

# 同形世代交代型紅藻ツノマタ属 2 種における 生態と物理特性の世代間比較

貞包 和希<sup>1</sup>・鈴木 秀和<sup>2</sup>・神谷 充伸<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>東京海洋大学大学院海洋科学技術研究科 (〒 108-8477 東京都港区港南 4-5-7)

<sup>2</sup>東京海洋大学学術研究院海洋環境科学部門 (〒 108-8477 東京都港区港南 4-5-7)

Kazuki Sadakane<sup>1</sup>, Hidekazu Suzuki<sup>2</sup> and Mitsunobu Kamiya<sup>2\*</sup>: Comparison of ecological and physical characteristics between life history phases in two *Chondrus* species. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 72: 157–163, November 10, 2024

Gametophytes and sporophytes of isomorphic macroalgae appear at the same place and the same time, but the proportion of the phases varies among habitats and/or taxa and the reason is still not fully understood. Our preliminary examinations revealed that the dominant phase is different between *Chondrus verrucosus* and *C. ocellatus* growing sympatrically, so these algae are suitable to verify what kind of factors affect the phase ratio of the two species under the same environmental condition. Our monthly examinations showed that the mean proportion of gametophyte was 80–97% in *C. verrucosus* and 4–26% in the *C. ocellatus*. Although the average of fertility rate and dry weight did not significantly differ between the phases in both species, *C. ocellatus* tended to be fertile throughout the examination period. Whereas the thalli of gametophytes showed significantly higher water content and physical strength than those of the sporophytes in *C. verrucosus*, these properties were not significantly different between the phases in *C. ocellatus*. Furthermore, *C. verrucosus* showed higher proportion of gametophyte in the intertidal zone than in the subtidal zone. These results suggest that higher water content and mechanical strength of the gametophyte may be advantageous to grow in the intertidal zone.

*Key Index Words: ecological property, isomorphic life cycle, phase ratio, physical property, sympatric distribution*

<sup>1</sup>Graduate School of Marine Science and Technology, Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan

<sup>2</sup>Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan

\* Author for correspondence: mkamiy0@kaiyodai.ac.jp

## 緒言

大型海藻の配偶体世代と孢子体世代は、それぞれの世代に優位性が存在すると考えられている。異形世代交代型の海藻では、配偶体と孢子体の生理生態的な特性が異なることが知られており (Augyte *et al.* 2019, Terada *et al.* 2020 など)、出現する季節も異なっている。一方、同形世代交代型の海藻は、世代間で形態的特徴が似通っている上に、両世代が同時期・同所的に生育する。理論的研究によると、配偶体と孢子体が生態学的に同一である場合、世代比 (配偶体と孢子体の存在割合) は一定の割合を保つと考えられ、雌雄異株であれば、配偶体と孢子体は $\sqrt{2} : 1$  (Thornber & Gaines 2004) または 2.8 : 1 (Scrosati & DeWreede 1999) になると予測されている。しかし、野外における同形世代交代型海藻の調査では、いくつかの分類群で世代比が偏ることが明らかとなっている。例えば、紅藻アカバギンナンソウ属 *Iridaea*、スギノリ *Chondracanthus tenellus* (Harvey) Hommersand、アオサ藻アシアオサ *Ulva australis* Areschoug などでは、生育環境や季節によって優占

する世代が異なるとの報告がある (Dyck *et al.* 1985, Hannach & Santelices 1985, De Wreede & Green 1990, Dyck & De Wreede 1995, Mudge & Scrosati 2003, Scrosati & Mudge 2004, Hiraoka & Yoshida 2010, Hayakawa *et al.* 2017)。紅藻 *Gelidium sesquipedale* (Clemente) Thuret やオゴノリ *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss、褐藻アミジグサ属では常に孢子体が優占するのに対し (瀬川 1956, p. 26, 西林・猪野 1959, 藪ら 1981, 川口 1993, p. 96–97, 川井 2001, p. 71, Carmona & Santos 2006, Lees *et al.* 2018, 新井ら 2022, Arai *et al.* 2024)、紅藻ツノマタ属では配偶体が優占するとの報告が多い (Bhattacharya 1985, Bellgrove & Aoki 2008, Guidone & Grace 2010, Garbary *et al.* 2011, McLachlan *et al.* 2011)。

以上のように、世代比が偏る要因として、同形世代交代型の海藻においても世代間で物理的特性や生理生態的特性が異なることが考えられており、紅藻を中心として研究が行われてきた (Thornber 2006)。ツノマタ類では、孢子体よりも配偶体の方が藻体の物理的強度が高く、水分含有率も高い

(Carrington *et al.* 2001, Bellgrove & Aoki 2019, Kamiya *et al.* 2021)。また、配偶体は内生緑藻に対してより高い感染耐性を示すが (Correa & McLachlan 1991, 1992)、発芽体の生長速度は孢子体の方が速い (Li *et al.* 2010, Kamiya *et al.* 2021)。しかし、同一の分類群でも生育環境によって世代比の変動パターンが異なることから、世代比に影響を及ぼす要因は未だに特定されていない。

カラギーナン原藻であるスギノリ科紅藻は、配偶体が  $\kappa/\iota$  タイプ、孢子体が  $\lambda$  タイプと産生するカラギーナンのタイプが異なる (McCandless *et al.* 1983)。藻体にレゾルシノール試薬を加えて加熱すると、 $\kappa/\iota$  タイプのカラギーナンのみ呈色反応を示すため (Craigie & Pringle 1978)、本試薬を用いれば容易に世代判別が可能である。この方法を用いて、本邦でもツノマタ属の世代比調査が行われており、静岡県ではイボツノマタ *Chondrus verrucosus* Mikami の配偶体が優占し (Bellgrove & Aoki 2008)、福井県のツノマタ *C. ocellatus* Holmes では季節や環境によって優占世代が変化すると報告されている (Kamiya *et al.* 2021)。そこで、この2種について太平洋沿岸各地で予備調査を実施したところ、イボツノマタは配偶体が、ツノマタは孢子体が優占する傾向を見いだした。イボツノマタは比較的波当たりの強い場所に分布することが多く (Matsumoto & Shimada 2013)、ツノマタとは若干生育環境が異なるため、それが優占する世代の違いに影響した可能性が考えられる。もし同一環境下で両種の世代比を比較することができれば、世代比に影響を及ぼす因子の特定が容易になり、種間で生活環を介した適応戦略を比較・評価できると期待される。

我々は、神奈川県真鶴町亀ヶ崎においてイボツノマタとツノマタが同所的に生育している地点を見いだしたため、両種の世代比を決める要因を探ることを目的に、以下の調査・解析を実施した。亀ヶ崎に同所的に生育するイボツノマタとツノマタの世代比、藻体サイズ、成熟率、水分含有率を経時的に調査し、統計解析によって環境要因との関連性を種間で比較した。また、藻体の破断強度についても種間・世代間で比較した。さらに、神奈川県三浦市城ヶ島ではイボツノマタが鉛直方向に広く分布していたため、潮間帯と潮下帯から採集したイボツノマタの世代比を調査し、世代比と深度との関連性を探った。

## 材料と方法

神奈川県真鶴町亀ヶ崎 (35°08'29.4"N, 139°09'06.8"E) の潮間帯において、2020年12月から2021年8月まで毎月イボツノマタとツノマタを25–34個体ずつ採集した (1月と3月は調査を実施せず)。神奈川県三浦市城ヶ島南岸 (35°07'49.4"N, 139°37'30.9"E) では、大潮の干潮時に干出するポイントを潮間帯、干出しないポイントを潮下帯とし、それぞれの地点において2021年5–10月にイボツノマタを22–30個体採集した。サンプリングでは、同一の盤状付着器から生じる直立体を同一個体として扱い、1個体のうち最も大きい直立体1枚を選びランダムに採集した後、成熟率を記録し

た。本研究では、嚢果を有する雌性配偶体と四分孢子嚢を有する孢子体を肉眼で判別し成熟個体として扱い、それ以外 (雄性配偶体、嚢果のない雌性配偶体、四分孢子嚢のない孢子体) をすべて未成熟個体として扱った。これは、成熟した雄性配偶体を形態的に識別するのが困難であったこと、そして、世代比変化に影響を与えるのは孢子を生産する嚢果及び四分孢子嚢が発達した個体の割合であると考えたためである。その後、藻体表面の水分と付着物をできるだけ除去し、湿重量を計量した後、60°Cで48時間以上乾燥させて乾燥重量を計量した。水分含有率は以下の式から算出した。

$$\text{水分含有率 (\%)} = (\text{湿重量} - \text{乾重量}) / \text{湿重量} \times 100$$

未成熟藻体の世代を判別するために、レゾルシノール試験を行った。皮抜きポンチ (MHP-7S, 新潟精機, 新潟) を用いて直径5 mmの藻体片をくりぬぎ、1.5 mL マイクロチューブに入れた。試薬は10サンプル分ごとに以下のように調製した。プラスチックチューブにレゾルシノール (182-00072, 和光純薬, 大阪) を0.75 mg, 蒸留水0.5 mL, 塩酸 (080-01066, 和光純薬) 5 mLを加え、よく混合した (レゾルシノール試薬)。別のプラスチックチューブにアセタール (018-10333, 和光純薬) を2  $\mu$ Lと蒸留水5 mLを加えてよく混合した (アセタール試薬)。新たなプラスチックチューブにレゾルシノール試薬とアセタール試薬を5 mLずつ混ぜ合わせ、藻体片の入った1.5 mL マイクロチューブにこの溶液を0.5 mL加え、90°Cで5分間加熱した。溶液が透明な場合は孢子体、褐色に染まった場合は配偶体と判定した。世代比は理論的研究に基づき、配偶体率 (採集した藻体における配偶体の割合) 74%以上を配偶体優占、59%以下を孢子体優占、59–74%を均衡状態として扱った (Scrosati & DeWreede 1999, Thornber & Gaines 2004)。

藻体の物理的強度を世代間で比較するために、垂直方向に力を加えて藻体が破断する強度を計測した。2020年12月と2021年2月の亀ヶ崎において、イボツノマタ56個体とツノマタ63個体をランダムに選んだ。1つの基部から直立体が複数生えているため、最も大きい直立体の付着器付近をひもで括りつけ、そのひもをばねばかり (74452, シンワ測定, 新潟) で垂直方向に引っ張り、藻体が破断した時の重さを記録した。ツノマタ類は葉状体と基部の中間部分で破断することが多く (Carrington *et al.* 2001, Bellgrove & Aoki 2019)、本実験でも藻体が破断する部分は常に直立体の根元であり、個体差は見られなかった。試験に供した藻体は実験室に持ち帰り、未成熟個体のみレゾルシノール試験によって世代の判別を行った後、種間・世代間で破断強度を比較した。

統計解析にはEZR ver. 1.41 (Saitama Medical Center, Jichi Medical University, Saitama, Japan; Kanda 2013) を用い、平均乾重量、平均水分含有率、平均破断強度について、2群間の対応のない *t* 検定を行った。得られたデータは世代別、平均乾重量はさらに採集月別に分けて検定し、有意水準5%で評価した。イボツノマタでは成熟個体と未成熟個体が両方存在していたため、成熟と藻体サイズの関係性を明らかにするた

めに、採集月ごとの成熟率と平均乾重量について相関係数を求め、有意水準 5% で評価した。また、R version 4.2.2 (R Core Team 2022) を用いて、季節的变化を示した配偶体率 (各月に採集した全藻体における配偶体の割合)、各世代の成熟率、平均乾重量について 3つの環境要因 (平均水温、平均塩分、平均日照時間) を目的変数として一般化線形モデル (GLM) による解析を行ない、ツノマタ類の世代比、生長、成熟と環境要因との関連性を検証した。世代比と成熟率に関しては観察できた個体数を用いて二項分布を仮定し、平均乾重量はガンマ分布を仮定した。水温、塩分データは神奈川県三浦市城ヶ島の水産技術センターより提供を受け、日照時間は気象庁で公開されているデータ (<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>) のうち、神奈川県小田原市の観測値を用いた。それぞれの環境条件は採集日の前日から 30 日前までの値が目的変数に影響を与えていると仮定して平均値を算出し、各採集月の独立したデータとして扱った。

**結果**

亀ヶ崎の潮間帯におけるツノマタ類 2種の調査では、期間中イボツノマタの配偶体率が 80-97% と配偶体が優占していた

たのに対し、ツノマタは 4-26% と孢子体が優占していた (Fig. 1)。7月と8月はツノマタ群落が消滅していたためサンプルが得られなかった。イボツノマタの成熟率は両世代共に 2-5月にピークに達したのに対し、ツノマタでは調査期間中はほぼ全個体が成熟していた (Fig. 2)。藻体の乾重量は、両種、両世代とも 4月から5月にかけて最大となった後に減少に転じ、7月には群落が消滅した (Fig. 3)。イボツノマタにおける乾重量の変動は成熟率と相関しており (Figs 2, 3)、相関係数は配偶体 ( $r = 0.82$ ) の方が孢子体 ( $r = 0.38$ ) よりも高かったが、両世代とも有意性は認められなかった。藻体の平均水分含有率は季節によってほとんど変動を示さなかったため、採集した全個体と比較したところ、両種とも配偶体の方が高く、イボツノマタでのみ有意差がみられた ( $p = 0.048$ ; Fig. 4)。

世代比及び季節的变化を示した世代ごとの成熟率 (イボツノマタのみ)、平均乾重量、平均水分含有率を目的変数、環境要因 (水温、塩分、日照時間) を説明変数として、GLM によって関連性の解析を行ったところ、イボツノマタの配偶体において、成熟率に対して平均塩分が正 ( $p = 0.005$ )、平均日照時間が負の影響 ( $p = 0.006$ ) を示した (Table 1)。ツノマタの孢子体においては、乾重量に対して塩分が負の影響 ( $p = 0.031$ ) を示した (Table 1)。

藻体の破断強度は、イボツノマタ、ツノマタ共に配偶体の

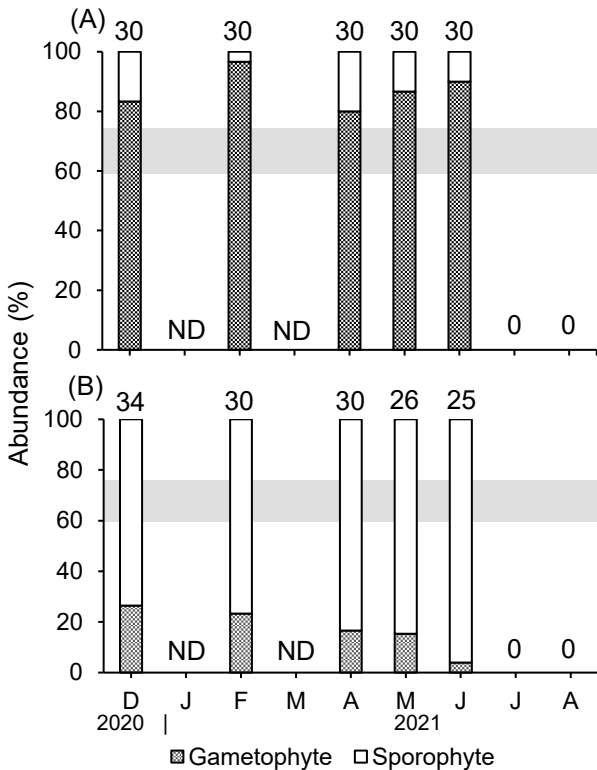


Fig. 1. Phase ratio of *Chondrus verrucosus* (A) and *C. ocellatus* (B) at Kamegasaki from December 2020 to June 2021. ND indicates no data available. Number of individuals examined is shown above each bar. Theoretical range of gametophyte proportion (from 59% to 74%; Scrosati & DeWreede 1999, Thornber & Gaines 2004) is shaded. No surveys were conducted in January and March, and the population disappeared since July.

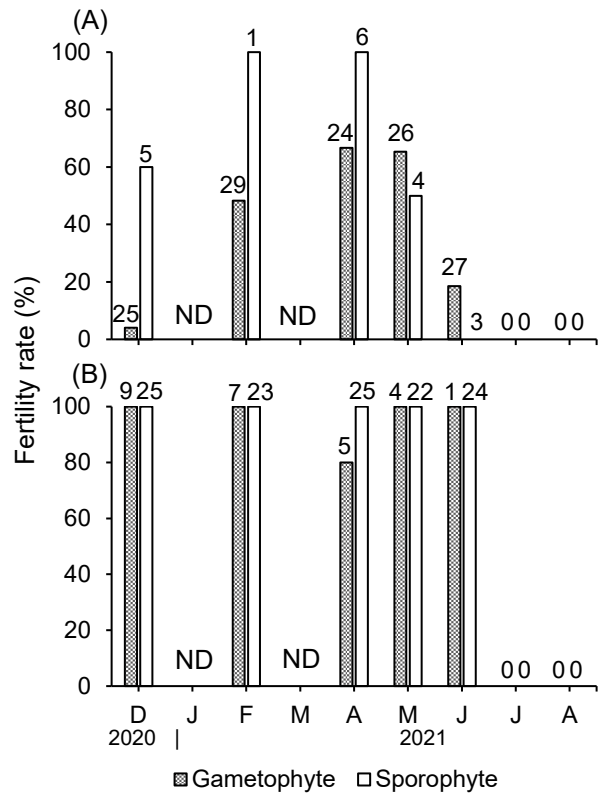


Fig. 2. Fertility rate of gametophytes and sporophytes in *Chondrus verrucosus* (A) and *C. ocellatus* (B) collected at Kamegasaki from December 2020 to June 2021. Only fertile females were counted in gametophyte phase. See the details in Fig. 1.

方が高かったが (Fig. 5), 有意差がみられたのはイボツノマタのみであった ( $p = 0.045$ )。種間で比較すると, 配偶体と孢子体共にイボツノマタの方がツノマタよりも破断強度は高かった ( $p < 0.001$ )。

城ヶ島において, 潮間帯と潮下帯に生育するイボツノマタ群落の配偶体率を比較したところ, 5-8月にかけて潮間帯では77-93%であったのに対し, 潮下帯では53-85%であり, いずれの月も潮間帯に生育する群落の方が高い配偶体率を示した (Fig. 6)。9・10月の潮下帯ではイボツノマタ群落が消失した。

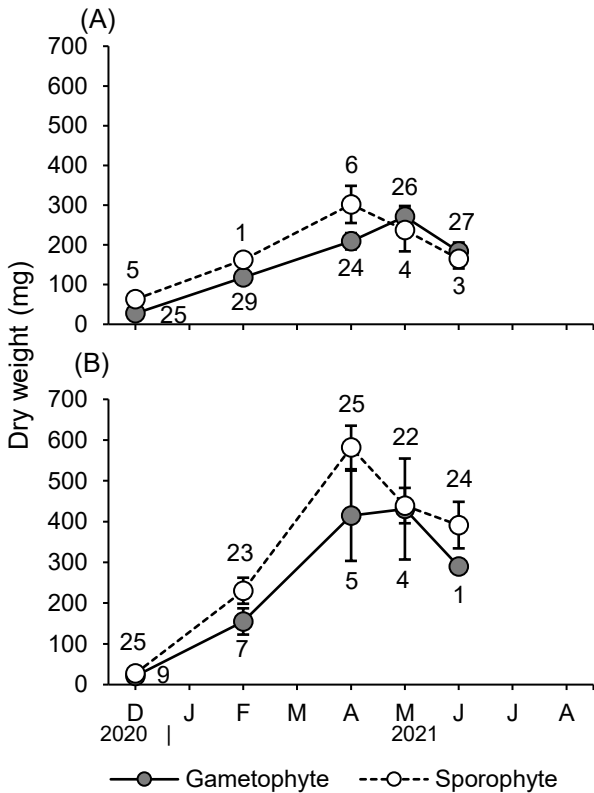


Fig. 3. Mean dry weight of gametophytes and sporophytes in *Chondrus verrucosus* (A) and *C. ocellatus* (B) collected at Kamegasaki from December 2020 to June 2021. See the details in Fig. 1.

考察

イボツノマタは配偶体が, ツノマタは孢子体が優占し続け, 調査期間中に両種の優占世代が変わることはなかった (Fig. 1)。これまでもツノマタ類を含むスギノリ科紅藻では生育する世代の偏りが報告されていたが (Mathieson & Burns

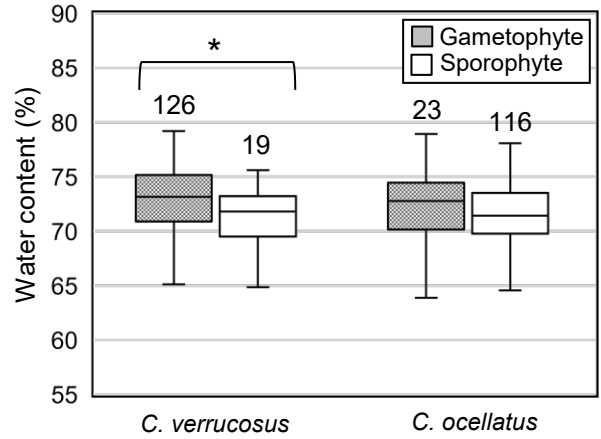


Fig. 4. Mean water content of gametophytes and sporophyte thalli in the two *Chondrus* species. Number of individuals examined is shown on each box and an asterisk indicates a significant difference ( $p < 0.05$ ). Each box plot shows the values in maximum, third quartile, median, first quartile, and minimum.

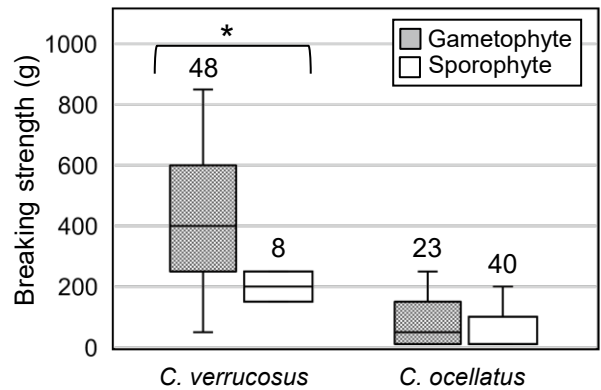


Fig. 5. Mean breaking strength of female gametophyte and sporophyte thalli in the two *Chondrus* species. See the details in Fig. 4.

Table 1. Results of generalized liner model comparing gametophyte (g) and sporophyte (s) in *Chondrus verrucosus* and *C. ocellatus*.

Species	Model	Mean water temperature	Mean salinity	Mean hour of sunshine
<i>C. verrucosus</i>	Phase ratio	0.37	0.98	0.71
	Fertility rate (g)	0.08	2.69**	-2.02**
	Fertility rate (s)	19.27	-9.60	10.52
	Dry weight (g)	35.26	-204.72	124.48
	Dry weight (s)	-26.03	-217.42	54.57
<i>C. ocellatus</i>	Phase ratio	-0.54	1.46	-0.72
	Dry weight (g)	22.81	-448.42	174.92
	Dry weight (s)	11.27	-600.99*	156.62

\* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$

1975, Craigie & Pringle 1978, Scrosati *et al.* 1994, Lindgren & Åberg 1996, Bellgrove & Aoki 2008, Garbary *et al.* 2011 など), 同所的に生育する近縁な 2 種で優占世代が異なるという報告は本研究が初めてである。両種とも調査期間を通じて世代比は大きく変動することはなく, 生育地の水温, 塩分, 日照時間などの環境要因との関連性はみられなかった (Fig. 1, Table 1)。同所的に生育する 2 種間で優占する世代が異なることは, その要因となる世代間特性の差も種によって異なる可能性を示している。

イボツノマタの成熟率は観察開始から 2021 年 5 月まで配偶体よりも孢子体の方が高く, 以降は逆転したものの, 両世代共に同様の変化を示した (Fig. 2)。成熟率と乾重量の変化は正の相関関係を示したため, 生長とともに嚢果や四分孢子嚢を形成しやすくなると考えられる。世代間で成熟率を比較すると, 配偶体 ( $r = 0.82$ ) の方が孢子体 ( $r = 0.38$ ) よりも成熟率と乾重量に強い相関関係がみられたが, サンプル数が少ないために両世代とも有意性は検出されなかった。GLM 解析では, 日照時間や塩分がイボツノマタ配偶体の成熟率に関与していることが示唆されたため, 気候変動が成熟や世代比に影響する可能性についても検証する必要がある。一方, ツノマタでは両世代共に調査したほぼすべての個体が成熟していた (4 月の配偶体 5 個体中 1 個体のみ未成熟)。本研究では, 嚢果を有した雌性配偶体のみを成熟した配偶体として扱って

いる。つまり, 発見されたツノマタ配偶体はほぼすべて雌ということであり, 雌雄の割合が大きく異なっていることを示唆している。ツノマタ配偶体は採集個体数が少なかったため, 雄性配偶体が確率的に採集されなかった可能性があるものの, 過去にはイボツノマタでも雌雄比に偏りが存在する例が報告されているため (Bellgrove & Aoki 2008), 雌雄の割合が大きく異なっていることが考えられる。

本研究の調査期間中, 両世代とも常に成熟していたため, 世代交代が正常に行われていれば, 時間の経過とともに世代比が変化すると予想されたが, 実際には両種とも世代比はほとんど変化せず, 片方の世代が優占し続けていた。予備実験として, 調査地より得られた藻体から放出された孢子を培養して生活環をチェックしたところ, 嚢果から放出された果孢子は孢子体に生長し, その孢子体から放出された四分孢子は雌雄配偶体となった (貞包・神谷 未発表データ)。*C. crispus* Stackhouse やマルバツノマタ *C. nipponicus* Yendo でも同様な生活環が報告されていることから (Prince & Kingsbury 1973, Brodie *et al.* 1991), ツノマタ類では孢子を介した副次的な無性生殖は起こっていないと考えられる。一方, ツノマタ類は基部から直立体が何度も再生することが知られているため (Prince & Kingsbury 1973, Taylor *et al.* 1981), 基部組織の栄養繁殖により世代比が固定化している可能性が考えられる。また, 種間で成熟率が大きく異なっていたため, 有性生殖と栄養繁殖の頻度やタイミングが世代比に影響している可能性についても検証が必要である。

乾重量は, 種や世代にかかわらず 4・5 月に最大となり, 以降は減少した (Fig. 3)。GLM 解析では必ずしも有意ではなかったが, 種や世代に関わらず, 塩分が藻体の乾重量に負の影響を示した。*Mazzaella canaliculata* (C.Agardh) Arakaki & M.E.Ramirez では高塩分と低塩分培養下で生長率が低下したため (Edding *et al.* 2008), 干潮時に干出する場所に生育することが多いツノマタ類にとって, 降雨などによる塩分変化が藻体の生育に影響を与えているのかもしれない。日本海側のツノマタでは海水温と乾重量の間に正の相関が見られると報告されているが (Kim *et al.* 2006, Kamiya *et al.* 2021), 本研究では海水温が上昇する 7 月には群落が消滅したため, そのような傾向はみられなかった。太平洋沿岸域は日本海沿岸と比べて干満差が大きく, 夏季の干潮時における乾燥や強光によってツノマタ群落が消滅した可能性がある。同じ潮間帯と比較すると, 亀ヶ崎では 7 月に群落が消滅したが, 城ヶ島では 10 月まで消滅しなかった。亀ヶ崎は南方向に開け強い直射日光に晒され, より乾燥しやすい条件であったためと考えられる。一方で, 城ヶ島では潮下帯でのみイボツノマタ群落が消滅したため, 干出条件によっては群落の維持に有利に働くことが示唆された。

藻体の水分含有率に関しては, 両種とも調査期間中常に配偶体の方が高く, イボツノマタでのみ有意差がみられた。ツノマタ属を含むスギノリ科藻類では, 世代によって産生するカラギーナンのタイプが異なり, 配偶体に含まれる  $\kappa/\lambda$  カラ

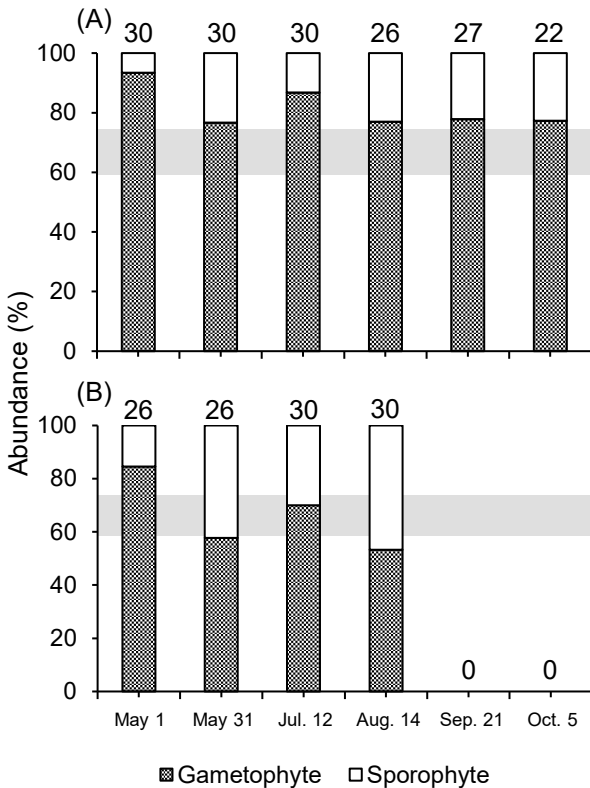


Fig. 6. Phase ratio of *Chondrus verrucosus* growing in intertidal (A) and subtidal zone (B) at Jougashima from May to November 2021. See the details in Fig. 1.

ギーナンは胞子体のλカラギーナンよりも保水力やゲル強度が高いことが知られているため (McCandless *et al.* 1983), カラギーナンタイプの違いが世代間差の要因となっていると考えられる。カラギーナンタイプの違いは藻体の物理的強度にも影響することが指摘されており, *C. crispus* では配偶体の方が強度, 伸展性, 弾性率が高いこと (Carrington *et al.* 2001), ツノマタでは胞子体の伸展性が高いことが報告されている (Kamiya *et al.* 2021)。本研究でも世代間で藻体の破断強度が異なり, 両種とも配偶体の方が破断に大きな力が必要であった。スギノリ科紅藻において, 藻体が破断しやすい部位は葉状体と付着器の間であり (Carrington *et al.* 2001), 本研究でも同様の箇所で破断したことから, 配偶体の方が波浪によって脱落しにくいと考えられる。しかしながら, 波浪によって受ける力は藻体のサイズや形態, 群落密度によって異なり (Boller & Carrington 2006), 実際に波浪の強さと *C. crispus* の世代比に相関性はないという報告もある (Garbary *et al.* 2011, McLachlan *et al.* 2011)。藻体が脱落しても基部が残存していれば藻体が再生することから (Taylor *et al.* 1981, McLachlan *et al.* 1989), 波浪と世代比の関係についてはより多角的な調査が必要であろう。

城ヶ島でのイボツノマタ調査において, 潮間帯の方が潮下帯よりも配偶体の割合が常に高かった。*C. crispus* や *Iridaea* 類においても浅所の方が配偶体の割合が高いとの報告がある (Mathieson & Burns 1975, Craigie & Pringle 1978, Hannach & Santelices 1985, Lazo *et al.* 1989)。イボツノマタの配偶体は胞子体よりも水分含有率が高いため (Fig. 4), 干出する潮間帯では水分含有率が高い配偶体の方が乾燥に強く, それが潮間帯での配偶体優占に繋がっている可能性が考えられる。2021年8月の潮下帯では, 理論的研究によって導かれた割合よりも胞子体が増加したため, 夏季の干出ししない環境では胞子体の方がより適応的な可能性がある。現在, 様々な培養条件下で藻体の光合成能を比較し, 世代による高温耐性や乾燥耐性の違いを検証している。

## まとめ

潮間帯におけるイボツノマタの場合, 配偶体の割合は80-97% (亀ヶ崎) または77-93% (城ヶ島) と調査期間を通して配偶体の割合が高かった。潮下帯では53-85%と配偶体の割合が低下すること, 配偶体は胞子体よりも水分含有率と物理的強度が共に高いことから, 干出しやすく波当たりの強い潮間帯では配偶体の方が適応的と考えられる。一方, ツノマタは配偶体の割合が4-26%と低く, イボツノマタとは逆の結果となったが, その原因は特定できなかった。ツノマタは日本海側で観察された世代比の変動パターンと大きく異なっていたため (Kamiya *et al.* 2021), 適応的な世代が生育環境によって異なる可能性がある。また, どちらの種においても, 常に成熟個体が観察されたにも関わらず, 片方の世代が優占し続けていたことから, 胞子が十分には機能しておらず, 主に栄養繁殖によって個体群が維持されている可能性が考えら

れる。種間で成熟率が大きく異なっていたため, 有性生殖と栄養繁殖の頻度やタイミングが世代比に影響している可能性についても検証が必要である。培養実験によって世代による生理特性の違いを解析するとともに, 野外調査や集団遺伝学的解析などによって有性生殖と栄養繁殖の頻度を調査することにより, 生育環境による適応度の違いが明らかとなり, 世代比を変動させる要因の特定と同形世代交代型生活環の意義解明に繋がると期待される。

## 謝辞

観測データを提供していただいた神奈川県水産技術センターの皆様に感謝申し上げます。本研究はJSPS 科研費 (19K06806) の助成を受けて実施されました。

## 引用文献

- 新井嵩博・阿部信一郎・鈴木秀和・神谷充伸 2022. 同形世代交代型褐藻アミジグサの季節的消長と環境要因との関連. 藻類 70: 109-115.
- Arai, T., Koiwai, K., Nozaki, R. *et al.* 2024. Field survey of the phase and sex ratios of the brown alga *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae) using sex-specific molecular markers. *Phycol. Res.* 72: 123-132.
- Augyte, S., Yarish, C. & Neefus, C. D. 2019. Thermal and light impacts on the early growth stages of the kelp *Saccharina angustissima* (Laminariales, Phaeophyceae). *Algae* 34: 153-162.
- Bellgrove, A. & Aoki, M. N. 2008. Variation in gametophyte dominance in populations of *Chondrus verrucosus* (Gigartinales, Rhodophyta). *Phycol. Res.* 56: 246-254.
- Bellgrove, A. & Aoki, M. N. 2019. Attachment strength differs amongst life-history stages of an intertidal, isomorphic red alga. *Phycol. Res.* 68: 144-151.
- Bhattacharya, D. 1985. The demography of fronds of *Chondrus crispus* Stackhouse. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 91: 217-231.
- Boller, M. L. & Carrington, E. 2006. The hydrodynamic effects of shape and size change during reconfiguration of a flexible macroalga. *J. Exp. Biol.* 209: 1894-1903.
- Brodie, J., Guiry, M. D. & Masuda, M. 1991. Life history and morphology of *Chondrus nipponicus* (Gigartinales, Rhodophyta) from Japan. *Br. Phycol. J.* 26: 33-50.
- Carmona, R. & Santos, R. 2006. Is there an ecophysiological explanation for the gametophyte-tetrasporophyte ratio in *Gelidium sesquipedale* (Rhodophyta)? *J. Phycol.* 42: 259-269.
- Carrington, E., Grace, S. P. & Chopin, T. 2001. Life history phases and the biomechanical properties of the red alga *Chondrus crispus* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 37: 699-704.
- Correa, J. A. & McLachlan, J. L. 1991. Endophytic algae of *Chondrus crispus* (Rhodophyta). III. Host specificity. *J. Phycol.* 27: 448-459.
- Correa, J. A. & McLachlan, J. L. 1992. Endophytic algae of *Chondrus crispus* (Rhodophyta). IV. Effects on the host following infections by *Acrochaete operculata* and *A. heteroclada* (Chlorophyta). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 81: 73-87.
- Craigie, J. S. & Pringle, J. D. 1978. Spatial distribution of tetrasporophytes and gametophytes in four Maritime populations of *Chondrus crispus*. *Can. J. Bot.* 56: 2910-2914.
- De Wreede, R. E. & Green, L. G. 1990. Patterns of gametophyte dominance of *Iridaea splendens* (Rhodophyta) in Vancouver Harbour, Vancouver, British Columbia, Canada. *J. Appl. Phycol.* 2: 27-34.



- Dyck, L. J. & De Wreede, R. E. 1995. Patterns of seasonal demographic change in the alternate isomorphic stages of *Mazzaella splendens* (Gigartinales, Rhodophyta). *Phycologia* 34: 390–395.
- Dyck, L., De Wreede, R. E. & Garbary, D. 1985. Life history phases in *Iridaea cordata* (Gigartinales): relative abundance and distribution from British Columbia to California. *Jpn. J. Phycol.* 33: 225–232.
- Edding, M., Fonck, E., Acuña, R. & Tala, F. 2008. Cultivation of *Chondrus canaliculatus* (C. Agardh) Greville (Gigartinales, Rhodophyta) in controlled environments. *Aquacult. Int.* 16: 283–295.
- Garbary, D. J., Tompkins, E., White, K., Corey, K. & Kim, J. K. 2011. Temporal and spatial variation in the distribution of life history phases of *Chondrus crispus* (Gigartinales, Rhodophyta). *Algae* 26: 61–71.
- Guidone, M. & Grace, S. 2010. The ratio of gametophytes to tetrasporophytes of intertidal *Chondrus crispus* (Gigartinales) across a salinity gradient. *Rhodora* 112: 80–84.
- Hannach, G. & Santelices, B. 1985. Ecological differences between the isomorphic reproductive phases of two species of *Iridaea* (Rhodophyta: Gigartinales). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22: 291–303.
- Hayakawa, Y., Kawata, K., Machida, K., Yamano, S., Akita, S. & Fujita, D. 2017. Phenology of *Chondracanthus tenellus* (Rhodophyta) in the central Pacific coast of Honshu, Japan. *J. Appl. Phycol.* 29: 2547–2556.
- Hiraoka, M. & Yoshida, G. 2010. Temporal variation in isomorphic phase and sex ratios of a natural population of *Ulva pertusa* (Chlorophyta). *J. Phycol.* 46: 882–888.
- Kamiya, M., Inoue, M., Suzuki, C. & Abe, S. 2021. Ecological, physiological, and biomechanical differences between gametophytes and sporophytes of *Chondrus ocellatus* (Gigartinales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 57: 1590–1603.
- Kanda, Y. 2013. Investigation of the freely available easy-to-use software 'EZ' for medical statistics. *Bone Marrow Transplant.* 48: 452–458.
- 川口栄男 1993. *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux (アマミグサ). 堀輝三 (編). 藻類の生活史集成. 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 96–97. 内田老鶴圃, 東京.
- 川井浩史 2001. 神戸の海藻. 新・神戸の自然シリーズ 4. 神戸市体育協会, 神戸.
- Kim, Y. S., Choi, H. G. & Nam, K. W. 2006. Phenology of *Chondrus ocellatus* in Cheongsapo near Busan, Korea. *J. Appl. Phycol.* 18: 551–556.
- Lazo, M. L., Greenwell, M. & McLachlan, J. 1989. Population structure of *Chondrus crispus* Stackhouse (Gigartinales, Rhodophyta) along the coast of Prince Edward Island, Canada: distribution of gametophytic and sporophytic fronds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 126: 45–58.
- Lees, L. E., Krueger-Hadfield, S. A., Clark, A. J., Duermit, E. A., Sotka, E. E. & Murren, C. J. 2018. Nonnative *Gracilaria vermiculophylla* tetrasporophytes are more difficult to debranch and are less nutritious than gametophytes. *J. Phycol.* 54: 471–482.
- Li, X., Zhao, P., Wang, G., Li, D., Wang, J. & Duan, D. 2010. Effects of temperature and irradiance on early development of *Chondrus ocellatus* Holm (Gigartinales, Rhodophyta). *Chin. J. Oceanol. Limnol.* 28: 508–513.
- Lindgren, A. & Åberg, P. 1996. Proportion of life cycle stages of *Chondrus crispus* and its population structure: A comparison between a marine and an estuarine environment. *Bot. Mar.* 39: 263–268.
- Mathieson, C. & Burns, R. L. 1975. Ecological studies of economic red algae. V. growth and reproduction of natural and harvested populations of *Chondrus crispus* Stackhouse in New Hampshire. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 17: 137–156.
- Matsumoto, K. & Shimada, S. 2013. Taxonomic reassessment of *Chondrus verrucosus* (Rhodophyta, Gigartinales), with a description of *Chondrus retortus* sp. nov. *Phycol. Res.* 61: 299–309.
- McCandless, E. L., West, J. A. & Guiry, M. D. 1983. Carrageenan patterns in the Gigartinales. *Biochem. Syst. Ecol.* 11: 175–182.
- McLachlan, J. L., Blanchard, W., Field, C. & Lewis, N. I. 2011. Gametophyte life-history dominance of *Chondrus crispus* (Gigartinales, Rhodophyta) along the Atlantic coast of Nova Scotia, Canada. *Algae* 26: 51–60.
- McLachlan, J. L., Quinn, J. & MacDougall, C. 1989. The structure of the plant of *Chondrus crispus* Stackhouse (Irish moss). *J. Appl. Phycol.* 1: 311–317.
- Mudge, B. & Scrosati, R. 2003. Effects of wave exposure on the proportion of gametophytes and tetrasporophytes of *Mazzaella oregona* (Rhodophyta: Gigartinales) from Pacific Canada. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 83: 701–704.
- 西林長朗・猪野俊平 1959. アミジグサ科植物の生活史について. I. アミジグサ, エゾヤハズ, オキノウチワの四分孢子発生. *植物学雑誌* 72: 261–268.
- Prince, J. S. & Kingsbury, J. M. 1973. The ecology of *Chondrus crispus* at Plymouth, Massachusetts. I. Ontogeny, vegetative anatomy, reproduction, and life cycle. *Am. J. Bot.* 60: 956–963.
- R Core Team 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <https://www.R-project.org>
- Scrosati, R. & DeWreede, R. E. 1999. Demographic models to simulate the stable ratio between ecologically similar gametophytes and tetrasporophytes in populations of the Gigartinales (Rhodophyta). *Phycol. Res.* 47: 153–157.
- Scrosati, R., Garbary, D. J. & McLachlan, J. 1994. Reproductive ecology of *Chondrus crispus* (Rhodophyta, Gigartinales) from Nova Scotia, Canada. *Bot. Mar.* 37: 293–300.
- Scrosati, R. & Mudge, B. 2004. Effects of elevation, wave exposure, and year on the proportion of gametophytes and tetrasporophytes in *Mazzaella parksi* (Rhodophyta, Gigartinales) populations. *Hydrobiologia* 520: 199–205.
- 瀬川宗吉 1956. 原色日本海藻図鑑. 保育社, 大阪.
- Taylor, A. R. A., Chen, L. C. M., Smith, B. D. & Staples, L. S. 1981. *Chondrus* holdfasts in natural populations and in culture. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 8: 140–145.
- Terada, R., Yuge, T., Watanabe, Y., Mine, T., Morikawa, T., & Nishihara G. N. 2020. Chronic effects of three different stressors, irradiance, temperature, and desiccation, on the PSII photochemical efficiency in the heteromorphic life-history stages of cultivated *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* (Bangiales) from Japan. *J. Appl. Phycol.* 32: 3273–3284.
- Thornber, C. S. 2006. Functional properties of the isomorphic biphasic algal life cycle. *Integr. Comp. Biol.* 46: 605–614.
- Thornber, C. S. & Gaines, S. D. 2004. Population demographics in species with biphasic life cycles. *Ecology* 85: 1661–1674.
- 飯澤・能登谷正浩・杉本清 1981. アミジグサとコモングサの培養と細胞学的研究. *藻類* 29: 129–134.

(2024年3月1日受付, 2024年7月23日受理)  
通信担当編集委員: 阿部 真比古