

日本産コンブ目植物の分類体系

四ツ倉典滋¹

The hierarchy of Laminariales in Japan

Norishige YOTSUKURA¹

Abstract: The hierarchy of laminarialean algae by molecular phylogenetic analyses has been proposed actively in late years. Here, the recent findings are considered, and the hierarchy on kelp in Japan (Hokkaido, Honshu, Sikoku, Kyushu) is reviewed and 37 species belonging to 7 families are enumerated.

Keywords: hierarchy, Japanese kelp, Laminariales, molecular information

日本沿岸は世界で最も褐藻綱コンブ目植物Laminariales, Phaeophyceae (以下“コンブ類”)の種多様性に富む地域のひとつである。これら日本産のコンブ類については、Oltmanns (1922) や Setchell and Gardner (1925)、さらには川嶋 (1989) による分類体系をもとに種レベルでそれぞれの特徴が細かく記述されてきた (e.g. 岡村 1936、川嶋 1993、吉田 1998)。

一般にコンブ類は形態的特徴に乏しいものの、生長段階や環境条件の違いによる形態変異が著しいことが知られている。従って、不安定な形質が分類基準となることも多く、研究者にとって離れた地域に生育するなじみの薄い種類について深く理解することは容易ではない。今日、日本国内の研究者の間では概ね川嶋 (1993) や吉田ら (2005) の一覧に沿って共通に認識されているコンブ類の分類体系ではあるが、例えばこれまでアイヌワカメ科Alariaceaeやコンブ科Laminariaceaeとされてきた、いわゆる“Advanced Kelp”では海外の研究者との間に意見の相違があり、このことが両者による議論のなかでしばしば混乱の要因となってきた。

今やコンブ類の系統分類研究のなかでも分子系統学的解析が大きな幅を利かせており、定量的な

データに基づき新たな見解が次々と報告されている (e.g. Kawai and Sasaki 2000、Yoon et al. 2001、Yotsukura 2005、Cho et al. 2006、Lane et al. 2007、McDevit and Saunders 2010)。分子情報に基づく分類体系は、現在のところ形態比較によって明解に説明できるものではないが、それでも昨今、国際的にはこれが受け入れられることが多い (e.g. Guiry and Guiry 2010)。ここに、北海道 (北方領土を除く)・本州・四国・九州の各地沿岸に生育するコンブ類について、川嶋 (1993) や吉田ら (2005) の一覧をもとに近年の研究報告 (Kawai et al. 2001、Lane et al. 2006、Sasaki and Kawai 2007、Yotsukura et al. 2008、Yotsukura and Druehl 2009) に鑑みて分類体系を記し、その概要を解説する。

Laminariales Migula, 1909 コンブ目

Akkesiphycaceae H. Kawai & H. Sasaki, 2000 コンブモドキ科

Akkesiphycus Yamada & Tak. Tanaka, 1944 コンブモドキ属

Akkesiphycus lubricus Yamada & Tanaka コンブモドキ

¹ ☎060-0809 北海道札幌市北区北9条西9丁目 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター
TEL: 011-706-2585, FAX: 011-706-3450, E-Mail: yotsukur@fsc.hokudai.ac.jp

Alariaceae Setchell & Gardner, 1925 アイヌワカメ科

Alaria Greville, 1830 アイヌワカメ属

Alaria angusta Kjellman ホソバワカメ

Alaria crassifolia Kjellman チガイソ

Alaria praelonga Kjellman アイヌワカメ

Alaria marginata Postels & Ruprecht クシロワカメ

Undaria Suringar, 1873 ワカメ属

Undaria peterseniana (Kjellmann) Okamura
アオワカメ

Undaria pinnatifida (Harvey) Suringar f.
pinnatifida ワカメ

(*Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar
var. *elongata* Suringar)

(*Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar
var. *vulgaris* Suringar)

Undaria pinnatifida (Harvey) Suringar
f. *distance* (Miyabe & Okamura) Yendo
ナンブワカメ

Undaria undarioides (Yendo) Okamura
ヒロメ

Chordaceae Dumortier, 1822 ツルモ科

Chorda Stackhouse, 1797 ツルモ属

Chorda asiatica Sasaki & Kawai ツルモ

Chorda kikonaiensis Sasaki & Kawai キ
コナイツルモ

Chorda rigida Kawai & Arai カタツルモ

Costariaceae C.E. Lane, C. Mayes, Druehl
& G.W. Saunders, 2006 スジメ科

Agarum Dumortier, 1822 アナメ属

Agarum clathratum Dumortier [*Agarum*
cribrosum Bory f. *cribrosum**] アナメ

Agarum cribrosum Bory f. *rishiriense* I.
Yamada* リシリアナメ

Agarum cribrosum Bory f. *rugosum* I.
Yamada* ザラアナメ

Agarum cribrosum Bory f. *yakishiriense*
(Y. Yamada) Y. Yamada* テウリアナメ

Agarum oharaense Yamada オオノアナメ

Costaria Greville, 1830 スジメ属

Costaria costata (C. Agardh) De A. Saun-
ders スジメ

Laminariaceae Bory, 1827 コンブ科

Arthrothamnus Ruprecht, 1848 ネコアシコ
ンブ属

Arthrothamnus bifidus (S.G. Gmelin) J.
Agardh ネコアシコンブ

Laminaria J.V. Lamouroux, 1813 コンブ属

Laminaria yezoensis Miyabe ゴヘイコンブ

Saccharina Stackhouse, 1809 カラフトコンブ
属

Saccharina angustata (Kjellman) C.E.
Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saun-
ders ミツイシコンブ

Saccharina cichorioides (Miyabe) C.E.
Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saun-
ders チヂミコンブ

Saccharina coriacea (Miyabe) C.E. Lane,
C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders ガッ
カラコンブ

Saccharina gyrata (Kjellman) C.E. Lane,
C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders トロ
ロコンブ

Saccharina japonica (J.E. Areschoug) C.E.
Lane, C. Mayes, Druehl & G.W.
Saunders var. *japonica* マコンブ

Saccharina japonica (J.E. Areschoug)
C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W.
Saunders var. *diabolica* (Miyabe)
Yotsukura, Kawashima, T. Kawai, T.
Abe & L.D. Druehl オニコンブ

Saccharina japonica (J.E. Areschoug)
C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W.
Saunders var. *ochotensis* (Miyabe)
Yotsukura, Kawashima, T. Kawai, T.
Abe & L.D. Druehl リシリコンブ

Saccharina japonica (J.E. Areschoug)
C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W.
Saunders var. *religiosa* (Miyabe)
Yotsukura, Kawashima, T. Kawai, T.
Abe & L.D. Druehl ホソメコンブ

Laminaria japonica J.E. Areschoug f.
membranacea Miyabe & Nagai* ドテメ

Saccharina kurilensis C.E. Lane, C.
Mayes, Druehl & G.W. Saunders アツバ
スジコンブ

Saccharina latissima (Linnaeus) C.E.
Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saun-
ders カラフトコンブ

Saccharina longipedalis (Okamura) C.E.
Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saun-
ders エナガコンブ

Saccharina sachalinensis (Miyabe) Yot-
sukura & L.D. Druehl カラフトトロロコンブ

Saccharina longissima (Miyabe) C.E. Lane,
C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders ナガ
コンブ

Saccharina sculpera C.E. Lane, C. Mayes,
Druehl & G.W. Saunders ガゴメコンブ

Saccharina yendoana (Miyabe) C.E. Lane,
C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders エン
ドウコンブ

Streptophyllopsis Kajimura, 1981 クロシオ
メ属

Streptophyllopsis kuroshioense (Segawa)
Kajimura クロシオメ

Lessoniaceae Setchell & Gardner, 1925
レソニア科

Ecklonia Hornemann, 1828 カジメ属

Ecklonia cava Kjellman カジメ

Ecklonia kurome Okamura クロメ

Ecklonia stolonifera Okamura ツルアラメ

Eckloniopsis Oamura, 1927 アントクメ属

Eckloniopsis radicata (Kjellman) Okamura
アントクメ

Eisenia J.E. Areschoug, 1876 アラメ属

Eisenia arborea J.E. Areschoug サガラメ

Eisenia bicyclis (Kjellman) Setchell アラ
メ

Pseudochordaceae Kawai & Kurogi, 1985
ニセツルモ科

Pseudochorda Yamada, Tokida & Inagaki,
1958 ニセツルモ属

Pseudochorda gracilis Kawai & Nabata
ホソツルモ

Pseudochorda nagaii (Tokida) Inagaki ニ
セツルモ

*で示された品種について、学名は体系に対応して
いない。

今回の分類体系では、いわゆる “Primitive Kelp”
は3科（コンブモドキ科・ツルモ科・ニセツルモ
科）の3属6種、“Advanced Kelp” は4科（ア
イヌワカメ科・スジメ科・コンブ科・レソニア
科）の11属31種が示された。

このなかで、しばしば分類学的に曖昧に扱われ
てきたAdvanced Kelpについては、従来コンブ科
に含められてきたアナメ属とスジメ属がスジメ科
として独立した科に収められ、スジメ科の分類学
的特徴としては、「茎状部は扁平、または円柱状で

しばしば上方で扁平となる；葉状部に穴や脈を生
じる」が挙げられる。また、カジメ属、アントク
メ属、アラメ属は、日本ではコンブ科に含められ、
海外ではアイヌワカメ科とされることが多かった
が、これまで日本産種を含めることのなかったレ
ソニア科に収められることになった。レソニア
科は、「葉状部に生じる裂け目が基部の分裂組織を
割って広がる」ことが分類形質とされてきた
(Setchell and Gardner 1925)。しかし、近年、
この形質が見られる属は多系統にわたり、この形
質の獲得はコンブ類のなかで独自に少なくとも2、
3回は起こったと考えられている (Yoon et al.
2001)。新たな体系のもと、レソニア科の特徴を
探してみると、「子嚢斑が、“中央葉や初期葉、あ
るいは葉軸”より生じる“側葉、葉片突起、また
は長く伸びる茎状部を伴う二次葉”に形成される」
となり、これが受け入れられればアイヌワカメ科
はレソニア科と子嚢斑の形成部位で区別でき、
「子嚢斑が、“茎状部”より生じる“孢子葉、また
は葉基部の翼状片”に形成される」の特徴を示す
分類群となる。なお、海外に生育する*Pleurophycus*
Setchell & Saunders ex J. Tildenは分子系統解
析によってアイヌワカメ科に属すると考えられる
ものの、本科が示す形態的特徴を欠いている。こ
の*Pleurophycus*については、“孢子葉は退化した”
や“葉状部は巨大化した孢子葉である”といった
仮説をもとに、アイヌワカメ科に含めることの妥
当性が論じられているが (Lane et al. 2006)、今
後更なる検討が必要である。

コンブ科は、日本産種を見る限り、他科とは異
なり比較的単純な外形を示すまどまりのよい分類
群に見える。ところが、*Macrocystis*, *Nereocystis*,
Pelagophycus, *Postelsia*, *Pseudolessonia* などの
複雑な外形を示す外国産種を含めると、本科の特
徴を簡潔明瞭に論じることは難しい。また、属レ
ベルにおいても、従来の体系から再編されたコン
ブ属とカラフトコンブ属では海外の種を加えて比
較すると、それぞれの属を分けるための形態形質
を挙げるのが困難である。

広く世界に分布するコンブ類について、重要と
思われる分類形質はさまざまである。しかし、先
にも述べた通りコンブ類の形態形質の多くが生長
過程や生育環境に応じて変化することを考えると、
一見、分類には役に立たないと思われる形質が実
は重要であるということもあり得る。分子情報に
基づく分類体系を形態情報によってより受け入れ
られやすいものとするために、この先、各地の研
究者が共通の形質について詳細を比較・検討し、
共通の認識で分類形質を探索することが求められ

る。

ところで、最近、日本産の海藻目録が改訂され、コンブ類についても一覧が示された（吉田・吉永 2010）。この目録では、（１）アイヌワカメ属にフウチョウワカメ *Alaria paradise* (Miyabe & Nagai) Widdowson を含めている、（２）チガイソ科（アイヌワカメ科）にオニワカメ属 *Druehlia* を含めている、（３）オニワカメ属のオニワカメ *Druehlia fistulosa* (Postels & Ruprecht) Lane & Saunders の存在を認めている、（４）コンブ科にミスジコンブ属 *Cymathaea* を残している、（５）アツバスジコンブをミスジコンブ属に含めている、（６）オニコンブ、リシリコンブ、ホソメコンブをそれぞれ独立種としている、（７）カラフトトロロコンブの存在を認めていない、などの諸点が今回示した体系と異なり、他にも和名（科名・属名）に違いが見られる。これは、目録において、過去に養殖筏のフロート表面にのみ着生が報告された種（山本・鳥居 1983）を日本産として認め（（１）～（３））、分子データに基づく見解（Lane et al. 2006、Yotsukura et al. 2008）を取り入れていない（（４）～（６））ことによると考えられる。なお、カラフトトロロコンブについて（７）は、これまでの形態学のおよび分子系統学的知見（e.g. 川嶋 1993、吉田 1998、Yotsukura and Druehl 2009）から本種の存在を認めない理由はなく、現時点では独立種として扱うべきであろう。

謝 辞

本稿を纏めるうえで有益なご助言をいただいた、川嶋昭二博士（元北海道立水産試験場）、小亀一弘博士（北海道大学）、村岡大祐博士（水産総合研究センター）にお礼申し上げる。

引用文献

- Cho GY, Klochkova NG, Krupnova TN, Boo SM. The reclassification of *Lessonia laminarioides* (Laminariales, Phaeophyceae): *Pseudolessonia* gen. nov. J. Phycol. 2006; **42**: 1289-1299.
- Guiry MD, Guiry GM. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2010; available at: <http://www.algaebase.org> (searched on 26 July 2010).
- Kawai T, Sasaki H. Molecular phylogeny of the brown algal genera *Akkesiphycus* and *Halosiphon* (Laminariales), resulting in the circumscription of the new families Akkesiphycaceae and Halosiphonaceae. Phycologia 2000; **39**: 416-428.
- Kawai H, Sasaki H, Maeda Y, Arai S. Morphology, life history and molecular phylogeny of *Chorda rigida* sp. nov. (Laminariales, Phaeophyceae) from the Sea of Japan and the genetic diversity of *Chorda filum*. J. Phycol. 2001; **37**: 130-142.
- 川嶋昭二. 日本産コンブ類の分類と分布 [19] 各論. 海洋と生物 1989; **63**: 322-325.
- 川嶋昭二. 「日本産コンブ類図鑑」北日本海洋センター, 札幌. 1993.
- Lane CE, Mayes C, Druehl LD, Saunders GW. A multi-gene molecular investigation of the kelp (Laminariales, Phaeophyceae) supports substantial taxonomic re-organization. J. Phycol. 2006; **42**: 493-512.
- Lane CE, Lindstrom SC, Saunders GW. A molecular assessment of northeast Pacific *Alaria* species (Laminariales, Phaeophyceae) with reference to the utility of DNA barcoding. Mol. Phyl. Evol. 2007; **44**: 634-648.
- McDevit DC, Saunders GW. A DNA barcode examination of the Laminariaceae (Phaeophyceae) in Canada reveals novel biogeographical and evolutionary insights. Phycologia 2010; **49**: 235-248.
- 岡村金太郎. 「日本海藻誌」内田老鶴圃, 東京. 1936.
- Oltmanns F. Morphologie und Biologie der Algen, Vol. II, Phaeophyceae-Rhodophyceae, 2nd ed. Gustav Fischer, Jena. 1922.
- Sasaki H, Kawai H. Taxonomic revision of the genus *Chorda* (Chordaceae, Laminariales) on the basis of sporophyte anatomy and molecular phylogeny. Phycologia 2007; **46**: 10-21.
- Setchell WA, Gardner NL. The marine algae of the Pacific coast of North America, Part III, Melanophyceae. University of California Press, California. 1925.
- 山本弘敏・鳥居茂樹. エナガオニコンブ、オニワカメ、フウチョウワカメの新産地. 藻類 1983; **31**: 102-103.
- Yoon HS, Lee JY, Boo SM, Bhattacharya D. Phylogeny of Alariaceae, Laminariaceae, and Lessoniaceae (Phaeophyceae) based

- on plastid-encoded RuBisCo spacer and nuclear-encoded ITS sequence comparisons. *Mol. Phyl. Evol.* 2001; **21**: 231-243.
- 吉田忠生. 「新日本海藻誌」内田老鶴圃, 東京. 1998.
- 吉田忠生、瀧田 智、吉永一男、中嶋 泰. 日本産海藻目録 (2005年改訂版). 藻類 2005; **53**: 179-228.
- 吉田忠生、吉永一男. 日本産海藻目録 (2010年改訂版). 藻類 2010; **58**: 69-122.
- Yotsukura N. Molecular phylogeny of advanced kelps (Laminariales, Phaeophyceae) growing in Japan. *Nat. Hist. Res.* 2005; **8**: 69-81.
- Yotsukura N, Kawashima S, Kawai T, Abe T, Druehl LD. A systematic re-examination of four *Laminaria* species: *L. japonica*, *L. religiosa*, *L. ochotensis* and *L. diabolica*. *J. Jpn. Bot.* 2008; **83**: 165-176.
- Yotsukura N, Druehl LD. A new name for *Laminaria sachalinensis* (Laminariales, Phaeophyceae). *J. Jpn. Bot.* 2009; **84**: 113-117.
- 2010年7月27日受付
2010年10月12日受理

