

日本産キタニセモズク *Acrothrix gracilis* KYLIN
(褐藻類ナガツモ目) の生活史

鯨坂哲朗*・川井浩史**

* 京都大学農学部 (606 京都市左京区北白川追分町)

** 北海道大学理学部 (060 札幌市北区北10条西8丁目)

AJISAKA, T. and KAWAI, H. 1986. The life history of *Acrothrix gracilis* KYLIN (Phaeophyceae, Chordariales) in Japan. Jap. J. Phycol. 34: 129-136.

The life history and the influences of culture conditions (water temperature and photo-periods) were studied in *Acrothrix gracilis* collected from Maizuru (Japan Sea coast of central Honshu) and Akkeshi (Pacific coast of eastern Hokkaido). In culture, both of the plants showed the same type of direct life history: zoospores germinated unipolarly to develop into irregular prostrate systems with branched filaments, which formed plurilocular sporangia or directly issued characteristic erect thalli of trichothallic growth. In the Akkeshi culture, the erect thalli formed unilocular sporangia and completed the life history. But the responses of the plants to culture conditions differed with each other. In principle, in the Akkeshi culture, the erect thalli issued only in long-day conditions, while plurilocular sporangia were formed in short-day conditions. On the other hand, in the Maizuru culture, the erect thalli issued irrespective of photoperiods except in warmer temperature conditions, but did not form unilocular sporangia. Plurilocular sporangia were formed in most of the conditions examined. Swimmers from plurilocular sporangia did not show sexual conjugation and developed in the same manner as the zoospores. However, in 10°C and long-day conditions in the Maizuru culture, a few swimmers showed another germling process like that of zygotes of *Acrothrix pacifica*. Assimilatory filaments on the developed erect thallus shortened gradually by means of degenerations of the cells on the upper part or on the basal part.

Key Index Words: *Acrothrix gracilis*; *Acrotrichaceae*; *Chordariales*; *life history*; *Phaeophyceae*.

Tetsuro Ajisaka, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto, 606 Japan.

Hiroshi Kawai, Faculty of Science, Hokkaido University, Sapporo, 060 Japan.

キタニセモズク *Acrothrix gracilis* KYLIN (1907) はスウェーデン、デンマーク、ノルウェー、イギリス、アイルランドなどの北大西洋東部に広く分布する。本邦でも、KAWAI (1983) は北海道東岸の厚岸に分布することを報告しており、また著者らは日本海沿岸の舞鶴湾と男鹿半島で生育を確認している。

ニセモズク属は、ナガツモ目ニセモズク科 (Chordariales, Acrotrichaceae) に含まれる唯一の属で、頂毛生長を行う1本の中心軸細胞糸を有する (KYLIN 1940)。本属にはこれまで本種を含み4種、キタニセモズク *Acrothrix gracilis*, *A. novae-angliae* TAYLOR (1928), ニセモズク *A. pacifica* OKAMURA et YAMADA (in YAMADA 1932), *A. norvegica* LEVRING

(1937) が報告されている。しかし、最近になって FORWARD & SOUTH (1985) は、*A. gracilis* の同基準標本、*A. novae-angliae* と *A. norvegica* の正基準標本及びニューファウンドランド (カナダ大西洋岸) 産の材料の観察結果から、*A. novae-angliae* と *A. norvegica* がタイプ種の *A. gracilis* の異名であるとの考えを示している。また、彼らは、ニューファウンドランド産の *A. gracilis* の培養結果で、無性的な複子嚢と同時に直立藻体が遊走子から発達した匍匐糸状体上に直接に形成されることを報告している。一方、太平洋岸のニセモズク属の生活史に関しては新崎 (1948) と AJISAKA (1979) によるニセモズクの報告があるが、キタニセモズク (*Acrothrix gracilis*) に

についての報告はない。そこで、著者らは、日本産のキタニセモズクの生活史型を調査して互いにその結果を比較するために、厚岸産と舞鶴産の材料に基づき培養を行った。

材料と方法

材料は、1978年6月7日に日本海中部の舞鶴湾(35°30'N, 135°20'E)で潜水により採集したものと、1982年6月27日に北海道太平洋東部の厚岸湾アイヌカップ岬(43°02'N, 144°52'E)で採集したものをを用いた。前者は水深約5mの漸深帯の石の上に、後者は低潮線付近の漸深帯の岩上やピリヒバ上に生育していた。

厚岸産の材料の同定に関しては、KAWAI (1983) に詳しい。また、舞鶴産の材料について自然藻体のホルマリン海水固定標本を形態学的に観察したところ、その外形と同化糸の形状が KYLIN (1907, 1940) と KAWAI (1983) の *Acrothrix gracilis* の記載(特に成熟した藻体の記載)とよく一致したために、著者らはこれを本種と同定した。

培養の手順については、両者で少し異なるので Table 1 に対比して示す。

結 果

A 舞鶴産キタニセモズク

20°C と 15°C の長日・短日条件とも12日目に、また 10°C の短日条件では22日目に、単子嚢を単離した 10 ml 試験管の内壁に遊走子由来の発芽体を多数肉眼で確認した。

20°C の短日条件では、ガラス面に密着した径 130~200 μm 匍匐糸状体 (Fig. 1a) は中央部が肥厚して、2週間後には径 0.5~1.2 mm の濃褐色の叢状発芽体となった (Fig. 1b)。褐藻型の毛状体もわずかに直立したが、同化糸の形成はなかった。

20°C の長日条件では、径 250 μm の密に分枝した匍匐糸状体 (Fig. 1c) 上に時折同化糸が形成されたが、直立藻体にはならなかった。

15°C と 10°C では、長日・短日条件とも匍匐糸状体 (Fig. 1d) となり、やがて同化糸や毛状体が直立した (Fig. 1e)。そして、毛状体の基部での頂毛生長によりキタニセモズク直立藻体になった (Fig. 1f)。ところが、短日条件では次第に直立部が枯れて基部の糸状体部分のみ残った。

直立藻体上の同化糸は、6~20個の円柱状または長

Table 1. A comparison of the isolation and culture conditions between Maizuru and Akkeshi materials.

	Maizuru	Akkeshi
Initial isolation	Zoospore germlings	Zoospores
Medium	PES (PROVASOLI 1968)	PESI (TATEWAKI 1966)
Changing interval	10 days—2 weeks	2—3 weeks
Illumination	Cool-white fluorescent tubes	
	3000—4000 lux	2000—3000 lux
Combinations of temperature and photoperiod	25°C long-day (16: 8)*	
	20°C long-day (16: 8)	20°C long-day (16: 8)
	20°C short-day (10: 14)	20°C short-day (8: 16)
	15°C long-day (14: 10)	15°C long-day (16: 8)
	15°C short-day (10: 14)	15°C short-day (8: 16)
	10°C long-day (14: 10)	10°C long-day (16: 8)
	10°C short-day (10: 14)	10°C short-day (8: 16)
	—	5°C long-day (16: 8)
	5°C short-day (10: 14)*	5°C short-day (8: 16)

* Only swarmer germlings were cultured in the additional conditions.

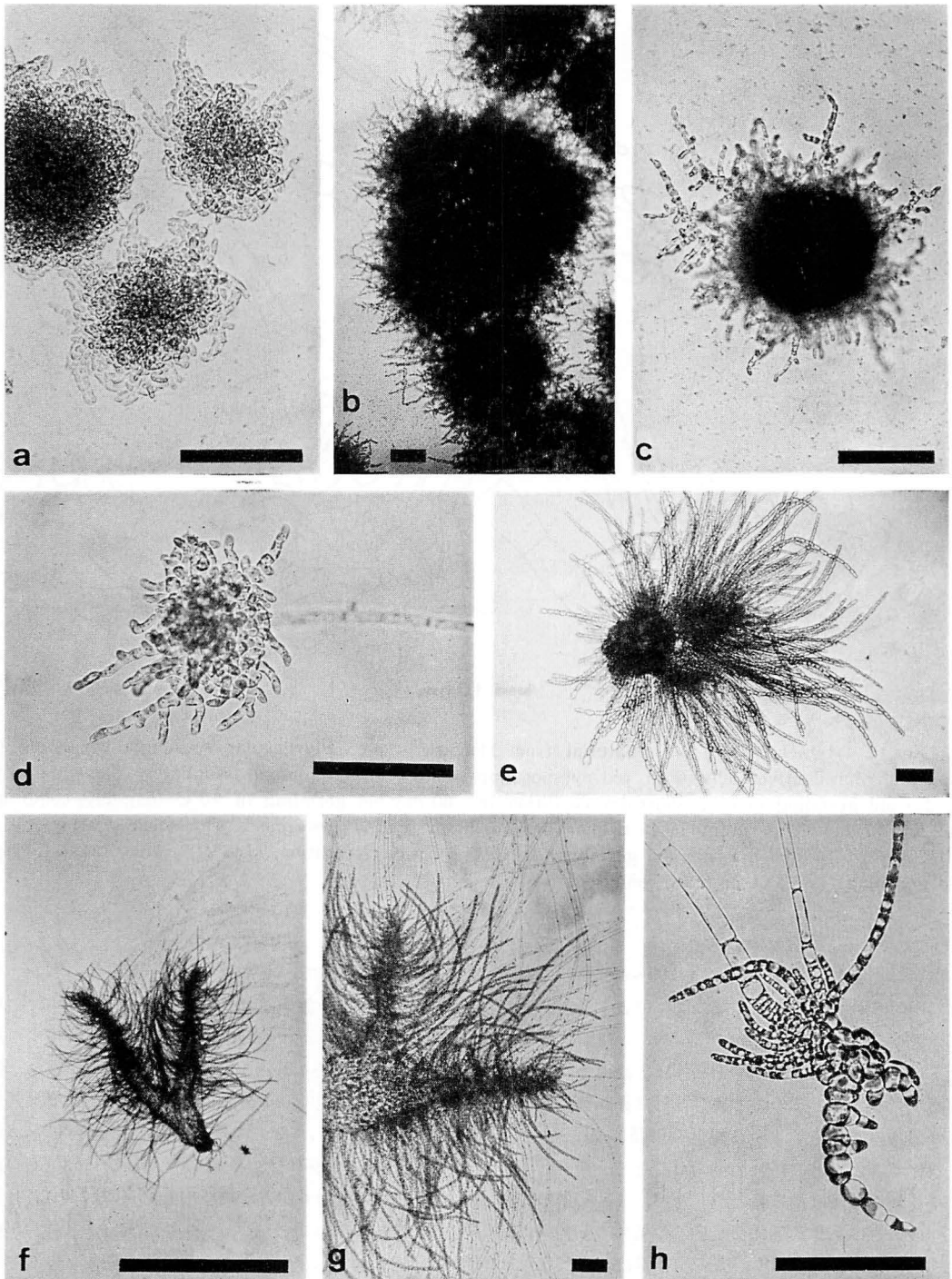


Fig. 1. *Acrothrix gracilis* (material from Maizuru). a-g: Developmental stages of zoospores. 14(a) and 28(b) day-old germlings in 20°C short day condition. 14(c) day-old germling in 20°C long-day condition. 14(d) and 20(e) day-old germling in 15°C short-day condition. 36(f, g) day-old erect thallus in 5°C short-day condition. h: 13 day-old swarmer germling in 10°C long-day condition. Scale: a-e, g, h 100 μ m; f 1 mm.

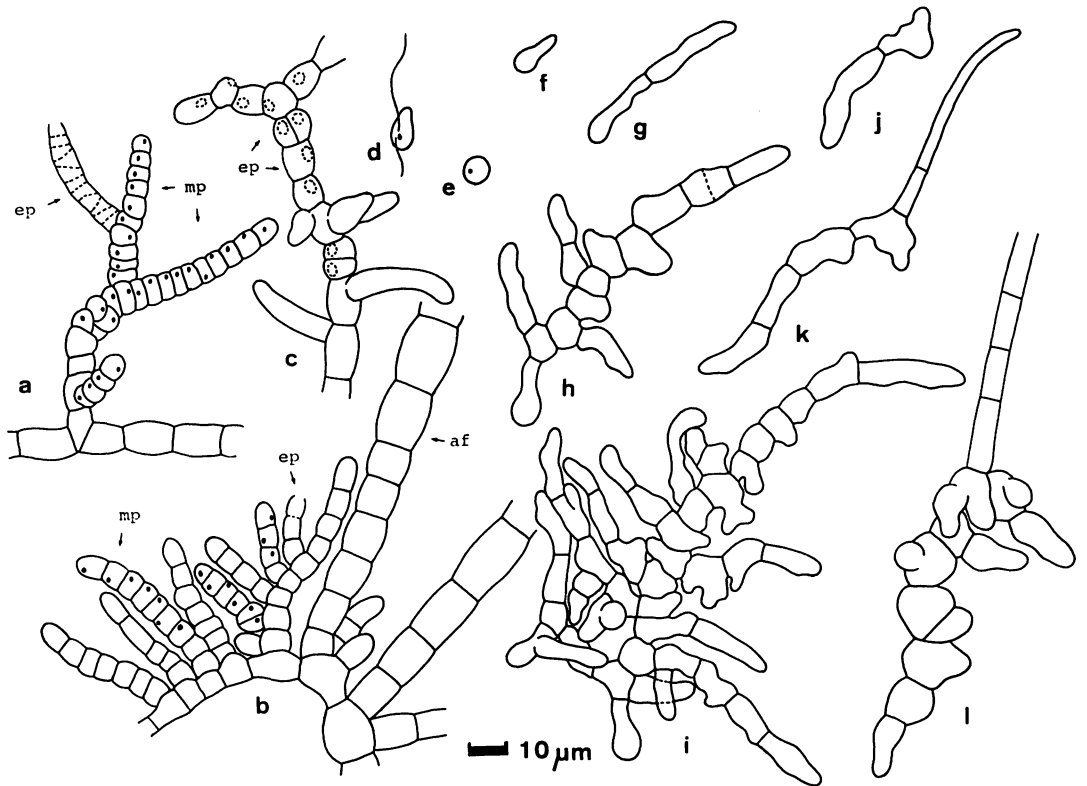


Fig. 2. *Acrothrix gracilis* (material from Maizuru). a-c: Plurilocular sporangia consisting of matured reproductive cells with red eyespot (mp), empty ones (ep) and assimilatory filaments (af). 35 day-old germling in 10°C short-day condition (a), 60 day-old germling in 10°C long-day condition (b) and 27 day-old germling in 10°C short-day condition (c). d: Swarmer. e: Settled swarmer. f-i: 2 (f), 3 (g), 6 (h) and 8 (i) day-old germlings in 15°C short-day condition. j-l: 2 (j), 4 (k) and 7 (l) day-old germlings in 10°C long-day condition.

楕円形の細胞からなり、全長は 200~480 μm であった (Fig. 1g)。同化糸の先端の細胞の大きさは、長さ 32~42 μm 、幅 10~12 μm であった。初期に形成されるこれらの長い同化糸や毛状体は、高温条件で特に脱落が目立った。このことは、6月に舞鶴湾で採集された母藻の同化糸が 4~11細胞 (40~50 μm) と短く、毛状体もほとんどみられなかったことと一致した。

単子嚢の形成はみられなかったが、5~10週間同化糸の直立の有無に関係なく全ての条件の匍匐糸状体上に複子嚢が形成された。この複子嚢は、単列または基部で二列の 8~16室からなり、時折分枝した (Fig. 2a, b)。また、10°Cの短日条件では、匍匐糸状体の構成細胞がそのまま 1~3個の生殖細胞に変成するものもみられた (Fig. 2c)。

複子嚢から放出された遊走細胞は、約 8.2 μm × 4.1

μm の西洋梨型で、不等長の鞭毛を側生し、ピレノイドを伴う 1個の色素体と眼点を持っていた (Fig. 2d)。それらは活発に遊泳したが、接合はみられず、すぐに基質に付着して径 4.9~6.1 μm の球形となった (Fig. 2e)。

着生した細胞は、1~2日目には単極的に発芽管を伸し (Fig. 2f)、やがて横分裂して 2細胞になった (Fig. 2g)。発芽体はくり返し分裂して一列細胞の糸状体になったのち側方に枝を出した (Fig. 2h)。それらはさらにこの分枝をくり返して匍匐糸状体 (Fig. 2i) となったが、その後の発達は先の遊走子のものと同じであった。しかし、25°Cの長日条件では、同化糸が直立せず、匍匐糸状体も盤状に近い形態であった。また、5°Cの短日条件では、それらは直立藻体に生長したが基部の匍匐糸状体に複子嚢が形成されなかった。

10°C の長日条件では、先に述べた発生様式と異なる発芽体が稀に観察された。初め2~4細胞からなる一列細胞の糸状体 (Fig. 2j) となったのち、一端から1本の毛状体が発出した (Fig. 2k)。やがて一列細胞糸の毛状体に近い部分で側方への分枝が始った (Fig.

2l)。毛状体の基部から同化糸が形成されると同時にその反対側の細胞が径 10~15 μm の樽状に肥大した (Fig. 1h)。これらの細胞はさらに膨張し、色素体の少ない髓層細胞に変成した。この発芽体は最初の毛状体の基部で頂毛生長して直立藻体となった。

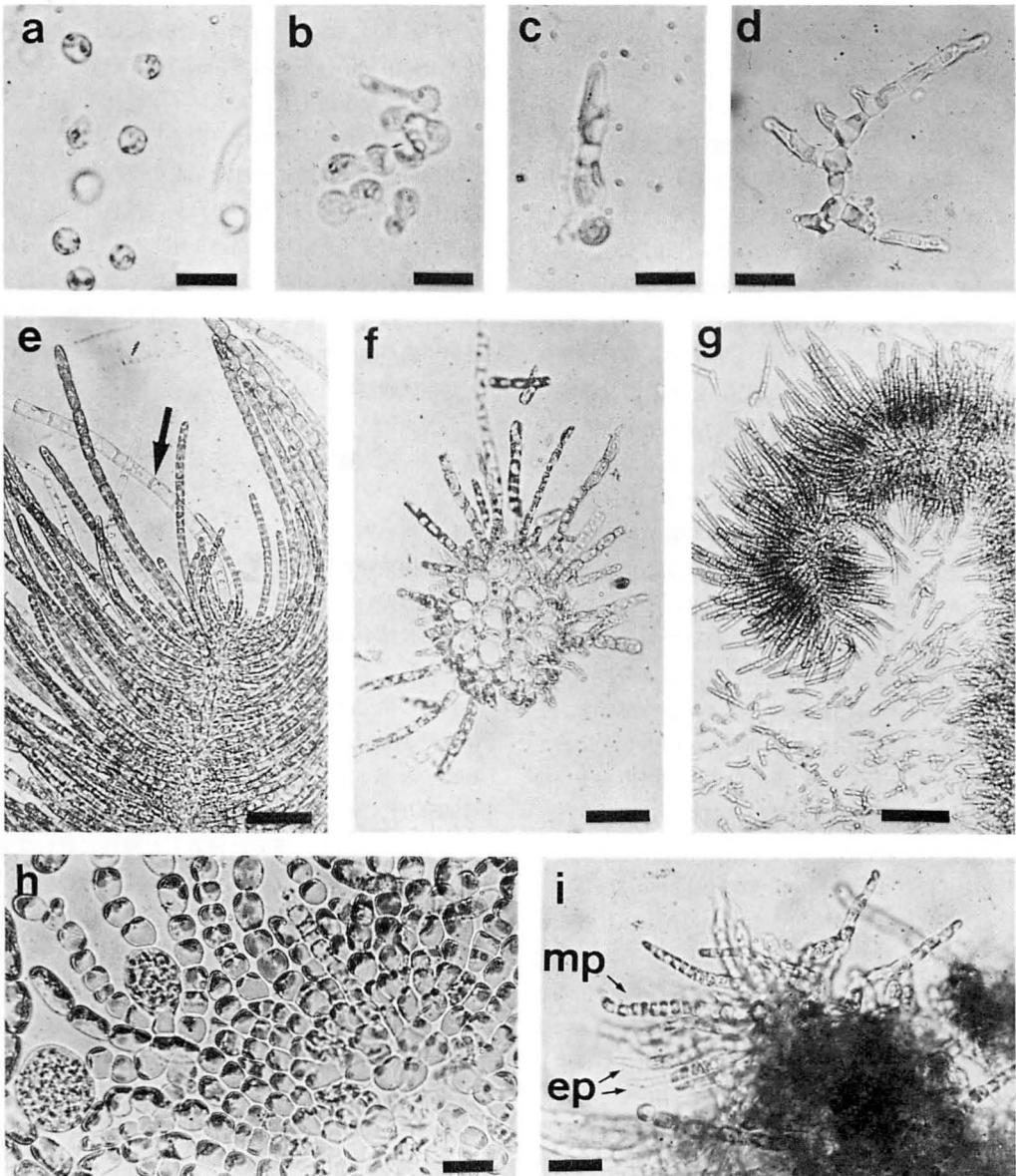


Fig. 3. *Acrothrix gracilis* (material from Akkeshi). a: Zoospores from the plant in nature. b: Germination of zoospores. c: Three celled germling. d: Branched uniseriate germling. e: Young erect thallus (sporophyte) consisting of a trichothallic hair (arrow) and long assimilatory filaments. f: Cross section of the erect thallus. g: Regenerated short assimilatory filaments on the aged thallus. h: Unilocular sporangia on the erect thallus. i: A matured plurilocular sporangium (mp) and empty ones (ep) on the prostrate system. Scale: a-d 10 μm; e and f 50 μm; g 100 μm; h and i 20 μm.

20°C 以上で短日条件下の同化糸を生じていない匍匐糸状体を低温条件 (10~15°C) に移すと、それらは同化糸を生じた。一方、長日条件で得た遊走細胞由来の発芽体を2~3細胞期に高温 (20~25°C) の短日条件に移して培養すると、それらは同化糸を生じなかった。また、同化糸を直立している状態の発芽体を高温短日条件に移すと、それらはすぐに同化糸部分が枯れて基部の匍匐部のみ残った。

B 厚岸産キタニセモズク

単子嚢から放出された遊走子は、長さ 6~8 μm 、幅 4~5 μm の西洋梨型で、不等長の鞭毛を側生し、ピレノイドを伴う1個の色素体と眼点を持っていた。それらは、負の走光性を示し、数分またはそれ以上遊泳したのち基質に附着して球形となった (Fig. 3a)。

着生した細胞は、1~2日で単極的に発芽し (Fig. 3b)、横分裂により一列細胞の糸状体となった (Fig. 3c)。それらは、やがて側方に分枝して、単列の匍匐糸状体になった (Fig. 3d)。20°C を除く長日条件では2~7週間で、単列で分枝しない同化糸がこの匍匐糸状体からまず生じ、続いて発芽体は1本の中心軸細胞系により頂毛生長する直立藻体に発達した。直立藻体では、中心軸の生長点のすぐ下の細胞から同化糸を生じた (Fig. 3e)。また、同化糸の基部の細胞から中心軸に沿って下に伸びる細胞糸を生じ、ここから二次的な同化糸を放出した。藻体は、髓層を分化しながら高さ約 2 cm に生長し、不規則に2~3回分枝した。しかし、それらは自然藻体ほどには大きくなり、また自然藻体のように中~下部で明らかに中空となることもなかった (Fig. 3f)。直立藻体上の同化糸は、初め 16-31 個の円柱状でほぼ等径の細胞から構成され、長さ 210~613 μm であった。同化糸の先端の細胞の大きさは、長さ 24~34 μm 、幅 6~13 μm であった。同化糸の基部付近には突起または分枝がみられることもあったが、それより上部では分枝しなかった。同化糸はある程度生長すると、ふつう上方の細胞が枯死または脱落して下部だけが残った。そのあと同化糸の残った部分または表層の細胞から新たに同化糸が再生したが、それらは初めの同化糸のように長くならなかった (Fig. 3g)。直立藻体には、頂毛に加えて直径 7~13 μm の褐藻型の毛状体が側生した。20°C の長日条件でも直立藻体が形成されたが、髓層の分化が起これず、同化糸も長円形の細胞からなり他条件に比べて短かった。

8~11週間で 15°C と 20°C の長日条件の直立藻体上に単子嚢が形成された (Fig. 3h)。単子嚢は、長

円形または倒卵形で、同化糸の基部に生じ、長さ 35~45 μm 、幅 30~35 μm であった。直立藻体上に複子嚢は生じなかった。

一方、短日条件では、5°C と 10°C の低温でのみ発芽体はわずかに同化糸を直立したが、いずれの条件でも直立藻体に発達することはなかった。9~15週間で匍匐糸状体に介生または頂生する単列の複子嚢が生じた (Fig. 3i)。この複子嚢から放出された遊走細胞は、長さ 8~10 μm × 幅 4~4.5 μm の西洋梨型で、2本の不等長の鞭毛を側生し、ピレノイドを伴う1個の色素体を持っていた。それらは、遊走子ほど眼点が明らかでなかったが、負の走光性を示して遊泳した。遊走細胞間の接合は認められなかったが、基質に附着した遊走細胞は遊走子と同様の発達を示した。また、それらの発芽体の温度と日長に対する反応も遊走子の発芽体のそれとほとんど同じであり、発芽体上に複子嚢または単子嚢が生じたが、舞鶴産でみられたような別の発達過程は観察されなかった。

考 察

日本産のキタニセモズクは、舞鶴と厚岸の両株とも遊走子由来の匍匐糸状体上に直接に直立藻体 (胞子体) を生じるという“直接型”の生活史型を示した。また、匍匐糸状体上の複子嚢に由来する遊走細胞間に接合が認められず、それらは遊走子と同様の発達を示した。これらの結果は、ニューファウンドランド産の *Acrothrix gracilis* の培養結果 (FORWARD & SOUTH 1985) と基本的に一致する。FORWARD & SOUTH (1985) は、本種の遊走子から発達した匍匐糸状体はかなり密に分枝し、基質に密着した盤状に近い状態であると述べている。これに対し日本産の材料では、匍匐糸状体は一般に叢状であったが、厚岸産のものでは 15°C と 20°C の短日条件で、舞鶴産のものでは 25°C の長日条件で、基質に密着し盤状に近い形態のものがみられた。さらに彼らは、匍匐糸状体の一部の栄養細胞がそのまま生殖細胞に変成する介生的な複子嚢を報告し、1個の細胞から1個の遊走細胞が放出されるとしている。日本産でも頂生のものと同時に上記のような介生的な複子嚢がみられた。従ってこれら発芽体や複子嚢の形態は、培養環境等によって変化するものと考えられる。

一方、日本産の両株の温度と日長条件に対する反応の比較では、若干の違いがみられた (Fig. 4)。厚岸産のものでは、高温を除き一般に長日条件で直立藻体

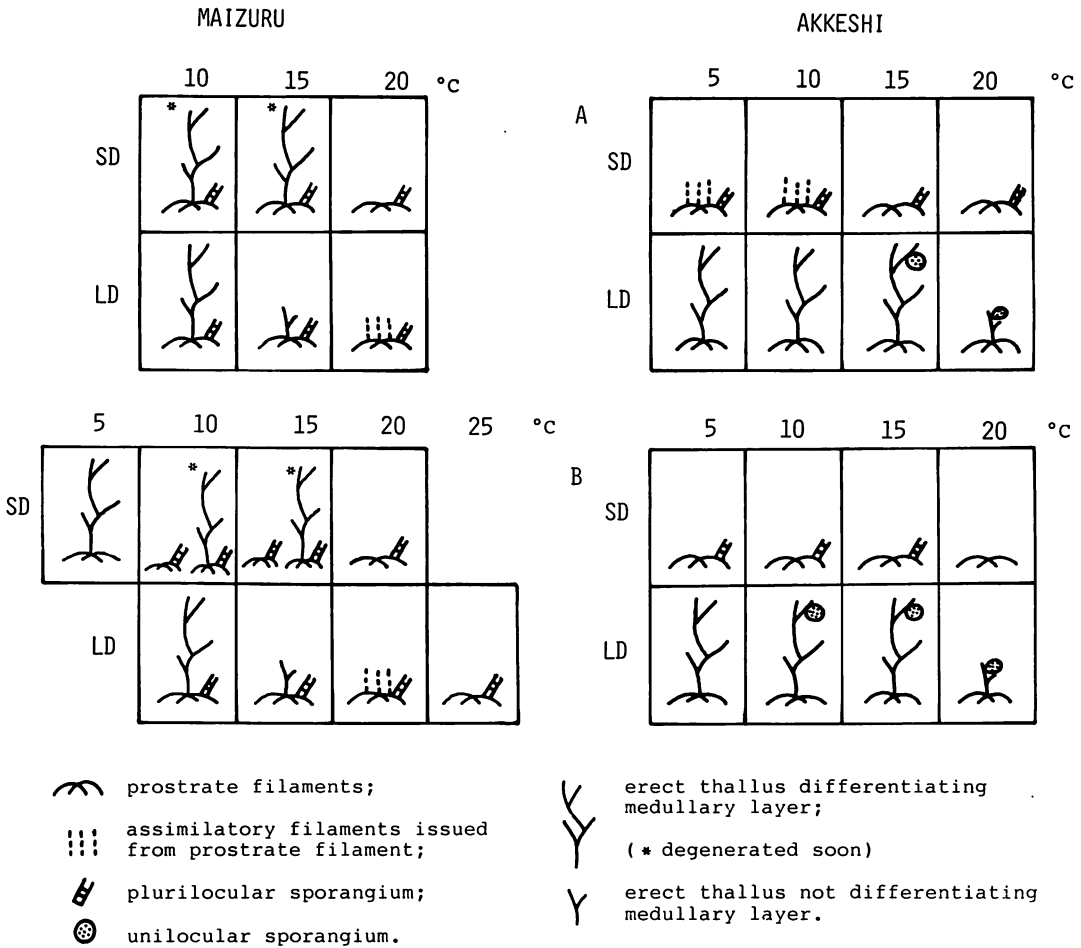


Fig. 4. *Acrothrix gracilis*. Diagrams of results of culture from zoospores of erect thalli in nature(A) and swimmers of prostrate filaments in culture(B) in diverse culture conditions. SD: short day conditions, 10:14 (Maizuru); 8:16 (Akkeshi). LD: long day conditions, 16:8 or 14:10 (Maizuru); 16:8 (Akkeshi).

の形成がみられたが、短日条件では複子嚢が形成されるなど日長による制御が顕著であった。これに対し舞鶴産のものでは、長日条件で直立藻体の形成がみられるが、厚岸産のものに比べて低い温度(15°C)での直立藻体の発達が悪い。そして、短日条件でも直立藻体が比較的低い温度で形成され、それらはあとの段階でしだいに脱落した。また、温度と日長条件に関わらずほとんどの条件で糸状体に複子嚢を生じるなど日長の効果は厚岸産に比べてあまり顕著ではなかった。これに関しては、両培養間で使用した照明の強さや培養液の細部の組成が異なり、舞鶴産の株の培養では短日条件が14時間暗期であるのに対し厚岸産の株の培養では16時間暗期としたことなどから単純な比較はできない

が、それぞれ地域的な温度と日長に対する反応に変異がみられる可能性を示している。

厚岸産のキタニセモズクでは、5~15°Cの長日条件で自然藻体と似た直立藻体が発達し、10°C以上で単子嚢が生じた。これは、本種がこの地域で春から夏に観察される一年藻であり、成熟時の水温が10~15°Cであることと一致する。一方、短日条件では発芽体が直立藻体をつくらず複子嚢を形成したことから、本種は匍匐糸状体で越冬し、遊走細胞により無性的に繁殖していると考えられる。ニューファンドランド産の培養結果(FORWARD & SOUTH 1985)では、5~15°Cで直立藻体が形成され、20°Cと25°Cの両条件では遊走子及びその発芽体の生育が阻害されるという。そ

の長日条件は長日 (16: 8) だけであるが、これはほぼ同じ生育条件にある厚岸産の今回の結果に似ている。

ところが、舞鶴産の場合では、厚岸産と比べて短日条件による同化糸形成の抑制が弱い (20°C 以上の高温を除く)。そして、いったん直立藻体を形成しながら、それがしだいに枯れて匍匐部のみ残る傾向にあった。また、厚岸産ではふつうに直立藻体が生長する 15°C の長日条件でも、舞鶴産ではその発達が悪かった。このことは、今までの報告から低水温域に分布するとされるキタニセモズクにとって舞鶴が南限に近く、本種の生育できる温度範囲が狭くなっている結果と考えられる。それは、本種が厚岸で低潮線近くに生育しているのに対し、舞鶴では水深約 5 m とより深所に生育していることとも関連していると考えられる。ただし、遊走細胞の初期発芽体の移植実験から、同化糸や直立藻体の形成抑制が 20°C 以上で明瞭に現われることは厚岸産と同じであった。本種と同属のニセモズクの生活史については、新崎 (1948) と AJISAKA (1979) の報告がある。後者の研究によると、自然藻体の単子嚢由来の遊走子は、発芽したのち単相の配偶体になる。配偶体は、高温条件では密に分枝した叢状であるが、低温条件ではさらに特徴的な単列形成的藻体を直立する。これらの配偶体は単列ないしは基部で二列の頂生複子嚢を生じ、それに由来する遊走細胞 (配偶子) 間で接合が行われる。接合子は、発芽したのち一方に毛状体を他方に仮根を伸す発生過程によって肉眼的な大きさの胞子体に生長する。一方、接合しなかった遊走細胞は、無性的に発芽して、高温で配偶体に、低温で単相の胞子体に発達する。従って、ニセモズクの生活史型は典型的な異形世代交代型を示すのに対して、キタニセモズクは匍匐糸状体から直接に直立藻体 (胞子体) を生じる“直接型”である点で異なる。ニセモズクの配偶体では低温で特徴的な直立糸状体を生じるが、キタニセモズクの匍匐糸状体ではそのようなことはなかった。さらに、複子嚢由来の遊走細胞の機能も異なり、キタニセモズクの場合にはそれらはニセモズクのように配偶子として機能せず、遊走子と同じ発生を示した。ただし、舞鶴産キタニセモズクの遊走細胞が 10°C の長日条件で稀にニセモズクの接合子や低温条件下の未接合遊走細胞の場合にみられるような同じ発生過程を示したことは、同属内の 2 種の系統分類を考える上で興味深い。

KAWAI (1983) のキタニセモズクの自然藻体の形態学的観察では、若い藻体の同化糸が特に長く、分枝しないのに対して、成熟藻体のものは短くなり、しば

しば片側に出る突起や小枝を生じると報告されている。今回の培養実験でも、同化糸は初めは長いがある程度生長すると上部が脱落して短くなることや再生した同化糸がもとのようには長くないことが観察され、このことは自然藻体での観察と一致した。しかし、同化糸に生じる突起や小枝は、培養中に観察されなかった。

謝 辞

本研究の材料の採集に際し、京都大学農学部附属水産実験所及び北海道大学理学部附属厚岸臨海実験所の皆様の御協力を得ましたので、ここに厚くお礼申し上げます。

引用文献

- AJISAKA, T. 1979. The life history of *Acrothrix pacifica* OKAMURA et YAMADA (Phaeophyta, Chordariales) in culture. *Jap. J. Phycol.* 27: 75-81.
- 新崎盛敏 1948. ニセモズク、クロモ及びシワノカワの生活史に就いて。生物 3: 95-102.
- FORWARD, S.G. and SOUTH, G.R. 1985. Observations on the taxonomy and life history of North Atlantic *Acrothrix* KYLIN (Phaeophyceae, Chordariales). *Phycologia* 24: 347-359.
- KAWAI, H. 1983. Morphological observation on *Acrothrix gracilis* newly found in Japan. *Jap. J. Phycol.* 31: 167-172.
- KYLIN, H. 1907. Studien über die Algenflora der schwedischen Westküste. Uppsala.
- KYLIN, H. 1940. Die Phaeophyceenordnung Chordariales. *Lunds Univ. Årsskr. N.F. Avd. 2.* 36: 1-67.
- LEVRING, T. 1937. Zur Kenntnis der Algenflora der norwegischen Westküste. *Lunds Univ. Årsskr. N.F. Avd. 2.* 33: 1-147, pls. 1-4.
- PROVASOLI, L. 1968. Media and prospects for the cultivation of marine algae. In A. WATANABE and A. HATTORI [ed.] Cultures and collections of algae. Proc. U.S.-Japan Conf. Hakone, Sep. 1966 pp. 63-75. *Jap. Soc. Plant Physiol.*
- TATEWAKI, M. 1966. Formation of a crustaceous sporophyte with unilocular sporangia in *Scytosiphon lomentaria*. *Phycologia* 6: 62-66.
- TAYLOR, W.R. 1928. A species of *Acrothrix* on the Massachusetts coast. *Amer. J. Bot.* 15: 577-583.
- YAMADA, Y. 1932. Notes on some Japanese algae. III. *J. Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ. Ser. V* 1: 109-123, pls. 21-25.