

カワノリ及びその近縁種の形態学的観察

岩 本 康 三

東京水産大学水産植物学教室 (108 東京都港区港南 4-5-7)

IWAMOTO, K. 1984. Morphological observations on *Prasiola japonica* YATABE and related species (Chlorophyta, Prasiolales). Jap. J. Phycol. 32: 269-278.

Leafy thalli of *Prasiola japonica* YATABE collected from many localities in Japan were very variable in external appearance, and they were classified into four types: Standard-type, Narrow-type, Broad/Fold-type and Broad-type.

In summer the thalli may vegetatively propagate themselves by the fertile cells detached from the margins of thalli. Frequently they are in the state of divided into two. And naked aplanospore reported by FUJIYAMA has not been found in the present observation. It is noticeable that a few juvenile thalli showing the detachment of short threads and small fragments composed of several rows of cells were also found in July.

The gametangia formation on thalli collected from the most localities was observed in late autumn, but on those from a few localities the formation was observed in midsummer.

On the specimens of five freshwater species of *Prasiola* the morphological comparison was carried, especially *P. japonica* was compared with *P. mexicana* collected in Bolivia and *P. formosana* collected in Nepal.

Key Index Words: aplanospore; cell thread; fertile cell; morphological observation; *Prasiola formosana*; *Prasiola japonica*; *Prasiola maxicana*; *Prasiola nevadensis*. Kozo Iwamoto, Laboratory of Phycology, Tokyo University of Fisheries, Konan 4-5-7, Minato-ku, Tokyo, 108 Japan

カワノリ (*Prasiola japonica* YATABE) の地理的分布調査の際に日本各地で採集したカワノリ葉体を形態学的に調べた結果、外形、大きさ、生殖細胞形成時期などにかかなりの差違が認められた。このことは従来の諸報告からもうかがえたところであるが、外形、大きさに差違はあっても、細胞の形態や配列などを観察した結果、すべてカワノリと同定されるべきものと改めて判断した。

これら多くの葉体の観察結果から、葉体は外形では4型に分類できることのほか、いくつかの形態学上の新知見が得られた。本稿では、これらを整理して述べるとともに、カワノリ葉体の形態学的性質を明確にするため、外国産の淡水産カワノリ4種の液浸又は腊葉標本の観察も行ったので、その結果についても述べる。

材 料 と 方 法

日本各地で採集したカワノリ葉体の生鮮または腊葉

標本と、外国産のものとして、ボリビア産のメキシコカワノリ (*P. mexicana* LIEBMANN, 1977年2月6日 La Paz 北東 30 km の Pongo の Rio Unduavi で多紀保彦氏採取) の乾燥標本、ネパール産タイワンカワノリ (*P. formosana* OKADA, 1975年9月30日海拔 1950 m の Rantang Valley で神谷晴夫氏採取) 及び東京水産大学所蔵の台湾阿里山産のタイワンカワノリ、スイス産 *P. fluviatilis* (SOMMERGELT) ARESCHOU, 北米産 *P. nevadensis* SETCHELL and GARDNER の腊葉標本等を比較観察した。

特に、ネパール産のタイワンカワノリは配偶子嚢を形成していたので、その細胞分裂の様式を確認した。また、本邦産カワノリと外観が似ているメキシコカワノリは、カワノリとの顕著な相違点とされる付着部の構造に留意して観察した。

結 果 と 考 察

1. 外 形

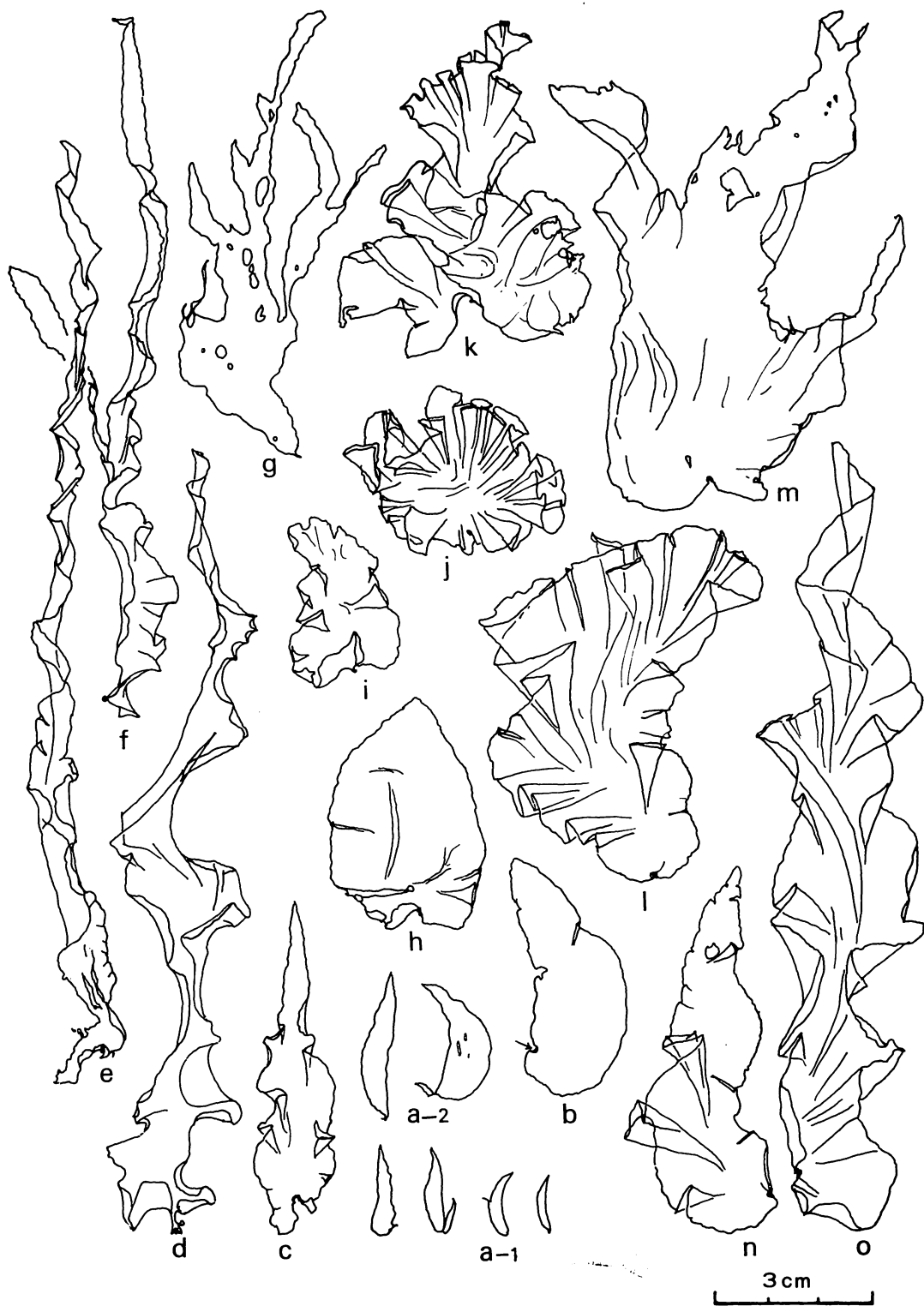


Fig. 1. External forms of dried specimens of *Prasiola japonica* YATABE collected from various localities. a-1, a-2, b, n, o. Standard-type; c~g. Narrow-type; h~l. Broad/Fold-type; m. Broad-type.

カワノリ葉体の外形は生育場所や産地によってかなりの変異が見られる。外形変異の全体像を把握するため、日本各地で採集・作成した腊葉標本の中から、各種形態を代表すると思われるものの輪廓をトレースして示したのが Fig. 1 である。これらの外形は大体次の4型に分けられよう。カワノリ葉体の外形について、次の4型を提唱する。

標準型 (Standard-type): Fig. 1 の a-1, a-2 は多摩川支流日原川に注ぐ倉沢谷で採取された幼体で、体全体が明らかに湾曲している。b, n, o は、生長しているがこの幼体の型とみなせる。日本各地で見られる幼体の外形は、このような形をしていることが多いことから、この型がカワノリの体形の基本と考えられる。なお、カワノリを最初に記載した YATABE (1891) の報文に描かれているものは、まさしくこの型に属するものである。

狭長型 (Narrow-type): Fig. 1c~g は葉幅が狭く、時に分岐も見られる型で、葉体はやや硬く、弾力がある傾向がある。この型の出現頻度は少ない。

広葉ひだ型 (Broad/Fold-type): Fig. 1 h~l がこの型で、葉幅が広く、葉体縁辺部の生長が旺盛なため大きくひだのでる型で、葉体はやや厚い傾向がある。

広葉型 (Broad-type): Fig. 1 m に示した葉体のように幅は広いが、ひだのうち方は弱く、全体の形は様々である。葉体はやや薄い傾向がある。

以上がカワノリ葉体の外形の4型で、季節や生育場所によって体の大きさは様々である。筆者が日本各地で採集したカワノリのうち最大のものは、多摩川支流秋川水系の水ノ戸沢で採取されたもので、体長 21 cm、体幅 6 cm の「標準型」で、岡田 (1938a) によれば体長 1~20 cm とあることからみれば、この程度の大きさが限界であろう。

2. 栄養細胞とその配列

栄養細胞に1個ずつの星形葉緑体があることはカワノリ目の代表的な特徴の一つである。

カワノリの栄養細胞の構造は湯浅 (1940) により詳しく観察され、同氏は *Porphyra* の細胞構造と酷似しているとしている。筆者が徳島県の勝浦川上流八重地で採取したカワノリ葉体の観察結果 (Fig. 2) でも、葉緑体の放射状に出る腕の先端が細胞壁を支えるように見える形態で、このことはうなずける。

ところが、1976年7月東京都青梅市成木川上流で採取したカワノリ葉体を検鏡したところ、Fig. 3 a-2 に示したように、葉体基部の老化した細胞内の葉緑体は、放射状に出る腕の先端は細胞壁内面に届くか届かぬ程

度で、それぞれの先端は尖っていた。

カワノリ属の星形葉緑体の腕の先端が尖っている図は FRITSCH (1935, Fig. 65 D) にあるが、青梅の葉体でも基部以外の細胞や、同時に採取された別の若い葉体の細胞 (Fig. 3 c) では、前記の八重地のものと同様な葉緑体であることから、このような腕部先端が尖った葉緑体の出現は、細胞の age や栄養条件によると判断される。

また、葉体着器を作る根様系が出る細胞の直上部で細胞が2層となる場合のあることが、静岡県富士養鱒試験場構内で採取 (1963年6月) された幼体基部で観察された (Fig. 10 f)。この2層部は細胞の配置から見て、もとは1層に並んでいた細胞が分割して出来たとみなせる。したがって、この現象は、葉体の生長に伴って、やがて根様系を発生させる前の段階といえよう。

3. 生殖細胞の形成

YABE (1932)、右田 (1948 a, b)、藤山 (1949 a, b)、FUJIYAMA (1955) の諸研究により、カワノリの生殖や生活様式はほぼ明らかとなった。

配偶子の形成期: 数年間の実地調査を重ねた多摩川水系での観察結果では、8月、9月の候に配偶子嚢を形成している葉体を見ることはなかった。このことは、カワノリの有性生殖を最初に発見・報告した YABE (1932) の日光地方の記載と一致している。しかし、右田 (1948a) は菊池川で、藤山 (1949a) は多摩川の三ツ沢で、それぞれ8月から栄養細胞が配偶子嚢への分裂をはじめることを見ている。

夏季に配偶子嚢が形成されることは、滋賀県芹川や同県ヶ井養鱒場で1976年8月上旬に採取されたもので、また、栃木県大綱付近くで1975年9月上旬に採取されたもので観察されている。

このように産地によって配偶子嚢形成時期にかなりの差がみられることについては、FRIEDMANN (1964, 1969) が海産の *P. stipitata* ŠUHR の葉体に、不動胞子が形成されるか、減数分裂を行って配偶子が形成されるかは葉体の着生部位、季節、生育地の緯度などの違いによって決定されると報告している。カワノリ葉体に配偶子嚢出現の遅速にかかわる環境要因は明らかではないが、基盤での着生部位は、細胞の成熟とかかわりのある光周性を考えれば重要と思われる。その他、産地による何らかの特異性もあるかも知れない。

不動胞子と分離小葉片: YABE (1932)、右田 (1948a, b)、藤山 (1949a)、FUJIYAMA (1955) はカワノリに有性生殖が存在することを報告したが、DREW and

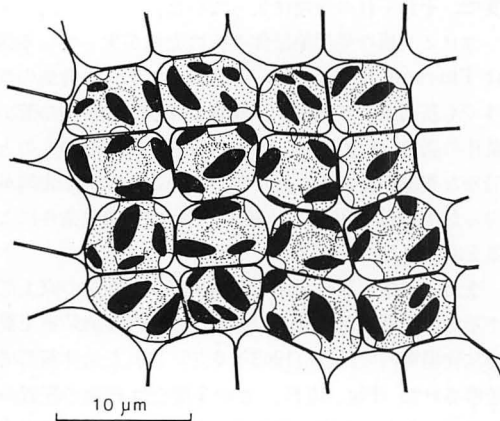


Fig. 2.

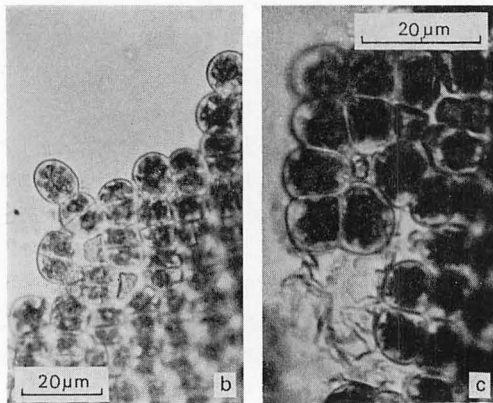
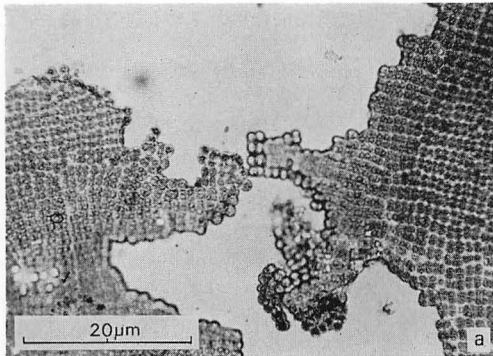


Fig. 4.

FRIEDMANN (1957) が *P. stipitata* に配偶子が生ずることを報ずるまでは、西欧の研究者は有性生殖を疑っていた。

一方、孢子、不動孢子、アキネート、Thallusstücke などと呼ばれるものによる無性生殖は外国種のもので古くから知られていた。この無性生殖については、カワノリの場合、葉体外縁の細胞が、細胞壁から抜け出

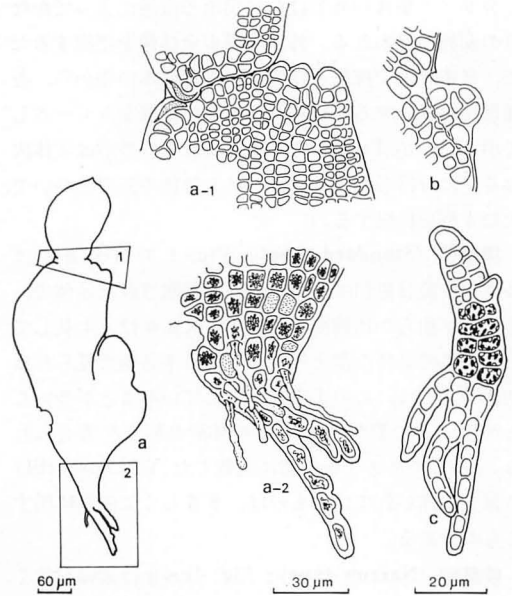


Fig. 3.

Fig. 2. Surface view of the vegetative cells of *P. japonica* showing the axile chloroplasts like as those of *Porphyra*.

Fig. 3. Juvenile thalli of *P. japonica*. a. External form with the adventitious separations; a-1. Separated part of thallus; a-2. Basal part of thallus, showing the cells with the axile chloroplasts issuing the tapering processes; b. Extrusion of a sprout from the margin of thallus; c. A juvenile thallus composed of the cells with normal axile chloroplasts.

Fig. 4. Detachment of fertile cells from thallus margin of *P. japonica*. a. General aspect; b. Several cells of fertile ones are divided into two; c. Spaces caused by the detachment of fertile cells.

す裸の不動孢子 (aplanospore) によって行われていることが藤山 (1949b) によって報告された。

しかし、今回の一連の観察では、葉体外縁部から細胞壁をつけたまま細胞が離脱することが普通に観察された。

即ち、Fig. 4 は多摩川水系の川苔谷で採取された葉体で、その周縁部の葉体外皮 (三輪 1934; TAKEDA

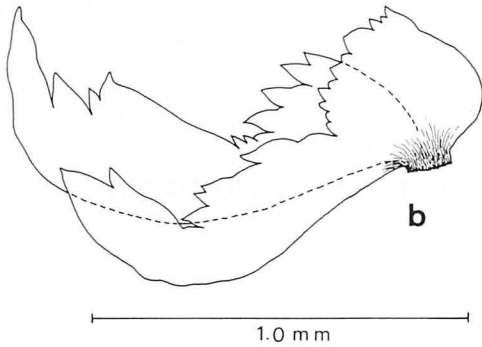
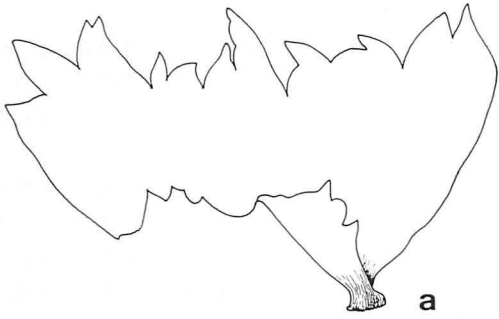


Fig. 5.

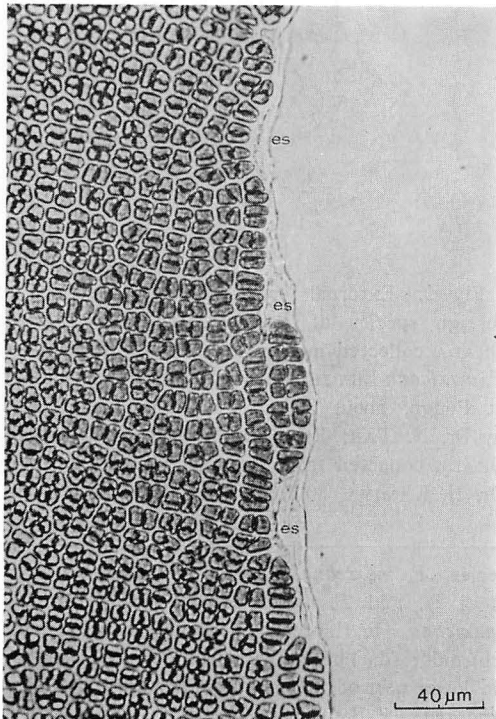


Fig. 7.

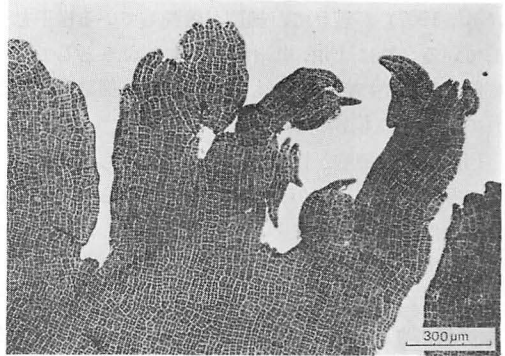


Fig. 6.

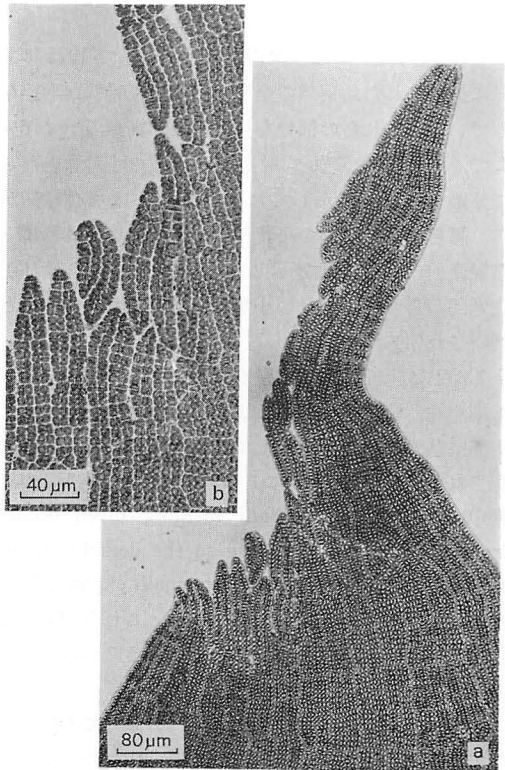


Fig. 8.

Fig. 5. Two juvenile thalli of *P. japonica* showing peculiar appearance caused by the detachment of cell threads and small fragments.

Fig. 6. Appearance of the upper part of juvenile thallus shown in Fig. 5.

Fig. 7. A cell thread composed of two rows of cells and several empty spaces (es) caused by the detachment of cell threads in *P. japonica*.

Fig. 8. Formation of the cell threads and the small fragments in *P. japonica*. a. Showing an apical part of juvenile thallus; b. More magnified figure.

et al. 1967) が破れて、細胞が離脱している様子を示している。特に Fig. 4b では分離しようとしている細胞は明らかに細胞壁をもち、しかも、細胞が2分されているものもあることがわかる。

Fig. 4c は細胞が抜け出したあとを示しているが、この写真では、細胞が裸の原形質体となって抜け出したあとか、細胞壁をまとものまま抜け出したあとかは明らかでない。

いずれにしても、本邦特産のカワノリでも、藤山により報告された裸の不動孢子 (aplanospore) による繁殖とは別に、外国種に普通に見られるとされる細胞壁でつまれた細胞の離脱による繁殖が行われている可能性は極めて高いといえよう。

さらに、Fig. 5 は多摩川水系の倉沢谷で 1975 年 7 月に採取された幼葉体の全形で、極めて特殊な形態をしている。これらの部分を拡大した写真が Figs. 6~8 で、Fig. 6 は葉体が縁辺から多数の小葉片となって分離することを示しており、Fig. 7 は葉体縁辺から、恐らく 2 列細胞の小葉片が離脱した痕跡 3 箇所と離脱直前のもの 1 個を示している。Fig. 8 は葉体が先端部から多数の細長い小葉片に分解されていく姿と判断され興味深い。

しかし、上記の葉体周縁から離脱する細胞壁をもった細胞や、葉体を分解するように離脱する小葉片が、実際に基盤に着生・生長していく過程は残念ながら確認されていない。FRITSCH (1935) のカワノリ目の記載中に "In the leafy thalli budding often occurs from the margins, leading to the detachment of single cells, short threads, or small expanses" とあることから、本邦産のカワノリも、これら細胞や小葉片による栄養繁殖を行っているともみるのが自然であろう。

なお、本邦のカワノリが小葉片に分離して繁殖するのではないかということは、岐阜県北山村のカワノリで推測されていたとの記録がある (東 1926b)。

なお、Fig. 3a, a-1 は葉体が偶発的に分割していると判断される葉体像で、これと似た像は KNEBEL (1935) の *P. velutina* (LYNGBYA) WILLE に見る

ことができる。

以上のように本邦特産のカワノリも外国種に知られているいくつかの栄養繁殖を行っている可能性が高いが、外国種で記載されているアキネートが形成される形跡は全く見出せなかった。

カワノリ葉体が、このように、個々の細胞に分離したり、あるいは小葉片に分解していく性質は、カワノリは多細胞植物とはいえ、それを構成する細胞は個々の独立性が極めて高いことを物語っているといえる。したがって環境条件によっては体形の変化もあろう。

カワノリ葉体が小葉片を分離することと関連して HOLLENBERG (1958) によって記載された紅藻の *Smithora naiadum* (ANDERSON) HOLLENBERG が注目される。即ち、*Smithora* はその葉体縁辺に生ずる "deciduous sori" と称される小体が分離する栄養繁殖を行っている。

4. 外国産淡水性カワノリ属植物との比較

本邦産カワノリの形態的性質を明確に把握するため、

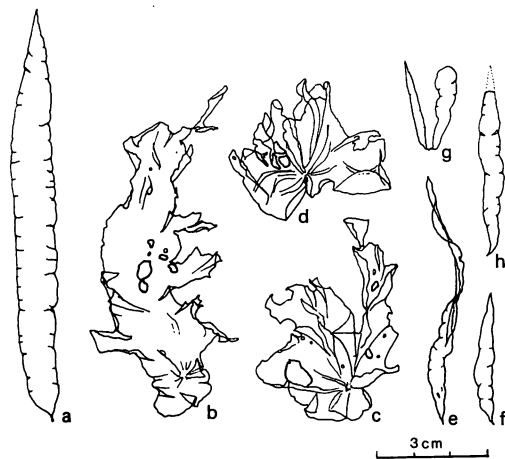
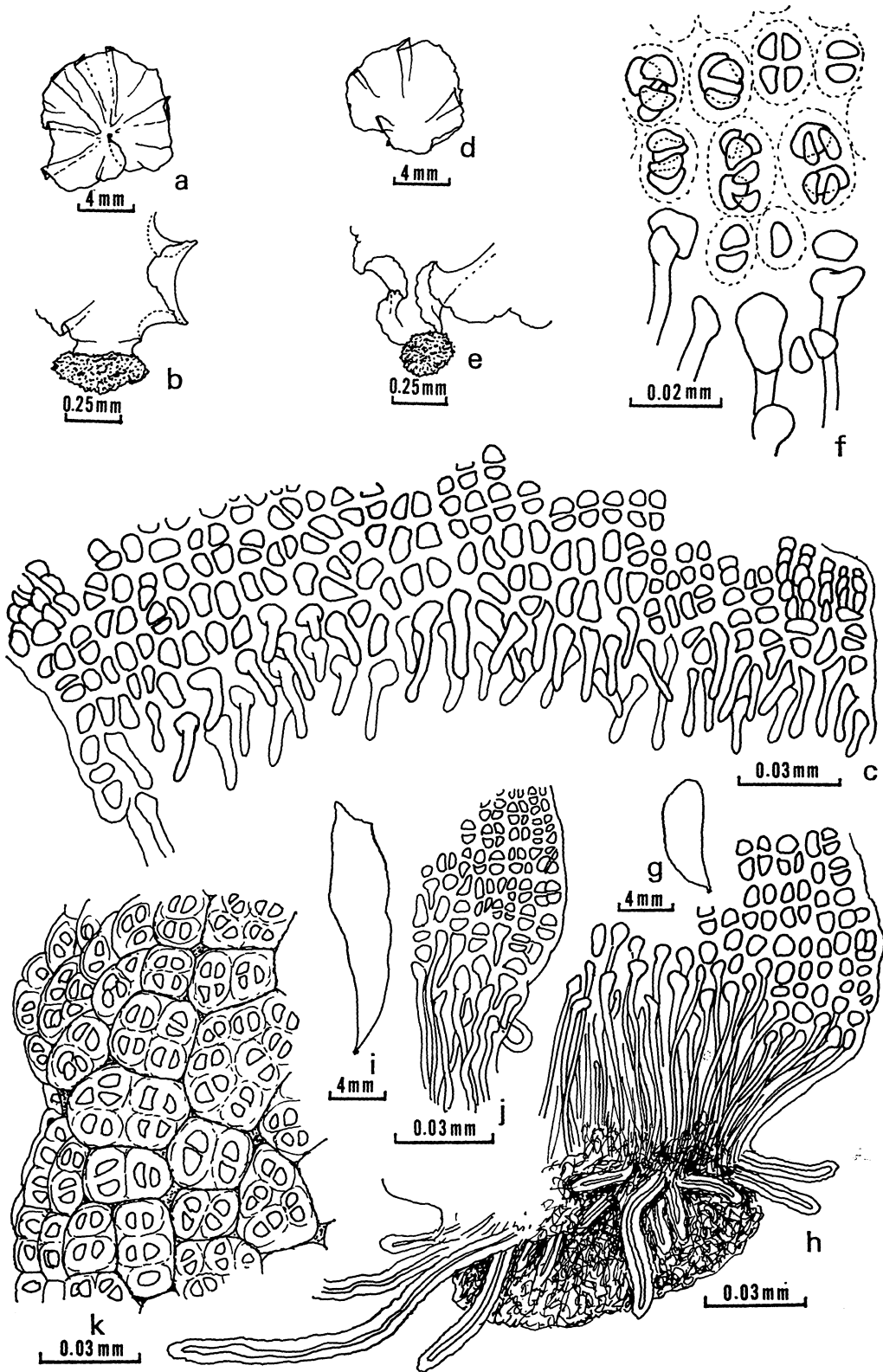


Fig. 9. External forms of dried specimens of foreign species of *Prasiola*. a. *P. formosana* OKADA collected in Taiwan, Oct. 26, 1936; b~d. *P. mexicana* LIEBMANN collected from Rio Unduavi at Pongo, about 30 km N.E. of La Paz, Bolivia, by Dr. N. TAKI, Feb. 6, 1977; e~h. *P. formosana* OKADA collected from Rantang Valley, Nepal, by Dr. H. KAMIYA, 30, 1975.

Fig. 10. Morphological comparison among four species, *P. mexicana* collected in Bolivia (a~c), *P. japonica* (d~h), *P. formosana* collected in Nepal (i, j), and *P. nevadensis*, co-type specimen, W.A. SETCELL, No. 657. a. Young thallus of *P. mexicana*, b. Hapteron of ditto; c. Magnified upper part of the hapteron, showing many short rhizoids; d. Young thallus of *P. japonica*. e. Hapteron of ditto; f. Showing two layered of cells in lower part of ditto; g. Other young thallus; h. Hapteron bounding many long rhizoids; i. *P. formosana*; j. Basal part of thallus; k. Surface view of the vegetative cells of *P. nevadensis*.



外国産淡水性カワノリ属植物4種(材料と方法の項参照)と外形や細胞の形状を比較した。

カワノリとメキシコカワノリとの比較: この兩種は *Prasiola* としては最も大型で、外形もよく似ている。そのため、YENDO (1915) はカワノリの学名 *P. japonica* をメキシコカワノリ (*P. mexicana*) の synonym としたこともある。しかし兩種は生殖細胞の点と付着器の構造とに著しい差があることが記載されている。

メキシコカワノリの付着器については JESSEN (1848) によって極めて不完全ではあるが図が残されているのみである。

多紀氏によって採取されたボリビア産のメキシコカワノリは、Fig. 9b~d に示したように、葉体基部は臍状を呈し、幅広く、縁辺が著るしくひだをうった形状をしている。外観のみでは、カワノリの「広葉ひだ

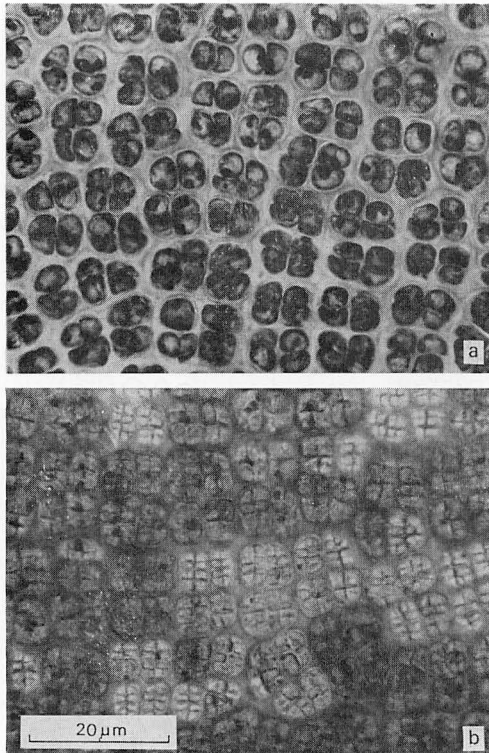


Fig. 11.

Fig. 11. Surface views of *P. formosana* collected in Nepal. a. Showing the arrangement of vegetative cells; b. Showing male and female gametangia groups.

Fig. 12. Features of the vegetative cells and gametangia of *P. formosana* collected in Nepal, a. Surface view of the arrangement of vegetative cells; b, c. Surface views of tessellately arranged male and female gametangia; d. Cross section view of thallus, showing female gametangia divided into $a/2 \cdot b/2 \cdot c/4$; e. Cross section view of thallus, showing male gametangia divided into $a/4 \cdot b/4 \cdot c/8$.

型」とは肉眼で識別困難である。

Fig. 10d~h はカワノリの幼体とその基部、Fig. 10a~c はメキシコカワノリである。前者は YATABE (1891) に示されているように、葉体基部の多数の細胞から、それぞれ根様糸が体内をぬって下方へ伸び、これらが集って付着器を形成している。これに対して後者では、横臥する葉体基部を構成している細胞が、それぞれ比較的短い根様糸を着生基盤におろして葉体を面で固着させている。まさに SETCHELL and GARDNER (1920) にある記述通りであった。

ネパール産カワノリ属植物及びその他: 神谷氏採取のネパール産の外形とその基部を示したのが Fig. 9e~h, Fig. 10i, j である。葉体の外形は基部に向かって狭く楔形をなし、細胞の配列はカワノリと同様に整然としている。また、体下部では基部に向かって細胞の縦列が顕著である。

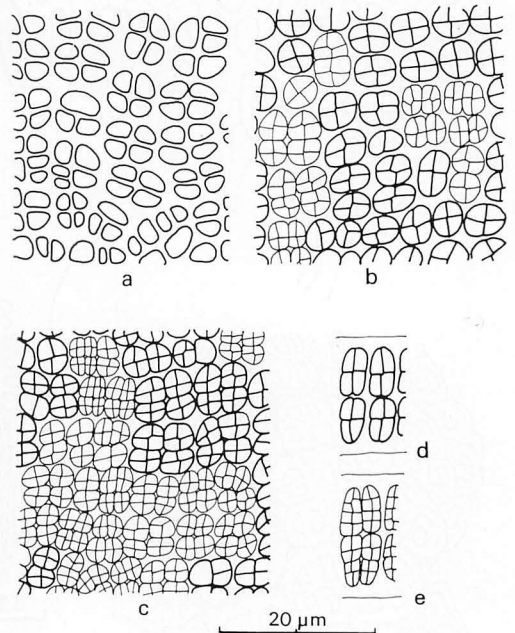


Fig. 12.

細胞の形態は、表面観を Fig. 11a と Fig. 12a に示したが、丸味が強くカワノリとは明らかに異なる。また、葉体の断面観で細胞の丈が高いことが観察された。このような性質はタイワンカワノリ (岡田 1936, 1938a, b), もしくはその変種のチョウセンカワノリ (岡田 1939) の範ちゅうのものともみさせる。

なお、タイワンカワノリは体長 10 cm をこえるものがあり、葉体基部の外形は軽度に臍形をなすことを岡田は述べている。これに対し、ネパール産のものは体長 10 cm をこえるものではなく、入手標本の最大は体長 7 cm, 体幅 0.6 cm で (Fig. 9e), 比較的幅の広いものの基部は若干臍形の傾向を示した。

しかし、岡田がタイワンカワノリとした腊葉の外形 (Fig. 9a) と、岡田 (1939) が示したチョウセンカワノリの外形がかなり不規則であること等を考えると、このネパール産のものは、タイワンカワノリとするのが妥当と考える。なお、このものの付着器はカワノリと同様な構造である (Fig. 10i, j)。

タイワンカワノリやチョウセンカワノリについては未だ配偶子嚢の観察記録がないが、今回のネパール産のタイワンカワノリには雌、雄配偶子嚢群がモザイク状に形成されており、その様子を見ることができた (Fig. 11b; Fig. 12b~e)。雌、雄配偶子嚢群が作りだすモザイク模様はカワノリの場合よりこまかい傾向が認められ、これら配偶子嚢の分裂様式を *Porphyra* の精子嚢と造果器についての HUS (1902) の表示法によって示せば、♀16 ($a/2 \cdot b/2 \cdot c/4$), ♂128 ($a/4 \cdot b/4 \cdot c/8$) となり、藤山 (1949a) のカワノリの場合と同様とみなしてよからう。

タイワンカワノリと外形の似ている *P. fluviatilis* では、葉体を構成している細胞は表面観で比較的大型で、しかも顕著に角ばり、全くタイワンカワノリとは異なる。さらに、*P. nevadensis* の葉体は薄く、しかも脆弱な印象を受けた。細胞の様子は表面観では、原記載 (SETCHELL and GARDNER 1920) の図と同様の 10細胞位までの小ブロックに区画されていることが明らかに認められた (Fig. 10k)。

謝 辞

本報告をまとめるまでに多くの方々、機関のお世話になった。中でも、東京水産大学教官庵谷晃氏、東京都水産試験場奥多摩分場、滋賀県水産試験場の方々、静岡県水産試験場の岩橋義人氏、湯河原町在任の及川盛也氏、また外国産の材料を採集・提供して下さった

秋田大学医学部の神谷晴夫氏、東京水産大学の多紀保彦氏に深甚な感謝の意を表します。

引用文献

- BRAVO, L. M. 1962. A contribution to knowledge of the life history of *Prasiola meridionalis*. *Phycologia*. 2: 17-23.
- BRAVO, L. M. 1965. Studies on the life history of *Prasiola meridionalis*. *Phycologia*. 4: 177-194.
- DREW, K. M. and FRIEDMANN, I. 1957. Occurrence of motile gametes in *Prasiola stipitata* SUHR. *Nature*. 180: 557-558.
- FRIEDMANN, I. 1964. Ecological aspects of the occurrence of meiosis in *Prasiola stipitata* SUHR. *Proc. 4th Int. Seaweed Symp. (Biarritz)* 186-190. Pergamon Press. Oxford, London, New York, Paris.
- FRIEDMANN, I. 1969. Geographical and environmental factors controlling life history and morphology in *Prasiola stipitata* SUHR. *Österr. Bot. Zeit.* 116: 203-225.
- FRIEDMANN, I. 1935. The structure and reproduction of the algae. Vol. 1. Cambridge.
- 藤山虎也 1949a. カワノリの有性生殖と発生について。植雑。62: 25-31.
- 藤山虎也 1949b. カワノリの無性生殖及び其生活史について。植雑。62: 57-62.
- FUJIIYAMA, T. 1955. On the life-history of *Prasiola japonica* YATABE. *J. Fac. Fish. Ani. Husb., Hiroshima Univ.* 1: 15-37.
- 東道太郎 1926. 岐阜県北山村産「かはのり」に就て。水産研究誌。21: 22-24.
- HOLLENBERG, G. J. 1958. *Smithora*, an interesting new algal genus in Erythropeltidaceae. *Proc. Naturalist.* 1: 1-12.
- HUS, H. T. A. 1902. An account of the species of *Porphyra* found on the Pacific Coast of North America. *Proc. Calif. Acad. Sci., 3rd ser. Bot.* 2: 173-239.
- JESSEN, C. F. G. 1848. *Prasiolae generis algarum monographia*. 1-20.
- KNEBEL, G. 1935. *Monographie der Algenreihe der Prasiolales, insbesondere von Prasiola crispa*. *Hedwigia* 75: 1-120, Taf. 1-3.
- 右田清治 1948a. カワノリの生活史に関する研究, 予報—1. 植研誌。22: 33-37.
- 右田清治 1948b. カワノリの生活史に関する研究, 予報—2. 植研誌。22: 90-94.
- 三輪知雄 1940. カハノリ *Prasiola japonica* YATABE の細胞膜に就て。日本学術協会報告。9: 151-156.
- 岡田喜一 1936. 台湾=発見 セラレタかはのりノ一種

- ニ就テ。植研誌。12: 451-459.
- 岡田喜一 1938a. 日本産かほりの科の藻類。植研誌。14: 469-480.
- 岡田喜一 1938b. 台湾かほりの新産地。植研誌。14: 73.
- 岡田喜一 1939. 朝鮮ニ発見セラレタかほりの一種ニ就テ。植研誌。15: 449-452.
- SETCHELL, W. A. and GARDNER, N. L. 1920. Phy-
cological contribution-I. Univ. Calif. Publ.
Bot. 7: 279-324, pls. 21-31.
- TAKEDA, H., NISIZAWA, K. and MIWA, T. 1967.
Histochemical and chemical studies on the cell
wall of *Prasiola japonica*. Bot. Mag. Tokyo.
80: 109-117.
- YABE, Y. 1932. On the sexual reproduction of
Prasiola japonica YATABE. Sci. Pap. Tokyo
Bunrika Daigaku, sect. B. 3: 39-40.
- YATABE, R. 1891. A new Japanese *Prasiola*.
Bot. Mag. Tokyo. 5: 187-189.
- YENDO, K. 1915. Notes on algae new to Japan
III. Bot. Mag. Tokyo. 29: 100-101.
- 湯浅 明 1940. かほりのピレノイド分裂。植雑。
65: 196-198.