

## 鞭毛藻類の生活史とその戦略の多様性

石川 輝<sup>1)</sup>\*・今井一郎<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> 三重大学大学院生物資源学研究科, 〒514-8507 三重県津市栗真町屋町 1577

<sup>2)</sup> 北海道大学大学院水産科学研究院, 〒041-8611 北海道函館市港町 3-1-1

### Diversity of life cycles and life cycle strategies of microalgal flagellates

AKIRA ISHIKAWA<sup>1)</sup>\* AND ICHIRO IMAI<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> Graduate School of Bioresources, Mie University, 1577 Kurima-machiya, Tsu, Mie 514-8507, Japan

<sup>2)</sup> Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3-1-1 Minatomachi, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

\* Corresponding author. E-mail: ishikawa@bio.mie-u.ac.jp

**Abstract** Many planktonic microalgal flagellates, living in seasonally variable environments, have resting stage cells such as resting cysts in their life cycles. The resting stage cells play crucial roles in survival under adverse conditions for vegetative cells and in seeding blooms. Therefore, elucidating the life cycles of microalgal flagellates is important to get a better understanding not only of their individual population dynamics but also the mechanisms of species succession in marine and freshwater ecosystems. Here we focused on dinoflagellates and raphidophytes (*Chattonella antiqua* and *C. marina*) among the microalgal flagellates and introduce their diverse life cycles. Furthermore, their life cycle strategies to survive and proliferate in some waters were discussed based on the different dormancy periods (maturation period before germination) of the resting cysts. We believe that the biodiversity of microalgal flagellates observed in seasonally variable environments was strongly supported by the diverse patterns of life cycles and life cycle strategies themselves.

**Key words:** cyst, dinoflagellates, life cycle, life cycle strategy, raphidophytes

#### 1. はじめに

海洋や湖沼の水の中には、多様性豊かな鞭毛藻類が生息している。そしてそれぞれの種は、季節が移り変わる中で、入れ替わり立ち替わり出現・繁栄し、そして消滅していくということを繰り返している。このことは季節的に環境変化の激しい沿岸・内湾海域において顕著である。そのようなことが起こるのは、それぞれの種群がその場の環境に合わせた独自の生活史と、それに基づく生活史戦略を持っているに他ならないからであろう。この意味において、各種群の生活史を把握することは、個々の生物の個体群動態を解明する基礎となるだけでなく、沿岸生態系をより深く理解することにつながる。ただし、“生活史”といっても、それを実際に把握することは案外難しい。室内培養により生活史を追跡するために必要な、水温、塩分、光、栄養塩あるいは餌といった具体的な条件がわからない場合が多いからである。したがって、生活史については未だ解明されていない鞭毛藻類が多い。このような現状の中、生態学的な面も含めて比較的研究が進んでいる渦鞭毛藻類とラフィド藻類の *Chattonella* (*C. antiqua* (Hada) Ono と *C. marina* (Subrahmanyam) Hara et Chihara) に焦点をあて、これら生物の生活

史と生活史戦略の多様性について紹介する。

#### 2. 生活史

##### 2-1. 渦鞭毛藻類

渦鞭毛藻類の中には、生活史の一時期に海底で耐久性をもって過ごす細胞(以下“休眠シスト”と呼ぶ)を形成する種が知られている。このような休眠シスト形成性渦鞭毛藻の基本的な生活史パターンは以下のとおりである (Fig. 1; 石川 2008)。①栄養細胞 (vegetative cell: 核相は単相 (haploid)) は二分分裂 (binary fission) で増殖 (無性生殖)、②栄養塩欠乏などの条件下で栄養細胞は配偶子 (gamete) を形成、③配偶子が接合 (fusion) して (有性生殖) 運動性接合子 (planozygote: 核相は複相 (diploid)) を形成、④しばらくして、運動性を失い不動休眠接合子 (hypnozygote: 休眠シスト = resting cyst) に形態変化 (encystment)、⑤一定期間の休眠 (たいていの種では数週間から半年程度) を経て発芽 (excystment/germination) した細胞 (planomeiocyte) は減数分裂 (meiosis) 後に単相の無性世代の栄養細胞に戻る。なお、無性生殖の過程で、一時シスト (temporary cyst: 核相は単相) と呼ばれる薄い細胞壁で覆われた細胞

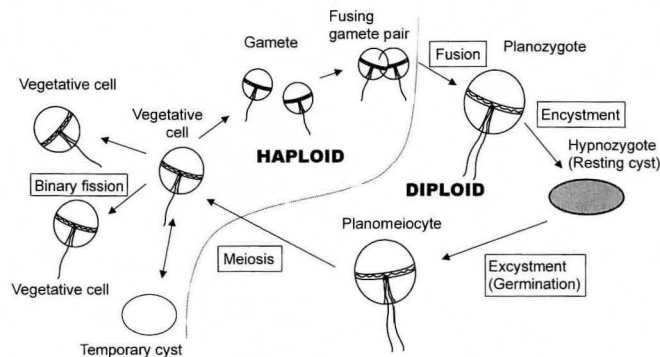


Fig. 1. Schematic representation of the life cycle of cyst-forming dinoflagellates. Adapted from Ishikawa (2008).

胞が栄養細胞から直接形成されることがある (Fig. 1). この一時シストは、単に一時的な環境悪化を耐え忍ぶためのものであり、周りの環境が好転すれば直ちに発芽することができるため、上記の休眠シストとは性質が全く異なる。こういった渦鞭毛藻の生活史の詳細については Walker (1984) や Pfister & Anderson (1987) また石川 (2008) などを参照されたい。ただし、この生活史はあくまで典型的なサイクルであり、これを基本として他に様々なパターンが知られている。例えば、*Alexandrium peruvianum* (Balech et Mendiola) Balech et Tangen (Figueroa et al. 2008), *A. taylorii* Balech (Figueroa et al. 2006), *Gymnodinium nolleri* Ellegaard et Moestrup (Figueroa & Bravo 2005a), *Gyrodinium instriatum* Freudenthal et Lee (Uchida et al. 1996), *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III (内田 1991) では、運動性接合子が形成された後、必ずしも休眠シスト形成に向かわずに再び栄養細胞に戻る場合がある。また、上述の *A. peruvianum* や *A. taylorii* では、上記の典型的な生活史に従って、休眠期間が 2~3 カ月と長い複相の休眠シストを形成するほかに、有性生殖により休眠期間が 1 週間以内と極めて短い複相のシストを形成するという (Figueroa et al. 2006, 2008). 彼らはこのシストをその性質上、一時シストになぞらえてであろうが、sexual temporary cyst と呼んでいる。これと同様のシスト形成は *Alexandrium hiranoi* Kita et Fukuyo (Kita et al. 1993) や *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge (Figueroa & Bravo 2005b) でも知られている。その一方で、*Scrippsiella hangoei* (Schiller) Larsen は、やはり複相の休眠シストを形成するほかに、細胞が厚い細胞壁で覆われ、4 カ月程度の休眠期間をもつ単相のシストをも形成することが報告されている (Kremp & Parrow 2006). つまり、この種は有性生殖を経ずに、休眠シストの性質をもつシストも形成することである。以上のような生活史パターンの他に、*Karenia mikimotoi* (Miyake et Kominami ex Oda) Hansen et Moestrup (以前の *Gymnodinium mikimotoi*) のように有性生殖は観察されているが (Ouchi et al. 1994), 休眠シストの存在については確認されていないパターンもある。また、*Heterocapsa circularis-*

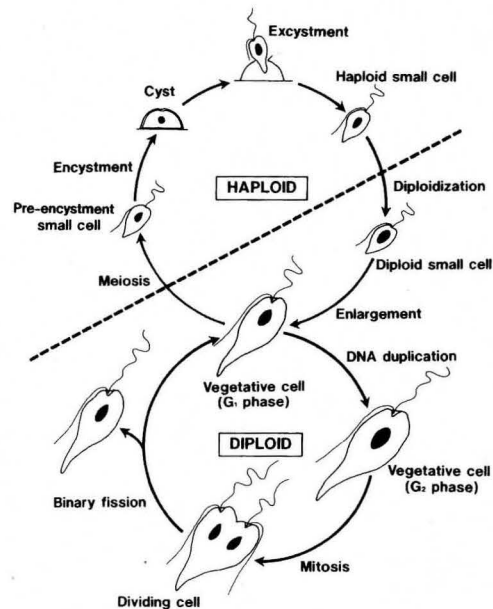


Fig. 2. Schematic representation of the life history of *Chattonella antiqua* and *C. marina*, based on DNA microfluorometry. After Yamaguchi & Imai (1994).

*quama* Horiguchi のように一時シストを形成するが、休眠シストの存在については確認されていない種もある (内田ほか 2000). この他にも、渦鞭毛藻には興味深い生活史パターンが知られている (例えば、堀 1993 参照). 以上述べてきたように、渦鞭毛藻の生活史には様々なパターンが認められ、予想以上に多様性に富んでいると結論できる。

## 2-2. ラフィド藻類

休眠シストを形成する *Chattonella* (*C. antiqua* と *C. marina*) の生活史は以下のとおりである (Yamaguchi & Imai 1994) (Fig. 2). ①栄養細胞は複相であり二分裂で増殖, ②栄養細胞は、栄養塩欠乏といった条件下で減数分裂し休眠シスト形成前駆小型細胞 (pre-encystment small cell: 単相) を形成, ③これが不動性の休眠シストへ形態変化, ④休眠後に発芽して単相の小型遊泳細胞 (haploid small cell) として現れ, ⑤細胞内で核だけが複相化 (diploidization) した小型細胞 (diploid

small cell) へと変化, ⑥この細胞が大型化 (enlargement) し, 最終的にもとの栄養細胞へと戻る。以上で, 生活史が完了するわけであるが, *Chattonella* が有性生殖を行うのかどうかについては今のところわかっていない。なお, 同じラフィド藻類の *Heterosigma akashiwo* (Hada) Hada の生活史については未知の部分も残されているが, *Chattonella* と同様の生活史パターンを持つと推察されている (今井 1993)。ただし, 本種の栄養細胞の核相がやはり複相であることについては近年証明された (長井 2007)。

### 3. 生活史戦略

渦鞭毛藻, ラフィド藻に関わらず, 一般に新たに形成された休眠シストは, 休眠を経なければ周りの環境が発芽に適していてもすぐには発芽できない。すなわち, この時の休眠シストは内因的に発芽が抑制された“自発的休眠”(=内因性休眠)の状態にあるといえる。いったん, この休眠を終了すると, 休眠シストの発芽は周りの環境に依存することになる(=外因性休眠)。自発的休眠期間は種によって様々であるが, 筆者らは, この長さによって生活史戦略がパターン分けできると考えている。

自発的休眠期間が長い種では, 発芽能力獲得のタイミングが季節的に調節されており, 栄養細胞の増殖に好適な環境(特に温度)になったときに発芽して栄養細胞を水柱に供給し個体群を形成する。つまり, 長い休眠は栄養細胞の増殖に好適な季節を外さないための適応戦略であるといえる。また, この場合休眠シストは普通, 栄養細胞の増殖に不適な期間(特に冬季)を休眠して過ごすので, 耐久細胞としての本来の役割を担っている。水柱で増殖した栄養細胞は, その後再び休眠シストを形成して海底へ沈降し, 次の好適シーズンの発芽に向けて備える。例を挙げると, このようなパターンにはラフィド藻類では *Chattonella* (*C. antiqua* と *C. marina*) が該当する。 *Chattonella*

の年間生活様式は次のようである (Imai & Itoh 1987, Imai et al. 1991, 今井 2000) (Fig. 3)。一般に, 瀬戸内海などにおいては, *Chattonella* の栄養細胞は6月頃から水柱中に出現しはじめ。栄養細胞は, その後7~8月に表層中で増殖し, ときに赤潮を形成する。これらの栄養細胞は, 海底の休眠シストが発芽した結果, 生じたものである。栄養細胞はブルームの末期に休眠シストを大量に形成し海底へ沈降する。これらの新たに形成された休眠シストは, 海底の温度が休眠シストの発芽に好適な条件になっていても発芽できない。なぜならば, 休眠シストは, この時, 自発的休眠の状態にあるからである。興味深いことに, 休眠シストの自発的休眠が解除され, 発芽能を獲得するには, 4カ月以上という長い期間の低温環境(11°C以下)を過ごすことが必要である。瀬戸内海などでは, 冬季から初春(特に1~3月)に水温は10°C以下にまで低下するので, したがって, この間に休眠シストの自発的休眠は自動的に解除される。春になると休眠シストは, 生理的には発芽可能な状態になっているが, 春~初夏の間は海底の温度が低いため, 発芽が温度により強制的に抑制された状態になっている。その後, 海底の温度が15°Cに達するとわずかながら発芽を開始し, 発芽の適温(20°C付近)になる6月後半から7月に発芽が活発になり, 水柱中に栄養細胞として顕著に出現するようになる。*Chattonella* にとって, 瀬戸内海などの冬季の水温は栄養細胞のままでは生存不能な低さである。つまり, その期間を休眠シストの状態越冬し, 水温が栄養細胞の増殖に適した時期になる前の春季にはすでに発芽準備が完了しているということを考えると, 休眠シストがもつ長い休眠期間というものはその生活史において積極的に現場環境へ適応した戦略であると認識できるのである。なお, 渦鞭毛藻における1つの例としては, 自発的休眠期間が(休眠シストが保存される温度によるが)1.5~6カ月程度 (Anderson 1980) とされている *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech がこのパターンに該

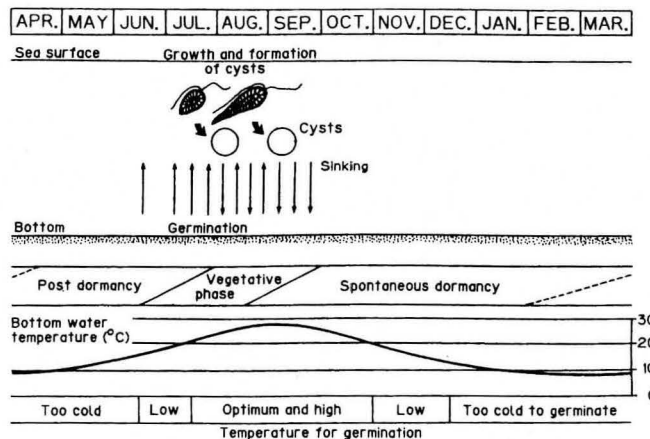


Fig. 3. Schematic representation of the annual life cycle of *Chattonella* spp. in the Inland Sea of Japan, including vegetative and dormant phases. The seasonal fluctuations of bottom water temperature are also shown. Adapted from Imai & Itoh (1987).

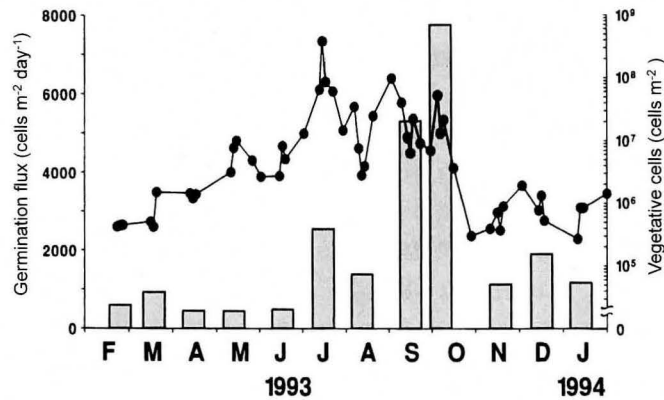


Fig. 4. Seasonal changes in integrated number of the vegetative cells of *Scrippsiella trochoidea* throughout the water column (line) and *in situ* germination flux of their cysts from the surface sediment (column) at the innermost part of Onagawa Bay, northeast Japan. Adapted from figs. 4 & 5 in Ishikawa & Taniguchi (1996).

当する。本邦では岩手県大船渡湾においてそのパターンをみる  
ことができるので、詳しくは福代(1997)を参照されたい。

一方、自発的な休眠期間が短いものでは、休眠シストが形成  
され海底に沈降してもすぐに発芽する機会を窺うことが可能と  
なる。つまり、海底上の環境さえ適すればいつでも発芽して水  
柱に栄養細胞を供給し、そして水柱中の環境さえ良ければ、い  
つでも栄養細胞の増殖ができるという日和見的な生活史戦略を  
もつ。これには、渦鞭毛藻類では例えば *Scrippsiella trochoi-*  
*dea* が該当する。本種の自発的な休眠期間は温度に影響されず約  
25日間である (Binder & Anderson 1987)。ということであ  
れば、海底泥中の休眠シストは周年にわたり発芽能力をもち、ま  
た温度などの環境さえ許せば休眠シストは実際に海底から周年  
にわたり発芽している、ということになる。このことを検証す  
るために、Ishikawa & Taniguchi (1996) は、本種が優占的に  
出現する宮城県女川湾において、現場海底からの発芽細胞を調  
べた。その結果、休眠シストは現場海底上において周年にわ  
り確かに発芽していたことが実証された (Fig. 4)。また、栄養細  
胞も周年にわたり水柱中に出現していた。ただし、発芽量の最  
大と栄養細胞現存量の最大の時期は合っていなかった。このこ  
とから、発芽量の大きさが栄養細胞群集の大きさを決めるので  
はなく、発芽細胞は単に栄養細胞の増殖の種 (たね) になっ  
ているに過ぎないと解釈された。つまり、三陸沿岸のように環境  
の変動が激しい温帯沿岸域では、本種のように、いつでも発芽  
可能な休眠シストを海底泥中に温存し、栄養細胞の増殖には適  
さない時期にもわずかも発芽するという戦略は、常に栄養細  
胞の増殖の好機を窺うことを可能にさせるので、このような日  
和見的な生活史戦略は栄養細胞個体群を繁栄させる上で有利  
であるということである。他に、休眠期間が短く海底上の環境  
さえ許せばいつでも発芽するという例は、渦鞭毛藻では *Alexan-*  
*drium catenella* (Whedon et Kofoid) Balech (例えば、福代  
1997 参照)、ラフィド藻類では *H. akashiwo* (今井 2000 参照)

にもみることができる。

以上、生活史戦略は大きく上述のパターンに分かれるとした  
が、1つのパターンの中にも、種によって休眠期間、発芽の好  
適環境、あるいは栄養細胞の増殖環境が異なることから、生息  
場に合った様々な生活史戦略パターンが生まれるであろう。さ  
らに、生活史の中で休眠シストを形成しない種も、当然それな  
りの生活史戦略を持っている。そのような生活史戦略の多様性  
こそが、同一海域に多様な種が季節を異にしなから、あるいは  
同一の時期でさえも共存・繁栄できるという「種の多様性」を  
支えているのであろう。また、同一時期の多様性だけに関して  
みれば、このことはプランクトン・パラドックス (Hatchinson  
1961) の1つの解であるといえるかもしれない。

#### 4. おわりに

現場海域においてこのような鞭毛藻類の個体群動態を追う研  
究をしているといつも感じることもある。それは、一年のうち  
栄養細胞として出現するのはわずかな期間だけであり、そのほ  
かは休眠シストとして海底にじっと隠れている (Dale (1983)  
は渦鞭毛藻の休眠シストについて“benthic plankton” と称し  
ているが…) というような生物は、いったい栄養細胞か休眠シ  
ストのどちらがその生物にとって本当の姿なのか? というこ  
とである。これは、春に花を咲かせた桜が本物か? 緑の葉を茂  
らせた桜が本物か? あるいは枝だけになった桜が本物か? と  
いう問いと同じであろう。

いったん、話は逸れるけれども、「観自在菩薩…」で始まるた  
いへんよく知られた「般若心経」にふれてみたい。これは「大般  
若経」六百巻のエッセンスともいえるもので、要は釈迦牟尼世  
尊 (お釈迦様) が悟りの深い禅定 (瞑想) に入っているとき、世  
尊の弟子であるシャーリプトラ (舍利子) が訊いたことに対し  
て、(世尊は禅定に入っていたので) 観自在菩薩が代わりに答  
えたことをまとめたものである (玄侑 2006)。そのなかに次のよ

うなくだりがある。“色不異空・空不異色・色即是空・空即是色…(中略)…是諸法空相・不生不滅・不垢不淨・不増不減…”というものである。これは玄侑(2006)によると次のように解釈されている。以下、その抜粋である(一部筆者らの補足説明あり)。「あらゆる物質的現象には自性(じしょう: 本来の性質)がないのであり、しかも自性がないという実相(現象界の真実のすがた)は、常に物質的現象という姿をとる。およそ、物質的現象というのは全て自性をもたないのであり、逆に自性がなく縁起(一切の事物はさまざまな因縁で成立している)するからこそ物質的現象が成り立つ。(人間の眼に観察できる物質的現象というのは、そういうことなのである。)…(中略)…この世においては、全ての存在するものには自性がないと云えるだろう。だから(我々の観察と違い)、生じたり滅したりもしないし、汚れたりきれいになったりもしない。また減ることも増すこともない。(私たちがそう感じるのは、ただ縁起によって出逢う無常の現象を、概念によってそのように解釈しているだけなのだ。)」と、いうことである。“自性”とは“本質的性質”ともいえる。したがって、これを我流であるがさらに簡単にすると「我々の目に見えるものも見えないものも本質は同じ。本質を見ることが重要。」ということにでもなるのか。だから、花を咲かせた桜も、葉の桜も、枝だけになった桜も、どれでも桜。本質的には同じなのである。ということは、栄養細胞が本当の姿か?あるいは休眠シストが本当の姿か?という問いをなげかけること自体が無意味なことなのであろう。このようにみると、海の中のミクロの世界もまさに“色即是空・空即是色”であると思わずにはいられない。

#### 引用文献

- Anderson, D. M. 1980. Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarens* (Dinophyceae) hypnozygotes. *J. Phycol.* **16**: 166-172.
- Binder, B. J. & D. M. Anderson 1987. Physiological and environmental control of germination in *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) resting cysts. *J. Phycol.* **23**: 99-107.
- Dale, B. 1983. Dinoflagellate resting cysts: “benthic plankton”, pp. 69-136. In *Survival Strategies of the Algae* (ed. Fryxell, G.A.). Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Figueroa, R. I. & I. Bravo 2005a. A study of the sexual reproduction and determination of mating type of *Gymnodinium nolleri* (Dinophyceae) in culture. *J. Phycol.* **41**: 74-83.
- Figueroa, R. I. & I. Bravo 2005b. Sexual reproduction and two different encystment strategies of *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) in culture. *J. Phycol.* **41**: 370-379.
- Figueroa, R. I., I. Bravo & E. Garcés 2006. Multiple routes of sexuality in *Alexandrium taylori* (Dinophyceae) in culture. *J. Phycol.* **42**: 1028-1039.
- Figueroa, R. I., I. Bravo & E. Garcés 2008. The significance of sexual versus asexual cyst formation in the life cycle of the noxious dinoflagellate *Alexandrium peruvianum*. *Harmful Algae* **7**: 653-663.
- 福代康夫 1997. アレキサンドリウム、赤潮の科学(岡市友利編), pp. 278-283. 恒星社厚生閣, 東京.
- 玄侑宗久 2006. 現代語訳 般若心経. 筑摩書房, 東京, 221 pp.
- 堀 輝三(編) 1993. 藻類の生活史集成 第3巻 単細胞性・鞭毛藻類. 内田老鶴圃, 東京, 313 pp.
- Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *American Naturalist* **95**: 137-145.
- 今井一郎 1993. *Heterosigma akashiwo* (Hada) Hada. 藻類の生活史集成第3巻 単細胞性・鞭毛藻類(堀 輝三編), pp. 176-177. 内田老鶴圃, 東京.
- 今井一郎 2000. ラフィド藻赤潮の発生機構と予知. 水産研究叢書 48, 有害・有毒赤潮の発生と予知・防除(石田祐三郎・本城凡夫・福代康夫・今井一郎編), pp. 29-70. 日本水産資源保護協会, 東京.
- Imai, I., S. Itakura & K. Itoh 1991. Life cycle strategies of the red tide causing flagellates *Chattonella* (Raphidophyceae) in the Seto Inland Sea. *Mar. Poll. Bull.* **23**: 165-170.
- Imai, I. & K. Itoh 1987. Annual life cycle of *Chattonella* spp., causative flagellates of noxious red tides in the Inland Sea of Japan. *Mar. Biol.* **94**: 287-292.
- 石川 輝 2008. 植物プランクトンの生態—生活史, 群集構造, 増殖特性の観点から—, シスト形成渦鞭毛藻類の生態戦略. 海洋プランクトン生態学(谷口 旭 監修), pp. 15-34. 成山堂書店, 東京.
- Ishikawa, A. & A. Taniguchi 1996. Contribution of benthic cysts to the population dynamics of *Scrippsiella* spp. (Dinophyceae) in Onagawa Bay, northeast Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **140**: 169-178.
- Kita, T., Y. Fukuyo, H. Tokuda & R. Hirano 1993. Sexual reproduction of *Alexandrium hiranoi* (Dinophyceae). *Bull. Plankton Soc. Japan* **39**: 79-85.
- Kremp, A. & M. W. Parrow 2006. Evidence for asexual resting cysts in the life cycle of the marine peridinioid dinoflagellate, *Scrippsiella hangoei*. *J. Phycol.* **42**: 400-409.
- 長井 敏 2007. 日本沿岸域におけるラフィド藻 *Heterosigma akashiwo* の個体群構造の解明. 藻類 **55**: 187-191.
- Ouchi, A., S. Aida, T. Uchida & T. Honjo 1994. Sexual reproduction of a red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi*. *Fish. Sci.* **60**: 125-126.
- Pfiester, L. A. & D. M. Anderson 1987. Dinoflagellate reproduction, pp. 611-648. In *The Biology of Dinoflagellates* (ed. Taylor, F. J. R.). Blackwell, Oxford.
- 内田卓志 1991. 室蘭産渦鞭毛藻 *Scrippsiella trochoidea* のシスト形成・発芽に及ぼす温度の影響. 南西水研研報 **27**: 246-249.
- Uchida, T., Y. Matsuyama, M. Yamaguchi & T. Honjo 1996. The life cycle of *Gyrodinium instriatum* (Dinophyceae) in culture. *Phycol. Res.* **44**: 119-123.
- 内田卓志・松山幸彦・山口峰生・本城凡夫 2000. 有害渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* の赤潮発生機構. 水産研究叢書 48, 有害・有毒赤潮の発生と予知・防除(石田祐三郎・本城凡夫・福代康夫・今井一郎編), pp. 137-149. 日本水産資源保護協会, 東京.
- Walker, L. M. 1984. Life histories, dispersal, and survival in marine, planktonic dinoflagellates, pp. 19-34. In *Marine Plankton Life Cycle Strategies* (eds. Steidinger, K. A. & L. M. Walker). CRC Press, Boca Raton.
- Yamaguchi, M. & I. Imai 1994. A microfluorometric analysis of nuclear DNA at different stages in the life history of *Chattonella antiqua* and *Chattonella marina* (Raphidophyceae). *Phycologia* **33**: 163-170.