

緑藻ハネモ及びオオハネモの生活史*

館脇正和**

M. TATEWAKI: Life histories of *Bryopsis plumosa*
(HUDS.) C. AG. and *B. maxima* OKAM.

従来ハネモ属植物は monophasic diplont, つまり複相の配偶体世代のみで, 世代の交代がないものと考えられていた。しかし HUSTEDE^{1,2)} が *Derbesia neglecta* の遊走子の培養から *Bryopsis halymeniae* の藻体を得て, ハネモ属植物の生活史に異型の世代交代がみられることを初めて報告し, 最近 RIETEMA³⁻⁶⁾ はヨーロッパ産のハネモ属3種の生活史について一連の研究を行ない, stephanokontic zoids を形成する糸状体世代が存在することを明らかにした。

今回日本産のハネモ及びオオハネモにおいても stephanokontic zoids を形成する糸状体世代の存在することが明らかにされたので報告する。

本文にはいる前に, 本稿のご校閲を戴いた中村義輝教授に感謝の意を表します。またオオハネモの材料を採集して下さい, 東邦大学理学部の堀輝三博士に厚くお礼申し上げます。

材料と方法

本実験に用いられた材料は, ハネモ *Bryopsis plumosa* (HUDS.) C. AG. (室蘭, 1969年11月採集) とオオハネモ *B. maxima* OKAM. (下田, 1970年12月; 千葉県犬吠崎, 1972年7月採集) である。

両種とも筆者が protoplasts からの細胞再生等の一連の実験のために, protoplasts からのクローン培養によって保存していたものである。両種とも細胞外に絞り出された protoplasts から正常な藻体を再生し, 成熟して配偶子を放出する。培養は1972年12月, これらの配偶子の接合から始められた。

培養には14°, 18°, 23°Cで, それぞれ1日14時間照明(長日), 及び10時間照明(短日)の組合わせで合計6種類の異なった培養装置を使用した。照明には白色蛍光灯(40 W)を用い, 照度は1,500~2,500 luxであった。培養器は200 ml 入腰高シャーレと10 ml 入試験管を用いた。培地には ESP 培地と SCHREIBER の液を用い, 1カ月毎に取替えた。

* 中村義輝教授退官記念論文
文部省科学研究費課題番号 No. 84125

** 北海道大学理学部附属海藻研究施設(室蘭市母恋南町1の13)
The Bulletin of Japanese Society of Phycology, Vol. XXI, No. 4, 125-129,
Dec. 1973.

結 果

ハネモもオオハネモも配偶体は雌雄異株である。有性生殖は雌雄の異型配偶子によって行われる (Figs. 1, 2)。両配偶子は混ぜ合わせることによって、接合子を形成する。兩種とも配偶子の単為発生は全く認められなかった。

接合子は地物に付着後球状になり、容積を増大してから伸長し、匍匐した単状糸状体となる (Fig. 3)。約3~5カ月で長さ1~3 cm, 直径100~300 μ に達し、その間1~数本の分枝を不規則に生ずる (Figs. 4, 5)。密生した場合は糸状体は直立し、分枝は顕著でない。色素体は数を増し、丸くなり、集合してくるので、糸状体は暗緑色となり、また時々若干のくびれができてくる。

接合子からの糸状体は14°C以上、特に23°Cの長日条件でよく生長した。しかし全く成熟せず、やがて糸状体両端から白化する場合が多かった。また培地もESP培地では生長はよいが、成熟はみられなかった。

本実験では、23°C短日条件で、しかもSCHREIBER液で培養したときのみ、これら糸状体の成熟がみられた。同じ短日条件でも14°Cと18°Cでは成熟は起こらなかった。つまり、高温長日条件で培養された1~3 cmの糸状体(3~5カ月培養のもの)を23°C短日条件に移植し、SCHREIBER液で培養することによって、糸状体は20~30日で内容に分割が起こり (Fig. 6)、成熟して遊走細胞が放出された。これら糸状体の成熟は特別な孢子囊などが形成されず、全実性である点で*Derbesia*属の場合と異なっている。

しかし遊走細胞は*Derbesia*属で知られている遊走子と同じ形態でstephanokontic zoidである (Fig. 7)。側面観ではダルマン人形に似た形(ハネモの場合は25~30 μ × 20~25 μ)で、頭部と体部の境に環状に約150~160本のせん毛(長さ17~20 μ)を備えている。内容は多数の色素体から成り、眼点はみられない。

培養で得られた遊走細胞の動きは緩慢で、放出後数分間遊泳し、地物に着生して丸くなり、3~4日で発芽した。なお、遊走細胞が放出されず、そのまま糸状体内で不動孢子として発芽する場合も観察された (Fig. 8)。この現象は特にオオハネモの場合に多かった。

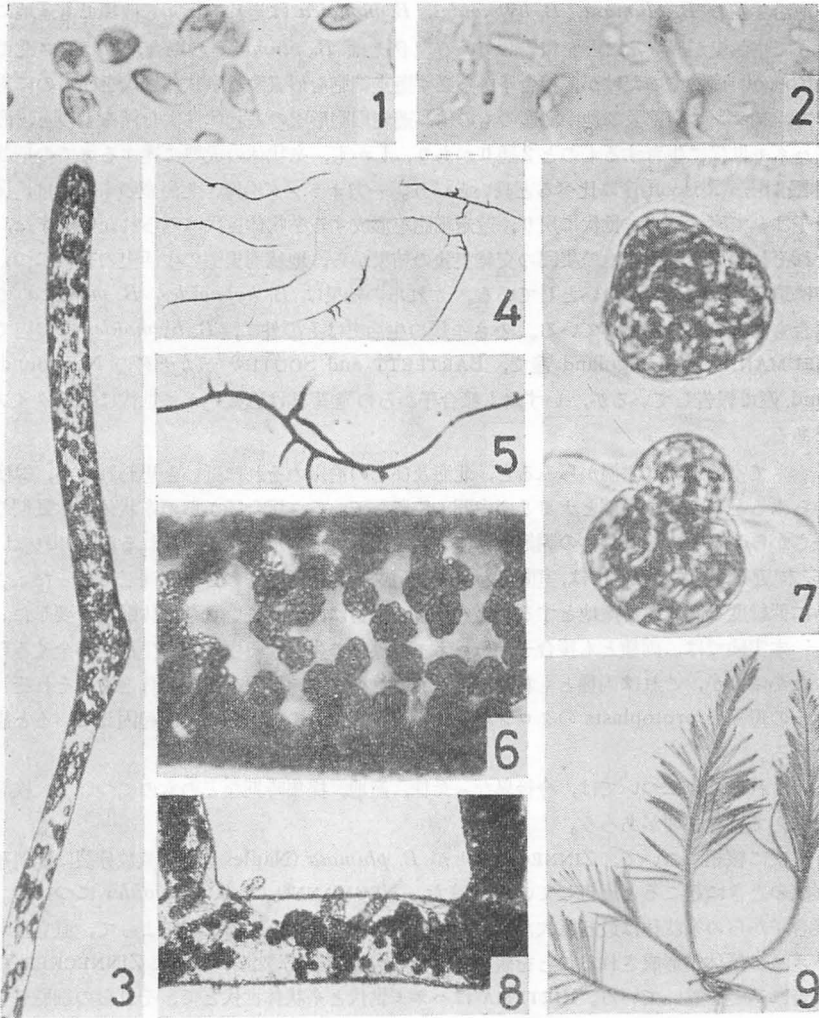
遊走細胞及び不動孢子が発芽体は、最初は接合子の場合と同様に匍匐した単状糸状体になるが、伸長が速く、すぐに直立体を出し、仮根部分との区別ができてくる。最終的には1つの発芽体から数本の直立体が形成され、それぞれがハネモの藻体となる (Fig. 9)。

遊走細胞からのハネモ世代の生長には、いずれの培養条件でもよいが、14~23°Cの長日条件でESP培地を用いるのが最もよく、培養約30~50日で雌及び雄の成葉となった。オオハネモの場合は静置培養では側枝の形成が悪いので振盪培養が必要であった。

なお、本実験では接合子から直接ハネモの藻体に発育するという例は観察されなかった。

考 察

本実験で日本産ハネモ属植物の生活史においてもstephanokontic zoidsを形成する糸状体世代の存在することが明らかになった。しかしRIETEMA^{3~6)}によるとヨーロッパ



Figs. 1-9. *Bryopsis plumosa* (HUDS.) C. AG. from Muroran.

1. Female gametes ($\times 1000$); 2. Male gametes ($\times 1000$); 3. A zygotic germling from 25-days old culture ($\times 100$); 4 & 5. Matured filamentous germlings ($\times 1$ & $\times 5$); 6. A part of matured filament showing zoid-formation ($\times 200$); 7. Stephanokontic zooids ($\times 1000$); 8. Aplanospores and their germination ($\times 50$); 9. *Bryopsis*-plants derived from a stephanokontic zoid ($\times 1$).

各地沿岸産の *B. plumosa*, *B. hypnoides*, *B. monoica* はそれぞれ同じ種類でも産地によって生活史が異なることを報告している。例えば *B. plumosa* の場合、フランス北部の Roscoff 産のものだけが、接合子から必ず遊走細胞を形成する糸状体世代を経るのに対して、フランス南部及び地中海産のものは、遊走細胞形成の糸状体世代を経るものと、直接ハネモ世代に生育するものと2通りがあり、しかも、糸状体の成熟に達するまでの期間(休眠期)が Roscoff 産に比べると長いという。一方オランダ沿岸、北海産のものでは、接合子は全て直接ハネモ世代に戻り、遊走細胞を形成する糸状体世代はみられない。また、それぞれの異なった産地の集団の交雑実験の結果から、地域別集団の生活史の差異については遺伝性は認められないとしている。これらの結果は *B. hypnoides*, *B. monoica* の場合も同様であると述べている。ハネモ属の生活史はその外に、*B. hypnoides* について NEUMANN⁷⁾ が Helgoland 産で、BARTLETT and SOUTH⁸⁾ がカナダの Newfoundland 産で報告しているが、いずれも接合子からの発芽体は直接ハネモ世代になるタイプである。

さて室蘭地方は水温からみると、北海及びその沿岸のそれに近いと思われるが、緯度からみるとフランス南部とナポリの中間に位置している。接合子からの糸状体の休眠期の長さからみると、培養条件の調節制御によって、今後違った結果が得られるかも知れないが、本実験に関する限りでは、室蘭産ハネモは南フランス産のものとはほぼ同じであった。さらに低緯度で高水温を産地とするオオハネモの場合は、より長い日数の休眠期を要した。

本実験では、両種とも接合子からハネモの藻体に生育する直接型の生活史が全くみられなかったが、これは両種とも材料が同一クローンつまり、雌及び雄配偶体とも、それぞれ単一の母藻の protoplasts のクローン培養から得られたものであることに起因していると思われる。

これらの点については、今後異なった株、産地、採集時期などのものについて、検討を加えて行く必要があろう。

次に核相について、ZINNECKER⁹⁾ が *B. plumosa* (Naples 産) で減数分裂は配偶子形成のときに起こると報告している。また、NEUMANN⁸⁾ は *B. hypnoides* について、接合子からの糸状体は最初巨大な単核を持ち、それが多核となることによって、直立枝=ハネモの藻体が形成されることを観察しているが、減数分裂については ZINNECKER の報告に基礎を置いている。RIETEMA はハネモ世代と糸状体世代とで、それらの細胞壁をコンゴー赤と塩化亜鉛ヨードの染色反応によって区別し、糸状体で遊走細胞が形成される際に減数分裂が起こると仮定しているが、まだ確かめられていない。

若し減数分裂が stephanokontic zoids の形成の際に起こるのであれば、糸状体は孢子体世代ということができる。そして配偶体と孢子体の世代とで大きさが丁度逆になるがハネモ属は *Derbesia-Halicystis* の生活史と同じタイプであるといえる。

以上のようにハネモ属植物の生活史について、stephanokontic zoids を形成する糸状体世代が存在し、それが *Derbesia* の場合のような特別な孢子嚢を作らず、全実性である点で異なっているが、*Derbesia* 属と系統的に極めて近いことが一層明らかになった。

Summary

Bryopsis plumosa (HUDS.) C. AG. from Muroran, Hokkaido and *B. maxima* OKAM. from Shimoda, Shizuoka-Ken and Inubô-saki, Chiba-Ken appeared to have a heteromorphic biphasic life-history; there is an alternation of a *Bryopsis* phase (gametophytic phase) and a diminutive creeping filamentous phase producing stephanokontic zooids.

Bryopsis plants are dioecious gametophytes and produce biflagellate anisogametes. Parthenogenesis could not be observed. Zygotes from anisogametes developed in culture into creeping filamentous germlings with a few irregular branches. They grew well at 14-23°C, in a long day condition, but maturation did not occur. They matured and produced stephanokontic zooids when removed to conditions of 23°C and a 10-hr photoperiod. Their maturation was holocarpic. In some cultures, zoid-formation was incomplete and produced aplanospores. The stephanokontic zooids (also aplanospores) developed into new *Bryopsis* plants.

引用文献

- 1) HUSTEDE, H. (1960) Über den Generationswechsel zwischen *Derbesia neglecta* BERTH. und *Bryopsis halymeniae* BERTH. *Naturw.* **47**: 19.
- 2) ——— (1964) Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über den Generationswechsel zwischen *Derbesia neglecta* BERTH. und *Bryopsis halymeniae* BERTH. *Botanica Marina* **6**: 134-142.
- 3) RIETEMA, H. (1969) A new type of life-history in *Bryopsis* (Chlorophyceae, Caulerpales) *Acta Bot. Neerl.* **18**: 615-619.
- 4) ——— (1970) Life histories of *Bryopsis plumosa* (Chlorophyceae, Caulerpales) *Ibid.* **19**: 859-867.
- 5) ——— (1971 a) Life-history studies in the genus *Bryopsis* (Chlorophyceae) III. The life history of *Bryopsis monoica* FUNK. *Ibid.* **20**: 205-210.
- 6) ——— (1971 b) Ditto IV. Life histories in *Bryopsis hypnoides* LAMX. from different points along the European coasts. *Ibid.* **20**: 291-298.
- 7) NEUMANN, K. (1969) Protonema mit Riesenkern bei der siphonalen Grünalge *Bryopsis hypnoides* und weitere cytologische Befunde. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **19**: 45-57.
- 8) BARTLETT, R. B. and SOUTH, G. R. (1973) Observations on the life history of *Bryopsis hypnoides* LAMOUR. from Newfoundland; a new variation in culture. *Acta Bot. Neerl.* **22**: 1-5.
- 9) ZINNECKER, E. (1935) Reductionsteilung, Kernphasenwechsel und Geschlechtsbestimmung bei *Bryopsis plumosa* (HUDS.) Ag. *Oesterr. Bot. Zeitschr.* **84**: 53-72.