

秋季シンポジウム要旨 (2000.10.27) 21世紀における海藻の研究と利用

能登谷正浩：海苔研究の現状と課題

1. はじめに

海苔は食材として千年以上の歴史をもっているといわれている(大田区立郷土博物館 1993)。その意味では昔からどんな種を、いつ、どこで、どのように採取するか、またその食べ方や料理法さらに保存方法など、それなりの考え方や工夫がなされていたものと推察される。特定の種を目的意識的に栽培して収穫するためには種をどこで確保してどのように育てるかなど、収穫物を得るための具体的な方法と対象種の生態や生理学的な捉え方が必要となってくる。日本では江戸時代の1700年代にはごく簡単な栽培が始まったといわれている(大田区立郷土博物館 1993)。したがって、この頃から栽培の技術的側面からの研究が活発となったものと推察される。本格的な栽培研究は戦後、海苔の生活史が理解された以降に始まり、次第に海苔の生物特性に基づいた人為的な管理によって、より合理的な栽培業が営まれるようになってきた。すなわち、種や品種、栽培育成技術、加工利用方法など、それぞれの側面から研究が行われた。これは応用学的研究である。一方、博物学に始まる生物科学的側面からの研究がある。アマノリ葉状体の収集、分類、生活史や繁殖、生理生態的特性に関する研究や、生物学的な現象を知るための研究材料とした研究などもある。特に日本では前者の側面が大きな部分を占めている。また、それによって大きく発展したとも見られる。しかし、当然のことながら、近年は両者相俟って発展している。

2. 最近のアマノリに関する報告とシンポジウム

最近5年間についてごく身近ある藻類関係の雑誌(Botanica Marina, European Journal of Phycology, Journal of Phycology, Phycologia, Phycological Research)や国際的なシンポジウムの抄録(2nd Asia-Pacific Phycological Forum, 6th International Phycological Congress, 16th International Seaweed Symposium)からアマノリに関する研究を探してみた。全報告数のうちアマノリ類を対象とした研究報告はごく少数で数%であった。アマノリに関する研究報告のうち、近縁のウシケノリ属も含めてDNA情報に関する報告は30数%を占め最も多く、その他の形態分類、生活史や生理、成分などに関する分野はいずれも10数%程度で、最近の生物学分野の一般的傾向を反映したものと考えられる。

著者は最近5年間にアマノリに関する4つほどのシンポジウムを主催し、それらのいくつかについては出版物としてまとめた(図1)。1995年5月の第4回マリンバイオテクノロジー学会では、「アマノリ類のバイオテクノロジーの応用と展望」をテーマに、組織培養(能登谷 1995)、植物生長調節物質(天野 1995)、単離体細胞や体細胞雑種(藤田・金 1995a)、プロトプラストを用いた育種(増田ら 1995, 川村・青戸 1995, 岩淵 1995, 阿知波 1995, 松本ら 1995)、種や品種の遺伝子情報(岡内・水上 1995, 藤田・金 1995b)、種や品

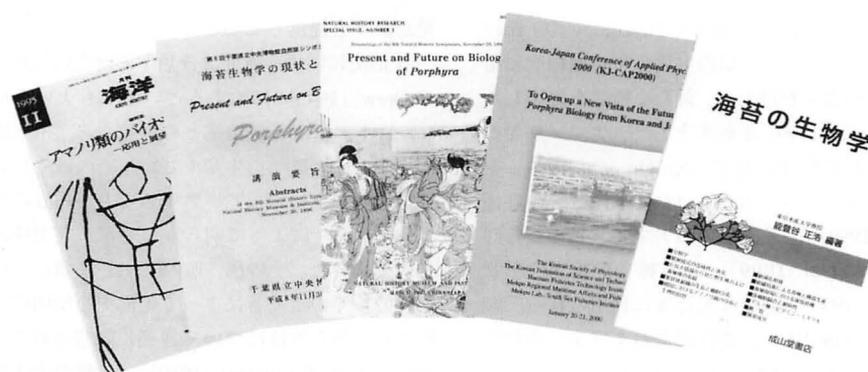


図1. 最近著者の企画、開催したシンポジウムのプログラムと関係出版物

種の長期凍結保存技術(藤吉・山崎 1995)など、主にアマノリ栽培の技術的改良に関する基礎的課題や提案的報告を中心に企画・開催した。これらの内容は月刊海洋に掲載した。1996年11月には、第8回千葉県立中央博物館自然誌シンポジウムで「海苔生物学の現状と課題」として、分類・生態・生活史から育種・病理・品種の保存技術および養殖技術など、アマノリ属研究の基礎から応用分野までの広い課題を取り上げて討議を行った。この討議内容を基に「Present and Future on Biology of *Porphyra*」として1997年に出版した(Miyata & Notoya 1997)。これに掲載された報告のうち、特にアマノリ属の種を整理したカタログ(Yoshida *et al.* 1997)、生活史の多様性(Notoya 1997)、体細胞雑種技術の到達点(Fujita & Uppalapati 1997)、DNA多型の品種判別への応用(Mizukami *et al.* 1997)などには、アマノリ類生物に関する新たな多くの知見が認められ、大きな反響を得た。1999年4月の日本水産学会春季大会では、「アマノリ研究の現状」の題で企画、開催し、その内容のまとめを今年の6月に成山堂から「海苔の生物学」として出版した(能登谷 2000a)。さらに、本年3月には韓日応用藻類会議で「To Open up a New Vista of the Future on *Porphyra* Biology from Japan and Korea (日本と韓国からアマノリ生物学の未来へ新たな展望を切り開くために)」を韓国の木浦近くの海南で開催した。両国のアマノリ研究の歴史や課題について討議し、研究者間の交流を図った。

以上のように、ほぼ毎年シンポジウムを企画、開催してきたが、それぞれに新たな成果と課題が提起され、日本におけるアマノリ生物の研究は基礎から応用に至る広い範囲で日々発展していることが伺える。

海外における最近5年間を見ると、1999年3月にEC後援によるシンポジウム「The Biology of *Porphyra*」がイギリスのプリマスで行われている。ここで報告された内容は昨年(1998)の *Journal of Applied Phycology* の1冊に掲載されている。アマノリ類の生活史や生殖細胞に用いられてきた術語を整理して、新たな術語を提案した報告(Nelson *et al.* 1999)を始めとして、アマノリ類の新たなステージに関する報告(Knight *et al.* 1999)やニュージーランド産アマノリ類の18s rDNAとその評価(Broom *et al.* 1999)、南アフリカのアマノリ類の個体群変動(Griffin *et al.* 1999)、紫外線や可視光の影響(Groniger *et al.* 1999)、生長と光合成に利用される二酸化炭素(Israel *et al.* 1999)、光合成におよぼす二酸化炭素濃度の影響と成分(Mercado *et al.* 1999)、アマノリ類とサケ混合養殖(Chopin *et al.* 1999)、養殖種として

の種の検討(Kraemer & Yarish 1999)などが掲載されている。

3. 研究成果と課題

最近のアマノリ研究の概観をもとに、これまでの研究成果とそれを踏まえた今後の研究課題について、いくつかの主要な課題を以下に述べる。

アマノリ類の種の認識や形態分類に関してはC. Agardh(1824)に始まる長年の歴史がある。このグループは比較的単純な体制を持つため、種を判別するには容易な分類群ではないとされているが、葉状体の外形や体構造、体細胞や葉緑体、雌雄性や生殖細胞の分裂表式(Hus 1902)などの分類形質は比較的明瞭である。しかし、種と種との境界どのように決め、何をもって種を規定するかの問題は常に重要で大きな課題である。中でも、葉状体の大きさのみ、または生態のみが異なり、他の形質にほとんど違いが認められないもの(Notoya & Nagaura 1998, 1999)(例、ヤブレアマノリ *Porphyra lacerata* Miura)。近年では、形態は異なるが分子情報ではごく近縁とされるもの(例、アサクサノリ *P. tenera* Kjellman とスサビノリ *P. yezoensis* Ueda)。分布の範囲がかなり広く、生理的にも大きく異なる種について、個体群としての広がりに関する検討が必要のもの(Monotilla & Notoya 未発表)(例、マルバアマノリ *P. suborbiculata* Kjellman)など、いずれも種の分化や系統、地域個体群の多様性とその範囲など、それぞれに研究課題としては大いに興味あるところである。このような現状の中で、近年Yoshida *et al.* (1997)は、これまでに世界各地から報告された種を整理してカタログとしてまとめて報告した。その結果、現在世界には約130種、日本では約28種を認めた。さらに、それぞれの種については記載された文献と基準産地と地図が付記され、この分野を研究するものにとっては大きな足がかりを提供している。

生活史に関する研究は分類学的研究に比較して新しくDrew(1945)に始まるといってもよいかもしれない。日本では海苔栽培業との関連から、生活史を明らかにすることは種苗生産や栽培技術の確立には欠かせない情報であった。アサクサノリ *P. tenera* の生活史は黒木(1946)によって明らかにされ、人工採苗技術の基礎を築いた。その後、他のアマノリ類についても国内外の多くの研究者によって生活史を室内培養下で完結させ、多くの種について詳細に観察された(Notoya 1997)。Cole & Conway(1980)は3型の生活史とそれまで知られていなかった繁殖様式などを報告し、

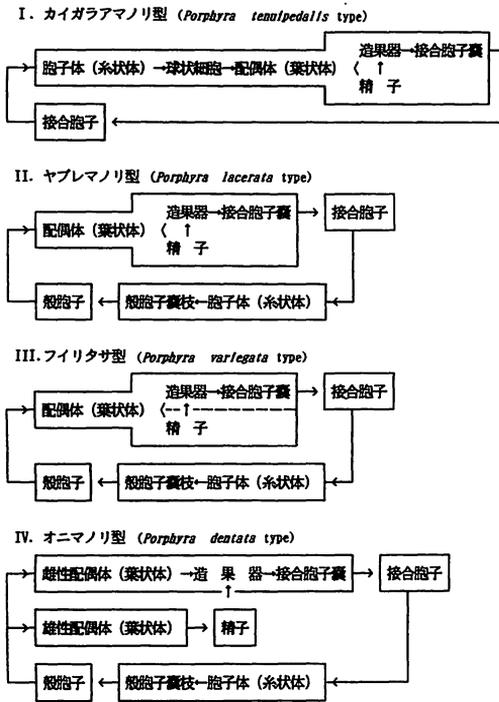


図2. アマンリ類の生活史の基本4型

Notoya *et al.* (1993) は日本産アマンリ属の生活史3型を報告した。Kormann (1994) は特別な繁殖をする葉状体のステージや比較的簡単な生活史のレビューから5型の生活史を報告した。結果として、アマンリ類の生活史は肉眼的な大きさの葉状配偶体と微視的な大きさの糸状胞子体との世代交代だけでなく、両世代における生殖細胞の形成や繁殖様式には、種やグループそれぞれに特徴的で多様性があることが明らかにされてきた。このことから生活史とは単に世代から世代への連なりのみではなく、次世代へ繋ぐ繁殖の方法や様式と、それが個体群としての維持や分布の拡大における意義、さらに生育環境下における個体群の生存様式に係わる側面から検討され、基本的な4型と繁殖様式の多様性が提案されるに至った(能登谷 2000)(図2,3)。この4型は生活史の中に含まれる独立藻体の数、生殖斑の型、減数分裂の位置、性分化や決定時期などの特徴によって、アマンリ属の生活史型はより単純な分類群からより進んだそれと比較することにより、それらの中間に配置されるように並ぶとみなされた(能登谷 2000b)(表1)。また、アマンリ類の進化は基本的に配偶体期に見ることができ、生活史の各相に見られる多様な繁殖様式は個体群維持や分布の拡大への繁殖戦略

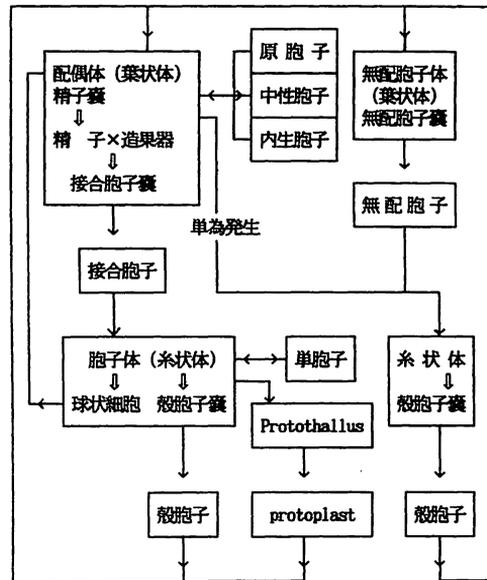


図3. アマンリ類の生活史の一般型

に寄与しているものと推察された。しかし、それぞれの生活史型とDNA情報との整合性については、今後の課題となっている。

アマンリ属の生活史が室内培養によって観察されるなかで、種や個体群によって特有の世代や相、生殖細胞が認められ、研究者によって種々の術語が用いられてきた。たとえば、これまで一般に「monospore 単胞子」の術語が当てられてきた胞子には「neutral spore 中性胞子」や「aplanospore 不動胞子」をあてる研究者もあり、やや混乱したこともあった。「単胞子 monospore」の術語は本来、単胞子嚢内で胞子が不等2分割によって造られる胞子を示したもので、アマンリ類のそれは葉状体の栄養細胞が分裂せずにそのまま放出される胞子であることから、Magne (1991) は archeospore の術語を提案した。このように研究の発展に伴って新たな生殖細胞や繁殖様式が発見されたり、また認識を新たにするものもあるため、これまで歴史的に使用された数種の術語を整理し、さらに新たな提案がなされた(Nelson *et al.* 1999)。そのうちいくつかの術語 (archeospore; Magne 1991, zygotospore; Guiry 1990, agamospore; Kormann 1994) についての日本語訳はすでに報告されている (Notoya 1997) が、その他については今後の課題である。

アマンリ類のDNA情報に関する研究は約10年前から見られはじめた。近年その研究方法や情報は急速に

表1. アマノリ属の生活史の基本4型と進化と関連する4つの特徴

生活史の基本型	独立葉体の数 (内容)	生殖斑の型	減数分裂の時期	性決定または分化の時期
カイガラアマノリ型	1 (葉状体と糸状体が連続)	混合型	葉状体発芽時期?, 不完全?	性分化成業
ヤブレアマノリ型	2 (葉状体と糸状体)	小班型	殻孢子発芽 2-4 細胞期	性分化成業
フイリタサ型	2 (葉状体と糸状体)	縦二分型	殻孢子発芽 2-4 細胞期	性決定減数分裂と同調
オニアマノリ型	3 (雌性株、雄性株と糸状体)	異株型	殻孢子形成期か発芽期?	性決定減数分裂と同調?

蓄積されつつある。研究内容は3つに大別することができる。種の系統や進化に関するもの、品種や近縁の系統を判別するもの、遺伝子導入に関するものなどである(岡内 2000)。その結果、形態分類学的に重要な形質である配偶体の体制に関して、葉状のアマノリ属と糸状または管状のウシケノリ属および葉状体細胞が1層か2層かの形質については、分子情報からは明確に分けられないことが示されている(Stiller & Waaland 1993, Oliveira *et al.* 1995)。また、アサクサノリとササビノリはごく近い種であることなども明らかにされてきた(Kunimoto *et al.* 1999a, b)。しかし、これまでに得られた情報の意義については、さらに検討が必要であることに加え、分子情報と形態や生理的な特性との対応関係を明らかにする必要がある、その後、再度検討が必要な課題ではないかと考えている。

バイオテクノロジーブームを反映して、体細胞や体組織の培養に関する研究は近年大きく進歩した。特にアマノリ類は有用種で、栽培業と関連する研究課題が山積することや形態が単純で細胞の取り扱いが比較的容易であることなどから多くの研究がなされてきた。プロトプラスト単離技術の確立から、細胞および組織培養による育種、体細胞融合植物の検討、さらにその技術を用いた育種など、多くの前進点が見られる。細胞の単離に関しては、海産植食性動物の消化酵素を用いた粗放的な技術から海洋細菌の分解酵素を精製し、利用することによって、より適切な試薬の調整が可能となり、大量のプロトプラストが容易に得られるようになった(荒木 1993)。この技術によって一方では、プロトプラストをそのまま利用する種苗化の検討(川村・青戸 1995)や、ある環境条件下で培養を繰り返す細胞選抜育種(増田ら 1995, 岩淵 1995)などが検討された。そして高温または低塩耐性株が選抜され、実用化がされるに到っている。また、細胞単位での懸濁培養もなされている(Chen 1989)。他方、体細胞融合植物の検討が種々行われ、赤腐れ病または壺状菌耐

性株の選抜やその防御機構が明らかにされてきた(ウツバラパティ・藤田 2000)。組織培養の研究からは生殖細胞の分化や組織の再生や極性などが明らかになり(能登谷 1997, Notoya 1999)、この現象を応用した選抜育種や形態形成、細胞分化に関する新たな情報が得られている(能登谷・佐藤 2000, 能登谷・呉 2000)。この他に細胞または組織の長期凍結保存技術もバイオテクノロジーとして含められ、ある程度の完成を見ている(Fujiyoshi 1997)。これらの技術や研究成果の多くは栽培業との係わりの中で創造され、またその研究開発のほとんどは日本の研究者によってなされた点は注目すべきところである。しかし、多くの有効な水産技術がそうであるように、これら技術のうち、科学的な根拠がほとんど解明されていないものもある。今後それらについて明らかにするなかで、アマノリ生物学がさらに発展することが期待される。また、その成果は同時に海苔栽培の改良技術として具体化されることによって、より合理的かつ効率的に海苔生産が行われるようになると考えられる。

近年、開発や人工物によって自然環境が変化し、地域の種の消滅や交代をもたらしている。日本沿岸のアマノリ類にも消滅した種が知られている。例えば、コスジノリ *P. angusta* Okamura *et* Ueda は現在、東京湾では観察されないこと、アサクサノリ *P. tenera* がごく限られた地域以外には見られていないことなどが知られている。これらは野生絶滅または絶滅危惧種と見なされている(宮田 2000)。地質年代的には爆発的な種の誕生や大量の絶滅が認められている。しかし、現在言うところのそれは、ごく短期に人間活動に伴う環境汚染や種の導入やかく乱によって、急激な絶滅を引き起こし、環境悪化の警告を発している問題である。沿岸の極浅海域に生育するアマノリ類は沿岸環境の重要な指標になると考えられる。したがって、地域個体群の生育の現況から個体群の多様な生態的特性の把握や、その保全生物学的な立場からの研究は、今後重要な課

題と考えられる。

4. まとめ

中国、韓国、日本におけるアマノリ類利用の歴史はアジアの中でも特異的に古い。中国では「紫菜」として租税の対象であり、それが税制としてそのまま日本の律令制度へ導入されたのではないかとの考察がある。韓国における海苔栽培の歴史は日本より古いともされる。このように海苔は歴史的に重要な水産物であり、現在もなお最大の水産養殖生産物である。糸状体の発見とそれ以降、幼葉状体の耐凍性の発見とその応用や品種、系統の認識とその継代培養保存、等々の生物学的特性の発見を基礎とした応用研究は、海苔栽培の発展に果たした役割は大きい。それと同様に栽培に関する技術的な開発の成果も大きな役割を担ってきた。しかし、まもなくその技術開発の足跡は消えなるとする方向にある。「海苔栽培技術学」として、開発技術やその歴史的評価および現在の到達点をまとめることは現時点における最大の課題である。

生物学としての海苔研究は、今後も特段の発展が期待され、特に遺伝子情報関連の分野では、ごく近い将来には形態分類や系統と分子情報の整合性がはかられ、種々形質の遺伝子的な評価がなされるであろう。また、生活史と係わる進化に関する分野では、主要な生活史特性と繁殖や個体群の維持拡大、その多様性や戦略等との関連は重要である。近年の絶滅危惧種に関する研究はごく端的であるが、環境との係わりから地域集団の種や系統の変異や多様化を保全生物学的な見方で考察を深めることも重要である。さらに、細胞培養や体細胞融合による全く新しい海苔生物学的な知見は生物学としても応用分野としても発展が期待される。このようにアマノリ属は大型藻類のごく小さなグループであるがその研究は、今後ますます広がり重層性をもち、体系化され「アマノリ学」(Porphyrology)が形成されるよう期待する。

引用文献

- 阿知波英明 1995. 電気融合細胞によるカイガラアマノリを用いた種間・属間雑種の作出. 月刊海洋 27: 671-677.
- Agardh, C. 1824. *Systema algarum*. Lund.
- 天野秀臣 1995. 植物生長調節物質. 月刊海洋 27: 644-648.
- 荒木利芳 1993. 紅藻アマノリ属のプロトプラストの単離と再生. 月刊海洋 25: 696-703.
- Broom, J. E., Jones, W. A., Hill, D. F., Knight, G. A. and Nelson, W. A. 1999. Species recognition in New Zealand *Porphyra* using 18S rDNA sequencing. *J. Applied Phycol.* 11: 421-428.
- Chopin, T., Yarish, Ch., Wilkes, R., Belyea, E., Lu, S. & Mathieson, A. 1999. Developing *Porphyra*/salmon integrated aquaculture for bioremediation and diversification of the aquaculture industry. *J. Applied Phycol.* 11: 463-472.
- Cole, K. M. & E. Conway. 1980. Studies in the Bangiaceae: Reproductive modes. *Bot. Mar.* 23: 545-553.
- Drew, K. M. 1949. Conchocelis-phase in the life history of *Porphyra umbilicalis* (L.) Kuetz. *Nature* 164: 748-751.
- 藤田雄二・金梵奎 1995a. 単離細胞・融合細胞の応用への展望. 月刊海洋 27: 649-655.
- 藤田雄二・金梵奎 1995b. 養殖ノリの栽培品種のRAPDパターン. 月刊海洋 27: 693-697.
- Fujita, Y. & Uppalapati, S. R. 1997. Genetic improvement of *Porphyra* through cell culture techniques: present status and future prospects. *National History Research Special Issue 3*: 71-81.
- Fujiyoshi, E. 1997. Cryopreservation on *Porphyra*. *National History Research Special Issue 3*: 83-87.
- 藤吉栄次・山崎誠 1995. 凍結保存技術の開発と応用への展望. 月刊海洋 27: 698-703.
- Griffin, N. J., Bolton, J. J. & Anderson, R. J. 1999. Distribution and population dynamics of *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta) in the southern Western Cape, South Africa. *J. Applied Phycol.* 11: 429-436.
- Groniger, A., Hallier, C. & Haeder, D.P. 1999. Influence of UV radiation and visible light on *Porphyra umbilicalis*: photoinhibition and MAA concentration. *J. Applied Phycol.* 11: 437-445.
- Guiry, M. D. 1990. Sporangia and spores. p. 347-376. In: K. M. Cole & R. G. Sheath (eds.) *Biology of the Red Algae*. Cambridge University Press, New York.
- Hus, H. T. A. 1902. An account of the species of *Porphyra* found on the Pacific coast of North America. *Proc. Calif. Acad. Sci. ser. 3 (Bot.) 2*: 172-240.
- Israel, A., Katz, S., Dubinsky, Z., Merrill, J. E. & Fridlander, M. 1999. Photosynthetic inorganic carbon utilization and growth of *Porphyra linealis* (Rhodophyta). *J. Applied Phycol.* 11: 447-453.
- 岩淵光伸 1995. 体細胞変異の利用によるストレス耐性株の作出. 月刊海洋 27: 666-670.
- 川村嘉応・青戸泉 1995. プロトプラストの培養およびその種苗化への応用. 月刊海洋 27: 661-665.
- Knight, G. A. & Nelson, W. A. 1999. An evaluation of characters obtained from life history studies for

- distinguishing New Zealand *Porphyra* species. *J. Applied Phycol.* 11: 411-419.
- Kommann, P. 1994. Life histories of monostromatic *Porphyra* species as a basis for taxonomy and classification. *Eur. J. Phycol.* 29: 69-71.
- Kraemer, G. P. & Yarish, Ch. 1999. A preliminary comparison of the mariculture potential of *Porphyra purpurea* and *Porphyra umbilicalis*. *J. Applied Phycol.* 11: 473-477.
- Kunimoto, M., Kito, H., Yamamoto, Y., Cheney, D. P., Kaminishi, Y. & Mizukami, Y. 1999a. Discrimination of *Porphyra* species based on small subunit ribosomal RNA gene sequence. *J. Applied Phycol.* 11: 203-209.
- Kunimoto, M., Kito, H., Kaminishi, Y., Mizukami, Y. and Murase, N. 1999b. Molecular divergence of the ssu rRNA gene and internal transcribed spacer 1 in *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta). *J. Applied Phycol.* 11: 211-216.
- Magne, F. 1991. Classification and phylogeny in the lower Rhodophyta: a new proposal. *J. Phycol.* 27 (Suppl.): 46.
- 増田恵一・水田章・谷田圭亮 1995. ノリ葉状体プロトプラストを用いた選抜育種. *月刊海洋* 27: 655-660.
- 松本正喜・川嶋之雄・福井栄司 1995. 細胞融合による高温耐性の導入. *月刊海洋* 27: 677-682.
- Mercado, J. M., Javier, F., Gordillo, L., Niell, F. X. and Figueroa, F. L. 1999. Effects of different levels of CO₂ on photosynthesis and cell components of the red algae *Porphyra leucosticta*. *J. Applied Phycol.* 11: 455-461.
- 宮本昌彦 2000. 絶滅危惧種. p.78-97. 能登谷正浩 (編著) 海苔の生物学. 成山堂. 東京.
- Miyata, M. and Notoya, M. 1997. Present and Future on Biology of *Porphyra*. National History Museum and Institute, Chiba.
- Mizukami, Y., Kobayashi, M., Okauchi, M., Kito, H. and Murase, N. 1997. DNA polymorphism of *Porphyra yezoensis* and *P. tenera*, and its application to cultivar discrimination. National History Research Special Issue, 3: 57-64.
- Nelson, W. A., Brodie, J. and Guiry, M. D. 1999. Terminology used to describe reproduction and life history stages in the genus *Porphyra* (Bangiales, Rhodophyta). *J. Applied Phycol.* 11: 407-410.
- 能登谷正浩 1995. アマノリ類の組織培養の具体例と応用への展望. *月刊海洋* 27: 639-643.
- Notoya, M. 1997. Diversity of life history in the genus *Porphyra*. National History Research Special Issue, 3: 47-56.
- 能登谷正浩 1997. アマノリ類の組織培養と養殖への応用. *水産増殖* 45: 405-409.
- Notoya, M. 1999. "Seed" production of *Porphyra* spp. by tissue culture. *J. Applied Phycol.* 11:105-110.
- 能登谷正浩 2000a. 海苔の生物学. 成山堂. 東京.
- 能登谷正浩 2000b. 繁殖様式の多様性と進化. p.15-33. 能登谷正浩 (編著) 海苔の生物学. 成山堂. 東京.
- Notoya, M., Kikuchi, N., Matsuo, M., Aruga, Y. and Miura, A. 1993. Culture studies of four species of *Porphyra* (Rhodophyta) from Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 59: 431-436.
- Notoya, M. and Nagaura, K. 1998. Life history and growth of the epiphytic thallus of *Porphyra lacerata* (Bangiales, Rhodophyta) in culture. *Algae* 13: 207-211.
- Notoya, M. and Nagaura, K. 1999. Studies on the growth, in culture, of two forms of *Porphyra lacerata* from Japan. *Hydrobiologia* 398/399: 299-303.
- 能登谷正浩・佐藤友美 2000. 葉状体組織の生長と細胞分化. p.53-62. 能登谷正浩 (編著) 海苔の生物学. 成山堂. 東京.
- 能登谷正浩・呉暉 2000. 組織培養による育種と種苗生産. p.99-104. 能登谷正浩 (編著) 海苔の生物学. 成山堂. 東京.
- 岡内正典・水上讓 1995. 遺伝子研究の現状と応用への展望. *月刊海洋* 27: 683-692.
- Oliveira, M.C., Kurniawan, J., Bird, C. J., Rice, E. L., Murphy, C. A., Singh, R. K., Gutell, R. R. and Ragan, M. A. 1995. A preliminary investigation of the order Bangiales (Bangiothycidae, Rhodophyta) based on sequence of nuclear small-subunit ribosomal RNA gene. *Phycol. Research* 43: 71-79.
- 大田区立郷土博物館 (編) 1993. 大田区海苔物語. 大田区立郷土博物館. 東京.
- Stiller, J. W. and Waaland, J. R. 1993. Molecular analysis reveals cryptic diversity in *Porphyra* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 29: 506-517.
- ウツパラパティ S. R.・藤田雄二 2000. 体細胞融合と耐病性. p.114-128. 能登谷正浩 (編著) 海苔の生物学. 成山堂. 東京.
- Yoshida, T., Notoya, M., Kikuchi, N. and Miyata, M. 1997. Catalogue of species of *Porphyra* in the world, with special reference to the type locality and bibliography. National History Research Special Issue 3: 5-18.