

Morphological and chemotaxonomic studies of *Laurencia nipponica* and related species (Rhodophyta)

(紅藻ウラソゾ及び近縁種の形態学的及び成分分類学的研究)

学位論文内容の要旨

紅藻ソゾ属(イギス目フジマツモ科)は世界中の熱帯から温帯にかけて広く分布し、150種近く知られている。形態学的形質の変異の把握が困難で、分類学的に難しいグループとされている。本属植物は特異な含ハロゲン二次代謝産物を生成することが知られ、有機化学者によって多くの化合物が報告されている。これらの化合物の分類学的意義を明らかにするために、日本近海に生育する種のうち、*Laurencia composita* Yamada キクソゾ、*L. okamurae* Yamada ミツデソゾ、*L. japonensis* Abe et Masuda ニッポンソゾ、及び *L. nipponica* Yamada ウラソゾの4種について、天然藻体及び培養藻体を用いた形態学的及び成分分類学的研究を行い、以下に記述する事象を明らかにした。

キクソゾとミツデソゾは外観が互いに類似しており、しばしば混同されてきた。しかし両者は、分枝の様式及び髄層細胞壁の半月状肥厚の多寡に基づき、形態的に区別できる。両者は生育環境、特に乾燥に対する耐性に違いが見られる。両者はまた、二次代謝産物の違いによって明瞭に区別することができる(キクソゾはカミグラン型セスキテルペノイドを、ミツデソゾはシクロローラン型セスキテルペノイドを生成する)。キクソゾは種々の C_{15} プロモエーテルの前駆体である laurencenyne を生成し、このことから本種は二次代謝産物生成において、ミツデソゾよりも派生的である。

これまで他種と混同されてきたソゾ属の1種ニッポンソゾを新種として記載した。本種は以下の特徴を持つ。1) 軸は直立し円柱状で硬い軟骨質、小盤状の一次付着器と匍匐枝に形成される仮根状の二次的付着器を持つ。2) 三方向へ分枝する。3) 最末小枝及びそれに準ずる側枝は、向軸側に強く湾曲する。4) 不定枝は主に腋部に生ずる。5) 周心細胞は中軸細胞あたり4個形成される。6) 皮層細胞間に縦方向の二次的壁孔連絡を持つ。7) 皮層細胞最外層は枝の先端においても突出しない。8) 皮層細胞は柵状組織様を呈さない。9) 髄層細胞壁に多数の半月状肥厚を持つ。10) 最外層の皮層細胞と毛状枝細胞は、細胞あたり1個のサクランボ小体を持つ。11) 四分孢子囊の配列は平行型。12) 囊果は広卵形で、下部は枝の組織に半ば埋没する。13) 不動精子囊の核は先端に位置する。本種はまた、特異的な二次代謝産物 aplysiadiol、2,10-dibromo-3-chloro- α -chamigrene、laurenenyne、japonenyne を生成することによっても特徴付けられる。

ウラソゾには、形態的には区別できないが化学成分の異なる、多数の個体群が見出されている。各個体群はそれぞれ特有の含ハロゲン二次代謝産物によって特徴付けられ、その最終産物はカミグラン型セスキテルペノイドの prepacifenol と halo-chamigrene epoxide、 C_{15} プロモエーテルの laurencin、laureatin、isoprelaurefucin、epilaurallene、

kumausallene である。これら 7 種の二次代謝産物の生成は、天然藻体においても様々な条件下における培養藻体においても維持された。プロモエーテルとテルペノイドの予想される生合成過程は非常に異なり、これらの生合成にかかわる酵素群もそれぞれ異なったものであると考えられる。まず、テルペノイドの prepacifenol、プロモエーテルの laureatin を生成する各個体群を選び、培養株を用いた交雑実験を行なった。F₁ 四分胞子体の分析結果は、これらの酵素にかかわる遺伝子が核ゲノムにあることを示唆した。正逆交雑により得られた、胞子四分分子を含む F₁ 配偶体の分析結果は、テルペノイド及びプロモエーテルの生合成にかかわるそれぞれの遺伝子が、相同染色体の異なる部位に存在し、減数分裂時に分離することを示唆した。得られた多数の F₁ 配偶体のうち一個体のみ、両親由来の化学成分両方を生成する例が見られたが、これはおそらく組み替えによるものと思われる。prepacifenol を生成する株と laureatin を生成する株との交雑で得られた F₁ 四分胞子体、およびそれから得られた F₁ 配偶体は、両親由来の成分を生成する個体のみを生じた。この結果は、二次代謝産物の違いで特徴付けられる各個体群が race として取り扱われるべきものであることを示している (chemical race)。

培養株を用いた交雑実験により、ウラボソの chemical race 間の遺伝的関係を解析した。個々の race 内の交雑により生じた F₁ 四分胞子体と F₁ 配偶体は、それぞれの race を特徴付ける化学成分を生成した。異なる race 間の正逆交雑により生じた F₁ 四分胞子体には以下の場合があった。1) 両親の二次代謝産物をともに生成する。2) 両親の二次代謝産物のいずれかのみを生成する。3A) 両親の生成する二次代謝産物に加え、さらに異なる化合物を生成する。3B) 両親の生成する二次代謝産物の一方に加え、さらに異なる化合物を生成する。後二者は、両親株の酵素群の補完により、雑種特異的な産物が形成されることを示唆する。2 つの race が同所的に生育する場所での個体群構造を解析した。prepacifenol race と laureatin race が同所的に生育する南茅部町の 3 調査地のひとつでは、雑種四分胞子体に加え、雑種配偶体 (組み替え型) が高頻度で見出された。このことは、自然交雑により新たに prepacifenol/laureatin race が形成されつつあることを強く示唆する。一方、laurencin race と epilaurallene race が同所的に生育する忍路湾に於いては、race 間雑種は希であり、四分胞子体 (おそらく F₁ 世代) が少数見出されるのみであった。このことは、環境の選択による棲み分けがあり、組み替え型の配偶体が生じないことにより、race の独立性が保たれていることを示唆する。chemical race の地理的分布と、各 race を特徴付ける化合物の生合成過程、および最終氷期以降の日本海の高環境を考慮することにより、race の分化と分布域の変動過程を説明する作業仮説を立てた。

本研究で扱った 4 種は亜属レベルの形質のみならず、多くの形質を共有している。これら近縁種の系統関係を明らかにするため、以下の 5 つの形質を検討した。1) 分枝様式、2) 半月状肥厚、3) 不動精子囊核の位置、4) 低温耐性、5) 含ハロゲン二次代謝産物。これに基づき、これらソソ属 4 種の系統関係を類推した。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 増 田 道 夫

副 査 教 授 片 倉 晴 雄

副 査 助教授 堀 口 健 雄

副 査 助教授 市 村 輝 宜

副 査 助教授 鈴 木 稔 (大学院地球環境科学研究科)

学 位 論 文 題 名

Morphological and chemotaxonomic studies of *Laurencia nipponica* and related species

(紅藻ウラソゾ及び近縁種の形態学的及び成分分類学的研究)

紅藻ソゾ属 (イギス目フジマツモ科) は形態学的形質の変異の把握が困難で、分類学的に難しいグループとされている。本属植物は特異な含ハロゲン二次代謝産物を生成することによっても特徴付けられ、これらの化合物の分類学的形質としての有効性が指摘されてきたが、本格的な成分分類学は試みられていなかった。著者はこれらの化合物の系統分類学的意義を明らかにする目的で、日本近海に生育する種のうち、*Laurencia composita* Yamada キクソゾ、*L. okamurae* Yamada ミツデソゾ、*L. japonensis* Abe et Masuda ニッポンソゾ、及び *L. nipponica* Yamada ウラソゾの4種について、天然藻体及び培養藻体を用いた形態学的及び成分分類学的研究を行い、多くの新知見を得た。

外観が互いに類似しており、しばしば混同されてきたキクソゾとミツデソゾは、形態学的並びに生態学的特徴の他に、二次代謝産物の違いによって明瞭に区別することができた。キクソゾはカミグラン型セスキテルペノイドを、ミツデソゾはシクロローラン型セスキテルペノイドを生成する。これまで他種と混同されてきたソゾ属の1種を新種ニッポンソゾとして記載した。本種は硬い軟骨質の藻体を持つこと、三方向分枝、向軸側に強く湾曲する最末小枝、主に腋部に生ずる不定枝及び枝の組織に半ば埋没する囊果によって近縁種と区別され、特異的な二次代謝産物 laurenenyne や japonenyne を生成することによっても特徴付けられる。ウラソゾには、形態的には区別できないが化学成分の異なる、多数の chemical races が存在することを培養実験と交雑実験によって証明した。各 chemical race はそれぞれ特有の含ハロゲン二次代謝産物によって特徴付けられ、それらはカミグラン型セスキテルペノイドの prepacifenol と halochamigrene epoxide、 C_{15} ブロモエーテルの laurencin、laureatin、isoprelaurefucin、epilaurallene、kumausallene である。また、組み換え型の新しい race が分布域を拡大しつつあることを、フィールド調査によって示した。

これを要するに、著者は二次代謝産物の分類学的形質としての意義を明らかに

したことによって海藻類の系統分類学の新しい分野を開拓したものであり、生物学に貢献するところ大なるものがある。

よって著者は、北海道大学博士（理学）の学位を授与される資格あるものと認める。