

海洋深層水で培養した植物着生性無節サンゴモ、 モカサ属 1 種の成長

Growth of an Epiphytic Crustose Coralline Alga (*Pneophyllum* sp.) Cultured
in Deep Seawater

藤田大介・渡辺梨里・Rhea Joy CARTON

Daisuke FUJITA, Riri WATANABE and Rhea Joy CARTON

Abstract

Among crustose coralline algae, epiphytic small and thin species of *Pneophyllum* can be a 'model' or an 'experimental alga', because of its almost year-round maturation, quick attachment of spores, ephemeral nature and ease in collection, laboratory culture and microscopic observation. In the present study, an epiphytic species of *Pneophyllum* was collected together with its host seagrass *Zostera marina* at Okinoshima, Tateyama, Chiba Prefecture and released spores were cultured in various media to find the optimum culture condition. The released spores (mixtures of carpore spores and tetraspores) were cultured in deep seawater (DSW, pumped from a depth of 384 m in Toyama Bay and stocked in the refrigerator, pH 7.9), DSW alkalized with NaOH (ADSW, pH 8.3), surface seawater (SSW, pH 8.3) and modified Grund medium (MGM) containing a quarter concentration of phosphate (MGM*1/4P, pH 8.3). Water temperature was kept at 15 and 20°C under long day irradiance of 80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, L:D = 14:10). Only in MGM-1/4P, in which the life cycle of *Pneophyllum zostericum* had been completed in our previous study, three water temperatures 5, 10 and 25°C (at the above irradiance) and two light intensities 40 and 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (at a temperature of 20°C) were added to the culture series. After 20 d, it was found that thallus was larger at higher temperatures and higher light intensities but no significant differences were found except a low value in DSW at 15°C. In MGM*1/4P, all thalli died within 2 months without reaching maturation. In SSW, DSW and ADSW, thalli matured, among which those cultured in DSW (15 and 20°C) and SSW (15°C) survived for seven months. Therefore, pumped and stocked DSW can be a culture media for the species in spite of slightly low pH.

Key Words: crustose coralline algae, culture medium, deep seawater, early development, growth, *Pneophyllum*

要 旨

モカサ属の小型種は、採集や培養、観察が容易、胞子着生が迅速かつ短命で、無節サンゴモのモデルや教材生物となりうる。本研究では館山産モカサ属 1 種の胞子を Grund 改変培地（リン濃度 1/4, MGM*1/4P）、表層海水（SSW, pH 8.3）、汲み置き富山湾深層水（DSW, pH 7.9）および NaOH で pH 調節した深層水（ADSW, pH 8.3）で培養した。MGM*1/4P では 80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ で 5~25°C の 5 条件、その 20°C で 40・100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ を加え、他の培養液では 15°C と 20°C、80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ とした。20 日後の藻体は概して高水温、高光強度で大きかった。MGM*1/4P では 2 カ月以内に枯死したが、他の培養液では成熟し、DSW と SSW 15°C では 7 カ月間生育した。以上、汲み置き深層水はやや酸性であるが本種の培養が可能であることを確かめた。

キーワード: 無節サンゴモ, 培養液, 海洋深層水, 初期発生, 生長, モカサ属

1. 緒 言

無節サンゴモ（紅色植物門、サンゴモ目）は世界中に広く分布し、海藻の中では最深度生育記録を持つほか、熱帯・亜熱帯ではサンゴ礁形成への関与、温帯域では磯焼け域での繁茂などで知られる（Johansen, 1981; Steneck, 1986; 正置, 1984; 藤田, 1999）。この仲間には石灰化して体内に炭酸カルシウム（ CaCO_3 ）の骨格を形成し（Johansen, 1981）、二酸化炭素（ CO_2 ）のリザーバーとなる（Oliveira, 1998）ため、地球温暖化や海洋酸性化に伴う生態系の変化を考える上で重要である。

無節サンゴモの中で、海底の基質を広く覆うのは大型の多年生種で、一般に生長速度が極めて遅く、実験室で胞子から培養して成熟させたり、個体の寿命を全うさせたりするのは困難である（例えば、藤田, 1990）。しかし、無節サンゴモには、他の海藻や海草に着生する短命性の小型種も数多く知られており、北日本に多い海草スガモ *Phyllospadix iwataensis* 上に着生しているモカサ *Pneophyllum zostericolum*（藤田, 1988）では培養下で成熟個体が得られ、生活環が完結されている。モカサ属の小型無節サンゴモは、一年を通して海草の葉上に高密度に生育するため配偶体と胞子体の両世代を実体顕微鏡の一視野で観察できるほか、胞子が短時間で着生して分割し始め、属レベルで固有の胞子分割パターンを示すことから、海藻の生活環や発生の観察材料として適している。著者らは、東京海洋大学の臨海実験所（水圏科学フィールド教育研究センター 館山ステーション、以下、館山ステーションという）が立地する千葉県館山市においてアマモ *Zostera marina* の葉上にモカサ属 1 種が着生しているのを確認し、この材料の最適培養条件を探る目的で、上記のモカサの研究（藤田, 1988）で用いられた栄養添加海水や現地の表層海水に加え、汲み置き海洋深層水を用いて培養を行った。その結果、意外にもやや酸性の海洋深層水で良好な生長が得られ、成熟させることができたので、本報でこれらについて詳しく報告する。

2. 材料と方法

実験に用いたモカサ属の小型無節サンゴモは、2009年7月8日に千葉県館山市沖ノ島北側の砂泥域（水深約2m）のアマモ群落に着生していた藻体（Fig. 1）をアマモごと採集して実験室に持ち帰り、胞子の放出を試みた。なお、本実験で用いた館山産モカサ属 1 種は、先に著者ら（藤田, 1988, 1995）が知見を得た函館産モカサとの相違も含め、種レベルの詳細な分類学的検討は行っていないので、ここでは館山産モカサと表記する。

館山産モカサの胞子は、直径8.5×深さ1.5 cmのシャーレにスライドガラス（75×25 mm）を敷き詰め、生育地の表層海水を半分の深さまで満たし、長さ約10 cmに切ったアマモ葉片を入れて一晩放置し、四分胞子、果胞子を区別せずに付着させた。モカサの培養（藤田, 1998）では、生活史の完結を目的としていたため、ピペット洗浄法により四分胞子の選抜・洗浄を行っているが、今回は、実習時と同様に粗培養で多数の発芽体を観察するため、胞子の区別や洗浄は行わなかった。

これまでに、モカサでは、藤田（1988）がリン酸塩濃度を1/4に減らしたMGM（Brown *et al.*, 1977, 以後MGM*1/4P）で生活環を完結させている。また、千葉県沖ノ島の年間水温は12~28℃（2008年度、水深4mにおけるメモリー式水温計（onset製、HOBO Pendant Data Logger, Temp/Light 64K）で計測の未発表データ）で推移してい



Fig. 1. Habit of an epiphytic coralline alga (*Pneophyllum* sp.) on a *Zostera marina* bed at Okinoshima Island, Chiba Prefecture.

た。そこで、本研究では、これらの知見を参考にして、MGM-1/4Pを用いた培養条件として、光強度 $80 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ で 5°C 、 10°C 、 15°C 、 20°C および 25°C 、また、 20°C において光強度 $40 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ と $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ を追加して計7通りを設けた。

このほか、 15°C と 20°C の光強度 $80 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ では、採取地で取水し冷蔵庫で保管された表層水 (pH 8.3, SSW), 2009年6月および9月に富山県入善町海洋深層水利用施設で水深384 mから取水され、東京海洋大学に輸送後、冷蔵庫 (5°C) で培養までに1カ月以上密閉容器で保管された海洋深層水 (取水時 pH 7.6, 使用時 pH 7.9, DSW), これに水酸化ナトリウム溶液を添加して pH 8.3 に調整した海洋深層水 (以後、pH 調整深層水, ADSW) でも培養を行った。以上の培養条件の組み合わせを Table 1, 海洋深層水 (入善町) と表層海水 (館山市) の栄養塩濃度を Table 2 に示した。

培養は各温度に設定したインキュベーターで行い、光周期は長日条件 (明期: 暗期 = 14 時間: 10 時間) とし、光強度は光源 (白色蛍光灯) からの距

Table 1. Culture conditions of *Pneophyllum* sp. Numerals in tables are light intensity ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); photoperiod is 14L:10D.

Water Temperature (°C)	Culture medium			
	MGM*1/4P (pH 8.3)	SSW (pH 8.3)	DSW (pH 7.9)	ADSW (pH 8.3)
5	80			
10	80			
15	80	80	80	80
20	40, 80, 100	80	80	80
25	80			

Table 2. Nutrient concentrations in surface seawater (SSW) and deep seawater (DSW).

Seawater	N-NO ₃ (μmol/l)	N-NO ₂ (μmol/l)	N-NH ₄ (μmol/l)	P-PO ₄ (μmol/l)
SSW*	0.13	0.04	0.22	0
DSW**	19.42	1.75	0.13	1.63
MGM*1/4P	500.13	0	0	7.5

SSW was collected from Tateyama, Chiba Prefecture; DSW was kept in a refrigerator after pumped from a depth of 384 m at Nyuuzen, Toyama Prefecture and transported to Tokyo University of Marine Science and Technology.

離を変えて調節した。培養液は週1~3回交換し、その際に実体顕微鏡で形態を観察するとともに写真撮影を行い、各条件とも3藻体について短径と長径の測定を行った。藻体は盤状に広がったが、ある程度生長すると縁辺で分枝して扇を連ねたような複雑な形状になったので、藻体の生長の指標としては短径×長径の積を藻体面積指数として用いた。成長の比較に際しては、各条件の藻体が生き残っていた培養20日後の藻体面積について1%の危険率で Scheffe の多重比較により検定を行った。

3. 結 果

3.1 初期発生

館山産モカサの初期発生および形態形成の過程を Fig. 2 に示した。以下、水温 15°C 、光条件 $80 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (長日条件) の海洋深層水で培養した藻体の発生は、条件によって成長の遅速が認められたが、形態変化に大きな違いは認められなかった。

孢子 (Fig. 2a) は直径約 $40 \mu\text{m}$ で、放出後、数時間で付着し、分割をはじめ (Figs. 2b~e), 約1日で24細胞まで分割が進み (Figs. 2b, f), 2~3日後には発芽体の中心部から放射状に延びる細胞糸から毛生細胞が伸びた (Fig. 2g)。毛生細胞の毛の太さは $4 \mu\text{m}$ 、長さは $200\sim400 \mu\text{m}$ であった。発芽体の中心には8細胞が配位し、本種がモカサ属の特徴 (Chamberlain, 1983) を持つことが確かめられた。毛生細胞は10~14日目頃までにはほとんどが消失した。この後、個体によっては藻体の縁辺に小盤が形成され (Fig. 2h), 円盤状のほか、扇形 (Fig. 2i) または扇が縦に連続した形 (Fig. 2j) となって生長した。

20日目頃から多くの藻体で生殖器巣が形成され始め (Fig. 2j), 55日目からは生殖器巣内に赤い粒状の孢子の形成が確認された (Fig. 2k)。60~80日目には、藻体の大きさや小盤の有無によらず、1個体当たり1~3個の生殖器巣が形成された。110日目以降、新たな生殖器巣および孢子形成が確認され (Fig. 2l), 183日目には藻体の面積に比例し、平均して1個体あたり36個、多い場合で1個体当たり

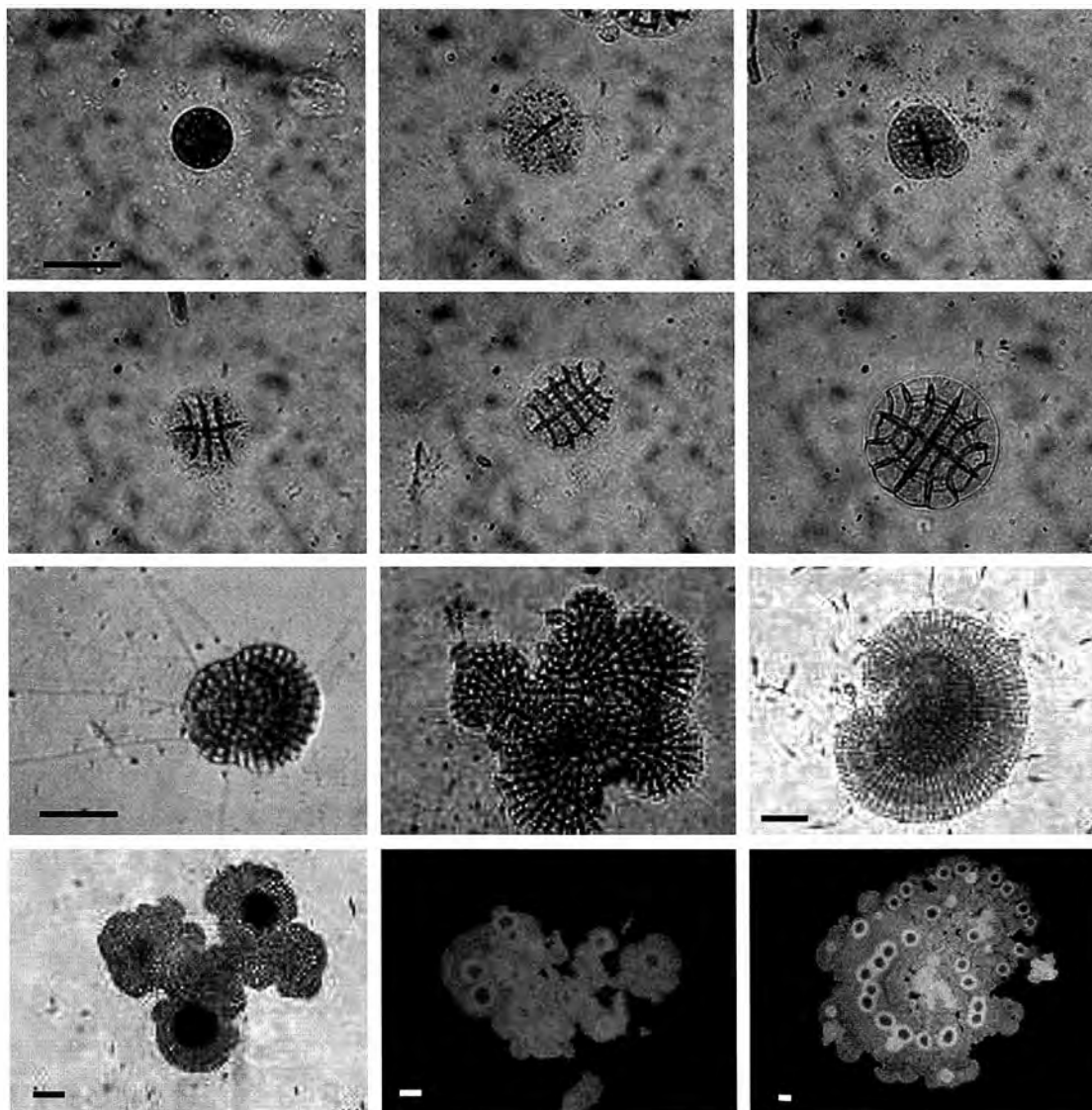


Fig. 2. Development of *Pneophyllum* sp. cultured with deep seawater at 15°C under the light condition of 80 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. a: spore, b: 2-celled stage, c: 4-celled stage, d: 8-celled stage, e: 20-celled stage, f: 24-celled stage, g: germlings bearing trichocytes, h: germlings bearing peripheral discs, i: fan-shaped germlings, j: branched thalli bearing young conceptacles, k: thalli with conceptacles, l: thalli with increased conceptacles. Scale: 50 μm in a-f, 100 μm in g-l.

70個の生殖器巣が確認された。

3.2 各培養条件における生長

各培養条件における培養約20日後の館山産モカサの藻体面積（3個体の平均）をFig. 3に示した。この図では、左側から順に、15°C、80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ での培養液間での比較、20°C、80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ での培養液間での比較、20°C、MGM*1/4Pでの光強度間での比較、80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 、MGM*1/4Pでの温度間の比較の4グループに分けて示している。なお、各グループ内で比較しやすいように、一

部の条件のデータ（図中では*および**で示した）は重複して掲載した。

まず、15°C、80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ での培養液間の比較では、表層水で最も成長がよく、深層水との間で有意差が認められた ($P < 0.01$)。20°C、80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ での培養液間の比較では、pH調整深層水で成長が最も高かったが、グループ内では特に有意差は認められなかった。

光強度別では100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、80 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、40 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の順で成長が良い傾向にあり、100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ と40 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ で有意差が認めら

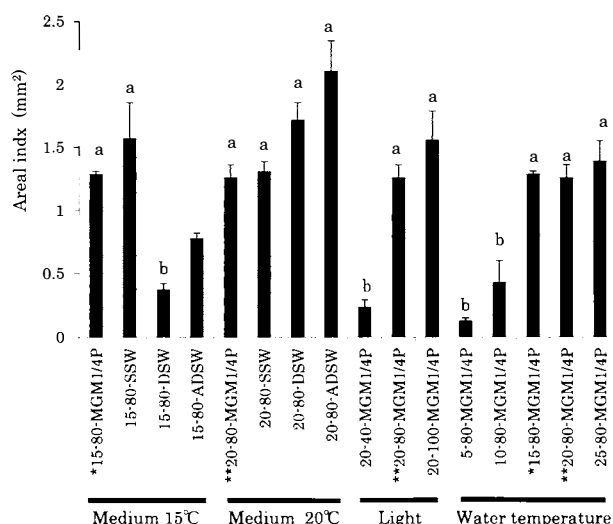


Fig. 3. Thallus areal index (product of long and short diameters) of *Pneophyllum* sp. in various culture conditions after 20 d. Bars were categorized into four groups to compare growth among culture media at 15 and 20°C, light intensities and water temperatures as underlined below. Difference is significant ($P < 0.01$) between bars with common alphabets in each group. Bars with * or ** are repeatedly shown in other group for comparison.

れた ($P < 0.01$). なお、体色（紅色）はこの逆の順で、すなわち光強度が低いほど濃かった。また、水温が高いほど成長が良い傾向にあり、5°Cは15°C以上と、10°Cは25°Cと有意差が認められた ($P < 0.01$)。

Fig. 4に、各培養条件における館山産モカサの最大生存日数を示した。15~25°CのMGM-1/4Pではいずれの温度、光強度においても成熟の兆候がなく、1カ月目から枯死した。5°Cおよび10°CのMGM*1/4Pでは2~4ヶ月間程度生存したが、成熟の兆候は見られなかった。これに対して、15°C、20°Cの海洋深層水および15°CのpH調整深層水で培養した藻体は236日後まで生存を確認した。

なお、5°Cと10°Cの培養（MGM*1/4P）では体色は紅色に保たれていた。15~25°Cでは、20日目頃から体色が白っぽくなり淡いピンク色を呈するようになったが、20°Cの表層海水、深層水および深層水調整では生殖器巢の形成まで、15°Cの表層水、深層水、pH調整深層水および20°C深層水では孢子形成まで確認することができた。

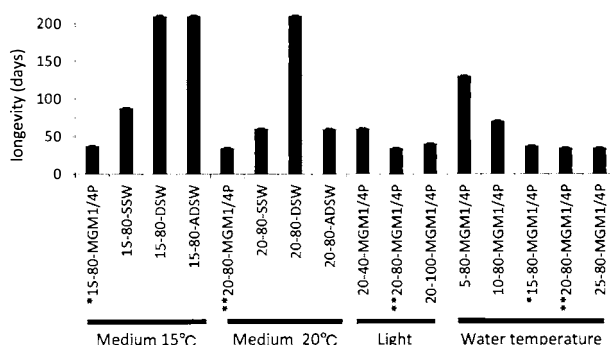


Fig. 4. Maximum longevity of *Pneophyllum* thalli in each culture medium. Bars with * or ** are repeatedly shown in other groups for comparison.

4. 考 察

本研究により、館山産モカサもモカサ（藤田，1988）と同様のモカサ型（能登谷，1978）の発生過程を示し、Chamberlain（1983）がモカサ属の分類学的特徴と考えた8細胞の中心構成要素が認められ、毛生細胞の形成が確かめられた。また、今回、館山産モカサはpH 7.9の汲み置き海洋深層水において表層海水（pH 8.3）と遜色なく生育して成熟に至り、むしろモカサの生活史研究（藤田，1988）で使われたMGM*1/4P（Brown *et al.*, 1977）よりも生残がよく、手軽な培養液として利用できることが明らかとなった。以下、サンゴモ類の培養液としての海洋深層水、生物教材としての館山産モカサについて考察を加える。

4.1 サンゴモ類の培養液としての海洋深層水

海洋深層水は、低水温、富栄養、清浄、水質安定という4大特性があるが、それ以外にpHが低いことも大きな特徴となっている（藤田・高橋，2006）。これらの諸性質のうち、無節サンゴモの培養で特に重要なのは富栄養性とpHと考えられる。

これまでに海洋深層水を用いた培養系における無節サンゴモの観察例としては藤田（2001，2003）がある。この一連の研究では、海洋深層水の富栄養性に着目し、北海道西岸の磯焼け域の礫に繁茂する無節サンゴモの流水培養を行い、富栄養条件下では無節サンゴモが付着珪藻や海藻に被われることを報告している。ただし、無節サンゴモが付着珪藻や海藻

に被覆される現象は、海洋深層水のような富栄養条件だけではなく、北海道西岸の磯焼け域やカリブ海熱帯域のような貧栄養条件においても、これらの着生藻類を除去する植食動物が排除された場合に起こることが示されている (Wanders, 1976; Fujita, 2004).

サンゴモ類の培養において、栄養塩でこれまでに留意されてきたのは培養液中のリン酸塩濃度である。リンは藻体の石灰化の際に結晶毒として作用するため、MGMのようなリン酸塩濃度が高い培養液は適さず、MGM*1/4P が用いられてきた (Brown *et al.*, 1977). モカサ属のうち、モカサでは、MGM*1/4P を用いた培養で生活環が完結されている (藤田, 1988) が、Denboh *et al.* (1997) は、さらにリン酸塩濃度を 1/16P まで下げた MGM で生長が良いとしている。本研究では、MGM*1/16P による培養は試みていないが、MGM*1/4P でも 37~130 日後に枯死したことから、館山産モカサはモカサよりもリンに対する感受性が高い可能性が示唆された。これについては、今後、同一培養液で両種の培養の試験を行う必要があるが、海洋深層水は、Table 2 に示した通り、表層海水よりもリン酸塩濃度が数倍高い程度であり、MGM*1/16P と同程度もしくはやや低めに相当する。

一方、無節サンゴモの生育に及ぼす pH の影響は能登谷 (1978) によって調べられ、pH 6.0~10.0 の 9 段階で無節サンゴモ数種の発芽体の生長は、生存できる pH の範囲は種によって異なるがどの種でも pH 8.5 が最適であると報告している。しかし、この先駆的な研究は、酸やアルカリの添加により創出した培養条件で行われたもので、培養期間が 1 週間と短く、長期的な影響については調べられておらず、モカサ属は用いられていない。近年、海水の酸性化が問題になり、Kuffner *et al.* (2007) が人為的に酸性化させた海水を用いてメソコスム試験を行い、熱帯産無節サンゴモは他の海藻に被覆されない限り死ぬことはないとしているが、無節サンゴモ自体への pH 低下の影響は明らかにされていなかった。その後、岩石着生性の大型無節サンゴモについて、Anthony *et al.* (2008), Jokiel *et al.* (2008), Diaz-Pulido

et al. (2012), Martin *et al.* (2013) などが熱帯・亜熱帯または暖温帯産, Büdenbender *et al.* (2011) が寒帯産の無節サンゴモに対する酸性化の影響を調べている。いずれの場合も、海水の pH が 7.6~7.7 前後まで低下すると無節サンゴモの生長や生産速度が著しく低下し、その影響は高水温で現れやすいことが示されているが、pH 7.9 程度では pH 8.4 前後とそれほど大きな影響が現れていない。本研究は、小型無節サンゴモ、しかも植物着生性の種を用いた点が異なるが、pH 8.3 よりも pH 7.9 の条件で良好な生長が観察されたことは興味深い。今後、培養する pH の範囲を広げ、測定個体数を増やすとともに、他の植物着生性種についても調べてみる必要がある。

今回の研究により、館山産モカサは少なくとも pH 7.9 の海水でも生育でき、良好な生長が得られるだけでなく、生殖器巣を形成し胞子の形成も起こることが確かめられた。当然のことながら、実際の海底での無節サンゴモの生残を考える場合は、Johnson and Carpenter (2012) が行っているように植食動物や他の競合海藻も含めて検討する必要がある。今後、海洋深層水はこのような生態学的研究においても有用な培養液になると考えられる。

なお、海の中での館山産モカサの寿命は知られていないが、本研究により、少なくとも海洋深層水で培養した藻体は 7 カ月以上生きることが明らかとなった。これまで、モカサ (藤田, 1988) では約 3 カ月間、培養下で生きることが示されているが、今回の結果はこれを大きく上回った。アマモは、多年生ではあるが、葉は毎年脱落する (大場・宮田, 2007)。館山産モカサのような小型の無節サンゴモは 1 年生で、一般には 1 年以内に 2~複数回の世代を繰り返す短命海藻 (片田・今野, (1977) と考えられるが、実際には真 1 年生 (1 年に 1 回の繁殖期をもつ) に匹敵する寿命があり、アマモの葉に付着後、葉が脱落するまで生育し続ける可能性のあることが示唆される。館山産モカサのような小型無節サンゴモの寿命に関する知見は、今後、これらの仲間の生活戦略を考察していくうえで重要であるが、培養条件毎の寿命は短期間 (今回は 20 日後) での成

長のよし悪しとは関係がない結果が得られたことから、実際に長期培養する必要があると考えられる。

4.2 生物教材としての適性

緒言でも述べたように、海底を被う大型の無節サンゴモは培養が難しく、種々の実験を行うのは容易ではない。しかし、アマモ類に着生するモカサ属の小型種は、①採集が容易（打ち上げ・寄り藻・流れ藻状態のアマモも利用可能、藻体全体の採集が可能）、②高密度の藻体が小面積に着生、③ほぼ周年成熟、④短時間で胞子が付着し発生開始、⑤1カ月程度で成熟、⑥発生の形態観察の指標が明瞭、などの理由（藤田, 1988, 1993, 本研究）で、サンゴモ類の教材生物あるいはモデル生物として有用である。このうちの⑥に関わる初期発生については Chihara (1974) や能登谷 (1978) が多くの種で調べているが、紅藻の発生型（猪野, 1947; 堀, 1993）の中でも特徴的かつ明瞭な亀甲模様を示すことから、発生観察の教材に適しているといえる。

館山産モカサの場合、3日間程度の実習において、これまで能登谷 (1978) や藤田 (1983) がモカサで報告している初期発生過程を追跡できるほか、モカサ属の特徴とされる8細胞の中心要素 (Chamberlain, 1983) や細胞糸の途中に形成される毛生細胞 (藤田, 1988) の形成も観察できる。館山産モカサでは生殖器巢の形成に20日、胞子形成に55日を要したことから、培養で成熟藻体を得て観察するためには1~2カ月前からの準備培養を要することになる。ただし、生殖器巢の形態、環状分裂で形成される四分胞子、造胞糸に形成される果胞子などの観察項目 (藤田, 1988, 1993) は、胞子放出に用いた母藻を実体顕微鏡下で針やピンセットで切開すれば観察が可能であり、1枚の葉片に数十ないし数百個体が着生していることから、成熟個体の観察でも有用である。

今回の結果から、館山産モカサでは現地表層水や海洋深層水を用いて5~20℃で培養すれば成長がよく、長期間生存することがわかった。臨海実習は、通常、海藻がよく繁茂する春から初夏にかけて行われるため、急激な温度変化がない場所で、数日程度

であれば、室温でも培養が可能であろう。藻類学の実習では培養液の作製・準備などを組み込むこともあるが、十分な時間が確保できない場合、薬品の準備や管理が困難な場合、手軽に大量に利用でき、清浄で適度の栄養塩がある海洋深層水 (藤田・高橋, 1988) は培養藻体の観察に適しているといえる。

文 献

- Anthony, K. R. N., D. I. Kline, G. Diaz-Pulido, S. Dove and O. Hoegh-Guldberg (2008) Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 105, 17442-17446.
- Brown, V., C. S. Ducker and K. S. Rowen (1977) The effect of orthophosphate concentration on the growth of articulated coralline algae (Rhodophyta). *Phycologia*, 16, 125-131.
- Büdenbender, J., U. Riebesell and A. Form (2011) Calcification of the Arctic coralline red algae *Lithothamnion glaciale* in response to elevated CO₂. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 441, 79-87.
- Chamberlain, Y. M. (1983) Studies in the Corallinaceae with special reference to *Fosliella* and *Pneophyllum* in the British Isles. *Bull. Brit. Mus. (Natural History)*, 11, 291-463.
- Chihara, M. (1974) The significance of reproductive and spore germination characteristics to the systematics of the Corallinaceae: nonarticulated coralline algae. *J. Phycol.*, 10, 266-274.
- Denboh, T., M. Suzuki, Y. Mizuno and T. Ichimura (1997) Suppression of *Laminaria* sporelings by allelochemicals from coralline red algae. *Bot. Mar.*, 40, 249-256.
- Diaz-Pulido, G., K. R. N. Anthony, D. I. Kline, S. Dove and Hoegh-Guldberg, O. (2012) Interactions between ocean acidification and warming on the mortality and dissolution of coralline algae. *J. Phycol.*, 48, 32-39.
- Fujita, D. (2004) Nutrients and snail grazing affect recovery of algal vegetation on cobbles transplanted from a barren ground in southwestern Hokkaido to aquaria. *Jpn. J. Phycol.*, 52 (Suppl.), 23-32.
- 藤田大介 (1988) モカサの培養. 藻類, 36, 48-51.
- 藤田大介 (1990) エゾイシゴロモ (紅藻綱, サンゴモ目) の培養. 水産増殖, 38, 349-352.
- 藤田大介 (1993) モカサ, (堀輝三編) 藻類の生活史集成 第2巻 紅藻・褐藻類, 内田老鶴園, 東京, 256-257.

- 藤田大介 (1999) 無節サンゴモの生態, *Sessile Organisms*, 16, 17-25.
- 藤田大介 (2001) 海洋深層水をかけ流した磯焼け地帯 転石の植生回復 I. *海深研*, 2, 57-64.
- 藤田大介 (2003) 海洋深層水をかけ流した磯焼け地帯 転石の植生回復 II. *海深研*, 4, 1-9.
- 藤田大介・高橋正征 (2006) 海洋深層水利用学 - 基礎から応用・実践まで -, 成山堂書店, 東京, 209 pp.
- 堀 輝三 (1993) 藻類の生活史集成, 第 2 巻 褐藻・紅藻, 内田老鶴圃, 東京, 345 pp.
- 猪野峻平 (1947) 海藻の発生, *日本生物学業績 I*, 北隆館, 東京, 256 pp.
- Johansen, H. W. (1981) *Coralline Algae - A First Synthesis-*, Boca Raton, CRC Press, 239 pp.
- Johnson, M. D. and R. C. Carpenter (2012) Ocean acidification and warming decrease calcification in the crustose coralline alga *Hydrolithon onkodes* and increase susceptibility to grazing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 434-435, 94-101.
- Jokiel, P. L., K. S. Rodgers, I. B. Kuffner, A. J. Anderson, E. F. Cox and F. T. Mackenzie (2008) Ocean acidification and calcifying reef organisms: a mesocosm investigation. *Coral Reefs*, 27, 473-483.
- 片田 實・今野敏徳 (1977) 浅海岩礁植生の遷移, *植物生態学講座 4 群落の遷移とその機構* (沼田真編), 朝倉書店, 東京, pp. 100-118.
- Kuffner, I. B., A. J. Andersson, P. L. Jokiel, K. S. Rodgers and F. T. Mackenzie (2007) Decreased abundance of crustose coralline algae due to ocean acidification. *Nature Geoscience*, 1, 114-117.
- Martin, S., S. Cohu, C. Vignot, G. Zimmerman and J. Gattuso (2013) One-year experiment on the physiological response of the Mediterranean crustose coralline alga, *Lithophyllum cabiochae*, to elevated pCO₂ and temperature. *Ecol. Evol.*, 3, 676-693.
- 正置富太郎 (1984) 無節サンゴモ, *藻類*, 32, 71-85.
- 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博士論文, 函館, 142 pp.
- 大場達之・宮田昌彦 (2007) *日本海草図譜*, 北海道大学出版会, 札幌, 114 pp.
- Oliveira, E. C. (1996) Is there a relation among the global warming, the missing carbon and calcareous algae? *An. Acad. Ci. (Brazil)*, 68 (Suppl. 1), 17-21.
- Semesi, I. S., J. Kangwe and M. Bjork (2009) Alterations in seawater pH and CO₂ affect calcification and photosynthesis in the tropical coralline alga, *Hydrolithon* sp. (Rhodophyta). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 84, 337-341.
- Steneck, R. S. (1986) The ecology of coralline algal crusts, convergent patterns and adaptive strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17, 273-303.
- Wanders, J. B. W. (1976) The role of benthic algae in the shallow reef of Curacao (Netherland Antilles): the significance of grazing. *Aquat. Bot.*, 3, 357-359.
- (2012年12月27日受付; 2013年11月19日受理)