

野外観察結果に基づく *Alexandrium catenella* (Whedon et Kofoid)

Balech の栄養細胞, 運動性接合子と休眠性接合子の生産量

松岡數充*・竹内照文**

Productivity of vegetative cells, planozygotes and resting cysts of dinoflagellate *Alexandrium catenella* (Whedon et Kofoid) Balech based on the field observation

Kazumi Matsuoka* and Terufumi Takeuchi**

Abstract The relationship between the numbers of vegetative cells, planozygotes, and hypnozygotes (resting cysts) of dinoflagellates was determined in a one-year-field survey of *Alexandrium catenella* (Whedon et Kofoid) Balech during June 1983 to June 1984 for a 1,350 cm water column in Tanabe Bay, central Japan. The cell numbers of both normal vegetative cells and planozygotes produced during that period were calculated on the basis of cell counts taken at three levels of the water column from water samples. The number of cysts produced during the same period was estimated from cysts collected in a sediment trap at the same station.

The results are as follows; 1) The number of normal vegetative cells was 1.15×10^6 to 6.6×10^6 cells/cm²/1,350 cm/year. That of planozygotes in the water column was $2.8-3.5 \times 10^4$ cells/cm²/1,350 cm/year. For the resting cyst, a total of 5.7×10^3 cysts/cm² was produced within the same period. 2) Based on these data, the index of cyst formation [$C/I = 2Nc/(N+2Nc) \times 100$ (%)] is 1.2 to 2.1%. 3) Most of the vegetative cells and planozygotes were produced from May 19 to 25 in 1984 during a large bloom. In other seasons these cells appeared in a very low number. The temporal distribution of the cysts showed the same pattern of the vegetative cells.

はじめに

堆積物中に残された渦鞭毛藻(化石)は通常の間遊性の栄養細胞(vegetative cell)ではなく休眠性接合子(hypnozygote=resting cyst; シスト)である。シストは有性生殖の過程で生産される。即ち栄養細胞が配偶子(gamete)に変化した後にそれらが接合し、運動性接合子(planozygote)が形成される。そしてこの細胞の内部に休眠性接合子が出現し、それとともに運動性接合子のセルロース質の細胞壁が消失する。運動性を失った休眠性接合子(シスト)は海底面にまで沈降し、休眠状態で数週間から数カ月を過ごす。周囲の環境の変化—例えば温度や照度の上

昇—によって発芽し、減数分裂を経て栄養細胞にもどる(図1)。一方発芽後のシストはスポロポレンン類似の物質で構成されているので堆積物に取り込まれ、化石として保存される。

堆積物に含まれる渦鞭毛藻シスト群集ではしばしば単一種が全個体数の50%、時には90%以上を占めることがある。特にそれが赤潮原因種である場合には、そのような産状は漠然とその種の異常増殖状態(赤潮)を反映していると考えられてきた(例えば Dale *et al.*, 1993)。しかし具体的にどの程度の数の栄養細胞が運動性接合子を経てシストに変化し、そのうちのどの程度が堆積物中に取り込まれるのかを野外での観察結果に基づいて追跡した事例はほとんどない。しかしこの過程を明らかにすることによって、堆積物中のシスト数に基づいて栄養細胞数を推定することができ、さらにこれを過去の現象を記録している柱状堆積物試料に適用することにより、水域表層部での渦鞭毛藻群集の変遷を明らかにすることが可能にな

*長崎大学教養部地学教室, Department of Geology, Faculty of Liberal Arts, Nagasaki University

**和歌山県水産試験場, Fisheries Experimental Station of Wakayama Prefecture

1995年6月16日受付, 1995年11月6日受理

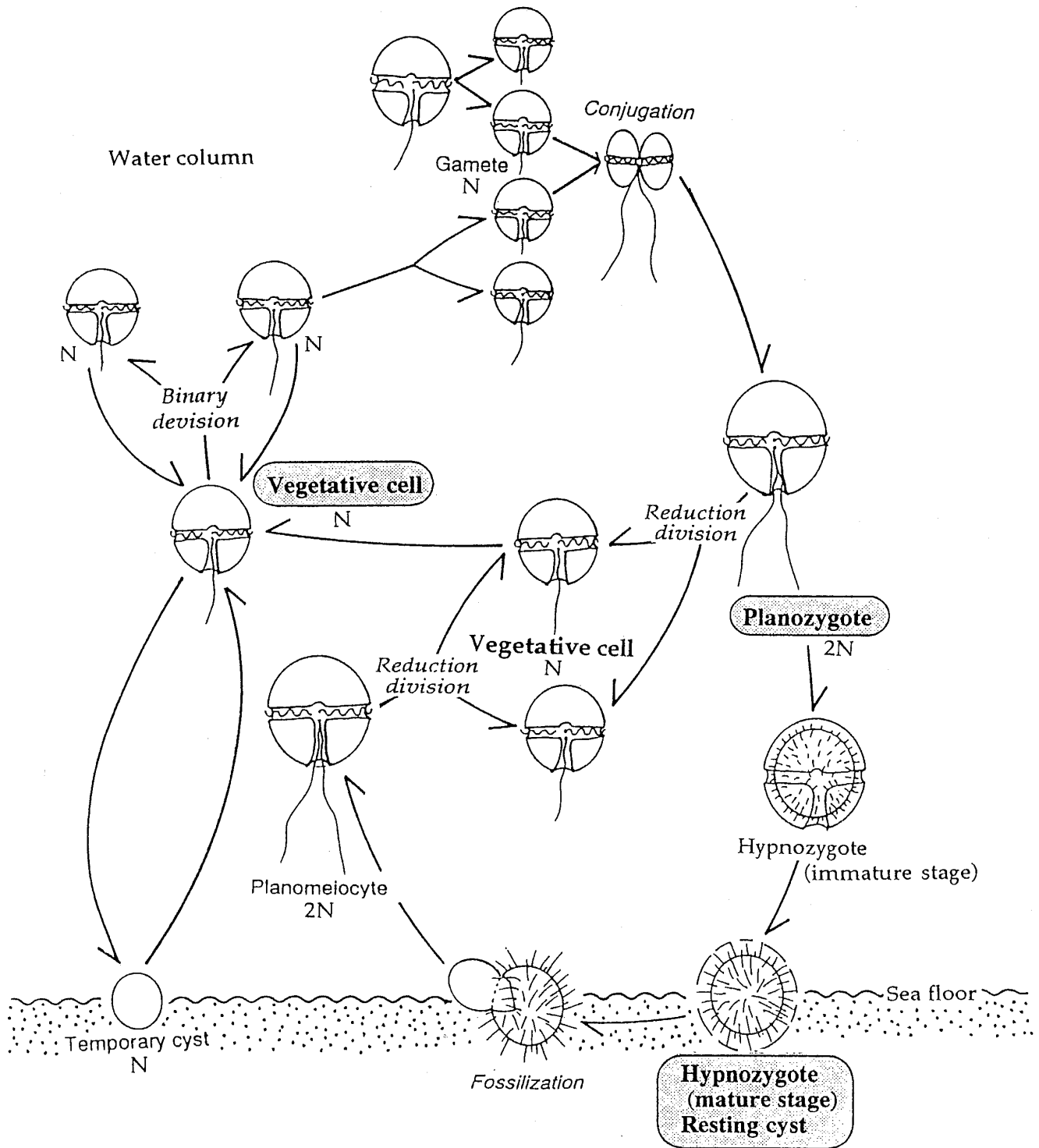


図 1. 一般的な渦鞭毛藻の生活史.

Fig. 1. Life cycle of modern dinoflagellate.

る。すなわち堆積物中の化石や遺骸群集（シスト群集）から表層部のプランクトン組成を推定し、その挙動、例えば赤潮形成などの現象を復元する

手がかりを得ることができる。本研究では和歌山県田辺湾をフィールドとして赤潮原因種でかつ麻痺性貝毒原因種でもある *Alexandrium catenella*

(Whedon et Kofoid) *Balech* を例にとり、その栄養細胞と運動性接合子およびシスト数の年間変化を野外で追跡した。その結果に基づき、堆積物中に残されているシスト数からそれらを形成する起源となった栄養細胞数を推定する方法の可能性を検討する。

調査海域と調査方法

田辺湾は紀伊水道の東部沿岸に位置し、出入りの多いリアス式の海岸線を持つ。平均水深は約20 m、面積137.3 Km²である。1983年6月から1984年6月までの1年間を通した最高水温(0 m, 5 m, 12.5 mの平均)は8月の29°C、最低水温は1月の12°Cで、塩分濃度は34‰前後であった

が、梅雨などの降雨後には30‰にまで低下した。この湾では1981年にはじめて *A. catenella* の出現が確認された。それ以降本種を原因とする麻痺性貝毒(PSP: paralytic shellfish poisoning)が頻発するとともに、本種がしばしば赤潮状態にまで増殖してヒオウギやハマチの養殖産業に大きな被害を与えてきた(例えば竹内1992)。そのため貝毒や赤潮の発生状況を監視し、またその環境要因を究明する目的で年間を通した調査が和歌山県水産試験場を中心に行われてきた。1983年から1984年にかけては、調査間隔を3日から30日に置いた周年の観測が実施され、水温・塩分濃度・酸素飽和度・クロロフィルa・窒素・リンなどの栄養塩の環境要因の変化とともに、*A. catenella* の栄養細胞や運動性接合子の総出現数の変化が追

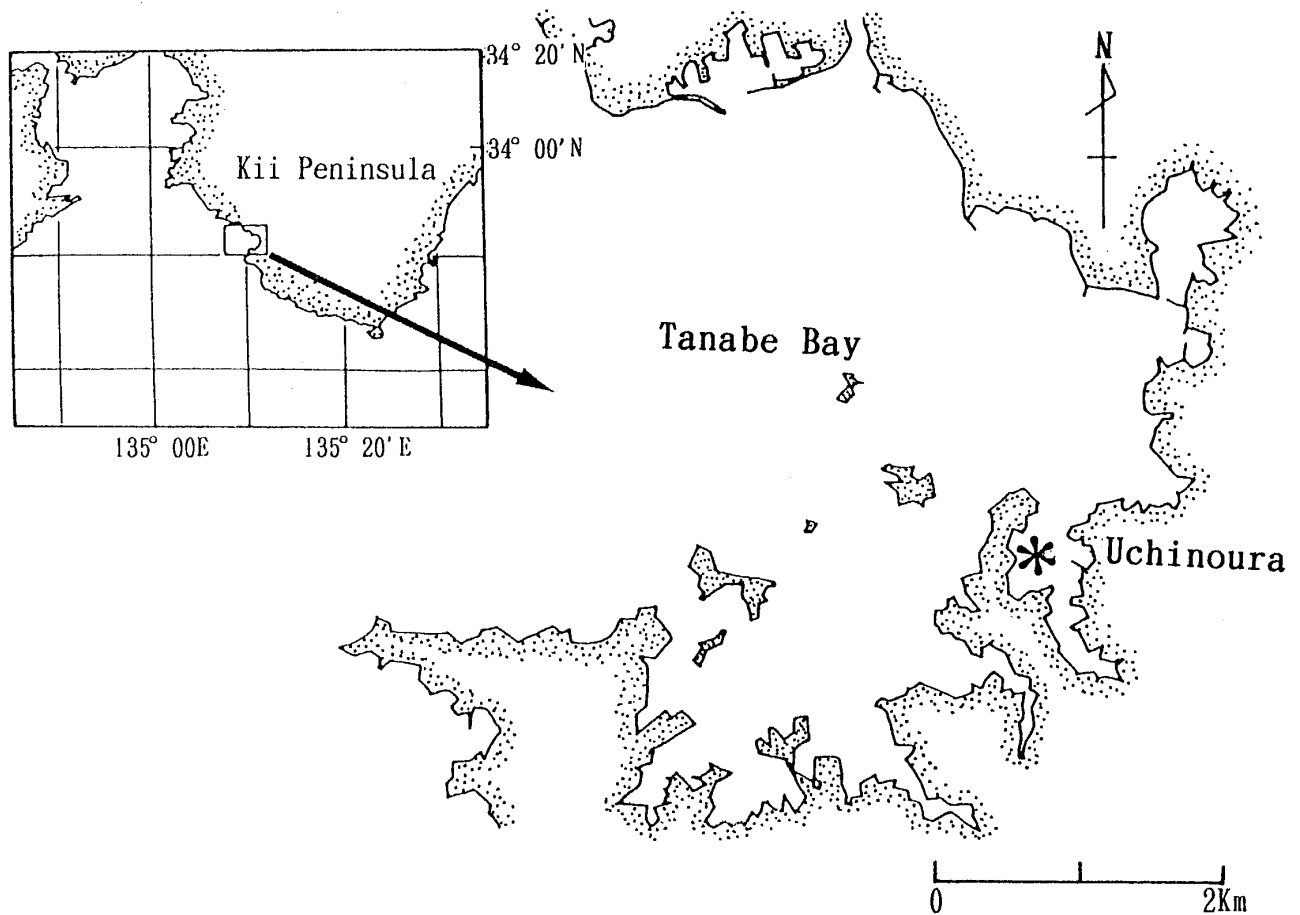


図2. 田辺湾における *Alexandrium catenella* の栄養細胞, 運動性接合子, 休眠性接合子(シスト)の調査地点.

Fig. 2. Monitoring station for vegetative cells, planozygotes and hypnozygotes (resting cysts) of *Alexandrium catenella* in Tanabe Bay, west Japan.

跡された。同時にセディメント・トラップも設置して3日から30日間隔でそれを回収し、捕捉された *A. catenella* のシスト数の変化が調査された。本研究はその時に得られた粗データに依拠している。

調査定点は田辺湾東部の支湾、内ノ浦湾の水深13.5 mの地点に位置する(図2)。栄養細胞と運動性接合子についてはバンドーン採水器で、水深0 m, 3 m, 5 m, 12.5 (B-1) mから採水した試料を分析した。海水試料の1 lを重力ろ過によって5 μ m孔径のフィルターを通して10~20 mlに濃縮し、その試料中の各細胞を数え、それを1 l中に含まれる細胞数に換算した。

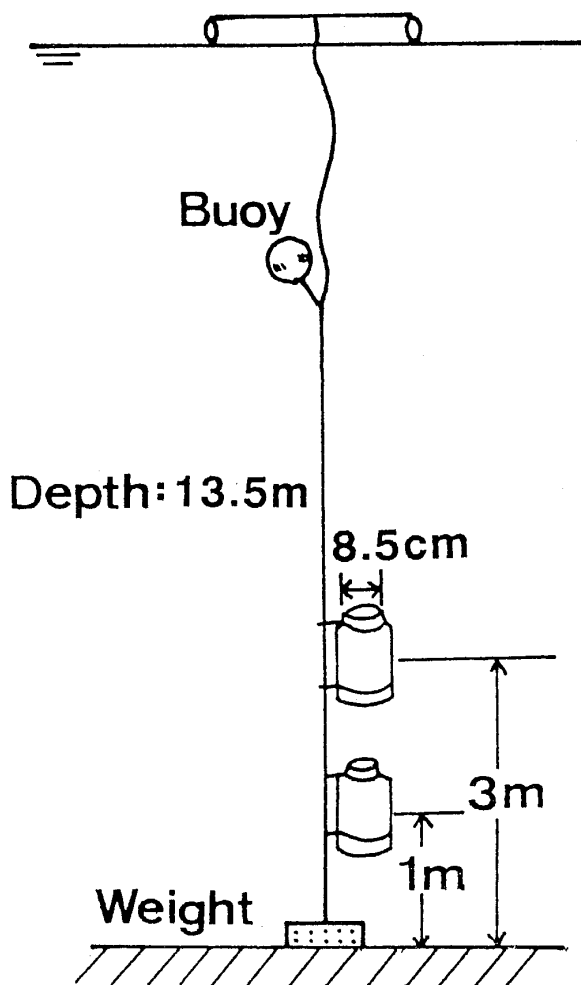


図3. シストの捕捉に用いたセディメント・トラップの設置状態。

Fig. 3. Sediment trap used in Tanabe Bay.

セディメント・トラップによるシストの捕集には、口径85 mm・2 l容量の広口ポリ瓶を保持ロープに装着し、そのロープを養殖筏の支え枠に結び付け、そこから海底にまで下ろしてアンカーで固定した。セディメント・トラップの深度は10.5 m (B-3 m) と12.5 (B-1 m) であった(図3)。3~30日間隔で容器を引き揚げ、沈積物を他の容器に移した後、再度容器を取り付け、次回の回収に備えた。捕捉した堆積物を120 μ m と20 μ mの目合いの篩いで処理した後、その間のフラクション残渣1 ml中のシストを数えた。シスト数は1 cm^2 に沈降した数に換算した。

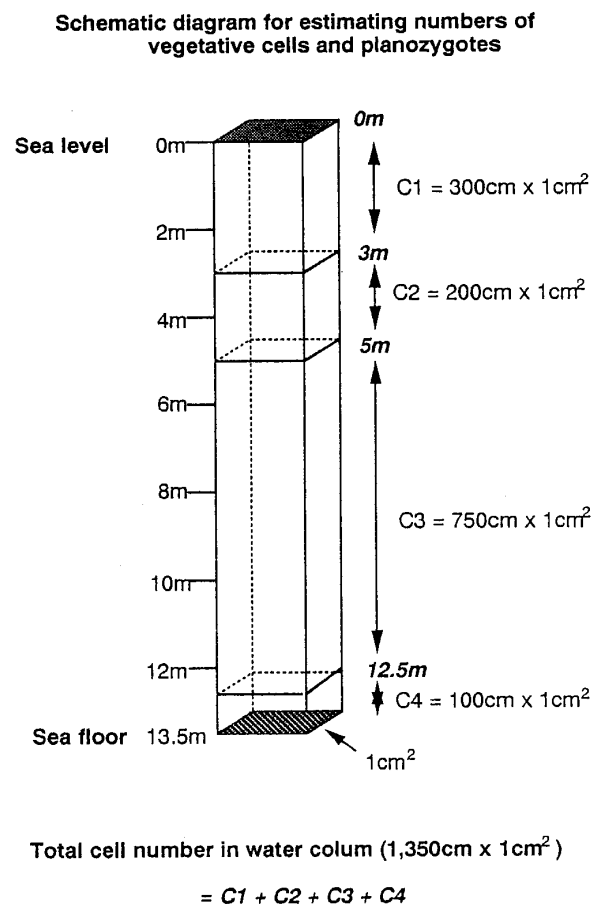


図4. 1983年から1984年にかけて生産された *Alexandrium catenella* の栄養細胞および運動性接合子を推定する方法。

Fig. 4. Schematic illustration for calculating vegetative cells and planozygotes of *Alexandrium catenella* produced in a year.

栄養細胞および運動性接合子数の年間生産数の推定方法とその結果

栄養細胞と運動性接合子の年間総細胞数は観測時に得られた細胞数を基に推定した。栄養細胞および運動性接合子の総出現数を0 m, 3 m, 5 m, 12.5 m の水深で測定した。年間総出現数を求めるには各調査時に明らかにされたそれぞれの細胞数を次の仮定を与えてすべて積算した(図4)。すなわち各観測水深間の細胞数は上位の測定水深の数を積算して得た。例えば0 m~3 m までは0 m で得られた細胞数が3 m まで均一であると仮定し、それらを合算する方法である。観測の間隔は不規則だったので、観測が行なわれなかった期間に形成された細胞数の推定には以下の2通りの方法を用いた。

推定方法1) 観測時の細胞数が次回の観測時まで保持されていると考え、さらにそれぞれの水深で得た数を積算して当該の水柱に含まれていた年間の細胞数とした。ただしセディメント・トラップ中のシスト数と比較するために、最終的には $1\text{ cm}^2 \times 1,350\text{ cm}$ の水柱に含まれる細胞数に換算した。

栄養細胞: 1983年6月から1984年6月までのおよそ1年間に $1\text{ cm}^2 \times 1,350\text{ cm}$ の水柱に存在していた総栄養細胞数は $1.15 \times 10^6\text{ cells/cm}^2 \times 1,350\text{ cm} \cdot \text{year}$ と算出された(表1)。

ところで1984年5月21日のブルーム最盛期(赤潮状態)の栄養細胞数は $3.8 \times 10^5\text{ cells/cm}^2 \cdot 1350\text{ cm} \cdot \text{day}$ であったと推測される。しかしこの状態は1日限りで、翌5月22日には $8.7 \times 10^4\text{ cells/cm}^2 \cdot 1350\text{ cm} \cdot \text{day}$ となり前日より細胞数は減少した。ただし通常の出現時期に比べてやはり細胞数が多いことからブルームは継続していたと考えられる。5月25日には $780\text{ cells/cm}^2 \cdot 1350\text{ cm} \cdot \text{day}$ にまで減少し、この時にブルームは終息したといえる。したがって5月21日から5月25日までのブルーム期間中の栄養細胞数は $6.4 \times 10^5\text{ cells/cm}^2 \cdot 1350\text{ cm}$ であったと推定され(図5)、年間総出現数の約55%を占めていたことになる。

運動性接合子: 運動性接合子は栄養細胞と同様に浮遊性であるので、同一の方法で海水中の存在数を推定し、それをもとに年間の総出現数を算出した。1983年6月から1984年6月の1年間を通してみると、運動性接合子の出現時期は5月上旬から6月中旬までに限定されており、この時期は栄養細胞にブルームが見られた時期に一致している。その間に出現した総運動性接合子数、すなわち年間総数は、 $3.4 \times 10^4\text{ planozygotes/cm}^2 \cdot 1350\text{ cm} \cdot \text{year}$ と算出された(表2)。また1984年5月22日から5月25日までに形成された運動性接合子は $2.4 \times 10^4\text{ planozygotes/cm}^2 \cdot 1350\text{ cm}$ であり、年間総出現数の約70%を占めていた(図5)。

推定方法2)

栄養細胞: 栄養細胞は、通常、無性2分裂によって増殖するので、元の細胞は分裂によって消滅するのではなく、次の個体群に受け継がれていく。したがって細胞数が時間の経過とともに指数関数的に増加する期間(群成長期間)をブルームとすれば、観測された最大細胞数がブルーム期間中の生産数であると推定できる。

1983年6月から1984年6月までに細胞数が増加した後0にまで減少する現象は、1) 1983年8月23日から10月11日まで、2) 1983年12月13日から1984年1月18日まで、3) 1984年2月14日から3月20日まで、および4) 1984年4月18日から6月19日までの計4回認められた。それぞれのブルームの最大細胞数を積算すると $6.6 \times 10^5\text{ cells/cm}^2 \cdot 1350\text{ cm} \cdot \text{year}$ となる(図6)。この方法で1984年4月18日から6月19日までのブルーム期間中の細胞数を推定すると $4.6 \times 10^5\text{ cells/cm}^2 \cdot 1350\text{ cm} \cdot \text{year}$ となり、やはり年間総出現数の約70%を占めることになる。

運動性接合子: この細胞は栄養細胞と異なり分裂によって増殖することはない。そこでブルーム期間中に前回の観測時よりも細胞数が増加していればその増加分を加え、ブルーム期間中の総出現数とした。細胞数が前回よりも減少するならば、その間には新しく運動性接合子が形成されておらず、減少分は休眠性接合子に変化したと考えられるか

表 1. 栄養細胞の調査日と計算して得た細胞数.

Table 1. Investigation dates, and calculated numbers of vegetative cells.

	0m	3m	5m	12.5m	Total cells in water column
6/23-6/30(8)	0	0	0	0	0
7/1-7/12(12)	0	0	0	0	0
7/13-7/28(16)	0	0	0	0	0
7/29-8/7(10)	0	0	0	0	0
8/8-8/22(15)	0	0	0	0	0
8/23-9/26(33)	212	0	0	0	212
9/27-10/11(15)	3150	0	0	0	3150
10/12-12/1(56)	0	0	0	0	0
12/2-12/12(11)	0	0	0	0	0
12/13-1/10(29)	10440	207930	190530	5220	414120
1/11-1/18(9)	2700	540	2160	1080	6480
1/19-2/13(26)	0	0	0	0	0
2/14-2/26(13)	0	1950	390	0	2340
2/27-3/6(9)	1350	810	810	2223	5193
3/7-3/12(6)	720	720	360	0	1800
3/13-3/20(8)	2400	1920	720	0	5040
3/21-3/27(7)	0	0	0	0	0
3/28-4/5(9)	540	540	540	540	2160
4/6-4/10(5)	0	0	0	0	0
4/11-4/17(7)	0	0	0	0	0
4/18-4/22(5)	805	1165	0	0	1970
4/23-4/26(4)	2160	4088	0	0	6248
4/27-5/1(5)	13350	11400	5850	6450	37050
5/2-5/7(6)	2280	7380	360	180	10200
5/8-5/14(7)	13230	26565	2695	2170	44660
5/15-5/17(3)	159474	329676	144315	624	634089
5/18-5/20(3)	75120	115920	19680	360	211080
5/21(1)	736000	608000	46000	44000	1434000
5/22-5/24(3)	324000	246000	156000	0	726000
5/25-5/27(3)	4230	1620	1170	1440	8460
5/28-6/3(6)	900	540	0	0	1440
6/4-6/12(9)	0	1890	0	1188	3078
6/13-6/19(7)	420	420	0	0	840
6/20-6/27(8)	0	0	0	0	0
Tota cells/ l	1353481	1569074	571580	65475	3559610
Total cells/ml	1353	1569	571	65	3558
	C1	C2	C3	C4	C1+C2+C3+C4
Total cells/ml /year	1353x300	1569x200	571x750	65x100	1154450

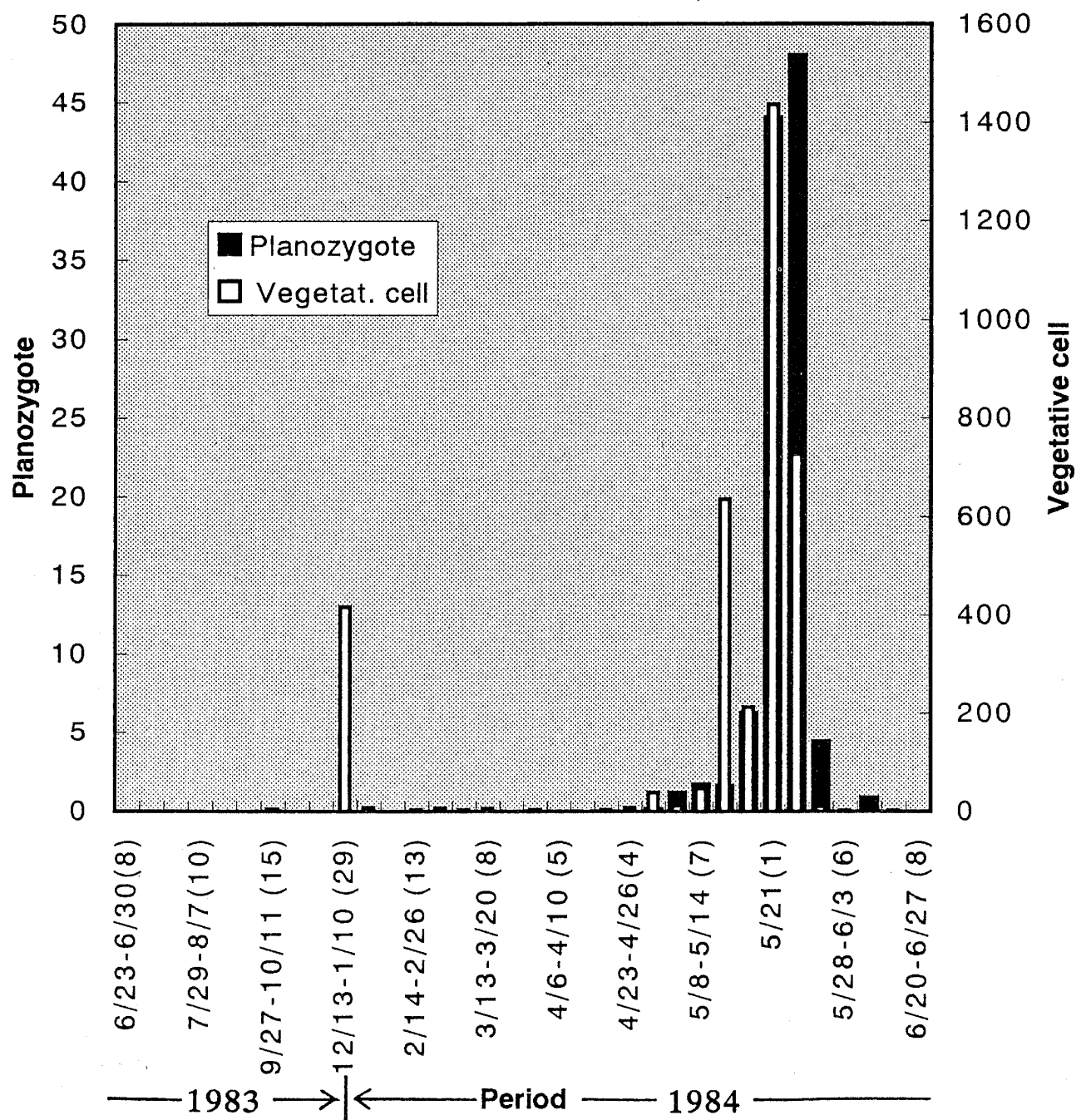


図5. 推定方法1によって得た1983年から1984年にかけて生産された *Alexandrium catenella* の栄養細胞および運動性接合子数の変化。

Fig. 5. Changes in productivity of vegetative cells and planozygotes in a year from June of 1983 to June of 1984 based on the estimation method 1.

表 2. 運動性接合子の調査日と計算して得た細胞数.
Table 2. Investigation dates, and calculated numbers of planozygotes.

	0m	3m	5m	12.5m	Total cells in water column
6/23-6/30(8)	0	0	0	0	0
7/1-7/12(12)	0	0	0	0	0
7/13-7/28(16)	0	0	0	0	0
7/29-8/7(10)	0	0	0	0	0
8/8-8/22(15)	0	0	0	0	0
8/23-9/26(33)	0	0	0	0	0
9/27-10/11(15)	0	0	0	0	0
10/12-12/1(56)	0	0	0	0	0
12/2-12/12(11)	0	0	0	0	0
12/13-1/10(29)	0	0	0	0	0
1/11-1/18(9)	0	0	0	0	0
1/19-2/13(26)	0	0	0	0	0
2/14-2/26(13)	0	0	0	0	0
2/27-3/6(9)	0	0	0	0	0
3/7-3/12(6)	0	0	0	0	0
3/13-3/20(8)	0	0	0	0	0
3/21-3/27(7)	0	0	0	0	0
3/28-4/5(9)	0	0	0	0	0
4/6-4/10(5)	0	0	0	0	0
4/11-4/17(7)	0	0	0	0	0
4/18-4/22(5)	0	0	0	0	0
4/23-4/26(4)	0	0	0	0	0
4/27-5/1(5)	0	150	0	0	150
5/2-5/7(6)	996	180	0	0	1176
5/8-5/14(7)	420	1260	0	0	1680
5/15-5/17(3)	630	63	900	0	1593
5/18-5/20(3)	5160	720	360	0	6240
5/21(1)	38000	4000	0	2000	44000
5/22-5/24(3)	42000	0	6000	0	48000
5/25-5/27(3)	1890	810	1080	630	4410
5/28-6/3(6)	0	0	0	0	0
6/4-6/12(9)	585	270	0	0	855
6/13-6/19(7)	0	0	0	0	0
6/20-6/27(8)	0	0	0	0	0
Total cells/l	89681	7453	8340	2630	108104
Total cells/ml	90	7	8	3	108
	C1	C2	C3	C4	C1+C2+C3+C4
Total cells/ml /year	90x300	7x200	8x500	3x100	32700

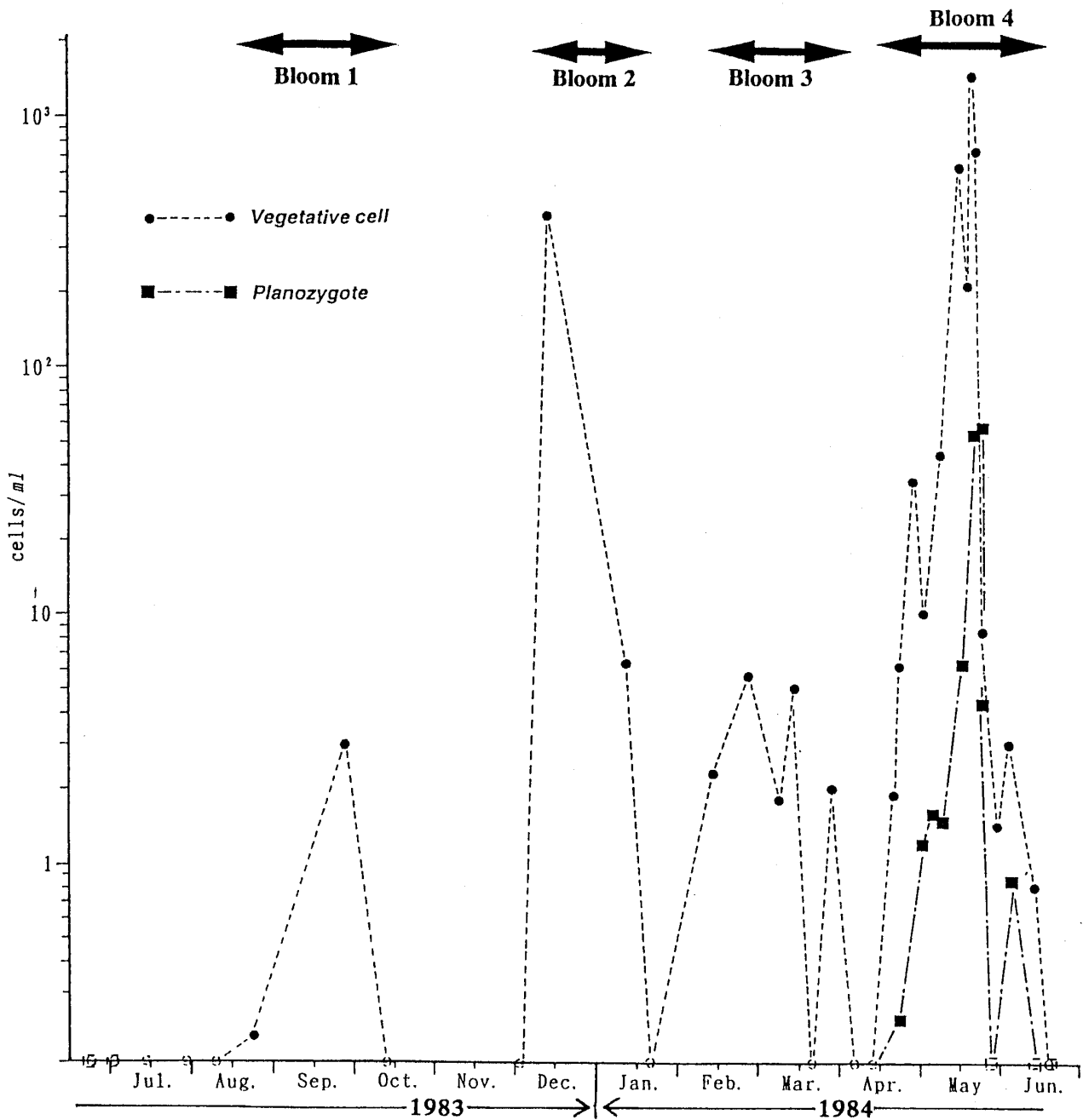


図6. 推定方法2によって得た1983年から1984年にかけて生産された *Alexandrium catenella* の栄養細胞および運動性接合子数の変化。

Fig. 6. Changes in productivity of vegetative cells and planozygotes in a year from June of 1983 to June of 1984 based on the estimation method 2.

らである。それぞれのブルームで得られた細胞数を積算し、年間の生産数と考えた。運動性接合子は1984年4月18日から6月19日のブルームにのみ出現しており、他の時期には記録されていない(図6)。その総出現数は 2.8×10^4 planozygotes/

$\text{cm}^2 \cdot 1350 \text{ cm} \cdot \text{year}$ となる。

シストの年間生産数の推定とその結果

−12.5 m と −10.5 m に設置したセディメント・トラップに捕捉されたシストの出現状況を診ると、

回収した多くの試料にシストが検出されたが、後者では運動性接合子が出現していない時期の捕捉数が少なく、さらに運動性接合子が出現する時期により集中してシストが捕捉された。この状況から-10.5 m に設置したセディメント・トラップにも堆積物表層部からの再移動の影響が及んでいることは明らかであるが、-12.5 m のセディメント・トラップより少ないと判断した。

1983年6月17日から1984年6月20日までのほぼ1年間に生産されたシスト数を推定するについては、-10.5 m に設置したセディメント・トラップに捕捉されたシスト数を求め、それを

1 cm²あたりの数に換算し、それらを積算する方法をとった。シストは1983年10月13日から12月2日までと、1984年2月15日から6月20日までの期間で1回の中断をはさんで継続的に捕捉された。年間の総捕捉数は 5.7×10^3 cysts/cm²であった(表3)。シストの捕捉数も栄養細胞や運動性接合子と同様に著しい片寄りを示した。すなわち1984年5月19日から5月25日までに 5.3×10^3 cysts/cm²が観察され、この期間だけで年間総捕捉数の約93%を占めた。なおこの期間は栄養細胞がブルーム状態にまで増殖した時期に一致している(図7)。

表3. セディメント・トラップの回収日と捕捉されていたシスト数。

Table 3. Investigation dates, and recorded numbers of cysts collected in the sediment trap.

Period	days	cyst	Cysts/cm day	Cysts produced
6/17-7-13	26	-	-	
7/14-8/8	26	0	0	
8/9-9/19	42	-	-	
9/20-10/12	23	0	0	
10/13-12/2	51	28	0.73	37
12/3-1/11	20	0	0	
1/12-2/14	34	-	-	
2/15-2/27	13	1	0.1	2
2/28-3/13	15	12	1.06	16
3/14-3/28	15	20	1.76	26
3/29-4/6	9	12	1.76	16
4/7-4/11	5	16	4.23	21
4/12-4/18	7	12	2.27	16
4/19-4/23	5	0	0	0
4/24-5/2	9	80	11.76	106
5/3-5/8	6	16	3.53	21
5/9-5/18	10	16	2.12	21
5/19-5/25	7	4000	755.59	5289
5/26-6/4	10	100	13.22	132
6/4-6/20	16	4	0.33	6
Total cysts /year				5709

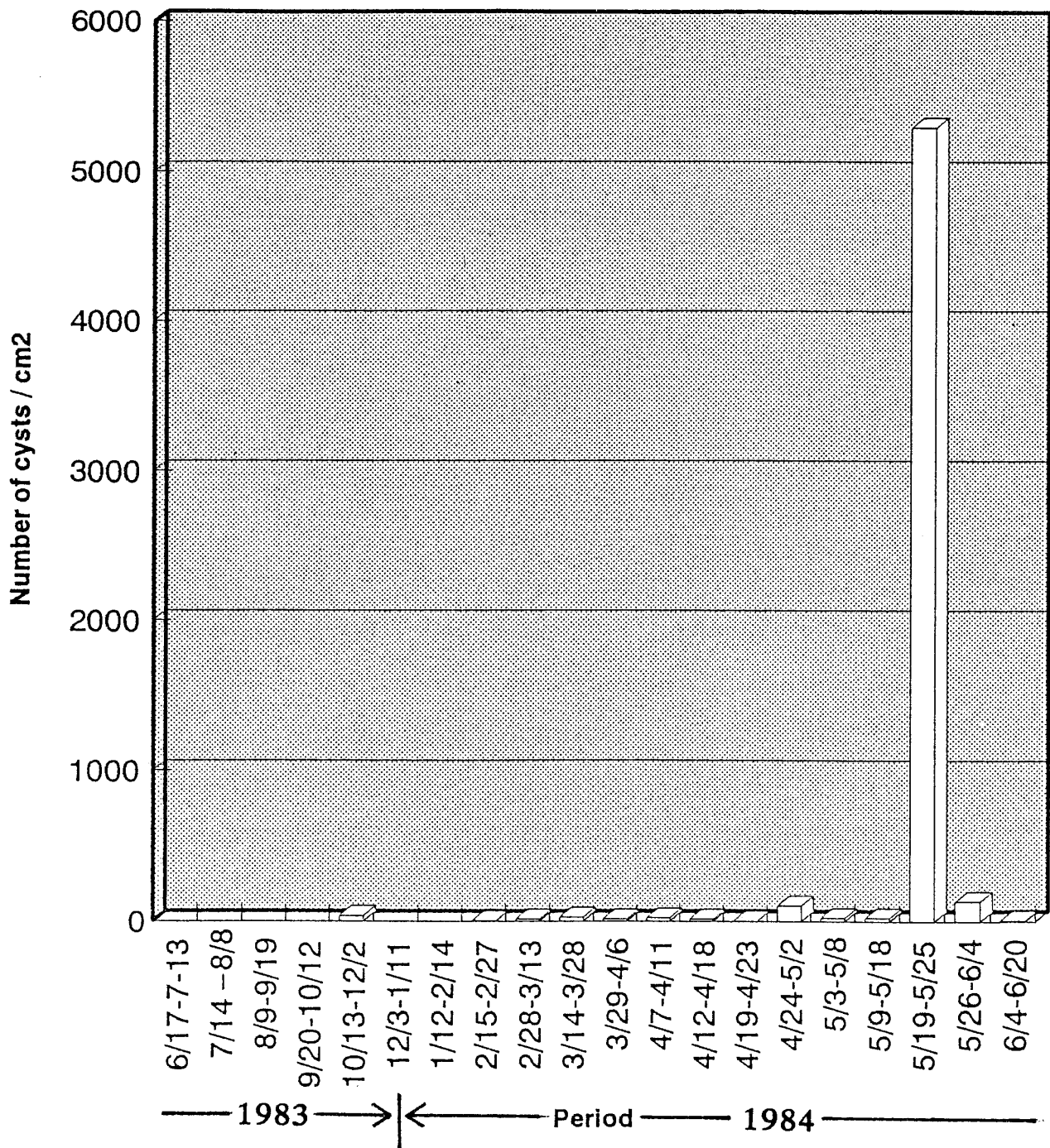


図7. 1983年から1984年にかけてセディメントトラップに捕捉された *Alexandrium catenella* のシスト数の変化.

Fig. 7. Change in the number of cysts trapped in a year from June of 1983 to June of 1984.

考 察

1) 栄養細胞と運動性接合子と休眠性接合子 (シスト) の関係

堆積物に保存されているシスト数から栄養細胞の増殖状態を推察するためには、まず、どの程度の数の栄養細胞が運動性接合子を経てシストに変化し、ついで、そのうちどの程度の数が堆積物中

Transition from vegetative cell through planozygote to resting cyst and its control factors

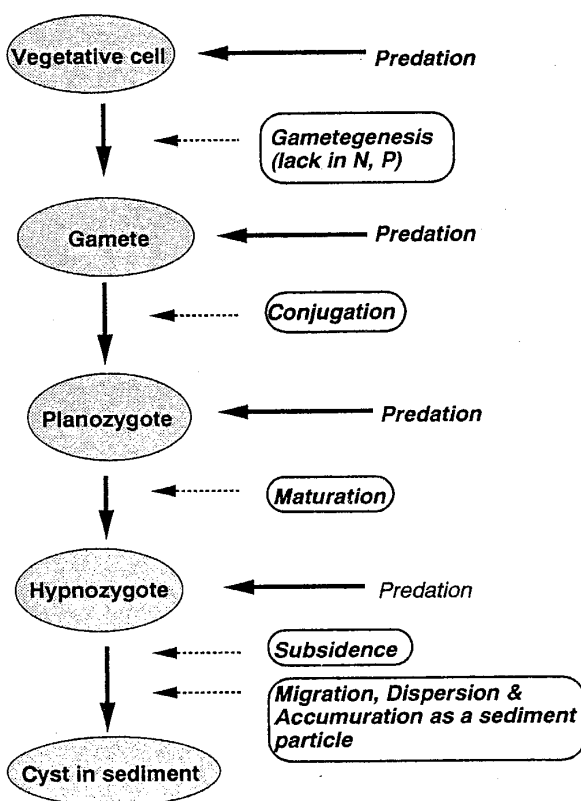


図 8. 栄養細胞から運動性接合子を経てシストに到るまでに影響を与える要素 (概念図).

Fig. 8. Schematic diagram of the flow from vegetative cells through planozygotes to resting cysts and effective factors during cyst formation.

に取り込まれるかを明らかにしなければならない。栄養細胞からシストが堆積物に保存されるまでには、図 8 に示したような過程を経ると考えられる。すなわち、栄養細胞から配偶子、配偶子から運動性接合子、運動性接合子からシストへの、それぞれの段階で細胞数の変化を検討する必要がある。

2) 異なった推定方法による年間総出現数の異なった数値

栄養細胞数の推定結果では方法 1) (1.15×10^6

/cm² · 1350 cm · year) と方法 2) (6.6×10^5 / cm² · 1350 cm/year) ではおよそ 2 倍の開きが生じた。その理由は、方法 1) が観測時に得た細胞数を次回の観測時にまでそのまま単純に外挿しているために細胞数を過剰に見積もっている可能性がきわめて高い。1984年 4月 18日から 6月 19日のブルームでは 7日 ~ 3日間の観測期間、とくに 5月 20日から 5月 22日は毎日の観測であったために、この方法を適用すると本種は 1日 1回の分裂速度をもっている と推定されている (竹内 1985) ことから、同一の細胞を重複して計数している可能性が高いからである。一方、方法 2) では認定したブルームのすべてが細胞数の増加曲線が指数関数的でないので、細胞数が過小に計数されている可能性がある。とくにブルーム 1 ~ 3ではブルーム 4に比べて観測間隔が粗いので栄養細胞の群生長が的確に把握されていないと思われる。しかしこれらのブルームでの最大細胞数が $10^0 \sim 10^2$ cells/cm² · 1350 cm であり、ブルーム 4の 1/10 ~ 1/100であるので、年間の最大細胞数の推定には桁が変わるほどに寄与していないといえる。実際には 1年間に生産された栄養細胞数は方法 1 と方法 2 の間の値をとると考えられる。

3) 運動性接合子の形成時期

運動性接合子の形成が栄養細胞の消長とどのような関係にあるのか、つまりいつ運動性接合子が形成されるのかを検討した例は少ない。渡辺ほか (1982) は *Scrippsiella trochoidea* (Stein) のシスト形成過程とそのための条件を人工培養下で検討した。その結果、ブルームの定常期後半に運動性接合子数が急増していることが確認された。したがって、これまでの野外および人工培養状態での結果から、一般に運動性接合子は栄養細胞のブルーム後期に形成されると結論できる。ところで今回の調査では 1983年 12月 13日から 1984年 1月 18日にかけても少数の栄養細胞が出現している。しかしこの時には運動性接合子は確認されていない。この時期にはおそらく栄養細胞からの配偶子形成が行われなかったことを意味しており、この時期が冬季の低水温期にあたることから配偶子形

成に水温が強く関与している可能性が示唆される。

4) 運動性接合子形成率 (P・I%; Index of planozygote formation)

運動性接合子は栄養細胞に由来する2個の配偶子の接合によって形成されることから、その形成率 (P・I%) を次のように定義する。

$P \cdot I = 2 \cdot P / N \times 100$ (%) なお、栄養細胞数; N, 運動性接合子数; P とする。

今回の観察資料に基づく、推定方法1) の場合、 $N = 1.15 \times 10^6$ cells/cm² · 1350 cm · year, $P = 3.5 \times 10^4$ planozygotes/cm² · 1350 cm · year であるので $P \cdot I = 6\%$ 、推定方法2) の場合には $N = 6.6 \times 10^5$ cells/cm² · 1350 cm · year, $P = 2.8 \times 10^4$ planozygotes/cm² · 1350 cm · year であるから $P \cdot I = 8.5\%$ となる。

P・I値はすべての栄養細胞が配偶子に変化し、有性生殖に参加して運動性接合子を形成したと仮定した場合には100%になる。しかし今回の調査ではP・Iはわずか6%から8.5%にしかならなかった。この差が生じた理由としては、1) 生理的な原因で配偶子形成に参加できないこと、(ちなみに *A. catenella* は異株接合を行う; 吉松1981)、2) 配偶子接合が順調に進行しないこと、などの生理・生態的要因があると考えられる。

生産されたすべての栄養細胞が接合子形成に参加し得ない要因として捕食がある。これについては、*Alexandrium tamarense* (Lebour) を例にして栄養細胞の50~90%が上位の消費者によって利用されるとの推定がある(石丸 1985)。今回の調査方法では、栄養細胞から運動性接合子への変化過程で捕食の影響や配偶子形成に関与する生理・生態的要因を定量的に検討することは不可能であった。しかし年間生産栄養細胞数と運動性接合子数の比較から、上述の諸要因が相乗的に作用した結果、全栄養細胞の6~8.5%が運動性接合子の形成に関与したと考えられる。

竹内(1985)は現場での栄養細胞と運動性接合子の同時モニタリングの結果に基づいて、*A. catenella* が赤潮状態の時には栄養細胞と運動性接合子の存在比率は73%、通常の増殖状態では2~34.5%であると推定した。しかし Turpin

et al. (1978) は人工培養中の *A. tamarense* (= *Protogonyaulax tamarensis*) では有性生殖の誘起率は1%以下であると述べている。

このように運動性接合子の形成率は、種によっても環境条件によっても大きく異なることが予想され、今後の方向として種ごとの個別的な研究が要求されている。

5) シスト形成の時期

シストがセディメントトラップに捕捉された期間は、1983年10月13日から12月2日までと1984年2月15日から4月18日まで、および4月24日から6月4日までである。しかし運動性接合子の挙動から見てこれらすべての期間に栄養細胞からのシスト形成が進行していたとは考えにくい。*A. catenella* では運動性接合子からシストへの変化はほぼ2週間で完了する(福代 1985)。したがってシスト形成の少なくとも2週間前には運動性接合子が存在していなければならない。上記の調査期間で運動性接合子の存在が確認されたのは1984年5月2日から6月19日までだけである。したがってシスト形成の時期は捕捉されたシストがこれらの運動性接合子に由来したとすると、5月中旬から6月下旬までになる。前述のようにこの期間はブルームの出現時期と重なっており、運動性接合子の形成時期との間に矛盾はない。Wall and Dale (1968) も Woods Hole 周辺海域での観察に基づき、*Gonyaulax spinifera* や *Protoceratium reticulatum*, *Protoperidinium oblongum* のシスト数が栄養細胞のブルーム後期に急増し、その後急減する事を明らかにしている。以上の事実は、一般的に栄養細胞から運動性接合子を経てシスト形成にいたるまでの時間は比較的短いことを示しており、*A. catenella* の場合も野外での観察結果から約2週間以内であると推定され、この日数は従来の人工培養に基づく値と調和的である。

ところで5月中旬から6月下旬以外にセディメントトラップに捕捉されたシストはどこに由来するのであろうか? これらはその時期に観測点近傍に存在していた運動性接合子が新たにシストへと変化したことを否定しえないものの、その時期

に運動性接合子が水柱には確認されていないのでその可能性は極めて低いと考えられる。すでに海底表層部に堆積していたシストが底層流の強化等により海水中に再浮遊し、それが捕捉された可能性が高い。

6) シスト形成率 (C・I %; Index of cyst formation)

運動性接合子からシストへの変化は休眠に備えて代謝機能を低下させることによって環境に対する耐性を獲得することであると考えられる。シストの細胞壁はセルロース質ではなくスポロポレン質であることから、運動性接合子からシストへの変化は単なる加齢だけではなく、細胞内部で新たな化学変化が生じていることが明らかである。シストと運動性接合子の計数方法が全く異なるので、得られた総出現数にのみ基づく単純な比較では不十分ではあるが、このことは運動性接合子の16~20%しかシストに変化していないことから推察できる。その要因として運動性接合子やシストに対する異なった捕食効果も無視できないものの、すべての運動性接合子がシストにまで成熟できない可能性が大きいと予想される。しかし、細胞内部で生じる変化がどのような生化学的反応であるのかは今のところ明確でない。

和歌山県田辺湾においては1983年6月から1984年6月までの1年間のモニタリング調査の結果、*A. catenella* の全栄養細胞の6~8.5%が運動性接合子へ変化し、さらにその16~21%がシストになってセディメント・トラップに捕捉されたと考えられる。結果として栄養細胞総数の0.5~0.9%がシスト形成に参加したと推定できる(図9)。Bolch and Hallegraeff (1990) や Dale et al. (1993) は渦鞭毛藻 *Gymnodinium catenatum* Graham による 10^3 cells/ml 程度の増殖状態(赤潮状態)ではシストが形成される割合が全栄養細胞の1%~11%であると述べているが、その計算の根拠となる資料を示していない。しかしこの値から判断すると、*Gym. catenatum* でも天然状態では栄養細胞からシストが形成される割合は極めて低いとみなせる。本研究ではそれよりもさらに低い割合でシスト形成が行われたと

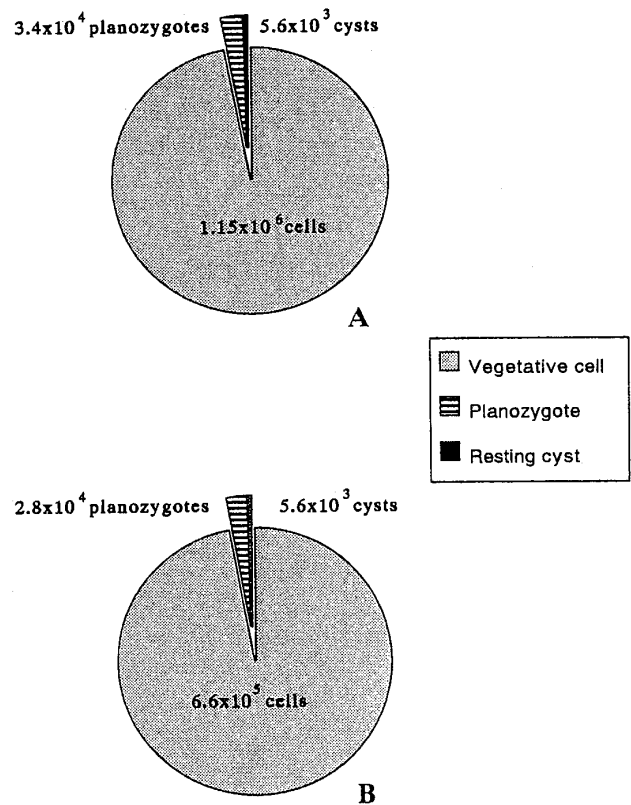


図9. 1983年から1984年にかけて生産された *Alexandrium catenella* の栄養細胞および運動性接合子、シスト数の相対頻度。A; 推定方法1による, B; 推定方法2による。

Fig. 9. Relative frequencies of vegetative cells, planozygotes and hypnozygotes of *Alexandrium catenella* produced during the interval between June of 1983 and June of 1984. A; based on the estimation method 1, B; based on estimation method 2.

の結果になった。すなわち栄養細胞が最高濃度で 10^3 cell/ml 程度の増殖状態では、それらの0.5~0.9%しかシストとして残されなかったといえる。

渡辺ほか(1982)はシスト形成率(C・I%)を、

$$C \cdot I = \frac{2Nc}{(N + 2Nc)} \cdot 100 (\%)$$
 (栄養細胞数; N, シスト数; Nc) で表した。

今回の調査では栄養細胞総数が $1.15 \times 10^6 \sim 6.6 \times 10^5$ cells/cm²・1350 cm・year でシスト数が 5.7×10^3 cysts/cm²/year であったことから、シスト形成率は1.2~2.1%になる。この値は、培養条件下の *Scrippsiella trochoidea* では25℃, 10,000 lux の場合に70%, 10~15℃, 10,000

lux の場合に10~15%であること(渡辺ほか1983)と比較すると極めて低い。これは2個の配偶子が1個の接合子を形成する *Alexandrium catenella* の場合と異なり, *Scrippsiella trochoidea* では運動性接合子がシスト形成前に複相世代の状態では2分裂する(小林 1995 MS) ことにより多くのシストが生産されることに起因すると考えられる。堆積物に残されたシスト量から栄養細胞や運動性接合子の生産量を推定するには、個々の種についてその生活史を踏まえた上で、野外で直接観察する方法を用いることによって可能になる。

摘 要

1) 和歌山県田辺湾では *Alexandrium catenella* は1983年6月から1984年6月までの1年間に最大見積で 1.15×10^6 cells/cm²・1350 cm, 最小見積で 6.6×10^5 /cm²・1350 cm・year の栄養細胞が生産されたと推定できる。これらの生産量のうち1984年4月18日から6月19日まで継続したブルームで形成された栄養細胞が1年間に出現した栄養細胞の70%以上を占める。すなわち年間に生産される栄養細胞の大部分がブルーム期間に形成される。

2) 同じ1年間に *A. catenella* の運動性接合子は $2.8 \sim 3.5 \times 10^4$ planozygotes/cm²・1350 cm 出現した。運動性接合子形成率は6~8.5%で、形成される時期は栄養細胞のブルームの後期に集中した。

3) 同じ1年間に *A. catenella* は 5.7×10^3 cysts/cm²のシストを形成し、その時期は栄養細胞の赤潮状態の時期と重複した。シスト形成率は1.2~2.1%であった。

謝 辞

本研究を進めるに当たり東京大学アジア生物資源環境研究センター福代康夫氏からは *Alexandrium catenella* の生活史について貴重なご意見をいただいた。長崎大学水産学部萩原篤志氏には本文の、さらにミシガン大学 P. A. Meyers 教授には英文要旨の校閲をお願いした。またレフリーの方からは貴重なご意見をいただいた。これ

らの方々に深く感謝する。なおこの研究をまとめるに当たり文部省科学研究費(一般C, 代表松岡敷充, 課題番号06640600)の一部を使用した。当局に感謝する。

文 献

- Bolch, C. J. and Hallegraeff, G. M., 1990. Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from Tasmania, Australia. *Botanica Marina*, **33**, 173-192.
- Dale, B., Madsen, A., Nordberg, K., and Throsen, T. A., 1993. Evidence for prehistoric and historic "blooms" of the Toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* in Kattegat-Skagerrak region of Scandinavia. In Smayda, T. J. and Shimizu, Y. (eds), Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea, 47-52, Elsevier, Science Publishers B. V.
- 福代康夫, 1982MS. 日本沿岸における *Protogonyaulax* の分類と生態に関する研究. 東京大学博士論文, 220 p.
- 石丸 隆, 1985. 貝毒プランクトンの生物学—増殖と環境要因—福代康夫(編)貝毒プランクトン—生物学と生態学—, 40-46, 恒星社厚生閣.
- 小林 聡, 1995 MS. 海産小型ペリデニウム類(渦鞭毛藻綱)と遊泳細胞に関する分類学的, 生態学的研究. 88 pp., 長崎大学海洋生産科学研究科, 学位論文.
- 竹内昭文, 1992. 主要赤潮種の増殖動態—田辺湾におけるアレキサンドリウム属の増殖動態, 月刊海洋, **24**, 17-24.
- 竹内昭文, 1985. 貝毒プランクトンの生態学—紀伊半島西岸域—福代康夫(編)貝毒プランクトン—生物学と生態学—, 78-108, 恒星社厚生閣.
- Turpin, D. H., Dobell, P. E. R., and Taylor, F. J. R., 1978. Sexuality and cyst formation in Pacific strains of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*. *J. Phycol.*, **14**, 235-238.
- Wall, D. and Dale, B., 1968. Modern dinoflagellate cysts and evolution of the Peridiniales. *Micropaleontology*, **14**, 265-304.
- 渡辺 信・渡辺正孝・福代康夫, 1982. 赤潮渦鞭毛藻のシスト形成と発芽 I. *Scrippsiella trochoidea* におけるシスト形成の誘起条件について. 国立公害研究所研究報告, 第30号 (R-30-'82), 27-42.
- 吉松定昭, 1981. 培養による *Protogonyaulax catenella* の有性生殖 I. 異株接合, 日本プランクトン学会報, **28**, 131-139.