

# 日本産寒海性コンブ科植物の学名について

四ツ倉典滋

北海道大学北方生物圏フィールド科学センター室蘭臨海実験所 (051-0003 北海道室蘭市母恋南町 1-13)

Norishige Yotsukura: A review on nomenclature of laminariacean kelp growing in cold water areas of Japan. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 55: 167–172, November 10, 2007

Classification for the kelp has been traditionally based on gross differences in thallus morphology. However, it is not easy to establish which morphological characters actually correspond to evolutionary relationships. Recently, molecular phylogenetic analyses have been performed on the so-called advanced kelp species of the world, for the first time facilitating the construction of a natural classification system. When the results of molecular analyses by Yoon *et al.* (2001), Yotsukura (2005) and Lane *et al.* (2006) are considered comprehensively, it is necessary to recognize an additional genus, *Saccharina*, in the Laminariaceae, and to reorganize species of the genera *Cymathaere*, *Kjellmaniella* and *Laminaria* that grow in cold water areas of Japan into just two genera (*Laminaria* and *Saccharina*) as suggested by Lane *et al.* (2006).

*Key Index Words:* Japanese kelp, *Laminaria*, *Laminariaceae*, nomenclature, *Saccharina*

Muroran Marine Station, Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University, Muroran, Hokkaido, 051-0003 Japan

コンブ科植物 Laminariaceae は世界の主に寒帯域と温帯域におよそ 47 種生育することが知られている (Druehl *et al.* 1997)。そのうち、日本には北海道から鹿児島県の沿岸にかけて実に 27 もの種が分布しており、特に北海道沿岸、および東北北部の太平洋沿岸に分布の中心を持つ寒海性の種類は 19 種と著しく種多様に富んでいる (川嶋 1989a, 吉田 1998, 吉田ら 2005)。これらの多くは各地で豊かな“海の森”を形成し、海洋生態系の中で“一次生産”、“海棲動物の生活場”、“海洋環境の安定化”など重要な役割を果たしている一方、古くから主に食材として人々に利用され、北日本の主要な水産資源となっている (川嶋 1989a, 2004a, 長谷川 1959, 徳田ら 1987, 殖田ら 1963, 四ツ倉 2006)。

日本産の寒海性コンブ科植物は、一般に“生長段階”や“生育環境”の違いによる形態変異が著しいことが知られてきた (e.g. 川嶋 1989a)。そのため、種レベルの分類学的議論が長年にわたって続けられているが (川嶋 1991, 長谷川 1959, Okamura 1896, Yabu 1964, Yotsukura 2005, Yotsukura *et al.* 1999, 2006), 何れにしても、現在これらの種は形態的特徴から 6 属: コンブ属 *Laminaria*, ミスジコンブ属 *Cymathaere*, トロロコンブ属 *Kjellmaniella*, スジメ属 *Costaria*, アナメ属 *Agarum*, ネコアシコンブ属 *Arthrothamnus*, の何れかに取められ、属レベルでは明確に区別されている (川嶋 1989a, 吉田 1998, 吉田ら 2005)。ところが、これら属を分けるための安定

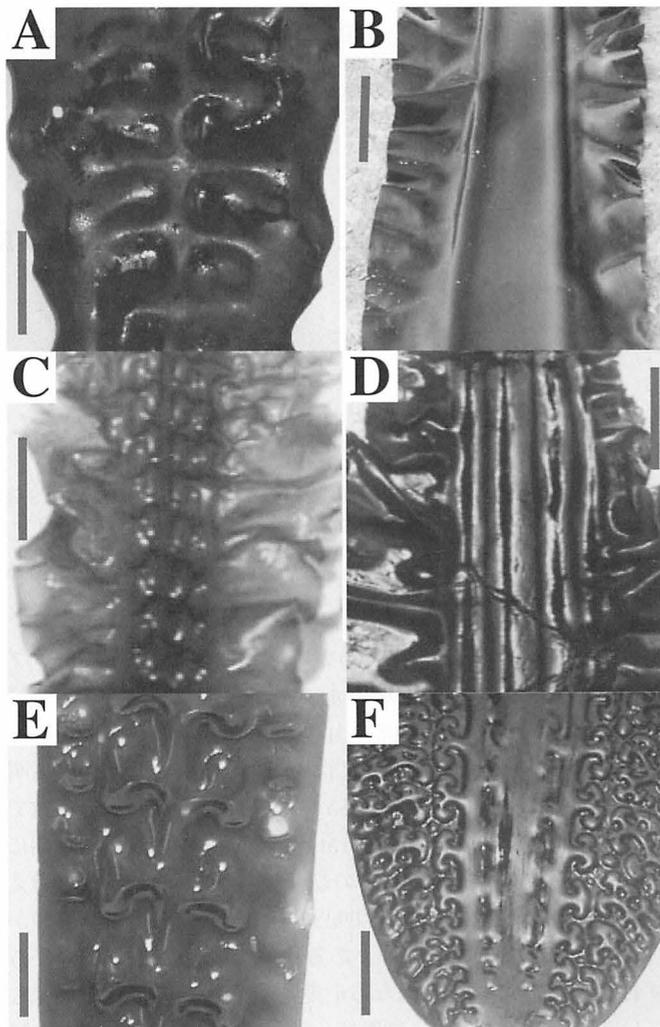


図1 日本産寒海性コンブ科植物の葉状部表面 A: エンドウコンブの凹凸紋様, B: マコンブ中帯部の山 (谷), C: カラフトトロロコンブ若体の凹凸紋様 (写真提供: 川嶋昭二博士), D: カラフトトロロコンブの隆起条 (溝), E: ガゴメ若体の凹凸紋様, F: ガゴメの龍紋 [Scale Bar=5 cm (A, F); 10 cm (B, C, D); 1 cm (E)]

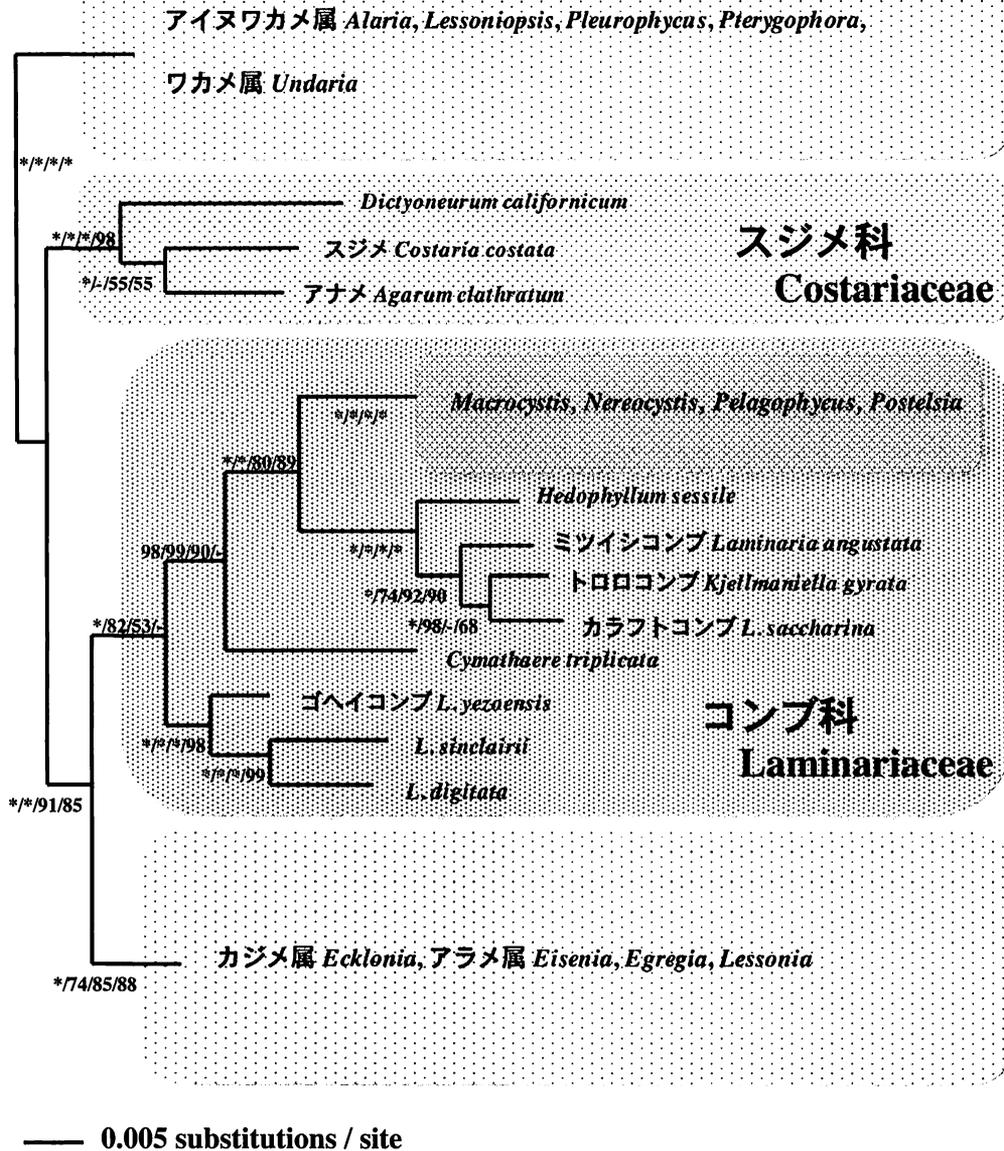
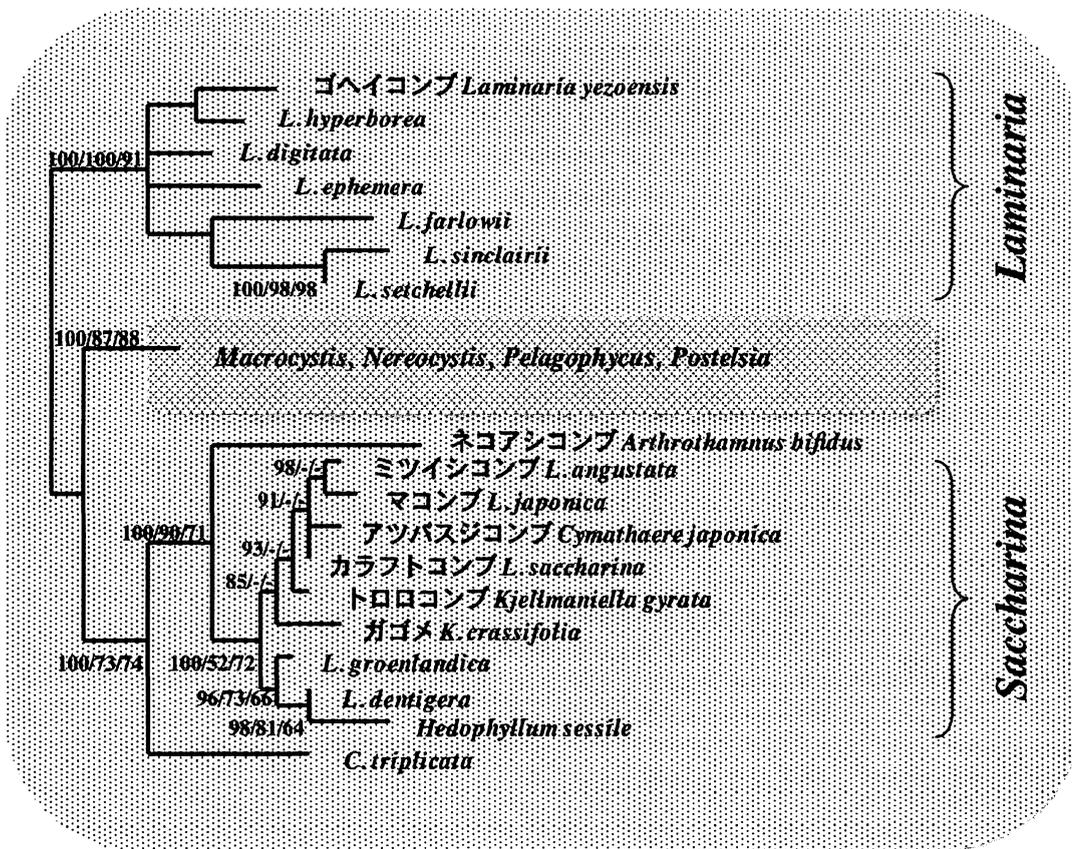


図2 コンブ目植物の分子系統樹 核ゲノム (LSU 領域, ITS 領域), 葉緑体ゲノム (RuBisCo operon 領域, RuBisCo spacer 領域), ミトコンドリアゲノム (nad6 領域のコードン 1 文字目と 2 文字目) の塩基配列の連結比較をもとにベイズ法で作成したもの。各分岐点の数値は, ベイズの事後確率/事後確率 (covarion モデル) /ブートストラップ値 (近隣結合法) /ブートストラップ値 (最大節約法) を示す。\*: full support, - : <50% support (Lane *et al.* 2006, Fig. 7 を改変)

形質と見なされている形態についても, 例えば, 「ミスジコンブ属の特徴である“葉状部を縦走する隆起条(溝): fold”は, コンブ属の“葉状体中帯部の山(谷)”が顕著に現れたものと考えられないか? (コンブ属には中帯部が全くないものから明瞭なものまで様々ある)」、あるいは「トロロコンブ属の特徴である“葉面に現れる龍紋: gyration”は, コンブ属の“葉面に生じる凹凸紋様: bullation”のひとつのバリエーションと考えられないか? (コンブ属には凹凸紋様を全く形成しないものから生涯形成するものまで様々ある)」といった疑問が少なからず存在する(図1)。如何なる形態形質が系統の違いを反映しているかを直ちに的確に判断することは容易ではないが, 今日

最新の知見を結集して分類体系を見直すことは上記疑問点を明らかにする糸口となる。これまで, 日本沿岸に生育する寒海性種については, その多くが日本, および日本とその周辺にのみ生育していることもあり, 日本産のなかで形態が比較され, 分類体系が築かれてきた(川嶋 1989b, 岡村 1936, 宮部 1902, Tokida *et al.* 1980, 吉田 1998)。しかし, 例えば, 広く世界に分布しているコンブ属植物が, 日本人に馴染みの深い“単葉状で中帯部をもつ種”ばかりではないことを考えると(e.g. Druhl 2000), 世界中の種に関する情報を集め, それらについて一定の理解を得たうえで日本産種についても体系作りをすることが必要である。



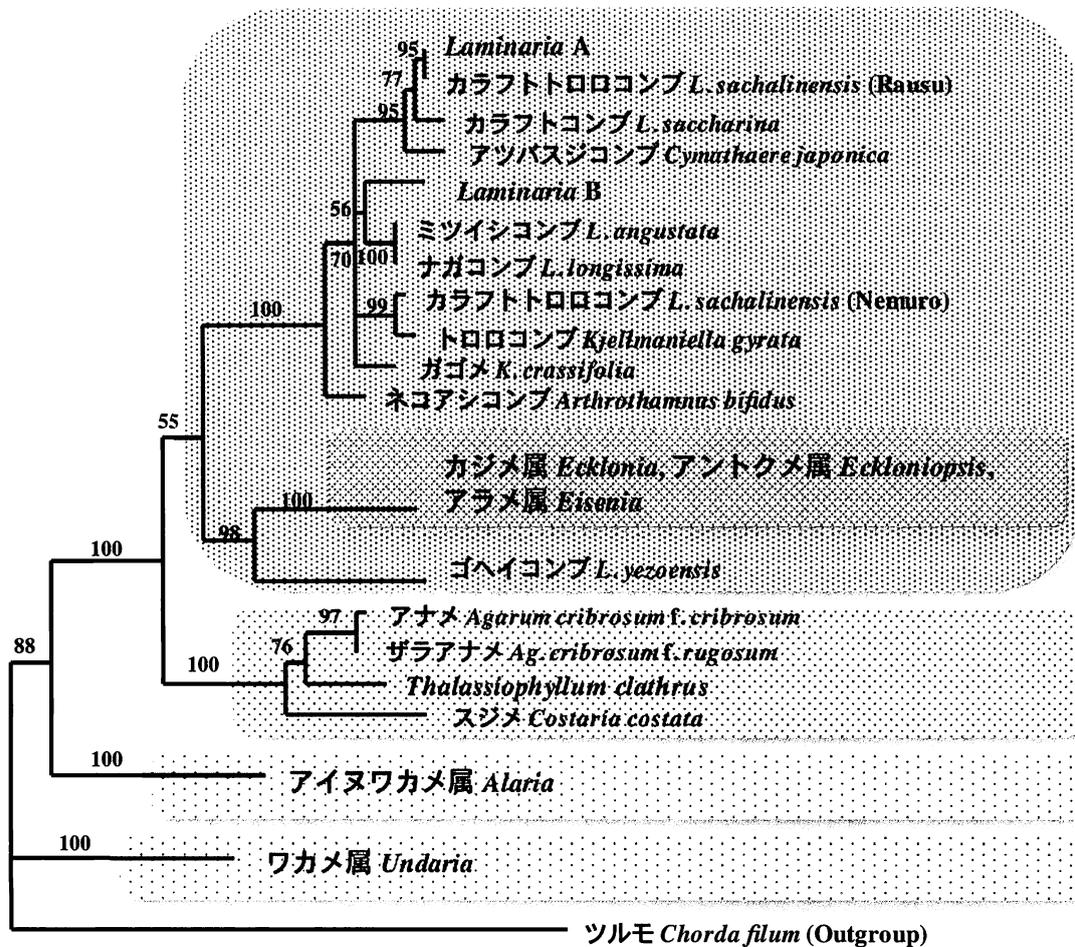
— 0.005 substitutions / site

図3 コンブ属植物およびその近縁分類群の分子系統樹 ITS領域の塩基配列の比較をもとにベイズ法で作成したもの。各分岐点の数値は、ベイズの事後確率/ブートストラップ値(近隣結合法)/ブートストラップ値(最大節約法)を示す。-:<50% support (Lane et al. 2006, Fig. 8(a)を改変)

ところで、分子系統解析は個体間の遺伝的変異を定量的に検出できることから、安定した形態形質に乏しいコンブ科植物の系統縁縁関係を論ずるうえで極めて有効である。本手法による解析は、材料として乾燥藻体の小片さえあれば生物情報を引き出すことができるうえ、得られた情報はデータベース化され、インターネットが利用できればいつでも即座に客観的データを比較することができる。そのような解析のし易さもあり、これまで断片的にしか形態情報の得られていない世界のコンブ科植物について、特定DNA領域の塩基配列データが集められ、属の再編を含めた科内の分類学的な議論が進められている (Druehl et al. 1997, Lane et al. 2006, Selivanova et al. 2005, Yoon et al. 2001, Yotsukura 2005, Yotsukura et al. 1999, 2006)。

Lane et al. (2006) は、コンブ目 Laminariales のなかで、所謂“advanced kelp”といわれる ALL3 科 [ALL: Alariaceae (チガイソ科), Laminariaceae, Lessoniaceae] について、これまで行われてきた解析結果をより包括的なものとするを目的に、核コードの“LSU領域”と“ITS領域”, 葉緑体コードの“RuBisCo operon領域”と“RuBisCo spacer領域”, ミトコンドリアコードの“nad 6”領域のDNA塩基配列比較をもとに系統解析(ベイズ法・近隣結合法・最

大節約法による系統樹作成)を行なっている。そのなかで、スジメ属とアナメ属は、*Dictyoneurum* や *Thalassiophyllum* とともに ALL とは異なる一つのクレードを構成することから、著者らはこれを ALL とは区別し、“扁平で、時に円柱形の茎状部を有し、葉面に孔または網目模様を生じる”形態特徴を示すスジメ科 Costariaceae の設立を提案した(図2)。一方で、報告では、コンブ属、ミスジコンブ属、トロロコンブ属、ネコアシコンブ属は、ジャイアントケルプと呼ばれる *Macrocyctis* や *Nereocystis* などとともにコンブ科クレードに収まるものの、科内においてコンブ属は2つのクレード (clade 1: *L. digitata* (Hudson) Lamouroux, *L. sinclairii* (Harvey ex Hooker et Harvey) Farlow, Anderson et Eaton, ゴヘイコンブ *L. yezoensis* Miyabe など; clade 2: ミツイシコンブ *L. angustata* Kjellman, *L. dentigera* Kjellman, カラフトコンブ *L. saccharina* (Linnaeus) Lamouroux など)に分かれることが示されている(図3)。著者は、これらコンブ属を含む2つのクレードのそれぞれに特徴的な形態形質を明確にはしていないが、コンブ属のタイプ種 *L. digitata* を含むクレード (clade 1) にそのまま属名 *Laminaria* を残し、他方のアツバスジコンブ *C. japonica* Miyabe et Nagai やトロロコンブ属全2種を含むク



— 0.01 substitutions / site

図4 主に日本沿岸に生育するコンブ目植物についての分子系統樹 ITS-1 領域および RuBisCo spacer の塩基配列の比較をもとに近隣結合法で作成したもの。各分岐点の数値は、ブートストラップ値を示す。Laminaria A: マコンブ *L. japonica*, ホソメコンブ *L. religiosa*, リシリコンブ *L. ochotensis*, オニココンブ *L. diabolica*, エナガコンブ *L. longipedalis*; Laminaria B: アツバコンブ *L. coriacea*, チヂミコンブ *L. cichorioides*, エンドウコンブ *L. yezoensis* (Yotsukura 2005, Fig. 1(C) を改変)。

レード (clade 2) にはこれまで *Laminaria* の異名とされていた *Saccharina* を採用することを提案した。

コンブ属植物が分子系統学的に2つのグループに分かれることは、Yoon *et al.* (2001) や Yotsukura (2005) の“ITS 領域”と“RuBisCospacer 領域”の DNA 塩基配列比較による分子系統解析 (近隣結合法・最大節約法・最尤法による系統樹作成) からも推察されている。Yoon *et al.* (2001) によると、世界の ALL は、何れも bootstrap 値の高い8つのクレード (著者らは“科”に相当としている) に分けられ、日本に分布する寒海性コンブ科6属はそのうちの3つ、コンブ属は2つに取められている [Agarum clade: スジメ属, アナメ属; Hedophyllum clade: コンブ属 (葉面に凹凸紋様を生じる種), ミスジコンブ属, トロロコンブ属, ネコアシコンブ属; Laminaria clade: コンブ属 (葉面に凹凸紋様を生じない種)]。そこで、報告ではコンブ属が“葉面の凹凸紋様形成の有無”の違いで分けられ、更にカラフトコンブが、マコンブ *L. japonica* Areschoug やナガ

コンブ *L. longissima* Miyabe に比べてアツバスジコンブと近縁であることも示されているが、属名の変更については僅かにトロロコンブ属について提案がされているにすぎない。一方、Yotsukura (2005) は日本沿岸に生育する“advanced kelp”について解析を行っており、寒海性のコンブ科は3つのクレード (①: 単葉状コンブ属=ゴヘイコンブを除く種, ミスジコンブ属, トロロコンブ属, ネコアシコンブ属; ②: 掌状コンブ属=ゴヘイコンブ; ③: スジメ属, アナメ属) に分けられることを報告している (図4)。しかし、このなかで著者は、これらを含めたコンブ科内の亜科の再編については意見を述べているが、2つに分割されたコンブ属などの属名変更については触れていない。

このように、分子系統学的解析によると、日本産寒海性コンブ科植物のなかで、ゴヘイコンブを除く単葉状コンブ属植物12種は、ミスジコンブ属植物 (アツバスジコンブ) やトロロコンブ属植物 (ガゴメ *K. crassifolia* Miyabe, トロロコン

ブ *K. gyrata* (Kjellman) Miyabe) とともに一つのクレードを構成し、ゴヘイコンブクレードとは系統が異なる。両者の決定的な形態の違いは、日本の種についてのみ見た場合、“単葉状”か、あるいは“掌状”か、ということになるが、外国産の種を加えてみると、前者に掌状の *L. dentigera* が、後者に単葉状の *L. sinclairii* が含まれることからこれは当てはまらない。一方、Yoon *et al.* (2001) が述べている“葉面に生じる凹凸”についても、後者のゴヘイコンブのみならず、前者のミツイシコンブやナガコンブでも生涯を通して認められず、やはりこれも当てはまらない。このような現状のなかで、今後、“葉状部に見られる中帯部”に着目することも必要であろう。先の前者において、日本産では何れも中帯部が現れるものの、外国産では中帯部が見られない種も含まれている。しかし、日本産の観察を通して、一般に中帯部が認識できる種であっても、“生育段階”や“生育環境”によってはそれが不明瞭な個体も少なからず存在することが分かっている。中帯部を生じる種は、その形質が鮮明・不鮮明に関わらず、子嚢班形成過程において一定の規則性があることから(川嶋 1988)、中帯部がないとされる外国産種についても、成熟時期を通じた経時的な葉体の形態観察が求められる。

先にも記した通り、ミスジコンブ属植物およびトロロコンブ属植物は、“隆起条”および“龍紋”が明瞭な形態的特徴である。しかし、これら形質や生態を詳細に観察するとそれぞれの属内の多様性は著しく、互いの類縁性を見出すことは困難であるとの指摘もされてきた(川嶋 2001, 2004b)。分子系統解析で、それぞれの属に含まれる種が単系統にならないことから見ても、これらの形態的特徴は属を分けるための形質とはなり得ないと考えられる。一方、北海道東部に生育するネコアシコンブ *Arthrothamnus bifidus* (Gmelin) Ruprecht についても、マコンブなどコンブ属 12 種やアツバスジコンブ、トロロコンブ属全 2 種と近縁であることが示されており、解析によっては一つのクレードに包含される (cf. Yoon *et al.* 2001, FIG. 1)。しかし、本種は多くの場合側系統となるうえ、“葉基部に形成される耳形体”によって新葉が再生されるという他には見られない特徴的な繁殖方法を示すことから、本種は他の種とは属レベルで区別されるべきである。

以上、これまで得られた研究成果からみて、日本産の寒海性コンブ科植物については、Lane *et al.* (2006) の提案に従って以下の通り学名を変更するのが妥当である(配列は川嶋 (1989a) に従った)：

#### 旧学名 → 新学名

*Laminaria japonica* Areschoug → *Saccharina japonica*  
(Areschoug) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders (マコンブ)

*Laminaria religiosa* Miyabe → *Saccharina religiosa*  
(Miyabe) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders  
(ホソメコンブ)

*Laminaria ochotensis* Miyabe → *Saccharina ochotensis*  
(Miyabe) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders  
(リシリコンブ)

*Laminaria diabolica* Miyabe → *Saccharina diabolica*  
(Miyabe) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders  
(オニココンブ)

*Laminaria longipedalis* Okamura → *Saccharina longipedalis*  
(Okamura) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders  
(エナガコンブ)

*Laminaria angustata* Kjellman → *Saccharina angustata*  
(Kjellman) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders  
(ミツイシコンブ)

*Laminaria longissima* Miyabe → *Saccharina longissima*  
(Miyabe) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders  
(ナガコンブ)

*Laminaria coriacea* Miyabe → *Saccharina coriacea* (Miyabe)  
C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders (ガツカラコンブ)

*Laminaria saccharina* (Linnaeus) Lamouroux f. *linearis* J. Agardh → *Saccharina latissima* (Linnaeus) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders (カラフトコンブ)

*Laminaria cichorioides* Miyabe → *Saccharina cichorioides*  
(Miyabe) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders  
(チヂミコンブ)

*Laminaria yendoana* Miyabe → *Saccharina yendoana*  
(Miyabe) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders  
(エンドウコンブ)

*Cymathaere japonica* Miyabe et Nagai → *Saccharina kurilensis* (Miyabe et Nagai) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders (アツバスジコンブ)

*Kjellmaniella gyrata* (Kjellman) Miyabe → *Saccharina gyrata* (Kjellman) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders (トロロコンブ)

*Kjellmaniella crassifolia* Miyabe → *Saccharina crassifolia* (Miyabe) C. E. Lane, C. Mayes, Druehl et G. W. Saunders (新和名：ガゴメコンブ)：本新学名は後続同名 later homonym であることから (cf. Kuntze 1891), あらためて学名を提案すべきである。

このような変更の際には、確かに形態学的な裏付けなしに分類をすることへの不十分さが拭いきれないが、これまで分類形質として安定なものと考えられてきた“葉状部の分裂の有無”や“葉面の凹凸のタイプ”が系統を反映しないと分かった今日、客観的な分子データに頼らざるを得ない。なお、Lane *et al.* (2006) はカラフトトロロコンブ *L. sachalinensis* (Miyabe) Miyabe について記載はしていないが、Yotsukura (2005) により本種は *Saccharina* に含まれることは明らかである。

2007年3月に神戸で開催された国際海藻シンポジウム

(ISS 2007)において、既に *Saccharina* の属名を用いた研究発表がいくつか見受けられた。国際的に共通した認識でコンブ科を扱うことは、今後分類研究を加速していくうえで重要である。一方で、このことは、現在日本ではコンブ属植物とトロロコンブ属植物が輸入制限品目 (IQ 品目) になっていることから、今後外国産の本属植物が別名で日本国内へ持ち込まれ、我が国の伝統産業が影響を受けることへの予防線と成り得る。

ところで、Lane *et al.* (2006) は新たにスジメ科の設立を提案している。これは分子系統解析の結果を見る限り妥当な考えと支持できるものである。しかし、コンブ目内の“科”の捉え方は、現在でも日本人研究者と外国人研究者の間で大きな隔たりがあり (e.g. 川嶋 1989b, Lane *et al.* 2006, Yoon *et al.* 2001, Yotsukura 2005), 今後世界の研究者を集めたワークショップを開催するなどして研究者間の溝を埋めていくことが必要である。

## 謝辞

本稿を纏めるにあたり、有益なご助言を賜った川嶋昭二博士 (元北海道立函館水産試験場長)、吉田忠生博士 (北海道大学名誉教授)、および Gary W. Saunders 博士 (University of New Brunswick 教授) にお礼申し上げる。

## 引用文献

- Druehl, L. D. 2000. Pacific Seaweeds. A Guide to Common Seaweeds of the West Coast. Harbour Publishing, BC Canada.
- Druehl, L. D., Mayes, C., Tan, I. H. & Saunders, G. W. 1997. Molecular and morphological phylogenies of kelp and associated brown algae. *Plant Syst. Evol.* 11 (suppl.): 221–235.
- 長谷川由雄 1959. 北海道沿岸産有用コンブ族植物の分布. *北水試月報* 16: 201–206.
- 川嶋昭二 1988. 日本産コンブ類の分類と分布 [11] 11—胞子体の形態 (9). *海洋と生物* 55: 102–105.
- 川嶋昭二 1989a. 日本産コンブ類図鑑. 北日本海洋センター. 札幌.
- 川嶋昭二 1989b. 日本産コンブ類の分類と分布 [19] 各論 日本産コンブ目の分類体系. *海洋と生物* 63: 322–325.
- 川嶋昭二 1991. 日本産コンブ類の分類と分布 [29] コンブ科—コンブ属 (8) —マコンブ. *海洋と生物* 73: 124–127.
- 川嶋昭二 2001. 日本産コンブ類の分類と分布 [83] コンブ科—ミスジコンブ属 (2) —アツバスジコンブ (2). *海洋と生物* 135: 358–363.
- 川嶋昭二 2004a. コンブ. 大野正夫 (編著) 有用海藻誌. pp. 59–85. 内田老鶴圃. 東京.
- 川嶋昭二 2004b. 日本産コンブ類の分類と分布 [83] コンブ科—トロロ
- コンブ属 (5) —ガゴメ (3). *海洋と生物* 154: 448–454.
- Kuntze, O. 1891. *Revisio generum plantarum. Pars I.* pp. i-clvi+1–374. Leipzig, London, Milano, New York, Paris: Arthur Felix, Dalau & Co., U. Hoepli, Gust. A. Schechert, Charklincks.
- Lane, C. E., Mayes, C., Druehl, L. D. & Saunders, G. W. 2006. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization. *J. Phycol.* 42: 493–512.
- 宮部金吾 1902. 昆布科. 北海道大学殖産部水産課 北海道水産調査報告 巻之三 昆布採取業. pp. 1–60. 札幌.
- Okamura, K. 1896. On *Laminaria* of Japan. *Bot. Mag. Tokyo* 10: 87–101.
- 岡村金太郎 1936. 日本海藻誌. 内田老鶴圃. 東京.
- Selivanova, O. N., Yotsukura, N. & Kawashima, S. 2005. Comparative analysis of some species of algae of the order Laminariales from the Pacific coasts of Russia and Japan. Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters. Materials of VI scientific conference. pp. 69–72. Petropavlovsk-Kamchatsky (in Russian).
- Tokida, J., Nakamura, Y. & Druehl, L. D. 1980. Typification of species of *Laminaria* (Phaeophyta, Laminariales) described by Miyabe, and taxonomic notes on the genus in Japan. *Phycologia* 19: 317–328.
- 徳田 廣・大野正夫・小河久朗 1987. 海藻資源養殖学. 緑書房. 東京.
- 殖田三郎・岩本康三・三浦昭雄 1963. 水産植物学. 恒星社厚生閣. 東京.
- Yabu, H. 1964. Early development of several species of Laminariales in Hokkaido. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 12: 1–72.
- Yoon, H. S., Lee, J. Y., Boo, S. M. & Bhattacharya, D. 2001. Phylogeny of Alariaceae, Laminariaceae, and Lessoniaceae (Phaeophyceae) based on plastid-encoded RuBisCo spacer and nuclear-encoded ITS sequence comparisons. *Mol. Phylogenet. Evol.* 21: 231–243.
- 吉田忠生 1998. 新日本海藻誌. 内田老鶴圃. 東京.
- 吉田忠生・嶋田 智・吉永一男・中嶋 泰 2005. 日本産海藻目録 (2005年改訂版). *藻類* 53: 179–228.
- Yotsukura, N. 2005. Molecular phylogeny of advanced kelps (Laminariales, Phaeophyceae) growing in Japan. *Nat. Hist. Res. Special Issue* 8: 69–81.
- 四ツ倉典滋 2006. コンブ藻場の造成と資源管理. 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター (編) フィールド科学への招待. pp. 140–142. 三共出版. 東京.
- Yotsukura, N., Denboh, T., Motomura, T., Horiguchi, T., Coleman, A. W. & Ichimura, T. 1999. Little divergence in ribosomal DNA internal transcribed spacer -1 and -2 sequences among non-digitate species of *Laminaria* (Phaeophyceae) from Hokkaido, Japan. *Phycol. Res.* 47: 71–80.