

学 位 論 文 題 名

A systematic study of *Hypnea* and
related genera (Rhodophyta) in Japan

（日本産紅藻イバラノリ属および近縁属の系統分類学的研究）

学位論文内容の要旨

紅藻イバラノリ科 Hypneaceae イバラノリ属 *Hypnea* の海藻は現在約 50 種が知られており、世界中の熱帯から温帯にかけて広く分布している。日本では沖縄から本州沿岸にふつうに見られ、12 種が報告されている。イバラノリ属では、形態形質の種内変異の幅が大きいことから種の区別が難しく、さらに、研究者による異なった種の定義が分類学的混乱をまねいている。

本研究では、日本産イバラノリ属の種の特徴と類縁関係を明らかにすることを目的とし、天然産の藻体および培養藻体の詳細な形態観察に基づいて、有効な分類学的形質の検討を行った。また、核にコードされている 18S rDNA (18S リボゾーマル RNA 遺伝子)、ITS1 (18S と 5.8S rDNA の間のスパーサー領域)、および葉緑体にコードされている *rbcL* (リブローズ-1,5-二リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ大サブユニット遺伝子) の塩基配列を用いて分子系統学的解析を行い、系統関係を推定した。

これまで知られているイバラノリ属に共通する形態的特徴としては、藻体は単軸構造で、生殖器官は小枝に形成され、果胞子嚢は単生であることがあげられる。今回新たに確認されたイバラノリ属 5 種の嚢果は、いずれも単生の果胞子嚢を持ち、それらは嚢果内に網目状に発達した造胞糸のいたる所から形成されていた。しかし、サイダイバラとタチイバラの果胞子嚢は数個連鎖しており、それらは嚢果下部で放射状に発達した造胞糸集団の末端に形成されていた。このような嚢果の特徴の違いから、これまでイバラノリ属に含まれていたサイダイバラとタチイバラは、アミハダ科 Cystocloniaceae であることが明らかとなり、藻体が扁平で生殖器官が小枝に形成されるなどの形質をもとに、この 2 種をアミハダ科の *Calliblepharis* 属へ移行した。この移行は、分子系統学的解析によっても強く支持された。18S rDNA および *rbcL* を用いて推定したいずれの系統樹においても、イバラノリ属からなるクレードと、サイダイバラとタチイバラを含む *Calliblepharis* 属からなるクレードの 2 つがあらわれた。これらのクレードは、紅藻の属や科以上の分類群の系統解析に用いられている進化速度の遅い 18S rDNA では 97-100% の高いブートストラップ値で支持された。さらに、18S rDNA では、イバラノリ属と *Calliblepharis* 属の間の塩基配列の違い (38-56 bp, 2.2-3.3%) が、イバラノリ属内の種間の違い (3-22 bp, 0.2-1.3%) や *Calliblepharis* 属内の種間の違

い(12 bp, 0.7%)よりも大きく、これら 2 属間の違いが明瞭に示された。

本研究では、イバラノリ属の種の区別に有効な以下の分類学的形質を明らかにした。(1) 藻体の外部形態 (多くの枝が傾伏してマット状集団となるか直立して下部のみ錯綜するか)、(2) 主軸の長さや直径、(3) 主軸が明瞭か不明瞭か、(4) 主軸の分枝頻度、(5) 主軸の分枝角度、(6) 枝における屈曲の有無、(7) カギ状枝の有無、(8) 不定枝 (頻度、長さや直径、屈曲の有無、基部のくびれの有無、星状枝となるか否か)、(9) 中軸細胞・周軸細胞および内皮層細胞の関係(後二者が太いか、三者がほぼ等しい直径か)、(10) 細胞壁のレンズ状肥厚の頻度、(11) 生時の藻体の蛍光の有無、(12) 小枝における四分胞子囊群の形成位置 (小枝の基部、中部または上部か、全体に広がるか、片側か全面にできるか)。

イバラノリ科のアネヤカタノリ属 *Hypneocolax* も含めて、日本から以下の 14 種を記載した。(1) イバラノリ科イバラノリ属 11 種 (イバラノリ *Hypnea charoides*、ヒモイバラ *H. chordacea*、ホシガタイバラ *H. cornuta*、スジイバラノリ *H. flagelliformis*、カズノイバラ *H. flexicaulis*、新種フサゲイバラ *H. hirsuta* sp. nov.、カギイバラノリ *H. japonica*、コケイバラ *H. pannosa*、ヒメイバラノリ *H. spinella*、新種オオコケイバラ *H. tanakae* sp. nov. およびベニイバラノリ *H. yamadae*)。(2) イバラノリ科アネヤカタノリ属 1 種 (アネヤカタノリ *Hypneocolax stellaris*)。(3) アミハダ科 *Calliblepharis* 属 2 種 (サイダイバラ *C. saidana* comb. nov. およびタチイバラ *C. variabilis* comb. nov.)。これらの種の独立性は、18S rDNA、*rbcL* および ITS1 の解析においても支持された。紅藻の種間の解析に一般的に用いられている *rbcL* の解析では、イバラノリ属内の種間の塩基配列の違いは 14-93 bp (1.1-7.0%)、*Calliblepharis* 属内の種間の違いは 76-88 bp (5.7-6.6%) と明瞭であったが、スジイバラノリ、カズノイバラ、フサゲイバラのそれぞれ 2 個体群間の塩基配列は同一であった。

新種フサゲイバラは、主軸はまばらに分枝し、不定枝は主軸および枝上に垂直方向に極めて密に形成され、周軸細胞がしばしば細くなるという特徴を持つ。形態的に似た台湾の *Hypnea boergesenii* とは、不定枝が細長く、枝が不規則に屈曲し、レンズ状肥厚がまれであることで区別できる。オオコケイバラの藻体は小型で、傾伏して錯綜しマット状の集団を形成し、屈曲しない不定枝を持ち、レンズ状肥厚が多いことで他種と区別できる。

18S rDNA および *rbcL* 系統樹では、イバラノリ属内に 3 つのクレードが認められたが、周軸細胞と内皮層細胞が細くなる 3 種や、カギ状枝を持つ 2 種は単系統とはならず別々のクレードに位置した。これらの形質はそれぞれのクレード内で独立して分化したものと考えられる。進化速度が早いことで知られる ITS1 では、種間の塩基配列の違いが非常に大きかったことに対して、個体群間 (5 種 16 個体群) の違いはわずか 0-2 bp (0.0-1.3%) であり、種内では塩基配列がよく保存されていた。

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	教授	市村輝宜
副査	助教授	堀口健雄
副査	助教授	小亀一弘

学位論文題名

A systematic study of *Hypnea* and related genera (Rhodophyta) in Japan

(日本産紅藻イバラノリ属および近縁属の系統分類学的研究)

本研究は形態学的形質の変異の把握が困難で、世界的にも分類学的に難しいグループとされている紅藻イバラノリ属および近縁属の日本産種の野外藻体及び培養藻体をもとに、形態学的ならびに分子系統学的手法を用いて系統分類学的研究を行ったものであり、多くの新知見を得た。

本研究で、特筆すべき知見として、先ず、世界の他の海域の種についても有効な多くのイバラノリ属（イバラノリ科）の種の区別に有効な分類学的形質を明らかにしたことが挙げられる。この知見に基づき、日本産種としてイバラノリ属にフサゲイバラ (*Hypnea hirsuta* sp. nov.) とオオコケイバラ (*H. tanakae* sp. nov.) の2新種を含む11種を認めた。

紅藻に特有な世代である果胞子体（形態学的には嚢果と称している）の特徴をイバラノリ属の多くの種について初めて明らかにした。その結果、嚢果がその下部において放射状に発達した造胞糸集団を生じ、その末端に数個連鎖した果胞子嚢を形成するサイダイバラとタチイバラを、嚢果が網目状に発達した造胞糸を生じ、それらのいたる所から果胞子嚢を末端に単生するイバラノリ属から分離し、別科のアミハダ科に移行し、それぞれ *Calliblepharis saidana* comb. nov. と *C. variabilis* comb. nov. として新組合わせを行った。

形態学的データに基づいたこれらの結論は2つのオルガネラにそれぞれコードされ、かつ進化速度に違いのある遺伝子、すなわち、18S rDNA (18S リボゾーマル RNA 遺伝子) と *rbcL* (リブローズ-1,5-二リン酸カルボキシラーゼ/オキシゲナーゼ大サブユニット遺伝子) の塩基配列を用いて行った分子系統学的解析によって裏付けられた。両者の解析において、イバラノリ属からなるクレードと、サイダイバラとタチイバラを含む *Calliblepharis* 属からなるクレードの2つが認められ、18S rDNA (進化速度が遅いので、紅藻の属や科以上の分類群の系統解析に用いられている) では 97-100% の高いブートストラップ値で支持された。さらに、18S rDNA では、両属間の塩基配列の違いが、それぞれの属内の種間の違いよりも大きく、これら2属間の違いが明瞭に示された。紅藻の種間の解析に一般的に用いられている *rbcL* の解析では、イ

バラノリ属内の種間の塩基配列の違いは1.1-7.0%、*Calliblepharis* 属内の種間の違いは5.7-6.6%と明瞭であった。また、同一種で複数の個体群において *rbcL* 解析を行ったスジイバラノリ、カズノイバラおよびフサゲイバラでは、個体群間の塩基配列は同一であった。進化速度が早いことで知られる ITS1 (18S と 5.8S rDNA の間のスペーサー領域) では、種間の塩基配列の違いが非常に大きかったことに対して、個体群間 (5 種 16 個体群) の違いはわずか 0-2 塩基対 (0.0-1.3%) であり、種内では塩基配列がよく保存されていた。

これを要するに、著者は形態学的形質の比較に、分子系統学的解析を加えて、イバラノリ属および近縁属の種と属の特徴と類縁関係を明らかにしたことによって、系統分類学を推進したものであり、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。