大阪湾北東域における *Skeletonema costatum* の 高密度発生と水質, 気象要因等との関係

吉田 陽一, 山本 圭吾, 中嶋 昌紀
辻野 耕実, 小玉 一哉, 酒井 康彦

(1999年2月23日受付)

Relationship between the Bloom of *Skeletonema costatum* and Water Quality or Meteorological Factors in the Northeast Part of Osaka Bay

Yoichi Yoshida,^{*1} Keigo Yamamoto,^{*2} Masaki Nakajima,^{*2}
Koichi Tsujino,^{*2} Kazuya Kodama,^{*1} and Yasuhiko Sakai^{*1}

The relationship between the bloom of *Skeletonema costatum* and water quality or meteorological factors was examined in the northeast part of Osaka Bay, by referring to the Meteorological Agency's data.

Monthly changes in water quality factors and phytoplankton in the northeast part of Osaka Bay showed that the DIN:DIP (dissolved inorganic nitrogen: dissolved inorganic phosphorus) ratio was high in the spring and low in the autumn and that *S. costatum* occurred throughout the year (the range of water temperature: ca. 7–31°C), but suddenly decreased in July or August.

The DIN:DIP ratio where *S. costatum* occurred with a high density of cells was very high (ca. 900) from April to August whereas the ratio was low (ca. 50) from September to February. These results suggested that *S. costatum* in the northeast part of Osaka Bay showed roughly the spring and autumn types and that both types alternated in July or August.

キーワード: 大阪湾, スケルトネマ, 水質, 気象, 季節的变化

大阪湾は, 都市や工場排水の流入が多く, 赤潮の多発する海域としてよく知られた海域である。大阪湾におけるスケルトネマ *Skeletonema costatum* は, 湾奥域(北東域)を中心として殆ど周年にわたりかなり高密度で分布し, 赤潮を形成しやすい代表的な赤潮種である。^{*3,1-3)} また, 大阪湾は, 1975年以降TP(全リン)の流入量の減少等により, DIN:DIP(溶存無機態窒素:溶存無機態リン)比が比較的高くなった海域であり,¹⁾ また *S. costatum* は大阪湾のうちでも同比の高い水域に出現しやすいことも指摘されている。²⁾

S. costatum の増殖条件では, 好適水温が10–30°C(最適25–30°C), 好適塩分は3–30‰(最適10–20‰)程度でかなり広温, 広塩性であること, 6,000 lux以下の低照度では分裂に要する時間が10時間以上と長くなるが, 低照度時(曇天時)でも充分増殖すること,⁴⁾ 海

水中のDSi(珪酸態珪素)が消失すると同種の増殖が停止するが, 硝酸塩が減少しても同種の増殖が持続すること,^{5,6)} 等が指摘されている。また, *S. costatum* は, 都市排水による海域の富栄養化や工場排水の影響等に対し抵抗性が強く, 過度に富栄養化の進行した海域(過栄養域)の指標種としても利用されている。⁷⁻¹⁰⁾ この他, *S. costatum* は *Olisthodiscus luteus* の培養液で増殖阻害を受けるが, *O. luteus* の増殖は阻害しないこと,¹¹⁾ また, *S. costatum* は自己増殖阻害物質を生産し, この物質は他の珪藻類や *Chattonella* 属の増殖も阻害することも明らかにされている。¹²⁾ ポピュレーション遺伝学的には, *S. costatum* は夏-秋型と冬-春型に区別され, 両型は20°Cでの増殖率やcarbon uptakeに差異が見られることも明らかにされている。^{13,14)}

著者らはこれまで大阪湾, 播磨灘, および東京湾につ

^{*1} 新日本気象海洋株式会社 (Shin-Nippon Meteorological & Oceanographical Consultant Co., Ltd., Nishi, Osaka 550-0002, Japan).

^{*2} 大阪府立水産試験場 (Osaka Prefectural Fisheries Experimental Station, Misaki Sennan, Osaka 599-0311, Japan).

^{*3} 城 久, 安達六郎, 三好礼治: 大阪湾に発生する赤潮の生態に関する研究. 大阪府水産試験場研究報告, 第3号, 1-115 (1971).

いて主要植物プランクトンの高密度出現水域の水質諸要因の特徴について比較検討し、*S. costatum* は他種プランクトンに比し、TN (全窒素)×TP や DIN:DIP 比の高い水域に出現する傾向が強いことを指摘した。¹⁵⁻¹⁸⁾ しかし大阪湾奥域の春と秋では、DIN:DIP 比等の水質諸要因にかなりの差異がみられており、殆ど周年にわたって出現する *S. costatum* 等の植物プランクトンでは春または秋等季節によって出現水域の水質諸要因の特徴にかなり差異のあることが考えられる。したがって、同海域における水質諸要因や *S. costatum* を中心とした主要植物プランクトンの季節的变化を調べると共に、春と秋における主要植物プランクトンの出現水域の水質諸要因の特徴を調べ、両者の特徴等を比較、検討した。

方 法

大阪湾に設定された定点 1 および 2 (Fig. 1) について、1995-1997 年の 3 年間の調査結果 (毎月 1 回) を用いて、同海域における水質諸要因、主要植物プランクトンの季節的变化や、季節別の主要植物プランクトン的高密度出現水域の水質諸要因の特徴等を調べた。なお、12, 1, および 3 月は調査を行わなかった。

調べた水質諸要因は、WT (水温), Sal (塩分), Tr (透明度), TN, TP, DIN, DIP, DSi, DIN×DIP, TN×TP (富栄養度), DIN:DIP, TN:TP, および TN×TP:DIN×DIP (略称, TNP:DINP) 比の 13 項目である。なお、水質の分析方法は前報¹⁵⁾と同様であり、また、栄養塩の単位は、 $\mu\text{g at/l}$ で表わし、窒素:リン比は原子比で表わした。

植物プランクトンは、出現した主要植物プランクトンの 7 種、*Skeletonema costatum*, *Eucampia zodiacus*, *Pseudonitzschia* spp. *Leptocylindrus danicus*, *Rhizosolenia fragilissima*, *Prorocentrum micans*, および *P. triest-*

inum について調べた。また、4 月から 8 月まで (春-夏期), または 9 月から 2 月まで (秋-冬期) における主要植物プランクトンの各種について、特定の種が高密度に出現した水域の 1 ml 中の細胞数が 1-6 番目に多い水域の水質諸要因の平均値 (出現例が 5 例以下の場合には全出現例の平均値) をその種の出現水域の水質諸要因とし、各種のプランクトンの出現水域の水質諸要因の特徴 (水質特性) を比較した。

気象諸要因は、気象庁月報 (大阪)¹⁹⁾ を参照し、気温、風速、日照時間、日射量、および雨量の 5 項目について月平均値を求め、これらの季節的变化を調べた。また、6-7 月における気象諸要因の経日的变化についても調べた。

結 果

水質諸要因および主要植物プランクトンの経月的変化
大阪湾の北東域における水質諸要因および主要植物プランクトンの経月的変化を Figs. 2-5 に示す。

Fig. 2. Seasonal changes of WT and Salinity in 1995 (A), 1996 (B), and 1997 (C).

■, WT; ◆, salinity.

Fig. 1. Locations of the stations in the northeast part of Osaka Bay.

Fig. 3. Seasonal changes of nutrient salts (A, $\mu\text{g at/l}$), these ratios and products (B, atomic ratio and product), and the dominant phytoplankton (C, cells/ml) in 1995.

A: $\square$, DIN; $\triangle$, DIP; $\blacksquare$, TN; $\blacktriangle$, TP; $\times$, Dsi.
B: $\square$, DIN:DIP ratio; $\blacksquare$, DIN $\times$ DIP; $\triangle$, TN:TP ratio; $\blacktriangle$, TN $\times$ TP; $\times$, TNP:DINP ratio.

C: $\blacklozenge$, *S. costatum*; $\blacktriangle$, *L. danicus*; $\blacksquare$, *E. zodiacus*, $\times$, *R. fragilissima*; $\circ$, *Pseudonitzschia* spp.; $\bullet$, *P. micans*; $+$, *P. triestinum*.

水温は、7.1–30.8°Cの範囲で変動し、1995, 1996, および1997年の3年間共に同様な傾向がみられた。また8, 9月頃に最高温度（それぞれ29.6, 30.8, および28.2°C）に達し、2月に最低温度（それぞれ、7.1, 8.8, および9.8°C）に達した。塩分は、16.2–30.7の範囲で変動し、1997年の4月に最低値を示すが、一般に毎年7月に顕著な負のピーク（それぞれ、18.8, 17.6, および23.1）がみられた（Fig. 2）。

1995年におけるTN, TPの経月的変化は、それほど大きな変動はみられない（それぞれ、44.3–77.5 および1.23–3.29 $\mu\text{g at/l}$ ）が、DIN, DIP, およびDSiにはかなりの変動がみられ（それぞれ、0.9–53.5, 0.02–2.24,

Fig. 4. Seasonal changes of nutrient salts (A), these rates and products (B), and the dominant phytoplankton (C) in 1996.

Symbols and units as in Fig. 3.

および0.4–109.0 $\mu\text{g at/l}$), 7月に正, 8月に負, および10–11月にゆるやかな正, のピークがみられた（Fig. 3A）。また, TN $\times$ TP および TN : TP 比ではそれほど大きな変動はみられない（それぞれ, 76–299 および14.4–47.4）が, DIN $\times$ DIP, DIN : DIP, および TNP : DINP 比ではかなりの変動がみられ（それぞれ, 0.1–153.3, 12.9–1,840, および2–3,210), DIN $\times$ DIP では6 および8月に負, 7月に正, DIN : DIP 比では5月に正, TNP : DINP 比では6 および8月に正, 7月に負の顕著なピークがみられた（Fig. 3B）。*S. costatum* は, 21–31,000 cells/ml の範囲で出現し, 6, 8, および2月に正, 7 および11月に負のピークを示した。*Pseudonitzschia* spp., *E. zodiacus* 等, 他種の植物プランクトンも時々比較的多く出現したが, いずれも400 cells/ml 前後かそれ以下で, *S. costatum* に比すれば, かなり少なかった（Fig. 3C）。

1996年の水質諸要因の経月的変化は、1995年に比し

Fig. 5. Seasonal changes of nutrient salts (A), these rates and products (B), and the dominant phytoplankton (C) in 1997.

Symbols and units as in Fig. 3.

一般に変動が大きくないが、DSiは、7月に正、8月に負 (Fig. 4A), DIN : DIP 比は4月に正、9月に負、また TNP : DINP 比は7月に負、9月に正、のピークがみられた (Fig. 4B)。S. costatum は4月および9月に 10,000 cells/ml 以上の高密度で出現がみられたものの、8月および11月には急減し、代わって8月には L. danicus や R. fragilissima の急増がみられた (Fig. 4)。

1997年のDINおよびDSiは、9月に負、11月にゆるやかな正、またDIPは7月に正、8月に負、11月にゆるやかな正、のピークがみられた (Fig. 5A)。DIN : DIP 比は2-1,100の範囲で大きく変動し、4月に最高値、9月に最低値を示した。また、DIN×DIPは6月および8月に負、7月に正のピークを示し、TNP : DINP 比とは逆の傾向を示した (Fig. 5B)。S. costatum は4-6月および8月に 10,000 cells/ml 以上の高密度で出現がみられたものの、7および11月には急減した。P. micans や E. zodiacus が7月に、L. danicus, R. fragi-

Fig. 6. Characteristics of water quality factors of the dominant phytoplankton occurred from April to August (A) or from September to February (B).

Symbols and unit as in Fig. 3C.

lissima, や Pseudonitzschia spp. が9月に急増した (Fig. 5C)。

主要植物プランクトンの出現水域の水質諸要因の季節別変化 4-8月期 (Fig. 6A) または9-2月期 (Fig. 6B) における主要植物プランクトンの高密度出現水域の水質諸要因の特徴 (水質特性) を比較した。一般的には水質諸要因は4-8月期 (前期) の方が、9-2月期 (後期) に比し変動幅がかなり大きく、同一種でも季節が異なれば水質特性にかなりの差異がみられた。S. costatum は、DIN : DIP 比では前期の908に比し、後期は50と1/18程度低い。またDIN×DIPは、前期が1.3に比し、後期は20.4と15.6倍高い。しかし他種との比較では、前、後の両期共、同種は他種に比し、DIN : DIP 比が高く、DIN × DIP は中程度であった。一方、S. costatum の TNP : DINP 比 (栄養塩利用強度) は両期共に約600であるが、同種は他種に比し、前期では中程度であり、後期では最も高かった。E.

zodiacus は, *S. costatum* と同様に, DIN : DIP 比が高い水域に出現する傾向が強いが, *S. costatum* よりも, DIN×DIP が高く, TNP : DINP 比が低い水域に出現する傾向がみられた。特に後期の TNP : DINP 比には大きな差異がみられ, *S. costatum* は最も高い水域に, *E. zodiacus* は最も低い水域に出現した。また, *L. danius* は両期共に他種に比し, DIN : DIP 比や DIN×DIP が低く, TNP : DINP 比が高い水域に出現する傾向が強かった。

気象諸要因の経月および経日的変化 1995–97 年の 3 年間の気象諸要因の経月的変化を Fig. 7 に示す。気温は 5.1–30.3°C の範囲で変動し, 3 ケ年共に 8 月に最高値, 2 月に最低値を示した。風速は 3.0–4.4 m/s の範囲で変動し, 1996 年 10 月が最も遅く, 1997 年 7 月が最

も速かった。日照時間は 3.9–9.5 h/day の範囲で変動し, 1995 年は 8 月, 1996 年は 4, 7 月にピークがみられたが, 1997 年は変動が少なくあまり顕著なピークは見られなかった。日射量は 6.6–18.8 Mj/m²/day の範囲で変動し, 3 ケ年共に 8 月頃に最高値, 12 月頃に最低値を示した。雨量は 0.4–14.4 mm/day の範囲で変動がみられ, 特に 1995 年には 5 および 7 月に顕著なピークがみられた。また, 1996 年には 6 月に, 1997 年には 7 および 9 月に弱いピークが見られた。

なお, *S. costatum* が 7 または 8 月に急減する傾向が強かったが, この急減の原因を明らかにするために, 同種の急減と 6 および 7 月における気象諸要因の日変化 (Fig. 8) との関連についても調べた。*S. costatum* の急

Fig. 7. Seasonal changes of the meteorological factors in 1995 (A), 1996 (B), and 1997 (C).

◆, air temperature/3 (°C/day); ■, wind velocity (m/s/day); ○, sunshine duration (h/day); ●, solar radiation (Mj/m²/day); ×, precipitation/2 (mm/day).

Fig. 8. Daily changes of meteorological factors from early June to early August in 1995 (A), 1996 (B), and 1997 (C).

◆, air temperature/3; □, wind velocity; ○, sunshine duration; ×, precipitation/10.

減がみられた調査日（1995年の7月5日、1996年の8月5日、および1997年の7月1日）以前の雨量は、1995年7月の3-5日の3日間は66-117 mm/dayの大雨があり、1996年は6月の下旬および7月中旬に中程度の降雨があった。しかし、1997年の6月中は殆ど降雨がみられなかった。また、気温、日照時間、および風速との関係についても調べたが、*S. costatum*の7または8月の急減と関連のあるような異常な気象要因は見い出せなかった。

考 察

大阪湾北東域における1995、1996、および1997年の3年間の平均的な季節的変動は、水質諸要因では、4-8月（前期）では非常に変動が大きい9-2月（後期）では比較的少ないこと、およびDIN:DIP比は前期（特に4、5月）で非常に高く、後期（特に9月）で低くなる傾向が強かった。また、*S. costatum*は殆ど周年にわたりかなり高密度（2,000-30,000 cells/ml）で出現したが、毎年7または8月、および11月には急減がみられた。同種はこれらの急減期を除き、他種に比し、数一数100倍もml当たりの細胞数が多く、殆ど周年にわたり優占種であった。他種の植物プランクトンでは、*L. danicus*、*P. micans*、や*R. fragilissima*が比較的多く出現したが、多い場合でもその出現数は10-1,000 cells/ml程度であり、また、*S. costatum*の急減期である、7または8月に急増する傾向がみられた。

*S. costatum*の7または8月の急減の時期と最高水温の時期との関連を調べたが、1996年を除き両時期の一致はみられず、また最低水温期の2月はむしろ*S. costatum*の急増期に相当しており、両者に関連はみられなかった。また*S. costatum*の7または8月の急減の時期と塩分低下の時期との関係では、1995年では一致がみられたが、他の2年では一致がみられなかった。また、同種の増殖の最適塩分は比較的低く、10-20程度であることが指摘されており、⁴⁾したがって、1995年や1996年の7月にみられた、15-20程度の塩分は同種の急減とは関係がないように思われた。また、気象諸要因との関係でも、1995年の7月上旬（調査直前）に大雨があり塩分以外のなんらかの要因の影響も考えられたが、他の年の調査前にはそのような大雨は観測されていなくても同種の急減がみられており、大雨は同種の急減とは直接的な関連はないように思われた。その他、日照時間、風速等について、種々しらべたが、同種の急減と関連のありそうな要因はまだ見い出せなかった。

*S. costatum*の高密度出現水域の水質諸要因の特徴は

前期と後期でかなり異なり、特にDIN:DIP比は前期は後期に比し18倍程度も高かった。これらのことから、同種は大別してDIN:DIP比の高い時期に出現する春型と同比の低い時期に出現する秋型とがあること、また7または8月頃は海水中のDIN:DIP比の急変による両型の交代期または転換期に相当し、このため同時期に*S. costatum*が急減したことが示唆された。

なお、ナラガンセット湾における*S. costatum*はポピュレーション遺伝学的には夏-秋型と冬-春型に区別されることが指摘されている。^{13,14)} また、*Microcystis aeruginosa*のスライムによる栄養塩類等の吸着性は、同一株でも培養条件により異なり、窒素:リン比の低い培養で得られた洗浄群体では $\text{NH}_4\text{-N}$ の吸着性が高いがDIPの吸着性は殆どみられない。逆に同比の高い培養で得られた洗浄群体では $\text{NH}_4\text{-N}$ の吸着性が若干低下するが、DIPの吸着性が非常に高くなること等をみている（吉田ら、未発表）。したがって、大阪湾北東域における*S. costatum*の春型と秋型とで $\text{NH}_4\text{-N}$ やDIP等の吸着性に差異があることやポピュレーション遺伝学的に差異があること等が可能性として考えられ、今後のこの分野の検討が期待される。

また、*S. costatum*の前期の出現水域のDIN:DIP比は約900と非常に高く、TNP:DINP比も前、後期共に、約600と他種に比し、かなり高かった。⁴⁾ このように、DINに比しDIPが非常に低い（前期）、またTNやTPに比しDINやDIPが非常に低いという水質諸要因の特徴は、前報^{17,18)}でも示唆したように、グリコカリックスまたはスライムをもち、微量のDIN、DIP、溶存有機物等を吸着し、これらを直接、または間接に利用しうる植物プランクトンにとって有利な環境と考えられる。

*S. costatum*の溶存有機物の利用に関しては、洞海湾産の同種がアミノ酸等種々の溶存有機物を利用すること、²⁰⁾ 沿岸、内湾産の同種は非常に低濃度（ $1\text{ }\mu\text{g at/l}$ 程度）のアミノ酸を利用すること、²¹⁾ 等が明らかにされている。また、*S. costatum*は同化量の数一数10%の溶存有機物を細胞外に分泌すること、²²⁻²⁵⁾ *Chaetoceros affinis*の分泌物（ムコ多糖類）はN:P比が高いとき、または低いときに分泌されるが、同比が高いときの方が分泌量が多く、凝固して無定型の粘液状のスライムを形成すること、²⁶⁾ また*S. costatum*は*C. affinis*よりも活性が低い、アルカリ性フォスファターゼ活性をもつこと、²⁷⁾ 等が明らかにされている。

*S. costatum*は細胞表層がムコ多糖類に反応するアルシアン青に染色²⁸⁾されるので、薄いグリコカリックス

⁴⁾ 吉田陽一、中原紘之、沖野外輝夫、堀 豊、辻野耕実：海域および湖沼における植物プランクトンの出現水域の富栄養度と他の水質諸要因との関係。平成10年度栄養塩と生物の多様性調査報告（水産庁）、1999。

の層を有すると思われる。したがって同種は、海水中の DIN または DIP が減少すると、細胞外に溶存有機物を分泌、凝固させてスライムを形成し、この層に DIN または DIP, 溶存有機物等を吸着させる。その後、細胞表面に極在するアミノ酸オキシダーゼまたはアルカリ性フォスファターゼの酵素作用^{17,29,30}等によりこれらの窒素やリン化合物を離脱または無機化して、細胞内にとり込み、利用することが可能性として考えられる。

謝 辞

本研究費の一部は農林水産省受託研究費によった。記して感謝の意を表わす。

文 献

- 1) 城 久, 矢持 進: 富栄養化の問題点—赤潮, 「漁業からみた閉鎖性海域の窒素, リン規制」(村上彰夫編), 恒星社厚生閣, 東京, 1986, pp. 32-47.
- 2) 矢持 進: 大阪湾, 「水域の窒素, リン比と水産生物」(吉田陽一編), 恒星社厚生閣, 東京, 1993, pp. 84-95.
- 3) 吉田陽一: 汚濁海域における物質の動きと微生物, 「海洋の生態系と微生物」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 1975, pp. 71-84.
- 4) 真鍋武彦: 植物プランクトンによる浄化, 「水域の自浄作用と浄化」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 1979, pp. 96-110.
- 5) T. Yamamoto and H. Tsuchiya: Physiological response of Si-limited *Skeletonema costatum* to silicate supply with salinity decrease. *Bull. Plankton Soc. Japan.* **42**, 1-17 (1995).
- 6) D. M. Pratt: The winter-spring diatom flowering in Narragansett Bay. *Limnol. Oceanogr.*, **10**, 173-184 (1965).
- 7) 本城凡夫, 下鶴頼 忠, 上田直子, 花岡 資: 赤潮発生期における植物プランクトン組成の推移とその特徴. 日本プランクトン学会報, **25**, 13-19 (1978).
- 8) 山田真知子, 武居 薫, 鶴田新生: 数種海産植物プランクトンの増殖に及ぼす染料排水などの影響. 日本誌, **48**, 1453-1456 (1982).
- 9) 山田真知子, 鶴田新生, 吉田陽一: 植物プランクトンを用いた海域の富栄養度の判定—1. 植物プランクトンの富栄養階級表. 日本誌, **46**, 1345-1348 (1980).
- 10) 山田真知子: 富栄養化と植物プランクトンの指標性, 「沿岸海域の富栄養化と生物指標」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, 1982, pp. 27-40.
- 11) D. M. Pratt: Competition between *Skeletonema costatum* and *Olisthodiscus luteus* in Narragansett Bay and in culture. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 447-455 (1966).
- 12) N. Imada, K. Kobayashi, K. Tahara, and Y. Oshima: Production of an Autoinhibitor by *Skeletonema costatum* and its effect on the growth of other phytoplankton. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 2285-2290 (1991).
- 13) J. C. Gallagher: Population genetics of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) in Narragansett Bay. *J. Phycol.*, **16**, 464-474 (1980).
- 14) J. C. Gallagher: Physiological variation and electrophoretic banding patterns of genetically different seasonal populations of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.*, **18**, 148-162 (1982).
- 15) 堀 豊, 宮原一隆, 長井 敏, 辻野耕実, 中島昌紀, 山本圭吾, 吉田陽一, 荒木伸生, 酒井康彦: 大阪湾および播磨灘における主要植物プランクトンと DIN : DIP 比等との相互関係. 日本誌, **64**, 243-248 (1998).
- 16) 吉田陽一, 三嶋義人, 佐藤正春: 東京湾奥域における主要植物プランクトンと DIN : DIP 比等との相互関係. 日本誌, **64**, 259-263 (1998).
- 17) 吉田陽一, 小玉一哉, 酒井康彦, 辻野耕実, 中島昌紀, 山本圭吾, 堀 豊, 西川哲也, 宮原一隆, 長井 敏: 大阪湾および播磨灘におけるギムノディニウムの高密度発生と水質, 気象要因との関係. 日本誌, **64**, 1006-1012 (1998).
- 18) 吉田陽一, 小島伸一, 佐藤正春: 東京湾奥域におけるヘテロシグマの高密度発生と水質, 気象要因との関係. 日本誌, **64**, 1013-1019 (1998).
- 19) 気象庁: 気象庁月報 (1995-1998).
- 20) 山田真知子, 新井義昭, 鶴田新生, 吉田陽一: 海産植物プランクトンの有機態窒素化合物利用能. 日本誌, **49**, 1445-1448 (1983).
- 21) P. A. Wheeler, B. B. North, and G. C. Stephens: Amino acid uptake by marine phytoplankters. *Limnol. Oceanogr.*, **19**, 249-259 (1974).
- 22) L. Ignatiades: Studies on the factors affecting the release of organic matter by *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve in field conditions. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **53**, 923-935 (1973).
- 23) L. Ignatiades and G. E. Fogg: Studies on the factors affecting the release of organic matter by *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve in culture. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **53**, 937-956 (1973).
- 24) S. Myklestad: Production of Carbohydrates by marine planktonic diatoms. II. Influence of the N/P ratio in the growth medium on the assimilation ratio, growth rate, and production of cellular and extracellular carbohydrates by *Chaetoceros affinis* var. *wellei* (Gran) Hustedt and *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **29**, 161-179 (1977).
- 25) J. A. Hellebust: Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **10**, 192-206 (1965).
- 26) I. Obernosterer and G. J. Herndl: Plankton extracellular release and bacterial growth: Dependence of the inorganic N:P ratio. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **116**, 247-257 (1995).
- 27) M. Møller, S. Myklestad, and A. Haug: Alkaline and acid phosphatase of the marine diatoms *Chaetoceros affinis* var. *wellei* (Gran) Hustedt and *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **19**, 217-226 (1975).
- 28) 山田和順, 藤田芳和: プロテオグリカン(ムコ多糖), 「核酸と糖」(小川和朗, 小根一穂, 小田琢三, 平野 寛, 藤田哲也, 山田和順編), 朝倉書店, 東京, 1985, pp. 223-241.
- 29) E. J. Kuenzler: Glucose-6-phosphate utilization by marine algae. *J. Phycol.*, **1**, 156-164 (1965).
- 30) B. Palenik and F. M. M. Morel: Amino acid utilization by marine phytoplankton: A novel mechanism. *Limnol. Oceanogr.*, **35**, 260-269 (1990).