

学 位 論 文 題 名

A systematic study of the Japanese Nemaliales (Rhodophyta),  
with special reference to the genus *Galaxaura*

(日本産紅藻ウミゾウメン目, 特にヒラガラガラ属の系統分類学的研究)

学位論文内容の要旨

ウミゾウメン目 (Nemaliales) は世界中の熱帯・温帯海域に広く分布している紅藻である。本目の分類についてはこれまで、藻体の外部形態、体構造、造果枝の形成部位、造胞系の発達様式などの形質が用いられてきたが、それらの形質の分類学的評価には異論も多く、科の定義や種の区別に曖昧さがあった。本論文は形態学的観察ならびに分子系統学的手法により、科、属、ならびに種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。

*Galaxaura* 属における四分胞子体と配偶体の二型性は 1910 年代から指摘されていた問題であるが、培養実験によって正常な形態を得ることと生殖器官を形成させることの困難さのために直接の証明ができなかった。申請者は葉緑体にコードされている *rbcl* (リブローソム 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) 遺伝子と Rubisco spacer (*rbcl-rbcS* 遺伝子間のスペーサー領域)、核にコードされている ITS1 (18S と 5.8S rRNA 遺伝子間のスペーサー領域) の塩基配列の比較ならびに形態観察に基づいて 8 種の配偶体と四分胞子体を確定し、6 種について再記載を行った。

外部形態はよく似ているが皮層構造が異なる 2 種、*Galaxaura apiculata* Kjellman (四分胞子体種) と *G. hystrix* Kjellman (配偶体種) について、*rbcl* と Rubisco spacer の塩基配列および個体内多型を考慮して ITS1 配列を比較した結果、3 領域それぞれが完全に一致したことから、上記 2 種が同一種における四分胞子体と配偶体であると判断した。さらに *G. apiculata* の近縁種であることが判明した *G. falcata* Kjellman および *G. papillata* Kjellman それぞれについても、DNA の塩基配列の比較によって二型性を確認する方法が有効であることを示した。

*Galaxaura articulata* Tanaka と *G. kjellmanii* Weber-van Bosse はともに四分胞子体世代が不明であったが、日本産の材料からそれぞれの種に対応する四分胞子体世代を初めて確認した。また、軸が偏平となる *Galaxaura* 属の多くは *Dichotomaria marginata* (Ellis et Solander) Lamarck のシノニムとされてきたが、日本産とオーストラリア産の *rbcl* 配列を解析し、本種が複数種を含んでいることを示した。

*Galaxaura subfruticulosa* Chou (四分胞子体種) と *G. cuculligera* Kjellman (配偶体種) が同一種であることを示した。本種は、1) 四分胞子体が長短 2 種類の同化系に覆われる、2)

同化長糸は 5–12 細胞 (110–320  $\mu\text{m}$ )、同化短糸は 2–3 細胞、3) 同化短糸の頂端細胞は球形で、基部細胞よりも小さい、4) 配偶体上部は無毛となる、ならびに 5) 軸上部の外皮層は 1 細胞層で、その細胞は多角形 (表面観)・レンズ状 (断面) の特徴を示す。また本種は *G. rugosa* (Ellis et Solander) Lamouroux のシノニムとされていたが、四分胞子体に見られる同化糸の輪生様式が異なることから別種であると判断した。*Galaxaura rugosa* の基準標本産地であるカリブ海産の標本を調べる必要があることを指摘した。

同様に、四分胞子体種の *Galaxaura divaricata* (Ellis et Solander) Huisman et Townsend と配偶体種の *G. elongata* J. Agardh が同一種であることを明らかにした。皮層部における二型は *G. cuculligera* で見られたのと同様であった。*G. cuculligera* との違いは、1) 同化長糸がより長い (9–42 細胞, 280–1400  $\mu\text{m}$ ) ことと、2) 同化短糸の頂端の細胞はピラミッド形で、基部の細胞よりも大きいことであった。

*Galaxaura* 属は、1) 藻体全体を同化糸が覆う四分胞子体と藻体上部が無毛の配偶体 (外皮層は 1 細胞層) で皮層構造が異なり、四分胞子嚢が同化糸の頂端もしくは側面から柄細胞を伴わず直接形成される群と、2) 四分胞子体 (外皮層は必ず 2 細胞層) と配偶体 (外皮層は 1 細胞層もしくは 2 細胞層) で皮層構造が異なり、四分胞子嚢が柄細胞を伴って外皮層内側の細胞の側面から形成されるかあるいは外皮層外側の細胞の頂端から形成される群に分かれる。このうち、後者を *Dichotomaria* 属とする提案が LSU rDNA (大サブユニット rRNA 遺伝子) を解析したオーストラリアの研究グループから出された。申請者は *rbcl* と 18S rDNA を用いた分子系統解析によって彼らの論文を支持する結果を得て、5 種をこの属に移した: 1) *Dichotomaria apiculata* (Kjellman) Kurihara et Masuda, 2) *Dichotomaria articulata* (Tanaka) Kurihara et Masuda, 3) *Dichotomaria falcata* (Kjellman) Kurihara et Masuda, 4) *Dichotomaria kjellmanii* (Weber-van Bosse) Kurihara et Masuda, ならびに 5) *Dichotomaria papillata* (Kjellman) Kurihara et Masuda。

ウミゾウメン目の *rbcl* 系統樹は形態形質に基づく分類体系にも、LSU rDNA 系統樹にも一致することはなく、また形成された多くのクレードは低い確率でしか支持されなかった。その原因は 1) ピレノイドの有無、2) 塩基置換の飽和、3) 短期間の放散などが考えられ、*rbcl* 配列は科間の類縁関係を推定するには有効な分子マーカーとは言えないと結論づけた。一方、18S rDNA 系統樹では、ガラガラ科 (*Galaxauraceae*)、フサノリ科 (*Scinaiaceae*) と広義のコナハダ科 (*Liagoraceae sensu lato*) に相当する 3 群が認められた。フサノリ科はごく最近広義のガラガラ科から分離された新科だが、本科の独立性を再検討した結果、以下の理由により否定された: ①広義のガラガラ科が分子系統解析で統計学的に強く支持されている、②広義のガラガラ科は果孔を伴う嚢果を形成する、ならびに③LSU rRNA 遺伝子に group I intron が介在している。

# 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 the Japanese Nemaliales (Rhodophyta), with special reference to the genus *Galaxaura*

(日本産紅藻ウミゾウメン目、特にヒラガラガラ属の系統分類学的研究)

紅藻ウミゾウメン目の形態学的観察並びに分子系統学的手法による系統分類学的研究を行い、本目の科と属の定義と類縁関係を明らかにし、特に *Galaxaura* 属の配偶体と四分胞子体の二型性を世界で初めて証明していることや *Dichotomaria* 属の確立が示すように、注目すべき多くの新知見を含んでいる。

申請者は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) 遺伝子と Rubisco spacer (*rbcL-rbcS* 遺伝子間のスペーサー領域)、核にコードされている ITS1 (18S と 5.8S rRNA 遺伝子間のスペーサー領域) の塩基配列の比較ならびに形態観察に基づいて 8 種の配偶体と四分胞子体の二型性を証明し、各々の種の特徴を明確にして、再記載を行った。

*rbcL* 遺伝子と 18S rRNA 遺伝子を用いた分子系統解析によって *Galaxaura* 属は、単系統群とはならず 2 群に分かれることを示し、それら 2 群の形態学的特徴を把握した: 1) 藻体全体を同化糸が密に覆う四分胞子体と藻体下部のみを覆う (上部は無毛) 配偶体 (外皮層は 1 細胞層) で皮層構造が異なり、四分胞子嚢が同化糸の頂端もしくは側面から柄細胞を伴わず直接形成される群と、2) 四分胞子体 (外皮層は必ず 2 細胞層) と配偶体 (外皮層は 1 細胞層もしくは 2 細胞層) で皮層構造が異なり、四分胞子嚢が柄細胞を伴って外皮層内側の細胞の側面から形成されるかあるいは外皮層外側の細胞の頂端から形成される群。このうち、後者はオーストラリアの研究グループがごく最近復活した *Dichotomaria* 属と一致し、5 種をこの属に移した: 1) *Dichotomaria apiculata* (Kjellman) Kurihara et Masuda, 2) *Dichotomaria articulata* (Tanaka) Kurihara et Masuda, 3) *Dichotomaria falcata* (Kjellman) Kurihara et Masuda, 4) *Dichotomaria kjellmanii* (Weber-van Bosse) Kurihara et Masuda, ならびに 5) *Dichotomaria papillata* (Kjellman) Kurihara et Masuda.

ウミゾウメン目の *rbcL* 系統樹は形態形質に基づく分類体系にも、LSU rRNA 遺伝子系統樹にも一致することはなく、また形成された多くのクレードは低い確率でしか支持されなかったことの原因として、①ピレノイドの有無、②塩基置換の飽和、③短期間の放散などを考え、*rbcL* 配列は科間の類縁関係を推定するには有効な分子マーカーではないと結論づけている。一方、18S rRNA 遺伝子系統樹では、ガラガラ科 (*Galaxauraceae*)、フサノリ科 (*Scinaiceae*) と広義のコナハダ科 (*Liagoraceae sensu lato*) に相当する 3 群が認められた。フサノリ科は、ごく最近広義のガラガラ科から分離された新科だが、申請者の解析結果はフサノリ科の独立性を以下の理由によって否定している: ①広義のガラガラ科が分子系統解析で統計学的に強く支持されている、②広義のガラガラ科は果孔を伴う嚢果を形成する、ならびに③LSU rRNA 遺伝子に group I intron が介在している。

以上を要するに、著者は形態学的形質に分子系統学的解析を加えて、ガラガラ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。