



アスタキサンチン産生ヘマトコッカス（アカヒゲムシ属：*Haematococcus*; 緑藻綱）の学名：*Haematococcus lacustris* か？ *Haematococcus pluvialis* か？

大田修平¹・仲田崇志²

はじめに

ヘマトコッカス属藻類（アカヒゲムシ属：*Haematococcus* Flot.）はボルボックス目（オオヒゲマワリ目：Volvocales）に属する単細胞性の緑藻類で、淡水域に広く分布する。最近まで本属には本稿で学名を議論するタイプ種と、*Haematococcus buetschlii* Blochm., *Haematococcus droebakensis* Wollenw., *Haematococcus capensis* Pocock, *Haematococcus zimbabwiensis* Pocock, および *Haematococcus carocellus* R.H. Thomps. & Wujek の6種が認められてきた（Ettl, 1983, Thompson & Wujek, 1989）。しかし最近になって分子系統解析に基づき、*Haematococcus buetschlii*, *Haematococcus droebakensis*, *Haematococcus capensis*, *Haematococcus zimbabwiensis* を Droop (1956a) によってかつて提案されたバルチコラ属（*Balticola* Droop）に再分類することが提案された（Buchheim et al. 2013）。Buchheim et al. (2013) はまた、*Haematococcus carocellus* についても *Balticola* 属に含まれると推測しており、この見解に従えば、ヘマトコッカス属にはタイプ種ただ一種のみが含まれることになる。

ヘマトコッカス属のタイプ種的生活環においては、培養齢や光・栄養塩ストレスに応じて、遊走子、緑色の球状細胞、赤色の休眠細胞などが出現する（Hazen 1899, Wayama et al. 2013）。本藻はストレス環境下においてアスタキサンチンと呼ばれる抗酸化物質を細胞内に多量に蓄積し、細胞が赤くなる（Boussiba 2000）。これが本藻の属名の由来となっている。

アスタキサンチンはカロテノイドの一種で、 β カロテンよりも一重項酸素消去活性が高く（Miki 1991）、藻類が作る高付加価値物質として注目されている。特にヘマトコッカス藻はアスタキサンチン産生藻類として商業利用もされており（Spolaore et al. 2006）、抽出されたアスタキサンチンは化粧品や健康食品の他、サケなどの養殖の際の色揚げの色素として利用されている（Storebakken et al. 1987, Guerin et al. 2003, Tominaga et al. 2012）。

そこでここからは、ヘマトコッカス属のタイプ種を、アスタキサンチン産生種と呼ぶことにする。なお、アスタキサンチン産生種に対しては「アカヒゲムシ」との和名が存在する。本稿では命名者の特定には至らなかったが、水野（1964）や羽田（1965）などが動物学上の和名として使用しているほか、田中（2002）や月井（2010）など近年の文献でも使用されることがある。

問題点

18世紀や19世紀に記載された微細藻類では、優先権がいまいなまま、あるいは優先権を考慮しないまま学名が使われることがある。このため、分類学者は異名表（シノニムリスト；シノニミー）を作って、日々、学名の整理を行う。記載年代が古い場合、異名表を作ることは一筋縄ではいかないことも多く、特に相手が微細藻類の場合は標本がないことも多い（珪藻類は例外的に標本が残っていることが多い）。このため、研究者の間で種の同一性を巡って議論になることがある。

さて、上述のようにヘマトコッカス属のアスタキサンチン産生種は商業的にも利用されている藻類だが、その学名は未だに混乱している。近年はアスタキサンチン産生種に対して *Haematococcus lacustris* (Gir.-Chantr.) Rostaf. または *Haematococcus pluvialis* Flot. の学名が使用されているが、いずれの学名を用いるかは研究者によって分かれている。現在はインターネットが普及しているため、間違った学名の使用が独り歩きすると、そのまま無批判に用いられることがある。そこで本稿ではヘマトコッカス属のタイプ種を巡る議論を整理し、その正名について議論したい。

アスタキサンチン産生種の異名

19世紀を通じて、アスタキサンチン産生種や類似種に対しては多数の学名が提唱されてきた。Hazen (1899), Wille (1903), Droop (1956b), および Almgren (1966) などがこれらの異名関係を整理しており、Almgren (1966) には22の名称が一覧されている。これらの異名表を拡張・見直してタイプごとに整理すると、異名候補は8群に分けられる（表1）。

Droop (1956b) は 1) *Volvox lacustris* Gir.-Chantr., 3) *Lepraria kermesina* Wrangel, 6) *Protococcus monospermus* Corda, 7) *Disceraea purpurea* Morren & C. Morren, 8) *Haematococcus pluvialis* Flot. が問題のアスタキサンチン産生種を指している可能性が高いと考察している。また雪上藻をタイプとする 2) *Uredo nivalis* F.A. Bauer と常温性のアスタキサンチン産生種を同種とみなす見解もあり、例えば Agardh (1824) は *Protococcus nivalis* (F.A. Bauer) C. Agardh の異名として *Lepraria kermesina* を引用している。ただし現在は *Chlamydomonas nivalis* (F.A. Bauer) Wille としてヘマトコッカス属からは区別されている。一方で Droop (1956b) は、4) *Haematococcus grevillei* C. Agardh, 5) *Haematococcus noltii* C. Agardh についてはヘマトコッカ

表 1. アスタキサンチン産生ヘマトコッカス (アカヒゲムシ) と類似種の異名。太字は各同タイプ異名の最初の合法名。

-
- 1) ***Volvox lacustris* Gir.-Chantr. 1802**
 ≡*Haematococcus lacustris* (Gir.-Chantr.) Rostaf. 1875
Sphaerella lacustris (Gir.-Chantr.) Wittr. 1886
- 2) ***Uredo nivalis* F.A. Bauer 1819**
 ≡*Sphaerella nivalis* (F.A. Bauer) Sommerf. 1824
Protococcus nivalis (F.A. Bauer) C. Agardh 1824
Palmella nivalis (F.A. Bauer) Kunze 1825
Coccolithis nivalis (F.A. Bauer) Spreng. 1827
Coccophysium nivale (F.A. Bauer) Link 1833
Haematococcus nivalis (F.A. Bauer) C. Morren 1841
Discerea nivalis (F.A. Bauer) Vogt 1844
Hysginum nivale (F.A. Bauer) Perty 1852
Chlamydomonas nivalis (F.A. Bauer) Wille 1903
- 3) ***Lepraria kermesina* Wrangel 1823 (“1824”)**
 ≡*Sphaerella wrangelii* Sommerf. 1824 (不要名)
Protococcus kermesinus (Wrangel) C. Agardh 1825
Chlorococcum kermesinum (Wrangel) Fr. 1825
Byssus kermesinum (Wrangel) Wahlenb. 1826
Globulina kermesinum (Wrangel) Turpin 1836
Haematococcus kermesinus (Wrangel) Flot. 1844
- 4) ***Haematococcus grevillei* C. Agardh 1830 (“1828”)**
 (“*Haematococcus grevillii*”)
 ≡*Microcystis grevillei* (C. Agardh) Kütz. 1833
Gloiococcus grevillei (C. Agardh) Shuttlew. 1840
Protosphaeria grevillei (C. Agardh) Trevis. 1848
- 5) ***Haematococcus noltii* C. Agardh 1830 (“1828”)**
 ≡*Microcystis noltii* (C. Agardh) Kütz. 1833
- 6) ***Protococcus monospermus* Corda 1833**
 ≡*Haematococcus cordae* Menegh. 1842 (“1843”) (不要名)
Protosphaeria cordae (Menegh.) Trevis. 1848 (不要名)
- 7) ***Disceraea purpurea* Morren & C. Morren 1841**
- 8) ***Haematococcus pluvialis* Flot. 1844**
 ≡*Protococcus pluvialis* (Flot.) Kütz. 1845
Protosphaeria pluvialis (Flot.) Trevis. 1848
Chlamydococcus pluvialis (Flot.) A. Braun 1851
Hysginum pluviale (Flot.) Perty 1852
Sphaerella pluvialis (Flot.) Wittr. 1886
-

ス属のアスタキサンチン産生種とは異なる生物とみなしている。なお、*Haematococcus noltii* については Wille (1903) が *Euglena sanguinea* Ehrenb. である可能性を指摘している。

Droop (1956b) はさらに、*Disceraea purpurea* と *Haematococcus pluvialis* はいずれも疑いなく同じアスタキサンチン産生種を指しているとみなし、*Volvox lacustris*, *Lepraria kermesina*, *Protococcus monospermus* については記載が不十分で正式発表されていないとして異名から除外した。しかしいずれの原記載も記載文ないし判別文とみなせる文章を含んでいて、少なくとも現行のメルボルン規約においては正式に発表されている。すると今度は、これらの学名、特に最初に発表された *Volvox lacustris* がヘマトコッカス属のアスタキサンチン産生種を指しているのかが問題となる。

Volvox lacustris と Haematococcus pluvialis は同一種なのか？

Volvox lacustris と *Haematococcus pluvialis* の異名関係

については、過去に何度か議論されており、そこでの最大の争点は *Volvox lacustris* が海産種かどうかという点であった (Droop 1956b)。しかし Droop (1959b) を含む多くの研究者は *Volvox lacustris* を淡水産種と考えており、“*lacustris*” (「湖の」) という種形容語も淡水性であることを示唆している。発生環境や生活史などの観点からも *Volvox lacustris* と *Haematococcus pluvialis* を同種とみなす研究者は多く、Pocock (1960) や Almgren (1966) を初めとする多くの後続の研究において両者は異名とみなされている。例えば近年の代表的な淡水藻類のモノグラフである Ettl (1983) では *Haematococcus pluvialis* の学名を採用しつつも、*Sphaerella lacustris* (Gir.-Chantr.) Wittr. や *Haematococcus lacustris* を異名として引用している。またウィーン規約の保存名リストにおいても *Volvox lacustris* は *Haematococcus pluvialis* の異名として引用されている (McNeill et al. 2006)。なお Droop (1956b) や Almgren (1966) の考察を読む限り、*Lepraria kermesina* および *Protococcus monospermus* も *Haematococcus pluvialis* と同一のアスタキサンチン産生種を指しているとみなすのが妥当だろう。

属の正名

本稿ではここまで *Haematococcus* Flot. を正名として用いてきたが、実際には属の学名についても混乱が続いている。表 1 には多数の属名が登場するが、その多くがヘマトコッカス属とは異なる種をタイプ種としている (例えば *Sphaerella* Sommerf. のタイプ種 *Sphaerella nivalis* (F.A. Bauer) Sommerf. は雪上藻であり、現在は *Chlamydomonas nivalis* として扱われている; 例えば Ettl, 1983)。しかし *Protococcus* C. Agardh 1824, *Disceraea* Morren & C. Morren 1841 のタイプ種は *Haematococcus* Flot. 1844 のタイプ種 *Haematococcus pluvialis* の異名とされており、命名法上の優先権を争うと考えられている。また、*Haematococcus* C. Agardh 1830 は *Haematococcus* Flot. 1844 の先行同名として優先権を争う。

Haematococcus C. Agardh は、もともと *Haematococcus noltii*, *Haematococcus grevillei* および *Haematococcus sanguineus* (C. Agardh) C. Agardh の 3 種を含めて記載された (Agardh 1830)。ウィーン規約の保存名リストで *Haematococcus* Agardh のタイプ種とされている *Haematococcus sanguineus* は *Gloeocapsa* Kütz. (シアノバクテリア) の一種と考えられている (*Euglena sanguinea* とは別の分類群; Wille, 1903, Silva, 1960)。従って *Haematococcus* C. Agardh は緑藻類の学名として使用できなくなった。

一方で Flotow (1844) は *Haematococcus* C. Agardh の下で *Haematococcus pluvialis* Flot. を記載しようと思図したものと思われる。しかしながら Flotow (1844) は、p. 536 において、*Haematococcus* C. Agardh のタイプ種である *Haematococcus sanguineus* を “*Microcystis sanguinea*

Kütz. (*Haematococcus sanguineus* Ag. Icon. Alg. Europ. t. 24)”と引用して明示的に“*Haematococcus*”から除外してしまった。その結果、Flotow (1844) の定義した *Haematococcus* Flot. 1844 は期せずして *Haematococcus* C. Agardh 1830 の後続同名となった。

その後、*Haematococcus* Flot. はアスタキサンチン産生種 *Haematococcus pluvialis* を含む属の名称として定着した。しかし命名規約上は *Haematococcus* C. Agardh の後続同名として非合法になるため、Droop (1956b) は *Haematococcus* Flot. を、*Haematococcus* C. Agardh に対して保存すべきであると主張した。また *Discraea purpurea* がアスタキサンチン産生種を指す限り、*Discraea* Morren & C. Morren 1841 も *Haematococcus* Flot. 1844 に対して優先権を持つてしまうため *Discraea* に対する *Haematococcus* Flot. の保存も必要とされた。これらの保存は Droop (1959) によって正式に提案され、若干の修正の上で 1959 年の国際植物学会議 (モンテール会議) にて公認された (Lanjou et al. 1961)。

また *Protococcus* C. Agardh 1824 についてはこれまで *Haematococcus* Flot. 1844 と優先権を争わないとみなされていたが、最近になって *Protococcus* のタイプ種が *Protococcus kermesinus* (Wrangel) C. Agardh 1825 であることが指摘された (Doweld 2013)。 *Discraea* の場合と同じく、*Protococcus kermesinus* (= *Lepraria kermesina*) がアスタキサンチン産生種を指す限り、*Protococcus* C. Agardh 1824 は *Haematococcus* Flot. 1844 に対して優先権を持つことになる。そこで Doweld (2013) は前者に対して後者を保存することを提案している。この提案については国際植物分類学会の藻類委員会にて検討されている。なお命名規約では、委員会による勧告を待つ間は現在の用法 (*Haematococcus* Flot. の使用) を維持することが勧告されている (メルボルン規約, 勧告 14A; McNeill et al. 2012)。

アスタキサンチン産生種の正名

ヘマトコッカス属のアスタキサンチン産生種は、多数の株が世界各地のカルチャーコレクションに維持され、さらに商業的にも利用されているため、最も知られた藻類の一種と言える。Droop (1956b) がすでに指摘したように、生理学的研究の文献では *Haematococcus pluvialis* が広く使われている。一方で *Haematococcus lacustris* も分類学の文献などで引き続き使用されている。学名の使用状況を調べるために Google などで検索をかけると、“*Haematococcus pluvialis*” のヒット件数 (183,000 件) が “*Haematococcus lacustris*” のヒット件数 (12,900 件) より圧倒的に多いことがわかる (本稿執筆時; 2014 年 1 月 20 日現在)。もちろん、正名はヒット件数によっては決まらないのであるが、現段階でよく用いられている学名は少なくとも “*Haematococcus pluvialis*” であり、50 年以上前に指摘されていた学名の使用状況は、現在でも変わっていないようである。

種の正名は、属の正名と、最も早く発表された合法名の種形容語の組合せであると、命名規約で規定されている (メルボルン規約, 第 11.4 条; McNeill et al. 2012)。現在の用法に従えば、アスタキサンチン産生種の属の正名は疑いなく *Haematococcus* Flot. である。一方で本種の最初の合法名は異名関係の解釈によって異なってくる。Almgren (1966) などに従って *Volvox lacustris* Gir.-Chantr. 1802 と *Haematococcus pluvialis* Flot. 1844 が同じアスタキサンチン産生種を指すとみなすのであれば、その種小名である “*lacustris*” を種形容語とする *Haematococcus lacustris* (Gir.-Chantr.) Rostaf. が正名となる。なお、遺伝子配列の比較からもヘマトコッカス属の多数のアスタキサンチン産生株が単一種であることが示唆されており (Buchheim et al. 2013), この見解を支持している (Buchheim et al. 2013 は Algaebase に従って *Haematococcus pluvialis* の学名を採用しているが、これは誤りである)。一方で、*Volvox lacustris* Gir.-Chantr. 1802, *Lepraria kermesina* Wrangel 1824, *Protococcus monospermus* Corda 1833 がいずれも *Haematococcus pluvialis* Flot. 1844 と異なる種を指すのであれば、*Haematococcus pluvialis* Flot. 1844 が正名として認められるが、これは相当に無理のある解釈であろう。

Haematococcus pluvialis Flot. 1844 が多用されている原因の一つとして、ウィーン規約の保存名リスト (McNeill et al. 2005; メルボルン規約の保存名リストは本稿執筆時点で出版されていない) における *Haematococcus* Flot. の欄に、“Typus: *H. pluvialis* Flot. (typ. cons.) [= *H. lacustris* (Gir.-Chantr.) Rostaf. (*Volvox lacustris* Gir.-Chantr.)]” と示されていることが挙げられる。この “typ. cons.” を見て、後続の *Haematococcus lacustris* に対して *Haematococcus pluvialis* が保存されているとする誤解があるようだが、これは廃棄名のタイプである *Haematococcus sanguineus* および *Discraea purpurea* に対する保存を意味しており、廃棄名としてリストされていない学名 (のタイプ) に対しては必ずしも *Haematococcus pluvialis* は保存されない (メルボルン規約, 第 14.3 ~ 14.5 条)。これらの条文の解釈は難解ではあるが、ウィーン規約, 付則 III の冒頭 (McNeill et al. 2006, p. 159) には “Some type citations are followed by an indication of heterotypic synonymy (the supposedly correct name and its basionym, if any), reflecting current taxonomic opinion and in no way binding for nomenclatural purposes. (いくつかのタイプの引用は、現在の分類学的見解を反映し、命名規約上の目的では拘束力を持たない、異タイプ異名の一覧 [一般に正名とされるものと、存在する場合は基礎異名] を伴っている)” と説明されており、命名規約の編者等が、*Haematococcus lacustris* を正名と認識していることを示している。

まとめ

以上のように、ヘマトコッカス属のアスタキサンチ

ン産生種の正名は, *Haematococcus pluvialis*ではなく, *Haematococcus lacustris*であると考えられる。今後, アスタキサンチン産生種が複数種に分けられた場合には, *Haematococcus kermesinus* (Wrangel) Flot., *Protococcus monospermus*を基礎異名とする組合せ, または *Haematococcus pluvialis*が正名となる場合も考えられるが, *Haematococcus pluvialis*が他の学名に対して新たに保存されない限り, *Haematococcus lacustris*を異名として含めつつ *Haematococcus pluvialis*を正名として使用することは出来ない。命名規約の原則である「間違いやあいまいの原因となるようなあるいは科学を混乱させるような学名の使用を避けかつ拒否すること」(メルボルン規約, 前文1)を考慮し, 一方で *Haematococcus pluvialis*が現状多用されていることも踏まえ, 論文などで学名を使用する際は, “*Haematococcus lacustris* (Gir.-Chantr.) Rostaf. (= *Haematococcus pluvialis* Flot.)”と初出で併記することが望ましいだろう。

インターネットの普及で生活や研究が便利になり, 検索も早く正確になった。その結果, 用例の多い学名が使われ, 用例が比較的少なければ使われなくなる傾向に拍車がかかっているように思われる。しかしネット上の学名の使用頻度と正しさには関係がなく, 注意が必要である。商業的に利用されている不正な学名が普及してしまい, 無理やり正名を使うと大きな混乱をもたらすことがある。そうならないように, 分類学者がたびたび注意喚起する必要があるだろう。これからも藻類の学名について, 矯正が必要な場合は見解を述べたい。

引用文献

- Agardh, C. A. 1824. Systema algarum. Berling, Lund.
- Agardh, C. A. 1830. Icones algarum europaeorum. Part 3. Leopold Voss. Leipzig. (cover dated 1828)
- Almgren, K. 1966. Ecology and distribution in Sweden of algae belonging to Haematococcaceae. I. Notes on nomenclature and history. Svensk Bot. Tidskr. 60: 49–73.
- Boussiba, S. 2000. Carotenogenesis in the green alga *Haematococcus pluvialis*: Cellular physiology and stress response. Physiol. Pl. 108: 111–117.
- Buchheim, M. A., Sutherland, D. M., Buchheim, J. A. & Wolf, M. 2013. The blood alga: phylogeny of *Haematococcus* (Chlorophyceae) inferred from ribosomal RNA gene sequence data. Eur. J. Phycol. 48: 318–329.
- Doweld, A. B. 2013. (2139–2140) Proposals to conserve the names *Haematococcus* against *Protococcus* and *Polytomataceae* against *Protococcaceae* (Algae: Chlorophyta). Taxon 62: 626–627.
- Droop, M.R. 1956a. *Haematococcus pluvialis* and its allies. I. The Sphaerellaceae. Rev. Algol. n.s. 2: 53–71.
- Droop, M. R. 1956b. *Haematococcus pluvialis* and its allies. II. Nomenclature in *Haematococcus*. Rev. Algol. n.s. 2: 182–192.
- Droop, M. R. 1959. (52) Proposal to conserve the generic name *Haematococcus* Flotow (Haematococcaceae) against *Haematococcus* C. Agardh (undetermined family of algae) and *Disceraea* A. et C. Morren (Haematococcaceae). Taxon 8: 25.
- Ettl, H. 1983. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 9: Chlorophyta I. Phytomonadina. Gustav Fischer. Stuttgart.
- Flotow, J. von 1844. Über *Haematococcus pluvialis*. Nov. Actorum Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. 20: 413–606.
- Girod-Chantrons, J. 1802. Recherches chimiques et microscopiques sur les Conferves, Bysses, Tremelles, etc. Bernard, Paris.
- Guerin, M., Huntley, M. E. & Olaizola, M. 2003. *Haematococcus* astaxanthin: applications for human health and nutrition. Trends Biotechnol. 21: 210–216.
- 羽田 1965 (2004 復刻版). 71. あかひげむし *Haematococcus pluvialis* Flotow. 岡田要・内田清之助・内田亨 (編) 新日本動物図鑑 (上) p. 23. 北隆館. 東京.
- Hazen, T. E. 1899. The life history of *Sphaerella lacustris* (*Haematococcus pluvialis*). Mem. Torrey Bot. Club 6: 211–246.
- Lanjouw, J., Baehni, C., Robyns, W., Ross, R., Rousseau, J., Schopf, J. M., Schulze, G. M., Smith, A. C., Vilmorin, R. de & Stafleu, F. A. (eds.) 1961. International Code of Botanical Nomenclature adopted by the ninth International Botanical Congress Montreal, August 1959. International Bureau for Plant Taxonomy and Nomenclature of the International Association for Plant Taxonomy, Utrecht.
- McNeill, J., Barrie, F. R., Buck, W. R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D. L., Herendeen, P. S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme van Reine, W. F., Smith, G. F., Wiersma, J. H. & Turland, N. J. (eds.) 2012. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Melbourne Code) adopted by the eighteenth International Botanical Congress, Melbourne, Australia, July 2011. Koeltz Scientific Book, Königstein.
- McNeill, J., Barrie, F. R., Burdet, H. M., Demoulin, V., Hawksworth, D. L., Marhold, K., Nicolson, D. H., Prado, J., Silva, P. C., Skog, J. E., Wiersma, J. H. & Turland, N. J. (eds.) 2006. International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code) adopted by the seventeenth International Botanical Congress, Vienna, Austria, July 2005. A.R.G. Gantner, Ruggell.
- Miki, W. 1991. Biological functions and activities of animal carotenoids. Pure Appl. Chem. 63: 141–146.
- 水野壽彦 1964. 日本淡水プランクトン図鑑. 保育社. 大阪.
- Pocock, M. A. 1960. *Haematococcus* in southern Africa. Trans. Roy. Soc. South Africa 36: 5–55.
- Silva, P. C. 1960. Remarks on algal nomenclature. III. Taxon 9: 18–25.
- Spolaore, P., Joannis-Cassan, C., Duran, E. & Isambert, A. 2006. Commercial applications of microalgae. J. Biosci. Bioeng. 101: 87–96.
- Storebakken, T., Foss, P., Schiedt, K., Austreng, E., Liaaen-Jensen, S. & Manz, U. 1987. Carotenoids in diets for salmonids: IV. Pigmentation of Atlantic salmon with astaxanthin, astaxanthin dipalmitate and canthaxanthin. Aquaculture 65: 279–292.
- 田中正明 2002. 日本淡水産動物プランクトン図鑑. 名古屋大学出版会. 名古屋.
- Thompson, R. H. & Wujek, D. E. 1989. *Haematococcus carocellus* sp. nov. (Haematococcaceae, Chlorophyta) from the United States. Phycologia 28: 268–270.
- Tominaga, K., Hongo, N., Karato, M. & Yamashita, E. 2012. Cosmetic benefits of astaxanthin on humans subjects. Acta Biochim. Polon. 59: 43–47.
- 月井雄二 2010. 原生物ビジュアルガイドブック 淡水微生物図鑑. 誠文堂新光社. 東京.
- Wayama, M., Ota, S., Matsuura, H., Nango, N., Hirata, A. & Kawano, S. 2013. Three-dimensional ultrastructural study of oil and astaxanthin accumulation during encystment in the green alga *Haematococcus pluvialis*. PLoS ONE 8: e53618.
- Wille, N. 1903. Algologische Notizen IX–XIV. Nyt Mag. Naturvidensk. 41: 89–185.

(¹ 東京大学, ² 慶應義塾大学)