

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 6 日現在

機関番号：14501

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2013～2015

課題番号：25291087

研究課題名(和文) ゲノム情報と形態形質進化から探るコンブ目植物による「海の森」の成立

研究課題名(英文) Evolution of laminarialean kelp beds deduced from the genomics and morphological features

研究代表者

川井 浩史 (Kawai, Hiroshi)

神戸大学・内海環境教育研究センター・教授

研究者番号：30161269

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 13,800,000円

研究成果の概要(和文)：派生的なコンブ目の科を代表する種を対象に葉緑体6，ミトコンドリア6遺伝子による分子系統解析を行い，最も祖先的なアウレオフィクス科からまずチガイソ科とアナメ科・コンブ科が，次いでアナメ科が分岐したことを示した。このことから派生的なコンブ類の進化の早い時期に粘液分泌器官や気胞が出現し，また寒帯域から温帯域・南半球への分布拡大が独立して数回起こったことが示唆された。トランスクリプトーム解析からアルギン酸合成に関わる細胞外タンパク質ではマンヌロン酸c5エピメラーゼ，メタロプロテアーゼ等の酵素の遺伝子数・ドメイン構造の多様化がコンブ目の構造の多様化に大きな役割を果たした可能性が示唆された。

研究成果の概要(英文)：The molecular phylogeny of derived Laminariales using 6 chloroplast and 6 mitochondrial gene sequences revealed that Alariaceae and Agaraceae/Laminariaceae diverged from Aureophycaceae and the Agaraceae branched. This suggested that the formation of mucilaginous organs and pneumatocysts occurred in the relatively early stage of the evolution of derived Laminariales, and the adaptation to temperate habitat from cold-water habitat, and dispersal to the Southern Hemisphere occurred several time independently in different lineages in laminarialean families. Transcriptome analyses suggested that the diversification of mannuronic c5 epimerase and metarprotease played important roles in the anatomical differentiation of derived Laminariales.

研究分野：藻類学

キーワード：コンブ目 進化 分子系統 トランスクリプトーム 褐藻

### 1. 研究開始当初の背景

世界各地の沿岸域では、著しく大型化し、水深 2-15m の海底から直立するコンブ目やヒバマタ目の褐藻類が「海の森」とも呼べる藻場生態系を構成している。中でもコンブ目は栄養塩濃度が高く、透明度が悪い海域でも繁茂し、冷帯・温帯の沿岸生態系の主要な構成要素としてその高い生物多様性、生産性を支えている。これは海藻類の中でも最も新しく分化した系統群の 1 つであるコンブ目植物が、大型化や光量の不足する海底でも繁茂できるさまざまな生殖上の特性を短期間に進化させ、ハビタート・分布域を広げていった結果である。しかし、コンブ目の科レベルの系統関係は十分明らかになっておらず、さまざまな重要な形質がいつ、どのようにして獲得されたかについても知見は非常に少ない。

### 2. 研究の目的

コンブ目の大きく性質が異なるそれぞれの科についての網羅的 cDNA 塩基配列情報の取得、多遺伝子解析による属・科レベルの詳細な系統関係の解析、大型化・深所適応の鍵となるいくつかの重要形態形質（光合成産物の効率的な輸送をもたらした原形質連絡の発達、効率的な生殖に関わる遊泳細胞の構造の多様化、藻体の強度や組織分化に関わる多糖類の組成の多様化など）を、微細構造とそれらに関する遺伝子群の解析から明らかにし、コンブ目植物が多様化し、世界各地で海の森を成立させるに至った進化の道筋を明らかにすることを目的とする。

### 3. 研究の方法

- (1) コンブ目の科を代表する種としてニセツルモ（ニセツルモ科）、アウレオファイクス（アウレオファイクス科）、アナメ・スジメ（アナメ科）、チガイソ・ワカメ（チガイソ科）、マコンブ、ミツイシコンブ（コンブ科）の若い自然藻体または培養藻体を対象に全 RNA を抽出し、網羅的 cDNA シークエンス解析を行い、その結果に基づき系統間、組織間の細胞壁構成多糖と関連遺伝子群の分布・発現の比較を行った。
- (2) 透過型電子顕微鏡によるプラズモデスマータ関連微細構造の解析を行った。
- (3) 葉緑体 6 遺伝子 (*atpB*, *psaA*, *psaB*, *psbA*, *psbC*, *rbcl*), ミトコンドリア 6 遺伝子 (*cox1*, *cox3*, *nad2*, *nad4*, *nad5*, *nad6*) の DNA 塩基配列に基づく多遺伝子系統解析を行い、この結果に基づき、各系統群の分布拡大時期と主要形態形質の獲得時期の推定を行った。

### 4. 研究成果

- (1) 科を代表する種の網羅的 cDNA シークエンス解析と系統間、組織間の細胞壁構成多糖と関連遺伝子群の分布・発現の比較

ニセツルモ（ニセツルモ科）、アウレオファイクス（アウレオファイクス科）、チガイソ・

ワカメ（チガイソ科）、アナメ・スジメ（アナメ科）、マコンブ・ミツイシコンブ（コンブ科）の若い胞子体または配偶体を対象に網羅的 cDNA 解析を実施し、約 53,000-79,000 のトランスクリプトを得た。

この配列情報と既に公開されているシオミドロとマコンブの全ゲノム情報に基づき、寺内真博士（神戸大学自然科学系先端融合研究環）の協力を得て、細胞外タンパク質（secretome）のゲノムワイド解析から細胞外マトリクス再編成関連タンパク質の組成を明らかにした。その結果、アルギン酸合成に関係するマンヌロン酸 c5 エピメラーゼ、メタロプロテアーゼなどの酵素においてコンブ目の科レベルの進化に伴う遺伝子数またはドメイン構造の多様化が示唆された。

### (2) プラズモデスマータ関連微細構造の解析

褐藻類の中でも複雑な多細胞体制を有するコンブ目植物の胞子体と単列糸状体制をもつ配偶体、若い未分化の胞子体について、透過型電子顕微鏡によりプラズモデスマータ (plasmodesmata; PD) の構造を比較した。胞子体では PD が密集する領域 (pit field; PF) が見られるが、未分化の胞子体、配偶体では PD が隔壁内に分散して存在していることがわかった。コンブ目植物と同様に複雑な多細胞体制を有するヒバマタでは成熟個体は皮層、表層、髓層に分化している。ヒバマタ接合子の発生について観察をしたところ、数回の分裂を終えた時点では PD は見られなかった。その後、最初の分裂面を含めて全ての隔壁内に PD が形成されている（二次原形質連絡）ことが明らかになった。分裂を繰り返し多細胞となっているものの組織未分化の状態では、PD は隔壁内に分散して存在していた。ピットフィールドの出現は組織分化に伴って確認され、PF の周辺では既存の PD から分枝して新たな PD が形成される様子も観察された。二次原形質連絡の形成、PF の出現は、発生プログラムに合わせて行われていることが示された。

### (3) 多遺伝子解析による科、属レベルの系統解析と生活史、構造の多様化の解析

葉緑体 6 遺伝子およびミトコンドリア *cox1* 遺伝子による連結 DNA 配列による分子系統解析の結果、褐藻綱は約 2.6 億年前に姉妹群であるシゾクラディア藻綱から分かれ、また 1.5-1.1 億年前にコンブ目などでみられる異形の世代交代を示す系統群が誕生し、また 0.6 億年前には、コンブ目を含む現存する褐藻類のほとんどの目が成立していたことが推定された。前者はパンゲアの分離開始の時期に相当し、また後者は大量絶滅の時期に相当することから、大陸移動に伴う季節性の顕在化や大規模気候変動が褐藻類およびコンブ目の多様化の引き金となったことを考察した。すなわち、0.6-0.5 億年前にアリューシャン弧が形成されたことにより、当時その

海域で誕生したと考えられるアウレオファイクスなどの派生的なコンブ類の祖先が太平洋西岸から太平洋東岸へ分布を広げ、マクロキスティスなどのきわめて大形で、また気胞による浮力を持つコンブ類が誕生したと考えられる。また、葉緑体 6 遺伝子とミトコンドリア 6 遺伝子の塩基配列に基づくコンブ目の科および属レベルの系統解析の結果、最も祖先的なアウレオファイクス科からチガイソ科とアナメ科・コンブ科の 2 つの系統群が分岐し、次いでアナメ科が分岐したことを示した。このことから派生的なコンブ類の進化の早い時期に粘液分泌器官や気胞が形成され、また寒帯域から温帯域・南半球への分布拡大が独立して何度か起こったことが示唆された。

#### 5. 主な発表論文等

(研究代表者, 研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 38 件; 全て査読有り)

1. Kawai, H., Kogishi, K., Hanyuda, T., Arai, S., Gurgel, C.F., Nelson, W., Meinesz, A., Tsiamis, K., Peters, A.F. 2016. Phylogeographic analysis of the brown alga *Cutleria multifida* (Tilopteridales, Phaeophyceae) suggests a complicated introduction history. *Phycol. Res.* 64: 3–10. DOI: 10.1111/pre.12113.
2. Kawai, H., Miyoshi, K., Hanyuda, T. 2016. Taxonomic revision of *Papenfussiella* species (Chordariaceae, Phaeophyceae) in the Northern Hemisphere. *Phycologia* 55: 308–317. DOI: 10.2216/15-139.1
3. Hanyuda, T., Heesch, S., Nelson, W., Sutherland, J., Arai, S., Boo, S.M., Kawai, H. 2016. Genetic diversity and biogeography of native and introduced populations of *Ulva pertusa* (Ulvales, Chlorophyta). *Phycol. Res.* in press
4. Kawai, H., Hanyuda, T., Bolton, J., Anderson, R. 2016. Molecular phylogeny of *Zeacarpa* (Ralfsiales, Phaeophyceae) proposing a new family Zeacarpaceae and its transfer to Nemodermatales. *J. Phycol.* in press
5. Kurihara, A., Horiguchi, H., Hanyuda, T., Kawai, H. 2016. Phylogenetic analysis of mtDNA markers for *Asparagopsis taxiformis* (Bonemaisoniales, Rhodophyta) provides novel insights into their phylogeography. *Phycol. Res.* in press
6. Kinoshita, N., Shiba, K., Inaba, K., Fu, G., Nagasato, C. and Motomura, T. 2016. Flagellar waveforms of gametes in the brown alga *Ectocarpus siliculosus*. *Eur. J. Phycol.* 51: 139-148.
7. Kinoshita, N., Nagasato, C. and Motomura, T. 2016. Chemotactic movement in sperm of the oogamous brown algae, *Saccharina japonica* and *Fucus distichus*. *Protoplasma* in press
8. Yamada, K., Nagasato, C., Motomura, T., Ichinomiya, M., Kuwata, A., Kamiya, M., Ohki, K. and Yoshikawa, S. 2016. Mitotic spindle formation in *Triparma laevis* NIES-2565(Parmales, Heterokontophyta). *Protoplasma* DOI: 10.1007/s00709-016-0967-x
9. Terauchi, M., Nagasato, C., Inoue, A., Ito, T. and Motomura, T. 2016. Distribution of alginate and cellulose and regulatory role of calcium in the cell wall of the brown alga *Ectocarpus siliculosus*. *Planta* in press
10. Kawai, H., Hanyuda, T., Mumford, T., Waaland, J.R. 2015. An introduced population of *Chorda asiatica* (Chordaceae, Laminariales) in Puget Sound, Pacific coast of North America. *Phycol. Res.* 63: 154–158.
11. Sakayama, H., Kai, A., Nishiyama, M., Watanabe, M.M., Kato, S., Ito, M., Nozaki, H., Kawai, H. 2015. Taxonomy, morphology and genetic variation of *Nitella flexilis* var. *bifurcata* (Charales, Characeae) from Japan. *Phycol. Res.* 63: 159–166.
12. Kojima, R., Hanyuda, T., Kawai, H. 2015. Taxonomic re-examination of Japanese *Halimeda* species using genetic markers, and proposal of a new species *Halimeda ryukyuensis* (Bryopsidales, Chlorophyta). *Phycol. Res.* 63: 178–188.
13. Pongparadon, S., Zuccarello, G.C., Phang, S.-M., Kawai, H., Hanyuda, T., Prathep, A. 2015. Diversity of *Halimeda* (Chlorophyta) from the Thai-Malay Peninsula. *Phycologia* 54: 349-366.
14. Kawai, H., Hanyuda, T., Yamagishi, T., Kai, A., Lane, C.E., McDevit, D., Küpper, F.C., Saunders, G.W. 2015. Reproductive morphology and DNA sequences of the brown alga *Platysiphon verticillatus* support the new combination *Platysiphon glacialis* J. *Phycol.* 51: 910-917. DOI: 10.1111/jpy.12331
15. Kawai, H., Hanyuda, T., Draisma, S.G., Wilce, R.T., Andersen, R.A. 2015 Molecular phylogeny of two unusual brown algae, *Phaeostrophion irregulare* and *Platysiphon glacialis*, proposal of the Stschapoviales ord. nov. and Platysiphonaceae fam. nov., and a re-examination of divergence times for brown algal orders. *J. Phycol.* 51: 918-928. DOI: 10.1111/jpy.12332
16. Yamagishi, T., Kurihara, A., Kawai, H. 2015. A ribbon-like structure in the ejective organelle of the green microalga *Pyramimonas parkeae* (Prasinophyceae) consists of core histones and polymers containing N-acetyl-glucosamine. *Protist* 166: 522-533. doi:10.1016/j.protis.2015.08.003
17. Fu, G., Nagasato, C., Yamagishi, T., Kawai, H., Okuda, K., Horiguchi, T., Motomura, T. 2015. Ubiquitous distribution of helmchrome in

- phototactic swimmers of the stramenopiles. *Protoplasma* 253: 929-941. DOI 10.1007/s00709-015-0857-7
18. Terauchi, M., Nagasato, C. and Motomura, T. 2015. Plasmodesmata of brown algae. *J. Plant Res.* 128:7-15.
  19. Nagasato, C., Tanaka, A. and Motomura, T. 2015. Development and function of plasmodesmata in *Fucus* zygotes. *Bot. Mar.* 58:229-238. DOI: 10.115/bot-2014-0082
  20. Zhang, J., Yao, J. T., Sun, Z. M., Fu, G., Galanin, D. A., Nagasato, C., Motomura, T., Hu, Z. M. and Duan, D. L. Phylogeographic data revealed shallow genetic structure in the kelp *Saccharina japonica* (Laminariales, Phaeophyta). *BMC Evo. Bio.* 15: 1-12.
  21. Idei, M., Sato, S., Nagasato, C., Motomura, T., Toyoda, K., Nagumo, T. and Mann, D., G. 2015. Spermatogenesis and auxospore structure in the multipolar centric diatom *Hydrosera*. *J. Phycol.* 51: 144-158.
  22. Yang, E.C., Peters, A.F., Kawai, H., Stern, R., Hanyuda, T., Bárbara, T., Müller, D.G., Srittmatter, M. Prud'Homme van Reine, W.F., Küpper, F.C. 2014. Ligulate *Desmarestia* (Desmarestiales, Phaeophyceae) revised: *D. japonica* sp. nov. and *D. dudresnayi* differ from *D. ligulata*. *J. Phycol.* 50: 149-166. DOI: 10.1111/jpy.12148
  23. Kawai, H., Kitamura, A., Mimura, M., Mimura, T., Tahara, T., Aida, D., Sato, K., H. Sasaki. 2014. Radioactive cesium accumulation in seaweeds by the Fukushima 1 Nuclear Power Plant accident – two years' monitoring at Iwaki and its vicinity. *J. Plant Res.* 127: 23-42. doi:10.1007/s10265-013-0603-1.
  24. Ni-Ni-Win, Zhong-Min Sun, Z.-M., Hanyuda, T., Kurihara, A., Gurgel, C.F.D., Kawai, H. 2014. Four newly recorded species of the calcified marine brown macroalgal genus *Padina* (Dictyotales, Phaeophyceae) for Australia. *Aust. Syst. Bot.* 26: 448-465. DOI: 10.1071/SB13025
  25. Kawai, H. 2014. Recent advances in the phylogeny and taxonomy of Laminariales. *Perspectives in Phycology*. ISSN 2198-011X (online) 1: 27-40.
  26. Yamagishi, T., Müller, D.G., Kawai, H. 2014. Comparative transcriptome analysis of *Discosporangium mesarthrocarpum* (Phaeophyceae), *Schizocladia ischiensis* (Schizocladiphyceae) and *Phaeothamnion confervicola* (Phaeothamniophyceae), with special reference to cell wall-related genes. *J. Phycol.* 50: 543-551. DOI: 10.111/jpy.12190
  27. Toyoshima, M., Yamagishi, T., Aikawa, S., Kondo, A., Kawai, H. 2014. A pilot-scale floating closed culture system for the multicellular cyanobacterium *Arthrospira platensis* NIES-03. *J. Appl. Phycol.* 27: 2191-2202. DOI 10.1007/s10811-014-0484-2
  28. Kato, S., Kawai, H., Takimoto, M., Suga, H., Yohda, K., Horiya, K., Higuchi, S., Sakayama, H. 2014. Occurrence of an endangered species *Nitellopsis obtusa* (Charales, Charophyceae) in western Japan and the genetic differences within and among Japanese populations. *Phycol. Res.* 62: 222–227.
  29. Han, J. W., Klochkova, T. A, Shim, J., Nagasato, C., Motomura, T. and Kim, G. H. 2014. Identification of three proteins involved in fertilization and parthenogenetic development of a brown alga, *Scytosiphon lomentaria*. *Planta* DOI 10.1007/s00425-014-2148-5.
  30. Fu, G., Nagasato, C., Oka, S., Cock, M. J. and Motomura, T. 2014. Proteomics analysis of heterogeneous flagella in brown algae (Stramenopiles). *Protist*. DOI:10.1016/j.protis.2014.07.007.
  31. Nagasato, C., Kajimura, N., Terauchi, M., Mineyuki, Y. and Motomura, T. 2014. Electron tomographic analysis of cytokinesis in the brown alga *Silvetia babingtonii* (Fucales, Phaeophyceae). *Protoplasma* DOI: 10.1007/s00709-014-0635-y.
  32. Sato, T., Nagasato, C., Hara, Y. and Motomura, T. 2014. Cell cycle and nucleomorph division in *Pyrenomonas helgolandii* (Cryptophyta). *Protist* 165:113-122.
  33. Poong, S.-W., Lim P.-E., Phang, S.-M., Gerung G., Kawai, H. 2013. *Mesospora elongata* sp. nov. (Ralfsiales, Phaeophyceae), a new crustose brown algal species from the Indo-Pacific region. *Phycologia* 52: 74–81. DOI: 10.2216/12-42.1
  34. Poong, S.-W., Lim P.-E., Phang, S.-M., Sunarpi, H., West, J.A., Kawai, H. 2013. A molecular-assisted floristic survey of crustose brown algae (Phaeophyceae) from Malaysia and Lombok Island, Indonesia based on *rbcL* and partial *cox1* genes. *J. Appl. Phycol.* 26: 1231–1242. DOI 10.1007/s10811-013-0081-9. Online: 20 July 2013.
  35. Aikawa, S., Joseph, A., Yamada, R., Izumi, Y., Yamagishi, T., Matsuda, F., Kawai, H., Chang, J-S., Hasunuma, T., Kondo, A. 2013. Direct conversion of *Spirulina* to ethanol without pretreatment of enzymatic hydrolysis processes. *Energy Environ. Sci.* 6: 1844–1849. DOI: 10.1039/C3EE40305J
  36. Kawai, H., Hanyuda, T., Ridgway, L.M., Holser, K. 2013. Ancestral reproductive structure in basal kelp *Aureophycus aleuticus*. *Sci. Rep.* 3, 2491; DOI:10.1038/srep02491. ISSN (online): 2045-2322.
  37. Klochkova, T., Kwak, M. S, Han, J. W., Motomura, T., Nagasato, C. and Kim, G. H.

2013. Cold-tolerant strain of *Haematococcus pluvialis* (Haematococcaceae, Chlorophyta) from Blomstrandhalvøya (Svalbard). *Algae* 28, 185-192.
38. Fu, G., Nagasato, C., Ito, T., Müller, D. G. and Motomura, T. 2013. Ultrastructural analysis of flagellar development in plurilocular sporangia of *Ectocarpus siliculosus* (Phaeophyceae). *Protoplasma* 250: 261-272.
- [学会発表](計 13 件)
- Hansen, G., Hanyuda, T., Kawai, H. 2016. Marine algae carried across the North Pacific on Japanese Tsunami Marine Debris (JTMD) and their invasion threat to the coasts of Oregon and Washington, USA. 9<sup>th</sup> International Conference on Marine Bioinvasions. The Menzies Sydney Hotel, Sydney. 19-21 January, 2016.
- Kawai, H., Miyoshi, K., Hanyuda, T. 2015. Taxonomic revision of *Papenfussiella* species in the Northern Hemisphere. Novotel, London, European Phycological Congress, London, U.K., 23–28 August, 2015.
- Kawai, H. 2014. Early evolution of Laminariales. 28<sup>th</sup> Congress of the Phycological Society of Southern Africa. Melkbosstrand, SA. 13-17 January, 2014.
- Kawai, H., Yamagishi, T., Cock, M. 2014. Genomic study of the brown algal model organism *Ectocarpus*. Marchantia Workshop 2014. Centennial Hall, Kobe University, Hyogo, Japan 8–10 December, 2014. (Plenary)
- Kawai, H., Hanyuda, T., Andersen, R.A. 2014. Molecular phylogeny of brown algae based on unialgal culture strains. *Ectocarpus* 2014 Meeting. Takigawa Memorial Hall, Kobe University, Hyogo, Japan. 28–30 March, 2014.
- Yamagishi, T., Müller, D.G., Kawai, H. 2014. Comparative transcriptome analysis of *Discosporangium mesarthrocarpum* (Phaeophyceae), *Schizocladia ischiensis* (Schizocladiphyceae) and *Phaeothamnion confervicola* (Phaeothamniophyceae), with special reference to cell wall related genes. *Ectocarpus* 2014 Meeting. Takigawa Memorial Hall, Kobe University, Hyogo, Japan. 28–30 March, 2014.
- Hanyuda, T., Peters, A.F., Müller, D.G., Kawai, H. 2014. Genetic and geographical diversity of *Ectocarpus* strains inferred from mitochondria gene sequences. *Ectocarpus* 2014 Meeting. Takigawa Memorial Hall, Kobe University, Hyogo, Japan. 28–30 March, 2014.
- Kato, S., Kawai, H., Sakayama, H. 2014. Evolutionary analyses on the two ecologically differentiated types of freshwater alga *Chara braunii* (Charales). *Ectocarpus* 2014 Meeting. Takigawa Memorial Hall, Kobe University, Hyogo, Japan. 28–30 March, 2014.
- Kawai, H., Kim, S.H., Ichikawa, Y., Uwai, S., Hanyuda, T., Peters, A.F. 2014. Molecular phylogeny of *Cladosiphon* species, and proposal of a new species from central Japan. 7<sup>th</sup> Asian Pacific Phycological Forum. Wuhan Eastlake International Conference Center, Wuhan, China, 20–24 September, 2014.
- Yamanaka, R., Kozuki, Y., Okegawa, H., Kutsukawa, Y., Shimameguri, R., Yamanaka, K., Nakanishi, T., Kawai, H., Ishigaki, M., Ueshima, H., Tsukahara, A. Purification effect of a new plant in Amagasaki Canal. EMECS10 MEDCOAST 2013 Joint Conference. Marmaris, Turkey. 29 Oct.- 2. Nov. 2013.
- Kawai, H., Yamagishi, T., Kai, A., Yamaguchi, A., Hanyuda, T. 2013. Macroalgal culture collection in Kobe University and macroalgal genomics. 5th ANRRC International Meeting. Shonan-village Center, Hayama, Kanagawa Japan. 30 Oct. -1 Nov., 2013.
- Kawai, H., Hanyuda, T., Kai, A., Yamagishi, T., Saunders, G.W., Lane, C., McDevit, D., Küpper, F.C., Wilce, R.T. 2013. Life history, molecular phylogeny and taxonomic revision of *Platysiphon verticillatus* (Phaeophyceae). 52<sup>nd</sup> Northeast Algal Society Annual Symposium. Mystic, Connecticut, USA. 19-21 April, 2013.
- Kawai, H., Hanyuda, T., Holser, K., Ridgeway, L.M. 2013. Sorus formation of the basal system in *Aureophycus aleuticus*, and its taxonomic revision at familial rank. 10<sup>th</sup> International Phycological Congress, Orlando, Florida, USA. 4-10 August, 2013.
- [図書](計 4 件)
- Kawai, H., Hanyuda, T., Uwai, S. 2016. ‘Evolution and biogeography of laminarialean kelps’ (Ed. Z. Hu and C. Fraser) in ‘Seaweed Phylogeography’. Springer. Pp. 227–249.
- Nakayama, T., Kawai, H. 2015. ‘Introduction (Heterokontobionta p.p.), Cryptophyta, Dinophyta, Haptophyta, Heterokontophyta (except diatoms, Phaeophyceae, Eustigmatophyceae), Chlorarachniophyta, Euglenophyta’ (Ed. W. Frey) in ‘Syllabus of Plant Families – A. Engler’s Syllabus der Pflanzenfamilien Part 2/1 Photoautotrophic eukaryotic Algae.’ Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Fu, G., Kinoshita, N., Nagasato, C. and Motomura, T. 2014. Fertilization of brown algae: Flagellar function in phototaxis and chemotaxis. In Sexual Reproduction in Animals and Plants. (eds. Sawada, H. Inoue, N., and Iwano, M.) Springer Open.
- Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Draisma, S.G.A., Lim, P.-E., Phang, S.-M., Kawai, H. 2013. Taxonomy of the genus *Padina* (Dictyotales,

Phaeophyceae) based on morphological and molecular evidences, with key to species identification. In Taxonomy of Southeastern Asian Seaweeds II. Eds. Phang & Lim. pp. 119-174.

〔産業財産権〕

出願状況（計 0 件）

取得状況（計 0 件）

〔その他〕

ホームページ等

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

川井 浩史 (KAWAI HIROSHI)

神戸大学・自然科学系先端融合研究環内海域  
環境教育研究センター・教授

研究者番号：30161269

### (2) 研究分担者

羽生田岳昭 (HANYUDA TAKEAKI)

神戸大学・自然科学系先端融合研究環内海域  
環境教育研究センター・助教

研究者番号：40379334

山岸 隆博 (YAMAGISHI TAKAHIRO)

神戸大学・自然科学系先端融合研究環・助  
教

研究者番号：30379333

長里 千香子 (NAGASATO CHIKAKO)

北海道大学・北方生物圏フィールド科学セ  
ンター・准教授

研究者番号：00374710