

## 紅藻ニセカレキグサの生活史

清水 哲・増田道夫

060 札幌市北区北10条西8丁目 北海道大学理学部植物学教室

SHIMIZU, T. and MASUDA, M. 1983. The life history of *Farlowia irregularis* YAMADA (Rhodophyta, Cryptonemiales). Jap. J. Phycol. 31: 202-207.

The life history of *Farlowia irregularis* YAMADA was investigated by periodic samplings of plants at its type locality, Akkeshi, east coast of Hokkaido in Japan and by laboratory culture experiments. This alga has morphologically similar upright gametophytic and bisporophytic thalli, both of which are perennial. Reproductive structures are formed in branches issuing at the upper portion of the thalli. Female gametophytes bearing carpogonial branches and auxiliary cell branches were found from August to December and those with cystocarps were seen from February to April. Bisporangial primordia appeared in August, cut off as side branches from the third cell from the distal end of cortical filaments, and grew slowly from October to December. Mature bisporangia were found during March and April. After spore release, cystocarpic and bisporiferous branches of gametophytic and sporophytic thalli disintegrated leaving their proximal sterile portions, respectively. Proliferous branches issued from the uppermost portion of these surviving sterile portions during May and June. However, male gametophytic thalli have not been detected in the field. Bispores were isolated into unialgal culture with Provasoli's ES medium and maintained in freezer-incubators illuminated with cool white fluorescent lamps (2000-2500 lux) at 10°C, 16: 8 (light-dark cycle). Isolated bispores germinated and grew into plants similar in morphology and anatomy to field-collected *F. irregularis*. Apical segments of branches of 2-month-old plants were excised 0.5-1.0 cm in length and cultured at six conditions: 5°C, 16: 8; 5°C, 8: 16; 10°C, 16: 8; 10°C, 8: 16; 15°C, 16: 8; 15°C, 8: 16. Of these, plants transferred to 10°C, 8: 16 reached reproductive maturity within 4 months after the excision and formed spermatangia and carpogonia in separate individuals. Thus, the life-history pattern of *F. irregularis* is of the *Polysiphonia*-type and differs from that of the Pacific North American *Farlowia* species which possess upright gametophytes and crustose tetrasporophytes. These results suggest that taxonomic revision of the genus is needed.

*Key Index Words:* Cryptonemiales; Dumontiaceae; Farlowia; *F. irregularis*; life history; Rhodophyta; taxonomy.

*Tetsu Shimizu and Michio Masuda, Department of Botany, Faculty of Science, Hokkaido University, Sapporo, 060 Japan.*

紅藻ニセカレキグサ *Farlowia irregularis* (カクレイト目リュウモンソウ科) は YAMADA (1933) によって南千島国後島と北海道厚岸を生育地として記載された。北海道大学理学部標本室に保管されている基準標本 (SAP 14034, YAMADA 1933, pl. XI) の産地は厚岸である。その後、本種は南サハリン (TOKIDA 1954), ウラジオストック (舟橋 1966) および北海道の北見枝幸から知床半島, 根室半島を経て日高に至る沿岸 (川井・黒木 1982, 黒木ら 1979, 三上 1957) に生育することが報告されている。この分布域は MICHANEK (1979) によって区分された冷温帯に含まれる。本種

の雄性配偶体に関する報告はないが、雌性配偶体は TOKIDA (1954) と三上 (1957) によってそれぞれ南サハリンと日高から、四分胞子体は舟橋 (1966) によってウラジオストックから報告されている。これらの報告はニセカレキグサの生活史がイトグサ型であることを示唆している。しかしながら、本属の北米太平洋沿岸に生育する3種, *Farlowia compressa*, *F. conferta* および *F. mollis* の生活史は盤状の四分胞子体をもつカギケノリ型であることが最近報告されている (DECEW and WEST 1981)。ニセカレキグサの生活史が前述した報告から想定しうるようにイトグサ型

であるのか、あるいは北米太平洋沿岸産の種と同じカギケノリ型を示すのかを確認する必要がある。本種の type locality である厚岸で定期的な標本採集を行い、得られた標本の観察および室内培養を行って、生活史を調べた結果を報告する。

## 材料と方法

1976年4月から1977年8月にかけて北海道東岸の厚岸ではほぼ2ヵ月ごとに定期的な採集を行い、多数のニセカレキグサの標本を得た。観察は生体材料を用いて行い、必要に応じて10%ホルマリン海水液で固定しコトンプルーで染色した。腊葉標本は北海道大学理学部標本室 (SAP 043079-043091) に保管されている。

培養材料は1977年4月7日に厚岸で採集した二分孢子体である。二分孢子の培養を MASUDA (1973) によって記述されている方法によって最初に 10°C 16時間明期8時間暗期で行った。2ヵ月後に直立体の枝から切り取った先端部の培養を 5°C, 10°C, 15°C の16時間明期8時間暗期ならびに8時間明期16時間暗期の6条件 (光源は白色蛍光灯, 照度は 2000-2500 lux の培養庫) で行った。

## 結 果

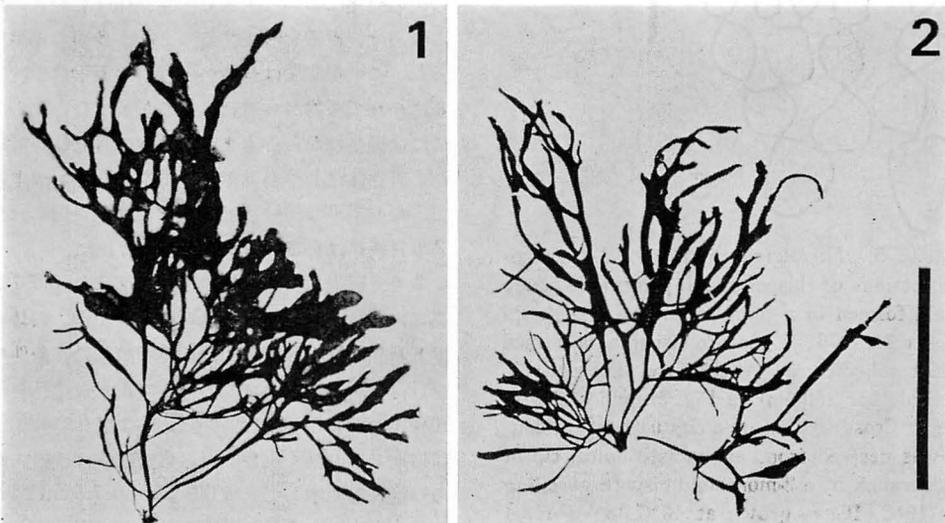
### 天然産の個体の観察

ニセカレキグサは潮間帯下部の岩上に生育しており、

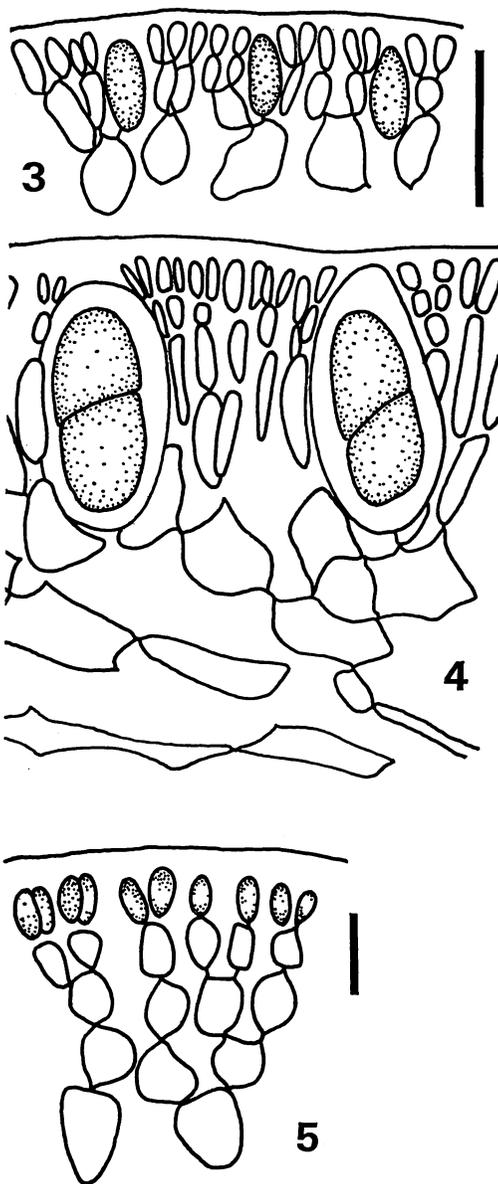
1年中直立体がみられる。YAMADA (1933) によって記載されているように、不規則な分枝をする数本の直立体が同一の基部組織から生じる。若い直立体の先端部の表面観 (Fig. 9) で1個の半球形の頂端細胞が観察されるように直立体の内部構造は単軸型である。厚岸で行ったほぼ2ヵ月ごとの定期的な採集で、雌性配偶体と孢子体が生殖器官を形成する時期およびその後の直立体の生長様式が明らかになった。しかしながら、雄性配偶体のそれらについては不明である。

造果枝と助細胞枝を形成した雌性配偶体は8月、10月および12月に、嚢果を形成したそれは2月と4月に採集された。造果枝と助細胞枝は藻体の上部の枝に形成され、その枝においては求基的に形成される。造果枝、助細胞枝および果孢子体の発達過程は三上(1957)の記載したそれと一致する。成熟した嚢果は髄層中に散在し、直径 0.5-1 mm の球状で肉眼で識別できる (Fig. 1)。果孢子は4月下旬に放出され、平均直径 43.4  $\mu\text{m}$  (標準偏差  $\pm 6.6$ , 測定数400個) の球形で濃赤色を呈する。果孢子を放出した部分の枝の組織は崩壊して流出する。6月には枝の残った部分の最上部から多数の再生枝が発出する。

生殖器官を形成した孢子体は、8月から4月にかけて採集された (Fig. 2)。孢子嚢原基は皮層を形成する細胞枝の末端から3個目の細胞の側枝として形成される (Fig. 3)。孢子嚢原基は藻体の上部の枝に求基的に形成され、10月から12月にかけて分裂しないで生長する。10月には 25-43  $\mu\text{m}$   $\times$  15-23  $\mu\text{m}$  の大きさで



Figs. 1-2. *Farlowia irregularis*. 1. A cystocarpic plant collected at Akkeshi on April 6, 1977 (SAP 043085); 2. A bisporangial plant collected at Akkeshi on February 2, 1977 (SAP 043079). Scale bar (5 cm) in Fig. 2 applies also to Fig. 1.



Figs. 3-5. *Farlowia irregularis*. 3-4. Longitudinal sections of bisporangial plants: 3, young sporangia formed in a plant collected at Akkeshi on October 24, 1976; 4, mature bisporangia formed in a plant collected at Akkeshi on February 3, 1977. Scale bar ( $50\ \mu\text{m}$ ) in Fig. 3 applies also to Fig. 4; 5. Cross section of a cultured male plant, which was derived from an excised apical tip of a single branch of a 2-month-old bispore germling kept at  $10^\circ\text{C}$ , 16: 8, grown at  $10^\circ\text{C}$ , 8: 16 for 4 months. (Scale bar= $10\ \mu\text{m}$ )

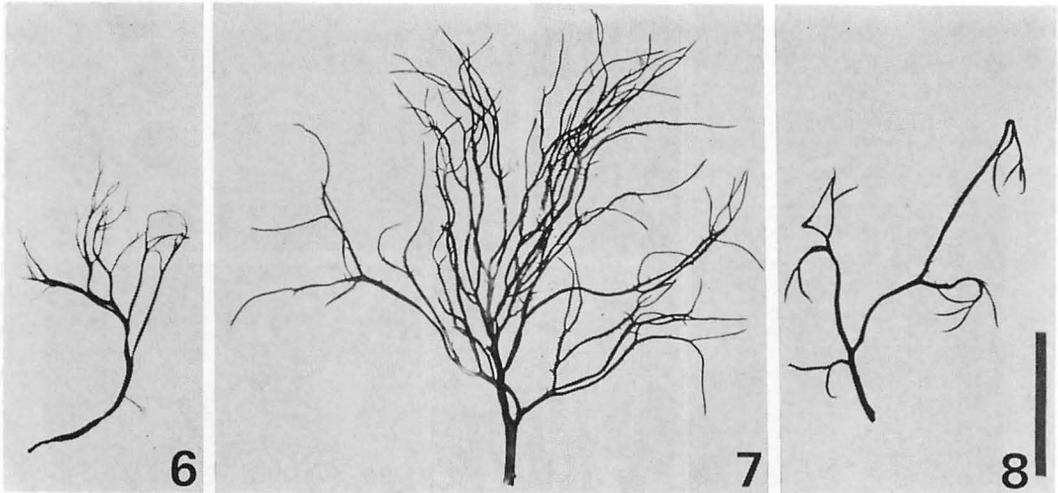
12月には  $38-55\ \mu\text{m} \times 20-30\ \mu\text{m}$  である。2月に長軸に対し垂直にまたはやや斜めに1回分裂するが、その後は分裂しないで二分胞子を4月上旬に放出する (Figs. 11-12)。二分子に分裂した胞子囊の大きさは  $73-103\ \mu\text{m} \times 35-50\ \mu\text{m}$  である (Figs. 4, 10)。胞子体は胞子囊群を形成することなく、散在した二分胞子囊を形成するので外観では未成熟体と区別できない。胞子を放出した枝の部分は雌性配偶体と同様に流失し、5月から6月にかけて残った部分の最上部から多数の再生枝が発出する。

再生枝は叢生して生じるのが特徴で、YAMADA (1933) の原記載にある “branches in the upper part of the frond often fasciculate” に一致する。本種の基準標本 (SAP 14034, YAMADA 1933, pl. XI) の観察結果、YAMADA によってこのように記載された部分の枝は正常な分枝によるものではなく、再生枝が集合して形成されていることが確認された。

#### 培養実験

胞子体からの二分胞子は2個連なった状態で放出されて (Fig. 11) 放出後に分離する。胞子は平均直径  $49.6\ \mu\text{m}$  (標準偏差  $\pm 6.8$ , 測定数510個) の球形で (Fig. 12), 濃赤色を呈している。二分胞子は最初  $10^\circ\text{C}$  の16時間明期8時間暗期の下で培養された。胞子は直接盤状型 (猪野 1947) の発生を行い、1週間後に3~5本の透明な毛が発出されているのが観察された。その後の発達において大部分の発芽体は放射状に発達する縁辺分裂組織を形成することなく多層の細胞塊となった。この細胞塊は基物への付着が不十分で、生長するにつれて基物から離れるものが多くなった。3週間後には細胞塊から1本または2本の直立体が形成された。直立体は一つの半球形の頂端細胞をもつ単軸構造で、やや扁平な円柱状で互生または不規則に分枝し、2カ月後には長さ  $1.0-2.9\ \text{cm}$  になった。

2カ月経過した直立体の枝の先端部を  $0.5-1\ \text{cm}$  の長さに切断して  $5^\circ\text{C}$ ,  $10^\circ\text{C}$  および  $15^\circ\text{C}$  の16時間明期8時間暗期と8時間明期16時間暗期の6条件で培養を行った。直立体は全ての条件で正常な生長を行い、 $10^\circ\text{C}$  の8時間明期16時間暗期および16時間明期8時間暗期でより早く生長した。培養個体は枝の先端部からの培養を開始して3カ月後に  $4.0-7.5\ \text{cm}$  になり天然産のそれによく似た形態を示した (Fig. 6)。この時期に  $10^\circ\text{C}$  8時間明期16時間暗期で雌性配偶体が成熟し、不動精子を放出した (Figs. 7, 13)。精子囊形



Figs. 6-8. *Farlowia irregularis*. Cultured gametophytes derived from excised apical tips of branches of 2-month-old bispore germlings grown at 10°C, 16: 8. 6. A vegetative gametophyte maintained at 10°C, 16: 8 for 4 months after the excision; 7-8. Fertile gametophytes, a male plant (7) and a female plant (8) both of which were grown at 10°C, 8: 16 for 4 months after the excision. Scale bar (2 cm) in Fig. 8 applies also to Figs. 6-7.

成に先立って精子嚢母細胞が皮層細胞から斜めに切り出される。精子嚢は精子嚢母細胞の頂端に多くの場合2個まれに1個形成される (Fig. 5)。精子嚢は楕円体で  $5-7 \mu\text{m} \times 3-4 \mu\text{m}$  の大きさであり (Fig. 5)、色素体は認められなかった。

枝の先端部からの培養後4カ月で雌性配偶体が10°C, 8時間明期16時間暗期の条件で成熟し (Fig. 8), 造果枝 (Fig. 16) と助細胞枝 (Figs. 14-15) を形成した。造果枝と助細胞枝は皮層最下部の細胞から形成され (Fig. 14), 造果枝の細胞数は8-11 (Fig. 16), 助細胞枝のそれは10-16 (Fig. 15) であった。雌雄の配偶子を受精させ, その後の発達過程を調べるために雌雄の配偶体を同一の大形シャーレ (12 cm  $\times$  10 cm, 培養液 800 ml) に移して3カ月間培養を行った (最初の1カ月間は1日1回スターラーで培養液を攪拌した) が果孢子体は形成されなかった。

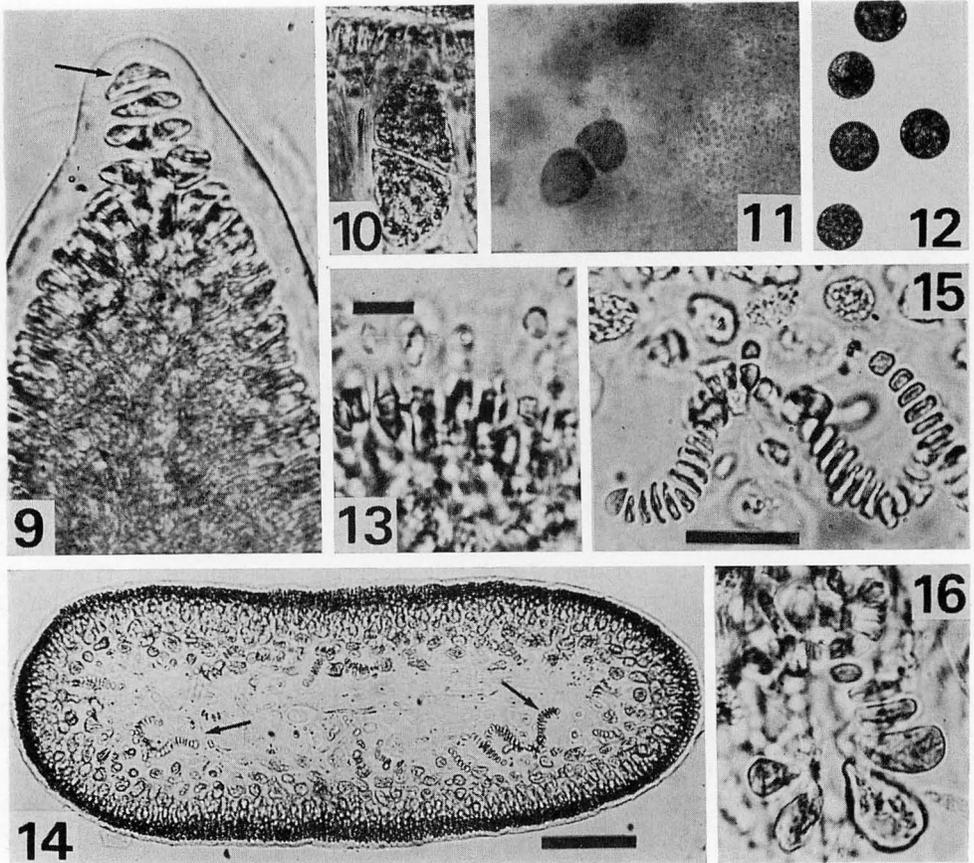
5°C ならびに 15°C の16時間明期8時間暗期と8時間明期16時間暗期および 10°C の16時間明期8時間暗期の条件では, 枝の先端部からの培養を6カ月間続けたが, いずれの個体にも生殖器官は形成されなかった。

## 考 察

ニセカレキグサの雌性配偶体と孢子体の生殖器官は, ともに夏に形成を開始し, 秋から冬にかけて発達し,

早春に果孢子または二分孢子 の放出を行う。これは TOKIDA (1954) が南サハリンの標本で9月に助細胞枝, 12月に若い嚢果をもつ雌性配偶体を報告したことも一致する。このように生殖器官の形成開始から孢子放出までの期間が長いことがニセカレキグサの生物季節の特徴である。リュウモンソウ科と同じく冷温帯に生育するリュウモンソウ属 *Dumontia* (TOKIDA *et al.* 1964, KILAR and MATHIESON 1978) とアカバ属 *Neodilsea* (TOKIDA 1943, MASUDA 1973) では生殖器官形成から孢子放出までの期間が短い。それに対して, オキツバラ属 *Constantinea* では非常に異なった生物季節が報告されている。雌雄配偶子の受精は春に行われ, 夏季休眠を経て, 嚢果は秋の終りから冬にかけて成熟して果孢子を放出する (LINDSTROM 1981)。四分孢子嚢が形成される時期については記述されていないので, 四分孢子体が同様な生物季節を示すか否かは明らかではない。ニセカレキグサにおいては休眠期は認められず, 夏に形成された生殖器官は徐々に生長する。その要因を今後詳しく調査する必要がある。

本藻の孢子体は二分孢子嚢を形成することによって特徴づけられる。二分孢子嚢は真正紅藻綱において *Acrochaetiaceae*, テングサ科, サンゴモ科, およびイギス科で報告されている (GUIRY 1978, for review)。これらの二分孢子嚢には単核二分孢子と二核二分孢子を形成するものがみられる (BAUCH 1937)。SUNESON



Figs. 9-16. *Farlowia irregularis* 9. Apical portion of a young plant collected at Akkeshi on June 29, 1976, showing a single dome-shaped apical cell (arrow); 10. Cross section of a bisporangial plant collected at Akkeshi on April 6, 1977, showing a mature bisporangium; 11. A pair of bispores released on thallus surface; 12. Bispores; 13. Cross section of a 7-month-old male plant grown at 10°C, 8:  $\bar{16}$  for 4 months after the excision. (Scale bar=10  $\mu$ m); 14. Cross section of a female plant grown at 10°C, 8:  $\bar{16}$  for 4 months after the excision, showing auxiliary cell branches (arrows) which issue from the innermost cells of the cortical layer; 15. Auxiliary cell branches; 16. A carpogonial branch. Scale bar (100  $\mu$ m) in Fig. 14 also applies to Figs. 11-12. Scale bar (30  $\mu$ m) in Fig. 15 applies also to Figs. 9-10 and 16.

(1950) は後者の形成時には減数分裂が行われるが、前者の形成にはそれがともなわないことを細胞学的に証明した。サンゴモ科のイボモカサ *Fosliella farinosa* と *Dermatolithon litorale* の単核二分胞子の培養実験で、それらが二分胞子体世代を繰り返すことが示されている (CHAMBERLAIN 1977, SUNESON 1982)。一方、*Gardneriella tuberifera* (ミリン科) の二核二分胞子は配偶体世代に生長することが確認されている (GOFF 1981)。ニセカレキグサの二分胞子は核の数が確認されていないが、培養実験で雄性配偶体または雌性配偶体に生長したので、*Gardneriella tuberifera* と同じ減数分裂によって形成された二核

二分胞子 (GOFF 1981) と考えられる。なお1981年1月17日に採集した網走産のニセカレキグサでは不規則に十字状に分裂した四分胞子嚢がみられた (未発表)。本種には二分胞子嚢と四分胞子嚢を形成する異なった個体群が存在することが予想される。この問題については今後異なった生育地から多くの個体群を得て解析する必要がある。

天然産の個体の調査と培養実験の結果から厚岸産のニセカレキグサは雌雄異株の配偶体と同形の直立した二分胞子体をもつことが明らかになり、その生活史は基本的にイトグサ型と同じである。この生活史型は北米太平洋岸の *Farlowia* 属3種、*F. compressa*, *F.*

*conferta* および *F. mollis* で報告された直立する配偶体と殻状の四分胞子体をもつ型 (DECEW and WEST 1981) とは異なる。ところが、*F. conferta* では直立体に四分胞子嚢が形成されることも報告されている (ABBOTT 1968)。真正紅藻綱には同一属内の種によって、あるいは同一種においても個体群によって異なった生活史型を示す例がいくつか知られている (UMEZAKI 1977, for review)。生活史型の違いを、ただちに属あるいは種の区別とすることには問題があると思われる。ニセカレキグサと北米太平洋岸の *Farlowia* 属3種は藻体の内部構造、雌雄生殖器官の形態および果胞子体の発達過程において極めて類似している (三上 1957, ABBOTT 1962, 1968)。四分胞子嚢が直立体に形成される個体群があるとされる *F. conferta* (ABBOTT 1968) においては、さらに多くの個体群でその生活史が調べられるべきである。*Farlowia* 属の分類学的改訂はその詳細が明らかにされてから行われるべきと筆者らは考える。

本稿のご校閲を賜った北海道大学理学部黒木宗尚教授に深謝申し上げる。標本採集にご協力戴いた北海道大学理学部厚岸臨海実験所の方々に御礼申し上げます。

#### 引用文献

- ABBOTT, I. A. 1962. Structure and reproduction of *Farlowia* (Rhodophyceae). *Phycologia* 2: 29-37.
- ABBOTT, I. A. 1968. Studies in some foliose red algae of the Pacific coast. III. Dumontiaceae, Weeksiaceae, Kallymeniaceae. *J. Phycol.* 4: 180-198.
- BAUCH, R. 1937. Die Entwicklung der Bisporen der Corallinaceen. *Planta* 26: 365-390.
- CHAMBERLAIN, Y. M. 1977. Observations on *Fosliella farinosa* (LAMOUR.) HOWE (Rhodophyta, Corallinaceae) in the British Isles. *Br. phycol. J.* 12: 343-358.
- DECEW, T. C. and WEST, J. A. 1981. Investigations on the life histories of three *Farlowia* species (Rhodophyta: Cryptonemiales, Dumontiaceae) from Pacific North America. *Phycologia* 20: 342-351.
- 舟橋説往 1966. ウラジオストック及びその付近の海藻。藻類 14: 127-145.
- GOFF, L. J. 1981. The role of bispores in the life history of the parasitic red alga, *Gardneriella tuberifera* (Solieriaceae, Gigartinales). *Phycologia* 20: 397-406.
- GUIRY, M. D. 1978. The importance of sporangia in the classification of the Florideophyceae, p. 111-144. In D. E. G. IRVINE and J. H. PRICE (ed.), *Modern approaches to the taxonomy of red and brown algae*. Academic Press, London.
- 猪野俊平 1947. 海藻の発生。北隆館, 東京。
- 川井浩史・黒木宗尚 1982. 北海道オホーツク海沿岸の海藻相。環境科学 (北海道大学) 5: 79-90.
- KILAR, J. A. and MATHIESON, A. C. 1978. Ecological studies of the annual red alga *Dumontia incrassata* (O. F. MÜLLER) LAMOUROUX. *Bot. Mar.* 21: 423-437.
- 黒木宗尚・山田家正・増田道夫 1979. 知床半島東岸ラウス海域の海藻相とその植生。羅臼漁協。
- LINDSTROM, S. 1981. Female reproductive structures and strategy in a red alga, *Constantinea rosa-marina* (GMELIN) POSTELS et RUPRECHT (Dumontiaceae, Cryptonemiales). *Jap. J. Phycol.* 29: 251-257.
- MASUDA, M. 1973. *Neodilsea crispata*, a new species of red algae (Cryptonemiales, Rhodophyta). *J. Jap. Bot.* 48: 36-48.
- MICHANEK, G. 1979. Phytogeographic provinces and seaweed distribution. *Bot. Mar.* 22: 375-391.
- NAGAI, M. 1941. Marine algae of the Kurile Islands. II. *J. Fac. Agr., Hokkaido Imp. Univ.* 46: 139-310, pl. IV-VI.
- 三上日出夫 1957. 紅藻ニセカレキグサ及びアカバに於ける雌性生殖器官の発達について。藻類 5: 14-20.
- SUNESON, S. 1950. The cytology of the bispore formation in two species of *Lithophyllum* and the significance of the bispores in the Corallinaceae. *Bot. Not.*, 1950: 429-450.
- SUNESON, S. 1982. The culture of bisporangial plants of *Dermatolithon litorale* (SUNESON) HAMEL et LEMOINE (Rhodophyta, Corallinaceae). *Br. phycol. J.* 17: 107-116.
- TOKIDA, J. 1943. On the so-called *Dilsea edulis* of Japan. *Bot. Mag. Tokyo* 57: 93-97.
- TOKIDA, J. 1954. The marine algae of Southern Saghalien. *Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ.* 2: 1-264, pl. I-XV.
- TOKIDA, J., KOMATSU, S. and KANEKO, T. 1964. Studies on the reproductive organs of red algae. IV. On *Dumontia simplex* COTTON. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, 15: 63-68, pl. I-III.
- UMEZAKI, I. 1977. Life histories in the Florideophyceae and their evolution. *Acta Phytotax. Geobot.* 28: 1-18.
- YAMADA, Y. 1933. Notes on some Japanese algae V. *J. Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ., Ser. V* 2: 277-285, pl. X-XIII.