

## 海産中心珪藻 *Ditylum brightwellii* の培養による形態学的研究 (1) 栄養細胞の形態と細胞分裂

斉藤 実\*・千原光雄\*\*

\* 桐蔭学園高等学校 (227 横浜市緑区鉄町 1614)

\*\* 筑波大学生物科学系 (305 茨城県新治郡桜村天王台 1丁目 1-1)

SAITOW, M. and CHIHARA, M. 1982. Laboratory culture and morphology of a marine centric diatom *Ditylum brightwellii* (1). General morphology and vegetative cell division. Jap. J. Phycol. 30: 225-233.

Morphology and vegetative cell division of *Ditylum brightwellii* (WEST) GRUNOW ex VAN HUERCK, a marine centric diatom, were studied by means of laboratory culture and the use of light and electron microscopes. Specimens used were collected in Tokyo Bay in 1978 and in Mikawa Bay in 1979, respectively, and their unialgal cultures were established by the capillary pipette method. The culture was maintained in the room at about 16°C with a photoperiod of 14 hours light and 10 hours dark.

Cells are prism-shaped, with long centrally located spines, on each valve face. Many delicate spines are also distributed in a row on the edges of valve faces and their numbers are four to five in the distance of 10  $\mu\text{m}$ . Most parts of the cell are occupied by a large vacuole and, due to it, certain cell organelles, such as chloroplasts and mitochondria, are localized in the peripheral regions, except nucleus which is located almost in the centre, being connected to the peripheral regions with radially developed strands of cytoplasm. The nucleus contains one nucleolus and is surrounded by many Golgi bodies. Cell divisions usually occurred at the beginning of the dark period, taking 15 to 30 minutes to complete the bipartition of cytoplasm.

*Key Index Words:* Cell division; centric diatom; culture; *Ditylum brightwellii*; electron microscope; morphology.

Minoru Saitow, Toin-gakuen Senior High School, Midori-ku, Yokohama, 227 Japan; Mitsuo Chihara, Institute of Biological Sciences, The University of Tsukuba, Sakura-mura, Ibaraki-ken, 305 Japan.

珪藻の細胞形態や生殖に関する知見は、電子顕微鏡技術や培養技術の発達に伴って、近年、顕著に増加しつつある。しかし、それらの多くは細胞被殻についてのものであり、細胞内構造に関するものは少ない。また、珪藻の生殖現象については GEITLER (1957, 1969) が羽状珪藻の30種類以上, STOSCH v. (1951), STOSCH v. et al. (1964, 1973), 右田 (1967a, b, c), DREBES (1972, 1977) および MIZUNO (1977) らが中心珪藻10余種についてその詳細を報告しているに過ぎない。

本研究で扱った中心珪藻 *Ditylum brightwellii* (WEST) GRUNOW ex VAN HEURCK については、電子顕微鏡による OKUNO (1952), HASLE (1975), 高野 (1980) の被殻に関する部分的な観察と、光学顕微鏡による GROSS (1937), EPPLEY et al. (1967) の

栄養細胞分裂の過程に関する観察の報告を見るに過ぎない。

筆者らは室内で単種培養した材料を用い、この種の栄養細胞の外部および内部形態について光学顕微鏡および電子顕微鏡により詳しく観察し、また栄養細胞分裂の過程を経時的に連続観察することに努力を払った。以下に得られた知見を報告する。筆者らはさらに休眠胞子の形状や形成および発芽の過程などについても観察したが、それらについては別に報告する。なお、用語は ANONYMOUS (1975) と ROSS and SIMS (1972) に主として準拠した。

### 材料と方法

本研究に用いた材料は、1978年6月12日に東京湾で

筆者らが採集したもの、および1979年10月13日に三河湾で東海区水産研究所の高野秀昭博士が採集したものである。いずれも実験室内で単種培養された。

用いた培地は、PES 培地 (PROVASOLI 1966) に珪酸ナトリウム ( $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ ) を 10 mg/l の割合で添加し、pH を 7.8に調整したものである。培養条件は温度約16°C、光源白色蛍光灯、照度約 3,000 lux で、日長条件は14時間明期・10時間暗期である。

被殻構造の観察は、HASLE and FRYXELL (1970) の方法に従い、ほとんど全ての試料を酸処理した後に行った。光学顕微鏡観察は試料をブレウラックス樹脂に包埋した標本とスライドガラス上で自然乾燥させた標本の二種類を用いた。走査型電子顕微鏡観察には、試料を自然乾燥させるか、または培養中に死んだ細胞の被殻を取り出し水洗いして臨界点乾燥を施した後、金蒸着した試料を用いた。また透過型電子顕微鏡観察は、試料を直接コロジオン膜を貼ったグリッドにのせ、風乾した後行った。

細胞内構造の観察のための電子顕微鏡用試料の調整には、次の二通りの方法を採用した。(1) 藻体を含む培地 3 ml に 4%オスミウム酸液 1 ml を、約30分かけて、徐々に滴下し、室温で約2時間放置した後、試料液 1 に対し30%アルコールを 2 の割合で加え、約30分間静置する。(2) 遠沈して集めた藻体を、最終濃度 4%グルタルアルデヒド液と 2%オスミウム酸液の混合液 (0.01 M リン酸緩衝液、pH 7.2, 含 0.001 M ショ糖) に入れ、約1時間、室温で放置する。(1) または (2) のいずれかの方法で調整した試料は常法に従ってアルコールおよびプロピレンオキサイドで脱水し、エポキシ樹脂に包埋した。切片は Porter-Blum MT-1 ウルトラミクロトームで作製した。光学顕微鏡観察用の切片は 4%トルイジン青による単染色を、電子顕微鏡用切片は硝酸鉛と酢酸ウランによる二重染色を施した。

観察には、生物顕微鏡 (Nikon, OPTIPHOT)、培養倒立顕微鏡 (Nikon, MTD)、走査型電子顕微鏡 (JSM-25) および透過型電子顕微鏡 (JEM-100C) を用いた。

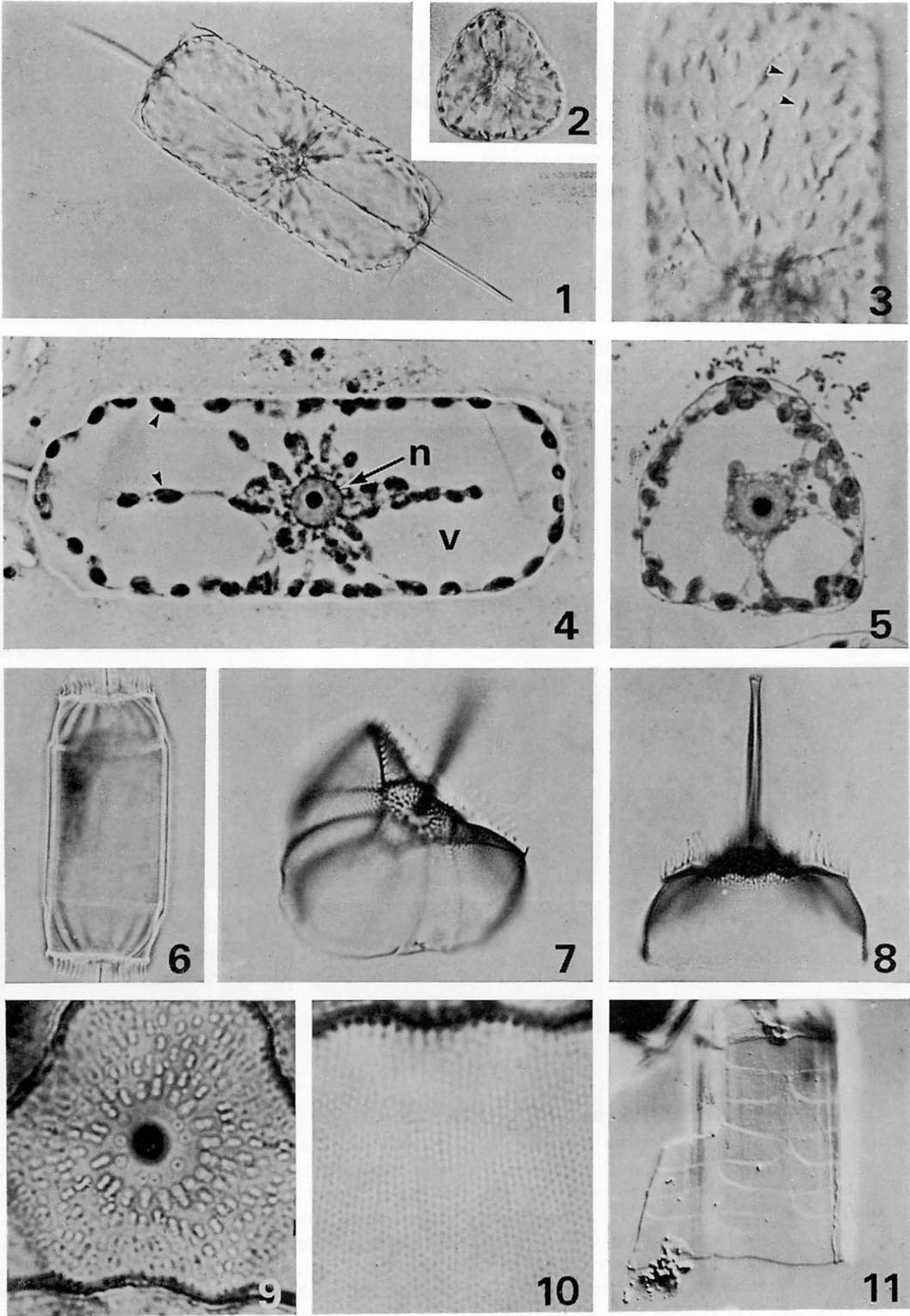
## 結 果

### 1. 栄養細胞の形態

光学顕微鏡による観察：細胞は三角柱状で (Figs. 1, 2)、殻高 71-146  $\mu\text{m}$ 、三角面の一辺の長さは 20-146  $\mu\text{m}$  で、蓋殻面の中央に1個の長い大きな棘状突起 (Figs. 1, 8)、さらに蓋殻面周縁に多数の小さな突起を有する (Figs. 6-8)。細胞内はよく発達した1個の大きな液胞によって占められ、細胞質は核の周囲と細胞の周辺部に偏在する (Figs. 4, 5)。核はほぼ球形で1個の仁を含み細胞のほぼ中央に位置し、その周囲から細胞の表層に向けて糸状の細胞質が放射状に伸び、周辺細胞質と連絡する (Figs. 4, 5)。葉緑体は紡錘形で明褐色を呈し、多数存在する。その大部分は周辺細胞質に存在するが、核の周辺や放射状に伸びた細胞質糸の中にも存在する (Figs. 3-5)。生細胞中では葉緑体にピレノイドを認めることができないが、電子顕微鏡用切片においては、ピレノイドと思われる、葉緑体基質と染色度の異なる部分が認められる (Figs. 4, 5)。

被殻は2個の蓋殻と1個の環帯から成る (Fig. 6)。蓋殻は殻套を有し、その中央には長さ 36-57  $\mu\text{m}$  の棘状突起が1個あり、蓋殻面の周縁には長さ約 4  $\mu\text{m}$  の棘状突起が 10  $\mu\text{m}$  の距離に4-5個の割合で並ぶ (Figs. 7, 8)。平らな蓋殻面の大部分は、中央部から放射状に配列した楕円形の点紋で占められる (Fig. 9)。また蓋殻面から環帯にかけての斜面、すなわち殻套はその表面を貫軸に平行に配列した円形の点紋で占められる。この点紋列は 10  $\mu\text{m}$  の距離に 13-17 列存在し、各列には 10  $\mu\text{m}$  の距離に 10-11 個の点紋がある (Fig. 10)。環帯は数枚の輪片が連なってできている

Figs. 1-11. Light micrographs of *Ditylum brightwellii*. 1. Girdle view of living whole cell, showing a centrally located nucleus and radially developed strands of cytoplasm.  $\times 550$ ; 2. Valve view of living cell, being triangular in outline.  $\times 590$ ; 3. Girdle view of part of living cell, showing the distribution of many spindle-shaped chloroplasts (arrowheads).  $\times 1000$ ; 4. Longitudinal section stained with toluidine blue of fixed cell, showing a large vacuole (v) and a centrally located nucleus (n) with radially developed strands of cytoplasm. Many chloroplasts (arrowheads) are distributed along the peripheral regions and also within the cytoplasm strands radially developed.  $\times 1100$ ; 5. Transverse section of fixed cell as in Fig. 4, showing a centrally situated nucleus and many chloroplasts.  $\times 1300$ ; 6. Girdle view of frustule of empty cell, showing many delicate short spines on the marginal ridges.  $\times 570$ ; 7. Oblique view of valve.  $\times 1000$ ; 8. Lateral view of valve, showing a centrally located long spine on the valve face.  $\times 1000$ ; 9. Valve face, showing radially arranged pores.  $\times 2000$ ; 10. Part of valve mantle, showing many rows consisting of small pores.  $\times 2500$ ; 11. Part of girdle, showing several segmented bands.  $\times 670$ .



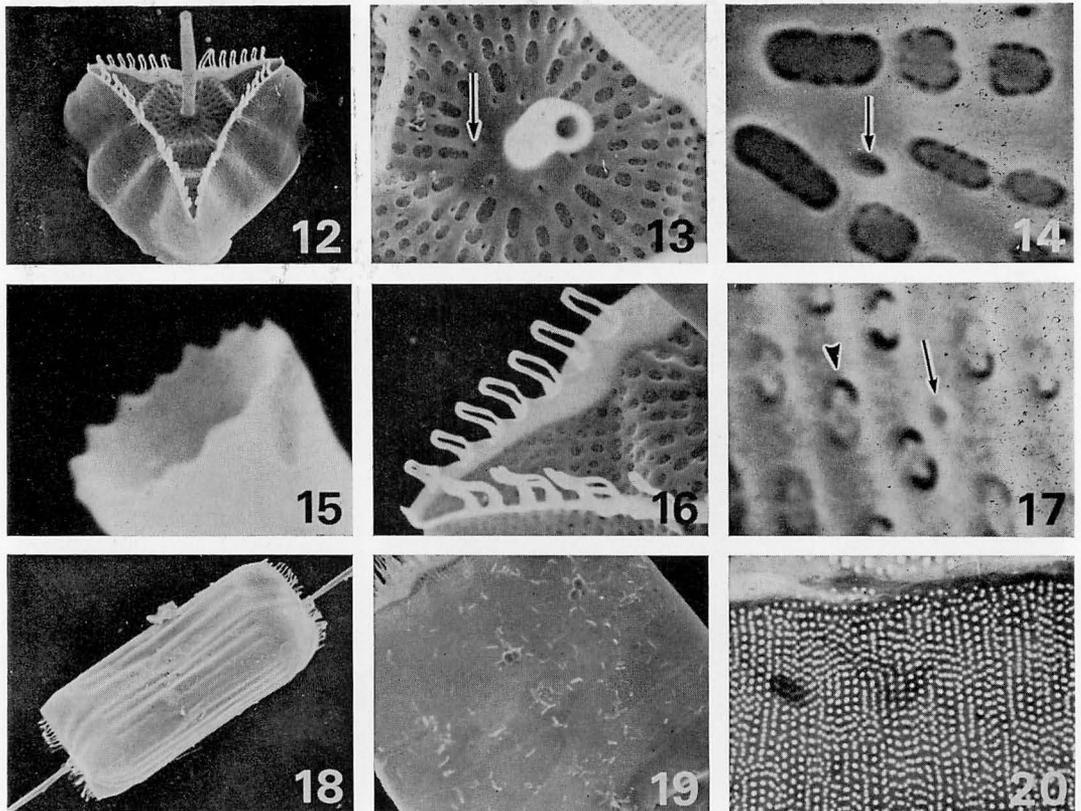
が、輪片の表面には何ら模様は認められない (Fig. 11)。

**走査型電子顕微鏡による観察：**蓋殻面の中央部は平坦で、3個の各隅には二等辺三角形をした凹部が存在する (Fig. 12)。蓋殻面に見られる楕円形の点紋は、その中に2-8個の突起をだして周囲の殻壁と結合する楕円形の篩板を有する (Figs. 13, 14)。点紋の大きさは面の中央部で大きい (約  $1.8 \times 0.7 \mu\text{m}$ )、周辺に向かって次第に小さくなる (約  $0.8 \times 0.4 \mu\text{m}$ )。なお蓋殻面の点紋群の間には構造の単純な単孔が散在する (Figs. 13, 14)。蓋殻面中央から伸びる長い棘状突起は中空で開口しており、その末端周縁は鋸歯状を呈する (Fig. 15)。これに対し、蓋殻面周縁の各突起は互

いに近接する2本の突起の先端部分が結合したかのような構造をもつ。この突起は7-8個で一群を形成し、蓋殻面の各辺にそれぞれ2組ずつ存在する (Fig. 16)。

殻套面には、蓋殻面の点紋に似た楕円形の小さな点紋が貫殻軸にほぼ平行に配列する (Fig. 17)。それらの大きさはほぼ一定で、約  $0.5 \times 0.3 \mu\text{m}$  である。また、単孔はこれらの点紋列間に散在する (Fig. 17)。

環帯には、殻套面から続く貫殻軸に平行に走るゆるやかな起伏がある (Fig. 18)。環帯を構成するベルト状の各輪片は無処理の被殻にその輪郭が認められるが (Fig. 19)、酸処理を施すと消失して見ることができない。



Figs. 12-19. Scanning electron micrographs of *Ditylum brightwellii*. 12. Oblique view of valve, showing arrangement of marginal spines on the valve face.  $\times 500$ ; 13. Valve face, showing radially arranged pores and scattered open-pores (arrow).  $\times 2000$ ; 14. Detail of pores with or without (arrow) rotae on the valve face.  $\times 10000$ ; 15. Apex of a long central spine produced on the valve face.  $\times 11000$ ; 16. Detail of marginal spines on the edge of valve face.  $\times 2000$ ; 17. Detail of elliptical pores (arrowhead) with rotae and a small open-pore (arrow) on the valve mantle.  $\times 17500$ ; 18. Girdle view of cell, showing many shallow furrows on the surface.  $\times 300$ ; 19. Detail of girdle, showing arrangement of segmented bands. Specimen was cleaned only by water.  $\times 700$ .

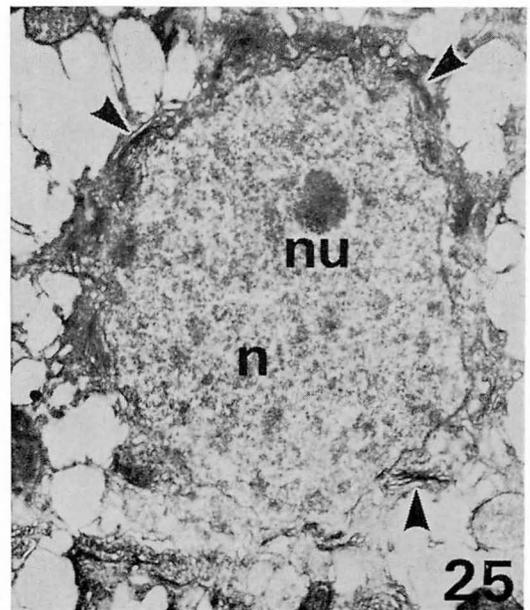
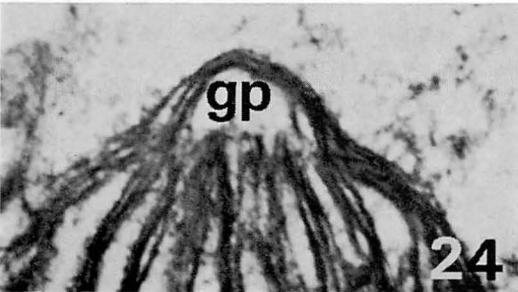
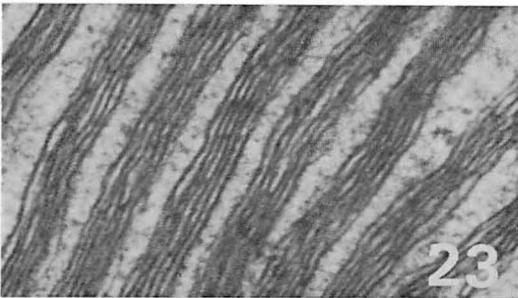
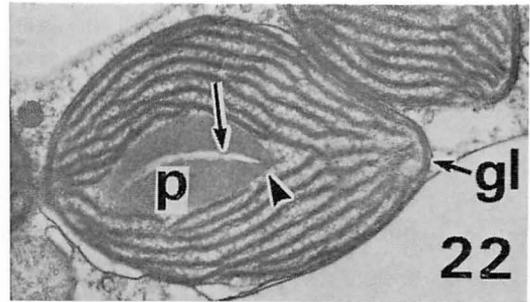
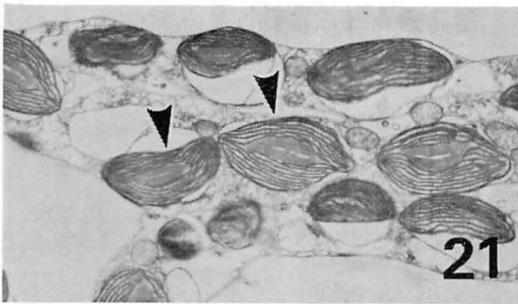
Fig. 20. Transmission electron micrograph of *Ditylum brightwellii*, showing many rows consisting of fine open-pores on the segmented band.  $\times 3000$ .

透過型電子顕微鏡による観察：環帯の各輪片の表面には円形に近い単孔が貫殻軸にほぼ平行に配列する (Fig. 20)。単孔数は  $10\ \mu\text{m}$  の距離に対し約26個、単孔列の数は約30列存在する (Fig. 20)。輪片が互いに結合する部分には単孔、あるいはその他の特別な構造は認められない。

葉緑体は細胞内に多数存在し、紡錘形または多少変形した紡錘形である (Fig. 21)。葉緑体内部は長軸方向に走行する3重チラコイドラメラで占められている (Figs. 22, 23)。また、葉緑体包膜のすぐ内側には3重チラコイドラメラから成る1枚の周縁ラメラ (girdle

lamella) が認められる (Fig. 22)。紡錘形葉緑体の両端には、葉緑体 DNA が存在しているといわれる、ジェノフォア (genophore) と呼ばれる部位が見られる (Fig. 24)。葉緑体は、凸レンズ形で、その中央部を1層のチラコイドが縦貫する1個の埋没型のピレノイドを有する。ピレノイド基質は1枚の膜によって囲まれ、葉緑体基質から仕切られている (Fig. 22)。

核はほぼ球形で、2枚の核膜で包まれている。仁は通常1個存在し、染色質より電子密度の高い部分として区別される。核の周囲には多数のゴルジ体を取り囲むように存在する (Fig. 25)。



Figs. 21-25. Transmission electron micrographs of *Ditylum brightwellii*. 21. Longitudinal section of part of cell, showing several chloroplasts (arrowheads) in the peripheral region.  $\times 3400$ ; 22. Section of chloroplast, showing arrangement of chloroplast lamellae, a girdle lamella (gl) and a pyrenoid (p). The pyrenoid is traversed by a single thylakoid (arrow) and is surrounded by a pyrenoid membrane (arrowhead).  $\times 13000$ ; 23. Chloroplast lamellae, each composed of three thylakoids.  $\times 64000$ ; 24. Part of chloroplast, showing the presence of genophore (gp) at the terminal.  $\times 36000$ ; 25. Nucleus (n) with a nucleolus (nu), surrounded by many Golgi bodies (arrowheads).  $\times 8000$ .

## 2. 栄養細胞分裂

培養株の観察によって得られた栄養細胞分裂の過程は以下のものであった。暗期の初めに多くの細胞はその貫殻軸方向へ伸長する。すると、細胞のほぼ中央に位置していた核は貫殻軸と垂直な面で移動し、細胞壁の内面に接するように位置する (Figs. 26a, b)。次に、伸長した細胞の貫殻軸と垂直な中央面で細胞質のくびれが生じ、それに伴って核は貫殻軸方向へ伸長して楕円形となる (Fig. 26d)。さらに細胞質のくびれの進行とともに楕円形の核はその中央で分断され、2個の球形の核となる (Fig. 26f)。この段階では細胞質のくびれの部分は連結しているが、やがて次第に細くなり、遂には完全に分離する (Figs. 26g, j, l)。本研究の培養条件下では、核の移動開始後 15-30 分で細胞質分裂が完了する。形成された娘核は Fig. 26l に示すように、細胞質分裂によって現れた分離面の中央に接するようにそれぞれ位置し、娘細胞の新しい被殻が完成するまでそこに留まる。すなわち、この時期の娘核は互いに対面した状態で存在する。

その後、娘細胞内のいくつかの葉緑体は移動して、核の周囲に集まる。これに続いて蓋殻面中央の棘状突起の形成が始まり (Fig. 26m)、また同時に娘細胞の新しい蓋殻の形成も進行する (Figs. 26o, p)。蓋殻面周縁の小棘状突起群は蓋殻が完成する頃形成される (Fig. 26r)。この段階までの栄養母細胞の殻高は、分裂過程に入る時期の細胞のそれと変わらない。やがて、新しい被殻に接するように位置していた娘核は娘細胞のほぼ中央へ移動し、その後、両娘細胞は貫殻軸方向へ伸長し始める (Fig. 26s)。この伸長に伴い、娘核の周辺に集合していた葉緑体は細胞全域に散在する (Fig. 26u)。娘細胞はさらに伸長を続け (Fig. 26x)、2個の新しい栄養細胞が完成する。

なお、Fig. 26 に示した細胞分裂過程は明期の後半から連続して観察したものである。

## 考 察

**被殻構造:** 本研究で得られた *Ditylum brightwellii* に関する光学顕微鏡による観察結果は、従来の記述 (HUSTEDT 1930, LEBOUR 1930, GRAN and ANGST 1931, CUPP 1943) と基本的には同じであった。しかし、殻面構造にわずかであるが違いが見られた。すなわち本藻の殻套部の点紋は HUSTEDT (1930) や CUPP (1943) の記述よりも配列が粗で、1列を構成する点紋の数は彼らの藻がもつ点紋数の約半分である。しか

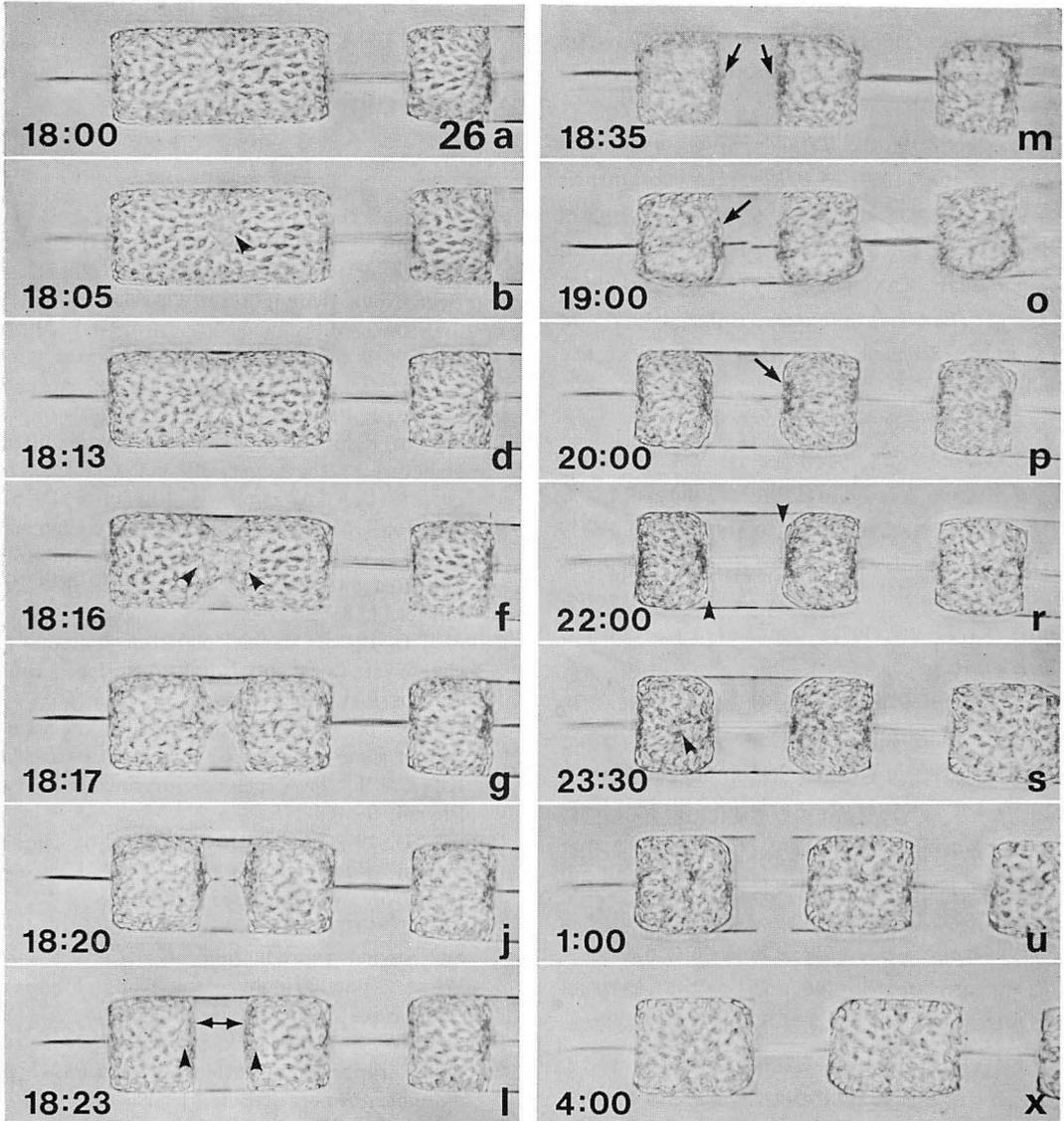
し、環帯を構成する輪片の形状や配列の様式は、STOSCH v. (1975) の記述とよく一致する。

本種の被殻の微細構造については OKUNO (1952)、HASLE (1975) および高野 (1980) の報告がある。本研究で観察した蓋殻面の点紋の構造や配列の様式は、OKUNO (1952) や高野 (1980) の記述とほぼ一致する。しかし、本藻では蓋殻面の点紋がやや大きいなど、わずかであるが一致しない点もあった。また、輪片に見られる単孔について、OKUNO (1952) は、それが殻套部の点紋と同じ大きさで、1列をつくる孔数は  $10\mu\text{m}$  中に15個であると述べているが、本藻の場合は、篩板をもたないほぼ円形の単孔で、1列の単孔数は  $10\mu\text{m}$  中に約26個という密な配列であった。HASLE (1975) は、北大西洋 Rhode Island 産の *D. brightwellii* の培養株で輪片の配列と構造を透過型電子顕微鏡写真で示しているが、図で見る限り本藻のそれらの特徴とほぼ一致するように思われる。なお、蓋殻全体に散在する篩板のない単孔の存在は、今までに記録されていない特徴である。

**細胞内構造:** 本種の細胞内構造に関する従来の報告は全くない。そこで今回の観察によって得た本種の特徴と今までに電子顕微鏡レベルで研究された他の珪藻のそれとの比較を行った。本藻の細胞内部の大部分が液胞で占められる点は *Melosira nummuloides* (CRAWFORD 1973b) や *Stephanopyxis turris* (JEFFREY and VESK 1977) の細胞内構造とかなり異なり、*Lithodesmium undulatum* (MANTON et al. 1969), *Melosira varians* (CRAWFORD 1973a), *Bellerochea yucatanensis* (STOSCH v. 1977), あるいは *Lauderia annulata* (HOLMES 1977) などのそれと似る。しかし、核が細胞の中心に位置し、核の周囲の細胞質や放射状に伸びる糸状の細胞質の中にも葉緑体などの細胞器官が存在する点は、今まで知られていない特徴である。

葉緑体のラメラが3重のチラコイドから成ることおよび周縁ラメラの存在は、他の珪藻と基本的に同じである。なお、これらの形質は珪藻が所属する黄色植物門 (=褐色植物門) Chromophyta の基本的な特徴でもある。

ピレノイド基質を貫通するラメラは、珪藻で従来知られたところでは、2-3枚のチラコイドから成る種類が多い (*Achnanthes minutissima*, *Cymbella affinis*, *Surirella ovalis*, DRUM and PANKRATZ 1964; *Amphipleura pellucida*, STOERMER et al. 1965; *Cocconeis diminuta*, TAYLOR 1972; *Gomphonema*



Figs. 26, a-x. Successive stages of vegetative cell division of *Ditylum brightwellii*.  $\times 360$ ; a. Elongated mother cell; b-f. Nuclear division in progress (arrowhead in Fig. b shows a nucleus; two arrowheads in Fig. f show each of daughter nuclei.); g-l. Cytokinesis (arrowheads show nuclei and a pair of arrows show newly appeared surfaces of cytoplasm in Fig. l.); m-r. Valve formation (arrows in Fig. m show formation of central spines; arrows in Fig. o and p show formation of valve faces; arrowheads in Fig. r show formation of marginal spines.); s-x. Elongation of two daughter cells (arrowhead in Fig. s shows a nucleus.). Time is indicated on the left of each figure.

*parvulum*, DAWSON 1973; *Melosira varians*, CRAWFORD 1973a; *Stephanopyxis turris*, JEFFREY and VESK 1977; *Phaeodactylum tricorntum*, BOROWITZKA and VOLCANI 1978)。しかし、本藻のそれは1層のチラコイドである。これは数少ない例で、わずかに *Cyclotella meneghiniana*, *Nitzschia*

*palea* (DRUM and PANKRATZ 1964) および *Lithodesmium undulatum* (MANTON and STOSCH v. 1966) などで知られるに過ぎない。葉緑体基質とピレノイド基質の境界をつくるピレノイド膜の有無については、本藻ではこのピレノイド膜は部分的に認められた。この膜は同一種類でも、例えば *Gomphonema*

*parvulum* のように、それが無いという報告 (DRUM and PANKRATZ 1964) と有るという報告 (DAWSON 1973) があるので、ピレノイド膜の有無とその存在状態についてはさらに詳しく調べる必要がある。

本種の核は球状で、*Lithodesmium undulatum* (MANTON *et al.* 1969) や *Bellerocha yucatanensis* (STOSCH *v.* 1977) のそれと似る。なお、中心珪藻類には、円錐状の核 (*Melosira varians* および *M. nummuloides*, CRAWFORD 1973a, b), 長い2片葉をもつ核 (*Lauderia annulata*, HOLMES 1977), 楕円形の核 (*Stephanopyxis turris*, JEFFREY and VESK 1977) など知られている。

ゴルジ体が核に近接して多数存在する状態は、多くの珪藻類で知られている。本種においても、多数のゴルジ体が核を取り巻くように存在しており、例えばある超薄切片において核の周囲に9個のゴルジ体が観察された。それらの配列の状態は *Lithodesmium undulatum* (MANTON *et al.* 1969) や *Bellerocha yucatanensis* (STOSCH *v.* 1977) で知られたそれと類似する。

栄養細胞分裂：本種の栄養細胞の分裂過程は既に GROSS (1937) や EPPLEY *et al.* (1967) によって光学顕微鏡レベルで観察されている。分裂過程についての筆者らの観察結果は、彼らの報告と基本的に同じである。ただ、分裂に際しての形態変化に要する時間については多少異なる結果が得られた。すなわち、細胞質分裂が完了するまでに要する時間について、GROSS (1937) は30分、EPPLEY *et al.* (1967) は4-6分と報告しているが、筆者らの場合は約15-30分であった。先に EPPLEY *et al.* (1967) はこのような時間的差異の要因としてクローン間の生理的差異をあげている。しかし、細胞の大きさを比較してみると、前者の細胞は比較的大型で、後者ののは小型であるので、あるいは細胞の大きさの違いも要因の一つであると思われる。筆者らの観察では、本藻の細胞分裂は暗期の初めに始まるが多かった。EPPLEY *et al.* (1967) や PAASCHE (1968) によると、本種の細胞分裂は明期に起るといふ。しかし、RICHMAN and ROGERS (1969) の報告では暗期となっている。このような細胞分裂の起る時刻の差異について、NELSON and BRAND (1979) は単離された系統株が生育していた天然の環境や遺伝的な違いを要因としてあげている。この点についてはさらに詳細な解析を行う必要があると思われる。

終りに、本研究に使用した三河湾産の培養株を提供

下さった東海区水産研究所の高野秀昭博士、電子顕微鏡による観察を進めるに際し、種々助言を下された筑波大学生物科学系の堀輝三助教授および原慶明講師に感謝申し上げる。

## 引用文献

- ANONYMOUS. 1975. Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses. *Beih. Nova Hedwigia* 53: 323-354.
- BOROWITZKA, M.A. and VOLCANI, B.E. 1978. The polymorphic diatom *Phaeodactylum tricorutum*: ultrastructure of its morphotypes. *J. Phycol.* 14: 10-21.
- CRAWFORD, R.M. 1973a. The protoplasmic ultrastructure of the vegetative cell of *Melosira varians* C.A. AGARDH. *J. Phycol.* 9: 50-61.
- CRAWFORD, R.M. 1973b. The organic component of the cell wall of the marine diatom *Melosira nummuloides* (DILLW.) C. AG. *Br. phycol. J.* 8: 257-266.
- CUPP, E.E. 1943. Marine plankton diatoms of the West Coast of North America. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* 5: 1-238.
- DAWSON, P.A. 1973. Observations on the structure of some forms of *Gomphonema parvulum* KÜTZ. II. The internal organization. *J. Phycol.* 9: 165-175.
- DREBES, G. 1972. The life history of the centric diatom *Bacteriastrum hyalinum* LAUDER. *Beih. Nova Hedwigia* 39: 95-110.
- DREBES, G. 1977. Cell structure, cell division, and sexual reproduction of *Attheya decora* WEST (Bacillariophyceae, Biddulphiineae). *Beih. Nova Hedwigia* 54: 167-178.
- DRUM, R.W. and PANKRATZ, H.S. 1964. Pyrenoids, raphes, and other fine structure in diatoms. *Amer. J. Bot.* 51: 405-418.
- EPPLEY, R.W., HOLMES, R.W. and PAASCHE, E. 1967. Periodicity in cell division and physiological behavior of *Ditylum brightwellii*, a marine planktonic diatom, during growth in light-dark cycles. *Arch. Mikrobiol.* 56: 305-323.
- GEITLER, L. 1957. Die sexuelle Fortpflanzung der Diatomeen. *Biol. Rev.* 32: 261-295.
- GEITLER, L. 1969. Comparative studies on the behaviour of allogamous pennate diatoms in auxospore formation. *Amer. J. Bot.* 56: 718-722.
- GRAN, H.H. and ANGST, E.C. 1931. Plankton diatoms of the Puget Sound. *Publ. Puget Sound Biol. Sta., Univ. Wash.* 7: 417-516.
- GROSS, F. 1937. The life history of some marine

- plankton diatoms. Phil. Trans. Roy. Soc. London 228: 1-47.
- HASLE, G. R. 1975. Some living marine species of the diatom family Rhizosoleniaceae. Beih. Nova Hedwigia 53: 99-140.
- HASLE, G. R. and FRYXELL, G. A. 1970. Diatoms: cleaning and mounting for light and electron microscopy. Trans. Amer. Microsc. Soc. 89: 469-474.
- HOLMES, R. W. 1977. *Lauderia annulata*—a marine centric diatom with an elongate bilobed nucleus. J. Phycol. 13: 180-183.
- HUSTEDT, F. 1930. Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz usw. Rabenhorst, Kryptogamen-Flora, Bd. 7, Teil I. Leipzig.
- JEFFREY, S. W. and VESK, M. 1977. Effect of blue-green light on photosynthetic pigments and chloroplast structure in the marine diatom *Stephanopyxis turris*. J. Phycol. 13: 271-279.
- LEBOUR, M. V. 1930. The planktonic diatoms of northern seas. Ray Soc. Publ. 116: 1-244.
- MANTON, I. and STOSCH VON, H. A. 1966. Observations on the fine structure of the male gamete of the marine centric diatom *Lithodesmium undulatum*. J. Roy. Microsc. Soc. 85: 119-134.
- MANTON, I., KOWALLIK, K. and STOSCH VON, H. A. 1969. Observations on the fine structure and development of the spindle at mitosis and meiosis in a marine centric diatom (*Lithodesmium undulatum*) I. Preliminary survey of mitosis in spermatogonia. J. Microscopy 89: 295-320.
- 右田清治 1967a. *Skeletonema costatum* の有性生殖について。日水誌 33: 392-398.
- 右田清治 1967b. *Melosira moniliformis* の有性生殖。長崎大学水産学部研究報告 23: 123-133.
- 右田清治 1967c. 中心珪藻目2種の有性生殖とその生態。日本プランクトン研連会報 14: 13-22.
- MIZUNO, M. 1977. Sexual reproduction of *Melosira* sp. from Oshoro Bay, Hokkaido. Bull. Jap. Soc. Phycol., 25, Suppl. (Mem. Iss. YAMADA): 149-157.
- NELSON, D. M. and BRAND, L. E. 1979. Cell division periodicity in 13 species of marine phytoplankton on a light: dark cycle. J. phycol. 15: 67-75.
- OKUNO, H. 1952. Electron-microscopical study on fine structures of diatom frustules IX. Bot. Mag. Tokyo 65: 158-163.
- PAASCHE, E. 1968. Marine plankton algae grown with light-dark cycles. II. *Ditylum brightwellii* and *Nitzschia turgidula*. Physiol. Plant. 21: 66-77.
- PROVASOLI, L. 1966. Media and prospects for the cultivation of marine algae, p. 63-75. In A. WATANABE and A. HATTORI (ed.), Culture and Collection of Algae. Proc. U.S.-Japan Conf., Hakone.
- RICHMAN, S. and ROGERS, J. N. 1969. The feeding of *Calanus helgolandicus* on synchronously growing populations of the marine diatom *Ditylum brightwellii*. Limnol. Oceanogr. 14: 701-709.
- ROSS, R. and SIMS, P. A. 1972. The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. Br. phycol. J. 7: 139-163.
- STOERMER, E. F., PANKRATZ, H. S. and BOWEN, C. C. 1965. Fine structure of the diatom *Amphipleura pellucida*. II. Cytoplasmic fine structure and frustule formation. Amer. J. Bot. 52: 1067-1078.
- STOSCH VON, H. A. 1951. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. I. Die Auxosporenbildung von *Melosira varians*. Arch. Mikrobiol. 16: 101-135.
- STOSCH VON, H. A. 1975. An amended terminology of the diatom girdle. Beih. Nova Hedwigia 53: 1-28.
- STOSCH VON, H. A. 1977. Observations on *Bellerochea* and *Streptotheca*, including descriptions of three new planktonic diatom species. Beih. Nova Hedwigia 54: 113-166.
- STOSCH VON, H. A. and DREBES, G. 1964. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. IV. Die Planktondiatomee *Stephanopyxis turris*—ihre Behandlung und Entwicklungsgeschichte. Helgol. wiss. Meeresunters. 11: 209-257.
- STOSCH VON, H. A., THEIL, G. and KOWALLIK, K. V. 1973. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. V. Bau und Lebenszyklus von *Chaetoceros didymum*, mit Beobachtungen über einige andere Arten der Gattung. Helgol. wiss. Meeresunters. 25: 384-445.
- 高野秀昭 1980. 赤潮研究会分類班編. 赤潮生物シート, No. 44. 水産庁
- TAYLOR, D. L. 1972. Ultrastructure of *Cocconeis diminuta* PANTOCSEK. Arch. Mikrobiol. 81: 136-145.