

石灰藻サンゴモ類の多様性—生きた石になる海藻の分類と生態—

加藤 亜記

月刊海洋号外 60: 125-132 (2017 年)

サンゴ礁科学研究-IV—喜界島サンゴ礁科学研究所設立記念号—

<http://www.kaiyo-chikyu.com/GK556.htm>

Biodiversity of coralline algae – taxonomy and ecology of ‘living stone’

Aki Kato

かとう あき: 広島大学大学院生物圏科学研究科附属瀬戸内圏フィールド科学教育研究センター
竹原ステーション(水産実験所)

E-mail: katoa@hiroshima-u.ac.jp

紅藻サンゴモ類は、体を石灰質で石のように硬くする「石灰藻」の代表的な存在である。熱帯～亜熱帯域ではサンゴ礁形成に貢献する一方、温帯～寒帯では、海の森となる藻場が衰退・消失した磯焼け域に繁茂する海藻として知られている。本稿では、サンゴ礁や藻場におけるサンゴモ類の生物学的特徴について概説する。

1. 生きた石になる海藻

体に石灰質(炭酸カルシウム)を持つ藻類は、総称して「石灰藻」と呼ばれる。しかし、「藻類」自体が、10あまりの植物門に分類される多様な光合成生物の総称であるように、石灰藻も明瞭な一分類群に存在するのではなく、いくつかの植物門の中に散在する。石灰藻と呼ばれる藻類には、顕微鏡サイズの世代のみの微細藻類と肉眼サイズの世代を持つ大型藻類(おもに海藻類)の両方がある。海藻類における石灰藻は、海藻全体の5～6%を占め(Smith *et al.* 2012)、緑藻、褐藻、紅藻(それぞれ異なる植物門に属す)にまたがる100属以上が該当するが、ほとんどの種は熱帯域を中心に分布している(Koch *et al.* 2013)。

石灰化する海藻類の中で最大のグループは紅藻のサンゴモ類(coralline algae)である。サンゴモ類は、いわば生きた石とも言うべき海藻で、体の重量の95%までが炭酸カルシウムで構成されている(Kamenos *et al.* 2008)。そのため、18世紀には、サンゴモ類が、植物か、動物か、それとも生物ではない鉱物か、について激しい論争があり、サンゴモ類は造礁サンゴとともに動物として扱われたこともある(Woelkerling 1988)。

サンゴモ類は、他の石灰化する海藻類と異なり、熱帯から両極域(北極・南極)、潮間帯から有光層の下限付近まで広く分布している。海水の透明度が高い熱帯から亜熱帯域では水深100mを越す水深にも生きたサンゴモ類が生育しており、琉球列島の陸棚からも多数の報告がある(松田 2002)。サンゴモ類の分布域は、もっぱら海域から汽水域で、淡水域からの報告はなかったが、

2016年に初めて東ヨーロッパのクロアチアの河川から淡水産の新種が記載された(Žuljević *et al.* 2016)。

海の生態系におけるサンゴモ類の主な役割は、熱帯から亜熱帯ではサンゴ礁の形成である。サンゴ礁におけるサンゴモ類による石灰質の生産量は、浅い海では、多くても造礁サンゴの4割程度という見積もりがあるが(Stearn *et al.* 1977), 琉球列島の水深約50mより深い場所では、造礁サンゴよりサンゴモ類が優占しており(Iryu *et al.* 1995), 造礁サンゴの生育には光が十分ではないためと考えられる。そして、熱帯から亜熱帯に限らず、非固着性のサンゴモ類の球状体(rhodolith, maërl, 石灰藻球などと呼ばれる)が堆積した地形, rhodolith bedを形成して、他の動植物に住み場所を与え、炭素吸収の場にもなる(Nelson *et al.* 2012; van der Heijden and Kamenos 2015)。さらに、化学物質を生産して、造礁サンゴやウニ、貝類などの海産無脊椎動物の幼生の着底・変態を誘引する働きもある(Hayakawa *et al.* 2008; Ritson-Williams *et al.* 2010)。

サンゴモ類は、その厚い石灰質と化学物質によって地球上に広く繁栄してきた生物であるが、近年の気候変動、とくに海洋酸性化は、造礁サンゴや石灰質を持たない海藻類よりサンゴモ類に悪影響を及ぼすことが示唆された(e.g. Kroeker *et al.* 2013; 加藤 2015)。こうした背景から、サンゴモ類の生物学や地質学の知見をまとめた解説(Nelson 2009; Riosmena-Rodriguez *et al.* 2017)が出版されている。日本のサンゴ礁域のサンゴモ類に関する邦文解説は、分類学、生態学、地質学的研究については松田(2002)が、古環境指標については井龍・松田(2002)がある。そこで、本稿では、はじめに、近年、再編が著しいサンゴモ類の分類体系を解説し、次にサンゴモ類の化学物質および石灰質について熱帯から極域の環境との関連を紹介する。

2. 紅藻サンゴモ類の分類体系

現在、サンゴモ類の分類学的な位置は、紅色植物門真正紅藻綱のサンゴモ亜綱(Le Gall and Saunders 2007)に属する4目のうち、サンゴモ目、ハパリデウム目、エンジイシモ目の3目である(Nelson *et al.* 2015, 表1)。これら3目は、かつては、それぞれサンゴモ目の科として定義されており、現在も1目1科である。3目は、紅藻類の目レベルの分類形質である、受精後の生殖器官の発達様式や細胞間の連結部分(ピットプラグ)の微細構造などに加え、方解石(高マグネシウム方解石)を沈着することが共通しているが(Silva and Johansen 1986), 四分孢子囊の分割様式や、四分孢子囊が形成される生殖器巢などの形状によって明瞭に分けられる(Nelson *et al.* 2015)。しかし、こうした分類形質を肉眼で確認するのは難しい。

サンゴモ類は、生態調査では便宜的に有節サンゴモと無節サンゴモの2グループとして認識されることが多い(図1)。有節サンゴモは、おもに樹状で、膝節と呼ばれる石灰化しない組織を石灰化する節間部の中に持つので柔軟性のある体である。無節サンゴモは、おもに扁平な匍匐する体で、樹状になっても膝節は持たない。サンゴモ類の8割はこの無節サンゴモである。1960年代ごろは、有節サンゴモはサンゴモ亜科、無節サンゴモはサビ亜科として扱うことが受け入れられていたが(千原 1969), 現在、膝節の有無は属レベルの分類形質である(表1)。1990年代後半から盛ん

になった分子系統学的研究で、膝節の有無も亜科の分類形質の1つとして支持されたが、亜科ごとに獲得された派生的な形質とされた (Bailey and Chapman 1998)。その後、有節サンゴモの亜科として定義されていたサンゴモ亜科やメタゴニオリトン亜科にも、無節サンゴモが属することが示された (Rösler *et al.* 2016; Hind *et al.* 2016)。

現在のところ、サンゴモ類の亜科は、サンゴモ科で少なくとも6亜科、ハパリデウム科で3亜科が定義されている (Harvey *et al.* 2003; Rösler *et al.* 2016)。各亜科の属の分類形質は、現在、生殖器官の内部構造を重視した体系が受け入れられている。サンゴ礁域に多い *Porolithon* や *Neogoniolithon* などが属していたイシノハナ亜科では、四分胞子体の生殖器巢の屋根部の形成様式や形状、果胞子嚢や精子嚢が形成される位置によって8属に再定義され (Penrose and Chamberlain 1993)、その後の分子系統学的研究でも、これらの形質による区分はおおむね支持された (e.g. Rösler *et al.* 2016)。さらに、前述の生殖器官の形質の一致により *Hydrolithon* のシノニムとされていた *Porolithon* が復活することも支持され、属レベルの分類形質としては破棄された *Porolithon* の生毛細胞の配置も再び採用された (Bittner *et al.* 2011; Kato *et al.* 2011; Rösler *et al.* 2016)。これらのイシノハナ亜科の属は、現在、イシノハナ亜科、コブイシモ亜科、イシノモドキ亜科に細分化され、一部がメタゴニオリトン亜科に移された (Kato *et al.* 2011; Rösler *et al.* 2016)。こうした再編では、属全体でなく、基準種や一部の種のみが移行されており、今後さらに多くの種について知見を得ていく必要がある。

種レベルの分類では、現在、現生種では700種程度が認められているが (Žuljević *et al.* 2016)、近年の分子系統学的研究によって、これまで知られていた種の数倍の種が存在することが示唆されている (e.g. Maneveldt *et al.* 2016; Hernandez-Kantun *et al.* 2016)。サンゴモ類の種および種内分類群をあわせて有節サンゴモでは400種 (Johansen 1981)、無節サンゴモでは1600種 (Woelkerling 1988) あまりの記載があるとされ、分子系統学的研究が進む前には、組織の構造の類似性をもとに数種を1つの種にまとめる研究が進められてきた。しかし、こうした分類学的変更が分子系統学的研究に支持されない例も多い (e.g. Kato *et al.* 2013; Sissini *et al.* 2014)。今後の分子系統学的研究の進展によって、サンゴモ類の種数がさらに増えると思われるが、分子系統解析によって推定された「種」を既存の種に確かに分類し、類縁種を新種として記載するには、タイプ標本のDNA塩基配列情報と形態形質の十分な検討が必要である。サンゴモ類の目から種レベルの分類については、以下の文献に詳しい解説ならびに図解や検索表があるので参考にされたい (吉田・馬場 1998; 馬場 2000; 2004; Harvey *et al.* 2005; Farr *et al.* 2009)。

3. 海藻の作る化学物質による生態系への影響

海の生態系は、さまざまな生物間の相互作用によって成り立っている。主な作用としては、「食う—食われる」の食物連鎖がある。海藻は、太陽からの光エネルギーで光合成を行い、二酸化炭素を有機物に固定する一次生産者の1つとして食物連鎖の基盤を支えている。一方で、海藻は、ただ食べられるだけでなく、自身の生産する化学物質によって、食べ尽くされないよう他の生物から身

を守る仕組みを持つ。このような生物が生産する化学物質を介した相互作用は「アレロパシー」と呼ばれ、海藻が作る二次代謝産物(アレロケミカル)は、防御作用や情報伝達を担うことで海の生態系に影響していると考えられている(鈴木・沖野 2002, 羽生田 2013)。海藻は、海の生態系における主な構成生物であるため、海藻の作る化学物質は、近年、地球温暖化や地域開発などによる環境変化の中で、もとの生態系の維持にも、損なうことにも関係している。

3. 1. 1. 磯焼けとサンゴモ平原

海藻は、特に温帯から寒帯では、海藻の森、すなわち「藻場」をつくって魚介類にすみ場所を提供する重要な生物である。ところが、この藻場の海藻が広い面積で減少して、海底にほとんどの海藻が見られなくなる「磯焼け」現象が世界各地で起きている。磯焼けは、寒天の原料になるテングサなど、商品価値のある海藻そのものや、藻場をすみ場所とし、藻場の動植物を餌にしている魚介類を著しく減少させるため、沿岸漁業に大きな被害を与えている(水産庁 2015)。

磯焼け状態になった海域を代表する景観の1つとして、無節サンゴモが海底一面に広がった「サンゴモ平原」にウニが高密度で生育している状態が古くから知られている(図 2)。ただし、このウニは、餌になる海藻が少ないので痩せており商品価値はない。サンゴモ平原にウニが多い理由はサンゴモ類の化学物質により、ウニが増殖しているためと考えられている。磯焼けと海藻のアレロパシーによる群落維持については、谷口ら(2008)や水産庁(2015)が詳しく解説しているが、要点は以下のとおりである。サンゴモ類(あるいはサンゴモ類の上に生育する細菌やケイ藻)が生産する化学物質は、ウニの幼生の着底・変態を誘引して成長を促進する。そうすることで、ウニによってサンゴモ平原に侵入してくる他の海藻が恒常的に取り除かれる。さらに、サンゴモ類には植食性動物の採食を刺激する物質まである(藤田 1996)。加えて、サンゴモ類には自ら表面の組織を薄く剥がして、付着した海藻を取り除く機能があるが(正置 1984)、植食性動物の採食の方がはるかに高い効果がある。

3. 1. 2. 磯焼けと海藻の生存戦略

サンゴモ類は、磯焼けになっていない藻場でも下草としてごく普通に見られる(図 3)。無節サンゴモが化学物質による群落維持のしくみを持つように、藻場を構成する主な海藻にも、植食性動物に食べ尽くされてしまわないための、化学物質による生存戦略がある。大型褐藻のアラメ・カジメ類や小型褐藻のフクリンアミジやシワヤハズなどは、ウニやアワビの幼生の着底・変態を阻害する物質に加え、忌避物質も生産して、植食性動物の採食を阻害している。特に、フクリンアミジやシワヤハズなどは、採食を免れてサンゴモ平原においても見られることがある(谷口ら 2008)。

磯焼けの原因は様々であるが、主な要因として水温上昇、海水中の栄養塩濃度の低下(貧栄養化)、植食性動物による海藻の採食(食害)が挙げられる。たとえば大型褐藻は、水温や栄養塩濃度といった環境要因がその生育可能な範囲を外れると、弱って枯死し始める。その後、空いた場所にサンゴモ類が進出してサンゴモ平原が広がり、先述のように増加したウニに、残った海藻が採食

されて、ほとんど海藻の見られない磯焼けの海底に変化すると推定されている。このような磯焼け域のサンゴモ類は、ほかの海藻に比べて高水温や弱光、貧栄養下で生育できるので、藻場と磯焼け域のような対極的な環境のいずれにおいても生育できる。つまり、サンゴモ類は磯焼けの結果の一形態であって、直接的な原因ではない(水産庁 2015)。

3. 2. 1. サンゴ礁におけるサンゴモ類の生存戦略

サンゴ礁では、共生している褐虫藻の光合成により造礁サンゴが一次生産を行い、他のさまざまな生物にすみ場所を提供するので、温帯から寒帯で見られる藻場と同じ役割をもっていると言える。サンゴ礁にも海藻は生育しているが、小型海藻が多く、温帯から寒帯のような大型褐虫藻による藻場は形成されない。これは、一年を通して海水中の栄養塩濃度が低いため大型の海藻が生育しにくく、加えて魚類などの植食性動物の採食が盛んなためである(鈴木ら 2011; 吉田ら 2011)。サンゴモ類は、石灰質の生産に加え、化学物質により造礁サンゴ幼生の着底・変態を誘引するので、直接的・間接的にサンゴ礁形成にかかわっている。サンゴ幼生の着底・変態誘引については、サンゴモ類の種によって誘引の程度に違いがあり、その誘引には細菌の共存が重要な役割を果たしていることが指摘されている(Negri *et al.* 2001; Ritson-Williams *et al.* 2010)。いずれにしても、造礁サンゴが生育すれば、サンゴモ類は場所や光の利用が制限されるので、造礁サンゴの成長を助けることはサンゴモ類にメリットがあるようには見えない。一方で、サンゴモ類は、造礁サンゴを捕食するオニヒトデの幼生の変態誘引にかかわり、稚ヒトデの食料にもなる(Johnson and Sutton 1994; 鈴木ら 2011)。そして、サンゴ礁のサンゴモ類にも、植食性動物の摂餌刺激物質があり、表層剥離による他の藻類の着生阻害の機能が知られている(松田 2002)。このように、サンゴモ類は、サンゴ礁においても多様な生物と相互作用を持ち、生物群集の調整の役割を担っていると思われる。

3. 2. 2. サンゴ礁の衰退と海藻の生存戦略

20世紀末から、世界各地でサンゴ礁の衰退が急速に進み、造礁サンゴに代わって海藻が繁茂した状態が多くの地域で続いている。その理由の一つが、地球規模の水温上昇や沿岸開発などによる水質の悪化で造礁サンゴが弱り、減少していることである。さらに、植食性動物(主に魚類)の乱獲や栄養塩濃度の上昇によって、海藻の生育が促進されたことも大きな要因の一つに挙げられている(鈴木ら 2011)。造礁サンゴが優占する健康なサンゴ礁では、海藻は造礁サンゴ群集の周りの岩盤や小石、成長が進んだ枝状サンゴの下部に生育し、一次生産者として造礁サンゴと共存している(鈴木ら 2011)。海藻は化学物質を生産して、海藻に接した造礁サンゴを攻撃するが、魚類などに適度に採食され、造礁サンゴも海藻に覆われないよう攻撃する機能をもっているので共存のバランスがとれている。衰退したサンゴ礁で、海藻が繁茂して場所を占有し、隣接する造礁サンゴの生育を妨げることは、健康なサンゴ礁への再生にとっては障害になりうる。しかし、サンゴ礁の再生には、海藻の排除より、魚類の保護や水質の改善など、造礁サンゴが育つ環境をつくることが重要である。

4. 石灰質による生存戦略

海藻の9割以上は体に石灰質を持たない。体に石灰質が沈着していると、酸素や二酸化炭素の交換や光の利用が制限されるためであるが、石灰質をもつメリットもある(Nelson 2009)。一つは、体の物理的な強度が上がるので、動物の食害や穿孔を受けにくく、また、岩盤などにしっかり付着して波による流出や破壊を免れ、結果として生存率が上がることである。もう一つは、特にサンゴモ類では、石灰質の生産によって光合成が促進されることである。この石灰質の生産は、貧栄養条件下では栄養塩の吸収でも有利と見なされている。

サンゴモ類の8割を占める無節サンゴモは成長が遅いことで知られている。無節サンゴモは樹木のような年輪を刻む植物なので、この年輪を手掛かりに成長速度を推定できる(Adey *et al.* 2013)。磯焼け域やサンゴ礁で優占するような大型種では、厚さ年間1cm以下の成長であるが、高緯度地域の寒冷で暗い環境ではさらに成長が遅く、厚さ年間0.5mm以下である(e. g. McCoy and Kamenos 2015)。ただし、遅い成長の代わりに「樹齢」数十年から数百年もの長寿命となる。長寿命の植物として、樹齢4000年から5000年あまりの木が知られている針葉植物スギ科のセコイアや縄文杉には及ばないが(朝日新聞社 1997)、サンゴモ類は熱帯から両極域まで広く分布しており、海域であれば、こうした樹木が生育しない気候帯の試料が得られる。たとえば、北極の海水下に優占する「樹齢」600年以上のアナアキキタイシモの年輪を手掛かりに成長速度や成分を調べた研究では、14世紀以降で最近の150年間で最も水温が高く、海氷が薄かったことが明らかになった(Halfar *et al.* 2013)。

5. おわりに

サンゴモ類は、世界の熱帯から極域まで、海水とわずかな光があればどこにでも生育できる海藻である。そのため、上に述べてきたように、気候の異なる地域で様々な生物と共存する多様で興味深い性質を持っている。しかし、こうしたサンゴモ類の性質そのものには生態系を大きく改変する力はなく、生態系の中で果たす役割は副次的であると思われる。それでも、サンゴモ類は体のほとんどが石灰質でできている特異な生物で、他の海藻とは違った多様性の世界に、人は200年以上も前から惹きつけられてきた。今後も、サンゴモ類の生物多様性研究が進展し、人類の知の水平線が広がっていくことを期待したい。

参考文献

Adey, W. H., Halfar, J. and Williams, B. (2013): The coralline genus *Clathromorphum* Foslief emend. Adey: Biological, physiological, and ecological factors controlling carbonate production in an arctic-subarctic climate archive. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 40, 1-41.

朝日新聞社 (1997): 種子植物 単子葉類3 裸子植物. 朝日百科植物の世界 11 巻, 東京, 320pp.

馬場将輔 (2000): 日本産サンゴモ類の種類と形態. 海洋生物環境研究所研究報告, 1, 1-68.

馬場将輔 (2004): サンゴモ類. 大野正夫(編), 有用海藻誌, 内田老鶴圃, 東京, pp. 265-282.

Bailey, J. C. and Chapman, R. L. (1998): A phylogenetic study of the Corallinales (Rhodophyta) based on nuclear small-subunit rRNA gene sequences. *J. Phycol.* 34, 692-705.

Bailey, J. C. (1999): Phylogenetic positions of *Lithophyllum incrustans* and *Titanoderma pustulatum* (Corallinaceae, Rhodophyta) based on 18S rRNA gene sequence analyses, with a revised classification of the Lithophylloideae. *Phycologia* 38, 208–216.

Bittner, L., Payri, C. E., Maneveldt, G. W., Couloux, A., Cruaud, C., de Reviers, B. and Le Gall, L. (2011): Evolutionary history of the Corallinales (Corallinophycidae, Rhodophyta) inferred from nuclear, plastidial and mitochondrial genomes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 61, 697-713.

千原光雄 (1969): 最近のサンゴモの分類. 藻類 17, 113-121.

Farr, T., Broom, J., Hart, D., Neill, K. and Nelson, W. (2009): Common coralline algae of northern New Zealand: an identification guide. NIWA Information series 70, 1-123.

藤田大介 (1996): 磯焼け. 大野正夫(編), 21 世紀の海藻資源—生態機構と利用の可能性—, 緑書房, 東京, pp. 52-86.

Halfar, J., Adey, W.H., Kronz, A., Hetzinger, S., Edinger, E. and Fitzhugh, W.W. (2013): Arctic sea-ice decline archived by multicentury annual-resolution record from crustose coralline algal proxy. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110, 1973736-1973741.

羽生田岳昭 (2013): 大型藻のアレロパシーに関する最新研究. 藻類 61, 106-108.

Harvey, A. S., Broadwater, S. T., Woelkerling, W. J. and Mitrovski, P. J. (2003): *Choreonema* (Corallinales, Rhodophyta): 18S rDNA phylogeny and resurrection of the Hapalidiaceae for the subfamilies Choreonematoideae, Austrolithoideae, and Melobesioideae. *J. Phycol.* 39, 988-998.

Harvey, A., Woelkerling, W., Farr, T., Neill, K., and Nelson, W. (2005): Coralline algae of central New Zealand: an identification guide to common "crustose" species. NIWA Information series 57, 1-145.

Hayakawa, J., Kawamura, T., Ohashi, S., Horii, T. and Watanabe, Y. (2008): Habitat selection of Japanese top shell (*Turbo cornutus*) on articulated coralline algae; combination of preferences in settlement and post-settlement stage. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 363, 118-123.

Hernandez-Kantun, J. J., Gabrielson, P., Hughey, J. R., Pezolesi, L., Rindi, F., Robinson, N. M., Peña, V. et al. (2016): Reassessment of branched *Lithophyllum* spp. (Corallinales, Rhodophyta) in the Caribbean Sea with global implications. Phycologia 55, 619-639.

Hind, K. R., Gabrielson, P. W., P. Jensen, C. and Martone, P. T. (2016): *Crusticorallina* gen. nov., a nongeniculate genus in the subfamily Corallinoideae (Corallinales, Rhodophyta). J. Phycol. 52, 929-941.

井龍康文・松田伸也 (2002): 古環境指標としての石灰藻. 地質ニュース 575, 34-41.

Iryu, Y., Nakamori, T., Matsuda, S. and Abe, O. (1995): Distribution of marine organisms and its geological significance in the modern reef complex of the Ryukyu Islands. Sediment. Geol. 99, 243-258.

Johansen, H. W. (1981): Coralline Algae, A First Synthesis. CRC Press, Boca Raton, FL, 239pp.

Johnson, C. R. and Sutton, D. C. (1994): Bacteria on the surface of crustose coralline algae induce metamorphosis of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci*. Mar. Biol. 120, 305-310.

Kamenos, N. A., Strong, S. C., Shenoy, D. M., Wilson, S. T., Hatton, A. D. and Moore, P. G. (2008): Red coralline algae as a source of marine biogenic dimethylsulphoniopropionate. Mar. Ecol. Prog. Ser. 372, 61-66.

加藤亜記 (2015): 海洋酸性化の指標としての石灰化海藻. 藻類 63, 15-18.

Kato, A., Baba, M. and Suda, S. (2011): Revision of the Mastophoroideae (Corallinales, Rhodophyta) and polyphyly in nongeniculate species widely distributed on Pacific coral reefs. *J. Phycol.* 47, 662-672.

Kato, A., Baba, M. and Suda, S. (2013): Taxonomic circumscription of heterogeneous species *Neogoniolithon brassica-florida* (Corallinales, Rhodophyta) in Japan. *Phycol. Res.* 61, 15-26.

Koch, M., Bowes, G., Ross, C. and Zhang, X.-H., (2013): Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae. *Glob. Chang. Biol.* 19, 103-132.

Kroeker, K. J., Kordas, R. L., Crim, R., Hendriks, I. E., Ramajo, L., Singh, G. S., Duarte, C. M. *et al.* (2013): Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. *Glob. Change Biol.* 19, 1884-1896.

Le Gall, L. and Saunders, G. W. (2007): A nuclear phylogeny of the Florideophyceae (Rhodophyta) inferred from combined EF2, small subunit and large subunit ribosomal DNA: Establishing the new red algal subclass Corallinophycidae. *Mol. Phylogenet. Evol.* 43, 1118-1130.

Manevelde, G. W., Van der Merwe, E. and Keats, D. W. (2016): Updated keys to the non-geniculate coralline red algae (Corallinophycidae, Rhodophyta) of South Africa. *South African J. Bot.* 106, 158-164.

正置富太郎 (1984): 無節サンゴモ. *藻類*, 32, 71-85.

松田伸也. (2002): 日本のサンゴ礁域における無節サンゴモ研究. *日本におけるサンゴ礁研究*, 日本サンゴ礁学会, 1, 29-42.

McCoy, S. J. and Kamenos, N. A. (2015): Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *J. Phycol.* 51, 6-24.

Negri, A., Webster, N., Hill, R. and Heyward, A. (2001): Metamorphosis of broadcast spawning corals in response to bacteria isolated from crustose algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 223, 121-131.

Nelson, W. A. (2009): Calcified macroalgae - critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: a review. *Mar. Freshw. Res.* 60, 787-801.

Nelson, W. A., Neill, K., Farr, T., Barr, N., D'Archino, R., Miller, S. and Stewart, R. (2012): Rhodolith beds in northern New Zealand: characterisation of associated biodiversity and vulnerability to environmental stressors. *New Zealand aquatic environment and biodiversity report*, 99, 1-102.

Nelson, W. A., Sutherland, J. E., Farr, T. J., Hart, D. R., Neill, K. F., Kim, H. J. and Yoon, H. S. (2015): Multi-gene phylogenetic analyses of New Zealand coralline algae: *Corallinapetra novaezealandiae* gen. et sp. nov. and recognition of the Hapalidiales ord. nov. *J. Phycol.* 51, 454-468.

大葉英雄 (2005): サンゴ礁の植物たち —サンゴ礁の異変と海藻の繁茂—. 国際サンゴ礁研究・モニタリングセンター ニュースレター 5, 2-5.

Penrose, D. and Chamberlain, Y. M. (1993): *Hydrolithon farinosum* (Lamouroux) comb. nov.: implications for generic concepts in the Mastophoroideae (Corallinaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 32, 295-303.

Riosmena-Rodriguez, R., Kendrick, G. and Aguirre, J. (eds.) (2017): Rhodolith/Maërl Beds: A Global Perspective. Coastal Research Library 15, Springer, 347pp.

Ritson-Williams, R., Paul, V. J., Arnold, S. N. and Steneck, R. S. (2010): Larval settlement preferences and post-settlement survival of the threatened Caribbean corals *Acropora palmata* and *A. cervicornis*. *Coral Reefs* 29, 71-81.

Rösler, A., Perfectti, F., Peña, V. and Braga, J. C. (2016): Phylogenetic relationships of Corallinaceae (Corallinales, Rhodophyta): taxonomic implications for reef-building corallines. *J. Phycol.* 52, 412-431.

Silva, P. C., and Johansen, H. W. (1986): A reappraisal of the order Corallinales (Rhodophyceae). *Brit. Phycol. J.* 21, 245-254.

- Sissini, M. N., Oliveira, M. C., Gabrielson, P. W., Robinson, N. M., Okolodkov, Y. B., Riosmena-Rodriguez, R. and Horta, P. A. (2014): *Mesophyllum erubescens* (Corallinales, Rhodophyta)—so many species in one epithet. *Phytotaxa* 190, 299-319.
- Smith, A. M., Sutherland, J. E., Kregting, L., Farr, T. J. and Winter, D. J. (2012): Phylomineralogy of the coralline red algae: Correlation of skeletal mineralogy with molecular phylogeny. *Phytochemistry* 81, 97-108.
- Stearn, C. W., Scoffin, T. P. and Martindale, W. (1977): Calcium carbonate budget of a fringing reef on the west coast of Barbados Part I—Zonation and productivity, *B. Mar. Sci.*, 27, 479-510.
- 水産庁 (2015): 改訂 磯焼け対策ガイドライン. 水産庁, 東京, 199pp.
- 鈴木稔・沖野龍文 (2002): アレロパシー現象. 21世紀初頭の藻学の現況, 日本藻類学会, pp. 63-66.
- 鈴木款・大葉英雄・土屋誠 (編) (2011): サンゴ礁学: 未知なる世界への招待. 東海大学出版会, 神奈川, 362pp.
- 谷口和也・吾妻行雄・嵯峨直恆 (編) (2008): 磯焼けの科学と修復技術. 恒星社厚生閣, 東京, 136 pp.
- van der Heijden, L. H. and Kamenos, N. A. (2015): Reviews and syntheses: Calculating the global contribution of coralline algae to total carbon burial. *Biogeosciences*. 12, 6429-6441.
- Woelkerling, W. J. (1988): *The Coralline Red Algae: An Analysis of the Genera and Subfamilies of Nongeniculate Corallinaceae*. British Museum (Natural History) and Oxford University Press, London and Oxford, 268pp.
- 吉田吾郎・新村陽子・樽谷賢治・浜口昌巳 (2011): 海藻類の一次生産と栄養塩の関係に関する研究レビュー —および瀬戸内海藻場の栄養塩環境の相対評価—. 水産総合研究センター研究報告 34, 1-31.
- 吉田忠生・馬場将輔 (1998): サンゴモ目. 吉田忠生(著), 新日本海藻誌, 内田老鶴圃, 東京, pp. 525-627.

Žuljević, A., Kaleb, S., Peña, V., Despalatović, M., Cvitković, I., De Clerck, O., Le Gall, L., et al. (2016): First freshwater coralline alga and the role of local features in a major biome transition. *Sci. Rep.* 6: 19642.

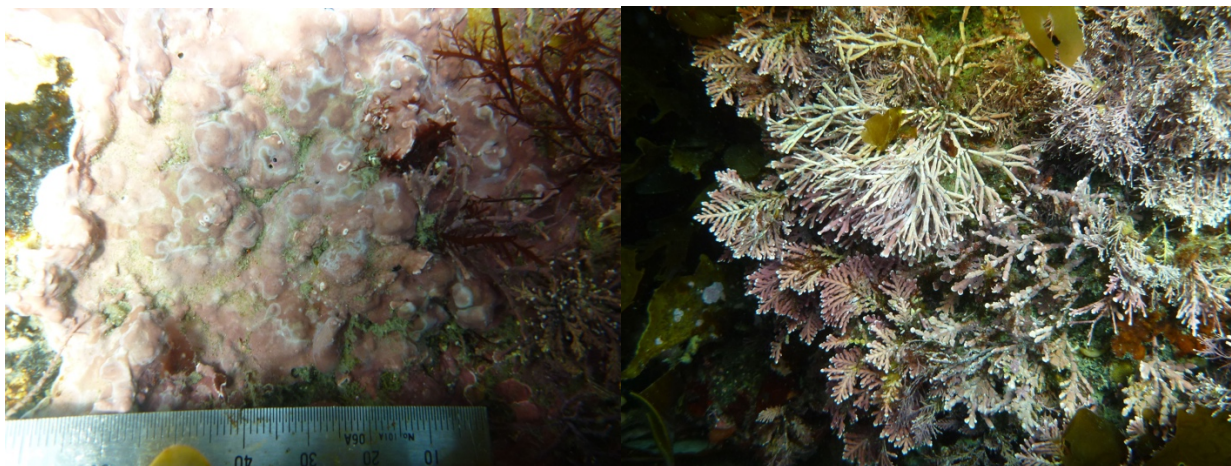


図1 サンゴモ類(紅藻類)。無節サンゴモ(左)はおもに扁平な体である。有節サンゴモ(右)は枝に石灰化していない膝節がある。



図2 磯焼けの海底。ほぼ無節サンゴモのみが見られる。



図3 大型褐藻アラメの林床に生育する無節サンゴモ(写真:島袋寛盛)。

表 1. 日本産サンゴモ類(紅色植物門, 真正紅藻綱, サンゴモ亜綱)の分類体系。下線は有節サンゴモを示す。括弧で囲んだ属は一部の種のみ検討されている。

目/科/亜科	属
Corallinales サンゴモ目/Corallinaceae サンゴモ科	
Corallinoideae ¹ サンゴモ亜科	<u>Alatocladia</u> ヤハズシコロ属, <u>Corallina</u> サンゴモ属, <u>Jania</u> モサズキ属
Lithophylloideae イシゴロモ亜科	<u>Amphiroa</u> カニノテ属, <u>Ezo</u> シズクイシゴロモ属, <u>Lithophyllum</u> イシゴロモ属, <u>Titanoderma</u> ⁴ ノリマキ属
Metagoniolithoideae メタゴニオリトン亜科	<u>Porolithon</u> アナアキイシモ属, <u>Harveyolithon</u> , (<u>Pneophyllum</u> モカサ属)
Mastophoroideae イシノハナ亜科	<u>Mastophora</u> イシノハナ属
Hydrolithoideae コブイシモ亜科	<u>Hydrolithon</u> コブイシモ属
Neogoniolithoideae イシノミモドキ亜科	<u>Neogoniolithon</u> イシノミモドキ属, (<u>Spongites</u> オニガワライシモ属)
Hapalidiales ² ハパリデウム目/Hapalideaceae ハパリデウム科	
Choreonematoideae イシイボ亜科	<u>Choreonema</u> イシイボ属
Melobesioideae サビ亜科	<u>Clathromorphum</u> キタイシモ属, <u>Leptophytum</u> レプトフィツム属, <u>Lithothamnion</u> イシモ属, <u>Melobesia</u> サビ属, <u>Melyvonnea</u> エダウチイシモ属, <u>Mesophyllum</u> メソフィルム属, <u>Phymatolithon</u> アツケシイシモ属, <u>Synarthrophyton</u> クサノカキ属
Sporolithales ³ エンジイシモ目/Sporolithaceae エンジイシモ科	
	<u>Sporolithon</u> エンジイシモ属

¹ サンゴモ亜科で唯一の無節サンゴモの属が北米太平洋岸で記載されている (Hind *et al.* 2016)。

² 日本ではオーストロリトン亜科 Austrolithoideae は確認されていない。

³ 亜科は定義されていない。

⁴ Titanoderma が Lithophyllum のシノニムか別属かについては議論がある (Bailey 1999)。