

気生藻の分類と生態 (1) — 講義編 —

半田信司

日本藻類学会第41回大会において企画されたワークショップⅡ「クロレラと気生藻の魅力 — 採集・観察から分類・バイオマス生産」では、2017年3月25日に講義編が、翌日に実習編が行われた。講義編「気生藻の分類と生態」では、気生藻の持つ魅力を5つの項目に分けて紹介した。

その1 ～藻類の陸上への進出とフラグモプラスト～

樹皮や岩上など、陸上の気生環境に生育する気生藻の持つ最大の魅力は、植物の陸上への進出に絡んでいるところにある。植物がいつ、どのように陸上に進出したかは定かではないが、陸上植物の起源が藻類の車軸藻植物にあることは、大方の見解として一致しており (Lewis & McCourt 2004), 気生藻である *Klebsormidium* クレブソルミジウム属は、この車軸藻植物に含まれる。陸上で生活するための重要な要素に、細胞間の連絡のための原形質連絡の獲得、つまり、フラグモプラスト (隔膜形成体) がある。車軸藻植物の進化におけるフラグモプラストの獲得は、クレブソルミジウムが分岐した後であり、クレブソルミジウムには原形質連絡がない。車軸藻植物の中で最も初期に分岐したクレブソルミジウムが立体的な体制を得るに至らず、糸状体のままで陸上に住んでいるのは、原形質連絡を持たないためなのだろうか。

スミレモ類はアオサ藻綱の中で唯一、原形質連絡を持つ分類群である。海産種を主体とするアオサ藻綱の中で、スミレモ類だけが陸上に進出したことは、原形質連絡が陸上生活において重要であることの根拠でもあり、実際スミレモ類は分岐した糸状体を空間に伸ばす立体的な構造を持っている。ただし、それ以上の組織の分化を生じることなく、陸上植物のような複雑な体制への進化には至っていない。気生藻とフ

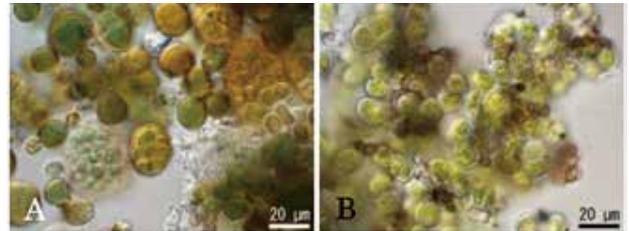


図1. A: ブロック塀の藍藻群落にみられる様々な藍藻類, B: *Apatococcus lobatus* アパトコックスと菌類 (小粒状の濃く写っている部分) が混在している群落.

ラグモプラスト獲得にまつわる疑問は、気生藻研究の大きなテーマといえる。

その2 ～いつでもどこでも気生藻～

身近な気生藻の群落を表1に示す。市街地でよくみられる気生藻群落の構成は、半田 (2002) で紹介したが、表1はその後の分類、系統学的研究に基づいた種名の修正を加えたものである。

ブロック塀やコンクリートの黒っぽい汚れは、たいていは藍藻 (シアノバクテリア) の群落である。糸状性の *Hassalia* が優占することが多いが、*Scytonema* の群落や、多糖質の粘質を持つクロオコックス目の多様な種からなる群落が形成されることもある (図1-A)。

川沿いのガードレールや公園の看板など、湿度の高い環境では、塗装された金属表面にクロレラ群落がみられる場合が多い。主な構成種は、*Chlorella luteoviridis* とされていた種で、本種は現在 *Heterochlorella* に移されている。また、顕微鏡観

表1 市街地で見られる主な気生藻の群落とその特徴

群落の種類	主な構成種	付着基物の例	色・概観
ハッサリア群落	<i>Hassalia byssoidea</i>	コンクリート, ブロック塀	黒褐色・布状, 膜状
クロレラ群落	<i>Chloroidium ellipsoideum</i> <i>Heterochlorella luteoviridis</i> <i>Heveochlorella hainangensis</i>	金属 (ガードレール等)	緑色・粉状
アパトコックス群落	<i>Apatococcus lobatus</i>	木材, 金属	薄い緑色・粉状
クレブソルミジウム群落	<i>Klebsormidium flaccidum</i>	コンクリート, ブロック塀	緑色・布状, 膜状
クレブソルミジウム—	<i>Klebsormidium crenulatum</i>	樹皮 (サクラ等)	やや濃い緑色・カーペット状
エリプトクロリス群落	<i>Elliptochloris subsphaerica</i>		

(半田 2002 を改変)

察では区別が困難な、近縁種の *Heveochlorella hainangensis* が混在していることも多い。なお、クロレラ群落の構成種である *Chlorella ellipsoidea* も、現在は *Chloroidium ellipsoideum* のシノニムとなっている。

Apatococcus lobatus アパトコックスは、陸上の様々な環境にみられる気生藻の最も代表的な種で、市街地では街路樹の添え木や板塀など、木材に単一種からなる群落を形成する。この群落には菌類が共存 (図 1-B) している場合が多く、地衣類との関連が示唆されるが、これに関しては次の項で述べる。

前項にも取り上げたクレブソルミジウムは、分類学的にも疑問や興味が尽きない分類群である。コンクリート壁などで降雨時に水が流れ落ちる部分や、樋からの雨水の流出部にみられる緑色のコロニーは、ほぼクレブソルミジウムと違って間違いない。古くは水生の *Klebsormidium klebsii* に対し、気生環境にみられるものは、タイプ種でもある *K. flaccidum* と同定されるのが一般的であった。Lokhorst (1996) により分類体系が再構築され、その後の遺伝子による分類系統学的研究により、クレブソルミジウムの種多様性が判明しつつある (Škaloud *et al.* 2014, Mikhailyuk *et al.* 2015) が、種レベルでの同定は難しく、過去の同定については再確認の必要性がある。ゲノム解析にも用いられるなど、研究材料としても多く利用されている NIES-2285 株が、DNA データも含めた分類学的再検討により *K. flaccidum* から *K. nitens* に改められた事例もある。なお、ソメイヨシノをはじめとした、街路樹の樹皮に群落を形成する種は、半田 (2002) では *K. flaccidum* としていたが、形態的にみて *K. crenulatum* であることが多い。

市街地を離れ野山を訪れると、気生藻の主役はスミレモ類に移り、樹皮、岩上、葉上などに多様な種がみられる。目視で容易に観察できる代表的なスミレモの群落は、石灰岩やコンクリート製の構造物に付着する橙色の *Trentepohlia aurea* コガネスミレモ、法面や岩上、樹皮上に蕨状のコロニーを形成する *T. arborum* ミノスミレモ、スギなどの常緑針葉樹の樹皮を緑茶色に覆う *Trentepohlia* sp. ピロードスミレモ、樹皮や岩上、塀などに赤茶色のサビのように付着する *Trentepohlia umbrina* サビスミレモなどで、葉のクチクラ層内に寄生する *Cephaleuros* ケファレウロス属も目にする事が多い。

その3 ~地衣類の共生藻との関係は?~

地衣類の共生藻の分類学的研究は、Ahmadjian (1959) 以来、断片的に進められ、近年では遺伝子レベルでの研究も少なくない (Tibell 2001, Sanders *et al.* 2016)。しかし、共生藻が種レベルで明らかになっているのは、*Trebouxia* トレボキシア属とその近縁種を除いては限定的で、また、気生藻との関係について言及されることも少ない。地衣類の共生藻が自由生活の状態では群落を形成するのは、スミレモ類の一部に限られ、一方で、気生藻として代表的な種は地衣類の共生藻にはなっていない。気生藻と地衣類の共生藻には、大きな隔たりがあるようにも見える。

地衣類の成り立ちとして、もともと陸上に進出し多様化し

た藻類が菌類と出会って地衣類となったとすると、共生藻の祖先は陸上で自由生活をしていたはずである。しかし、共生藻が自由生活種としては繁栄していないということは、共生藻は、菌類と共生関係を作りつつ陸上に進出してきたとも推察される。

ただし、気生藻群落の構成種を培養などにより詳しく調べると、トレボキシアなどの地衣類の共生藻として報告されている多くの種が観察される。これらが自由生活をしているのかどうかは不明だが、気生藻の群落が、地衣となる菌類が共生藻を得るためのプールとしての役割を果たしていることは確かだろう。また、大気中に含まれる藻類を、降雪から分離培養して調べた結果においても、地衣共生藻の出現率は比較的高い (半田ら 2007)。地衣類は、共生藻の供給源を陸上や大気中に幅広く持っている。

アパトコックスの群落に共存する菌類の形態は、どれも類似している。この菌類が同一種であり、アパトコックスとの何らかの共生関係があるとすれば、地衣類に近い状態ともいえる。菌類が混在したアパトコックスの群落が、新たな地衣類が生まれる初期段階なのか、アパトコックスが菌類からの共生の誘いを押しのけつつ、自由生活を保っているのか、地衣類の成り立ちを考えるうえで興味ある題材でもある。

その4 ~トレボウクシア藻綱の多様性と系統~

トレボウクシア (トレボキシア) 藻綱は、Friedl (1995) により鞭毛装置や細胞分裂様式の特徴から新たに提唱された、気生藻や地衣類の共生藻が主体となる分類群である。ここでは、トレボウクシア藻綱の中で *Prasiola* クレードを構成するカワノリ科に着目し、その形態や体制の多様性に関する話題を提供する。

水生のカワノリは肉眼的な葉状体を形成するが、同じ科に含まれる *Stichococcus* スチココックス属は、単細胞または一時的に糸状体を形成するだけの単純な形態である。カワノリ科では、この単細胞から葉状体に至る途中段階の構造として、さまざまな体制を持つものがある。*Diplosphaera* は立体的な細胞塊を、*Prasiolopsis* は柔組織を、*Rosenvingiella* は多細胞の紐状構造を形成する。このような多細胞化のメカニズムに関しては、娘細胞同士の解離の遅延など、細胞分裂の側面からの研究も進められている (Yamamoto *et al.* 2016)。また、*Pseudomarvania* は出芽に似た2分裂を行うが (Handa *et al.* 2003)、その結果異なる大きさの2つの細胞が生じるため、細胞が分化するきっかけを匂わせている。

その5 ~大気による拡散~

大気中には様々な粒子が浮遊しており、藻類も藍藻類、緑藻類を主体に普通にみられる。これらは気中藻類 (airborne algae) と呼ばれ、地域差、時間や季節による変動などについても調べられている (Sharma *et al.* 2006)。しかし、種レベルで同定された研究は少なく、気中藻類の実態は明らかではない。降雪に含まれる緑藻類について単離培養による種レベルでの

調査を行ったところ(半田ら 2007), 培地上に現れたコロニーは, トレボウクシア藻綱に属する種がほとんどであり, 中でもアパトコックスが最も多く出現した。また, クレブソルミジウムの出現頻度も高く, 気中藻類が気生藻を主体とすることが確かめられた。さらに, 地衣類の共生藻の出現頻度も高かった。

この研究の後, 気中藻類の季節変化や時間的変動などの調査を進めており, 降雪, 降雨の初期に高濃度であること, 調査回ごとの差は大きい種構成は類似していること, アパトコックスの出現率が高いことなどが確認されつつある。また, 調査によって特異的に出現する種がみられることも興味深い。あるとき, 遭遇した藪(あられ)を調べたところ, 何と珪藻の *Eunotia* が高濃度にみられた。珪藻の中には気生藻となっている種もいくつかあり, *Eunotia* も数種が報告されているが, その時の藪に含まれていたものは, 水際のコケなどの付着性種に類似していた。藪が降ったのは市街地で, 近くにそのような環境はみられない。竜巻などの突発的な現象で巻き上げられたものが, 遠くから飛来してきたのだろうか。気中藻類は, 地球規模での藻類の挙動に思いをはせることのできる壮大なテーマでもある。

引用文献

- Ahmadjian, V. 1959. The taxonomy and physiology of lichen algae and problems of lichen synthesis Ph.D. Dissertation. Harvard University, Cambridge, MA.
- Friedl, T. 1995. Inferring taxonomic positions and testing genus level assignments in coccoid green lichen algae: a phylogenetic analysis of 18S ribosomal RNA sequences from *Dictyochloropsis reticulata* and from members of the genus *Myrmecia* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae cl. nov.). J. Phycol. 31: 632–639.
- 半田信司 2002. 気生藻類: 堀輝三・大野正夫・堀口健雄編. 21世紀初頭の藻学の現況. 日本藻類学会. 山形, pp. 81–84.
- Handa, S., Nakahara, M., Tsubota, H., Deguchi, H. & Nakano, T. 2003. A new aerial alga, *Stichococcus ampulliformis* sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) from Japan. Phycol. Res. 51: 203–210.
- 半田信司・大村嘉人・中野武登・中原・坪田美保 2007. 降雪に含まれる大気中の微細緑藻類. *Hikobia* 15: 109–120.
- Lewis, L. A. & McCourt, R. M. 2004. Green algae and the origin of land plants. *Am. J. Bot.* 91: 1535–1556.
- Lokhorst, G. M. 1996. Comparative taxonomic studies on the genus *Klebsormidium* (Charophyceae) in Europe. –Cryptogamic Studies Vol. 5. Gustav Fischer, Stuttgart. 132pp.
- Mikhailuyk, T. I., Glaser, K., Holzinger, A. & Karsten, U. 2015. Biodiversity of *Klebsormidium* (Streptophyta) from Alpine biological soil crusts (Alps, Tyrol, Austria, and Italy). J. Phycol. 51: 750–767.
- Sanders, W.B., Pérez-Ortega, S., Nelsen, M. P., Lücking, R. & de Los Ríos, A. 2016. *Heveochlorella* (Trebouxiophyceae): A little-known genus of unicellular green algae outside the Trebouxiiales emerges unexpectedly as a major clade of lichen photobionts in foliicolous communities. J. Phycol. 52: 840–853
- Sharma, N. K., Singh, S. & Rai, A. K. 2006. Diversity and seasonal variation of viable algal particles in the atmosphere of a subtropical city in India. *Environ. Res.* 102: 252–259.
- Škaloud P., Lukešová, A., Malavasi, V., Ryšánek, D., Hřčková, K. & Rindi, F. 2014. Molecular evidence for the polyphyletic origin of low pH adaptation in the genus *Klebsormidium* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta). *Plant Ecol. Evol.* 147: 333–45.
- Tibell, L. 2001. Photobiont association and molecular phylogeny of the lichen genus *Chaenotheca*. *Bryologist* 104: 191–198.
- Yamamoto, M., Handa, S., Kawachi, K., Miyamura, S., Nagumo, T., Hirata, A., & Kawano, S. 2016. Mother Cell Wall Cleavage during Filament Formation in *Stichococcus bacillaris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *Cytologia* 81: 35–39.

(広島県環境保健協会)

気生藻の分類と生態 (2) —実習編— 半田信司

日本藻類学会第41回大会において企画されたワークショップII「クロレラと気生藻の魅力—採集・観察から分類・バイオマス生産」の実習編は, 3月26日に高知大学朝倉キャンパスとその周辺で行われた。参加者は, 講師, スタッフ含め26名で, 実際に野外で気生藻のサンプルを採取するとともに, 実験室での観察および培養の最初の段階である, 寒天培地への植え付け作業を行った。本稿では, 実習編の様子や成果を紹介する。

高知大学朝倉キャンパス

まずは, 学会会場となった高知大学朝倉キャンパス内での採集で, 身近な場所で気生藻がみられることを実感してもらうための企画でもある。正門を入るとすぐに朝倉キャンパスのシンボルともいえるワシントンヤシの並木がある。幹には

地衣類もついており, 茶色くなった部分もみられる。優占種は, トレボウクシア藻綱の *Elliptochloris* であった。また, 幹の下部では, スギの樹皮などによくみられるピロードスミレモが生育していた。

ソメイヨシノの樹皮で確認されたクレブソルミジウムは, 大型の *Klebsormidium crenulatum* で, ルーペでもはっきりと密生した糸状体が観察できる(図1-A)。また, 街路樹などの添え木が緑色になっている場合, たいていはアパトコックス群落であるが, キャンパス内でみられた添え木には, 子が器が密生した地衣類が生育していた。もしやアパトコックスを共生藻に持つ地衣の発見かと興奮したが, 培養を進めると共生藻は *Pseudococcomyxa simplex* プセウドココミクサのようである。