

藤田大介：無節サンゴモの属レベルの同定について
—Woelkerling の検索表の紹介—

Daisuke Fujita: For the identification of genera of nongeniculate Corallinaceae
—Introduction of Woelkerling's dichotomous key—

Key Index Words: Corallinaceae—dichotomous key—genera—identification—taxonomy.
Daisuke Fujita, Toyama Prefectural Fisheries Experiment Station, Namerikawa, Toyama, 936 Japan

無節サンゴモは藻体に炭酸カルシウムを沈着し、化石として残り易いので系統進化学的に興味深いだけでなく、サンゴ礁や磯焼け等に関連する生物として生態学的にも重要な存在である (Litler 1972, Johansen 1981, 正置 1984, Steneck 1986)。最近わが国でも様々な観点から無節サンゴモに興味を持つ人が増えてきているようで、その分類や性質について問い合わせを受けることが多くなった。

無節サンゴモについて諸実験を行おうとする際に大きな障害となるのは、種の同定が困難なことである。日本産無節サンゴモの同定には日本海藻誌 (岡村 1936) 及び Masaki (1968) が大いに参考になるものの、未記載種や日本における未報告種もたくさんあるほか、タイプ標本との比較が十分に行われていないなどの理由で、種のレベルの分類には問題が多い。しかし、実際には種名とまでいかななくても、せめて属名がわかれば、それなりに研究成果を公表できる場合も多い。ところが、無節サンゴモの場合、これまでに設立された属が多過ぎ、各属の概念が曖昧で、研究者によっても捉え方がまちまちであったため、専門家でも悩むことが多かった。

このような状況の中で、最近オーストラリアの La Trobe 大学の Woelkerling 教授が中心となって、無節サンゴモの属レベルの本格的な見直し、特に各属の基準種のタイプ標本の詳細な観察に基づく大幅な整理統合が行われた。その成果は *The Coralline Red Algae—An Analysis of the Genera and Subfamilies of Nongeniculate Corallinaceae—* と題する労作 (Woelkerling 1988) に集大成され、一応の区切りがついた感がある。まだ未整理の部分 (日本産のものではレプトフィツム属 *Leptophyllum*) も残されているほか、属によっては基準種を中心とした少数種についてしか調べられていない場合もあるので、今後更に多くの種について知見を得ていく必要があるが、著書の中の亜科及び

属レベルの検索表は現時点において非常に貴重なものである。ただ無節サンゴモの形態を表す用語には特殊なものも多く、私自身がこの類の研究を始めた頃、本誌に紹介された解説 (千原 1969) が大変参考になった経験もある。そこで、僭越ながら Woelkerling 教授に彼が作製した検索表を日本語で紹介させていただけるようお願いしたところ快くお許し下さった。

この検索表は四分孢子体または二分孢子体の内部形態に基づくもので、成熟した孢子体が得られれば属レベルの同定は可能である。以前は内部構造の観察のために面倒な脱灰処理を経た切片作製を行わなければならなかった。最近では自然乾燥させた標本を走査型電子顕微鏡 (SEM) によって観察すれば良くなったので随分と楽になったものである。なお、Woelkerling 教授は無節サンゴモ類の内部構造を、これまで伝統的に用いられてきた組織の層 (すなわち、基層、中層及び表層) としてではなく、細胞系の集合体として理解することを提唱し、いくつかの用語を新たに導入して検索表にもこれらを用いている。ここでは検索表の理解に必要な最小限度の説明を加えるが、著書の中では豊富に写真が取り入れられ、こまめに引用されていて非常にわかりやすくなっている。是非直接手にとって参照していただきたい。検索表の中で、チタノデルマ属 *Titanoderma* (=ノリマキ属 *Dematolithon*) はその後 Campbell and Woelkerling (1990) によってイシゴロモ属 *Lithophyllum* の同物異名 (synonym) とされたのでここでは 4b の項を Woelkerling 教授に御教示いただいたとおりに修正し、それ以下の番号もずらしてある。

Woelkerling 教授が提案した用語の説明

1. 背腹性のある藻体の内部構造について

①—組織性 (monomeric)

単一の擬柔組織系で、繰り返して分岐する細胞系で構成され、各細胞系は、藻体表面に多少とも平行に走っ

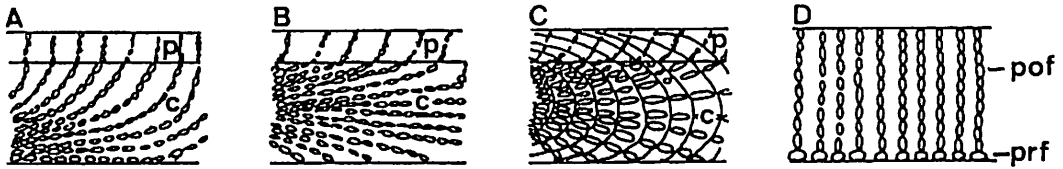


Fig. 1. Comparative diagram of monomeric and dimerous plants of nongeniculate Corallinaceae. A-C, monomeric plants; D, dimerous plants composed of primigenous (prf) and postigenous (pof) filaments. Cores of A, B and C are said to be unidirectional, plumose and coaxial, respectively. c, core; p, peripheral region.

て中核構造 (core) を形成した後、外側に屈曲して周縁部域を形成する。中核構造は細胞糸の配列状態によって羽状 (plumose)、単一方向性 (unidirectional) 及び共軸 (coaxial) の三様式が区別される (Fig. 1A-C)。

②二組織性 (dimerous)

互いに多少とも直角に配列する明瞭な二種類の細胞糸 (すなわち初生的細胞糸及び後生的細胞糸) から成り、中核構造と周辺部域の区別はない (Fig. 1D)。

ほとんどの属では一組織性または二組織性のいずれか一方の性質を示すが、インゴロモ属 *Lithophyllum* 及びスポンギテス属 *Spongites* では同一藻体の中で両方の性質を持ち合わせることがある。また突起 (protuberance) を生じる種では、本体が一組織性であっても二組織性であっても、突起の部分は常に一組織性となっている。

2. 二組織性藻体の細胞糸について

①初生的細胞糸 (primigenous filament)

二組織性藻体を構成する細胞糸のうち、背腹性のある藻体の場合には藻体の最も腹側に位置する一細胞層 (メタマストフォラ属 *Metamastophora* の老成体では体軸内部に埋まる)、左右相称の藻体 (テナレア属 *Tenarea*) の場合には中央の二細胞層を成す細胞糸群で、発芽中の胞子から直接生じると考えられる。いずれの場合も一つの平面を成して存在し、藻体の横方向あるいは縦軸方向の成長に寄与する。属によっては、初生的細胞糸を構成する全部あるいは一部の細胞が細長くなっていることがある。このような細胞は柵状細胞 (palisade cell) と呼ばれ、第一次原形質連絡孔を有する細胞壁が側壁よりもはるかに長く (通常 2-4 倍) なっている (Fig. 2)。

②後生的細胞糸 (postigenous filament)

二組織性藻体を構成する細胞糸のうち、初生的細胞糸の各細胞から二次的に多少とも直角に生じる細胞糸群で、藻体の厚さを増す方向の生長に寄与する。ふつう、初生的細胞糸の背側にのみ生じるが、メタマスト

フォラ属の老成体では腹側にも生じる。植物着生性の種ではあまり発達しない。

3. 円柱状細胞 (columnar cell)

検索表の中には直接用いられていないが、藻体の大部分を構成する細長い細胞に対してこの名が付けられ

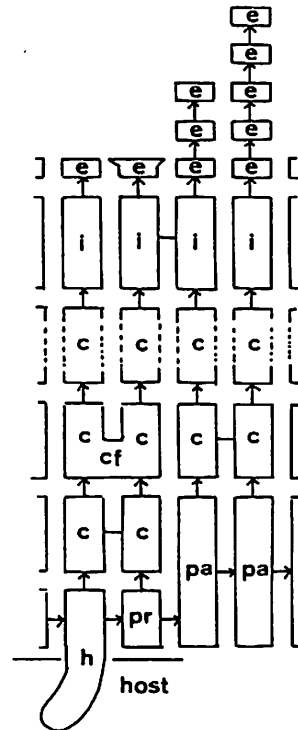


Fig. 2. Composite diagram of cells and filaments as seen in longitudinal sections/fractures of dimerous plants. No one species or genus contains all of these structures. c, columnar cell; cf, cell fusion; e, epithelial cell (single, with flared rim, and multilayered, respectively from the left); h, haustorium; i, vegetative initial; pa, palisade cell (elongated primigenous cell); pr, (usual) primigenous cell. Arrows show primary pit-connections, and lines between contiguous filaments, secondary pit-connections.

た。円柱状細胞は第一次原形質連絡孔を有する細胞壁よりも側壁の方がはるかに長く（通常2-4倍）なっているものである（Fig. 2）。円柱状細胞は細胞糸の伸びる方向に細長いのであり、初生的細胞糸に見られる柵状細胞とは細長くなる向きが異なる。

四分孢子体／二分孢子体に基づく無節サンゴモの亜科及び属レベルの検索表（これまで日本に分布することが知られている属については属名の後ろに★印をつけた）

- 1 a. 四分孢子／二分孢子生殖器巢は単孔の屋根（Fig. 3A-C）をもつ
 - 2 a. 隣接細胞糸間では各細胞は主として第二次原形質連絡孔（Fig. 2）によって連絡する（Lithophylloideae イシゴロモ亜科）
 - 3 a. 藻体は扁平な枝で構成されるが、枝の内部構造は左右相称で、その中央には柵状細胞（Fig. 2）から成る2列の初生的細胞糸が存在する……………*Tenarea* テナレア属
 - 3 b. 藻体は様々な形態をとるが、内部構造では細胞糸が背腹性（dorsiventral）をもっているか、または放射状（radial）に配列しており、中央に柵状細胞から成る2列の初生的細胞糸が存在することはない
 - 4 a. 吸根（haustoria, Fig. 2）が存在し、細胞糸のうち最も腹側の層の細胞から生じて宿主細胞に侵入する；藻体は（色素を欠くために）白色；イシゴロモ属の種に「寄生」していると言われている；ふつう成熟個体は最大径でも1 mm 以下である……………*Ezo* シズクイシゴロモ属★
 - 4 b. 吸根は存在しない；藻体は生時には（太陽光で色あせた標本を除き）ふつう色素を有する；植物体は独立栄養植物；ふつう成熟個体は最大径で2 mm* 以上になる……………*Lithophyllum* イシゴロモ属★
 - 2 b. 隣接細胞糸間では各細胞は主として細胞融合（cell fusion, Fig. 2）によって連絡するか、連絡構造を欠くように見える
 - 5 a. 各四分孢子囊／二分孢子囊は頂端栓（apical plug, Fig. 3B）を有し、これらがまとまって
- 孢子囊放出前に生殖器巢孔を塞ぐ；生殖器巢の屋根は一層の細胞層から成る；細胞間の連絡構造を欠く（Choreonematoideae イシゴロモ科）……………*Choreonema* イシゴロモ属★
- 5 b. 四分孢子囊／二分孢子囊は頂端栓を欠く；生殖器巢の屋根は二層またはそれ以上の細胞層から成る；隣接細胞糸間では各細胞は細胞融合によって連絡する（Mastophoroideae イシノハナ亜科）
 - 6 a. 栄養組織は植物内生性で、表層細胞（epithallial cell）を欠く；吸根を有する……………*Lesueuria* レスエウリア属
 - 6 b. 栄養組織は基質着生性または非着生性で、（稀に例外はあるが）表層細胞を有する；吸根を欠く
 - 7 a. 体全体にわたって柵状細胞から成る顕著な初生的細胞糸の層を有する（注1）
 - 8 a. 藻体は生殖器巢付近や分岐点のような特別な場合を除けばほとんど2-3（-5）層の細胞から成る；偏在または局在する細胞粘質物及び、または仮根によって基質に固着するか非着生性
 - 9 a. 四分孢子／二分孢子生殖器巢は中央部に小柱（columella）を有し（Fig. 3C）、屋根は周縁部の細胞糸から形成される；孢子囊は生殖器室の周縁部に限られて生じる……………*Mastophora* イシノハナ属★
 - 9 b. 四分孢子／二分孢子生殖器巢は中央部の小柱を欠き、屋根は孢子囊原基間に散在する細胞糸から形成される；孢子囊は生殖器室の床全体に散らばって生じる……………*Lithoporella* ウロコイシ属
 - 8 b. 藻体は少なくとも古くなった部分では多数の細胞層で構成される；限られた付着器によって一点で基質に固着し、明瞭な柄を生じる……………*Metamastophora* メタマストフォラ属
 - 7 b. 体は柵状細胞から成る初生的細胞糸の層を欠くが、細長い細胞がパッチとなって局在することがある（注1）
 - 10 a. 藻体は多少とも体表面に平行に配列する細胞糸の共軸構造（弓なりに曲

* 原著では5 mm となっているが、小型種の多いチタノデルマ属が含まれたことにより2 mm と訂正された。

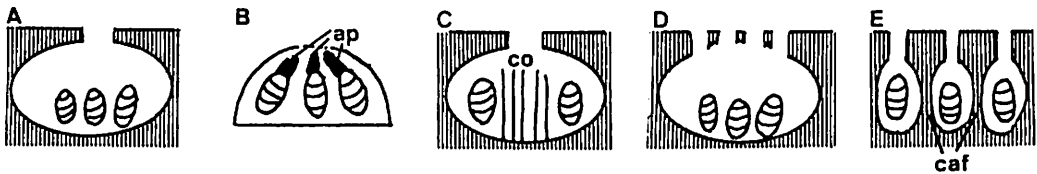


Fig. 3. Tetrasporangial/bisporangial conceptacles (representatively drawn as tetrasporangial here) of nongeniculate Corallinaceae. A-C, conceptacles with uniporate roofs; D-E, conceptacles with multiporate roofs. Note that tetrasporangia possessing apical plugs (ap) in B, existence of central columella (co) in C, and groups of clarified filaments (caf) in E.

- がった細胞の層から成る部分, Fig. 1C) を有する
 ……*Neogoniolithon* イシノミモドキ属★
- 10b. 藻体は細胞糸の共軸構造を欠く
- 11a. 藻体の栄養組織はふつう表面から見える (注2)
- 12a. 発芽盤の中心要素は4細胞から成る; 初生的細胞糸に毛生細胞 (trichocyte) が存在する場合は細胞糸の末端に位置する
 ……*Fosliella* イボモカサ属★
- 12b. 発芽盤の中心要素は8細胞から成る; 初生的細胞糸に毛生細胞が存在する場合, 正常なものは細胞糸に介生的に生じる
 ……*Pneophyllum* モカサ属★
- 11b. 藻体の栄養組織は成熟時にはふつう10細胞層もしくはそれ以上厚くなる; 細胞糸の腹側最下層は藻体縁辺部を除けば表面から見えない (注2)
 ……*Spongites* スポンジテス属★
- 1 b. 四分孢子/二分孢子生殖器巢の屋根は多孔 (Fig. 3D-E) である (*Melobesioideae* サビ亜科)
- 13a. 藻体は樹木状で扇型; 平たく分岐したりボン状の上昇または直立する軸から成るが, この軸は明瞭な付着器, 扁平もしくは偏圧した柄から生じる
 ……*Mastophoropsis* マストフォロプシス属
- 13b. 藻体は樹木状にも扇型にもならない; 様々な形態を呈するが, 分岐したりボン状の軸を生じることがなく, 明瞭な付着器から立ち上がったたり扁平もしくは偏圧した柄を持つこともない。ただし, 付着柄 (attachment stalk) を生じることがある
- 14a. 藻体構造は二組織性 (Fig. 1D); 縦断面では初生的細胞糸の単一層があってこれから後生的細胞糸が背側へ向かって立ち上がるように見える ……*Melobesia* サビ属★
- 14b. 藻体構造は一組織性; 縦断面では分岐した細胞糸の単一系から構成されているように見え, 細胞糸のうちのある部分が中央あるいは腹側に位置する中核構造を形成し, 残りの部分が藻体表面へ向かって外側に屈曲して周縁部を形成する
- 15a. 末端の表層細胞の外側の細胞壁は平らでフレア状の縁 (flared rim, Fig. 2) をもつ
- 16a. 四分孢子/二分孢子生殖器巢は明らかに局在する; 成熟した孢子嚢は1生殖器室あたり複数個生じ, 永続性のある石灰化した細胞糸によって互いに仕切られることはない; 細胞融合が存在する; 第二次原形質連絡孔は知られていない
 ……*Lithothamnion* イシモ属★
- 16b. 四分孢子/二分孢子生殖器巢は散在する; 生殖器室には孢子嚢の間に一群の石灰化した細胞糸 (Fig. 3E) がある; 細胞融合が優越して存在するが, 第二次原形質連絡孔も存在する
 ……*Sporolithon* スポロリトン属★
- 15b. 末端の表層細胞の外側の細胞壁は丸くなるか平坦で, フレア状の縁をもつことはない。
- 17a. 吸根が存在し, 基底の細胞糸層の細胞から生じて宿主の細胞に侵入する; 藻体は色素が欠落しているために白い; 植物体は他の無節サンゴモ上に「寄生」と言われている; 成熟個体はふつう最大径でも1 mm 以下…*Kvaleya* クヴァレヤ属
- 17b. 吸根はない; 藻体はふつう生時には (太

陽光で色あせた標本を除き) 色素を有する; 植物体は独立栄養植物; 成熟個体はふつう最大径で 5 mm 以上となる

18a. 藻体は細胞糸の共軸構造(弓なりに屈曲した細胞の層)が顕著である
……*Mesophyllum* エダウチイシモ属★

18b. 藻体は細胞糸の羽状(plumose)構造(Fig. 1B)もしくは単一方向(unidirectional)構造(Fig. 1A)が顕著である

19a. 細胞伸長は大部分が栄養分裂細胞(vegetative initial, Fig. 2)内で起こる(すなわち栄養分裂細胞が伸長してから分裂が起こる; このため栄養分裂細胞は通常これから直接生じた細胞と同じ長さであるか、これらよりも長くなっている); 生殖器巢原基(conceptacle primordia)は表層細胞の下の栄養分裂細胞から直接生じる

20a. 中核構造の隣接細胞糸間では細胞の融合にはふつう隣接する細胞壁のほんの小部分だけが関与している; 融合は藻体縦断面の走査電子顕微鏡観察では容易に認めることができるが、藻体縦断切片の光学顕微鏡観察では認めることが非常に難しい; 細胞糸はふつう体表面で表層細胞を1個ずつ生じて終わっている(注3)

……………*Synarthrophyton*

シンアルトロフィトン属

20b. 中核構造の隣接細胞糸間では細胞の融合にはふつう隣接する細胞壁の大部分が関与している; 融合は藻体縦断面/切片の走査電子顕微鏡及び光学顕微鏡のいずれの観察によっても認めることができる; ほとんどの種では各細胞糸はふつう体表面で2またはそれ以上の表層細胞を生じて終わっている(Fig. 2, 注3)

……*Clathromorphum* キタイシモ属★

19b. 細胞の伸長は大部分が栄養分裂細胞の下方で起こる(すなわち、栄

養分裂細胞の分裂後に、これに由来する細胞が栄養分裂細胞よりも長くなる; このため栄養分裂細胞はこれから生じて伸長が起こった細胞よりも短い); 生殖器巢原基は通常の栄養細胞から不定に生じる

……………*Phymatolithon*

フィマトリトン属★

(原注の要約)

注1: スポンギテス属では初生的細胞糸を構成する柵状細胞の大きさや形に大きな変異が見られ、種によっては柵状細胞層が藻体全体に及んでいる場合もあるので、未記載の別属である可能性も踏まえて、今後さらに検討が必要である。

注2: イボモカサ属とスポンギテス属、モカサ属とスポンギテス属の区別は今後さらに検討が必要である。特に藻体の厚さは変化に富むもので明瞭な境界はない。

注3: キタイシモ属とシンアルトロフィトン属は必ずしも表層細胞の層数で区別できるとは限らないので、今後さらに検討が必要である。

謝 辞

La Trobe 大学の Woelkerling 教授には著書中の検索表について日本語訳を許可し、その後の研究成果をふまえた修正案を御教示していただいたほか、図及びその説明文に目を通していただいた。また北海道大学の吉田忠生教授には本稿の御校閲を賜り、海洋生物環境研究所の馬場将輔博士には貴重なご意見をいただいた。上記の方々に深く感謝の意を表する。

文 献

- Cambell, S. J. and Wm. J. Woelkerling 1990: Are *Titanoderma* and *Lithophyllum* (Corallinaceae, Rhodophyta) distinct genera? *Phycologia* 29: 114–125.
- 千原光雄 1969. 最近のサンゴモの分類. 藻類 17: 113–121.
- Johansen, H. W. 1981. *Coralline Algae, A First Synthesis*. CRC Press, Florida.
- Littler, M. M. 1972. The crustose Corallinaceae. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 10: 311–347.
- Masaki, T. 1968. Studies on the Melobesioideae of Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 16: 1–80, pl. 1–79.

- 正置富太郎 1984. 無節サンゴモ. 藻類 32: 71-85.
岡村金太郎 1936. 日本海藻誌. 内田老鶴圃, 東京.
Steneck, R. S. 1986. The ecology of coralline algal
crusts: Convergent patterns and adaptive strategies.
Ann. Rev. Ecol. Syst. 17: 273-303.
Woelkerling, Wm. J. 1988. The Coralline Red Algae:

An Analysis of the Genera and Subfamilies of
Nongeniculate Corallinaceae. British Museum
(Natural History), London, and Oxford Univ.
Press, Oxford.

(936 滑川市高塚364 富山県水産試験場)