

学 位 論 文 題 名

Taxonomic study on the genus *Gracilaria* and related genera from Japan and adjacent waters.

（日本および近傍産オゴノリ属ならびに近縁属植物の分類学的研究）

学位論文内容の要旨

オゴノリ属植物(Gracilaraceae)は熱帯から温帯域に分布する海藻で100種以上が記載されている。本属植物は各国で食用にされ、また主要な寒天原藻として産業上非常に重要な海藻である。しかし、分類や生態に関しては、形態の変異が著しく、かつ生活史の不明な種が多いため未だ解明されていない問題が多い。

本属の初期の分類では栄養体の外形や内部組織などで区別されたが、現在では雌性生殖器官の発達過程と形態が主要な指標とされている。しかし、本属植物の生殖器官は、成熟体が全く確認されない個体群が存在することなどから、種を同定することが出来ない場合が多く、現在の分類体系でも近縁属との関係に多くの問題点を残している。特に *Gracilariopsis* 属や *Polycavernosa* 属 (= *Hydropuntia* 属) を属として認めるか、オゴノリ属 (*Gracilaria*) に包含するべきかについては意見が分かれている。また種の分類に用いられる枝の括れの有無、皮層・髄層細胞径の変化、嚢果の果皮の構造、四分孢子嚢母細胞の位置や四分孢子・果孢子の大きさも変異が著しく、分類形質としては疑問視されている。

このような種の分類に関する問題を解決し、更に本属の分類学的位置を明らかにするには、天然藻体の形態学的観察のみでは難しい。培養により生活史を明らかにすると共に培養体と天然藻体を比較し、各形質の安定性を検討することが重要である。

本研究では、オゴノリ属と近縁間属の分類学的関係について再検討する目的で主な日本産種 11 種、ツルシラモ *Gracilaria chorda*, ホソツルシラモ (新称) *G. chorda* var. *exilis*, クビレオゴノリ *G. blodgettii*, シラモ *G. bursa-pastoris*, オオ

オゴノリ *G. gigas*, ミゾオゴノリ *G. incurvata*, カバノリ *G. textorii*, ベニオゴノリ *G. rhodocaudata*, オゴノリ *G. vermiculophylla*, 未同定種2種（オゴノリ属の Taxon A と B）を採集し, 80 個体群の室内培養を行った。また日本産種の多くは, 東南アジアに主要な分布域を持つため, 東南アジア各国でも8種, ナンカイツルシラモ（新称）*G. bailinae*, イトオゴノリ（新称）*G. tenuistipitata* var. *liui*, ナンカイカタオゴノリ（新称）*G. firma*, カタオゴノリ *G. edulis*, リュウキュウオゴノリ *G. eucheumoides*, フシクレノリ *G. salicornia*, 未同定種2種（オゴノリ属の Taxon B と C）を採集し, 8 個体群を培養した。培養株では可能な限り生活史を完結させ, 全19種の生長様式や生殖器官等などの形成過程を詳細に観察した。更に各形質の安定性を議論し, 本属と近縁属間の分類学的関係について再検討した。

培養体の外形の形質については, 扁平・葉状種（カバノリなど）および円柱状種（オゴノリなど）の特徴が直立体の初期段階から発現したことから, これらの基本構造は安定した形質あることが明らかになった。しかし, 扁圧種のリュウキュウオゴノリは基質から分離させた培養で円柱状を呈すること, 枝基部が顕著に括れるクビレオゴノリや, 括れ構造を有するフシクレノリでこの形質が不明瞭になる多くの個体が出現した。また天然体では側枝をほとんど持たないツルシラモで, 低水温低光量 (18°C, 50 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$. 以下) 条件で多数の側枝を観察した。これらから, 括れの程度や枝・側枝の有無などの外部形態は, 個々の種で一定の傾向を示すが, 外的環境要因により変化することを示した。

皮層から髄層に至る細胞径の変化は従来分類形質として用いられているが, 近年ではその重要性について疑問視されている。培養体の細胞径の変化は藻体の大きさや部位（主軸や枝）で容易に変動し, また成熟に伴う皮層の肥厚によっても変化する不安定な形質であることが分かった。

培養体の雌性生殖器官の特徴は天然藻体や原記載に一致し, 安定した形質であることを示した。横断糸 (traversing filament) には造胞糸 (gonimoblast) と果皮を連絡するものと造胞糸下部と嚢果下部の組織を連絡する2型があるが, 本研究ではいずれの型も確認することが出来た。しかし前者は糸状の連絡細胞であるのに対し, 後者は体組織内に深く陥入して多数の細胞と原形質連絡を持つことで, 両者は組織学的にも非常に異なることから, 独立した形質として扱った。

嚢果の果皮の厚さ、細胞の配列については、種の分類で重視する意見がある。しかし、果皮の特徴は極端に薄い種（イトオゴノリ）や厚い種（クビレオゴノリ）で顕著であるが、普遍的な形質ではなかった。

雄性生殖器官は、形態的特徴からこれまでに皮層型 (*Chorda* type), 浅い皿型 (*Textorii* type), 壺型 (*Verrucosa* type), 複数の壺状の conceptacle が融合した多穴型 (*Polycavernosa* type) の4型が認められている。培養体の雄性生殖器官は天然藻体や原記載に全ての種で一致し、他の型を示すことはなく、安定した形質であることが明らかになった。始原細胞の所在は皮層由来とする報告と、皮層型を除いて内皮層由来とする報告に見解が分かれているが、何れの型でも皮層細胞から分化することが分かった。始原細胞から精子嚢形成に至る過程は型により基本的に異なるとされていたが、本研究の結果、何れの型でも始原細胞は4-8の精子嚢母細胞に発達し、精子嚢母細胞は1回の横分裂を経て1個の精子嚢を形成することが分かった。型の違いはこの後の発達過程の違いにより生ずることを明らかにした。

以上の結果、嚢果中の造胞糸の特徴、上方と下方に発達する横断糸の有無、雄性生殖器官の特徴が分類形質として安定した形質であるとの結論に達し、これらを用いてオゴノリ属と近縁間属の関係について考察した。皮層型の雄性生殖器官を持つ種は造胞糸が小形の細胞で構成され、横断糸も存在しないことを再確認した。浅い皿型の種では造胞糸は前者に比べ大形の細胞であり、横断糸（上方）は殆どの種で存在した。壺型の種も概ね造胞糸は大形の細胞で構成され、横断糸（上方）が存在した。多穴型の種も造胞糸は大形の細胞からなり、殆どの種で下方に発達する横断糸のみが見られた。また、このグループのみ根茎状の附着器と藻体各部から発達する二次的付着組織が存在した。このように雄性生殖器官と他の形質は概ね雄性生殖器官の型ごとに相関した。従来、皮層型のグループを *Gracilariopsis* 属として分ける意見やオゴノリ属に含めるべきとの意見があり、また多穴型のグループも *Polycavernosa* 属 (*Hydropuntia* 属) とする意見とオゴノリ属に含めるべきとの意見がある。別属とする主な根拠として雄性生殖器官の始原細胞の由来の違いにある。しかし、本研究の結果、始原細胞は何れの型でも皮層細胞から分化し、1個の始原細胞が4-8個の精子嚢を形成する過程は共通だったことから、これらの属をオゴノリ属に包含するのが妥当である。この結論に基づ

き属名が変更になる種を記載した。また、属内には、既存の *Gracilariella*, *Textoriella*, *Gracilaria* の3亜属を認め、更に多穴型を基に4番目の亜属を設定すべきとの結論を得た。

学位論文審査の要旨

主査	教授	山本弘敏
副査	教授	山崎文雄
副査	教授	中尾繁
副査	助教授	安井肇

学位論文題名

Taxonomic study on the genus *Gracilaria* and related genera from Japan and adjacent waters.

(日本および近傍産オゴノリ属ならびに近縁属植物の分類学的研究)

オゴノリ属植物 (Gracilaraceae) の初期の分類では栄養体の外形や内部組織などが重視されたが、現在では雌雄生殖器官の発達過程と形態が主要な指標になっている。しかし、現在の分類体系でもなお近縁属との関係に多くの問題点を残しており、特にオゴモドキ属や *Hydropuntia* 属を属として認めるか、オゴノリ属に包含すべきかについては意見が分かれている。

本研究では、オゴノリ属と近縁間属の分類学的関係について再検討する目的で主な日本産種 12 種、ツルシラモ *Gracilaria chorda*, ホソツルシラモ (新称) *G. chorda* var. *exilis*, クビレオゴノリ *G. blodgettii*, シラモ *G. bursa-pastoris*, オオオゴノリ *G. gigas*, ミゾオゴノリ *G. incurvata*, シンカイカバノリ *G. sublittoralis*, カバノリ *G. textorii*, ベニオゴノリ *G. rhodocaudata*, オゴノリ *G. vermiculophylla*, 未同定種 2 種 (オゴノリ属の Taxon A と B) を採集し、80 個体群の室内培養を行った。また東南アジア各国でも 8 種、ナンカイツルシラモ (新称) *G. bailinae*, イトオゴノリ (新称) *G. tenuistipitata* var. *liui*, ナンカイカタオゴノリ (新称) *G. firma*, カタオゴノリ *G. edulis*, リュウキュウオゴノリ *G. eucheumoides*, フシクレノリ *G. salicornia*, 未同定種 2 種 (オゴノリ属の Taxon B と C) を採集し、8 個体群を培養した。培養株では生活史を完結させ、全 19 種の生長様式や生殖器官などの形成過程を詳細に観察した。更に各形質の安定性を議論し、本属と近縁属間の分類学的関係について再検討した。

培養体で、扁平・葉状種 (カバノリなど) および円柱状種 (オゴノリなど) の特徴が直立体の初期段階から発現したことから、この基本構造は安定した形質であることを明らかにした。しかし、扁平種のリュウキュウオゴノリは培養で円柱状を呈すること、枝基部が顕著に括れるクビレオゴノリや、括れ構造を有するフシクレノリでこの形質が不明瞭になる多くの

個体が出現した。括れの程度や枝・側枝の有無などは個々の種で一定の傾向を示すが、外的環境要因により変化することを示した。

皮層から髄層に至る細胞径の変化は藻体の大きさや部位（主軸や枝）で容易に変動し、また成熟に伴う皮層の肥厚によっても変化する不安定な形質であることが分かった。

培養体の雌性生殖器官の特徴は天然藻体と一致し、安定した形質であることを示した。横断系 (traversing filament) には造胞系 (gonimoblast) と果皮を連絡するものと、造胞系下部と囊果下部の組織を連絡する2型がある。しかし、前者は糸状の連絡細胞であるのに対し、後者は体組織内に深く陥入して多数の細胞と原形質連絡を持つことで組織学的にも非常に異なることから、独立した形質として扱うのが妥当と考えた。

囊果の果皮の厚さは極端に薄い種（イトオゴノリ）や厚い種（クビレオゴノリ）で顕著であるが、普遍的な形質ではなかった。

雄性生殖器官には皮層型、浅い皿型、壺型、複数の壺状の conceptacle が融合した多穴型の4型が認められている。培養体の雄性生殖器官は天然藻体に全ての種で一致し、他の型を示すことはなく、安定した形質であることを明らかにした。始原細胞の所在は何れの型でも皮層細胞から分化して4-8の精子嚢母細胞に発達し、それぞれ1個の精子嚢を形成することが分かった。4型の違いはこの後の発達過程の違いにより生じた。

以上の結果、囊果中の造胞系の特徴、上方と下方に発達する横断系の有無、雄性生殖器官の型が分類指標として安定した形質であること実証し、これを基にオゴノリ属と近縁間属の関係について考察した。皮層型の雄性生殖器官を持つ種は造胞系が小形の細胞で構成され、横断系も存在しないことを再確認した。浅い皿型の種では造胞系は前者に比べ大形の細胞であり、横断系（上方）は殆どの種で存在した。壺型の種も概ね造胞系は大形の細胞で構成され、横断系（上方）が存在した。多穴型の種も造胞系は大形の細胞からなり、殆どの種で下方に発達する横断系のみが見られ、このグループにのみ根茎状の附着器と藻体各部から発達する二次的付着組織が存在した。このように雄性生殖器官と他の形質は概ね雄性生殖器官の型ごとに相関した。従来、オゴノリ属とオゴモドキ属を別属とする主な根拠は、雄性生殖器官の始原細胞の由来の違いにある。しかし、本研究の結果、始原細胞は何れの型でも皮層細胞から分化し、1個の始原細胞が4-8個の精子嚢を形成する過程は4型に共通だったことから、オゴモドキ属、*Hydropuntia* 属をオゴノリ属に包含するのが妥当であると考えた。さらにオゴノリ属内には既存の *Gracilariella*, *Textoriella*, *Gracilaria* の3亜属を認め、更に多穴型を基に4番目の亜属を提案した。

この結果はオゴノリ属と近縁2属の分類学的関係を明確にしたもので、今後の研究の進展に多大な貢献をなすものと評価し、博士（水産学）の学位にふさわしいと認定した。