

赤潮藻類Gymnodinium mikimotoiの増殖に及ぼす田辺湾 分離細菌の影響

誌名	北海道大學水産學部研究彙報 = Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University
ISSN	00183458
巻/号	462
掲載ページ	p. 39-46
発行年月	1995年8月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



赤潮藻類 *Gymnodinium mikimotoi* の増殖に及ぼす
田辺湾分離細菌の影響

生地 暢¹⁾・澤辺 智雄¹⁾・絵面 良男¹⁾

Effect of Marine Bacteria Isolated from Tanabe Bay
on the Growth of Marine Red Tide Dinoflagellate,
Gymnodinium mikimotoi

Masashi ONJI¹⁾, Tomoo SAWABE¹⁾
and Yoshio EZURA¹⁾

Abstract

The effect of marine bacteria isolated from seawater samples collected at Tanabe Bay (Wakayama Prefecture) in 1990 on the growth of a red tide dinoflagellate, *Gymnodinium mikimotoi* (= *G. nagasakiense*) was investigated. Sixty-six bacterial strains of the *Moraxella-Acinetobacter* group and 33 strains of *Vibrio* spp. identified in a previous report (Miyazaki et al., 1995a) were used in mixed cultures with *G. mikimotoi*. Thirteen strains of bacteria isolated from the forming stage of the red tide at Tanabe Bay had a promoting effect on the growth of *G. mikimotoi*. Strains from the genera *Vibrio* and *Acinetobacter* had an especially strong promoting effect. Many of the *Moraxella* strains isolated during the decline stage of a red tide at Tanabe Bay had an inhibiting effect on the growth of *G. mikimotoi*. These results suggest the presence of bacteria that influenced the growth of *G. mikimotoi* during the development and decline of *G. mikimotoi* red tides.

Key Words; 海洋細菌, *Gymnodinium mikimotoi*, 赤潮, 混合培養

緒 言

近年、ブルームが形成される海域での物理・化学的測定値のモニタリングにより、海産微細藻類のブルームの形成・消滅機構に関与する要因の解明が進む中、生物学的な面から海産藻類のブルームの形成・消滅機構を明らかにする研究が進みつつある(石田, 1994)。中でも、赤潮の消滅が極めて急速に消滅する現象には物理・化学的要因の他に生物的要因が関与していることが示唆されており(石田, 1994)、赤潮の衰退期にブルームの原因藻類を殺滅する細菌群が増加するとの報告もなされている(Fukamiら, 1991; 深見・西島, 1994)。しかし、海産微細藻類のブルームの形成・消滅過程に関与する海洋細菌群を特定するには、より多くの結果の蓄積が必要である。

絵面・澤辺(1993)および宮崎ら(1995a, b)は1989年から3年間にわたり、和歌山県・田辺湾における *Gymnodinium* 赤潮の形成・消滅に伴う細菌群の変遷を詳細に調べ、*Gymnodinium* 赤潮

¹⁾ 北海道大学水産学部微生物学講座
(Laboratory of Microbiology, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

の形成・消滅に関連した特定の細菌相の変遷があることを示唆した。そこで、本研究ではこの群レベルでの変遷をさらに詳細に明らかにするために、赤潮発生年であった1990年の田辺湾海水試料から分離した海洋細菌と *G. mikimotoi* との混合培養を行ない、*G. mikimotoi* の増殖に対する個々の海洋細菌の影響について調べたので、その結果を報告する。

実 験 方 法

供試藻類

本実験には渦鞭毛藻 *Gymnodinium mikimotoi* 無菌培養株 (NIES-249 株), *G. mikimotoi* 非無菌培養株 (Ka-34 株) の2株を供した。

なお、*G. mikimotoi* (NIES-249 株) は国立環境研究所から、*G. mikimotoi* (Ka-34 株) は香川県赤潮研究所から分与された株である。

両株とも、ねじ口試験管に分注し、高圧滅菌した f/2 培地 (Watanabe and Nozaki, 1994) において、20°C, 4,100 Lux, 14:10 時間の明暗周期下で継代培養を行なった。

また、無菌培養株の無菌状態の確認は STP 培地 (Watanabe and Nozaki, 1994) で行なった。

供試菌株

1990年に和歌山県田辺湾の赤潮発生域の定点4で採取した海水試料から分離し、属レベルまで同定を行なった菌株 (宮崎ら, 1995a) の中から、試料の採取日および場所と深度別に、海洋型 *Moraxella* 属 33 菌株, 海洋型 *Acinetobacter* 属 33 菌株, 海洋型 *Vibrio* 属 33 菌株の計 99 株を選び、

Table 1. Marine bacteria used to the mixed culture of this study.

	Pre-blooming stage ^{1)*1}	Blooming stage (Red tide) ^{1)*2}	Decline stage ^{1)*3}
Source of strain			
0 m			
<i>Moraxella</i>	8 strains	NT ²⁾	8 strains
<i>Acinetobacter</i>	5 strains	7 strains	1 strain
<i>Vibrio</i>	5 strains	9 strains	2 strains
8 m			
<i>Moraxella</i>	2 strains	1 strain	1 strain
<i>Acinetobacter</i>	6 strains	7 strains	NT ²⁾
<i>Vibrio</i>	2 strains	3 strains	7 strains
mud			
<i>Moraxella</i>	11 strains	2 strains	NT ²⁾
<i>Acinetobacter</i>	3 strains	4 strains	NT ²⁾
<i>Vibrio</i>	4 strains	NT ²⁾	1 strain

¹⁾ Three forming stages of red tide by *G. mikimotoi* in Tanabe Bay, 1990, are defined by the fluctuations of cell densities of *G. mikimotoi* at Stn. 4 in Tanabe Bay, *1 Pre-blooming stage from 12 June to 24 July in 1990, *2 Blooming stage (Red tide) from 7 August to 21 August, *3 Decline stage from 4 September.

²⁾ NT; No bacterial strains was tested.

混合培養実験に供した。供試菌株の由来は Table 1 にまとめて示した。なお、供試菌株の継代培養には CPY 寒天培地 (宮崎ら, 1995a) を用いた。

供試菌株と *G. mikimotoi* との混合培養

菌懸濁液は CPY 斜面培地で培養した新鮮培養菌体を滅菌天然海水に懸濁し $10^4 \sim 10^5$ CFU/ml となるように調整したものを供試した。なお、代表菌株による予備実験で 620 nm での濁度が 0.01 を与える菌懸濁液の生菌数は $10^4 \sim 10^5$ CFU/ml の範囲内にあったことから菌濃度を濁度の測定によって決定した。

また、*G. mikimotoi* は混合培養実験に使用する前に、300 ml 容三角フラスコに入れた 100 ml の f/2 培地で増殖が定常状態に達するまで予備培養を行なった後、藻体数を $10^4 \sim 10^5$ cells/ml となるように調整したものを供試した。

供試菌株と *G. mikimotoi* との混合培養実験は浮遊細胞培養用の 24 ウェルプレート (岩城ガラス) を用い、実験を行なった。すなわち、前述のように細胞数を調整した供試菌株懸濁液 0.1 ml と *G. mikimotoi* 培養液 0.2 ml を滅菌天然海水または f/2 培地を 1 ml ずつ添加したウェルに接種し、20°C, 9,000 Lux, 14:10 時間の明暗周期下で培養を行ない、それぞれの混合培養系とも 2 試験区ずつ設定した。培養 10 日後と 20 日後にそれぞれの藻類細胞数を血球計数盤 (エルマ社) を用いて計数し、*G. mikimotoi* の増殖量を測定した。各混合培養実験系とも、2 試験区の平均値を算出し、菌懸濁液を添加していない系の *G. mikimotoi* の増殖量を対照とし、供試菌株がそれぞれの *G. mikimotoi* の増殖に与える影響を調べた。そして、対照の藻体数の 2 倍以上の増殖を与えたものを *G. mikimotoi* に増殖促進効果を示す細菌、対照の 1/2 以下の増殖を与えたものを *G. mikimotoi* に増殖抑制効果を示す細菌と定義した。なお、f/2 培地と天然海水を用いた混合培養実験で結果が一致した場合に限り、供試菌の増殖促進あるいは増殖阻害効果があると判定した。

また、*G. mikimotoi* 無菌株 (NIES-249 株) は増殖が弱く、本実験条件下の f/2 培地で最大 10^3 cells/ml までしか増殖しないことから増殖阻害の判定が困難であったため、増殖阻害細菌の判定は Ka-34 株 (非無菌株) での混合培養の結果で判定した。

G. mikimotoi 細胞数測定法

混合培養液中の *G. mikimotoi* 細胞数は血球計数盤を用いて測定し、同一試料について最低 2 回の計数 (計数毎に大きな差が認められた場合は数回) を行ない、平均値を算出した。*G. mikimotoi* は運動性を有することから 10% ホルマリンと混合培養液を 1:6 で混合し、固定してから計数した。

結 果

G. mikimotoi の増殖に及ぼす細菌の影響

供試菌株の中で、*G. mikimotoi* NIES-249 株および Ka-34 株の増殖に影響を及ぼした代表例を Fig. 1 に示した。

Fig. 1-A は *G. mikimotoi* NIES-249 株の増殖を促進する T40-7 株の結果を示している。同株は赤潮発生前の底土から分離された *Vibrio* 属で *V. campbellii* 類似菌 (group IV, 宮崎ら, 1995b) である。Fig. 1-B は *G. mikimotoi* Ka-34 株の増殖に抑制効果を示す H40-11 株の結果で、同菌株は赤潮消滅期の表層水から分離した海洋型 *Moraxella* 属である。

全供試菌株が *G. mikimotoi* の増殖に及ぼす影響を Table 2 と Table 3 に示した。◎, ○, × および ▼ 印は混合培養で対照の藻体数に比べ 5 倍, 2 倍, 1/2, 1/5 となった菌株をそれぞれ表している。

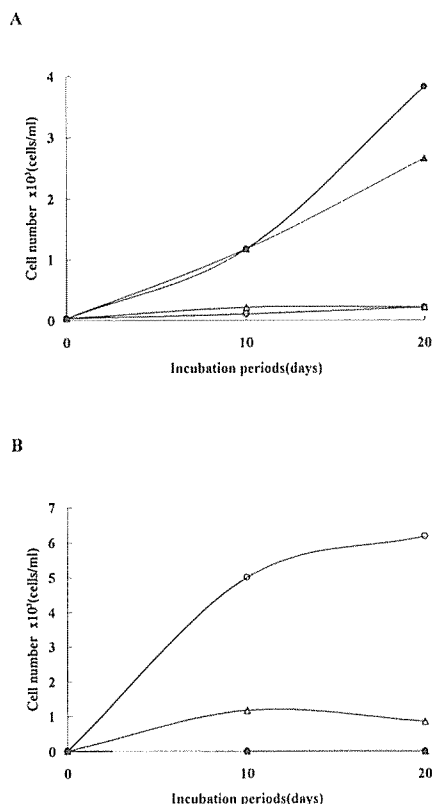


Fig. 1. Changes of growth profiles of *Gymnodinium mikimotoi* in f/2 medium and sterilized natural seawater inoculated with bacterial suspension.

A: Cultivation of *Vibrio campbellii* like (group IV) strain T40-7 and *G. mikimotoi* NIES-249.

B: Cultivation of *Moraxella* sp. strain H40-11 and *G. mikimotoi* Ka-34.

—●—: Mixed culture of *G. mikimotoi* with marine bacterium in f/2.

—▲—: Mixed culture of *G. mikimotoi* with marine bacterium in NSW.

—○—: Control culture in f/2.

—△—: Control culture in NSW.

G. mikimotoi NIES-249 株と供試菌株との混合培養実験結果では、*G. mikimotoi* NIES-249 株の増殖を対照の 2.0 倍以上に促進させた菌株が *Moraxella* 属に 6 株、*Acinetobacter* 属に 3 株、*Vibrio* 属に 10 株観察された (培養 10 日時点)。しかし、培養を継続することにより、促進効果を示さなくなった株も観察され、培養 20 日後の結果では、*Acinetobacter* 属 3 株、*Vibrio* 属 9 株が *G. mikimotoi* NIES-249 の増殖に促進効果を示した (Table 2)。培養 10 日目から培養 20 日目にかけて促進効果が持続した菌株は *Acinetobacter* 属に 3 株、*Vibrio* 属に 8 株認められた。さらに、*G. mikimotoi* NIES-249 株の増殖に促進効果を示した菌株は赤潮発生前に分離した株に多く観察され、培養 10 日目で表層水 (5 菌株)・中層水 (2 菌株)・底土 (6 菌株) 分離株あわせて 13 株に促進効果が認められた。特に赤潮発生前の表層水あるいは底土から分離された *Acinetobacter* 属と *Vibrio* 属の菌株に強い促進効果を示すものが認められた。また、*Vibrio* 属菌株のうち赤潮最盛期中層水由

Table 2. Effect of bacteria isolated from Tanabe Bay on the growth of *Gymnodinium mikimotoi* (NIES-249).

Culture 10 days	Bacterial effect on algal growth ¹⁾		
	Pre-blooming stage ^{2)*1}	Blooming stage (Red tide) ^{2)*2}	Decline stage ^{2)*3}
Source of strain			
0 m			
<i>Moraxella</i>	○○ ○	NT	○
<i>Acinetobacter</i>	. . . ○
<i>Vibrio</i>	. ◎ ○ ○ .	. .
8 m			
<i>Moraxella</i>	○ .	.	.
<i>Acinetobacter</i>	NT
<i>Vibrio</i>	. ○	◎ . .	◎ . . ◎ . . .
mud			
<i>Moraxella</i>	. ○	NT
<i>Acinetobacter</i>	. ◎ ◎	NT
<i>Vibrio</i>	. ○ ○ ◎	NT	.
Culture 20 days			
	Pre-blooming stage ^{2)*1}	Blooming stage (Red tide) ^{2)*2}	Decline stage ^{2)*3}
Source of strain			
0 m			
<i>Moraxella</i>	NT
<i>Acinetobacter</i>	. . . ◎
<i>Vibrio</i>	. ◎ ○ . . . ◎ .	. .
8 m			
<i>Moraxella</i>
<i>Acinetobacter</i>	NT
<i>Vibrio</i>	. ○	◎ . .	◎ . . ◎ . . .
mud			
<i>Moraxella</i>	NT
<i>Acinetobacter</i>	. ◎ ◎	NT
<i>Vibrio</i>	. . ○ ◎	NT	.

¹⁾ Bacterial effects on the algal growth are defined as follows; ◎, highly stimulative; ○, stimulative; ., insignificant; NT, no bacterial strains were tested.

²⁾ Three forming stages of red tide by *G. mikimotoi* in Tanabe Bay in 1990 are defined by the fluctuations of cell densities of *G. mikimotoi* at Stn. 4 in Tanabe Bay, *1 Pre-blooming stage from 12 June to 24 July in 1990, *2 Blooming stage (Red tide) from 7 August to 21 August, *3 Decline stage from 4 September.

Table 3. Effect of bacteria isolated from Tanabe Bay on the growth of *Gymnodinium mikimotoi* (Ka-34).

Culture 10 days	Bacterial effect on algal growth ¹⁾		
	Pre-blooming stage ^{2)*1}	Blooming stage (Red tide) ^{2)*2}	Decline stage ^{2)*3}
Source of strain			
0 m			
<i>Moraxella</i>	• • • • × • ▼ •	NT	• ▼ ▼ ▼ ▼ ▼ ▼ ▼ ▼
<i>Acinetobacter</i>	• • • • •	• • × ▼ • × •	×
<i>Vibrio</i>	× × × • •	• • • × • • • • ×	• •
8 m			
<i>Moraxella</i>	• •	×	•
<i>Acinetobacter</i>	• • • × • •	× • • • × ▼ •	NT
<i>Vibrio</i>	• •	• × •	• • × • • × ×
mud			
<i>Moraxella</i>	• • • • × • • • • •	• ×	NT
<i>Acinetobacter</i>	• • •	• ▼ • •	NT
<i>Vibrio</i>	• • • •	NT	•
Culture 20 days			
	Pre-blooming stage ^{2)*1}	Blooming stage (Red tide) ^{2)*2}	Decline stage ^{2)*3}
Source of strain			
0 m			
<i>Moraxella</i>	• • • • ▼ • • •	NT	• ▼ ▼ ▼ ▼ ▼ ▼ ▼ ▼
<i>Acinetobacter</i>	• • • • •	• • • • × • •	▼
<i>Vibrio</i>	• • • • •	× × • • • • • • •	• •
8 m			
<i>Moraxella</i>	• •	•	•
<i>Acinetobacter</i>	• • • × • •	• • • • × × ▼	NT
<i>Vibrio</i>	• •	• • ×	• • • • • • •
mud			
<i>Moraxella</i>	• • • • • × • ▼ × ▼ ▼	• •	NT
<i>Acinetobacter</i>	• • •	• • • •	NT
<i>Vibrio</i>	• • • •	NT	•

¹⁾ Bacterial effects on the algal growth are defined as follows; ×, inhibitory; ▼, highly inhibitory; •, insignificant; NT, no bacterial strains were tested.

²⁾ Three forming stages of red tide by *G. mikimotoi* in Tanabe Bay in 1990 are defined by the fluctuations of cell densities of *G. mikimotoi* at Stn. 4 in Tanabe Bay; *1 Pre-blooming stage from 12 June to 24 July in 1990, *2 Blooming stage (Red tide) from 7 August to 21 August, *3 Decline stage from 4 September.

来 1 菌株および赤潮消滅期中層水由来 2 菌株が強い促進効果を示した。これらの菌株は *V. harveyi* 類似菌 (group II) 1 株と *V. campbellii* 類似菌 (group IV) 2 株であった。

G. mikimotoi Ka-34 株との混合培養実験では、*G. mikimotoi* の増殖を 0.5 倍以下に抑制させた菌株は、培養 10 日後では *Moraxella* 属に 12 株、*Acinetobacter* 属に 9 株、*Vibrio* 属に 8 株見られ、培養 20 日後では *Moraxella* 属に 13 株、*Acinetobacter* 属に 6 株、*Vibrio* 属に 3 株認められた (Table 3)。培養 10 日目から 20 日目にかけて抑制効果が持続した菌株は *Moraxella* 属に 8 株、*Acinetobacter* 属に 3 株見られた。しかし、*Vibrio* 属菌株では持続的な阻害は認められなかった。これら持続的な増殖抑制菌は赤潮の最盛期あるいは消滅期の海水試料分離株に高頻度に認められた。特に、赤潮消滅期の表層水から分離した *Moraxella* 属 7 菌株が特に強い抑制効果を示した。

考 察

宮崎ら (1995a, b) は、和歌山県田辺湾における *G. mikimotoi* 赤潮の形成・消滅時の細菌叢を調べ、特に、赤潮形成前には *Vibrio* 属が、赤潮最盛期には *Moraxella*-*Acinetobacter* 属菌群が優勢になることを報告している。三重県五ヶ所湾 (竹内ら, 1990) およびスペイン北西海岸 (Romalde ら, 1990a, b) においても田辺湾と同様の細菌叢の変動が観察されており、赤潮の盛衰に特定の細菌群の変動が伴っていることが示唆されている。

このような赤潮の盛衰と関連した変動を示す細菌群をさらに詳細に調べるために赤潮発生年 (1990 年) の田辺湾海水試料から分離した菌株と田辺湾の赤潮原因藻である *G. mikimotoi* との混合培養を行なった結果、赤潮発生前の田辺湾海水試料分離株には *G. mikimotoi* の増殖に促進効果を示す菌株が多く見られ、*Vibrio* 属と *Acinetobacter* 属の菌株の中に強い作用を示すものが観察された (Table 2)。また、赤潮消滅期の表層水から分離した *Moraxella* 属の菌株に *G. mikimotoi* の増殖を強く抑制する効果を示すものが多いことも観察された (Table 3)。この結果は、*Gymnodinium* 赤潮の盛衰に関連した変動を示す細菌群の中には赤潮形成のステージに対応し、*G. mikimotoi* の増殖に影響を及ぼす菌株が多く存在することを推察させるものであった。なお、*G. mikimotoi* の増殖促進あるいは阻害作用を有する菌株は同一種に属するものであっても、菌株によって異なる結果を示すことから、細菌と藻類との生態的関連を調べるには、より詳細な分類学的検討を要するものと考えられる。

Fukami ら (1991) によれば、高知県・浦の内湾での *Skeletonema costatum* をはじめとする珪藻類のブルームが春先に見られた後、*G. mikimotoi* 赤潮の発生が多く見られることが報告されている。赤潮の発生メカニズムは単純な 2 者間での混合培養結果から解明することは困難であると考えられる。今後、赤潮発生海域の生物の変遷を加味しながら、赤潮前にブルーミングを生じる他藻類の培養液中での赤潮藻類と海洋細菌との混合培養を試み、赤潮発生メカニズムを詳細に検討する必要があると考える。また、本研究では見いだされなかったが、海産微細藻類、特に赤潮藻類を殺滅する細菌が分離され、その存在が報告されている (Fukami ら, 1992; Sakata, 1990; Imai ら, 1991; Sawayama ら, 1990)。それらの藻類殺滅細菌は宿主藻、すなわち海産微細藻に直接接触することによって溶藻・殺藻を引き起こすタイプと細菌の培養濾液つまり代謝産物が溶藻・殺藻を引き起こすタイプの 2 つに大別される。前者には、*Saprospira* 属や *Cytophage* 属などの滑走細菌が主に知られており (Sakata ら, 1990, 1991; Imai ら, 1991, 1993; Mitsutani ら, 1992)、後者には *Alteromonas* 属、*Flavobacterium* 属、*Vibrio* 属などの細菌を中心に見いだされている (石尾, 1988; Riquelme ら, 1989; Fukami ら, 1992)。これらの赤潮藻類殺滅細菌は赤潮の防除に効力を発揮することが期待されているものである。本研究でも赤潮藻類の増殖を強く抑制する細菌が得られており、海産藻類のブルーミングの発生による産業被害の防止への利用も期待される。

謝 辞

本研究は水産庁のマリンバイオテクノロジーによる赤潮被害防止技術開発試験研究費によって行われたものである。

文 献

- 絵面良男・澤辺智雄 (1993). 田辺湾における *Moraxella-Acinetobacter* 群の変動と赤潮との関連性について, p. 144-148. 平成3年度赤潮対策技術開発試験報告書.
- Fukami, K., Nishijima, T., Murata, H., Doi, S. and Hata, Y. (1991). Distribution of bacteria influential on the development and the decay of *Gymnodinium nagasakiense* Red Tide and their effects on algal growth. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 2321-2326.
- Fukami, K., Yuzawa, A., Nishijima, T. and Hata, Y. (1992). Isolation and properties of a bacterium inhibiting the growth of *Gymnodinium nagasakiense*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**, 1073-1077.
- 深見公雄・西島敏隆 (1994). (赤潮と微生物—環境にやさしい微生物農薬を求めて, p. 46-46, 石田祐三郎 (編)) 水産学シリーズ 99. 恒星社厚生閣, 東京.
- 石尾真弥 (1988). 赤潮生物を攻撃する細菌. 化学と生物, **26**, 142-144.
- 石田祐三郎 (1994). (赤潮と微生物—環境にやさしい微生物農薬を求めて, p. 9-21, 石田祐三郎・菅原 庸 (編)) 水産学シリーズ 99. 恒星社厚生閣, 東京.
- Imai, I., Ishida, Y., Sawayama, S. and Hata, Y. (1991). Isolation of a marine gliding bacterium that kills *Chattonella antiqua* (Raphidophyceae). *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1409.
- Imai, I., Ishida, Y. and Hata, Y. (1993). Killing of marine phytoplankton by a gliding bacterium *Cytophaga* sp. isolated from the coastal sea of Japan. *Mar. Biol.*, **116**, 527-532.
- Mistutani, A., Takesue, K., Kirita, M. and Hata, Y. (1992). Lysis of *Skeletonema costatum* by *Cytophaga* sp. isolated from the coastal water of the Ariake Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **58**, 2159-2167.
- 宮崎亜希子・東 悦子・絵面良男 (1995a). 和歌山県田辺湾における細菌相の変動. 北大水産彙報, **46**, 19-30.
- 宮崎亜希子・絵面良男 (1995b). 和歌山県田辺湾における *Vibrio* 属細菌群の変動. 北大水産彙報, **46**, 31-37.
- Riquelme, C.E., Fukami, K. and Ishida, Y. (1989). Growth response of bacteria to extracellular products of bloom algae. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 349-355.
- Romalde, J.L., Toranzo, A.E. and Barja, J.L. (1990a). Changes in bacterial populations during red tides caused by *Mesodinium rubrum* and *Gymnodinium catenatum* in north west coast of Spain. *J. Appl. Bacteriol.*, **68**, 123-132.
- Romalde, J.L., Barja, J.L. and Toranzo, A.E. (1990b). Vibrios associated with red tides caused by *Mesodinium rubrum*. *Appl. Environ. Microbiol.*, **56**, 3615-3619.
- Sakata, T. (1990). Occurrence of marine *Saprospira* sp. possessing algicidal activity for diatoms. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**, 1165.
- Sakata, T., Fujita, Y. and Yasumoto, H. (1990). Plaque formation by algicidal *Saprospira* sp. on a lawn of *Chaetoceros ceratosperm.* *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1147-1152.
- Sawayama, S., Sato, Y. and Ishida, Y. (1990). Bacterial inhibitor for the mating reaction in *Chlamydomonas reinhardtii* and *Alexandrium catenella*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**, 1847-1852.
- 竹内俊博・渡辺弘一・柴原敬生・中西克之 (1990). 五ヶ所湾における赤潮発生と細菌相および環境要因との関係, p. 108-116. 平成元年度赤潮対策技術開発試験報告書.
- Watanabe, M. and Nozaki, H. (1994). *List of strains*. National institute for environmental studies environment agency, Japan.