

海産付着珪藻群落の変動機構に関する研究

河村 知彦

①

海産付着珪藻群落の変動機構に関する研究

Studies on the variation mechanisms
of marine benthic diatom communities

河村 知彦

Tomohiko Kawamura

1994

目 次

緒言	1
第1章 付着珪藻群落の構造と珪藻の付着形態	4
1.1 付着形態	5
1.1.1 8型の付着形態	5
1.1.2 主要付着珪藻の付着形態に基づく分類	9
1.2 付着形態による生理・生態的特性の相違	11
1.2.1 光に対する増殖特性	11
1.2.2 摂食圧に対する耐性	18
第2章 付着珪藻群落の変動とその要因	20
2.1 群落の季節変動とその要因	21
2.1.1 神奈川県油壺湾における季節変動	22
2.1.2 宮城県泊浜沿岸における季節変動	41
2.1.3 岩手県吉浜湾における季節変動	50
2.1.4 沖縄県西表島仲間川河口における変動	67
2.2 各種付着珪藻の分布とその要因	74
2.2.1 各調査地点における出現種の比較	74
2.2.2 西表島仲間川における分布	77
2.3 論議 - 付着珪藻群落の変動要因	87
第3章 付着珪藻群落の遷移機構	92
3.1 付着過程	93
3.1.1 付着珪藻の浮遊量	93
3.1.2 珪藻の付着に対する細菌被膜の影響	102
3.2 遷移過程	111
3.2.1 天然海域における遷移過程	112

3.2.2 遷移に対する温度と光の影響	132
3.2.3 遷移に対する摂食圧の影響	146
3.3 論議 - 付着珪藻群落の遷移機構	154
第4章 付着珪藻群落の変動とアワビの初期生態との係わり	162
4.1 エゾアワビ浮遊幼生の着底・変態に及ぼす付着珪藻の影響 ..	163
4.2 エゾアワビ初期稚貝の食性と成長	174
4.3 論議 - 付着珪藻群落とアワビ幼生との係わり	190
要約	195
謝辞	204
引用文献	206

緒 言

付着珪藻とは、微細藻類の一群である珪藻類のうち、水中の様々な基質に付着して生育するものの総称である。浮遊珪藻と付着珪藻との間に明確な境界線はなく、浮遊生活と付着生活の両方を行う種類もある（例えば *Skeletonema costatum*; 飯塚・梶原 1959）が、付着珪藻の多くは外洋のプランクトンサンプル中に出現することは少なく、また、浮遊生活に適した細胞構造も持っていないため、付着状態でのみ増殖するものと考えられる。珪藻類（珪藻門 Bacillariophyta）は円心類 Centric diatoms と羽状類 Pennate diatoms に大別される（Round *et al.* 1990）が、浮遊珪藻の多くが円心類に属する種であるのに対して、付着珪藻の大半は羽状類の種である。

付着珪藻の中には、弱光下での独立栄養を補助するために有機物を取り込んで従属栄養的にも増殖できる種があり（Hellebust and Lewin 1977）、中にはクロロフィルを持たず完全な従属栄養を行う種も知られている

（Lewin and Lewin 1967, Li and Volcani 1987）が、ほとんどの種が光合成による独立栄養を営んでいるため、その生活圏は有光層にある基質上に限られている。したがって、海洋における付着珪藻の分布域は一般にはごく沿岸域のみであるが、沿岸生態系の一次生産者としてきわめて重要な存在であり、多くの無脊椎動物の餌料となっている（Hendy 1964, Round 1971, Admiraal 1984, 田中 1987）。アワビやウニなどの水産動物幼生の主要な餌料としても古くから注目され（猪野 1952, 松井 1966）、それらの種苗生産においても初期餌料として用いられている（関 1978, 伊東ほか 1987, 浮 1990）。また、付着珪藻はウニ類（谷・伊東 1979, 伊東 1984）やナマコ類（柳橋ほか 1984, 真崎ほか 1987）の幼生に対する着底・変態促進効果を持つことも知られ、幼生の採苗に利用する試みがなされている（伊東ほか 1987, 野口ほか 1987）。一方、珪藻は海中構造物に付着する汚損生物としても無視できないものであり、臨海工場や発電所の冷却管壁で細菌などととも微生物被膜を形成して冷却効率を低下させるなどの問題を引き起こしている（梶原 1987）。この微生物被膜は、大型の付着汚損動物であるコケムシ類（Brancato and Wollacott 1982, Kitamura and

Hirayama 1987a, b) や多毛類 (Knight-Jones 1951, 三浦 1987) の好適着底基質でもある。逆に、重要な汚損動物であるフジツボ類の幼生は細菌や珪藻が存在しないところに着底することが報告されている (Hudon *et al.* 1983)。

このように、付着珪藻は一次生産者として、また、各種無脊椎動物の着底・変態に影響を及ぼすものとして沿岸生態系において重要な役割を担っているばかりでなく、産業的にも重要な係わりを持つ生物群である。それにもかかわらず、付着珪藻自体の生理、生態に関する研究は少なく、特にアワビやウニなど水産生物との係わりから重要と考えられる岩礁域の付着珪藻の生態は殆ど明らかにされていない。その主要な原因は研究方法の困難さにあるものと考えられる。岩礁域では、生育環境の多様さから出現する種類がきわめて多く、分類学的にも天整理な部分が多いため、種の同定が難しい。特に、日本沿岸の出現種を正確に記載した報告は、Takano (1963, 1964)、Tanaka *et al.* (1984) などごくわずかしかない。また、岩礁海底のような複雑な地形の場所では、分布が均一ではないことが予想され、群落も次々に変化するため、植物プランクトンのように短期の採集によって代表的な試料を得ることは困難である。

本研究は、日本沿岸の岩礁域における付着珪藻の生態、特に季節や海域、時間の経過にともなう群落の変動とその機構を明らかにし、沿岸生態系の中で付着珪藻が果たす役割の一端を具体的に解明することを目的とした。上述したような研究方法の困難さを克服するため、天然海域と実験水槽内で様々な環境条件を設定して、付着珪藻群落の変動をできるだけ長期間にわたり観察した。また、出現した珪藻は可能な限り種レベルまで同定し、さらに群体の形状や付着の仕方などの付着形態 (1.1 で定義する) によって出現種をグループ分けして解析を行ったところ、異なる海域にも共通する普遍的な変動機構が存在することが明らかとなった。

第1章では、珪藻の付着形態を8型に分類して定義し、調査海域における主要出現種をグループ分けするとともに、付着形態による生理・生態的特性の相違を検討した。第2章では、環境の異なる4海域において、付着珪藻群落の季節変動および水平・鉛直分布を構成種の付着形態に着目して

観察し、それらの現象を引き起こした要因について解析した。季節や海域による変動は、一定期間海中に浸漬した基盤上に形成された群落にみられたものであったが、基盤上の付着珪藻群落は時間の経過とともに変化することが知られている (Whitford 1956, Hudon and Bourget 1983, Korte and Blinn 1983 等)。第 3 章では、時間経過にともなう群落の遷移をいろいろな条件下で観察し、群落の形成、遷移機構を検討した。第 4 章では、付着珪藻が沿岸生態系の中で果たしている役割の 1 例として、付着珪藻群落の変動とアワビの初期生態との係わりを検討した。上述したように、付着珪藻はアワビ類の発育段階初期の主要餌料であり、浮遊幼生の着底にも影響を及ぼす (柳橋ほか 1986, 大貝ほか 1991) ことから、付着珪藻群落の動態はアワビ類の初期生態に大きな影響を及ぼしていることが推察される。しかしながら、アワビの初期生態、特に摂餌生態に関する知見は、餌料である珪藻の同定が難しいこともあってきわめて乏しく、付着珪藻群落の動態も明らかにされていなかったため、両者の関係についてはこれまでほとんど検討されることがなかった。本研究では、付着珪藻がアワビ浮遊幼生の着底、変態、およびその後の成長に及ぼす影響を調べ、アワビ稚貝の成長にともなう食性の変化と付着珪藻群落の遷移との相互関係を検討した。

第1章 付着珪藻群落の構造と珪藻の付着形態

珪藻は全て単細胞の生物であるが、様々な形態の群体を形成し、付着の仕方も同一ではないため、優占する種によって異なる構造の群落が形成される。また、優占種は環境条件により異なり、時間の経過とともに移り変わるため、群落構造も様々に変化する（これについては第2章、第3章で詳説する）。陸上の植物群落では、群落構造やその成立条件、遷移過程等がよく研究されている（田川 1973等）が、付着珪藻について群落構造に着目した研究は近年まできわめて少なかった。Patrick and Roberts (1979) が付着珪藻群落にも陸上の植物群落と同様の複雑な三次元的構造があることを認めてから、関連した研究が少しずつ行われるようになり、時間経過とともに群落構造の遷移が観察され（Hoagland *et al.* 1982, Hudon and Bourget 1981, 1983）、流れや光などの環境条件が付着珪藻群落の構造に与える影響が検討されている（Hudon and Bourget 1983, Luttenton and Rada 1986, Steinman and McIntire 1986）。

上述したように、群落の立体的構造は構成する種が様々な付着形態（1.1で定義する）を有しているため形成される。Hudonらのグループは、珪藻の付着形態に着目して群落の変動を観察し、異なる付着形態が存在することの生態学的な意義を論じている（Hudon and Bourget 1983, Hudon and Legendre 1987）。また彼らは、異なる付着形態を持つ種が異なる増殖特性、環境耐性を持つために群落の遷移や変動が起こることを推測している（Hudon and Bourget 1983）が、遷移や変動の機構を具体的に明らかにするには至っていない。

本研究では、付着珪藻群落の変動機構を具体的に明らかにすることを目的として、様々な環境条件下における群落の変化を特に群落構造の変化に基づいて解析した。本章では、付着珪藻群落の構造を決定する珪藻の付着形態を8型に分類して定義し、主要出現種をグループ分けするとともに、付着形態による生理・生態的特性の相違を検討した。

1. 1 付着形態

付着珪藻の様々な群体形状や付着方法についてはかなり古くから記載がある (Smith 1853, Karsten 1928) が、それらの特徴が整理され、生理、生態学的な論議がなされるようになったのは最近のことである。珪藻は粘液質の物質を分泌して基質に付着したり群体を形成したりするが、Chamberlain (1976) はこの粘液物質の分泌方法とその形状によって付着方法を5つのタイプに分類している。Hudon and Bourget (1983) は、珪藻の付着形態 (growth form: 陸上植物で言う成長型 growth form とはやや意味合いが異なるため、付着形態と訳した) を表すものとして群体形成の有無、付着様式、運動性の3つの性状を挙げ、これらの組み合わせによって汽水産の付着珪藻28種の付着形態を記載している。

基質への付着方法や群体の形状に密接な係わりがあると考えられるものに付着力がある。付着力は付着珪藻の生態を考える上でも重要な要素である。振動や流速によって基盤上の付着珪藻種組成が変化する (Luttenton and Rada 1986, Steinman and McIntire 1986) 大きな原因の一つは、種によって付着力が異なることと考えられる。基質上における各種付着珪藻の微細分布にも付着力が大きく関与していることが指摘されている (田中 1985)。Tanaka (1986) は大型海藻に付着する珪藻の付着力を調べ、付着方法によって付着力が異なることを報告している。

本研究では、Hudon and Bourget (1983) の挙げた3つの性状に付着力を加えた4つの性状によって珪藻の付着形態を8型に分類した。

1. 1. 1 8型の付着形態

珪藻の付着形態を群体形成の有無と群体の形状、粘液の分泌様式 (付着様式)、運動性、および付着力によって以下の8型に分類した。

匍匐滑走型 (A型) : 単体。蓋殻の全面で基質に水平方向に付着する (Fig. 1, A)。運動性に富み活発な滑走運動を行

う。付着力は弱い。

- 匍匐固着型 (B型) : 単体。蓋殻の全面で基質に水平方向に付着する (Fig. 1, B)。縦溝を持ち運動性を有するが、移動速度はゆっくりしており、滑走運動は活発ではない。付着力はきわめて強い。
- 直立不動型 (C型) : 単体または数細胞から数十細胞が付着部位を共有する小群体。細胞の一端から分泌される粘液で基質から立ち上がるように付着する (Fig. 1, C)。運動性は持たない。付着力は比較的弱い。
- 帯状群体型 (D型) : 多細胞が連結して帯状やジグザグ状の群体を形成する。群体の末端細胞で基質に付着する (Fig. 1, D)。細胞自体は運動性を持つ種もあり、*Bacillaria paxillifer*など細胞の連結部がスライドして群体全体が伸縮運動を行う種もあるが、基質との付着部位が移動することはない。付着力は比較的弱い。
- 付着柄単体型 (E型) : 単体または数細胞が蓋殻面で連結した帯状の小群体。細胞の一端から分泌される粘液物質が付着柄を形成し基質に付着する (Fig. 1, E)。細胞自体は運動性を有するが、付着柄を形成した細胞が移動することはない。付着力は強い。
- 付着柄群体型 (F型) : 多細胞が付着柄で連結した樹枝状群体を形成する。群体の末端細胞から分泌される付着柄で基質に付着する (Fig. 1, F)。細胞自体は運動性を有する種もあるが、群体形成時には運動性を持たない。付着力は強い。
- 管棲群体型 (G型) : 多細胞が粘液質のチューブに入った糸状または樹枝状群体を形成する。チューブの末端で基質に付着する (Fig. 1, G)。細胞自体は運動性を持ち、チューブ内で活発な滑走運動を行うものもあるが、

群体が移動することはない。付着力は強い。

糸状群体型（H型）：多細胞が連結した糸状群体を形成する。末端細胞で基質に付着する（Fig. 1, H）。運動性は持たない。付着力は弱い。

なお、A型～G型は羽状類（フラギラリア綱及びバシラリア綱）に属する種の付着形態であり、H型は円心類（コスキノディスクス綱）の種の付着形態である。

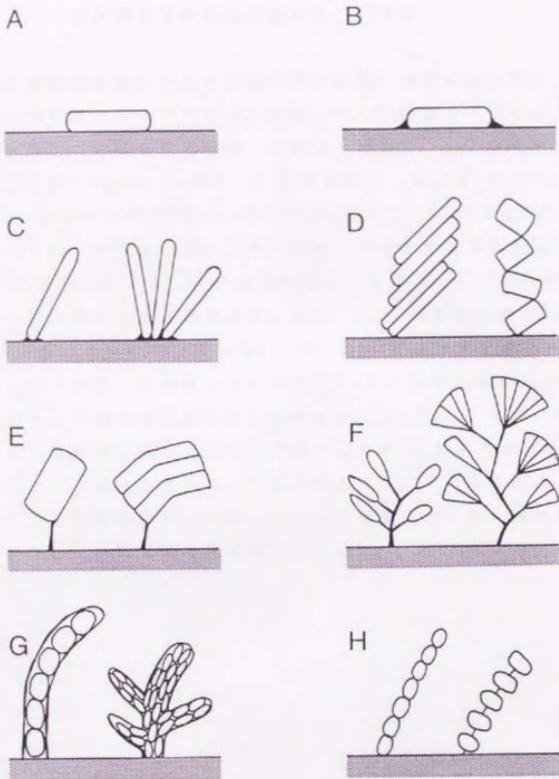


Fig. 1. Eight types of diatom growth forms. The definition of each type is in the text.

1. 1. 2 主要付着珪藻の付着形態に基づく分類

本研究の主要調査地点である神奈川県油壺湾、宮城県泊浜地先、岩手県吉浜湾、沖縄県西表島仲間川河口に設置した人工基盤上に出現した主要な37種の付着様式、群体形成の有無、運動性、付着力、およびそれらから分類した付着形態をTable 1に示した。付着様式は、匍匐型Prostrate、直立型Upright、付着柄形成型Mucus thread、粘液チューブ形成型Mucus tubeの4型に分類した。運動性については、活発で迅速な滑走運動を行うもの(++)、時折ゆっくりとした滑走運動を行うもの(+)、細胞は運動性を持つがその付着様式では運動できないもの(+)、運動性を持たないもの(-)の4段階に区分した。付着力については、非常に強くてキャピラリーによるジェット水流では剥離しないもの(++)、比較的強いがキャピラリーによりジェット水流を噴射すると剥離するもの(+)、非常に弱くて付着している培養器を振蕩しただけで剥離するもの(+)の3段階に区分した。また、ここで主要種としたのは、各調査地点で少なくとも1回以上、1試料中における細胞の割合が5%以上となった種全てである。調査地点、採集方法等については第2章で詳説する。

Table 1. Growth forms of species

Species	Mode of attachment	Solitary or colonial ¹⁾	Motility ²⁾	Adhesive strength ³⁾	Type
Class Coconodiscophyceae					
Family Melosiraceae					
<i>Melosira huxleyoides</i>	Upright	Colonial	-	+	H
<i>Melosira</i> sp.-1	Upright	Colonial	-	+	H
Family Triceratolaceae					
<i>Obolella</i> sp.-1	Upright	Colonial	-	+	H
Class Fragillariophyceae					
Family Fragillariaceae					
<i>Fragilaria</i> sp.-1	Upright	Colonial	-	+	D
<i>Fragilaria</i> sp.-2	Upright	Colonial	-	+	D
<i>Synedra investiens</i>	Upright	Solitary	-	++	C
<i>Synedra tabulata</i>	Upright	Solitary	-	++	C
Family Licmophoraceae					
<i>Licmophora flabellata</i>	Mucus thread	Colonial	-	+++	F
<i>Licmophora gracilis</i> var. <i>anglica</i>	Mucus thread	Colonial	-	+++	F
Family Striatellaceae					
<i>Striatella calpunctata</i>	Upright	Colonial	-	+	D
Class Bacillariophyceae					
Family Mastogloiales					
<i>Mastogloia cistellensis</i>	Mucus thread	Solitary	+	+++	E
Family Gomphonemataceae					
<i>Gomphonema</i> sp.-1	Mucus thread	Colonial	-	+++	F
Family Achnantheaceae					
<i>Achnanthes brevipes</i> var. <i>intermedia</i>	Mucus thread	Solitary	+	+++	E
<i>Achnanthes huxleyana</i>	Prostrate	Solitary	++	+	A
<i>Achnanthes longipes</i>	Mucus thread	Solitary	+	+++	2*
Family Coconodiscaceae					
<i>Coconodiscus diadema</i>	Prostrate	Solitary	++	+++	B
<i>Coconodiscus scutellus</i> var. <i>parvus</i>	Prostrate	Solitary	++	+++	B
Family Berkeleyaceae					
<i>Berkeleya nitens</i>	Mucus tube	Colonial	+	+++	G
<i>Berkeleya rutilans</i>	Mucus tube	Colonial	+	+++	G
<i>Parlibellus deloignei</i>	Mucus tube	Colonial	+	+++	G
Family Naviculaceae					
<i>Navicula britannica</i>	Prostrate	Solitary	+++	+	A
<i>Navicula mollis</i>	Mucus tube	Colonial	+	+++	G
<i>Navicula remsissima</i>	Mucus tube	Colonial	+	+++	G
<i>Navicula swithii</i>	Mucus tube	Colonial	+	+++	G
<i>Navicula</i> sp.-1	Prostrate	Solitary	+++	+	A
Family Stauronelidaceae					
<i>Stauronelis membranacea</i>	Mucus thread	Solitary	+	+++	E
Family Catenulaceae					
<i>Aphora acutiuscula</i>	Prostrate	Solitary	++	+++	B
<i>Aphora agusta</i> var. <i>ventricosa</i>	Prostrate	Solitary	++	+	A
<i>Aphora coffeaeformis</i>	Prostrate	Solitary	++	+++	B
<i>Aphora subacutiuscula</i>	Prostrate	Solitary	++	+++	B
<i>Aphora</i> sp.-1	Prostrate	Solitary	++	+++	B
<i>Aphora</i> sp.-2	Prostrate	Solitary	++	+++	B
<i>Tadestella</i> sp.-1	Mucus thread	Solitary	+	+++	E
Family Bacillariaceae					
<i>Bacillaria paxillifer</i>	Upright	Colonial	+	++	D
<i>Cylindrotheca closterium</i>	Prostrate	Solitary	++	+	A
<i>Witzschia longissima</i> var. <i>reversa</i>	Prostrate	Solitary	+++	+	A
<i>Witzschia</i> sp.-2	Prostrate	Solitary	+++	+	A

¹⁾ "Solitary" includes small colonies consisting of several cells.

²⁾ +++: move actively and swiftly, ++: move occasionally and slowly, +: motile species, but they do not move in the mode of attachment, -: non-motile

³⁾ +++: very strong, and able to resist separation by jet stream from capillary tube, ++: strong, but peels off by jet stream, +: very weak, and readily comes off by slight shaking of culture vessel.

*: This species sometimes makes long belt-shaped colony, which is classified into Type D of growth form.

1. 2 付着形態による生理・生態的特性の相違

付着珪藻がいろいろな付着形態を形成することの生態的意義について Hudon and Legendre (1987) は、各種付着珪藻が栄養塩類や光を取り入れる効率、摂食される可能性、及び新しい場所への入植率をそれぞれに最も都合のよい付着形態を形成することによって変えることにあると考えている。この仮説が正しいとすれば、同じ付着形態を持つ種は似たような生理的特性を持つ可能性が高い。Hudon and Bourget (1983) は、海中に垂下した基盤上に形成される付着珪藻群落の環境条件による変化を調べた結果、群落の立体構造に最も大きな影響を及ぼしていたのは光強度であったことから、付着珪藻はその付着形態によって光に対する増殖特性が異なること、すなわち同じ付着形態を持った種は光に対して似通った増殖特性を持つことを推察している。

本研究で4海域の付着珪藻群落の季節変動を調べた結果からも、摂食圧の低い場合には、群落の構造は光条件の変化にともなって変わることがわかった(第2章)。また、植食動物による摂食圧は、光条件とともに付着珪藻群落の構造に大きな影響を及ぼしていた(第2章)。そこで、本節では、光に対する増殖特性、及び摂食圧に対する耐性の付着形態による相違を検討した。

1. 2. 1 光に対する増殖特性

これまでに報告されている付着形態の明らかな各種付着珪藻の増殖速度と光強度によるその変化を整理するとともに、新たに5型の付着形態に属する7種の増殖速度を5段階の光強度下で測定し、付着形態による増殖特性の相違を検討した。

【方法】

東北区水産研究所(宮城県塩釜市)のアワビ飼育水槽内から分離し、Jørgensenの栄養塩添加海水培地を改良した培養液(高野・南雲 1987、以

下Jørgensen改変培地とする) 中で継代培養していた7種の付着珪藻 *Navicula britannica* (付着形態は匍匐滑走型)、*Nitzschia* sp.-1 (匍匐滑走型)、*Cocconeis scutellum* var. *parva* (匍匐固着型)、*Cocconeis sublittoralis* (匍匐固着型)、*Synedra investiens* (直立不動型)、*Achnanthes longipes* (付着柄単体型)、*Berkeleya rutilans* (管棲群体型) の増殖速度を5段階の光強度下で測定した。設定した光強度は、白色蛍光灯を光源とした500、1000、4000、7000、10000luxである。明暗周期は12h L-12hDに設定した。培養水温は、*N. britannica*については15℃と20℃、*B. rutilans*については15℃、それ以外の種については20℃である。培養は、Jørgensen改変培地 (pH 7.8-8.3、塩分約33%) を0.15m l入れた96穴の平底マルチプレート (底面積0.32cm²、内容積0.37ml) 中で行い、いずれも1細胞から定常期に達するまでの増殖を観察した。同一条件で1種につき12~30穴で観察を行ったが、結果として用いたのは良好に増殖した5~7穴での値である。増殖速度 μ (divisions/day) は以下のEppley (1977) の式を用いて計算した。

$$\mu = 1 / t \cdot \log_2 (N_t / N_0)$$

N_0 : 測定開始時 (0日) の細胞数、 N_t : t日後における細胞数

なお、検討に用いた増殖速度は指数増殖期の平均値である。

過去の文献から引用して以下の検討に用いたのは、これまでに測定された各種付着珪藻の指数増殖期の増殖速度のうち、培養条件 (光強度、明暗周期、水温等) と珪藻の付着形態が明らかなものである。

【結果】

測定した7種の付着珪藻の指数増殖期の増殖速度と光強度の関係をFig. 2に示した。500luxでは7種の増殖速度に大きな違いはないが、高照度下ほど種による増殖速度の差が広がる傾向がみられる。付着形態が匍匐滑走型の2種 (*N. britannica*と*Nitzschia* sp.-1) は光強度による増殖速度の変

化が大きく、高照度下(4000lux以上)での増殖速度は他の5種に比べて高かった。*S. investiens*(直立不動型)の高照度下における増殖速度は匍匐滑走型の2種に次いで高く、光強度による増殖速度の変化も比較的大きかった。一方、他の4種、*C. scutellum* var. *parva*(匍匐固着型)、*C. sublittoralis*(匍匐固着型)、*A. longipes*(付着柄単体型)、*B. rutilans*(管棲群体型)の増殖速度は光強度によってそれほど大きく変化しなかった。特に、*C. scutellum* var. *parva*の増殖速度は1000lux以上では全く変化しなかった。

上記7種の付着珪藻とこれまでに測定された各種付着珪藻の指数増殖期の平均増殖速度を付着形態別に整理してTable 2に示した。文献から引用した値の一部には、図から読み取ったものや単位を統一するため計算し直したものも含まれる。測定日数や培養液の組成など測定条件が異なるため単純に比較することはできないが、付着形態によってはその形態を持つ種に共通した特有の傾向がみられるものもある。匍匐滑走型(A型)の付着形態を持つ種の増殖速度は、他の形態の種に比べて概して高い傾向がある。しかし、1000lux以下の低照度区での値は高照度区での値に比べてかなり低く、特に500luxでは他の形態に属する種のものほとんど変わらない。一方、匍匐固着型(B型)の形態を持つ種の増殖速度は他に比べて低い。特に、高照度区では匍匐滑走型(A型)の種に比べてほぼ2分の1以下とかなり低いが、光強度による増殖速度の差が小さいのが特徴で、500luxでは両型はほぼ同レベルとなっている。帯状群体型(D型)、管棲群体型(G型)、糸状群体型(H型)の付着形態を持つ種、すなわち大きな群体を形成する種の増殖速度は匍匐固着型(B型)に次いで低く、光強度による差も比較的小さい。直立不動型(C型)、付着柄単体型(E型)、及び付着柄群体型(F型)の形態を持つ種の増殖速度は、大群体を形成する種と匍匐滑走型(A型)の形態を持つ種の間的な値となっている。

【考察】

McIntire and Wulff(1969)は、室内実験により付着珪藻群落に及ぼす光の影響を検討し、*Cocconeis scutellum* var. *parva*が光が弱い場合にの

み優占種となったことを報告している。Hudon and Bourget (1983) は、野外実験により同様の検討を行い、運動性に富んだ単体の珪藻（本研究で定義した付着形態では匍匐滑走型）は光が強い時にのみ優占し、光が弱い場合には出現はするものの優占種とはならないのに対して、*Cocconeis* spp. や *Amphora* spp.（匍匐固着型）の出現量は光の強さにあまり影響されないことから、匍匐滑走型の種は増殖に強い光を必要とし、匍匐固着型の種は弱光下でも増殖できることを推察している。上述したように、実際に測定された増殖速度で比較してみると、匍匐滑走型の付着形態を持つ種は光強度による増殖速度の変化が大きく、高照度下では他の形態の種に比べて速く増殖するが、低照度下では他と同レベルである。匍匐固着型の種の増殖速度は光強度による変化が小さく、低照度下では他の形態の種と同レベルであるが、高照度下では低い傾向がみられる。匍匐滑走型の種が光が強い場合に優占するのは、他の形態の種より速く増殖するためと考えられるが、匍匐固着型の種が弱光下で優占するのは、その光条件で匍匐固着型の種の増殖速度が他の形態の種よりも高いためではなく、付着力の強さなど増殖速度以外の有利さを持つためと推察される。

Tanaka (1984) は10種の付着珪藻の天然海水水中での増殖速度を調べ、単体で滑走運動を行う種の増殖速度は群体を形成する種のそれに比べて高いことを報告している。本調査によれば、単体の珪藻の中でも匍匐固着型の種については全ての付着形態の中で最も増殖が遅く、Tanaka (1984) の結論とは一致しないが、匍匐滑走型の種に比べれば群体を形成する珪藻の増殖速度は低い傾向が今回の結果からも認められる。Hudon and Bourget (1983) は、管棲群体型の付着形態を持つ種 (*Berkeleya rutilans*、*Navicula ramosissima*、*N. mollis*) について、海中に垂下した基盤上での消長と光条件との関係から、増殖に比較的強い光を必要とすることを推察している。本研究で測定した *B. rutilans* と Mizuno (1989) が報告している *B. obtusa* の増殖特性を見ると、光強度による増殖速度の差は小さく、高照度下における増殖は比較的遅いが、低照度下での増殖速度は他の形態の種とほぼ同レベルであり、特に増殖に強い光を必要とするとは考えられない。*B. rutilans* は高緯度海域の氷下面に付着するいわゆる ice algae の代表種

である (Watanabe 1988)。ice algaeは光条件の悪い環境に適応してきわめて低い補償点を持つことが報告されており (Smith *et al.* 1987)、弱光下でも増殖できるものと考えられる。

ここでは光に対する増殖特性として、特に光強度と増殖速度の関係について論議したが、*Cocconeis scutellum* var. *ornata*や*Synedra tabulata*などの増殖速度 (Table 2)を見るとわかるように、増殖速度は光強度ばかりでなく日長 (1日当たりの日照時間) でも大きく変化する。1日に得られる光エネルギーの総量 (補償点以上の強度の光の総量) が付着珪藻の増殖速度を規定する要因となっているものと考えられる。

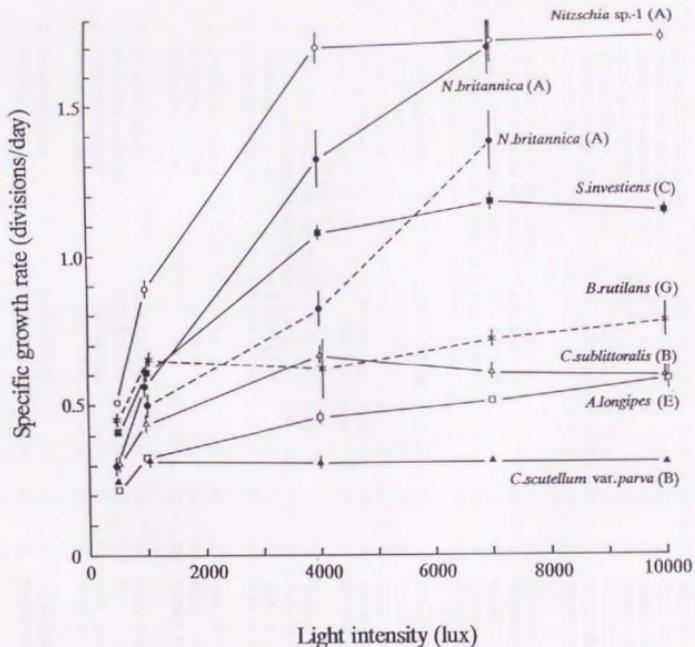


Fig. 2. Relationship between light intensity and specific growth rate of seven benthic diatom species. The alphabet in the parenthesis indicates the type of growth form. Bars indicate standard errors of the mean ($n=5-7$).
 —: at 20°C, ---: at 15°C.

Table 2. Variation in the specific growth rate with light intensity.

Type	Species	Growth rate (divisions/day)				Daylength (h)	Temp. (°C)	Reference
		Light Intensity (lux)						
		500	1000	4000	7000	10000		
A	<i>Cylindrotheca closterium</i>	0.83	1.22	1.22		1.25	12	Ohgai <i>et al.</i> (1986)*
	<i>Cylindrotheca closterium</i>	1.06	1.14	1.19		1.21	12	Ohgai <i>et al.</i> (1986)*
	<i>Navicula britannica</i>	0.50	0.82	1.38			12	Present study
	<i>Navicula britannica</i>	0.30	0.57	1.32	1.70		12	Present study
	<i>Navicula directa</i>	0.92	0.96	0.98		0.98	12	Ohgai (1986)*
	<i>Navicula directa</i>	0.93	0.98	0.98		0.98	12	Ohgai (1986)*
	<i>Hitzschia sp.-1</i>	0.51	0.89	1.70	1.72	1.74	12	Present study
B	<i>Cocconeis scutellum var. ornata</i>	0.32	0.40	0.41			14	Mizuno and Okuda (1985)
	<i>Cocconeis scutellum var. ornata</i>	0.18	0.22	0.31			10	Mizuno and Okuda (1985)
	<i>Cocconeis scutellum var. ornata</i>	0.24	0.46	0.43			14	Mizuno and Okuda (1985)
	<i>Cocconeis scutellum var. parva</i>	0.25	0.32	0.31	0.31	0.31	12	Present study
	<i>Cocconeis sublitorealis</i>	0.31	0.44	0.67	0.61	0.60	12	Present study
C	<i>Synedra gracilis</i>	0.87	0.97	0.99		1.00	12	Ohgai (1986)*
	<i>Synedra gracilis</i>	0.91	0.99	1.00		1.01	12	Ohgai (1986)*
	<i>Synedra investiens</i>	0.41	0.61	1.08	1.18	1.15	12	Present study
	<i>Synedra tabulate</i>	0.34	0.50	0.89	0.82		9	Castenholz (1964)
	<i>Synedra tabulate</i>	0.82	1.15	1.16			15	Castenholz (1964)
D	<i>Fragilaria striatula var. californica</i>	0.24		0.86			9	Castenholz (1964)
	<i>Fragilaria striatula var. californica</i>	0.72		1.28			15	Castenholz (1964)
	<i>Gracilastophora marina</i>	0.53	0.59	0.61		0.61	12	Ohgai <i>et al.</i> (1986)*
	<i>Gracilastophora marina</i>	0.56	0.62	0.62		0.62	12	Ohgai <i>et al.</i> (1986)*
E	<i>Achnanthes longipes</i>	0.88	0.87	0.92		0.98	12	Ohgai <i>et al.</i> (1984a)*
	<i>Achnanthes longipes</i>	0.88	0.95	1.01		1.01	12	Ohgai <i>et al.</i> (1984a)*
	<i>Achnanthes longipes</i>	0.22	0.32	0.46	0.51	0.59	12	Present study
F	<i>Licaphora abbreviata</i>	0.75	0.82	0.91		0.94	12	Ohgai <i>et al.</i> (1984b)*
	<i>Licaphora abbreviata</i>	0.77	0.94	0.95		0.95	12	Ohgai <i>et al.</i> (1984b)*
	<i>Licaphora paradoxa</i>	0.70	0.83	0.91		0.95	12	Ohgai <i>et al.</i> (1984b)*
	<i>Licaphora paradoxa</i>	0.75	0.85	0.95		0.95	12	Ohgai <i>et al.</i> (1984b)*
G	<i>Berkuleya obtusa</i>	0.47	0.58	0.57			14	Mizuno (1989)
	<i>Berkuleya rutilans</i>	0.45	0.65	0.62	0.72	0.78	12	Present study
H	<i>Wetzelia muuilliformis</i>	0.14	0.35	0.51	0.58		9	Castenholz (1964)
	<i>Wetzelia muuilliformis</i>	0.34	0.62	0.76	0.72		15	Castenholz (1964)
	<i>Wetzelia muuilliformis</i>	0.48	0.83	0.88	0.74		12	Ohgai <i>et al.</i> (1984a)*
	<i>Wetzelia muuilliformis</i>	0.48	0.84	0.79	0.79		12	Ohgai <i>et al.</i> (1984a)*

* Growth rates were calculated from the presented data in the reference.

1. 2. 2 摂食圧に対する耐性

付着珪藻群落に対する植食動物の摂食の影響については、第2章で季節変動や分布への関与、第3章で遷移過程に対する影響について詳しく検討を行う。ここでは、付着珪藻に対する摂食の影響に関するこれまでの知見を整理し、付着形態による摂食圧に対する耐性の相違を検討した。

【結果と考察】

いろいろな植食動物の摂食圧による付着珪藻種組成の変化やそれらの植食動物の消化管内容物の解析から、付着珪藻には摂食されやすい種と摂食されにくい種があることが報告されている。その主な結果をTable 3にまとめた。報告されている種の付着形態 (Table 3、各論文中の記載内容と種名から判断) をみると、摂食されにくいことが報告されている種は、匍匐固着型 (B型) の *Cocconeis* 属各種と付着柄単体型 (E型) の *Achnanthes* 属2種のみであるが、摂食されやすいとされている種には匍匐固着型 (B型) 以外のすべての付着形態を持つものが含まれている。実験や観察に用いた付着珪藻群落中でより大きな群体を形成するものや付着力の弱いものは摂食されやすく、付着力が強く群体を形成しないものは摂食されにくいことがわかる。このことはTable 3に引用した各論文中でも指摘されている。

Hudon (1983) は、珪藻の付着力が端脚類の摂食選択性を決定する重要な要素であることを実験的にも明らかにしている。

植食動物の種類や付着珪藻群落自体の構造、組成によっても異なるであろうが、付着形態により摂食圧に対する耐性をおおまかに比較してみると、付着力が強く、単体で基盤に水平方向に付着する匍匐固着型の付着形態を持つ種が最も耐性が強く、大きな群体を形成する帯状群体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型の形態を持つ種は摂食されやすい。また、群体を作らないものでも付着力の比較的弱い匍匐滑走型や直立不動型の種の摂食圧に対する耐性は弱いと言える。付着柄単体型の付着形態を持つ種は付着力が強く大きな群体も形成しないが、基盤から立ち上がるように付着するため匍匐固着型の珪藻よりは摂食されやすいものと考えられる。

Table 3. Selective grazing of benthic diatoms by herbivores.

Species selected (growth form)	Species avoided (growth form)	Grazer	Reference
<i>Achnanthes minutissima</i> (E) <i>Diatoma vulgare</i> (D) <i>Melosira varians</i> (H)	<i>Cocconeis</i> spp. (B)	Amphipods	Moore (1975)
<i>Melosira moniliformis</i> (H) <i>Melosira nummuloides</i> (H) <i>Fragilaria striatula</i> (D)	<i>Achnanthes brevipes</i> (E) <i>Achnanthes parvula</i> (E)	Gastropods	Nicotri (1977)
<i>Synedra</i> sp. (C) <i>Gomphonema</i> sp. (F)	<i>Cocconeis placentula</i> (B)	Gastropod	Kesler (1981)
<i>Cylindrotheca closterium</i> (A) <i>Bacillaria paxillifer</i> (D) <i>Navicula britannica</i> (A)	<i>Cocconeis dirupta</i> (B) <i>Cocconeis scutellum</i> (B)	Gastropod	Ioriya and Suzuki (1987)
<i>Achnanthes javanica</i> (E) <i>Achnanthes kumaitensis</i> (E) <i>Cylindrotheca closterium</i> (A) <i>Licmophora abbreviata</i> (F) <i>Navicula ramosissima</i> (G) <i>Witzschia acicularis</i> (A)	<i>Cocconeis costata</i> (B) <i>Cocconeis scutellum</i> (B) <i>Cocconeis sublittoralis</i> (B)	Gastropods	Suzuki <i>et al.</i> (1987)
<i>Synedra ulna</i> (C)	<i>Cocconeis placentula</i> (B)	Gastropod	Steinman <i>et al.</i> (1989)

第2章 付着珪藻群落の変動とその要因

付着珪藻の光合成活性や増殖には、光強度 (Castenholz 1964, Colijn and Van Buurt 1975, Admiraal 1977a, Admiraal and Peletier 1980a, 大貝 1986等)、水温 (Colijn and Van Buurt 1975, Admiraal 1977a, Admiraal and Peletier 1980a, 大貝 1986等)、塩分 (Williams 1964, Admiraal 1977b, 大貝 1986, Mizuno 1992等)、栄養塩濃度 (大貝 1986等) などが影響を及ぼし、それぞれの環境要因に対する増殖最適範囲は珪藻の種によって異なることが室内での培養実験によって明らかにされている。水中の様々な基質上に形成される付着珪藻群落の密度や種組成、群落構造はこれらの要因に加え、植食動物による摂食圧 (Castenholz 1961, 1963, Hickman and Round 1970, Nicotri 1977, Steinman *et al.* 1991)、波浪や流れによる攪乱 (Stevenson 1983, Luttenton and Rada 1986, Steinman and McIntire 1986, Hoagland and Peterson 1990) などの影響も強く受けることが知られている。河川や湖沼など陸水域の付着珪藻群落の分布や変動については比較的研究が多く、特に pH や栄養塩濃度など水質との関係がよく調べられている (Hustedt 1938-1939, Patrick 1977)。これらの研究結果から珪藻を水質判定の指標として用いる試みもなされている (Kobayashi and Mayama 1982, 渡辺ほか 1982)。汽水域の砂泥底など環境変動の著しい場所で底生性や付着性の珪藻を扱った研究も比較的多く行われており、塩分 (Cox 1977a, Admiraal and Peletier 1980b)、栄養塩濃度 (Admiraal and Peletier 1980b, Kennett and Hargraves 1985)、波浪 (Colijn and Dijkema 1981) などが珪藻の分布や変動を規定する大きな要因と考えられている。これに対して、海岸域の、特に岩礁域の海底や構造物表面の付着珪藻群落に関するまとまった研究は少なく、いくつかの海域で季節的変動 (Castenholz 1967, Tanaka *et al.* 1984等) や分布 (Aleem 1950, 田中 1984等) は観察されているものの、その要因については詳しく検討されていない。

本研究では、日本沿岸の4海域において、付着珪藻群落の季節変動および水平・鉛直分布を観察してそれを支配する要因を分析するとともに、調

査海域による出現種や変動傾向の相違を解析し、主として海岸の岩礁域における付着珪藻群落の変動機構の検討を行った。

2. 1 群落の季節変動とその要因

海産付着珪藻の現存量、種組成の季節変動は、イギリス (Hopkins 1964, Cox 1977b)、オランダ (Colijn and Dijkema 1981)、ノルウェー (Castenholz 1967)、アメリカ (Kennett and Hargraves 1985)、カナダ (Bacon and Taylor 1976)、日本 (佐藤 1958, 飯塚・梶原 1959, 広松・平野 1981, 田中ほか 1984, Tanaka *et al.* 1984, 阿知波 1988) など世界各地で観察されている。これらの研究の多くは環境変動の著しい汽水域で行われたもので、塩分、栄養塩濃度、波浪などの急激な環境変動が付着珪藻群落の季節変動を引き起こしている場合が多い。汽水域に比べると環境が安定している海岸域での研究は、Castenholz (1967) がノルウェーで行ったものと日本各地で行われたもの (飯塚・梶原 1959, 田中ほか 1984, Tanaka *et al.* 1984, 阿知波 1988) に限られる。これらの報告を見ると、付着珪藻の密度や種組成は、急激な環境変動がないにもかかわらずかなり激しく変動している。変動のパターンはそれぞれの報告でかなり異なり、また、それぞれの変動を引き起こした要因についても合理的な説明はなされていないため、これまでの研究から海岸域における付着珪藻群落の変動機構を明らかにすることは困難である。

本研究では、神奈川県油壺湾、宮城県泊浜地先、岩手県吉浜湾のいずれも比較的淡水の影響が少ない岩礁域で、海中に垂下した人工基盤あるいは海底に固定した人工基盤上における付着珪藻群落の季節変動を観察し、それぞれの変動要因を解析した。また、対照として、環境変動の著しい沖縄県西表島仲間川河口の汽水域でも海中に基盤を垂下し、基盤上に形成された付着珪藻群落の調査時期による変動を観察した。これらの結果から、海岸域における付着珪藻群落の季節変動の機構について検討を行った。

2. 1. 1 神奈川県油壺湾における季節変動

神奈川県油壺湾の海中に垂下したスライドグラス上に形成された付着珪藻群落の季節変動を観察し、水質（水温、塩分、栄養塩濃度）、日照時間、及び摂食圧の変動と比較することにより季節変動の要因を検討した。油壺湾は、三浦半島西海岸の南端近くに位置し、西に向かって相模湾に湾口を開いている。比較的波浪の影響の少ない穏やかな湾である。

【方法】

調査は、神奈川県油壺湾の定点（ $35^{\circ}05'N$: $139^{\circ}37'E$, Fig. 3）において、1984年6月から1985年7月および1987年2月から10月にかけて行った。調査定点は、湾口部の岩礁域に位置し、岸から20mほど離れた水深約5mの地点である。

原則として毎月1回、ホルダー（Fig. 4）に入れたスライドグラス5枚を定点の海面に常設されている筏から海面下1mに垂下し、10日後に取り上げて試料とした。試料は、取り上げ後すぐに2.5%グルタルアルデヒド溶液中で固定した。光学顕微鏡を用いて付着珪藻群落の構造を調べた後、スライドグラス上に付着した珪藻及び他の付着生物全てを鉛筆で丁寧に剥ぎ落とした。大型の付着生物を同定、計数して取り除いた後、珪藻を含む懸濁液を濃縮して一定量とした。得られた珪藻懸濁液を血球計数板上に滴下し、光学顕微鏡下で種の同定を行うとともに種毎に細胞数を計数した。また、試料の一部に酸処理を施し（高野・南雲 1987）、透過型電子顕微鏡を用いて出現種を正確に同定して光学顕微鏡での観察を補完した。

調査期間中の水温及び塩分は、東京大学理学部付属三崎臨海実験所が調査定点から約20m離れた地点の海面下1mで1日2回（10時、15時）測定した記録を参照した。1987年2月から10月には、栄養塩濃度を分析するため、スライドグラスの設置及び取り上げ時に101のバン・ドーン採水器（難合社）を用いて定点の海面下1mから海水を採取した。分析した栄養塩は、アンモニア態窒素、亜硝酸態窒素、硝酸態窒素、リン酸態リン、及び珪酸態珪素である。採取した海水は、ポリエチレン瓶（珪酸態珪素分析

用)及びガラス瓶(アンモニア態窒素、亜硝酸態窒素、硝酸態窒素、リン酸態リン分析用)に移して三崎臨海実験所の実験室に持ち帰り、ミリポアHAフィルター(0.45 μ m)で濾過した後、凍結して分析まで保存した。硝酸態窒素はブルシン法(Jenkins and Medsker 1964)により分析し、他はStrickland and Parsons(1972)の方法により分析した。日照時間は、調査地近傍の三浦市で太陽電池式日照計により測定されたもの(気象庁1984、1985、1987)を参照した。ここで用いた日照時間とは、スライドガラスの垂下期間中に海表面に直射日光が照射していた合計時間である。

【結果】

スライドガラス垂下期間中の平均水温は、11.3 $^{\circ}$ C(1985年3月)から28.0 $^{\circ}$ C(1984年8月)の範囲で変動した(Fig. 5)。塩分は、あまり大きくは変動せず、スライドガラス垂下期間中の平均塩分は30.6%(1985年7月)から34.8%(1984年10月)の範囲にあった(Fig. 5)。最も低い塩分値は25.0%であり、1984年6月の終わりに記録された。スライドガラス垂下していた10日間の合計日照時間は22.9時間(1984年6月後期)から117.1時間(1984年8月)の範囲で激しく変動した(Fig. 5)。1984年7月から8月、1985年4月、1987年3月、および1987年8月から10月の日照時間は特に長く、100時間を超えていた。一方、1984年6月と11月および1985年3月と6月の日照時間は40時間を下回っていた。1987年2月から10月にかけて、各種栄養塩の濃度はそれぞれ、アンモニア態窒素が0~4.51 μ g-at/l、亜硝酸態窒素が0.08~1.02 μ g-at/l、硝酸態窒素が0.87~13.15 μ g-at/l、リン酸態リンが0.02~1.52 μ g-at/l、硅酸態硅素が10.12~19.04 μ g-at/lの範囲にあった(Fig. 6)。硅酸態硅素は調査期間を通して比較的高濃度に存在したが、他の栄養塩類の濃度はかなり激しく変動していた。特に、アンモニア態窒素とリン酸態リンは1987年7月に極めて低濃度であった。

スライドガラス上には、珪藻を摂食する動物も数多く出現したが、その中で端脚類が最も主要な摂食者と考えられた。調査期間を通して、ヨコエビ亜目(Gammaridea)の一種 *Jassa* sp. が優占種であった。端脚類の密度

は、1984年7月から9月と1985年4月から7月および1987年7月から8月に比較的高かった (Fig. 7)。他の調査時期における端脚類の出現数は極めて少なかった。

スライドガラス上に付着していた珪藻の細胞密度は、 3.1×10^4 cells/cm² (1984年6月) から 8.0×10^5 cells/cm² (1985年7月) まで調査時期によって大きく変動した (Fig. 8)。1985年7月の珪藻密度は著しく高く、一方、1984年と1985年の6月の珪藻密度は他の調査時期と比較すると際だって低かった。付着珪藻群落の構造をみると、冬季と早春には立体的構造が形成されていた。この時期、特に1985年1月から3月と1987年3月には管棲群体を形成する珪藻 (付着形態では管棲群体型; Fig. 1, G) が多く出現しており、このような珪藻が中心となって鉛直方向に層状に発達した群落が形成されていた。付着珪藻群落の立体的構造は、その他の季節にはあまり発達していなかった。付着珪藻密度 (Fig. 8) と日照時間 (Fig. 5) の変動を比較すると、時系列に沿った付着珪藻密度の増減が日照時間の増減とよく一致していたことがわかった。付着珪藻密度は、1985年7月の異常に高い値を除けば、日照時間が長いほど有意に高くなっていった (Kendallの順位相関係数 $\tau = 0.542$, $P < 0.01$)。しかしながら、1984年7月や1987年7月から8月のように、夏季には日照時間が長いにもかかわらず付着珪藻密度が比較的低い場合がみられた。また、付着珪藻密度と水温の間には有為な相関関係はみられず (Kendallの順位相関係数 $\tau = 0.026$, $P < 0.1$)、塩分の変動とも有為な相関は認められなかった (Kendallの順位相関係数 $\tau = 0.084$, $P < 0.1$)。

付着形態 (Fig. 1) に着目して各種付着珪藻の変動を見ると、同じ付着形態の種は似たような季節変動パターンを持つことがわかった。匍匐滑走型の珪藻のうち主要な4グループ (5種) の密度変動を Fig. 9 に示した。これらはいずれも周年出現し、密度は調査時期によってかなり大きく変動していた。 *Amphora angusta* var. *ventricosa* と *Cylindrotheca closterium* と *Nitzschia longissima* var. *reversa* (これらの2種は光学顕微鏡による区別が困難なため合わせて計数した) は冬季と春季に多い傾向があり、 *Navicula britannica* と *Nitzschia* sp.-1 は夏季から秋季に比較的多い傾向

がみられたが、密度の増減パターンは4種ともよく似ており、全付着珪藻密度とはほぼ同様のパターンで変動していた。匍匐固着型の付着形態を持つ珪藻のうち出現密度の高かった *Amphora* spp.-1 (光学顕微鏡による区別が困難な *A. acutiuscula*, *A. coffeaeformis* および *A. subacutiuscula* を含む) と *Cocconeis scutellum* var. *parva* の密度変動を Fig. 10 に示した。これらの密度も調査時期によって変動していたが、匍匐滑走型の種に比べて変動幅が小さく、特に極小値が高い傾向がみられた。Fig. 11 には、付着柄単体型の付着形態を持つ種のうち主要3種の密度変動を示した。これら3種の密度はいずれも全珪藻密度とは異なるパターンで変動した。*Mastogloia ciskeiensis* は1984年6月と1985年6月にのみ比較的多く、*Stauroneis membranacea* は1984年6月、7月、9月と1987年6月、7月および8月に、*Undatella* sp.-1 は1984年9月と1987年8月に比較的高密度であった。これらの多くは全珪藻密度が低い時期にあっていた。また、付着柄単体型の種が多く出現する時には群落構造は2層になっており、付着柄単体型の種が上層を、匍匐固着型の種が下層を形成していた。Fig. 12 には、管棲群体型の付着形態を持つ珪藻のうち主な2グループ(3種)の密度の変動を示した。これらは、主に冬季と早春に著しく高密度に出現する極めて特徴的なパターンで変動した。*Navicula ramosissima* & *Berkeleya rutilans* (光学顕微鏡による区別が困難なため合わせて計数した) は1985年1月から3月、1987年2月から3月、及び1987年10月に著しく多く、他の調査時期には、1984年10月、1985年7月、1987年7月上旬にやや多いほかは低密度であった。*Parlibellus delognei* もやはり冬季と春季に多く、特に1985年1月から3月と1987年2月に高密度であった。これらの群体は基質から鉛直方向に広がり、立体的な付着珪藻群落を形成していた。匍匐滑走型の付着形態を持つ種は管棲群体の表面に付着し、群落の上層に多くみられた。群体が基質に付着している部位の間隙、すなわち群落の下層には、匍匐滑走型、直立不動型、帯状群体型、付着柄単体型の種も付着していたが、匍匐固着型の種が圧倒的に優占していた。直立不動型、帯状群体型、付着柄群体型、および糸状群体型の付着形態をした種は調査期間中優占種となることはなく、出現密度も低かったため、季節変動のパターンを解析すること

はできなかった。

Fig. 13には、付着形態別の珪藻の出現率の変動を示した。付着柄単体型（E型）の種が1984年6月、9月と1987年8月に、また管棲群体型（G型）の種が1985年1月、3月と1987年3月に高い割合で出現したが、それ以外の調査時には匍匐滑走型（A型）または匍匐固着型（B型）の種が高率を占めた。匍匐滑走型（A型）の種の割合が低い時は概して全珪藻密度が低い時（Fig. 8）であり、その場合には匍匐固着型（B型）と付着柄単体型（E型）の種の割合が高いことが多かった。

【考察】

1.2.1でも述べたように、日長や光強度などの光条件は海産付着珪藻の光合成速度や増殖速度に影響を与える大きな要因の一つである（Castenholz 1964, Colijn and Van Buurt 1975, Admiraal 1977a, Admiraal and Peletier 1980a, 大貝 1986等）。本調査の結果を見ても、付着珪藻密度は概して日照時間が長いほど高かった。日照時間の変動は、珪藻が利用可能な全ての光の量の変動とは必ずしも一致しないであろう。調査地点の日長は、12月終わりの9.8時間から6月終わりの14.6時間まで変化しており、夏季の全天日射量は日長が長いために日照時間が短くても高い値になっているかも知れない。また、日照時間が0時間であっても、雲の薄い日には全天日射量は多い可能性もある。海中に垂下された基盤上の付着珪藻に到達する光の量は、海水の濁度にも大きな影響を受ける。本調査では日照時間が光条件に関する唯一の測定項目であるが、日照時間と付着珪藻密度の間に比較的高い相関が見られたことは、光条件が付着珪藻の現存量に極めて大きな影響を与えていることを示唆するものである。

端脚類による摂食の影響も付着珪藻群落に大きな影響を与えていることが示された。スライドグラス上の端脚類密度は夏季に高く（Fig. 7）、この季節に付着珪藻密度が比較的低いのはこれらの摂食によるものと考えられる。端脚類が少なかった1985年7月の付着珪藻密度が、日照時間が短いにもかかわらず1984年7月に比べ著しく高かったこと（Fig. 5）は、端脚類による摂食の影響をよく表している。Chapman（1981）は、カナダの

St. Margaret's湾の海底岩盤上で夏季に付着微細藻の現存量が少ないのはウニにより摂食されているためであることを摂食圧を取り除いた比較実験によって明らかにしている。Hickman and Round (1970) も、夏季にイギリスの湖Shear Waterで付着珪藻の現存量が低いのは無脊椎動物による摂食量の増加によるものと考えている。

本調査の結果からは、水温が付着珪藻の現存量に及ぼす顕著な影響は認められなかった。夏季の高水温(25~30℃)により増殖を阻害される種類も知られている(Admiraal and Peletier 1980b, 大貝 1986)が、1985年7月の付着珪藻密度が極めて高いことから、油壺湾で夏季に付着珪藻密度が比較的低レベルの場合があったことが高水温によるためとは考えられない。油壺湾の最高水温は28.0℃であったが、この程度の水温では付着珪藻の現存量に大きな影響を及ぼさないものと考えられる。

塩分の変化が付着珪藻の現存量に及ぼす影響も認められなかった。Williams (1964) は汽水域から得られた付着珪藻の増殖に及ぼす塩分の影響を調べ、調べた14種全てが10~30%で良好に増殖したことを報告しており、Admiraal (1977b) も汽水域の付着珪藻の光合成活性が4~60%の範囲ではほとんど変化しないことを観察している。Mizuno (1992) は北海道オホーツク海沿岸で採集した21株の海産と河口産の付着珪藻の塩分濃度に対する増殖特性を調べ、海産種の増殖に適した濃度範囲は河口産の種よりは狭いものの、いずれも24%以上では良好に増殖することを報告している。瀬戸内海産の数種の付着珪藻もかなり広範囲の塩分で良好に増殖することが観察されている(大貝 1986)。調査期間中の油壺湾の塩分は、6月下旬から7月上旬の梅雨時に一時的に25%付近まで低下するが、スライドグラス垂下期間中の平均値は30.6~34.8%と極めて狭い範囲で変動していた。この程度の塩分変動では、沿岸域の付着珪藻現存量には大きな変化をもたらさないものと考えられる。

海水中の栄養塩類の濃度変化も、本調査期間中の変動範囲では付着珪藻現存量に大きな影響を及ぼす要因とは考えられない。植物プランクトンが大増殖した(3.1.1, Fig. 35)直後の1987年7月中旬には、硅酸態珪素を除く栄養塩の濃度が低く、特にリン酸態リンの濃度が極めて低かったが、

付着珪藻密度は比較的高レベルを維持していた。植物プランクトンの場合には水柱内を移動して細胞周辺の水層を交換しないと栄養塩を補給できないのに対して、付着藻類の場合は水流が栄養塩を運んで来てくれる (Darley 1982) ため、海水中の栄養塩濃度が低くても増殖に必要な栄養塩を比較的效率よく獲得できるという可能性も考えられる。多くの珪藻はリンを貯蔵する能力があり、外部環境にリンがなくなると貯蔵リン酸を使用して細胞分裂を行うことが知られており (Wackereth 1953, Kuenzler and Ketchum 1982)、付着珪藻の中にもリンを除去した培養液中で増殖できる種があることが報告されている (大貝ほか 1984a, 大貝ほか 1984b)。海水中のリンが欠乏しても付着珪藻現存量が減少しなかったのは、出現した付着珪藻種の多くが同様の能力を有しているためと考えられる。

1.2.1で論議したように、匍匐滑走型の付着形態を持つ種は光強度による増殖速度の変化が大きく、低照度下では他の形態の種と同レベルであるが、高照度下では他に比べて速く増殖する。本調査の結果を見ると、付着形態が匍匐滑走型の種は日照時間が短い時には低密度であったが、日照時間が長い場合には必ずしも高密度ではなかった。日照時間が長いにもかかわらず低密度であった場合には端脚類が多く出現しており、その摂食の影響で比較的摂食されやすい (1.2.2) 匍匐滑走型の珪藻密度が低く抑えられたものと考えられる。一方、匍匐固着型の種の密度変動は比較的小さく、日照時間が短い場合にも比較的多く出現した。また、付着柄単体型の種は日照時間が短く全珪藻密度が低い時に高密度に出現した。日照時間が短く全珪藻密度が低い場合には全珪藻に占める匍匐固着型と付着柄単体型の種の割合が高いことが多かった。匍匐固着型と付着柄単体型の種は光強度による増殖速度の変化が少ないものの、光条件が悪い場合に他の形態の種より速く増殖するとは言えないことが室内実験の結果から示されている (1.2.1)。密度変動の幅が小さいことは、これらの増殖が光条件に影響されにくいことを示す結果と考えられるが、日照時間が短い場合に全体に占める割合が増加するのは、摂食圧に対する耐性の強さ (1.2.2) など増殖速度以外の特性によるものと推察される。付着柄単体型の種は全珪藻密度が比較的低い場合にのみ多く出現し、全体の付着珪藻密度が低い状態が増殖に適してい

るものと考えられる。また、匍匐固着型の種が立体的な付着珪藻群落の下層で優占していたのに対し、匍匐滑走型の珪藻が群落の上層に多くみられたのは、匍匐滑走型の種はより光を得やすい場所に移動するが、匍匐固着型の種は弱光下でも同様に増殖できるため移動せずに群落の下層で分布を拡大するためと考えられる。

植食動物による摂食圧も付着微細藻群落の構造に影響を及ぼす要因の一つと考えられている (Nicotri 1977, Suzuki *et al.* 1987, Steinman *et al.* 1989等)。1.2.2で述べたように、概して大きな群体を形成する種や付着力の弱い種は摂食されやすく、付着力が強く単体の珪藻は摂食されにくい。本調査の結果を見ると、糸状や樹状の群体を形成する管棲群体型の付着形態を持つ種は、主な摂食者である端脚類が少ない時のみ高密度に出現しており、これらが端脚類による摂食の影響を強く受けていることが推察される。管棲群体型の付着形態を持つ種が端脚類に摂食されることは、すでにLobban (1989)により観察されている。また、上述したように、匍匐滑走型の付着形態を持つ種の密度変動も摂食の影響を受けていた。一方、匍匐固着型や付着柄単体型の種の密度は端脚類の増減とは無関係に変動しており、これらは摂食されにくいものと考えられる。匍匐固着型や付着柄単体型の種が立体的群落の下層に分布することもそれらの被食率を下げる要因になっているものと考えられる。

以上のように、油壺湾の海面下1 mに10日間垂下した基盤上における全付着珪藻密度の季節変動は、主として日照時間と端脚類による摂食圧の変動に支配されており、これは主に光条件と摂食圧に影響を受けやすい匍匐滑走型と管棲群体型の付着形態を持つ優占種の大きな密度変動によるものであることが明らかとなった。また、この場合には、光条件と摂食圧が付着珪藻群落の構造を決定する主要因であることが推察された。

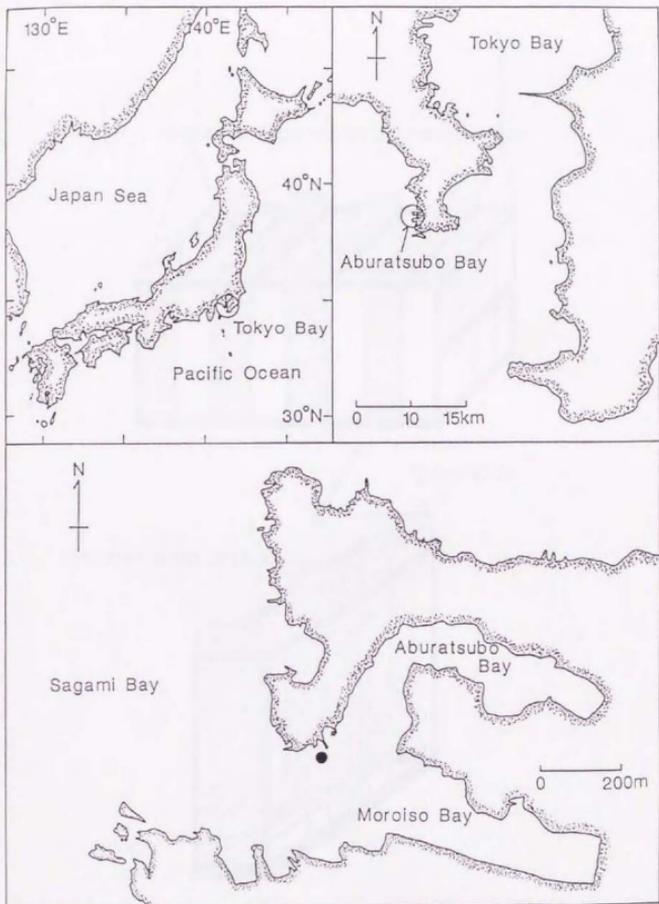


Fig. 3. Location of the sampling station (●) in Aburatsubo Bay.

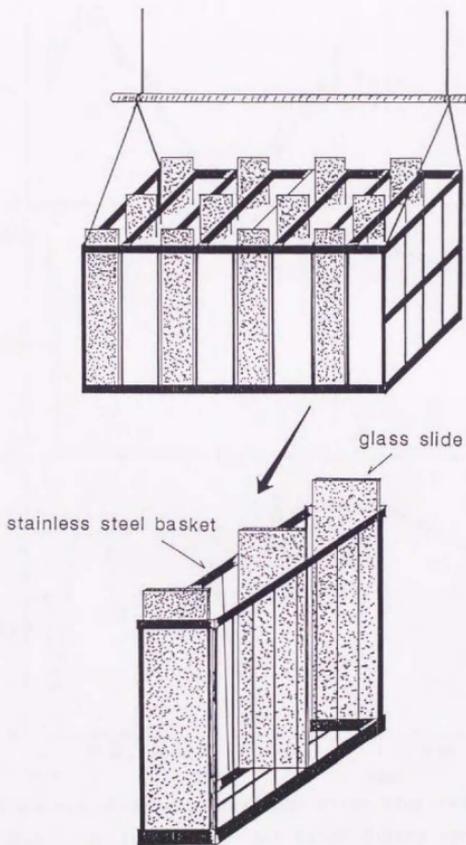


Fig. 4. Apparatus used to collect benthic diatoms in
Aburatsubo Bay and in the mouth of Nakama River.

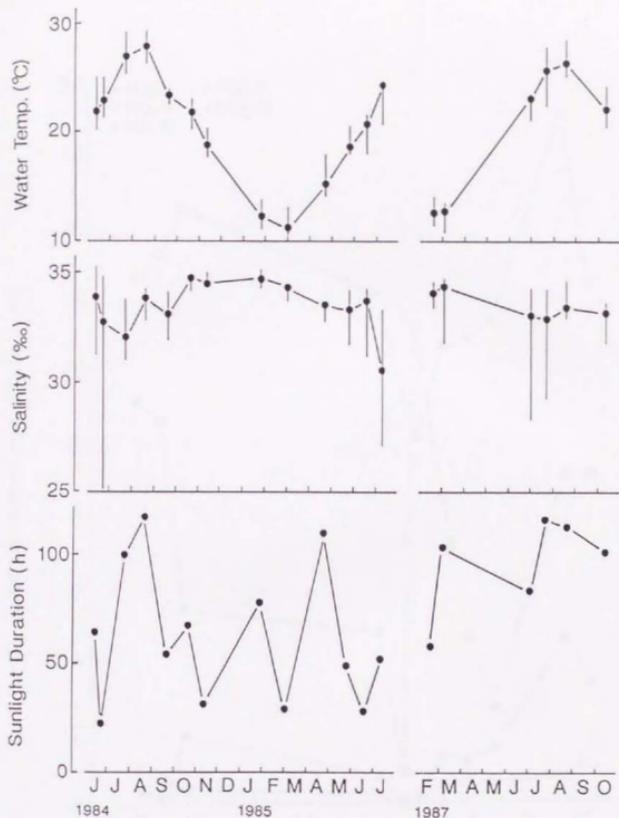


Fig. 5. Seasonal changes in the mean water temperature (upper), mean salinity (middle) and total direct sunlight duration (lower) during the 10 day immersion period in Aburatsubo Bay. Bars in upper and middle graphs indicate ranges of values.

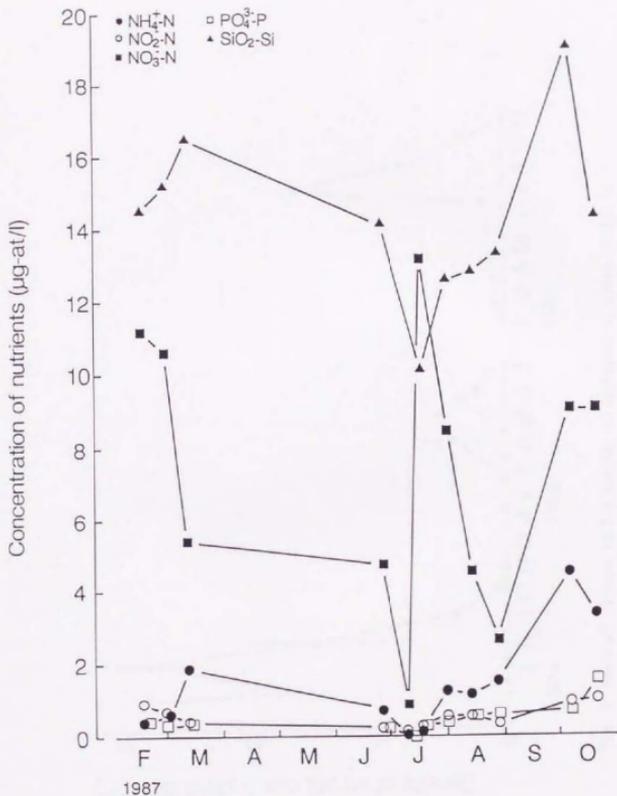


Fig. 6. Seasonal changes in nutrient concentrations in Aburatsubo Bay.

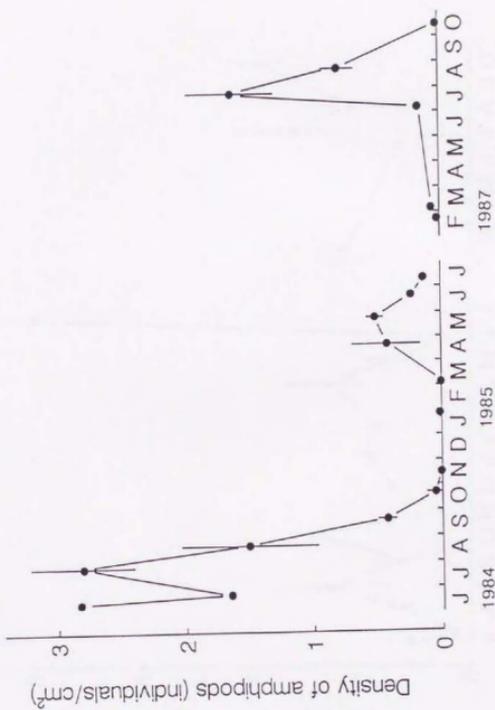


Fig. 7. Seasonal changes in the density of amphipods on glass slides in Aburatsubo Bay. Bars indicate standard errors of the mean ($n=5$).

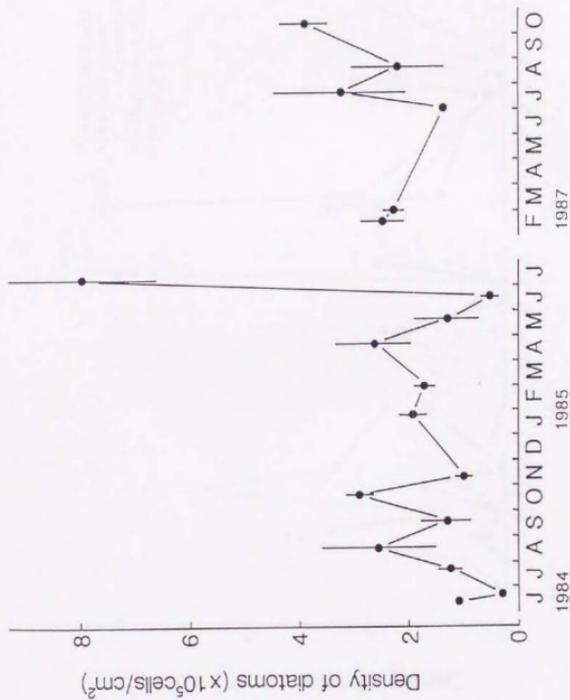


Fig. 8. Seasonal changes in the total cell density of diatoms colonizing glass slides in Aburatsubo Bay. Bars indicate standard errors of the mean ($n=5$).

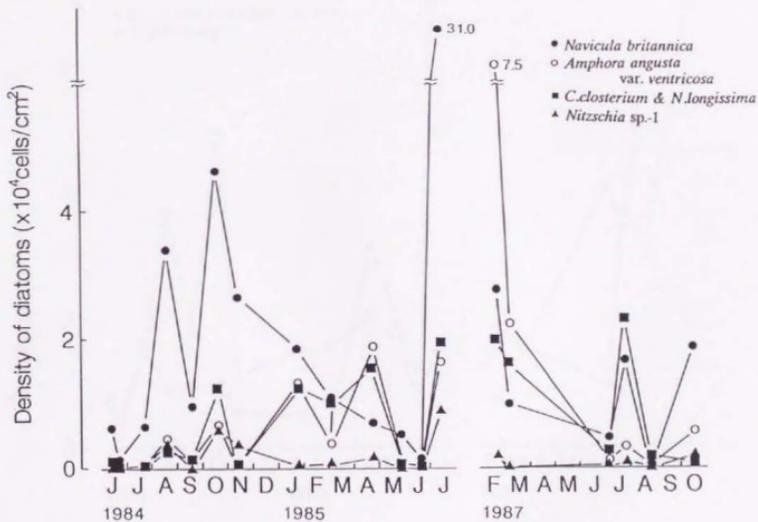


Fig. 9. Seasonal changes in the density of diatom taxa belonging to Type A of growth form colonizing glass slides in Aburatsubo Bay.

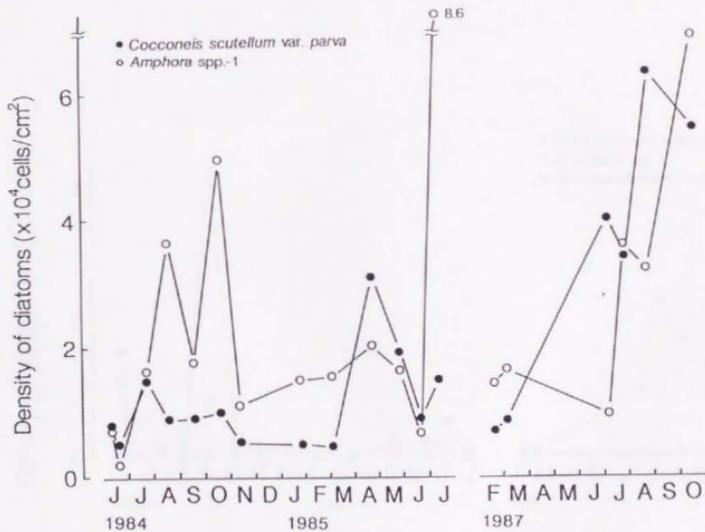


Fig. 10. Seasonal changes in the density of diatom taxa belonging to Type B of growth form colonizing glass slides in Aburatsubo Bay.

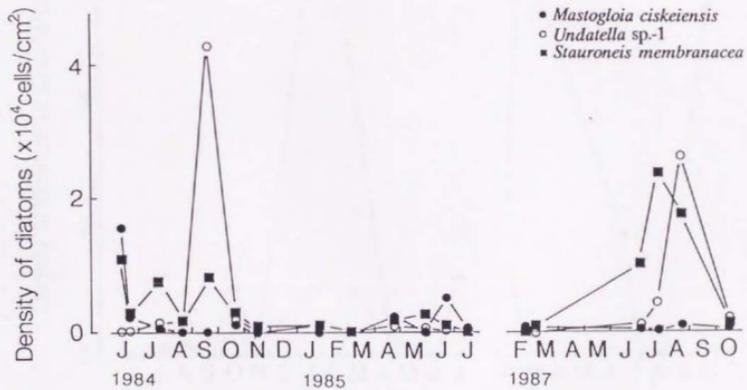


Fig. 11. Seasonal changes in the density of diatom taxa belonging to Type E of growth form colonizing glass slides in Aburatsubo Bay.

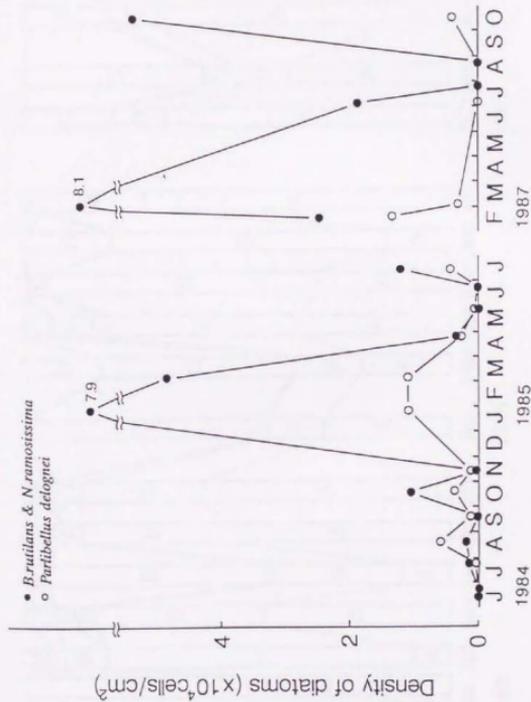


Fig. 12. Seasonal changes in the density of diatom taxa belonging to Type G of growth form colonizing glass slides in Aburatsubo Bay.

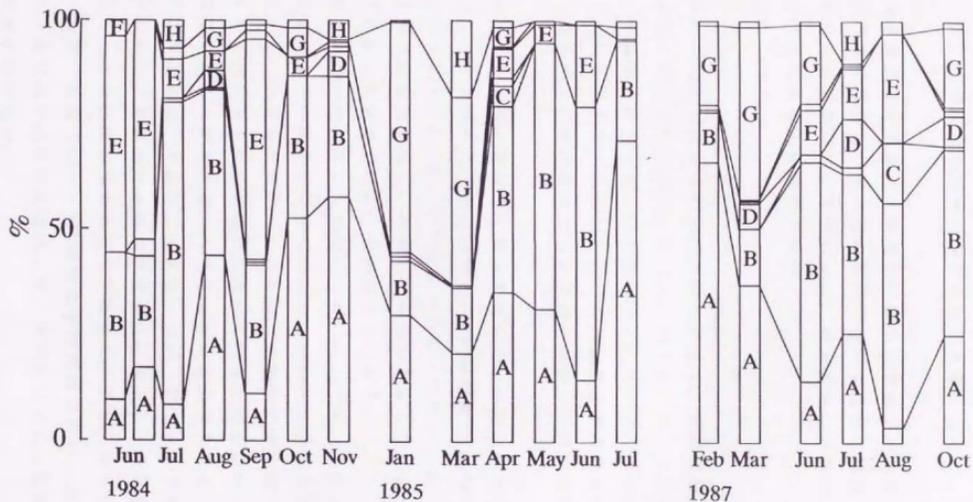


Fig. 13. Seasonal change of relative abundance of diatoms classified into 8 types of growth forms colonizing glass slides in Aburatsubo Bay.

2. 1. 2 宮城県泊浜沿岸における季節変動

宮城県牡鹿半島泊浜地先の海底に設置した塩化ビニル板上に形成された付着珪藻群落の現存量、種組成の季節変動を水深毎に観察し、群落の季節変動をもたらす要因について検討した。調査地点の泊浜は、牡鹿半島東岸に位置する北向きの岩礁海岸である。

【方法】

調査は、1988年12月から1990年1月にかけて、宮城県牡鹿町泊浜地先の海底4地点(38°21'N; 141°31'E, Fig. 14; A、B、C、D区)において行った。A区は水深約1mの紅藻無節サンゴモが優占する転石域、B区は水深約3mの褐藻アラメ *Eisenia bicyclis* が優占する岩盤域、C区は水深約8mの無節サンゴモが優占する岩盤域、D区は水深約8mの砂泥域である。

A～C区に各3基、D区に1基設置されている縦、横各2m、高さ0.6mのコンクリートブロック(山田ほか 1992)の上面に、1988年12月に塩化ビニル板(25×25×0.8cm)を2枚ずつボルトで固定した。1ヶ月後の翌1989年1月に板を取り外し、付着した生物が脱落しないように目合200 μ mの袋に入れ船上に引き上げた。板の固定は以後1、4、7、9、10、11、12月に行ない、いずれも1ヶ月後に回収した。なお、D区においては1989年3月にブロックが砂中に埋没したため、1989年1月と2月の試料を得るにとどまった。回収した塩化ビニル板は、実験室に持ち帰るとすぐに、袋に入れたまま10%ホルマリン溶液に漬けて付着生物を固定した。板上面の付着珪藻は、定まった4カ所に4×4cmの方形枠を置き、10mlの10%ホルマリン海水をかけて絵筆ではぎ取った後、ピペットで吸い上げて回収した。得られた珪藻懸濁液を血球計数板上に滴下し、光学顕微鏡下で種の同定を行うとともに種毎に細胞数を計数した。また、試料の一部に酸処理を施し(高野・南雲 1987)、透過型電子顕微鏡を用いて出現種を正確に同定して光学顕微鏡での観察を補完した。袋内に残された動物も種毎に個体数と湿重量を測定した。

A、BおよびC区について、調査区周辺の底棲動物の付着珪藻群落への関与を解析するため、近接した海底で1988年12月、1989年2、5、8、10、12月の合計6回、 1×1 mの方形枠を設置し、枠内の底生動物をエアリフトポンプを用いて目合500 μ mのネット内に採集した。採集した動物は種毎に個体数と湿重量を測定した。

調査期間中の水温と光条件を把握するため、A、BおよびC区のプロックに自動記録式水中温度計（鶴見精機）を固定して水温を測定するとともに、調査地近傍の江ノ島（Fig. 14）で測定された毎日の日照時間（気象庁1988, 1989, 1990）から塩化ビニル板を固定した期間中の合計日照時間を計算した。また、1989年2月、5月および9月には、水中光量子計（Biophysical Instruments Inc.）を用いて各調査区における光量子数を測定した。

【結果】

ブロックに基盤を固定していた期間中の平均水温と合計日照時間をFig. 15に示した。水温は、A区では8.4（1989年2月）～19.8℃（1989年10月）、B区では8.2（1989年5月）～19.7℃（1989年10月）、C区では7.7（1989年5月）～19.6℃（1989年10月）の範囲で変動した。調査区別に見ると、冬季には深所のC区で最も高く、夏季には逆に浅所のA区で高い傾向がみられ、その差は最大で0.9℃であった。また、日照時間は、127.2時間（1989年7月）から186.2時間（1989年2月）の範囲にあり、1989年2月が他の時期に比べやや高くなっていた。水中光量子計により測定した各区の光量子数を水面上での値を100%として比較すると、A区では37～47%、B区では25～29%、C区では11～17%であった。

塩化ビニル板上にみられた動物の優占種は、A区ではクボガイ *Chlorostoma lischkei*、B区ではコシダカガンガラ *Omphalius rusticum*、C区ではエゾザンショウ *Homalopoma amussitatum*、エゾチグサ *Cantharidus jessoensis* およびユキノカサ *Acmaea pallida* といずれも植食性巻貝であったが、個体数は少なかった。板上に残されていた‘はみあと’数からみて、採集時に板上にいた巻貝数は実際に板上の付着珪藻を摂食した数を反映し

ているとは考えられなかった。そこで、調査区周辺の植食性巻貝の密度を調べた (Fig. 16)。A区とB区の密度はそれぞれ、1.4 (1989年5月) ~ 151.2g/m² (1989年8月)、2.7 (1989年5月) ~ 79.1g/m² (1989年2月) と不規則に激しく変化した。B区では1989年12月にも極めて低密度 (4.2g/m²) であった。一方、C区では夏季に高く冬季に低い傾向がみられるが、9.0 (1988年12月) ~ 28.6g/m² (1989年8月) の範囲にあり、それほど大きな変化は見られなかった。また、目視観察によると、D区のプロック上および周辺の砂泥底には巻貝類は殆ど生息しておらず、端脚類とヤドカリ類がわずかに見られるのみであった。

A、B、CおよびD区における付着珪藻の密度および組成をFig. 17に示した。付着珪藻密度は、A区においては 7.7×10^5 cells/cm² (1989年1月) から 7.8×10^4 cells/cm² (1989年11月) の範囲で変動し、1989年5、10、11月に比較的高密度であった。B区では、1989年12月に 2.4×10^5 cells/cm² と極めて高く、1989年5月と1990年1月にも比較的高密度であった。また、1989年8月が最も低密度 (3.8×10^3 cells/cm²) であった。C区では、1989年1月と8月に低密度 (8月が最低で、 5.0×10^3 cells/cm²) であったが、他の季節には比較的高密度であり、特に1989年11月には、 8.5×10^4 cells/cm² と高くなっていった。D区において試料の得られた1989年1月と2月の密度はそれぞれ、 2.0×10^5 cells/cm²、 2.7×10^5 cells/cm² であり、同時期の他の調査区に比べて著しく高かった。

各調査区で1回の調査時に全珪藻密度の10%以上を占めた珪藻は、*Gomphonema* sp.-1、*Licophora gracilis* var. *anglica*、*Mastogloia ciskeiensis*、*Navicula* sp.-1、*Synedra investiens*、および *Cocconeis* spp. の6分類群であった。*Cocconeis* spp.には光学顕微鏡による区別が困難な数種が含まれるが、電子顕微鏡による観察で最も高い出現率を示した種は、*C. scutellum* var. *parva*であった。A区では、1989年5月に *S. investiens* が、10月に *S. investiens* と *M. ciskeiensis* が比較的多く、11月には *Gomphonema* sp.-1が高密度に出現した。B区では、1989年12月に *S. investiens* と *Navicula* sp.-1が高密度であり、*Gomphonema* sp.-1も比較的高密度であった。また、1989年5月と1990年1月には *S. investiens* が比較的

多く出現した。C区では、*Cocconeis* spp.が1989年2月及び同年11月から1990年1月まで比較的高密度であり、1989年5月には*S. investiens*が、11月には*Gomphonema* sp.-1がやや多く出現した。D区では*S. investiens*が高密度であり、1989年1月には*L. gracilis* var. *anglica*も比較的多数出現した。

【考察】

神奈川県油壺湾の海中に垂下した基盤上の付着珪藻群落は、主に日照時間の変化に伴って変動し、端脚類の多い夏季にはその摂食圧の影響も強く受けていると考えられた(2.1.1)が、本調査においては付着珪藻密度(Fig. 17)と日照時間(Fig. 15)の間には明瞭な関係は認められなかった。また、水深に伴って光量子数は減少し、C区とD区ではA区の3分の1ほどに減衰していたが、水深に伴う光条件の違いによる珪藻密度の変化も見られなかった。さらに、水温の季節変化(Fig. 15)とも明らかな関係は認められなかった。

付着珪藻密度(Fig. 17)と海底岩盤上の植食性巻貝密度(Fig. 16)を比較すると、A区とB区の場合、珪藻密度が比較的高い時にはいずれも巻貝密度が低くなっており、逆に巻貝密度が高い時期には珪藻は低密度であった。また、A区、B区ほど顕著ではないが、C区でも同様の傾向が認められた。一方、C区と同じ水深でごく近傍の砂泥域にあるD区の付着珪藻密度はC区に比べ著しく高密度であったが、これはD区の植食性巻貝が著しく少なかったためと考えられる。Nicotri(1977)は、潮間帯の付着微細藻群落に対する植食性巻貝の摂食圧の影響について、摂食圧は他の環境要因によって生じる微細藻群落の季節変動パターンを変えるほどの大きな要因ではないとしているが、本調査の結果からみて、摂食圧は海底面上の付着珪藻密度の季節変動に大きな変更をもたらす極めて重要な要因と認められる。

調査区間で付着珪藻密度が高い時の出現種を比較すると、A、BおよびD区では、*S. investiens*(付着形態では直立不動型)と*Gomphonema* sp.-1(付着柄群体型)が多いのに対し、C区では*Cocconeis* spp.(匍匐固着型)

が多かった (Fig. 17)。これは、水深に伴う光条件の変化や水温の違いによってもたらされた結果とは考えられない。1.2.2で論議したように、C区に優占する *Cocconeis* 属など付着形態が匍匐固着型の種は摂食されにくく、本調査で最も多く出現した *C. scutellum* も植食性巻貝であるクロアワビ (庵谷・鈴木 1987) やエゾアワビ、イシダタミ (Suzuki *et al.* 1987) に摂食されにくいことが報告されている。一方、*Gomphonema* sp.-1のような樹枝状群体を造る種類 (付着柄群体型) は摂食されやすく (1.2.2)、付着力が比較的弱い *Synedra* 属も淡水産の一種が腹足類に選択的に摂食されることが知られている (Kesler 1981, Steinman *et al.* 1989)。A区とB区では、植食性巻貝類が少ない場合に *S. investiens* や *Gomphonema* sp.-1 といった巻貝に摂食されやすい種が多く出現している。また、常に摂食圧の低いD区では *S. investiens* が優占種であった。それに対して、C区には周年にわたりほぼ一定密度の巻貝が生息するとともに、A、B区には少ない植食動物のキタムラサキウニ *Strongylocentrotus nudus* が多く分布することが明らかにされている (Taniguchi 1991)。摂食圧が常に高いため摂食されやすい付着形態をした種は高密度にはならず、比較的摂食されにくい匍匐固着型の *Cocconeis* spp. が優占したものと考えられる。一方、A、B区の巻貝が少ない場合やD区では、*Cocconeis* spp. はあまり高密度には出現していなかった。庵谷・鈴木 (1987)、Suzuki *et al.* (1987) は、アワビの採苗板上で *Cocconeis* 属の細胞密度が摂食圧の加わっていない場合に比べて加わっている場合の方が高いことを観察しており、*Cocconeis* 属の増殖にはある程度の摂食圧が加わり他の種が除かれた状態が適していることも考えられる。いずれにせよ、調査区による優占種の違いは主として摂食圧の違いによるものと推察される。

泊浜の海底に固定した基盤上において調査期間中にみられた付着珪藻密度や種組成の季節変動は、主に摂食圧の変動に支配されていたものと考えられる。周年を通して比較的強い摂食圧が加わっていたため、光条件など他の環境要因の影響は反映されなかったのであろう。調査区による付着珪藻の密度や種組成の違いも、巻貝の摂食圧の強弱によって生じたものと考えられる。

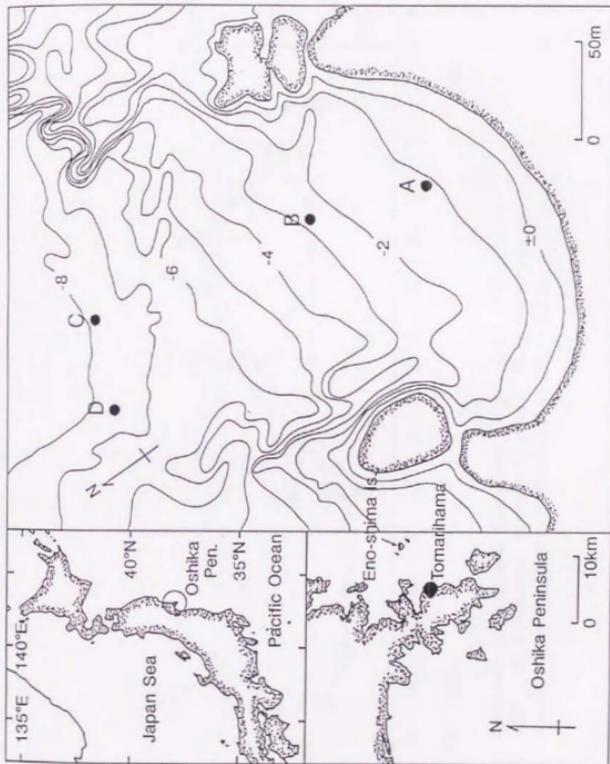


Fig. 14. Location of the sampling stations (A, B, C and D) at Tomarihama Coast.

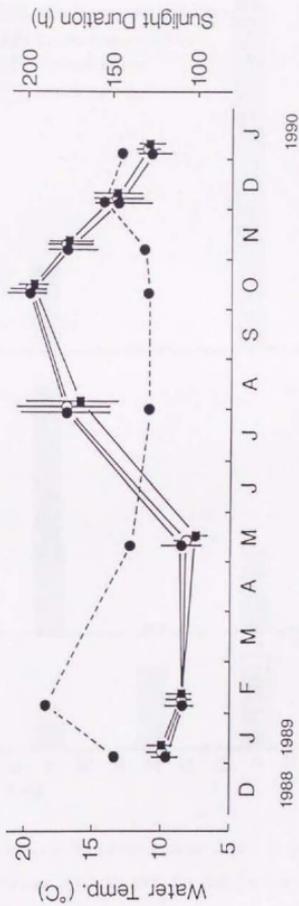


Fig. 15. Changes in the mean water temperature (—●—: stn. A, —○—: stn. B, —■—: stn. C) and total sunlight duration (---●---: stn. A, ---●---: stn. B, ---●---: stn. C) during sampling period at Tomarihama Coast. Bars indicate ranges of values.

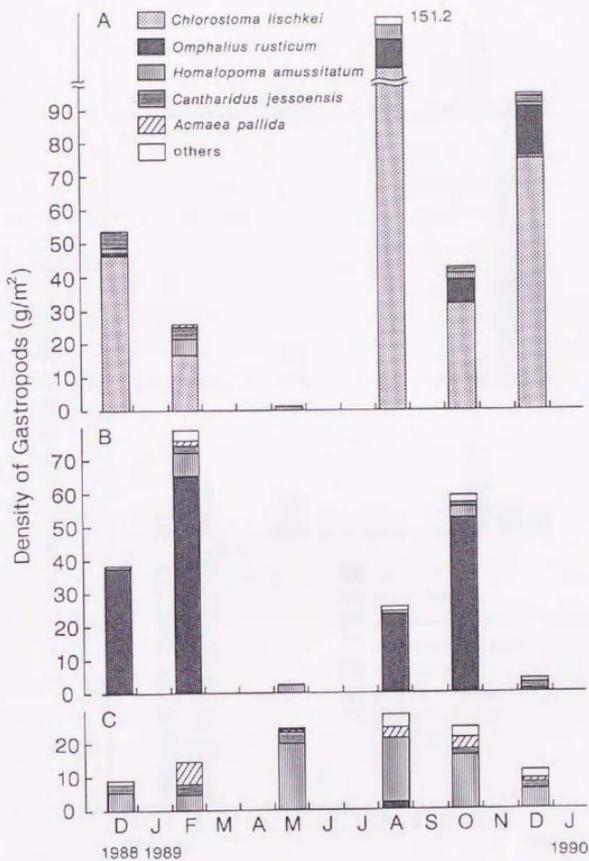


Fig. 16. Densities of harbivorous sea-snails (Gastropods) near the 3 stations (A, B and C) at Tomorihama Coast.

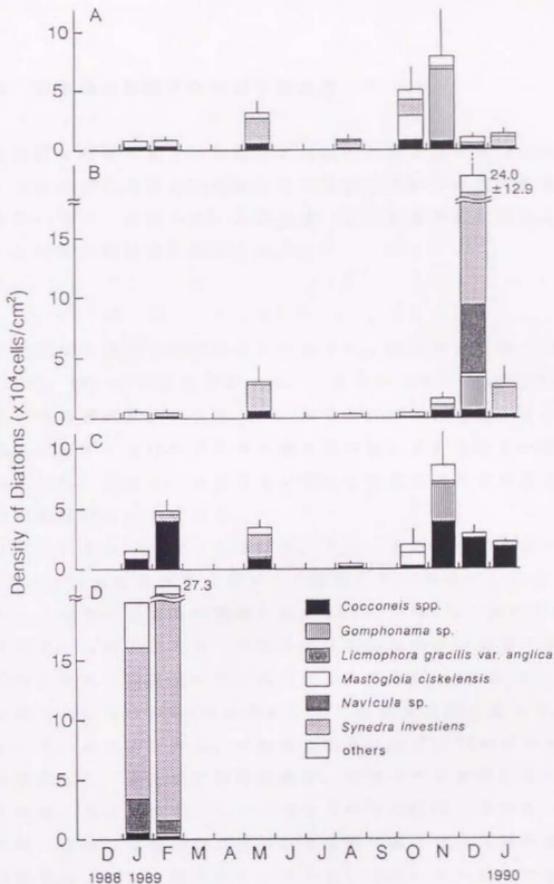


Fig. 17. Mean densities of benthic diatoms colonizing plastic plates at 4 sampling stations at Tomarihama Coast. Bars indicate standard errors of the mean.

2. 1. 3 岩手県吉浜湾における季節変動

岩手県吉浜湾の海底に設置した塩化ビニル板上およびほぼ同地点の同水深に垂下した塩化ビニル板上に形成された付着珪藻群落の季節変動を観察し、その要因について検討した。吉浜湾は、三陸海岸南部に位置し、東に湾口を開いた比較的開放的な湾である。

【方法】

調査は、1990年7月から1992年7月にかけて、岩手県吉浜湾(39°10'N: 141°51'E, Fig. 18)の3定点で行った。3定点のうち2点はアワビ・ウニ増殖場として造成されたブロック上で、水深2m(A区)と5m(B区)の地点である。もう1点はホタテガイ養殖用の網が設置されている水深約10mの場所(C区)である。3定点はいずれも湾奥北岸の岩礁域に位置し、3定点間の距離は50mほどである。

A区およびB区では、原則として毎月、ブロックの上面に塩化ビニル板(25×25×0.8cm)を3枚ずつボルトで固定した。塩化ビニル板は1ヶ月後に取り外し、付着した生物が脱落しないように目合200 μ mの袋に入れ船上に引き上げた。C区では、A、B区と同時に養殖網から海面下2mと5mにそれぞれ3枚ずつの塩化ビニル板(同上)をFig. 19のように垂下し、1ヶ月後に取り上げ目合200 μ mの袋に入れて実験室に持ち帰った。

塩化ビニル板上の付着生物は、実験室で直ちに袋ごと10%ホルマリン溶液に漬けて固定した。板上面の付着珪藻は、定まった4カ所に4×4cmの方形枠を置き、10m lのホルマリン海水をかけて鉛筆ではぎ取った後、スポイトで吸い上げて回収した。得られた珪藻懸濁液を血球計数板上に滴下し、光学顕微鏡下で種の同定を行うとともに種毎に細胞数を計数した。また、試料の一部に酸処理を施し(高野・南雲 1987)、透過型電子顕微鏡を用いて出現種を正確に同定して光学顕微鏡での観察を補完した。袋内に残された動物も種毎に個体数と湿重量を測定した。

A、B区では、塩化ビニル板の設置時と取り外し時に、近接したブロック上の合計0.5m²の範囲から底生動物を採集し、分布調査を行った。採集

は、無作為に抽出した8カ所に25cm×25cmの方形枠を設置し、枠内の底生動物をエアリフトポンプを用いて目合500 μ mのネット内に吸い取る方法で行った。採集した動物は種毎に個体数と湿重量を測定した。

測定、解析した環境要因は、水温、栄養塩濃度、日照時間である。水温は、1990年8月にA、B区ブロックに固定した自動記録式水中温度計（鶴見精機）を用いて、調査期間中継続して2時間おきに測定した。栄養塩濃度はA区でのみ測定し、塩化ビニル板の設置時と取り外し時に海水を採取して分析に供した。分析した栄養塩は、アンモニア態窒素、硝酸態窒素、リン酸態リン、硅酸態硅素であり、岩手県水産試験場のオートアナライザー（Technicon、II型）で常法により分析した。塩化ビニル板を固定、垂下した期間中の合計日照時間は、調査地の南西約15kmに位置する大船波で測定された毎日の日照時間（気象庁1990、1991、1992）から計算した。

【結果】

塩化ビニル板を固定した期間中の平均水温は、A区（水深2m）では6.8℃（1992年4月）～21.5℃（1990年9月）、B区では6.7℃（1992年4月）～21.1℃（1990年9月）の範囲で変動した（Fig. 20）。1991年、1992年とも1月中旬から下旬にかけて1日の最低水温の急激な低下が、また、1991年には5月下旬、1992年には5月上旬に最低水温の急激な上昇が認められた。2月から4月にかけての水温の変化は他の月に比べて少なかった。塩化ビニル板を固定、垂下した1ヶ月間の合計日照時間は93.9時間（1991年7月）から240.8時間（1991年5月）の範囲で変動した（Fig. 20）。栄養塩濃度の変化をFig. 21に示した。アンモニア態窒素は0～0.86 μ g-at/l、硝酸態窒素は0.07～4.50 μ g-at/l、リン酸態リンは0.03～0.48 μ g-at/l、硅酸態硅素は1.64～13.59 μ g-at/lの範囲でそれぞれ変動した。硝酸態窒素、リン酸態リン、硅酸態硅素の濃度はいずれも5月に急激に低下し、硝酸態窒素は8月まで、リン酸態リンは10月まで、硅酸態硅素は6月から7月まで低レベルであった。

A区およびB区でブロックに固定した塩化ビニル板上には、植食性巻貝類のもののみられる‘はみあと’が多数残されていたが、板を取り上げた

時に板上にいた巻貝類は少なく、巻貝類は板と板の間の溝などに多く見られた。夜間にこれらの巻貝類が板上に移動し、板上に繁茂した付着珪藻等を摂餌するものと考えられた。そこで、塩化ビニル板を固定した場所周辺のブロック上に生息する植食性巻貝類の種組成と密度を調べた。A区では、調査期間を通してヤマザンショウ *Homalopoma sangarense* が最優占種であり、エゾザンショウ *Homalopoma amussitatum* とエゾチグサ *Cantharidus jessoensis* が次に多く、ユキノカサ *Acmaea pallida*、カモガイ *Colisela dorsosa* 等のカサガイ類も比較的多かった。B区でもヤマザンショウが常に最優占種であり、エゾザンショウ、エゾチグサがそれに次いでいたが、アコヤシタダミ *Lirularia iridescens* もそれらと同程度に多く出現した。また、カサガイ類の割合がA区よりも高く、ヤマザンショウに次いで多い場合もあった。植食性巻貝類の総重量密度は、A区では22.6 (1991年7月) ~ 78.1 g/m² (1992年2月)、B区では21.4 (1990年8月) ~ 62.0 g/m² (1992年4月) の範囲で不規則に変動した (Fig. 22)。

C区の養殖網から垂下した塩化ビニル板上には、端脚類や等脚類などの珪藻を摂食する甲殻類が出現した。調査期間を通じてカマキリヨコエビ *Jassa fulcata* が優占種であり、個体数、重量ともに常に出現した全ての甲殻類の50%以上を占めていた。イソコツブムシ *Gnorimosphaeroma oregonensis*、トゲワレカラ *Caprella scaura* も個体数は少ないが重量ではカマキリヨコエビに次いで多く出現した。甲殻類の総重量密度は、海面下2 mに垂下した板上では0.8 (1992年6月、7月) ~ 10.6 mg/cm² (1990年8月)、5 mに垂下した板上では0.5 (1991年6月、1992年5月、6月、7月) ~ 8.0 mg/cm² (1991年11月) の範囲にあった (Fig. 22)。いずれも8月から11月にかけて比較的高密度であり、他の月には出現はしたものの低密度であった。

A区およびB区でブロックに固定した塩化ビニル板上の付着珪藻密度は、それぞれ 1.7×10^3 (1992年7月) ~ 2.4×10^6 cells/cm² (1991年11月)、 1.3×10^3 (1992年7月) ~ 2.8×10^6 cells/cm² (1991年1月) の範囲で不規則に変動した (Fig. 23)。一方、C区の養殖網から垂下した板上の付着珪藻密度は、海面下2 mと5 mでそれぞれ 1.0×10^4 (1992年7月) ~ $3.3 \times$

10^4 cells/cm² (1992年4月)、 9.0×10^3 (1992年7月) \sim 1.5×10^4 cells/cm² (1992年5月)の範囲にあり、ともに冬季から春季(12月頃から5月まで)に高く、夏季から秋季(6月から11月頃)に比較的低くなる傾向がみられた(Fig. 23)。また、6月と7月には特に低密度であった。冬季から春季にはブロックに固定した板上に比べてはるかに高密度であった。

A区(水深2m)のブロックに固定した板上における付着形態別の珪藻出現率をFig. 24に示した。全珪藻密度が比較的高かった1990年8月~10月、1991年7月~12月にはいずれも付着柄群体型(F型)の占める割合が高かった。これは特に*Gomphonema* sp.-1が多かったためである。それに対して、全付着珪藻密度が低かった時には匍匐滑走型(A型)(*Cylindrotheca closterium*、*Navicula britannica*等)や匍匐固着型(B型)(*Amphora* spp.、*Cocconeis* spp.等)、直立不動型(C型)(*Synedra investiens*、*Synedra tabulata*等)の種の占める割合が高まり、特に匍匐固着型(B型)の珪藻が高率を占めていた。B区(水深5m)のブロックに固定した板上でもほぼ同様の傾向が認められた(Fig. 25)が、1991年5月には帯状群体型(D型)の*Fragilaria* sp.-1と付着柄群体型(F型)の*Licmophora glacialis* var. *anglica*が比較的多く出現し、同年8月には*Gomphonema* sp.-1とともに付着柄単体型(E型)の*Mastogloia ciskeiensis*が比較的高密度であった。一方、養殖網から海面下2mに垂下した板上で全付着珪藻密度が高かった場合には、帯状群体型(D型)、付着柄群体型(F型)、管棲群体型(G型)の付着珪藻のうちいずれかの割合が高かった(Fig. 26)。付着珪藻密度が特に高かった1992年2月から5月には、帯状群体型(D型)の*Achnanthes longipes*及び*Fragilaria* sp.-1、管棲群体型(G型)の*Parlibellus delognei*が特に高密度であった。それに対して、全珪藻密度が低かった時には匍匐滑走型(A型)と匍匐固着型(B型)の付着珪藻の占める割合が高くなっていった。海面下5mに垂下した板上でも同様の傾向が認められた(Fig. 27)。

【考察】

海底のブロックに固定した塩化ビニル板上における付着珪藻群落の季節

変動と海面からほぼ同水深に垂下した塩化ビニル板上における付着珪藻群落の季節変動は全く異なっていた (Fig. 23)。垂下した板上の付着珪藻密度の季節変動は明瞭であり、冬季から春季に高く夏季から秋季に低くなっていたが、ブロックに固定した板上の付着珪藻密度は周年を通じて比較的 low、変動は不規則であった。この違いは付着珪藻を摂食する動物が異なるために生じたものと考えられる。A区とB区のブロックの周辺には周年にわたり植食性小型巻貝類が高密度に棲息しており (Fig. 22)、塩化ビニル板上の付着珪藻群落には常に比較的高い摂食圧が加わっていたものと考えられる。それに対して、垂下した板上の付着珪藻群落に対する主な摂食者である植食性甲殻類は、夏季から秋季 (8月から11月) に高密度であり、冬季から春季には比較的低密度であった (Fig. 22)。垂下した板上の付着珪藻が高密度であった時期は、植食性甲殻類密度が低かった時期に限られていた。冬季から春季に垂下した板上の付着珪藻密度がブロックに固定した板上のそれに比べて著しく高いのは、この時期に付着珪藻群落に加わる摂食圧が両者で大きく異なるためと考えられる。

ブロックに固定した板上における付着珪藻密度の変動は、A区 (水深 2 m) でも B区 (水深 5 m) でも不規則であり (Fig. 23)、水温 (Fig. 20)、日照時間 (Fig. 20)、栄養塩濃度 (Fig. 21) の変化とも明瞭な関係は認められなかった。周辺に棲息する植食性巻貝の密度の変動 (Fig. 22) とも明らかな関係は認められなかった。全付着珪藻密度が低い場合には、摂食圧に対する耐性が強い (1.2.2) 匍匐固着型 (B型) の付着形態を持つ種が最も優占しており (Fig. 24, 25)、付着珪藻群落には強い摂食圧が加わっていたことが裏付けられる。しかしながら、これまでの知見からは比較的摂食されやすいと考えられる (1.2.2) 匍匐滑走型 (A型) や直立不動型 (C型) の付着形態を持つ種の出現率も全付着珪藻密度が低い場合、すなわち摂食圧を強く受けていたと考えられる場合に高くなっていた (Fig. 24, 25)。直立不動型の珪藻の中での主要な出現種の一つである *Synedra investiens* は、宮城県泊浜沿岸では巻貝の摂食圧の低い場合に多く出現した (2.1.2)。泊浜沿岸で *S. investiens* が高密度に出現した地点 (B区; Fig. 14) における植食性巻貝の優占種はコシダカガンガラであり、吉浜湾

のA、B区とは異なっている。巻貝の種類によって珪藻に対する摂食選択性が異なる可能性も考えられる。匍匐滑走型の種は高照度下では他の付着形態の種よりも増殖速度が高い(1.2.1)ため、摂食されやすいにもかかわらず強い摂食圧下でも比較的多く出現したのとも考えられる。一方、全付着珪藻密度が比較的高かった時には、付着形態が帯状群体型(D型)や付着柄単体型(E型)、付着柄群体型(F型)の摂食されやすいと考えられる(1.2.2)種が多く出現している(Fig. 24, 25)。このような場合にも巻貝の平均密度は低くないことから、取り上げた板上の付着珪藻群落に対する摂食圧が取り上げ前しばらくの間偶然低かったことが推察される。実際、取り上げた3枚の板のうち1枚だけに高密度な付着珪藻群落がみられた場合もあった。ブロックに固定した板上における付着珪藻密度の変動幅は、C区の海面から垂下した板上でのものに比べればはるかに小さい。A区とB区の海底の付着珪藻群落には周年を通して比較的強い摂食圧が加わっており、摂食圧が付着珪藻の現存量を規定する最大要因であると考えられる。

C区の養殖網から垂下した板上では、全付着珪藻密度が高かった冬季から春季に帯状群体型(D型)、付着柄群体型(F型)、管棲群体型(G型)の付着形態を持つ種の占める割合が高く、全付着珪藻密度が低かった夏季から秋季には匍匐滑走型(A型)と匍匐固着型(B型)の種が占める割合が高かった(Fig. 26, 27)。帯状群体型、付着柄群体型、管棲群体型の種はいずれも摂食されやすいと考えられるものであり(1.2.2)、これらが甲殻類密度の低かった冬季から春季にのみ優占していたことは、甲殻類が多数出現した8月から11月にはやはり摂食圧が付着珪藻群落に大きな影響を及ぼしていたことを示すものと考えられる。このことは、この時期に摂食圧に対する耐性が最も強いと考えられる(1.2.2)匍匐固着型の出現率が高まっていることから示唆される。しかしながら、夏季から秋季には、油豊湾の調査結果(2.1.1)からは甲殻類に比較的摂食されやすいと考えられた匍匐滑走型の出現率も高い。この結果についても、ブロックに固定した板上の場合と同様いろいろな原因が考えられるが、現段階では断定することができない。

6月と7月には、甲殻類密度が低いにもかかわらず垂下した板上の付着珪藻密度はきわめて低く (Fig. 23)、摂食圧以外の要因が付着珪藻の現存量を低く抑えていたものと考えられる。水中の栄養塩濃度の変化 (Fig. 21) を見ると、硝酸態窒素、リン酸態リン、硅酸態硅素の濃度がいずれも5月に急激に低下している。付着珪藻密度の低下が見られたのは6月以降であるが、6月の付着珪藻密度とは5月から6月にかけての1ヶ月間垂下した板上に付着、増殖した珪藻のものであるから、それには5月の環境条件も大きく影響する。すなわち、付着珪藻密度の急激な低下は栄養塩類の濃度の低下に同期して起こっている。油壺湾 (2.1.1) では、栄養塩類の濃度変化が付着珪藻の現存量に大きな影響を及ぼすことはなかったが、吉浜湾の海水中の栄養塩濃度は油壺湾に比べてかなり低く、特に5月から8月までの硝酸態窒素濃度と5月から6月までの硅酸態硅素の濃度がきわめて低いことから、これらの栄養塩の欠乏が付着珪藻の増殖を抑制した可能性が高い。8月以降は甲殻類の摂食の影響が大きくなるため、付着珪藻の生産の程度を判別することは難しいが、少なくとも5月下旬頃から7月にかけての付着珪藻の生産は栄養塩類の欠乏によって低く抑えられていたものと考えられる。なお、甲殻類の少ない時期にも付着珪藻密度の変動と水温、日照時間の変動との間には明らかな関連は認められなかった。

以上のように、吉浜湾の海底に1ヶ月間固定した基盤と海中に1ヶ月間垂下した基盤上における付着珪藻の現存量や種組成の季節変動には、植食動物による摂食圧が最も大きな影響を及ぼしており、5月から7月にかけては海水中の栄養塩濃度の欠乏が付着珪藻の生産を抑制していたものと推察された。特に、海底面上では周年を通じて巻貝類による強い摂食圧が加わっており、付着珪藻の現存量や種組成、群落構造を常に規定する要因であったものと考えられる。

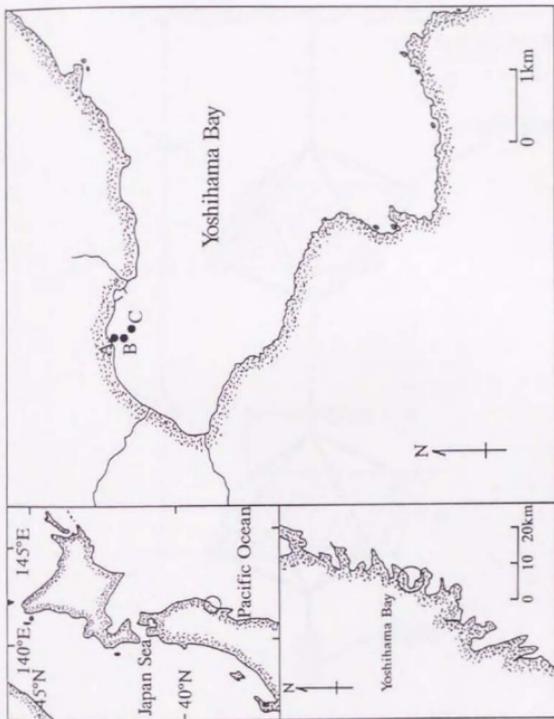


Fig. 18. Location of the sampling stations (A, B and C) in Yoshihama Bay.

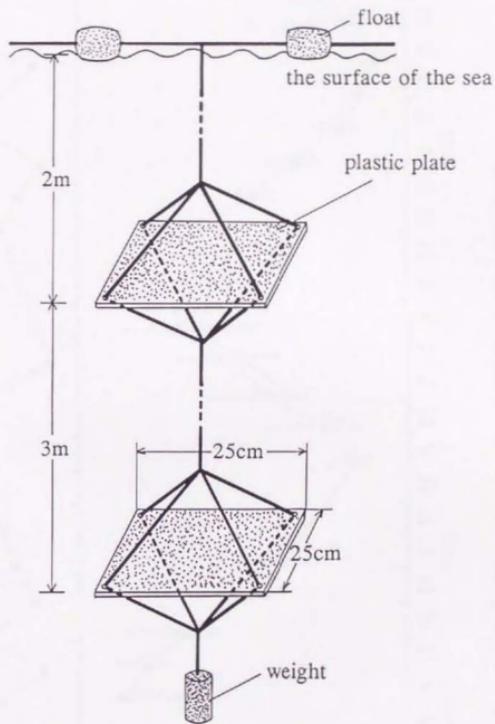


Fig. 19. Apparatus used to collect benthic diatoms in Yoshihama Bay.

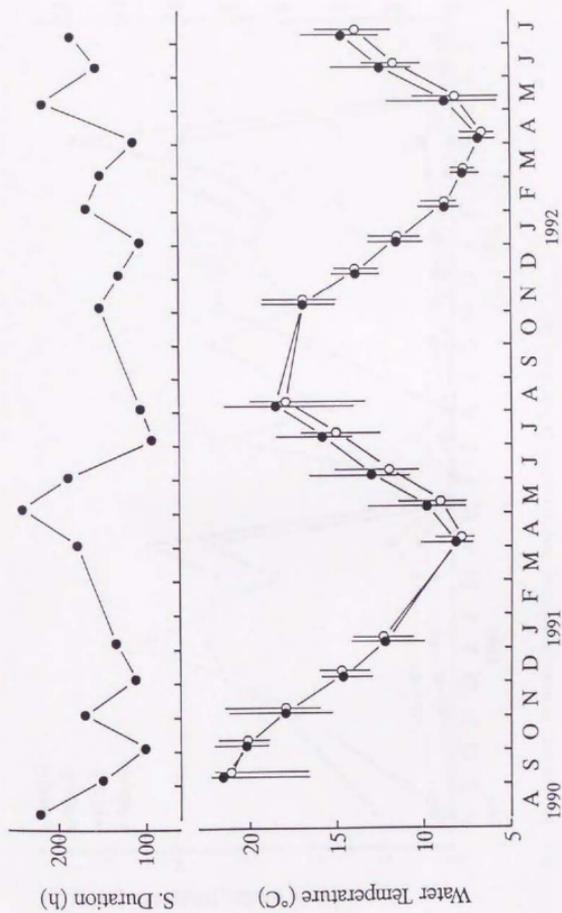


Fig. 20. Seasonal changes in the total direct sunlight duration and the mean water temperature (●: 2m, ○: 5m) during sampling period in Yoshihana Bay. Bars indicate ranges of values.

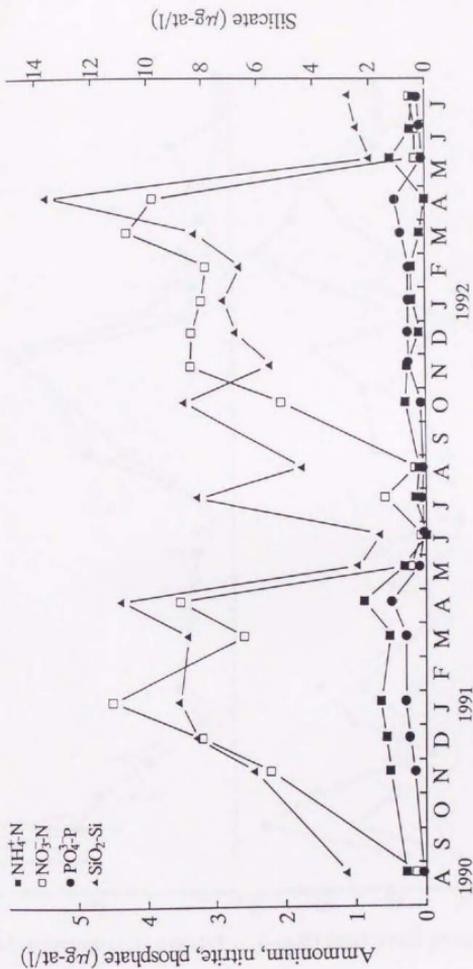


Fig. 21. Seasonal changes in nutrient concentrations in Yoshihama Bay.

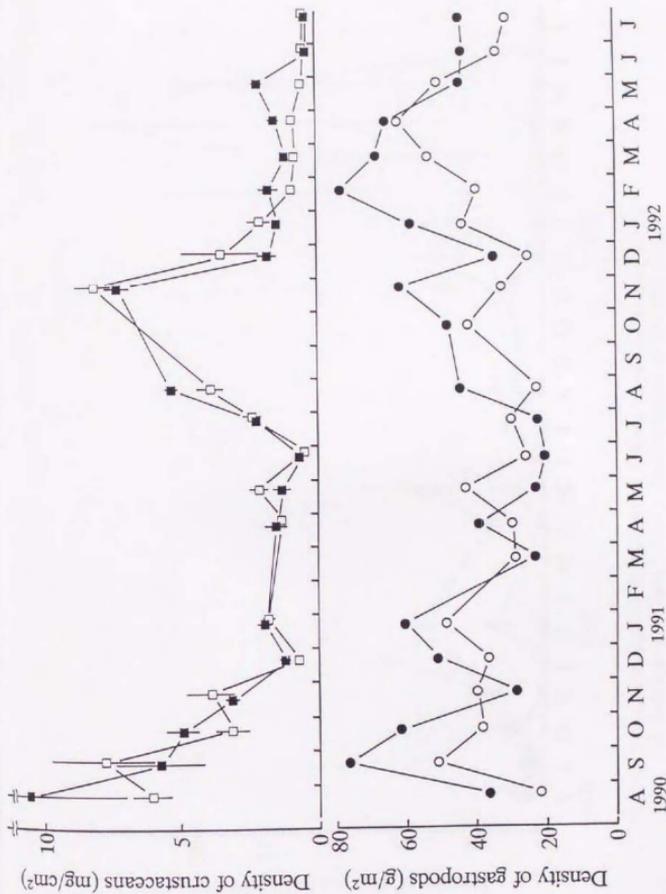


FIG. 22. Seasonal changes in the density of harpacticoid crustaceans on plastic plates submerged at station C (■: 2m, □: 5m) and in the density of harpacticoid sea-snails (gastropods) at stations A (●) and B (○) in Yoshihama Bay. Bars in the upper graph indicate standard errors of the mean (n=3).

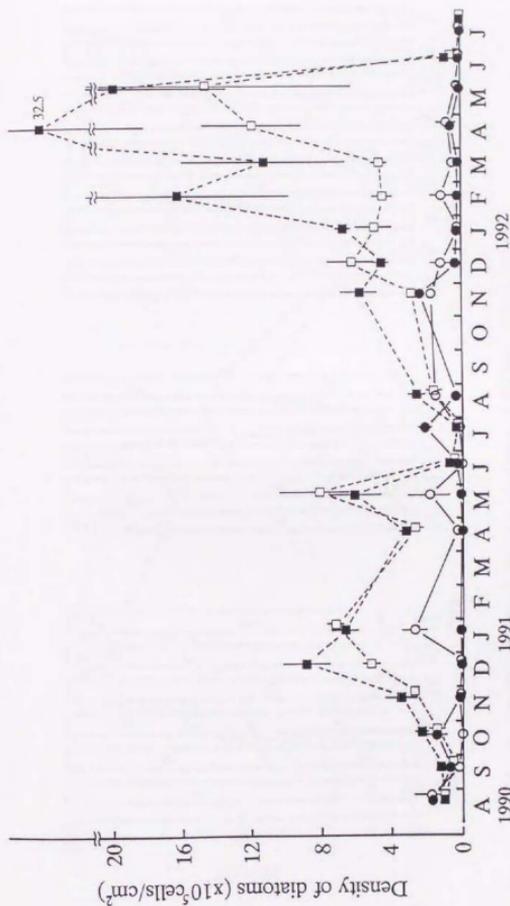


Fig. 23. Seasonal changes in the density of diatoms colonizing plastic plates in Yoshihama Bay. Bars indicate standard errors of the mean ($n=3$).
 ■: submerged plates at 2m depth, □: submerged plates at 5m depth.
 ●: plates on blocks at station A (2m depth), ○: plates on blocks at station B (5m depth).

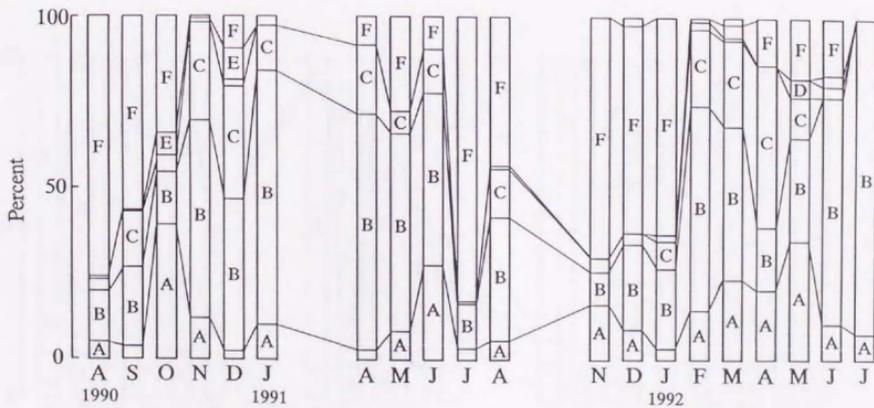


Fig. 24. Seasonal change of relative abundance of diatoms classified into 8 types of growth forms colonizing plastic plates at station A (2m depth) in Yoshihama Bay.

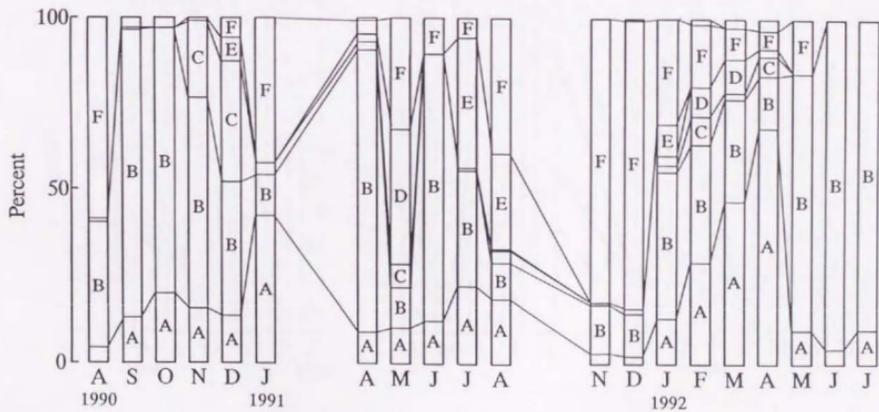


Fig. 25. Seasonal change of relative abundance of diatoms classified into 8 types of growth forms colonizing plastic plates at station B (5m depth) in Yoshihama Bay.

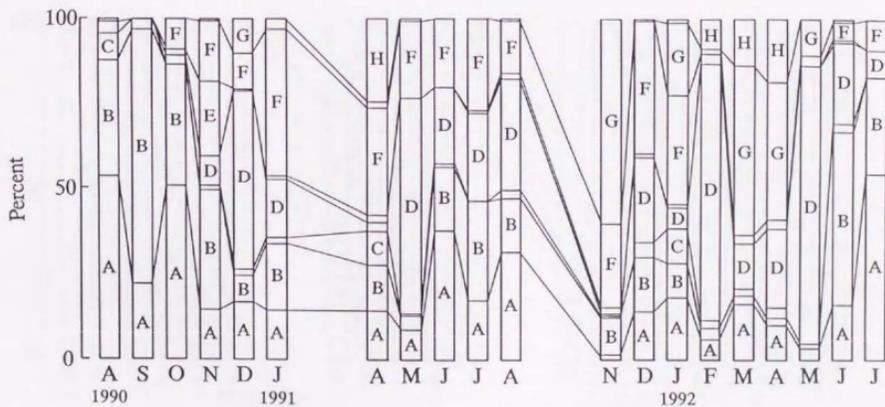


Fig. 26. Seasonal change of relative abundance of diatoms classified into 8 types of growth forms colonizing plastic plates submerged at 2m depth at station C in Yoshihama Bay.

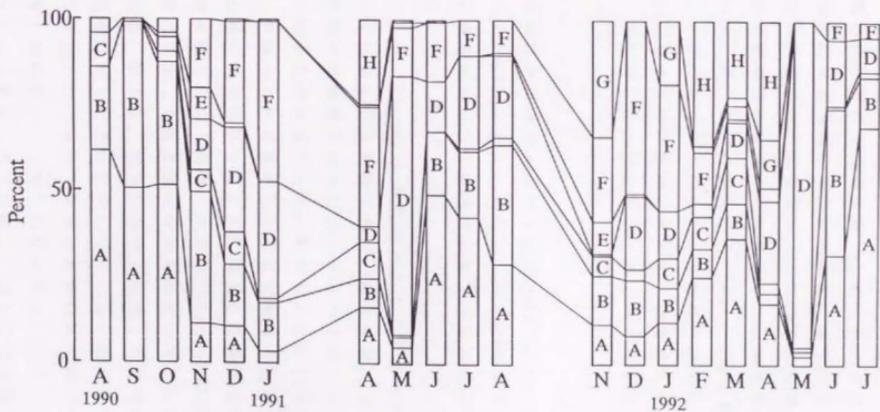


Fig. 27. Seasonal change of relative abundance of diatoms classified into 8 types of growth forms colonizing plastic plates submerged at 5m depth at station C in Yoshihama Bay.

2. 1. 4 沖縄県西表島仲間川河口における変動

沖縄県西表島仲間川河口の海中に垂下したスライドグラス上に付着、増殖した珪藻の密度及び種組成の変動を観察し、水質（水温、塩分、栄養塩濃度）及び日照時間の変化と比較することにより変動要因を検討した。西表島は、南西諸島最南端に位置し、気候区分では亜熱帯に含まれる。調査を行った仲間川は、島中央部の御座岳（421m）に源を発し、東方向に流下して太平洋にそそぎ込む全長約14kmの小規模河川である。下流域および河口域にはマングローブ林が発達しており、満潮時には海水が流入して川幅が広がるが、干潮時には川筋を除いて多くの部分が干出する。

【方法】

調査は、沖縄県西表島仲間川河口の定点（24°16'N; 123°63'E, Fig. 28; D10）において、1986年6月、9月および1987年5月に行った。調査定点は、河口部北岸のポート保留用栈橋の横で、最干潮時にも干出しない地点である。

ホルダー（2.1.1, Fig. 4）に入れたスライドグラス5枚を定点の栈橋から海面下約1mに垂下し、5日後に取り上げて試料とした。光学顕微鏡を用いて付着珪藻群落の構造を調べた後、スライドグラス上に付着した珪藻及び他の付着生物全てを鉛筆で丁寧に剥ぎ落とし、10%ホルマリン溶液により固定した。濃縮して一定量とした珪藻懸濁液を血球計数板上に滴下し、光学顕微鏡下で種の同定を行うとともに種毎に細胞数を計数した。また、試料の一部に酸処理を施し（高野・南雲 1987）、透過型電子顕微鏡を用いて出現種を正確に同定して光学顕微鏡での観察を補完した。

調査地点の水温、塩分は、調査期間中の昼夜、干潮時と満潮時に同地点で水温溶存酸素計（セントラル科学、UC12型）及び塩分計（YSI、33M型）を用いて測定した。また、水温と塩分の測定時に定点付近で小型採水器を用いて得た試水をワットマンGF/Fフィルターで濾過し、濾液をスチロール製スピッツ管に入れて氷蔵し、宿舎に持ち帰って栄養塩の分析を行った。分析した栄養塩は、アンモニア態窒素、亜硝酸態及び硝酸態窒

素、リン酸態リンで、いずれも Strickland and Parsons (1972) の方法により分析した。なお、水温、塩分、栄養塩濃度の測定、分析は東京水産大学(当時、東京大学海洋研究所)の石丸隆助教授が行ったものである。また、日照時間のデータは気象庁西表島測候所で測定されたもの(気象庁 1986, 1987)を参照した。

【結果】

水温、塩分は、1986年6月にはそれぞれ平均で30.8℃(最低30.2℃~最高31.4℃)、28.0%(27.7~28.2%)、同年9月には28.6℃(28.3~28.9℃)、23.6%(16.2~31.0%)、1987年5月には27.4℃(25.9~29.4℃)、30.0%(28.2~32.5%)であった(Fig. 29)。栄養塩濃度は、アンモニア態窒素(NH₄-N)、亜硝酸態及び硝酸態窒素(NO₂-N+NO₃-N)、リン酸態リン(PO₄-P)がそれぞれ平均値で、1986年6月には0.92、0.21、0.03μg-at/l、同年9月には1.82、1.26、0.01μg-at/l、1987年5月には0.33、0.50、0.11μg-at/lであった(Fig. 29)。また、スライドガラス垂下期間中の合計日照時間は、1986年6月に49.4時間、同年9月に23.4時間、1987年5月に24.5時間であった(Fig. 29)。

スライドガラス上の付着珪藻密度は、1986年6月には平均で 1.6×10^5 cells/cm²、同年9月には 4.3×10^4 cells/cm²、1987年5月には 3.8×10^4 cells/cm²であった(Fig. 29)。3回の調査全てで、スライドガラス上に珪藻類など大型の付着動物は全く観察されなかった。

珪藻の付着形態別に出現率を見ると、3回の調査を通じて、匍匐滑走型(A型)、匍匐固着型(B型)、帯状群体型(D型)、及び管棲群体型(G型)の種が比較的高率を占めている(Fig. 30)。1986年6月に比べて1986年9月と1987年5月には匍匐固着型(B型)の種の占める割合が高かった。また、1987年5月には匍匐滑走型(A型)がやや少なく糸状群体型(H型)が比較的多くなっていた。

【考察】

3回しか調査を行っていないため、付着珪藻群落の季節変動を論じるこ

とはできないが、付着珪藻密度の変動と測定した各環境項目の変動を比較すると、付着珪藻密度の変動傾向は日照時間のそれとよく一致している。日照時間がほぼ同じであった1986年9月と1987年5月の付着珪藻密度はほぼ同レベルであり、日照時間がそれらの約2倍であった1986年6月の付着珪藻密度は約4倍であった。

水温は3回の調査時とも27℃を超えていたが、1986年6月が平均30.8℃と最も高く、この時の付着珪藻密度が最大であった。平均水温と付着珪藻密度との間に特別な関係はみられず、高水温による増殖阻害 (Admiraal and Peletier 1980b, 大貝 1986) も認められなかった。

塩分は1986年9月に最低16.2‰とかなり低くなっていたが、それに伴う付着珪藻密度の減少はみられなかった。Williams (1964)、Admiraal (1977b) が報告しているように、汽水域に成育する付着珪藻の増殖に適した塩分範囲はかなり広く、3回の調査時には付着珪藻密度に大きな影響を与えるほどの塩分の低下がなかったものと考えられる。

測定した水中の栄養塩濃度と付着珪藻密度との間に特別な関係は認められない。各栄養塩類の濃度はいずれも比較的低い値であったが、リン酸態リンの濃度は特に低く、1986年9月には0.01 $\mu\text{g-at/l}$ しか検出されなかった。しかしながら、それに伴う付着珪藻密度の減少は観察されなかった。同時期に仲間川のいろいろな場所で測定した栄養塩濃度 (石丸ほか 1988) を見ると、マングローブ林内から仲間川に流れ込む細い流れからは高濃度のアンモニア態窒素が検出されているが、河川水中の濃度は低くなっている。仲間川では満潮時にかなり上流まで海水が流入する (石丸ほか 1988)。流入する貧栄養の海水によって希釈されているため河川水は貧栄養状態に保たれていると考えられるが、河川水の交換率も極めて高いため固定された基盤上を通過する水量はかなり多いことが予想され、基盤上の付着珪藻に供給される栄養塩類の総量も少なくはないものと考えられる。

同じ方法で神奈川県油壺湾で調査した時には、付着珪藻密度の変動は摂食者である錯脚類が少ない場合には日照時間の変動によく一致していたが、端脚類が高密度に出現していた時には、日照時間が長くても付着珪藻密度は低レベルに抑えられていた (2.2.1)。仲間川河口での調査では、スライ

ドグラスの浸漬期間が短かったためか、珪藻を摂食する動物がスライドグラス上に殆ど出現しなかった。摂食圧の影響が少なかったため、付着珪藻現存量は光条件に最も強く影響を受けたものと考えられる。



Figure 1. The relationship between the amount of diatoms attached to the slide glass and the amount of diatoms ingested by the animals under different light conditions.

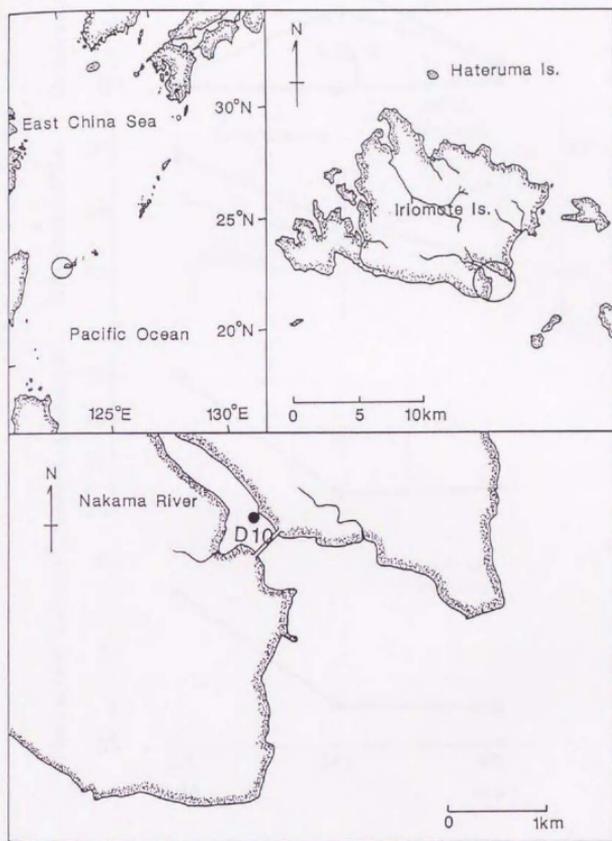


Fig. 28. Location of the sampling station (D10) in the mouth of Nakama River.

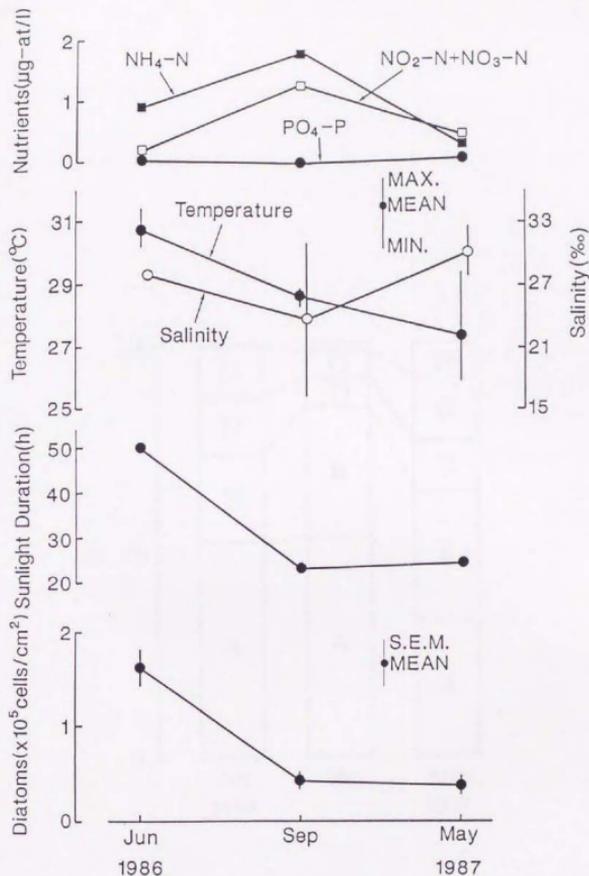


Fig. 29. Seasonal changes in the density of diatoms colonizing glass slides, mean water temperature, mean salinity, total direct sunlight duration and nutrient concentrations at the station (D10) in the mouth of Nakama River.

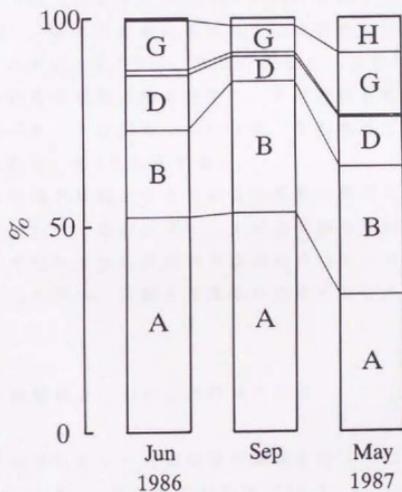


Fig. 30. Seasonal change in the relative abundance of diatom density classified into 8 types of growth form (Fig. 1) colonizing glass slides at the station (D10) in the mouth of Nakama River.

2. 2 各種付着珪藻の分布とその要因

これまで世界各地の沿岸海域や汽水域で付着珪藻の分布や季節変動が調べられ、その要因が検討されている(本章冒頭及び2.1で既に記述)が、その結果は水域によってかなり異なったものとなっている。汽水域の砂泥底など環境変動の激しい場所では、その水域に特有の変動機構が存在したり、特殊な卓越種が出現することも考えられるが、海産付着珪藻の中には、熱帯から極地にまで広く分布する種類も少なからず知られており(McIntire and Moore 1977)、異なる海域にも共通する分布傾向や変動機構が存在する可能性が考えられる。2.1では、環境の異なる4海域に設置した基盤上における付着珪藻群落の季節変動を観察し、その要因を検討した。各調査海域における変動パターンは異なっていたが、変動機構には明らかに共通するものが認められる(2.3で論議する)。

本節では、沿岸海洋域における付着珪藻群落の普遍的な変動機構をさらに明らかにするため、4調査海域での主要出現種を比較するとともに、場所による環境の変化が大きい西表島仲間川の河口から中流域の砂泥底において種組成の変化を調べ、各種付着珪藻の生育に及ぼす環境要因の影響を解析した。

2. 2. 1 各調査地点における出現種の比較

本研究で天然海域における付着珪藻の調査を行ったのは、岩手県吉浜湾(39°10'N: 141°51'E)、宮城県泊浜地先(38°21'N: 141°31'E)、神奈川県油壺湾(35°09'N: 139°37'E)、沖縄県西表島仲間川河口(24°16'N: 123°63'E)の4地点である。4調査地点で採集された付着珪藻のうち主要種をTable 4に列挙した。但し、仲間川河口ではスライドグラスを付着基盤として用いて付着珪藻を採集するとともに、砂泥底に付着していた珪藻の分布調査も行った(2.2.2)ので、両調査での主要種を挙げた。ここで主要種としたのは、各調査地点で採集した試料(一定の日数海中に設置した基盤に付着した珪藻)のうち少なくとも1試料中で全珪藻細胞数の5%以上

の細胞数を占めた種である。各調査地点での主要種の数は、吉浜湾で26種、泊浜で7種、油壺湾で20種、仲間川河口で12種であり、4地点の主要種を合わせると37種ある。このうち4地点全てで主要種となっていたのは *Amphora acutiuscula* 1種のみであったが、4地点全てで出現が認められた種（出現はしたが1試料中に占める割合が1度も5%に達しなかった種（Table 4の+印）を含む）は15種あった。3地点以上で出現した種は29種もあった。長期間にわたり同様の方法（垂下した基盤上の付着珪藻を採集した）で調査を行った吉浜湾と油壺湾で比較すると、両地点でともに主要種となっていた種が14種、ともに出現が認められた種は31種あった。仲間川河口のみで出現した種が4種あったが、他の3地点では1地点だけで出現が認められた種はなかった。

吉浜湾と泊浜はともに三陸沿岸海域にあり、津軽暖流と親潮系水の影響を受けている（武藤 1985）。相模湾の湾口部に位置する油壺湾は、沖合いを流れる黒潮の影響を強く受けるが、低塩分で栄養塩類に富んだ東京湾水も流入している（岩田 1985）。西表島は黒潮流域内にある（西島 1985）。4つの調査地点は、この様に全く特性の異なる3つの海域にある。また、西表島仲間川の調査地点は、河口部にあるため淡水の影響を強く受けており、沿岸とはいえ淡水の影響の少ない他の3地点とは大きく異なる環境にある。さらに、調査を行った期間や回数は場所によって異なり、付着基盤の設置方法も異なっている（2.1参照）。このような条件の違いにもかかわらず、上述したように4調査地点の出現種にはかなり多くの共通種が存在した。仲間川を除く3地点では、主要出現種の半数以上が共通していた。McIntire and Moore (1977) は世界中から分布が報告されている汎存種と考えられる付着珪藻を列挙しているが、この中にも本研究の4調査地点での主要種が15種含まれている。このような異なる環境の海域に共通する出現種の増殖に適した環境条件はかなり広範囲であることが推察される。

Table 4. List of main species, which consisting more than 5% of the total cells in at least one sample (O), collected from 4 sampling locations.

Species	Aburatsubo Bay	Tosarizhaza Coast	Yoshihama Bay	Nakama River** Slides	Sands
Class Coscinodiscophyceae					
Order Melosirales					
Family Melosiraceae					
<i>Melosira aenuloides</i>	++	+	O	O	O
<i>Melosira</i> sp.-1					
Order Triceratiales					
Family Triceratiaceae					
<i>Odontella</i> sp.-1	+	+	O		
Class Fragillariophyceae					
Order Fragillariiales					
Family Fragillariaceae					
<i>Fragilaria</i> sp.-1	+	+	O		
<i>Fragilaria</i> sp.-2	+	+	O		
<i>Synedra investiens</i>	O	O	O	+	+
<i>Synedra tabulate</i>	O	+	O	+	+
Order Licnophorales					
Family Licnophoraceae					
<i>Licnophora flabellata</i>	+	+	O		
<i>Licnophora gracilis</i> var. <i>anglica</i>	+	O	O	+	+
Order Striatellales					
Family Striatellaceae					
<i>Striatella unipunctata</i>	+	+	O		
Class Bacillariophyceae					
Order Mastogloiales					
Family Mastogloiscea					
<i>Mastogloia cikereiensis</i>	O	O	O		
Order Cymbellales					
Family Coaphonemataceae					
<i>Coaphonea</i> sp.-1	+	O	O		
Order Achmannthales					
Family Achmannthaceae					
<i>Achnanthes brevipes</i> var. <i>intermedia</i>	+	+	O	O	+
<i>Achnanthes hauckiana</i>	+		+	+	+
<i>Achnanthes longipes</i>	+	+		+	+
Family Cocconeidaceae					
<i>Cocconeis diatoma</i>				+	+
<i>Cocconeis scutellus</i> var. <i>parva</i>	O	O	O		
Order Naviculales					
Family Berkeleyaceae					
<i>Berkeleya nicans</i>	O	+	O		
<i>Berkeleya rotundus</i>	O	+	O		
<i>Berkeleya subglobosa</i>	O	+	O		
Family Naviculaceae					
<i>Navicula brillanica</i>	O	+	O	+	+
<i>Navicula mollis</i>	O			O	O
<i>Navicula ramosissima</i>	O	+	O	O	O
<i>Navicula salthii</i>				O	O
<i>Navicula</i> sp.-1		O	O		
Family Stauroneidaceae					
<i>Stauroneis aenibrancea</i>	O	+	+		
Order Thalassiosiphales					
Family Catenulaceae					
<i>Aphora acutiuscula</i>	O	O	O	O	O
<i>Aphora angusta</i> var. <i>ventricosa</i>		+	+		
<i>Aphora coffeiformis</i>	O	+	O	+	+
<i>Aphora subacutiuscula</i>	O	+	O		
<i>Aphora</i> sp.-1	O	+	+		
<i>Aphora</i> sp.-2	O				
<i>Stedelia</i> sp.-1	O		+		
Order Bacillariales					
Family Bacillariaceae					
<i>Bacillaria paxillifer</i>	O	+	+	O	O
<i>Cylindrotheca closterium</i>	O	+		O	O
<i>Hantzschia longissima</i> var. <i>reversa</i>	+	+	O	+	+
<i>Hantzschia</i> sp.-2		+	O		

** Both diatom species colonized on glass slides and on sandy bottom (sands) are listed.

** Collected, but not more than 5% of the samples.

2. 2. 2 西表島仲間川における分布

2.1.4で述べたように、仲間川は全長14kmほどの小規模河川であるが、満潮時には海水が中流域まで流入し、中流から河口までは汽水域となっている。河口近くに垂下した基盤上に付着した珪藻には、日本沿岸に広く分布する種類も多くみられ、これらの種が増殖し得る環境範囲がかなり広いことが示唆された(2.2.1)。本調査では、仲間川の中流から下流にかけての環境の異なる12地点において、川底の砂泥に付着した珪藻の現存量及び種組成を調べ、付着珪藻の分布に及ぼす環境要因の影響についてさらに詳しく解析した。

【方法】

1987年5月14日の干潮時に仲間川のA区、B区、及びC区(Fig. 31)で、また、5月15日の干潮時にD区(D1~D9、Fig. 31)で川底の砂泥に付着していた珪藻を採集した。A区、B区、C区の採集地点はいずれも川の中央部にあり、水深はそれぞれおよそ、80cm、40cm、80cmであった。D区の採集地点D1からD9は、川下に向かって右岸から左岸に川と干潟を横切るように設定した。D1とD2はマングローブ林(樹高約2mのヤエヤマヒルギ林)内にあり、D1はマングローブ根回りの水溜り中、D2は林内から仲間川本流に流れ込む小川中に設けた。D3からD6は右岸の干潟内に設定した。D3、D5、D6は調査時には完全に干出していたが、D4は水深10cm程の水溜り内であった。D7は川右岸の波打ち際、D8は川の中央部(水深約40cm)に設定した。また、D9は左岸の干潟内干出部であった。

採集は、内径11mmのアクリルパイプを用いて表面から深さ約5mmまでの砂泥を堀り抜く方法で行い、1調査地点で2試料をプラスチック瓶に採集した。1試料は検鏡用であり、直ちに10%ホルマリン溶液で固定した。もう1試料はクロロフィル量を測定するため、ジメチルフォルムアミドを加えて冷凍した。検鏡用固定試料は、研究室に持ち帰り、十分に攪拌振盪して砂泥表面に付着していた珪藻を剥離した後、光学顕微鏡下で同定、計

数(種毎の出現率の測定)を行った。また、試料の一部に酸処理(高野・南雲 1987)を施し、透過型電子顕微鏡を用いて正確に種の同定を行った。クロロフィル量測定用試料は、凍結したまま研究室に持ち帰り、蛍光光度計(Turner、10R型)を用いてクロロフィル量の測定を行った。

干出していた地点を除く全ての調査地点では、川水または水溜りの水温、塩分を測定し、採水して栄養塩(アンモニア態窒素、硝酸態及び亜硝酸態窒素、リン酸態リン)の分析に供した。水温、塩分、栄養塩濃度の測定方法は2.1.4で用いた方法と同様である(東京水産大学助教授 石丸 隆博士が測定)。なお、調査地点D6は調査時には干出していたが、砂中の水を取り栄養塩の分析に供した。

【結果】

調査地点のうち、仲間川本流の中央部に位置するA区、B区、C区及びD8における塩分、クロロフィル量、付着珪藻種組成をFig. 32に示した。これらの調査地点はいずれも、最干潮時にも干出することにはなかった。A区は河口から約5 km上流の地点であり、塩分は干潮時には0.5%まで下がるが、満潮時には4.9%であり、汽水域にあるといえる(大野 1986)。表面から深さ5 mmまでの合計のクロロフィル量は $2.7 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ であり、出現種の46.9%(細胞数比)を*Melosira* sp.-1が、7.0%を*Amphora acutiuscula*(光学顕微鏡では区別できない*A. coffeaeformis*をわずかながら含む)が、また、28.0%を*Navicula* spp.(多くの*Navicula*型小型種を含む)が占めていた。B区はA区と河口のほぼ中間に位置する。塩分は干潮時で7.8%、満潮時には31.8%とかなり大きく変動していた。クロロフィル量は $1.5 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ であり、*Melosira* sp.-1の割合が19.0%とA区に比べて減少し、*A. acutiuscula*(9.5%)、*Cocconeis diminuta*(4.3%)、*Navicula* spp.(37.9%)が増加した。C区はB区より1 kmあまり下流に位置しており、川幅も広がって干潮時には兩岸に干潟が出現する。満潮時の塩分は32.1%でありB区とほぼ同じであるが、干潮時でも12.8%あり、海水の影響が強まっている。クロロフィル量は $2.0 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ であった。*Melosira* sp.-1の割合がさらに減少して5.9%となり、それに代わって*A. acutiuscula*(20.2%)、

Achnanthes hauckiana (9.2%)、*C. diminuta* (7.6%)、*Bacillaria paxillifer* (3.4%)、*Amphora angusta* var. *ventricosa* (2.5%) の割合が増加していた。D 8 は河口近くに位置し、淡水の影響は弱まり海水の影響がさらに強まっている（干潮時21.0%、満潮時32.5%）。クロロフィル量は $2.5 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ であった。付着珪藻の種組成はC区とほぼ同じであったが、*C. diminuta* (14.3%)、*Navicula* spp. (58.8%) 割合がさらに増加し、*Melosira* sp.-1はさらに減少していた(1.7%)。また、出現率は小さいが、*A. angusta* var. *ventricosa*、*B. paxillifer*、*Cylindrotheca closterium*、*Navicula ramosissima* (*N. mollis*と*N. smithii*を含む)はA区からD区まで同程度に出現した。

各調査地点における調査時の水温は、A区で27.0℃、B区で28.7℃、C区で29.0℃、D8で28.7℃であった。また、栄養塩濃度 ($\text{PO}_4\text{-P}$ 、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 $\text{NO}_2\text{-N} + \text{NO}_3\text{-N}$) は、A区では0.57、0.47、 $2.06 \mu\text{g-at}/\text{l}$ 、B区では0.69、1.86、 $2.14 \mu\text{g-at}/\text{l}$ 、C区では0.57、1.75、 $2.26 \mu\text{g-at}/\text{l}$ 、D8では0.30、3.68、 $1.37 \mu\text{g-at}/\text{l}$ であった。

Fig. 33は、D区のD1からD9における栄養塩濃度、クロロフィル量、及び付着珪藻種組成を示している。栄養塩のうちリン酸態リン ($\text{PO}_4\text{-P}$) の濃度は調査地点による差が小さく、 $0.10 \sim 1.55 \mu\text{g-at}/\text{l}$ の範囲にあったが、干出していたD6での値 ($1.55 \mu\text{g-at}/\text{l}$) が他の地点と比べて大きかった。亜硝酸態窒素と硝酸態窒素の合計値 ($\text{NO}_2\text{-N} + \text{NO}_3\text{-N}$) も調査地点による差は小さく、 $0.60 \sim 2.04 \mu\text{g-at}/\text{l}$ の範囲にあった。これに対して、アンモニア態窒素 ($\text{NH}_4\text{-N}$) 濃度は調査地点による差が大きく、D2では $2.81 \mu\text{g-at}/\text{l}$ であったのに対し、D6では $35.38 \mu\text{g-at}/\text{l}$ も存在した。流水中の値が小さいのに対して止水中の値が大きい傾向がみられる。クロロフィル量は、 $1.1 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ (D3) から $4.8 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ (D6) の範囲にあった。クロロフィル量の調査地点による差は大きい、栄養塩濃度との特別な関連はみられず、また、干出の有無による相違も認められない。付着珪藻の種組成を見ると、いずれの調査地点においても、*A. acutiuscula* (14.3~30.4%)、*C. diminuta* (8.9~41.7%)、*A. hauckiana* (2.7~17.8%)、および *Navicula* spp. (13.2~58.8%) が大きな割合を占めているが、調査時(干

潮時)に水中にあったD1、D2、D4、D7、及びD8では、*Navicula* spp.の割合が大きく*C. diminuta*と*A. hauckiana*の割合が小さいのに対し、干出していたD3、D5、D6、及びD9では、逆に*C. diminuta*と*A. hauckiana*の割合が大きく*Navicula* spp.の割合が小さい傾向がみられる。栄養塩濃度と種組成との間には特別な関係は認められない。

【考察】

Lowe (1974) は、珪藻を出現する水域の塩分に応じて、海水より高塩分の40%以上の水域に出現する強塩種 (polyhalobous)、海水中 (30~40%) に出現する真塩種 (euhalobous)、0.5~30%の汽水域に出現する中塩種 (mesohalobous)、0.5%以下の淡水に出現する貧塩種 (oligohalobous)、及び広範囲の塩分中に出現する広汎塩分種 (euryhalobous) の5種類に分類している。本調査で仲間川に設定した調査地点は、最も上流のA区でも干潮時で0.5%の塩分があり、河口近くのD区でも干潮時には21.0%まで塩分が下がることから、全て汽水域にある (大野 1986)。Lowe (1974) の分類に従えば、採集された付着珪藻は全て中塩種ということになる。しかしながら、B区、C区、及びD区の塩分は満潮時には30%を超え、海水の影響が強いのに対して、A区の塩分は満潮時でも4.9%と低く、淡水の影響が強い。A区で高い割合を占めた*Melosira* sp.-1は、下流に行くほど減少し、D区での出現率は低い。*Melosira* sp.-1が完全な淡水域でも生育可能かどうかは明らかでないが、最適塩分域はかなり低塩分側にあると考えられる。他の主要出現種はいずれも河口域で多く、上流に行くほど減少し、A区での出現率は*Amphora acutiuscula*を除けば極めて低い。これらは中塩種であるが、比較的高塩分側に最適塩分域を持つ種類であることが推察される。*A. acutiuscula*は、A区においても全珪藻数の7.0%を占めている。また、*A. angusta* var. *ventricosa*、*B. paxillifer*、*C. closterium*、*N. ramosissima*もA区からD区まで同程度に出現した。これらの種は、神奈川県奥平湾、岩手県吉浜湾など淡水の影響が殆どない海域でも周年にわたり出現している (2.1.1, 2.1.3) が、南アフリカのSundays川では河口から30 kmほど上流でも出現しており (Archibald 1983)、かなり広範囲の塩分下で

良好に増殖できるものと考えられる。

上述したように、A区は淡水の影響が強く、付着珪藻の種組成も下流の3区とはやや異なっていたが、B区、C区、及びD区では、割合は異なるものの、出現種の組成は共通していた。これらの調査地点における塩分の変動は激しく、最も著しいB区では、干潮時と満潮時で7.8%から31.8%まで変化していた。Williams (1964) や Admiraal (1977b) が報告している種と同様、この水域に生育する種も増殖に適した塩分範囲が広く、急激な塩分変化にも耐え得る種と考えられる。これらの種には、本研究で調査した他の海域の優占種と共通するものも多く含まれていた(2.2.1)。2.1.1で論議したように、沿岸の岩礁域でみられる程度の塩分変動では、付着珪藻の密度や種組成には大きな影響は及ぼさないことが本調査の結果からも示された。

D1からD9におけるクロロフィル量、付着珪藻種組成と栄養塩類の濃度との間には、特別な関係は認められなかった。栄養塩のうちではリン酸態リンが最も少なく、最少のD2では $0.10 \mu\text{g-at/l}$ しか検出されなかったが、D2のクロロフィル量は $4.6 \mu\text{g/cm}^2$ と高い値であった。 $0.10 \mu\text{g-at/l}$ という値は、仲間川河口栈橋横の定点D10(2.1.4)や油壺湾の定点(2.1.1)、吉浜湾の調査地点(2.1.3)で低濃度であったときの値に比べれば高く、底質中から次々に溶出してくることを考えれば、付着珪藻の増殖を制限する要因とはならないものと考えられる。増殖に必要な多くの栄養塩類が底質中で生産され水中に溶出するものと考えられるため、底質表面に付着する珪藻は、人工基盤上に付着するものよりさらに栄養塩類を効率よく利用できることが推察される。水中の栄養塩類に依存する割合が低いため、水中の栄養塩濃度が低くても増殖することができ、高い現存量を維持することができるのであろう。

干潮時でも、水中にあった地点と干出した地点では付着珪藻の種組成に違いがみられた。干出していた地点では、*Achnanthes hauckiana*と*Cocconeis diminuta*の割合が高くなっていた。大貝(1987)によれば、多くの珪藻は乾燥に極めて弱く、数種の付着珪藻を用いた実験では気温 13°C 、湿度48%、風速 $3 \sim 5 \text{ m/s}$ で空中に露出すると約10分間でほとんどの珪藻が

枯死する。珪藻の中には潮汐の周期にともない規則的に鉛直移動をするものも知られており (Harper 1977)、干出時には砂泥中に潜り空気に曝されないようにしている可能性も考えられるが、*A. hauckiana* も *C. diminuta* もそれほど運動性に富む種類ではない (1.1.2、Table 1) ことから、これらの種は他の種に比べて乾燥に強いことが推察される。

本調査と同時期に D 9 に近い D 10 の水中に垂下したスライドガラス上に付着した珪藻の種組成と D 7、D 8 (両地点とも最干潮時でも干出ししない) の砂泥上の付着珪藻組成はかなり異なっている (Fig. 34)。砂泥上には *A. hauckiana* (付着形態は匍匐滑走型)、*A. acutiuscula* (匍匐固着型)、*C. diminuta* (匍匐固着型)、*Navicula* spp. (匍匐滑走型) が多く、スライドガラス上にはこれらに加えて *A. angusta* var. *ventricosa* (匍匐滑走型)、*Bacillaria paxillifer* (带状群体型)、*Cylindrotheca closterium* (匍匐滑走型)、*Navicula ramosissima* (管棲群体型) も多く出現した。巖佐 (1976) は、文献に記載された様々な基質上にみられる珪藻の種 (属) 組成を比較し、砂泥に付着する珪藻の組成は岩石や大型植物に付着する組成とは全く異なることを見いだしているが、ほぼ同地点で同時に出現種を比較した場合にも、砂泥上とスライドガラス上では組成が大きく異なることがわかった。スライドガラス上には付着形態が带状群体型や管棲群体型の大きな群体を造る種も多く出現したが、砂泥底上では匍匐滑走型や匍匐固着型の単独性の珪藻の割合が大きかった。これまでに砂泥底上に多く分布することが報告されている付着珪藻には、砂粒表面の窪みや溝に密着する小型の種や砂粒の間隙をぬって移動する活発な運動性を持つ種が多い (Round 1971)。砂泥はきわめて不安定な基質であり、砂粒同士は頻繁に離れあっているものと考えられる。また、他の砂泥やデトリタスが覆いかぶさり常に表層が入れ替わることも推察される。そのような環境では、群体を形成することにより増殖する種は繁茂しにくいものと考えられる。

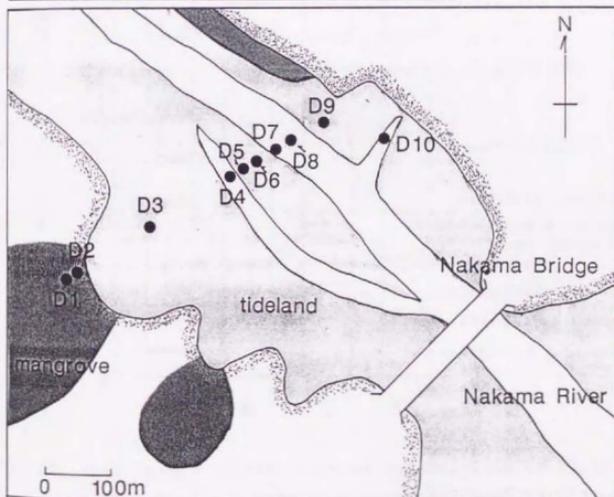
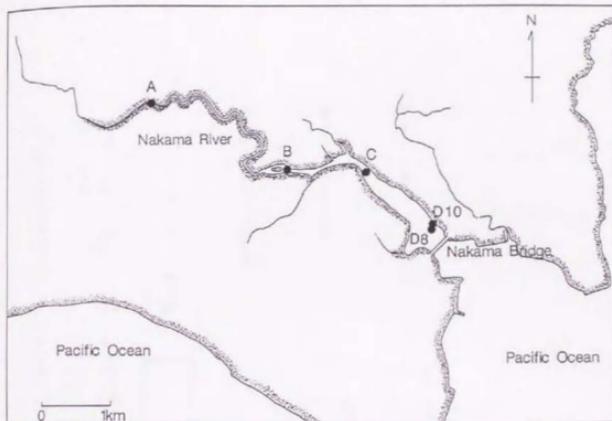


Fig. 31. Location of sampling stations in Nakama River.

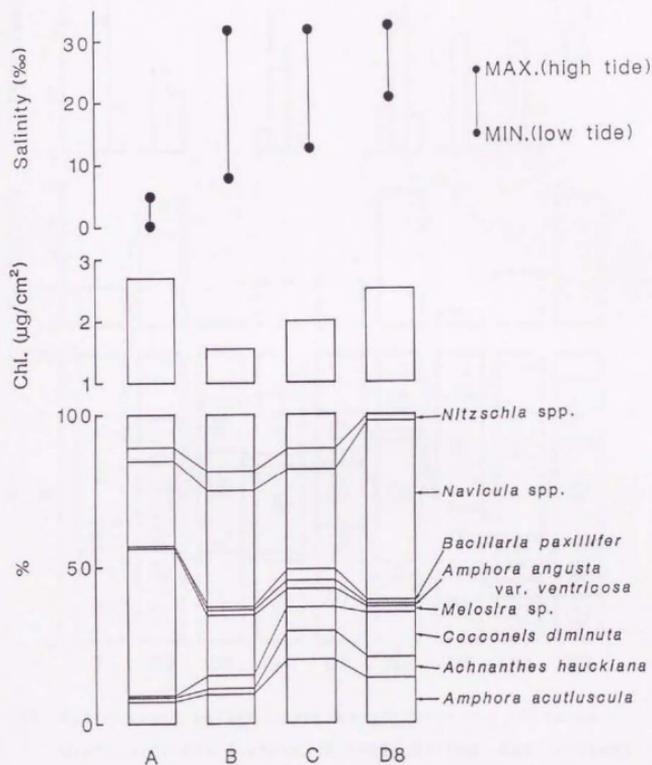


Fig. 32. Chlorophyll values, species compositions of benthic diatoms on the surface of sandy bottom, and salinity at 4 stations (A, B, C and D8) in Nakama River.

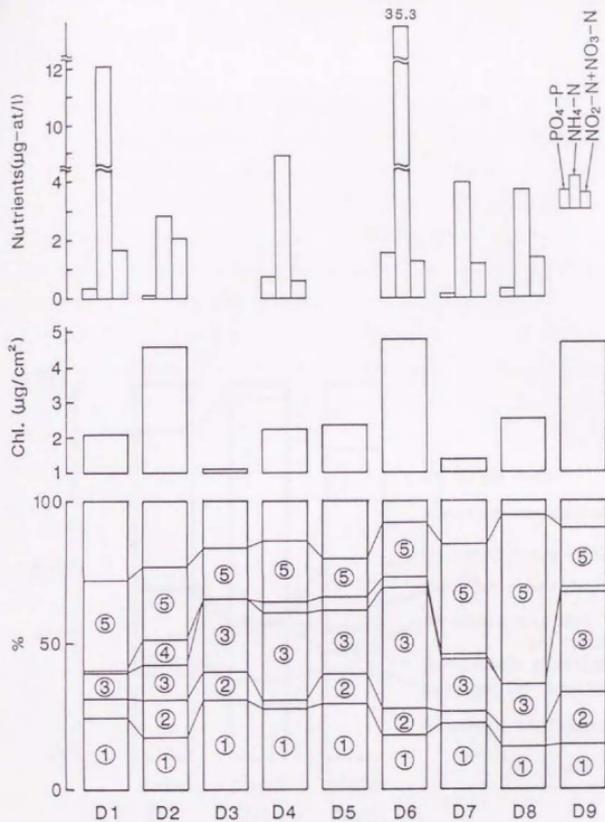


Fig. 33. Chlorophyll values, species compositions of benthic diatoms on the surface of sandy bottom, and nutrient concentrations at 9 stations (D1-D9) in Nakama River.

- ① : *Amphora acutiuscula*, ② : *Achnanthes hauckiana*,
 ③ : *Cocconeis diminuta*, ④ : *Cylindrotheca closterium*,
 ⑤ : *Navicula* spp.

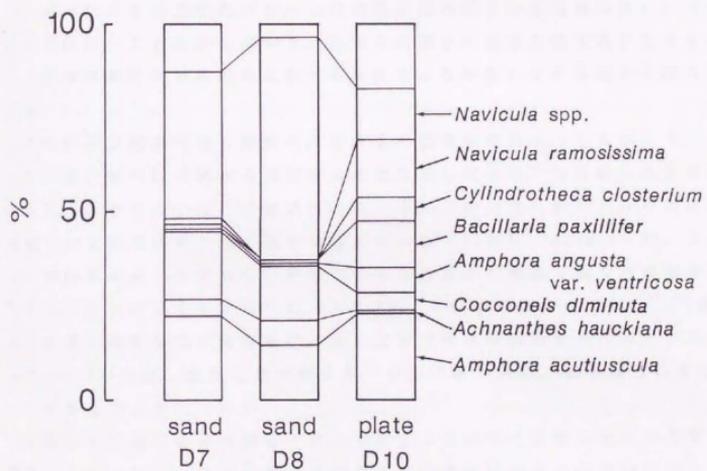


Fig. 34. Species compositions of benthic diatoms on the surface of sandy bottom (D7 and D8) and colonizing glass slides (D10) in the mouth of Nakama River.

2. 3 論議—付着珪藻群落の変動要因

2.2.1で論議したように、本研究で調査を行った4地点（油壺湾、泊浜地先、吉浜湾、仲間川河口）の主要な付着珪藻出現種にはかなり多くの共通種が存在した。4調査地点のいずれかで主要種であった37種のうち、4地点全てで出現が認められた種は15種あった。また、長期間の調査を行った油壺湾と吉浜湾では、主要出現種の半数以上に当たる14種が共通しており、両地点で共に出現が認められたものは37種のうち31種もあった。この結果は、場所による季節変動パターンとの相違が海域による出現種の違いによるものではないことを示しており、4地点の調査結果を比較することによって、付着珪藻群落の変動を支配する要因をより明確にできるものと考えられる。

4つの調査地点は全く特性の異なる3つの海域にある。したがって、これらの調査地点に共通する出現種の増殖に適した水温、塩分等の水質環境の範囲はかなり広いことが推察される。仲間川の川底の砂泥上には他の3海域での主要出現種と同じ種が15種出現した（2.2.1、Table 4）が、これらは中流域から下流域の広い範囲に分布しており、増殖可能な塩分域がかなり広いことが明らかとなった（2.2.2）。4調査地点に設置した人工基盤上で付着珪藻群落の季節変動に水温と塩分が大きな影響を及ぼしていなかった（2.1）のは、主要な出現種の多くが広範囲の水温、塩分域で良好に増殖できるためと考えられる。

仲間川河口域での分布調査では、場所により水中の栄養塩濃度が大きく異なったが、それによる付着珪藻の現存量や種組成の大きな違いは認められなかった（2.2.2）。油壺湾と仲間川河口の定点（D10）においても、水中の栄養塩濃度は付着珪藻群落の季節変動に大きな影響を及ぼす要因とは考えられなかった（2.1.1、2.1.4）。それに対して吉浜湾では、6月と7月に付着珪藻の現存量が急激に低下したのは5月下旬から7月にかけて水中の栄養塩が枯渇したためと考えられた（2.1.3）。吉浜湾と油壺湾、仲間川河口のそれぞれ最も低かった時期の栄養塩濃度を比較すると、吉浜湾では特に硝酸態窒素と硅酸態珪素の濃度が油壺湾、仲間川河口（硅酸態珪素

は測定しなかった)に比べて一桁低かった。付着珪藻の場合には、水塊とともに移動する浮遊珪藻とは異なり、付着している基質上に水流が次々と栄養素を運んで来てくれるため、水中の栄養塩濃度が比較的低くても増殖に必要な栄養素を獲得できるものと考えられるが、吉浜湾の5月下旬から7月にかけての栄養塩濃度では付着珪藻も良好に増殖することはできないものと考えられる。しかしながら、一定の濃度以上の栄養塩が存在すれば、付着珪藻の現存量や種組成は水中の栄養塩濃度に大きな影響を及ぼされることはないものと推察される。

油壺湾と仲間川河口では、日照時間の長さが付着珪藻の現存量や種組成に大きな影響を及ぼしており、光条件は付着珪藻群落の季節変動を支配する主要な要因の一つと考えられた(2.1.1, 2.1.4)。動物による摂食圧が比較的低い場合には、付着珪藻の現存量は概して日照時間が長いほど多かった。特に、匍匐滑走型の付着形態を持つ種は光条件の影響を強く受け、密度の増減が日照時間の増減とよく一致していた。匍匐滑走型の種の密度が全付着珪藻密度に占める割合は、日照時間が長い場合に高く、日照時間が短い場合には低かった。それに対して、匍匐固着型や付着柄単体型の付着形態を持つ種は光条件の影響を受けにくく、日照時間の短い場合に全付着珪藻に占める割合が高くなっていた。光条件によって受ける影響が付着形態によりこのように異なるのは、付着形態によって光に対する増殖特性が異なる(1.2.1)ためと考えられる。一方、吉浜湾でも同じように海中に垂下した基盤上で付着珪藻群落の変動を観察したが、付着珪藻群落の季節変動に及ぼす光条件の顕著な影響は認められなかった(2.1.3)。現時点でこの原因を断定することはできないが、吉浜湾での基盤の垂下期間(1ヶ月)が油壺湾(垂下期間は10日)、仲間川河口(5日)に比べて長かったことが原因の一つと考えられる。基質上の付着珪藻群落の構造や種組成は時間の経過とともに遷移する。遷移の過程や機構については第3章で詳しく論議するが、光条件の影響を最も強く受ける匍匐滑走型の付着形態を持つ種は遷移の始相に優占群落を形成し、その後は減少する(3.3)。海中に基盤を垂下してから1ヶ月後には匍匐滑走型の種は既に主体ではなく、匍匐滑走型の種に比べれば光条件の影響を受けにくい(1.2.1)大きな群体を

形成する種（帯状群体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型）などが主体となるため、光条件による付着珪藻の現存量の差は少なくなるものと考えられる。また、吉浜湾では付着珪藻を摂食する動物が油壺湾や仲間川河口に比べれば周年多かった。油壺湾で主要な摂食者であった端脚類の密度は最大でも2.8個体/cm²（6月）であり、11月から3月には0～0.1個体/cm²と少なかったのに対して、吉浜湾では甲殻類が12月から6月の少ない時期でも0.2～1.9個体/cm²、7月から11月には9.1～17.2個体/cm²（海面下2m、2.1.3では重量密度で示した）の密度で出現した。吉浜湾では、このように周年にわたり比較的強い摂食圧が加わっており、特に7月から11月には摂食圧が付着珪藻の現存量や種組成を支配する主要因であったことも、光条件の影響が群落の季節変動に現れなかった一つの原因と考えられる。

付着珪藻の現存量や種組成が光条件の影響を強く受けるのは、動物による摂食圧が比較的低い場合に限られる。泊浜地先や吉浜湾の海底に固定した基盤上では、周年を通して巻貝類による強い摂食圧が加わっており、摂食圧が常に付着珪藻群落の構造や種組成、現存量を規定する主要因であったと考えられた（2.1.2、2.1.3）。摂食圧に対する耐性は珪藻の付着形態によって異なる（1.2.2）。大きな群体を形成する種（帯状群体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型）が最も摂食されやすく（1.2.2）、摂食圧が高い場合には光条件にかかわらず増加することができない。そのため、摂食圧が高い場合には三次元的な群落構造は発達しなかった。また、付着力の弱い種（匍匐滑走型、直立不動型）も比較的摂食されやすい（1.2.2）。付着柄単体型と匍匐固着型の付着形態を持つ種が比較的摂食されにくく（1.2.2）、種によっては、ある程度摂食圧が高くて他の種が少ない場合の方が高密度に出現するものもみられた（2.1.1、2.1.2）。匍匐固着型の種が最も摂食されにくく（1.2.2）、概して摂食圧が高いほど出現率が高まった。

以上のように、本研究で調査を行った4地点では、概して摂食圧と光条件が付着珪藻群落の構造や現存量、種組成を支配する主な要因と考えられた。Fig. 35には、本章の結果から推察される摂食圧の高低および付着珪藻

が利用可能な光量の多少による付着珪藻群落の変化を模式的に示した。上述したように、基質上の付着珪藻群落は時間の経過にともなって変化する。したがって、本章で論議した一定期間海中に浸漬した基質上に形成された付着珪藻群落は、遷移の途中相や極相であると考えられる。季節や場所によって異なる摂食圧や光条件は、群落の遷移の過程を変化させ、その結果途中相や極相にも変化が生じるものと考えられる。付着珪藻群落の変動機構を解明するためには、途中相や極相の変化だけでなく、時系列に沿った群落の遷移過程の環境による変化を明らかにする必要がある。また、そのためには群落が遷移する機構についても解明する必要がある。第3章では、光条件と摂食圧による付着珪藻群落の遷移過程の変化を明らかにするとともに、群落の遷移機構について検討を行う。

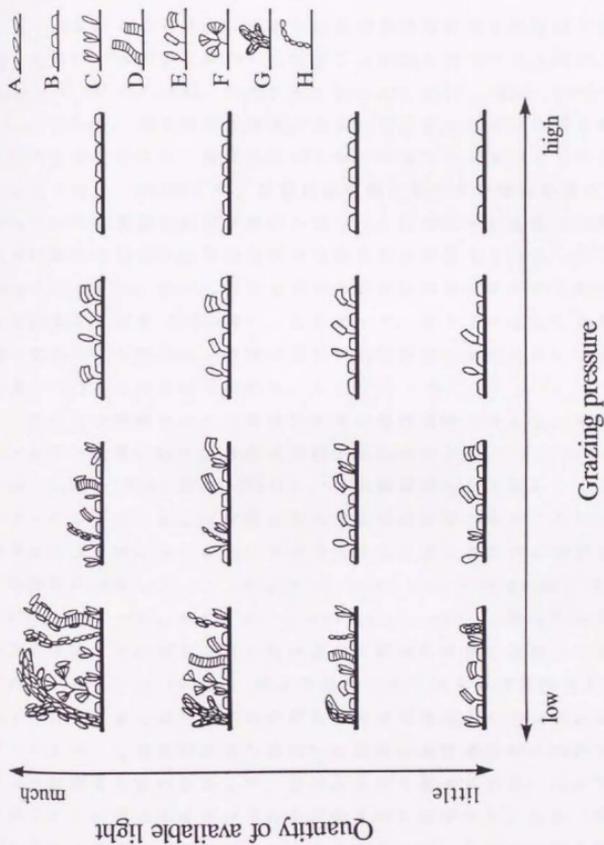


Fig. 45. Synopsis of changes in the diatom community structure with grazing pressure and quantity of available light.

第3章 付着珪藻群落の遷移機構

水中の安定した基質上に形成された付着珪藻群落の種組成や構造は、時間の経過とともに移り変わっていくことが知られている (Whitford 1956, Hoagland *et al.* 1982, Hudon and Bourget 1981, 1983, Korte and Blinn 1983)。陸上の植物群落に見られる湿原から森林に至る遷移は極相に至るまで数十年から数百年という長い時間のかかるゆっくりとした変化である (田川 1973等) が、付着珪藻群落の遷移の速度は非常に速く、日単位あるいは週単位で群落に変化していく。天然海中に浸漬した基質上で珪藻が付着生物群集の主体をなすのは通常数カ月程度であり、その後は大型海藻やコケムシ、ホヤ、フジツボ等の固着動物を主体とする付着生物群集に移行する (田中 1987b等)。したがって、第2章で論議した付着珪藻群落の季節による変化は、遷移の過程や進行速度の変化あるいは極相の変化を現しているものと考えられる。

これまでに観察された付着生物群集の遷移過程をみると、水中に浸漬された基質の表面にはまず細菌の被膜が形成される (ZoBell and Allen 1935, Corpe 1974, 田中 1987b)。付着珪藻群落が発達してくるのは数日後からであるが、最初に群落を形成するのは基質に水平方向に付着する運動性を持つ単体の種であり、その後大きな群体を形成する種が増加して立体的群落が発達してくる (Whitford 1956, Hoagland *et al.* 1982, Hudon and Bourget 1981, 1983, Korte and Blinn 1983)。陸上の植物群落では、植物個体群の光に対する反応性の違いが群落の遷移を進める主要因と考えられている (田川 1973)。付着珪藻でも光に対する増殖特性が付着形態により異なり (第1章)、それが群落の遷移を進める一つの大きな要因と考えられるが、付着珪藻群落の場合には遷移の進行速度がきわめて速いため、光以外の環境要因の影響も強く受けるものと考えられる。しかしながら、これまでに付着珪藻群落の遷移が観察された例が少ないため、環境による遷移過程の変化は十分に明らかにされておらず、遷移の機構も解明されていない。

本研究では、天然海域と実験水槽内に設置した人工基盤上で様々な条件

下における付着珪藻群落の遷移を観察し、遷移系列と環境によるその変化を明らかにした。また、群落の遷移に影響を及ぼすと考えられる珪藻細胞の付着過程についても、特に細菌被膜との係わりを中心に検討を加えた。さらに、これらの結果と第1章、第2章で論議した結果をあわせて、付着珪藻群落の遷移機構について考察を行った。

3. 1 付着過程

水中に基質を浸漬すると、その表面には数日のうちに付着珪藻が群落を形成するが、それは水中に浮遊していた珪藻細胞が付着して増殖したものと考えられる。Hudon and Bourget (1983) は、運動性を持つ単体の珪藻が最初に群落を形成する理由の一つとして、水中に浮遊しているこれらの細胞の密度が他の付着形態を持つ珪藻の細胞密度に比べて高いことを予想している。水中に浮遊する付着性の珪藻細胞の密度や種組成は、付着珪藻群落の遷移過程、特に遷移の始相に大きな影響を及ぼす可能性が考えられる。3.1.1では、海水中に浮遊する付着性の珪藻細胞の密度と種組成の季節変動を調べ、群落の遷移過程に及ぼす影響を検討した。

海中に浸漬した基質上で珪藻が群落を形成するのは、いつも細菌の被膜が形成された後である (ZoBell and Allen 1935, Corpe 1974, 田中 1987 b)。細菌被膜が形成された基盤にはそうでない基盤に比べて多くの珪藻が付着するという報告 (ZoBell and Allen 1935, Hudon and Bourget 1983) もあることから、細菌被膜が珪藻の付着を促進する可能性も考えられる。もしそうであれば、基質を海中に浸漬した直後に基質上に付着、増殖する細菌の密度や組成が付着珪藻の入植やその後の遷移に影響を及ぼすことが考えられる。3.1.2では、室内実験によって細菌被膜が珪藻の付着に及ぼす影響を検討した。

3. 1. 1 付着珪藻の浮遊量

神奈川県油壺湾の海中に浮遊する付着性の珪藻細胞の密度と種組成の季

節変動を調査した。同時に、浮遊珪藻をはじめとする植物プランクトンの密度と組成も調べて比較を行った。本来付着状態でのみ増殖すると考えられる付着珪藻が海中に浮遊しているのは、何等かの理由で基質上に付着していた細胞が剥離して漂っているものと考えられる。田中(1987a)は三重県英虞湾の海水中に浮遊する付着性の珪藻細胞の密度を調べ、その季節変動が浮遊性のものと異なり不規則であったことから、波浪等の物理的外力によって剥離したものが漂っているものと推察している。本調査では、波の強さや波高等を直接測定することができなかつたため、風向と風速から波の強さを推測して浮遊する付着珪藻密度との関連を検討した。また、植物プランクトンの現存量の変動と密接な係わりを持つことが予想される海中の栄養塩濃度を調べ、植物プランクトンおよび浮遊する付着珪藻に及ぼす影響を検討した。

【方法】

油壺湾の調査定点(Fig. 2)において、1987年2月17日、19日、26日、3月3日、10日、31日、6月26日、7月3日、10日、17日、24日、8月1日、21日、28日、10月8日、15日、22日、11月13日の合計18回にわたり、浮遊している微細藻類の採集を行った。採集は、口径20cm、目合20 μ mのプランクトンネットを用い、海面下1mの地点から表層までの鉛直曳を3回繰り返すことにより行った。採集した試料は、直ちにグルタルアルデヒド溶液を濃度が2.5%になるように加えて固定した。この懸濁液を濃縮して一定量にした後、一部を血球計数板上に滴下し、光学顕微鏡下で微細藻類の同定を行うとともに種(分類群)毎に細胞数を計数した。

微細藻類の採集と同時に10lのバン・ドーン採水器(離合社)を用いて定点の海面下1mから海水を採取し、アンモニア態窒素、亜硝酸態窒素、硝酸態窒素、リン酸態リン、及び珪酸態珪素の分析を行った(データの1部は2.1.1の結果と重複する)。試水の処理方法、栄養塩の分析方法は2.1.1に記したとおりである。風向、風速に関するデータは調査地近傍の気象庁三浦測候所で測定されたもの(気象庁1987)を参照した。

【結果】

採集された植物プランクトンのほとんどは珪藻であった。海中に浮遊する付着性の珪藻細胞の密度と浮遊珪藻の密度をFig. 36に示した。浮遊珪藻の密度の変動は激しく、2月17日には 2.1×10^4 cells/lであったのが、2月19日には 8.9×10^4 cells/lとなり、2月26日には 9.9×10^4 cells/lにまで減少した。その後は低レベルで推移したが、7月10日には 3.7×10^4 cells/l、7月17日には 1.5×10^4 cells/lと一時的に急激な増加が認められた。これに対して、海中に浮遊していた付着珪藻密度の変動幅は小さく、 2.1×10^3 cells/l ~ 2.4×10^4 cells/lの範囲にあった。2月26日 (1.8×10^4 cells/l) と7月10日 (2.4×10^4 cells/l) にはやや高密度であったものの、他の調査時には低密度ながら一定レベルで推移していた。

海中に浮遊していた付着性の種と考えられる珪藻のうち出現率の高かった4分類群の密度をFig. 37に示した。*C. closterium* & *N. longissima* (光学顕微鏡による区別が困難な *Cylindrotheca closterium* と *Nitzschia longissima* var. *reversa* を含む) は密度の変動が比較的大きく、7月10日には 1.0×10^4 cells/lの密度に達しているが、10月以降にはほとんど出現しなかった。それに対して、*Amphora* spp.-1 (*Amphora acutiuscula*, *A. coffeaeformis* および *A. subacutiuscula* を含む)、*Cocconeis* spp. (*Cocconeis scutellum* var. *parva* が主であったが他の数種をわずかに含む)、*Navicula britannica* はいずれも低密度ながら周年出現が認められた。

各種栄養塩の濃度はそれぞれ、アンモニア態窒素が $0 \sim 4.51 \mu\text{g-at/l}$ 、亜硝酸態窒素が $0.08 \sim 1.02 \mu\text{g-at/l}$ 、硝酸態窒素が $0.87 \sim 13.15 \mu\text{g-at/l}$ 、リン酸態リンが $0.02 \sim 1.52 \mu\text{g-at/l}$ 、硅酸態硅素が $10.12 \sim 19.04 \mu\text{g-at/l}$ の範囲にあった (Fig. 38)。硅酸態硅素は調査期間を通じて比較的高濃度に存在したが、他の栄養塩は7月中旬に低濃度であり、特に7月10日の濃度はいずれもきわめて低かった。7月10日のアンモニア態窒素とリン酸態リンは特に低濃度であった。アンモニア態窒素は2月下旬にも比較的低濃度であった。Fig. 39には調査地近傍で測定された調査日とその前日の風向と風速を示した。西に向かって相模湾に湾口を開く油壺湾の湾口部に位置する調査定点で波浪が強まるのは、南から西の風が吹くときである。2月26

日、3月31日、7月3日～24日の調査日とその前日には、いずれも西南西から南南西の強い風が吹いており、湾内には強い波浪が出ていた。

【考察】

植物プランクトンの増殖量が水中の栄養塩濃度により決定されている場合は多く、逆に栄養塩濃度が植物プランクトンの増殖によって変化する例も多く知られている（逸藤 1987等）。7月中旬には測定した全ての栄養塩の濃度の低下が見られたが、これは7月10日～17日の浮遊珪藻の大増殖によって栄養塩が大量に利用、吸収されたためと考えられる。2月下旬にアンモニア態窒素が低濃度であったのも同様の理由によるものと考えられる。浮遊珪藻の大増殖が起こった原因については、本調査の結果だけから判断することはできないが、浮遊珪藻の密度が大増殖の後に急落しているのは、これらの栄養塩が枯渇したためであることが推察される。

付着性の種と考えられた珪藻のうち、*C. closterium* & *N. longissima*の海水中の密度は浮遊珪藻の大増殖した時に特に高密度であった。これらは浮遊珪藻として記載されていることも多く（小久保 1960, 山路 1966, 高野 1990等）、浮遊状態でも増殖できる種であるとも考えられる。他の主要な3分類群の密度の変動幅は小さく、栄養塩濃度の変化とも明確な関連性は認められない。出現率の低かった他の種についても同様であった。海水中の付着珪藻密度が比較的高かった2月26日と7月10日には西南西から南南西の強い風が吹き、波浪が強まっていた。同様に西南西から南南西の強い風が吹いていた他の調査日（3月31日、7月3日、17日、24日）にも、それほど顕著ではないが付着珪藻密度はやや高い傾向が認められる。この結果は、海中に浮遊していた付着性の珪藻細胞の多くは波浪により基質から剥離したものが漂っていたものであり、浮遊状態で増殖するものではないことを示唆している。したがって、基質に付着する以前の海中に浮遊する付着珪藻細胞の密度や種組成が、浮遊珪藻のように水質や光条件等によって大きく変化する可能性は薄いものと考えられる。

本調査で出現率の高かった4分類群の付着珪藻の基質に付着する際の付着形態は、*N. britannica*と*C. closterium* & *N. longissima*が匍匐滑走型、

Amphora spp.-1と*Cocconeis* spp.が匍匐固着型である(1.1.2)。これらはいずれも単体の種であり、群体を形成する種の海水中の細胞密度は比較的低かった。この結果から、海中に浸漬した基質上で群体を形成する種の出現が匍匐滑走型の付着形態を持つ種に比べて遅いのは、群体を形成する種の増殖速度が遅い(1.2.1)ためばかりでなく、海中に浮遊する細胞数が少ないためとも推察される。逆に、匍匐滑走型の付着形態を持つ種は海水中に多数浮遊しており、Hudon and Bourget(1983)が予測しているように、このことが基質上で最初に群落を形成する(3.2)理由の一つになっているものと考えられる。匍匐固着型の付着形態を持つ珪藻も海水中に比較的多く浮遊していることが明らかとなったが、これらは遷移の極相群落を形成するものであり(3.2)、基質上における見かけ上の出現は最も遅い。これはこの形態を持つ種の増殖速度が他に比べて非常に遅い(1.2.1)ためと考えられる。

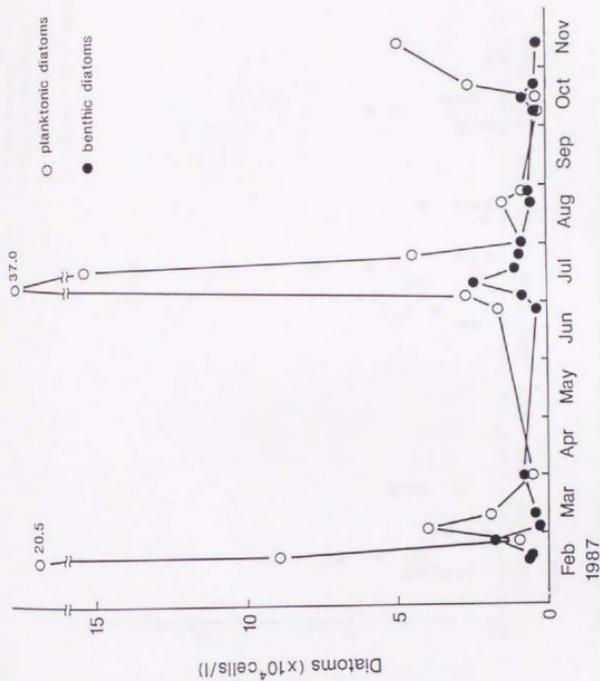


Fig. 36. Changes in cell density of planktonic and benthic diatoms floated in Aburatsubo Bay.

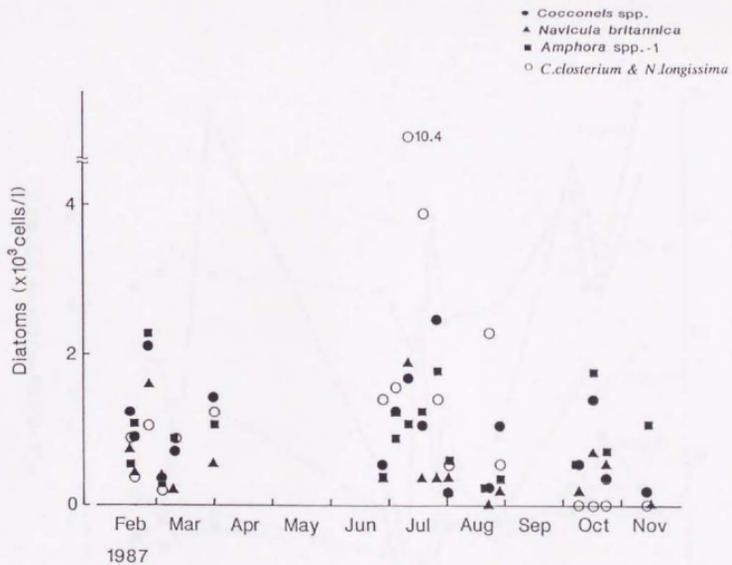


Fig. 37. Changes in cell density of main benthic diatom species floated in Aburatsubo Bay.

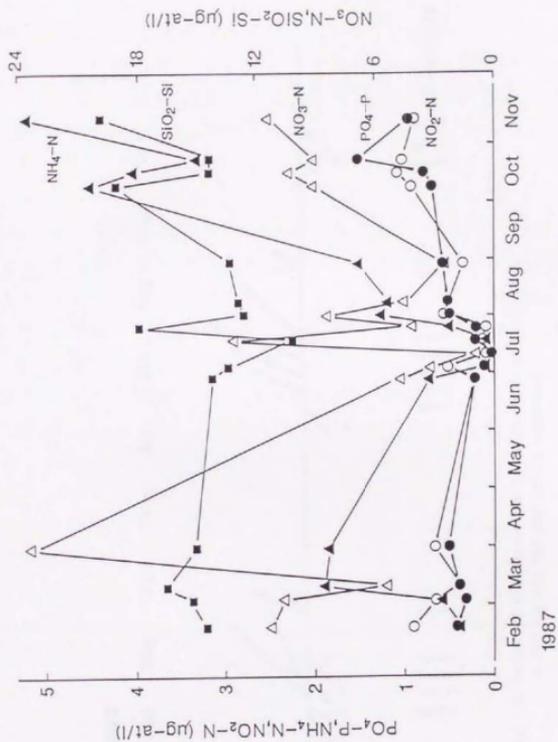


Fig. 38. Changes in concentration of nutrients in Aburatsubo Bay.

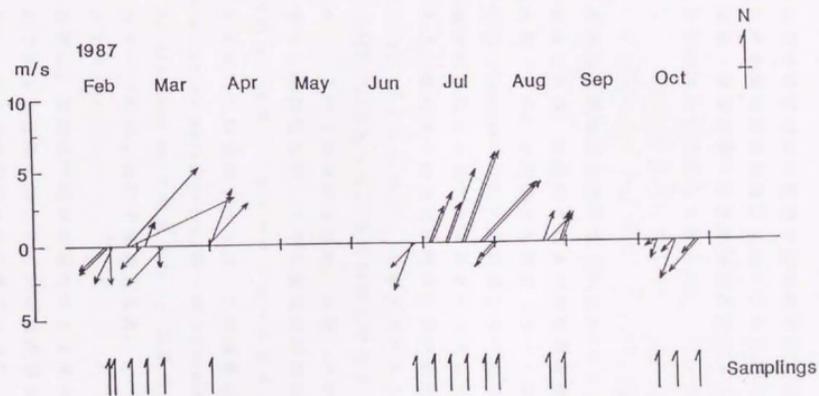


Fig. 39. Vector of wind direction and wind force at Miura City, on the day and the day before samplings.

3. 1. 2 珪藻の付着に対する細菌被膜の影響

珪藻の付着に及ぼす細菌被膜の影響を短時間の室内実験により調べた。実験は、あらかじめ表面に細菌被膜が形成された基盤（細菌付着基盤）と表面を滅菌した基盤（滅菌基盤）に珪藻懸濁液を滴下し、それぞれに付着した珪藻の密度を比較することにより行った。

【方法】

ガラス製の走査型電子顕微鏡用試料盤（直径8.5mm）を洗浄し、オートクレーブにより滅菌した後、滅菌海水および細菌懸濁液中にそれぞれ3日間浸漬して滅菌基盤（SP）と細菌付着基盤（BP）を作成した。細菌懸濁液は、SWⅡ培地（Iwasaki 1961）で培養していた珪藻 *Cylindrotheca closterium* の培養液をSCミリポアフィルター（ $8\mu\text{m}$ ）で濾過し珪藻を除去したものである。懸濁液中の細菌密度は、蛍光顕微鏡による直接計数法で 2.8×10^8 cells/ml、SWⅡ培地に1.5%寒天を加えた平板培地による平板培養法で 8.0×10^8 CFU/mlであった。寒天培地上で生育したコロニーの色や形は全て同じであり、このうち6株を分離、培養して性状試験を行った。6株の細菌はいずれも運動性を持つグラム陰性の好気性桿菌（大きさ約 $0.3 \times 1.0\mu\text{m}$ ）であり、カタラーゼとチトクロームオキシダーゼを持ち、グルコースから酸を生産しない種類であった。この細菌は、Bergey's Manual of Determinative Bacteriology第8版（Buchanan and Gibbons 1974）に従い、*Alcaligenes* sp.と同定された。滅菌海水は、天然海水をHAミリポアフィルター（ $0.45\mu\text{m}$ ）で濾過した後、オートクレーブで加熱滅菌したものである。

実験に用いた珪藻は、循環式の海水水槽のガラス壁から採集されたもので、細胞に付着している細菌数を減らすために滅菌海水での洗浄と遠心分離を繰り返した後、一定量の滅菌海水中に懸濁させた。しかしながら、珪藻懸濁液中にはなお *Alcaligenes* sp. とほぼ同じ大きさの細菌が混入していた。懸濁液中の珪藻密度は 1.2×10^6 cells/mlであり、運動性を持たない小型の羽状珪藻 *Synedra* sp.（約 $3 \times 10\mu\text{m}$ ）が全珪藻数の90%以上を占めた。

滅菌基盤（SP）と細菌付着基盤（BP）を蓋付きシャーレ内に設置した。それぞれの基盤上に珪藻懸濁液 $60\mu\text{l}$ ずつを滴下し、 22°C 、 5001lux で2、5、10、30、60分間（接触時間）放置した。付着していない珪藻を除去するため、それぞれの基盤を滅菌海水中で3回振盪洗浄した。2.5%グルタルアルデヒド溶液中に2時間浸漬した後、洗浄および風乾を行った。観察と計数は、金蒸着を施した後、走査型電子顕微鏡により行った。

珪藻および細菌の密度は、各接触時間でSP、BPそれぞれ3～4基盤について合計30視野以上の値を平均して求めた。珪藻の計数は350倍～500倍で、細菌の計数は2000倍～3500倍の倍率で行った。

【結果】

Fig. 40に各接触時間における基盤上の珪藻密度を示した。SP上およびBP上の珪藻密度は共に接触時間30分までは増加し、その後は一定となった。各接触時間におけるSP上の珪藻密度とBP上の珪藻密度との間には有為な差は認められなかった（ t 検定、 $p < 0.05$ ）。

BP上の細菌密度は平均 $3.7 \times 10^6 \text{ cells/cm}^2$ であり、珪藻懸濁液との接触時間に拘らずほぼ同じであった（Fig. 41, Fig. 42A）。この細菌被膜は肉眼でも確認できるものであった。SP上の細菌密度は、接触時間5分までは急激に増加し、その後は一定となった（平均 $2.1 \times 10^5 \text{ cells/cm}^2$, Fig. 41）。SP上の細菌は珪藻懸濁液中に混入していた細菌が付着したものであり、その密度はBP上の細菌密度に比べて明らかに低いものであった（ t 検定、 $p < 0.01$ ）。

Table 5はSP上で珪藻が細菌と接触していた（Fig. 42C, 42D）割合を示している。BP上での細菌と接触していた珪藻（Fig. 42B）の割合は各接触時間で53～67%であったのに対して、SP上での割合は平均13.3%と低いものであった。また、SP上で細菌と接触していた13細胞の珪藻のうち12細胞は1細胞の細菌とのみ接触しており、珪藻細胞上には細菌の付着は認められなかった。

【考察】

B P上の細菌密度はS P上の密度に比べて遙かに高かった (Fig. 41) が、B P上での珪藻の付着速度はS P上での付着速度とほぼ等しかった (Fig. 40)。これらの結果は、*Alcaligenes* sp.と珪藻懸濁液中に混入していた細菌の披膜はいずれも、珪藻 *Synedra* sp.の付着に対して促進的影響も阻害的影響も及ぼさないことを示すものと考えられる。S P上でも細菌の付着密度が珪藻密度より高かったため、全ての珪藻細胞が少なくとも1細胞の細菌と接触していた可能性も考えられたが、S P上で細菌と接触していた珪藻の割合を調べた結果 (Table 5) からその可能性は一応否定できる。しかしなお、観察した珪藻細胞の下に細菌が隠れていた可能性が残る。S P上における平均の細菌密度と珪藻により隠された面積 ($30 \mu\text{m}^2/\text{cell}$, Fig. 43のA) から、各接触時間において観察した全ての珪藻細胞の下に隠れていた細菌数を推測したところ、0.1~1.9細胞ときわめて少ない数であった。

さらに、珪藻が基盤に付着するためには、細菌があらかじめ付着して付着面に何らかの変化を生じさせることが必要であるという可能性を考慮し、「付着している全ての珪藻は少なくとも1細胞の細菌と接触している」という仮説を立て、Table 5のデータを用いて検定を行った。その場合、珪藻細胞はFig. 43のA+B ($59.1 \mu\text{m}^2/\text{cell}$)の範囲に存在する細菌細胞と必ず接触している。Aは珪藻細胞により完全に覆われた範囲、Bは細菌の長さで珪藻細胞をとりまいた面積 ($29.1 \mu\text{m}^2/\text{cell}$)で、細菌細胞が珪藻細胞に接触し得る範囲である。細菌細胞を点と考えると、細菌がBに存在する確率は $29.1/59.1$ となり、この確率分布は二項分布すると考えられる。竹内・藤野 (1981)の方法に従い、細菌に接触していた珪藻の母比率が $29.1/59.1$ ($p_0 = 49.2\%$)であるとき、 n 個のうち x 個の珪藻細胞の細菌との接触が観察される確率が有意水準より高いかどうかを検定した。すなわち、母比率が p_0 ($= 29.1/59.1$)である時、観察値が x/n ($= 13/98$)という値を取り得れば仮説は正しい。検定には、二項分布とF分布の関係に基づき竹内・藤野 (1981)が示した以下の式を用いた。

$$p_0 < f_1 \times F_{\alpha} (f_1, f_2) / f_2 + f_1 \times F_{\alpha} (f_1, f_2)$$

ここで $F\alpha$ (f_1, f_2) は自由度 $f_1 = 2(x+1)$ 、 $f_2 = 2(n-x)$ のときの F 分布の値である。この時母比率 p_0 で観察値が x/n と成り得れば、「付着している全ての珪藻は少なくとも1細胞の細菌と接触している」という仮説は統計的に棄却されないが、 $x=13$ 、 $n=98$ 、 $p_0=29.1/59.1$ 、 $\alpha=0.01$ という観察値を代入すると上式は成り立たない。すなわち仮説は棄却される。Bを細菌の長さの平均値 ($0.65\mu\text{m}$) により設定しても ($p_0=18.2/48.2$) 式は成り立たない ($\alpha=0.01$)。また、Bを細菌の幅 ($0.3\mu\text{m}$) により設定してさえも ($p_0=8.1/38.1$) 式は成り立たない ($\alpha=0.05$)。したがって、付着していた全ての珪藻細胞が細菌と接触していたとは言えない。この結果は、細菌被膜が珪藻の基盤への付着にとつて必ずしも必要なものではないことを示している。

Cuba and Blake (1983) は、天然海中に浸漬した基質上で付着生物群集の遷移の初期過程を観察し、細菌の付着と珪藻の付着の間には特別な相互関係は存在しないことを推察している。また、Corpe (1974) は、微細藻類の付着が細菌被膜が発達した後にのみ顕著になるのは、細菌被膜が微細藻類の付着を促進するためではなく、微細藻類の増殖速度が細菌に比べて遅いためであると考えている。本実験の結果はこれらの推察を支持するものであり、細菌 *Alcaligenes* sp. の被膜が珪藻 *Synedra* sp. の付着に対し何等の影響も及ぼさないことが明らかになった。*Alcaligenes* sp.、*Synedra* sp. はいずれも沿岸海域でごく普通にみられる種類であることから、この結果が例外的なものであるとは考えられない。付着珪藻の増殖に細菌が何等かの影響を及ぼす可能性はあるが、珪藻の付着自体には細菌の存在は不可欠ではなく、基質への珪藻の入植に細菌被膜が大きな影響を及ぼす可能性は低いと考えられる。

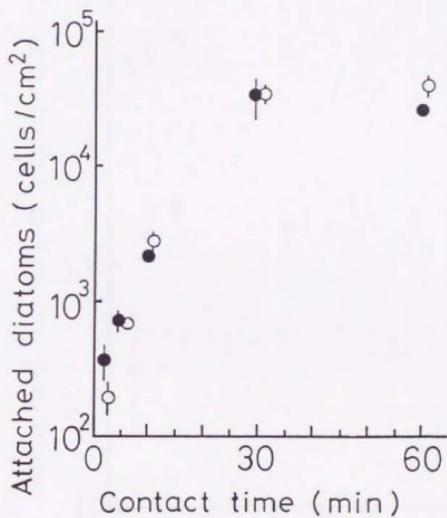


Fig. 40. Densities of diatoms attached on SP (●) and BP (○).
 Bars indicate standard error.

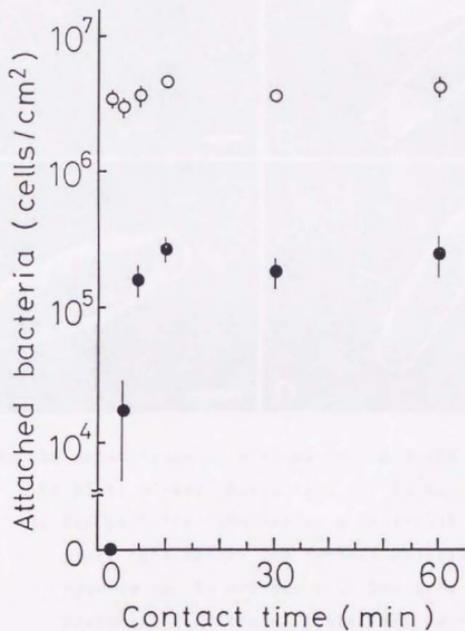


Fig. 41. Densities of bacteria attached on SP (●) and BP (○). Bars indicate standard error.

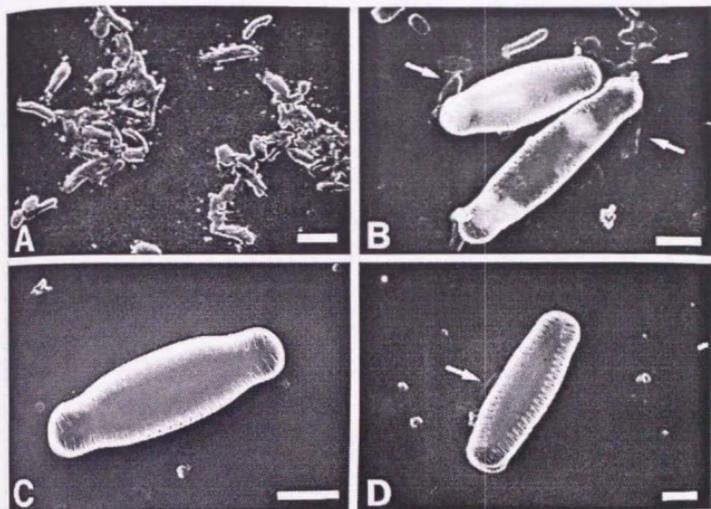


Fig. 42. SEM photographs of diatoms and bacteria attached on the glass plates. Scale bars are $2\mu\text{m}$.

- A: Rod bacteria attached on a bacterial film-coated plate (BP) before the contact experiments.
- B: *Synedra* sp. in contact with bacteria (arrows) on a bacterial film-coated plate (BP) at 30-min contact time.
- C: *Synedra* sp. not in contact with any bacterium on a sterile plate (SP) at 2-min contact time.
- D: *Synedra* sp. in contact with bacteria (arrow) on a sterile plate (SP) at 60-min contact time.

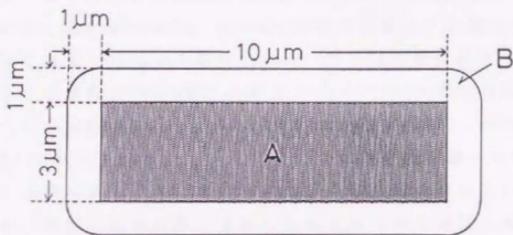
Table 5. Percentage of diatoms in contact with
bacteria on sterile glass plates

	contact time (min)					total
	2	5	10	30	60	
N1 ^{*1} (cells)	24	26	24	13	11	98
N2 ^{*2} (cells)	0	5	4	1	3	13
N3 ^{*3} (cells)	0.1	6.2	5.9	1.7	3.9	17.8
N2/N1 (%)	0	19.2	16.7	7.7	27.3	13.3
N3/N1 (%)	0.4	23.8	24.6	13.1	35.5	18.2

*¹ Total number of diatoms observed by SEM.

*² Number of diatoms observed in contact with bacteria.

*³ Number of diatoms in contact with bacteria corrected for the hidden bacteria under diatom cells; the correction was made by adding the product of the mean bacterial density and the area (30 μm^2) completely covered by diatom cells to the observed count.



$$\boxed{A} = 30\mu\text{m}^2 \quad \boxed{B} = 29.1\mu\text{m}^2$$

Fig. 43. Schematic diagram of the area in which bacteria can attach to a diatom cell ($A+B: 59.1\mu\text{m}^2$) calculated from the approximate sizes of the contaminant bacteria ($1.0 \times 0.3\mu\text{m}$) and diatom *Synedra* sp. ($3 \times 10\mu\text{m}$). Bacteria in area A cannot be observed, because they are hidden under the diatom cell. The probability is $29.1/59.1$ that bacteria in contact with diatoms can be observed.

3. 2 遷移過程

水中に浸漬された基質上における付着生物の主体が細菌から珪藻に移るの、数日から1週間ほどである(田中 1987b)。その後数週間から数ヶ月にわたって付着珪藻群落が形成されるが、すでに述べたとおり、その間に群落を構成する種が遷移し、それにともなって群落構造も変化する。Whitford (1956) は淡水産の大型植物の葉の表面に微細藻類が付着する過程を調べ、若い葉の裸面には最初に *Cocconeis* 属の珪藻が付着し、その隙間に *Achnanthes* 属、*Gomphonema* 属、*Synedra* 属等が付着して形成された群落上に大きな群体を造る *Fragilaria* 属や *Melosira* 属が積み重なるように生育し、さらにその後ラン藻の *Lyngbya* 属や緑藻の *Stigeoclonium* 属などの糸状藻類が付着することを報告している。Hoagland *et al.* (1982)、Korte and Blinn (1983) が同様に淡水域で人工基盤上の遷移過程を調べた結果でも、出現種(属)は異なるものの、大まかな遷移の系列は共通している。いずれも結果でも、最初に基盤に水平方向に付着する単体の珪藻(本研究で定義した付着形態では匍匐滑走型と匍匐固着型)が出現し、次いで基盤から立ち上がるように付着する珪藻(直立不動型、付着柄単体型、付着柄群体型)が増え、最終的には大きな群体を造る珪藻(帯状群体型、管椗群体型、糸状群体型)やラン藻、緑藻等の糸状藻類に移行している。Hudon and Bourget (1981, 1983) はカナダの河口域の海中に基盤を垂下し、付着珪藻群落の遷移過程をさらに細かく調べている。それによれば、基盤を垂下してから約3週間後に *Nitzschia* 属などの活発な滑走運動を行う単体の珪藻(匍匐滑走型)が優占する群落形成され、その後基盤から立ち上がるように付着する *Synedra tabulata* (直立不動型)などが着生し、約6週間後には上下2層の群落形成された。上層は大きな群体を形成する *Fragilaria virescens* (帯状群体型)や *Melosira nummuloides* (糸状群体型)とそれらの群体上に付着する *Navicula* 属や *Nitzschia* 属(匍匐滑走型)から成り、これは約2ヶ月で剥離した。下層は基盤に水平方向に付着する運動性に乏しい *Cocconeis costata* や *Amphora pusio* (匍匐固着型)、*Synedra tabulata* (直立不動型)、*Gomphonema kamtschaticum* (直立不動型)から

成り、比較的長期にわたり群落を形成し続けた。Hudon and Bourget (1983) は、珪藻の付着形態に着目して群落の遷移を観察し、異なる付着形態を持つ種が異なる増殖特性、環境耐性を持つために群落の遷移が起こることを推測しているが、彼らが観察したのはごく限られた条件下での遷移であり、また、彼らの研究以外にも付着珪藻群落の遷移の観察例は少ないため、遷移の機構はもとより、環境による遷移過程の相違も具体的には明らかにされていない。

本研究では、付着珪藻群落の遷移系列と環境によるその相違を明らかにし、遷移の機構を解明することを目的として、天然海域に設置した人工基盤上における付着珪藻群落の遷移過程の季節や海域による変化を観察するとともに、実験水槽内で光条件と温度および摂食圧をコントロールして基盤上の群落の遷移を観察した。

3. 2. 1 天然海域における遷移過程

神奈川県油壺湾、北海道厚岸湾、および宮城県江ノ島地先に設置した人工基盤上の付着珪藻群落の遷移過程を特に珪藻の付着形態に着目して観察し、遷移系列を明らかにするとともに、光条件、水温、摂食圧などの違いによる遷移系列の変化について検討を行った。

【方法】

油壺湾の調査定点 (Fig. 2) においては、1987年2月16日～3月31日、6月26日～8月7日、7月17日～8月28日、10月8日～11月13日の4回、それぞれ約40日間にわたり、また、厚岸湾の調査定点 (Fig. 44) では1987年9月2日～9月30日の28日間にわたり海中に垂下したガラス基盤上における付着珪藻群落の遷移を観察した。また、江ノ島の調査定点 (Fig. 45) では1989年8月8日～10月13日の66日間にわたり海底に固定した塩化ビニル板上の遷移を観察した。

油壺湾の調査では、約20枚のスライドガラスとガラス製の走査型電子顕微鏡用試料盤 (直径8 mm) を3枚1組としてスライドガラスに張り付け

たもの7枚をホルダー (Fig. 4) に入れ、スライドガラスの面が常に同じ方向を向くように定点の筏から海面下1 mに垂下した。7月17日~8月14日には、海面下3 mにも同様に垂下した。垂下後5~10日間隔でそれぞれ3枚ずつのスライドガラスと1組の電子顕微鏡用試料盤を取り上げ試料とした。スライドガラスは、取り上げ後すぐに1枚ずつ2.5%グルタルアルデヒド溶液中で固定し、付着していた珪藻および他の付着生物全てをピンセットと絵筆で丁寧に剥ぎ落とした。大型の付着動物と海藻を同定計数して取り除いた後、珪藻を含む懸濁液を濃縮して一定量とした。得られた珪藻懸濁液を血球計数板上に滴下し、光学顕微鏡下で種の同定を行うとともに種毎に細胞数を計数した。また、試料の一部に酸処理を施し (高野・南雲 1987)、透過型電子顕微鏡を用いて出現種を正確に同定して光学顕微鏡での観察を補完した。電子顕微鏡用試料盤は、乾燥しないうちに2.5%グルタルアルデヒド溶液中で2時間固定した後、洗浄および風乾を行った。金蒸着を行った後、走査型電子顕微鏡により付着珪藻群落の立体構造と各種の付着形態の観察を行った。付着珪藻の密度や種組成に対する動物の摂食の影響を検討するため、7月17日に海面下1 mに垂下した基盤上に出現したヨコエビ *Jassa* sp. (15日間、21日間、および28日間垂下した基盤上に付着していたそれぞれ5個体) の消化管内容物の組成を調べた。調査期間中の水温は東京大学理学部附属三崎臨海実験所が調査定点から約20 m離れた地点の海面下1 mで1日2回 (10時、15時) 測定した記録を参照した。また、調査地近傍の三浦市で測定された毎日の日照時間 (気象庁 1987) から調査期間中の1日の平均日照時間を計算した。

厚岸湾の調査では、スライドガラス15枚を上記のホルダーに入れて定点の海面下1 mに垂下した。垂下後7日間隔で3枚ずつ取り上げ、直ちに10%ホルマリン海水中で固定した。光学顕微鏡を用いて付着珪藻群落の構造を調べた後、油壺湾での調査と同様の処理、分析方法で珪藻および他の付着生物の同定、計数を行った。基盤の取り上げ時には、定点の海面下1 mの水温を測定した。また、光条件を把握するため、釧路市で測定された毎日の日照時間 (気象庁 1987) からこの地域の調査期間中の1日の平均日照時間を計算した。

江ノ島の調査では、水深約3 m、7 m、13 mの海底に設置された3基のブロックにそれぞれ15枚の塩化ビニル板(25x25x0.8 cm)をボルトで固定した。固定後7~24日間隔で3枚ずつ取り外し、付着した生物が脱落しないように目合200 μ mの袋に入れ船上に引き上げた。回収した塩化ビニル板は、実験室に持ち帰ると直ちに袋に入れたまま10%ホルマリン海水に漬けて付着生物を固定した。板上面の付着珪藻は、定まった4カ所に4x4 cmの方形枠を置き、10 mlの10%ホルマリン海水をかけて絵筆ではぎ取った後、ピペットで吸い上げて回収した。得られた珪藻懸濁液を用いて油壺湾の調査と同様の方法で出現種の同定、計数を行った。袋内に残された動物も種毎に個体数と湿重量を測定した。3定点における水温の測定ができなかったため、定点近くで宮城県水産試験場が毎日2回(10時、15時)測定した表面水温(宮城県水産試験場1989)を参照した。また、江ノ島で測定された毎日の日照時間(気象庁1989)から調査期間中の1日の平均日照時間を計算した。

【結果】

油壺湾の調査定点(海面下1 m)に1987年2月16日に垂下したスライドグラス上の付着珪藻密度と端脚類密度の垂下日数に伴う変動をFig. 46に示した。珪藻の密度変動は付着形態別に主要種のみ示した。端脚類はスライドグラス上に出現した珪藻を摂食すると考えられる動物のうち最も主要なものである。端脚類のうちヨコエビ類(Gammaridea)とワレカラ類(Caprellidea)が出現したが、4回の調査全てでヨコエビ類の*Jassa* sp.が優占種であった。基盤垂下後まず最初に付着形態が匍匐滑走型(A型)の種(*Amphora angusta* var. *ventricosa*, *Navicula britannica*, *Cylindrotheca closterium* & *Nitzschia longissima* var. *reversa*(光学顕微鏡による区別が困難)等)が増加し、平面的な群落を形成した。匍匐滑走型の種は垂下後15日目まで増加し、10日後には全珪藻密度の約73%(1.8×10^5 cells/cm²)、15日後には約79%(6.1×10^5 cells/cm²)を占めた。22日後には匍匐滑走型の種が減少し、代わって大きな群体を造る管棲群体型(G型)の*Berkeleya rutilans* & *Navicula ramosissima*(光学顕微鏡による区別が

困難)が増加して立体的な群落形成された。群落の下層となる基盤表面には匍匐固着型(B型)の種が多くみられ、匍匐滑走型の種の多くは群体上に付着していた。管棲群体型の珪藻の細胞密度が全珪藻密度に占める割合は約44% (3.1×10^8 cells/cm²)であった。43日後には、匍匐滑走型と管棲群体型の珪藻の密度は著しく減少し、匍匐固着型の *Amphora* spp.-1

(*Amphra acutiuscula*, *A. coffeaeformis*, および *A. subacutiuscula*を含む)と *Cocconeis* spp. (*Cocconeis scutellum* var. *parva*が主であるが、他に少数の *C. scutellum* var. *scutellum*と *Cocconeis* sp.を含む)が優占する平面的群落形成されていた。匍匐固着型の珪藻は全珪藻密度の約76% (6.3×10^8 cells/cm²)を占めていた。また、低密度ではあるが、付着柄単体型(E型)の *Mastogloia ciskeiensis*も匍匐固着型の種と同様に垂下日数の経過とともに増加していた。珪藻の摂食者である端脚類は、垂下後22日目まではきわめて少なく、43日後にはやや増加しているが、ヨコエビ類が0.8 inds./cm²、ワレカラ類が0.2 inds./cm²と比較的低レベルであった。また、端脚類以外の摂食者も少なかった。調査期間中の水温は10.9℃から14.8℃の範囲にあり、1日当たりの平均日照時間は6.4時間であった。

Fig. 47には、6月26日に油壺湾の定点の海面下1mに垂下した基盤上での結果を示した。2月16日に垂下した基盤上での結果と同様、まず最初に匍匐滑走型の付着形態を持つ種(*N. britannica*, *Nitzschia* sp.-1, *C. closterium* & *N. longissima* var. *reversa*等)が優占する平面的群落形成された。基盤垂下後7日目には匍匐滑走型の珪藻の密度が全付着珪藻密度の約73% (1.7×10^8 cells/cm²)を占めていたが、14日後には減少して、それ以後低レベルであった。管棲群体型の *B. rutilans* & *N. ramosissima*は、低密度ながら出現して14日後までは増加したが、21日以降は殆ど出現しなかった。また、付着柄単体型の *Stauroneis membranacea*, *Undatella* sp.-1が徐々に増加し、21日後には匍匐固着型の種とともに優占していた。匍匐固着型の *Cocconeis* spp.、*Amphora* spp.-1の密度は垂下日数とともに増加し、平面的群落を形成した。42日後には匍匐固着型の珪藻が全珪藻密度の約61% (1.8×10^8 cells/cm²)を占めていた。端脚類は、基盤垂下後14日目から出現し始めた。ヨコエビ類の密度は徐々に増加し、42日後には

4.9 inds./cm²に達した。ワレカラ類は21日後に最も多く(1.1 inds./cm²)出現し、その後減少した。調査期間中の水温は21.0℃から28.0℃の範囲にあり、1日当たりの平均日照時間は7.0時間であった。

7月17日に油壺湾の定点の海面下1mに垂下した基盤上でも、6月26日に垂下した場合とほぼ同様の遷移が観察された(Fig. 48)。匍匐滑走型の付着形態を持つ種(*N. britannica*, *C. closterium* & *N. longissima* var. *reversa*等)がまず優占し、垂下後7日目には全珪藻密度の約71% (1.9×10^5 cells/cm²)を占めた。これらは15日後には減少して、その後は比較的低密度で推移した。管棲群体型の*Parlibellus delognei*は垂下後7日目に僅かに出現したが、それ以降は殆ど出現しなかった。また、帯状群体型(D型)の*Bacillaria paxillifer*が15日後から21日後まで、付着柄単体型の*S. membranacea*が7日後から21日後まで、いずれも低密度ながら顕著に出現した。*Cocconeis* spp.、*Amphora* spp.-1等の匍匐固着型の付着形態を持つ種は、基盤垂下日数の経過にともない徐々に増加して、42日後には全付着珪藻密度の約61% (2.9×10^5 cells/cm²)を占めた。端脚類は基盤垂下後15日目に降出現し、21日目にヨコエビ類(1.5 inds./cm²)、ワレカラ類(0.9 inds./cm²)ともに最大密度となった。ヨコエビ*Jassa* sp.の消化管内にはデトリタス様の物質に混じり多数の珪藻殻が含まれていた。Fig. 49には、消化管内に含まれていた珪藻とヨコエビが付着していた基盤上の付着珪藻の付着形態別の割合を示した。消化管内のものについては、光学顕微鏡下で種の同定ができない小型の*Navicula*属等の付着形態を判別できなかった(付着形態不明種とした)が、それらは主に匍匐滑走型(A型)か管棲群体型(G型)に属するものと考えられる。15日間垂下した基盤上の付着珪藻組成では、光学顕微鏡下で種の同定が可能な匍匐滑走型(Fig. 49のA)の種が17.9%であったのに対し、ヨコエビの消化管内ではこれらが36.5%を占めた。また、基盤上での出現率は0.8%に過ぎなかった管棲群体型の*P. delognei*の消化管内での出現率は3.8%であった。一方、基盤上では33.5%を占めた匍匐固着型(B型)の種が消化管内には16.7%しか出現しなかった。付着柄単体型(E型)の種も基盤上では9.1%であったが、消化管内では1.3%であった。21日間および28日間垂下した基盤上でもほぼ同

様の傾向がみられた。調査期間中の水温は22.3℃から28.6℃の範囲にあり、1日当たりの平均日照時間は7.6時間であった。

同じく7月17日に油壺湾定点の海面下3 mに垂下した基盤上での結果をFig. 50に示した。海面下1 mの場合 (Fig. 48) とは全く異なり、匍匐固着型以外の付着形態を持つ種は殆ど出現しなかった。匍匐固着型以外では、匍匐滑走型の *C. closterium* & *N. longissima* var. *reversa* が低密度ながら調査期間を通じてある程度出現したのみであった。これに対して、*Cocconeis* spp.、*Amphora* spp.-1等の匍匐固着型の付着形態を持つ種の密度の変化は海面下1 mの場合とほぼ同様であり、調査終了時の28日後には 1.1×10^5 cells/cm² に達した。これは海面下1 mに垂下した基盤上における28日後の匍匐固着型の種の密度 (1.2×10^5 cells/cm²) とほぼ等しかった。端脚類は海面下1 mの場合と同様、基盤垂下後15日目以降出現し、21日目に最大密度 (ヨコエビ類: 0.8 inds./cm²、ワレカラ類: 1.1 inds./cm²) となったが、ヨコエビ類が海面下1 mの場合より明らかに少なかった。

Fig. 51には10月8日に油壺湾定点の海面下1 mに垂下した基盤上における付着珪藻と端脚類の密度変動を示した。やはり匍匐滑走型の種が最初に増加し、平面的群落を形成した。基盤垂下後7日目には図に示した *N. britannica* 以外にも匍匐滑走型の付着形態を持つ小型の *Navicula* 属が多く出現し、全付着珪藻密度の70% (1.5×10^5 cells/cm²) を占めた。14日後には匍匐滑走型の種はかなり減少して、帯状群体型の *B. paxillifer* や管棲群体型の *B. rutilans* & *N. ramosissima* が増加し、立体的な群落構造が形成された。21日目以降にはこれらの群体を形成する種は減少し、徐々に増加し続けた匍匐固着型の種 (*Cocconeis* spp. と *Amphora* spp.-1 が主) が優占する平面的群落に移行した。36日目には、匍匐固着型の珪藻密度が全付着珪藻密度の約84% (3.7×10^5 cells/cm²) を占めた。端脚類は基盤垂下後21日目までは殆ど出現せず、36日目にもヨコエビ類 (0.3 inds./cm²)、ワレカラ類 (0.2 inds./cm²) とともに低密度であった。調査期間中の水温は17.4℃から24.2℃の範囲にあり、1日当たりの平均日照時間は7.3時間であった。

厚岸湾の定点の海面下1 mに垂下したスライドガラス上での結果をFig. 52に示した。油壺湾での結果とは異なり、匍匐滑走型の種が最初に増加す

る現象は見られず、それらが優占する平面的群落は形成されなかった。基盤垂下後14日目には管様群体型の *B. rutilans* & *N. ramosissima* が増加して立体的群落が形成された。これらは21日目で降やや減少したが、観察を終了した28日目にも残っていた。垂下日数の経過とともに匍匐固着型の *Amphora* spp.-1と *Cocconeis* spp.、直立不動型(C型)の *Synedra* sp.、*Gomphonema* sp.等が群落下層で徐々に増加した。厚岸湾でも基盤上に出現した付着珪藻に対する主要な摂食者は端脚類であった。基盤垂下後14日目までは低密度であったが、その後徐々に増加し、28日目にはヨコエビ類、ワレカラ類の密度はそれぞれ0.7inds./cm²、0.2inds./cm²であった。調査期間中の水温は14.0℃から17.0℃の範囲にあり、1日当たりの平均日照時間は3.9時間であった。

Fig. 53は、江ノ島地先の海底に固定した基盤上の付着珪藻密度と植食性巻貝類の密度の変化を示している。植食性巻貝類は基盤上の付着珪藻に対する主要な摂食者と考えられ、3定点(水深3m、7m、13m)全てでエゾザンショウ *Homalopoma amussitatum* が優占種であった。基盤上に出現した珪藻の殆どは匍匐固着型の *Cocconeis* spp.と *Amphora* spp.-1であり、他の付着形態の種の密度は調査期間を通じて低かった。*Cocconeis* spp.が3定点全てで常に優占し、徐々に増加した。水深別では、7mが最も高密度であり13mが最低密度であった。基盤上の植食性巻貝類の密度は逆に13mが最も高く、7mが最も低かった。基盤固定後66日目に水深3mの定点で巻貝密度が非常に高かったが、これは1枚の基盤上に大型の種であるコシダカガンガラ *Omphalius rusticum* 2個体が付着していたためである。基盤の回収を日中に行ったためか、巻貝類の多くは基盤と基盤の間の溝や周りのブロック上に存在しており、基盤上に付着していたものは比較的少なかった。実際に基盤上の付着珪藻を摂食していた巻貝はさらに多かったものと考えられる。調査定点近くで測定された調査期間中の表面水温は18.2℃から21.6℃の範囲にあり、1日当たりの平均日照時間は4.6時間であった。

【考察】

油壺湾と厚岸湾の海面下1mに垂下した基盤上で観察された付着珪藻群

層の遷移過程は、それぞれの調査により異なっていたが、遷移系列を優占する付着形態によって示すと、概して、匍匐滑走型→带状群体型、管棲群体型→匍匐固着型、直立不動型、付着柄単体型→匍匐固着型の順となっていた。すなわち、匍匐滑走型の種が最初に増加して平面的群落を形成し、次いで大きな群体を造る带状群体型や管棲群体型の種が増え立体的な群落構造が形成された。運動性に富む匍匐滑走型の種は群落の下層にあたる基盤上には少なくなり、群体表面に付着するものが多く観察された。基盤上には大きな群体を形成せず比較的運動性に乏しい匍匐固着型や直立不動型、付着柄単体型の種が付着し、群体が消失した後も残存して群落を形成した。そして最終的には、直立不動型や付着柄単体型の種も減少して匍匐固着型の種が優占する平面的群落に移行した。この遷移系列は、Hudon and Bourget (1981, 1983) がカナダの河口域で観察した結果とよく一致している。

油壺湾の海面下1 mに垂下した基盤上では、4回の調査全てで付着形態が匍匐滑走型の種が最初に優占した。しかしながら、2月16日に垂下した基盤上では匍匐滑走型の種が垂下後14日目まで増加し、21日目にもかなりの割合を占めていたのに対し、他の3回の調査では匍匐滑走型の種が優占したのは垂下後7日目までであった。管棲群体型の種の出現傾向をみても、2月16日に垂下した基盤上では出現のピークが他に比べて1週間ほど遅くなっており、全体として遷移の進行が遅い傾向がみられる。厚岸湾に9月2日に垂下した基盤上では匍匐滑走型の種は優占しなかったが、管棲群体型の種が調査を終了した垂下後28日目にも比較的多く出現しており、まだ完全に匍匐固着型の種が優占する群落には移行していなかった。匍匐固着型の種の密度は増え続けており、このまま観察を続けていけばやがては優占したことが予想される。すなわち、油壺湾に6月26日、7月17日、10月8日に垂下した基盤上に比べれば遷移の進行速度が遅いものと考えられる。2月16日から3月31日の油壺湾と9月2日から9月30日の厚岸湾に共通することは、油壺湾における他の3回の調査時に比べて水温が低いことである。付着珪藻も他の藻類と同様、増殖に適した水温範囲では水温が高いほど増殖速度が大きい(大貝 1986等)。低水温下では付着珪藻各種の増殖が

遅いため、群落の遷移速度も遅くなるものと考えられる。遷移の速度と水深の関係については3.2.2でさらに詳しく論議する。

7月17日に油壺湾の海面下3mに垂下した基盤上では、同時に同地点の海面下1mに垂下した基盤上とは全く異なる遷移が観察された。海面下1mでは基盤垂下後7日目に優占した匍匐滑走型の種が海面下3mでは著しく減少し、帯状群体型の*B. paxillifer*、付着柄単体型の*S. membranacea*、管棲群体型の*P. delognei*も海面下3mでは殆ど出現しなかった。これに対して、匍匐固着型の種の密度変化は両水深でほぼ同様であった。水深によるこのような遷移過程の違いは、主に光条件の違いによるものと考えられる。1.2.1で論議したように、匍匐滑走型の種は概して光強度による増殖速度の変化が大きく、低照度下では高照度下に比べて増殖が著しく遅い。一方、匍匐固着型の種は強光下では他の付着形態の種に比べて増殖が遅いが、光強度による増殖速度の差が小さいため弱光下での増殖速度は他と同レベルである。匍匐固着型の種は付着力が強いことや摂食されにくいことなど増殖速度以外の増殖に有利な条件を持つ(1.2)ため、光条件の悪い場合に付着珪藻群落中に占める割合が高いものと考えられる(2.1.1)。この調査では水深別の光強度を測定しなかったため、実際にこの場所の海面下3mの光条件が海面下1mとどの程度違っていたのかは不明であるが、油壺湾に比べて遙かに透明度の高い宮城県泊浜地先でも水深3mの光子数は水深1mの約64%に減衰していた(2.1.2)ことからみて、海面下3mの光強度は海面下1mに比べればかなり低かったことが推測される。このような条件下では、遷移の始相から匍匐固着型の珪藻が優占する群落となるものと考えられる。厚岸湾での調査期間中の日照時間は他の調査時に比べてきわめて短かった。厚岸湾で匍匐滑走型の種の密度が低く、油壺湾でのように最初に優占群落を形成することもなかったのも、光条件が悪かったことによるものと推察される。光条件が遷移過程に及ぼす影響については3.2.2でさらに検討を加える。

垂下した基盤上では、端脚類による摂食圧も付着珪藻群落の遷移過程に影響を及ぼしているものと考えられた。油壺湾に6月26日と7月17日に垂下した基盤上には、基盤垂下後2週間目以降に端脚類が比較的高密度に出

現した。そのうちの優占種であったヨコエビ *Jassa* sp. の消化管内から得られた珪藻の種組成を調べた結果、ヨコエビが匍匐滑走型や管棲群体型の種を選択的に摂食し、匍匐固着型や付着柄単体型の種はあまり摂食しないことが明らかとなった。これらの調査で、基盤垂下後7日目に高密度に出現した匍匐滑走型の種が2週目に急激に減少しているのは、主として端脚類による摂食のためと考えられる。また、端脚類が少なかった油壺湾に2月15日と10月8日に垂下した基盤上と厚岸湾に9月2日に垂下した基盤上では比較的多く出現した管棲群体型の種が、油壺湾に6月26日と7月17日に垂下した基盤上では基盤垂下直後に僅かに出現するもののその後減少したのも、端脚類による摂食の影響が大きいものと推察される。一方、匍匐固着型の種が端脚類が多い場合にも垂下日数の経過とともに漸増したのは、摂食の影響を受けにくいためと考えられる。この調査で明らかとなったヨコエビの摂食選択性は、これまでにいくつかの動物群で報告されているもの(1.2.2)とよく一致しており、油壺湾(2.1.1)や吉浜湾(2.1.3)での付着珪藻組成の季節変動に端脚類の摂食圧が影響を及ぼしているという推察(2.3)を裏付けるものである。

江ノ島の海底に固定した基盤上の付着珪藻群落は、巻貝による強い摂食の影響を受けていたものと考えられる。これは巻貝の密度が最も低かった水深7mで付着珪藻密度が最も高かったことにも示されている。また、水深が3m、7m、13mと深かったため、油壺湾や厚岸湾で海面下1mに垂下した基盤上に比べれば基盤上に到達する光量は少なかったことが推測される。さらに調査期間中の日照時間も比較的短かった。基盤固定直後から匍匐固着型の珪藻のみが増加したのは、強い摂食圧が加わっていたことに加えて光条件も悪く、匍匐固着型以外の付着形態を持つ種の増殖に適した環境ではなかったためと考えられる。

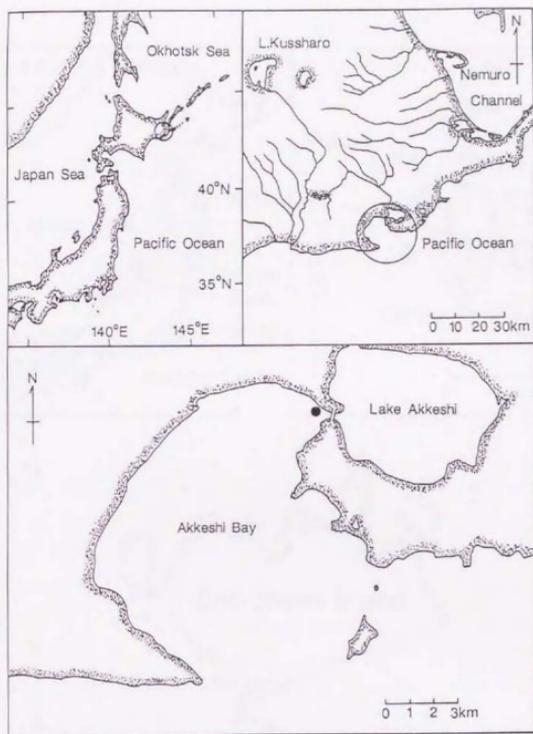


Fig. 44. Location of the sampling station (●) in Akkeshi Bay.

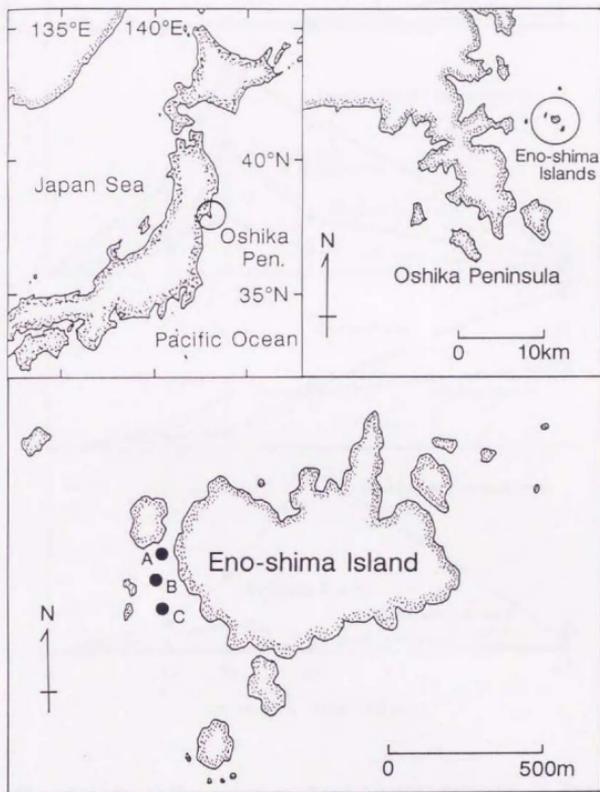


Fig. 45. Location of the sampling stations (A, B, C) on the coast of Eno-shima Island.
 A: 3m depth, B: 7m depth, C: 13m depth.

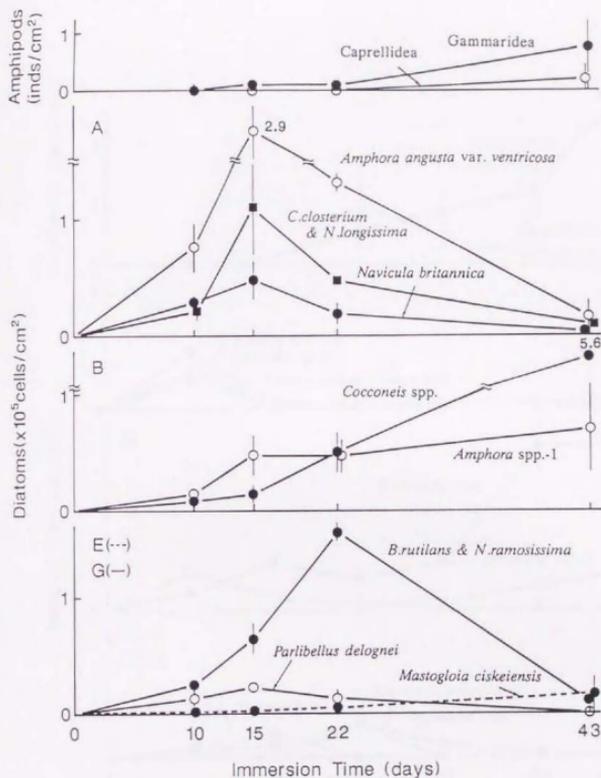


Fig. 46. Changes with immersion time in the density of diatoms classified with growth forms (A, B, E, G) and of amphipods attached to glass slides at 1m depth in Aburatsubo Bay from February 16 to March 31. Bars indicate standard errors of the mean (n=3).

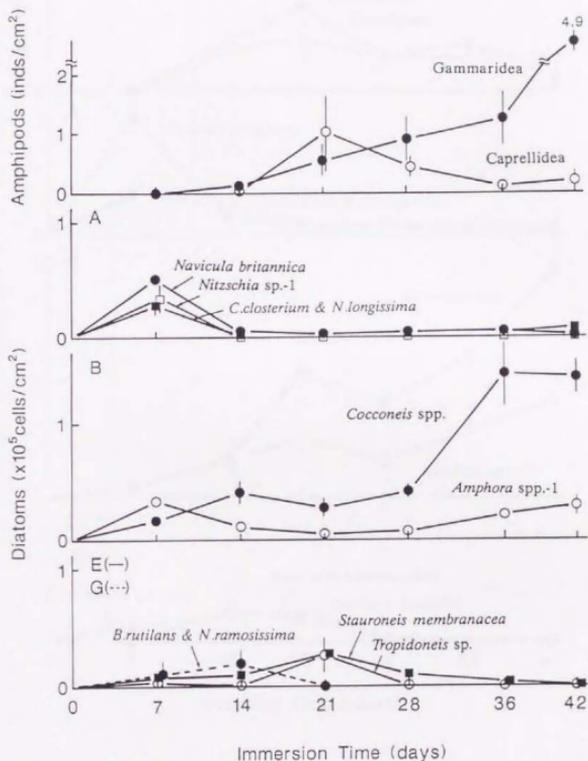


Fig. 47. Changes with immersion time in the density of diatoms classified with growth forms (A, B, E, G) and of amphipods attached to glass slides at 1m depth in Aburatsubo Bay from June 26 to August 7. Bars indicate standard errors of the mean (n=3).

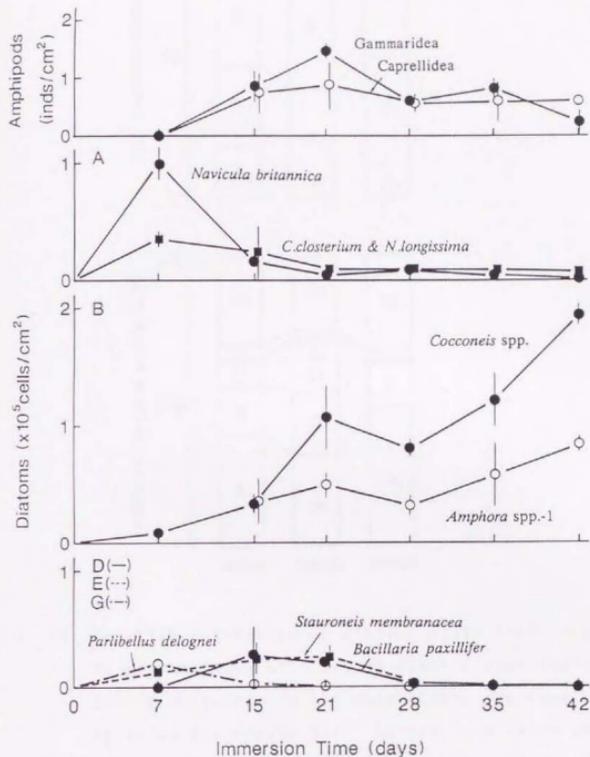


Fig. 48. Changes with immersion time in the density of diatoms classified with growth forms (A, B, D, E, G) and of amphipods attached to glass slides at 1m depth in Aburatsubo Bay from July 17 to August 28. Bars indicate standard errors of the mean (n=3).

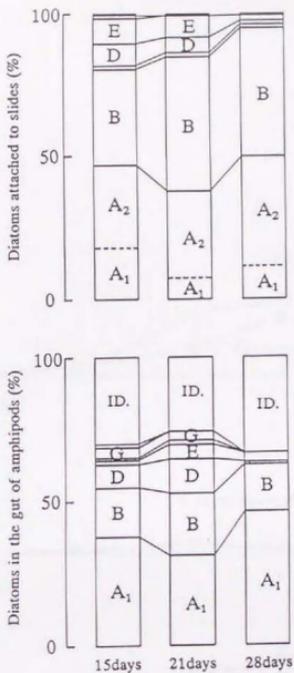


Fig. 49. Relative abundances of diatoms classified into 8 types of growth forms attached to glass slides and in the gut of amphipods on the same slides immersed at 1m depth in Aburatsubo Bay. 15days: the slide immersed from July 17 to August 1, 21days: from July 17 to August 7, 28days: from July 17 to August 14. ID.: species those growth forms were indistinctive. A₁: identifiable species under light microscope belonging to Type A. A₂: not identifiable species under light microscope belonging to Type A, and their growth forms are indistinctive in the gut of amphipods.

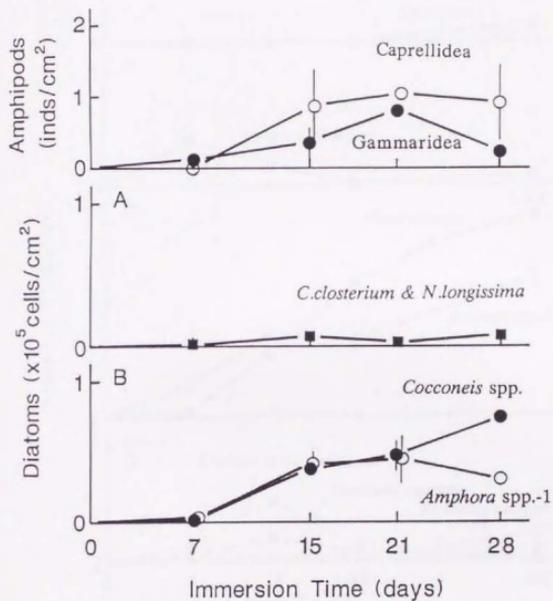


Fig. 50. Changes with immersion time in the density of diatoms classified with growth forms (A, B) and of amphipods attached to glass slides at 3m depth in Aburatsubo Bay from July 17 to August 14. Bars indicate standard errors of the mean (n=3).

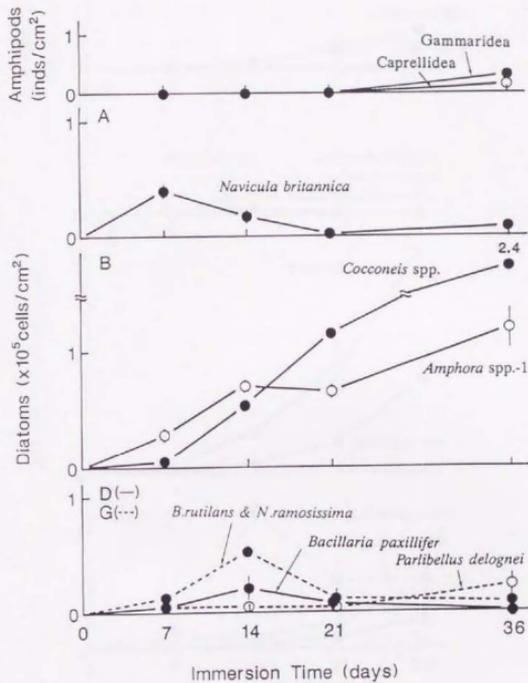


Fig. 51. Changes with immersion time in the density of diatoms classified with growth forms (A, B, D, G) and of amphipods attached to glass slides at 1m depth in Aburatsubo Bay from October 8 to November 13. Bars indicate standard errors of the mean (n=3).

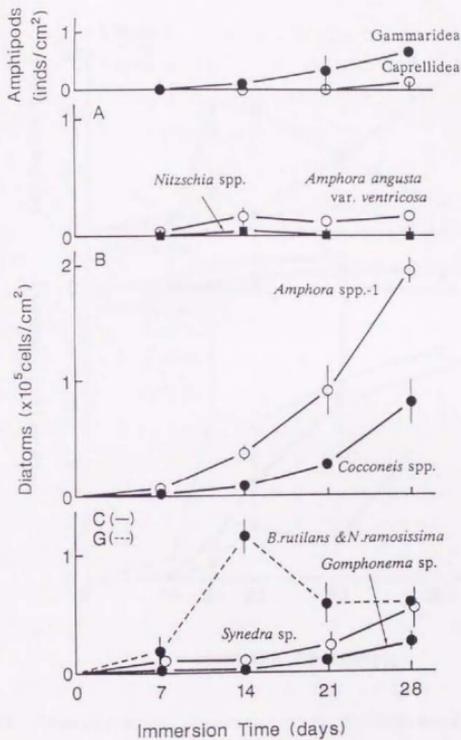


Fig. 52. Changes with immersion time in the density of diatoms classified with growth forms (A, B, C, G) and of amphipods attached to glass slides at 1m depth in Akkeshi Bay from September 2 to 30. Bars indicate standard errors of the mean (n=3).

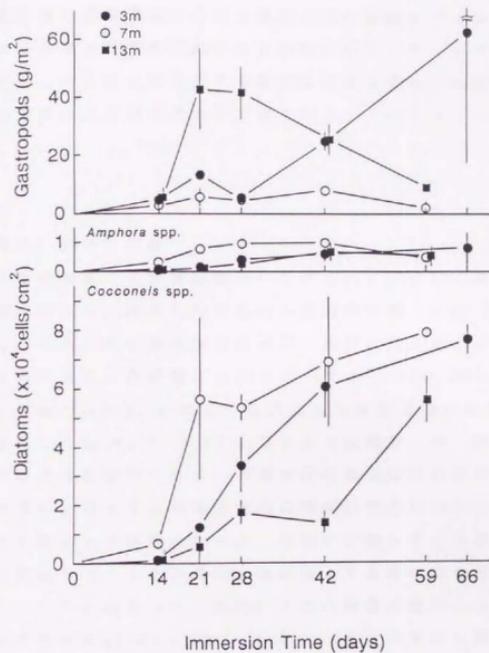


Fig. 53. Changes with immersion time in the density of diatoms and of Herbivorous sea-snails (gastropods) attached to plastic plates at 3 sampling stations (3m, 7m, 13m depth) on the coast of Eno-shima Island from August 8 to October 13. Bars indicate standard errors of the mean (n=3).

3. 2. 2 遷移に対する温度と光の影響

付着珪藻群落の遷移過程に及ぼす温度と光の影響を明らかにするため、実験水槽内で水温と照度をそれぞれ3段階に設定して、各水槽内に設置したスライドガラス上における付着珪藻群落の遷移過程を比較した。また、油壺湾で2種類の遮光用の屋根を付けたスライドガラス上の遷移を観察した。

【方法】

(1) 水槽内における実験

東北区水産研究所（宮城県塩釜市）のグリーンハウス（全面ガラス張りの水槽設置施設）内に設置した3基の小型循環水槽（Fig. 54）を用いて実験を行った。それぞれの循環水槽内には、底面にスライドガラスを並べた4個の箱型透明水槽（内容積 $17 \times 19 \times 17.5 \text{ cm}^3$ 、Fig. 54）を入れ、それぞれの箱型水槽内にFig. 54のように調温した砂濾過海水を流し入れた。流量は1水槽当たり毎分1.1~1.2lになるように調整した。箱型水槽から流出した海水は循環水槽内に入り、循環水槽の流出口から流れ出るようにした。箱型水槽の上面は常に循環水槽内の海水に完全につかるようにした。循環水槽内の海水も冷水機とヒーターを用いて流入する海水と同じ温度になるように調温した。3基の循環水槽に流入する海水の温度はそれぞれ、20℃、15℃、7℃に設定した。また、4個の箱型水槽のうちの2個には全面に照度をそれぞれ $20.4 \pm 1.5\%$ 、 $10.8 \pm 0.6\%$ （いずれも透明水槽内の底面の照度を100%とした場合の値）に減衰させる黑色遮光フィルムを張り付け、3段階の光条件区を設定した。箱型水槽の外側の上面及び側面と内側の上面は、珪藻が繁茂して内部の光条件を変化させることがないようにスポンジ等で頻繁に清掃を行った。

実験は1992年11月30日に開始し、8、15、25、35、45日後にそれぞれの箱型水槽からスライドガラスを2枚ずつ取り上げ試料とした。スライドガラスの取り上げ時にはスライドガラスの下側の面にあらかじめ貼っておいたビニルテープを剥がすことにより上側の面に付着した生物のみを試料と

するようにした。試料は取り上げ後すぐに2.5%グルタルアルデヒド溶液中で固定し、付着した珪藻及び他の付着生物を鉛筆で丁寧に剥ぎ落とした。珪藻を含む懸濁液を濃縮して一定量とした後、それを血球計数板上に滴下し、光学顕微鏡下で種毎に細胞数を計数した。

(2) 油壺湾における遮光実験

油壺湾の調査定点 (Fig. 2) において、2種類の遮光用の屋根を付けたスライドガラス上における付着珪藻群落の遷移過程を1987年10月8日～11月13日にかけて観察し、屋根を付けないスライドガラス上での遷移過程 (3.2.1, Fig. 51) との比較を行った。遮光用の屋根は、照度を天然光の $3.6 \pm 3.9\%$ および $0.6 \pm 0.3\%$ (陸上での測定値) に減衰させる黒色のものである。10月8日に遮光用屋根を付けたホルダー (Fig. 3) に入れた約20枚のスライドガラスを面が常に同じ方向を向くように定点の筏から海面下1mに垂下した。垂下後7～15日間隔で3枚ずつのスライドガラスを取り上げ試料とした。試料は取り上げ後すぐに1枚ずつ2.5%グルタルアルデヒド溶液中で固定し、付着していた珪藻および他の付着生物全てをピンセットと鉛筆で丁寧に剥ぎ落とした。大型の付着動物と海藻を同定計数して取り除いた後、珪藻を含む懸濁液を濃縮して一定量とした。得られた珪藻懸濁液を血球計数板上に滴下し、光学顕微鏡下で種毎に細胞数を計数した。

【結果】

(1) 水槽内における実験

遮光しなかった水槽内の基盤上における付着珪藻主要種の密度変化を付着形態別に Fig. 55 に示した。全ての水温区で匍匐滑走型 (A型) の種が最初に増加した。水温20℃では、匍匐滑走型の *Nitzschia* sp.-1 が実験開始後15日目に最大密度となったがその後は減少し、25日目以降には代わって匍匐固着型 (B型) の *Amphora* sp.-3 が優占した。匍匐固着型の *Cocconeis sublittoralis* も25日目から35日目まで比較的多く出現した。35日目以降には直立不動型 (C型) の *Synedra investiens* が増加し、*Amphora* sp.-3 に次ぐ優占種となっていた。水温15℃では、*Nitzschia* sp.-1 が実験開始後35日

目まで徐々に増加し、45日目にはやや減少したものの依然高い密度を保っていた。同じ匍匐滑走型の付着形態を持つ *Nitzschia panduriformis* は実験開始後15日目に最優占種であったが、その後は徐々に減少した。匍匐固着型の *Amphora* sp.-3 は *Nitzschia* sp.-1 にやや遅れて増加し、45日目には最優占種となった。水温7℃では *Nitzschia* sp.-1 が徐々に増加し、常に優占していた。増加速度は3つの水温区中最も遅かったが、35日目以降には水温15℃と20℃の場合よりも高密度であった。

Fig. 56には、水温20℃での3つの光条件区における付着珪藻主要種の密度変化を付着形態別に示した。前述したように遮光しなかった基盤上では匍匐滑走型の *Nitzschia* sp.-1 が最初に増加して優占したが、遮光して照度を20.4%に減衰させた水槽内の基盤上では *Nitzschia* sp.-1 は高密度にはならず、優占することもなかった。この基盤上では匍匐固着型の *Amphora* sp.-3 の密度も遮光しなかった基盤上に比べると大きく低下したが、出現した種の中では常に最優占種であった。匍匐固着型の *C. sublittoralis* と直立不動型の *S. inventiens* の密度も低下したが、*Nitzschia* sp.-1 ほどの大幅な低下ではなかった。一方、遮光しなかった基盤上では低密度であった匍匐固着型の *Amphora acutiuscula* が20.4%に遮光した基盤上では比較的多く出現し、*Amphora* sp.-3 に次ぐ優占種であった。また、付着柄単体型の *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* も20.4%に遮光した基盤上での方が高密度であった。照度を10.8%に減衰させた水槽内の基盤上では全ての種の密度がさらに低下したが、*Nitzschia* sp.-1 以外の5種は実験期間後半にはやや増加する傾向がみられ、*Amphora* sp.-3 と *A. acutiuscula* は低密度ながら常に優占種であった。

水温15℃でも、照度を20.4%に減衰させた水槽内の基盤上では、遮光しなかった基盤上に比べて匍匐滑走型の珪藻の密度が大幅に低下した (Fig. 57)。それに対して、匍匐固着型の *C. sublittoralis* と直立不動型の *S. inventiens* の密度は両者で大きな違いはなく、匍匐固着型の *Amphora* sp.-3 と *A. acutiuscula*、付着柄単体型の *A. brevipes* var. *intermedia* は逆に遮光した基盤上の方に多く出現した。照度を10.8%に減衰させた水槽内の基盤上では全種の密度が大きく低下したが、匍匐滑走型の種を除けば低密

度ながら時間経過に伴い徐々に増加した。

水温7℃において照度を20.4%に減衰させた水槽内の基盤上では、遮光しなかった基盤上に比べて珪藻密度の増加速度がやや遅かったものの、同じ種類がほぼ同様に出現した (Fig. 58)。どちらの光条件区でも匍匐滑走型の *Nitzschia* sp.-1 が実験期間を通じて常に優占種であり、時間経過に伴い増加した。また、低密度ながら匍匐固着型の *Amphora* sp.-3 と *C. sub-littoralis* も徐々に増加していた。照度を10.8%に減衰させた水槽内ではいずれの種も減少したが、匍匐滑走型の *Nitzschia* sp.-1 に比べれば匍匐固着型の2種の減少の程度は小さかった。

なお、いずれの水槽内にも肉眼的には全く動物は観察されず、原生動物等の微小動物も少なかったことから、付着珪藻に対する摂食圧はきわめて小さかったものと考えられる。また、実験期間中の調温前の海水の温度は4.4℃から9.6℃の範囲にあった。実験を開始した11月30日 (快晴) の午後1時頃に測定した透明水槽 (遮光しなかった実験区) 内の底面の照度は最大で約10,000luxであった。この時遮光した実験区 (20.4%、10.8%) の底面の照度は、それぞれ約2,000lux、1000luxであった。

(2) 油壺湾における遮光実験

2種類の遮光用屋根を付けた場合と遮光用の屋根を付けなかった場合

(3.2.1で既に論議した; Fig. 51)の基盤上の付着珪藻密度の垂下日数に伴う変化をFig. 59に示した。照度を8.6%に減衰させる遮光用屋根を付けた基盤上の付着珪藻密度は、遮光用屋根を付けなかった基盤上に比べてどの種も明らかに低下していた。特に、遮光しなかった基盤上では基盤垂下後14日目に比較的多く出現した付着形態が帯状群体型 (D型) の *Bacillaria paxillifer* と管根群体型 (G型) の *Berkeleya rutilans* & *Navicula ramosissima* は遮光した基盤上では殆ど出現せず、遮光しなかった基盤上では7日目に優占した匍匐滑走型の *Navicula britannica* も著しく減少した。匍匐固着型の *Cocconeis* spp. と *Amphora* spp.-1の密度も遮光した基盤上では低下したが、他の付着形態の種と比較すれば多く出現し、実験期間を通じて優占していた。照度を0.6%に減衰させる遮光用屋根を付けた基盤上の

付着珪藻密度はさらに低下し、匍匐滑走型、带状群体型、管棲群体型の種は殆ど出現しなかった。それに対して、匍匐固着型の *Cocconeis* spp. と *Aphora* spp. -1 は低密度ながら出現して徐々に増加した。

基盤上に出現した珪藻を摂食すると考えられる動物のうち最も主要なものは端脚類(ヨコエビ類とワレカラ類)であった。いずれの基盤上でも垂下後21日目までの端脚類密度はきわめて低く、36日目にはやや増加したが、それでも $0.3 \sim 1.1 \text{ inds/cm}^2$ と比較的低密度であった。実験期間を通じてヨコエビ類の *Jassa* sp. が最優占種であった。

【考察】

(遷移に対する温度の影響)

これまでに観察された付着珪藻群落の遷移の多くは天然海域でのものであり、水温の影響と他の環境要因の影響とを区別することが難しいため、水温そのものが群落の遷移過程に及ぼす影響については詳しく論議されていない。水槽内で行った実験(1)の結果からは、水温以外の条件が同一な3つの水温区における遷移過程を比較することができる。遮光しなかった基盤上における付着珪藻群落の遷移系列を付着形態でみると、水温20℃では匍匐滑走型→匍匐固着型、直立不動型および付着柄単体型となっていた。匍匐滑走型の *Nitzschia* sp.-1の密度が最大となる実験開始後の日数は水温が低い実験区ほど長く、水温が15℃と7℃の実験区では実験終了時の45日目でもこの種が比較的高密度に出現した。匍匐固着型、直立不動型、付着柄単体型各種の増加も水温が低いほど遅かったため、15℃での遷移系列は匍匐滑走型→匍匐滑走型と匍匐固着型、7℃では45日目まで匍匐滑走型の *Nitzschia* sp.-1の優占群落 が形成され続けた。Fig. 55に示した主要種はいずれも3つの水温区全てで出現し、始めは時間経過に伴って徐々に増加しており、*N. panduriformis*を除けば概して水温が低いほど密度の増加が遅くなっていた。15℃と7℃においてもさらに観察を継続すれば優占種が交替し、20℃と同様の遷移系列が見られることが予想される。この実験では、大きな群体を形成する種の出現密度はいずれも低く、優占群落を

形成することはなかったが、これは実験水槽に取り入れた海水が砂濾過したものであったため、大型の群体を造る種の海水中の細胞密度が低かったことによるものと考えられる。したがって、この実験における付着珪藻群落の遷移過程は天然海域での遷移過程とは必ずしも一致しないものと考えられるが、この実験結果からも、天然海域での観察結果から推察した(3.2.1)のように、水温が高いほど群落の遷移が速く進行することが示唆された。

Hudon and Bourget (1981) は、天然海域で異なる季節に観察した遷移過程の比較から水温による出現種の違いを報告しているが、本実験では水温による明確な出現種の変化は認められなかった。これは、上述したように砂濾過によって出現種がある程度限定されるため、出現種そのものが少ないことによるものとも考えられる。唯一 *N. panduriformis* の密度が15℃で20℃よりも明らかに高く、この種の増殖適水温域の上限が20℃よりも低いことが推察された。付着珪藻群落の遷移に対する温度の影響をさらに詳細に調べるためには、実験方法の検討が必要である。

(遷移に対する光の影響)

水槽内および油壺湾における遮光実験で、遮光による影響が珪藻の種(付着形態)によって異なることが明らかとなった。水槽内における実験では、水温20℃と15℃の照度を20.4%に減衰させた実験区で、匍匐滑走型の付着形態を持つ種の密度が遮光しなかった実験区に比べて大幅に低下した。匍匐滑走型の種に比べれば、匍匐固着型、直立不動型、および付着柄単体型の種の遮光による密度の低下は小さく、15℃では匍匐固着型の

Amphora sp.-3と *A. acutiuscula*、付着柄単体型の *A. brevipes* var.

intermedia が逆に遮光した基盤上の方に多く出現した。匍匐固着型、直立不動型、付着柄単体型の珪藻は照度を10.8%に減衰させた実験区でも低密度ながら徐々に増加した。油壺湾における遮光実験では、遮光しなかった基盤上で匍匐滑走型→带状群体型、管棲群体型→匍匐固着型という遷移系列が認められたが、遮光した基盤上では匍匐滑走型、带状群体型、および管棲群体型の種が著しく減少し、匍匐固着型の珪藻が始めから優占して徐々に増加した。匍匐固着型の付着形態を持つ *Cocconeis* 属や *Amphora* 属の珪

藻が弱光下で優占することはこれまでも観察されており (McIntire and Joliff 1969, Hudon and Bourget 1983, Steinman *et al.* 1989)、本研究で調査した油壺湾でも日照時間が短い場合に匍匐固着型の珪藻が優占していた (2.1.1)。1.2.1で論議したように、匍匐固着型の付着形態を持つ種は光強度による増殖速度の変化が少なく、弱光下でもそれほど増殖速度が低下しない。しかしながら、弱光下での増殖速度が他の形態の種よりも高いわけではない (1.2.1, Table 2) ため、匍匐固着型の種が弱光下で優占する理由が増殖の速さにあるとは考えられない。匍匐固着型の珪藻は付着力がきわめて強く (1.1.1)、摂食圧に対する耐性も8型の付着形態中で最も強い (1.2.2)。付着形態による増殖速度の差が小さい弱光下で匍匐固着型の種が優占するのは、このような増殖速度以外の増殖に有利な特性を持つためと考えられる。水槽内における実験では摂食圧がきわめて小さかったと考えられることから、付着力の差が出現率に大きな影響を及ぼしたことが推察される。実際に、遮光した実験区で最も減少した匍匐滑走型の珪藻は最も付着力が弱く、匍匐固着型、直立不動型、付着柄単体型の種は匍匐滑走型の種に比べれば付着力が強い (1.1.1)。また、最も付着力の強い匍匐固着型の珪藻が照度を10.8%に減衰させた実験区では常に最優占種であった。すなわち、強光下では増殖速度が最も高い匍匐滑走型の付着形態を持つ種がすばやく増加し、付着力が弱いにもかかわらず最初に優占群落を形成するが、弱光下では種 (付着形態) による増殖速度の差が小さいため、水流によって基盤から剥されにくい付着力の強い種が優占しやすくなるものと考えられる。

水槽内における実験では、*A. acutiuscula*が水温20℃と15℃で遮光しなかった実験区よりも遮光した実験区で多く出現した。*Amphora* sp.-3と*A. brevipes* var. *intermedia*の密度も水温15℃では遮光しなかった実験区よりも照度を20.4%に減衰させた実験区で高かった。これらの種の光に対する増殖特性は調べられていないが、これまでに測定された他の種の増殖特性 (1.2.1, Table 2) からみて、遮光しなかった実験区の光強度 (基盤上の照度は最大で約10,000lux) 下の方が増殖速度が低いとは考えられない。これらの密度が遮光した実験区の方が高いのは、匍匐滑走型の種が低密

度になったことと関係しているものと考えられる。Jong and Admiraal (1984) は3種の汽水産付着珪藻(付着形態はいずれも匍匐滑走型)を混合培養してそれぞれの種の増殖特性を調べ、単独で培養した場合は全く異なる特性を示したことを報告している。群落内における付着珪藻種間の相互関係については、光をめぐる競争(Hudon and Bourget 1983, 本研究3.3)以外にも、栄養塩の取り込みをめぐる競争や共生、付着する場をめぐる競争などいろいろな関係が推察され、他の種の増殖を阻害あるいは促進する物質を生産する種が存在する可能性も考えられるが、これに関連する研究はこれまで殆ど行われていない。付着珪藻群落内における種間の相互関係を解明するためには、培養実験等による詳細な検討が必要である。

水温7℃では、遮光による各種付着珪藻の密度の低下は比較的少なく、照度を20.4%に減衰させた実験区では、遮光しなかった実験区に比べて珪藻密度の増加速度がやや遅かったものと同じ種類がほぼ同様に出現し、匍匐滑走型の *Nitzschia* sp.-1 が常に優占種であった。Yoder (1979) は、海産浮遊珪藻 *Skeletonema costatum* の異なった温度条件下における光強度と増殖速度の関係を調べ、温度が低いほど飽和光強度(光飽和点)も低いことを報告しており、他の浮遊珪藻でも同じ現象が観察されている(Eppley 1977)。水温7℃における遮光しなかった場合と遮光した場合(20.4%)の *Nitzschia* sp.-1 の増殖速度の差は水温15℃や20℃に比べて明らかに小さい。これは *Nitzschia* sp.-1 の場合にも水温7℃では飽和光強度が低いためと考えられる。*Nitzschia* sp.-1 と匍匐固着型の種の増殖速度の差が遮光によってもあまり縮まらないため、遷移系列も変化しなかったものと推察される。

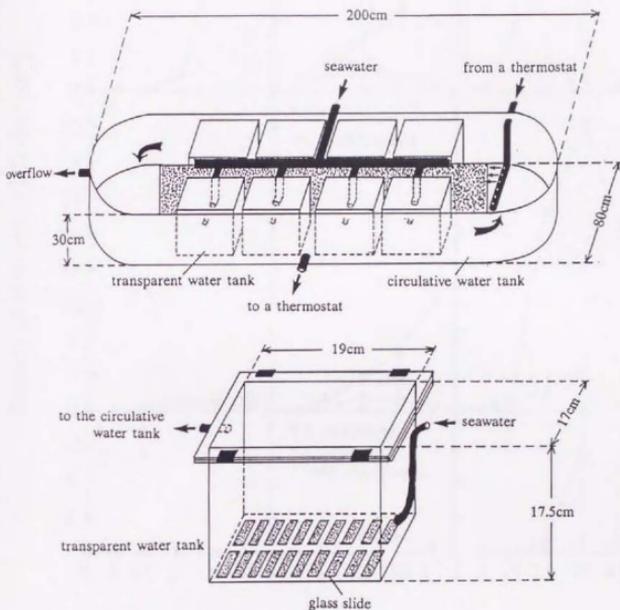


Fig. 54. Diagram of the water tank and water supply system used in the experiments to estimate the effects of temperature, light condition and grazing pressure on the succession of benthic diatom communities.

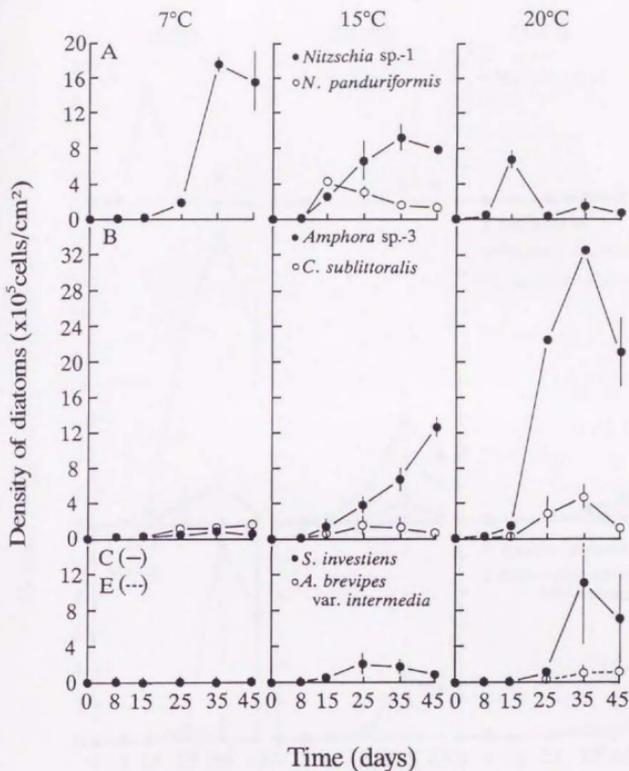


Fig. 55. Changes in the density of diatoms classified with growth forms (A, B, C, E) under 3 different temperatures (7, 15, 20°C). Bars indicate standard errors of the mean (n=4).

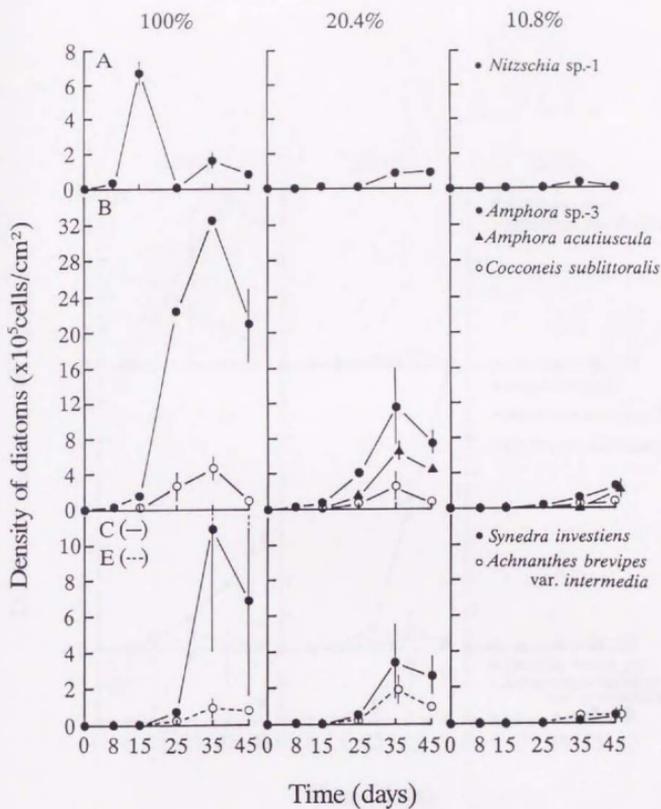


Fig. 56. Changes in the density of diatoms classified with growth forms (A, B, C, E) under 3 different conditions of light intensity (100, 20.4, 10.8%) at 20°C. Bars indicate standard errors of the mean (n=4).

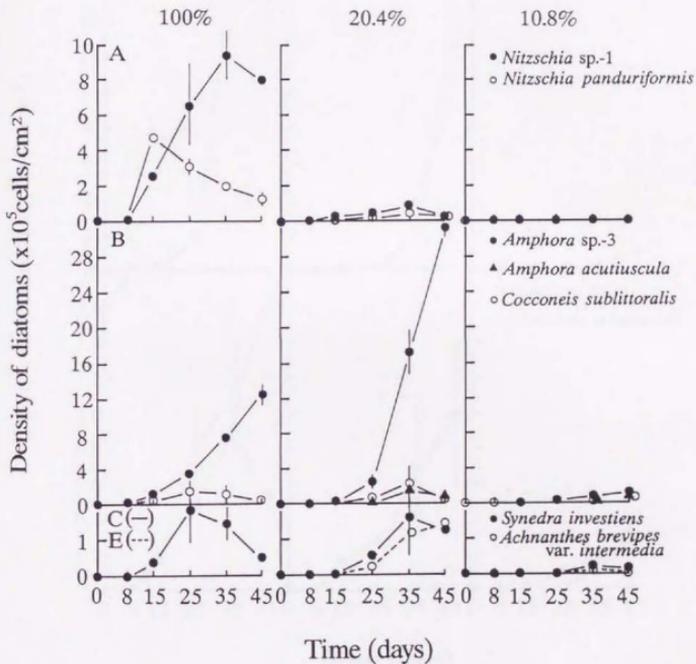


Fig. 57. Changes in the density of diatoms classified with growth forms (A, B, C, E) under 3 different conditions of light intensity (100, 20.4, 10.8%) at 15°C. Bars indicate standard errors of the mean (n=4).

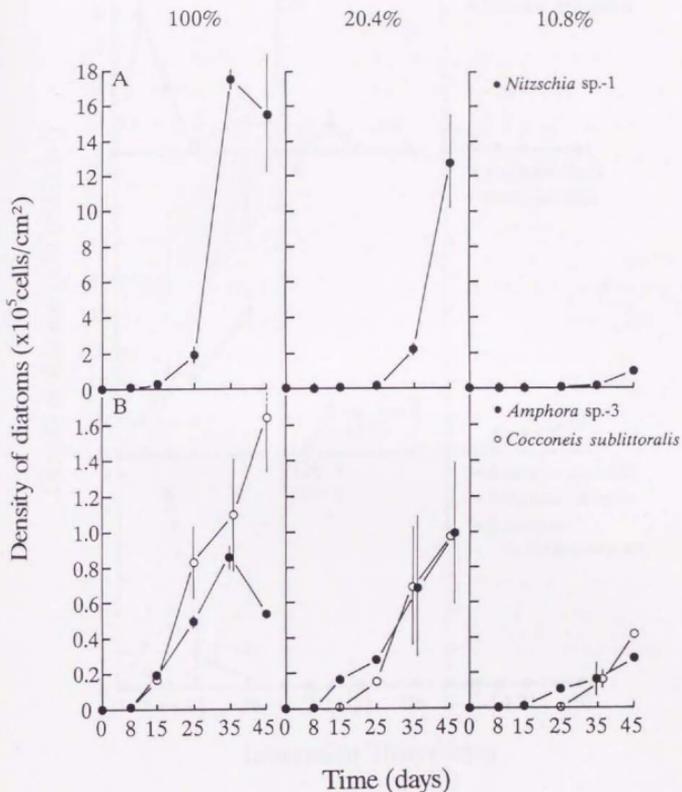


Fig. 58. Changes in the density of diatoms classified with growth forms (A, B) under 3 different conditions of light intensity (100, 20.4, 10.8%) at 7°C. Bars indicate standard errors of the mean (n=4).

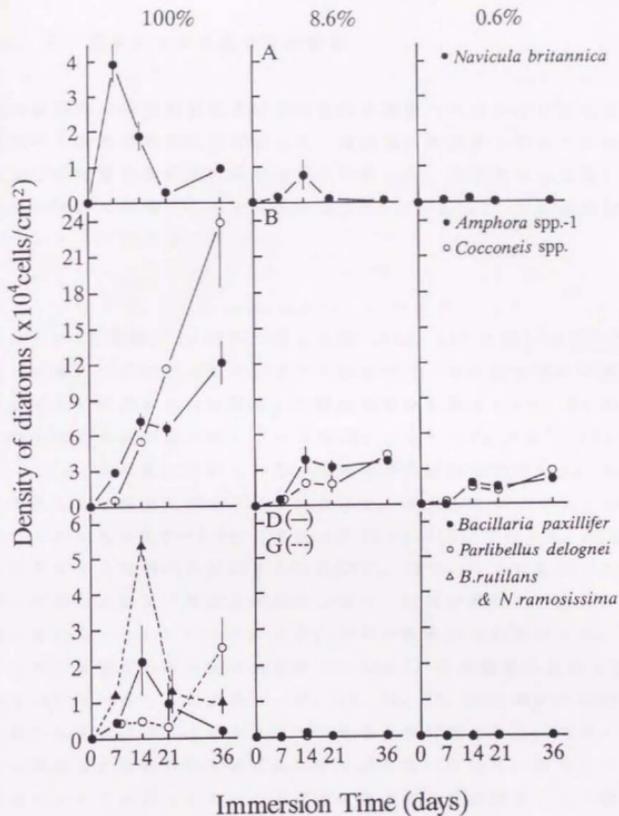


Fig. 59. Changes in the density of diatoms attached to glass slides under 3 different conditions of light intensity (100, 8.6, 0.6%) at 1m depth in Aburatsubo Bay from October 8 to November 13. Bars indicate standard errors of the mean (n=3).

3. 2. 3 遷移に対する摂食圧の影響

付着珪藻群落の遷移過程に及ぼす摂食圧の影響を明らかにするため、実験水槽内で4段階の摂食圧を設定して、各水槽内に設置したスライドガラス上における付着珪藻群落の遷移過程を比較した。摂食者として用いたのは、三陸沿岸の岩礁海底に多く棲息する(2.1.2、2.1.3)小型植食性巻貝のエゾザンショウである。

【方法】

実験は3.2.2の実験(2)と同時に同じ装置(Fig. 54)を用いて行った。3基の循環流水槽内に底面にスライドガラスを並べた8個の箱型透明水槽を入れ、それぞれの箱型水槽内に調温した砂濾過海水を毎分1.1~1.2 l 流し入れた。箱型水槽内にはエゾザンショウを 40 g/m^2 、 20 g/m^2 、 10 g/m^2 、 0 g/m^2 になるように入れて4段階の摂食圧区を設定した。1基の循環流水槽内に同じ摂食圧区を2区ずつ設けた。使用したエゾザンショウ1個体当たりの体重は $0.1\sim 0.6\text{ g}$ (平均で $0.22\pm 0.03\text{ g}$)であった。3基の循環流水槽に流入する海水の温度はそれぞれ 20°C 、 15°C 、 7°C に設定した。箱型水槽の外側の上面及び側面と内側の上面は、珪藻が繁茂して内部の光条件を変化させることがないようにスポンジ等で頻りに清掃を行った。そのため、上面の面積は水槽内側の表面積(0.16 m^2)には加算しなかった。

実験は1992年12月8日に開始し、8、15、25、35、45日後にそれぞれの箱型水槽からスライドガラスを2枚ずつ取り上げ試料とした。スライドガラスの下側の面にはあらかじめビニルテープを貼っておき、取り上げ時にそれを剥がすことによってスライドガラスの上側の面に付着した生物のみを試料とするようにした。試料は取り上げ後すぐに2.5%グルタルアルデヒド溶液中で固定し、付着した珪藻及び他の付着生物を鉛筆で丁寧に剥ぎ落とした。珪藻を含む懸濁液を濃縮して一定量とした後、それを血球計数板上に滴下し、光学顕微鏡下で種毎に細胞数を計数した。

【結果】

水温 20°C の4つの摂食圧区における付着珪藻主要種の密度変化をFig. 60に示した。全く摂食圧を加えなかった水槽内では、3.2.2で既に述べたように、付着形態が匍匐滑走型(A型)の*Nitzschia* sp.-1が実験開始後15日目に優占群落を形成し、25日目以降には代わって匍匐固着型(B型)の*Amphora* sp.-3が優占した。35日目以降には直立不動型(C型)の*Synedra investiens*も増加した。エゾザンショウの摂食が加わった水槽内では、巻貝の密度が $10\text{g}/\text{m}^2$ でも*Nitzschia* sp.-1、*Amphora* sp.-3は著しく減少した。匍匐固着型の*Cocconeis sublittoralis*の密度も摂食の加わった実験区では低下したが、*Nitzschia* sp.-1、*Amphora* sp.-3と比べれば比較的多く出現した。また、匍匐固着型の*Cocconeis scutellum* var. *parva*の密度は摂食圧を加えた実験区の方が高く、巻貝密度が $20\text{g}/\text{m}^2$ 以上では実験開始後45日目には優占種となっていた。直立不動型の*S. investiens*は、巻貝密度が $10\text{g}/\text{m}^2$ の実験区では摂食圧を加えなかった実験区とほぼ同様に出現し、実験開始後45日目にはむしろ高密度であった。この珪藻は巻貝密度が $20\text{g}/\text{m}^2$ 以上では減少したが、45日目には*C. scutellum* var. *parva*に次ぐ優占種となっていた。

Fig. 61には水温が 15°C での実験結果を示した。巻貝密度が $10\text{g}/\text{m}^2$ の実験区と摂食圧を加えなかった実験区の結果を比較すると、摂食圧を加えた場合には付着形態が匍匐滑走型の*Nitzschia* sp.-1が著しく減少した。匍匐固着型の*Amphora* sp.-3も実験期間を通じて摂食圧を加えた実験区の方が少なかったが、実験開始後35日目以降には後者でも比較的多く出現した。匍匐滑走型の*Nitzschia panduriformis*と匍匐固着型の*C. sublittoralis*も25日目までは摂食圧を加えた実験区の方が少なかったが、35日目以降には巻貝密度が $10\text{g}/\text{m}^2$ の実験区の方が摂食圧を加えなかった実験区より高密度であった。一方、直立不動型の*S. investiens*は、摂食圧を加えない場合には実験期間を通じてそれほど高密度になることはなかったが、巻貝密度が $10\text{g}/\text{m}^2$ の実験区では35日目以降高密度に出現し、優占種となっていた。*S. investiens*は、巻貝密度が $20\text{g}/\text{m}^2$ の実験区でも35日目以降には摂食圧を加えない場合よりも高密度に出現した。この実験区では、25日

目までは付着珪藻密度はきわめて低く、35日目以降に *S. investiens* と匍匐着型の2種が僅かに出現したのみであった。巻貝密度が 40 g/m^2 の実験区における付着珪藻密度はさらに低かったが、*S. investiens* と *Amphora* sp.-3は僅かながら徐々に増加する傾向が認められた。

水温 7°C の4実験区の結果を Fig. 62 に示した。主要な3出現種 (*Nitzschia* sp.-1, *Amphora* sp.-3, *C. sublittoralis*) 全てが巻貝の摂食により減少したが、減少の程度は水温 15°C 、 20°C に比べれば小さく、巻貝密度が 10 g/m^2 と 20 g/m^2 の実験区ではいずれも徐々に増加した。巻貝密度が 40 g/m^2 の実験区では、*Nitzschia* sp.-1 と *Amphora* sp.-3 は実験期間を通じてきわめて低密度であり、*C. sublittoralis* だけが僅かながら徐々に増加した。

【考察】

摂食圧を加えなかった実験区における付着珪藻群落の遷移系列は概して匍匐滑走型→匍匐固着型、直立不動型となっていたが、エゾザンショウの摂食によってこの遷移系列が大きく変化することが明らかとなった。摂食圧を加えなかった実験区では最初に増加して群落を形成した付着形態が匍匐滑走型の *Nitzschia* sp.-1 が、出現した主要種のうちで最も大きく摂食の影響を受け、水温 20°C と 15°C では巻貝密度が 10 g/m^2 でも著しく減少した。 15°C の実験区で比較的多く出現した同じ匍匐滑走型の *Nitzschia panduriformis* も、巻貝密度 10 g/m^2 では実験後半に比較的高密度に出現したものの 20 g/m^2 では常に測定限界未満の密度であり、匍匐固着型や直立不動型の種に比べれば摂食されやすいものと考えられる。匍匐滑走型の付着形態を持つ種は、アワビ(庵谷・鈴木 1987, Suzuki *et al.* 1987) やイシダタミ(Suzuki *et al.* 1987) などの巻貝に摂食されやすいことが報告されており、油壺湾では端脚類によって選択的に摂食されていた(3.2.1)。本実験で出現した匍匐滑走型の付着形態を持つ種は2種だけであったが、これらもエゾザンショウに摂食されやすいことが明らかとなった。動物による摂食圧が比較的高い場所での付着珪藻群落の遷移では、匍匐滑走型の珪藻が優占する始相は形成されないものと考えられる。

付着形態が匍匐固着型の珪藻は、泊浜沿岸(2.1.2)や吉浜湾(2.1.3)の海底に設置した基盤上では植食性巻貝の密度が高い場合に全付着珪藻に占める割合が高く、巻貝に比較的摂食されにくいことが推察された。本実験の結果では、匍匐固着型の珪藻も巻貝による摂食の影響を受けて巻貝密度が高いほど低密度であったが、匍匐滑走型の種に比べれば摂食による減少の割合は小さく、比較的摂食されにくいことが裏付けられた。水温20℃の実験区では、巻貝の摂食が加わった場合にのみ *Cocconeis scutellum* var. *parva* が比較的高密度に出現した。泊浜沿岸でも、巻貝密度が比較的高い場合に優占していた *Cocconeis* spp. (*C. scutellum* var. *parva* が最も多い) が巻貝密度が低い場合には低密度であり(2.1.2)、庵谷・鈴木(1987)と Suzuki *et al.* (1987) もアワビ稚貝の飼育板上で同様の現象を観察している。これらの結果から、この珪藻の増殖には、ある程度摂食圧が加わり他の種が除かれた状態が適していることが推察される。

直立不動型の *Synedra investiens* も、水温20℃と15℃では巻貝密度10g/m²の実験区で巻貝のいない実験区よりも高密度に出現した。この種は、吉浜湾の海底では巻貝による摂食を強く受けていたと考えられる場合に出現率が高かった(2.1.3)が、泊浜沿岸のB区では逆に巻貝の摂食圧が低い場合に多く出現した(2.1.2)。吉浜湾で優占していた巻貝は本実験で用いた種と同じエゾザンショウであり、泊浜沿岸のB区ではコシダカガンガラが優占種であった。直立不動型の付着形態を持つ種は、付着様式と付着力からみれば比較的摂食されやすいと考えられるものであり(1.2.2)、淡水産の *Synedra ulna* が巻貝に選択的に摂食されることも報告されている

(Kesler 1981, Steinman *et al.* 1989)。本実験と吉浜湾での調査の結果から、*S. investiens* は付着形態以外の理由でエゾザンショウに摂食されにくく、*C. scutellum* var. *parva* と同様にこの種の増殖にも摂食圧がある程度加わり他の種が除かれた状態が適していることが推察される。しかしながら、巻貝密度が20g/m²以上の場合にはこの種の密度も減少しており、エゾザンショウも餌料が少ない場合には *S. investiens* を摂食するものと考えられる。

本実験で摂食者として用いたのはエゾザンショウ1種のみである。また、

出現した珪藻の種類は天然海域と比較すれば少なく、特に大きな群体を形成する種が殆ど出現しなかった。したがって、本実験の結果は海中の基質上における付着珪藻群落の遷移過程に対する動物の摂食の影響をそのまま反映したものとは言えないが、本実験によって、珪藻の種（付着形態）により摂食圧に対する耐性が異なり、そのため摂食圧の強弱によって遷移過程が大きく変化することが明らかになった。

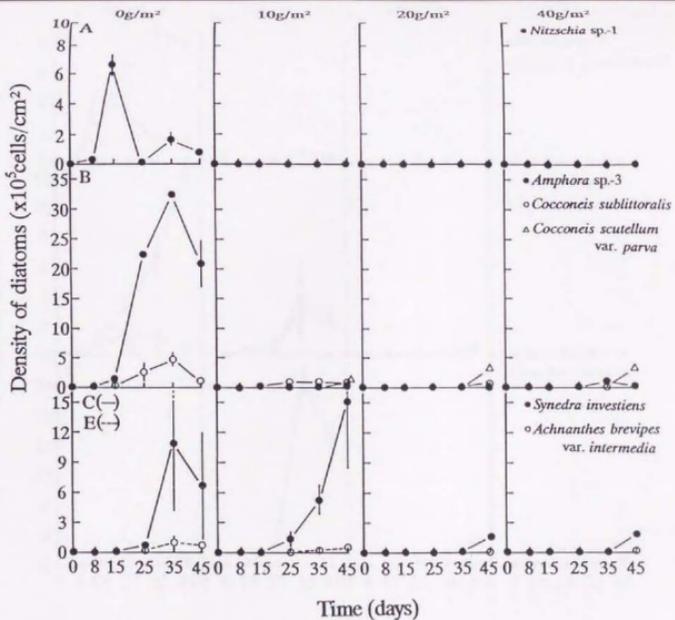


Fig. 60. Changes in the density of diatoms classified with growth forms (A, B, C, E) under 4 different densities of sea-snails (0, 10, 20, 40g/m²) at 20°C. Bars indicate standard errors of the mean (n=4).

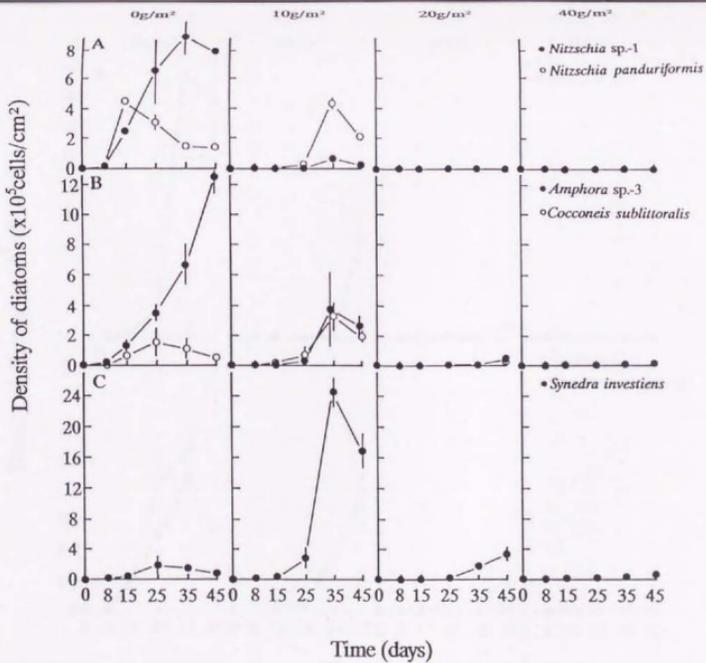


Fig. 61. Changes in the density of diatoms classified with growth forms (A, B, C) under 4 different densities of sea-snails (0, 10, 20, 40g/m²) at 15°C. Bars indicate standard errors of the mean (n=4).

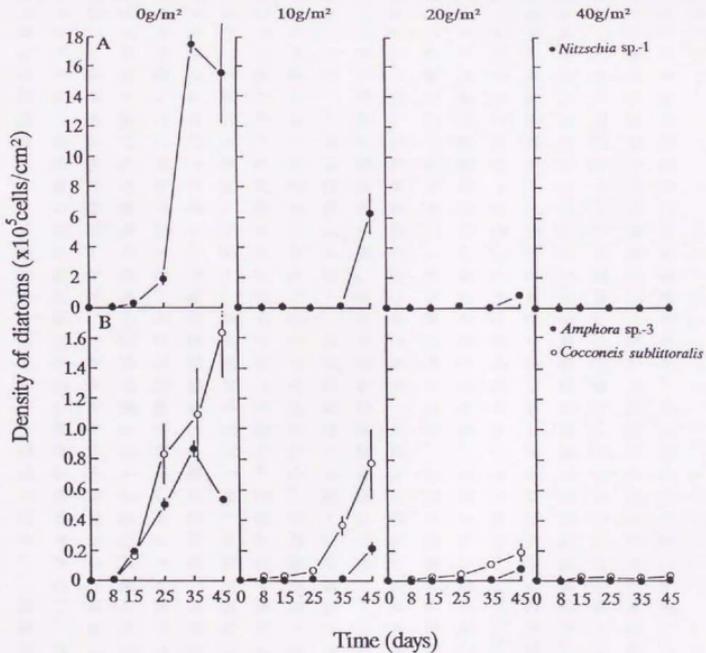


Fig. 62. Changes in the density of diatoms classified with growth forms (A, B) under 4 different densities of sea-snails (0, 10, 20, 40g/m²) at 7°C. Bars indicate standard errors of the mean (n=4).

3. 3 論議 - 付着珪藻群落の遷移機構

本節では、第1章から第3章までに論議した内容をあわせて、天然海中の基質上における付着珪藻群落の遷移機構について考察を試みる。まず、本研究の結果から推察される付着珪藻群落の遷移過程を概説すると以下のようになる。

海中に新しく形成された無機質の裸面、すなわちそれまで付着していた生物が剥がれて露出した岩盤表面や新しく設置された人工構造物表面などには、海中に浮遊していた珪藻細胞が付着し、数日のうちに増殖して群落を形成する。このように始まる付着珪藻群落の遷移過程は環境条件、特に光条件と摂食圧によって大きく変化する。遷移過程は珪藻の付着形態によって整理することができる。これを模式的に示したのがFig. 63である。

まず、摂食圧が比較的低い場合を考えてみる。基質上に比較的強い光が多量に到達している条件下（光条件良好）では、最初に増殖するのは匍匐滑走型（A型）の付着形態を持つ種であり、平面的な群落を形成する。次いで大きな群体を形成する種（付着形態は带状群体型（D型）、付着柄群体型（F型）、管棲群体（G型）、糸状群体型（H型））が増加すると、群落は鉛直方向に広がり三次元的構造が形成される。匍匐滑走型の珪藻は群落の下層にあたる基盤上から群体表面に移動し、基盤上では匍匐固着型（B型）や直立不動型（C型）、付着柄単体型（E型）の種が増加する。大きな群体はやがて脱落し、下層の匍匐固着型、直立不動型、付着柄単体型の種が残って群落を形成する。そして最終的には、直立不動型や付着柄単体型の種も減少して匍匐固着型の珪藻が優占する平面的群落に移行する。基質上に到達する光が弱かったり、1日あたりの光量が少ない場合（光条件不良）には、匍匐滑走型の種の最初の優占群落は形成されない。ほとんどの種の出現密度が光条件が良好な場合に比べて低下するが、匍匐固着型の付着形態を持つ種の密度はそれほど低下せず、始めから優占して徐々に増加する。匍匐固着型以外の付着形態の種も増加して三次元的群落も形成されるが、光条件が悪いほど匍匐固着型の珪藻の優占度が増す。

摂食圧が高くなると、光条件にかかわらず大きな群体を形成する種（帯

状群体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型)の密度は低下する。群体を造らないものでも匍匐滑走型や直立不動型の珪藻は摂食圧の増加とともに減少する。摂食圧が比較的高い場合には、匍匐滑走型の種による最初の優占群落は形成されず、三次元的群落構造も発達しない。始めは付着柄単体型と匍匐固着型の珪藻が徐々に増加し、最終的には付着柄単体型の種も減少してやはり匍匐固着型の優占する群落に移行する。さらに摂食圧が高まれば、始めから匍匐固着型の珪藻だけが徐々に増加する。

群落の遷移を進める主な要因は、付着形態による増殖速度、光に対する増殖特性および付着力の相違であり、遷移過程における各付着形態の出現順位は、概して増殖速度により決まるものと考えられる。また、動物による摂食圧は遷移過程にきわめて大きな影響を及ぼす要因であるが、付着形態によって摂食圧に対する耐性が異なることも遷移を進める一つの要因と考えられる。付着形態による生理、生態的特性の相違については1.2で既に論議したが、第2章および本章の結果も考慮してTable 5にあらためて各付着形態の特性を整理した。

摂食圧が低く光条件が良好な場合には、最も増殖の速い匍匐滑走型の付着形態を持つ種が最初に増加して優占群落を形成し、最も増殖の遅い匍匐固着型の種が最後に優占群落を形成する。増殖速度が匍匐滑走型と匍匐固着型の中間である他の付着形態を持つ種がその間に増加していずれかが優占する。匍匐滑走型の種が最初に急激に増加するのは、増殖が速いことに加えて海中に浮遊する細胞密度が比較的高いためでもあると考えられる。優占種の交替は主として光に対する増殖特性の違いによって起こるものと推察される。群体を形成する種が増加して三次元的群落が形成されると、増殖に最適な光強度(光飽和点)が高い匍匐滑走型の種は、光環境の悪化した群落下層の基質上から群落上層の群体表面へと移動する。群体は水流により動く不安定な基質であるため、付着力の弱い匍匐滑走型の珪藻の多くは剥離するものと考えられる。群落の下層では匍匐固着型、直立不動型、付着柄単体型の種が徐々に増加する。これらは匍匐滑走型のような活発な運動性は持たないが、増殖に適した光強度の範囲が広く、比較的弱光下でも良好に増殖することができる。群体を形成する種、すなわち群落の上層

部が脱落すると、これらの下層で増殖していた匍匐固着型、直立不動型、付着柄単体型の珪藻が優占種となる。群落上層部が脱落する機構については本研究で解析することはできず、現時点では断定できないが、群体が大きくなって水流の抵抗を受けやすくなり、抵抗力が付着力を上回るため付着部位から剥がれ落ちることが可能性として考えられる。動物による摂食圧がある程度加わっている場合には、摂食によっても群落上層部が取り除かれ、さらに直立不動型や付着柄単体型の種は匍匐固着型の種よりも摂食されやすいため徐々に減少し、最終的には匍匐固着型の優占群落が形成されるものと考えられる。水槽実験(3.2.3)では摂食圧が殆ど加わっていない実験区を設定したが、実験を行った45日間では匍匐固着型の珪藻だけが優占する群落に移行することはなかった。したがって、摂食圧が加わっていない条件下でも直立不動型や付着柄単体型の種が減少して匍匐固着型の珪藻の優占群落が形成されるかどうかは明らかでない。しかしながら、天然海域で摂食者が全くいないことは殆どないと考えられるため、付着珪藻群落の遷移の最終相(極相)は多くの場合匍匐固着型の付着形態を持つ種の群落となることが推察される。

光条件が不良になると、匍匐滑走型の種の増殖速度が低下するため最初の優占群落は形成されない。上述したように、匍匐滑走型の種の増殖には比較的高い光強度が適しており、高照度下での増殖はきわめて速いが、増殖に適した光強度の範囲が比較的狭く、低照度下では増殖速度が大きく低下する。それに対して、匍匐固着型の種の増殖速度は高照度下では全ての付着形態中で最も低い、増殖に適した光強度の範囲が広いために比較的、低照度下でも増殖速度が低下しない。他の付着形態を持つ種は匍匐滑走型と匍匐固着型の中間的な増殖特性を持つ。しかし、培養実験により調べた付着形態別の増殖速度(1.2.1、Table 2)を比較すると、低照度(500lux)下では付着形態による増殖速度の差が小さくなるものの、匍匐固着型の種の増殖速度が他に比べて高いことはなく、低照度下で匍匐固着型の珪藻が優占する理由が増殖の速さにあるとは考えられない。低照度下では、付着形態による増殖速度の差が小さくなるため、増殖速度以外に増殖に有利な特性を持つ種、すなわち摂食されにくい種や水流により剥がれにくい付着

力の強い種が優占しやすくなることが推察される。匍匐滑走型の種は摂食されやすく付着力も弱いためそれほど増加することはできないが、匍匐固着型の種は摂食されにくく付着力も強いうえ、海中に浮遊する細胞密度も比較的高いために始めから優占して徐々に増加するものと考えられる。

摂食圧が高い場合には、比較的摂食されやすい(1.2.2)大きな群体を形成する種(帯状群体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型)や付着力の弱い種(匍匐滑走型、直立不動型)は減少する。大きな群体を形成せず付着力の強い匍匐固着型と付着柄単体型の付着形態を持つ種は比較的摂食されにくく(1.2.2)、摂食によって減少するものの、減少の程度は他の付着形態の種よりも少ないため出現率は摂食圧がある程度高い方が高まる。摂食圧が高いほど最も摂食されにくい匍匐固着型の珪藻の優占率が高まるものと考えられる。

このほか、遷移に大きな影響を及ぼす要因として水温と攪乱が挙げられる。水温は遷移の進行速度に影響を及ぼす要因と考えられる。水温が高いほど群落の遷移は速く進行し、極相に至る時間は短いことが推察された。本研究では、付着珪藻群落の遷移を観察した調査地点がいずれも比較的穏やかな海域であったためか、波浪や流れが群落の遷移過程に及ぼす大きな影響は認められず、実験的にもそれらの影響を検討しなかったが、波の荒い海岸や河川などでは波浪や流れによる攪乱が付着珪藻群落の遷移過程にきわめて大きな影響を及ぼすことが報告されている(Hudon and Bourget 1983, Luttenton and Rada 1983, Steinman and McIntire 1986)。これらの報告を見ると、概して攪乱が大きい場合には三次元的構造が形成されず、群体を形成せず付着力の強い匍匐固着型や付着柄単体型の種による群落が形成されている。一方、本研究では、付着珪藻の群落が発達する前に基質上に形成される細菌の被膜は珪藻の付着に大きな影響を及ぼさないものと考えられた。細菌の被膜が形成された後に珪藻の付着が顕著になるのは、主として両者の増殖速度の差によるものと考えられ、付着珪藻群落の遷移過程に細菌被膜が大きな影響を及ぼすことはないものと考えられる。

本研究で論議した付着珪藻群落の遷移は、裸面から1、2カ月の間に限られ、B型の珪藻による極相群落がその後どうなるのかについては検討を

行っていない。調査期間を1、2カ月間に限定したのは、これより長期間にわたり基質を海中に浸漬した場合には、フジツボやコケムシ、粘液ボヤ類などの大型の付着動物や大型海藻が目立ち始め、基質上の付着珪藻を正確に採集することが難しくなったためである。水温が高い時期には、1カ月程度の浸漬期間でもこれらの付着生物の出現が認められた。細菌や珪藻に始まる基質上の付着生物の遷移を長期間にわたって調べた研究がないため詳細は明らかでないが、基質表面で付着珪藻群落が増大するのは裸面が露呈してから1、2カ月程度であり、多くの場合には付着珪藻群落の上には他の生物が付着していくものと考えられる。それら大型の付着生物群集でもさらに遷移が進行することが知られている(平田 1991)。本研究では、エゾアワビ浮遊幼生が付着珪藻群落の極相を形成する匍匐固着型の付着形態を持つ種に好んで着底することが明らかとなった(4.1)。他の動物で珪藻の種(付着形態)に対する着底選択性が詳細に調べられた例は無いが、付着珪藻から大型の付着生物への遷移過程を知る上でフジツボやコケムシなどについても同様の研究が必要と考えられる。

本研究では、付着珪藻の増殖速度や増殖に適した光強度、摂食圧に対する耐性などが付着形態によって異なり、そのため群落の遷移が起こることが明らかとなった。また、環境条件によって遷移過程が異なるのも付着形態による生理、生態的特性の相違によるものと考えられる。第2章で論議した一定期間海底に浸漬した基盤上に形成された付着珪藻群落の季節や場所による相違は、環境による群落の遷移過程の違いを現しているものと推察される。本研究の結果からは、それぞれの付着形態が増殖に有利な特性と不利な特性を併せ持っていることが示唆された(Table 6)。例えば、匍匐滑走型の付着形態を持つ種は、付着力が弱い海水域に浮遊する細胞密度が高く、増殖速度が速いため好適な条件下では基質に付着すると速やかに増殖して群落を形成する。また、好適な環境に移動する活発な運動性も持つが、増殖に適した光強度の範囲が狭いため低照度下での増殖速度は低く、付着力が弱いために基質から剥離しやすく、動物によっても摂食されやすい。一方、匍匐固着型の付着形態を持つ種は、増殖速度が遅く運動性にも乏しいため、匍匐滑走型の種のように速やかに広範囲で繁茂する

ことはできないが、増殖に適した光強度の範囲が広いため、低照度下でもそれほど増殖速度が低下せず、付着力の強さや摂食されにくいことなどの有利な特性も持つため、多くの場合に優占群落を形成する。大きな群体を形成する種は、鉛直方向に群落を広げることで限られた基質上でも細胞数を莫大に増やすことができるが、動物に摂食されやすいという不利な条件を併せ持っている。付着珪藻がいろいろな付着形態を持っているのは、それぞれの種が異なった生存戦略を持っているためであり、同じ付着形態を持つ種は同様の戦略を選択したものと考えられる。

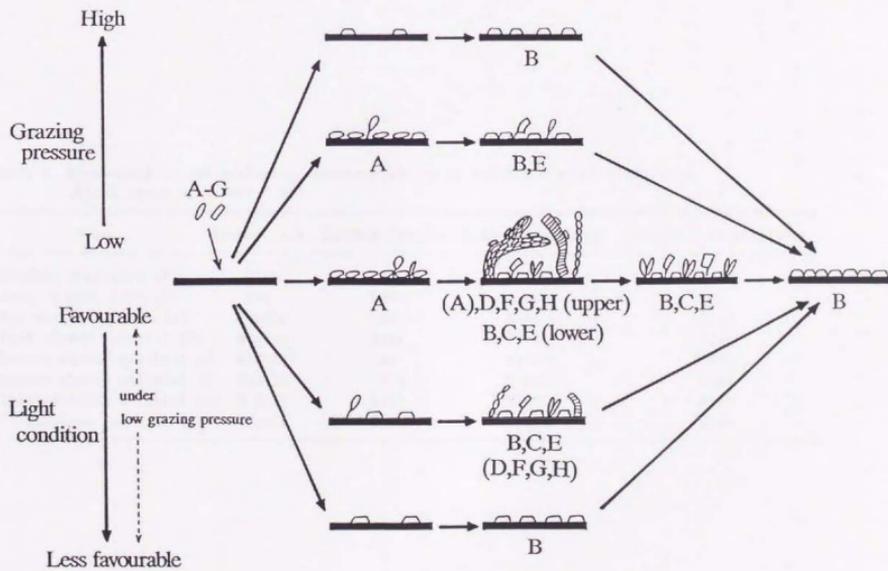


Fig. 63. Schematic diagram of diatom community successions.

Table 6. Physiological and ecological characteristics of benthic diatoms classified into 8 types of growth form.

Type	Growth rate	Maximum density	Light requirement	Grazing susceptibility
Gliding prostrate (A)	High	Low	High	High
Sessile prostrate (B)	Low	Low	Low	Low
Non-motile upright (C)	Middle	Low	Middle	High
Belt-shaped colonial (D)	Middle	High	Middle	High
Mucous thread solitary (E)	Middle	Low	Middle	Middle
Mucous threads colonial (F)	Middle	High	Middle	High
Tube-dwelling colonial (G)	Middle	High	Middle	High
Filamentous colonial (H)	Middle	High	Middle	High

第4章 附着珪藻群落の変動とアワビの初期生態との係わり

附着珪藻はアワビ類の発育段階初期の主要餌料であり（猪野 1952, 関 1978, 浮 1990等）、種苗生産行程においても初期餌料として広く用いられている（関 1978, 伊東ほか 1987, 浮 1990等）。したがって、この時期の附着珪藻の量的、質的变化は、アワビ稚貝の生残や成長に大きな影響を及ぼす要因と考えられるが、それに関する検討はこれまで殆ど行われていなかった。種苗生産の現場では、現在のところ採苗板上に自然繁茂する珪藻を初期餌料としているため、珪藻の状態によって減耗率や成長速度が大きく変化する（柳橋ほか 1986）。殻長1cm程度以上の稚貝では、附着珪藻の種による摂食選択性（庵谷・鈴木 1987, Suzuki *et al.* 1987）や餌料価値の相違（浮・菊地 1979）があることが知られているが、このサイズの稚貝は大型海藻も摂食することができる（富田・田沢 1971, 浮・菊地 1979）。したがって殻長1cm程度以上になると、天然海底での附着珪藻の現存量や種組成によって稚貝の生残や成長はそれほど大きな影響を受けなくなるものと考えられる。

アワビ類浮遊幼生は着底基質を選択することが知られており（関・菅野 1977, 1981a, Morse 1992等）、附着珪藻の繁茂した基盤も好適な着底基質の1つに挙げられている（関 1978, 赤繁ほか 1981）。幼生の着底率が高く、種苗生産行程で採苗板として用いられているのは、附着珪藻の繁茂した板にアワビの成貝による摂餌圧が加えられた状態のものであり、成貝の食い残した *Cocconeis* 属などの珪藻が優占する基盤である（関 1978）。関・菅野（1981b）は、このような基盤に浮遊幼生がよく着底するのは、アワビ成貝が摂餌しながら葡萄旬する際に足部から分泌される粘液状物質が幼生の着底・変態を誘起するためと考えているが、アワビの葡萄旬していない単種の *Cocconeis* sp. に対する着底・変態率も他の珪藻より高いことが報告されている（大貝ほか 1991）。また、採苗板上の附着珪藻群落の形状（柳橋ほか 1986）や密度（柳瀬 1982, 柳橋ほか 1986）によっても幼生の着底率が変化的ことが観察されており、附着珪藻の種や群落の状態に対してもアワビ浮遊幼生は着底選択性を有するものと考えられる。しかしながら、

これまでにアワビ浮遊幼生の着底率や変態率を比較した付着珪藻の種類は少なく、詳細な検討は行われていない。

以上のように、付着珪藻はアワビの初期生態に大きな影響を及ぼしているものと考えられる。また逆に、第2章および第3章で検討したように、アワビ稚貝を含む植食性巻貝類の摂食圧は付着珪藻群落に対しても重大な影響を及ぼしている。本章では、岩礁海底における付着珪藻群落とアワビ幼生との相互関係を解明するための基礎として、付着珪藻がエゾアワビ浮遊幼生の着底、変態、およびその後の成長に及ぼす影響を実験的に調べるとともに、エゾアワビ稚貝の成長にともなう食性の変化を検討した。

4. 1 エゾアワビ浮遊幼生の着底・変態に及ぼす付着珪藻の影響

付着珪藻がエゾアワビ浮遊幼生の着底と変態に及ぼす影響を明らかにするため、沿岸岩礁域に普通に出現する付着珪藻18種22株に対するエゾアワビ *Haliotis discus hannai* 被面子幼生の着底率・変態率及び周口殻形成率を室内実験により比較した。

【方法】

実験に用いた18種22株の付着珪藻 (Table 7) は、東北区水産研究所のアワビ飼育水槽内から分離し、Jørgensen改変培地中で継代培養したいずれも単種の株である。4種については2株ずつ使用したが、これらは細胞の大きさが異なるものである。*Navicula ramosissima* については細胞の大きさのほかに群落の形状も異なる2株 (株番号12、13; Table 7) を使用した。*N. ramosissima* の付着形態は天然では管棲群体型 (G型) である (1.1.2) が、長く継代培養していると群体を形成しなくなり、匍匐滑走型 (A型) の付着形態を持つようになる。12番の株は匍匐滑走型の付着形態を持つものであり、13番の株は管棲群体型の付着形態を持つものであった。24穴の平底マルチプレート (底面積 2.0 cm^2 、内容積 3.4 ml 、Corning Glass Works) に上記の培養液を入れ、底面にそれぞれの株を接種して増殖させた。接種細胞数と培養日数を変えることにより、同一株で2から4段階の密度

均配を付けた (Table 7)。同じ条件で培養したものは1株につき6穴である。

エゾアワビ幼生は、岩手県大船渡市にある岩手県南部栽培漁業センターで1990年5月7日、5月14日、5月25日及び7月8日に採卵、受精したものである。水温を20℃に保って3日間流水飼育を行い、被面子幼生の状態で東北区水産研究所に輸送した。輸送の際には、20lのポリエチレンタンクに約2.5個体/m³の密度になるように幼生を入れ、タンクを保温用の容器に収納して水温をできるだけ20℃に保った。水産研究所到着時に測定した水温は、4回とも20℃±1℃の範囲にあり、幼生はきわめて健全な状態であった。幼生は、タンクに入れたまま実験開始時まで20℃の恒温室内に保管した。

実験は、被面子幼生が着底・変態の可能な状態 (関・菅野 1981a) となった受精後5日目 (1488℃・hour期) に開始した。マルチプレート内の培養液を20℃の滅菌濾過海水と交換し、各穴に約10個体の幼生を入れ、水温20℃、照度約2000lux、明暗周期12hL-12hDの条件下で飼育した。対照として、底面に珪藻を増殖させず滅菌濾過海水のみを入れた6穴にも同数の幼生を入れ同様に飼育した。実験開始6時間後、24時間後、48時間後、168時間後及び336時間後に実体顕微鏡と倒立顕微鏡を用いて幼生の観察を行い、着底個体数、変態個体数および周口殻形成個体数を計数した。ここで着底個体とは、観察時に浮遊していなかった全ての個体であり、変態個体とは、着底後面盤細胞を脱離させたものである (関・菅野 1981a)。また、変態後周口殻を分泌した幼生を周口殻形成個体とした。実験は4回に分けて行ったが、岩手県南部栽培漁業センターでの飼育経過によれば、いずれの場合にもアワビ幼生は正常に発育し、生残率、成長率に大きな差は認められなかったことから、使用した幼生はほぼ同じ状態であったと考えられる。

【結果】

実験開始6時間後の着底率を見ると、同一株の珪藻に対しては概して珪藻が高密度であるほど高い傾向がみられた (Fig. 64)。株による違いも大きく、9種11株の珪藻に対しては、珪藻密度が高い場合には90%以上の着

低率であったが、*Cylindrotheca closterium* (株番号6) と *Synedra investiens* (20) に対しては、珪藻が高密度な場合でも30%以下の低率であった。着底率は時間の経過とともに増加し、48時間後には全ての株の少なくとも1つの密度区において70%を超えていた。それに対して、底面に珪藻を増殖させなかった対照区では着底率はきわめて低く、実験開始後48時間が経過しても30%以下に留まっていた (Table 8)。

実験開始24時間後には変態する個体も出現したが、着底率の高い実験区のもの必ずしも高い変態率を示さず、着底しても変態しない個体が多く観察された。ほとんどの実験区では変態率も時間の経過とともに増加したが、最終的な変態率は珪藻の株によって異なっていた。また、対照区では変態した個体は観察されなかった (Fig. 65, Table 8)。

幼生が正常に変態して成長を開始した目安となる周口殻の形成は、早いもので実験開始24時間後に観察された。面盤細胞を脱離して変態を完了した個体でも周口殻を形成しないものがあり、周口殻形成率の珪藻の株による違いは変態率よりもさらに顕著であった (Fig. 65, Table 8)。

時間経過に伴う着底・変態状況の変化を見ると、大きく3つのパターンに分けられることがわかった。第1のパターンは、*Cocconeis scutellum* var. *parva* (4) 等の最終的な幼生の周口殻形成率が高かった株に対して見られた (Fig. 66) もので、初めから比較的高い着底率を示し、変態率・周口殻形成率も時間経過に伴い上昇して1週間後にはほとんどの個体が周口殻を形成した。このパターンは、他に *C. scutellum* var. *parva* (3)、*Cocconeis sublittoralis* (5)、*Navicula cincta* (11)、*N. ramosissima* (12)、*Nitzschia* sp.-1 (15)、*Stauroneis constricta* (21)、*Trachyneis* sp.-1 (22) の特に高密度なものに対して見られた。第2のパターンは、初め着底率は低いが時間経過とともに着底率が上昇し、同時に変態率も上昇して変態個体の殆どが周口殻を形成したものである。*Amphora angusta* var. *ventricosa* (2) (Fig. 66)、*C. closterium*、*Pleurosigma* sp.-1 (19)、*S. investiens* (20) に対しては珪藻の密度にかかわらずこのような変化がみられた。また、珪藻が高密度な場合には第1のパターンの着底・変態状況がみられた株でも、比較的低密度な実験区では第

2のパターンに近い変化が認められた。第3のパターンは、実験開始6時間後から非常に高率で着底するが、着底個体の多くが死亡するため変態率・周口殻形成率は低いもので、*Achnanthes longipes* (1) (Fig. 66)、*Licmophora ehrenbergii* (7、8)、*Mastogloia* sp.-1 (9)、*Navicula britannica*、*N. ramosissima* (13)、*Nitzschia longissima* var. *reversa* (14)、*Nitzschia* sp.-2 (16、17)、*Parlibellus delognei* (18)の特に密度の高い実験区でみられた。これらの株でも低密度なものに対しては、第2のパターンの変化を示す場合がみられた。

【考察】

アワビ被面子幼生の着底率が付着基質上の微細藻類の密度や種類によって異なることはこれまでも報告されている(柳瀬 1982、柳橋ほか 1986、大貝ほか 1991)。柳橋ほか(1986)は、珪藻の密度が $5\sim 7 \times 10^5$ cells/cm²の場合にクロアワビ幼生の着底率が最も高く、 2×10^6 cells/cm²以上や 5×10^4 cells/cm²以下の場合には幼生はあまり着底しないことを報告している。柳瀬(1982)も幼生の着底に最適な珪藻密度があることを観察している。これらはクロアワビ幼生について複数種からなる珪藻群落で比較したものであり、本研究は単種の珪藻に対するエゾアワビ幼生について調べたものであるが、幼生の着底率は同様に珪藻の密度により異なった。幼生の着底率は、概して珪藻が高密度であるほど高く、特に珪藻密度が 10^3 cells/cm²レベルではきわめて低かった(Fig. 64)。しかしながら、珪藻の種類によっては密度が 5×10^4 cells/cm²以下の場合でも幼生の着底率は高く(Fig. 64)、柳橋ほか(1986)の結果とは異なっている。また、珪藻密度が 2×10^5 cells/cm²以上であったのは、*N. ramosissima* (13A、13B)のみであったが、この場合でもアワビ幼生の着底率は高かった(Table 8)。これらの違いは、柳橋ほか(1986)および柳瀬(1982)が水槽中に縦に垂下した板を用いて実験を行っているのに対し、本実験ではマルチプレートの底面に幼生を付着させているために生じた可能性も考えられるが、本実験によりアワビ幼生の着底に適した付着珪藻密度は、珪藻の種類(種組成)により異なるものと判断される。

柳橋ほか(1986)は、立体的な付着珪藻群落形成された採苗器にはク
ロアワビ幼生はほとんど付着せず、着底してもまた離れて浮遊すると述
べている。本研究で用いた付着珪藻のうち立体的群落を形成していたのは、
Achnanthes longipes (1)、*Licmophora ehrenbergii* (7、8)、
Mastogloia sp.-1 (9)、*Navicula ramosissima* (13)、*Parlibellus*
delognei (18)、*Synedra investiens* (20)である(Table 7)。これら7
株に対するエゾアワビ幼生の着底・変態状況を見ると、*S. investiens*に対
しては密度に無関係に第2のパターンを示し、他の6株に対しては珪藻が
高密度な場合には第3のパターン、低密度な場合には第2のパターンの変
化がみられた。いずれも幼生が速やかに変態し周口殻を形成することはな
く、エゾアワビ幼生の着底に適した種類とは言えない。高密度な場合に幼
生の着底・変態状況に第3のパターンがみられる珪藻でも、低密度な場合
には第2のパターンを示し最終的な変態率、周口殻形成率は比較的高いこ
とから、着底した幼生の多くが変態せずに死亡したのは、これらの珪藻が
幼生に有害な物質を産生しているためではなく、付着場所を探索中の幼生
が粘液質に富んだ珪藻の群落に絡まり正常に着底できなかったことによる
可能性が高い。このことは、立体的な群落を形成していた*N. ramosissima*
(13)に対しては第3のパターンがみられたのに、平面的な群落を形成し
ていた同一種の*N. ramosissima* (12)に対してはアワビ幼生が第1のパ
ターンで着底、変態したことからも示唆される。大きな水槽中で採苗器が縦
に垂下されているような場合には、柳橋ほか(1986)が報告しているよう
に、アワビ浮遊幼生はこれらの立体的群落を形成する珪藻には着底しにく
いものと考えられる。

アワビ幼生が速やかに着底し最終的な周口殻形成率も高かったもの、即
ち第1のパターンを示したのは、いずれも平面的な群落を形成する付着形
態が匍匐滑走型と匍匐固着型のもの8株に対してであった。実験に使用し
た珪藻のうち平面的群落を形成するものは13種15株であるが、*Cocconeis*属
の2種3株のみが匍匐固着型の付着形態を持ち、他の11種12株の付着形態
は匍匐滑走型であった。*Cocconeis*属2種に対しては、アワビ幼生は第1の
パターンで着底・変態した。一方、匍匐滑走型の付着形態を持つ11種に関

しては、そのうち5種5株に対してのみ第1のパターンが認められ、残りの6種7株では3種3株に対して第2のパターン、別の3種4株に対して第3のパターンが認められた。後述の稚貝の成長を調べる目的で各種珪藻にエゾアワビ幼生を着底・変態させた実験(4.2)でも、匍匐滑走型の付着形態を持つ種に対する幼生の着底率、変態率は安定せず、同一種で同程度の密度であっても場合によって幼生の着底パターンが変化する例が多くみられた。匍匐滑走型の付着珪藻は運動性に富んでおり、高密度な群落を形成しても表面の細胞が活発に動き回り、しっかりと付着していない不安定な群落となっている場合がある。この様な場合にアワビ幼生が着底しにくい傾向がみられた。それに対して、常に強固に付着する匍匐固着型の付着形態を持つ *Cocconeis* 属の珪藻に対しては、エゾアワビ幼生はいつも第1のパターンで着底・変態した。

以上のことから、エゾアワビ被面子幼生が好んで着底し、正常に変態して稚貝となるのは、平面的な付着珪藻群落、特に *Cocconeis* 属などの匍匐固着型の付着形態を持つ種の群落と考えられる。また、このような付着珪藻群落に対しては、珪藻の密度が高いほど速やかに着底することが明らかとなった。

Table 7. Species name, cell length, density, and type of growth form of benthic diatom strains

Strain	Test No.	Species	Cell length (μm)	Density \pm standard error (cells/ cm^3)	Type
1	1A	<i>Achnanthes ionzipes</i>	47.7-65.3	$(2.8 \pm 0.1) \times 10^6$	E
	1B			$(1.8 \pm 0.1) \times 10^6$	
	1C			$(1.0 \pm 0.2) \times 10^6$	
2	2A	<i>Ampthora angusta</i>	32.8-45.2	$(1.4 \pm 0.1) \times 10^6$	A
	2B	var. <i>ventricosa</i>		$(1.2 \pm 0.1) \times 10^6$	
	2C			$(4.8 \pm 1.1) \times 10^6$	
3	3A	<i>Cocconeis scutellua</i>	37.1-40.2	$(8.4 \pm 0.5) \times 10^6$	B
	3B	var. <i>parva</i>		$(7.3 \pm 0.5) \times 10^6$	
	3C			$(1.1 \pm 0.4) \times 10^6$	
4	4A	<i>Cocconeis scutellua</i>	16.9-19.4	$(2.6 \pm 1.2) \times 10^6$	B
	4B	var. <i>parva</i>		$(1.8 \pm 0.0) \times 10^6$	
	4C			$(4.9 \pm 0.3) \times 10^6$	
5	5A	<i>Cocconeis subtilitoralis</i>	20.1-45.2	$(4.1 \pm 0.3) \times 10^6$	B
	5B			$(2.5 \pm 0.1) \times 10^6$	
	5C			$(2.8 \pm 0.1) \times 10^6$	
6	6A	<i>Cylindrotheca closterium</i>	65.3-75.3	$(1.0 \pm 0.1) \times 10^6$	A
	6B			$(1.0 \pm 0.1) \times 10^6$	
	6C			$(1.0 \pm 0.4) \times 10^6$	
7	7A	<i>Licaphora ehrenbergii</i>	98.8-113.8	$(4.0 \pm 0.4) \times 10^6$	F
	7B			$(1.8 \pm 0.1) \times 10^6$	
	7C			$(1.9 \pm 0.4) \times 10^6$	
8	8A	<i>Licaphora ehrenbergii</i>	45.2-52.7	$(7.2 \pm 0.3) \times 10^6$	F
	8B			$(5.3 \pm 0.3) \times 10^6$	
	8C			$(2.0 \pm 0.2) \times 10^6$	
9	9A	<i>Nastogloia</i> sp.-1	25.1-30.1	$(2.1 \pm 0.2) \times 10^6$	E
10	10A	<i>Navicula britannica</i>	42.7-45.2	$(5.8 \pm 1.2) \times 10^6$	A
	10B			$(2.5 \pm 0.2) \times 10^6$	
	10C			$(2.0 \pm 0.1) \times 10^6$	
11	11A	<i>Navicula clocta</i>	27.5-32.0	$(3.3 \pm 0.5) \times 10^6$	A
	11B			$(1.6 \pm 0.1) \times 10^6$	
	11C			$(1.1 \pm 0.1) \times 10^6$	
12	12A	<i>Navicula ramosissima</i>	8.5-18.2	$(9.1 \pm 1.3) \times 10^6$	A
	12B			$(4.3 \pm 0.3) \times 10^6$	
	12C			$(4.8 \pm 1.7) \times 10^6$	
13	13A	<i>Navicula ramosissima</i>	6.1-7.3	$(3.5 \pm 0.1) \times 10^6$	G
	13B			$(2.5 \pm 0.1) \times 10^6$	
	13C			$(1.1 \pm 0.1) \times 10^6$	
14	14A	<i>Nitzschia longissima</i>	108.7-113.8	$(2.1 \pm 0.4) \times 10^6$	A
	14B	var. <i>reverse</i>		$(1.4 \pm 0.1) \times 10^6$	
	14C			$(1.1 \pm 0.1) \times 10^6$	
15	15A	<i>Nitzschia</i> sp.-1	113.0-143.1	$(8.7 \pm 1.4) \times 10^6$	A
	15B			$(5.6 \pm 0.7) \times 10^6$	
	15C			$(5.0 \pm 0.4) \times 10^6$	
16	16A	<i>Nitzschia</i> sp.-2	48.4-49.0	$(2.9 \pm 0.3) \times 10^6$	A
	16B			$(2.9 \pm 0.3) \times 10^6$	
	16C			$(1.0 \pm 0.1) \times 10^6$	
17	17A	<i>Nitzschia</i> sp.-2	37.7-40.2	$(2.3 \pm 0.7) \times 10^6$	A
	17B			$(1.1 \pm 0.0) \times 10^6$	
	17C			$(9.5 \pm 0.8) \times 10^6$	
18	18A	<i>Parlibellus deloanei</i>	45.2-52.7	$(6.5 \pm 0.2) \times 10^6$	G
	18B			$(1.5 \pm 0.2) \times 10^6$	
	18C			$(1.1 \pm 0.1) \times 10^6$	
19	19A	<i>Pleurosigma</i> sp.-1	88.8-93.9	$(5.7 \pm 0.1) \times 10^6$	A
	19B			$(3.0 \pm 0.0) \times 10^6$	
	19C			$(1.7 \pm 0.5) \times 10^6$	
20	20A	<i>Synedra investiens</i>	55.2-60.2	$(5.0 \pm 0.2) \times 10^6$	C
	20B			$(2.7 \pm 0.1) \times 10^6$	
	20C			$(8.1 \pm 1.5) \times 10^6$	
21	21A	<i>Stauroneis constricta</i>	32.6-35.1	$(1.4 \pm 0.1) \times 10^6$	A
	21B			$(7.4 \pm 0.5) \times 10^6$	
	21C			$(1.7 \pm 0.2) \times 10^6$	
22	22A	<i>Trachyneis</i> sp.-1	50.2-57.7	$(2.2 \pm 0.2) \times 10^6$	A
	22B			$(1.6 \pm 0.1) \times 10^6$	
	22C			$(5.6 \pm 0.8) \times 10^6$	
				$(2.2 \pm 0.1) \times 10^6$	
				$(7.1 \pm 1.2) \times 10^6$	

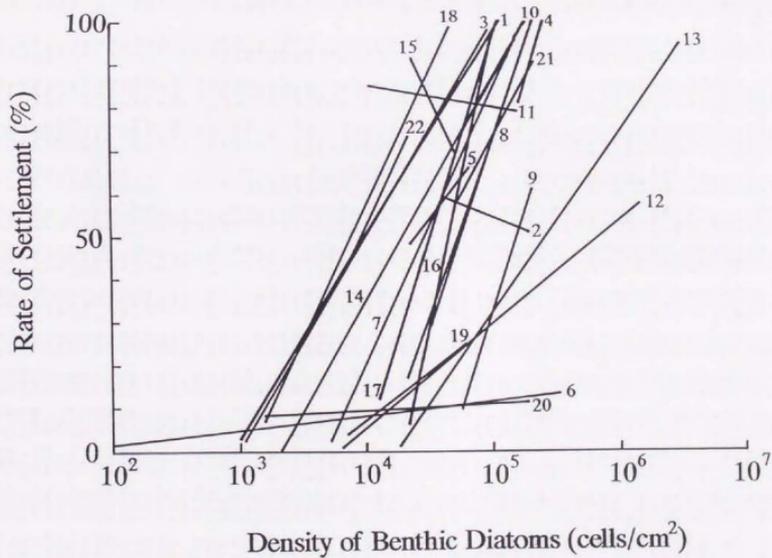


Fig. 64. Relationship between settlement rate of abalone larvae 6 hours after the beginning and benthic diatom density on the bottom surface of chamber. Strain numbers of benthic diatoms are indicated.

Table 8. Percentages (average \pm standard error) of settlement, metamorphosis, peristomal shell formation, and survival of abalone larvae on 22 benthic diatom strains

Treat. No.	Settlement (%)			Metamorphosis (%)			Formation of peristomal shell (%)			Survival (%)					
	0 h	24 h	48 h	24 h	48 h	168 h	336 h	24 h	48 h	168 h	336 h				
1A	100±0	100±0	100±0	7±7	10±8	ND ^{††}	0±0	0±0	0±0	86±7	12±10	0±0			
1B	25±7	51±6	53±9	2±2	42±9	51±9	53±5	0±0	43±9	48±2	100±0	30±5	5±3		
1C	7±5	7±2	16±5	0±0	2±2	15±6	78±6	0±0	0±0	5±3	65±5	100±0	98±2	98±2	67±10
2A	32±3	43±10	38±12	0±0	6±4	61±8	90±2	0±0	5±3	49±10	84±3	100±0	100±0	100±0	74±10
2B	77±8	54±6	78±7	3±3	8±5	54±11	91±4	0±0	5±3	41±10	89±6	100±0	99±2	97±2	82±11
2C	35±8	35±10	68±5	0±0	3±3	18±6	73±4	0±0	0±0	8±3	61±12	100±0	97±3	83±17	56±16
3A	97±2	100±0	100±0	34±7	61±5	95±2	95±2	0±0	13±6	34±16	45±14	100±0	100±0	77±10	2±2
3B	90±4	100±0	100±0	51±7	60±8	85±7	85±7	0±0	20±7	71±4	80±7	100±0	100±0	82±16	3±2
3C	3±2	10±4	60±7	0±0	0±0	9±6	35±11	0±0	0±0	9±6	32±10	100±0	100±0	96±2	18±8
4A	100±0	100±0	100±0	43±8	58±7	97±2	97±2	0±0	58±10	77±8	83±5	100±0	100±0	100±0	56±11
4B	81±5	100±0	100±0	46±6	63±4	98±2	100±0	11±3	30±3	86±6	100±0	100±0	100±0	100±0	74±6
5A	63±6	70±11	75±4	7±3	18±5	37±5	75±10	0±0	17±5	37±5	65±8	100±0	98±2	82±12	73±16
5B	54±11	48±5	43±5	5±5	8±5	21±7	85±5	0±0	8±5	19±6	50±6	100±0	100±0	100±0	96±2
5C	10±8	60±9	27±6	0±0	3±3	27±13	83±4	0±0	2±9	13±9	51±6	100±0	100±0	100±0	96±2
6A	22±3	85±10	100±0	0±0	12±6	21±5	36±11	0±0	3±2	21±5	34±11	100±0	100±0	83±15	35±21
6B	10±5	53±8	89±9	0±0	0±0	18±6	32±9	0±0	0±0	18±6	23±6	100±0	100±0	100±0	80±16
6C	4±2	46±11	33±4	0±0	0±0	10±6	19±7	0±0	0±0	8±7	18±6	100±0	100±0	98±2	33±21
6D	3±2	3±2	3±2	0±0	0±0	0±0	37±8	0±0	0±0	0±0	15±8	100±0	100±0	100±0	97±2
7A	59±4	100±0	100±0	10±5	52±7	53±12	53±12	0±0	10±0	36±8	40±10	100±0	100±0	47±12	0±0
7B	8±2	39±11	62±9	0±0	0±0	67±10	ND	0±0	0±0	18±5	27±9	100±0	100±0	97±2	0±0
7C	10±3	17±7	31±10	0±0	0±0	61±6	85±3	0±0	0±0	30±9	85±3	100±0	100±0	98±2	2±2
8A	74±7	100±0	100±0	51±2	51±9	ND	ND	0±0	0±0	22±4	—	100±0	100±0	96±2	0±0
8B	32±11	97±2	98±2	0±0	53±9	60±9	60±9	0±0	0±0	38±5	38±5	100±0	97±2	23±15	0±0
8C	19±6	96±2	87±6	0±0	0±0	51±7	ND	0±0	0±0	5±2	14±6	100±0	100±0	100±0	0±0
9A	61±9	81±5	100±0	36±7	45±14	ND	ND	0±0	11±7	11±7	—	100±0	71±16	0±0	—
9B	10±3	10±4	50±12	0±0	5±0	49±18	51±17	0±0	26±11	33±13	33±13	100±0	75±10	14±4	8±3
10A	100±0	100±0	100±0	83±6	83±6	83±6	—	0±0	3±2	34±8	—	96±2	55±10	0±0	—
10B	100±0	100±0	100±0	41±11	41±11	41±11	—	0±0	0±0	6±2	6±2	39±11	9±4	2±2	0±0
10C	27±7	86±5	100±0	3±3	48±16	50±15	50±15	0±0	0±0	12±7	12±7	97±3	97±3	5±2	3±2
11A	73±4	93±5	95±4	—	—	—	—	0±0	0±0	—	—	—	—	—	—
11B	85±3	78±4	62±4	11±6	23±8	96±2	ND	5±3	20±7	77±7	77±7	100±0	100±0	56±7	2±2
12A	64±12	74±8	90±4	42±11	83±5	90±4	90±4	0±0	2±2	84±4	84±4	100±0	95±3	86±8	32±14
12B	32±5	44±12	76±5	0±0	25±10	60±10	75±6	0±0	0±0	43±9	75±6	100±0	100±0	100±0	16±4
12C	0±0	5±2	32±2	0±0	0±0	8±3	63±6	0±0	0±0	7±2	63±6	100±0	100±0	56±7	—
13A	83±6	97±2	100±0	29±11	43±5	46±7	46±7	2±2	38±8	43±7	43±7	100±0	45±7	14±6	38±10
13B	93±4	98±2	100±0	10±4	17±6	17±6	17±6	2±2	8±5	10±4	10±4	100±0	29±9	12±6	12±0
13C	93±3	93±5	98±5	2±2	35±11	35±11	35±11	0±0	5±3	8±4	10±5	100±0	58±10	18±8	15±8
14A	0±0	6±2	5±3	0±0	0±0	29±13	93±3	0±0	0±0	14±6	77±3	100±0	100±0	100±0	100±0
14B	68±9	58±14	68±14	0±0	15±5	43±10	43±10	0±0	2±2	25±11	25±11	100±0	70±14	35±16	3±2
14C	93±5	92±5	100±0	3±2	15±7	ND	—	0±0	4±2	4±2	—	100±0	19±6	0±0	—
14C	100±0	100±0	100±0	0±0	0±0	—	—	0±0	0±0	—	—	100±0	0±0	—	—
14D	0±0	12±5	18±7	0±0	0±0	78±15	100±0	0±0	0±0	42±17	65±13	100±0	100±0	95±3	—
15A	69±3	56±10	75±5	16±6	18±5	07±7	86±5	0±0	7±5	56±8	76±7	100±0	98±2	98±2	77±8
15B	93±3	97±2	100±0	34±8	60±7	86±5	93±5	2±2	44±9	80±4	80±4	100±0	100±0	100±0	68±9
15C	80±5	22±7	100±0	12±3	38±5	78±5	93±3	5±3	32±7	67±7	90±4	100±0	100±0	98±2	90±5
16A	97±2	100±0	—	0±0	0±0	—	—	0±0	0±0	—	—	—	—	—	—
16B	7±4	34±10	76±11	0±0	0±0	53±17	53±17	0±0	0±0	23±13	28±17	100±0	67±21	53±17	20±16
17A	77±9	100±0	100±0	2±2	14±7	ND	—	0±0	0±0	—	—	100±0	30±12	0±0	—
17B	100±0	100±0	—	—	—	—	—	0±0	0±0	—	—	100±0	0±0	—	—
17C	100±0	100±0	100±0	0±0	0±0	ND	—	0±0	0±0	—	—	100±0	2±2	0±0	—
17D	13±6	8±4	25±10	0±0	0±0	5±2	ND	0±0	0±0	0±0	0±0	100±0	100±0	5±2	0±0
18A	95±2	100±0	100±0	2±2	54±9	56±7	56±7	0±0	0±0	9±5	14±5	98±2	5±9	38±5	2±2
18B	95±2	100±0	100±0	2±2	39±13	43±11	43±11	0±0	2±2	3±2	5±2	98±2	42±9	32±9	0±0
18C	7±7	25±7	90±10	0±0	0±0	7±5	75±9	0±0	0±0	0±0	25±5	100±0	100±0	100±0	82±10
19A	24±7	63±12	63±7	0±0	0±0	58±8	58±8	0±0	0±0	46±7	48±8	100±0	100±0	61±7	14±6
19B	15±2	74±10	77±9	0±0	0±0	45±13	45±13	0±0	0±0	27±13	32±12	100±0	100±0	52±15	27±15
19C	6±3	21±7	53±8	0±0	0±0	41±16	49±14	0±0	0±0	35±13	44±11	100±0	100±0	98±2	35±17
20A	15±8	99±1	100±0	3±3	15±7	22±19	26±10	0±0	5±2	29±10	29±9	100±0	100±0	96±4	96±4
20B	2±2	98±2	100±0	0±0	0±0	12±4	12±4	0±0	0±0	7±3	7±3	100±0	100±0	68±19	0±0
20C	10±4	18±5	22±3	0±0	0±0	2±2	10±4	0±0	0±0	0±0	10±4	100±0	100±0	85±13	2±2
21A	84±6	88±4	98±2	45±8	54±9	75±4	88±5	0±0	27±8	66±6	78±7	100±0	97±3	87±7	83±8
21B	90±3	82±6	82±6	8±4	18±12	18±12	18±12	0±0	13±5	13±5	17±12	100±0	98±2	96±4	96±4
21C	57±5	48±6	52±6	6±4	18±6	40±14	98±2	0±0	13±5	32±12	95±3	100±0	100±0	100±0	98±2
22A	73±7	76±7	16±4	32±9	92±5	98±2	—	0±0	21±8	88±5	97±3	100±0	100±0	97±3	61±8
22B	43±8	52±10	70±13	9±4	12±4	65±10	87±6	0±0	5±4	62±9	80±3	100±0	100±0	95±5	63±16
BL1	0±0	47±9	—	0±0	0±0	—	—	0±0	0±0	0±0	0±0	100±0	100±0	100±0	100±0
BL2	3±2	5±3	22±6	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	100±0	100±0	100±0	100±0
BL3	2±2	30±3	27±6	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	100±0	100±0	100±0	100±0
BL4	2±2	17±3	15±4	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	100±0	100±0	100±0	98±2

^{††} Not determined.

^{†††} No data.

^{††††} Blank, experiments without benthic diatoms.

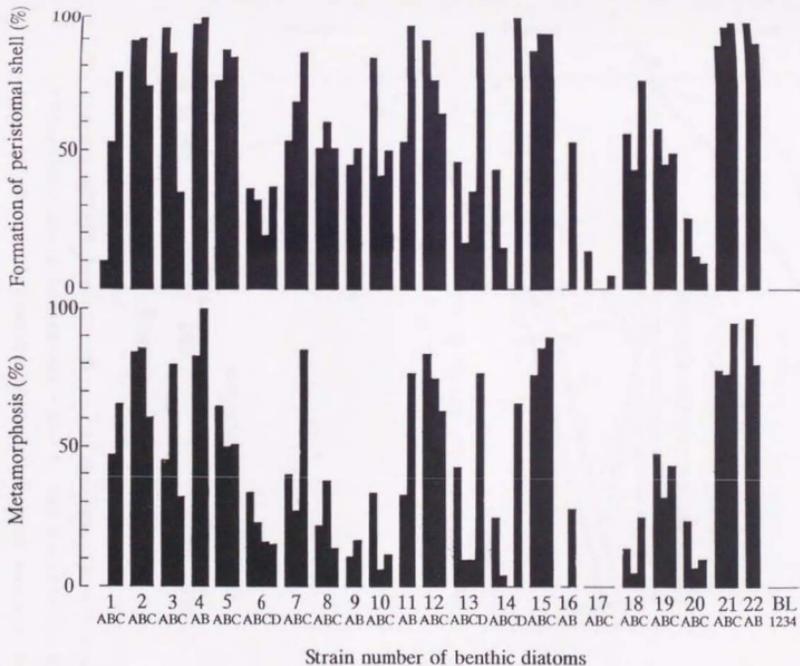


Fig. 65. Percentages of metamorphosis and peristomal shell formation of abalone larvae on 22 benthic diatom strains 336 hours after the beginning.

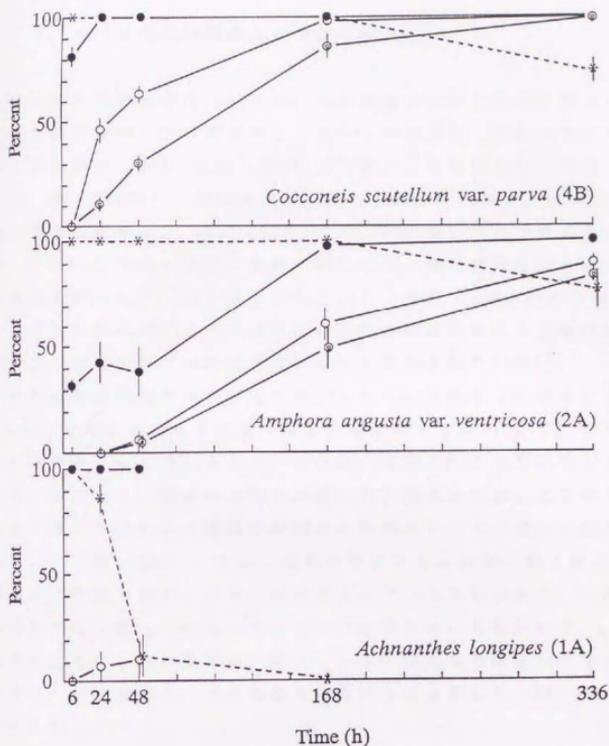


Fig. 66. Changes of settlement (—●—), metamorphosis (—○—), peristomal shell formation (—◎—), and survival (…*…) rate of abalone larvae on three strains of benthic diatom (*Cocconeis scutellum* var. *parva* (4B, 1.8×10^5 cells/cm²), *Amphora angusta* var. *ventricosa* (2A, 1.4×10^5 cells/cm²), *Achnanthes longipes* (1A, 2.8×10^4 cells/cm²)). Bars indicate standard errors of the mean (n=6).

4. 2 エゾアワビ初期稚貝の食性と成長

エゾアワビの食性については、大型海藻を食べる成貝や殻長2、3 cm以上の稚貝については比較的よく調べられており、天然海底における食性（殖田・岡田 1939、富田・田沢 1971等）、摂餌選択性（酒井 1962、富田 1972、浮 1987等）、摂餌量（浮 1987、山崎 1991等）、および海藻各種の餌料価値（菊地ほか 1967、Uki *et al.* 1986等）などが明らかにされている。それより小さい稚貝の食性に関しては、消化管内容物の分析から付着珪藻を主食としていると考えられている（猪野 1952、富田・田沢 1971等）が、付着珪藻に対する摂餌選択性の有無や珪藻の種による餌料価値の相違、摂餌量など具体的な摂餌生態は殆ど明らかにされていない。

種苗生産行程で採苗板として用いられている基盤上に優占する珪藻は、*Cocconeis*属などの成貝の食べ残した種である（関 1978）。これらの珪藻が初期餌料として用いられているのは、浮遊幼生の着底基質として優れているためであり、稚貝の食性や珪藻の餌料価値を考慮したものではない。着底に適したこれらの珪藻が変態後の餌料としては不適な可能性も示唆されている（関 1993）。また、稚貝の密度にもよるが、採苗板上の付着珪藻の組成は時間の経過とともに移り変わっていくものであり（3.2.4）、実際に稚貝が何を食べて成長しているのかは明らかにされていない。さらに、採苗板上で得られる餌料は、条件によってはかなり限られたものとなっていることが予想され、天然海底での餌料とは必ずしも一致しないものと考えられる。

本研究では、エゾアワビ稚貝の生き残りや成長における付着珪藻の役割を明らかにすることを目的として、初期稚貝の成長に及ぼす餌料珪藻の種毎の影響を実験的に調べ、成長にともなう稚貝の食性の変化について論議した。

【方法】

(1) 変態直後の稚貝に関する実験

変態直後からの摂餌と成長を観察するため、餌料として用いた珪藻はい

いずれも浮遊幼生がよく着底、変態する平面的な群落を形成する4種、*Cocconeis scutellum* var. *parva* (付着形態は匍匐固着型 (B型))、*Cylindrotheca closterium* (匍匐滑走型 (A型))、*Navicula ramosissima* (匍匐滑走型)、*Stauroneis constricta* (匍匐滑走型) である (Table 9)。これらは、東北区水産研究所のアワビ飼育水槽内から分離し、Jørgensen改変培地中で継代培養していたものである。24穴平底マルチプレートに上記の培養液を入れ、底面に4種の珪藻をそれぞれ接種して増殖させた。実験開始時には、底面にできるだけ高密度に生細胞が繁茂している状態となるように調整した (Table 9)。

エゾアワビ幼生は、岩手県南部栽培漁業センターで1991年5月7日に採卵、受精したものである。20℃で3日間流水飼育を行った後、被面子幼生の状態で東北区水産研究所に輸送した。輸送の条件は4.1の実験を行った時と同様である。実験開始時の幼生は健全な状態であった。

実験は、被面子幼生が着底・変態の可能な状態 (関・菅野 1981a) となった受精後5日目 (1488℃・hour期) に開始した。マルチプレート内の培養液を20℃の滅菌濾過海水と交換し、各穴に3個体の幼生を入れ、水温20℃、照度2200lux、明暗周期12hL-12hDの条件下で飼育した。1種の珪藻について6穴、合計18個体のアワビ幼生について観察を開始した。最初は毎日各個体の着底、変態状況を確認し、変態した個体について1~7日おきに (成長にしたがって観察間隔を延長した) 観察を行い、殻長を測定した。観察は、テレビカメラとモニター、ビデオデッキを接続した倒立顕微鏡を用いて行い、動き回る稚貝をビデオテープに録画することにより、摂餌行動を詳しく観察し、殻長を測定した。なお、観察時には飼育海水を交換し、排泄物を回収した。

(2) 殻長1~1.5mmの稚貝に関する実験

餌料として用いた珪藻は、東北区水産研究所のアワビ飼育水槽内から分離し、Jørgensen改変培地中で継代培養していたいずれも単種の11種である (Table 10)。比較のため、緑藻 *Ulvelia lens* も餌料として与え、稚貝の摂餌と成長を観察した。*Ulvelia lens* は、付着珪藻とともにアワビ浮遊幼

生がよく着底する藻類であり、種苗生産行程で初期餌料として用いられている（高橋 1986）。Table 10に示したように、珪藻の細胞長は種により様々であるが、長いものでも幅と厚みは小さく、いずれも稚貝が細胞を丸ごと摂食可能な大きさである。6穴平底マルチプレート（底面積 9.4 cm^2 、内容積 16.8 ml 、Corning Glass Works）に上記の培養液を入れ、底面に各種珪藻の細胞および緑藻の胞子をそれぞれ接種して増殖させた。実験開始時には、底面にできるだけ高密度に生細胞が繁茂している状態となるように調整した（Table 10）。

エゾアワビ稚貝は、岩手県南部栽培漁業センターで1991年6月28日、10月7日、および1992年5月11日に採卵、受精したものである。同センターで採苗板上に自然繁茂する付着珪藻を主な餌料として2～3週間飼育し、殻長 $1\sim 1.5\text{ mm}$ ほどに成長した稚貝を東北区水産研究所に採苗板ごと輸送した。

実験は3回に分けて行った。各実験に用いた餌料珪藻の種類はTable 10に示したとおりである。マルチプレート内の培養液を 20°C の滅菌濾過海水と交換し、各穴に2個体の稚貝を入れ、水温 20°C 、照度 3000 lux 、明暗周期 $12\text{hL}-12\text{hD}$ の条件下で飼育を開始した。1種の珪藻について6穴、合計12個体の稚貝を飼育した。3回の実験でやや異なるが、飼育日数は $16\sim 20$ 日間である。この間3～4日おきに観察を行い、殻長を測定した。観察、測定方法は（1）の実験と同様である。観察時には、飼育海水を新しい滅菌濾過海水と交換し、排泄物を回収した。また、プレート内の餌料珪藻が少なくなった場合には、珪藻が食べ尽くされないうちに稚貝を珪藻が充分繁茂した新しいプレートに移して飼育を継続した。

餌料とした珪藻の種による稚貝の成長速度の差が、摂餌後の珪藻細胞の分解、消化率の違いによって生じる可能性が考えられたため、6種の珪藻を餌料とした稚貝（殻長 $1.5\sim 2\text{ mm}$ ）の糞を採集し、糞中の珪藻細胞の分解率を調べた。糞の採集は、同じ珪藻を数日間十分に摂餌した稚貝を濾過海水でよく洗った後、珪藻の生えていない濾過海水の入ったプレートに移し、稚貝が糞を排泄したらすぐにピペットで吸い取るという方法で行った。

【結果】

(1) 変態直後の稚貝に関する実験

餌料として用いた4種の珪藻は、4.1の結果からいずれもアワビ浮遊幼生が比較的良好に着底すると考えられた種であるが、幼生の着底・変態率には珪藻によってかなり差がみられた。正常に変態して周口殻を形成した個体についてのみ摂餌行動と成長を観察したため、観察個体数は餌料とした4種の珪藻によって異なり、*C. scutellum* var. *parva*、*C. closterium*、*N. ramosissima*、*S. constricta*を餌料とした実験区でそれぞれ合計14、17、6、6個体である。

稚貝はどの餌料を与えた場合にも、変態後24時間以内には既に活発な摂餌行動（歯舌を基質に接して表面をかき取る運動；関・菅野 1981a）を行っていた。しかしながら、珪藻細胞自体は摂取しておらず、珪藻の分泌粘液をなめ取っているようであった。殻長 $350\mu\text{m}$ 前後より珪藻細胞自体も摂取し始めたが、*C. scutellum* var. *parva*を餌料とした場合には、珪藻細胞を摂取する効率は悪く、殻長 $500\mu\text{m}$ ほどになっても珪藻細胞の表面をなめただけの場合が多くみられた。

稚貝の殻長の変化を餌料とした珪藻の種別にFig. 67に示した。殻長の増加、すなわち成長には個体差もかなり見られるが、同じ餌料を与えた場合にはほぼ同様の傾向が認められる。匍匐滑走型の付着形態を持つ3種*C. closterium*、*N. ramosissima*、*S. constricta*を餌料とした場合には、変態後20日程度まで稚貝はほぼ一定の速度で成長した。成長速度は、速い個体でそれぞれ約 $50\mu\text{m/day}$ 、 $30\mu\text{m/day}$ 、 $40\mu\text{m/day}$ であった。*C. closterium*を与えた場合には、20日ほどたった頃から成長速度の低下がみられたが、この時には多くのプレート内の珪藻が殆ど食べ尽くされており、餌料不足に陥ったものと考えられる。また、*N. ramosissima*を餌料とした場合にも殻長 $800\mu\text{m}$ ほどになると成長が低下したが、この場合には珪藻が食べ尽くされることはなく、餌料不足であったとは考えられない。匍匐固着型の付着形態を持つ*C. scutellum* var. *parva*を餌料とした場合には、変態後数日間には比較的速く成長した（ $40\sim 60\mu\text{m/day}$ ）が、その後成長速度が大きく低下する（ $5\sim 20\mu\text{m/day}$ ）傾向が認められた。

(2) 殻長 1 ~ 1.5 mm の稚貝に関する実験

11種の珪藻のうち、*Cocconeis sublittoralis*を与えた場合には、稚貝の死亡率がきわめて高く、正常な摂餌を行う個体は少なかったが、他の種を与えた場合には、餌料の種類に係わらず稚貝は活発に摂餌を行い、珪藻細胞を消化管内に取り込んでいた。緑藻 *Ulveella lens* を与えた場合にも稚貝は活発な摂餌行動を行っていたが、プレートの底面から緑藻のはぎ取られた部分は少なく、藻類細胞自体はあまり摂取されていないと判断された。

稚貝の殻長の変化を与えた餌料別に Fig. 68 に示した。図に示したのは、それぞれの餌料区で観察した 12 個体のうち成長の速かった 6 個体の結果である。但し、実験終了時の生残率が 50% 以下であった *C. sublittoralis* と *Navicula britannica* を与えた場合の結果は示していない。10種の餌料のうち、*Achnanthes brevipes* var. *intermedia*、*Achnanthes longipes*、*Cocconeis scutellum* var. *parva*、*Cylindrotheca closterium* の 4 種を与えた場合、他の種を与えた場合に比べて稚貝の成長は明らかに遅いことがわかる。平均の日間成長速度で比較しても、上記の 4 種を与えた場合には $50 \mu \text{m/day}$ を上回っていたのに対し、他の種を餌料とした場合には $40 \mu \text{m/day}$ 以下であった (Table 11)。

稚貝が排泄した糞を観察した結果、成長の遅い稚貝の糞中には生きた珪藻細胞が多く含まれていることがわかった。Table 12 には、6種の珪藻を餌料とした場合について、稚貝が摂餌する前の生細胞率と排泄した糞中の生細胞率、およびそれらから求めた摂餌してから排泄するまでの珪藻細胞殻の分解率を示した。稚貝の成長が速かった 4種の珪藻の細胞殻分解率はいずれも 60% 以上と高かったのに対して、稚貝の成長が遅かった 2種の珪藻の細胞殻分解率は 20% 以下と低くなっていた。後者では摂餌された珪藻の多くが生きたまま排泄されていたことになる。したがって、これらの珪藻を餌料とした場合には、稚貝は珪藻の細胞質を効率よく栄養源として利用することはできず、そのため成長が遅いものと考えられる。稚貝の成長が遅かった珪藻で摂餌による細胞殻分解率を調べたのは 2種だけであるが、他の種を与えた場合にも稚貝の糞中には生きた珪藻細胞が多く観察された。各種珪藻を稚貝が摂餌する様子を詳しく観察したところ、稚貝の成長が遅

かった4種の珪藻のうち、細胞が小さく殻が薄いため観察が難しかった*C. closterium*を除く3種を摂餌する時には、稚貝は歯舌を珪藻細胞に何度も磨り付けてようやくはぎ取っており、その際殆どの珪藻の細胞殻が壊れることがわかった。それに対して、稚貝の成長が遅かった珪藻を摂餌する際には、稚貝は簡単に珪藻細胞をなめ取っており、多くの珪藻の細胞殻が破壊されずに取り込まれるところが観察された。

【考察】

関・菅野(1981a)は、エゾアワビ稚貝の着底・変態時の形態変化と摂餌行動を観察し、珪藻が摂餌されたのは、稚貝の殻長が $350\mu\text{m}$ ほどとなり口孔の直径が $30\mu\text{m}$ 程度となってからであったことを報告している。本研究でも、珪藻細胞自体の摂取が観察されたのは同様に稚貝が殻長 $350\mu\text{m}$ 前後に成長してからであった。それ以前の具体的な餌料についてはこれまで全く知見がないが、今回の観察では、変態後24時間以内には稚貝はすでに活発な摂餌行動を行っていた。エゾアワビ幼生の卵黄タンパクは変態時に殆ど失われる(浅野・河村 1992)ため、稚貝が成長するためには変態直後から摂餌する必要がある。変態直後は珪藻の表面をなめるような行動が観察されたことから、珪藻の分泌する粘液を主餌料としていたものと考えられる。また、餌料とした珪藻はいずれも無菌株ではないため、混入していた細菌も餌料となっていた可能性がある。これまでに調べられた殆どの珪藻の分泌粘液は酸性多糖類を主成分としており、タンパク質を含んでいない(Daniel *et al.* 1987)。すなわち、珪藻の分泌粘液だけを摂取していたのでは成長に不可欠な窒素を得ることができない。この点からも、細菌が補助的な餌料となっている可能性が高いものと考えられる。オーストラリア産のアワビ*Haliotis ruber*では、殻長 $600\mu\text{m}$ ほどの稚貝が無節サンゴモ上に付着する細菌を摂取していることが観察されている(Garland *et al.* 1985)。

付着形態が匍匐滑走型の珪藻3種(*C. closterium*、*N. ramosissima*、*S. constricta*)を餌料とした場合、アワビ稚貝は変態後20日間程度まではほぼ一定の速度で成長したのに対して、基盤に強固に付着する匍匐固着型の*C.*

scutellum var. *parva*を与えた場合には、変態後数日間の成長は速いが、その後成長速度が大きく低下する傾向が認められた。また、前者の匍匐滑走型3種を与えた場合には、殻長が350 μ m程度になると珪藻細胞を摂取していたが、後者の匍匐固着型の種を与えた場合には、殻長500 μ mほどに成長した稚貝でも珪藻細胞を殆ど摂取できないことがわかった。この結果だけを見ると、*C. scutellum* var. *parva*を餌料とした稚貝の成長が遅い原因は、稚貝が珪藻細胞自体を摂取できないことにあると推測することができる。しかしながら、実験(2)の結果を見ると殻長1.5~2mmの稚貝は摂餌した*N. ramosissima*の細胞を消化管内で分解することができず、殆どの珪藻細胞は生きてそのまま排泄されていた(Table 12)。実験(1)では、稚貝の排泄量が少ないため糞の採集が難しく、糞中の珪藻生細胞率を測定することはできなかったが、*N. ramosissima*、*S. constricta*を与えた場合には糞中に生きた珪藻細胞が多く見られた。一方、*C. closterium*を与えた場合には、糞中に生きた細胞は観察されず、また、実験後半には餌料不足になったことから、殆どの細胞を分解して細胞質を摂取していたものと考えられる。これは、この種の細胞殻が非常に薄く、稚貝が歯舌で嚙り取って摂餌する際に壊れやすいためと推察される。*C. closterium*を餌料とした場合の成長が最も良かったが、*N. ramosissima*、*S. constricta*を与えた場合にも比較的良く成長していたことは、このサイズのエゾアワビ稚貝が珪藻の分泌する粘液を主な餌料としており、珪藻の細胞質をあまり摂取できなくても成長できることを示唆している。*C. scutellum* var. *parva*を餌料とした場合に稚貝の成長が遅いのは、稚貝が珪藻細胞自体を摂取できないため細胞質を栄養源として利用できないことに加え、この珪藻の粘液分泌量が少ないことによるものと推察されるが、これまでに珪藻の粘液分泌量が測定されたことはなく、現時点では明確な原因を断定することはできない。

殻長1~1.5mmのアワビ稚貝に餌料として与えた場合に稚貝の成長速度が速かった4種の珪藻のうちの3種、*A. brevipes* var. *intermedia*、*A. longipes*、*C. scutellum* var. *parva*の付着形態はそれぞれ付着柄単体型、付着柄単体型、匍匐固着型であり、いずれも基盤に強固に付着し群体を形

成しないため、巻貝類を含む植食動物に摂食されにくいと考えられる珪藻である(1.2.2、3.2.4)。これらを摂餌する様子を観察したところ、稚貝は歯舌を何度も珪藻細胞に擦りつけて珪藻を基盤から剥離しており、その時多くの珪藻の細胞殻が壊れることが明らかとなった。その結果として珪藻の細胞質を吸収することができるため、良好に成長するものと考えられる。それに対して、簡単になめ取ることのできる付着力の弱い種を摂餌した場合には、珪藻の細胞殻が破壊されることなく取り込まれ、消化管内では細胞殻を分解することができないために多くの珪藻は生きたまま排泄された。このような種を摂餌した場合には、稚貝は細胞質を栄養源として利用できないため成長速度が遅かったものと考えられる。変態後しばらくの間は、珪藻の細胞質をそれほど摂取しなくとも珪藻が細胞外に分泌する粘液物質を主な餌料として良好に成長できたが、このサイズになると正常な成長には細胞質の摂取が不可欠と考えられた。*C. closterium*も匍匐滑走型の種であり簡単になめ取られる珪藻である(1.2.2)が、上述したように、この種は細胞殻が薄いために稚貝に摂餌される際に壊れやすいものと考えられ、糞中には生細胞が全く見られなかった(Table 12)。稚貝はこの珪藻の細胞質を利用できるため良好に成長できたものと考えられる。なお、稚貝が速く成長した4種の珪藻を餌料とした場合の成長速度(Table 11)は、種苗生産で最も順調に成長した場合の速度(約60 μ m/day; Kikuchi 1965)に近いものであった。

殻長1 mm以上のアワビ稚貝にとっては好適な餌料である*C. scutellum* var. *parva*を変態直後の稚貝は殆ど摂餌することができなかった。いろいろな大きさのエゾアワビ稚貝にこの珪藻を餌料として与え、稚貝が排泄した糞中の珪藻細胞数を測定した結果では、糞中にある程度まとまった数の細胞が認められるのは、殻長800 μ m程度以上の稚貝についてである(岡村1993)。これより小さい稚貝は*Cocconeis*属など付着力の強い珪藻をはぎ取って摂餌できないのであろう。アワビの生息する岩礁海底では、通常*Cocconeis*属のような巻貝類に食われにくい珪藻が優占しており(2.1.2、2.1.3)、*C. closterium*のように摂餌しやすくしかも細胞殻が壊れやすい珪藻を多量に摂餌することは困難と考えられる。天然海底におけるエゾア

ワビ初期稚貝の成長速度が測定されたことはなく、この時期の天然のアワビ稚貝が実際に何を食べて成長しているのかも全く不明であるが、天然のアワビが发育段階に応じて最も成長に適した餌料を得ながら生育していると仮定すれば、アワビ稚貝は、変態後しばらくは珪藻などの分泌粘液を主な餌料として成長し、殻長1mm前後になって付着力の強い珪藻を摂餌できるようになると、それらの細胞殻を壊しながらめ取って餌料とするようになるものと推察される。

本研究で摂餌と成長を観察したのは、呼水孔列形成期（殻長約3mm）以前の稚貝であるが、アワビ稚貝の成長速度は呼水孔列の形成後には形成前の2倍以上に急増することが知られており（Kikuchi 1965, 柳橋ほか 1986）、呼水孔列の完成とともに代謝活動が活発化する可能性が指摘されている（浮 1990）。菊地（1963）によれば、エゾアワビ稚貝は殻長4mmほどになると海藻類を摂取し始める。天然海底から採集された殻長5mmのエゾアワビ稚貝の消化管内からも、珪藻に混じって緑藻や紅藻などの海藻が得られている（富田・田沢 1971）。呼水孔列の形成後には、稚貝の食性が変化し、主餌料がそれまでの珪藻から海藻に移行していく可能性がある。しかしながら、呼水孔列形成後の稚貝が珪藻を摂餌しなくなるのではなく、殻長3.5cm以上の個体でも珪藻を餌料として与えれば良く摂餌し、ワカメ等の海藻を与えた場合とほぼ同程度に成長することが報告されている（酒井 1962）。また、浮・菊地（1979）は、殻長8~10mmのエゾアワビ稚貝に付着珪藻4種を与えて成長を観察し、いずれの珪藻を与えた場合にも1日に殻長で200 μ m前後も成長したことを報告している。餌料とした珪藻は、*Navicula*属2種と*Nitzschia*属2種のいずれも匍匐滑走型の摂餌しやすい種であり、本研究の結果から呼水孔列形成以前の稚貝にとっては好適な餌料ではないと考えられるものである。成長にともなって摂餌方法が変化し、呼水孔列形成以前には丸飲みをしていた珪藻を細胞殻を壊しながら摂餌できるようになるのかも知れない。あるいは、消化管内で細胞殻を分解できるような機構が発達する可能性も考えられる。いずれにせよ、成長にともなって食性が変化していくことは確かであろう。種苗生産工程で使用する採苗板には、付着珪藻が自然繁茂した板に殻長1~3cmほど

のアワビ稚貝を付け、稚貝に珪藻を摂餌させたものがよく用いられる（関 1978等）が、この場合、板上では稚貝に食い残された *Cocconeis* 属の珪藻が優占している（関 1978）。いろいろな種類の珪藻が付着する板上では、*Cocconeis* 属の珪藻は殻長約 1 cm のエゾアワビ稚貝に摂餌されにくいことが実験的にも明らかにされている（Suzuki *et al.* 1987）。少なくとも、殻長 1 cm 以上のエゾアワビ稚貝が、摂餌しにくい *Cocconeis* 属などの珪藻を積極的に食べることはないものと考えられる。

Table 9. Cell length, width, initial density, and type of growth form of benthic diatom strains used in experiments for newly settled juvenile abalones.

Species	Cell length (μm , AVG \pm SEM)	Cell width (μm , AVG \pm SEM)	Initial density (cells/cm ² , AVG \pm SEM)	Type
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>parva</i>	19.2 \pm 0.4	12.9 \pm 0.4	(2.0 \pm 0.7) \times 10 ⁶	B
<i>Cylindrotheca closterium</i>	60.5 \pm 2.5	4.5 \pm 0.3	(2.1 \pm 0.1) \times 10 ⁶	A
<i>Navicula ramosissima</i>	13.3 \pm 0.3	4.5 \pm 0.2	(1.6 \pm 0.2) \times 10 ⁶	A
<i>Stauroneis constricta</i>	24.6 \pm 0.4	4.4 \pm 0.1	(1.3 \pm 0.2) \times 10 ⁶	A

Table 10. Cell length, width, initial density, and type of growth form of benthic diatom strains used in experiments for older juveniles (1-1.5mm in shell length).

Species	Cell length (μ m, AVG \pm SEM)	Cell width	Initial density (cells/cm ² , AVG \pm SEM)	Type
<i>Achnanthes brevipes</i> var. <i>intermedia</i>	28.8 \pm 0.6	10.7 \pm 0.4	(2.7 \pm 0.3) $\times 10^4$	E
<i>Achnanthes longipes</i>	61.5 \pm 1.4	29.0 \pm 2.0	(5.1 \pm 0.6) $\times 10^3$	E
<i>Amphora angusta</i> var. <i>ventricosa</i>	38.8 \pm 0.6	14.6 \pm 0.4	(6.1 \pm 0.4) $\times 10^4$	A
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>parva</i>	19.5 \pm 0.3	13.1 \pm 0.5	(5.1 \pm 0.5) $\times 10^5$	B
<i>Cocconeis sublittoralis</i>	39.2 \pm 0.6	22.5 \pm 0.3	(2.5 \pm 0.2) $\times 10^4$	B
<i>Cylindrotheca closterium</i>	70.5 \pm 1.7	5.2 \pm 0.3	(5.9 \pm 0.4) $\times 10^4$	A
<i>Navicula britannica</i>	54.4 \pm 0.5	9.0 \pm 0.2	(1.2 \pm 0.1) $\times 10^5$	A
<i>Navicula ramosissima</i>	12.8 \pm 0.3	4.3 \pm 0.1	(8.8 \pm 0.6) $\times 10^5$	A
<i>Nitzschia</i> sp.-1	46.1 \pm 0.6	6.0 \pm 0.2	(1.9 \pm 0.2) $\times 10^5$	A
<i>Pleurosigma</i> sp.-1	138.1 \pm 2.0	22.6 \pm 0.6	(1.1 \pm 0.1) $\times 10^4$	A
<i>Synedra investiens</i>	53.3 \pm 0.6	10.1 \pm 0.4	(5.8 \pm 0.6) $\times 10^4$	C

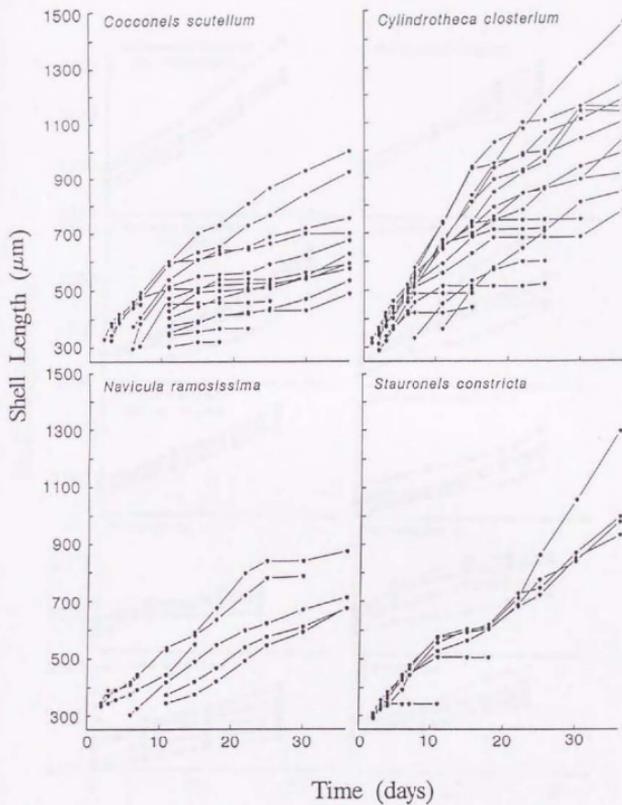


Fig. 67. Growth of juvenile abalones provided with 4 different species of benthic diatom as food.

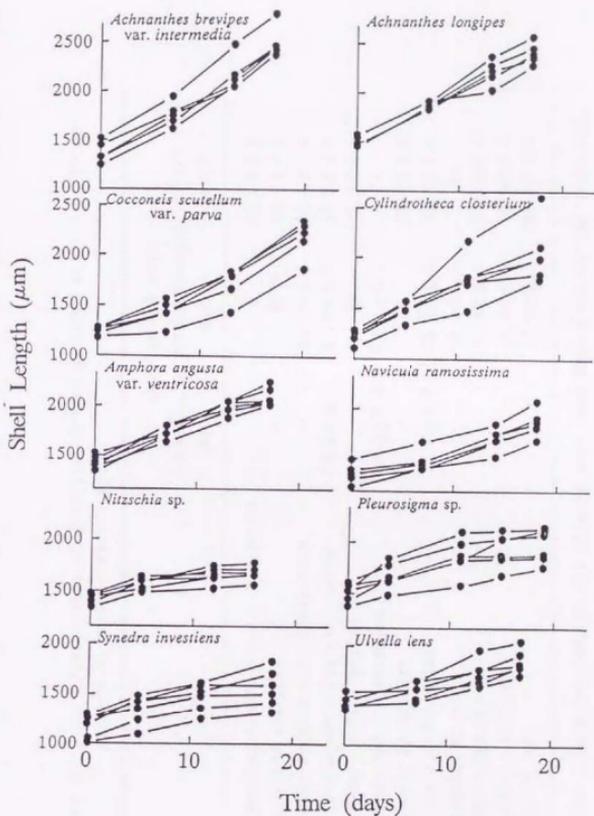


Fig. 68. Growth of juvenile abalones provided with 10 different species of benthic microalgae as food.

Table 11. Daily growth rates of juvenile abalone provided with 12 different species of benthic microalgae

	Daily growth rate		
	($\mu\text{m}/\text{day}$, average \pm standard error)		
	exp. 1	exp. 2	exp. 3
<i>Achnanthes brevipes</i> var. <i>intermedia</i>	—	—	69.6 \pm 2.5
<i>Achnanthes longipes</i>	—	ND ^{*1}	52.9 \pm 2.8
<i>Amphora angusta</i> var. <i>ventricosa</i>	—	33.7 \pm 1.2	38.4 \pm 1.6
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>parva</i>	53.0 \pm 2.7	51.3 \pm 1.7	43.0 \pm 2.6
<i>Cocconeis sublittoralis</i>	—	ND	(25.1 \pm 3.4) ^{*2}
<i>Cylindrotheca closterium</i>	48.9 \pm 0.9	55.7 \pm 3.5	—
<i>Navicula britannica</i>	—	—	(7.0 \pm 2.5)
<i>Navicula ramosissima</i>	1.4 \pm 0.7	23.3 \pm 1.3	29.2 \pm 1.1
<i>Nitzschia</i> sp.-1	—	18.0 \pm 1.1	ND
<i>Pleurosigma</i> sp.-1	—	30.3 \pm 3.6	(5.2 \pm 3.1)
<i>Synedra investiens</i>	—	25.7 \pm 1.9	19.3 \pm 2.2
<i>Ulvella lens</i>	—	17.5 \pm 2.7	26.1 \pm 2.4

*¹ Not determined because all abalones were dead before end of the experiment.

*² Survival rate of juveniles was under 50%.

Table 12. Percentages of destroyed diatom cells in the alimentary canals of juvenile abalones

	Living cells (%, average \pm standard error)		Destroyed cells(c)**
	Before ingestion(a)**	In the feces(b)**	(%)
	<i>Achnanthes brevipes</i> var. <i>intermedia</i>	97.0 \pm 1.6	34.6 \pm 3.6
<i>Achnanthes longipes</i>	69.5 \pm 1.7	19.8 \pm 4.9	71.5
<i>Cocconeis scutellum</i> var. <i>parva</i>	74.6 \pm 5.6	11.7 \pm 0.8	84.3
<i>Cylindrotheca closterium</i>	100 \pm 0	0 \pm 0	100.0
<i>Amphora angusta</i> var. <i>ventricosa</i>	70.9 \pm 3.9	65.1 \pm 2.1	8.2
<i>Navicula ramosissima</i>	72.8 \pm 2.4	60.8 \pm 4.4	16.5

** c=(1-b/a)*100

4. 3 論議 - 付着珪藻群落とアワビ幼生との係わり

本研究の結果から推察されるエゾアワビ浮遊幼生の着底基質と着底、変態した稚貝の成長にともなう餌料の変化をFig. 69に模式的に示した。

エゾアワビ浮遊幼生が好んで着底する付着珪藻は平面的な群落を形成する種であり、特に *Cocconeis* 属など匍匐固着型の種の高密度な群落には安定して良く着底することが明らかとなった。匍匐固着型の種は付着珪藻群落の遷移の極相を形成するものであり、また、植食動物の摂餌圧がある程度高い場合や光条件の悪い場合には遷移の始相から優占種となる(第3章)。宮城県泊浜沿岸や岩手県吉浜湾の岩礁海底では、植食性巻貝類の摂餌圧が高いため匍匐固着型の珪藻が優占種となっている場合が多かった(2.1.2、2.1.3)が、巻貝類の密度が高すぎる場合には優占はしていても低密度であり、アワビ浮遊幼生の着底には適さない状態であった。泊浜沿岸では、小型の植食性巻貝類が周年 $10\sim 20\text{g}/\text{m}^2$ の密度で生息していた水深約8mの岩盤上で *Cocconeis* 属の珪藻がほぼ周年にわたり優占しており、しかも比較的高密度であった(2.1.2、Fig. 17)。植食性巻貝類の密度変動が激しかった泊浜沿岸の他の場所では、巻貝の生息密度が低い場合には匍匐固着型以外の付着形態の珪藻が優占し、巻貝が $20\text{g}/\text{m}^2$ 以上生息していた時には *Cocconeis* 属の珪藻が優占種ではあったが、その密度は低かった(2.1.2、Fig. 17)。吉浜湾の調査定点では、周年 $20\text{g}/\text{m}^2$ 以上の植食性巻貝類が生息しており(2.1.3、Fig. 22)、匍匐固着型の珪藻が優占したが、高密度な群落が形成されていたことは殆どなかった(2.1.3、Fig. 23)。これらの結果は、海底に約1ヶ月間固定した基盤上でのものであり、必ずしも極相群落とはなっていないかも知れないが、海底岩盤上の広い範囲で付着珪藻群落がアワビ浮遊幼生の着底に適した状態となる一つの条件は、適度に高い摂餌圧が加わっていることが示唆された。光条件が悪い場合にも匍匐固着型の種が優占する群落が形成される(第3章)が、この場合には摂餌圧がかなり低い場合にしか高密度な群落にならないものと考えられ、海底の岩盤上でアワビ浮遊幼生の着底に適した付着珪藻群落が広範囲に形成される可能性は少ないであろう。時化などにより海底がかき回され

た後にも、付着力の弱い珪藻や立体的群落を形成する珪藻がはぎ取られ、その後の光条件が良い場合には、アワビ浮遊幼生の着底に適した匍匐固着型の珪藻が優占する高密度な群落が形成されることが予想される。アワビの産卵は台風規模の大規模な海況変動に同期して行われる場合の多いことが最近明らかになってきている（佐々木 1988、浅野ほか 1990、西洞ほか 1991）が、上記の予想が正しいとすれば、このような場合に産卵されたアワビ幼生が着底可能となる約1週間後には、岩礁海底の広い範囲で幼生の着底に適した付着珪藻群落が形成されている可能性が高い。アワビの産卵が時化に同期して行われることは、この点からみればきわめて合理的な産卵生態と言える。

変態直後から殻長1mm程度までのアワビ稚貝の主食は粘液物質であろうと考えられた。本研究では、付着珪藻の分泌する粘液が好餌料であることを確認したが、他の海藻などが分泌する粘液も餌料になり得るものと考えられる。付着珪藻以外にアワビ浮遊幼生が高率に着底する基質として、無節サンゴモ（Morse et al. 1979等）、緑藻 *Ulveilla lens*（高橋 1986）、アワビの足跡粘液（関・菅野 1981b）などが知られているが、いずれも稚貝の餌料となる粘液物質を供給するものと考えられる。珪藻が殆ど付着していない無節サンゴモ上に着底したエゾアワビ幼生が、変態後しばらくの間は良好に成長したことが観察されている（浅野ほか 1993）。アワビ浮遊幼生の着底に適した上記の基質の表面性状はどれもよく似ており、凹凸の少ないなめらかな安定した表面である。変態直後の餌料となる粘液物質は岩礁海底にはかなり普遍的に存在しているものと考えられるため、浮遊幼生が着底基質を選択するのは初期餌料を選択しているのではなく、基質表面の物理的性状を選択している可能性も考えられる。変態後の稚貝の大きな減耗要因の一つに波浪による剥離が知られている（佐々木 1988）。アワビ幼生は、波浪で剥されないように密着しやすい基質を選択する必要があるものと考えられる。

本研究の結果から、殻長1mm程度から呼水孔列形成期までのエゾアワビ稚貝は、基質に強固に付着する珪藻を主餌料としているものと推察された。このような珪藻はアワビ成貝を含む多くの植食動物に摂食されにくいと

考えられるものであり(1.2、3.2.4等)、特に極相群落を形成する(第3章)匍匐固着型の付着形態を持つ種は岩礁域海底で優占している場合が多い(2.1.2、2.1.3)。また、上述したように、エゾアワビ浮遊幼生は匍匐固着型の付着形態を持つ珪藻群落に好んで着底する。そのような付着珪藻群落に着底した場合には、殻長1mmほどに成長した後呼水孔列形成期までの餌料は保証されているといえる。匍匐固着型の付着珪藻そのものは必ずしも着底直後の稚貝の好適な餌料ではないことが推測されたが、匍匐固着型の付着珪藻が広範囲に優占する海底には植食性巻貝類などが比較的多く生息していることが予想され(第2章、第3章)、巻貝類の足跡粘液が殻長1mmまで成長するための餌料となる可能性がある。天然海底でこれまでに着底直後のアワビ稚貝が多く発見されているのは、無節サンゴモの優占する岩礁海底である(Shepherd 1973, Saito 1981, Shepherd and Turner 1985)が、無節サンゴモ優占海域には植食動物が高密度に分布する場合の多いことが知られており(菅野 1976, 菊地 1978等)、匍匐固着型の付着珪藻が優占する環境でもある。無節サンゴモが優占する海底の無節サンゴモ上や匍匐固着型の付着珪藻上に着底したアワビ幼生は、始めは無節サンゴモの分泌する粘液や巻貝の足跡粘液などを食べて成長し、殻長1mm程になると匍匐固着型の付着珪藻をはぎ取って食べられるようになるものと推察される。

アワビの成貝や殻長1cm以上の稚貝は、立体的な群落を形成する珪藻や付着力の弱い珪藻を選択的に摂餌し、匍匐固着型の珪藻はあまり摂餌しないことが知られている(関 1978, 庵谷・鈴木 1987, Suzuki *et al.* 1987)。本研究で明らかにしたエゾザンショウの場合(3.2.4)と同様、アワビ成貝によるある程度高い摂餌圧が加わった場合にも、付着珪藻群落の遷移過程に変化が生じ、始相から極相まで匍匐固着型の付着形態を持つ種が優占する群落が形成されるものと考えられる。すなわち、親のアワビが浮遊幼生の着底に適した環境を作り、さらに、着底・変態したアワビ幼生の初期餌料となる足跡粘液を提供することにもなる。殻長1mm以上に成長した稚貝は親のアワビが食べ残した匍匐固着型の珪藻をはぎ取って摂餌し、さらに成長を続けることができる。呼水孔列が形成された後には稚貝

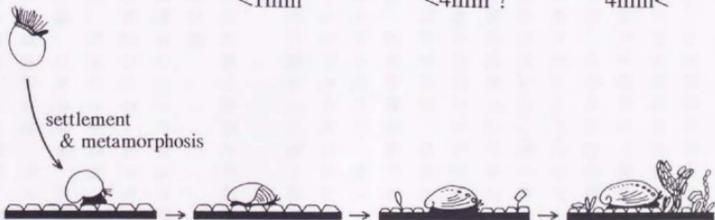
の食性や消化機構が変化し、親のアワビと同じように簡単になめ取ることのできる珪藻や海藻類を主食とするようになるものと考えられる。

第3章で論議したように、付着珪藻群落の遷移系列は概して、匍匐滑走型→帯状群体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型→匍匐固着型、直立不動型、付着柄単体型→匍匐固着型の順であり、極相群落は匍匐固着型の珪藻により形成される。強い摂食圧が加わっている場合には、始相から匍匐固着型の珪藻が優占する群落となる。匍匐固着型の珪藻はほとんどの植食動物に摂食されにくいと考えられたため、極相群落が崩壊して基質表面が裸面にもどるためには、群落自体が基質から脱落するしかなく、多くの場合には付着珪藻群落の上に他の海藻や動物が付着していくものと考えられた。しかしながら、本研究で殻長1mm程度から呼水孔列を形成するまでのアワビ稚貝は匍匐固着型の付着珪藻を積極的にはぎ取って摂餌することが明らかになった。これらの初期稚貝に摂餌されることにより基質上の極相群落は崩壊し、裸面が形成される。その裸面では匍匐滑走型の種から始まる新たな付着珪藻群落の遷移が開始され、呼水孔列形成後の稚貝や成貝が好んで食べる珪藻（立体的群落を形成する珪藻や付着力の弱い珪藻）が再び増殖するものと推測される。

アワビと付着珪藻との間にはこのようにきわめて合理的な相互関係が成り立っていることが明らかとなった。実際の岩礁海底では、アワビ以外にも多くの動物が付着珪藻を餌料としており、また、付着珪藻群落を生活の場として利用しているものと考えられる。さらに、砂浜域においても付着珪藻を主餌料とする動物は多く、付着珪藻は岩礁域以上に重要な一次生産者となっていることが予想される。沿岸生態系において付着珪藻が果たしている役割の大部分は未だ不明であり、今後明らかにしていく必要があるが、本研究によって岩礁生態系における付着珪藻の重要な役割の一端を解明することができた。

Growth

Veliger larva → Juvenile <1mm → Juvenile <4mm ? → Juvenile & Adult 4mm<



Substratum
for settlement

Diatoms (Type B)
or Coralline algae

Food

Mucus → Diatoms (Type B,E) → Diatoms ? (Type A,C,D,F,G,H) or Algae

Fig. 69. Schematic diagram of best substratum for larval settlement and change of best food for juveniles with their growth.

要 約

本研究は、日本沿岸の岩礁域における付着珪藻の生態、特に季節や海域、時間の経過に伴う群落の変動とその機構を明らかにし、沿岸生態系の中で付着珪藻が果たす役割の一端を具体的に解明することを目的とした。

第1章では、珪藻の付着形態を8型に分類して定義し、調査海域における主要出現種をグループ分けするとともに、付着形態による生理・生態的特性の相違を検討した。第2章では、環境の異なる4海域において、付着珪藻群落の季節変動および水平・鉛直分布を構成種の付着形態に着目して観察し、それらの現象を引き起こした要因について解析した。第3章では、日単位の時間経過に伴う基質上の群落の遷移をいろいろな条件下で観察し、群落の形成、遷移機構を検討した。第4章では、付着珪藻が沿岸生態系の中で果たしている役割の1例として、付着珪藻がエゾアワビ浮遊幼生の着底、変態、およびその後の成長に及ぼす影響を調べ、エゾアワビ稚貝の成長に伴う食性の変化と付着珪藻群落の遷移との関係を検討した。

1. 付着珪藻群落の構造と珪藻の付着形態

1) 付着形態

付着珪藻群落の立体的構造は群落を構成する種が様々な付着形態を有しているため形成される。本研究では、珪藻の付着形態を群体形成の有無と群体の形状、粘液の分泌様式(付着様式)、運動性、および付着力によって匍匐滑走型、匍匐固着型、直立不動型、帯状群体型、付着柄単体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型の8型に分類した。本研究の主要調査地点である神奈川県油壺湾、宮城県泊浜地先、岩手県吉浜湾、沖縄県西表島仲間川河口に設置した基盤上に出現した主要な37種の付着様式、群体形成の有無、運動性、付着力を調べ、8型の付着形態にグループ分けした。

2) 付着形態による生理・生態的特性の相違

付着珪藻はその付着形態によって異なる生理・生態的特性を持つことが考えられた。そこで、付着珪藻群落の構造に大きな影響を及ぼす要因と推察された光条件と摂食圧について、光に対する増殖特性、および摂食圧に

対する耐性の付着形態による相違を検討した。

これまでに報告されている付着形態の明らかな各種付着珪藻の増殖速度と光強度によるその変化を整理するとともに、新たに5型の付着形態に属する7種の増殖速度を5段階の光強度下で測定し、付着形態による増殖特性の相違を検討した。匍匐滑走型の種の増殖速度は他の付着形態の種に比べて概して高い傾向があるが、光強度による変化が大きく、低照度下では他と同レベルであった。一方、匍匐固着型の種の増殖速度は光強度による変化が小さく、高照度下では他に比べて低いが、低照度下では他と同レベルであった。大きな群体を形成する帯状群体型、管棲群体型、糸状群体型の種の増殖速度は匍匐固着型に次いで低く、光強度による変化も比較的小さかった。直立不動型、付着柄単体型、付着柄群体型の種の増殖速度は大群体を形成する種と匍匐滑走型の種の中間的な値であった。

付着珪藻に対する摂食の影響に関するこれまでの知見を整理し、付着形態による摂食圧に対する耐性の相違を検討したところ、匍匐固着型の付着形態を持つ種が最も耐性が強く、比較的大きな群体を形成する帯状群体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型の種は摂食されやすいことがわかった。また、付着力が比較的弱い匍匐滑走型や直立不動型の種も比較的摂食されやすいと言える。

2. 付着珪藻群落の変動とその要因

1) 群落の季節変動とその要因

油壺湾、泊浜地先、吉浜湾、西表島仲間川河口において、海中に垂下した人工基盤あるいは海底に固定した人工基盤上における付着珪藻群落の季節変動を観察し、それぞれの変動要因を解析した。

1984年6月から1985年7月および1987年2月から10月にかけて、油壺湾の海面下1mに毎月10日間垂下した基盤上における付着珪藻現存量の季節変動は、主として日照時間と端脚類による摂食圧の変動に支配されており、これは主に光条件と摂食圧に影響を受けやすい匍匐滑走型と管棲群体型の付着形態を持つ種の大きな季節変動によるものであることが判明した。

1988年12月から1990年1月にかけて、泊浜の海底（水深1m、3m、8

m) に毎月1カ月間固定した基盤上における付着珪藻の現存量と種組成は、主に植食性巻貝類の摂食圧に支配されていたものと考えられた。巻貝が比較的小さい場合には直立不動型や付着柄群体型の種が多く出現し、付着珪藻密度は比較的高かったが、巻貝が多い場合には付着珪藻密度は低く、匍匐固着型の種が優占していた。

1990年7月から1992年7月にかけて、吉浜湾の海底(水深2m、5m)に毎月1カ月間固定した基盤上の付着珪藻現存量は、高密度に棲息する植食性巻貝類の摂食圧により周年低く抑えられており、優占種は匍匐固着型の付着形態を持つものであった。一方、同時に付近の海面下2mと5mに同期間垂下した基盤上の付着珪藻現存量は、冬季から春季に高く、夏季から秋季に比較的低くなる傾向がみられた。垂下した基盤上では、夏季から秋季に植食性甲殻類が高密度に出現し、それらの摂食圧によって付着珪藻現存量は低く抑えられていたものと考えられた。冬季から春季には、带状群体型、付着柄群体型、管棲群体型の種が多く、夏季から秋季には匍匐滑走型と匍匐固着型の種が占める割合が高かった。

仲間川河口で1986年6月、9月および1987年5月に海面下1mに5日間垂下した基盤上の付着珪藻現存量は、主に日照時間に支配されていたものと考えられた。基盤上には珪藻を摂食する動物は殆ど出現せず、匍匐滑走型、匍匐固着型、带状群体型、管棲群体型の付着形態を持つ珪藻が比較的高率を占めていた。

2) 各種付着珪藻の分布とその要因

上記の4調査地点における主要出現種を比較したところ、4地点のいずれかで主要種であった37種のうち、4地点全てで出現が認められたものは15種あった。仲間川を除く3地点では主要種の半数以上が共通していた。4地点は全く特性の異なる3海域にある。このような異なる環境の海域に共通する出現種の増殖に適した環境条件は広範囲であることが推察される。

仲間川の中流から下流にかけての環境の異なる12地点において、川底の砂泥に付着した珪藻の現存量および種組成を調べ、付着珪藻の分布に及ぼす環境要因の影響について解析した。上記の4調査地点での共通出現種15種は、中流から下流の広い範囲に分布しており、増殖可能な塩分域が広い

ことが判明した。場所によって水中の栄養塩濃度も大きく異なったが、それによる付着珪藻の現存量や種組成の大きな違いは認められなかった。

3) 付着珪藻群落の変動要因

本研究で調査を行った4地点では、概して摂食圧と光条件が付着珪藻群落の構造や現存量、種組成を支配する主要因と考えられる。摂食圧が比較的低い場合には、付着珪藻の現存量は概して日照時間が長いほど多かった。特に匍匐滑走型の種は光条件の影響を強く受け、密度の増減が日照時間の増減とよく一致していた。匍匐滑走型の種が全体に占める割合は日照時間が長い場合に高かった。一方、匍匐固着型や付着柄単体型の種は光条件の影響を受けにくく、日照時間の短い場合に全体に占める割合が高かった。

光条件が付着珪藻群落を支配するのは摂食圧が低い場合に限られる。摂食圧が高い場合には、光条件に係わらず大きな群体を形成する種(帯状群体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型)は増加できず、立体的群落構造は発達しなかった。また、付着力の弱い匍匐滑走型や直立不動型の種も摂食圧が高い場合には減少した。摂食圧が高いほど匍匐固着型の種の出現率が高まった。

3. 付着珪藻群落の遷移機構

1) 付着過程

基質上における付着珪藻群落の遷移は、海中に浮遊していた珪藻細胞が基質に付着して増殖することにより始まる。油壺湾の海中に浮遊する付着性の珪藻細胞の密度と種組成の季節変動を調べ、基質上の群落遷移に及ぼす影響を検討した。同時に調べた浮遊珪藻の密度は、栄養塩濃度の変化に伴い大きく変動したが、海水中の付着珪藻密度の変動幅は小さく、栄養塩濃度との明確な関連性も認められなかった。海中の付着珪藻密度は湾内の波浪が強い場合に高かった。すなわち、海中に浮遊する付着性の珪藻細胞は波浪により基質から剥離したものが漂っているものであり、浮遊状態で増殖するものではないものと考えられる。基質に付着する際の付着形態別にみると、海中に浮遊していたのは匍匐滑走型と匍匐固着型が多く、群体を形成する種は比較的少なかった。匍匐滑走型の種が基質上で最初に群落

を形成するのは、増殖が速いことに加えて海中に多細胞が浮遊しているためでもありと考えられる。

基質上で珪藻が群落を形成するのはいつも細菌の被膜が形成された後であるため、細菌被膜が珪藻の入植やその後の遷移に影響を与える可能性が考えられた。そこで珪藻 *Synesra* sp. の付着に対する細菌 *Alcaligenes* sp. の被膜の影響を短時間の室内実験によって調べたところ、細菌被膜は珪藻の付着に不可欠なものではなく、*Alcaligenes* sp. の被膜は *Synesra* sp. の付着に何等の影響も及ぼさないことが明らかとなった。細菌の被膜が形成された後に珪藻の付着が顕著になるのは、両者の増殖速度の差によるものと考えられ、付着珪藻群落の遷移過程に細菌被膜が大きな影響を及ぼすことはないものと考えられる。

2) 遷移過程

油壺湾 (1987年2~3月、6~7月、7~8月、10~11月) および北海道厚岸湾 (1987年9月) において、約1カ月間にわたって海中に垂下した基盤上の付着珪藻群落の遷移過程を観察した。また、宮城県江ノ島地先において1989年8月から10月の約2カ月間にわたり海底に固定した基盤上の遷移を観察した。垂下した基盤上では概して、匍匐滑走型の種が最初に増加して平面的群落を形成し、次いで大きな群体を造る帯状群体型や管棲群体型の付着形態を持つ種が増え立体的な群落構造が形成された。運動性に富む匍匐滑走型の種は群落の下層にあたる基盤上には少なくなり、群体表面に付着するものが多く観察された。基盤上には大きな群体を形成せず比較的運動性に乏しい匍匐固着型や直立不動型、付着柄単体型の種が付着し、群体が消失した後も残存して群落を形成した。そして最終的には、直立不動型や付着柄単体型の種も減少して匍匐固着型の種が優占する平面的群落に移行した。水温が低い場合には遷移の進行速度が遅く、光条件が悪い (日照時間が短い、水深が深い) 場合には匍匐滑走型と大きな群体を形成する種は減少した。また、摂食圧が高い場合にも匍匐滑走型と大きな群体を形成する種は減少した。主な摂食者であったヨコエビの消化管内から得られた珪藻の種組成を調べた結果、ヨコエビが匍匐滑走型や管棲群体型の種を選択的に摂食し、匍匐固着型や付着柄単体型の種はあまり摂食しない

ことが判明した。江ノ島の海底に固定した基盤上では、最初から匍匐固着型の種が優占し、他の付着形態を持つ種は調査期間を通じて少なかった。これは、基盤上に常に巻貝による強い摂食圧が加わっていたことに加えて光条件も悪く、匍匐固着型以外の付着形態を持つ種の増殖に適した環境ではなかったためと考えられる。

実験水槽内で水温（7、15、20℃）と照度（100、20.4、10.8%）をそれぞれ3段階に設定して、各水槽内に設置した基盤上における付着珪藻群落の遷移過程を比較した。照度の高い場合の遷移系列は概して、匍匐滑走型→匍匐固着型、直立不動型および付着柄単体型であった。匍匐滑走型の種が最も大きく光条件の影響を受け、低照度の実験区ほど減少した。匍匐固着型、直立不動型および付着柄単体型の種も概して照度が低いほど減少したが、匍匐滑走型の種に比べれば減少の程度は小さかった。水温は遷移の進行速度に影響を与え、水温が高いほど遷移が速く進む傾向が認められた。油壺湾では2種類の遮光用屋根（8.6、0.6%）を付けた基盤および屋根を付けない基盤を海面下1mに垂下し、群落の遷移過程に及ぼす光条件の影響を検討した。遮光用の屋根を付けない基盤上では、匍匐滑走型→带状群体型、管棲群体型→匍匐固着型という遷移系列が認められたが、遮光した基盤上では匍匐滑走型と带状群体型、管棲群体型の種が著しく減少し、匍匐固着型の種が始めから優占して徐々に増加した。

付着珪藻群落の遷移に及ぼす摂食圧の影響を解明するため、小型植食性巻貝のエゾザンショウを用いて実験水槽内で4段階の摂食圧区（巻貝密度で0、10、20、40g/m²）を設定し、各水槽内に設置した基盤上における付着珪藻群落の遷移過程を比較した。摂食圧を加えなかった実験区における遷移系列は概して匍匐滑走型→匍匐固着型、直立不動型となっていたが、巻貝の摂食によって匍匐滑走型の種が著しく減少した。匍匐固着型と直立不動型の種の摂食による減少の割合は匍匐滑走型の種に比べれば概して小さく、比較的摂食されにくいことが明らかとなった。

3) 付着珪藻群落の遷移機構

付着珪藻群落の遷移系列は概して、匍匐滑走型→带状群体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型→匍匐固着型、直立不動型、付着柄単体型

→匍匐固着型の順であるが、この進行過程は環境条件、特に光条件と摂食圧によって大きく変化することが明らかとなった。光条件が悪くなるとまず匍匐滑走型の種が減少し、光条件が悪いほど匍匐固着型の種の優占度が増加した。また、摂食圧が高くなると光条件に係わらず大きな群体を形成する帯状群体型、付着柄群体型、管棲群体型、糸状群体型の種は減少した。匍匐滑走型や直立不動型の種も摂食圧の増加に伴い減少し、摂食圧が高いほど最も摂食されにくい匍匐固着型の種の優占率が高まるものと考えられる。また、水温が高いほど遷移が速く進行し、極相に至る時間が短いことが推察される。

群落の遷移を進める主な要因は、付着形態による増殖速度、光に対する増殖特性および付着力の相違であり、遷移過程における各付着形態の出現順位は概して増殖速度により決まるものと考えられる。付着形態によって摂食圧に対する耐性が異なることも遷移を進める一つの要因と推察される。

4. 付着珪藻群落の変動とアワビの初期生態との係わり

1) エゾアワビ浮遊幼生の着底・変態に及ぼす付着珪藻の影響

付着珪藻18種22株に対するエゾアワビ浮遊幼生の着底率、変態率および周口殻形成率を室内実験により比較した。浮遊幼生は、同一種の珪藻に対しては概して珪藻が高密度であるほど速やかに高い割合で着底した。付着珪藻が存在しない対照区では、幼生の着底率は極めて低く、変態した個体は観察されなかった。幼生が速やかに着底し、最終的な変態率、周口殻形成率が高かったのは、いずれも平面的な群落を形成する匍匐滑走型と匍匐固着型の珪藻7種8株に対してであった。特に匍匐固着型の付着形態を持つ種に対しては、アワビ幼生は安定して高い着底率、変態率、周口殻形成率を示した。それに対して、立体的な群落を形成する珪藻に対しては着底しても変態せずに死亡する幼生が多く、最終的な周口殻形成率は低い傾向がみられた。

2) エゾアワビ初期稚貝の食性と成長

成長段階の異なる2グループのエゾアワビ初期稚貝にいろいろな付着珪藻を餌料として与えて摂餌行動と成長を観察することにより、稚貝の成長

に及ぼす餌料珪藻の影響を調べ、成長に伴う稚貝の食性の変化について検討した。

浮遊幼生の着底に適した4種の平面的群落を形成する珪藻（匍匐滑走型3種と匍匐固着型1種）に幼生を着底、変態させ、変態した個体について摂餌行動と成長を観察した。稚貝は変態後24時間目には既に活発な摂餌行動を行っていたが、珪藻細胞自体は摂取せず珪藻の分泌粘液をなめ取っていた。殻長 $350\mu\text{m}$ 前後（48時間目）より珪藻細胞自体も摂取し始めたが、匍匐固着型の1種を与えた場合には珪藻細胞の摂取効率は悪く、稚貝の成長速度は始めの数日間は比較的速いがその後大きく低下する傾向が認められた。他の3種を与えた場合には、変態後20日程度（殻長 $800\mu\text{m}$ 程度）まで稚貝はほぼ一定の速度で順調に成長した。

殻長 $1\sim 1.5\text{mm}$ に成長した稚貝に11種の付着珪藻と緑藻 *Ulveella lens* を餌料として与え、呼吸孔列形成期（殻長 $2\sim 3\text{mm}$ ）までの摂餌行動と成長を観察した。2種の珪藻を除く10種の餌料を与えた場合には稚貝は活発に摂餌を行い、緑藻を除けば藻類細胞を消化管内に取り込んでいることが確認されたが、10種の餌料のうち4種の珪藻を与えた場合の稚貝の成長速度が他の6種を与えた場合に比べて明らかに遅かった。稚貝の糞を分析した結果、成長の遅かった珪藻を与えた稚貝の糞中には著しく多くの生きた珪藻細胞が含まれていた。稚貝の成長が遅かった4種の珪藻のうち1種（匍匐滑走型）は細胞殻が極めて薄いため、また他の3種（付着柄単体型2種と匍匐固着型1種）は基質に強固に付着するために稚貝がなめ取る際に細胞殻が壊れやすい。一方、他の5種（匍匐滑走型4種と直立不動型1種）は付着力が弱く、稚貝は珪藻細胞を簡単になめ取ることができるため、細胞は壊れずに稚貝の消化管内に取り込まれることが明らかとなった。稚貝は消化管内で珪藻細胞を分解できないため、そのような珪藻を摂食した場合には珪藻の細胞質を栄養源とすることができず成長が遅くなるものと考えられる。殻長 1mm 以下の稚貝でも、付着力の弱い珪藻を摂食した場合には珪藻細胞を分解できないものと考えられるが、上述したように匍匐滑走型の3種を摂食した場合には比較的良く成長した。これはこのサイズの稚貝が珪藻の分泌粘液を主餌料としているためと考えられる。

以上の結果から、エゾアワビ稚貝の主餌料は、変態直後から殻長1mm程度までは付着珪藻などの分泌する粘液物質であり、それ以後呼水孔列形成期までは基質に強固に付着する匍匐固着型や付着柄単体型の珪藻であると推察される。

3) 付着珪藻群落とアワビ幼生との係わり

エゾアワビ浮遊幼生が好んで着底することが明らかとなった匍匐固着型の付着珪藻は、遷移の極相群落を形成するものであり、特にアワビの成員を含む植食性巻貝類によるある程度高い摂食圧が加わっている場合に広い範囲で優占するものと考えられる。そのような付着珪藻群落に着底した場合には、殻長1mm程に成長した後呼水孔列形成期までの餌料は保証されていると言える。匍匐固着型の珪藻そのものは必ずしも変態直後の稚貝の好適餌料ではないが、匍匐固着型の珪藻が優占する海底には植食性巻貝類が比較的多く棲息しており、それらの足跡粘液が殻長1mmまで成長するための餌料となる可能性がある。アワビの成員は立体的な群落を形成する珪藻や付着力の弱い珪藻を選択的に摂食し、匍匐固着型の珪藻はあまり摂食しないことから、アワビ成員が浮遊幼生の着底に適した環境を作り、さらに、変態した稚貝の初期餌料となる足跡粘液を提供するものとも考えられる。殻長1mm以上に成長した稚貝は成員の食べ残した匍匐固着型の珪藻を主餌料として成長するものと推察される。

謝 辞

本研究の取りまとめに当たり、御指導と御校閲を戴いた東京大学海洋研究所教授川口弘一先生に厚く御礼申し上げます。

本研究は、東京大学在学中に開始された。研究テーマを戴き、今日まで感銘なる御指導と御鞭撻を戴いた東京大学名誉教授平野禮次郎先生に謹んで感謝の意を表す。東京大学教授二村義八朗博士、元東京大学教授徳田廣博士、東京大学助教授福代康夫博士、内間満明博士（現在、㈱パスコ）、大関芳冲博士（現在、東北区水産研究所）を始め東京大学農学部水産海洋学講座の方々には終始有益な御助言と御批判を戴いた。ここに記して感謝の意を表す次第である。

珪藻の同定法、培養法など本研究を遂行するために不可欠な基本的技術の多くは、元東海区水産研究所高野秀昭博士に御指導戴いたものである。高野先生の懇切なる御指導に対しここに深く感謝の意を表す。

宮崎大学助教授飯田貴次博士（当時、東京大学農学部）には、細菌の分離、同定法を御指導戴いた。油壺湾での調査には、東京大学三崎臨海実験所の方々に御協力を戴いた。泊浜での調査は、東北区水産研究所の谷口和也博士、浅野昌充博士（現在、北里大学助教授）、山田秀秋氏との共同研究である。吉浜湾での調査は、井ノ口伸幸氏、西洞孝広氏との共同研究であり、両氏を始め岩手県南部栽培漁業センターの方々には惜しめない御協力を戴いた。実験に用いたエゾアワビ幼生は、岩手県南部栽培漁業センターの御好意により御提供戴いたものである。また、西表島での調査では、東京農大教授丸茂隆三博士、東京水産大学助教授石丸隆博士（当時、東京大学海洋研究所）に多くの御援助と御助言を戴いた。以上の方々に対し、ここに厚く御礼申し上げます。

エゾアワビ幼生を用いた研究に関しては、前東北区水産研究所魚介類増殖研究室長菊地省吾氏に御指導、御鞭撻を戴いた。厚く御礼申し上げます。東北区水産研究所において本研究を遂行するに当たり、前資源増殖部長畔田正格氏（現在、南西海区水産研究所長）、現資源増殖部長三本善昭博士、菊地省吾氏、現魚介類増殖研究室長山下洋博士、藻類増殖研究室長

谷口和也博士、浅野昌充博士を始め多くの職員の方々に暖かい御援助、御助言、御批判を戴いた。ここに記して感謝の意を表する。また、山下洋博士には、本研究を取りまとめるに当たり多くの御助言を戴き、原稿の御校閲をして戴いた。深く感謝の意を表する。

引用文献

- 阿知波英明 (1988) 伊勢湾豊浜地先における附着珪藻の季節変動. 附着生物研究, 7, 9-11
- Admiraal, W. (1977a) Influence of light and temperature on the growth rate of estuarine benthic diatoms in culture. *Mar. Biol.*, 39, 1-9
- Admiraal, W. (1977b) Salinity tolerance of benthic estuarine diatoms as tested with a rapid polarographic measurement of photosynthesis. *Mar. Biol.*, 39, 11-19
- Admiraal, W. (1984) The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms. In: *Progress in Phycological Research, Vol. 3* (eds. Round, F.E. and Chapman, D. J.), 269-322. Biopress, Bristol, 387pp.
- Admiraal, W. and Peletier, H. (1980a) Influence of seasonal variations of temperature and light on the growth rate of cultures and natural populations of intertidal diatoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2, 35-43
- Admiraal, W. and Peletier, H. (1980b) Distribution of diatom species on an estuarine mudflat and experimental analysis of the selective effect of stress. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 46, 157-175
- 赤繁 悟・関 哲夫・菅野 尚・野村 正 (1981) γ -アミノ酪酸および二・三の神経伝達物質のエゾアワビ幼生に及ぼす着底・変態誘起効果の検定. 東北水研研報, (43), 37-45
- Aleem, A. A. (1950) Distribution and ecology of British marine littoral diatoms. *J. Ecol.*, 38, 75-106
- 浅野昌充・河村知彦 (1992) 海棲植食動物の発育段階初期の動態解明. 農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究. 平成3年度研究報告, 252-253, 農林水産技術会議事務局, 281pp.

- 成野昌充・河村知彦・菊地省吾 (1990) 海棲植食動物の発育段階初期の動態解明。農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究。平成元年度研究報告, 240-241, 農林水産技術会議事務局, 265pp.
- 成野昌充・高見秀輝・河村知彦 (1993) 海棲植食動物の発育段階初期の動態解明。農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究。平成4年度研究報告, 252-253, 農林水産技術会議事務局, 288pp.
- Archibald, R. E. M. (1983) The diatoms of the Sundays and Great Fish Rivers in the Eastern Cape Province of South Africa. *Bibliotheca Diatomologica*, 1, 1-432
- Bacon, G. B. and Taylor, A. R. A. (1976) Succession and stratification in benthic diatom communities colonizing plastic collectors in a Prince Edward Island Estuary. *Bot. Mar.*, 19, 231-240
- Brancato, M. S. and Wollacott, R. W. (1982) Effect of microbial films on settlement of bryozoan larvae (*Bugula simplex*, *B. stolonifera*, *B. turrita*). *Mar. Biol.*, 71, 51-56
- Castenholz, R. W. (1961) The effect of grazing on marine littoral diatom populations. *Ecology*, 42, 783-794
- Castenholz, R. W. (1963) An experimental study of the vertical distribution of littoral marine diatoms. *Limnol. Oceanogr.*, 8, 450-463
- Castenholz, R. W. (1964) The effect of daylength and light intensity on the growth of littoral marine diatoms in culture. *Physiol. Plant.*, 17, 951-963
- Castenholz, R. W. (1967) Seasonal ecology of non-planktonic marine diatoms on the western coast of Norway. *Sarsia*, 29, 237-256
- Chamberlain, A. H. L. (1976) Algal settlement and secretion of adhesive materials. In: *Proceedings of the 3rd International Biodegradation Symposium* (eds. Sharply, J.W. and Kaplan, A.W.), 417-432. Applied Science Publications, London. (田中 1987参照)

- Chapman, A. R. O. (1981) Stability of sea urchin dominated barren grounds following destructive grazing of kelp in St Margaret's Bay, eastern Canada. *Mar. Biol.*, **62**, 307-311
- Colijn, F. and Dijkema, K. S. (1981) Species composition of benthic diatoms and distribution of chlorophyll *a* on an intertidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **4**, 9-21
- Colijn, F. and Van Buurt, G. (1975) Influence of light and temperature on the photosynthetic rate of marine benthic diatoms. *Mar. Biol.*, **31**, 209-214
- Corpe, W. A. (1974) Microfouling: The role of primary film forming marine bacteria. In: *Proc. 3rd Int. Cong. Mar. Corr. and Foul.* (eds. Acker, R. F. et al.), 598-609, Northwestern Univ. Press, Evanston, Illinois.
- Cox, E. J. (1977a) The distribution of the tube-dwelling diatom species in the severn estuary. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **57**, 19-27
- Cox, E. J. (1977b) The tube-dwelling diatom flora at two sites in the Severn Estuary. *Bot. Mar.*, **20**, 111-119
- Cuba, T. R. and Blake N. J. (1983) The initial development of a marine fouling assemblage on a natural substrate in a subtropical estuary. *Bot. Mar.*, **16**, 259-264
- Daniel, G. F., Chamberlain, A. H. L. and Jones, E. B. G. (1987) Cytochemical and electron microscopical observations on the adhesive materials of marine fouling diatoms. *Br. phycol. J.*, **22**, 101-118
- Darley, W. M. (1982) Algal biology: a physiological approach. *Basic Microbiology*, vol. 9, Blackwell Scientific Publications, Oxford
- 遠藤拓郎 (1987) 赤潮発生の物理・化学環境 5・2 化学環境 5・2・1 栄養塩・赤潮の科学 (岡市友利編), 159-181, 恒星社厚生閣, 東京, 294pp.

- Eppley, R. W. (1977) The growth and culture of diatoms. In: *The Biology of Diatoms* (ed. Werner, D.), 24-64, Univ. of California Press, California. 498pp.
- Garland, C. D., Cooke, S. L., Grant, J. F. and Mcmeekin, T. A. (1985) Ingestion of the bacteria on and the cuticle of crustose (non-articulated) corelline algae by post-larval and juvenile abalone (*Haliotis ruber* Leach) from Tasmanian waters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **91**, 137-149
- Harper, M. A. (1977) Movements. In: *The Biology of Diatoms* (ed. Werner, D.), 224-249, Univ. of California Press, California. 498pp.
- Hellebust, J. A. and Lewin, J. (1977) Heterotrophic nutrition. In: *The Biology of Diatoms* (ed. Werner, D.), 169-197, Univ. of California Press, California. 498pp.
- Hendy, N. I. (1964) An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V. Bacillariophyceae (Diatoms). *Min. Agr. Fisheries and Food, Fisheries Invest. Series IV*, 317 pp.
- Hickman, M. and Round, F. E. (1970) Primary production and standing crops of epipsammic and epipelagic algae. *Br. phycol. J.*, **5**, 247-255
- 平田 徹 (1991) 生物の相互作用と遷移. 海洋生物の付着機構 (水産無脊椎動物研究所編), 165-181, 恒星社厚生閣, 東京, 214pp.
- 広松和親・平野礼次郎 (1981) 庄内湖の環境と付着珪藻相について. 付着生物研究, **3**, 29-36
- Hoagland, K. D. and Peterson, C. G. (1990) Effects of light and wave disturbance on vertical zonation of attached microalgae in a large reservoir. *J. Phycol.*, **26**, 450-457
- Hoagland, K.D., Roemer, S.C. and Rosowski, J.R. (1982) Colonization and community structure of two periphyton assemblages, with

- emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae). *Amer. J. Bot.*, **69**, 188-213
- Hopkins, J. T. (1964) A study of the diatoms of the Ouse Estuary, Sussex. III. The seasonal variation in the littoral epiphyte flora and the shore plankton. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **44**, 613-644
- Hudon, C. (1983) Selection of unicellular algae by the littoral amphipods *Gammarus oceanicus* and *Calliopius laeviusculus* (Crustacea). *Mar. Biol.*, **78**, 59-67
- Hudon, C. and Bourget, E. (1981) Initial colonization of artificial substrate: community development and structure studied by scanning electron microscopy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 1371-1384
- Hudon, C. and Bourget, E. (1983) The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities. *Bot. Mar.*, **26**, 317-330
- Hudon, C. and Legendre, P. (1987) The ecological implications of growth forms in epibenthic diatoms. *J. Phycol.*, **23**, 434-441
- Hudon, C., Bourget, E. and Legendre, P. (1983) An integrated study of the factors influencing the choice of the settling site of *Balanus crenatus* cyprid larvae. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **40**, 1186-1194
- Hustedt, F. (1938-1939) Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeen-Flora von Java, Bali und Sumatra. I-III. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, **15**, 131-177, **16**, 1-155, 274-394
- 飯塚昭二・梶原 武 (1959) 網の付着物に関する研究 1. 付着泥中の Diatom 群に就いて. 長崎大水産学部研報, **8**, 51-56
- 猪野 峻 (1952) 邦産アワビ属の増殖に関する生物学的研究. 東海水研研報, (5), 1-102
- 鹿谷 晃・鈴木秀和 (1987) クロアワビ稚貝飼育波板上の珪藻の消長. 水

産増殖, 35, 91-98

- 石丸 隆・丸茂隆三・河村知彦 (1988) 西表島仲間川マングローブ域の水質と藻類基礎生産. 文部省「環境科学」研究報告集, B-344-R12-04, 「マングローブ生態系の動態と保全に関する基礎研究」, 95-99
- 伊東義信 (1984) ウニ幼生に対する付着珪藻の変態促進効果. 付着生物研究, 5, 15-18
- 伊東義信・伊藤史郎・金丸彦一郎・真崎邦彦 (1987) 付着珪藻 *Navicula ramosissima* のアカウニ稚ウニ期生産餌料としての効果. 日水試, 53, 1735-1740
- 伊東義信・金丸彦一郎・真崎邦彦・伊藤史郎 (1987) アカウニ稚ウニ期の餌料として有効な付着珪藻種の探索 - IV 付着珪藻 *Navicula ramosissima* 単一種を用いたアカウニ幼生の採苗法の検討. 佐賀栽培セ研報, (1), 39-43
- 巖佐耕三 (1976) 珪藻の生物学. 東京大学出版会, 東京, 136pp.
- Iwasaki, H. (1961) The life cycle of *Porphyra tenera* in vitro. *Biol. Bull.*, 121, 173-187
- 岩田静夫 (1985) 相模湾 II 物理. 日本全国沿岸海洋誌 (日本海洋学会沿岸海洋研究部会編), 401-409. 東海大学出版会, 東京, 1106pp.
- Jenkins, D. and Medsker, L. L. (1964) Brucine method for determination of nitrate in ocean, estuarine, and fresh waters. *Analytical Chemistry*, 36, 610-612.
- Jong, L. de and Admiraal, W. (1984) Competition between three estuarine benthic diatom species in mixed cultures. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 18, 269-275.
- 梶原 武 (1984) 概論: 海洋付着生物 - 海洋付着生物研究における諸問題. 海洋科学, 16, 128-133
- 菅野 尚 (1976) 海藻群落の造成. つくる漁業, 163-169
- Karsten, G. (1928) Bacillariophyta (Diatomeae). In: *Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Zweite Auflage, II* (eds. Engler, A. and Prantl, K.), 105-308. Wilhelm Engelmann, Leipzig

- Kennett, D. M. and Hargraves, P. E. (1985) Benthic diatoms and sulfide fluctuations: upper basin of Pettaquamscutt River, Rhode Island. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 21, 577-586
- Kesler, D. H. (1981) Periphyton grazing by *Ammicola limosa*: an enclosure-exclosure experiment. *J. Freshwat. Ecol.*, 1, 51-59
- 菊地省吾 (1963) エゾアワビのタンク採苗について. 水産増殖, 臨時号(2), 15-18
- Kikuchi, S. (1965) Study on the culture of abalone, *Haliotis discus hannai* Ino. In: *Papers Presented at the Peking Symposium. Agricultural Science II*, 861-878. Sci. Tech. Ass. Repbl. China, Peking
- 菊地省吾 (1978) 海中造林とその理論. 水産学シリーズ23 増殖技術の基礎と理論, 68-78. 恒星社厚生閣, 東京, 116pp.
- 菊地省吾・桜井保雄・佐々木実・伊藤富夫 (1967) 海藻20種のアワビ稚貝に対する餌料効果. 東北水研研報, (27), 93-100
- 気象庁 (1984, 1985, 1986, 1987, 1988, 1989, 1990, 1991, 1992) 気象月報
- Kitamura, H. and Hirayama, K. (1987a) Effect of primary films on the settlement of larvae of a bryozoan *Bugula neritina*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53, 1377-1381
- Kitamura, H. and Hirayama, K. (1987b) Effect of cultured diatom films on the settlement of larvae of a bryozoan *Bugula neritina*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53, 1383-1385
- Knight-Jones, E. W. (1951) Gregariousness and some other aspects of the setting behavior of *Spirorbis*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 30, 201-222
- 小林 弘 (1986) 河川底生藻類の生態. 藻類の生態 (秋山 優・有賀祐勝・坂本 充・横浜康継共編), 309-346. 内田老鶴園, 東京, 627pp.
- Kobayashi, H. and Mayama, S. (1982) Most pollution-tolerant diatoms

- of severely polluted rivers in the vicinity of Tokyo. *Jpn. J. Phycol.*, **30**, 188-196
- 小久保清治 (1960) 浮遊珪藻類. 恒星社厚生閣, 東京, 330pp.
- Korte, V. L. and Blinn, D. W. (1983) Diatom colonization on artificial substrata in pool and riffle zones studied by light and scanning electron microscopy. *J. Phycol.*, **19**, 332-341
- Kuenzler, E. J. and Ketchum, B. H. (1962) Rate of phosphorus uptake by *Phaeodactylum tricorutum*. *Biol. Bull.*, **123**, 134-145
- Lewin, J. and Lewin, R. A. (1967) Culture and nutrition of some apochlorotic diatoms of the genus *Nitzschia*. *J. gen. Microbiol.*, **46**, 361-367
- Li, C.-W. and Volcani, B. E. (1987) Four new apochlorotic diatoms. *Br. phycol. J.*, **22**, 375-382
- Lowe, R. L. (1974) Environmental requirements and pollution tolerance of freshwater diatoms. In: *Environmental Monitoring Ser. EPA-670/4-74-005.*, 1-334. Nat. Environmental Res. Center Office of Res. Develop., U. S. Environ. Protect. Agency. Cincinnati (小林 1986参照)
- Luttenton, M. R. and Rada, R. G. (1986) Effects of disturbance on epiphytic community architecture. *J. Phycol.*, **22**, 320-326
- Mackereth, F. J. (1953) Phosphorus utilization by *Asterionalla formosa* Hass. *J. Exp. Bot.*, **4**, 296-313
- 真崎邦彦・伊藤史郎・小澄千尋・金丸彦一郎 (1987) マナマコ幼生の採苗法に関する研究-I マナマコ幼生の変態着底におよぼす付着珪藻の効果と採苗ステージについて. 佐賀栽培セ研報, (1), 65-74
- 松井 彪 (1966) ウニの増殖. 水産増養殖叢書12, 日本水産資源保護協会, 東京, 103pp.
- McIntire, C. D. and Moore, W. W. (1977) Marine littoral diatoms: ecological considerations. In: *The Biology of Diatoms* (ed. Werner, D.), 333-371. University of California Press.

California, 498pp.

- McIntire, C. D. and Wulff, B. L. (1969) A laboratory method for the study of marine benthic diatoms. *Limnol. Oceanogr.*, 14, 667-678
- 三浦知之 (1987) 付着生物の生態とその防除 7. 多毛類. 水産学シリーズ 64 海産付着生物と水産増養殖 (梶原 武編), 72-85. 恒星社厚生閣, 東京, 135pp.
- 宮城県水産試験場 (1989) 平成元年度漁海況調査報告書. 140-141
- Mizuno, M. (1989) Autecological studies on the marine tube-dwelling diatom *Berkeleya obtusa* (Grev.) Grunow. *Sci. Pap. Inst. Algal. Res., Fac. Sci., Hokkaido Univ.*, 8, 63-115
- Mizuno, M. (1992) Influence of salinity on the growth of marine and estuarine benthic diatoms. *Jpn. J. Phycol.*, 40, 33-37
- Mizuno, M. and Okuda, K. (1985) Seasonal change in the distribution of cell size of *Cocconeis scutellum* var. *ornata* (Bacillariophyceae) in relation to growth and sexual reproduction. *J. Phycol.*, 21, 547-553
- Moore, J. W. (1975) The role of algae in the diet of *Aseillus aquaticus* L. and *Gammarus pulex* L. *J. Anim. Ecol.*, 44, 719-730
- Morse, D. E. (1992) Molecular mechanisms controlling metamorphosis and recruitment in abalone larvae. In: *Abalone of the World* (eds. Shepherd, S.A., Tegner, M.J. and Guzman del Proo, S.A.), 107-119. Fishing News Books, London, 608pp.
- Morse, D. E., Hooker, N., Duncan, H. and Jensen, L. (1979) γ -aminobutyric acid, a neurotransmitter, induces planktonic abalone larvae to settle and begin metamorphosis. *Science*, 204, 407-410
- 武藤清一郎 (1985) 三陸沿岸海域 II 物理. 日本全国沿岸海洋誌 (日本海洋学会沿岸海洋研究部会編), 220-231. 東海大学出版会, 東京, 1106pp.

- Nicotri, M. E. (1977) Grazing effects of four marine intertidal herbivores on the microflora. *Ecology* 58, 1020-1032
- 西島信昇 (1985) 沖縄本島周辺海域 II 物理. 日本全国沿岸海洋誌 (日本海洋学会沿岸海洋研究部会編), 1058-1071. 東海大学出版会, 東京, 1106pp.
- 野口弘三・小澄千尋・真崎邦彦 (1987) ナマコの種苗生産の現状と問題点について. 佐賀栽培セ事業報告, (1), 1-13
- 大貝政治 (1986) のり葉体及びのり網に着生する珪藻の生態に関する研究. 水大校研報, 34, 37-89
- 大貝政治 (1987) 付着生物の生態とその防除 4. 付着珪藻. 水産学シリーズ64 海産付着生物と水産増養殖 (梶原 武編), 50-61, 恒星社厚生閣, 東京, 135pp.
- 大貝政治・岩野英樹・星島正樹 (1986) 珪藻 *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin の増殖に及ぼす環境諸要因の影響. 日水誌, 52, 1635-1640
- 大貝政治・松井敏夫・石田祐幸 (1984a) 珪藻 *Melosira nummuloides* (Dillwyn) Agardh, *Achnanthes longipes* Agardh の増殖に及ぼす環境諸要因の影響. 水大校研報, 32, 83-89
- 大貝政治・若野 真・長井 敏 (1991) エゾアワビ幼生の着底と稚貝の成長に及ぼす付着性微細藻類の影響. 水産増殖, 39, 263-266
- 大貝政治・塚原 博・松井敏夫・中島和広 (1984b) 珪藻 *Licmophora* の増殖に及ぼす環境諸要因の影響. 日水誌, 50, 1157-1163
- 大貝政治・槌田浩明・赤染敬昭・中島和広・上田幸次・佐久間昌彦 (1988) 珪藻 *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kuetz. の増殖に及ぼす環境諸要因の影響. 日水誌, 54, 795-799
- 大野正夫 (1986) 汽水域の藻類の生態. 藻類の生態 (秋山 優・有賀祐勝・坂本 充・横浜康継共編), 347-370, 内田老鶴園, 東京, 627pp.
- 岡村和磨 (1993) 餌料珪藻 *Cocconeis scutellum* var. *parva* の生理・生態に関する研究. 東京水産大学修士論文, 75pp.
- Patrick, R. (1977) Ecology of freshwater diatoms and diatom

- communities. In: *The Biology of Diatoms* (ed. Werner, D.), 284-332. University of California Press, California, 498pp.
- Patrick, R. and Roberts, N. S. (1979) Diatom communities in the Middle Atlantic States, U.S.A. Some factors that are important to their structure. *Nova Hedwigia*, **64**, 265-283
- Round, F. E. (1971) Benthic marine diatoms. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **9**, 83-139
- Round, F. E., Crawford, R. M. and Mann, D. G. (1990) *The Diatoms*. Cambridge University Press, Cambridge, 747pp.
- 西洞孝広・石川 豊・赤平英之 (1991) アワビ浮遊幼生の出現と波浪の関係. 平成3年度日本水産学会秋季大会講演要旨, 242
- Saito, K. (1981) The appearance and growth of 0-year-old Ezo abalone. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **47**, 1393-1400
- 酒井誠一 (1962) エゾアワビの生態学的研究 - I. 食性に関する実験的研究. 日水試, **28**, 766-779
- 佐々木 良 (1988) 宮城県におけるエゾアワビ浮遊幼生, 着底稚仔の出現態様とその漁獲量変動要因. 気仙沼水試研報, (8), 1-13
- 佐藤重勝 (1958) 附着硅藻の生態学的研究、特に浮遊・底棲硅藻との関係について 第1報 塩釜港における附着硅藻の季節的变化の概況. 東北水研研報, (11), 94-111
- 関 哲夫 (1978) アワビ種苗生産の考え方. 水産学シリーズ23 増殖技術の基礎と理論, 57-67. 恒星社厚生閣, 東京, 116pp.
- 関 哲夫 (1993) エゾアワビの発育過程と初期生活領域. 日本水産学会東北支部会報, (43), 10-14
- 関 哲夫・菅野 尚 (1977) エゾアワビの初期発生と水温による発生速度の制御. 東北水研研報, (38), 143-153
- 関 哲夫・菅野 尚 (1981a) エゾアワビ被面子幼生の着底と変態について. 東北水研研報, (42), 31-39
- 関 哲夫・菅野 尚 (1981b) アワビ足蹼粘液状物質によるエゾアワビ被面子幼生の着底誘起. 東北水研研報, (43), 29-36

- Shepherd, S. A. (1973) Studies on southern Australian abalone (genus *Haliotis*). I. Ecology of five sympatric species. *Aus. J. Mar. Freshwat. Res.*, 24, 217-257
- Shepherd, S. A. and Turner, J. A. (1985) Studies on southern Australian abalone (genus *Haliotis*). VI. Habitat preference, abundance and predators of juveniles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 93, 285-298
- Smith, R. E. H., Clement, P., Cota, G. F. and Li, W. K. W. (1987) Intracellular photosynthate allocation and the control of arctic marine ice algal production. *J. Phycol.*, 23, 124-132
- Smith, W. (1853) *A synopsis of the British Diatomaceae; with remarks on their structure, functions and distribution; and instructions for collecting and preserving specimens, vol. 1.* John Van Voorst, London, 123pp.
- Steinman, A. D., McIntire, C. D. (1986) Effects of current velocity and light energy on the structure of periphyton assemblages in laboratory streams. *J. Phycol.*, 22, 352-361
- Steinman, A. D., McIntire, C. D., Gregory, S. V. and Lamberti, G. A. (1989) Effects of irradiance and grazing on lotic algal assemblages. *J. Phycol.*, 25, 478-485
- Stevenson, R. J. (1983) Effects of current and conditions simulating autogenically changing microhabitats on benthic diatom immigration. *Ecology*, 64, 1514-1524
- Strickland, J. D. R. and Parsons, T. R. (1972) A practical handbook of seawater analysis, 2nd eds. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 167, 1-310.
- Suzuki, H., Ioriya, T., Seki, T. and Aruga, Y. (1987) Changes of algal community on the plastic plates used for rearing the abalone *Haliotis discus hannai*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53, 2163-2167

- 田川日出夫 (1973) 生態遷移 I. 生態学講座 11a. 共立出版, 東京, 87pp.
- 高橋寛爾 (1986) 緑藻類 *Ulveella lens* の生態に関する研究. 昭和 59・60 年度宮城栽培セ事業報告, 32-60
- Takano, H. (1963) Notes on marine littoral diatoms from Japan I. Some adherents and cultured species. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* (36), 1-9
- Takano, H. (1964) Notes on marine littoral diatoms from Japan II. Diatoms from Okinawa Island. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* (39), 13-20
- 高野秀昭 (1990) 珪藻綱. 日本の赤潮生物 (福代康夫・高野秀昭・千原光雄・松岡数充共編), 162-331, 内田老鶴園, 東京, 407pp.
- 高野秀昭・雨雲保 (1987) 赤潮生物の研究手法 第 5 章 珪藻. 赤潮生物研究指針, 102-120. 日本水産資源保護協会, 東京, 740pp.
- 竹内啓・藤野和建 (1981) 2 項分布とポアソン分布. 東京大学出版会, 東京, 262pp.
- 田中信彦 (1984) 英虞湾における付着微細藻の分布 - 特に *Cocconeis* 属と *Synedra* 属について -. 養殖研報, (6), 59-64
- Tanaka, N. (1984) The cell division rates of ten species of attaching diatoms in natural seawater. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 50, 969-972
- 田中信彦 (1985) 海産付着珪藻の微細分布と分散について. 養殖研報, (7), 83-90
- Tanaka, N. (1986) Adhesive strength of epiphytic diatoms on various seaweeds. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 52, 817-821
- 田中信彦 (1987a) 天然餌料としての付着珪藻とその培養. 水産土木, 24, 37-41
- 田中信彦 (1987b) 付着機構と遷移 2. 微生物と付着珪藻. 水産学シリーズ 64 海産付着生物と水産増養殖 (祝原武編), 18-27. 恒星社厚生園, 東京, 135pp.
- 田中信彦・飯倉敏弘・杉山元彦・大和田紘一・浅川明彦・北村章二 (1984)

奥虞湾に設置された人工藻体上における付着微細藻類の季節的消長ならびに鉛直分布. 養殖研報, (5), 51-62

Tanaka, N., Ohwada, K., Sugiyama, M., Asakawa, A., Iikura, T. and Kitamura, S. (1984) Seasonal occurrences of epiphytic microalgae on the natural seaweeds and artificial seagrasses in Ago Bay. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **50**, 1665-1669

谷 雄策・伊東義信 (1979) アカウニ幼生の付着および変態に及ぼす付着珪藻の影響について. 水産増殖, **27**, 148-150

Taniguchi, K. (1991) Marine afforestation of *Eisenia bicyclis* (Laminariaceae; Phaeophyta). *NOAA Technical Report NMFS*, **102**, 47-57

富田恭司 (1972) エゾアワビ稚貝の摂餌の選択性および消化に関する実験. 北水試月報, **29**, 17-23

富田恭司・田沢伸雄 (1971) 礼文島産エゾアワビ稚貝の胃内容物. 北水試報告, (13), 31-38

殖田三郎・岡田喜一 (1939) 巻貝類の天然餌料に関する研究 1. 鮑. 日本誌, **8**, 51-56

浮 永久 (1987) アワビ類の増養殖に関する基礎的研究. 博士学位論文, 428pp. 東京大学

浮 永久 (1990) 巻貝類の成熟, 産卵と種苗の育成. 平成2年度栽培漁業技術研修事業基礎理論コース親魚育成シリーズ No. 6, 日本栽培漁業協会, 東京, 102pp.

浮 永久・菊地吾吾 (1979) 付着性微小藻類6種のエゾアワビ稚貝に対する餌料効果. 東北水研研報, (40), 47-52

Uki, N., Grant, J. F. and Kikuchi, S. (1981) Juvenile growth of the abalone, *Haliotis discus hannai*, fed certain benthic microalgae related to temperature. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, (43), 59-64

Uki, N., Sugiura, M. and Watanabe, T. (1986) Dietary value of seaweeds occurring on the Pacific coast of Tohoku for growth

- of the abalone *Haliotis discus hannai*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 52, 257-266
- 渡辺仁治・藤平 緑・角谷晴世 (1982) 有機汚濁河川の付着性珪藻群集を用いた新しい水質判定法. 文部省「環境科学」研究報告集, B-121-R 12-10, 44-47 (小林 1986参照)
- Watanabe, K. (1988) Sub-ice microalgal strands in the antarctic coastal fast ice area near Showa Station. *Jpn. J. Phycol.*, 36, 221-229
- Williams, R. B. (1964) Division rates of salt marsh diatoms in relation to salinity and cell size. *Ecology*, 45, 877-880
- Whitford, L. A. (1956) The communities of algae in the springs and spring streams of Florida. *Ecology*, 37, 433-442
- 山田秀秋・河村知彦・浅野昌充・谷口和也 (1992) 漸深帯に設置した人工岩礁上における海藻群落の遷移. 東北水研研報, (54), 89-95
- 山路 勇 (1984) 日本海洋プランクトン図鑑 第3版. 保育社, 大阪, 537 pp.
- 山崎 誠 (1991) 飼育下におけるアワビ稚貝の摂餌量. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 57, 865-867
- 柳橋茂昭・高尾充英・大岩和男 (1986) 愛知県栽培漁業センターにおけるアワビ稚苗生産について. 愛知県栽培漁業センタークロアワビ稚苗生産技術, pp.2-44
- 柳橋茂昭・柳沢豊重・河崎 憲 (1984) マナマコ稚苗生産における浮遊幼生の着底および着底以後の幼若個体の餌料と飼育方法について. 水産増殖, 32, 6-14
- 柳瀬良介 (1982) アワビ幼生の付着について 2, 3. 伊豆分場だより, (206), 2-4
- Yoder, J. A. (1979) Effect of temperature on light-limited growth and chemical composition of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.*, 15, 362-370
- ZoBell, C. E. and Allen, E. C. (1935) The significance of marine

bacteria in the fouling of submerged surfaces. *J. Bacteriol.*

29. 239-251



