

● 総説
● 解説

"卍型"の前端パピラをもつ *Carteria* (緑藻, オオヒゲマワリ目) の有性生殖と分類・系統

野崎久義*

国立環境研究所 (〒305 茨城県つくば市小野川 16-2)

Nozaki, H.* 1995. Sexual reproduction, taxonomy and phylogeny of *Carteria* (Volvocales, Chlorophyta) with "swastika-shaped" anterior papillae. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 43:103-114.

Recent studies of sexual reproduction, taxonomy and phylogeny in the genus *Carteria* (Volvocales, Chlorophyta) are reviewed, with particular regard to the species with cruciate anterior papillae. A species of *Carteria* was recently collected in Japan and this alga exhibited peculiar sexual reproduction (Nozaki 1994). In mating reaction, protoplasts of the two pairing, flagellate cells were released from cell walls to become isogametes. Such gametes were non-motile and soon fused to form a completely immobile zygote, lacking planozygote stage. This type of gametic union, aplanogamy, had not been previously reported in the Volvocales. Our taxonomic study (Nozaki *et al.* 1994) was initiated to identify such an interesting *Carteria* species. At first, however, species identification was unsuccessful when the species were compared with description and illustrations in the literature concerned. Cells had a cruciate anterior papilla which appeared swastika-shaped in top view. This type of papilla had not been described or illustrated before in *Carteria*. After comparative morphological observations of this alga and five NIES (Microbial Culture Collection at the National Institute for Environmental Studies) and four UTEX (Culture Collection of Algae at the University of Texas at Austin) strains of the *Carteria* species with cruciate anterior papillae, they were successfully delineated into four species, based on the differences in light and electron microscopic characteristics. Furthermore, it was revealed that the cruciate papillae in all the four species were actually "swastika-shaped". Lembi (1975) on the basis of differences in the flagellar apparatus ultrastructure, demonstrated two fundamental different groups in *Carteria*, groups I and II, although Ettl (1979) subdivided the genus *Carteria* based on differences in chloroplast morphology. All the strains of group II studied by Lembi (1975) were also examined by Nozaki *et al.* (1994) and this group is characterized by its unique flagellar apparatus and swastika-shaped anterior papilla. The recent phylogenetic study by Buchheim and Chapman (1992) resolved that the group II of Lembi (1975) is the basal sister group to all other volvoclean taxa (including group I of Lembi (1975)). Aplanogamous sexual reproduction and swasticka-shaped anterior papillae may be related to such a peculiar phylogenetic position of group II of Lembi (1975).

Key Index Words: *Carteria-Chlorophyta-phylogeny-sexual reproduction-taxonomy-Volvocales*

Hisayoshi Nozaki*, National Institute for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba-shi, Ibaraki, 305 Japan.

1. はじめに

Carteria は単細胞の緑藻植物で、一般的に緑藻綱 (Chlorophyceae), オオヒゲマワリ目 (Volvocales), クラミドモナス科 (Chlamydomonadaceae) に分類されて

いる (e. g. Bold and Wynne 1985)。オオヒゲマワリ目は鞭毛で遊泳する体制をしたもので、*Volvox* の様な群體性のもと *Chlamydomonas* や *Carteria* の様な単細胞性のもが含まれる。クラミドモナス科に所属するものはすべて単細胞性であり、*Carteria* は4本の鞭毛を持つ事の特徴としている。栄養細胞は通常、細胞全体を占める大きなコップ型の葉緑体 (c, Fig. 1) を持ち、その表面には、赤い色をした眼点 (e, Fig. 1), 内部にはでんぷん鞘で包まれたピレノイド (p, Fig. 1) がある。

* 現住所: 東京大学大学院理学系研究科生物科学専攻 (〒113 東京都文京区本郷 7-3-1)

* Present address: Department of Biological Sciences, Graduate School of Science, University of Tokyo, Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo, 113 Japan.

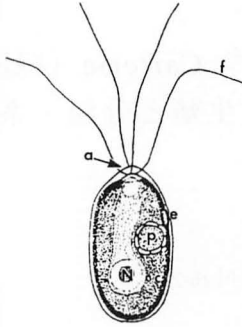


Fig. 1. Vegetative cell of *Carteria obtusa* Dill, showing anterior papilla (a), chloroplast (c), eyespot (e), flagellum (f), nucleus (N) and pyrenoid (p). Not to scale. (Modified from Wandschneider and Kies 1978; reproduced by permission of Dr. L. Kies and Institute für Allgemeine Botanik der Universität Hamburg).

細胞全体は細胞壁で包まれ、細胞壁は一般的には鞭毛 (f, Fig. 1) の根元で隆起し、パピラ (papilla) (a, Fig. 1) と呼ばれている構造となっている。微細藻類は通常鞭毛の方向に泳ぐので、パピラのある鞭毛側が前方、その反対が後方である。*Carteria* の種レベルの識別はこの様な形態の形質で行われており、現在までに 60 種以上が記載されている (Ettl 1979, 1983)。しかし、多くの種は採集された材料だけから得られた簡単な記載と図解の原記載だけのものである。

Carteria の様な微細藻類は分類学的には通常 "植物" として扱われ、"国際植物命名規約" に従う。しかし、微細藻類の場合、種名のタイプ (type) としての標本 (specimen) を保存する事が多くの場合不可能なので、命名規約の第 8 の 3 条により、そのタイプが図解 (illustration) でよい事になっている (Greuter *et al.*

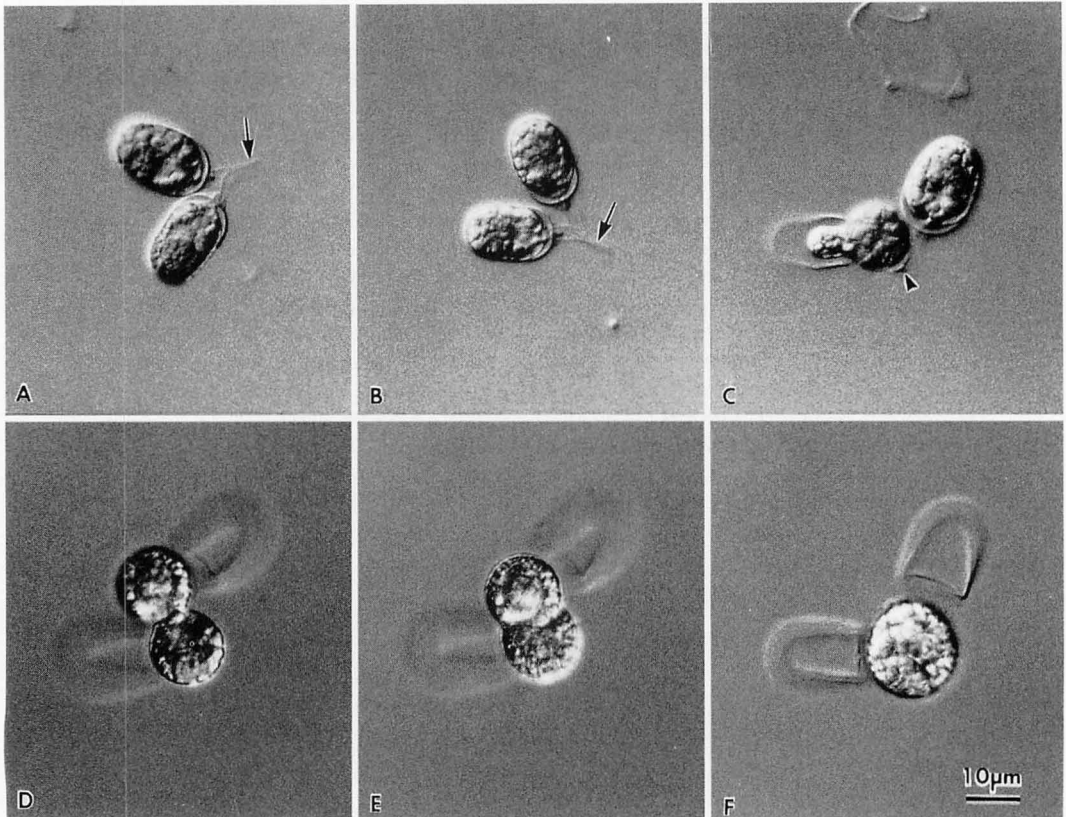


Fig. 2. Sexual reproduction of a *Carteria* species from Japan. All at the same magnification. A, B: Pair of walled cells before gamete release. Arrow indicates agglutinating flagella. C: Gamete release. Arrowhead indicates detached papilla of cell wall. D-F: Successive stages of gamete conjugation. (A, C from Nozaki 1994; reproduced by permission of British Phycological Society).

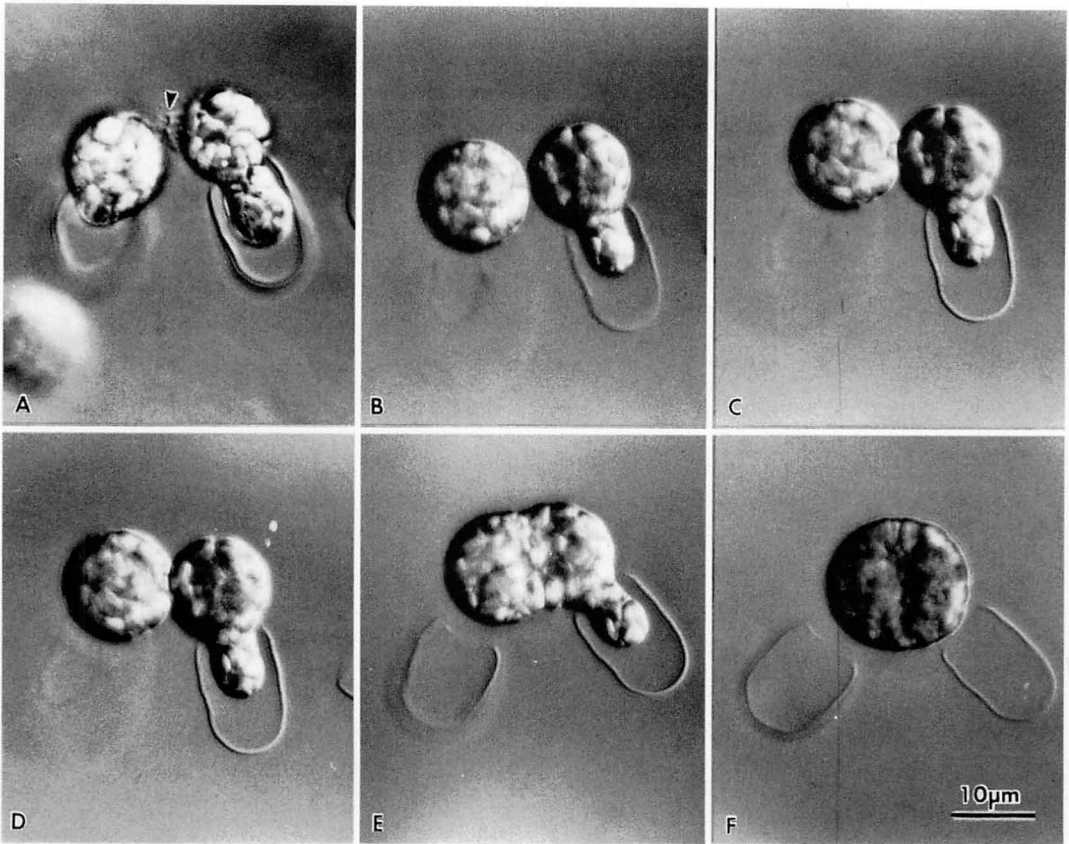


Fig. 3. Successive stages of gamete release and aplanogamous conjugation of a *Carteria* species from Japan. Arrowhead indicates detached papilla of cell wall. All at the same magnification. (From Nozaki 1994; reproduced by permission of British Phycological Society).

1994)。また、同規約第8の2条によるとタイプは永久に保存されなければならず、生きた植物または培養株ではいけない事となっている。従って、微細緑藻類の分類・同定は通常、文献上の図解と文章だけを頼りに進められることになる。

本稿では筆者が最近神奈川県と千葉県の水田より分離した *Carteria* の株が極めて珍しい有性生殖を行う事が明らかになり、それがどの様な種か分類・同定しようとし、近縁種の多くの培養株との比較形態学的観察に基づきそれらの種レベルの同定・識別を明らかにした事について概説する。更に近年明らかになった *Carteria* における系統学的知見についても触れる。

2. 日本産の *Carteria* 株の有性生殖

最初に筆者が神奈川県と千葉県産の *Carteria* を観察して明らかになった有性生殖についてのべる (Nozaki

1994)。

両県産の株はホモタリック (homothallic) であり、有性生殖になると二個の細胞が鞭毛で絡み合い、いわゆるクランピング (clumping) をする (Fig. 2A, B)。クランピングをしながら細胞壁から中身の原形質が抜け出し、それが配偶子として機能する (Fig. 2C-F)。この *Carteria* で注目すべき点は、配偶子が細胞壁から抜け出したその位置でそのまま接合することである。その結果、接合子は両配偶子の抜けけた細胞壁の間で形成される (Figs. 2F, 3F)。配偶子の接合を詳しく観察すると、配偶子が細胞壁より抜けけた時点で鞭毛は運動を停止し、鞭毛は配偶子よりはずれ始め、次に細胞質融合がおこる (Fig. 3)。Fig. 3A-F は同一のものを連続して撮影したものだが、細胞壁より抜けけた配偶子が遊泳しないでその位置で接合するのがよく判ると思う。細胞質融合の開始点は配偶子の前方部分で、やや色が薄くなっている以外は特別な構造などは観察されな

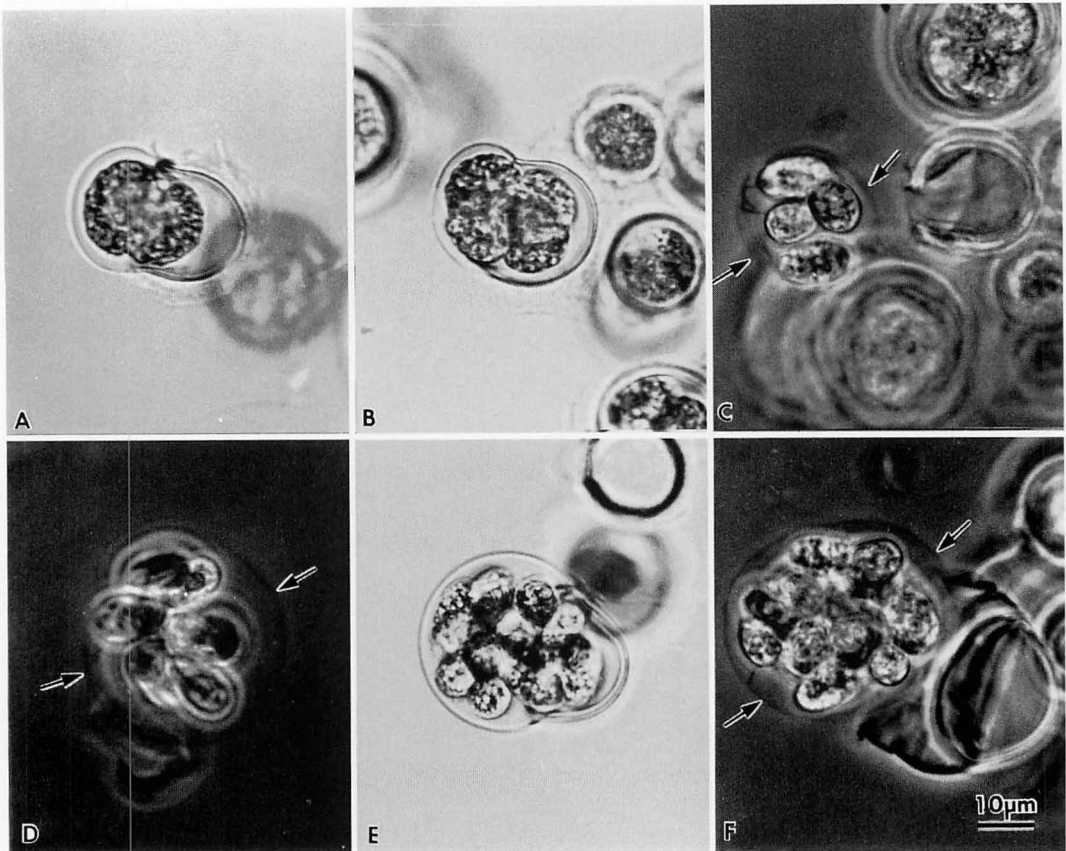


Fig. 4. Zygote germination of a *Carteria* species from Japan. All at the same magnification. A : First cell division. B : Four-celled stage. C : Four germ cells enclosed within a transparent vesicle (arrows) released from zygote wall. D : Eight germ cells enclosed within a transparent vesicle (arrows) released from zygote wall. E : 16 germ cells formed within a germinating zygote. F : 16 germ cells enclosed within a transparent vesicle (arrows) released from zygote wall. (A-D, F from Nozaki 1994 ; reproduced by permission of British Phycological Society) .

い。接合子は球形で細胞壁を分泌し、休眠状態となる。約1週間後、接合子は赤褐色の成熟したものとなる。この様な接合子を寒天培地のプレート上に移植し、暗所で約三ヶ月間培養し、通常の培養条件に戻すと発芽を開始する。まず細胞壁の一部が突出し、減数分裂と思われる横と縦の分裂が起こり (Fig. 4A, B), 4個のほぼ同じ大きさの娘細胞が形成される。各娘細胞は4本の鞭毛を突出し、透明な膜に包まれたまま接合子の壁より抜けでる (Fig. 4C)。時々、8または16個の発芽細胞が形成される事もある (Fig. 4D-F)。その様な場合でも透明な膜に包まれた状態で接合子の壁より抜けでる。各発芽細胞は膜から泳ぎ出て通常の細胞に発達する。

Carteria 属における培養株を用いた有性生殖の報告

は Wandshneider and Kies (1978) の *C. obtusa* Dill のものがある。*C. obtusa* 及び一般的にも *Chlamydomonas* の様なオオヒゲマワリ目の配偶子は、鞭毛で遊泳し、接合の後一旦、鞭毛で遊泳する動接合子 (planozygote) となる (Fig. 5)。ところが、筆者の日本産の *Carteria* はこれと異なり配偶子は遊泳せず、遊泳する接合子は形成されなかった。この特異な不動配偶子の有性生殖をする *Carteria* が如何なる種かと言う事で種レベルの分類・同定が開始された。

3. 不動配偶子の有性生殖をする *Carteria* の分類と種同定

特異な有性生殖をする日本産の *Carteria* の種レベルの同定の為に最初に光学顕微鏡レベルの観察を行なっ

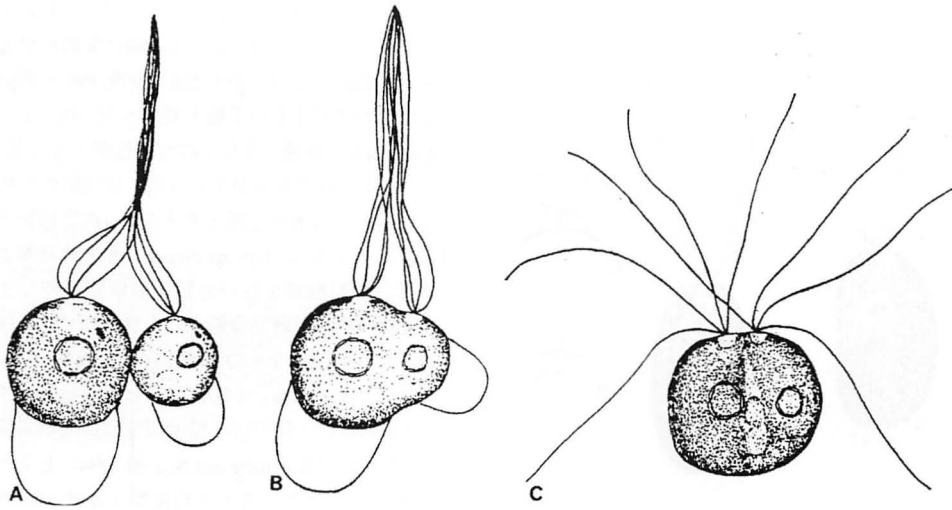


Fig. 5. Gamete conjugation and planozygote of *Carteria obtusa* Dill. Not to scale. (From Wandschneider and Kies 1978 ; reproduced by permission of Dr. L. Kies and Institute für Allgemeine Botanik der Universität Hamburg) .

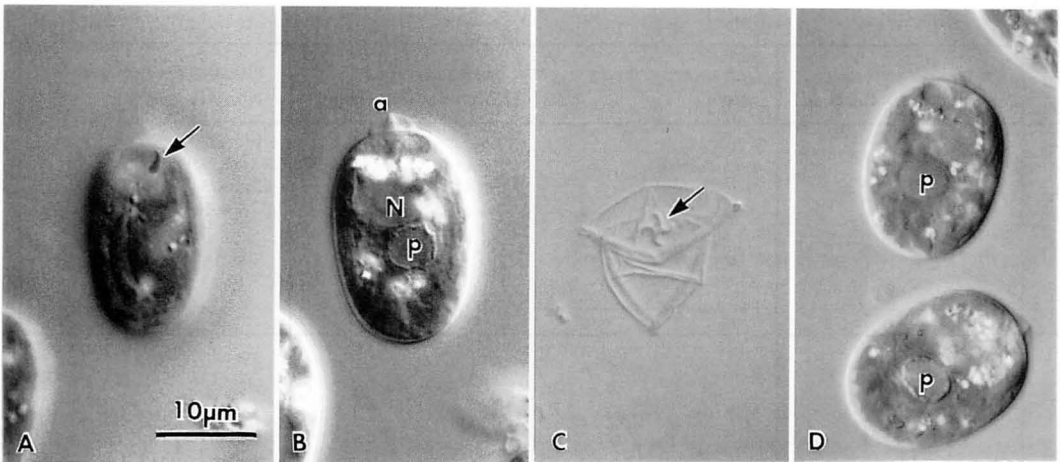


Fig. 6. Light microscopic characteristics of vegetative cells of a *Carteria* species from Japan. All at the same magnification. A : Surface view showing eyespot (arrow) . B : Optical section showing anterior papilla (a) , nucleus (N) and pyrenoid (p) . C : Cell wall from which protoplast is removed, showing swastika-shaped anterior papilla (arrow) . D : Cells showing variability of associated starch grains of pyrenoids (p) . (A, B from Nozaki *et al.* 1994 ; reproduced by permission of International Phycological Society and Blackwell Science Ltd.) .

た。眼点は細長く涙滴状であり (Fig. 6A), 鞭毛の根元にある細胞壁の突出であるパピラは冠状に盛り上がっており、側方からは五角形に見えた (Fig. 6B)。細胞の中身を除いて細胞壁を、上方から観察するとパピラは十字形で、反時計回りに捻れているのが明瞭であった (Fig. 6C)。また、ピレノイドはコップ型の葉緑体の底

の部分に一個あったが、一つの培養液の中にもんぶん粒ではほぼ完全に取り囲まれているものと、でんぷん粒を殆ど持たないものが観察された (Fig. 6D)。Ettl (1979, 1983) によると十字形のパピラをもつとされている *Carteria* が7種認められている。しかし、いずれの種のパピラも上方から観察すると捻れが入っていない

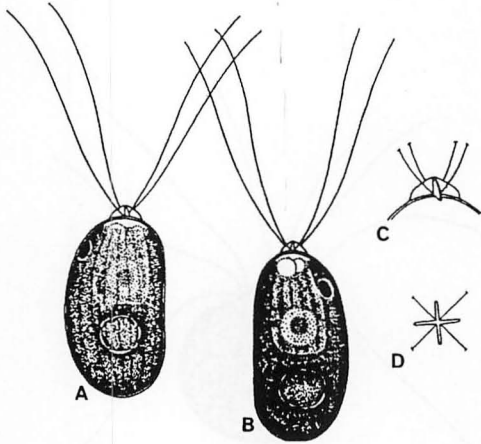


Fig. 7. Line drawings of vegetative cells of *Carteria inversa* (Korshikov) Bourrelly. Not to scale. Note anterior papilla apparently being "cruciate". (From H. Ettl and O. Ettl 1959; reproduced by permission of Dr. H. Ettl and Gustav Fischer Verlag Jena).

事が文献中の図解と記載から判断できた (Fig. 7)。また、ピレノイドの周囲のでんぶん鞘に変動性がある事と眼点が細長いという事も Ettl (1979, 1983) が認めた十字型のパピラをもつ7種と異なった。従って、筆者の *Carteria* は"新種"としての可能性が十分にあった。しかし、より厳密な分類を行う為には実際の生物同士で比較観察する事が必要と考えらる。高等植物の場合は通常タイプ標本 (type specimens) 等を博物館より取り寄せ、比較観察を行い分類学的研究を押し進めるが、最初に述べた命名規約からも判る様に、微細緑藻類の場合はその様なものが通常存在しない。

しかし、幸いにも、十字形のパピラを持つとされている *Carteria* の4種が国立環境研究所微生物系統保存施設 (NIES) (Watanabe and Nozaki 1994) とアメリカのテキサス大学オースチン校藻類カルチャーコレクション (Culture Collection: 系統培養株保存施設) (UTEX) (Starr and Zeikus 1993) に保存されていたので合計9株を取り寄せて走査型及び透過型電子顕微鏡

Species	<i>Carteria crucifera</i> Korshikov ex Pascher	<i>Carteria eugametos</i> Mitra	<i>Carteria inversa</i> (Korshikov) Bourrelly	<i>Carteria cerasiformis</i> Nozaki et al.
Strains	NIES-421 (<i>C. crucifera</i>) UTEX 432 (<i>C. crucifera</i>)	UTEX 233 (type strain of <i>C. eugametos</i>) UTEX 2161 (<i>C. eugametos</i>) UTEX 1032 (<i>C. olivieri</i>) Two Japanese strains	NIES-422 (<i>C. inversa</i>) NIES-423 (<i>C. inversa</i>)	NIES-424 (<i>C. inversa</i>) NIES-425 (<i>C. inversa</i>)
Morphological Characters				

Fig. 8. Strain designation and morphological characteristics of four species of *Carteria* with swastika-shaped anterior papillae. Not to scale. (Modified from Nozaki et al. 1994; reproduced by permission of International Phycological Society and Blackwell Science Ltd.)

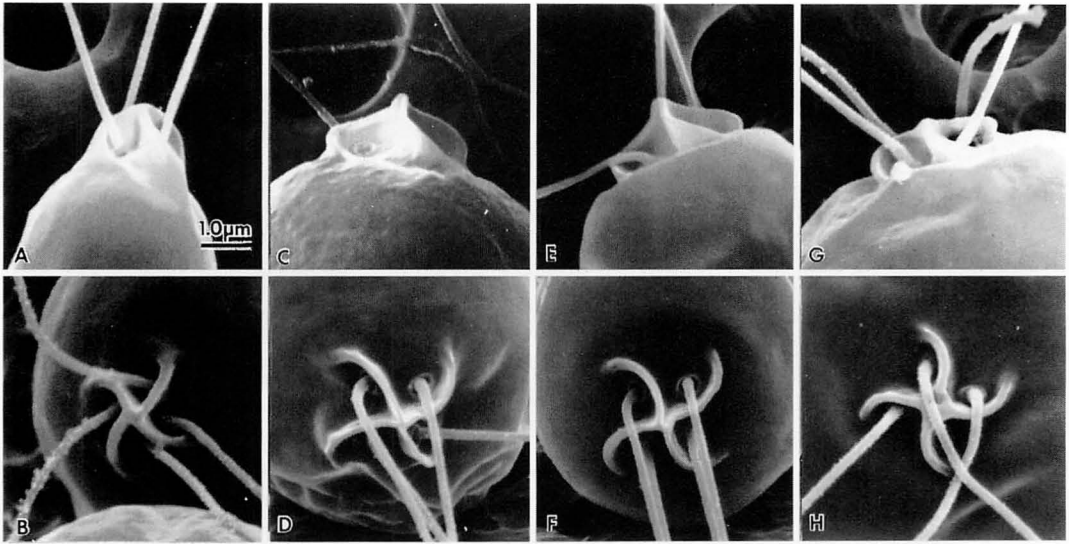


Fig. 9. Scanning electron microscopy of anterior papillae of four species of *Carteria*. All at the same magnification. A, B: *C. crucifera* Korshikov ex Pascher. C, D: *C. eugametos* Mitra. E, F: *C. inversa* (Korshikov) Bourrelly. G, H: *C. cerasiformis* Nozaki et al. (From Nozaki et al. 1994; reproduced by permission of International Phycological Society and Blackwell Science Ltd.) .

をも用いた詳細な比較観察を実施する事ができた (Nozaki et al. 1994)。その結果、すべての株のパピラが正面から観察すると反時計回りの捻れをもつ事が明らかになり、細胞の形態的特徴から4種に識別された (Fig. 8)。

第一番目の *C. crucifera* Korshikov ex Pascher は元々 NIES と UTEX で同定されていた通りであった。本種の細胞は楕円体で、ピレノイドの後方に核が位置する (Fig. 8)。眼点は円形で、ピレノイドはその周囲に常にでんぶん鞘を持つ (Fig. 8)。筆者らは、パピラを走査型電子顕微鏡で観察し、より詳しい形態的特徴をとらえる事に成功した。横から見るとパピラは中央が突出した冠状の五角形であり (Fig. 9A)、正面から見ると反時計方向に捻れている事が判明した (Fig. 9B)。透過型電子顕微鏡で観察した結果、ピレノイドの周囲のでんぶん粒は常にほぼ完全に囲んでおり、ピレノイド基質のラメラはほぼ規則的に分布していた (Fig. 10A)。従来から指摘されている様に (Ettl 1979)、ピレノイドの後方に核があるのが本種の特徴であった。

二番目の *C. eugametos* Mitra として同定されたものには、本種のタイプ株である UTEX 233, UTEX 2161, "*C. oliveri* G. S. West" (正しくは *oliveri* であった) と同定されている UTEX 1032 (Starr and Zeikus 1993) 及び筆者が有性生殖を観察した (Nozaki 1994) 神奈川県

と千葉県が株が含まれる。*C. eugametos* は Mitra (1950) というインドの藻類学者が記載した種である。Mitra (1950) の原記載は不十分ではあるが、彼が採集した材料から分離した株 (タイプ株) が UTEX 233 として保存されている。Fott (1968) はこのタイプ株を観察して、三角錘状のパピラを報告し、これは *C. lunzensis* Pascher et Johoda (1928) と同じであり (Fig. 12)、*C. eugametos* を *C. lunzensis* の同物異名 (synonym) と結論した。その結果、最近では Ettl (1979, 1983)、Buchheim and Chapman (1992) がこの分類学的扱いに従っている。しかし、筆者らが UTEX 233 を観察した結果、本藻は光学顕微鏡レベルでも明らかにパピラの構造で *C. lunzensis* とは異なり、UTEX 233 がタイプ株である *C. eugametos* を独立した種として認めるべきであると言う結論に達した。

タイプ株の UTEX 233 の形態は筆者の日本産の株と基本的に同一であった。本種の細胞は楕円体で、ピレノイドの前方に核が位置し、眼点は細長い。パピラは Fott (1968) の観察の様に三角錘状ではなく、明らかに冠状であり、側面から見ると五角形である事が通常の顕微鏡レベルでの観察でも明瞭であった。また、パピラを走査型電子顕微鏡で観察すると冠状で先が突出して、正面から見ると反時計回りに捻れた十字型をしているのが明瞭であった (Fig. 9C, D)。*C.*

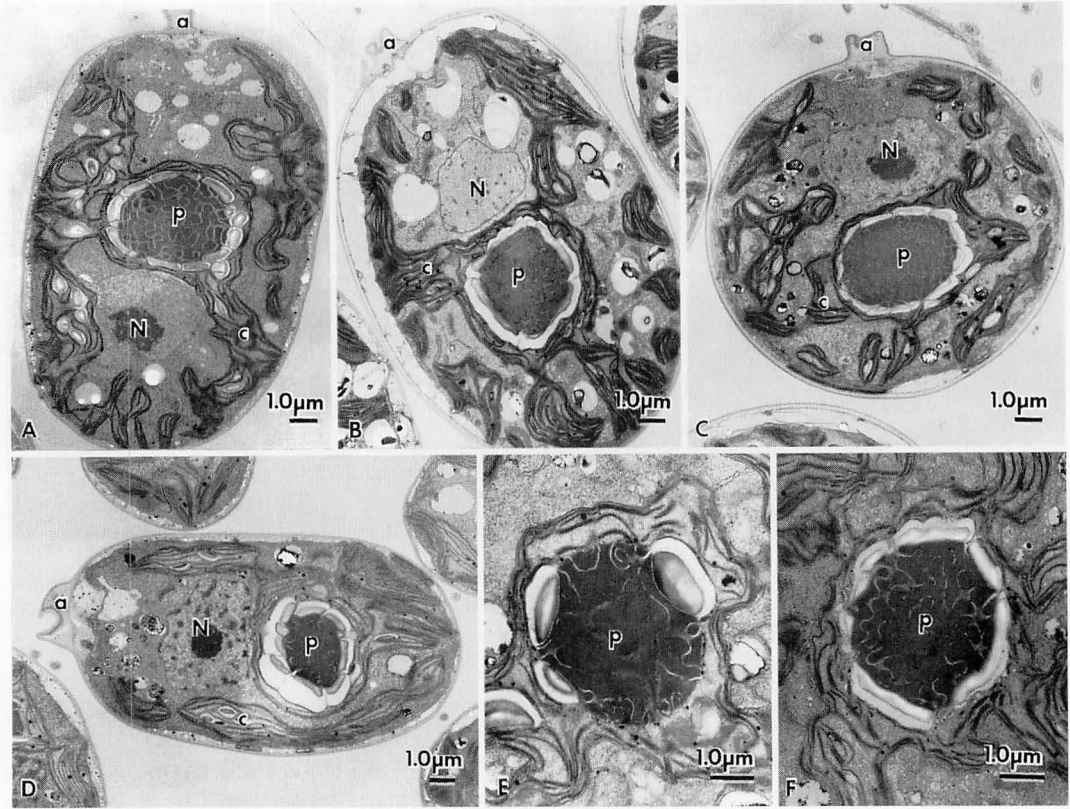


Fig. 10. Transmission electron microscopy of vegetative cells of four species of *Carteria* with swastika-shaped anterior papillae, showing anterior papilla (a), chloroplast (c), nucleus (N) and pyrenoid (P). A: *C. crucifera* Korshikov ex Pascher. B: *C. inversa* (Korshikov) Bourrelly. C: *C. cerasiformis* Nozaki *et al.* D-F: *C. eugametos*. (From Nozaki *et al.* 1994; reproduced by permission of International Phycological Society and Blackwell Science Ltd.)

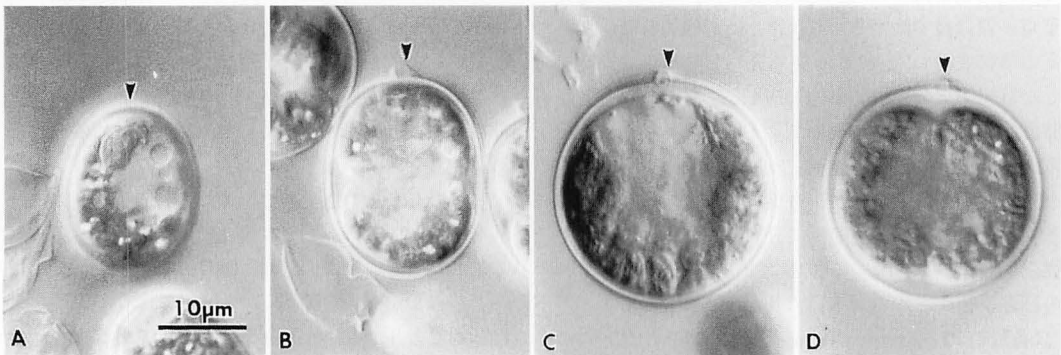


Fig. 11. Two types of the first cell cleavages of two species of *Carteria* with swastika-shaped anterior papillae. All at the same magnification. Arrowhead indicates anterior papilla of parental cell. A, B: *C. inversa* (Korshikov) Bourrelly. C, D: *C. cerasiformis* Nozaki *et al.* (From Nozaki *et al.* 1994; reproduced by permission of International Phycological Society and Blackwell Science Ltd.)

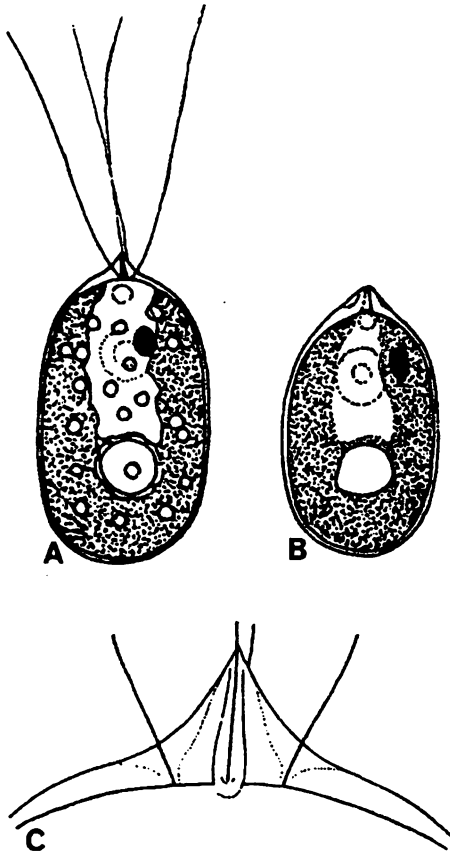


Fig. 12. Original line drawings of *Carteria lunzensis* Pascher et Jahoda (1928). Not to scale.

eugametos と同定された株は透過型電子顕微鏡で観察すると、ピレノイドの周囲のでんぷん粒は、かなり発達したものから、疎かなものまで色々であった。また、ピレノイドの中のラメラはしばしば不規則に配列する事が明かとなった (Fig. 10D-F)。以上の様にタイプ株である UTEX 233 と日本産の 2 株を含む *C. eugametos* は細長い眼点を持つ事と、ピレノイドの内部のラメラがしばしば不規則に配列する事で他の種と識別された (Figs. 8, 10)。

UTEX 1032 は *C. oliveri* と同定されていたが (Starr and Zeikus 1993)、本株は以上の様な *C. eugametos* の形態の特徴とよく一致していた。また、*C. oliveri* の原記載 (West 1915) によると、本種はゼラチン状のキャップが鞭毛の根元を覆うとしているが (Fig. 13)、観察した *Carteria* のどの株にもその様なキャップは認められなかった。従って、UTEX 1032 の "*C. oliveri*" は明らかに同定ミスと考えられた。

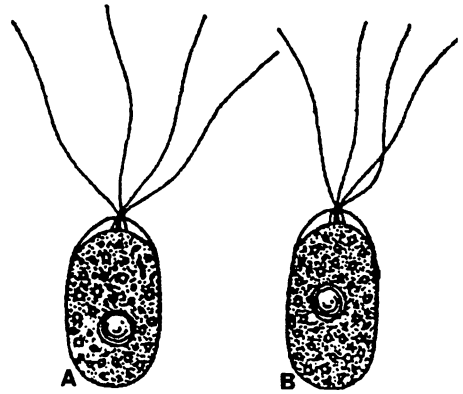


Fig. 13. Original line drawings of *Carteria oliveri* G. S. West (1915). Not to scale.

残りの 2 種 4 株はすべて、NIES に保存されていて、"*C. inversa*" として同定されていたものであった (Watanabe and Nozaki 1994)。しかし、筆者等が詳細な観察を実施した結果、細胞の形とパピラの形態及び無性生殖の分裂方向が異なるので 2 種に識別された。2 株は *C. inversa* (Korshikov) Bourrelly, 残りの 2 株は新種と結論された。

C. inversa と同定した株の細胞は楕円体状で縦に長く、眼点はほぼ円形をしていた。パピラは側面から見ると冠状の五角形で、核はピレノイドのすぐ前方に位置する (Fig. 8)。走査型電子顕微鏡でパピラを観察すると、冠状で先が突出し、正面から見ると、反時計回りに捻れた十字型をしている事が明瞭となった (Fig. 9E, F)。また、透過型電子顕微鏡で観察した結果、でんぷん鞘が常にピレノイドをほぼ完全に囲んでおり、ピレノイド基質のラメラはほぼ規則的に分布していた (Fig. 10B)。

一方、新種と考えられたものは茨城県のつくば市と霞ヶ浦から採集された株であり、細胞がほぼ球形である事が特徴的なので "*cerasiformis*" (さくらんぼの形をした) という種小名を付けた。*C. cerasiformis* Nozaki et al. の核はピレノイドの前方に位置し、眼点は大きく丸く、パピラは他の種に比べて先端部分が突出していない点の特徴的であった (Fig. 8)。走査型電子顕微鏡で観察するとパピラの形態が明瞭となった。正面から見ると、パピラは反時計方向に捻れ、十字の中心が厚くなっていた (Fig. 9G, H)。透過型電子顕微鏡で観察すると、ピレノイドの周囲を常にでんぷん粒が包んでおり、内部のラメラは規則的に配列していた (Fig. 10C)。さら

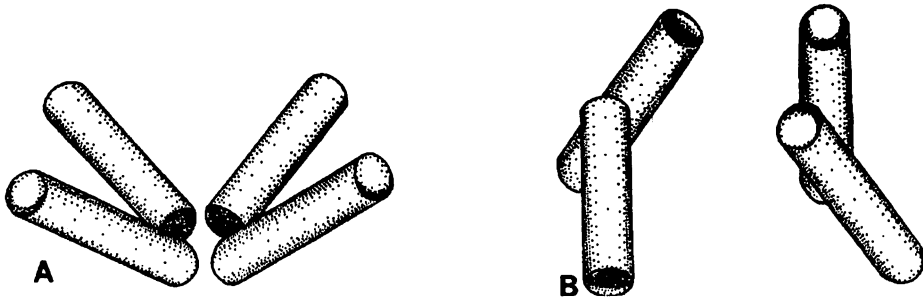


Fig. 14. Two types of flagellar apparatuses of the genus *Carteria*. A: Group I. B: Group II. (From Lembi 1975; reproduced by permission of Dr. C. A. Lembi and Phycological Society of America).

に、本種は他の3種とは無性生殖時の細胞分裂様式が異なった。他の3種は第一分裂の直前に原形質が90度回転した後、横方向に分裂面が入る (Fig. 11A, B)。一方、*C. cerasiformis*はその様な原形質の回転が無く、縦方向の第一分裂が起こる (Fig. 11C, D)。従って、*C. cerasiformis*は細胞が球形である事と、パピラの先があまり突出せず低く、その中央部が厚くなっている事及び無性生殖時の第一分裂の方向で他の3種と明確に識別される (Fig. 8)。また、培養株が無く原記載だけの種で十字型のパピラをもち、*C. cerasiformis*の様に細胞が球形に近いものとして、*C. reisiigii* Ettl (1968) というものがある。しかし、*C. reisiigii*のパピラは高く突出し、ピレノイドがしばしば2-3個になるという点で *C. cerasiformis* と異なる。

以上の様に微細緑藻類の分類に於いては "国際植物命名規約上無視できない図解と記載だけの種" に関して、その図解及び記載から適宜実際の生物を想定しなければならない。しかし、過去の研究者の観察にはどうしても限界があるので、それだけの情報では正確かつ客観的な同定は望めない。正確な分類と同定を行う為には本物の材料がなければ無理な事は高等動植物と同じである。従って、微細藻類の中には、実体が明かでなかったり、種レベルの同定が不可能に近い分類群が多く存在するようである。筆者等の研究では、カルチャーコレクションの保存株になっていた十字型のパピラを持つ *Carteria* の9株を用いる事で正確な分類・同定が可能となった訳である。生きた培養株は前述の様に国際植物命名規約上タイプ標本にはならないが、タイプ標本等に準ずるものとして、カルチャーコレクションの保存株の増加が微細藻類の分類学の発展の為には切に望まれる。1994年に改訂された国際植物命名規約 (Tokyo Code) (Greuter *et al.* 1994) ではその勧告

の "8B.1" で "可能な場合には必ず菌類または藻類の新たに記載された分類群の名前の正基準標本の材料 (holotype material) から生きた培養株を確立し、少なくとも2箇所の公共団体の培養株または遺伝子資源の保存施設に寄託すべきである" としている。改訂前の同規約 (Berlin Code) (Greuter *et al.* 1988) では "評判の良いカルチャーコレクション (a reputable culture collection)" (ここでは勧告の "9A.1" である) となっていたのが今回の Tokyo Code では "少なくとも2カ所の公共団体の培養株または遺伝子資源の保存施設 (at least two institutional culture or genetic resource collections)" に改訂された。植物分類学におけるカルチャーコレクションの重要性への認識が世界的に見ても高くなっている事を示している。

4. 卍型のパピラを持つ *Carteria* の分類と系統

Ettl (1979) の分類体系に従えば、*Carteria* 属は葉緑体の形態から4個のグループに識別される。筆者等 (Nozaki *et al.* 1994) が扱った4種のうち *C. crucifera* はピレノイドが中央にあり、その後方に核が存在する一群 "*Pseudaloe*" に分類され、他の3種はコップ型の葉緑体の底の部分に一個のピレノイドをもつことから "*Eucarteria*" に分類される。一方、Lembi (1975) は *Carteria* 数種の微細構造を観察し、基本的に異なる2種類の鞭毛基部構造を明らかにし、*Carteria* 属の中に2つのグループを認識した。Group I は *Chlamydomonas* や *Volvox* の様な他のオオヒゲマワリ目と基本的に同じV字型の鞭毛基部構造をもち (Fig. 14A), Group II は、オオヒゲマワリ目の中でもかなり特殊な鞭毛基部構造をもつ (Fig. 14B)。また、Group I の *Carteria* は前述の様な十字型のパピラは持たないが、Group II の Lembi (1975) が用いた3株は筆者等も観察したのであるが十

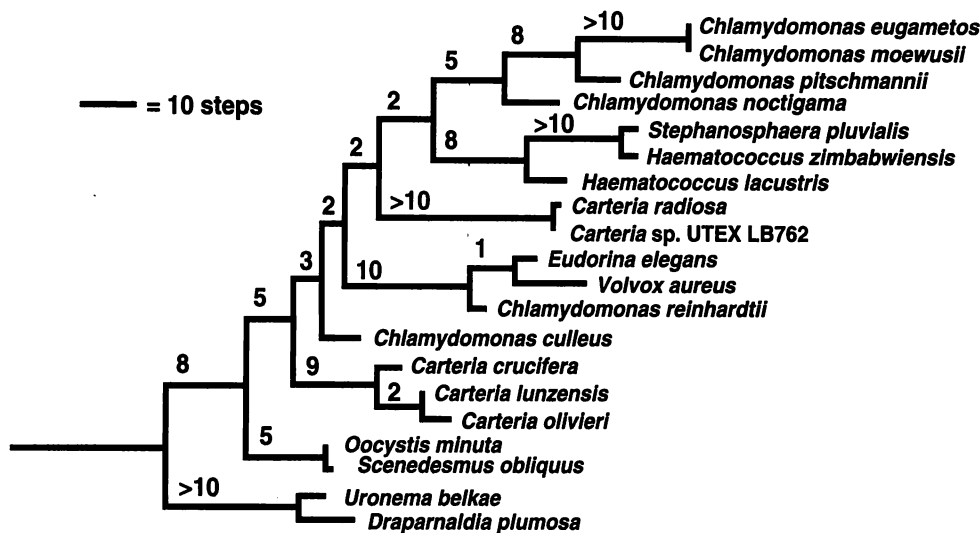


Fig. 15. Minimal length cladogram from parsimony analysis of sequence and organismal data. The decay index has been mapped to each internal branch. (From Buchheim and Chapman 1992; reproduced by permission of Dr. M. A. Buchheim and Phycological Society of America).

字形というより正確には"卍型"のパピラを持つこととなる。従って、*Carteria* の group II は特殊な鞭毛基部構造と卍型のパピラという両方の特徴をもつものという事となる。

最近、*Carteria* 属の分子系統学的な研究がアメリカの Buchheim and Chapman (1992) によって発表された。彼らは ribosome RNA と形態等のデータから節約法で系統樹を作成し、Lembi (1975) の *Carteria* の Group II がオオヒゲマワリ目全体の中で、最も初期に分岐している特殊な系統的位置にある事を示した (Fig. 15 は彼らの系統樹であるが、同定ミスのまま系統樹が描かれているのが判ると思う)。即ち Group II が *Carteria* の Group I を含む他のオオヒゲマワリ目に対して姉妹群 (sister group) となるという事である。従って、卍型という特殊なパピラの構造及び筆者の日本産の *Carteria* で観察された特異な不動配偶子の有性生殖 (Nozaki 1994) はこの様な Group II の特殊な系統的位置を反映しているという可能性がある。更に筆者らの形態的観察 (Nozaki *et al.* 1994) は Group II に所属すると考えられる合計 4 種の卍形のパピラが横から見ると冠状の五角形で、正面から見ると反時計回りに捻れるという基本的類似性を明らかにした。従って、これらの 4 種は系統的に近く、卍形のパピラを持たない他の *Carteria*

とは系統的にかなり異なる事が推測される。葉緑体の形態で *Carteria* 属をグループ分けする Ettl (1979) に従うよりも、特殊な鞭毛基部構造と十字形 (卍形) のパピラの有無により *Carteria* 属を 2 つに分ける Lembi (1975) の見解がより自然であると考えられる。しかし、鞭毛基部の微細構造またはパピラが詳細に観察されているものは *Carteria* 属 60 種中僅か 6 種だけである。従って、より多くの種のデータが *Carteria* 属全体の分類学的再検討には必要と思われる。

引用文献

Bold, H. C. and Wynne, M. J. 1985. Introduction to the Algae, 2nd edition. Prentice-Hall, New Jersey.
 Buchheim, M. A. and Chapman, R. L. 1992. Phylogeny of *Carteria* (Chlorophyceae) inferred from molecular and organismal data. J. Phycol. 28 : 362-374.
 Ettl, H. 1968. Ein Beitrag zur Kenntnis der Algenflora Tirols. Ber. Natur-Med. Ver. Innsbruck 56 : 177-354.
 Ettl, H. 1979. Die Gattungen *Carteria* Diesing emend. Francé und *Provasoliella* A. R. Loeblich. Beih. Nova Hedwigia 60 : 1-226.
 Ettl, H. 1983. Chlorophyta I. Phytomonadia. In Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. and Mollenhauer, D. (eds.)

- Süßwasserflora von Mitteleuropa. Vol. 9. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Ettl, H. and Ettl, O. 1959. Zur Kenntniss der Klasse Volvophyceae. II. Arch. Protistenk. 104 : 51-112.
- Fott, B. 1968. Notes on the taxonomy and morphology of some algae cultivated in the Culture Collection of Algae at the Botany Department of Charles University of Prague. Acta Univ. Carol.-Biol. 1967 : 223-240.
- Greuter, W., Barrie, H. M., Burdet, H. M., Chaloner, W. G., Jørgensen, P. M., Nicolson, D. H., Silva, P. C., Stafleu, Trehane, P. and McNeill, J. 1994. International Code of Botanical Nomenclature (Tokyo Code) . Adopted by the Fifteenth International Botanical Congress, Yokohama, August-September 1993. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Greuter, W., Burdet, H. M., Chaloner, W. G., Demoulin, V., Grolle, R., Hawks-Worth, D. L., Nicolson, D. H., Silva, P. C., Stafleu, F. A., Voss, E. G. and McNeill, J. 1988. International Code of Botanical Nomenclature. Adopted by the Fourteenth International Botanical Congress, Berlin, July-August 1987. Koeltz Scientific Books, Königstein.
- Lembi, C. A. 1975. The fine structure of the flagellar apparatus of *Carteria*. J. Phycol. 11 : 1-9.
- Mitra, A. K. 1950. A peculiar method of sexual reproduction in certain new members of the Chlamydomonadaceae. Hydrobiologia 2 : 209-219.
- Nozaki, H. 1994. Aplanogamous sexual reproduction in *Carteria eugametos* (Volvocales, Chlorophyta) . Eur. J. Phycol. 29 : 135-139.
- Nozaki, H., Aizawa, K. and Watanabe, M. M. 1994. A taxonomic study on four species of *Carteria* (Volvocales, Chlorophyta) with cruciate anterior papillae, based on cultured material. Phycologia 33 : 239-247.
- Pascher, A. and Jahoda, R. 1928. Neue Polyblepharidinen und Chlamydomonadinen aus den Almtümpeln um Lunz. Arch. Protistenk. 61 : 239-281.
- Starr, R. C. and Zeikus, J. A. 1993. UTEX-The Culture Collection of Algae at the University of Texas at Austin. J. Phycol. 29 (2) : 1-106 (Supplement) .
- Wandschneider, K. and Kies, L. 1978. Ungeschlechtliche und anisogame geschlechtliche Fortpflanzung bei der diözischen *Carteria obtusa* Dill (Volvocales, Chlorophyceae) . Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg 16 : 75-86.
- Watanabe, M. M. and Nozaki, H. (eds.) 1994. NIES-Collection. List of Strains, Fourth Edition, Microalgae and Protozoa. National Institute for Environmental Studies, Tsukuba.
- West, G. S. 1915. Algological Notes.-XIV.-XVII. J. Bot. 53 : 73-84.