

永瀬ダム湖における淡水赤潮生物 *Peridinium* 属 の分類と遷移現象および日周運動について

邑岡和昭・門田治幸*
渡辺賢介・松村浩明**
鎮西正道**・河淵雅恵***
浜田康行****

はじめに

1960年代まで我が国の湖沼における藻類の異常発生は、琵琶湖¹⁻²⁾、諏訪湖³⁾や霞ヶ浦⁴⁾に代表される、比較的富栄養化した自然湖沼での現象として知られていた。しかし、1970年代になって本来貧栄養である西日本のダム湖においても、渦鞭毛藻類を主とする藻類により貯水が赤色化するいわゆる淡水赤潮（以下赤潮とする）が発生し、環境保全上問題となると共に、公衆衛生上その異臭や毒性⁵⁻⁶⁾が懸念されるようになった。

高知県香美郡物部村の永瀬ダム湖でも、1975年より連続して赤潮の発生が観察され、発生防止策の確立が強く要望された。このため、われわれは1980年から1983年の間、同湖における赤潮藻の生理、生態的特性とダム湖の環境因子の相互関係から、発生機構を明らかにし、発生を未然に防止する目的で、一連の調査を行った。そのなかで、今回は赤潮の原因種となる *Peridinium* の分類、遷移現象ならびに日周垂直運動性について知見を取りまとめたので、その概要を報告する。

1. 調査方法

1.1. 生物調査

調査地点は、植物プランクトンの集積が観察される河川流入端付近とし、期間は1980年6月から1983年3月にかけて、頻度は月に1回ないし9回程度とした。試料の採取および処理方法は、表層水を理研式表層採水器で採水後、直ちに試料500mlに安達固定液⁷⁾を2.5ml加えて固定し、48時間以上静置して自然沈降さ

せ、上澄液をサイフォンで抜き、10mlないし50mlとした。

検鏡は0.5mmの界線入りスライドガラスに濃縮試料を100 μ lとり、18 \times 24mmのカバーガラスで覆い、光学顕微鏡により600~1,000倍で観察した。

1.2. 日周垂直運動

調査は、1982年9月に永瀬ダム湖に microcosm を設置し、時間経過に伴う *P. penardii*、水温および栄養塩類の分布から、日周垂直運動の様式、それによらず環境因子の影響および栄養塩類の摂取について行った。

microcosm は、林ら⁸⁾が諏訪湖での実験に使用したものを参考にし、長さ10m、直径1mのポリエチレン製フィルム製の円筒型 microcosm を作成した。設置は河川流入端付近の水深10mの湖内に水面から垂下し、フロートで上端を水面上約10cmに、下端は湖底に密着させて固定した。

実験は設置後一夜放置して内部の水柱を安定化させ、垂直の隔離水柱すなわち周辺環境に類似した隔離環境を設定し、その中で行った。また、試料の採取は水塊を攪拌しないように、microcosm の中心に内径6mm、長さ0.1mから9mの塩化ビニール管を1m間隔の水深別に垂下し、上部に設置したポンプで200ml採取した後、生物調査の方法と同様に処理して *Peridinium* を計数した。

なお、13時、0時および12時には、さらに200mlを別途に採取し、水温を測定の後栄養塩類の分析に供した。

1.3. 栄養塩類の分析

栄養塩類の分析方法は湖沼環境調査指針⁹⁾を準用し

* 保健環境部環境保全課
** 須崎保健所
*** 中央保健所
**** 保健環境部公害対策課

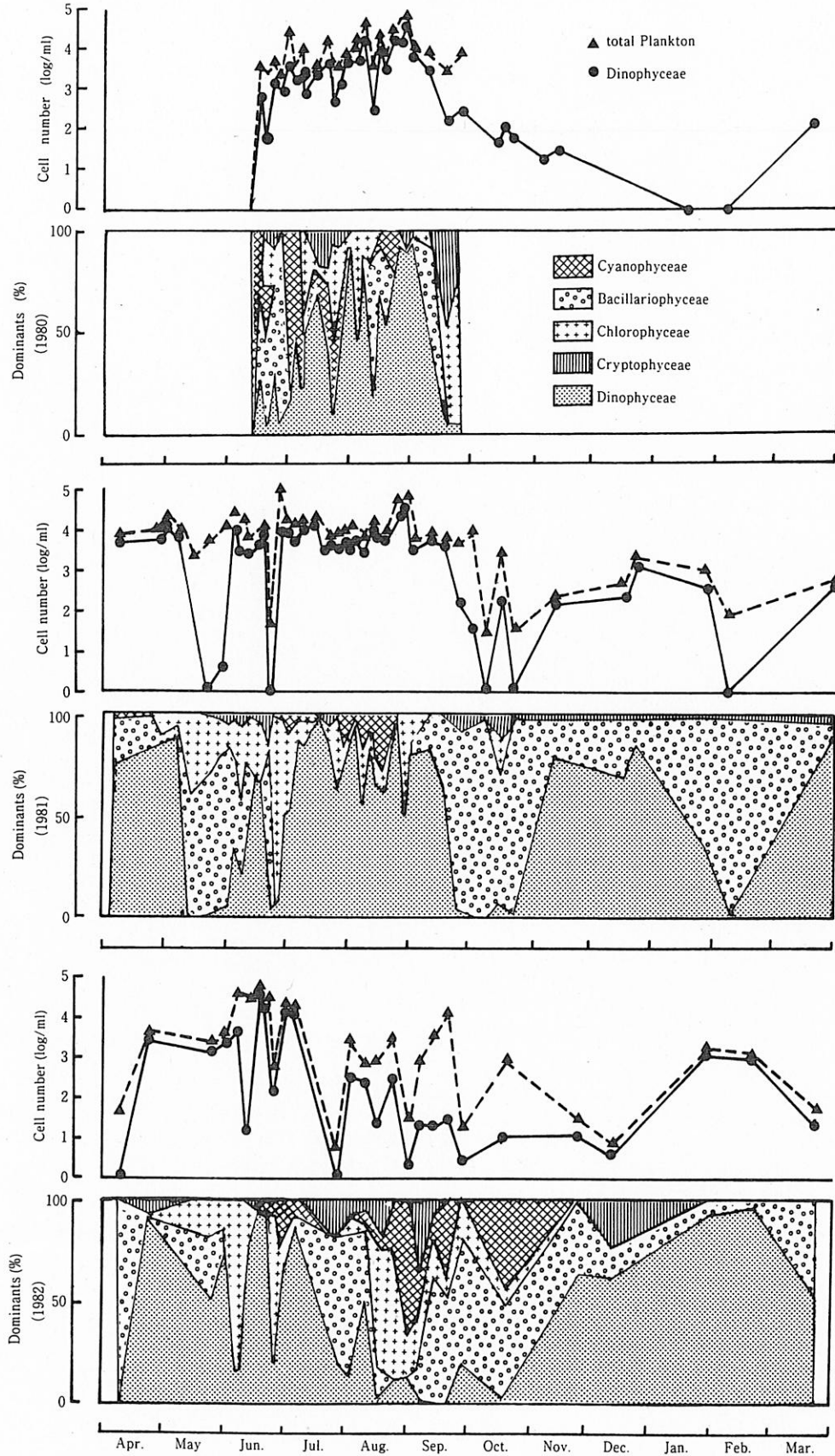


Fig. 1 Seasonal changes of total phytoplanktons, Dinophyceae number and seasonal succession of major phytoplanktons.

た。

2. 調査結果と考察

2.1. 植物プランクトンの遷移

2.1.1. 季節的遷移

調査期間を通じて、永瀬ダム湖で観察した主な植物プランクトンは、藍藻綱2属、珪藻綱13属、緑藻綱14属、褐色鞭毛藻綱1属および渦鞭毛藻綱1属の計5綱31属であった。また、この中で第一優占種として、藍藻綱の *Oscillatoria* sp. 珪藻綱の *Cyclotella sinuata*, *Synedra acus*, 緑藻綱の *Pandrina morum*, *Eudrina elegans*, *Carteria globosa*, 褐色鞭毛藻綱の *Cryptomonas* sp. 渦鞭毛藻綱の *P. cunningtonii*, *P. africanum*, *P. penardii* が認められた。

これらの植物プランクトンと渦鞭毛藻綱の総数および優占率を Fig. 1 にまとめた。その結果、年によって若干の変動はあったが、主要な植物プランクトンの構成は以下のように推移した。赤潮藻の渦鞭毛藻綱は、

6月から9月の高水温期と11月から4月の低水温期に優占し、その非優占期は、珪藻綱と緑藻綱が優先した。また、藍藻綱は高水温期に時々優占種となったが、長期に持続することはなく漸次消滅した。その他、褐色鞭毛藻綱は年間を通じてほとんど常に観察されたが、優占率は低かった。

個体群数は6~8月の夏期に著しく増大し、おおよそ $10^4 \sim 5 \times 10^4$ cells/ml, その他の季節は $10^2 \sim 10^3$ cells/ml のレベルで推移した。ただし、夏期には降雨による増水の結果、ダムゲートからの放水に伴い流失したが、2~3日で元の個体群レベルに回復した。

調査期間を通じ観察された *Peridinium* 属の構成および推移は、Fig. 2 に示したように、高水温期は *P. cunningtonii* および *P. africanum* の2種類による複合赤潮であり、低水温期は *P. penardii* による単独赤潮であった。この外、高水温では稀に少数の *P. penardiiform* の存在が確認された。

このような遷移過程を、Fig. 1 に示した渦鞭毛藻綱数の推移からみると、高水温期の最高個体群数は、

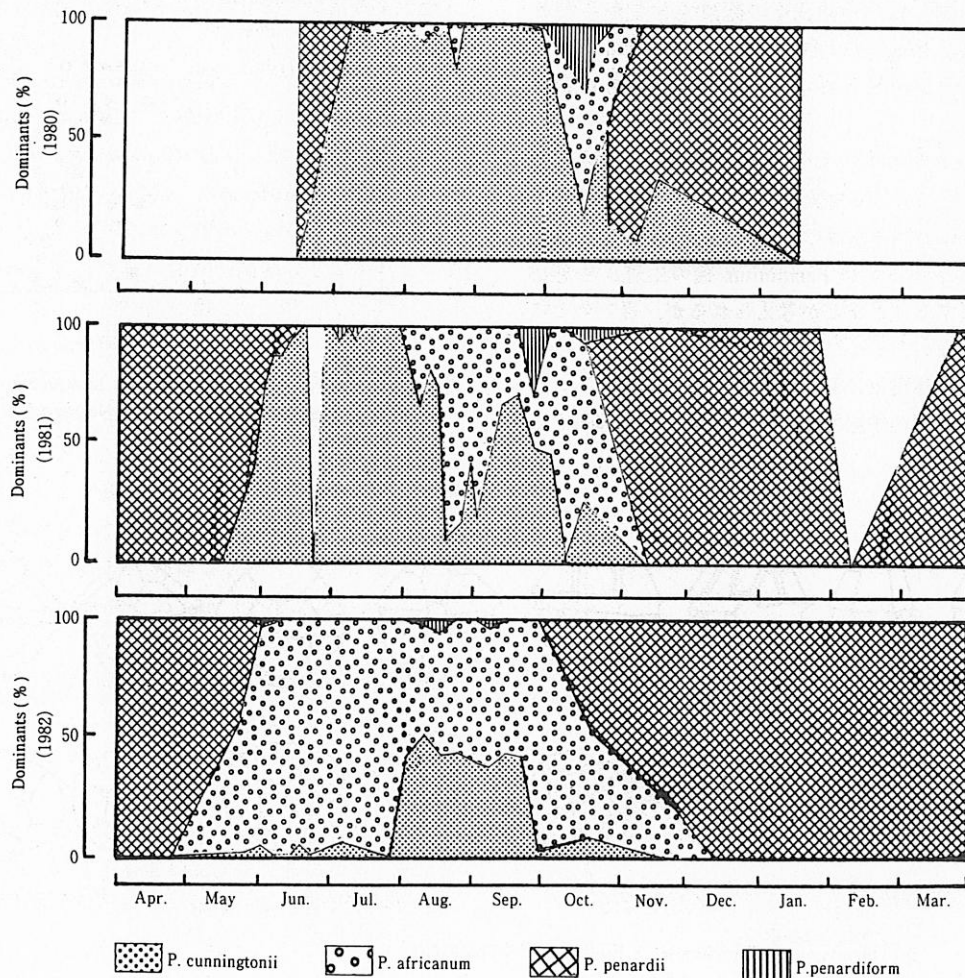


Fig. 2 Seasonal succession of *Peridinium* species.

1980年 5.7×10^4 , 1981年 2.1×10^4 , 1982年 5.9×10^4 cells/mlであり, 低水温期は 2.9×10^2 , 5.9×10^3 , 4.1×10^3 cells/mlと, 高水温期に比べて1/3.5から1/196とかなり低かった。

以上のように, 植物プランクトン種は, 天候や湖水の流動などダム湖の物理的特性の変動を考慮に入れても特に大きな変化はなく, 調査期間を通じて一定の様式に従う季節的周期を示した。一方, 個体群数は大降雨時におけるダムゲートからの流失など, 人為的操作による減少を除き, 夏期は高く冬期は低い傾向にあった。

2.1.2. 経年的遷移

生物調査は3年間であり, それ以上の長期的な経過は充分明らかでないが, 先に述べた季節的遷移とは別に, さらに長期的スケールで Peridinium 種の交代の可能性が示唆された。すなわち, Fig. 2 に示したように1980年から1983年の間, 年の経過に伴い, 高水温期の優占種が *P. cunningtonii* から *P. africanum* に交代した。このことは, 安達¹⁰⁾によると過去 (1975~1979年) の永瀬ダム湖では, 今回我々の観察できなかった *P. volzii* や *P. elpatiewskyi* の出現が記録され, 時には *P. penardiform* が優占種となったとの報告からも肯定できる。

このような長期的スケールでの種の遷移は, 永瀬ダム湖の3年間における窒素やリンなど栄養塩類の分析値¹¹⁻¹³⁾や後に述べる水温の変動だけでは説明できず, 他の環境因子あるいは Peridinium 種の生理, 生態的特性に起因することなどが考えられるが, 目下のところ明らかでない。

2.1.3. 遷移現象におよぼす湖水水温の影響

一般に, 藻類の季節的遷移を支配する環境因子とし

て日長や水温の影響が知られている。そこで, Peridinium の遷移におよぼす水温の影響をみるため, 3年間のデータから抜粋した 1.0×10^3 cells/ml以上の Peridinium 数と湖表面水温の関係を Fig. 3 に示した。

これから, 高水温期の優占種 *P. cunningtonii* は, 湖表面水温が $18.9 \sim 28.0^\circ\text{C}$ (平均 23.0°C) に, *P. africanum* は $20.1 \sim 26.5^\circ\text{C}$ (平均 23.7°C) において最も高密度に個体群の分布が見られた。また, 低水温期の *P. penardii* は, $6.4 \sim 18.5^\circ\text{C}$ の間ではほぼ水温の上昇に比例した増加を示し, 19°C 以上では急激に減少した。なお, *P. penardiform* は出現頻度, 細胞数共に少なく, 水温との関係は明らかでない。

このことから, *P. cunningtonii*, *P. africanum* の増殖適性水温は湖表面水温の平均値の 23°C 付近, *P. penardii* は 15°C 付近と推定した。この値は, 畑ら¹⁴⁾が培養実験から得た *P. cunningtonii* の増殖適性水温の 20°C と, 渡辺¹⁵⁾が推定した *P. penardii* の増殖適性水温 (増

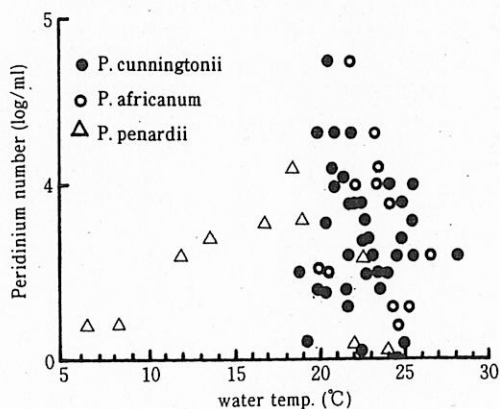
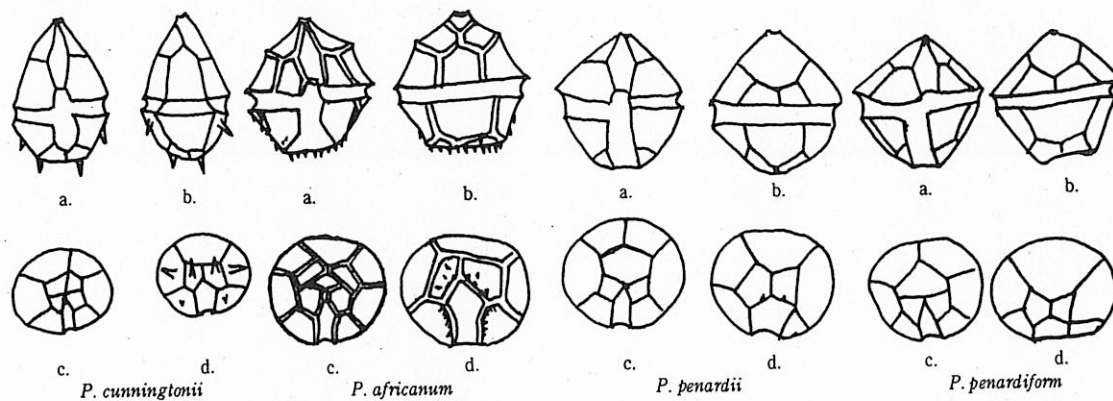


Fig. 3 Relation between peridinium species and temperature of surface layer water in Nagase Dam Lake.



a. Ventral view b. Dorsal view c. Epitheca d. Hypotheca

Fig. 4 Sketch of Peridinium for the occurrence fresh water red tide in Nagase Dam Lake.

Table 1 Size composition of the parts of Peridinium

		<i>P. cunningtonii</i>	<i>P. africanum</i>	<i>P. penardii</i>	<i>P. penardiform</i>
Length of body (μm)	n	70	56	55	10
	\bar{x}	28.5 (1.00)	33.4 (1.00)	34.6 (1.00)	29.0 (1.00)
	δ	2.65	3.22	3.68	2.94
Width (μm)	n	70	56	55	10
	\bar{x}	22.1 (0.78)	29.8 (0.89)	31.8 (0.91)	28.5 (0.98)
	δ	2.29	3.04	3.80	2.22
Length of epitheca (μm)	n	70	55	49	9
	\bar{x}	16.8 (0.59)	17.9 (0.54)	15.8 (0.46)	14.5 (0.50)
	δ	1.93	2.28	1.86	2.40
Length of hypotheca (μm)	n	70	53	49	9
	\bar{x}	9.38(0.33)	11.9 (0.36)	14.1 (0.40)	11.3 (0.39)
	δ	1.56	2.18	2.36	2.06

* (ratio of part / length)

殖速度)の15~20℃と比較してほぼ一致した。また、種の交代は19℃付近を境に見られ (Fig. 3), 渦鞭毛藻の優占率が50%以下になる5月下旬から6月中旬, および10月中旬から下旬の同湖の平均水温と符合する。したがって, 栄養塩類, 日照などの環境因子が藻類増殖を満足させる環境では, 水温が増殖量を決定し, その変化が藻類の季節的遷移を支配する重要な因子と考えられた。

2.2. Peridinium 属の分類

3年間の調査において観察同定した Peridinium 属は, *P. cunningtonii* (LEMM.) LEMM., *P. africanum* LEMM., *P. penardii* LEMM., *P. penardiform* LINDEM. の4種であった。そのスケッチを Fig. 4 に, 各部の計測値を Table. 1 に, 体長, 体幅の関係を Fig. 5 ~ 8 に示した。

2.2.1. *P. cunningtonii* LEMM.

外形は洋梨形で, やや左巻である。横溝は極弱い左よりの下降螺旋であり, 被殻のやや下方に位置する。縦溝は上殻に入り, 下方がやや広く, 下端に達しない。下殻の後板および底板には, それぞれ1本ずつ計4本の長棘が観察された。鎧板は体上部が11枚, 体下部が7枚で構成し, 鎧板配列は5', 6'', 5''', 2''''で標示された。体長は22~35 μm (平均28.5 μm), 体幅は18~27 μm (平均22.2 μm) であった。

これは, Thienemann¹⁶⁾の記載値の体長20~40 μm , 体幅20~30 μm および, 安達¹⁰⁾の測定値の体長25~30 μm , 体幅20~25 μm とほぼ一致した。また, 体長(L)が大きくなるに従い体幅(W)も共に増加し, その相互の関係を $L = 6.33 + 1.001W$ で表すことができた。なお, 体長に対する各部の比率は, 体幅78%, 体上部59%, 体下部33%となり, ほぼ一定の値を示すことが判明した。

2.2.2. *P. africanum* LEMM.

この種の体頂角は体頂のほぼ中心にあり, やや突出

する。横溝は左側よりの下降螺旋で幅広い。縫合線の幅は広く, 縫合部でやや鋭角になる。また, 体下部の鎧板の周囲に1 μm ほどの短い棘が多数観察された。鎧板の構成は体上部は2枚の挿間板を含み13枚, 体下部は7枚で構成し, 鎧板配列は4', 2 a, 7'', 5''', 2''''で標示された。体長は27~41 μm (平均33.4 μm), 体幅は23~37 μm (平均29.8 μm) であり, 体長と体幅の関係は $L = 6.95 + 0.890W$ で表された。なお, 体長に対する体幅, 体上部, 体下部の比率はそれぞれ89%, 54%, 36%であった。

得られた計測値を Thienemann¹⁶⁾の記載(体長25~30~40 μm , 体幅23~27~35 μm)と比較すると, われわれの計測とほぼ一致したが, 安達の計測値の体長25~35 μm , 体幅20~28 μm と比較するとやや大きい値であった。このことから, 個体サイズの計測は, 採取地点, 採取時期, 個体群密度を変えて, 個体群密度の大きさや環境条件が個体サイズに与える影響を考慮

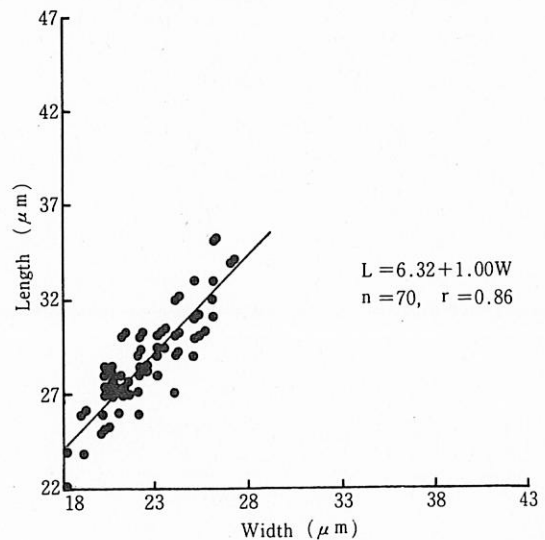


Fig. 5 Correlation between body length and body width of *P. cunningtonii*.

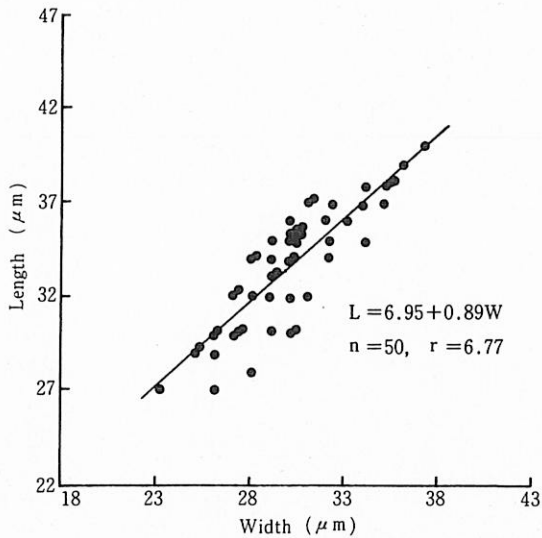


Fig. 6 Correlation between body length and body width of *P. africanum*.

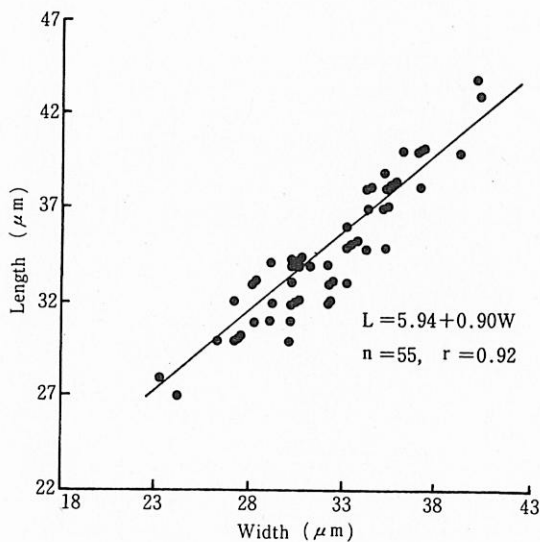


Fig. 7 Correlation between body length and body width of *P. africanum*.

し、多数の試料について検討の必要性が考えられた。

2.2.3. *P. penardii* LEMM.

外形はほぼ卵円形で、上殻はやや円錐形、横溝はやや中央寄りであり左よりの螺旋は差がない。縦溝は上殻に深く入り込まず、下端に達し、体下部では拡大する。後板縦溝周辺には棘の認められる個体の一部みられた。鎧板は体上部10枚、体下部7枚で構成し、配列は3', 1 a, 6'', 5''', 2''''で標示された。体長は27~44 μm (平均34.6 μm)、体幅23~40 μm (平均31.9 μm)であり、体長と体幅の関係は $L = 5.94 + 0.900W$ で表された。また、体長に対する体幅、体上部、

体下部の比率はそれぞれ91%, 46%, 40%であった。

なお、Thienemann¹⁶⁾は体長30 μm、体幅28 μmと簡単に記載しているが、この値を先の関係式に代入すると、われわれの計測値とほぼ一致した。

2.2.4. *P. penardiform* LINDEM.

本種は体厚が薄く、底部が凹む。横溝は広く螺旋とまらない。縦溝はわずかに上殻に入り、下部は下端に達する。鎧板は体上部10枚、体下部7枚で構成し、配列は3', 1 a, 6'', 5''', 2''''で標示された。体長は25~34 μm (平均29.0 μm)、体幅は25~33 μm (平均28.5 μm)であり、体長と体幅の関係は $L = -4.94 + 1.191W$ で表された。また、体長に対する体幅、体上部、体下部の各比率は98%, 50%, 39%の値を得、体長と体幅はほぼ等しかった。

2.3. 日周垂直運動

2.3.1. 日周垂直運動のパターン

P. penardii の水深別の個体群密度は Fig. 9 に示したように、時間の経過と共に以下のように変化した。

日照期 (8:00~16:00) における *P. penardii* の相対個体群密度は表層0.1~1 mに58~81%、中層2~5 mに16~31%、底層の6~9 mに1~11%を占め、その過半数は表層に集積した。その後の薄明期 (16:00~18:00) は、表層で54~62%と日照期に比べて低下するのに対し、中層では33~44%と逆に増大し、表層から中層へ移行した。なお、低層は1~5%であり、日照期に比べて大きな変化はなかった。暗期 (夜間、19:00~5:00) になると、表層は15~50%、中層19~69%とほぼ均衡し、表層から中層に分散して分布し、また、底層でも1~33%と若干の分布が認められた。午前の薄明期 (6:00~7:00) になると、表層に54~

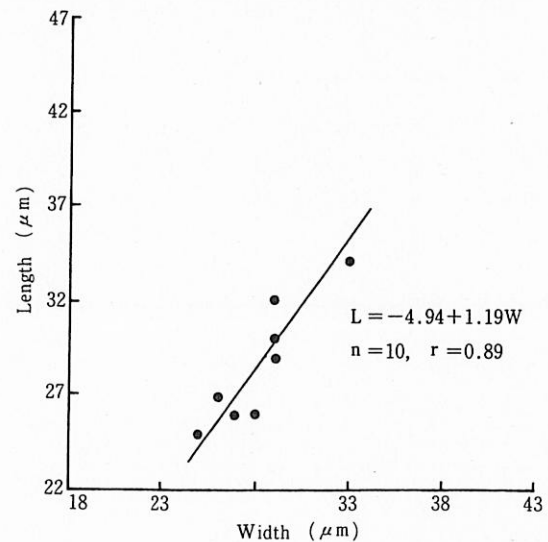


Fig. 8 Correlation between body length and body width of *P. africanum*.

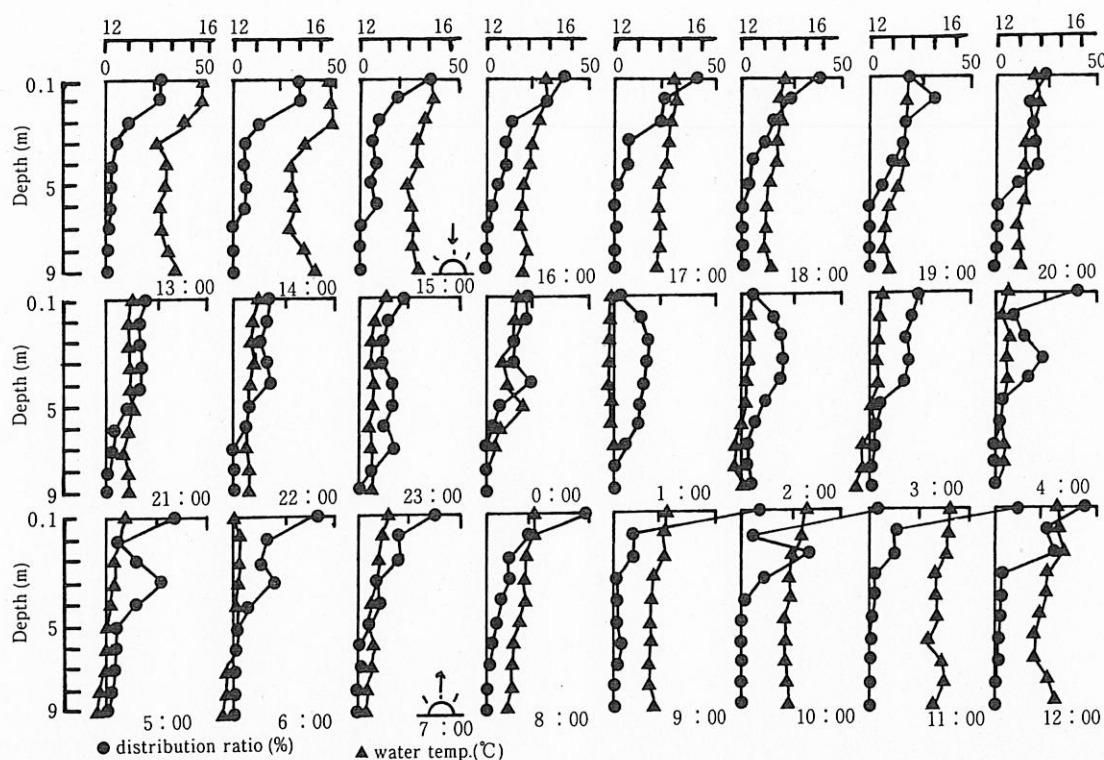


Fig. 9 Changes in vertical distribution of *P. penardii* and water temperature.

55%, 中層に41~44%を占め, 夜間の分散状態から表層への移行と集積し, それに伴い底層では1~5%と減少し, 中層へ移行がみられた。

以上のような日周垂直運動の過程で表層の0.1mは特徴的なパターンを示した。それは, 日昇4時間後の9:00から11:00の間に急速に集積し, 相対個体群密度は, 9:00に71%, 10:00に63%, 11:00に68%と, 他層に比べて著しく上昇した。なお, これと同様の現象を安達¹⁰⁾, Sibilyら¹⁷⁾はすでに報告しているが, 理由については明らかでない。しかし, Halldal¹⁸⁾によると, 鞭毛藻類の指向性光走性は495 nm付近の波長の刺激を受けるとし, 渦鞭毛藻類の運動活性に対する波長の影響を指摘していることから, 日の出後の太陽光の波長エネルギーの変化に伴う運動能活性の変化が, 運動能を異常に昂進するためと考えられた。

2.3.2. 日周垂直運動に影響をおよぼす因子

P. penardii の日周垂直運動におよぼす環境因子の影響を明らかにするため, 日照と日没による明暗サイクルおよび microcosm 中の水温分布の変化とからその影響を以下のように考えた。調査日の日昇は7:10, 日没は15:30であり, 明暗サイクルは照度が18:30から5:20の間0 lux となることから暗期とし, それ以外の時間帯を明期とした。また, 水温躍層は調査が3月であることから顕著でなく, 弱い躍層が9:00~16:

00の間に水深2~3mに見られ, それ以外の時間帯は表層から底層まではほぼ均一で, 循環状態にあった。

このような条件下で, 下方移動の開始時刻は中層に個体群密度が増大する15:00にあり, 暗期の3.5時間前であった。一方, 上方移動の開始時刻は0.1m層の個体群密度が増大する4:00にあり, 明期の1時間20分前であった。このことは, 上下運動が直接的に明暗サイクルの影響を受けないことを暗示し, 日照と *P. penardii* の生理リズムに結びついた周期的運動, すなわち circadian rhythm に基づくことを示唆する。同様のことを microcosm 内の水温分布からみると, 下方移動の開始時刻15:00の水温分布は成層状態にあり, 水の拡散移動は少なく, 藻は比重により自然沈降し, 逆に上方移動の開始時刻は循環状態にあり, 水の攪拌すなわち水の上方向への動きが藻の移動を助長すると推測された。

これらのことから, *P. penardii* の日周垂直運動は circadian rhythm に基づく能動的運動と湖水の流動による相互作用に起因すると考えられた。

2.3.3. 栄養塩類の摂取

日周運動の意義について, Eppley¹⁹⁾ら, 渡辺²⁰⁾らは, 赤潮生物が昼間表層において太陽光のもとで光合成を行い, 夜間は下方移動して栄養塩類の豊富な底層で栄養分を吸収できる生態的特性により, 赤潮藻が他の藻類

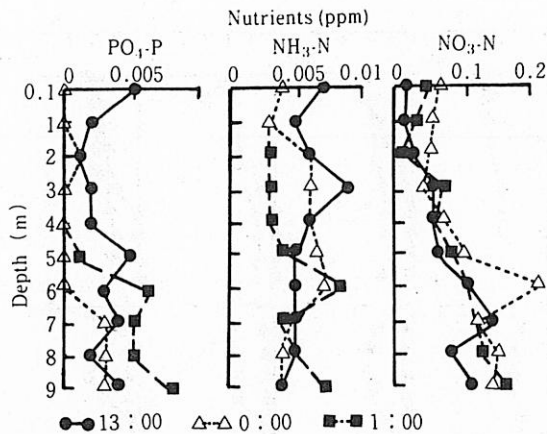


Fig. 10 Vertical distribution of nutrients in microcosm.

に対して優位となり、優占種になれる要因であると指摘している。このことは *P. penardii* が栄養塩類の豊富な底層に移動すること、および夜間も栄養塩類を摂取する能力を有するという仮定に基づくものである。そこで microcosm 内の栄養塩濃度の推移を Fig.10 に示し、*P. penardii* の移動 (Fig. 9) に伴う栄養塩類の変化から消費の推移を検証した。

その結果、 PO_4-P は 13:00 に 0.1m で 0.005 ppm とやや高いが、1~4 m で 0.001~0.002 ppm, 5~9 m では 0.002~0.005 ppm のレベルにあり、その後の 0:00 では、0.1~6 m まで全く検出されなかった。また、12:00 においても 2 m で 0.001 ppm 以外 4 m まで検出されなかった。したがって、 PO_4-P は *P. penardii* の分布密度が高くなるに従い、また時間の経過と共に減少し、夜間の摂取も示唆された。しかし、 NH_3-N は時間の経過と共に減少の傾向にあるが、全層に均一に分布しており、*P. penardii* による摂取は明確でなく、また NO_3-N は *P. penardii* の分布する表、中層の濃度は底層に比べて低濃度にあり消費がみられるが、時間的推移は明らかでなかった。

これは、microcosm が野外型であるため、気密性、水の流動、照度など制御に限界があること、さらに、栄養塩類が代謝による放出や底泥からの溶出あるいは microcosm の接地が不十分で外部から侵入することなどの問題点が考えられた。このことより今後、藻類の細胞密度、栄養塩の吸収速度の違いなどを明らかにした上で、より定量的な実験系で行うことが必要と考えた。

まとめ

1980年から1983年の間に、高知県香美郡物部村の永瀬ダム湖に発生した赤潮の発生機構について調査し、

原因藻 *Peridinium* 属の分類および生態など、つぎのような知見を得た。

- 1) 永瀬ダム湖に発生した赤潮は、高水温期は *P. cunningtonii*, *P. africanum* の複合赤潮であり、低水温期は *P. penardii* の単独赤潮であった。赤潮の細胞密度は湖流に影響され、高水温期は密で低水温期は粗であった。また、それぞれの発生期の優占種は、湖表面水温が19℃付近で *P. cunningtonii* および *P. africanum* から *P. penardii* へ遷移した。
- 2) *Peridinium* 属は、水温の変動に支配された季節的遷移の他に、さらに数年におよぶ長期のスケールで種の遷移の可能性が示唆された。しかし支配する因子や原因は明らかにできなかった。
- 3) 同湖で観察同定された *Peridinium* 属は *P. cunningtonii* LEMM., *P. africanum* LEMM., *P. penardii* LEMM., *P. penardiform* LINDEM. の4種であり、これらの外形的特徴、体長と体幅の関係式および体長と体幅、体上部、体下部の比などが明らかになった。
- 4) *P. penardii* の日周垂直運動により、日照期は全体数の58~81%が表層の0.1~1 m に集積し、特に日昇2時間後の9時~11時の3時間は63~71%が表層の0.1 m に高密度に集積した。また、夜間は水深5 m層まで均一に分散し、時には6~7 mの底層に降下した。水温の分布および日照と日周垂直運動の関係は、数時間の位相が見られ、日周運動が circadian rhythm および湖水の流動に支配されることが示唆された。
- 5) 日周垂直運動と夜間における栄養塩摂取の可能性は、 PO_4-P 以外充分確認されなかった。しかし、赤潮の発生機構を解明するうえで、さらに詳細な調査が望まれ、今後、湖沼の物理化学的特性を明らかにしたうえで生態の特性と環境因子の拘わりについて解明が必要と考えた。

文 献

- 1) Yosida, Y., et al.: Studies on Freshwater Red Tide in Lake Biwa. Jap. J. Limnol. 44, 1, 21-27, 1983.
- 2) 門田元: びわ湖におけるプランクトンの異常発生機構に関する調査研究報告書。滋賀県, 1-154, 1981.
- 3) 倉沢秀夫: 諏訪湖プランクトンおよび大型水生生物の優占種の経年変化と湖の富栄養化の関連。信州の自然環境モニタリングと環境化学の総合化に関する研究報告。長野県, 1-12, 1979.
- 4) 今村典子ら: 霞ヶ浦高浜入における植物プランク

- トンの種類組成および現在量の季節変化. 国立公害研究所研究報告, 22, 123-158, 1981.
- 5) W.W. Carmichael : Algal Toxins and Health. Plenum Press, New York., Vol 20, 1-13, 1981.
 - 6) Hasimoto, Y., et al. ; Glenodin, an Ichthyotoxic Substance Produced by a Dinoflagellate *Peridinium polonicum*. Bull. Japan. Soc. Sci. Fresh., 34, 528-534, 1968.
 - 7) 安達六郎 : 私信
 - 8) 林秀剛ら : 水柱内での有機物収支について. — ビニール膜による人為的隔離 —. 陸水誌, 33, 51-59, 1972.
 - 9) 日本水質汚濁研究協会編 : 湖沼環境調査指針. 公害対策技術同友会, 129-131, 1982.
 - 10) 安達六郎 : 永瀬ダムにおける淡水赤潮 *Peridinium* の生物学的研究. 昭和56年度淡水赤潮調査研究報告書, 高知県, 66-73, 1981.
 - 11) 高知県 : 昭和55年度淡水赤潮対策調査報告書, — 永瀬ダム湖 —, 1-77, 1981.
 - 12) 高知県 : 昭和55年度淡水赤潮対策調査報告書, — 永瀬ダム湖 —, 1-96, 1982.
 - 13) 高知県 : 昭和55年度淡水赤潮対策調査報告書, — 永瀬ダム湖 —, 1-61, 1983.
 - 14) 畑幸彦, 西島敏隆 : 永瀬ダムにおける赤潮の発生状況, 環境条件ならびに原因種ペリディニウムの培養について. 昭和56年度淡水赤潮調査報告書, 高知県, 3-20, 1982.
 - 15) 渡辺信 : 純粋培養法による淡水赤潮 *Peridinium* の増殖特性の解析—合成培地の確立. 国立公害研究所研究資料, 24, 111-121, 1983.
 - 16) Thienemann, A. : Die Binnengewasser Bd. XVI, Teil 13., 240-243, 1955.
 - 17) Sibily, t.h., Herrgesella, P.L., Knight, A.W. : Density-dependent vertical migration in the fresh water dinoflagellate *Peridinium penardii* (Lemm.) Lemm. fo. *Carifornicum javorn.*, J. Phycol., 10, 475-476, 1974.
 - 18) Halldal, P. : Photochemical and Photobiological reviews. *Physiol. Plant*, 11, 118-158, 1958.
 - 19) Eppley, R.H., W.G. Harrison : Physiological Ecology of *Gonyaulax Polyedra*, a Red water Dinoflagellate of Southern California. Massachusetts Science and Technology Foundation, Wakefield, Mass., 11-22, 1975.
 - 20) 渡辺信ら : 赤潮鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* Hada の日周垂直移動—特にその生態的意味について. 国立公害研究所研究報告, 63, 69-77, 1984.