

富士北麓、精進湖と本栖湖におけるフジマリモの発見 (予報)

芹澤 (松山) 和世¹・金原昂平²・米谷雅俊²・渡邊広樹²・白澤直敏¹・田口由美¹・神谷充伸³・芹澤如比古^{1,2}

(2014年10月31日受付 2015年2月26日受理)

Discovery of *Aegagropila linnaei* var. *yamanakaensis* in Lake Shoji and Lake Motosu at the northern foot of Mt. Fuji (Preliminary note).KAZUYO MATSUYAMA-SERISAWA¹, KOHEI KIMBARA², MASATOSHI KOMETANI²,
HIROKI WATANABE², NAOTOSHI SHIRASAWA¹, YUMI TAGUCHI¹,
MITSUNOBU KAMIYA³, YUKIHIKO SERISAWA^{1,2}

要 旨

緑藻シオグサ目のフジマリモは富士五湖のうち山中湖、河口湖、西湖の3湖ではその生育が確認されているが、精進湖と本栖湖では未確認であった。しかし、西湖・精進湖・本栖湖はもともとひとつの湖であったものが富士山の噴火により分断されてできた湖なので、精進湖や本栖湖にもフジマリモが生育している可能性が高い。そこで、本研究では精進湖と本栖湖にフジマリモが生育しているか否かを確認することを目的に採集器や潜水による調査を行った。その結果、2012年6月に精進湖の水深2~5mで、2013年11月に本栖湖の水深17~22mでマリモ属様の糸状緑藻を発見した。顕微鏡観察を行った結果、藻体には枝と不定根が認められ、細胞内部には円盤状の葉緑体や多裂型のピレノイド、複数の核が確認された。これらはマリモ属の特徴に一致し、細胞の大きさや形、産地などから、本種をフジマリモと同定した。また、リボソームDNAの塩基配列(ITS1-5.8S-ITS2領域)は既知のマリモの配列とほぼ一致した。したがって、本研究により精進湖と本栖湖にもフジマリモが生育していることが明らかになった。

キーワード：富士五湖、淡水藻、シオグサ目、不定根、生育水深

はじめに

マリモ *Aegagropila linnaei* は淡水産の枝を持つ糸状緑藻であり、しばしば特徴的な不定根を出して絡まり合い、球状の集合体を形成する (e.g. Sakai 1964)。その球状体は注目を集め、「阿寒湖のマリモ」は1952年に国の特別天然記念物に指定された。富士五湖では山中湖でいち早く1956年にフジマリモが発見され (杉浦 1956)、マリモの1変種 *Aegagropila sauteri* var. *yamanakaensis* として1957年に記載された (Okada 1957)。なお、Sakai (1964) は本種を択捉島産のマリモの1品種 *Cladophora sauteri* f. *kurilensis* と同一と考えたが、廣瀬・山岸 (1977) は本種と択捉島産のマリモを区別し、本種の学名を *Cladophora sauteri* var. *yamanakaensis* として扱った。その後、阪井 (1980) は河口湖で発見されたフジマリモにやはり *C. sauteri* f. *kurilensis* の学名を用いた。一方、Niyama (1989) はマリモに品種や変種を認めず、全てを *Cladophora aegagropila* とした。また、羽生田・植田 (1999) はリボソームDNAのITS領域を解析して、日本産のマリモ類の多くをマリモ1種に統合し、タテヤママリモのみを別種

とする見解を示した。さらに、Hanyuda et al. (2002) は阿寒湖とダンネモーラ湖のマリモのリボソームDNAのSSU領域の塩基配列が一致したことから、マリモの学名を *Aegagropila linnaei* とすることを提唱した。

フジマリモの産地としてOkada (1957) は山中湖以外に河口湖を挙げていたが、河口湖産の藻体の詳細については記さなかった。河口湖では1979年にフジマリモが大量に打ち上げられ (植松 1979、山梨県教育委員会 1981)、その藻体の詳細を阪井 (1980) や安原・新崎 (1980) が記した。その後、西湖でも1993年にフジマリモの生育が確認され (若菜ほか 1994)、富士五湖のうちフジマリモが確認されていないのは精進湖と本栖湖のみとなった。

先にも述べた様に近年、緑藻シオグサ目のマリモとそれに近縁なグループについては、リボソームDNAのSSU領域、LSU領域、ITS領域などの塩基配列の解析が行われる様になり (e.g. 羽生田・植田 1999; Hanyuda et al. 2002; Boedeker et al. 2012)、マリモはシオグサ属 *Cladophora* から再びマリモ属 *Aegagropila* に移され (Hanyuda et al. 2002)、その所属する科はシオ

1. 山梨大学教育人間科学部
2. 山梨大学大学院教育学研究科
3. 福井県立大学海洋生物資源学部

Corresponding author: Yukihiko SERISAWA
E-mail: yserisawa@yamanashi.ac.jp

グサ科 Cladophoraceae から再定義されたアオミソウ科 Pithophoraceae に移された (Boedeker et al. 2012)。また、マリモには上述の様に変種や品種を認めないとする考え方も示されてきたが (van den Hoek 1963; Niiyama 1989; 羽生田・植田 1999; Hanyuda et al. 2002)、山中湖のフジマリモは阿寒湖のマリモほど剛直でなく、柔らかいとされており (Okada 1957)、フジマリモとマリモの先端細胞の形態や基部から第一分岐までの細胞数では差異が示されている (杉浦 1992) ことなどから、本研究ではマリモの 1 変種としてのフジマリモを認めて議論を進める。

かつて富士山の麓にはその火山活動により陥没して形成された富士四湖 (剱の海 (せのうみ)、宇津湖 (うつこ)、旧河口湖、明見湖 (あすみこ)) が存在したが、それらの湖は富士山の溶岩流や噴出物により堰止められ、分断され、埋められて現在の富士五湖の形状になったという (濱野 1989)。このうち、剱の海では今から約 4500 年前に本栖湖が分断されたと推定されており、1150 年前の貞観の大噴火に伴う青木ヶ原溶岩流により西湖と精進湖が分断され、3 湖はほぼ現在の形になった。また、本栖湖、西湖、精進湖は現在でも湖面標高がほぼ同じであり、地下水が溶岩堆積物の中を流動していると考えられている (濱野 1989)。したがって、精進湖や本栖湖でもフジマリモが生育している可能性は高いと考えられるが、これまでも採集器を使った採集や潜水調査が行われていたにも関わらず (富士北麓生態系調査会 2007)、フジマリモは両湖では確認されていなかった。

山中湖では近年湖水の水質悪化に伴ってフジマリモは絶滅が危惧されるほど激減し (富士北麓生態系調査会 2007; 芹澤 (松山) ほか 2009)、河口湖でもフジマリモの分布範囲や生育量は 1979 年の調査 (山梨県教育委員会 1981) と比べると 1993 年には大きく減少した (若菜ほか 1994) ことが報告されている。西湖ではフジマリモの球状体、浮遊体、着生体は山中湖や河口湖に比べ多く生育していたが (若菜ほか 1994)、2009 年には集合体が確認されなかった (芹澤 (松山) ほか 2010)。このような状況下で、精進湖と本栖湖において採集器や潜水による調査を行ったところ、フジマリモを確認することができたので、その詳細について報告する。

方 法

調査は山梨県南都留郡富士河口湖町の精進湖では 5 地点 (北岸、西岸北部、南岸西部、南岸中部、南岸東部) で 2012 年 6 月 23 日、7 月 24 日、8 月 10 日、9 月 20 日に、富士河口湖町と南巨摩郡身延町に跨る本栖湖では 2012 年 9 月 6 日に南岸西部で、9 月 14 日に東岸南部で、2013 年 11 月 16 日に西岸北部で行った。精進湖では 6~8 月には 15 m ロープを付けた自作の採集器を小型船舶上から沈めて湖底を引きずる方法で、9 月には南岸西部で素潜りによる採集を行った。本栖湖では 2012 年 9 月には素潜り、2013 年 11 月にはスキューバ潜水による採集を行った。

採集された藻体の観察は実体顕微鏡と生物顕微鏡を用い

て行った。生物顕微鏡観察により、栄養細胞と仮根枝細胞の特徴、葉緑体とピレノイドの形態、核の数を確認した。なお、核については酢酸鉄ヘマトキシリン (安井 2003) に 0.1 N 塩酸を 10% 添加したもので染色した。また、生物顕微鏡に描画装置を取り付け、一次枝と二次枝の先端細胞とそれ以外の細胞および主軸細胞 (本栖湖産のみ) をスケッチし、そのスケッチを測定して実際の直径 (D) と長さ (L) に換算し、L/D 比を算出した。精進湖産藻体の先端細胞は一次枝については 5 藻体から 13 細胞を、二次枝については 8 藻体から 32 細胞を測定した。また、先端以外の細胞は一次枝については 10 藻体から 100 細胞を、二次枝については 10 藻体から 83 細胞を測定した。本栖湖産藻体の測定は 4 藻体から行い、先端細胞は一次枝については 9 細胞を、二次枝については 24 細胞を測定した。また、先端以外の細胞は一次枝については 31 細胞を、二次枝については 30 細胞を測定した。主軸細胞については 21 細胞を測定した。

また、精進湖と本栖湖で採集された藻体に加えて、過去に西湖で採集し (芹澤 (松山) ら 2010)、保存培養していた藻体のリボソーム DNA の ITS 1-5.8S-ITS 2 領域の抽出と塩基配列の決定および解析を行った。

結 果

精進湖では 2012 年 6 月に南岸西部の水深 5 m 付近からマリモ属様の糸状緑藻が採集器により採集された。緩い集塊状となっている藻体も見られ (図 1c)、それらの直径は 2~3 cm であった。7~8 月にも同地点の他、南岸中部や南岸東部でも水深 5 m 付近から同糸状緑藻の集合体の破片が少量ではあるが採集器により採集された。また、南岸西部で 9 月に行った素潜りにより、水深 2~5 m の大小の複数の礫に同糸状緑藻が着生している様子が確認されたので (図 1a、b)、その一部を採集した。

本栖湖では 2012 年 9 月に南岸西部と東岸南部で素潜りにより水深 10 m までの範囲を調べたが、マリモ属様の糸状緑藻は確認できなかった。2013 年 11 月には西岸北部でスキューバ潜水により礫質の急深な斜面、水深 19 m の湖底から礫片を拾い、うっすらと積もったシルトを払い除けたところ、礫に着生しながらゆるく集塊化したマリモ属様の糸状緑藻を発見し、採集した (図 1f)。同糸状緑藻はその周囲、水深約 17~22 m の範囲に広く分布していた (図 1d、e)。

精進湖と本栖湖で採集された糸状緑藻を顕微鏡観察したところ、藻体は全長 1 cm 程度で、細胞の形は円筒形、稀にやや棍棒状であり (図 1h、l、m)、先端細胞は細く尖っているものも観察された (図 1j)。基部近くから発出している一次枝を持つ藻体が比較的多く確認され (図 1g、h)、枝は多くが偏生していたが (図 1h、i)、対生しているものも見られた (図 1g、l)。また、枝分かれは細胞の上端部から、ときに細胞の中部から認められた。枝は上方に伸びるだけでなく、下方に伸びるものも見られた。多くの藻体は一次枝がさらに分枝する二次枝を有していたが、

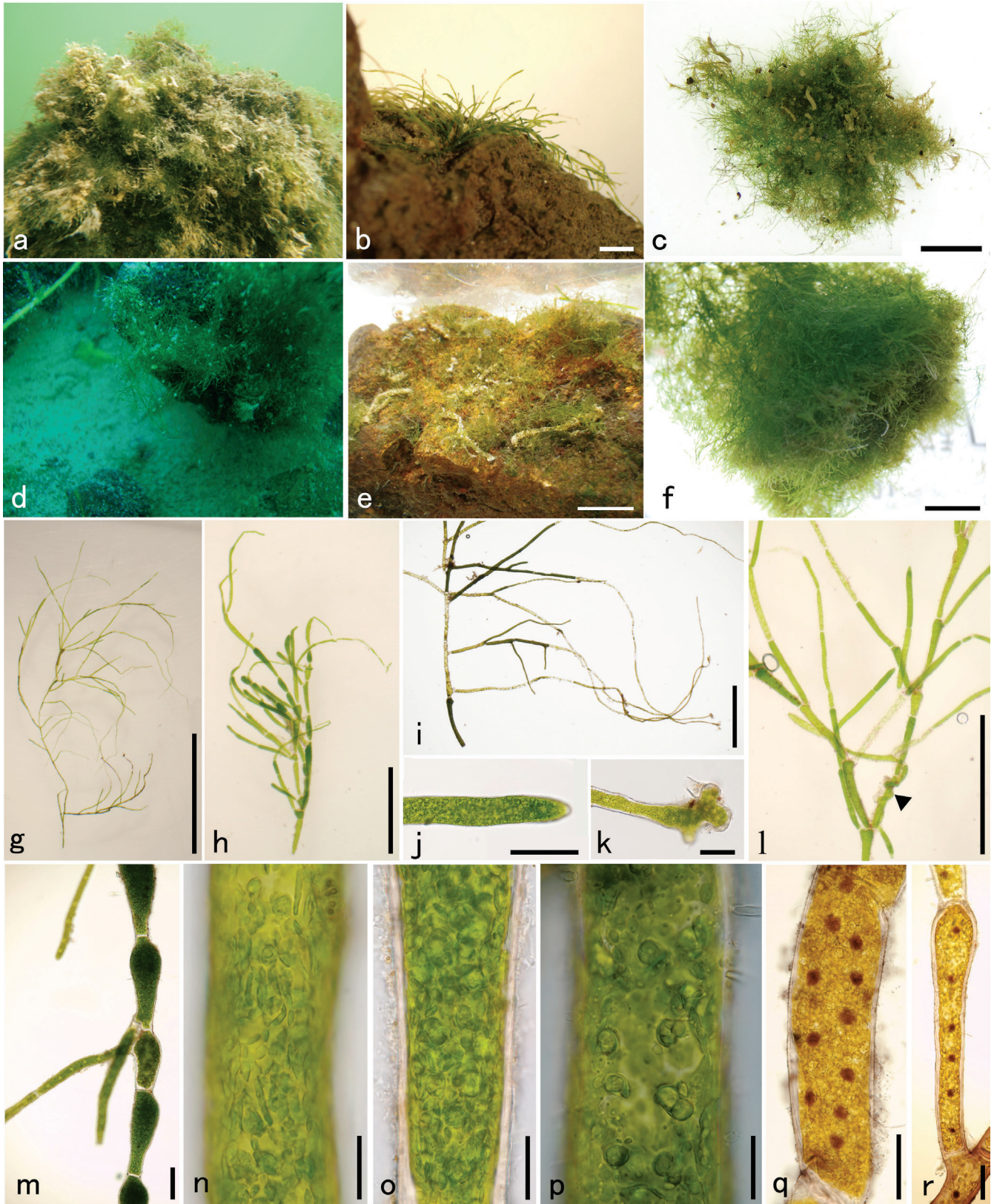


図1 本研究で確認された精進湖産のフジマリモ (a, b, c, g, i, j, k, m, n, o, q) と本栖湖産のフジマリモ (d, e, f, h, l, p, r)。 (a, d) 水中で生育している様子, (b, e) 礫に着生した藻体, (c, f) 緩い塊状の藻体, (g, h) 藻体の全形, (i) 先端細胞の多くが不定根となった藻体, (j) 細く尖った先端細胞, (k) 不定根の先端にできた付着器, (l) 不定根が絡み付いた藻体, (m) 藻体の中間部から下降する不定根, (n) 細胞表面に見られる円盤状の葉緑体, (o, p) 細胞内部に見られる多裂型のピレノイド, (q, r) 細胞内に複数見られる染色された核。スケールバーは c, e=1 cm, f, g=5 mm, b, h, i, l=1 mm, j, k, m=100 μ m, q, r=50 μ m, n, o=20 μ m, p=10 μ m。矢頭は枝に絡まる不定根。

いくつかの藻体では一次枝のみが確認され、稀に二次枝がさらに分枝する三次枝まで確認される藻体も見られた。また、枝の先端細胞が二次的な仮根（不定根）に頻繁に変形している様子（図1g、h、i、k）や、藻体の中間部から不定根が下降している様子（図1m）が確認された。細胞内には円盤状の葉緑体（図1n）、複数の大きなデンプン粒に囲まれた多裂型のピレノイド（図1o、p）、複数の核（図1q、r）が確認された。

精進湖産藻体の一次枝の先端細胞とそれ以外の細胞の平均値は、直径が46 μm と59 μm 、長さが699 μm と533 μm 、L/D比が15.4と9.3であった（表1）。同様に二次枝の先端細胞とそれ以外の細胞の平均値は直径が48 μm と53 μm 、長さが746 μm と529 μm 、L/D比が15.7と10.3であった。

本栖湖産藻体の一次枝の先端細胞とそれ以外の細胞の平均値は、直径が53 μm と61 μm 、長さが410 μm と382 μm 、L/D比が8.0と6.4であった（表1）。同様に二次枝の先端細胞とそれ以外の細胞の平均値は直径が46 μm と53 μm 、長さが538 μm と354 μm 、L/D比が12.6と6.9であった。さらに主軸細胞の直径と長さ、L/D比の平均値はそれぞれ83 μm 、440 μm 、5.6であった。

採集サンプルおよび保存培養サンプルのリボソームDNAのITS1-5.8S-ITS2領域の塩基配列を比較したところ、精進湖、本栖湖、西湖の糸状緑藻の配列は、既知のマリモの配列とほとんど一致した。

考 察

形態観察の結果より、精進湖と本栖湖で発見されたマリモ属様の糸状緑藻は枝と不定根を持ち、細胞内部の葉緑体、ピレノイドや核の特徴（図1n～r）はこれまでに山中湖産のマリモで確認されている特徴（芹澤（松山）ほか2009）と一致した。本種の先端以外の細胞の大きさは主軸細胞の計測を行った本栖湖では主軸細胞が最も太く長く、次いで一次枝、二次枝の順であり、精進湖でも一次枝は二次枝より太く長い傾向があった。先端細胞とそれ以外の細胞を比べると、先端細胞の方が細長く、L/D比は先端細胞の方が大きかった。これまでの報告と比較すると、山中湖産（Okada 1957；阪井 1980；芹澤（松山）ほか2009）でも同様の傾向が認められており、先端細胞の情報がない河口湖産（阪井 1980；安原・新崎 1980）でも主軸、一次枝、二次枝の大きさについては同様の傾向が認められた（表1）。また、本研究による精進湖産と本栖湖産の細胞の大きさやL/D比はこれまでに報告されている山中湖産や河口湖産の値に比べ最大値はやや大きく、最小値はやや小さい部位も認められたものの、平均値についてはほぼ範囲内であった。以上より本研究で精進湖と本栖湖から採集されたマリモ属様糸状緑藻はマリモであると判断された。

杉浦（1992）は山中湖や河口湖のマリモと阿寒湖やシラルト湖のマリモの形態を比較し、先端細胞がマリモでは丸みを帯びるが、マリモでは細く尖っており、主

軸の基部から一次枝の分岐部までの細胞数がマリモでは4細胞程度であるのに対し、マリモでは7～8細胞であると報告している。今回、精進湖と本栖湖で発見されたマリモの先端細胞は細く尖っているものも見られたが（図1j）、一次枝までの細胞数が多いという印象はなかった（図1g、h）。また、精進湖と本栖湖のマリモは山中湖産（芹澤（松山）ほか2009）や西湖産（芹澤（松山）ほか2010）のものに比べ、先端細胞が変形した不定根が多く観察された（図1g、h、i、k）。今後、富士五湖のマリモの形態を湖間で比較するとともに、阿寒湖などのマリモとも比較する必要がある。

本研究のDNA解析結果は著者らが精進湖、本栖湖、西湖で採集した糸状緑藻がマリモであることを支持している。Boedeker et al. (2010) は日本、ヨーロッパ、北米から得たマリモのITS領域を解析し、5つの遺伝子型（Genotype）を明らかにした。今回解析した精進湖、本栖湖、西湖のITS配列は上記のうちのGenotype Cに最も近かった。Genotype Cはヨーロッパで優占する遺伝子型で、日本からの報告はない。Boedeker et al. (2010) は1時間の乾燥耐性がより強かったGenotype Aのマリモが鳥類により世界中に拡散し、その起源は日本であると考察しているが、6時間の乾燥耐性がGenotype Aと変わらないものも含まれるGenotype Cが同様に日本からヨーロッパへ拡散した可能性も否定できない。なお、河口湖や精進湖ではそれまで北米東部や中央ヨーロッパでしか確認されていなかった群体動物のオオマリコケムシが1972～1973年に突如出現し、人為的な物資の移動または渡り鳥により偶発的に運ばれた可能性が指摘されている（Oda 1974）。富士五湖に生育するマリモは鳥類による運搬が起源であるのか、かつて言われていた様に海跡湖に陸封されたことが起源であるのか（若菜2007）、あるいはその両方であるのか、今後富士五湖における更なる遺伝子型の解析により解明されることが期待される。

1993年の調査でマリモが確認されていた水深帯は山中湖では1.0～5.5m、河口湖では1.5～3.5m、西湖では7.6～約20m（若菜ほか1994）であり、著者らの2007年の調査では山中湖で1～5m（芹澤（松山）ほか2009）、2009年の調査では西湖で8～14m以深（芹澤（松山）ほか2010）であった。本研究によりマリモが確認された水深帯は精進湖では2～5m、本栖湖では17～22mであり、精進湖では山中湖や河口湖と同様に浅く、本栖湖では西湖より深いことがわかった。これまでに富士五湖の水質は良好な順に本栖湖、西湖、山中湖、河口湖、精進湖と報告されている（有泉・吉澤2002）。したがって富士五湖では水質が良い湖ほどマリモの生育水深が深いことが明らかとなった。今後、現在の富士五湖における光環境とマリモの生育水深帯についてさらに詳しく調べていく予定である。また、富士五湖がほぼ現在の形になったのは864年の貞観の大噴火以降であるが、それまでも様々な形を変えており（濱野1989）、山中湖と忍野八海が繋がっていたとすると、忍野八海にもマリモが生育

表1 本研究により精進湖と本栖湖で採集されたフジマリモとこれまでに山中湖や河口湖で採集されたフジマリモの細胞の大きさの比較。本研究では最小値 - (平均値) - 最大値を、安原・新崎 (1980) では主な範囲と括弧内に平均または多く認められた範囲を、阪井 (1980) の括弧内は稀に認められた値を示す。

産地	測定部位	先胞以外の細胞			先端細胞			文献
		直径(μm)	長さ(μm)	L/D比	直径(μm)	長さ(μm)	L/D比	
精進湖	一次枝	39-(59)-79	252-(533)-1236	4.7-(9.3)-23.0	39-(46)-51	345-(699)-969	7.0-(15.4)-25.2	本研究
	二次枝	36-(53)-77	221-(529)-977	4.5-(10.3)-18.4	33-(48)-66	364-(746)-1228	9.0-(15.7)-24.4	
本栖湖	主軸	47-(83)-111	187-(440)-729	1.9-(5.6)-11.1				本研究
	一次枝	40-(61)-82	187-(382)-582	2.6-(6.4)-9.7	37-(53)-66	216-(410)-482	3.6-(8.0)-11.9	
	二次枝	39-(53)-68	121-(354)-558	1.9-(6.9)-11.2	34-(46)-63	216-(538)-1032	3.4-(12.6)-30.2	
山中湖	枝	60-80		5-9				Okada (1957)
	側枝	50-70		6-10				
	下部	55-75		6-11				阪井 (1980)
	枝及び小枝	40-55		5-13				
	一次枝	37-77	316-929	6-25	33-67	409-1810	8-37	芹澤 (松山) ほか (2009)
	二次枝	38-60	321-584	8-11	26-55	388-1335	9-24	
河口湖	主軸	40-(50-60)-70	300-(500-600)-900	4-(8.5-11.4)-18				安原・新崎 (1980)
	枝	40-(50)-64	340-(480)-700	5-(6.3-11.2)-17				
	下部	55-70		8-12				阪井 (1980)
	枝及び小枝	40-60		6-12				
	不定根	25-40		(25≤)				

している可能性があり、その生育の有無についても検証して行きたい。

謝 辞

本研究を行うにあたり、調査にご協力頂いた山梨大学教育人間科学部水圏植物学研究室の牧田篤弥、藤澤ひかる、佐野英樹の各氏に深謝する。

引用文献

有泉和紀, 吉澤一家 (2002) 富士五湖の水質. 山梨県衛生公害研究所年報 46 : 32 - 41

Boedeker C, Eggert A, Immers A, Wakana I (2010) Biogeography of *Aegagropila linnaei* (Cladophorophyceae, Chlorophyta) : a widespread freshwater alga with low effective dispersal potential shows a glacial imprint in its distribution. *Journal of Biogeography* 37 : 1491 - 1503

Boedeker C, O'Kelly J C, Star W, Leliaert F (2012) Molecular phylogeny and taxonomy of the *Aegagropila* clade (Cladophorales, Ulvophyceae), including the description of *Aegagropilopsis* gen. nov. and *Pseudocladophora* gen. nov. *J Phycol* 48 : 808 - 825

富士北麓生態系調査会 (2007) 富士北麓水域の生態系の特徴と保全のための課題. 富士北麓水域 (富士五湖) における生態系多様性に関する調査報告書. 富士北麓生態系調査会, pp. 157 - 177

濱野一彦 (1989) 富士山 - 地質と変貌 -. 鹿島出版会, 東京

羽生田岳昭, 植田邦彦 (1999) マリモはどこから来たのか? 遺伝 53 (7) : 39 - 44

Hanyuda T, Wakana I, Arai S, Miyaji K, Watano Y, Ueda K

(2002) Phylogenetic relationships within Cladophorales (Ulvophyceae, Chlorophyta) inferred from 18 S rRNA gene sequences, with special reference to *Aegagropila linnaei*. *J Phycol* 38 : 564 - 571

廣瀬弘幸, 山岸高旺 (編) (1977) 日本淡水藻図鑑. 内田老鶴圃, 東京

Niiyama Y (1989) Morphology and classification of *Cladophora aegagropila* (L.) Rabenhorst in Japanese lakes. *Phycologia* 28 : 70 - 6

Oda S (1974) *Pectinatella magnifica* occurring in Lake Shoji, Japan. *Proc Jap Soc Syst Zool* 10 : 31 - 39

Okada Y (1957) On a new variety of *Aegagropila sauteri* found in Lake Yamanaka. *Bull Fac Fish, Nagasaki Univ* 5 : 30 - 33

Sakai Y (1964) The species of *Cladophora* from Japan and its vicinity. *Sci Pap Inst Algol Res, Fac Sci, Hokkaido Univ* 1 : 1 - 104, plate 1 - 14

阪井与志雄 (1980) 河口湖産フジマリモについて. *藻類* 28 : 47 - 50

芹澤 (松山) 和世, 瀬子義幸, 小佐野親, 安田泰輔, 中野隆志, 早川雄一郎, 神谷充伸, 芹澤如比古 (2010) 富士北麓, 西湖のフジマリモとその生育地の光環境の現状. *富士山研究* 4 : 17 - 20

芹澤 (松山) 和世, 安田泰輔, 中野隆志, 芹澤如比古 (2009) 山中湖におけるフジマリモの再発見. *富士山研究* 3 : 13 - 18

杉浦忠睦 (1956) フジマリモの発見. *採集と飼育* 18 (9) : 258 - 259, 269

杉浦忠睦 (1992) 山中湖産フジマリモの特性. *水草研究会報* 48 : 19 - 16

- 植松春雄（1979）フジマリモについて．山梨生物 35：51-54
- van den Hoek C（1963）Revision of the European species of *Cladophora*. Brill, Leiden
- 若菜 勇（2007）マリモの祖先は海藻？（千原光雄編）藻類の多様性と系統．裳華房，東京，pp.292-294
- 若菜 勇，佐野 修，新井章吾，綿貫 哲，荻野洸太郎，平田 徹，御園生拓，大石 豊，横浜康継（1994）富士山北麓の湖沼群におけるフジマリモの生育状況と生育環境特性．マリモ研究 3：31-50
- 山梨県教育委員会（1981）マリモ学術調査報告．山梨県教育委員会文化課
- 安原健允，新崎盛敏（1980）日本に産するマリモの研究 IX-河口湖産および再び山中湖産フジマリモについて．日本大学文学部（三島）研究年報 28：101-112
- 安井 肇（2003）3-3 細胞核の観察法．（竹内 均監）地球環境調査計測事典 第3巻 沿岸域編．フジ・テクノシステム，東京．pp.781-783．