

## 藻類学最前線



# 激変する真正紅藻綱の分類

鈴木雅大

28年前、藻類分類学の巨星、故 Paul C. Silva 博士（カリフォルニア大学バークレー校）が日本の藻類学者に向けた提言の中に次のような一節がある。「藻学の研究には、伝統的な手法と新しい分子レベル等の手法とが平行して取り入れられるべきで、いずれか一方を進めて他方をないがしろにするやり方はとるべきではない」（Silva 1986, 和文要旨より抜粋）。遺伝子がまだ一般的でない時代において、見事な先見の明である。近年、一般的に行われている遺伝子を用いた分子系統解析により、大型藻類の分類体系は目まぐるしく変化している。毎年のように新種・新産種が記載、報告され、新属、新組み合わせの発表も多い。目、綱などの高次分類体系も従来のものとは大きく変化している。目の分類体系の変遷では、紅藻類が最も変化が激しく、1990年時には19目だったものが2014年時では39目に増えている。本稿では、紅藻類、特に真正紅藻綱に着目して、形態学的研究に基づく伝統的な分類体系と分子データに基づく最新の分類体系との関係、およびその変遷について解説したい。

### 果孢子体と真正紅藻綱の伝統的な分類体系

真正紅藻綱 Florideophyceae の目の分類は Schmitz (1892) から始まっている。Schmitz (1892) が目の特徴として挙げたのは、雌性生殖器官の構造と果孢子体 (carposporophyte) の形成過程である。ここで、真正紅藻綱の特徴である果孢子体について触れておきたい。ウシケノリ綱と真正紅藻綱は、接合様式としては卵生殖を行うが、受精卵は雌性配偶体からすぐに放出されることなく、雌性配偶体の体上で果孢子体という構造へ発達する (図1)。真正紅藻綱には、受精卵が分裂して果孢子体に発達する仲間と、果孢子体を形成する段階で、受精卵から助細胞という特別な細胞に受精核を受け渡し、助細胞から果孢子体を発達させる仲間がいる。いずれにせよ、果孢子体形成というプロセスを経て、一つの受精卵からたくさんの果孢子 (=受精卵のクローン) が形成される。果孢子体が雌性配偶体の組織である果皮 (pericarp) に包まれた球形の構造を囊果 (cystocarp) と呼ぶ。紅藻類の精子は運動性を持たないため、他の生物と比べれば受精効率が低かったと考えられる。少ない受精卵をそのまま放出せず、受精卵のクローンを量産することで、孢子体の生存率を高めることが果孢子体を形成する生物学的意義と考えられている (井上 2007)。現在の真正紅藻の多様性を鑑みれば、果孢子体を用いた紅藻独特の生存戦略は極めて優れたものと言えるだろう。

Schmitz (1892) は、助細胞形成の有無と助細胞の形成位

置を目の分類基準として、ウシケノリ目 Bangiales (広義の原始紅藻綱, 現ウシケノリ綱 Bangiophyceae) と共にウミゾウメン目 Nemaliales, カクレイト目 Cryptonemiales, スギノリ目 Gigartinales, マサゴシバリ目 Rhodymeniales の4目を記載した。

Schmitz (1892) の4目と各目の特徴:

ウミゾウメン目 Nemaliales: 助細胞を持たない。

カクレイト目 Cryptonemiales: 助細胞を特別な枝に形成する。

スギノリ目 Gigartinales: 助細胞を通常の体細胞枝に形成する。

マサゴシバリ目 Rhodymeniales: プロカルプ (注) を持つ。

注: 受精卵を持つ枝と助細胞を持つ枝が同じ枝から生じるものをプロカルプと呼ぶ (図1-4を参照)。

Schmitz (1892) 以降、イギス目 Ceramiales とテングサ目 Gelidiales が新設された後、Kylin (1956) は以上の6目の分類体系を詳細に解説、記述した。紅藻の専門家はこれを「Kylinの6目」と呼んでいる。

Kylin (1956) の6目と各目の特徴:

ウミゾウメン目 Nemaliales: 助細胞を持たない。

テングサ目 Gelidiales: 助細胞を持たないが、受精卵は支持細胞あるいは特別な栄養細胞群 (nutritive filament) と融合する。

カクレイト目 Cryptonemiales: 助細胞を特別な枝に形成する。

スギノリ目 Gigartinales: 助細胞を通常の体細胞枝に形成する。

マサゴシバリ目 Rhodymeniales: プロカルプを持ち、助細胞を受精前に形成する。

イギス目 Ceramiales: プロカルプを持ち、助細胞を受精後に形成する。

果孢子体の発達過程は、真正紅藻の目レベルの分類に重要であるが極めて難解であり、藻類学を学んだ諸氏の中には頭を悩ませた方も多いのではないだろうか。果孢子体の形成過程や真正紅藻綱の生活環に苦しめられるのは、紅藻を専門とする者ならば誰もが通る道かもしれない。著者の恩師、故吉崎誠博士 (東邦大学名誉教授) は、学生の時、千原光雄博士 (筑波大学名誉教授) から「『囊果の吉崎』と呼ばれるように頑張りなさい」と言われたという。因果は巡るもので、著者が吉崎博士に師事した際、師から言われたのは「囊果のスペシャ

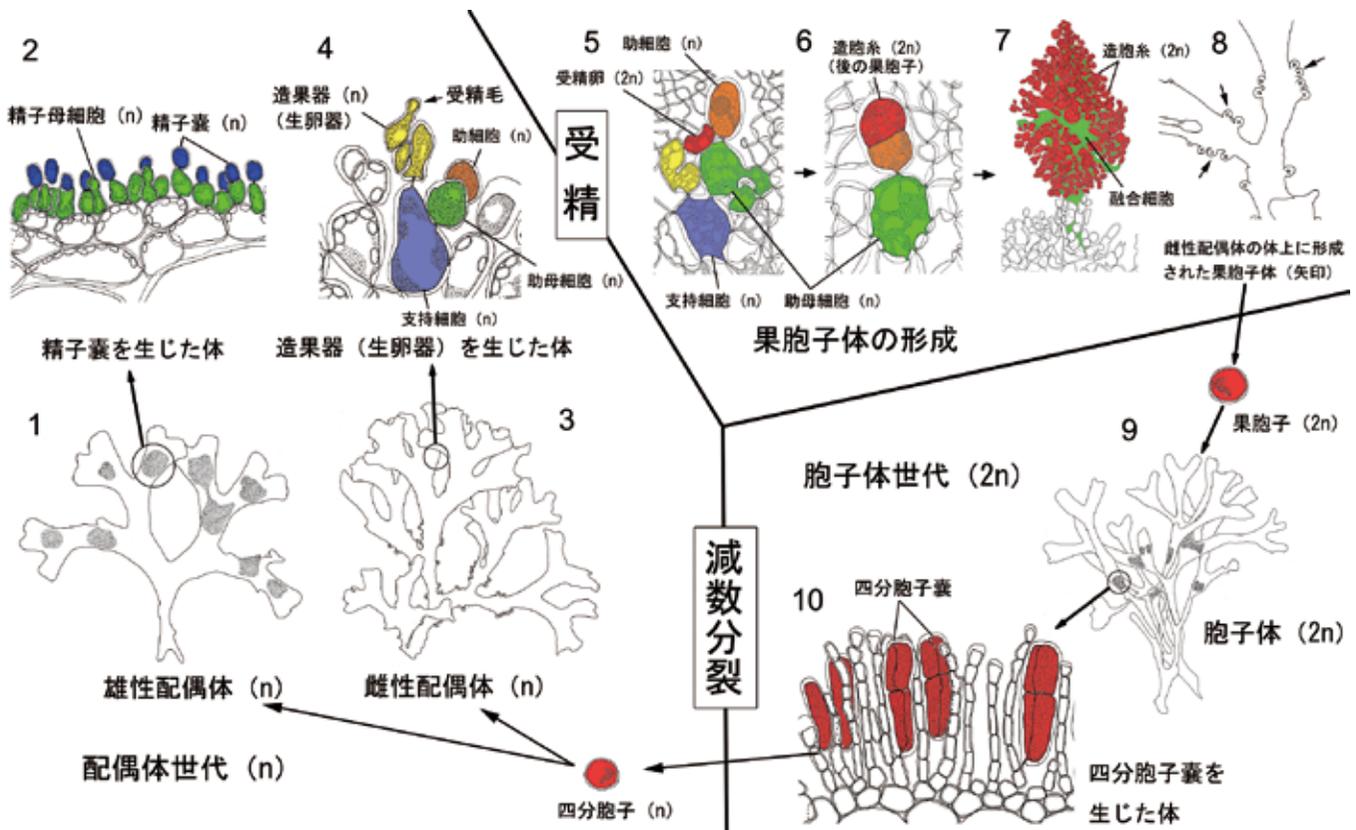


図1. 真正紅藻ヘイゴコロ *Leptofaucha rhodymenioides* (マサゴシバリ目) の生活環。Suzuki *et al.* (2010) をもとに作図。配偶体と孢子体の形と大きさが等しい同型世代交代で、「イトグサ型生活環」と呼ばれている。1. 雄性配偶体。体表面に精子嚢を密生する。2. 精子母細胞から精子嚢を切り出す。3. 雌性配偶体。体の若い部分に雌性生殖器官を形成する。4. 支持細胞から造果枝を形成し、先端の細胞が造果器(生卵器)となる。造果器の先端は突出し受精毛となる。支持細胞からは、助母細胞と助細胞を生じる。造果枝と助細胞枝が同一の支持細胞上に形成される構造をプロカルプと呼ぶ。5. 受精卵は助細胞と接着し、受精核を受け渡すと考えられている。6. 受精核を受け取った助細胞は造胞糸を切り出す。助母細胞は隣接する細胞と融合する。7. 造胞糸は融合細胞を取り巻くように発達する。8. 成熟した果胞子体は果皮に包まれ、球形に突出する。9. 放出された果胞子は、発芽して孢子体を形成する。10. 孢子体は四分孢子嚢を形成し、放出された四分孢子は、発芽して雄性あるいは雌性配偶体を形成する。

リストになれ！」であった。未だスペシャリストとはとても言い難いが、師の薫陶を受け、専門とするマサゴシバリ目をはじめ、真正紅藻綱の代表的な果胞子体形成過程を観察してきた。図1は、真正紅藻綱の果胞子体形成過程および生活環の一例として、ヘイゴコロ *Leptofaucha rhodymenioides* (マサゴシバリ目) の生活環を解説したものである。

#### ピットプラグの構造と生活環に基づく分類

1970～80年代は、Kylin の分類体系に対する挑戦の時代だったと言える。Kylin の分類体系は紅藻分類のバイブルと呼ぶにふさわしいもので、観察技術が進んだ現在でも、Kylin が観察した以上のものを表現するのは難しいと思われる。分子系統解析というツールのなかった時代において、Kylin の6目に新たな目を加えるのは容易ではなかっただろう。電子顕微鏡技術の発達により、紅藻の細胞構造の詳細が報告され、中でもピットプラグ (pit plug) という紅藻独特の細胞間連絡構造に7型あり、目の分類形質となることが示された (Pueschell & Cole 1982, 神谷ら 2012)。従来の生

殖器官の構造と、ピットプラグの構造に基づき、イタニグサ目 *Ahnfeltiales*、カワモズク目 *Batrachospermales*、サンゴモ目 *Corallinales*、オゴノリ目 *Gracilariales*、ベニマダラ目 *Hildenbrandiales* などが新設された。ダルス目 *Palmariales* は、目の設立後に生活環が解明され、「果胞子体を持たない真正紅藻」として一躍有名になった。上記の目の記載からは、Kylin に挑んだ者たちの執念のようなものが感じられる。

#### 分子系統解析の隆盛

1990年代に入り、DNA塩基配列を用いた分子系統解析が始まると、紅藻類の分類体系は一変した。綱、亜綱の見直しと新しい目の記載、再評価が相次いで行われ、原始紅藻綱は、現在では6つの綱に分けられている (Saunders & Hommersand 2004, Yoon *et al.* 2006)。紅藻植物門全体を網羅した最も新しい分子系統解析は Verbruggen *et al.* (2010) によるものである。彼らは核、葉緑体、ミトコンドリアゲノムにコードされた14遺伝子と紅藻98科を用いた分子系統解析を行い、36目および所属不明の2科1属を認めている。



表1. 真正紅藻綱の目と主な特徴。生活環とピットプラグの型は吉崎・神谷 (1999) と神谷ら (2012) を参照。「-」はデータがないことをしめす。

亜綱と目	果胞子体	助細胞	プロカルブ	助細胞形成時期	単胞子囊又は四分胞子囊	生活環	ピットプラグ
<b>イタニグサ亜綱</b>							
イタニグサ目	有り	無し	-	-	環状	カギノリ型	I
ピヒエラ目	有り	無し	-	-	- (注1)	- (注1)	IV
<b>サンゴモ亜綱</b>							
サンゴモ目	有り	有り	無し	受精前	環状	イトグサ型	VII
ロドゴルゴン目	有り	無し	-	-	- (注1)	- (注1)	V
エンジイシモ目	有り	有り	無し	受精前	十字状	イトグサ型	- (注3)
<b>ベニマダラ亜綱</b>							
ベニマダラ目	- (注2)	-	-	-	環状又は不規則	無性生殖のみ	III
<b>ウミゾウメン亜綱</b>							
アクロカエティウム目	有り	無し	-	-	単胞子又は十字状	イトグサ型	V
バリア目	- (注2)	-	-	-	十字状	- (注2)	VI 又は VII (注4)
バルビニア目	- (注2)	-	-	-	- (注1)	- (注1, 2)	VII
カワモズク目	有り	無し	-	-	単胞子	カワモズク型	VII
ベニマユダマ目	- (注2)	-	-	-	単胞子	- (注2)	- (注3)
エントウイスレイア目	有り	無し	-	-	- (注1)	- (注1)	V
ウミゾウメン目	有り	無し	-	-	十字状	イトグサ型/ カギノリ型	V
ダルス目	無し	-	-	-	十字状	ダルス型	V
ロダクリア目	- (注2)	-	-	-	単胞子	- (注2)	V* キャップ膜を欠く
チスジノリ目	有り	無し	-	-	単胞子	カワモズク型	V
<b>マサゴシバリ亜綱</b>							
アクロシンフィトン目	有り	有り	有り/無し	受精前	十字状	カギノリ型	- (注3)
カギケノリ目	有り	有り	無し	受精前	十字状/三角錐状 (四面体状)	イトグサ型/ カギノリ型	IV
イギス目	有り	有り	有り	受精後	十字状/三角錐状 (四面体状)	イトグサ型	IV
テングサ目	有り	無し	-	-	十字状/環状	イトグサ型	III
スギノリ目	有り	有り	有り/無し	受精前	十字状/環状	イトグサ型/ カギノリ型	IV
オゴノリ目	有り	有り	無し	受精前	十字状	イトグサ型	IV (オゴノリ型)
イソノハナ目	有り	有り	無し	受精前	十字状	イトグサ型	IV
ヒメウスギヌ目	有り	有り	無し	受精前	環状	カギノリ型	IV
イワノカワ目	有り	有り	無し	受精前	十字状	イトグサ型	IV
ユカリ目	有り	有り	有り/無し	受精前	環状	イトグサ型	IV
マサゴシバリ目	有り	有り	有り	受精前	十字状, 三角錐状 (四面体状) 又は不規則	イトグサ型	IV
ヌラクサ目	有り	有り	無し	受精前	十字状又は不規則	イトグサ型	- (注3)

注1. ピヒエラ目, ロドゴルゴン目, バルビニア目, エントウイスレイア目では胞子体が知られていない。注2. ベニマダラ目, バリア目, バルビニア目, ロダクリア目では有性生殖が知られていない。注3. エンジイシモ目, ベニマユダマ目, アクロシンフィトン目, ヌラクサ目ではピットプラグの詳細が知られていない。注4. バリア目のピットプラグは光学顕微鏡レベルでの観察であり, キャップ膜の有無は分からない。

ただし, 彼らが解析に含めている塩基配列データの66%は欠損データであり, 将来的にデータが補足されれば, 解析結果が変わる可能性も考えられる。36目の内, 27目が真正紅藻綱に属し, Scott *et al.* (2013) が記載したエントウイスレイア目 *Entwisleiales* を加えた28目が現在の真正紅藻綱のメンバーである (図2)。

スギノリ目の解体に伴うカクレイト目とイソノハナ目の関係  
真正紅藻綱の目の中で最も変遷が激しいのはスギノリ目とカクレイト目 (この2目を「スギノリ目」として一つにまとめる立場もある) である。この2目は「Schmitzの4目」以来用いられてきた伝統的な目であるが, 科や属によって助細胞を形成する枝が特別な枝なのか, 通常の体細胞枝な

のか区別が付かない仲間が知られており, 両目の定義については疑問が残されていた。Kraft & Robins (1985) はカクレイト目の「助細胞が特別な枝に形成される」という特徴が, スギノリ目と区別出来ないことを挙げ, カクレイト目をスギノリ目に含めた。現在でも多くの文献がこの分類に従っている (吉田 1998, 吉田・吉永 2010)。カクレイト目を含んだことで, スギノリ目は40科以上を含む大きな目となったが, 1990年代以降の分子系統解析によって多系統群である事が示唆され, 目の分類学的再検討が始まった。2014年時点でユカリ目 *Plocamiales*, イソノハナ目 *Halymeniales*, ヒメウスギヌ目 *Nemastomatales*, ヌラクサ目 *Sebdeniales*, アクロシンフィトン目 *Acrosymphytales*, イワノカワ目 *Peyssonneliales* がスギノリ目から独立している (Guiry &

Guiry 2014)。ここで問題となっているのが、イソノハナ目とカクレイト目の関係である。Saunders & Kraft (1996) と Saunders *et al.* (2004) は、ムカデノリ科 Halymeniaceae とヒカゲノイト科 Tsengiaceae をイソノハナ目のメンバーとしている。これに対し、イソノハナ目を使わず、伝統的な目であるカクレイト目を再評価して用いるべきという意見があることから (Masuda *et al.* 1999 など)、Kraft & Saunders (2000) はイソノハナ目の正当性を訴える論評を発表している。Silva (2002) は、Kraft & Saunders (2000) に対するコメントを発表し、カクレイト目をを用いることを推奨している。現在では Algaebase (Guiry & Guiry 2014) をはじめとしてイソノハナ目が大勢を占めている。1959年の国際植物命名規約 (モンリオール規約) 以降、科より上位のランクにある分類群の学名における優先権の原則は「勧告」として扱われることから、カクレイト目が先に記載されていても、イソノハナ目を用いることに命名規約上の強制力はない。従って、命名法的に判断を下すことは出来ず、どちらの目を用いるかは各研究者の判断に委ねられている。カクレイト目の再評価を訴える側の主張は、例え強制力はなくとも、命名規約の精神として、先に命名されたカクレイト目を使わないのはおかしいという点である。イソノハナ目を用いる側の主張は、ムカデノリ科とヒカゲノイト科のみを含み、かつてのカクレイト目とは特徴が大きく異なっているという点である。Kraft & Saunders (2000) と Silva (2002) の主張はどちらももつともであり、判断を下すのは極めて難しい。著者の見解としては、ムカデノリ科とヒカゲノイト科のみを目としてまとめるのであれば、カクレイト目を用いるのは混乱があると考えている。かつてのカクレイト目を知っている方ならば、カクレイト目のメンバーとして思い浮かぶのは、ムカデノリ科だけではなく、リュウモンソウ科 Dumontiaceae, ツカサノリ科 Kallymeniaceae, ナミノハナ科 Rhizophyllidaceae などではないだろうか。苦しい決断ではあるが、カクレイト目が伝統的な目の特徴を失っている以上、イソノハナ目を用いることを推奨したい。

#### 伝統的な形態形質は系統関係を反映するか

紅藻植物の中で、果胞子体を形成するのはウシケノリ綱と真正紅藻綱である。有性生殖器官の見つかっていないベニマダラ目と、例外的なダルス目を除けば、真正紅藻綱は、造果器 (生卵器) を特別な枝 (造果枝) に形成するという特徴でまとめることが出来る。現在認められている真正紅藻綱 28 目に従来目の特徴とされてきた形態形質を当てはめると (表 1), ウミゾウメン目, テングサ目, マサゴシバリ目, インキュリーア科 Inkyuleaceae を除くイギス目は、「Kylin の 6 目」に挙げられた特徴をそのまま適用することが出来る。また、カワモズク目, イタニグサ目, ダルス目などはピットプラグの構造あるいは生活史の特徴で目を定義することが出来る。ヒメウスギヌ目, イワノカワ目, ヌラクサ目は科の特徴をそのまま目の特徴とすることが出来るだろう。ただし、

バリア目 Balliales, ベニマユダマ目 Colaconematales, 狭義のスギノリ目, アクロシンフィトン目, イソノハナ目, ユカリ目については、目としてのユニークな特徴が無く、分子系統解析の結果によってのみ支持されるグループである。

進化傾向について Verbruggen *et al.* (2010) の系統樹をもとに考えると、助細胞を獲得したのはウミゾウメン亜綱 Nemaliophycidae が分岐した後である可能性が高く、助細胞を持つグループが持たないグループよりも派生的であるという従来の仮説をある程度支持している (図 2)。助細胞をサンゴモ亜綱 Corallinophycidae, イタニグサ亜綱 Ahnfeltiophycidae, マサゴシバリ亜綱 Rhodymeniophycidae の共通祖先の段階で獲得したか、サンゴモ亜綱とマサゴシバリ亜綱がそれぞれ独立に獲得したか、現時点では判断が尽かない。前者ならばイタニグサ亜綱は助細胞を二次的に失ったことになる。ただし、サンゴモ亜綱では、造果枝の支持細胞が助細胞の役割を担うと考えられているものの、果胞子体形成過程は典型的な助細胞を持つマサゴシバリ亜綱のメンバーとは大きく異なっている (吉崎・神谷 1999, 神谷ら 2012)。両亜綱の助細胞が相同なものかどうか更なる検討が必要であろう。反対にマサゴシバリ亜綱の中で唯一典型的な助細胞を持たないテングサ目における支持細胞や栄養細胞群は助細胞と相同と考えられないだろうか。真正紅藻綱の系統関係と合わせ、伝統的な特徴の定義についても整理していく必要があるだろう。助細胞を形成するグループの中では、プロカルプを形成するグループが紅藻の中でより進化したグループであり、中でも助細胞を受精後に形成するイギス目が最も進化的であると考えられているが、これまでの分子系統解析では、マサゴシバリ亜綱の中での目の系統関係は解けておらず (図 2), プロカルプの有無が系統関係をどのように反映するか、明確な答えは得られていない。また、特別な助細胞枝をもつプロカルプ (図 1-4) を形成するのはマサゴシバリ目とイギス目のみで、アクロシンフィトン目, ユカリ目, スギノリ目のプロカルプは、助細胞枝と通常体細胞枝の形態的な区別が難しい。プロカルプの定義についても再考が必要であると考えられる。

#### おわりに

Schmitz (1892) の 4 目から始まった真正紅藻の目は、2013 年に 28 目に達した。分子系統解析によってのみ支持される目もあるものの、多くは Kylin (1956) が分類体系の基本とした果胞子体形成過程の構造と、新たな形質として加わったピットプラグの構造や生活史の特徴によって定義されている。伝統的な分類体系は、分子系統解析が主流となった現在でもしっかりと息づいているといえよう。しかし、これまでの分子系統解析では目レベルでの紅藻の進化の道筋が明確に示されたとは言い難く、真正紅藻の系統進化における助細胞, プロカルプの意義など、未解決な点が多く残されている。GenBank には現在も多く紅藻の分子データが集まってきたおり、EST (expressed sequence tag; mRNA を逆転

写して作成した cDNA 断片配列) などのデータも少しずつではあるが増えてきている。将来的に、より多くの配列を用い、欠損データの少ない状態での分子系統解析、比較ゲノム解析などによって、真正紅藻の高次分類体系の整理が進めば、複雑怪奇な紅藻の生殖器官や細胞構造の進化の解明の重要な情報となるであろう。

## 引用文献

- Guiry, M. D. & Guiry, G. M. 2014. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 06 October 2014.
- 井上勲 2007. 藻類 30 億年の自然史—藻類からみる生物進化・地球・環境. 東海大学出版会. 秦野.
- 神谷充伸・長里千香子・川井浩史 2012. 2. 紅藻類. 渡邊信 (監修) 藻類ハンドブック. pp. 113-122. エヌ・ティー・エス. 東京.
- Kraft, G. T. & Robins, P. A. 1985. Is the Order Cryptonemiales (Rhodophyta) defensible? *Phycologia* 24: 67-77.
- Kraft, G. T. & Saunders, G. W. 2000. Bringing order to red algal families: taxonomists ask the jurists 'Who's in charge here?'. *Phycologia* 39: 358-361.
- Kylin, H. 1956. Die Gattungen der Rhodophyceen. C.W.K. Gleerups, Lund.
- Masuda, M., Abe, T., Kawaguchi, S. & Phang, S. M. 1999. Taxonomic notes on marine algae from Malaysia I. Six species of Rhodophyta. *Bot. Mar.* 42: 449-458.
- Pueschel, C. M. & Cole, K. M. 1982. Rhodophycean pit plugs: an ultrastructural survey with taxonomic implications. *Amer. J. Bot.* 69: 703-720.
- Saunders, G. W., Chiovitti, A. & Kraft, G. T. 2004. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). 3. Recognizing the Gigartinales sensu stricto. *Can. J. Bot.* 82: 43-74.
- Saunders, G. W. & Hommersand, M. H. 2004. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data. *Amer. J. Bot.* 91: 1494-1507.
- Saunders, G. W. & Kraft, G. T. 1996. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). 2. Recognition of the Halymeniales ord. nov. *Can. J. Bot.* 74: 694-707.
- Schmitz, F. 1892. [6. Klasse Rhodophyceae] 2. Unterklasse Florideae. In: Engler, A. (ed.) *Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik*. Grosse Ausgabe. pp. 16-23. Borntraeger. Berlin.
- Scott, F. J., Saunders, G. W. & Kraft, G. T. 2013. *Entwisleia bella* gen. et sp. nov., a novel marine 'batrachospermaceous' red alga from southeastern Tasmania representing a new family and order in the Nemaliophycidae. *Eur. J. Phycol.* 48: 398-410.
- Scott, J., Yang, E. C., West, J. A., Yokoyama, A., Kim, H. J., Loideaux de Goër, S., O'Kelly, C. J., Orlova, E., Kim, S. Y., Park, J. K. & Yoon, H. S. 2011. On the genus *Rhodella*, the emended orders Dixonellales and Rhodellales with a new order Glaucosphaerales (Rhodellophyceae, Rhodophyta). *Algae* 26: 277-288.
- Silva, P. C. 1986. Phycology in Japan: past, present, and future. *Jpn. J. Phycol.* 34: 189-193.
- Silva, P. C. 2002. Comments on the commentary by Kraft & Saunders [*Phycologia* 39: 258-261 (2000)]. *Phycologia* 41: 99-100.
- Suzuki, M., Hashimoto, T., Nakayama, T. & Yoshizaki, M. 2010. Morphology and molecular relationships of *Leptofaucha rhodymenioides* (Rhodymeniales, Rhodophyta), a new record for Japan. *Phycol. Res.* 58: 116-131.
- Verbruggen, H., Maggs, C. A., Saunders, G. W., Le Gall, L., Yoon, H. S. & De Clerck, O. 2010. Data mining approach identifies research priorities and data requirements for resolving the red algal tree of life. *BMC Evol. Biol.* 10:16.
- Yoon, H. S., Muller, K. M., Sheath, R. G., Ott, F. D. & Bhattacharya, D. 2006. Defining the major lineages of red algae (Rhodophyta). *J. Phycol.* 42: 482-492.
- 吉田忠生 1998. 新日本海藻誌. 内田老鶴圃. 東京.
- 吉田忠生・吉永和男 2010. 日本産海藻目録 (2010 年改訂版). 藻類 58: 69-122.
- 吉崎誠・神谷充伸 1999. 4. 紅色植物門. 岩槻邦男・馬渡峻輔 (監修) 藻類の多様性と系統. pp. 177-189. 裳華房. 東京.
- Zuccarello, G. C., West, J. A., & Kikuchi, N. 2008. Phylogenetic relationships within the Stylonematales (Stylonematophyceae, Rhodophyta): biogeographic patterns do not apply to *Stylonema alsidii*. *J. Phycol.* 44: 384-393.

(東京大学)