

渦鞭毛藻類シスト群集は富栄養化指標として有効か？

松岡数充*

長崎大学環東シナ海海洋環境資源研究センター, 〒851-2213 長崎市多良町 1551-7

Dinoflagellate cysts as a bio-signal for eutrophication

KAZUMI MATSUOKA*

Institute for East China Sea Research, Nagasaki University, 1551-7 Taira-machi, Nagasaki 851-2213, Japan

* Corresponding author. E-mail: kazu-mtk@nagasaki-u.ac.jp

Abstract Dinoflagellate cysts, which are hypnozygotes produced during their sexual life cycle, have been mainly utilized as index fossils in biostratigraphy. In addition, some of these cysts have been regarded as seeds for forthcoming harmful algal blooms in marine environmental sciences. Recently these dinoflagellate cysts have been used for understanding paleoenvironmental changes, particularly eutrophication process due to both natural conditions and anthropogenic activities. Two major signals for eutrophication are recognizable by looking at dinoflagellate cysts; the Oslofjord signal and the Heterotroph signal. The Oslofjord signal is characterized by a remarkable increase in total cyst densities accompanied by increases in a single species such as the autotrophic *Lingulodinium machaerophorum* in the case of Oslofjord, Norway. The Heterotroph signal is indicated by dominance of heterotrophic species such as the cysts of *Polykrikos kofoedii/schwartzii*, cysts of *Protoperdinium* spp. and/or cysts of the diplopsalid in Tokyo Bay and Apopagansett Bay in Massachusetts, U.S.A., because these dinoflagellates can consume autotrophic and heterotrophic microplanktonic organisms. The relationship between eutrophication (enrichment of nutrients) and increases of both autotrophic and heterotrophic dinoflagellate cysts involving the Oslofjord and Heterotroph signals can be explained as in Fig. 4. However, in order to employ these signals for understanding other environmentally different areas more adequate data of such as species-specific relationships and their correlations with nutrient limitation levels is needed.

Key words: autotrophs, dinoflagellate cysts, eutrophication, HAB (harmful algal bloom), heterotrophs

1. はじめに

渦鞭毛藻は有害微小藻類増殖 (Harmful Algal Bloom; HAB) における主要な原因種であり、この生物の休眠細胞 (シスト) が耐久性を備えた休眠細胞の状態 で不適切な環境を過ごし、次期増殖の種 (タネ) として機能する点に注目された (例えば Pfister & Anderson 1987). その視点から表層堆積物中の有害渦鞭毛藻シストの形成時期や集積機構、発芽環境条件の解明などの課題が推進されてきた。その一方で、渦鞭毛藻シストは有孔虫や珪藻、コクリソフォリッドなどと同様に微化石としても研究対象生物であり、渦鞭毛藻化石研究の初期には形態学的研究とともに生層序学や古地理学、古生態学的研究が進展した。近年、地球の規模で貧酸素水塊が拡大し、それによって水域の富栄養化が進行しつつあり、渦鞭毛藻シストも有孔虫や介形虫、珪藻などとともに関与することが示されている (例えば Gooday et al. 2009). 海洋環境学的見地からは HAB、特に赤潮発生の拡大は水域の富栄養化が環境要因として重要であると

考えられ、渦鞭毛藻シスト群集を用いた環境動態解明が行われるようになった。渦鞭毛藻シストは後述するようにバイオポリマー殻で構成されていることから、富栄養海域でしばしば出現する貧酸素環境への耐性が他の鉱物質微化石よりも強い。このような渦鞭毛藻の特性を重視しつつ、富栄養化過程究明に関する研究課題ではその生物学的特性と古生物学的特性を合わせて考察することが必要である。小論では、富栄養化過程の解明に、渦鞭毛藻シストがどのように利用されてきたのか、その有効性はどうなのか、今後の研究推進に向けてどのような課題が残されているのかを探る。

2. 渦鞭毛藻シストの概観

渦鞭毛藻は海洋生態系において基礎生産を担う植物プランクトンとして重要な位置を占める。とりわけ、沿岸域では珪藻とともに主要な植物プランクトンである。現生する浮遊性渦鞭毛藻にはこれまで 1,555 種が知られており (Gomez 2005), その

他の生活様式をとるものを合わせると2,000種以上になる (Taylor 1987). また渦鞭毛藻化石として中生代・三畳紀以降に4,000種余り (現生種シストを含む) が記載されてきた (Fensome & Williams 2004). 現生する大多数の渦鞭毛藻栄養細胞は単相世代であり, 体細胞分裂によって増殖するが, 一部の種は有性生殖を行う. 配偶子接合により複相世代の運動性接合子を形成し, 次いでその鞭毛が消失して運動能力を失い, 貯蔵物質を内包し, ダイノスポリンで保護された休眠性接合子へと変化する (Fig. 1). 休眠時には水中を沈降して底質表面に沈積し, 一定の休眠期間後に発芽して運動性減数母細胞になる.

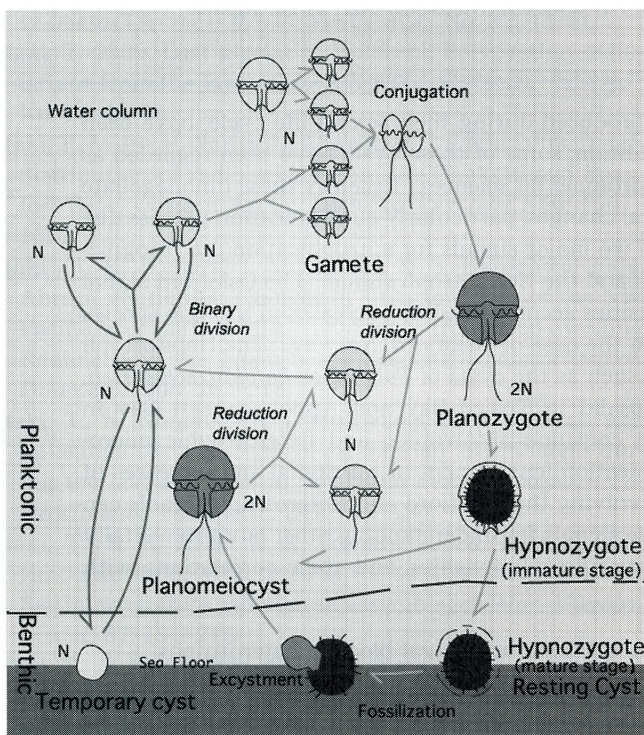


Fig. 1. Life cycle of dinoflagellates.

この細胞は減数分裂後に通常の栄養細胞に戻る. 休眠性接合子形成現生種は約100種を数える (Matsuoka & Fukuyo 2000). 休眠性接合子はシストとも呼ばれる.

シスト表面は刺, 畝, 膜等の形態的に多様な装飾物で覆われることがあり, 中には有殻渦鞭毛藻栄養細胞の特徴となる鎧板やその配列を反映する構造もある (Fig. 2). 化石渦鞭毛藻はほとんどが休眠性接合子であり, 栄養細胞と形態が極めて異なっていることから, 両者の対応関係を明らかにする目的で現生シストの発芽培養実験や分子系統解析研究が行われている (例えば前者では Wall & Dale 1968, 後者では Matsuoka et al. 2006). 現世堆積物からは約150のシスト型が知られる (Dale 1983) が, 遊泳細胞との対応が不明である種が半数を占める. 渦鞭毛藻の栄養摂取様式は独立栄養性, 従属栄養性および混合栄養性があり, いずれのタイプにもシスト形成種が知られる.

3. 渦鞭毛藻シストと環境動態解析

3-1 研究事例

堆積物中の渦鞭毛藻シストの個体数増減は, 堆積物粒子としての特性とシスト形成に関わる生物的特性に制約される. 渦鞭毛藻シストの大きさは20~100 μm であることから, 細粒砂からシルトサイズである. したがって水中で形成された後, 流れによって堆積場へと移動する. また, シスト形成渦鞭毛藻には独立栄養性種, 従属栄養性種, 混合栄養性種が知られる. 光合成性 (独立栄養性と混合栄養性を含む) 渦鞭毛藻種が基礎生産者であることから, その増殖には栄養塩の挙動が深く関与している. さらに, 従属栄養性渦鞭毛藻の増殖は一生産者である植物プランクトンを含む他の微小生物の増減に制約を受ける. 閉鎖性の強い沿岸域や内湾のように堆積物の長距離移動が少ないところでは, 多くのシストは形成海域内で沈積すると考えてよ

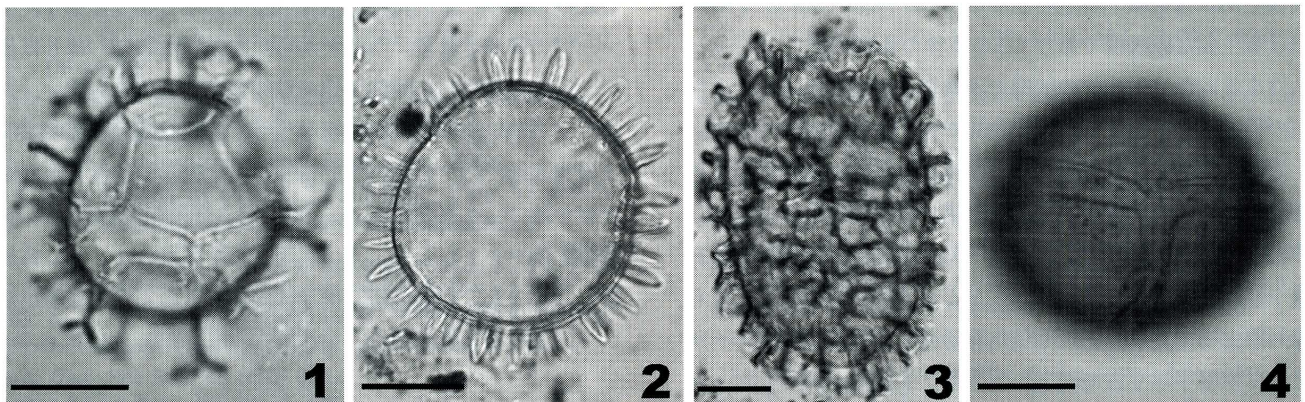


Fig. 2. Modern dinoflagellate cysts. 1 *Spiniferites bulloideus* (Deflandre et Cookson) Sarjenat=Cyst of *Gonyaulax scrippsae* Kofoid (autotrophic), a dominant species in Korean eutrophicated coastal sediments. 2 *Lingulodinium machaerophorum* (Deflandre et Cookson)=Cyst of *Lingulodinium polyedrum* (Stein) (autotrophic), indicator of eutrophication in Oslofjord. 3 Cyst of *Polykrikos kofoidii* Chatton (Heterotrophic), dominant species in hyper trophic water in Tokyo Bay, 4 *Dubridinium cavatum* Reid=Cyst of diplopsalids (heterotrophic), dominant species in Apponagansett Bay. Scale bars=20 μm .

い。したがって、沿岸域や内湾域での渦鞭毛藻シスト全個体数や群集の変化は、生物的特性に起因すると考えられる。このような仮定に基づき渦鞭毛藻シスト群集の変化は低次生態系の変化を反映しているとの観点から水質環境、特に栄養塩挙動の変化についての研究が進展してきた。

3-1-1 Oslofjord での事例

Dale et al. (1999) はノルウェー・オスロフィヨルドの水深 100~200 m の海底から約 500 年間の環境を記録した 30~60 cm 長の 4 本の柱状試料を採取し、渦鞭毛藻シスト群集解析を行った。その結果、1900 年頃に、1) シスト数が約 2 倍になり、2) 光合成種 *Lingulodinium polyedrum* Dodge が単独で急増したことを明らかにした (Fig. 3)。通常この海域では栄養塩が春先の珪藻類の増殖によって消費され晩夏に枯渇する。しかし、*L. polyedrum* は栄養塩に乏しい晩夏に増殖するとされる (Dale et al. 1999, Paasche & Erga 1988) ことからこの時期の *L. polyedrum* の増殖は自然起源ではなく、人為的に負荷された栄養塩に支えられていると結論した。

3-1-2 東京湾での事例

Matsuoka (1999, 2001) は東京湾・横浜港で採取された 145~150 cm 長で約 100 年間の記録を残す 2 本の柱状堆積物中の渦鞭毛藻シスト群集を解析した。これらの試料では 1950 年頃以降に従属栄養性種シストが相対的に増加するとともに、

1970 年以降に全シスト個体数も増加したことを明らかにした。これらの変化は 1970~1980 年代の東京湾での COD (化学的酸素要求量) の増加と軌を一にすることから、渦鞭毛藻シスト群集の変化は N, P などの栄養塩の人為的な増加-人為的富栄養化を反映していると考えた。

3-1-3 大村湾での事例

西九州大村湾では 1980~1981 年に採取された堆積物表層部 2 cm の渦鞭毛藻シスト群集が小林ら (1986) によって明らかにされた。その後、1998 年には小林ら (1986) と同一地点で林・松岡 (2001) が表層堆積物中の渦鞭毛藻シスト群集を調査した。さらに仲田 (2007) は 2004 年から 2006 年にかけて大村湾で 3 度目となる表層堆積物中の渦鞭毛藻シスト群集の調査を実施し、約 25 年間の変化を明らかにした (Fig. 4)。大村湾の平均的堆積速度は約 0.3 cm/年であることから、堆積物表層 2 cm には 6~7 年間に沈積した渦鞭毛藻シストが残されていることになる。分析結果では湾央西部と枝湾の津水湾では過去 25 年間に COD が上昇するとともに、全シスト個体数、従属栄養性種シスト個体数ともに 2~4 倍に増加していることが明らかになった。有機物汚濁の進行に伴って渦鞭毛藻シスト群集が変化したことを示している。

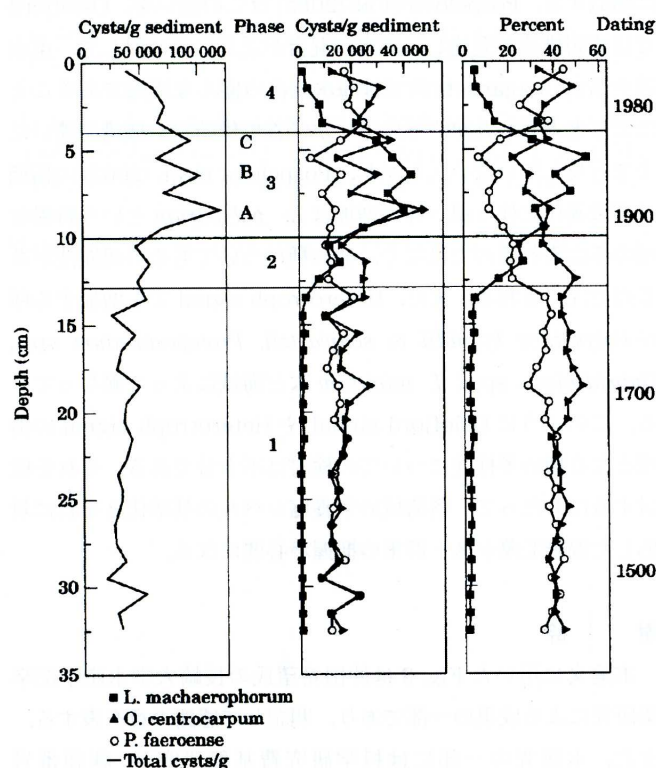


Fig. 3. Oslofjord Signal in the sediment collected from Oslofjord. After figure 3 of Dale et al. (1999). Numbers 1-4 showing each phase differentiating from dinoflagellate cyst assemblages and A-C showing three distinct pulses of increase in cyst concentration.

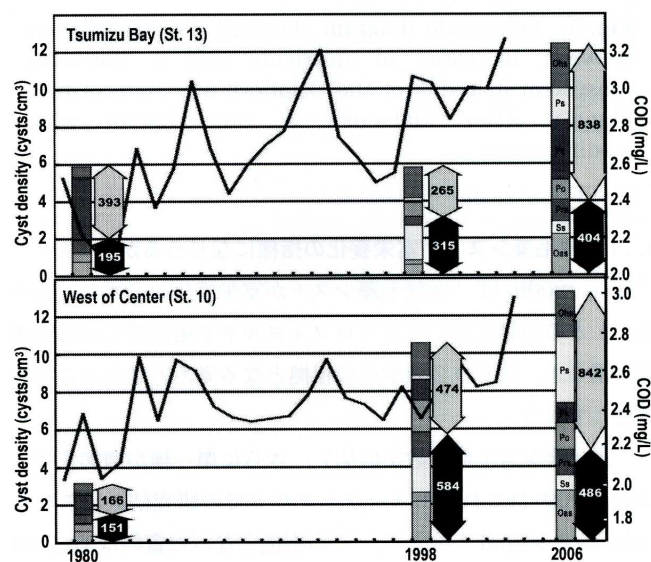


Fig. 4 Increase of total and heterotrophic dinoflagellate cysts in Omura Bay, West Japan, over the last thirty years. After figure 7 of Nakada (2007 MS) with modifications. Horizontal axis showing the age, left vertical axis showing cyst density and right vertical axis showing COD represented by line graphs. Simple bar graphs showing the total cyst density with individual species and bar graphs with arrows showing the number of autotrophic and heterotrophic dinoflagellate cysts. Ps; *Polykrikos schwartzii*, Pk; *Polykrikos kofoidii*, Po; *Protoperidinium oblongum*, Ohs; other heterotrophic species, Prs; *Pyrophacus stenii*, Ss; *Scrippsiella* spp.; Oas; other autotrophic species.

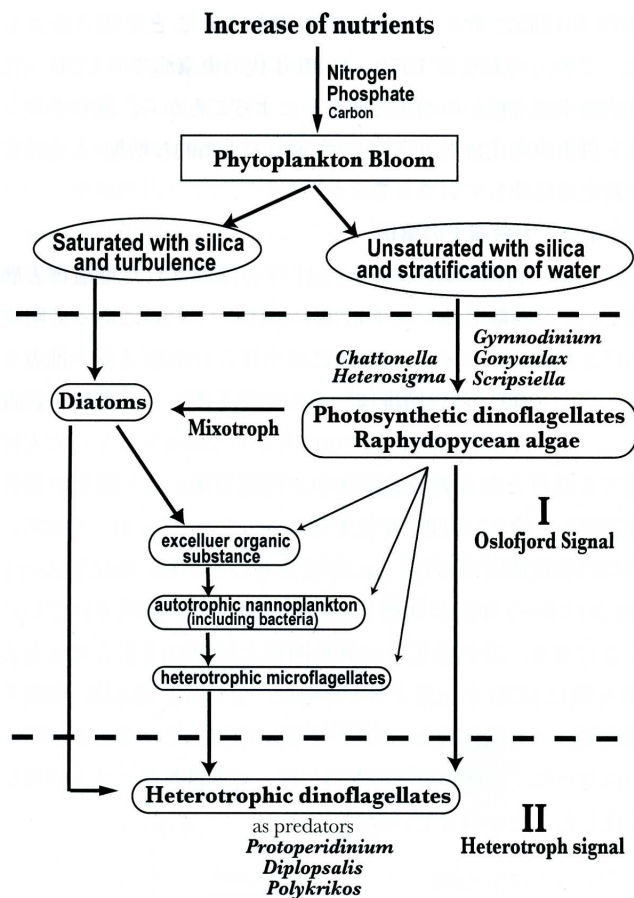


Fig. 5. Schematic diagram showing the relationship between increases in nutrients and a low-level ecosystem in terms of the Oslofjord and Heterotroph Signals. After Matsuoka & Shin (2010) with modifications.

4. 「渦鞭毛藻シストが富栄養化の指標になりうるか」

Dale (2009) は「渦鞭毛藻シストが富栄養化の指標になりうるか」との命題に対してオスロフィヨルドや東京湾での研究事例に基づき、以下の2点がその根拠となる考え方であることを強調している。

一点は全シスト個体数が倍加し、さらに単一種が増加する。Dale (2009) はこれをオスロフィヨルドでの研究結果にちなみ Oslofjord signal と呼んだ。その根拠となった資料は Dale et al. (1999) が行った Oslofjord の柱状試料解析から得られており、そこでは光合成種シストを含む全シスト個体数の増加に寄与した種は *L. polyedrum* であった。他の一点は 従属栄養性種シストの増加で示され、Heterotroph signal と呼んだ。それは Thorsen & Dale (1997) がノルウェー・ベルゲン近傍のフィヨルドで採取した試料でシスト総数が減少するのに対して *Proto-peridinium conicum* (Gran) シストが増加する事例や Matsuoka (1999, 2001) が明らかにした東京湾での *Polykrikos kofoidii* Chatton, *P. schwartzii* Bütschli, Round brown と呼ばれる *Proto-peridinium* spp. などの従属栄養性渦鞭毛藻シスト

の相対的増加事例であった。

Matsuoka (1999), Matsuoka & Shin (2010) は上記2つのシグナルを栄養塩の増加(富栄養化)に関連させ、統一的に説明する概念図を提示した。これらを包括的に説明するならば、1) 光合成種(シスト)の増加は栄養塩供給量の増大(Fig. 5-I)を、2) 従属栄養性種(シスト)の増加はそれらの餌料となる植物プランクトンの増加(Fig. 5-II)を示唆するとし、結果としていずれの場合も栄養塩の増加を反映していると考えた(Fig. 5)。

5. 今後に残された課題

Thorsen & Dale (1997), Dale et al. (1999), Matsuoka (1999) 以降、各地の沿岸域で Oslofjord signal や Heterotroph signal を用いた富栄養化と渦鞭毛藻シスト群集の対応に関する調査・研究が行われてきた(例えば Pospelova et al. 2002, 松岡 2004, Matsuoka & Shin 2010, Shin et al. 2010)。Pospelova et al. (2002) は北米東岸マサチューセッツの Apponagansett 湾では富栄養化に伴ってシスト総数の増加があるものの、*L. polyedrum* は減少し、代わって従属性種の *Polykrikos kofoidii* & *schwartzii* や *Dubridinium* spp., *Islandinium minutum* (Harland et Reid) が増加することを報告した。これは *L. polyedrum* の増加が富栄養化を示唆するという Oslofjord 事例とは一致せず、むしろ東京湾での従属栄養性種シストの増加事例に類似する。Pospelova et al. (2002) はこの違いを、Oslofjord では成層構造が発達し、海水の混合が乏しいのに対して、東京湾や Apponagansett 湾では海水混合の盛んな浅海であることによると考察したが、その違いが栄養塩供給量や機構の違いにまで言及していない。しかし、Pospelova et al. (2002) の指摘は富栄養化に伴う単一種の増加は *L. polyedrum* という特異な種だけに表れるのではなく、他の種についてもその可能性がある点で注目される。また、Heterotroph signal でも増加する種が *Polykrikos kofoidii* & *schwartzii*, *Proto-peridinium* spp., *Dubridinium* spp., *I. minutum* など海域によって異なっている。このように Oslofjord signal や Heterotroph signal の指標となる種の多様性についての検討は不十分である。それを検討するにあたって、各海域の栄養塩レベルの基準化とそれに対応した渦鞭毛藻シスト群集の把握が必要になる。

謝 辞

本論文に用いた Fig. 3 は仲田希望氏の長崎大学水産学部卒業研究による成果の一部であり、明記して感謝の意を表す。また、本研究の一部には科学研究費基盤研究B; 課題番号 22248022 を使用した。

引用文献

Dale, B. 1983. Dinoflagellate resting cyst, pp. 69-144. In G.A.

- Fryxell (ed.) "Survival strategies of the algae", Cambridge Univ. Press, Cambridge
- Dale, B. 2009. Eutrophication signals in the sedimentary record of dinoflagellate cysts in coastal waters. *Jour. Sea Res.* **61**: 103–113.
- Dale, B., T. A. Throssen & A. Fjellsa 1999. Dinoflagellate cysts as indicators of cultural eutrophication in the Oslofjord, Norway. *Est. Coast. Shelf Sci.* **48**: 371–382.
- Fensome, R. A. & G. L. Williams 2004. The Lentin and Williams index of fossil dinoflagellates 2004 edition. AASP Contributions Series, No. 42, 909 pp. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation.
- Gomez, F. 2005. A list of free-living dinoflagellate species in the world's oceans. *Act. Bot. Croat.* **64**: 129–212.
- Gooday, A. J., F. Jorissen, L. A. Levin, J. J. Middleburg, S. W. Naqvi A., N. N. Rabalais, M. Scranton & J. Zhang 2009. Historical records of coastal eutrophication-induced hypoxia. *Biogeosciences Discussions* **6**: 2567–2658.
- 林 正男・松岡数充 2001. 渦鞭毛藻シスト群集変化からみた閉鎖系海域の富栄養化—西九州・大村湾での1980～1981年と1998年の比較. 月刊海洋 **33**: 387–398.
- 小林 聡・松岡数充・飯塚昭二 1986. 日本沿岸表層堆積物中の渦鞭毛藻シストの分布 I 大村湾. 日本プランクトン学会報 **33**: 125–134.
- 松岡数充 2004. 有明海・諫早湾堆積物表層部に残された渦鞭毛藻シスト群集から見た水質環境の中長期的変化. 沿岸海洋研究 **42**: 55–59.
- Matsuoka, K. 1999. Eutrophication process recorded in dinoflagellate cyst assemblages—a case of Yokohama Port, Tokyo Bay, Japan. *Sci. Total Environ.* **231**: 17–35.
- Matsuoka, K. 2001. Further evidence for a marine dinoflagellate cyst as an indicator of eutrophication in Yokohama Port, Tokyo Bay, Japan. Comments on a discussion by B. Dale. *Sci. Total Environ.* **264**: 221–233.
- Matsuoka, K. & Y. Fukuyo 2000. *Technical Guide for modern dinoflagellate cyst study*, i+29pp, WESTPAC-HAB/WESTPAC/IOC, Japan Society for the Promotion of Science.
- Matsuoka, K., H. Kawami, R. Fujii & M. Iwataki 2006. Further examination of the theca-cyst relationship of *Protoperidinium thulesense* (Peridinales, Dinophyceae) and the phylogenetic significance of round brown cysts. *Phycologia* **45**: 632–641.
- Matsuoka, K. & H. H. Shin 2010. Environmental Changes in the inner part of Ariake Sound, West Japan recorded in dinoflagellate cyst assemblages, pp. 111–120. In *Coastal Environmental and Ecosystem Issues of the East China Sea*, TERAPAB and Nagasaki University.
- 仲田希望 2007. 大村湾表層堆積物中の渦鞭毛藻シストの水平分布. 長崎大学水産学部卒業論文. 14 pp.
- Paasche, E. & S. R. Erga 1988. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton in the inner Oslofjord (Norway). *Sarsia* **73**: 229–243.
- Pfeister, L. A. & D. M. Anderson 1987. Dinoflagellate life cycles and their environmental control, pp. 611–648. In Taylor, F. J. R. (ed.) *The Biology of Dinoflagellates*, Blackwell Scientific Publications.
- Pospelova, V., G.L. Chmura, W.S. Boothman & J.S. Latimer 2002. Dinoflagellate cyst records and human disturbance in two neighboring estuaries, New Bedford Harbor and Apponagansett Bay, Massachusetts (USA). *Sci. Total Environ.* **298**: 81–102.
- Shin, H.-H., K. Mizushima, S. J. Oh, J.S. Park, I. H. Noh, M. Iwataki, K. Matsuoka & Y. H. Yoon 2010. Reconstruction of historical nutrient levels in Korean and Japanese coastal areas based on dinoflagellate cyst assemblages. *Mar. Pollut. Bull.* **60**: 1243–1258.
- Taylor, F. J. R. 1987. General Group Characteristics; special features of interest; short history of dinoflagellate study, p. 1–23. In Taylor, F. J. R. (ed.) *The Biology of Dinoflagellates*, Blackwell Scientific Publications.
- Thorsen, T. A., & B. Dale 1997. Dinoflagellate cysts as indicators of pollution and past climate in a Norwegian fjord. *Holocene* **7**: 433–446.
- Wall, D. & B. Dale 1968. Modern dinoflagellate cysts and evolution of the Peridinales. *Micropaleontology* **14**: 265–304.

2010年8月9日受付, 2010年9月24日受理