

新山優子\*・渡辺真之\*\*・梅崎 勇\*\*\* : Anagnostidis・Komárek  
の藍藻類の新分類体系の紹介

Yuko Niiyama · Masayuki Watanabe · Isamu Umezaki: Introduction of  
“Modern approach to the classification system of cyanophytes by  
K. Anagnostidis and J. Komárek”

Yuko Niiyama, Namiki 4-918-302, Tsukuba, 305, Japan

Masayuki Watanabe, Department of Botany, National Science Museum, Tsukuba, 305, Japan

Isamu Umezaki, Fukui Prefectural University, Matuoka-Machi, Yoshida-Gun, Fukui Prefecture, 910-11,  
Japan

藍藻に関する微細構造を含めた形態学的特徴や、生理・生化学的情報が増え、また培養技術が進み、伝統的な形態分類学だけではこの生物群の分類をすることができない現状である。一方では分類学や生態学の専門家のみならず、実験生物学者も藍藻を材料とした研究を盛んに行う様になるに至って、現在までの知識を取入れた、論理的で分かりやすい新しい藍藻の分類体系が多方面から望まれていた。そこで、1983年に開かれた第9回国際藍藻研究会(IAC)シンポジウムで、最近の知識を反映させて藍藻の分類をより発展させようという討議がなされ、それを受けて、K. Anagnostidis (ギリシャ、アテネ大学)とJ. Komárek (チェコスロバキア、植物学研究所)は、1985年から1990年にかけて、「Modern approach to the classification system of cyanophytes」を5編、400頁の論文として発表した(Anagnostidis and Komárek 1985, 1988, 1990; Komárek and Anagnostidis 1986, 1989)。この論文では、Geitler (1925, 1932, 1942)に代表される伝統的分類体系に変わるものとして、藍藻の新しい分類体系を作る上での著者らの基本的な考え方が示され、属以上の階級のいくつかの分類群について、最新の知識を交えた比較検討が行われている。

## 序 論

最も一般的な、Geitler (1925, 1932, 1942)に代表される伝統的分類方法と、タイプ標本の再検討を行い、種の幅を広く捉え、分類群の数を徹底的に減らしたDrouetら(Drouet and Daily 1956; Drouet 1968, 1973, 1978, 1981)のecophene的分類方法、それに、藍藻を藻類としてでなく細菌類の一群、藍色細菌類

(cyanobacteria)として扱い、分類の基本単位として培養株(clone)を用いようというStanierら(Stanier and Cohen-Bazire 1977; Stanier et al. 1971, 1978)の細菌学的な分類方法を比較し、それぞれの問題点を挙げている。その上で、伝統的な植物学的分類方法を用い、また分類群の概念や命名も植物命名規約に従っている。従って属名の出発点は、非糸状体(小球体)の藍藻ではLinné (1753)のSpecies plantarum、糸状体の藍藻ではGomont (1892)およびBornet and Flahault (1886-1888;植物命名規約第13条により、出発点は1886年1月1日)である。

monothetic原則に従い、分類の基本単位を種としている。また属の捉え方にも2通りあるが、「大きな」属ではなく、「小さな、不明瞭でない、限定された」属を選び、将来は属として区別できるかも知れないが、その基本的証拠がまだ不足している場合に亜属を用い、多様な種の区別をつけやすい場合には節も用いている。種内分類群としては変種と品種のみを用いるが、両者の差は量的なものとする。

この分類では、過去に記載された種の正当性を評価し、また新しく分類群を設立するに当たっては、著者らの経験と合わせ次のデータを検討している。

1. 分類の基本的骨格として用いる以下のモノグラフ。

Bornet and Flahault (1886-1888), Gomont (1892), Geitler (1925, 1932, 1942), Elenkin (1936-1949), Hollerbach et al. (1953), Desikachary (1959), Starmach (1966), Kondrateva (1968), Bourrelly (1970)。

2. 新分類群や、分類群の修正に関する、様々な出版物で発表された論文。

3. 藍藻細胞の微細構造を扱っている論文。

4. 様々な種や属の形態学的, 生化学的, 環境生理学的変異や生殖過程等について情報を提供してくれる実験的研究。

5. 藍藻の化石に関する研究論文。

藍藻の生殖方法を表す術語については, 若干の説明を付け加え, いくつかの術語については新しく日本語訳を設けた (+印)。

i) 通常の (二) 分裂: 細胞分裂が互いに垂直な 1, 2 または 3 の面で行われるか, それ以上の面で行われるか等, 分裂方法は多くの属で安定した特徴である。細胞分裂の型は, 偽糸状体や偽柔組織を作るという進化の傾向と関係があるので, 属より上の階級の特性とみなしている。

ii) 微胞子<sup>+</sup> (nanocytes): 特別の生殖細胞が内生的に発達するのではなく, 細胞が連続的またはほとんど同時に分裂して娘細胞が形成され, 分裂様式は基本的に二分裂と変わらない場合, このようにして形成された娘細胞を微胞子 (nanocytes) という。微胞子の分裂様式は属より上の階級の分類に用いられる。微胞子のうち特に滑走運動をするものを動微胞子 (planocytes), 滑走運動のないものを不動微胞子<sup>+</sup> (monocytes) と区別している。またこの定義は単細胞性のクロオコックス目のみならず多細胞性のスチゴネマ目にも適用されている。

iii) 外生子<sup>+</sup> (exocytes): Chamaesiphonaceae で, 直立する細胞 (体) において, その長軸に対して垂直 (横) の面で細胞の上部が不均等に分裂して形成されるか, または不均等に分裂した細胞がさらに多面的に分裂して形成される細胞をいう。

iv) 連鎖体 (hormogonia): トリコーム主軸または分枝の先端から遊離する数細胞からなる小体で, 運動性を示す。

v) 不動連鎖体 (hormocytes): 連鎖体と同様に形成されるか, あるいは壊死細胞<sup>+</sup> (necridic cells) を介して形成され, 連鎖体と同様の構造を持つが運動性がない。

vi) 厚膜連鎖体 (hormocystes): 層状の鞘に包まれた不動の連鎖体で, 連鎖体や不動連鎖体とは区別して, 多細胞のアキネートと見なしている。

以下に目および科と亜科の特徴を記述し, 各科 (亜科) 内の属を列挙する (属のうち, 再検討を要する属に\*, 培養でのみ知られている属に\*\*がつけられている)。新しくこの論文の中で発表されたり, 訂正されたりした科, 亜科, 属については, やや詳しく記述する。

#### クロオコックス目 Chroococcales Wettst. 1924

細胞は単独で生育するか, 群体が偽柔組織または偽糸状体を形成する。細胞はトリコーム, 異質細胞, アキネートをつくらない。通常は主に二分裂による単純な細胞分裂をし, 条件によっては外生子や微胞子を形成する。

##### (1) Microcystaceae Elenk. 1933

単細胞または粘質性群体。細胞分裂は 1 方向または互いに垂直な 2 または 3 面で起こる。細胞は次の分裂開始前に元の大きさにまで生長する。時に微胞子を形成する。

##### (i) Aphanotheceidae Kom. et Anagn. 1986

細胞は卵型または円筒形, 単独で生育するか粘質性の群体を形成するが偽糸状体は作らない。分裂は細胞の縦軸方向に垂直な面で起こる。時に微胞子を形成する。

*Anacystis* Menegh. 1837\*; *Aphanothece* Näg. 1849 nom. cons. (syn.: *Coccochloris* Spreng. 1807); *Cyanobacterium* Rippka et Cohen-Bazire 1983\*\*; *Cyanobium* Rippka et Cohen-Bazire 1983\*\*; *Cyanodictyon* Pasch. 1914; *Cyanogranis* Hind. 1982; *Cyanonephron* Hickel 1985; *Cyanothece* Kom. 1976; *Gloeobacter* Rippka et al. 1974\*\*; *Gloeothece* Näg. 1849; *Lemmermannia* Geitl. 1942 (syn.: *Lemmernannia* Elenk. 1933); *Lithococcus* Erceg. 1925; *Radiocystis* Skuja 1948

##### (ii) Synechococcoideae Kom. et Anagn. 1986

細胞は卵形, 円筒形または紡錘形 (稀に長卵形), 単独で生育するか, 粘質性群体か両極同形の偽糸状体をつくる。細胞分裂は細胞の縦軸方向に垂直な面でのみ起こる。微胞子を形成しない。

*Alternantia* Schill. 1954\*; *Bacularia* Borzi 1905 (syn.: *Bacillosiphon* Copel. 1936); *Catella* Ålvik 1934\*; *Cyanocatena* Hind. 1975; *Dzensia* Voronich. 1929; *Johannesbaptistia* De Toni 1934 (syn.: *Cyanothrix* Gardn. 1927, *Heterohormogonium* Copel. 1936); *Myxobaktron* Schmidle 1904; *Rhabdoderma* Schmidle et Lauterb. 1900; *Rhabdogloea* Schröd. 1917 (syn.: *Dactylococopsis* Hansg. 1888 sine typo); *Romeria* Koczw. in Geitl. 1932 (syn.: *Campylotropium* Hortob. et Hilliard 1965 incl.); *Synechococcus* Näg. 1849; *Tetrarcus* Skuja 1932\*; *Tubiella* Hollerb. 1934; *Wolskyella* Claus 1963\*

“*Dactylococopsis* Hansg. 1888” という属名は, この

属の lectotype である *D. rupestris* が緑藻であるため、用いることができない。従来この属に含まれていた種のうち、細胞が必ず粘質中において群体を形成するものは *Rhabdogloea* に、単独で生育するものは *Myxobaktron* に移される。

(iii) Merismopedioideae (Elenk.) Kom. et Anagn. 1986

細胞は通常球形、稀に倒卵形または卵形、単独で生育するか、扁平または球形の群体を形成し、群体中で一列か不規則に並ぶかまたは表面に並ぶ、粘性の柄を持つ場合がある。細胞分裂は互いに垂直な2面、または群体の表面に対して垂直な面で起こる。時に微胞子を形成する。

*Aphanocapsa* Näg. 1849; *Chroostipes* Pasch. 1914\*; *Cocopedia* Troick. 1922; *Coelosphaerium* Näg. 1849; *Gomphosphaeria* Kütz. 1836 (syn.: *Woronichinia* Elenk. 1933 incl., *Snowella* Elenk. 1933 incl.); *Merismopedia* Meyen 1839 (syn.: *Agmenellum* Bréb. 1839, *Gonidium* Ehrenb. in Menegh. 1849, *Pseudoholopedia* [Ryppova] Elenk. 1933 incl.); *Microcrocis* P. Richt. 1892 (syn.: *Holopedia* Lagerh. 1892); *Synechocystis* Sauv. 1892

*Agmenellum* と *Merismopedia* は同じ年に発表されたので synonym であるが、前者は実験科学者達に使われる場合が多く、後者の方が一般的である。

(iv) Microcystoideae Kom. et Anagn. 1986

細胞は球形、不規則に並んで粘質性群体を形成する。細胞分裂は互いに垂直な3面で生じる。時に微胞子を形成する。

*Eucapsis* Clem. et Shantz 1909; *Gloeocapsa* Kütz. 1843; *Microcystis* Kütz. ex Lemm. 1907 nom. cons. (syn.: *Diplocystis* Trevis. 1848, *Anacystis* Menegh. sensu Kütz. 1894, *Polycystis* Kütz. 1894, *Clathrocystis* Henfr. 1956, *Microhaloa* Kütz. sensu Rabenh. 1865)

*Aphanocapsa* と *Microcystis* は、粘質体内に不規則に並ぶ細胞の密度の違いによって区別されていたが、前者においては2面、後者においては3面で分裂が起こることがわかってきた。

(2) Chroococcaceae Näg. 1849

細胞は球形、卵形、半球形または不定形、単独で生育することは稀で通常群体を形成する、次の分裂前に元の形まで生長することはない。群体を含む粘質は、

柔らかく均質であるか、固く多層である。細胞分裂は3またはそれ以上の面で起こる。微胞子を形成しない。*Chroococcus* Näg. 1849; *Cyanokybus* Schill. 1956; *Cyanosarcina* Kováč. 1986 provis.; *Gloeocapsopsis* Geitl. 1925; *Pseudocapsa* Erceg. 1925

(3) Entophysalidaceae Geitl. 1925

細胞は初めほぼ球形、後に不定形、球形または長く伸びた不定形粘質中に不規則ないし放射状に並んで極性のある群体を形成する。粘質膜(鞘)は微かまたはしっかりしている。細胞分裂は次々に違う面で起こるか、または発達した群体では放射状に並んだ細胞に垂直な面で起こる。時に不動微胞子を形成する。

(i) Entophysalidoideae Kom. et Anagn. 1986

細胞は初めほぼ球形、後に不定形、個々に粘質膜(鞘)を持つ、列をつくって球形または不定形の群体を形成する。細胞の並び方は不規則、または縁辺部で放射状かつ密に並ぶことが多い。

*Chlorogloea* Wille 1900; *Cyanodermatium* Geitl. 1933; *Entophysalis* Kütz. 1843; *Lithocapsa* Erceg. 1925\*; *Paracapsa* Naum. 1924\*; *Placoma* Schousboe 1876\*; *Pseudoncochyra* Geitl. 1925

(ii) Siphononematoideae (Geitl.) Kom. et Anagn. 1986

細胞は初めしばしば棍棒状、しばしば個々に粘質膜(鞘)を持つ、後に多列多層の群体を形成する。群体は球状、または長く伸び、しっかりした粘質体である。古い群体で不動微胞子を形成する。

*Siphononema* Geitl. 1925

*Siphononema* は Geitler によって1属よりなる独立した科 Siphononemataceae に置かれていたが、その生活環は *Entophysalis* と同じであるので Entophysalidaceae の亜科 Siphononematoideae として扱われている。

(4) Chamaesiphonaceae Borzi 1882

細胞は極性を示し基部で着生する、単独、または層状体あるいは極性を持つ偽糸状体(一列細胞)を形成する。細胞分裂は連続的またはほとんど同時に、長軸(縦軸)に垂直な面で起こるか、または細胞上部では多くの違う面で起こる。偽糸状体では先端の細胞だけが時には次々と分裂し、藻体から遊離する(外生子による生殖)。鞘は粘質か固く多層、稀に非常に薄く微かにしか見えないか基部にだけ残っている。

*Aspalatia* Erceg. 1927\*; *Chamaecalyx* Kom. et Anagn. 1986 (syn.: *Dermocarpella* sensu Waterbury et Stanier 1978); *Chamaesiphon* A. Br. et Grunow 1865 (syn.: *Sphaerogonium* Rostaf. 1883, *Godlewskia* Jancz. 1884 pro sectio, *Hyellococcus* Schmidle 1905, *Chamaesiphonopsis* F. E. Fritsch 1929 incl.); *Clastidium* Kirchn. 1880; *Cyanophanon* Geitl. 1955; *Geitleribactron* Kom. 1975; *Rhodostichus* Geitl. et Pasch. 1931; *Stichosiphon* Geitl. 1931

(5) Dermocarpellaceae Ginsb.-Ardré ex Christ. 1980

細胞は球形または長く伸びる、極性を持ち基部で着生する、単独で生育するかまたは群体を形成する。細胞全体が分裂を繰り返し多数の微胞子をつくる。微胞子は粘質性の膜から放出される。粘質膜(鞘)は固く、多層のことが多い。

*Cyanocystis* Borzi 1882 (syn.: *Dermocarpa* Crouan sensu auctt. post. sine typo, p.p.); *Dermocarpella* Lemm. 1907; *Stanieria* Kom. et Anagn. 1986 (syn.: *Dermocarpa* sensu Waterbury and Stanier 1978)

“*Dermocarpa*”という属名は混乱している上にタイプ標本には数種混在しているので無効である。

従来、“*Dermocarpa*”に分類されていたいくつかの種のうち、始めの分裂が細胞の縦軸に垂直に生じ、下部の細胞は分裂せず、上部の細胞が次々とまたは同時に分裂し、多数の娘細胞(外生子)を形成するものを *Chamaesiphonaceae* (前項)とし、細胞全体が分裂するものは、*Dermocarpellaceae* としている。

従来の“*Dermocarpa*”に分類されていた種のうち、上部の細胞で分裂が起こるものを“*Dermocarpella*”とする研究者もあるが、この属は細胞全体が分裂を繰り返すことを特徴としている。それで、上部の細胞だけが分裂するものを新属 *Chamaecalyx* (*Chamaesiphonaceae*) としている。

細胞が極性を持ち、基部で着生し、細胞全体が多数の細胞に分裂するものは *Cyanocystis* Borzi 1882 で、細胞が極性を持ち、細胞全体が分裂する点は共通するが、始めの分裂が横方向である属は、*Dermocarpella* Lemm. 1907 である。また、細胞が球形で、極性を持たず、細胞全体が分裂して多数の微胞子を形成するという特徴を持つものを *Stanieria* Kom. et Anagn. 1986 としている。

(6) Xenococcaceae Erceg. 1932

細胞は球形、多角形または不定形、単独で生育する

か(後に)不定形の群体を形成する。細胞分裂は連続的に、様々な方向の分裂面で不規則に起こり、時に(古い塊において)微胞子が形成される。鞘は通常薄く、固く、稀に粘質、時に多層である。

*Chroococidiopsis* Geitl. 1933; *Chroococcidium* Geitl. 1933 (syn.: *Gloeocapsidium* Geitl. 1935 nom. nudum); *Chroococopsis* Geitl. 1925; *Epilithia* Erceg. 1932\*; *Myxosarcina* Printz 1921 (syn.: *Endospora* Gardn. 1927); *Xenococcus* Thur. 1875 (syn.: *Dermocarpa* Crouan 1858 pro typo p.p., nomen ambiguum)

*Chroococidiopsis*: 極性を持たない細胞が次々に様々な方向に分裂し、不動微胞子を形成する。今後、多くの種が発見されると予想される。

*Myxosarcina*: 細胞は球形、塊状の極性のない群体を形成する、多面的に分裂して次の分裂まで元の大きさに戻らない。時に動微胞子を形成する。

“*Myxosarcina*”とされていたもののうち、微胞子を全く形成しない種は *Cyanosarcina* (*Chroococcaceae*) へ移すべきである。

(7) Hydrococcaceae Kütz. 1843

細胞は様々な形を示し、多少極性を持つ、単独で生育することは稀、不規則に並ぶかまたは縁辺部で規則的かつ放射状に並び、偽柔組織か、糸状柔組織+(nematoparenchymatous)または偽糸状性の群体を形成する。細胞分裂は主として一方向の面で起こるか、場合によっては世代と共に分裂面を変えて起こり、先端部の細胞においては時に早い自発的な分裂が起こり微胞子をつくる。粘質膜は大抵固く、通常多層である。

(i) Pascherinematoideae (Geitl.) Kom. et Anagn. 1986

一列細胞からなる偽糸状体をつくり、その基部細胞で着生し、極性を示す。細胞分裂は偽糸状体の軸方向に垂直に起こる。先端部の細胞は分裂して微胞子となる。微胞子は後に堅い粘質膜から放出される。

この亜科についての情報は乏しい。

*Pascherinema* De Toni 1936 (syn.: *Endonema* Pasch. 1929)\*

(ii) Solentioideae Kom. et Anagn. 1986

群体は不規則に時々分枝する粘質体で、偽糸状体を形成する。細胞は偽糸状体内で互いに離れて並び、藻体の頂点にしか存在しないこともある。粘質膜は薄いが明瞭、または水溶性、多くの場合層状である。時に微胞子を形成する。

*Cyanostylon* Geitl. 1928 (syn.: *Hormotheca* Jao 1944 incl., *Stilocapsa* Ley 1947 incl.); *Hormathonema* Erceg. 1929; *Solentia* Erceg. 1927

(iii) Podocapsoidae (Erceg.) Kom. et Anagn. 1986

群体は極性を持つ細胞の塊で構成され、岩石着生か岩石内生である。栄養細胞は通常洋梨形で、稀に卵形か球形または不定形である。始めの細胞分裂は細胞長軸に対して垂直だが、後に末端部では縦に分裂し、基質表面に近い部分は微胞子を形成する。微胞子は球形である。鞘は層状である。

*Cyanosaccus* Lukas et Golub. 1981; *Ercegovicia* De Toni 1936 (syn.: *Brachynema* Erceg. 1931)\*; *Podocapsa* Erceg. 1931\*

(iv) Hydrococcoideae Kom. et Anagn. 1986

細胞はやや規則的または不規則に伸び、列状に並んで糸状柔組織様または偽柔組織様群体を形成する、特に縁辺部において列状に並ぶ。細胞分裂は様々な方向に不規則に起こるか、または伸長した細胞（及び偽糸状体）の縦軸にほぼ垂直な面で起こる。時に微胞子が形成され、後に粘質膜（鞘）から放出される。鞘は固く、薄い。

*Hydrococcus* Kütz. 1833 (syn.: *Oncobyrssa* Menegh. 1842 p.p., *Askenasya* Möb. 1887); *Hyella* Born. et Flah. 1888; *Myxohyella* Geitl. 1925; *Nematoradaisia* Geitl. 1925; *Onkonema* Geitl. 1933; *Pilgeria* Schmidle 1901\*; *Pleurocapsa* Thur. ex Hauck 1885 (syn.: *Scopulonema* Erceg. 1930); *Radaisia* Sauv. 1895; *Radaisiella* Geitl. 1935 (syn.: *Geitleriella* De Toni 1936)

ユレモ目 Oscillatoriales Elenk. 1934

典型的なトリコームを作る。トリコームは運動性を持つかまたは持たない、通常鞘を持たないが持つこともある、真分枝を持たない、通常偽分枝を持たないが稀に持つことがある、異質細胞やアキネートを持たない。細胞はガス胞を持たないことが多いが、場合によっては持つ。生殖は連鎖体、または不動連鎖体により、稀に動微胞子を形成する。

ユレモ目の科や属の分類にあたり考慮される特徴は、細胞分裂（分裂した細胞が次の分裂までに元の細胞の大きさまで生長する場合と、細胞分裂が非常に早く行われ、一つの分裂が終わらないうちに次の分裂が始まる場合がある）、トリコーム（トリコームが特別

の生長点を持つ場合と、そうでない場合とがある。また、連鎖体を形成する際に壊死細胞が生じる場合とそうでない場合がある）、糸状体（鞘の中のトリコームの数等）、細胞隔壁のくびれ、連鎖体と不動連鎖体、トリコームと連鎖体の運動性の有無、頂端細胞と頂冠（カリプトラ）の形態、鞘の有無、藻体の形態、細胞内の微細構造（チラコイド、顆粒）、ガス胞の有無、生理学的及び生化学的な特徴、色素（色素組成の安定性）及び色彩的適応 (chromatic adaptation)、細胞の大きさ、生態と地理的分布、自然界での形態的変異、培養下での形態的変異、等である。

(1) Borziaceae Borzi 1914

トリコームは短い、しばしば数珠形、壊死細胞なしで分断する、直径は 11  $\mu\text{m}$  まで、鞘を持たないか、またはやや幅の広い粘質性の鞘を持つ、場合によって僅かな運動性を示す、単独で生育するか、または集合して非常に薄い層を形成する。細胞は短い円筒形か亜球形、全てが分裂能力を持ち、次の分裂前に元の大きさにまで生長する、ガス胞を持たない、周辺部にチラコイドを持つ(?)。生殖は連鎖体または不動連鎖体による。

*Borzia* Cohn ex Gom. 1892; *Komvophoron* Anagn. et Kom. 1988; *Sinaiella* Gruia 1965\*

“*Pseudanabaena*”の種の中で、ほぼ球形または樽形の細胞を持つものは、*Komvophoron*に移された。

(2) Pseudanabaenaceae Anagn. et Kom. 1988

トリコームは円筒形、多くの場合幅 3  $\mu\text{m}$  以下、鞘を持たないものが多いが、鞘を持つ属もある、偽分枝を持たないか、鞘を持つもので偽分枝を持つ場合がある、運動性を示す場合があるが、旋回運動はしない、単独で生育するか、または束状か薄いマット状の団塊を形成する。細胞は全て分裂能力を持つ、次の分裂前に元の大きさにまで生長する、ガス胞を持たないか局所的に持ち、縁辺部にチラコイドを持つ。色彩的適応がある。生殖は連鎖体、または不動連鎖体による。細胞壁に電子顕微鏡レベルの穴が配列する。

(i) Pseudanabaenoideae Anagn. et Kom. 1988

トリコームは運動性を示し、通常鞘を持たないが、時に薄い粘質性の鞘を持つ、また、培養下で薄い鞘をつくる場合がある、偽分枝を持たない。生殖は連鎖体による。ガス胞は時に細胞先端部にできる。

*Pseudanabaena* Lauterb. 1915 (subgenera: *Pseudanabaena*, *Skujanema* Anagn. et Kom. 1988, *Ilyonema* Anagn. et Kom. 1988); *Romeria* Koczw. in Geitl. 1932?

(ii) Limnotrichoideae Anagn. et Kom. 1988

トリコームは不動、鞘も偽分枝も持たない。生殖は不動連鎖体による。ガス胞は通常無いが、細胞の先端部か中央部に局在することもある。

*Arthronema* Kom. et Lukav. 1988; *Jaaginema* Anagn. et Kom. 1988\*; *Limnothrix* Meffert 1988; *Palikiella* Claus 1962\*

*Arthronema* : トリコームを形成する細胞の数は限られていて、大抵160細胞以下である。細胞は非対称的に分裂することがある。壊死細胞を形成しない。細胞周辺部にチラコイドを持つ。

*Jaaginema* : トリコームは多少波うつ、直径0.5-3  $\mu\text{m}$ 、先端は漸次細くなることはあるが頭状になることはない、単独ないし多数からまり合って生育する。細胞は円筒形である。壊死細胞を形成しない。

*Limnothrix* : トリコームは隔壁でくびれないかまたは少しくびれ、直径1-6  $\mu\text{m}$ 、両端で細くならない、通常鞘を持たないが時に薄いものを持つ。細胞は先端または中央部にガス胞を持ち、多くの場合細胞周辺部にチラコイドを持つ。色彩的適応としてフィコシアニンとフィコエリトリンの比率を変えることができる。

(iii) Leptolyngbyoideae Anagn. et Kom. 1988

トリコームは不動、直径最大4  $\mu\text{m}$ まで、時にしっかりした鞘に包まれた糸状体を形成する、稀に偽分枝を持つ。生殖は連鎖体による。ガス胞は無い。

*Leibleinia* (Gom.) L. Hoffm. 1985; *Leptolyngbya* Anagn. et Kom. 1988; *Planktolyngbya* Anagn. et Kom. 1988 (syn.: *Lyngbya* subg. *Limneticae* Forti 1907)

*Leibleinia* : 糸状体は波打つ、直径1.5-12  $\mu\text{m}$ 、始め側部全域で基質に着生し、後に両端は基質から離れて伸長する、単独で生育する。トリコームは常に鞘を持ち、運動性を示さない。不動連鎖体は側部で基質に着生し、その両端から生長する。他の性質は *Leptolyngbya* と同じである。

*Leptolyngbya* : トリコームは直径0.5-2(-3)  $\mu\text{m}$ 、多少湾曲し、隔壁部に微かなくびれを持つ、直径と同じかやや長い細胞からなる、先端で頭状にならない、ほとんど不動、時に培養下で鞘を形成することがある。細胞は偽分枝を出す、ガス胞と顆粒を持たない、細胞周

辺部にチラコイドを持つ。フィコビリンの比率は変化する。生殖は壊死細胞無しにできる不動連鎖体あるいは微かに揺れる連鎖体による。糸状体は薄膜状に集合する。

*Planktolyngbya* : 糸状体はまっすぐないし多少螺旋状に曲がる、単独で浮遊生活をし、先端で細くならない、頭状にならない、薄いつかりした無色の鞘を持つ、極稀に偽分枝を持つ。

(3) Schizotrichaceae Elenk. 1934

糸状体はやや両極異形、常に頂端部分で鞘は閉じている、1ないしそれ以上のトリコームを持つ、偽分枝は無いが糸状体が分かれたり融合したりする、皮殻状または層状の群体を形成する、稀に房状集合体をつくる。トリコームは不動、両極同形。細胞は全て分裂能力を持ち、次の分裂までに元の大きさにまで生長し、ガス胞を持たず、色彩的適応は無い(?)。生殖はトリコームの先端部から生じる連鎖体による。

*Schizotrix* Kütz. ex Gom. 1892 (sect.: *Schizotrix*, *Inactis* Kütz. ex Gom. 1892)

(4) Phormidiaceae Anagn. et Kom. 1988

トリコームは単独かまたはマット状に集合する、通常鞘を持たないが持つものもある。鞘は微かまたはしっかりしている、両端は開き、一つの鞘中に1本またはそれ以上のトリコームを含む、時に運動性を示す。いくつかの鞘を持つ属では、稀に偽分枝をつくる。細胞は先端細胞以外全て分裂可能で、次の分裂までにほとんど元の大きさにまで生長し、ガス胞を持たないか稀に持つ、チラコイドはやや周辺部にあるが、たいてい不規則な螺旋状か細胞壁に対して垂直である。色素組成はほぼ一定で、色彩的適応はない(?)。生殖は連鎖体、または不動連鎖体による。細胞壁に電子顕微鏡レベルの小孔が配列する。

(i) Phormidioideae Anagn. et Kom. 1988

糸状体は場合によって鞘を持つかまたは持たない、通常偽分枝をつくらないか稀につくこともある、常に1本のトリコームからなり、単独で生育するかまたは群体を形成する、時に粘質性のマット状となる。トリコームは円筒形、運動性を示す。生殖は連鎖体(左右の振動、滑走、波動、または回転運動を示す)による。

*Phormidium* Kütz. ex Gom. 1892 (subgenera: *Geitlerinema* Anagn. et Kom. 1988, *Gomontinema* Anagn. et Kom.

1988, *Phormidium*, *Hansgirgia* Anagn. et Kom. 1988); *Planktothrix* Anagn. et Kom. 1988 (syn.: *Oscillatoria* sect. *Prolifcae* Gom. 1892); *Porphyrosiphon* Kütz. ex Gom. 1892; *Proterendothrix* W. et G.S. West 1897\*; *Pseudophormidium* (Forti) Anagn. et Kom. 1988; *Symploca* Kütz. ex Gom. 1892 (syn.: *Cyanohydnum* Copel 1936 incl.); *Trichodesmium* Ehrenb. ex Gom. 1892 (syn.: *Pelagothrix* Johs.-Schmidt 1901 incl., *Haliarachne* Lemm. 1899 incl., *Skujaella* De Toni 1938, *Xanthotrichum* Wille 1893, *Heliotrichum* Wille 1893); *Tychonema* Anagn. et Kom. 1988; *Yonedaela* Umez. 1962 (syn.: *Sphaeronema* Umez. 1961)

*Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya* は伝統的に鞘の有無等によって分類されていたが例外が多く、別の特徴を考慮する必要が指摘されてきた。これらの属には異質な分類群が混在していることは早くから言われてきたが、大幅な修正が加えられ、多くの種が *Leptolyngbya*, *Planktolynghya*, *Leibleinia*, *Jaaginema* に移された。

*Phormidium* : トリコームは僅かないし強く波うつか、不規則な螺旋状、通常隔壁でくびれないが僅かにくびれる場合もある、直径 1-12  $\mu\text{m}$ 、運動性を示す、偽分枝を持たない。トリコームの周囲に鞘が形成されるかどうかは環境条件に左右される。鞘は硬く、トリコームに密着し、層状ではない。細胞は次の分裂が起こる前にはほ元の大きさに生長する、ガス胞を持たない。連鎖体は長めで、トリコーム先端部で形成される。藻体は大きなあるいは多少小さな広がり薄い集合か、または凝集してしっかりと結合して皮状の広がりとなる。この属には "*Oscillatoria*" に含まれていたかなりの分類群が移される。

*Planktothrix* : トリコームは単独で、まっすぐか多少曲がる、通常隔壁で僅かにくびれるがくびれない場合もある、直径 3.5-10  $\mu\text{m}$ 、長い (4 mm に達する場合がある)、先端に向かってやや細くなる場合とならない場合がある、成熟期にカリプトラを持つか頂端細胞の細胞壁が肥厚する場合が多い、通常粘質鞘を持たないが、悪条件または培養下で稀に薄い鞘をつくる、運動性は目立たない、壊死細胞によって分離される。細胞は長さが直径よりやや小さいかほとんど同じで、長いことは稀、ガス胞を持つ。

*Porphyrosiphon* : トリコームは不動、波打つ、直径 6-20  $\mu\text{m}$ 、常に硬く厚い層状の鞘を持つ。連鎖体を遊離した鞘は広がったり、螺旋形になったり、変形することが多い。糸状体は他の藻に混在するか、または多数

密着して広がる。従来 "*Lyngbya*" に所属していた種で多層の鞘を持つものはこの属に移される。

*Pseudophormidium* : 常に偽分枝を持つ点で他の属と異なる。

*Symploca* : 群体の形が直立する糸状体の束である点が他の属と異なる。糸状体の初期は *Phormidium* と同じだが、後に束状となり、常に正の光走性を示す。

*Trichodesmium* : *Planktothrix* と似るが、放射状または平行に並ぶ糸状体を持ち、浮遊性の群体を形成する点で異なる。トリコームはほとんどまっすぐか曲がり、僅かに運動性を示す、直径 6-22  $\mu\text{m}$ 。細胞は長さと同径の等しい円筒状、ガス胞を持つ、異質細胞を持たないが窒素固定能を持つ。

*Tychonema* : トリコームはまっすぐないし少し波うつ、単独か、稀に薄い層状となり、底生生活をするか一時浮遊性または浮遊性、長さは 5 mm に達し、直径 2-16  $\mu\text{m}$ 、鞘を持たないか場合によって薄い粘質性の膜を持つ、偽分枝を持たない、先端で細くならない、通常運動性を示さないが僅かに示す場合もある。細胞はほとんど全て同じ形で、直径と長さが等しい円筒形、ガス胞を持たない、顆粒を持つ。頂端細胞は稀に厚い壁を持つか、狭いカリプトラを持つ。フィコビリン組成は変わり得る。生殖は不動連鎖体による。

#### (ii) Microcoleoideae Hansg. 1892

トリコームは両端の開いた鞘の中に複数あり、運動性を示す。糸状体はほとんど両極同形、稀に両極異形、基質上に粘膜性の層状またはマット状の群体を形成する。鞘はトリコームに密着しない。生殖は連鎖体による。

鞘と藻体の形態によって 4 属に分類されるが、さらに詳しい検討が必要である。

*Hydrocoleum* Kütz. ex Gom. 1892 (syn.: *Polychlamydom* W. et G.S. West 1897); *Lyngbyopsis* Gardn. 1927\*; *Microcoleus* Desm. ex Gom. 1892; *Strocoleum* Kütz. ex Gom. 1892 (syn.: *Dasygloea* Thw. ex Gom. 1892)\*

#### (iii) Spirulinoideae Forti 1907

トリコームは常に規則的な螺旋を巻く、鞘を持つかまたは持たない、単独で生育するか薄いマット状の群体を形成する。生殖は連鎖体による。

*Arthrospira* Stizenb. ex Gom. 1892; *Spirulina* Turp. ex Gom. 1892

上記の 2 属をひとつの属として扱う意見もあるが、

細胞壁にある電子顕微鏡レベルの小孔の配列の違い、頂冠（カリプトラ）の有無、運動性の強弱を考慮し、2属を認める。

(5) Oscillatoriaceae [S. F. Gray] Harv. ex Kirchn. 1898

トリコームは単独で生育するか、マット状または層状に集合する、稀に束状になる、鞘を欠くか、属により必ず持つ、運動性を示す場合と示さない場合がある。鞘は固い、末端で開口する。糸状体は1ないし多数のトリコームよりなる、稀に偽分枝を作るものがある。細胞は円盤状、分裂の盛んな部分では元の大きさに生長する前に次々に新しい分裂が起こる、通常ガス胞を欠くが稀に作るものもある。色彩的適応は知られていない。生殖はトリコームの分断、または連鎖体による。

(i) Hormosilloideae Anagn. et Kom. 1988

トリコームは単独で生育する、大抵短い円筒形、鞘を持たないかまたは粘質性の膜を持ち、運動性を示さないか僅かに示す場合がある。生殖はトリコームの分断により生じる不動の断片による。

*Camptothrix* W. et G. S. West 1897\*; *Hormosilla* Anagn. et Kom. 1988; *Katagnymene* Lemm. 1899

*Hormosilla* : トリコームは鞘を持たず、長さで細胞数が限定されている (140  $\mu\text{m}$  まで、1-30細胞)。トリコームは壊死細胞によって分断される。

*Katagnymene* : トリコームは単独で生育する、運動性を示さないかまたは滑走運動を示し、無色で明瞭な粘質性の膜を持ち、湾曲または不規則か規則的な螺旋状に捻れる、直径 10-28  $\mu\text{m}$ 。トリコームは不動の断片に分断される。

(ii) Starrioidae L. Hoffm. 1985

トリコームは単独で生育する、運動性を示さない、鞘を欠く。トリコーム断面が円形でなく、側面が平らな点特徴的である。生殖はトリコームの分断によって生じる不動の断片による。

*Crinalium* Crow 1927\*; *Cyanarcus* Pasch. 1914\*; *Gomontiella* Teodor. 1901\*; *Starria* Lang 1977

(iii) Oscillatorioidae Gom. 1892

トリコームは単独で生育することは稀で、大抵層状となる、鞘を持つか極めて稀な特殊な条件下でのみ持つ、偽分枝を欠くものが多いが、属によって短い偽分枝を持つ場合がある、運動性を示す。細胞は短く、円

盤状。生殖は連鎖体による。

*Blennothrix* Kütz. ex Anagn. et Kom. 1988; *Oscillatoria* Vauch. ex Gom. 1892; *Lyngbya* G. Ag. ex Gom. 1892

*Blennothrix* : 1つの鞘の中に数本のトリコームを持つ。トリコームの直径は 8-30  $\mu\text{m}$ 、まっすぐか曲がる。

*Oscillatoria* : トリコームはまっすぐか僅かに曲がる、直径約 8  $\mu\text{m}$ 、通常鞘を持たない、肉眼的な大きさの滑らかで多層の群体を形成する。

*Lyngbya* : トリコームが常に鞘を持つ点で *Oscillatoria* と異なる。糸状体は波打つ、直径約 8  $\mu\text{m}$ 、時に密生する皮状の多層の群体を形成する。鞘は時に多層となる。

(iv) Plectonematoideae (Elenk.) Anagn. et Kom. 1988

トリコームは常に鞘を持つ、通常偽分枝を持つ、運動性を示さない、層状または房状の群体を形成する。生殖は連鎖体による。

*Plectonema* Thur. ex Gom. 1892

*Plectonema* : トリコームは波打つ、直径 8-25  $\mu\text{m}$ 、鞘を持つ、常に偽分枝を作る、運動性を示さない。糸状体は巻いて塊を形成する。細胞は円盤状。連鎖体はトリコームの先端部で形成される。

(6) Homoeotrichaceae Elenk. 1934

トリコームは鞘を持ち、糸状体を作る、運動性を示さない。糸状体は単独で生育するか集合し、着生するものが多い、場合により偽分枝を作る、両極異形、後に両極同形になることもある。細胞は分裂域においてのみ分裂する、ガス胞を欠く、色彩的適応は知られていない。生殖はトリコーム先端部で作られる連鎖体による。

(i) Ammatoideoideae (Elenk.) Anagn. et Kom. 1988

糸状体は両極異形、時に後に両極同形となる、常に偽分枝を作る。

*Ammatoidea* W. et G. S. West 1897; *Pseudoscytonema* Elenk. 1949

上の2属はトリコームの形態で異なる。*Ammatoidea* のトリコームの先端は毛状に細くなるが、*Pseudoscytonema* では先端が太くなり数珠状になることもある。

(ii) Homoeotrichoideae (Elenk.) Anagn. et Kom. 1988

糸状体は常に両極異形, 常に偽分枝をつくるものから, 稀につくるものまでである。生活史全体を通じて常に糸状体の一方が基質に着生する。

*Heteroleibleinia* (Geitl.) Hoffm. 1985 (syn.: *Lyngbya* sect. *Heteroleibleinia* Geitl. 1932); *Homoeothrix* (Thur. ex Born. et Flah.) Kirchn. 1898; *Sokolovia* Elenk. 1926\*

*Heteroleibleinia* のトリコームの頂端細胞は円頭形だが, *Homoeothrix* では細くなり, 毛状に終わる。

ネンジュモ目 Nostocales (Borzi 1914) Geitl. 1925

トリコームは両極同形または両極異形, 偽分枝を作るものは多いが, 真分枝は作らない, 異質細胞と, 条件によってアキネートを作る。細胞分裂は常にトリコームの縦軸に対して直角に起こる。生殖は主に連鎖体または不動連鎖体による, 微胞子は一属でのみ知られている (*Coleodesmiumopsis*)。

ほとんどの特徴においてユレモ目 (Oscillatoriales) と同じであるが, トリコームが異質細胞とアキネートを作る能力を持つ点で異なる。科以下の分類の特徴として, トリコームと糸状体の構造, 偽分枝の構造, 藻体の形態, 細胞分裂, 細胞の微細構造, 異質細胞 (従来 “heterocyst” という言葉が使われてきたが, これは cyst ではないので “heterocyte” としている), アキネート, 生理学的・生化学的特徴, 運動性の有無, 色素, 生殖方法, 生活環, 生態等が挙げられる。

#### (1) Scytonemataceae Kütz. 1843

トリコームは両極同形, 鞘を持つ, 場合によりアキネートを作る, 末端部ないしその近くに分裂域を持つ場合と特定の分裂域を持たない場合がある。異質細胞は介生的に形成される。糸状体は通常 2 本 1 組になった偽分枝をつくる。連鎖体の発芽の時, その両端が対称的に生長する場合と, 一端から生長する場合がある。 *Kyrtuthrix* Erceg. 1929; *Scytonema* Ag. ex Born. et Flah. 1886 (syn.: *Diplocolon* Näg. in Itzigs. 1857); *Scytonematopsis* E. Kisel. 1930 (syn.: *Tildenia* Kosinsk. 1926, *Setchelliella* De Toni 1936)

*Kyrtuthrix* は, 従来, Mastigocladaceae (Stigonematales) に分類されていたが, Stigonematales の特徴である真分枝が知られていないこと, また, *Scytonema* や *Scytonematopsis* と同様, トリコームがループを形成する点から, Scytonemataceae に移される。

#### (2) Microchaetaceae Lemm. 1910

トリコームは両極異形, 鞘を持つ, 円形または広円形の先端細胞を持つ, 場合によりアキネートを作る, 通常は末端部に稀に末端部の近くに分裂域を持つ。異質細胞はトリコームの基部または介生的に形成される。糸状体はいくつかの属では通常, 単独側生の偽分枝を作る。属によってはトリコームが異質細胞の部分で分断し, 異質細胞を含まない側のトリコームが偽分枝として発達する。連鎖体は中央に異質細胞を持ち, 両端から対称的に発芽するが, 後に両極異形の糸状体に発達する。

##### (i) Tolypotrichoideae Kom. et Anagn. 1989

糸状体は側生する偽分枝を必ず持つ。

*Coleodesmium* Borzi 1879 (syn.: *Desmonema* Bern. et Thw. ex Born. et Flah. 1886); *Coleodesmiumopsis* Dutt et al. 1982; *Hassallia* Berk. ex Born. et Flah. 1886; *Petalonema* Berk. ex Kirchn. 1898 (syn.: *Croatella* Erceg. 1925); *Tolypothrix* Kütz. ex Born. et Flah. 1886

##### (ii) Microchaetoideae Kom. et Anagn. 1989

糸状体は過渡的な偽分枝を疎らに持つか, または持たない。

*Campyilonemopsis* Desik. 1948; *Fortiea* De Toni 1936 (syn.: *Leptobasis* Elenk. 1915); *Microchaete* Thur. ex Born. et Flah. 1886 nom. cons. (syn.: *Fremyella* De Toni 1936)

#### (3) Rivulariaceae Kütz. 1843

トリコームは両極異形, 鞘を持つ, 先端部で毛状に伸長した細胞に終わる, 末端近くに分裂域を持つ。異質細胞は通常基部に形成されるが, 場合によっては介生的に形成される。アキネートは属によって形成される場合と形成されない場合がある。偽分枝は単独で側生する, いくつかの属では常にあるいは場合によって異質細胞の下部から発達する。連鎖体は一端に異質細胞を形成し, 他端から非対称的に生長する。

*Calothrix* Ag. ex Born. et Flah. 1886; *Dichothrix* Zanard. ex Born. et Flah. 1886; *Gardnerula* De Toni 1936 (syn.: *Polythrix* Zanard. ex Born. et Flah. 1886); *Gloeotrichia* J. Ag. ex Born. et Flah. 1886 (syn. *Portacus* Kuntze 1891); *Isactis* Thur. ex Born. et Flah. 1886; *Rivularia* [Roth] Ag. ex Born. et Flah. 1886; *Sacconema* Borzi 1882

#### (4) Nostocaceae Dumort. 1829

トリコームは両極同形, 円形の細胞に終わるか, ま

たは先端部で細くなり、時に毛状の細胞に終わる。特別の分裂域はなく、細胞は全て分裂能力を持つ。異質細胞は通常末端か介生的に形成されるが、属によっては全く形成されない。アキネートを作る場合、アキネートは、異質細胞の近くから形成される場合と、離れたところから形成される場合がある。偽分枝はない。連鎖体は両端から対称的に生長する。

属間の分類基準として、異質細胞の位置、トリコーム（糸状体）の構造、アキネートの位置や形といった従来から用いられてきた特徴の他に、群体の形態、鞘や細胞やアキネートの形態、生活環、ガス胞の有無などの特徴を考慮する。特にアキネートの発達様式に着目して2亜科を設ける。

(i) *Anabaenoideae* (Born. et Flah.) Kirchn. 1900

アキネートは異質細胞に隣接するか、またはその近くから形成される (paraheterocytic)。

*Anabaena* Bory ex Born. et Flah. 1886 (syn.: *Cyanospira* Florenz et al. 1985 incl.); *Anabaenopsis* (Wolosz.) V. Mill. 1923; *Aphanizomenon* Morr. ex Born. et Flah. 1886; *Cylindrospermopsis* Seenayya et Subba Raju 1972; *Cylindrospermum* Kütz. ex Born. et Flah. 1886 (syn.: *Hormothamnium* Grun. ex Born. et Flah. 1886?, *Anabaenothrix* Randh. 1936); *Raphidiopsis* Fritsch et Rich 1929; *Richelia* Johs.-Schmidt 1901; *Wollea* Born. et Flah. 1886

*Anabaena* と *Aphanizomenon* はタイプ種を比較する限りでは容易に区別できるが、中間的な形態を持つ種がいくつか存在する。

*Anabaena* : トリコームは両極同形、介生する異質細胞を持ち (非常に稀に頂生する)、異質細胞のすぐ隣かまたは近くにアキネートを形成する、単独で生育するか、または束状かマット状の群体を形成する、湿土上あるいは水中の基質 (植物、水底、木等) 上に共生するか、水中で浮遊生活をする。タイプ種は *Anabaena oscillarioides* Bory ex Born. et Flah.。 *Anabaena* にはガス胞を持つものと持たないもの (浮遊生または着生)、先端細胞が細くなるものと細くならないもの等が含まれており、今後の研究が必要とされる。アキネートの発達様式の違いによって従来の *Anabaena* の種のうち *Trichormus* (*Nostocoideae*) に移されたものがある (後述)。

(ii) *Nostocoideae* (Borzi 1914) Kom. et Anagn. 1989

アキネートは異質細胞から離れたところから形成さ

れる (apoheterocytic)。

*Aulosira* Kirch. ex Born. et Flah. 1886; *Isocystis* Borzi ex Born. et Flah. 1886 (syn.: *Pseudonostoc* Elenk. 1949); *Nodularia* Mert. ex Born. et Flah. 1886 nom. cons.; *Nostoc* Vauch. ex Born. et Flah. 1886 (syn.: *Nematonostoc* Nyl. 1873 ex Elenk. 1931, *Amorphonostoc* Elenk. 1931, *Sphaeronostoc* Elenk. 1931, *Stratonostoc* Elenk. 1931); *Trichormus* (Ralfs ex Born. et Flah.) Kom. et Anagn. 1989

*Trichormus* : トリコームは単列細胞からなり、両極同形、介生する異質細胞を持ち、異質細胞から離れたところからアキネートを形成する、基質上でマット状の群体を形成する、またはやや気生、あるいは水中に生育する。タイプ種は *Trichormus variabilis* (Kütz. ex Born. et Flah.) Kom. et Anagn. (basionym: *Anabaena variabilis* Kütz. ex Born. et Flah.)。

スチゴネマ目 Stigonematales Geitler 1925

細胞は縦軸に垂直な面で分裂し、単列のトリコームを作ることが多いが、部分的にあるいは属によっては藻体のほとんどの部分において縦軸に平行な面及び不規則な面でも分裂し、糸状体の横断面において多細胞となることが少なくない。トリコームは真分枝を作る、場合によって偽分枝も作る、属によっては異質細胞を作る、ほとんどの場合アキネートを作らない。生殖は、連鎖体、不動連鎖体、厚膜連鎖体、アキネート、微胞子、動微胞子、不動微胞子による。

スチゴネマ目では、次の4つの糸状体の分枝型が最も重要な分類基準とされている。

A. 細胞の不規則な塊であるX字型分枝：細胞が多面的に分裂して細胞塊を形成するが、生理学的には細胞同士が結合しているものである。

B. 側生するT字型分枝：トリコームの主軸の細胞は縦軸に平行な面で分裂し、分裂した細胞の一つが縦軸に直角な方向に生長する。この分裂には4つの変型がある。

C. 偽叉状のV字型分枝：頂端細胞が縦に軸方向に平行な面で分裂し、2本の分枝が斜めに出る。この型にもいくつか変型がみられる。

D. 逆Y字型分枝：側生する枝が形成された後に分枝が生じる。一個の頂端細胞が分枝になり、2個の頂端細胞または元のトリコーム断片が逆Y字構造となる。この分枝型にもいくつか変型がみられる。なお

これは Geitler (1925) の逆 V 字型分枝, Umezaki (1958) の逆 Y 字型分枝に等しい。

科以下の分類のための特徴として分枝型の他に次のものを考慮する。細胞分裂と細胞構造, 異質細胞, アキネート, 運動性, 連鎖体, 生理学的・生化学的特徴, 生殖方法, 生活環, 藻体の形態, 形態学的変異, 生態と地理的分布。

(1) Chlorogloeopsaceae (Mitra) Mitra et Pandey 1966

トリコームは短い, 円筒形ないし数珠形, 単列ないし多列, 時にプレウロコプサ状, はっきりとした枝を作ることはない。X 字型分枝を作る。異質細胞は介生または先端に形成される。生殖は連鎖体とアキネートによる。

*Chlorogloeopsis* Mitra 1966\*\*; *Heterocyanococcus* Kuffer. 1929\*

一属一種である *Chlorogloeopsis fritschii* は, 自然界からはまだ見つかっていない。また類似の形態を持つ *Heterocyanococcus* は, *Nostoc punctiforme* の生活史の一段階ではないかと考えられている (Geitler 1932, 1942)。

(2) Capsosiraceae (Borzi) Geitl. 1925

トリコームは単列ないし多列, 枝を作るが主軸と枝の間に形態の違いは認められない。藻体は基部において偽柔組織状になることがある, 上部においては放射状に発達し, 時に二叉分枝状の糸状体になる。X 字型, T 字型, V 字型分枝を作る。異質細胞は形成されないかまたは介生的に形成される。生殖は不動微孢子または動微孢子, アキネート, 連鎖体による。

*Capsosira* Kütz. ex Born. et Flah. 1886; *Desmosiphon* Borzi 1907\*; *Hyphomorpha* Borzi 1916\*; *Letestuinema* Frémy 1930\*; *Nematoplaca* Geitl. 1933; *Stauronema* Frémy 1930\*

(3) Stigonemataceae (Hass.) Kirchn. 1898

トリコームは多列となることが多い, 多かれ少なかれ主軸と枝との間に分化が認められる。X 字型, T 字型, V 字型分枝を作る。異質細胞は形成されないか, 介生的に形成される。生殖は連鎖体, 不動連鎖体, 厚膜連鎖体による。

*Homoeoptycha* Skuja 1944 (syn.: *Thackerella* Bharadw. 1963); *Pulvinularia* Borzi 1917; *Stigonema* Ag. ex Born. et Flah. 1886 (syn.: *Sirosiphon* Kütz. 1843)

(4) Fischerellaceae Anagn. et Kom. 1990

トリコームは主軸と枝とに分化する, 主軸においては多列で少数珠状, 枝においては単列でほとんど円筒形。T 字型, V 字型分枝を作る。異質細胞は形成されないか, または介生的に形成される。生殖は連鎖体, 厚膜連鎖体, アキネート, 不動微孢子による。

*Doliocatella* Geitl. 1933; *Fischerella* (Born. et Flah.) Gom. 1895 (syn.: *Fischera* S. H. Schwabe 1837, *Sommierella* Borzi 1907); *Fischerellopsis* Fritsch 1932; *Leptopogon* Borzi 1906; *Parthasarathiella* Subba Raju 1962\*\*; *Westiellopsis* M. Janet 1941\*\*

Fischerellaceae はトリコームに主軸と分枝の分化があること, 細胞分裂の様式に違いがあることから, Stigonemataceae から分離して設けられた科である。

(5) Borzinemataceae Geitl. 1942

トリコームは主軸と枝とに分化する, 主軸においては多列で数珠状, 枝においては単列の円筒形, 偽分枝を作る。T 字型分枝を作る。異質細胞は介生的に形成される。生殖は連鎖体, 厚膜連鎖体, アキネートによる。

*Borzinema* De Toni 1936 (syn.: *Diplonema* Borzi 1917); *Handeliella* Skuja 1937; *Schmidleinema* De Toni 1936 (syn.: *Camptylonema* Schmidle 1900); *Seguenzaea* Borzi 1906; *Spelaopogon* Borzi 1905 (syn.: *Pseudospelaopogon* Elenk. 1949 incl.)

(6) Loriellaceae Geitl. 1925

トリコームは全て単列, 数珠形ないし円筒形, 主軸と分枝に分化することはない。T 字型, V 字型分枝を作る。異質細胞は形成されないか, または介生的に形成される。生殖は連鎖体, 厚膜連鎖体, アキネートによる。

*Albrightia* Copel. 1936\*; *Brachytrichiopsis* Jao 1944; *Colteronema* Copel. 1936\*; *Geitleria* Friedm. 1955\*; *Loefgrenia* Gom. 1896\*; *Loriella* Borzi 1892; *Mastigocoleopsis* Geitl. 1925\*; *Matteia* Borzi 1906\*

*Loefgrenia* と *Mastigocoleopsis* は先端で細くなる毛状の分枝を持つ。もしこの特徴が重要と認められるなら, 両属は Loriellaceae 内の亜科として分類されるべきであろう。

(7) Nostochopsaceae Geitl. 1925

トリコームは全て単列，ほぼ円筒形ないし数珠形，主軸と枝の分化が認められない。T字型，V字型，稀に逆Y字型分枝を作る。異質細胞は介生的かまたは短い側枝の先端に形成される。生殖は連鎖体による。*Baradlaia* Palik 1960\*; *Mastigocladopsis* Iyeng. et Desik. 1946\*; *Mastigocoleus* Lagerh. 1886; *Nostochopsis* Wood ex Born. et Flah. 1886 (syn.: *Myxoderma* Schmidle 1901)

#### (8) Mastigocladaceae Geitl. 1925

トリコームは全て単列，円筒形ないし数珠状，主軸と枝の分化が認められない。T字型，V字型，Y字型分枝を作る。異質細胞は形成されないか，または介生的に形成される。生殖は連鎖体，不動連鎖体，厚膜連鎖体，アキネート，例外的に微胞子による。

##### (i) Mastigocladoideae

トリコーム及び分枝の頂部は多少円筒形で，やや円い頂端細胞を持ち，分枝は主にT字型またはV字型でY字型は稀である。

*Adrianema* De Toni 1936 (syn.: *Lithonema* Erceg. 1929); *Chondrogleoa* Schmidle 1902\*; *Hapalosiphon* Näg. in Kütz. ex Born. et Flah. 1886; *Mastigocladus* Cohn 1862; *Symphyonema* Jao 1944; *Thalpopphila* Borzi 1906\*; *Umezakia* M. Watanabe 1987; *Voukiella* Erceg. 1925; *Westiella* Borzi 1907

##### (ii) Brachytrichioideae (Born. et Flah.) Fritsch 1945

トリコームの頂部は細くなり毛状に終わり，分枝はおもにV字型とY字型である。

*Brachytrichia* Zanard. [1872] ex Born. et Flah. 1886; *Herpyzonema* Weber-Bosse 1913; *Iyengariella* Desik. 1959; *Parenchymorpha* Tseng et Hua 1984; *Symphyonemopsis* Tiwari et Mitra 1969

最後に，様々な質問に答えて下さったチェコスロバキア科学アカデミー植物学研究所のJ. Komárek博士に心から感謝する。

#### 参考文献

Anagnostidis, K. and Komárek, J. 1985. Modern approach to the classification system of cyanophytes 1-Introduction. Arch. Hydrobiol. Suppl. 71, Algological Studies 38/39: 291-302.  
Anagnostidis, K. and Komárek, J. 1988. Modern approach to the classification system of cyanophytes 3-

Oscillatoriales. Arch. Hydrobiol. Suppl. 80, Algological Studies 51-53: 327-472.  
Anagnostidis, K. and Komárek, J. 1990. Modern approach to the classification system of Cyanophytes 5-Stigonematales. Arch. Hydrobiol. Suppl. 86, Algological Studies 59: 1-73.  
Bornet, E. and Flahault, C. 1886-1888. Revision des Nostocacées hétérocystées. Ann. Sci. nat. Bot., ser. 7, 3: 323-381, 4: 343-373, 5: 51-129, 7: 177-262.  
Bourrelly, P. 1970. Les algues d'eau douce III. 512 pp., N. Boubée and Cie., Paris.  
Desikachary, T. V. 1959. Cyanophyta. in I.C.A.R. Monographs on Algae, 686 pp., New Delhi.  
Drouet, F. 1968. Revision of the classification of the Oscillatoriaceae., Acad. nat. Sci. Philadelphia, Monogr. 15, 370 pp.  
Drouet, F. 1973. Revision of the Nostocaceae with cylindrical trichomes (formerly Scytonemataceae and Rivulariaceae). 292 pp., Hafner Press, New York.  
Drouet, F. 1978. Revision of the Nostocaceae with constricted trichomes. Nova Hedwigia Beih. 57: 1-258.  
Drouet, F. 1981. Summary of the classification of blue-green algae. Nova Hedwigia Beih. 66: 135-209.  
Elenkin, A. A. 1936-1949. Monographia Alarum Cyanophycearum aquidulcium et terrestrium in finibus URSS inventarum. I. et II., 1-2. I: 684 pp., II: 1908 pp., Izd. Akad. Nauk SSSR, Moskva-Leningrad.  
Geitler, L. 1925. Cyanophyceae. In A. Pascher [ed.], Süswasser-Flora Mitteleuropas. No. 12. Gustav Fischer, Jena.  
Geitler, L. 1932. Cyanophyceae. In L. Rabenhorst [ed.], Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. 14. Akademische Verlag., Geest.  
Geitler, L. 1942. Schizophyta. In A. Engler and K. Prantl [eds.], Die natürlichen Pflanzenfamilien. ed. 21 b. Wilhelm Engelmann, Leipzig.  
Gomont, M. M. 1892. Monographie des Oscillariées (Nostocacées homocystées). Ann. Sci. nat., Bot., ser. 7, 15: 263-368, 16: 91-264.  
Hollerbach, M. M., Kosinskaja, E. K. and Poljanskij, V. I. 1953. Sinezelenye vodorosli. in Opred. presnov. vodorosl. SSSR 2. 652 pp., Sov. nauka, Moskva.  
Komárek, J. and Anagnostidis, K. 1986. Modern approach to the classification system of cyanophytes 2-Chroococcales. Arch. Hydrobiol. Suppl. 73. Algological Studies 43: 157-226.  
Komárek, J. and Anagnostidis, K. 1989. Modern approach to the classification system of cyanophytes 4-Nostocales. Arch. Hydrobiol. Suppl. 82, Algological Studies 56: 247-345.  
Kondrateva, N. V. 1968. Cyanophyta. in Vozn. prisnov. vodorost. Ukr. RSR 1, 2. 254 pp. Vid. "Naukova dumka", Kiev.  
Linné, C. 1753. Species plantarum. Tom. II: 561-1200, Stockholm.

- Stanier, R. Y. and Cohen-Bazire, G. 1977. Phototrophic prokaryotes: the cyanobacteria, *Ann. Rev. Microbiol.* **31**: 225-274.
- Stanier, R. Y. et al. 1978. Proposal to place the nomenclature of the cyanobacteria (blue-green algae) under the rules of the international code of nomenclature of bacteria. *Int. J. Syst. Bacter.* **28**: 335-336.
- Stanier, R. Y., Kunisawa, R., Mandel, W. and Cohen-Bazire, G. 1971. Purification and properties of unicellular blue-green algae (order Chroococcales). *Bac. Rev.* **35**: 171-205.
- Starmach, K. 1966. *Cyanophyta—sinice*. *Flora sfodkow. Polski* 2, 753 pp., Warszawa.
- (新山優子, 305 つくば市並木4-918-302; 渡辺真之, 305 つくば市天久保4-1-1 国立科学博物館筑波実験植物園; 梅崎 勇, 910-11 福井県吉田郡松岡町兼定島4-1-1 福井県立大学)

