渦鞭毛藻 *Peridinium* の走光性による遊泳速度に関する研究

山田 正人・宗宮 功・安永 望・小野 芳朗

Research on Phototactic Swimming Velocity of Dinoflagellate *Peridinium*

Masato YAMADA, Isao SOMIYA, Nozomu YASUNAGA
and Yoshiro ONO

Abstract

The phototactic swimming of the dinoflagellate *Peridinium*, which forms freshwater red tides, was observed using a microscope-CCD camera-VTR system under controlled temperature and light intensities. The magnitude (swimming velocity), angle (swimming direction) and vertical component (vertical swimming velocity) of linear velocity vectors of swimming were analyzed. The average swimming velocity of *Peridinium* varied mainly in response to temperature. The ratio of individuals that swam upward depended on temperature and light intensity. To formulate predictive equations for the average vertical swimming velocity of *Peridinium* communities, we propose a model combining mathematical formulations of these empirical responses and some assumed covariations. The model was fit to the measured data set and successfully predicts the phototactic swimming responses of a *Peridinium* community ($0.02\text{--}2.11\text{ m} \cdot \text{hr}^{-1}$) to temperature and light intensity conditions. This vertical migration model of a dinoflagellate supports understanding of the mechanisms of freshwater red tide development and accumulation.

Key words: *Peridinium*, phototaxis, vertical migration, swimming velocity

1. 緒 言

停滞水域に河川が流入する環境では、河川水が密度差によって潜入し、その境界部（潜入点）に遊泳性を持つプランクトンが集積する（中本, 1991）。淡水赤潮もその主な発生域が河川流入部にあり（渡辺ら, 1983；香川ら, 1984；畑, 1991；山田ら, 1993）、赤潮プランクトンは水の流動による水平輸送と走光性による垂直移動によって、日周的に集積分散を繰り返しながら高密度なブルームを維持している（山田ら, 未発表）。したがって、この集積という現象を解明するためには赤潮プランクトンの遊泳能力を把握することが必須となる。

渦鞭毛藻の遊泳能力は、主に現場または水槽内における群集および個体群の垂直分布（HASLE,

1954；EPPLEY *et al.*, 1968；KAMYKOWSKI and ZENTARA, 1977；BLASCO, 1978）と顕微鏡下における個体の遊泳速度の直接測定（HAND *et al.*, 1965；THRONDSEN, 1973；KAMYKOWSKI and McCOLLUM, 1986；KAMYKOWSKI *et al.*, 1988）から研究されてきた。渦鞭毛藻の走光性または遊泳速度に影響する因子としては、細胞の大きさ（THRONDSEN, 1973；KAMYKOWSKI and McCOLLUM, 1986）、温度（HAND *et al.*, 1965；KAMYKOWSKI and McCOLLUM, 1986）、光強度（KAMYKOWSKI *et al.*, 1988）、塩分濃度（HAND *et al.*, 1965）、栄養塩（EPPLEY *et al.*, 1969）が報告されており、他の藻類ではこのほかに無機イオン（HALLDAL, 1959）、光の波長（DIEHN and TOLLIN, 1966）が挙げられている。しかしこれらは海産種についての報告であり、淡水産種では現場観測（SIBLEY *et al.*, 1974）、室内実験（渡辺ら,

1983) からわずかに情報が得られるが、その変動要因についての知見は極めて少ない。

本研究の目的は淡水赤潮を形成する渦鞭毛藻 *Peridinium* について、その集積機構にかかわる一過程として、環境因子に対する垂直方向の移動速度の応答を定量的に把握することにある。筆者らは淡水赤潮を形成している現場から採取した *Peridinium* 属で構成されるプランクトン群集について、環境因子として温度、光強度を制御した容器内で藻体の遊泳を顕微鏡下で観察し、環境因子が *Peridinium* の走光性や遊泳速度に与える影響について解析した。また得られた知見を用いて、環境因子から群集の平均垂直遊泳速度を予測するモデルを提案した。

2. 方法

2-1. 生物

四国地方のダム貯水池で、1993年11月下旬に

淡水赤潮を形成していたプランクトン群集を表層より採取した。この群集は99%以上が *Peridinium* spp. (主に *Peridinium volzii*) で構成されていた。現場で採取した *Peridinium* spp. を含む湖水を、そのままフラスコに入れ、 $13 \pm 1^\circ\text{C}$ 、白色蛍光灯 6000 ± 1000 lux、12/12 hr 明暗サイクルの条件下で静置して保存し、観察試料として用いた。試験期間中のフラスコ中の *Peridinium* 群集の細胞数は 1000 ± 200 cells $\cdot$ ml $^{-1}$ でほぼ一定であった。

2-2. 装置

Figure 1 に観察システムを表した。*Peridinium* 試料を入れる観察水槽 (Fig. 1A) はウォータージャケットを装着しており、恒温槽より定量ポンプで供給される循環水で水温を一定 ($\pm 0.5^\circ\text{C}$ の範囲) に調節した。容器内は、光源方向以外からの光の反射を最小限にするため、観察面 (ガラス面) を除いて黒色に塗装した。またガラス面には1

Fig. 1. The observation system. A: Observation chamber with water jacket. The *Peridinium* is placed in the middle space (sample chamber) and temperature is controlled by water flows through both sides. Main light illuminates from the upper window and background light and microscopic field are obtained from the side window. Caribrated guide line was drawn on the side window. Except windows, chamber walls were painted out frosted black. B: Observation system (without VTR, monitor and thermo-controller).

mm 間隔で十字に標識線をつけた。観察水槽は $8 \times 70 \times 66$ mm の大きさであった。境界の存在は生物の遊泳に対して流体力学的な影響を与える可能性がある (BRENNEN and WINET, 1977) ため、容器の幅方向および奥行き方向の中心部分に焦点を合わせて遊泳を観察した。観察水槽中の *Peridinium* の像は、鏡により回折した後に実体顕微鏡 (SMZ-10, Nikon) で拡大され、CCD カメラ (C3077, Hamamatsu)、ビデオアダプター (A3427, Hamamatsu) を通してモニター (TIAS, Mitsubishi) に映し出され、同時に VTR (VC-DS1100, NEC) で記録された (Fig. 1B)。一連の装置によりモニター上で画像は約 50 倍に拡大された。

恒温槽、モニター、VTR を除いたシステム全体は暗室中に設置した。*Peridinium* の応答を調べるための主光源には、観察水槽上方にハロゲンランプ使用の冷光源 (Fiber Optic Light Source, Nikon) を固定して用いた。この光源は、波長の赤外域がフィルターによって減衰されているが、可視域については通常のハロゲンランプと同じ波長特性を示す。主光源の方向は観察水槽のガラス面に描かれている標識線の垂直方向に合わせた。また、ビデオ撮影のためのバックグラウンド光の供給には、観察水槽の背面に設置した白色蛍光灯を用いた。このバックグラウンド光は、光強度が主光源の $1/40$ 以下で、観察面ではほぼ均一に照射された。

2-3. 観 察

観察に使用する *Peridinium* 試料はあらかじめ所定の温度条件下に一昼夜おいて順化させた (KAMYKOWSKI and McCOLLUM, 1986)。順化させた試料について顕微鏡下 (OPTIPHOT, Nikon) で細胞数を計数し、設定した細胞数 ($1,000 \pm 100$ cells $\cdot$ ml $^{-1}$) にないときにはフィルター法による濃縮 (飯塚, 1979) または孔径 $1.2 \mu\text{m}$ のガラス繊維濾紙 (Whatman GF/C) による濾過湖水で希釈を行って調製した。観察水槽に *Peridinium* 試料をいれた後、水温が所定の値にあることを確認してから主光源、バックグラウンド光源を点灯させ、試料を良く攪拌した後、遊泳の過程を VTR で記録した。なお、*Peridinium* の走光性は概日リズム (DIEHN and TOLLIN, 1966; KAMYKOWSKI *et al.*, 1988) に従っている可能性があるため、試料は一定の明暗サイクルで培養し、観察は定められた時間内 (15:00~16:00) に行った。

2-4. 解 析

VTR でビデオテープに記録された *Per-*

idinium 群集の遊泳は、モニター上に再生し手動法で解析した。すなわちモニター上に張り付けた透明なプラスチックシート上で、ストップウォッチで補正した電子メトロノーム音に従い、一定時間内の *Peridinium* 個体の遊泳の軌跡をペンでなぞった。軌跡を記録した時間 t は、モニター上での移動距離を考慮して 2sec に設定した。各観察条件下において重複しないように無作為に 57~94 個体の遊泳の軌跡を記録した。記録された軌跡には細かい蛇行が観察されたが、円弧を描いてはいなかったため、シート上に記録された軌跡の始点と終点を直線で結んだ。なお、遊泳している個体と活性を失って沈降する個体には、移動速度とこの細かい蛇行において明確な違いが見られるため、遊泳している個体の軌跡だけを記録することができた。拡大倍率で補正した直線の長さを移動距離 D (μm)、光源方向 (0°) からの時計回りの角度を移動方向 θ ($^\circ$) として続とった。以上より *Peridinium* 各個体の遊泳は光源方向を正にとった直線の遊泳速度ベクトル $\mathbf{v} = (u, w)$ で表現される。このベクトルから大きさ (以降、遊泳速度とする) $|\mathbf{v}|'$ ($\mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$)、遊泳方向 θ ($^\circ$) またその垂直成分である垂直遊泳速度 ($\mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$) を以下の式で抽出し後の解析に用いた；

$$|\mathbf{v}|' = D/t \quad (1)$$

$$u = |\mathbf{v}|' \cos \theta \quad (2)$$

なお、本論文では水平成分 w については議論しない。

主光源の光強度は、照度計 (デジタル照度計 T-1M, Minolta) を用いて照度 L (lux) として測定した後に、(3)式 (有賀・横浜, 1979) で光強度 (PAR) I ($\mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$) に変換した。

$$I \approx 2.759 \times 10^{-1} L \quad (\text{W ランプ}) \quad (3)$$

なお以下で光強度として議論するのは主光源の光強度である。

3. 結果と考察

3-1. 遊泳速度

本研究では垂直方向に遊泳する藻体を観察したため、全ての遊泳速度には沈降の影響が含まれているが (KAMYKOWSKI *et al.*, 1988)、沈降速度を各個体について厳密に推定することが困難なため補正は行わなかった。したがって、ここでは実測された遊泳速度を見かけの遊泳速度 $|\mathbf{v}|'$ で表す。

Peridinium 群集内における遊泳速度の分布と

して、Figure 2 に PAR $8,300 \mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 、水温 8, 17, 27°C における遊泳速度 $|v|'$ のヒストグラムを示した。遊泳速度分布は水温が上昇するにつれ遊泳速度が大きくなりかつ分布が右に偏

Fig. 2. Histograms of swimming velocity ($|v|'$) of *Peridinium* community. Light intensity (PAR) is $8,300 \mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2}$.

り、同時にそのばらつきが大きくなる傾向があった。これは KAMYKOWSKI and McCOLLUM (1986) が数種の海産渦鞭毛藻で観察した傾向と一致しており、遊泳速度の温度応答として一般的な傾向であると考えられる。一方、光強度の変化はヒストグラムにおける分布形にほとんど影響を与えなかった。

本研究ではこれら群集内で分布する個体レベルの遊泳速度について、平均したものを代表値として用いた。これは群集が全体として移動する速度を表すものと考えられる。Table 1 には観察した温度 (8, 11, 17, 22, 27°C)、光強度 (0, 550, 1,400, 2,800, 5,500, $8,300 \mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$) における *Peridinium* 群集の平均遊泳速度 $|v|'_{\text{avg}}$ を示した。 $|v|'_{\text{avg}}$ は観察された *Peridinium* 個体の遊泳速度 (57~86 サンプル) を算術平均した値である。平均遊泳速度は温度が大きくなると増加する傾向を示し、光強度の影響は 22 および 27°C の $550 \mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 以下でみられた。Table 1 の平均値について分散分析を行ったところ、遊泳速度の変動は主に温度に依存しており ($F=29.34$, $P<0.01$)、光密度にはほとんど依存していない ($F=1.912$, n.s.) と考えられた。ゆえに、*Peridinium* 群集の方向を考えない遊泳速度は、主に温度に対応して変動すると判断された。ただし、KAMYKOWSKI *et al.* (1988) が海産渦鞭毛藻 *Gyrodinium dorsum* で、PAR 0~ $150 \mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ の増減に対応して遊泳速度が変動することを観察しており、 $550 \mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 以下の光強度については、遊泳速度へ

Table 1. Average velocity ($|v|'_{\text{avg}}$, $\mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$) of swimming cells of *Peridinium* under various temperature and light intensity. Values are listed as mean $\pm$ S.E. and (n=sample number).

PAR $\mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$	8°C	11°C	17°C	22°C	27°C
0	244 ± 9.20 (n=76)	—	359 ± 10.2 (n=63)	382 ± 11.0 (n=72)	512 ± 14.1 (n=69)
550	243 ± 7.16 (n=78)	251 ± 8.87 (n=94)	366 ± 8.62 (n=73)	485 ± 13.5 (n=69)	626 ± 15.4 (n=69)
1,400	244 ± 6.33 (n=72)	236 ± 10.4 (n=74)	369 ± 9.05 (n=67)	512 ± 15.7 (n=71)	667 ± 19.1 (n=57)
2,800	245 ± 7.03 (n=86)	205 ± 7.01 (n=86)	344 ± 8.87 (n=69)	564 ± 15.5 (n=79)	617 ± 18.6 (n=59)
5,500	—	202 ± 7.93 (n=65)	363 ± 10.6 (n=72)	564 ± 14.3 (n=72)	572 ± 11.9 (n=77)
8,300	232 ± 6.04 (n=73)	243 ± 7.66 (n=66)	356 ± 8.51 (n=78)	530 ± 12.5 (n=66)	611 ± 14.5 (n=72)

の影響を考慮する必要がある。

本来、温度に対する遊泳速度の応答曲線は遊泳が停止する下限および上限が存在する上に凸な曲線 (KAMYKOWSKI and McCOLLUM, 1986) で表現される。しかし、本研究では遊泳が停止する温度についての検討は行わなかったため、限定された温度範囲 (ここでは 8~27°C) で適用可能 (GOLDMAN and CARPENTER, 1974) である Arrhenius 型の数式で、*Peridinium* 群集の遊泳速度の水温に対する応答曲線を(4)式のように表現した；

$$|v|'_{\text{avg}}(T) = A \cdot \text{Exp}[-B/(T+273.16)] \quad (4)$$

ここで、 $|v|'_{\text{avg}}(T)$ は水温 T (°C) における群集の平均遊泳速度 ($\mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$) であり、 A ($\mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$) および B (K) は定数である。Figure 3 には平均遊泳速度の水温に対する Arrhenius プロットを示した。今回観察したデータ群 ($n=28$) から応答曲線のパラメータは $A=2.39 \times 10^9 \mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$, $B=4.55 \times 10^3 \text{K}$ ($r^2=0.92$, S. E.=44.3) と評価された。また本式における生物反応の温度に対する活性変化を表す指数である Q_{10} 値は 1.70 (15~25°C) であった。この値は、KAMYKOWSKI and McCOLLUM (1986) が 11 種の海産渦鞭毛藻の遊泳速度について求めた応答曲線の 0.51~2.03 (15~25°C) の範囲内にあった。

遊泳速度ベクトルの大きさである遊泳速度 $|v|$ は遊泳する方向を考えていないから、任意の環境

Fig. 3. Arrhenius plots between temperature and average swimming velocity ($|v|'_{\text{avg}}$). The solid line is regression curve ($r^2=0.92$, $n=28$).

条件下において *Peridinium* が遊泳する基本的な運動量を表すものと考えられる。しかし、本研究では、*Peridinium* が水柱で垂直方向に移動する距離を評価するため、細かく蛇行しながら遊泳する軌跡を直線に近似した。したがって、遊泳速度を運動量として詳細に議論するには蛇行を含めた遊泳の全行程を考慮して解析する必要があると考えられる。また、本研究では温度について一昼夜の順化を行っており、(4)式の急激な温度変化に対する適用性は不明である。KAMYKOWSKI *et al.* (1988) は温度に対する遊泳速度の順化が 1hr 以内に起こり、少なくとも 10 hr は継続すること、また KAMYKOWSKI and McCOLLUM (1986) は順化 1 日後と 5 日後で最大遊泳速度に変化がみられないことを指摘しているから、短時間で完了した順化が数日間も継続している可能性がある。

3-2. 定方位

まず *Peridinium* 個体の定方位に与える光強度の影響として、Figure 4 に水温 17°C, PAR 0, 2,800 および 8,300 $\mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ における *Peridinium* 群集の遊泳方向 θ の頻度分布を示した。主光源が点灯していない場合 (0 $\mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$), *Peridinium* 群集は遊泳方向を明確に定めずに上下方向へ分散的に遊泳していた。主光源が点灯するとほとんどの個体が上方(光源方向)に向かって遊泳するが、光源方向ではなく下方へ向かう個体が若干存在した。また光源の有無に関わらず横方向に遊泳している個体は少なく、大部分の個体は上方または下方に向かって遊泳していた。次に温度影響として、Figure 5 に PAR 2,800 $\mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$, 水温 8, 17 および 27°C における *Peridinium* 群集の遊泳方向 θ の頻度分布を示した。水温が低い場合 (8°C) には、光源方向に向かう個体は比較的に広い角度範囲に存在する傾向があった。

渦鞭毛藻は、刺激光方向とその周囲の光強度の差 (コントラスト) を利用して定方位を行うことが報告されている (HAND, 1970; 坂口, 1979)。すなわち刺激を与える光が存在しない場合、また全方位から光が与えられている場合には、個体は定方位できない。本研究で主光源が点灯していないときでもわずかながら散乱したバックグラウンド光 ($<14 \mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$) が照射されており厳密には暗所とはいえないが、この条件下で定方位せずに上下方向への分散的な遊泳を示したと考えられる。

現場水域または水槽による実験でほとんどの個体が表層に集積しているときに、ある程度の *Per-*

Fig. 4. Swimming directions (θ) of *Peridinium* community. Temperature is 17°C. The radius from the center indicates frequency.

Fig. 5. Swimming directions (θ) of *Peridinium* community. Light intensity is 2,800 $\mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2}$. The radius from the center indicates frequency.

idinium 属の個体群あるいは群集が下方に残存することが観察されており (EPPLEY *et al.*, 1968; SIBLEY *et al.*, 1974; 山田ら, 1993), 主光源が点灯している際にも走光性を示さない個体が存在したことは興味深い知見である。渡辺・宮崎 (1985) はマイクロコスムにおいて、表層に集積しているラフィド藻 *Heterosigma akashiwo* では個体が重なり合った状態になり、一個体当たり吸収する光エネルギーが低下することを報告している。本実験で用いた *Peridinium* spp. の細胞数 ($1,000 \pm 100 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$) は現場水域において一般に水色変化が認められるレベル (畑, 1991) すなわちブルームを形成するレベルにあり、こうした個体間の遮

光作用が定方位に影響していることが推測される。

温度の変化は *Peridinium* 群集が定方位する精度に関係していた。先に示したように、温度が上昇すると遊泳速度が増加した。さらに、観察された遊泳の軌跡は細かく蛇行しており、遊泳速度の増加によって細胞が軌道修正する回数が増え (HAND, 1970; 坂口, 1979), 光源方向に向かう精度を高めるとも考えられる。しかし、その論証には軌道修正に関係する藻体の回転数や蛇行の程度等の情報が必要であり、現段階では推測の域を出ない。

Fig. 6. Relationship between light intensity and average vertical swimming velocity (u_{avg}) of *Peridinium* community under the various temperatures.

3-3. 垂直遊泳速度

3-3-1. モデル

Figure 6 に各 8, 17 および 27°C において観測された平均垂直遊泳速度 u_{avg} と光強度の関係を示した。プロットは群集の平均垂直遊泳速度が光強度、水温の両方に依存していることを表している。また、群集の中には光源方向に向わない個体が存在し、水温や光強度に対応して光源方向に向かう個体の割合や定方位の精度が変化するので (Fig. 4, Fig. 5), 群集で平均した垂直遊泳速度は方向を考えない遊泳速度 $|v|$ よりも小さくなった。細胞が常に重力沈降の影響を受けて遊泳していることを考慮すると、平均垂直遊泳速度 u_{avg} は群集内の各個体の遊泳速度 $|v|$, 遊泳方向 θ および沈降速度 s を用いて、次式で表される:

$$u_{\text{avg}} = \frac{\sum_{i=1}^m (|v|_i \cos \theta_i - s_i) + \sum_{j=1}^n (|v|_j \cos \theta_j - s_j)}{m+n} \quad (5)$$

ここで添字 i ($=1 \sim m$) は走光性を示し上昇する個体を、また添字 j ($=1 \sim n$) は走光性を示さず下降する個体を表し、群集内の全細胞数は ($n+m$) である。(5)式において、これまでの議論から、

- 1) 遊泳速度を個体の基本的な運動量と考え、その平均値 $|v|_{\text{avg}}$ は遊泳方向に依存しない。
- 2) 遊泳方向 θ は上昇が 0° , 下降が 180° である。
- 3) 群集内の平均沈降速度 s_{avg} は遊泳方向に依存しない

と仮定し、上昇する (光源方向に向かう) 個体の

Table 2. Percent of individuals of *Peridinium* swimming to light (upward) with various light intensity at various temperature conditions.

PAR $\mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$	8°C	11°C	17°C	22°C	27°C
0	60.5	—	65.1	81.9	81.2
550	73.1	54.3	74.0	82.6	100
1400	69.4	62.2	80.6	91.5	100
2800	79.1	81.4	84.1	94.9	100
5500	—	72.3	84.7	94.4	100
8300	87.7	77.3	89.7	95.5	100

割合が温度および光強度に依存して変化するとした次式を、環境条件の変化に対応した *Peridinium* 群集の垂直方向での遊泳速度を予測するモデルとして提案する:

$$u_{\text{avg}} = \varepsilon (|v|_{\text{avg}} - s_{\text{avg}}) - (1 - \varepsilon) (|v|_{\text{avg}} + s_{\text{avg}}) \quad (6)$$

ここで u_{avg} は *Peridinium* 群集の平均垂直遊泳速度 ($\mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$) で、符号が正の場合に上昇を表す。 $|v|_{\text{avg}}$ は群集の平均遊泳速度 ($\mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$) であり、(4)式の形で与えられる。 ε は群集内で上昇する (光源方向へ向かう) 個体の割合 (—) で、0~1 の間に値をとる。 s_{avg} は群集の平均沈降速度 ($\mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$) である。

3-3-2. 上昇する個体の割合

Table 2 に設定した環境条件下で観察した *Peridinium* 群集において、垂直遊泳速度の符号が正である、すなわち上昇した個体の割合 (%) を示した。Figures 4, 5 と同様、上昇する個体の割合は水温が高くなるほど、また光強度が大きくなるほど大きくなり、両因子に支配されて変動した。上昇したすなわち上方に定方位した *Peridinium* 個体の割合は、実際には、環境の変位に対応して個体が定方位する回数という確率的過程に支配されていると考えられる。しかしここでは、それを理論的に解析するための情報が存在しないため、経験的に $2,800 \mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ で実測した各水温における割合を一次式に適合させ、そこから得られた予測値と 17°C で実測した各光強度における割合との比を飽和型 (Monod 型) の式に適合させた;

$$\varepsilon(T, I) = (1.135 \times 10^{-2} \cdot T + 6.859 \times 10^{-1}) \cdot (2.591 \times 10^{-1} \cdot I / (I + 1042) + 7.404 \times 10^{-1})$$

(7)

ここで T は水温 ($^{\circ}\text{C}$)、 I は PAR ($\mu\text{Einst}\cdot\text{sec}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$) であり、 $r^2=0.71$ ($n=28$)、予測値の標準誤差は 0.08 であった。ただし、暗所においた渦鞭毛藻の個体群あるいは群集は、全体としては下降する傾向にある (EPPLEY *et al.*, 1968; KAMYKOWSKI and ZENTARA, 1977; 山田, 1993) が、用いたデータ群では主光源の光強度が $0\ \mu\text{Einst}\cdot\text{sec}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ のときでも上昇していた個体が多く、バックグラウンド光の存在により厳密に光が存在しない条件下での応答を表していない可能性があった。したがって、本式の適用は ϵ が 1 以下である、温度 $8\sim 27^{\circ}\text{C}$ で PAR $8,300\ \mu\text{Einst}\cdot\text{sec}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ 以下の明条件下に限定されるものとする。

3-3-3. 沈降速度

水温 17°C で $0\sim 8,300\ \mu\text{Einst}\cdot\text{sec}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ の主光源を与えたときに、*Peridinium* 群集内で上昇した個体と下降した個体を、各個体の垂直遊泳速度の符号で識別し、それぞれ平均した垂直遊泳速度を Figure 7 に示した。図中で垂直遊泳速度は絶対値を用いて表した。ここでは上昇、下降速度の差と光強度の間には明確な関係はみられなかった。垂直方向の速度成分を考えた場合、*Peridinium* 細胞は常に重力沈降の影響を受けて遊泳しているから、上昇した速度と下降した速度の絶対値の差は細胞の沈降速度の 2 倍に等しい (KAMYKOWSKI *et al.*, 1988) と考えられる。これに従い、Figure 7 において各光強度で平均した沈降速度は $38.3\ \mu\text{m}\cdot\text{sec}^{-1}$ と見積もられた。以下に、KAMYKOWSKI *et al.* (1988) に従って、*Peridinium* 細胞の沈降速度の予測式を推定した。まず、求められた平均沈降速度から、細胞が球形であると仮定したストークス則、(8)式 (OLIVER *et al.*, 1981) を用いて細胞

の平均密度を求めた；

$$\rho_{\text{per}} = \rho_w(T) + 9 s \nu(T) / 2 d^2 g \quad (8)$$

ここで、 ρ_{per} ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) は *Peridinium* 群集の平均細胞密度、 s は沈降速度 ($\text{cm}\cdot\text{sec}^{-1}$) である。 d (cm) は細胞の半径で、ここでは *Peridinium* 群集の平均的な細胞径を $0.002\ \text{cm}$ とした。 g は重力加速度 ($=980.7\ \text{g}\cdot\text{sec}^{-1}$)、 T ($^{\circ}\text{C}$) は水温である。また、水の密度 $\rho_w(T)$ ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$) については、例えば次式 (金成, 1987) のような近似式が利用できる；

$$\begin{aligned} \rho_w(T) = & (a_0 + a_1 T + a_2 T^2 + a_3 T^3 + a_4 T^4 + a_5 T^5) \\ & \times 10^3 \\ a_0 = & 999.84259 \quad a_1 = 6.793952 \times 10^{-2} \\ a_2 = & -9.095290 \times 10^{-3} \quad a_3 = 1.001685 \times 10^{-4} \\ a_4 = & -1.120094 \times 10^{-6} \quad a_5 = 6.536332 \times 10^{-9} \end{aligned} \quad (9)$$

さらに、 $\nu(T)$ は水の動粘性係数 ($\text{cm}^2\cdot\text{sec}^{-1}$) であり、次式 (KAMYKOWSKI *et al.*, 1988) で近似する；

$$\begin{aligned} \nu(T) = & 0.17965 - 0.00054850 T \\ & + 0.00000725 T^2 \end{aligned} \quad (10)$$

以上より評価された *Peridinium* 細胞の平均密度は $1.046\ \text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ であった。この値は、海産渦鞭毛藻 *Gyrodinium dorsum* の $1.068\sim 1.093\ \text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ (KAMYKOWSKI *et al.*, 1988) や *Gonyaulax polyedra* の $1.052\sim 1.085\ \text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ (EPPLEY *et al.*, 1968) と比較するとやや小さいが、一般的な植物プランクトンの密度 $1.0\sim 1.3\ \text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ (EPPLEY *et al.*, 1968) の範囲内にはあった。一般に植物プランクトンの沈降速度は水の密度と粘性に従って変動する (TITMAN, 1975) から、モデルに用いる沈降速度式は、ストークス式へ水温に依存する(9), (10)式を代入した。

$$s_{\text{avg}} = [2 \cdot (0.002)^2 \cdot (1.046 - \rho_w(T)) \cdot 980.7 / 9 \nu(T)] \times 10^{-4} \quad (11)$$

(11)式より評価された水温 $8\sim 17^{\circ}\text{C}$ で平均沈降速度は $28.6\sim 50.5\ \mu\text{m}\cdot\text{sec}^{-1}$ ($2.5\sim 4.4\ \text{m}\cdot\text{d}^{-1}$) であった。実測された平均沈降速度 (17°C , Fig. 7) は $25.5\sim 70.5\ \mu\text{m}\cdot\text{sec}^{-1}$ ($2.2\sim 6.1\ \text{m}\cdot\text{d}^{-1}$) で、予測値よりやや広い範囲にあったが、KAMYKOWSKI *et al.* (1988) は *Gyrodinium dorsum* (細胞径 $38\ \mu\text{m}$) について、 $10\sim 24^{\circ}\text{C}$ の範囲で $40.5\sim 62.5\ \mu\text{m}\cdot\text{sec}^{-1}$ ($3.5\sim 5.4\ \text{m}\cdot\text{d}^{-1}$) を報告しており、本結果はサイズが同様である細胞の沈降速度として妥当な値と考えられる。

Fig. 7. Average downward and upward swimming velocities (absolute value) of *Peridinium* community. Temperature is 17°C

ここで推定した沈降速度式は、細胞の密度が温度および光強度等の環境因子によって変動することを考慮していない。また、植物プランクトン細胞の密度は、培養齢や増殖相 (SMAYDA and BOLEYN, 1965, 1966; TITMAN and KILHAM, 1976)、生理状態 (EPPLEY *et al.*, 1968) によって変動し、沈降速度自体は細胞の形状の影響を受ける (OLIVER *et al.*, 1981) とされている。したがって、厳密な沈降速度式を得るためには、細胞密度に影響するこれら因子についての検討が必要である。

3-3-4. モデルの適合性

以上(4), (7), (11)式を(6)式に代入して平均垂直遊泳速度の予測モデルが得られた。しかし、 $|v|'_{\text{avg}}$ の予測式(4)のパラメータ推定では、データ群から沈降速度の影響を差し引いていない。遊泳速度を測定した大部分(約80%)の個体は上昇していたことから、ここで行う適合性の検討では、求めたパラメーターで予測される平均遊泳速度 $|v|'_{\text{avg}}$ が真の遊泳速度 $|v|_{\text{avg}}$ より、沈降速度分だけ小さい($|v|'_{\text{avg}} = |v|_{\text{avg}} - S_{\text{avg}}$)と考え、(6)式を修正した。

$$u_{\text{avg}} = \epsilon |v|'_{\text{avg}} - (1 - \epsilon) (|v|'_{\text{avg}} + 2 \cdot S_{\text{avg}}) \quad (12)$$

Figure 8に実測値と予測値をプロットした。モデルによる決定係数(r^2)は0.86 ($n=28$)で、予測値の標準誤差は $88.5 \mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$ であった。値とし

Fig. 8. Correlation between observed and predicted average vertical swimming velocity (u_{avg}) of *Peridinium* community. The Solid line indicates regression line ($r^2=0.86$, $n=28$), and the dotted lines show the standard errors of the predicted values ($88.5 \mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$).

ては全体的にやや大きく評価されているが、環境変化に対する垂直遊泳速度の応答は再現されており、上昇する個体の割合をパラメータとして組み入れたこのモデルは有効であると考えられる。モデルによって予測された垂直遊泳速度は $7.59 \sim 585 \mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$ の範囲で、時間当たりの移動速度に直すと $0.02 \sim 2.11 \text{ m} \cdot \text{hr}^{-1}$ となり、様々な環境条件下で自然水域または水槽実験において報告されている渦鞭毛藻群集の上昇下降速度の範囲、 $0.13 \sim 2 \text{ m} \cdot \text{hr}^{-1}$ (HASLE, 1954; EPPLEY *et al.*, 1968; KAMYKOWSKI and ZENTARA, 1977; BLASCO, 1978; SIBLEY *et al.*, 1974) にほぼ一致した。ただし、今回パラメータの推定に使用したデータ群 (Table 1, 2) は、先に指摘したように *Peridinium* 群集の光強度が小さいところでの遊泳速度の変化 (KAMYKOWSKI *et al.*, 1988) や低温および高温域における遊泳の停止 (KAMYKOWSKI and McCOLLUM, 1986) を十分に表現していないので、これらパラメータは、水温 $8 \sim 27^\circ\text{C}$ かつ PAR $550 \sim 8,300 \mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ の範囲で適用されるものとする。

ここで示した垂直遊泳速度の実測値および予測値は、*Peridinium* 群集が1日で最大約25mの水深を垂直方向に移動する能力があることを示している。淡水赤潮が発生している水域では、河川水の潜入による鉛直方向の温度分布 (山田ら, 1993) が存在し、水や群集によって吸収され (渡辺・宮崎, 1985) 光強度が減衰する。*Peridinium* 群集はこれら環境因子の鉛直分布あるいは時期的変動に対応して、上昇あるいは下降速度を変化させていると考えられる。また、これらは移流や水の攪乱など水柱の流動状態にも影響される。したがって、本論文で提案したモデルは、光がある場合の群集の垂直移動速度を定量的に表現または予測する基礎式として用いられ、水の流動を表す水理学的なモデルまた増殖や生物的关系を表す生態学的なモデルと組み合わせ、*Peridinium* 群集の空間分布の時間変動を再現または予測することによって、淡水赤潮の発生および赤潮生物の集積に関する機構解明に重要な役割を果たすと考えられる。

4. 結 論

1) *Peridinium* 群集の方向を考えない遊泳速度 (遊泳速度ベクトルの大きさ) は主に温度に依存して変動を示すことが明らかにされ、その応答曲線 ($8 \sim 27^\circ\text{C}$) として Arrhenius 型の;

$$|v|_{\text{avg}}(T) = 2.39 \times 10^9 \cdot \exp[-4.55 \times 10^3 / (T + 273.16)]$$

が得られた。ここで、 $|v|_{\text{avg}}(T)$ は水温 $T(^{\circ}\text{C})$ における群集の見かけの平均遊泳速度 ($\mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$) である。

2) *Peridinium* 個体が光源方向へ定方位する角度は、光と温度によって変化する。群集としては大部分が上方または下方へ遊泳し、光がある条件下でも走光性を示さない個体が存在していた。

3) *Peridinium* 群集の平均垂直遊泳速度 (遊泳速度ベクトルの垂直成分) は方向を考えない平均遊泳速度よりも小さくなった。その予測モデルとして、群集内で上昇する個体の割合が温度、光強度に依存し、重力沈降の影響を考慮した次式：

$$u_{\text{avg}} = \varepsilon (|v|_{\text{avg}} - s_{\text{avg}}) - (1 - \varepsilon) (|v|_{\text{avg}} + s_{\text{avg}})$$

を提案した。ここで $|v|_{\text{avg}}$ は平均遊泳速度 ($\mu\text{m} \cdot \text{sec}^{-1}$) であり、1) に示したような温度応答曲線と与えられる。

4) 0~1 の間の値をとる上昇する個体の割合 ε は、実測データと適合させ、予測式として：

$$\varepsilon(T, I) = (1.135 \times 10^{-2} \cdot T + 6.859 \times 10^{-1}) \cdot (2.951 \times 10^{-1} \cdot I / (I + 1042) + 7.404 \times 10^{-1})$$

が得られた。ここで T は水温 ($^{\circ}\text{C}$)、 I は PAR ($\mu\text{Einst} \cdot \text{sec}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$) である。また平均沈降速度 $s_{\text{avg}} (\text{cm} \cdot \text{sec}^{-1})$ は、KAMYKOWSKI *et al.* (1988) に従って推定した。

5) 用いたデータ群に合わせて重力沈降の影響について修正した予測モデルは、水槽内で実測された環境変化に対する *Peridinium* 群集の平均垂直遊泳速度の変動をほぼ再現した。予測された遊泳速度は $0.02 \sim 2.11 \text{ m} \cdot \text{hr}^{-1}$ であった。この予測モデルは、基礎式として淡水赤潮の集積機構の動的な解析に利用可能であると考えられる。

謝 辞

Peridinium 試料の採取に便宜をはかっていた (財) 琵琶湖・淀川水質保全機構の糸園八郎氏また関係者の方々に感謝いたします。

摘 要

淡水赤潮を形成する渦鞭毛藻 *Peridinium* の自然群集の走光性による遊泳速度を、温度と光強度

を制御した条件下で、顕微鏡-CCD カメラ-VTR を組み合わせた観察システムを用いて観測した。測定された線形の遊泳速度ベクトルについて、ベクトルの大きさ (遊泳速度)、角度 (遊泳方向)、垂直成分 (垂直遊泳速度) を解析した。*Peridinium* 群集の平均遊泳速度は主に温度に対応して変動した。群集の中で上方に遊泳する個体の割合は温度と光強度に依存していた。*Peridinium* 群集の平均垂直遊泳速度の予測式を得るため、これらの経験的な応答を定式化し、仮定した変動因子と組み合わせたモデルを提案した。モデルを測定したデータ群に適合させたところ、*Peridinium* 群集の走光性による遊泳応答がよく再現できた ($0.02 \sim 2.11 \text{ m} \cdot \text{hr}^{-1}$)。この渦鞭毛藻の垂直移動を予測するモデルは、淡水赤潮の発生および集積のメカニズム解明に有用であると考えられる。

文 献

- 有賀祐勝・横浜康雄 (1979) : 光, p 436-446. 西澤一俊・千原光雄編, 藻類研究法, 共立出版.
- BLASCO, D. (1978) : Observation on migration of marine dinoflagellates off the Baja California Coast. *Mar. Biol.*, 46 : 41-47.
- BRENNEN, C. and H. WINET (1977) : Fluid mechanics of propulsion of cilia and flagella. *Ann. Rev. Fluid Mech.*, 9 : 339-398.
- DIEHN, B. and G. TOLLIN (1966) : Phototaxis in *Euglena*-II. Physical factors determining the rate of phototactic response. *Photochem. Photobiol.*, 5 : 523-532.
- EPPLEY, R. W., R. W. HOLMES and J. D. STRICKLAND (1967) : Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1 : 191-208.
- EPPLEY, R. W., O. HOLM-HANSEN and J. D. STRICKLAND (1968) : Some observations on vertical migration of dinoflagellate. *J. Phycol.*, 4 : 333-340.
- GOLDMAN, J. C. and E. J. CARPENTER (1974) : A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. *Limnol. Oceanogr.*, 19 : 756-766.
- HALLDAL, P. (1959) : Factors affecting light response in phototactic algae. *Physiologia Plantarum*, 12 : 742-752.
- HAND, W. G., P. A. COLLARD and D. DAVENPORT (1965) : The effects of temperature and salinity change on swimming rate in the dinoflagellates *Gonyaulax* and *Gyrodinium*. *Biol. Bull.*, 128 : 90-101.
- HAND, W. G. (1970) : Phototactic orientation by the marine dinoflagellate *Gyrodinium dorsum* KOFOID I. a mechanical model. *J. Exp. Zool.*,

- 174: 33-38.
- HASLE, G. R. (1954): More on phototactic diurnal migration of marine dinoflagellates, *Nytt. Mag. F. Bot.*, 2: 139-146.
- 畑 幸彦 (1991): 永瀬ダム湖 (高知県) の淡水赤潮。水質汚濁研究, 14: 293-297.
- 飯塚昭二 (1979): 赤潮の生物学的予知手段, p 394-400. 日本海洋学会編, 海洋調査法, 恒星社厚生閣.
- 香川尚徳・井芹 寧・伊東猛夫 (1984): *Peridinium* 赤潮が発生するダム湖上流端の環境—石手川ダム湖の場合—. 水質汚濁研究, 7: 375-383.
- KAMYKOWSKI, D. and S. A. McCOLLUM (1986): The temperature acclimatized swimming speed of selected marine dinoflagellates. *J. Plankton Res.*, 8: 275-287.
- KAMYKOWSKI, D., S. A. McCOLLUM and G. J. KIRKPATRICK (1988): Observations and a model concerning the translational velocity of a phototactic marine dinoflagellate under variable environmental conditions. *Limnol. Oceanogr.*, 33: 66-78.
- KAMYKOWSKI, D. and S. ZENTARA (1977): The diurnal vertical migration of motile phytoplankton through temperature gradients. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 148-151.
- 金成誠一 (1987): 湖沼水の密度, p 45-47. 半田暢彦・金成誠一・井内美郎・沖野外輝夫著, 湖沼調査法, 古今書院.
- 中本信忠 (1991): 神流湖の淡水赤潮。水質汚濁研究, 14: 281-285.
- OLIVER, R. L., A. J. KINNEAR and G. G. GANF (1981): Measurement of cell density of three freshwater phytoplanktons by density gradient centrifugation. *Limnol. Oceanogr.*, 26: 285-294.
- SIBLEY, T. H., P. L. HERRGESEL and A. W. KNIGHT (1974): Density-dependent vertical migration in freshwater dinoflagellate *Peridinium penardii* (Lemm.) Lemm. fo. *californicum* Javorn. *J. Phycol.*, 10: 475-476.
- 坂口博信 (1979): 微細藻類の走光性 ボルボックスを中心にして。生物科学, 31: 120-132.
- SMAYDA, T. J. and B. J. BOLEYN (1965): Experimental observation on the flotation of marine diatoms. I. *Thelassiosira* cf. *nana*, *Thelassiosira rotula* and *Nitzschia seriata*. *Limnol. Oceanogr.*, 10: 499-509.
- SMAYDA, T. J. and B. J. BOLEYN (1966): Experimental observation on the flotation of marine diatoms. II. *Skeletonema costatum* and *Rhizosolenia setigera*. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 18-34.
- THRONDSSEN, J. (1973): Mortality in some marine nanoplankton flagellates. *Norw. J. Zool.*, 21: 193-200.
- TITMAN, D. (1975): A fluorometric technique for measuring sinking rates of freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 20: 869-875.
- TITMAN, D. and P. KILHAM (1976): Sinking in freshwater phytoplankton: Some ecological implications of cell nutrient status and physical mixing processes. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 409-417.
- 渡辺仁治・清水 晃・石井玉恵・坪田智子 (1983): *Peridinium bipes* f. *occultatum* による淡水赤潮の発生機構に関する考察。国立公害研究所研究資料, 24: 29-48.
- 渡辺正孝・宮崎忠国 (1985): *Heterosigma akashiwo* の日周鉛直移動による表面集積とマイクロコズム内での光吸収係数。国立公害研究所報告, 80: 33-45.
- 山田正人・宗宮 功・壬生勝泰 (1993): *Peridinium* 淡水赤潮の水域内での挙動。北海道大学衛生工学シンポジウム論文集: 40-44.
- (著者: 山田正人・宗宮 功・安永 望・小野芳朗, 京都大学工学部衛生工学教室, 〒606-01 京都市左京区吉田本町; Masato YAMADA, Isao SOMIYA, Nozomu YASUNAGA, Yoshiro ONO, Department of Environmental and Sanitary Engineering, Faculty of Engineering, Kyoto University, Yoshida-honmachi, Sakyo-Ku, Kyoto, 606-01)

1994年11月11日 受付

1995年3月14日 受理