## 短報

## 中海における 2006 年春・夏季の赤潮収束過程

## 香月興太<sup>1</sup>·瀬戸浩二<sup>1</sup>

# Settle process of the red tide during spring and summer 2006 in the Lake Nakaumi (southwestern Japan)

## Kota Katsuki<sup>1</sup> and Koji Seto<sup>1</sup>

**Abstract:** The red tide of dinoflagellate, *Prorocentrum minimum* occurred in Lake Nakaumi (southwestern Japan) in spring 2006. The patterns of phytoplankton changes in species compositions and abundance were investigated from 5 April, the mid-term of red tide to 9 August 2006. The red tide of *Proro. minimum* finished on 24 May 2006. The dominant composition of Lake Nakaumi had changed from dinoflagellate to diatom via cyanophyceae. It is considered that the main causes of these transitions are consumption of surface nutrient by red tide algae and nutrient inflow from land by the huge precipitation around the Lake Nakaumi. On the other hand, the red tide of *Proro. minimum* deposited through the halocline. The large abundance of these deposited algae probably caused the anoxic zone in the bottom layer of Lake Nakaumi

Key words: red tide, phytoplankton, short term observation, salinity, Lake Nakaumi

#### はじめに

富栄養型汽水湖である中海では、赤潮が度々確認 されている.中海の赤潮藻類に関する報告は古くから 断続的に調査されてきたが(佐野,1992等),中海の 水質悪化が深刻になるにつれ微細藻類の観察も重点 的に行われるようになり、1970年代以降は定期的な調 査が多くの研究者及び調査機関(島根県保健環境科 学研究所など)によって行われている(例えば、大谷・ 江角、1996及びその引用文献).これらの調査は中海 内の各地点において月ごと・季節ごとに解析されてお り、例えば、島根保環研所報には例年中海・本庄工 区の湖心(中央部)における毎月の優占藻類の調査 結果が報告され(大谷ほか,2008;中島・大谷,2013等), 中海の微細藻類の生態や赤潮の構成種を知る上で貴 重な資料となっている.近年中海の水質は横這い傾 向にあるものの(国土交通省,水門水質データベース; http://wwwl.river.go.jp/),赤潮による被害は毎年のよ うに発生しているため(大谷・江角,1996;野村・瀬戸, 2004;島根県環境政策課,2006等),赤潮の性質や 特徴をさらに詳しく知る必要に迫られている.そこで 本研究では2006年の春から夏に週ごとに採水した試 料の分析を行うことにより,赤潮発生後の植物プラン クトン組成の変動を明らかにすることを目的とした.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> 島根大学汽水域研究センター Research Center for Coastal Lagoon Environments, Shimane University, 1060 Nishikawatsu-cho, Matsue 690-8504, Japan.

受付日:2016年4月12日,受理日:2016年7月1日



図1 2006 年における調査水域(中海)と試料採取位置:採水地点(〇) **Fig.1** Locations of the observation points in the Lake Nakaumi at 2006.

中海の植物プランクトン群集は塩分躍層と強い関連が あり、水深 4-5m に存在する塩分躍層の直上において クロロフィル a (Chl-a)のピークが存在し、塩分躍層 下で Chl-a 濃度は急激に減少するパターンを示すこと が多いことが指摘されている(近藤ほか、1994;中山 ほか、1999). これまで中海における植物プランクトン の定期調査では表層水のみを採取・観察する傾向に あったが、成層構造を形成する中海では塩分躍層の 上下において群集や現存量が異なった変動をする可能 性が高い.本研究では表層と同時に底層(水深 5 m) の植物プランクトンを解析し、垂直的な分布変遷も明 らかにした.

また近年中海では人為的な環境改変(2009年3月 中浦水門撤去,2010年5月森山堤防開削など)が相 次いだことにより、中海(本庄工区内)の水環境や堤 防開削部近傍の底生生物の分布域が変わったため(篠 原ほか,2016)、現在これらの人為改変の影響評価を 試みる取り組みがおこなわれている.本研究はこれら 「閉鎖水域の一部開放に関する人為改変」が本格的 に行わる前,2006年の調査報告であるため、今後開 削前後の環境・生態系変化を明確にしていく上で重要 な参考資料となっていくことが期待できる.

## 方法

2006 年 4 月 5 日から 8 月 9 日にかけて中海の 3 地 点 (図 1; MY-1: 35°28.030'N, 133°11.470'E, Water Depth 6.2 - 7.0 m; MY-2: 35°27.670'N, 133°9.957'E, Water Depth 5.4 – 6.2 m; MY-3: 35°26.735'N, 133°11.216'E, Water Depth 5.2 – 6.2 m)を対象に,およそ週1間隔 (全18回)の採水調査,および連日の水質調査を行 ない,赤潮の変遷に伴う植物プランクトン群集の推移 を解析した.各地点における採水は,表層(水深0.1 m) 及び底層(水深5 m)で行い,表層は採取瓶で直接, 底層はリゴーB号透明採水器を用いて500 mlずつ回 収し,採水した試料はその場で終濃度が3-5%になる ようにホルマリンを加え植物プラントン群集を固定し た.また,採水深度において多項目水質計(AAQ1168: アレック電子)による塩分および溶存酸素の測定を 行った.調査期間中の降水量は気象庁ホームページ の気象情報統計(http://www.data.jma.go.jp/)に示され ている松江観測所(35°27.492'N, 133°03.925'E)におけ る観測結果を用いた.

研究室に持ち帰った試料は、その日のうちにポン プと0.45 µm メッシュの Gelman メンブレンフィルター で用いて 100-200 倍に吸引濃縮を行った.水中に占 める植物プランクトンの総数は血小板計測盤を用いて 生物顕微鏡下 400 倍で観察し、植物プランクトンの 群集組成はスライドガラス上に乗せた試料を 1000 倍 で 200-750 個体観察した.細胞の染色は行っていな い.種の同定および特性については以下の文献(小 久保, 1960;福代ほか, 1990;小島ほか, 1995; Tomas, 1996)を参考にし、珪藻類(*Diatom*)と渦鞭毛藻類 (*Dinoflagellate*)の主要種に関しては種レベル、緑藻 類(*Chlorophyceae*)に関しては属レベルで分類し、そ の他の藻類に関しては目レベルでまとめて解析した. また、中海上流の宍道湖における優占種であり、中 海においても産出が報告されている珪藻種 *Cyclotella* 



図2 全植物プランクトン数 (cells L<sup>-1</sup>) の変動 Fig. 2 Changes of total phytoplankton (cells L<sup>-1</sup>)

caspia は (Kashima, 1990; 鹿島, 1994 等), おそらく 南雲・小林 (1985) の記載を根拠に種名を決定したと 考えられるが, 該当文献の記載種がその後のタイプ 標本の精査により, Cyclotella atomus var. gracilis であ ると訂正されており (小林ほか, 2006), 特に宍道湖・ 中海で産出する種に関しては複数の類似種が含まれ ている懸念が持たれていることから本稿では Cyclot. atomus var. gracilis group としてまとめた.

#### 結果および考察

#### 植物プランクトン総数及び群集組成の経時変化

2006 年には中海全域を覆う赤潮が確認された. この赤潮は 2005 年 12 月 21 日に水質調査を行った際には確認できなかったが、2006 年 3 月 18 日の時点では既に発生していたため 2006 年冬季に発生したと考えられる。中海における植物プランクトンの総数は調査地点 MY-1 表層においておよそ 1.52 × 10<sup>8</sup> 個体に達した(図 2). その後,植物プランクトンの総数は減少し、5 月 24 日 (MY-3 表層のみは 6 月 14 日)以降は 1~2 × 10<sup>6</sup> 個体まで低下した. その際,中海湖面

を茶褐色に覆う現象が確認されなくなっており,中海 全域を覆う大規模な赤潮は収束したと考えられる.し かしながら7月28日以降は再度増加し,もっとも増 加の著しかった MY-2 表層において8月9日に9.55× 10<sup>6</sup>個体まで増加した.これらの個体数には生体群集 のみならず,遺骸群集も含まれていると思われるが, 優占する渦鞭毛藻類や珪藻類において,殻の破損が みられた個体が非常に少なく,細胞を確認できる種も 多かったことから,遺骸であった場合も死後あまり日 が経っていない個体が多いと推測される.

4,5月における赤潮の構成種は全調査地点におい て渦鞭毛藻類のProrocentrum minimum が優占してお り(図3,4),特にMY-1表層において4月27日の 時点では全植物プランクトンの96.3%を占めた.こ のProro.minimumを中心とする構成は1974年以降 中海で発生している赤潮(伊達,1975;大谷・江角, 1996等)とまったく同様である.渦鞭毛藻類の出現 頻度は5月24日を境に急激に減少し,代わって藍藻 類(Cyanophyceae)が優占したのち,藍藻類と珪藻 類が同所的にみられ,7月後半から8月にかけて珪 藻類が優占した.Prorocentrum minimumの相対頻度 の減少に伴って植物プランクトンの総数も減少してい

#### 香月興太・瀬戸浩二



図3 植物プランクトンの相対頻度変化: (a) MY-1 表層, (b) MY-1 底層, (c) MY-2 表層, (d) MY-2 底層, (e) MY-3 表層及び (f) MY-3 底層.

**Fig. 3** Relative abundance changes of the phytoplankton assemblages: (a) MY-1 Surface, (b) MY-1 Bottom, (c) MY-2 Surface, (d) MY-2 Bottom, (e) MY-3 Surface, and (f) MY-3 Bottom.

ることから, 渦鞭毛藻類から藍藻類への優占種移行 の要因は赤潮による栄養塩の枯渇であると推察され る. 栄養塩との関連については後ほど考察する. 中 海における珪藻群集は断続的なピークを示し, 群集 内における優占種は表層では Cyclotella atomus var. gracilis group であり (図 5), 底層では Skeletonema costatum (図 6) であった. 中海においては 1974 年 以降の Proro. minimum を中心とする赤潮に伴うこの 2 種の優占がほぼ例年確認されている (大谷・江角, 1996 等).

#### 表層及び底層の塩分経時変化

春季・夏季における中海は塩分躍層が発達し,表 層と底層の塩分間に大きな差異がみられる(徳岡ほ か,1994,2001等).2006年における表層塩分は4 psu から 20 psu の間を変動している(図 7b). 調査期 間中の中海における表層の塩分と松江観測所の降水 量には負の関係がみられ,降水量が多かった日の翌 日から数日後にかけて塩分が低下していることが確認 された.特に 170 mm h<sup>-1</sup>を超える 7 月 17 日の記録的 大雨の翌日以降は中海表層の塩分が 2 psu 以下まで 低下した.

同じ期間における各調査地点間の塩分には一定 の関係がみられ,通常 MY-1 における塩分は MY-2, MY-3 における塩分より高かった.これは陸上に近く 陸水の影響を受けやすい MY-3 や,大橋川河口域に 近く宍道湖からの低塩分流入水の影響を受けやすい MY-2 と違い, MY-1 は中海の中心域に近く, MY-2 や MY-3 と比較すると影響を受けにくいことが原因で あると考えられる.



図4 Prorocentrum minimum の相対頻度及び細胞数変化: (a) MY-1 表層, (b) MY-1 底層, (c) MY-2 表層, (d) MY-2 底層, (e) MY-3 表層及び (f) MY-3 底層. 上部の短線は試料採取日.

**Fig. 4** Temporal variation in relative abundances and cell numbers of *Prorocentrum minimum*: (a) MY-1 Surface, (b) MY-1 Bottom, (c) MY-2 Surface, (d) MY-2 Bottom, (e) MY-3 Surface, and (f) MY-3 Bottom. Upper short line shows the sampling days.

一方,底層における塩分変動は7月17日以前に は数回の例外を除いて25-31 psuの値を示しており, 各地点間における差異は殆ど見られなかった.また 表層塩分において強い関係が見られた降水量との関 係はほとんど確認されなかったが,7月17日の大雨 以降は表層同様に著しい塩分の低下がみられた.7 月18日における塩分低下期や7月28日における塩 分上昇期には,各地点における塩分に大きな差異が 確認された.

#### 栄養塩濃度と赤潮の盛衰

1996-1997 年に中海において Proro. minimum の赤 潮の盛衰を調査した嘉藤らは、燐過剰の中で硝酸体 窒素の供給が行われた場合, Proro. minimum は高い 硝酸体窒素利用能を示し、赤潮が発生すると報告した(嘉藤ほか、2004).国土交通省・出雲河川事務 所が公開している中海湖心における水質データによると、水中の全燐濃度は*Proro.minimum*の赤潮がピークを迎える前の3月22日には25 µg L<sup>-1</sup>であり、赤潮 がピークを示した4月27日の前日26日および5月 17日には61及び94 µg L<sup>-1</sup>と非常に高い値を示した後、赤潮収束直後の6月8日には37 µg L<sup>-1</sup>まで低下 している。4月から5月の中海は底層水温が上昇し、 水中への無機態の燐が溶出するうえに、低気圧の日本海通過による強風で上下混合がおき、上層への栄 養塩供給が発生するので(嘉藤ほか、2004)、2006 年における全燐量の増加もこの一連の水塊構造の変 化によるものだと考えられる。一方で、中海湖心にお



Cyclotella atomus var. gracilis group



**Fig. 5** Temporal variation in relative abundances and cell numbers of *Cyclotella atomus* var. *gracilis* group: (a) MY-1 Surface, (b) MY-1 Bottom, (c) MY-2 Surface, (d) MY-2 Bottom, (e) MY-3 Surface, and (f) MY-3 Bottom. Upper short line shows the sampling days.

ける 2006 年の硝酸態窒素の量は Proro. minimum の 赤潮がピークを迎える 4 月 26 日以降の各月の水質調 査において, 0.01 mg L<sup>-1</sup> 以下と非常に低い値を示し ており, 4 月の時点で既に表層の硝酸体窒素は枯渇し ていることが伺える. これは一見嘉藤ほか(2004)の 結論と矛盾するようにみえるが,冬季から春季には中 海に流入する宍道湖水や雪解け河川水の硝酸態窒素 濃度が増加することと,中海における赤潮がピークを 迎える直前に中海における塩分が著しく低下しており (図 7b),宍道湖水や雪解け河川水が大量に中海に 流入していたであろうことを考慮すると,硝酸態窒素 が枯渇し燐濃度のみが増加していた場所に,上流の 宍道湖や流入河川から急に硝酸態窒素が供給された ことが, Proro. minimum 赤潮の急激な増大原因だと 考えられ,さらには供給された硝酸態窒素の消費が 赤潮の収束原因となったと考えられるため,2006年 の赤潮収束過程は嘉藤ほか(2004)の結論を強く裏 付ける結果だといえる. 湖底・海底からの燐の溶出 が起きる時期に河川から硝酸態窒素が供給されると Proro. minimum の赤潮が発生する例は中海のみなら ず,アメリカ東海岸のチェサピーク湾でも報告されて おり(Gallegos and Jordan, 2002; Fan et al., 2003),こ



Skeletonema costatum



**Fig. 6** Temporal variation in relative abundances and cell numbers of *Skeletonema costatum*: (a) MY-1 Surface, (b) MY-1 Bottom, (c) MY-2 Surface, (d) MY-2 Bottom, (e) MY-3 Surface, and (f) MY-3 Bottom. Upper short line shows the sampling days.

の現象が中海に限定されたものではなく普遍的なもの だということを示している.

#### 水質状況と植物プランクトン鉛直分布の関係

4月における植物プランクトン相は表層・底層とも に渦鞭毛藻類の Prorocentrum minimum が優占してい たが(図3,4),表層は底層と比較して植物プランク トン全体及び赤潮種である Proro. minimum の現存量 が高かった(図2,4).しかしながら,4月27日に 中海全域でみられた大規模な赤潮直後の4月28日か ら5月10日にかけて底層の現存量は表層とほぼ同等 の値を示した(図4).これは4,5月の中海が Proro. minimumにとって良好な生息域であり、表層では生殖 を繰り返す一方で、一部は塩分躍層を越えて沈殿し、 表層の個体数が激増した後も沈殿が続いたことが要 因だと考えられる。4月27日の大規模な赤潮後は赤 潮収束の5月24日まで再度表層の現存量が底層を 上回ったが、5月の底層で観察されたProro.minimum は4月に観察された個体と異なり、殻内の細胞質充 填率が低いタイプが多く確認された。有光層下へ沈 殿した植物プランクトンは光合成に対する呼吸の割合 が増加する。赤潮収束直前まで表層では高生産が続 いたのに対し底層では急速に現存量が落ち込んだ理 由として、有光層下へ沈殿した大量の植物プランクト



図7 (a) 松江観測所における降水量,及び中海の各観測点における(b) 表層(水深 0.3 m) と(c) 底層(水深 5 m) の塩分,並びに(d) 底層の溶存酸素の時系列変化. 矢印は 7月 17日の豪雨を示す.

**Fig. 7** Temporal variations of (a) Precipitation at the Matsue Station (Data from Japan Meteorological Agency HP), salinity changes of (b) surface (0.3 m depth) and (c) Bottom (5 m depth), and (d) Bottom dissolved oxygen, in each site of the Lake Nakaumi. Arrows indicate the heavy rain event at 17 July.

ンが、呼吸により急速に底層の溶存酸素を消費したこ とが要因であると考えられる. 底層における貧酸素水 塊の発生は同時期に調査地点で調査された底層溶存 酸素の推移(図7d)からも確認することが出来,こ の底層環境の悪化が植物プランクトンの生存に適さな い為、急速な現存量の低下を引き起こしたと思われ る.野村・瀬戸(2004)は中海の表層で赤潮を形成 した Proro. minimum は中層・底層において数ミリか ら数センチの生物学的集塊を形成しており、その中 には湖底の攪拌により再懸濁した遺骸群集も多く含ま れていることを示した.5月の中海底層で見られた細 胞質充填率が低い Proro. minimum は既に遺骸となり 細胞質が死後縮小した個体を反映している可能性が あり,野村・瀬戸(2004)の指摘通り,赤潮末期の 底層では遺骸群集が再懸濁物として浮遊している可 能性が示唆される.

赤潮の収束後、現存量の急激な低下と藍藻類の優 占が確認されたが、これは前述したように赤潮による 中海表層の栄養塩枯渇が原因であると考えられる. ま た赤潮発生中から収束後の時期において表層、特に MY-2 では,時折珪藻類の優占が確認されるが(図3), その時の優占種は Cyclotella atomus var. gracilis group である(図5). この種は宍道湖・大橋川における優 占種であり、MY-2における優占の直前には 20 mm h-1を超える降水が確認されたことから、降水による 宍道湖水の流入増加に伴って中海に流入したと考え られる. 底層では7月28日から8月9日のMY-1地 点を除きほとんどピークが確認されないことから、宍 道湖から流入した Cyclot. atomus var. gracilis group は 通常中海西部から中央部ではほとんど沈殿せず、そ のまま東部に流されると考えられる. ただし,7月17 日時の 170 mm を超える降水のような大雨の後には中 海の塩分躍層が崩れ(図7c),中央部(MY-1)で沈 殿していることが確認された. この際同様に塩分躍層 が崩壊した MY-2, MY-3 で Cyclot. atomus var. gracilis group の沈殿が見られなかった理由として、 宍道湖で 産出する Cyclot. atomus var. gracilis group は直径約 8φ (3-5 μm) と微小である (瀬戸ら, 2006) ため, 中海に流入した生態・遺骸群集は泥などと同様沖合 に運搬されやすい、という事が考えられる.

7月17日の大雨の後には中海の植物プランクトン 現存量が増加し、その主な構成藻類は珪藻類であっ た.これは降水により陸上や上流域(宍道湖・大橋 川)から栄養塩に富んだ水が流入したことが原因であ ると考えられ、珪藻類が殻を作るのに必要なケイ素 の含有量も同時に増加したためであると推測される. 前段落で述べたように表層の優占種は Cyclot. atomus var. gracilis group であったが, 底層では Skeletonema costatum が優占した. Skeletonema costatum は表層で は高い現存量を示さなかったため, 7月末から8月初 めにかけて中海底層で確認された Skel. costatum は塩 分躍層の回復に伴って米子湾か境水道から流されて きた可能性が高い.

#### 謝辞

本研究の調査は島根大学総合理工学部地球資源環 境学科の宮城京侑氏に手伝っていただき、本研究に 使用した松江観測所の降水量データは気象庁による データを引用させて頂いた.また審査員の方には丁寧 で的確なご指摘を頂いた。これらの関係者の方々に 深謝いたします.

#### 参考文献

- 伊達善夫(1975) 富栄養化に関する実験的研究と将 来予測. 中海・宍道湖に関する調査報告書(第1報). 島根県. 1-33.
- Fan, F., Glibert, P. M., Burkholder, J. M. (2003) Characterization of the affinity for nitrogen, uptake kinetics, and environmental relationships for *Prorocentrum minimum* in natural blooms and laboratory cultures. Harmful Algae 2: 283-299.
- 福原康夫・高野秀昭・千原光雄・松岡數充 (1990) 日 本の赤潮生物,内田老鶴圃,東京,407 pp.
- Gallegos, C. L., Jordan, T. E. (2002) Impact of the spring 2000 phytoplankton bloom in Chesapeake Bay on optical properties and light penetration in the Rhode River, Maryland. Estuaries 25: 508-518.
- Kashima, K. (1990) Diatom assemblages in the surface sediments of Lake Shiji and Lake Nakaumi, Shimane Prefecture, Japan. Diatom 5: 51-58.
- 鹿島 薫(1994) 中海・宍道湖における現生および化
  石珪藻群集に関する最近の話題. LAGUNA, 1: 37-43.
- 嘉藤健二・神門利之・景山明彦・芦矢亮・三島幸司・ 神谷宏・朱根海・大谷修司・石飛裕(2004)水質の 年間変動と植物プランクトンの C:N:P 比から見た中 海における赤潮発生. 陸水学雑誌, 65: 69-82.
- 小久保清治(1960) 浮遊硅藻類. 恒星社厚生閣,東京, 340 pp.
- 小島貞男•須藤隆一•千原光雄(1995)環境微生物図鑑.

講談社, 東京, 759 pp.

- 近藤邦男・清家泰・橋谷博(1994) 汽水湖中海におけ る栄養塩類および植物プランクトンの鉛直分布を支 配する塩分躍層の役割. 陸水学雑誌, 55: 47-60.
- 中島結衣・大谷修二 (2013) 宍道湖・中海の植物プラ ンクトン水質調査結果 (2013 年度) 概要. 島根保 環研所報, 55: 77-79.
- 南雲保・小林弘 (1985) 淡・汽水産珪藻 Cyclotella 属 の3種, C. atomus, C. caspia, C. meduanae の微細 構造. 日本プランクトン学会報, 32: 101-109.
- 中山大介・作野裕司・松永恒雄・高安克巳・國井秀伸 (1999) 宍道湖・中海の鉛直クロロフィル a 濃度分 布特性. LAGUNA (汽水域研究), 6: 217-222.
- 野村律夫・瀬戸浩二 (2004) 有孔虫の産状からみた 2003 年春季の赤潮発生期の中海の海況. LAGUNA (汽水域研究), 11: 125-130.
- 大谷修司・江角比出郎(1996) 宍道湖・中海水系の藻類. 高浜印刷, 松江, 129 pp.
- 大谷修二・崎幸子・神門利之 (2008) 宍道湖・中海の 植物プランクトン水質調査結果 (2018 年度). 島根 保環研所報, 50: 104-110.
- 佐野茂 (1992) 学術論文にみる中海水質の変遷.山 陰地域研究, 8: 95-106.
- 瀬戸浩二・中武誠・佐藤高晴・香月興太 (2006) 斐伊 川の東流イベントとそれが及ぼす堆積環境への影 響. 第四紀研究, 45: 375-390.
- 島根県環境政策課 (2006) 平成 26 年版島根県環境 白書. 資料: 宍道湖・中海におけるアオコ及び赤 潮の発生状況. http://www.pref.shimane.lg.jp/infra/ kankyo/kankyo/kankyo\_hozen/h26hakusyo.data/ sankou009-aoko-akashio.pdf (2016 年 4 月時点)
- 篠原隆佑・山口啓子・瀬戸浩二・倉田健悟(2016) 干 拓堤防の一部撤去が中海本庄水域の二枚貝の分布 に与えた影響. 日本ベントス学会誌, 71: 1-10.
- 徳岡隆夫・三瓶良和・亀井健史・玉理圭太郎・西村 清和・松田滋夫・噸崎聡 (1994) 汽水湖中海におけ る塩分躍層動態の長期観測. LAGUNA (汽水域研 究), 3: 73-90.
- 徳岡隆夫・三瓶良和・板坂尚孝・亀井健史(2001) 中海における塩分躍層の動態についての新知見― 1996 年度の湖底設置型音波探査装置による観測 データから―. LAGUNA (汽水域研究), 8: 57-66.
- Tomas, C. R. (1996) Identifying Marine Phytoplankton, Academic Press, San Diego, 858 pp.