

海草コアマモにおける貯蔵炭水化物の季節変化

平成 18 年 度

三重大学大学院生物資源学研究科
博士前期課程 生物圏生命科学専攻

北 爪 理 路

海草コアマモにおける貯蔵炭水化物の季節変化

平成 18 年度

三重大学大学院生物資源学研究科

博士前期課程 生物圏生命科学専攻

海洋生物科学講座

北爪理路

— 目次 —

序論	1
方法	5
結果	8
考察	14
要約	17
謝辞	18
参考文献	19

コアマモは内湾の浅海域に生育する海産種子植物である。草体は根・茎・葉に分かれていて、海藻と区別して「海草」と呼ばれる。一般に海産種子植物にはアマモ科、ポシドニ

Zosteraceae (アマモ科)

— *Heterozostera* (ヘテロゾステラ属)

— *Zostera* (アマモ属)

subgenus *Zostera* (アマモ亜属) ... *Z. caulescens* (タチアマモ)

... *Z. marina* (アマモ)

subgenus *Zosterella* (コアマモ亜属) ... *Z. japonica* (コアマモ)

— *Phyllospadix* (スガモ族)

... *P. iwatensis* (スガモ)

表 1 アマモ科海産種子植物

ア科、ベニアマモ科、カワツルモ科、トチカガミ科があり、その中でコアマモはアマモと同じアマモ科アマモ属に位置している (表 1)。

アマモは一般的に草体長が 30-140cm、葉幅 5-12mm、葉脈数 5-11 本である (図 1)。一方、コアマモは草体長 3-30cm、葉幅 1-2mm、葉脈数 3 本とアマモに比べて小型で細い葉の海草である (図 2) (新崎 1950b, 大森 2000)。

コアマモの生活史を図 3 に示した。一般的にコアマモは多年生草本で、アマモと同様に種子による有性繁殖と分枝による栄養繁殖の 2 通りの繁殖方法を行う。有性繁殖では夏に草体が成熟して花穂を持つ成熟株を形成し、秋になると種子が放出される。放出された種子は休眠後、晩冬から初春にかけて発芽・伸張する。栄養繁殖では地下茎から新しい株が次々と形成され、特に春から夏にかけて盛んに分枝が行われる (新崎 1950b)。また生殖株の形成や実生の加入などの季節変化は地域によって異なる (Bigley and Harrison 1986, Harrison 1982a, Huong et al. 2003, 大森 2000, 田井野ら 2003)。



図 1 アマモ草体

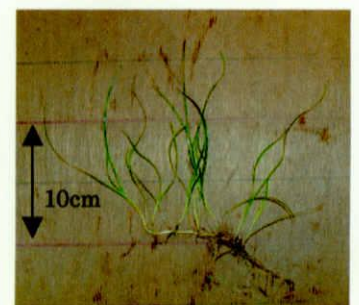


図 2 コアマモ草体

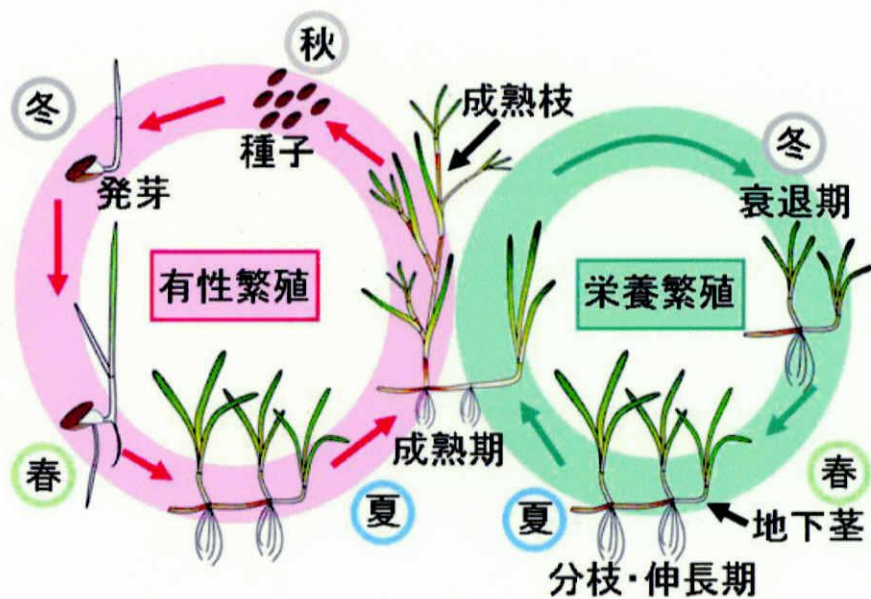


図3 コアマモ生活史

コアマモは北太平洋沿岸の温帯域から亜熱帯域にかけて分布している (Phillips and Meñez 1988)。北アメリカ大陸に生育するコアマモは 1950 年代のマガキの養殖に伴って日本から移入したと考えられている (Harrison and Bigley 1982)。日本では北海道から本州、沖縄本島まで全国的に分布している (野沢 1981)。一方アマモは九州が南限であり、コアマモの方がアマモに比べて南方に分布している。しかし、近年コアマモ群落の減少は著しく日本の一部地域ではレッドデータブックの絶滅危惧Ⅱ類に指定されている (三重県など)。一般的にコアマモは多年生の群落であるが、北アメリカ大陸では冬になると草体が死滅する一年生の群落が存在している (Harrison 1982a, 1982b)。またアマモは大きく連続した群落を形成することが多いが、コアマモは局所的で密な群落を作り、それらがパッチ状に点在する傾向がある。



図4 コアマモの分布

コアマモはアマモやタチアマモ、スガモなどの海草と共にアマモ場と呼ばれる密な群落を形成する(図5)。アマモ場は沿岸域の主要な生産の場であるとともに、魚介類の餌場・産卵場、幼稚魚の生育の場であるなど多彩な役割を担っている(幡手 1981, 田中 1998)。アマモの生育水深は 1-5m であるが、コアマモの生育水深は低潮線付近から水深 1m 以浅であることが多い。アマモは干潮時でも干上がる事のない潮下帯に生育するのに対し、一部のコアマモは干潮時に干出する環境にも生育している(図6)。このようにコアマモが潮間帯最下部から生育することにより干潟から浅瀬にかけての生物の保全、干潟の維持、底質の安定など連続した生態系の形成が可能となり、沿岸域の環境に重要な役割を果たしている。



図5 アマモ場

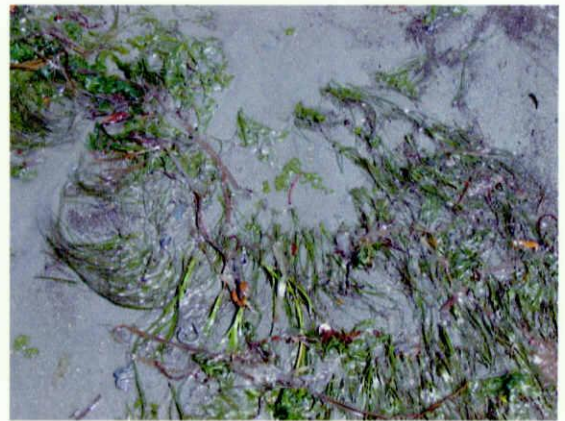


図6 干出するコアマモ

アマモに関する研究は 1900 年頃から欧米・オーストラリアなどで報告されており、日本においては Miki (1933) 以降、多くの研究例がある。生態学、形態学、生理学、生物学とその分野は多岐にわたり (Hemminga and Duarte 2000, Short and Coles 2001 の総説を参照) 形態、現存量、季節変化、分布、遺伝子解析、貯蔵炭水化物量の年変化など様々な研究が行われている。

一方、コアマモに関する研究は、葉や地下茎の長さなどの形態、現存量・株密度や草体長の季節変化、光量や水中の栄養塩濃度・温度などの生息域の環境と

分布の関係など生態学的な研究が中心である(新崎 1950a, 1950b, Bigley and Harrison 1986, Bulthuis 1995, Harrison 1982a, 1982b, Harirson and Bigley 1982, Huong et al. 2003, Lee 1997, Miki 1933, 野沢 1971, 野沢 1981, 月館・高森 1979,横田 2005)。また近年では遺伝子解析や抽出物の消炎作用、葉上生物および底生生物との関係やフィールドでの栄養塩吸収などに関する報告もある (Kato et al.2003, Hua et al.2006, Dumbauld et al.2003, Fong et al.2000, Larned 2003, Lee et al.2001)。しかしアマモと比較するとその研究数は大幅に少なく、生理生態学的な研究、特に貯蔵炭水化物についての研究はほとんど行われていないのが現状である。光合成によって生産されるスクロースやデンプンなどの貯蔵炭水化物は呼吸基質として、また生長や成熟に必要なエネルギー源として重要である。そこで本研究ではコアマモの生態についての基礎的知見を蓄積し、生長や成熟などの生態的特徴をより詳しく明らかにすることを目的として、草体に含まれる貯蔵炭水化物の組成及び含有量を年間を通して調査・研究を行った。

【調査地点】

本研究で使用した材料のコアマモは三重県二見町池の浦のアマモ場で採集した。採集場所を図7に示した。現場海域は内湾で波静かであり、底質は砂泥底である。周辺ではヒトエグサの養殖が行われている。沿岸に沿って帯状に、平均海水面 80cm-1m 付近にコアマモ、1.2m-6m にアマモが生育している。低潮線付近の一部のコアマモは大潮の干潮時に干出する。この海域にはコアマモやアマモのほかにハネモ、アナアオサ、ナガアオサ、ウスバアオノリ、タワラガタシオミドロ、セイヨウハバノリ、イソハギ、ツルツル、マクサなどの海藻も生育している。

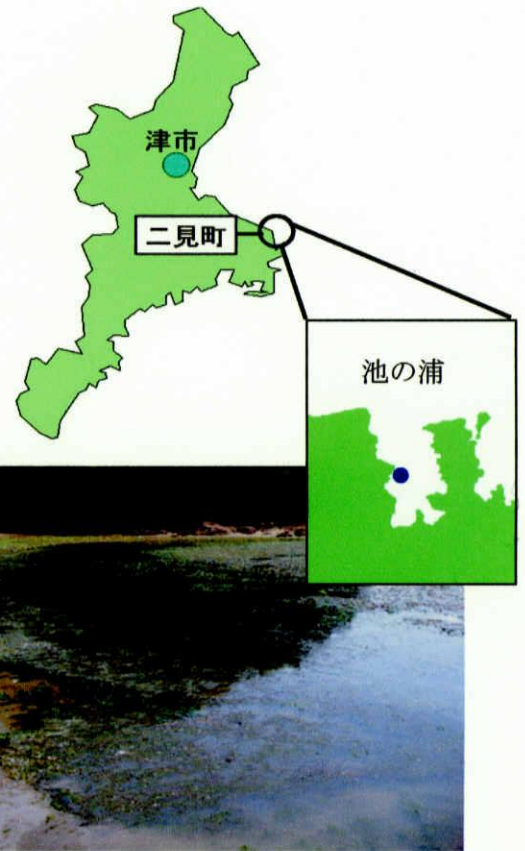


図7 採集地点 (●) と池の浦のコアマモ群落の写真

【採集と処理方法】

2005年4月-2006年3月の間、二見町池の浦のアマモ場において月に一度コアマモを採集し主要な貯蔵炭水化物であるスクロースとデンプンを HPLC を用いて定量分析を行った。分析に用いたサンプルは群落内において平均的なコアマモ草体を目視により選別し 50-200 株程度を採集した。サンプルはクーラーボックスに保冷剤を入れて持ち帰った。キムワイプで付着している珪藻・モカサなどの付着藻類・無脊椎動物の卵などを除去してから、草体を葉・葉鞘・地下茎、成熟期には更に花穂・茎の部位に分けた (図8)。それぞれの部位について時期によって 50-200 程度の株をまとめて、1つのサンプルとした。その後 60℃で 48 時間乾燥させ粉砕機 (Iwatani IFM-600D) を用いて粉末にした。粉末は 60mesh のふるいに通してからサンプル管に入れ冷凍庫に -20℃で保存した。

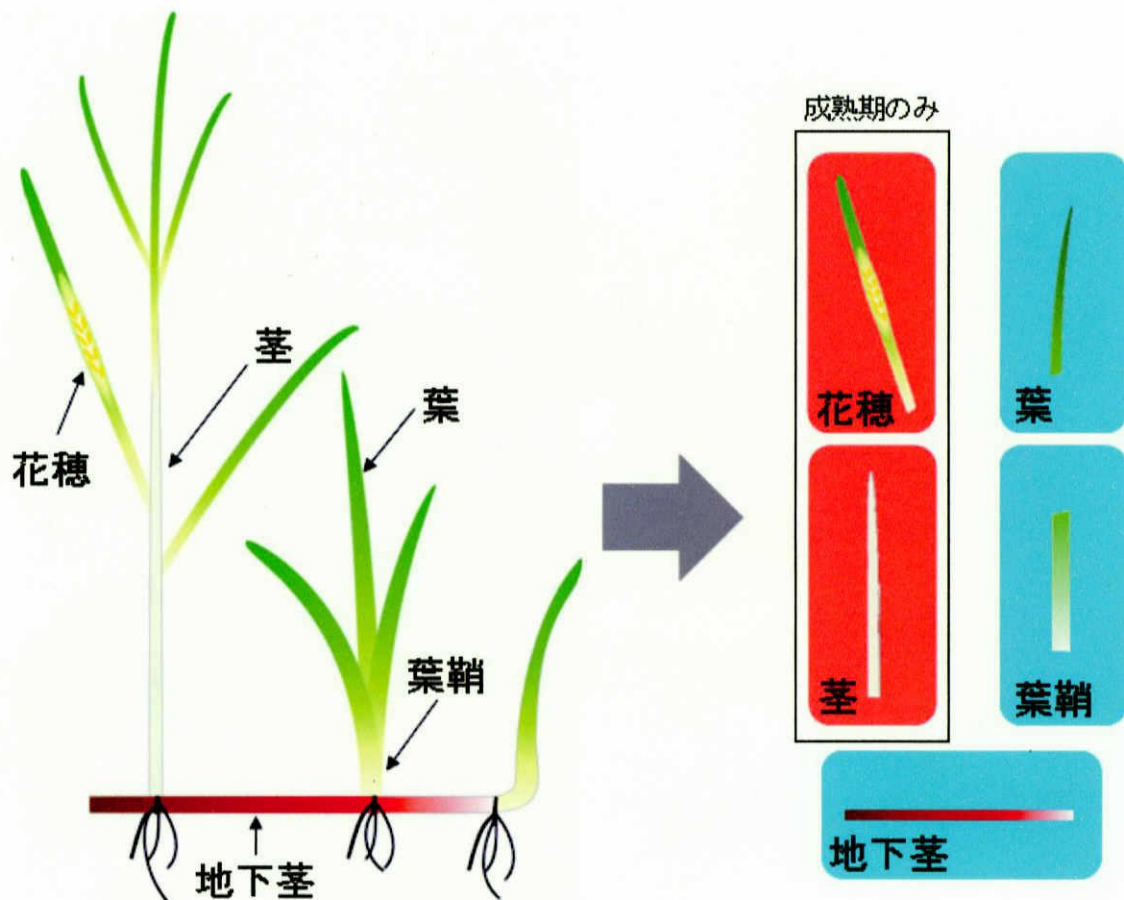


図 8 コアマモ部位分け

【HPLC を用いた分析】

図 9 にスクロースとデンプンの分析の手順を示した。分析を行うために粉末試料 30mg を秤量して 5ml の蓋付きの試験管に入れた。スクロースを抽出するために試験管に蒸留水を 5ml 加え約 90℃で加熱、遠心分離し上澄み液を取り出した。その上澄み液から海水などに由来するイオンを除去するために試料を Amberlite IR120B Na (陽イオン交換樹脂) に通して分析に用いるサンプルとした。続いて残渣に含まれるデンプンをグルコースに分解して測定するため、沈殿に 5ml の 0.5M 硫酸を加え、窒素を封入して 100℃で 5 時間加水分解を行った。加水分解液から硫酸やその他のイオンを除去するために Amberlite IRA-458RF Cl (陰イオン交換樹脂)、Amberlite IR120B Na (陽イオン交換樹脂) に試料を通し HPLC 分析に用いるサンプルとした。

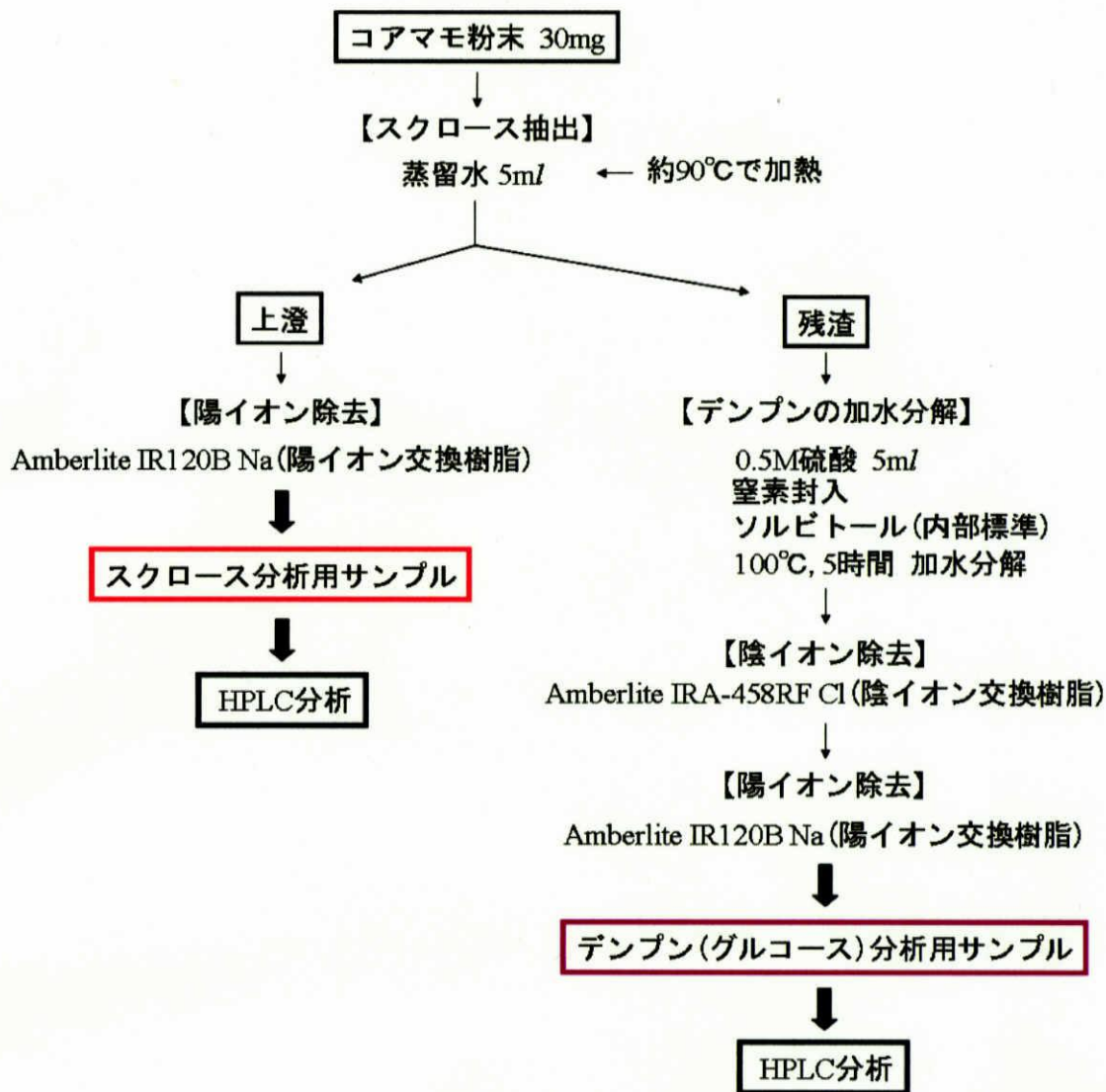


図9 HPLC 分析における前処理の流れ

分析に用いた HPLC は島津製作所 LC-VP シリーズ (SCL-10Avp 型システムコントローラ、SIL-10AD 型オートインジェクタ、LC-10AD 型送液ユニット、DGU-12A 型脱気装置、CTO-10AC 型カラムオーブン、RID-10A 型示差屈折率検出器、C-R8A 型クロマトデータ処理装置) を使用した。カラムは Shim-pack SPR-Ca (250mm×7.8mm i.d. 島津製作所)、ガードカラムには Shim-pack SPR-Ca (50mm×7.8mm i.d. 島津製作所) を用いた。分析条件は移動相を純水、カラム温度を 80℃、示差屈折率検出器のセル温度を 60℃、流量 0.8ml、試料の注入量を 20 μ l とした。同様の操作をスクロース (Wako) デンプン (Nacalai) を用いて行い検量線を作成した。内部標準としてはソルビトール (Nacalai) を用いた。

【結果】

今回分析を行った糖類の HPLC 分析結果の一例を図 10 に示す。試料は 2005 年 7 月に採集されたコアマモの地下茎である。A はスクロースを測定するための上澄の分析結果である。①はスクロース、②はグルコース、③は内部標準のソルビトール、④はフルクトース、⑤は陰イオン交換樹脂で除去し切れなかった陰イオンのピークを示す。ここで含まれるグルコースとフルクトースはスクロースの合成途中もしくはスクロースが分解されたものと考えられた。B はデンプンを含む残渣を硫酸で加水分解した溶液の分析結果である。①はデンプンが分解されてできたグルコース、②は内部標準のソルビトール、③は陰イオン交換樹脂で除去し切れなかった硫酸などの陰イオンのピークを示す。

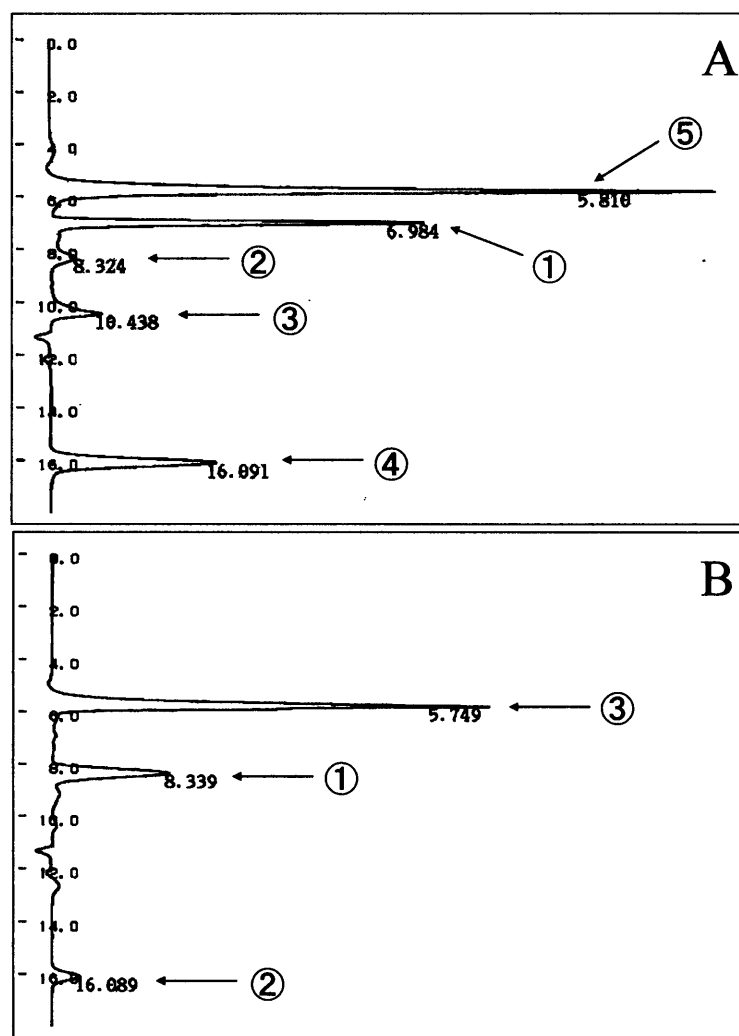


図 10 コアマモの HPLC 分析の結果

A ; スクロース測定のための上澄液

A-① ; スクロース

A-② ; グルコース

A-③ ; フルクトース

A-④ ; ソルビトール

A-⑤ ; その他の陰イオン

B ; 沈殿のデンプン加水分解溶液

B-① ; グルコース (デンプン分解由来)

B-② ; ソルビトール

B-③ ; その他の陰イオン

図 11 に検量線に用いたスクロース溶液 (A ; 0.5 mg mL^{-1} 、B ; 1 mg mL^{-1})、加水分解を行ったデンプン溶液 (C ; 0.5 mg mL^{-1} 、D ; 1 mg mL^{-1}) の分析結果を示す。スクロースは 0.5 mg mL^{-1} と 1 mg mL^{-1} の溶液を作成して、そのまま HPLC で分析を行った。デンプンは 0.5 mg mL^{-1} と 1 mg mL^{-1} の溶液を作成して、硫酸で加水分解を行ってデンプンをグルコースに変換してから HPLC で分析を行った。これらの検出されたピークを内部標準のソルビトールを用いて濃度を補正し、検量線を作成した。

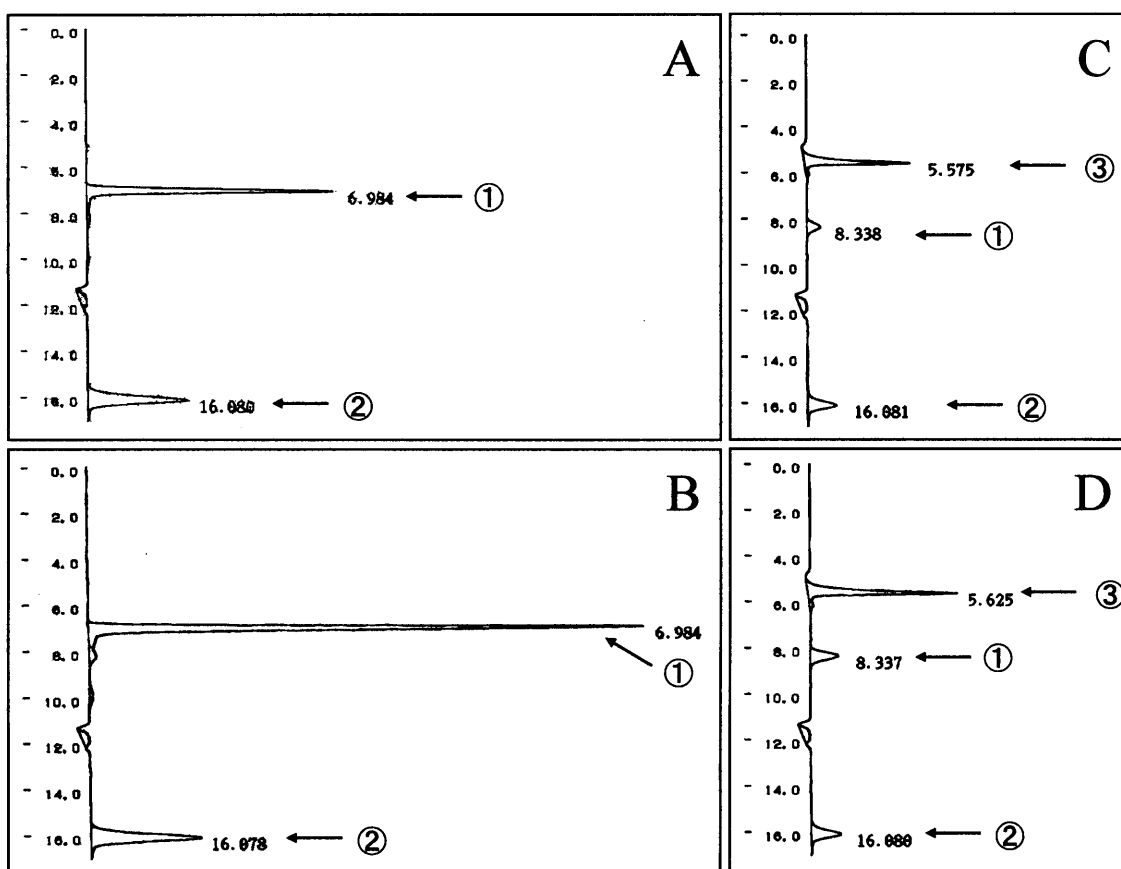


図 11 検量線を求めるための HPLC 分析の結果

- A-①スクロース 0.5 mg mL^{-1} 、A-②ソルビトール
- B-①スクロース 1 mg mL^{-1} 、B-②ソルビトール
- C-① 0.5 mg mL^{-1} のデンプン加水分解産物 (グルコース)
- C-②ソルビトール、C-③その他の陰イオン
- D-① 1 mg mL^{-1} のデンプン加水分解産物 (グルコース)
- D-②ソルビトール、D-③その他の陰イオン

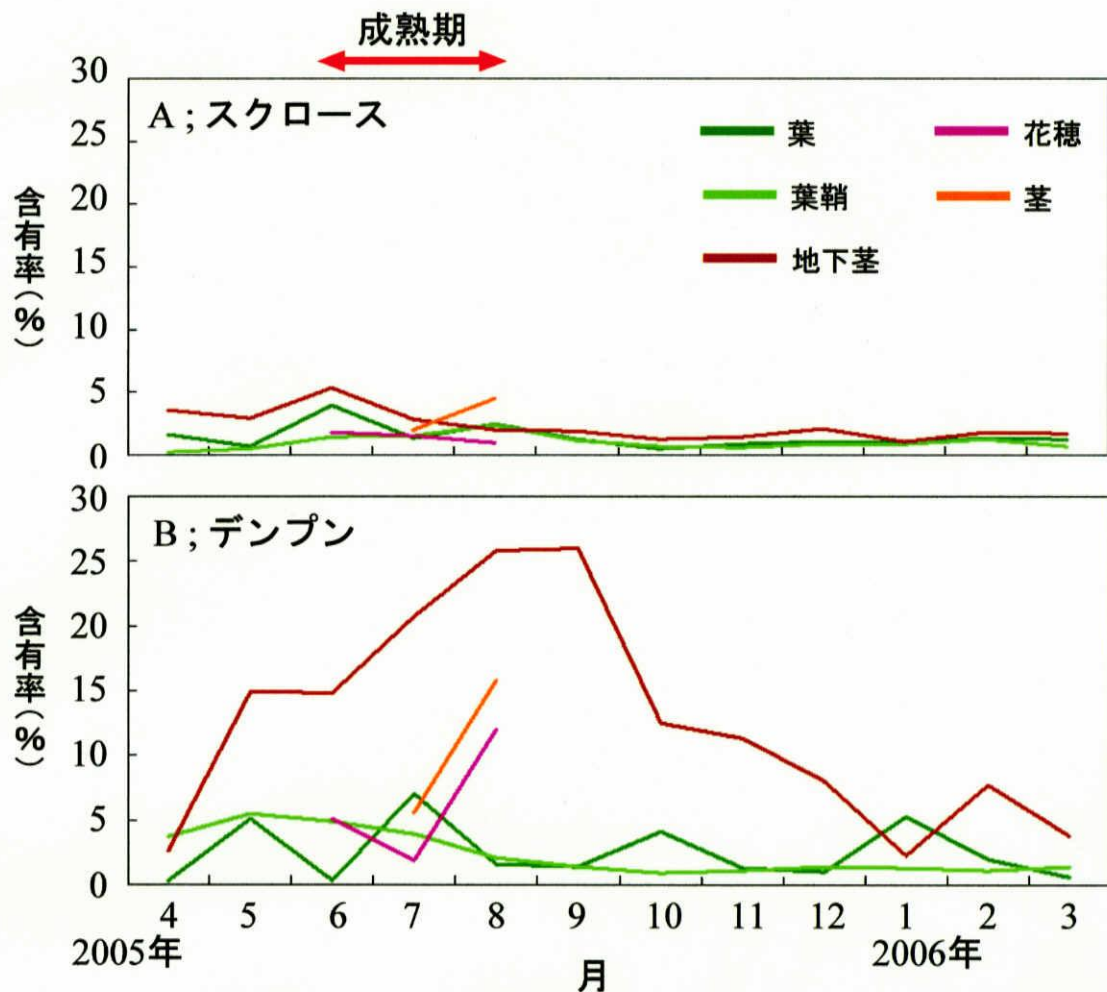


図 12 コアマモ草体に含まれるスクロース (A) およびデンプン (B) 含有率の年変化

コアマモ草体における乾重量あたりのスクロース及びデンプンの含有率を図 12 に示した。スクロース含有率は各部位とも一年を通して 6% を下回る低い値を示したが、成熟前に葉において 0.65-3.91%、地下茎では 2.85-5.29% とやや上昇した後、減少した。葉鞘は 0.17-2.33%、花穂は 0.96-1.78%、茎は 1.92-4.66% の間で変化した。デンプン含有率は葉や葉鞘ではスクロース同様、5% を下回ることが多かったが、地下茎での含有率は 5-10 月にかけて 10% 以上の高い値を示し、特に成熟直後の 9 月に最大で 25.9% となった。また生殖器官である花穂や茎においても、成熟盛期の 8 月に 10% 以上の高いデンプン含有率が見られた。葉では 0.29-7.00%、葉鞘では 0.89-5.44% の間で変化した。明瞭な季節変化を示さなかった。

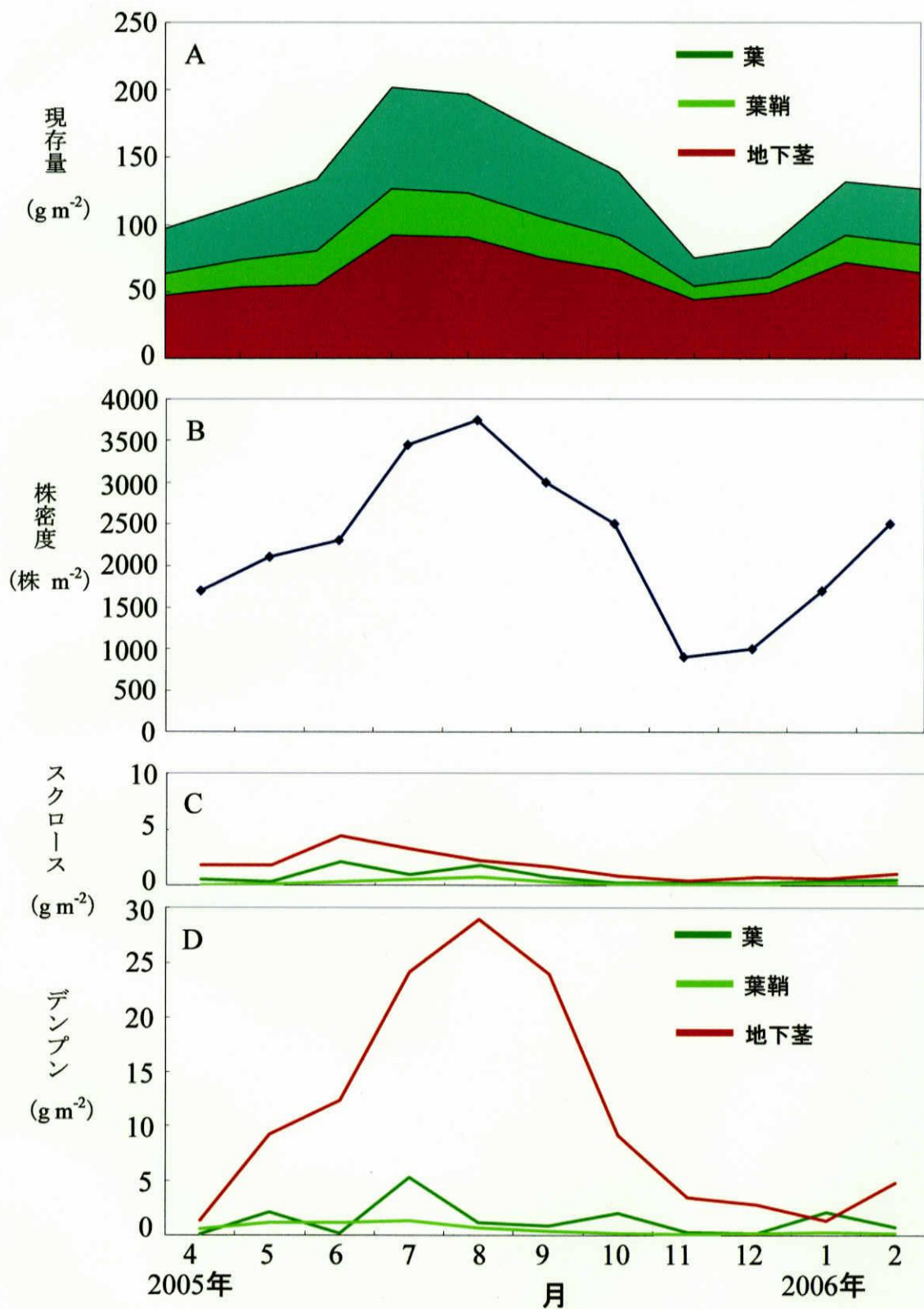


図 13 二見のコアマモ群落における
部位別現存量 (A) ,株密度 (B) ,スクロース (C) ,デンプン (D) .

個体の部位別スクロース及びデンプン含有率から群落におけるそれぞれの含有量を推定するため、本研究と同じ場所で行われた川原（2006）によるコアマモ現存量調査のデータを用い、図 13 にその結果を示した。コアマモの現存量（図 13A）は成熟期の 7 月に最大 209.5 g m^{-2} となり、その後減少して 10 月に最小の 76.1 g m^{-2} となった。年間を通じて葉の現存量の変化が大きく、葉と葉鞘を含む地上部現存量は 7 月上旬に最大の 117.0 g m^{-2} を示し、10 月に最小の 31.4 g m^{-2} となった。地下部の現存量は 7 月上旬に 92.5 g m^{-2} と最大になり、その後減少し 10 月には 44.7 g m^{-2} と最小となり地上部と同様の变化を示した。しかし地下部に比べて地上部の現存量は大きな季節変化を示した。コアマモの株密度（図 13B）は 7 月下旬に最大の $3896 \text{ shoots m}^{-2}$ となった。その後、徐々に密度は減少し 10 月に $800 \text{ shoots m}^{-2}$ と最低値を示した。11 月以降は増加し 1 月で $2368 \text{ shoots m}^{-2}$ となった。一般にコアマモは冬から春を経て夏にかけ密度が増加し、夏から秋にかけて成熟し、その後密度が減少する。図 13A と図 12 のスクロース及びデンプンの各部位別含有量からコアマモ群落 1m^2 あたりのスクロース及びデンプン量を計算し、図 C・D に示した。スクロースは全ての部位で一年を通して 5 g m^{-2} を下回る低い値を示した。成熟前の 5-6 月には葉において $0.27\text{-}2.11 \text{ g m}^{-2}$ 、地下茎では $1.77\text{-}4.39 \text{ g m}^{-2}$ とやや増加し、11 月以降は両部位とも $0.16\text{-}0.7 \text{ g m}^{-2}$ と低い含有量を示した。葉鞘は $0.03\text{-}0.78 \text{ g m}^{-2}$ と含有量は少なく、明瞭な季節変化は示さなかった。

デンプンは地下茎において 4 月に最低の 1.33 g m^{-2} を示した後、春から夏にかけて急速に増加し 8 月に最大で 28.93 g m^{-2} となり、その後減少した。葉では 7 月に最大で 5.27 g m^{-2} を示したが、それ以外の期間は $0.10\text{-}2.10 \text{ g m}^{-2}$ の間を変動した。葉鞘では $0.11\text{-}1.37 \text{ g m}^{-2}$ の間を変動し、葉と葉鞘においては明瞭な季節変化は見られなかった。12 月から翌年 2 月にかけて、現存量や株密度が増加するに

も関わらず、デンプン含有量は低いままであった。

【考察】

陸上植物とは異なり海水中に生育する海草では、光合成産物はほとんどが非構造的な炭水化物の形で蓄積されることが知られている。中でもスクロースとデンプンが貯蔵炭水化物の中で大きな割合を占めている。その他にグルコースやフルクトース、アピオースなどが含まれるが、極めてわずかである (Touchette and Brurkholder 2000a, Larkum 2006)。

スクロースはグルコース 1 分子とフルクトース 1 分子からなる安定した物質であり、陸上の維管束植物において光合成産物を篩管を通じて転流させる際の輸送型として用いられている。デンプンは根や果実、種子といった貯蔵器官によく見られる貯蔵炭水化物である。植物が実際に呼吸基質として用いる糖はグルコースである。しかしグルコースは比較的酸化されやすく不安定であると同時に体内の浸透圧を上昇させる作用があるため多量に体内に持つことができず、貯蔵物質としては不適当である。そのためグルコースを重合して浸透作用の起こらないデンプンを合成することで多量の貯蔵多糖を細胞内に蓄積している。

海草においてスクロースは海水の浸透圧と体内の浸透圧とのバランスを取るため高濃度に含まれることが知られている。*Zostera marina* や *Halodule wrightii* などは可溶性炭水化物の 90%がスクロースであり、*Zostera noltii* や *Cymodocea nodosa* においても主要な貯蔵炭水化物として知られている (De Rosa et al. 1990, Kikuchi et al. 2001, Burke et al. 1996, Touchette and Brurkholder 2000a, Vermaat 1995, MALTA 2006)。またスクロースの含有率は季節によって変動し、冬の弱光下において地下茎内を輸送されるという報告がある (De Rosa et al. 1990, Kikuchi et al. 2001, Burke et al. 1996)。デンプンは *Thalassia testudinum* や *Zostera marina* では草体における含有率が 5%に満たない (Jagels 1983, Alcoverro et al., 1999)。一方で *Zostera noltii* は地下部において非構造的炭水化物全体の三分の一がデンプンで

あり、*Halophila ovalis* では葉や地下の組織の 90% にデンプンが存在している (Pirc 1989, Longstaff et al., 1999)。このように海草は種によってデンプンの蓄積量が異なる。また海草のほとんどの種子にはデンプンが多量に含まれている (Larkum 2006, Burke et al., 1996)。

スクロースおよびデンプン含有率の季節変化に関しては、*Zostera marina* の例が報告されている。スクロース含有率は春から夏にかけての成熟期に増加し、株密度の増加する秋から冬にかけて急激に減少した。デンプン含有率は成熟期前からやや増加したが 1% 前後と極めて少ない (Kikuchi et al. 2001, 橋本 2003, 阿部 2005)。このようにスクロースとデンプンは海草において重要な貯蔵炭水化物であり、その量や代謝の状態は、生活史や季節変化と密接に関係していると考えられる。しかし、これまでにコアマモの貯蔵炭水化物の量及び状態と群落の季節変動を比較した研究は報告されていない。本研究から、コアマモは成熟時期である 5-9 月の長期間に渡って光合成産物であるデンプンを地下茎に蓄積することが分かった。11-翌 1 月の分枝が活発になり現存量も増加し始めた時期に地下茎におけるデンプン量が減少していることから、デンプンが株の形成や生長のためのエネルギー源として利用されていると考えられた。

本研究の実験材料を採取した池の浦のアマモ場ではコアマモとアマモがほぼ同所的に生育している。両種の生態を比較すると、生育場所・繁殖戦略に違いがみられる。コアマモはアマモに比べて水深の浅い潮間帯直下に生育するため干出や波の影響を強く受けるのに対し、アマモはより深所に生育するため干出することはない。一般にコアマモの繁殖戦略は種子による有性繁殖と地下茎の分枝による栄養繁殖の 2 種類があるとされているが、池の浦のコアマモ群落は成熟株は確認されるものの種子からの発芽による新規加入が見られなかった (中川 2006)。アマモは多量の種子を形成し、その発芽率は 60% 程度とコアマ

モよりも高く、池の浦においても多数の発芽体が確認されている（横田 2003）。このことからコアマモはアマモに比べ、地下茎による栄養繁殖が優先していると考えられる。

コアマモの地下茎に多量に蓄積されているデンプンは、コアマモ群落の維持、特に環境ストレスに対する耐性を高くしている可能性がある。調査期間中の春から初夏にかけてアナアオサの大量増殖が見られた。浅所に生育するコアマモの殆どがアナアオサに覆われ、遮光された状態となった。*Zostera noltii* についても *Ulva rigida* が被覆した場合、*Ulva rigida* の作った溶存有機炭素を *Zostera noltii* が取り込んで粒子状有機炭素を生産することが知られている(Fernando 2003)。コアマモにおいても暗い光条件に適応するため同様の機構を持っている可能性が考えられる。また、コアマモは砂面変動が激しい浅瀬に生育しており、草体が泥に埋まる場合もある。*Zostera noltii* では埋没期間が長くなると、地下茎におけるデンプン含有率が急激に減少した(Cabaço 2003)。地下茎にデンプンを蓄積することで、変化の大きい生育環境への対応が可能になると考えられた。小型の海草で生長が速く、海中の遷移において先駆的な役割を果たすことが知られる *Zostera noltii* や *Halophila ovalis* などは群落の維持に分枝による栄養繁殖の比率が大きく、環境ストレスに対し高い耐性を持つ。生育環境の似たコアマモも貯蔵炭水化物量の変化からこれらの種と同様の生育戦略をもつ可能性が考えられた。

【要約】

三重県伊勢市二見町池の浦のアマモ場において海草コアマモの貯蔵炭水化物の季節変化を調査した。毎月 50-200 株程度採取し、葉・葉鞘・地下茎と生殖器官である花穂・茎の 5 部位に分け、各部位ごとのスクロース及びデンプン量を HPLC を用いて測定した。スクロース含有率は各部位とも一年を通して 5%を下回る低い値を示した。デンプン含有率は葉・葉鞘はスクロース同様、5%を下回ることが多かったが、地下茎での含有率は 5-10 月にかけて 10%以上の高い値を示し、特に成熟直後の 9 月に最大で 25.9%となった。また生殖器官である花穂や茎においても、成熟盛期の 8 月に 10%以上の高いデンプン含有率が見られた。コアマモの群落動態と考え合わせると、コアマモは成熟時期である 5-9 月の長期間に渡って光合成産物であるデンプンを蓄積していた。11-1 月の分枝が活発になり現存量も増加し始めた時期に、地下茎におけるデンプン量が減少した。この結果から、デンプンが株の形成や生長および成熟のためのエネルギー源として形成され、利用されているものと考えられた。

【謝辞】

本研究を行うにあたり、ご指導とご教示を賜った前川行幸教授、倉島彰助手に深く感謝致します。研究に際し、様々な協力、助言をして頂いた三重大学藻類学研究室の皆様には感謝致します。また、コアマモの採集場所を快く提供して下さった旅荘海の蝶の皆様には心より御礼申し上げます。

【参考文献】

- 阿部真比古 2005. アマモ群落の構造と環境特性に関する研究. 三重大大学生物資源学研究科. 博士論文, 101p.
- Alcoverro, T., Zimmerman, R. C., Kohrs, D. G. and Alberte, R. S. 1999. Resource allocation and sucrose mobilization in light-limited eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. **187**: 121-131.
- 新崎盛敏 1950a. アマモ, コアマモの生態(I). 日本水産学会誌 **15**: 567-572.
- 新崎盛敏 1950b. アマモ, コアマモの生態(II). 日本水産学会誌 **16**: 70-76.
- Bigley, R. E. and Harrison, P. G. 1986. Shoot demography and morphology of *Zostera japonica* and *Ruppia maritima* from British Columbia, Canada. Aquat. Bot. **24**: 69-82.
- Brun, F. G., Vergara, J. J., Navarro, G., Hernandez, I. and Perez-Llorens, J. L. 2003. Effect of shading by *Ulva rigida* canopies on growth and carbon balance of the seagrass *Zostera noltii*. Mar. Ecol. Prog. Ser. **265**: 85-96.
- Bulthuis, D. A. 1995. Distribution of seagrass in a North Puget Sound estuary: Padilla Bay, Washington, USA. Aquat. Bot. **50**: 99-105.
- Burke, M. K., Dennison, W. C. and Moore, K. A. 1996. Non-structural carbohydrate reserves of eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. **137**: 195-201.
- Cabaço, S., and Santosa, R. 2006. Effects of burial and erosion on the seagrass *Zostera noltii*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **340**: 204-212.
- De Rosa, S., Zavodnik, N., De Stefano, S., Fiaccavento, R. and Travizi, A. 1999. Seasonal changes of biomass and soluble carbohydrates in the seagrass *Zostera noltii* Hornem. Bot. Mar. **33**: 411-414.
- Dumbauld, B. R. and Wyllie-Echeverria, S. 2003. The influence of burrowing

- thalassinid shrimps on the distribution of intertidal seagrasses in Willapa Bay, Washington, USA. *Aquat. Bot.* **77**: 27-42.
- Fong, C. W., Lee, S. Y. and Wu, R. S. S. 2000. The effect of epiphytic algae and their grazers on the intertidal seagrass *Zostera japonica*. *Aquat. Bot.* **67**: 251-261.
- 後藤真樹 2005. 三重県英虞湾立神浦における一年生アマモの貯蔵炭水化物の季節変化. 三重大学生物資源学研究科. 修士論文, 36p.
- Harrison, P. G. 1982a. Comparative growth of *Zostera japonica* Aschers. & Graebn. and *Zostera marina* L. under simulated intertidal and subtidal conditions. *Aquat. Bot.* **14**: 373-379.
- Harrison, P. G. 1982b. Seasonal and year-to-year variation in mixed intertidal populations of *Zostera japonica* Aschers. & Graebn. and *Ruppia maritima* L. *Aquat. Bot.* **14**: 357-371.
- Harrison, P. G. and Bigley, R. E. 1982. The recent introduction of the seagrass *Zostera japonica* Aschers. and Graebn. to the Pacific coast of north America. *Can. J. Aquat. Sci.* **39**: 1642-1648.
- 幡手格一 1981. 6 アマモ場. p. 93-115. 藻場・海中林. 日本水産学会編. 恒星社厚生閣, 東京.
- 橋本奈央子 2003. 三重県松名瀬沿岸の多年生アマモ群落における貯蔵炭水化物の季節変化. 三重大学生物資源学研究科. 修士論文, 37p.
- Hemminga, M. A. and Duarte, M. C. 2000. *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press. UK, 298p.
- Hua, K. F., Hsu, H. Y., Su Y. C. and Lin, I. F. 2006. Study on the antiinflammatory activity of methanol extract from seagrass *Zostera japonica*. *J. Agric. Food Chem.* **54**: 306-311.

- Huong, T. T. L., Vermaat, J. E., Tarrados, J., Tien, N. V., Duarte, C. M., Borum, J. and Tri, N. H. 2003. Seasonality and depth zonation of intertidal *Halophila ovalis* and *Zostera japonica* in Ha Long Bay (northern Vietnam). *Aquat. Bot.* **75**: 147-157.
- Kato, Y., Aioi, K. and Omori, Y. 2003. Phylogenetic analyses of *Zostera* species based on *rbcL* and *matK* nucleotide sequences: Implications for the origin and diversification of seagrasses in Japanese waters. *Genes & Genetic Systems* **78**: 329-342.
- Kikuchi, K., Kawasaki, Y. and Sato, S. 2001. Effect of seasonal changes on the carbohydrate levels of eelgrass *Zostera marina* at Odawa Bay. *Fish. Sci.* **67**: 755-757.
- Larkum, W. D., Robert, J. O. and Carlos, M. D. 2006. Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Springer ,691p.
- Larned, S. T. 2003. Effects of the invasive, nonindigenous seagrass *Zostera japonica* on nutrient fluxes between the water column and benthos in a NE Pacific estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **254**: 69-80.
- Lee, S. Y. 1997. Annual cycle of biomass of threatened population of the intertidal seagrass *Zostera japonica* in Hong Kong. *Mar. Biol.* **129**: 183-193.
- Lee, S. Y., Fong, C. W. and Wu, R. S. S. 2001. The effect of seagrass (*Zostera japonica*) canopy structure on associated fauna: a study using artificial seagrass units and sampling of natural beds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **259**: 23-50.
- Longstaff, B. J., Loneragan, N. R., O'Donohue, M. J. and Dennison, W. C. 1999. Effects of light deprivation on the survival and recovery of the seagrass *Halophila ovalis* (R.Br.) Hook. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **234**: 1-27.

- Malta, E. J., Brun, F. G. and Vergara, J. J. 2006. Recovery of *Cymodocea nodosa* (Uccria) Ascherson photosynthesis after a four-month dark period. *Scientia Marina*. **70**: 413-422.
- Miki, S. 1933. On the Sea-Grasses in Japan (I), *Zostera* and *Phyllospadix*, with special reference to morphological and ecological characters. *Bot. Mag.* **47**: 842-862.
- 中川恵利子 2006. コアマモ埋土種子の分布. 卒業論文, 三重大大学生物資源学部. 18p.
- 野沢治 1981. 我が国における海草の分布. *植物と自然* **15**: 15-19.
- 野沢ユリコ 1971. *Zostera* の胚発生に関する形態学的研究. 鹿児島純真女子短期大学研究紀要 **1**: 83-90.
- 大森雄治 2000. 日本の海草—分布と形態—. *海洋と生物* **131**: 524-532.
- Phillips, R. C. and Meñez, E. G. 1988. Seagrasses. *Smithsonian contributions to the marine sciences*. 104p.
- Pirc, H. 1985. Growth dynamics in *Posidonia oceanica* (L.) Delile: I. Seasonal changes of soluble carbohydrates, starch, free amino acids, nitrogen and organic anions in different parts of the plant. *Mar. Ecol.* **6**: 141-165.
- 志賀裕子 2004. コアマモ種子の発芽率と温度の関係. 卒業論文, 三重大大学生物資源学部. 15p.
- Short, F. T. and Coles, R. G. 2001. *Global seagrass research methods*. Elsevier Science B. V. USA, 473p.
- 田井野清也・壇野修一・木下泉 2004. 高知県鏡川汽水域に生育するコアマモの成熟. *日本藻類学会第28会大会要旨* p.71.
- 田中丈裕 1998. アマモ場再生に向けての技術開発の現状と課題. 関西水圏環境研究機構. 第11回公開シンポジウム要旨 p.25-47.

- Touchette, B. W. and Burkholder, J. M. 2000. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **250**: 169-205.
- 月館潤一・高森茂樹 1979. コアマモの生長様式について. 藻類 **27**: 91-94.
- Vermaat, J. E. and Verhagen, C. A. 1995. Seasonal variation in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem.: coupling demographic and physiological patterns. Aquat. Bot. **52**: 259-281.
- 横田圭五 2003. アマモ種子の塩分濃度変化に対する発芽条件の検討. 卒業論文, 三重大大学生物資源学部. 18p.
- 横田圭五 2005. 三重県英虞湾立神浦における海草コアマモの生態. 修士論文, 三重大大学生物資源学研究科. 38p.
- Zimmerman, R. C., Kohrs, D. G. and Alberte, R. S. 1989. Thermal acclimation and whole-plant carbon balance in *Zostera marina* L. (eelgrass). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **130**: 93-109.