

た動物類の施肥を実用化させるためにも多くの研究課題があろうと考えられる。

気生藻類および土壌藻類綜述 I***

広瀬弘幸*・秋山 優**

H. HIROSE and M. AKIYAMA: A Review of Aerial and Soil Algae I

Introductory

藻類をその生態的な面から、海水中に生育する海藻 marine algae と陸水中に生育する淡水藻 fresh-water algae とに分けて扱うことは、研究の方法の上からも、また材料としてのまとまりの上からも極めて便利な分け方であることはいうまでもない。しかし一般に海藻という概念の中には、海産のすべての藻類、たとえば珪藻類のようなプランクトンまでを含めている場合は案外少なく、むしろこのようなものは浮遊生物学として扱われている場合が多く、また研究の方法の上からもその方が便利ことが多い。同じようなことは淡水藻という場合にもあり、特に気生藻 aerial algae あるいは土壌藻 soil algae とよばれているものの中には、淡水藻の研究の一部として扱われているものもあるが、また一方では土壌微生物学の一部として、農学あるいは生態学の見地から研究されている場合も多い。最近特に土壌中の藻類についての研究が進められ、Chlorococcales あるいは Chlorosphaerales などに関する分類学的新事実が明かにされつつあるが、また土壌中の藻類相はその複雑さや種類数の上などからも、海水や淡水のフロラに匹敵する程の、見逃すことのできない藻類フロラのひとつであることが認められるようになってきた。

本邦における気生藻および土壌藻の分類学的研究は極めて少なく、その大部分が未知である。筆者等は、この数年来土壌藻および気生藻についての

* 神戸大学理学部生物学教室

** 島根大学文理学部生物学教室

*** 本研究の一部は文部省総合科学研究課題番号 4084 による。

The Bulletin of Japanese Society of Phycology Vol. XIV. No. 1, April 1966

調査を行なっているが、今後の研究の一資料として、この方面の研究の歴史と、従来知られているこれらの藻類について紹介をしたい。

Historical Sketch

今日我々のよく知っている、比較的大形の幾つかの気生藻および土壤藻については、すでに19世紀初期から多くの藻類研究者によって注目されていた。特にスミレモ科 *Trentepohliaceae* については MARTIUS, C. (1817) によるスミレモ属 *Trentepohlia* の設立 (*Byssus aurea* LINNAEUS, 1753 により) に始まるが、AGARDH, C. A. (1824) も今日、同属の synonym として知られる *Chroolepus* 属の設定をしている。その後、HILDENBRANDT, F. (1861); GOBI, C. (1872); HANSGIRG, A. (1887) 等が、いずれも *Trentepohlia* 属の分類、生活史(遊走子形成)などについてみている。また、同じ科の *Phycopeltis* については、MILLARDET, A. (1870) が (*Phyllactidium* KUETZING, 1849 はその一部だけが該当する) また *Cephaleuros* については KUNTZE, O. (1827) をはじめとして HARIOT, P. (1889); KARSTEN, G. (1891) および SCHMIDLE, W. (1897) 等によりつぎつぎに新知見が加えられた。特に SCHMIDLE が《Baumalgen》という言葉を用いているのは興味深い。気生藻の代表である *Trentepohlia* のモノグラフについては、すでに HARIOT (1889) によりまとめられたが、その後20世紀初期になってからの幾つかの種の新知見および、PRINTZ, H. (1921) および PALM, B. (1934) による新属の設定などさらにその発展を見、一応この科に関する現代的な体系をもったモノグラフが PRINTZ (1937) によって完成され、ひとつの頂点に達したものといえよう。

スミレモ科以外の肉眼的な藻類、特に多数の藍藻類、フシナンミドロ科、フウセンモ属、あるいは *Zygonium* など幾つかの terrestrial (土表生)なものについても、その大部分は同じように19世紀初期から淡水藻の研究者によりとりあげられてはいたものの、このような生育の状態については、大部分淡水藻の unusual な場合として考えられていたようであり、また、土壤系区が、今日我々が考える程の大きな藻類相を包含するような可能性に気付いてはいなかったものと思われる。

気生藻 aerial algae あるいは土壤藻 soil algae という新しい生態的特性をもった概念、およびこれと関連したこれら藻類の生育環境としての土壤系区という概念が浮彫にされたのは今紀初頭に入ってからである。FRITSCH, F.

E. (1907) によるセイロンの気生藻および淡水藻の研究, ESMARCH, F. (1910, 1911) によるアフリカの土壤藻の研究およびこれにつづく PETERSEN, J. B. (1915) によるデンマークの気生藻の研究などによって, 予想以上に多くの藻類が好氣的条件下に生育の可能性のあることが示唆された。また土壤中には, その表層部に肉眼的なコロニーを形成するような *terrestrial algae* のほかに, いわば *soil algal plankton* として土壤中に分散している *subterraneous algae* が存在していることが MOORE, G. T. と CARTER, N. (1919) および BRISTOL, B. M. (1920) 等の培養による土壤中からの藻類の抽出により示唆された。これらの研究が今日の気生藻および土壤藻研究へのひとつの大きな端緒となったことはいうまでもない。BRISTOL の研究では, 最も簡単な水培養 *water culture* による土壤サンプル 44 から, 藍藻類として *Phormidium*, *Nostoc*, *Nodularia*, *Anabaena* などに所属する 22 種, 珪藻類として *Navicula*, *Nitschia* など 16 種, 緑藻類として *Chlamydomonas*, *Coccomyxa*, *Trochiscia* など 15 種, 黄緑色藻として *Vaucheria*, *Bumilleria* など 4 種, 総計 57 種について分類学および生態的な記載がなされている。その後 FRITSCH (1922) は土表生藻類の生態について, また HOWLAND, L. J. (1929) なども特に湿度条件を中心にこれらの藻類の生態について観察している。一方気生藻および土壤藻フロラの調査については, PRINTZ (1921, 1936) による南アフリカの *スミレモ科藻類* のモノグラフの作成, MOORE と CARTER (1926) により *Missouri* 植物園の土壤藻の調査, さらに GHOSE, S. L. (1927) によるラングーン の気生藻 (主に藍藻) およびこれにつづく PETERSEN (1928) のアイスランドの気生藻の研究がみられる。また, この頃に出版された WEST, G. S. と FRITSCH (1927) の名著《*A Treatise on the British Freshwater Algae*》の中でも随所に土壤中に生育するものについてはノートが付してあり, その後の研究へのひとつの大きな注意を促している。このことは, 特に 1930 年代から 1940 年代にかけて, 各国でこの方面の研究が次第に発展したことも考え合せると, 非常に意義深く感ぜられる。

1930 年代に入ってからこの方面の研究の進展には著しいものがみられる。PETERSEN (1931) による Hammer Bakker の藻類植生に関する研究では, 藍藻類として *Synechococcus*, *Stigonema*, *Anabaena*, *Phormidium*, *Plectonema*, *Scytonema* など 8 種, 珪藻類として *Tabellaria*, *Fragilaria*, *Synedra*, *Eunotia* など 60 種, 緑虫類 1 種, 緑藻類としては *Closterium*, *Cos-*

marium, *Cylindrocystis* をはじめとした接合藻目の他に *Chlamydomonas*, *Gloeocystis*, *Chlorococcum*, *Dictyosphaerium*, *Geminella*, *Hormidium* など46種、黄緑色藻として *Botrydiopsis*, *Bumilleria*, *Characiopsis*, *Monodus* など7種、総計121種について記載報告している。この中でも特に *Dictyosphaerium minutum* PETERSEN, *Geminella terricola* PETERSEN をそれぞれ新種として記載したほか *Characiopsis* の2種の出現は特筆すべきものである。これにひきつづき PETERSEN (1932) は *Chlamydomonas fusiformis* PETERSEN, *Dictyococcus irregularis* PETERSEN など5新種の記載をしている。同年 IYENGAR, M. O. P. (1932) による、インドの土壌からの *Fritschiella tuberosa* IYENGAR の発見は、これまでと異なり、形態的にも極めて土壌環境に適応した藻類の存在を示すものとして重要である。さらに NAYAL, A. A. (1935) はエジプトから Chaetophorales に所属する *Oliveria terrestris* NAYAL および *Pseudoleptosira calcarea* NAYAL の2新種を記載した。また BOLD, H. C. (1931, 1933) は生活史および細胞学的な面から *Chlorococcum* や *Protosiphon* などを研究している(その後 BOLD, H. C. および STARR, R. C. 達の研究成果が、藻類の純粋培養の面からさらに発展された)。一方土壌藻フロアの調査として、GISTL, R. (1932, 1933) や LOWE, C. W. と MOYSE, A. V. (1934) による Manitoba の土壌藻、MOORE と CARTER (1936) の Missouri 植物園の土壌藻の研究などの他に、PETERSEN (1935) による土壌藻の総説的な論文や、この他 FEHER, D. (1936); GOLLERBACH, M. M. (1936); BISWAS, K. P. (1936); RANDHAWA, M. S. (1939) などが土壌藻の生態や、*Oedocladium* の新種の記載、*Fritschiella* の cyst 形成などについて報告している。また TIFFANY, L. H. (1937) のサヤミドロ科のモノグラフには *Oedocladium* については、それまでに知られた5種が記載されている。

1940年代の研究もその大部分が、土壌藻フロアの研究、生態学的な研究およびいくつかの新種を記載した分類学的な研究で RANDHAWA (1940, 1941) のヒマラヤ産 *Oedocladium* に関する研究、SINGH, R. N. (1941) による *Fritschiella tuberosa* IYENGAR の生活史の研究などがある。また JOHN, R. P. (1942) およびこれにひきつづいて FRITSCH と JOHN (1942) によって英国産の土壌藻類の生態学的ならびに分類学的研究が行なわれ、緑藻類として *Chlamydomonas subangulosa* FRITSCH et JOHN をはじめとして *Chlamydomonas* 属中6新種および *Carteria arenicola* FRITSCH et JOHN, *C. acidicola*

FRITSCH et JOHN, *Dictyosphaerium terrestre* FRITSCH et JOHN, *Fernandiella alpina* CHOD. var. *semiglobosa* FRITSCH et JOHN, *Interfilum paradoxum* CHOD. et TOPARI var. *reticulatum* FRITSCH et JOHN などが記載されているほか、多数の黄緑色藻類、珪藻類、藍藻類、紅藻類などについて述べている。なほ、未同定ではあるが黄色べん毛藻に所属する3種の藻類についての記載もあり、この類の出現の可能性を示唆している。その後 FRITSCH (1942) は気生藻の1新属を設立し *Chrooderma endophytica* FRITSCH を記載報告している。さらに HUSTEDT, F. (1941); LUND, J. W. G. (1945-1947) および BRENDE-MUEHL, I. (1949) は北西ドイツあるいはイギリスの土壤中の珪藻類について、また FEHER, D. (1948) は土壤藻類の地理的分布について報告した。

ところで、この頃までの研究についてみると、その方法は簡単な水培養あるいは寒天培養基による粗培養(混合培養)を主体としたものであったが、近年になってからは、細菌学的方法が次第にとり入れられるようになり、いわゆる単藻無菌培養 *bacteria-free uni-algal culture* が行なわれるようになり、多くの藻類が、土壤から抽出分離され、さらに保存されるようになった。このことは土壤藻類の研究の上で極めて大きな成果をもたらした。この意味で BEIJERINCK, M. W. (1890, 1893) 以来、CHODAT, R. (1900, 1903) や BOLD (1942) 等による藻類の純粋培養に関する数多くの業績の集大成ともいべき PRINGSHEIM, E. G. (1946) による《Pure Culture of Algae》はその後の土壤藻類の研究に欠くことのできない礎となっている。

1950年以來今日に到る研究のひとつには、純粋培養を基礎とした、個々の藻類の生活史の研究、あるいは生殖細胞レベルでの分類形質の吟味などの詳細な研究が行なわれるようになった。MITRA, A. K. (1950) はインドの土壤から新属新種として *Chlorenomala palmelloides* MITRA を、また新種として *Chlorogloea fritschii* MITRA を記載報告し、またインドの土壤藻フロアの調査(1951)を行なっている。また、BROOK, A. J. (1952, 1956) は *Fritschiella tuberosa* IYENGAR のアフリカにおける分布と生態について報告している。HERNDON, W. R. (1954) は Jamaica 産の土壤中の緑藻について、また STARR, R. C. (1955) は Chlorococcales 中の遊走子を形成するグループについての詳細な分類学的研究を行なっている。STARR によるこの研究は、純粋培養により分離された材料を基にして *Chlorococcum* 属およびこれに類似した単細胞球形で遊走子を形成するいくつかの藻類の形質の徹底的な吟味であり、特に

遊走子の形態, その形成法, 色素体の構造, ピレノイドの状態などが詳細に追究されている。その結果, 従来報告されている大部分の *Chlorococcum* 属の種がいわゆる Species inquirendae として考えられ, 確実に種間形質の差異が確認され得るものとしては, *C. wimmeri* RABENH., *C. vacuolatum* STARR, *C. minutum* STARR, *C. oleofaciens* TRAINOR et BOLD, *C. hypnosporum* STARR, *C. echinozygotum* STARR, *C. multinucleatum* STARR, *C. macrostigmatum* STARR, *C. infusionum* STARR だけが認められている。このほか *Radiosphaera*, *Dictyococcus*, *Bracteacoccus*, *Dictyochloris*, *Trebouxia*, *Nautococcus*, *Planktosphaeria* の各属について吟味が加えられ, 土壌産の2新属が設立され, *Spongiochloris spongiosa* STARR, *S. excentrica* STARR および淡水産の *Neochloris aquatica* STARR が記載された (*Neochloris* については後に HERNDON (1958) により土壌産の種が発見されている)。このような純粋培養による研究で, HERNDON (1958 a, b) は Jamaica 産の土壌から Chlorococcales に所属する新種 *Chlorococcum diplobiontum* HERNDON, *Neochloris terrestris* HERNDON, *N. gelatinosa* HERNDON, *Radiosphaera minuta* HERNDON, *Planktosphaeria botryoides* HERNDON, Chlorosphaeraceae に所属する *Chlorosarcinopsis minor* (GERN.) HERNDON, *C. dissociata* HERNDON, *Chlorosphaeropsis alveolata* HERNDON を記載報告すると共に, Chlorosphaerales 設定の必要性について言及している。この他 DEADSON, T. R. (1959) は Alabama の土壌から *Spongoicoccum tetrasporum* DEADSON, *S. alabamense* DEADSON, *Chlorosarcina stigmatica* DEADSON を報告し, TRAINOR, F. R. と McLEAN, R. J. (1964) は *Spongiochloris typica* TRAINOR et McLEAN を新種として記載報告している。また STARR (1960) による《The Culture Collection of Algae at Indiana University》に載せられた約 750 株もの純培養(幾つかのものは bacteria-free ではない)は極めて興味深いものがある。一方最近, macro-flora を対象とした研究, あるいは粗培養による micro-flora の調査が各地で行なわれ, CRIBB, A. B. (1956, 1958) は濠洲の土壌藻フロラおよび Papua 島のスミレモ科植物の調査を行ない, BRUNEL, J. (1959) もスミレモ科の1種について報告し, DURRELL, L. W. (1959) は Colorado の, GORI, G. B. (1960, 1961) はアルプス高山帯および Texas の, また JOHNSON, A. (1962 a, b) は Malaya と Singapore および Papua の, さらに HILTON, R. L. と TRAINOR, F. R. (1963) は Connecticut の土壌藻フロラについてそれぞれ

調査報告をしている。生態学的研究としては、SHIELDS, L. (1957) による藻類および地衣類フロアと土壌中の窒素含量の関係や DURRELL, L. W. と SHIELDS (1961) による土壌藻と地表面の殻皮化の関係、さらに O'KELLEY, J. C. と HERNDON (1961) によるアルカリ土質と *Protosiphon* の遊走子形成の関係など興味深い報告がみられる。また SHIELDS, DURRELL & SPARROW, A. H. (1961) による Nevada 核爆発実験地帯の土壌から分離された菌類および藻類の、放射線感受性の研究や、SHIELDS と DROUET, F. (1962) による Nevada 同地帯内の土壌藻類植生の調査なども現代的特色をもった研究のひとつであろう。

最後に、気生藻および土壌藻と極めて関連の深いものとして地衣体の phycobiont の問題があるが、これについては佐藤正己 (1959) により綜述されているので、ここには省略する。ただ BHASKARAN, S. と VENKATARAMAN, G. S. (1958) は、マメ科植物の根粒中に共生性藍藻の1種を、GEORGE, G. E. (1963) は、potato の中に共生性の *Chlorocloster solani* GEORGE を発見分離したことを興味深い事実として附記しておく。

Survey of Soil and Aerial Algal Flora in Japan

本邦における気生藻ならびに土壌藻に関する研究は極めて少なく、そのフロアの実体についてもほとんど未知である。かつて東北大学で講ぜられた MOLISH, H. (1926) は《*Mycoidea parasitica* CUNN., eine parasitische und *Phycopeltis epiphyton* MILLARD., eine epiphyllie Alge in Japan.》および《Über die Symbiose der beiden Lebermoose *Blasia pusilla* L. und *Cavicularia densa* ST. mit *Nostoc*》の中で寄生藻の *Cephaleuros* (syn. *Mycoidea*) および *Phycopeltis* について、また苔類の1種 *Cavicularia* の葉耳中に生活する *Nostoc* の1種について生理学的研究を報告をしているが、これが本邦におけるこの方面の最初の論文であると考えられる。その後広瀬弘幸 (1937, 1938) は《北海道産藍類 III, IV》の中で *Rivularia beccarina* (DE NOT.) BORN. et FLAH. や *Nostoc commune* VAUCH. などが、岩盤上あるいは地上に生育することを記載し、米田勇一 (1938-1942) の《日本産藍藻類 I-VII》の中には、生育地が土壌表面あるいは岩壁上と記るされたものが、*Gloeocapsa atrata* (TURP.) KUETZ., *Fischerella major* GOM., *Cylindrospermum stagnale* (KUETZ.) BORN. et FLAH., *Nostoc commune* VAUCH. など 54 種あげられてい

る。また江本義数と広瀬 (1939-1942) による《日本産温泉植物の研究 1-19》の中では、*Microcystis marginata* (MENECH.) KUETZ., *Chroococcus turgidus* (KUETZ.) NAEG., *Phormidium corium* GOM., *Stigonema tomentosum* (KUETZ.) HIERON. などが湿潤な岩壁上にみられたと記載されている。また《隠花植物図鑑》の淡水藻の部で岡田喜一 (1939) は、スミレモ *Trentepohlia aurea* (L.) MART., フウセンモ *Botrydium granulatum* (L.) GREV., インクラゲ *Nostoc commune* VAUCH., チノリモ *Porphyridium cruentum* (SMITH et SOR.) NAEG. などを図解している。

なほ農学の面では、岡田要之助 (1941) がその著《土壤微生物学概論》の中で、微生物学的分離法によって得た、八甲田山ネマガリダケ群落下の土壤藻類として *Hormidium flaccidum* A. BR., *Chlorella vulgaris* BEYER., *C. conglomerata* (ARTARI) OLTM., *Stichococcus bacillaris* NAEG. などについて報告している。その後スミレモ科植物に関しては、未松四郎 (1950-1962) が、主として *Cephaleuros virescens* KUNTZE, *Phycopeltis epiphyton* MILLARD., *Trentepohlia aurea* (L.) MART., *T. umbrina* (KUETZ.) BORN. などの細胞学的研究、遊走子形成、着生植物の研究等、一連の業績を発表している。また秋山優と広瀬 (1960) は、土壤藻類の1種 *Fritschella tuberosa* IYENGAR が本邦各地に産することを報告し、さらに秋山 (1961) は、山陰地方の土壤藻および気生藻の macro-flora について報告した。この調査により、緑藻類としては *Palmella miniata* NAEG., *Ourococcus bicaudatus* GROBÉTY, *Fritschella tuberosa* IYENGAR, *Oedocladium* sp. (後に造卵器が発見され、*O. operculatum* TIFFANY と同定された——秋山、未発表) などを含む30種が、黄緑色藻類としては *Botrydium granulatum* (L.) GREV., *Vaucheria geminata* (VAUCH.) DC. など3種、藍藻類としては *Aphanocapsa grevillei* (HASS.) RABENH., *Schizothrix penicillata* (KUETZ.) GOM., *Scytonema mirabile* (DILLW.) BORN., *Stigonema ocellatum* THURET など11種、紅藻類として *Porphyridium cruentum* (S. et SOR.) NAEG. 1種、総計45種が報告された。またその後秋山 (1962) は、これら土壤藻類の生態および *Trentepohlia bogoriensis* DEWILDM. の季節型について報告した。この他、神谷平 (1957, 1960) は愛知県下のフシナシミドロ属について報告しているが、その中で、*Vaucheria aversa* HASS., *V. geminata* (VAUCH.) DC., *V. geminata* (VAUCH.) DC. var. *racemosa* (VAUCH.) WALZ., *V. hamata* (VAUCH.) DC., *V. sessilis*

(VAUCH.) DC. がそれぞれ土壌表面にも生育することを記し、一方中部日本産のフウセンモ属として、*Botrydium divisum* IYENGAR および *B. tuberosum* IYENGAR が本邦にも産出することを報告した。また、山岸高旺 (1959) も本邦産のフシナシミドロ属の数種が、土壌表面にも多数生育することを指摘している。さらに今津達夫と広瀬 (1961) は、兵庫県下の塩田産藻類の調査で、稀産種である *Wittrockiella paradoxa* WILLE を報告している。

これまでの本邦産の土壌藻および気生藻の研究は macro-flora についての研究が主であり、また未調査の部分が多数残されており、今後の研究に待つところが多いと考えられる。また micro-flora についてはほとんど未知であるが、最近筆者等は、本邦各地の土壌の培養から、いくつかの興味ある知見を得ているので、その方面の調査を macro-flora の調査と併せて進めたいと考えている。

新 著 紹 介

ダニエル・ジャクスン編 藻類と人類

Algae and Man, edited by Daniel F. JACKSON: Plenum Press, 1964,
x+434 pp. (価格 14.50 米ドル, 邦貨にして送料手数料を含めて約 5,800 円)

題名からうける印象では、その辺によくある通俗書といった感じであるが、内容は決してそうしたものではない。藻類学の基礎分野や、人類に関係ある藻類の研究の最近の傾向や進歩の跡などが、世界各国のそれぞれの分野の第一線級の学者達により、19章にわたって、かなりの高い水準で紹介され、そして論議されている。

この本は NATO (北大西洋条約機構) の科学事務局の後援によって、藻類学の最近の基本問題や人類に対する藻類の利害関係を論議する目的で、1962年7月22日から8月11日にかけて、アメリカ、ルイスヴィル大学で開催された夏期大学の講義集である。大別して、次のような内容をもっている。

藻類の分類学、細胞学。

藻類の代謝、栄養、培養の問題。

藻類の生態学、第一次生産の問題。

藻類と給水や水質汚濁の問題。

藻類と医学、薬学。

これらには、単なる紹介だけにとどまらないで、随所に、各章の分担者のそれぞれの