

総 説

ミカヅキモの種分化と生殖的隔離機構

市 村 輝 宜

東京大学応用微生物研究所 (113 東京都文京区弥生 1-1-1)

ICHIMURA, T 1982. Isolating mechanisms in speciation of *Closterium*. Jap. J. Phycol. 30: 332-343.

In this paper are reviewed the attempts to elucidate the mode of speciation in *Closterium* by investigating the nature and role of isolating mechanisms between local populations in accordance with modern evolutionary biology in higher plants and animals.

On the contrary to the general saying that most freshwater algae are ubiquitous, a biological species, or mating group of *Closterium*, seems to be restricted to a rather narrow distribution area. When the area expands to such a wide range as the one including Japan and Australia, a postzygotic isolating mechanism such as hybrid inviability seems to develop gradually between the allopatric populations of the same species. This may cause the initiation of speciation.

In *C. ehrenbergii*, definite mating groups are recognized on the basis of capability of normal zygospore formation in laboratory intercrossings. These mating groups are known to be reproductively isolated by various isolating mechanisms, namely ecological and sexual isolation (prezygotic) and/or hybrid inviability or weakness (postzygotic), in addition to geographical isolation. In the *C. peracerosum-strigosum-littorale* complex, mating groups from the northern Kanto area in Japan are studied as to degrees of sexual isolation within and among them by the pair mating method. In addition, hybrid breakdown is known between the two closely related mating groups.

It is stated that these isolating mechanisms support the biological integrity of each mating group by preventing from intermingling through hybridization, especially between sympatric mating groups.

Terunobu Ichimura, Institute of Applied Microbiology, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo, 113 Japan.

種分化の研究は、高等動植物のみならず藻類、菌類および原生動物など、実に広い範囲の生物群を対象に現在活発に進められている。地球上に生命が誕生して以来、複雑な生物進化の歴史的過程を経て多種多様な生物の種が分化して来たことを考えると、種分化のテンポとモードは必ずしも一様ではない。しかし、現代の進化生物学は、種分化におけるこのような多様性の中に、生物進化におけるより本質的で統一的な法則性を追求しているように思われる (DOBZHANSKY *et al.* 1977, WHITE 1978, GRANT 1981)。

日本はもちろん世界中の到る処の水溜り、池、湖沼、水田などに広く分布している微細藻類の1つであるミ

カヅキモを対象として、その種分化のテンポとモードを研究する意義は、もちろん、ミカヅキモの種生物学的研究ひいては客観的分類に貢献することにある。しかし、もしもミカヅキモに個々の現象をより正確に具体的に研究することによって、他の微細藻類のみならずより広い範囲の生物群にも共通する問題の解明の手がかりを与えることができるならば、その意義はより大きいものとなるであろう。特に、生活環のほとんどを単相で過ごす単細胞藻類についての研究例が非常に少ないことを考慮に入れると、より包括的で統一のある進化生物学を創造するためにもミカヅキモの種分化の研究をより一層活発に進める意義があると考えられる。このような認識の下に進めている筆者等の研究を中心にして本稿をまとめ、将来の研究の進展に備えたいと

* 文部省科学研究費補助金 No. 554220 による。

考えている。

ミカヅキモの生活環とその制御: ミカヅキモ属 (*Closterium*) には、約100種近くの形態種が報告されている (PRESCOTT *et al.* 1975, RŮŽIČKA 1977)。しかし接合の仕方や接合胞子の形態などがまだ観察されていない種も多く、これらの形態種はもっぱら栄養細胞の形、大きさ、細胞先端の特徴などによって分類されているため問題が多い (山岸他 1974, ICHIMURA and WATANABE, 1974, ICHIMURA *et al.* 1983)。培養実験

によって有性生殖を含めた生活環のすべてがこれまでに明らかにされているミカヅキモの生活環は、Fig. 1に模式的に示すように、単一接合胞子型 (single zygospore type) と双子接合胞子型 (twin zygospore type) の2つのタイプに区別することができる (ICHIMURA 1973, 市村 1977)。これらのミカヅキモの培養条件、培地、交配実験などの方法については市村 (1979) が詳述している。

単一接合胞子型のミカヅキモの種類は多く、*Cl. acerosum* や *Cl. strigosum* などの培養が簡単な種

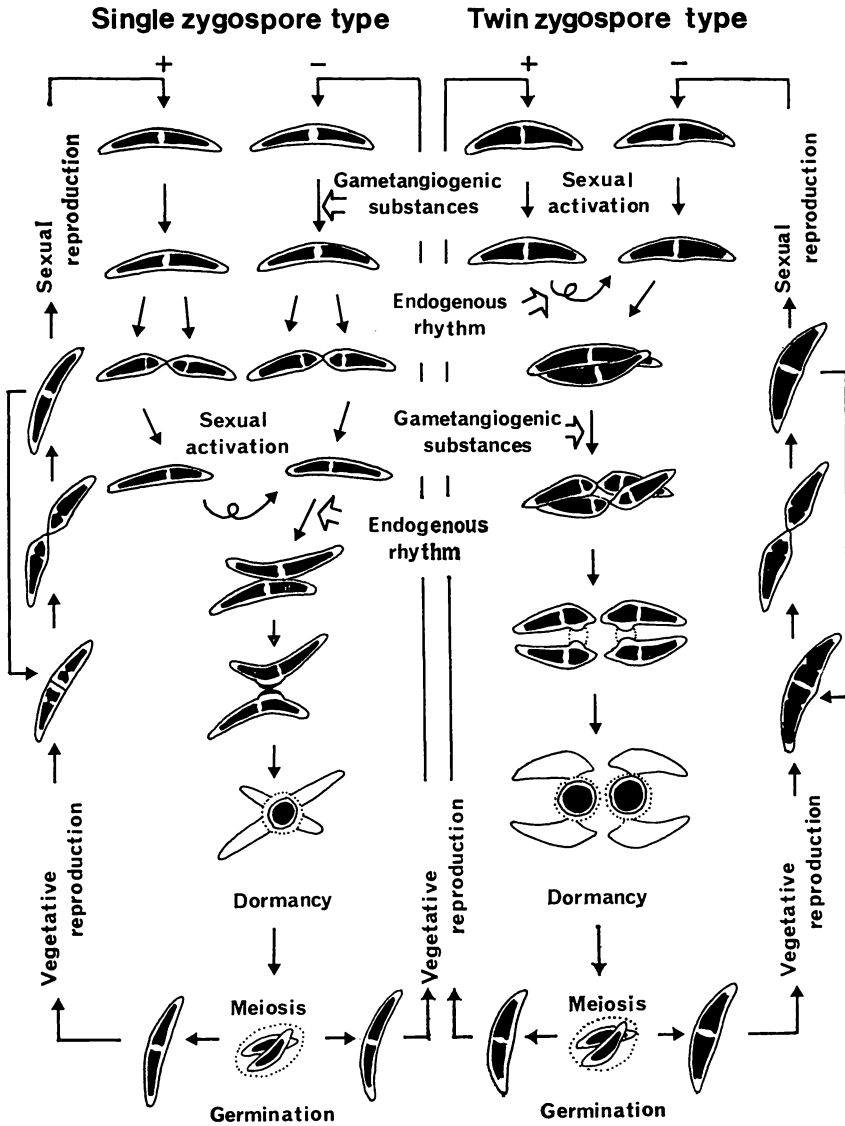


Fig. 1. Schematic representation of life cycle of *Closterium* showing morphological changes and some controlling factors. (ICHIMURA 1973, 1977)

類の生活環の制御については、解析的な実験に基づく形態・生理・遺伝学的研究もかなり行われている (KIES 1964, ICHIMURA 1971, SASAKI and SHIONO 1976, SASAKI *et al.* 1976, UENO and SASAKI 1978, KATO *et al.*, 1981, WATANABE and ICHIMURA 1982)。これに対して、双子接合胞子型のミカヅキモの種類はそれ程多くないが、細胞が大きく比較的培養の容易な *Cl. moniliferum* や *Cl. ehrenbergii* については同様の研究が報告されている (LIPPERT 1967, 1973, DUBOIS-TYLSKI 1972, HAMADA 1978, HAMADA *et al.* 1982, HOGETSU and YOKOYAMA 1979a, b; ICHIMURA 1982)。

ミカヅキモの生活環においては、接合胞子以外の細胞には単相の核が1つ含まれる。接合胞子には、接合に関与した性の異なる2つの細胞(配偶子)から由来した2個の単相核が含まれるが、数ヶ月に及ぶ休眠期間中は接合胞子の中心部に融合することなく並んで存在し、接合胞子が休眠より覚めて発芽を開始する頃に初めて核融合して複相の核となる。しかし、この核はすぐに減数分裂を行なって単相の核にもどってしまう。厚い接合胞子の細胞壁より脱出した発芽のう(germination vesicle)の中で減数分裂が進行し、4個の単相核が生じるが、減数第二分裂の娘核のいずれか1つの核が退化し、その結果非娘核(non-sister nuclei)の2個が生き残り2個の娘細胞となる (KLEBAHN 1891, LIPPERT 1967, DUBOIS-TYLSKI 1972, KASAI and ICHIMURA 1983)。

生物学的種—シンゲンと交配群: 種分化の研究において、“種”の客観的認識と同定は欠くことのできない最も重要なものである。このことは DOBZHANSKY (1951) や MAYR (1942) などによる生物学的種概念の提唱以来、種分化の研究は年毎に活発になり、その内容を深めてきていることを考えると明らかであろう。事実、それまで主として形態分類学者によってかなり主観的に扱われてきた“種”に代って、形態のみならず遺伝、生態的観点などの広い角度からより客観的に“種”を把握しようとする研究が次第にふえてきている。

微細藻類の多くがそうであるように、ミカヅキモ属の生物は、客観的な形態分類を徹底させるにはあまりに形態形質が少なく、しかも実際には遺伝・生理・生態的に異なる数多くの種を分化させている。生物学的種概念をこのような微細藻類に適用する必要性は明白である。

現在、クラミドモナス *Chlamydomonas* (WIESE and WIESE 1977) やクワノミモ *Pandorina morum* (COLEMAN 1977) などの一部の微細藻類においては、形態種の欠陥を補うものとしてシンゲン(syngen)が用いられている。シンゲンとは、SONNEBORN (1957) が原生動物のゾウリムシの一形態種 *Paramecium aurelia* について明確に概念化した生物学的種概念の1つである。シンゲンという語には、“共に世代をくり返す”という意味が含まれており、同一のシンゲンに属する個体群間では自由な遺伝子の交流が可能であるのに対して、シンゲンの異なる個体群間では遺伝子の交流が全く起らないことが遺伝学的に明らかにされている。

一方、ICHIMURA (1981) はミカヅキモの一形態種 *Cl. ehrenbergii* について、交配実験の結果正逆交配(reciprocal crosses)のいずれにおいても常に安定して正常な接合胞子が多数形成される個体群を1つの交配群と考え、他の同様な個体群をまた別の交配群と考えた (Fig. 2)。したがって交配群の異なるクローン間では、場合によっては接合胞子が形成されることもあるが、その多くは崩壊するなどの異常が認められたり全く性的反応が起らない場合が多い。一般的に言って、交配群の異なるクローン間の性的反応の強さは正

+	A	B	C	H	K	L	D	E	I	J
A	■	□	□	□	□	□	□	□	□	□
B	■	■	□	□	□	□	□	□	□	□
C	□	□	■	□	□	□	□	□	□	□
H	□	□	□	■	□	□	□	□	□	□
K	□	□	□	□	■	□	□	□	□	□
L	□	□	□	□	□	■	□	□	□	□
D	□	□	□	□	□	□	■	□	□	□
E	□	□	□	□	□	□	□	■	□	□
I	□	□	□	□	□	□	□	□	■	□
J	□	□	□	□	□	□	□	□	□	■

Fig. 2. Abstract of the results of intercrossing experiments among known mating groups of *Closterium ehrenbergii*. Closed square, normal zygospore formation and viable F₁ progeny; dotted square, abnormal or occasional zygospore formation and inviable F₁ progeny; open square, no zygospore formation. (ICHIMURA and KASAI unpub. data)

逆交配で大きく異なるのが特徴である。研究が進み後述するような種々の生殖的隔離機構が交配群間に存在し、群間における遺伝子交流をほとんど完全に阻止している事実を考えると、交配群も1つの生物学的種であり、シンゲンと同義のように思われる。にもかかわらず筆者等が交配群という用語を使用する意図は、同一交配群内における接合胞子が正常に発芽し、生活力のある子孫が得られるかどうかについて十分な実験結果が得られていない段階で不用意にシンゲンを使用することを回避したいからである。

交配群の分布：一般に、淡水産の微細藻類のほとんどは世界的広域分布種と考えられている。しかし、この様な一般的考え方は、微細藻類の種を前世紀的な形態的手法によって認識してきた結果に基づいている。市村(1982)が提唱しているように、微細藻類の時間的・空間的分布に関する問題には、形態種ではなく生物学的種を分布の主体と考え、現代の進化生物学的思考法を適用する必要がある。もしも世界的広域分布種が存在するとすれば、その種は“進化の速度に比較して伝播の速度が著しく速く、種の分布域が世界中に拡大した時点においても、種集団の遺伝的構成が種を区別する程度には変化していない”という性質を持っているはずである。このような種の伝播様式と手段を生理・生態的に調べる一方、種々の環境条件下における種個

体群の遺伝的安定性についても研究する意義は大きい。

しかし、これまでに研究されている微細藻類の生物学的種は、このような世界的広域分布種は少ない。多くの種においては、種が分化し、その分布域を拡大しつつある地域はそれ程広範囲なものではない。各地域の地史、気候帯、生態系の相違に呼応して個々の生物学的種が分布しているというのが実際の様相である。

Cl. ehrenbergii の交配群について、現在までに筆者等によって確認された分布域を Table 1 に示す。AからLの12群の中で、A群が日本とオーストラリア、それにJ群が日本とネパールと比較的広い範囲に分布しているのに対して、他の10群はもっと限られた地域に分布しているように思われる。しかし、これらの交配群の多くは最近その存在が認識されたばかりのものであるため、分布に関する資料はまだ不足しており今後の調査が必要である。比較的資料の得られているA、B、Hの3群について考察すると、日本に広く分布しているAとBの2群はネパールにその分布が認められず、その反対にネパールに広く分布しているHは日本には全く分布していない。

地理的隔離と生殖的隔離機構：ただ単に分布域が地理的に隔っているために2種の個体群間で雑種が形成されない事実と、同じ分布域内に棲む2種の生物学的性質の相違からこれら2種の個体群間で雑種が形成され

Table 1. Distribution areas of mating groups of *Closterium ehrenbergii*. (ICHIMURA and KASAI unpub. data)

Mating group	Known locales	Sample number		Maximum known range
		Soil	Liquid	
A	Japan; Honshu, Shikoku, Kyushu, Okinawa. Australia; Queensland.	15	15	7,500 km
B	Japan; Honshu, Shikoku, Kyushu, Okinawa. Taiwan	10	24	2,500 km
C	Japan; Honshu, Kyushu.	0	12	1,100 km
D	Japan; Honshu, Kyushu.	1	8	850 km
E	Japan; Honshu.	0	4	200 km
F	Mexico	1	0	—
G	The U. S. A.; Minnesota.	0	1	—
H	Nepal; Kathmandu, Terrai Plains	7	6	350 km
I	Nepal; Kathmandu, Terrai Plains	3	2	350 km
J	Japan; Honshu. Nepal; Kathmandu, Terrai Plains.	2	2	4,500 km
K	Japan; Okinawa.	1	6	400 km
L	Japan; Okinawa.	0	6	400 km

ない事実とは、進化生物学的に本質的な相違がある。生殖および形態形成などに関与する種に個有の遺伝的制御系の相違から、2種の個体群間で遺伝子交流が阻止されたり制限されたりする場合に、これを生殖的隔離 (reproductive isolation) と呼び、その機構を生殖的隔離機構 (reproductive isolating mechanism) あるいは略して隔離機構 (isolating mechanism) と呼ぶ。研究者の専門が植物学であるか動物学であるかによって、隔離機構の分類は多少異なるが、本質的な相違はないと考えられるので、DOBZHANSKY *et al.* (1977) の分類を次に示す。

A. 接合前隔離機構 (prezygotic isolating mechanism)

1. 生態的または生息場の隔離* (ecological or habitat isolation)
分布域内において互いに異なった生態的場または生息場を占有する。
2. 季節的または時間的隔離 (seasonal or temporal isolation)
生殖時期が互いに異なった季節または時間帯にずれている。
3. 行動的または性的隔離* (ethological or sexual isolation)
異種の雌雄の個体間では、生殖行動または性的反応が起り難い。
4. 機械的隔離 (mechanical isolation)
生殖器官の構造の差異が原因となり、花粉または精子の伝達が困難である。
5. 配偶子的隔離 (gametic isolation)
雌雄の配偶子間の性誘引機構またはその他の原因により、伝達された雄性配偶子が雌性器官内にて雌性細胞と合体することなく死滅する。

B. 接合後隔離機構 (postzygotic isolating mechanism)

1. 雑種死滅* (hybrid inviability)
雑種個体は成熟個体にまで生長することなく死滅する。
2. 雑種不稔 (hybrid sterility)
雑種個体が成熟しても機能的な配偶子を形成することはない。
3. 雑種崩壊* (hybrid breakdown)
F₂ または戻し交雑の世代における死滅または不稔の個体が多く出現することにより、雑種の個体群が世代を重ねるにつれて消滅する。

* 印の附してある隔離機構は、これまでにミカヅキ

モの交配群間で確認されているものである。

性的隔離：微細藻類においてこれまでに最もよく研究されているのがこの機構である。上記分類の5の配偶子的隔離と考えられるような場合もあるが、微細藻類では個体と配偶子の区別がそれ程明瞭ではないので、ここでは一応性的隔離として扱っておきたい。*Chlamydomonas moewusii* や *Pandorina morum* などシンゲンが認められるのは、主としてこの機構によっている。*C. moewusii* の syngen I と syngen II の配偶子間では、性膠着反応 (sexual agglutination) が起らないため、これら2つのシンゲンの間で受精が起ることはない (WIESE and WIESE 1977)。また *P. morum* では、シンゲンの異なる個体間では配偶子形成が起らず、有性生殖は全く起らない (COLEMAN 1959, 1977)。このような性的隔離は、微細藻類の有性生殖の開始と進行を制御している性物質とその伝達系がシンゲン間で相連しているからであると考えられている (COLEMAN 1963, WIESE 1974)。

ミカヅキモにおける性的隔離の報告は、LIPPERT (1967) の *Cl. moniliferum* および *Cl. ehrenbergii* のそれぞれの異産地のクローン間の交配結果がおそらく最初のものであろう。その後西浜 (1972) は *Cl. strigosum* について、ネパールヒマラヤの山麓の亜熱帯と温帯の気候条件の異なる産地の個体群間で性的隔離を認めている。最近 WATANABE and ICHIMURA (1978a, b) は、*Cl. peracerosum-strigosum-littorale* complex の北関東の交配群 II-A, II-B, II-C の間における性的隔離の強さの程度を Charles-Stalker の隔離指数 (MERREL 1950 参照) を用いて表わし、各群間の類縁性の程度を明らかにした。さらに、これまで均一であると考えていた II-B 群の中に性的隔離の認められる II-B₁ と II-B₂ の個体群が存在すること、およびこれらの個体群はある程度生態的に分化していることを示唆している。一方、*Cl. ehrenbergii* では隔離指数を計算するような定量的研究は行われてはいないが、主として性的隔離によると考えられる群間における接合子形成の異常または不能に基づいて交配群の認識が行われていることは既に述べたとおりである。接合胞子の細胞壁が平滑 (smooth) (Fig. 3A) である A, B, C, H, K, L の交配群と小孔模様 (scrobiculate) (Fig. 3B) のある D, E, I, J の交配群の間では、性的隔離が完全であり、接合胞子は全く形成されない (Fig. 2)。ただ、例外的にあるクローンの組合せにおいて異常な性的反応が認められているに過ぎ

ない。接合胞子の形態が似ており、互いに近縁であると考えられる交配群間では、クローンの組合せによって接合胞子の形成が見られることから、これらの群間では性的隔離は不完全である (ICHIMURA 1981, ICHIMURA and KASAI 1982)。群間で性的隔離の程度が異なることから、隔離指数を用いた研究が望まれている。

生態的隔離: 人工交配などによっては雑種を形成するような近縁の2種が、各々異なった生態的場を占有するため、同じ分布域内においても異なった生息場に離れており、このことから雑種形成が阻止または制限されている事実は多くの高等植物で知られている (STEBBINS 1950, GRANT 1981)。しかし、微細藻類における生態的隔離は、これまであまり明確には研究されていない。

先に述べた性的隔離が不完全でしかも分布域が重なる近縁の交配群が、各々の交配群の独自性を保持している事実は、おそらく群間に生態的隔離が働き、群間における雑種形成を回避または制限しているからであると考えられる。この点を考察するために、日本における A, B, C, D, E, J, K 群の個体群が発見された生息場を Fig. 4 と 5 に示す。(L 群は琉球列島に分布する群であるが、単一の群ではない可能性が強いため、Fig. 5 には L 群が省略されている。) Fig. 4 の日本本土に注目すると、同一の生息場に2群以上の交配群が混棲している場所は7ヶ所である。矢印の先に示された交配群を見ると例外の1ヶ所 (ACD) を除いて、すべて性的隔離が完全に働いている2群 (AD, CE または CJ) の組合せになっている。これに対して、性的隔離が不完全である関係にある交配群は、同一の生息場に混棲することなく、別々の生息場に棲み分けて

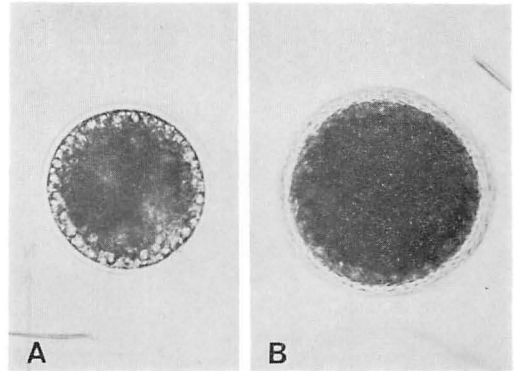


Fig. 3. Morphological differences in zygospores of *Closterium ehrenbergii*. A, smooth zygospore; B, scrobiculate zygospore. (ICHIMURA and KASAI 1982)

いる。個々の交配群の好む生息場の分布は、日本本土ではある程度地域性があるようにも見えるが、Fig. 5 に示されているように琉球列島ではかなり近接している。

ミカヅキモなどの微細藻類の伝播様式から考えると、このような分布域の重なる交配群が同一の生息場に受動的に運ばれる機会は充分にある (MAGUIRE 1963, STEWART and SCHLICHTING 1966, PROCTOR *et al.* 1967, ATKINSON 1980 参照)。にもかかわらず、上に述べたように性的隔離が不完全な2群が同一生息場に混棲しない事実は、とりもおおざる2群の生息場の好みと明確に相違していると考えるのが妥当であろう。このことを物語る資料として、性的隔離がかなり不完全な交配群AとBが最も近接して分布している与那国島の水田の土壌サンプルの pH を Table 2 に示す。交配群Aの生息していた水田土壌の pH は6.5以下であるのに対して、交配群Bの pH は7.3以上であると

Table 2. Different pH values of soil sample between habitats of Group A and Group B in Yonaguni Isl., Okinawa. (ICHIMURA and KASAI unpub. data)

Paddy field	Mating group found	pH value after rewetting (soil: water; 1:1)		
		0 day	One day	Two days
81-33	A	3.8	3.8	3.8
81-34	A	6.1	5.9	6.0
81-35	A	5.0	5.0	5.3
81-36	A	6.3	6.2	6.5
81-30	B	7.3	7.3	7.6
81-31	B	7.5	7.4	7.6
81-38	B	7.5	7.3	7.5

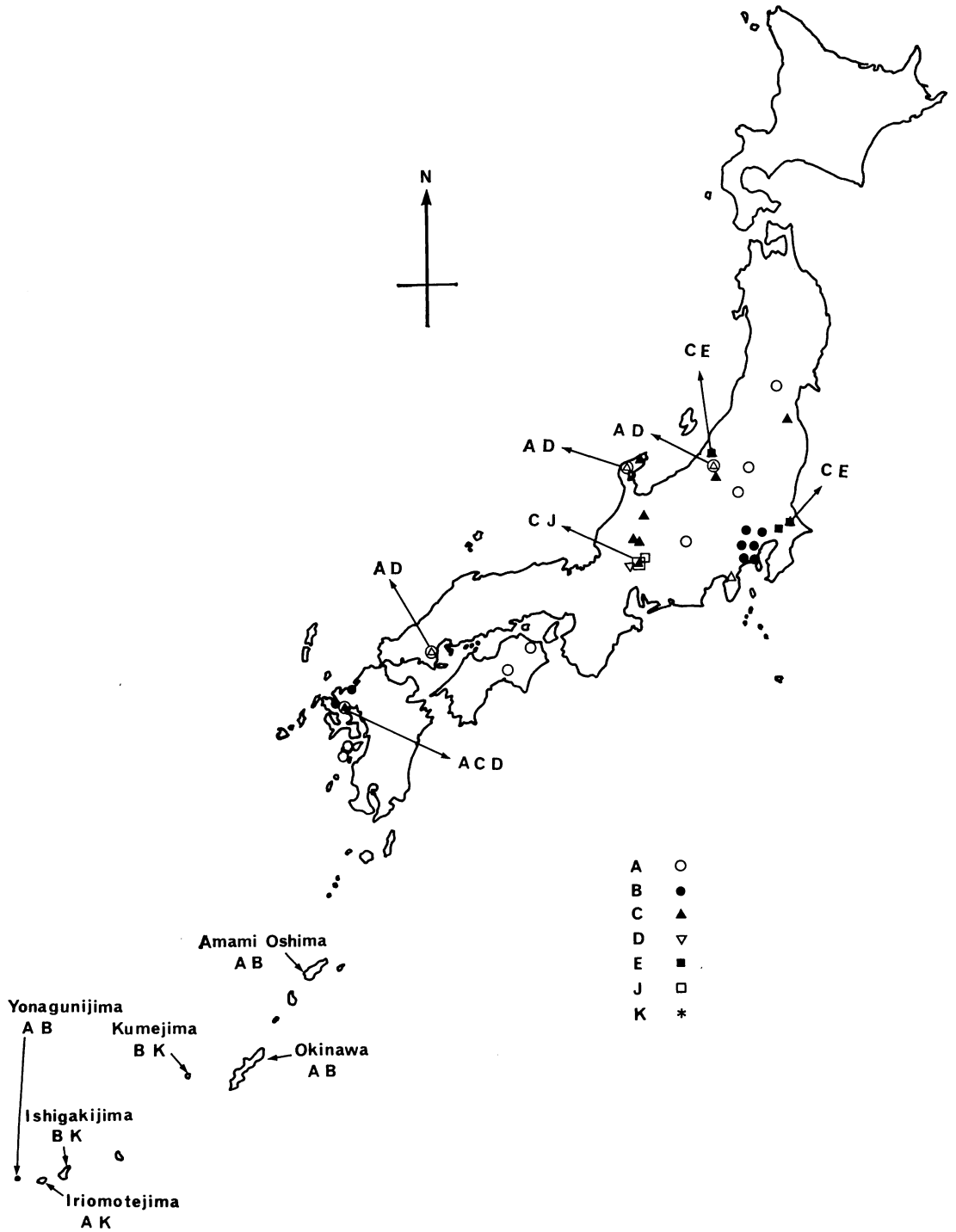


Fig. 4. Map showing distribution patterns of mating groups of *Closterium ehrenbergii* in Japan. See Fig. 5 for detailed patterns in the Ryukyu Islands. (ICHIMURA 1981, ICHIMURA and KASAI unpub. data)

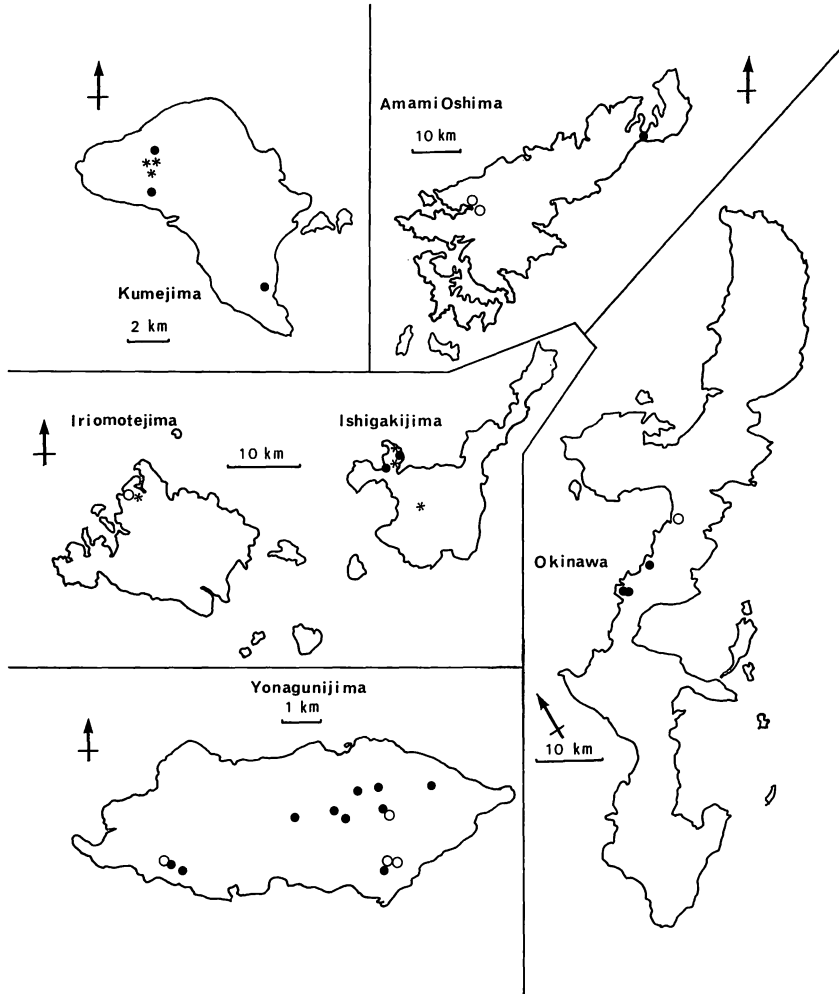


Fig. 5. Map showing distribution patterns of mating groups of *Closterium ehrenbergii* in the Ryukyu Islands. (ICHIMURA and KASAI unpub. data)

いう顕著な差が見られる。現在、両群の生態的場の相違についてフィールドと実験室において解析を進めているところである。

雑種死滅または弱勢: *Cl. ehrenbergii* の交配群AとBの間における遺伝子交流は、性的隔離が不完全であるが、自然では主として生態的隔離によってほぼ完全に阻止されていると考えられる。しかし、攪乱された自然環境では両群の間で接合子形成が起り、雑種個体の出現が予想される。ICHIMURA (1982) は、両群のプラスとマイナス各々10クローン以上の各組合せで接合胞子が形成されたすべてについて上記の可能性を調べた。接合胞子より発芽してきた発芽個体 (Fig. 6B) を単離培養し、その生存率と交配型の遺伝を調べたとこ

ろ、AプラスとBマイナスの交配では1302個の発芽個体の約12%、BプラスとAマイナスの交配では5349個の発芽個体の約6%という生存率を得、生存個体の交配型の比は前者で1:154、後者で9:331と異常にマイナスの交配型が多いことが明らかとなった。しかも、これらの雑種F₁個体の生活力は両親に比較して非常に悪く、培養の維持に困難をきたすものがほとんどであった。したがって、これらの雑種F₁個体が、自然において個体群を形成したり、両群の遺伝子組成に大きな影響を与える可能性は少ないと考えられている。

交配群AとBは日本において分布域が重なり同所的 (sympatric) である。しかし、交配群Hはネパールに限られて分布しており交配群AとBに対して異所的 (allopatric) である。したがって、HはAとBのいず

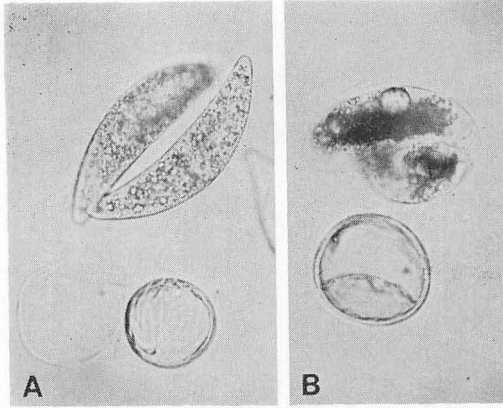


Fig. 6. Pair of young closterioid cells from a single zygospore. A, normal F_1 progeny in Group A intragroup cross; B, abnormal F_1 progeny in Groups A and B intergroup cross.

れとも自然において遭遇することはない。このためか、HとAまたはBの間では性的隔離があまり発達していないようである。特にBプラスとHマイナスでは、かなりのクローンの組合せにおいて群内交配の結果に匹敵する程度に接合子形成が起る。ただし、多くの接合胞子が形成後、日を経るにつれて崩壊したり白化するものが認められる点で、群内交配の結果と区別される。これらの雑種接合胞子の発芽と発芽個体の生存率などもかなり研究されている(市村・笠井 1982)。そ

の結果を要約すると、これら異所的な交配群間における雑種 F_1 個体の生存率は、先に述べた同所的な交配群間よりもさらに悪く、たとえジェット気流や渡り鳥に乗って地理的な障壁を越えて2群が遭遇したとしても、雑種 F_1 個体が自然で生き残る可能性はほとんどない。

参考のために、同一交配群内における接合胞子からの発芽個体 (Fig. 6A) の生存率と交配型の比を Table 3 に示す。群内交配のほとんどが80%前後の生存率を示し、生存個体の交配型の比もほぼ 1:1 と正常である(市村・笠井 1982)。しかし、ここで注目に値するのは、交配群Aに属する日本産の J6-74-62 とオーストラリア産の Q-33-7 の交配による発芽個体の生存率が、他に比較してかなり落ちていることである。このことは、COLEMAN (1977) が世界的に広く分布している *Pandorina morum* において、地理的距離が大きく離れた産地のクローン間では、交配の結果生じる接合胞子の発芽が正常であっても F_1 個体の生存率がかなり低下すると報告していることと関連している。同一の生物学的種に属し自由に遺伝子交流が起る可能性があると言うものの、地理的に大きく隔たっている個体群間には実際上の遺伝子交流はほとんどないか、あるいはかなり制限されていることを示している。2つの個体群間における雑種接合胞子の生存率が両親より低いことによって、これらの個体群間での雑種形成を回避する性的隔離や生態的隔離などの接合前隔離機

Table 3. Viability and mating type of F_1 progeny in intragroup cross. (ICHIMURA and KASAI unpub. data)

Mating group	Cross Plus \times minus	Gones isolated	% survival	Mating type ratio Plus : minus
A \times A	M-16-4a \times J6-73-4	54	79.6	22 : 21
A \times A	M-16-4a \times M-16-4b	136	89.0	64 : 58
A \times A	J6-74-62 \times Q-33-7	109	56.9	31 : 32
B \times B	78-1-14 \times 78-1-13	32	68.8	13 : 9
B \times B	T-17-1 \times KK-33-6	134	80.7	68 : 66
B \times B	T-17-1 \times KY-1-31	35	88.6	16 : 15
C \times C	NG-2-57 \times 77-15-72	28	89.3	12 : 15
C \times C	77-1-1 \times 77-14-10	15	100	7 : 8
D \times D	77-13-6 \times NG-4-66	13	84.6	6 : 5
H \times H	NN-5-2 \times NN-4-4	254	87.8	109 : 114
H \times H	NN-5-21 \times NN-6-49	322	84.2	136 : 135
H \times H	N-118-2 \times NN-6-49	653	78.3	252 : 259
I \times I	NN-4-6 \times NN-4-8	82	81.7	33 : 34

構が自然選択によって形成されるとする考え方や実験的証拠などが知られている (WALLACE 1889, DOBZHANSKY 1951, GRANT 1966)。したがって、種分化の機構を研究する上で、上記の発見は重要である。

雑種不稔: *Cl. ehrenbergii* や *Pandorina morum* の異なる生物学的種間における F_1 個体の生存率を詳細に調べた上記の研究においても、生存個体の稔性が失われている例は知られていない。したがって、雑種不稔が種間の生殖的隔離機構として働いている例は、これまでのところ知られていない。しかし、ミカヅキモ (HAMADA *et al.* 1982, ICHIMURA 1982) やヒゲマワリ *Eudorina* (GOLDSTEIN 1964) などの heterothallic のクローンの交配から、homothallic または selfing などの性表現が異なる子孫が得られていることなどを考慮すると、種々の微細藻類において、性の決定および発現の遺伝制御機構などと平行して雑種不稔について今後も研究を続ける必要がある。

雑種崩壊: WATANABE and ICHIMURA (1982) は、*Cl. peracerosum-strigosum-littorale* complex の交配群 II-A と II-B の雑種 F_1 個体が、生存率においても交配型の遺伝においても群内交配と大差がないのに対して、 F_2 および戻し交配においては雑種個体の生存率が極端に落ちることを確認している。ミカヅキモなどの単相生物においては、雑種崩壊の遺伝学的説明は雑種死滅の場合と比較してより困難である。遺伝的解釈はともあれ、このような現象が種間に存在する場合には、雑種個体は世代をくり返していくうちに消滅してしまうため、自然において雑種の個体群が発見される機会は少ない。

種分化—交配群の形態的特徴: 生物学的種概念によると、種が分化するという事は、上記のような生殖的隔離機構のいずれかが2つの個体群間に形成されることにある (DOBZHANSKY 1951, MAYR 1942)。ひとつの隔離機構が存在することによって、他の隔離機構が自然と附随的に (DARWIN 1859, MULLER 1942) または自然選択の結果 (WALLACE 1889, DOBZHANSKY 1951) 形成されたり、これまで不完全であったものが完全なものへと補強されたりする。種分化の発端が生殖的隔離機構の形成にあるとする考え方と一見正反対のように見える種分化の様式に、高等植物で広く知られているものとして、染色体の倍化、特に種間交雑に起因する雑種の複二倍体などの出現が新たな種の起原

となる場合が知られている。しかし、この場合にもこれらの倍数体と祖先種との間に何らかの生殖的隔離機構が存在しない場合には、これらの倍数体の個体群が新しい種として独自の生物学的統一性を保っていくことができないのは明白である。

種分化をこのように考えた場合にも、種分化の過程における遺伝子型の変化が、種個体群の形態的特徴をも変化させるのが普通である。しかし、その変化の程度は生物により、種によりかなりの変異がある。例えばゾウリムシやクワノミモなどの微生物において、ひとつの形態種に複数の生物学的種が認められる場合などのように、種間に形態的の差が認められないような同胞種 (sibling species) が知られている。これに対して、*Cl. ehrenbergii* の交配群については、一部同所性の群が従来の栄養細胞のいくつかの分類形質と接合胞子の形質を合わせた新たな分類系によって区別されることが知られている (ICHIMURA *et al.* 1983)。特に、近縁の交配群 A, B, C の細胞の大きさの変異を統計的に調べた結果3群の間に明らかにギャップが認められ、これは自然において3群の間にはほとんど遺伝子交流が認められていないことの結果を示しているものと解釈されている。一方、異所性の B と H は、詳細な形質比較を行っても形態的特徴だけからは、これらの交配群を区別することはできない。B と H が厳密な意味での同胞種である。これまでに調査されていない地域における *Cl. ehrenbergii* の交配群の研究が進むにつれ、同様な同胞種が数多く発見されることも予想される。

種分化研究の基礎と考えられる個体群間における生殖的隔離機構の分類とその役割の分析について、微細藻類において予想され得るもののほぼすべてを、ミカヅキモを例として具体的に明らかにできたのではないかと考えている。今後は、これらの機構の形成過程およびその要因についての動的解析を行い、進化生物学の中心課題である種分化の機構に関する研究へと発展させたいと願っている。このためには、やはり各交配群の分布域、特に日本、ネパール、オーストラリアを結ぶ三角形の内側及びその周辺地域における分布状態を明確にする必要がある。そして、同所的または異所的に分布する交配群間における隔離機構の種類とその強さの程度を定量的に調べることによって、各交配群の系統関係と伝播経路を推論してみることも必要であろうと思う。このような推論と核型分析的研究やアイソザイムの電気泳動パターンなどによる遺伝生化学的研究の結果とを比較検討することにより、筆者等の

ミカツキモロジが本物になるのではないかと思う。

謝 辞

稿を終るに当り、本研究の発展に御協力くださった方々に感謝の意を表したい。特に、笠井文絵氏は未発表データの公表を許され、図及び表の作製に苦勞された。また、大谷修司氏は *Cl. ehrenbergii* の資料を提供され、Fig. 2 の補遺に協力された。

引用文献

- ATKINSON, K. M. 1980. Experiments in dispersal of phytoplankton by ducks. *Br. phycol. J.* 15: 49-58.
- COLEMAN, A. W. 1959. Sexual isolation in *Pandorina morum*. *J. Protozool.* 6: 249-264.
- COLEMAN, A. W. 1963. Immobilization, agglutination, and agar precipitin effects of antibodies to flagella of *Pandorina* mating types. *J. Protozool.* 10: 141-148.
- COLEMAN, A. W. 1977. Sexual and genetic isolation in the cosmopolitan algal species *Pandorina morum*. *Amer. J. Bot.* 64: 361-368.
- DARWIN, C. 1959. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. 1st. ed. John Murray, London, 502 pp.
- DOBZHANSKY, T. 1951. *Genetics and the Origin of Species*. 3rd. ed. Columbia Univ. Press, New York, 364 pp.
- DOBZHANSKY, T., AYALA, F. J., STEBBINS, G. L. and VALENTINE, J. W. 1977. *Evolution*. W. H. Freeman and Comp., San Francisco. 572 pp.
- DUBOIS-TYLSKI, T. 1972. Le cycle de *Closterium moniliferum in vitro*. *Soc. bot. Fr., Mém.* 183-200.
- GOLDSTEIN, M. 1964. Speciation and mating behavior in *Eudorina*. *J. Protozool.* 11: 317-344.
- GRANT, V. 1966. The selective origin of incompatibility barriers in the plant genus *Gilia*. *Amer. Natur.* 100: 99-118.
- GRANT, V. 1981. *Plant Speciation*. 2nd. ed. Columbia Univ. Press, New York. 563 pp.
- HAMADA, J. 1978. Studies on several environmental factors for zygote formation and germination in *Closterium ehrenbergii*. *Bot. Mag. Tokyo* 91: 173-180.
- HAMADA, J., YOSHIZAWA-KATOH, T. and TSUNEWAKI, K. 1982. Genetic study on mating type genes by a new type of tetrad analysis in *Closterium ehrenbergii*. *Bot. Mag. Tokyo* 95: 101-108.
- HOGETSU, T. and YOKOYAMA, M. 1979a. Light, a nitrogen-depleted medium and cell-cell interaction in the conjugation process of *Closterium ehrenbergii* MENEHINI. *Plant & Cell Physiol.* 20: 811-817.
- HOGETSU, T. and YOKOYAMA, M. 1979b. Cell expansion and microfibril deposition in *Closterium ehrenbergii*. *Bot. Mag. Tokyo* 92: 299-303.
- ICHIMURA, T. 1971. Sexual cell division and conjugation-papilla formation in sexual reproduction of *Closterium strigosum*. *Proc. VIIIth Inter. Seaweed Symp.* 208-214.
- ICHIMURA, T. 1973. The life cycle and its control in some species of *Closterium*, with special reference to the biological species problems. Dr. thesis, Univ. of Tokyo, Japan, 69 pp.
- 市村輝宜 1977. ミカツキモの有性生殖。受精の生物学 (日本発生物学会編) pp. 35-56. 岩波書店.
- 市村輝宜 1979. 有性生殖の誘起と交配実験法, 代表的な淡水産微細藻類の培養例。藻類研究法 (西澤一俊, 千原光雄編) pp. 195-209, 209-223. 共立出版.
- ICHIMURA, T. 1981. Mating types and reproductive isolation in *Closterium ehrenbergii* MENEHINI. *Bot. Mag. Tokyo* 94: 325-334.
- ICHIMURA, T. 1982. Hybrid inviability and predominant survival of mating type minus progeny in laboratory crosses between two closely related mating groups A and B of *Closterium ehrenbergii*. *Evolution* (in press).
- 市村輝宜 1982. 微細藻類の時間的空間的分布研究の問題点。微生物の生態 10巻 微生物生態論の諸側面 (微生物生態研究会編), pp 65-84, 学会出版センター.
- ICHIMURA, T. and KASAI, F. 1982. New mating groups, Group H and Group I, of *Closterium ehrenbergii* from Kathmandu valley and Terai Plains of Nepal. *In Reports on the Cryptogamic Study in Nepal*, (Miscellaneous Publication of the Nat. Sci. Mus. Tokyo). pp. 61-73.
- 市村輝宜, 笠井文絵 1982. 緑藻 *Closterium ehrenbergii* の交配群間における接合後隔離機構。藻類 30: 97.
- ICHIMURA, T., KASAI, F., WATANABE, M. and WATANABE, M. M. 1983. Morphological characters of the five sympatric mating groups, A to E, of *Closterium ehrenbergii* MENEHINI. *Bot. Mag. Tokyo*. (in review).
- ICHIMURA, T. and WATANABE, M. 1974. The *Closterium calosporum* complex from the Ryukyu Islands. Variation and taxonomical problems. *Mem. Nat. Sci. Mus.*, Tokyo 7: 89-102.
- KASAI, F. and ICHIMURA, T. 1983. Zygospor germination and meiosis in *Closterium ehrenbergii* MENEHINI (Conjugatophyceae). *Phy-*

- cologia (in review)
- KATO, A., OBOKATA, J. and SASAKI, K. 1981. Mating type interaction in *Closterium peracerosum-strigosum-littorale*: Mating induced protoplast release. *Plant & Cell Physiol.* 22: 1215-1222.
- KIES, L. 1964. Über die experimentelle Auslösung von Fortpflanzungsvorgängen und die Zygotenkeimung bei *Closterium acerosum* (SCHRANK) EHRENBER. *Arch. Protistenk.* 107: 331-350.
- KLEBAHN, H. 1891. Studien über Zygoten. I. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium*. *Jb. wiss. Bot.* 22: 415-443.
- LIPPERT, B.E. 1967. Sexual reproduction in *Closterium moniliferum* and *Cl. ehrenbergii*. *J. Phycol.* 3: 182-198.
- LIPPERT, B.E. 1973. Some factors affecting conjugation in *Closterium* (Desmidiaceae). *Beih. Nova Hedwigia*, 42: 171-177.
- MAGUIRE, B., Jr. 1963. The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecol. Monogr.* 33: 161-185.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the Origin of species*. Columbia Univ. Press, New York, 334 pp.
- MERREL, D.J. 1950. Measurement of sexual isolation and selective mating. *Evolution* 4: 326-331.
- MULLER, H.J. 1942. Isolating mechanisms, evolution and temperature. *Biol. Symp.* 6: 71-125.
- 西浜雄二 1972. 緑藻ミカヅキモ属の分類学的研究. 北海道大学学位論文. 156 pp.
- PRESCOTT, G.W., CROASDALE, H.T. and VINYARD, W.C. 1975. *A Synopsis of North American Desmids. Part II. Desmidiaceae: Placodermæ. Section I.* pp. 16-100. Univ. Nebraska Press, Lincoln.
- PROCTOR, V.W., MALONE C.R. and DEVLAMING, V.L. 1967. Dispersal of aquatic organisms: Viability of disseminules recovered from the intestinal tract of captive Kildeer. *Ecol* 48: 672-676.
- RŮŽIČKA, J. 1977. *Die Desmidiaceen Mitteleuropas, Band I, Lieferung I.* pp. 40-236. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- SASAKI, K. and SHIONO, K. 1976. Effects of purine and pyrimidine derivative on uptake of tritium-labelled uridine by *Closterium acerosum*. *Plant & Cell Physiol.* 17: 1067-1070.
- SASAKI, K., UENO, T. and SHIONO, K. 1976. Fundamental properties of uridine metabolism in *Closterium acerosum*. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Series V.* 12: 135-146.
- SONNEBORN, T.M. 1957. Breeding systems, reproductive methods, and species problems in Protozoa, In E. MAYR (ed.) *The Species Problems*. pp. 125-324. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington, D.C.
- STEBBINS, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia Univ. Press, New York. 643 pp.
- STEWART, K.W. and SCHLICHTING, Jr. H.E. 1966. Dispersal of algae and protozoa by selected aquatic insects. *J. Ecol.* 54: 551-562.
- UENO, T. and SASAKI, K. 1978. Light dependency of the mating process in *Closterium acerosum*. *Plant & Cell Physiol.* 19: 245-252.
- WALLACE, A.R. 1889. *Darwinism: An Exposition of the Theory of Natural Selection*. MacMillan, London, 494 pp.
- WATANABE, M.M. and ICHIMURA, T. 1978a. Biosystematic studies of the *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex II. Reproductive isolation and morphological variation among several populations from the northern Kanto area in Japan. *Bot. Mag. Tokyo* 91: 1-10.
- WATANABE, M.M. and ICHIMURA, T. 1978b. Biosystematic studies of the *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex III. Degrees of sexual isolation among the three population groups from the northern Kanto area. *Bot. Mag. Tokyo* 91: 11-24.
- WATANABE, M.M. and ICHIMURA, T. 1982. Biosystematic studies of the *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex. IV. Hybrid breakdown between two closely related groups, Group II-A and Group II-B. *Bot. Mag. Tokyo* 95: 241-247.
- WHITE, M.J.D. 1978. *Modes of Speciation*. W.H. Freeman and Comp. San Francisco. 455 pp.
- WIESE, L. 1974. Nature of sex specific glycoprotein agglutinins in *Chlamydomonas*. *Ann. New York Acad. Sci.* 234: 383-395.
- WIESE, L. and WIESE, W. 1977. On speciation by evolution of gametic incompatibility: A model case in *Chlamydomonas*. *Amer. Natur.* 111: 733-742.
- 山岸高旺, 芳賀 卓, 西浜雄二, 渡辺真之, 市村輝宜 1974. 鼓藻類における種の把握一二, 三の試み一. 日本大学農獣医学部一般教養研究紀要 第10号: 54-83.