

有害・有毒プランクトンの発生に関わる生物相互の関係

内田 卓志

1. はじめに

有害・有毒プランクトンが成長し、赤潮や貝の毒化を引き起こす過程には様々な環境要因が関わっており、窒素やリンの栄養塩濃度が重要な要因であることは疑いない。しかし窒素やリンが十分にあるということは、全ての植物プランクトンの増殖に好適な環境であるはずである。そのような状況で特定の種だけが卓越する理由が特に赤潮発生の場合に求められてきた。窒素、リンといっても海水中にはそれぞれ様々な化合物が存在するが、種によって利用できる化合物は異なることが知られている。例えば赤潮原因種である *Heterocapsa circularisquama* Horiguchi や *Gymnodinium mikimotoi* Oda ex Miyake et Kominami などは様々な種類の有機態リンを利用できるが (Yamaguchi and Itakura 1999, Yamaguchi et al. 2001), これは夏季に表・中層の無機態リン濃度が低下する内湾では有利な特性と言える。また、植物プランクトン種の中には、低濃度の栄養塩を効率的に利用できるもの、栄養塩の貯蔵能力が大きいもの、さらにビタミンB₁₂等の微量要素を要求するものが知られている。このように栄養塩利用特性や栄養要求は種によって異なり、これらの生理的な差に特定の種が卓越する原因を求めることが可能と考えられる。

赤潮のように特定の種が卓越してくる過程において、植物プランクトン間の相互作用も大きな役割を演じている可能性がある。植物プランクトンの中には、他種の増殖を抑制する作用を持つ種が知られている (Pratt 1966, Uchida 1977, 本城他 1978)。このような性質は様々な種が混在する中から卓越する上で大変有利といえることができる。

一方、有害・有毒プランクトンに限らず、植物プランクトンのブルーム発生を考える場合に見逃してはならないのが植物プランクトン細胞の除去作用である。すなわち成長速度が大きくて

も、細胞の除去速度が大きければブルームは起こらないか小規模なものとなる。植物プランクトン細胞が除去される要因としては第1に海水の流動が考えられる。例えば、五ヶ所湾において赤潮原因種である *Gymnodinium mikimotoi* の初期出現は毎年ほぼ決まった場所でみられるが、これは当該海域の海水交換速度が他の場所に比較して顕著に低いため、より早く所定の細胞密度に到達するためと考えられる (Uchida et al. 1998)。生物学的な除去要因としては、動物プランクトンや貝類などによる摂食が重要な要因であろう。

植物プランクトンの中には休眠シストの存在が知られている種がある。例えば貝毒原因種である *Alexandrium* 属、我が国の主要な赤潮原因種である *Chattonella* 属、*Heterosigma akashiwo* (Hada) Hada などは休眠シストを形成することが知られている (今井 1990, Imai et al. 1993, 吉松 1981)。いずれの種のシストもブルームの発生時にはシードポピュレーションとして重要な機能を果たしているが、これらのシストは常にベントスによる摂食圧を受けていると推測される。このように、有害・有毒プランクトンの発生には様々な物理化学的、生物学的要因が関与している。本報告では著者が関わってきた事例を中心に有害・有毒プランクトン発生における他の生物種群との関係について、最近の知見を紹介する。

2. 赤潮発生における植物プランクトンの種間相互作用

古くは Pratt (1966) が Narragansett Bay において鞭毛藻 *Olisthodiscus luteus* Carter と珪藻 *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve の間に拮抗関係があることを見出し、さらに前者が後者の成長を阻害する物質を分泌していることを培養実験において明らかにした。このように物質を

介して他種に影響を及ぼす現象(アレロパシー)については、現在までに多くの事例が報告されている(Rice 1984, 本城・浅川 1990)。培養実験においては、阻害物質の存在やある程度の性質が確認されているが、天然の種交代現象にどの程度関与しているのかは不明な点が多い。しかし、赤潮のように植物プランクトンが高細胞密度になる場合にはアレロパシーが種交代現象に影響していることは十分に考えられる。

最近では細胞外分泌物による阻害作用の他に、細胞同士が接触することにより阻害作用が発現する現象が一部の鞭毛藻類に見出されている(Uchida et al. 1995, 1999)。すなわち、貝類を殺す赤潮原因種として知られている *Heterocapsa circularisquama* は同じ渦鞭毛藻である *Gyrodinium instriatum* Freudenthal et Lee を細胞間接触によって殺すことが混合培養の観察で確認された(Uchida et al. 1995)。また同様に *H. circularisquama* は *Gymnodinium sanguineum* Hirasaka や *G. mikimotoi* など無殻の渦鞭毛藻類を接触によって殺すことが判った(Uchida unpublished, Uchida et al. 1999)。

細胞間接触による阻害作用は *H. circularisquama* が優占する過程で重要な働きをしている可能性が強く示唆される。また、*H. circularisquama* と *G. mikimotoi* との競争は密度依存的であり、接種密度を同程度とした場合には *G. mikimotoi* が死滅するが、*G. mikimotoi* の密度を *H. circularisquama* の 10 倍程度にした場合には、*G. mikimotoi* は死滅せず、*H. circularisquama* の成長が阻害されて球形～楕円形のテンポラリーシスト(一時的なシスト)になることが示された。両種の混合培養における成長について数理モデルによる解析を行った結果、*H. circularisquama* が *G. mikimotoi* に及ぼす阻害係数は逆の場合の約 3 倍であることが判った(Uchida et al. 1999)。一方、*H. circularisquama* と *G. mikimotoi* は広島湾や五ヶ所湾において、しばしば相前後して出現し、*G. mikimotoi* のあとに *H. circularisquama* が出現することが観察されている(内田他 2001)。両種間の阻害作用がどのように天然の種遷移に反映されているか今後の興味ある課題である。

細胞間接触はここに示した他種を阻害する手段だけではなく、周囲の様々な情報認識の手段である可能性がある。Uchida(2001)は細胞間接触の頻度が自己の個体群密度の認識に役立っており、例えば *Gyrodinium instriatum* の接合子は、自己の個体群の細胞密度が低い場合、すなわち細胞間接触の頻度が低い場合にはシストにならずに再び栄養増殖を繰り返して個体群を増加させる方向に向い、逆に自己の個体群の細胞密度が高い場合には休眠シストを形成して次の増殖のタネとなる細胞を蓄積する、という考え方を報告した。

また、*H. circularisquama* の増殖は幾種かの珪藻類の存在によって、テンポラリーシストとなることが報告されている(Uchida et al. 1996)。この場合も *H. circularisquama* は珪藻類と細胞間接触することによってテンポラリーシストを形成すると考えられることから、*H. circularisquama* が珪藻類の存在を細胞間接触によって認識し、競合を避けているのかも知れない。このような接触による情報の伝達は他の植物プランクトンでも種遷移や形態形成に重要な働きをしている可能性がある。

3. 動物プランクトン及び貝類による赤潮原因プランクトンの摂食

微小動物プランクトンによる赤潮プランクトンの摂食について調べられた事例は多くはないが、種によってかなり様子が異なるようである(神山 1999)。繊毛虫類である *Favella azorica* (Cleve) や *Favella taraikaensis* Hada は *Heterocapsa circularisquama* の細胞密度が 1000 cells ml⁻¹ 以下の時には餌として他の微細藻同様に摂食する。しかし、*H. circularisquama* を 1000 cells ml⁻¹ 以上の細胞密度で与えた場合には *F. taraikaensis* は死滅した(Kamiyama et al. 2001)。これに対して *Heterosigma akashiwo* は繊毛虫類によって拒食される(Taniguchi and Takeda 1988)。しかし、貝類によるこれら赤潮プランクトンの摂食はむしろ逆の傾向を示す。すなわち、*H. circularisquama* は植物プランクトンの摂食者である貝類を接触によって阻害するが(Matsuyama et al. 1997)、*H.*

akashiwo はムラサキイガイによって活発に摂食される (Matsuyama and Uchida 1997)。このような摂食 - 被摂食の関係は種によって異なり、赤潮原因種の発生機構を解明する上で重要と考えられる。*H. circularisquama* が貝類養殖場に頻繁に発生するのは貝類に摂食されにくいことと関係があるのかも知れない。広島湾ではマガキの養殖が盛んであるが、マガキに強い餌料選択性 - 植物プランクトンの種選択性 - があるとすれば、広島湾の植物プランクトン種組成はカキの摂食圧に大きく影響されている可能性がある。

4. マクロベントスによる貝毒原因プランクトン等のシストの摂食

貝毒原因プランクトンである *Alexandrium* 属や赤潮原因種である *Chattonella* 属のシストはそれぞれのブルーム発生や分布拡大を担う、いわばタネ細胞として重要である。多毛類や貝類が植物プランクトンのシストを摂食することは、生息場所やそれぞれのマクロベントス群の口径、植物プランクトンの大きさから推定される。実際に底生性コベポータや二枚貝類の糞から *Alexandrium* 属のシストが見出されたことが報告されている (Persson 2000)。Tsujino et al. (2002) は広島湾底泥から多毛類や軟体動物の糞を選別し、その中に含まれる *Alexandrium* 属シストを計数した。その結果、底泥から分離した全シストに占める糞中シストの割合は 28.9-35.2% であった。さらに糞から分離したシストの発芽能力は底泥中に free に存在するシストとほぼ同程度であることが確認された。このようにマクロベントスによる *Alexandrium* 属シストの摂食量はかなり大きいこと、摂食に対する *Alexandrium* 属シストの耐性が大きいことが判った。シストを形成する植物プランクトンにとっては、マクロベントスの摂食に対する耐性がその場に生残できる条件の一つであるのかも知れない。マクロベントスの有毒・有害プランクトンに対する摂食圧についての研究事例は殆どなく、今後室内における摂食実験を含めて検討を重ねる必要がある。

5. 文献

- 本城凡夫・下鶴瀬 忠・上田直子・花岡 資 1978. 赤潮発生期における植物プランクトン組成の推移とその特徴. 日本プランクトン学会報 25: 13-19.
- 本城凡夫・浅川牧夫 1990. アレロパシー物質. 41-53. 安元 健 (編) 海洋微生物の生物活性物質. 恒星社厚生閣, 東京.
- 今井一郎 1990. 有害赤潮ラフィド藻 *Chattonella* のシストに関する生理生態学的研究. Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst. 23: 63-166.
- Imai, I., Itakura, S. and Itoh, K. 1993. Cysts of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo*, Raphidophyceae, found in bottom sediments of northern Hiroshima Bay, Japan. Nippon Suisan Gakkaishi 59: 1669-1673.
- 神山孝史 1999. 沿岸域における繊毛虫類の摂食生態. 日本プランクトン学会報 46: 113-133.
- Kamiyama, T., Takayama, H., Nishii, Y. and Uchida, T. 2001. Grazing impact of the field ciliate assemblage on a bloom of the toxic dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. Plankton Biol. Ecol. 48: 10-18.
- Matsuyama, Y., Uchida, T. and Honjo, T. 1997. Toxic effects of the dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on clearance rate of the blue mussel *Mytilus galloprovincialis*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 146: 73-80.
- Matsuyama, Y. and Uchida, T. 1997. Simplified Method to measure the clearance rate of bivalve fed on microalgae. Bull. Nansei Natl. Fish. Res. Inst. 30: 183-188.
- Persson, A. 2000. Possible predation of cysts - a gap in the knowledge of dinoflagellate ecology? J. Plankton Res. 22: 803-809.
- Pratt, D. M. 1966. Competition between *Skeletonema costatum* and *Olisthodiscus luteus* in Narragansett Bay and in culture. Limnol. Oceanogr. 11: 447-455.
- Rice, E. L. 1984. Allelopathy. 2nd ed., Academic Press, London, p. 422.
- Taniguchi, A. and Takeda, Y. 1988. Feeding rate and behavior of the tintinnid ciliate *Favella taraiakensis* observed with a high speed VTR system. Mar. Microb. Food Webs 3: 21-34.
- Tsujino, M., Kamiyama, T., Uchida, T., Yamaguchi, M. and Itakura, S. 2002. Abundance and germination capability of resting cysts of *Alexandrium* spp. (Dinophyceae) from faecal pellets of macrobenthic organisms. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 271: 1-7.
- Uchida, T. 1977. Excretion of a diatom inhibitory substance by *Prorocentrum micans* Ehrenberg. Jpn. J. Ecol. 27: 1-4.
- Uchida, T., Yamaguchi, M., Matsuyama, Y. and Honjo, T. 1995. The red-tide dinoflagellate *Heterocapsa* sp. kills *Gyrodinium instriatum* by cell contact. Mar. Ecol. Prog. Ser. 118: 301-303.
- Uchida, T., Matsuyama, Y., Yamaguchi, M. and

- Honjo, T. 1996. Growth interactions between a red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* and some other phytoplankton species in culture. In Yasumoto, T., Oshima, Y., and Fukuyo, Y. (eds.), Harmful and Toxic Algal Blooms. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, Paris, pp. 369-372.
- Uchida, T., Toda, S., Nakamura, O., Abo, K., Matsuyama, Y. and Honjo, T. 1998. Initial site of *Gymnodinium mikimotoi* blooms in relation to the seawater exchange rate in Gokasho Bay, Japan. Plankton Biol. Ecol. 45: 129-137.
- Uchida, T., Toda, S., Matsuyama, Y., Yamaguchi, M., Kotani, Y. and Honjo, T. 1999. Interactions between the red tide dinoflagellates *Heterocapsa circularisquama* and *Gymnodinium mikimotoi* in laboratory culture. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 241: 285-299.
- Uchida, T. 2001. The role of cell contact in the life cycle of some dinoflagellate species. J. Plankton Res. 23: 889-891.
- 内田卓志・本城凡夫・松山幸彦 2001. 三重県五ヶ所湾における *Gymnodinium mikimotoi* の消長と物理・化学的要因及び生物学的要因との関係について. 日本プランクトン学会報 48: 104-110.
- Yamaguchi, M. and Itakura, S. 1999. Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or phosphorus-limited cultures of the noxious red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi*. Fish. Sci. 65:367-373.
- Yamaguchi, M., Itakura, S. and Uchida, T. 2001. Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or phosphorus-limited cultures of the novel red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae). Phycologia 40: 313-318.
- 吉松定昭 1981. 培養による *Protogonyaulax catenella* の有性生殖. 異株接合. 日本プランクトン学会報 28: 131-139.

(独立行政法人瀬戸内海区水産研究所(現在、独立行政法人北海道区水産研究所))