

褐藻類の生活史 —特にナガマツモ目について—

鯨坂 哲朗 (京都大学農学研究科熱帯農学専攻水産資源学研究室)

今日は、褐藻類の中でも体制が簡単で比較的低位に分類されているナガマツモ目植物の生活史についてお話しします。

ナガマツモ目とは、食用とするモヅクの仲間の分類学的な名前です。体が偽柔組織からできていて、ワカメやコンブと同じ (肉眼でみえる大きさの胞子体と顕微鏡でしかみることのできない微小な配偶体による異形世代交代型の) 生活史を示し、互いにほとんど区別できない雌雄の胞子によって有性生殖を行う分類群をナガマツモ目と言います。

表1. ナガマツモ目内の分類群

* 今回検討した分類群

ナガマツモ目	ミリオネマ科
	ナミマクラ科*
	ネバリモ科*
	ナガマツモ科*
	キツネノオ・グループ*
	メソグロイア・グループ*
	オキナワモヅク・グループ*
	イシモヅク・グループ*
	ナガマツモ・グループ*
	ニセモヅク科*
	モヅク科*
	コーダリオプシス科
スプラクニジウム科	
ノテイア科	

このナガマツモ目には、表1で示しましたように今まで9科が所属するとされてきました。しかし、ミリオネマ科は大変に簡単な体制の植物でして、より低位に分類されているシオミドロ目に含まれることもありますし、逆にナガマツモ目の中で退化してきた分類群であると言う意見もあります (LOISEAUX1972)。コーダリオプシス科とスプラクニジウム科は南半球にだけ分布している分類群です。最後のノテイア科も南半球にだけ分布し、褐藻類の中でも高位置のヒバマタ目に分類されることもあります。

演者は、ナガマツモ目に属する植物について室内培養によりそれらの生活史を調べてきました。そして、今まで他の研究者によって報告されました生活史の結果をも加えまして生活史に現われる諸形質を検討し、ナガマツモ目の系統関係に関して一考察を試みました。

今回は演者が主に研究してきた*印のついた5科についてのみ検討し、他の4科については生活史のデータも少ないため取り扱いませんでした。また、ナガマツモ科については KYLIN(1940) の形態学的な研究に従ってさらに5つの分類群に分けました。

1) ナガマツモ目の孢子体の形態

まず、ナガマツモ目植物の各分類群について簡単に今までの孢子体に関する形態学的な知見を紹介いたします。

ナミマクラ科は、単に盤状の匍匐部から同化系を直立するものから、体を構築する皮下層や髓層をもつ微小な半球状の藻体まであります。一般に同化系が長く、その基部に複子のうに変成する側系をもつものも知られています。

ネバリモ科は、髓層細胞が互いに網状に結合して、周縁部に生長帯をもつ小型半球状または球状藻体の分類群です。

他の3科は、ともに1個の生長点により大型のヒモ状藻体となりますが、その生長点の位置により区別されます。

ナガマツモ科は、頂端部の少し下部で生長し、さらに同化系の長いキツネノオ、メソグロイア、オキナワモヅクグループと同化系の短いイシモヅク、ナガマツモグループに区別されます。現在新しい目の提唱がありますので従来のマツモやニセツルモの仲間も省いてあります。

次に、ニセモヅク科は先端の毛状体の基部で生長し、同化系の長いものもあります。

最後に、モヅク科は頂端部で生長し、これら5科の中では最も高位置に分類されています。

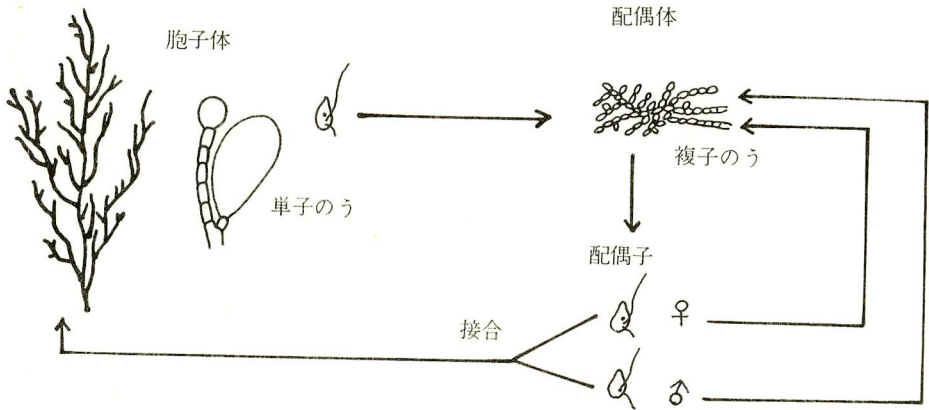
2) ナガマツモ目の生活史型

図1-aで示しましたものはイシモヅクの生活史の模式図です。孢子体には単子のうという生殖器官が形成され、そこからの孢子は顕微鏡でしか見ることのできない小さな配偶体になります。配偶体には複子のうが形成され、そこからの孢子間で接合行動が見られます。接合子は孢子体に生長しますが、未接合の孢子も発芽して再び配偶体になります。このような生活史は、ニセモヅク、モヅク、オキナワモヅクなどナガマツモ目では良く知られてきたもので、ここでは異形型の生活史と呼んでおきます。配偶体(微小発芽体)からの孢子が有性生殖を経ずに孢子体に生長することが、ニセモヅク、キシウモヅク(新称)、コゴメネバリモ等で知られており、これらも異形型の生活史に含めることにします。モヅクなど孢子体に複子のうをつくる種では、そこからの孢子はそのまま孢子体に生長します。

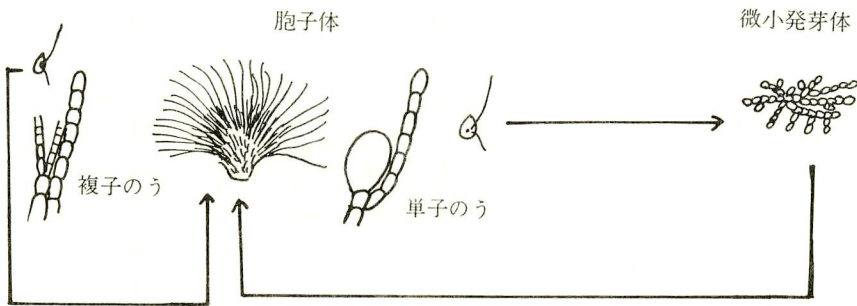
図1-bは、ナミマクラの一種 *Elachista fucicola* の生活史の模式図です。孢子体には単子のうと複子のうが形成されます。単子のう由来の孢子は微小な発芽体を経てそのまま孢子体に生長しますし、孢子体の複子のう由来の孢子もそのまま孢子体に生長します。このような生活史をここでは

直接型の生活史と呼ぶことにします。

a) 異形型 (イシモヅク)



b) 直接型 (ナミマクラ)



c) 中間型 (ネバリモ)

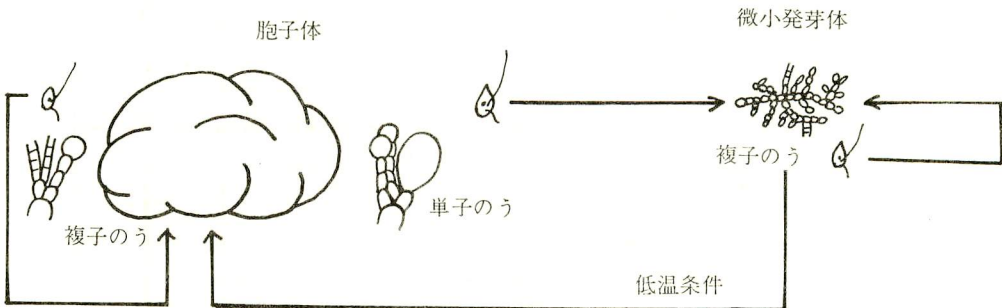


図1. ナガマツモ目植物の生活史型 (模式図)

図1-c は、イワネバリモの生活史の模式図です。胞子体の単子のう由来の胞子は微小な発芽体になり複子のうをつけて同じ微小な世代をくり返していますが、ある特別な条件（たとえばこの種では低温短日条件）で複子のう形成中の比較的小きな細胞からなる発芽体上に直接大きな細胞からなる胞子体が形成されます。これは、染色体数の観察から単相の微小発芽体の体細胞で染色体数が自然に2倍化して複相の胞子体がつくられる“vegetative diploidization”現象として説明されています（WANDERS et al. 1972）。しかし、この現象のメカニズムは現在も不明です。一方、胞子体の複子のう由来の胞子はそのままと胞子体に生長します。このような生活史は、直接型と異形型の中間的な性格をもつと考えられ、ここでは中間型と呼びます。

表2. ナガマツモ目植物の生活史型と生活史に現われる諸形質

(数字は出現種数)

形質		分類群	ナミマクラ科	ネバリモ科	ナガマツモ科					ニセモツク科	モヅク科
					キツネノオ	グループ	メングロイア	グループ	オキナフモツク		
生活史型	直接型		6	0	1	0	3	1	1	0	0
	中間型		2	3	1	0	2	0	0	1	0
	異形型		0	3	4	1	6	3	3	3	3
発生初期の形態	単相の胞子のう	糸状	8	9	4	1	8	4	3	3	3
		盤状	0	0	2	0	5	1	1	1	0
		直接	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	複相の胞子のう	糸状	2	6	3	0	6	3	2	2	3
		盤状	0	0	2	0	5	1	1	1	1
		直接	0	0	0	0	0	0	0	2	1
	接合子	糸状	0	0	2	0	0	1	1	0	1
		盤状	0	0	1	1	3	2	2	0	0
		直接	0	0	0	0	0	0	0	2	1
	複相の胞子のう	糸状	7	5	0	0	1	0	0	0	1
		盤状	3	2	1	1	4	0	0	0	1
		直接	0	0	0	0	0	0	0	0	0
複子のうの形態 (微小発芽体)	単列	3	6	4	1	7	4	3	3	3	
	多列	1	2	0	0	0	0	0	0	0	
	特殊	2	0	3	0	4	0	0	0	0	
栄養繁殖		1	0	3	0	2	0	0	0	0	
毛状体	胞子体	(+)	+	-	+	+	+	+	+	+	
	配偶体	-	+	(+)	+	(+)	+	+	+	+	

さて、ナガマツモ目の分類群の中で、これら3つの生活史型が今までにどれくらい知られているかを種数(品種数を含む)で示したものが表2です。研究が不十分で生活史型が不明のものは省略しました。また同じ種でも採集場所が違った場合には生活史型も異なった型を示すことが多いため、同じ種であっても研究者が異ったときにはそれぞれを1種として算出してあります。たとえば、ナミクラ科の1種では4人の研究者によって直接型が報告されている一方、中間型の報告もあります。また、フトモヅクでは採集場所により3つ全ての生活史型が別々に確認されています。

この表から、ナミクラ科では直接型と中間型が知られ、ネバリモ科では中間型と異形型が知られていることがわかります。しかし、この両科とも明らかな有性生殖は未だ知られていません。ナガマツモ科とニセモヅク科ではほとんど異形型で稀に他に1型が出現することもあります。キツネノオとオキナワモヅクグループでは3型とも出現しています。モヅク科では、異形型のみ知られています。

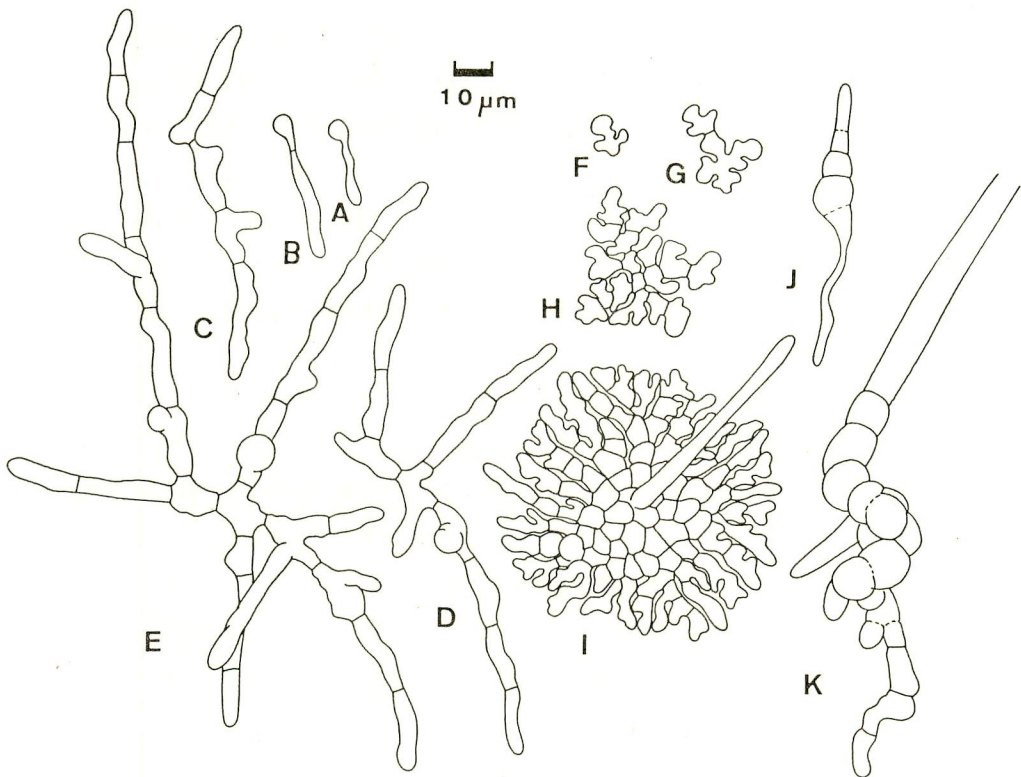


図2. ナガマツモ目の初期発生様式

- A-D: 糸状型, コゴメネバリモの単子のう由来単相胞子の初期発生
- F-I: 盤状型, イワネバリモの胞子体複子のう由来複相胞子の初期発生
- J, K: 直接型, ニセモヅクの接合子の初期発生

3) 胞子の発生初期の形態

ナガマツモ目植物では、先の生活史の模式図で示しましたように生活史の各段階で単子のうまたは複子のうという生殖器官から胞子を放出します。その胞子の発生初期には、次の3型が区別できます。

糸状型(図2A-D)は、胞子から1方向または互いに相反する2方向に一連の横分裂を行って1列細胞糸を形成したのち横または斜め方向に分枝する発生様式です。胞子が2-3方向に発芽管を伸ばし、一般に先端細胞での規則的な二叉分枝によって放射状に生長して円盤状の体になるものを盤状型(図2F-I)と言います。糸状型も盤状型も成熟する発生後期には互いに区別が困難になることもあります。初期での区別は容易です。最後の直接型(図2J, K)とは、接合子の発芽時に1方向にのちに毛状体となる細胞を、そしてもう1方向にのちに仮根系となる発芽管を伸ばしてそのまま胞子体に生長する様式です。

胞子体の単子のうからの単相胞子、配偶体や微小発芽体の複子のうからの単相胞子、複相の接合子および胞子体の複子のうからの複相胞子で、これら3型がそれぞれの分類群に出現する種数(品種数をも含む)を調べてみました(表2)。ただし、これ以降の表2の数値は生活史の途中までしか研究されていない種をも評価していますので先の生活史型の種数計と一致しません。

この表から次のことがわかるとおもいます。a) 単相の胞子の発生様式は一般に糸状型ですが、ナガマツモ科(特にキツネノオとオキナワモヅクグループ)で盤状型が多くみられる。b) 複相の胞子の発生様式はナミマクラ科とネバリモ科でそれぞれ糸状型と盤状型が知られているのに対し、ナガマツモ科では一般に盤状型である。しかし、キツネノオとオキナワモヅクグループで糸状型の出現が知られている。c) 直接型はニセモヅク科とモヅク科の発生でのみ知られている。

3) 複子のうの形態

一般にナガマツモ目の胞子体と配偶体(微小発芽体)に形成される複子のうは、栄養細胞がそのまま横に分裂してできた単列複子のうです(図3A, B)。ここでは表示しませんでした。今までの形態学的研究から胞子体の同化糸の先が片側に分裂してできる複子のうや、同化糸の基部に多列の複子のうがつくられることが、ナガマツモ科のキツネノオとオキナワモヅクグループで知られています。配偶体(微小発芽体)にも多列の複子のう(図3C, D)が、ナミマクラ科とネバリモ科で知られています。さらに、特別な生殖器官をつくらずに栄養体の細胞がそのまま細かく分裂して1細胞から1個の胞子を放出する特殊な複子のう(図3E, F)が、ナミマクラ科とナガマツモ科のキツネノオやオキナワモヅクグループで知られています(表2)。

4) 栄養繁殖

ナガマツモ目植物では、先に述べました胞子による生殖方法以外に栄養体での栄養繁殖が知られています(表2)。ナミマクラ科とナガマツモ科のキツネノオやオキナワモヅクグループでは、同化糸の一部で細胞分裂が盛んに起こり多数の同化糸を新たに発出します。そして、その部分が母胞子体から離れて新しい浮遊した状態の胞子体になります。この浮遊胞子体の形態はナミマクラ科植

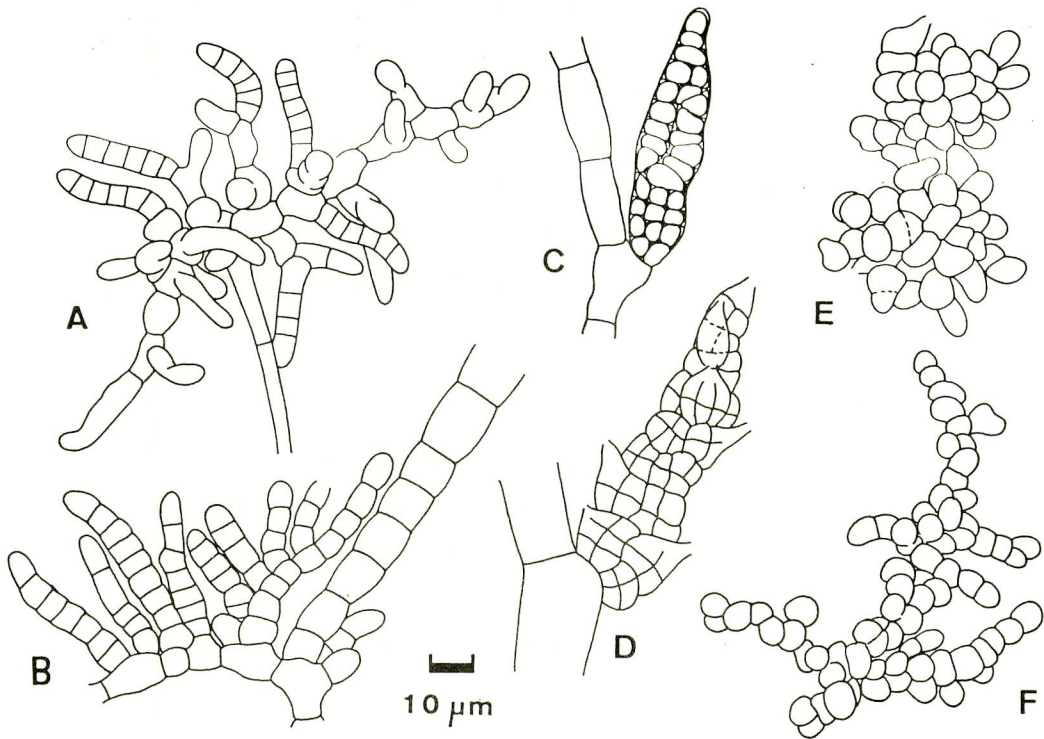


図3. ナガマツモ目の複子のうの形態

- A, B: 単列 (A; イシモヅク, B; キタニセモヅク)
 C, D: 多列 (C; シワノカワ, D; コゴメネバリモ)
 E, F: 特殊 (E; フトモヅク, F; キシュウモヅク)

物に非常に酷似しています。

5) 毛状体の有無

ナガマツモ目植物には、ナミマクラ科とナガマツモ科のキツネノオグループを除き、一般に胞子体と配偶体（微小発芽体）に無色の一列細胞糸からなる毛状体を形成します（表2）。ところが、今まで全く知られていませんでしたナミマクラやホソナミマクラで胞子体の複子のう由来の胞子の初期発生に毛状体があわずながらも出現し、同化糸の生長とともにしだいに消失してゆくことがわかりました。また、キツネノオグループでもクロモの低温条件下の微小発芽体に毛状体の形成が認められました。さらにオキナワモヅクグループのキシウモヅクでは、単子のう由来の胞子の発芽体で毛状体の形成が全く見られず、胞子体の初期発生でのみ観察されました。

6) ナガマツモ目での系統関係

今までの形態学的な研究では、ナガマツモ目では体制の単純なナミマクラ科が最も低位置にあり、大型ヒモ状で頂端部に生長点をもつモヅク科が最高位に位置すると考えられてきました。

確かに生活史型や生活史に現われてきたさまざまな形質から見て、ニセモヅク科とモヅク科はナガマツモ科の低位置グループからそれぞれ別に進化してきた分類群、またはこれら3科は互いに同じ分類群に起源し互いに平行に進化してきた分類群と考えることができます。とくにナガマツモ科の中で同化系の長い3つのグループは、形態および生活史の面で多様性を示し、ナガマツモ目の起源的分類群に最も近い分類群ではないかと考えられます。

演者は繁殖戦略的に考えまして、より多くの子孫を簡単に殖すための生活環を発達させる形で、終局的には配偶体における有性生殖を省略したり全く配偶体世代を経由しないで胞子体のみで生活史を完結する方向に進化してきたグループがこのナガマツモ目にも存在するのではないかと考えています。すなわち、今まで小型の藻体でもありその体制の単純さから一般に最も低位置にあると考えられてきたナミマクラ科（少なくともそのうちのナミマクラ属）は、ナガマツモ科の中でとくに同化系の長いキツネノオヤオキナワモヅク両グループから配偶体が退化または消失し胞子体も小型化してきたグループではないかと考えています。これは先に述べてきました生活史型や生活史の中に現われた重要な形質（胞子の発生形態・複子のうの形態・栄養繁殖・毛状体の有無）によって充分裏づけられると思います。

今回詳しい検討を省きましたが、ミリオネマ科の形態とオキナワモヅクの初期発生形態（盤状体）が非常に酷似していることも、これら本目の微小藻（ミリオネマ科とナミマクラ科）はナガマツモ目内では退化してきたグループであるという可能性を強く示唆します。

ネバリモ科に関しましては、その中で比較的低位にあると思われる種の生活史の知見が貧しく、本科の起源は明らかではありません。しかし、現時点ではナミマクラ科とは別の系統で球状藻体に進化してきたグループであり、初期発生形態がミリオネマ科の形態と似ている種もいくつか見られ何らかの関係があるものと考えられます。

以上、褐藻類のナガマツモ目を例にして、培養による生活史の研究から生活史型を明らかにするだけでなく、その生活史に現われる諸形質を詳細に検討することによって、今までの形態学的手法による系統学的研究を見直す試みについてお話ししました。

参 考 文 献

- KYLIN, H. 1940. Die Phaeophyceenordnung Chordariales. Lunds Univ. Årsskr. N. F. Avd. 2, 36(9):1-67. Lund
- LOISEAUX, S. 1972. Variations des cycles chez les Myrionématacées et leur signification phylogénétique. Soc. Bot. Fr. Mem. 105-116.
- WANDERS, J. B. W. et al. 1972. Observations on the life-history of *Elachista stellaris* (Phaeophyceae) in culture. Netherl. J. Sea Res. 5:458-491.
- 表2で参照したナガマツモ目の生活史の論文は多いので省略しました。

質 疑 応 答

司会 どうもありがとうございました。どなたか質問がございましたら。

質問者Ⅰ 胞子の発生初期の形態の部分で糸状型と盤状型とを区別されましたが、発生が進むと両者の区別が難しくなるのでしょうか。

鯨坂 種類にもよりますが、たとえば盤状型のオキナワモヅクでは発生初期から後期まできれいな盤状体をつくります。ところが糸状型のイシモヅクでは、高温で培養しますとオキナワモヅクに比べますと非常に乱雑な形での分枝が進み結果的にスライド面に密着した盤状の発芽体になるわけです。このような盤状の発芽体と今日の話に出てきた盤状型とは全く別の認識と考えて下さい。発生後期の形態だけをみると区別しにくいのですが、発生を経時的に追跡していればこの両者の区別は容易ですし、ここでは発生初期の形態を重視してタイプ分けをしているのです。

質問者Ⅱ ナミマクラ科をナガマツモ目で高位置に推定されましたが、この科にはかなり分化の程度の低い種が含まれていると思うのですが。

鯨坂 確かにシオミドロ目植物とほとんど区別できないような種も含まれています。演者は、この仮説を組むにあたりナミマクラ科で比較的研究の進んでいるナミマクラ属を念頭に入れてきました。その他の属については、ナミマクラ科の定義が問題になると思うのですが、はたして同じ科に所属するかどうか生活史や形態学の面からのこれからの研究を待ちたいと思います。

司会 それでは、時間があまりありませんので、最後の総合討論の時に合わせてご質問いただくということで、次に移らせていただきたいと思います。

ありがとうございました。また、後の総合討論でお願い致します。