

橈脚類による *Chattonella marina* (Raphidophyceae)

の摂食とふん粒の排泄

伊藤克彦・今井一郎

Grazing on *Chattonella marina* and Production of Fecal Pellets by Copepods

Katsuhiko ITOH and Ichiro IMAI

Grazing of copepods on *Chattonella marina*, a Raphidophycean red-tide organism, and production of fecal pellets were measured experimentally at different cell concentrations.

Calanus sinicus, *Centropages yamadai*, *Paracalanus parvus* and *Acartia erythrea* produced fecal pellets, when they fed on *Chattonella*. The grazing rates of *Calanus* increased with the increase of cell concentrations up to an average maximal rate of 380 cells·animal⁻¹·h⁻¹. However, they remained unchanged at higher concentrations above this. The cell concentration when the maximal rate was first achieved, was found at about 200 cells·ml⁻¹.

Filtration rate increased curvilinearly to an average maximal rate of 2 ml·animal⁻¹·h⁻¹ in company with the diminution of cell concentrations. The rate fluctuated considerably then. The maximal filtration rate was first obtained at the cell concentration of 200 cells·ml⁻¹, which corresponded well to the density when the maximal grazing rate was noticed.

The production rate of fecal pellets indicated nearly the same pattern as the relation between the grazing rate and cell concentration, except that there was difference at the concentration when an average maximal production was first achieved.

The results of this study suggested that the feeding activities of these copepods on *Chattonella* presumably influence the initiation or termination of *Chattonella* red-tide.

わが国の沿岸や内湾水域における赤潮の発生機構については、諸海域でさまざまな分野から研究が行われ、論議が重ねられてきた(飯塚1972, '80, 花岡他1972, 岩崎1973, '84, 遠藤1984, 川合・中原1984, 岡市・門谷1984, 辻田1984)。最近になって、赤潮の発生と消滅に動物プランクトン群による摂食が関与している可能性が指摘されるようになった(根本他1984, 田端・本城1984, 高山他1984, TSUDA and NEMOTO 1984)。

一方、動物プランクトンとくに橈脚類の摂食に関する研究は、おもに海洋の基礎生産機構の解明を目的に、食性や摂食生態について植物プランクトンの量および質と関連づけて古くから行われてきている(MARSHALL and ORR 1962, 安楽1963, McALLISTER 1970, FROST 1977, SPRINGER and ROSENEAU 1985)。しかし、橈脚類の摂食生態を鞭毛藻赤潮の発生と関連づけた研究は少ない(FIEDLER 1982, HUNTLEY 1982)。

そこで、本研究では、瀬戸内海をはじめわが国の南西部沿岸や内湾域で赤潮を形成し、魚類養殖に重大な被害を与えるラフィド藻の一種 *Chattonella marina* (SUBRAHMANYAN) HARA et CHIHARA (原・千原1982) の橈脚類による摂食量とふん粒排泄量を *Chattonella* の細胞濃度を変えて室内実験で調べ、*Chattonella* 赤潮の発生と消滅に対する橈脚類の摂食作用の大きさを検討した。

本稿について懇篤なご指導とご助言を賜った南海海区水産研究所赤潮部長安楽正照博士に深謝の意を表す。また、標本の採集にご協力いただいた後藤幹夫技官に厚くお礼申し上げる。

方 法

試験に供した橈脚類は1982年と'83年の9—12月に広島湾西部水域において動物プランクトン用ネット(網目GG54)を鉛直びきして採取した。橈脚類は採取後、実験室で種類毎に選別し、汙過海水(GF/C ガラス繊維汙紙による)中に18時間以上保持し、空腹状態にした。橈脚類を保持した水温は18℃であり、採取時の現場水温は22—15℃であった。餌料に使用した *Chattonella marina* は1980年8月に広島湾より分離したもので、SWM-3 培地(CHEN *et al.* 1969) から liver extract と soil extract を除いた培地(今井1981)を用いて温度18℃、14L-10Dの明暗周期下で培養した。摂食試験には、*Chattonella* の成長が定常状態に達したものを使用した。

1. *Chattonella marina* を摂食する橈脚類の抽出

組織培養用マルチディッシュ(直径14%、深さ16mm)に *Chattonella* を適量入れ、水量を1.5 mlにした。そこに選別した *Calanus sinicus*, *Centropages yamadai*, *Paracalanus parvus*, *Acartia erythrea*, *Corycaeus sp.*, *Oithona sp.* および *Oncaea sp.* を1尾ずつ入れた。約2時間後にそれらの橈脚類が排泄したふん粒の確認と計数を行い、ふん粒の有無から *Chattonella* を摂食する橈脚類を抽出した。

2. *Calanus sinicus* の汙水量、摂食量およびふん粒排泄量の測定

橈脚類の汙水量と摂食量は測定に使う容器の大きさによって左右されるという(MARSHALL and ORR 1962, ANRAKU 1964)。そこで、まず摂食試験に使う容器の容量と収容する橈脚類の数を選定した。トールピーカーに入れた *Chattonella* 懸濁液(300 ml)に *Calanus* を4—20尾の範囲で数を変えて収容し、それらの容器を明および暗または薄明下に20—24時間静置した。*Calanus* の摂食量と1尾あたりの水量との関係から(Fig.1), *Calanus* は暗または薄明下で20 ml以上、明条件下で37 ml以上の水量があるとほぼ一定した摂食量を維持した。このことから、摂食試験は暗または薄明条件下で水量300 mlに *Calanus* を10尾(30 ml・animal⁻¹)使用して行うことにした。

摂食試験には、種の選別後に18時間以上汙過海水中に保持した個体の中から、遊泳状態の活発な *Calanus* の雌成体を選んで使用した。また、餌料としての *Chattonella* 懸濁液は、培養原液

を汙過海水で順次希釈して調製した。*Calanus* の摂食時間は20—24時間である。

Calanus の汙水量と摂食量は試験開始時の *Chattonella* 細胞濃度 (C_0) と t 時間後の細胞濃度 (C_{t_f} , C_t) から、次式に従って求めた (大森・池田1976)。

汙水量 (F : ml·animal⁻¹·h⁻¹)

$$F = \frac{V}{N} \left(\frac{\ln C_0 - \ln C_{t_f} + k}{t} \right)$$

平均細胞濃度 (C : cells·ml⁻¹)

$$\bar{C} = \frac{C_{t_f} - C_0}{(k-f)t}$$

摂食量 (G : cells·animal⁻¹·h⁻¹)

$$G = \frac{V \cdot f}{N} \cdot \frac{(C_{t_f} - C_0)}{(k-f)t}$$

ただし、 k は対照区における *Chattonella* の増殖係数で

$$k = \frac{\ln C_t - \ln C_0}{t}$$

f は *Calanus* の摂食係数で

$$f = \frac{\ln C_{t_f} - \ln C_0}{t}$$

と表わされる。また、 C_0 , C_t , C_{t_f} はそれぞれ試験開始時と対照区および摂食区の t 時間後の細胞濃度 (cells·ml⁻¹)、 V は試験に使用した水量 (ml)、 N は収容した *Calanus* の個体数を示す。

Chattonella 細胞数の計数には、光学顕微鏡による直接計数法とコールターカウンター TA-II 型による粒子計数法を併用した。

排泄したふん粒は、試験終了後に *Calanus* を取り除き、58 μ m ブランクトンネット上に集めて汙過海水で洗浄してから、ガラス繊維汙紙またはメンブランフィルター上に捕集した。計数は顕微鏡下で行い、粒子の大きさに関係なく完全な形を保っていたものを1個とし、形の崩れたものやちぎれたものは1/2個とみなして行った。

結 果

1. *Chattonella marina* を摂食する橈脚類の抽出

Calanus, *Centropages* および *Acartia* が *Chattonella* を摂食して排泄したふん粒を Fig. 2 に示した。*Calanus sinicus* のふん粒は長さ380—800 μ m、幅50 μ m で緑褐色、*Centropages yamadai* のものは220—250 \times 60 μ m で褐色、*Acartia erythrea* のものは90—120 \times 50 μ m で緑褐色を呈した。この他、*Paracalanus parvus* のものは150 \times 35 μ m の淡い褐色であった。*Corycaeus* sp.

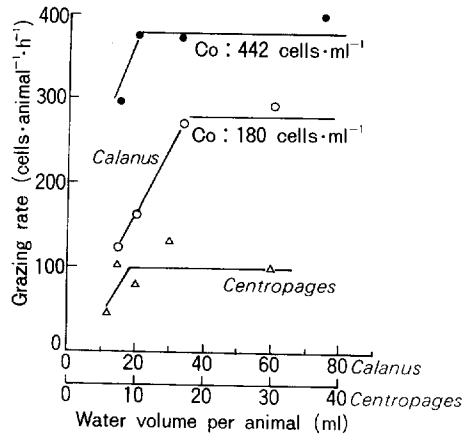


Fig. 1. Effects of water volume per animal on the grazing rate of adult female *Calanus sinicus* and *Centropages yamadai*. Open and closed circles indicate the results on *Calanus* under light and dark conditions, respectively. Triangles show the grazing rates of *Centropages* under dark condition.

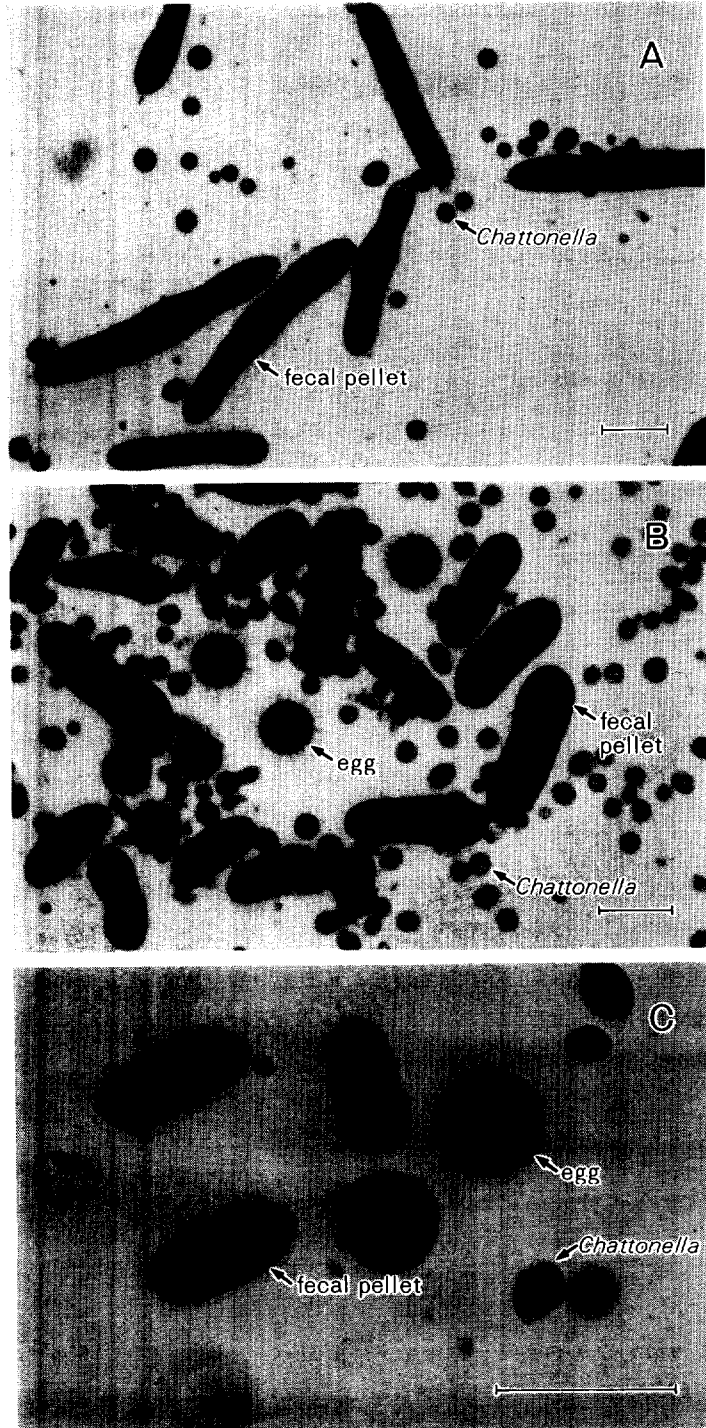


Fig. 2. Fecal pellets produced by adult copepods after feeding on *Chattonella* cells. Each bar reveal 0.1 millimeter in length.
A: *Calanus sinicus*, B: *Centropages yamadai*, C: *Acartia erythrea*

は形のはっきりしないふん粒を僅かに排泄した。*Oithona* と *Oncaea* はふん粒を排泄しなかった。

なお、マルチディッシュ内での橈脚類のふん粒排泄量を測定したところ、*Calanus sinicus* で 2.4—2.8, *Centropages yamadai* で 2.3—2.6, *Paracalanus parvus* で 2.4—2.7, *Acartia erythraea* で 1.6—1.8個・animal⁻¹・h⁻¹ であった。

2. *Calanus sinicus* による *Chattonella marina* の摂食量と洩水量

前述したように、橈脚類のうちの数種類は *Chattonella* をよく摂食することから、とくにふん粒が大きく、その排泄量も多い *Calanus sinicus* について、*Chattonella* に対する摂食量および洩水量と *Chattonella* の細胞濃度との関係を調べた。

Calanus による摂食の前後における *Chattonella* 懸濁液の粒子径組成の変化を Fig. 3 に示し

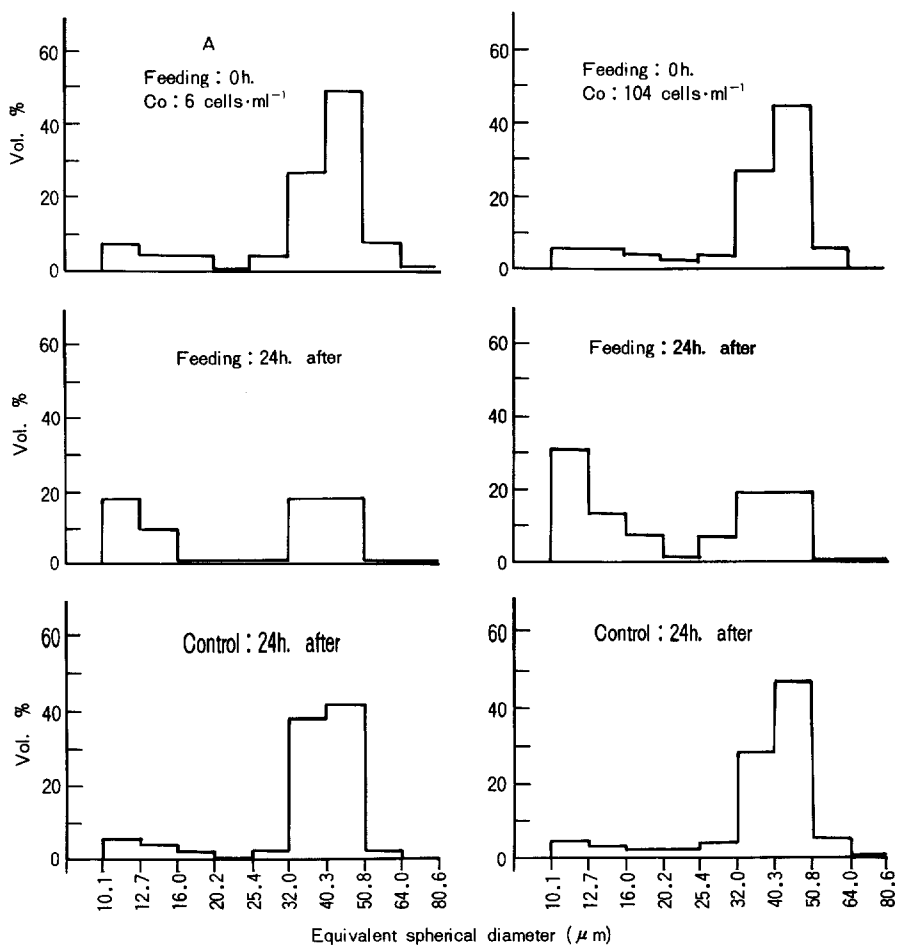


Fig. 3. Feeding of *Calanus* on the different size-classes of *Chattonella*. Co indicates the initial cell concentration (cells·ml⁻¹) at the beginning of experiment.

た。摂食前の細胞の粒子径は球形換算値で 25—64 μm の範囲にあり、とくに 32—50 μm におもな分布をもっていた。*Calanus* による24時間の摂食後には、32—50 μm の粒子径画分の容積比率が著しく減少し、*Calanus* はこの画分の粒子を活発に摂食したことを示した。それに対し、摂食後に 20.2 μm 以下の粒子径画分のしめる容積パーセントが増加する傾向が認められた。この現象は *Chattonella* 細胞が減少したことによって、残された他の粒子画分の容積が相対的に大きく表わされたものか、あるいは *Calanus* が *Chattonella* を摂食する時に、細胞を破壊したことによって起ったものか明らかでない。この問題についてはさらに詳しい検討が必要であろう。

Calanus の摂食量と濾水量は実験のたびに変動したけれども、それらの結果をとりまとめたものが Fig. 4 である。摂食量 (G) は *Chattonella* の平均細胞濃度 (\bar{C}) の増加ともなって高くなり、 \bar{C} が約 200 cells $\cdot\text{ml}^{-1}$ 近くで飽和に達し、それ以上の細胞濃度ではほぼ一定の値を維持した。飽和摂食量は平均で 380 cells $\cdot\text{animal}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ で、これは 1 日に約 9×10^3 細胞に相当した。ただ、細胞濃度が異常に高くなると (14×10^3 cells $\cdot\text{ml}^{-1}$)、*Calanus* に死亡するものが現われ、生存しているものも活動が不活発になった。死亡したものは口部附属肢に多量の粘液様の物質が絡みついていた。濾水量 (F) は平均細胞濃度が約 200 cells $\cdot\text{ml}^{-1}$ より濃くなると急激に減少した。 \bar{C} が 200 cells $\cdot\text{ml}^{-1}$ 以下における摂食量および濾水量と *Chattonella* 細胞濃度との関係を

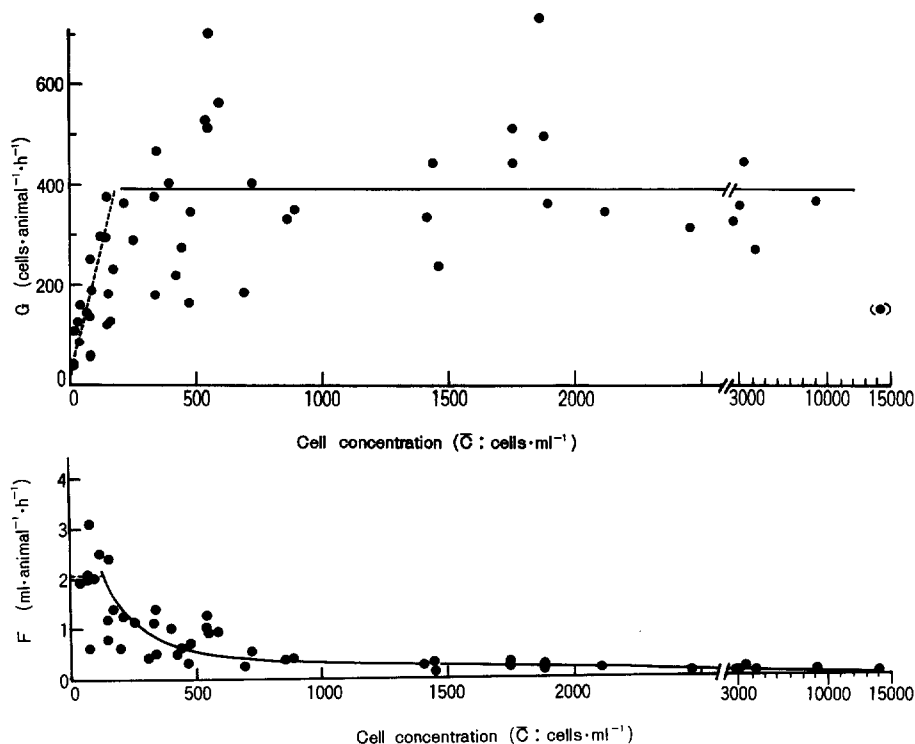


Fig. 4. Effects of cell concentration on the grazing rate (G , top) and filtration rate (F , bottom) of adult female *Calanus* feeding on *Chattonella*.

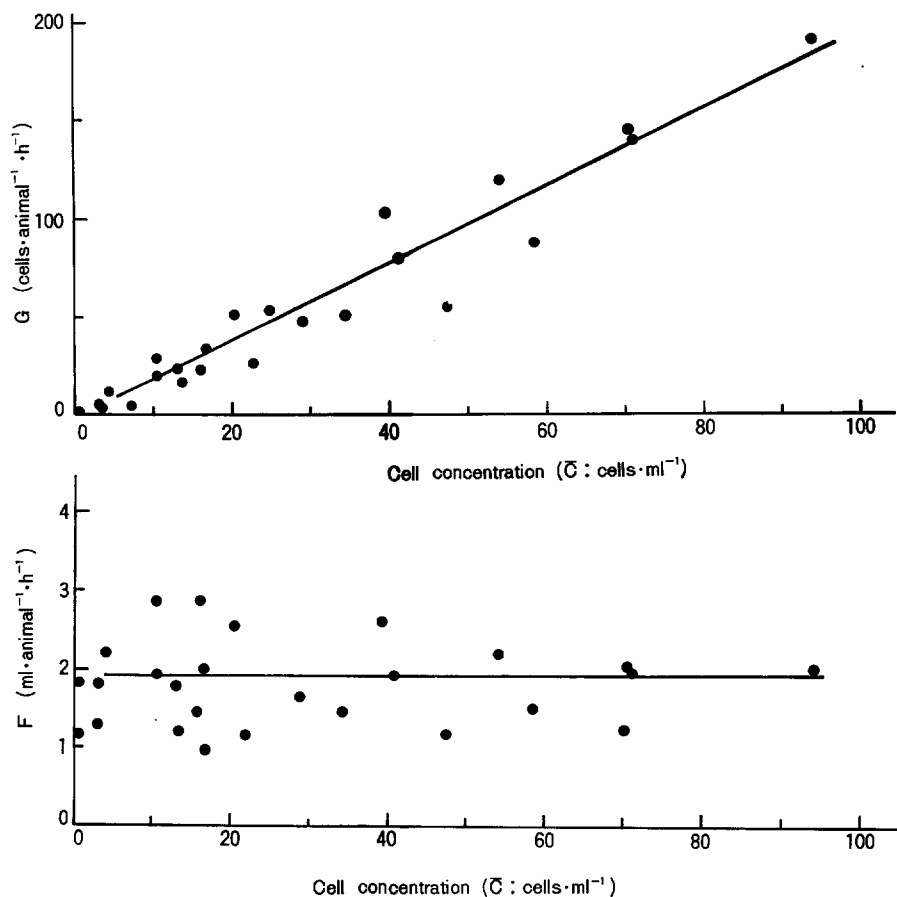


Fig. 5. Effects of cell concentration on the grazing rate (top) and filtration rate (bottom) of adult female *Calanus* at cell concentrations below $100 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ of *Chattonella*.

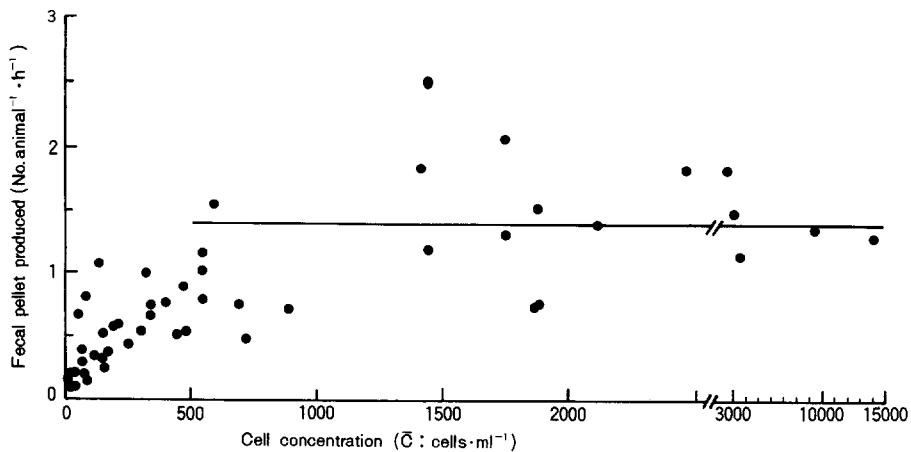


Fig. 6. Effects of cell concentration on the number of fecal pellets produced by adult female *Calanus*.

Fig. 5 に示した。G は \bar{C} に比例してほぼ直線的に増加し、F は \bar{C} の増加にかかわらずほぼ一定で約 $2 \text{ ml} \cdot \text{animal}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ の値を示した。

3. ふん粒排泄量と細胞濃度

Calanus のふん粒排泄量は摂食量と同じように低い細胞濃度では濃度に比例して増加する傾向があった (Fig. 6)。 \bar{C} が $500 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ を越えるとふん粒排泄量は $0.7\text{--}2.5 \text{ 個} \cdot \text{animal}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (平均で約1.5個) でほぼ一定になった。

考 察

典型的な植食性橈脚類といわれる *Calanus* をはじめ数種の橈脚類 (ANRAKU 1964, MARSHALL and ORR 1966, 伊藤 1970) の摂食量および濾水量と環境中の植物プランクトン濃度との関係については多くの研究がなされてきている (GAULD 1951, MULLIN 1963, CORNER *et al.* 1978, FROST 1972, '75, '77, GAUDY 1974, POULET 1978)。それらの研究結果の中で、餌料濃度に対する植食性種の摂食量と濾水量の関係は大きく分けて3つの形に代表されるという (大森・池田 1976)。それらのうちの1つは、餌料濃度が高まるにつれて濾水量は直線的に減少するが、摂食量は山型に変化するもの (MULLIN 1963)。もう1つは FROST (1972) で代表され、濾水量はある餌料濃度までは濃度変化にかかわらず一定で、その濃度を越えると徐々に減少するが、摂食量は飽和になるまで餌料濃度に比例して増加するもの、他の1つは、濾水量は極く低い餌料濃度下で高くなったのち急激に減少するが、摂食量は IVLEV の式に似た形で変化し飽和に近づくもの (CORNER *et al.* 1972) である。

本研究で得た *Calanus* による *Chattonella* の摂食量および濾水量と細胞濃度との関係は、*Calanus pacificus* と大形珪藻を用いて求めた FROST (1972) の結果に似たものであった。しかし、僅かな事例であったが、低濃度の餌料条件下ではこの関係と違い CORNER *et al.* (1972) が *Calanus helgolandicus* で得た形に近いものも認められている (Fig. 7)。

餌料濃度の変化に伴う摂食量および濾水量関係の特徴の違いや、個々の測定値のばらつき要因には、実験に使用した橈脚類の均質性と餌料の種類および密度、摂食時間、容器の大きさなど (PETERS and DOWNING 1984) や餌料生物の測定法 (HARBISON and McALISTER 1980) をはじめとして試験を行う上での技術的側面 (GLASSER

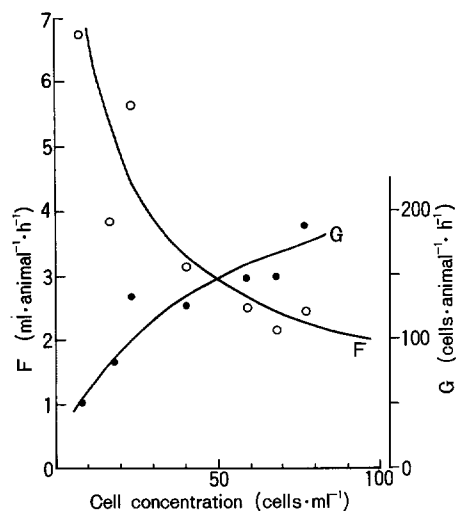


Fig. 7. Different type of relation between the grazing, filtration rate and cell concentration at lower cell conditions.

1984) の他に、摂食活動に関与すると思われる橈脚類の chemoreceptor の反応と餌料生物の質および摂食の選択性 (FRIEDMAN and STRICKLER 1975, POULET 1976, POULET and MARSOT 1978), 複雑な粒子径組成をもつ餌料に対するサイズ選択と摂食順序などの摂食反応 (POULET 1978, PAFFENHÖFER 1984), 摂食の履歴が大きさや質を異にした新しい餌料生物の摂食に及ぼす影響 (DONAGHAY and SMALL 1979), さらには、測定時の前提条件としての飢餓と飽食が摂食量と洩水量に及ぼす効果 (FROST 1972, RUNGE 1980) などのような生物学的側面も関係していると考えられる。

本来、摂食量とふん粒量は密接に関連しているはずである (GAUDY 1974) が、*Calanus* のふん粒排泄量と摂食量を比較すると、摂食量が飽和に達する *Chattonella* 細胞濃度 $200 \text{ cells} \cdot \text{ml}^{-1}$ でもふん粒量は飽和していなかった。その要因の1つには、粒子数という正確さを欠く測定であったことに加えて、捕集する一連の過程でふん粒の逸散、崩壊が起っていた可能性が考えられる。もう1つの要因としては、物理的な刺激に対して壊れ易い *Chattonella* 細胞は *Calanus* が口部附属肢によって水流を起し、餌料生物を集めて摂食する (KOEHL and STRICKLER 1981, PRICE *et al.* 1983) 際の一連の機械的刺激によって壊されることがあるのかもしれない。

以上のように解明すべき多くの問題は残されているけれども、本研究においては *Calanus* をはじめ数種類の橈脚類が *Chattonella marina* を摂食してふん粒を排泄すること、とくに *Calanus sinicus* は1日に 9×10^8 細胞を摂食し、低い細胞濃度下では濃度に比例して摂食量を増すことが明らかになった。

これらの橈脚類の摂食作用が赤潮の発生と衰退に関与するためには、少なくとも赤潮発生期に *Chattonella* を摂食する橈脚類が量的に多く存在していること、橈脚類が混在する珪藻類やその他の鞭毛藻類よりも *Chattonella* を選択的に摂食すること、あるいは HUNTLEY (1982) が *Gymnodinium flavum* と *Calanus pacificus* との摂食関係で指摘したと同じように、橈脚類が *Chattonella* を避けて他の藻類を選択的に摂食することが必要な条件になるだろう。

1983年の広島湾西部水域における赤潮発生時期の橈脚類の出現状況をみると (伊藤 1984), *Chattonella* を摂食できる *Calanus sinicus*, *Paracalanus parvus*, *Acartia spp.*, *Centropages spp.* ならびに *Temora turbinata* などの成体とコペポダイト期のものの総数は6月下旬に 1 m^3 当たり 17×10^3 尾、7月中旬—8月に $9 - 6 \times 10^3$ 尾であった。当水域での *Chattonella* 栄養細胞は7月下旬—8月上旬に僅かに出現しており (今井他 1984), これらの橈脚類が *Chattonella* を摂食できる環境はあったものと推察される。

当湾における *Chattonella* 赤潮の発生は、1972年の大発生 (木村他 1973) はあったものの、ここ数年起っておらず、*Chattonella* 赤潮の発生過程の中で、橈脚類が *Chattonella* を摂食する実態を野外条件下で量的に把握するまでに至っていない。

したがって、今後は赤潮生物種の量的変動と橈脚類による赤潮生物種の摂食量と摂食の選択性を現場の餌料環境下で調べ、赤潮の発生と衰退に及ぼす橈脚類による摂食圧の役割を評価することが必要である。

摘 要

赤潮原因生物の1つ *Chattonella marina* の橈脚類による摂食とふん粒の排泄を *Chattonella* の細胞濃度と関連づけて実験的に調べた。

1. *Calanus sinicus*, *Centropages yamadai*, *Paracalanus parvus*, *Acartia erythrea* は *Chattonella* を摂食し、ふん粒を排泄したが、*Oithona* sp. と *Oncaea* sp. はふん粒を排泄しなかった。
2. *Calanus sinicus* による *Chattonella* の摂食量は、低い細胞濃度下では濃度に比例して増加し、約 200 cells \cdot ml $^{-1}$ で飽和に達し、平均 380 cells \cdot animal $^{-1}\cdot$ h $^{-1}$ の値を示した。また、*Calanus* の汙水量は細胞濃度約 200 cells \cdot ml $^{-1}$ までは濃度に関係なくほぼ一定で 2 ml \cdot animal $^{-1}\cdot$ h $^{-1}$ の値を示したが、200 cells \cdot ml $^{-1}$ を越えると濃度の増加にともない徐々に減少した。
3. ふん粒排泄量と *Chattonella* の細胞濃度との関係は、摂食量の場合と似た傾向を示した。ふん粒の排泄量は約 500 cells \cdot ml $^{-1}$ 近くで飽和し、平均で 1.5個 \cdot animal $^{-1}\cdot$ h $^{-1}$ であった。
4. *Chattonella* に対するこれらの橈脚類の摂食圧が *Chattonella* 赤潮の発生と衰退に関与する程度を現場水域で評価する必要性が示唆された。

文 献

- 安楽正照, 1963: 橈脚類の食性について (綜説), 日本プランクトン研連会報, **9**, 10—35.
- ANRAKU, M. 1964: Some technical encountered in quantitative studies of grazing and predation by marine planktonic copepods. J. Oceanogr. Soc. Japan, **20**, 221—231.
- CHEN, L. C.-M., T. EDELSTEIN and J. McLACHLAN, 1969: *Bonnemaisonia hamifera* HARTIG in nature and in culture. J. phycol., **5**, 211—220.
- CORNER, E. D. S., R. N. HEAD and C. C. KILVINGTON, 1972: On the nutrition and metabolism of zooplankton VIII. The grazing of *Biddulphia* cells by *Calanus helgolandicus*. J. mar. biol. Ass. U. K., **52**, 847—861.
- DONAGHAY, P. L. and L. F. SMALL, 1979: Food selection capabilities of the estuarine copepod *Acartia clausi*. Mar. Biol., **52**, 137—146.
- 遠藤拓郎, 1984: 備後・燧灘における赤潮生物の増殖に及ぼす栄養塩などの影響, およびシストの発芽条件. “大規模赤潮の形成及び赤潮被害抑制に関する研究” 5年間の研究成果, 南西水研他, pp. 103—113.
- FIEDLER, P. C. 1982: Zooplankton avoidance and reduced grazing responses to *Gymnodinium splendens* (Dinophyceae). Limnol. Oceanogr., **27**, 961—965.
- FRIEDMAN, M. M. and J. R. STRICKLER, 1975: Chemoreceptors and feeding in calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea). Pro. Nat. Acad. Sci. USA., **72**, 4185—4188.
- FROST, B. W. 1972: Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnol. Oceanogr., **17**, 805—815.
- FROST, B. W., 1975: A threshold feeding behavior in *Calanus pacificus*. Limnol. Oceanogr., **20**, 263—266.
- FROST, B. W., 1977: Feeding behavior of *Calanus pacificus* in mixtures of food particles. Limnol. Oceanogr., **22**, 472—491.
- GAUDY, R., 1974: Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. Mar.

橈脚類による *Chattonella* の摂食と排糞

- Biol., **25**, 125-141.
- GAULD, D. T., 1951: The grazing rate of planktonic copepods. J. mar. biol. Ass. U.K. **29**, 695-706.
- GLASSER, J. M., 1984: Analysis of zooplankton feeding experiments: Some methodological considerations. J. Plankton Res., **6**, 553-569.
- 花岡 資・入江春彦・上野福三・飯塚昭二・岡市友利・岩崎英雄, 1972: 内湾赤潮の発生機構. 水産研究叢書 23, 日本水産資源保護協会, 東京, 105p.
- 原 慶明・千原光雄, 1982: 日本産ラフィド藻シャットネラ (*Chattonella*) の微細構造と分類. 藻類, **30**, 47-56.
- HARBISON, G. R. and V. L. McALISTER, 1980: Fact and artifact in copepod feeding experiments. Limnol. Oceanogr., **25**, 971-981.
- HUNTLEY, G. R. 1982: Yellow water in La Jolla Bay, California, July 1980. II. Suppression of zooplankton grazing. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **63**, 81-91.
- 飯塚昭二, 1972: 大村湾における *Gymnodinium* '65年型赤潮の発生機構. 日本プランクトン学会報, **19**, 22-33.
- 飯塚昭二, 1980: 赤潮生物の生態学的特性. 赤潮一発生機構と対策, 水産学シリーズ34, 日本水産学会編, 恒星社厚生閣, 東京, 38-49.
- 今井一郎, 1981: 増殖促進に有効な物質の赤潮生物への取込みに関する研究—赤潮生物の増殖と海洋細菌の関係. “大規模赤潮の形成及び赤潮被害抑止に関する研究” 昭和55年度研究成績報告書, 南西水研他, pp. 89-95.
- 今井一郎・伊藤克彦・安楽正照, 1984: 播磨灘における *Chattonella* 耐久細胞の分布と発芽温度. 日本プランクトン学会報, **31**, 35-42.
- 伊藤克彦, 1970: 口部附属肢の形態からみた橈脚類の食性に関する一考察. 日本プランクトン学会報, **17**, 1-10.
- 伊藤克彦, 1984: 赤潮鞭毛藻に対する橈脚類の捕食圧測定を試み. “大規模赤潮の形成及び赤潮被害抑止に関する研究” 5年間の研究成果, 南西水研他, pp. 223-231.
- 岩崎英雄, 1973: 赤潮鞭毛藻の生理特性からみた赤潮の発生機構. 日本プランクトン学会報, **19**, 104-114.
- 岩崎英雄, 1984: 伊勢湾における赤潮鞭毛藻の生理要求とその環境特性に関する研究. “大規模赤潮の形成及び赤潮被害抑止に関する研究” 5年間の研究成果, 南西水研他, pp. 67-80.
- 川合英夫・中原紘之, 1984: 赤潮生物の集積に関する研究. “大規模赤潮の形成及び赤潮被害抑止に関する研究” 5年間の研究成果, 南西水研他, pp. 49-64.
- 木村知博・溝上昭男・橋本俊将, 1973: 漁業被害をもたらした広島湾の赤潮: その発生状況と発生環境. 日本プランクトン学会報, **19**, 82-112.
- KOEHL, M. A. R. and J. R. STRICKLER, 1981: Copepod feeding currents: Food capture at low Reynolds number. Limnol. Oceanogr., **26**, 1062-1073.
- MARSHALL, S. M. and A. P. ORR, 1962: Food and feeding in copepods. Rapp. Proces Verb., **153**, 92-98.
- MARSHALL, S. M. and A. P. ORR, 1966: Respiration and feeding in small copepods. J. mar. biol. Ass. U. K., **46**, 513-530.
- MULLIN, M. M., 1963: Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*. Limnol. Oceanogr., **8**, 239-250.
- McALLISTER, C. D., 1970: Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production. In Marine food chains, ed. J. H. Steel, 419-457, Oliver & Boyd, Edinburgh.
- 根本敬久・西田周平・古谷 研・永沢祥子・小川カホル・津田 敦・保坂信二, 1984: 東京湾の赤潮生態系の構造解析. “大規模赤潮の形成及び赤潮被害抑止に関する研究” 5年間の研究成果, 南西水研他, pp. 233-251.

- 岡市友利・門谷 茂, 1984: 播磨灘における *Chattonella* 大規模赤潮に関する環境科学的研究. “大規模赤潮の形成及び赤潮被害抑止に関する研究” 5年間の研究成果, 南西水研他, pp. 81—100.
- 大森 信・池田 勉, 1976: 動物プランクトン生態研究法. 生態学研究法講座5, 共立出版, 東京, 229p.
- PAFFENHÖFER, G.-A., 1984: Does *Paracalanus* feed with a leaky sieve? *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 155-160.
- PETERS, R. H. and J. A. DOWNING, 1984: Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates. *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 763-784.
- POULET, S. A., 1976: Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and non-living particles. *Mar. Biol.*, **34**, 117-125.
- POULET, S. A., 1978: Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 1126-1143.
- POULET, S. A. and P. MARSOT, 1978: Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea). *Science*, **200**, 1403-1405.
- PRICE, H. J., G.-A. PAFFENHÖFER and J. R. STRICKLER, 1983: Modes of cell capture in calanoid copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 116-123.
- RUNGE, J. A., 1980: Effects of hunger and season on the feeding behavior of *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 134-145.
- SPRINGER, A. M. and D. G. ROSENAU, 1985: Copepod-based food webs: auklets and oceanography in the Bering Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **21**, 229-237.
- 田端健二・本城凡夫, 1984: 赤潮プランクトンと橈脚類を混合培養するための20トンならびに70トン屋外連続流装置. “大規模赤潮の形成及び赤潮被害抑止に関する研究” 5年間の研究成果, 南西水研他, pp. 211—221.
- 高山晴義・楠木 豊・大内 晟, 1984: 広島湾における赤潮に対する環境特性. “大規模赤潮の形成及び赤潮被害抑止に関する研究” 5年間の研究成果, 南西水研他, pp. 115—124.
- TSUDA, A. and T. NEMOTO, 1984: Feeding of the marine copepod *Acartia clausi* on cultured red-tide phytoplankton. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **31**, 79-80.
- 辻田時美, 1984: ブルーミングと赤潮の発生に関する諸過程. *うみ*, **22**, 305—323.