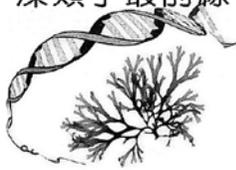


藻類学最前線



培養株確立によって明らかとなってきた未知の藻類：パルマ藻

一宮 睦雄^{1*}・桑田 晃²

はじめに

パルマ藻は細胞外被が複数の二酸化ケイ素（シリカ）のプレートで構成されており、細胞サイズ 2–5 μm の海洋ピコ真核植物プランクトンである（図 1）。プランクトン観察に走査型電子顕微鏡（scanning electron microscope, SEM）が用いられるようになり、その存在が 1976 年に初めて報告されて以来（岩井・西田 1976）、分布や現存量が調査され、汎世界的に分布することが明らかとなっている。一方、これまでパルマ藻は培養が成功していなかったことから、分類学的な位置は不明であり、一時的に黄金色藻綱とされてきた。珪藻と同様にシリカの外被を持つことから珪藻との関係も指摘されてきたが、類縁関係が不明であることから、大きく注目されることはなかった。さらに、パルマ藻がピコ真核植物プランクトン現存量に占める割合は数 % 程度であることから、海洋生態学の分野においてもほとんど注目されてこなかった。

筆者らは親潮域に分布するパルマ藻の 1 分類群、次いで 3 分類群の培養株確立に世界で初めて成功した（Ichinomiya *et al.* 2011, 2016）。系統解析の結果、これらのパルマ藻が珪藻と近縁であることが明らかとなり、珪藻の起源を考える上で重要な生物群であることが明らかとなってきた。現在、確立された培養株を用いた多くの研究が進行している。そこで、本稿ではこれまでのパルマ藻に関する知見を整理するとともに、培養株確立によって明らかとなってきたパルマ藻の分類学的な位置に関する最新の知見を紹介する。

パルマ藻の培養に至るまで

パルマ藻分離に先立つ 2006 年 1 月に、筆者は北海道大学おしよろ丸に乗船して親潮域の航海に参加した。乗船の目的はパルマ藻の培養ではなく、PDMPO という蛍光試薬を用いて、珪藻の増殖特性を調べるためであった。PDMPO はケイ素と同様に珪藻に取り込まれ、被殻の中に沈着される（Shimizu *et al.* 2001）。PDMPO を現場海水に添加して培養を行い、UV 励起光下で観察すると新たに形成された被殻が緑色の蛍光を発する。通常、時化る冬の親潮域へ蛍光顕微鏡を持ち込むことはしないが、石巻専修大学の太田尚志講師（現教授）が蛍光顕微鏡を積み込んでおり、荒天で調査が中断している合間に培養した海水を観察することができた。珪藻の他に蛍光を発する 2 μm 程度の細胞が多く観察され、それらがパルマ藻であることに気が付いた。PDMPO はケイ素と同様の挙動をするため、パルマ藻にも取り込まれて、プレートに沈着されていたのである（Ichinomiya *et al.* 2010）。このことは、これまで電子顕微鏡でしか観察できなかったパルマ藻を、「生きたまま」観察できたことを意味している。下船後、日本産海洋プランクトン検索図説で確認すると、パルマ藻は「培養がされていない」や「分類学的位置が不明確」などと記述されていたが（河地 1997）、実は意外と培養は難しいのではないかというアイデアを得た。もし、この親潮域の航海に蛍光顕微鏡が積み込まれていなければ、上述のようなアイデアは得られなかっただろう。

その後、2008 年 7 月、水産総合研究センター（現水産研究・教育機構）東北区水産研究所在籍時に我々は親潮域でパルマ

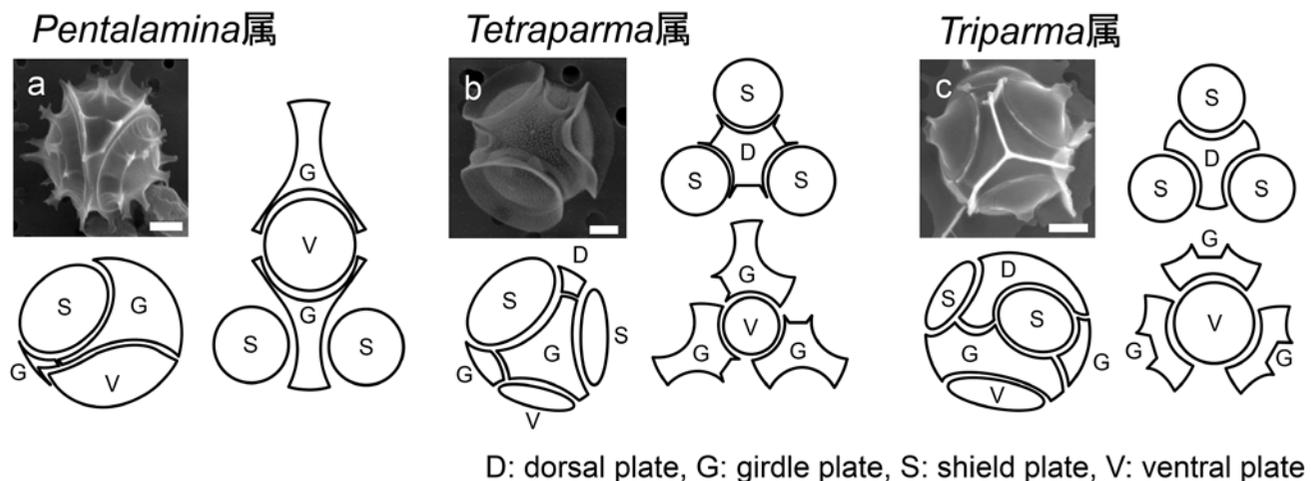


図 1. パルマ藻 3 属とプレートの模式図と展開図。a: *Pentalamina corona*, b: *Tetraparma catinifera*, c: *Triparma laevis* f. *longispina*. 模式図は Booth & Marchant (1987) を展開図は Konno & Jordan (2007) をもとに作図。スケールバー = 1 μm

藻の分離を試みた。水深 30 m から採集した海水を持ち帰り、PDMPO を添加した濾過海水を用いて作製した希釈段階を培養プレートに分注した。夏季の表層にはパルマ藻以外の植物プランクトンが多く分布しているため、混入（コンタミ）が少ないと思われた亜表層の海水を用いている。数日間培養した後、蛍光顕微鏡下で観察すると、いくつかのウェルで PDMPO の蛍光を発している細胞が見つかった。それらのウェルから希釈培養を繰り返すことによって、パルマ藻の単種培養株を得た。SEM 観察の結果、その培養株は *Triparma laevis* (後に *Triparma laevis* f. *inornata* と同定) であることが判明した。我々は共同研究を行っていた福井県立大学の大城香教授（現名誉教授）と吉川仲哉講師（現准教授）にパルマ藻の系統解析を依頼した。パルマ藻は珪藻と近縁であるという解析結果を聞いた時、これは大きな発見をしたと直感した。

よく、「なぜパルマ藻の培養に成功したのか？」と尋ねられる。既述のように、培地に蛍光色素を添加した以外は、特別に変わった操作はしていない。2006 年の航海でアイデアを得たことに加

え、水産総合研究センターの定期調査で蓄積されていた植物プランクトン現存量データを利用することができ、コンタミを少なくできる測点や水深を選択できたことが功を奏したといえる。

形態および分類

培養株を用いた系統解析の結果を述べる前に、パルマ藻がどのように扱われてきたのかそれまでの経緯を簡単に整理する。筆者の知る限り、パルマ藻と認識できる SEM 写真が掲載された最初の文献は岩井・西田 (1976) である。北太平洋に出現する分類群不明 (Sp. indet. A – G) なナノプランクトンとして報告されている。従属栄養性鞭毛虫である襟鞭毛虫がシリカの殻（ロリカ）を形成することから、パルマ藻は当初その休眠シストではないかと考えられてきた (Booth *et al.* 1980, Silver *et al.* 1980)。しかし、Marchant & McEldowney (1986) は南極海のパルマ藻自然群集の細胞内微細構造から、パルマ藻は不等毛植物門に属する真核藻類であることを明らかにした。蛍光顕微鏡下でクロロフィルの自家蛍光を見出すとともに、透過型電子顕

表 1. ボリド藻綱の分類体系および記載文献

綱, 目, 科, 属, 種, 亜種, 品種 (= シノニム, バシオニム)	文献
Class Bolidophyceae Guillou et Chrétiennot-Dinet emend. Ichinomiya et Lopes dos Santos	a, b
Order Parmales Booth et Marchant emend. Konno et Jordan emend. Ichinomiya et Lopes dos Santos	b, c, d
Family Pentalaminae Marchant emend. Konno et Jordan	c, d
Genus <i>Pentalamina</i> Marchant	c
<i>Pentalamina corona</i> Marchant	c
Family Triparmaceae Booth et Marchant emend. Konno et Jordan emend. Ichinomiya et Lopes dos Santos (= "Octolaminaceae" Booth et Marchant)	b, c, d, e
Genus <i>Tetraparma</i> Booth emend. Konno et Jordan	c, d
<i>Tetraparma catinifera</i> Konno et al.	f
<i>Tetraparma gracilis</i> Konno et al.	f
<i>Tetraparma insecta</i> Bravo-Sierra et Hernández-Becerril emend. Fujita et Jordan	g, h
<i>Tetraparma pelagica</i> Booth et Marchant	c
<i>Tetraparma silverae</i> Fujita et Jordan	h
<i>Tetraparma trullifera</i> Fujita et Jordan	h
Genus <i>Triparma</i> Booth et Marchant emend. Konno et Jordan emend. Ichinomiya et Lopes dos Santos (= <i>Bolidomonas</i> Guillou et Chrétiennot-Dinet)	a, b, c, d
<i>Triparma columacea</i> Booth	c
<i>Triparma columacea</i> f. <i>convexa</i> Konno et al.	f
<i>Triparma columacea</i> f. <i>fimbriata</i> Konno et al.	f
<i>Triparma columacea</i> f. <i>longiseta</i> Fujita et Jordan	h
<i>Triparma columacea</i> subsp. <i>alata</i> Marchant	c
<i>Triparma eleuthera</i> Ichinomiya et Lopes dos Santos (= " <i>Bolidomonas pacifica</i> var. <i>eleuthera</i> ")	b
<i>Triparma laevis</i> Booth	c
<i>Triparma laevis</i> f. <i>fusiformis</i> Fujita et Jordan	h
<i>Triparma laevis</i> f. <i>inornata</i> Konno et al.	f
<i>Triparma laevis</i> f. <i>longispina</i> Konno et al.	f
<i>Triparma laevis</i> f. <i>mexicana</i> (Kosman) Bravo-Sierra et Hernández-Becerril (= <i>Triparma laevis</i> subsp. <i>mexicana</i> Kosman)	g, i
<i>Triparma laevis</i> subsp. <i>pinnatlobata</i> Marchant	c
<i>Triparma laevis</i> subsp. <i>ramispina</i> Marchant	c
<i>Triparma mediterranea</i> (Guillou et Chrétiennot-Dinet) Ichinomiya et Lopes dos Santos (= <i>Bolidomonas mediterranea</i> Guillou et Chrétiennot-Dinet)	a, b
<i>Triparma pacifica</i> (Guillou et Chrétiennot-Dinet) Ichinomiya et Lopes dos Santos (= <i>Bolidomonas pacifica</i> Guillou et Chrétiennot-Dinet)	a, b
<i>Triparma retinervis</i> Booth	c
<i>Triparma retinervis</i> f. <i>tortispina</i> Fujita et Jordan	h
<i>Triparma retinervis</i> subsp. <i>crenata</i> Booth	c
<i>Triparma strigata</i> Booth	c
<i>Triparma verrucosa</i> Booth	c

a: Guillou *et al.* (1999a), b: Ichinomiya *et al.* (2016), c: Booth & Marchant (1987), d: Konno & Jordan (2007), e: Booth & Marchant (1988), f: Konno *et al.* (2007), g: Bravo-Sierra & Hernández-Becerril (2003), h: Fujita & Jordan (2017), i: Kosman *et al.* (1993)

微鏡 (transparent electron microscope, TEM) 観察によって葉緑体が4枚の包膜で囲まれており、ガードラメラおよび三重チラコイドラメラを持つことを見出した。これらの発見に加えて、休眠シストに見られる細胞内貯蔵物質が少ないことから、パルマ藻は休眠シストではなく植物プランクトンの栄養細胞であると結論付けた。さらに黄金色藻綱に属する多くの藻類がシリカの鱗片を持ち、シリカの細胞壁を持つ休眠シストを形成することから、Booth & Marchant (1987) は、不等毛植物門黄金色藻綱にパルマ目を設立し、小さな円形の盾を意味するパルマ藻と命名した。

Booth & Marchant (1987) はパルマ目に5枚のプレートを持つ *Pentalaminaceae* 科および8枚の “*Octolaminaceae*” 科 (Booth & Marchant (1988) で *Triparmacaceae* 科に改名) を創設し、前者には *Pentalamina* 属、後者には *Tetraparma* 属および *Triparma* 属が所属するとした (図1)。 *Pentalamina* 属は3枚の円形の shield plate, 2枚の三放射型の triradial plate で構成されている。 *Tetraparma* 属は同サイズの4枚の shield plate および4枚の triradial plate で、 *Triparma* 属は同サイズの3枚の shield plate, よりサイズが大きい1枚の shield plate, 1枚の triradial plate および3枚の girdle plate で構成されて

いる。Konno & Jordan (2007) は *Tetraparma* 属と *Triparma* 属はプレートの構成は同じであり、3枚の shield plate と3枚の girdle plate に加え、サイズの異なる円形の ventral plate とその対にある三放射型の dorsal plate で構成されているとした。これら2属は dorsal plate と girdle plate の形態および ventral plate のサイズが異なるとしている。

種の同定はプレート表面の形態および装飾によって行われ、現在では *Pentalamina* 属1種, *Tetraparma* 属6種, *Triparma* 属8種4亜種8品種が報告されている (表1)。種、亜種、品種の詳細な形態的特徴は表1の文献を参照されたい。

ボリド藻綱パルマ目

筆者らは確立された *T. laevis* f. *inornata* 株を用いて18S rDNA および *rbcL* 遺伝子配列の解析を行った (Ichinomiya *et al.* 2011)。その結果、パルマ藻は黄金色藻綱ではなく、ボリド藻綱に位置することが明らかとなった (図2)。ボリド藻は Guillou *et al.* (1999a) によって報告された細胞サイズが1–1.7 μm , 長さの異なる2本の鞭毛を持つ無殻鞭毛藻であり、珪藻やパルマ藻とは全く異なる外部形態をしている。当初、ボリド藻はシリカの外被を形成しないにもかかわらず珪藻と姉妹群を形成すること

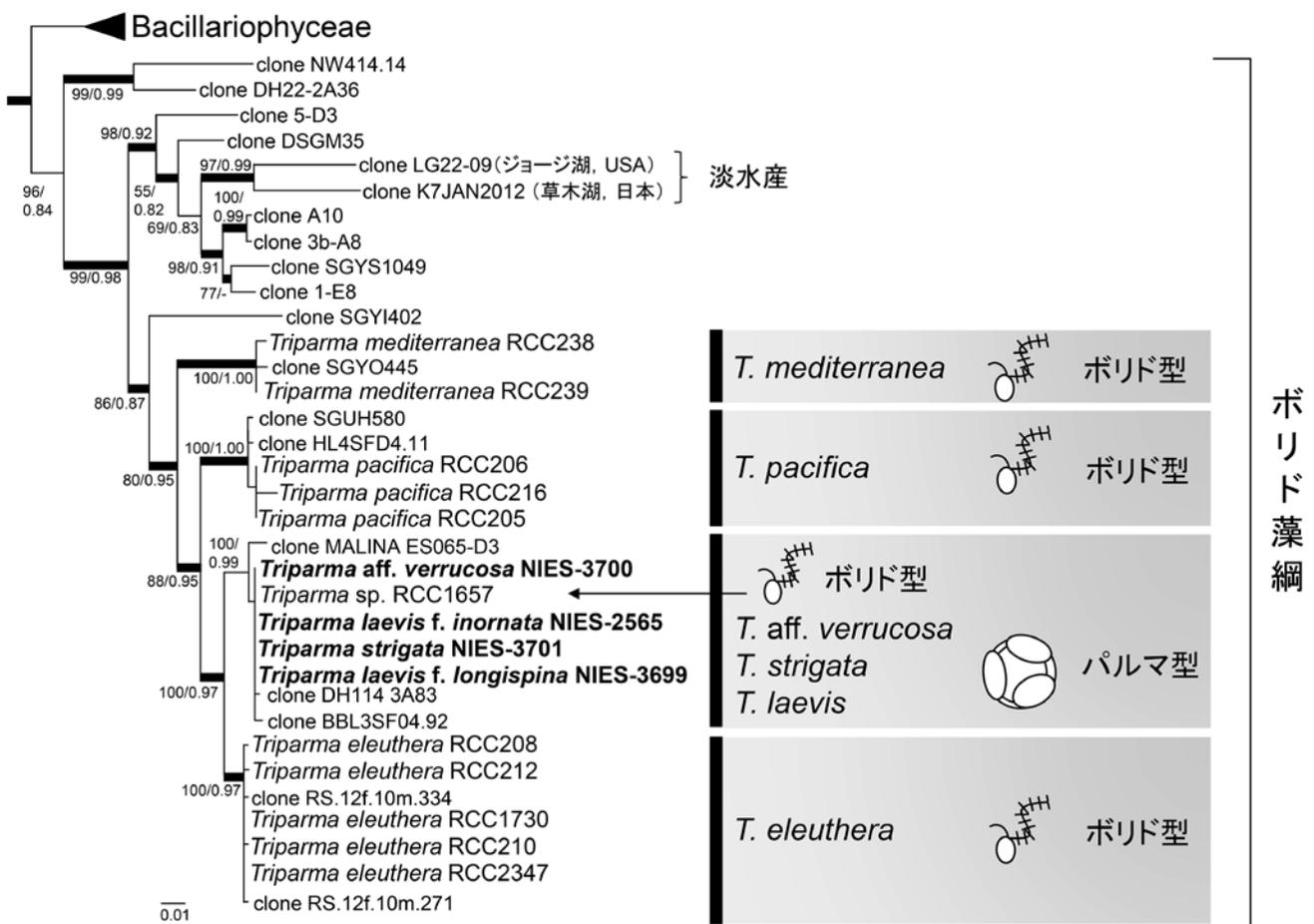


図2. 18SrRNA によるボリド藻綱の系統樹と分離株の形態。最尤法によるブートストラップ値は50%以上, SH test 0.7以上の値のみを示し, 太線はベイズ法による事後確率0.95以上で支持されたノードを示している。Ichinomiya *et al.* (2016) をもとに作図。

から、珪藻の祖先的な形質を持つ藻類であると考えられてきた。ボリド藻は葉緑体が4枚の包膜、三重チラコイドラメラ、ガードラメラおよびリング状の葉緑体ゲノムを持つ不等毛植物である。光合成色素としてクロロフィル *a + c*、フコキサンチンおよびディアデノキサンチンを持つ点で珪藻と共通であるが、シリカの細胞外被を形成しないことや鞭毛移行帯の微細構造が珪藻とは異なる。遊泳様式や速度が異なる *Bolidomonas pacifica* および *Bolidomonas mediterranea* の2種が報告されていた。

T. laevis f. *inornata* がボリド藻綱に位置したことから、実は「パルマ藻とボリド藻は同一生物群であり、世代交代をしているのではないか？」という可能性が生じた。2010年当時、福井県立大学の大学院生であった山田和正氏（現学振研究員）は *T. laevis* f. *inornata* 株を培養していたところ、その培養株から無殻の鞭毛藻が出現することを見出した。これにより、*T. laevis* f. *inornata* は有殻と無殻の両方の形態を持つことが明らかとなった。*T. laevis* f. *inornata* に次いで、親潮域から *Triparma laevis* f. *longispina*, *Triparma strigata* および *Triparma aff. verrucosa* (*Triparma verrucosa* と類似するものの、プレート表面の小突起が同定基準よりも少ないことから *Triparma aff. verrucosa* としている) が分離された。これら3分類群の18SrDNA配列は *T. laevis* f. *inornata* と100%一致し、パルマ藻がボリド藻綱に含まれることが決定的となった (Ichinomiya *et al.* 2016)。このとき、Roscoff Culture Collection に保存されていた *Bolidomonas* 属数株も用いて系統解析を行っている。興味深いことに、北海で分離された *Bolidomonas* sp. RCC1657 株の18SrDNAは上述の *Triparma* 属4分類群と一致した。さらに、*Triparma* 属4分類群と *Bolidomonas* sp. RCC1657 を含むクレードは“*Bolidomonas pacifica* var. *eleuthera*”と姉妹群を形成した。*Triparma* 属と *Bolidomonas* 属はそれぞれ異なる系統となるのではなく、入れ子状となっていたのである。

T. laevis f. *inornata* から出現した鞭毛細胞が独自に増殖しているのか、再び有殻の細胞となるのかはわかっていない。また、無殻の *B. pacifica* および *B. mediterranea* が有殻の細胞を持つのか、二次的にプレートの形成能を喪失してしまっているのかは明らかではない。しかしながら、パルマ藻はボリド藻綱に含めるのが妥当であり、ボリド藻綱パルマ目とした (Ichinomiya *et al.* 2016)。また、*Bolidomonas* 属と *Triparma* 属とは単系統群を形成することから、*Bolidomonas* 属を *Triparma* 属に統合した。したがって、*B. pacifica* は *Triparma pacifica*, *B. mediterranea* は *Triparma mediterranea* のシノニムとなり、これまで正式に記載されていなかった“*B. pacifica* var. *eleuthera*”は *Triparma eleuthera* と種を命名した (表1)。これにより、*Triparma* 属の記載には有殻の *Triparma* 属に、無殻の鞭毛細胞である *Bolidomonas* 属の特徴も加わることになる。このような状況から、従来のパルマ藻は‘有殻のボリド藻’、ボリド藻は‘無殻のボリド藻’などと表現されるべきである。ただし、混乱を避けるため本稿中ではこれ以降、有殻の細胞を「パルマ型」、無殻の鞭毛細胞を「ボリド型」と表記する。

ボリド藻綱にはまだ多くの未同定のクレードが存在して

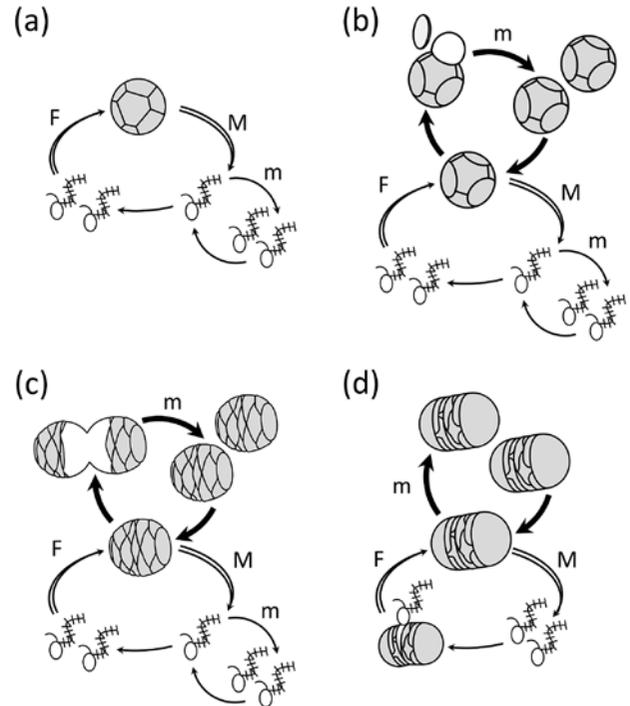


図3. Mann & Marchant (1989) による前珪藻の進化における仮想的な生活環の模式図。

(太い矢印は複相世代、細い矢印は単相世代における形態の変化と分裂を示す。M = 減数分裂；m = 体細胞分裂；F = 融合) (a) 前珪藻期 I. 単相単世代型の生活環。単相の栄養細胞が接合をして、シリカのプレートを持つシストが形成される。(b) 前珪藻期 II. 単相単世代交代型の生活環。シストは円形プレートを通して発芽し、その後シストを再形成する。(c) 移行期。単相単世代交代型の生活環。プレートが母細胞から娘細胞へそれらの半分を受け渡すよう分化している。(d) 原始珪藻。複相単世代型の生活環。母細胞内で新たな細胞壁が形成される。卵生殖が進化する。模式図は Mann & Marchant (1989) をもとに作図。

おり (図2)、これらの一部は未分離の *Pentalamina* 属や *Tetraparma* 属に相当すると予想される。これまでパルマ型の出現報告やボリド型が分離されたのは海水域に限られているが、淡水域においてもボリド藻綱に位置する環境 DNA 配列が見出されている (Richards *et al.* 2005)。ボリド藻綱は有殻・無殻および海水・淡水種を含む多様な生物群であるといえる。

珪藻の起源仮説

最後に、珪藻の起源やパルマ型と珪藻との関係について言及した説を紹介したい。Round & Crawford (1981) は現生の中心珪藻の増大胞子がシリカの鱗片でおおわれていることから、珪藻の祖先として多数の鱗片でおおわれた仮想上の前珪藻 (Pre-diatom) を考え、その鱗片が殻 (valve) や殻帯 (girdle) を構成する帯片 (band) となって原始珪藻 (Ur-diatom) へと進化したと仮説を立てた。Mann & Marchant (1989) はその説を発展させるとともに、パルマ型様シストの円形プレートが両極となって原始珪藻の殻となり、残りのプレートが殻帯となったと主張している (図3)。

前珪藻 I 期 (Pre-diatom stage I) (図 3a) . 単相単世代型の生活環を持っており, 単相の鞭毛細胞が増殖を行う。鞭毛細胞の接合によって複相の接合子を形成した後, 接合シスト (zygotic cyst) を形成する。このシストは同型・同サイズの複数のシリカのプレートでおおわれている。

前珪藻 II 期 (Pre-diatom stage II) (図 3b) . 単複世代交代型の生活環を持っており, I 期と同様に単相の鞭毛細胞が増殖を行い, 接合によってシストを形成する。発芽後に細胞分裂を行い, 脱シストした娘細胞が再度シストを形成することで, 複相のまま細胞分裂を行う。このとき, 発芽孔となる母細胞のプレートが失われるが, 新たにプレートを形成することによって補完される。

移行期 (Transitional stage) (図 3c) . 単複世代交代型の生活環を持っており, 単相の鞭毛細胞が増殖を行い, 接合によってプレートでおおわれた細胞を形成するが, この複相の細胞も細胞分裂を行う。円形プレートが両極となって複相細胞が 2 極化し, 他のプレートは失われることなく娘細胞に半分が受け渡される。

原始珪藻 (図 3d) . 現生の珪藻と同様に複相単世代型の生活環を持っており, 母細胞内に新たな細胞壁が形成されることによって分裂する。卵生殖が進化して, 鞭毛細胞は雄性配偶子として機能する。

Mann & Marchant (1989) ではさらに, パルマ型と原始的な中心珪藻のいくつかの種の外部形態が類似することを指摘している。パルマ型の *Triparma columacea* や *Triparma retinervis* の shield plate 表面には中心から放射状に発達した網目状の模様がみられ, これらが珪藻の *Melosira* 属の増大胞子をおおう鱗片や *Thalassiosira* 属の殻にみられる中心環から放射状に配列した模様と類似するとしている。また, *Triparma* 属の girdle plate 上にみられる肋状の間隙 (medial rib) や中央線上の竜骨 (keel) が, 珪藻の帯片中脈 (帯片の長軸方向に走る中央線の肋, pars media) に類似することなどから, 珪藻の帯片はパルマ型の girdle plate に由来するのではないかと推察している。

Mann & Marchant (1989) の仮説は珪藻が複相世代で増殖することをうまく説明している。一方で, 珪藻とパルマ型の類縁性を示す証拠が, パルマ型のプレートと珪藻の被殻や鱗片の形態が類似するという点だけであり, 根拠に乏しかった。また, 複相で栄養増殖する不等毛植物には, 珪藻以外にも褐藻, 黄緑色藻, ラフィド藻などの生物群があることから, 彼らの仮説に対する肯定的な意見は少なかった。しかし, パルマ型培養株の確立によって, パルマ型が珪藻と共通祖先を持つことが明らかとなったことから, 今後詳細に検討すべき仮説である。原始珪藻に関する仮説の中では, パルマ型との関係について直接言及はしていないものの, 前珪藻 II 期には現生のパルマ型に類似したシストが描かれている (図 3b)。近年, ボリド型の *T. pacifica* はゲノムの一塩基多型解析により単相であることが示唆され (Kessenich *et al.* 2014), もしパルマ型が複相であれば, 前珪藻 II 期に類似した生活環となろう。いずれにしても, ボリド型や

パルマ型が報告される約 30 年も前にこのような仮説が提唱されていたことは驚きである。

今後の展望

現在, パルマ型の培養株を用いたゲノミクス, 細胞生理, 生態に関する様々な研究が進行中であり, いくつかはすでに公表されている。

ゲノム解析や細胞内微細構造の観察により, パルマ型が珪藻よりも祖先型の形質を保持していることが明らかとなっている。Tajima *et al.* (2016) はパルマ型の *T. laevis f. inornata* 株の葉緑体とミトコンドリアのゲノム解読を行った。*T. laevis f. inornata* のミトコンドリアゲノムにコードされたタンパク質遺伝子の種類は, 珪藻や他の不等毛植物門の藻類でほぼ共通していた。一方, 葉緑体ゲノムにコードされたタンパク質遺伝子の種類はいくつか異なっており, 珪藻とボリド藻綱の共通祖先種が他の不等毛植物と分岐した後および珪藻の祖先種とボリド藻綱の祖先種が分岐した後に, いくつかの遺伝子が失われたと推定している。今後, 核ゲノムの解読が進めば, より詳細な珪藻進化の道筋が解明されると期待される。また, Yamada *et al.* (2017) は TEM 観察によって, 細胞分裂時におけるパルマ型の細胞内微細構造には, 珪藻や珪藻以外の真核藻類との共通点や相違点がみられることを報告している。パルマ型の細胞周期の間期において, 珪藻以外の真核藻類と同様に分裂極には中心小体が見られ, 珪藻に特異的な極板は観察されなかった。一方, 珪藻に特異的と考えられていた中軸紡錘体が, パルマ型にも見出されている。すなわち, パルマ型は祖先型と珪藻の両方の形質を持ち合わせているといえる。

パルマ型に関して解明が望まれるのが, 核相, 細胞分裂様式およびプレート形成過程であろう。パルマ型の栄養細胞は複相であるのか, 細胞分裂時には母細胞のプレートの一部を娘細胞に渡すのか, 知りたいところである。プレート形成過程については, Yamada *et al.* (2014) が驚くべき研究を展開している。彼らはケイ素欠乏人工海水培地に *T. laevis f. inornata* 株を移すと, プレートを作らずに無殻で増殖することを発見した。さらに, ケイ素欠乏下で無殻の細胞のみとなった株にケイ素を添加すると, 無殻の細胞がプレートを再度形成したのである。Yamada *et al.* (2014, 2016) では, これら特性を生かしてプレートの形成過程を詳細に報告している。

海洋生態学の分野においても, 培養株確立のインパクトは大きい。これまで主に SEM 観察によってパルマ型の分布や現存量が報告されてきたが (分布, 現存量および季節変動については Guillou 2011, Konno & Jordan 2012, Ichinomiya & Kuwata 2015 などを参照), この方法では有殻のパルマ型の情報しか得られない。培養株の確立によってボリド型は特異的な蛍光プローブによる FISH 法により検出が可能となり, 更に Tara 海洋探査プロジェクトの全球スケールのメタバーコーディングの解析により, 有殻・無殻を含めたボリド藻綱が様々な海域に分布していることが明らかになりつつある (Guillou *et al.*

1999b, Ichinomiya *et al.* 2016)。多くの場合、ボリド藻綱がピコ真核植物プランクトンに占める割合は数%であり、全体としてはマイナーな存在であるのかもしれない。一方で、南シナ海北部やバルト海ではボリド藻綱が優占したという報告もあることから (Moustaka-Gouni *et al.* 2016, Wu *et al.* 2017), これらの海域では一次生産者として主要な役割を果たしていると考えられる。ボリド藻綱が海洋生態系に果たす役割の解明にはさらなる調査が必要である。

本稿では主に、培養株を用いた研究によってボリド藻綱パラマ目を設立した背景と現状について紹介した。「生きたまま」パラマ目を観察できるようになって以来、本稿で紹介した種以外にも分離が進んできた。しかし、分離されて性状が明らかになったパラマ目藻類はまだ数種である。より多くの培養株を確立することによって、ボリド藻綱パラマ目の全容解明を目指したい。

引用文献

- Booth, B. C., Lewin, J. & Norris, R. E. 1980. Siliceous nanoplankton. I. Newly discovered cysts from the Gulf of Alaska. *Mar. Biol.* 58: 205–209.
- Booth, B. C. & Marchant, H. J. 1987. Parmales, a new order of marine chrysophytes, with descriptions of three new genera and seven new species. *J. Phycol.* 23: 245–260.
- Booth, B. C. & Marchant, H. J. 1988. Triparmaceae, a substitute name for a family in the order Parmales (Chrysophyceae). *J. Phycol.* 24: 124.
- Bravo-Sierra, E. & Hernández-Becerril, D. U. 2003. Parmales (Chrysophyceae) from the Gulf of Tehuantepec, Mexico, including the description of a new species, *Tetraparma insecta* sp. nov., and a proposal to the taxonomy of the group. *J. Phycol.* 39: 577–583.
- Fujita, R. & Jordan, R. W. 2017. Tropical Parmales (Bolidophyceae) assemblages from the Sulu Sea and South China Sea, including the description of five new taxa. *Phycologia* 56: 499–509.
- Guillou, L. 2011. Characterization of the Parmales: much more than the resolution of a taxonomic enigma. *J. Phycol.* 47: 2–4.
- Guillou, L., Chretiennot-Dinet, M.-J., Medlin, L. K., Claustre, H., Loiseux-de Goër, S. & Vault, D. 1999a. *Bolidomonas*: a new genus with two species belonging to a new algal class, the Bolidophyceae (Heterokonta). *J. Phycol.* 35: 368–381.
- Guillou, L., Moon-van der Staay, S.-Y., Claustre, H., Partensky, F. & Vault, D. 1999b. Diversity and abundance of Bolidophyceae (Heterokonta) in two oceanic regions. *Appl. Environ. Microbiol.* 65: 4528–4536.
- Ichinomiya, M., dos Santos, A. L., Gourvil, P. *et al.* 2016. Diversity and oceanic distribution of the Parmales (Bolidophyceae), a picoplanktonic group closely related to diatoms. *ISME J.* 10: 2419–2434.
- Ichinomiya, M., Gomi, Y., Nakamachi, M., Ota, T. & Kobari, T. 2010. Temporal patterns in silica deposition among siliceous plankton during the spring bloom in the Oyashio region. *Deep-Sea Res. II* 57: 1665–1670.
- Ichinomiya, M. & Kuwata, A. 2015. Seasonal variation in abundance and species composition of the Parmales community in the Oyashio region, western North Pacific. *Aquat. Microb. Ecol.* 75: 207–223.
- Ichinomiya, M., Yoshikawa, S., Kamiya, M., Ohki, K., Takaichi, S. & Kuwata, A. 2011. Isolation and characterization of Parmales (Heterokonta/Heterokontophyta/Stramenopiles) from the Oyashio region, western North Pacific. *J. Phycol.* 47: 144–151.
- 岩井恒夫・西田史朗. 1976. 北太平洋における現生コッコリソフォーデーの分布. *大阪微化石研究会誌* 5: 1–11.
- 河地正伸. 1997. Order Parmales パルマ目. 千原光雄・村野正昭 (編) 日本産海洋プランクトン検索図説. pp. 150–156. 東海大学出版会. 東京.
- Kessenich, C. R., Ruck, E. C., Schurko, A. M., Wickett, N. J. & Alverson, A. J. 2014. Transcriptomic insights into the life history of bolidophytes, the sister lineage to diatoms. *J. Phycol.* 50: 977–983.
- Konno, S. & Jordan, R. W. 2007. An amended terminology for the Parmales (Chrysophyceae). *Phycologia* 46: 612–616.
- Konno, S. & Jordan, R. W. 2012. Parmales. In: Oren, A. & Pettis, G. S. (eds.) *Encyclopedia of Life Sciences (eLS)*, John Wiley & Sons Ltd: Chichester, UK; doi:10.1002/9780470015902.a0023691.
- Konno, S., Ohira, R., Komuro, C., Harada, N. & Jordan, R. W. 2007. Six new taxa of subarctic Parmales (Chrysophyceae). *J. Nannoplankton Res.* 29: 108–128.
- Kosman, C. A., Thomsen, H. A. & Østergaard, J. B. 1993. Parmales (Chrysophyceae) from Mexican, Californian, Baltic, Arctic and Antarctic waters with the description of a new subspecies and several new forms. *Phycologia* 32: 116–128.
- Mann, D. G. & Marchant, H. J. 1989. The origins of the diatom and its life cycle. In: Green, J. C., Leadbeater, B. S. C. & Diver, W. L. (eds.) *The Chromophyte Algae: Problems and Perspectives*. Systematics Association Special Volume 38. pp. 307–323. Clarendon Press, Oxford.
- Marchant, H. J. & McEldowney, A. 1986. Nanoplanktonic siliceous cysts from Antarctica are algae. *Mar. Biol.* 92: 53–57.
- Moustaka-Gouni, M., Kormas, K. A., Scotti, M., Vardaka, E. & Sommer, U. 2016. Warming and acidification effects on planktonic heterotrophic pico- and nanoflagellates in a mesocosm experiment. *Protist* 167: 389–410.
- Richards, T. A., Veprikitskiy, A. A., Gouliamova, D. E. & Nierzwicki-Bauer, S. A. 2005. The molecular diversity of freshwater picoeukaryotes from an oligotrophic lake reveals diverse, distinctive and globally dispersed lineages. *Environ. Microbiol.* 7: 1413–1425.
- Round, F. E. & Crawford, R. M. 1981. The lines of evolution of the Bacillariophyta. I. Origin. *Proc. R. Soc. London B* 211: 237–260.
- Shimizu, K., Del Amo, Y., Brzezinski, M. A., Stucky, G. D. & Morse, D. E. 2001. A novel fluorescent silica tracer for biological silicification studies. *Chem. Biol.* 8: 1051–1060.
- Silver, M. W., Mitchell, J. G. & Ringo, D. L. 1980. Siliceous nanoplankton. II. Newly discovered cysts and abundant choanoflagellates from the Weddell Sea, Antarctica. *Mar. Biol.* 58: 211–217.
- Tajima, N., Saitoh, K., Sato, S. *et al.* 2016. Sequencing and analysis of the complete organellar genomes of Parmales, a closely related group to Bacillariophyta (diatoms). *Curr. Genet.* 62: 887–896.
- Wu, W., Wang, L., Liao, Y., Xu, S. & Huang, B. 2017. Spatial and seasonal distributions of photosynthetic picoeukaryotes along an estuary to basin transect in the northern South China Sea. *J. Plankton Res.* 39: 423–435.
- Yamada, K., Nagasato, C., Motomura, T. *et al.* 2017. Mitotic spindle formation in *Triparma laevis* NIES-2565 (Parmales, Heterokontophyta). *Protoplasma* 254: 461–471.
- Yamada, K., Yoshikawa, S., Ichinomiya, M., Kuwata, A., Kamiya, M. & Ohki, K. 2014. Effects of silicon-limitation on growth and morphology of *Triparma laevis* NIES-2565 (Parmales, Heterokontophyta). *PLoS ONE* 9: e103289.
- Yamada, K., Yoshikawa, S., Ohki, K., Ichinomiya, M., Kuwata, A., Motomura, T. & Nagasato, C. 2016. Ultrastructural analysis of the siliceous cell wall regeneration process in the stramenopile *Triparma laevis* (Parmales, Heterokontophyta). *Phycologia* 55: 602–609.