

## 広島湾産有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* の増殖に及ぼす 水温、塩分及び光強度の影響

山本民次・樽谷賢治

広島大学生物生産学部 〒739 東広島市鏡山1-4-4

Effects of Temperature, Salinity and Irradiance on the Growth of Toxic Dinoflagellate *Alexandrium tamarense* isolated from Hiroshima Bay, Japan. Jpn. J. Phycol.(Sôri) 45: 95-101.

Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* isolated from Hiroshima Bay, Japan were investigated. The ranges of temperature and salinity in which *A. tamarense* was able to grow were 10-20°C and 15-35 ‰, and these values were in accordance with those observed *in situ*. However, the growth was suppressed by low salinity at all temperature examined. The optimum temperature and salinity for the growth of this Hiroshima Bay strain, 15°C and 30 ‰, were also in accordance with those observed *in situ* when high cell density of this species was found. The irradiance-growth curve obtained at 15°C and 30 ‰ was described as  $\mu=0.23(1-76.0)/(1-75.8)$ , showing the maximum growth rate of 0.23 d<sup>-1</sup> and half-saturation constant of 76.2 μE·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>. The irradiance-growth curve also implicated that the Hiroshima Bay strain does not grow below the irradiance of 76.0 μE·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> at 15°C and 30 ‰.

*Key Index Words:* *Alexandrium tamarense* - growth - irradiance - salinity - temperature

Tamiji Yamamoto and Kenji Tarutani: Faculty of Applied Biological Science, Hiroshima University, Higashi-Hiroshima 739, Japan

*Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech は温帯を中心とした世界各地の沿岸域に広く分布し、麻痺性貝毒を産生する有毒プランクトンの一種として知られている。近年、本種をはじめとする有毒プランクトンによる貝類の毒化は、世界的規模で拡大の傾向にある (Anderson 1989, Hallgraeff 1993)。我が国においても例外ではなく、1992年春にはこれまで貝毒の発生が報告されていなかった広島湾で本種によるマガキおよびアサリの大規模な毒化が起り、貝類生産、特にマガキの関連産業に甚大な被害をもたらした (広島県 1993)。その後、毎年、二枚貝類の蓄積毒量が厚生省の定めた規制値 (4μg<sup>-1</sup>) を超えており、貝毒の発生には恒常化の兆しが見られる (広島県 1993, 1994, 1995)。広島湾では、全国生産量の約7割を占めるマガキの養殖が古くから行われていることから、このような貝毒の発生は、出荷規制に伴う直接的な被害はもちろんのこと、商品イメージの低下という点からも広島

県下の水産業に深刻な影響を及ぼしている。

*A. tamarense* の増殖機構を解明するためには、その生理的特性を明らかにすることが必要となる。本種の生理的特性に関する実験報告はこれまでいくつかなされているが (Prakash 1967, Watras *et al.* 1982, 石丸 1985, 阿知波・岩崎 1990, 山本ほか 1995)、株の違いによって、その生理的特性も異なると考えられるため (Gallagher 1982)、ここでは広島湾における本種の発生・増殖機構の解明という観点から、同湾から採取した株を用いて実験を行った。

一般的に現場海域での植物プランクトンの増殖には、水温、塩分、光強度、潮流、風などの物理的要因、栄養塩濃度などの化学的要因、他の生物による捕食などの生物的要因など、様々な要因が複雑に関係している。本研究では、これらのうち、水温、塩分および光強度の違いが広島湾産 *A. tamarense* の増殖に及ぼす影響を実験的に明らかにすることを目的とした。また、

同様の方法で得られた三河湾産株での結果との差異についても検討した。

#### 材料および方法

実験に用いた *A. tamarensis* は高山晴義氏 (広島県水産試験場) が 1992 年に広島湾から採取, 分離した株 (ATHS92) を譲り受け, ピペット洗浄法 (西澤・千原 1979) と対数増殖期の植え継ぎを繰り返してバクテリアによる汚染を最小限に抑えたクローン株である。培地にはケイ酸塩を除いた f/2 培地 (Guillard 1975) 100 ml に対し 50 mg の割合で Tris を加え, 希 HCl で pH を 8.2 に調整したものをメンブランフィルター (ポアサイズ 0.22  $\mu\text{m}$ , Millipore, タイプ GS) でろ過滅菌して使用した。

培養容器には, ネジ口試験管 (13  $\times$  100mm, Pyrex 製) を用いた。実験に使用したガラス器具類は全て十分に洗浄し, 自然乾燥させた後, オートクレーブ滅菌 (121 $^{\circ}\text{C}$ , 20分) あるいは乾熱滅菌 (170 $^{\circ}\text{C}$ , 3時間) を施してから使用した。

#### 増殖に及ぼす水温と塩分の影響

培養実験温度は 5, 10, 15, 20, 25 $^{\circ}\text{C}$  の 5 段階, 塩分は 10, 15, 20, 25, 30, 32, 35% の 7 段階とし, これらを組み合わせて 35 通りの設定で実験を行った。

培養株を上記の実験条件に馴致させるため以下の継代培養を行った。まず, 水温 15 $^{\circ}\text{C}$ , 塩分 35%, 光強度 150  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 明暗周期 12L:12D (明期は 6:00 ~ 18:00) で培養したものを 0.2 ml ずつを, 塩分 25, 30, 32, 35% の培地 4 ml に接種した。これらの増殖を確認した後, さらに, 塩分 25% のものを 0.2 ml ずつを 10, 15, 20% の培地 4 ml へ接種した。また, 水温を 15 $^{\circ}\text{C}$  から 1 ~ 2 $^{\circ}\text{C}$  ずつ上昇あるいは下降させ, その都度増殖を確認しながら, 10 $^{\circ}\text{C}$  と 20 $^{\circ}\text{C}$  に馴致させた。10 $^{\circ}\text{C}$  から 5 $^{\circ}\text{C}$  へ, 20 $^{\circ}\text{C}$  から 25 $^{\circ}\text{C}$  へ移行する際には, 約 7 日間かけて目的の温度条件にした。

以上の操作を前培養とし, 次に前培養と同じ水温, 塩分に調整した f/2 培地を 4 ml ずつ分注した 3 本のネジ口試験管に前培養を 0.1 ml ずつ接種し (接種細胞密度は 10 ~ 50 cells  $\text{ml}^{-1}$ ), 前培養と同じ水温, 塩分, 光強度で本培養を行った。

本研究では, *in vivo* クロロフィル蛍光を測定することで *A. tamarensis* の増殖を評価することとした。この方法は, 大量のサンプルを迅速かつ簡便に処理することが可能であり, 試験管のふたを開けることによるコンタミネーションの恐れが無いという利点がある

(Brand *et al.* 1981)。*in vivo* クロロフィル蛍光値は, 1 日おきに定時 (11:30) に, サンプルを約 15 分間遮光後, 攪拌してから蛍光光度計 (Turner Designs 社製 Model 10) を用いて測定した。

比増殖速度は, 対数増殖期に相当する少なくとも 5 つの測定値について次式に最小自乗法を適用して算出した。

$$\mu = \frac{1}{\Delta t} \ln \frac{F_1}{F_0} \quad (1),$$

ここで,

$\mu$ : 比増殖速度 ( $\text{d}^{-1}$ ),

$F_0$ : 対数増殖初期の *in vivo* クロロフィル蛍光値 (相対値),

$F_1$ : 対数増殖終期の *in vivo* クロロフィル蛍光値 (相対値),

$D_1$ : 対数増殖の期間 ( $\text{d}$ ),

である。データは triplicate で得られるため, それらの平均値を採用した。ただし, それぞれの設定条件下で行った triplicate の実験のうち, 明らかに増殖の様子の異なったものは計算から除外した。

#### 増殖に及ぼす光強度の影響

ネジ口試験管 3 本に f/2 培地を 4 ml ずつ分注し, これに光強度 150  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 明暗周期 12L:12D (明期は 6:00 ~ 18:00), 水温 15 $^{\circ}\text{C}$ , 塩分 35%, pH 8.2 で 7 日間前培養して対数増殖中の *A. tamarensis* を 0.1 ml ずつ接種した (接種細胞密度は 10 ~ 50 cells  $\text{ml}^{-1}$ )。これらを黒色あるいは白色のメッシュで覆うことで, 光強度を 11, 35, 50, 76, 89, 124, 152, 204, 244, 301  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  の 10 段階に調節し, triplicate で実験を行った。これらの光強度の設定は, 光量子計 (スフェリカル光量子センサー LI-188B, Li-Cor 社) に同じメッシュをかぶせて培養機内で測定し, 試験管を置く位置を定めることでおこなった。培養期間中は, 毎日 1 回攪拌し, 1 日おきに定時 (10:30) に *in vivo* クロロフィル蛍光を測定した。*in vivo* クロロフィル蛍光の測定および比増殖速度の算出は上記の水温と塩分に関する実験と同様の方法で行った。

比増殖速度と光強度との関係については, Lederman and Tett (1981) の直角双曲線モデルを改変した次式を適用し, 非線形最小自乗法で近似して各パラメータを求めた。

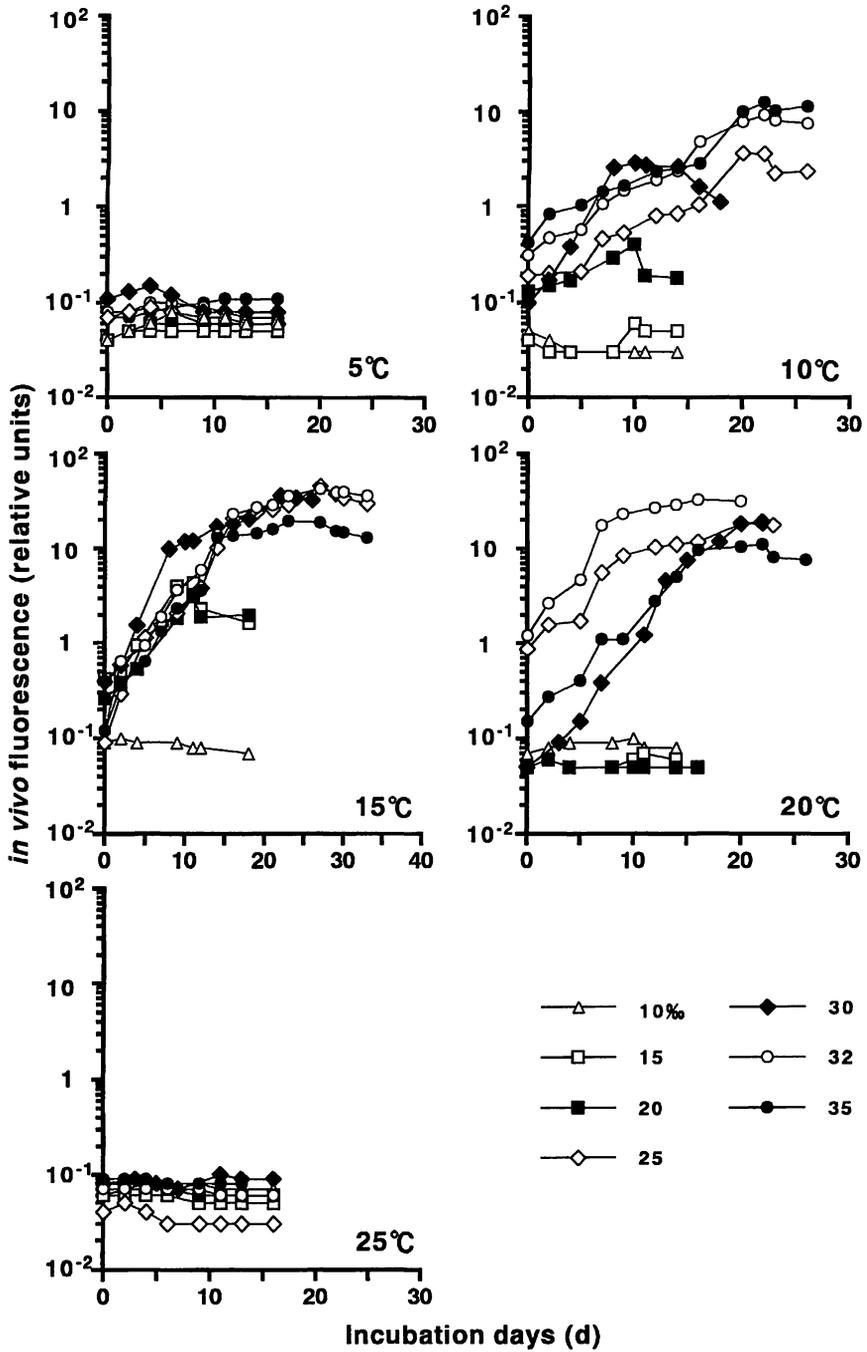


Fig. 1. Growth curves of *A. tamarensis* grown at various temperature and salinity combinations. Each symbol represents the average of duplicate or triplicate data. pH 8.2, 150  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  and 12L:12D.

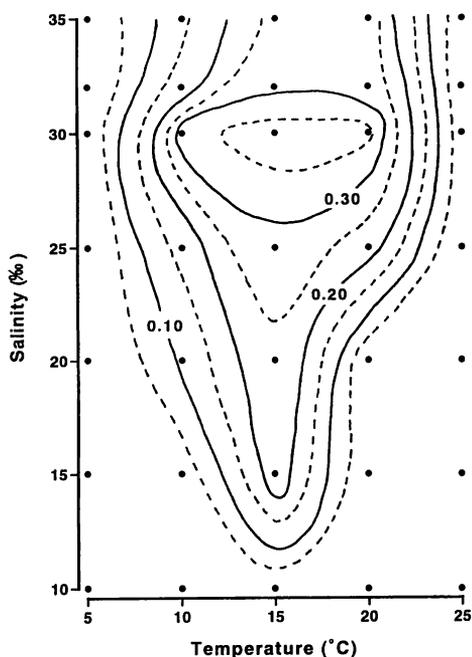


Fig. 2. Contour plots of specific growth rate ( $d^{-1}$ ) of *A. tamarensis*, Hiroshima Bay strain, at various temperature and salinity combinations. Calculation was made for the exponential growth phase in the batch culture incubation (see Fig. 1). pH 8.2,  $150 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$  and 12L:12D.

$$\mu = \mu_m \frac{I - I_0}{(K_s - I_0) + (I - I_0)} \quad (2),$$

ここで、

- $\mu$ : 比増殖速度 ( $d^{-1}$ ),
- $I$ : 光強度 ( $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ),
- $I_0$ : 補償光量 ( $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ),
- $\mu_m$ : 最大比増殖速度 ( $d^{-1}$ ),
- $K_s$ :  $\mu_m/2$  を与える光強度 ( $\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ),

である。

## 結果

### 増殖に及ぼす水温と塩分の影響

塩分の違いによる *A. tamarensis* の増殖曲線をそれぞれの温度について Fig. 1 に示した。5°C では、いずれの

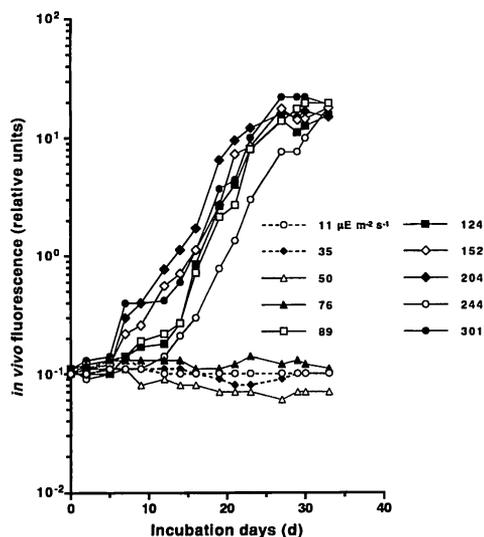


Fig. 3. Growth curves of *A. tamarensis*, Hiroshima Bay strain, grown at various light intensities. 15°C, 35‰ and pH 8.2.

塩分においても全く増殖がみられなかった。10°C でも、塩分 10 および 15 ‰ では増殖が認められなかった。20 ~ 35 ‰ での比増殖速度は 0.11 ~ 0.33  $d^{-1}$  の範囲にあった。15°C では 10 ‰ でのみ増殖が見られず、15 ~ 35 ‰ では比増殖速度 0.23 ~ 0.38  $d^{-1}$  と比較的高い値を示した。20°C では 25 ~ 35 ‰ で増殖が認められ、比増殖速度は 0.22 ~ 0.35  $d^{-1}$  であった。25°C では、いずれの塩分においても増殖は観察されなかった。

以上の水温と塩分との組み合わせに対する比増殖速度の違いを Fig. 2 にまとめた。最大増殖速度 0.38  $d^{-1}$  を与えた水温と塩分の組み合わせは、15°C, 30 ‰ であった。また、10°C では 20 ‰ 以上で増殖が可能であったが、15°C の場合と比べると、いずれの塩分においてもその比増殖速度が有意に低下した ( $t$  検定,  $p < 0.05$ )。一方、20°C の場合、高塩分域での比増殖速度は 15°C の場合とほぼ等しかったが、増殖可能な塩分範囲が 25 ~ 35 ‰ に縮小した。

### 増殖に及ぼす光強度の影響

各光強度における増殖曲線を Fig. 3 に示した。本種は光強度  $76 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$  以下の弱光条件下では増殖できなかった。増殖は光強度  $89 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$  以上で認められ、 $89 \sim 301 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$  での比増殖速度は 0.22 ~ 0.25  $d^{-1}$  とほぼ等しく、これらの値の間に統計的に有意な差は見られなかった ( $t$  検定,  $p < 0.05$ )。比増殖速度と光強度

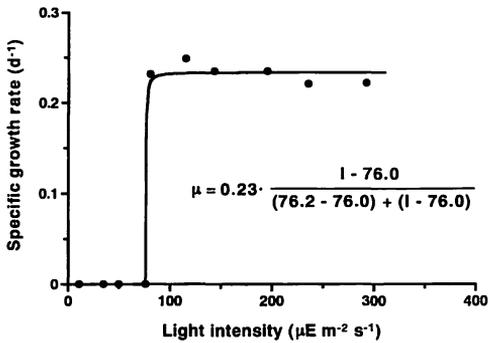


Fig. 4. Specific growth rate of *A. tamarensis*, Hiroshima Bay strain, as a function of light intensities. 15°C, 35‰ and pH 8.2.

との関係を直角双曲線モデル (式2) に当てはめたところ、 $\mu_m$  は 0.23 d<sup>-1</sup>,  $K_s$ ,  $I_0$  はそれぞれ 76.2 および 76.0  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  であった (Fig. 4)。

考察

今回の実験結果から、広島湾産 *A. tamarensis* は水温 10～20°C、塩分 15～35‰ の範囲で増殖可能であり、また、最大比増殖速度を与える水温と塩分の組み合わせは、15°C、30‰ であった (Fig. 2)。本種が最も高密度に分布する海域である広島湾呉港奥部で 1995 年 2～5 月にモニタリング調査を行った結果では (樽谷 1997)、4 月中旬から 5 月初旬にかけて 10 cells ml<sup>-1</sup> 以上出現し、この間の水温は 13～15°C、塩分は 28～32‰ であった。このことから、今回の実験で得られた最適水温・塩分は現場海域での観測結果とよく一致している。

植物プランクトンの生理的特性は、同一種であっても株の違いによって差異が見られることが指摘されている (Gallagher 1982)。*A. tamarensis* の増殖は、大船渡湾産の株では水温 10～18°C、塩分 32‰ (阿知波・岩崎 1990)、北米東海岸産の株では 11～22°C、30.5‰ (Anderson et al. 1984, White 1978) で活発であるという今回の実験結果と類似した報告がある一方で、最適水温については台湾産の株で 28°C (Su et al. 1993)、最適塩分については北米東海岸産の株で 15～23‰ (Prakash 1967) との報告例もある。

我々は先に三河湾産株と同様の検討を行ったが (山本ら 1995)、両株間においてもその増殖応答に若干の相違が認められた。三河湾産株の特徴は、低水温 (5°C) でも高塩分域ではわずかではあるが増殖が可能であったことと、水温が 20°C になると比増殖速度が急激に低

下するという点にあった。逆に広島湾産株は 5°C では全く増殖が認められなかったのに対し、20°C では高塩分域で最適水温である 15°C の場合に匹敵するような高い比増殖速度が得られた。このように広島湾産株は三河湾産株に比べ、その増殖最適水温域が若干高温域にある。三河湾では本種の出現が認められ始める 2 月上旬に水温は 5～6°C であるが (山本ら 1995)、広島湾の最低水温は 9～10°C 程度であり (橋本 1986)、三河湾ほど低下しない。また、本種が消滅する時期の現場水温は、三河湾では約 19°C (山本ら 1995)、広島湾では 17°C 程度である (広島湾で同種による貝毒の被害が見られるようになった 1992～1994 年の平均; 樽谷, 1997)。高温域の広島湾のデータについては蓄積が少ないので議論の対象からははずすと、今回得られた実験結果は現場の水温状況と良い一致を示したといえる。

今回の実験で得られた補償光量  $I_0$  は 76.0  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  と高く、広島湾産 *A. tamarensis* が活発な増殖を行うにはかなり高い光強度を必要とすることが明らかとなった。海産植物プランクトンの補償光量は、数種の ice algae で報告されている 0.2  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Cota 1985) から *Amphidinium carteri* の 160  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Jitts et al. 1964) まで種によって大きく変動する。*A. tamarensis* の補償光量に関しては、Gloucester 研究所 (Massachusetts, U.S.A.) によって分離された株で 35  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Langdon 1987)、三河湾産株で 45  $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (山本ら 1995) の値が報告されており、比較的高い光強度を必要とするという点で今回の実験結果と類似している。

ここで、運動性のある植物プランクトンの補償光量を正確に求めることの技術的な困難さについて少し断っておきたい。通常、容器の材質が何であれ、容器壁面による吸収により光は減衰するが、逆に、容器壁面が曲面であることによって集光され、内部に光強度の高い場所が局部的に生じる場合もある。鞭毛藻のように運動性のある藻類の培養はスターラーなどで攪拌すると巧く行かないことが経験的に分かっているので、基本的には静置培養が行われる。このため、鞭毛藻は容器内の光条件の良好な空間に集合してしまうことがあり、静置期間中にしばしば見られる微細パッチはこのためと思われる。今回は口径の小さい試験管を用いたため、容器内部の光強度の分布を測定することはできなかったが、ある程度の不均一性があったであろうことは否定できない。ただし、口径の大きな容器を用いて内部の光強度の微細分布を測定できたとしても、静置培養中の鞭毛藻の微細パッチの形成は避けられない。さらに、実験を最低でも triplicate で行いたい

場合には、培養装置(恒温器)の限られたスペースの中では試験管のような小容量の容器を用いざるを得ない。著者らが知る限り、容器内での光強度の微細分布に関する報告はなされていないが、運動性のある植物プランクトンの培養においては今後検討すべき重要な問題であろう。

今回の実験設定では最高約 $300 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ の光条件を与えたが、強光阻害は見られなかった。広島における4月の太陽光の全放射強度は $847 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ であり(理科年表 1994)、海表面での反射などによる消失分を15%、さらにその50%が光合成有効波長として海水中に透過すると考えると(パーソンズ・高橋 1974)、海表面下の光強度は $360 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ となる。ただし、この値は晴天・曇天の別を考慮していないので、さらに小さい値が予想される。したがって、広島湾産 *A. tamarense* は海表面付近においても、強光阻害は生じていない可能性が高い。ただし、今回の光強度に関する実験では水温は $15^\circ\text{C}$ で増殖にとって至適であったが、塩分はやや高め(35%)の設定であったので、得られた $\mu_m$ は $0.23 \text{ d}^{-1}$ と、水温、塩分ともに至適な条件で得られた $\mu_m=0.38 \text{ d}^{-1}$ より小さかった。このことは、現場での本種の増殖を考える場合、光増殖の関係を水温と塩分の関数としてとらえる必要があることを示唆している。

*A. tamarense* は生活史のある時期に休眠シストを形成することが知られており、このシストが本種の発生や消滅に重要な役割を果たしているといわれている(Anderson and Wall 1978, Anderson et al. 1983, Anderson et al. 1984)。山口ら(1995)は広島湾において、本種シストの水平・鉛直分布について調査を行い、シストの高密度分布域と栄養細胞の分布とが極めて良く一致していること、また、一部の海域では $1,000 \text{ cysts cm}^{-3}$ を超える高い密度で本種シストが存在していることを明らかにした。広島湾における本種シストの発芽生理についてはまだ十分に解明されていないが、仮にこれらのシストがすべて発芽し、広島湾奥部の約10 m程度の水深の水柱に放出されるとすると、 $1,000 \text{ cells l}^{-1}$ 以上となる。実際に水中で観察される最高細胞密度はさらに1~2桁高い場合が通常であるので(広島県 1995)、今回の研究で明らかとなったように、発芽後の遊泳細胞の分裂速度に影響を与える水温、塩分及び光強度などの環境要因は広島湾における本種の発生・増殖機構を明らかにするうえで重要となる。また、遊泳細胞の集積・分散に関係する風や潮汐などの物理的要因や、本種が増殖のための栄養源として利用すると考えられ

る溶存態の無機・有機各種物質の濃度などの化学的要因といった他の環境要因についてもさらに検討を進める必要があろう。

#### 謝辞

本研究を行うにあたり終始御指導、有益なご助言を戴いた広島大学生物生産学部教授松田 治博士と橋本俊也助手に謹んで感謝致します。また、実験に用いた *A. tamarense* 広島湾株(ATHS92)を快く提供下さり、さまざまな情報を提供戴いた広島県水産試験場の高山晴義氏に心から感謝いたします。

#### 引用文献

- Anderson, D. M. 1989. Toxic algal blooms and red tides: a global perspective. p. 11-16. In: Okaichi, T., Anderson, D. M. and Nemoto, T. (eds.) Red Tides. Elsevier, New York.
- Anderson, D. M., Chisholm, S. W. and Watras, C. J. 1983. Importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*. Mar. Biol. 76: 179-189.
- Anderson, D. M., Kulis, D. M. and Binder, B. J. 1984. Sexuality and cyst formation in the dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis*: Cyst yield in batch cultures. J. Phycol. 20: 418-425.
- Anderson, D. M. and Wall, D. 1978. Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms. J. Phycol. 14: 224-234.
- 阿知波英明・岩崎英雄 1990. 有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* の増殖特性. 藻類 38: 51-59.
- Brand, L. E., Guillard, R. R. L. and Murphy, L. S. 1981. A method for the rapid and precise determination of acclimated phytoplankton reproduction rates. J. Plankton Res. 3: 193-201.
- Cota, G. F. 1985. Photoadaptation of high Arctic ice algae. Nature 315: 219-222.
- Gallagher, J. C. 1982. Physiological variation and electrophoretic banding patterns of genetically different seasonal populations of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). J. Phycol. 18: 148-162.
- Guillard, R. R. L. 1975. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. p. 29-60. In: Smith, W. L. and Chanley, M. H. (eds.) Culture of Marine Invertebrate Animals. Plenum Press, New York.
- Hallegraeff, G. M. 1993. A review of harmful algal blooms

- and their apparent global increase. *Phycologia* 32: 79-99.
- 橋本俊将 1986. 広島県の海況の概要. 広島水試研報 16: 45-68.
- 広島県 1993. 平成4年度赤潮貝毒監視事業報告書(貝毒調査事業). 6pp.
- 広島県 1994. 平成5年度赤潮貝毒監視事業報告書(貝毒調査事業). 7pp.
- 広島県 1995. 平成6年度赤潮貝毒監視事業報告書(貝毒調査事業). 5pp.
- 石丸 隆 1985. II. 貝毒プランクトンの生物学, 4. 増殖と環境要因. p. 40-46. 福代康夫(編) 貝毒プランクトン—生物学と生態学. 恒星社厚生閣, 東京.
- Jitts, H. R., McAllister, C. D., Stephans, K. and Strickland, J. D. H. 1964. The cell division rates of some marine phytoplankters as a function of light and temperature. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 21: 139-157.
- Langdon, C. 1987. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. Part I. A comparative study of the growth-irradiance relationship of three marine phytoplankton species: *Skeletonema costatum*, *Olisthodiscus luteus* and *Gonyaulax tamarensis*. *J. Plankton Res.* 9: 459-482.
- Lederman, T. C. and Tett, P. 1981. Problems in modeling the photosynthesis-light relationship for phytoplankton. *Bot. Mar.* 24: 125-134.
- パーソンズ, T. R. ·高橋正征 1974. 生物海洋学. 市村俊英(訳), 三省堂, 東京.
- Prakash, A. 1967. Growth and toxicity of a marine dinoflagellate, *Gonyaulax tamarensis*. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 24: 1589-1606.
- 理科年表 1994. 気象部, p. 191-417. 国立天文台(編), 丸善, 東京.
- Su, H. M., Chiang, Y. M. and Liao, I. C. 1993. Role of temperature, salinity and ammonia on the occurrence of the Taiwanese strain of *Alexandrium tamarensis*. p. 837-842. In: Smayda, T. J. and Shimizu, Y. (eds.) *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*. Elsevier, Amsterdam.
- 樽谷賢治 1997. 有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarensis* の増殖機構に関する生理生態学的研究. 広島大学生物圏科学研究科博士論文, 119 pp.
- Watras, C. J., Chisholm, S. W. and Anderson, D. M. 1982. Regulation of growth in an estuarine clone of *Gonyaulax tamarensis* Lebour: Salinity-dependent temperature responses. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 62: 25-37.
- White, A. W. 1978. Salinity effects on growth and toxin content of *Gonyaulax excavata*, a marine dinoflagellate causing paralytic shellfish poisoning. *J. Phycol.* 14: 475-479.
- 山口峰生·板倉 茂·今井一郎 1995. 広島湾海底泥における有毒鞭毛藻 *Alexandrium tamarensis* 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.
- 山本民次·吉津祐子·樽谷賢治 1995. 三河湾産有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarensis* の増殖に及ぼす水温, 塩分及び光強度の影響. *藻類* 43: 91-98.

(Received May 1 1996, Accepted May 8 1997)

