

# 「コンブモドキ」は「コンブ」か —終わりの見えない問い—

川井浩史

## 大形褐藻コンブ類

ワカメ、カジメ、マコンブ、マクロキスティス (ジャイアントケルプ) などのいわゆるコンブ類 (以後、総称として「コンブ」と呼ぶことがある) は、海藻の中でも最も大形で、また複雑な形態や生殖のしくみをもつグループであり、沿岸生態系の重要な構成要素である (図1)。これらコンブ類は分類学的には、褐藻コンブ目に分類され、褐藻の中でももっとも進化したグループのひとつであるとされてきた。

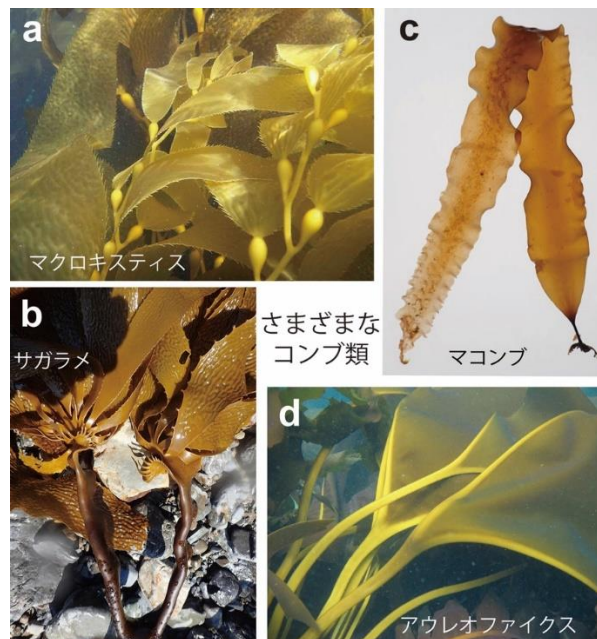


図1 褐藻ジャイアントケルプ(a), サガラメ(b), マコンブ (リシリコンブ) (c), アウレオファイクス。

ワカメやカジメといった大形褐藻の「種」は、主にその外部形態の特徴に基づき名前がつけられてきたが、「科」や「目」といった、より上位の分類は伝統的に藻体の体制や解剖学的な特徴に基づき行われてきた。しかし、19世紀後半になって、海洋生物でも卵や胞子を実験室で育てて、その初期発生や発達過程を観察・比較する、いわゆる発生学的な研究が活発に行われるようになると、海藻類でもさまざまな種の培養実験が試みられた。その結果、20世紀初めにコンブ類を使った実験で「異形世代交代」、すなわち大きさや形態が全く異なる2つの世代が交代する生活史型が海藻類で初めて報告された。1903年にフランスのソーバジオ (G. Sauvageau; 以後敬称略) がサッコリザ (*Sacchorhiza*) で、1905年にはスウェーデンのキリン (H. Kylin) がラミナリア (*Laminaria*)で、野外で採集した大形藻体 (胞子体) に生じた生殖器官 (単子嚢) から放出された遊走子 (鞭毛によって泳ぐ胞子) を培養した結果、それらは数 mm にみえない微小な糸状の藻体 (配偶体) に発達すること、配偶体はもとの大形の藻体に発達することはないが、卵と精子を作り、受精を経てもとの大形の藻体に発達するということを報告した (図2)。ちなみに約30年後、同様の手法によって、貝殻に内生するコンコセリスがアマノリの世代の一つであるという、ノリの異形世代交代も明らかにされた。

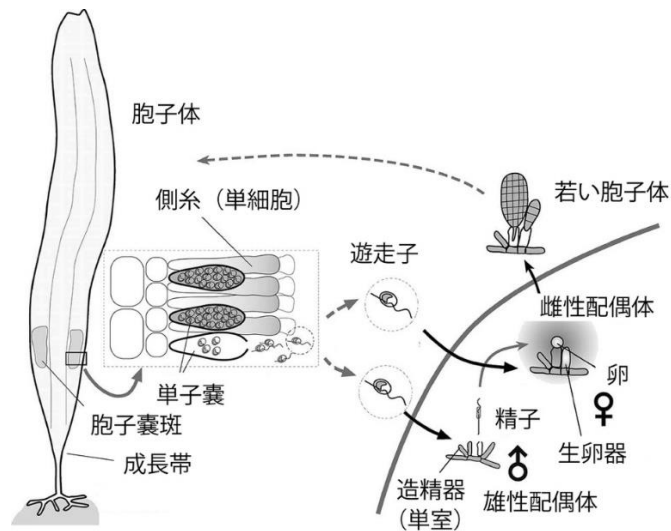


図2 一般的なコンブ類の生活史型.

### コンブ類の特徴と類縁関係

このソーバジオやキリンの発見により、コンブ類は単に「大形で複雑な藻体をもつ」という形態学的な特徴だけでは無く、「大形の胞子体と卵生殖を行う微小な配偶体との間で異形世代交代を行う」という生活史に関する特徴によって区別される独立した目として定義されるようになった。また、コンブ類は遊走子が眼点を持たず、走光性を示さないという褐藻の中ではかなり特異な性質も供えている。これらの特徴から、コンブ目は他の褐藻の目から明確に区別されるが、その一方で、その祖先がどのような褐藻なのか、どのグループと最も進化的に近いのかは不明であった。

一方、比較的穏やかな海の海底から立ち上がって生えるヒモ状の海藻であるツルモ (*Chorda*) は、コンブ類よりはかなり単純な形態をしているが、解剖学的な特徴と生活史型から伝統的にコンブ目に分類され、その中でも祖先的なグループであると考えられてきた (図 3a)。すなわち、他のコンブ類と同様に胞子体の一部に局在する成長帯をもち、藻体表面には側系と呼ばれる単細胞性の皮層細胞と単子嚢を生じ、卵生殖を行う微小な配偶体との間で異形世代交代を行う (図 3b)。一方、その藻体は一般的なコンブ類の多くが多年生であるのに対し、一年生で、藻体もより単純な形態をしており、また遊走子が他の多くの褐藻と同じく眼点を持ち、走光性を示す。ちなみにソーバジオがはじめて異形世代交代を報告したサッコリザはその後の研究でコンブ目とは系統上はかなり遠く、チロプテリス目に含まれることが明らかになっており、真のコンブ目の生活史をはじめて明らかにしたのはキリンと言うことになる。

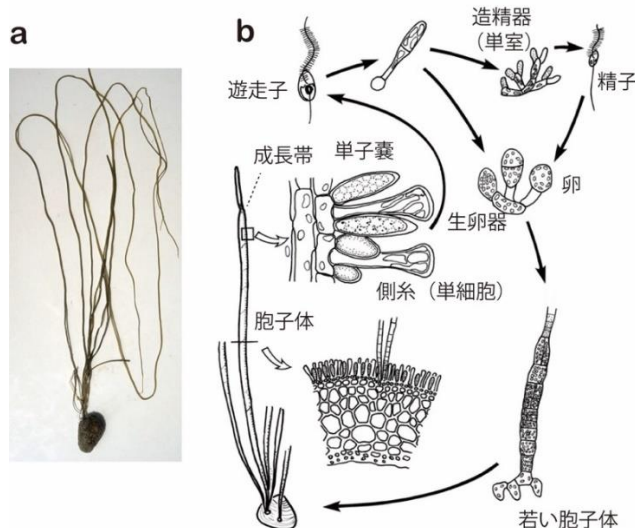


図3 ツルモ a. 藻体外観; b. 生活史型.

## 「幻の海藻」コンブモドキ

話は大きく変わるが、1944年、北海道大学理学部の山田幸男と田中剛は厚岸臨海実験所の近くで採集し、その地名にちなむ属名をつけた新種の褐藻コンブモドキ *Akkesiphycus lubricus* を報告した (図 4a)。この海藻は長さ 1 m を超える比較的大形の藻体を持ち、一見すると若いコンブと似ていることからこの和名がつけられたが、その手触りや構造はコンブとは大きく異なり、よりヌルヌルしており、薄く、容易に裂けるほか、局在する成長帯は見られない。このため、どちらかというとはババモドキなどに近い形態で、はじめハバモドキ目 (ウイキョウモ目) として分類された。しかし藻体断面の構造は、皮層部に数細胞からなる細胞系があり、ナガマツモにも似ている。ちなみに、この部分の組織は前述したようにツルモやコンブ類では単細胞で側糸と呼ばれる。しかし、コンブモドキは厚岸でも毎年出現するわけではなく、素性がはっきりしないこともあって「幻の海藻」として、理学部植物分類学教室では特別の興味を持って研究が行われ、その分布や藻体の構造についての論文が黒木宗尚や山田家正らによって報告されたが、生活史については不明のままであった。

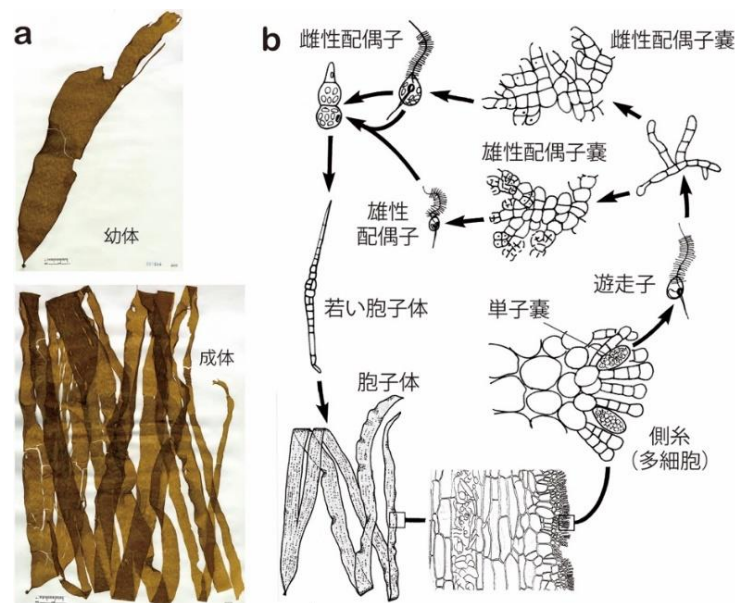


図 4 コンブモドキ a. 藻体外観；b. 生活史型。

このあたりから筆者とコンブモドキとの関わりが始まるが、1977年、筆者が前述の植物分類学教室の卒業研究学生として、厚岸での学部3年生対象の臨海実習に参加した際に、数年ぶりにコンブモドキを発見した。これは海藻の研究を始めたばかりの学部学生にとっては印象の強い出来事であり、博士課程の研究テーマとして褐藻の生活史と分類を選ぶきっかけの一つとなったように思う。そしてその後、1983年から同教室に教員として勤め、厚岸での臨海実習を担当するようになったが、幸いなことにこの頃の厚岸では何年か続けてコンブモドキが出現しており、コンブモドキの培養を試みる事ができた。その結果、藻体の単子嚢から得た遊走子は、微小な糸状体に発達したあと、なかなか成熟しなかったが、数ヶ月後に、低温・短日という冬に相当する条件のもとでようやく生殖器官をつけた (図 4b)。その生殖器官はコンブ類の生卵器や造精器とは大きく異なり、複子嚢と呼ばれる多くの小室が集まって生じるタイプで、放出された大小2種類の生殖細胞は、いずれも鞭毛により遊泳する、異形動配偶子と呼ばれるものであった。しかし、この複子嚢のような造精器やナガマツモの様な多細胞からなる皮層細胞は、博士課程の研究で報告したニセツルモ (*Pseudochorda nagaii*) によく似ていた (図 5b)。

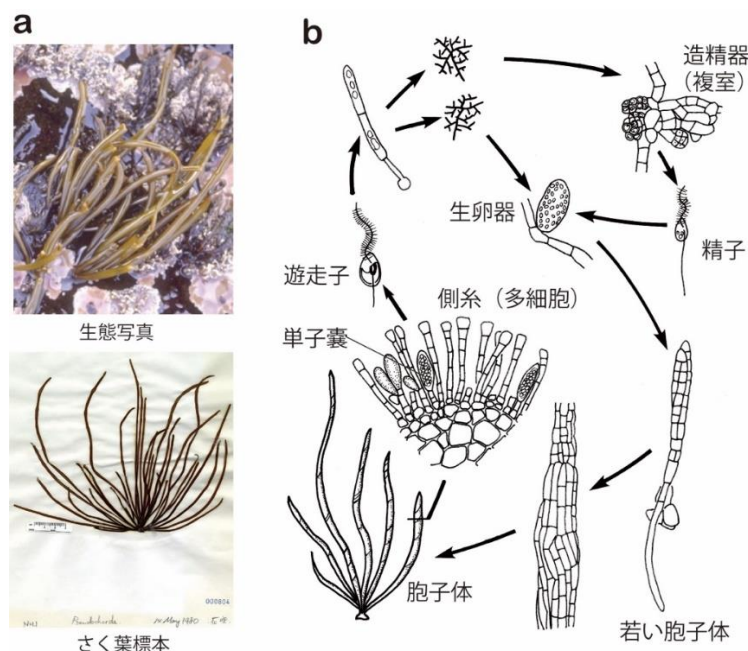


図5 ニセツルモ a. 藻体外観；b. 生活史型.

### ニセツルモとコンブモドキ

ニセツルモは 1938 年に時田郁により樺太から記載されたが、はじめはナガマツモ属の種 *Chordaria nagaii* としてナガマツモ目に分類されていた (図 5a)。しかし 1972 年には堀輝三によって一般のナガマツモ目の種と異なり葉緑体がピレノイドを持たず、その分類に疑問があることが報告されていた。そして筆者の培養実験の結果、藻体はナガマツモ目とは異なり柔組織を作ることと配偶体は卵生殖を行うことが明らかになり、さらに藻体が局在する成長帯を欠き、遊走子が眼点を有することもふまえて、1985 年に新しい科としてコンブ目に含めることを提案した (図 5b)。そして、コンブモドキはニセツルモによく似ており、ニセツルモはコンブ目であるから、コンブモドキはコンブ目と近いのでは、という三段論法から、「コンブモドキ」は「コンブ」の祖先形 (複雑な藻体や卵生殖を進化させる前のコンブ類) ではないかと考えた。しかし、前述のように「卵生殖」がコンブ目の重要な特徴であるとされていたため、このような結論が他の研究者、具体的には国際誌の論文審査員に受け入れられるとは思えなかった。そこで 1986 年に出版された論文ではコンブモドキの生活史に関する結果についてだけ報告し、科や目の帰属は不明のままとなった。

この時点で明らかになっていた一般的なコンブ類、ツルモ、ニセツルモ、コンブモドキの形態学的な特徴を表 1 に示す。

表 1 一般的なコンブ類、ツルモ、ニセツルモ、コンブモドキの形態学的特徴.

一般的な (進化した) コンブ類	多年生で局在する成長帯がある複雑な孢子体；単細胞の側系；眼点 (走光性) を欠く遊走子；卵生殖 (単室の生卵器と造精器)
ツルモ	1 年生で局在する成長帯がある比較的単純な孢子体；単細胞の側系；眼点 (走光性) を持つ遊走子；卵生殖 (単室の生卵器と造精器)
ニセツルモ	1 年生で局在する成長帯を欠く孢子体；多細胞の側系；眼点 (走光性) を持つ遊走子；卵生殖 (単室の生卵器と造精器)
コンブモドキ	1 年生で局在する成長帯を欠く孢子体；多細胞の側系；眼点 (走光性) を持つ遊走子；異形動配偶子接合 (複室の雌雄配偶子嚢)

## 新しい解析手法の模索と分子系統解析の導入

その頃、筆者はこの課題を解決するためどのような研究をすれば良いのか、すなわち形態や生活史型以外の特徴で褐藻の系統関係を明らかにする方法がないか、いろいろ試行錯誤していた。その候補の一つとして考えたのが、当時、教科書などでも紹介されはじめていた分子進化学的な手法であった。化石がほとんど産出しない褐藻の研究で、遺伝子やタンパク質の情報に基づき系統上の関係を推定し、また分子時計とよばれる手法でその進化年代を推定できる研究はきわめて魅力的であった。しかし、筆者が研究を始めた頃は、海藻の系統関係を明らかにすることを目的とした分子生物学的な解析は、塩基配列のみならず酵素やアミノ酸配列を用いたものを含めて全く行われていなかった。このため、1980年代半ばには5S リボソーム RNA 配列による分子系統の研究を行っておられた堀寛氏に共同研究をお願いして、コンブモドキを含むいくつかの褐藻と不等毛植物の解析を行い、その結果が生活史の論文と同じ1986年に出版された。しかし、あいにくわずか約 120 塩基対のこの分子種では「褐藻類の誕生がおおよそ 2 億年前で、10 億年を超える紅藻よりはるかに新しい」という推定はできたが、コンブモドキと他の褐藻の関係という細かい議論は全くできなかった。

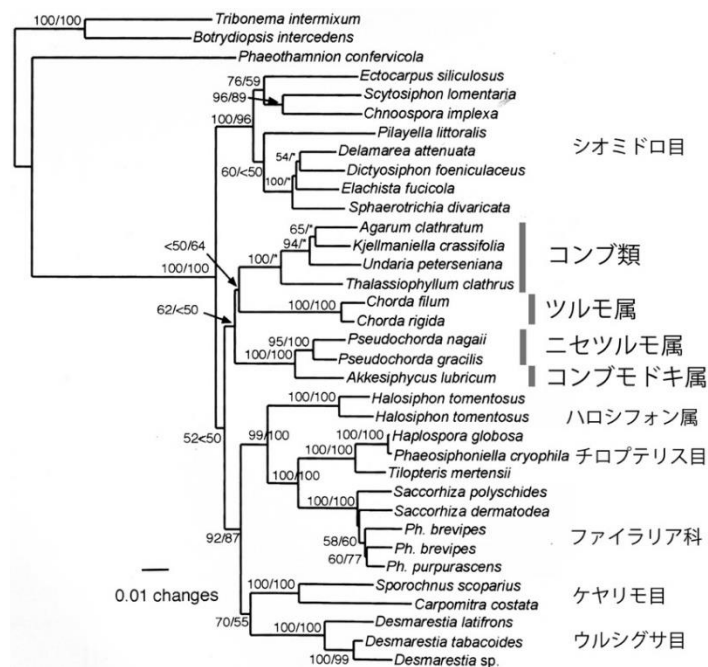


図6 コンブモドキを含む分子系統樹。葉緑体 *rbcL* 遺伝子系統樹 (ML) [Sasaki et al. (2001) を改変]。

その後、サンガー法による DNA 塩基配列解析法や PCR 法の普及によって、自らの研究室でも分子系統学的研究が行えるようになった。そこで、筆者は加藤敦之氏の協力を得て、韓国の研究グループと共同で核の 18S リボソーム DNA 配列を用いたコンブ類の系統解析を行い、ニセツルモとツルモが近縁であり、また両者が他のコンブ類と近縁であることを 1999 年に報告した。そして、2001 年には核リボソーム DNA の介在領域や葉緑体 *rbcL* 遺伝子の塩基配列による解析で、コンブモドキがニセツルモと近縁で、また両者がツルモを含むコンブ目と最も近縁であることを示し、コンブモドキを独立した科、コンブモドキ科としてコンブ目に含めることを提案した (図 6)。また、これらの系統関係をふまえて、いわゆるコンブ類が太平洋から大西洋、また北半球から南半球に至る広い海域に分布するのに対して、コンブモドキやニセツルモは太平洋北西岸の北東アジアだけにしか分布しないことから、コンブの祖先はこのあたりで誕生し、ベーリング海を経て広く世界に広がったのでは、という分布拡大のストーリーも描くことができた (図 7)。

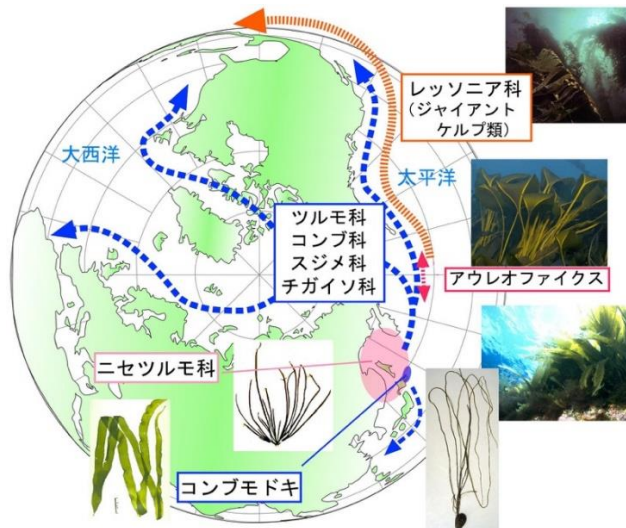


図7 コンブ類の進化と分布拡大に関する筆者の仮説

### 長年の疑問に答えをだしたものの・・・

さて、この段階で「コンブモドキ」は「コンブ」なのか、との長年にわたる疑問にようやく答えをだすことができた（やはり「コンブモドキ」は祖先的な「コンブ」だった・・・）と思ったのだが、そうは問屋が卸さなかった。その当時の分子系統解析は、ある特定の遺伝子の塩基配列情報に基づき分子系統樹を構築し、それぞれの分岐の系統関係の確かさをブートストラップ法などで統計学的に検証するのが一般的な手法だった。しかしながら、どの遺伝子による解析でも大形で複雑な形態をしたコンブ類のまとまりは統計的に強く支持されるのに対して、ツルモ、コンブモドキ、ニセツルモと他のコンブ類の関係は、この3者がひとかたまりのグループになることは間違いない（すなわち、別の褐藻のグループが3者の間に入ることはあまりない）のだが、その支持はあまり高くない。そこで、2013年には葉緑体やミトコンドリアの8つの遺伝子の連結配列による分子系統解析を行ったが、状況はあまり改善しなかった（図8）。さらにその後、カナダのグループに協力して行ったいわゆる次世代シーケンシングによる数十を超える遺伝子に基づく最新の多遺伝子系統解析でも、ツルモ、コンブモドキ、ニセツルモの系統上の近さは確認されたが、「コンブ」とはやはり近いものの、一つのまとまったグループというほどの根拠は示せなかった。そして、2019年に出版された論文では、これらの結果と共同研究者の意向もふまえて、ツルモとコンブモドキ、ニセツルモはコンブ目から外して、ツルモ目という新しいグループとして分類することを提案することになった（図9）。

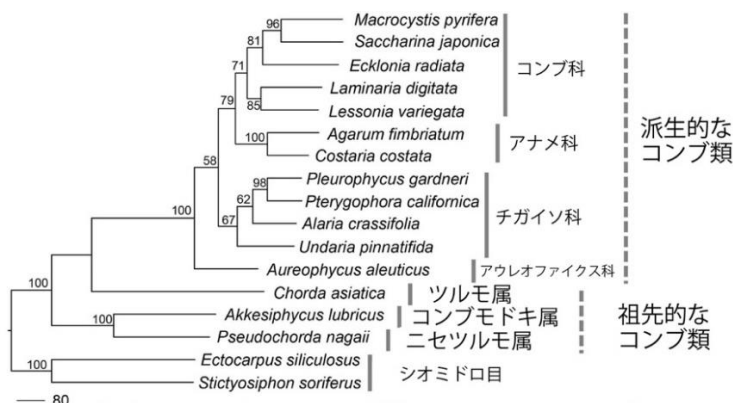


図8 コンブモドキを含む分子系統樹。葉緑体・ミトコンドリア8遺伝子系統樹 (MP)  
[Kawai et al. (2013) を改変].

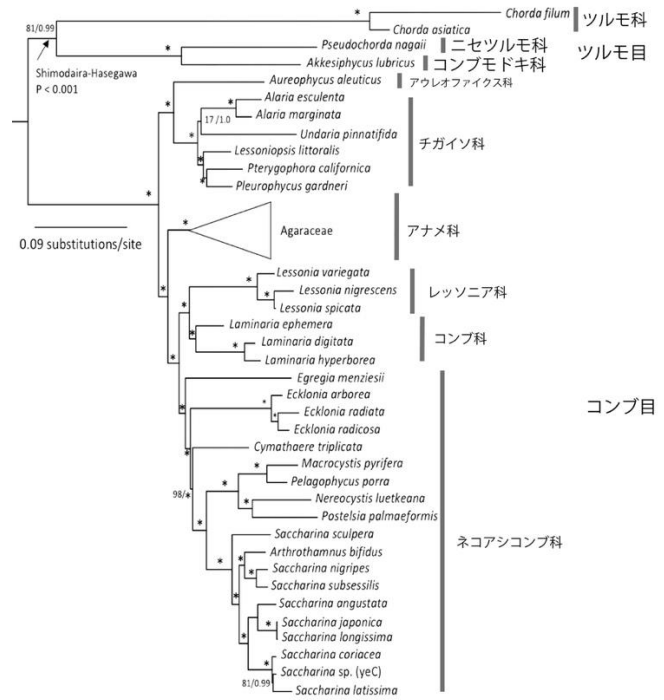


図9 コンブモドキを含む分子系統樹。葉緑体・ミトコンドリア・核多遺伝子系統樹 (ML)  
 [Starko et al. (2019)を改変].

一方、2014年にシルバーフェルト (T. Silberfeld) らは、1988年にフーパー (R.G. Hooper)らによってカナダ大西洋沿岸からチロプロテリス目の種として記載されたフェオシフォニエラ (*Phaeosiphoniella cryophila*) が、葉緑体とミトコンドリアの7遺伝子に基づく分子系統解析ではコンブモドキ、ツルモを含むコンブ目と近縁だが、独立した目として分類するとの論文を発表した。しかしこの海藻の藻体は分枝した糸状で、形態上はコンブ類のみならずコンブモドキとも大きく異なる (図10)。あいにく、前述の最新の多遺伝子解析ではフェオシフォニエラは加えられなかったため、改めてこの種を加えた多遺伝子解析を進めているが、これもやや予想外の結果になりそうである。



図10 フェオシフォニエラ藻体の顕微鏡写真.

この様に、筆者の35年におよぶ「コンブモドキ」は「コンブ」なのか、という問いはいまだに決着せず、むしろ混迷を極めている。このため、一研究者としては新たな展開にわくわくする一方で、定年を過ぎた身としては、さていつになったら片付くのか、つつい憂鬱になってしまうのである。

執筆者

川井浩史（かわい・ひろし）

神戸大学内海域環境教育研究センター特命教授（同元センター長）・名誉教授、理学博士、日本藻類学会元会長、アジア太平洋藻類学会（APPA）元会長、日本藻類学会学術賞（山田賞）受賞（2019）。