石狩湾におけるウップレイノリの分布と繁殖生態

Distribution of *Pyropia pseudolineraris* (Bangiales, Rhodophyta)
in Ishikari Bay with their reproductive biology

川井 唯史^{*1}・篠原 陽^{*2}
Tadashi KAWAI・Akira SHINOHARA

要旨

ウップレイノリは主に本州日本海側や北海道中南部の海域に分布し、高級食用海藻として利用される。本研究では石狩市浜益漁港を中心にウップレイノリの分布、生長、成熟特性を調査した。調査の結果、波浪が強い地域での生育が確認され、流動環境は接合胞子の放出を促進することが判明。接合胞子はマガキやホタテガイの殻に着生し、貝殻の種類に依存しない糸状体の形成が確認された。一方で、キタムラサキウニの摂食により糸状体が減少し、港内での分布が制限されることが示唆された。また、葉状体の成熟期は水温が低い冬季に集中し、3月上旬（平均水温 $5.9 \pm 0.3^\circ\text{C}$ 標準偏差）に胞子放出が最大となる。本研究はウップレイノリ環境適応と資源管理に貢献する基礎知見を提供した。

キーワード：流動環境、殻胞子、基質、糸状体、成熟

はじめに

ウップレイノリ（図1）は、出雲国（現在の島根県東部）の十六島（うつぶるい）が名前の由来

図1. 石狩湾産のウップレイノリ
Aは2024年2月に採集し、Bは雌の体内の接合胞子、
Cは放出された接合胞子。

とされており（濱田，2007），その分布の中心は本州の日本海側である（吉田，1998）。北海道における分布は、石狩市をはじめとした日本海側の中部から南部が中心であり、厳冬期になると濃紅色から紫色をした長さ20cmほどの葉状体（図2）が岩礁域の飛沫帯に出現する（福原，1958；吉田，1998；川井ほか，2023）。

図2. ウップレイノリの生活環
川井（2023）より引用。

*1 〒046-8555 北海道立総合研究機構中央水産試験場 北海道余市町浜中町 238

*2 〒043-8558 檜山地区水産技術普及指導所 北海道江差町字陣屋町 336-3

本種は高級な食用海藻として知られ、資源の増養殖にも取り組まれている（福原，1968；北海道浅海増殖研究会，1960；川井，2023）。既存の研究としては、形態分類（福原，1968）、室内培養による生理的特性（黒木，1959；黒木・秋山，1965a，1965b；黒木・佐藤，1962；Kim，1999），および細胞に関する調査研究（鬼頭，1978）など、多くの例が挙げられる。しかし、本種の生育場所の特性、繁殖に必要な流動環境条件、糸状体の生態、および葉状体が藻体内に胞子を形成する成熟時期については、現在の海洋環境と異なる時代の生長に基づく研究が多く（福原，1958；北海道浅海増殖研究会，1960），不明な点が依然として残されている。

そこで、本研究では石狩市におけるウップレイノリの分布、生長、および成熟に関する基礎的な生物学的知見を得たため、その結果を報告する。また、ウップレイノリの生活環に関する用語は馬場（2002）に、英語の名称は Sutherland *et al.*（2011）に従った。

材料と方法

1. 浜益漁港でのウップレイノリ葉状体の生育状況

2024年3月1日、石狩市浜益にある浜益漁港（図3）でウップレイノリの分布状況を観察した。当漁港は冬季に波浪が厳しく、北西方向の波浪が目立つ。調査地点として、港内で外防波堤・内防波堤および消波ブロックにより波浪から守られた地点（A，B，D），外防波堤および消波ブロックがあり波浪条件が厳しい地点（I，G，H），内防波堤と消波ブロックで比較的波当たりが強い地点（E），および外防波堤の内側で比較的波が消された地点（C，F）を設定した。これらの地点において、ウップレイノリの葉状体の出現の有無を記録した。出現の有無の判定は、各地点を訪れ、ウップレイノリの葉状体が1本でも採取された場合を「有」と定義した。

図3. 石狩市の浜益漁港におけるウップレイノリ *Pyropia pseudolineraris* の出現状況
アルファベットは調査した場所で、丸で囲んだ地点にはウップレイノリが出現した。

2. 流動環境が接合胞子の放出に与える影響

2022年3月、積丹町美国地区で採集したウップレイノリの葉状体を使用した。葉状体は海水で表面の混入物が見えなくなる程度に洗浄し、固くなるまで乾燥させた後、混入物の混入を防ぐため、マイナス20℃の冷凍庫で3か月間保存した。この葉状体約10gを2023年6月20日に正方形の容量10リットルのバットに入れ、滅菌した海水を満たしたものを流無区とした。実験区は、同様の条件で水中ポンプ（Hydor社製 Koralia Nano）を1台設置し、流動を発生させた流有区とした。調査開始から16時間以上経過した翌日10時に、両区の容器底部からピペットで5mlを採取し、接合胞子（図1Cおよび図2）の数を計数した。計数値は5回の平均値として記録した。

3. 基質の違いが接合胞子の着生に与える影響

ウップレイノリの接合胞子を着生させる基質として、ホタテガイ（*Mizuhopecten yessoensis*）とマガキ（*Crassostrea gigas*）の殻を使用した。貝殻は数か月間海中に浸漬した後、天日で1か月以上乾燥させ、さらに10分程度煮沸して混入物を除去した。貝殻の大きさは、ホタテガイお

よびマガキともに殻長 10～15cm で統一した。2024 年 5 月 10 日, 人工海水 (株式会社デルフィス製ライブシーソルト) を水道水に溶解し, 比重を 1.023 に調整したものを容量 10 リットルのバットに入れ, 貝殻を容器の底が隠れる程度に敷き詰めた。その上に, 「2. 流動環境が接合胞子の放出に与える影響」で使用したウップルイノリの母藻約 10g を敷設し, 室温約 15℃で 12 時間放置した。この間, 1 時間に 1 回以上容器を揺り動かし, 振動を与えた。12 時間後, 母藻を取り除き, 貝殻をガラス製水槽 (45×27×30cm) に移した。水槽には人工海水を満し, 海藻培養用栄養強化海水 (第一製網株式会社製 KW-21) を 1 リットルあたり 0.1ml 添加した。照明には LED ライトを用い, 1 日 12 時間照射した。培養は 2024 年 5 月 15 日から 7 月 31 日まで行い, 水温が 15～20℃となるよう調整した。培養期間中は, ホタテガイとマガキの貝殻に均等に光が当たるよう毎週 1 回位置を入れ替えた。2024 年 6 月 15 日には, 殻表面で生育し始めた藻類をブラシで除去した後, 殻表面を実体顕微鏡で観察し, 殻内層で生育するウップルイノリ糸状体の特有の桃色から紫色のパッチの数を計数した。

4. 糸状体の被食試験

2024 年 10 月 24 日, 北海道余市町浜中町の中央水産試験場の飼育施設で試験を実施した。幅 60cm, 奥行き 30cm, 高さ 36cm の水槽を使用し, 海底から採水してろ過した海水をかけ流して供給した。試験には, 給餌を行っていないキタムラサキウニ (*Mesocentrotus nudus*) 7 個体 (実験当日の平均殻径 60.7 ± 2.2 mm, 平均湿重量 106.6 ± 17.7 g, 2024 年 6 月に小樽市忍路で採集) を使用した。カキ殻にウップルイノリの糸状体を生育させたものを水槽内に 14:00 に投入し, その後の様子を観察した。14:30 にはカキ殻を取り上げ, 内側を観察した。ウップルイノリの糸状体は 2024 年 5 月 23 日に採苗し, 15℃設定の培

養庫内で毎日 12 時間 LED を照射しながら培養したものである。カキ殻の内層部には糸状体が生育し, 殻の内側はピンク色に染まっていた。カキ殻は 10 個で大きさは約 8cm であった。

5. 葉状体の成熟時期

北海道余市町浜中町を流れるヌッチ川脇の防波堤 (緯度 43.20318, 経度 140.77604, Google Map で計測) の中央部を定点として, 2024 年 1 月から 4 月にかけて, 毎月 1 回以上ウップルイノリの調査を行った。調査では, 一辺が 15cm の方形枠を用いて葉状体の枠取りを実施し, 以下のデータを記録した。

被度: 方形枠を防波堤の外側, 中央部, 内側の 3 か所に置き, 枠内におけるウップルイノリの占める面積を測定。3 か所の平均値を求めた。

葉長と成熟の有無: 方形枠内で得られた葉状体から比較的長い 10 本を選び, その葉長を測定し, 成熟の有無を記録した。成熟の判定基準として, 馬場 (2002) の図 1 を参考に, 以下のように判別した。

雌の葉状体: 幅が広く赤みを帯びたもの (図 1A)。

雄の葉状体: 幅が狭いもの (図 1A)。

雌の葉状体については, 縁辺部が白色化している部分を倒立顕微鏡で観察し, 細胞中に胞子嚢があり, その中に接合胞子が形成されているもの (図 1B) を「成熟」と判定した。

成熟率は以下の式で計算した: $\text{成熟率} = \frac{\text{成熟した葉状体の本数}}{\text{雌の葉状体の本数}}$

胞子の凍結保存と接合胞子数の計測: 残りの体は「流動環境が接合胞子の放出に与える影響」で使用した方法と同様に凍結処理した。凍結保存した胞子は解凍後, 接合胞子を放出させ, 1ml 中の胞子数を計数した。計数方法は, 0.2ml 中の胞子数を 5 回計測し, その合算値とした。

結果

1. 浜益漁港でのウップルイノリ葉状体の生育状況
港外 E, H, G, I の4調査地点でウップルイノリが出現した一方で、港内で生育が見られた場所は、防波堤の内側でありながら港の開口部から侵入した波が直接当たる C 地点のみであった (図 3)。

2. 流動環境が接合胞子の放出に与える影響

接合胞子が出現したのは流有区のみであり、流無区では接合胞子は確認されなかった (図 4)。

図4. ウップルイノリ *Pyropia pseudolineraris* の成熟葉状体から得た流動環境別の接合葉状体数

3. 基質の違いが接合胞子の着生に与える影響

マガキの殻とホタテガイの殻の内側では、糸状体であることを示す紫色のスポットが同様に出現した (図 5)。

図5. ウップルイノリ *Pyropia pseudolineraris* の成熟葉状体から得た接合胞子体に由来する基質別の糸状体 (採苗から62日後)
Aはマガキ *Crassostrea gigas*, Bはホタテガイ *Mizuhopecten yessoensis* の殻の内側。紫色のスポットが糸状体で、各3つのスポットを丸で囲った。

4. 糸状体の被食試験

実験開始から10分後、水槽内の各場所に離散的に分布していたすべてのキタムラサキウニは、糸状体が内層にあるマガキの殻 (図 6A) に集った (図 6B)。実験終了後、各カキ殻の内面には、内層の糸状体が齧り取られて白色部が見られた (図 6C)。

図6. ウップルイノリ糸状体の被食試験
Aは被食試験前のカキ殻中に生育するウップルイノリの糸状体, BはAを水槽内に敷設した直後に集まったキタムラサキウニ, Cは被食された後のウップルイノリ糸状体。

5. 葉状体の成熟時期

葉状体の被度は、厳寒期の前半である2月中旬までは75%を保ったが、2月下旬には一度下がり、その後3月には再度上昇したが、最終的には下降し、4月下旬にはウップルイノリが消失した (図 7B)。葉長は、1月中旬以降、徐々に短くなる傾向が見られた (図 7)。

雌の葉状体の内部に胞子が形成される成熟は、2月下旬から出現し、3月上旬にピークを迎えた。乾燥させた葉状体から胞子が大量に放出されたのは、3月上旬であり、この放出は成熟のピークと重なった (図 7)。

図7. 余市町浜中町ニッチ川河口域における水温推移とウップルイノリ *Pyropia pseudolineraris* 葉状体の経時変化
平均葉長の縦棒は標準偏差を示す。

考 察

石狩市の海岸において、ウップルイノリの出現は河口域が中心であり、浜益漁港内の一部でも出現が報告されている(川井ほか, 2023)。本種が出現する条件の一つとして、河口から供給される豊富な栄養塩が挙げられており(川井・栗林,

2024)。本研究では、周囲に流入河川が見られず、栄養塩環境が似ている浜益漁港内外においても、波浪が比較的強い場所でのみ出現が確認された。このことから、本種が海域で群落を形成するには一定の流動が必要であると考えられる。また、室内水槽での実験結果からも、一定の流動環境下で接合胞子の放出が促進される可能性が示唆されている。

ウップルイノリの接合胞子には、コンブ類が繁殖のために放出する胞子(遊走子)とは異なり、泳ぐことなく水に沈む特徴がある。コンブの遊走子は $5 \mu\text{m}$ と小さく、2本の鞭毛を持ち、動物のように動く(Sudo, 1948; Fukuhara *et al.*, 2002)。これに対し、ウップルイノリの接合胞子は $15 \sim 20 \mu\text{m}$ と大きく、泳ぐことができないため、流れの乏しい環境では出現しにくいと考えられる。

また、放出された接合胞子は、マガキの殻とホタテガイの殻の両方に着底し、それぞれに糸状体を形成した。これは、貝殻の種類に関係なく接合胞子が着生し、糸状体を形成することを示している(黒木, 1953)。したがって、貝殻の種類には大きな影響を受けないと考えられる。

ウップルイノリの糸状体は、硬いマガキの殻の内層でもキタムラサキウニに活発に摂食されることが、室内水槽環境下で確認された。磯焼け地帯でもキタムラサキウニが優占するため、硬い基質の内層で育つ糸状体も摂食されやすいと考えられる。そのため、ウップルイノリの糸状体は、北海道日本海中部の岩礁域海岸において、キタムラサキウニの摂食圧が及びにくい波の荒い場所や、キタムラサキウニがほとんど分布しない河口域に限られることが考えられる。石狩市浜益漁港でウップルイノリが波浪の強い場所でのみ生育する原因の一つとして、港内におけるキタムラサキウニの食圧が強く、糸状体の生育が抑制されていることが挙げられる。そのため、殻胞子の供給ができない可能性が示唆される。

余市町浜中町地先のウップルイノリは、2月に一度低下した被度が3月に上昇し、葉長もわずかに伸長していた。これは、3月上旬と中旬の水温が6℃未満となり、2月よりも低下したことが影響している(図7)。この低水温期にウップルイノリが生長することが、被度を高めた原因と考えられる。福原(1958)は1957年に本研究と同じ場所でウップルイノリの長さを測定し、最大の大きさは平均29cm程度で、本研究より若干短かったことを示している。雌が成熟して胞子を放出する時期は3月上旬で、成熟が活発に行われる期間は1か月未満と短期間であり、成熟率は80%に達しており、その後、被度は急激に低下した(図7)。

以上の結果から、ウップルイノリの葉状体の経時的な推移としては、水温が低下する冬季に伸長し、葉長が短くなり始めると成熟が始まり、接合胞子を放出した後は急速に枯死し、流出することが考えられる。

謝辞: ウップルイノリの調査への理解と協力を頂いた石狩湾漁業協同組合、余市郡漁業協同組合、ひやま漁業協同組合に感謝します

引用文献

- 馬場将輔, 2002. ウップルイノリの生活史と温度の関係. 海生研ニュース, 76: 4-5.
- 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. 北海道区水産研究所研究報告, 34: 40-99.
- Fukuhara, Y., Mizuta, H., Yasui, H., 2002. Swimming activities of zoospores in *Laminaria japonica* (Phaeophyceae). *Fisheries Science*, 68: 1173-1181.
- 濱田仁, 2007. 出雲國・十六島(うっぷるい)とウップルイノリ. 藻類, 55: 121-122.
- 北海道浅海増殖研究会, 1960. 浅海増殖の手引き No. 1. 岩ノリ北海道浅海増殖研究会(北海道水産部水産課内), 札幌, 42pp.
- 川井唯史, 2023. 磯焼け地帯で高級イワノリ(ウップルイノリ)を増やす. 北水試だより, 107: 1-5.
- 川井唯史・栗林貴範, 2024. 石狩市厚田区のコンブ藻場における秋季の流入河川の影響. いしかり砂丘の風資料館紀要, 14: 55-60.
- 川井唯史・伊藤昌弘・四ツ倉典滋・品田晃良, 2023. 石狩市におけるウップルイノリ分布状況. いしかり砂丘の風資料館紀要, 13: 25-38.
- Kim, N-G., 1999. Culture studies of *Porphyra dentata* and *P. pseudolinearis* (Bangiales, Rhodophyta), two dioecious species from Korea. *Hydrobiologia*, 398: 127-135.
- 鬼頭均, 1978. アマノリ属植物の細胞学的研究. 東北水産研究所研究報告, 39: 29-84, plate I-XLIV.
- 黒木宗尚, 1953. アマノリ類の生活史の研究 第I報. 果胞子の発芽と成長. 東北水産研究所研究報告, 2: 67-103.
- 黒木宗尚, 1959. 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の日朝作用(1) 東北区水産研究所研究報告, 15: 33-42.
- 黒木宗尚・秋山和夫, 1965a. アマノリ類の糸状体の生長・成熟と光条件I V単胞子の放出と明るさ. 東北区水産研究所研究報告, 25: 171-177.
- 黒木宗尚・秋山和夫, 1965b. 数種のアマノリの糸状体の生長・成熟と水温. 東北水産研究所研究報告, 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II. 種による日長作用の差異. 東北水産研究所研究報告, 20: 138-156.
- 須藤 俊造, 1948. 昆布科植物の遊走子の放出, 運動並びに着生 海藻胞子附けの研究第一報. 日本水産学会誌, 13: 123-128.
- Sutherland, J. E., Lindstrom, S. C., Nelson, W. A., Brodie, J., Lynch, M. D. J., Hwang, M. S., Choi, H., Miyata, M., Kikuchi, N., Oliveira, M. C., Farr, T., Neefus, C., Mols - Mortensen, A., Milstein, D., Müller, K. M., 2011. A new look at an ancient order: Generic revision of the

Bangiales (Rhodophyta). *Journal of Phycology*,
47: 1131-1151.

吉田忠生, 1998. 新日本海藻誌. 内田老鶴圃, 東京,
1222 pp.

Distribution of *Pyropia pseudolineraris* (Bangiales, Rhodophyta)
in Ishikari Bay with their reproductive biology
Tadashi KAWAI, Akira SHINOHARA

Abstract

Uppurui Nori (*Pyropia pseudolineraris*) is primarily distributed along the Sea of Japan coast of Honshu and the central and southern seas of Hokkaido and is used as a premium edible seaweed. This study investigated the distribution, growth, and maturation characteristics of *P. pseudolineraris* around Hamamasu Fishing Port in Ishikari City. The findings confirmed its growth in regions with strong wave activity, revealing that dynamic water conditions promote the release of conjugated spores. These spores were observed to attach to the shells of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) and scallops (*Mizuhopecten yessoensis*), forming filamentous structures regardless of the shell type. However, grazing by purple sea urchins (*Mesocentrotus nudus*) reduced the abundance of filamentous structures, suggesting that their distribution within the harbor may be limited. Furthermore, the maturation period of the thallus occurred during the cold winter months, with spore release peaking in early March (average water temperature: $5.9 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$, standard deviation). This study provides fundamental insights into the environmental adaptation and resource management of *P. pseudolineraris*.

Keywords : filamentous, maturity, substratum, water flow, zygospores.