

# 関東で見られた *Sheathia* 属藻類の一種 (真正紅藻綱, カワモズク目) に関する分類と生理生態

仙田 和輝<sup>1</sup>・北野 瑞生<sup>1</sup>・鈴木 秀和<sup>2</sup>・神谷 充伸<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup>東京海洋大学大学院海洋技術研究科 (〒 108-8477 東京都港区港南 4-5-7)

<sup>2</sup>東京海洋大学学術研究院海洋環境科学部門 (〒 108-8477 東京都港区港南 4-5-7)

Kazuki Senda<sup>1</sup>, Mizuki Kitano<sup>1</sup>, Hidekazu Suzuki<sup>2</sup> and Mitsunobu Kamiya<sup>2\*</sup>: Taxonomic and ecophysiological studies on *Sheathia* sp. (Batrachospermales, Florideophyceae) from Kanto region, Japan. Jpn. J. Phycol. (Sôruï) 70: 153–165, November 10, 2022

Now 24 species are classified to the genus *Sheathia*, only two of which have been reported from Japan. We collected an unknown *Sheathia* species from several Japanese springs, so its taxonomic status and ecological property were examined based on the morphological and molecular analyses and culture experiments. This alga was morphologically characterized by a curved trichogyne and showed distinct sequences of both *rbcL* and COI-5P region from other *Sheathia* species, suggesting an undescribed species of *Sheathia*. Our ecological examination of this species revealed that the gametophyte appeared from December to April, and the generalized Linear Model analyses suggest that the number of gametophytes was negatively affected by water alkalinity, water velocity and precipitation and positively affected by PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P concentration. In the culture experiments of gametophytes, the growth rate of thalli and the formation rate of spermatangia were higher in the long-day condition than the short-day condition. Furthermore, the sporophytes cultured under blue or white light produced 6–10 times higher number of gametophytes than those cultured under green or red light. Because broad-leaved woods surrounding the habitat of this species restrict insolation under the canopy, the increase of light caused by defoliation in autumn and winter may promote the development and growth of gametophytes.

**Key Index Words:** *Chantransia* stage, culture experiment, gametophyte, molecular phylogeny, sporophyte

<sup>1</sup>Graduate School of Marine Science and Technology, Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan

<sup>2</sup>Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Marine Science and Technology, 4-5-7 Konan, Minato-ku, Tokyo 108-8477, Japan

\* Author for correspondence: mkamiy0@kaiyodai.ac.jp

## 緒言

これまでカワモズク類の分類は主に形態学的特徴に基づいて行われていたが、1990年代に分子系統学的な解析が導入されて以降、カワモズク目内最大の属であったカワモズク属 *Batrachospermum* が多系統であることが示され、分類体系の大幅な見直しが進められてきた。*Batrachospermum* 属藻類のうち、円筒形細胞と球根形細胞からなる異質皮層によって主軸の表面が覆われる種は *Helminthoidea* 節に含まれていたが、Salomaki *et al.* (2014) によりこれらの種は全てチャイロカワモズク属 *Sheathia* として扱われることとなり、*Sheathia* 属には現在 24 種が記載されている (Fang *et al.* 2022, Guiry & Guiry 2022)。異質皮層を欠く個体はチャイロカワモズク *S. arcuata* (Kyllin) Salomaki & M.L.Vis とされ、本邦に生育する *Sheathia* 属藻類は全てチャイロカワモズクと同定されてきたが (熊野ら 2007)、その後の分類学的研究により、*S. arcuata* の分布はヨーロッパに限定されていることが示唆された (Necchi *et al.* 2019, Szinte *et al.* 2020, Vis *et al.* 2020, Suzuki & Kitayama

2021)。本邦では、千葉県からヤツダカワモズク *S. yoshizakii* Mas.Suzuki & Kitayama が新種記載されるとともに (Suzuki & Kitayama 2021)、*S. abscondita* Stancheva, Sheath & M.L.Vis が日本新産種として報告され、コウゼンジカワモズクという和名が付けられたが (Kitayama *et al.* 2021)、日本にはまだ複数の *Sheathia* 属藻類が分布していると考えられている (Kitayama *et al.* 2021)。著者らが 2019 年より日本各地に生育する *Sheathia* 属藻類を調査したところ、上述の 2 種とは形態的に異なる藻体が複数地点から検出されたため、本研究ではそれらの詳細な形態観察と分子系統学的解析を行い、未記載種の可能性を検証した。

カワモズク類は、微視的な複相の胞子体 (*Chantransia* stage) と巨視的な配偶体で異形世代交代を行う (吉田 1993)。胞子体は単胞子で無性的に増殖できるが、減数胞子は作らず、枝の先端細胞で減数分裂が起こり、その細胞から配偶体が直接発生する (Sheath 1984)。世代間で形態や生理生態的特性が異なるため、世代によって出現する時期や期間が異なる

るといわれている (Sheath 1984, Sheath & Hambrook 1990)。カワモズク類の季節的消長についてはいくつか報告があるが、主に配偶体が対象で、孢子体に関する知見は限られている (Hambrook & Sheath 1991, Müller *et al.* 1997, Necchi & Branco 1999, Sherwood *et al.* 2004, Drerup & Vis 2014)。本邦においても、カワモズク類の配偶体に関する生育状況は報告されているが (洲澤ら 2010, 原口 2013, 岸ら 2020)、孢子体についての情報は皆無である。また、配偶体の生長や季節的消長は、水温、水量 (水深)、日長、光量子密度 (以後は光量とする) などの変化が関係するとの報告があるが (Hambrook & Sheath 1991, Necchi & Branco 1999, Drerup & Vis 2014)、種や場所によって影響する環境因子が異なる可能性も指摘されている (Drerup & Vis 2014)。そこで本研究では、埼玉県新座市妙音沢にて *Sheathia* 属藻類の季節的消長を継続的に調査するとともに、生育場所の水質や光量を測定し、配偶体の季節的消長に影響を及ぼす環境因子の特定を試みた。

カワモズク類の生育がどのような環境要因により左右されるかを解明するために、培養株を用いた生長実験も行われてきた。光量、日長、水温、培地の pH などがカワモズク類の発生や生長に大きく影響することや (Chesnick & O'Flaherty 1986, Necchi & Zucchi 2001, Zucchi & Necchi 2001, Necchi & Irménez 2002, Necchi & Alves 2005, Kozono *et al.* 2020)、配偶体と孢子体で生理特性が異なることが報告されているが (Necchi & Zucchi 2001, Bautista-Saraiva *et al.* 2018, Vilas Boas *et al.* 2019)、孢子体から配偶体が発生する条件については依然として不明な点が多い。カワモズク類の季節的消長と環境要因の関係を理解するためには、各世代の生理特性の把握が必要不可欠であるため、本研究では配偶体の消長に影響を与える環境因子として光条件に焦点を当てて培養実験を行い、日長、光量、光色を変えて生育状況を比較した。

## 材料と方法

### 調査地

埼玉県新座市妙音沢 (35°46'38.9"N 139°34'36.5"E) には大沢・小沢と呼ばれる大小2つの沢があり、コナラ *Quercus serrata*、エゴノキ *Styrax japonica*、イヌシデ *Carpinus tschonoskii* といった落葉樹を主体とした斜面林に覆われている。湧水が斜面林の礫層から湧出しており、付近を流れる黒目川に合流する。水路の底質は石や砂であり、所々土壌や落葉が堆積している。水路を含む斜面林一帯は、都市緑地法に基づく「妙音沢特別緑地保全地区」に指定されているほか、妙音沢は「平成の名水百選」に選出されている。2019年の予備調査で配偶体が多数観察された大沢 (幅5 m以下の水路) において生態調査を実施した。調査地点にはアオカワモズク属の一種 *Virescentia* sp. やタンスイベニマダラ *Hildenbrandia jigongshanensis* F.R.Nan & S.L.Xie などの紅藻が生育していたが、シオグサ類やアオミドロ類など、一般的に淡水域で優占する大型緑藻類はほとんど見られなかった。また、千葉県南房総市大房岬自然公園 (35°02'17.7"N 139°48'50.7"E)、東京都町

田市忠生公園 (35°34'20.3"N 139°25'26.8"E)、東京都世田谷区等々力溪谷公園 (35°36'16.4"N 139°38'44.9"E) でも本藻が採集されたため、それらも分子系統解析と形態観察に供した。

### 分子系統学的解析

野外で採集した配偶体の一部をピンセットで切り取り、実体顕微鏡下で着生生物をできる限り除去し、DNAを抽出するまで1.5 mL マイクロチューブに入れて-30°Cで保存した。DNA抽出、PCR条件、PCR産物の精製はHayakawa *et al.* (2012) に従った。染色体ゲノムのルビスコタンパク質 ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase の大サブユニット (*rbcL*) にアニールするプライマー *rbcF3c* (5'-ATGTCTMAMTCYGTAGAAGAACGGAC-3') と小サブユニット (*rbcS*) にアニールするプライマー *rbcR4c* (5'-GGRTGTGGATCWTGWTATAYTC-3') を用いて、*rbcL* と *rbcL*・*rbcS* 間のスペーサー領域を増幅した。また、ミトコンドリアゲノムのシトクロム c オキシダーゼのサブユニット1のDNAバーコーディング領域 (COI-5P) を解析するため、プライマー COI-3F (5'-TTTTCAACAAAYCATAAAGATATWGGWAC-3') と COI-3R (5'-GRTTTTTTGGWCATCCTGAAGTTTAYAT-3') を用いた。シーケンス解析には、*rbcR6b* (5'-GGWCAACAGCWAAYCGTGTWGC-3')、*rbcF7* (5'-GGTATYCAITGYGGWCARATGC-3')、*rbcR8* (5'-CCWTTYATGCGYTGGAAAGARAGAT-3')、COI-3F、COI-3Rのプライマーを使用し、ユーロフィンジェノミクスに解析を依頼した。得られた配列はDNA Data Bank of Japanに登録した (アクセッション番号 LC707978-LC707982)。GenBankに登録されている *Sheathia* 属藻類と、外群として用いた *Batrachospermum gelatinosum* (Linnaeus) De Candolle、*Lemanea fluviatilis* (Linnaeus) C.Agardh、*Sirodotia suecica* Kylin の配列を合わせて手でアラインメントし、*rbcL* の配列 1,108 bp と COI-5P の配列 572 bp をもとにそれぞれ系統樹を構築した。

系統解析は最尤法とベイズ法で行い、どちらの解析も各領域のコドンごとに最適な置換モデルを赤池情報量基準 (Akaike's information criterion; AIC) に従って選択し、パーティションを設定した。最尤系統解析はModelFinder (Kalyaanamoorthy *et al.* 2017) で最適とされた置換モデル (*rbcL*: 第1コドン TIM+F+I+G4, 第2コドン TVM+F+R2, 第3コドン TIM+F+I+G4, COI-5P: 第1コドン TIM+F+I+G4, 第2コドン TN+F+I+G4, 第3コドン TIM+I+G4) に基づいて IQ-tree v.1.6.12 (Nguyen *et al.* 2015) で行い、1,000回のブートストラップ解析で各クレードの信頼性を評価した。ベイズ系統解析は KAKUSAN4 (Tanabe 2011) で最適とされた置換モデル (*rbcL*: 第1コドン GTR+G, 第2コドン GTR+I+G, 第3コドン GTR+I+G, COI-5P: 第1コドン GTR+G, 第2コドン F81+I+G, 第3コドン GTR+I+G) に基づいて MrBayes 3.2.7a (Ronquist *et al.* 2012) で Metropolis-coupled マルコフ連鎖モンテカルロ法により行い、300万世代にわたり解析し、100世代ごとにサンプリングした。マルコフ連鎖の取

束を Tracer v.1.7.2 (Rambaut *et al.* 2018) を用いて判定した後、最初の 25% の世代を棄却し、残りの世代で合意樹の形成と事後確率の算出を行った。得られた系統樹は Figtree v.1.4.4 (Rambaut 2014) を用いて編集した。また、今回得られた *rbcL* 配列と *COI-5P* 配列について、GenBank に登録されている *Sheathia* 属種との間の遺伝的距離 (*p*-distance) を MEGA-X (Kumar *et al.* 2018) を用いて計算した。

### 形態観察

光学顕微鏡 (BX51, Olympus, 東京) と顕微鏡用デジタルカメラ (DP73, Olympus) を用いて組織の観察と撮影を行った。Vis *et al.* (2020) の手法に従って各形態形質を計測し、配偶子 (精子嚢, 造果器) や果胞子体の有無および大きさ, 個体の雌雄性を記録した。

### 野外調査

2019 年 10 月から 2021 年 9 月にかけて、妙音沢大沢にて生育環境と本藻の生育状況を調査した。大沢の上流部と下流部に調査区間を設定し、一部項目は 2 流域のデータを記録した。上流と下流に 50 cm 四方のコドラートを設置し、枠内の配偶体数と各個体の全長 (cm) を記録した。各個体の藻体の一部をピンセットで切り取り (全長が 1 cm 以上ある個体のみ), 光学顕微鏡で精子嚢, 造果器, 果胞子体の有無を記録した。また、小石を 5 個以上選んで表面を削り取り、光学顕微鏡下で胞子体の有無を記録した。

水質調査の測定項目は先行研究をもとに設定した (Carmona *et al.* 2006, Abdelahad *et al.* 2015)。水温はデジタル温度計おんどとり (TR-7wb, ティアンドデイ, 長野), pH は LAQUAtwin (pH-11B, 堀場製作所, 京都) を使用して測定した。各種イオン濃度の測定には多項目吸光度計 HI83300 と以下の試薬 (ハンナインスツルメンツ, アメリカ・ロードアイランド州) を使用した。NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N 濃度は硝酸態窒素測定用試薬 (HI 93728-01) を用いてカドミウム還元法により測定した。NH<sub>3</sub>-N 濃度はアンモニア態窒素測定用試薬 (HI93700-01) を用いてネスラー法により測定した。PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P 濃度は低濃度域用のリン酸塩測定用試薬 (HI 93713-01) を用いてアスコルビン酸法により測定した。溶存酸素濃度 (DO) は溶存酸素測定用試薬 (HI93732-01) を用いてウィンクラー法により測定した。全硬度は低濃度域用の全硬度測定用試薬 (HI 93735-00) を用いてカルマイト法により測定した。総アルカリ度は淡水用アルカリ度測定用試薬 (HI 775-26HI) を用いて比色法により測定した。流速 (cm/s) は 1 m の直線区間で発泡ポリエチレン片が移動する時間を測定し、3 回の平均値を算出した。大房岬では 2020 年 8 月 5 日と 2021 年 1 月 14 日、忠生公園では 2020 年 12 月 26 日、等々力溪谷公園では 2021 年 2 月 17 日に同様の水質調査を行った。上流と下流の光条件を比較するため、2020 年 12 月、2021 年 2, 3, 5, 9 月のサンプリング時に HOBO ペンダント温度照度ロガー (Onset Computer corporation, アメリカ・マサチューセッツ州) を

両地点に設置し、照度 (lux) を 30 分間隔で 1 週間記録した。光量は以下の式から換算し (Thimijan & Heins 1983), 各回の測定データから 6 日間の積算光量を算出した。

$$\text{光量子密度} = \text{照度} \div 54$$

### 培養実験

果胞子体を有した配偶体を 2 週間培養し、放出された果胞子を単離して胞子体の培養株を確立した。インキュベータ (LH-40CCFL, 日本医化器械製作所, 大阪) で庫内を 20°C に設定し、日長は明期 12 時間: 暗期 12 時間、光量は白色 LED ライト (ゼンスイ, 大阪) で 10 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> に維持した。60 mL プラスチック容器 (リスパック, 岐阜) に 20:1 water/soil BBM 培地 (Necchi & Zucchi 1997) を約 30 mL 入れ、4 週間ごとに培地を交換した。胞子体を培養し続けたところ、胞子体の枝から大量の配偶体が発生したため、それを新しい容器に移して維持した。

培養実験では、藻体先端の約 1 mm をピンセットで切り取り、比較的分枝が少なく真っ直ぐな葉片を 1 つずつ 12 穴培養用プレート (Corning Inc., アメリカ・ニューヨーク州) のウェルに入れ、3N BBM + vitamins 培地 (Aghajanian 1979) を 3 mL 添加した。光量を 5, 10, 15, 20 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> の 4 段階、日長を短日条件 (L:D = 8:16) と長日条件 (L:D = 16:8) の 2 段階に設定し、計 8 条件に 12 穴培養プレートを 1 つずつ (n = 12) 準備した。クールインキュベータ (A3001, 生田産業, 長野) で庫内を 20°C に設定し、3 週間の実験期間中、培地は交換しなかった。倒立顕微鏡 (XD30-PHM, ケニス, 大阪) に取り付けられたカメラ (ILCE-QX1, ソニー, 東京) を用いて、各藻体片を実験開始前と終了後に撮影し、ImageJ 1.52a (Schneider *et al.* 2012) を用いて全ての枝の長さを測定した後、主軸の長さを合計した。胞子体では単胞子の形成数、配偶体では配偶子 (精子嚢, 造果器) の有無も記録した。相対生長速度 RGR (day<sup>-1</sup>) は以下の式により求めた。

$$\text{RGR} = \{\ln(W_t) - \ln(W_0)\} / (D_t - D_0)$$

ただし、W<sub>0</sub> は培養開始 D<sub>0</sub> 日の藻体長 (mm), W<sub>t</sub> は培養開始後 D<sub>t</sub> 日後の藻体長 (mm), D<sub>0</sub> は培養開始 0 日目, D<sub>t</sub> は培養開始 t 日後を示す。

光色の違いが配偶体の発生に及ぼす影響を比較するために、各ウェルに胞子体の藻体片と培地を入れた 12 穴培養用プレートを新たに 4 つ用意し、そのうちの 3 つは青、赤または緑のカラーセロファン (トーヨー, 東京) で覆った。各条件の光量が 15 μmol photons m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> になるよう黒色遮光ネットで調節し、20°C, 明期 12 時間: 暗期 12 時間で 9 週間培養した。各胞子体から発生した配偶体数を毎週記録し、条件ごとに 1 個体あたりの平均配偶体形成率を算出した。

### 統計解析

野外調査の結果について、変動係数 (Variation Coefficient; VC = 各月測定データの標準偏差 ÷ 各月測定データの平均値) から各環境因子の年間変動の大きさを評価した (Margalef

1983)。VC < 10 は季節的な変動が小さい環境因子，VC > 20 は季節的な変動が大きい環境因子と判断した。また，R ver. 4.1.2 (R core team 2021, <https://www.R-project.org/>) を使用して本藻配偶体の生育状況と環境変動についての一般化線形モデル (GLM) を構築し，本藻の生育状況に影響を与える環境因子を統計的に分析した (三浦・藤岡 2015)。下流の個体データ (配偶体数，平均藻体長) を目的変数，各環境因子 (水温，pH，NO<sub>3</sub>-N 濃度，NH<sub>3</sub>-N 濃度，PO<sub>4</sub><sup>3-</sup>-P 濃度，全硬度，総アルカリ度，溶存酸素濃度，流速，流域) のうち季節的な変動が大きく (VC > 20)，かつ各因子間で相関係数が低い項目を説明変数として解析した。埼玉県新座市の日照時間と降水量は気象庁のデータ (<https://www.data.jma.go.jp/gmd/risk/obsdl/>) を使用し，各サンプリング当日から 30 日前までの数値を合計した値をそれぞれ総日照時間，総降水量とした。平均藻体長については，配偶体の生育が確認された月のデータのみを使用した。各モデルの構築にあたり，最も当てはまりの良いモデルとの AIC の差が 2 未満のモデルを採用した。各モデルについて尤度比検定を行い，モデルの当てはまりの良さを検定した。また，IOV (relative importance of variance) を算出し，各説明変数が配偶体の生育状況に与える相対的な

影響の大きさを比較した。IOV は 0 に近いほど影響が小さく，1 に近づくほど影響が大きいことを示す。

培養実験の結果については，EZR (Kanda 2013) を使用し，各条件における生長率，単孢子数を比較した。各条件下での生長率には等分散性が認められたため，t 検定または分散分析と Turkey-Kramer 検定による多重比較を行い，条件間での有意差を検定した。各光条件下での単孢子形成数には等分散性が認められなかったため，Mann-Whitney の U 検定と Kruskal-Wallis 検定と Steel-Dwass 検定による多重比較を行い，条件間での有意差を検定した。生長率比較実験について，配偶体では各条件 12 個体，孢子体では個体間で数値に大きなばらつきが生じたため，各条件で生長率が大きい 9 個体のデータを使用した。有意水準は全て  $p < 0.05$  とした。

## 結果

### 分子系統解析

色素体の *rbcl* 遺伝子を用いて系統樹を構築したところ，*Sheathia* sp. は *S. yunnanensis* K.P.Fang, F.R.Nan & S.L.Xie と姉妹群を形成したが，統計的な支持は得られなかった (Fig. 1a)。本藻と *S. yunnanensis* との遺伝的距離は 3.5% であり，

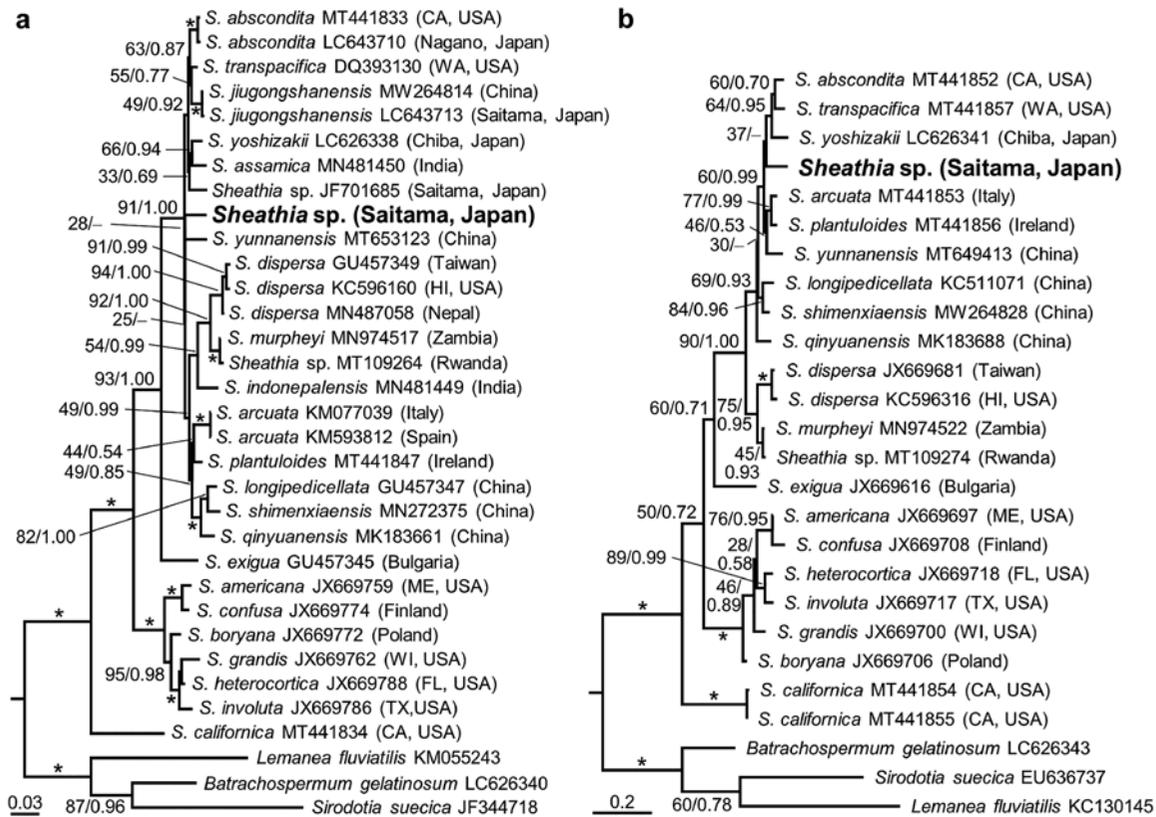


Fig. 1. Maximum likelihood (ML) tree of *Sheathia* species based on the sequences of plastid *rbcl* (a) or mitochondrial COI-5P (b). Bootstrap values (BP) for ML (left) and posterior probabilities (PP) for Bayesian inference (right) are given on each branch. Asterisks indicate branches supported by BP ≥ 95% and PP = 1.00. The scale is in units of nucleotide substitutions per site.

図 1. 色素体 *rbcl* 遺伝子 (a) またはミトコンドリア COI-5P 領域 (b) の配列に基づく *Sheathia* 属藻類の最尤系統樹。各枝の数字は最尤法のブートストラップ値 (左) とベイズ法的事後確率 (右) を表す。ブートストラップ値が 95% 以上，事後確率が 1.00 の枝を\*で示す。スケールバーはサイト当たりの塩基置換率を示す。

*Sheathia* 属内で *rbcL* の遺伝的距離が最も小さい *S. abscondita* と *S. transpacific* M.L.Vis (1.6%) よりも遺伝的に分化していることが示された。ミトコンドリアの COI-5P 遺伝子を用いた系統樹では、*S. abscondita*, *S. transpacific*, *S. yoshizakii* とクレードを形成したが、統計的には支持されなかった (Fig. 1b)。これらの種との遺伝的距離は 7.0–7.7% であり、属内で COI-5P の遺伝的距離が最も小さい *S. americana* Salomaki & M.L.Vis と *S. confusa* (Bory) Salomaki & M.L.Vis (3.3%) と比較すると、本藻は種レベルの遺伝的差異があることが示された。

### 形態観察

成熟した配偶体を得られた妙音沢、忠生公園、大房岬の藻体について形態観察を行った (Table 1)。藻体は茶褐色からオリーブ色で、藻体全体が粘液に覆われ、藻体の長さは最大 5.8 cm で不規則に枝分かれする (Fig. 2a)。輪生枝叢は樽形から球形で、互いに融合し、直径 380–990  $\mu\text{m}$ 、一次輪生枝は 7–19 細胞で、まれにその先端から短い端毛を生じる。雌雄同株と雌雄異株の個体が同所的に見られる。雌雄異株の個体において、雄株ではわずかに輪生枝細胞の密度が低く、輪生枝叢の間隔が大きい傾向が見られたが、藻体の生育状態に

よっても大きく変化した。主軸を覆う皮層細胞は円柱形細胞からなり (Fig. 2b)、まれに二次輪生枝を生じる。造果器をつける枝は 4–11 細胞で、支持細胞や輪生枝細胞、他の造果器をつける枝の細胞上から生じ、被覆枝を有する。受精毛を含む造果器は、直径 6.0–14.0  $\mu\text{m}$ 、長さ 18.5–44.0  $\mu\text{m}$ 、棍棒形から披針形で (Fig. 2c)、成熟すると時に湾曲する (Fig. 2d)。果胞子体は 1 つの輪生枝叢あたり最大 12 個形成され、直径 65–144  $\mu\text{m}$ 、果胞子嚢は直径 6.7–11.7  $\mu\text{m}$ 、長さ 8.5–11.5  $\mu\text{m}$  となる (Fig. 2e)。妙音沢の個体では、果胞子体は全て輪生枝の基部付近に形成されていたが (Fig. 2e)、大房岬では輪生枝の先端付近に果胞子体をもつ個体も見られた。精子嚢は球形で、輪生枝細胞の先端に 1–2 個形成される (Fig. 2f)。胞子体は微視的な糸状体で、円柱状の細胞が単列に並び、直径 5–7  $\mu\text{m}$ 、長さ 6–10  $\mu\text{m}$  となり、不規則に分枝する (Fig. 2g)。胞子体が叢生していた石から、粘子球 (gelatinosphaera) と呼ばれる長さ 100–300  $\mu\text{m}$  程度の発達初期の配偶体が多数観察された (Fig. 2h の矢印, i)。

### 野外調査

配偶体は 2019 年 12 月–2020 年 3 月、2020 年 12 月–2021

Table 1. Morphological comparison between this alga and its related *Sheathia* species.

表 1. 本藻と近縁な *Sheathia* 種の形態比較

Species	Distribution	Sex	Whorl		Carpogonium		Cell no. of carpogonial branch	Carposporophyte			References
			Diameter ( $\mu\text{m}$ )	Cell no.	Shape	Diameter $\times$ length ( $\mu\text{m}$ )		Diameter ( $\mu\text{m}$ )	No. per whorl	Exerted one	
this alga	Japan	dioecious monoecious	380–990	7–19	lanceolate, crooked	6–14 $\times$ 18.5–44	4–11	65–144	1–12	present	this study
<i>S. abscondita</i>	Japan, USA (CA, HI, WA)	dioecious	178–980	17–23	clavate, lanceolate	6–10 $\times$ 22–44	2–8	56–168	1–5	absent	Vis <i>et al.</i> (2020), Kitayama <i>et al.</i> (2021)
<i>S. assamica</i>	India	dioecious	374–870	11–16	clavate, ellipsoidal	– $\times$ 20.5–30.5	3–9	98–220	1–3	present	Necchi <i>et al.</i> (2019)
<i>S. arcuata</i>	Europe	dioecious	301–1,330	11–20	clavate, ellipsoidal	5–12 $\times$ 28–29	1–12	60–204	1–4	absent	Vis <i>et al.</i> (1995, 2010 as <i>B. arcuatum</i> )
<i>S. californica</i>	USA (CA)	dioecious monoecious	320–890	9–20	clavate, ellipsoidal	5.6–10.3 $\times$ 21–42	2–13	68–142	1–4	absent	Vis <i>et al.</i> (2020)
<i>S. dispersa</i>	China, Indonesia, Nepal, Taiwan, USA (HI)	dioecious	483–1,316	11–18	clavate	– $\times$ 15–29.6	3–8	97–235	1–5	present	Vis <i>et al.</i> (2010 as <i>B. arcuatum</i> ), Necchi <i>et al.</i> (2019)
<i>S. indonepalensis</i>	India, Nepal	dioecious	543–1,465	12–23	clavate	– $\times$ 20.7–32	4–9	112–209	1–5	present	Necchi <i>et al.</i> (2019)
<i>S. longipedicellata</i>	China	dioecious monoecious	167–1,000	9–14	clavate, scimitar-linear	4.5–20.8 $\times$ 12.9–13.1	3–12	65–167	1–6	present	several papers <sup>b</sup>
<i>S. murpheyi</i>	Zambia	dioecious	260–339	4–8	clavate, ellipsoidal	6–9 $\times$ 23–32	4, 5	N/A <sup>a</sup>	N/A <sup>a</sup>	N/A <sup>a</sup>	Szinte <i>et al.</i> (2020)
<i>S. transpacific</i>	New Zealand, USA (WA)	dioecious	513–810	11–15	clavate, ellipsoidal	5.0–9.5 $\times$ 34–50	3–8	N/A <sup>a</sup>	N/A <sup>a</sup>	N/A <sup>a</sup>	Vis <i>et al.</i> (2020)
<i>S. yoshizakii</i>	Japan	dioecious	290–1,480	12–19	clavate, lanceolate	6.0–9.5 $\times$ 22–32	7–15	90–180	1–9	present	Suzuki & Kitayama (2021)
<i>S. yunnanensis</i>	China	dioecious	375–830	15–20	bent or slightly constricted, lanceolate	5–8 $\times$ 33–38	2–9	135–260	1–3	present	Fang <i>et al.</i> (2022)

<sup>a</sup> Carposporophyte is unknown. <sup>b</sup> Hua & Shi (1996 as *B. longipedicellatum*), Xie & Feng (2007 as *B. hongdongense*), Vis *et al.* (2010 as *B. arcuatum*), Han *et al.* (2018 as *S. jinchengensis*) and Han *et al.* (2019 as *S. matouensis*)

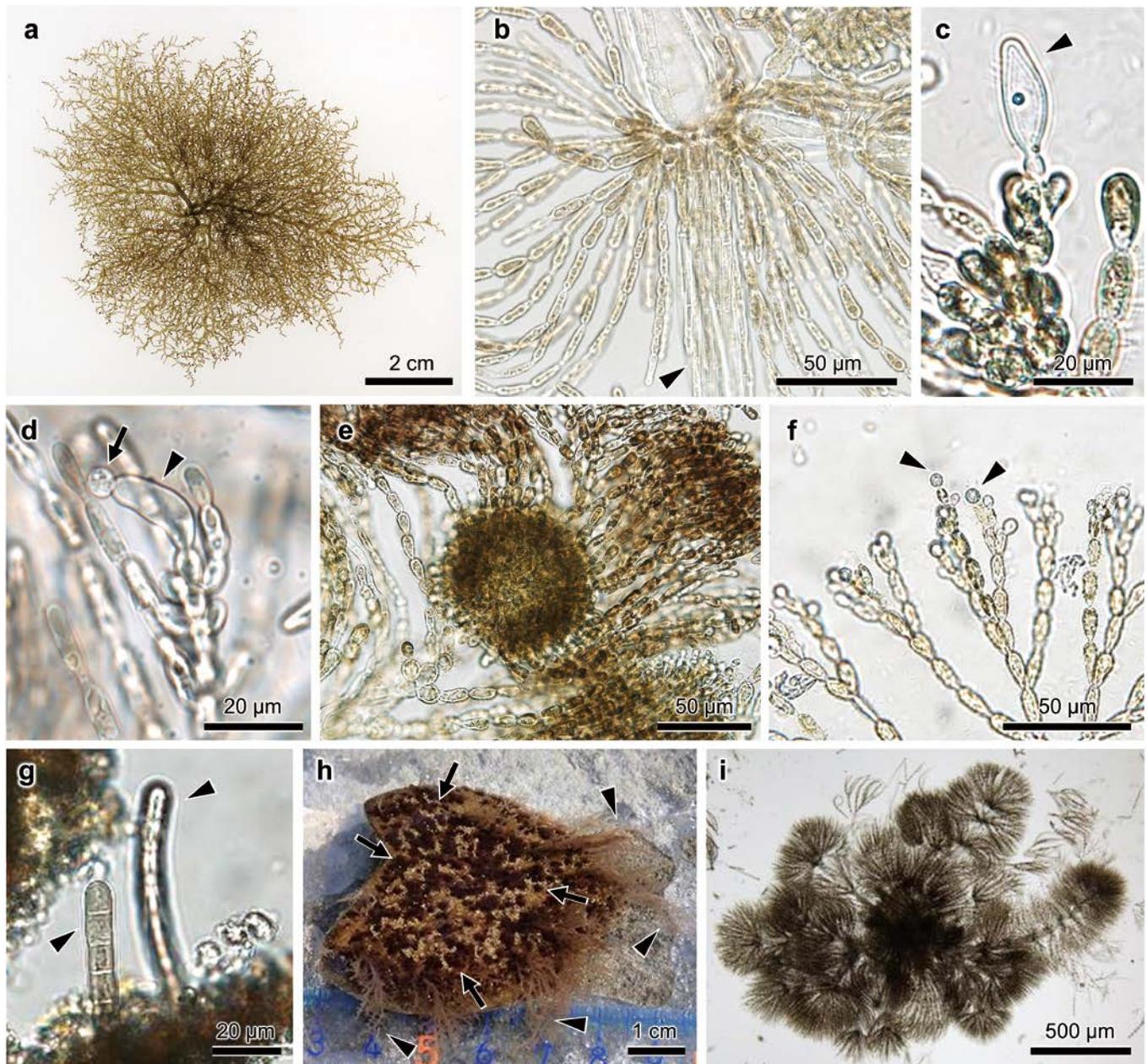


Fig. 2. Field specimens of *Sheathia* sp. a, gametophyte; b, main axis with cylindrical cortical cells (arrowhead); c, carposogonium with clavate trichogyne (arrowhead); d, a spermatium (arrow) attached on a curved trichogyne (arrowhead); e, developed carposporophyte; f, spermatangia (arrowheads) produced terminally on a fascicle; g, filaments of sporophyte (arrowheads); h, gametophytes (arrowheads) and gelatinosphaera (arrows) attached on a stone; i, gelatinosphaera.

図 2. *Sheathia* sp. の野生個体。a, 配偶体; b, 円柱形の皮層細胞(矢頭)をもつ主軸; c, 棍棒形の受精毛(矢頭)をもつ造果器; d, 湾曲した受精毛(矢頭)の先端に付着した精子(矢印); e, 発達した果胞子体; f, 輪生枝の先端に生じた精子嚢(矢頭); g, 糸状の胞子体(矢頭); h, 石に付着した配偶体(矢頭)と粘子球(矢印); i, 粘子球。

年 4 月にかけて出現し、明瞭な季節的消長を示した (Table 2)。上流では各月の平均藻体長が短く (Fig. 3)、成熟率も低かったが、粘子球が多数観察された。下流では 12 月または 1 月に配偶体の数がピークに達し、特に造果器を有する配偶体が多かった (Table 2)。胞子体は上流・下流ともに多くのサンプリング時に観察されたが、藻体が小さくまばらに分布していた

ため、明確な季節的消長を把握することはできなかった。

妙音沢の生育環境については、水温 (16.1–17.6°C)、pH (6.1–6.6)、 $\text{NO}_3\text{-N}$  濃度 (239–477  $\mu\text{M}$ )、 $\text{NH}_3\text{-N}$  濃度 (0  $\mu\text{M}$ )、全硬度 (69–89 mg/L)、DO (5.1–9.5 mg/L) は比較的安定していたのに対し、 $\text{PO}_4\text{-P}$  濃度 (0.11–7.79  $\mu\text{M}$ ) と総アルカリ度 (11–27 mg/L) は変動が大きかった。上流と下流で生育環

Table 2. Number of gametophytes collected from the upstream and downstream at Myoonzawa on each sampling date.

表 2. 妙音沢の上流部と下流部に設置した方形枠内に出現した配偶体数.

Sampling date	Upstream				Downstream			
	male	female	bisexual	immature	male	female	bisexual	immature
Nov 2019	0	0	0	0	0	0	0	0
Dec 2019	0	0	0	0	0	1	2	21
Jan 2020	0	0	0	0	1	10	2	1
Feb 2020	0	0	0	0	0	5	1	4
Mar 2020	0	0	0	0	0	2	0	5
Jul 2020	0	0	0	0	0	0	0	0
Sep 2020	0	0	0	0	0	0	0	0
Oct 2020	0	0	0	0	0	0	0	0
Nov 2020	0	0	0	0	0	0	0	0
Dec 2020	0	0	0	0	1	3	0	0
Jan 2021	0	1	1	11	1	18	4	2
Feb 2021	0	1	0	7	0	9	2	1
Mar 2021	0	0	0	17	0	6	0	0
Apr 2021	0	0	0	29	0	1	0	2
May 2021	0	0	0	0	0	0	0	0
Sep 2021	0	0	0	0	0	0	0	0

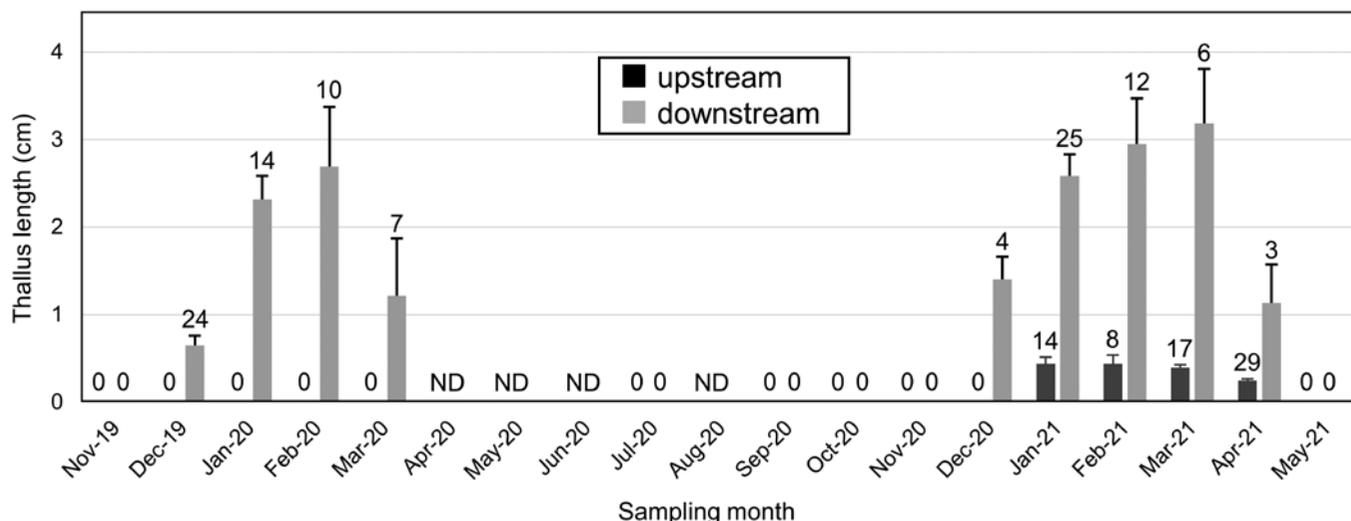


Fig. 3. Mean thallus length and thallus number of *Sheathia* sp. gametophytes appeared within a quadrat at the upstream and downstream sites. Error bar indicates standard error and ND indicates no data available.

図 3. 上流と下流の方形枠内に出現した *Sheathia* sp. の平均藻体長と個体数. エラーバーは標準誤差を, ND は調査を実施していない月を表す.

境を比較したところ、流速は両地点ともに夏季に増加し、冬季に減少する傾向が見られた。上流では 31.6–80.0 cm/s、下流では 8.6–40.0 cm/s の間で変動し、通年上流で高い値を示した。積算光量は、両地点とも 12 月や 9 月 (623–1,024  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) よりも 2、3 月 (2,217–3,923  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) の方が高い傾向が見られた。大房岬で 8 月と 1 月に水質調査を実施したところ、妙音沢と比べて、水温の季節変

化 (11.6–20.6°C) が大きく、 $\text{NO}_3^-$ -N 濃度 (0  $\mu\text{M}$ ) は低く、全硬度 (94–115 mg/L) と総アルカリ度 (81–92 mg/L) は高かった。忠生公園では 12 月に測定し、妙音沢と比べて、水温 (11.3°C)、 $\text{NO}_3^-$ -N 濃度 (195  $\mu\text{M}$ ) は低く、全硬度 (117 mg/L) と総アルカリ度 (71 mg/L) は高かった。等々力溪谷公園では 2 月に測定し、妙音沢と比べて、水温 (15.5°C)、 $\text{NO}_3^-$ -N 濃度 (94  $\mu\text{M}$ ) は低く、全硬度 (85 mg/L) は同様の値をとり、総アル

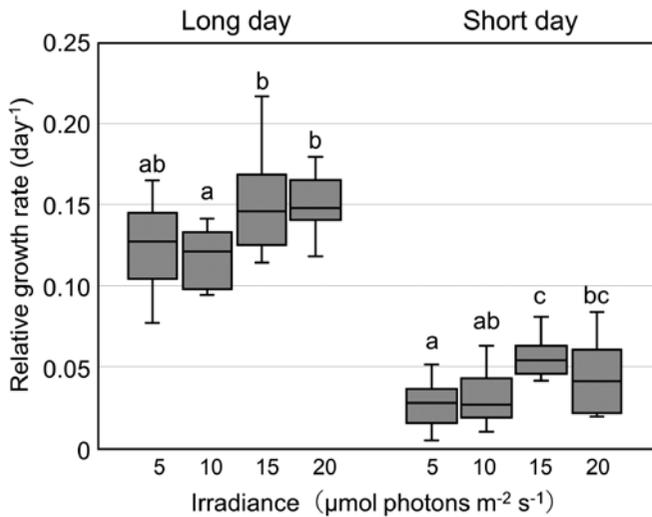


Fig. 4. Relative growth rate of *Sheathia* sp. gametophytes cultured under different irradiances and day lengths. The different letters indicate a significant difference ( $P < 0.05$ ) between the mean values. Each box plot shows median, lower (25%) and upper (75%) quartile along with minimum and maximum levels of the explored parameter as horizontal line, box and whiskers, respectively.

図4. *Sheathia* sp. の配偶体を異なる光量と日長で培養した場合の藻体生長率。異なるアルファベット間は平均値に有意差 ( $P < 0.05$ ) があることを示す。箱ひげ図の水平線は中央値、箱の下端は第1四分位値、上端は第3四分位値、エラーバーは最小値と最大値を示す。

カリ度 (40 mg/L) は高かった。

各項目の VC を算出したところ、水温、pH、 $\text{NO}_3\text{-N}$  濃度、 $\text{NH}_3\text{-N}$  濃度、全硬度、DO は年間変動が小さく ( $\text{VC} < 10$ )、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$  濃度、総アルカリ度、流速は年間変動が大きいと判断されたことから、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$  濃度、総アルカリ度、流速の3項目に総日照時間、総降水量を加えた5項目を説明変数として GLM を構築した。配偶体数に関するモデルでは、降水量を除く全ての環境因子が高い IOV を示した。また、総アルカリ度、流速、降水量が有意な負の影響を、 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$  濃度が有意な正の影響を示した。平均藻体長に関するモデルでは、配偶体数に関するモデルと比較していずれの環境因子も顕著な影響は見られなかった。

#### 培養実験

配偶体は、長日の方が短日よりも有意に相対生長率が高く ( $p < 0.001$ )、どちらの日長条件においても、光量が強くなるほど生長率が上昇する傾向が見られた (Fig. 4)。3週間の培養期間中にほとんどの個体が成熟したが、造果器と精子嚢を両方形成した雌雄同株個体の割合は、どの光量においても長日 (75–100%) の方が短日 (10–50%) よりも大きかった (Fig. 5)。精子嚢のみを形成した雌雄異株個体は観察されなかった。受精毛の形状は棍棒形や楕円形なども見られたが、野外の個体と同様に湾曲している受精毛も観察された。野生個体の精子嚢は輪生枝叢周縁に無数に形成されていたが、培養個体では

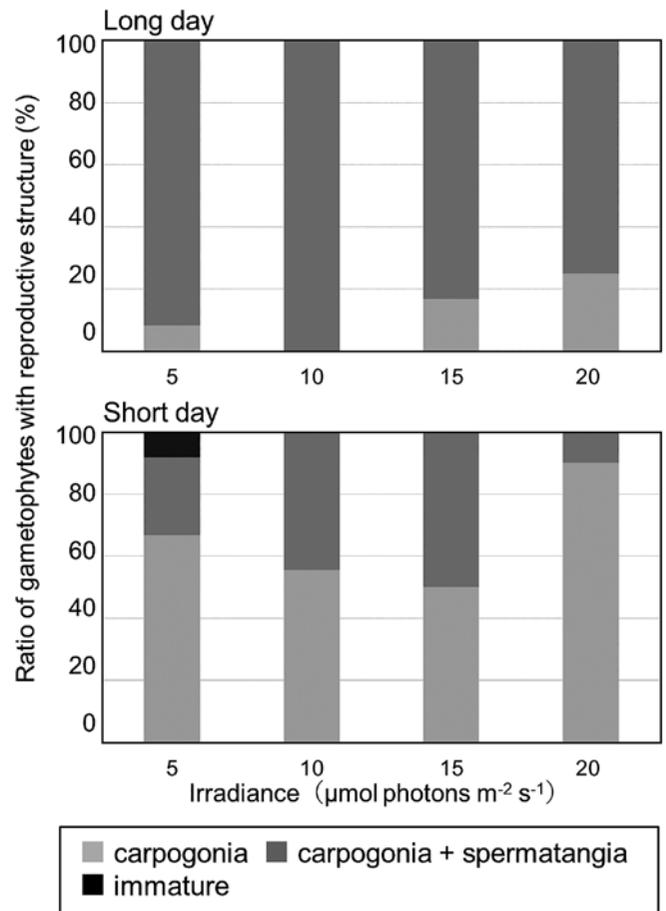


Fig. 5. Percentage of *Sheathia* sp. gametophytes with carpogonia and/or spermatangia cultured under different irradiances and day lengths.

図5. 異なる光量と日長で培養した *Sheathia* sp. 配偶体の造果器/精子嚢形成率。

特定の輪生枝細胞上のみ密集、または藻体基部付近にのみ少量形成されることが多かった。

胞子体は、長日条件では短日よりも有意に相対生長率が高く ( $p < 0.05$ )、光量が強くなるほど相対生長率が上昇する傾向が見られたが、短日条件では光量による違いは認められなかった (Fig. 6)。単胞子形成率に関しては、各条件でばらつきが大きく、いずれの条件間でも有意差は見られなかった (Fig. 7)。

光色により胞子体から配偶体が形成される割合がどのように異なるか観察したところ、青色光・白色光下で培養した胞子体では、培養開始7週目以降に配偶体が顕著に増加し始め、実験を終了した9週目では、平均配偶体形成率が赤色光・緑色光の6–10倍となった (Fig. 8)。しかしながら、同じ光色において個体によって配偶体形成数に大きなばらつきがあり、一部の個体上に密集して形成される傾向が見られた (胞子体1個体あたり最大11個体)。赤色光・緑色光下でも少数の配偶体が形成されたが、実験期間中ほとんど増加しなかった。

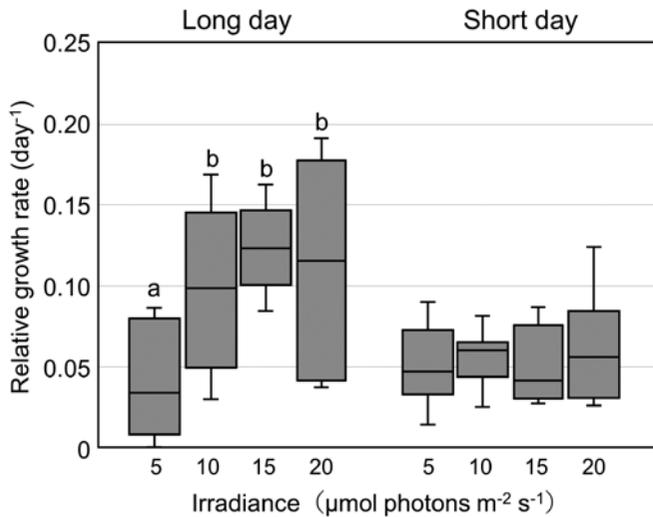


Fig. 6. Relative growth rate of *Sheathia* sp. sporophytes cultured under different irradiances and day lengths. Other information is the same as Fig. 4.

図 6. *Sheathia* sp. の胞子体を異なる光量と日長で培養した場合の藻体生長率. 他の情報は図 4 と同じ.

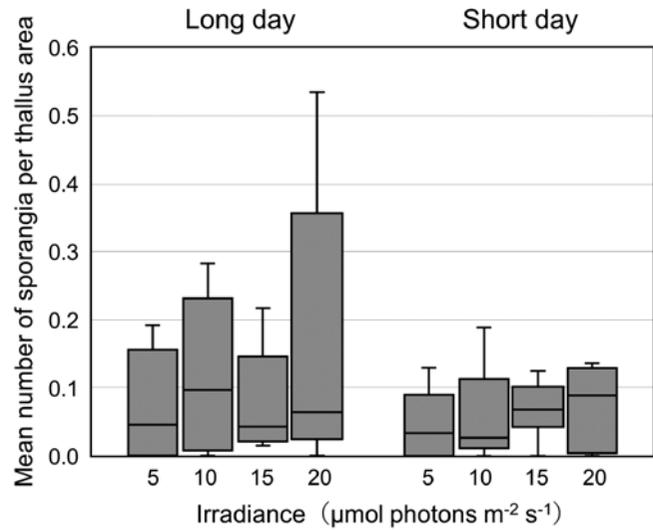


Fig. 7. Mean number of monosporangia per thallus area of *Sheathia* sp. sporophytes cultured under different irradiances and day lengths. Other information is the same as Fig. 4.

図 7. *Sheathia* sp. の配偶体を異なる光量と日長で培養した場合の単孢子嚢形成率. 他の情報は図 4 と同じ.

**考察**

形態学的観察と分子系統学的解析の結果から、妙音沢に生育する *Sheathia* 属藻類は他のいずれの近縁種とも異なる特徴を有しており、未記載種である可能性が示された。形態的特徴が最も一致した *S. longipedicellata* (D.Hua & Z.X.Shi) J.F. Han *et al.* は、受精毛が半月状であるのに対し (Xie & Feng 2007, *B. hongdongense* として記載)、本藻の受精毛は不規則

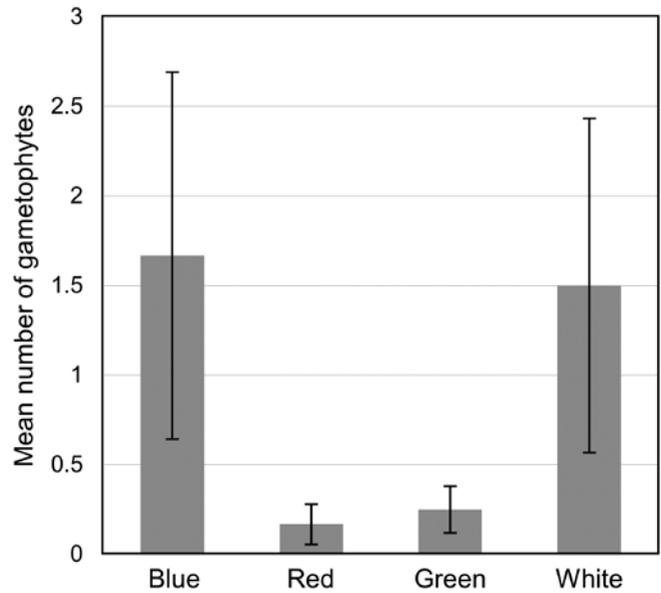


Fig. 8. Mean number of gametophytes produced on a *Sheathia* sp. sporophyte cultured under different light color. Error bars indicate standard deviation.

図 8. 異なる光色で培養した *Sheathia* sp. の胞子体上に形成された配偶体の平均藻体数. エラーバーは標準偏差を示す.

に湾曲する点が異なっている (Table 1)。また、*rbcL* の系統樹で姉妹群を形成した *S. yunnanensis* は、湾曲する受精毛を有する点で一致するが、果胞子体の直径や輪生枝叢当たりの果胞子体数が本藻と異なっている。硝酸塩濃度の上昇に伴って受精毛の形状が変化するという報告があるが (Abdelahad *et al.* 2015)、本藻の生育地における  $\text{NO}_3\text{-N}$  濃度は 0–477  $\mu\text{M}$  とばらつきがあり、どの生育地においても湾曲した受精毛が観察されたこと、培養実験でも一部の受精毛が湾曲していたことから、本藻における受精毛の湾曲は生育環境によるものではなく、遺伝的に固定した形質であると考えられる。ただし、若い藻体では湾曲していない受精毛が多かったため、受精毛が形成されてから時間が経つにつれて湾曲が起こる可能性がある。また、*Sheathia* 属藻類の大半は雌雄異株だが、本藻は野外調査と培養実験で雌雄同株の個体も観察されたことから、これも本藻の特徴と考えられる。

配偶体は冬季に出現、春季に消失するという明瞭な季節的消長を示した。GLM 解析により、総アルカリ度、流速、降水量が配偶体数に対して負の影響を及ぼすことが示唆された。総アルカリ度は、水中の炭酸水素塩、炭酸塩または水酸化物等のアルカリ分の量を炭酸カルシウム濃度で表したもので、一般的に表流水で 20–40 mg/L、地下水で 30–80 mg/L を示す (国土交通省関東地方整備局江戸川河川事務所; <https://www.ktr.mlit.go.jp/edogawa/study/woodbook/woodbook/item13/arcdo.htm>)。妙音沢は 11–22 mg/L と低濃度であったが、大房岬では 92 mg/L、忠生公園では 71 mg/L であったことから、本藻はある程度幅広いアルカリ度下で生育できると考えられ

る。妙音沢では、流速の遅い下流の方が配偶体が大型になる傾向が強く、流速は藻体の生長や生存に大きく影響することが示唆された。一般的に、河川に生育する紅藻類の多くは流速 29–57 cm/s 程度の流水環境下に適応し、栄養塩やガスを効率よく吸収しながら、付着力の弱い他の生物との競争を逃れているといわれる (Sheath & Hambrook 1990, Necchi *et al.* 1999)。本藻の配偶体は流速 6.8–40 cm/s の場所で出現していたのに対し、孢子体は流速 80 cm/s の場所でも生育していたが、これは微小な孢子体は配偶体よりも水の抵抗力を受けにくいと考えられる (Sheath 1984, Carmona *et al.* 2006)。また、上流では粘子球と呼ばれるごく短い未成熟の配偶体が多数出現したが、粘子球は配偶体が藻体を伸長させる前の生育段階であると考えられ、高い流速条件下で形成が促進される可能性がある (広瀬 1959)。

$\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$  濃度が配偶体数に対して正の影響を及ぼすことが示唆された。妙音沢における  $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$  濃度は 0.11–7.79  $\mu\text{M}$  の間で推移し、時間的な変動が大きい因子であることが示された ( $\text{VC} > 20$ )。湧水中のリン濃度が変動する要因として、家庭、工場、農業排水などの人為的負荷と動植物の活動や雨水および地質・土壌などの自然負荷があげられるが (小林・興水 1999)、妙音沢では  $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$  濃度に季節的な変動パターンは見られず、変動の原因を特定することはできなかった。妙音沢は平成の名水百選に選出されているが、妙音沢の  $\text{NO}_3\text{-N}$  濃度 (238–477  $\mu\text{M}$ ) は同選の湧水平平均 (126  $\mu\text{M}$ ; 藪崎・島野 2009 を基に算出) よりも高かった。妙音沢の湧水点後方の台地上に広がる住宅や農地から流出した生活排水や農業用水が妙音沢へ流入し、窒素濃度に影響を与えている可能性がある。

カワモズク類は pH 6.0–7.5 の環境下で生育していることが多く (Necchi 2016)、本藻が生育していた妙音沢でもその範囲内であった (6.1–6.6)。硬度に関しては、土壌侵食や灌漑、廃水の流入の影響によって硬度が増加することがあり (Meybeck & Helmer 1989)、淡水藻類の細胞内における浸透圧や pH の均衡に影響を及ぼす可能性が指摘されている (Necchi 2016)。妙音沢では、pH や全硬度の年間変動は小さく、本藻の季節的消長に与える影響は小さいと考えられるが、カリウム濃度の上昇とともに配偶体形成率が上がるとの報告があるため (Necchi & Branco 1999)、培養実験等によりアルカリ度や硬度の影響評価が必要である。

本研究の培養実験では、長日 (L:D = 16:8) または 15–20  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  で配偶体の生長率が増加した。光量の増大とともに生長率が増加する傾向が見られたが、これは本実験が低光量条件であったことに起因すると考えられる。Kozono *et al.* (2020) では、*Sheathia* 属藻類が 20  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  程度で飽和光量  $E_k$  に達していることから、本実験の光量条件は *Sheathia* 属藻類の光合成光曲線における初期勾配の部分に該当すると考えられる。また、光量よりも日長の違いの方が配偶体の生長率に及ぼす影響が大きく、長日条件下では光合成を行う時間が増加することで生長率が增大している可能性がある。しかし、野外では長日の夏季に配

偶体は消失していたため、培養実験の結果とは矛盾している。本藻の生育場所において 6 日間の積算光量を測定したところ、2 月と 3 月は 2,000  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  以上であったのに対し、5 月は 1,787  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、9 月は 679  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  と冬季よりも低下した。本藻は広葉樹林に覆われた水路に生育しており、春季や夏季は葉が生い茂るため林床部は薄暗く、秋季に落葉し始めると光量が増加する。林床部における光量の増減と配偶体の消長の関連性は Hambrook & Sheath (1991) でも指摘されている。逆に、孢子体は配偶体よりも短日の弱光条件下で有意に高い生長率を示した。淡水産紅藻類のシマチスジノリ *Thorea gaudichaudii* C.Agardh では微小世代の方がより低光量に適応していることから (Kozono *et al.* 2020)、本藻も孢子体の方が光量の少ない時期に生育しやすい可能性がある。野外で顕微鏡的な孢子体を観察するのは困難であったが、人工基質の設置や分子生態学的な解析手法を導入することにより、孢子体を含めた季節的消長を把握することができれば、本藻の生態特性や生活環を通じた生存戦略について理解が進むと考えられる。

青・赤・緑・白色光下で孢子体を培養したところ、青色光と白色光で配偶体が多数形成されたことから、青色光が配偶体形成を促進する可能性が示された。広葉樹林では、林冠部における太陽光の吸収・散乱によって林床部に到達する青色光が減少することが知られている (森川ら 1983)。広葉樹林に覆われた本藻の生育地においても、葉が生い茂る夏季には青色光が水路にまで届きにくく、秋季に落葉すると青色光が届きやすくなり、これが配偶体発生のトリガーになると考えられる。褐藻コンブ類では、青色光によって配偶体の成熟が促進されることが知られており、寿命等で孢子体が流出すると、林床部に生育している配偶体まで青色光が到達しやすくなり、配偶体の成熟が誘発されると考えられている (Hurd *et al.* 2014)。カワモズク類の場合、孢子体の先端細胞で減数分裂が起こり、その細胞から直接配偶体が生じるため、青色光を一定量浴びることで減数分裂が誘発されるのかもしれない。

藻類の青色光受容体としては、シアノバクテリアや単細胞緑藻類のクリプトクロム (Cashmore 2005)、黄色植物のオーレオクロム (Takahashi *et al.* 2007)、ユーグレナのフラビンタンパク質 (Iseki *et al.* 2002)、緑藻ヒザオリ類のネオクロム (Suetsugu *et al.* 2005) などが知られている。青色光を介した藻類の環境応答はタンパク質や色素によって制御されている可能性があるが (Dring 1988)、紅藻類の青色光受容体については *Cyanidioschyzon merolae* De Luca, Taddei & Varano のクリプトクロム以外で報告例はない。本藻の青色光受容体の存在や機能を明らかにすることは、カワモズク類の生態特性や環境応答を理解する上でも重要と考えられ、光生物学的研究の進展が期待される。

本藻の配偶体形成に関していくつかの知見が得られた。野外では多くの調査月で造果器を形成している個体が優占しており、培養実験のどの条件でもほぼ全ての個体が造果器を形成したことから、高い造果器形成率は本藻の特徴と考えられ

る。精子嚢に関しては、培養条件によって形成率が異なり、長日条件（75–100%）の方が短日条件（10–50%）よりも高い精子嚢形成率を示したが、短日条件は配偶体の生長率も低いいため、それが精子嚢形成率に影響した可能性がある。一方、野外では精子嚢を持つ個体は少なく、2020年と2021年ともに配偶体の発生初期には見られたが、2月以降は観察されなかった。野外調査では、採集による個体群への影響を最小限にするために藻体の一部しか採集しておらず、藻体全体では生殖器官を観察できていない。培養下では藻体の基部付近に精子嚢を形成することが多かったため、野生個体においても藻体全体を観察して精子嚢の有無を評価することが肝要である。また、*B. delicatulum* (Skuja) O.Necchi & T.J.Entwisle や *Sirodotia huillensis* (Welwitsch ex West & G.S.West) Skuja では水質の変化が精子嚢形成に影響する可能性が示されており (Necchi & Branco 1999, Carmona *et al.* 2006)、光以外の環境因子が配偶子形成に及ぼす影響についても検証が必要である。

*Sheathia* 属に分類されている10種のうち8種は雌雄異株で、*S. californica* Stancheva, Sheath & M.L.Vis と *S. longipedicellata* だけが雌雄異株または同株として記載されている (Table 1)。本藻は後者の特徴を有していたが、野外では雌雄同株個体よりも造果器や果胞子体のみを有する雌性配偶体が多く観察された。下流では少数の雄性配偶体が観察されたが、上流では全く見つからず、環境条件の違いが成熟率や性比にも影響すると考えられる。培養実験において、長日条件では雌雄同株の割合（78–100%）が高く、短日条件では雌性配偶体が優占した（50–90%）。環境条件や生長段階によって形成される生殖器官が異なることは、様々な被子植物で知られており、他家受精の確率を増やすのに有効と考えられている (Fenster & Martén-Rodríguez 2007)。

## まとめ

形態および分子系統解析により、本藻は *Sheathia* 属のどの種とも異なることが明らかになったが、本藻を新種として記載するには種内変異や分布に関する情報が不十分なため、日本各地で生育状況の調査を継続している。妙音沢での野外調査により、配偶体の生育は光条件と流速によって大きく影響を受けることが明らかになった。さらに、青色光の照射が配偶体の発生を促し、光量の増加とともに配偶体が生長することが培養実験により示された。本藻は広葉樹林に覆われた水路に生育するため、秋季の落葉とともに水路に届く光量が増加することで配偶体が発生・生長し、春季の開葉により光量が低下して配偶体が消失すると考えられる。本藻が生育する場所では、アオミドロ類やシオグサ類のような一般的に淡水域で優占する大型藻類はほとんど見られなかったのは、生育に必要な光量が十分に得られないためかもしれない。カワモズク類には日当たりの良い河川や用水路などに出現する種もあるが (熊野 2000)、そのような環境では日照を遮る樹林は限られているため、本藻とは異なる生理生態特性を有する可能性が高い。

カワモズク類の配偶体に関する生理学的な研究では、野外から採集した配偶体をそのまま培養実験に使用するのが一般的であったが (Leukart & Hanelt 1995, Necchi & Zucchi 2001, Zucchi & Necchi 2001, Kozono *et al.* 2020)、本研究では胞子体から直接配偶体を発生させて実験に使用したことにより、配偶体の特性について新たな知見を得ることができた。環境省レッドリストに多くの種名を連ねるカワモズク類は、環境保全の観点でも注目度の高い生物群であるが、同定や培養が難しく生理生態に関する知見は限られている。カワモズク類の保全をさらに推進していくためには、種ごとに分布・生育状況を把握するだけでなく、生育に適した環境条件も明らかにする必要がある。今後、同様の生態調査や培養実験を他のカワモズク類に適用することにより、分類群による生理生態的特性や生育環境の違いを解明する手掛かりが得られると期待される。

## 謝辞

サンプルや生育情報をご提供いただいた田中次郎東京海洋大学名誉教授、妙音沢特別緑地保全地区内での生態調査をご快諾いただいた埼玉県新座市みどり公園課に御礼申しあげます。本研究の一部は、科学研究費（課題番号19K06806）の助成を受けて実施された。

## 引用文献

- Abdelahad, N., Bolpagni, R., Jona Lasinio, G. *et al.* 2015. Distribution, morphology and ecological niche of *Batrachospermum* and *Sheathia* species (Batrachospermales, Rhodophyta) in the fontanili of the Po plain (northern Italy). *J. Phycol.* 50: 318–329.
- Aghajanian, J. G. 1979. A starch grain-mitochondrion-dictyosome association in *Batrachospermum* (Rhodophyta). *J. Phycol.* 15: 230–232.
- Bautista-Saraiva, A. I. N., Bonomi-Barufi, J., Figueroa, F. L. & Necchi Jr, O. 2018. UV-radiation effects on photosynthesis and photoprotection in gametophytic and sporophytic stages of the freshwater red alga *Kumanoa ambigua* (Rhodophyta, Batrachospermales). *Phycol. Res.* 66: 108–116.
- Carmona, J., Montejano, G. & Júnior, O. N. 2006. Ecology and morphological characterization of gametophyte and ‘Chantransia’ stages of *Sirodotia huillensis* (Batrachospermales, Rhodophyta) from a stream in central Mexico. *Phycol. Res.* 54: 108–115.
- Cashmore, A. R. 2005. Cryptochrome overview. In: Wada, M., Shimazaki, K. & Iino, M. (eds.) *Light Sensing in Plants*. pp. 121–130. Springer, Tokyo.
- Chesnick, J. M. & O’Flaherty, L. M. 1986. Environmental conditions favoring gametophyte development from the Chantransia stage of *Batrachospermum* (Rhodophyta). *T. Illinois Acad. Sci.* 79: 15–24.
- Drerup, S. A. & Vis, M. L. 2014. Varied phenologies of *Batrachospermum gelatinosum* gametophytes (Batrachospermales, Rhodophyta) in two low-order streams. *Fottea* 14: 121–127.
- Dring, M. J. 1988. Photocontrol of development in algae. *Annu. Rev. Plant Phys. Mol. Biol.* 39: 157–174.
- Fang, K.-P., Nan, F.-R., Feng, J. *et al.* 2022. *Sheathia yunnanensis*, a new species of freshwater red alga (Rhodophyta: Batrachospermales) from Yunnan, China. *Nordic J. Bot.* e03476.

- Fenster, C. B. & Martén-Rodríguez, S. 2007. Reproductive assurance and the evolution of pollination specialization. *Int. J. Plant Sci.* 168: 215–228.
- Guiry, M. D. & Guiry, G. M. 2022. *Sheathia* Salomaki & M.L.Vis 2014. AlgaeBase. (Accessed April 28, 2022). [https://www.algaebase.org/search/genus/detail/?genus\\_id=51658](https://www.algaebase.org/search/genus/detail/?genus_id=51658).
- Hambrook, J. A. & Sheath, R. G. 1991. Reproductive ecology of the freshwater red alga *Batrachospermum boryanum* Sirodot in a temperature headwater stream. *Hydrobiologia* 218: 233–246.
- Han, J.-F., Nan, F.-R., Feng, J. *et al.* 2018. *Sheathia jinshengensis* (Batrachospermales, Rhodophyta), a new freshwater red algal species described from North China. *Phytotaxa* 367: 63–70.
- Han, J.-F., Nan, F. R., Feng, J. *et al.* 2019. *Sheathia matouensis* (Batrachospermales, Rhodophyta), a new freshwater red algal species from North China. *Phytotaxa* 415: 255–263.
- 原口和夫 2013. 埼玉県のカワモズク属 (淡水紅藻) の分布. 埼玉県立自然の博物館研究報告 7: 85–90.
- Hayakawa, Y. I., Ogawa, T., Yoshikawa, S., Ohki, K. & Kamiya, M. 2012. Genetic and ecophysiological diversity of *Cladophora* (Cladophorales, Ulvophyceae) in various salinity regimes. *Phycol. Res.* 60: 86–97.
- 広瀬弘幸 1959. カワモズクの胞子期に関する新知見. 藻類 7: 52–58.
- Hua, D. & Shi, Z. X. 1996. A new species of *Batrachospermum* from Jiangsu, China. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 34: 324–326.
- Hurd, C. L., Harrison, P. J., Bischof, K. & Lobban, C. S. 2014. Seaweed ecology and physiology. Cambridge University Press, UK.
- Iseki, M., Matsunaga, S., Murakami, A. *et al.* 2002. A blue-light activated adenyl cyclase mediates photoavoidance in *Euglena gracilis*. *Nature* 415: 1047–1051.
- Kalyaanamoorthy, S., Minh, B. Q., Wong, T. K. F., von Haeseler, A. & Jermiin, L. S. 2017. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nat. Methods* 14: 587–589.
- Kanda, Y. 2013. Investigation of the freely available easy-to-use software 'EZR' for medical statistics. *Bone Marrow Transpl.* 48: 452–458.
- 岸大弼・洲澤多美枝・袖垣一也 2020. 岐阜県の小坂川支流における紅藻チャイロカワモズクの生育環境. 藻類 68: 73–76.
- Kitayama, T., Kiyosue, Y., Kozono, J., Hanyuda, T. & Suzuki, M. 2021. First record of *Sheathia abscondita* Stancheva, Sheath & M.L.Vis (Batrachospermaceae, Rhodophyta) from Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus., Ser. B (Bot.)* 47: 175–182.
- 小林浩・興水達司 1999. 富士山麓及び甲府盆地周辺に位置する地下水及び湧水中のリン起源. 地下水学会誌 41: 177–191.
- Kozono, J., Nishihara, G. N., Endo, H. & Terada, R. 2020. The temperature and light responses on the photosynthesis of two freshwater red algae, *Virescentia helminthosa* and *Sheathia arcuata* (Batrachospermaceae), from Japan. *J. Appl. Phycol.* 32: 1341–1352.
- 熊野茂 2000. 世界の淡水産紅藻. 内田老鶴圃, 東京.
- 熊野茂・新井章吾・大谷修司ら 2007. 環境省「絶滅のおそれのある種のリスト」(RL) 2007年度版 (植物Ⅱ・藻類・淡水産紅藻) について. 藻類 55: 207–217.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C. & Tamura, K. 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.* 35: 1547–1549.
- Leukart, P. & Hanelt, D. 1995. Light requirements for photosynthesis and growth in several macroalgae from a small soft-water stream in the Spessart Mountains, Germany. *Phycologia* 34: 528–532.
- 三浦一輝・藤岡正博 2015. 埼玉県の農業水路における外来種トンガリササノハガイの分布と生息環境. *Venus* 73: 137–150.
- Margalef, R. 1983. *Ecología*. Omega, Barcelona.
- Meybeck, M. & Helmer, R. 1989. The quality of rivers: from pristine stage to global pollution. *Global Planet. Change* 1: 283–309.
- 森川靖・佐々木恵彦・浅川澄彦 1983. 林床の光の性質と稚樹の生長. 森林立地 25: 1–7.
- Müller, K. M., Vis, M. L., Chiasson, W. B., Whittick, A. & Sheath, R. G. 1997. Phenology of a *Batrachospermum* population in a boreal pond and its implications for the systematics of section *Turfosa* (Batrachospermales, Rhodophyta). *Phycologia* 36: 68–75.
- Necchi Jr, O. 2016. An overview of river algae. In: Necchi Jr, O. (ed.) *River Algae*. Springer, Switzerland.
- Necchi Jr, O. & Alves, A. H. 2005. Photosynthetic characteristics of the freshwater red alga *Batrachospermum delicatulum* (Skuja) Necchi & Entwisle. *Acta Bot. Bras.* 19: 125–137.
- Necchi Jr, O. & Branco, C. C. 1999. Phenology of a dioecious population of *Batrachospermum delicatulum* (Batrachospermales, Rhodophyta) in a stream from southeastern Brazil. *Phycol. Res.* 47: 251–256.
- Necchi Jr, O., Branco, C. C. & Branco, L. H. Z. 1999. Distribution of Rhodophyta in streams from São Paulo state, southeastern Brazil. *Archiv fur Hydrobiol.* 147: 73–89.
- Necchi Jr, O. & Jrménez, J. C. 2002. Somatic meiosis and development of the juvenile gametophyte in members of the Batrachospermales *sensu lato* (Rhodophyta). *Phycologia* 41: 340–347.
- Necchi Jr, O. & Zucchi, M. R. 1997. *Audouinella macrospora* (Acrochaetiaceae, Rhodophyta) is the 'Chantransia' stage of *Batrachospermum* (Batrachospermaceae). *Phycologia* 36: 220–224.
- Necchi Jr, O. & Zucchi, M. R. 2001. Photosynthetic performance of freshwater Rhodophyta in response to temperature, irradiance, pH and diurnal rhythm. *Phycol. Res.* 49: 305–318.
- Necchi Jr, O., West, J. A., Ganesan, E. K., Yasmin, F., Rai, S. K. & Rossignolo, N. L. 2019. Diversity of the genus *Sheathia* (Batrachospermales, Rhodophyta) in northeast India and east Nepal. *Algae* 34: 277–288.
- Nguyen, L. T., Schmidt, H. A., von Haeseler, A. & Minh, B. Q. 2015. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 32: 268–274.
- Rambaut, A. 2014. FigTree v1.4.2. (Accessed December 9, 2021). <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G. & Suchard, M. A. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using tracer 1.7. *Sys. Biol.* 67: 901–904.
- Ronquist, F., Teslenko, M., van der Mark, P. *et al.* 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Sys. Biol.* 61: 539–542.
- Salomaki, E. D., Kwandrans, J., Eloranta, P. & Vis, M. L. 2014. Molecular and morphological evidence for *Sheathia* gen. nov. (Batrachospermales, Rhodophyta) and three new species. *J. Phycol.* 50: 526–542.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S. & Eliceiri, K. W. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nat. Methods* 9: 671–675.
- Sheath, R. G. 1984. The biology of freshwater red algae. In: Round, F. E. & Chapman, D. J. (eds.) *Progress in Phycological Research*, Vol. 3. pp. 89–157. BioPressLtd., Bristol.
- Sheath, R. G. & Hambrook, J. A. 1990. Freshwater ecology. In: Cole, K. M. & Sheath, R. G. (eds.) *Biology of the Red Algae*. pp. 423–453. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sherwood, A. R., Vis, M. L. & Sheath, R. G. 2004. Phenology and phylogenetic positioning of the Hawaiian endemic freshwater alga, *Batrachospermum spermatophorum* (Rhodophyta, Batrachospermales). *Phycol. Res.* 52: 193–203.
- Suetsugu, N., Mittmann, F., Wagner, G., Hughes, J. & Wada, M. 2005. A chimeric photoreceptor gene, NEOCHROME, has arisen twice during plant evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 13705–13709.

- 洲澤讓・洲澤多美枝・福嶋悟 2010. 神奈川県および周辺のカワモズク属(淡水紅藻)の分布. 神奈川県自然誌資料 31: 1-7.
- Suzuki, M. & Kitayama, T. 2021. A new species of the genus *Sheathia* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) from Japan. *Phycologia* 60: 368-374.
- Szinte, A. L., Taylor, J. C., Abosedo, A. T. & Vis, M. L. 2020. Current status of freshwater red algal diversity (Rhodophyta) of the African continent including description of new taxa (Batrachospermales). *Phycologia* 59: 187-199.
- Takahashi, F., Yamagata, D., Ishikawa, M. *et al.* 2007. AUREOCHROME, a photoreceptor required for photomorphogenesis in stramenopiles. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 19625-19630.
- Tanabe, A. S. 2011. Kakusan4 and Aminosan: two programs for comparing nonpartitioned, proportional and separate models for combined molecular phylogenetic analyses of multilocus sequence data. *Mol. Ecol. Resour.* 11: 914-921.
- Thimijan, R. W. & Heins, R. D. 1983. Photometric, radiometric, and quantum light units of measure: a review of procedures for interconversion. *HortScience* 18: 818-822.
- Vilas Boas, L. K., Oliveira, R. D. C., Necchi Jr, O. & Branco, C. C. 2019. Temperature effects on photosynthesis in gametophytic and sporophytic stages of the freshwater red alga *Sirodotia delicatula* (Rhodophyta, Batrachospermales) under a global warming perspective. *Phycol. Res.* 67: 39-44.
- Vis, M. L., Sheath, R. G. & Entwisle, T. J. 1995. Morphometric analysis of *Batrachospermum* section *Batrachospermum* (Batrachospermales, Rhodophyta) type specimens. *Eur. J. Phycol.* 30: 35-55.
- Vis, M. L., Feng, J., Chiasson, W. B. *et al.* 2010. Investigation of the molecular and morphological variability in *Batrachospermum arcuatum* (Batrachospermales, Rhodophyta) from geographically distant locations. *Phycologia* 49: 545-553.
- Vis, M. L., Tiwari, S., Evans, J. R. *et al.* 2020. Revealing hidden diversity in the *Sheathia arcuata* morphospecies (Batrachospermales, Rhodophyta) including four new species. *Algae* 35: 213-224.
- Xie, S. L. & Feng, J. 2007. *Batrachospermum hongdongense* (sect. *Batrachospermum*, Batrachospermaceae), a new species from Shanxi, China. *Bot. Stud.* 48: 459-464.
- 藪崎志穂・島野安雄 2009. 平成の名水百選の水質特性. 地下水学会誌 51: 127-139.
- 吉田忠生 1993. *Batrachospermum* sp. (カワモズク属の一種) 堀輝三(編)藻類の生活史集成 第2巻 褐藻・紅藻類. pp. 218-219. 内田老鶴圃, 東京.
- Zucchi, M. R. & Necchi Jr, O. 2001. Effects of temperature, irradiance and photoperiod on growth and pigment content in some freshwater red algae in culture. *Phycol. Res.* 49: 103-114.

(2022年3月23日受付, 2022年6月20日受理)  
通信担当編集委員: 芹澤(松山)和世



## アオミドロ語誌 (1): アオミドロと *Spirogyra*

仲田 崇志・北山 太樹

現在, アオミドロは *Spirogyra* の和名とされている。アオミドロの語は明治以前から使われていたが(詳細は次回以降), 一貫して *Spirogyra* (に同定される藻類)に当てられてきたのだろうか。実は明治初期の『博物館列品目録 天産部 植物類』(内務省博物館 1880. p. 96)において, 「アヲミドロ 水綿」は「*Conferva rivularis*, L.」とされ, 「カハアヲノリ」が「*Spirogyra lineata*, Suring.」とされた。

アオミドロを *Spirogyra* に当てたのは 1880 年代後半の帝国大学理科大学植物学科の関係者のようで, 『植物教科 隠花植物大意』(三好 1889. p. 70)や『植物学教科書』(岡村 1890. p. 272)に用例がある。さらに『改正増補 植物名彙』(松村 1895. p. 282)や『日本藻類名彙』(岡村 1902. p. 213)のような名彙(学名・和名を集めた本)に掲載されたことで定着したと思われる。

『改正増補 植物名彙』では *Cladophora wrightiana* Harvey に「カタミドロ」(p. 84), *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Bory に「アミドロ」(p. 146) の和名が当てられ, 『日本藻類名彙』(岡村 1902)でも *Ulothrix* sp. に「しびみどろ」(p. 173; ヒビミドロのこと), *Zygnema* に「ほしみどろ属」(p. 213), *Vaucheria sessilis* (Vaucher) De Candolle に「ふしなしみどろ」(p. 276) が当てられた。「ミドロ」が糸状藻類を指す語尾となったのもこれらの名彙の影響であろう。

### 明治時代におけるアオミドロの用例

発行年	著者『書名』	同定(掲載頁)
1876	S. G. Goodrich (須川賢久訳)『具氏博物学三』	コンヘルバ (38 丁表)
1882	内務省博物館『博物館列品目録 天産部 植物類』	<i>Conferva rivularis</i> (p. 96)
1885	安本徳寛『植物書』	<i>Conferva rivularis</i> (p. 97)
1888	三好學『植物自然分科一覧表』	Conjugateae
1889	三好學『植物教科 隠花植物大意』	<i>Spirogyra</i> (p. 70)
1890	岡村金太郎『植物学教科書』	<i>Spirogyra</i> (p. 272)
1890	三好學『中等教育 植物学教科書下』	<i>Spirogyra longata</i> (p. 206)
1892	三好學『植物自然分科一覧表 再版』	Zygnemeae
1893	白井光太郎『中等植物学教科書續編』	<i>Spirogyra</i> ・ <i>Zygnema</i> (p. 19)*
1895	松村任三『改正増補 植物名彙』	<i>Spirogyra arcta</i> (p. 282)
1902	岡村金太郎『日本藻類名彙』	<i>Spirogyra</i> (p. 213)

\*白井(1893)では *Spirogyra* を「ぜんまいあをみどろ」, *Zygnema* を「菊紋あをみどろ」とした。