

博士 (理 学) エチエンヌ ジャン フェイ

学 位 論 文 題 名

A systematic study of some foliose red algal families in the Gigartinales

(紅藻スギノリ目の葉状藻体をもつ二三の科の系統分類学的研究)

学位論文内容の要旨

スギノリ目 (Gigartinales) は紅藻で最も大きい目で、多様な形態と生殖器官の構造をもつ多くの科から構成されている。外見が似ている葉状藻体をもつグループでも生殖構造によって、系統的には離れた位置にあり、目を細分化する意見が出されている。本論文は、スギノリ目の細分化を再検討すると共に、ムカデノリ科 (Halymeniaceae) とミリン科 (Solieriaceae) の分類群について、比較形態学と分子系統解析によって、それらの特徴と類縁関係を明らかにすることを目的としている。系統解析には世界的にデータが蓄積されている葉緑体にコードされている *rbcL* (リブローズ-1, 5-ニ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いる。

分子系統解析による系統樹は、スギノリ目を少なくとも 6 目に分ける見解を支持している。ヒカゲノイト科 (Tsengiaceae) のタイプ種であるヒカゲノイト (*Tsengia nakamurae* (Yendo) K. C. Fan et Y. P. Fan) とウスギヌ (*T. lancifolia* (Okamura) Masuda et Guiry) を解析に加えることによって、この科の系統的位置を確定した。ムカデノリ科とヒカゲノイト科はムカデノリ目、ミリン科はスギノリ目 (狭義) に含まれることになり、申請者が最初の段階で扱ったのは広義のスギノリ目に相当する。

Grateloupia filicina (Lamouroux) J. Agardh (現在は *G. asiatica* Kawaguchi et Wang) や *G. prolongata* J. Agardh の異名として扱われてきた *Grateloupia subpectinata* Holmes を別種として復活させた。本種は肉厚で、幅の広い葉状体をもつこと、基部が円柱状にくびれる長い副出枝をもつことや細長い楕円体の助細胞をもつことで特徴づけられ、分子系統解析ではムカデノリ属 (*Grateloupia*) において *G. asiatica* とは遠い関係になった。

原記載以後、ほとんど調べられて来なかったアフリカ大陸西岸特産種 *Anatheca montagnei* Schmitz の特徴を、セネガル産の材料に基づいて明瞭にし、属としての独立性を証明した。本属の形態学的特徴がミリン科と一致することを明らかにし、それは分子系統学的解析によって裏付けられた。

セネガルから新種 *Meristotheca dakarensis* Faye et Masuda を記載した。本種は以下の特徴の組合せによって他の種と区別される: 1) 不規則に叉状分岐し、厚く肉質で丈夫な匍臥状葉状体をもつ (長さ 10-30 cm、厚さ 500-1200 μm)、2) 四分孢子囊始原細胞の基部と親細

胞の間に壁孔連絡がある、3) 配偶体は雌雄異株、4) 造果枝は2-4細胞(3細胞がふつう)で、基部細胞がまれに1細胞の側枝を生じる、5) 助細胞複合体が存在する、ならびに6) おびただしい数の突出した嚢果が偃臥状葉状体の背面に(腹面と縁辺には少数)形成される。

日本産トサカノリ (*Meristotheca papulosa* (Montagne) J. Agardh) の詳しい形態学的観察を行い、特徴を明らかにした。本種の外部形態は、藻体軸の長さ、分枝頻度、ならびに副出枝の数によって大きく変異することが知られていたが、その分類学的意義については未検討であった。さまざまな形態を示す標本からDNAを抽出して行った分子系統解析によって、それらが同一種であることが明らかになった。また、4つの特徴においてオーストラリア産の *M. papulosa* とは異なることが判明した: 1) 助細胞複合体が存在する、2) 嚢果が軸の縁辺だけではなく、低頻度ではあるが縁辺に生じる副出枝や軸の表面にも形成される、3) 嚢果に高頻度で刺状突起が形成される、ならびに 4) 四分胞子嚢始原細胞の基部と親細胞の間に壁孔連絡がある。本種の基準標本産地であるイエメン(紅海)産の標本を詳しく調べる必要が生じている。

短い記載のみでその特徴が不明瞭であった日本および日本近海の固有種キクトサカ (*Meristotheca coacta* Okamura) について詳しい形態学的観察を行い、それらの特徴を明らかにした: 1) さまざまな形の裂片に分かれるか、不規則に叉状分枝した覆瓦状匍匐葉状体をもつ(時に縁辺に鋸歯状突起がある)、2) 四分胞子嚢始原細胞の側部と親細胞の間に壁孔連絡がある、3) 配偶体は雌雄異株、4) 助細胞複合体が存在する、ならびに 5) 突出した嚢果は葉状体縁辺と縁辺に生じる副出枝(時に背面)に形成される。

Meristotheca 属の特徴を把握することによって、形態的に類似していた *Meristiella* 属の再評価を行った。両属は従来、以下の3つの形質において区別されていた。(1) *Meristotheca* 属の造果枝と助細胞は少し隆起したネマテシアに形成されるのに対して、*Meristiella* 属のそれらは隆起しない部分に形成される — 本研究で隆起しない部分から少し隆起した状態を経て突出した嚢果へと連続的に発達していくことが確認された(このような発達過程を経る構造の中間状態をネマテシアと呼ぶのが不适当であることも指摘した)。(2) *Meristotheca* 属には助細胞複合体が存在しないが、*Meristiella* 属にはある — 本研究で *M. dakarensis*、トサカノリやキクトサカにおいても助細胞複合体が存在することを示した。(3) *Meristotheca* 属の嚢果には刺状突起がないが、*Meristiella* 属のそれらにはある — 本研究でトサカノリにそのような突起のあることを示した。2つの属を区別するために採用されてきた3つの形質はいずれも識別形質にはなり得ないことを示した。これに系統解析の結果を加えて、*Meristiella* 属を *Meristotheca* の異名とし、次の新組合せを行った: 1) *Meristotheca echinocarpa* (Areschoug) Faye et Masuda、2) *Meristotheca gelidium* (J. Agardh) Faye et Masuda、ならびに *Meristotheca schrammii* (P. Crouan et H. Crouan) Faye et Masuda。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 増 田 道 夫
副 査 教 授 本 村 泰 三
副 査 助 教 授 堀 口 健 雄

学 位 論 文 題 名

A systematic study of some foliose red algal families in the Gigartinales

(紅藻スギノリ目の葉状藻体をもつ二三の科の系統分類学的研究)

多様な形態と生殖器官の構造をもつ多くの科から構成されている広義のスギノリ目 (*Gigartinales sensu lato*) の細分化を再検討すると共に、比較形態学と分子系統解析によって、ムカデノリ科 (*Halymeniaceae*) とミリン科 (*Solieriaceae*) の分類群、特に後者のグループの属と種の特徴と類縁関係を明らかにしている。系統解析には世界的にデータが蓄積されている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、以下の特筆すべき知見を得ている。

Grateloupia filicina (Lamouroux) J. Agardh (現在名は *G. asiatica* Kawaguchi et Wang) や *G. prolongata* J. Agardh のシノニムとして扱われてきた *Grateloupia subpectinata* Holmes を、①肉厚で、幅の広い葉状体をもつこと、②基部が円柱状にくびれる長い副出枝をもつこと、③細長い楕円体の助細胞をもつこと、④分子系統解析ではムカデノリ属 (*Grateloupia*) において *G. asiatica* とは遠い関係になることから、別種として復活した。

原記載以後、ほとんど調べられて来なかったアフリカ大陸西岸固有種 *Anatheca montagnei* Schmitz の特徴を、セネガル産の材料に基づいて明確にし、属としての独立性を明らかにして、その形態学的特徴がミリン科に所属すべきであることを証明した—それは分子系統学的解析によって裏付けられた。

セネガルから新種 *Meristotheca dakarensis* Faye et Masuda を記載した。本種は①不規則に叉状分岐し、厚く肉質で丈夫な偃臥状葉状体をもつ、②四分孢子嚢始原細胞の基部と親細胞の間に壁孔連絡がある、③配偶体は雌雄異株、④造果枝は 2-4 細胞 (3 細胞がふつう) で、基部細胞がまれに 1 細胞の側枝を生じる、⑤助細胞複合体が存在する、ならびに⑥おびただしい数の突出した嚢果が偃臥状葉状体の背面に形成される特徴を持っている。

日本産トサカノリ [*Meristotheca papulosa* (Montagne) J. Agardh] の外部形態は、藻体軸の長さ、分岐頻度、ならびに副出枝の数によって大きく変異することが知られていたが、その分類学的意義については未検討であった。さまざまな形態を示す標本から DNA を抽出して行った分子系統解析によって、それらが同一種であることを明らかにしている。また、短い記載のみでその特徴が不明瞭であった日本および日本近海の固有種キクトサカ (*Meristotheca coacta* Okamura) についても詳しい形態学的観察を行い、それらの特徴を明らかにしている。

Meristotheca 属の特徴を把握することによって、形態的に類似していた *Meristiella* 属の再評価を行った。従来両属を区別するために採用されてきた 3 つの形質、①ネマテシアの有無、②助細胞複合体の有無、ならびに③嚢果の刺状突起の有無はいずれも識別形質にはなり得ないことを示

し、これに系統解析の結果を加えて、*Meristiella* を *Meristotheca* のシノニムとし、次の新組合せを
発表した: 1) *Meristotheca echinocarpa* (Areschoug) Faye et Masuda, 2) *Meristotheca gelidium* (J. Agardh)
Faye et Masuda, ならびに *Meristotheca schrammii* (P. Crouan et H. Crouan) Faye et Masuda。

以上を要するに、著者は形態学的観察と分子系統学的解析に基づいてスギノリ目の中の特にミ
リン科植物の属並びに種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。