



SYMPOSIUM

瀬戸内海の赤潮プランクトン

主要赤潮種の増殖動態

—田辺湾におけるアレキサンドリウムの増殖動態—

竹内 照文
たけうち てるふみ

紀伊半島西岸の中央部に位置する田辺湾で麻痺性貝毒の原因プランクトンである *Alexandrium catenella* の分布と季節変動、増殖過程における生態的特徴及び栄養細胞の出現を生活史と関連づけて検討したので紹介する。

1. はじめに

渦鞭毛藻の一種である *Alexandrium catenella* (Whedon & Kofoid) Balech は西日本の沿岸域に広く分布し^[1]、しばしば赤潮を形成する。本種の増殖時にはヒオウギガイやアサリなどの二枚貝が毒化するだけでなく、養殖魚類を殺すことも知られている^[2]。そこで、本種の出現機構を解明して、毒化の防除対策を確立することが水産業の振興を図るとともに公衆衛生面からも重要な課題となっている。

本県沿岸域においては *A. catenella* が紀伊水道から熊野灘にかけて広く分布しているが、出現量は通常 $10^3 \text{ cells} \cdot \text{l}^{-1}$ 以下のことが多くあまり高密度にならない^[3]。しかし、田辺湾では毎年、高密度に増殖して赤潮を形成することもある^[4]。

著者は田辺湾において1981年以来、*A. catenella* の生態学的特徴を解明するための調査、研究を行ってきた。ここでは、本種の増殖動態ということで、分布生態と季節変動、増殖過程における生態的特徴及び栄養細胞の出現をシストの発芽や形成との関連から取りまとめたので報告する。調査の対象になった田辺湾は紀伊半島西岸の中央部に位置し、湾口部4 km、奥行き4 kmの北西に開口した小湾である。平均水深が20 mで湾の形状が開放的なため海水交換が良好である。しかし、湾奥の東～南部域はリアス式様の地形を示し、内浦と島や浅瀬がたくさんあり、閉鎖的な水域になっている(図1)。ここでは、後背地からの汚染負荷や大規模に行われている魚類養殖等が複合して、水域の富栄養化が進行し、県下で赤潮が最も多発するとともに、貧～無酸素水塊の出現することもある。

2. *A. catenella* 栄養細胞の分布生態と季節変動

編集部

受理：1991年10月26日

筆者：和歌山県水産試験場 主査研究員

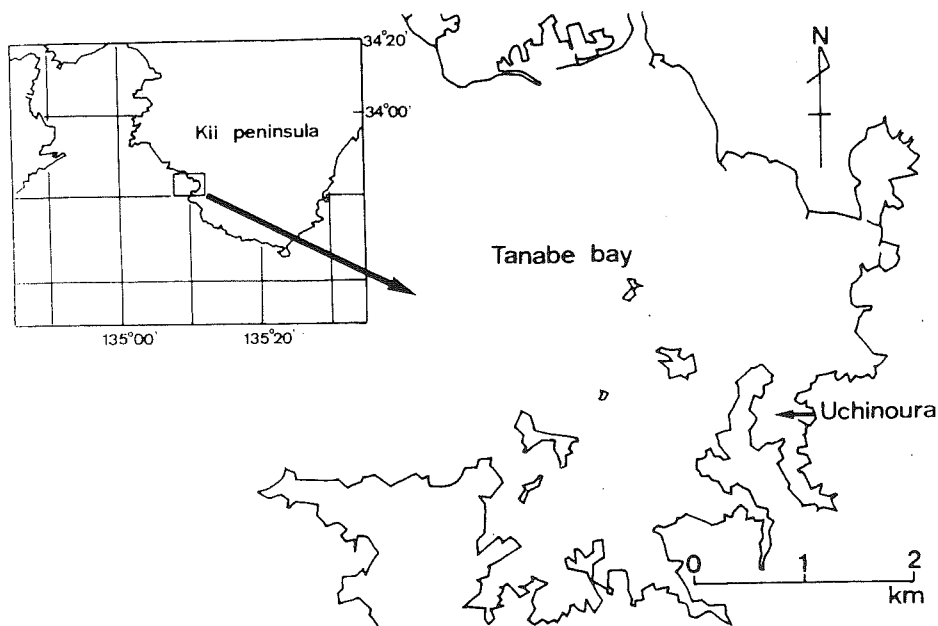


図1 調査水域 (田辺湾).

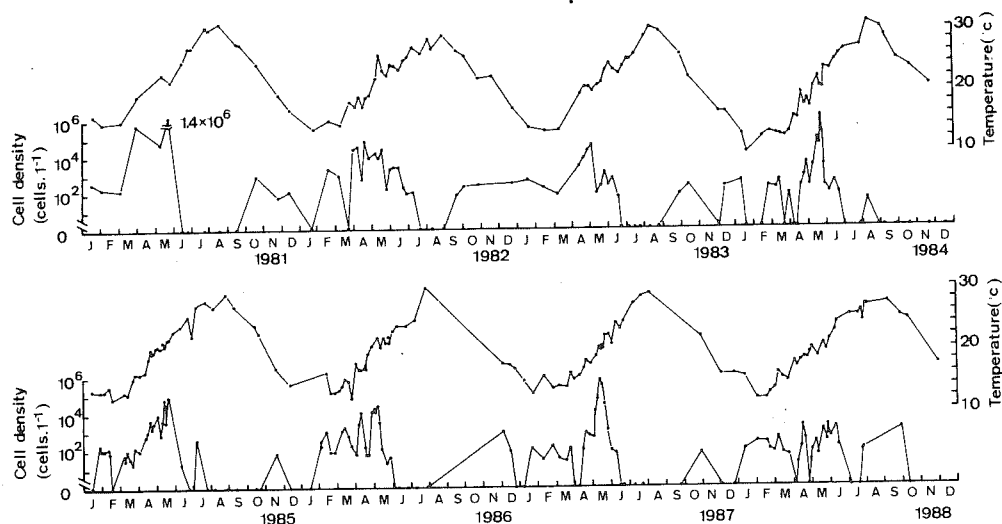


図2 田辺湾内ノ浦の表面水中における水温と *Alexandrium catenella* の季節変動.

湾内における *A. catenella* の分布は調査時によっていくぶん異なるが、増殖時には、概ね、湾奥部で最も濃く、湾中央から湾口へと少くなること、更に、湾奥部では東部域で最も高密度に出現し、北部域では最も少ないことが報告されている^[4]。田辺湾の東部域は栄養塩濃度や植物プランクトンの出現量が南部域と北部域の中間的な水域である。そこで、東部域では *A. catenella* が適度の栄養塩を利用できるとともに、競合種の出現が比較的に少ないため高密度に出現するものと考えられている^[4]。

東部域の内ノ浦で *A. catenella* の出現量を調査

したところ、毎年ほぼ類似したパターンで季節変動していた(図2)。すなわち、3、4月からの水温上昇に伴って増殖し始め、5月中旬には $10^4 \sim 10^6$ cells· l^{-1} に達してピークを示した。しかし、1988年にはこの時期にも 10^4 cells· l^{-1} を超えることがなく、周年にわたって低密度で推移していた。ピーク後は1984年や1987年にみられるように急速に減少していた。夏季の高水温期には、1984、1985年や1988年には $10^1 \sim 10^2$ cells· l^{-1} のオーダーで出現していたが、この年以外は全く検出されなかった。水温下降期に入って9月下旬頃から再び出現し始め、冬季の低水温期には 10^3 cells· l^{-1} 以

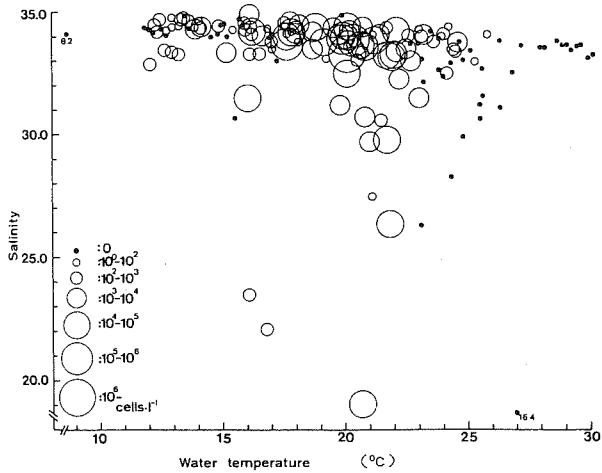


図3 田辺湾内ノ浦の表面水中における *Alexandrium catenella* の出現と水温、塩分の関係。
1981 から1987年6月までの値による。

下の密度であったが、比較的コンスタントに出現していた。本種は、紀伊水道西岸の内湾^[5]や播磨灘南部^[6]では春～夏、大船渡湾^[7]では夏季の高水温期など限られた時期に出現することが知られているので、田辺湾では極めて長期にわたっていた。また、*A. tamarense*^[8]や *Gymnodinium nagasakiense*^[9]では毎年似かよったパターンで季節変動することが知られているので、出現の周期性という点では本種も一致していた。

A. catenella の出現と水温、塩分の関係を図3に示す。本種は12.0～26.0℃の広い範囲で出現していたが、24.0℃以上になると出現頻度が著しく低下した。また、 10^4 cells· l^{-1} 以上の出現は16.0～22.0℃でこの範囲が好適水温帯と考えられる。*A. catenella* は隣接する紀伊水道西岸^[5]では13.7～28.3℃、播磨灘南部^[6]では15.7～27.0℃で出現すると報告され、また、伊勢湾^[10]では水温が11.1～11.4℃の時に数百 cells· ml^{-1} の密度で観察されている。そこで、*A. catenella* は水温に対して広い適応範囲をもち、温帯域に出現する種類としては低温側に適応することのできる種類であると言えよう。また、塩分に対しては34.00台から20.00以下の範囲まで出現し、広い適応性を示したが、岩崎^[11]が指摘しているように、やや低塩分域で高密度に出現する傾向が認められた。

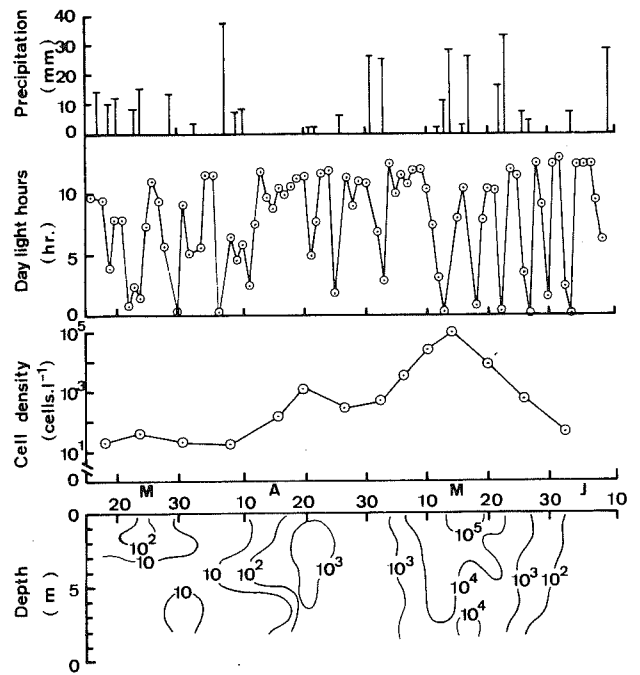


図4 田辺湾内ノ浦における降水量、日照時間と *Alexandrium catenella* の推移 (1987年)。
上から降水量、日照時間、*A. catenella* の全層平均値 (0, 2, 4, 6, 8 m)、*A. catenella* の垂直分布の推移で示す。

3. 増殖過程における生態的特徴

A. catenella は毎年5月中旬頃に東部域で最も高密度に出現することが明らかになった。そこで、1987年の3月から6月にかけて *A. catenella* の出現と環境要因の調査を行い、本種の増殖と環境要因の関係を検討した (図4, 5)。*A. catenella* は4月中旬には 10^1 cells· l^{-1} から 10^3 cells· l^{-1} 、また、5月上～中旬には 10^2 cells· l^{-1} から 10^5 cells· l^{-1} に増加していた。この時期に注目するといずれも直前には50 mm程度の降雨とその後日照時間8時間以上の日が1週間ほど継続していた。赤潮は降雨後の晴天時に発生することが知られている^[12]ので、*A. catenella* の増殖もほぼ一致するような状況のもとで起こっていた。また、気象の影響により増殖直前には塩分が低下したり、増殖時には水温が徐々に上昇していた。岩崎^[11]が指摘しているように、降雨に伴う塩分低下が増殖に好適な塩分環境をもたらしているのであろう。また、内ノ浦で定置観測を行い、水温と *A. catenella*

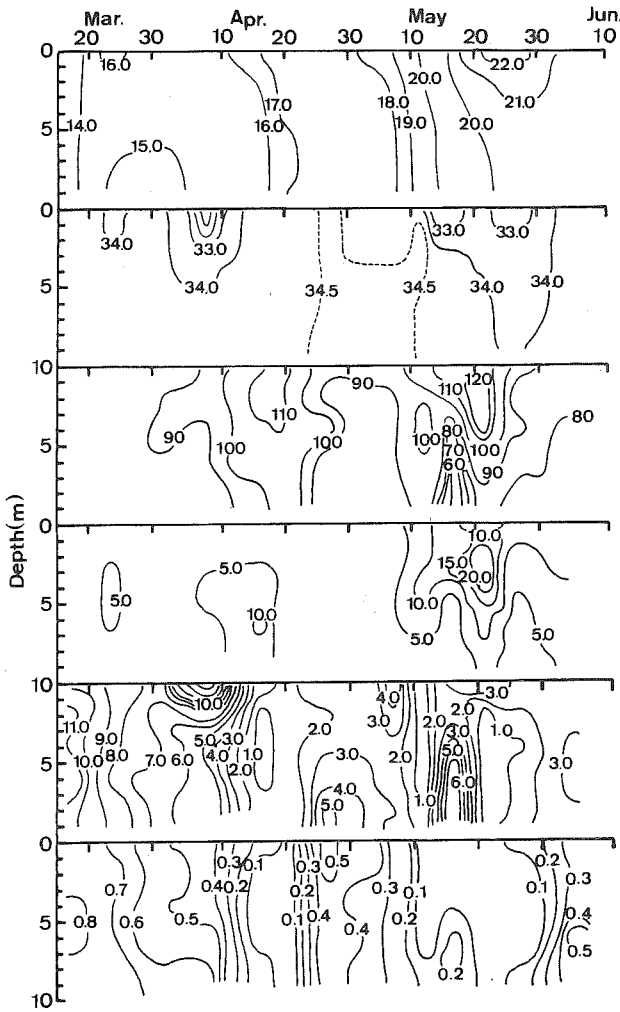


図5 田辺湾内ノ浦における環境要因の垂直分布の推移 (1987年) 上から水温 (°C), 塩分, 酸素飽和度 (%), クロロフィル a ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), DIN ($\mu\text{g}\cdot\text{at}\cdot\text{l}^{-1}$) と DIP ($\mu\text{g}\cdot\text{at}\cdot\text{l}^{-1}$) で示す。

の日変動をみると, *A. catenella* の出現は3, 4月から5月中旬のピーク時にかけて水温の変動とパラレルな関係にあり, 上昇時に増加し, 下降時に減少するという現象が観察されている (未発表)。更に, 増殖直前には降雨や貧酸素水塊の出現に伴って, 表層や底層の栄養塩が一時的に増加し, 増殖時には逆に減少していた。以上の結果から, *A. catenella* が増殖する時の環境要因の変動パターンをまとめると次のようになる。即ち, *A. catenella* は降雨に伴って形成される好適塩分下で一時的に供給された栄養塩を効率よく取り込むとともに, その後の晴天の継続や水温上昇により光合成を促進させながら分裂速度を増大させ, 増殖している

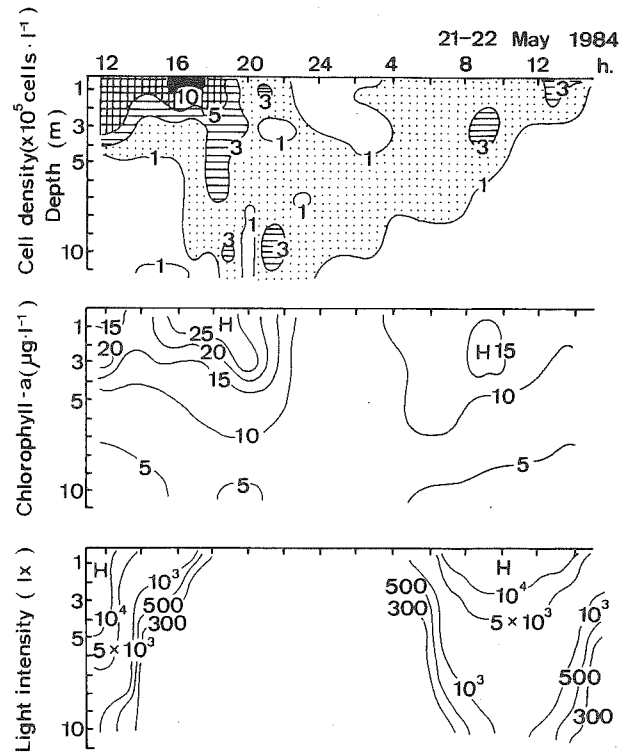


図6 田辺湾内ノ浦における *Alexandrium catenella*, クロロフィル a と水中照度の垂直分布の推移 (1984年5月21-22日)。

ものと考えられる。しかし多様なプランクトン群集中から *A. catenella* が抜け出し, 選択的増殖を引き起こしている要因については明らかでない。

多くの鞭毛藻では, 日周鉛直移動を行い, 日中は表層に分布し, 夜間は底層に移動することが知られている^[13-15]。また, この時, 底層で高濃度に分布する栄養塩を容易に取り込むことが生態学上の特徴と考えられている^[14, 15]。そこで, 1984年の5月中旬に内ノ浦の1定点で昼夜の連続観測を行い, 本種の日周鉛直移動の様相について検討した。その結果, *A. catenella* は明かな日周性を示し, 日中は表層で高密度に分布, 集積していたが, 日没前から下降し始めた。夜間は全層に分散したが, 表層よりも中~底層でいくぶん高密度に分布する傾向が窺えた。また, 夜明け前から上昇し始め, 翌日の日中には再び表層で高密度に分布した (図6)。*A. catenella* が高密度に分布した層の経時変化から移動速度を計算すると, 下降が $2.5\text{ m}\cdot\text{h}^{-1}$ で上昇が $1.66\text{ m}\cdot\text{h}^{-1}$ であった。この速度は *Gonyaulax polyedra* や *Cachonina niei* の

図7 田辺湾における *Alexandrium catenella* シストの分布密度.

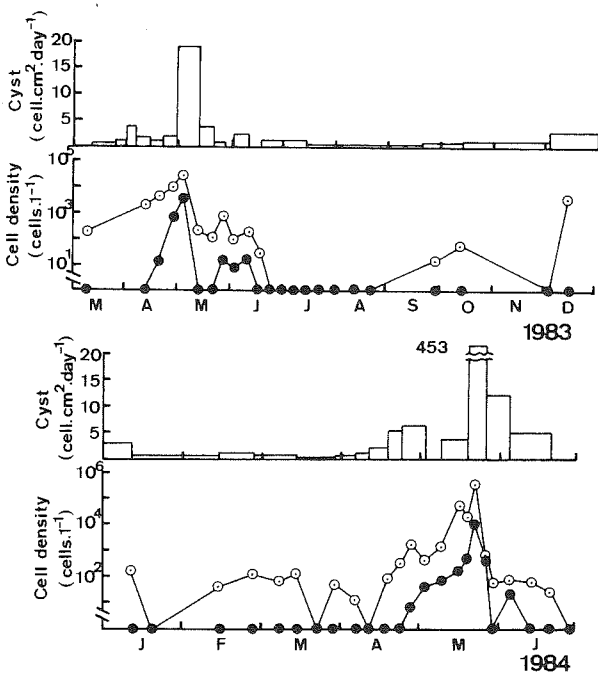
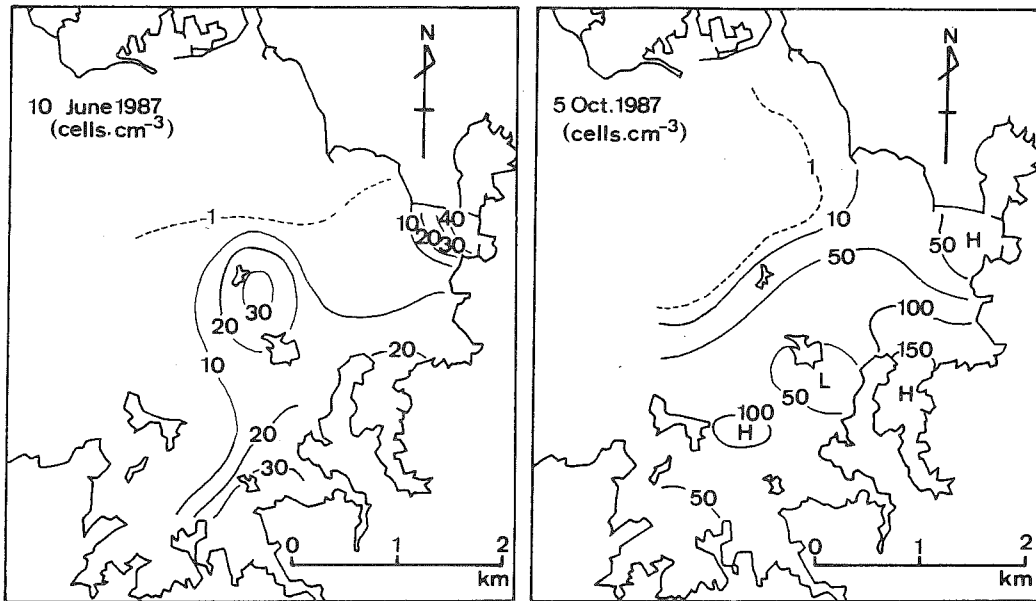


図8 田辺湾内ノ浦における *Alexandrium catenella* 栄養細胞と運動性接合子及びシスト形成量の推移.

上段: シスト形成量 下段: 栄養細胞 (—●—) 運動性接合子 (—○—) 栄養細胞と運動性接合子は4層 (0, 3, 5, 海底上1 m) 平均値で示す.

1~2 m·h⁻¹ [15] とほぼ一致するが, *Heterosigma akashiwo* [14] の 1.0~1.3 m·h⁻¹ や *A. tamarense* [13] の 0.5~0.75 m·h⁻¹ に比べると若干高い値となっていた. また, 観測を行った内ノ浦は栄養塩が乏しく上下差も顕著でないため, 日周鉛直移動によ

る栄養塩摂取の生態的意義については検討できなかった. しかし, 同時に単独細胞と連鎖群体を計数したところ, 夜間, 単独細胞は中~底層よりも表層にやや濃密に分布していたのに対して, 4~8細胞連鎖群体は表層よりも底層に濃密に分布していた [16]. このことは4~8細胞連鎖群体の方が単独細胞よりも底層への移動を活発に行っていることを示唆している. 本種は細胞分裂によって連鎖群体を形成するので, 連鎖群体ほど分裂直後の細胞の割合が高いと考えられる. 従って, 日周鉛直移動は細胞が生長するための意義ある行動と考えられる [16].

生長速度を究明することは将来の予測を立てる上に非常に重要なことであり, 多くの種類を対象にして究明されている [17]. 著者は1986年に内ノ浦に6定点を設定し, 長崎大学の飯塚先生が行っているチューブによる採水と透析膜を使って [16], 本種自然群集の生長速度について調査した. その結果, 生長速度 (μ_2^*) の最高値として 1.04 div·day⁻¹ が得られた. これは小野 [19] の $\mu_2 = 0.70$ div·day⁻¹ に比べるといくぶん速かったが, この計算期間中には図4に示したような増殖時の環境

* なお, 生長速度 μ_2 は1日の分裂回数で示し, 以下の式によって求めた $\mu_2 = (\ln N_t - \ln N_0) / t \cdot \ln 2$. N_0 , N_t はスタート時と t 日後の細胞数を示す.

変動パターンが見られ、また、拡散や集積といった物理的要因が排除されていたと考えられる。そこで、本種の自然群集は好適環境の形成時には1日1回のスピードで増殖するものと推察される(未発表)。

4. シストの分布と発芽、形成

多くのプランクトンでは運動性の遊泳期とともに生活史の一時期に非運動性の休眠期を送ることが知られている。休眠期の細胞であるシストはプランクトンの、1. 発生源、2. 伝播源、3. 生存不適環境における耐久細胞、4. 細胞内遺伝子の組替え、5. 増殖の終結といった機能^[20]、を有し、栄養細胞の出現と密接に関連している。そこで、赤潮の発生機構を解明するにはプランクトンを生生活史を含めた増殖動態という形で究明することが重要であると考えられてきた^[12]。

A. catenella は同型異株の有性生殖を行い^[21]、実験室段階で「栄養細胞→配偶子形成→運動性接合子→休眠性接合子(シスト)」といった生活史の全容がほぼ明らかにされている^[22]。また、シストが西日本の内湾域で広範囲に分布していることも知られている^[23]。ここでは湾内におけるシストの分布とともに栄養細胞の出現をシストの発芽や形成との関連から検討した。

シストの分布を図7に示す。1987年6月10日には全定点の平均値が $11 \text{ cells} \cdot \text{cm}^{-3}$ (最高 $42 \text{ cells} \cdot \text{cm}^{-3}$)、10月5日は平均値が $52 \text{ cells} \cdot \text{cm}^{-3}$ (最高 $186 \text{ cells} \cdot \text{cm}^{-3}$)で、両調査時の分布密度はいくぶん異なっていた。しかし、2回とも概ね湾奥の東部域から南部域で多く、北部域や湾口部では少ない傾向が認められ、検出されない定点もあった。この結果は1981年^[23]や1986年^[24]に行われたシストの分布傾向とほぼ一致するものであり、また、栄養細胞の分布とも良く似ていた。シストは非運動性の微細粒子であるため、微細土粒子と同様に流れの影響を強く受け、停滞性の強い環流域や異水塊の収束線付近で高密度に分布することが知られ^[25]、シストと栄養細胞の分布が必ずしも一致するものでないことが報告されている^[25, 26]。

しかし、田辺湾東部域は外洋水と湾内水の収束域であり、停滞域を形成しやすいこと^[27]、海底は含水率が50%以上、粒径 $63 \mu\text{m}$ 以下の粒子の泥分率が75%以上の軟泥で覆われていること^[28]からも、東部域は微細土粒子の集積しやすい環境であることが示唆される。また、*A. catenella*では栄養細胞の出現に比例してシストも多く形成される(図8)。そこで、田辺湾東部域は栄養細胞が高密度に出現し、しかも、集積条件が備わっていることからシストが高密度に分布しているものと考えられ、*A. catenella*の「種場」になっているものと推察される。更に、前述したように、ここが*A. catenella*の「増殖域」になり、増殖過程で全域に拡大しているものと考えられる。

*A. catenella*の栄養細胞や運動性接合子の出現とともに、海底上1m層にトラップ(2l容広口ポリビン)を垂下してシストを収集し、シストの形成時期について検討した(図8)。運動性接合子は栄養細胞が高密度に出現する5月頃を中心に出現し、両者の推移は非常に良く類似していた。しかし、全細胞中に占める運動性接合子の割合は2.0~34.3%でかなりの変動幅をもっていた。このことは、有性生殖の発現が単に栄養細胞の増殖することにより起こるものでなく、吉松^[22]がまとめているように種々の環境要因の変動が影響しているものと推察される。また、シストの形成は周年行われ、栄養細胞の出現と良く似た推移を示した。すなわち、春先からの栄養細胞の増殖に伴ってシスト形成量が徐々に増加し始め、栄養細胞が最も高密度に出現する5月に最も多く形成されたが、1984年の5月中旬から下旬には、 $450 \text{ cells} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ の割合でシストがトラップに堆積していた。夏季の高水温期には極めて低密度であるがシストが堆積していた。また秋、冬季には $5 \text{ cells} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ 以下の範囲で堆積がみられた。ところで、*Scrippsiella trochoidea*^[29]や*Peridinium cunningtonii*^[30]では栄養細胞の生長とシスト形成における至適水温範囲の一致することが知られている。また、*A. tamarense*では栄養細胞の増殖期に有性生殖が進行して、シスト形成の増加す

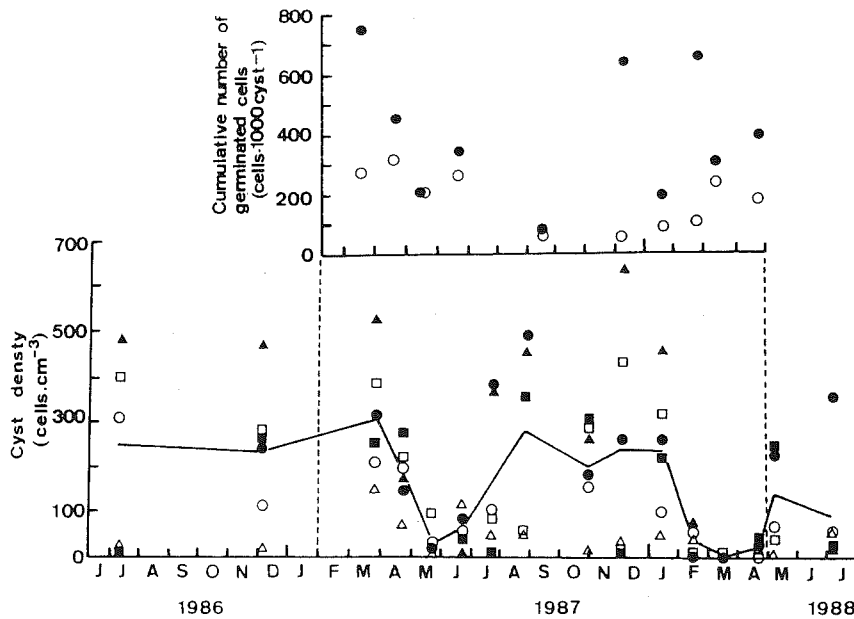


図9 内ノ浦の底泥中におけるシストの分布密度と発芽量の推移
 上段：発芽量，下段：シストの分布密度 発芽量は 20℃ (●) と現場底層水温 (○) による。シストの分布密度は内ノ浦に設定した6定点とその平均値 (実線) で示す。

ることが報告されている^[31, 32]。ここでは運動性接合子やシスト形成量が栄養細胞の増殖に伴って増加していたので、*A. catenella*においても栄養細胞の増殖時に有性生殖が盛んに行われ、シスト形成量が増加しているものと考えられる。また、水中の栄養塩が栄養細胞の増殖によって取り込まれ、その結果、栄養塩の欠乏することが有性生殖を一層促進し^[23]、シスト形成量を増加させているものと考えられる。更に、*A. tamarense*ではBloomの消滅が不適環境に遭遇するよりもシスト形成が重要な役割を果たしている指摘されている^[32]。*A. catenella*では図2にみられるように消滅が好適水温下で起こっていた。また、栄養細胞が高密度に増殖した時にはシスト形成量が最も多くなり、その結果、栄養細胞が急速に減少していた(図8)。そこで、*A. catenella*がピーク後急速に消滅するのは*A. tamarense*^[32]と同様に不適環境に遭遇するよりも、シスト形成が大きな要因になっているものと考えられる。

シストの発芽は底泥を超音波照射することによって著しく促進され、環境因子に対しては水温が重要で、10~25℃の範囲で良好であるが、30℃ではほとんど発芽しないこと、また、10~25℃では水温が高くなるほど速く発芽することが明らかになっている(未発表)。

内ノ浦の底泥中におけるシストの分布密度と発芽量の季節変動を図9に示した。底泥中のシストは1987年には4月から、また、1988年には2月から減少し始め、3~5月に最も少なくなったが、この頃には発芽量は比較的多かった。シストが発芽することによって底泥中の分布密度が減少しているのであり、その結果、図2に示したように栄養細胞が増加するのであろう。また、底泥中のシストは4~6月頃から徐々に増加し始め、夏~冬季にかけては高密度に推移していたが、この間には発芽量が比較的少なかった。この頃には発芽よりも図8に示したように栄養細胞のピーク時に形成されたシストが徐々に堆積するために、シストが高密度に推移しているのであろう。このように、底泥中のシストの分布密度は発芽量と相反するパターンで推移し、また、*A. catenella*の栄養細胞は発芽量と比較的良く似た推移を示した。これらのことは栄養細胞がシストの発芽や形成といった生活史を含めた挙動の中で出現していることを示唆するものである。一方、図9から1987年と1988年の春季における底泥中のシストの減少量や発芽量はほぼ同程度であった。このことはシストの発芽により水中に添加された細胞の量は両年もほぼ同程度であったと考えられる。しかし、栄養細胞のピーク時の密度が1987年には 10^5 cells・

l^{-1} であったのに対して、1988年は $10^3 \text{ cells} \cdot l^{-1}$ で兩年の間に2オーダーの差がみられた。また、栄養細胞の出現(図2)と1981^[23]、1986年^[24]や図7に示したシスト調査の結果を比較するとシストの分布密度と翌春の栄養細胞のピーク時の密度は必ずしも関連がみられない^[33]。福代ら^[31]は*A. tamarense*ではシストの分布密度が翌年の栄養細胞の出現を支配するが、*A. catenella*ではシストの分布密度よりも水中の環境要因が重要であると指摘しているが、ここでの結果は福代ら^[31]を支持するものである。*Chattonella*^[34]では台風の通過等による底泥の擾乱後に急速に増殖して赤潮を形成することや*Gymnodinium nagasakiense*^[35]では貧酸素水塊や降雨後に赤潮を形成することが報告されている。そこで、*A. catenella*も前年のシストの分布密度や発芽量よりも前項で明らかになったような環境変動の有無が出現量を定めるものと考えられる。

5. おわりに

本種は麻痺性貝毒原因種として注目されているが、西日本の内湾域では赤潮形成種であり、有害種としての位置づけも必要であろう。ここでは田辺湾における本種の増殖動態として分布生態や季節変動、増殖過程における生態的特徴及び栄養細胞の出現をシストの発芽や形成といった生活史と関連づけながら説明してきたが、今後は生長生理に関する知見の集積が必要であろう。

参考文献

[1] Y.Fukuyo: Mar. Sci., 37 (2), 529-537 (1985).
 [2] T.Ogata & M.Kodama: Mar. Biol., 92, 31-34 (1986).
 [3] 竹内照文: 昭和61年度和歌山県水試事報, 87-96 (1988).
 [4] 竹内照文: 貝毒プランクトン-生物学と生態学(福代康夫編), 水産学シリーズNo.56, 恒星社厚生閣, 東京, 98-108 (1985).
 [5] 佐々木正雄, 秋月友治, 北角 至: 昭和54年度徳島県水試事報, 181-191 (1981).
 [6] 吉松定昭, 小野知足: 香川県水試報告, 20, 23-34 (1983).
 [7] T.Ogata, M.Kodama, Y.Fukuyo, T.Inoue, H.Kamiya, F.Matsuura, K.Sekiguchi & S.Watanabe: Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 48, 567-571 (1982).
 [8] K.Sekiguchi, N.Inoguchi, M.Shimizu, S.Saito, S.Watanabe, T.Ogata, M.Kodama & Y.Fukuyo: In Red Tide: Biology,

Environmental Science, and Toxicology (ed. by T.Okaichi, D.M.Anderson & T.Nemoto), Elsevier Science Publishing, Co. Inc., New York, 399-402 (1989).

[9] T.Honjo, S.Yamamoto, O.Nakamura & M.Yamaguchi: Toxic Marine Phytoplankton (ed. by E.Graneli, B.Sundstrom, L.Edler & D.M.Anderson), Elsevier Science Publishing, Co. Inc., New York, 165-170 (1990).

[10] 河合 博: 昭和51年度三重県伊勢湾水試事報, 184-188 (1976).

[11] 岩崎英雄: 赤潮に関する近年の知見と研究の問題点, 水産研究叢書 33, 日本水産資源保護協会, 103-108 (1979).

[12] 花岡 資, 入江春彦, 上野福三, 飯塚昭二, 岡市友利, 岩崎英雄: 内湾赤潮の発生機構, 日本水産資源保護協会, pp. 105 (1972).

[13] D.M.Anderson & K.D.Stolzenbach: Mar. Ecol. Prog. Ser., 25, 39-50 (1985).

[14] 矢持 進: 大阪水試研報, pp.110 (1989).

[15] R.W.Eppley, O.Holm-Hansen & J.D.Strickland: J. Phycol., 4, 333-340 (1968).

[16] 竹内照文: 日本プランクトン学会報, 35, 149-157 (1988).

[17] 飯塚昭二, 平山和次: 赤潮に関する近年の知見と研究の問題点, 水産研究叢書, 33, 日本水産資源保護協会, 74-81 (1979).

[18] 飯塚昭二: 「環境科学」特別研究, 海洋環境特性と赤潮発生に関する基礎研究, 153-161 (1982).

[19] 小野知足: 香川県赤潮研報, 3, pp.67 (1988).

[20] 福代康夫: 赤潮の科学, 恒星社厚生閣, 東京, 53-61 (1987).

[21] 吉松定昭: 日本プランクトン学会報, 28, 131-139 (1981).

[22] 吉松定昭: 貝毒プランクトン-生物学と生態学(福代康夫編), 水産学シリーズNo.56, 恒星社厚生閣, 東京, 31-39 (1985).

[23] 福代康夫: 昭和56年度赤潮対策技術開発試験報告書, pp. 6 (1982).

[24] 水産庁: 昭和61年度内湾海域シスト調査報告書(田辺湾), pp.47 (1987).

[25] A.W.White & C.M.Lewis: Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39, 1185-1194 (1982).

[26] 今井一郎: 南西海区水研報, 23, 63-166 (1990).

[27] 加来靖弘, 渡辺勇二郎, 竹内淳一, 坂本博規, 中筋 孝, 西浦幸雄, 田上伸治: 昭和49年度和歌山県水試事報, 179-192 (1975).

[28] 水産庁: 昭和57年度漁場改良復旧基礎調査報告書, pp.379 (1983).

[29] 渡辺 信, 渡辺正孝, 福代康夫: 国立公害研報, 30, 27-42 (1982).

[30] Y.Sako, Y.Ishida, H.Kadota & Y.Hata: Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 50, 743-750 (1984).

[31] 福代康夫, 渡辺 信, 渡辺正孝: 国立公害研報, 30, 43-52 (1982).

[32] D.M.Anderson, S.W.Chisholm & C.J.Watras: Mar. Biol., 76, 179-189 (1983).

[33] 竹内照文, 小久保友義, 福代康夫: 日本プランクトン学会報, 37, 157-165 (1990).

[34] 柳 哲雄: 赤潮の科学, 恒星社厚生閣, 東京, 149-159 (1987).

[35] 飯塚昭二, 入江春彦: 日本プランクトン学会報, 16, 99-115 (1969).