1. ノリの生物特性

能登谷 正 浩

東京水産大学

1. Biological properties of Nori (*Porphyra* spp.)

MASAHIRO NOTOYA

Tokyo University of Fisheries, Minato, Tokyo 108-8477, Japan

ノリは紅色植物門，ウシケノリ亜綱，ウシケノリ目，ウシケノリ科，アマノリ属に含められる藻類の一般名称で，学術的にはアマノリと呼ばれる。紅色植物門は，体構造や受精卵の形成様式などから，ウシケノリ亜綱とウミゾウメン亜綱に分けられる。ウシケノリ亜綱にはチノリモ目，エリトロペルティス目，オオイシソウ目，ウシケノリ目の4目がある。ウシケノリ目はウシケノリ科1科からなり，ウシケノリ属とアマノリ属が含まれる。両属の違いは配偶体世代が糸状か，葉状かの違い以外には，形態的にはほとんど差異はない。

アサリ類の種は配偶体世代の葉状体の形態で分類される。外形は披針形から円形，漏斗形，巴形などの違いがあり，付着器付近の形も種によって特徴的で楔形，円形，心臓形，臍形などがある。葉状体の大きさは数 mm から 1 m 前後に生長する種までである。色彩は生育状態と乾燥標本では大きく異なる場合が多い。紅色から暗紫色，暗褐色，緑色など多様で，葉状体の部位によっても異なることがある。細胞は四角柱または数角柱で，付着器付近の細胞は体中央部のそれとは異なり，球形または紡錘形で下方が根様系となる。葉状体の細胞が1層からなり，各細胞に1個の色素体を持つ種をヒトエアマノリ亜属，2層で1個の色素体を持つ種をフタエアマノリ亜属，1層で2個の色素体を持つ種をフタツボシアマノリ亜属に分類することもある。葉状体の縁辺は多くの種では滑らかな「全縁」だが，小数種には数個細胞の鋸歯構造を持つ。根様系以外の細胞は孢子または雌雄の生殖細胞に分化することがあり，生長や成熟に伴って無性孢子や雌雄生殖細胞に分化する。精子は栄養細胞が精子母細胞に変性して，縦，横，高さ方向にそれぞれいくつかに分割され1母細胞から32個から128個が造られる。雌性生殖細胞も栄養細胞が変性して葉状体の表面側に受精突起をもつ造果器になる。造果器は精子と接合した後，精子母細胞と同様に分割され，8個から32個の接合孢子を造る。精子嚢および接合孢子嚢の分割表式は種によって概ね一定であるため，種の判別基準とされ

る。葉状体は雌雄同株と異株があり，同株には混在型，斑状型，縦二分型の3つの生殖細胞配置様式がある。

アマノリ属の生活史は形態的または生態的に異なる葉状の配偶体（有性，葉状，大型，ノリ）世代と枝分れる糸状の孢子体（無性，糸状，微小，貝殻中に生育する）世代とが交代する。葉状体の繁殖にかかわる生殖細胞や孢子は，基本的には精子，造果器，接合孢子である。接合孢子の発芽体は糸状体世代に発達する。糸状体の基本的な孢子は，殻孢子嚢で造られる殻孢子で，発芽すると葉状体に発達する。減数分裂は，染色体数の観察から，従来は殻孢子嚢内とされていたが，近年，色素変異体の交雑実験から殻孢子発芽時の4細胞期に起こるとされた。

基本的な生活環に付随して，種個々に特有の副次的な繁殖様式や生殖細胞が知られる。葉状体には，原孢子（古くは単孢子と呼ばれていた），中性孢子，内生孢子，無配孢子，単為発生などが，糸状体には，球形細胞，単孢子，プロトプラストなどがある。

ノリの種類は，全世界に約133種，日本に28種が認められている。北半球の温帯域から寒帯域に多くの種が知られるが，熱帯域からも約13種が報告されている。そのため，アマノリ類の生育は全地球的に分布すると見なされる。分布域がかなり広い範囲に知られる種や，反対にごく限られた地域のみ生育する種など多様である。南北太平洋，南北大西洋のそれぞれの両海域に共通に分布する種はほとんど知られていない。しかし，近年の分子情報を基に検討した結果では分布域が大きく離れた海域に生育する種が同種とみなされる場合も報告されている。フタエアマノリおよびフタツボシアマノリ亜属は寒帯または亜寒帯のみに生育するが，ヒトエアマノリ亜属はいずれの海域にも知られる。

アマノリ属の垂直分布は，近縁のウシケノリが飛沫帯から潮間帯にかけて最も高い位置に生育するが，オニアマノリやマルバアマノリなど多くの野生種と，一般の養殖品種はそれより数十センチ下位の潮間帯を中心に生育

する。しかし、カイガラアマノリやフィリタサのように、全く干出しない潮下帯やウタスツノリのように水深6-12 mに生育する種も知られる。

アマノリ類の栽培は昔からごく沿岸近くで、河川から栄養塩が豊富に流入する河口や湾奥部の干潟域で行われていた。栽培種としては汽水域のヨシの茎に着生するアサクサノリが有名である。また、岩海苔として有名なウップレイノリは外海に面する岩礁上に生育する。このようにノリは種によって生態や好適な環境条件は多様である。

高緯度域に生育するノリは、周年または夏期にも生育するが、亜寒帯から熱帯域の多くは概ね晩秋から春にかけて生育する。一般に貝殻中に生育する糸状の胞子体は夏から秋に成熟して、殻胞子は晩秋に放出される。多くの種の殻胞子発芽体は幼葉の生長過程で、多数の原胞子を放出して、クローン個体群を増大させる。水温の低下とともに葉状体は急速に伸長し、成熟して冬期には葉状体縁辺または中央部の細胞が雌雄の生殖細胞となり、精子または造果器を形成する。受精後は接合胞子を形成して、冬から春に放出する。接合胞子は貝殻などの基質で発芽して糸状の胞子体世代となる。

日本中部沿岸に生育するアマノリ類は、概ね水温5-25℃で生育する。一般に潮間帯に生育する種は0℃以下でも枯死せず、また、ある程度乾燥した葉状体は凍結に強く、長期間生存できる。しかし、常に海水中に浸漬して生育し、耐乾性を持たない種では耐凍性はない。また、熱帯域に生育する種は凍結や0℃前後の低温下では生存できない。また、熱帯から温帯に生育するいずれの種も30-35℃が生育限界である。

葉状体の生長温度範囲内では、低温下より高温下で、短日下より長日下で高い生長率を示す。また、高温下ほど原胞子放出に至る時間は短く、また、それが多量に放出される。雌雄生殖細胞の成熟は生育温度範囲内の中位で早期に認められる。原胞子や生殖細胞は概ね葉状体先端部分から放出されるため、早期に成熟して、多量に生殖細胞が放出される条件下ほど葉状体は小型となる。したがって、低温下ほど大型藻体となる。また、比較的高温下では原胞子を多量に放出し、葉状体は小型となり、雌雄生殖細胞が形成されない場合もある。

糸状の胞子体の生育温度範囲は葉状体のそれよりやや幅が広く、生長に好適な温度は葉状体のそれよりやや高温下である。しかし、多くの種では、殻胞子嚢が形成される温度は生長好適温度か、それよりやや高めで、その

温度範囲は比較的狭い。糸状体の生長は長日下で、成熟は短日下で早い傾向がある。しかし、低温条件が殻胞子放出の刺激となる場合が多い。

殻胞子嚢の成熟条件には種特異性が見られ、熱帯の*P. vietnamensis*では約20%の低い塩分環境が必要なこと、カヤベノリのように他の海藻を着生基質とする種では、長日、短日いずれの環境下でも、また5-20℃のかんりの広い温度範囲でも成熟する。原胞子を放出する種は、殻胞子嚢形成温度の範囲が狭く、原胞子を放出しない種は、それが比較的広い傾向が認められている。また、*P. nereocystis*は、殻胞子嚢の形成に低温で短日の期間と、その後に長日の期間がそれぞれ最低3-4週間ずつ必要なことが知られている。この他、生育緯度によっては明暗周期の割合が殻胞子嚢形成に大きく影響することも知られている。

アマノリ類を含むウシケノリ目に関する最近の分子情報から、これまで分類学的な形質として重視されてきた糸状（ウシケノリ属）または葉状（アマノリ属）や、アマノリ属を亜属に分ける形質の葉状体の細胞層（1層のヒトエアマノリ亜属と2層のフタエアマノリ亜属）、さらに葉状体縁辺の鋸歯の有無などは、作成された分子系統樹からは分類形質として支持されないことが報告されている。これとは反対に、生育地域が大きく異なるために別種とされてきた種間でも、分子情報がほぼ一致する場合もあり、さらに雌雄同株で生殖斑が小斑型の多くの種は、いずれも非常に近い関係にあることも示され、分類学的な形質や基準は、再検討が必要な多くの課題が含まれることが分かってきた。

アマノリ類の多くは大きな環境変動が見られる潮間帯や人間生活の影響が大きい沿岸域に生育するが、その攪乱にも耐え得るような柔軟で幅広い生き残り戦略ともいえる生活史や繁殖様式の多様性が見られる。しかし、日本産のアマノリ類にも、過去には広く分布した種が現在ほとんど見られないアサクサノリなどや、既に絶滅したと考えられるコスジノリなどが知られており、アマノリ類の生活史や繁殖、適応戦略、種分化は、今後の重要で興味ある研究課題となっている。

文 献

- Notoya, M., Diversity of life history in the genus *Porphyra*. *Nat. Hist. Res., Special Issue* 3: 47-56, 1997.
能登谷正浩, 「海苔の生物学」能登谷正浩 編著 成山堂書店 東京, 2000.