

緑藻類の生活史

—特に多核細胞性海産緑藻の生殖、体形成、生活史について—

榎本幸人（神戸大学理学部付属臨海実験所）

緑藻類の生活史，特に多核細胞性緑藻類の生活史についてのべるにあたり，次の3段階に区分して話を進めることにいたします。まず最初に，最近の緑藻類の分類系について，次に緑藻類の全体の生活史型について，最後に緑藻類の一群である多核細胞性緑藻の生活史と分類についてふれることといたします。今日お話いたします内容は，我々の研究室での結果，59年度の文部省科学研究費による大阪大学の石川依久子先生との協同研究の成果や，1983年5月号の「遺伝」に掲載されました千原光雄先生，堀輝三先生等による「緑藻類の分類系」をもとにしたものであります。後日の御一読をお勧めいたします。

植物にとって個体維持に必要な物質代謝としての光合成と，種族維持のための営みである生殖にかかわる諸形質の特徴は，植物群の進化の過程を反映しているものとしてとらえられ，植物界の系統群の把握理解に重要視されてきています。

クロロフィル a, b (chlorophyll-a, chlorophyll-b) を持ち，光合成によりデンプンを合成する植物は，一般に緑色植物 (Chlorophyta) と呼ばれ体のつくり (体制) と生殖器官の分化の程度により種子植物，シダ植物，コケ植物，シヤジクモ植物，および緑藻植物の5群に分類されております。その生育分布は広く陸上，淡水中さらに海水中にまでおよんでおります。三人の先生方によって先に述べられました藍藻植物，紅藻植物，褐藻植物は，比較的明確な分類学的特徴をもった，まとまりのある藻類の分類群として考えられておりますが，緑色植物は緑藻類をはじめいくつかの性質の異なった植物群を包含したきわめて大きな分類群であります。先ほど鮎坂さんの示された植物界の系統図にもありましたように，緑色植物の占める位置が大きく描かれております。ここではまず，従来の緑藻類の分類と最近の緑藻類の分類についてふれることにいたします。

先程のべたように，従来，緑藻類の分類基準としては主に，(1)体の構造すなわち体制，(2)生殖細胞および生殖器官の構造，(3)栄養体細胞の構造に関する形質等が重視されてきました。緑藻類の始原的な形としては，等長の鞭毛をもった単細胞のクラミドモナス (*Chlamydomonas*) 様の遊走性単細胞が考えられ，これが細胞分裂することにより，体制的に次の5つの植物群が出現したと考えられてきました。1970年代のROUND (1972)，CHRISTENSEN (1971)，BOLD & WYNNE (1978) など多くの分類表では，緑藻類は基本的に次の5群にまとめられています。その概略を表1に示します。すなわち，(1)遊泳性群体，(2)非遊泳性群体，(3)非遊泳性単細胞群体，(4)組織体，(5)多核囊状体の5群であります。

それぞれの群について，ごく簡単に説明いたします。

(1)第1のグループの遊泳性群体は，クラミドモナス様の遊泳性単細胞で単一の細胞に分裂が起り

娘細胞が形成されますが、娘細胞は互いに遊離することなく体の一部で互いに接着し、群体（コロニー, colony）を形成します。等長の鞭毛をもち水中を遊泳します。代表的な種としてボルボックス (*Volvox*)、クラミドモナス (*Chlamydomonas*)、ゴニウム (*Gonium*)、パンドリナ (*Pandorina*) などがあります。

表 1. 緑藻類の体制と主な植物群

1. 遊泳性群体 (ボルボックス系列)

ボルボックス目 (ボルボックス, クラミドモナス, ゴニウム)

2. 非遊泳性群体 (ヨツメモ系列)

ヨツメモ目 (ヨツメモ, パルメラ)

3. 非遊泳性単細胞体 (クロロコックム系列)

クロロコックム目 (クロロコックム, クンショウモ,
アミミドロ, クロレラ, イカダモ)

4. 組織体 (ヒビミドロ系列)

単列糸状体

ホシミドロ目 (ホシミドロ, ミカヅキモ, アオミドロ)

サヤミドロ目 (サヤミドロ, ブルボケエテ)

ヒビミドロ目 (ヒビミドロ, ミクロスボラ)

葉状体, 膜状体, 樹状体

ケエトフオラ目 (ケエトフオラ, ツルギミドロ)

クロロサルキナ目 (クロロサルキナ)

カワノリ目 (カワノリ)

アオサ目 (アオサ, アオノリ, ヒトエグサ)

5. 多核細胞体

モツレグサ目 (モツレグサ, シリオミドロ)

シオグサ目 (シオグサ, ジュズモ, アミモヨウ)

ミドリゲ目 (ミドリゲ, バロニア, キッコウグサ)

ミル目 (ミル, サボテングサ, イワヅタ, ハネモ,
ツユノイト, ウミノタマ, ニセハネモ)

カサノリ目 (カサノリ, ウスガサネ, イソスギナ)

(2)第2のグループの非遊泳性群体は、第1番目のグループと同様に、単細胞体の分裂により形成された娘細胞は集合して群体をつくりませんが、娘細胞はカンテン状の基質中に埋もれて生育しているため鞭毛は持っているものの水中を遊泳することはありません。代表的なものとしてヨツメモ

(*Tetraspora*), パルメラ (*Palmella*) などがあります。

(3)第3番目の非遊泳性単細胞体は、単細胞体が水中の基質に定着生活することとなり、非遊泳性の単細胞体となります。クロレラ (*Chlorella*), クンショウモ (*Pediastrum*), アミミドロ (*Hydrodictyon*), イカダモ (*Scenedesmus*)などがその代表的なものであります。

(4)4番目の組織体は単細胞体が基質上に定着生活し、細胞分裂をくりかえして多細胞化し、娘細胞は互いに遊離することなく組織をつくり組織化された体を形成します。この場合、細胞分裂のおこる面、あるいは方向によって単列糸状体、膜状体あるいは葉状体、樹枝状体が形成されるわけがあります。

すなわち、(a)単列糸状体は、単細胞体が基物に定着し、この基物面に平行な水平面でのみ分裂をくりかえすことにより、単列細胞の糸状体が形成されるわけがあります。代表的なものとしてホシミドロ (*Zygnema*), アオミドロ (*Spirogyra*), サヤミドロ (*Oedogonium*), ヒビミドロ (*Ulothrix*), クレブソルミディウム (*Klebsormidium*) などがあります。

(b)膜状体あるいは葉状体は、単列糸状体に基物と垂直な縦の同一方向の垂直面に分裂がくり返し起こることにより、藻体は1層の細胞配列からなる膜状体となり、さらにこの垂直面に対し直角の面で分裂が起こりますと、藻体は2層以上の葉状体となります。代表的なものとしてカワノリ (*Prasiola*), アオサ (*Ulva*), アオノリ (*Enteromorpha*), ヒトエグサ (*Monostroma*) などがあります。

(c)樹枝状体は糸状体の一部の細胞が三次元的方向に分裂することにより、藻体は樹枝状体となります。例としてツルギミドロ (*Draparnaldia*), ケートフォラ (*Chaetophora*) などがあります。

以上の緑藻植物はいずれも1つの細胞に1個の核がある単核細胞で構成されておりますが、次の(5)多核囊状体は、多核細胞 (coenocyte) によって構成されています。この多核細胞では、細胞質分裂が核分裂にひき続いて必ずしも毎回起こらないため、核分裂のみがくり返され、1個の細胞に多数の核が存在する特異な細胞となります。この多核細胞で構成されている藻類は多核細胞体と呼ばれ、体制や細胞質分裂の様式、生活史型により次の5目に分類されています。

それぞれの目と代表的な属を以下に示します。すなわち、

- (1)モツレグサ目：モツレグサ (*Spongomorpha*), シリオミドロ (*Urospora*)
- (2)シオグサ目：ジュズモ (*Chaetomorpha*), シオグサ (*Cladophora*), アミモヨウ (*Microdictyon*)
- (3)ミドリゲ目：バロニア (*Valonia*), キッコウグサ (*Dictyosphaeria*), マガタマモ (*Boergesenia*), アオモグサ (*Boodlea*)
- (4)ミル目：ミル (*Codium*), サボテングサ (*Halimeda*), イワヅタ (*Caulerpa*), ハネモ (*Bryopsis*)
- (5)カサノリ目：カサノリ (*Acetabularia*), ウスガサネ (*Cymopolia*), イソスギナ (*Halicoryne*) などであります。

この最近の10年間に、緑藻植物の細胞分裂や生殖細胞の電子顕微鏡による微細構造の研究、さら

に葉緑体におけるグリコール酸の生化学的研究が進展し、それらの知見から従来の緑藻植物の分類系が大きく変えられつつあります。

PICKET-HEAPS (1975)、STEWART & MATOX (1975) 等は緑藻類の細胞分裂における細胞質分裂時の隔膜形成に3つの基本型があることを明らかにしました。すなわち、第1型はフラグモプラスト (phragmoplast) による隔壁形成で、高等緑色植物に極く普通に見られるもので、古くは細胞板形成と呼ばれているものです。第2型は、ファイコプラスト (phycoplast) による隔壁形成で第1型とよく類似していますが、微小管配列の方向が異なります。第3型は、フラグモプラストにも、またファイコプラストのいずれにもよらない細胞膜の環状のカメラの絞りの様な絞り込みあるいはくびれ込みによる隔膜形成であります。

さらにSTEWART & MATOX (1978) は、緑藻類の栄養体あるいは生殖細胞の鞭毛の基部構造において、微小管性鞭毛根と基部結合繊維がそれぞれ、(a)多層構造型で有紋繊維型、(b)交叉型で有紋繊維型、(c)交叉型で無紋繊維型の3型があることを示しました。そしてこの(a)、(b)、(c)の3型はそれぞれ隔膜形成様式の3型(1)、(2)、(3)によく対応一致することを明らかにしました。

生物は栄養体から生殖細胞に移行し、さらに再び次代の栄養体を形成してゆきます。この栄養体から栄養体への伝達体として、生殖細胞があるわけであります。生殖細胞は普通微小な単一の細胞であります。その内部には次代の栄養体の形成に必要な多くの情報がコンパクトに詰め込まれ、また形態的にも細胞器官など基本的な構造が無駄なく配備されているものと考えられます。したがって生殖細胞の微細構造は、その分類群の基本的な性質を示すものとして、分類上の重要な指標 (character) と考えられ、詳細な解析が行なわれております。

さらにFREDERICK et al. (1973) は、緑藻類の葉緑体における光合成に関連する光呼吸に関与するグリコール酸の酸化経路に関し、前にお話した(1)、(a)の性質をもった緑藻ではパーオキシゾーム中に存在するグリコール酸酸化酵素により酸化が行われるが、一方、(2)、(b)および(3)、(c)の性質をもった緑藻類では、ミトコンドリア中に分布するグリコール酸脱水素酵素により、酸化が行なわれることを明らかにしました。さらに彼等はこの2種の酵素の植物界における分布を調べ、緑藻類では体制や生育環境とは関係がなく、むしろ先にPICKET-HEAPS (1975) 等が示した細胞質の分裂様式と密接な関係にあることを指摘いたしました。

これらの結果から、MATOX (1978)、千原光雄 (1983) は従来の緑藻類の分類系を検討し、ここに示しました表2の分類体系を示しました。すなわち、(1)有性生殖器官が多細胞からなるか、栄養体細胞が大きく形を変えることなく生殖器官に移行した単細胞性であるか、(2)核分裂において紡錘体が分裂終期まで残存するか、崩壊するか、(3)細胞分裂時の隔膜形成にフラグモプラストが関与するか、ファイコプラストが関与するか、いずれも関与しないか、(4)鞭毛基部構造は多層型か交叉型か、(5)基部結合繊維が有紋型か、無紋型か、(6)グリコール酸の酸化が酸化酵素によるか、脱水素酵素によるかで、従来の緑藻類を、コレオケーテ綱 (Coleochaetophyceae)、緑藻綱 (Chlorophyceae) およびアオサ綱 (Ulvophyceae) に分け、緑藻類への帰属に種々論議のあったシャジク藻綱 (Charo-

phyceae) を独立した綱として扱って居ります。

表 2. 最近の緑藻植物の分類系 (千原1983による)

| 綱名 | シャジク藻綱 | コレオケーテ綱 | 緑藻綱 | アオサ綱 |
|----------|----------|--|---|--|
| 分類階層 | | | | |
| 有性生殖器官 | 多細胞 | 多細胞 | 単細胞 | 単細胞 |
| 核分裂時紡錘体 | 残存 | 残存 | 崩壊 | 崩壊 |
| 細胞質分裂 | フラグモプラスト | フラグモプラスト | フアイコプラスト | 関与せず |
| 鞭毛基部構造 | 多層構造 | 多層構造 | 交叉型(有紋) | 交叉型(無紋) |
| グリコール酸酸化 | 酸化酵素 | 酸化酵素 | 脱水素酵素 | 脱水素酵素 |
| 分類群 (目) | シャジクモ目 | クロロキプス目 クレブソルミデイウム目 ホシミドロ目 スミレモ目 コレオケーテ目 | ボルボックス目 ヨツメモ目 クロロコックム目 クロロサルキナ目 サヤミドロ目 ケートフォラ目 ヒビミドロ目 | アオサ目 モツレグサ目 シオグサ目 ミドリゲ目 ミル目 カサノリ目 |
| 生育場所 | 淡水 | 淡水 | 淡水 | 海水 |

以上、藻類の従来からの分類系と最近の分類系について述べてきましたが、系統的にはシャジクモ類、コレオケーテ類を通してコケ類、シダ類および種子植物の緑色植物が進化して陸上に進展し緑藻類、アオサ類は水中にとどまったものと考えられております。

次に、従来から緑藻類として扱われてきた藻類全体の生活史についてふれることといたします。各種の緑藻類の培養実験結果から、緑藻類の生活史は図1に示しました様に、次の5型に分けられております。すなわち、(1)アオミドロ型、(2)ヒトエグサ型、(3)シオグサ型、(4)ツユノイト型、(5)ミル型の5型であります。その各々について簡単に説明いたします。

(1)第1型のアオミドロ型は最も簡単な生活史型で、我々が見る藻体はn相の配偶体のみで、世代交代は見られません。n相の藻体にn相の配偶子が形成され、その合体により2nの接合子となります。この接合子は休眠する場合がありますが、発芽時に減数分裂を行ないn相の栄養体に発達します。この型はアオミドロ、クラミドモナス、ゴニウム、ボルボックス、そしてシャジク藻類等に見られます。

(2)第2型はヒトエグサ型で、我々が普通に見る栄養体はn相で、この体に形成されるn相の雌性、雄性の配偶子が合体し、2n相の接合子を生じます。接合子は発達して2n相の胞子体となりますが、一般にこの胞子体は顕微鏡的な大きさの微小なもので、通常単細胞体であります。この胞子体に無性的な遊走子が形成されますが、遊走子形成の際に減数分裂が起り、n相となります。遊走子(n相)が発芽し、細胞分裂をくりかえして普通我々が見る多細胞性の配偶体となります。この大型の配偶体(n)と、微小な胞子体(2n)との間で世代交代が行なわれるわけであります。ヒトエ

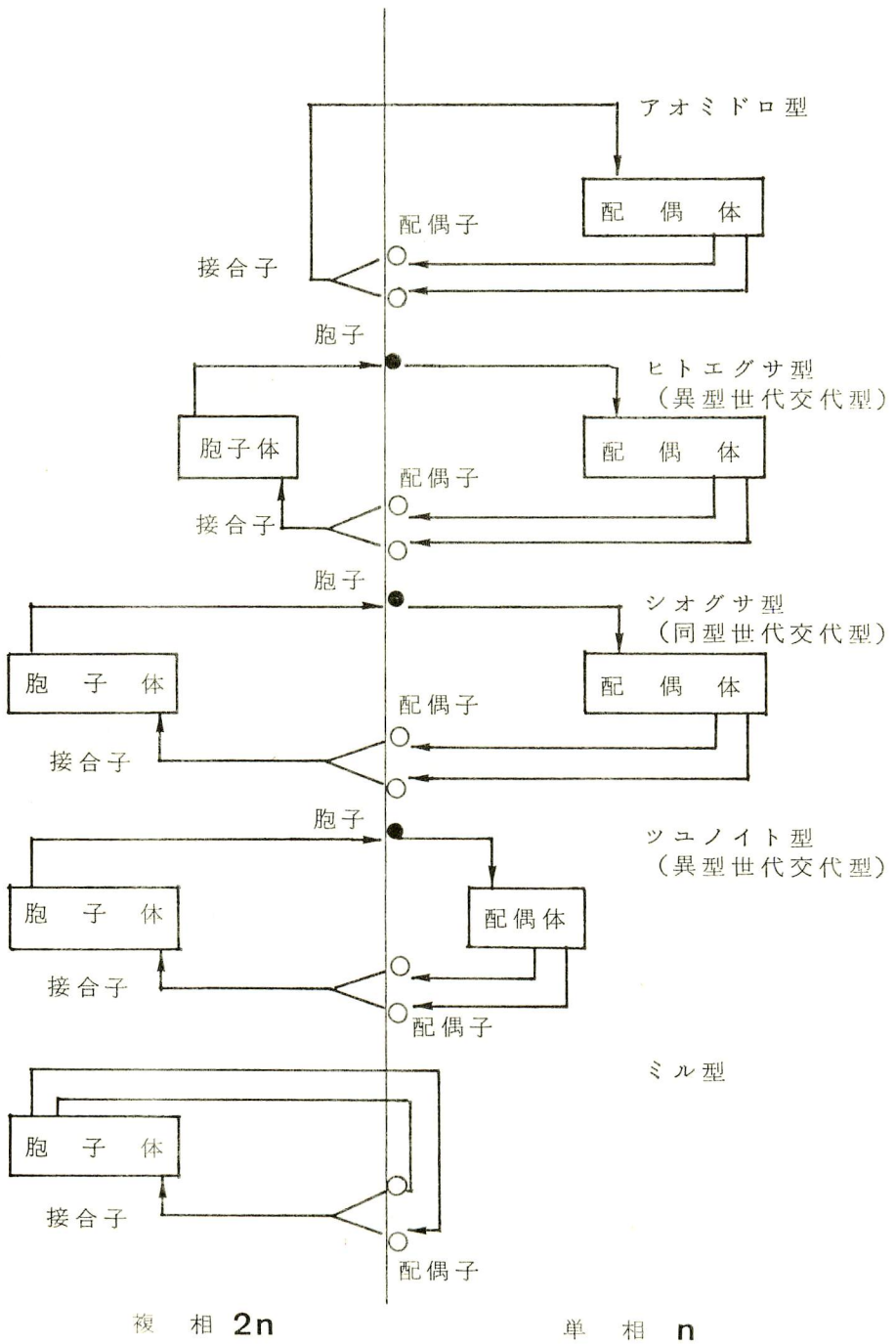


図1. 緑藻類の生活史型

グサ, ランソウモドキ, モツレグサ, ハネモなどがこの生活環をもちます。配偶体と胞子体の藻体の形態がいちぢるしく異なるため, 異型世代交代型とも呼ばれます。

(3)第3型はシオグサ型で, n 相の配偶体が n 相の雌雄の配偶子を形成し, 雌雄の配偶子の接合により $2n$ 相の接合子となります。この接合子は発芽して細胞分裂をくり返し, $2n$ 相の多細胞性の胞子体に発達いたします。この胞子体は基本的に配偶体と同じ形態であります。胞子体には減数分裂を経て n 相の遊走子が形成され, 無性的に発芽して n 相の配偶体に発達します。シオグサ, アオノリ, アオアサ, ジュズモ, キッコウグサ, バロニアなどでこの生活環が見られます。配偶体と胞子体の形態が同じであることから, 同型世代交代型とも呼ばれます。

(4)第4型はツユノイト型で, われわれが肉眼的に見る藻体は $2n$ 相の胞子体であります。この胞子体に減数分裂を経て n 相の遊走子が形成されます。遊走子は無性的に発芽して n 相の配偶体に発達いたしますが, この配偶体は通常顕微鏡的な大きさの微小な体であります。 n 相の配偶体に n 相の雌雄の配偶子が形成され, 雌雄両配偶子の合体により $2n$ 相の接合子となります。接合子の発芽, 発達により再び $2n$ 相の肉眼的な大きさの胞子体にもどります。胞子体と配偶体の形態がいちぢるしく異なるため, 異型世代交代型の生活環ともいえるわけですが, 前述のヒトエグサ型とは, 配偶体と胞子体の発達や分化の程度が完全に逆転しております。

(5)第5型のミル型は, われわれが通常見ている藻体は $2n$ の体であり, この $2n$ の体に減数分裂を経て n 相の雌雄の配偶子が形成されます。雌雄両配偶子が合体して $2n$ の接合子となり, その発芽, 発達により $2n$ の体となります。 n 相の配偶体の世代が極端に退化し簡単になってしまったものと見ることが出来ます。この型の生活環をもつものとして, 南海産のミル, イワヅタなどがあります。

(以上述べてきた緑藻類の生活史はこの模式図として要約されます。図1) また記号化して表現しますと, (1) n 相のみ, (2) n 相 $>2n$ 相, (3) n 相 $=2n$ 相, (4) n 相 $<2n$ 相, および(5) $2n$ 相のみの5型となります。

以上の事柄をふまえた上で, 最後に多核細胞性緑藻の生活史と分類についてふれることにいたし

表3. 最近の緑藻植物, アオサ綱の分類

アオサ綱

アオサ目 (アオサ, アオノリ)

モツレグサ目 (モツレグサ, シリオミドロ)

シオグサ目 (シオグサ, ジュズモ)

ミドリゲ目 (バロニア, キッコウグサ, マガタマモ)

ミル目 (ミル, イワヅタ, ハネモ, ニセハネモ,

サボテングサ, ツユノイト)

カサノリ目 (カサノリ, ウスガサネ, イソスギナ)

ます。

先ほども述べました様に、われわれが各地の海岸に立ったとき普通に目にするところの海産緑藻類は、最近の緑藻類の分類系によればアオサ綱に所属するところとなります。このアオサ綱は細胞構造、体制、細胞壁の成分、細胞質分裂の様式、生活史型などにより次の6群(目)に分類されております。すなわち、アオサ目、モツレグサ目、シオグサ目、ミドリゲ目、ミル目、およびカサノリ目の6群であります。その分類群と代表的な種を表3にまとめました。このうちアオサ目の藻類の体は、各々の細胞に1個の核をもつ単核性細胞によって構成されておりますが、残りの5つの目の藻体はいずれも多核細胞からできております。これらの多核細胞性の緑藻類の多くは、熱帯、亜熱帯海域に広く生育分布し、藻体は数mmから数cmにおよぶ肉眼的な大きさの細胞で構成されております。細胞は多数の核を含み、特に多核細胞(multinucleate cell)あるいは多核嚢状体(シノサイト, coenocyte)と呼ばれ、単核性細胞とは種々の点でかなり異なった特徴ある性質を示します。その一例として、マガタマモの小球体形成についてのべることにいたします。

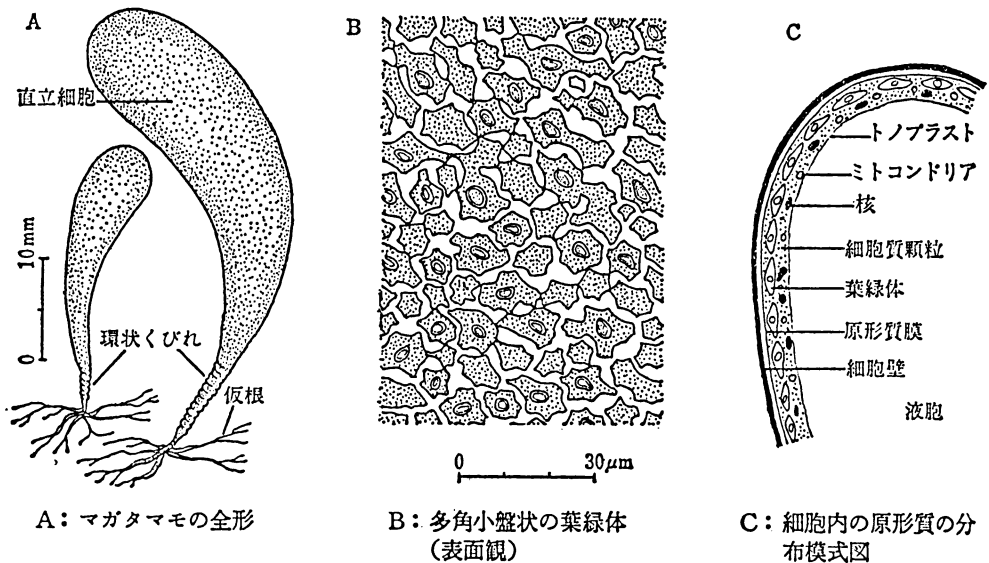


図2. マガタマモの構造

マガタマモ (*Boergesenia forbesii*) は、ミドリゲ目、マガタマモ科に属する熱帯、亜熱帯産の海産緑藻で、わが国には奄美大島以南の南西諸島沿岸の浅いタイドプールにかなり普通に見られます。藻体は高さ最大50mm、直径最大8mmに達する勾玉状の単一の巨大細胞の直立部と、これを基物に着生させる分枝した糸状の仮根部とからなります(図2, a)。内部の構造は細胞壁の内表面にそって細胞全域に薄層状にほぼ均等に多数の多角小盤状の葉緑体、球形の核、ミトコンドリアその他の細胞質顆粒が分布し、細胞中央部は大きな液胞(vacuole)でしめられております(図2, b, c)。この細胞では細胞質分裂が全く起らず、核分裂のみがくり返し起るため、細胞は多数の核を含んだ

単一の多核細胞となります。この藻類は次のような興味ある特性をもっております。すなわち、藻体の直立部の細胞にガラス針を刺すなどの簡単な人為的刺激を与えますと、原形質は母細胞内で多数の小塊に分かれ、小塊の各々は球形化し、その表面に細胞壁を新生して、直径100 μm 内外の不動胞子状の多数の小球体に移してしまいます。また藻体の基部をハサミなどで切断し、ピンセットで細胞内部の原形質（プロトプラズム）を海水中に人工的に絞り出しますと、原形質ははじめ多数の断片（fragment）に分散しておりますが、やがて凝集して球形化し、6～9時間でその表面に細胞壁を新生して小球体となります。この小球体は適当な培養条件で発芽し、發育して約2ヶ月後には母体と同様の藻体に発達いたします。この様にマガタマモの原形質は、プロトプラズムの性質一つをとっても、一般の単核性細胞では見られない極めて特異な性質を持っております。

図2-cは、マガタマモの内部構造を示したものでありますが、アオサ綱のアオサ目を除いた他の海産の多核細胞性緑藻はいずれも基本的に同様の内部構造をもっております。

表4. 多核細胞性緑藻類の生活史型と細胞質分裂の様式

| | 生活史型 | 細胞質分裂 |
|--------|--|--------|
| モツレグサ目 | 異型世代交代型 (ヒトエグサ型) | 絞り込み型 |
| シオグサ目 | 同型世代交代型 (シオグサ型) | 絞り込み型 |
| ミドリゲ目 | 同型世代交代型 (シオグサ型) | 分割分裂型 |
| ミル目 | 異型世代交代型 (ツユノイト型) (ヒトエグサ型) (ミル型) | くびれ込型 |
| カサノリ目 | (ヒトエグサ型) | くびれ込み型 |

前に示しました様に、アオサ綱の多核細胞性緑藻の分類形質としては生活史型と細胞質分裂の様式が挙げられておりますが、この多核性緑藻に関してさらに詳しく説明することといたします（表4を参照）。モツレグサ目の生活史型は異型世代交代型（ヒトエグサ型）で、細胞分裂は細胞側壁の環状の絞り込みによって行なわれます。細胞の内壁が丁度カメラの絞りの様に外周から中心に向けて絞り込まれることによって、細胞が2つに分裂いたします。次にシオグサ目は同型世代交代型の生活史をもち、細胞質分裂はモツレグサ目と同様に絞り込みによります。3番目のミドリゲ目の生

活史は同型世代交代型であります，細胞質分裂は分割分裂形であります。この分裂は最初デンマークの BOERGENSEN (1913) によってミドリゲ目の1種 *Siphonocladus pusillus* で報告され，“Segregative cell division” の術語が与えられた特殊な細胞分裂で，1個の細胞内容が一時に多数の小塊に分裂して一挙に多数の娘細胞を生ずる特異な細胞分裂であります。この分裂については，後に実例を示しながら詳しく説明することにいたします。ミル目では生活史は種類によって異なり，ヒトエグサ型，ツユノイト型，およびミル型を示します。また細胞質分裂はくびれ込みによって行われます。最後のカサノリ目の生活史は今なお種々論議されていますが，最近大阪大学の石川先生によりヒトエグサ型が考えられております。細胞質分裂はくびれ込み型であります。

ここでミドリゲ目の代表的な種であるキッコウグサを例にとり，我々の仕事である培養実験による同型世代交代型の生活史と分割型細胞分裂について具体的に説明することにいたします。キッコウグサ (*Dictyosphaeria cavernosa*) は，熱帯，亜熱帯海域に広く分布し，わが国では本州中部以南に生育し，南西諸島の各地の潮間帯ではごく普通に見られるものであります(図3-1)。藻体は直径1~2mmの肉眼的な大きさの多数の多核細胞から構成されております(図3-2)。この藻体が成熟し，生殖細胞が形成されはじめますと，生殖細胞にカロチノイドを含んだ眼点が形成されるため，藻体は全体として鮮緑色から黄緑色に変色いたします。又，各細胞の内部に数個の黒斑部を生じてきます(図3-3, 4)。これは成熟にともなう原形質の凝集によるもので，黒斑部を中心に原形質の分布に疎密を生じ，原形質は網目状の分布となります(図3-5, 6)。やがて黒斑部の真上の細胞壁が外方に突出し，乳頭状の突起を生じます(図3-5, 6, 13, 14)。この突起は将来運動性の生殖細胞が外界に放出されるときを通り路，放出管となります(図3-15, 16)。原形質の凝集が進み，網目状分布は崩壊し，原形質は不規則な形の多数の小塊に分裂してしまいます(図3-7, 8)。この原形質塊の中で多数の生殖細胞の形成が進行いたします(図3-9)。生殖細胞の形成が完了すると，各生殖細胞は鞭毛により原形質塊から泳ぎ出て，母細胞内を活発に遊泳いたします(図3-10, 11, 12)。一方，放出管の先端は急速に膨張し，やがて膜が破壊するようにして円形の小孔が開きますと(図3-16, 17, 18)，生殖細胞はこの小孔を通して外界に泳ぎ出ることになります。この生殖細胞は涙滴状で内部に1個の核，数個の葉緑体，1個の眼点等を含んでおります。ある個体から泳ぎ出した生殖細胞は4本の鞭毛をもち(図4-20)，またはある藻体から泳ぎ出した生殖細胞はやや小型で2本の鞭毛をもっています(図4-21, 22)。4本鞭毛をもった大型の生殖細胞は無性的な遊走子(zospore)で，基物に着生後，単独で発芽し，発生生長して，成体となります。一方，2本鞭毛のやや小型の生殖細胞は配偶子であります。ある個体からは雌性の配偶子(図4-21)のみが，またある個体からは雄性の配偶子(図4-22)のみが泳ぎ出てきます。この雌雄の配偶子には性による形態的な，あるいは行動的な相異は見られません。従って雌性あるいは雄性の配偶子なる語を使用してよいものか否か問題が残されるわけですが，ここでは習慣に従ってこの表現を用いることにいたします。雌性あるいは雄性の配偶子のちがいは，接合実験によって判別することができます。すなわち，雌性雄性の配偶子を混合すると，互いに接合しハート型の接合子となりま

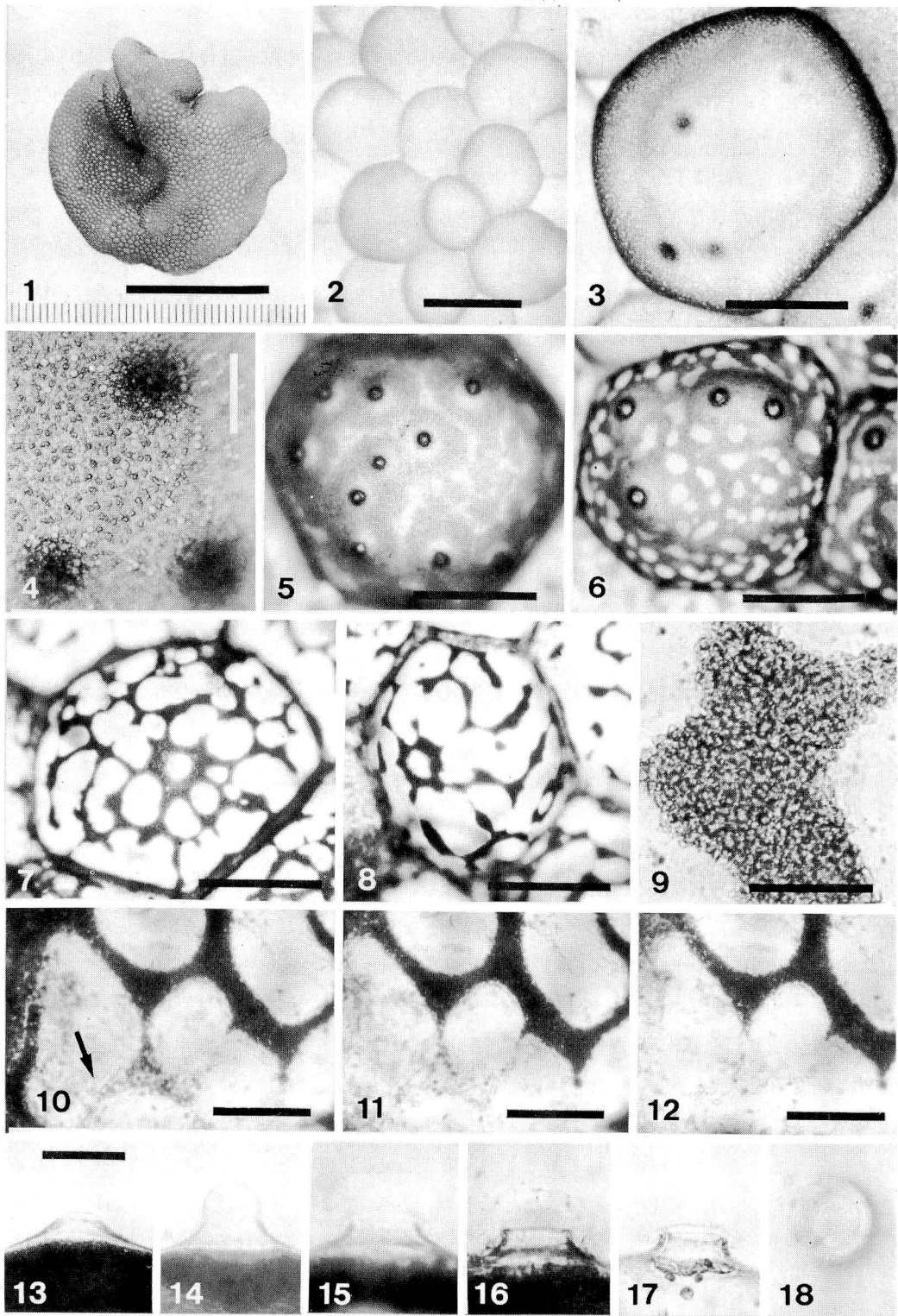


図3. キッコウグサの藻体と成熟過程

す(図4-23)。たとえ異なった個体からのものでも、雌性の配偶子のみを混合した場合にはこの接合は見られません。同様に、雄性の配偶子のみを混じた場合にも接合は起こりません。形態的に雌性雄性の相異の判別できない配偶子は、接合実験によってのみ雌性あるいは雄性が確認されるわけであり、最近、配偶子をDAPIという蛍光染料で染色し、蛍光顕微鏡で観察することにより、配偶子の葉緑体中のDNAの分布に雌雄で相異のあることが判明してきました。今後、配偶子の雌雄の判別に有効な手段となるものと思われます。また、余談となりますが、この雌雄配偶子の葉緑体中のDNAの分布の相異に着目し、配偶子接合後の葉緑体DNAの消長から、母性遺伝の機作^{メカニズム}の形態学的研究が基礎生物学研究所の黒岩教授により進められております。

話を元に戻して、無性的な4鞭毛の遊走子および配偶子の接合により生じた接合子は、基物に着生した後球形化し(図4-24)、発芽し(図4-25)、肥大成長して体積を増大し、核分裂により核の数を増加してゆきます。しかし細胞質分裂は起らず、単細胞のまま体積のみを増大するわけであり、発芽約3ヶ月後、3mm内外の単一な多核細胞に発達いたします(図4-26, 27)。この段階で細胞質が分裂し、細胞は一挙に多細胞化いたします(図4-28, 29)。細胞質分裂は培養光条件における暗期中頃、時刻にして真夜中の0時前後に起ります。細胞内壁に沿って薄層状に均等に分布していた原形質がいったん多数の小塊に分離いたしますが、その各々が互いに凝集、融合して、生殖過程に見られた様な網目状分布となります。ついで原形質は凝集し、この網目構造は崩れ、やがて多数の原形質塊に分離いたします。この原形質塊は次第に球形化し、明期の始め頃、すなわち午前5時頃には完全な球体となります(図4-29)。その頃までにその表面に細胞壁を新生し、娘細胞となります。この娘細胞は母細胞内で急速に肥大成長し、その日の夕刻までには互いに接触するまでになります(図4-30)。娘細胞はさらに肥大成長し、母細胞内で互いに押し合い接着して、自然界に見られるような幼体と同じ体となります(図4-32)。この幼体のおのおのの細胞で第2回目の細胞質分裂が最初の細胞質分裂と同様の過程を経て行なわれ(図4-33, 34)、藻体はさらに多細胞化して冒頭に示したような母藻体と同じ形態の体となります。これらの藻体の培養を続け、形成される生殖細胞の種類や生殖現象を解析し、生活史が解明されることとなります。

われわれが海岸で見るキッコウグサは、孢子体と配偶体であり、形態的には互いに同じであります。孢子体からは4鞭毛の遊走子が形成され、配偶体からは個体を異にして2本鞭毛の雌性あるいは雄性の配偶子が形成されます。雌性の配偶子を生ずる配偶体には雌雄による形態的な相異は見られません。従って本種は雌雄同型であります。また雌雄の配偶子を同一個体中に形成する配偶体はありません。このことから雌雄異株であります。接合子から発達した藻体は成熟して4鞭毛の遊走子を形成します。一方、遊走子から発達した藻体は、成熟して2鞭毛の雌性あるいは雄性の配偶子を、個体を異にして形成いたします。この雌雄の配偶子は、合体して接合子となります。以上のような培養結果から、本種キッコウグサは同型世代交代を行うと結論されるわけであります。

われわれの実験室では、この様な培養実験により、各種の海産の多核細胞性緑藻の生活史や体形成の究明を行なっております。

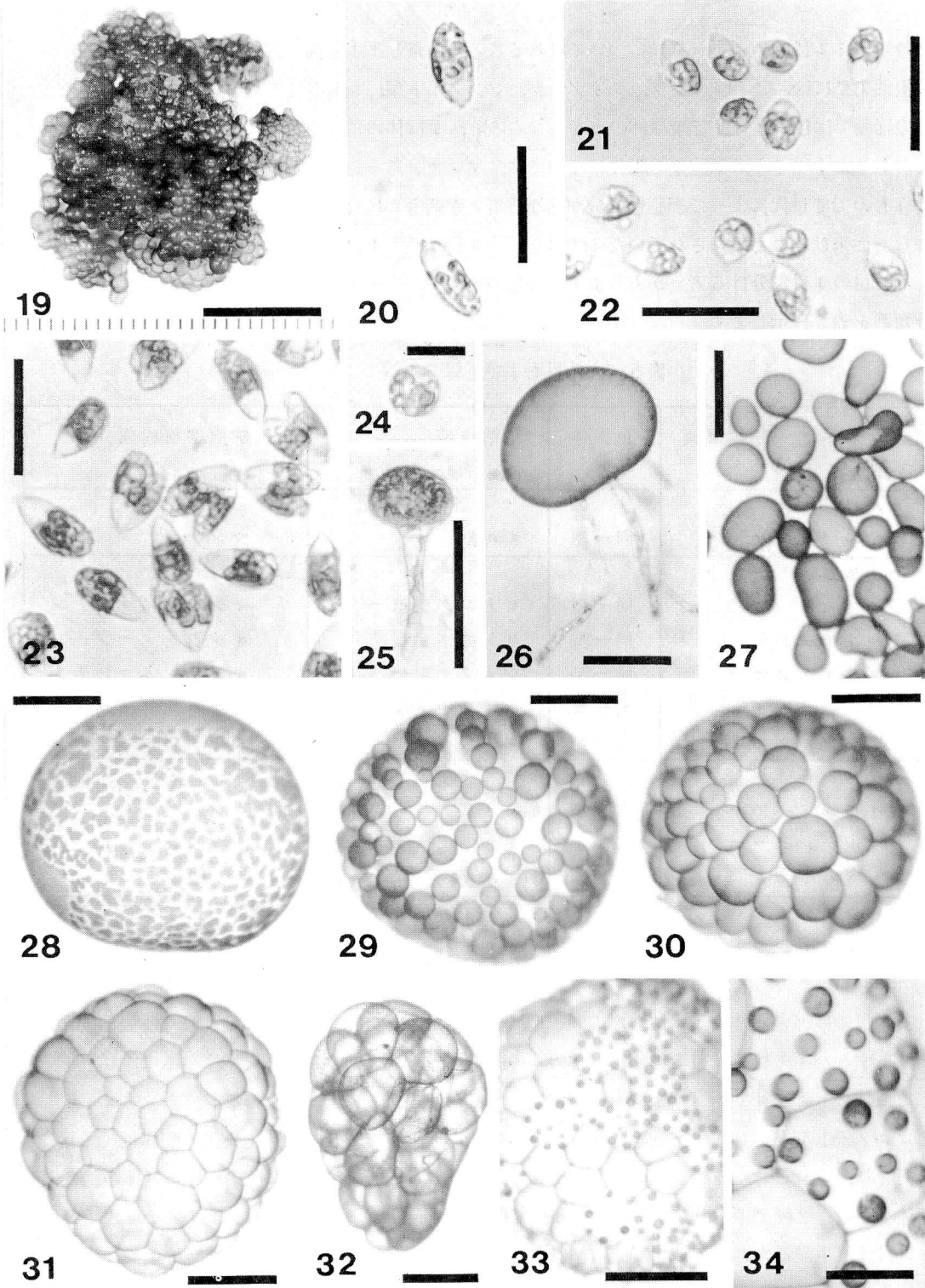


図4. キッコウグサの生殖細胞, 体形成および細胞質分裂

最後にミル目の生活史と分類について触れることにいたします。前に述べましたように、ミル目の生活史型には、ヒトエグサ型、シオグサ型、ツユノイト型、およびミル型があります。またミル目の緑藻では色素体として葉緑体のみをもつものと、葉緑体の他に白色体 (leucoplast) をもつものがあります。さらに細胞壁の成分については、マンナンあるいはキシランで、しかも世代交代を行うものでは世代によって細胞壁成分が異なることが明らかになってきました。以上の性質の相異から、従来ひとまとめにされていたミル目を、ミル目、ハネモ目、イワヅタ目、およびチョウチンミドロ目の4目に分ける考えがあります。各目の色素体、生活史型、細胞壁成分を分類形質とする分類系を表5に示します。

表5. ミル目および近縁の分類

| 分類群 \ 分類形質 | 色素体 | 生活史型 | 細胞壁構成成分 |
|--|---------------------------------|---|---|
| ミル目 ミル | 同一型 | ミル型 | マンナン |
| ハネモ目 ハネモ ハネモモドキ ブリオブシデラ ツユノイト アシツキツユノイト | 同一型 同一型 同一型 同一型 同一型 | ヒトエグサ型 ヒトエグサ型 シオグサ型 ツユノイト型 ツユノイト型 | キシラン / マンナン キシラン / マンナン キシラン / マンナン キシラン / マンナン キシラン / マンナン |
| イワヅタ目 イワヅタ サボテングサ マユハキモ | 二種型 二種型 二種型 | ミル型 ミル型 ミル型 | キシラン キシラン キシラン |
| チョウチンミドロ目 チョウチンミドロ | 二種型 | ミル型 | キシラン |

ミル目では、色素体は葉緑体のみのも同一型、生活史型はミル型であり、細胞壁成分はマンナンであります。ハネモ目では色素体は葉緑体のみのも同一型であります。生活史型はハネモ、ハネモモドキではヒトエグサ型、ブリオブシデラではシオグサ型、ツユノイトおよびアシツキツユノイトではツユノイト型を示します。細胞壁成分については、世代交代における造胞世代、配偶世代で互いに異なり、それぞれキシラン或いはマンナンであります。イワヅタ目では色素体は葉緑体の他に白色体を持ち、2種型であり、生活史はミル型で、細胞壁成分はキシランであります。チョウチンミドロ目は、生殖器官として造卵器、造精器を形成する点で他と異なり、色素体は2種型で、生活史型はミル型、細胞壁成分はキシランのみであります。この様に異なった性質の藻類を雑多にひとまとめにしていたミル目も、生活史型をはじめいくつかの分類形質をとることにより、四つの分類群

に整理されたわけでありませぬ。最近カロチノイド系色素の分布と多核細胞性緑藻類の系統とが論議されつつありますが、ここでは省略いたします。

以上、緑藻類の分類と生活史系について述べてきましたが、分類形質を種々の角度からとりあげ、詳細に解析してゆくことにより、緑藻類の全体像や緑藻類と他のシダ類やコケ類や種子植物などの緑色植物との関連性が次第に解明されてゆくものと思われませぬ。

質 疑 応 答

司会 どうもありがとうございます。榎本先生のお話しに対して御質問、御意見がございましたら一、二お受けしたいと思います。

質問者Ⅰ 海産の緑藻類を培養する時、光照射時間の明期と、暗くした暗期の時間帯はどのようになっているのですか。また培養する場合に、海藻の種類によって培養液が異なるのですか。

榎本 培養条件としての光条件の設定は、培養温度条件と密接に関係して来ませぬ。海藻が生育している自然条件を考慮して、春秋型として温度20—23℃、光12時間照射、12時間暗黒、夏型として温度25—27℃で、光14時間照射、10時間暗黒、冬型として温度18℃、10時間照射、14時間暗黒の3種類を設定しています。培養液については、生活史の研究には、一般に Provasoli's ES-medium, Erde-schreiber の土壤浸出液による栄養強化海水などが用いられています。

質問者Ⅰ どの種類にも同じような培養液を用いますか。種類によって培養液の組成を変えたりしますか。

榎本 生活史の研究を目的とした培養実験では、大型の緑藻類に関しては種類により培養液をかえたりはせず、むしろ一定した培養液を用いています。しかしプロバゾリーの強化海水は海水そのものの組成が一定していないことと、エルデシュライパー土壤浸出液などは作製の都度、組成が異なってしまうため、正確な化学的組成が不明という点で若干問題が残されませぬ。

海藻の栄養生理や形態形成にかかわる化学物質の解析などを目的とした研究には、無菌培養が用いられますが、この場合には、組成の明確な完全人工培地が用いられます。生活史の究明には普通、単藻培養 (unialgal culture) が用いられます。これは無菌ではありませんが、少なくとも他の藻類のコンタミネーション (混入汚染) はない培養であります。

質問者Ⅱ 細胞壁の構成で、マンナンとキシランが図に示されていましたが、生活史型において、ヒトエグサ型の藻類がすべてキシランとマンナンであるのですか。

榎本 ハネモがヒトエグサ型の生活史を示し、細胞壁の成分がキシランとマンナンであるということと、ヒトエグサ型の生活史を持つすべての緑藻がすべてキシラン/マンナンであるということとはありません。ヒトエグサでは両世代ともセルローズで、キシラン/マンナンではありません。

質問者Ⅱ わかりました。誤解していました。

質問者Ⅲ 多核細胞性緑藻では、生殖細胞を形成するとき原形質が網状配列をとった後凝集してきますね。キッコウグサなどで、配偶体では配偶子を、孢子体は遊走子を形成する際に原形質の凝集

などで配偶子と遊走子の中に差異というかあるいは区別が見られますか。褐藻における複子嚢，単子嚢という様な相異があるものかどうか。

榎本 結論的に，配偶子形成と遊走子形成との間で，原形質の動きに関しては明確な相異はありません。

質問者Ⅲ 生殖細胞形成時に母藻体の1つの細胞の内に仕切りの様な，あるいは原形質の区切りの様な構造は全然見えませんか。

榎本 ええ，今のところ電顕レベルでも，明確な区切りといった様な構造は見られません。

司会 時間がかかなり超過していますので，次の総合討論に移りたいと思います。どうもありがとうございました。