

## 赤潮鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* の鉛直移動習性に対する 光照射と栄養物質の影響に関する予報<sup>1)</sup>

畑野智司\*・原 慶明\*\*・高橋正征\*\*

\* 筑波大学環境科学研究科 (305 茨城県新治郡桜村天王台 1-1-1)

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

HATANO, S., HARA, Y. and TAKAHASHI, M. 1983. Preliminary study on the effects of photoperiod and nutrients on the vertical migratory behavior of a red tide flagellate, *Heterosigma akashiwo*. Jap. J. Phycol. 31: 263-000.

The vertical migration of *Heterosigma akashiwo* was studied under a particular emphasis of the effects of photoperiod and nutrients in the laboratory using an axenic culture. Clear diel vertical migration was observed both in a test tube and graduated cylinders at a 14L:10D photoperiod under the fluorescent tube illumination of  $40 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ , in which the downward movement commenced at a half an hour before the dark at a swimming speed of  $50 \text{cm}\cdot\text{hr}^{-1}$ , and the upward movement started about 2 hours before the light at a speed of  $3.5 \text{cm}\cdot\text{hr}^{-1}$ . No vertical migration but homogeneous distribution was obvious under continuous illumination or darkness. The vertical migration was changed to a new rhythm at a 6L:6D photoperiod. It took 3 to 5 days in order to acclimate in a new migration regime. Simple phototaxis was denied by the downward movement of the cells in the dark period under the light. The vertical migration was stopped under nutrient deficiency. The recovery of vertical migration was prolonged exponentially with a time duration after the nutrient deficiency.

*Key Index Words*: *Heterosigma akashiwo*; nutrients; photoperiod; vertical migration. Satoshi Hatano, Graduate School of Environmental Science, University of Tsukuba, Sakura-mura, Niihari-gun, Ibaraki, 305 Japan; Yoshiaki Hara and Masayuki Takahashi, Institute of Biological Sciences, University of Tsukuba, Sakura-mura, Niihari-gun, Ibaraki, 305 Japan.

*Heterosigma akashiwo*\*) はラフィド藻綱 (緑色鞭毛藻綱) に所属する鞭毛藻で、本邦沿岸に発生する赤潮の主要優占種の1つである。本藻による赤潮は同じラフィド藻の *Chattonella* や渦鞭毛藻の *Protogonyaulax* の赤潮のように、藻自体のもつ毒性物質によって直接養殖魚貝類に被害をおよぼすことは少ないが、発生水域の水質悪化をまねいていることは事実である。

これまでの赤潮研究では、赤潮発生状況、発生現場の環境解析、あるいは主要優占種の栄養要求性等についてある程度の見解を蓄積して来たが (柳田, 1976)、さらに赤潮発生機構の解明に近づくには、優占種の生

活史、生理的特性、行動習性等の基礎生物学的な知見とそれらが発生現場の環境とどのように関係しているかといった体系的アプローチが必要と思われる。

筆者らは先に大阪、谷川港において *Heterosigma akashiwo* の出現が同藻の光合成活性の増大に起因し、その結果生ずる急速な生長、すなわち細胞数の増加によって赤潮形成にまで進展することを報告した (FUKAZAWA *et al*, 1980)。また *H. akashiwo* が選択的に増殖できるのは発生水域中の微量栄養物質が関係しており、しかもそれは還元性の強い底泥あるいは底泥近くに豊富に存在する物質であることをつきとめた (TAKAHASHI and FUKAZAWA 1982)。一方、*H. akashiwo* が同水域で明瞭な日周鉛直移動することは既に確認されており (矢持ら 1982)、この鉛直移動が底層の微量栄養物質の効果的な取り込みをもたらし可能性を示唆した (TAKAHASHI and FUKAZAWA 1982)。

1) 本研究は文部省科学研究費 (一般 B, 58480007) の援助により実施したものである。

\* 従来わが国の赤潮研究者の間では *Olisthodiscus luteus* あるいは *Heterosigma inlandica* とも呼ばれていた。

このように、現状では *H. akashiwo* による赤潮は単に特異な栄養物質の要求性だけでなく、日周鉛直移動習性がともなって、選択的な細胞増殖が促進され、赤潮を形成すると理解できる。

本研究では *H. akashiwo* の赤潮発生機構の解明に重要な手掛りを与えると思われる日周鉛直移動習性に光照射リズムおよび主要栄養物質がどのように関与するかを室内実験により解析した。

## 材料と方法

材料の *Heterosigma akashiwo* は大阪府泉南郡岬町谷川の大阪府水産試験場前の港の海水中から分離し、無菌化した。基本培養液として栄養補強海水培養液“f/2” (GUILLARD, 1963) を用い、温度 20°C, 光度  $40 \mu\text{Em}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$  の白色蛍光灯下, 14L:10D の明暗周期で培養した。植え継ぎ時には、細菌検査用“STP”培養液 (PROVASOLI *et al.*, 1957) で無菌状態を確認した。

培養実験には実験開始1週間前から培養実験と同じ条件で前培養した株 4ml を培養液 1 l の入った 2l カブ型フラスコに最終細胞密度が  $500\sim 1000 \text{ cells}\cdot\text{ml}^{-1}$  になるように接種し、上記条件下で静置培養したものを供した。鉛直移動の観察は 250 ml 滅菌メスシリンダー (高さ 30 cm, 内径 4 cm) に静置培養で増殖した試料を移して実施した。細胞数の計数試料は 1~3 時

間隔でメスシリンダーの表・中・底の 3 層あるいは 6 層から内径 1 mm のガラス管を用い、藻体の分布状態を乱さないように呼吸吸引で採取した。細胞計数には血球計数板を用いた。藻体の鉛直移動をすみやかにとらえるため肉眼観察も行ない、特に明暗移行前後の 1 時間は頻繁に観察した。

栄養塩制限実験ではチッ素とリンを対象とし、培養液から  $\text{NaNO}_3$  と  $\text{NaH}_2\text{PO}_4\cdot 12\text{H}_2\text{O}$  を除いたものを、それぞれ「N制限」、「P制限」とした。

## 観察と結果

### 1. *Heterosigma akashiwo* の鉛直移動と光条件

*H. akashiwo* は  $40 \mu\text{Em}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ , 14L:10D 明暗周期下で、培養液表面から液底までが約 5 cm のねじ口試験管内で、明期には表層に暗期には底層に明瞭に集積するのが観察された。次いで鉛直距離 22 cm のメスシリンダー中でこの日周鉛直移動の詳細な観察を試みた。藻体は暗期には容器の底から約 1 cm の範囲に濃密に集積し、明期に移行する約 2 時間前より表層に向かって集積層の上昇が始まった (Fig. 1)。明期に入ったときには既に表層 5 cm 以内に集積しており、その後、緩慢ではあるが藻体のほとんどが表層に集まった。この状態になるまでに約 8~10 時間を要した。暗期に入る 30 分前から集団は下降を開始し、消灯 5 分前での分布を見ると、集団の中心は表面下 5~10 cm

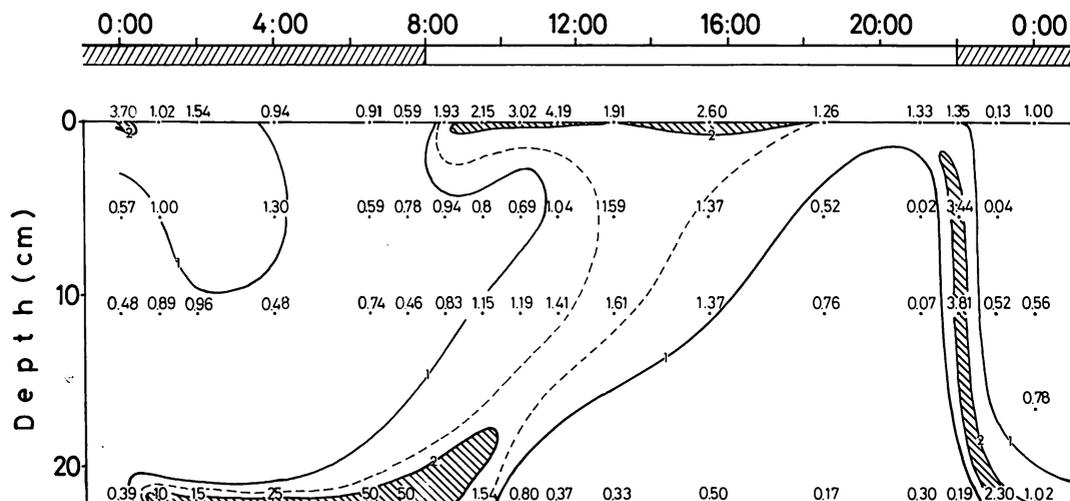


Fig. 1. Temporal changes in the vertical distribution of *Heterosigma akashiwo* in a graduated cylinder. Shaded and open areas of the top horizontal bar indicate the dark and the light periods, respectively. Numerals in the figure represent cell numbers ( $\times 10^4 \text{ cells}\cdot\text{ml}^{-1}$ ), and the contours were drawn based on cell numbers as well as the visual density observations.

に達していた。暗期に入った時には細胞集団は底層に集積していた。暗期中にも細胞の移動は続行し、Fig. 1 で明らかなように、底層の細胞密度が次第に高くなり、その傾向は明期に入る直後まで継続し、最大密度は暗期直後の2~5倍に達した。

最も集積が著しい時の細胞密度は明期・表層で  $2 \sim 5 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ 、暗期・底層で  $10 \sim 50 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  だった。なお実験時の平均の細胞密度は  $1 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  であるから、集積度は2~50倍になっている。明期・表層における細胞の集積はパッチ状を呈するため分布は一様ではないが、肉眼観察からも暗期・底層の集積度と較べて低いことが確認された。

これらの鉛直移動の速度は上昇時が約  $3.5 \text{ cm} \cdot \text{hr}^{-1}$ 、下降時が約  $50 \text{ cm} \cdot \text{hr}^{-1}$  となり、下降速度が10倍以上速いことも判明した。

鉛直移動と日周期との関係を解明するため 1) 14 L : 10 D, 2) 24 L, 3) 24 D, 4) 6 L : 6 D の4種の明暗周期下で8日間にわたり実験した。(Fig. 2)。鉛直移動はメスシリンダーの細胞の分布状態を肉眼観察し、その濃度位置から判定した。14 L : 10 D では実験期間中、

以上のように明暗周期に同調した鉛直移動をくり返した (Fig. 2)。これに対し、24 L および 24 D のように明暗周期を停止した場合、24 L では2日後までは 14 L : 10 D と同様の周期で鉛直移動を示したが、3日目には周期は不明瞭になり、4日後には完全に移動が停止し、細胞は全層にわたって均一に分布するようになった (Fig. 2)。24 D の場合も同様に4日後までは鉛直移動を示し、5日目に周期が不明瞭となり、6日後には完全に日周移動性を失った (Fig. 2)。このように24 L と 24 D のように明暗周期がないと鉛直移動習性は消滅してしまうことが判明した。その際、移動習性の消滅は明暗周期の停止後直ちにおこるのではなく、ある程度の時間経過が必要であり、暗条件下の方が、明条件下の約2倍の時間を必要とした。6 L : 6 D の明暗周期では、2日後まで 14 L : 10 D の周期で鉛直移動をくり返すが、3日後は若干変則的となり4日目には完全に 6 L : 6 D の移動周期習性を示し、新しい習性を獲得するまでに要した時間は 24 L と同様であった (Fig. 2)。

次に明期、暗期にある細胞をそれぞれよく攪拌し

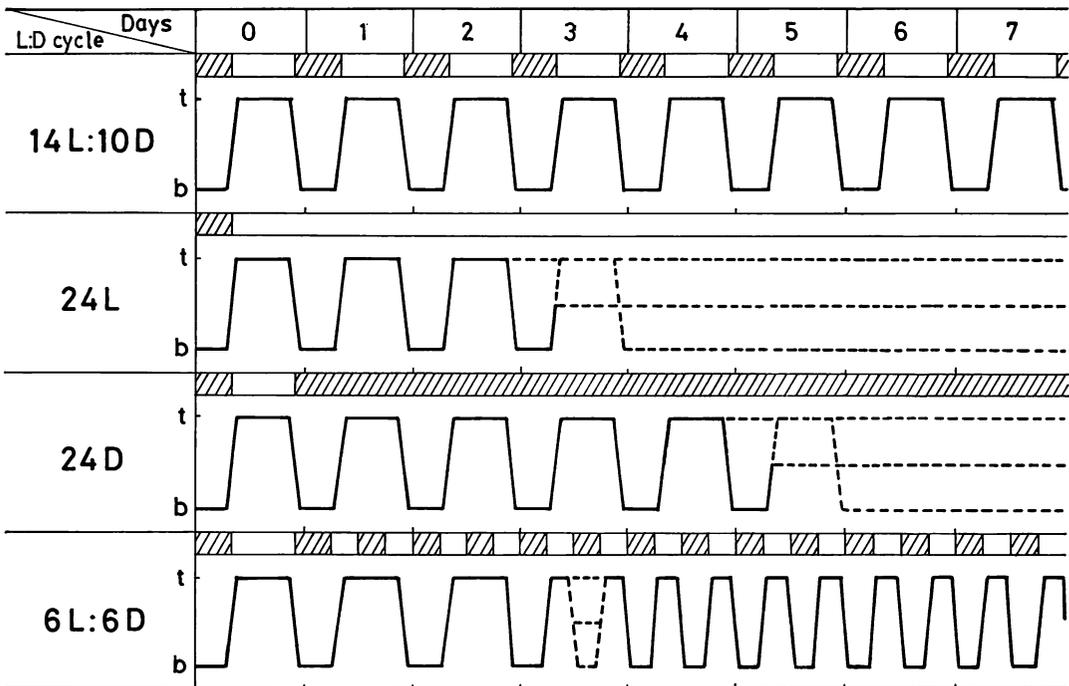


Fig. 2. The pattern of vertical migration of *H. akashiwo* at different lighting regimes. Solid line indicates the dense position between the top (t) and the bottom (b) of the graduated cylinder, and dotted line represents an indistinct or homogeneous vertical distribution. Shaded and open areas represent the dark and the light periods, respectively.

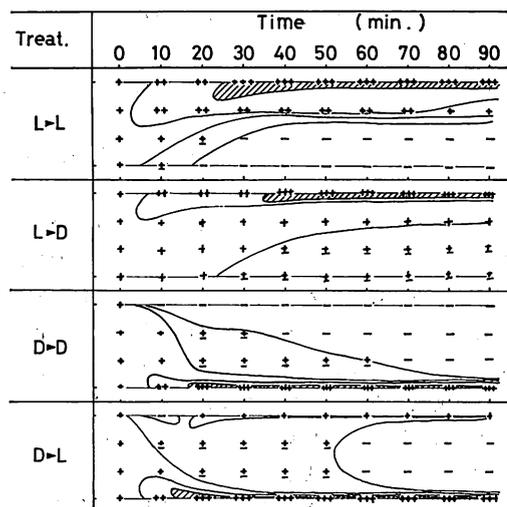


Fig. 3. Time changes of the vertical distribution of *H. akashiwo* when the cells at the light (L) or at the dark (D) period were transferred to the light (L-L, D-L) and the dark (L-D, D-D) conditions. The cells were forced to distribute homogeneously at the start, and the cell densities were shown as -, ±, -, # in accordance with the density.

て、細胞を均一に分布するようにした後、それぞれを明・暗両条件下において、藻体の移動行動を10分毎に肉眼で観察した (Fig. 3)。その結果、明期表層に集積した細胞集団は明暗の両条件下に置いて、再び表層に集積し、暗期底層に集積した細胞集団は両条件とも底層に集積することが判明した。表層への移動は攪拌後10分頃から始まり、30分後には表層への集中がほぼ完了した。底層への移動は10分以内に開始し10~20分後には完了した。ただし、明期細胞を暗所におくと、一部の細胞が中層以下に残留するのが観察された。また暗期細胞を照明下におくと、表層付近に若干の細胞残留がみられた。しかし、いずれの場合もその量は多くない。

## 2. *Heterosigma akashiwo* の鉛直移動と栄養条件

制限栄養因子としてチッ素とリンに着目し、鉛直移動と栄養条件との関係进行调查する実験を行なった。実験開始後数日間は細胞増殖は対照、P制限、N制限ともに大差なく (Fig. 4)、鉛直移動も3条件の間では全く差異はみられなかった (Fig. 5)。対照区とP制限では、10日目まで細胞増殖がみとめられ、接種時  $0.4 \sim 0.6 \times 10^3 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$  であったものが  $5 \times 10^4 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$

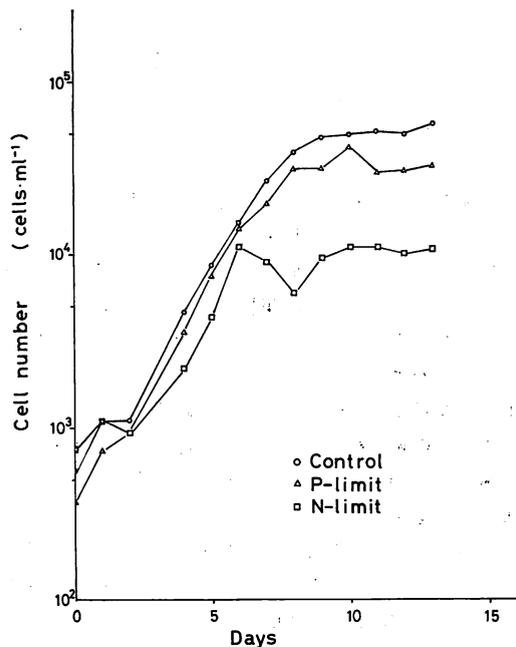


Fig. 4. Growth curves of *H. akashiwo* under nutrient limitations of phosphorus and nitrogen.

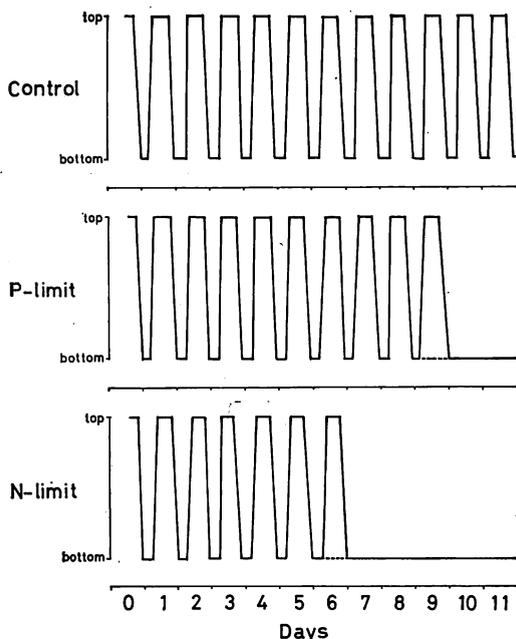


Fig. 5. Vertical migration pattern of *H. akashiwo* under nutrient limitations of phosphorus and nitrogen. Solid line indicates the dense position, and dotted line represents an indistinct distribution.

★	L:D cycle	Days	0 1 2 3 4 5 6 7							
			Added nutrients							
10	KNO <sub>3</sub> 880 (μM)	▼	+	+	+	+	+	+	+	+
		▼	+	+	+	+	+	+	+	+
		▼	-	+	+	+	+	+	+	+
28	KNO <sub>3</sub> 8.8	▼	-	+	+	+	-	-	-	-
		▼	-	+	+	+	+	+	+	-
		▼	-	-	-	-	-	-	-	-
42	KNO <sub>3</sub> 880	▼	-	-	-	-	+	+	+	+
		▼	-	-	-	-	+	+	+	+

★ : N-suppression period (days)

Fig. 6. Recovery of the vertical migratory behavior of *H. akashiwo* suppressed by nitrogen deficiency after the addition of nitrogen at the point shown by a wedge (▼). Symbols, +, ± and -, represent the obvious, indistinct and no vertical migratory behaviors, respectively.

まで増殖した。鉛直移動習性は、対照区では実験期間中正常であったが、P制限下では9日目に一部が移動しなくなり10日目には完全に移動が停止した。一方、N制限下では、6日目に  $1 \times 10^4$  cells·ml<sup>-1</sup> に達したところで細胞数の増加が停止し、一部細胞が底層に集積したままとなり、7日目からは、明・暗期を通じて移動停止状態となった。実験では前培養を対照区のものと同じの培養液 (f/2) で行なっているの、N制限、P制限のいずれの場合にも接種時に1lの制限培養液に対し5mlの前培養液の混入があり、チッ素で  $4.4 \mu\text{g}\cdot\text{at}\cdot\text{l}^{-1}$ 、リンで  $0.16 \mu\text{g}\cdot\text{at}\cdot\text{l}^{-1}$  程度の補給がみこまれ、さらに移植した生物自身によるもちこみを合わせたチッ素、リンが受けつがれる。栄養不足で細胞分裂ができなくなるのに対応して鉛直移動習性も消滅して底に集積したままの状態となる。鉛直移動しない状態の細胞も、顕微鏡下で観察すると活発にべん毛を動かして運動は行なっていた。

次に、チッ素とリン欠如の培養液で前培養を行ない、日周鉛直移動を停止している試料に制限栄養塩を添加して、鉛直移動の回復の有無とその状況を調べた (Fig. 6)。まず f/2 のN制限培養液で10, 28, 42日間前培養した試料中に所定濃度 (Fig. 6 参照) の KNO<sub>3</sub> を添加して、その後の行動を観察した。その際、細胞密度を約  $10^4$  cells·ml<sup>-1</sup> にそろえた。10日目のものは添加後1時間以内に細胞は上昇を開始し、28日目のも

のは添加した当日は鉛直移動は再開せず、翌日の明けに入った頃から上昇を開始した (Fig. 6)。42日目の試料では3~4日後に鉛直移動を再開した。これらの

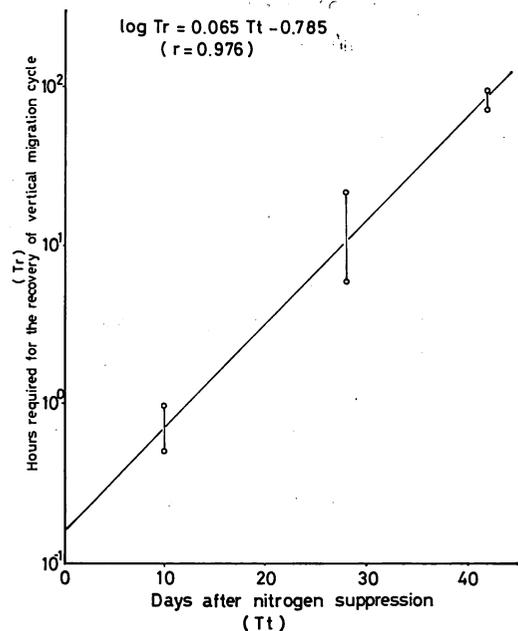


Fig. 7. Relations between the recovery time requirement ( $T_r$ , hours) and the time duration of nitrogen suppression ( $T_t$ , days).

再開した鉛直移動はいずれも実験期間中（8日間）持続した。細胞をN制限下に移植してからの経過日数（ $Tt$ ）と日周鉛直移動回復に必要な時間数（ $Tr$ ）との関係には次のような明瞭な指数関係の存在することが判明した（Fig. 7）。

$$\log Tr = 0.065 Tt - 0.785 \quad (r = 0.976)$$

28日目の試料に  $KNO_3$  を所定量の 1/100 添加したところ日周鉛直移動の再開に要する時間に差はなかったが、いったん回復した日周鉛直移動は3日後には不明瞭になり、4日後には完全に停止し、底層に集積した（Fig. 6）。同じく28日目の試料に  $NO_3^-$  のかわりに  $10 \mu\text{g-at}\cdot\text{l}^{-1}$  の  $NH_4^+$  を添加したところ、前実験同様、翌日には日周鉛直移動の回復がみられ、その後4日間持続し、5、6日後には不明瞭となり、7日後には移動を停止した。これらの2実験から、添加チッ素量はほぼ同程度であるにもかかわらず  $NH_4^+$  の方が  $NO_3^-$  に比較して2倍以上の期間日周鉛直移動を継続させる効果のあることが判明した。またチッ素源のかわりに  $PO_4$  を添加してみたが鉛直移動の回復には効果がなかった（Fig. 6）。

28日目の試料を用いて、栄養塩の添加時刻をかえて鉛直移動再開の様子を観察した。暗期に入って5時間後に添加した場合は6時間後（明期に入って1時間後）に鉛直移動が再開し、明期に入って2時間後に添加した場合にはその当日は再開せず、22時間後の明期に入った時から鉛直移動がみとめられた。

## 考 察

*Heterosigma akashiwo* の日周鉛直移動については、この藻を優占種とする赤潮発生現場で観察された例（深沢 1980, 矢持ら, 1982）があり、実験としては田畑・本城（1981）が野外の水槽で、本藻の赤潮を人工的に再現させて日周鉛直移動を観察し、さらに赤潮形成過程、増殖特性と栄養塩類の関係を解析している。

本研究では実験室内で温度  $20^\circ\text{C}$ 、光強度  $40 \mu\text{Em}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$  の一定条件の静置培養で、14L : 10Dをはじめとしていくつかの日周リズム下で赤潮発生現場に近似した鉛直移動を再現することができた。このことは *H. akashiwo* の日周鉛直移動が天然条件下の特定の要因によるものではなく、本種のもつ特性であることを示している。

一方 *H. akashiwo* と同様の鞭毛運動による日周鉛直移動は *Gonyaulax polyedra*, *Ceratium furca*, *Cachonina niei* (EPPLEY *et al.*, 1968), *Prorocen-*

*trum micans* (WANDSCHNEIDER, 1979) などでも知られているがこれまでに記録された種類は渦鞭毛藻が大部分で、他の分類群での報告はさほど多くない。

このような鞭毛藻の日周鉛直移動の原因については岡市（1980）が *Eutreptiella* sp. で、SELIGER *et al.* (1970) が *Peridinium bahamense* で、強い走光性によることを報告している。たしかに走光性が日周鉛直移動の原因の1つとなることも考えられるが、本研究で用いた *H. akashiwo* の場合は日周鉛直移動は単純な走光性だけによるものではないことが明らかである。また PFEFFER (1888) や PRINGSHEIM (1921) らは *Euglena*, *Cryptomonas*, *Glenodinium*, *Chlamydomonas* 等の集合、離散の行動が何らかの化学物質の影響で誘導される、すなわち走化性によるものであることを指摘した。しかし、*H. akashiwo* の場合は、前述のように、集積した試料を十分に攪拌混合させ、内容物を均一にした後でも、短時間内にもその分布状態に帰してしまうことから単純な走化性によるものでもないことも明らかである。

渦鞭毛藻など既知の日周鉛直移動の観察では、いずれも明暗周期に深く関係しており、しかも興味あることに明暗が切り換る以前に鉛直移動が開始されている点である。(EPPLEY *et al.*, 1969, 深沢, 1980)。この点は本研究の培養 *H. akashiwo* でも明瞭に確認された。この現象は生物を取り巻く単純な環境要因によるものではなく、細胞に内在する何らかの自律活動周期との関連を示唆している。*Gonyaulax polyedra* では細胞分裂、生物発光、光合成など一連の代謝活動が概日リズムにより支配されている (SWEENEY and HASTINGS, 1952, SWEENEY, 1963)。*H. akashiwo* の日周鉛直移動も自然環境下では一見明瞭な概日リズムを示すが、それは一周期が必ずしも24時間単位になっている必要はなく、Fig. 2 の 6L : 6D のように明暗周期を与えれば短時間の周期にも容易に変わるものである。加えて、概日リズム性が定着するのに4日間程度の時間を必要とし、その間に細胞は4回程度細胞分裂をくり返している。本研究で得られた知見を総合すると、*H. akashiwo* の日周鉛直移動は単純な走光性、走化性によるものでなく、一定の明暗光周期下に数日間置かれることにより、初めて新しい周期に対応した概日リズムをもつようになる。獲得した概日リズムは一時的に光周期を変えても数日間は残存する。また、*H. akashiwo* の日周鉛直移動は栄養物質を制限することにより停止し、栄養欠乏細胞は明暗周期に関係なく底層に集積する。しかし、不足栄養物質が与えられ

ると再び鉛直移動習性を回復する。チッ素源不足で鉛直移動を停止した細胞は移動していた時と形態的には区別がつかず、運動性も活発で、少なくとも6週間まで同じ状態を維持していることが確認された。また、欠乏チッ素源を与えるると鉛直移動習性の回復が見られた。同様の鉛直移動の回復は HEANEY and EPPLEY (1981) により *Gonyaulax polyedra* でも知られている。彼等はチッ素源を制限して鉛直移動を停止させ、ついで夜間に底層に  $\text{NO}_3$  を供給して翌日の明期に鉛直移動の再開することを確認した。本研究では、さらに、栄養欠乏状態に長時間おかれると、鉛直移動の回復にも長い時間がかかり、両者の間に指数関数的な関係のあることを見いだした。TAKAHASHI and FUKAZAWA (1982) は、赤潮形成時に *H. akashiwo* が夜間底層に下降した際底層より溶出してくる栄養物質等を吸収し翌日再び表層に浮上して光合成を活発に行なうことの可能性を推察しているが、本研究の結果は彼等の推察を間接的に支持するものである。

深沢 (1980) は現場において本藻の遊泳速度を推定し、上昇時が  $80 \text{ cm}\cdot\text{hr}^{-1}$ 、下降時が  $50 \text{ cm}\cdot\text{hr}^{-1}$  を報告している。上昇時が下降時より1.6倍の速さになっている。THRONDSSEN (1973) は顕微鏡下で本藻の遊泳速度を測定して  $83 \text{ cm}\cdot\text{hr}^{-1}$  と天然状態下での値に近い速度を得た。本実験では、上昇時が著しく遅く  $3.5 \text{ cm}\cdot\text{hr}^{-1}$ 、下降時が  $50 \text{ cm}\cdot\text{hr}^{-1}$  で両者に1桁以上の違いが見られた。この上昇速度の遅い原因として、実験に用いた容器の深さが *H. akashiwo* の鉛直移動を調整するには不十分なため細胞が表層に集積する以前に十分な光を受けてしまうこと、あるいは光の方向性などが天然の条件と異なること等が考えられる。

## 謝 辞

本稿の御校閲と貴重な御助言を戴いた千原光雄教授(筑波大学・生物科学系)に深く感謝いたします。

## 引用文献

- EPPLEY, R. W., HOLM-HANSEN, O. and STRICKLAND, J. D. H. 1968. Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. *J. Phycol.* 4: 333-340.
- 深沢典彦, 1960. 赤潮発生機構に関する生長生理学的研究: 特に大阪谷川港における *Olisthodiscus luteus* の赤潮について。筑波大学環境科学研究科修士論文。91頁。
- FUKAZAWA, N., ISHIMARU, T., TAKAHASHI, M. and FUJITA, Y. 1980. A mechanism of 'red tide' formation. I. Growth rate estimate by DCUM-induced fluorescence increase. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3: 217-222.
- GUILLARD, R. R. L. 1963. Organic sources of nitrogen for marine centric diatoms. In OPPENHEIMER, C. H. ed. Symposium on marine microbiology, pp. 93-104. Charles C. Thomas, Springfield, Illinois.
- HEANEY, S. I. and EPPLEY, R. W. 1981. Light, temperature and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. *J. Plankt. Res.* 3: 331-344.
- 岡市友利, 1980. 赤潮生物の生物集積。「赤潮に関する近年の知見と研究の問題点」。花岡資ほか編, pp. 81-88, 日本水産資源保護協会。
- PFEFFER, W. 1888. Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. *Unters. Bot. Inst. Tübingen.* 2: 582-661.
- PRINGSHEIM, E. G. 1921. Zur Physiologie saprophytischer Flagellaten. *Beitr. allgem. Bot.* 2: 88-137.
- PROVASOLI, L., McLAUGHLIN, J. J. A. and DROOP, M. R. 1957. The development of artificial media for marine algae. *Arch. Mikrobiol.* 25: 392-428.
- SELIGER, H. H., CARPENTER, J. J., LOFTUS, M. and McELROY, W. 1970. Mechanisms for the accumulation of high concentrations of dinoflagellates in Bioluminescent Bay. *Limnol. Oceanogr.* 15: 234-245.
- SWEENEY, B. M. 1963. Biological clocks in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 14: 411-440.
- SWEENEY, B. M. and HASTINGS, J. W. 1957. Characteristics of the diurnal rhythm of luminescence in *Gonyaulax polyedra*. *J. Cell Comp. Physiol.* 49: 115-128.
- 田端健二・本城凡夫, 1983. 屋外連続流装置による鞭毛藻の培養。東海区水研研究報告 104: 9-25.
- TAKAHASHI, M. and FUKAZAWA, N. 1983. A mechanism of 'red tide' formation. II. Effect of selective nutrient stimulation on the growth of different phytoplankton species in natural water. *Mar. Biol.* 70: 267-273.
- THRONDSSEN, J. 1973. Motility in some marine nanoplankton flagellates. *Norw. J. Zool.* 21: 193-200.
- WANDSCHNEIDER, K. 1979. Vertical distribution of phytoplankton during investigations of a natural surface film. *Mar. Biol.* 52: 105-111.
- 柳田友道, 1976. 赤潮。198 pp. 講談社。
- 矢持 進, 安部恒之, 城 久. 1982. 大阪湾谷川港に於ける *Olisthodiscus luteus* の赤潮発生機構に関する研究—出現特性と日周鉛直移動について。国立公害研研究報告, 30号, 191-214。