総説

異常発生植物プランクトンの諸特性とその発生機構

吉 田 陽 一

(1999年4月30日受付, 2000年1月26日受理)

Characteristics of Bloom Forming Phytoplankton and Mechanisms of its Bloom Formation

Yoichi Yoshida*1

異常発生植物プランクトン(赤潮プランクトン)の特性としては、突発的に出現し、単一種の赤潮を形成しやすいこと、浮上、沈降性が強く、集積されやすいこと等が知られおり、また毒性等、魚介類や漁業等に有害作用をもつ種が多いこと、¹⁻⁴⁾鉄やビタミンB₁₂等の増殖促進物質が必要であること⁵⁻⁹⁾等が明らかにされている。また、同プランクトンの異常発生には気象条件や水温、塩分等の水質条件の他、動物プランクトン等の他種生物の影響、¹⁰⁾さらにはシストの分布や発芽条件¹¹⁻¹⁵⁾等も大きく関与してくることも指摘されており、これらに関する研究も非常に多い。

しかし、植物プランクトンの異常発生の原因や発生機構についてはかなり解明されている部分もあるが、まだ未解明の部分も多く残されており、異常発生前に発生種、発生時期、発生場所、発生規模等の予測が困難な場合も多いのが現状と思われる。

著者らは、異常発生植物プランクトンの特性の一つとして、同プランクトンの出現水域の水質諸要因(栄養塩等の量や比率等)の特徴¹⁶⁻³⁴⁾や同プランクトンが特定の水域に異常に集積する機構³⁵⁻⁴²⁾等について種々検討を加えてきたが、本総説ではこれらの結果をまとめて検討し、さらに同プランクトンの栄養素(nutrients)の吸着性、浮上、沈降性等の諸特性とその発生機構との関連についても総合的な考察を加えた。

1. 異常発生植物プランクトンの出現水域の水質諸要因の特徴

湖沼や海域における植物プランクトンの出現水域の特徴を明らかにするために、これまで栄養塩や有機物に関係のある水質諸要因として、TN(全窒素)、TP(全リン)、DON(溶存有機態窒素)、DOP(溶存有機態リ

ン)、DIN(溶存無機態窒素)、DIP(溶存無機態リン)、TN×TP、DIN×DIP、TN:TP、TN:DIN、TP:DIP、DON:DIN、DOP:DIP、DIN:DIP、およびTN×TP:DIN×DIP(略称TNP:DINP)比等について比較検討を加えてきた。しかし、湖沼や海域についてこれらの諸要因を全般的に比較検討するには項目が多すぎるため、また、DONやDOP^{21,32)}については未だ資料が不十分なため、ここでは前記諸要因のうち比較的重要と思われる、TN×TP(富栄養度)、DIN×DIP、DIN:DIP比、およびTNP:DINP比(栄養塩利用強度)の4項目を選び比較検討することとした。TN×TPは富栄養の程度を表わす基礎的な指標として、DIN×DIPは植物プランクトンの主要な栄養素である栄養塩量の指標として、DIN:DIP比は栄養塩類の構成比を表わす指標として、また、TNP:DINP比は供給されたTN×TPに対する栄養塩の利用度や残量比を表わす指標として、重要と考えられる。なお、TN、TP、DIN、およびDIPの単位は $\mu\text{g at/l}$ とし、諸比は原子比で表わした。

1.1 湖沼および海域における水質諸要因の季節的变化

湖沼や海域における水質諸要因の季節的变化の概要を知るために、前記4項目の水質諸要因について各水域における季節的变化を比較した。^{*2}

湖沼に関しては、諏訪湖(1992),²¹⁾琵琶湖南湖および北湖(1980-1989),¹⁸⁾における水質諸要因の季節的变化を比較した。TN×TPについては、諏訪湖(図1A)、琵琶湖南湖(図1B)、および北湖(図1C)で、それぞれ、100-2000, 10-20, および3-8程度、DIN×DIPについては、それぞれ、0.03-30, 0.03-0.7, および0.02-0.7程度、DIN:DIP比については、それぞれ、0.3-200, 50-1000, および40-800程度、また、TNP:DINP比については、それぞれ、10-5000, 40-1000, お

*1 水産環境微生物研究所(Laboratory of Fisheries and Environmental Microbiology, Hiyoshidai, Otsu, Shiga 520-0112, Japan).

*2 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書(水産庁), 1999, pp. 70-83.

図1 諏訪湖(A), 琵琶湖南湖(B), および北湖(C)における水質諸要因の経月変化。
 ◆, $TN \times TP$; □, $DIN : DIP$ 比; ▲, $DIN \times DIP$; ×, $TNP : DINP$ 比。

よび10-300程度の範囲でかなり大きな変動がみられた。また、これらの変動は水域別にも季節的にもかなりの差異がみられ、 $TN \times TP$ は、諏訪湖で9, 10月頃に正のピーク、 $DIN : DIP$ 比は3湖沼共に9-11月頃に負のピーク、 $DIN \times DIP$ は諏訪湖で7月頃、琵琶湖南北両湖で9, 10月頃に負のピーク、また $TNP : DINP$ 比は諏訪湖で7月頃、琵琶湖南北両湖で9, 10月頃に正のピークがみられた。

ークがみられた。

海域に関しては、東京湾奥域(1992-1994)²⁶⁾、大阪湾および播磨灘(1995-1997)²⁷⁾について、水質諸要因の季節的变化を比較した。 $TN \times TP$ については、東京湾奥域(図2A)、大阪湾(図2B)、および播磨灘(図2C)で、それぞれ、200-1000, 90-600, および4-20程度、 $DIN \times DIP$ については、それぞれ、10-100, 1-100,

図2 東京湾奥域(A), 大阪湾北東域(B), および播磨灘(C)における水質諸要因の経月変化。(図中の記号は図1と同じ)

および0.2-10程度, DIN:DIP比については, それぞれ, 30-200, 9-800, および4-30程度; また, TNP:DINP比については, それぞれ, 2-300, 2-4,000, および, 2-300程度の範囲でかなり大きな変動がみられた。また, これらの変動は水域別にも季節的にもかなりの差異がみられ, TN×TPは, 東京湾奥域や大阪湾では5-8月頃に比較的高くなり, DIN×DIPは大阪湾や播磨灘

で5, 6月頃に負のピークがみられ, DIN:DIP比は3海域共に9, 10月頃に負のピークがみられ, またTNP:DINP比は3海域共に5-10月頃に高く, 10-2月頃に低くなる傾向がみられた。

以上のことから, 湖沼および海域における水質諸要因は, 一般的にみて, TN×TPは他の3要因に比し季節的変動が小さいこと, また他の3要因は湖沼では夏か

ら秋にかけて、海域では春から夏にかけて変動が大きくなる傾向がみられた。なお、DIN : DIP 比は湖沼、海域共に 9, 10 月頃に負のピークを示す傾向が顕著であったが、この原因の一つとして、同時期は底土の温度が比較的高く、DIP の溶出量が多いこと、また秋の循環期に入るため上、下層水の混合により硝化脱窒作用が効率的に行われた^{20,21,26)} こと等が考えられる。

1.2 湖沼および海域における植物プランクトンの出現水域の水質諸要因の特徴

湖沼に関しては、一般湖沼 (1991–1993),¹⁷⁾ 諏訪湖 (1992),²¹⁾ および琵琶湖 (1980–1989)¹⁸⁾ について植物プランクトンの優占的出現水域 (以下出現水域) の TN×TP と他の水質諸要因との関係を調べた。なお、調べた植物プランクトンは、*Anabaena affinis* (図 3 中では Aa), *A. flos-aquae* (Afl), *Aphanothece elachista* (Ae), *Asterionella formosa* (Af), *Ceratium hirundinella* (Ch), *Closterium aciculare* var. *sabpronum* (Ca), *Chlamydomonas conferta* (Cc), *Cryptomonas erosa* (Ce), *Cryptomonas* sp. (Crs), *Cyclotella meneghiniana* (Cm), *Dinobryon* sp. (Ds), *Fragilaria crotonensis* (Fc), *Kirchneriella* sp. (Ks), *Lyngbya contorta* (Lc), *Melosira granulata* (Mg), *M. solida* (Ms), *Micractinium pusillum* (Mp), *Microcystis aeruginosa* (Ma), *M. viridis* (Mv), *M. wesenbergii* (Mw), *Nitzschia acicularis* (Na), *Pediastrum biwae* (Pb), *Phormidium tenue* (Pt), Picoplankton (Pi), *Planktosphaeria gelatinosa* (Pg), および *Uroglena americana* (Ua) の 26 種である。

湖沼における植物プランクトンの出現水域の TN×TP と DIN : DIP 比との関係 (図 3A) は、一般に TN×TP が高くなるに従い DIN : DIP 比が低下する傾向がみられ、TN×TP が高く DIN : DIP 比が低い水域に *Microcystis* 属や *A. flos-aquae*, *L. contorta* 等のラン藻類が出現し、逆に TN×TP が低く DIN : DIP 比が高い水域に *U. americana*, *M. solida*, *A. formosa*, *F. crotonensis* 等が出現する傾向が強かった。出現水域の TN×TP と DIN×DIP との関係 (図 3B) は、一般に TN×TP が高くなるに従い DIN×DIP も高くなる傾向がみられるが、DIN×DIP が高い水域に *C. conferta*, *Cryptomonas* sp., *A. formosa* 等が出現し、DIN×DIP が低い水域に、*A. affinis*, *M. granulata*, Picoplankton (*Synechococcus* sp.) 等が出現した。また、出現水域の TN×TP と TNP : DINP 比との関係 (図 3C) では、両者に相関的な関係は見られなかったが、TNP : DINP 比が高い水域に *M. wesenbergii*, *M. aeruginosa*, *A. affinis*, *L. contorta* 等のラン藻類や *M. granulata* 等が出現し、また同

比が低い水域に *U. americana*, *F. crotonensis*, *Cryptomonas* sp. 等が出現した。

海域に関しては、東京湾奥域 (1984–1995, 6 月),³⁰⁾ 大阪湾、播磨灘 (1995–1996, 通年),²⁷⁾ 大阪湾北東域 (1995–1997, 春–夏),³³⁾ 播磨灘 (1995–1997, 秋–冬),³⁴⁾ および沖合海域 (1985–1990, 7 月)^{*3)} について主要植物プランクトンの高密度出現水域 (以下出現水域) の TN×TP と他の水質諸要因との関係を調べた。なお、調べた植物プランクトンは、*Cerataulina lineatum* (図 4 中では Cli), *C. pelagica* (Cp), *Ceratium furca* (Cf), *Chaetoceros affinis* (Ca), *C. curvisetum* (Ccu), *C. compressum* (Cco), *C. laciniosum* (Cla), *C. lorenzianum* (Clo), *Coscinodiscus wailesii* (Cw), *Cylindrotheca closterium* (Cc), *Dinophysis acuminata* (Da), *Eucampia zodiacus* (Ez), *Euglenophyceae* (Es), *Gymnodinium mikimotoi* (Gm), *Heterosigma akashiwo* (Ha), *Hemiaulus hauckii* (Hh), *Leptocylindrus danicus* (Ld), *L. mediterraneus* (Lm), *Noctiluca scintillans* (Nsc), *Oxyphysis oxytoxoides* (Oo), *Prorocentrum minimum* (Pm), *P. micans* (Pmc), *P. triestinum* (Pt), *Protoperdinium bipes* (Pb), *Pseudonitzschia* spp. (Ps), *Rhizosolenia fragilissima* (Rf), *Skeletonema costatum* (Sc), *Trichodesmium erythraeum* (Te), *T. thiebautii* (Tt), および細胞内に多数の色素顆粒が見られるせん毛虫 *Mesodinium rubrum* (Mr) の 30 種である。

海域における植物プランクトンの出現水域の TN×TP と DIN : DIP 比との関係 (図 4A) は、TN×TP が特に高い東京湾奥域の例を除き、一般的に、湖沼の場合とは逆に、TN×TP が高くなるに従い DIN : DIP 比が高くなる傾向がみられた。TN×TP が最も高い水域では *H. akashiwo* や *S. costatum* がみられ、*H. akashiwo* は DIN : DIP 比が比較的低い水域に、また *S. costatum* は同比が比較的高い水域に出現した。TN×TP の低い水域に出現する種は一般的に DIN : DIP 比も低い水域に出現する傾向が強いが、特に *C. affinis*, *H. hauckii*, *L. mediterraneus* 等は DIN : DIP 比が 3 前後の非常に低い水域で出現した。出現水域の TN×TP と DIN×DIP との関係 (図 4B) は、一般に TN×TP が高くなるに従い DIN×DIP も高くなる傾向がみられるが、TN×TP および DIN×DIP が最も高い水域に *H. akashiwo* が出現し、両者が最も低い水域に *T. thiebautii* が出現した。また、出現水域の TN×TP と TNP : DINP 比との関係 (図 4C) では、両者に相関的な関係は見られなかったが、TN×TP が中程度 (約 100 前後) の水域で TNP : DINP 比が非常に高い水域に出現する種として、*P. tries-*

*3 吉田陽一：漁業環境における植物プランクトンの動態と栄養塩比 (沖合海域)。平成 9 年度栄養塩と生物の多様性調査報告書 (水産庁), 1998, pp. 50–59.

図3 湖沼における植物プランクトンの優占的出現水域の $TN \times TP$ と $DIN : DIP$ 比(A), $DIN \times DIP$ (B), または $TNP : DINP$ 比(C)との関係 (プランクトンの記号は本文参照)。

◆, 一般湖沼 (5, 9 月); □, 諏訪湖; ×, 琵琶湖。

tinum, *R. fragilissima*, *G. mikimotoi*, *S. costatum* 等がみられた。

なお、湖沼および海域における植物プランクトンの出現水域の特徴は、大別して $TN \times TP$ が 10 以下 (貧栄養域), 10-数 100 (富栄養域), および数 100 以上 (過栄養域) の 3 段階に区分され、他の 3 種の水質諸要因の特徴が異なっているように思われる。この原因の一つ

として、極端に窒素やリンの少ない貧栄養域や、有害物質の多い都市排水や工場排水の影響を受けやすい過栄養域の植物プランクトンは、富栄養域の植物プランクトンに比し、かなり異なった生理学および生態学的特性が要求されることに起因することが考えられる。また、植物プランクトンの出現水域の $TN \times TP$ と $DIN : DIP$ 比との関係では、湖沼と海域とで逆の関係が見られたが、

図4 海域における主要植物プランクトンの高密度出現水域の $TN \times TP$ と $DIN:DIP$ 比(A), $DIN \times DIP$ (B), または $TNP:DINP$ 比(C)との関係 (プランクトンの記号は本文参照)。

◆, 東京湾奥域 (6月); □, 大阪湾, 播磨灘; ×, 大阪湾北東域 (春-夏); +, 播磨灘 (秋-冬); ▲, 沖合海域 (7月)。

これは、湖沼では $TN \times TP$ が高く $DIN:DIP$ 比が低い都市排水¹⁷⁾の影響を受けて富栄養化すること、また海域では $TN \times TP$ および $DIN:DIP$ 比の低い外洋水の影響を受けて貧栄養化すること、がその原因の一つと考えられる。

以上のように、植物プランクトンの出現水域の特徴は種や群によりかなりの差異がみられ、また非常に多様性

に富んでおり、4項目の水質諸要因について全く同一の特徴を示す別の種は見い出せなかった。湖沼や海域における水質諸要因が水域別や季節的变化、その他気象諸要因の変化に応じて大きく変動する中で、植物プランクトンは、それぞれ、自種にとって好適な水質諸要因を持ち、このような好適な水質諸要因の環境下で優占的にまたは比較的高密度で増殖しているように思われた。しか

し、*S. costatum* のように、TN×TP のほぼ全域（数—数 1000）にわたって出現し、また、殆ど周年にわたって出現する種もみられた。同種の DIN : DIP 比等は出現水域の TN×TP や季節によってかなり差異がみられている^{30,33)}が、このような差異がみられる原因としては、同種の洞海湾と周防灘産とでは有機栄養要求性が異なること、⁴³⁾ 大阪湾北東域の同種は N : P 比の高い春型と同比の低い秋型の 2 型が考えられること、³³⁾ 等から示唆されるように、同種はそれぞれの海域環境に適した数種の株が存在し、大きな環境の変化に広く対応しているように思われた。したがって、富栄養度や季節によってその出現水域の特徴（水質特性）を大きく変化させる種については、同一の富栄養度の水域や季節について他種との水質特性の比較や相互関係を検討することが必要と思われる。

1.3 海域における富栄養度と透明度との関係

これまでの一般的な海域の水質、プランクトンの調査では、DIN, DIP, 透明度等は測定されているが、同時に TN や TP（さらには DON や DOP）が測定されている例は非常に少ない。したがって、透明度から TN×TP の近似値を知ることは TN や TP が測定されていない水域の水質諸要因の特徴を推察するために重要と思われる。このため、東京湾奥域（1984-1995, 6 月, 3 定点）、大阪湾（1995-1997, 6, 7 月, 4 定点）、播磨灘（1995-1997, 6, 7 月, 3 定点）、および沖合海域（1985-

1990, 7 月, 9 定点）、における資料を用いて、海域の富栄養度と透明度との関係について調べた。⁴⁴⁾ TN×TP と透明度との関係を両者の対数で図示した場合（図 5）、大まかにみて、透明度が 5 m, TN×TP が 20 のあたりで交差する 2 直線で近似された。得られた図からみると、透明度の 3 m, 5 m, 10 m, および 30 m は、TN×TP のそれぞれ、約 100, 20, 7, および 1 に相当した。

1.4 植物プランクトンの異常発生時の水質諸要因の特徴

湖沼や海域における水質諸要因の平均的な季節的变化は前述のようにほぼ同様な一定の傾向がみられたが、同一水域で同一の季節（月）の経年的変化は前月の気象要因等によりかなりの変動もみられており、^{22-24,30)} また、低頻度（または異常な）出現種は、一般に平均的な水質や気象条件からはなれた（異常なまたは特異な）条件で出現する傾向が見られている。²⁴⁾ したがって、植物プランクトンの異常発生は異常気象→異常水質→異常発生植物プランクトンの順に関連させて検討することが重要と思われる。

次に植物プランクトンが異常に発生した時期に調べた水質諸要因の特徴の若干例を表 1 に示す。

1994 年は異常な高温と晴天が持続し、琵琶湖の水位が観測史上最低の -123 m を記録したが、同年の 8 月下旬から 9 月上旬にかけて琵琶湖北湖の 2 港で北湖では初めての *M. aeruginosa* のブルームが発生し、また同

図 5 海域（6, 7 月）における TN×TP と透明度との関係。

○, 東京湾奥域; ▲, 大阪湾; □, 播磨灘; ×, 沖合海域。

⁴⁴⁾ 掘 豊, 西川哲哉, 辻野耕実, 中嶋昌紀, 山本圭吾, 吉田陽一, 荒木伸生, 酒井康彦: 漁業環境における植物プランクトンの動態と栄養塩比 (大阪湾, 播磨灘)。平成 9 年度栄養塩と生物の多様性調査報告書 (水産庁), 1998, pp. 16-26.

表 1. 植物プランクトンの異常発生水域の水質諸要因

種 名	調査場所	TN×TP	DIN : DIP 比	DIN×DIP	TNP : DINP 比
<i>M. aeruginosa</i> *1	琵琶湖北湖諸港	260	5.3	0.89	1,160
<i>M. granulata</i> *2	琵琶湖北湖諸港	103	33.1	4.1	51
<i>C. antiqua</i> *3	播磨灘 (定点 4)	(30)	137	0.20	(598)
<i>C. antiqua</i> *4	播磨灘 (定点 4)	11	8.6	0.05	495
<i>A. catenella</i> *5	田辺湾 (定点 4)	(100)	31.1	0.04	(14,800)

*1 1994 年 8 月 25 日または 9 月 4 日調査延 3 港平均, *2 1994 年 9 月 4 日調査 3 港平均, *3 1987 年 8 月 3 日調査 0, 5, および 10 m の 3 層平均, *4 1986 年 8 月 11 日調査 0, 5, および 10 m の 3 層平均, *5 1987 年 5 月 11 日調査 0, 2, 4, 6, および 8 m の 5 層平均。()内は透明度 (図 5) からの推算値。

種の発生が少なかった隣接の港では *M. granulata* のブルームがみられた。^{20,26)} このときの *M. aeruginosa* の発生港の 4 項目の水質諸要因 TN×TP, DIN : DIP 比, DIN×DIP, および TNP : DINP 比は, それぞれ, 260, 5.3, 0.89, および 1,160 であり, 北湖の 9 月の平均値 (それぞれ, 約 4, 50, 0.1, および 200) に比し非常に大きな変化がみられ, またこれらの値はむしろ湖沼の TN×TP が 1,000 前後の *M. aeruginosa* が発生しやすい水域の DIN : DIP 比や TNP : DINP 比に近似していた。また, *M. granulata* のブルームがみられた諸港の 4 項目の水質諸要因は, それぞれ, 103, 33.1, 4.1, および 51 であり, 湖沼の TN×TP が 100 前後の *M. granulata* が発生しやすい水域の DIN : DIP 比や DIN×DIP に近似していた (図 1 および 3 参照)。これらのことは, 同年の異常気象を起因とした, 北湖諸港内の水質諸要因の変化により *M. aeruginosa* または *M. granulata* の増殖に好適な水質環境が形成され, このため両種の異常発生をひき起こしたことを示唆している。

播磨灘における,³²⁾ 1987 年 8 月上旬 (降雨後約 2 週間) の *Chattonella antiqua* の高密度発生時の 4 項目の水質諸要因は, それぞれ, (30), 137, 0.20, および (598), また 1986 年 8 月上旬の同種の比較的高密度発生時の水質諸要因は, それぞれ, 11, 8.6, 0.05, および 495 であり, 両年共に, TN×TP が 10-30 程度の海域の平均的な水質諸要因 (図 4 参照) であったのに比べて, DIN×DIP は低く, TNP : DINP 比は高い値となった。なお, DIN : DIP 比に関しては, 1986 年は海域の平均的な値に近かったが, 1987 年はかなり高い値となった。

また, 田辺湾で *Alexandrium catenella* が高密度で発生した³¹⁾ 1987 年 5 月中旬 (強風後約 1 月) の 4 項目の水質諸要因は, それぞれ, (100), 31.1, 0.04, および (14,800) であり, TN×TP が 100 程度の海域の平均的な水質諸要因 (図 4 参照) に比し, DIN : DIP 比は同程度であるが, DIN×DIP は非常に低く, また TNP : DINP 比は異常に高い値となった。

植物プランクトンは窒素 : リン比に大きな影響をうけること, また, 特に異常発生植物プランクトンは水中の窒素 : リン比が増大または低下したとき (窒素またはリン制限のとき) に発生するという報告は, 著者らの一連の報告を含めて, かなり多い⁴⁴⁻⁵²⁾ が, さらに, 前述のように水中の DIN×DIP が低下し, TNP : DINP 比が増大したときにも発生しやすいことも明らかとなった。これらのことは, 植物プランクトンの異常発生は水中の DIN または DIP が急減したときや DIN および DIP の両者が急減したときに発生しやすいこと, したがって, 同プランクトンは急減した無機態の栄養塩類や, (相対的または絶対的に) 急増した有機物を直接的または間接的に有効に利用し得る特性を有することが示唆される。

1.5 海域における赤潮原因プランクトンとその発生水域の富栄養度または透明度

これまで得られた資料等から推察すると, 海域における赤潮原因プランクトンとその発生水域の富栄養度または透明度は, 凡その範囲として, Euglenophyceae, *H. akashiwo*, *S. costatum* 等は TN×TP が数 100 以上, 透明度が 2 m 以下の過栄養域,⁵³⁾ *Alexandrium catenella* は TN×TP が 100, 透明度が 3 m 前後の弱過栄養域, *G. mikimotoi*, *C. antiqua*, *N. scintillans*, および *C. wailesii* は TN×TP が 7-100, 透明度が 3-10 m 程度の富栄養域, また, *T. erythraeum* および *T. thiebautii* は TN×TP が 1-7, 透明度が 10 m 以上の貧栄養域に出現する傾向が強いと考えられる (図 6)。

2. 低栄養塩環境下における栄養塩類や有機物等の利用性

異常発生植物プランクトンが減少した無機態の栄養塩類や, 相対的に (または絶対的に) 急増した有機物を直接的または間接的に有効に利用する方法として, 同プランクトンのスライムによる吸着性や溶存有機物の利用性の外, スライム中の共存細菌による有機物の無機化作用が考えられる。

図6 海域における異常発生プランクトンの発生水域のTN×TPまたは透明度。

2.1 栄養塩類や溶存有機物の吸着性

細菌や藻類には、多糖類を主とするスライム（寒天様被膜、粘質物、ムコ多糖類、糖蛋白またはグリコカリックス）に包まれている種が多いが、このようなスライムはDIP,⁵⁴⁻⁵⁶ $\text{NH}_4\text{-N}$ （アンモニア態窒素）,^{21, 55} $\text{NO}_3\text{-N}$ （硝酸態窒素）,⁵⁷ 鉄,^{2, 58, 59} ビタミン B_{12} ,⁶⁰⁻⁶² 溶存有機物,^{21, 55} や固形物^{63, 64}等を吸着することが指摘または示唆されており、また、これらの吸着性物質（結合物質 binding substance）は、いずれも細胞の表面近くに存在するスライム等多糖類、糖蛋白または蛋白質の一種であることも指摘または示唆されている。このようなスライムは飢餓状態（窒素またはリン制限）のときに形成されやすく、また植物プランクトンの異常発生時に見られることが多い。⁶⁵⁻⁶⁷ また、スライムによるDIPの吸着性は飢餓状態（リン制限）で高くなること、DIPの添加後数10分以内が高く、それ以降は著しく低下すること等が明らかにされており、^{54, 56} 吸着量はある一定量で飽和状態に達することが示唆される。なお、飢餓状態におかれた植物プランクトンは栄養塩や溶存有機物を添加後数数10分内の短時間に急速に取り込むことも明らかにされており、^{68, 69} これらもスライムによる急速な吸着が関与しているように思われる。

2.2 溶存有機物の利用性

植物プランクトン（特に異常発生プランクトン）の溶存有機物の利用性に関しては、ビタミン B_{12} 等のように有機物をそのままの形で取り込む利用法の他に、細胞の表面に局在するアミノ酸オキシダーゼやアルカリ性フォスファターゼ等により溶存有機物中の窒素やリンを離脱、無機化した後、細胞内に取り込む間接的な利用法が明らかにされており、またリン制限の環境下ではアルカリ性フォスファターゼ活性が、窒素制限の環境下ではア

ミノ酸オキシダーゼ活性が高くなることも明らかにされている。⁶⁹⁻⁸⁴ 一方、多くの沿岸性種では非常に低濃度（ $1\text{ }\mu\text{g at N/l}$ ）のアミノ酸を吸着（accumulate）して利用する能力があることも明らかにされている。⁷⁵

2.3 スライムの形状や誘導的形成

湖沼産植物プランクトンのスライムの形状の若干例を図7に示す。⁵⁵ スライムの形状は植物プランクトンの種によって異なり、アルシアン青によって染色される程度も種により、また同一種でも部位により差異がみられた。また、このようなスライムの形状の他、スライム内の共存細菌や共存藻類等の種類や数、分布様式等はスライム形成プランクトンの種類や出現時期等により多様であった。^{20, 21, 85}

北海の*Phaeocystis pouchetii*は海水中のN:P（窒素：リン）比の高いとき（P制限）に、またオランダ沿岸でみられる*Phaeocystis*属は、同様の低いとき（N制限）に、鞭毛を消失しムコ多糖類のマトリックス（スライム）に包まれたコロニーを作り、ブルームを形成しやすいこと、^{87, 88} また北アドリア海のブルーム形成藻の*C. affinis*もN:P比の低いときまたは高いときにムコ多糖類を分泌するが、同様の高いときの方が分泌量が多く、無定形の粘液状のスライムを形成すること、⁸⁹ 等が指摘されている。また、*Microcystis*属のスライム中のglucose等の多糖類の構成比は種によりかなり異なること、⁹⁰ *P. pouchetii*の分泌物中の多糖類の構成比は同一種でも暖水型と冷水型の株でかなり異なること、⁹¹ 等が明らかにされている。一方、海洋性低栄養細菌（KE10株）では、低栄養環境下では必要のない低親和性の取り込み系を消失させ、高親和性の取り込み系の効率を高くして低濃度の基質を有効に利用できるように適応すること、およびそのような適応機構にペリプラズム空間蛋白質（おそらく結合蛋白質）が関与している可能性が指摘されている。⁹²

以上のように、スライムの形状、構成成分、共存微生物等は多様であり、また窒素やリン制限のときにスライムやアルカリ性フォスファターゼ等が誘導的に形成される場合も多く指摘されている。したがって、これらのスライムの形状や機能等は、異常発生プランクトン等の植物プランクトンが低濃度の栄養塩や溶存有機物の環境下で、これらを有効に利用するために種々発展させた、また種や株別に多様性に富んだ特性であるように思われる。

なお、アドリア海でDIN:DIP比が高い時期に多くみられる無定形粘質塊（マリンスノー）中には環境水中に比し、DINやDIPが数一数10倍程度多く蓄積され

*5 吉田陽一，石田祐三郎，中原紘之：アオコのスライムの形状等の特徴，平成9年度日本水産学会秋季大会講演要旨（1997）。

図7 湖沼産植物プランクトンのスライムの形状。スライムはアルシアン青 (pH 2.5) 法で染色。⁸⁶⁾
横棒幅は 40 μm 。

A and B, *M. aeruginosa*; C, *M. viridis*; D, *M. wesenbergii*; E, *Microcystis ichthyoblabe*; F, *Microcystis* sp.; G, *Anabaena spiroides*; H, *A. flos-aquae*; I, *Staurastrum dorsidentiferum*; J, *Staurastrum arcticon*; K, *U. americana*; L, *Eudorina elegans*.

ていること (DIN : DIP 比は逆に環境水中よりも低い)⁹³⁾ ビタミン B₁₂ 結合物質は自然海中の B₁₂ を不活性化し, B₁₂ を要求する他種の植物プランクトンの増殖を抑制すること,⁶²⁾ 播磨灘の *C. wailesii* による粘質塊は生育条件が悪化すると多量の微細な有機態けん濁物を絡め込んで沈降すること,⁶³⁾ 等が指摘されている。したがって, 生産した植物プランクトン種にとって不要となったスライムは種々の形態の物質を吸着して沈降し, 他種の植物プランクトンや海藻⁶³⁾ 等に対し水中の栄養塩, 有機物, 増殖促進物質等の利用を抑制する, 等の点で環境水や水産生物等に大きな影響を及ぼしているように思われる。

2.4 細菌等の摂食作用や共存細菌による溶存有機物の間接的利用

U. americana や *Dinophysis* 属は細菌等を摂食する (phagotrophy) ことが知られており,^{2,94,95)} 摂食藻と被摂食微細生物との関係は非常に重要と思われる。田辺湾の *Dinophysis* 属は前述の *Alexandrium catenella* と同様に TNP : DINP 比の異常に高い (DIN や DIP に比し細菌や微細藻類が多いと考えられる) 時期に比較的高密度の出現が見られている。³¹⁾

植物プランクトンは同化された DOC (溶存有機態炭素) のうち数一数 10% 程度をグリコール酸等の形で分泌することが明らかにされており,⁹⁶⁾ *M. aeruginosa* が, 同藻から分泌される DOC をエネルギー源として生育している, スライム中の共存細菌²⁵⁾ により DON が無機化され, 生じた DIN を間接的に利用している可能性が考えられる。²⁰⁾ 異常発生プランクトンには, スライムに包まれた比較的大型の群体を形成するものも多く (表 2), これらの群体形成種が同様な方法で溶存有機物を間接的に利用している可能性も無視できないと思われる。

3. 植物プランクトンの浮上, 沈降性と集積機構

植物プランクトンには運動性や浮上, 沈降性⁹⁷⁾ を有する種が多いが, 特に異常発生植物プランクトンには浮上, 沈降性が強く, また限られた水域に異常に集積し, 赤潮状態になる種も多い。

3.1 植物プランクトンの運動性や浮上, 沈降性

植物プランクトンの運動性や浮上, 沈降性は, 栄養塩等が不均一に分布しているときにそれらが比較的高濃度の水深または水塊に達するため (および再び表層近くの有光層に戻るため) の手段と考えられる。

飢餓状態におかれた鞭毛藻は, 水中で動物プランクトンの排泄物等により形成された, 微細水塊内の比較的高濃度の栄養塩等を数一数 10 分程度の短時間内に急速に取り込み, 利用し得ることが明らかにされている。⁹⁸⁻¹⁰⁰⁾ このことは飢餓状態におかれた鞭毛藻は栄養塩等に対し

強い吸着性を有することを示唆している。

植物プランクトンの浮上, 沈降性や鉛直的な日周移動に関しては多くの研究がみられ, その浮上または沈降には, 鞭毛藻のように主に運動性による種や, 細胞液の塩類や代謝生産物の種類や量, 比等を変えるなど, 主に比重調節による種等がみられる。^{97,101-103)}

一般的に比較的高栄養度が高く水深が浅い湾奥域や小湾等で比較的狭域的に赤潮を形成しやすい種には, *S. costatum*, *H. akashiwo*, *Gymnodinium* 属, *Prorocentrum* 属等の比較的小型の鞭毛藻が多い。しかし, 比較的高栄養度が低く水深の深い水域では, 広域的 (大規模) な赤潮 (またはブルーム) を形成する, *U. americana*, *Thalassiosira mala*, *Thalassiosira diporocylus*, *C. wailesii*, *T. erythraeum*, *T. thiebautii* 等の大型の群体形成種や, *N. scintillans* や *C. antiqua* のような大型細胞種が比較的多くみられる (表 2)。広域的出現種に大型群体形成種や大型細胞種が多い原因の一つとして, これらの種の出現水域は, 一般に水深が深く (表層から比較的营养塩等の多い底層や水温躍層までの距離が長い), したがって, 日周移動のためには浮上または沈降速度を速める必要があり, 水の抵抗性を少なくするために大型化を選んだように思われる。³⁴⁾

3.2 植物プランクトンの集積機構

湖沼や海域では, 表層水の収束, 沈降域で浮上性プランクトンが沈降流に抗して浮上し, 表層付近に集積され, 逆に底層または水温躍層付近の下層水の収束, 湧昇域で沈降性プランクトンが湧昇流に抗して沈降し下層付近に集積されることが考えられる。また, 浮上性の強いプランクトンは水の収束, 沈降域の直上付近に高密度で集積され, また浮上性の弱いプランクトンは水の収束, 沈降域の周辺域 (比較的広い範囲) に比較的高密度で集積される (沈降性プランクトンの場合はその逆) と考えられる (図 8)。³⁵⁻⁴²⁾

表 2. 広域または大規模発生型の異常発生プランクトン

種 名	細胞の大きさ (μm)	群体または粘質塊の大きさ	文 献
<i>U. americana</i>	7-14	30-400 μm	梅崎, 石田 (1990)
<i>T. mala</i>	4-10	不定型の粘質塊	H. Takano (1956)
<i>T. diporocylus</i>	25-48	0.4-4.0 mm	長井ら (1995)
<i>C. wailesii</i>	100-400	数-数 100 mm	高野 (1990)
(<i>G. mikimotoi</i>)	18-37	群体形成せず	高山 (1990)
<i>C. antiqua</i>	50-130	群体形成せず	原 (1990)
<i>N. scintillans</i>	150-2,000	群体形成せず	黒田 (1990)
<i>T. erythraeum</i>	1,000-2,000	群体形成	丸茂 (1980), 梅崎 (1990)
<i>T. thiebautii</i>	60-750	群体形成	梅崎 (1990)

図8 海水の沈降域または湧昇域における浮上性または沈降性プランクトンの集積の模式図。

●または○，浮上性の強いまたは弱いプランクトン；■または□，沈降性の強いまたは弱いプランクトン；←，潮流の方向；←—または—→，浮上性の強いまたは弱いプランクトンの移動の方向；←- -または- -→，沈降性の強いまたは弱いプランクトンの移動の方向。

表層水の収束，沈降域における集積例として，1979年における琵琶湖北湖西部の沿岸沿いに帯状に形成された，松の花粉および *U. americana* の集積域を沿岸から沖合に向けて横断測定して得られた結果³⁷⁾について述べる。松の花粉は，水深が急に深くなり表層水温が急になる境界近くの水域（表層水の沈降域）で湖水の表面に非常に稠密に浮上，集積し，またその隣接水域で *U. americana* が比較的濃密に集積している（クロロフィル a のピーク）のが観測された。また中または底層水の収束，湧昇域における集積例としては，鉛直的にみて中層付近に濃密層がみられる *U. americana* の増殖第2期には，表層水温が低い水域（湧昇域）に同種の高密度水域が出現するいくつかの例がみられており，³⁵⁻³⁷⁾ また，海域の限られた水域の底層で *C. wailesii* が異常に集積し，トロール漁業に大きな被害を与える例も湧昇域集積の一例と考えられる。¹⁰⁴⁾

異常発生植物プランクトンの浮上性の強さ，または集積率（増殖域の密度に対する集積域の密度の比）の高さは，その集積域の状況等から大まかに判断すると，湖沼では，*M. aeruginosa*，*A. flos-aquae*，（松の花粉）> *U. americana*，海域では，*N. scintillans*，*T. erythraeum* > *G. mikimotoi* > *C. antiqua* > 一般鞭毛藻 > *S. costatum* の順と考えられる。*S. costatum* は過栄養域では数 m 以浅の比較的表層に高密度でみられるが，浮上速度はおそく，水平的な集積はあまり顕著ではないように思われる。¹⁰⁵⁾

なお，集積作用には数日間にわたって繰り返される重複的集積作用も考えられる。即ち湖の *U. americana* は

昼間には湖風により表層の高温水と共に沿岸域に移動するが，夜間は逆に陸風が吹き表層水は沿岸域から湖中央域へ移動する。しかし夜間では同種は数 m 下に沈降するため表層水による移動からまぬがれる。翌朝，同種は再び表層に浮上し，昼間に湖風により移動する高温の表層水と共にさらに沿岸域に移動し，表層水の収束，沈降域に濃密な集積域を形成することが考えられる。³⁷⁾ 播磨灘南部域における *C. antiqua* や *G. mikimotoi* の高密度出現（赤潮形成）は8月上旬の小潮期にみられるが，この時期の数日間は植物プランクトンの浮上時間帯（10：00-16：00）における潮流の向きが播磨灘南部域に向かい，同水域に表層水の収束，沈降が生じやすい時期に相当している。したがって，小潮期に数日間にわたって繰り返される集積作用が同水域における両種の高密度出現に大きく寄与したことが推察される。^{38,42)}

なお，赤潮プランクトンの集積率については，その集積域の深さや幅等からみて，鉛直のおよび水平的に，それぞれ，数—数10倍程度の集積があり，したがって3次元的には数10—数1000倍程度の集積が生じていることが考えられる。このことは，浮上性を有するプランクトンがその増殖域で1 cell/ml 程度増殖すれば，集積条件によっては数1000 cells/ml 程度の赤潮状態に達し得ることを示唆している。

4. 鞭毛藻赤潮の発生機構

海域にみられる赤潮は，*S. costatum* 等の珪藻類による場合も多いが，大きな漁業被害を与える赤潮は *Chattonella* 属等鞭毛藻類による場合が多い。このような鞭毛藻赤潮の発生機構または発生過程を1-3節で得られた知見とその他気象要因等と関連させて考察を加えてみたい。

4.1 鞭毛藻赤潮の発生過程（または遷移）

北海で魚類の大量へい死を引き起こした *Chrysochromulina polylepis* の赤潮は，海水中のDSi（ケイ酸態ケイ素）やDIPが減少し，また *S. costatum* 赤潮が消滅した後に発生すること，¹⁰⁶⁾ 大村湾の1968年の7月下旬にみられた *G. mikimotoi* の急増は，かなりの降雨があった後，珪藻類が急増，および急減した後（降雨の3-4週間後）にみられること¹⁰⁷⁾等が指摘または示唆されている。また，メゾコズムを用いた実験では，栄養塩添加後，植物プランクトン相が珪藻類—渦鞭毛藻類—*C. antiqua* 赤潮の順に遷移するという結果も得られている。¹⁰⁸⁾ 一方，東京湾奥域の1992年の6月上旬に発生した *H. akashiwo* による赤潮は5月前半の比較的強い雨や風の2-3週間後，窒素：リン比が低下した後に発生がみられ，³⁰⁾ 大阪湾，播磨灘の1995年の8月上旬に出現した *G. mikimotoi* による赤潮は7月上旬の大雨の約4週間

後、栄養塩類が減少した後に発生がみられ、²⁹⁾ 播磨灘の1987年の8月上旬に出現した *C. antiqua* 赤潮は降雨（上下層混合）の約2週間後、急増した珪藻類や栄養塩が減少した後に発生がみられ、³²⁾ また田辺湾の1987年の5月中旬に出現した *A. catenella* 赤潮は、強風のあった約一ヵ月後、急増した珪藻類や栄養塩が減少した後に発生がみられている。³¹⁾

また、珪藻類や栄養塩が減少した後に溶存有機物が急増する現象は、1988年の *C. polylepis* の赤潮発生時¹⁰⁹⁾ や1995年の播磨灘の *G. mikimotoi* による赤潮発生時¹¹⁰⁾ にもみられており、後者の例では赤潮発生前の珪藻類のブルーム時にDONが増加し、*G. mikimotoi* の増加と共にそれが減少することから、渦鞭毛藻類がDONを利用している可能性も示唆されている。したがって、海水中の栄養塩が非常に減少した場合、溶存有機物の利用能が指摘されている、前述の *G. mikimotoi*, *H. akashiwo*, *A. catenella* 等は増加した溶存有機物を有効に利用し、他種との競合にうちかって急増したことが考えられる。²⁹⁻³¹⁾

4.2 *C. antiqua* 赤潮の発生過程

C. antiqua は広域的に発生し、わが国では最も漁業被害の大きい赤潮種であるが、本種に関しては、未だ溶存有機物の利用能が明らかにされていない。しかし同種は、表層から10m近くまでの広範囲な鉛直の日周移動を行うこと、*6 比較的大型の鞭毛藻であり、細胞の周辺に顕著なグリコカリックスの被膜をもつこと^{2,111,112)} 等が明らかにされており、浮上、沈降に適した種と考えられる。また、同種は、*P. minimum* や *H. akashiwo* に比し、EDTA-Feの最大取り込み速度に達する時間が最も速いこと、およびグリコカリックスに吸着された懸濁態鉄は、膜を透過して外に出てきたサイデロフォアにより可溶化され細胞内に取り込まれること、等が指摘または示唆されている。^{59,60)} したがって、同種は夏期の成層期に、表層から10m近くまでの広範囲な鉛直の日周移動を行い、比較的短時間内に前述の動物プランクトンの排泄物により形成される微細水塊や、底層や水温躍層近くで潮流等の作用で生じる小水塊内等の比較的高濃度のDIN, DIP, 鉄, ビタミンB₁₂等を吸着等により急速に取り込み利用し得る特性をもっているように思われる。³²⁾

以上のことから、播磨灘の1987年の8月上旬にみられた *C. antiqua* の高密度の発生（赤潮発生）に至るまでの過程（集積過程を除く）として、次のような6段階の過程が可能性として考えられた。³²⁾

1) 7月中旬の降雨と気温の低下に伴う上下層の鉛直

混合等により、表層水中に多量のシスト、栄養塩類、増殖促進物質等が供給された。2) その後の晴天の持続で珪藻類が急増したが、増殖促進物質に比し、栄養塩類が相対的に少なかったため、栄養塩類が強度に消費された。3) 急増した珪藻類に動物プランクトンの増殖が追いつけず、動物プランクトンによる珪藻類の過食や不完全消化^{113,114)} が起った。4) 栄養塩の極端な減少のため、珪藻類は増殖率が低下し、動物プランクトンの摂食圧に抗しきれず、急減した。5) 動物プランクトンの排泄物等により、海水中に粒子態や溶存態の有機物が急増し、またこれらの有機物は比較的高温の条件下で急速に分解、無機化された。6) 有機物の分解、無機化等により生じたDIN, DIP, ビタミンB₁₂, 鉄等を急速に吸着または取り込み、効率的に利用しようと考えられる、*C. antiqua* にとって好適な環境が形成され、8月上旬を中心とした同種の高密度発生をひき起した。

5. おわりに

湖沼や海域における水質諸要因は水域別や季節的变化、その他気象諸要因の変化に応じて大きな変動がみられるが、これに対し植物プランクトンは、それぞれ、自種にとって好適な水質諸要因（環境対応特性）をもっていると思われる。特に異常発生植物プランクトンは、栄養塩等が制限された環境下でこれらの栄養塩や有機物をスライムによる吸着、溶存有機物の細胞表面局在性の酵素や共存細菌による無機化、または粒子状の有機物の直接的な摂食作用等により取り込み、また、栄養塩等が不均一に分布している水域内では運動性や浮上、沈降性等によりこれらを効率的に取り込む等、環境に対応して種または株別に多様に変化した、取り込み機構をもっているように思われる。このような異常発生植物プランクトンの栄養塩等の取り込み機構の多様性は同プランクトンの発生原因または発生機構の多様性に関連のあることを示唆しており、また、赤潮の発生予察が困難な原因にもなっているようにも思われる。

したがって、異常発生植物プランクトンの発生機構の解明等に関しては、未だ多くの課題が残されていると思われるが、今後の研究課題の主なものとして次のようなことを上げたい。

1) これまでの異常発生植物プランクトンの調査は水温、塩分、栄養塩類を重点においたものが多く、したがって、今後はさらにTN, TP, DON, DOP等の有機物や鉄、ビタミンB₁₂等の増殖促進物質等も同時に調査されることが重要と思われる。なお、湖沼や海域の有機物には難分解性のものも多いと思われるので、易分解性の

*6 沢本俊策, 吉松定昭, 山田達夫: 赤潮調査. 3. 夜間連続調査. 昭和53年6月発生ホルネリア赤潮に関する調査報告書, 香川県, 1979, pp. 37-47.

有機物と難分解性の有機物の比率の測定も期待される。

2) 一般に多糖類や糖蛋白は構造の変化に富み、それと対応して機能も多様に変化することが知られており、このような多糖類を中心とする構造と機能の関係に関する研究は、近年医学関係等を中心に急速な進展が見られている。しかし、植物プランクトンの分野では研究が極めて少なく、今後の発展が期待される。

なお、植物プランクトンのスライムや細胞表面局在の溶存有機物無機化酵素は基質が低濃度の条件下で誘導的に形成されることも指摘されているため、植物プランクトンの栄養塩や溶存有機物等の利用性は通例の高濃度培養と低濃度（数 $\mu\text{g at/l}$ 程度かそれ以下）で培養した場合とではかなり異なる可能性がある。したがって、特に異常発生プランクトンでは低濃度で培養した株を用いて低濃度の栄養塩や溶存有機物の利用性を検討することが重要と思われる。またこれらと関連して種、株別のスライムの構造や吸着性の差異、さらにはスライム内の共存細菌の役割等についても検討する必要があるように思われる。

3) 異常発生植物プランクトンの浮上、沈降性に起因する集積機構は、同プランクトンの赤潮形成に重要な役割を果たしていると考えられるが、赤潮発生域における潮流の流向、流速、沈降域における表層水の沈降速度等に関する調査、研究は極めて少ない。特に、小さな湾や枝湾等では潮流の流向、流速、表層水の沈降域等が複雑で、風の影響も受け易いと思われる。このような小湾等では魚貝類の養殖場も多い。したがって、異常発生植物プランクトンの集積域や集積時期、集積率等を予察し、養殖魚貝類への影響を抑制するためには、これらの赤潮発生域における潮流等の詳細な調査は欠くことが出来ないように思われる。

4) 赤潮が発生した場合、その細胞密度の増大が、主に細胞の増殖によったものか、主に物理的な集積作用によったものか、または両者の寄与程度がそれぞれどの程度であったのか不明の場合が多い。また、赤潮の形成や消滅には動物プランクトンの摂食や従属栄養性渦鞭毛藻類等の影響が大きい^{10,115)}ことや赤潮の消滅には殺藻細菌やウイルスの影響が大きい^{10,116,117)}ことも指摘されている。さらに著者らは極く表層に浮上した赤潮プランクトンが、紫外線、過飽和状態の酸素の影響等で弱ったり死滅する可能性も指摘している。¹¹⁸⁾したがって、今後、赤潮の発生や消滅に関与していると考えられる諸要因が、総合的な現場調査で、それぞれ、実際にどの程度関与しているのかを明らかにしていくことも必要と考えられる。

謝 辞

本稿をまとめ、また一連の研究を進めるに当たり、関連の大学、研究機関、行政機関等の多くの方々から、種々の貴重なご教示、ご助言、ご協力、ご援助等を頂いた。ここに厚く御礼申し上げる。

文 献

- 岡市友利：赤潮現象，「赤潮の科学第二版」（岡市友利編），恒星社厚生閣，東京，1997，pp. 5-41.
- 岡市友利，本城凡夫，福代康夫：赤潮種と発生環境，「赤潮の科学 第二版」（岡市友利編），恒星社厚生閣，東京，1997，pp. 247-291.
- 大島康克：まひ性貝毒の発生状況，「有毒プランクトン」（日本水産学会編），恒星社厚生閣，東京，1982，pp. 73-87.
- 福代康夫：II.2. 分類と分布，「貝毒プランクトン」（福代康夫編），恒星社厚生閣，東京，1985，pp. 19-30.
- 岩崎英雄：赤潮の生理特性からみた赤潮の発生機構．日本プランクトン学会報，**19**，104-114 (1973).
- 本城凡夫，花岡 資：博多湾における赤潮発生機構に関する研究Ⅲ．有効底泥の特性とその地理的分布．日本プランクトン学会報，**20**，126-130 (1974).
- 岩崎英雄：I-1. 赤潮生物の栄養要求性，「赤潮—発生機構と対策」（日本水産学会編），恒星社厚生閣，東京，1980，pp. 11-24.
- 本城凡夫：赤潮生物の増殖促進物質，「赤潮—発生機構と対策」（日本水産学会編），恒星社厚生閣，東京，1980，pp. 25-37.
- S. Yamochi: Mechanisms for outbreak of *Heterosigma akashiwo* red tide in Osaka Bay, Japan. Part 1. Nutrient factors involved in controlling the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada. *J. Oceano. Soc. Japan*, **39**, 310-316 (1983).
- 飯塚昭二，上 真一，石田祐三郎：赤潮の生態学的諸問題，「赤潮の科学 第二版」（岡市友利編），恒星社厚生閣，東京，1997，pp. 115-180.
- 福代康夫：日本沿岸における *Protogonyaulax* の分類と生態に関する研究．博士論文，東京大学，東京，1982，220 pp.
- 竹内照文，小久保友義，福代康夫：田辺湾における *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) の栄養細胞とシストの分布．日本プランクトン学会報，**37**，157-165 (1990).
- 今井一郎：瀬戸内海のシャトネラ赤潮におけるシストの生態的役割．月刊海洋，**24**，33-42 (1992).
- 吉松定昭：瀬戸内海における赤潮生物特に渦鞭毛藻類 *Alexandrium* 属 2 種，ラフィド藻類 3 種の生活史に関する研究．香川県赤潮研究所研究報告，**4**，1-90 (1992).
- 山口峰生，板倉 茂，今井一郎：広島湾海底泥における有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* および *Alexandrium catenella* シストの現存量と水平、鉛直分布．日水誌，**61**，700-706 (1995).
- 吉田陽一，宮原一隆，中原紘之：水域別の水産生物に及ぼす N:P 比の影響（琵琶湖），「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. 120-132.
- Y. Yoshida, K. Miyahara, and H. Nakahara: Relationships between the dominant phytoplankton and DIN:DIP ratios in inland waters. *Fisheries Science*, **61**, 396-400 (1995).
- 吉田陽一，中原紘之：琵琶湖における優占植物プランクトンと DIN:DIP 比等との相互関係，日水誌，**61**，561-565 (1995).

- 19) 吉田陽一, 中原紘之: 異常発生と水質との関連, シンポジウム“ピコプランクトンの異常発生とアユの大量へい死”. 日本誌, **61**, 934-935 (1995).
- 20) 吉田陽一, 中原紘之, 桑江朝比呂: 琵琶湖北湖諸港におけるアオコの異常発生機構. 日本誌, **62**, 230-235 (1996).
- 21) 吉田陽一, 沖野外輝夫: 諏訪湖におけるアオコの発生とDON: DIN比等との相互関係. 日本誌, **62**, 631-637 (1996).
- 22) 吉田陽一, 中原紘之, 堀家健司: 琵琶湖南湖におけるホルミディウムの優占的発生と水質および気象要因等との相互関係. 日本誌, **62**, 872-877 (1996).
- 23) 吉田陽一: 琵琶湖南湖におけるミクロシスチスの優占的発生と水質, 気象諸要因等との相互関係. 日本誌, **63**, 531-536 (1997).
- 24) 吉田陽一: 琵琶湖北湖におけるウログレナの優占的発生と水質, 気象諸要因等との相互関係. 日本誌, **63**, 594-599 (1997).
- 25) 石田祐三郎, 吉田陽一: アオコ群体に共存する細菌とその役割. シンポジウム“アオコの特性とその発生機構”, 日本誌, **64**, 297-298 (1998).
- 26) 吉田陽一, 中原紘之, 藤田裕子: アオコの発生と水質, 気象要因等との関係. シンポジウム“アオコの特性とその発生機構”, 日本誌, **64**, 309-310 (1998).
- 27) 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).
- 28) 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).
- 29) 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).
- 30) 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).
- 31) 竹内照文, 吉田陽一: 田辺湾における *Alexandrium catenella* の高密度発生と水質, 気象要因との関係. 日本誌, **65**, 826-832 (1999).
- 32) 小野知足, 吉松定昭, 吉田陽一: 播磨灘南西域における *Chattonella antiqua* の高密度発生と水質, 気象要因との関係. 日本誌, **65**, 665-672 (1999).
- 33) 吉田陽一, 山本圭吾, 中嶋昌紀, 辻野耕実, 小玉一哉, 酒井康彦: 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. 日本誌, **66**, 200-206 (2000).
- 34) 西川哲也, 堀 豊, 長井 敏, 宮原一隆, 吉田陽一, 小玉一哉, 酒井康彦: 播磨灘における *Coscinodiscus wailesii* の高密度発生と水質, 気象要因等との関係. 日本誌, **66**, 388-394 (2000).
- 35) Y. Yoshida, T. Uda, T. Matsumoto, K. Numata, and H. Kadota: The accumulation of colonies of *Uroglena americana* in Lake Biwa. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **21**, 565-568 (1981).
- 36) 吉田陽一, 河口克己, 門田 元: 琵琶湖の“淡水赤潮”に関する研究-III. *Uroglena americana* の水平分布パターン. 陸水学雑誌, **44**, 293-297 (1983).
- 37) 門田 元, 中西正己, 吉田陽一, 石田祐三郎, 卯田太一郎: 琵琶湖における淡水赤潮の発生, 「淡水赤潮」(門田元編), 恒星社厚生閣, 東京, 1987, pp. 171-245.
- 38) 吉田陽一, 沼田克己: *Chattonella antiqua* (Hada) Ono の潮流による集積. 日本誌, **48**, 1271-1275 (1982).
- 39) 吉田陽一, 沼田克己: *Chattonella antiqua* (Hada) Ono の集積に及ぼす風の影響. 日本誌, **48**, 1277-1280 (1982).
- 40) 吉田陽一, 沼田克己: 鹿児島湾および周防灘における *Chattonella* sp. の集積と移動. 日本誌, **48**, 1401-1405 (1982).
- 41) M. Nakaya and Y. Yoshida: Mechanism for unusual accumulation of *Chattonella* sp. at the southeast region of the inmost part in Kagoshima Bay. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.*, **50**, 1619 (1984).
- 42) 小野知足, 吉松定昭, 松岡 聡, 吉田陽一: 播磨灘南部におけるギムノディニウムおよびシャットネラの潮流による集積. 日本誌, **66**, 118-119 (2000).
- 43) 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).
- 44) F. P. Healey and L. L. Hendzel: Physiological indicators of nutrient deficiency in lake phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**, 442-453 (1980).
- 45) G.-Y. Rhee and I. J. Gotham: Optimum N: P ratios and coexistence of planktonic algae. *J. Phycol.*, **16**, 486-489 (1980).
- 46) V. H. Smith: The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis. *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 1101-1112 (1982).
- 47) V. H. Smith: Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, **221**, 669-671 (1983).
- 48) D. J. McQueen and D. R. S. Lean: Influence of water temperature and nitrogen to phosphorus ratios on the dominance of blue-green algae in Lake St. George, Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 598-604 (1987).
- 49) T. J. Smayda: Primary production and the global epidemic of phytoplankton blooms in the sea: A linkage? in “Novel phytoplankton blooms” (ed. E. M. Cosper, V. M. Bricef and E. J. Carpenter), Springer-Verlag, Berlin, 1989, pp. 449-483.
- 50) J. A. Downing and E. McCauley: The nitrogen: phosphorus relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, **37**, 936-945 (1992).
- 51) N. Takamura, A. Otsuki, M. Aizaki, and N. Nojiri: Phytoplankton species shift accompanied by transition from nitrogen dependence to phosphorus dependence of primary production in Lake Kazumigaura, Japan. *Arch. Hydrobiol.*, **124**, 129-148 (1992).
- 52) M. Nakanishi, T. Miyajima, S. Nakano, and Y. Tezuka: Studies on the occurrence of *Anabaena* and *Microcystis* blooms in Akanoi Bay of the south basin of Lake Biwa, with special attention to nutrient levels. *Ann. Rept. Interdiscipl. Res. Inst. Environ. Sci.*, **11**, 67-75 (1992).
- 53) 吉田陽一: 環境変化の予測と評価の方法 3. 生物指標法, 「漁業環境アセスメント」(吉田多摩夫編), 恒星社厚生閣, 東京, 1983, pp. 25-46.
- 54) E. S. Rorem: Uptake of rubidium and phosphate ions by polysaccharide-producing bacteria. *J. Bact.*, **70**, 691-701 (1955).
- 55) B. A. Whitton: Phosphate accumulation by colonies of *Nostoc. Plant & Cell Physiol.*, **8**, 293-296 (1967).
- 56) T. Okino: Studies on the blooming of *Microcystis aeruginosa* II. Rapid accumulation of phosphate by *Microcystis aeruginosa*. *Jour. Fac. Sci. Shinshu Univ.*, **8**, 135-145 (1973).
- 57) J. T. Lin and V. Stewart: Nitrate assimilation by bacteria, in “Advances in Microbial Physiology” (ed. R. K. Poole), Academic Press, Tokyo, 1988, pp. 6-30.
- 58) 雨宮由美子, 中山大樹: 藍藻 *Microcystis* より単離した粘質鞘物質の化学的性質と金属類に対する吸着特性. 陸水

- 雑, 48, 187-193 (1984).
- 59) T. Okaichi, S. Montani, J. Hiraki, and A. Hasui: The role of iron in the outbreaks of *Chattonella* red tide, in "Red Tide: Biology, Environmental Science and Toxicology" (eds T. Okaichi, D. M. Anderson, and T. Nemoto) Elsevier Sci. Publ., New York, 1989, pp. 353-356.
 - 60) 柳 哲雄, 遠藤拓郎, 松田 治, 西島敏隆, 畑 幸彦, 門谷 茂, 岡市友利: 赤潮発生の物理, 化学環境, 「赤潮の科学第二版」(岡市友利編), 恒星社厚生閣, 東京, 1997, pp. 181-246.
 - 61) I. J. Pintner and Altmeyer: Vitamin B₁₂-binder and other algal inhibitors. *J. Phycol.*, 15, 391-398 (1979).
 - 62) 張 敬国, 西島敏隆, 深見公雄: *Heterosigma akashiwo* によるビタミン B₁₂ 結合物質の生産とその B₁₂ 結合物質の性質. 日水誌, 62, 647-653 (1996).
 - 63) T. Manabe and S. Ishio: Bloom of *Coscinodiscus wailesii* and DO deficit of bloom in Seto Inland Sea. *Mar. Poll. Bull.*, 23, 181-184 (1991).
 - 64) H. W. Pearl: Microbial attachment of particles in marine and freshwater ecosystems. *Microb. Ecol.*, 2, 73-83 (1975).
 - 65) P. H. Calott and R. A. MacLeod: Survival of *Escherichia coli* from freeze-thaw damage: Influence of nutritional status and growth rate. *Can. J. Microbiol.*, 20, 683-689 (1974).
 - 66) G. Cronberg and C. Weibull: *Cyanodictyon imperfectum*, a new chroococcal blue-green alga from Lake Trummen, Sweden. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 60, 101-110 (1981).
 - 67) J. M. Sieburth, P. W. Johnson, and P. E. Hargraves: Ultrastructure and ecology of *Aureococcus anophagefferens* gen. et sp. nov. (Chrysophyceae): The dominant picoplankton during a bloom in Narragansett Bay, Rhode Island, Summer 1985. *J. Phycol.*, 24, 416-425 (1988).
 - 68) J. S. Parslow, P. J. Harrison, and P. A. Thompson: Development of rapid ammonium uptake during starvation of batch and chemostat cultures of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Mar. Biol.*, 83, 43-50 (1984).
 - 69) J. A. Hellebust: Uptake specificity for organic substrate by the marine diatom *Melosira nummuloides*. *J. Phycol.*, 3, 132-136 (1967).
 - 70) E. J. Kuenzler: Glucose-6-phosphate utilization by marine algae. *J. Phycol.*, 1, 156-164 (1965).
 - 71) T. Berman: Alkaline phosphatases and phosphorus availability in Lake Kinneret. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 663-674 (1970).
 - 72) B. B. North and G. C. Stephens: Amino acid transport in *Nitzschia ovalis* Arnott. *J. Phycol.*, 8, 64-68 (1972).
 - 73) M. J. Perry: Alkaline phosphatase activity in subtropical Central North Pacific waters using a sensitive fluorometric method. *Marine Biology*, 15, 113-119 (1972).
 - 74) F. P. Healey: Characteristics of phosphorus deficiency in *Anabaena*. *J. Phycol.*, 9, 383-394 (1973).
 - 75) P. A. Wheeler, B. B. North, and G. C. Stephens: Amino acid uptake by marine phytoplankters. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 249-259 (1974).
 - 76) 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).
 - 77) R. B. Rivkin and E. Swift: Diel and vertical patterns of alkaline phosphatase activity in the oceanic dinoflagellate *Pyrocystis noctiluca*. *Limnol. Oceanogr.*, 24, 107-116 (1979).
 - 78) J. H. Paul and K. E. Cooksey: Asparagine metabolism and asparaginase activity in a euryhaline *Chlamydomonas* species. *Can. J. Microbiol.*, 25, 1443-1451 (1979).
 - 79) R. J. Chrost and J. Overbeck: Kinetics of alkaline phosphatase activity and phosphorus availability for phytoplankton and bacterioplankton in Lake Plüsee (North German eutrophic lake). *Microb. Ecol.*, 13, 229-248 (1987).
 - 80) D. Wynne: The role of phosphatases in the metalolism of *Peridinium cinctum*, from Lake Kinneret. *Hydrobiologia*, 83, 93-99 (1981).
 - 81) B. Palenik and F. M. M. Morel: Amino acid utilization by marine phytoplankton: A novel mechanism. *Limnol. Oceanogr.*, 35, 260-269 (1990).
 - 82) B. Palenik and F. M. M. Morel: Comparison of cell-surface L-amino acid oxidases for several marine phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59, 195-201 (1990).
 - 83) N. J. Antia, P. J. Harrison, and L. Oliveira: The role of dissolved organic nitrogen in phytoplankton nutrition, cell biology and ecology. *Phycologia*, 30, 1-89 (1991).
 - 84) T. Berman, S. Chava, B. Kaplan, and D. Wynne: Dissolved organic substrates as phosphorus and nitrogen sources for axenic batch cultures of freshwater green algae. *Phycologia*, 30, 339-345 (1991).
 - 85) H. Canter-Lund and J. W. G. Lund: Freshwater algae, their microscopic world. Biopress, Ltd, Bristol, 1995, 360 pp.
 - 86) 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, 小田塚三, 平野 寛, 藤田哲也, 山田和順編), 朝倉書店, 東京, 1985, pp. 223-241.
 - 87) M. J. W. Veldhuis and W. Admiraal: Influence of phosphate depletion on the growth and colony formation of *Paeocystis pouchetii*. *Mar. Biol.*, 95, 47-54 (1987).
 - 88) R. Riegman, A. A. M. Noordeloos, and G. C. Cadée: *Paeocystis* blooms and eutrophication of the continental coastal zones of the North Sea. *Mar. Biol.*, 112, 479-484 (1992).
 - 89) I. Obernosterer and G. J. Herndl: Phytoplankton extracellular release and bacterial growth: Dependence of the inorganic N : P ratio. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116, 247-257 (1995).
 - 90) Y. Amemiya and O. Nakayama: Separation and sugar composition of gelatinous sheath carbohydrates produced by *Microcystis*. *Jpn. J. Phycol.*, 37, 253-262 (1989).
 - 91) R. R. L. Guillard: Growth and the production of extracellular substances by two strains of *Paeocystis pouchetii*. *J. Phycol.*, 7, 330-338 (1971).
 - 92) 吉永郁生: 海洋性低栄養細菌の低栄養環境への適応機構. 博士論文, 京都大学, 京都, 1991, pp. 1-144.
 - 93) E. Kaltenböck and G. J. Herndl: Ecology of amorphous aggregations (marine snow) in the Northern Adriatic Sea. IV. Dissolved nutrients and the autotrophic community associated with marine snow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 87, 147-159 (1992).
 - 94) B. Kimura and Y. Ishida: Possible phagotrophic bacteria in a freshwater red tide Chrysophyceae *Uroglena americana*. *Bull. Japan Soc. Sci. Fish.*, 52, 697-701 (1986).
 - 95) B. Kimura and Y. Ishida: Phospholipid as a growth factor of *Uroglena americana*, a red tide Chrysophyceae in Lake Biwa. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55, 799-804 (1989).
 - 96) 大和田紘一: 藻類の細胞外代謝生産物とその生態的役割. 「藻類の生態」(秋山 優, 有賀祐勝, 坂本 充, 横浜康継編), 内田老鶴圃, 東京, 1986, pp. 505-531.
 - 97) A. E. Walsby and C. S. Reynolds: Sinking and floating, in "Physiological Ecology of Phytoplankton" (ed. I. Morris), Blackwell Scientific Publications, London, 1980,

- pp. 371-412.
- 98) D. H. Turpin and P. J. Harrison: Limiting nutrient patchiness and its role in phytoplankton ecology. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **39**, 151-166 (1979).
 - 99) J. T. Lehman and D. Scavia: Microscale nutrient patches produced by zooplankton. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **79**, 5001-5005 (1982).
 - 100) J. T. Lehman and D. Scavia: Microscale nutrient patches of nutrients in plankton communities. *Science*, **216**, 729-730 (1982).
 - 101) R. W. Eppley, R. W. Holmes, and J. D. H. Strickland: Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **1**, 191-208 (1967).
 - 102) L. W. J. Anderson and B. M. Sweeney: Role of inorganic ions in controlling sedimentation rate of a marine centric diatom *Ditylum brightwelli*. *J. Phycol.*, **14**, 204-214 (1978).
 - 103) 岡市友利: 赤潮生物の生物学的集積, 「赤潮に関する近年の知見と研究の問題点」(赤潮研究会編集委員会), 日本水産資源保護協会, 1980, pp. 81-88.
 - 104) G. T. Boalch and D. A. Harbour: Unusual diatom off the coast of south-west England and its effect on fishing. *Nature*, **269**, 687-688 (1977).
 - 105) 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.
 - 106) S. Maestrini and E. Graneli: Environmental conditions and ecophysiological mechanisms which led to the 1988 *Chrysochromulina polylepis* bloom: an hypothesis. *Oceanologica Acta*, **14**, 397-413 (1991).
 - 107) 飯塚昭二, 入江春彦: 大村湾における *Gymnodinium* 赤潮発生と海底無酸素化現象との関連. 日本プランクトン学会報, **16**, 99-115 (1969).
 - 108) 渡辺正孝: 赤潮の発生機構—播磨灘におけるシャトネラ赤潮の発生機構—. 月刊海洋, **24**, 43-49 (1992).
 - 109) U. Brockmann and E. Dahl: Distribution of organic compounds during a bloom of *Chrysochromulina polylepis* in the Skagerrak, in "Toxic Marine Phytoplankton" (eds, E. Graneli et al.), Elsevier Science Publishing Co., Inc., 1990, pp. 104-109.
 - 110) 越智 正, 吉松定昭, 松岡 聡, 東 健二, 杉山高志: 播磨灘南部における1996, 1997年の *Gymnodinium mikimotoi* 赤潮. 日本海水学会誌, **52**, 228-235 (1998).
 - 111) M. Yokote and T. Honjo: Morphological and histochemical demonstration of a glycocalyx on the cell surface of *Chattonella antiqua*, a 'naked flagellate'. *Experientia*, **41**, 1143-1145 (1985).
 - 112) 本城凡夫: ラフィド藻類の細胞表層に存在するグリコカリックス. 水産の研究, **4**, 14-15 (1985).
 - 113) 安楽正昭: 橈脚類の食性について(綜説). 日本プランクトン研究連絡会報, **9**, 10-35 (1963).
 - 114) 谷口 旭: 動物プランクトンの代謝活性, 「海洋プランクトン」(岩下光男, 星野通平, 堀部純男, 増沢譲太郎, 元田 茂編), 東海大学出版会, 1975, pp. 131-192.
 - 115) 吉松定昭: 赤潮生物の生理生態. 海水学会誌, **52**, 195-201 (1998).
 - 116) I. Imai, M-C Kim, K. Nagasaki, S. Itakura, and Y. Ishida: Detection and enumeration of microorganisms that are lethal to harmful phytoplankton in coastal waters. *Plankton Biol. Ecol.*, **45**, 19-29 (1998).
 - 117) K. Nagasaki and M. Yamaguchi: Isolation of a virus infectious to the harmful bloom causing microalga *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *Aquat. Microb. Ecol.*, **13**, 135-140 (1997).
 - 118) 米田勇一, 吉田陽一: 赤潮の生理生態学的研究-I. 赤潮プランクトンの垂直的移动について(1). 日水誌, **23**, 405-409 (1957).