

Pseudochattonella verruculosa (Y. Hara et Chihara) Tanabe-Hosoi, Honda, Fukaya, Inagaki et Sakoの増殖に及ぼす水温, 塩分, 光強度の影響

本田恵二*・吉松定昭

The effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of *Pseudochattonella verruculosa* (= *Chattonella verruculosa*) in clonal culture

Keiji HONDA* and Sadaaki YOSHIMATSU

The growth response of *Pseudochattonella verruculosa* (Y. Hara et Chihara) Tanabe-Hosoi, Honda, Fukaya, Inagaki et Sako was examined at 35 combinations of different temperatures (10-25°C) and salinities (13-32PSU) under 50 μ E/m²/s with a 12h light:12h dark cycle. The growth was observed at all temperatures and at salinities from 16 to 32 PSU. However, the salinity range capable of supporting algal growth tended to be narrow as the temperature increased, *P. verruculosa* could grow only at a salinity of 32 PSU at a temperature of 25°C. Optimal temperature and salinity combination was considered to be 20 °C and 28PSU in respect to the maximum cell yield and the specific growth rate.

Also the effect of irradiance on the growth of *P. verruculosa* was examined at 10 different irradiance levels ranging from 4 to 194 μ E/m²/s with a 12h light:12h dark cycle at temperatures of 10 and 15°C. The saturated irradiance and the half-saturating irradiance for growth of *P. verruculosa* were about 35 μ E/m²/s and 7.63-8.55 μ E/m²/s respectively at both temperatures, which were far lower than the values for *Chattonella antiqua* (Hada) Ono and *Chattonella marina* (Subrahmanyam) Hara et Chihara.

So it was considered that *P. verruculosa* was one of the species which could grow better at relatively low temperature than at high temperature even under weak light intensity among the harmful algae.

キーワード : *Pseudochattonella verruculosa*, 水温, 塩分, 光強度

有害プランクトン *Pseudochattonella verruculosa* (Y. Hara et Chihara) Tanabe-Hosoi, Honda, Fukaya, Inagaki et Sako (ディクティオカ藻) は体長12~45 μ m, 体幅7~25 μ mで形態は変化に富む。小型であるため数千cells/mL程度の細胞密度では明らかな着色は認め難い。本種の出現及び被害事例は比較的新しいが^{*1}, 国内外に及んでおり, 1998~2001年にかけて北欧のノルウエーやデンマークで本種による赤潮が発生し, 養殖サケに甚大な被害を及ぼしている。^{1~2)} また2002年アメリカのデラウエア州沿岸で発生して大量の天然魚がへい死した際には現場海水からブレベトキシンが検出されている³⁾ が, 魚毒性の有無については不

明である。

国内でも *P. verruculosa* 赤潮発生に伴う被害事例が報告されている。^{4~6)} 本県海域においては本種による赤潮は時期的に6月上・下旬, 7月上旬そして12月から1月, 海水温にして9~25°Cの広い範囲で発生しており, 主要な有害赤潮藻である *Chattonella antiqua* (Hada) Ono, *Chattonella marina* (Subrahmanyam) Hara et Chihara および *Chattonella ovata* Hara et Chihara と比べると低めの水温域でも多く発生している。本県で *P. verruculosa* 赤潮による魚類のへい死が正式に確認されたのは, 1989年(養殖マダイ若干尾) および2003年(養殖カンパチ約34,400尾)である⁷⁾ が,

*現 香川県水産課

^{*1} 吉松定昭・松本紀男・田中義興・山本千裕・村田宏・森山貴光・本城凡夫:1990, 漁業被害を伴う新しい赤潮形成種(ラフィド藻1種と渦鞭毛藻1種)について. 平成2年度日本水産学会春季大会講演要旨集, pp.158.

1983年, 1984年および1986年に発生した魚類のへい死も本藻が関与していた可能性が高い。^{*1}

毎年県内で*P. verruculosa*による赤潮が発生している訳ではないが, 今までの調査結果では本種の栄養細胞は3月, 8~11月を除く各月で出現しており, 今後とも注視していく必要がある有害種の一つである。その点から本種の生理特性に関する知見を得ることはたいへん重要である。ただ, 今まで本種の生理特性を取り扱った研究事例は数少なく, 特に水温, 塩分, 光強度等, 物理的環境要因に対する増殖応答についてはYamaguchi et al⁸⁾ 及び山口⁹⁾ による知見があるのみである。今回こうした知見をさらに蓄積するため, 本県海域で採取された株を用いて培養実験を行い, 本種の増殖に及ぼす水温, 塩分, 光強度の影響について検討したのでその結果を報告する。

本種の種名については, Hosoi-Tanabe et al (2007)¹⁰⁾ が元は本県の培養株¹¹⁾ を使って遺伝子と微細構造の研究を行った結果からラフィド藻からディクティオカ藻に移し, 種名も*Pseudochattonella verruculosa*と提唱しており, その種名に従った。なお本研究は*Chattonella verruculosa*と考えられていた時に行われたこと, また本県海域で最も恐れられているのがラフィド藻の*Chattonella*属であるため, 同属の種と比較・検討した。

材料と方法

I 供試株, 基本培地, 培養操作

培養実験に供した*P. verruculosa*の株は1989年1月に小豆島の内海湾で採取し, マイクロピペット洗浄法で単離され, ESM培地¹²⁾ により継代培養されていたクローン株を用いた。培養器はネジ付試験管を用い(前培養: 口径25mm, 長さ150mm, 本培養: 口径13mm, 長さ100mm), *P. verruculosa*の増殖量の定量は, 培養開始後, 各培地中のin vivo クロロフィル蛍光値を蛍光光度計(TURNER DESIGN社製TD-700)により定期的に測定し, その平均値をIVにより細胞密度に換算して示した。培養の明暗周期は12L:12Dとした。

またII及びIIIの培養実験で定常期に達した細胞密度の最大値(3本平均)を最大細胞収量とした。

II *P. verruculosa* の増殖に及ぼす水温・塩分の影響

ネジ付試験管に4.5mmずつ培地(超純水により塩分を13, 16, 19, 23, 25, 28, 32PSUの7段階に調整した濾過海水をベースとしたESM培地)を注入・滅菌し, 実験培地とした。また培養温度は10, 15, 20, 25℃の4段階を設定し, 明暗周期12L:12D, 光強度は

50 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ とした。

クローン株を各設定温度と塩分25~26PSUで前培養し, 対数増殖期後期に達した株を各実験培地(3本ごと)に約1,000~5,000cells/mLで接種した。ただし, 25℃では塩分が32PSUでしか増殖が得られなかったので, 同塩分で前培養した株を接種し, 補足的に少し低めの温度(23.5℃)でも同様に培養実験を行った。

各実験区の比増殖速度は, IVの関係式により算定した各細胞密度の平均値から非線形最小二乗法による理論曲線を作成し, 同曲線の変曲点における接線の傾きから求めた。

III *P. verruculosa* の増殖に及ぼす光強度の影響

光強度は4, 8, 12, 21, 35, 55, 73, 114, 148, 194 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ の10段階とし, 再生紙で箱を作り, その中に試験管を設置し, 紙の厚みを調整することで所定の光強度を設定した。培養温度は15℃及び10℃, 塩分は32PSUとした。各設定温度と光強度約100 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ で前培養を行い, 対数増殖期後期に達した株を実験培地(3本ごと)に約10,000~20,000 cells/mLで接種し, 各光強度下で培養した(明暗周期12L:12D)。

各実験区での比増殖速度はIIと同じ方法で求めたが, 比増殖速度(μ)と光強度の関係については次のLederman & Tett¹³⁾の改変式で表し, 各パラメータ(μ_m , K_s , I_0)を求めた。

$$\mu = \mu_m \times (I - I_0) / ((K_s - I_0) + (I - I_0))$$

ここで, μ : 比増殖速度(div./day), μ_m : 最大比増殖速度(div./day), I : 光強度($\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$), I_0 : 比増殖速度が0となる時の光強度(閾値)($\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$), K_s : $\mu_m/2$ を与える光強度($\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$)である。

IV *P. verruculosa* の細胞密度の算定

ESM培地(口径25mm, 長さ150mmの試験管)に培養株を約3,000cells/mLで植え継ぎ, 光強度50 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ で培養を開始し, 培地中のin vivo クロロフィル蛍光値と*P. verruculosa*の細胞密度(5回の平均値)を定期的に測定し, 両者の関係式を求めた。この関係式から各実験培地の蛍光値を細胞密度に換算し, 増殖速度の算定に供した。

結果

I in vivo のクロロフィル蛍光値と*P. verruculosa*の細胞密度との関係

*P. verruculosa*の増殖に伴う細胞密度(C)とin vivo クロロフィル蛍光値(F)の関係を図1に示す。両者の関係式は $\log C = 0.9944 \log F + 10.475$ ($r^2 = 0.9653$)で示され, 高い相関があることが分かった。したがってこの関係式を用いてin vivo クロロフィル

蛍光値を *P. verruculosa* の細胞密度に換算することに特に問題はないと考えられた。

II *P. verruculosa* の増殖に及ぼす水温・塩分の影響

1) *P. verruculosa* の増殖応答

各温度および塩分の組み合わせによる *P. verruculosa* の増殖経過を Fig.2 に、その時の最大細胞収量を Fig.3 に示す。まず全ての水温において、塩分 13 PSU では増殖は確認されなかった。水温 25°C では 32 ISU の塩分のみで増殖し、*in vivo* クロロフィル蛍光値と細胞密度の関係式から最大細胞収量は約 242,000 cells/mL であったが、他の水温と比べると同塩分では最も少なかった。水温 23.5°C では塩分 25 PSU 以上で増殖し、最大細胞収量は 32 PSU のみで 400,000 cells/mL を上回った。水温 20°C では、塩分 23 ~ 32 PSU で最大細胞収量が 400,000 cells/mL を上回り、これらの対数増殖期の曲線の傾きはその他の水温域より大きかった。水温 15°C および 10°C では、塩分 32 PSU および 28 PSU でそれぞれ最大細胞収量が 400,000 cells/mL を上回り、また水温 20°C 以下では 19 PSU あるいは 16 PSU の低塩分域で増殖する傾向が見られたものの、最大細胞収量は少なめであった (約 6,100 ~ 120,000 cells/mL)。

2) *P. verruculosa* の比増殖速度

水温と塩分の組み合わせに対する比増殖速度の結果を Fig.4 に示す。比増殖速度は水温 18 ~ 21°C、塩分 26 ~ 29 PSU で高く (1.0 ~ 1.2)、特に 20°C と 28 PSU の組み合わせで高かった (1.08)。

一方、水温 23.5°C 以上、塩分 24 PSU 以下では比増殖速度が逆に低くなる (0 ~ 0.2) 傾向が見られた。

III *P. verruculosa* の増殖に及ぼす光強度の影響

1) *P. verruculosa* の増殖応答

水温 10°C および 15°C と各光強度のもとでの *P. verruculosa* の増殖経過を Fig.5 に、最大細胞収量を Fig.6 に示す。いずれも最弱の光強度 $4 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ で最大細胞収量が最も少なく (約 88,000 ~ 102,000 cells/mL)、増え方も他の光強度よりも緩やかであった。

また、各光強度の設定で得られた最大細胞収量には、光強度 73 および $194 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ を除いて水温 10°C と 15°C の間で大きな差は見られなかった。

2) *P. verruculosa* の比増殖速度

水温 10°C および 15°C の培養温度における *P. verruculosa* の比増殖速度と光強度との関係を Fig.7 および Fig.8 に示す。どちらの水温でも光強度の上昇とともに比増殖速度が増大し、 $35 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ 程度で飽和した。ただ最強の光強度である $194 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ では、比増殖速度はむしろやや小さめであった。また各パラメーター μ , K_s , I_0 は 10°C で 0.42, 8.55, 2.00, 15°C で 0.75, 7.63, 3.14 と算定され、比増殖速度と光強度の関係式は次のように表すことができた。

$$10^\circ\text{C}: \mu = 0.42 \times (I - 2.00) / (I + 4.55),$$

$$15^\circ\text{C}: \mu = 0.75 \times (I - 3.14) / (I + 1.35)$$

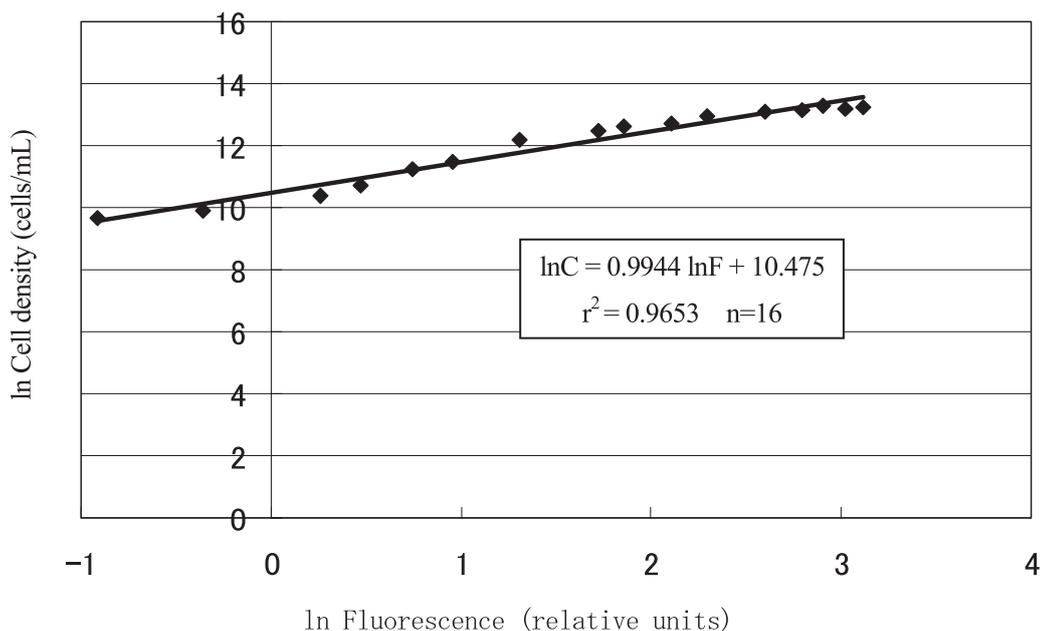


Fig. 1 Relationship between cell density (c) and *in vivo* chlorophyll fluorescence (F) in *Pseudochattonella verruculosa* cultures.

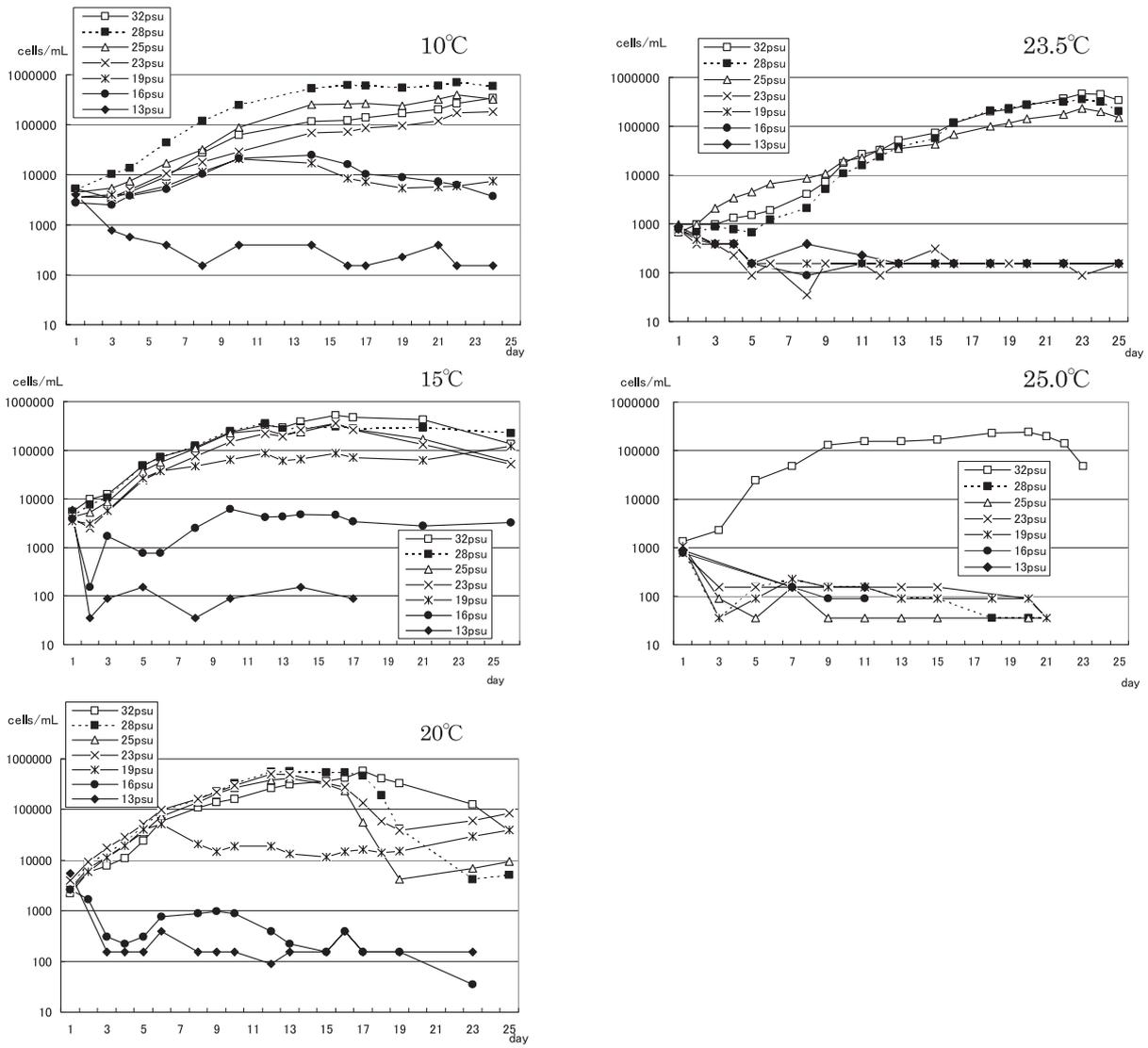


Fig. 2 Growth curves for *P. verruculosa* at various temperatures and salinities combinations. Growth expressed as cell density averaged over three replicates.

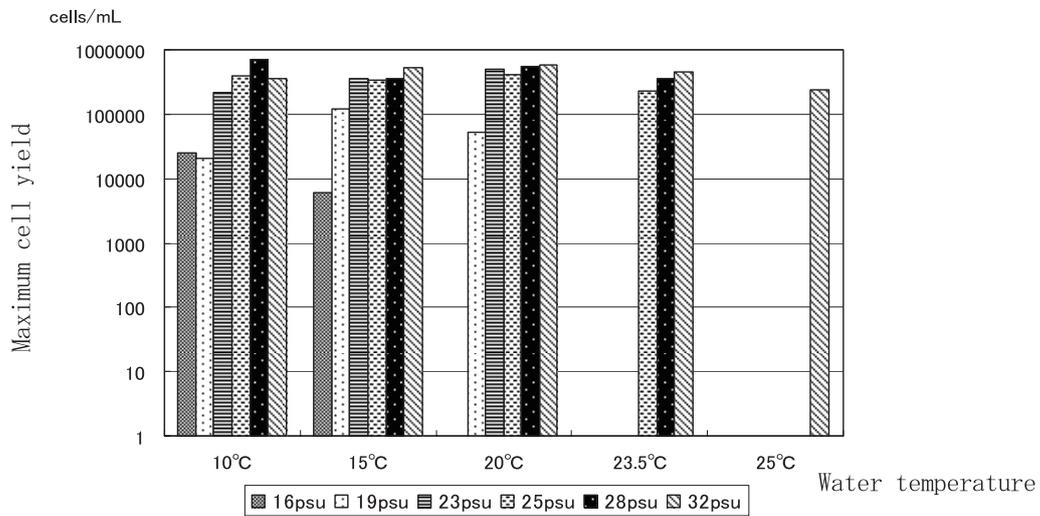


Fig. 3 Maximum cell yields of *P. verruculosa* cultured at various water temperature and salinities combinations. Each value averaged over three replicates.

考 察

水温および塩分の影響 本実験結果によれば、*P. verruculosa*は水温10～25℃，塩分16～32PSUで増殖し，最大細胞収量は水温10～20℃，塩分23～32 PSUで多く，特に水温20℃での細胞収量が安定的に多い傾向にあった。

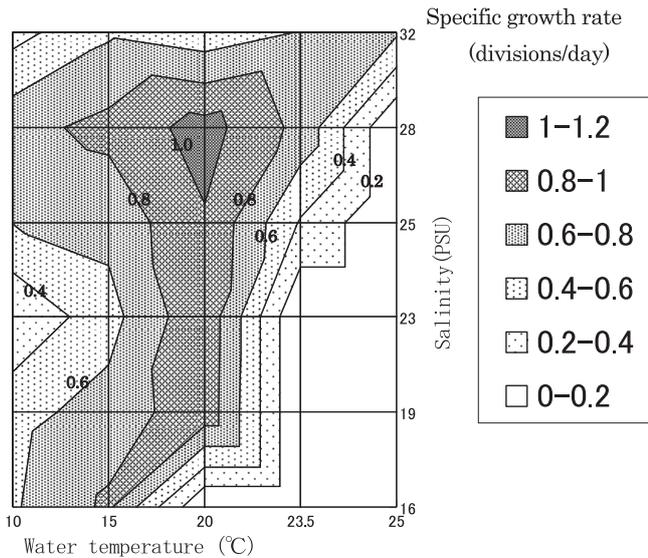


Fig. 4 Counter plots of specific growth rate of *P. verruculosa* as a function of salinity and water temperature.

*P. verruculosa*の増殖に最適な水温、塩分の組み合わせは、Yamaguchi et al⁸⁾は本種に最大比増殖速度を与える点から15℃と25PSUであったとしている。本実験結果に沿えば最大比増殖速度と最大細胞収量の両面から20℃と28PSUと考えられたが、15℃と25PSUも結果的に本種の増殖に適当と思われる範囲に含まれており、これについては更に詳細な温度、塩分設定による検討が必要と思われた。

また、Yamaguchi et al⁸⁾は*P. verruculosa*は水温25℃以上，塩分10PSU以下では全く増殖できなかったとしている。本実験では水温25℃でも増殖したが，適応塩分は32PSUのみであり，最大細胞収量も15℃および20℃に比べ少なかった。さらに全体の増殖経過から水温が高くなるほど塩分の適応範囲が狭まる傾向が見られ，低塩分19PSUおよび16PSUでの最大細胞収量も少なく，13PSUではどの水温でも増殖が見られなかった。したがって水温>25℃，塩分<10～13PSUの物理的条件は，*P. verruculosa*の増殖に対して何らかの制限要因になり得ることが示唆された。

有害プランクトンの増殖至適水温，塩分については今まで種々検討され，例えば*C. antiqua*及び*C. marina*でそれぞれ15～30℃，10～35PSU，¹⁴⁾同様に*C. ovata* (15～32.5℃，10～35PSU)，^{*2}*Karenia mikimotoi* (Miyake et Kominami ex Oda) (10～30℃，15～30PSU)，¹⁵⁾*Cochlodinium polykrikoides* Margalef (15～30℃，20～36PSU)¹⁶⁾と報告されてい

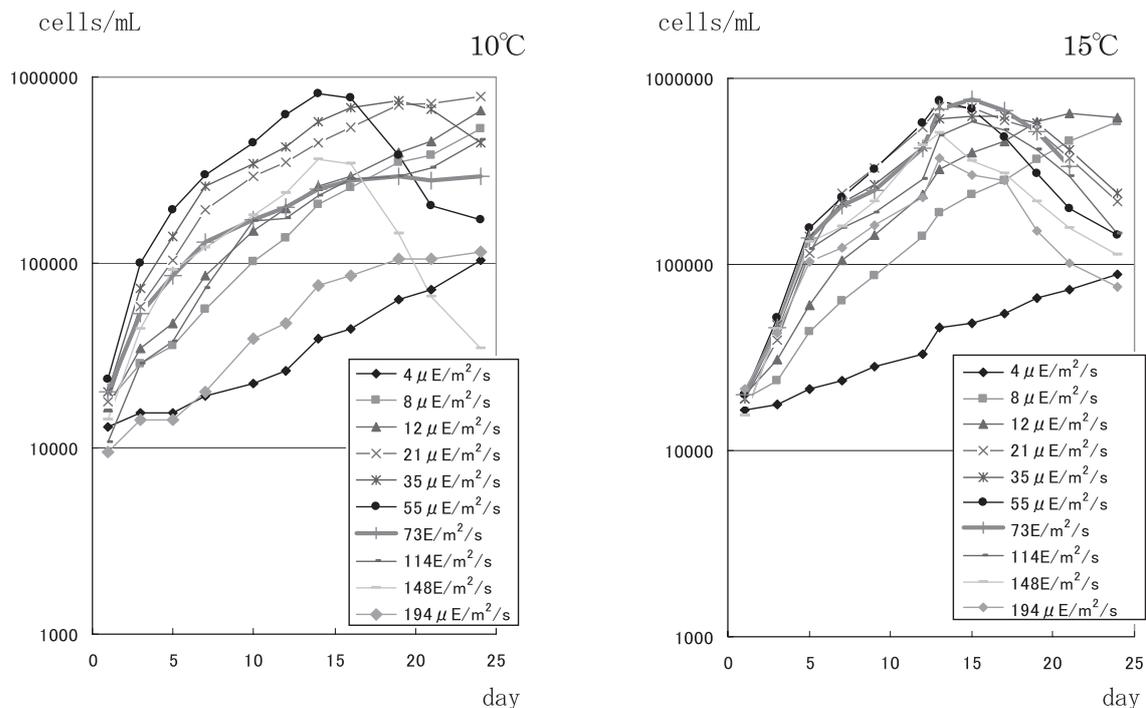


Fig. 5 Growth curves for *P. verruculosa* cultured at water temperatures of 10 and 15℃ and a salinity of 32PSU combinations under various irradiance. Growth expressed as cell density averaged over three replicates.

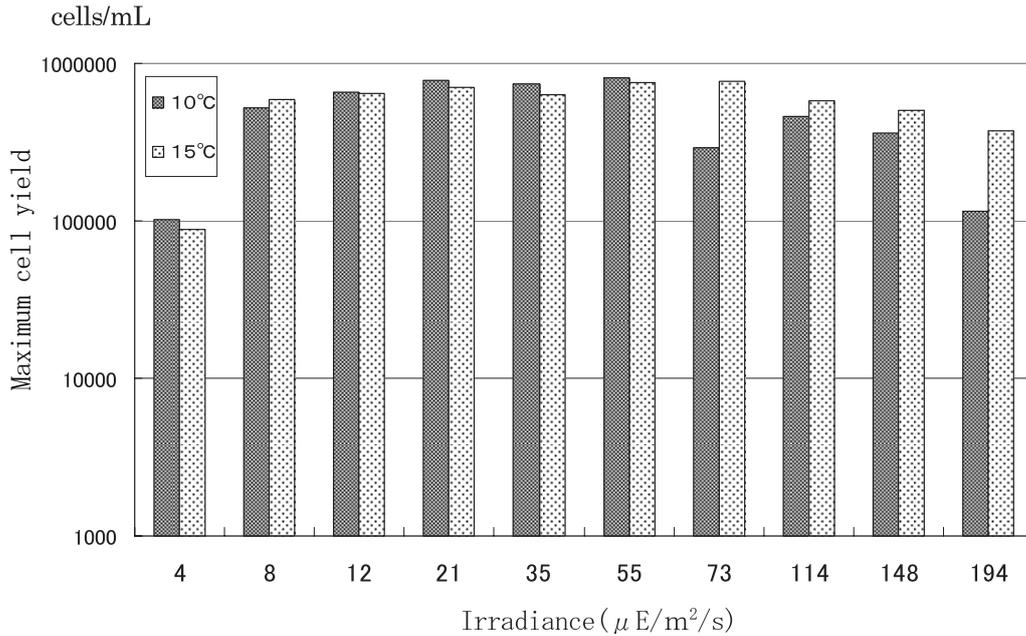


Fig. 6. Maximum cell yields of *P. verruculosa* at water temperatures of 10 and 15 °C and a salinity of 32PSU combinations under various irradiance. Each value averaged over three replicates.

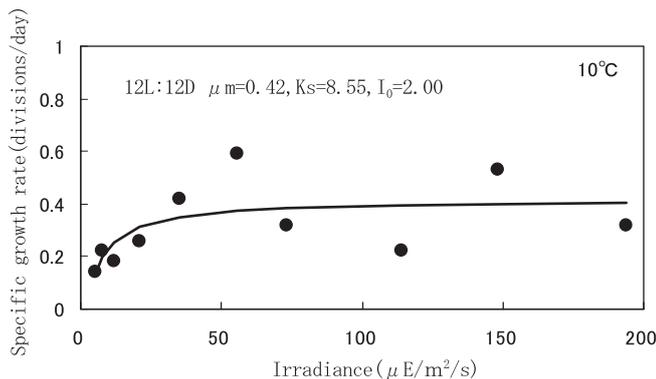


Fig. 7 Specific growth rate of *P. verruculosa* as a function of irradiance at 10°C.

る。

このことから *P. verruculosa* はこれら有害プランクトンの中では比較的低温域で増殖し易い種と考えられた。

光強度の影響 *P. verruculosa* は最弱の光強度 $4 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ でも僅かながら増殖した。また本種の比増殖速度は光強度の上昇とともに増大したが、比増殖速度が飽和した光強度 (約 $35 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) および半飽和定数 K_s ($7.6 \sim 8.5 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) は、山口⁹⁾ による実験結果 (約 $100 \sim 130 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) および ($26.3 \sim 68.6 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) よりもさらに低めであった。実験に供した株、培地 (改変SWM-3) やその他培養条件の相違等が原因と考えられたが、いずれにせよ *C. antiqua* および *C. marina* の同光強度 (約 $110 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$) ならびに半飽和定数 ($42.35 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s} \sim 63.38 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$)¹⁴⁾ に比べかな

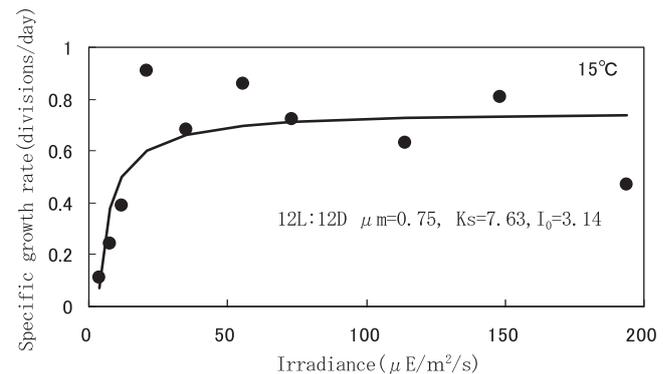


Fig. 8 Specific growth rate of *P. verruculosa* as a function of irradiance at 15°C.

り低い点から、本種は *Chattonella* より弱光を有効に活用して増殖できる種と考えられた。

また一定期間における最大細胞収量は、同じ水温下では $194 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ と $4 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ を除く光強度間で大きな差は見られず、特に水温 15°C でその傾向が顕著であった。さらに同じ光強度間では 73 および $194 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ を除き、 10°C と 15°C の水温差による相違はほとんど見られなかった。つまり水温 $10 \sim 15^\circ\text{C}$ で光強度が $8 \sim 148 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ 程度あれば、増殖可能量に大きな差はないと考えられた。

なお、最強の光強度 $194 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ における *P. verruculosa* の比増殖速度は、 $35 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ 以上の光強度の中では小さく、最大細胞収量も少なめで、特に 10°C では $4 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ の最大細胞収量とほぼ同数であった。このことから本種の増殖に対する強光阻害の可能

^{※2} 山口峰生・坂本節子・板倉 茂・山口晴生・大山憲一・吉松定昭：2006，新規有害ラフィド藻 *Chattonella ovata* の増殖特性と生活史．日本プランクトン学会・日本ベントス学会合同大会講演要旨集，pp.87.

性も考えられたが、山口⁹⁾によると光強度 $312\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ でもその様な状況は確認されておらず、これについては更に詳細な検討が必要と思われた。

現場の出現状況との比較と今後の対応 本実験で得られた*P. verruculosa*の水温、塩分、光強度に対する増殖応答の結果を総括すると、本種は*C. antiqua*や*C. marina*と同様に広水温、広塩分性種と考えられたが、 25°C を超える高水温には弱く、むしろ低水温に強い特性を有していると思われた。1980年から2006年までの本県における本種の水温、塩分別の出現状況を示す(Fig.9)。本種は水温 $9.1\sim 24.64^\circ\text{C}$ 、塩分 $27.52\sim 33.22\text{PSU}$ で出現しており、塩分 25PSU を下回る環境条件での出現は確認できなかったものの、概ね実験結果と符合した。

また光条件において本種は*Chattonella*と比べ弱光下でも増殖し易い種であり、水温 $10\sim 15^\circ\text{C}$ では増殖可能量は光強度にそれほど大きく影響されないと思われた。

西川¹⁷⁾は播磨灘における定点観測調査結果から、表層において1日に受ける光エネルギーは1年で12月から1月中旬にかけて最も低く、日射量と光子量子量との関係式からその最低値を $16\text{kE}/\text{m}^2/\text{day}$ と試算している。本実験で*P. verruculosa*の比増殖速度が飽和に達した光エネルギーは約 $1.26\text{E}/\text{m}^2/\text{day}$ と算定され、この値は播磨灘の表層における光エネルギーの最低値を大きく下回った。

つまり*P. verruculosa*の増殖に必要な光条件は、現場海域では周年満たされていると考えられ、物理的環境条件に関しては本種の増殖は光強度よりもむしろ水

温や塩分の影響を強く受けていることが推察された。

本県備讃瀬戸海域における海水温、塩分の長期変動(1966~2002年)の解析によれば、海水温および塩分の移動平均には有意な増加傾向が見られている。¹⁸⁾ただ本県の海域で、水温が本種の増殖を制限し易いと考えられる 25°C を上回るのは主に8~9月の2ヶ月間であること、さらに塩分についても同様に 13PSU 以下になることはほとんど有り得ないことから、シスト形成の有無や 9°C を下回る低水温条件下(主に2~3月)での詳細な検討はなされていないものの、本種は水温、塩分、光強度に関する限り*Chattonella*と比較して長期間に亘り発生が可能な種と考えられた。

また栄養塩要求の面でも本種は最小細胞内窒素・リン含量が*Chattonella*に比べてかなり小さく、無機態リン制限下での増殖にも有利であることが報告され、⁹⁾微量元素のセレンの増殖効果も確認されている。¹⁹⁾

したがって本県海域において高水温の時期を除けば、仮に海水中の栄養塩レベルが低い状態であっても本種が増殖して赤潮を形成する可能性は否定できず、その点から本種の動向を周年に亘って注視していくことがたいへん重要と思われた。それと同時に本種の生理・生態に関する知見・情報のさらなる蓄積と魚毒性の有無を含めて本種による養殖魚のへい死機構の早期解明が待たれる。

謝 辞

本研究をとりまとめるにあたり、御指導、御校閲を

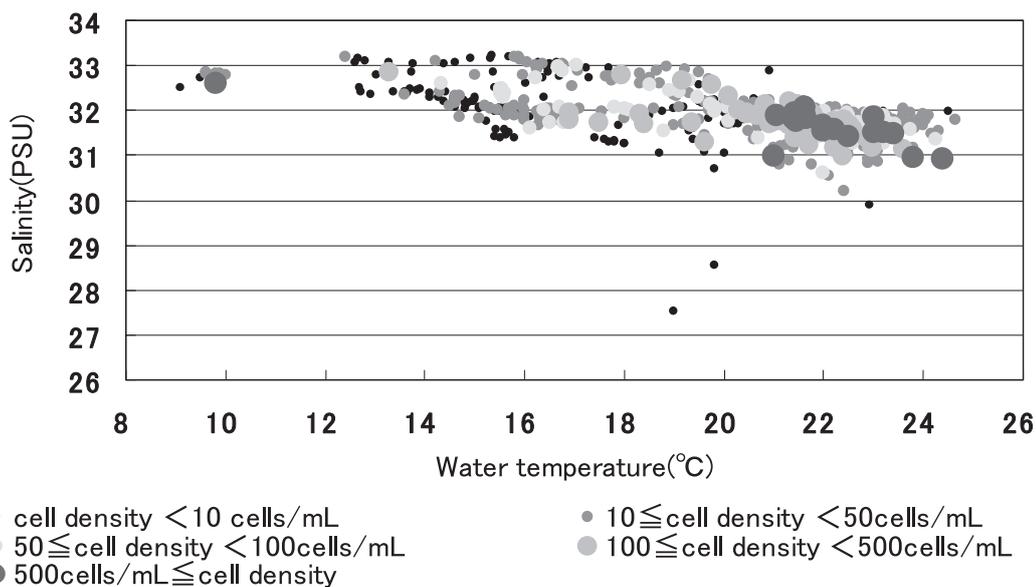


Fig. 9 Relationship among abundance of *P. verruculosa*, water temperature and salinity in Kagawa side of Harima-nada, Bisan-seto and Hiuchi-nada, the Seto Inland Sea from 1980 to 2006.

賜った香川県赤潮研究所顧問岡市友利博士、小野知足博士に厚く御礼申し上げます。また、クロロフィル蛍光値の測定に関し貴重な御助言を賜った香川大学農学部一見和彦博士、比増殖速度と光強度の関係式について有意義な意見を頂いた香川県赤潮研究所大山主任研究員に深謝する。そして、試料採取等にあたって海上作業に協力頂いた香川県漁業指導調査船「やくり」の乗組員各位に御礼申し上げます。

引用文献

- 1) Naustvoll, L. J. : 2006, NOBANIS - Invasive Alien Species Fact Sheet - *Chattonella* aff. *verruculosa*. www.nobanis.org
- 2) Edvardsen, B., W. Eikrem, K. Shalchian-Tabrizi, I. Riisberg, G. Johnsen, L. Naustvoll and J. Throndsen : 2007, *Verrucophora farcimen* sp. et gen. nov. (Dictyochophyceae, Heterokonta) - A Bloom-Forming Ichthyotoxic Flagellate from The Skagerrak, Norway. *J. Phycol.*, **43**, 1054-1055.
- 3) Bourdelais, A. J., C. R. Tomas, J. Naar, J. Kubanek and D. G. Baden : 2002, New Fish-Killing Alga in Coastal Delaware Produces Neurotoxins. *Environmental Health Perspectives*, **110** (5), 465.
- 4) 山本千裕・田中義興 : 1990, 福岡湾で発生した2種類の有害赤潮プランクトンについて. 福岡県水産試験場研究報告, **16**, 43-44.
- 5) 馬場俊典・桃山和夫・平岡三登里 : 1995, 徳山市戸田地先で発生した有害赤潮プランクトンについて (短報). 山口県内海水産試験場報告, **24**, 121-122.
- 6) 宮村和良・田村勇司 : 2004, 赤潮防止対策事業. 平成16年度大分県海洋水産研究センター事業報告, 145-146.
- 7) 香川県赤潮研究所 : 1985-2008, 香川県赤潮研究所年報.
- 8) Yamaguchi, M., S. Itakura, K. Nagasaki, Y. Matsuyama, T. Uchida and I. Imai : 1997, Effects of temperature and salinity on the growth of the red tide flagellates *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) and *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae). *J. Plankton Res.*, **19**, 1167-1174.
- 9) 山口峰生 : 1999, 生理学的特性に基づく新型赤潮プランクトン優占化機構の解明. 渦鞭毛藻・ラフィド藻等による新型赤潮の発生機構と出現予測技術の開発に関する研究 (5カ年の研究報告書), 瀬戸内海区水産研究所, 7-20.
- 10) Hosoi-Tanabe, S., D. Honda, S. Fukaya, I. Otake, Y. Inagaki and Y. Sako : 2007, Proposal of *Pseudochattonella verruculosa* gen. nov., comb. nov. (Dictyochophyceae) for a former raphidophycean alga *Chattonella verruculosa*, based on 18S rDNA phylogeny and ultrastructural characteristics. *Phycol. Res.*, **55**, 185-192.
- 11) 国立環境研究所 : 2004, NIES-Collection. List of Strains seventh edition Microalgae and Protozoa 2004. 国立環境研究所研究報告, **182**, 54.
- 12) 国立環境研究所 : 2004, NIES-Collection. List of Strains seventh edition Microalgae and Protozoa 2004. 国立環境研究所研究報告, **182**, 79.
- 13) Lederman, T. C. and P. Tett : 1981, Problems in modeling the photosynthesis-light relationship for phytoplankton. *Botanica Mar.*, **24**, 125-134.
- 14) 山口峰生, 今井一郎, 本城凡夫 : 1990, 有害赤潮ラフィド藻 *Chattonella antiqua* と *C. marina* の増殖速度に及ぼす水温, 塩分および光強度の影響. 日水誌, **57** (7), 1277-1284.
- 15) 山口峰生, 本城凡夫 : 1989, 有害赤潮鞭毛藻 *Gymnodinium nagasakiense* の増殖に及ぼす水温, 塩分, 光強度の影響. 日水誌, **55** (11), 2029-2036.
- 16) Kim, D. I., Y. Matsuyama, S. Nagasoe, M. Yamaguchi, Y. H. Yoon, Y. Oshima, N. Imada and T. Honjo : 2004, Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the harmful red tide dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* Margalef (Dinophyceae). *J. Plankton Res.*, **26** (1), 61-66.
- 17) 西川哲也 : 2002, ノリ色落ち原因藻 *Eucampia zodiacus* の増殖に及ぼす水温, 塩分および光強度の影響. 日水誌, **68** (3), 56-361.
- 18) 山本昌幸 : 2003, 瀬戸内海中央部における水温と塩分の長期変動. 水産海洋研究, **67** (3), 163-167.
- 19) Imai, I., S. Itakura, Y. Matsuyama and M. Yamaguchi : 1996, Selenium Requirement for Growth of a Novel Red Tide Flagellate *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae) in Culture. *Fish. Sci.*, **62** (5), 834-835.