渦鞭毛藻 Peridinium bipesの鉛直移動が栄養塩循環に及ぼす影響

INFLUENCE OF VERTICAL MIGRATION OF DINOFLAGELLATE, *Peridinium bipes* ON NUTRIENTS CYCLING

井上徹教^{*}・井芹寧^{**}・長谷部崇^{***}・西元誠^{***}・小松利光^{*} Tetsunori INOUE^{*}, Yasushi ISERI^{**}, Takashi HASEBE^{***}, Makoto NISHIMOTO^{***}, Toshimitsu KOMATSU^{*}

ABSTRACT; Field observations have been done with respect to the diel vertical immigration of dinoflagellate, *Peridinium bipes* and nutrient concentration profiles in thermal stratified reservoir. Results showed that *P. bipes* could take nutrients and photosysthesize by immigration in a calm thermal stratified mesotrophic reservoir. Faster immigration from surface layer to middle layer was advantageous to take nutrients, and the possibility of active immigration of *P. bipes* was suggested from the estimation of setting velocity. Furthermore, observation results suggested that *P. bipes* immigration played the important role in nutrient cycling in a stratified reservoir.

KEYWORDS; *Peridinium bipes*, vertical migration, nutrient cycling, thermal stratified reservoir

1.はじめに

近年、ダム湖・貯水池等の閉鎖水域において、特定の植物プランクトンの異常増殖に伴うアオコや 淡水赤潮の発生が問題となっている。例えば、児島湖では水田で発生した *Euglena* spp.が用水路を介 して流入し、淡水赤潮を引き起こした例が報告されている¹⁾。

アオコや淡水赤潮に関する問題を考える上では、どの植物プランクトン種が優占するのかが問題と なるが、一般的には水温、栄養塩濃度、日射量、動物プランクトン等による捕食圧等の項目について 検討がなされ、汽水湖の場合には塩分濃度も重要なパラメーターとなる。これらのパラメーターにつ いては多くの研究事例があり、例えばLynch and Shapiro (1981)²⁾はPlaesant Pondで行った長期に わたる隔離水塊実験により、栄養塩や捕食圧等が植物プランクトンの群集構造に及ぼす影響について 考察している。また、Cuker *et al*. (1990)³⁾やThrelkeld and Soeballe (1988)⁴⁾は濁度が植物プラン クトン群集構造に与える影響についても言及している。

中でも特に重要と考えられるものは栄養塩の影響であるが、活発な一次生産(光合成)が期待され る表層中に含まれる栄養塩だけでは、個体群の維持が困難と思われる事例も見受けられる。その一例 として、中栄養から貧栄養のダム湖における優占が多く見られる⁵⁾Peridinium bipesを挙げることが できる。池田ら(1997)⁶⁾は P. bipesの増殖に対する水温、光強度、栄養塩濃度等の影響について比

**西日本技術開発(West Japan Enginnering Consultants)

^{*}九州大学大学院工学研究院環境都市部門(Dept. of Environmental and Urban Eng., Graduate School of Eng., Kyushu Univ.)

^{***}九州大学大学院工学研究科海洋システム工学専攻(Dept. of Maritime Systems, Graduate School of Eng., Kyushu Univ.)

増殖速度、半飽和定数の観点から整理し、*P. bipes*は同属種や*Microcystis aeruginosa*に比べて低 栄養で増殖できるものの、珪藻類・藍藻類・緑藻類と比べると必ずしも有利とは言えないと結論して いる。また、西堀ら(1991)⁷⁾も*P. bipes*の窒素要求に関する増殖生理特性のみから現場における赤 潮発生過程を説明する事は困難としている。

それにも拘らず本種が優占できる理由として、ダム湖特有の流動特性が挙げられる。つまりダム湖 では、下流側から上流側に吹く風に伴う流れ(吹送流)や、湖内表層水より低い水温の河川水が中層 へともぐりこむ作用により表層水が潜入点(plunging point)において下層へ連行されるため形成さ れる上流方向への補償流等が存在する。これらの作用により、自身の持つ走光性により日中表層へと 集積している *P. bipes*はダム湖上流端に集積するとともに、潜入点において栄養塩を含んだ河川水と 混合され増殖に必要な栄養塩を摂取する事ができる⁸⁾。しかし中層に潜り込んだ *P. bipes*は走光性を 持つために、再度表層へと移動し光合成を行う事が可能となる⁹⁾。このように、ダム湖上流端において 一種の連続培養系が形成されていることが、移動性を有しない他の藻類と比較して *P. bipes*が栄養塩 摂取及び光合成において優位な条件を有することになり、その水域における優占につながっていると 考えられている^{10),11)}。

以上が P. bipesが優占する水域での栄養塩摂取、光合成を行う機構であり、走光性による P. bipes の移動が増殖に重要な役割を果たしていると考えられている。これに対してKishimotoら(1999)¹²は P. bipesの表層への移動について、走光性ではなく「走地性」によるものとの見解を示し P. bipes の移動について一石を投じている。この様に P. bipesの移動に関する研究は少なくないものの、多く の知見は上層へと向かう移動についてのものであり、下降に関する知見は少ないようである。

一方、プランクトンの移動が水域の物質循環に果たす役割の代表的なものとして、マリンスノーに より海洋表層の炭素、栄養塩等が深層へと輸送される「生物ポンプ」が挙げられるだろう。生物ポン プによる物質循環については、すでにその定量化が試みられており多くの成果があげられている(例 えば山中、1999¹³など)。しかしこれらの知見はプランクトンの死滅に伴う沈降といった受動的な移動 に関するものであり、活性のあるプランクトンの能動的な移動が水域の物質循環に果たす役割につい てはあまり考察されていない。

以上を研究背景とし、筆者らはダム湖のような流動が見られない小規模な貯水池においてもP. bipes が優占する事を確認したため、その能動的な鉛直 移動を考慮した栄養塩の摂取機構、及びそれに伴 う物質循環に関する検討を行ったのでここにその 結果を報告する。

2.現場観測

2.1貯水池及び観測点

現場観測は福岡県粕屋郡久山町に位置する井牟 田池で行った(図-1)。井牟田池は北東部の小川の 流入口以外はほぼ100m×100mの正方形の形状をと る、最大水深が約5mの貯水池である。岸から10m 程度離れた地点で水深は4mを超えるため、池の鉛 直断面は台形に近い形状となる。このため水質項 目に関しては、水平方向の変化はほとんど見られ ない。そこで、観測は池の最大水深を取る点(Stn.0





図 -2((a)	水温、	D0 濃度の鉛直分布

(

図 -2(b) Chl.a 濃度の鉛直分布

表 - 1	確認された主な植物フ	⁽ ランクトン
単位はA.	macrosporaのみN/ml、	他はcells/ml)

Species name	Surface layer									
*	1999/9/9 6:00	9:00	12:00	15:00	18:00	21:00	0:00	3:00		
Peridinium bipes	58	180	422	48	70	76	62	38		
Anabaena macrospora.	1112	1244	1186	1708	1208	1248	1150	1332		
Microcystis aeruginosa	720	3120	1200	2640	480	1200	720	360		
Pediastrum spp.	352	153	128	279	810	288	216	342		
Closterium gracil	12	6	0	4	24	22	6	16		
Synedra acus	1	2	2	1	2	2	4	2		
Species name	Middle laver									
~ p • • • • • • • • • • • • • • • • • •	1999/9/9 6:00	9:00	12:00	15:00	18:00	21:00	0:00	3:00		
Peridinium bipes	340	68	70	32	254	418	654	748		
Anabaena macrospora.	394	382	528	420	372	332	372	324		
Microcystis aeruginosa	1680	720	2400	80	960	1680	1200	480		
Pediastrum spp.	135	153	414	310	720	216	243	306		
Closterium gracil	6	6	16	12	32	30	12	16		
Synedra acus	18	10	2		10	14	6	10		
Spacies name	Bottom laver									
Species name	1999/9/9 6:00	9:00	12:00	15:00	18:00	21:00	0:00	3:00		
Peridinium bipes	18	12	1	12	4	2	2	4		
Anabaena macrospora.	10	18	7	18	12	4	10	0		
Microcystis aeruginosa	360	240	100	50	20	60	0	0		
Pediastrum spp.	612	675	414	243	234	324	198	225		
Closterium gracil	10	9	13	18	24	30	18	18		
Synedra acus	8	12	3	12	10	4	2	4		

とする)において、鉛直方向の分布に関して行うこととした。

2.2予備調査

本調査に先立ち、予備調査としてStn.0に おける水質項目の鉛直分布の観測を行った。 測定は多項目水質計(HydroLab、DS4)を用 いて行った。観測結果の一例として図-2に 1999年8月19日10時における水温、溶存酸 素(DO)濃度、及び1999年9月8日12時、同 9日3時におけるChl.a濃度の鉛直分布を示 す。水温は水深の増加に伴いほぼ一定の割合 で減少しており、明確な水温躍層の位置は確 認されないものの、DO濃度の分布からは水深 2.3m付近にはっきりとした躍層が存在する事 が確認できる。これを反映して、昼間(12時 6分)のChl.a 濃度のピークの位置は水表面 から約1mであるのに対し、夜間(3時36分) には約2.4mの位置にあることがわかる。こ の昼間と夜間のChl.a濃度の分布の違いは植 物プランクトンの移動によるものと考え、以 下の本調査を行った。

2.3本調査

2.3.1 測定方法

上記の予備調査の結果から、観測点は Stn.0における水表面から1.0m(表層)2.4m (中層)3.5m(底層)の3点で行うこととし た。採水はウォーターサンプラー(ISCO社製、 3700型、6700型)を用いて、1999年9月9日 午前6時から同10日午前3時まで3時間毎に 行った。観測期間中の天候は非常に穏やかで 降雨も無かった事から、大きな河川水の流入 や風による顕著な混合は無く水温成層は維持 されていたものと考えられる。サンプルは10 日午前中に実験室へ持ち帰り、Chl.a濃度及 び栄養塩濃度の測定を行った。また、植物プ ランクトンの種類別の個体数カウントも行っ た。



2.3.2 植物プランクトンに関する測定結果
 植物プランクトンの種類別の個体数カウントの結果、藍藻の Anabena macrospora、Microcyst is

aeruginosa、渦鞭毛藻のPeridinium bipes、 緑藻の Closterium gracil、Pediastrum simplex、珪藻のSynedra acus等の出現が確 認された(表 - 1)。個体(群)数及び個体(群) の大きさを考慮すると、この時優占していた のはA. macrospora、P. bipesの2種であっ たと考えられる。図 - 3 に A. macrospora、 P. bipes の各層毎の個体数の経時変化を示 す。A. macrosporaに関しては、表層は1110 ~ 1710N/ml、中層は324~528N/ml、底層は 1~18N/mlとなっており、細胞は表層に継続 的に集積し、顕著な鉛直運動は確認されな かった。これに対し P. bipes については表 層の細胞数は38~422cells/ml、中層は324 ~ 748cells/ml、底層は1~18cells/mlであ り、表層及び中層で細胞数が比較的多く、変 動も大きくなっている。なかでも表層では 12時に、中層では3時に最大値を取ってお り、この事から日中における表層への細胞の 集積、夜間における中層への沈降が示唆され る。

図 - 4に各層毎のChl.a濃度の経時変化を 示す。表層では6時以降濃度が上昇、12時付 近で濃度が最高となった後減少し、15時か ら翌3時まではほとんど変化が見られない。 これに対して中層では6時から濃度が減少 し、12時付近で濃度は最低となる。その後15 時から濃度は増加し始め、3時付近で最大値 を取る。なお、底層では時間的な濃度変化は ほとんど見られず、低い値を保っていた。こ れらから、植物プランクトンは水深1.0m付 近の表層から2.4m付近の水温躍層下部の間 で日周移動を行っているものと考えられる。

図 - 5に各層毎のフェオフィチン濃度の経 時変化を示す。定性的な傾向はChl.a濃度と 同様であるが、中層のフェオフィチン濃度の 増加はChl.a濃度よりも約6時間遅れて始 まっている。フェオフィチンの挙動は死滅し た藻類の挙動を表すもの¹⁴⁾と考えると、活性 のある植物プランクトンと活性の無い植物プ ランクトンでは沈降速度が異なっていること が示唆される。この点については3.1で考



察する。

2.3.3栄養塩の測定結果

図-6に各層毎の栄養塩濃度の経時変化を示す。

まず底層ではNH₄⁺-N濃度が高濃度で推移しており、NO₂⁻-N 濃度も10~50µg/I程度の値を示しているのに対して、NO₃⁻ -Nはほとんど存在しておらず、還元的な様子が覗える。こ れに対し、PO₄³⁻-P濃度やT-P濃度は他の層と同程度の値で推 移している。

表層においては、NH₄⁺-N濃度は0~37µg/I、NO₂⁻-N濃度は 0~2µg/I、NO₃⁻-N濃度は2~12µg/I、PO₄³⁻-P濃度は4~7µg/ Iといずれも比較的低濃度で推移していたのに対し、ChI.a 濃度は120µg/Iを上回る場合があった(図-4、図-6)。道奥 (1998)¹⁵⁾はN濃度<150µg/I、P濃度<20µg/I、ChI.a濃度



<3µg/Iを貧栄養湖、N濃度>150µg/I、P濃度>20µg/I、ChI.a濃度>5µg/Iを富栄養湖と分類しており、 これによると観測期間中の井牟田池表層は栄養塩濃度からみると貧栄養、ChI.a濃度からみると富栄養 であったといえる。したがって観測期間中は、図-4に見られる高いChI.a濃度を示す植物プランク トン個体群を表層に含まれる栄養塩だけで維持するのは困難であったと考えられる。

中層において特徴的であるのは、15時から21時にかけてのNH₄⁺-N、NO₃⁻-N、PO₄³⁻-P濃度の減少と、15時から0時にかけてのT-P濃度の増加である。この時間帯は表層のChl.a濃度は減少し、中層におけるChl.a濃度が増加していることから、植物プランクトンが表層から中層へと沈降し、中層において栄養塩を摂取している可能性が考えられる。この点については3.2で考察を行う。

3.考察

3.1 Peridinium bipesの鉛直移動

表層及び中層における Chl.a 濃度と P. bipes 個体数との相関を図 - 7 に示す。これらの間には明瞭 な正の相関が見られる。また、観測期間中、植物プランクトンとして A. macrospora、M. aeruginosa、 P. bipes が主として確認されたが、A. macrospora の各層における群体数は時間的にほとんど変化し ていない点、M. aeruginosa が栄養塩総量に占める割合は明らかに P. bipes に比べて小さい点などを 考慮して、以下の考察では表層及び中層における Chl.a 濃度の増減は P. bipes の鉛直方向の移動によ るところが大きいと考え議論を進める。

さて、図 - 4を見ると表層のChl.a濃度の減少速度が最も大きくなるのは12時から15時までの間で あり、一方中層のChl.a濃度の増加は時間的な幅があるものの増加速度が大きいのは15時から21時の 間である。そこで活性の高い*P. bipes*は表層から中層まで(距離1.4m)4.5時間で沈降したと仮定す ると、その沈降速度は0.31m/hourと見積もられる。一方、図 - 5を見ると表層におけるフェオフィチ ン濃度の減少は12時から18時の間で生じ、中層のフェオフィチン濃度の増加は21時から3時の間に 見られるので、表層から中層まで9時間で沈降したと仮定すると、活性の無い*P. bipes*の沈降速度は 0.16m/hourと見積もられる。ここで*P. bipes*の形状は直径44µmの球形⁷⁾、密度は1.04g/cm³と仮定し Stokesの沈降速度公式を用いると、その等速沈降速度は0.18m/hourとなる。このため活性の無い(低 い)*P. bipes*の沈降速度は、ほぼStokesの沈降速度公式に従うものと考えられる。これに対して活 性の高い*P. bipes*は、何らかの機構により沈降速度を高めている可能性がある。



3.2 Peridinium bipesの栄養塩摂取

図 - 8に中層における *P. bipes* 細胞数と栄養塩濃度との関係を示す。この図からは6時から9時の 間の *P. bipes* の上昇に伴う中層における細胞数の減少、その後の栄養塩濃度の増加、さらに15時か ら 21 時にかけての *P. bipes* 細胞数の増加(沈降)に伴う栄養塩濃度の減少、その後の *P. bipes* 細 胞数の増加にも拘わらずほぼ一定の栄養塩濃度といった推移が見て取れる。21時から3時にかけて *P. bipes* 細胞数が増加するにも拘わらず栄養塩濃度が変化しないのは、特に PO₄³⁻-P 濃度が低くこれ以上 摂取できなかったためと考えられる。以下では特に15時から21時までの *P. bipes* 細胞数の増加に伴 う栄養塩濃度の減少過程について考察を行う。

この間の栄養塩濃度の減少は *P. bipes*の摂取によるものであり、存在する全ての *P. bipes* が平均 的に栄養塩を摂取すると仮定すると、15時から18時の間の NH₄⁺-N、NO₃⁻-N 及び PO₄³⁻-Pの摂取量はそれ ぞれ0.403 × 10⁻³µgN/cell、0.085 × 10⁻³µgN/cell、0.063 × 10⁻³µgP/cell となる。これに対して18時 から21時までの NH₄⁺-N、NO₃⁻-N 及び PO₄³⁻-P の摂取量はそれぞれ0.028 × 10⁻³µgN/cell、0.026 × 10⁻³µgN/cell、0.011 × 10⁻³µgP/cell となった。

第一に、15時から18時における栄養塩摂取速度は、18時から21時のそれに比べて明らかに大きな 値を取っていることがわかる。この原因の一つとしては、時間の経過と伴に周囲の栄養塩濃度が減少 することが挙げられるであろう。

次に、NH₄⁺-NとNO₃⁻-Nの摂取速度についてみてみよう。15時から18時にかけてはNO₃⁻-Nの摂取に比べNH₄⁺-Nの摂取量が多いことがわかる。これは窒素源として取りこむ場合には、NO₃⁻-NよりもNH₄⁺-Nの方が有利であることを考えれば解し易い結果であるといえる。しかし、18時から21時にかけてはNH₄⁺-NとNO₃⁻-Nの摂取速度はほぼ等しくなる。この原因については不明であるが、1つの仮説として次のような解釈を挙げる。18時から21時にかけては中層におけるPO₄³⁻-Pはほぼ枯渇しており、*P. bipes*によるPO₄³⁻-Pの摂取は無いか極端に少なかったと考えられる。このためPO₄³⁻-Pの摂取に用いられるATPは減少したため、その分のATPがNO₃⁻-Nの摂取に利用可能となった、とするものである。この点については、より詳細な観測・解析が必要である。

さらに、摂取された栄養塩量のN/P比について考察する。15時から18時の間のNH₄*-N及びNO₃*-Nの 摂取量とPO₄³⁻-Pの摂取量の比はモル換算で約17:1となりレッドフィールド比に近い値となっている。



図 -9 BOX モデルによる T-P 収支概念図

しかし、18時から21時までの同比は11:1となり、やや窒素制限がかかった状態となっているものと 思われる。上述の様に、時間の結果と伴に栄養塩摂取速度が減少することも考慮すると、これらの結 果は、「早く栄養塩の豊富な中層へ沈降した方が栄養塩摂取に関して有利」となることを示しており、3. 1でその可能性について述べた能動的な沈降があれば、栄養塩摂取に関する他者との競合において有 利となることが示唆される。

このようにダム湖のような流動が無い状態でも、*P. bipes*はより栄養塩濃度の高い中層へと自ら沈 降する事によって栄養塩を摂取する事が可能であり、さらに日中表層へと移動する事でより有利な条 件で光合成を行うことが可能となる。ダーリー(1987)¹⁶⁾によると、植物プランクトンは日中の方が窒 素、リンの取り込み速度が大きいとされている。しかし、本対象水域のように光環境と栄養塩環境と が必ずしも一致しない場合には、主に夜間に活発な栄養塩摂取が行われる事も十分にありえる。また、 山本ら(1997)¹⁷⁾は植物プランクトンの増殖は水中の栄養塩濃度よりも、細胞内の栄養物質量に依存す るとしている。*P. bipes*の場合にも同様の機構は存在すると考えられるが、本対象水域のように植物 プランクトンの個体群と比較して水中の栄養塩含有量が少ない場合には、個体の増殖速度は水中から の栄養塩供給量に依存するものと考えられる。

3.3 Peridinium bipesの鉛直移動に伴う物質循環

次に表層及び中層の厚さを各1.5m、底層厚さを2.0mと仮定し、BOX モデルを用いて P. bipes の鉛 直移動に伴う物質循環量を見積もってみる。図 - 9に早朝(6時)日中(12時)夜間(0時)の表層、 中層及び底層における T-P 含有量の変動、及びそれから見積もられる T-P 移動量を模式的に示す。図 中、各層に含まれる T-P量(BOX 内の白抜き部分の数字)は水質分析により求められた T-P濃度と各層 厚との積、T-P輸送量(矢印に隣接した数字)は各層に含まれる T-P量の収支から計算した。表層 T-P濃度の変化は P. bipesの移動によるものと仮定すると、6時から12時における P. bipesの移動に よる T-P輸送量は 74mgP/m²となる(図中A)。前述の P. bipes による PO₄³⁻-P 摂取量を考慮すると、こ の内 17mgP/m²は前日夜間に摂取した PO₄³⁻-P 由来のものと考えられる。また、12時から0時における P. *bipes*の沈降に伴うT-P輸送量は76mgP/m²と見積もられる(図中B)。この量は6時から12時にかけて 中層から表層へと移動した量(74mgP/m²)とほぼ等しく、観測期間中は概ね定常的な栄養塩循環が行わ れていたものと推察される。

一方、6時から12時までの底層から中層へのT-P移動量は82mgP/m²となり(図中C) これは底層からの拡散による可能性が挙げられる。また、各時間帯における底泥から底層へのT-P溶出量はそれぞれ8 mgP/m²(図中D) 16mgP/m²(図中E)(32 mgP/m²/day)と見積もられた。別途行った未撹乱堆積物コアを用いた栄養塩溶出実験からは、嫌気条件下でのP0₄³⁻-P溶出速度は8.0 mgP/m²/dayという結果が得られている。この差異は、溶出実験においては無機溶存態のP0₄³⁻-Pのみを対象としていたのに対し、今回対象としたような底層に高濃度に懸濁物が見られるような水域では、底層水中の懸濁態及び有機態の挙動も重要な役割を果たすため生じたものと考えられる。一部の藻類は溶存性有機態リンの利用可能との報告もあるため¹⁸、今後は有機態リンに関する同様の見積もりが課題となる。

以上のように、*P. bipes*の鉛直移動に伴うリンの輸送は、拡散や溶出など他の栄養塩循環機構と同 オーダーの影響力を持っており、顕著な流動が見られない成層の発達した貯水池においては*P. bipes* の鉛直移動が栄養塩の鉛直循環に大きく関与している事が示された。

4.結論

成層化した貯水池において、P. bipesの日周的な鉛直移動の様子、それに伴う栄養塩濃度の変動に 関する観測を行った。その結果、上層における栄養塩濃度が低くダム湖のような流動が無い場におい ても、P. bipesは躍層付近まで沈降して中層に含まれる栄養塩を摂取することにより増殖が可能とな ることがわかった。しかし中層に十分な栄養塩が含まれない場合には、より早く沈降してきた個体の 方が栄養塩の摂取に関しては有利であることから、P. bipesが能動的に沈降する可能性が沈降速度の 見積もりから示唆された。さらにP. bipesによる栄養塩摂取量及びP. bipesの鉛直移動量を見積もっ た結果、顕著な流動が見られない成層の発達した貯水池においてはP. bipesの鉛直移動が栄養塩の鉛 直循環に大きく関与している事がわかった。

参考文献

1) 村上和仁・吉岡敏行・荻野泰夫・森忠繁(1998): 児島湖流域に発生した淡水赤潮、用水と廃水、Vol.40、 pp.1053-1059.

2) Lynch, M., J. Shapiro (1981): Predation, enrichment, and phytoplankton community structure, Limnol. Oceanogr., Vol.26, pp.86-102.

3)Cuker, B. E., P. T. Gama, J. M. Burkholder (1990):Type of suspended clay influences lake productivity and phytoplankton community response to phosphaorus loading, Limnol. Oceanogr., Vol.35, pp.830-839.

4)Threlkeld, S. T., D. M. Soeballe (1988):Effects of mineral turbidity on freshwater plankton communities: Three exploratory tank experiments of factorial design, Hydrobiol., Vol.159, pp.223-236.

5)今村賢太郎(1995):環境微生物図鑑(小島貞男・須藤隆一・千原光雄編) pp.353-355.

6)池田知司、大西庸介・籏持和洋・石田祐三郎・河合章(1997): 貯水池において淡水赤潮を形成する渦鞭毛藻類 Peridinium bipes f. occultatumの生理的特徴について、陸水学雑誌、Vol.58、pp.395-403.

7) 西堀尚良・西島敏隆・小野田義輝・畑幸彦(1991): 淡水赤潮プランクトン Peridinium bipes f. occultatumの増殖に及ぼす照度,温度,pHおよび窒素栄養塩の影響、日本水産学会誌、Vol.57、pp.17291735.

8) 山田正人・宗宮功・小野芳郎・小林尚礼(1995): ダム貯水池における Peridinium 淡水赤潮の集積 機構の評価、水環境学会誌、Vol.18、pp.775-783.

9) 天野邦彦 (2000): 貯水池における赤潮集積機構に関する研究、土木技術資料、Vol.42、p.8.

10) 香川尚徳・井芹寧・伊藤猛夫(1984): *Peridinium*赤潮が発生するダム湖上流端の環境、水質汚濁 研究、Vol.7, pp.375-383.

11) 井芹寧・川端善一郎・藤本健二・伊藤通陽(1996): 紫外線照射によるプランクトンコントロール、 用水と排水、Vol.38, pp.305-311.

12)Kishimoto, N., Y. Ohnishi, I. Somiya, M. Ohnishi(1999):Geotaxis in the Freshwater Dinoflagellate *Peridinium bipes* f. *occultatum*, Jpn. J. Limnol., Vol.60, pp.299-317.

13)山中康裕 (1999): 海洋の生物地球化学物質循環モデルの開発、海の研究、Vol.8、pp.25-35.

14) 橘治国・那須義和(1994): クロロフィル、水の分析(日本分析化学会北海道支部編)第4版、p.276.
15) 道奥康治(1998):湖沼や貯水池の水環境、水圏の環境(有田正光編著) P.257.

16)W.M. ダーリー (1987): 藻類の生理生態学、基礎微生物学 9、pp.37-56.

17)山本民次・中野淳也・松田治・小田新一郎・橋本俊也(1997):植物プランクトン細胞内リン含量の変動に関する実験的・理論的解析、海の研究、Vol.6、pp.1-9.

18) 久納誠・丹羽薫 (1998): 糸状藻類の採取量における水温および溶解性オルトリン酸態リン濃度依存性、水環境学会誌、Vol.21、pp.104-111.