。

## 結果

本研究における室内培養したマメタワラの成長・形態形成過程をFigs 1~14に示す。また培養を開始して98日から597日後までの、主枝の伸長や切除にともなう培養個体の全長の変化をFig. 15に示す。

2005年6月16日に単離したマメタワラ幼胚 (Fig. 1) のサイズは、長径238 ± 13  $\mu\text{m}$ 、短径188 ± 16  $\mu\text{m}$  (n=20)であった。培養開始後、幼胚は直ちに発芽し、やや扁平した円柱形の第1茎葉を形成した。33日後の7月19日には、3~4枚の糸状の

茎葉を有しており、第1茎葉の長さは1~1.5 cm程度であった (Fig. 2)。これ以降に生じた茎葉は羽状に分岐しており、藻体中心部の主軸先端部から順次らせん状に形成された。74日後の8月29日には、同先端部から2~3本の主枝が発出し、伸長を開始しているのが確認された。発出直後の主枝はやや扁平した円柱状で、羽状に分岐した茎葉と類似していた (Fig. 3)。しかし、その先端は成長点となっており、やがて急速に伸長を開始する点で茎葉と区別出来るようになった (Fig. 4)。98日後の9月22日には、発出直後のものも含めて茎から平均6本の主枝が形成されており、藻体の平均全長は8.4 ± 1.2 cmであった。

新しい主枝は茎葉に代わって藻体の主軸先端部から連続的に形成されたが、それに伴い主軸はその高さを増し、さらに主枝の発出部位の間隔が開くようになって、茎として明瞭になった。この茎に加え、多くの個体が培養期間を通じて付着器の側面や裏面からも主枝を発出し、新たな茎を形成した。これらが伸長することにより、培養器内の藻体密度が増大し成長に負の効果を与えることが考えられたので、最初に形成されたもの以外の茎を切除した。

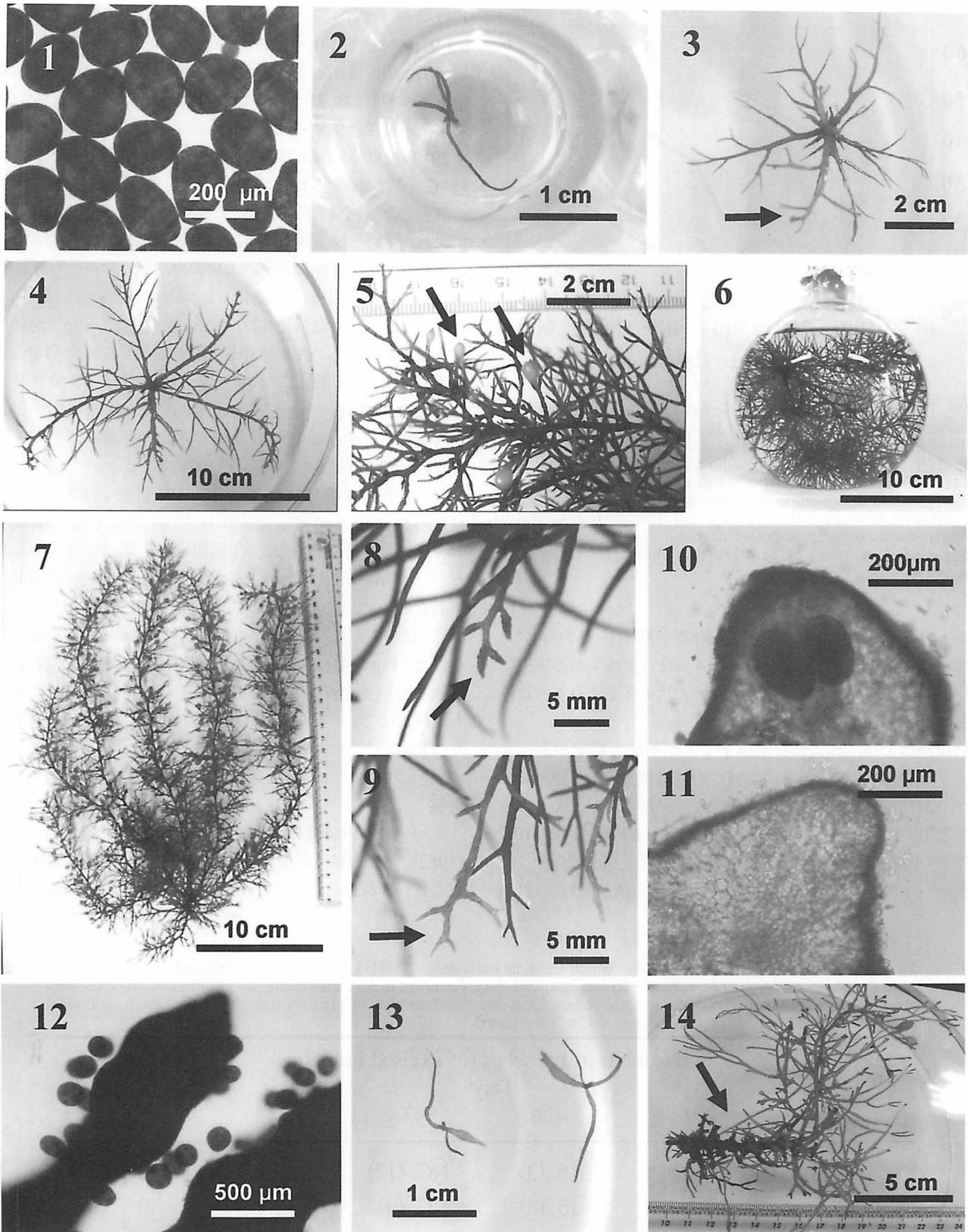
106日後の10月3日には、2個体の主枝に球形、円筒の気胞が形成されているのが確認された (Fig. 5)。長日条件が生殖器床の形成を誘導するというUchida *et al.* (1991), Uchida (1993)の結果を参考に、この時点で4個体を同温・同光量で光周期のみ14L:10Dに設定した培養庫に移した。

143日後の11月9日には、2Lフラスコ内は藻体が充満した状態となっていた (Fig. 6)。同時期に一部の個体で著しく落葉したため、161日後に全ての条件において温度設定を20°Cから15°Cへ変換したところ、著しい落葉は見られなくなった。

主枝の伸長による全長の増加は著しく (Figs 7, 15)、主枝が確認された98日後から初めて生殖器床の形成が確認された176日後の間の日間成長は、12L:12D条件下で0.42 cm/day、14L:10D条件下で0.32 cm/dayであった。生殖器床の形成が進行している間も個体の全長は少しずつ増加し、291日後の2006年4月3日には平均全長は12L:12D条件下で49.9 ± 7.5 cm、14L:10D条件下で45.3 ± 9.6 cmに達した (Fig. 15)。両光周期条件下での平均全長には有意差は無かった。

生殖器床の形成開始は、176日後の12月12日に14L:10D条件、12L:12D条件下のそれぞれ1個体において確認された。その後、202日後の2006年1月4日までに14L:10D条件下の他3個体についても生殖器床の形成が確認された。12L:12D条件下の個体についても順次生殖器床の形成が開始され、227日後の1月29日にはさらに1個体、291日後の4月3日には残る2個体が生殖器床を保有していた。

生殖器床は側枝の先端に形成され、雌性生殖器床は頂端の細い短い円柱状 (Fig. 8)の形状を、また雄性生殖器床は同じく頂端が細く、雌性生殖器床よりも細長い円柱状の形状 (Fig. 9)をしており、横断面にそれぞれ生卵器 (Fig. 10)、造精器 (Fig. 11)が確認できた。208日後の1月10日には最も早い個体で放卵が確認された (Fig. 12)。培養個体の放卵周期については観察をしていないが、234日後の1月26日に雌性、雄性の生



Figs 1–14. Growth and life cycle of *Sargassum piluliferum* under laboratory culture conditions. 1. Collected embryos before isolation. 2. After 33 days. A young plant with several linear cauline leaves. 3. After 74 days. Primary branches (arrow) began to elongate. 4. After 98 days. 5. After 106 days. Vesicles (arrow). 6. A plant in a 2 L flask after 143 days. 7. A plant after 143 days. 8. After 186 days. Female receptacles (arrow). 9. After 181 days. Male receptacles (arrow). 10. After 202 days. Transverse section of a female receptacle. 11. After 202 days. Transverse section of a male receptacle. 12. After 208 days. Released eggs on female receptacles. 13. After 269 days. Young plants grown from embryos in culture. 14. A stem (arrow) of a cultured plant after 743 days.

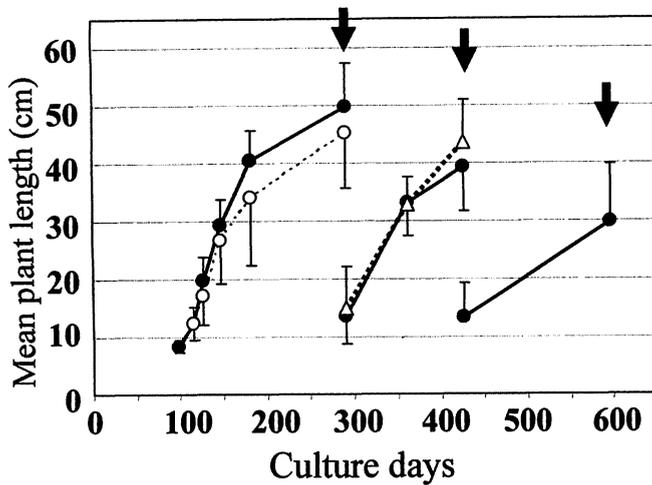


Fig. 15. Changes in mean plant length (with SD) of cultured *Sargassum piluliferum* under 12L:12D with  $100 \text{ E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  illumination,  $20^\circ\text{C}$  although temperature was changed to  $15^\circ\text{C}$  after 161 days (●: the fundamental condition), under 14L:10D with the same illumination and temperature as the fundamental condition after 106 days (○), and under  $20^\circ\text{C}$  with the same photoperiod and illumination as the fundamental condition after 291 days (△). Arrows indicate occasional excision of primary branches after forming receptacles.

殖器床を有する主枝をそれぞれの個体から切断し、同一のフラスコ内で通気培養したところ、2月14日には雌性生殖器床上に幼胚が確認され、その後母藻と同様の糸状の茎葉を有する幼体に成長した (Fig. 13)。

培養個体では、伸長した主枝上で生殖器床の形成が進行する一方、茎上における新しい主枝の形成は依然として継続していた。291日後の2006年4月3日には、長さ1 cm以上の主枝を12L:12D条件下の個体で平均  $13.8 \pm 2.1$  本、14L:10D条件下の個体で平均  $14.3 \pm 4.6$  本有していた。総主枝数では差は無かったが、生殖器床を保有し切除された主枝数は、12L:

12D条件下で平均  $6.5 \pm 0.6$  本、14L:10D条件下で平均  $9.5 \pm 1.9$  本であり、14L:10D条件下の方が多かった。主枝はほぼ発出の順位に従って新しい主枝ほど短く、生殖器床の形成も茎下部の相対的に古い主枝に集中して起こっていた。切除された主枝の長さは9.5～58.0 cmの範囲であった。

291日後以降、両光周期条件より2個体ずつを、12L:12D,  $15^\circ\text{C}$  条件、および12L:12D,  $20^\circ\text{C}$  条件に振り分けて培養を継続した。 $15^\circ\text{C}$  下で培養した4個体について、主枝切除時に保有していた総主枝数、および切除主枝数をTable 1に示す。第1回目の主枝切除以降も、未切除の主枝の伸長と生殖器床形成、および新主枝の形成は継続した。426日後の8月16日には、これらの個体は平均全長  $42.6 \pm 7.8$  cmに達し (Fig. 15)、1個体あたり3～9本の生殖器床保有主枝を有していた (Table 1)。一方、 $20^\circ\text{C}$  下の個体については、同様のサイズまで到達していたものの (Fig. 15)、生殖器床を保有した主枝は0～2本と少なかった。さらに、 $20^\circ\text{C}$  下では藻体の枯死が徐々に進行したため、525日後までに実験を終了した。

$15^\circ\text{C}$  下の4個体については、597日後の2007年2月3日にも5～12本の生殖器床保有主枝を切除した (Table 1)。743日後の6月29日には、生殖器床の形成は確認できなかったが、1個体あたり9～12本の主枝を有していた (Table 1)。培養はこの時点で終了したが、各個体の平均茎高は  $5.5 \pm 0.5$  cmに達しており、依然として先端から新しい主枝の発出が見られた (Fig. 14)。切除した総主枝数と最終の保有主枝数より、最後まで培養を継続した4個体が2年の培養期間中に形成した主枝数は26～40本と計算され、平均は  $33.3 \pm 5.9$  本であった (Table 1)。

### 考察

本研究で室内培養したマメタワラの形態形成過程は、寺脇ら (1982) が鹿児島県薩摩半島で観察したロープ養殖個体の同過程とおおむね合致していた。しかし、室内培養した個体の生活

Table 1. Numbers of primary branches which the four individuals (A–D) of *S. piluliferum* cultured under the fundamental culture condition (12L:12D,  $15^\circ\text{C}$ ) had after 291 days. Numbers in parentheses are the numbers of branches with receptacles, which were excised and removed on each day. Total number of primary branches which each individual produced during 743 days are also shown. NC = Not counted.

Ind.	Number of branches (of excised branches)				Total
	Day				
	291	426	597	743	
A	16 (6)	15 (3)	NC (12)	11 (0)	32
B	19 (11)	15 (8)	NC (9)	12 (0)	40
C	17 (11)	13 (9)	NC (5)	10 (0)	35
D	12 (6)	13 (5)	NC (6)	9 (0)	26
				Mean	33.3
				SD	5.9

環の進行および成長は、野外で育成された個体のそれと比較し著しく速かった。

寺脇ら (1982) の報告では、人工採苗し養殖した個体も連続的に主枝を形成し、採苗して 188 日後に最大 3 本、また 232 日後に 3~5 本の主枝の保有が認められている。また同じく野外で育成した、ヤツマタモク、フタエモク、コブクロモク (寺脇ら 1983a, 1983b, 1983c) やホンダワラ (吉田ら 2008) では、いずれも 1 年間に 2~5 本の新主枝の形成が見られている。しかし、本研究で室内培養したマメタワラは、98 日後にすでに平均 6 本の主枝を保有し、291 日後には約 14 本を保有していた。したがって、野外の環境下と比較し、極めて速い速度で主枝が連続的に形成されていたものと考えられた。また、本種の生殖器床の形成は、野外で育成した個体では採苗しておよそ 1 年後に認められている (寺脇ら 1982) が、室内培養下では最短 176 日後に確認された。天然環境下の藻体では成熟時期は 1 年のある時期の数カ月に限られ、マメタワラについては初夏とされている (吉田 1998)。しかし、室内培養したマメタワラでは、生殖器床を形成した主枝を切除後、若い主枝が直ちに伸長し短期間で生殖器床を形成するために、成熟も断続的に起こっていた。

室内培養下で特徴的な速やかな成長は、主枝だけでなく、茎においても観察された。野外環境下では茎の発達は極めて緩慢であり、養殖個体では、採苗後 250 日で 5~8 mm、1 年後でも 1 cm 以下である (寺脇ら 1982)。また、ホンダワラもマメタワラ同様茎の先端から新主枝を形成するが、屋外水槽において天然の水温、日照条件下で育成したホンダワラの茎高の増加は年間 1 cm 程度である (吉田ら 2008)。一方、本研究で 2 年間培養したマメタワラの個体は平均 5 cm を越える茎高を有していた。茎は新たな主枝の発出に伴って発達するが、その茎高からも室内培養下では成長が顕著に促進されたことが明らかであった。

このように本研究で観察されたマメタワラの著しい成長は、設定した温度、光条件、また栄養塩濃度などが、連続的な主枝の形成・伸長、生殖器床の形成に適していたためと考えられる。またこれらの培養条件に加え、生殖器床を保有した主枝の切除により、茎部や後続主枝の光環境などが適宜改善されたことも連続的な成長・成熟を促進した要因と推察された。

寺脇ら (1982) の報告による鹿児島県の試験海域の水温は、夏季の 28°C 程度から冬季の 15°C 程度まで変動する。この海域では、夏季から 11 月までの秋季に成長の停滞が認められ、急速な主枝の伸長が見られるようになるのは、11 月に水温が 20°C 前後に低下してからである。本研究では、培養初期においては 20°C 下で順調な成長を示したが、ある成長段階もしくはサイズに到達して以降、20°C 下では落葉や藻体の崩壊が観察され、15°C に移すことにより健全さを取り戻した。成長段階による適温の違いはアカモクでも観察されており、幼体期の成長は 20~25°C が適しているのに対し、茎伸長期の成長の適温はより低下する傾向が見られた (吉田 2005)。また、タマハハキモクの幼体の成長は 15°C 下より 20°C 下で活発であったが、主枝の伸長速度は 15°C 下でより大きかった (Uchida

*et al.* 1991)。さらに、複数種のホンダワラ類の主枝先端部を用いて成長適温を調べた原口ら (2005) の報告では、マメタワラ主枝の成長には 15~20°C が最適であった。前述の鹿児島県の養殖場における秋季の成長の停滞は魚類による食害が原因である (寺脇ら 1982) が、本研究の結果から、主枝を伸長させる時期のマメタワラにとっては、生理的にも相対的に低水温の方が適しているものと考えられた。

日長条件は、海藻類の栄養成長や成熟の開始の environmental trigger として極めて重要である (Lüning & tom Dieck 1989)。コンブ目の海藻では、実験的に様々な光周期条件と成長・成熟の関係が調べられており、*Laminaria hyperborea* の新葉形成や *L. saccharina* の子嚢斑形成は短日条件下でのみ進行する (Lüning 1986, 1988)。ホンダワラ類ではコンブ目の海藻ほど同分野の研究は進んでいないが、Uchida (1993) 以降、アカモクは 12 時間以下の明期の光周期条件下で茎を形成・伸長すること (吉田ら 1995)、また短日条件下で誘導されるタマハハキモクの主枝の形成は、暗期の途中で光を照射する night-break 処理により抑制されること (Hwang & Dring 2002) などが解明され、陸上植物の光周性反応との類似性が指摘されている。

本研究において培養途中で光周期 14L:10D に移した個体は、12L:12D 下で培養を継続した個体と比較し主枝の伸長速度に有意差は見られなかった。アカモクの場合、光周期による刺激は茎の分化・形成を誘導し、茎形成以後の伸長は光周期条件には影響を受けないと報告されている (Uchida 1993)。本研究では培養開始時から多くの光周期条件を試行しなかったため、マメタワラの主枝・茎の形成が、厳密な光周期依存性を有しているかどうか確認できなかった。また生殖器床の形成は、14L:10D 条件下でより早く進行する傾向があったが、12L:12D 条件下でも最終的には全ての個体が生殖器床を形成した。したがって、14L:10D 条件下で生殖器床形成が早まる傾向があったのは、同条件の誘導的な作用というよりも、単に明期が長いことによる総受容光量の差異に起因するものとも考えられる。

本研究の結果から、光周期がマメタワラの生活環にどのような影響を有しているか解明は出来なかったが、少なくとも 12L:12D 条件は本種の主枝の形成や生殖器床形成を誘導しうる条件、またはこれらを抑制しない neutral な光周期条件であると考えられ、同条件下で培養することにより持続的な成長・成熟を得ることが出来るものと考えられる。本研究では 2 年で実験を終了せざるをえず、培養下でマメタワラがどれくらいの期間成長を継続できるか確認することは出来なかった。しかし、ホンダワラ類の潜在的な寿命や、形成主枝数における限界値の有無など、基礎的な生物学的特性を把握する上でも、本研究で確立した培養技術は極めて有効であると思われる。

これまでに生活環を通じてホンダワラ類を培養した事例は、本研究のマメタワラを含め 3 種についてのみ報告がある。ホンダワラ類は種により培養の難易度に差があると思われ、ノコギリモクでは主枝の形成が見られた後その伸長は停滞し、継続して育成するのは極めて困難であった (吉田 未発表)。ホンダワ

ラ類の生活環を通じた室内培養系を確立することの技術的な利点として、様々な成長段階の藻体を季節を問わず比較的短期間で生産できること、また狭小なスペースで多くの個体を維持出来、環境条件を厳密に設定した培養が出来ることなどがあげられる。この培養技術は、上記のような生物学的特性の解明だけに留まらず、様々な基礎的・応用的研究に活用できる。例えば、培養個体の形態形成過程の比較や、成熟時期の制御による交配実験などを通じ、多くの種に残された分類学的課題についてアプローチが可能となる。また、ホンダワラ類においては、食用とされ有用生理活性物質が注目されているアカモク (Preeprame *et al.* 2001, 黒田ら 2008) などを除き、産業に直接的に利用されている種は必ずしも多くはない。しかし、現在各地で緊急の課題となっているガラモ場再生に資する増殖技術の開発や、産業に活用が見込まれる種における有用形質の発現機構の解明、選抜育種等に活用することも期待できる。今後多くの種について生活環を通じた培養系を確立し、応用することが望まれる。

## 謝辞

本研究は宮崎県単事業「核藻場造成によるガラモ場復興試験」の成果の一部である。関係者の方々に御礼を申し上げる。

## 引用文献

- De Wreede, R. E. 1978. Growth in varying culture conditions of embryos of three Hawaiian species of *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta). *Phycologia* 17: 23–31.
- Hales, J. M. & Fletcher, R. L. 1989. Studies on the recently introduced brown alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. IV. The effect of temperature, irradiance and salinity on gremling growth. *Bot. Mar.* 32: 167–176.
- Hales, J. M. & Fletcher, R. L. 1990. Studies on the recently introduced brown alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt. V. Receptacle initiation and growth, and gamete release in laboratory culture. *Bot. Mar.* 33: 241–249.
- 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の生育適温と上限温度. *藻類* 53: 7–13.
- Hwang, E. K. & Dring, M. J. 2002. Quantitative photoperiodic control of erect thallus production in *Sargassum muticum*. *Bot. Mar.* 45: 471–475.
- 黒田理恵子・上田京子・木村太郎・赤尾哲之・篠原直哉・後川龍男・深川淳平・秋本恒基 2008. 福岡県筑前海産褐藻アカモク *Sargassum horneri* の成熟と粘質多糖類の変化. *日水誌* 74: 166–170.
- Lüning, K. 1986. New frond formation in *Laminaria hyperborea* (Phaeophyta): a photoperiodic response. *Br. Phycol. J.* 21: 269–273.
- Lüning, K. 1988. Photoperiodic control of sorus formation in the brown alga *Laminaria saccharina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45: 137–144.
- Lüning, K. & tom Dieck, I. 1989. Environmental triggers in algal seasonality. *Bot. Mar.* 32: 389–397.
- 小河久朗 1982. ホンダワラ類の成熟に及ぼす温度の影響 I. ウミトラノオの造卵器. *大槌臨海研究センター報告* 8: 13–19.
- 小河久朗 1983. ホンダワラ類の成熟に及ぼす温度の影響 II. アカモクの造卵器. *大槌臨海研究センター報告* 9: 35–42.
- Preeprame, S., Hayashi, K., Lee, J.-B., Sankawa, U. & Hayashi, T. 2001. A novel antivirally active fucan sulfate derived from an edible brown alga, *Sargassum horneri*. *Chem. Pharm. Bull.* 49: 484–485.
- Tatewaki, M. 1966. Formation of a crustaceous sporophyte with unilocular sporangia in *Scytosiphon lomentaria*. *Phycologia* 6: 62–66.
- 寺脇利信・野沢治治・新村 巖 1982. ホンダワラ類の初期形態形成に関する研究 I. マメタワラ. *藻類* 30: 97–101.
- 寺脇利信・野沢治治・新村 巖 1983a. ホンダワラ類の初期形態形成に関する研究 II. ヤツマタモク. *藻類* 31: 38–43.
- 寺脇利信・野沢治治・新村 巖 1983b. ホンダワラ類の初期形態形成に関する研究 IV. フタエモク. *藻類* 31: 190–195.
- 寺脇利信・野沢治治・新村 巖 1983c. ホンダワラ類の初期形態形成に関する研究 V. コブクロモク. *藻類* 31: 196–201.
- Uchida, T. 1993. The life cycle of *Sargassum horneri* (Phaeophyta) in laboratory culture. *J. Phycol.* 29: 231–235.
- Uchida, T., Yoshikawa, K., Arai, A. & Arai, S. 1991. Life-cycle and its control of *Sargassum muticum* (Phaeophyta) in batch cultures. *Nippon Suisan Gakkaishi* 57: 2249–2253.
- 梅崎 勇 1985. ホンダワラ群落の周年変化. *月刊海洋科学* 17: 32–37.
- 吉田吾郎 2005. 広島湾における褐藻アカモクのフェノロジーとその個体群間分化に関する研究. *水産総合研究センター研究報告* 15: 27–126.
- 吉田吾郎・有馬郷司・内田卓志 1995. 褐藻アカモクの初期生長に及ぼす日長、照度、水温の影響. *南西水研報* 28: 21–32.
- 吉田吾郎・八谷光介・寺脇利信 2008. 天然および水槽培養下における褐藻ホンダワラの成長様式. *藻類* 56: 1–8.
- 吉田忠生 1998. *新日本海藻誌*. 内田老鶴圃, 東京.

(Received Aug. 11, 2008; Accepted Sep. 16, 2008)