藤 山 虎 也 カワノリの無性生殖及び其生活史について

Toraya FUJIYAMA: On the asexual reproduction and life-history of
Prasiola (Ag.) Menegh. in Japan.

昭和23年12月28日受理

従来無性生殖に関しては、吾國にては全く記載無く、歐米産のものには、葉體の一部分分離、akineté, aplanospore 等によるものが、各 *Prasiola* に就き Gay, Wille, Lagerheim 等に依り報ぜられた。zoogonidia に就いては Lagerstedt, Schmitz, Agardh, Borzi 等が zoospore の存在を報じたが、何れも承認されるに至らなかつた。筆者は日本産カワノリに就き、大谷川 (矢部 '32), 日原川 (國枝, 大橋 '33 未発表) では、有性生殖が2~3ヶ月間であるに反し、入川支流三ッ澤に於ては6ヶ月も行はれる事を確め、之が種類の混合に依るものか否かに疑問を持つて居たが、aplanospore に依る無性生殖を確め、且カワノリ増殖の主體がこの aplanospore の栄養繁殖の反復に因るものと考察するに至つた。観察及び實驗は、有性生殖及び増殖の研究と並行的に東京都水試入川養鱒場の入川分流三ッ澤に於て行つた。⁽¹⁾

第1表 平均値 (信頼度 95%)

		表 面 観 μ	3~4 に分裂せるもの μ	摘 要
vegetative cell		(5.6 $\pm$ 0.4) 高さ $\times$ (12.5 $\pm$ 0.4) (8.3 $\pm$ 0.4)		
aplanospore	脱離前	9~11 $\times$ 12~14 (10.0 $\pm$ 0.7) $\times$ (13.1 $\pm$ 0.5)	13.6 $\times$ 18.0	8~10 月のものにつき測定
	脱離後	dia. 13~14		
zygote		着生直後 dia. (6.1 $\pm$ 0.4) 發芽直前 dia. (12.1 $\pm$ 0.7)	(12.8 $\pm$ 0.9) $\times$ (19.8 $\pm$ 1.9)	室内培養のもの
Lagerheim の 'tetraspore' と稱するもの		free spore dia. 6~8 (6~8 $\times$ 10~8)		
zygospore の body		(4.4 $\pm$ 0.8) $\times$ (8.2 $\pm$ 1.0)		

観 察

Aplanospore の形成 Gamete を放出する葉體は、4 月下旬には全く消失するが 4 月上旬には若い葉體が既に見られる。葉體の周邊部及内部に群をなして gonidia の形成が見られる。8~10 月の觀察によると、gonidia は營養細胞 (Fig. I, 1. b.) に比し表面觀に於て著しく大きく (第1表) 星形の色素體と、中央の著明な pyrenoid は營養細胞の夫と變はらない。厚い細胞膜に包まれ (Fig. I, 1. a.) 之の脱離中のもの (Fig. I, 2.), 脱離後のもの、及び葉體の rhizoid 中から分離したものでは、細胞膜の無いものがある。葉體の周邊に aplanospore の脱離後残された細胞膜が多數認められ、gonidia は裸の aplanospore と成つて細胞膜から脱離したものである事が分かる (Fig. I, 1. a. 3. 4.)。脱離は葉體周邊部の溶解に依る開口及び細胞膜自身の溶解の外、細胞の内壓及び激しい水勢に因るものであらう。天然の葉體の rhizoid 中からは、one-cell のものからあらゆる段階の發芽體 (Fig. I, 3-9) が發見される。Aplanospore の形成は盛期

1) 之等の研究は 1933-34 主として奥多摩日原川に於て國枝博教授及大橋宗吉氏に依り行はれた有性生殖及接合子培養研究に續き、國枝教授に依り入川に於て續行されて居た研究を、1947, 2 月以来筆者が繼續中のものである事を附記する。

の8~10月に於ては、長さ1cm程のものに既に見られる。AplanosporeはLagerheimが報じた“tetraspore”が、その内容8若しくは16個に割れたものを指すものとは根本的に異なり、第1表に示す如く接合直後のzygoteより大形で、発芽直前の充分成長したzygoteの大きさに大體一致する。其後の発芽體については、之等を區別する事は難しい。従つてzygoteは着生後aplanosporeの大きさに成長する迄の時日丈發生に時を要するわけである。周年の連續觀察に於て、主として4~11月に絶えず発芽直後のsporelingから嫩植物に至る迄のものを發見する。後述の發芽試験によりzygoteは3ヶ月で1~2cmの葉體に迄發育するから、zygoteの着生が4月下旬が最終期である所より、接合子の休眠の問題を考慮に入れるも、少くも8月以後發見されるsporeling及び嫩植物中にaplanosporeの發芽體の存在する事は考えられる。

天然の觀察 Aplanosporeに依る無性生殖の存在は次の事から推察出来る。即ち4~6月の減水期全く水に浸つて居ない岩の上に、有性生殖の觀られない8~10月の出水期に始めて水が當たり始めるとその上に一齊に葉體が現はれ、そこに顯微鏡的な發芽體から各段階のものが現はれる。又1947年9月の颱風による大增水に依り、流石甚しく、カワノリの着生する岩は地肌が現はれる迄削り取られ、岩の割目、岩陰に辛じて小葉體が残つて居たものから、9月迄葉體の着生を見なかつた岩に至る迄11月上旬には多數の葉體が着生した。

發芽試験 一層明らかに無性生殖の存在を確認し得たのは、室内でzygoteを着生させ之を「三ツ澤」及び、嘗てカワノリの着生を見ない養魚池に入れて行つた發芽試験によるものである。A) 15/III zygoteを着生させた石を、1/IV迄室内培養した後、對照の小石と共に石にセメント附けしたものを、a) 三ツ澤、b) この水を導入してある孵化室、c) この時期にカワノリの胞子を含まぬと思はれる入川本流の水（説明略）を導入してある養魚池入口。及びB) 1/IV zygoteを直接石につけ、a) A-aに同じ、b) 「三ツ澤」の水を導入してある稚魚池排水口。に夫々數個宛入れ、連續觀察を行つた。其の結果日光の當たらぬA-bを除き葉體の發生を見た。主としてA-cにつき、その經過並に結果は次の通りである。23/IV (100日)

Fig. I. (ca×540)

- 1.a. 葉體周邊部に於ける aplanospore の形成及脱離後残された細胞膜 (8 月)
 1.b. 同上葉體の栄養細胞. (8 月) 2. 脱離した aplanospore. 3.4. 葉體の rhizoid 中から分離した脱離後の aplanospore (8 月) 5-9 葉體の rhizoid 中に發見される sporeling. (10~11 月) 10. 葉體周邊に於ける三個の (鈍鋸葉狀突起) crenated gemmae. (8 月)

A-a, c. 長さ 1~2 cm の小葉體を zygote 着生小石上に一面に見る外對照の小石, セメント面, 臺石にも略同大の小葉體の着生を見る。1 cm に達するものには, 既に aplanospore を形成して居る點及 aplanospore の發生が zygote よりも速い事が推定される事から, 少くも A-c に於ては, 無性生殖が行はれて居るものと思はれる。3/VIII 生育著しく長さ 10 cm に及ぶ葉體が密生し臺石を蔽ふ。Aplanospore の形成は盛んで, 周邊に鈍鋸葉狀の突起 (Fig. I, 10) を多數發見し, 顯微鏡的な發芽體から發生の各段階にある幼體を観察出来る。17/VIII 成長最も著しく aplanospore の形成も盛んである。18/IX zygote の發芽した葉體と思はれるものは, 葉體の周邊のみならず, 葉體全面に aplanospore を形成し, この爲無数の小孔を生じて居る。2/X 葉體は半減し, zygote の發芽した葉體は孔と裂目により消失の様相を示す様に成る。23/X 葉體は更に減少し zygote の發芽した葉體と思はれるものは大半消失する。Aplanospore の發芽體の生育して居る下流側に當たる臺石上に小葉體を生ず。之は二次又は三次的な aplanospore 發芽體と思はれる。22/XI 幼體が見られる。葉體中には gametangia の成熟せるものと, 未熟のものが混在し, gamete の放出が見られる。注目すべき事は, gametangia と aplanospore の形成が同一葉體上に見られる事である。Aplanospore の形成は 8 月に比し衰え, 鋸葉狀の突起も少い。B については A と殆んど變り無く, 以上に依り aplanospore に依る營養生殖が反復されて居るものと思はれ, 無性生殖の存在は疑無い。

天然の葉體 Aplanospore の形成は絶えず行はれ, 發芽體も常に發見出来る。葉體に小孔及び裂目を生じたものも觀察出来る。奥多摩日原川附近の業者の言に依ると, カワノリの製品は 8 月が盛期で 9 月に入ると葉體は減少すると云ふ。天然ではこの時期は増水期に當たり, 降雨後は水勢が強い爲流出するものと思はれるがそれのみでなく, 十月上旬に幼體及び各段階のを發見出来る。Aplanospore の形成と放出の爲に葉體が消失する現象が天然でも行はれるにも因るものであらう。「三ッ澤」に於けるカワノリの繁殖状況を見るに, 5~6 月から増え始め 7~9 月が最盛期で, 9~10 月に一時減少するが其後稍々増加したまま年を越し 4 月に向ひ漸時減じ, 4~5 月が最も少い。最盛期の 7~9 月及其後の繁殖は, aplanospore に依る營養繁殖の反復によるものと思はれ, 「三ッ澤」に於ける半年に及ぶ有性生殖は之に起因する爲であらう。周年の觀察の結果冬期カワノリの生育が比較的良好で無い時, 有性生殖により種族を維持し繁殖の好期に無性生殖によつて増殖するものと思ふ。又 8~10 月の盛期に葉體の周邊に gonidia と共に, 一列若しくは數列の數個乃至十數個の gonidia 同大の細胞を藏する突起 (Fig. I, 10) が著しく多く見られる。この突起がその membrane の溶解により裸出し aplanospore 形成の様相を示すものを觀察するが, 之が外國産のものに記載されて居る無性生殖の葉體の分離に相當するものか, 或は Kützinger の *Tabulae Phycologicae* に示される “Randstück mit sproßbildungen” であるものか, 又は aplanospore の起源と成るものかについては研究中である。Akinete 及 akinete 中の aplanospore の形成, 葉體の一部分分離による無性生殖については觀察しなかつた。以上の研究により「三ッ澤」に於けるカワノリの生活史を次の如く考察する。

生活史 「冬期大小の gamete により接合した zygote は岩石に附着した後成長し, 増大した後分裂し, 其發芽體は周邊より aplanospore を脱離し乍ら成長を續け 9~10 月に至り體の全面から aplanospore を脱離して葉體は消失するものの如く, この aplanospore の發芽體は更に aplanospore を形成し, 主として 7~10 月この營養繁殖を反復し, 之等の成長した葉體に 10 月下旬~11 月に至り, 大小の gamete が放出されそれらの接合が行はれる。Gamete の放出は 2~3 月を盛期として衰え, 4 月一杯で終はり葉體は消失する。然し 4 月上旬には既に zygote の發芽體と思はれる葉體が觀察される。それ故「三ッ澤」に於ては, 葉體は周年存在する事が觀察される。葉體の最も多いのは 7~10 月で, この期間には無性生殖が行はれる。葉體の最も少い期間は 4~5 月である。Aplanospore に依る繁殖は營養繁殖に過ぎず, 核相の交替は無いものと思はれる。」

以上の研究に依り筆者は專攻する水産植物學の立場から, 更にカワノリの増殖を志し, 既に其移植及び播種に關する基礎實驗に成果を得たので, 之が試験研究を續行中である。尙接合子の休眠期間の問題と無性生殖との關係については後報に譲り度い。

論 議

1) Lagerheim の所謂 ‘tetraspore’ なる spore が、營養細胞から變成され、8 個形成されるもの、及び之が更に水平面で割れて 16 個形成されるものがあるが、之等の形成は寧ろ gametangia の形成に類似する。この free spore は不定形で其の大きさは放出直後の macro-gamete に近く (第 1 表) 筆者の觀察による aplanospore は營養細胞其儘の増大によるものである點と本質的に異なる。

2) 核相の問題については、gamete の放出される葉體にも aplanospore が形成される爲、核相の交番は無いものと思はれ、減数分裂が接合子の發生時に行はれるか、配偶子の形成時に起るかにより *Prasiola* が、haplont であるか diplont であるかが定まるわけであるが、今後の細胞學的研究の進捗に待ち度い。

3) 分類。*Prasiola* の分類上の位置に關しては、古來議論が多く West ('04) は其の色素體細胞の配列、分裂法より Ord. Ulotrichales より Ord. Schizogoniales として獨立させ、Gay ('91), Chodat ('02), Collins ('09) は *Prasiolaceae* を *Prasiola*, *Schizogonium*, *Gayella* の genus に分ち Wille ('00, '09) は之等が生育時期を異にする同一種である事から再び *Prasiolaceae* に統一した。Oltmanns ('22) は aplanospore の存在する事から Ord. Ulotrichales に Fam. Blastosporaceae を新設した。Yabe ('32) は *Pr. Japonica* Yatabe に gamete を發見したが容れられず、Fritsch (35) は Ord. Ulotrichales に Subord. Prasiolineae として Ulvales と分けた。岡村は Oltmanns と同意見であり、山田は Yabe の有性生殖を認め Classis Ulotrichales に Fam. Blastosporaceae として Ulotrichaceae, Ulvaceae と並べ設けた。筆者は有性生殖に於ける兩 gamete の特異な運動、接合法、接合子の發生、及び aplanospore に依る無性生殖の存在等に依る、其の特異な生活史より Ulvales と分ける事には勿論同意である。細胞學的研究により核相の問題が解決される事が必要であるが、以上の諸點を考慮に入れても山田の分類が最も當を得たものと思はれる。各地に産に産する *Prasiola* の生活史特に有性と無性生殖の有無、並に其の狀態及び發生を明らかにする事により *Prasiola* の分類を再検討したい。

以上の研究に終始御指導を賜つた東大教授國枝溥先生、研究上の御便宜を頂いた、東京都水産試験場長渡邊修氏、同奥多摩分場長佐々木英氏及同場員芦川一郎、川島義武、青木武雄の諸氏に厚く感謝する。

(東京大學農學部水産植物學教室)

文 献

- Fritsch, 1935, The Structure and Reproduction of the Algae. 1, 217-20.
 Kützting, 1845, Tabulae Phycologicae. Bd. 5.
 Lagerheim, 1892, Ber. Deutsch. Botan. Ges. 10, 366-74.
 岡村, 日本海藻誌
 Oltmanns, 1922, Mor. u. Biol. der Algen. Bd. 1, 313-15.
 West, 1916, Algae, 1, 279-81.
 矢部, 石井, 1936, 日光の動物と植物 227-29.
 山田, 1935, 分類植物學, 上卷, 108-109.
 Yabe, 1932, Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku, 1, 39-40.

Summary

1) The sexual reproduction by the biflagellate gametes of a *Prasiola* species, which is probably *Prasiola japonica* Yatabe, was discovered.

2) Formation of the round thick-walled gonidia and the microscopic crenated gemmae are discovered on the margin of the frond grown out of zygote.

3) By the experiment of germination of zygotes which are made to attach to a stone, remarkable increase by asexual reproduction is ascertained.

3) Enlarged round gonidia are extruded as the naked undivided aplanospores (av. $13\ \mu$ in diameter). The mode of germination of aplanospores is the same as that of the full-grown zygotes. This feature is different from the "tetraspores" ($6\sim 8\ \mu$ in diameter) reported by Lagerheim which have already undergone vertical and horizontal divisions. The fronds grown out of the cultured zygotes get perforated after losing the aplanospores and eventually disappear from September to October.

5) The fronds derived from the aplanospores form also the aplanospores on the margin, and this may be repeated. Finally the gametangia are formed. In late November they begin to liberate the gametes.

6) Young fronds and the microscopic sporelings are found chiefly from April to November. Even a young frond which measures about 1 cm in length already has the aplanospores in the best condition.

7) Increase of *Prasiola* is mainly due to asexual reproduction. From July to November they go on in quantity.

8) Although there are both sexual and asexual reproduction in *Prasiola*, alternation of nuclear phase may not exist, since the gametes are liberated from the frond just forming aplanospores.

9) The life-history of *Prasiola* in the Mitsusawa is considered as follows: 'The zygotes begin to germinate after increasing in size. The growth of their sporelings continues, forming aplanospores on its marginal parts. After the asexual reproduction by aplanospores has been repeated, the gametangia are formed on these fronds. The liberation of the gametes extends from late October to late April next year, then they lost from sight. But by this time the fronds derived from the zygotes are already growing.'