

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 7 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2012～2015

課題番号：24370034

研究課題名(和文) 微細藻類の未解明ハビタット～有光層下部海底の生物多様性解明

研究課題名(英文) Unexploited habitat of microalgae - investigating biodiversity in the lower photic zone

研究代表者

堀口 健雄 (Horiguchi, Takeo)

北海道大学・理学(系)研究科(研究院)・教授

研究者番号：20212201

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 7,600,000円

研究成果の概要(和文)：亜熱帯(薩南諸島沖)の水深30～50mの微細藻類の未解明ハビタットの分類学的研究を実施した。このハビタットから92の培養株を確立し、これらを用いた形態学・分子系統学的研究の結果、13属26種の既知種に加え、20属44種の未記載の分類群(主に渦鞭毛藻類)を確認し、微細藻類の多様性のさらなる解明に貢献した。加えて浅い海域からも86の培養株を確立し同様の研究を実施して比較のためのデータを得た。

また本研究で得た培養株を用いて底生性と浮遊性の渦鞭毛藻の光合成色素組成を網羅的に調べたところ底生種のみに見られる色素が数多く存在し、光合成色素組成は生育環境にリンクしているらしいという興味深い結果が示された。

研究成果の概要(英文)：Sandy seabed at 30 - 50 m deep off Satsunan Islands in subtropical Japan was regarded as an unexploited habitat for microalgae and an intensive taxonomic study was performed on the samples from this region. Total of 92 culture strains (many of them are dinoflagellates) were established and morphological and phylogenetic investigations were made. As a result, in addition to 26 known species (13 genera), 44 species (20 genera) were recognized as possible novel taxa. For purpose of comparison, the samples from shallow waters were also studied and 86 strains were established. The outcome of these taxonomic works greatly contributed further understanding of species diversity of microalgae.

Using many culture strains established in this project, photosynthetic pigment compositions of both benthic and planktonic dinoflagellates were analyzed using HPLC. Only the benthic species possessed a dozen of additional pigments, suggesting that pigment compositions are linked to habitat types.

研究分野：藻類分類学

キーワード：鞭毛藻類 渦鞭毛藻類 有光層下部 底生性真核微生物 分類 分子系統解析 微細構造

1. 研究開始当初の背景

海洋における顕微鏡サイズの藻類 (= 微細藻類) の多様性研究は主に、浮遊性種 (プランクトン) を中心に研究がおこなわれてきた。一方、微細藻類の中にも動物などと同様に砂浜の砂粒の間隙や海藻類などの表面付近に生息する底生性の種もある一定の割合存在する。例えば、渦鞭毛藻類では現生種約 2000 種のうち、10% 弱が底生種である。

微細藻類の中でも申請者が主に専門とする渦鞭毛藻類においては、底生性の種については前世紀の前半から欧米を中心に研究は行われてきた。したがって、これらの多様性に関しては、ある程度の知見は蓄積してきており、現在まで 35 属 165 種が底生性渦鞭毛藻として記載されている

申請者も含め今までの研究は基本的に砂浜やラグーンなどのごく浅いハビタットを対象とした研究がほとんどであった。しかしながら偶然得た鹿児島種子島沖水深 30 メートルの海底の砂から新奇渦鞭毛藻の 1 種を分離・培養することに成功した (後に新属新種 *Bispinodinium angelaceum* として記載)。この際に予備培養したサンプルで気づいた事は、生物量は海岸の砂サンプルに比べ少ないが、出現する種類は今までに知られていないものが相当数含まれているらしい、という点であった。さらなる予備調査からこの亜熱帯の海の有光層の下部は浅海域 (砂浜等) とは異なる微細藻類相を含む未解明のハビタットであると推測された。新しいハビタットは新しい生物多様性の知見をもたらす、新しい生物の発見は新しい生物学的課題をもたらすことが期待される。本研究では、この未解明のハビタットの微細藻類多様性解明を推進することとした。

2. 研究の目的

以上の背景から、本研究では、

- (1) 未解明ハビタットの微細藻類相の解明。
 - (2) それらの藻類の分布パターンを解明。
 - (3) それらの藻類の進化過程 (系統) の解明。
 - (4) バイオリソース (培養株) の充実。
- を目的として実施した。

3. 研究の方法

(1) サンプル採集

本研究の対象は基本的には海底 30-50m の微細藻類であるが、それらの進化過程を探る比較の目的で浅海性の種も幅広く調査した

薩南諸島沖 (馬毛島沖) のサンプルは鹿児島大学水産学部附属練習船南星丸によって、水深 30~50m の海底から、Smith McIntyre の採泥装置を用いて砂サンプルを採集した。この他に沖縄本島各地、北海道沿岸、千葉県、神奈川県沿岸、タイドプールおよび海岸の砂サンプルを採集した

(2) 培養株の確立

採集した砂サンプルは、25、16 時間明 : 8 時間暗の光条件下 ($50 \mu\text{mol photon} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

で予備培養しクローン培養株を確立した。

(3) 形態観察および系統解析

光学顕微鏡、走査型電子顕微鏡、透過型電子顕微鏡を用いて形態観察をおこなった。DNA は FFPE 法を用いて抽出した。系統解析に用いた遺伝子は、核コードの SSU rDNA, LSU rDNA, ITS 領域および葉緑体コードの *rbcL* 遺伝子で系統解析はベイズ法および最尤法を用いた。

4. 研究成果

本研究により新しい分類群が多く見つかったことから、当初の推定通り亜熱帯の 30-50m 水深の海底は微細藻類にとって未解明のハビタットであることが明らかとなった。本研究は微細藻類の多様性の理解を大いに進めたもので世界的にもインパクトは大きい。以下に具体的に報告する。

(1) 有光層下部の鞭毛藻類の多様性

薩南諸島海域海底から採集されたサンプルから総計 92 の培養株が確立された。この中から、既知種と同定されたものは

Amphidiniella sedentaria, *Amphidinium bipes*, *A. carterae*, *A. gibbosum*, *A. herdmanii*, *A. steinii*, *A. incoloratum*, *A. massarti*, *A. operculatum*, *Coolia monotis*, *Durinskia baltica*, *Gambierdiscus toxicus*, *Heterocapsa psammophilla*, *Melanodinium nigricans*, *Moestrupia oblonga*, *Ostreopsis siamensis*, *Plagiodinium berizeanum*, *Prorocentrum clypeus*, *P. emerginatum*, *P. lima*, *P. panamense*, *P. rathymum*, *Sinophysis canaliculata*, *Tesutodinium corrugatum*, *T. maedaense*, *T. testudo* である。

この他に未記載種と判定された種の培養株リストを以下に示す。これらについての分類学的な研究については(2)以降参照のこと。(カッコ内=株番号)。無番号は非培養株。

Alexandrium sp. 1(HG234), *Alexandrium* sp. 2 (HG367), *Amorphochlora* sp. (NY064), *Amphidinium* sp.1 (HG340, 344, WG001), *Amphidinium* sp.2 (HG233, WG002), *Amphidinium* sp.3 (HG227), *Amphidinium* sp.4 (HG302), *Amphidinium* sp.5 (HG212), *Amphidinium* sp.6 (HG330), *Amphidinium* sp.7 (RO004), *Amphidinium* sp.8 (RO005), *Amphidinium* sp.9 (HG231), *Amphidinium* sp.10 (HG308), *Amphidinium* sp.11 (HG359), *Amphidinium* sp.12 (HG362), *Amphidinium* sp.13 (HG358), *Amphidinium* sp.14 (HG361), *Amphidinium* sp.15(HG368), *Amphidinium* sp.16 (HG369), *A. mootonorum*-like (HG178, HG235, HG309), *Gymnodinium*-like (HG371), *Bispinodinium angelaceum* (HG236), *Haramonas* sp. (HG339), *Heterocapsa* sp.1 (HG341), *Heterocapsa* sp.2 (HG352), *Gymnodinium* sp. large (HG350), *Gymnodinium* sp. colony (HG353), *Nephroselmis* sp.1 (HG334, 335, 338), *Madanidinium* sp. (HG307), *Olisthodiscus*-like (HG328), *peridinioid* dinoflagellate (HG223), *Plagiodinium* sp.

(HG219), *Prorocentrum* sp.1 (HG216, HG217, HG303, HG346), *Pyramidodinium* sp. (HG289), *Pyramimonas* sp.1 (HG336, 337), *Symbiodinium* sp.1 (HG349), *Testudodinium* sp.1 (HG229), *Testudodinium* sp.2 (HG230), *Testudodinium* sp.3 (HG304), *Testudodinium* sp.4 (HG305), *Testudodinium* sp.5 (HG311), *Testudodinium*-like (HG310), *Testudodinium*-like (HG345), Unarmoured dinoflagellate with spines (NR003), Armoured dinoflagellate sp. (HG179), *Togula* sp. (HG211)

< 個別の研究事例 >

(2) 底生性 *Testudodinium* 属の多様性と進化

Testudodinium 属は 2012 年に堀口らによって設立された。属の設立時には 3 種が含まれていた。本研究では 14 の培養株を用いて、形態および分子系統学的な研究を実施した。その結果、本属は 4 つのクレードに分かれることが明らかとなった。そのうち第 4 のクレードは 4 種の新種 (HG272, HG229, HG275, HG312) を含むことがわかった。第 4 のクレードの 4 種はいずれも、下錘の背側にコブ状の小突起をもつことで特徴づけられる。また、*T. maedaense* を含むクレードでは、形態的には区別が難しいが遺伝的距離のある隠蔽種の存在が示唆された。

第 4 のクレード中、HG229 は形態が特徴的で興味深い種であった (図 2-1)。さらに細胞の背腹を連結する「支柱」(図 2-1) を細胞当たり 100 本前後もつ。この支柱構造は全く新奇の構造で、おそらくは扁平な細胞がつぶれないように支柱の機能を果たしているものと思われる。実際 *Testudodinium* は今まで知られていたよりも多様であり、本研究により、それらの形態の属内における形質進化についても明らかにすることができた。

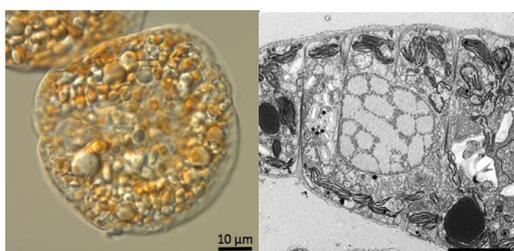


図 2-1. HG229 の光顕写真(上)および「支柱」を示す TEM 写真(下)。

(3) 底生性 *Amphidinium* 属の多様性と進化

本研究では 34 の培養株について LSU rDNA を用いて系統解析をおこなった。その結果、*A. steinii*, *A. carterae*, *A. massartii*, *A. gibbosum*, *A. trulla* など既知種を含む比較的枝長の短いクレードと枝長が長く、系統樹の根本に位置する属のタイプ種 *A. operculatum* を含む比較的大型の種からなるグループに分かれることが明らかとなった。これら大型の種のほとんど (5 種) は新種であると結論された (小型のグループにも新種が含まれた)。

Amphidinium 属は体表鱗片を有する種が含

まれる。今までは、2 種類においてその存在が知られるのみであったが、今回の研究により、前述の大型の種 HG213 (図 3-1), HG324, HG274, RO004, RO005 が新しい形態の体表鱗片をもつことが明らかとなった。本研究は属の種多様性をさらに明らかにし、体表鱗片の進化も含めて属内の進化過程の解明に貢献した。

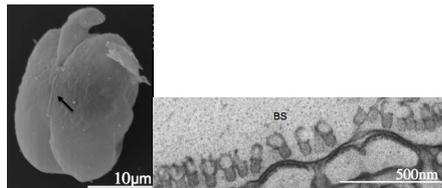


図 3-1. *Amphidinium* HG213 の形態と新しいタイプの体表鱗片

(4) 砂地性渦鞭毛藻の形態の収斂現象

Testudodinium に形態的にそっくりでありながら、系統的には全く異なる 2 種の渦鞭毛藻 HG310 および HG345 を見いだした (図 4-1)。これらは細胞レベルでの鮮やかな形態的収斂の例である。これら 2 種は *Testudodinium* や真の *Amphidinium* とは近縁性を示さず、*A. herdmanii* や *A. mootonorum* と同定されてきた種と近縁となった。後者とは形態的類似を示す事からこれら 4 種を併せて新属を設立するのが適当であろう (これら 2 種は新種) との結論を得た。

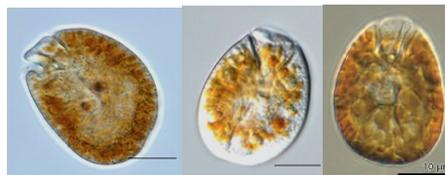


図 4-1. 左: HG310, 中: HG345, 右: *T. maedaense*

(5) その他の新分類群

Bispinodinium angelaceum: 本研究を発想するきっかけとなった新奇の渦鞭毛藻類である (図 5-1)。spinoid-apparatus という新奇内部骨格様構造をもつことなどから新属新種とした。下記(6)で示した cPPB-aE というクロロフィル a 分解産物は本種において初めて光合成生物から見つかった。新しい種の発見が新しい生物学的課題の発見を導く好例である。



図 5-1. *Bispinodinium angelaceum*

Heterocapsa spp.: *Heterocapsa* 属は小型の有殻渦鞭毛藻であり現在 19 種が知られている。このほとんどがプランクトン性で、底生種は当研究室で記載した *H. psammophilla* のみが知られていた。本研究において、薩南沖から 2 種の *Heterocapsa* を見いだした。HG341 は遺伝的には *H. ovata*

とほぼ同じであったが、形態では異なっていた。また HG352 は *Heterocapsa* 属には珍しい、巨大な球形のシストを作ることが特徴である。シストを作る近縁種としては *H. pseudotriquetra* があるが、後者とは系統的位置も形態も異なっていた。

Pyramidodinium sp. : *Pyramidodinium* 属は堀口らによって設立された属で、ピラミッド状の不動細胞をもつ。本研究では *Pyramidodinium* 属の新種 (HG289) を発見した。本種は系統的にはタイプ種とクレードを組むが、形態的には、細胞表面の刺が長いこと、不動細胞の外形がピラミッド型ではなくレンズ状であることなどから区別された (図 5-2)。



図 5-2. *Pyramidodinium* sp.

Prorocentrum sp.1 : 底生性の *Prorocentrum* 属は貝毒を産生することもあり、分類学的な研究は比較的進んでいる。本研究では、新種の底生性 *Prorocentrum* (HG217 他) (図 5-3) を発見した。



図 5-3. *Prorocentrum* sp.

Haramonas sp. : *Haramonas* 属は堀口によって設立された底生性ライフィド藻の 1 属で現在 3 種が知られている。今回、薩南諸島沖で採集された株 (HG339) は形態的には *H. dimorpha* と類似しているが、遺伝的には異なっており、細胞も小さいことから新種と判断した。

Plagiodinium sp. : 本属には *P. berizeanum* 1 種が知られる。本種 (HG219) は *P. berizeanum* とは形態的に全く異なっている。一方、系統的には同じクレードに属することから、*Plagiodinium* の新種と判断した。

Amorphochlora sp. : 本種はクロララクニオン藻の *Amorphochlora* 属に属する新種と認識された。 *Amorphochlora* 属は 1 種 *A. amoebiformis* のみを含む属であり、本種が 2 種目となる。系統解析では同じクレードに含まれるが、SSU rDNA を比較したところ 170 塩基程度の違いが見られている。

Ankistrodinium armigerum/*Pellucidodinium psammophilum*/*Nusuttodinium desymbiontum* : これらは浅海の砂浜のサンブルから分離された新分類群である (図 5-4)。いずれも従属栄養性である。

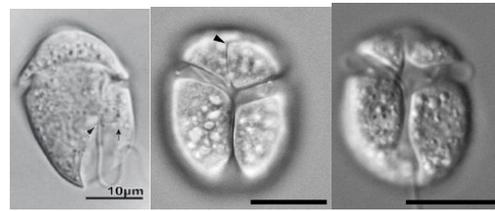


図 5-4. 左 : *Ankistrodinium armigerum*
中 : *Pellucidodinium psammophilum*
右 : *Nusuttodinium desymbiontum*

(6) 底生性渦鞭毛藻類の色素組成の研究～色素組成は生育環境とリンクする！

同じグループでも光合成色素組成が生育環境によって異なることは海藻類などでもよく知られており、渦鞭毛藻でも生育環境が異なるもの同士で光合成色素組成がどのようになっているのかは興味深い。しかしながらこれまで渦鞭毛藻における色素分析の研究は、浮遊性種を対象にしたものが大多数であった。そこで本研究では渦鞭毛藻の生活形のタイプと光合成色素組成との関係を明らかにすることを目的として HPLC を用いて 40 種 45 株の渦鞭毛藻を網羅的に解析した。浮遊性・底生性・タイドプール性の 3 つの生息場所に分けて解析した結果、12 の未知のカロテノイドが砂地性渦鞭毛藻のみから見つかることが示された。cPPB-aE は典型的な葉緑体を持つ砂地性種のみで検出された。このことから生息域と光合成色素組成の関連性が示唆された。

(7) 底生性渦鞭毛藻類ガイドブックの出版

本研究プロジェクトの成果を含む底生性渦鞭毛藻類の分類学的研究成果の集大成として、国際チームにより底生性渦鞭毛藻類のガイドブックを出版した (業績図書)。これは世界初のもので、2015 年にアメリカ藻類学会から、最も藻類分野に貢献した書籍に贈られる Prescott Award が授与された。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

〔雑誌論文〕(計 15 件)

R. Onuma & T. Horiguchi: Specificity of *Chroomonas* (Cryptophyceae) as a source of kleptochloroplast for *Nusuttodinium aeruginosum* (Dinophyceae). *Phycological Research* 査読有, 64: 35-43. (2016) DOI: 10.1111/pre.12117

T. Yuasa, T. Horiguchi, S. Mayama & O. Takahashi: *Gymnoxanthella radiolariae* gen. et sp. nov. (Dinophyceae), a dinoflagellate symbiont from solitary polycystine radiolarians, *J. Phycology* 査読有, 52: 89-104. (2016) doi: 10.1111/jpy.12371

N. Yamada, A. Tanaka & T. Horiguchi: Pigment compositions are linked to the habitat types in dinoflagellates. *J. Plant Res.*

査読有, 128: 923-932. (2015) DOI: 10.1007/s10265-015-0745-4

D.A. Prabowo, M.M.R. Shah, T. Horiguchi & S. Suda: Genetic diversity of *Moestrupia oblonga* (Dinophyceae) from coastal areas of Okinawa Island, Japan. *Marine Biodiversity* 査読有, 46: 197-209. (2015) DOI: 10.1007/s12526-015-0351-7

M.A.H. Bhuiyan, D.G. Faria, T. Horiguchi, S.D. Sym, & S. Suda: Taxonomy and phylogeny of *Pyramimonas vacuolata* sp. nov. (Pyramimonadales, Chlorophyta). *Phycologia* 査読有, 54: 192-209. (2015) DOI: <http://dx.doi.org/10.2216/15-004.1>

R. Onuma, K. Watanabe & T. Horiguchi: *Pellucidodinium psammophilum* gen. et sp. nov. and *Nusuttodinium desymbiontum* sp. nov. (Dinophyceae), two novel heterotrophs closely-related to kleptochloroplastidic dinoflagellates. *Phycologia* 査読有, 54: 192-209. (2015) DOI: <http://dx.doi.org/10.2216/14-103.1>

F. Gómez, R. Onuma, L.F. Artigas & T. Horiguchi: A new definition of *Adenoides eludens*, an unusual marine sand-dwelling dinoflagellate without cingulum, and *Pseudoadenoides kofoidii*, gen. et comb. nov. for the species formerly known as *Adenoides eludens*. *Europ. J. Phycol.* 査読有, 50: 125-138. (2015) DOI: 10.1080/09670262.2015.1009174

R. Onuma & T. Horiguchi: Kleptochloroplast enlargement, karyoklepty and the distribution of the cryptomonad nucleus in *Nusuttodinium* (= *Gymnodinium*) *aeruginosum* (Dinophyceae). *Protist* 査読有, 166: 177-195. (2015) DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.protis.2015.01.004>

Y. Takano, H. Yamaguchi, I. Inouye, O. Moestrup & Takeo Horiguchi: Phylogeny of five species of *Nusuttodinium* gen. nov. (Dinophyceae), a genus of unarmoured kleptoplastidic dinoflagellates. *Protist* 査読有, 165: 759-778. (2014) DOI: 10.1016/j.protis.2014.09.001

N. Yamada, A. Tanaka & T. Horiguchi: cPPB-aE is discovered from photosynthetic benthic dinoflagellates. *J. Phycol.* 査読有, 50: 101-107. (2014) DOI: 10.1111/jpy.12135

K. Watanabe, Y. Miyoshi, F. Kubo, R. Onuma, S. Murray & T. Horiguchi: *Ankistrodinium armigerum* sp. nov. (Dinophyceae), a new species of heterotrophic marine sand-dwelling dinoflagellate from Japan and Australia. *Phycol. Res.* 査読有, 62: 125-135. (2014) DOI: 10.1111/pre.12048

N. Yamada, R. Terada, A. Tanaka & T. Horiguchi: *Bispinodinium angelaceum* gen.

et sp. nov. (Dinophyceae), a new sand-dwelling dinoflagellate from the seafloor off Mageshima Island, Japan. *J. Phycol.* 査読有, 49: 555-569. (2013) DOI: 10.1111/jpy.12064

M. Hoppenrath, N. Chomérat, T. Horiguchi, M.I. Schweikert, Y. Nagahama & S. Murray: Taxonomy and phylogeny of the potentially toxic, benthic *Prorocentrum* species (Dinophyceae) – a proposal and review. *Harmful Algae* 査読有, 27: 1-28. (2013) DOI: 10.1016/j.hal.2013.03.006

R. Onuma & T. Horiguchi: Morphological transition in kleptochloroplasts after ingestion in the dinoflagellates, *Amphidinium poecilochroum* and *Gymnodinium aeruginosum* (Dinophyceae). *Protist* 査読有, 164: 622-642. (2013) DOI: 10.1016/j.protis.2013.06.003

T. Horiguchi, M. Tamura, K. Katsumata & A. Yamaguchi: *Testudodinium* gen. nov. (Dinophyceae), a new genus of sand-dwelling dinoflagellates formerly classified in the genus *Amphidinium*. *Phycol. Res.* 査読有, 60: 137-149. (2012) DOI: 10.1111/j.1440-1835.2012.00645.x

[学会発表](計20件)

S. K. Pinto, R. Terada & T. Horiguchi: A novel benthic *Heterocapsa* species, closely related to *Heterocapsa pseudotriquetra*. 日本藻類学会40回大会 2016年3月19日, 日本歯科大, 東京都・千代田区

M. Dawti, S.D. Sym, S. Suda & T. Horiguchi: Morphology and phylogeny of a new tidal pool dinoflagellate *Bysmatrum* sp. from South Africa. 日本藻類学会40回大会, 2016年3月19日, 日本歯科大, 東京都・千代田区

T. Horiguchi: Marine benthic dinoflagellates – unveiling hidden biodiversity. 9th International Symposium of National Institute of Biological Resources. 15 Oct. 2015, Incheon, South Korea (招待講演)

S.K. Pinto, R. Terada & T. Horiguchi: Diversity and phylogeny of the dinoflagellate genus *Testudodinium*. 6th European Phycological Congress, 25 Aug. 2015, London, UK (2015)

S.K. Pinto, R. Terada & T. Horiguchi: Two novel athecate benthic dinoflagellates from the seabed off Mageshima Island, subtropical Japan. 6th European Phycological Congress, 24 Aug. 2015, London, UK (2015)

大沼亮, 堀口健雄: 渦鞭毛藻類 *Nusuttodinium* spp.における盗葉緑体拡大とクリプト藻核保持との関連. 日本藻類学会39回大会, 2015年3月21日, 九州大, 福岡県・福岡市

山田規子, 田中歩, 高市真一, 堀口健雄: 底生性渦鞭毛藻における生活形態依存的に生成される光合成色素の多様性とその機能。日本藻類学会 38 回大会, 2014 年 3 月 16 日, 東邦大, 千葉県・習志野市
山口愛果, 渡邊邦彦, 堀口健雄, Mona Hoppenrath, 川井浩史: 砂地性 *Katodinium* 属の系統分類学的研究。日本藻類学会 38 回大会, 2014 年 3 月 15 日, 東邦大, 千葉県・習志野市
T. Horiguchi, N. Yamada, K. Watanabe, N. Matsuzawa, S. Suda & S.D. Sym: Taxonomic studies on benthic marine dinoflagellates in Japan and South Africa. 28th Congress of the Phycological Society of South Africa, 14 Jan. 2014, Melkbosstrand, South Africa, (招待・基調講演)
N. Yamada, A. Tanaka, S.D. Sym & T. Horiguchi: Diversity of endosymbiont diatoms and their pigment profiles in dinoflagellates harbouring a diatom-derived chloroplast. 28th Congress of the Phycological Society of South Africa, 14 Jan. 2014, Melkbosstrand, South Africa
S.D. Sym, S. Suda & T. Horiguchi: A new trichocysts-bearing species of *Pyramimonas* from Bise, Okinawa. 28th Congress of the Phycological Society of South Africa, 14 Jan. 2014, Melkbosstrand, South Africa
S. Suda, M.A.H.Bhuyan, D.G.Favia, T. Horiguchi & S.D. Sym: Morphology, ultrastructure and molecular phylogeny of an undescribed species of *Pyramimonas* from Okinawa, Japan. 28th Congress of the Phycological Society of South Africa, 14 Jan. 2014, Melkbosstrand, South Africa
D.A. Prabowo, M.M.R.Shah, S.D. Sym, T. Horiguchi & Shoichiro Suda: Diversity of *Moetsrupia* spp. (Dinophyceae) from Okinawa Island, Japan: Evidence of multi-species genus. 28th Congress of the Phycological Society of South Africa, 14 Jan. 2014, Melkbosstrand, South Africa
R. Onuma & T. Horiguchi: Morphological transition of kleptochloroplast in the unarmoured dinoflagellates *Amphidinium poecilochroum* and *Gymnodinium aeruginosum*. 28th Congress of the Phycological Society of South Africa, 14 Jan. 2014, Melkbosstrand, South Africa
山田規子, 田中歩, Stuart D.Sym, 堀口健雄: 渦鞭毛藻の光合成色素組成は生活形態に応じて獲得される。日本植物学会 77 回大会, 2013 年 9 月 14 日, 北海道大, 北海道・札幌市
渡邊邦彦, 堀口健雄: 石狩産海岸性従属栄養渦鞭毛藻の分類学的研究 II。日本藻類学会 37 回大会, 2013 年 3 月 29 日, 山梨大, 山梨県・甲府市
大沼亮, 渡邊邦彦, 堀口健雄: クレプト

クロロプラスト性無殻渦鞭毛藻クレードに属する従属栄養性渦鞭毛藻 2 種の分類と進化的位置づけ。日本藻類学会 37 回大会, 2013 年 3 月 28 日, 山梨大, 山梨県・甲府市

大沼亮, 堀口健雄: 渦鞭毛藻 *Amphidinium poecilochroum* と *Gymnodinium aeruginosum* におけるクリプト藻取込後のクレプトクロロプラストの経時的微細構造観察。日本藻類学会第 36 回大会, 2012 年 7 月 15 日, 北海道大, 北海道・札幌市

渡邊邦彦, 大沼亮, 堀口健雄: 石狩産海岸砂地性従属栄養渦鞭毛藻類の分類学的研究。日本藻類学会第 36 回大会, 2012 年 7 月 14 日, 北海道大, 北海道・札幌市
山田規子, 寺田竜太, 堀口健雄: 薩南諸島付近の海底に生息する底生性渦鞭毛藻類の系統分類学的研究。日本藻類学会第 36 回大会, 2012 年 7 月 14 日, 北海道大, 北海道・札幌市

〔図書〕(計 4 件)

Takeo Horiguchi: Raphidophyceae. In Handbook of the Protists. (Eds) J. M. Archibald, A. G. B. Simpson and C. H. Slamovits. Springer (2016, accepted) 印刷中

Susumu Ohtsuka, Toshinobu Suzaki & Takeo Horiguchi, Noritoshi Suzuki and Fabrice Not (eds): Marine Protists - Diversity and Dynamics. Springer Japan, Tokyo. 648 pp. (2015)

Takeo Horiguchi: Chapter 16. Diversity and phylogeny of marine parasitic dinoflagellates. In S. Ohtsuka, T. Suzaki, T. Horiguchi, N. Suzuki and F. Not (eds): *Marine Protists - Diversity and Dynamics*. Springer Japan, Tokyo. 397-419. (2015)

Mona Hoppenrath, Shauna A. Murray, Nicolas Chomérat & Takeo Horiguchi (eds): Marine benthic dinoflagellates - unveiling their worldwide biodiversity. *Kleine Senckenberg-Reihe* 5X, 274pp. Stuttgart. (2014)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

堀口 健雄 (HORIGUCHI, Takeo)
北海道大学・大学院理学研究院・教授
研究者番号: 20212201