

ツヤナシシオグサとカイゴロモの生活史について

王 暁 陽・阪井 與 志 雄

北海道大学理学部附属海藻研究施設 (051 室蘭市母恋南町 1-13)

WANG, X. Y. and SAKAI, Y. 1986. Life history of *Cladophora opaca* and *Cl. conchopheria* (Chlorophyta). Jap. J. Phycol. 34: 209-215.

The life history of *Cladophora opaca* SAKAI from Muroran, Hokkaido, and *Cl. conchopheria* SAKAI from Takahama, Fukui Prefecture, was studied by culture experiment. Both of the two species showed a typical *Cladophora*-type cycle, namely they performed an isomorphic alternation between sporophyte and gametophyte. *Cl. opaca* is an annual species which appears from early June to mid September under natural conditions, and reproduction takes place asexually in spring and sexually in summer. The germination pattern of both zoospore and zygote of this species was the bipolar erect type as observed in many other species of *Cladophora*. But in *Cl. conchopheria* a particular pattern of germination was observed; after settling on the substrate, zoospores and zygotes produce a germ tube, by means of which they germinate and develop. Moreover, the reproductive segments were formed acropetally in branches. But the chromosomes in this species were found to be 10-12 in vegetative cells of the gametophyte and 20-24 in those of the sporophyte like other species of *Cladophora*, and the nuclear division was synchronous but independent of the cytokinesis.

Key Index Words: *Cladophora conchopheria*; *Cladophora opaca*; culture experiment; early development; germ tube; life history; seasonal periodicity.

Xiao Yang Wang and Yoshio Sakai, Institute of Algological Research, Faculty of Science, Hokkaido University, Muroran, Hokkaido, 051 Japan.

シオグサ属は緑藻の中で最も大きい属であり、古くから多くの研究者によって研究がなされて来た。生活史の面では、複相の世代のみで核相の交代が見られない型 (*Cl. glomerata*, SCHUSSNIG 1928, 1930, 1951, 1954, LIST 1930) と多くの種に見られる単相と複相の両世代が交代する型の両者が知られている。日本産シオグサ属植物について、千原 (1960) と越坂 (1978) は多くの種の生活史を明らかにしたが、今回標記の2種で2~3の点を明らかにしたので報告する。

本実験の材料として用いられた2種の中で、ツヤナシシオグサはよく知られ、調べられた種類であるが、カイゴロモはSAKAI (1964) によって記載されただけで、その後の研究はない。この種はスガイ *Turbo (Lunella) coronatus* の貝殻の表面に着生する微小な単列糸状で分枝する多細胞・多核緑藻であり、その一般的な外部形態の特徴に基づいて、SAKAI (1964) は新種としてシオグサ属に入れた。その時、彼は本種のもついくつかのユニークな特徴も述べた。例えば、約

1mmという小さなサイズであること、通常のシオグサ属植物には少ない細胞壁内を下降する不定仮根を有すること、そして成熟が枝の下部細胞から先端部へ求頂的に進むことなどである。筆者らはこの種に興味をもちつつ、数種のシオグサ属植物の培養実験を行なったが、ここでは2種の生活史についてその結果を報告する。

材料と方法

本実験に用いられたツヤナシシオグサ (*Cladophora opaca* SAKAI) は室蘭市チャラツナイ浜で1984年7月、王により採集されたものであり、カイゴロモ (*Cl. conchopheria* SAKAI) は福井県高浜で1984年6月、京都大学の中原紘之博士の御厚意により採集され送付されたものである。

採集された藻体を1個体ずつ分離し、濾過海水でよく洗浄してから粗培養した。2種類の場合とも、培養実験は成熟した孢子体から放出された遊走子から始め

た。遊走子をマイクロピペットでスライドガラスの上に植えつけて、遊走細胞が附着した後、腰高シャーレに移し、培養する。接合実験はプラスとマイナスの配偶子を一緒に混ぜることによって行なった。

培養は 5, 10, 14, 18, 22°C で、各温度をそれぞれ 1 日 14 時間照明 (長日), 及び 10 時間照明 (短日) の 2 日長条件にした合計 10 種類の異なる培養装置で行なった。照明には白色蛍光灯 (40 W) を用い、照度は 2,000~4,000 lux であった。培養には腰高シャーレ (直径 6.5 cm, 高さ 8.0 cm) を使用し、各シャーレに PES 培地 (PROVASOLI 1966) 200 ml を入れ、3 週間或は 1 カ月毎にこれを取替えた。

カイゴロモの場合は生活環を完結させると共に、核分裂及び染色体の観察を行なった。藻体を 3:1 のエタノールと酢酸との混合液で固定し、ウィットマン氏鉄ヘマトキシリン・抱水クロラル液 (WITTMANN 1965) で染色した後、押しつぶし法によって、プレパラートを作製し、光学顕微鏡で観察した。

結 果

1. ツヤナシオグサ (*Cladophora opaca* SAKAI)

室蘭チャラツナイ浜に生育するツヤナシオグサは潮間帯上部から下部にわたって見られる。Fig. 1 に示すように、6 月の初めから若い孢子体が見え始め、7 月の上中旬ごろに 4 鞭毛を有する遊走子の放出が見られ、この放出は 7 月末まで続く。この時期には配偶体が出現し、8 月中旬頃に成熟し始め、配偶子を放出する。しかし、9 月中旬すぎには殆ど藻体が枯死流失してしまい、翌年の 5 月まで全く見られなくなる。

それぞれの生殖時期に入ると、遊走子嚢あるいは配偶子嚢が形成される。遊走子嚢と配偶子嚢は栄養体構成細胞の変成によるものであり、特殊な生殖器官の形成はない。一般に遊走子嚢や配偶子嚢の形成は枝の先端部から始まり順次基部におよぶ。よく成熟した藻体

を新鮮な培地に移すと、遊走細胞は遊走子嚢あるいは配偶子嚢の上部あるいは側面の放出孔から遊出する。

遊走子は西洋ナン形で、1 眼点と 4 鞭毛をもっている (Fig. 2)。大きさは約 $12.0 \mu\text{m} \times 6.5 \mu\text{m}$ である。遊走子はしばらく遊泳した後、基物に附着し、鞭毛を失って球状となる。球状となった遊走子の下部に発芽突起ができ、この部分は漸次伸長し、時には二つあるいは二つ以上の突起を生じて盤状部を作り、附着の役目を果たす (Fig. 5)。一方、反対の部分は基物と逆の方向へ、即ち上方へ向って分裂しながら伸長し、直立棒状の発芽体となる (Fig. 6)。このような発芽の様式はすでに千原 (1960) により報告されている直立型である。

遊走子の発芽と生長は長日条件の 22°C と 18°C のいずれも良かったが、1 カ月半ぐらい後、22°C で培養した藻体が先に成熟し、配偶子を放出した。この配偶体は天然の孢子体と同じ外形を示した。

配偶体は雌雄異株であり、同一藻体から放出された配偶子間の接合現象は見られない。有性生殖は雌雄の同形配偶子によって行なわれる。配偶子は遊走子と似ているが、やや小形で $8.7 \mu\text{m} \times 5.6 \mu\text{m}$ の大きさがあり、2 鞭毛をもっているため、明らかに区別がつく (Fig. 3)。

プラスとマイナスの配偶子の融合によってできた接合子 (Fig. 4) は基物に附着した後球状となるが、その発芽と生長の様式は遊走子の場合と同様であり、最後に天然藻体と同形の孢子体に発達する。

ツヤナシオグサの藻体は 14°C 以上の条件でよく生長したが、配偶体の方は孢子体よりやや高い温度条件を要求するようであり、22°C で培養した藻体が先に成熟した。しかし孢子体の場合には、18°C でよく成熟した。10°C の条件下でも生長したが、成熟しなかった。5°C では球状となった生殖細胞は全く発芽しないままで生きていた。いずれの温度条件においても、長日の方で藻体はよく生長した。以上の観察結果から、

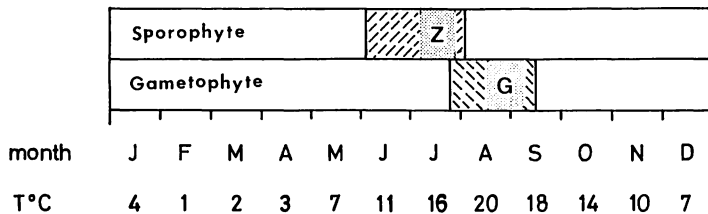
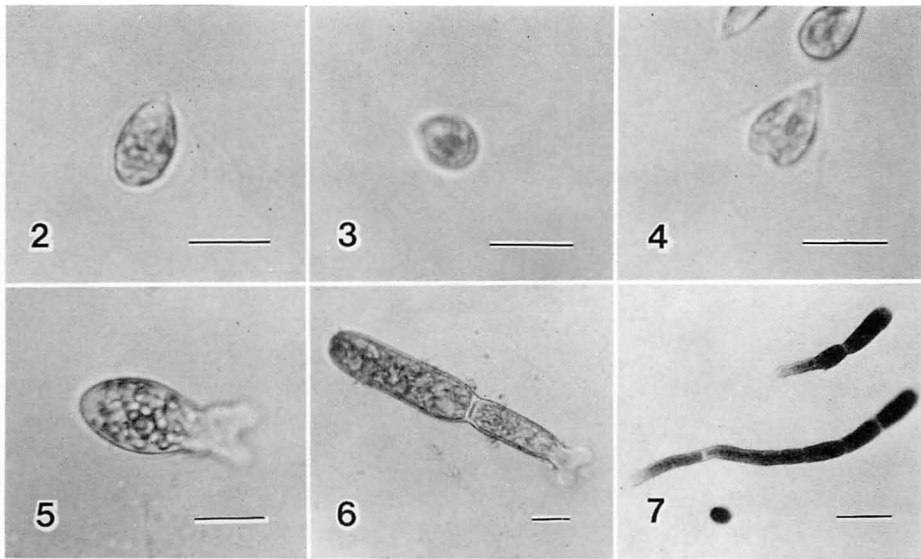


Fig. 1. Diagrammatic representation of seasonal periodicity of occurrence of *Cladophora opaca* at Charatsunai, Muroran. T°C, water temperature. Z and G denote the formation of zoospores and gametes, respectively.



Figs. 2-7. *Cladophora opaca* SAKAI. Fig. 2. Zoospore. Fig. 3. Gamete. Fig. 4. Conjugation of gametes. Fig. 5. Four-day-old germling grown at 22°C long day, showing two-lobed base. Fig. 6. Nine-day-old germling grown at 18°C long day, showing erect growth. Fig. 7. Germling grown at 5°C short day, showing filament-like base. Scale: (Figs. 2-6) = 10 μm ; (Fig. 7) = 100 μm .

室菌産ツヤナシオグサは同形世代交代をし、孢子体と配偶体は季節的に消長することが明らかになった。

2. カイゴロモ (*Cladophora conchopheria* SAKAI)

天然ではカイゴロモは生きているスガイの貝殻の表面にのみ着生して生育している。藻体は深緑色で、1.5 mm 前後の大きさしかない。藻体は2回あるいは3回分枝し、ピンセットで貝殻からはずした場合でも、匍匐する仮根は見られず、先端は尖っている。

成熟に至った藻体は遊走子嚢あるいは配偶子嚢を生じるが、それらは同じく栄養細胞から変化したものである。しかし、遊走子嚢あるいは配偶子嚢は枝の下部細胞からでき始め、先端へ向って進行していく (Fig. 8)。成熟するにつれて、細胞は膨らんできて、緑色から黄緑色に変わり、殆どの場合に細胞の先端側面に一つの顕著な小乳頭状突起ができ、ここに放出孔ができ、生殖細胞が1個ずつ個々に放出される (Fig. 9)。

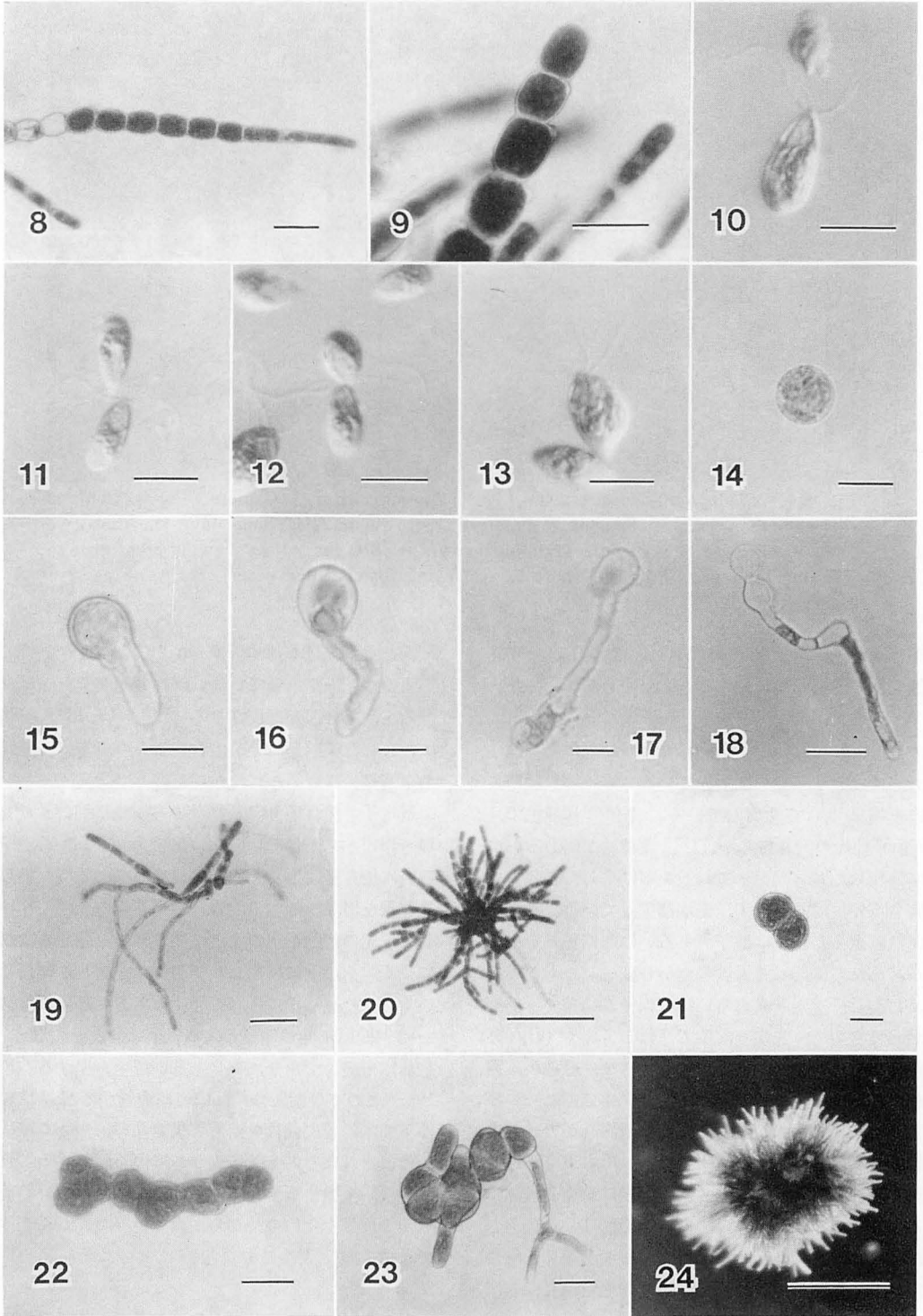
遊走子は涙滴状であり、4本の鞭毛は細胞先端部にある小瘤状の突起から伸びている (Fig. 10)。大きさは約 $14.2 \mu\text{m} \times 7.8 \mu\text{m}$ であり、一つの葉緑体と一つの眼点がある。遊走子は弱い負の走光性を示し、しばらく遊泳してから、基物に附着し、球状となる。

配偶体は雌雄異株であり、有性生殖は同形の雌雄配偶子によって行なわれる (Fig. 11)。配偶子は2本の

鞭毛をもち、 $11.6 \mu\text{m} \times 7.0 \mu\text{m}$ ぐらいの大きさで、弱い正の走光性を示している。雌雄の配偶子を一緒に混ぜると、接合子が形成される (Figs. 12, 13)。配偶子は接合した後割合に早く融合するものが多い。配偶子の単為発生は認められなかった。

遊走子も接合子も同じ発芽の様式を示した (Figs. 14~18)。スライドガラスに植えつけられた遊走子あるいは接合子は附着した後、丸くなり、体積を増し、発芽管を出す。細胞の内容物が発芽管の先端部へ移動して、元の細胞が空のままに残された。発芽管は割合に長く、その中に移動した細胞質は分裂し、伸長していく。この発芽管によって発生してきた藻体は最初の2~3週間に細胞が伸長し、不規則な分枝をするが、葉緑体は未発達であり、外見上薄い緑色を呈する (Fig. 19)。この不規則な分枝は仮根に発達するが、培養条件下では附着の役目を殆ど果さない。つまり藻体はこの仮根によりスライドガラスに固く附着することができず、振盪すると、藻体は簡単に脱落する。培養3週か1カ月ぐらいの時から、直立枝がだんだん発達してきて、結局天然のものと同じ藻体になった (Fig. 20)。

ところが、偶に発芽管を生ずることなく、直接二分裂により発芽していくことも観察された (Figs. 21~23)。丸くなって基物に附着した生殖細胞は分裂して、

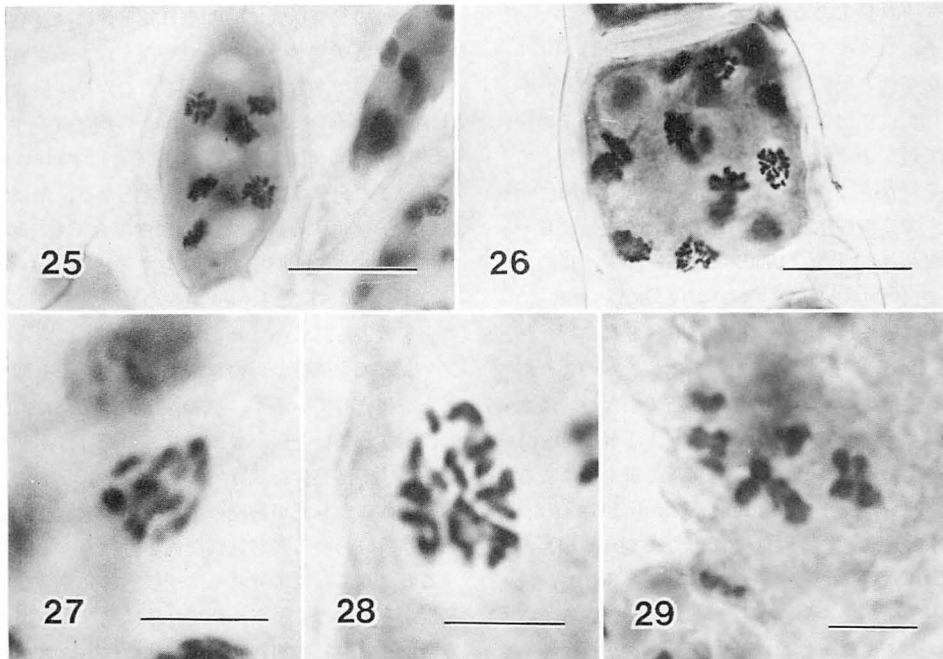


数細胞の匍匐する発芽体になる。この発芽体の一端の細胞が細長くなって、仮根状の枝に発達していくが、直立枝は直接に発達してくるのでよく見られない。この発芽の様式は放出されて、そのままシャーレの底に落ちた生殖細胞の場合にだけ見られた。

カイゴロモは孢子体も配偶体も 22°C の長日条件下で最もよく生長し、2.5~3 カ月後成熟する。成熟した藻体を続けて培養すると、仮根の部分がだんだん絡み合ってきて、直径 0.5~1.2 cm のマリモ状の球状体になる (Fig. 24)。

細胞核分裂は先端の若い細胞でも成熟細胞でも

観察され、たくさんの核は同調して分裂することがわかった (Figs. 25, 26)。しかし、多数の核は細胞の中にランダムに分散したままであり、*Urospora wormskioldii* (MERTENS) ROSENV. (KORNMAN 1966) や *Acrosiphonia spinescens* (KÜTZ.) KJELLM. (HUDSON 1974) のように一列に並ぶことはなかった。染色体の数は配偶体の栄養細胞で 10~12 本であり (Fig. 27)、孢子体では 20~24 本であった (Fig. 28)。また、複相の孢子体が遊走子を形成する際に、減数分裂を行なうことも観察できた (Fig. 29)。つまり遊走子は単相であり、発芽して単相の配偶体に生長する。



Figs. 25-29. *Cladophora conchopheria* SAKAI. Fig. 25. Synchronous nuclear division in apical cell. Fig. 26. Synchronous nuclear division in reproductive cell. Fig. 27. Chromosomes in vegetative cells of gametophyte, counted 10-12. Fig. 28. Chromosomes in vegetative cells of sporophyte, counted 20-24. Fig. 29. Synapsis of the homologues during zoosporogenesis. Scale: (Figs. 25 and 26) = 50 μ m; (Figs. 27-29) = 10 μ m.

Figs. 8-24. *Cladophora conchopheria* SAKAI. Fig. 8. Fertile branch showing the reproductive segment arising from the lower part of the branch. Fig. 9. Reproductive segments with large papillae at the top or the lateral near the top. Fig. 10. Zoospore. Fig. 11. Gamete. Fig. 12. Conjugation of gametes. Fig. 13. Zygote. Fig. 14. Rounded zygote. Fig. 15. Germling producing a germ tube. Fig. 16. Cytoplasm beginning to migrate toward the germ tube. Fig. 17. Most of cytoplasm migrated into the apical end of the germ tube. Fig. 18. Empty original cell. Fig. 19. Three-week-old plant showing irregular branch with less chloroplasts. Fig. 20. Plant with many erect branches. Fig. 21. Germination by binary cell division. Fig. 22. Prostrate elongation without germ tube. Fig. 23. Upright shoots and rhizoids from the germling. Fig. 24. Ball-forming aggregation of *Cl. conchopheria*. Scale: (Figs. 8 and 9) = 100 μ m; (Figs. 10-17, 19, 21) = 10 μ m; (Fig. 18) = 20 μ m; (Fig. 20) = 500 μ m; (Figs. 22 and 23) = 50 μ m; (Fig. 24) = 5 mm.

減数分裂は配偶体の場合には一切見られなかった。以上、培養及び染色体・核相変化の観察結果から、カイゴロモも典型的な同形世代交代をし、核相交代をすることが確認された。

考 察

シオグサ属植物は、一般的に、単相で雌雄異株の配偶体と複相の孢子体とが同形世代交代する。本報告のツヤナシシオグサでは核相の観察を行っていないが、雌雄異株の配偶体と孢子体がシオグサ型の世代の交代をするし、カイゴロモの場合は核相と世代の交代は典型的なシオグサ型であることが確認された。

室蘭市チャラツナイ浜のツヤナシシオグサは一年生植物で、孢子体と配偶体は季節を異にして出現し、春には孢子体だけが出現して無性生殖を行ない、その後夏にかけて遊走子の発芽による配偶体だけが出現して有性生殖を行なう。チャシオグサ (*Cl. wrightiana* HARVEY) では無性生殖は5~12月、有性生殖は6~8月に行なわれ(千原, 1960)、同じシオグサ科のフトジュズモ (*Chaetomorpha spiralis* OKAMURA) では無性生殖は3~11月、有性生殖は6~9日に行なわれ(千原 1958)、室蘭産ツヤナシシオグサのように季節による生殖法の違いははっきりしていない。淡水産のカモジシオグサ (*Cl. glomerata* (L.) KÜTZING) は海産の多くのシオグサ属植物と異って遊走子による無性生殖だけを行なうが、HOFFMANN and GRAHAM (1984) は、20°C という温度条件下で 8:16 h LD の短日や $65 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ という彼等の実験下での最低照度で遊走子嚢がよく形成されると報告している。室蘭チャラツナイでは天然のツヤナシシオグサの無性・有性の生殖は共に長日条件下で行なわれているが、この間、水温は孢子体の出現する6月上旬の約 11°C から配偶体の消失する9月中旬の約 18°C まで、8月の最高水温約 20°C を経て変化する。この点及び本実験の結果から、ツヤナシシオグサの無性生殖と有性生殖は日長よりは水温あるいは照度によって規制されると思われるが、その他の要因をも考慮し、環境と生殖法との関係を今後検討したいと考えている。

シオグサ科植物の遊走子あるいは接合子の初期発生は多くの研究者が報告し、千原 (1958, 1960) も報告しているように、いわゆる直立型であり、通常盤状仮根をもっているが、培養条件によっては盤状にはならず、糸状仮根になることがある。ツヤナシシオグサでも同様の現象が見られ、5°C や 10°C では盤状仮根とはな

らず糸状に伸長したのが見られた。また、いずれの場合も、最初の隔壁は発芽体の基部ではなく頂部に近く形成されるし、発芽管を出すこともなかった。これ等のことは、本研究と同時に進んだフサシオグサ (*Cl. fascicularis* (MERTENS) KÜTZING)、ワタシオグサ (*Cl. albida* (HUDSON) KÜTZING) 及びタマリシオグサ (*Cl. rudolphiana* (C. AG.) HARVEY) の培養実験でも同様であった。

しかし、カイゴロモの初期発生では、以上の種とは著しく異ったタイプが観察された。つまり、本実験の一般的な条件下で、遊走子も接合子もスライドガラス上に植えつけられたものはすべて発芽管をつくるのである。この発芽様式は温度や日長条件には左右されないし、また栄養欠乏の結果でもなく、カイゴロモの本質的な特徴であると考えられる。この発生様式はまた *Acrosiphonia* や *Spongomorpha* の孢子体発生 (FAN 1959) の場合を想起させる。もちろん、*Spongomorpha* などのこの発芽体は *Codiolum* 状となり、単細胞のまま遊走子を生ずる。シオグサ属の場合でも ARCHER and BURROWS (1960) はイワシオグサ (*Cl. rupestris* (L.) KÜTZING) で *Codiolum* の形をとることのあることを報告し、VAN DEN HOEK (1963) はカモジシオグサなどでも同様な形の単細胞体が遊走子を形成したことを報告しているが、彼の図 (Fig. 528) には発芽管は示されていない。カイゴロモの場合は、初め発芽管を出す、発生を続けて天然で見られるものと同じ多細胞体になり、単細胞のまま生殖細胞を作るなどという、いわゆる異形世代交代を行なうことはない。

このように、カイゴロモは一般的に発芽管を出して発生するが、ごく限られた場合には発芽管を出さず二分裂をくり返して匍匐する糸状体を作ることがある。つまり、このような稀に起る発芽様式の場合でも、一般のシオグサ属植物に見られる直立型の発生はしない。この生殖細胞の二分裂による匍匐体は培養瓶の底に落ちた生殖細胞でのみ見られたが、底に落ちたものでも発芽管を出して普通に発生を続けることがあり、何故このような二つの発生様式が見られるのかは不明である。

天然のカイゴロモは生きているスガイの貝殻上のみ着生し、ベルベット状に固く貝殻を被っており、ピンセットでも容易にはずれない。ところが、実験室ではスガイの貝殻片に生殖細胞を植えつけても着生せず、また、スライドガラス上で培養したものは仮根状の枝がよく発達して来ても、あまり附着せず、スライドガラスを軽く振盪すると、脱落するものが多い。天然の

貝殻から剝離した藻体でも、スライドガラス上で生長したもので、仮根の先端は尖っており (SAKAI 1964, Fig. 22-A, C), 附着の用をなしていると思えない。これらのことから、天然ではスガイの貝殻にカイゴロモの仮根が穿入している可能性があると考えられる。また培養基質から脱落した藻体は生長を続け、仮根などによって絡みあい、小さなマリモ状の集団を作ることがよく見られるが、これは培養条件下の現象であって、天然では現われないものであると考えられる。

カイゴロモは一般的な外部形態、生活環、核分裂は細胞中に核が散在したまま同調的に起るが、細胞分裂とは同調しないこと、それに染色体数も従来の報告 (*Cl. flexuosa* HARV., SINHA 1958, PATEL 1961; *Cl. rupestris* var. *distorta* HARV., PATEL 1961) とほぼ同数であることなどからは、シオグサ属の特徴をもっていると言える。しかし、遊走子嚢や配偶子嚢の形成が求頂的であることや、生殖細胞の発芽初期に発芽管を出すことはシオグサの一般的な特徴ではない。この特殊な性質は何を意味するのか、更に多くの点の観察とあわせて検討する必要がある。

引用文献

- ARCHER, A. and BURROWS, E.M. 1960. Heteromorphic life-history as a family criterion in the Cladophorales. *Brit. Phyc. Bull.* 2: 31-33.
- CHIHARA, M. 1958. Studies on the life-history of the green algae in the warm seas around Japan (6) On the life-history of *Chaetomorpha spiralis* OKAMURA. *Journ. Jap. Bot.* 33(6): 183-189.
- CHIHARA, M. 1960. Studies on the life-history of the green algae in the warm seas around Japan (10). On the life-history of *Cladophora wrightiana* HARVEY. *Journ. Jap. Bot.* 35(1): 1-11.
- FAN, K.C. 1959. Studies on the life histories of marine algae I. *Codiolum petrocelidis* and *Spongomorpha coalita*. *Bull. Torrey Bot. Club.* 86(1): 1-12.
- HUDSON, P.R. and WAALAND, J.B. 1974. Ultrastructure of mitosis and cytokinesis in the multinucleate green alga *Acrosiphonia*. *J. Cell Biol.* 62: 274-294.
- HOFFMANN, J.P. and GRAHAM, L.E. 1984. Effects of selected physicochemical factors on growth and zoosporogenesis of *Cladophora glomerata* (Chlorophyta). *J. Phycol.* 20: 1-7.
- KORNMAN, P. 1966. Wachstum und Zellteilung bei *Urospora*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 13: 73-83.
- KORNMAN, P. 1973. Codiophyceae, a new class of Chlorophyta. *Helgoländer. wiss. Meeresunters.* 25: 1-13.
- KOSHIZAKA, M. 1978. On the life history of eight species of *Cladophora* (Chlorophyta, Cladophoraceae). *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.* 29: 325-337.
- LIST, H. 1930. Die Entwicklungsgeschichte von *Cladophora glomerata* KÜTZING. *Arch. Protistenkunde* 72: 453-481.
- PATEL, R.J. 1961. Ph. D. thesis, London University.
- PROVASOLI, L. 1966. Media and prospects for the cultivation of marine algae. pp. 63-75. *In* WATANABE, A. and HATTORI, A. [eds.] *Cultures and Collections of Algae*. Japanese Society of Plant Physiology, Tokyo.
- SAKAI, Y. 1964. The species of *Cladophora* from Japan and its vicinity. *Sci. Pap. Inst. Alg. Res., Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 5: 1-104.
- SCHUSSNIG, B. 1928. Die Reductionsteilung bei *Cladophora glomerata*. *Oesterr. Bot. Zeits.* 77: 62-67.
- SCHUSSNIG, B. 1930. Der Chromosomencyclus von *Cladophora glomerata*. *Ibid.* 79: 273-277.
- SCHUSSNIG, B. 1951. Der Kernphasenwechsel von *Cladophora glomerata*. *Svensk. Bot. Tidskr.* 45: 597-602.
- SCHUSSNIG, B. 1954. Gonidiogenese, Gametogenese und Meiose bei *Cladophora glomerata* (L.) KÜTZING. *Arch. Protistenkunde* 100: 287-322.
- SINHA, J.P. 1958. Ph. D. thesis, London University.
- VAN DEN HOEK, C. 1963. Revision of the European species of *Cladophora*. Brill Leiden.
- WITTMANN, W. 1965. Aceto-iron-haematoxylin-chloral hydrate for chromosome staining. *Stain. Tech.* 40: 161-164.