# 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

誌名	陸水学雑誌
ISSN	00215104
著者名	小林,淳希
	仲村,康秀
	宮下,洋平
	大洞,裕貴
	今井,一郎
発行元	日本陸水學會
巻/号	79巻2号
掲載ページ	р. 109-117
発行年月	2018年5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



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<sup>1)</sup>·仲村康秀<sup>2,\*)</sup>·宮下洋平<sup>1)</sup>·大洞裕貴<sup>1)</sup>·今井一郎<sup>1)</sup>

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

Junki KOBAYASHI<sup>1)</sup>, Yasuhide NAKAMURA<sup>2,\*)</sup>, Yohei MIYASHITA<sup>1)</sup>, Hiroki DAIDO<sup>1)</sup> and Ichiro IMAI<sup>1)</sup>

#### Abstract

Harmful algal blooms of certain nuisance cyanobacteria are observed almost every year in Lake Oshimaohnuma, 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 ( $8.6 \times 10^3$  cells mL<sup>-1</sup>) before the milky-white bloom and the number of *Microcystis aeruginosa*, a cyanobacterium, increased ( $1.2 \times 10^4$  cells mL<sup>-1</sup>) 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* 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 を摂餌した溶薬性原生生物 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<sup>3</sup> cells mL<sup>-1</sup>)、シロコの発生後は藍藻 Microcystis

<sup>&</sup>lt;sup>1)</sup> 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

<sup>&</sup>lt;sup>2)</sup> 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

<sup>\*)</sup>連絡先:仲村康秀 Corresponding author: Yasuhide NAKAMURA E-mail: jasnakamura@gmail.com

#### 小林淳希ほか

aeruginosa の細胞密度が増加した ( $1.2 \times 10^4$  cells mL<sup>-1</sup>)。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<sub>0</sub>)を測定し,その後少量 の塩酸(1N)を加えて再度蛍光値(f<sub>a</sub>)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(NO<sub>3</sub>-N), 亜硝酸態窒素(NO<sub>2</sub>-N),アンモニウム 態窒素 (NH<sub>4</sub>-N), リン酸態リン (PO<sub>4</sub>-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℃および26.6℃)となったが,その後 10月までに10.5℃および10.9℃へ低下した。

硝酸態窒素 (NO<sub>3</sub>-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: NO<sub>3</sub>-N (A, B), NO<sub>2</sub>-N (C, D), NH<sub>4</sub>-N (E, F), Dissolved Inorganic Nitrogen (G, H), PO<sub>4</sub>-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 μg L<sup>-1</sup>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 μg L<sup>-1</sup>)を記録したが、シロコが 発生した9月17日には2.0 μg L<sup>-1</sup>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 μg L<sup>-1</sup>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 μg L<sup>-1</sup>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  $4.1 \times 10^3$  cells mL<sup>-1</sup>となり (Fig. 3E), *D. planctonicum* も 僅かに出現した (最大密度1.8 × 10<sup>2</sup> cells mL<sup>-1</sup>)。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 × 10<sup>3</sup> cells mL<sup>-1</sup>) (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.

×  $10^2$  cells mL<sup>-1</sup>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<sup>-1</sup>)。

#### 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<sup>4</sup> cells mL<sup>-1</sup>), 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<sup>-1</sup>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  $\mu$ m,最大125.6  $\mu$ m,平均53.8 ± 14.5 (S.D.) $\mu$ m,耐久シストでは最小56.1  $\mu$ m,最大93.4  $\mu$ m,平均66.9 ± 8.8 (S.D.) $\mu$ m 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 出す藍藻類とショコの原因となる 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(NH<sub>3</sub>)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。皆様に謹んで深 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 Puublishers, Leiden.
- 猪木正三(1981):原生動物図鑑.講談社サイエンティ フィク,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.

沖野外輝夫(1990):自然史双書2, 諏訪湖ミ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,蓴菜沼の 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.