

有殻従属栄養性渦鞭毛藻の多様性とその系統的位置

山口 愛果

渦鞭毛藻類は世界中の水界に広く分布しており、約 300 属 2500 種以上もの現生種が含まれる。そのうち 80% 以上の種が海水域に生息し、その大部分がプランクトン性である (Gómez 2012)。一方、底生性の種も存在し、それらは海藻や砂浜の砂粒、堆積物などの上で生活している。また、渦鞭毛藻の中には生活環境中にシスト (休眠孢子) を形成するものがあり、それらは水底堆積物から見る事ができる。渦鞭毛藻には鎧板と呼ばれるセルロース質の板状構造が顕著にあるもの (有殻渦鞭毛藻) とないもの (無殻渦鞭毛藻) がある。有殻渦鞭毛藻の場合、一枚一枚の鎧板はその位置によって名称が付けられ、この配列様式や枚数によって科や属が分けられている。

分子系統学的解析を用いた渦鞭毛藻の系統推定は、主に核コード小サブユニット (SSU) リボゾーム RNA 遺伝子 (rDNA) や大サブユニット (LSU) rDNA を用いておこなわれ、これまでに渦鞭毛藻内の複数の分類群が単系統ではないことが示唆されている (Saldarriaga *et al.* 2004, Orr *et al.* 2012)。こういった分子系統学的研究の結果や電子顕微鏡を用いた微細構造の観察などに基づいて、いくつかのグループで分類体系の改訂がおこなわれた (Daugbjerg *et al.* 2000, Lindberg *et al.* 2005)。しかしながら、他にも改変の余地がある分類群が多く存在する。特に、有殻渦鞭毛藻の代表的なグループであるペリディニウム目 (Peridinales) は形態的にはまとまっているように見えるが、実際はバラバラの系統が集められていると考えられる。本記事では、著者がおこなってきたペリディニウム目プロトペリディニウム科 (Proto-peridiniaceae) とその関連種を対象とする系統分類学的研究について主に紹介する。

Proto-peridinium の分類体系

Proto-peridinium 属は世界中の海洋に分布する従属栄養性のグループで 260 種以上が記載されている。本属の種は葉緑体をもたず、パリウムと呼ばれる細胞膜を出して珪藻などの餌を包み込み、そのまま細胞外で消化をおこなう。この摂食方法は *pallium feeding* と呼ばれ、渦鞭毛藻の中では限られたグループにしか見られないユニークなものである。所属種の全てが有殻渦鞭毛藻であり、これまでに複数の研究者が鎧板の配列や形に基づいた属内分類体系を提案してきた。最も一般的に受け入れられているものでは、属内は前挿間板と前帯板の枚数の違いによって 4 つの亜属に細分される。表 1 では一例として Taylor (1976) による属内分類体系を示した。まず、前帯板が 6 枚しかない種には *Minusculum* 亜属が、前挿間板が 1 枚しかない種には *Testeria* 亜属が設立されている (表 1-a)。しかしながら、大多数の種は前挿間板を 2 枚も

つ *Archaeperidinium* 亜属か 3 枚の *Proto-peridinium* 亜属に分けられる (表 1-a)。*Archaeperidinium* 亜属は前挿間板同士のサイズの違いと横溝の特長により 3 つの節に細分される (表 1-b)。一方、*Proto-peridinium* 亜属は細胞腹面にある頂板 1' と背面にある前挿間板 2a の形が重要な形態形質とされる。頂板 1' には四、五、六角形のものがあり、それぞれ *ortho*, *meta*, *para* と呼ぶ。前挿間板 2a も四、五、六角形のものがあり、それぞれ *quadra*, *penta*, *hexa* と呼ばれる (図 1)。この二つの鎧板の形を組み合わせると、例えば、頂板 1' が四角形で前挿間板 2a が六角形の種ならば、*ortho-hexa* タイプと呼ぶ。この鎧板の形

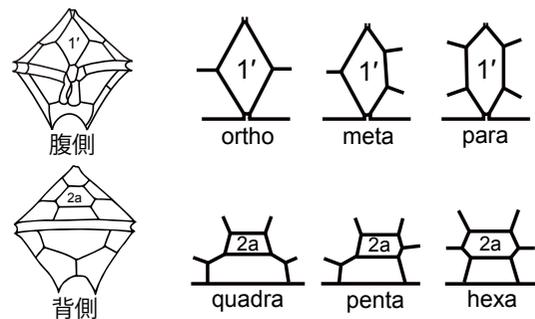


図 1. *Proto-peridinium* の腹側面と頂板 1' の異なる 3 タイプ (上段) および背側面と前挿間板 2a の異なる 3 タイプ (下段)。

表 1. Taylor (1976) による *Proto-peridinium* の属内分類体系 (改変)。

1-a. 亜属			
前帯板の数	前挿間板の数	亜属	
6		<i>Minusculum</i>	
7	1	<i>Testeria</i>	
	2	<i>Archaeperidinium</i>	1-b へ
	3	<i>Proto-peridinium</i>	1-c へ

1-b. <i>Archaeperidinium</i> 亜属内の節		
前挿間板のサイズの違い	横溝のずれ方	節
等しい	ずれていない	<i>Archaeperidinium</i>
	ずれる	<i>Avellana</i>
		<i>Excentrica</i>

1-c. <i>Proto-peridinium</i> 亜属内の節			
後棘または後角の有無	頂板 1'	前挿間板 2a	節
後棘有り	<i>meta</i>	<i>quadra</i>	<i>Himilia</i>
		<i>penta</i>	<i>Pyriformia</i>
		<i>para</i>	<i>Proto-peridinium</i>
後角有り	<i>meta</i>		<i>Divergentia</i>
	<i>ortho</i>	<i>hexa</i> (例外あり)	<i>Conica</i>
		<i>quadra</i> (例外あり)	<i>Oceanica</i>

の組み合わせに加え、後棘や後角の有無などの特徴を合わせて *Protoperidinium* 亜属内は各節に分けられている (表 1-c)。

しかし実際は、所属種の形態が非常に多様であるため、どの形質が系統を反映するのか判定が難しく、鎧板の枚数や形が本当に系統を反映しているのかは不明であった。このような問題には分子系統学的方法が有効であるが、培養が難しく本属に関してはそのような研究がなされていなかった。しかし、写真記録を残した細胞から目的の遺伝子 DNA を増幅できる単細胞 PCR 法が発達したことにより (Takano & Horiguchi 2004), 分子系統学的手法を適用することが可能となった。Yamaguchi & Horiguchi (2005) では SSU rDNA を用いて *Protoperidinium* 属内の系統関係に着目した論文を初めて公表することができ、Yamaguchi *et al.* (2006) では解析する種数を増やし、LSU rDNA の情報も加えた。その後、*Minusculum* 亜属に属する *Protoperidinium bipes* (Paulsen) Balech を採集し、解析をおこなった (Yamaguchi *et al.* 2007)。*P. bipes* は前帯板が 6 枚と *Protoperidinium* の中でも特殊で、細胞サイズが極端に小さく、大きくカーブした meta タイプの頂板 1' と非常に幅の狭い前挿間板 2a をもつ (図 2)。この特異な形態から本種は別属として扱われる場合もあった (Lebour 1925)。ところが、本研究により *P. bipes* は *Protoperidinium* のタイプ種 *Protoperidinium pellucidum* Bergh と近縁であることが示され、正真正銘の *Protoperidinium* であることが確かめられた。以上の一連の研究から、*Testeria* 亜属を除いた全ての亜属と 6 つの節を系統解析に含めることができ、その結果、複数の系統で独立に鎧板枚数の減少がおこったことが示された。よって、亜属を分ける重要な形態形質とされていた鎧板の枚数は系統を反映しないことが明らかになった。その一方で、特定の鎧板の形と後棘や後角の有無などの特徴により分けられる節は、*Conica* 節を除き、分子系統学的解析によっても高く支持されることが分かった。また、ほぼ同時期に他の研究グループもプロトペリディニウム科所属種の系統関係を調べるため分子系統学的解析をおこなっていた (Matsuoka *et al.* 2006, Kawami *et al.* 2006, Gribble & Anderson 2006)。これらの成果も合わせると、*Protoperidinium* については全ての亜属、そして、プロトペリディニウム科に所属するディプロプサリス類 (diplopsalids) 数種も含めた系統関係が明らかになってきた。*Protoperidinium* の単系統性については疑問の残る結果が示された。属内は *Oceanica* 節とそれ以外の種のクレードに大きく分かれ、解析方法によっては *Oceanica* 節がディプロプサリス類と単系統となる樹形を示した。このディプロプサリス類には 9 属 33 種がまとめられている。*Protoperidinium* 内では鎧板枚数は 1 から 2 枚の違いしかないが (表 1-a)、ディプロプサリス類は鎧板枚数が様々な部位で大きく異なっているため、9 つもの属に分けられている。しかしながら *Protoperidinium* とディプロプサリス類は 3 枚の横溝板と transitional plate と呼ばれる小さな鎧板を持つことから (図 3)、プロトペリディニウム科として他と区別されている (Fensome *et al.* 1993)。プロトペリディニウム科全体の進化過程を知るためには、これらディ

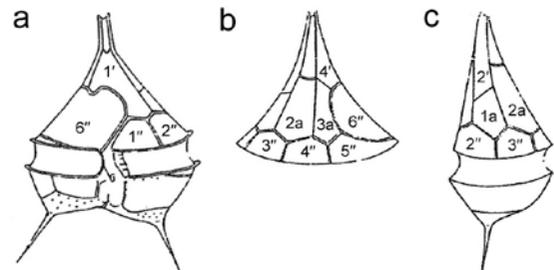


図 2. *Protoperidinium bipes* の腹面 (a), 上殻背面 (b), 左側面 (c). Pavillard (1917) を一部改変. 1'–4', 頂板 1'–4'; 1a–3a, 前挿間板 1a–3a; 1''–6'', 前帯板 1''–6''.

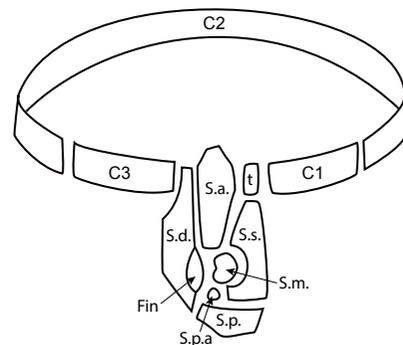


図 3. Taylor (1976) によるプロトペリディニウム科の横溝板と縦溝板の配置と名称 (一部改変). C1, C2, C3, 第 1, 第 2, 第 3 横溝板; t, transitional plate; S.a., 前縦溝板; S.d., 右縦溝板; S.m., 中縦溝板; S.p., 後縦溝板; S.p.a., accessory posterior sulcal plate; S.s., 左縦溝板.

プロプサリス類の種を中心に、さらに対象を増やして解析する必要があると考えられた。

砂地性渦鞭毛藻と *Protoperidinium* の奇妙な関係性

ところが実際は、プロトペリディニウム科の進化の道筋を知るための鍵となる生物はもつと別の所にも存在していた。世界中の沿岸の主要なプランクトンである *Protoperidinium* と砂浜の砂粒の間隙に生息するマイナーな底生性渦鞭毛藻類が親戚同士とは俄には信じがたいが、そのような奇妙な関係性が分子系統学的解析で強く支持されたのだった (Yamaguchi *et al.* 2011)。カナダの西海岸、アメリカとの国境近くに干潮時になると広大な砂浜が現れる Boundary Bay という場所がある。当時所属していた研究室ではここへよく採集に行っていたため、私もそこに住む渦鞭毛藻を観察するようになった。すると、どこか *Protoperidinium* を思い起こさせるような様々な従属栄養性の有殻渦鞭毛藻が目につき始めた。その中でも特に興味をひいた *Herdmania litoralis* Dodge を解析することにした。本種は葉緑体をもたず、背腹方向に平らな形をしており、細胞前端に特徴的な突起をもつ (図 4a)。細胞腹側に 'x' plate と呼ばれる大きな鎧板があるため、横溝が細胞を一周しない。この変わった形態と鎧板配列から一属一種に分類され、本種が他のどの渦鞭毛藻と近縁なのかは推測できないでいた。そこで、本種

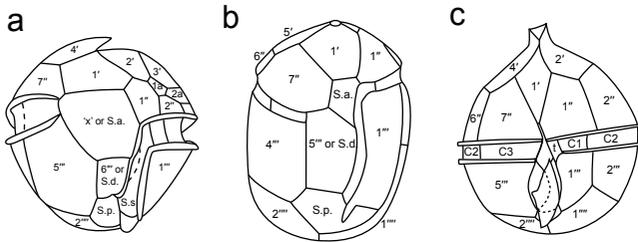


図4. *Herdmania litoralis* (a), *Amphidiniopsis dragescoi* (= *Thecadinium dragescoi*; b), *Archaeperidinium minutum* (= *Protoperidinium minutum*; c) の模式図。a, c は Yamaguchi *et al.* (2011), b は Hoppenrath (2000) を一部改変。

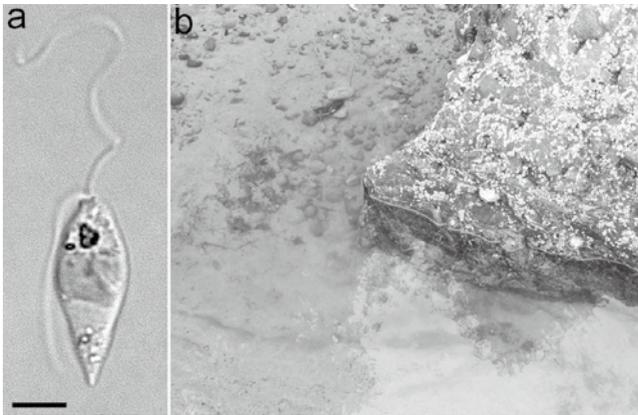


図5. *Rapaza viridis* (a) と採集場所であるタイドプール (b)。スケールバーは 10 μ m。

を採集し形態観察による鎧板配列の再確認と SSU rDNA および LSU rDNA 配列を用いた系統解析をおこなった。その結果、*H. litoralis* と、同じく砂地に住む従属栄養性の *Thecadinium dragescoi* Balech (図4b), そして *Protoperidinium minutum* (Kofoid) Loeblich (図4c) の3種が単系統となることが SSU rDNA 系統解析で高く支持された (Yamaguchi *et al.* 2011)。*T. dragescoi* の LSU rDNA の配列データは公開されていないが、LSU rDNA 系統解析でも *H. litoralis* と *P. minutum* の単系統性が強く支持される結果となった。

現在までに SSU rDNA が解析されているプロトペリディニウム科の所属種は、次の4つのクレードのいずれかに属する。

- 1) *Protoperidinium* のタイプ種を含む真の *Protoperidinium* クレード
- 2) *Protoperidinium* 属 *Oceanica* 節のクレード
- 3) ディプロプサリス類で形成されるクレード
- 4) *P. minutum*, *H. litoralis*, *T. dragescoi* で形成されるクレード

これら4つのクレード同士の系統関係は明らかにはならなかった。ここで、プロトペリディニウム科は3枚の横溝板と transitional plate をもつことで識別されると前述したが、*H. litoralis* は5枚、*T. dragescoi* は6枚か7枚の横溝板を持ち、プロトペリディニウム科には分類されない。*P. minutum* は他の *Protoperidinium* とではなく、これら2種と近縁性をもつことが強く支持された。そこで、*P. minutum* を *Protoperidinium* から別属へ移すのが妥当と判断した。*P. minutum* は

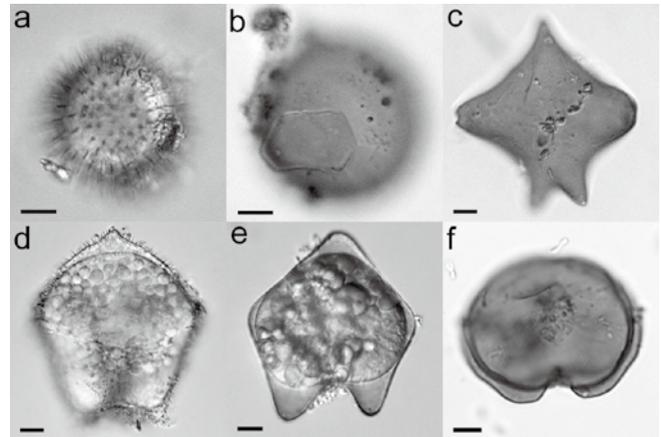


図6. Round brown spiny cyst (a) と様々な形の *Protoperidinium* のシスト (b-f)。スケールバーは全て 10 μ m。

Jørgensen (1912) によって *Archaeperidinium minutum* として記載されていたが、この *Archaeperidinium* 属はあまり受け入れられず、後の研究者により *Protoperidinium* 内の *Archaeperidinium* 亜属として扱われてきた。しかしながら、現在ではこの *Archaeperidinium* 亜属は多系統であることが示され、*P. minutum* は真の *Protoperidinium* クレードに属する他の *Archaeperidinium* 亜属の種とは縦溝板の特徴により区別できることから (Abé 1936, 1981), この *Archaeperidinium* 属の定義を修正して復活させ、*Archaeperidinium minutum* を提唱した (Yamaguchi *et al.* 2011)。*T. dragescoi* については、本種がタイプ種 *Thecadinium kofoidii* (Herdman) Schiller と鎧板配列が大きく異なり SSU rDNA による系統も離れることや、他の *Thecadinium* 所属種の全てが光合成性であることから、後に *Amphidiniopsis* 属へ移された (Hoppenrath *et al.* 2012)。この *Amphidiniopsis* には計 16 種が記載されている。全て砂地性であるが、*Protoperidinium* と同様に有殻で葉緑体はなく多様な形態をもつ。後に *Amphidiniopsis* に属する3種の SSU rDNA 系統解析がおこなわれたところ、それらは *Archaeperidinium minutum*, *Herdmania litoralis*, *Amphidiniopsis dragescoi* とともに強固なクレードを形成した (Gómez *et al.* 2011, Hoppenrath *et al.* 2012)。この *A. minutum*, *H. litoralis*, *Amphidiniopsis* のクレードについては、これらを他と区別する共通の形態形質を見つけることができなかったため、新科の提唱等はおこなわれずそのまま別属として扱うに留められている (Yamaguchi *et al.* 2011, Gómez *et al.* 2011)。

番外編：砂浜に住む原生生物たち

ここで、砂地つながりで、砂浜で採集していた時にタイドプールで発見し記載をおこなった混合栄養性ユーグレナ類 *Rapaza viridis* Yamaguchi, Yubuki & Leander について紹介させていただく (図5a) (Yamaguchi *et al.* 2012)。その「タイドプール」は岩のくぼんだ部分にできるタイドプールではなく、砂浜に大きな岩があり、その岩の周囲にできた砂地で構成されるタイドプールである (図5b)。採集した日の砂浜は表面が所々緑に色

付いており、そのタイドプールの海水もその色を薄めたような黄緑に見えた。その海水を持ち帰って一週間粗培養した後に倒立顕微鏡で見ていると、プラシノ藻の *Tetraselmis* を捕まえては丸呑みしている活動的な生き物がいた。それが *R. viridis* であった。本種の面白いところは、葉緑体をもつ「ユーグレナ藻類」のようにオレンジ色の顆粒から成る眼点 (stigma) や独自の葉緑体をもちながら、他の微細藻を丸呑みする点である。ユーグレナ藻類は、真核生物を捕食する能力のあるユーグレナ類が微細藻を体内に取り込んだ二次共生によって派生したと考えられている。しかしながらこれまでに真核生物を体内に取り込む能力のあるユーグレナ藻類は見つかっていなかった。*R. viridis* は SSU rDNA 系統解析からもユーグレナ藻類のクレードに最も近縁な姉妹群に当たる系統的位置にあることが示され、ユーグレナ類での二次共生による葉緑体獲得を支持する存在であると言える。地球上には未知の面白い生物がまだまだ多く存在しており、それらはタイミングやその時の取り扱い方などの偶然が重なって姿を現してくれるものだと実感した出来事であった。

シストと遊泳細胞から見えてくる種の境界線

話を渦鞭毛藻へと戻させていただく。*Protoperidinium* とディプロプサリス類の一部の種はシストを形成し、特に *Protoperidinium* のシストは形が多様なことで知られる (図 6)。シストの細胞壁は分解されにくく海底堆積物中に化石として残るため、古海洋環境の復元のためにその分布や群集組成が調べられてきた。球形で全体に棘が生えており、かつ細胞壁が茶色い渦鞭毛藻シスト (round brown spiny cyst, 図 6a) は第四紀や表層の海底堆積物サンプルからよく見られ、その発芽孔の形の違いから *Echinidinium* 属と *Islandinium* 属の 2 属に大きく分けられている。*Echinidinium* は暖〜熱帯域から、*Islandinium* は北極地方から記載されたため、これらは過去の環境を知る良い生物指標になると考えられてきた (Head *et al.* 2001, Ribeiro *et al.* 2010)。しかしながら現生の round brown spiny cyst のどの形態タイプがどの遊泳細胞に対応しているのかは十分に解明されていない。

Mertens *et al.* (2012) ではブリティッシュコロンビア州 (カナダ) の沿岸各地より採集した round brown spiny cyst と、発芽してきた遊泳細胞の形態を調べた。シストの直径と棘の長さをプロットすると、2つの異なるクラスターが存在することが分かった。それぞれのタイプのシストから発芽した遊泳細胞は大変似通ってはいたものの、細胞全体の大きさと 2 枚の前挿間板同士のサイズ、そして縦溝板の構造が異なっていた。一つ目の形態タイプは Yamaguchi *et al.* (2011) で記載した *A. minutum* と非常に類似しており、もう一方は新種 *A. saanichi* として発表した。これら 2 種は形態的には明確に区別できるものの、SSU と LSU rDNA の配列はわずかな違いしか見られなかった。また、バンクーバー島の Saanich Inlet に設置したセディメントトラップを用いたシストの群集解析から、*A. minutum* のシストは海水温が 15-19°C で塩分濃度が約 29 psu となる夏に多く見られるのに対し、*A. saanichi* のシストは 5-10°C、22-35

psu となる冬に出現量が多くなることが分かった。環境の生物指標として用いられている round brown spiny cyst であるが、このような生物学的情報の蓄積によってシスト群集解析の精度がより高まることが期待できる。

最後に

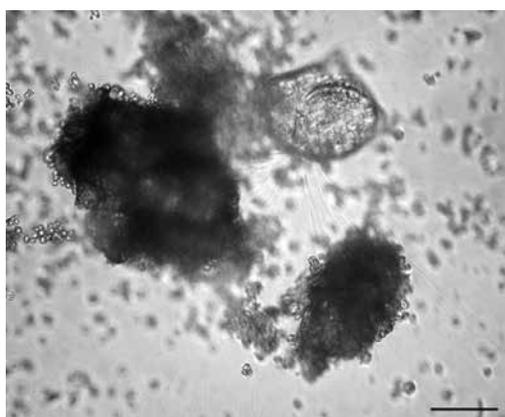
Protoperidinium 属内の分類体系の妥当性を検証するために始めた本研究は、亜属を分ける重要な形態形質とされていた鎧板枚数の違いが系統を反映しないことを示し、属内分類体系改正の必要性を支持するものとなった。また、異端な形をしていることから別属である疑いをかけられていた *P. bipes* が真の *Protoperidinium* の一員であることを分子系統学的に確かめた。一方で、鎧板配列からは明らかに *Protoperidinium* に所属すると考えられた種が、実は鎧板配列の全く異なる砂地性種と近縁であるという予想外の結果も得られた。このことから、今後は遊泳性や砂地性の垣根を越えてプロトペリディニウム科とその関連種の進化過程と分類を見直していく必要がある。従属栄養性有殻渦鞭毛藻であるこれら砂地性種と *A. minutum* の接点には他に何が挙げられるだろうか? *A. minutum* が「底生性」になるのはシストを形成して海底へ沈む時だけである。一方、砂地性渦鞭毛藻の休眠接合子としてのシストの報告はされていないし、プランクトンネットを曳いて得られる海水サンプルから *Amphidiniopsis* や *H. litoralis* のような砂地性種を見たことはない。彼らが *Archaeperidinium* や *Protoperidinium* のように pallium feeding で他の微細藻類を細胞外消化するののかも分かっていない。また、砂地性渦鞭毛藻には鎧板配列が特殊で所属不明の種が多く存在している。海洋プランクトン性渦鞭毛藻に比べると、砂地性種に関する形態、生活環、生態学的特徴、系統などの情報はまだ乏しく、渦鞭毛藻全体の進化過程を理解するためにはこれらの情報が重要と考えられる。

引用文献

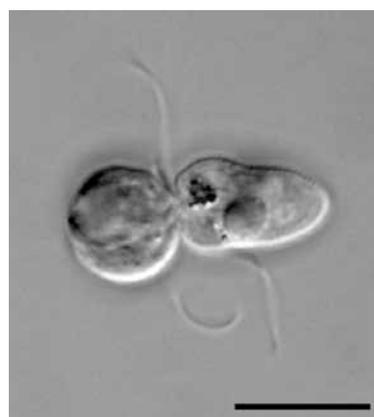
- Abé, T. H. 1936. Report of the biological survey of Mutsu Bay. 29. Notes on the protozoan fauna of Mutsu Bay. II. Genus *Peridinium*; subgenus *Archaeperidinium*. Science Reports of Tohoku University, 4th Series, Biology 10: 639-686.
- Abé, T. H. 1981. Studies on the family Peridinidae. An unfinished monograph of Armored Dinoflagellata. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. Spec. Publ. Ser. 6: 1-413.
- Daughbjerg, N., Hansen, G., Larsen, J. & Moestrup, Ø., 2000. Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia* 39: 302-317.
- Fensome, R. A., Taylor, F. J. R., Norris, G., Sarjeant, W. A. S., Waharton, D. I. & Williams, G. L. 1993. A classification of living and fossil dinoflagellates. *Micropaleontol. Special Publication Number 7*: 1-351.
- Gómez, F., Lopez-Garcia, P., Moreira, D. 2011. Molecular phylogeny of the sand-dwelling dinoflagellates *Amphidiniopsis hirsuta* and *A. swedmarkii* (Peridiniales, Dinophyceae). *Acta Protozool.* 50: 255-262.
- Gómez, F. 2012. A quantitative review of the lifestyle, habitat and trophic diversity of dinoflagellates (Dinoflagellata, Alveolata). *Syst. Biodiv.* 10: 267-275.
- Gribble, K. E. & Anderson, D. M. 2006. Molecular phylogeny of the heterotrophic dinoflagellates, *Protoperidinium*, *Diplopsalis*, and *Preperidinium*

- (Dinophyceae), inferred from LSU ribosomal DNA. *J. Phycol.* 42: 1081–1095.
- Head, M. J., Harland, R. & Matthiessen, J. 2001. Cold marine indicators of the late Quaternary: the new dinoflagellate cyst genus *Islandinium* and related morphotypes. *J. Quaternary Sci.* 16: 621–636.
- Hoppenrath, M. 2000. Morphology and taxonomy of six marine sand-dwelling *Amphidiniopsis* species (Dinophyceae, Peridinales), four of them new, from the German Bight, North Sea. *Phycologia* 39: 482–497.
- Hoppenrath, M., Selina, M., Yamaguchi, A. & Leander, B. 2012. Morphology and molecular phylogeny of *Amphidiniopsis rotundata* sp. nov. (Peridinales, Dinophyceae), a benthic marine dinoflagellate. *Phycologia* 51: 157–167.
- Jørgensen, E. 1912. Bericht über die von der schwedischen hydrographisch-biologischen Kommission in den schwedischen Gewässern in den Jahren 1909–1910 eingesammelten Planktonproben. *Svenska Hydrogr.-Biol. Komm. Skr.* 4: 1–20.
- Kawami, H., Iwataki, M. & Matsuoka, K. 2006. A new diplopsalid species *Oblea acanthocysta* sp. nov. (Peridinales, Dinophyceae). *Plankton Benthos Res.* 1: 183–190.
- Lebour, M. V. 1925. The dinoflagellates of northern seas. Marine Biological Association of the United Kingdom, Plymouth. 250 pp. inc. pl. 1–35.
- Lindberg, K., Moestrup, Ø. & Daugbjerg, N. 2005. Studies on woloszynskioid dinoflagellates I: *Woloszynskia coronata* re-examined using light and electron microscopy and partial LSU rDNA sequences, with description of *Tovellia* gen. nov. and *Jadwigia* gen. nov. (Tovelliaceae fam. nov.). *Phycologia* 44: 416–440.
- Matsuoka, K., Kawami, H., Fujii, R. & Iwataki, M. 2006. Further examination of the cyst-theca relationship of *Protoperidinium thulesense* (Peridinales, Dinophyceae) and the phylogenetic significance of round brown cysts. *Phycologia* 45: 632–641.
- Mertens, K. N., Yamaguchi, A., Kawami, H., Ribeiro, S., Leander B. S., Price, A. M., Pospelova, V., Ellegaard, M. and Matsuoka, K. 2012. *Archaeperidinium saanichi* sp. nov.: A new species based on morphological variation of cyst and theca within the *Archaeperidinium minutum* Jørgensen 1912 species complex. *Mar. Micropaleontol.* 96–97: 48–62.
- Orr, R. J. S., Murray, S. A., Stüken, A., Rhodes, L. & Jakobsen, K. S. 2012. When naked became armored: An eight-gene phylogeny reveals monophyletic origin of theca in dinoflagellates. *PLoS ONE* 7(11): e50004. doi:10.1371/journal.pone.0050004
- Pavillard, J. 1917. Protistes nouveau ou peu connus du plankton méditerranéen. *L'Académie des Sciences, Paris, Comptes Rendus.* 164: 925–928.
- Ribeiro, S., Lundholm, N., Amorim, A. & Ellegaard, M. 2010. *Protoperidinium minutum* (Dinophyceae) from Portugal: cyst–theca relationship and phylogenetic position on the basis of single-cell SSU and LSU rDNA sequencing. *Phycologia* 49: 48–63.
- Saldarriaga, J.F., Taylor, F.J.R., Cavalier-Smith, T., Menden-Deuer, S. & Keeling P.J. 2004. Molecular data and the evolutionary history of the dinoflagellates. *Eur. J. Protistol.* 40: 85–111.
- Takano, Y. & Horiguchi, T. 2004. Surface ultrastructure and molecular phylogenetics of four unarmored heterotrophic dinoflagellates, including the type species of the genus *Gyrodinium*. *Phycol. Res.* 52: 107–116.
- Taylor, F. J. R. 1976. Dinoflagellates from the international Indian Ocean expedition: a report on material collected by the R.V. “Anton Bruun” 1963–1964. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. 246 pp.
- Yamaguchi, A. & Horiguchi, T. 2005. Molecular phylogenetic study of the heterotrophic dinoflagellate genus *Protoperidinium* (Dinophyceae) inferred from small subunit rRNA gene sequences. *Phycol. Res.* 53: 30–42.
- Yamaguchi, A., Kawamura, H. & Horiguchi, T. 2006. A further phylogenetic study of the heterotrophic dinoflagellate genus, *Protoperidinium* (Dinophyceae) based on small and large subunit ribosomal RNA gene sequences. *Phycol. Res.* 54: 317–329.
- Yamaguchi, A., Kawamura, H. & Horiguchi, T. 2007. The phylogenetic position of an unusual *Protoperidinium* species, *P. bipes* (Peridinales, Dinophyceae), based on small and large subunit ribosomal RNA gene sequences. *Phycologia* 46: 270–276.
- Yamaguchi, A., Hoppenrath, M., Pospelova, V., Horiguchi, T. & Leander, B. S. 2011. Molecular phylogeny of the marine sand-dwelling dinoflagellate *Herdmania litoralis* and an emended description of the closely related planktonic genus *Archaeperidinium* Jørgensen. *Eur. J. Phycol.* 46: 98–112.
- Yamaguchi, A., Yubuki, N. & Leander, B.S. 2012. Morphostasis in a novel eukaryote illuminates the evolutionary transition from phagotrophy to phototrophy: Description of *Rapaza viridis* n. gen. et sp. (Euglenozoa, Euglenida). *BMC Evol. Biol.* 12: 29.

(神戸大学自然科学系先端融合研究環)



pallium を出して白玉餅粉を食べている
Protoperidinium crassipes (scale bar 50 μm)



プラシノ藻 *Tetraselmis* sp. (左) を食べている
Rapaza viridis (scale bar 10 μm)