

瀬戸内海引田湾における有害赤潮鞭毛藻Karenia mikimotoi (渦鞭毛藻)の赤潮発生年と非発生年の海域環境の比較

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者名	一見,和彦 宮尾,和宏 門谷,茂
発行元	日本プランクトン学会
巻/号	54巻1号
巻号補足	
掲載ページ	p. 9-15
発行年月	2007年2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



瀬戸内海引田湾における有害赤潮鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* (渦鞭毛藻) の赤潮発生年と非発生年の海域環境の比較

一見和彦^{1)*}・宮尾和宏¹⁾・門谷 茂²⁾

¹⁾ 香川大学農学部 〒761-0795 香川県木田郡三木町池戸 2393

²⁾ 北海道大学大学院水産科学研究院 〒060-0813 北海道札幌市北区北 13 条西 8 丁目

Red tide outbreak of the noxious flagellate *Karenia mikimotoi* (Dinophyceae) in Hiketa Bay in the Seto Inland Sea; Comparison of environmental conditions between a red tide occurrence year and a non-occurrence year

KAZUHIKO ICHIMI¹⁾, KAZUHIRO MIYAO¹⁾ AND SHIGERU MONTANI²⁾

¹⁾ Faculty of Agriculture, Kagawa University, Miki, Kita, Kagawa 761-0795, Japan

²⁾ Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Kita, Sapporo, Hokkaido 060-0813, Japan

*Corresponding author: E-mail: ichimi@ag.kagawa-u.ac.jp

Abstract Continuous field observations were carried out at a station in Hiketa Bay, in the Seto Inland Sea, in summer, 1996 and 1997, to investigate the relationship between red tide occurrence of *Karenia mikimotoi* and ambient environmental conditions. In this study, physicochemical parameters and abundances of *K. mikimotoi* and diatoms in 1996 (red tide occurrence) and in 1997 (non-occurrence) were compared. In 1996, the cell density of *K. mikimotoi* in July was 10^0 – 10^2 cells ml^{-1} , after then, thereafter increasing gradually and reaching 18,000 cells ml^{-1} at 0 m on 17th August. The cell density of *K. mikimotoi* in July in 1997 was similar to that in 1996, however, it did not increase further. Apparent differences in the environmental conditions between 1996 and 1997 were concentrations of nutrients and diatom abundance. Phosphate and silicate concentration in 1997 were higher than those in 1996. On the contrary, the concentration of dissolved inorganic nitrogen was higher in 1996 except during the bloom of *K. mikimotoi*. The cell density of *Chaetoceros* spp. in 1996 was low ($<10^2$ cells ml^{-1}) through on the survey period. In contrast, the cell density of *Chaetoceros* spp. in 1997 was 10^2 – 10^3 cells ml^{-1} , showing 10 times higher abundance than in 1996. These observations suggest that *K. mikimotoi* could not grow largely because of higher abundances of diatoms in 1997.

Key words: red tide, *Karenia mikimotoi*, dinoflagellate, diatom, silicate

はじめに

Karenia mikimotoi はラフィド藻の *Chattonella* 属とともに水産業、とりわけ養殖漁業に大きな被害を与えてきた有害赤潮鞭毛藻である。西日本沿岸における赤潮被害

は *Chattonella* 属を中心に 1970 年代から 1980 年代にかけて頻繁に発生し、1972 年に瀬戸内海播磨灘で発生した *Chattonella antiqua* による大規模赤潮は総額 71 億円にのぼる漁業被害を被ったその最たるものである (Okaichi 1989)。1990 年代以降、*Chattonella* 属による赤潮は沈静傾向にある一方で、*K. mikimotoi* 赤潮の発生

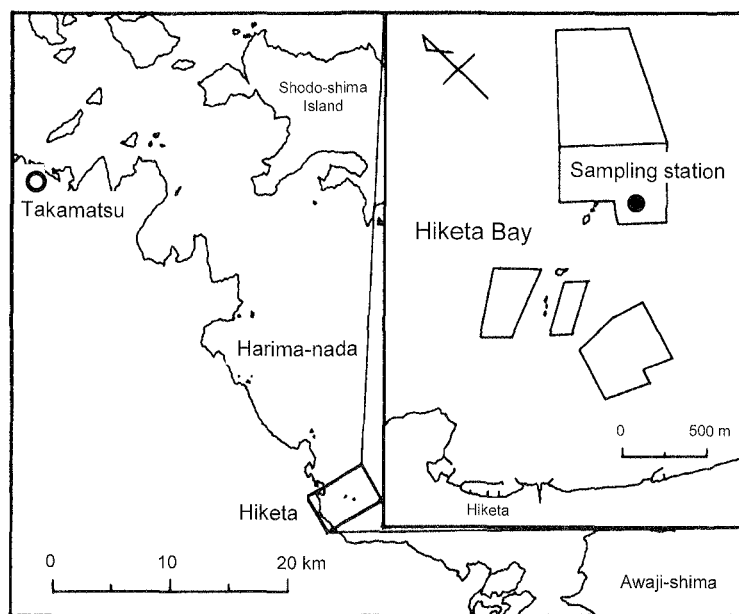


Fig. 1. Study area and sampling station.

頻度が上がっている。我が国における *K. mikimotoi* 赤潮の漁業被害は 1965 年に長崎県大村湾で発生したものが最初の報告であり (飯塚・入江 1966), その後, 五ヶ所湾を含む熊野灘水域 (竹内ほか 1986, Honjo et al. 1990) および瀬戸内海 (吉松ほか 1985, 伊藤ほか 1990) においても本種による赤潮が発生しており, *Chattonella* 赤潮と同様に多大な漁業被害を被ってきた。 *K. mikimotoi* 赤潮の発生環境として, 大村湾における一連の調査研究 (飯塚・入江 1969, 飯塚 1972) から, 本種の赤潮形成に貧酸素水塊の存在が大きく関与している可能性があること, また周防灘における本種の赤潮発生について, 降雨に伴う塩分低下が観察された年と赤潮発生年がよく一致すること (伊藤ほか 1990, 山口 1994) 等が報告されている。 *K. mikimotoi* の増殖生理におよぼす物理・化学要因については山口・本城 (1989) および山口 (1994) により詳細に明らかにされている。すなわち, 本種は 25°C に最大増殖速度を有するが, 10~30°C の広い温度範囲で増殖可能である (山口・本城 1989)。また 15~30 psu の塩分範囲で増殖でき, 25 psu の比較的低塩分環境下で最大増殖速度が得られる (山口・本城 1989)。また, 本種の窒素とリンの取り込み速度の半飽和定数は小さく, 他の鞭毛藻類が増殖できないような低栄養環境下においても増殖可能であることが示唆されている (山口 1994)。

著者らは 1996 年と 1997 年の夏季に引田湾において継続的な観測を行った。引田湾では以前より養殖漁業が盛んである一方, 多くの赤潮被害を被ってきた。1972

年の *Chattonella* 赤潮による漁業被害もその多くが引田湾での被害であり, 1995 年, 播磨灘南西部で *K. mikimotoi* 赤潮が発生し 4 億 7 千万円の漁業被害を被ったが (吉松ほか 1996), その多くも引田湾の魚類養殖に対する被害であった。本研究では赤潮による漁業被害が頻発してきた引田湾に定点を設け, 1995 年に続き *K. mikimotoi* 赤潮が発生した 1996 年の海域環境を考察し, また非発生年となった 1997 年の海域環境と比較することにより, 鞭毛藻赤潮の発生機構について検証を行った。

試料および方法

引田湾は瀬戸内海播磨灘の南部に位置する比較的開放的な湾であり, 周辺に大きな河川の流入は認められないが, 播磨灘の中でも極めて流速が小さく (田中ほか 2003), 停滞性の強い海域の一つである。以上の引田湾に 1 定点を設置し (Fig. 1), 1996 年は 7 月 1 日から 8 月 31 日まで, 1997 年は 7 月 11 日から 8 月 22 日まで数日間隔で観測を行った。水温および塩分は CTD (Model-ACL208-DK, アレック電子社製) により表層から 5 m 毎に, 原則的に毎日測定を行った。また北原式採水器により 0, 10 および 20 m 層の海水を数日間隔で採取し, Chl *a* 濃度, 栄養塩濃度の測定および植物プランクトンの計数に供した。Chl *a* 濃度は Lorenzen (1967), Parsons et al. (1984) に従い分光法により測定した。栄養塩濃度測定用の海水試料は Whatman GF/F フィルターによりろ過した後, 測定まで -20°C にて保存した。

栄養塩分析は NH_4 , $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$, PO_4 および $\text{Si}(\text{OH})_4$ の 4 項目についてオートアナライザー II (Technicon) を用いて行った (Strickland & Parsons 1972). また海中に認められる植物プランクトンについて, *K. mikimotoi* を中心とした大型の鞭毛藻類, および珪藻類の中で優占種であった *Chaetoceros* spp. について細胞数を光学顕微鏡下で直接計数した.

結 果

物理・化学環境

1996 年の 0~10 m における平均水温は観測当初の 22°C 付近から徐々に上昇し, *K. mikimotoi* が大きく増殖した 8 月上旬から中旬にかけては 25~26°C であった (Fig. 2a). 1997 年の 0~10 m における平均水温は 7 月中旬に 1996 年と比較して幾分高い水温が観察されたが, 7 月下旬から 8 月上旬にかけては 1996 年と同様であった (Fig. 2a). 1996 年の塩分は観測期間を通じて安定しており, 0~10 m における塩分は 32.0~32.5 psu の範囲にあったが, 1997 年の 0~10 m における塩分は 30.0~32.0 psu で変動し, 概して 1996 年に比べ低かった (Fig. 2b). なお, 20 m 以深における水温と塩分は 1996 年, 1997 年ともにほぼ同様であった.

Chl *a* 濃度が高かった 0~10 m における栄養塩濃度

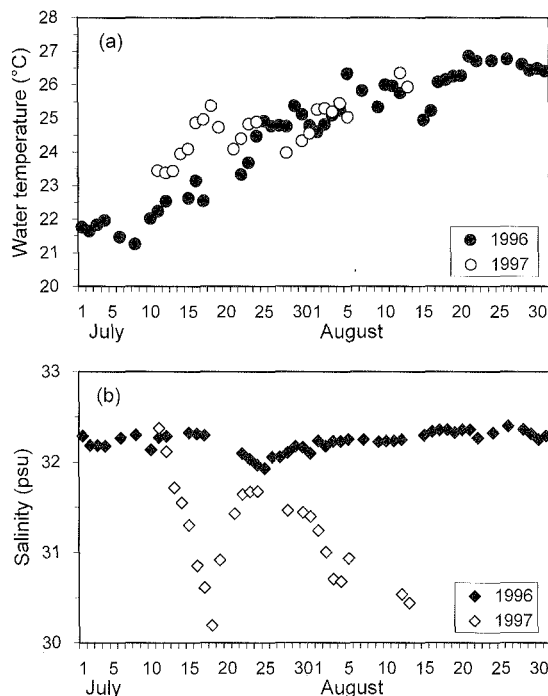


Fig. 2. Water temperature (a) and salinity (b) in 1996 and in 1997 (averages in 0–10 m).

(平均値)を両年で比較すると, 7 月中の溶存態無機窒素 (DIN: $\text{NH}_4 + \text{NO}_2 + \text{NO}_3$) 濃度は赤潮発生年の 1996 年がより高い傾向にあったが, 8 月は *K. mikimotoi* 増殖による消費のため 1996 年が大幅に下回った (Fig. 3a). これに対し, PO_4 および $\text{Si}(\text{OH})_4$ の濃度はいずれも観測期間を通じて 1997 年の方が高い傾向にあった (Fig. 3b, c).

1996 年における Chl *a* 濃度は, *K. mikimotoi* が発生する 8 月中旬まで $1\sim5\mu\text{g l}^{-1}$ 程度で推移したが, 赤潮最盛期の 8 月 17 日には 0 m 層で $97.3\mu\text{g l}^{-1}$ に達し, その後は速やかに減少した. 1997 年の Chl *a* 濃度は観測期間を通して $3\sim8\mu\text{g l}^{-1}$ 程度であり, 1996 年の赤潮発生前と比較しておおよそ 2 倍であった (Fig. 4).

K. mikimotoi および珪藻類の消長

1996 年 7 月における *K. mikimotoi* の細胞密度は 10^0

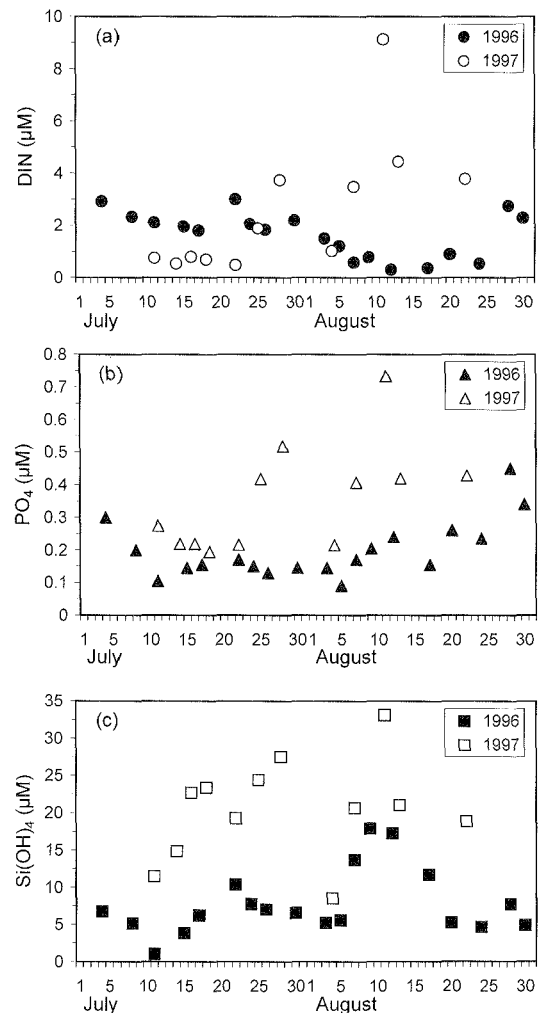


Fig. 3. Concentrations of dissolved inorganic nitrogen (a), phosphate (b) and silicate (c) in 1996 and in 1997 (averages in 0–10 m).

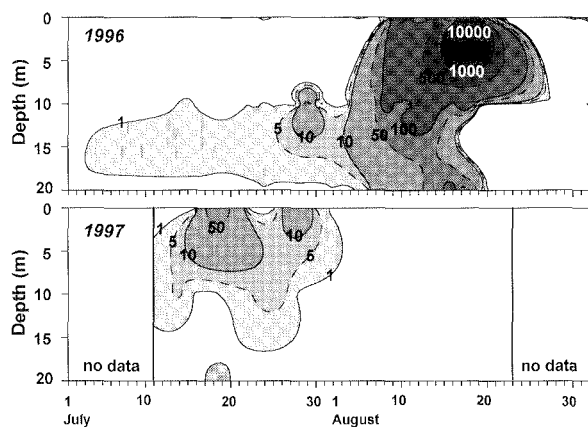


Fig. 4. Cell densities of *K. mikimotoi* (cells ml⁻¹) in 1996 and 1997.

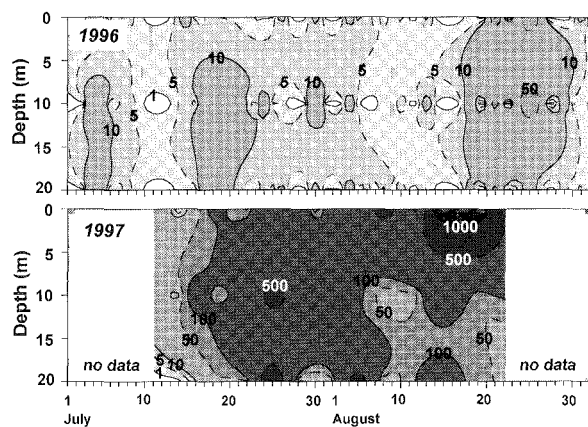


Fig. 5. Cell densities of *Chaetoceros* spp. (cells ml⁻¹) in 1996 and 1997.

～ 10^2 cells ml⁻¹であったが、8月に入ってから大きな増殖が観察された。 10^3 cells ml⁻¹以下の細胞密度が比較的小さい増殖初期には中層（10 m層）に細胞密度の極大値が認められ、過去にも報告されているように（山口 1994）、本種の増殖の特徴として赤潮に至る前に中層域で増殖する過程が観察された（Fig. 5）。8月17日には0 m層で観測期間を通じて最大細胞密度となる 18×10^3 cells ml⁻¹が観察され、周辺海域では赤潮状態となり、その後は細胞密度の急速な減少が観察された（Fig. 5）。

1997年7月における*K. mikimotoi*の細胞密度も 10^0 ～ 10^2 cells ml⁻¹で1996年と同程度であったが、それ以降の増加は認められず、8月中はほとんど観察されなかった（Fig. 5）。

観察された珪藻類の中で優占していたのは両年ともに*Chaetoceros* spp.であった。1996年は*Chaetoceros* spp.の優占度合いが特に高かったが、その細胞密度は観測期間を通じて 10^2 cells ml⁻¹を超えることはほとんどな

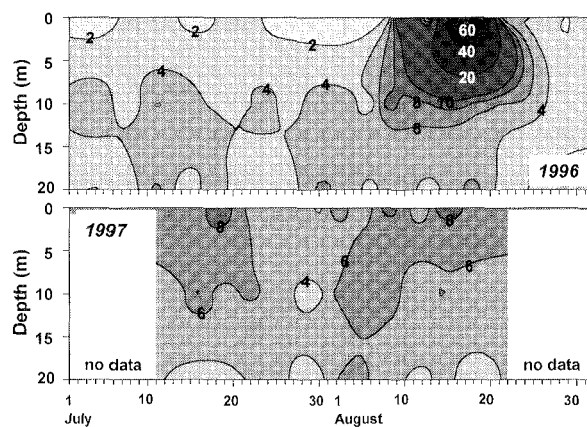


Fig. 6. Chl *a* concentrations (μg l⁻¹) in 1996 and in 1997.

かった（Fig. 6）。なお*K. mikimotoi*赤潮が発生するまでは、*Chaetoceros* spp.のほかにも独立栄養性と思われる小型鞭毛藻類が多数認められた（細胞密度は未測定）。これに対し1997年は、ほぼ観測期間を通して 10^2 ～ 10^3 cells ml⁻¹の細胞密度で*Chaetoceros* spp.が観察され（Fig. 6）、*Skeletonema costatum*や*Thalassiosira* spp.も低密度ながら認められた。

考 察

1996年における*K. mikimotoi*赤潮

有害赤潮は単一種が著しく増殖・卓越することによって形成されることがほとんどであるが、ここでは海域に現存する栄養塩類と、これらを摂取、赤潮を形成するに至った*K. mikimotoi*との量的関係について考察したい。*K. mikimotoi*細胞のN/P構成比（モル比）は約13であり（山口 1994）、*K. mikimotoi*が栄養塩類をN/P比＝13で摂取すると仮定すれば、理論上、海水中のDIN/PO₄-P比（以下N/P比）が13を超える場合はリン制限、13を下回る場合は窒素制限となる。観測期間中の水柱におけるN/P比は、7月中は13前後で推移していたが、*K. mikimotoi*が大きく増殖した8月上旬以降は13を大きく下回り、窒素制限の状況下にあったと考えられる（Fig. 7）。これは*K. mikimotoi*の増殖中に水柱のDIN濃度が減少する一方でPO₄濃度はSi(OH)₄濃度と同様にむしろ増加する傾向にあったことから伺い知ることができる（Fig. 3）。*K. mikimotoi*赤潮の発生直前および発生時には、水柱内でDIN濃度の減少とSi(OH)₄濃度の増加が認められたが（Fig. 3）、これは*K. mikimotoi*によるDINの摂取と、底泥から溶出したSi(OH)₄を摂取する珪藻類の現存量が小さかったことによるものであ

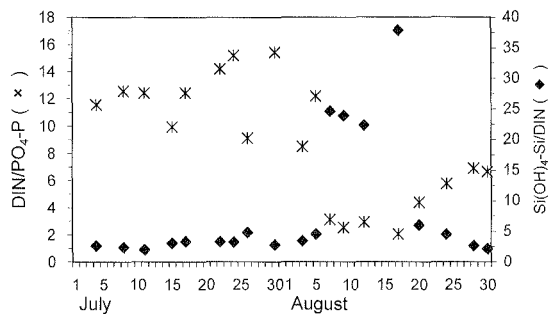


Fig. 7. Ratio of nutrient components in 1996 (averages in 0–10 m).

う、観測期間中における水柱の $\text{Si(OH)}_4/\text{DIN}$ 比（以下 Si/N 比）を見ると *K. mikimotoi* が大きく増殖するまでは 3.2 前後で安定していたが、赤潮の発生直前および発生時には 22–38 と著しく上昇した (Fig. 7). *K. mikimotoi* が大きく増殖するまでの Si/N 比が 3.2 前後で絶えず安定していることから、赤潮の発生直前および発生時における珪藻類の Si(OH)_4 摂取量を 0 と仮定し、水柱の Si(OH)_4 現存量 ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) から本来水柱に存在するであろう DIN 現存量 ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) を $\text{DIN} = \text{Si(OH)}_4 / 3.2$ によって推察した。算出された DIN 現存量と実際に観測された水柱の DIN 現存量との差分が増殖に珪酸塩を必要としない植物プランクトンによって取り込まれた量とみなせるが、状況から判断して DIN のほとんどを *K. mikimotoi* が取り込んだと見てよいであろう。*K. mikimotoi* の細胞密度が $10^3 \text{ cells ml}^{-1}$ に達した 8 月 9 日、11 日および最大細胞密度が観察された 17 日において、取り込まれたであろう DIN 量 ($\mu\text{mol cm}^{-2}$) を *K. mikimotoi* の現存量 (cells cm^{-2}) で除してやると、1 細胞当たりの窒素含有量は約 9.6 pmol となる (Table 1). Meksumpum et al. (1998) は *K. mikimotoi* 赤潮から得た試料を用いて 1 細胞当たりの窒素含有量を 12.1 pmol と算出しているが、上述の $9.6 \text{ pmol-N cell}^{-1}$ は Meksumpum et al. (1998) の値に類似しており、水柱の無機窒素源のほとんどが *K. mikimotoi* によって取り込まれたことを支持するものである。この見積もりは、赤潮形成種がある一定以上の生物量に達すると水柱の栄養塩を独

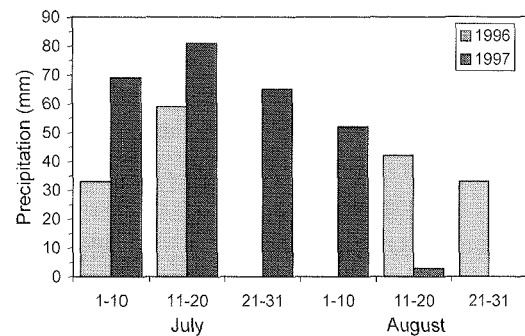


Fig. 8. Precipitation in Hiketa area during July–August in 1996 and 1997.

占的に摂取し増殖する、という赤潮現象を改めて再現している。

1996 年と 1997 年の海域環境の比較

1996 年には *K. mikimotoi* 赤潮が発生したものの、1997 年には本種の大きな増殖は見られなかった。7 月中の *K. mikimotoi* の細胞密度は 1996 年、1997 年共に $10^0 \sim 10^2 \text{ cells ml}^{-1}$ であったが、1997 年にはそれ以上の増加は認められなかった。*K. mikimotoi* 赤潮の発生を取り巻く海域環境において、1996 年と 1997 年で大きく異なる点は栄養塩濃度と珪藻類の細胞密度である。

Fig. 8 は 1996 年および 1997 年の 7 月から 8 月にかけて引田地方に降った雨量である (香川県気象月報 1996, 1997)。1996 年には 7 月下旬から 8 月上旬にかけて、降雨は全く認められていないが、1997 年には 8 月上旬まで継続的な降雨が認められている。この事実は調査海域の塩分低下によく反映されており (Fig. 2b)、また Si(OH)_4 濃度が表層でも比較的高かったことから、調査海域に河川水の供給があったことが予想できる。前述したように東讃地域には大きな河川が存在しないことから、これらの塩分低下は多くの一級河川が流入する北部播磨灘海域の影響を受けていると思われる。

1996 年と 1997 年における栄養塩濃度 (0–10 m) を比較すると、 PO_4 および Si(OH)_4 は観測期間を通して非発生年の 1997 年の方が高い傾向にあった。これに対し

Table 1. Expected DIN abundance in water column (0–10 m)^{a)} was calculated from $\text{Si(OH)}_4/3.2$. Cellular nitrogen of *K. mikimotoi*^{c)} was estimated from the consumption of DIN^{b)} and cell abundance.

	Si(OH)_4 ($\mu\text{mol cm}^{-2}$)	DIN ($\mu\text{mol cm}^{-2}$)	$\text{Si(OH)}_4/\text{DIN}$	^{a)} DIN _{est.} ($\mu\text{mol cm}^{-2}$)	^{b)} DIN _{est.} -DIN ($\mu\text{mol cm}^{-2}$)	Cell abundance ($10^3 \text{ cells cm}^{-2}$)	^{c)} Cellular-N (pmol-N cell ⁻¹)
9 Aug.	36.5	1.5	3.2	11.4	9.9	607	16.3
12 Aug.	37.4	1.7	3.2	11.7	10.0	855	11.7
17 Aug.	24.6	0.7	3.2	7.7	7.0	9,253	0.8

DIN は, *K. mikimotoi* の増殖中はこれらの摂取により濃度は低かったものの, 増殖前には1996年のほうが高かった. 以上から *K. mikimotoi* 増殖期を除外視すれば, 赤潮発生年である1996年は1997年に比べDINが相対的にも絶対量としても大きく, リン酸塩および珪酸塩は小さかったと要約される.

有害鞭毛藻類の卓越過程を考える上で, 周囲に存在する他の競合種, とりわけ珪藻類の現存量は一つの大きな要素となる. 赤潮発生年となった1996年は優占珪藻である *Chaetoceros* spp. の細胞密度が観測期間を通じて 10^2 cells ml^{-1} を下回ることが大半であったのに対し, 1997年のそれは常に $10^2 \sim 10^3$ cells ml^{-1} で推移し, 1996年に比べると10倍程度高い細胞密度が維持されていた. 1997年のChl *a* 濃度は1996年のたかだか2倍程度であったことから (Fig. 4), 1996年の海水中には *Chaetoceros* spp. 以外にも小型鞭毛藻類などの植物プランクトンが大きな割合を占めていたと思われる. いずれにしても, 赤潮発生年である1996年における大型珪藻類の存在量が1997年に比べて著しく低かったことは顕微鏡観察から明らかである. 上述したように, 非発生年である1997年は1996年に比べて PO_4 濃度と $\text{Si}(\text{OH})_4$ 濃度が高く, 相対的にDIN濃度は低かった. 板倉・今井 (1994) は夏季の播磨灘において *Chaetoceros* spp. はDIN濃度が $1 \mu\text{M}$ を下回ると休眠期細胞の割合が増加する傾向を見出している. 1997年7月の0~10 mにおけるDIN濃度は $1 \mu\text{M}$ を下回っており, 比較的高い割合で休眠期細胞が含まれていた可能性もあるが, 観測期間を通じて *Chaetoceros* spp. が減少することはなく $10^2 \sim 10^3$ cells ml^{-1} の細胞密度が維持されていた. また, *K. mikimotoi* と *Chaetoceros* spp. のN/P細胞構成比を比較すると, *K. mikimotoi* は13 (山口 1994) であるのに対し, *Chaetoceros* spp. については7.9~43.5 (Myklestad 1977), 4.6~12.0 (Parsons et al. 1961) および8.3 (Harrison et al. 1977) の報告例があることから, 概して *Chaetoceros* spp. は *K. mikimotoi* よりも低いN/P比を有していると思われる. また観測期間中, *Chaetoceros* spp. に次いで多く観察された *Skeletonema costatum* も8前後のN/P比が報告されている (Parsons et al. 1961, Harrison et al. 1977, 真鍋 1989). 一般に, 植物プランクトン細胞のN/P比は海水中の栄養塩比 (DIN/PO_4) により大きく変化することから (西島・深見 1993, 山口 1993) 詳細な考察は避けるべきであるが, 本観測の DIN/PO_4 から見れば1997年に比べ1996年の栄養塩組成のほうが *K. mikimotoi* の増殖に適していたことになる. また, 1997年は有光層内の珪酸塩濃度が高かつ

たが, Hiromi & Tate (2000) も指摘するように, 豊富な珪酸塩の存在が珪藻類の増殖を刺激していたと考えられる. いずれにしても赤潮非発生年となった1997年は, *K. mikimotoi* などの鞭毛藻赤潮が最も発生しやすい時期に有光層内の栄養塩濃度が比較的高く保たれ, *Chaetoceros* spp. の細胞密度からも明らかなように珪藻類が残存・増殖しやすい環境下にあったと推察される.

珪藻類と比較して増殖速度に劣る鞭毛藻が卓越するためには, 珪藻類が大きな現存量を維持することができない環境条件, すなわち有光層内の栄養塩濃度が希薄である環境が比較的長期にわたって継続される必要があると考えられる. 1996年夏期における *K. mikimotoi* の増殖は, このような条件下で赤潮状態にまで達したと思われる. 前年の1995年にも引田湾で漁業被害を伴った *K. mikimotoi* 赤潮が発生しているが, この年の夏も7月中旬に1度だけまとまった降雨があったのみでその後はほとんど晴天が続いている (香川県気象月報 1995). また1994年7月から8月にかけて播磨灘家島諸島で観察された *K. mikimotoi* 赤潮も同様の気象条件下にあり, 有光層内の栄養塩濃度が極めて低い環境下で赤潮に至っている (Nakamura et al. 1995). 鞭毛藻赤潮の発生時には競合種である珪藻が少ないことが経験的に知られているが (吉松・小野 1986, Montani et al. 1989, Nakamura et al. 1989, 今井 1990, Hiromi & Tate 2000), 本研究の観測結果は, 鞭毛藻赤潮の発生が海域の栄養条件とそれに付随する珪藻現存量の大小によって左右されることを改めて示すものである. 今後同様の観測を実施しさらに知見を蓄積する必要があるが, 珪藻類の動態と夏季の天候予測から, 同海域における本種の赤潮発生を予察し得る可能性もあると思われる.

謝 辞

本観測を遂行するに当たり, 多大なるご協力をいただきました引田漁業協同組合の皆様がこの場をお借りしまして御礼申し上げます.

引用文献

- 香川県気象月報 1995. 平成7年7月~8月, 高松地方気象台.
香川県気象月報 1996. 平成7年7月~8月, 高松地方気象台.
香川県気象月報 1997. 平成8年7月~8月, 高松地方気象台.
Harrison, P. J., H. L. Conway, R. W. Holmes & C. O. Davis 1977. Marine diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. III. Cellular chemical composition and morphology of *Chaetoceros debilis*, *Skeletonema costatum*, and *Thalassiosira gravida*. *Mar. Biol.* **43**: 19-31.
Hiromi, J. & S. Tate 2000. Can we reduce effectively flagel-

- lates-dominated red tides in eutrophic coastal environments in future? *Biosystem Studies* 3: 96-101.
- Honjo, T., S. Yamamoto, O. Nakamura & M. Yamaguchi 1990. Annual cycle of marine cells of *Gymnodinium nagasakiense* and ecological features during the period of red tide development, pp. 165-170. In *Toxic Marine Phytoplankton* (eds. Graneli, E., B. Sundstrom, L. Edler & D. M. Anderson). Elsevier, New York.
- 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・入江春彦 1966. 1965 年夏期大村湾赤潮時の海況とその被害—II. 長崎大学水産学部研究報告 21: 67-101.
- 飯塚昭二・入江春彦 1969. 大村湾における *Gymnodinium* 赤潮発生と海底水無酸化現象との関連. 日本プランクトン学会報 16: 99-115.
- 今井一郎 1990. 有害赤潮ラフィド藻 *Chattonella* のシストに関する生理生態学的研究. 南西水研報 23: 63-166.
- 板倉茂・今井一郎 1994. 1991 年夏季播磨灘の海況と表層水中における浮遊性珪藻類 *Chaetoceros* 休眠胞子の分布. 水産海洋研究 58: 29-42.
- 伊藤克彦・今井一郎・山口峰生・松尾 豊・寺田和夫・神藺真人・池内 仁 1990. 周防灘における *Gymnodinium nagasakiense* 赤潮の発生環境の特徴, pp. 145-158. 赤潮の発生予知技術の開発に関する研究: 5 ヵ年の研究報告, 南西水研・東海水研.
- Lorenzen, C. J. 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12: 343-346.
- 眞鍋武彦 1998. 海産珪藻 *Skeletonema costatum* の元素組成とそれから導かれる理論組成式. 日本プランクトン学会報 36: 43-46.
- Meksumpun, S., K. Ichimi, K. Tada & S. Montani 1998. Relationships between biochemical composition of *Gymnodinium mikimotoi* and environmental conditions during a red tide. *Plankton Biol. Ecol.* 45: 117-128.
- Montani, S., M. Tokuyasu & T. Okaichi 1989. Occurrence and biomass estimation of *Chattonella marina* red tides in Harima-Nada, the Seto Inland Sea, Japan, p. 197-200. In *Red Tides* (eds. Okaichi, T., D. M. Anderson & T. Nemoto). Elsevier, New York.
- Myklestad, S. 1977. Production of carbohydrates by marine planktonic diatoms. II. Influence of the N/P ratio in the growth medium on the assimilation ratio, growth rate, and production of cellular and extracellular carbohydrates by *Chaetoceros affinis* var. *willei* (Gran) Hustedt and *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 29: 161-179.
- Nakamura, Y., T. Umemori & M. Watanabe 1989. Chemical environment for red tides due to *Chattonella antiqua* Part 2. Daily monitoring of the marine environment throughout the outbreak period. *J. Oceanogr. Soc. Japan* 45: 116-128.
- Nakamura, Y., S. Suzuki & J. Hiromi 1995. Population dynamics of heterotrophic dinoflagellates during a *Gymnodinium mikimotoi* red tide in the Seto Inland Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 125: 269-277.
- 西島敏隆・深見公雄 1993. ラフィド藻及び珪藻類, pp. 20-28. 水域の窒素: リン比と水産生物, 水産学シリーズ 95, 吉田陽一編, 恒星社厚生閣, 東京.
- Okaichi, T. 1989. Red tide problems in the Seto Inland Sea, Japan, pp. 137-142. In *Red Tides* (eds. Okaichi, T., D. M. Anderson & T. Nemoto). Elsevier, New York.
- Parsons, T. R., K. Stephens & J. D. H. Strickland 1961. On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankton. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 18: 1001-1016.
- Parsons, T. R., Y. Maita & C. M. Lalli 1984. *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Pergamon Press, Oxford, 173 pp.
- Strickland, J. D. H. & T. R. Parsons 1972. A practical handbook of seawater analysis, 2nd edn. Bull. Fish. Res. Bd. Can., Ottawa, 167 pp.
- 竹内照文・金盛浩吉・渡辺勇二郎・芳養晴雄・金丸誠司・中西一・小川満也・竹内淳一・南 忠七 1986. 1984 年 7 月熊野灘南部域に出現した *Gymnodinium nagasakiense* 赤潮について (調査報告), pp. 54-111, 昭和 59 年度和歌山県水試事業報告.
- 田中陽二・河原能久・末永慶寛 2003. 瀬戸内海全域における海水流動特性の数値実験. 第 2 回海環境と生物および沿岸環境修復技術に関するシンポジウム発表論文集第 2 巻: 157-161.
- 山口峰生 1993. 渦鞭毛藻類, pp. 11-19. 水域の窒素: リン比と水産生物, 水産学シリーズ 95, 吉田陽一編, 恒星社厚生閣, 東京.
- 山口峰生 1994. *Gymnodinium nagasakiense* の赤潮発生機構と発生予知に関する生理生態学的研究. 南西水研報 27: 251-394.
- 山口峰生・本城凡夫 1989. 有害赤潮鞭毛藻 *Gymnodinium nagasakiense* の増殖におよぼす水温, 塩分および光強度の影響. 日本水産学会誌 55: 2029-2036.
- 吉松定昭・小野知足・藤沢節茂 1985. 1982 年備讃瀬戸西部海域に発生した *Gymnodinium nagasakiense* 赤潮. 香川赤潮研報 1: 17-27.
- 吉松定昭・小野知足 1986. 播磨灘南部での赤潮生物および鞭毛藻類の季節的消長. 香川赤潮研報 2: 1-42.
- 吉松定昭・松岡 聡・北尾登史朗・安部亨利・加賀田薫・大山憲一 1996. 平成 7 年の赤潮発生状況. 香川県赤潮研究所年報: 3-6.