

緑藻モツレグサ類における孢子体世代の一型,
Codiolum petrocelidis KUCKUCK の生活史^{1),2)}

宮 地 和 幸

東邦大学理学部生物学教室 (274 千葉県船橋市三山 2-2-1)

MIYAJI, K. 1984. The life history study on a sporophytic form of *Spongomorpha-Acrosiphonia* complex (Acrosiphoniales, Chlorophyta), *Codiolum petrocelidis* KUCKUCK from Northern Japan. Jap. J. Phycol. 32: 29-36.

The development of zoospores from *Codiolum petrocelidis* KUCKUCK, which grew in *Petrocelis* sp. collected at Rausu in eastern Hokkaido, was investigated in culture. Immature plants of *C. petrocelidis* were isolated into unialgal culture and kept in freezer incubators illuminated with cool-white fluorescent lamps (1,000-4,000 lux) at 5°C, 14: 10 and 8: 16. The plants became fertile in both the conditions and produced pear shaped quadriflagellate zoospores after one to two months in culture. The zoospores germinated and grew into either prostrate pseudoparenchymatous discs or prostrate filaments. Erect filaments developed from both the type of germlings at 5°C, 14: 10 and 8: 16 two weeks and three weeks after germination. These plants were detached from the substrate and cultured individually in separate dishes at 5°C, 14: 10. They were branched repeatedly, reached a length of 3-4 cm and became fertile two months after transfer. The fertile plants produced biflagellate gametes which were tear-drop in shape, 6-8 μm × 2-3 μm. This alga was dioecious and formed isogametes. The zygotes issued a germination tubes into which most of the cytoplasm flowed. The tubular projection then elongated and became differentiated into a broader distal portion and a narrower proximal portion. Thereafter, the distal portion gradually increased in volume and became obovate or globular with stalk like the field *Codiolum*. The proximal portion was extended in length and septated. The cultured sporophytes did not become fertile, although they had been cultured under long day and short day at 5°C, 10°C and long day at 15°C for five months. Unfused gametes showed two developmental patterns. The majority of gametes germinated into sporophytes which were similar in morphology to the sporophytes derived from zygotes and produced quadriflagellate swimmers at 5°C, 14: 10 and 8: 16 three months after germination. A few gametes germinated and grew directly into gametophytes. The gametophytes derived from zoospores of *C. petrocelidis* are identified as *Spongomorpha saxatilis* (RUPRECHT) COLLINS by having erect filaments, 130-150 μm broad, acute apical cells and no hooked branches.

Key Index Words: life history; heteromorphic life cycle; Acrosiphoniales; *Codiolum petrocelidis*; *Spongomorpha*; *Acrosiphonia*; *Spongomorpha saxatilis*.

Kazuyuki Miyaji, Department of Biology, Faculty of Science, Toho University, 2-2-1 Miyama, Funabashi, 274 Japan.

Codiolum petrocelidis KUCKUCK は単細胞囊状の緑藻で、殼状紅藻 *Petrocelis* 属の植物に内生する。この *C. petrocelidis* は枝分れした単列糸状の緑藻 *Spongomorpha* (モツレグサ) 属の1種, *S. coalita* (Ruprecht) COLLINS の孢子体であると FAN (1959)

によって報告されて以来 *Acrosiphonia spinescens* や *S. aeruginosa* の孢子体でもあることが報告されている (JÓNSSON, S. 1958, 1959, 1962, KORNMANN 1961, 1964)。

筆者は日本産の *C. petrocelidis* の遊走子の培養実験をおこなった。その結果、日本産の *C. petrocelidis* からは上記3種と異なる *Spongomorpha* 属の1種 *S.*

1) 黒木宗尚教授退官記念論文。

2) 文部省科学研究費補助金 No. 254229 による。

saxatilis (トゲナシモツレグサ) と思われるものが発達し、さらにこれに配偶子が形成されたので、その配偶子と接合子の培養結果について述べる。

材料と方法

Codiolum の培養と遊走子の培養：本実験に用いた材料は1975年6月27日と1976年8月25日北海道目梨郡羅臼町ガゼ岩で採集した *Petrocelis* sp. に内生していたものである。この *Codiolum petrocelidis* の内生している *Petrocelis* の組織片をシャーレ (直径9 cm) に数個ずつ入れて培養し、成熟させて遊走子を放出させた。遊走子の発芽体は直立糸を形成した後、1個体ずつ腰高シャーレ (100 ml) に移植し、培養を続けた。

Codiolum と遊走子の培養温度と照明時間は5°C長日 (14: 10) と5°C短日 (8: 16) の条件でおこなった。照明は白色蛍光灯を用い、照度 1,000-4,000 lux, 培地は PES 培地を使用した。珪藻の増殖抑制のために酸化ゲルマニウム 0.5 mg/ml を数滴バスツールピペットで添加した。

配偶子の培養と接合子の培養：*Codiolum* 遊走子から発達した個体は糸状の配偶体となり配偶子を放出した。配偶子は正の走光性を示したので、その走光性を利用してピペットで吸い上げ、スライドグラス上に滴下して付着させた。それを腰高シャーレ (200 ml) に入れ培養した。

配偶子は同一個体から放出させた配偶子の間では接合せず、雌雄異株の性質を示した。

雌性及び雄性の配偶子液を同一のシャーレに入れて接合させた。接合子は配偶子とは逆に負の走光性を示したので、それを利用して接合子をピペットで吸い上げ、スライドグラス上に滴下し付着させ腰高シャーレで培養した。配偶子と接合子の培養は温度と照明を5°C長日 (14: 10), 5°C短日 (8: 16), 10°C長日 (14: 10), 10°C短日 (10: 14), 15°C長日 (16: 8) の5条件で行い、その他条件は *Codiolum* の遊走子培養の場合と同じであった。

配偶体の核の染色は酢酸鉄ヘマトキシリン抱水クロラル (Aceto-iron haematoxylin-chloral-hydrate) 液を使用した (WITTMANN 1965, YABU & TOKIDA 1966)。

結 果

Codiolum の形態；*Codiolum petrocelidis* は *Petrocelis* sp. の組織内の遊離糸中に内生していた (Fig. 1c)。 *C. petrocelidis* は卵形ないし長楕円形 (Fig. 1a-c) を示し、時には球形のものもあった。体の大きさは6月と8月の材料とで、8月の方が若干大きかった。8月の個体では柄を含まない楕円体の長径75-125 μm , 短径 17-68 μm (平均 96.3 μm × 48.0 μm) であった。

ほとんどの個体に柄が存在し、その柄の長さは個体により異なり、長いもので 65 μm で、短いものでは突起程度であった。柄は円柱状となり、若干柄の先端に向かって細くなっていた。柄は一様に *Petrocelis* の内層方向に向いていた (Fig. 1a, c)。柄の表面にはしわのような凹凸が見られた。

葉緑体は多数のピレノイドを持つ多孔側壁性である (Fig. 1a)。葉緑体が体の上部に分布し、下部は空胞状態になることがあった。時には澱粉粒が多数見られ、葉緑体の形態が分らなくなることがあった。

遊走子形成とその発達：5°C長・短日の条件で培養したものは6月と8月の材料とも、*Codiolum* は1~2ヶ月で成熟した。

Codiolum に形成された孢子は4本鞭毛の遊走子で、洋梨形をなし、1個のピレノイドと眼点を有し、大きさは 6-8 μm × 3-5 μm であった。

遊走子は弱い正の走光性を示す。遊走子は数分間遊泳後、基物に付着し円形となる。鞭毛はすぐに消失するが、眼点は1~2日間残っている。円形になった時点での遊走子の直径は 5-7.5 μm であった (Fig. 1d)。付着した遊走子は徐々に大きくなり、ピレノイドが明確になる (Fig. 1e)。ピレノイドが2個になると (Fig. 1f), 2細胞に分裂する (Fig. 1g)。その後、発芽体は分裂を繰り返す、不規則な盤状の偽柔組織状匍匐体 (Fig. 1h-j) あるいは極く一部匍匐糸を形成する。匍匐体の細胞は最初、長方形で 10-15 μm の太さがあるが (Fig. 1e-h), 細胞数が増すとともに細胞は大きくなり、ピレノイドも2個以上の数になる (Fig. 1i)。

5°C長日では 12-15日 で匍匐体の細胞がほぼ 5~6細胞になると直立糸を形成したが (Fig. 1l), 一部には1~2細胞で、または10細胞以上になってから直立糸を形成することがあった。5°C短日では5°C長日より生長が遅く、20日から25日で10細胞以上の匍匐体に直立糸が形成されるものが多かった (Fig. 1k)。また5°C短日の方が長日より匍匐体がよく発達し大き

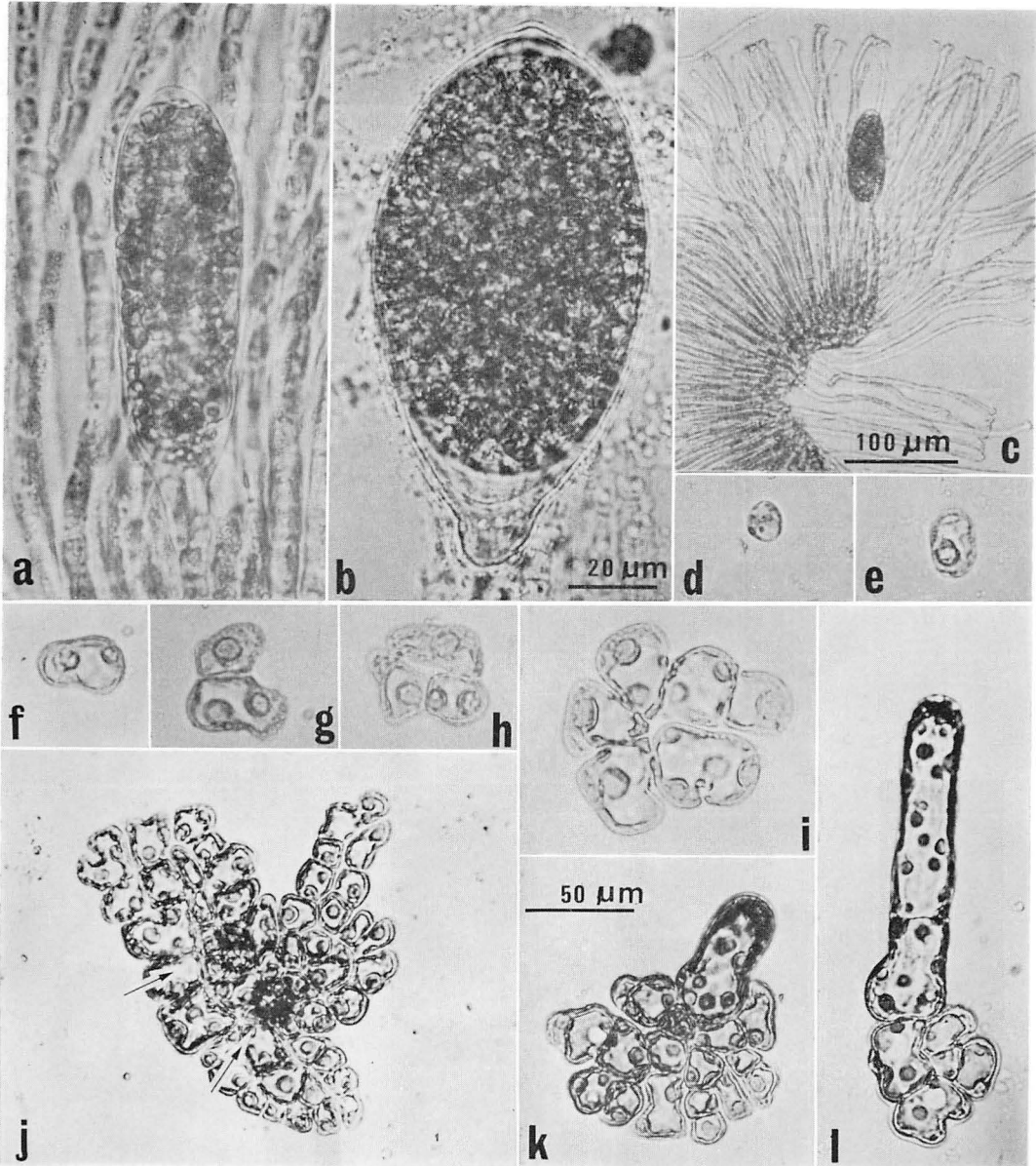


Fig. 1. Vegetative plants of *Codiolum petrocelidis*. Vegetative cells of *Codiolum petrocelidis* (a, c) embedded in perithallus of *Petrocelis* and fertile cell (b) after cultured at 5°C, 8: 16 for fifty days, and development of zoospores of *Codiolum petrocelidis* in the culture at 5°C, 14: 10 (1) and 8: 16 (d-k). d, settled zoospore; e-f., one cell stage with one or two polypyramidal pyrenoids; g-i, two cells or more celled prostrate discs; j, two initials of erect filaments (arrows) originated from a prostrate disc; k, initial of erect filament developed from a prostrate disc; l, erect filament developed from a 5-celled prostrate disc. (Scale in b applies to a and d-i. Scale in k applies also to j and l).

くなる傾向が見られた (Fig. 1j)。

直立糸が最も良く生長するのは 5°C 長日であった。分離後約 2 ヶ月で直立糸は約 3-4 cm の体長になった (Fig. 2a)。直立糸は規則的に分枝することがなく、不規則に多数の枝が形成された。枝の先端は最初、鈍頭で長い (Fig. 2b) 徐々に短くなり、とがった状態になった (Fig. 2c)。しかし、カギ状にはならなかった (Fig. 2c)。生長した藻体の各部分の太さは基部で 60-90 μm (Fig. 2d)、中部の主枝で 100-170 μm (130-150 μm) あり、側枝は 80-130 μm であった。

細胞は多核で多孔円筒形の葉緑体を有し、ピレノイドはポリピラミダル型である (Fig. 2e)。

5°C 長日では分離後、1 ヶ月から 2 ヶ月の間に直立糸の細胞が成熟し、生殖細胞を形成し始めた (Fig. 2f, g)。成熟細胞は非連続的に形成されるが (Fig. 2f, g)、徐々に連続して (Fig. 2h)、仮根細胞や下部の細胞を除いて、大半の栄養細胞で成熟する。成熟細胞の長さは幅の 0.5-2 倍あり (Fig. 2f-h)、成熟細胞には大きな弁を持った放出孔が形成され (Fig. 2h)、遊走細胞を放出する。

遊走細胞は 2 本の鞭毛を有する配偶子であること、

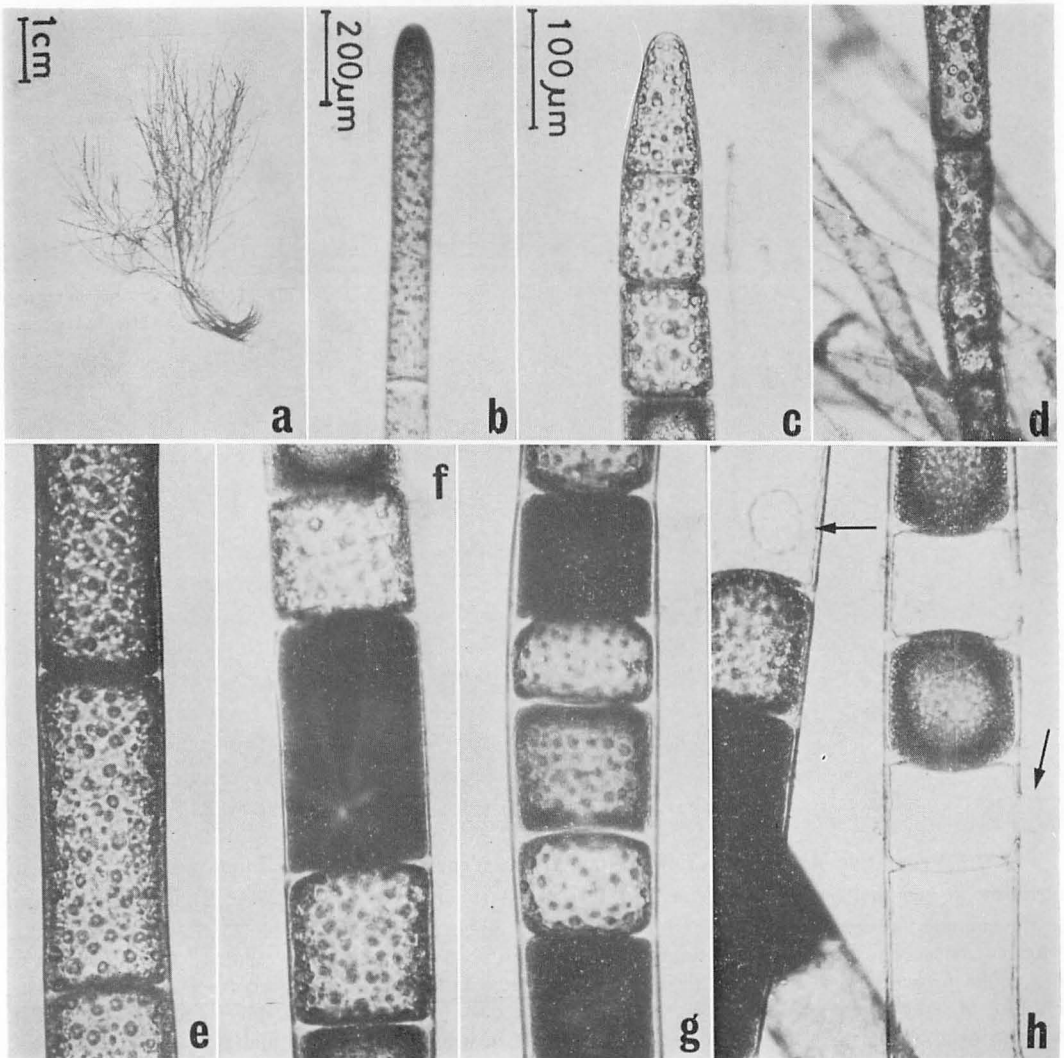


Fig. 2. Gametophyte developed from zoospore of *Codiolum petrocelidis*. a, habit of adult plant; b, obtuse apical cell in early stage; c, acute apical cell in later stage; d, basal portion; e, vegetative cells of middle portion; f, long gametangium; g, short gametangia; h, emptied gametangia with circular pores and lid (arrows). (scale in c applies also to d-h).

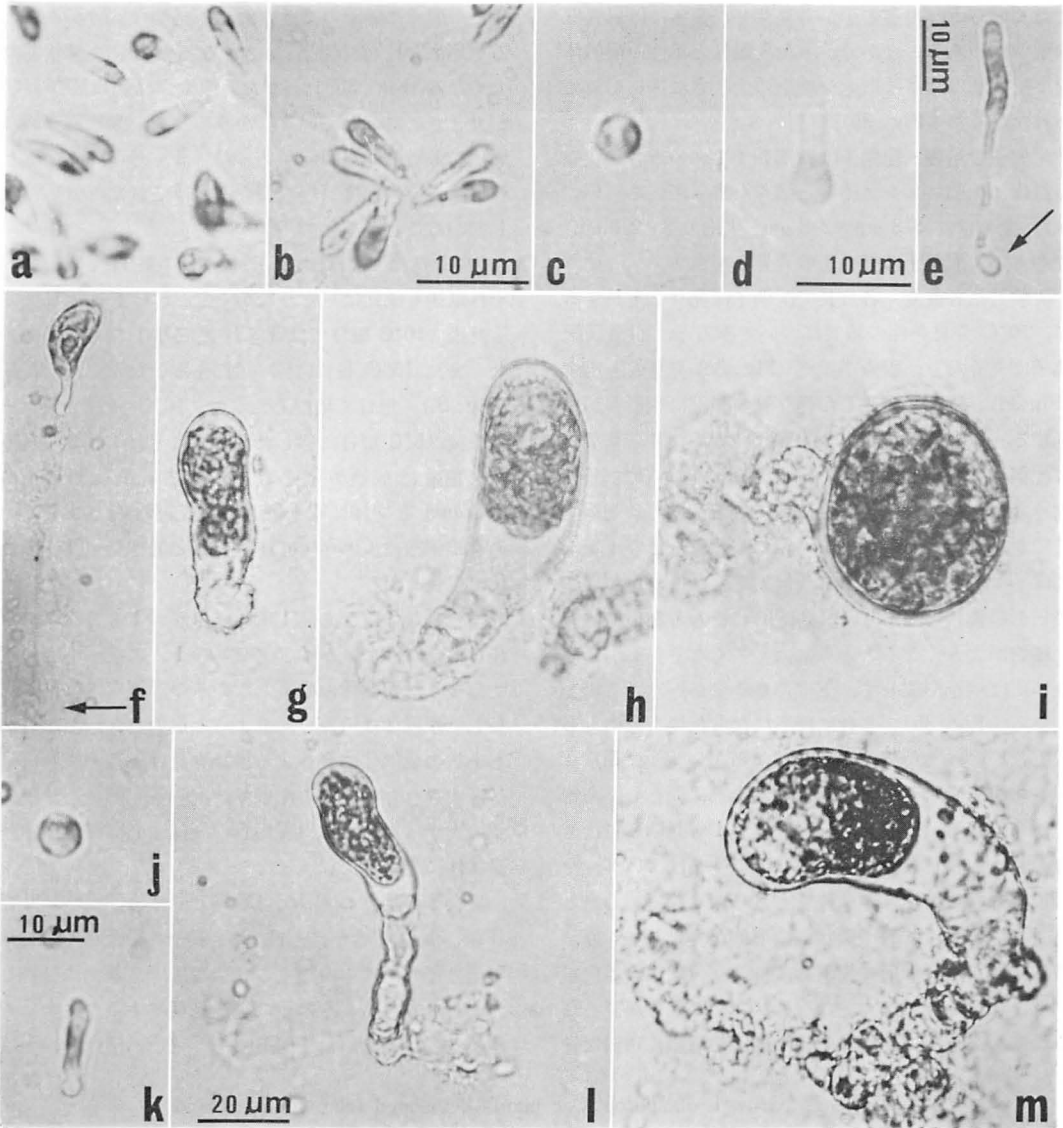


Fig. 3. *Codiolum petrocelidis*. Parthenogenetical development of gametes (c-i) and development of zygotes (j-m) from gametophytes of *C. petrocelidis* cultured at 10°C, 14: $\overline{10}$ (d-g, j-l), 15°C, 16: $\overline{8}$ (h), 5°C 14: $\overline{10}$ (m) and 5°C, 8: $\overline{16}$ from h (i). (Arrows in e, f indicate marks of circular original gamete.) a, gametes; b, copulation of gametes; c, settled gamete; d, 2-day old germling issuing a tube; e, 7-day old germling, differentiated into a broader distal portion (vesicle) and a narrow proximal portion (germination tube); f, 14-day old grmling; g, 1-month old plant; h, 2-month old plant, with a stalk showing chloroplast being unevenly distributed in the upper portion; i, 5-month old fertile plant grown at 15°C, 16: $\overline{8}$ for 2 months and then transferred to 5°C, 14: $\overline{10}$; j, settled zygote; k, 2-day old germling, most of cytoplasm flows into a germination tube; l, 1-month old plant, with a septated germination tube; m, 4-month old plant showing chloroplast being unevenly distributed in the upper portion. (Scale in b applies also to a. Scale in d applies also to c. Scale in k applies also to j. Scale in l applies also to f-i and m).

また *Codiolum* の遊走子から発芽した藻体は雌雄異株の配偶体であることが分かった。雌性と雄性の配偶体及び配偶子の間には形態や細胞の大きさに違いが認められなかった (Fig. 3b)。

配偶子の培養：配偶子は涙滴形で1個のカップ状の葉緑体に1個のピレノイドと眼点を持っている (Fig. 3a)。大きさは $6-8 \mu\text{m} \times 2-3 \mu\text{m}$ (平均 $6.8 \times 2.3 \mu\text{m}$) であった。配偶子は強い正の走光性を示す。

実験した各温度、各日長で配偶子は発芽し生長するが、 10°C 長日条件の培養についてみると、附着後配偶子は丸くなり、眼点が消え (Fig. 3c) 発芽管を出す (Fig. 3d)。続いて伸長した発芽管の先端に原形質が移動する。原形質の存在する先端部は太くなり、基部には配偶子の丸くなった空の細胞がみられる (Fig. 3e)。太くなった先端部は初め棍棒状で、下部の方は細胞壁でできた細い柄が存在する (Fig. 3e, f)。その後先端部は Table 1 に示す通り徐々に大きくなり、倒卵形や楕円形の嚢状となる (Fig. 3g, h)。そして細い柄は嚢状細胞が大きくなるとともに太く長くなる。しかし、なかには柄を形成せず、下部の細胞壁が厚くなる場合もある (Fig. 3h)。まれに球形になった場合は柄も形成しないし、また細胞壁も厚くならない (Fig. 3i)。2ヵ月頃から嚢状部にある葉緑体は上部に偏在し、澱粉粒が多くなる (Fig. 3h)。発芽して1ヵ月頃までは温度が高く、長日条件の方が嚢状部の生長はよいが、それ以降になると、どの条件でも変らなくなる。しかし日長条件によって若干嚢状部の形態が変化しており、長日条件では倒卵形や楕円形で柄の部分は短い傾向があり、短日条件では大きな棍棒状で柄の部分が長くなる傾向があった。発芽体の後半部は初め細く透明な管

状で、所々に隔壁のような節や不透明な部分がみられる (Fig. 3e)。嚢状部が大きくなるとともに管状部は太くなる (Fig. 3h, i)。またその太さは嚢状部の形状や大きさに対応しているばかりでなく、嚢状部の柄の形状にも対応する傾向があった。2ヵ月以降になると管状部の下半部は (培養初期に形成された部分) 消失していることがあった。

10°C 長日ではほぼ4ヵ月後には生長はとまったが、それ以後も成熟は見られなかった。 5°C 長・短日で3ヵ月後、 10°C 短日では5ヵ月後成熟したものがあつた。また 15°C 長日で2ヵ月培養した後 5°C 長日 (Fig. 3i)、短日で培養したもの、 10°C 長日で3ヵ月培養後、 5°C 短日に移したものではそれぞれ3ヵ月後、2ヵ月後に成熟がみられた。成熟体からは天然の *Codiolum* と同様に4本鞭毛の遊走細胞を放出し、その遊走細胞は *Codiolum* の遊走子と同様に糸状の配偶体に生長した。

単為発芽体のうち、1例であるが、1ヵ月過ぎた頃から植えつけたスライドガラスの1枚に数個体の糸状で分枝した配偶体の生長しているのが観察された。生長した配偶体は母藻と同じような形態となった。しかし糸状の配偶体に発達する単為発芽体は極くまれにしから形成されない。この配偶体は配偶子を形成し、配偶子の大半は単為的に母藻からの配偶子と同様に単細胞嚢状体に発達した。

接合子の培養：接合子は異株間の配偶子の間で (Fig. 3b)。接合子は両性の配偶子で融合し1つの洋梨形となり、4本の鞭毛の状態泳ぎ、基物に附着してから丸くなる。その後の発達過程や生長の度合は配偶子の場合とまったく同じであり (Fig. 3j-m)、配偶

Table 1. Growth of sporophytic plants developed from gametes and zygotes when cultured at 10°C , 14: 10.

| Culture times (days) | Gametes | Zygotes |
|----------------------|--|--|
| | Size of vesicle portion in μm (long diam. \times short diam.) | Size of vesicle portion in μm (long diam. \times short diam.) |
| Ten days | | 50-70 \times 5-10* (60 \times 7) |
| Fourteen days | 16-28 \times 10-15 (22 \times 11) | |
| Twenty one days | 20-30 \times 18-23 (23 \times 20) | 18-30 \times 12-18 (22 \times 15) |
| Thirty days | 20-50 \times 13-23 (38 \times 19) | 30-50 \times 15-20 (37 \times 17) |
| Sixty days | 38-70 \times 15-33 (46 \times 23) | 46-64 \times 18 |

* Size of whole plants including germination tube. numerals in parentheses are means.

子の発達と区別出来なかった (Table 1)。接合子から発達した胞子体は自然から採集した *C. petrocelidis* に似た形態になったが (Fig. 3m), 5°C, 10°C で5ヵ月以上培養を続けたが、成熟しなかった。

考 察

羅臼で採集した *Codiolum petrocelidies* の遊走子は発芽して、分枝した単列糸状体であるモツレグサ (*Spongomorpha-Acrosiphonia*) 類の藻体になり、それに配偶子が形成され、雌雄異株で配偶子は接合して、再び *Codiolum* になった。現在まで研究された *C. petrocelidis* の生活史と同様に (FAN 1959, JÓNSSON 1958, 1959, 1962, KORNMAN 1961, 1964), 日本産の *C. petrocelidis* もモツレグサ類 (*Spongomorpha-Acrosiphonia*) の胞子体であることを明らかにすることが出来た。

発達した配偶体は多核体であった。現在, *Spongomorpha* と *Acrosiphonia* は単核か多核かによるのみ区別されている。この定義に従えば、羅臼の *C. petrocelidis* から発達した配偶体は *Acrosiphonia* に属する。しかし本来 *Spongomorpha* も *Acrosiphonia* も KÜTZING (1843) と AGARDH (1846) によってそれぞれ異なる特徴にもとづき *Conferva* より独立した属であるが、2つの属には単核の種も多核の種も含まれていた。その後、WILLE (1899, 1900) は上記形質により、再分類したが、まだ正式な形で2つの属を訂正していない。今後植物命名規約に従って両属の関係を再訂正する必要がある。本論文では両属を区別しないでモツレグサ類 (*Spongomorpha-Acrosiphonia*) として取り扱った。

発達した配偶体 *Spongomorpha-Acrosiphonia* の形態的特徴をあげると、1) かぎ状の小枝がない。2) 小枝の先端が細くなる。3) 直立糸の太さが 80-150 μm である。現在、北海道沿岸から報告されたかぎ状小枝のないモツレグサ類は4種2変種あり、カタモツレグサ (*S. duriuscula* var. *cartilaginea*)、ホソモツレグサ (*S. duriuscula* var. *tenuis*)、キタミモツレグサ (*S. breviarticulata*)、トゲナンモツレグサ (*S. saxatilis*)、*S. arcta* である (YENDO 1915 山田・田中 1944, SAKAI 1954)。上記の特徴からみて、今回発芽したモツレグサはトゲナンモツレグサ *S. saxatilis* (RUPRECHT) COLLINS と推定された (SETCHELL and GARDNER 1920, NAGAI 1940, TOKIDA 1954, SAKAI 1954, SCAGEL 1966)。正確な同定を期するた

めに *C. petrocelidis* が生育していた所と同じ場所で採集したトゲナンモツレグサの藻体の小枝から単藻培養した培養個体と比較したが、両者の配偶体及び得られた胞子体はともにその形態に差異が認められなかった。また両者の配偶体から得られた配偶子間で交雑実験を行ったところ、接合子が形成され、発芽した (宮地・未発表)。この結果から羅臼の *C. petrocelidis* から発芽したモツレグサはトゲナンモツレグサ *S. saxatilis* と同定した。

今まで報告されている *C. petrocelidis* から発達したモツレグサ類は *S. coalita* (FAN 1959), *S. aeruginosa* (KORNMAN 1961, 1964), そして *Acrosiphonia spinescens* (JÓNSSON 1958, 1959, 1962) の3種であり、それらの種以外の *S. saxatilis* もモツレグサ類の胞子体の一つ *Codiolum* になることが明らかにされた。宮地・黒木 (1976) は厚岸で採集した *Chlorochytrium inclusum* から *S. heterocladia*, *S. spiralis* そして *S. duriuscula* 3種のモツレグサ類が発達したことをすでに報告しており、日本に生育するモツレグサ類のうち少なくとも4種が胞子体世代に単細胞囊状になることも分かった。

多核体であるモツレグサ類のなかで胞子体世代に単細胞囊状になるのは現在まで *A. spinescens* (JÓNSSON 1958, 1959, 1962) と *S. coalita* (FAN 1959, HUDSON 1974) の2種しか知られていない。しかし、筆者らが自然から採集した *Cod. petrocelidis* と *Chl. inclusum* の生活史の研究から4種のモツレグサ類の発生が観察され、それらはすべて多核体であった。多核体のモツレグサ類には4つの生活環のパターンがあるが (KORNMAN 1971), 多くの多核体のモツレグサ類は胞子体世代に単細胞囊状になることが明らかになった。

羅臼で採集した *Codiolum petrocelidis* の形態は従来 KUCKUCK 1894, H. JÓNSSON 1903, SETCHELL and GARDNER 1920, S. JÓNSSON 1958, 1962, FAN 1959, KORNMAN 1961, 1964, SCAGEL 1966 等によって報告されているものと基本的に一致する。FAN (1959) は従来からいわれている柄に続いて管状部の存在を述べているが、今回の培養実験によって、これは発芽管の伸長したものが残っていたと推察された。

S. JÓNSSON (1962) によるとフランス・ロスコフ産の *C. petrocelidis* の生活史は季節によって異なり、春に成熟した *C. petrocelidis* からの遊走子は再び単細胞囊状の *Codiolum* となり、秋から冬に成熟した遊走子は *A. spinescens* になると報告しているが、羅臼産の *C. petrocelidis* から6月と8月に採集した

Codiolum の遊走子が再び単細胞嚢状になることはなかった。また他の研究者の *C. petrocelidis* の研究でも、再び単細胞嚢状になる生活史の報告はない。

終りに、終始この研究にあたって、御指導いただき、また本稿の御校閲を賜った北海道学黒木宗尚教授に厚く御礼を申し上げる。また、材料を提供していただき、*Petrocelis* に関する情報や要約の御校閲を賜った北海道大学増田道夫博士に感謝の意を表します。

引用文献

- AGARDH, J.G. 1846. *Anadema*, ett nytt slägtet bland Algerne. K. Sv. Vet.-Akad. Handl. 1-16.
- FAN, K.C. 1959. Studies on the histories of marine algae I. *Codiolum petrocelidis* and *Spongomorpha coalita*. Bull. Torrey Bot. Club 86: 1-12.
- HUDSON, M. 1974. Field, culture and ultrastructural studies on green alga, *Acrosiphonia* in the Puget Sound region. Ph. D. Thesis. University of Washington.
- JÓNSSON, H. 1903. The marine algae of Iceland, III. Chlorophyceae. Bot. Tidskr. 25: 337-377.
- JÓNSSON, S. 1958. Sur la structure cellulaire et la reproduction de *Codiolum petrocelidis* KUCKUCK., algue verte unicellulaire endophyte. C. R. Acad. Sci., Paris 247: 325-328.
- JÓNSSON, S. 1959. L'existence de l'alternance hétéromorphe générations entre l'*Acrosiphonia spinescens* KJELLM. et le *Codiolum petrocelidis* KUCK. C. R. Acad. Sci. Paris 248: 835-837.
- JÓNSSON, S. 1962. Recherches sur des Cladophoracées marines (structure, reproduction, cycles comparés, conséquences systématiques). Ann. Sci. Nat. Bot., (Ser. 12), 3: 25-230.
- KORNMAN, P. 1961. Ueber *Spongomorpha lanosa* und ihre Sporophytenformen. Helgoländer wiss. Meeresunters. 7: 195-205.
- KORNMAN, P. 1964. Zur Biologie von *Spongomorpha aeruginosa* (LINNAEUS) VAN DEN HOEK. Helgoländer wiss. Meeresunters. 11: 200-208.
- KORNMAN, P. 1970. Phylogenetische Beziehungen in der Grunalgengattung *Acrosiphonia*. Helgoländer wiss. Meeresunters., 21: 292-304.
- KORNMAN, P. 1972. Les sporophytes vivant en endophyte quelques *Acrosiphoniacées* et leurs rapports biologiques et taxonomique. Soc. bot. Fr. Mémoires: 75-86.
- KUCKUCK, P. 1894. Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland. Wiss. Meeresunters. Helgoland. N. F. 1: 225-263.
- KUTZING, F.T. 1843. Phycologia generalis oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. i-xxxii+1-458. pl. 1-80. Leipzig.
- 宮地和幸・黒木宗尚 1976. 緑藻のいわゆるミドリウズミモ (*Chlorochytrium inclusum*) の遊走子の発達について。藻類 24: 121-129.
- NAGAI, M. 1940. Marine algae of the Kurile Islands, I. J. Fac. Agr., Hokkaido Imp. Univ. 46: 1-138. pl. 1-3.
- SAKAI, Y. 1954. On some species of *Spongomorpha* from Hokkaido. Japan. Sci. Pap. Inst. Algal. Res., Fac. Sci., Hokkaido Univ. 4: 63-82.
- SCAGEL, R.F. 1966. Marine algae of British Columbia and Northern Washington, Part I; Nat. Mus. Can. Bull. No. 207, Biol. ser. No. 74, i-viii+1-257. pl. 149.
- TOKIDA, J. 1954. The marine algae of southern Saghalien. Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 4: 1-264. pl. 1-15.
- WILLE, N. 1899. Meddelelser om sein Under-søgelse angaaende Cellekjaernes Forhold hos Slaegten *Acrosiphonia* (J. AG.) KJELLM. Bot. Not., p. 281. Lund.
- WILLE, N. 1900. Die Zellkerne bei *Acrosiphonia* (J. AG.) KJELLM. Bot. centralb., 81: 238-239.
- WITTMAN, W. 1965. Aceto-iron-haematoxylin-chloral hydrate for ceromosome staining. Stain Technol. 40: 161-163.
- 山田幸男・田中 剛 1944. 知床半島北見国沿岸海藻調査報告。北水試月報 1(3): 165-171.
- YABU, H. and TOKIDA, J. 1966. Application of Aceto-iron-haematoxylin-chloral hydrate method to chromosome staining in marine algae. Bot. Mag. Tokyo 79: 381-382.
- YENDO, K. 1915. Notes on algae new to Japan III. Bot. Mag. Tokyo 29: 99-117.