

静岡県沼津市平沢地先におけるアントクメのフロロタンニン含量： 藻体部位による違いと季節的变化

秋田晋吾^{1*}・山田博一^{2,3}・伊藤 円^{2,4}・藤田大介¹

¹ 東京海洋大学大学院海洋科学技術研究科応用藻類学研究室
(〒108-8477 東京都港区港南 4-5-7)

² 静岡県水産技術研究所伊豆分場
(〒415-0012 静岡県下田市白浜 251-1)

³ (現所属) 静岡県水産技術研究所駿河湾深層水水産利用施設
(〒425-0032 静岡県焼津市鯛ヶ島 136-24)

⁴ (現所属) 静岡県経済産業部水産業局水産資源課
(〒420-8601 静岡県静岡市葵区追手町 9-6)

Shingo Akita^{1*}, Hirokazu Yamada^{2,3}, Madoka Ito^{2,4} and Daisuke Fujita¹: Phlorotannin contents of *Ecklonia radicata* in Hirasawa, Central Coast of Honshu, Japan: seasonal and within-thallus variations among four parts of thallus. Jpn. J. Phycol. (Sôri) 65: 91-95, July 10, 2017

In the central to southern parts of Japan, grazing by herbivorous fish and sea urchins has deforested ecklonian kelp beds; phlorotannin contents were quantified as an indicator of the unpalatability against herbivores on the 5 ecklonian species, but not on an endemic annual species *Ecklonia radicata*. In the present paper, *E. radicata* was monthly sampled at Hirasawa, Uchiura Bay, Central Pacific coast of Honshu and within-thallus variation of phlorotannin contents (PC) among the four parts of the thallus (apical, middle and basal parts of blade and haptera) was examined from February to December in 2014. The PC in haptera and basal part of thallus drastically decreased from the initial peaks ($5.9 \pm 2.6\%$ d.w. and $2.4 \pm 0.5\%$ d.w., respectively) in February, while those in the other parts were kept low. Annual average of PC was significantly higher in haptera ($2.67 \pm 1.88\%$ d.w.) than in basal ($1.46 \pm 0.39\%$ d.w.), apical ($0.90 \pm 0.39\%$ d.w.) and middle parts of blade ($0.87 \pm 0.42\%$ d.w.) ($p < 0.001$). These results suggest that young sporophytes of *E. radicata* defend themselves chemically against herbivores in addition to the size escape previously reported by the authors.

Key Index Words: anti-grazing strategy, chemical defense, *Ecklonia radicata*, phlorotannin, within-thallus variation

¹Laboratory of Applied Phycology, Graduate School of Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7 Konan, Minato, Tokyo 108-8477, Japan

²Izu Branch, Shizuoka Prefectural Research Institute of Fishery, 251-1 Shirahama, Shimoda, Shizuoka 415-0012, Japan

³(Present affiliation) Suruga-Bay Deep Seawater Aquaculture Research Center of Shizuoka Prefectural Research Institute of Fishery, 136-24 Iwashigashima, Yaizu, Shizuoka 425-0032, Japan

⁴(Present affiliation) Fishery Management Division, Shizuoka Prefectural Government, 9-6 Otemachi, Aoi, Shizuoka, Shizuoka 420-8601, Japan

*Author for correspondence: akita4567@gmail.com

緒言

アントクメ *Ecklonia radicata* (Kjellman) Okamura は、本州太平洋沿岸中・南部および四国、九州に分布する本邦固有の1年生コンブ目海藻で(川嶋 1989)、最近の分子系統学的研究では、ネコアシコンブ科 (Jackson *et al.* 2017)、カジメ属 (Rothman *et al.* 2015) に含まれている。これまで、アントクメに関する研究は、季節的消長(熊本: 右田 1985, 徳島: 小島・石田 1989, 高知: 筒井・大野 1993, 和歌山: 木村 1995, 伊豆大島: 駒澤ら 2006, 駒澤ら 2013, Komazawa *et al.* 2015, 伊豆半島西部: Akita *et al.* 2014)、純生産量(駒澤ら 2010)、配偶体における成長と成熟の至適温度(駒沢・坂西 2009)、付着器の成熟(Akita *et al.* 2016)などの生態的研究が行われ、さらに、増殖(駒澤ら 2007)にも関心が払われている。しかし、植食動物と関連した研究は、海底でガンガゼ *Diadema setosum* による

摂餌の影響を調査した道津(2002)と、室内実験でクロアワビ *Haliotis discus discus* に対する餌料効果を調べた駒澤(2008)に限られる。

近年、南日本沿岸では磯焼けが拡大し、本種をはじめとするカジメ属海藻の減少が深刻化している(水産庁 2015)。多くの磯焼けは、植食動物の摂餌圧の増大が主要因であることから、カジメ属海藻では化学防御物質であるフロロタンニンの含量について関心が高まっているが(野田ら 2013)、アントクメについては調べられていない。筆者らは、アントクメの分布北限に近い本州中部太平洋沿岸の静岡県沼津市平沢地先において、ガンガゼ優占域でも沖合を中心に本種が生育していることを確認し、ガンガゼの活動が低下する冬から春に急成長して被食を回避している可能性を示したが(Akita *et al.* 2014)、化学防御の有無についても検討が必要である。フロロタンニンの含量は、同一種

内においても、個体の大きさや部位、採集時期や場所、食害の有無などにより変動することが知られており (Ragan & Glombitza 1986, Targett & Arnold 1998, Amsler & Fairhead 2006, Amsler 2008), 同属の *Ecklonia radiata* (C.Agardh) J.Agardh では幼体のフロロタンニン含量が成体より高いこと (Steinberg 1989), カジメ *Ecklonia cava* Kjellman では付着器より葉状部でフロロタンニン含量が高いこと (Chowdhury *et al.* 2011) が報告されている。

そこで、本研究では、アントクメの化学防御能を検討するための基礎的なデータを得るために、藻体の部位ごとのフロロタンニン含量を調べるとともに、被食割合の季節変化を明らかにしたので報告する。

材料と方法

サンプルの採集と処理

アントクメは、2014年2～12月に毎月1回、静岡県沼津市平沢地先 (35°02' N, 138°86' E) の水深13 m付近で、SCUBA潜水により8個体を採取し、クーラーボックスに入れて実験室に持ち帰った。なお、2014年1月にはアントクメの幼胞子が芽生えており、採集を行ったが、葉長が平均 1.6 ± 1.2 cm と小さかったため、分析を行わなかった。

藻体は、実験室に持ち帰った後、葉長 (cm) および食痕の有無を記録し、採取藻体に占める被食藻体の割合を算出した。フロロタンニンの定量には、葉状部の先端部、中間部、基部 (成長組織を含む) および付着器の根枝の4カ所から切り出した藻体片を用いた (Fig. 1)。藻体片は、葉状部の各部位では 5×5 cm, 付着器では長さ3 cm程度の根枝2～3本をそれぞれ切り出し、湿らせたペーパータオルで泥などの付着物を除去してから、暗所で風燥した。風燥したサンプルは、シリカゲルとともにチャック付きポリ袋に入れ、ディープフリーザー (-30°C) で凍結乾燥した後、乾重量を測定した。また、分析した試料の子嚢斑の有無についても記録した。なお、調査期間中、アントクメの葉状部は、6月に最大となった後、先枯れが顕著となり、10月には消失し、それ以降は12月まで付着器のみが残存した。そのため、定量できた期間は各部位で異なり、葉状部の先端および中間部では2～8月、基部では2～9月、根枝では2～12月となった。

フロロタンニンの定量

凍結乾燥した葉片および根枝は、ハサミやミキサーで細かく切断した後、硝子製ホモジェナイザー (三商印 81-0441) を用い、60%メタノール中で完全に破碎した。その後、冷蔵庫 (4°C) に24時間静置し、遠心分離 (3,500 rpm \times 5 min, 20°C) 後の上澄み液をフロロタンニン抽出液とした。

フロロタンニン含量は、津志田 (2000)、野田ら (2013) に従い、Folin-Denis法で定量した。標準物質にはフロログルシノール (和光 CAS No. 108-73-6) を用い、波長725 nm (日立 U-3310) の吸光度で検量線を作成した。また、各文献と比較するために、フロロタンニン含量は、乾重量1

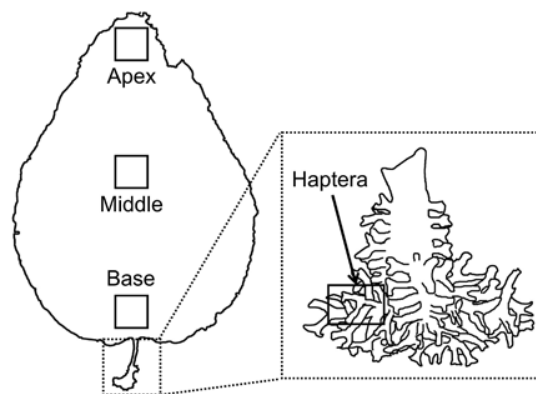


Fig. 1. Thallus parts of *Ecklonia radicata* used for the quantification of phlorotannin contents.

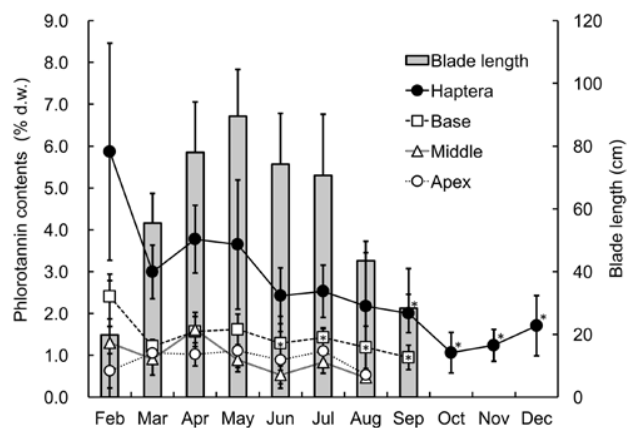


Fig. 2. Seasonal variations in blade length (shown as bar graphs and right axis) and phlorotannin contents (% d.w.) in haptera, basal, middle and apical parts of blade in *Ecklonia radicata* (n = 8). Vertical bars and asterisks indicate standard deviation and sorus formation parts and period, respectively.

gあたりの割合 (% d.w.) で示した。

データの処理

データの解析には、統計解析ソフト R (R core team 2015) を用いた。葉長と葉状部各部のフロロタンニン含量の関係を Spearman の順位相関で調べた。また、藻体各部位のフロロタンニン含量 (% d.w.) の差は、Kruskal-Wallis 検定および Bonferroni の多重比較で検定した。

結果

アントクメの葉長および各部位のフロロタンニン含量の季節的变化を Fig. 2 に示した。アントクメは、1月に芽生え、5月まで伸長し葉長が最大 (89.5 ± 16.2 cm) となった。7月からは先枯れが顕著となり葉長が減少し、10月に葉状部が

消失した後は、付着器のみが12月まで残存した。子嚢斑の形成は、葉状部の基部と根枝において認められた。葉状部の基部では、6月に1藻体のみで認められたが、7～9月は分析した全ての藻体に子嚢斑が形成されていた。一方、根枝では、9～12月に全ての採集藻体で子嚢斑形成が認められた。フロロタンニン含量は、根枝では、2月に $5.9 \pm 2.6\%$ d.w.と最も高く、3月に大きく減少し約 3.0% d.w.となった後、5～6月と9～10月の2回、およそ 1.2% d.w.ずつ減少した。葉状部基部でも、根枝の場合と同様、2月に最も高く、 $2.4 \pm 0.5\%$ d.w.を記録したが、3月以降は 1.4% d.w.前後の値を示した。葉状部中間部では、4月に最も高い含量($1.6 \pm 0.4\%$ d.w.)を記録した後に減少し、5～8月は $0.5 \sim 0.8\%$ d.w.であった。葉状部先端部では、2月に $0.6 \pm 0.4\%$ d.w.であったが、3～7月はおよそ 1.0% d.w.で推移し、8月に再び $0.5 \pm 0.1\%$ d.w.に減少した。葉長と葉状部各部位のフロロタンニン含量の相関係数は、基部では $r^2=0.21$ ($p=0.662$)、中間部では $r^2=0.39$ ($p=0.396$)、先端部では $r^2=0.68$ ($p=0.110$)であった。

アントクメ各部位におけるフロロタンニン含量の年平均値は、根枝で $2.67 \pm 0.97\%$ d.w.と有意に高く ($p < 0.001$)、基部 ($1.46 \pm 0.39\%$ d.w.) がこれに次ぎ、先端部 ($0.90 \pm 0.39\%$ d.w.) と中間部 ($0.87 \pm 0.42\%$ d.w.) は同程度であった (Fig. 3)。なお、葉状部の基部、中間部および先端部の間には有意差は認められなかった ($p > 0.01$)。

採集したアントクメの葉状部には4月から食痕が認められた。採集個体に占める被食藻体の割合は徐々に増加し、6月以降は採取した全ての藻体に弧状の連続した食痕が確認された (Fig. 4)。分析に用いた藻体に確認された食痕は葉状部の先端部や縁辺部に限られ、採集地点の周囲でも被食により葉状部の大部分を失った藻体は見当たらなかった。

考察

ポリフェノール類の一種であるフロロタンニンは、フロログルシノール (1, 3, 5- トリヒドロオキシベンゼン) の重合体の総称で、褐藻類に特異的な二次代謝産物である。藻体では細胞内の physode に含まれ、小胞体で合成された後、ゴルジ体から分泌されると考えられている (Schoenwaelder 2002)。フロロタンニンは、植食動物に対する摂餌忌避や消化阻害、UV-B からの防御、細胞壁の構成要素、外傷の修復、基質への付着などに関与する (Ragan & Glombitza 1986, Targett & Arnold 1998, Amsler & Fairhead 2006, Amsler 2008)。近年は、植食動物に対する防御物質として着目されることが多く、数々の研究が行われてきた (参照, Amsler & Fairhead 2006, Amsler 2008)。国内のカジメ属海藻では、5種 (当時アラメ属とされていた2種も含む) でフロロタンニンに関する知見が得られていたが (野田ら 2013)、残されていたアントクメについて、今回、部位別の季節的変化を明らかにすることができた。

一般に、褐藻類のフロロタンニン含量は $1 \sim 10\%$ d.w.と

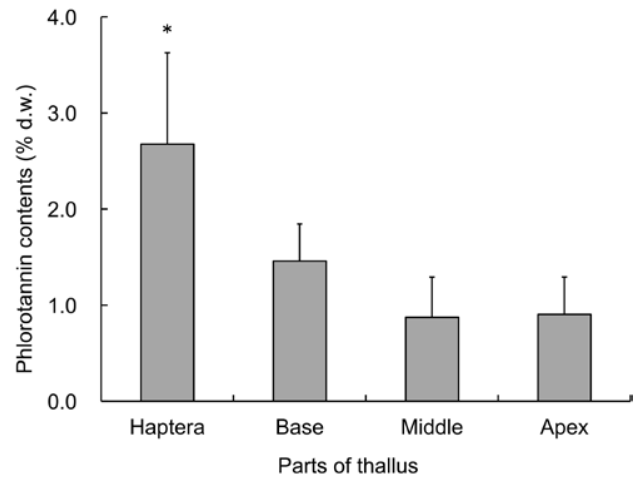


Fig. 3. Comparison of yearly averages of phlorotannin contents (% d.w.) in haptera, basal, middle and apical parts of blade in *Ecklonia radicata* (n = 8). Vertical bars and asterisks indicate standard deviation and significant difference among the parts by $p < 0.001$, respectively.

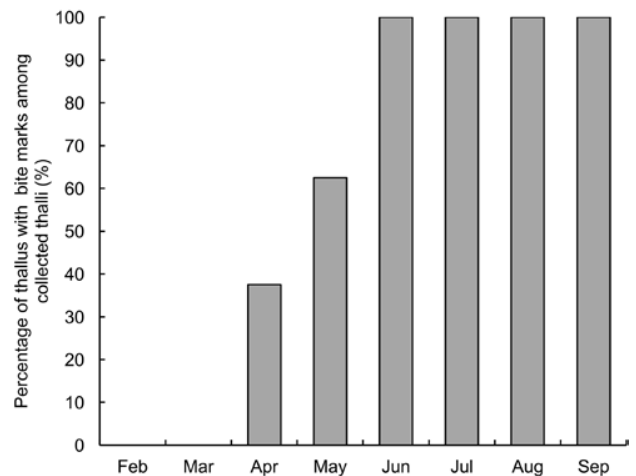


Fig. 4. Seasonal variation in the percentage of thalli with bite marks among collected *Ecklonia radicata* thalli (n = 8).

されている (Ragan & Glombitza 1986)。アントクメの葉状部におけるフロロタンニン含量は、基部では2月を除き 1.5% d.w.程度、中間部と先端部では 1.0% d.w.程度であった。また、年平均では、葉状部で最も含量が高かった基部においても、カジメ属5種で最も含量が低かったサガラメ *Ecklonia arborea* (Areschoug) M.D.Rothman, Mattio & J.J.Bolton ($2.7 \pm 1.4\%$ d.w.) (野田ら 2013) の半分程度しか含まれていなかった。すなわち、アントクメの葉状部は、褐藻類の中でもフロロタンニン含量が非常に低いといえる。これまでに、室内実験で、クロアワビに対するアントクメの餌料効果が調べられているが、他の海藻と比べて遜色はなく (駒澤ら 2008)、長崎県松島周辺で行われた野外摂

餌実験においてもガンガゼは、ワカメ *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar やアカモク *Sargassum horneri* (Turner) C. Agardh など供試海藻 6 種の中でアントクメを最も多く摂餌している (道津ら 2002)。このように、アントクメの葉状部は植食動物の嗜好性が高く、化学防御能は低いと判断できる。また、今回、アントクメの採集を行った伊豆半島西岸では本種が普通に地域住民の間で食用とされており (秋田・藤田 2015)、特に渋みが問題となっておらず、少なくとも葉状部においてフロロタンニン含量がかなり低いことを裏付けている。

アントクメ葉状部は、5 月まで伸長した後、7 月頃まで大きさを維持し、以降は先枯れが顕著となり、10 月には葉状部が完全に消失した。ただし、莖状部と根枝は、4 月に最大となった後、ほぼそのままの大きさが維持され、葉状部が枯死流出した後も 12 月まで残存する (Akita *et al.* 2014)。フロロタンニン含量は、根枝と葉状部の基部では 2 月に最高値を示し、その後、減少した。しかし、葉状部の先端部および中間部では、明瞭な季節変化は認められなかった。葉長とフロロタンニン含量との相関係数は、葉状部先端部でのみ高い値 ($r^2=0.68$) を示したものの、葉状部の中間部と基部ではかなり低かった ($r^2 < 0.40$)。したがって、Kamiya *et al.* (2010) が調べたホンダワラ類の場合と同様に、アントクメにおいても、藻体の大きさとフロロタンニン含量の季節変化には関連性がない可能性が高い。なお、葉状部先端部のみで葉長と高い相関が認められた理由は不明である。これについては、今後、末枯れとの関連性など、調査したい。

アントクメの子嚢斑形成は、葉状部の基部で 6~9 月、根枝で 9~12 月に認められた。韓国産カジメの栄養組織と成熟組織で粗フロロタンニン、phlorofucofuroeckol-A や dieckol を比較した結果、dieckol のみが成熟組織で有意に高いことが報告されている (Chowdhury *et al.* 2011)。アントクメにおいて、子嚢斑形成期の前後における粗フロロタンニン含量は、葉状部基部と根枝のどちらにおいても、大きな差は認められず、韓国産のカジメと同様であった。なお、根枝において 10 月に約 1.0% d.w. フロロタンニン含量が低下しているが、子嚢斑形成は 9 月から全ての分析藻体で認められたため、含量の低下との関連性はないと考えられる。

アントクメ葉状部各部位のフロロタンニン含量を年平均値で比較すると、基部で先端部および中間部の約 1.5 倍の値を示したが、有意差は認められなかった。一方、根枝では、いずれの月においても、葉状部各部位に比べてフロロタンニン含量が有意に高かった ($p < 0.001$)。これまで、大型褐藻類では、コンブ目の *Agarum fimbriatum* Harvey, *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie (Ragan & Glombitza 1986) と韓国産のカジメ (Chowdhury *et al.* 2011)、およびチロプテリス目の *Saccorhiza polyschides* (Lightfoot) Batters (Ragan & Glombitza 1986) で葉状部と根枝のフロロタンニン含量が比較されており、韓国産カジメを除き、葉状部より根枝 (仮根) で高い値を示すことが報

告されている。付着器で高いという報告が多い理由は不明であるが、葉状部より高いフロロタンニン濃度が、基質へ付着するための重要な器官である付着器の防御に関わっている可能性がある。今後、摂餌試験によって部位ごとの被食しやすさを調べたい。

3 月に採集した藻体には食痕は認められなかったが、4 月以降に採取した藻体では、葉状部の先端や縁辺部にブダイ *Calotomus japonicus* によると判断される食痕があり、実際、6 月の調査中にはブダイがアントクメを摂餌する様子も確認できた。*Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis (Pavia & Toth 2000), *Fucus vesiculosus* Linnaeus (Hemmi *et al.* 2004), およびジガミグサ *Stypopodium zonale* (J.V.Lamouroux) Papenfuss (Ank *et al.* 2013) では、損傷を受けた後、フロロタンニン含量が増加する。一方、*Lessonia nigrescens* Bory (Martínez 1996) および *L. hyperborea* (Toth & Pavia 2002) では、損傷後フロロタンニン含量は変化しない。なお、アントクメと同じカジメ属の *E. radiata* では、損傷後に変化しないという報告 (Steinberg 1994) もあれば、増加するという報告 (Lüder & Clyton 2004) もある。アントクメでは、葉状部先端部におけるフロロタンニン含量は、3 月と 4 月、つまりブダイの摂餌の前後で有意差がなく ($p=0.81$)、4 月以降も顕著な増加は確認されず、食害 (損傷) を受けた後、フロロタンニンは増加しないことが示唆された。

以上、アントクメの藻体内では、フロロタンニン含量は根枝で高く、幼体期の僅かな期間のみ根枝と葉状部の基部でも高くなることが明らかになった。アントクメの付着器は、カジメ属の他の種と異なり、突起状の根枝が莖状部の下部だけでなく、葉状部の境界にまで発達するが (Akita *et al.* 2014)、このような形態と植食動物との関係について調べていく必要がある。今後は、アントクメ幼体の基部や根枝に含まれるフロロタンニンが、どのような植食動物に対して防御物質として働くのか、摂餌試験で確かめるとともに、他の地域のアントクメについてもフロロタンニン含量を明らかにする必要がある。

謝辞

本研究を行うにあたり、潜水調査を補助して下さった、白井邦博氏、佐々木昭氏、飯田直樹氏の各々に深謝いたします。また、分析に際して便宜を図って下さった水族栄養学研究室の佐藤秀一教授と山田真之氏に感謝いたします。

引用文献

- Akita, S., Yamada, H., Ito, M., Kobayashi, M. & Fujita, D. 2014. Phenology of annual kelp *Eckloniopsis* (Phaeophyceae, Laminariales) forest on a *Diadema* barren in Uchiura Bay, Central Pacific Coast of Honshu, Japan. *J. Appl. Phycol.* 26: 1141-1148.
- 秋田晋吾・藤田大介 2015. 地域の海藻食材 (5) アントクメ. 海藻資源

- 34: 35–36.
- Akita, S., Yamada, H., Ito, M., Graham, M. H. & Fujita, D. 2016. Sorus formation on the holdfast haptera of the kelp *Ecklonia radicata* (Phaeophyceae, Laminariales). *Bot. Mar.* 59: 433–438.
- Amsler, C. D. 2008. *Algal chemical ecology*. Springer, Berlin.
- Amsler, C. D. & Fairhead V. A. 2006. Defensive and sensory chemical ecology of brown algae. *Adv. Bot. Res.* 43: 1–91.
- Ank, G., da Gama, B. A. P. & Pereira, R. C. 2013. Polyphenols from *Styopodium zonale* (Phaeophyceae): intrapopulational variation, induction by simulated herbivory, and epibiosis effects. *Aquat. Bot.* 111: 125–129.
- Chowdhury, M. T. H., Bangoura, I., Kang, J. Y., Park, N. G., Ahn, D. H. & Hong, Y. K. 2011. Distribution of phlorotannins in the brown alga *Ecklonia cava* and comparison of pretreatments for extraction. *Fish. Aquat. Sci.* 14: 198–204.
- Denton, A., Chapman, A. R. O. & Markham, J. 1990. Size-specific concentrations of phlorotannins (anti-herbivore compounds) in three species of *Fucus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 65: 103–104.
- 道津光生・太田雅隆・益原寛文 2002. 長崎県松島周辺の海藻植生に及ぼすガンガゼ類の食圧の影響について. *海生研報* 4: 1–10.
- Jackson, C., Salomaki, D. E., Lane, E. C. & Saunders, W. G. 2017. Kelp transcriptomes provide robust support for interfamilial relationships and revision of the little known Arthrothamnaceae (Laminariales). *J. Phycol.* 53: 1–6.
- Kamiya, M., Nishio, T., Yokoyama, A., Yatsuya, K., Nishigaki, T., Yoshikawa, S. & Ohki, K. 2010. Seasonal variation of phlorotannin in sargassacean species from the coast of the Sea of Japan. *Phycol. Res.* 58: 53–61.
- 川嶋昭二 1989. 日本産コンブ図鑑. 北日本海洋センター. 札幌.
- 木村創 1995. 和歌山県沿岸のヒロメ, アントクメ. *日本水産学会誌* 61: 109–110.
- 小島博・石田陽司 1989. アントクメの生態について. 徳島県水産試験場事業報告書 平成元年: 8–11.
- 駒澤一朗・安藤和人・滝尾健二・川辺勝俊・坂西芳彦・横浜康継 2010. 伊豆大島における暖海性コンブ目アントクメ群落の純生産量. *藻類* 58: 173–178.
- 駒澤一朗・安藤和人・滝尾健二・川辺勝俊・坂西芳彦 2013. 伊豆大島における暖海性コンブ目アントクメの生活年周期. *水産増殖* 61: 73–80.
- 駒澤一朗・工藤真弘・杉野隆 2008. クロアワビに対する海藻類の餌料価値の比較. *東京都水産海洋研究報告* 2: 75–80.
- 駒澤一朗・坂西芳彦 2009. 暖海性コンブ目アントクメ配偶体の生長と成熟におよぼす温度の影響. *藻類* 57: 129–133.
- Komazawa, I., Sakanishi, Y. & Tanaka, J. 2015. Temperature requirements for growth and maturation of the warm temperate kelp *Eckloniopsis radicata* (Laminariales, Phaeophyta). *Phycol. Res.* 63: 64–71.
- 駒澤一朗・杉野隆・滝尾健二・安藤和人・有馬孝和 2007. 伊豆大島におけるスポアバック法を用いたアントクメ群落復活の試み. *水産増殖* 55: 213–218.
- 駒澤一朗・杉野隆・滝尾健二・安藤和人・横浜康継 2006. 伊豆大島におけるアントクメの生長と成熟. *水産増殖* 54: 489–494.
- Lüder, U. H. & Clayton, M. N. 2004. Induction of phlorotannins in the brown macroalga *Ecklonia radiata* (Laminariales, Phaeophyta) in response to simulated herbivory—the first microscopic study. *Planta* 218: 928–937.
- Martínez, E. A. 1996. Micropopulation differentiation in phenol content and susceptibility to herbivory in the Chilean kelp *Lessonia nigrescens* (Phaeophyta, Laminariales). In: Lindstrom, S. C. & Chapman, D. J. (eds.) *Fifteenth International Seaweed Symposium*: pp. 205–211. Springer, Netherlands.
- 右田清治 1985. アントクメの生活史と養殖試験. *長崎大学水産学部研究報告書* 58: 105–110.
- 野田幹雄・大神賢志・大原啓志・村瀬昇・池田至・田上保博 2013. アイゴの嗜好性に及ぼすアラメ・カジメ類5種(コンブ目レソニア科)のポリフェノール含有量と個体の硬さの効果. *水産増殖* 61: 113–117.
- Pavia, H., & Toth, G. B. 2000. Inducible chemical resistance to herbivory in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum*. *Ecol.* 81: 3212–3225.
- R Core Team 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ragan, M. A. & Glombitza, K. W. 1986. Phlorotannins, brown algal polyphenols. In: Round, F. E. & Chapman, D. J. (eds.) *Progress in Phycological Research*. pp. 129–241. Biopress Ltd, Bristol.
- Rothman, M. D., Mattio, L., Wernberg, T., Anderson, R. J., Uwai, S., Mohring, M. B. & Bolton, J. J. J. 2015. A molecular investigation of the genus *Ecklonia* (Phaeophyceae, Laminariales) with special focus on the southern hemisphere. *J. Phycol.* 51: 236–246.
- Schoenwaelder, M. E. A. 2002. The occurrence and cellular significance of physodes in brown algae. *Phycologia* 41: 125–139.
- Steinberg, P. D. 1989. Biogeographical variation in brown algal polyphenolics and other secondary metabolites: comparison between temperate Australasia and North America. *Oecologia* 78: 373–382.
- Steinberg, P. D. 1994. Lack of short-term induction of phlorotannins in the Australasian brown algae *Ecklonia radiata* and *Sargassum vestitum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 112: 129–133.
- 水産庁 2015. 改訂 磯焼け対策ガイドライン. 全国漁港漁場協会. 東京.
- Targett, N. M. & Arnold, T. M. 1998. Predicting the effects of brown algal phlorotannins on marine herbivores in tropical and temperate oceans. *J. Phycol.* 34: 195–205.
- Toth, G., & Pavia, H. 2002. Lack of phlorotannin induction in the kelp *Laminaria hyperborea* in response to grazing by two gastropod herbivores. *Mar. Biol.* 140: 403–409.
- 津志田藤二郎 2000. 4. 機能的食品成分の分離・構造決定 4-1 ポリフェノールの分析法. 篠原和毅・鈴木建夫・上野川修一(編), *食品機能研究法*. pp. 318–322. 光琳. 東京.
- 筒井功・大野正夫 1993. 高知県須崎湾に生育するワカメ, ヒロメ, アントクメの成長と成熟. *水産増殖* 41: 55–60.
- Van Alstyle, K. L., Whitman, S. L. & Ehlig, J. M. 2001. Differences in herbivore preferences, phlorotannin production, and nutritional quality between juvenile and adult tissues from marine brown algae. *Mar. Biol.* 133: 371–379.

(Received Apr 20, 2017; Accepted Jun 5, 2017)