

## 中海産渦鞭毛藻群集の出現特徴

小島夏彦<sup>1</sup>

### The characteristics of dinoflagellate assemblages in Lake Nakaumi

Natsuhiko Kojima<sup>1</sup>

**Abstract:** Lake Nakaumi, a brackish-water lake in western Japan, can be divided into three areas based on dinoflagellate assemblage characteristics. Four dinoflagellate groups are present throughout the lake in all seasons. These ubiquitous species are adapted to radical changes in brackish-water conditions. Ubiquitous species are able to take advantage of the highly variable environment because their numbers can increase quickly when ambient conditions are appropriate for that dinoflagellate taxon. This lifestyle results in a clear competitive advantage over that of cyst forming species.

**Key words:** Lake Nakaumi, dinoflagellate, cyst, brackish water

#### はじめに

中海は低鹹汽水湖の宍道湖と日本海とに挟まれる高鹹汽水の湖である。他の半閉鎖系汽水湖と同様に本湖も人為的な影響を強く受けることにより、日本の高度成長期以後急速な富栄養化が進行している。このような場所では古来豊かな海産資源が人々に利用されてきた。その豊富な海産資源のベースとなるものが湖の一次生産者である。これら一次生産者の中では珪藻の働きに注目が集まる一方、同じ一次生産者である渦鞭毛藻の全体像に関しては不明な点が数多く存在している。その理由としては先ず第一に渦鞭毛藻が赤潮、貝毒の原因種として大きな位置を占めているため、もっぱらその方面の研究が中心になってきたことがあげられる。次に渦鞭毛藻は藻類といっても約半数は従属栄養種でその生態を他の藻類と同様に一元的に理解することが困難であったことなどが指摘できよう。本稿では 1998 年~2000 年にかけて中海で実施した全湖的な渦鞭毛藻の調査の結果から、過去の産出状況と比較しつつ中海の渦鞭

毛藻の分布特性を明らかにし、またその特徴をもたらしている原因について考察した。

#### 中海における渦鞭毛藻を中心とした藻類の出現記録

宍道湖・中海の藻類研究会(1996)の中で中海の藻類研究の歴史がまとめられているが、ここではそれを参考しつつ渦鞭毛藻に焦点をあて直してその研究史をたどり、現在から見た意味についてもまとめておきたい。

中海の藻類研究史の中で初めて渦鞭毛藻が登場するのは石井(1931)の報告で、動物プランクトンの *Oithona*, *Paracalanus* と珪藻の *Chaetoceros* が優占種となっている中で *Ceratium* が少数ながら含まれていたとするものである。佐野(1992)によると 1930 年に竣工した境港の修築工事がその後の中海の水質を大きく変えたとしているので、この報告は環境改変後間もない藻類群集の状況を伝えるものとしてとらえられる。また、倉茂・喜多村(1933)でも珪藻類

<sup>1</sup> 大阪工業大学生物学研究室 Laboratory of Biology, Osaka Institute of Technology, Osaka, 535-8585, Japan

が主体でその中に *Ceratium* が含まれているという類似した報告がある。

戦後になると千葉(1950)がネットプランクトン調査で28種中25種が珪藻と珪藻主体のプランクトン群集を報告し、その中で前年の調査で *Ceratium* 2種が珪藻類とともに優勢であったと記している。梶川(1955)も1952年の調査では珪藻類が優勢し、渦鞭毛藻の中では *Ceratium* がよく出現したことを記している。諸報告を見ると1955年ごろを境に中海環境に再び大きな変化が生じたことが報じられている。この頃から海草や貝類の収量が減少し、それと時を同じくして植物プランクトン組成が変わってきている。すなわち珪藻類では優占種が交替し、*Melosira* や *Biddulphia* が主体の赤潮が発生するようになったという(岸岡, 1975)。一方、千田(1959)は1957~1959年の間の調査で出現プランクトンを調べているが、それによると植物性プランクトン42種中39種が珪藻であることを報告している。しかし、この中で注目されるのは渦鞭毛藻の *Exuviaella* が時に大発生するという記述である。*Exuviaella* は現在では Taylor (1976) などにより *Prorocentrum* の synonym とされており、ここで *Exuviaella apora* と同定されているものはその後の分類学上の混乱を考慮に入れると *Prorocentrum minimum* の可能性が高いと考えられる。そうすると現在の中海で定常化している *Proro. minimum* の大量発生(ブルーム)は1950年代末には始まっていたことになる。千田(1959)はこの他 *Ceratium* 4種も報告しているがその出現頻度は高くない。

1974年からは島根大学のグループがナノプランクトンを含めたそれ以前よりはるかに精密な調査を開始し、中海のプランクトン群集のデータは飛躍的に増加した(伊達, 1975など)。その初期の報告の中で、伊達(1975, 1976, 1977)が *Exuviaella marina*, *E. baltica*, *Prorocentrum* sp. が大量発生することを報告しているが、顕微鏡写真や前述した *Exuviaella* の分類学上の問題からこれらはすべて *Proro. minimum* と判断される。また同時に珪藻類では *Skeletonema costatum* や *Cyclotella* が優占種として報告されていることから現在の中海における植物プランクトンの組成と近似した状況がこの時期にすでに確立されていたことをうかがわせる。しかしその後は植物プランクトンの大きな組成変化は報告からは認められていない(伊達, 1978, 1979, 1982, 1986)。一方でこの30年の間には新顔の赤潮形成種も登場している。すなわち珪藻類の *Coscinodiscus* sp. やクリプト藻類

の *Cryptomonas* sp. とともに渦鞭毛藻の *Gymnodinium* sp. も新たにブルームを引き起こしているのである。また伊達(1989)は汚濁の進んだ米子湾で鞭毛藻類(渦鞭毛藻を含む)が多いことを報告し、中海内での出現藻類の水域特性を報告している。さらに大谷(1999)は本庄工区という中海内の特殊水域から数種の渦鞭毛藻を報告している。小島ほか(2002)は今まで行われてこなかった渦鞭毛藻に的を絞った中海の藻類研究を行い、37種を確認した。このように新知見が積み重ねられてはいるが中海内ではここ30年間は渦鞭毛藻をはじめとする植物プランクトン群集の出現に関する大枠には大きな変化はない。

以上過去の研究ではそこに存在する渦鞭毛藻の影は薄いものとなっているが(*Proro. minimum* を除いて)、その理由はかつてのプランクトン群集調査にはネットを用いていたため小型種を見逃していることや富栄養化の程度が相対的に現在よりも低かった時期は現在の中海ほど渦鞭毛藻を涵養する環境ではなかったことも考えられる。しかし、総じて過去の渦鞭毛藻の報告は同定が不十分で近年の報告でも一部の種を除いて属レベルにとどまっておき、実際には多様な種が含まれていた可能性が大きいと推測される。

## 材料と方法

1998年9月から2000年8月まで、毎月の定期調査で5測点、3ヶ月に一度の精査で10測点を中海に設定し、水質(水温、塩分、DO、pH)、プランクトン調査用の採水(表層と底層で各々グルタールアルデヒドで固定した試水と無固定試水の2種の採水を実施)とFTO式コアラーでの底質採取を行った(図1)。水質計はハイドララボ社のモデルH-20とクオンタを使用した。また採水はバンドン採水器を使用し、採水試料で無固定のものは24時間以内にその中の渦鞭毛藻を中心としたプランクトンの同定を光学顕微鏡下で行った。プランクトン計数は試水を0.2 mlを量りとりその中に含まれているプランクトンを数え、これを3回繰り返して平均をとった。FTO式コアラーで採取した底質は透明なアクリルチューブに入った状態なのでこれの最上部2 cmを擾乱させないように取り出し、渦鞭毛藻シスト観察および発芽実験の試料に用いた。発芽実験では底質試料を湿重0.15 g量りとり、そのまま滅菌濾過海水を入れたマルチウェルディッシュに接種し、20°C、12 h 明暗サイクルに調整したインキュベータ内に静置し、

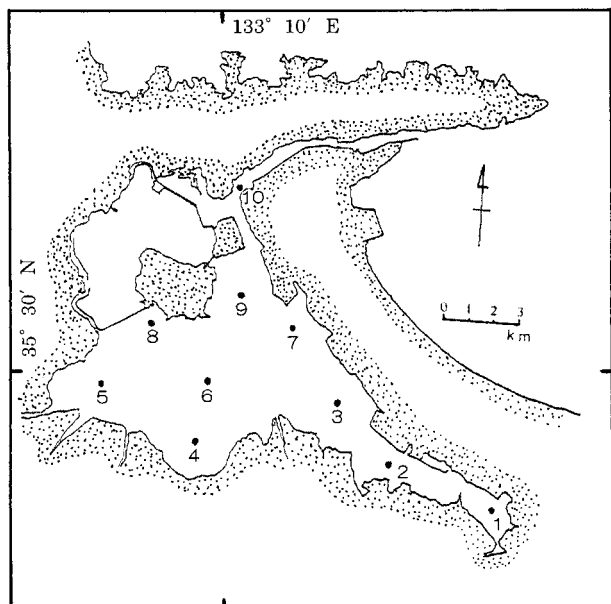


図1. 中海の測点位置.

Fig. 1. Location map showing the sampling station in Lake Nakaumi.

7日後の発芽状態を観察した。なお、発芽実験に使用した底質試料は一定期間(3ヶ月以上)低温環境に置きシストの成熟を待った。

### 結果および考察

#### (1) 中海の渦鞭毛藻群集の全体像

小島ほか(2002)は37種の渦鞭毛藻を報告し、中海には多様な種が存在することを明らかにしている。そしてこれらの渦鞭毛藻はいくつかの群集の特徴を持っていることがわかりつつある。精査時に観測された渦鞭毛藻優占種(ここで言う優占種は、伊達(1977)が $10^5$ cells/l以上存在するものという定義に従った)の産出特徴も参考(図2, 3)に産出特性のいくつかを見てみると次のようなことが言える。まず周年観察されるものとして *Prorocentrum minimum*, *Heterocapsa rotundata*, *Gyrodinium dominance*, small *Gymnodinium complex* の4つの小型種を中心としたグループが挙げられる。小島ほか(2002)ではこのうち *Gyro. dominance* を加えていないのだが本種は個体数が多くはないながらも安定して周年検出されることから本報告ではこの種を加えて周年産出種を4グループとした。まず *Proro. minimum* は秋から春にかけてブルームを起こすことが知られてきたが、1975年には米子湾で  $689 \times 10^5$ cells/l という記録が残っている(伊達, 1976)。本調査期間内でも最高

$122 \times 10^5$ cells/l (1999年2月2日)という赤潮状態を観測しているし、また数量的に少ないと言われてきた7, 8月でも例えば1998年8月には  $3 \times 10^5$ cells/l を観測した測点もあり優占種になっている。*H. rotundata* も秋から春にかけて多く観察されるが、この種の特徴としては底層水にも数多く生息する場所があるということである。本種はプランクトンとして扱われるとともに堆積物の隙間に生息する底生種としても認識されている。本研究でも1999年11月のSt. 4底層水で  $5 \times 10^5$ cells/l で優占種になっている。*Gyr. dominance* については *Proro. minimum* と共産することが多い。前述した2種と異なり従属栄養種である。*Proro. minimum* と共産することが多いので *Proro. minimum* を捕食している可能性もあるが今のところその報告はない。small *Gymnodinium complex* は複数種からなる小型の *Gymnodinium* のグループである。複数種からなる集団というだけで詳細は不明であるが、米子湾を中心に中海全域から産出していることから絶対量は全湖的かなり多いものと推測される。周年出現種以外では小島ほか(2002)で述べたように、無殻渦鞭毛藻種が大きな位置を占めている。無殻渦鞭毛藻は有殻種と比べて扱いが難しいため(物理耐性、薬品耐性に対し脆弱な場合が多い)同定が困難で、今まではひとまとめにして放置されるような取り扱いもされてきた。しかし、無殻渦鞭毛藻の中には重要な赤潮原因種が存在するとともに生態系における位置を無視できないような様々なタイプのものが知られていることから正確な分類と動態の追跡は中海のプランクトン全体を考えると必須の情報と考えられる。さらに *Protoperidinium* 属の種類も多い。*Protoperidinium* 属はほとんどが従属栄養種からなり、いわゆる藻類とは生態的に別の見方をする必要があり、本属は種類は多いが個体数としては優占することはなく目立つ存在ではない。

調査期間の2年間の渦鞭毛藻産出状況を見ると、詳細な調査を行った3, 6, 9, 12月の傾向は次のようにまとめられる。3月は *Hetero. rotundata* が全域で産出していること。渦鞭毛藻以外のプランクトン、*Pseudopedinella* sp., *Cryptomonas* sp., *Monoraphidium* sp., *Ebria tripartita* などと共産することが多い。6月は2度の観測でかなり内容が異なるため産出種の傾向という点でまとめることができない。これは降雨量が多いため、それが反映されたためと考えられる。雨期におけるプランクトン群集は降雨量の程度によりかなり頻繁に入れ替わっていることが類推される。しかし環境が比較的安定している場合には

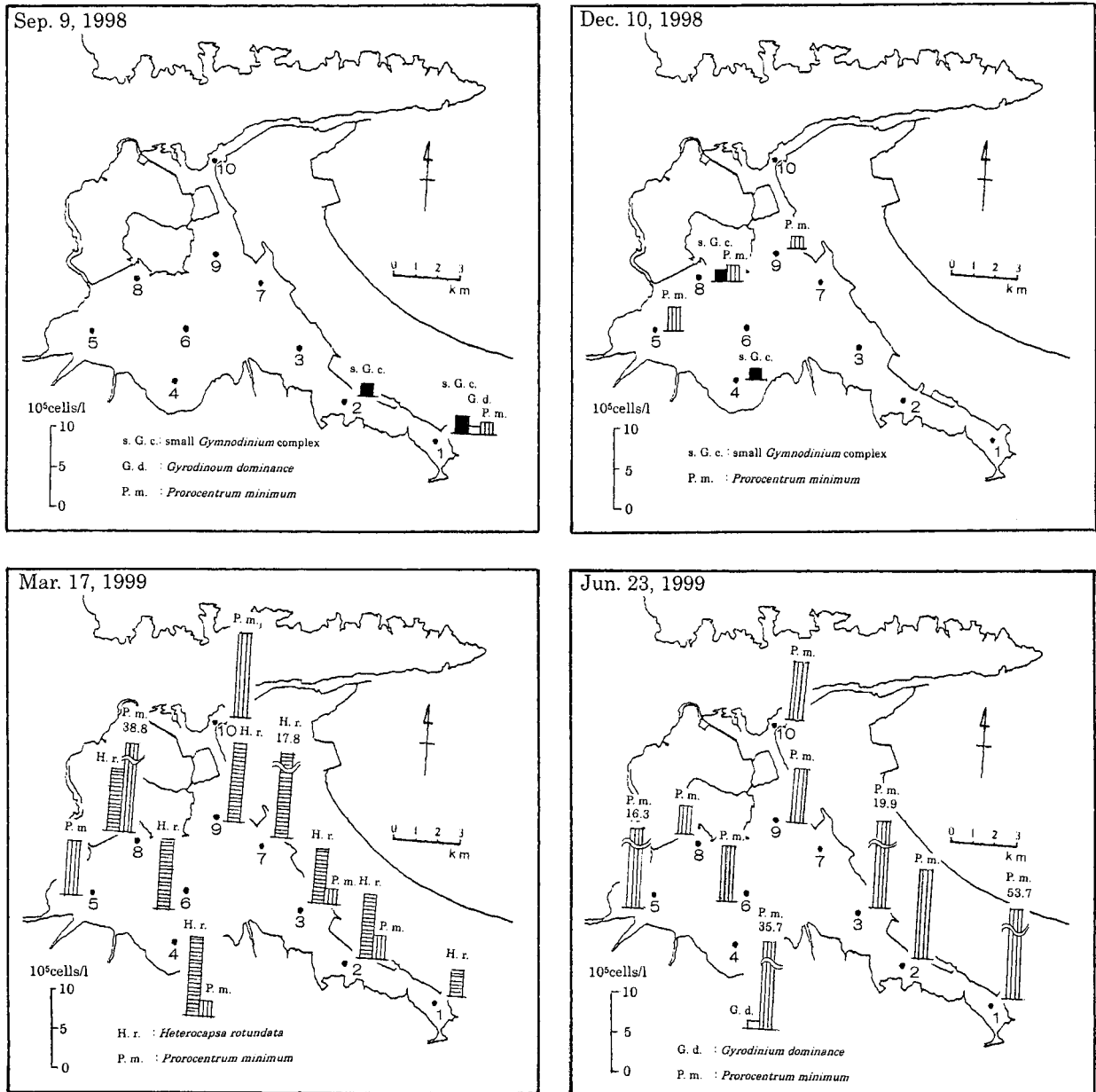


図2. 中海の渦鞭毛藻優占種の産出状況 (1998年9月~1999年6月).  
**Fig. 2.** Distribution map of dinoflagellate dominant species in Lake Nakaumi (1998/9~1999/6).

1999年6月調査データのように *Proro. minimum* が中心で無殻種が共産するという形が記録されている。9月は渦鞭毛藻自体の多様性が最も高くなっている。特に未確認種がかなり含まれていると考えられている small *Gymnodinium* complex がこの時期に多く観察されることは注目される。12月は *Proro. minimum* の季節である。しばしばブルームを起こし他のプランクトンを圧倒している。この傾向は1974年以降継続している(伊達, 1975など)。競合するものは渦鞭毛藻よりはむしろ珪藻(*Skeletonema costatum*)など他の分類群のものが量的には多い。

近藤(1990)は宍道湖・中海のプランクトン分布と様々な環境要因との関係を調べた結果塩分濃度の分布と構成種に類似性を認め、植物プランクトンの種構成の相違を生み出す主要因であるとした。また Kondo *et al.* (1990)は中海の植物プランクトンのうち優占種14種で塩分と水温との関係を調べた結果、この2要因のうちでは塩分濃度に強く支配されていると報告している。しかし、渦鞭毛藻だけを考えた場合塩分適応の幅が広いと考えられる種が一年を通じて存在するとともに一定の量も維持しているので、単純に塩分が規制条件であるとしてしまうのには難

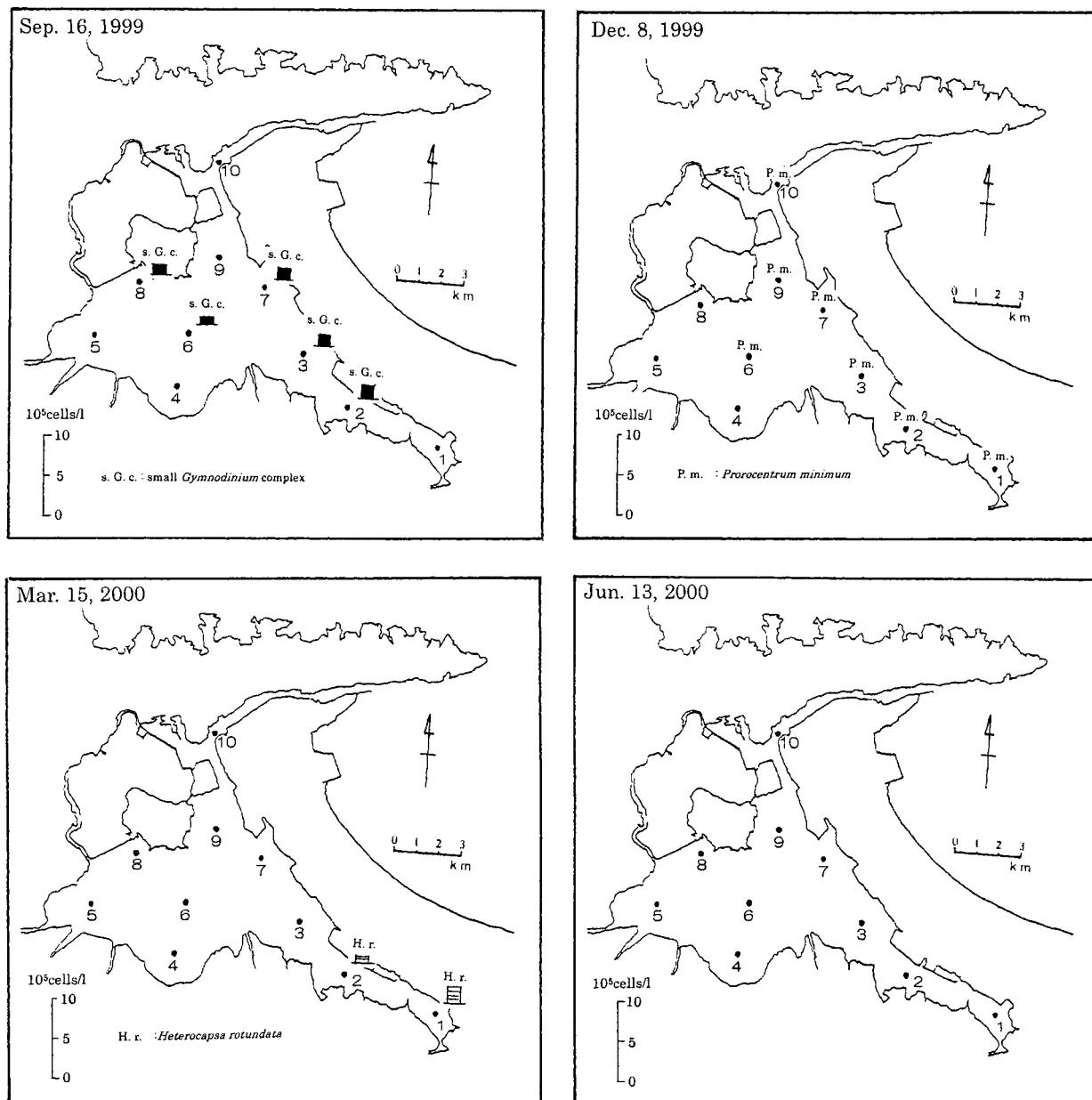


図3. 中海の渦鞭毛藻優占種の産出状況 (1999年9月~2000年6月).

Fig. 3. Distribution map of dinoflagellate dominant species in Lake Nakaumi (1999/9~2000/6).

がある. 事実, Kondo *et al.* (1990) は赤潮形成種 *Proro. minimum* は珪藻 *Skeletonema costatum* の分泌物が増殖を促す要因であることを報告しており、他の生物との関係を含めた様々な要因を考慮する必要性を示唆している.

(2) 中海の渦鞭毛藻の水域別特性

毎月の定期調査の測点はほぼ塩分傾度に沿った設定であったが、3ヶ月毎の精査では中海全域にわたって10測点を設置して水域による渦鞭毛藻の群集特性を他の豊産藻類との関係の中で検証した.

2年間の産出状況を見ると、1998年9月は中海全域にわたって無殻渦鞭毛藻、主に *Gyrodinium dominance*, *Gyr. impudicum* が認められた. 特に米子湾に位置する St. 2 では *Gyr. dominance* と *Prorocentrum minimum* 双方とも一定量産出している. また small *Gymnodinium complex* に属する小型無殻種が米子湾を中心とした湖東部で連続してまとまった量が観察された. シスト形成種の *Gyrodinium impudicum* は St. 5, 7 で最優占種に次ぐ量が観察された. 1998年12月は *Prorocentrum minimum* の全湖の産出は9月の傾向と一致するが、量的には減じている. 湖東部では無

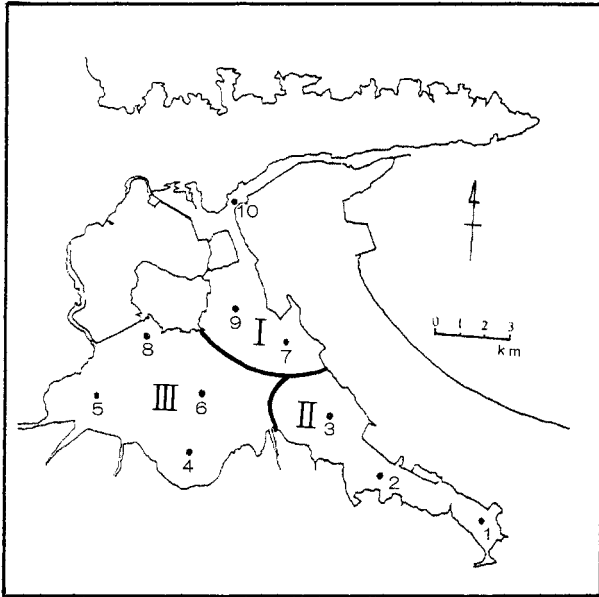


図4. 渦鞭毛藻群集から識別された3水域.

Fig. 4. Map showing three areas by dinoflagellate assemblage characteristics.

殻種の *Nematodinium armatum* が産出しているのが目立つ。湖西部では *Proro. minimum* のほか *Heterocapsa rotundata* が共産するのが特徴になっている。また湖東部を中心にこれら渦鞭毛藻群集とともに珪藻の *Skeletonema costatum* が数多く観察される。1999年3月は全湖的に *Heterocapsa rotundata* が観察されて、特に湖東部で最大の優占種になっている。米子湾最奥部の St. 1 では体長  $5\ \mu\text{m}$  以下の所属不明小型鞭毛藻が大量に認められた。また大根島周辺の St. 6, 8, 9 では渦鞭毛藻以外に黄金色藻類の *Pseudopedinella* sp. やクリプト藻類の *Cryptomonas* sp. が共産する。湖西部と境水道口に位置する St. 10 では *Prorocentrum minimum* が最優占種になっている。1999年6月は全湖で *Prorocentrum minimum* がブルーム状態であった。1999年9月は全域で *Prorocentrum minimum* が産出するのは同じだが産出はかなり減り、必ずしも各測点で最優占種にはなっていない。特に St. 3, 6, 7, 8, 9 では small *Gymnodinium* complex が数量的には最も多くなっている。*Proro. minimum* が最優占種である測点は米子湾最奥部の St. 1, 湖西部の St. 4, 5 境水道口の St. 10 の4点のみであった。1999年12月は *Proro. minimum* が再び増加している。ここでは共産種として *Hetero. rotundata* がほぼ全測点から検出されている。また *Gyr. dominance* も St. 1, 2, 6, 10 で共産する。湖東部に比べ湖西部で産出傾向に大きな違いがある。St. 4, 5 では *Hetero. rotundata* が最優占種

でその他のプランクトンは極めて少ない状態であった。St. 4, 6, 9, 10 という南北の測点ではラフィド藻の *Heterosigma akashiwo* が産出している。2000年3月は *Hetero. rotundata* が湖東部を中心に増え、緑藻類の *Monoraphidium* sp. が共産する形が基本になっている。しかし、湖西部では渦鞭毛藻がほとんど産出なくなり、緑藻類の *Monoraphidium* sp. と *Cryptomonas* sp. の組み合わせが多い。2000年6月は産出プランクトンが極めて少ない。湖西部を中心に無殻種がわずかに見られる。St. 4, 5, 6 で *Gymnodinium* sp., St. 8 で *Nematodinium armatum* がわずかに検出される。

以上の結果から中海における産出種の水域特性として、渦鞭毛藻の産出の状況から湖内を3水域に分けられることがわかった(図4)。まず東北部水域(図中I)は St. 7, 9, 10 の付近で産出渦鞭毛藻群集の類似性が周年を通じて認められる。米子湾の St. 1 と隣接する St. 2, 3 は他の測点と違い米子湾からの影響を強く受けている。この傾向は境水道から中浦水門を経由して進入してくる海水が水深の深い湖の東部に沿って南下してくるが、安来港沖から米子湾になるとその影響が消え湾内水の富栄養化した停滞水塊の影響下におかれることから生じているのであろう(図中II)。この水域では特に濃い *Proro. minimum* 赤潮が発生していることが観測されているとともに渦鞭毛藻以外の分類群の鞭毛藻類も他水域に比べ明らかに多く認められる。この米子湾域では1970年代から鞭毛藻が多産することが報告されており、その中で渦鞭毛藻の *Gymnodinium* sp. が1977年11月に  $84.6 \times 10^5 \text{ cells/l}$  という高い水準まで増殖している(伊達, 1978)。この傾向は1978, 1979年に特に顕著に現れている。ところが1980年には全く姿を消し、1981年以降再び出現している。本報告では米子湾域で渦鞭毛藻、特に *Gymnodinium* 属が多産するという点では上記の報告と同じであるが、1970年代では *Gymnodinium* sp. の多産という報告に対し、今回の調査では small *Gymnodinium* complex が主体となっている。伊達(1984)が米子湾で *Gymnodinium* 属の渦鞭毛藻を *Gymnodinium* spp. という形で報告していることを考えれば、1970年代の *Gymnodinium* sp. の多産は明らかに未同定の特定種を指しているものと考えられる。ここで想起されるのが、1995, 1996年ごろに中海調査で検出された *Gymnodinium* sp. (Midorishio) と考えられる種である(小島:未公表)。この時分離した個体を培養したところ滅菌濾過海水中で大量に増殖し、外部形態や体長(約  $20\ \mu\text{m}$ )、色(黄緑色)、増殖時の臭い(アオサ臭)などから上記の種と判断さ

れた。本種はこの時期一般的に検出され増殖も確認されていたが1998~2000年の間では観察されなかった。普通このようにまとまった個体群が検出される中型の *Gymnodinium* 属は中海ではかなり目立つ。よって上述したような断続的な産出傾向などの類似性なども考慮すると、断定はできないが1970年代の米子湾で増殖した *Gymnodinium* 属は Midorishio タイプの可能性も考えられる。本種は過去九州北部沿岸域で赤潮を起こしており(松岡, 1990), 同じ対馬海流沿いの中海に外洋から入り込んで増殖してもおかしいことではない。さらに西部水域, 特に St. 4, 5, 6, 8 付近では西から流れ込む大橋川からの淡水の影響が大きい。渦鞭毛藻群集は前述した2水域(東北部, 米子湾域)と比べると明瞭な特徴を示さず, 2水域と大橋川の影響の混在した特徴をもつ水域と位置づけられる(図中Ⅲ)。すなわち両水域の影響の強さにより渦鞭毛藻群集の性質が大きく変化することが認められる。

(3) 底質から供給される渦鞭毛藻やその他の藻類

本研究では中海の渦鞭毛藻群集が形成されるプロセスを明らかにするための一環として, 底質中のシスト(休眠孢子)の役割を考えた。つまり, シストから水中へ遊泳体の供給がどのような形で群集に影響を与えているかを採取した底質表層泥を用いて発芽実験から考えた(必ずしも底質から供給されるプランクトンは休眠孢子からの発芽とは限らないが, ここでは便宜的に発芽という言葉を使う)。採取した底泥をそのままマルチウェルディッシュに接種する方式を取り, 発芽してきたプランクトンを同定したところ図5のような結果を得た。

これらの結果からいくつかの傾向が読みとれる。ひとつは全域のサンプルで実験を行っているにも関わらず, 発芽する試料には極めてはっきりした水域の偏りがある。すなわち, 圧倒的に湖の東北部のサンプルから発芽するのである。最も発芽種が多様で数量的にも多いのは St. 9, 10 である。底質中のシスト数からみてもいわゆるシードポピュレーションが特に多い水域ではないが(Kojima *et al.*, 1994), シストの置かれている条件がこのような状況を作っていると考えられる。一般に内湾域で底質に硫化物が一定量存在するような環境ではそこに含まれる渦鞭毛藻シストの発芽率は極めて低く, そのような場合はシスト表面を取り巻く堆積物を取り除くことにより発芽率が向上する事実がある(今井氏(京都大): 私信)。St. 9, 10 はともに中海東北部に位置し, 設置測

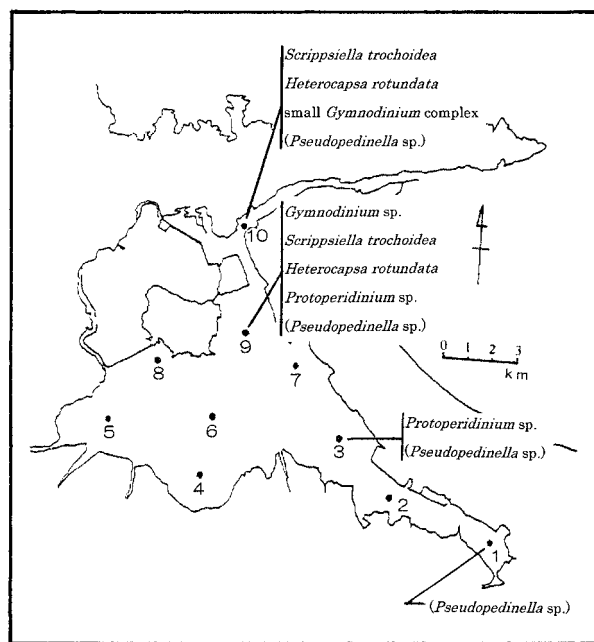


図5. 発芽実験により得られた遊泳体の種類と分布(1999年3月)。

Fig. 5. Distribution map of motile cell from sediments on germination experiments. (March, 1999)

点の中では一番新鮮な海水の影響下にあり汽水湖でしばしば生じる夏期の貧酸素水の影響をあまり受けていないと思われる。そのため, 夏期に多くの測点の底層部が貧酸素化し, 硫化物が生成されるような中海中央部を中心とした水域では発芽率が低くなるものと考えられる。また, 出現した渦鞭毛藻類等多くがシスト形成種として知られているものであったが, small *Gymnodinium* complex を構成する種も含まれていることからこれら小型 *Gymnodinium* にもシスト形成種が存在することが予想された。そしてそのスケールはかなり小型のものと推測される。さらに渦鞭毛藻以外で, *Heterosigma akashiwo*, *Skeletonema costatum*, *Pseudopedinella* sp. が出現したが, ラフィド藻の *H. akashiwo* はシスト形成が知られていることから中海でも底質中に本種のシストが存在するものと考えられる。珪藻の *S. costatum* に関しては, 中海では周年栄養細胞が湖水中に存在するので発芽実験で増殖していた個体群は底泥に含まれていた栄養細胞がそのまま増殖したのものであろう。ただし, 本種は夏期にも冬期にも増えて増殖時期が一定ではない(高野, 1990)ことから水温によって増殖したものか, 栄養塩によって増殖したものか, さらに共存していた他の藻類の排出物が増殖要因になったのかもよくわからない。黄金色藻の *Pseudopedinella* sp. につい

では今のところシストは見つかっていないが、近縁の *Pseudopedinella tricostata* がシストを持つことから (Thomsen, 1988) 小型 ( $5\ \mu\text{m}$  程度) のシストが存在してもおかしくないし、栄養細胞のまま底泥に潜んで生息していた可能性も考えられる。 *Pseudopedinella* sp. は発芽後の増殖がかなり活発で同時に発芽した他の渦鞭毛藻類をしのぐほどの群集をディッシュ内に形成した。これら渦鞭毛藻以外の発芽藻類との競合関係も渦鞭毛藻群集の形成過程を考える上で考慮していく必要がある。

精査試料による発芽実験の他に定期調査の試料でも同様の実験を行い、その結果精査試料で出現しなかった種がいくつか出ている。以下にすべての発芽実験で出現した渦鞭毛藻類および他のプランクトンのリストをあげる。

#### 渦鞭毛藻

*Gymnodinium* sp.4

*Gymnodinium* sp. (ca.  $15\ \mu\text{m}$ )

*Gymnodinium* spp. ( $10\ \mu\text{m}$ >)

*Gymnodinium catenatum* Graham 1995

*Gyrodinium instriatum* Freundenthal et Lee 1963

*Heterocapsa rotundata* (Lohmann) Hansen 1995

*Nematodinium armatum* (Dogiel) Kofoid et Swezy 1921

*Polykrikos schwartzii* Butschli 1873

*Gonyaulax spinifera* (Claparede et Lachmann) Diesing 1866

*Alexandrium* sp.

*Lingulodinium polyedra* (Stein) Dodge 1989

*Protoperidinium leonis* (Pavillard) Balech 1974

*Protoperidinium pyriforme* (Paulsen) Balech 1974

*Protoperidinium* sp. (ca.  $20\ \mu\text{m}$ )

*Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich 1976

#### 他の藻類

*Pseudopedinella* sp.

*Heterosigma akashiwo* (Hada) Hada 1968

*Skeletonema costatum* (Greville) Cleve 1878

#### (4) 地中海の渦鞭毛藻シストの役割

地中海における渦鞭毛藻群集の生態的な特徴は小島ほか(2002)で概略が示されているが、これからわかることは、前述したように *Prorocentrum minimum*, *Heterocapsa rotundata*, *Gyrodinium dominance* と small *Gymnodinium* complex がほぼ1年を通して地中海に存在することである。しかし、すべての季節にこれら

のプランクトンは存在するがその量的な部分はかなり変動する。生存適期とそうでない時期では個体数は全く異なる。かつては渦鞭毛藻の赤潮・貝毒種の遊泳体の供給源として、底泥中のシストの持つシードポピュレーションはその重要性が指摘されてきた(飯塚, 1980など)。シストを形成する種であれば、生存に不都合な環境をシスト形態で乗り切り、環境が良くなってから発芽して増殖するということが合理的な説明としてされてきたのである。ところが上記の4グループのほとんどはシストを形成しない。環境変動が激しい場所で非シスト形成種が優占種として維持されるとはどういうことを意味するのか。これを説明するには地中海の周年環境変動の特徴を考えねばならない。地中海では水温は非常に規則正しく季節変動を示すのに対し、塩分濃度や溶存酸素については変動が不規則である(小島ほか, 2002など)。すなわち陸水からの淡水供給の程度によって大きく地中海の水質は変化しており、その環境変動の移り変わりは非常に激しい。地中海の渦鞭毛藻はこのような激しい環境変化の中で生息することになる。ということは短期間に劇的に変化した水質にいち早く対応して増殖する事が競争に勝つ最も大切な戦略になる。好適環境下での増殖についてはそれほど問題はないが、最も重要なことはどうしたら最も早く増殖体制に入れるかである。増殖体制に入るタイミングが早ければ早いほど他の種に対してアドバンテージを得ることができるのがr-戦略者の鉄則でもある。それには生存不適期間をどのような形で過ごすかが大きな問題になってくる。そこで出てくるのが「シストか遊泳体か」の問題である。シストは外部環境からのシェルターとしては極めて優れているが急な環境変動に対する反応ということで言えば、環境が変化したときにすぐにそれに対応できる遊泳体でいたほうがはるかに有利である。故に地中海のような汽水湖では優占種の多くがシストを形成しない種で占められることになるのではと考えられる。実際地中海以外でも、シスト形成種である *Scrippsiella* が1年を通じて遊泳体が水中に存在し、春のブルームはシストからの一斉発芽ではなく冬期にほそほそと生存していた個体がもととなって増殖するということが明らかにされている(石川・谷口, 1995)。

これらのことを考えると汽水湖では周年水中に遊泳体が維持される種群にとって有利な環境になっていると言える。また、汽水湖は貧酸素水塊の存在から底質に硫化物が生成されやすくシストの発芽阻害要因にもなることもこれらのことを考えるうえで重



要な点と思われる。したがって、このような環境でのシスト形成はDale(1983)が言うような不適な環境を生き抜く生存戦略というよりは生物としての活性を高める有性生殖上の役割のほうが強いと考えた方が合理的である。中海における優占種のひとつである *H. rotundata* も基本的には *Proro. minimum* と同様な生態戦略をとっていると考えられる。しかし *H. rotundata* は底生渦鞭毛藻としても知られている。底生生活の詳細については不明であるが不適環境の過ごし方と考えればシスト形成種に近い部分もあり、*Proro. minimum* よりさらに柔軟性の高い優れた戦略と言うこともできる。なぜなら汽水湖の底質環境は表層部に比べると安定している。底層水が貧酸素化しない限りにおいて多くの *H. rotundata* がそのままの個体数を維持して底質で増殖適期を待つのであれば、増殖開始時の初期個体数の多さという面で他の種よりも有利になることは明らかである。

今回の発芽実験で中浦水門の外側の St. 10 で多く個体が発芽したが、St. 10 は比較的水深があり場所柄底層水が貧酸素化しにくいために *H. rotundata* のような戦略をもつ種には好適な環境であったためとも考えられる。また、一般的に今まで夏期の中海に形成される成層はくずれにくく、降水により大橋川から多量の淡水が流入して多少の躍層の降下はあっても貧酸素水塊は大部分残ると考えられてきたが(奥田, 1997), 森脇・大北(2003)は夏期の降水により中海の貧酸素水塊が大規模に縮小するデータを示している。故に、夏期成層期の貧酸素水塊の底層部での停滞は、夏期の降雨などで考えられてきた以上に解消される機会が多いのではないかと推測される。すると、このような場所の底質中に存在する渦鞭毛藻シストは成層解消時に同時に起こるであろう堆積物の巻き上げなどと連動して、発芽が引き起こされることもあるであろう。ただし、中海は底層環境での酸素消費速度が他の水域に比べてかなり高い(森脇・大北, 2003)ことから再び急速に貧酸素水塊を形成するものと考えられる。以上のことから、中海の渦鞭毛藻シストは夏期の貧酸素水塊の解消時に選択的に発芽できる条件をあたえられているという特殊な条件下にあると言える。

## ま と め

①中海の渦鞭毛藻群集には周年一定量水中に存在する少なくとも4つの小型種中心のグループ(*Prorocentrum minimum*, *Heterocapsa rotundata*,

*Gyrodinium dominance*, small *Gymnodinium* complex)が存在し、環境変動にもなってその個体数を大きく変化させている。

②中海の渦鞭毛藻群集は特定の優占種が全域に広がる傾向があるが、境水道からの進入海水と大橋川からの淡水の影響から大きく分けて3つの渦鞭毛藻群集分布域がある。

③中海の渦鞭毛藻を中心としたプランクトン群集では底質からのシスト発芽や底質部生息個体などからの個体群への供給も発芽実験から確かめられた。しかしながら、発芽は中海東北部水域の底質からのものが大部分で水域的偏りが認められた。

④中海の渦鞭毛藻群集の中で最も成功しているグループは(例：*Prorocentrum minimum*)周年水中に遊泳体が存在し、汽水域の激しい環境変動の中で生息好適期にいち早く増殖体制をとることができるような戦略を持つ一部の種であることが推測された。

## 謝 辞

中海調査では島根県内水面水産試験場の中村幹雄元場長、三浦常廣研究員、大北晋也氏、常盤保氏、島根大学汽水域研究センターの高安克己センター長、中山大介研究員、松本雅夫氏に多大な御協力をいただいた。また本研究の一部は文部省科学研究補助金(課題番号 10640454)を用いて行われた。記して関係各位に感謝の意を表す。

## 引 用 文 献

- 千葉卓夫(1950)中海、宍道湖の湖沼調査。II。中海の夏期のプランクトンに就いて(1949)。日本水産学会誌, 16 (5): 22-24.
- 千田哲資(1959)プランクトン。中海干拓基本調査報告書。鳥取県水産試験場, 105-137.
- Dale, B.(1983) Dinoflagellate resting cysts: "benthic plankton" In Survival strategies of the algae, ed.G. A. Fryxell, Cambridge Univ. Press, pp.69-136.
- 伊達善夫(1975)富栄養化に関する実験的研究と将来予測。中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書。(第1報)島根県。pp.1-30.
- 伊達善夫(1976)中海における水質汚濁機構の解析と水質の将来予測。中海・宍道湖の水質保全に關す

- る調査報告書。(第2報)島根県. pp.1-22.
- 伊達善夫(1977)中海における水質汚濁機構の解析と水質の将来予測(Ⅱ). 中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書。(第3報)島根県. pp.1-24.
- 伊達善夫(1978)中海における水質汚濁機構の解析と水質の将来予測(Ⅲ). 中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書。(第4報)島根県. pp.1-23.
- 伊達善夫(1979)中海における水質汚濁機構の解析と水質の将来予測(Ⅳ). 中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書。(第5報)島根県. pp.1-31.
- 伊達善夫(1982)中海の植物プランクトン相と水質汚濁機構の解析に関する研究(Ⅶ). 中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書(第7報)島根県. pp.1-21.
- 伊達善夫(1984)中海の植物プランクトン相に関する調査と研究(Ⅸ). 中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書(第9報). 島根 pp.1-11.
- 伊達善夫(1986)中海の植物プランクトン相に関する調査と研究(Ⅺ). 中海・宍道湖の水質保全に関する調査報告書(第11報)島根県. pp.1-25.
- 伊達善夫(1989)半閉鎖性水域での水質問題—中海・宍道湖—第15回日本水質汚濁研究会セミナー「ウォーターフロントと水環境」講演要旨集, pp.38-62.
- 飯塚昭二(1980)赤潮生物の生態学的特性. 赤潮—発生機構と対策, 恒星社厚生閣, 東京. pp.38-49.
- 石井省一郎(1931)中海の赤潮についての調査. 海洋時報, 3: 195-198.
- 石川 輝・谷口 旭(1995)*Scrippsiella* の個体群動態とシストの役割. 月刊海洋, 304: 619-627.
- 梶川豊明(1955)中海の赤潮に関する化学的研究. 鳥取県水産試験場研究報告. 35: 1-364.
- 岸岡 努(1975)潟湖の汚濁—中海の生態学的長期研究. 技研出版, 東京, 237 p.
- 小島夏彦・三浦常廣・中村幹雄(2002)中海の渦鞭毛藻(予報). *Laguna* (汽水域研究), 9: 31-45.
- Kojima, N., Seto, K., Takayasu, K. and Nakamura, M. (1994) Dinoflagellate cysts assemblage found in the surface sediments of Lake Nakaumi, western Japan. *Laguna*, 1: 45-51.
- 近藤邦夫(1990)中海における植物プランクトンの出現を支配する環境要因. 国際生態学シンポジウム'90. 汽水域・その豊かな生態系を求めて. 報告集. pp.19-28.
- Kondo, K., Seike, Y. and Date, Y. (1990) Red tides in the brackish lake Nakanoumi (Ⅲ). The stimulative effects of organic substances in the interstitial water of bottom sediments and in excreta from *Skeletonema costatum* on the growth of *Prorocentrum minimum*. *Bull. Plankton soc. Japan*, 37 (1): 35-47.
- 倉茂英次郎・喜多村一男(1933)中海における硅藻と赤潮(昭和8年夏期中海海洋調査報告第Ⅱ部). 気象集誌, 12: 287-300.
- 松岡敷充(1990) *Gymnodinium* sp. (Midorishio) (anonymous species). Ⅲ. 渦鞭毛藻綱. 日本の赤潮生物. 内田老鶴圃, 東京, pp.56-57.
- 森脇晋平・大北晋也(2003)中海に出現する貧酸素水塊の海況学的特性と海洋構造. *Laguna* (汽水域研究), 10: 27-34.
- 森脇晋平・大北晋也・藤井智康(2002)貧酸素水調査. 宍道湖・中海水産振興対策検討調査事業. 平成13年度島根県内水面水産試験場事業報告, 9-21.
- 奥田節夫(1997)汽水湖における水塊の移動と混合過程. 沿岸海洋研究, 35 (1): 5-12.
- 大谷修司(1999)4. 植物プランクトンの種類組成. 中海本庄工区の生物と自然.(國井秀伸編) pp.32-38. たたら書房, 米子.
- 佐野 茂(1992)学術論文にみる中海水質の変遷. 山陰地域研究, 8: 95-106.
- 宍道湖・中海の藻類研究会(1996)宍道湖・中海水系の藻類. 宍道湖・中海の藻類研究会出版. 松江, 130 p.
- 高野秀昭(1990) *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve. Ⅳ硅藻綱. 日本の赤潮生物. 内田老鶴圃, 東京, pp.178-179.
- Taylor, F.J.R. (1976) Dinoflagellates from the international Indian Ocean expedition. A report on material collected by the R.V. "Anton Bruun" 1963-1964. *Bibl. Bot.*, 132: 1-234.
- Thomsen, H. A. (1988) Ultrastructural studies of the flagellate and cyst stages of *Pseudopedinella tricostata* (Pedinellales, Chrysophyceae). *Br. Phycol. J.*, 23: 1-16.