

水田の藻類 —分類と生態— (1)

東京水産大学 藻類学研究室 いおりや 庵谷 晃

まえがき

水田では時に藻類が大発生し、水面を広く被って風により移動し田植え直後の稲を倒伏させたり、日光を遮って水温の低下をきたしたり、あるいは水田の底で増殖して底泥と共に浮き上がり表土剥離を引き起こすなど、藻類による害が古くから問題となってきたが、藻類そのものについては意外に知られていない。ここでは、藻類の一般的な生態や分類といった基礎的な知識と、水田で発生する主な藻類について説明する。

1. 藻類とは？

専門外の人々にとって、藻類は単に“海藻”であり（コンブやワカメ、ノリを思い浮かべる人も多い）、“水あか”であり、“水ごけ”でしかなく、その実体を知る人は少ない。特に水田に生育するものについてはそうであろう。植物分類学では、外部形態、細胞レベルでの微細構造、細胞分裂の様式、光合成色素や光合成産物等の認識可能な形質のいくつかを共通に持つものをまとめて一つのグループと考えるわけである。“藻類”と一口に呼ばれているものを全体としてみると、以上の形質は非常に多様であり、まとまりはない。つまり、“藻類”は、系統や類縁を示す生物群ではない。

しかしながら、つぎのような共通の特徴を挙

げることが出来る。他の植物と違い藻類は非組織的であり未分化傾向が強い。すなわち、水田で見られる微小なものはむろん、コンブやワカメといった大型の藻類でも、高等植物に見られるような分化はない。例えば、ワカメの付着部は高等植物の根に似ているが、これはもっぱら体を固定させるためのもので、栄養分や水分の吸収は体の全体で行っている。基本的には藻類は水生であり淡水や海水中、あるいはそのほかの湿った場所で生活している。藻類は光合成を行い、エネルギーに富んだ化合物を生産し、すべての水生動物の生存の為の食物連鎖の基礎をなしている。

以上のような基本的生物学的活動の他に、藻類は色々な形で人間に役立っている。あるものは直接食用となるし、そのほか糊料（カラゲナン、アルギン酸）や寒天等の工業原料として重要なものも多い。また、ある場合には水源地に“水の華”を作り飲料水に不快な臭いをつけるなど人間活動に害になることもある。日本の水田では、藻類は大量に発生して倒伏の原因となったり、表土剥離をおこすなどもっぱら水稻に被害を引き起こす植物としてのみ知られている。

2. 藻類はどこから来るか？

普通藻類は水中で生活しており、水の中での

いと繁殖できないが、あるものはそのままの細胞でかなりの乾燥状態に耐えるし、あるものは胞子を作り、あるいは有性生殖の結果作られる接合子の状態で乾燥やその他の、生活に不適合な環境に耐えることができる。このため、単に風によって飛ばされたり、農機具、鳥などに付着して運ばれるほか、鳥などの消化管中に収まり長い距離を運ばれたあと、糞と共に排出され発芽の機会を待つこともある。また、稲刈り後の水田では、たとえ表面は乾燥していても内部は夏のあいだに繁茂した藻類が耐久生活するのに十分な水分がある。以上のように、前年に繁殖して蓄積された“たね”のほかにも様々な方法で新しい“たね”も水田に持ち込まれ、水がひかれるとその時の条件に適した生育特性を持つ種類が繁殖を始める。

3. 藻類の系統

生物の系統は、地球の歴史と化石などの古生物学的証拠からだどっていく事を原則とする。しかしながら、化石が十分に得られない場合も多いため、現生の生物についても、様々の角度から調べて総合的に判断する事は言うまでもない。藻類は極めて多様であるため幾つかの門を包含している。藻類で最も原始的とされるのは、細菌植物と同じように、細胞の中に普通の核の構造がなく（原核生物と呼ばれる）、光合成は行うが葉緑体がない藍藻植物である。近年は細菌植物と類縁関係が近いとされ、藍細菌（Cyanobacteria）と呼ばれることもある。細胞形態を重視すれば確かに藍藻類を細菌植物として一括りにできるが、細胞機能を重視すれば藻類として一括りできることになる。これは、藍藻は細菌植物とは異なり、光合成の際の水素源（水素供与体）が水分子である（酸素発生型）

からである。植物の特徴は、例外を除いて、その生活に光エネルギーを取り入れるために、クロロフィル *a* をもっていることで、これは原始的な藍藻からもっとも高等な種子植物まで同様である。植物を分類するために利用される植物の性質（分類形質）として生殖器官や生殖細胞の構造・形態は重要であるが、クロロフィル *a* のほかにどのような色素類がその役割を補助しているかも重要である。特に藻類の場合には、この色素類の組成が門を分けるうえで大切な性質となっている。藻類の分類表を表-1に示す。

4. 藻類の生活

藻類の内、クロロフィルを持たない一部の藻を除くと、大部分の藻類は光合成による独立栄養の生活をし、生態系の中で生産者の役割を果たしているのは一般の高等植物と同じである。藻類はクロロフィル *a* を持つほか、それぞれの群ごとに特徴的な光合成補助色素をもっている（表-1）。

藻類は光合成によって有機物を生産するが、周囲から窒素、リンその他の多くの栄養素を取り入れて、藻体に必要な物質を作り生命を維持し生長する。このために体内で多くの化学反応が行われるが、そのエネルギーを生み出すために呼吸が行われている。つまり、藻類の生活にとって、光合成、呼吸、栄養素の取り込みなどと環境との関係は非常に重要なことである。

光合成の進行する速度は、藻類にあたる光の強さや波長によって異なる。光合成は二酸化炭素を吸収して酸素を放出するので、光合成速度は放出される酸素の量あるいは吸収される二酸化炭素の量の測定によってわかる。図-1に、一定温度のもとで光の強さの変化に伴い光合成速度がどう変化するかを示した。光が弱いうち

表-1 藻類の主な分類群(門)とその特徴

分類群 (門)	光合成(同化)色素		同化貯蔵物質	鞭毛の有無と位置	産地	よく知られた藻(属)	淡水藻の概数	
	クロロフィル	フィコビリリン					属	種
藍藻植物 <i>Cyanophyta</i>	a	C-フィコシアニン, アロフィコシアニン, C-フィコエリスリ ン	藍藻顆粒(アラニン, アスパラギン酸), ポリグルコース(グ リコーゲン類似)	なし	淡水 汽水 海水 地上	ミクロキスチス(アオコ), ユレモ, アナベナ, ネンジュモ	111	1,300
緑藻植物 <i>Chlorophyta</i>	a, b	なし	デンプン(アミロー ズ, ポリグルコース, アミロペクチン)(あ るものでオイル)	1, 2~8本, 多数 等長先端	淡水 汽水 海水	クロレラ, オオヒゲマワリ, クンシ ョウモ, チリモ, アオミドロ, アミ ミドロ, ヒビミドロ, サヤミドロ, フシマダラ, シヤジクモ	541	7,790
ユーグレナ植物 <i>Euglenophyta</i>	a, b	なし	パラミロン(=β- 1, 3-グルコピラ ミノシド), オイル	1~3(~7)本 先端または先端の 近く	淡水 汽水 海水	ミドリムシ, ファークス, トラケロ モナス	45	930
褐藻植物 <i>Phaeophyta</i>	a, c	なし	ラミナラン(=β-1, 3-グルコピラミノシ ド), マンニトール	2本 不等長側部	淡水(稀) 汽水 海水	コンブ, ワカメ, モズク, ホンダワ ラ, マツモ, アラメ, カジメ	6	6
黄藻植物 <i>Chrysophyta</i>	a, c cを持たない ものもある	なし	クリソラミナラン (=β-1, 3-グ ルコピラミノシド), オイル	1~2本 不等長または等長 先端	淡水 汽水 海水	ヒカリモ, ウログレナ, ミズオ, フ シナシミドロ, フウセンモ, 珪藻類	312	3,350
渦鞭毛藻植物 <i>Pyrrophyta</i>	a, c	なし	デンプン(あるもの でオイル)	2本 1本は後方に 1本は横まき 側部	淡水 汽水 海水	ツノモ, ギムノジニウム, グレノジ ニウム, ペリジニウム	30	230
紅藻植物 <i>Rhodophyta</i>	a dをもつもの もある	R-, C-フィコシ アニン, アロフィコ シアニン, R-, B フィコエリスリン	紅藻デンプン(グリ コーゲン類似)	なし	淡水(少) 汽水 海水	チノリモ, アマノリ, カワモズク, テングサ, ウミゾウメン, フノリ	32	190

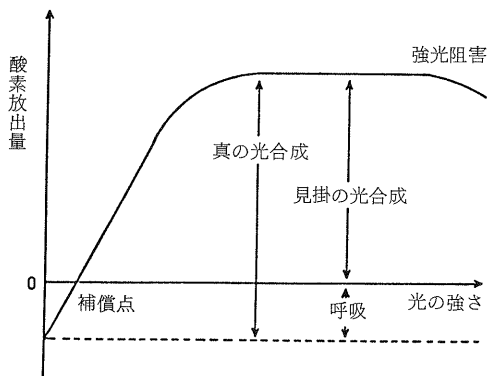


図-1 光の強さと光合成速度

は、光が強くなるにしたがい光合成速度は急速に上がるが、それもだんだんと鈍り、光がある強さになると光合成速度は上限に達する（光合成の飽和）。また、光が非常に弱い場合には呼吸による酸素の消費が光合成による放出を上回る。光合成と呼吸による酸素の出入量が等しくなる光の強さを補償点という。また、水面から深くなるにしたがって光強度は減衰するが、光の強さが補償点となる深さを補償深度という。一般的には相対照度が水面の照度の1%となる深さが補償深度に近いといわれている。一方、光が強くなりすぎると光合成速度がかえって落ちる場合があるが、これを強光阻害という。

光合成の速度は光の強度ほどではないが温度によっても影響をうけ、藻類の種類によってそ

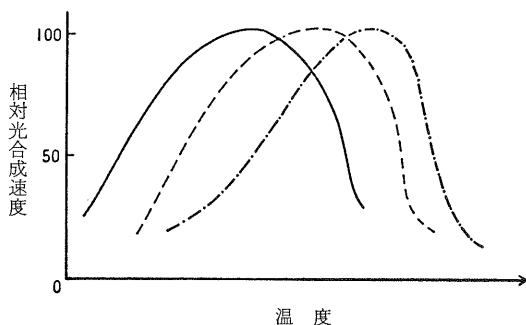


図-2 温度と光合成速度

珪藻(—), 藍藻(---), 緑藻(-.-.)
の一般的な傾向。

れぞれ光合成が最も速く進む最適温度がある。図-2に、個々の種の特性を無視した、珪藻、藍藻、緑藻の一般的な光合成速度と温度の関係を示す。珪藻、藍藻、緑藻の順に適温が高くなっているが、適温を境にする光合成速度の低下は高温側の方が急であることがわかる。図-1からわかるように、呼吸による酸素の消費は光合成による酸素放出量にくらべ非常に少ない。つまり、呼吸により体内で分解される物質量は光合成により作られる物質より非常に少ない。こうして、藻類は生長するが、水田で一般に見られるような体制の簡単なもの（珪藻、アミミドロなど）の生長速度は大変速く、1日で2倍以上になるものもある。

光合成により合成される炭水化物を構成する元素はC, H, Oであるが、藻類はほかに多くの元素を吸収して原形質や細胞壁をつくっている。このうち、大量に必要とするN（窒素）, P（リン）, K（カリ）, Ca（カルシウム）, Mg（マグネシウム）, S（硫黄）などが多量栄養元素で、B（ほう素）, Fe（鉄）, Co（コバルト）, Mn（マンガン）など少量必要とされるものは微量栄養元素と呼ばれる。また、藻類は他の植物と異なり生長に必要なビタミン類を合成することが出来ないものも多い。そのような藻類は他の生物が作り出したビタミン類を吸収して生活している。

以上のような多くの栄養元素の中でも最も重要なものはNとPである。N, P以外の多量栄養元素は水中に普通多く含まれているので藻類の生長に不足することは少ない。NやPは塩の形で水に溶け込んでいるので栄養塩と呼ばれる。藻類によるこれら栄養塩の取り込み速度は一般に非常に速い。藻類の生長には種によって違いはあるが、各種栄養元素が不足すると生長でき

ない。藻類もイネと同様に様々の栄養塩がバランス良く存在することが必要である。

5. 藻類の生殖

生物は新個体を生産し続けることによって種族の維持をしている。新個体を生産することを生殖と呼び、生殖によってできた個体の一生が一世代である。同種の藻類で生殖方法が異なる世代が交互に交代することを世代交代と呼び、世代により体形が異なる場合を異形世代交代（ノリやコンブ）、体形が同じ場合を同形世代交代（アオノリ）という。水田で普通に発生する藻類では世代交代の見られないものが多い。

図-3に基本的な型を示した。

染色体数が単相と複相の両世代の世代交代が行われるものについて、その筋道を説明すると（図-3のC）、複相世代の体には、減数分裂により単相の生殖細胞（遊走子、孢子）が作られる。これらは放出され基盤に付着して発芽し、雌雄が同じかあるいは異なる単相世代の体になる（雌雄同株、雌雄異株）。この単相世代の体

に雌、雄の生殖細胞（配偶子）ができ、それらが接合して（接合子）発芽することにより、再びもとの複相世代の体に戻る。孢子や遊走子を作る体を孢子体、配偶子を作る体を配偶体と呼ぶ。生殖細胞が作られるところが生殖器官で、緑藻のシャジクモ類を除いて単細胞で、孢子嚢、配偶子嚢という。生殖器官以外の細胞は栄養細胞と呼ぶ。藻類の体が単に二分裂したり、体の一部が離れてもと同じ個体に生長することを栄養生殖という。また、栄養生殖や孢子による生殖を無性生殖、配偶子の接合によるものを有性生殖という。配偶子が接合せず、発芽し生長する単為生殖も藻類ではよく見られる。親から生殖を経て次の代の親に戻るまでの一回りを生活環という。

6. 水田の藻類

水田では褐藻類を除くほとんど全ての藻類が発生するが、被害を引き起こす原因となることが多い緑藻類の代表的なものからその特徴を述べる。

(1) アミミドロ *Hydrodictyon reticulatum*

数千個の円柱状の多核細胞（嚢状体）が網目の袋状に連なるシノビウム（定数群体と呼ぶがアミミドロの場合は群体の細胞数は不特定多数である）を形成する。網の一目は4～9個（普通6個）の細胞からなり、3個の細胞により一つの結合部が出来ている。シノビウムの長さは1mに達するものもある。無性生殖は細胞内容が分裂を繰り返して多数の（5,000～20,000）遊走子ができ、これが

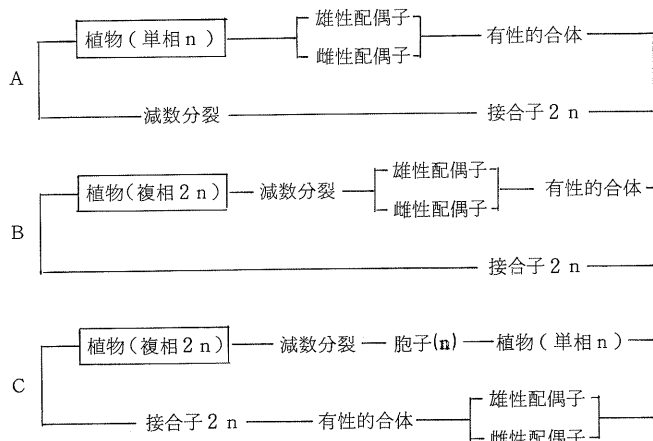


図-3 植物の代表的な生活環

□で囲ったところが植物体で、一つの世代である。Cの型にのみ世代交代がある。水田に出現する藻類の生活環は大部分AかBの型である。

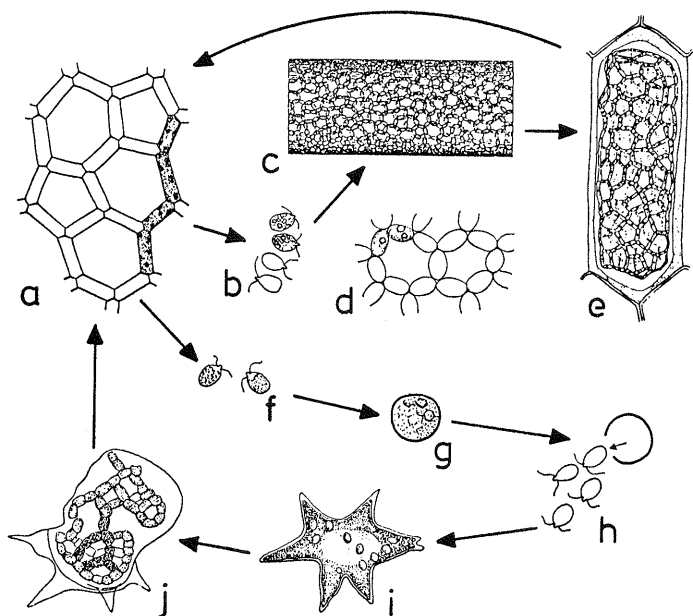


図-4 アミミドロの生活環

a. 網目, 袋状のシノビウム(栄養体)。大きなものではシノビウムの細胞の直径は約 $200\ \mu\text{m}$, 網目の直径は 1cm 以上である。b~d. 栄養体の細胞内容物が分裂して多数の遊走子となり, それが網目状にならぶ。b, d は拡大図。e. 栄養体の中に新しいシノビウムが作られたところ。これが親細胞からぬけ出して新しい大きなシノビウムになる。f. 栄養体の細胞中にできた配偶子。g. 配偶子が接合してできた接合子。h. 一つの接合子に4個の遊走子が作られ, 泳ぎ出る。i. 遊走子それぞれが発芽してポリエドラになる。j. ポリエドラの中身が多数の遊走子となり網目状に結合して若いシノビウムが作られる。これがポリエドラから外に出て, 生長して大きなシノビウムになる。

a → b → c → e → a が無性生殖サイクル, a → f → g → h → i → j → a が有性生殖サイクルである。

微動しながら網状に並ぶことにより, 細胞内に小さな新しいシノビウムができ上がる。これが外に出て各細胞が生長するにつれてシノビウム全体が大きくなる。有性生殖は細胞内に小さな2鞭毛を持つ配偶子ができ, これが接合して接合子を形成する。接合子は休眠後, 減数分裂を行って4個の遊走子を生じ, これは間もなく星型多角形のポリエドラという休眠胞子になる。ポリエドラは, 内容物が分裂を繰り返して多数の遊走子となりこれが網状に結合して新シノビウムになり, ポリエドラから外に出て大きく生長

する(図-4)。アミミドロは, このような, それぞれの細胞の中に新しい群体を形成するという独特の繁殖様式を持つため, 発生後短期間に夥しい量に達することができる。アミミドロの水田での発生(図-5)は5月から6月にかけての年1回の発生が普通であるが, 2回発生する年もある。接合子の形成は6月中旬以降で, その後水田の底に沈んで休眠する。生長適温は $22\sim 25^{\circ}\text{C}$ である。緑藻綱アミミドロ科に属する。この藻は, 大量に増殖するとイネと栄養塩の競合をすることは言うまでもないが, 倒伏や水温低下の原因となる。

(2) アオミドロ属 *Spirogyra*

とホシミドロ属 *Zygnema*

藻体は円柱状細胞が1列に連なった枝分かれの無い糸状体で, 多くのものは発芽初期

に下部から根様系(付着するための糸のような



図-5 水田でのアミミドロの発生

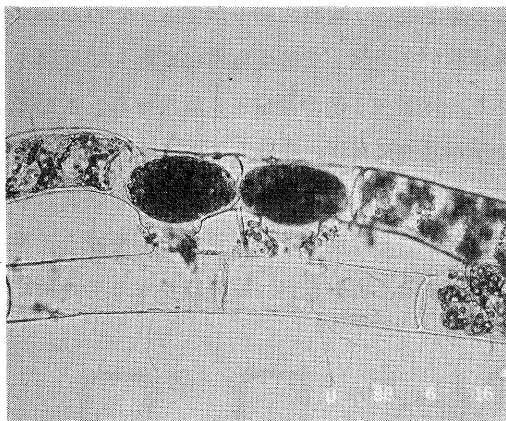


図-6 アオミドロとその接合子（中身の濃い楕円体）

細胞の直径は約30 μmである。

細胞で葉緑体は無い)を出し、基質に付着しているが、生長すると基質から離れて浮遊生活をする。しばしば、大量に発生して、“水中の雲”、“水中の綿”と呼ばれる。主に光の強弱によって気泡ができたり消えたりするのが原因で浮沈を繰り返す。細胞内の葉緑体はピレノイドを持ち、1～数個の螺旋状（アオミドロ、図-6）、星状（ホシミドロ）などその形は属を分ける特徴の一つとなる。無性生殖は、細胞の横方向の2分裂を繰り返すことにより糸状体を伸ばす。根様系細胞を除き全ての細胞が分裂できる。また、隔壁部分で糸状体がちぎれることによる分裂生殖や、細胞膜が肥厚して原形質を包むことによる厚膜胞子の形成もある。厚膜胞子は乾燥や低温等の生育不適状態に耐えた後に発芽する。有性生殖は、2本の糸状体が並行し互いに突起を出し、その先端が触れるとその部分の細胞膜が溶けてつながり、接合管を形成する。連絡のできた細胞内容物全部がそれぞれ配偶子となり、接合管内かあるいは、いずれかの元の細胞内で合一する、二つの方法が見られ、種を分ける特徴の一つとなっている（図-6）。接合子は一

定期間休眠して後発芽する。この仲間では、鞭毛を持つ細胞は一切見られない。アオミドロの水田での発生は普通年2回で水温18～23℃の時に多く、アミミドロと混生するか、あるいはアミミドロが繁殖している下側によく見られる。アミミドロの下側に多いことから、生長適温は前記の水温より2～3℃低い可能性が指摘されている。（生長に適した光強度もアミミドロより低い？）緑藻綱ホシミドロ科に属する。

(3) ヒビミドロ属 *Ulothrix*

藻体は多数の円柱状細胞が1列に並んだ枝分かれのない糸状体で、仮根状の根様系細胞を持つ。葉緑体は薄く、細胞壁に密着してリング状に配列している（図-7）。無性生殖は横方向の2分裂で基部の根様系細胞を除いて全て分裂できる。アオミドロと同様に分裂生殖も行う。細胞中に1個から32個の遊走子を形成し（4鞭毛）、母細胞から放出されて、あるいは母細胞中に留まって発芽する。厚膜胞子も作られる。有性生殖は、2鞭毛を持った配偶子が（遊走子

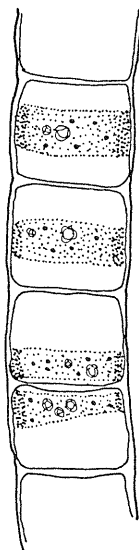


図-7 ヒビミドロ属の一種 *Ulothrix zonata*

細胞の直径は20～70 μmである。

より小さい)形成され母細胞から放出されたあとと合一し、接合子となり、休眠後発芽しもとの糸状体になる。配偶子の単為生殖も見られる。水田でのヒビミドロの発生は年2~3回であるが、生育適温はアオミドロより低く15~20℃とされている。緑藻綱ヒビミドロ科に属する。アミミドロ、アオミドロ、ホシミドロとは異なり付着して生活する傾向が強いようである。

(4) サヤミドロ属 *Oedogonium*

藻体の概観はヒビミドロやアオミドロと似ているが、葉緑体が網目状であることと、細胞の端に頂帽と呼ばれる構造があることで区別できる。頂帽というのは、この仲間独特の次のような細胞分裂によって出来上がる。細胞内で核が分裂したのち細胞膜は内部に環状のたるみを生じ、次に細胞壁はこの部分で横に切断される。それとともに環状の弛みは伸長して新しい側膜となり、2個の娘核の間にできた隔膜によって新しい細胞ができ生長する。このため、細胞の上部には古い細胞壁の残りが重なって頂帽が形成されることになる(図-8)。無性生殖は、分裂生殖のほか、遊走子の形成がある。遊走子は細胞内に1個作られ、細胞壁の上部が破れることにより粘質に包まれて外に出、遊泳後基物に付着して発芽する。遊走子はその前端に多数の等長の鞭毛を環状につけた独特のものである。有性生殖は基本的には運動性を有する雄配偶子(精子または精虫、遊走子よりは小さい)と卵によるが、その過程には幾つかの型が見られる。複雑なものでは次のように行われる。糸状体は雌雄異株で、雄株に雄性胞子が作られ、これが泳ぎだして雌株の卵を持つ細胞の近くに付着し発芽して1~3個細胞の小糸状体になり

この(上端の)細胞に精子ができ、これが卵に泳ぎ着いて受精した後受精卵は成熟して厚膜を作り、休眠後4個の遊走子を放出する。この遊走子が基物に付着、発芽してもとの糸状体となる(図-8)。水田では湛水中よりも表面がやや湿っている程度のときに土壌表面を被うように繁殖することが多い。緑藻綱サヤミドロ科に属する。

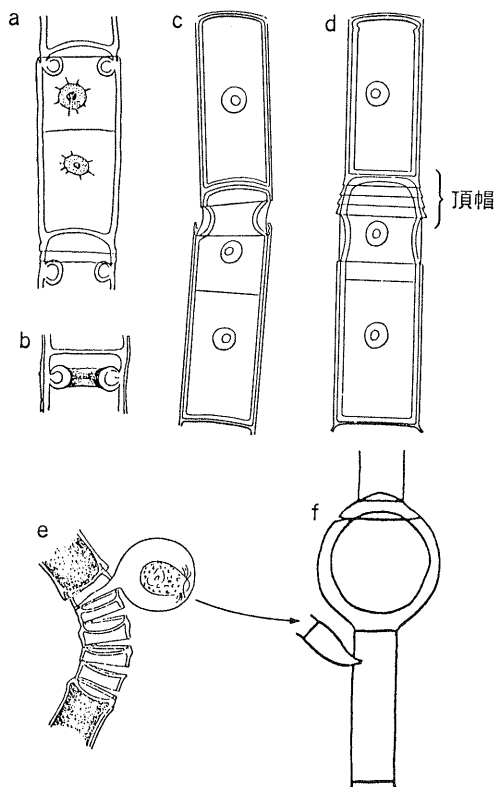


図-8 サヤミドロの分裂と有性生殖過程

a~d. 細胞分裂に際し、細胞端に弛みを生じ、頂帽が形成される。e. 雄の糸状体から雄性胞子(多数の鞭毛を持つ)が泳ぎ出す。f. 雄性胞子が雌の糸状体の生卵器(上方の大きい大きな細胞)の近くに付着し、発芽して小さな糸状体を作る。この糸状体の先端細胞に精子が作られ、卵まで泳ぎ受精する。受精受精卵からは遊走子が放出され、発芽して元の糸状体になる。糸状体の直径は10~30μmのものが多い。