

藻類の生態

秋山 優・有賀祐勝
坂本 充・横浜康継
共 編

内田老鶴圃

藻類の生態

秋山 優・有賀 祐勝
坂本 充・横浜 康継
共 編

内田老鶴圃

1986年10月15日 第1版発行

編者の了解に
より検印を省
略いたします

藻類の生態

定価 12800 円

◎編 者 秋 山 優
有 賀 祐 勝
坂 本 充
横 浜 康 継
発 行 者 内 田 悟
印 刷 者 小 林 莊 志

発行所 株式会社 内田老鶴堂 東京都文京区大塚 3丁目34番3号
電話 (03) 945-6781 (代) 振替口座 東京 3-6371 番
印刷/日東プリテックK.K.・製本/牧製本印刷K.K.

Published by UCHIDA ROKAKUHO PUBLISHING CO., LTD.
3-34-3, Otsuka, Bunkyo-ku, Tokyo, Japan

U. R. No. 303-1

(分)3045 (製)45033 (出)0505

執筆者一覧（執筆順）

- 有賀 祐勝（あるが ゆうしょう） 東京水産大学教授，理学博士
- 藤田 善彦（ふじた よしひこ） 基礎生物学研究所教授，理学博士
- 秋山 優（あきやま まさる） 島根大学教育学部教授，理学博士
- 坂本 充（さかもと みつる） 名古屋大学水圏科学研究所助教授，理学博士
- 和田 英太郎（わだ えいたろう） 三菱化成生命科学研究所室長，理学博士
- 飯塚 昭二（いづか しょうじ） 長崎大学水産学部教授，農学博士
- 横浜 康継（よこはま やすつぐ） 筑波大学下田臨海実験センター助教授，理学博士
- 小林 弘（こばやし ひろむ） 東京学芸大学教授，理学博士
- 大野 正夫（おおの まさお） 高知大学海洋生物教育研究センター助教授，農学博士
- 星合 孝男（ほしあい たかお） 極地研究所教授，理学博士
- 成田 哲也（なりた てつや） 京都大学大津臨湖実験所，Ph.D
- 山本 鎔子（やまもと ようこ） 明治大学農学部教授，理学博士
- 大和田 紘一（おおわだ こういち） 東京大学海洋研究所助教授，農学博士
- 中原 紘之（なかはら ひろゆき） 京都大学農学部水産実験所，理学博士
- 宝月 欣二（ほうげつ きんじ） 玉川大学農学部教授，理学博士
東京都立大学名誉教授

序

藻類は、その主要な生活の場が、海洋、湖沼、河川などの水界にあり、水界生態系の中で果す生産者としての役割りは極めて重要なものである。しかし、藻類の生活は水界だけに限られることなく、土壌中や陸上の岩石上あるいは樹木の表面、動物の体表や体内など著しく広範かつ多岐にわたる場で行われている。藻類は基本的には陸上の緑色植物と同じくその光合成作用をもとに独立栄養を営む光合成植物であるが、海藻などの大形藻を除くとその大部分は微小な顕微鏡的存在であり、また分類学的には極めて変化に富んだ数多くの分類群に属している。また、その生活環も多様で、生活の実態は至って複雑である。生態系の中で藻類が占める生産者としての地位は、すでに数多くのテキストの中でとりあげられているものの、藻類を中心にその生態を総合的に取扱った書物はほとんど見当たらない。この理由から、主に大学院生と若手研究者を対象とした藻類の生態に関する書籍の出版について企画がまとまったのは7年も前のことであった。この企画では、生活形の異なる代表的な藻類群を中心にして、ハビタートからのアプローチを含めて、自然における藻類の「生きている姿」を多角的に浮き彫りにすることを大きなねらいとした。

本書は、総論的な記述に続いて、藻類の基本的機能、ハビタートと種の観点からみた藻類、また各論的な扱いとしてハビタート別にみた生態学的特性と多様性、相互作用を中心とした生態学的特徴、生活環と進化からみた種の生態的特質、群集の構造とその多様性などについての章から構成されている。しかし、数多くの著者の17章にわたる記述を統一的に一つの流れにのせることは至難のわざであり、文章の難易はもちろんのこと、内容的なレベルの調整もあえて行わなかった。したがって、企画当初のねらいが的を射たものになっていないことを恐れる。章の順序にこだわることなく、興味をもたれる章を独立に読

んでいただければさいわいである。

企画から出版まで長い年月を費している間に国外でも藻類の生態に関する書物が出版され、大変遅れをとってしまった感が強い。しかし、大多数の著者には大部の力作を完成し、詳細な記述とともに数多くの文献をあげていただいたので、文献リストの活用も大いに期待したいところである。

企画の段階では十数名の方々に執筆を依頼したが、最終的に原稿がそろうまでに大変時間を要してしまった。これはひとえに編者の怠慢が原因であり、いちはやく玉稿を提出くださった著者の皆様には誠に申しわけなく、ここに改めしてお詫び申しあげたい。企画当初に大変ご尽力くださった長谷部義夫氏、本書の完成に向け常にあたたかい支援と激励を与えられた内田老鶴園社長内田悟氏ならびに編集実務で大変お世話になった同編集部笠井千代樹氏に心から感謝申しあげる。

1986年9月

編 者

目 次

序	i
1 水界生態系における藻類の役割	有賀 祐勝 1~13
1. はじめに	1
2. 水界生態系	2
3. 藻類による有機物生産	5
4. 現存量と一次生産のエネルギー効率	8
5. 物質循環その他の役割	11
(文 献)	12
2 水界環境と藻類の生理	藤田 善彦 15~51
1. はじめに	15
2. 藻類の生活と環境	17
3. 環境と光合成—その環境による可塑性	36
4. おわりに	47
(文 献)	49
3 藻類の生活圏	秋山 優 53~80
1. はじめに	53
2. 陸水環境と藻類のハビタート	57
3. 海洋環境と藻類のハビタート	66
(文 献)	73

4 海洋植物プランクトンの生産生態有賀 祐勝.....	81~121
1. はじめに.....	81
2. 海洋環境と植物プランクトンの光合成.....	83
3. 植物プランクトン群集の生産構造と現存量.....	92
4. 植物プランクトンの光合成と一次生産.....	103
5. 海洋における一次生産の分布.....	108
(文 献)	118
5 湖沼における植物プランクトンの生産と動態坂本 充.....	123~176
1. はじめに.....	123
2. 湖沼の一次生産における植物プランクトンの関与度.....	124
3. 湖沼における植物プランクトンの生産の地理的分布.....	129
4. 湖沼の栄養度と植物プランクトンの生産.....	133
5. 植物プランクトンの現存量と生産量の季節変化.....	140
6. 植物プランクトンの生産活動の支配因子.....	154
(文 献)	170
6 自然界における藻類の窒素代謝和田英太郎.....	177~208
1. はじめに.....	177
2. 水界の窒素循環と藻類の占める役割.....	178
3. 水界微小藻類による窒素化合物の利用.....	180
4. 藻類の窒素代謝と生育生理.....	192
5. これからの課題.....	203
(文 献)	205
7 植物プランクトンの異常増殖飯塚 昭二.....	209~249
1. はじめに.....	209
2. 定義と研究のアプローチ.....	210

3. 異常増殖現象	211
4. 異常増殖の種特性	220
5. ある異常増殖種の個体群成長・消滅過程（想定的説明）	225
6. 異常増殖の生態学	228
7. おわりに	240
（文 献）	241
8 海藻の分布と環境要因 ……………横浜 康継……………	251～308
1. 海藻と環境	251
2. 水平分布	252
3. 垂直分布	264
（文 献）	306
9 河川底生藻類の生態 ……………小林 弘……………	309～346
1. はじめに	309
2. 河川環境と藻類	309
3. 底生藻類群落の遷移と競争	323
4. 底生藻の現存量と生産力	331
5. 水質汚濁と底生藻類	335
（文 献）	343
10 汽水域の藻類の生態 ……………大野 正夫……………	347～370
1. 汽水域とは	347
2. 汽水域の藻類相	348
3. 汽水域の藻類の生理生態	353
4. 形態変化	360
5. 汽水域の有用海藻	362
（文 献）	368

11 土壤藻類の生態秋山 優.....	371~402
1. はじめに.....	371
2. 土壤藻類のハビタート.....	372
3. 土壤中における藻類の現存量とフロラの特性.....	374
4. 土壤藻類の生態的特性.....	379
(文 献).....	392
12 海水中の藻類の生態星合 孝男.....	403~423
1. はじめに.....	403
2. 海水の分布.....	404
3. 海水中の藻類棲所.....	404
4. 海水の成長と ice algae の繁殖.....	405
5. Ice algae	411
6. おわりに.....	419
(文 献).....	420
13 藻類と水界動物の相互作用成田 哲也.....	425~437
1. はじめに.....	425
2. 植物プランクトンと動物プランクトンの量的関係.....	425
3. 動物プランクトンの摂食方法.....	426
4. 動物の捕食圧と藻類.....	427
5. おわりに.....	434
(文 献).....	436
14 藻のパゾジーン山本 鎔子.....	439~504
1. はじめに.....	439
2. ウィルス.....	439
3. 細菌.....	451

4. カ	ビ	468			
5. ア	メ	バ	477		
6. お	わ	り	に	486	
(文	献)	487			
15	藻類の細胞外代謝生産物とその生態的役割	大和田 紘一	505~531		
1.	は	じ	め	に	505
2.	細胞外代謝生産物の測定	506			
3.	検出された細胞外代謝生産物	509			
4.	代謝生産物の分泌と環境因子	518			
5.	水界における生物の相互関係と細胞外代謝生産物	519			
(文	献)	527			
16	藻類の生活史と生態	中原 紘之	533~592		
1.	は	じ	め	に	533
2.	藻類における基本的な生活環の型	534			
3.	淡水プランクトン	536			
4.	海産プランクトン	540			
5.	海	藻	547		
6.	生活環の進化	573			
(文	献)	578			
17	藻類群集の構造と多様性	宝月 欣二	593~622		
1.	は	じ	め	に	593
2.	藻類群集の構造とその特徴	594			
3.	群集の多様性	596			
4.	多様性と環境	599			
5.	群集構造の水平的変化	602			

6. 群集構造の垂直的变化.....	611
(文 献)	620
索 引.....	623

1. 水界生態系における藻類の役割

1. はじめに

藻類 (algae) は水中に生育する簡単な体制の光合成植物を主体とする植物群であるが、藻類の生育場所は必ずしも水中とは限らない。藻類は土壌表面や土壌中にもみられるし、岩石の表面や樹木の幹などの表面、あるいは動物の体表などに付着して生活しているものもある。また、微細藻類や藻類のシストが大気中に浮遊していることは、古くからよく知られている。液体としての水の中ばかりでなく、雪が積った時などに積雪の表面またはその近くに藻類が増殖した結果生じる雪の“着色現象”も、古くから赤雪・緑雪などとして知られているが、近年では南極大陸周辺の海水あるいは湖沼の水の表面(下面)または中に多量の微細藻の生育が認められ、水の“着色現象”として注目され、アイス・アルジー (ice algae) と呼ばれて研究が進められている。さらに、他の生物の体内に生育する藻類もある。地衣類が藻類と菌類の共生体であることは、よく知られているが、さらに興味をもたれてきたのは動物体内に共生している微細藻である。腔腸動物のサンゴや軟体動物のシャコガイなどの体内(体腔や外套膜)で共生生活を営むゾーキサンテラ (zooxanthellae) やゾークロレラ (zoochlorella) は、単に動物体内で生活するという点だけでなく、動物との共生を通じて生物生産に重要な役割を果しているという点で大いに注目されてきた。このように藻類の生活の場は極めて多様性に富んではいるが、その主体をなすのはやはり水中である。すなわち、海洋、湖沼、河川などが藻類の主要な生息場所である。

海洋、湖沼、河川などは、まとめて水界と呼ばれる。光合成植物としての藻類は水界生態系 (aquatic ecosystems) における生産者 (producer) として重

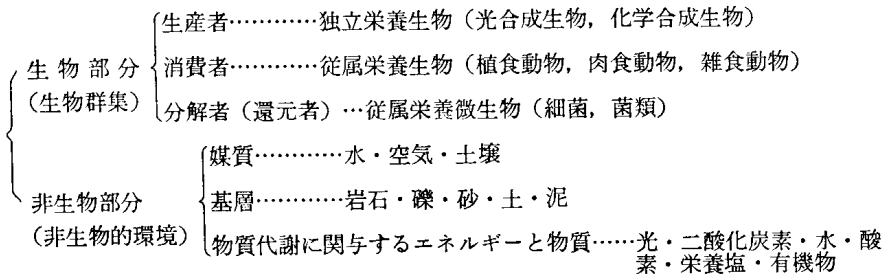
2 1. 水界生態系における藻類の役割

要な地位を占めている。海洋の沿岸部では潮間帯 (intertidal zone) から漸深帯 (subtidal zone) に至る比較的浅い水深のところで光合成のための光が十分に透入する場所には、着生生活を営む大形藻類 (macroalgae) すなわち海藻 (seaweeds) および付着性の微細藻類 (microalgae) が生育しており、底生藻類 (benthic algae) あるいは植物ベントス (phytobenthos) とも呼ばれる。また、水中には植物プランクトン (phytoplankton) の生活がある。しかし、沿岸部では現存量 (standing crop) からみれば植物プランクトンや付着性微細藻に比して海藻は極めて大きな位置を占めているといえる。水深の深い沖合や外洋では、海底まで光が到達しないので底生藻類の生育はみられず、植物プランクトンが生産者としての主要な地位を占めることになるが、その生活は光合成活動に必要な太陽光が透入する表層に限られる。この太陽光が透入する層は有光層 (euphotic layer または photic layer) と呼ばれ、一般に沿岸部では浅く、外洋では深くなるが、最も透明な海域でも1日を通してあるいは年間を通して平均的にみると150 m程度である。湖沼でも海洋の場合とほぼ同様の関係が認められる。すなわち、湖沼の沿岸部では底生生活を営む大形藻類が水生高等植物と共に生産者として主要な地位を占め、植物プランクトンが浮遊生活をしている。湖沼の沖合部で水深が深ければ底生藻類の生活はみられないので、植物プランクトンだけが生産者としての地位を占めることになり、海洋の場合と同様に有光層内で光合成活動を行っている。河川については、日本の河川のように小規模で浅く、急速な流れをもつ場合には付着性微細藻がほとんど主体をなすが、大陸を流れる大河川の場合には付着性微細藻と共に植物プランクトンの存在が認められ、植物プランクトンが河川が生産者として大きな役割を果すことになる。

2. 水界生態系

自然界における生物の生活をみると、生物とそれをとりまく無機的環境 (非生物的環境 abiotic environment)、および生物どうしが互いにそれぞれ密接な関係をもって生活しており、切り離そうとしても切り離すことができないよう

な一つのまとまった系 (system) を構成している。このような系に対してイギリスの Tansley (1935) は、生態系 (ecosystem) という呼び名を与えた。陸上でも水界でも、あらゆる生物は生態系の一員としての地位を占めている。生態系を構成する諸要素は、上述のように切り離そうとしても切り離すことができないほどに密接な関連をもっているが、その構成を理解するために整理してみると、およそ次のようになる。



水界生態系 (aquatic ecosystem) においては、光合成 (photosynthesis) を営む植物プランクトン、海藻、海草 (seagrass)、水草、付着微細藻、光合成細菌などと、化学合成 (chemosynthesis) を営む化学合成細菌とが、生産者の地位を占めており、これらの中でも植物プランクトン、海藻、付着微細藻といった藻類は極めて重要な構成員である。言うまでもなく、これら生産者が無機物を光合成または化学合成の過程を通して同化し、作りだされた有機物 (その大部分は植物体の増加として具現されるが、一部は貯蔵物質の形で細胞内に貯えられる) が従属栄養生物の生活を直接または間接に支えていることになる。

海洋を例にとれば、一部の浅海域で優占し主要な生産者の役割を担っている海草 (海産種子植物) を除き、沿岸部では海藻および付着微細藻と植物プランクトンが、また沖合部では植物プランクトンが、主要な生産者であると言える。しかし、これら生きた藻類のほか、生物体由来する微粒子状の懸濁有機物 (particulate organic matter, POM) および溶存有機物 (dissolved organic matter, DOM) は水中に極めて多量に存在し、従属栄

4 1. 水界生態系における藻類の役割

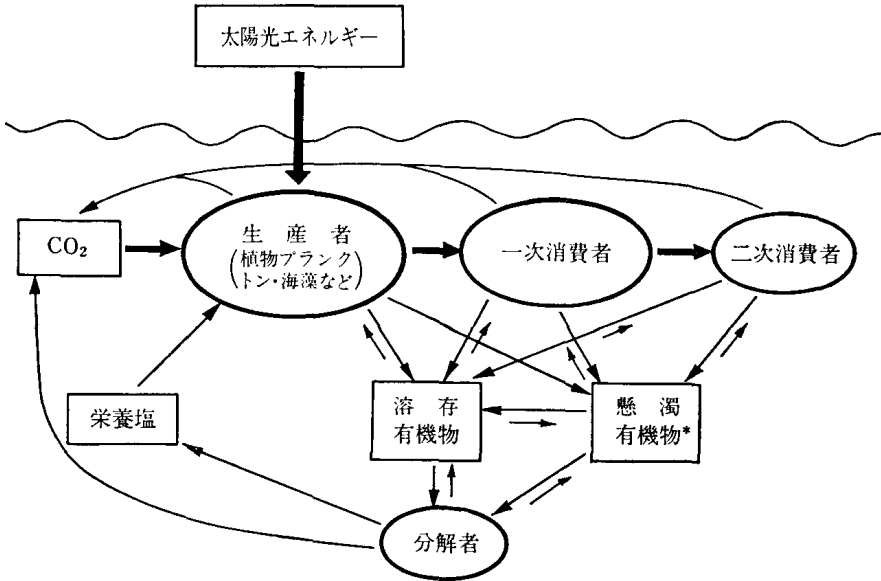


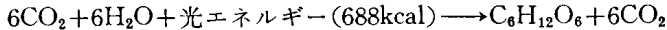
図 1.1 炭素の循環を考慮して描いた水界生態系の模式図.

*ここでは植物プランクトンなどの生きている粒状有機物を除いたものを表す.

養生物の栄養源として利用されている。溶存有機物は、従属栄養生物に対してのみならず、場合によっては独立栄養生物である藻類に吸収され、その生育に大いに役立っていることもあり、その相互関係はなかなか複雑である。図 1.1 には、古典的な形で表した海洋における生態系の模式図を示す。ここにみられるように、生態系内の物質循環とそれに伴うエネルギーの流れは、かなり複雑であるが、この中で藻類は生産者として極めて重要な役割を果している。生産者である海藻や植物プランクトンが一次消費者である藻食動物の直接的な餌になることはもちろんであるが、藻類に由来する懸濁有機物もかなり多量に濾過食性動物 (filter feeder) の食物となっている。藻類が代謝の過程で体外に排出する種々の有機物も溶存有機物として水中に存在し、細菌など分解者の栄養源となるばかりでなく、一部は他の植物や動物にも利用される。また、藻類の代謝産物である溶存有機物は、他の藻類の生育を促進したり、あるいは阻害したりする作用がある (第 7 章と第 15 章参照)。

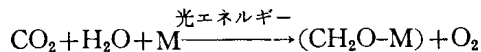
3. 藻類による有機物生産

独立栄養を営む植物プランクトン、海藻、付着微細藻などは、太陽の光エネルギーを利用し、光合成の過程で水中の炭酸を取り込み、炭水化物を合成する。光合成作用は、一般に次のような式で表される。



光合成と同時に呼吸が行われるが、その反応は上式の矢印が逆に左向きになった形の反応として表される。日中、太陽光が十分に供給されれば、光合成の反応が呼吸をはるかに上まわる形で進行するが、著しい弱光下では呼吸が光合成にまさることになる。また、夜間は光の供給がないから呼吸のみが行われる。

光合成による無機物からの有機物生産は、一般に基礎生産または一次生産 (primary production) と呼ばれる。実際には、上式で示される反応でつくられる炭水化物 ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) にさらに栄養塩として吸収された種々の元素がつけ加わって、蛋白質や核酸をはじめとする生体構成物質が合成される。いま、栄養塩として取り込まれる元素をまとめてMで表すと、一次生産の過程は次の式で表すこともできる。



ここに、 $(\text{CH}_2\text{O}-\text{M})$ は生産された有機物を表す。量的にみると (CH_2O) に対してMは極くわずかであるので、生産された有機物はブドウ糖 ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$) または澱粉 ($(\text{C}_6\text{H}_{10}\text{O}_5)_n$) で便宜的に代表されることも多い。

光合成の過程を通してつくられる有機物の総量を総生産 (gross production, P_g) と呼ぶ。そのうちの一部は藻類自体の呼吸 (respiration, R) によって消費されるので、総生産から呼吸を差し引いた残りを純生産 (net production, P_n) という。すなわち、

$$P_g - R = P_n \quad \text{または} \quad P_g = P_n + R$$