

# 日本沿岸における海藻集団の地理的構造

上井 進也

新潟大学 理学部 自然環境科学科  
〒950-2181 新潟市西区五十嵐2の町 8050

Geographic structure of seaweed populations on the Japanese coast.

Key words: Geographic structure; Japan; Mitochondria; Seaweed.

Shinya Uwai

Department of Environmental Science, Faculty of Science, Niigata University  
Ikarashi 2, Nishiku, Niigata 950-2181, Japan

## 1. はじめに

海藻とは、海に生育する多細胞性の真核藻類の総称である。アマモ、スガモなどの海に適応した種子植物（海草）以外の、海産・多細胞性の真核光合成生物を全てまとめた呼び方であるとも言える。系統的には、その体色からアオサ藻（緑藻）、紅藻、褐藻に分けられ、これらは進化的には全く別々のグループである。海藻は、固着性で光合成を行うため、当然光がとどく場所にしか生育できない。このため、海藻の主な生育場所は海全体ではなく、波しぶきがかかる程度の飛沫帯から、深いところでもおおよそ水深 20m くらいまでの場所である。

一つの種の中で、集団間にどの程度の遺伝的分化がみられるか、あるいは、どのようにして遺伝的分化が蓄積していくかを明らかにすることは、進化や種分化を考えて行く上で重要な仕事の一つである。集団間の遺伝的分化についての解析は海草（加藤&颯田 2004, Olsen et al. 2004）についてはある程度の研究がなされてきたが、残念ながら海藻についての研究、とくに広い地理的範囲を対象とした研究は非常に数が限られている（Coyer et al. 2003, Provane et al. 2005, Hoarau et al. 2007）。褐藻に限らず、海藻では多糖類が多いためかアイソザイムによる集団解析はほとんど行われておらず、また葉緑体マーカーも、種内レベルでは変異が少ないためあまり用いられていない。褐藻や紅藻では近年になり、ミトコンドリアマーカーを用いた解析の結果が報告されるようになり（Zucarello et al. 2002, Kogame et al. 2005, Voisin et al. 2005, Hoarau et al. 2007）、とくに褐藻ではミトコンドリアゲノムの全配列が複数の系統群で決定されたため（Oudot-Le Secq et al. 2001, 2002, 2006）、多くのミトコンドリアマーカーが利用できるようになっている（Engel et al. 2008）。

日本は、世界 6 位といわれる長い海岸線を持ち、周辺海域では暖流と寒流がぶつかり合う、複雑な海洋環境をもつ。また最終氷期などを通じ、沿岸環境の大きな変化を経験してきている（Oba et al. 1991, 尾田&嶽本 1992, Oba & Murayama 2004）ため、生物集団間の遺伝的分化がある程度期待できる地域でもある（小島 2009）。日本沿岸に分布する海藻において、どのような集団構造がみられるのか、また集団構造がみられるとして、その集団間の遺伝的分化を維持している要因はなにか、という素朴な疑問を出発点として、筆者らは、海藻の集団構造の解析を進めている。本稿では、日本沿岸に広く分布する褐藻ワカメ *Undaria pinnatifida*（コンブ目チガイソ科）、とアカ

モク *Sargassum horneri* (ヒバマタ目ホンダワラ科) の2種の日本沿岸の集団にみられる地理的構造について、これまで明らかになっている結果を概説する。なお、日本沿岸の底生動物における集団構造の解析については小島 (2009) による総説があるので、そちらを参考にさせていただきたい。

## 2. ミトコンドリアマーカからみたワカメとアカモクにみられる集団構造

ワカメとアカモクはいずれも日本沿岸に広く分布する1年生の海藻で、中国や朝鮮半島にも生育する。これらの2種について、日本、および中国と韓国の数カ所の野生集団について、ミトコンドリアハプロタイプの地理的分布を調べた結果が図1,2である。ミトコンドリアハプロタイプとは、ミトコンドリアの遺伝子型であると思ってもらえばいいが、本稿ではミトコンドリアゲノム上にコードされている *cox3* 遺伝子の部分配列約500塩基対の塩基配列によって定義されている。また、図1b, 2bは、ネットワーク系統樹で、*cox3* ハプロタイプ間の系統関係をしめたものである。ネットワークを比べると一目瞭然だが、ワカメとアカモクではみつかったハプロタイプの間の塩基置換数に大きな違いがみられる。塩基置換数が大きいばかりではなく、多数のハプロタイプが見つかったアカモクでは、作図の都合上、近縁なハプロタイプを同じ色で示してある。表1には、ワカメとアカモクの遺伝的多様性についてまとめている。

表1 アカモクとワカメで観察された遺伝的多様性。Uwai et al. (2006a,b, 2007, 2009) のデータにもとづき再計算したもの。

	個体数	集団数	ハプロタイプ数 <sup>1</sup>	ハプロタイプ多様度 ( <i>h</i> ) <sup>2</sup>	塩基多様度 ( $\pi$ ) <sup>2</sup>
アカモク	329	37	33	0.848 ±0.015	0.143 ±0.007
ワカメ	292	31	18	0.770 ±0.015	0.005 ±0.003

<sup>1</sup> 図1, 2のネットワークは外国産や近縁種のものも含んでいるため、必ずしも一致しない。<sup>2</sup>Arlequin ver. 3.5 (Excoffier & Lischer 2010) により計算した値。

図1, 2のハプロタイプの地理的分布をみると、アカモク、ワカメの両種について、地域間でハプロタイプの明瞭な分化を確認することができる。アカモクにおいては、ハプロタイプの地理的分布と遺伝的距離（塩基置換数）から、日本沿岸の集団を大きく3つのグループに分けることができる。東北太平洋岸、関東・東海地方沿岸、そして日本海沿岸をふくむ西日本の3グループであるが、これら3グループのハプロタイプの間には10塩基程度の塩基置換がみられ、東北太平洋沿岸の一部の集団を除くと、海流の流路において上流・下流の関係にあるにも関わらず、地理的分布の重なりも確認されていない。細かく見ると、西日本においては、見つかるハプロタイプの数も多く、分布域も広いためか、構造が複雑で、地理的に非常に近接した集団であるにも関わらず、見つかるハプロタイプが大きく異なるケースが見ついている。

これに対し、ワカメにおいては、ハプロタイプ間の塩基置換数が少ないためか、ハプロタイプに明確な系統的グループを見いだすことができないが、地理的分布としては、東北太平洋岸と北海道の集団が同じハプロタイプをもっており、本州日本海沿岸からも一つのハプロタイプのみが見ついている。瀬戸内海は多少複雑だが、全体的に日本海沿岸と同じハプロタイプが多い。こ

これらの地域では広い範囲にわたって一つのハプロタイプが優占しているが、これに対し、関東・東海地方では場所ごとに見つかるハプロタイプが異なっている。

多少強引に両種にみられる集団構造を比較してみると、西日本（瀬戸内海+日本海沿岸）／東北太平洋岸／関東・東海地方沿岸、という3つの地理的・系統的なグループが認識できるという共通点をあげることができる。ワカメの *cox3* は変異が少ないため、関東・東海グループについてはあまりまとまりとして認識できないかも知れないが、*cox3* 遺伝子のみではなく、ミトコンドリアゲノム上の tRNA 遺伝子群（スペーサー領域を含む）の塩基配列も加えて描いたネットワーク系統樹（図2c）では、ゆるやかながら、関東・東海地方のまとまりを認識することができる。関東・東海グループと東北太平洋岸グループの分布の境界地域たる北関東のワカメ集団を調べた江村ら（2010）によると、千葉県勝浦から茨城県十王までは関東・東海グループのハプロタイプがみられるのに対し、45km ほど離れた福島県小名浜の集団では、関東・東海グループのハプロタイプはみられず、完全に東北太平洋岸（+北海道）グループのハプロ

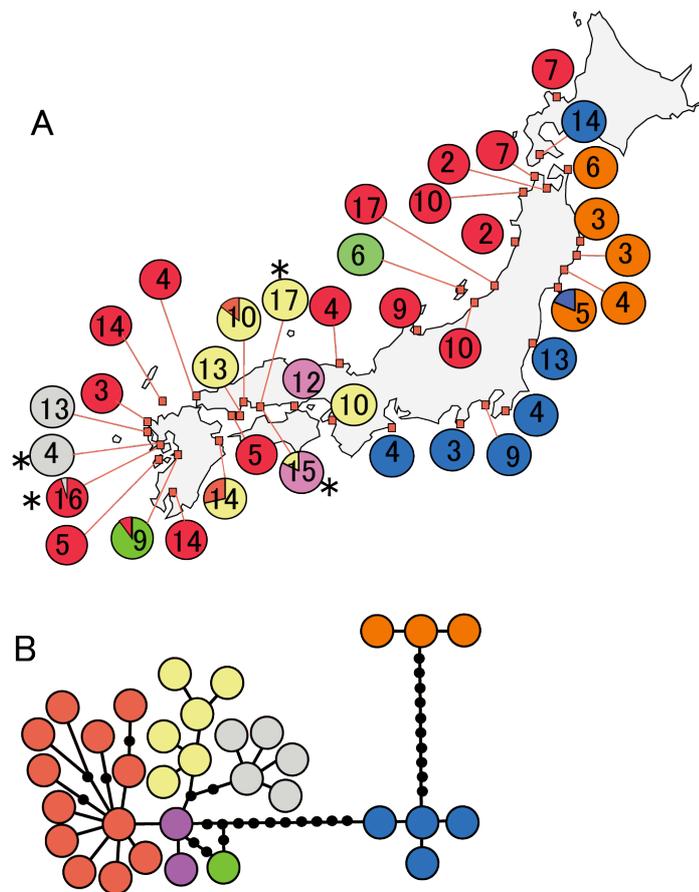


図1 日本沿岸のアカモク集団にみられるミトコンドリアハプロタイプの地理的構造 (A) とミトコンドリア *cox3* 配列のネットワーク系統樹 (B)。Uwai et al. (2009) にデータを加えて作製。地図上の数字はサンプル数を表す。星印のついた集団はアカモク型の個体とシダモク型の個体（本文参照）が同所的にみられる集団で、両タイプを別々に示してある。ネットワーク系統樹は TCS ver. 1.21 (Clement et al. 2000) により作製した。ネットワーク系統樹の黒丸は実際には見つかっていないハプロタイプをしめす。関東・東海地方（青）と東北地方（オレンジ）のハプロタイプが、西日本のものと大きく異なることがわかる。西日本集団についてはさらにハプロタイプグループを細分して示してある。

タイプに置き換わっていることが報告されており、少なくともワカメでは地理的グループ間の遺伝的交流はかなり限られたものであると考えられる（後述）。日本海沿岸の集団にみられる遺伝的多様性が太平洋側にくらべて小さい点など、ワカメとアカモクでみられる共通点は他にもいくつかあるが、一方で、ワカメとアカモクの間では、*cox3* の塩基置換数に大きな差がみられる。しかし、いずれの種においてもグループ内の塩基置換数は1-3塩基程度であり、現在みられる集団構造が、同じような時期に形成されはじめたことを示唆している。アカモクにおいては、関東グループや東北グループについて、8-9万年前と、最終氷期（1-7万年）以前から多様化がはじまった

という推定値がでている (Uwai et al. 2009)。しかし, *cox3* の進化速度の推定が, 別の遺伝子 (葉緑体 *psbA*) との比較から出されており, 誤差が大きい可能性が高く, 年代の推定については, より精度の高い解析が待たれる。

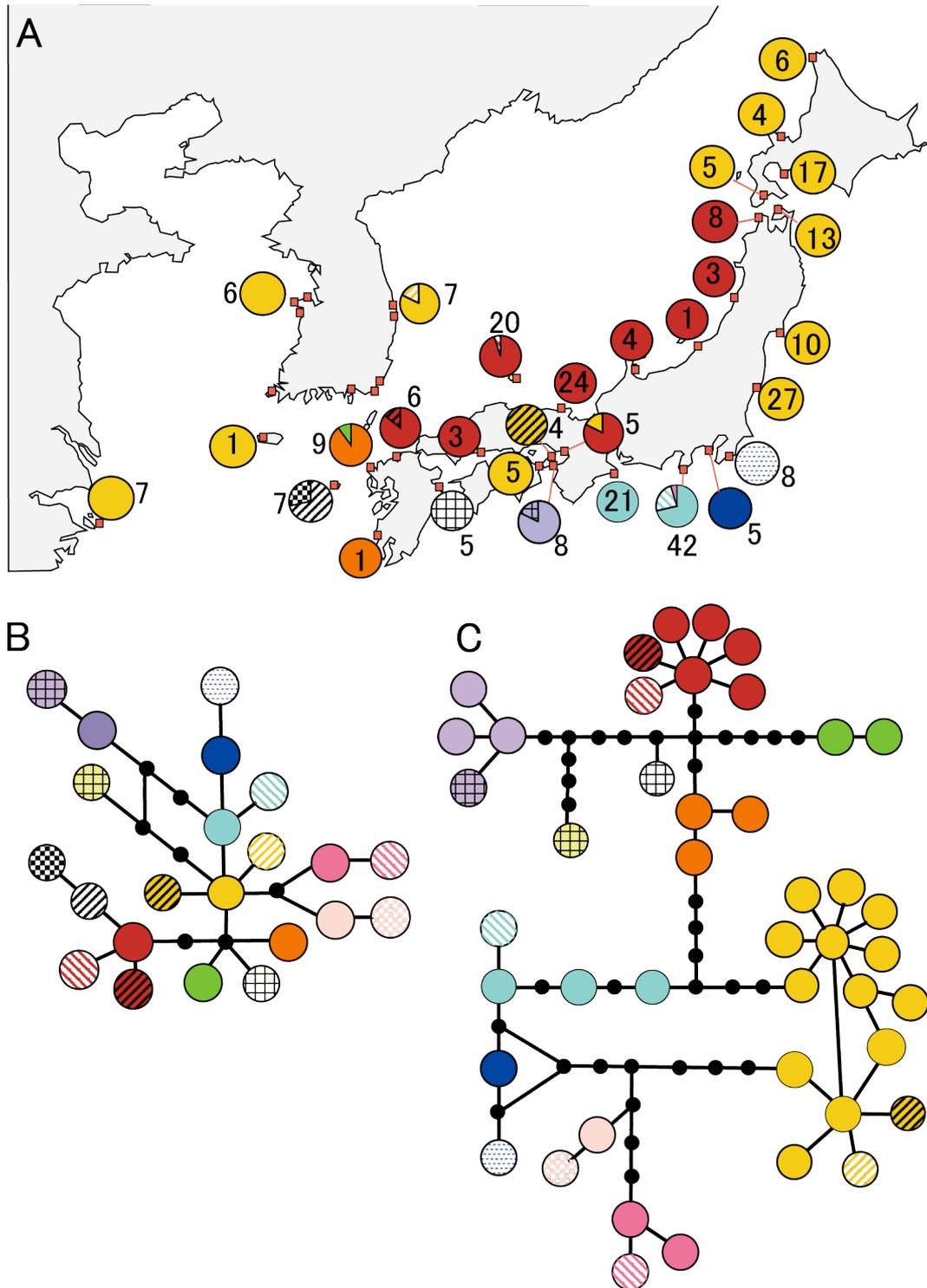


図2 ワカメ集団にみられるミトコンドリアハプロタイプの地理的構造 (A) とミトコンドリア *cox3* 配列のネットワーク系統樹 (B), および, *cox3* 配列にミトコンドリア tRNA 領域の塩基配列を加えて描いたネットワーク系統樹 (C)。色とパターンはハプロタイプの対応関係を表す。*cox3* と tRNA のデータをつなげるにより, ミトコンドリアハプロタイプのグルーピングが確認できるようになる。Uwai et al. (2006a, b, 2007) より加筆して作成。

### 3. 集団の遺伝的分化の維持要因は何か

日本沿岸のアカモクやワカメに、明瞭な集団構造がみられることを説明してきたが、なぜこのような構造がみられるかについては、現時点では答えがない。アカモク、ワカメの双方にみられた3つの地理的グループのうち、太平洋側の集団と日本海側の集団との間で大きな遺伝的分化がみられることは、海産の底生動物においても同様の報告があるが(小島 2009)、太平洋沿岸と日本海沿岸との遺伝的交流が困難であることを考えると、受け入れやすい結果である。一方、太平洋岸にみられる遺伝的構造、とくに東北太平洋沿岸の集団が遺伝的に日本海側の集団とも関東地方の集団とも異なるという結果については、これといった集団分化の維持機構がみあたらず、今後の研究が待たれるところである。

アカモクでみられた、同所的な集団間のハプロタイプの分化については、集団間で成熟時期のズレが観察されており、遺伝的分化の維持機構として働いていると推測されている(Uwai et al. 2009)。アカモクは一年生の雌雄異株の海藻であり、卵配偶を行う種である。アカモクは日本沿岸に普通に見られる種であるが、いくつかの地域(瀬戸内海、九州西岸、佐渡、仙台)において、地理的に十数 km 程度(山口県柳井市では約 18km)しか離れておらず、海水温などの物理環境も大きな違いが存在しないにもかかわらず、12-2月(秋型)に成熟する集団と4-6月(春型)に成熟する集団が存在することが知られている(奥田 1987, Yoshida et al. 1998, 2001)。成熟した個体は流失してしまうため、春型の集団が成熟するところには、秋型の集団はすでに消失してしまっており、成熟期のズレは集団分化を維持する要因としてイメージしやすい。ただし、実際には、2つの成熟ピークの間で成熟する集団も存在するらしく、成熟時期と集団の遺伝的分化の相関については、今後さらに詳細な解析を行う必要がある。また、アカモクの解析結果の中には、シダモク *S. filicinum* として、別種扱いされることも多い集団も含まれている。シダモクとアカモクは、気胞という部分の形態が異なることから区別されてきたが、本稿では、遺伝的にアカモクに含まれてしまうことと、形態的にもアカモクと連続的であること(鯨坂&上井 2005)からアカモクの一型として扱ってある。しかし、形態的、系統的には区別できなくても、ハプロタイプ頻度からは、同所的なアカモク(型)集団とシダモク(型)集団は明確に区別することができる。アカモクとシダモクの間でも、成熟時期に1ヶ月程度のズレが存在することに加え、シダモクが雌雄同株であることが、両型の間でハプロタイプ分化を維持しているのではないかと思われる。

### 4. 長距離移動と遺伝的グループ間の遺伝子流動

ワカメとアカモクにおいて、ミトコンドリアハプロタイプの分析から得られた遺伝的構造は、いずれの種も、あまり高い分散能力をもっていないことを示唆している。貝類などでは、プランクトン幼生として生きる期間の長さが集団分化の強弱に影響することが報告されている(Sherman et al. 2008, 小島 2009)。遊走子や精子は遊泳可能であるものの、ワカメもアカモクも、プランクトン幼生として自由遊泳して生きる期間をもつわけではなく、この点は今回の結果と矛盾しない。ただし、アカモクをはじめとするホンダワラ科の海藻は、葉の一部(気胞とよばれる)にガスを貯め込むため、付着力が弱ると、気胞の浮力で基質からはがれ、「流れ藻」となり波間を漂うという性質をもっている。実際、アカモクは日本周辺海域の主要な流れ藻構成種の一つであ

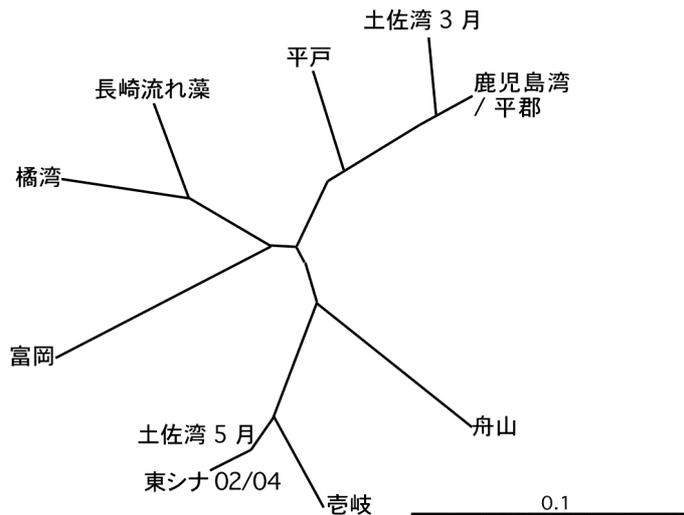


図3 流れ藻集団と海流の流路沿岸の固着性集団との NJ 系統樹 (上井ら 2006)。ミトコンドリアハプロタイプ頻度から算出した Cavalli-Sforza & Edward の距離にもとづく。「東シナ 02/04」, 「土佐湾 5月」, 「土佐湾 3月」, 「長崎流れ藻」が流れ藻サンプルで、ほかは固着性集団。土佐湾 5月の流れ藻サンプルは東シナ海の流れ藻に遺伝的に非常に近い。

り、海流によって、ときには 1000km 以上の長距離移動を行うとされている (吉田 1963)。しかし、海流のコースの上では、関東・東海地方や東北太平洋岸の上流域にあたる西日本グループのハプロタイプは、これまで解析された範囲では、関東・東海地方や東北太平洋岸から検出されておらず、流れ藻が、散布体として、西日本から関東・東海地方へ、あるいは日本海沿岸から東北太平洋岸への長距離の遺伝子流動に貢献した痕跡は検出されていない。このように地域ごとに検出されるハプロタイプがある程度異なるのであれば、長距離移動をしてきたと考えられる個体について、ハプロタイプからある程度原産地を推定することができる。アカモクの流れ藻は、ブリ養殖の種苗となる天然稚魚の生育場所としても重要であるため、沿岸に生育する固着性のアカモク集団と流れ藻となったアカモク集団のハプロタイプを比較し、流れ藻の起源地と動態を調べる研究が行われている。

実際に、東シナ海や高知沖など黒潮の流路上に漂う流れ藻サンプルについて、ミトコンドリアハプロタイプ組成を解析した研究 (上井ら 2006) では、東シナ海の流れ藻 (3-4 月) に特徴的なハプロタイプが、5 月になると 500km 以上離れた高知沖の流れ藻から検出され、流れ藻が移動していることを示唆する結果が得られている。土佐湾の流れ藻でも 3 月に採集されたもの (8 個体) には、この東シナ海に特徴的なハプロタイプはみつからないが、5 月に採集された流れ藻では大半を占めるようになり (13 個体中 11 個体)、遺伝的に東シナ海の流れ藻と非常に近くなる ( $\phi_{st} = 0.03$ , 図 3)。黒潮の流路沿岸の固着性集団 (鹿児島や大分など) には、このハプロタイプがみられないことをあわせて考えると、流れ藻が東シナ海から土佐湾へ移動したことは間違いない。流れ藻が長距離移動をすることと、顕著な遺伝的構造がみられることという、両方の結果をすりあわせるといくつかの仮説が浮かぶが、最も考えられるのは、流れ藻になり、沖合で主要な海流にのった個体が、再度沿岸域に漂着して、そこで孢子 (胚) を落とすことは非常にまれで、流れ藻は散布体としては機能していないということである。また、目的は異なるが、ワカメにおいても、世界各地に分布している移入集団について、その産地推定がハプロタイプからなされている (Uwai et al. 2006a)。こちらについては、川井らによる総説 (2008) があるので、そちらを参考にしていきたい。

ここまでミトコンドリアマーカーにもとづく結果を述べてきたが、ワカメについてはマイクロサテライトが開発されており、先述の江村ら (2010) により、北関東 (千葉から福島) までの 5

集団について、マイクロサテライト4座位を使った予備的な集団構造解析が報告されている。江村らの結果によると、ミトコンドリアハプロタイプが異なる福島県小名浜集団は、マイクロサテライトにおいても、他の4集団とは大きく異なる対立遺伝子頻度をもち、明確に区別できるが、一方で、特に十王集団との間には、対立遺伝子の共有がみられ、遺伝子流動が生じていることが示唆されたことを報告している。また、ミトコンドリアハプロタイプでは区別できない集団間においては、 $F_{st}=0.06-0.1$ の弱い遺伝的分化しか検出されなかったことも報告している。野生ワカメ集団が、ある程度広範囲（千葉勝浦～茨城十王=200km）にわたって明瞭な集団分化を起こしていないという結果は、小名浜集団との間の遺伝的分化と比較すると不思議な気もするが、核ゲノムにおいては、異なるハプロタイプグループ間でも遺伝子流動が生じていることも明らかである。ワカメにおいてミトコンドリアが母性遺伝であること (Kimura 2010)、ワカメが卵配偶であることを考えると、この結果は、ワカメの遺伝子流動において、雄性配偶子である精子が大きな役割を果たすのに対し、雌性配偶子である卵細胞はもちろん、無性の遊走子も遺伝子流動への貢献が少ないことを示していると考えられる。海藻を研究材料とする面白さの一つに、生活史や接合様式の多様性・複雑性があげられるが、これらの要因が遺伝的構造に与える影響についても、今後データが蓄積するにつれ明らかになっていくと考えられる。

ここまで述べたように、海藻における集団分化は、ようやく集団の地理的構造がおおまかにつかめ始めたところで、最初に述べた「沿岸に生育する海洋生物にとって、種分化、集団分化を引き起こし、維持する要因は何であるのか」については、まだまだ今後の研究をまたなくてはいけない。特に遺伝的分化の維持要因については、遺伝的解析ばかりではなく、培養実験などを用いた研究が行われる必要がある。一方で、ワカメやアカモクで検出されたような地理的構造がどれだけ一般化しうるものなのか、集団構造の解析対象を増やし、データを蓄積していくことが、今後沿岸生態系の保全などを考える上で非常に重要になってくると思われる。

本稿に記載した研究結果は、多くの方々との共同研究の結果である。色々な研究結果を寄せ集めた関係上、単著としたが、共同で研究を進めてくださった皆様に厚く御礼申し上げます。また貴重な流れ藻サンプルを快く提供してくださった、高知県水産試験場の田井野清也氏には心から感謝している。紹介した研究結果のうち、アカモク流れ藻は科学研究費補助金 基盤 A (22255010, 代表 東京大学 小松輝久)、ワカメの集団分化は科学研究費補助金若手 (B) (20770064) による研究成果の一部である。

## 引用文献

- 鱒坂哲郎・上井進也 2005. アカモクシダモク種群の気胞と生殖器托の形態学的変異について. 月刊海洋 37: 460-465.
- Clement, M., Posada, D. & Crandall, K.A. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol. Ecol.* 9: 1657-1659.
- Coyer, J.A., Peters, A.F., Stam, W.T. & Olsen, J.L. 2003. Post-ice age recolonization and differentiation of *Fucus serratus* L. (Phaeophyceae; Fucaceae) populations in Northern Europe. *Mol. Ecol.* 12: 1817-1829.
- 江村望・森田晃央・倉島彰・上井進也 2010. 北関東沿岸における褐藻ワカメ集団の遺伝的分化の解析. 藻類 58: 50.

- Engel, C.A., Billard, E., Voisin, M. & Viard, F. 2008. Conservation and polymorphism of mitochondrial intergenic sequence in brown algae. *Eur. J. Phycol.* 43: 195-205.
- Excoffier, L. & Lischer, H.E.L. 2010. Arlequin suite ver. 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Res.* In press.
- Hoarau, G., Coyer, J.A., Veldsink, J.H., Stam, W.T. & Olsen, J.L. 2007. Glacial refugia and recolonization pathways in the brown seaweed *Fucus serratus*. *Mol. Ecol.* 16: 3606-3616.
- 加藤由実子・颯田葉子 2004. *phyA* 遺伝子の塩基配列にもとづくアマモの集団遺伝的解析. 海洋と生物 153: 322-329.
- 川井浩史・上井進也・北山太樹・Nelson, W.・Neil K.・夫性民 2008. 日本のワカメは外国の海に侵入したか—分子系統地理学的知見—. 海藻資源 19: 3-8
- Kimura, K. 2010. Studies on the cytoplasmic inheritance of mitochondria in isogamous and oogamous brown algae. 北海道大学大学院環境科学院博士論文.
- Kogame, K., Uwai, S., Shimada, S. & Masuda, M. 2005. A study of sexual and asexual populations of *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) in Hokkaido, Northern Japan, using molecular markers. *Eur. J. Phycol.* 40: 313-322.
- 小島茂明 2009. 日本沿岸における底生動物の分散と遺伝的分化. 塚本勝巳 (編) 海洋生命系のダイナミクス第5巻 海と生命「海の生命観」を求めて. pp. 141-154. 東海大学出版会. 秦野.
- Oba, T. & Murayama, M. 2004. Sea-surface temperature and salinity changes in the northwest Pacific since the Last Glacial Maximum. *J. Quat Sci.* 19: 335-346.
- Oba, T., Kato, M., Kitazato, H., Koizumi, I., Omura, A., Sakai, T. & Takayama, T. 1991. Paleoenvironmental changes in the Japan Sea during the last 85,000 years. *Paleoceanography* 6: 499-518.
- 尾田太良・嶽本あゆみ 1992. 浮遊性有孔虫からみた黒潮流域における過去2万年間の海洋変動. 第四紀研究 31: 341-357.
- 奥田武雄 1987. アカモクにおける雌雄同株個体と秋期の成熟. 藻類 35: 221-235.
- Olsen, J.L., Stam, W.T., Coyer, J.A. et al. 2004. North Atlantic phylogeography and large scale populations differentiation of the seagrass *Zostera marina* L. *Mol. Ecol.* 13: 1923-1941.
- Oudot-Le Secq, M.-P., Fontaine, J.-M., Rousvoal, S., Kloareg, B. & Loiseaux-de Göer, S. 2001. The complete sequence of a brown algal mitochondrial genome, Ectocarpale *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm. *J. Mol. Evol.* 53: 80-88.
- Oudot-Le Secq, M.-P., Kloareg, B. & Loiseaux-de Göer, S. 2002. The mitochondrial genome of the brown alga *Laminaria digitata*: a comparative analysis. *Eur. J. Phycol.* 37: 163-172
- Oudot-Le Secq, M.-P., Loiseaux-de Göer, S., Stam, W.T. & Olsen, J.L. 2006. Complete mitochondrial genomes of the three brown algae (Heterokonta: Phaeophyceae) *Dictyota dichotoma*, *Fucus vesiculosus* and *Desmarestia viridis*. *Curr. Genet.* 49: 47-58.
- Provan, J., Wattier, R.A. & Maggs, C.A. 2005. Phylogeographic analysis of the red seaweed *Palmaria palmata* reveals a Pleistocene marine glacial refugium in the English Channel. *Mol. Ecol.* 14: 793-803.
- Sherman, C.G., Hunt, A. & Syre, D.J. 2008. Is life history a barrier to dispersal? Contrasting patterns of

- genetic differentiation along an oceanographically complex coast. *Biol. J. Linnean Soc.* 95: 106-116.
- Uwai, S., Arai, S., Morita, T. & Kawai, H. 2007. Genetic distinctness and phylogenetic relationships among *Undaria* species (Laminariales, Phaeophyceae) based on mitochondrial *cox3* gene sequences. *Phycol. Res.* 55: 263-271.
- Uwai, S., Kogame, K., Yoshida, G., Kawai, H. & Ajsaka, T. 2009. Geographical genetic structure and phylogeography of the *Sargassum hornerifilicinum* complex in Japan, based on the mitochondrial *cox3* haplotype. *Mar. Biol.* 156: 901-911.
- 上井進也・小松輝久・立川賢一・川井浩史・鱒坂哲朗 2006. DNA でみた流れ藻に出現するアカモクと固着生活期アカモクの地理的分布の差異. 月刊海洋 38: 563-569.
- Uwai, S., Nelson, W., Neill, K., Wang, W.D., Aguilar-Rosas, L.E., Boo, S.-M., Kitayama, T. & Kawai, H. 2006a. Genetic diversity in *Undaria pinnatifida* deduced from mitochondria genes - Origins and succession of introduced populations. *Phycologia* 45: 687-695.
- Uwai, S., Yotsukura, N., Serisawa, Y., Muraoka, D., Hiraoka, M. & Kogame, K. 2006b. Intraspecific genetic diversity of *Undaria pinnatifida* in Japan, based on the mitochondrial *cox3* gene and the ITS1 of nrDNA. *Hydrobiologia* 553: 345-356.
- Voisin, M., Engel, C.R. & Viard, F. 2005. Differential shuffling of native genetic diversity across introduced regions in a brown alga: Aquaculture vs. maritime traffic effects. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 5432-5437.
- Yoshida, G., Arima, S. & Terawaki, T. 1998. Growth and maturation of the 'autumn-fruiting type' of *Sargassum horneri* (Fucales, Phaeophyta) and comparisons with the 'spring-fruiting type'. *Phycol. Res.* 46: 183-189.
- Yoshida, G., Yoshikawa, K. & Terawaki, T. 2001. Growth and maturation of two populations of *Sargassum horneri* (Fucales, Phaeophyta) in Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea. *Fish. Sci.* 67: 1023-1029.
- 吉田忠生 1963. 流れ藻の分布と移動に関する研究. 東北海区水産研究所研究報告 23: 141-186.
- Zuccarello, G.C., Sandercock, B. & West, J.A. 2002. Diversity within red algal species: variation in world wide samples of *Spyridia filamentosa* (Ceramiaceae) and *Murrayella pericladus* (Rhodomelaceae) using DNA markers and breeding studies. *Eur. J. Phycol.* 37: 403-417.