

マリモの分子系統学的研究： その起源、分類、生物地理

| | |
|-------|---|
| メタデータ | 言語: jpn 出版者: 公開日: 2017-10-05 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: メールアドレス: 所属: |
| URL | http://hdl.handle.net/2297/16447 |

| | |
|------------|---|
| 氏名 | 羽生田 岳 昭 |
| 生年月日 | |
| 本籍 | 長野県 |
| 学位の種類 | 博士(理学) |
| 学位記番号 | 博甲第468号 |
| 学位授与の日付 | 平成14年3月22日 |
| 学位授与の要件 | 課程博士(学位規則第4条第1項) |
| 学位授与の題目 | マリモの分子系統学的研究—その起源, 分類, 生物地理— |
| 論文審査委員(主査) | 植田 邦彦(自然科学研究科・教授) |
| 論文審査委員(副査) | 笹山 雄一(理学部・教授) 福森 義宏(理学部・教授) 和田敬四郎(自然科学研究科・教授) 櫻井 勝(理学部・教授) |

学位論文要旨

Abstract

'Marimo' (*Aegagropila linnaei* Kütz.) is a freshwater green alga belonging to the Cladophoraceae in the Cladophorales (Ulvophyceae). In Japan, This alga has long been well known as its beautiful globe-like aggregation and a special natural monument. Its taxonomy and recognition of its close relatives are very different among researchers, and its phylogenetic position remains unknown.

In this study, molecular phylogenetic analyses using sequences of nuclear 18S rRNA gene and ITS region were performed. Based on these results, taxonomy of Marimo was reviewed, and its origin and biogeography were discussed.

Though Marimo has usually been classified in the genus *Cladophora*, it groups together in one of the two well-supported clades with Tateyama-marimo (*Cladophora* sp.), *Pithophora* spp., *Chaetomorpha okamurae*, *Basycladia* sp., *Arnoldiella conchophila*, two *Wittrockiella* species, and three *Cladophora* species, and other many *Cladophora* species were involved in another clade. Genetic variation of Marimo collected from Japan, Russia, USA, and Europe is smaller than that of another Ulvophyceean species. This result shows that Marimo is a cosmopolitan species with a low genetic differentiation, and suggests that its distribution represent recent dispersal events. Phylogenetic relationships among Marimo and its closely related taxa suggest that Marimo has originated from freshwater ancestral species.

マリモ (*Aegagropila linnaei* Kütz.) は、緑色植物門アオサ藻綱シオグサ目シオグサ科マリモ属に分類される糸状性の淡水緑藻の1種である。従来は *Cladophora aegagropila* (L.) Rabenh. あるいは *Cl. sauteri* (Nees ex Kütz.) Kütz. や *Cl. okadae* (Sakai) Sakai et Yoshida としてシオグサ属に分類されてきており、ヨーロッパや日本等の湖沼においてその生育が報告されている。しばしば球状の集合体を形成して生活することで良く知られており、日本では、球状集合体の群落を有する北海道阿寒湖の個体群が国の特別天然記念物に指定されている。また、絶滅危惧種として国のレッド・リストに掲載されていることもあって、社会的にもその生態や保全に対する関心は高い。しかしその一方、生物を認識するための基本とも言える分類的な取り扱いに関しては異論が多い。

マリモの分類学的研究の歴史はたいへん古く、1753年にリンネによって *Conferva aegagropila* L. として記載されたことに始まる。スウェーデンのダンネモラとストックホルムの湖沼が産地として挙げられており、丸くなることが特徴として挙げられていた。

Kützing は1843年にマリモ属 (*Aegagropila*) とシオグサ属 (*Cladophora*) という新たな2属を設立した。*Conferva aegagropila* はマリモ属に組み替えられ、*Aegagropila linnaei* の学名が与えられた。しかしその後、Kützing は全てのマリモ属藻類をシオグサ属に移動させた。かつて *Conferva* 属に分類された多くの種がこの属のもとに移されており、マリモもそこに加わったことになる。それ以降、マリモ属を認める研究者はごく少数派であり、一般的にはシオグサ属藻類として扱われてきた。

ヨーロッパでは、各地で生育が確認されたマリモに類似する藻体に対し、*Aegagropila linnaei* や *Conferva aegagropila* と同じタイプ標本に対し付けられた学名である *Cladophora aegagropila* が用いられたほか、いくつかの産地の藻体は細胞の形の違いなどから別種として認識され、別の名前が用いられていた。しかしながら、ヨーロッパのマリモおよびマリモ類似藻体 (以後マリモ類と呼ぶ) を詳細に研究した Van den Hoek は、生育環境による形態変化を考慮してこれら全てをただ1種 *Cladophora aegagropila* にまとめている。

一方、日本では阿寒湖の球状のマリモが最初に認識されたことから始まったためか、オーストリアのツェラー湖で発見された球形のマリモ類に対し命名された名前である *Cladophora sauteri* が主に用いられてきている。この学名は、阿寒湖のような球形のマリモ類以外にも使用されているが、*Cl. aegagropila* との関係が議論されないままに用いられていたため、球形の藻体以外のマリモ類がこの名前で扱われることには生物学的な理由付けがされていなかった。また、細胞の形や存在様式 (浮遊/着生/球形) などの特徴から別種 (*Cl. okadae*) や種内分類群が認められていたものの、それらが本当に分類群として認識されるべきものなのかどうかには疑問が呈せられていた。

従来より、分類形質が乏しくまた形態の可塑性が大きいことから、シオグサ属の種の識別は困難であるとされている。従って分類学的な問題の解決には、外部形態の比較だけではなく、塩基配列のようなより客観的なデータを基にマリモ類の系統進化の道筋を明らかにする必要がある。一方で、北半球各地の湖沼に生育するマリモ類がいつごろ、どのように分布を広げたのかという問題や、海産種が大半を占めるシオグサ目の中で、マリモのような淡水種がどのように出現したのかといった問題は、これまでほとんど議論されることなかったが非常に興味深い問題である。そこで本研究では、日本および海外のマリモ類の遺伝的変異と類縁関係を検討するほか、生物地理学的考察を行うことを目的として分子系統学的解析を行った。また、シオグサ目やアオサ藻綱におけるマリモの系統的位置を明らかにし、マリモの近縁種を明らかにするとともに、その起源について考察することなどを目的とした。

まず、種内の系統解析や生物地理学的研究に適した核の ITS 領域の塩基配列をもとに、これまでマリモ類の生育が報告された日本のほぼ全ての産地や本研究で新たに確認された産地、そして海外の9産地のマリモ類の遺伝的な比較を行った。その結果、日本のマリモ類に認められていた複数の種や種内分類群は遺伝的に認識されなかった。このようにタテヤママリモを除くマリモ類は遺伝的に類似しており、ITS 領域における遺伝的変異は、他のアオサ藻綱藻類で観察された種内の遺伝的変異に比べ小さいものであった。

一方、*Cladophora sauteri* の種内分類群の1つとして同定されていた立山町のマリモ類など日本の9産地のマリモ類 (タテヤママリモ) は、マリモと ITS 領域の長さが約300bp異なるなど遺伝的

に大きく異なっていた。加えて、マリモとタテヤママリモは生理的な違いが存在することも知られており、これら2分類群は明らかに別種である。

また、マリモに見られた小さな遺伝的変異から、現在のマリモの分布の多くが近年の分散によって成立したことが示唆された。このことは、本解析に用いたマリモの生育地のほとんどが海跡湖や火山性の堰止湖であり、1万年前以降に成立したと考えられることと一致している。推測される近縁種との分岐年代から考えてマリモ自身の起源はかなり古いと考えられるものの、何らかの原因により1万年前以前の分布は制限されていたか、あるいは氷河の影響などによって多くの生育地で絶滅が起きたのかもしれない。

続いて、高次分類群の系統解析に適した核の18S rRNA 遺伝子の塩基配列をもとに解析を行い、シオグサ目やアオサ藻綱におけるマリモの系統的位置やその近縁種の解明を行った。シオグサ目には大きく2つの系統が存在しており、マリモやタテヤママリモは3種のシオグサ属藻類のほか、ウィットロキエラ属 (*Wittrockiella*)、アーノルディエラ属 (*Arnoldiella*)、バシクラジア属 (*Basycladia*)、ジュズモ属 (*Chaetomorpha*)、アオミソウ属 (*Pithophora*) といったシオグサ属以外の属の種と共に1つの系統を成していた (図1)。この系統にはマリモと同じ節や亜属に分類されてきたシオグサ属藻類をはじめ多くのシオグサ属藻類が含まれておらず、従来の分類体系から推測される系統関係とは大きく異なるものであった。この結果は、マリモをシオグサ属ではなくマリモ属に分類するのが適当であることを示している。また、シオグサ属をはじめシオグサ目の属や科の多くが単系統ではないことが明らかとなり、従来の分類体系に主に用いられてきた外部形態の形質が系統を反映していないことが示された。本解析で明らかになった系統関係とこれまでに報告されているシオグサ目藻類の形態的特徴や生化学的特徴の比較から、マリモとその近縁種は、それ以外のシオグサ目藻類にはまれにしか見られない構造のピレノイドや、共通の光合成色素の組成パターンを持つことが明らかになった。これらの特徴などをもとに、今後シオグサ目の分類体系は再検討される必要がある。

また、マリモをはじめとする淡水種の系統的位置から、シオグサ目において淡水への適応が少なくとも2度別々に起きたことが推測された。前述のように大半のシオグサ目藻類は海産種であり、淡水種はわずかである。本研究で用いたシオグサ目の淡水種は系統的にまとまっておらず、2つのクレード内に分かれて位置している。このように淡水種が2つの進化的に離れた系統に位置していることから、淡水域への適応は少なくとも2度別々に起きたことになる。そのうちの1つはマリモとその近縁種から成る系統内で起きたと考えられ、海水域から塩分濃度の低い汽水域に生育するウィットロキエラ属藻類の分化の前後に淡水への適応が起きたことが推測された。マリモは好塩的な生理特性を持ち、その生育地の多くが海跡湖でもあることから、海水から汽水域に生育していた祖先種から直接的に起源した可能性が指摘されていた。しかし、マリモは海産種よりもアオミソウ属藻類やミソジュズモなど淡水生の分類群と近縁であり、淡水生の祖先種から起源したことが示された。

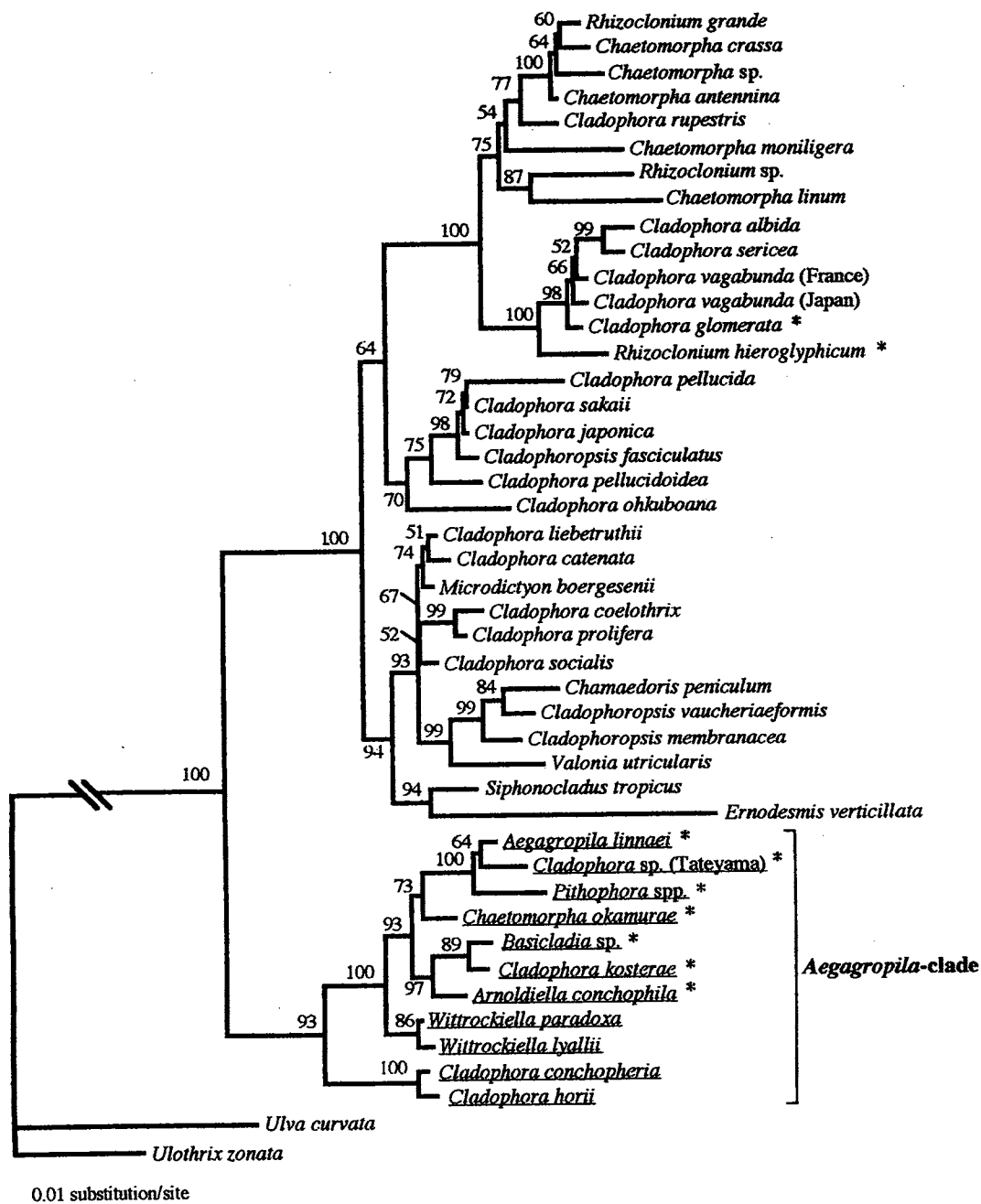


図1 18S rDNA遺伝子の塩基配列に基づく最尤系統樹 (45OTU) 枝の上下の数字は局所的ブツストラップ確率を示す。*は淡水生の分類群を示す。下線はマリモとその近縁種を示す。

学位論文審査結果の要旨

本論文については、各審査委員が参考論文等の関連資料の検討を含めて審査を行い、さらに平成 14 年 2 月 14 日の口頭発表の結果をふまえて審査委員会を開催し、以下の結論を得た。

本研究は、分子系統学的手法を用いてマリモ類の類縁関係やシオグサ目におけるマリモの系統的位置、そしてマリモの近縁種を明らかにし、マリモ類の分類システムの検討やマリモの起源、淡水産種の進化などの考察を行っている。

その結果、従来の分類システムと根本的に異なり、日本やヨーロッパを含む世界のマリモ類には、遺伝的にマリモとタテヤママリモの 2 種が認識された。マリモはシオグサ目内の 2 つの主要な系統のうちの 1 つに含まれ、この中には、従来マリモが一般的に分類されてきたシオグサ属だけでなく、それ以外の複数の属の種が含まれていた。多くのシオグサ属藻類はマリモとは別の系統に位置しており、マリモと同じ節や亜属に分類されてきた種でさえもマリモと系統的に離れていた。このように、本研究で明らかになったマリモの系統的位置やシオグサ目内の系統関係は、従来の分類システムから推測されるものとは大きく異なっており、特徴の乏しい外部形態に頼っていた従来の分類システムを大きく根幹的に改変するものとなった。また、マリモをはじめとする淡水性のシオグサ目藻類の系統的位置から、シオグサ目において海産種から淡水種への進化が少なくとも 2 度独立に起こったことが示唆されたほか、マリモは海産種から直接的に起源したのではなく、淡水種から起源したことが示された。

これらは、シオグサ目内の分類システムやシオグサ目藻類の進化を考える上で重要な成果であり、本論文は博士（理学）論文に値するものと判断される。