

1-3 海藻類の多様な生活史とそこにみられる生物相互作用

高知大学大学院黒潮圏海洋科学研究科

峯 一郎

海産の多細胞の底生藻類は一般に海藻 Seaweeds と呼ばれ、単細胞の植物プランクトンの藻類、あるいはアマモやスガモなどの単子葉植物である海草 Seagrass と区別される。分布は海岸の潮上帯、潮間帯、潮下帯から、水深およそ 30 m くらいまでに限られる。光合成によるガス交換で有機物を生産し、食物連鎖の開始点として他の動物の餌となるだけでなく、いわゆる「藻場」をつくって沿岸にすむ生物の生活の場を提供する、という生態学的にも重要な役割を担っている（図 1）。

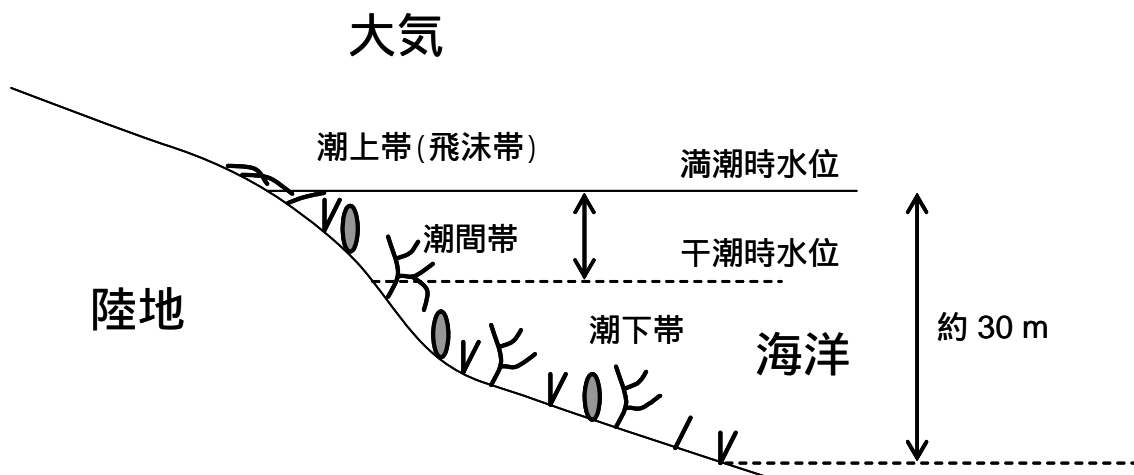


図 1. 沿岸環境と海藻の分布範囲

これらの海藻は沿岸域でそれぞれの種に固有の多様な生活史を営んでいるが、その中で同種や他種の海藻とはもちろん、微生物や動物を含む多様な生物や外部環境と相互作用しながら生活している。ここでは、海藻の生活史にみられる

様々な興味深い生物学的な相互作用の研究例を取り上げて解説し、自然界での海藻の存在意義を考えてみる。

1. 沿岸域の海藻群集の役割

沿岸の浅い海に分布する海藻の群集は、河川流入、海流、気象など、陸、海、大気の影響を大きく受けている。環境省の生物多様性センターでは、自然環境保全基礎調査（緑の国勢調査）の一部として、沿岸域の海の恵みを次世代に伝えることを目指して2002年度から5年計画で全国の藻場調査を国の事業として行っている（<http://www.moba-r.jp/>）。調査では全国から海草類が優占するアマモ場、海藻類のホンダワラ類が優占するガラモ場、アラメ・カジメ場、コンブ場などいろいろなタイプの藻場129ヶ所を選んで、同じ方法で調査して得られたデータを保存して普及啓発に役立てる計画である。

地上の植生と海洋のクロロフィル量から推定すると、地球上の一次生産量の中で、海洋での生産量は46.2%に達する。その大部分は広い面積を占める海洋にいる植物プランクトンによるものである。藻場の面積は沿岸域に限られるが、その生産効率は非常に高い。例えばプランクトンの年間の生産量は1平米あたり炭素の量で50~120グラムなのに対し、カジメ場では1,500グラムにもなる。海藻の表面にはゴカイ、巻貝類、ヨコエビなど多様な小動物が生活し、それらが周りにすんでいる魚の餌となっているように、海藻類は沿岸の生物にさまざまな影響を与えている。また、アマモの生えている内湾の砂泥底には多くの動物が生活している。

さらに水産業では、コンブを主とする天然のものをとる漁業生産額が全体の2.3%、養殖業になるとノリを中心とする海藻の生産高が、養殖生産全体の3割近くを占める。ノリ養殖の年間生産高は1千億円近くに達し、農産物で言えば

麦や豆類の産出高に匹敵する。

一方、日本人の健康を損なう一因として西欧化した食習慣が指摘され、ビタミン、ミネラル、食物繊維の不足の影響が考えられているが、海藻はこれらを多く含む食材として再評価されており、したがって海藻類の需要は今後も増えつづけると思われる。これらの水産業で利用されている海藻は、天然はもちろんのこと、養殖でも沿岸域が生活の場である。このように海藻は、海洋の沿岸域という地球上ではごく限られたところにだけ分布しているが、その海域の生態系を形作る重要なメンバーであり、また、人間社会にとって経済的にも大きな価値をもっている。

2. 海藻の多様な生活史

海藻は藻類の仲間である。藻類には単細胞から多細胞まで多様な種がみられ、生活場所も淡水から海水まで幅広い。分類学的にも 11 の門に分けられるほど多様である。ちなみに植物はコケ、シダ、その他の植物で 3 つの門である。この内、海藻には主に緑藻、褐藻、紅藻の大きな 3 つの門に属するものが含まれる。前に紹介したように、日本では多くの海藻が食品として利用されていて、たとえば緑藻ではアオノリ、褐藻ではワカメ・コンブ・ヒジキ、紅藻ではアサクサノリ(アマノリ類)・テングサ(マクサ; 寒天の原料となる)などがあげられる。

これら海藻の 3 つの分類群はその名の通り海藻の体の色に由来し、それは葉緑体に含まれている光合成色素の種類がちがいによっておこる。緑藻は、陸上植物の葉や茎と同じ緑色で、光合成を行う細胞器官の葉緑体も緑色である。これは光合成色素のクロロフィル a とクロロフィル b の色を反映している。緑藻の仲間はクロレラのように単細胞で肉眼では直接観察できない小さなものからアオノリのように多細胞の海藻まで、かと思うと個々の細胞が数ミリ以上の大

きさになるいわゆる「巨大細胞」の海藻もいて、その形は多種多様である。褐藻の葉緑体は茶や黄色である。クロロフィル a とクロロフィル c を含んでいてこれらの色素は緑藻と同じく緑色であるが、同時にカロチノイドのフコキサンチンなどの光合成補助色素をたくさん含んでいるために葉緑体の色が茶や黄色になる。褐藻はすべて海産で多細胞である。紅藻は赤色で、クロロフィル a と赤いフィコビルリンという光合成色素を含む。このフィコビルリンが紅藻の色を決めている。紅藻には、単細胞・多細胞・巨大細胞の多様な種がみられ、生活環境はほとんど海であるが、種数は少ないもののカワモズクのように淡水産もある。

陸上の緑色植物に比べると、藻類の基本的性質は著しく多様である。これらの生活史（生活環ともいう）もまた実に多様である。動物・植物すべての生物に共通する基本的な生活史では、単相と複相の世代が配偶子の合体（受精，接合）と減数分裂によって世代交代する(図2)。動物の生活史では、減数分裂によって卵と精子が作られるが、これらの生殖細胞がそのまま受精するため、動物の生活史には単相世代がない。

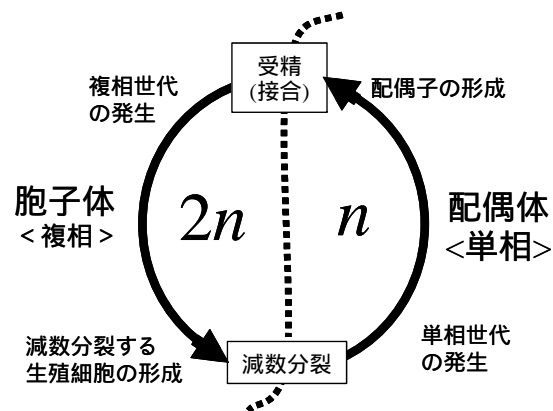


図2. 生物の生活史の基本形

一方、他の真核生物の植物・藻類・菌類の生活史には、一部の例外を除いて両方の世代がみられる。また、一般に各世代がつくる生殖細胞にちなんで、複相世代を孢子体、単相世代を配偶体と呼ぶことが多い。陸上植物では、グループごとに生活史の大まかなパターンが決まっている。例えば蘚類や苔類などのコケ植物では、配偶体がいわゆるコケの体であり、受精によって生じた複相の孢子体は雌の配偶体の上に寄生している。この例のように形や大きさのちがう

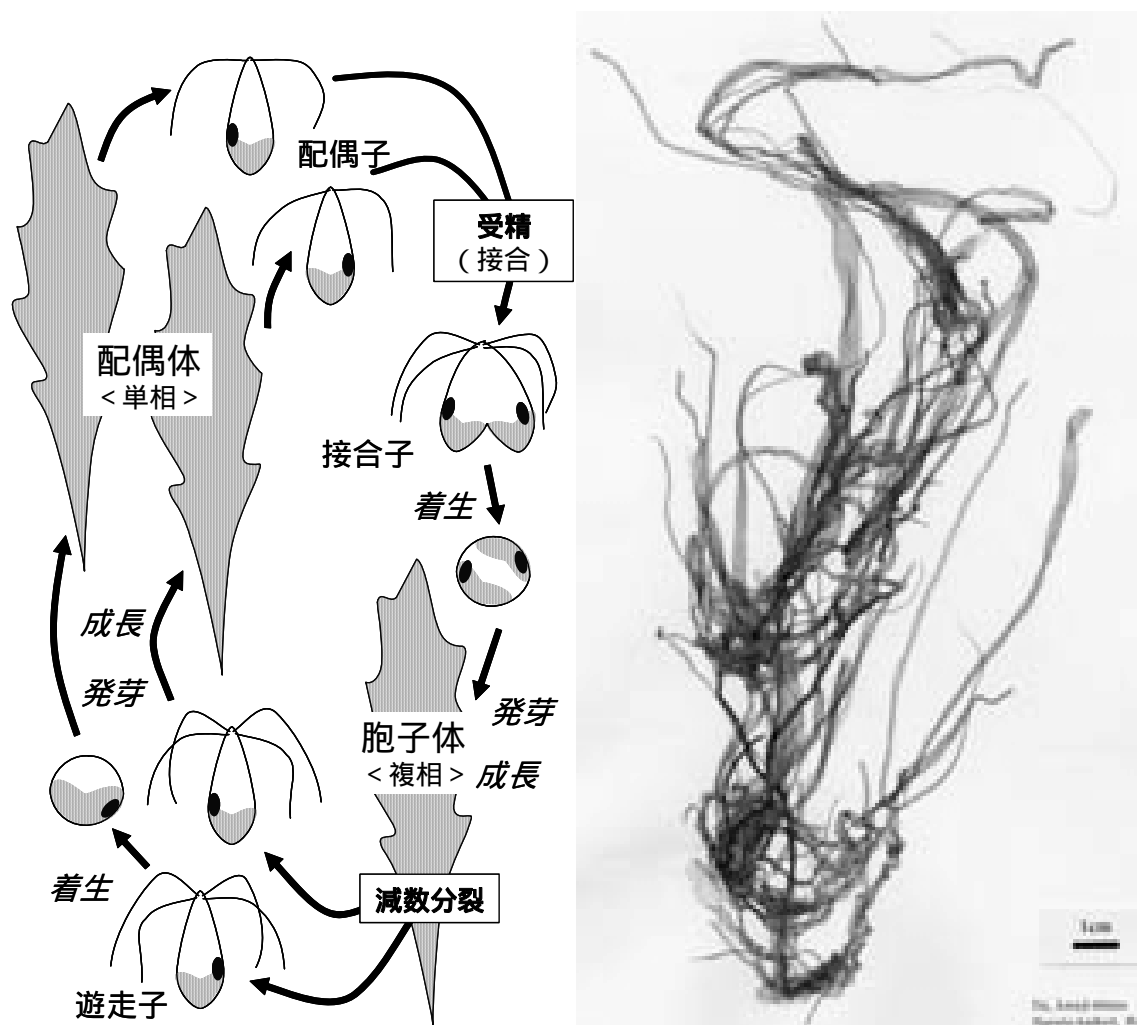


図3. アオノリの生活史(左)とヒラアオノリの標本写真(右; 神戸大学電子図書館ホームページより転載)

世代が交代することを「異型世代交代」と呼んでいる。コケ植物は配偶体が大きく、シダ植物と種子植物は孢子体が大きい。つまり、門によって異型世代交代のパターンが定まっている。それに対して、海藻では同じグループの中でもいろいろなパターンの世代交代がみられる。

例えば、緑藻アオノリ (*Enteromorpha*) の孢子体と配偶体は見た目はそっくりで区別はつかない。孢子体と配偶体はそれぞれ異なった生殖細胞 (遊走子と雌雄の配偶子) をつくって水中に放出して生殖を行う。つまりアオノリの生活史は同型世代交代の生活史である (図3)。褐藻のコンブ (*Laminaria*) では、配

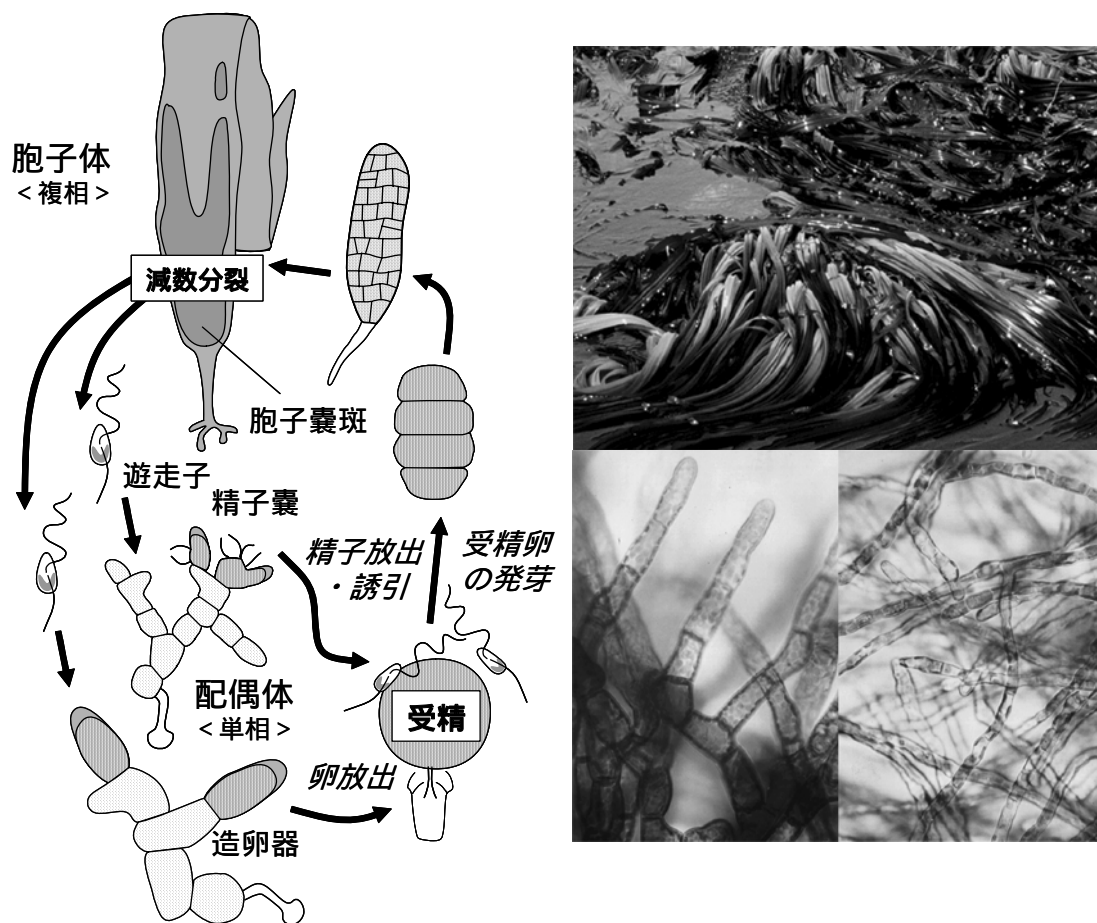


図4. コンプの生活史（左），胞子体の群落（右上：室蘭市チャラツナイ浜）
および配偶体顕微鏡像（右下）
（写真提供：北海道大学 長里 千香子 博士）

偶体よりも胞子体が大きく（図4）、逆に紅藻のアマノリ（*Porphyra*）では配偶体が大きく胞子体は顕微鏡的な大きさである（図5）。つまりこれらは異型世代交代である。緑藻・褐藻・紅藻のそれぞれグループの中には、同型世代交代を行う種もあれば、異型世代交代を行う種もそれぞれ認められる。

このように海藻ではその生活史のパターンが他の生物よりも著しく多様だといえる。さらに紅藻では、鞭毛をもって運動するような生殖細胞がまったく形成されない。その受精では、造果器という雌の配偶体上につくられた卵細胞と、雄の配偶体によってつくられ放出された不動精子が合体し、その受精卵はそのまま雌の配偶体に寄生して発達し、果胞子体という世代になると、

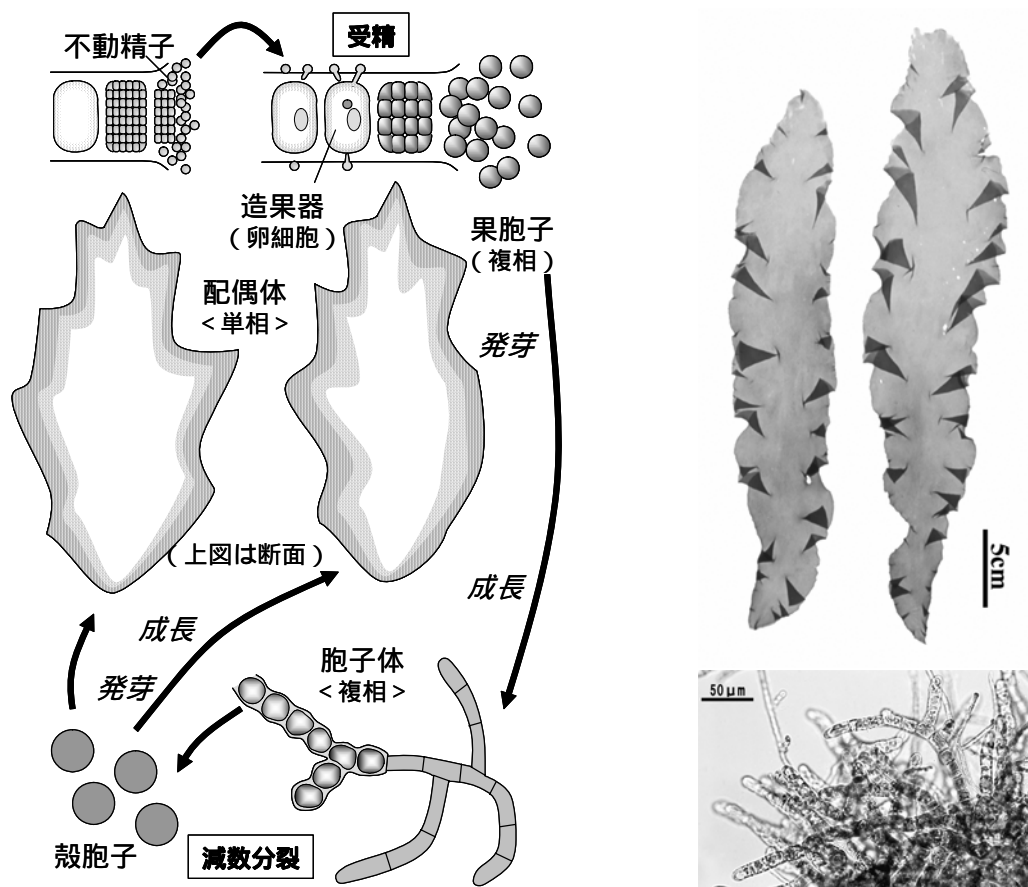


図5. アマノリ類の生活史 (左), アサクサノリの配偶体の標本写真 (右上) および胞子体の顕微鏡像 (右下)

(写真提供: 千葉県立中央博物館分館海の博物館 菊地則雄 博士)

複相の胞子を多数形成し、放出されたそれらの胞子が発芽して独立した胞子体ができる。紅藻ではこのように配偶体・果胞子体・胞子体という3つの異なる世代が順番に交代する。

海藻は沿岸域で他の多くの動物や微生物とともに、このような多種多様な生活史をもって生活している。したがって、例えば同じ個体の細胞同士、同じ種の異なった個体間、異なった種の個体間そして海藻と他の生物といったように、いろいろなレベルの生物相互作用がその生活史の中で起こっている。沿岸海域における海藻と外部環境や他の生物との関わりを理解するために、海藻の生活史の発生・栄養成長の段階、そして生殖成長期でみられる生物相互作用の興味深い研究例を以下に紹介する。

1. 海藻の発生や生殖にみられる生物相互作用

3.1 栄養成長にみられる生物相互作用

3.1.1 胞子の着生と発芽

海藻の生殖細胞は、石など付着できるものについて発芽し、栄養成長を始める。海藻は石、岩、あるいは他の海藻の体などの付着できる基盤がないと生活できない。たしかに流れ藻など浮遊している海藻もあるが、あれはちぎれた海藻である。海藻の胞子の着生は海藻が生きていくために大変重要で、したがって海藻の分布の拡大・縮小を決め生態学的にも重要である。海藻は堤防や海水の取水管入口、船舶などの構造物の表面へ付着して、人間生活にもプラス・マイナスの影響を与えている。また、この海藻の胞子の着生や発芽には他の生物のはたらきも無視できない。例えば、海産の細菌 (*Pseudoalteromonas tunicata*) は緑藻のアオサ (*Ulva*) や紅藻のイト

グサ (*Polysiphonia*) の胞子の発芽を阻害する物質を出していることが知られている。

実験室で紅藻を培養するために、成熟した天然の紅藻を海水の入った容器に入れて胞子を放出させる。このとき、多くの紅藻の種では放出された胞子は容器の底に沈んで、ガラスなどの容器表面には付着しない。しかし、これらの胞子を新鮮な海水や培養液に移すと直ちに容器の壁や底に着生して発生する。これは藻体を漬けて置い

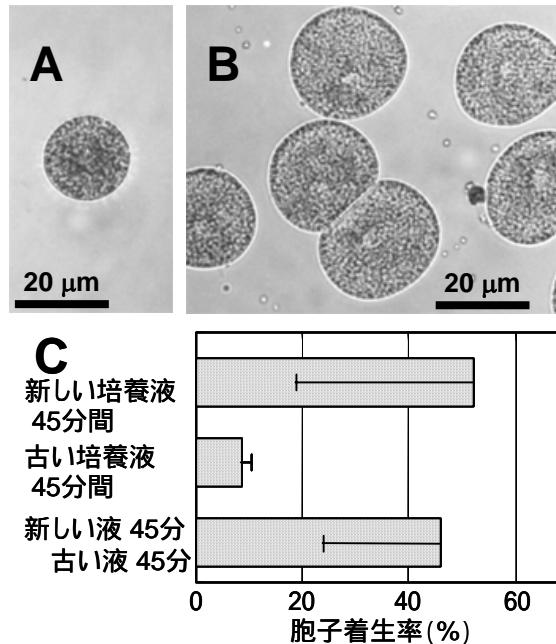


図6. 紅藻のダルスの胞子(写真のA)の着生に対する古い培養液の影響。Bは着生して胞子が発生を開始した様子および胞子体の顕微鏡像(右下)。

た海水や培養液が孢子の着生を抑える働きを持つことによる。紅藻のダルス (*Palmaria*) の孢子の放出後 45 分間の着生率は藻体が入っていた古い培養液中では 10% に満たないが、新鮮な海水や培養液に移すと 50% 以上に増加し、古い培養液に入れたものも新鮮な培養液に移すと着生率は回復した (図 6)。培養するには他の微生物が混じらないように孢子を洗わなくてはならないが、このような現象を孢子洗浄に利用する応用例が知られている。このような孢子の着生阻害作用の生態学的な意味はまだ明らかにされていないが、海藻の中には他の海藻の上に付着して生育するものが多く、付着する海藻とされる海藻との関係や、孢子の散布範囲などに関連して今後の研究が注目されている。

3.1.2 藻体の成長

陸上植物ではその成長や分化に各種のホルモンの作用することがよく知られている。しかし、そのようないわゆる植物ホルモンが海藻の成長に働いているかどうかは、まだはっきりしていない。海藻独自のホルモンとして唯一知られているのは紅藻のカザシグサ (*Griffithsia*) で発見された成長ホルモンのロドモルフィンである。比較的大きい細胞が一行に並んだ糸状のカザシグサの途中の細胞を傷つけて殺してしまうと、その前後に隣り合った細胞のそれぞれから修復細胞ができる。これらの修復細胞は互いの方向にのびて行き、やがて融合して死んだ元の細胞に置き換わって藻体を修復する。このカザシグサの傷害治癒反応では修復細胞の伸長成長によってカザシグサ自身が生産する糖タンパク質のロドモルフィンが不可欠である。

緑藻のヒトエグサ (*Monostroma*) の藻体は細胞が一行に並んだ葉状である。海水中でヒトエグサを培養すると、天然と同じ様な藻体ができるが、人工合成培養液の中で無菌で培養すると、細胞が緩く結合した塊をつくってしまう。こ

の塊に細菌や他の海藻を入れて培養すると、葉状で正常になるので、他の生物が生産する物質が培養液中に分泌され、それによりヒトエグサの正常な形ができると考えられた。その形態形成に作用する物質が多くの研究者により探し求められてきた結果、緑藻の藻体の表面に生活する海産細菌から抽出精製され、その構造も解明されてタルシンと命名された。この物質は非常に低い濃度（1リットルあたり 1×10^{-18} グラム以下）でヒトエグサの葉状形態を誘導し、それ以外の緑藻（アオサやアオノリ）に対しては胞子の発芽を誘導する性質が知られている。

3.2 生殖にみられる生物相互作用

受精や接合といった有性生殖では、生殖細胞である配偶子は同じ種の配偶子で異なる性（接合型）のものと接着・融合しなければならない。つまり、これらの生殖細胞では、生殖細胞という同じ器官、種という同じ分類群という点で、細胞間の特異的相互作用が起こる。自由に動くことができる動物では、そのような配偶子の相互作用を助けるための生殖行動がみられるが、行動力のない海藻では海水中という体外の環境でも十分に効果のある細胞レベルの生物相互作用が、配偶子の特異的な接着・融合のために重要な役割を果たしている、と想像できる。では、海藻の有性生殖の生物相互作用でどのようなことが明らかになっているのだろうか？

3.2.1 緑藻の接合

緑藻の多くでは、図 3 のアオノリの生活史で示したように鞭毛で運動する雌雄の配偶子が接合する。雌雄の配偶子は、同型で同大の場合もあれば、形や大きさが異なる場合もある。配偶体から放出された配偶子は正の走光性（光に向

かって遊泳する性質)を持つものが多く、雌雄が合体して接合子になると負の走行性になる。つまり光に向かって遊泳する性質が配偶子の合体前後で逆転する。雌雄の配偶子の放出される時期と場所が同じであれば、この性質は受精が成功して次の世代を残すために役立つと考えられる。つまり、受精前の配偶子は正の走光性により海面近くに集まるので、同種の配偶子と遭遇する確率が高くなり、受精後は反対方向に遊泳すれば着生する基物のある海底方向に向かうので、接合子が着生し発生する確率を高める、というわけである。電子顕微鏡による細胞の詳しい観察によると、雌雄の配偶子にはあらかじめ接着融合する場所(接合構造)が決まっていて、そこで合体すると、配偶子の細胞が光の方向を感知する構造(眼点と呼ばれている)が、接合子になったあとも上手く機能するように配置されている。

3.2.2 褐藻の受精

褐藻の有性生殖には、鞭毛運動を行う配偶子同士による配偶子接合、鞭毛運動する小さな配偶子(精子)と運動しない大きな配偶子(卵)による受精、の2つがある。図4のコンブの場合は受精の例である。緑藻と同様に、配偶子接合にはさらに同型と異型の2型が知られているが、いずれも、どちらか一方(異型では大きい方)の配偶子が運動しなくなって基物に着生した後に、もう一方の配偶子が運動しながら接着・融合する。つまり褐藻の接合や受精では、動かなくなった配偶子(卵や雌配偶子)と運動性配偶子(精子や雄配偶子)が合体することになる。興味深いことに、前者が後者を誘引する性フェロモンを分泌することが多くの褐藻で明らかになっている。ある化学物質に向かって生物が運動する現象は一般に走化性と呼ぶが、褐藻の雄配偶子は性フェロモンに対して正の走化性を示す、ということになる。

元々、褐藻の雄配偶子が雌配偶子に誘引されることは以前から観察されていたが、そのメカニズムは分からなかった。また、経験的にその雌配偶子を集めた容器からは、雄配偶子にはない独特の匂いのあることが知られていた。1980年代に、この匂いの元である揮発性物質が抽出・精製され、化学的な構造が決定され、さらに生物の反応を利用してその物質の機能も調

べられ、小さな炭化水素分子の性フェロモンが明らかになった(図7)。褐藻の性フェロモンは雄配偶子を誘引するだけでなく、コンブなどでは雄配偶体に精子を放出させる働きもあることも分かっている。もっとも、褐藻の性フェロモンは10数種類で、褐藻の1,000を超える種数に比べて圧倒的に少ないことから、性フェロモンの誘引には種ごとの特異性は期待できない。実際に、ある種の雌の配偶子は同じ属や科の他種の雄配偶子も誘引するので、褐藻の性フェロモンは似たような種の褐藻の雄配偶子を一網打尽に誘引する役割をもつらしい。しかし、室内実験で異種間の雑種を作ろうと試みても、受精(接合)の起こる確率は極めて少ないことから、褐藻の有性生殖における種特異的な生物相互作用は、フェロモンではなく、誘引された後の配偶子同士の特異的な細胞接着・融合の過程にあると考えられている。

3.2.2 紅藻の受精

紅藻では、雌の配偶体に形成された造果器に、雄の配偶体から水中に放出され

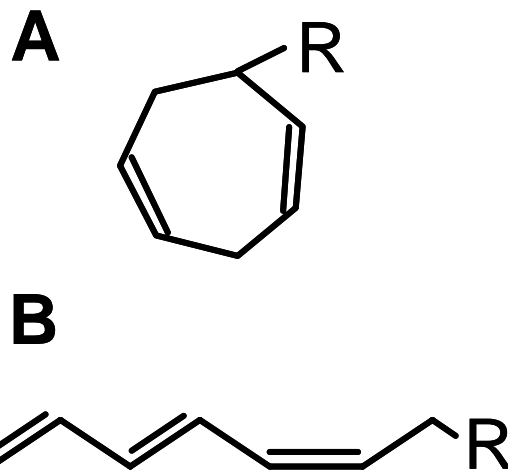


図7. 褐藻の性フェロモンの代表的な2つの構造(Maier & Müller 1986年を改変). Rは各種炭化水素などの残基でフェロモンの種類によって異なる.

た不動精子が接着融合して受精する(図5)。したがって、緑藻や褐藻のように、走光性や走化性で配偶子の遭遇するチャンスを高めることはできない。海中に放出された不動精子が同種の造果器にたどりつくのは文字通り「波任せ」であるが、造果器は受精毛という長い細胞突出部をつくり、不動精子と粘液が同時に放出されて精子の集塊をつくる、など配偶子同士が遭遇する確率を高める工夫もいくつかの紅藻で知られている。また、フタツガサネ (*Antithamnion*) の不動精子には細胞自身よりもはるかに長い柔軟な付属系があり、この付属系で受精毛と絡みついて受精する。このように精子側も見かけのサイズを大きくして、造果器との出会いの機会を増している紅藻の種もある(図8)。

雌雄の配偶子細胞がどのようにして接着するのか、という問題はダルスとフタツガサネなどの紅藻で研究がされてきたが、いずれの場合も細胞の表面にある糖類やそれと結合するタンパク質が不動精子と受精毛の特異的な接着に関与することが明らかにされている。このことは、血液型の識別や免疫反応など、生殖に限らず生物一般に知られている細胞の特異的認識と似たしくみが、海藻の生殖にもはたらいていることを示している。

異なる分類群では受精しにくいという生物に共通した現象があり、そのような交雑不和合性が紅藻でも受精過程のいろいろな段階で観察されている。ダルスは、同じ科のベニフク

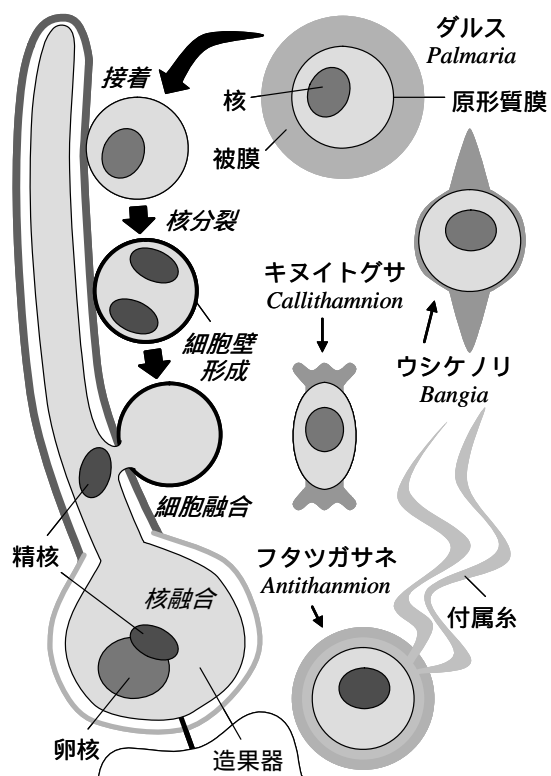


図8. 紅藻のウシケノリ、キヌイトグサ、フタツガサネの不動精子にみられる付属構造と、ダルスの受精過程。

ロノリ (*Halosaccion*) と交雑させると、雌雄のいずれの組み合わせでも配偶子の接着と融合まで受精は進むが、受精卵は培養を続けても発達しない。したがって、これらの種では、異なった種との交雑は、核融合前後の発生の段階で抑制されている。一方、フタツガサネを含むイギス科の異属間で交雑すると配偶子接着さえ起こらない。同じ紅藻でもこのグループでは受精のごく初期段階で異種間の交雑の障壁があると考えられる。他の紅藻では自家不和合性も報告されており、紅藻の不和合性の制御機構の進化は、紅藻における生殖戦略や種分化のおもしろい研究テーマになるだろう。

2. おわりに - 今後の展望 -

海藻の生育場所である沿岸海域はヒトを含む陸上生物と海洋との接点であり、始めに述べたように周辺の生物は直接・間接に多くの恩恵を海藻から得ている。海藻の植生は海洋環境から影響を受けると同時に、同所的に生活する他の藻類や動物との生物相互作用を通じて、海洋環境へも影響を与えているだろう。例えば「磯焼け」は現在世界各国で問題になっている沿岸域環境が荒廃する現象の一つであり、近年観察されてきた磯焼けの進行には水温などの海洋の物理的環境による影響が指摘されている。その磯焼けの現場で優占する典型的な生物は無節石灰藻であり、磯焼けからの回復もすなわち他の海藻が繁茂することから始まる。

この章で紹介した研究例のように、海藻類の生活史のさまざまな段階を通じて、興味深い生物相互作用が数多く知られているが、それぞれの現象をこれまで多くの研究者が各自の研究対象として取り組んできた。最近になって生活史に着目した海藻のゲノムプロジェクトも計画されており、海藻の生活史を特定の種をモデルとして集中的かつ総合的に理解しようとする計画として注目を

集めている。このような分子生物学的な分野の研究から細胞生物学・生理学・分類学・生態学にわたる基礎的な研究を通して、多くの生物が共生して生活する沿岸海域における海藻の役割に対する知識が深まることが期待される。

参考文献

1) 海藻に関するもの

田中 次郎．2003．第7編，第1章 1. 海藻・海草の生産力．平野禮次郎ほか（編）．『地球環境調査事典 調査・計測・測定・分析』第3巻 沿岸域編．フジ・テクノシステム、東京）．757-759頁．

千原 光雄（編）．1999．藻類の多様性と系統．裳華房、東京．346頁．

峯 一郎．2001．海藻のライフスタイル．町田吉彦（編）．生物の世界と土佐の自然．高知新聞社、高知．13-26頁．

峯 一郎．2005．海藻類の生活史における生物相互作用．海洋と生物 161．生物教育社、東京．

2) 海藻の利用に関するもの

館脇正和・星澤幸子（著）．1999．食べてわかった昆布パワー．北日本海洋センター、札幌．133頁．