

藻類学最前線



同形世代交代型海藻の繁殖生態： 褐藻アミジグサに着目して

新井 高博^{1,2*}¹ 東京海洋大学大学院海洋科学技術研究科（〒108-0075 東京都港区港南 4-5-7）² 現所属：北海道立総合研究機構水産研究本部稚内水産試験場（〒097-0001 北海道稚内市末広 4-5-15）Takahiro Arai^{1,2*}: Reproductive ecology of the isomorphic life cycle with a special focus on the brown alga *Dictyota dichotoma*. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 73: 101–109, July 10, 2025

Understanding the significance of the isomorphic life cycle has been challenging due to the similar gross morphology and spatiotemporal distribution patterns of two phases. Although studies of the isomorphic life cycle have mainly focused on red algae, ecological and physiological studies of other taxa are also necessary for a more comprehensive understanding. Here, I introduce ecological studies on an isomorphic brown alga *Dictyota dichotoma* and review ecological studies related to the isomorphic life cycle. Finally, I discuss future perspectives for a better understanding of this life cycle. In Dictyotales, the dominance of fertile sporophytes has been reported across various locations and species. Using visual and molecular identification, predominance of sporophytes regardless of habitat and/or seasons was observed. Furthermore, artificial substrate experiments revealed that the population may be maintained through the vegetative reproduction of sporophytes. These reproductive strategies may enable isomorphic algae to establish and persist in the dynamic intertidal zone.

Key Index Words: brown algae, Dictyotales, isomorphic alternation of generations, sporophyte dominance, vegetative reproduction

¹ Graduate School of Marine Science and Technology, Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7 Konan, Minato, Tokyo 108-0075, Japan² Present address; Wakkanai Fisheries Research Institute, 4-5-15 Suehiro, Wakkanai, Hokkaido 097-0001, Japan

* Author for correspondence: arai-takahiro@hro.or.jp

はじめに

沿岸生態系の基礎生産者である海藻において、孢子体と配偶体が交互に生じる世代交代は多くの種で見られ、この世代交代には孢子体と配偶体が形態的に異なる異形世代交代と、両世代がほとんど同じ形態の同形世代交代がある。異形世代交代では、どちらか一方の世代が殻状や糸状の微小な藻体になることが多く（例えば、スサビノリ *Pyropia yezoensis* (Ueda) M.S.Hwang & H.G.Choi やマコンブ *Saccharina japonica* (J.E.Areschoug) C.E.Lane, C.Mayes, Druhl & G.W.Saunders), 微小な世代の方が強光耐性、摂食に対する耐性、高温耐性を有することが知られている (Lubchenco & Cubit 1980, Watanabe *et al.* 2016)。そのため、異形世代交代型の海藻は、環境ストレスへの耐性が高いと考えられており (Klinger 1993), 季節変化の激しい環境下に適応的と推察されている (Bessho & Iwasa 2010)。一方、同形世代交代型の海藻は、しばしば両世代が同時期・同所的に観察されるため (Hiraoka & Yoshida 2010, Kamiya *et al.* 2021), 両者が存在するメリットや世代交代する意義の説明は単純ではなく、数多くの藻類学者の興味を惹きつけてきた。両世代間で生理生態に明瞭な差異はない

との見解がある一方で (中原 1986, Littler *et al.* 1987, Valero *et al.* 1992, Klinger 1993), 世代間の差異を示した研究もあり (Allender 1977, Hannach & Santelices 1985, Luxoro & Santelices 1989, Destombe *et al.* 1993, Zuccarello *et al.* 2001, Faria *et al.* 2023), 同形世代交代の意義については未だ議論が続いている (Hughes & Otto 1999, Thornber 2006, 平岡 2012, 別所 2023, 神谷 2023)。

様々な同形世代交代型の海藻において世代間の生態特性を比較し、繁殖生態を明らかにすることは、海藻における同形世代交代の意義やメリット、さらには藻類の多様な生活環を理解する上で不可欠である。しかしながら、多くの分類群において、外部形態から世代や性の判別が困難であり、これが研究を進める上で大きな障壁となっている (Krueger-Hadfield *et al.* 2021)。

孢子体と配偶体の割合 (世代比)、性比、各世代や性の成熟率、季節的消長などの繁殖生態の知見は、含有カラギーナンの違いを利用した世代判別法 (レゾルシノール法) が適用可能な紅藻スギノリ目で蓄積されている (Scrosati & Mudge 2004a, b, Bellgrove & Aoki 2008, Garbary *et al.* 2011,

Kamiya *et al.* 2021)。また、アオサ藻では、生殖細胞の形態から世代判別可能なアオサ属において世代比が解析されている (Hiraoka & Yoshida 2010, Hiraoka & Higa 2016)。一方で、褐藻では世代を判別するには、生殖器官の観察が必須のため、出現する世代の変化を明らかにした研究はハワイや南オーストラリアでのアミジグサ目の研究に限られている (Allender 1977, Phillips 1988)。本稿では、著者らが実施した同形世代交代型である褐藻アミジグサの繁殖生態に関する研究を紹介し (新井ら 2022, 新井 2024, Arai *et al.* 2024)、同形世代交代型海藻における繁殖生態の研究の現状と今後の展望を述べる。なお、最近、本邦のアミジグサの研究から、新種 *Dictyota dimorphosa* Ni-Ni-Win & H. Kawai が記載されただけでなく、さらに複数の隠蔽種の存在が示唆された (Ni-Ni-Win *et al.* 2024)。しかし、本稿で紹介する研究では、これらを区別せずに田中 (1998) によるアミジグサの記載に従い、枝の腋が狭く、頂端が鈍円で褐色の薄い膜質の藻体をもつものをアミジグサと同定した。

アミジグサ未成熟個体における世代判別の困難性と成熟胞子体の優占

アミジグサ目には 368 種が含まれ (Guiry & Guiry 2024)、同形世代交代型の褐藻の中では最も種多様性が高い分類群である (Bringloe *et al.* 2020)。これらのうち、アミジグサ属は極域を除いて生育し (Bogaert *et al.* 2020)、世界各地で季節的消長が観察されている。これらの報告では、スペインの地中海側や韓国などの多くの地点で、成熟した配偶体を発見することは非常に稀で、成熟した胞子体 (胞子嚢を形成した胞子体) の優占や、成熟個体の大部分が胞子体である例が示されている (Richardson 1979, King & Farrant 1987, Phillips 1988, Hwang *et al.* 2005, Tronholm *et al.* 2008, Aragay *et al.* 2016)。成熟した胞子体が優占する現象は、ウミウチワ属のオキナウチワ *Padina japonica* Yamada (Allender 1977) およびアカバウミウチワ *P. boryana* Thivy (Wichachucherd *et al.* 2016)、シマオオギ属のシマオオギ *Zonaria diesingiana* J. Agardh (Indy 2006) などでも観察されている。先行研究 (Williams 1905, Liddle 1971, Phillips 1988) の推論によると、この要因は、配偶体の成熟時期や分布が限定されているためという。しかし、成熟組織がみられない個体では世代が判別できないため、正確な世代比は把握できないうえに、成熟胞子体が優占する要因についても未解明であった。著者も同様の現象を確認した経験から、アミジグサ目で胞子体が優占する現象に興味をもち、本邦で一般的に見られるアミジグサについて、成熟胞子体が優占する要因を探る研究を開始した。

まず、アミジグサ群落の通年観察が本邦では実施されていなかったため、野外で配偶体が発見できるか調べた (新井ら 2022)。2020 年 10 月から 2021 年 8 月にかけて、本邦太平洋沿岸の千葉県館山市と静岡県下田市においてアミジグサを 100 個体以上、毎月ランダムに採集し、その季節的消長と成熟個体の有無および世代を調べたところ、先行研究と同様に、

成熟した藻体は胞子体で占められていた (新井ら 2022, 図 1)。成熟胞子体は冬から春に観察されたため、本種の生活環を考えると (図 2)、夏以降は四分胞子が発芽して配偶体が優占するはずである。しかし、成熟した配偶体は 2021 年 2 月から 5 月にかけてのみ観察され、夏から秋は未成熟個体が優占した (新井ら 2022)。

これまでの文献や著者の研究をまとめたところ、夏以降も成熟した胞子体が多く、配偶体がほとんど観察されない要因として、次のいずれか、または複数の仮説が立てられた；A. 四分胞子のアポスポリーなど、サブサイクルによって胞子体のみが増加している可能性、B. 四分胞子の大部分が枯死または流失して配偶体の加入が無い可能性、C. 栄養生殖によって胞子体のみが増加している可能性、D. 配偶体の生長が抑制もしくは淘汰されている可能性、E. 世代間で生理生態が異なり、分布時期や生育場所が異なる可能性 (図 3A-E)。これらの仮説は、未成熟個体の世代を明らかにすることにより、胞子体ばかりが観察される要因を絞ることができる。

このうち、A の仮説について (図 3A)、褐藻類では、通常的生活環に加えて無性生殖サイクルがしばしば報告される

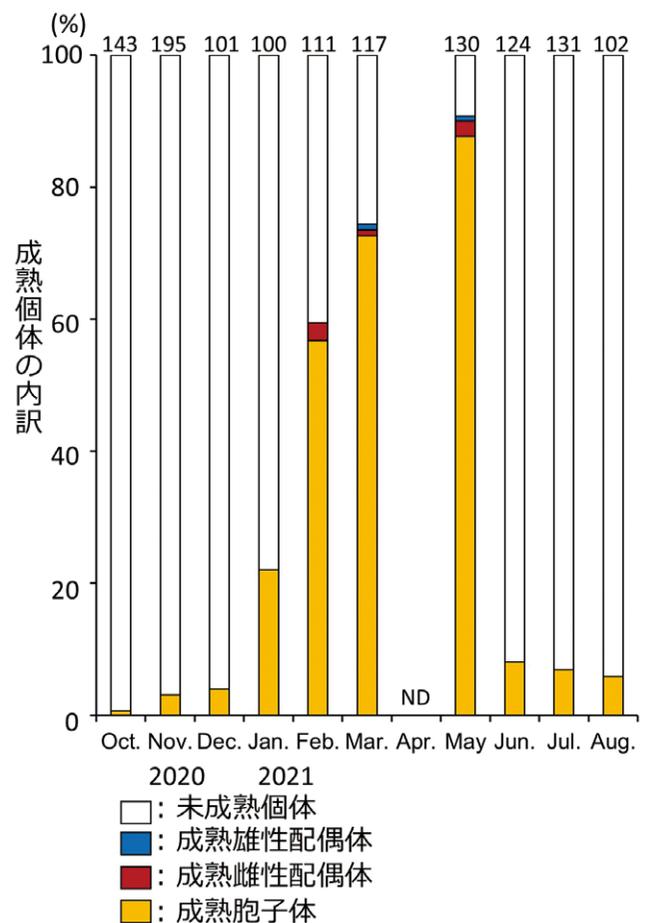


図 1. 2020 年 10 月から 2021 年 8 月の千葉県館山市におけるアミジグサの成熟個体の割合。棒上の数値は各月の採集個体数。Arai *et al.* (2024) を改変。

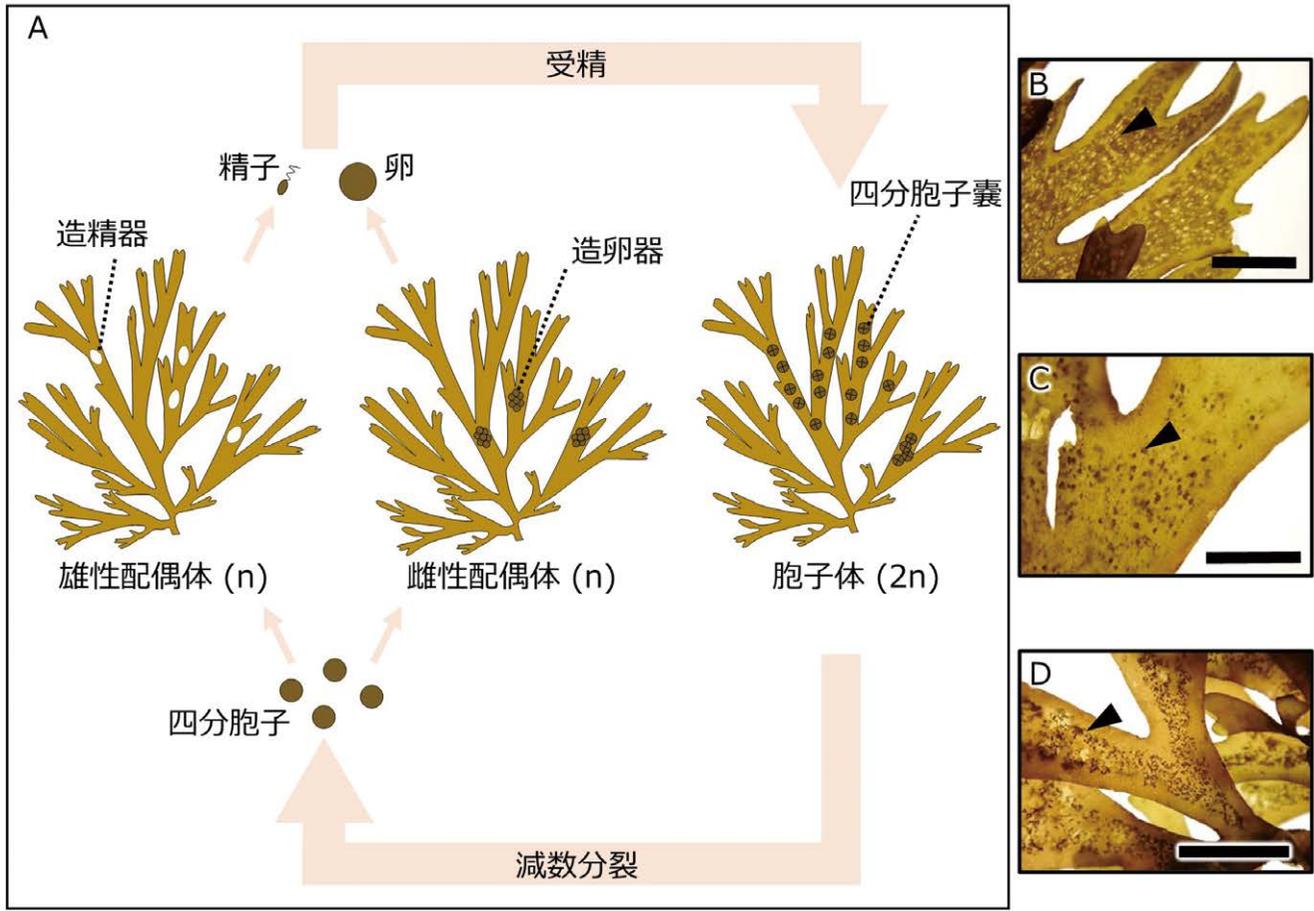


図 2. アミジグサの生活環, A. 同形世代交代, B. 造精子器, C. 造卵器, D. 四分孢子囊. Scale bars = 5 mm. 新井 (2024) を改変.

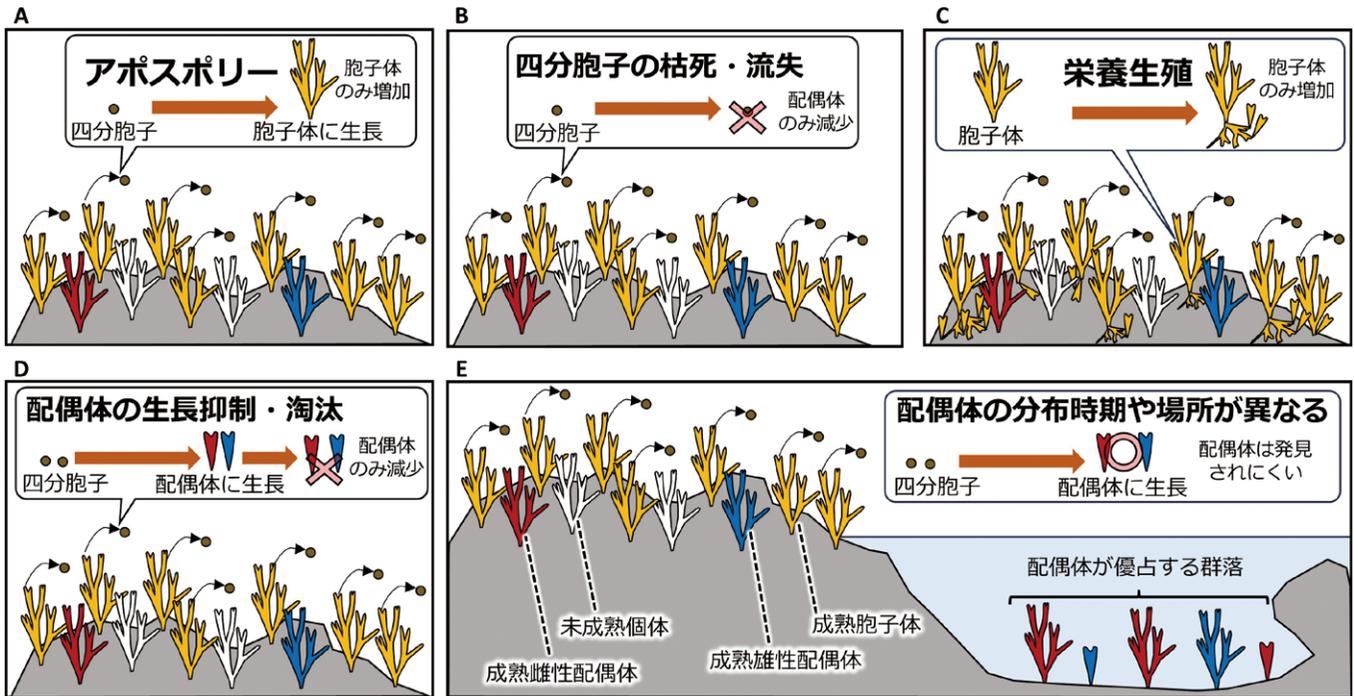


図 3. 孢子体のみが多く観察される要因の仮説. A. アポスポリーによる孢子体の増加, B. 四分孢子の枯死または流失による配偶体の減少, C. 孢子体の栄養生殖による増加, D. 配偶体の生長抑制や淘汰による減少, E. 配偶体の分布時期や生育場所が異なるため発見できない.

(星野 2023)。アミジグサやエゾヤハズ *Dictyopteris divaricata* (Okamura) Okamura では、放出された四分胞子母細胞の発芽が観察されており(西林・猪野 1959, 大森・橋田 1984, 四ツ倉 1997), 減数分裂不全によって生じた四分胞子や四分胞子母細胞が胞子体へと生長した結果, 胞子体が優占すると推測されていた(アポスポリー; Phillips 1988)。しかし, 大森・橋田(1985)がエゾヤハズの四分胞子の発芽体と四分胞子母細胞の発芽体の DNA 量を比較したところ, 両者は同じであった。そのため, 複相の四分胞子母細胞が放出されたとしても, 発生途中で減数分裂して単相の配偶体に生長すると推察されている(大森・橋田 1985)。アミジグサの四分胞子母細胞も同様の発生過程が観察されているため(四ツ倉 1997), 四分胞子母細胞の放出と発芽は胞子体の優占要因ではないと考えられ, 仮説 A は棄却される。そこで, 次に, 未成熟個体の世代を明らかにすることを試みた。

アミジグサにおける世代判別法の開発とその適用結果

著者らはまず, 顕微測光法による核型分析で世代判別が可能かについて検討するとともに, 培養して得られた四分胞子由来の配偶体の核相を解析し, 正常な生活環が機能しているのかを検証した。DAPI による核染色によって各世代の核相を確認したことにより, 減数分裂によって生じた四分胞子が配偶体へと生長する生活環が正常に機能していることが示唆されたものの, 顕微測光法は大量の個体を解析するには不適であった。さらに, 培養による未成熟個体の成熟誘導を試みたものの, 多数の個体を同調的に成熟させる条件は見出せなかった。

褐藻のモデル生物であるシオミドロ *Ectocarpus* species 7 のゲノム情報が, 海藻で初めて決定されて以来 (Cock *et al.* 2010), 他の同形世代交代型海藻のゲノム情報の蓄積が進み (Borg *et al.* 2023), 世代や性を判別できる分子マーカーや手法が次々に開発されている。例えばスジアオノリ *Ulva prolifera* O.F. Müller (Liu *et al.* 2022) や, *Gracilaria chilensis* C.J. Bird, McLachlan & E.C. Oliveira (Guillemin *et al.* 2012), オゴノリ *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss (Krueger-Hadfield *et al.* 2021) で分子マーカーが開発され, 世代や性ごとの成熟率, 野外での生長速度などが徐々に明らかにされつつある (Vieira *et al.* 2018, Krueger-hadfield *et al.* 2023)。シオミドロでは, UV 染色体により単相世代で性が決定されており (Ahmed *et al.* 2014), アミジグサも同様と予想された。そこで, 大量のサンプルを正確に判別することを目指し, 異形世代交代型褐藻のオキナワモズク *Cladosiphon okamuranus* Tokida において開発された性判別マーカーを参考に (Nishitsuji *et al.* 2022), 世代判別が可能なアミジグサの分子マーカーの開発を行った。雌性配偶体, 雄性配偶体および胞子体の培養株から RNA を抽出し, トランスクリプトーム解析を行うことで, 性特異的に発現する遺伝子を抽出し, その領域を増幅するプライマーを設計した (Arai *et al.* 2024)。これらのプライマーを利用することで, 未成熟個体でも, PCR 増幅の有無によ

って世代判別と性判別ができるようになった。

2020 年 10 月から 2021 年 8 月にかけて千葉県館山市で採集した前述の 1,254 個体のアミジグサのうち, 925 個体 (73.8%) は未成熟で世代や性を判別できなかった。これらのサンプルから, 各月 20 個体程度 (合計 198 個体) の未成熟個体について, 保存していた腊葉標本から DNA を抽出し, 開発した分子マーカーを用いて世代判別した。その結果, 182 個体が胞子体, 7 個体が雌性配偶体, 9 個体が雄性配偶体と判別された (Arai *et al.* 2024; 図 4)。各月で抽出した未成熟個体の胞子体, 雌雄配偶体の割合を, その月の未成熟個体の全個体に当てはめ, 各月の未成熟個体の内訳を推定した。例えば, 2021 年 2 月は 20 個体を世代判別し, 胞子体 17 個体 (85%), 雌性配偶体 1 個体 (5%), 雄性配偶体 2 個体 (10%) であり, 当該月の未成熟個体は全 45 個体なので, 胞子体は 45 個体の 85% である 38 個体, 雌性配偶体は 5% となる 2 個体, 雄性配偶体は 10% となる 5 個体とした。このように計算し, 採集期間を通じた世代比と性比を求めたところ, 全ての月で胞子体が優占することが明らかになった。さらに, 値を基に胞子体の成熟率を推定したところ, 2021 年 1 月から 5 月にかけて成熟率は増加し 22.9–91.9% であった (表 1)。また, 2022 年 4 月に静岡県下田市恵比須島の周囲の環境が異なる 5 地点にお

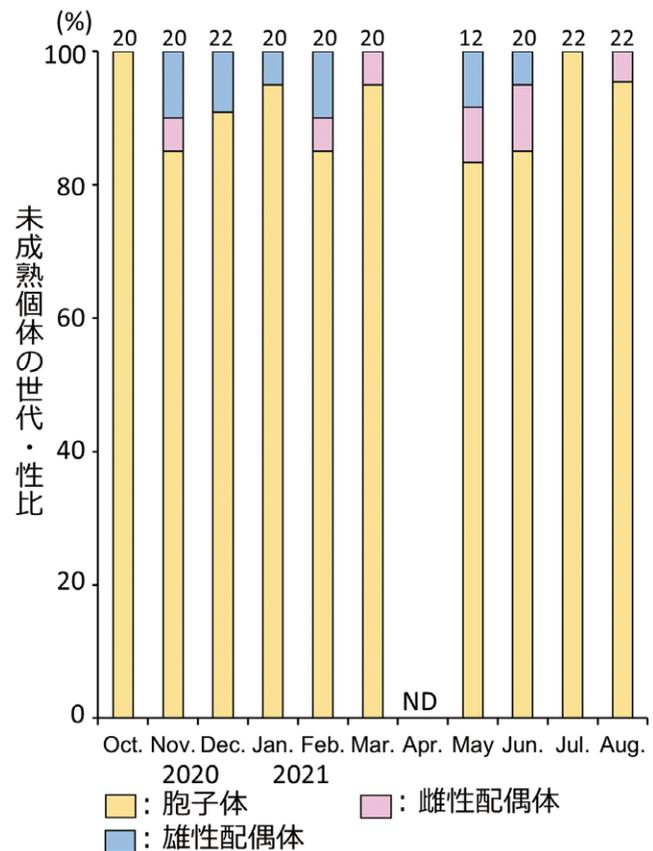


図 4. 2020 年 10 月から 2021 年 8 月の千葉県館山市における各月のアミジグサ未成熟個体の内訳。棒上の数値は各月にマーカーで判別した未成熟個体の数。Arai *et al.* (2024) を改変。

表 1. 2020 年 10 月から 2021 年 8 月までの胞子体と配偶体の成熟率の推定値. 各月の成熟率 (%) は成熟個体を分子マーカーによる世代判別を加味した総個体数で除した値. 小数点は四捨五入した. ND は欠測値. Arai *et al.* (2024) を改変.

	2020			2021							
	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.
胞子体	0.07 (1/143)	3.6 (6/167)	4.3 (4/92)	22.9 (22/96)	62.4 (63/101)	74.6 (85/114)	ND	91.9 (114/124)	9.3 (10/107)	6.9 (9/131)	6.1 (6/98)
雌性配偶体	0 (0/0)	0 (0/9)	0 (0/0)	0 (0/0)	60.0 (3/5)	33.3 (1/3)	ND	75.0 (3/4)	0 (0/11)	0 (0/0)	0 (0/4)
雄性配偶体	0 (0/0)	0 (0/19)	0 (0/9)	0 (0/4)	0 (0/5)	100 (1/1)	ND	50.0 (1/2)	0 (0/6)	0 (0/0)	0 (0/0)

いて調査したところ、いずれの地点においても胞子体が優占し、北側や岩陰などの日射量が弱い環境では配偶体が生育する傾向がみられた (Arai *et al.* 2024)。以上から、未成熟藻体も含みアミジグサでは胞子体が生育個体の大部分を占めるため、成熟藻体も胞子体が優占することが明らかとなった (Arai *et al.* 2024)。しかし、本研究では仮説 E のような配偶体が優占する群落は発見できなかったため、さらなる調査が必要である。

配偶体が著しく少ない要因と胞子体優占のメカニズム

胞子体から放出された四分胞子は 3–4 週以内に成熟した配偶体へ生長することが培養下で確かめられている (藪ら 1981, Hwang *et al.* 2005)。冬から春に胞子体が成熟する館山では、夏までに大量の四分胞子が放出されている可能性が高く、それに伴って配偶体の急増が予想されたが、実際には通年胞子体が優占していた。本段落では、配偶体が著しく少ない要因と、胞子体の優占が維持される要因の 2 点について考えてみる。

配偶体が著しく少ない要因には、胞子体存在下では配偶体が発芽・生長しにくいことや (図 3D)、胞子体と配偶体で至適生育条件が異なるために結果的に胞子体の割合が増加することが考えられる (図 3E)。これまでの培養実験では、胞子体が四分胞子や発芽体に発芽阻害や生長阻害を示した事例は観察できていないが、恵比須島の結果から (Arai *et al.* 2024)、胞子体と配偶体では高温や乾燥耐性などの至適生育条件が異なる可能性が考えられた。アミジグサ目の配偶体が多数観察された事例として、アルゼンチンのアミジグサと宮城県女川湾のフクリンアミジ *Rugulopteryx okamurae* (E.Y.Dawson) I.K.Hwang, W.J.Lee & Hy.S.Kim が挙げられる (Agatsuma *et al.* 2005, Gauna *et al.* 2013)。アルゼンチンでは、未成熟個体が通年少なく、配偶体が通年優占していた。女川湾では、9 月に胞子体、5 月に配偶体がそれぞれ 80% 以上となり、それ以外の月は未成熟個体が優占した。両研究とも潮間帯より環境変動が少ない潮下帯の群落で藻体が採集されている。世代間で環境ストレス耐性が異なる例は紅藻で報告があり、*Gracilariopsis tenuifrons* (C.J.Bird & E.C.Oliveira) Fredericq & Hommersand や *Sarcopeltis skottsbergii* (Setchell & N.L.Gardner) Hommersand, Hughey, Leister & P.W.Gabrielson は、胞子体の方が配偶体よりも高温や紫外線への耐性が高い (Roleda *et al.* 2008, Faria

et al. 2023)。アミジグサ目でも世代間で環境ストレス耐性が異なっているならば、環境ストレスが比較的小さい潮下帯では、潮間帯と世代比が大きく異なっている可能性がある。本研究のみで配偶体が著しく少ない要因を特定することはできなかったため、生態調査と生理特性の比較の両面から仮説 D や E を引き続き検証していく必要があるだろう。

それでは、胞子体の優占はどのように維持されているのだろうか。数理モデルでは、受精率と成熟率が世代比の偏りを生じさせ (Scrosati & DeWreede 1999, Thornber & Gaines 2003, Fierst *et al.* 2005)、アオサ藻や褐藻では、卵の産生が減数胞子の産生を上回るうえに受精率が高い場合に偏りが生じると考えられている (Fierst *et al.* 2005)。しかし、アミジグサの場合、環境中にわずかしか生育しない配偶体が、通年にわたる胞子体の優占に貢献しているとは考えづらい。アミジグサでは藻体断片から再生や出芽が生じること (Herren *et al.* 2006, Tanaka *et al.* 2017) や、仮根や断片からの栄養生殖が古くから指摘されている (田中 1996)。したがって、胞子体の栄養生殖によって個体群が維持され、胞子体が通年優占していることを仮説とし (図 3C)、新たな野外実験を行った。

人工基質設置を用いた栄養生殖の検証

千葉県館山市坂田のアミジグサ群落内にレンガ製の人工基質 (約 20 cm 四方) を設置し、2 ヶ月毎に回収して、新規加入個体の生育形態と世代を調査することで、栄養生殖の可能性を検証した (Arai *et al.* 2024)。また、基質の周囲に生育する個体の世代を調べるために、コドラート (5 cm メッシュ) による採集を実施した。コドラートは基質周囲に 4 枠設置し、調査毎にほぼ同じ位置から藻体を採集した。その結果、各月とも人工基質の上にはアミジグサの加入がみられなかったが、基質側面には 4 月、6 月、8 月、10 月の回収時にアミジグサの加入が観察され (図 5A–D)、加入個体はすべて胞子体であった (Arai *et al.* 2024)。基質上面に藻体が生育しなかったことと、匍匐伸長によって基質側面へ胞子体が加入したことを考え合わせると、館山の群落では、四分胞子が新規加入にほとんど機能しておらず、主に匍匐藻体の栄養生殖によって胞子体の優占が維持されていることが示唆された (図 3C; Arai *et al.* 2024)。また、人工基質の周囲には各月とも胞子体が優占していたが、6 月 (5.4%) と 10 月 (27.9%)

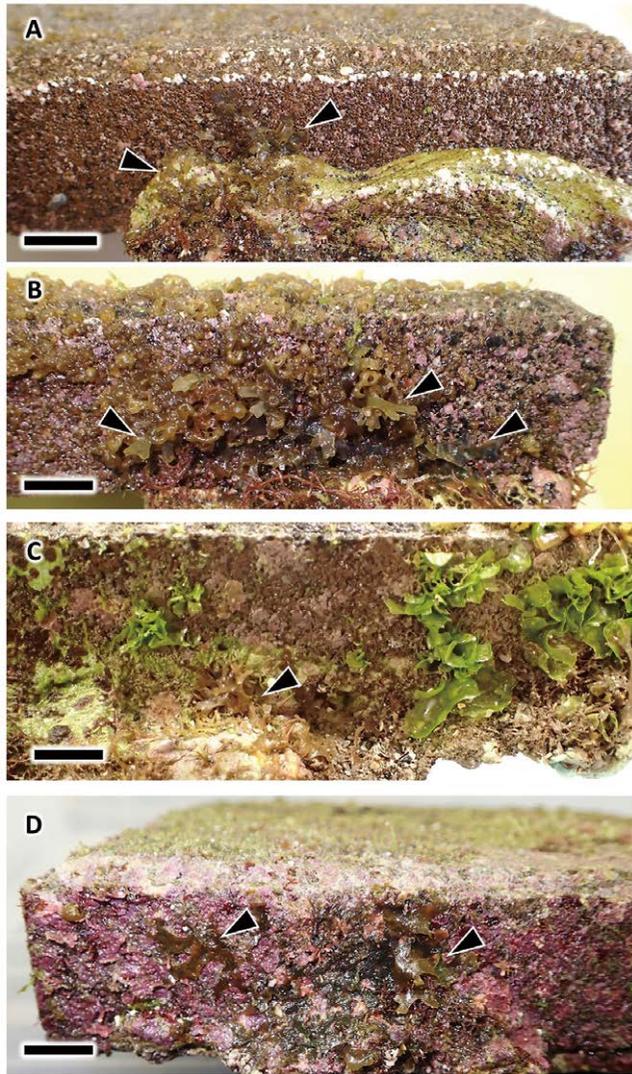


図5. 人工基質の側面に甸甸して加入した胞子体。A. 2023年2月から4月に設置, B. 4月から6月に設置, C. 6月から8月に設置, D. 8月から10月に設置。Scale bars = 1 cm. 新井 (2024) を改変。

は配偶体の増加がみられた (図6)。この定点におけるコードラートを用いた採集結果は、館山において実施したランダムサンプリングの結果より配偶体が多い割合となった。コードラートによる採集は、枠内に出現した小型のアミジグサ (1 cm 程度) も採集したために、ランダムサンプリングで採集できなかった小型個体を採集できた可能性がある。アミジグサや *Stochospermum polypodioides* (J. V. Lamour.) J. Agardh, *Canistrocarpus cervicornis* (Kützinger) De Paula & De Clerck では発芽体や小型の藻体で越冬している可能性が指摘されているだけでなく (Richardson 1979, Ateweberhan *et al.* 2005), エゾヤハズの配偶体も小型のまま成熟する可能性が指摘されている (藪ら 1993)。これらの知見を踏まえると、基質周囲で10月に採集された配偶体は、発芽体のまま越冬し、夏以降に急生長した個体である可能性が推察された。四分胞子が供給されてきたにもかかわらず、配偶体を十分に発見で

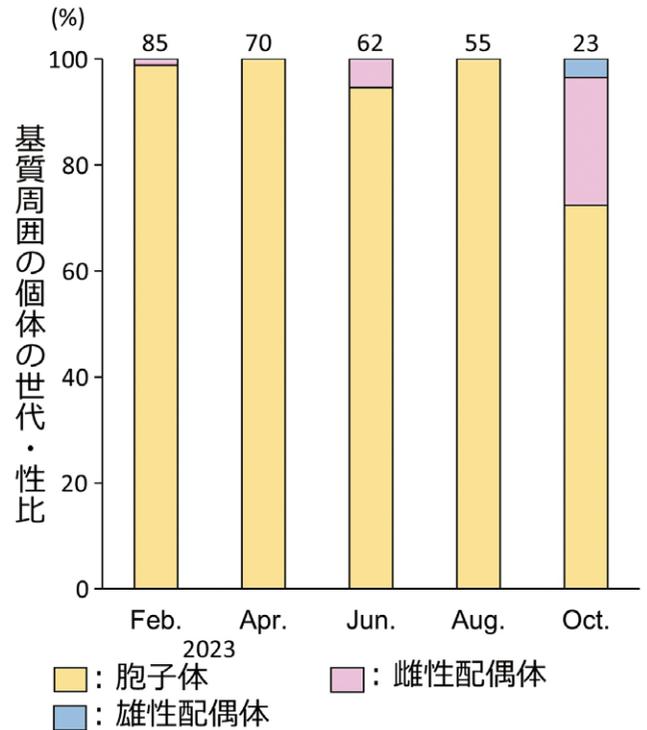


図6. 人工基質周囲のアミジグサの世代比。棒上の数値は各月の採集個体数。新井 (2024) を改変。

きな点を考えて、初期生長段階である受精卵や四分胞子の発芽体の環境耐性能が異なる可能性があり、アミジグサでも詳細な生理特性の比較が必要であろう。

調査地のアミジグサのように、群落が主に栄養生殖によって維持されていれば、遺伝的多様性は低くなると考えられるため (Krueger-Hadfield *et al.* 2016), 集団遺伝学的解析によって世代交代の有無や頻度を検証することが可能である。北東大西洋では南から北に向かってアミジグサの遺伝的多様度が減少していることが報告されており (Steen *et al.* 2019), 生育に適した温暖な地域では有性生殖を、分布の北限では栄養生殖をしている可能性がある。著者は、現在、本邦におけるアミジグサの集団構造について研究を進めているが、将来的に、異なる地点間で世代比や集団構造を比較できれば、生育環境間の繁殖戦略の違いを明らかにできると期待している。また、プエルトリコでは、*Dictyopteris delicatula* J.V.Lamour. が水深 82 m にも生育し (Ballantine *et al.* 2016), 本邦でも沖縄島周辺の深所でアミジグサ目海藻が採集されている (大葉ら 2011)。本稿における沿岸域の研究だけでなく、深所性の種についても世代比や繁殖様式を解析できればアミジグサ目の世代間の差異の解明につながる可能性がある。

本稿では、アミジグサの胞子体優占の要因が栄養生殖によるものである可能性について論じてきた。主に栄養生殖によって個体群を維持している海藻は他の分類群でも報告されている。紅藻ツノマタ属やアカバギンナンソウ属、オゴノリ属でも、長期間にわたる片方の世代の優占が報告されており (Thornber

& Gaines 2003, Scrosati & Mudge 2004b, Bellgrove & Aoki 2008, Krueger-Hadfield *et al.* 2023, 貞包ら 2024), これらは、付着器や藻体が長期間残存し、そこから増殖して世代が偏ると考えられている (Bellgrove & Aoki 2008, 貞包ら 2024)。このような栄養生殖が紅藻やアミジグサ目褐藻で多く見られるのは、果孢子や四分孢子に運動性が無く、孢子の着底のみでの群落維持では不十分であるために発達した仕組みなのかもしれない。また、四分孢子などの生殖細胞を形成するには孢子嚢を藻体に形成しなければならないため、体細胞分裂のみで増殖する栄養生殖はコスト面でも効率が良い繁殖様式である可能性がある。近年、これまで同形世代交代の研究対象種として着目されていなかったエンジイシモ属 *Sporolithon* sp., イバラノリ属 *Hypnea musciformis* (Wulfen) J.V.Lamour., ユカリ属 *Plocamium* sp. や、ヤナギノリ属 *Chondria tumulosa* A.R.Sherwood & Huisman など多様な分類群においても、成熟した孢子体が多いことが報告されている (Heiser *et al.* 2023, Tan *et al.* 2023, Vázquez-Delfin *et al.* 2023, Williams *et al.* 2024)。今後、より多様な分類群で世代に着目した研究が増え、片方の世代が優占する意義やメカニズムが解明されることが期待される。

おわりに

貞包ら (2024) は、同所的に生育し、近縁なツノマタ *Chondrus ocellatus* Holmes とイボツノマタ *C. verrucosus* Mikami の 2 種で優占世代が異なることを報告している。この現象は、生育環境から各世代が受ける影響は近縁種間でも異なり、優占世代が柔軟に変化することを示唆している。同形世代交代型海藻は、同じ基質上を常にどちらかの世代で占有して適応度を上げていると考えられる。栄養生殖によって同一の個体・世代が常に生育しているのか、それとも、有性生殖によって生育個体が入り替わるのかは生育環境ごとに異なる可能性があり、両世代を柔軟に活用して基質を占有し続け、安定的に生育場所を確保できる点が、限られた生育範囲を巡る種間競争が激しい潮間帯において有効な生存戦略と考えられる。数理モデルでは、死亡率が高い飛沫帯や潮間帯上部と、大型世代が生長可能な潮下帯で異形世代交代が有利であると推測される一方で、死亡率が中間となる比較的安定した環境では同形世代交代が有利になると考えられている (Bessho & Iwasa 2010)。しかし、潮間帯も乾燥や紫外線、日射による影響を強く受け、安定した環境とは言いがたいため、将来的にはより現実に則したモデルで検討する必要があるだろう。同形世代交代は系統の全く異なるアオサ藻、紅藻、褐藻のいずれにおいてもみられ、海藻に特徴的な生活環である。海藻の約 60% が同形世代交代であること、海藻の多くが潮間帯に生育することを考え合わせると、同形世代交代にはニッチの占有の他にも潮間帯に生育する上で適応的な点があるのかもしれない。

最後に、同形世代交代型海藻の研究の発展性について述べる。例えば、テングサ類やツノマタ類、アオサ類など、小型有用海藻の多くは同形世代交代型であり、小型海藻は様々

な生物の生息場所や餌資源として重要であると再認識されている (吉村ら 2015)。ところが、気候変動に伴ってテングサ類の漁獲量が減少した地域も見られ (山口・樋口 2023)、四万十川や吉野川などのアオノリ類も減少傾向にある (佐藤 2023)。海藻の生活環は室内培養下の詳細な観察によって明らかにされ、それらを礎に様々な増養殖技術が開発されてきた。一方で、海藻は野外で栄養生殖の発達やそれに伴う片方の世代の優占など、培養下とは異なる繁殖様式を示す場合もある。同形世代交代型生活環が野外でどのように機能しているのか理解し、自然下での繁殖様式を増養殖や沿岸生態系の再生へ応用できれば、より効率的な食糧生産や環境保全に繋がるであろう。

謝辞

本研究は、笹川科学研究助成 (2021-4011)、藤原ナチュラルヒストリー振興財団助成金 (2022 年度)、ヤンマー資源循環支援機構 (2023 年度) によって支援を頂きました。ここに御礼申し上げます。一連の研究をご指導頂き、本稿の作成にあたりご助言を頂いた東京海洋大学学術研究院海洋環境科学部門の神谷充伸教授、執筆の機会をご提供頂いた編集委員の皆様にご感謝申し上げます。

引用文献

- Agatsuma, Y., Kuwahara, Y. & Taniguchi, K. 2005. Life cycle of *Dilophus okamurai* (Phaeophyceae) and its associated invertebrate fauna in Onagawa Bay, Japan. *Fish. Sci.* 71: 1107–1114.
- Ahmed, S., Cock, J. M., Pessia, E. *et al.* 2014. A haploid system of sex determination in the brown alga *Ectocarpus* sp. *Curr. Biol.* 24: 1945–1957.
- Allender, B. M. 1977. Ecological experimentation with the generations of *Padina japonica* Yamada (Dictyotales: Phaeophyta). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 26: 225–234.
- Aragay, J., Vitales, D., Gómez Garreta, A. *et al.* 2016. Phenological and molecular studies on the introduced seaweed *Dictyota cyanoloma* (Dictyotales, Phaeophyceae) along the Mediterranean coast of the Iberian Peninsula. *Mediterr. Mar. Sci.* 17: 766–776.
- 新井嵩博 2024. 同形世代交代型褐藻アミジグサの繁殖生態に関する研究. 東京海洋大学大学院海洋科学技術研究科博士論文.
- 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.
- Ateweberhan, M., Bruggemann, J. H. & Breeman, A. M. 2005. Seasonal patterns of biomass, growth and reproduction in *Dictyota cervicornis* and *Stochospermum polypodioides* (Dictyotales, Phaeophyta) on a shallow reef flat in the southern Red Sea (Eritrea). *Bot. Mar.* 48: 8–17.
- Ballantine, D. L., Torres, H. R. & Aponte, N. E. 2016. The mesophotic, coral reef-associated, marine algal flora of Puerto Rico, Caribbean Sea. *Smithsonian Contr. Bot.* 105: 2–41.

- Bellgrove, A. & Aoki, M. N. 2008. Variation in gametophyte dominance in populations of *Chondrus verrucosus* (Gigartinales, Rhodophyta). *Phycol. Res.* 56: 246–254.
- 別所和博 2023. 藻類に見られる Haploid-Diploid 生活環の進化とその数理. *日本生態学会誌* 73: 33–47.
- Bessho, K. & Iwasa, Y. 2010. Optimal seasonal schedules and the relative dominance of heteromorphic and isomorphic life cycles in macroalgae. *J. Theor. Biol.* 267: 201–212.
- Bogaert, K. A., Delva, S. & De Clerck, O. 2020. Concise review of the genus *Dictyota* J.V. Lamouroux. *J. Appl. Phycol.* 32: 1521–1543.
- Borg, M., Krueger-Hadfield, S. A., Destombe, C., Collén, J., Lipinska, A. & Coelho, S. M. 2023. Red macroalgae in the genomic era. *New Phytol.* 240: 471–488.
- Bringloe, T. T., Starko, S., Wade, R. M. *et al.* 2020. Phylogeny and evolution of the brown algae. *Crit. Rev. Plant Sci.* 39: 281–321.
- Cock, J. M., Sterck, L., Rouzé, P. *et al.* 2010. The Ectocarpus genome and the independent evolution of multicellularity in brown algae. *Nature* 465: 617–621.
- Destombe, C., Godin, J., Nocher, M., Richerd, S. & Valero, M. 1993. Differences in response between haploid and diploid isomorphic phases of *Gracilaria verrucosa* (Rhodophyta: Gigartinales) exposed to artificial environmental conditions. *Hydrobiologia* 260: 131–137.
- Faria, F., Vinicius, A. & Plastino, E. M. 2023. Effects of temperature on isomorphic haploid-diploid phases of *Gracilariopsis tenuifrons* (Gracilariales, Rhodophyta). *Phycologia* 63: 3–10.
- Fierst, J., TerHorst, C., Kübler, J. E. & Dudgeon, S. 2005. Fertilization success can drive patterns of phase dominance in complex life histories. *J. Phycol.* 41: 238–249.
- Garbary, D. J., Tompkins, E., White, K., Corey, P. & Kim, J. K. 2011. Temporal and spatial variation in the distribution of life history phases of *Chondrus crispus* (Gigartinales, Rhodophyta). *Algae* 26: 61–71.
- Gauna, M. C., Cáceres, E. J. & Parodi, E. R. 2013. Temporal variations of vegetative features, sex ratios and reproductive phenology in a *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae) population of Argentina. *Helgoland Mar. Res.* 67: 721–732.
- Guiry, M. D. & Guiry, G. M. 2024. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National university of Ireland, Galway. (2024年11月19日閲覧). <https://www.algaebase.org>
- 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.
- Heiser, S., Amsler, C., Stoeckel, D. S., McClintock, J. B., Baker, B. J. & Krueger-Hadfield, S. A. 2023. Tetrasporophytic bias coupled with heterozygote deficiency in Antarctic *Plocamium* sp. (Florideophyceae, Rhodophyta). *J. Phycol.* 59: 681–697.
- Herren, L. W., Walters, L. J. & Beach, K. S. 2006. Fragment generation, survival, and attachment of *Dictyota* spp. at Conch Reef in the Florida Keys, USA. *Coral Reefs* 25: 287–295.
- 平岡雅規 2012. アオサ類の同型世代交代と生殖様式. *海洋と生物* 34: 460–467.
- Hiraoka, M. & Higa, M. 2016. Novel distribution pattern between coexisting sexual and obligate asexual variants of the true estuarine macroalga *Ulva prolifera*. *Ecol. Evol.* 6: 3658–3671.
- 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.
- 星野雅和 2023. 褐藻類の生活環にみられる無性的経路の適応的意義. *日本生態学会誌* 73: 67–78.
- Hughes, J. S. & Otto, S. P. 1999. Ecology and the evolution of biphasic life cycles. *Am. Nat.* 154: 306–320.
- Hwang, I. K., Kim, H. S. & Lee, W. J. 2005. Polymorphism in the brown alga *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae) from Korea. *Mar. Biol.* 147: 999–1015.
- Indy, J. R.・香村眞徳・川越力・土屋誠・安井肇 2006. 沖縄産褐藻シマオオギ *Zonaria diesingiana* の季節的消長. *水産増殖* 54: 101–105.
- 神谷充伸 2023. 同形世代交代型生活環を示す真正紅藻の繁殖戦略. *日本生態学会誌* 73: 57–65.
- Kamiya, M., Inoue, N., Suzuki, C. & Abe, S. 2021. Ecological, physiological, and biomechanical differences between gametophytes and sporophytes of *Chondrus ocellatus* (Gigartinales, Rhodophyta). *J. Phycol.* 57: 1590–1603.
- King, R. J. & Farrant, P. A. 1987. The phenology of the Dictyotales (Phaeophyceae) at a sheltered locality in Sydney Harbour, New South Wales, Australia. *Bot. Mar.* 30: 341–350.
- Klinger, T. 1993. The persistence of haplodiploidy in algae. *Trends Ecol. Evol.* 8: 256–258.
- Krueger-Hadfield, S. A., Flanagan, B. A., Godfroy, O. *et al.* 2021. Using RAD-Seq to develop sex-linked markers in a haplodiplontic alga. *J. Phycol.* 57: 279–294.
- Krueger-Hadfield, S. A., Kollars, N. M., Byers, J. E. *et al.* 2016. Invasion of novel habitats uncouples haplo-diplontic life cycles. *Mol. Ecol.* 25: 3801–3816.
- Krueger-Hadfield, S. A., Oetterer, A. P., Lees, L. E., Hoffman, J. M., Sotka, E. E. & Murren, C. J. 2023. Phenology and thallus size in a non-native population of *Gracilaria vermiculophylla*. *J. Phycol.* 59: 926–938.
- Liddle, L. B. 1971. Development of gametophyte and sporophyte populations of *Padina sanctae-crucis* Borg. in the field and laboratory. *International Symposium on Seaweed Research*, 7th, Sapporo: 80–82.
- Littler, M. M., Littler, D. S. & Taylor, P. R. 1987. Functional similarity among isomorphic life-history phases of *Polycavernosa debilis* (Rhodophyta, Gracilariaceae). *J. Phycol.* 23: 501–508.
- Liu, Q., Wu, C., Xie, W., Zhao, J. & Jiang, P. 2022. Validation of mating type-related markers in *Ulva prolifera* (Ulvophyceae, Chlorophyta) and their detection during various reproductive modes. *Algal Res.* 62: 102611.
- Lubchenco, J. & Cubitt, J. 1980. Heteromorphic life histories of certain marine algae as adaptations to variations in herbivory. *Ecology* 61: 676–687.
- Luxoro, C. & Santelices, B. 1989. Additional evidence for ecological differences among isomorphic reproductive phase of *Iridaea laminarioides*. *J. Phycol.* 25: 206–212.
- 中原統之 1986. 藻類の生活史と生態. In: 秋山優・有賀祐勝・坂本充・横浜康継 (共編). 藻類の生態. pp.533–592. 内田老鶴圃. 東京.
- 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, オキナウチワの四分胞子発生. *植物学雑誌* 72: 261–268.
- Nishitsuji, K., Nishitsuji, Y., Yonashiro, Y. & Satoh, N. 2022. Development of DNA markers that distinguish male and female haploid germlings of the brown alga, *Cladosiphon okamuranus*. *Phycol. Res.* 70: 160–166.
- Ni-Ni-Win, Hanyuda, T., Mya-Kyawt-Wai *et al.* 2024. Two new species of *Dictyota* (Dictyotales, Phaeophyceae), *D. dimorphosa* sp. nov. and *D. recumbens* sp. nov., based on morphological and molecular investigations. *Phycologia* 63: 290–302.
- 大葉英雄・木下菜々・板木拓也 2011. 沖縄島西方沖から採集された海藻 (2). 平成 22 年度研究概要報告書 沖縄島西方沖海域. 産業技術総合研究所地質調査総合センター速報. 205–210.
- 大森長朗・橋田順子 1984. エゾヤハズの放出四分胞子母細胞の発生について. *藻類* 32: 162–166.

- 大森長朗・橋田順子 1985. エゾヤハズ的生活史についての顕微測光法的研究. 藻類 33: 155–159.
- Richardson, J. P. 1979. Overwintering of *Dictyota dichotoma* (Phaeophyceae) near its northern distribution limit on the east coast of North America. J. Phycol. 15: 22–26.
- Roleda, M. Y., Zacher, K., Wulff, A., Hanelt, D. & Wiencke, C. 2008. Susceptibility of spores of different ploidy levels from Antarctic *Gigartina skottsbergii* (Gigartinales, Rhodophyta) to ultraviolet radiation. Phycologia 47: 361–370.
- Phillips, J. A. 1988. Reproduction in South Australian species of the Dictyotales (Phaeophyta). Bot. Mar. 31: 437–445.
- 佐藤陽一 2023. 陸で海藻を育てる—三陸における周年生産の実現と脱炭素時代に向けた提案—. 化学と生物 61: 363–370.
- 貞包和希・鈴木秀和・神谷充伸 2024. 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的特性の世代間比較. 藻類 72: 157–163.
- Scrosati, R. & DeWreede, R. E. 1999. Demographic models to simulate the stable ratio between ecologically similar gametophytes and tetrasporophytes in populations of the Gigartinaceae (Rhodophyta). Phycol. Res. 47: 153–157.
- Scrosati, R. & Mudge, B. 2004a. Effects of elevation, wave exposure, and year on the proportion of gametophytes and tetrasporophytes in *Mazzaella parksii* (Rhodophyta, Gigartinaceae) populations. Hydrobiologia. 520: 199–205.
- Scrosati, R. & Mudge, B. 2004b. Persistence of gametophyte predominance in *Chondrus crispus* (Rhodophyta, Gigartinaceae) from Nova Scotia after 12 years. Hydrobiologia 519: 215–218.
- Steen, E., Verlaque, M., D' hondt, S., Vieira, C. & De Clerck, O. 2019. Population structure and geographically structured reproductive strategies of the haplodiplontic seaweed *Dictyota dichotoma*. bioRxiv. 595587.
- Tan, Y. Z., Liu, L. C., Tseng, L. C., & Lin, S. M. 2023. Reproductive phenology of a dominant crustose coralline alga *Sporolithon* sp. from Taoyuan algal reefs in Northwest Taiwan. Phycologia 62: 574–584.
- Tanaka, A., Hoshino, Y., Nagasato, C. & Motomura, T. 2017. Branch regeneration induced by sever damage in the brown alga *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, phaeophyceae). Protoplasma 254: 1341–1351.
- 田中次郎 1996. アミジグサ科 Dictyotaceae. 第 5 章 千葉県 の藻類 海 の藻類 第 4 章 不等毛植物門. In: 千原光雄 (編). 千葉県の自然誌 本編 4 千葉県の植物 1 県史シリーズ 43. 千葉県史料研究財団. 千葉県. pp. 631–637.
- 田中次郎 1998. あみじぐさ目. In: 吉田忠生 (著). 新日本海藻誌. 内田老鶴圃. 東京. pp. 205–234.
- Thornber, C. S. & Gaines, S. D. 2003. Spatial and temporal variation of haploids and diploids in populations of four congeners of the marine alga *Mazzaella*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 258: 65–77.
- Thornber, C. S. 2006. Functional properties of the isomorphic biphasic algal life cycle. Integr. Comp. Biol. 46: 605–614.
- Tronholm, A., Sanso, M., Afonso, J. & De Clerck, O. 2008. Distinctive morphological features, life-cycle phases and seasonal variations in subtropical populations of *Dictyota dichotoma* (Dictyotales, Phaeophyceae). Bot. Mar. 51: 132–144.
- Valero, M., Richerd, S., Perrot, V. & Destombe, C. 1992. Evolution of alternation of haploid and diploid phases in life cycles. Trends Ecol. Evol. 7: 25–29.
- Vázquez-Delfín, E., Robledo, D., Vásquez-Elizondo, R. M. & Freile-Pelegrín, Y. 2023. Seasonal variation in the biomass, reproduction and biochemical composition of *Hypnea musciformis* (Cystocloniaceae, Rhodophyta) from Playa Xcalacoco, Quintana Roo, Mexico. Aquat. Bot. 184: 103600.
- Vieira, V. M. N. C. S., Engelen, A. H., Huanel, O. R. & Guillemín, M. L. 2018. Differentiation of haploid and diploid fertilities in *Gracilaria chilensis* affect ploidy ratio. BMC Evol. Biol. 18: 183.
- Watanabe, Y., Yamada, H., Mine, T., Kawamura, Y., Nishihara, G. N. & Terada, R. 2016. Photosynthetic responses of *Pyropia yezoensis* f. *narawaensis* (Bangiales, Rhodophyta) to a thermal and PAR gradient vary with the life-history stage. Phycologia 55: 665–672.
- Wichachucherd, B., Liddle, L. B. & Prathep, A. 2016. Wave exposure changes reproductive output and timing on *Padina boryana* Thivy (Dictyotales, Phaeophyceae). Songklanakarin J. Sci. Tech. 38: 105–111.
- Williams, L. J. 1905. Studies in the Dictyotaceae. III. The periodicity of the sexual cells in *Dictyota dichotoma*. Ann. Bot. 19: 531–560.
- Williams, T. M., Krueger-Hadfield, S. A., Hill-Spanik, K. M., Kosaki, R. K., Stoeckel, S. & Spalding, H. L. 2024. The reproductive system of the cryptogenic alga *Chondria tumulosa* (Florideophyceae) at Manawai, Papahānaumokuākea Marine National Monument. Phycologia 63: 36–44.
- 藪熙・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.
- 藪熙・四ツ倉典滋・佐々木剛 1993. 褐藻エゾヤハズ四分胞子の培養による雌雄配偶体の形成. 藻類 41: 137–141.
- 山口邦久・樋口謙 2023. 東京都の島しょ部における 2000 年以降の漁獲物の変化. 黒潮の資源海洋研究 24: 43–48.
- 吉村拓・八谷光介・清本節夫 2015. 小型海藻藻場の重要性和磯焼け域におけるその回復の試み. 水産工学 51: 239–245.
- 四ツ倉典滋 1997. 日本産アミジグサ目植物 6 種の発生, および生殖に関する研究. 北海道大学 博士学位論文. 116 pp.
- Zuccarello, G. C., Yeates, P. H., Wright, J. T. & Bartlett, J. 2001. Population structure and physiological differentiation of haplotypes of *Caloglossa leprieurii* (Rhodophyta) in a mangrove intertidal zone. J. Phycol. 37: 235–244.

(2024 年 12 月 8 日受付, 2025 年 4 月 8 日受理)

通信担当編集委員: 渡邊 裕基