

室内培養下における紅藻ウップレイノリの温度依存性

馬場将輔・山本正之・辻 雅明

Temperature Dependence of *Porphyra pseudolinearis* (Bangiales, Rhodophyta) under Laboratory Culture

Masasuke Baba^{*1}, Masayuki Yamamoto^{*2} and Masaaki Tsuji^{*3}

要約: 紅藻ウップレイノリの糸状体期および葉状体期の温度依存性を室内培養により検討した。接合胞子の発芽は15~25°Cで良好であった。糸状体の高温側致死温度は29~31°Cであり, その成長は10~25°Cで良好であった。殻胞子嚢の形成は20, 25°Cで生じたが, 殻胞子嚢の成熟および殻胞子の形成と放出は, 殻胞子嚢を形成した糸状体を25°Cから10, 15, 20°Cに移したときに認められた。殻胞子の発芽は5~25°Cでみられ, 葉状体の成長の適温は15~20°Cであった。これらの温度依存性について, 藻体を採集した新潟県柏崎でのウップレイノリの季節的消長と環境条件の観点から論じた。

キーワード: ウップレイノリ, 紅藻, 糸状体, 葉状体, 成長, 成熟, 温度依存性

Abstract: Temperature dependence of both conchocelis and foliose phases of red alga *Porphyra pseudolinearis* was examined under laboratory culture condition. The optimum temperature of zygospore germination was 15~25°C. The upper lethal temperature of conchocelis phase was between 29 and 31°C. Conchocelis filaments grew well at 10~25°C. Conchosporangia were formed at 20~25°C. Maturation of conchosporangia and conchospore release were found when conchocelis thalli with conchosporangia were transferred from 25°C to 10, 15 or 20°C. Conchospore germination and the optimum growth of foliose thalli occurred at 5~25°C and 15~20°C, respectively. These ranges of temperature dependence were discussed in relation to the environmental condition responsible for the seasonal exuberance in *P. pseudolinearis* at the collecting locality of Kashiwazaki, Niigata Pref.

Keywords: *Porphyra pseudolinearis*, Rhodophyta, conchocelis phase, foliose phase, growth, reproduction, temperature dependence

まえがき

紅藻ウップレイノリ *Porphyra pseudolinearis* は, 本州の日本海沿岸および太平洋岸北部, 北海道周辺に分布し, 秋~冬に潮間帯上部から飛沫帯に葉状体が生育する。天然に生育するアマノリ属の海藻はイワノリと呼ばれ, 乾のりや佃煮として利用されている。そのなかでウップレイノリは, 本州日本海沿岸域におけるイワノリの主要種である

(福原, 1958; 吉田, 1998)。

ウップレイノリについては, 日本各地での季節的消長(福原, 1958, 1968; 黒木, 1959a, 1971; 芳永・八柳, 1960)が知られている。さらに, 糸状体の生育と環境要因の関係を調べる目的で, 糸状体の成長と成熟に及ぼす日長(黒木・佐藤, 1962)と温度(黒木・秋山, 1966)の影響や, 殻胞子の放出に及ぼす日長(黒木, 1959b)と光強度(黒木・秋山, 1965)の影響が室内培養下で検

(2000年12月11日受付, 2001年5月29日受理)

*1 財団法人 海洋生物環境研究所 実証試験場 (〒945-0322 新潟県柏崎市荒浜4-7-17)

E-mail: mababa@kisnet.or.jp

*2 財団法人 海洋生物環境研究所 中央研究所 (〒299-5105 千葉県夷隅郡御宿町岩和田300)

*3 株式会社日本海洋生物研究所 (〒142-0042 東京都品川区豊町4-3-16)

現住所 株式会社ベルグ東京営業所 (〒101-0052 東京都千代田区神田小川町3-3-2)

討されている。加えて、古旗（1963）は殻胞子の放出と光強度、温度の関係を明らかにしている。

このように、糸状体について温度、日長、光強度の影響が報告されているが、糸状体および葉状体の初期発生、成長、成熟に関する温度依存性を詳細に検討した例はみられない。そこで、本研究ではウップルイノリの生活史の各段階について、温度の影響を確認するために室内培養を行った。

方法と結果

1. 葉状体の季節的消長

1) 材料と方法

1990年10月から1991年5月の8ヶ月間、新潟県柏崎市の低潮線付近の岩場で原則として月1回の採集を行い、ウップルイノリ葉状体の出現と成熟状況を調査した。

2) 結果

新潟県柏崎市の岩礁域では、水温が20℃よりも低下する11月に肉眼で確認可能な葉状体が発見した（Table 1）。成熟した雌雄の藻体は11月から3月までみられ、それらのすべてが雌雄異株であり、原胞子（Notoya, 1997）は観察されなかった。12月には雄性体が葉長15~20cm、雌性体が葉長11~21cmに達した（Fig. 1）。4月には基部付近を残し上部が流失した個体がほとんどであり、5月には藻体がすべて流失した。

2. 接合胞子の付着と発芽

1) 材料と方法

成熟したウップルイノリ葉状体は1990年12月に上記と同じ場所で採集した。この成熟藻体から放出された接合胞子（Notoya, 1997）を、滅菌海水でピペット洗浄して接合胞子混液をえた。この混液を約1000個/mlの濃度になるように希釈した後、そのうちの60mlを22mm×22mmカバーグラス2枚を底に置いた直径8cmシャーレに添加した。温度は5, 10, 15, 20, 25℃の5段階を設定し、光強度20 μ E/m²/s, 光周期8L:16D, PES培地（McLachlan, 1973）の条件で8日間静置培養した。培養開始後1日目に培養液を交換して接合胞子混液を取り除き、3日目にカバーグラス上に付着した接合胞子を実体顕微鏡下で計数し、培養液の全量を交換した。接合胞子の計数は右田（1958）に従い、カバーグラスを培養液中で静かに動かして、その上に残った胞子を付着したものとした。

さらに、接合胞子の発芽初期の成長と温度の関係をみるために、約60個の接合胞子が付着した22mm×22mmカバーグラス4枚を、60mlのPES培地を入れた直径8cmシャーレに移した。温度は5, 10, 15, 20, 25℃の5段階を設定して、光強度20 μ E/m²/s, 光周期8L:16DおよびPES培地の条件で12日間培養し、3日ごとに培養液の交換を行った。培養開始後12日目に無作為に抽出した接合胞子発芽体200個体について、その糸状部の長さを測定した。

Table 1 Occurrence and maturity of *Porphyra pseudolinearis* blades collected at Kashiwazaki, October 1990 - May 1991

Date	Water temperature (°C)	Reproductive conditions			
		Sterile	Spermatia	Zygospores	Archeospores
Oct. 17	23	—	—	—	—
Nov. 14	18	+	+	+	—
Dec. 8	16	+	+	+	—
Dec. 28	14	+	+	+	—
Jan. 20	11	—	+	+	—
Feb. 12	11	—	+	+	—
Mar. 6	12	—	+	+	—
Apr. 4	12	+	—	—	—
May. 15	15	—	—	—	—

+, presence; —, absence.

2) 結果

接合胞子は直径10~14 μm の球形で、付着後の数日以内に、細胞の一部が膨れはじめ、発芽して単列の糸状部を形成した。培養3日目における接合胞子の基質への付着数と温度の関係をFig. 2に示す。平均付着数は10~20°Cで111~128個体/cm²であり、5, 25°Cで低くなる傾向がみられた。

培養開始後1, 3, 8日目の接合胞子の各温度で

の生残率と発芽率をTable 2に示す。生残率には温度による顕著な差はみられず、培養8日目で96~99%であった。1日目に25°Cで接合胞子の発芽が観察されたが (Fig. 3), 5~20°Cではすべて未発芽であった。3日目に10~25°Cで発芽が観察されるようになった。8日目にはすべての温度下で発芽がみられ (Figs. 4-6), その時の発芽率は25°Cで96%, 次いで20°Cの92%であり, 5, 10°Cで

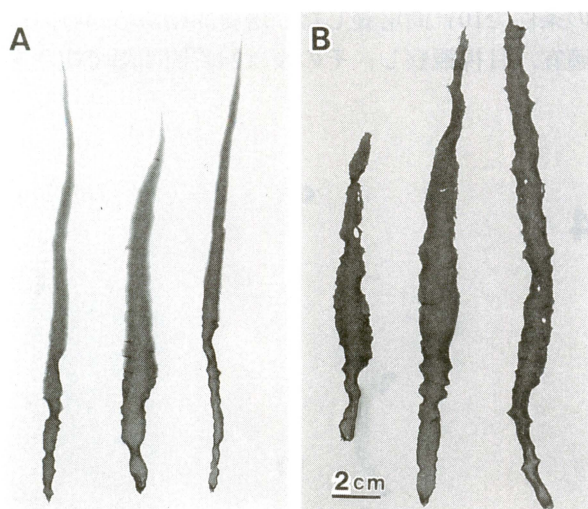


Fig. 1 Mature foliose thalli of *Porphyra pseudolinearis* collected from Kashiwazaki, Niigata Pref. on December 8, 1990. Fig 1A Male thalli. Fig 1B Female thalli. (Scale bar applies to Figs. 1A, 1B).

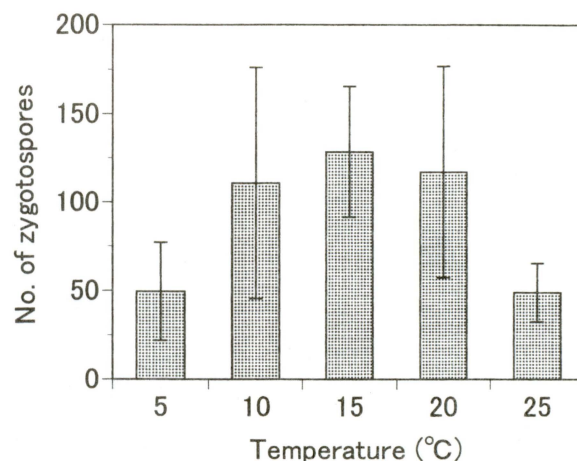


Fig. 2 Effect of temperature on zygospore attachment after 3 days culture period in *Porphyra pseudolinearis* (means \pm S.D.). Irradiance: 20 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Daylength: 8h light.

Table 2 Survival and germinating rates for zygospores in *Porphyra pseudolinearis* under different temperatures at 20 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ and 8L:16D photoperiod

Culture period (days)		Temperature (°C)				
		5	10	15	20	25
1	Survival rate (%)	100	100	100	100	100
	Germinating rate (%)	0	0	0	0	19
3	Survival rate (%)	98	99	99	99	95
	Germinating rate (%)	0	1	7	29	45
8	Survival rate (%)	98	97	98	99	96
	Germinating rate (%)	1	6	29	92	96

はそれぞれ1, 6%であった。接合孢子発芽体の12日間の成長は15~25℃でよく, 5, 10℃で低くなる傾向がみられた (Fig. 7)。この時, 20, 25℃では殻孢子嚢を形成した糸状体がわずかに観察された。

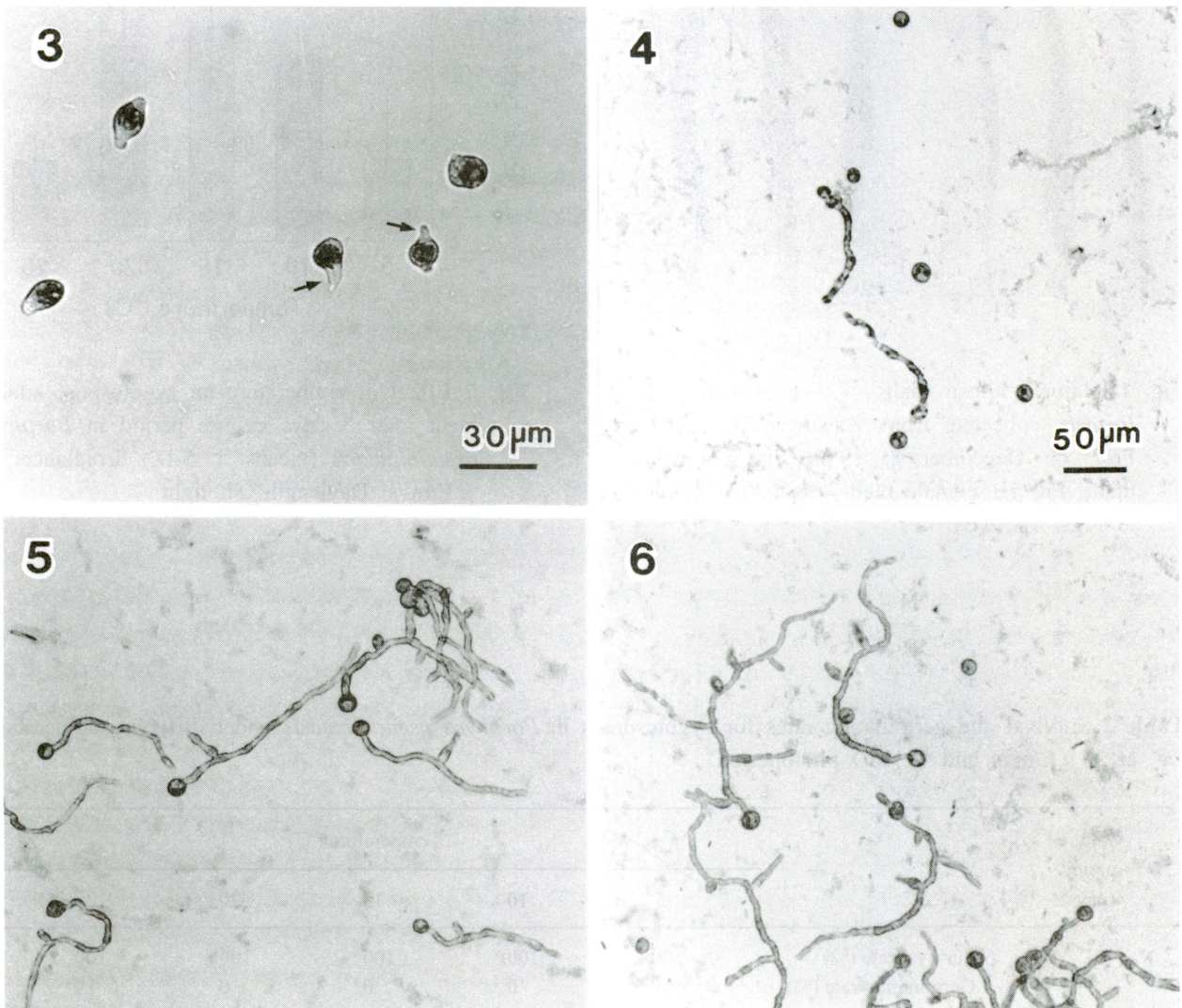
3. 糸状体の高温側枯死温度

1) 材料と方法

成熟したウップレイノリ葉状体は1989年12月に上記と同じ場所で採集した。成熟藻体から接合孢子を放出させ, その発芽体を単藻培養して無基質糸状体 (以下, 糸状体と呼ぶ) を得た。この糸状

体保存株は温度15℃, 光強度 $20 \mu \text{E}/\text{m}^2/\text{s}$, 光周期14 L:10 Dおよび通気の場合で培養し, 培養液には1/20濃度のPES培地を使用した。また保存株の培養条件を変えることにより, 目的とする発育段階の材料を準備した。

この保存培養中の糸状体から直径約1mmの個体を選び, それらのうち3個体を500mlの枝付き平底フラスコに入れた。温度25, 27, 29, 31, 33, 35, 37, 39℃の8段階を設定して, 光強度 $10 \mu \text{E}/\text{m}^2/\text{s}$, 光周期12 L:12 D, 通気および1/20濃度のPES培地の条件で10日間培養した。培養開始から24時間は適宜, 目視観察し, その後は24時間間隔で観察を



Figs. 3-6 Zygospore germlings developed after 1-8 days culture period in *Porphyra pseudolinearis*. Irradiance: $20 \mu \text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Daylength: 8h light. **Fig. 3** Germlings with germination tubes (arrows) at 25°C after 1 day. **Fig. 4** Conchocelis filaments formed at 10°C after 8 days. **Fig. 5** Conchocelis filaments formed at 15°C after 8 days. **Fig. 6** Conchocelis filaments formed at 20°C after 8 days. (Scale bar applies to Figs. 4-6).

行うとともに、培養液の全量を交換した。この目視観察で糸状体の色調、外部形態等に異常が見られた温度区については、顕微鏡観察を行い細胞の生死を判定した。

2) 結果

糸状体の高温側の温度耐性をTable 3に示す。39℃では培養開始から18時間以内に全ての糸状体の枯死を確認した。37℃では培養開始の翌日、35℃では2日目、33℃では5日目、そして31℃では10日目に糸状体の枯死をそれぞれ確認した。一方、29℃以下では10日間の培養期間を通じて糸状体の枯死はみられなかった。

4. 糸状体の成長

1) 材料と方法

前述の保存培養中の糸状体から直径約1mmの個体を選び、それらのうち5個体を500mlの枝付き平底フラスコに入れた。温度は10, 15, 20, 25, 30℃の5段階を設定して、光強度20 μ E/m²/s, 光周期12L:12D, 通気および1/20濃度のPES培地の条件で15日間培養した。5日ごとに糸状体の直径を実体顕微鏡下で測定し、その際に培養液の交換を行った。

2) 結果

糸状体の成長と温度の関係をFig. 8に示す。糸

状体の成長は20℃で最も良く、日間成長率は12%であったが、10~25℃ではほとんど差がなかった。一方、30℃では成長が顕著に低下する傾向がみられた。

5. 殻胞子嚢の形成

1) 材料と方法

前述の保存培養中の糸状体から直径約1mmの個体を選び、500mlの枝付き平底フラスコに5個体を入れた。温度10, 15, 20, 25, 30℃の5段階、光周期8L:16D, 12L:12D, 16L:8Dの3段階を組み合わせた15条件を設定して、光強度20 μ E/m²/s, 通気および1/20濃度のPES培地で30日間培養した。5日ごとに糸状体の殻胞子嚢の形成を観察し、その際に培養液の交換を行った。

2) 結果

30日間の培養の結果、糸状体の殻胞子嚢と殻胞子嚢枝の形成は、8時間明期の20, 25℃, 12時間明期の20, 25℃および16時間明期の25℃で観察されたが、そのほかの条件ではみられなかった(Table 4)。殻胞子嚢始原細胞は培養10日目から認められた。殻胞子嚢枝の伸長は、8時間明期では20日目、12時間明期では25日目、さらに16時間明期では30日目に観察された。しかし、いずれの条件においても、培養期間内に殻胞子の放出はみられなかった。

Table 3 Upper lethal temperature of conchocelis phase of *Porphyra pseudolinearis* at 10 μ E/m²/s under 12L:12D photoperiod

Culture period (days)	Temperature (°C)							
	25	27	29	31	33	35	37	39
1/4	++	++	++	++	++	++	++	+-
1	++	++	++	++	++	++	--	--
2	++	++	++	++	++	--	--	--
3	++	++	++	++	+-	--	--	--
4	++	++	++	++	+-	--	--	--
5	++	++	++	++	--	--	--	--
6	++	++	++	+-	--	--	--	--
7	++	++	++	+-	--	--	--	--
8	++	++	++	+-	--	--	--	--
9	++	++	++	+-	--	--	--	--
10	++	++	++	--	--	--	--	--

++, all plants alive; +-, plants partly dead; --, all plants dead.

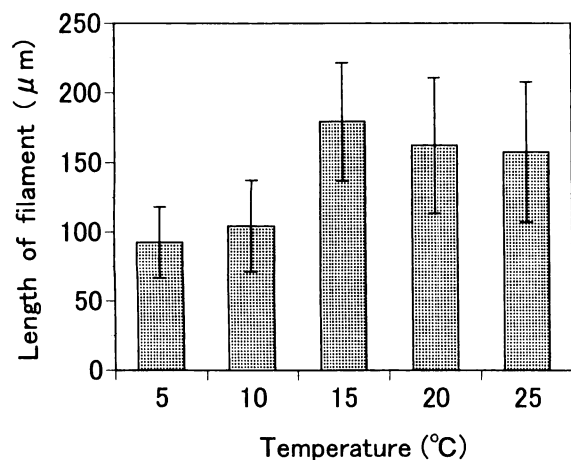


Fig. 7 Effect of temperature on growth of zygospore germlings after 12 days culture period in *Porphyra pseudolinearis* (means \pm S.D.). Irradiance: $20 \mu E/m^2/s$. Daylength: 8h light.

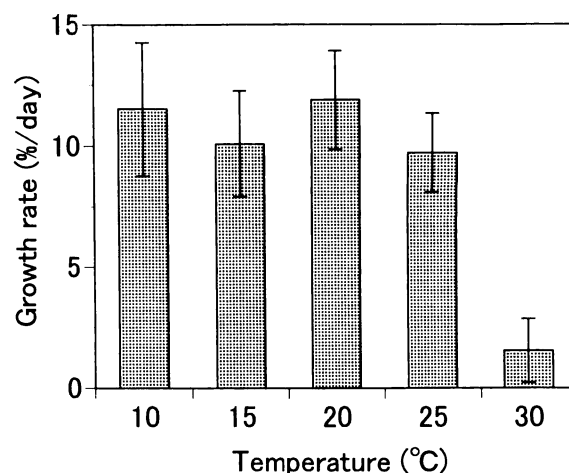
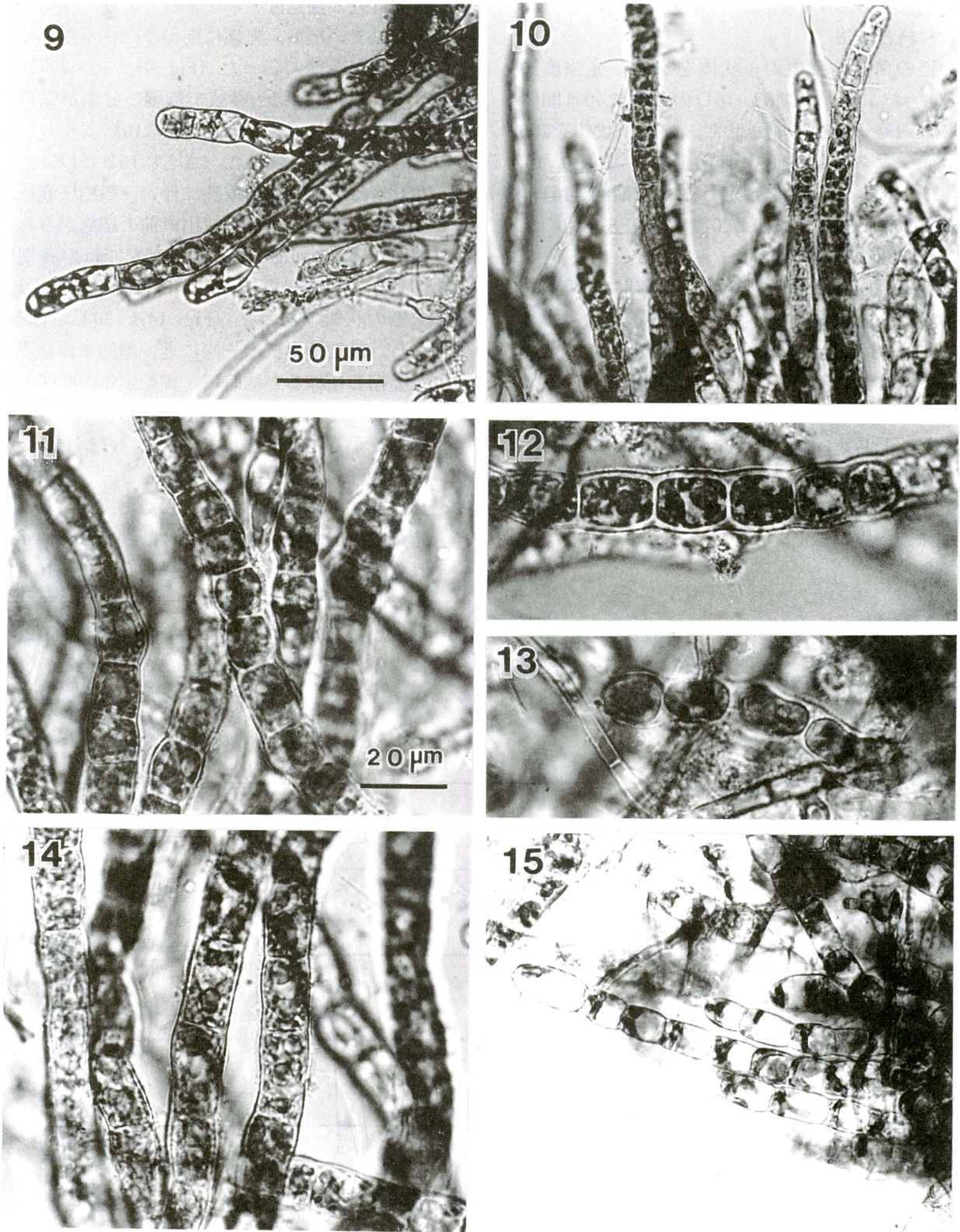


Fig. 8 Effect of temperature on growth of conchocelis filament turfs after 15 days culture period in *Porphyra pseudolinearis* (means \pm S.D.). Irradiance: $20 \mu E/m^2/s$. Daylength: 12h light.

Table 4 Conchosporangial branch formation of *Porphyra pseudolinearis* under various photoperiod and temperature conditions among 30 days at $20 \mu E/m^2/s$

Photoperiod (h light:h dark)	Culture period (days)	Temperature (°C)				
		10	15	20	25	30
8L:16D	0	—	—	—	—	—
	5	—	—	—	—	—
	10	—	—	+	+	—
	15	—	—	++	++	—
	20	—	—	+++	+++	—
	25	—	—	+++	+++	—
	30	—	—	+++	+++	—
12L:12D	0	—	—	—	—	—
	5	—	—	—	—	—
	10	—	—	+	+	—
	15	—	—	+	++	—
	20	—	—	++	++	—
	25	—	—	+++	+++	—
	30	—	—	+++	+++	—
16L:8D	0	—	—	—	—	—
	5	—	—	—	—	—
	10	—	—	—	+	—
	15	—	—	—	++	—
	20	—	—	—	++	—
	25	—	—	—	++	—
	30	—	—	—	+++	—

—, sterile; +, formation of conchosporangial initials; ++, formation of conchosporangia; +++, elongation of conchosporangial branches.



Figs. 9-15 Effect of temperature on conchospore formation during 28 days culture period in *Porphyra pseudolinearis*. **Fig. 9** Immature conchosporangial branches at start of culture. **Fig. 10** Division of conchosporangial branch cells at 15°C after 12 days. **Fig. 11** Conchospore formation at 20°C after 16 days. **Figs. 12, 13** Conchospore formation at 20°C after 20 days. **Fig. 14** Immature conchosporangial branch cells at 25°C after 24 days. **Fig. 15** Conchosporangial branches with swollen, vacuolated cells at 30°C after 28 days. (Scale bar applies to Figs. 11-15).

6. 殻胞子の形成と放出

1) 材料と方法

前述の保存培養中の糸状体を25℃、光強度20 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ および光周期8L:16Dの条件で40日間培養し、殻胞子嚢を形成させた。この糸状体を200 ml三角フラスコに5個ずつ収容して、温度10, 15, 20, 25, 30℃の5段階を設定し、光周期8L:16D、光強度20 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ および1/20濃度のPES培地の条件で28日間振とう培養した。

殻胞子放出量は毎日測定し、その時に培養液を交換した。糸状体を取り除いた培養液をよく攪拌し、この内の2.5mlを採取して試料とした。この試料中に含まれる殻胞子を、浮遊細胞収集バケツト（トミー精工製、SC-2）を用い遠心分離によってスライドガラス上に集め、顕微鏡下で計数した。殻胞子放出量の測定は各温度で4回行った。また、殻胞子嚢の成熟および殻胞子の形成過程は4日毎に顕微鏡で観察した。

2) 結果

殻胞子嚢枝の殻胞子形成に伴う細胞の変化をFigs. 9-15に示す。培養開始時において、殻胞子嚢枝の長さは370~570 μm であった。殻胞子嚢枝

基部付近の細胞は赤みを帯びており、細胞内容が充実していたが、先端に向かうに従って各細胞の内容物が希薄であった (Fig. 9)。10~20℃では、8, 12日目に殻胞子嚢枝で細胞の分裂が見られたが (Fig. 10)、この細胞分裂は10℃よりも15, 20℃で多い傾向にあった。さらに16日目以降、10~20℃では殻胞子嚢の成熟に伴い、殻胞子嚢枝細胞は輪郭が丸みを帯び、放出直前の細胞がみられるようになった (Figs. 11-13)。25℃では培養期間を通じて、殻胞子嚢枝の細胞には変化がみられず、未熟の状態であった (Fig. 14)。30℃では8日目から、殻胞子嚢枝の先端に近い細胞で細胞内容物が萎縮し始めると同時に、細胞全体が膨張してきた。しかし、培養期間中に30℃の殻胞子嚢枝細胞が枯死することはまれであった (Fig. 15)。

殻胞子の放出数の経時変化をFig. 16に示す。15, 20℃では16日目から、10℃では17日目から殻胞子の放出が始まり、以降は断続的に放出がみられた。そして、15, 20℃では18日目に、10℃では19日目に、それぞれ760個、420個、1,150個と最大放出数を示した。しかし、25℃では16, 20日目に少量の殻胞子が放出されただけであり、30℃ではまったく殻胞子が放出されなかった。28日間の

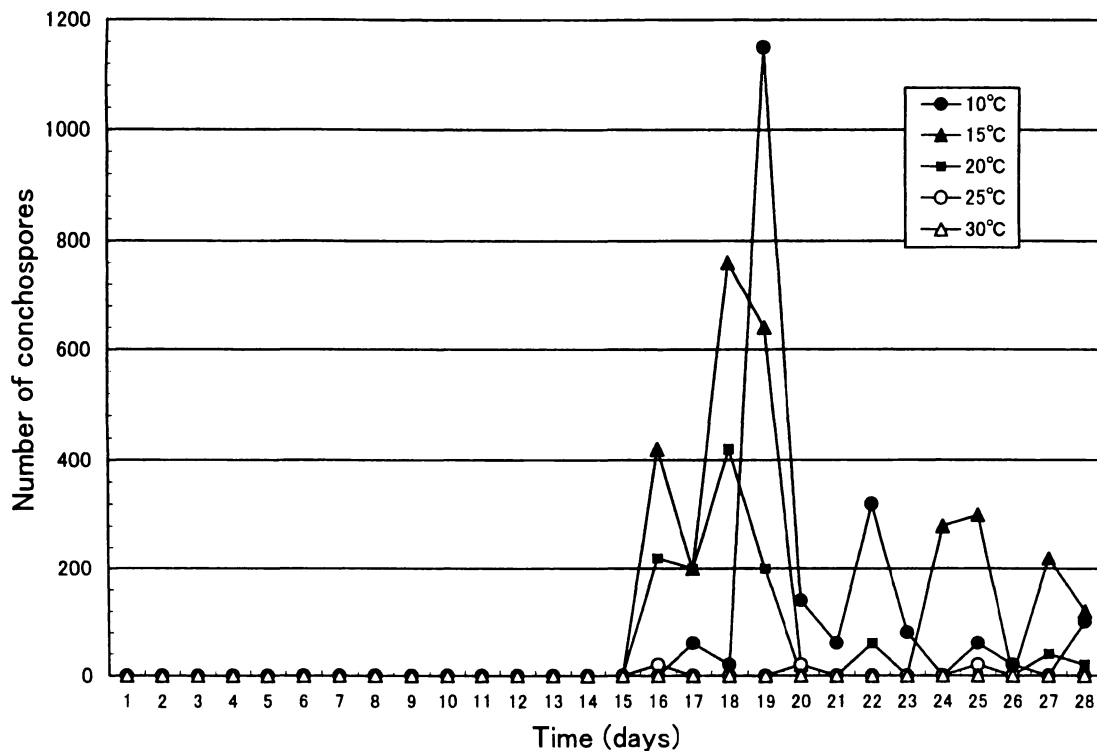


Fig. 16 Effect of temperature on daily changes of conchospore release during 28 days culture period in *Porphyra pseudolinearis*. Irradiance: 20 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Daylength: 8h light.

培養において放出された殻胞子総数は、15°Cで2,960個と最も多く、次いで10°Cの2,010個、20°Cの1,160個であった。

7. 殻胞子の付着と発芽

1) 材料と方法

前述の保存培養中の糸状体を温度25°C、光強度20 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ および光周期8L:16Dの条件で52日間培養し、殻胞子嚢を形成させた。次いでこの糸状体を、温度15°C、光強度20 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ および光周期8L:16Dの条件に移し、15日間培養を行うことにより培養液中に殻胞子を放出させた。殻胞子を含む培養液の濃度を約50個/mlとなるように調整した後に、この殻胞子混液を15mlずつ、500mlのPES培地を入れた500mlの枝付き平底フラスコにそれぞれ添加した。このフラスコに殻胞子の付着基質として、長さ3cmのナイロン糸を5本ずつ入れた。温度は5、10、15、20、25°Cの5段階を設定し、光周期8L:16D、光強度20 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ および通気条件で22日間培養した。培養開始の翌日、これらのフラスコからナイロン糸を取り出し、5本のナイロン糸に付着した殻胞子発芽体の総数および各発芽体の細胞数を測定した。測定後にPES培地が入った500ml枝付き平底フラスコに移し、7日ごとに培養液を交換した。8日目には付着した殻胞子の計数を行い、22日目には任意の100個体について葉長を測定した。

2) 結果

培養開始後1、8日目の殻胞子の付着発芽数をFig. 17に示す。1日目の殻胞子発芽体は10°Cで最も多かった。8日目には、10~25°Cでは発芽体の脱落はほとんどみられなかったが、5°Cでは1日目の発芽体数の92%が脱落した。

培養1日目の殻胞子発芽体をFigs. 18-23に示す。5°Cではすべての発芽体が1細胞期であり (Fig. 18)、10~25°Cでは2細胞期の発芽体が観察され (Figs. 19-23)、さらに15~25°Cではわずかながら3細胞期の発芽体もみられた (Fig. 22)。この時の発芽体総数に対する2細胞期および3細胞期の発芽体の割合は、20°Cで93%と最も高く、次いで15°Cの84%、25°Cの82%であった。

付着直後の殻胞子発芽体の22日間の成長は、20°Cで最も良く、平均葉長は約8mmに達し、次いで25°C、15°Cの順となった (Fig. 24, 25)。良好な成長を示した20°Cでは、外形および細胞の形態

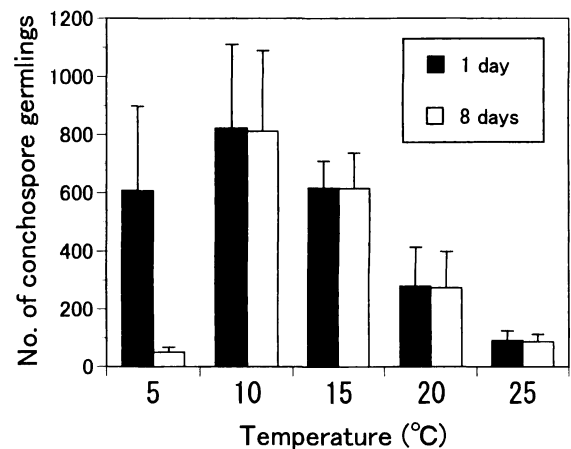


Fig. 17 Effect of temperature on attachment of conchospore germlings in *Porphyra pseudolinearis* after 1 and 8 day-culture period (means \pm S.D.). Irradiance : 20 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Daylength : 8h light.

に異常は見られなかったが、25°Cでは藻体の外形が螺旋状によじれ、藻体の縁辺部とくびれた部分に多層化した細胞が観察された。

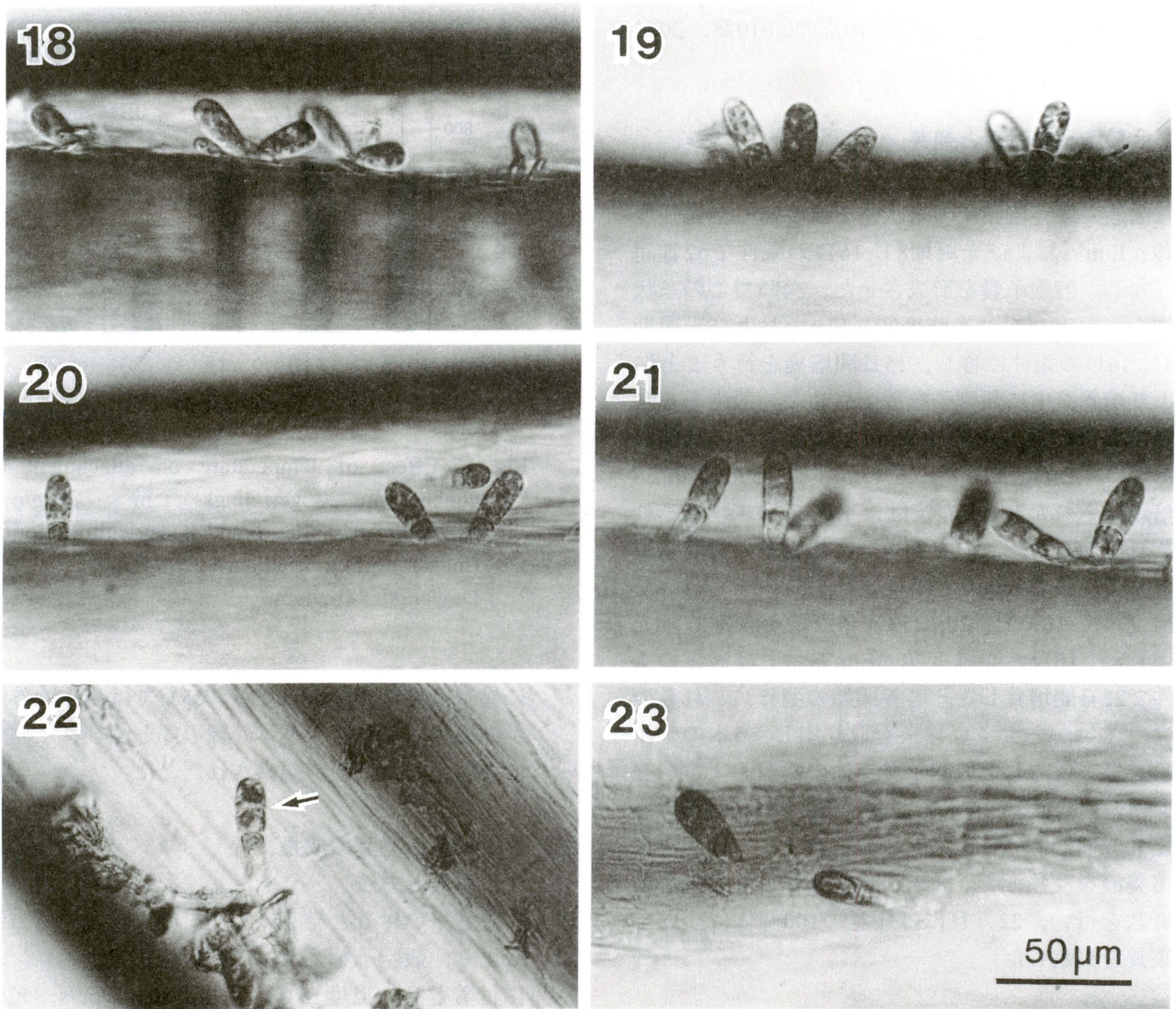
8. 幼芽と幼葉の成長

1) 材料と方法

殻胞子の付着と発芽についての実験と同じ方法により、殻胞子をえた。この殻胞子をナイロン糸に付着させ、温度15°C、光強度80 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ 、光周期8L:16Dおよび通気条件で培養を継続し、葉長約40 μm になった幼芽および葉長約1cmになった幼葉を培養に用いた。温度は5、10、15、20、25°Cの5段階を設定し、光周期8L:16D、光強度80 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ 、PES培地を入れた500ml枝付き平底フラスコ内で、通気条件で培養した。幼芽では30~40個体/cmが着生した長さ3cmのナイロン糸を2本ずつフラスコに入れ、20日間培養した。5日ごとに任意の50個体について葉面積 (葉長 \times 葉幅) を測定し、培養液を交換した。また、幼葉ではナイロン糸から取り外した10個体をフラスコに入れ、9日間培養し、3日ごとに葉面積を測定するため藻体の写真を撮影して、その時に培養液を交換した。

2) 結果

幼芽 (葉長約40 μm) の20日間の成長は、20°Cで最も良く、次いで15、25°Cの順で良かった (Fig. 26A)。培養中、藻体の細胞異常は5~20°C



Figs. 18-23 Conchospore germlings developed after 1 day culture period in *Porphyra pseudolinearis*. **Fig. 18** 5°C, 1-celled stage germlings. **Fig. 19** 10°C, 2-celled stage germlings. **Fig. 20** 15°C, 2-celled stage germlings. **Fig. 21** 20°C, 2-celled stage germlings. **Fig. 22** 20°C, 3-celled stage germling (arrow). **Fig. 23** 25°C, 2-celled stage germlings. (Scale bar applies to Figs. 18-23).

では観察されなかった。しかし、25°Cでは葉幅が15、20°Cよりも細くなり、螺旋状によじれる傾向がみられ、10日目から色素体が顆粒状を呈する細胞や肥大した細胞が見られ始め、20日目には藻体の縁辺部で多層化した細胞が観察された。

幼葉（葉長約1cm）の9日間の成長は、15、20°Cで良好で、これよりも高温側でも低温側でも成長が低下する傾向がみられた（Fig. 26B）。なお培養期間を通じて、幼芽と幼葉に原胞子の形成は観察されなかった。

考 察

本研究では新潟県柏崎産のウップルイノリについて、季節的消長を観察するとともに、糸状体期と葉状体期の生活史の各段階について、成長や成熟に及ぼす温度影響を室内培養により明らかにした。それらの結果に基づいて、ウップルイノリの糸状体期と葉状体期における温度依存性、さらに藻体の季節的消長に関連する温排水の昇温影響について考察する。

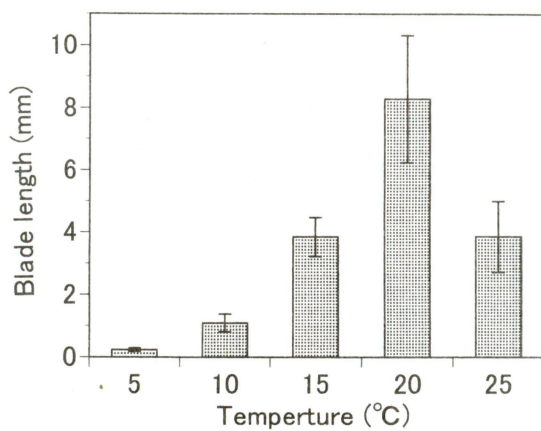


Fig. 24 Effect of temperature on growth of conchospore germlings after 22 days culture period in *Porphyra pseudolinearis* (means \pm S.D.). Irradiance: $80 \mu \text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Daylength: 8h light.

1. 糸状体期の温度依存性

接合子の付着と発芽の温度依存性については、接合子の付着は5~25°Cでみられ、10~20°Cが適すること、発芽率は20~25°Cで良好であること、さらに接合孢子発芽体の成長は5~25°Cでみられ、15~25°Cで良好であることが分かった。これらの結果から、接合孢子的発芽と初期成長には15~25°Cが適すると推測された。ウップルイノリを含むアマノリ属では、接合孢子的付着と温度の関係はほとんど検討されていない。黒木 (1953) は室温条件下 (2~21°C) でウップルイノリの接合孢子的発芽を観察し、放出の11日後でもかなり未発芽であり、大部分は20日後までに発芽したことを報告している。

糸状体の高温側の枯死温度を25~39°Cで検討した結果、31°C以上で全て枯死し、29°C以下で全ての生存が確認されたことから、柏崎産の糸状体の高温側の生育限界温度は29~31°Cの間にあると推定された。黒木・秋山 (1966) は松島湾産の糸状体の成長を比較し、30°Cでは試験開始後まもなく枯死したことから、30°Cを枯死温度としている。産地および培養条件の違いはあるが、ウップルイノリ糸状体の高温側の枯死温度について類似した結果がえられた。

糸状体の成長は10~25°Cで良好であり、30°Cでは成長が低下することが明らかになった。黒木・秋山 (1966) は松島湾産の糸状体の成長を検討し、

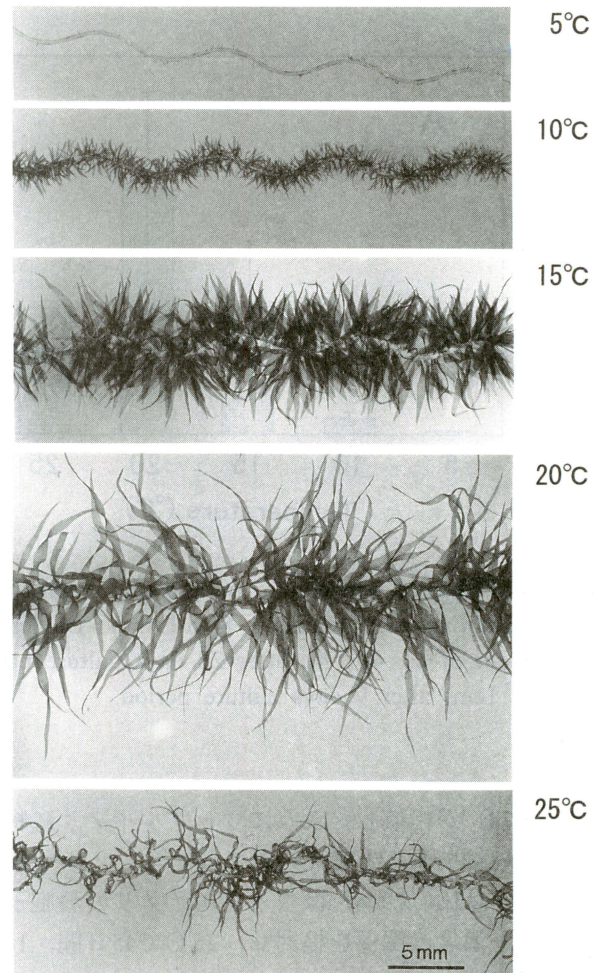


Fig. 25 Conchospore germlings developed after 22 days culture period in *Porphyra pseudolinearis* under different temperatures.

15, 20°Cで良好であり、10, 25°Cでは成長が劣ることを報告している。両者の培養試験でえられた成長適温の違いは、産地および培養条件の差異に起因していると考えられる。

ウップルイノリ糸状体の殻孢子嚢形成について、カキ殻を基質とした糸状体 (黒木・佐藤, 1962; 黒木・秋山, 1966), 無基質糸状体 (鬼頭, 1978) を用いた研究があるが、殻孢子嚢形成から殻孢子的放出に到る過程の形態変化を詳細に観察した例はない。本研究の結果、ウップルイノリ糸状体の殻孢子嚢の形成過程は、栽培対象種のアサクサノリ *P. tenera* およびスサビノリ *P. yezoensis* で報告されている殻孢子嚢形成過程 (右田・安部, 1966; 安部, 1986) と基本的に同じであることが明らかになった。ただし、殻孢子嚢の枝状部が著しく伸長する点においてこれらの種と異なり、鬼

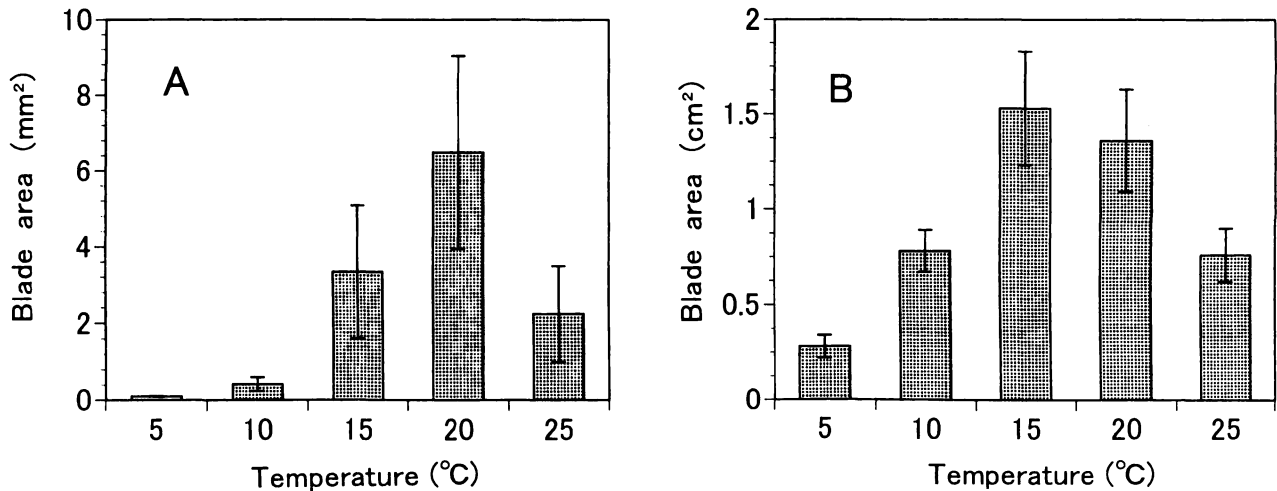


Fig. 26 Effect of temperature on growth in terms of blade area (means \pm S.D.) of foliose thalli in *Porphyra pseudolinearis*. Irradiance: $80 \mu E/m^2/s$. Daylength: 8h light. Fig. 26A Growth of young buds (with initial length of ca. $40 \mu m$) after 20 days culture period. Fig. 26B Growth of young thalli (with initial length of ca. 1cm) after 9 days culture period.

頭 (1978) が指摘したようにウップルイノリに特徴的な性質であると考えられる。

黒木・秋山 (1966) はウップルイノリの殻孢子嚢形成と温度の関係を検討し、 $25^\circ C$ で45日間、 $15^\circ C$ で51日間、 $10^\circ C$ で75日間で殻孢子嚢が形成されたことを報告している。また、黒木・佐藤 (1962) は、 $20^\circ C$ 、45日間で殻孢子嚢の形成をみている。本研究では、殻孢子嚢形成に要する日数は15~20日であり、これらの報告よりも早期に殻孢子嚢形成が観察されたが、これは糸状体の性質(カキ殻糸状体あるいは無基質糸状体)や培養条件の違いであると推測される。

殻孢子嚢の形成に及ぼす温度と光周期の影響を検討した結果、殻孢子嚢の形成は8時間明期の $20^\circ C$ 、 $25^\circ C$ 、12時間明期の $20^\circ C$ 、 $25^\circ C$ および16時間明期の $25^\circ C$ でそれぞれ観察され、 $10^\circ C$ 、 $15^\circ C$ 、 $30^\circ C$ ではみられなかった。これらの温度範囲は、黒木・秋山 (1966) がウップルイノリの殻孢子嚢形成の温度が $10^\circ C$ ~ $25^\circ C$ であり、 $15^\circ C$ ~ $25^\circ C$ を適温としていることと、ほぼ一致した。

殻孢子の放出は、 $25^\circ C$ 下で成熟した殻孢子嚢を $10^\circ C$ 、 $15^\circ C$ 、 $20^\circ C$ の低温条件に移すことにより観察され、 $25^\circ C$ での放出はごくわずかであり、 $30^\circ C$ ではまったくみられないことが明らかになった。この温度刺激による殻孢子放出の促進は、ヒロハマルバアマノリ *P. suborbiculata* f. *latifolia* (Iwasaki

and Sasaki, 1972)、スサビノリ (安部, 1986)、タネガシマアマノリ *P. tanegashimensis* (右田・伊藤, 1987)、ヤブレアマノリ *P. lacerata* (飯間・右田, 1990) においても観察されており、ウップルイノリの殻孢子放出には殻孢子嚢形成時の温度から、より低温への移行が必要なことが推測された。

Kim (1999) は韓国産ウップルイノリについて、糸状体の成長と成熟を様々な温度、光強度の組み合わせにより検討し、 $20^\circ C$ の $40 \mu mol/m^2/s$ 下で成長が最も速いこと、殻孢子嚢枝は $10^\circ C$ ~ $25^\circ C$ 、 $10^\circ C$ ~ $80 \mu mol/m^2/s$ の条件で7週間以内に形成し、 $5^\circ C$ 、 $30^\circ C$ では未形成であること、さらに、 $10^\circ C$ ~ $25^\circ C$ では温度が高いほど殻孢子嚢枝をより多く形成することを報告している。

2. 葉状体期の温度依存性

ウップルイノリの殻孢子の付着と発芽の過程については、これまで詳細は明らかにされていなかった。殻孢子の付着と発芽は $5^\circ C$ ~ $25^\circ C$ で認められたが、 $5^\circ C$ では日数の経過とともに発芽体の脱落が顕著であった。また、発芽後の成長は $10^\circ C$ ~ $25^\circ C$ で良好であったが、 $25^\circ C$ では藻体の外部形態の異常や細胞の多層化が観察された。スサビノリでは、殻孢子の付着と発芽の適温はいずれも $20^\circ C$ ~ $25^\circ C$ であり、 $15^\circ C$ 以下になると低温ほど不良になること

が知られている（右田，1972；安部，1986）。ここで行った培養結果から，ウップルイノリの殻胞子の付着とその後の発芽は10～20℃が適すと推定された。

葉状体について，室内培養による成長と成熟が報告されているが（鬼頭，1978），葉状体の発育段階ごとの温度特性については検討されていない。本研究の結果，幼芽期は15～25℃で，また，幼葉期は15～20℃で良好な成長がみられたが，幼芽期の25℃では形態の異常が認められることが明らかになった。山内（1974）はオオバアサクサノリ *P. tenera* var. *tamatsuensis* の幼芽の成長を調べ，15～20℃が成長の適温であるとすると同時に，スサビノリあるいはアサクサノリの成長適温は，幼芽期に高く，成長とともに低くなることを指摘している。ここで行った培養実験では，これらの種と同様に，葉状体の成長適温が幼芽期に高く，幼葉期に低くなる傾向がみられたが，形態異常を考慮した場合の生育適温は，幼芽期，幼葉期ともに15～20℃であると考えられた。

3. ウップルイノリの季節的消長と温排水の昇温影響

本研究で得られたウップルイノリの温度依存性の結果をもとに，季節的消長と海水温度の関係，さらに発電所取放水による海水温度の上昇がウップルイノリの生育に及ぼす影響について検討する。

糸状体は，漸深帯の貝殻等に穿孔した状態で生育する多年生である。本研究の結果から，糸状体の成長適温は10～25℃にあり，高温側の枯死温度は29～31℃の間にあることが明らかになった。このことから糸状体は年間を通じ生育が可能であり，夏期の高水温時を除いては温排水の影響は及ばないものと推測される。さらに温排水による糸状体の枯死は，29～31℃以上の温排水が糸状体の生育する漸深帯にまで到達し得る場所に局限されるものとみられる。上記の水温が糸状体生育場所に接触する可能性は，夏季の放水口至近域だけであろう。

糸状体の殻胞子嚢形成温度は20～25℃であることから，海水温度が20℃を越える夏季に殻胞子嚢が形成されると推測される。秋から冬にかけての水温下降期に，殻胞子嚢から殻胞子が放出され，それらの殻胞子は潮間帯上部から飛沫帯の岩盤上に着生して，発芽すると考えられる。

糸状体の殻胞子放出および殻胞子発芽の適温は

10～20℃であることから，温排水の昇温によって秋季の海水温度が10～20℃に下降する時期が遅れる場合には，葉状体の出現が遅れることが考えられる。一方，殻胞子発芽後の葉状体の生育時期には海水温度が更に低下することから，影響は少ないと考えられる。さらに，冬季の低水温期においては，温排水の昇温によって葉状体の成長がむしろ促進される可能性が示唆される。

成熟した葉状体は11～3月までみられ，継続して接合胞子を放出する。接合胞子は漸深帯の貝殻等を基質にして，発芽，成長して糸状体となる。本研究の結果から，接合胞子の発芽は5～25℃で可能であり，その成長適温は15～25℃にあることが明らかとなった。従って，冬季の温排水拡散域においても，接合胞子の発芽とその後の成長は可能であると考えられる。

これまで，温排水による海水温度の上昇がウップルイノリの生活史に与える影響について，培養結果をもとに検討してきた。実際のイワノリ漁場（ウップルイノリ，クロノリ *P. okamurae*，オニアマノリ *P. dentata* を含む）において，イワノリ類の生育と温排水の関係を調査した報告では，発電所放水口までの距離とイワノリ類の生育状況との間に明確な相関はみられないとしている（服部，1980；服部・渡部，1989；小林，1992）。これについて，服部（1980）はイワノリ類の生育帯が潮間帯上部から飛沫帯であることから，藻体と温排水との接触時間は短く，藻体の生育には海水温度以上に気象・海象，環境立地条件が大きく作用すると推測している。

以上のことから，ウップルイノリの生育地に温排水が到達した場合，夏季に温排水の昇温により海水温度が29～31℃以上になる範囲において糸状体の枯死が懸念される。その他の生育段階では，秋季の水温下降期に昇温域で葉状体の出現が遅れる可能性および冬季の昇温域での葉状体の成長促進の可能性が示唆されるほかは，影響はないと考えられる。

謝 辞

著者らは本論文を御校閲下さった東京大学名誉教授羽生 功博士，有益なご助言を賜った東京大学名誉教授平野禮次郎博士，東京大学名誉教授清水 誠博士，海洋生物環境研究所待鳥精治顧問に謹んで感謝の意を表す。

引用文献

- 安部 昇 (1986). ノリの種苗生産及び育苗管理に関する研究. 福岡県有明水産試験場臨時研究報告, 78pp.
- 服部守男 (1980). 原子力発電所温排水影響水域における岩ノリ付着板生育試験. 島根原子力発電所温排水影響調査研究報告書. 島根県水産試験場鹿島浅海分場, 島水試資料, No.3, 125-139.
- 服部守男・渡部祐介 (1989). 原子力発電所温排水影響水域における岩ノリに関する研究-VIII. 島根原子力発電所温排水影響調査研究報告書. 島根県水産試験場鹿島浅海分場, 島水試資料, No.38, 26-39.
- 福原英司 (1958). ウップルイノリの成長について. 北水試月報, 15, 371-374.
- 福原英司 (1968). 北海道近海産アマノリ属の分類学的ならびに生態学的研究. 北水研報告, No.34, 40-99.
- 古旗喜太夫 (1963). イワノリの増養殖を目的とする基礎的研究 I. イワノリ (ウップルイノリ *Porphyra pseudolinearis* UEDA) の糸状体の単胞子嚢形成と単胞子放出に適する条件の検討. 京都水試業績, No.10, 3-14.
- 飯間雅文・右田清治 (1990). 紅藻ヤブレアマノリの室内培養. 長崎大学水産学部研究報告, No.68, 13-20.
- Iwasaki, H. and Sasaki, N. (1972). The *Conchocelis*-phase of *Porphyra suborbiculata* forma *latifolia*. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 7, 364-367.
- Kim, N.-G. (1999). Culture studies of *Porphyra dentata* and *P. pseudolinearis* (Bangiales, Rhodophyta), two dioecious species from Korea. *Hydrobiologia*, 398/399, 127-135.
- 鬼頭 鈞 (1978). アマノリ属植物の細胞学的研究. 東北水研研報, No.39, 29-84, pl. VI.
- 小林治男 (1992). 島根原子力発電所温排水影響域における岩ノリに関する研究 岩ノリ付着板生育試験について-XI. 島根原子力発電所温排水影響調査研究報告書-XII. 島根県水産試験場鹿島浅海分場, 島水試資料, No.43, 30-46.
- 黒木宗尚 (1953). アマノリ類の生活史の研究 第 I 報 果胞子の発芽と生長. 東北水研研報, No.2, 67-103, pls. I-III.
- 黒木宗尚 (1959a). ウップルイノリの養殖と浮かし簀. 水産増殖, 7, 40-45.
- 黒木宗尚 (1959b). アマノリ類の糸状体の生長・成熟と光条件 I 単胞子嚢形成及び単胞子放出と日長作用 (1). 東北水研研報, No.15, 33-42.
- 黒木宗尚 (1971). 主要種の生活史. 「改訂版浅海完全養殖-浅海養殖の進歩」(今井丈夫監修). 恒星社厚生閣, 東京, pp. 24-42.
- 黒木宗尚・秋山和夫 (1965). アマノリ類の糸状体の生長・成熟と光条件 IV 単胞子の放出と明るさ. 東北水研研報, No.25, 171-177.
- 黒木宗尚・秋山和夫 (1966). 数種のアマノリの糸状体の生長・成熟と水温. 東北水研研報, No.26, 77-89.
- 黒木宗尚・佐藤誠一 (1962). アマノリ類の糸状体の生長・成熟と光条件. III 種による日長作用の差異. 東北水研研報, No.20, 138-156.
- McLachlan, J. (1973). Growth media-marine. In "Handbook of Phycological Methods: Culture Methods and Growth Measurements." (ed. Stein, J.), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25-51.
- 右田清治 (1958). アサクサノリの果胞子付けに関する二・三の実験. 長崎大学水産学部研究報告, No.7, 81-86.
- 右田清治 (1972). ノリ殻胞子と単胞子の着生. 長崎大学水産学部研究報告, No.33, 39-48.
- 右田清治・安部 昇 (1966). アマノリ糸状体の殻胞子形成について. 長崎大学水産学部研究報告, No.20, 1-13.
- 右田清治・伊藤龍星 (1987). 培養によるタネガシマアマノリの生活史. 長崎大学水産学部研究報告, No.61, 7-14.
- Notoya, M. (1997). Diversity of life history in the genus *Porphyra*. *Nat. Hist. Res., Special Issue No.3*, 47-56.
- 山内幸児 (1974). ノリ幼芽の生長におよぼす温度の影響-I 温度条件とノリ芽の初期生長および形態について. 日水誌, 40, 439-446.
- 吉田忠生 (1998). 新日本海藻誌. 内田老鶴圃, 東京, 25+1222pp.
- 芳永春男・八柳健朗 (1960). イワノリ類の増殖学的研究 第3報 山口県日本海沿岸産オニアマノリとウップルイノリとについて. 水産増殖, 7, 12-23.