

短 報 [Note]

渡島大沼において発生した溶藻性原生生物 *Asterocaelum* sp. の
乳白色ブルーム

小林淳希¹⁾・仲村康秀^{2,*)}・宮下洋平¹⁾・大洞裕貴¹⁾・今井一郎¹⁾

Milky-White Bloom in Lake Oshima-ohnuma Caused by an Algae-lysing Protist,
Asterocaelum sp.

Junki KOBAYASHI¹⁾, Yasuhide NAKAMURA^{2,*)}, Yohei MIYASHITA¹⁾, Hiroki DAIDO¹⁾ and Ichiro IMAI¹⁾

Abstract

Harmful algal blooms of certain nuisance cyanobacteria are observed almost every year in Lake Oshima-ohnuma, located in Hokkaido, Japan. However, an unusual milky-white bloom was observed in September 2015. The causative organism of this milky white bloom was an algae-lysing protist, *Asterocaelum* sp., feeding on *Dolichospermum planctonicum*, which caused the cyanobacterial bloom. The bloom of the cyanobacterium *D. planctonicum* was recognized (8.6×10^3 cells mL⁻¹) before the milky-white bloom and the number of *Microcystis aeruginosa*, a cyanobacterium, increased (1.2×10^4 cells mL⁻¹) after the milky-white bloom. Microscopic observation revealed seasonal fluctuations in the cell numbers of the algae-lysing protist and cyanobacteria. Quantification in this study confirmed the hitherto-known information that members of the genus *Asterocaelum* feed on *D. planctonicum* and cause the milky-white bloom. The observation on the number of *Asterocaelum* sp. as well as that of cyanobacteria is newly proposed to understand the mechanism of harmful algal blooms in freshwater ecosystems better.

keywords: *Asterocaelum*, cyanobacterial bloom, *Dolichospermum*, milky white bloom, harmful algal bloom

摘 要

本研究では、2015年9月に北海道渡島大沼において発生したシロコ（乳白色ブルーム）について調査研究を実施し、その原因生物を明らかにすると共に発生機構に関して考察した。2年間に及ぶサンプリングと顕微鏡観察により、このシロコの実態は、アオコを形成する藍藻 *Dolichospermum planctonicum* を摂餌した溶藻性原生生物 *Asterocaelum* sp. のシストが湖面に集積したものである事が判明した。シロコ発生前、調査地点では *D. planctonicum* が優占していたが (8.6×10^3 cells mL⁻¹)、シロコの発生後は藍藻 *Microcystis*

¹⁾ 北海道大学大学院水産科学院プランクトン教室 〒041-8611 北海道函館市港町3-1-1. Plankton Laboratory, Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041-8611, Japan

²⁾ 国立科学博物館植物研究部 〒305-0005 茨城県つくば市天久保4-1-1. Department of Botany, National Museum of Nature and Science, Tsukuba, Ibaraki 305-0005, Japan

*¹⁾ 連絡先: 仲村康秀 Corresponding author: Yasuhide NAKAMURA E-mail: jasnakamura@gmail.com

aeruginosa の細胞密度が増加した (1.2×10^4 cells mL⁻¹)。藍藻類と *Asterocaelum* 属それぞれの細胞数の季節変動を明らかにしたため、*D. planctonicum* 細胞密度の低下を定量化する事ができ、*Asterocaelum* 属が *D. planctonicum* を捕食してシロコを形成するという従来の知見が裏付けられた。今後は藍藻類を原因とするアオコに加え、*Asterocaelum* sp. を原因とするシロコの発生も考慮に入れ、プランクトンの群集組成と水理環境のモニタリングを継続してゆく必要性が示された。

キーワード: *Asterocaelum*, アオコ, *Dolichospermum*, シロコ, 有害藻類ブルーム

(2017年6月15日受付: 2017年11月17日受理)

はじめに

海洋沿岸における赤潮は深刻な問題となっているが、陸域における有害藻類ブルームも湖沼学における大きな課題の一つである。特に、藍藻類が大量発生して水面がマット状の層(スカム)で覆われる着色現象はアオコと呼ばれ、景観の悪化、悪臭および生態系への悪影響など引き起こし、1950–1960年代から大きな問題となっている(渡邊, 2007)。アオコは単一の藻類で構成されることもあるが、複数種が混在して形成され発生期間中に優占種が交替することもある。アオコの原因としては *Microcystis aeruginosa* や *Dolichospermum* 属の藍藻類が知られており、*Dolichospermum* 属は複数の細胞が数珠状につながったトリコームと呼ばれる構造を形成する。トリコームを構成する細胞には、通常の栄養細胞に加え、休眠を通じて生育に不適な環境を耐えしのぐためのアキネートと窒素固定を行うヘテロサイトなどがある(新山, 1996; 新山・辻, 2013; 渡邊, 2007)。

ところで、水面が乳白色から緑白色となる着色現象(以下、シロコ。沖野, 1990)も知られており、アオコと同様に景観の悪化や悪臭をもたらすため、対策が必要な問題である。このシロコは英国と米国で確認されており(Canter, 1973; Cook and Ahearn, 1976)、本邦では1982年に長野県木崎湖で発生している(船越ら, 1985)。2017年の夏季には長野県の諏訪湖でも大規模なシロコが起こり、周辺地域では悪臭などの被害が報告されている(長野日報, 2017)。このシロコの原因としては、*Dolichospermum* 属の藍藻類を摂餌する *Asterocaelum* 属という従属栄養性の原生生物が知られているが(Canter, 1973; 猪木, 1981)、本分類群に関する基礎生物学的な情報は乏しく、分類学的な所属も不明である(Adl et al., 2012)。生活史についても未解明な点が多いが、摂餌を行うアメーバ相と休眠状態と思われるシスト相の2つの相がある事が報告されている(船越ら, 1985)。シスト相としては2つのタ

イプが知られており、それぞれシスト(摂餌後、増殖を行う前に現れる浮遊性の形態)と耐久シスト(環境条件の悪い時期を耐えるための形態)と呼ばれる。大量発生した *Dolichospermum* 属を *Asterocaelum* 属が摂餌して大量のシスト(およびその抜け殻)を生み出し、これらが水面に集積することでシロコが発生すると考えられている(船越ら, 1985)。そのため、シロコの発生メカニズムを考察する際には *Dolichospermum* 属の個体数変動に注目する必要がある(Funakoshi et al., 2001)。

本研究の調査対象とした渡島大沼は、北海道渡島半島に位置する大沼と小沼という2つの湖沼から成り(Fig. 1)、当該地域における重要な観光地である(環境省, 2003)。しかし、1980年代から進行している富栄養化(Yoshimura et al., 2000)により *Microcystis* 属や *Dolichospermum* 属などを原因とするアオコがほぼ毎年発生しており、湖面の着色による景観の悪化、悪臭および生態系への影響などの問題が懸念されている(高野ら, 1998; 水原, 2010; 小林, 2014)。2015年、アオコの発生後に湖面が広範囲に渡って乳白色から緑白色となる大規模なシロコ現象が発生した。本研究では、このシロコの原因生物と藍藻類について細胞数の季節的な変化を明らかにし、その発生機構の解明を試みた。

材料と方法

試料の採集

例年アオコが頻繁に出現する Stn. OP (Fig. 1) にて、2014年5月から10月と2015年5月から11月の期間に毎月1回、表層水を採水した。また、2015年5月から11月には湖内の5つの定点(Stns. 1–5, Fig. 1)にて湖水を採取した。さらに Stn. OP では、シロコ発生についての連絡を受けた2015年9月17日にも採水を行った。また、各定点では採水と同時に蛍光式 DO/温度センサー(YSI Nanotech)を用いて水温を測定した。

渡島大沼において発生した溶藻性原生生物 *Asterocaelum* sp. の乳白色ブルーム

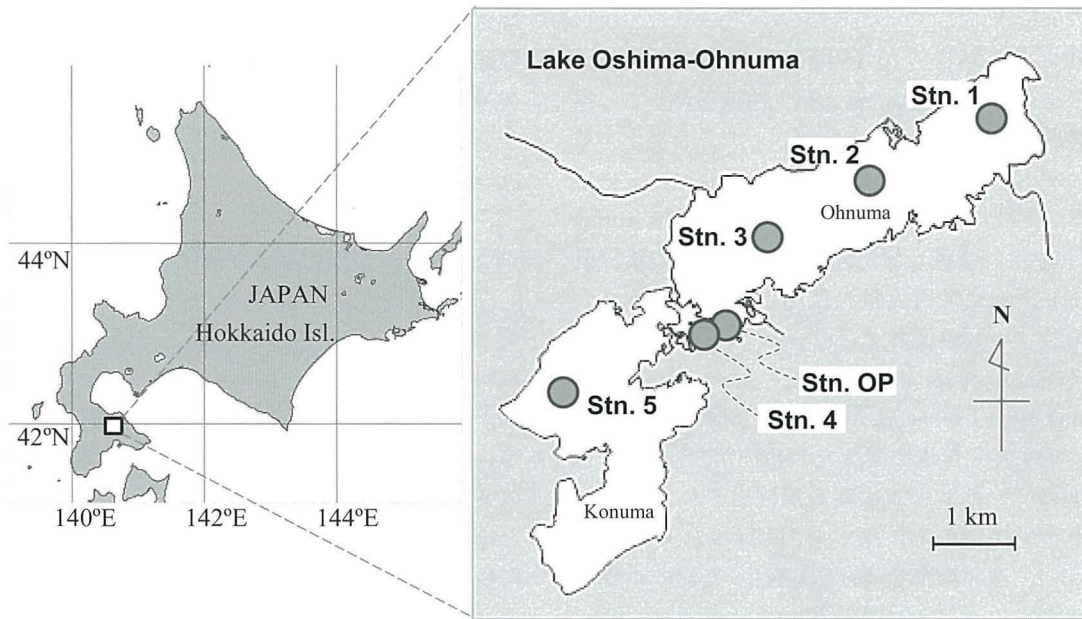


Fig. 1. Sampling stations located in Lake Oshima-Ohnuma, Hokkaido. OP: Ohnuma Port; Stns. 1-5: offshore stations.
 図1. 北海道渡島大沼に設けた7つの調査地点. Stn. OP: 大沼船着き場および沖帯に設けた Stns. 1-5.

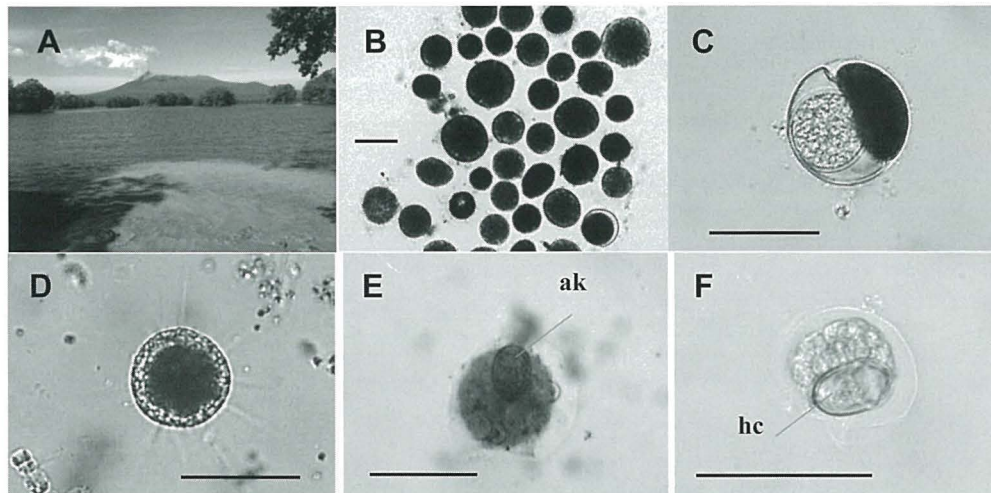


Fig. 2. Milky-white bloom of algae-lysing protist, *Asterocaelum* sp., was observed in Lake Oshima-ohnuma on September 17, 2015. Lake surface during bloom (A). Particles observed in water sample (B). Resting cyst of *Asterocaelum* sp. (C). Cyst of *Asterocaelum* sp. (D). Cysts after acetolysis treatment containing akinate (E) and heterocyte (F) of *Dolichospermum* sp. ak: akinate, hc: heterocyte. All scale bars are 50 μm.

図2. 渡島大沼において2015年9月17日に発生したシロコ（乳白色ブルーム）の様子とその原因である溶藻性原生生物 *Asterocaelum* sp.. シロコ発生時に最も湖面の着色が顕著であった Stn. OP 付近の様子 (A). 乳白色ブルーム中に観察された粒子 (B). *Asterocaelum* sp. の耐久シスト (C) およびシスト (D). アセトリシス処理後の *Dolichospermum* 属のアキネートを含むシスト (E) と同属のヘテロサイトを含むシスト (F). ak: アキネート, hc: ヘテロサイト. スケールバーは全て 50 μm.

水理環境の分析

採取直後に湖水試料の10–150 mLをGF/Fグラスファイバーフィルターで濾過し、遮光して冷凍保存した。実験室にて濾過したフィルターを解凍し、成分を抽出するために90%アセトン中で約1日間暗所に静置した。抽出後のアセトン溶液について蛍光光度計(10AU005, Turner Designs社)を用いて蛍光値(f_0)を測定し、その後少量の塩酸(1N)を加えて再度蛍光値(f_a)を測定することで、クロロフィル a 濃度およびフェオフィチン濃度を算出した(Persons et al., 1984)。また、オートアナライザー(Quatro, Bran Luebbe社)を用いて湖水試料を分析し、以下に示す各栄養塩の濃度を1回ずつ測定した(但し、高濃度のアンモニウム態窒素が検出された2015年9月17日のサンプルのみ、測定を3回行った): 硝酸態窒素($\text{NO}_3\text{-N}$), 亜硝酸態窒素($\text{NO}_2\text{-N}$), アンモニウム

態窒素($\text{NH}_4\text{-N}$), リン酸態リン($\text{PO}_4\text{-P}$)。硝酸態窒素, 亜硝酸態窒素およびアンモニウム態窒素の和を溶存無機窒素(DIN: Dissolved Inorganic Nitrogen)とし、またリン酸態リンを溶存無機リン(DIP: Dissolved Inorganic Phosphorus)として、DIN: DIP比を求めた。

プランクトンの観察および計数

湖水試料の一部を終濃度1%となるようグルタルアルデヒドで固定し、倒立顕微鏡下で藍藻類の細胞数を各試料3回ずつ計数し、平均値を算出した。溶藻性原生生物*Asterocaelum* sp.に関しては、グルタルアルデヒド固定後の試料ではアメーバ相の観察は困難であるため、シスト相(シストおよび耐久シスト)についてのみ細胞数と細胞サイズを計測した。また、シスト相の形態を詳細に観察するために、試料の一部については細胞質を溶解

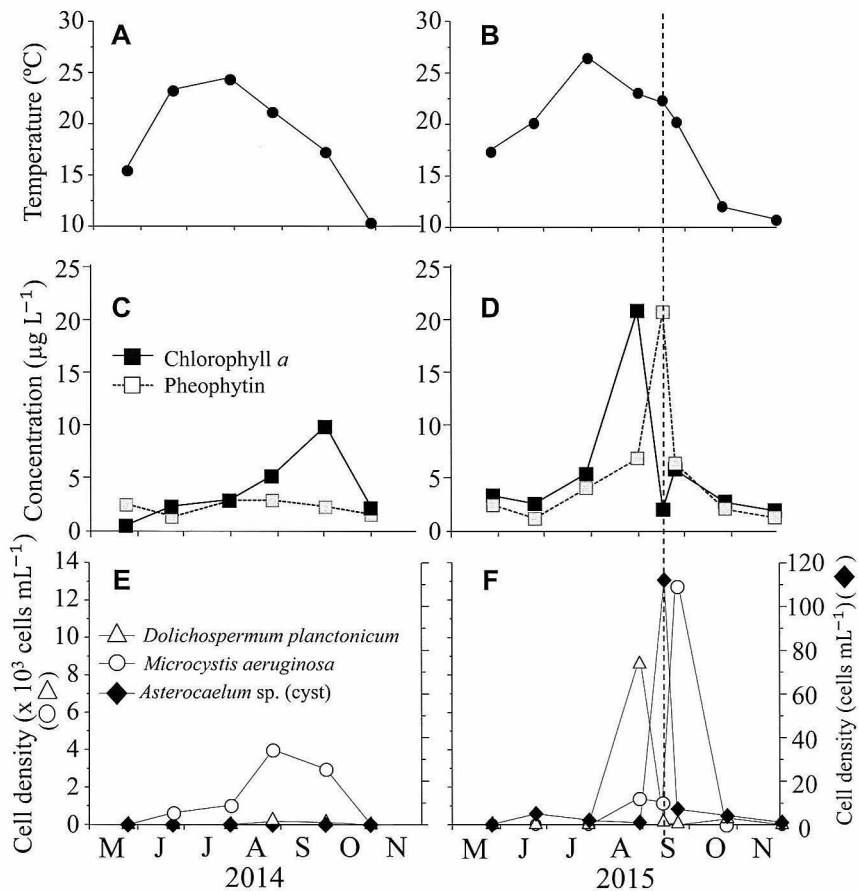


Fig. 3. Water temperature (A, B), concentrations of Chlorophyll a and pheophytin (C, D) and cell densities of plankton in surface water at Stn. OP in 2014 and 2015 (E, F). Note that the dotted line indicates the date of observation of the milky-white bloom (September 17, 2015).

図3. 2014年および2015年のStn. OP表層における水温(A, B), クロロフィル a 濃度とフェオフィチン濃度(C, D)およびプランクトンの細胞密度(E, F)。※グラフ中の破線は、シロコ発生が確認された2015年9月17日を示す。

するアセトリシス処理を施した。さらに、2016年9月17日にはStn. OPにて採集した湖水試料中に *Asterocaelum* sp. の生細胞が認められたため、経時的な形態変化を観察した。

結果

Stn. OP

2014–2015年を通じて水温の季節的な変動パターンに大きな差は見られなかった (Fig. 3A–B)。両年共に7月に最高水温 (24.5°Cおよび26.6°C) となったが、その後10月までに10.5°Cおよび10.9°Cへ低下した。

硝酸態窒素 ($\text{NO}_3\text{-N}$) は、両年共に5月から7–8月にかけて減少し、その後10月にかけて値が上昇した (Fig. 4A–B)。亜硝酸態窒素は、2014年は0.12–0.41 μM 、2015年は0.025–0.33 μM の範囲で変動した (Fig. 4C–D)。2014年のアンモニウム態窒素は6月から9月にかけて、検出

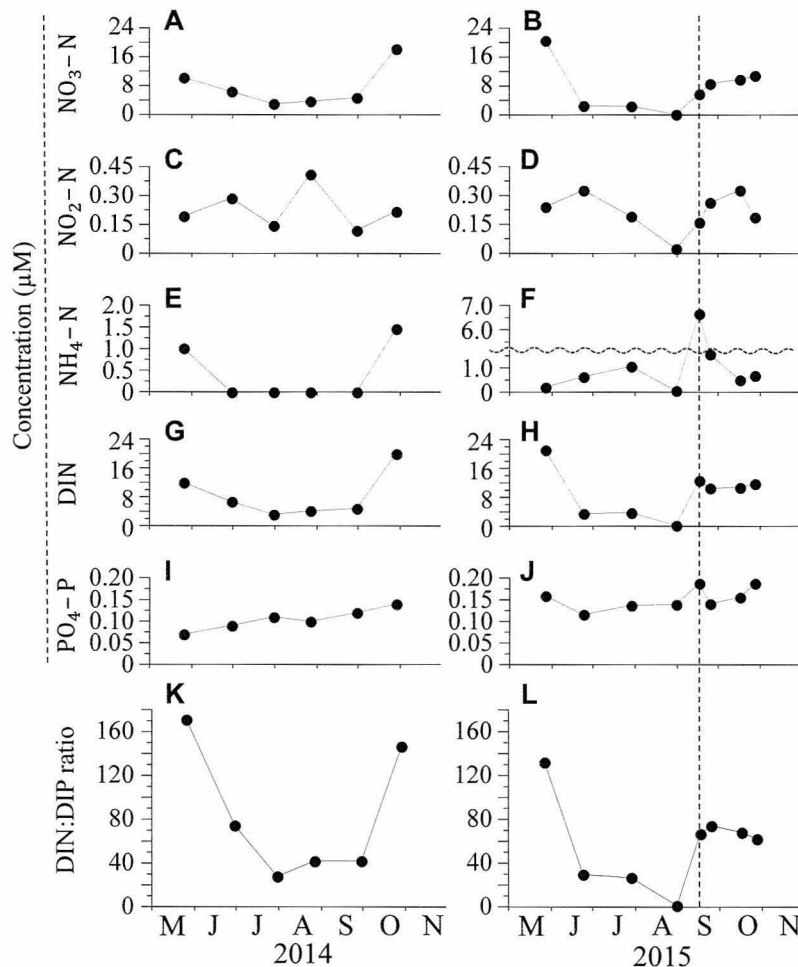


Fig. 4. Inorganic nutrients in surface water at Stn. OP in 2014 and 2015: $\text{NO}_3\text{-N}$ (A, B), $\text{NO}_2\text{-N}$ (C, D), $\text{NH}_4\text{-N}$ (E, F), Dissolved Inorganic Nitrogen (G, H), $\text{PO}_4\text{-P}$ (I, J) and DIN:DIP ratio (K, L). Note that the dotted line indicates the date of observation of the milky-white bloom (September 17, 2015).

図4. 2014年および2015年のStn. OPの表層における無機栄養塩類:硝酸態窒素(A, B), 亜硝酸態窒素(C, D), アンモニウム態窒素(E, F), 溶存無機窒素(G, H), 溶存無機リン(I, J) およびDIN:DIP比(K, L)。※グラフ中の破線は、シロコ発生が確認された2015年9月17日を示す。

限界 (ca. 0.7 μM) 以下の値を示した (Fig. 4E-F)。一方、2015年は8月に最小値の0.064 μM を記録した後、シロコが発生した9月17日に6.67 μM まで上昇したが、シロコが消失した後の同年9月25日には1.57 μM まで減少した。DINは、両年共にその大部分を硝酸態窒素が占めたため、硝酸態窒素と同様の変動を示した (Fig. 4G-H)。リン酸態リンは、2014年は5月の最小値である0.07 μM より緩やかに増加し、10月に最大値の0.14 μM を記録した (Fig. 4I-J)。2015年は期間を通して2014年よりわずかに高い値での推移を示したが、9月17日には0.19 μM と一時的に高い値を記録した。DIN: DIP比の季節変化に関しては、両年の間に顕著な差が認められた (Fig. 4K-L)。2014年は28.0-171.2の範囲で推移しており、7月に最小となった時期もレッドフィールド比の16以上を示したが、2015年には1.4-132.4の範囲で推移しており、最小となった8月にはレッドフィールド比を大きく下回っていた。その後DIN: DIP比は9月17日に67.0にまで上昇し、以後レッドフィールド比を上回る値で推移した。

クロロフィルa濃度は、2014年5月から9月にかけて

増加し、9月に最大の9.9 $\mu\text{g L}^{-1}$ を記録した後に減少した (Fig. 3C)。一方、2015年のクロロフィルaは8月にかけて増加し、最大値 (20.8 $\mu\text{g L}^{-1}$) を記録したが、シロコが発生した9月17日には2.0 $\mu\text{g L}^{-1}$ に減少した (Fig. 3D)。2014年のフェオフィチン濃度は、クロロフィルaと同様の挙動を示し、8月に最大値2.9 $\mu\text{g L}^{-1}$ となった (Fig. 3C)。一方、2015年ではフェオフィチンの値は8月末に最大値の20.7 $\mu\text{g L}^{-1}$ を記録したが、9月17日以降は値が減少した (Fig. 3D)。

調査期間中の渡島大沼では藍藻類2種 (*Microcystis aeruginosa* と *Dolichospermum planctonicum*) と原生生物 *Asterocaelum* sp. が観察された。2014年のStn. OPでは *M. aeruginosa* が期間を通して優占しており、細胞数は8月に最大の $4.1 \times 10^3 \text{ cells mL}^{-1}$ となり (Fig. 3E)、*D. planctonicum* も僅かに出現した (最大密度 $1.8 \times 10^2 \text{ cells mL}^{-1}$)。また、*Asterocaelum* sp. は観察されなかった。一方、2015年の夏季は *D. planctonicum* が優占し、細胞数は8月に最大となった ($8.6 \times 10^3 \text{ cells mL}^{-1}$) (Fig. 3F)。その後シロコが発生した9月17日には *Asterocaelum* sp. のシスト密度が1.1

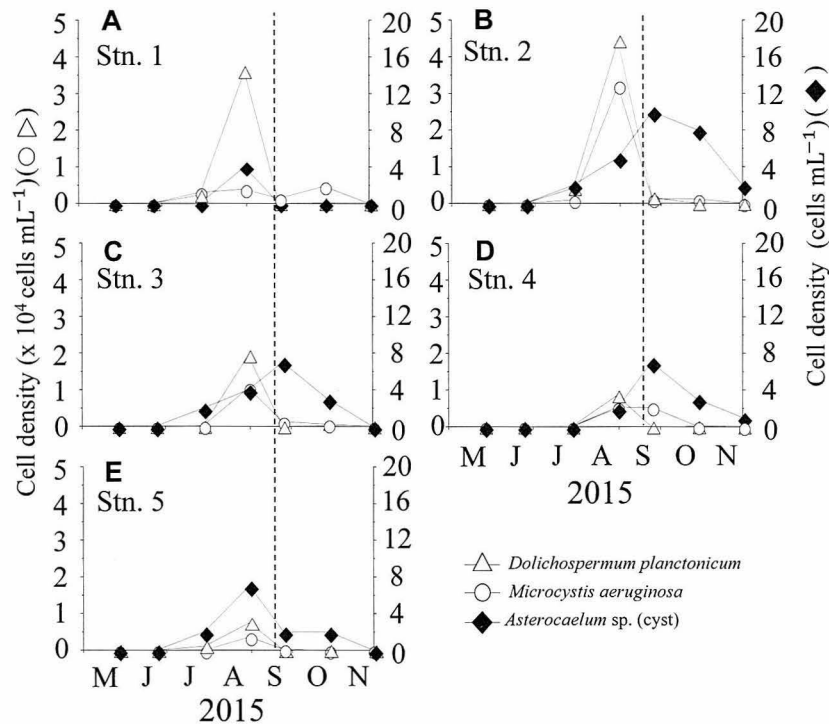


Fig. 5. Cell densities of cyanobacteria (*Microcystis aeruginosa* and *Dolichospermum planctonicum*) and algae-lysing protist, *Asterocaelum* sp. (cyst) in surface water at Stns. 1-5 in 2015. Note that the dotted line indicates the date of observation of the milky-white bloom (September 17, 2015).

図5. 2015年のStns. 1-5表層における藍藻類 (*Dolichospermum planctonicum* および *Microcystis aeruginosa*) と溶藻性原生生物 *Asterocaelum* sp. シストの細胞密度。
※グラフ中の破線は、シロコ発生が確認された2015年9月17日を示す。

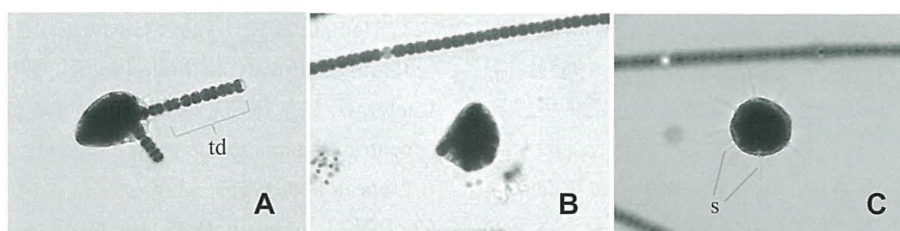


Fig. 6. Algae-lysing protist, *Asterocaelum* sp. feeding on cyanobacterium, *Dolichospermum planctonicum*. A: Amoeba-like phase of *Asterocaelum* sp. engulfing trichome of *D. planctonicum*. B: 10 minutes after phase shown in A. The trichome was completely engulfed. C: 30 minutes after phase shown in A. Spines were formed, and the cell was transformed into a spherical cyst. td: trichome of *D. planctonicum*. s: spine.

図6. 藍藻類 *Dolichospermum planctonicum* を摂餌する溶藻性原生生物 *Asterocaelum* sp.. A: 観察開始時. *D. planctonicum* のトリコームを取り込んでいる *Asterocaelum* sp. のアメーバ相. B: 10分後. トリコームを完全に取り込む. C: 30分後. 周囲に針状構造が形成され, 球状のシストとなる. td: *D. planctonicum* のトリコーム, s: *Asterocaelum* sp. の針状構造.

$\times 10^2$ cells mL^{-1} まで上昇し, 同時に *D. planctonicum* の細胞数は低下した. また, シロコの発生以降 *M. aeruginosa* の増加が見られた (1.2×10^4 cells mL^{-1}).

Stns. 1–5

2015年のStns. 1–5では8月に *D. planctonicum* の優占が見られたが(最大密度はStn. 2の 4.4×10^4 cells mL^{-1}), この藍藻の細胞数は9月末には減少した (Fig. 5). *Asterocaelum* sp. のシスト密度は, Stn. OPの値と比較すると低密度であったものの, 7月以降全定点において出現が確認され, 最大密度はStn. 2の 10 cells mL^{-1} であった. 本種は全定点において8–9月に細胞数が最大となったが, 11月にはほとんど観察されなくなった.

Asterocaelum sp. の顕微鏡観察

シロコ発生時の湖水中には植物プランクトンがほとんど観察されず, 大部分が *Asterocaelum* sp. のシスト相であり, これらにはシスト (Fig. 2D) と耐久シスト (Fig. 2C) の2タイプが認められた. シストの直径は最小 $35.9 \mu\text{m}$, 最大 $125.6 \mu\text{m}$, 平均 53.8 ± 14.5 (S.D.) μm , 耐久シストでは最小 $56.1 \mu\text{m}$, 最大 $93.4 \mu\text{m}$, 平均 66.9 ± 8.8 (S.D.) μm であり, 耐久シストはシストと比較して大型であった. アセトリシス処理を施した試料では, 一部のシストの内部に *D. planctonicum* に特徴的なアキネートやヘテロサイトが見られた (Fig. 2E–F).

Asterocaelum sp. の生細胞を対象とした顕微鏡観察により, *Asterocaelum* sp. が *D. planctonicum* を摂餌する様子が捉えられた (Fig. 6). 観察開始時の *Asterocaelum* sp. はアメーバ状であり (Fig. 6A), *D. planctonicum* のトリコー

ムを順次体内に取り込んでいった (Fig. 6A–B). 取り込みが終了して30分程度経過すると, 細胞全体が球形となり周囲に針状構造が形成された (Fig. 6C). この針状構造を持つ球形細胞は, シロコの大部分を占めていたシスト (Fig. 2D) と同じ形態であった.

考 察

渡島大沼では, 1990年7月と9月, および1992年8月にシロコの発生が記録されており, 1990年のシロコは *Dolichospermum* 属が消滅した時期にStn. OP付近で約3日間発生していた (日野修次, 私信). この情報と本研究の結果から, 2015年9月のシロコは, 夏季に大量発生してアオコを形成した *D. planctonicum* を, *Asterocaelum* sp. のアメーバ相が摂餌して増殖し, 摂餌後のアメーバ相が変態したシスト (およびその抜け殻) が湖面を被覆することにより形成されたと想定される. アオコを生み出す藍藻類とシロコの原因となる *Asterocaelum* 属の定量的な関係については知見が乏しく, 過去に報告されているのは1982年の長野県木崎湖におけるデータのみである (清沢・林, 1985). 一方, 本研究ではシロコ未発生年 (2014年) と発生年 (2015年) それぞれにおける藍藻類と *Asterocaelum* 属の細胞数の季節変動を明らかにした. これにより, シロコ発生時における *D. planctonicum* 細胞密度の低下を定量化でき, 本種の増殖後に *Asterocaelum* 属が *D. planctonicum* を捕食してシロコを形成するという従来の知見が裏付けられた.

アメーバ様原生生物 *Nuclearia simplex* による *Dolichospermum* sp. の摂餌実験の結果, *Dolichospermum* sp. が摂餌・分解

される事により培養液中へ大量のアンモニウム態窒素が溶出する事が報告されている(山本・林, 1985)。本研究でも, *D. planctonicum* の細胞数が減少した9月17日(シロコが発生した直後)のStn. OPでは通常と比較して非常に高濃度のアンモニウム態窒素が検出されており, シロコ発生前には非常に低かったDIN:DIP比もシロコの発生後は16以上の高い値となっていた(Fig. 4F, L)。本研究で扱った*Asterocaelum*属による*Dolichospermum*属のブルーム崩壊は, 発生後のアオコを速やかに抑制する点に注目すれば, 一見有益な現象のように見える。しかしながら, 前述のようにシロコ発生は同時に景観の悪化と悪臭を伴う。また, シロコ発生時に急増したアンモニウム態窒素により, 水生生物への毒性がある非イオン化アンモニア(NH₃)が急激に増加することが報告されている(山本・林, 1985)。さらに, シロコの原因となる*Asterocaelum*属自体に関しても, 生産された遊離脂肪酸を介しての魚毒性の報告があり(山本・林, 1985), 水産業や湖沼生態系への被害が懸念される。このように, シロコは有害藻類ブルームと同様に社会的・生態学的悪影響もたらす可能性があるため, 泥中に存在する*Asterocaelum*属の耐久シスト数をモニタリングするなど, 基礎知見を充実させる必要があると考えられる。

謝 辞

三浦直之様と吉田浩平様をはじめとする北海道七飯町職員の皆様, そして大沼合同遊船(株)の小泉真様と同社の皆様には, 現場調査と情報提供に御協力頂きました。ここに厚く御礼申し上げます。また, 貴重なデータの提供と御助言を賜りました北海道教育大学教育学部の田中邦明教授, 山形大学理学部の日野修次教授および国立科学博物館植物研究部の新山優子博士ならびに辻彰洋博士に, 心より感謝申し上げます。栄養塩分析の際は, 北海道大学水産学部の大木淳之准教授に大変お世話になりました。同大学院農学研究院の高牟禮逸朗先生, 同大学国際連携機構の帰山雅秀先生および生物生産研究農場の皆様には, 参考試料をご提供頂きました。皆様に謹んで感謝いたします。本研究はJSPS科研費(JP 17J03204)の助成を受けたものです。

文 献

Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Lane, C. E., Lukes, J., Bass, D., Bowser, S. S., Brown, M. W., Burki, F., Dunthorn, M. and

- V. Hampl (2012): The revised classification of eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59: 429–493.
- Canter, H. M. (1973): A new primitive protozoan devouring centric diatoms in the plankton. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 52: 63–83.
- Cook, W. L., Ahearn, D. G., Reinhardt, A. D. and R. J. Reiber (1974): Blooms of an algophorous amoeba associated with *Anabaena* in fresh water lake. *Water, Air, & Soil Pollution*, 3: 71–80.
- Cook, W. L. and Ahearn, D. G. (1976) Natural control of *Anabaena* bloom by the amoeba *Asterocaelum anabaenophilum* sp. nov. In: *The distributional history of the biota of the southern Appalachians. Part IV. Algae and Fungi. Biogeography, systematics, and ecology*, B. C. Parker and M. K. Roane (eds.): 71–80. University Press of Virginia, Charlottesville.
- 船越真樹・清沢弘志・林 秀剛 (1985): 木崎湖における浮遊性アメーバの爆発的増殖. 環境科学研究報告書, B258-R12-7: 29–43.
- Funakoshi, M., Kiyosama, H. and Hayashi, H. (2001) *Anabaena* and algophorous amoebae. In: *Lake Kizaki -limnology and ecology of a Japanese Lake-*, Y. Saijo and H. Hayashi (eds.): 259–274. Backhuys Publishers, Leiden.
- 猪木正三 (1981): 原生動物図鑑. 講談社サイエンティフィック, 東京.
- 環境省 (2013): 日本のラムサール条約湿地—豊かな自然・多様な湿地の保全と賢明な利用. 環境省, 東京.
- 清沢弘志・林 秀剛 (1985): 諏訪湖, 木崎湖における藍藻類アナベナ (*Anabaena macrospora*) による”水の華”形成と湖内窒素収支. 昭和60年度環境科学研究報告, B258-R12-7: 11–28
- 小林淳希 (2014): 湖沼における水生植物由来の細菌によるアオコの発生防除に関する研究. 海洋生物科学科卒業論文, 北海道大学水産学部.
- 水原祥雄 (2010): 大沼公園域の湖沼及び五稜郭公園外堀における植物プランクトン群集の季節変化に関する比較研究. 海洋生物科学科卒業論文, 北海道大学水産学部.
- 長野日報 (2017): 白いドロドロを強力吸引 諏訪湖で異臭除去対応. 7月20日.
- 新山優子 (1996): 科学博物館に培養・保存されている浮遊性アナベナ培養株の形態と分類. *藻類*, 44: 1–8.
- 新山優子・辻彰洋 (2013): 藍藻ネンジュモ目の浮遊性種の分類学的変更と類似種の比較. *陸水学雑誌*, 74: 153–164.

渡島大沼において発生した溶藻性原生生物 *Asterocaelum* sp. の乳白色ブルーム

沖野外輝夫 (1990) : 自然史双書2, 諏訪湖マイクロコスモスの生物. 八坂書房, 東京.

Parsons, T. R., Maita, Y. and Lalli, C. M. (1984)
Determination of chlorophylls and total carotenoids: spectrophotometric Method. In: A manual of chemical and biological methods for seawater analysis, Parsons, T. R., Maita, Y. and Lalli, C. M. (eds.): 101-104. Pergamon Press, New York.

高野敬志・石川靖・三上英敏・伴修平・今田和史・安富亮平・竹内勝巳 (1998) : 渡島大沼, 小沼, 葦菜沼の底泥表面から抽出されたリン濃度と植物プランクトン現存量. 北海道衛生研究所所報, 48: 55-60.

渡邊眞之 (2007) : 日本アオコ大図鑑. 誠文堂新光社, 東京.

山本鎔子・林 秀剛 (1985) : 諏訪湖, 木崎湖における微細藻類溶解微生物因子の季節変動. 昭和60年度環境科学研究報告, B258-R12-7: 44-57.

Yoshimura, T., Kudo, I., Yanada, M. and K. Matsunaga (2000):
Change in the water quality in Lake Ohnuma, Hokkaido, Japan: a comparison of 1977 and 1996. *Limnology*, 1: 63-68.