

オオヒゲマワリ目(緑藻綱)の分類学的再編を目指して

誌名	日本微生物資源学会誌
ISSN	13424041
著者名	仲田,崇志
発行元	日本微生物資源学会
巻/号	31巻2号
巻号補足	
掲載ページ	p. 95-101
発行年月	2015年12月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



受賞総説

オオヒゲマワリ目（緑藻綱）の分類学的再編を目指して (平成 27 年度日本微生物資源学会奨励賞受賞)

仲田崇志^{1, 2)}

¹⁾ 慶應義塾大学先端生命科学研究所 〒997-0052 山形県鶴岡市覚岸寺字水上 246-2

²⁾ 慶應義塾大学大学院政策・メディア研究科先端生命科学研究会 〒252-0882 神奈川県藤沢市遠藤 5322

Researches on taxonomic revisions of *Volvocales* (*Chlorophyceae*)

Takashi Nakada^{1, 2)}

¹⁾ Institute for Advanced Biosciences, Keio University

246-2, Mizukami, Kakuganji, Tsuruoka, Yamagata 997-0052, Japan

²⁾ Systems Biology Program, Graduate School of Media and Governance, Keio University
5322, Endo, Fujisawa, Kanagawa, 252-0882, Japan

はじめに

緑藻綱オオヒゲマワリ目 (*Volvocales*, *Chlorophyceae*) は単細胞性または群体性の微細藻類からなり、幅広い淡水環境（一部、海など）に分布している。これまでに 100 属 1000 種以上が記載されていると見積もられ、淡水のミクロな生態系を理解するためにも重要な分類群と言えよう。しかしオオヒゲマワリ目の科や属の分類体系には現在定まったものがなく、系統分類学的な整理が求められている。本稿では、オオヒゲマワリ目の分類体系の再編に向けた課題とその解決に向けた筆者の研究を、属より上位の系統分類体系、属の分類学的再編、種の認識、に分けて紹介したい。なお、オオヒゲマワリ目の分類学的見直しについては仲田 (2010) も参照して頂きたい。

系統分類体系の枠組み作り

現在認められているオオヒゲマワリ目（しばしばコナミドリムシ目 *Chlamydomonadales* と呼ばれる）には、クロロコックム目 (*Chlorococcales*)、ヨツメモ目 (*Tetrasporales*)、クロロサルシナ目 (*Chlorosarcinales*) などに分類されていた多くの藻類がまとめられている (Lewis & McCourt, 2004; 仲田, 2010)。一方で、分子系統などの結果に基づき、以前にこれらの目に含ま

れた藻類の一部が緑藻綱のヨコワミドロ目 (*Sphaeropleales*) やトレボウクシア藻綱 (*Trebouxiophyceae*)、ブラシノ藻類などに移されている。培養株が現存せず、分子系統的位置が不明の藻類が数十属存在するため、オオヒゲマワリ目の定義や範囲が定まっていなかった。Nakada *et al.* (2008a) はオオヒゲマワリ目を「*Volvox carteri* を含み *Sphaeroplea annulina* を含まない最大の単系統群」として再定義し、現在はこの系統群（ヨコワミドロ目と姉妹群をなす）がオオヒゲマワリ目として定着している（例えば Neustupa, 2015）。

上記のように複雑な歴史的背景を持つことから、オオヒゲマワリ目内部の分類についても整理がつかない。オオヒゲマワリ目にまとめられた目や科のほとんどは多系統群と考えられ、2000 年代の初めには自然な高次分類体系が事実上存在しない状態にあった。分類学的な再編を進める際には（初めから全種を対象にするのでない限り）、ある程度定まった枠組みの中で系統関係や識別形質を議論していくのが普通であろう。しかし高次分類体系が存在しない状況下では研究対象を絞り込むことも難しかった。多くの研究者はそれぞれが描いた系統樹上に便宜的な表記（“*Reinhardtii*-clade”, “*Dunaliella* lineage” など）を示していたが、これらの系統群表記は通常明確な定義を伴わず、研究者間で表記が統一されていなかった。従って高次分類

体系の見直しを進めるためには、オオヒゲマワリ目の系統構造を明らかにし、客観的に使用できる枠組みの確立が必要であった。

そこで Nakada *et al.* (2008a) は、当時 Genbank に登録されていたオオヒゲマワリ目の 18S *r*RNA 遺伝子配列の情報を網羅的に探索し、重複を除いた全 317 配列を含む系統樹を作成した。この系統樹ではオオヒゲマワリ目の初期の分岐を解くことはできなかったが、強く支持される 21 系統群と孤立したいくつかの配列を見出すことができた。この内、既存の属に対応する 3 系統群と、属まで同定された配列が 1 つしかない系統群を除く 16 系統群を新たに定義・命名した。また Nozaki *et al.* (2003) による葉緑体複数遺伝子系統解析の結果を踏まえて、*Monadinia* 系統群、*Phacotinia* 系統群、*Moewusinia* 系統群が *Xenovolvox* 系統群に、*Characiosiphonia* 系統群、*Dunaliellinia* 系統群、*Polytominia* 系統群、*Chlorogonia* 系統群、*Arenicolinia* 系統群、*Stephanosphaerina* 系統群は *Caudivolvox* 系統群にまとめられた。いずれの系統群も形態的な識別形質によって定義することは困難であったことから、Nakada *et al.* (2008a) は系統学的に学名を命名するための規約である PhyloCode に従って各系統群を命名した。これにより現在では 18S *r*RNA の配列を決定して系統樹に当てはめるだけで、オオヒゲマワリ目の藻類の帰属を示すことができるようになった。

例えば、殻を持つ藻類として従来ファコツス科 (*Phacotaceae*) にまとめられていたカシラコナミドリ (*Cephalomonas granulosa*) は *Reinhardtinia* 系統群に属し、同じくファコツス科に分類されていた、*Phacotinia* 系統群の *Phacotus*、*Pteromonas*、*Wislouchiella* や *Caudivolvox* 系統群の *Dysmorphococcus* とは帰属が異なることが示された (Nakada *et al.* 2010c)。

また、群体性藻類のオオヒゲマワリ目としては、オオヒゲマワリ (*Volvox*) など *Reinhardtinia* 系統群に属する系統と *Stephanosphaerina* 系統群に属する *Stephanosphaera* が知られていたが、*Pyrobotrys* が *Caudivolvox* 系統群の所属不明系統であること (Nakada *et al.*, 2010a) や、*Pascherina* が *Phacotinia* 系統群に含まれること (Sugasawa *et al.*, 2015) が示され、オオヒゲマワリ目で群体性の進化が少なくとも 4 回起こったことが明らかになっている。

単細胞性の藻類でもマメコナミドリ (*Chlamydomonas neoplanconvexa*) が、*Caudivolvox* 系統群の中の新

規系統を代表することが示されている (Nakada & Tomita 2011)。本種はあまり目立たない小型の藻類であり、系統解析によって初めて重要性が認識された藻類と言えよう。その他、Barsanti *et al.* (2013) によって基盤的なオオヒゲマワリ目の新規系統として、4 鞭毛性単細胞藻類の *Tetraflagellochloris* 属が記載されている。

なお、Nakada *et al.* (2008a) によって *Monadinia* 系統群と命名された単系統群は *Microglena* 属として再定義されている (Demchenko *et al.*, 2012)。また、*Chlorococcum* cf. *tatrense* CCCryo 101-99 株を含む系統群が当初 *Tatrensia* 系統群とされたが、その後の研究で *Chlorococcum tatrense* の正統株 (原記載で使用された株) が *Stephanosphaerina* 系統群に含まれることが判明し (Kawasaki *et al.*, 2015)、CCCryo 101-99 株を含んだ系統群を *Tatrensia* 系統群と呼ぶことはできなくなっている。

これらの結果、オオヒゲマワリ目の多くの属について系統的な帰属が整理されつつあるが (図 1)、今後も未調査の種や培養株の中から新しい系統群が見つかることが期待される。系統的に独自の株については特に重点的な研究が望まれるだろう。また現在は形態形質に基づいて帰属を示すことが困難であるが、各系統群の共有派生形質を発見し、形態的に定義した亜目や科などと置き換えることで、将来的にはリンネ式の階層分類と系統分類体系を統合することが求められるだろう。

属の系統分類学的再編

オオヒゲマワリ目においては、多くの属分類群も多系統であることが知られている。オオヒゲマワリ目の藻類はしばしば種同定が難しいため、属の同定が重視される傾向にあり、また科や目の学名も種の学名も属の学名に基づいて命名されることから、属分類群が多系統であることは混乱の元になっている。属階級の分類学的混乱が生じた原因は、第一に古典的に重要視されていた識別形質が系統を反映していなかった点にあるだろう。また系統分類学的な再編成が遅れている原因には信頼できる種同定がなされた培養株が不足していることも挙げられる。

属分類の見直しの例として、ヤリミドリ属 (*Chlorogonium*) の研究を紹介したい。ヤリミドリ属は二鞭毛性の単細胞性緑藻類の内、紡錘形の栄養細胞を持った形態属として知られていた。Ettl (1980) は分裂様式に基づいてコナミドリムシ属

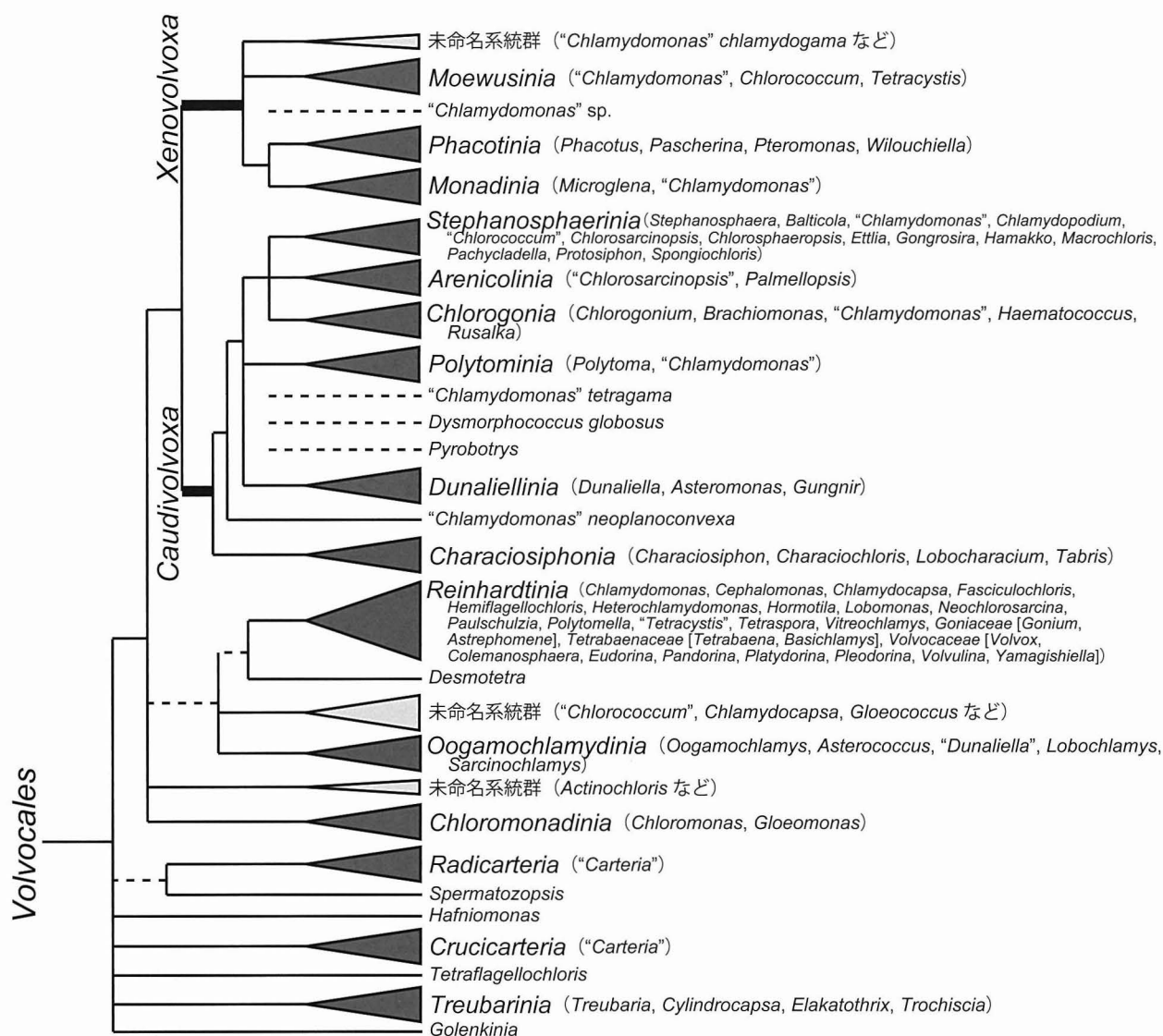


図1 オオヒゲマワリ目 (Volvocales) の系統関係

Nakada *et al.* (2008a) で定義された一次系統群は濃い三角形で示した. 系統関係は Nozaki *et al.* (2003, 2010), Nakada *et al.* (2008a, 2010a), Nakada & Nozaki (2009), Nakada & Tomita (2011) などに従った. *Xenovolvox* 系統群と *Caudivolvox* 系統群の根は太線で, 系統関係に疑問の残る枝は破線で示した.

(*Chlamydomonas*) とヤリミドリ属の境界を見直し, 一部の種がコナミドリムシ属に移された. Nozaki *et al.* (1998) は当時知られていた 20 以上の培養株について光学顕微鏡および透過型電子顕微鏡を用いた観察を行い, *rbcL* 遺伝子の系統樹に沿って識別形質の整理と種分類の見直しを行った. Nozaki *et al.* (1998) はヤリミドリ属が多系統群であり, おそらくは 3 つの系統群に分かれることを示唆したが, 系統樹の解像度が十分ではないことと, 系統群同士を区別する識別形質が認められなかったことから属分類の再編は見送ら

れた.

Nakada *et al.* (2008b) は 18S *rRNA* 遺伝子を系統解析に加え, さらにピレノイド (炭酸固定の場となる葉緑体内の球状構造) の内部構造とピレノイドを包むデンプン鞘の構造によって 3 系統群が互いに区別できることを見出した. 各系統群は別々の属に再分類され, タイプを含むヤリミドリ属に加えて *Gungnir* 属と *Rusalka* 属を設立した. さらにヤリミドリ属の新たな培養株を用いた研究で, いずれも新属となる *Tabris* 属と *Hamakko* 属を加えた (Nakada & Nozaki, 2009).

Tabris 属はピレノイドを持たない点で他の属と区別され、また *Hamakko* 属はピレノイド内部に発達するチラコイド膜の形状がヤリミドリ属や *Rusalka* 属と異なる点で特徴づけられた (*Gungnir* 属のピレノイド内部にはチラコイド膜が発達しない)。またこの他にも、コナミドリムシ属とされてきた紡錘形の2系統や、無色の色素体を持つ系統が確認されていて、さらに新属を設立する必要がある。

ヤリミドリ属の各系統を区別するためには、高解像度の系統解析と共に、複数の形態形質を組み合わせる必要があった。特に、収縮胞の個数と分布、ピレノイドの有無・個数、ピレノイド内部のチラコイド膜の有無・形態、ピレノイドのデンプン鞘の構造、眼点の微細構造が、系統間の区別に重要であった。しかし各系統群の共有派生形質として認められる形質はごく一部であり、多くの形質が系統樹上で平行進化していた。従って、属の階級の分類学的再編成においてはより多くの識別形質を組み合わせる用いることが肝要であろう (図2)。

オオヒゲマワリ目の中では他にも多くの多系統属が知られているが、コナミドリムシ属は最大の多系統属である。形態種として400種以上が記載され、系統的にもオオヒゲマワリ目全体に散らばっている。コナミドリムシ属の再整理は系統群ごとに進められており、Pröschold *et al.* (2001) が2新属 *Oogamochlamys* 属と *Lobochlamys* 属を提唱し、Demchenko *et al.* (2012) が一部の種を再定義した *Microglena* 属に移している。これらの研究では新規の識別形質の探索は行われてお

らず、各属の記載も、含まれる種の形質を羅列したものにとどまっている。従って形態のみに基づいてこれらの属を識別することは不可能である。コナミドリムシ属には依然としてタイプ種 (*Chlamydomonas reinhardtii*) と系統的に離れた種が多数含まれており、形態形質の充実も含めた研究の進展が期待される。現在筆者は、コナミドリムシ属の一亜属の再分類を進めており、パピラやミトコンドリアの形態が識別形質として有効であることを確認している (Nakada *et al.* 未発表)。

種分類の見直し

オオヒゲマワリ目では種の認識にも問題を抱えている。微細藻類においては図解と記載文のみで発表された形態種が大部分を占めるため、しばしば異名関係の整理が遅れている。また有性生殖が知られる種が限られているため、種を認識する方法についても合意が得られていない。

種の認識について検討するためには、同一種から複数株が得られ近縁種の培養株が充実していることが条件となる。例えばヤリミドリ属 (Nozaki *et al.*, 1998; Nakada *et al.*, 2005; Nakada & Nozaki, 2007; Nakada *et al.* 2010d) や *Hafniomonas* 属 (Nakada *et al.*, 2007) において種分類の見直しを行ったところ、形態種は単系統となった。一見系統と矛盾する場合にも形態種の観察不足や誤同定・取り違いなどで説明され、系統と形態を取り入れた種分類が可能と思われた。しかし系統関係に基づいて識別形質を選抜している側面もあ

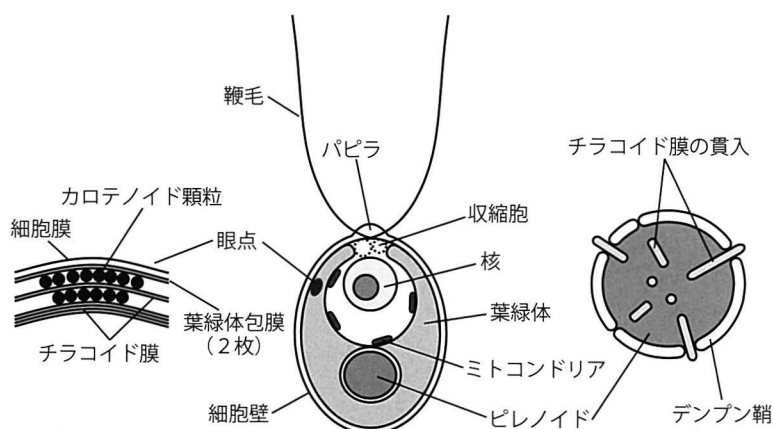


図2 単細胞性オオヒゲマワリ目の主な識別形質 (断面観)

各形質の有無・個数・位置・大きさ・形状などが用いられる。眼点とピレノイドについては透過型電子顕微鏡による観察が有効であるため、それぞれ拡大図を示した。ミトコンドリアについては細長く網状になることが多いが、断面では短く見える。

り、循環論法になっていることは否定できない。そこで自然界における交配集団における形態変異や系統関係の研究が必要と考えられた。また古典的な形態種には世界各地から記録されたものが少なくないが、これらが汎世界的な交配集団を示唆しているのか、生殖的に隔離された複数の隠蔽種からなるのかについても見解が分かれていた。

例えばコナミドリムシ (*Chlamydomonas reinhardtii*) は、北米東部にのみ分布すると考えられていた (Pröschold *et al.*, 2005)。ところが Nakada *et al.* (2010b) は、日本から形態的にも系統的にも北米産のコナミドリムシと区別できない藻類を単離した。コナミドリムシは有性生殖の誘導が容易であることからモデル生物としても重用されていて、日本産の培養株についてもプラス株とマイナス株による有性生殖を確認することに成功した。さらに北米産の培養株との間でも接合子の形成も確認され、一方で姉妹種と見られるマルコナミドリ (仮称: *Chlamydomonas globosa*) の日本産株との間では接合子を形成しなかった。すなわち、形態・系統で認識される種は生物学的な種とも一致し、広域に分布する可能性が示唆された。

なお、Nakada *et al.* (2010b) では接合子の発芽を確認していなかったため、日本および北米のコナミドリムシが交配可能であることは十分に立証できていなかった。後に Nakada *et al.* (2014) では日本産株と北米産株の間で形成された接合子の発芽を確認し、生殖型と硝酸還元能 (アンモニウムイオン要求性) の表現型交雑体を単離した (図3)。これらの表現型交雑体は遺伝子配列からも交雑体であることが確認され、太平洋を挟んで分布するコナミドリムシが潜在的に交雑可能であることが裏づけられた。自然界において汎世界的な交配集団が存在する可能性については、より多数の培養株やゲノム規模の詳細な比較が必要だが、少なくともコナミドリムシの形態種内部では生殖隔離はあまり進んでいないようである。

有性生殖が容易に誘導できる種が限られているため、現状では他の種における種認識の研究はほとんど進んでいないが、形態・系統で認識される種が広域分布する例は他にも確認されている。培養株を用いた研究例としては、イギリスと日本の培養株が知られる *Microglens opisthopyren* (Nakada *et al.*, 2012; Nakada & Tomita, 2014)、ドイツと日本の培養株が得られた *Gloeomonas anomalopyrenoides* (Nakada *et al.*, 2015)、アメリカ・ヨーロッパ・日本の培養株が見つかった *Chlorococcum oleofaciens* (Kawasaki *et al.*,

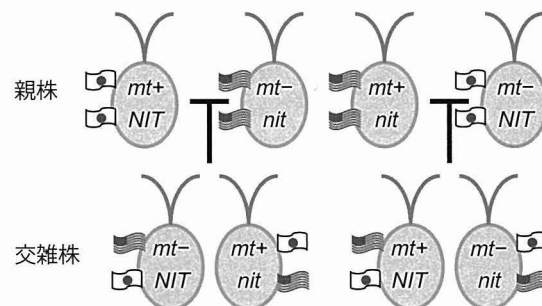


図3 コナミドリムシ (*Chlamydomonas reinhardtii*) の交雑体の単離 (Nakada *et al.* 2014)。選抜に用いた日本産株の表現型 (日章旗) と米国産株の表現型 (合衆国旗) を示した。日本産株はアンモニウムイオン非要求性 (NIT) のプラスの交配型 ($mt+$) とマイナスの交配型 ($mt-$) を、米国産株はアンモニウムイオン要求性 (nit) のプラスおよびマイナス交配型を用いた (上段)。由来の異なるプラス型とマイナス型の株を交配し、得られた娘株の中から、いずれの親株とも交配型とアンモニウムイオン要求性の表現型の組合せが異なる株 (下段) を選抜した。また、性特異的遺伝子 (プラス型は *FUS1*, マイナス型は *MID*) および硝酸還元酵素遺伝子 (*NIT1*)・その転写因子の遺伝子 (*NIT2*) の部分配列を解読し、選抜した株が交雑体であることを確認した (なお米国産株は *nit1/nit2* 二重変異体)。

2015) などを挙げるができる。このことから、実際には多くの種が汎世界的に分布しているのではないかと予想される。

図解・記載に基づく種分類を培養に基づく種分類に改めるためには、より多くの種について培養株の確立が急務である。特に単一種について産地の異なる複数株を比較し、分子系統・形態の両面から種の範囲を検討することが種の実態を解明するために必要であろう。これらの研究の積み重ねから、より客観的で一般的な種概念が確立されると期待したい。

おわりに

オオヒゲマワリ目の再編に向けた研究は、今のところいずれの階級においても始まったばかりである。これまでの研究により、階級に応じた課題と解決に向けた研究方針は見えてきたように思われるが、依然として培養株が現存しない種は多く、さらなる培養株の開発と研究が必要である。また、未だに *Hamakko caudatus* (Nakada & Nozaki, 2009) や *Tetraflagellochloris mauritanica* (Barsanti *et al.*,

2013) などの新属新種も発見されており, 系統や種多様性の解明には遠く, 楽しみな道のりが続いている。

謝 辞

本研究は東京大学大学院理学系研究科および慶應義塾大学先端生命科学研究所において行いました。両研究機関を通じて大変多くの方々にお世話になりました。特に東京大学においては野崎久義博士から研究のあらゆる側面に渡ってご指導頂きました。慶應義塾大学においては冨田 勝教授に研究全般にご支援頂きました。また執筆した論文の共著者を始め, 同僚・学生の皆様にも大変お世話になりました。この場を借りて深く御礼申し上げます。

文 献

- Barsanti, L., Frassanito, A.M., Passarelli, V., Evangelista, V., Etebari, M., Paccagnini, E., Lupetti, P., Lenzi, P., Verni, F. & Gualtieri, P. 2013. *Tetraflagellochloris mauritanica* gen. et sp. nov. (Chlorophyceae), a new flagellated alga from the Mauritanian desert: morphology, ultrastructure, and phylogenetic framing. *J. Phycol.* **49**: 178-193.
- Demchenko, E., Mikhailyuk, T., Coleman, A.W. & Pröschold, T. 2012. Generic and species concepts in *Microglena* (previously the *Chlamydomonas monadina* group) revised using an integrative approach. *Eur. J. Phycol.* **47**: 264-290.
- Ettl, H. 1980. Die Taxonomische Abgrenzung der Gattung *Chlorogonium* Ehrenberg (Chlamydomonadales, Chlorophyta). *Nova Hedwig.* **33**: 709-722.
- Kawasaki, Y., Nakada, T. & Tomita, M. 2015. Taxonomic revision of oil-producing green algae, *Chlorococcum oleofaciens* (Volvocales, Chlorophyceae), and its relatives. *J. Phycol.* **51**: 1000-1016.
- Lewis, L.A. & McCourt, R.M. 2004. Green algae and the origin of land plants. *Am. J. Bot.* **91**: 1535-1556.
- 仲田崇志 2010. 単細胞性オオヒゲマワリ目の分類体系の再構築に向けて. *分類* **10**: 125-138.
- Nakada, T. & Nozaki, H. 2007. Re-evaluation of three *Chlorogonium* (Volvocales, Chlorophyceae) species based on 18S ribosomal RNA gene phylogeny. *Eur. J. Phycol.* **42**: 177-182.
- Nakada, T. & Nozaki, H. 2009. Taxonomic study of two new genera of fusiform green flagellates, *Tabris* gen. nov. and *Hamakko* gen. nov. (Volvocales, Chlorophyceae). *J. Phycol.* **45**: 482-492.
- Nakada, T. & Tomita, M. 2011. *Chlamydomonas neoplanconvexa* nom. nov. and its unique phylogenetic position within Volvocales (Chlorophyceae). *Phycol. Res.* **59**: 194-199.
- Nakada, T. & Tomita, M. 2014. Light microscopy and phylogenetic analyses of *Chlamydomonas* species (Volvocales, Chlorophyceae). II. Molecular phylogeny, secondary structure of ITS-2, cell morphology, and nomenclature of *Microglena opisthopyren*, and *M. media*, comb. nov. *Acta Phytotax. Geobot.* **65**: 67-73.
- Nakada, T., Nakazawa, A. & Nozaki, H. 2005. Two species of *Chlorogonium* (Volvocales, Chlorophyceae) from Japan. *J. Jpn. Bot.* **80**: 197-207.
- Nakada, T., Suda, S. & Nozaki, H. 2007. A taxonomic study of *Hafniomonas* (Chlorophyceae) based on a comparative examination of cultured material. *J. Phycol.* **43**: 397-411.
- Nakada, T., Misawa, K. & Nozaki, H. 2008a. Molecular systematics of *Volvocales* (Chlorophyceae, Chlorophyta) based on exhaustive 18S rRNA phylogenetic analyses. *Mol. Phylogenet. Evol.* **48**: 281-291.
- Nakada, T., Nozaki, H. & Pröschold, T. 2008b. Molecular phylogeny, ultrastructure and taxonomic revision of *Chlorogonium* (Chlorophyta): Emendation of *Chlorogonium* Ehrenberg and description of *Gungnir* gen. nov. and *Rusalka* gen. nov. *J. Phycol.* **44**: 751-760.
- Nakada, T., Nozaki, H. & Tomita, M. 2010a. Another origin of coloniality in volvocaleans: the phylogenetic position of *Pyrobotrys* Arnoldi (Spondylomoraceae, Volvocales). *J. Eukaryot. Microbiol.* **57**: 379-382.
- Nakada, T., Shinkawa, H., Ito, T. & Tomita, M. 2010b. Recharacterization of *Chlamydomonas reinhardtii* and its relatives with new isolates from Japan. *J. Plant Res.* **123**: 67-78.
- Nakada, T., Soga, T. & Tomita, M. 2010c. Phylogenetic position of a rare loricated green alga, *Cephalomonas granulata* N.L. Higinb.

- (Volvocales, Chlorophyceae). *Phycol. Res.* **58**: 62–68.
- Nakada, T., Soga, T., Tomita, M. & Nozaki, H. 2010d. *Chlorogonium complexum* sp. nov. (Volvocales, Chlorophyceae), and morphological evolution of *Chlorogonium*. *Eur. J. Phycol.* **45**: 97–107.
- Nakada, T., Nozaki, H. & Tomita, M. 2012. Light microscopy and phylogenetic analyses of *Chlamydomonas* species (Volvocales, Chlorophyceae). I. *Chlamydomonas pseudomacrostigma* and *Chlamydomonas media*. *Acta Phytotax. Geobot.* **62**: 69–78.
- Nakada, T., Tsuchida, Y., Arakawa, K., Ito, T. & Tomita, M. 2014. Hybridization between Japanese and North American *Chlamydomonas reinhardtii* (Volvocales, Chlorophyceae). *Phycol. Res.* **62**: 232–236.
- Nakada, T., Matsuzaki, R., Krienitz, L., Tomita, M. & Nozaki, H. 2015. Taxonomic reassessment of strains formerly classified as *Chloromonas insignis* (Volvocales, Chlorophyceae), and description of *Gloeomonas anomalipyrenoides* sp. nov. *Acta Phytotax. Geobot.* **66**: 23–33.
- Neustupa, J. 2015. Division Chlorophyta Pascher, *In* Frey, W. (ed.), *Syllabus of Plant Families - A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien Part 2/1: Photoautotrophic eukaryotic Algae*, thirteenth edition. vol. 2/1, p. 191–247, Schweizerbart, Berlin.
- Nozaki, H., Ohta, N., Morita, E. & Watanabe, M.M. 1998. Toward a natural system of species in *Chlorogonium* (Volvocales, Chlorophyta): a combined analysis of morphological and *rbcL* gene sequence data. *J. Phycol.* **34**: 1024–1037.
- Nozaki, H., Misumi, O. & Kuroiwa, T. 2003. Phylogeny of the quadriflagellate Volvocales (Chlorophyceae) based on chloroplast multigene sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.* **29**: 58–66.
- Nozaki, H., Nakada, T. & Watanabe, S. 2010. Evolutionary origin of *Gloeomonas* (Volvocales, Chlorophyceae), based on ultrastructure of chloroplasts and molecular phylogeny. *J. Phycol.* **46**: 195–201.
- Pröschold, T., Marin, B., Schlösser, U.G. & Melkonian, M. 2001. Molecular phylogeny and taxonomic revision of *Chlamydomonas* (Chlorophyta). I. Emendation of *Chlamydomonas* Ehrenberg and *Chloromonas* Gobi, and description of *Oogamochlamys* gen. nov. and *Lobochlamys* gen. nov. *Protist* **152**: 265–300.
- Pröschold, T., Harris, E.H. & Coleman, A.W. 2005. Portrait of a species: *Chlamydomonas reinhardtii*. *Genetics* **170**: 1601–1610.
- Sugasawa, M., Matsuzaki, R., Arakaki, Y. & Nozaki, H. 2015. Morphology and phylogenetic position of a rare four-celled green alga, *Pascherina tetras* (Volvocales, Chlorophyceae), based on cultured material. *Phycologia* **54**: 342–348.

追 記

本稿の校正中に、多遺伝子解析に基づくオオヒゲマワリ目近傍の系統解析が出版された (Lemieux *et al.*, 2015). Lemieux *et al.* (2015) の系統樹では、本稿でオオヒゲマワリ目に含められた *Golenkinia* 属と *Treubarinia* 系統群はむしろヨコワミドロ目に近縁となっている。この結果に従えば、両者はオオヒゲマワリ目から外れることになる。

Lemieux, C., Vincent, A.T., Labarre, A., Otis, C. & Turmel, M. 2015. Chloroplast phylogenetic analysis of chlorophyte green algae identifies a novel lineage sister to the Sphaeropleales (Chlorophyceae). *BMC Evol. Biol.* **15**: 264.