

総説

無 節 サ ン ゴ モ

正置富太郎

北海道大学水産学部 (041 函館市港町 3-1-1)

MASAKI, T. 1984. Crustose coralline algae. Jap. J. Phycol. 32: 71-85.

The crustose coralline algae of Japan are reviewed with emphasis on taxonomy, structure, reproduction, ecology and practical issues. The taxonomy is summarized historically but not comprehensively from the 1800's to the present. These algae exhibit a variety of forms which often are useless in distinguishing the taxa. Anatomical features, however, are taxonomically pertinent and data on, for example, the arrangement of vegetative cells, heterocyst distribution, and cell fusion characteristics, are useful. Some anatomical features are illustrated for the Japanese species. The unusual reproductive features, namely, the hermaphroditic conceptacles in *Lithothamnium japonicum* and the cruciate tetrasporangial divisions in *Sporolithon schmidtii*, are illustrated.

It is well known that crustose coralline algae are important constituents of reefs in tropical seas and that they form extensive beds in arctic areas. A species closely related to *Lithothamnium australe* is a conspicuous reef-builder on the west coast of Kyūshū in southern Japan.

The geographic and vertical distributions of species off Hokkaido in northern Japan are discussed in relation to water temperatures as influenced by currents. Off the southwest coast of Hokkaido the rocky sea bottom is covered by extensive populations of crustose coralline algae, especially *Lithophyllum yessoense*, and the fleshy algae have mostly disappeared. In Japan this phenomenon has been known as "Isoyake" since the beginning of this century and its occurrence is concomitant with a lowered production of sea urchins, economically valuable molluscs, and useful seaweeds. *Lithophyllum yessoense* has been shown to slough off outer epithelial cells and discard anything attached to its surface. What causes "Isoyake" is not certain yet, but the antifouling mechanism of this coralline as well as the grazing activities of sea urchins probably contributes significantly to the barren aspect of the areas.

Key Index Words: crustose coralline algae; ecology; "Isoyake" phenomenon; reproduction; Rhodophyceae; structure; taxonomy.

Tomitaro Masaki, Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Hakodate, 041 Japan.

石灰藻は体内に炭酸石灰が沈積する海藻の総称であり、藻類の多くの植物門にまたがって存在する。主なものは円石藻、カサノリ、ウミウチワ、サンゴモ科植物などがあるが、紅藻サンゴモ科以外はいずれも種数が少ない。石灰藻は又、化石として出現し古生代から現世に至っているが、サンゴモ科植物は中世代白亜紀になって初めて出土している。現生の石灰藻のうち最も広く分布しているのはサンゴモ科植物であり、世界中至るところで潮間帯から数十米、時には百米以上の深さまで生育している。サンゴモ科植物は有節サンゴ

モと無節サンゴモからなり、有節サンゴモは炭酸石灰を欠く膝節の存在によって無節サンゴモと区別されている。サンゴモ類は形態の変化も多く、著しく炭酸石灰が沈積するため、研究をするには手間がかかり不明な点が少ない。それでも有節サンゴモは羽状の美しい枝振りもあって親しみもてるが、無節サンゴモでは外形に特徴が少なく、時には岩肌に生じる錆の様にならず汚れた感じさえする。実際にサビ属 *Melobesia* と呼ばれる仲間もあってとかく敬遠され勝ちである。しかし、浅海の動植物の減産を招く磯焼け現象

との関連 (正置・秋岡 1980) やこの生物の遺蹟が化石として出現することと石油の埋蔵が関係あると考えられる (LITTLER 1972) など、決して現代の生活に無縁なものではない。本稿では無節サンゴモを少しでも理解してもらうため、これまでの多くの人々による研究の一部を紹介し、如何に変化に富んだ興味のある性質を有するものであるかを総述し、併せて水産との関係についてふれてみたい。

分 類

無節サンゴモに関する研究の歴史的経過は FOSLIE (1929) LITTLER (1972), ADEY and McINTYRE (1973), JOHANSEN (1981) 等が詳述しているが、その大略は次の如くである。

この植物は古くから知られていたが、植物学者がこれを取り上げるまでは、鉱物の1種や動物サンゴと考えた時代もあった。初めて植物として扱ったのは PHILIPPI (1837) で、その際にイシモ属 *Lithothamnium* とイシゴロモ属 *Lithophyllum* の2属を記載し、専ら外形のみで区別し、直立分枝体をイシモ属、殻状体をイシゴロモ属とした。その後、DECAISNE (1842), HARVEY (1847) 及び KÜTZING (1849) と研究がつづいたが、ARESCHOUG (1852) に至ってサンゴモ目を有節サンゴモ *Corallineae* と無節サンゴモ *Melobesiaeae* に分けた。又、SOLMS-LAUBACH (1881) は無節サンゴモの分類の形質として生殖器官を用いることの可能性を示した。これはナポリ産のイシゴロモ属とサビ属の関係を調べた結果に基いたものである。ROTHPLETZ (1891) は化石標本を調べ、四分胞子嚢の性質の差異によってムカシイシモ属 *Archaeolithothamnium*, イシモ属 *Lithothamnium*, イシゴロモ属 *Lithothamniscum* の3群に分け、生殖器官の性質を分類の基準とした。この様に無節サンゴモの知識は少しずつではあるが着実に積み重ねて来たが、前世紀の終りから今世紀のはじめにかけて、HEYDRICH (1897-1911) と FOSLIE (1890-1929) が研究を著しく押し進めたことはまことに瞠目に値するものがある。この2人は意見の一致があまりなかったが、お互いに交流をもって多くの新しい事実を世に明らかにし、その結果分類について HEYDRICH は紆余曲折を経て、最終的には嚢果の発達を重要な形質と考え、FOSLIE は四分胞子嚢の性質を主とし、嚢果や組織の解剖学的所見を加味した考えを示した。現在では FOSLIE の方が高い評価を得て一般に受け入れられている。FOSLIE のタ

イブ標本は現在ではノルウェー国トロンヘイム市の博物館に所蔵されているが、ADEY (1970) はすべての所蔵標本を再検討して現代の分類基準で整理した。FOSLIE (1900, 1901, 1905, 1906a, 1906b, 1907, 1908, 1909) は又、日本産の種も記載しているので、筆者もこれらのタイプ標本についての詳しい解剖図を公表すべく準備中である。

一方、LEMOINE (1911) は組織の相違のみで分類を試みることを提案し、イシモ型、イシゴロモ型、サビ型の3つに大別した。これは現生のものに適用するには難があるが、化石種を扱う分野では大変歓迎された。最近になってこれまでの分類体系を新しい観点から見直す提案がいくつかあるが、形質の選択如何によっては内容が大きく変わり、サンゴモ科植物の分類の難しさを示している。ここに2つの例を紹介すると、CABIUCH (1972) は体組織に重点をおき、細胞癒合と第2次連絡孔の有無及び無性生殖器巢が単孔か多孔かによって有節サンゴモと無節サンゴモを区別することなく5亜科に分け、亜科を更に膝節の有無によって細分した。又、JOHANSEN (1969) と JOHANSEN and SILVA (1978) は膝節の有無によって有節サンゴモと無節サンゴモを区別し、更に無性生殖器巢の単孔・多孔と第2次連絡孔の有無、その他の性質によって無節サンゴモを4亜科、有節サンゴモを3亜科、計7亜科とした。

このほか GARBARY (1978), GARBARY and SCAGEL (1979) は走査電子顕微鏡を用いて体表面の微細構造を比較し、サンゴモ科植物の種を区別することを試み、無節サンゴモではキタイシモ属数種 *Clathromorphum* spp. の差異を明らかにした。MASAKI *et al.* (1984) も同様な方法で北海道産無節サンゴモのエゾイシゴロモ *Lithophyllum yessoense* FOSL., ヒライボ *Lithophyllum okamurai* FOSL., ミヤベオコシ *Lithothamnium japonicum* FOSL., イシノモドキ属の1種 *Neogoniolithon* sp. の4種を微細構造によって区別した。又、SILVA and JOHANSEN (1982) はサンゴモ科植物が他の紅藻類と著しく異なるいくつかの特徴をあげ、例えば炭酸石灰の含有、介生生長、第1次連絡孔の構造、生殖器官の性質などによってサンゴモ目とすることを提案している。

以上のほか、多くの種の記載が各地でなされた。その主なものとして、ガラバゴス諸島及びパナマ湾 (LEMOINE 1929), フランス及び北アフリカ (HAMEL et LEMOINE 1952), 北米太平洋岸 (MASON 1953, DAWSON 1960), 北大西洋亜寒帯海域及び英国 (ADEY

1964, 1965, 1966a, b, ADEY and ADEY 1973), 日本 (MASAKI 1968) 及びグアム (GORDON *et al.* 1976) などがある。

内部組織

無節サンゴモは外部形態が環境の影響を受け易く、同一種でも殻状から疣状突起になり更に樹枝状に分岐するものまであって、種の同定は外形のみでは困難な場合が屢々あるが、内部構造は属や種によって特徴があり区別が付き易い。この植物は他の紅藻類と異って細胞壁に存在する多量の炭酸石灰のため非常に固く、調べるのには特別な工夫が必要である。藻体の断面を調べるのには乾燥標本を割って光学顕微鏡の落射照明装置や走査電子顕微鏡 (Figs. 1, 2) で観察出来るが、詳細な構造は固定脱灰して永久プレパラートを作るのが最も良い方法である。体組織は細胞列糸から成るが、いずれの場合も表層 *epithallium*, 中層 *perithallium*, 基層 *hypothallium* から構成されている。表層は1~数層の細胞からなるが時には10数層に及ぶ場合もある (Figs. 3, 4)。又、細胞の形も三角, 四角, 楕円などがあり属や種によって一定の性質を示すものが多い

(Figs. 4, 5)。中層は藻体の大部分を占めるが、エダウチイモ属 *Mesophyllum* や薄い種ではあまり発達しないものもある。中層の最上端の細胞は分裂細胞で、介生生長を行って新しい組織の形成に与っている。この性質は紅藻類ではコノハノリ科に知られるだけである (DIXON 1973)。

アナアキイシモ属 *Porolithon* やイシノミモドキ属 *Neogoniolithon* の中層には異形細胞が存在する。これは元来毛生細胞であり、毛は早落性のため認めづらいことが多いが、周囲の体細胞よりも大きいため判別が容易である (Figs. 10, 11)。異形細胞は単独か、横又は縦に数個が一列に並び、周りの組織が発達すると共に深く埋在する。その機能は不明であるが、出現の頻度が藻体の発育過程や環境にも大いに関係があることが他の紅藻類でも議論されている (DIXON 1973)。実際に無節サンゴモでは毛生細胞の有無が属を分ける基準になっているが、同一種でも出現に差がある場合もあるので、今後更にその性質をよく検討する必要がある。

基層は1~数層の場合が多く、属によって一定の性質を示すものがある (Figs. 7, 8)。例えばエダウチイシモ属では扇状であり (Fig. 6), ノリマキ属 *Dermato-*

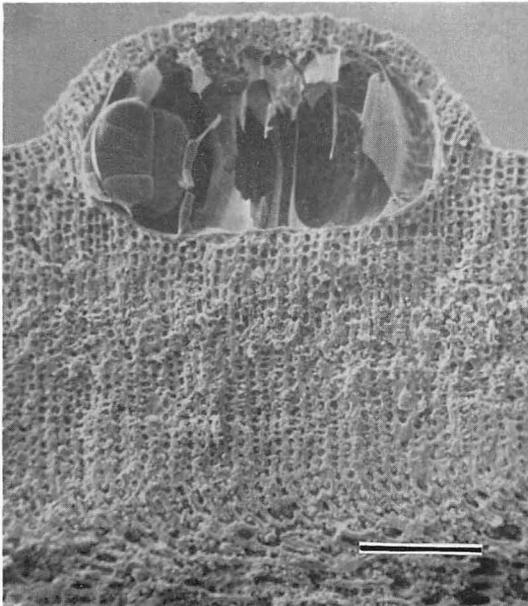


Fig. 1

Fig. 1. Scanning electron micrograph of vertical section through a crust of *Mesophyllum* sp., showing a prominent tetrasporangial conceptacle and vegetative portion. Bar=100 μ m.

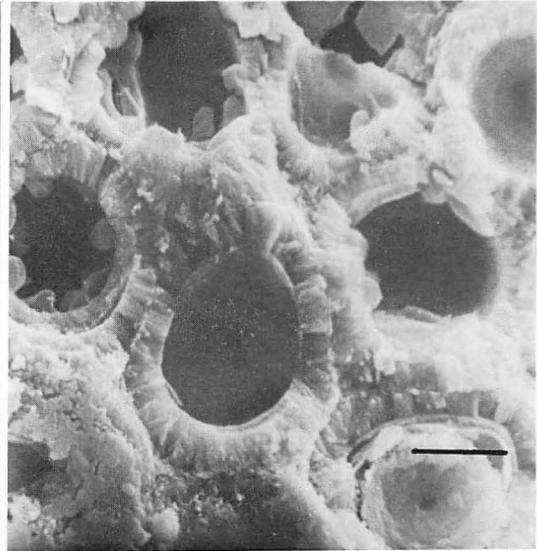
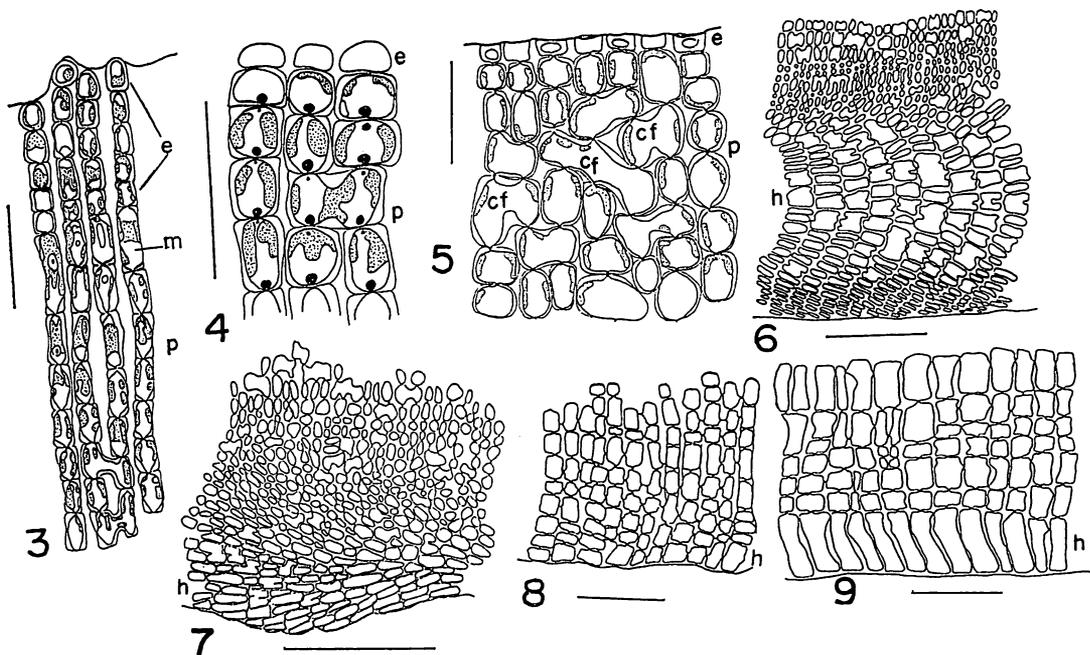


Fig. 2

Fig. 2. Enlargement of a part of Fig. 1, showing deposition of CaCO_3 . Bar=5 μ m.

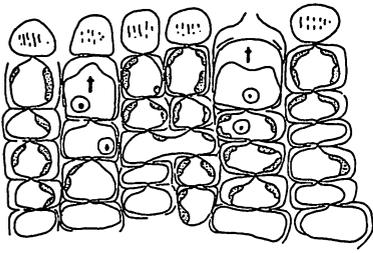


Figs. 3-9. Structure of coralline algae. 3. Multilayered epithallium (e) and upper part of perithallium (p) in *Clathromorphum compactum*, showing meristem (m). Bar=20 μ m; 4. Single-layered epithallium (e) and upper part of perithallium (p) in *Leptophytum laeve*. Bar=20 μ m; 5. Single-layered epithallium (e) and upper part of perithallium (p) in *Lithothamnium japonicum*, showing frequent cell-fusions (cf). Bar=20 μ m; 6. Coaxial hypothallium (h) in *Mesophyllum nitidum*. Bar=100 μ m; 7. Multilayered hypothallium (h) in *Lithothamnium japonicum*. Bar=500 μ m; 8. Part of vertical section through a crust of *Lithophyllum yessoense*, showing isodiametric, single-layered hypothallium (h). Bar=50 μ m; 9. Part of vertical section through a crust of *Dermatolithon tumidulum*, showing palisade-like hypothallium (h). Bar=50 μ m.

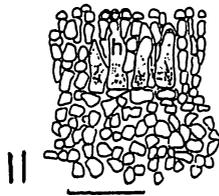
lithon では1層の細胞が基質に対して斜めに柵状に並ぶ (Fig. 9)。又、基層の厚さは同一種でも時には変化する。例えばミヤベオコンの様に基層の厚さを調節し乍ら縁辺部を基質から部分的に遊離させ、凹凸の激しい岩面でも旺盛に被いながら藻体を拡張してゆく種もある (Fig. 7)。

中層と基層では隣接する細胞間には第2次連絡孔か細胞癒合があり、CABIOCH (1972) がムカンイシモ属で両者が混在していることを報じている以外は、いずれか一つの性質のみを有し、属を区別する特徴になっている (Fig. 5)。

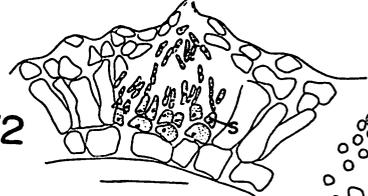
Figs. 10-20. Reproductive organs of coralline algae. 10. Two trichocytes (t) of *Neogoniolithon* sp. Bar=20 μ m; 11. Horizontal heterocysts (h) of *Porolithon boergesenii*. Bar=50 μ m; 12. Male conceptacle in *Fosliella lejolisii*, showing short spermatangial mother cells (s). Bar=20 μ m; 13. Male conceptacle in *Clathromorphum compactum*, showing column-like spermatangial mother cells (s). Bar=50 μ m; 14. Hermaphroditic conceptacle in *Lithothamnium japonicum*, showing dendroid system of spermatangial mother cells (s) and procarp (c). Bar=50 μ m; 15. Detail of spermatangial mother cells in dendroid system shown in Fig. 14. Bar=10 μ m; 16. Procarpic conceptacle in *Clathromorphum compactum*. Bar=50 μ m; 17. Cystocarpic conceptacle in *Leptophytum laeve*, showing discontinuous fusion cells (fc). Bar=100 μ m; 18. Cystocarpic conceptacle in *Neogoniolithon* sp., showing coherent fusion cell (fc). Bar=20 μ m; 19. Asexual conceptacle in *Fosliella paschalis*, showing zonately divided tetrasporangia. Bar=50 μ m; 20. Asexual conceptacle in *Sporolithon schmidtii*, showing cruciately divided tetrasporangia. Bar=50 μ m. (Figs. 11, 12 and 19, MASAKI 1968)



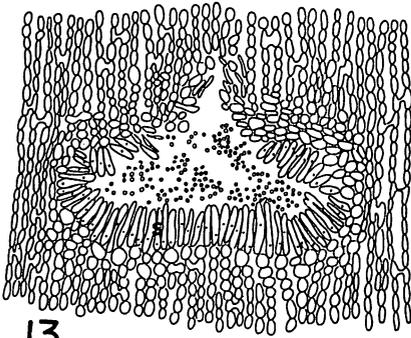
10



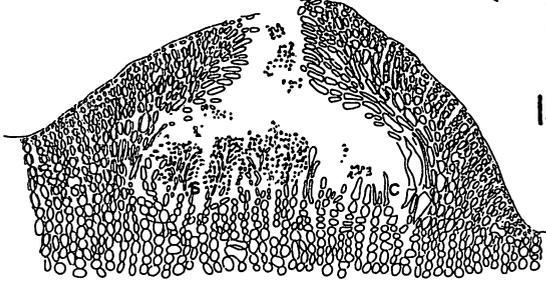
11



12



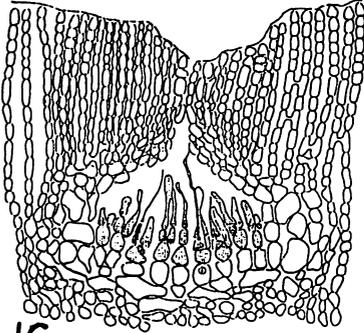
13



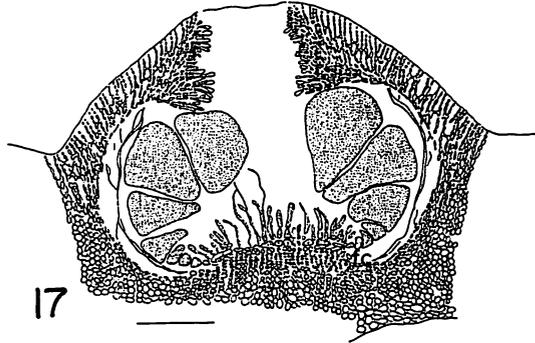
14



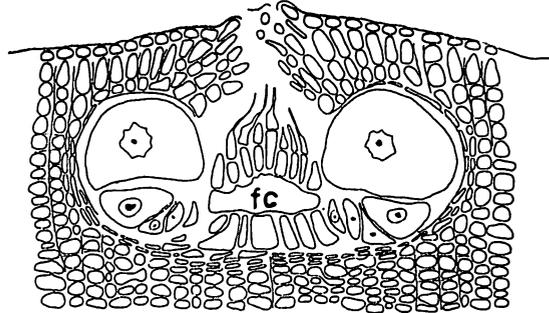
15



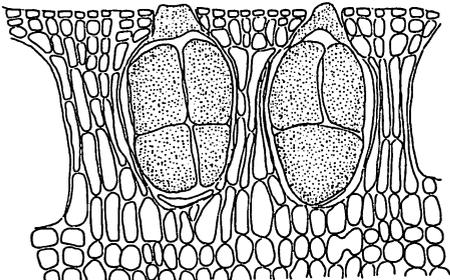
16



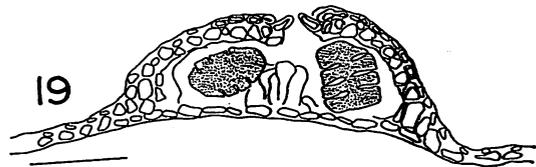
17



18



20



19

生殖器官

繁殖は極く少数の種で栄養体の分離や伸長によるものもあるが、生殖器官を形成して行うのが普通である。生殖器官はすべて生殖器巢の中に生じる。生殖器巢の原基は中層上端の分裂細胞か更に深部に位置する細胞に由来し、キタイシモ属では前者にあたり、*Phymatolithon* 属や *Leptophytum* 属では後者である (ADEY 1965, 1966a)。生殖器巢は発達して屋根を形成するが、屋根は扁平なものや隆起又は陥入するものなど変化に富み、隆起する場合はその程度も様々で半円球や三角錐状を呈するものもあって、それらの形状は種によって異なる (Figs. 17, 19)。

無性生殖器巢は単孔と多孔があり、無性孢子嚢は時には二分孢子嚢の場合もあるが、層状分裂する四分孢子嚢が普通である (Fig. 19)。しかし、ムカシシモ属では十字様に分裂する (Fig. 20)。核は四分孢子では1個ずつあるが二分孢子では単核と二核の二通り知られている。SUNESON (1950) は二分孢子嚢形成の際の細胞学的研究を行い、二核の場合は減数分裂、単核ではアポメイオシスを行うことを明らかにしたが、今後更によく調べる必要がある。

配偶体は一般に雌雄異株であるが、雌雄同株のことも珍しくない。有性生殖器巢は常に単孔である。雌雄同株の場合は雌雄両性生殖器がそれぞれ別の生殖器巢に生ずるが、稀れではあるが雌雄同巢のものもある (Fig. 14)。

雄性生殖器は精子器を形成する母細胞に3型があり、普通に見かけるものは極く短いものである (Fig. 12) が、イシモ属、キタイシモ属、エダウチイシモ属などでは長い棒状や樹枝状をしている (Figs. 13, 14, 15)。これらの母細胞は生殖器巢の底部に限らず側面を被う場合も屢々ある。

雌雄生殖器は生殖器巢の底部に集合プロカルブ (KYLIN 1956) となって配列している。これらのプロカルブは支持細胞とこれから生ずる1~3個の胎原列枝が一単位となる。それぞれの胎原列枝は受精毛を先端に有する造果器と1個の器下細胞からなるが、生殖器巢の周辺部はプロカルブの未発達のものが多い (Fig. 16)。受精後、多くの種では支持細胞が全部連続して一大癒合細胞を作るが、中には癒合は一部にとどまって連続しないものもある (Figs. 17, 18)。いずれにしても支持細胞は助細胞の役目をすると考えられ、造果糸は癒合細胞の周辺部や上面から生じ、先端は果孢子嚢になる。しかし、LEBEDNIK (1977) は少

なくともキタイシモ属、サビ属、エダウチイシモ属ではプロカルブは存在せず、周辺部にある未発達の雌性器官の一部のみが助細胞の役目を果しているとの意見を述べている。

生態

無節サンゴモは海中の有光層の範囲では基質さえあれば生育が可能である。その点では光が垂直分布の主たる要因であり、又、水温は地理的分布に大きな影響を与えている。実際この植物は寒帯から熱帯に至るまでの沿岸では普通に見ることが出来る。更に造礁に関係するものとしてもよく知られている (ADEY 1973)。所謂 *Lithothamnium-bank* と呼ばれるものを初めて報告したのは FOSLIE (1895) であり、礁はノルウェーの海岸に約 3 km の範囲に広がり、形態も大きさも非常に異なっている数種で構成されていた。又、WEBER-van BOSSE and FOSLIE (1904) によると、唯一種から出来ている礁が北極海のノバヤゼムリア島とスピッツベルゲン島 (*Lithothamnium glaciale* KJELLM.) 及びアイスランドとノルウェー北部 (*Lithothamnium ungeri* KJELLM.) に存在し、一方熱帯ではチモール島の近くの Haingsisi 島に大きな礁があって、これが主に *Lithothamnium erubescens* FOSL. f. *haingsisina* A. WEBER-VAN BOSSE et FOSL. からなっている。

無節サンゴモはサンゴ礁の造成に寄与していることは周知の事実である。無節サンゴモがサンゴ礁の外縁部を厚く被っているためその部分は *Lithothamnium-ridge* (又は-rim) と呼ばれている。構成種が *Porolithon onkodes* (HEYDR.) FOSL. のことが多く、その様なところを *Porolithon-rim* とする提案があった (WORMERSLEY and BAILEY 1969) が、他の種で構成されている場合もあるので特定の名前をつけず単に Algal-ridge とも呼んでいる (ADEY 1973)。

日本では熊本県有明海湯島の水深 10 m の海底に *Lithothamnium australe* (FOSL.) FOSL. に似た種から成る礁があり、通称マサゴ原と称しているが、その上にワカメが生育している (瀬川 1954)。又、長崎県島原半島有馬町の原城跡南方約 300 m 沖合にある長さ 800~1000 m の浅瀬は白州と呼び無節サンゴモの一種から出来ている (右田私信)。そのほか青森県東津軽郡三厩湾にはイボイシモ *Lithothamnium intermedium* KJELLM. やその他数種が礁を形成し、その上に付着しているマコンブの根と無節サンゴモの

小枝が絡み合っている (MASAKI and TOKIDA 1963)。

無節サンゴモの植物地理学的研究は ADEY (1964, 1965, 1966b, 1968, 1971, 1973) によってメイン湾を含む北大西洋北西部, アイスランド, ノルウェー, 英国など広範な海域にわたって沿岸各地でスキューパー潜水により大量の標本を採取し, それらに基いて各調査地点での垂直分布を明らかにした。同様な研究は北海道の沿岸でも行った (ADEY *et al.* 1976, 秋岡・正置未発表)。無節サンゴモの分布が如何に水温と光に左右されるかを北海道を例にとって述べてみる。北海

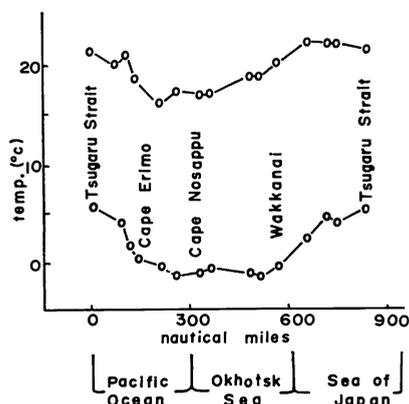


Fig. 21. Winter (bottom) and summer (top) mean sea surface temperatures (August, February) on the Hokkaido coast (ADEY *et al.* 1976).

道の海況は北から寒流の親潮が南下し, 南から対馬暖流が北上する。又, 対馬暖流の一部が分流となって宗谷暖流及び津軽暖流となり, 寒暖流の影響が極めて短い距離の間で交錯する世界でもあまり例のない特有な海洋構造を呈している (Figs. 21, 22)。そのため水温も変化に富み, 釧路から根室半島までの東岸は冬期 0°C 近くから夏期 $12\sim 14^{\circ}\text{C}$ の間にあって, この沿岸は広大な北太平洋の亜寒帯海域の南端に位置している。そこから南西に約 500 km 離れた津軽海峡は完全に暖流海域となり年間の水温は最低約 6°C から最高約 24°C と上昇する。又, エリモ岬以西の太平洋岸は暖流と寒流の混合海域となり, 無節サンゴモの植物相も急激に変化する海況に伴って興味ある様相を示す。寒流海域である道東の沿岸には, 浅所にキタイシモ *Clathromorphum circumscriptum* (STROM.) FOSL. とイシモ属の一種 (*Lithothamnium lemoineae* ADEY の近似種), やや深所にはアナアキキタイシモ *Clathromorphum compactum* (KJELLM.) FOSL., 15 m 以深では *Lithothamnium glaciale* KJELLM. と *Leptophytum laeve* (STROM.) FOSL. が見られ, イシモ属の一種を除いた 4 種はいずれも典型的な亜寒帯種で, 種の構成は北大西洋亜寒帯海域の場合と同じである。エリモ岬以西の極く浅所では亜寒帯種は全く姿を消すが, 代って温帯種のエゾイシゴロモとイシノミドキ属の一種が優占種となる。しかし, 深所には寒流の影響があるため亜寒帯種がひきつづき見られる (Fig. 24)。

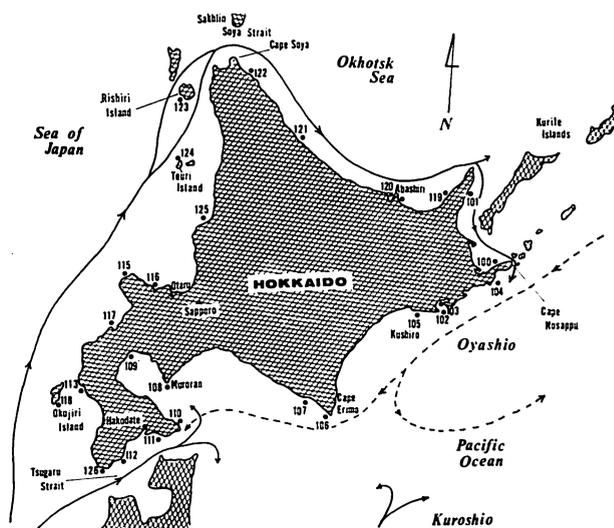


Fig. 22. Map of Hokkaido showing transect stations and the positions of the major ocean currents (ADEY *et al.* 1976).

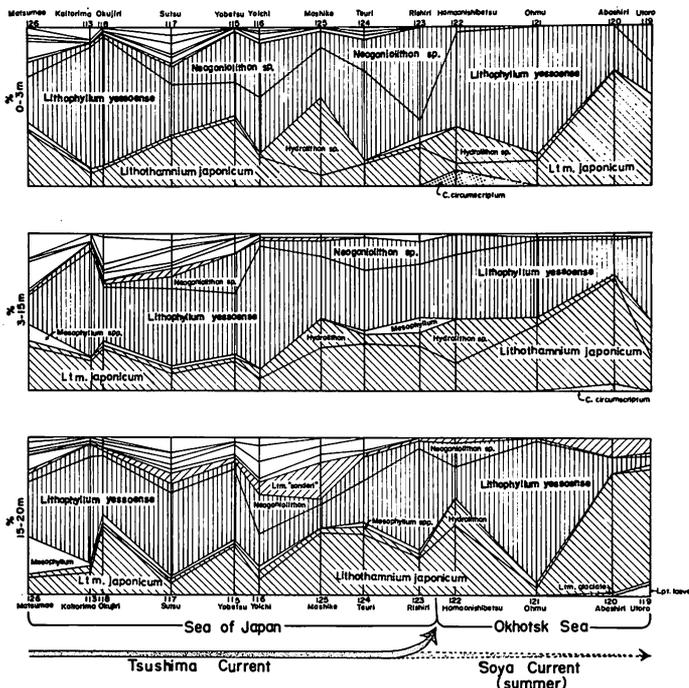


Fig. 23. Area coverage of crustose coralline species in Hokkaido along the coasts of Pacific Ocean and a part of Okhotsk Sea, as a function of geographic location, ocean currents and depth.

cold water species-subarctic;
 } warm water species- { cold temperate
 { warm temperate

キタイシモだけはエリモ岬以西で分布が途切れているのに津軽海峡東口の尻岸内町の潮間帯下部に出現する(川端 1959)。ADEY (1973) は低潮線下浅所に生育する亜寒帯種のキタイシモが低温、低照度で成熟することを確め、地理的分布を検討してこの種の生存には最低水温が 2~3°C 以下であることが必要と考えた。この種が海峡東口に見られるのは局地的に低温のためと推察出来る。一方、オホーツク海は冬期には全沿岸が流水で埋まり、水温も 0°C、又はそれ以下になるが、夏期には宗谷暖流が南下し 20°C 又はそれ以上に達し、無節サンゴの植物相も根室半島を境にして劇的に変わり、亜寒帯種は減少して温帯種が優占する。しかし、同じ温帯種でもエリモ岬以西とは異ってやや冷たい海域に適応するミヤベオコシとコブイシ属の一種 *Hydrolithon* sp. が主となる。この様なオホーツク海の夏期の高水温は、宗谷暖流の勢力が強まって流入する量が多くなるのと日射で暖まる結果と考えるが、深層には冬の寒冷な海水がそのまま残留しているためか、昭和47年8月の観測では羅臼で表面水温が 15~18°C であったのに、電気測温計で水深 30 m の海底の水温

を測定したところ 2°C であった。これは他の海域には見られない特徴であり、亜寒帯種のキタイシモが少量ながらもオホーツク海全沿岸に分布しているのも頷ける。宗谷海峡をまわって日本海に入ると対馬暖流域になるので、冬期の最低水温は 3~5°C、夏期の最高水温は 19~23°C と暖かくなり、南部に近づくに従って高温となる。そのため亜寒帯種は存在せず、ミヤベオコシも減少の傾向となり、エゾイシゴロモが目立つようになる (Fig. 23)。北海道のサンゴモ類の植物相の中で特記すべきものはシズクイシゴロモ *Ezo epiyessoense* ADEY, MASAKI et AKIOKA の存在である。この種はエゾイシゴロモの上に白い斑点となって着生しているが、実は組織の一部がエゾイシゴロモの体内に入り込んでいる寄生種である。分布は道東の一部を除いて全道に拡っている (ADEY et al. 1974)。

無節サンゴモと磯焼け現象

無節サンゴモはわが国では古くから磯焼け現象と関係あるものとして注目を集めて来た。「磯焼け」と言

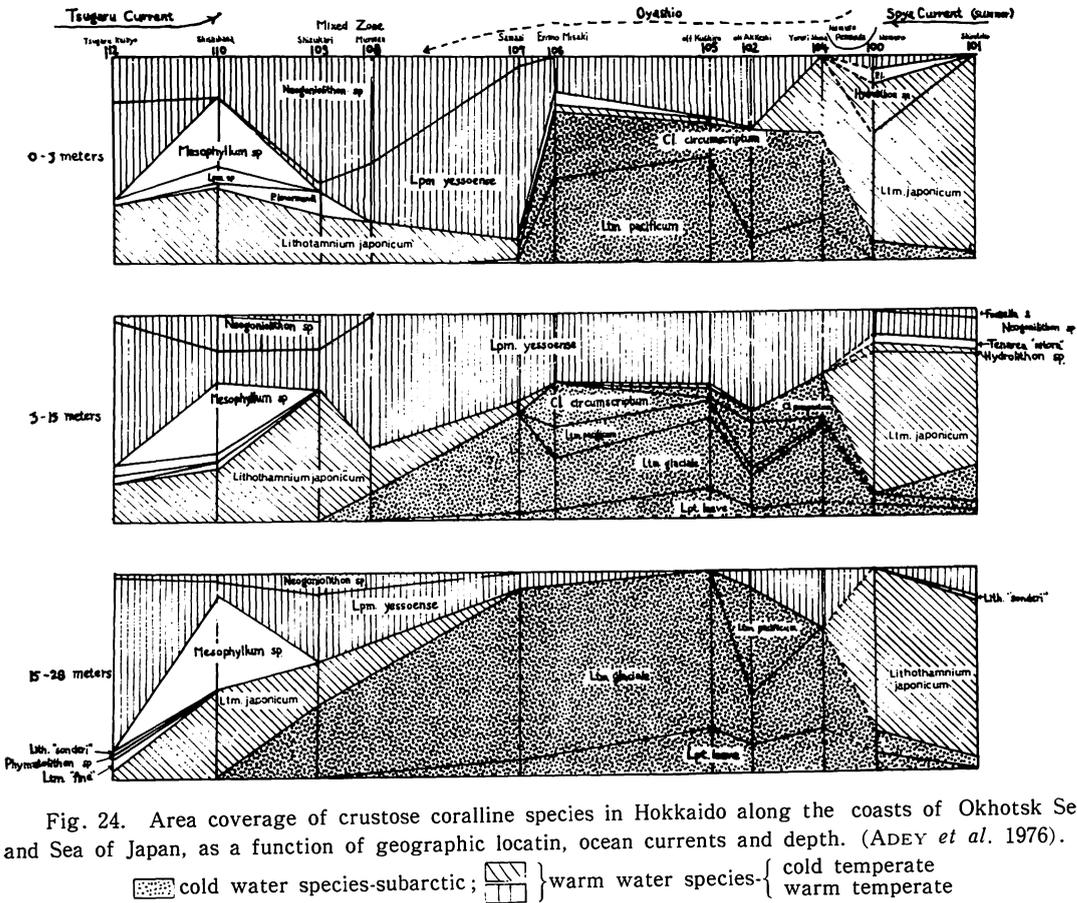


Fig. 24. Area coverage of crustose coralline species in Hokkaido along the coasts of Okhotsk Sea and Sea of Japan, as a function of geographic location, ocean currents and depth. (ADEY *et al.* 1976).

cold water species-subarctic;
 warm water species-
 cold temperate
 warm temperate

うのは昔から伊豆東岸の漁民の間で言われていた言葉で「磯枯れ」とも言っていた（遠藤 1902）。この現象が生じると特別な沿岸の一地域に限ってそこに生育する海藻の一部又は全部が枯死流失し、海底は不毛の状態になり、有用海藻は勿論、それを食べているウニ、アワビ、サザエ等の底棲動物のほか、藻場の喪失と共に磯魚の生産が減少して漁村が経済的に貧困に陥る。この現象の原因は海況の変化によるものと考えられて来たが、多くの調査研究があるにも拘らず詳しいことは不明のままである。遠藤（1902）はこの現象を初めて記述し、伊豆東岸の被害地を視察して潮間帯の海藻はあまり影響をうけていないが、低潮線より下部ではサンゴモ科とホンダワラ科の植物のみが繁茂し、他の海藻で残存しているものは僅少であることを指摘している。更に、このことから両科の植物は磯焼けの原因となる勢力に耐える力が強いと考え、これらの植物の生理学的性質を調べる必要があることを強調し、併せて、両植物の全国の沿岸での分布状態や生育の環境条

件を知り、磯焼けの被害のあった地方のものと比較してこの現象を考察すべきであるとの意見を述べている。磯焼けは青森県下北半島でも発生し、調査に赴いた岡村・田子（1951）は被害地の海底が無節サンゴモで被われ、それが死んで白くなっていることに触れている。その後、同県津軽海峡沿岸でもコンブやワカメが減産したので OHMI（1951）はその原因を調べ、昭和4年に駒ヶ岳噴火の際の降灰のためであることを明らかにした。その際に海藻の増殖対策を提案したが、同時に海底の基質を一面を被っている無節サンゴモがコンブなどの着生を妨げていると考え、これらサンゴモ類の生態学的研究特に結実の時期を明らかにすべきであるとの意見を述べている。更に田村（1951）は磯焼けについて論じ、少なくとも津軽海峡付近では無節サンゴモの旺盛な繁殖がその原因であることを強調し、磯焼け対策の一つとして無節サンゴモの生活史、生理学及び生態学的研究を促進することを説いている。以上の様な経過から無節サンゴモの繁茂は磯焼けの単なる一つの

現象に過ぎなかったが、次第に両者の関係は密接なものと考えられる様になり、遂には主要な原因の一つに挙げられるに至った。又、サンゴモ類は磯焼けに関連した水産用語として単に石灰藻と呼ばれているが、殆どの場合は無節サンゴモを指すことが多い。山田(1953, 1955)は「沿岸に於ける水産物増産を阻害する石灰藻繁殖防止」と言う課題のもとに、全国的に研究班を組織し3年間にわたって調査研究を行った。そ

の内容は(1)石灰藻蔓延の実態調査, (2)投石及び岩面搔破等による調査, (3)その他の生態学的研究, (4)石灰藻の種名査定, (5)石灰藻体内への石灰沈着機構に関する化学的研究の諸項目があり、多くのすぐれた成果を得ることが出来た。そのうちの一部をここに紹介すると、まずサンゴモ類が蔓延して有用海藻の生育を阻害すると思われるもののうち、北海道特に室蘭では無節サンゴモが潮間帯下部から水深6~7mにわたって極めて

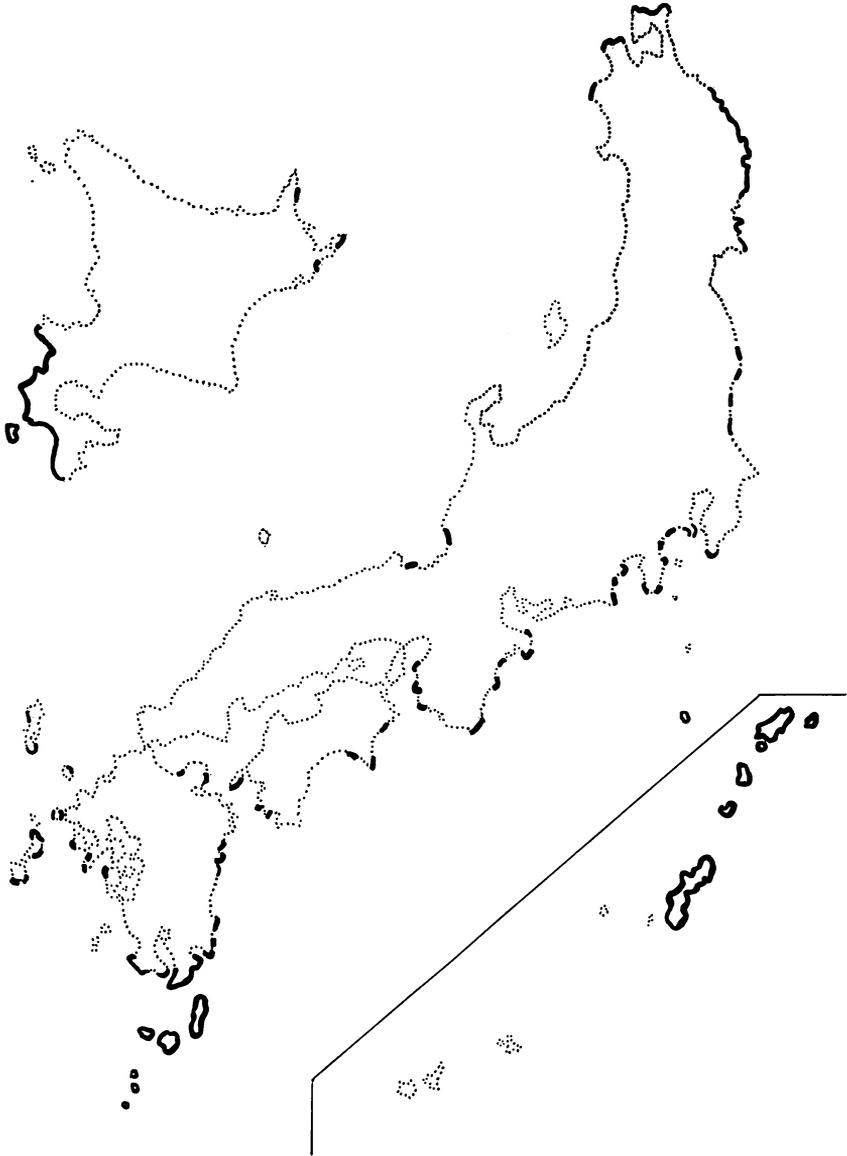


Fig. 25. Map of Japan showing "Isoyake" areas represented by solid lines. (Fisheries Agency 1981).

多量に繁茂し、晩秋から冬期にかけて沿岸一帯が無節サンゴモに被われた景観を呈するに至る。このほか本州太平洋沿岸各地でテングサ、ワカメ、アラメ、カジメ等の繁殖に害を及ぼしている報告があるが、静岡県下田での観察ではイボモカサ属 *Fosliella* の様に1層のうすい無節サンゴモの上にはテングサの胞子がよく付着するが、サビ属の様に2層以上厚くなると胞子の付着はよくなかった。又、厚くて表面が滑らかなものや旺盛な生育をするイシゴロモ属やアナアキイシモ属の表面にはテングサ類の直立体は見られなかった。この様に生きている無節サンゴモに他の海藻の胞子が付着出来なかったことは注目に値する観察であることが後日判った。

一方サンゴモ類の蔓延が有用海藻の繁殖を阻害しているとは思われない事実もいくつか挙げられている。北海道では日高沿岸その他で無節サンゴモの上にコンブが極めて普通に観察出来た。又、下関市吉見湾内ではテングサの幼体が匍匐して無節サンゴモ上は勿論のこと裸石面にも拡り、統計的には前者の方が多いと言う事実が判った。更に鹿児島県種子島ではヒラクサが岩盤上の無節サンゴモ上に生育していた。

次に無節サンゴモの繁殖に重要な役割をもっている生殖時期、胞子の散布及び発生についてそれぞれ報告があり、そのうちのいくつかは後日論文として公けになっている。まず下田ではサンゴモ類の生殖時期が明らかになった。CHIHARA (1974) は無節サンゴモの生殖周期についてヒライボとノリマキ *Dermatolithon tumidulum* FOSL. では夏期に胞子形成があり、エダウチイシモ *Mesophyllum erubescens* (FOSL.) LEMOINE では夏期以外は周年成熟することから、一般に無節サンゴモの生殖周期はイシゴロモ属とイシモ属を中心とする二つのグループに大別出来ると考えた。

サンゴモ類の胞子の散布について尾形(1952, 1953a) は伊豆半島南端で分散の状態を調べ、胞子の数はサンゴモ類の群落から垂直的には海面に近づくに従って少なくなるが、水平方向に到達する距離は内湾では外海の場合よりも遠いと言う結果を得た。又、サンゴモ類胞子の岩面付着を調べるため硝子を用いて実験を行ったところ粗大な凹凸をもったダイヤ硝子の方が磨硝子よりも付着数が多いことを確め、基質表面の状態との関係を明らかにした(尾形 1953b)。

発生については、胞子が基質に付着するとやがて原胞子内で特有な分割を始める。その結果を CHIHARA (1974) は無節サンゴモ10属21種について研究し、初期発生の大部分はカニノテ型とピリヒバ型に属するが、

そのほかの発生型も数例あることを示した。

以上多くの諸性質について短期間にも拘らず、かなりの知識をもち得たが、石灰藻の繁殖防止である初期の目的を果すことが出来なかった。

これとは別に能登谷 (1974, 1976a, 1976b, 1978) は函館付近の無節サンゴモ7属24種2品種について胞子の分割様式を観察し、千原と同じ結果を得たが、新しい発生型を加えて10型を区別した。又、胞子発生に及ぼす照度、温度、塩分濃度、pH との関係性を6属8種1品種について調べた。

しかしながら磯焼けは海況の変化やウニなどの底棲動物の食害が原因とする研究結果もいくつかある(BREEN and MANN 1976; 菊地ら 1979; KITO *et al.* 1980; 河尻ら 1981)。菅野 (1976) は海藻群落の極相は二つあって、一つはコンブに代表される海藻の林であるが、他の一つは環境の変化に伴って磯焼けとなり、コンブその他の海藻が消失して無節サンゴモのみが顕著となった状態である。あとの極相がその後環境が回復してもコンブの極相に遷移しないのはウニやアワビなどの藻食動物が幼芽を食べ尽すためであると考えた。

近年は磯焼けが全国各地で生じ大きな被害をもたらしているので水産庁 (1981) は磯焼けの発生地を調べ、原因、規模、漁業に与える影響や対策などをまとめた (Fig. 25)。それによると磯焼けが広い範囲にわたって発生しているのは青森県の津軽海峡に面した沿岸と岩手県全沿岸及び北海道の南西部である。特に北海道の日本海沿岸南部は磯焼けの被害が著しく、海底は無節サンゴモで被い尽されていると言っても過言ではない。しかし、潜水してよく観察するとそれらの無節サンゴモは殻状種が殆んどで、そのうちの74%はエゾイシゴロモである (NORO *et al.* 1983) (Fig. 26)。無節サンゴモが単なる大型海藻の下草にすぎないとすると、大型海藻の消失と共に水流や光などが変わるためやがて枯死するはずであるのに、無節サンゴモは磯焼けの海底にあっても元気に生きつづけ、藻体の表面は常に滑らかであり、殆んど他の海藻が付着して汚れていることがない。そこでエゾイシゴロモを実験室に持ち帰り、マコンブの遊走子を播種してその発生過程を走査電子顕微鏡で観察したところ、2週間余りでコンブの配偶体は成熟することなくエゾイシゴロモの表面から殆んど脱落してしまった。この実験と平行してエゾイシゴロモの枯死体やスライドガラス及び岩石の破片を基質として用い、マコンブの遊走子の発芽を観察したところ、いずれも約3ヶ月後には幼芽(胞子体)が基質の上に密生した(正置ら 1981)。これはエゾイ

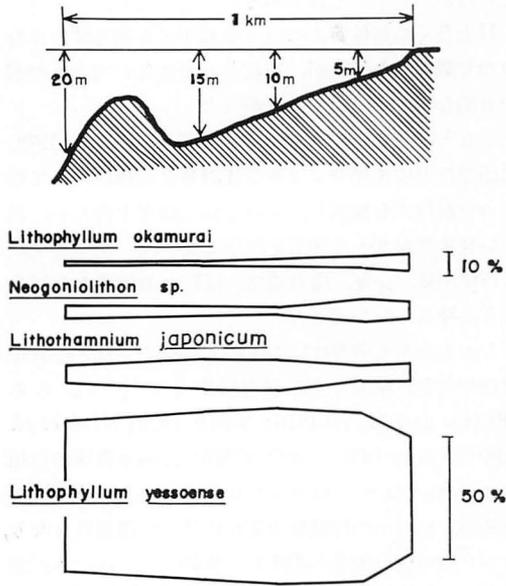


Fig. 26. Relative abundance (area coverage) of crustose coralline algae extending across the Kaitorima (113) and about 1 km off the shore: uppermost illustration is a bottom profile (NORO *et al.* 1983).

シゴロモが付着生物排除機構を有するためと考える。この機構は他の海藻でも報告があり、*Ascophyllum nodosum* (L.) Le JOL. (SIEBURTH and TOOTLE 1981, FILION-MYKLEBUST and NORTON 1981), *Halidrys siliquosa* (L.) LYNGB. (MOSS 1982), *Chondrus crispus* (L.) STACKH. (SIEBURTH and TOOTLE 1981) では表皮細胞やクチャクラが剥れ、付着生物や汚染物質を取り除く役目を果たしている。そこでエゾイシゴロモの付着生物排除機構を明らかにするため藻体表面を走査電顕で観察したところ、表層の剝離をはっきり確かめることが出来た (Fig. 27)。無節サンゴモの表層が剝落する現象は ADEY (1965) と SUNESON (1982) がそれぞれキタイシモ属2種とノリマキ属1種でふれているが、詳細は憶測の域を出なかった。ところが、エゾイシゴロモの断面をパラフィン切片で調べて見ると、中層上端の分裂組織から次々と表層細胞が作られて、表層が一定の厚さ以上に達すると外側の古い細胞が剥れ落ちてゆく過程がはっきりと理解出来た (MASAKI *et al.* 1984)。このことから、エゾイシゴロモは他の海藻の胞子が付着しても排除してしまうことが判ったが、恐らく他の無節サンゴモでも同様な性質を有するものと考えられる。海況が好転し

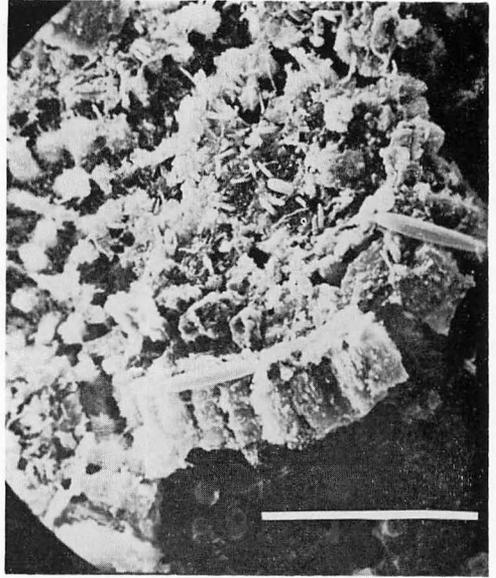


Fig. 27. Scanning electron micrograph of crust surface of *Lithophyllum yessoense*, showing epithelial shedding. Bar=50 μ m.

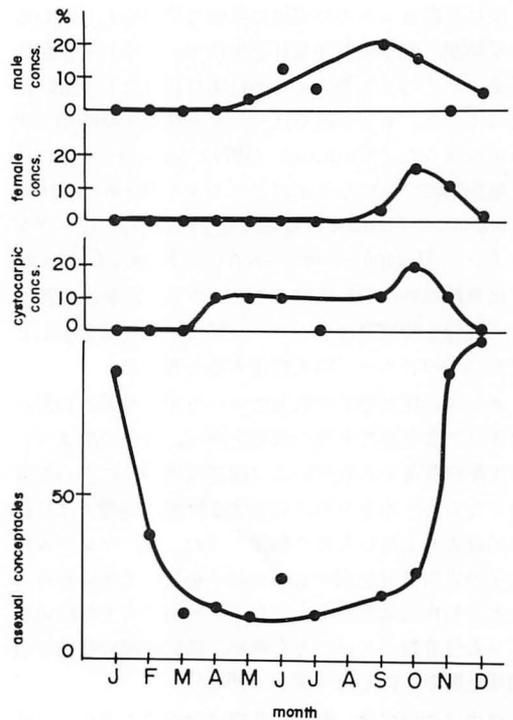


Fig. 28. Yearly reproductive cycle of *Lithophyllum yessoense*, showing epithelial shedding (NORO *et al.* 1983).

ても磯焼けの海底に海藻が戻って来ないのは底棲動物が幼芽を食べてしまうほかに、海底を被っている無節サンゴモが海藻の胞子の着生には不安定な基質であることも原因の一つに挙げることが出来る。又、エゾイシゴロモは四分胞子の形成を秋から冬に行う (NORO *et al.* 1983) (Fig. 28)。この時期には一般に海藻が凋落するので、そのためにこの種が旺盛に繁茂出来るのかも知れない。更にコンブの遊走子の放出する時期とも重なるので、この様なことが海底の不毛に関連している可能性もある。今後研究がすすむと無節サンゴモの磯焼けの海底での役割が尚一層ははっきりするものと考えられる。

終りに、本稿の校閲を頂いた東京水産大学岩本康三教授に深謝する。又、草稿を作るに際し、種々協力下さった北海道教育大学函館分校岡英助教授、英文の添削をしていただいたクラーク大学H.W. JOHANSEN博士及び写真の焼付けその他でお世話になった北大水産学部藤田大介氏にお礼を申し上げる。

引用文献

- ABEY, W. H. 1964. The genus *Phymatolithophon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia* 24: 377-420.
- ADEY, W. H. 1965. The genus *Clathromorphum* (Corallinaceae) in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia* 26: 539-573.
- ADEY, W. H. 1966a. The genera *Lithothamnium*, *Leptophytum* (nov. gen.) and *Phymatolithon* in the Gulf of Maine. *Hydrobiologia* 28: 321-370.
- ADEY, W. H. 1966b. Distribution of saxicolous crustose corallines in the northwestern North Atlantic. *J. Phycol.* 2: 49-54.
- ADEY, W. H. 1968. The distribution of crustose corallines on the Icelandic coast. *Sci. Islandica* (anniversary volume 1968), 16-25.
- ADEY, W. H. 1970. A revision of the Foslie crustose coralline herbarium. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1970 (1): 1-46.
- ADEY, W. H. 1971. The sublittoral distribution of crustose corallines on the Norwegian coast. *Sarsia* 46: 41-58.
- ADEY, W. H. 1973. Temperature control of reproduction and productivity in a subarctic coralline alga. *Phycologia* 12: 111-118.
- ADEY, W. H. and ADEY, P. J. 1973. Studies on the biosystematics and ecology of the epilithic crustose Corallinaceae of the British Isles. *Br. phycol. J.* 8: 343-407.
- ADEY, W. H., MASAKI, T. and AKIOKA, H. 1974. *Ezo epiyessoense*, a new parasitic genus and species of Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *Phycologia* 13: 329-344.
- ADEY, W. H., MASAKI, T. and AKIOKA, H. 1976. The distribution of crustose corallines in eastern Hokkaido and the biogeographic relationships of the flora. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.* 26: 303-313.
- ADEY, W. H. and MACINTYRE, I. G. 1973. Crustose coralline algae: a re-evaluation in the geological sciences. *Bull. Geol. Soc. Am.* 84: 883-904.
- ARESCHOUG, J. E. 1852. Ordo XII. Corallineae. *In* J. Agardh, *Species Genera et Ordines Algarum* Vol. 2, Gleerup, Lund, 506-576.
- BREEN, P. A. and MANN, K. H. 1976. Changing lobster abundance and the destruction of kelp beds by sea urchins. *Mar. Biol.* 34: 137-142.
- CABIOCH, J. 1972. Étude sur les Corallinacées. II. La morphogenèse; conséquences systématiques et phylogénétiques. *Cah. Biol. Mar.* 13: 137-288.
- CHIHARA, M. 1974. The significance of reproductive and spore germination characteristics to the systematics of the Corallinaceae: non-articulated coralline algae. *J. Phycol.* 10: 266-274.
- DAWSON, E. Y. 1960. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 3. Cryptonemiales, Corallinaceae subf. Melobesioideae. *Pacific Naturalist* 2: 1-125.
- DECAISNE, J. 1842. Essais sur une classification des algues et des polypiers calcifères de Lamouroux. *Ann. Sci. Nat. Bot., sér. 2*, 17: 297-380.
- DIXON, P. S. 1973. *The Biology of the Rhodophyta*. 285p. Hafner Press, Macmillan, New York.
- FILION MYKLEBUST, C. and NORTON, T. A. 1981. Epidermis shedding in the brown seaweed *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. and its ecological significance. *Mar. Biol. Letters* 2: 45-51.
- FOSLIE, M. H. 1895. The Norwegian forms of *Lithothamnium*. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1894, 1-180.
- FOSLIE, M. H. 1900. Five new calcareous algae. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1900 (3): 1-6.
- FOSLIE, M. H. 1901. New forms of *Lithothamnium*. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1901 (3): 1-6.
- FOSLIE, M. H. 1905. New *Lithothamnium* and systematical remarks. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1905 (5): 1-9.
- FOSLIE, M. H. 1906a. Den botanisk samling II. *K. Norske Vidensk. Selsk. Aarsber.* 1905, 1-8.
- FOSLIE, M. H. 1906b. Algologiske notiser II. *K.*

- Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1906 (2) : 1-28.
- FOSLIE, M. H. 1907. Algologiske notiser III. K. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1906 (8) : 1-34.
- FOSLIE, M. H. 1908. Nye kalkalger. K. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1908 (12) : 1-9.
- FOSLIE, M. H. 1909. Algologiske notiser VI. K. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1909 (2) : 1-63.
- FOSLIE, M. H. 1929. Contributions to a monograph of the Lithothamnia. Edited by H. Printz, 60p., Trondheim.
- GARBARY, D. J. 1978. An introduction to the scanning electron microscopy of red algae. In Irvine, D. E. G. & Price, J. H. (ed.). Modern Approaches to the Taxonomy of Red and Brown Algae, Systematics Association Special Vol. 10, Academic Press, New York, 205-221.
- GARBARY, D. J. and SCAGEL, R. F. 1979. Scanning electron microscopy of *Clathromorphum* spp. (Corallinaceae, Rhodophyta). Proc. Microscopical Society of Canada 6 : 14-15.
- GORDON, G. D., MASAKI, T. and AKIOKA, H. 1976. Floristic and distributional account of the common crustose coralline algae on Guam. Micronesica 12 : 247-277.
- HAMEL, G. et LENOINE MARIE 1952. Corallinacées de France et d'Afrique du nord. Arch. Mus. natn. Hist. nat., sér. 7, 1 : 1-136.
- HARVEY, W. H. 1847. Nereis australis or algae of southern ocean. 124p. London.
- JOHANSEN, H. W. 1969. Morphology and systematics of coralline algae with special references to *Calliarthron*. Univ. Calif. Pub. Bot. 49 : 1-78.
- JOHANSEN, H. W. 1981. Coralline algae, a first synthesis. 239p. CRC Press, Boca Raton.
- JOHANSEN, H. W. and SILVA, P. C. 1978. Janieae and Lithotricheae: two new tribes of articulated Corallinaceae (Rhodophyta). Phycologia 17 : 413-417.
- 菅野 尚 1976. 海藻群落の造成. つくる漁業 163-169.
- 川端清策 1959. 北海道渡島国北海道学芸大学生物教育尻岸内臨海実験所付近産海藻目録 (第1報). 北海道学芸大学紀要 (第2部) 10 : 285-296.
- 河尻正博・佐々木 正・影山佳之 1981. 下田市田牛先における磯焼け現象とアワビ資源の変動. 静岡水試研報 (15) : 19-30.
- 菊地省吾・浮 永久・秋山和夫・鬼頭 釣 1979. アワビ餌料藻類の造林技術開発に関する研究. 浅海における増養殖漁場の開発に関する総合研究研究成果 116 : 129-189.
- KITO, H., KIKUCHI, S. and UKI, N. 1980. Seaweed as nutrition for seabed marine life technology for artificial marine forests. Proc. Intern. Symp. of Coastal Pacific Marine Life 55-66.
- KÜTZING, F. T. 1849. Species algarum. 922p. Leipzig.
- KYLIN, H. 1956. Die Gattungen der Rhodophyceen. 673p. Lund.
- LEBEDNIK, P. A. 1977. Postfertilization development in *Clathromorphum*, *Melobesia* and *Mesophyllum* with comments on the evolution of Corallinaceae and the Cryptonemiales (Rhodophyta). Phycologia 16 : 379-406.
- LEMOINE, MARIE 1911. Structure anatomique des Mélobésiées. Application à la classification. Ann. Inst. Oceanogr. 2 : 1-213.
- LEMOINE, MARIE 1929. Le Corallinacées de l'Archipel des Galapagos et du Golfe de Panama. Arch. Mus. Hist. nat., Paris 6 : 37-86.
- LITTLER, M. M. 1972. The crustose Corallinaceae. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 10 : 311-347.
- MASAKI, T. 1968. Studies on the Melobesioideae of Japan. Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 16 : 1-80.
- 正置富太郎・秋岡英承 1980. 北海道に於ける磯焼けの現状について. 育てる漁業研究会 1-19.
- 正置富太郎・藤田大介・秋岡英承 1981. エゾイシゴロモ (紅藻サンゴモ科) 上におけるマコンプの発芽について. 北大水産研究彙報 32 : 349-356.
- MASAKI, T., FUJITA, D. and HAGEN, N. T. 1984. The surface ultrastructure and epithallium shedding of crustose coralline algae in an "Isoyake" area of southwestern Hokkaido, Japan. Proc. 11th Intern. Seaweed Symp. (in press).
- MASAKI, T. and TOKIDA, J. 1963. Studies on the Melobesioideae of Japan, VI. Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 14 : 1-6.
- MASON, LUCILE R. 1953. The crustacean coralline algae of the Pacific coast of the United State, Canada and Alaska. Calif. Univ., Publ. Bot. 26 : 313-390.
- MOSS, B. L. 1982. The control of epiphytes by *Halidrys siliquosa* (L.) Lyngb. (Phaeophyta, Cystoseiraceae). Phycologia 21 : 185-191.
- NORO, T., MASAKI, T. and AKIOKA, H. 1983. Sublittoral distribution and reproductive periodicity of crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales) in southern Hokkaido, Japan. Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 34 : 1-10.
- 能登谷正浩 1974. 無節サンゴモ, ヒメゴロモ, ノリマキモドキおよびノリマキの胞子発生. 藻類 22 : 47-51.
- 能登谷正浩 1976a. 無節サンゴモ数種の胞子発生. 北大水産研究彙報 26 : 314-320.
- 能登谷正浩 1976b. 種々の培養条件下における無節サンゴモ3種の初期発生 (予報). 藻類 24 : 137-

142.

- 能登谷正浩 1978. 無節サンゴモ数種の発生学的研究。北海道大学水産学研究科 水産学博士学位論文
- OHMI, H. 1951. Studies on *Isoyake* or "Decrease of seaweeds" along the coast of northern Japan. Bull. Fac. Fish., Hokkido Univ. 2: 109-117.
- 尾形英二 1952. 海中におけるサンゴモ胞子の分布。植物生態学会報 2: 104-107.
- 尾形英二 1953a. 海中におけるサンゴモ胞子の分布—続報。植物生態学会報 3: 60-64.
- 尾形英二 1953b. 紅藻胞子の岩面付着に関する 2, 3 の実験。植物生態学会報 3: 128-134.
- 岡村金太郎・田子勝弥 1915. 青森県下北郡磯焼調査。青森県内務部 1-16.
- PHILIPPI, P. 1837. Beweis, dass die Nulliporen Pflanzen sind. Arch. Naturg. 3: 387-393.
- ROTHPLETZ, A. 1891. Fossile kalkalgen aus den Familien der diaceen und der rallineen. Z. Dtsch Geol. Ges. 43: 295-322.
- 瀬川宗吉 1954. 珊瑚藻。藻類 2: 33-39.
- SIEBURTH, MCN. and TOOTLE, J.L. 1981. Seasonality of microbial fouling on *Ascophyllum nodosum* (L.) LEJOL., *Fucus vesiculosus* L., *Polysiphonia lanosa* (L.) TANDAY and *Chondrus crispus* STACKH. J. Phycol. 17: 57-64.
- SILVA, P. C. and JOHANSEN, H.W. 1982. Reappraisal of the order Corallinales (Rhodophyceae). Abstracts of 1st. International Phycological Congress.
- SOLMS-LAUBACH, H. 1881. Die Corallinalgen des Golfes von Neapel und der Angrenzenden Meeres-Abschnitte. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel. Leipzig Monogr. 1-64.
- 水産庁研究部研究課 1981. 海中構築物周辺の水産生物の資源生態に関する事前研究報告書 (海藻関係)。1-78.
- SUNESON, S. 1950. The cytology of the bispore formation in two species of *Lithophyllum* and the significance of the bispores in the Corallinaceae. Bot. Not. 1950, 429-450.
- SUNESON, S. 1982. The culture of bisporangial plants of *Dermatolithon litorale* (SUNESON) HAMEL et LEMOINE (Rhodophyta, Corallinaceae). Br. phycol. J. 17: 107-116.
- 田村 正 1951. 磯焼対策の重要性。北水試月報 8: 28-36.
- WEBER-van BOSSE, A. and FOSLIE, M.H. 1904. The Corallinaceae of the Siboga-Expedition. Siboga-Expeditie 61: 1-110.
- WOMERSLEY, H. B. S. and BAILEY, A. 1969. The marine algae of the Solomon Islands and their place in biotic reefs. Phil. Trans. Roy. Soc. B 255: 433-442.
- 山田幸男 1953, 1955. 沿岸に於ける水産生物増産を阻害する石灰藻の繁殖防止の研究。農林漁業技研費補助金による試験結果報告 (謄写)。
- 遠藤吉三郎 1902. 海藻磯焼調査報告。水産調査報告 12: 1-33.