

日本沿岸における海産珪藻 *Skeletonema* 属 2 種の 生活環と分布に関する研究*¹

上野俊士郎*²

Studies on the Life Cycle and the Distribution
of Marine Planktonic Diatoms *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve
and *S. tropicum* Cleve in Japanese Coastal Waters.

Syunshiroh Ueno*²

Skeletonema costatum is one of the most important planktonic diatoms in tropical and temperate coastal waters. *S. costatum* had been regarded as only one species of genus *Skeletonema* existing in Japanese coastal waters. Recently three *Skeletonema* species, *S. menzellii*, *S. potamos* and *S. tropicum*, have been found in Japanese waters. The first two species occur a little in Japanese coastal waters, but the third species, a marine phytoplankton, occurs more abundantly together with *S. costatum* in several Japanese bays. *S. tropicum* closely resembles in morphology *S. costatum* with only one exception that *S. tropicum* possesses more chloroplasts in one cell than *S. costatum*.

Diatoms have a peculiar property that within a population mean cell size usually decreases with each cell division. This is because their valves and copulae are formed within the confines of their parent frustules. After following a phase of the vegetative cell division, the size must be restored by auxospore formation, which is preceded by meiosis and sexual reproduction. Thus a fluctuation of cell diameter of diatoms reflects their life cycle.

The aim of this study is to examine the life cycles and distributions of *S. costatum* and *S. tropicum* in Japanese coastal waters through data of their cell size changes in natural populations and in the laboratory culture experiments.

At Hakodate Bay in the southern Hokkaido, *S. costatum* recovered the cell diameter only once a year in August, when the maximum water temperature, ca. 24°C, was observed. In other bays, Tokyo, Dokai and Ariake Bays, located in more southern parts of Japan, the res-

水産大学研究業績 第1358号, 1991年5月30日受付.

Contribution from Shimonoseki University of Fisheries, No. 1358. Reviewed May 30, 1991.

*¹ 本論文は北海道大学水産学研究科博士論文(1990年12月)の一部である.

*² 水産大学校増殖学科水産環境学講座 (Laboratory of Fishery Environmental Science, Department of Aquaculture and Biology, Shimonoseki University of Fisheries).

toration of cell diameter was observed twice a year, before and after the maximum temperature near 30°C. These facts suggest that the optimum temperature for the restoration may lie between ca. 20° and 30°C. On the other hand, *S. tropicum* occurred only during the period from summer to early winter. The large cell of the species was obtained at the beginning of the occurrence and the cell size decreased gradually. In *S. costatum* and *S. tropicum*, the post-auxospore cells were found before large vegetative cells began to occur. Thus, the cell size of natural population was thought to be recovered through auxospore formation.

S. costatum began to recover the cell size and was much abundant in the inner part of Hakodate Bay. These facts suggest the existence of the autogenic population in Hakodate Bay. *S. costatum* does not produce the auxospore in low water temperature 10°C and does not exist in the waters where the highest temperature of surface water in a year does not exceed 10°C, excepting the areas effected with warm current. Therefore, the northern range of the distribution of the autogenic population may be thought to be strongly dependent on the lowermost temperature for the auxospore formation. *S. tropicum* began to occur in the outer part of Hakodate Bay in November. After that the species was found in the inner part. Judging from a hydrographical condition, at that time the Tsugaru Warm Current was inflowing into Hakodate Bay. And also at Dokai Bay in northern Kyushu, the large cells of *S. tropicum* began to occur in the outer part in September and October, and the cell density gradually increased in the inner part. Therefore, it is suggested that the occurrence of *S. tropicum* in Japanese coastal waters will be related to the Tsushima Current. The northern range of distribution of *S. tropicum* seems to be located in Japanese waters.

In the laboratory culture of *S. costatum*, positive relationships were obtained between the cell diameter and the cell division rate (divisions·day⁻¹), and between the cell diameter and the reduction rate of the cell diameter (μm·division⁻¹): that is, the smaller cell divided more slowly and showed the smaller reduction rate of the cell diameter accompanying the vegetative cell division. The declines of both cell division rate and reduction rate of cell diameter are considered to have a significant effect on a delay of decrement of the cell diameter. Through these observations this study can indicate that the declines will be a cause for the year round occurrence of *S. costatum* in Japanese coastal waters.

目 次

1	緒言	25
2	<i>Skeletonema costatum</i> と <i>S. tropicum</i> の生活環と分布に関する研究史	26
3	材料および方法	28
3.1	試料の採集と固定	28
3.2	生物顕微鏡による観察	29
3.3	培養法	29
3.4	水質分析	29
4	日本沿岸における <i>S. costatum</i> と <i>S. tropicum</i> の殻径組成の季節変化と増大胞子ならびに post-auxospore 細胞の出現について	29

4.1	函館湾	30
4.2	東京湾	33
4.3	洞海湾	35
4.4	有明海	39
4.5	環境諸要因との関係	42
4.5.1	水温	42
4.5.2	密度	42
4.6	考察	42
5	培養実験において得られた <i>S. costatum</i> の殻径と殻径縮小率および分裂速度の関係	44
5.1	殻径と細胞分裂に伴う殻径縮小率の関係	44
5.2	殻径と分裂速度の関係	46
5.3	殻径変化のシミュレーション	46
5.3.1	細胞分裂に伴う殻径縮小について	46
5.3.2	大型細胞群による小型細胞群の置換について	46
5.4	考察	48
6	総合考察	49
6.1	季節的消長について	49
6.2	地理的分布について	50
7	摘要	50
8	謝辞	53
9	引用文献	53

1 緒言

Skeletonema costatum (Grev.) Cleve は珪藻綱中心目クラシオシーラ科に属し、熱帯から温帯地方の沿岸内湾域に高密度に出現する植物プランクトンである (Braarud, 1962; Hasle, 1973; Raymont, 1980; 飯塚 1985)。本種は沿岸内湾域において、基礎生産者としての貢献度が高く (Curl & McLeod, 1961)、甲殻類幼生などを含む動物プランクトンや二枚貝類などのろ過摂食者の重要な餌料生物であるといわれている (Hudinaga, 1942; 藤永・笠原, 1942; 平野, 1952; Jensen & Sakshaug, 1970; Barlow & Monteiro, 1979; Verity & Smayda, 1989)。とくに近年、東京湾などの富栄養化したわが国の沿岸海域では、一年中高密度に出現するようになり (丸茂ら, 1974; 飯塚, 1985)、珪藻赤潮の主要な原因種ともなっている (飯塚, 1987)。これにともなって、それら水域の生物生産において、基礎生産者としての役割はますます重要性を増し、沿岸水産業に直接また間接に及ぼす影響もますます大きくなっているとい

ても過言ではない。

本種は実験室での培養が容易なことから、植物プランクトン研究の初期より、多くの研究室で培養され (Karsten, 1897)、生理学的生態学的研究も数多く行われている (Stewart, 1974; Werner, 1977)。また、クルマエビ幼生の初期餌料として大量培養され、養殖事業を軌道に乗せる上で重要な役割を果たしてきた (Hudinaga, 1942)。

以上のように、*S. costatum* が海洋生態学的に、また水産学上、重要な役割を持つ植物プランクトンであることから、それらの分野の研究者の間でもスケレトネマという属名が本種の呼び名として使われているほどである。現在、*Skeletonema* 属には本種を含めて 6 種が知られている。すなわち、*S. costatum* (Grev.) Cleve, *S. tropicum* Cleve, *S. subsalsum* (A. Cleve) Bethge, *S. cylindraceum* P. - Lavrenko & Makarova, *S. menzelii* Guillard *et al.*、および *S. potamos* (Weber) Hasle である。このうちわが国では *S. costatum*, *S. menzelii* と *S. potamos* の 3 種の出現が報告されているが、*S. menzelii* と *S. potamos* については洞海湾

の河口域などからわずかに3報告があるのみで (Takano, 1981; 高野, 1987; 小川, 1990), わが国における *S. costatum* 以外の *Skeletonema* 属の知見は非常に乏しく, 一般に *S. costatum* の1種のみが広く分布すると長い間考えられてきた。しかし, 最近わが国沿岸の暖流影響域で *S. tropicum* の出現が確認された (上野, 投稿中)。 *S. tropicum* は *S. costatum* とともに沿岸域に出現し, その形態がよく類似しているため今までわが国の周辺海域では *S. costatum* と誤同定されていた可能性もある。 *S. tropicum* は夏から初冬の期間にかぎって出現し, その出現密度は *S. costatum* ほど高くない。

珪藻プランクトンの季節的消長については, おもに栄養細胞による栄養塩の取り込み速度や, 環境要因に対する耐性などの観点から, 多くの研究が行われている (Smayda, 1980; Reynolds, 1984; Harris, 1986)。栄養細胞以外では, その季節的消長について, 生活環の観点から増大胞子と休眠胞子のそれぞれの役割の重要性が指摘されている (Hargraves & French, 1983; Garrison, 1984)。一方, 地理的分布についても多くの研究が行われ (Smayda, 1958a; Braarud, 1962; Hasle, 1972 & 1976, Guillard & Kilham, 1977), 季節的消長と同様に, 栄養細胞の環境要因に対する耐性と休眠胞子の役割が, 地理的分布に大きな意義をもつといわれている。しかし, 増大胞子については, 一部の休眠胞子に付加的に形成されること以外, 地理的分布における役割はよく理解されていない (French, 1980; Hargraves & French, 1983)。

珪藻細胞は, 二分裂による栄養細胞の無性的増殖により, 次第にその大きさを減じることは "MacDonald & Pfitzer's Rule" としてよく知られている (Rao & Desikachary, 1970; Lewis, 1984)。小型化した珪藻細胞から減数分裂を経て, 単相の配偶子が形成され, 受精ののち複相の増大胞子を形成して, 細胞の大きさを回復した栄養細胞が作られる (Drebes, 1977; Round *et al.*, 1990)。すなわち, 珪藻細胞の大きさはその生活環と強く対応する。この珪藻特有の細胞の大きさと生活環の関係を利用して, 自然群集の細胞サイズの観察より, 珪藻の生活環に関する多くの研究が行われている (Schütt, 1886; 江草, 1957; Geitler, 1957; 右田, 1969; Beillinger, 1977; 水野, 1984; Mizuno & Okuda, 1985; Mann, 1988)。

本研究では, 日本沿岸域において *S. costatum* と *S. tropicum* の殻径の季節変化を観察し, 生活環と季節および地理的分布について検討した。

2 *Skeletonema costatum* と *S. tropicum* の生活環と分布に関する研究史

S. costatum は, *Melosira costata* として, Greville (1866) により初めて記載されたが, その後 Cleve (1873) により *Skeletonema* 属に移され, 現学名となった。緒言にも記したように, その後の多くの研究により, 本種は極海を除く, 世界の沿岸海域に広く分布することが明らかにされている。

S. tropicum は *S. costatum* より40年ほど遅れて, *S. costatum* を *Skeletonema* 属に移した Cleve により初記載されている (Cleve, 1900)。 *S. tropicum* の分布域は大西洋の熱帯西部沿岸域と太平洋の中南米熱帯沿岸域付近に限られ, その研究例は Cleve の初記載を含め, 現在まで9報告と少ない (Smayda, 1963; Hulburt & Guillard, 1968; Blasco, 1971; Hasle, 1973; Guillard *et al.*, 1973; Haines & Guillard, 1974; Guillard *et al.*, 1974; Fryxell, 1976)。このうち, Smayda (1963) はパナマ湾において, 本種を *S. costatum* f. *tropicum* として記載したが, これは *S. tropicum* と同一である (Smayda, 私信)。太平洋西部およびインド洋の熱帯海域では, 今までに数多くの浮遊珪藻についての調査研究が行われており, *S. costatum* は出現するが (Allen & Cupp, 1935; 千葉・鶴田, 1955; Takano, 1960; 豊島ら, 1960; 鶴田, 1961; 豊島ら, 1962; 神庭・結城, 1980), *S. tropicum* の出現記録はない。しかし, 最近わが国沿岸の暖流影響域で *S. tropicum* の出現が確認された (上野, 投稿中)。 *S. tropicum* は暖流の勢力が強い夏から初冬の期間にかぎって出現することと大西洋での分布とから, 本種は太平洋の熱帯海域に分布し, 黒潮などによりわが国沿岸水域に搬入されたと考えられている。

S. costatum と *S. tropicum* は, その形態が極めて類似し, 走査型電子顕微鏡による観察でも細胞の被殻構造に相違が認められないが (Hasle, 1973), *S. tropicum* では色素体数が4個以上であるのに対して, *S. costatum* では1個または2個と少ないことから, 両種は光学顕微鏡レベルで比較的容易に識別できる (Hulburt & Guillard, 1968; Guillard *et al.*, 1974)。

珪藻では栄養細胞が増殖分裂を繰り返すと, 群集の平均殻径が分裂回数と直線関係をもって減じることが珪藻研究の初期より知られている (MacDonald, 1869; Pfitzer, 1871)。この関係は "MacDonald & Pfitzer's Rule" と呼ばれている。しかし, とくに羽状目の珪藻において, 細胞の大きさが全く変化しないなどの例外種が多く見だされてい

ることも事実である (Geitler, 1932)。これは珪藻細胞を取り囲む珪質殻の蓋殻と環帯の構造上の相違によるといわれている (Round, 1972)。増殖の結果、極度に小型化した珪藻の栄養細胞は生理活動が低下し、枯死するといわれる (Geitler, 1932)。ある一定の大きさに小型化した細胞からは増大胞子が形成されて、細胞の大きさは最大にまで復帰する。すなわち、珪藻にみられる殻径の季節変化は生活環の結果である。

珪藻の有性生殖は、羽状目の珪藻では古くから研究されているが、中心目では長い間不明で、増大胞子は無性的に形成されると考えられていた (Drebes, 1977 参照)。一部の中心目珪藻の有性生殖について microspore による報告があるが、その内容には曖昧な部分が多い (Schmidt, 1927; Hofker, 1928; Drebes, 1977)。しかし、数種の珪藻については、卵と精子の形成から増大胞子形成までの過程が観察されている (Persidsky, 1929; Iyengar & Subrahmanyam, 1944; Stosch, 1950, 1951a & 1951b)。その後の多くの研究により、中心目の増大胞子形成では、有性生殖が一般的であるとされるに至っている (Stosch, 1954, 1956 & 1958; Stosch & Drebes, 1964; Drebes, 1966; Stosch *et al.*, 1973)。

S. costatum の生活環に関して、Schütt (1893) は初めて自然水域で増大胞子を観察した。Schütt は増大胞子内での初生殻の形成や、核や色素体の配置を示す詳細なスケッチを残している。また、Cupp (1943) は北米西海岸海域で、*S. costatum* の多数の post-auxospore 細胞 (増大胞子形成直後の栄養細胞) を観察し、*S. costatum* の増大胞子はけっして珍しいものではないという記述とともに、多様な post-auxospore の細胞のスケッチを残している。また、ヘルゴランド島近海で、Drebes (1974) は *S. costatum* の増大胞子の一枚の写真を撮影している。しかし、自然水域における *S. costatum* の増大胞子の観察は上記のわずか 3 報告にとどまる。わが国においては、近年とくに内湾などで、*S. costatum* は優占種として多量に出現するにもかかわらず、未だ増大胞子の観察報告はない。

一方、*S. costatum* の殻径の季節変化については、わが国において今までに 3 報告がある。その最初のものは、東京湾品川における松江 (1936) の報告である。彼は *S. costatum* の殻径組成の季節変化と海水比重との間に得られた関係から、殻径の季節変化は浮遊適応の結果であると指摘した。この当時、細胞の大きさの地理的变化と季節的变化について、浮遊適応の観点から多くの研究がなされており (相川, 1942 参照)、松江の研究はその影響下にあるようにみられる。その後、江草 (1949) と右田 (1969) は、それぞれ

渥美湾と長崎港において、*S. costatum* の殻径が初夏と秋に増大することを観察し、殻径の季節変化が、松江 (1936) が指摘した現場比重とは関係なく、栄養細胞の分裂による殻径の縮小と、増大胞子形成による回復という生活環の結果であることを初めて *S. costatum* について指摘した。同時に、右田 (1969) は夏をはさんで観察された年 2 回の殻径の回復から、水温が増大胞子の形成に強く影響することを示唆した。後述するように、右田 (1967a, b) は、増大胞子形成の好適範囲が、水温では約 20°C、照度では 1,000lx 以上であることを培養実験からすでに示している。一方、Starheim (1969; Hasle, 1973 より引用) はノルウェー沿岸のノルドフィヨルドでは、9 月に小型と大型の細胞が同時に存在し、10 月にはすべてが大型に取り替わり、大型化した細胞が翌年の夏まで次第に小型化すると記述しており、先述のわが国の 3 研究とはやや違った殻径の季節変化を報告している。これらの研究は、殻径組成の季節変動から、*S. costatum* の生活環を概観することに成功しているということができようが、得られた季節変化の違いは環境が生活環に及ぼす影響という新たな課題をも提示している。

培養実験において、Gross (1937) は *S. costatum* の増大胞子の形成と、その後の栄養細胞の分裂に伴う殻径の縮小を初めて示した。それによると、3 μm の小型細胞から増大胞子が形成されて、11.4 μm に殻径が回復している。その後、約 4 カ月で殻径は 8.5 μm にまで縮小している。Takano (1963) は活発な増殖中にしばしば増大胞子形成を観察したが、それが有性生殖によるものかは疑問であると記述している。そののち、先述したように、右田 (1967a, b) は培養実験で造精器、生卵器、精子の放出、および受精までも観察して、*S. costatum* において初めて有性生殖による増大胞子の形成を確認した。また、Davis *et al.* (1973) は、継続培養実験において、95% 以上の細胞が同調化した有性生殖を観察し、栄養塩とくにケイ酸塩の枯渇状態から豊富な状態への移行により有性生殖が誘発されたと記述している。最近 Gallagher (1983) は北米東海岸のナラガンセット湾から分離した *S. costatum* の培養株で無性的な増大胞子の形成を観察している。彼女は、無性的に大型化した細胞の殻径は 10-15 μm の範囲にあり、有性的に増大胞子を形成して大型化した細胞の殻径 (25 μm 前後) と比べると、明らかにその殻径は小さかったと報告している。

S. costatum の培養が比較的容易なことから、培養実験による生活環の知見がよく蓄積されている一方、沿岸海域に *S. costatum* が優占的に出現するにもかかわらず、自然

水域での生活環の研究は少なく、環境条件と有性生殖の関係などについては全く知られず、そのほとんどが殻径の季節変化の観察のみである。

S. tropicum については、最近になってはじめてわが国の沿岸海域に出現することが明かとなった(上野, 投稿中)。*S. tropicum* はわが国の沿岸域では暖流の影響が強い海域に分布する。すなわち、本種は有明海、洞海湾および函館湾などの対馬暖流の影響域に出現するが、暖流の影響が少ない東京湾奥部には出現しない。また、夏から初冬までの季節的に限られた期間にのみ出現することから、暖流により搬入された他生種と考えられている。一方、本種は北大西洋西岸域ではメキシコ湾沿岸域を中心として分布し、湾流域においては、冬季の最低水温が10℃以下に低下するところには出現しないといわれている(Hulburt & Guildard, 1968)。しかし、*S. tropicum* の生態分布については、わが国沿岸と大西洋西部域での2報告があるのみで、その生活環については全く知られていないのが現状である。

3 材料および方法

3.1 試料の採集と固定

本研究の試料は、函館湾、東京湾、洞海湾とその隣接海域、および有明海で採集した(Table 1)。函館湾と洞海湾の近海には複数の採集定点を設け(Figs. 1, 2)、東京湾では湾奥部の川崎港内で、また有明海では柳川市沖で試料を採集した。試料はすべて表層からバケツで採水し、ただち

に2%濃度のホルマリン溶液で固定した。ただし、函館湾の試料では5%のルゴール・エオシン液で固定した。固定試料は24時間以上の自然沈澱と、上澄み液の除去を繰り返して、10mlの濃縮試料とし、検鏡に供した。後述する培養試料でホルマリン固定後、濃縮せずに培養密度のまま検鏡に供した。

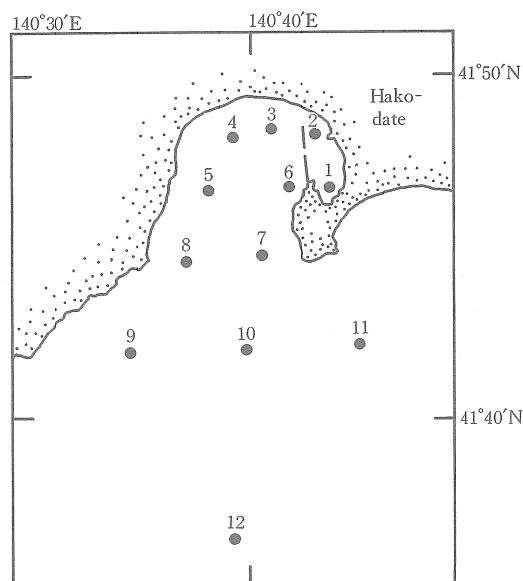


Fig. 1. Location of sampling stations in Hakodate Bay.

Table 1. phytoplakton sampling sites and dates

Sites		Date
Area	Number of stations	
Hakodate Bay	1	More than twice a month, from Jan. 1977 to Nov. 1978
	1	Oct. 14, 1986
	12	Jul. 7, and Nov. 4, 1978
Tokyo Bay	1	Once a month, from Jun. 17, 1987 to May 13, 1988
Dokai Bay and the adjacent waters	9	Once a month in 1983 and 1984
Ariake Bay	1	Feb. 13 and once a month, from Apr. 1987 to Mar. 1988

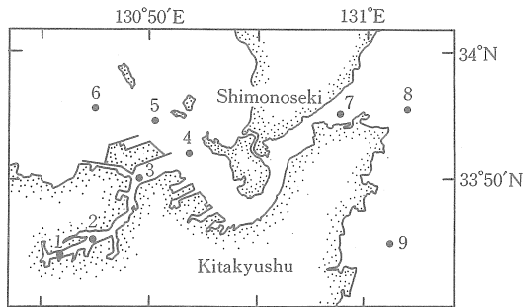


Fig. 2. Location of sampling stations in Dokai Bay and the adjacent waters.

3.2 生物顕微鏡による観察

殻径は、生物顕微鏡下で対物マイクロメーターと接眼マイクロメーターを用いて、細胞の環帯部の直径を測定した。これらの殻径測定は、群体中に連鎖する細胞の殻径がすべて等しいとみなして、一つの試料で80群体の測定を基準とした。なお、細胞密度が低い試料では、測定群体数が40前後と少数にとどまる場合もある。

3.3 培養法

函館港において1986年10月14日に表層海水より生細胞を単種分離し、培養実験に供した。

培養は20℃のインキュベーター内で白色蛍光灯による約 $50 \mu\text{E}\cdot\text{sec}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ (約2,500lx) または約 $80 \mu\text{E}\cdot\text{sec}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ (約4,000lx) の12h 明12h 暗の光条件下で、ネジ蓋付試験管内に5ml 注入した“f-1”培養液 (Guillard & Ryther, 1962) を用いて行った。“f-1”培養液の組成を Table 2 に示す。培養液は作製後、120℃、1.2気圧下で、10分間のオートクレイブによる滅菌処理を施したが、これは雑菌混入を防止するためである。なお本培養実験は単種培養であるが、無菌培養ではない。

培養株は分離して2週間後に、分裂に伴う殻径の縮小率を求める実験に使用した。実験の接種株は、予備培養で対数増殖期の後期の細胞が用いられた。実験中は細胞分裂が対数増殖期を維持するように、接種後5日以内に新しい培養液に植え継ぐいわゆる半継続培養を行った。

3.4 水質分析

函館港と洞海湾において、試料の採集と同時に、栄養塩などの水質分析を行った。水温は採水直後に棒状温度計に

Table 2. Composition of enriched culture medium “f-1”

Components	
NaNO ₃	150 mg
NaH ₂ PO ₄ ·H ₂ O	10.0 mg
Fe-EDTA	9.8 mg
Na ₂ SiO ₃ ·9H ₂ O	56.7 mg
Thiamine·HCl	0.2 mg
Biotin	1.0 μg
Vitamin B ₁₂	1.0 μg
CuSO ₄ ·5H ₂ O	19.6 μg
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	44.0 μg
CoCl ₂ ·6H ₂ O	20.0 μg
MnCl ₂ ·4H ₂ O	360 μg
Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	126 μg
Tris	0.5 g
Filtered Sea Water	1 liter
pH	7.2

より、塩分は試水を実験室に持ち帰った後、誘導型塩分計 (MODEL 601 MK3) を用いて測定した。現場密度は簡易算出公式により求めた (日本海洋学会, 1979)。硝酸塩、亜硝酸塩および磷酸塩は試水をガラス繊維フィルター (Whatman CF/C) でろ過後、Strickland & Parsons (1972) の方法により分析した。

4 本邦諸湾における *S. costatum* と *S. tropicum* の殻径組成の季節変化と、増大胞子ならびに post-auxospore 細胞の出現について

S. costatum の殻径の季節変化については、本邦沿岸海域において、すでに松江 (1936)、江草 (1949) と右田 (1969) の研究がある。しかし、これらの研究においては、*S. tropicum* についての記載がなく、混同して扱われている可能性がある。本章においては、本邦諸湾において *S. costatum* と *S. tropicum* の殻径の季節変化と増大胞子形成のそれぞれの知見を得、それらから両種の生活環と分布について考察することを目的とした。

4.1 函館湾

函館湾奥部の Stn. 2 における, *S. costatum* の細胞密度の2年間にわたる季節変化を Fig. 3 に示した。*S. costatum* の細胞密度は夏に高く ($\sim 10^4$ cells \cdot ml $^{-1}$), 冬を中心に低い傾向にあった。一方, *S. tropicum* は1977年では11月12日に, 1978年では11月4日と17日に観察されたが, 最も多量に出現した1978年11月17日の場合でも, 1.4 cells \cdot ml $^{-1}$ と低密度であった。

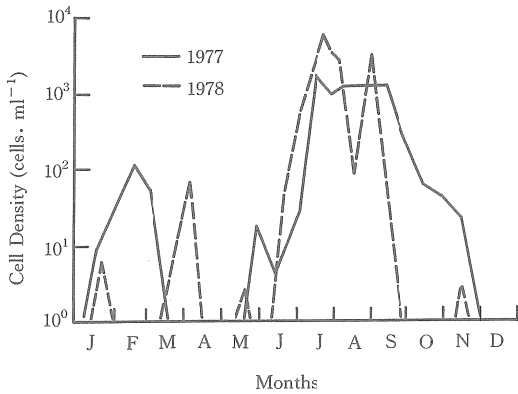


Fig. 3. Seasonal changes of cell density of *S. costatum* at Stn. 2 of Hakodate Bay in 1977 and 1978.

S. costatum と *S. tropicum* の殻径組成の季節変化を Fig. 4 に示した。*S. costatum* の細胞は1月から3月初旬には非常に小型化して、殻径の平均値は4.3-5.7 μ m の範囲にあった。7月中下旬には, 12 μ m 以上の大型細胞が出現し, 殻径の回復がみられ, 8月の中旬になると16-20 μ m の大型細胞が出現した。この7月から9月にかけては, *S. costatum* の細胞密度も高く, 殻径の回復と細胞密度の増加が同時に起きていた。大型細胞が出現し始める以前の1978年7月4日に, 増大胞子形成後, 2回の細胞分裂をした post-auxospore 細胞が観察された (Fig. 5)。本海域で観察された post-auxospore 細胞は, この *S. costatum* の1例にとどまる。このことは増大胞子形成の割合が非常に低いことを示唆している。

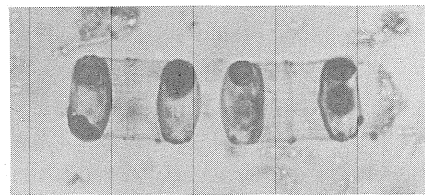


Fig. 5. Post-auxospore cells of *S. costatum* (19.0 μ m in diameter) observed in Hakodate Bay, July 4, 1978.

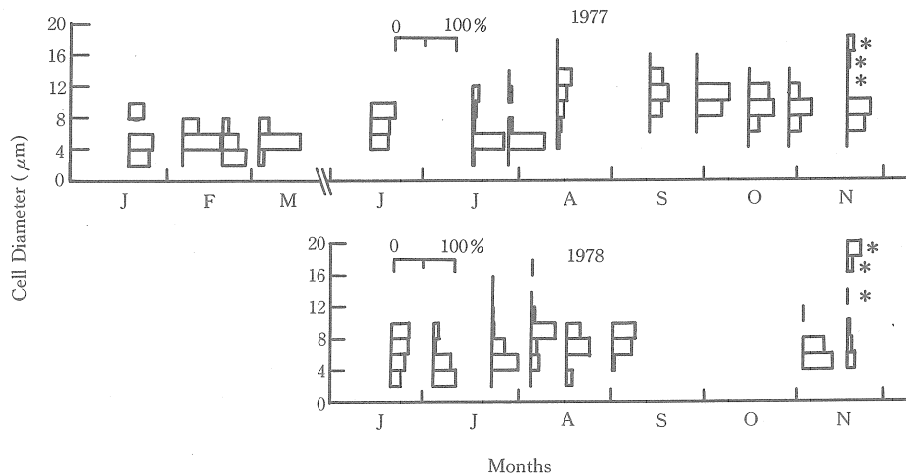


Fig. 4. Seasonal changes of cell diameter of *S. costatum* and *S. tropicum* at Stn. 2 of Hakodate Bay in 1977 and 1978. * : *S. tropicum*

増大胞子形成が観察された 3 日後の 1978 年 7 月 7 日の *S. costatum* の細胞密度の水平分布を Fig. 6 に示した。港内の調査点の Stn. 2 において $10,870 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ と最も高い細胞密度が得られたが、湾外の Stn. 12 では $27.1 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$

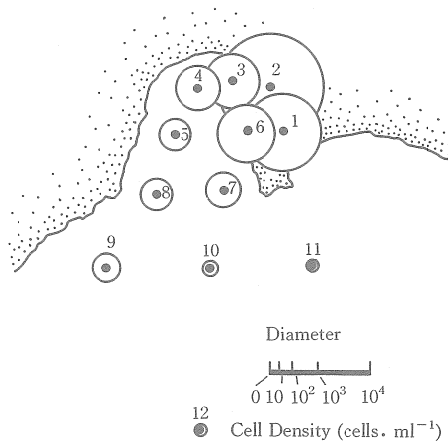


Fig. 6. Horizontal distribution of *S. costatum* in the surface water of Hakodate Bay, July 7, 1978.

と最も低かった。このように 7 月の細胞密度は湾奥部とくに港内で高く、湾外で低かった。一方、同時期の殻径組成の水平分布は Fig. 7 に示したとおりである。湾内の Stn. 1 から Stn. 9 での *S. costatum* の殻径はそのほとんどが $8 \mu\text{m}$ 未満で、9 調査点の細胞は一概に非常に小形化していた。最も湾奥部の函館港内の Stn. 1 と、それに近い港外の Stn. 6 では数パーセントの低い出現割合であるが、殻径が $18-20 \mu\text{m}$ の大型細胞が観察された。一方、函館湾外の Stn. 10 から Stn. 12 の 3 調査点では殻径の小型化は顕著ではなく、 $10 \mu\text{m}$ 以上の細胞が 16% から 53% の高い割合で出現した。

7 月の函館湾において、*S. costatum* の殻径が回復し、出現量が多い港内の Stn. 1 や港外の Stn. 6 では、他の地点より水温が高いが、塩分が低く、密度が低い (Fig. 8)。一方、栄養塩の DIN, DIP および Si のいずれも函館港付近の湾奥部と Stns. 11, 12 の湾外部で高く、湾奥の西岸域を中心に低い傾向がみられる (Fig. 10)。以上の結果より *S. costatum* の殻径回復が最も早く起きた函館湾内は、陸水の影響を強く受け、栄養塩に富んだ海域であったことが明らかである。

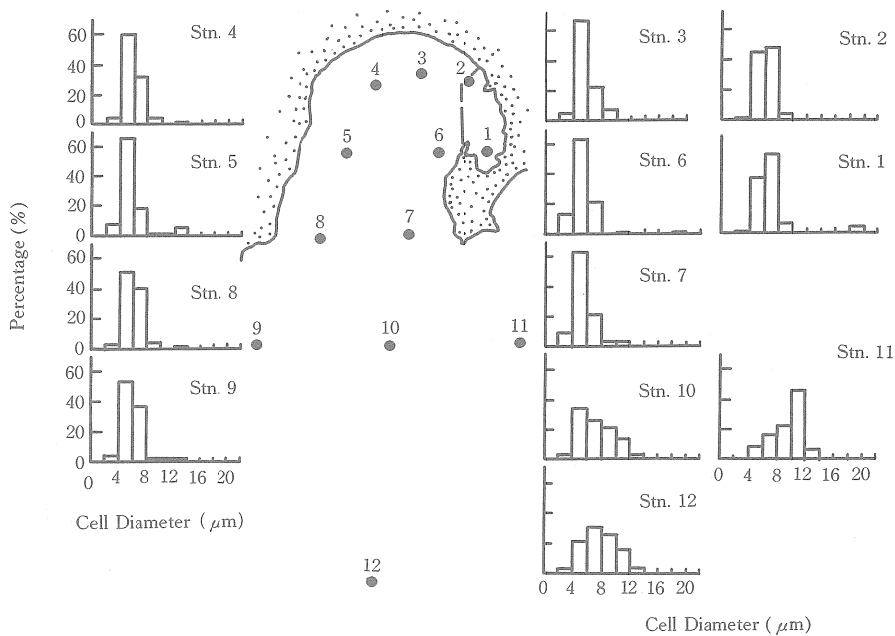


Fig. 7. Relative frequency of cell diameter of *S. costatum* at 12 surveyed stations in Hakodate Bay, July 7, 1978.

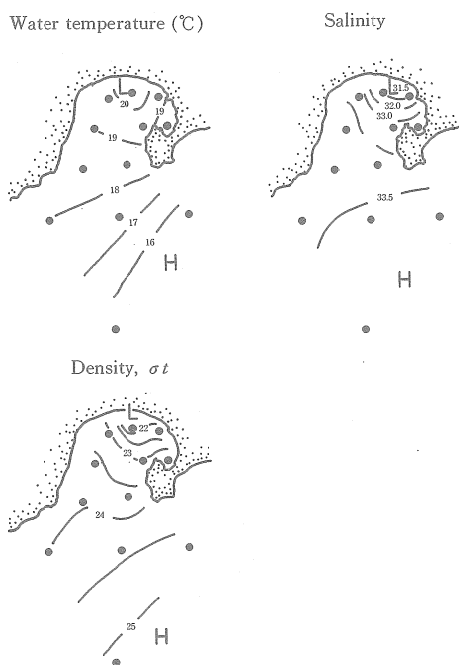


Fig. 8. Horizontal distributions of temperature, salinity and density of the surface water in Hakodate Bay, July 7, 1978.

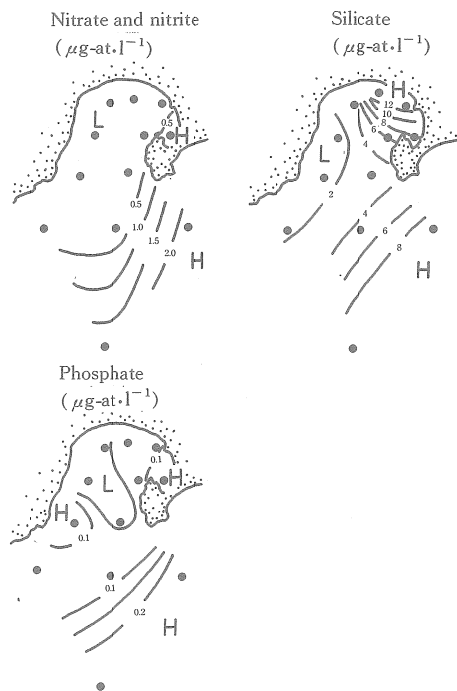


Fig. 9. Horizontal distributions of nitrate and nitrite, phosphate, and silicate of the surface water in Hakodate Bay, July 7, 1978.

1977年の9月には、大型細胞の出現と同時に $6\ \mu\text{m}$ 以下の小型細胞の割合が急減し、小型細胞がほとんど消失した(Fig. 4)。その後、1977年では殻径が次第に縮小し、その平均殻径は年間の最高値である9月中旬の $11.1\ \mu\text{m}$ から、10月下旬には $9.0\ \mu\text{m}$ にまで低下した。1978年では1977年と違って、8月にすでに*S. costatum*群集の殻径が $10\ \mu\text{m}$ 以下に急激に縮小していた。11月中旬には、 $16\text{--}20\ \mu\text{m}$ の大型細胞が出現したが、これら大型細胞の大部分は*S. tropicum*であり、全体の47.9% (1978年)を占めていた。Fig. 4において*S. tropicum*の出現は*印で示した。しかし、その細胞密度は $10^1\ \text{cells}\cdot\text{ml}^{-1}$ 程度とけっして高いものではない。

1978年11月4日における、細胞密度と殻径組成の水平分布をFig. 10に示した。湾奥から湾西岸寄りの水域に、*S. costatum*がやや高密度に分布する傾向があるが、最も高い値が得られたStn. 5でも $84\ \text{cells}\cdot\text{ml}^{-1}$ にすぎず、全域に

おいて細胞密度は低かった。また湾内外とも、大部分の細胞が $4\ \mu\text{m}$ から $8\ \mu\text{m}$ の殻径範囲にあり、海域全体に小型化した細胞が分布していた。ただし、湾外部のStn. 12には $14\ \mu\text{m}$ 以上の比較的大型の細胞が出現し、これらはすべて多数の色素体をもつ*S. tropicum*であった。Fig. 10の*印は*S. tropicum*の出現を示す。

*S. tropicum*の大型細胞が少数ではあるが観察されたStn. 12は高温で高塩分な海域である(Fig. 11)。水温と塩分の水平分布から、*S. tropicum*が生存する沖合い水が湾東岸寄りを北上して湾奥に入り込んでいることが示唆される。DINの濃度は湾奥部のStn. 1とStn. 5でそれぞれ $5\ \mu\text{g}\cdot\text{at}\cdot\text{l}^{-1}$ と $2.94\ \mu\text{g}\cdot\text{at}\cdot\text{l}^{-1}$ の極大値が得られ、湾奥部で高く沖合いほど低くなる水平分布を示した(Fig. 12)。DIPの濃度もDINと同様に、湾奥部で高く湾外部で低い水平分布を示した。すなわち、*S. tropicum*の大型細胞が出現し始めたStn. 12の湾外域は沖合いの高温高塩分海域であ

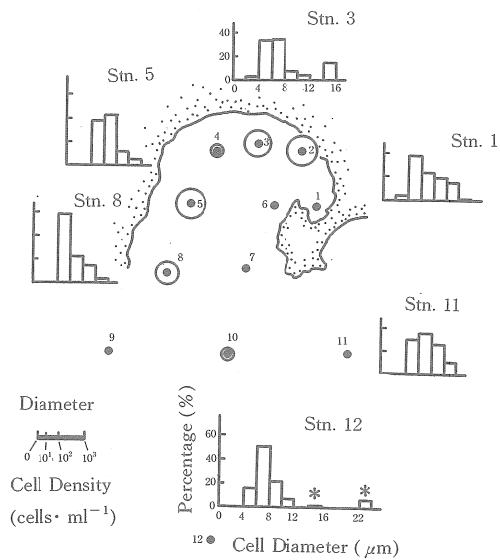


Fig. 10. Horizontal distribution of cell density and relative frequency of cell diameter of two *Skeletonema* species, *S. costatum* and *S. tropicum* in the surface water of Hakodate Bay on November 4, 1978. * : *S. tropicum*

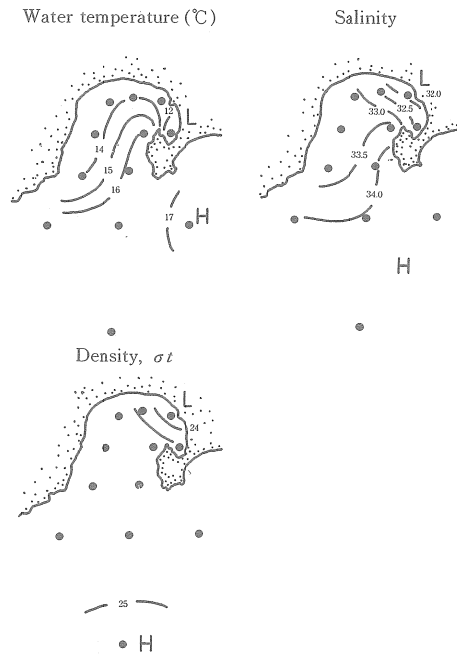


Fig. 11. Horizontal distributions of temperature, salinity and density of the surface water in Hakodate Bay, November 4, 1978.

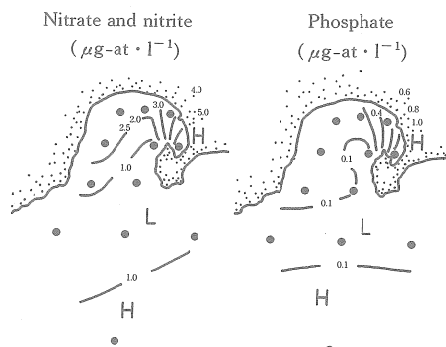


Fig. 12. Horizontal distributions of nitrate and nitrite, and phosphate of the surface water in Hakodate Bay, November 4, 1978.

り、その栄養環境は良好といえるものではなかった。

4.2 東京湾

本海域では年間のいずれの時期にも *S. tropicum* は見いだせなかった。*S. costatum* の細胞密度の季節変化を Table 3 に示した。本海域においては、*S. costatum* はほぼ周年出現したが、春期大增殖期の3月から4月にかけてと7月と9月に高密度に出現し、5月と10月および11月に出現量が低下した。

S. costatum の殻径組成の季節変化を Fig. 13 に示した。6月では *S. costatum* の平均殻径は7.2 μm と小さい。しかし、この時期には殻径が12.5 μm と22.5 μm と大きく異なる2本の post-auxospore 細胞の鎖状群体が観察された (Fig. 14)。7月になると、16 μm 以上の大型細胞が20.8% と高割合で出現した。しかし、群集の平均殻径は10.6 μm にと

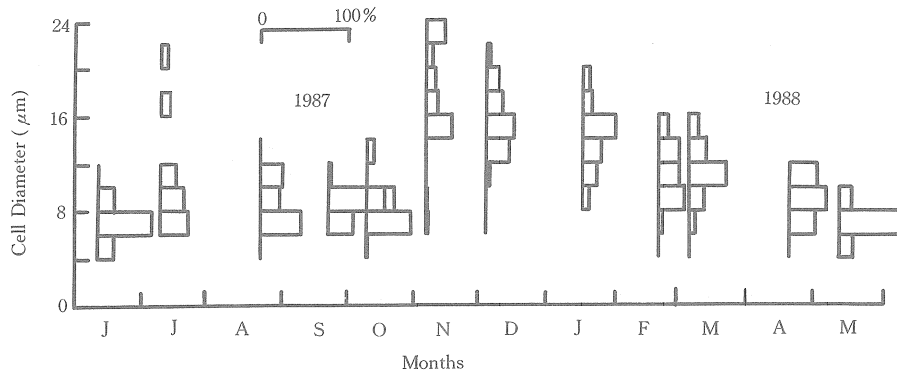
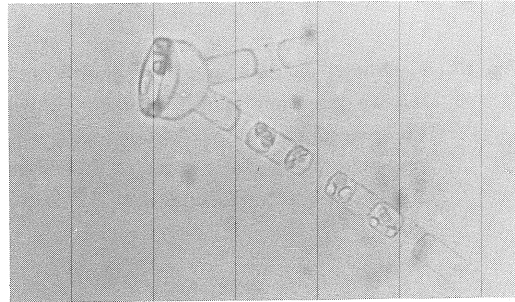


Fig. 13. Seasonal change of cell diameter of *S. costatum* in Tokyo Bay in the period from June, 1987 to May, 1988.



(a)



(b)

Fig. 14 Post-auxospore cells of *S. costatum* observed in Tokyo Bay, June 11, 1987. Cell diameter; (a) : $12.5 \mu\text{m}$ and (b) : $22.5 \mu\text{m}$.

どまり、けって群集全体の殻径は大きく回復しなかった。8月になると、 $16 \mu\text{m}$ 以上の大型細胞は消失し、 $10 \mu\text{m}$ 未満の小型細胞が72.5%と群集の大部分を占め、*S. costatum*群集の殻径は急激に小型化した。9月と10月の殻径組成も8月のそれによく類似して、群集の平均殻径は $8 \mu\text{m}$ 前後であった。しかし、11月には $14\text{--}24 \mu\text{m}$ の*S. costatum*の大型細胞が88.7%と群集の大部分を占め、その平均殻径も $17.3 \mu\text{m}$ と非常に高い値を示した。このなかには、殻径が $25.2 \mu\text{m}$ の非常に大きい*S. costatum*も観察された。12月になると、 $22 \mu\text{m}$ 以上の大型細胞は消失してその平均殻径

は $15.4 \mu\text{m}$ となり、群集は全体的に小型化し始めた。その後、平均殻径は1月で $13.8 \mu\text{m}$ 、2月で $11.0 \mu\text{m}$ を示し、*S. costatum*の群集はさらに小型化していく傾向を示した。このように6月のpost-auxospore細胞の出現と、その後の7月の大型細胞の出現は、*S. costatum*群集の殻径の回復が、増大胞子の形成によったものであることをよく指摘するものである。一方、11月の大型細胞の出現期には、増大胞子もpost-auxospore細胞のいずれも観察されなかった。また、函館湾同様に、殻径回復後の細胞密度は高く維持される傾向がみられた。

Table 3. Seasonal change of cell density of *S. costatum* in Tokyo Bay

Date	Cell density cells·ml ⁻¹
Jul. 10, 1987	1,183.0
Aug. 24	214.0
Sep. 22	8,715.0
Oct. 8	59.0
Nov. 6	0.0
Dec. 4	407.0
<hr/>	
Jan. 18, 1988	930.0
Feb. 19	1,504.0
Mar. 3	2,854.0
Apr. 20	4,589.0
May. 13	80.0

Table 4. Seasonal change of cell density of *S. costatum* and *S. tropicum* in Dokai Bay

Date	<i>S. costatum</i> cells·ml ⁻¹	<i>S. tropicum</i> cells·ml ⁻¹
Jan. 25, 1983	880.0	0.0
Feb. 7	876.0	0.0
Mar. 8	4,000.0	0.0
Apr. 11	16.8	0.0
May 18	32,976.0	0.0
Jun. 2	11,040.0	0.0
Jul. 1	115,200.0	0.0
Aug. 8	0.2	0.0
Sep. 5	8,194.0	1,725.1
Oct. 3	23,240.0	3,320.0
Nov. 7	21.5	466.5
Dec. 5	2.1	28.7
<hr/>		
Jan. 9, 1984	864.0	0.0
Feb. 14	317.0	0.0

4.3 洞海湾

洞海湾における *Skeletonema* 属 2 種の細胞密度の季節変化を Table 4 に示した。洞海湾では、*S. costatum* は年間をとって出現し、細胞密度は冬に低いが、他の季節には非常に高く、とくに 7 月には 10⁵ cells·ml⁻¹ のオーダーと、赤潮状態に近い密度で出現した。一方、*S. tropicum* は 9 月から 12 月の限られた短い期間に出現した。*S. tropicum* は 10 月に 3,320.0 cells·ml⁻¹ と最も高密度に出現したが、この年間の最大密度は、*S. costatum* のそれと比較すると、けって高い値ではない。

本海域における、*S. costatum* と *S. tropicum* の殻径の季節変化を、2 種を区別せずに、Fig. 15 に示した。ここで、

1 月から 7 月までの期間の殻径変化は *S. costatum* のみによるものである。また、*S. tropicum* の出現期間の両種の殻径の推移を Table 5 に示した。

S. costatum の殻径は、1 月から 4、5 月まではゆるやかに縮小して、1983 年 4 月には平均殻径が 4.2 μm まで縮小した。6、7 月には、4 μm 以下の小型の細胞はほとんど消失し、10-12 μm の中型の細胞が出現して、わずかな殻径の回復がみられた。両年を比較すると、1983 年でより早く殻径の回復が起きているようである。8 月になると、ふたたび殻径は縮小し、1983 年の場合には、その平均値が年

Table 5. Cell diameter of *S. costatum* and *S. tropicum* at Stn. 2 during Aug. 1983-Jan. 1984 in Dokai Bay

Date	<i>S. costatum</i>		<i>S. tropicum</i>	
	Mean (μm)	Range (μm)	Mean (μm)	Range (μm)
Aug. 1983	3.3	2.2- 5.6	-	-
Sep.	6.5	4.0- 9.8	10.6	9.0-12.8
Oct.	8.0	4.5-10.8	14.4	8.3-17.3
Nov.	12.1	11.8-12.5	13.0	8.0-18.3
Dec.	6.1	5.0- 9.0	12.3	5.5-15.0
<hr/>				
Jan 1984	7.6	4.8-11.0	-	-

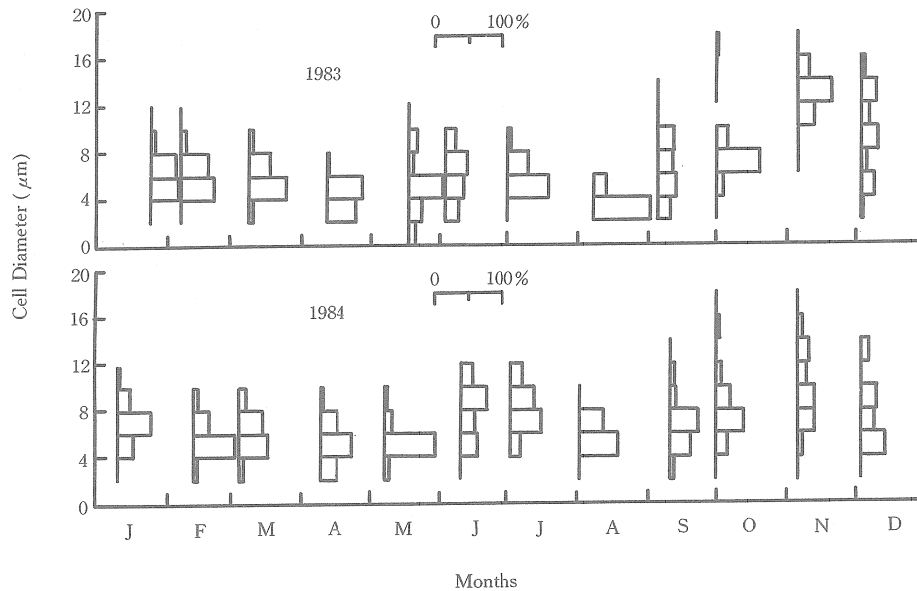


Fig. 15. Seasonal changes of cell diameter of two *Skeletonema* species, *S. costatum* and *S. tropicum* at Stn. 2 of Dokai Bay in 1983 and 1984.

間の最低値の $3.3 \mu\text{m}$ となった。9月には、 $12\text{--}14 \mu\text{m}$ のやや大型の細胞が低い割合ながらはじめて出現し、10月には $16\text{--}18 \mu\text{m}$ のより大型の細胞が出現した。この大型の細胞は *S. tropicum* である (Table 5 参照)。1983年9月には、*S. tropicum* の post-auxospore 細胞の数本の鎖状群体が観察されたが (Fig. 16), その出現頻度は非常に低かった。*S. tropicum* の出現初期に増大胞子が出現し、そのうち *S. tropicum* の大型群集が出現した。10月において、 $16 \mu\text{m}$ 以上の *S. tropicum* の大型細胞は、年間で最も高い割合の 4.8% を占めた。11月には、10月よりも大型の細胞は新たに出現していないが、群集の殻径は全体的に増大した。この殻径増大時には *S. tropicum* ばかりでなく、*S. costatum* の殻径も $12 \mu\text{m}$ 前後に回復している。*S. costatum* では、この秋の群集の殻径回復は顕著ではないが、東京湾と同様に、年間二度の殻径の回復が観察されたことになる。12月になると、 $16 \mu\text{m}$ 以上の *S. tropicum* の大型細胞は消失し、ふたたび平均殻径が縮小し、細胞の小型化が起き始めている。また *S. costatum* および *S. tropicum* の両種とも、殻径の回復期には高い細胞密度が得られている。すなわち、これら両種の季節的消長と殻径の季節的変化に強い関係がみ

られた。

洞海湾とその隣接海域において、8月から11月に Fig. 3 に示した調査点で試料の採集を行った。この調査期間には、*S. tropicum* の増大胞子形成と高密度出現の時期が含まれている。

1983年と1984年の、*S. costatum* と *S. tropicum* の両種を合計した細胞密度の水平分布を Fig. 17 と Fig. 18 に、殻径の水平分布を Fig. 19 と Fig. 20 にそれぞれ示した。8月では細胞密度は洞海湾内で高い傾向にあった。一方、殻径組成についてみると、いずれの調査点でも、ほとんどの細胞殻径は $10 \mu\text{m}$ 以下にあり、海域全体にわたって小型細胞が分布していた。9月になると、1983年では Stn. 4で、また1984年では Stn. 4 と Stn. 9 で $20 \mu\text{m}$ 以上の大型細胞が出現した。この大型の細胞は、前章に述べたように、*S. tropicum* である (Table 5 参照)。洞海湾内で細胞密度の高い値が得られた1983年の9月と10月および1984年の8月の細胞の殻径は $10 \mu\text{m}$ 以下と小さく、これらはすべて *S. costatum* よりなっていた。一方、細胞密度が $10^2 \text{ cells}\cdot\text{ml}^{-1}$ のオーダー以下と決して高くない関門海峡の Stn. 4 と周防灘の Stn. 9 の10月には、殻径が大きい *S. tropicum* が優

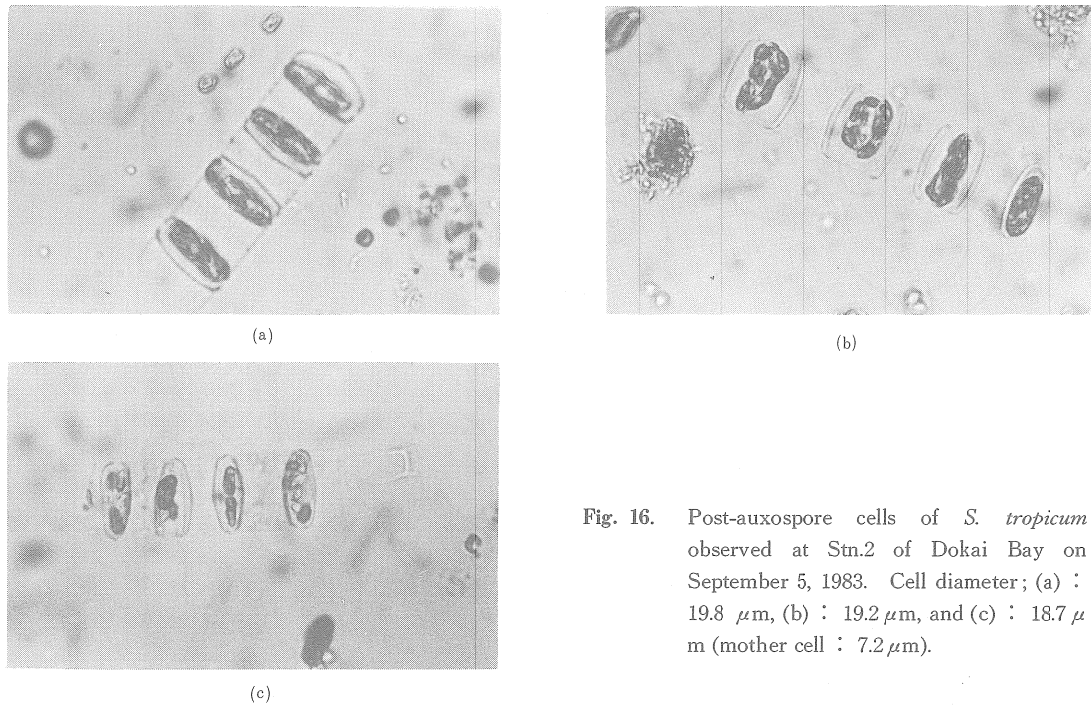


Fig. 16. Post-auxospore cells of *S. tropicum* observed at Stn.2 of Dokai Bay on September 5, 1983. Cell diameter; (a) : 19.8 μm , (b) : 19.2 μm , and (c) : 18.7 μm (mother cell : 7.2 μm).

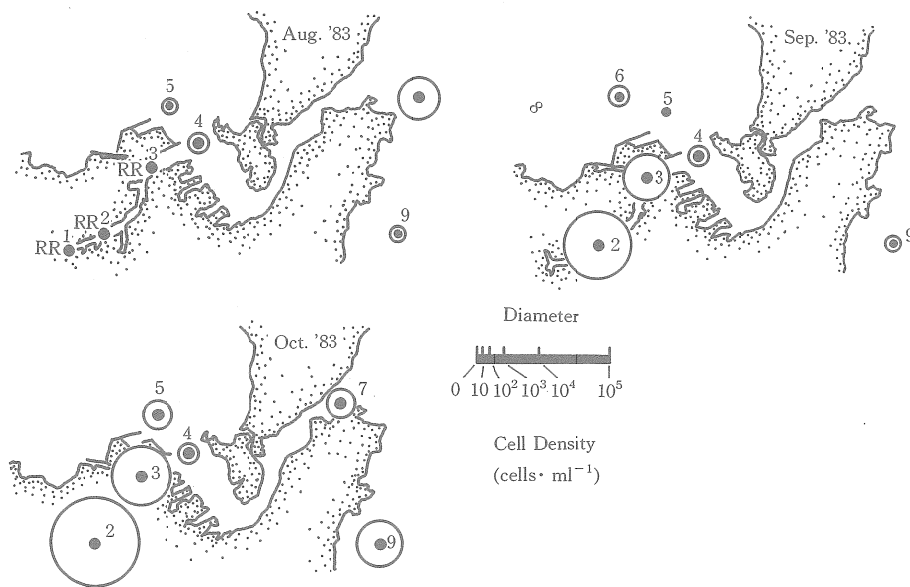


Fig. 17. Horizontal distribution of two *Skeletonema* species, *S. costatum* and *S. tropicum* in the surface water of Dokai Bay and the adjacent waters in the period from August to October, 1983.

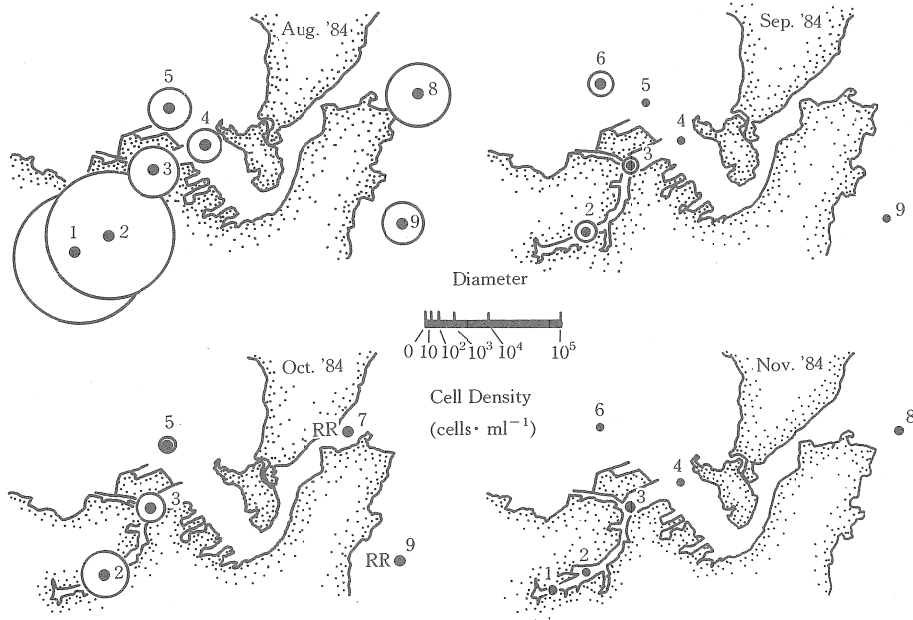


Fig. 18. Horizontal distribution of two *Skeletonema* species, *S. costatum* and *S. tropicum* in the surface water of Dokai Bay and the adjacent waters in the period from August to November, 1984.

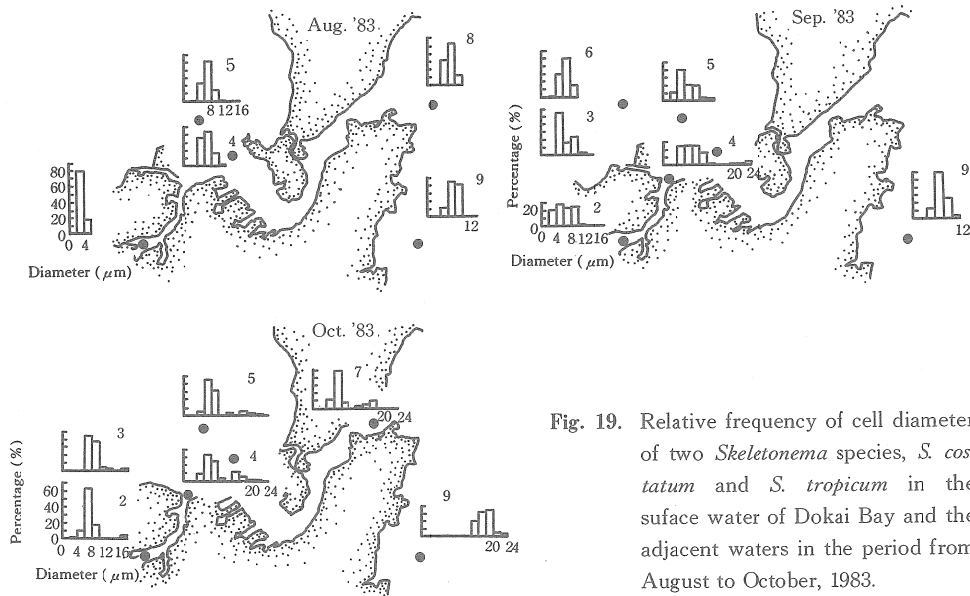


Fig. 19. Relative frequency of cell diameter of two *Skeletonema* species, *S. costatum* and *S. tropicum* in the surface water of Dokai Bay and the adjacent waters in the period from August to October, 1983.

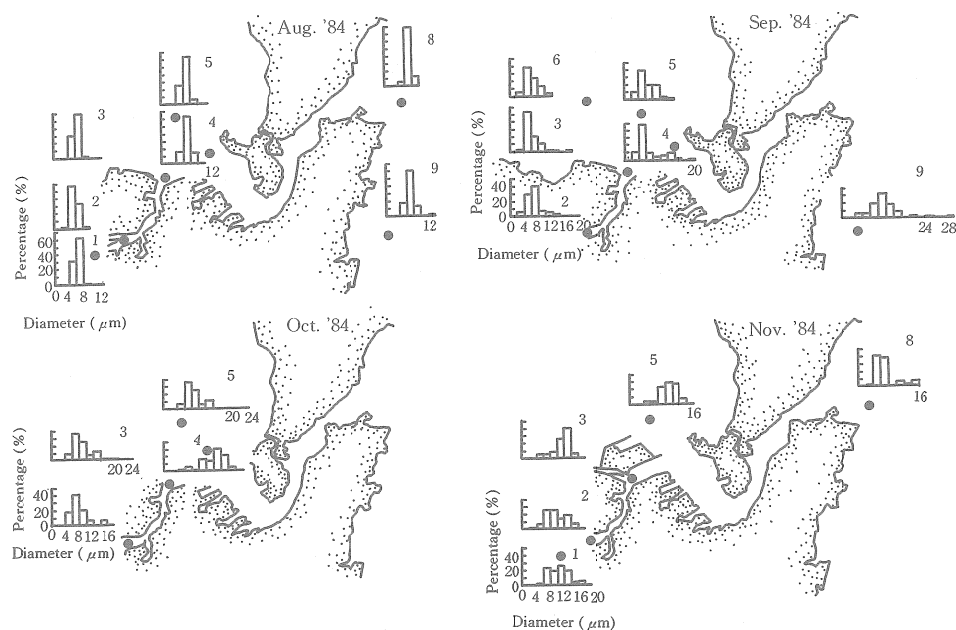


Fig. 20. Relative frequency of cell diameter of two *Skeletonema* species, *S. costatum* and *S. tropicum* in the surface water of Dokai Bay and the adjacent waters in the period from August to November, 1984.

先していた。*S. tropicum*は湾外の隣接海域から出現し始めていることから、本海域の*S. tropicum*は洞海湾外に起源し、その後湾内に移入して、高密度に増殖し、優先したことが示唆される。

*S. tropicum*が最も早く出現した関門海峡付近の調査点 (Stns. 4, 9) の水温は、洞海湾内の3調査点の水温よりもほぼ1℃ほど低い (Table 6)。塩分濃度は内湾の洞海湾の調査点と比較して高く、そのため現場密度は湾外で高く、洞海湾では低い値を示した。

以上の結果から、洞海湾における*S. costatum*の分布の中心域は陸水の影響が強い湾奥域であるのに対して、*S. tropicum*の分布の起源域は沖合い域であると推察できる。

4.4 有明海

有明海においては、*S. costatum*とともに*S. tropicum*が7月から12月の期間に出現した。本海域における、両種の細胞密度の季節変化を Table 7 に示した。

*S. costatum*は、洞海湾と同様に、年間をとおして出現

している。とくに、本海域においては3月と4月の春の増殖期に、年間で最も高密度に出現した。しかし、その密度は $10^3 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ のレベルにとどまり、決して高くはない。その後、*S. costatum*の細胞密度は夏に向かうにつれて減少し、秋には $10^0 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ レベルの最小値を示した。一方、*S. tropicum*は洞海湾よりもひと月早い7月に出現したが、その出現密度は $13.6 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ と低かった。その後本種は8月には一時消失したが、*S. costatum*の出現密度が年間で最も低い9月から12月までの期間に、7月同様に低い密度で出現した。1月以降には*S. tropicum*は出現しなかった。

*S. tropicum*の出現期間前後の、両種の殻径変化を Table 8 に示した。7月と10月前後に、両種の大型細胞が出現している。とくに秋から初冬の出現時期では、*S. tropicum*の細胞は*S. costatum*よりも大型であった。1987年4月から1988年3月までの1年間の、*S. costatum*と*S. tropicum*の殻径組成の季節変化を Fig. 21 に示した。4月から6月では、*S. costatum*の群集の殻径は14 μm 以下に限られ、

Table 6. Water temperature, salinity, and density *in situ* of the surface water of Dokai Bay and the adjacent waters during Aug.-Oct. in 1983 and 1984

Date	Water temperature (°C)								
	Stn. 1	2	3	4	5	6	7	8	9
Aug. 3, 1983	29.2	29.4	28.9	28.1	28.3	-	-	28.1	28.7
Sep. 5	-	26.7	26.2	25.7	25.3	26.3	-	-	27.5
Oct. 3	-	25.1	24.5	23.9	23.9	-	23.7	-	23.6
Aug. 1, 1984	28.3	27.8	27.0	25.7	25.7	-	-	27.5	27.6
Sep. 3	-	24.6	24.6	24.8	24.8	24.6	-	-	25.2
Oct. 1	-	23.8	23.5	22.8	22.8	-	18.7	-	18.5
Date	Salinity								
	Stn. 1	2	3	4	5	6	7	8	9
Aug. 3, 1983	22.73	25.40	31.09	32.37	32.30	-	-	32.21	31.80
Sep. 5	-	31.11	32.41	32.70	32.15	32.23	-	-	32.55
Oct. 3	-	27.15	30.87	32.93	32.79	-	32.37	-	30.86
Aug. 1, 1984	22.26	29.43	32.52	33.15	33.27	-	-	23.16	32.08
Sep. 3	-	27.06	31.38	32.75	33.70	33.01	-	-	32.77
Oct. 1	-	27.42	31.24	33.42	33.37	-	33.64	-	33.37
Date	Density <i>in situ</i> (σ_t)								
	Stn. 1	2	3	4	5	6	7	8	9
Aug. 3, 1983	-	14.62	18.96	20.19	20.07	-	-	20.07	19.56
Sep. 5	-	19.75	20.88	21.26	20.99	20.71	-	-	20.54
Oct. 3	-	17.34	20.29	22.02	21.91	-	21.66	-	20.57
Aug. 1, 1984	-	18.13	20.69	21.60	21.45	-	-	20.25	20.16
Sep. 3	-	17.43	20.64	21.60	21.62	21.85	-	-	21.48
Oct. 1	-	17.94	20.88	22.72	22.65	-	24.04	-	23.89

Table 7. Seasonal changes of cell density of *S. costatum* and *S. tropicum* in Ariake Bay

Date	<i>S. costatum</i> (cells · ml ⁻¹)	<i>S. tropicum</i> (cells · ml ⁻¹)
Apr. 13, 1987	1,267.5	0.0
May. 15	131.3	0.0
Jun. 15	87.5	0.0
Jul. 14	363.9	13.6
Aug. 26	12.5	0.0
Sep. 29	28.6	2.7
Oct. 23	8.5	12.8
Nov. 25	6.5	1.1
Dec. 22	34.9	0.1
Jan. 21, 1988	137.5	0.0
Feb. 16	73.8	0.0
Mar. 11	9,912.5	0.0

その平均殻径も 10 μm 以下と低い。7 月には、16-24 μm の大型細胞が出現し、その出現割合は 13.6% と高った。この中で 20 μm 以上の細胞はすべて *S. tropicum* であった。Fig. 22(a) に、殻径が 26.7 μm の非常に大型の *S. tropicum* を示した。また、この時期には *S. costatum* の post-auxospore 細胞も観察されている (福岡県有明水産試験場本田清一郎技師、私信)。7 月においては *S. costatum* と *S. tropicum* の両種の大型細胞が同時に出現した。このことは、両種の増大胞子が同時期に形成されることを示唆するものである。この 16 μm 以上の大型細胞は 8 月には消失し、10 μm 未満の小型細胞が 73.8% と群集の大部分を占め、群集の殻径は急激に小型化した。9 月になると、12 μm より大きな *S. tropicum* が低い割合ながら出現した。この時期には post-auxospore 細胞は観察できなかったが、周囲に精子が付着した *S. costatum* と *S. tropicum* の鎖状群体が観察された (Fig. 23)。これは有性生殖による増大胞子

Table 8. Changes of cell diameter of *S. costatum* and *S. tropicum* during Jun. 1987 - Jan. 1988 in Ariake Bay

Date	<i>S. costatum</i>		<i>S. tropicum</i>	
	Mean (μm)	Range (μm)	Mean (μm)	Range (μm)
Jun. 1987	9.4	4.0-13.0	-	-
Jul.	10.2	4.3-19.3	24.7	22.0-26.7
Aug.	7.7	5.3-15.0	-	-
Sep.	8.9	4.8-15.3	15.3	12.5-22.8
Oct.	12.5	6.8-19.5	17.1	9.8-25.5
Nov.	11.3	5.3-17.5	19.8	15.5-21.8
Dec.	6.7	4.3-10.8	20.5	-
Jan. 1988	8.5	3.0-12.8	-	-

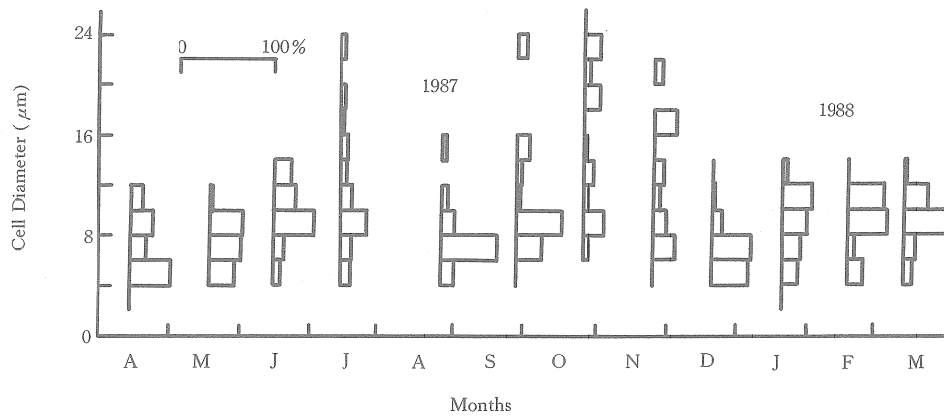


Fig. 21. Seasonal change of cell diameter of two *Skeletonema* species, *S. costatum* and *S. tropicum* in the surface water of Ariake Bay in the period from April, 1987 to March, 1988.

形成が両種で同時に起きたことを明瞭に示している。10月には、 $16\ \mu\text{m}$ 以上の大型細胞が17.8%とほとんど群集の半分を占め、その平均殻径も $15.3\ \mu\text{m}$ を示し、群集は大型化した。このうちには、殻径が $25.5\ \mu\text{m}$ の非常に大きい *S. tropicum*も観察されている (Fig. 22(b))。10月には、*S. costatum*の大型細胞 ($19.5\ \mu\text{m}$)も観察され、両種ともに大型の細胞が出現した (Table 8 参照)。その後、11月には群集全体が小型化して、両種を合わせた平均殻径は $12.5\ \mu\text{m}$ に低下した。12月になると平均殻径が $6.7\ \mu\text{m}$ にま

で低下した。1月から3月の殻径組成はよく類似して、その平均殻径は $8.5\text{--}8.9\ \mu\text{m}$ の範囲にあり、群集の殻径はほとんど変化していない (Fig. 21)。

殻径が回復した7月や9,10月の細胞密度はけっして高くはなかった。とくに、9月と10月の細胞密度は $10^1\ \text{cells}\cdot\text{ml}^{-1}$ のレベルでしかなかった。しかしながら、その絶対値は大きくはないが、殻径の回復時はいずれも細胞密度が極大を示した時期に対応している (Table 7 参照)。

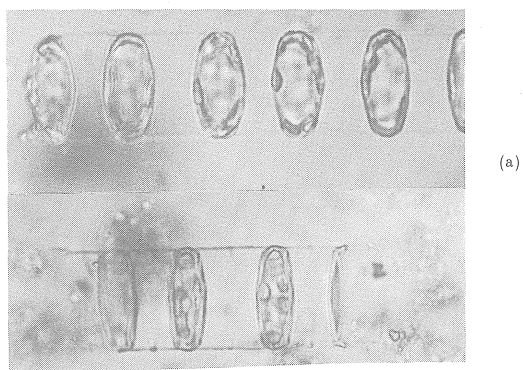


Fig. 22. *S. tropicum* with wide cell diameter observed in Ariake Bay, July 14 (a) and October 23 (b), 1987. Cell diameter; (a) : 26.7 μm and (b) : 25.5 μm .

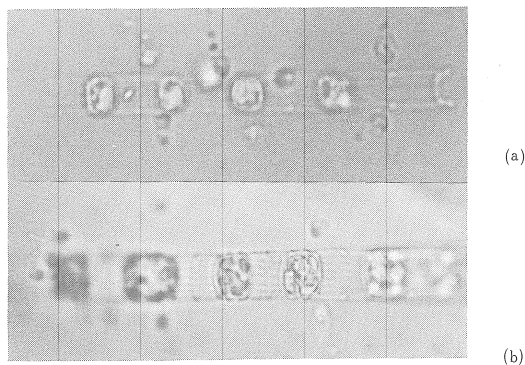


Fig. 23. *S. costatum* (a) and *S. tropicum* (b) with some spermatozoa collected in September 13, 1988, Ariake Bay. Cell diameter; (a) : 7.5 μm and (b) : 12.0 μm .

4.5 環境諸要因との関係

本項では、*S. costatum* と *S. tropicum* の細胞サイズの回復と水温および密度との関係について述べる。なお、函館湾と洞海湾およびその隣接海域での両種の水平分布と水温、塩分、密度および栄養塩類との関係については各海域の項に先述した。

4.5.1 水温

函館湾、東京湾、洞海湾および有明海の表面水温の季節変化を Fig. 24 に示した。大型細胞は 11.5 $^{\circ}\text{C}$ (函館湾, 1987年11月17日) から 28.3 $^{\circ}\text{C}$ (有明海, 1987年7月29日) と広い水温範囲に出現した。殻径の回復はほとんどが 20 $^{\circ}\text{C}$ から 25 $^{\circ}\text{C}$ の付近で起き、またいずれの海域でも冬から春の 10 $^{\circ}\text{C}$ 付近とそれ以下の低水温期には大型細胞が出現しなかった。

4.5.2 密度

表面水の現場密度の季節変化を Fig. 25 に示した。大型細胞は 6.1 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ (有明海, 1987年7月29日) から 24.8 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ (函館湾, 1977年11月12日) の広い密度範囲に出現した。それぞれの調査域で大型細胞の出現と密度との特徴的な関係は見いだせないが、密度が高い冬期には大型細胞は出現しなかった。

4.6 考 察

S. costatum の殻径の季節変化については、すでに本邦沿岸水域において、松江 (1936)、江草 (1949) および右田 (1967b, 1969) の研究がある。松江 (1936) は東京湾品川で、*S. costatum* の殻径が、冬に大きく、夏に小さくなると記述しているが、その記述と違って、松江 (1936) の殻径組成の季節変化の図 (第二図) を見ると、5、6月と10月から12月にかけて殻径は大きく、同じ東京湾の本研究の Fig. 13 のそれによく類似している。松江 (1936) は、この季節変化が海水の密度や粘性の影響を受けた浮遊適応の結果であると推論した。その後、江草 (1949) は渥美湾で、また右田 (1967b, 1969) は長崎湾で *S. costatum* の殻径組成を観察し、5、6月と9、10月の年2回、殻径が大きくなる季節変化を得ている。江草 (1949) はこの変化が浮遊適応によるものでなく、増大胞子を形成する生活環の結果であると推察した。右田 (1967a, b) は培養実験により、*S. costatum* の増大胞子形成と水温との関係を求め、この江草の仮説を支持する結果を得ている。本研究において、東京湾はじめ他の諸湾で、殻径の回復期に増大胞子形成を初めて観察した。これは殻径の季節変化が生活環の結果であることを強く支持するものである。

本邦諸湾における *S. costatum* と *S. tropicum* の殻径の回復の時期を Table 9 にまとめ示した。ここに示したとおり、

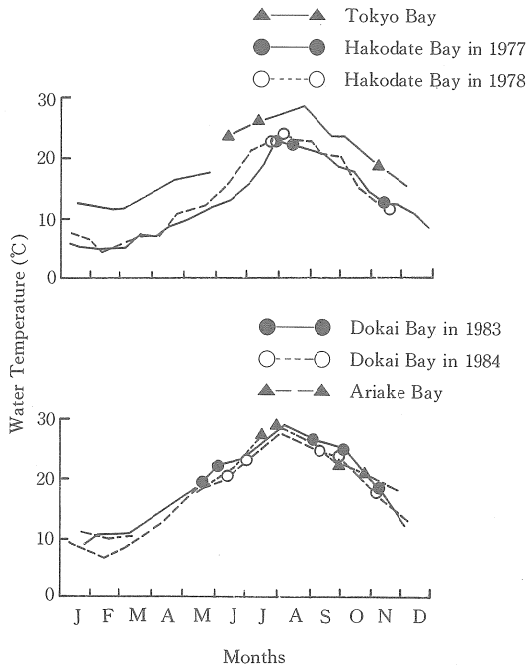


Fig. 24. Seasonal changes of the surface water temperature in Hakodate Bay, Tokyo Bay, Dokai Bay and Ariake Bay. Circles and triangles showing the restoration of cell diameter.

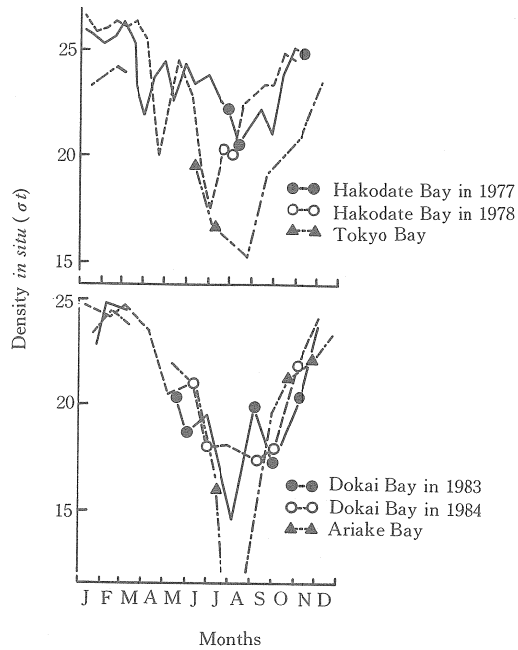


Fig. 25. Seasonal changes of the density *in situ* (σ_t) in Hakodate Bay, Tokyo Bay, Dokai Bay and Ariake Bay. Circles and triangles showing the restoration of cell diameter.

S. costatum と *S. tropicum* の 2 種ともに、回復の時期は海域により若干異なるが、夏と秋に殻径を回復した。ただ、*S. costatum* はどの海域においても、夏に必ず一度殻径を回復したのに対して *S. tropicum* は有明海でのみ夏にも殻径が回復したが、秋に殻径回復が一度起きる傾向を持っている。

水温との関係についてみると、殻径回復は低水温期には起きず、ほとんどが20℃前後から25℃付近に起きた (Table 9)。これは、培養実験で *S. costatum* の有性細胞の形成が15-25℃で多く、20℃で最も多かったとした右田 (1967a) の結果とよく一致している。函館湾以外の本邦の内湾では、*S. costatum* の殻径回復は夏と秋に二度起きている。この二度の殻径回復は、水温が20℃前後を上昇する時期と、下降する時期にあたる。一方、函館湾で殻径の回復が夏に一度しか起きていないのは、水温が他の海域よりも低いことと関係すると推察される。すなわち、函館湾での最高水温

は24.6℃ (1978年8月5日) にすぎず、右田 (1967a) が報告した *S. costatum* の有性生殖の好適水温範囲内にある。一方、例えば洞海湾における最高水温は29.4℃で、好適水温をはるかに超えている。水温は珪藻の有性生殖の重要な影響要因であると報告されているが (Mizuno & Okuda, 1985)、年間二度の好適水温期に有性生殖が起これ、増大胞子が形成されるということは他の珪藻では知られていない。

殻径の回復期において、高い細胞密度が *S. costatum* では函館湾と東京湾で、また *S. tropicum* では洞海湾で得られた。Taguchi (1970) によれば、9月の厚岸湾において *S. costatum* の大型細胞の出現時と、本種の高密度出現および植物プランクトン群集の高い P_{max} (光飽和光合成速度) が一致して得られている。増大胞子の形成が増殖に好適な条件下で起きることは、複相世代型の生活環をとる珪藻では一般に認められることである (Drebes, 1977; 中原,

Table 9. Period and frequency of enlarging cell diameter of *S. costatum* and *S. tropicum* in Japanese coastal waters

Site	Species	Frequency (times· year ⁻¹)	Period (month)	Water temperature (°C)
Hakodate Bay	<i>S. costatum</i>	1	7-8	22.3-24.6
	<i>S. tropicum</i>	1	11	11.5-12.6
Tokyo Bay	<i>S. costatum</i>	2	7, 11	26.0, 18.7
Dokai Bay	<i>S. costatum</i>	2	5-6, 9-10	19.4-22.2
	<i>S. tropicum</i>	1	9-10	23.8-24.6
Ariake Bay	<i>S. costatum</i>	2	7, 9-10	28.3, 20.6-22.2
	<i>S. tropicum</i>	2	7, 9-10	26.7, 20.6-22.2

1986)。したがって、本研究で得られた *S. costatum* と *S. costatum* の増大胞子形成は増殖に好適な時期に起きたと考えられる。また、函館湾の *S. costatum* の増大胞子形成もその例外ではなかった。函館湾の *S. costatum* の場合は、殻径の回復は湾奥の港内付近で最も早く起きているが、栄養塩が豊富で増殖に比較的適する湾奥部で、活発に増殖して群集の小型化が早まり、群集内の増大胞子形成可能サイズが多量に出現した結果、まず湾奥部で増大胞子形成が起きたものと推察される。

函館湾の11月においては、*S. tropicum* は高温高塩分の湾外の沖合いの調査点に観察され、その2週間後に湾奥で観察されたことから (Fig. 4 と Fig. 10 参照)、*S. tropicum* は津軽暖流またその源流である対馬海流により湾奥へ搬入されたものと推察される。なお、沖合いの調査点では、暖流水の指標種とされている *Leptocylindrus mediterraneus* が同時に観察されている。よって、函館湾に出現する *S. costatum* と *S. tropicum* は、その分布の起源がそれぞれ湾奥部と対馬海流と相違し、前者は函館湾の自生群集であり、後者は函館湾では他生群集であると考えられる。

洞海湾とその隣接海域においても、湾外から *S. tropicum* の大型細胞が出現し始め、その後洞海湾内にも出現したことより、*S. tropicum* は湾外に起源し、湾内に搬入されて高密度に増殖したと推察される。俵 (1980) は洞海湾外域に対馬海流の影響を受けた外洋水が流入することを報告している。したがって、本海域の *S. tropicum* は、函館湾のそれと同じく、対馬海流になんらかのかたちで関係する他生群集であると考えられる。本邦沿岸域での *S. tropicum* と対馬海流との関係は非常に興味深い事実である。大西洋の *S. tropicum* については、このような報告はない。

5 培養実験において得られた *S. costatum* の殻径と殻径縮小率および分裂速度の関係

本章においては、培養実験により *S. costatum* の細胞分裂に伴う殻径変化を観察し、*S. costatum* の生活環における殻径変化の意義を求めることを目的とした。なお、本培養実験には、函館湾より分離した *S. costatum* のクローン培養株を用いた。また *S. tropicum* は *S. costatum* とは被殻構造において区別できないことから、殻径と細胞分裂速度の関係などについてほとんど差違がないと仮定して、*S. costatum* のみを実験材料とした。

5.1 殻径と細胞分裂に伴う殻径縮小率の関係

函館湾の表層試料から、*S. costatum* の1本の鎖状群体を分離し、2週間培養し増殖させたクローン培養株を2本の試験管に植え継ぎ、培養日数の経過に伴う殻径組成の変化をそれぞれ Exp. -1a と Exp. -1b として観察した (Fig. 26)。また、実験を開始して30日目の Exp. -1a から分離した殻径が約12 μm の1本の鎖状群体を、新たに接種材料とした培養実験を Exp. -2 とした (Fig. 27)。

Exp. -1a では、培養実験を開始して5日目に、16.7 μm の大型細胞が出現し、これら大型細胞は8日目と13日目にも低い割合ながら出現した。16日目には post-auxospore 細胞の1本の鎖状群体が観察された (Fig. 28)。この post-auxospore 細胞は、増大胞子形成後2回の分裂を経て形成された4細胞よりなり、その増大胞子膜には母細胞の被殻が中間部で2つに折れた状態で付着していた。このほかに post-auxospore 細胞は観察されなかった。

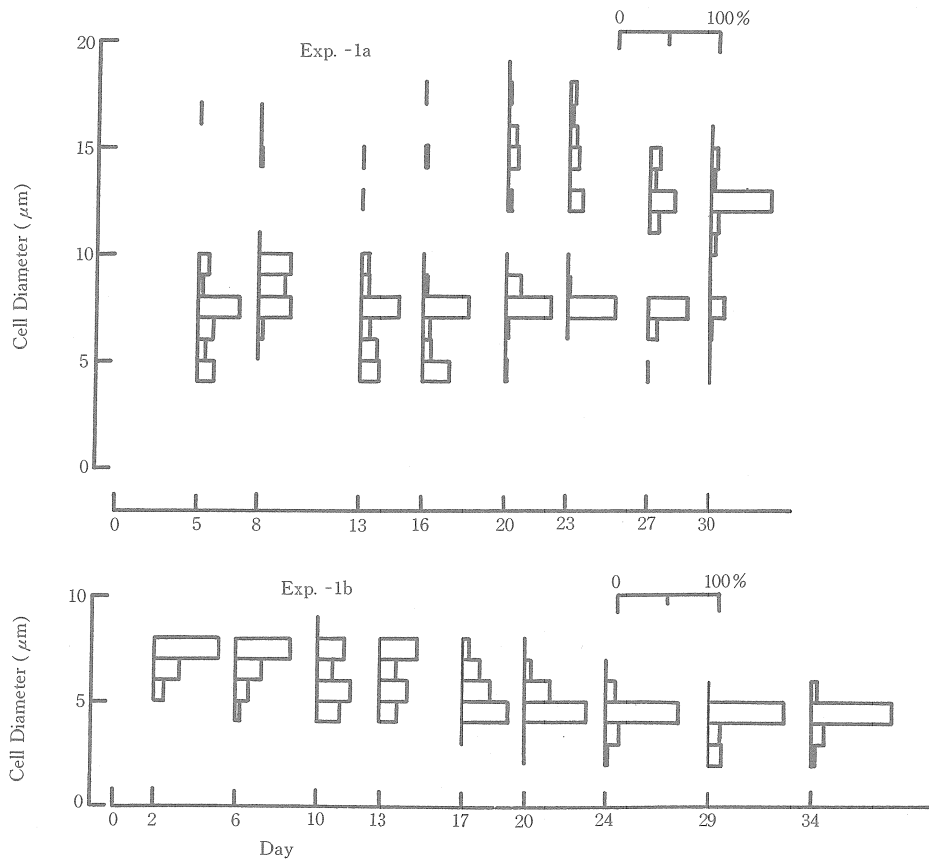


Fig. 26. Changes in relative frequency occurrence of cell diameter of *S. costatum* in Exp. -1.

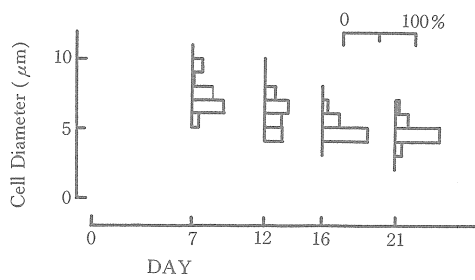


Fig. 27. Changes in relative frequency occurrence of cell diameter of *S. costatum* in Exp. -2.

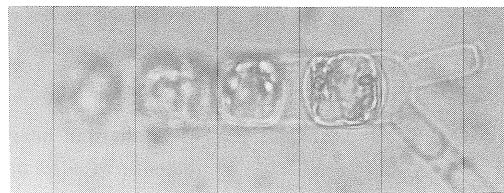


Fig. 28. Post-auxospore cells observed in Exp. -1. Post-auxospore cells : 16.9 μm and mother cell : 6.0 μm in diameter, respectively.

Exp. -1a には大型と小型の2細胞群が同時に存在し、小型細胞群では殻径の縮小がほとんどないが、一方の大型細胞群では20日目の植え継ぎ以降に明瞭な殻径の縮小が始まり、平均殻径は20日目の14.8 μm から30日目の12.3 μm まで縮小した。20日目以降には、新たな大型細胞が観察されなかった。本実験中に大型細胞の割合は、5日目の1.1%から30日目の82.6%までに増加し、大型細胞が小型細胞にほとんど置き換わるまでになった。

一方、Exp. -1b では増大胞子は形成されず、その平均殻径は2日目の6.9 μm から34日目の4.5 μm まで徐々に縮小した。しかし、29日目の植え継ぎ時以降、4 μm から5 μm にモードをもったまま、殻径の縮小はほとんど見られなくなった。この4 μm から5 μm の付近に本種の増殖の最低殻径があることが示唆される。また、Exp.

-2 では平均殻径は7日目の12.1 μm から21日目の9.7 μm まで徐々に縮小した。

以上の3実験の結果を、細胞の分裂回数と平均殻径との関係について Fig. 29 にまとめて示した。この場合、回帰直線の勾配は分裂ごとの平均殻径の縮小率 ($\mu\text{m} \cdot \text{division}^{-1}$) を示し、本実験では0.070 $\mu\text{m} \cdot \text{division}^{-1}$ から0.126 $\mu\text{m} \cdot \text{division}^{-1}$ の範囲にあり、大型の細胞ほど大きい値が得られていた。

5.2 殻径と分裂速度の関係

前述の3実験の植え継ぎ期間中の細胞数の増加より算出した平均細胞分裂速度を Table 10 に示した。これによると1.24 $\text{divisions} \cdot \text{day}^{-1}$ から1.80 $\text{divisions} \cdot \text{day}^{-1}$ の範囲の値が得られ、大型の細胞ほど速い分裂速度を示した。

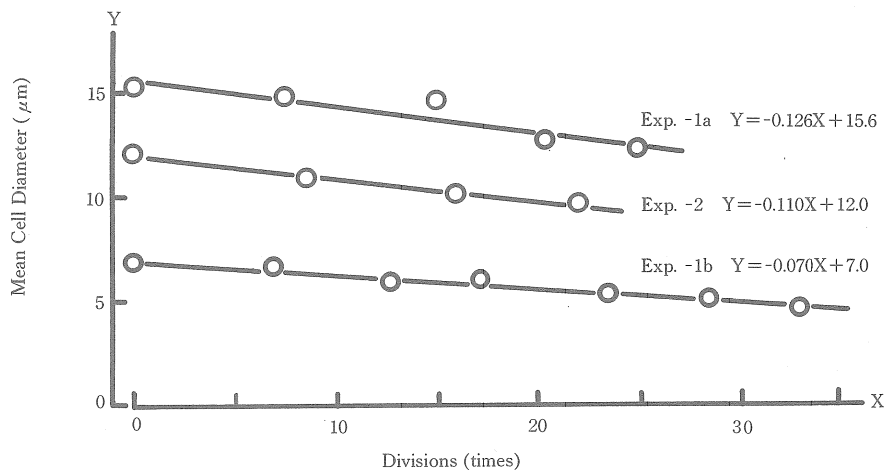


Fig. 29. Relationships between reduction of cell diameter and division of *S. costatum* in three experimental cultures.

Table 10. Mean division rates obtained during the reduction of cell diameter of *S. costatum*

	Mean cell diameter (μm)		Mean division rate ($\text{divisions} \cdot \text{day}^{-1}$)
	start	end	
Exp.-1 (a)	15.3	12.3	1.80
Exp.-2	12.1	9.7	1.59
Exp.-1 (a)	7.1	6.5	1.35
Exp.-1 (b)	6.9	4.6	1.24

Exp. -1 において、増大胞子より形成された低密度の大型細胞が小型細胞に置き換わったことは、大型細胞ほど速い分裂速度をもつことから説明できる。

5.3 殻径変化のシミュレーション

5.3.1 細胞分裂に伴う殻径縮小について

上述の3実験では、殻径が縮小するにつれて、細胞分裂当りの殻径の縮小率と分裂速度が低下した。この結果を条件として用いて、増殖に伴う殻径縮小の経日変化を Fig. 30 に示した。殻径の縮小速度は、18-12 μm では $0.227 \mu\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$ 、12-8 μm では $0.175 \mu\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$ 、また 8-4 μm では $0.087 \mu\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$ と、殻径が小さいほど低下し、図に示すように 4 μm の大きさに達するのに約94日を要した (Fig. 30 A)。分裂当りの殻径の縮小率と分裂速度に変化がなく、大型細胞の殻径縮小率と分裂速度を維持したまま増殖したと仮定すると、4 μm まで小型化するのにわずかに約62日しか要しなかった (Fig. 30 B)。殻径の縮小率の低下と分裂速度の低下が、殻径縮小に相乗的な遅延効果を与えていることが認められる。殻径の縮小率と分裂速度の2つの条件による、殻径縮小の遅れへのそれぞれの影響を評価するため、分裂速度のみが変化した場合 (Fig. 30 C) と、殻径の縮小率のみが変化した場合 (Fig. 30 D) との平均殻径

の縮小の過程を示したが、これら2条件の影響の度合にはほとんど差違がみられなかった。

5.3.2 大型細胞群による小型細胞群の置換について

本項においては、さきに Table 10 に示した殻径と分裂速度との関係から、大型細胞群と小型細胞群の出現割合の時間的経過のシミュレーションを行った。この実験の初期条件として、大型細胞の分裂速度を $1.80 \text{ division}\cdot\text{day}^{-1}$ 、小型細胞のそれを $1.35 \text{ division}\cdot\text{day}^{-1}$ とし、それぞれの出現割合を大型細胞群で 0.01%、小型細胞群で 99.99% と設定した。なお、ここに用いた増殖速度は培養実験で得られた値を、また出現割合については増大胞子の低い出現割合を模倣したものである。

計算の結果、得られた出現割合の推移を Fig. 31 に示した。日数を経るにしたがい、次第に大型細胞群の出現割合は増大し、30日後には50%以上に達し、45日後には95%以上を占め、50日目には小型細胞群の出現割合は0.2%までも低下した。この結果は、分裂速度のわずかな差違にもかかわらず、殻径を回復した低密度の大型細胞群が小型細胞群に、わずか1カ月で置き換わりうることをよく示している。

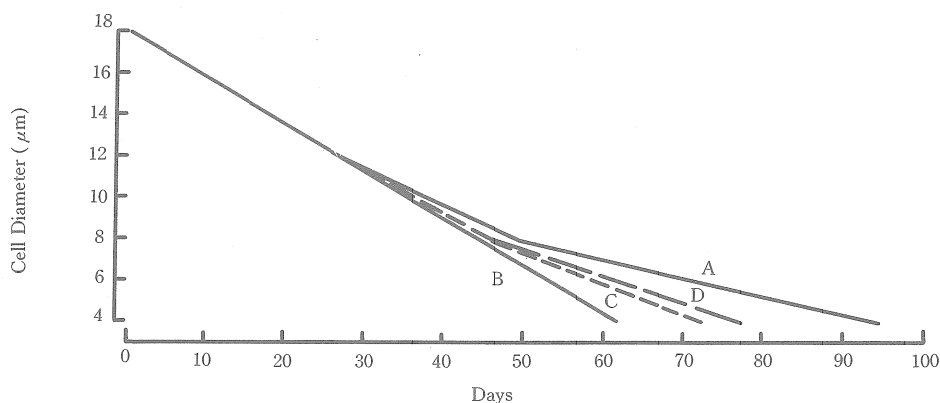


Fig. 30. Mean cell diameter of *S. costatum* with conditional reduction and division rates. A: reduction rate = $0.227 \mu\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$ from 18 μm to 12 μm , $0.175 \mu\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$ from 12 μm to 8 μm , and $0.087 \mu\text{m}\cdot\text{day}^{-1}$ from 8 μm to 4 μm , division rate = $1.80 \text{ divisions}\cdot\text{day}^{-1}$ from 18 μm to 12 μm , $1.59 \text{ divisions}\cdot\text{day}^{-1}$ from 12 μm to 8 μm , and $1.35 \text{ divisions}\cdot\text{day}^{-1}$ from 8 μm to 4 μm , B: with no change in reduction and division rates, C: with only a change in division rate as A, D: with only a change in reduction rate as A.

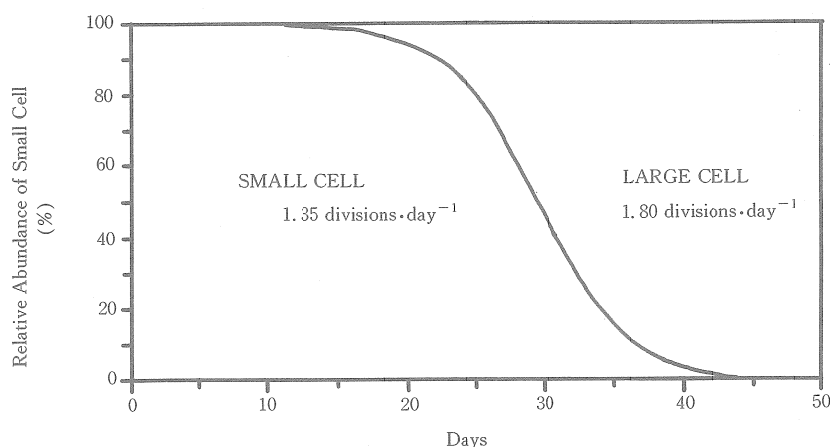


Fig. 31. Change of relative abundance of small and large cells with conditional division rates.

5.4 考察

本研究で得られた殻径と殻径縮小の関係は、小型細胞域で殻径の縮小速度が緩和されることで、*S. costatum* の生活環にも意義は大きいと考えられる。すなわち、Fig. 30 に示したように、細胞分裂を繰り返して post-auxospore 細胞 (18 μm) から増殖下限サイズまで小型化する場合、95日前後の日数を要し、小型域で殻径縮小率と増殖速度が低下しない場合よりも約1カ月間ほど多くの日数を要した。これは函館湾や東京湾で観測された平均殻径の縮小の様子に類似している。

細胞が小型化するにつれての分裂当りの殻径の縮小率の低下は小型の細胞ほど蓋殻や環帯の厚さが減少して、その結果その内側で形成される被殻の小型化が緩和されることによることが容易に推察できる。しかし、今までにこのような研究報告はない。今後、この点に関して細胞の切片標本などで環帯の厚さなどが実測されて検討される必要がある。

本研究における *S. costatum* のバッチ培養の植え継ぎを重ねた実験で、培養初期の大型細胞が、後期の小型化した細胞よりも、増殖速度が速い結果が得られた。植物プランクトンの細胞サイズと増殖速度との関係については、そのほとんどの研究は種間に関するものであり、一般に小型細胞は高い表面：体積比を持つことから、大型種よりも栄養の吸収能に優り、増殖速度がより速いといわれている

(Williams, 1965; Parsons & Takahashi, 1973; Taguchi, 1976; Guillard & Kilham, 1977; Chan, 1978; Malone, 1980; Fogg & Thake, 1987)。しかし、種内の関係については研究例がきわめて少ない。このうち、Durbin (1977) は *Thalassiosira nordenskiöldii* の細胞サイズと増殖速度との間に、負の関係を唯一見いだしている。また、Werner (1971) と Paasche (1973) はそれぞれ *Coscinodiscus asteromphalus* と *S. costatum* の培養実験において細胞サイズが相違しても増殖速度に差違がなかったと報告している。しかしながら、Paasche が調べた *S. costatum* の細胞サイズは 4-6 μm と非常に狭く、実験の設定自体に問題があるようだ。今までに、細胞サイズと増殖速度との間の正の関係について報告がない。珪藻細胞内には、核や液胞をはじめ多種類の細胞質が存在することから、小型化により細胞内容積が縮小し、その結果、細胞の代謝活動が影響を受けて、とくに *S. costatum* のような小型珪藻では、増殖速度が低下しやすくなることは十分に推察できることである。

また、*S. costatum* の大型細胞で増殖速度が速いことは、自然水域での殻径組成の季節変化をよく説明する。すなわち、増大胞子が形成されて大型細胞が出現すると、短期間のうちに小型の細胞が消失することが本研究の函館湾、東京湾、洞海湾、また渥美湾の江草 (1949) や長崎湾の右田 (1969) の報告に見出されるが、これはより速い増殖速度をもつ大型細胞が小型細胞を短期間に細胞数で凌駕することによると考えられる。この大型細胞の卓越化する過程は

Fig. 31 に示した通りである。

また, Durbin や Passche をはじめ多くの研究者が, 珪藻の増殖の最小サイズを指摘している。本実験において 4 μm 付近に *S. costatum* の増殖の最小サイズが認められた (Fig. 26, Exp. -1b 参照)。最小サイズ (4 μm) 付近では, 本種の細胞質容量が小さくなりすぎ, 円滑な生理活動を営みにくくなるため, 枯死したものと推察される。珪藻細胞は極度に小型化すると, 生活機能が衰えて枯死することは一般に認められている (Geitler, 1932, Hostetter & Rutherford, 1976)。

本培養実験開始時の接種株中には, 大型細胞は存在しなかった。また, Exp. -1a の 8 日目以降, post-auxospore 細胞は新たに観察できなかったことより, Exp. -1a の大型細胞は接種直後から 5 日以内に形成された増大胞子に由来するものとみなされる。Davis *et al.* (1973) は, *S. costatum* で有性生殖が起きて, 増大胞子が形成されるまでに, 7 日から 10 日程度を要することを報告しており, 本研究の結果は Davis *et al.* の結果よりも増大胞子形成期間がやや短い。また, post-auxospore 細胞が非常に低い頻度でしか観察されなかったことから, 増大胞子形成率は非常に低かったものと推察される。前章で述べたように, 本邦の諸湾で得られた post-auxospore 細胞のいずれも非常に低い密度で観察されている。

S. costatum の増大胞子は有性生殖によるものと (右田, 1967a), 無性生殖によるものがある (Gallagher, 1983)。そのいずれにおいても小型細胞の存在と好適な物理化学的環境が必要条件と考えられる。しかしながら, Exp. -1a と同じクローン株を用い同一条件に設定した Exp. -1b では増大胞子形成がなかったことはこれらのほかに重要な条件が存在することを示唆している。

6 総合考察

6.1 季節的消長について

Smayda (1980) は, 植物プランクトンの季節的消長には自家的 (Autogenic) と他家の (Allogenic) な 2 つの影響要因があると指摘している。自家的要因には, 生活環, 栄養物質の吸収能, 他感作用物質および動物プランクトンなどによる摂食があり, 一方他家的要因には, 塩分, 水温, 光, 水塊の動きや人為的物質が含まれる。珪藻プランクトンの季節的消長に関しては, 他家的要因について多くの研究が行われている。季節的消長に関する自家的要因の生活

環の観点からの研究は, 珪藻プランクトンの場合には, とくに休眠胞子に関するものが多いが (Hargraves & French, 1983 および Garrison, 1984 を参照), 増大胞子に関するものは少ない。本研究で扱った *S. costatum* についても, また *S. tropicum* についても, 増大胞子に関する生活環の観点からの季節的消長の研究は今までにない。

S. tropicum は日本沿岸の各水域とも出現期間は短いが, 増大胞子の形成は出現期間のはじめに観察され, 大型群集で出現し始めた。その後, 栄養細胞の増殖により群集は小型化していくが, *S. tropicum* は 10°C 近くまで水温が低下する 12 月頃には消失した。一方, *S. costatum* は, 20°C 前後の水温期に, 増大胞子を形成し, 冬期に消失することなく増殖を続け, 翌年に増大胞子を形成して群集が大型化するまで 1 年中出現し続けるという点で *S. tropicum* とは違った生活環と季節的消長を示した。栄養細胞の増殖の下限水温は, *S. costatum* で 0°C 前後 (Smayda, 1973), *S. tropicum* で 13°C 前後 (Hulburt & Guillard, 1968; Guillard *et al.*, 1974) であり, 上記の両種間の季節的消長は, 栄養細胞の増殖下限水温の相違に大きく影響されていると考えられる。しかし, 大西洋西岸域では, *S. tropicum* のこのような季節的な消長についての報告はいままでない。

S. tropicum の冬から夏にかけての永い消失期の成育形態については, 海底上での休眠が最も推察しやすいが, 洞海湾付近の海底泥を培養しても, *S. tropicum* の栄養細胞の増殖を観察することはできなかった。本邦における *S. tropicum* の出現は対馬海流による搬入によることも, 本研究の結果から推察される。しかし, *S. tropicum* と対馬海流との関係について本研究では直接的証拠が得られておらず, 今後の研究に期待される。

S. costatum では, 冬と夏に年間二度の細胞密度の極大をもつ, いわゆる "Bimodal Occurrence" が多くの水域で報告されている (Conover, 1956; Smayda, 1958a; Braarud, 1962, Staker & Bruno, 1978; Smayda, 1980)。また, 本邦各地では本種は特に夏から秋の期間に多量に出現するといわれている (小久保・鈴木, 1940; Nakahara, 1978)。一般に, 冬期の優先的出現は動物プランクトンの摂食からの解放も大きな要因として挙げられるが (Martin, 1965), 本種の速い増殖速度が夏と冬の両期の優先的出現に大きく関与しているといわれている (Curl & McLeod, 1961; Jitts *et al.*, 1964; Jørgensen, 1968; Smayda, 1973)。*S. costatum* のブルームの初期は大型細胞より構成されており (Braarud, 1962, 本研究の 7 月の函館港および東京湾での 1, 2 月と 7 月など), この大型細胞の速い増殖速度が, "Bimodal

Occurrence”の重要な要因と考えられる。一方、本種は4、5月に低い出現密度を示す傾向にあり、これは小久保・鈴木(1940)の以下の記述によく表現されている。すなわち、本種の季節変化を見るに、各地を通じて本種は春期に比較的少なく、特に注目すべきは、他のプランクトン珪藻では遅くとも、5月末までにはmaximumが表れるのであるが、本種では5月以前には比較的少なく、いづれの地点でもmaximumは6月以降10月までの間に表れ、……(以下省略)。これはこの時期の群集が遅い増殖速度をもつ小型細胞からなることによると考えられる。

6.2 地理的分布について

S. tropicum がもっとも多量に出現した洞海湾では、冬期の最低水温は10℃前後にまで低下する。大西洋では、本種は冬期の水温が10℃以下に低下する北米のハッテラス岬以北には出現しないといわれている(Hulburt & Guillard, 1968)。この大西洋西岸域における分布を、そのまま本邦沿岸海域に当てはめれば、洞海湾などの九州北部水域は、本種の分布北限域に位置することになる。本邦の多くの沿岸海域には、暖流の黒潮とそれから派生した対馬海流が直接または間接的に影響している。本邦近海には“熱帯系珪藻”の数種が出現し、これらの分布は黒潮と強く関連するといわれている(根来, 1987)。*S. tropicum* の出現期間の夏から秋にかけてはこれら暖流の勢力が強まる時期と一致し、本種の分布に暖流が大きく影響していることが考えられる。

大西洋熱帯海域のカリブ海やメキシコ湾を中心とした*S. tropicum* の分布(Hulburt & Guillard, 1968)から判断して、本邦沿岸に出現する*S. tropicum* は太平洋熱帯海域付近に分布の中心をもつ暖海種であると推察される。*S. tropicum* の増殖可能な水温域が10℃以上にあることは、本推察を支持するものである。太平洋熱帯海域においての*S. tropicum* の分布については今後の研究が期待される。

本研究で、*S. costatum* の増大胞子形成は15℃から30℃の水温期に起きており(Table 9参照)、これは室内培養実験の結果(右田, 1967a)とほぼ一致している。夏期の北半球における、10℃の等温線と北極海付近での*S. costatum* の出現記録をFig. 32に示した。*S. costatum* の出現記録が無い海域は10℃の等温線以北に限られているが、10℃の等温線以北にも出現の報告がある。しかしながら、そのいづれの出現海域も、オホーツク海南部(Kawarada, 1960)、東部アリューシャン列島海域(Buley, 1929; Cupp, 1937; Karohji, 1959)、北極海のピュフオート海沿岸域(Johnson

& Brinton, 1963; Horner, 1984)、およびグリーンランド西海岸(Bigelow, 1926; The Oceanographic Laboratory, 1973)など、暖流水が直接的または間接的に流入する海域であり、*S. costatum* はこれらの海域に、海流により搬入されたと推察される。本種の栄養細胞は0℃付近でも増殖できるので(Smayda, 1973)、この搬入された群集は、ある程度の期間は低水温で増殖して生育するが、増大胞子を形成できず、枯死する他生群集と推察される。

S. costatum は南極海からはいままでも全く報告されていない(Curl, 1959)。これは、南極の表層水が大陸の融氷水と深層からの湧昇水に起源し、暖流系の海流がほとんど侵入しないことが大きく影響していると推察される(Sverdrup *et al.*, 1942)。

以上のことから*S. costatum* の地理分布の北限と南限は、増大胞子形成の下限水温に強く影響されていると考えることができる。植物プランクトンの地理分布が栄養細胞の水温耐性と深く関係していることについては多くの研究があり(Smayda, 1958a; Braarud, 1962; Hasle, 1976)、Smayda(1958a)は北太平洋における*Thalassiosira hyalina* の分布南限について、水温との関係から温度障壁(Thermal Barrier)を提示している。しかし、増大胞子形成という生活環の一つの短いステージの至適水温に制限されていることについては今までに報告がなく、本研究が最初である。

7 摘 要

1. 日本沿岸において、*S. costatum* と *S. tropicum* の増大胞子形成が、また培養実験において *S. tropicum* の増大胞子が初めて観察された。しかし、そのいづれでも出現頻度は極めて低かった。
2. 東京湾において、殻径が10-13 μm の *S. costatum* の小型の post-auxospore 細胞が観察された。これは、その大きさにおいて似ていることから、Gallagher (1983) が培養実験で観察した、無性的な増大胞子形成が起きていることが示唆される。
3. 有明海では1988年9月に、精子が付着した *S. costatum* と *S. tropicum* の栄養細胞が観察された。これは、*Skelenema* 属の自然水域における有性生殖についての最初の観察である。
4. 函館湾において、*S. costatum* は7月の殻径回復時に湾奥の港内で最も多量に分布し、かつ殻径の回復が港内付近から起きたことから、分布の中心を港内付近に持つ自生群集が存在することが推察された。

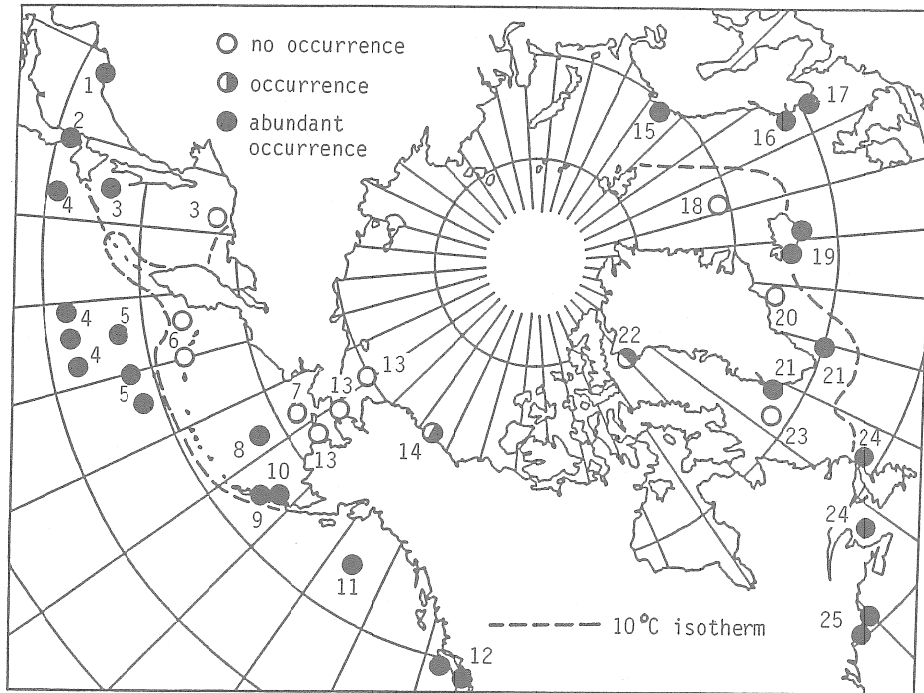


Fig. 32. Distribution of *S. costatum* in the Arctic Ocean and the adjacent seas. Dashed line showing the surface isotherm of 10°C in summer. 1 : Amur Bay, Sea of Japan (Konovalova, 1972), 2 : Hakodate Bay (this study), 3 : Sea of Okhotsk (Kawarada, 1960), 4 : northwestern North Pacific Ocean (Kurohji, 1959), 5 : western Aleutian waters-1 (Takano, 1959), 6 : western Aleutian waters-2 (Tsuruta, 1963), 7 and 8 : Bering Sea (Tsuruta, 1963, Motoda & Minoda, 1974), 9 and 10 : eastern Aleutian waters (Buley, 1929, Cupp, 1937, and Kurohji, 1959), 11 and 12 : Alaska Bay and neighboring waters (Allen, 1927, Gran & Angst, 1931, Allen, 1929), 13 : Bering Strait and Chukchi Sea (Saito & Taniguchi, 1978), 14 : western Beaufort Sea (Johnson & Brinton, 1963, Horner, 1984), 15 : north Norwegian coastal waters (Gaarder, 1938), 16 and 17 : south Norwegian coastal waters (Braarud, 1962), 18 : Norwegian Sea (Smayda, 1958b), 19 : south coastal waters of Iceland (The Oceanographic Laboratory, 1973), 20 : east coastal waters of Greenland (Braarud, 1935), 21 : south coastal waters of Greenland (The Oceanographic Laboratory, 1973), 22 : northwestern coastal waters of Greenland (Bigelow, 1926), 23 : Labrador Sea (Holmes, 1956), 24 : east off New Foundland and Gulf of Maine (Bigelow, 1926), 25 : Narragansett Bay and Long Island Sound (Conover, 1956, Riley 1957, Smayda, 1980).

5. 函館湾において11月に*S. tropicum*は、まず湾外の調査域に低密度ながら大型の細胞で分布し、その後湾奥に出現した。湾内の水温と塩分の水平分布から、湾奥の調査域まで、津軽暖流水の影響がおよんでいることが明らかであった。よって本種は津軽暖流により函館湾内に搬入されたと推察される。
6. 洞海湾では、*S. tropicum*の大型細胞が9月と10月にまず湾外域に出現し、その後湾内に高密度に分布したことから、本種は函館湾同様に洞海湾でも湾外に起源し、その後湾内に搬入されて高密度に繁殖したものと推察された。よって、函館湾と洞海湾での出現状況と本邦諸湾での分布から、本種の分布は対馬海流に強く関係していると考えられる。
7. *S. tropicum*は富栄養化が著しい洞海湾において最も高密度(3,320 cells·ml⁻¹)に出現した。このことより、*S. tropicum*は、*S. costatum*と同様に、富栄養的出現傾向を持つものと考えられる。
8. 有明海と洞海湾において、水温が10℃付近に低下すると、*S. tropicum*は次第に細胞密度を減じ、消失した。他の海域においても*S. tropicum*は10℃以下では出現しなかった。これは北大西洋西岸域での*S. tropicum*の分布北限について、冬期の水温が10℃以下に低下する合衆国のハッテラス岬以北には出現しないというHulburt & Guillard (1968)の記述とは微妙に相違している。すなわち、本研究では10℃の水温は季節的消失に関係し、一方Hulburt & Guillardは分布北限に影響するとしている。
9. 本邦諸湾の4海域(函館湾、東京湾、洞海湾および有明海)においてスケルトネマ群集は、年間に二度殻径を回復する殻径組成の明瞭な季節変化を示した。一度目の殻径の回復は5月から7月の期間に、二度目の回復は9月から11月の期間に起き、南の海域ほどその時期は早い傾向にあった。
10. 本邦沿岸において、増大胞子形成につづいて*S. costatum*と*S. tropicum*の群集の殻径回復が観察された。このことは、スケルトネマ群集の殻径の季節変化がその生活環の反映であり、殻径の季節変化が栄養細胞の増殖に伴う殻径の縮小と、増大胞子形成による回復によることを強く支持するものである。
11. スケルトネマ群集の年間で1回目の殻径回復は*S. costatum*によるもので、2回目の回復は*S. costatum*と*S. tropicum*の両種によるものであった。
12. 殻径の回復は20℃前後の水温域で起きることが観察された。しかし、殻径の季節変化とそのほかの環境要因との明瞭な関係は得られなかった。
13. *S. costatum*の細胞分裂に伴う殻径の縮小率は、殻径が小さいほど低い値が得られた。すなわち、12 μm以上の大型細胞では0.126 μm·division⁻¹であり、8 μm以下の小型細胞では0.070 μm·division⁻¹であった。また、分裂速度も殻径が縮小するにつれて低下し、12 μm以上では1.80 divisions·day⁻¹であるのに、8 μm以下では1.24 divisions·day⁻¹を示した。
14. 殻径の季節変化の観察結果より、細胞殻径が回復して、つぎに増大胞子を形成し殻径が回復するまで1年を要すると考えられる。殻径が18 μmの大型細胞が、1.80 divisions·day⁻¹の分裂速度と0.126 μm·division⁻¹の殻径縮小率では4 μmにまで小型化するのにわずか62日しか要しない。しかし、分裂速度が殻径8-12 μmで1.58、8 μm以下で1.24、また殻径の縮小率が8-12 μmで0.11、8 μm以下で0.07とすると、4 μmまで縮小するのに約94日を要した。以上のシミュレーションより小型化するにつれての分裂速度と殻径縮小率の低下は殻径の小型化を遅らすことに有効に作用していることが推察される。しかし、この殻径縮小率と分裂速度の低下で算出される生育日数は半年以下である。
15. 大型細胞の出現期には小型細胞が非常に短期間に消失した。大型細胞と小型細胞の出現割合の推移を数値モデルによるシミュレーションで、その初期値を大型細胞の増殖速度を1.80 divisions·day⁻¹、その出現割合を0.01%、小型細胞の増殖速度を1.35 divisions·day⁻¹、出現割合を99.99%とした場合、50日で大型細胞は99.8%の出現割合を示して優占するまでになった。すなわち、このことは自然水域や培養実験で得られた大型細胞により短期間の小型細胞の置換をその増殖速度の差より説明するものである。また、このことは大型の細胞が生残しやすいことを示すものであり、殻径と殻径縮小率より得られた上述の約3カ月以下の生育日数を延長する効果があると考えられる。
16. 本邦沿岸での*S. tropicum*の出現状況から本邦近海が本種の分布北限域と考えられるとともに、本種の西部熱帯太平洋での分布の可能性が示唆された。
17. 北極海を中心とした海域での*S. costatum*の出現記録をまとめると、夏の表層水温の10℃の等温線以北では本種の出現記録は少ない。10℃以下の低水温では*S. costatum*は増大胞子を形成することが出来ず、そのために分布しないものと考えられる。また、10℃の等温線以北で出現した海域のいずれも暖流の影響が強いところで海流

により搬入したものと考えられる。

8 謝 辞

本研究を纏めるにあたり、北海道大学水産学部箕田嵩教授より終始でいねいなご指導を頂き、貴重なご批判を賜りました。ここに記して厚く謝意を表します。また、北海道大学水産学部藪熙教授ならびに米田義昭教授には数々の適切なご助言を頂きました。ここに記して深謝の意を表します。元北海道大学水産学部教授川村輝良教授からは、同大学大学院博士課程で研究を始めるにあたり多大な励ましを頂いたこと今も感謝の念に変わりありません。元広島大学水畜産学部藤山虎也教授および岩崎英雄助教授からは、北海道大学の博士課程を選択するにあたり貴重なご指導と、本研究を続けていくうえで励ましを頂きました。誠に有難うございました。水産大学校増殖学科武居薫教授からは水産大学校の卒業論文でプランクトンの研究を始めるご指導を頂き、これが本研究に取り組みきっかけとなったこと、また終始親身な励ましを頂きましたこと誠に有難うございました。

本研究の研究試料は、北海道大学水産学部調査船うしお丸元船長森田省二氏および乗組員の方々、同大学水産学部志賀直信助手はじめ浮遊生物学講座の皆さん、神奈川県薬剤師会公害衛生試験所の一ノ瀬安正氏、北九州市環境衛生研究所山田真知子氏、福岡県福岡水産試験場本田清一郎氏、および瀬下関化学分析センターの小早川春夫氏らのご協力によったものである。ここに記して謝意を表します。

9. 引用文献

- 相川 廣秋 1942. 海洋浮遊生物学. 水産社, 東京, 272pp.
- Allen, W. E. 1927. Surface catches of marine diatoms and dinoflagellates made by U.S.S. Pioneer in Alaskan waters in 1923. *Bull. Scripps Inst. Oceanography*, Tech. Series., 1: 39-48.
- Allen, W. E. 1929. Surface catches of marine diatoms and dinoflagellates made by U.S.S. "Pioneer" in Alaskan waters in 1924. *Ibid.*, 2: 139-153.
- Allen, W. E. & Cupp, E. E. 1935. Plankton diatoms of the Java Sea. *Ann. Jard. Bot. Buitenz.*, 44: 101-174.
- Barlow, J. P. & Monteiro, J. D. C. 1979. Selective grazing by zooplankton populations in Southampton water. *Mar. Biol.*, 53: 335-344.
- Bellingier, E. G. 1977. Seasonal size changes in certain diatoms and their possible significance. *Br. phycol. J.*, 12: 233-239.
- Bigelow, H. B. 1926. Phytoplankton of the offshore water of the Gulf of Maine. *Bull. Bureau Fish.*, 40: 1-509.
- Blasco, D. 1971. Composition and distribution of phytoplankton in the region of upwelling off the coast of Peru. *Inv. Pesq.*, 35: 61-112.
- Braarud, T. 1935. The 1st Expedition to the Denmark Strait 1929. II. The phytoplankton and its conditions of growth. *Norske Vidensk. Akad. Hvalråd. Skr.*, 10: 173pp.
- Braarud, T. 1962. Species distribution in marine phytoplankton. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 20th Anniversary Vol.: 628-649.
- Buley, H. M. 1929. Quantitative studies on inshore diatoms and dinoflagellates of the California coast in 1925. *Bull. Scripps Inst. Oceanography*, Tech. Series, 2: 181-187.
- Chan, A. T. 1978. Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. I. Growth under continuous light. *J. Phycol.*, 14: 396-402.
- 千葉 卓夫・鶴田 新生 1955. スンダ列島西岸海域のプランクトンに就いて。農水講研報, 4: 83-94.
- Cleve, P. T. 1873. Examination of diatoms found on the surface of the Sea of Java. *Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar*, 1: -13.
- Cleve, P. T. 1900. Notes on some Atlantic plankton-organisms. *Ibid.*, 34: 1-22.
- Conover, S. A. M. 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. IV. Phytoplankton. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 15: 62-112.
- Cupp, E. E. 1937. Seasonal distribution and occurrence of marine diatoms and dinoflagellates at Scotch Cap, Alaska. *Bull. Scripps Inst. Oceanography*, Tech. Series., 4: 71-100.
- Cupp, E. E. 1943. Marine plankton diatoms of the west coast of North America. *Ibid.*, 5: 1-237.
- Curl, H., Jr. 1959. The phytoplankton of Apalachee Bay and the northeastern Gulf of Mexico. *Publ. Inst. Mar.*

- Sci.*, **6**: 277-311.
- Curl, H., Jr. & McLeod, G. C. 1961. The physiological ecology of a marine diatom *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. *J. Mar. Res.*, **19**: 70-88.
- Davis, C. O., Harrison, P. J. & Dugdale, R. C. 1973. Continuous culture of marine diatoms under silicate limitation. I. Synchronized life cycle of *Skeletonema costatum*. *J. Phycol.*, **9**: 175-180.
- Drebes, G. 1966. On the life history of the marine plankton diatom *Stephanopyxis palmeriana*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **13**: 101-114.
- Drebes, G. 1974. Marines Phytoplankton, Eine Auswahl der Helgoländer Planktonalgen (Diatomeen, Peridinieen). Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 186pp.
- Drebes, G. 1977. Sexuality. In "The Biology of Diatom", ed. Werner, D., pp. 250-283. Blackwell, Oxford.
- Durbin, E. G. 1977. Studies on the autecology of the marine diatom *Thalassiosira nordenskiöldii*. *J. Phycol.*, **13**: 150-155.
- 江草 周三 1949. 浮游珪藻の大きさの変化と其の生態学的意義に関する若干の考察. 日水誌, **15**: 332-336.
- 江草 周三 1957. 浮游珪藻 *Rhizosolenia setigera* の大きさの季節変化. 水産学集成, 末廣恭雄他 (編): pp. 393-405. 東京大学出版会, 東京.
- Fogg, G. E. & Thake, B. 1987. Algal Cultures and Phytoplankton Ecology. 3rd edition, The Univ. of Wisconsin, London, 269pp.
- French, F. 1980. Diatom resting spores: a comparison of occurrence in the life cycles of *Chaetoceros diadaema* (Ehr.) Gran and *Leptocylindrus danicus* Cleve. *J. Phycol.*, **16** (Suppl. Abst.): 11.
- Fryxell, G. A. 1976. The position of the labiate process in the diatom genus *Skeletonema*. *Br. Phycol. J.*, **11**: 93-99.
- Gaarder, K. R. 1938. Phytoplankton studies from the Tromsø district 1930-31. *Tromsø Museums Aarsh.*, **55**: 1-160.
- Gallagher, J. C. 1983. Cell enlargement in *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.*, **19**: 539-542.
- Garrison, D. L. 1984. Planktonic diatoms. In "Marine Plankton Life Cycle Strategies", eds. Steidinger, K. A. & Walker, L. M., pp. 1-17. CRC, Boca Raton.
- Geitler, L. 1932. Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen). *Arch. Protistenk.*, **78**: 1-226.
- Geitler, L. 1957. Die sexuelle Fortpflanzung der pennaten Diatomeen. *Biol. Rev.*, **32**: 261-291.
- Gran, H. H. & Angst, E. C. 1931. Plankton diatoms of Puget Sound. *Biol. Sta., Univ. Wash.*, **7**: 417-519.
- Greville, R. K. 1866. Description of new and rare diatoms. XVII-XX. *Trans. Microsc. Soc.*, **14**: 77-86.
- Gross, F. 1937. The life history of some marine plankton diatoms. *Phil Trans. R. Soc. London*, **228B**: 1-47.
- Guillard, R. R. L. & Ryther, J. H. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt, and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *Can. J. Microbiol.*, **8**: 229-239.
- Guillard, R. R. L., Kilham, P. & Jackson, T. A. 1973. Kinetics of silicon-limited growth in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* Hasle & Heimal (= *Cyclotella nana* Hustedt). *J. Phycol.*, **9**: 233-237.
- Guillard, R. R. L., Carpenter, E. J. & Reimann, B. E. F. 1974. *Skeletonema menzellii* sp. nov., a new diatom from the western Atlantic Ocean. *Phycologia*, **13**: 131-138.
- Guillard, R. R. L. & Kilham, P. 1977. The ecology of marine plankton diatoms. In "The Biology of Diatoms", ed. Werner, D., pp. 372-469. Blackwell, Oxford.
- Haines, K. C. & Guillard, R. R. L. 1974. Growth of vitamin B₁₂-requiring marine diatoms in mixed laboratory cultures with vitamin B₁₂-producing marine bacteria. *J. Phycol.*, **10**: 245-252.
- Hargraves, P. E. & French, F. W. 1983. Diatom resting spores: significance and strategies. In "Survival Strategies of the Algae", ed. Fryxell, G. A., pp. 49-68. Cambridge Univ., Cambridge.
- Harris, G. P. 1986. Phytoplankton Ecology: Structure, Function and Fluctuation. Chapman & Hall, London, 384pp.
- Hasle, G. R. 1972. The distribution of *Nitzschia seriata* Cleve and allied species. *Nova Hedwigia*, Beiheft, **39**: 171-190.
- Hasle, G. R. 1973. Morphology and taxonomy of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *Norw. J. Bot.*, **20**: 109-137.
- Hasle, G. R. 1976. The biogeography of some marine

- planktonic diatoms. *Deep Sea Res.*, **23**: 319-338.
- 平野 禮次郎 1952. 本邦産主要フジツボ類の査定について. 日本海洋学会誌, **8**: 139-143.
- Hofker, J. 1928. Die Teilung, Mikrosporen und Auxosporenbildung von *Coscinodiscus biconicus* v. Breemen. *Annls. Protist.*, **1**: 167-194.
- Holmes, R. W. 1956. The annual cycle of phytoplankton in the Labrador Sea, 1950-51. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, **16**: 3-74.
- Horner, R. 1984. Phytoplankton abundance, chlorophyll a, and primary productivity in the western Beaufort Sea. In "The Alaskan Beaufort Sea: Ecosystem and Environments", eds. Barnes, P. W. et al., pp 295-310. Academic, New York.
- Hostetter, H. P. & Rutherford, K. D. 1976. Polymorphism of the diatom *Pinnularia brebissonii* in culture and a field collection. *J. Phycol.*, **12**: 140-146.
- Hudinaga, M. 1942. Reproduction, development and rearing of *Penaeus japonicus* Bate. *Jap. J. Zool.*, **10**: 305-394.
- 藤永 元作・笠原 晃 1942. タテジマフジツボの飼育と変態. 動物学雑誌, **54**: 108-118.
- Hulburt, E. M. & Guillard, R. R. L. 1968. The relationship of the distribution of the diatom *Skeletonema tropicum* to temperature. *Ecology*, **49**: 337-339.
- 飯塚 昭二 1985. 最近のわが国沿岸内湾域における植物プランクトンの出現状況(1)—海域の最高出現細胞に関するアンケートまとめ—. 日本プランクトン学会報, **32**: 67-72.
- 飯塚 昭二 1987. 赤潮の生態学的諸問題, 群成長・生物間関係・行動生態. 赤潮の科学, 岡市友利(編): pp. 91-123. 恒星社厚生閣, 東京.
- Iyengar, M. O. P. & Subrahmanyam, R. 1944. On reduction division and auxospore formation in *Cyclotella meneghiniana*. *J. Indian Bot. Soc.*, **23**: 125-152.
- Jensen, A. & Sakshaug, E. 1970. Producer-consumer relationships in the sea. II. Correlation between *Mytilus* pigmentation and the density and composition of phytoplanktonic populations in inshore waters. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **5**: 246-253.
- Jitts, H. R., McAllister, C. D., Stephensen, K. & Strickland, J. D. H. 1964. The cell division rates of some marine phytoplankters as a function of light and temperature. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **21**: 139-157.
- Johnson, M. W. & Brinton, E. 1963. Biological species, water-masses and currents. In "The Sea, vol. 2", ed. Hill, M. N., pp. 381-414. Wiley Interscience, New York.
- Jørgensen, E. G. 1968. The adaptation of plankton algae. II. Aspects of the temperature adaptation of *Skeletonema costatum*. *Physiol. Plant.*, **21**: 423-427.
- 神庭 恵・結城 勝久 1980. 緬甸沿岸のプランクトン. 東海大海洋研資料, **2**: 89-146.
- Karohji, K. 1959. Report from the Oshoro Maru on oceanographic and biological investigations in the Bering Sea and northern North Pacific in the summer of 1955. VI. Diatom associations as observed by underway samplings. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **9**: 259-267.
- Karsten, G. 1897. Die Formänderungen von *Skeletonema costatum* (Grev.) Grun. und ihre Abhängigkeit von äusseren Faktoren. *Wiss. Meeresunters.*, **3**: 7-14.
- Kawarada, Y. 1960. A contribution of microplankton observations to the hydrography of the northern North Pacific and adjacent seas. III. Plankton diatoms of the western Okhotsk Sea in the period from June to August 1957. *Mem. Kobe Mar. Obs.*, **14**: 1-7.
- 小久保 清治・鈴木 朝得 1940. プランクトン時報 No. 15. 文部省学術研究会議, pp. 121-154.
- Konovalova, G. V. 1972. Seasonal characteristics of phytoplankton in Amur Bay, Sea of Japan. *Oceanology*, **12**: 123-128.
- Lewis, W. M., Jr. 1984. The diatom sex clock and its evolutionary significance. *Am. Nat.*, **123**: 73-80.
- MacDonald, J. D. 1869. On the structure of the diatomaceous frustule, and its genetic cycle. *Ann. & Mag. N. Hist.*, Ser. 4, **3**: 1-8.
- Malone, T. C. 1980. Algal size. In "The Physiological Ecology of Phytoplankton", ed. Morris, I., pp. 433-463. Blackwell, Oxford.
- Mann, D. G. 1988. Why didn't Lund see sex in *Asterionella*? A discussion of the diatom life cycle in nature. In "Algae and the Aquatic Environment", ed. Round, F. E., pp. 384-412. Biopress, Bristol.
- Martin, J. H. 1965. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. *Limnol. Oceanogr.*, **10**:

- 185-191.
- 丸茂 隆三・佐野 昭・村野 正昭 1974. 東京湾の珪藻プランクトン群集の遷移-続. うみ, **12**: 145-156.
- 松江 吉行 1936. 浮遊珪藻 *Skeletonema costatum* (Grev.) Grun. の季節に依る形態変化. 海と空, **16**: 9-230.
- 右田 清治 1967a. *Skeletonema costatum* の有性生殖について. 日水誌, **33**: 392-398.
- 右田 清治 1967b. 中心目珪藻2種の有性生殖とその生態. 日本プランクトン研連報, **14**: 13-22.
- 右田 清治 1969. 珪藻 *Skeletonema costatum* と *Melosira moniliformis* の大きさの季節的变化. 長大水研報, **27**: 9-17.
- 水野 真 1984. 海産樹枝状群体珪藻 *Berkeleya rutilans* の季節的消長と大きさの変化. 藻類, **32**: 262-268.
- Mizuno, M. & Okuda, K. 1985. Seasonal change in the distribution of cell size of *Cocconeis scutellum* v. *ornata* (Bacillariophyceae) in relation to growth and sexual reproduction. *J. Phycol.*, **21**: 547-553.
- Motoda, S. & Minoda, T. 1974. Plankton of the Bering Sea. In "Oceanography of the Bering Sea", eds. Hood, D. W. & Kelley, E. J., pp. 207-241. Univ. of Alaska, Fairbanks.
- Nakahara, H. 1978. Studies on phytoplankton in Maizuru Bay. I. Seasonal variation and vertical microdistribution. *Mem. Coll. Agri. Kyoto Univ.*, **112**: 49-82.
- 中原 紘之 1986. 藻類の生活史と生態. 藻類の生態 秋山 勝他 (編): pp. 534-592. 内田老鶴圃, 東京.
- 根来 健一郎 1987. 日本における南方熱帯系の珪藻. *Acta Phytotax. Geobot.*, **38**: 7-15.
- 日本海洋学会 (編) 1979. 物理調査, 水温と塩分. 海洋環境調査法: pp 74-101. 恒星社厚生閣, 東京.
- 小川 カオル 1990. 手賀沼に出現するタラシオシーラ科の浮遊珪藻. 珪藻学会誌, **5** (学会創立10周年記念号): 59-68.
- Paasche, E. 1973. The influence of cell size on growth rate, silica content, and some other properties of four marine diatom species. *Norw. J. Bot.*, **20**: 197-204.
- Parsons, T. R. & Takahashi, M. 1973. Environmental control of phytoplankton cell size. *Limnol. Oceanogr.*, **18**: 511-515.
- Persidsky, B. M. 1929. The Development of Auxospores in the Group of the Centricae (Bacillariaceae). published by the author, Moscow, p. 16.
- Pfitzer, E. 1871. Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomeen). *Botan. Abhandl.*, hrsg. von Hanstein, J., **2**: 1-189.
- Rao, V. N. R. & Desikachary, T. V. 1970. MacDonald-Pfitzer hypothesis and cell size in diatoms. *Nova Hedwigia*, **31**: 485-493.
- Raymont, J. E. G. 1980. Plankton and Productivity in the Ocean, Volume-1. Phytoplankton. Pergamon, Oxford, 489pp.
- Reynolds, C. S. 1984. The Ecology of Freshwater phytoplankton-1. Freshwater Phytoplankton-Ecology. Cambridge Univ., Cambridge, 384pp.
- Riley, G. A. 1957. Phytoplankton of the north central Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **2**: 252-270.
- Round, F. E. 1972. The problem of reduction of cell size during diatom cell division. *Nova Hedwigia*, **23**: 291-303.
- Round, F. E., Crawford, R. M. & Mann, D. G. 1990. The Diatoms. Cambridge Univ., Cambridge, 747pp.
- Saito, K. & Taniguchi, A. 1978. Phytoplankton communities in the Bering Sea and adjacent seas. II. Spring and summer communities in seasonally ice-covered areas. *Astarte*, **11**: 27-35.
- Schmidt, P. 1927. Weiteres über die Fortpflanzung der Diatomee *Biddulphia sinensis*, etc. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **18**: 400-414.
- Schütt, F. 1886. Auxosporenbildung von *Rhizosolenia alata*. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **4**: 8-14.
- Schütt, F. 1893. Wechselbeziehungen zwischen Morphologie, Biologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik der Diatomeen. *Ibid.*, **11**: 563-571.
- Smayda, T. J. 1958a. Biogeographical studies of marine phytoplankton. *Oikos*, **9**: 158-191.
- Smayda, T. J. 1958b. Phytoplankton studies around Jan Mayen, March-April 1955. *Nytt Mag. Bot.*, **6**: 75-96.
- Smayda, T. J. 1963. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. I. Results of the regional phytoplankton surveys during July and November, 1957 and March, 1958. *Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.*, **7**: 191-253.
- Smayda, T. J. 1973. The growth of *Skeletonema costatum*

- during a winter-spring bloom in Narragansett Bay, Rhode Island. *Norw. J. Bot.*, **20**: 219-247.
- Smayda, T. J. 1980. Phytoplankton species succession. In "The Physiological Ecology of Phytoplankton", ed. Morris, I., pp. 493-570. Blackwell, Oxford.
- Staker, R. D. & Bruno, S. F. 1978. An annual phytoplankton study in coastal waters off eastern Long Island (Block Island Sound). *Bot. Mar.*, **11**: 439-449.
- Stewart, W. D. P. (ed.) 1974. Algal Physiology and Biochemistry. Blackwell, Oxford, 989pp.
- Stosch, H. A. von 1950. Oogamy in a centric diatom. *Nature*, **165**: 531-532.
- Stosch, H. A. von 1951a. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. I. Die Auxosporenbildung von *Melosira varians*. *Arch. Mikrobiol.*, **16**: 101-135.
- Stosch, H. A. von 1951b. Zur Entwicklungsgeschichtliche zentrischer Meeresdiatomeen. *Naturwissenschaften*, **38**: 191-192.
- Stosch, H. A. von 1954. Die Oogamie von *Biddulphia mobiliensis* und die bisher bekannten Auxosporenbildungen bei den Centrales. *Com. Congr. intern. Bot. Sect.*, **17**: 58-68.
- Stosch, H. A. von 1956. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. II. Geschlechtszellenreifung, Befruchtung und Auxosporenbildung einigen grundbewohnender Biddulphiaceen der Nordsee. *Arch. Mikrobiol.*, **23**: 327-365.
- Stosch, H. A. von 1958. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. III. Die Spermatogenese von *Melosira moniliformis* Agardh. *Ibid.*, **31**: 274-282.
- Stosch, H. A. von & Drebes, G. 1964. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. IV. Die Planktondiatomee *Stephanopyxis turris* - ihre Behandlung und Entwicklungsgeschichte. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **11**: 209-257.
- Stosch, H. A. von, Theil, G. & Kowallik, K. 1973. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. V. Bau und Lebenszyklus von *Chaetoceros didymum* mit Beobachtungen über einige andere Arten der Gattung. *Ibid.*, **25**: 384-445.
- Strickland, J. D. H. & Parsons, T. R. 1972. A Practical Handbook of Seawater Analysis (2nd edition). *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, **167**: 310pp.
- Sverdrup, H. U., Johnson, M. W. & Fleming, R. H. 1942. The Oceans, their Physics, Chemistry and General Biology. Prentice-Hall, New York, 1087pp.
- Taguchi, S. 1970. Seasonal variations of photosynthetic behaviour of phytoplankton in Akkeshi Bay, Hokkaido, with special reference to low photosynthetic rate in summer associated with large percentage of dwarf cells. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **17**: 65-77.
- Taguchi, S. 1976. Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms. *J. Phycol.*, **12**: 185-189.
- Takano, H. 1959. Plankton diatoms in western Aleutian waters in the summer, 1953. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, **23**: 1-11.
- Takano, H. 1960. Diatoms in pearl shell fishing grounds in the Arafura Sea. *Ibid.*, **27**: 1-6.
- Takano, H. 1963. Diatom culture in artificial sea water. I. Experiments on five pelagic species. *Ibid.*, **37**: 17-25.
- Takano, H. 1981. New and rare diatoms from Japanese marine waters. VII. Ten species from neritic waters. *Ibid.*, **105**: 45-57.
- 高野 秀昭 1987. 赤潮生物の分類, 珪藻. 赤潮生物研究指針, 日本水産資源保護協会(編): pp. 478-542. 秀和, 東京.
- 俵 悟 1980. 下関市西部沿岸水域の流動について. 下関市沿岸の漁業診断に関する基礎調査-2, 1-40. The Oceanographic Laboratory, Edinburgh 1973. Continuous plankton records: a plankton atlas of the North Atlantic and the North Sea. *Bull. Mar. Ecol.*, **7**: 1-174.
- 豊島 友光・本田 博・入江 春彦 1960. 冬期における北部印度洋のプランクトンと海域別の特性について. 長大水研報, **9**: 70-78.
- 豊島 友光・本田 博・入江 春彦 1962. バング海及其周辺のプランクトンについて. 長大水研報, **12**: 20-26.
- 鶴田 新生 1961. ベンガル湾冬季における浮遊性珪藻の分布について. 農水講研報, **10**: 413-422.
- Tsuruta, A. 1963. Distribution of plankton and its characteristics in the oceanic fishing grounds, with special

- reference to their relation to fishery. *J. Shimonoseki Univ. Fish.*, **12**: 13-214.
- Verity, P. G. & Smayda, T. J. 1939. Nutritional value of *Phaeocystis pouchetii* (Prymnesiophyceae) and other phytoplankton for *Acartia* spp. (Copepoda): ingestion, egg production, and growth of nauplii. *Mar. Biol.*, **100**: 161-171.
- Werner, D. 1971. Der Entwicklungscyclus mit Sexualphase bei der marinen Diatomee *Coscinodiscus asteromphalus*. I. Kultur und Synchronization von Entwicklungsstadien. *Arch. Mikrobiol.*, **80**: 43-49.
- Werner, D. (ed.) 1977. The Biology of Diatoms. Blackwell, Oxford, 498pp.
- Williams, R. B. 1965. Division rates of salt marsh diatoms in relation to salinity and cell size. *Ecology*, **45**: 877-880.