春季と秋季の諫早湾における透明細胞外重合物質粒子 (transparent exopolymer particles) の消長

深尾剛志,^{1a*} 北原 茂,² 狩野奈々,²
山砥稔文,^{2b} 木元克則,¹ 小谷祐一^{1c}

(2011年2月14日受付, 2011年8月6日受理)

¹独立行政法人水産総合研究センター西海区水産研究所, ²長崎県総合水産試験場

Dynamics of transparent exopolymer particles in spring and autumn in Isahaya Bay, Japan

TSUYOSHI FUKAO,^{1a*} SHIGERU KITAHARA,² NANA KARINO,²
TOSHIFUMI YAMATOI,^{2b} KATSUNORI KIMOTO¹ AND YUICHI KOTANI^{1c}

¹Seikai National Fisheries Research Institute, Taira, Nagasaki 851-2213, ²Nagasaki Prefectural Institute of Fisheries, Taira, Nagasaki 851-2213, Japan

The dynamics of transparent exopolymer particles (TEP) and environmental factors such as water temperature, salinity, chlorophyll *a* concentration (Chl *a*), and phytoplankton composition (abundance) were investigated in Isahaya Bay, Kyushu Island, Japan, in spring and autumn, 2007–2008. Phytoplankton composition was dominated by diatoms, particularly *Chaetoceros* spp., *Eucampia zodiacus*, *Leptocylindrus danicus* and *Skeletonema* spp., during most of the investigation periods. TEP concentration was significantly correlated with water temperature, salinity, Chl *a* concentration, and phytoplankton abundance, especially diatoms. However, the peak of TEP concentration did not always match the peak of phytoplankton bloom; indeed, it tended to occur in the senescent phase of the bloom. These results indicate that the dynamics of TEP in Isahaya Bay are closely related to the abundance of mainly diatoms, and the complexity of TEP dynamics may be affected by the variations in TEP production by differences in growth and physiological state of diatoms under changing environmental conditions.

キーワード：諫早湾, クロロフィル *a*, 珪藻, 透明細胞外重合物質粒子 (transparent exopolymer particles: TEP), ブルーム

近年、有明海において粘質状浮遊物が秋季から春季にかけて出現し、刺し網や底曳網等に付着することで「網が引き上げられない」あるいは「魚介類が獲れない」等の漁業被害をもたらしている。^{1,2)} そのため、粘質状浮遊物の出現予察および防除技術の確立のため、その原因生物の特定と出現機構の解明が急務となっている。このような粘質状浮遊物の出現は、有明海のみならずヨーロッパのアドリア海、ニュージーランドのタスマン湾およびトルコのマルマヤ海で報告されている。³⁻⁶⁾ 国内において、有明海以外では瀬戸内海等で出現している「ス

タ」^{7,8)}と呼ばれる凝集物がその構成生物や性状から、著者らは粘質状浮遊物と同様のものであると推測している。粘質状浮遊物の原因物質は、植物プランクトン、特に珪藻が産生する透明細胞外重合物質粒子 (transparent exopolymer particles: 以下 TEP) であるとされている。^{4,5,9)} TEP は、主に酸性多糖類から構成されている水環境中の粘性を有する粒状物の総称であり、アルシアンプルーにより特異的に染色される。¹⁰⁾ Passow and Alldredge¹¹⁾ は、この特性を利用した比色法による TEP の定量法を確立している。これまで様々な外洋域および

* Tel : 81-87-891-3008. Fax : 81-87-891-3021. Email : fukao@water.ocn.ne.jp

^a 現所属：香川大学農学部 (Faculty of Agriculture, Kagawa University, Miki-cho Kita-gun, Kagawa 761-0795, Japan)

^b 現所属：長崎県対馬振興局 (Nagasaki Prefectural Tsushima District Office, Tsushima, Nagasaki 817-8520, Japan)

^c 現所属：水産総合研究センター東北水産研究所 (Tohoku National Fisheries Research Institute, Shioyama, Miyagi 985-0001, Japan)

沿岸域において TEP 濃度が調べられており, 水環境における TEP の生態学的・生化学的役割について議論されてきた。^{9,12-16)} TEP 濃度の変動は, 植物プランクトンの消長と連動している場合が多いため, 現場海水中の TEP 現存量の増加には, 植物プランクトンによるブルームの形成が必要不可欠であると考えられている。^{5,9,12)} TEP は, 細菌や動物プランクトンの餌・基質として利用される。^{9,17,18)} そして植物プランクトンの TEP 産生能は, 種間や増殖ステージの違いのみならず,^{13,14,19)} 水温・塩分・光・栄養塩等の物理・化学的要因により大きく異なることが知られている。^{15,16,20,21)} 以上のことから, 現場水域における TEP の消長は, TEP の現存量に様々な環境要因が介在しているため非常に複雑である。しかし, 有明海の TEP に関しては, その現存量を制御する要因はおろかどの程度の現存量が存在しているのかさえも明らかになっていない。そのため, 有明海の粘質状浮遊物あるいはスタの発生機構を解明するうえで基本的な知見を得るために, TEP の消長を明らかにすると同時に, それに影響を及ぼすと考えられる環境要因を把握することは極めて重要である。

そこで本研究では, 植物プランクトンブルームがよく観察される有明海中西部に位置する一支湾の諫早湾において, 粘質状浮遊物がよくみられる春季と秋季の TEP の消長を明らかにするとともに, それらに及ぼすと考えられる環境要因もあわせて考察した。

試料および方法

現場海域の試水の採取と環境要因の調査 調査は, Fig. 1 に示す諫早湾の 3 定点において, 2007 年と 2008 年の春季と秋季に月 2~5 回の頻度で実施した。表層 (水深 1 m) の海水を SY-H 式採水筒水温計 (B-3, 吉野計器製) を用いて採取し, 2~3°C に維持しながら研究室に持ち帰った。表層の水温および塩分は多項目水質計 (コンパクト CTD ASTD687, アレック電子株式会社製) で測定した。

クロロフィル *a* 濃度および植物プランクトン組成の分析 試水を直径 25 mm の GF/F フィルター (Whatman 製) で濾過した後, 99.5% の *N,N*-ジメチルホルムアミド溶液 6 mL 中に置くことでクロロフィル *a* を抽出し, 分析まで -20°C・暗所にて一晩以上保存した。*N,N*-ジメチルホルムアミド溶液中のクロロフィル *a* 濃度は, Turner Designs 10-AU-005 Fluorometer (Sunnyvale, California, USA) を用いて測定した。²²⁾ 植物プランクトンの存在量は, 生海水 1 mL 中の細胞数をプランクトン計数板を用いて光学顕微鏡 (BX50, OLYMPUS 製) 下で直接計数することで評価した。

TEP の定量 TEP 測定用海水は, 分析まで -20°C・暗所にて保存した。TEP 濃度は Passow and

Fig. 1 Location of sampling stations in Isahaya Bay.

Allredge¹¹⁾の方法により行った。試水を直径 25 mm, 孔径 0.4 μm アイソポアメンブレンフィルター (Millipore 製) で吸引濾過 (<200 mm Hg) した。続いて, フィルター上の粒子に 0.06% 酢酸を含む 0.02% アルシアンブルー (8GX, Sigma 製) 0.5 mL を添加し, 3~5 秒間放置した後, 吸引濾過を行いながらフィルター上の粒子を蒸留水で洗浄しフィルター上の余分なアルシアンブルーを除去した。その後, フィルターを 6 mL の 80% 硫酸が入った 25 mL ガラス容器に移し, 約 3 時間置くことで粒子に結合したアルシアンブルーを抽出した。なお, アルシアンブルーを抽出している間に容器を数回攪拌した。そして, 抽出液の吸光度を分光光度計 (UV-1600; Shimadzu 製, Kyoto, Japan) を用いて波長 787 nm で測定した。なお, 検量線はキサンタンガムを用いて作成しているため, TEP 濃度はキサンタンガム当量 ($\mu\text{g Xeq. L}^{-1}$) で表され, 検出限界値は 2.0 $\mu\text{g Xeq. L}^{-1}$ である。

結 果

水温および塩分 調査期間中の諫早湾における表層の水温および塩分の推移を Fig. 2 に示す。まず水温は各定点で, 春季は 6.8~20.9°C 範囲であり, 全ての定点で徐々に上昇したのに対し, 秋季は 19.9~26.9°C の範囲であり, 全ての定点で徐々に低下した。塩分において, 春季は 22.0~31.7 psu, 秋季は 24.2~30.4 psu の範囲であり, 各定点における 2 年間の平均値は潮受け堤防に近い Stn. S6 で有意に低くなった (ANOVA, $F(2, 96) = 8.28, p < 0.01$) (Fig. 5)。

クロロフィル *a* 濃度および植物プランクトン組成 調査期間中のクロロフィル *a* (Chl *a*) 濃度の変動を Fig. 3 に示す。Chl *a* 濃度は, 0.85~33.9 $\mu\text{g L}^{-1}$ の範囲であり, 各定点における 2 年間の平均値に有意差はな

Fig. 2 Changes in water temperature and salinity at three stations (Stn. S6: left, Stn. B3: middle, Stn. B4: right) of Isahaya Bay in spring and autumn, 2007–2008.

Fig. 3 Changes in concentrations of chlorophyll *a* (Chl *a*) and transparent exopolymer particle (TEP) at (Stn. S6: left, Stn. B3: middle, Stn. B4: right) of Isahaya Bay in spring and autumn, 2007–2008.

かったものの、潮受け堤防に近い Stn. S6 で高くなる傾向を示した (Fig. 5)。次に、植物プランクトン組成を Fig. 4 に示す。全植物プランクトンの細胞数密度は、10～11100 cells mL⁻¹ の範囲であり、各定点における2年間の平均細胞数密度は潮受け堤防に近い Stn. S6 で有意

に高くなった (ANOVA, $F(2, 96) = 6.93$, $p < 0.01$) (Fig. 5)。植物プランクトン組成は、ラフィド藻 *Heterosigma akashiwo* のブルームが形成されていた2007年5月8日の Stn. B4 と全細胞数密度が極端に少なかった2007年5月21日の Stn. B3 と Stn. B4 を除くと珪藻が

Fig. 4 Variation in abundance-normalized phytoplankton composition at (Stn. S6: left, Stn. B3: middle, Stn. B4: right) of Isahaya Bay in spring and autumn, 2007-2008.

Fig. 5 Average values of salinity, chlorophyll *a* (Chl *a*), phytoplankton abundance and transparent exopolymer particle (TEP) at three stations in Isahaya Bay during the investigation periods. Bars represent the standard deviation. The asterisks (* $p < 0.01$) indicate significant differences (ANOVA).

圧倒的に優占しており, 調査期間中の全植物プランクトンの細胞数密度に占める珪藻密度の平均割合は約 94% に達した。2007 年の Stn. S6 における植物プランクトン種組成は主に *Leptocylindrus danicus* と *Skeletonema spp.* で占められ, 他の 2 定点の優占種は *Chaetoceros*

spp., *Eucampia zodiacus* および *Skeletonema spp.* であった。2008 年は定点間の優占種に大きな違いは見られず, 主に *Chaetoceros spp.* と *Skeletonema spp.* で占められた。

TEP 濃度 調査期間中における TEP 濃度の変動を Fig. 3 に示す。2 年間の全定点の TEP 濃度は, 10 ~ 3490 (平均; 495) $\mu\text{g Xeq. L}^{-1}$ の範囲であった。各定点における平均 TEP 濃度は, 潮受け堤防に近い Stn. S6 (平均; 735 $\mu\text{g Xeq. L}^{-1}$) が他の 2 定点 (平均; Stn. B3: 361 $\mu\text{g Xeq. L}^{-1}$, Stn. B4: 389 $\mu\text{g Xeq. L}^{-1}$) より有意に高くなった (ANOVA, $F(2, 96) = 4.96$, $p < 0.01$; Fig. 5)。また, TEP 濃度のピークは, Chl *a* 濃度のピークと一致する場合と 1~2 週間程度遅れて到達する場合が多く認められた。

考 察

調査期間中, 大規模な粘質状浮遊物の発生を確認できなかったものの, TEP と植物プランクトンブルームの消長と環境要因の間に明確な傾向がみられた。TEP 濃度は, 水温と正の相関, 塩分と負の相関を示した (Table 1)。これは, Chl *a* 濃度および全植物プランクトンと珪藻の細胞数密度が, 水温および塩分との間で TEP 濃度と同様の相関がみられ, さらに TEP 濃度と

Table 1 Correlation coefficients between TEP and various environmental parameters

	TEP	Water temperature	Salinity	Chl. <i>a</i>	Total phytoplankton	Diatom
Water temperature	0.518*					
Salinity	-0.551*	-0.384*				
Chl <i>a</i>	0.514*	0.525*	-0.708*			
Total phytoplankton	0.555*	0.358*	-0.791*	0.738*		
Diatom	0.548*	0.346*	-0.788*	0.708*	0.997*	
Others	0.080	0.134	-0.034	0.338*	0.025	-0.059

*: $p < 0.01$

も正の相関が認められたことから、植物プランクトン、特に優占種である珪藻の増殖が TEP 濃度の変動に大きく寄与していることを示す。

2007 年 5 月 8 日の Stn. B4 において *H. akashiwo* ブルームが形成されたときも TEP 濃度の上昇がみられた (Fig. 3, 4)。この現象は東京湾においても観察されており、¹⁴⁾ 珪藻ブルームのみならず鞭毛藻が形成するブルームも TEP の消長に寄与しているものと考えられる。また夏季の諫早湾では、*H. akashiwo* と同じラフィド藻である *Chattonella* 属の赤潮が頻発している。²³⁾ そのため、夏季の *Chattonella* 赤潮発生時も高濃度の TEP が存在していると推測され、今後春季と秋季のみならず夏季における TEP の消長も調査する必要がある。

TEP 濃度は珪藻ブルームとほぼ連動していたものの、そのピークは Chl *a* 濃度のピークと一致している場合と 1~2 週間程度経過したブルーム衰退期に到達する場合が観察された (Fig. 3)。TEP 現存量は、珪藻種間の TEP 産生能の違い、^{13,19)} 水温、²¹⁾ 塩分、¹⁶⁾ 照度、²¹⁾ および栄養塩²⁰⁾ 等による珪藻の TEP 産生の制限、あるいは細菌・動物プランクトンによる餌・基質^{9,17,18)} としての TEP 消費による影響を受ける。本調査において、Chl *a* と TEP のピークの時間的ズレの原因は珪藻の種組成、水温および塩分の影響だけでは説明できない。したがって、今回明らかにされていない照度や栄養塩による珪藻の TEP 産生の制限のような物理・化学的要因、さらには微生物による TEP 消費のような生物的要因が TEP の変動に関与している可能性がある。さらに TEP の形成には、細胞の崩壊・破裂による直接放出する経路と植物プランクトンが放出するフコースやラムノースのようなデオキシ糖やガラクトースを多く含む溶存多糖類 (粒径 0.2 μm 未満) を前駆物質として非生物的に凝集する経路が存在する。²⁴⁻²⁶⁾ TEP 形成速度は前駆物質の濃度および単糖組成に依存しており、²⁴⁻²⁶⁾ そのため Chl *a* ピーク時の珪藻が前駆物質を放出してから TEP が形成されるまでに時間的ズレが生じた可能性が考えられる。今後これら様々な要因を踏まえながら TEP の消長との関係について調査する必要がある。

諫早湾 3 定点の内、Stn. S6 における調査期間中の塩

分の平均値は他の定点より有意に低く、また Chl *a* 濃度の平均値は有意でないものの高く、全植物プランクトンの細胞数密度および TEP 濃度の平均値は有意に高くなった (Fig. 5)。Stn. S6 における塩分の低下は、近くに南部排水門があり、潮受け堤防内側の調整池から間欠的に淡水が南部排水門より排水されたためと考えられる。²⁷⁾ しかし調査期間中の Stn. S6 で観測された塩分の変動は 22.0~31.3 psu の範囲であり 3 定点の中で最も大きいものの、紫加田ら²⁸⁾ による八代海産珪藻を用いておこなった室内増殖試験の結果と併せて考えると、諫早湾の珪藻の増殖速度が塩分の変動により大きく変化しているとは考えにくい。調整池と潮受け堤防外 (諫早湾) の栄養塩濃度は、大きく異なる。潮受け堤防外の硝酸、リン酸およびケイ酸濃度はそれぞれ 0.8~14.2 μM , 0.4~1.1 μM および 25~47 μM であるのに対し、調整池における濃度がそれぞれ 0.2~207 μM , 1.8~6.1 μM および 185~419 μM と潮受け堤防外よりはるかに高濃度で存在していることがある。²⁷⁾ したがって、高濃度の栄養塩を含む調整池の淡水が排出され、Stn. S6 付近の海水と混合した結果、他の定点より栄養塩が高濃度になった可能性があり、そのため植物プランクトンの増殖が活発になったものと推測される。

これまでに日本沿岸における TEP の消長に関して、春季ブルーム形成期の大槌湾における 24~2321 (平均; 1344) $\mu\text{g Xeq. L}^{-1}$ ²⁹⁾ と東京湾の 14~1774 (平均; 湾奥 169, 湾口 112) $\mu\text{g Xeq. L}^{-1}$ ¹⁴⁾ が報告されており、諫早湾の TEP 濃度範囲は概ねこれらの海域と一致する。さらに、諫早湾における Chl *a* 当りの TEP 現存量は 4.31~912 (平均; 87.4) $\mu\text{g Xeq. } \mu\text{g Chl } a^{-1}$ の範囲であり (Table 2)、日本沿岸域の数値はないものの世界の海域と比較すると Ross Sea の平均 89.1 $\mu\text{g Xeq. } \mu\text{g Chl } a^{-1}$,³⁰⁾ Bransfield Strait の平均 51.0 $\mu\text{g Xeq. } \mu\text{g Chl } a^{-1}$,³¹⁾ Gulf of Cadiz と Strait of Gibraltar の 42~2708 $\mu\text{g Xeq. } \mu\text{g Chl } a^{-1}$,³²⁾ Southern Ocean の 0~1492 (平均; 40.9) $\mu\text{g Xeq. } \mu\text{g Chl } a^{-1}$ ³³⁾ および Mediterranean Sea の 12.6~12386 (平均; 506) $\mu\text{g Xeq. } \mu\text{g Chl } a^{-1}$ ³⁴⁾ とほぼ同じ範囲内であることがわかった。これらのことから、植物プランクトン群集の TEP 産生能は海域間で

Table 2 Average (minimum–maximum) values of TEP ($\mu\text{g Xeq. L}^{-1}$), TEP/Chl *a* ($\mu\text{g Xeq. } \mu\text{g Chl a}^{-1}$) and TEP/cell (ng Xeq. cell^{-1}) during bloom and non-bloom in Isahaya Bay

Condition	TEP*	TEP/Chl <i>a</i>	TEP/cell*
Bloom	828(140–3490)	73.1(13.5–286)	0.42(0.08–2.06)
Non-bloom	307(10–1420)	94.8(4.31–912)	1.61(0.01–15.0)

*: *t*-test, $p < 0.01$

大きな差がないものと示唆される。さらに非植物プランクトンブルーム期の Chl *a* 当りの TEP 量は植物プランクトンブルーム期のものより有意差はないものの高い傾向を示し、細胞当りの TEP 量はブルーム期のものより有意に大きくなった (*t*-test, $p < 0.01$; Table 2)。TEP および前駆物質は光合成代謝物であり、水温・塩分あるいは栄養塩等の環境変化により植物プランクトンの増殖が制限された場合、利用されずに余剰分として細胞外へ放出されと考えられている。^{20,21,35–37)} さらに、TEP を付着物質としている珪藻の凝集物は、水温、塩分あるいは細菌による分解等のストレスからケイ素で構成される珪藻被殻を守る効果を有していることが報告されている。^{38,39)} これらのことから、自発性運動能を持たない珪藻は、細胞密度の低い非ブルーム期において、増殖制限による TEP の過剰産生に加え、様々な環境ストレスから珪藻被殻の崩壊を防ぐため、多量の TEP を産生することで凝集を促進させている可能性が考えられる。

2007 年 9～10 月にかけて有明海中央部において大型珪藻 *Coscinodiscus granii* のブルームによる大規模な粘質状浮遊物の発生が確認された。^{1,40)} しかし本調査期間中諫早湾において珪藻ブルームは確認されるものの、漁業被害を与えるような粘質状浮遊物を確認することができなかった。その理由として以下のようなことが考えられる。1) 珪藻の TEP および前駆物質の産生速度や産生量が種により異なる。^{13,19)} 2) TEP の粘性が種ごとに異なる。その理由として粘性に関与すると考えられるデオキシ糖をはじめとする、TEP に含まれる単糖組成が異なることが挙げられる。^{40,41)} 3) TEP および前駆物質の産生量や単糖組成が、同じ珪藻種でも水温や栄養塩等のストレスによる珪藻の生理状態の変化により異なっている。^{20,21,35,36,42)} 4) 細胞外へ放出された TEP および前駆物質が、風や潮流による海水攪拌^{15,25,43,44)} あるいは細菌分解による単糖組成の変化^{17,45)} をうけることで性状が変化し、そのことが TEP の形成速度や粘性に影響を及ぼしている。5) 浮遊懸濁物濃度や流速等の変動により TEP が素早く拡散および沈降してしまう。今後現場において、上記の可能性を踏まえながらより緻密なモニタリングを行うことで、粘質状浮遊物の発生時と非発生時の違いを明らかにし、粘質状浮遊物の発生機構がより詳細な

ものになると考える。

謝 辞

本研究において、TEP 濃度測定に際してご協力いただいた東和環境科学株式会社の皆様にお礼申し上げます。

文 献

- 1) 深尾剛志, 木元克則, 山砥稔文, 山本憲一, 坂本達也, 小谷祐一. 2007 年秋季に有明海で発生した粘質状浮遊物とその原因植物プランクトンの推定 (短報). 日本プランクトン学会報 2008; **55**: 127–131.
- 2) 長崎県総合水産試験場. 付表 1. 平成 16 年度の特徴的な海況と漁況. 長崎県総合水産試験場事業報告 2005; 223–225.
- 3) Rinaldi A, Vollenweider RA, Montanari G, Ferrari CR, Ghatti A. Mucilages in Italian seas: the Adriatic and Tyrrhenian Seas, 1988–1991. *Sci. Total Environ.* 1995; **165**: 165–183.
- 4) MacKenzie L, Sims I, Beuzenberg V, Gillespie P. Mass accumulation of mucilage caused by dinoflagellate polysaccharide exudates in Tasman Bay, New Zealand. *Harmful Algae*, 2002; **1**: 69–83.
- 5) Radić T, Kraus R, Dragica F, Radić J, Pečar O. Transparent exopolymeric particles' distribution in the northern Adriatic and their relation to microphytoplankton biomass and composition. *Sci. Total Environ.* 2005; **353**: 151–161.
- 6) Aktan Y, Dede A, Ciftci PS. Mucilage event associated with diatoms and dinoflagellates in Sea of Marmara, Turkey. *Harmful Algae News* 2008; **36**: 1–3.
- 7) Mishima Y, Montani S, Okaichi T. The nature and distribution of large amorphous particles (NUTA) in Osaka Bay, Japan. *Geochem. J.* 1990; **24**: 197–206.
- 8) Montani S, Mishima Y, Okaichi T. Some characteristic features of large amorphous particles (NUTA) in the Seto Inland Sea, Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan* 1991; **47**: 276–285.
- 9) Passow U. Transparent exopolymer particles (TEP) in aquatic environments. *Prog. Oceanogr.* 2002a; **55**: 287–333.
- 10) Alldredge AL, Passow U, Logan BE. The abundance and significance of a class of large, transparent organic particles in the ocean. *Deep Sea Res.* 1993; **40**: 1131–114.
- 11) Passow U, Alldredge AL. A dye binding assay for the spectrophotometric measurement of transparent exopolymer particles (TEP). *Limnol. Oceanogr.* 1995; **40**: 1326–1335.
- 12) Passow U, Shipe RF, Murray A, Pak DK, Brzezinski MA, Alldredge AL. The origin of transparent exopolymer particles (TEP) and their role in the sedimentation of particulate matter. *Cont. Shelf Res.* 2001; **21**: 327–346.
- 13) Passow U. Production of transparent exopolymer particles (TEP) by phyto- and bacterioplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002b; **236**: 1–12.
- 14) Ramaiah N, Furuya K. Seasonal variations in phytoplankton composition and transparent exopolymer particles in a eutrophicated coastal environment. *Aquat. Microb. Ecol.* 2002; **30**: 69–82.
- 15) Bhaskar PV, Bhosle NB. Dynamics of transparent exopolymeric particles (TEP) and particle-associated carbohydrates in the Dona Paula bay, west coast of India. *J. Earth Syst. Sci.* 2006; **115**: 403–413.
- 16) Wetz MS, Robbins MC, Paerl HW. Transparent ex-

- opolymer particles (TEP) in a River-dominated estuary: Spatial-Temporal distributions and assessment of controls upon TEP formation. *Estuar. Coast.* 2009; **32**: 447–455.
- 17) Azam F, Umami SF, Funari E. Significance of bacteria in the mucilage phenomenon in the northern Adriatic Sea. *Ann. Ist. Super. Sanità*, 1999; **35**: 411–419.
 - 18) Passow U, Alldredge AL. Do transparent exopolymer particles (TEP) inhibit grazing by the euphausiid *Euphausia pacifica*? *J. Plankton Res.* 1999; **21**: 2203–2217.
 - 19) Fukao T, Kimoto K, Kotani Y. Production of transparent exopolymer particles by four diatom species. *Fish. Sci.* 2010; **76**: 755–760.
 - 20) Corzo A, Morillo JA, Rodríguez S. Production of transparent exopolymeric particles (TEP) in cultures of *Chaetoceros calcitrans* under nitrogen limitation. *Aquat. Microb. Ecol.* 2000; **23**: 63–72.
 - 21) Claquin P, Probert I, Lefebvre S, Veron B. Effect of temperature on photosynthetic parameters and TEP production in eight species of marine microalgae. *Aquat. Microb. Ecol.* 2008; **51**: 1–11.
 - 22) Suzuki R, Ishimaru T. An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using *N,N*-dimethyl-formamide. *J. Oceanogr. Soc. Japan.* 1990; **46**: 190–194.
 - 23) 山砥稔文, 坂口昌生, 岩滝光儀, 松岡数充. 諫早湾に出現する有害赤潮鞭毛藻 4 種の増殖に及ぼす水温, 塩分の影響. 日水誌 2006; **72**: 160–168.
 - 24) Mopper K, Zhou J, Ramana KS, Passow U, Dam HG, Drapeau DG. The role of surface-active carbohydrates in the flocculation of a diatom bloom in a mesocosm. *Deep Sea Res. II* 1995; **42**: 47–73.
 - 25) Zhou J, Mopper K, Passow U. The role of surface-active carbohydrates in the formation of transparent exopolymer particles by bubble adsorption of seawater. *Limnol. Oceanogr.* 1998; **43**: 1860–1871.
 - 26) Passow U. Formation of transparent exopolymer particles, TEP, from dissolved precursor material. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000; **192**: 1–11.
 - 27) 市川敏弘. 諫早湾調整池内外の栄養塩とクロロフィル *a* 濃度の変化. 有明海生態系—かけがえのない内湾: その特徴と異変からの回復をめざして—①. 海洋と生物 167. 2006; **28**: 584–589.
 - 28) 紫加田知幸, 櫻田清成, 城本祐助, 生地 暢, 吉田誠, 大和田紘一. 八代海における植物プランクトンの増殖に与える水温, 塩分および光強度の影響. 日水誌 2010; **76**: 34–45.
 - 29) Ramaiah N, Yoshikawa T, Furuya K. Temporal variations in transparent exopolymer particles (TEP) associated with a diatom spring bloom in a subarctic ria in Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2001; **212**: 79–88.
 - 30) Hong Y, Smith Jr WO, White A-M. Studies on transparent exopolymer particles (TEP) produced in the Ross Sea (Antarctica) and by *Phaeocystis antarctica* (prymnesiophyceae). *J. Phycol.* 1997; **33**: 368–376.
 - 31) Corzo A, Rodríguez-Gálvez S, Lubian L, Sangrá P, Martínez A, Morillo JA. Spatial distribution of transparent exopolymer particles in the Bransfield Strait, Antarctica. *J. Plankton Res.* 2005; **27**: 635–646.
 - 32) Prieto L, Navarro G, Cózar A, Echevarría F, García CM. Distribution of TEP in the euphotic and upper mesopelagic zones of the southern Iberian coasts. *Deep Sea Res. II* 2006; **53**: 1314–1328.
 - 33) Ortega-Retuerta E, Reche I, Pulido-Villena E, Agustí S, Duarte CM. Uncoupled distributions of transparent exopolymer particles (TEP) and dissolved carbohydrates in the Southern Ocean. *Mar. Chem.* 2009; **115**: 59–65.
 - 34) Ortega-Retuerta, Duarte CM, Reche I. Significance of bacterial activity for the distribution and dynamics of transparent exopolymer particles in the Mediterranean Sea. *Microb. Ecol.* 2010; **59**: 808–818.
 - 35) Wolfstein K, Stal LJ. Production of extracellular polymeric substances (EPS) by benthic diatoms: effect of irradiance and temperature. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002; **236**: 13–22.
 - 36) Girollo D, Vieira AAH. An extracellular sulfated fucose-rich polysaccharide produced by a tropical strain of *Cryptomonas obovata*. *J. Appl. Phycol.* 2002; **14**: 185–191.
 - 37) Hessen DO, Anderson TR. Excess carbon in aquatic organisms and ecosystems: Physiological, ecological, and evolutionary implications. *Limnol. Oceanogr.* 2008; **53**: 1685–1696.
 - 38) Krembs C, Eicken H, Junge K, Deming JW. High concentrations of exopolymeric substances in Arctic winter sea ice: implications for the polar ocean carbon cycle and cryoprotection of diatoms. *Deep Sea Res. I* 2002; **49**: 2163–2181.
 - 39) Passow U, Engel A, Ploug H. The role of aggregation for the dissolution of diatom frustules. *FEMS Microb. Ecol.* 2003; **46**: 247–255.
 - 40) Fukao T, Kimoto K, Yamatogi T, Yamamoto K, Yoshida Y, Kotani Y. Marine mucilage in Ariake Sound, Japan, is composed of transparent exopolymer particles produced by the diatom *Coscinodiscus granii*. *Fish. Sci.* 2009; **75**: 1007–1014.
 - 41) Sartoni G, Urbani R, Sist P, Berto D, Nuccio C, Giani M. Benthic mucilaginous aggregates in the Mediterranean Sea: Origin, chemical composition and polysaccharide characterization. *Mar. Chem.* 2008; **111**: 184–198.
 - 42) Urbani R, Magaletti E, Sist P, Cicero AM. Extracellular carbohydrates released by the marine diatoms *Cylindrotheca closterium*, *Thalassiosira pseudonana* and *Skeletonema costatum*: Effect of P-depletion and growth status. *Sci. Total Environ.* 2005; **353**: 300–306.
 - 43) Chin W-C, Orellana MV, Verdugo OP. Spontaneous assembly of marine dissolved organic matter into polymer gels. *Nature* 1998; **391**: 568–572.
 - 44) Mari X, Robert M. Metal induced variations of TEP sticking properties in the southwestern lagoon of New Caledonia. *Mar. Chem.* 2008; **110**: 98–108.
 - 45) Hofmann T, Hanlon ARM, Taylor JD, Ball AS, Osborn AM, Underwood GJC. Dynamics and compositional changes in extracellular carbohydrates in estuarine sediments during degradation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009; **379**: 45–58.