

長崎県沿岸で発生した渦鞭毛藻 *Prorocentrum shikokuense* 赤潮の

鉛直分布水深と光環境の関係

石田直也<sup>1</sup>, 山砥稔文, 平野慶二<sup>2</sup>, 平江 想, 青木一弘<sup>3</sup>, 小池一彦<sup>4</sup>

Relationship between and light environment and vertical distribution of *Prorocentrum shikokuense* (Dinophyceae) red tide in the coastal waters of Nagasaki Prefecture, Japan

NAOYA ISHIDA<sup>1</sup>, TOSHIFUMI YAMATOI, KEIJI HIRANO<sup>2</sup>, SOU HIRAE, KAZUHIRO AOKI<sup>3</sup> AND

KAZUHIKO KOIKE<sup>4</sup>

Diurnal vertical migration has been widely documented in many dinoflagellate species. Among them, a dinoflagellate *Prorocentrum shikokuense* Hada is known to form obvious peak layer in the water column during daytime. However, mechanisms inducing such dense accumulation layer has been not fully understood yet. To clarify the factors that control water depth of the peak layer of *P. shikokuense*, water temperature, salinity, chlorophyll fluorescence, photon-flux density (PFD) and cell densities of phytoplankton including *P. shikokuense* were examined at Sasebo Bay, Minami-kujukushima Bay and Kusudomari Bay, where *P. shikokuense* red tides were observed. Cell densities of *P. shikokuense* in the water column were highest at 0–8 m. When the cell density of *P. shikokuense* was high, these cells mainly accumulated at the shallower depth, whereas *P. shikokuense* accumulated at deeper layer in the strong sea surface light condition. These results suggest that *P. shikokuense* avoid strong light of the sea surface. The PFD at the depth of the maximum cell density ranged from 19 to 381  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  of which many of the value consistent with the level suitable for growth of this species. Our results suggest that vertical positioning of *P. shikokuense* during the daytime is controlled by light intensity, and this behavior enables them to grow with the optimum light condition.

*Prorocentrum shikokuense* Hada (= *Prorocentrum donghaiense* D. Lu = *P. dentatum* Stein)は、毎年のように長江河口流域を中心とした東シナ海で 1,000 km<sup>2</sup> 以上の大規模な赤潮を形成している無殻渦鞭毛藻である。<sup>1)</sup>本種は日本沿岸でもたびたび赤潮を形成し、長崎県海域では 2020–2021 年の 2 年間で 2 件の赤潮形成の報告がある。<sup>2)</sup>*P. shikokuense* の赤潮は、過去に養殖マガキの着色(茶変カキ)を引き起こしたことが報告されている<sup>3,4)</sup>一方で、魚類の

<sup>1</sup> 現所属: 長崎県北振興局商工水産部

<sup>2</sup> 現所属: 福岡県築上郡築上町産業課

<sup>3</sup> 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産資源研究所

<sup>4</sup> 広島大学大学院生物圏科学研究科

斃死事例はほとんど無いことから、これまでわが国では、魚類の斃死を引き起こす有害な渦鞭毛藻として認識されてこなかった。他方、長崎県のクロマグロ養殖漁場海域では、*P. shikokuense* 赤潮がしばしば発生<sup>2)</sup>するようになり、本種赤潮による海水の濁りが新たな問題を生じさせている。クロマグロは濁りに弱いことが経験的に知られており、<sup>5,6)</sup>養殖クロマグロが濁水によって斃死したとの報告もある。<sup>7)</sup>山砥・石田<sup>8)</sup>は、クロマグロ漁場では微細藻類の増殖による濁りが有害性を示す可能性を指摘しており、*P. shikokuense* 赤潮は養殖クロマグロの斃死被害を引き起こす潜在的に危険な現象となり得る。

赤潮を形成する有害渦鞭毛藻の多くは日周鉛直移動を行うが、<sup>9-12)</sup>*P. shikokuense* も同様に日周鉛直移動を行い、日中に極大分布層（極大層）を形成する。<sup>13)</sup>同様に日周鉛直移動により極大層を形成する *Karenia mikimotoi* は、*P. shikokuense* と増殖する時期が重なることから、競合関係にあるとされてきた。<sup>14,15)</sup>*K. mikimotoi* は長崎県海域においてほぼ毎年のように赤潮を形成し、2018–2022年の5年間では計約7,500万円の被害が発生している<sup>2)</sup>ことから、長崎県ではモニタリング対象の最重要種として位置づけられている。伊万里湾では *K. mikimotoi* の赤潮出現に先行して、しばしば *P. shikokuense* が赤潮を形成することから、*P. shikokuense* の動態を把握することで *K. mikimotoi* 赤潮を予察できる可能性も指摘されている。<sup>16)</sup> 以上のように、*P. shikokuense* は養殖クロマグロの斃死要因となる可能性を持ち、その分布水深の特定は被害防止の観点から重要である。また、少なくとも西日本の海域では、本種は *K. mikimotoi* に先行して出現するケースが多い<sup>17-19)</sup>ことから、中層の高密度層の特定が難しく、初期増殖を網羅的に把握することが困難な *K. mikimotoi* 赤潮発生の予察<sup>20)</sup>に利用できる可能性がある。

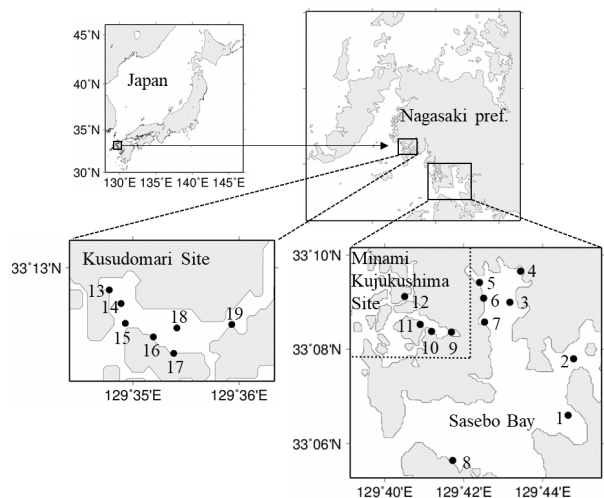
光環境は渦鞭毛藻類の日周鉛直移動を制御

している主な要因の一つとして知られている。<sup>21-23)</sup> そのうち、*P. shikokuense* と同属の *Prorocentrum triestinum* は、日周鉛直移動により光合成に最適な光量層に移動することが観測されている。<sup>24)</sup> 本研究では海中に到達する光量に注目し、長崎県沿岸で発生した複数の *P. shikokuense* 赤潮について、赤潮形成時の光量子束密度、クロロフィル蛍光値および *P. shikokuense* 細胞密度のデータを解析することにより、光環境が *P. shikokuense* の鉛直分布極大層深度に与える影響について明らかにすることを目的とした。

## 材料と方法

### 海洋観測

*Prorocentrum shikokuense* の赤潮形成時、佐世保湾 (Sts. 1–8)、南九十九島地先 (Sts. 9–12) および楠泊地先 (Sts. 13–19) で、2013、2014年の6–7月に週1回の観測により、クロロフィル蛍光値および光量子束密度 ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) のデータを取得した (Fig. 1)。渦鞭毛藻は、上昇・下降を開始する明期・暗期開始前後に分布水深を大きく変動させる<sup>21,25)</sup>ことから、クロロフィル蛍光値が極大となった水深を *P. shikokuense* の分布極大層深度とし、極大層深度



**Fig. 1.** Location of the sampling points. Sasebo Bay (Sts. 1–8), Minami Kujukushima Site (Sts. 9–12) and Kusudomari Site (Sts. 13–19).

観測は日の出後 5 時間以上経過した 10:27–12:13 に多項目水質計 (AAQ-RINKO175, JFE Advantech Co) を用い, 0.1 m 間隔で海面から概ね水深 10 m 層までの範囲で行った。日の出時間のデータは国立天文台 (<http://eco.mtk.nao.ac.jp/koyomi/dni/dni43.html>) より入手した。調査海域で *P. shikokuense* と同定した渦鞭毛藻は, 頂刺がなく細胞が後端に向かって細くなり, 前後につながった 2–4 個体からなる連鎖状群体を形成していた。観測データの内, 佐世保湾では 2013 年 6 月 24 日, 7 月 2 日, 9 日, 2014 年 6 月 23 日, 30 日, 7 月 2 日, 7 日, 南九十九島地先では 2014 年 6 月 23 日, 30 日, 楠泊地先では 2014 年 6 月 10 日, 13 日に得たデータを解析に利用した。それらのデータは, 定点毎に SY 式採水筒 (吉野計器) により, 多項目水質計のクロロフィル蛍光値が極大となる水深 (概ね水深 0–8 m 層) で採取し, 調査当日に正立型光学顕微鏡 (BX50, オリンパス) の下で, 1 mL 当たりの *P. shikokuense* および他の微細藻類の細胞数をそれぞれ直接計数し, *P. shikokuense* の細胞密度が他の微細藻類より 2 倍以上多い定点のものである。

### 解析

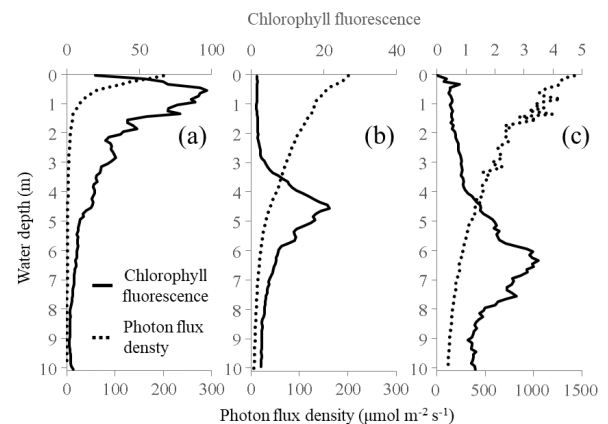
極大層深度と本種の細胞密度との関係について解析した。また, 海面 (0 m) の光量子束密度および極大層深度で観察された光量子束密度との関係についても解析した。*P. shikokuense* の極大層深度と *P. shikokuense* 細胞密度および光量子束密度についてピアソンの積率相関係数で求め, 無相関検定を行った。各定点の光の消散係数を算出するために, 光透過率の指標である吸光係数 ( $k$ ) を用いた。吸光係数は Lambert-Beer の法則  $I_D = I_0 e^{-kD}$  で近似することができる。<sup>26)</sup>ここでの  $D$  は水深,  $I_0$  および  $I_D$  は海面 (0 m) と水深 ( $D$ ) の光量子束密度を示す。水深 0.1 m 毎の光量子束密度を用いて, 最小二乗法により定点毎の吸光係数 (水柱消散係数) を算出した。

佐世保湾, 南九十九島地先および楠泊地先の

極大層深度, 水柱消散係数および細胞密度の比較には一元配置反復測定分散分析 (one-way repeated measures ANOVA) により解析した。さらに, 分散が等しくないと判断された場合 ( $p < 0.05$ ) には, 多重比較検定 (Tukey-Kramer test) をおこなった。

## 結 果

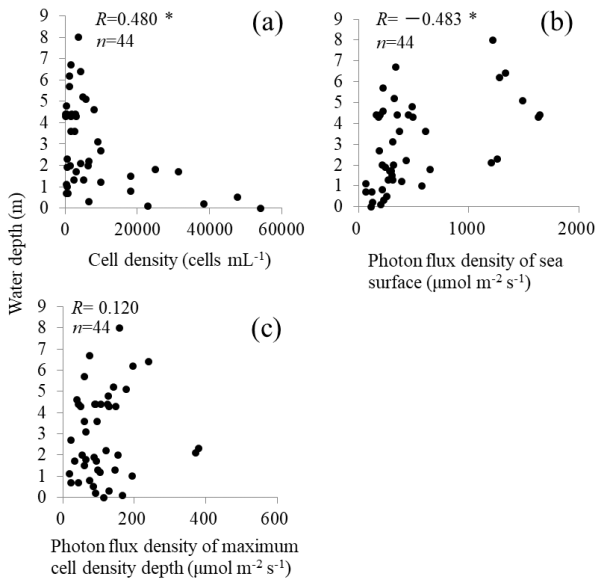
水柱の光量子束密度とクロロフィル蛍光値について, 観測点のうち, 極大層の細胞密度が佐世保湾で  $47,600 \text{ cells mL}^{-1}$  (Fig. 2-a), 南九十九島地先で  $3,160 \text{ cells mL}^{-1}$  (Fig. 2-b), 楠泊地先で  $200 \text{ cells mL}^{-1}$  (Fig. 2-c) の事例を示す。



**Fig. 2.** Vertical distribution of chlorophyll fluorescence, photon flux density, salinity and water temperature of (a) Sasebo Bay, (b) Minami Kujukushima Site, (c) Kusudomari Site.

*P. shikokuense* は細胞集積層の厚さに差異があるものの極大層を形成していた。クロロフィル蛍光値の極大層には  $146–54,000 \text{ cells mL}^{-1}$  の密度で *P. shikokuense* が存在しており, 細胞密度が高いほど極大層深度は浅く ( $R = -0.483, p < 0.05, n = 44$ , Fig. 3-a), 特に  $10,000 \text{ cells mL}^{-1}$  以上の場合には極大層は水深 2 m 以浅に分布した。海面の光量子束密度と極大分布水深の関係をみると, 極大層は水深 0–8 m に認められ, この時の海面の光量子束密度は  $67–1,643 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  と広い範囲にあり, 海面の光量子束密度が高いほど極大層深度は深かった ( $R =$

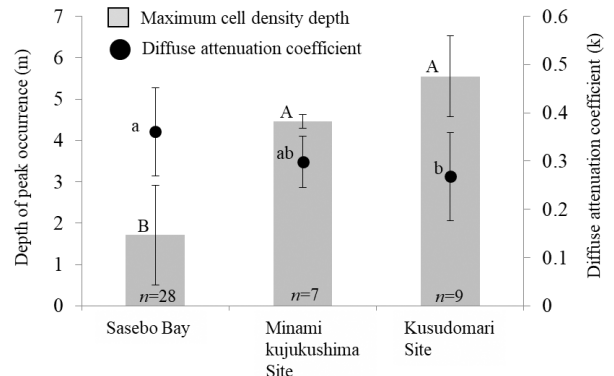
0.480,  $p < 0.05$ ,  $n = 44$ , Fig. 3-b)。また、極大層深度の光量子束密度は 19–381  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  であった ( $R = 0.120$ ,  $n = 44$ , Fig. 3-c)。



**Fig. 3.** Relationships between water depth at the maximum cell density depth of *Prorocentrum shikokuense* and environmental factors. (a) Maximum cell density, (b) Photon flux density of sea surface, (c) Photon flux density of maximum cell density depth in Sasebo Bay, Minami Kujukushima Site and Kusudomari Site from Jun 2013 to July 2014. \* Correlation coefficient ( $p < 0.05$ ).

各海域の極大層深度は楠泊地先 ( $5.5 \pm 1.0 \text{ m}$ )、南九十九島地先 ( $4.5 \pm 0.2 \text{ m}$ )、佐世保湾 ( $1.7 \pm 1.2 \text{ m}$ ) の順に深く、楠泊地先と南九十九島地先では佐世保湾に比べ、有意に深い水深に極大層を形成した (One-way ANOVA,  $p < 0.05$ ,  $n = 7-28$ ,  $df = 2$ ,  $F = 39.561$ ; Tukey-Kramer test,  $p < 0.05$ , Fig. 4)。一方、水柱消散係数 ( $k$ ) は極大層深度とは逆に、佐世保湾 ( $0.36 \pm 0.09$ )、南九十九島地先 ( $0.30 \pm 0.05$ )、楠泊地先 ( $0.27 \pm 0.09$ ) の順に高く、佐世保湾の水柱消散係数は楠泊地先に比べ有意に高かった (One-way ANOVA,  $p < 0.05$ ,  $n = 7-28$ ,  $df = 2$ ,  $F = 5.233$ ; Tukey-Kramer test,  $p < 0.05$ , Fig. 4)。また、各海域で観測された *P. shikokuense* の細胞密度の平均値を比較すると、佐世保湾 ( $11,641 \pm 14,769 \text{ cells mL}^{-1}$ )、楠泊地先 ( $3,471 \pm 1,923 \text{ cells mL}^{-1}$ )、南九十九島

地先 ( $1,827 \pm 2,707 \text{ cells mL}^{-1}$ ) の順に高い傾向であった (One-way ANOVA,  $p = 0.079$ ,  $n = 7-28$ ,  $df = 2$ ,  $F = 2.699$ )。



**Fig. 4.** The maximum cell density depth of *Prorocentrum shikokuense* and diffuse attenuation coefficient by sea area. Error bars indicate standard deviations ( $n = 7-28$ ). Different large letters indicate significant differences between the maximum cell density depth ( $A > B$ , Tukey-Kramer test,  $p < 0.05$ ) and different small letters indicate significant differences between the diffuse attenuation coefficient ( $a > b$ , Tukey-Kramer test,  $p < 0.05$ ).

## 考 察

本研究では、日の出から5時間以上経過した大きな日周鉛直移動をほぼ行わないと想定される時間帯に観測したデータを用い、*P. shikokuense* 赤潮形成時の光量子束密度とクロロフィル蛍光量および検鏡により特定した本種の極大層深度の関係について検討し、光環境や本種の細胞密度が本種の極大層に与える影響について解析した。

### 極大層深度と光量子束密度、細胞密度の関係

*P. shikokuense* は海面での光量子束密度が強いほど、深い水深で極大層を形成していた。本種の光障害が起こる閾値は明らかになっていないが、*P. shikokuense* の極大層深度で観測された光量子束密度は 19–381  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $n = 44$ ) であり、そのうち室内実験により光障害がなく好適な増殖が確認された光量子束密度の 30–230  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (27)より強い光量層に分布していたのは3例、より弱い光量層に分布していたの

は 3 例であった。このことから, *P. shikokuense* は光阻害を避け, 増殖に適した光量層に極大層を形成していることが示唆された。

*P. shikokuense* は極大層の細胞密度が高くなるほど, 浅い水深に極大層を形成した。同様の現象は *K. mikimotoi* でも観測されており,  $10^3$ – $10^4$  cells mL<sup>-1</sup> になると分布水深が 0–2 m になることが五ヶ所湾及び伊万里湾で報告されている。<sup>28,29)</sup> その要因は, 海水中の光は一般に海水自体, 溶存物質, 植物プランクトンおよび懸濁物質などによる吸収と散乱により減衰することから,<sup>30)</sup> 好適な光量となる水深が変動するためと考えられる。実際に楠泊地先, 南九十九島地先および佐世保湾の *P. shikokuense* の極大層深度と水柱消散係数を比較すると, 水柱消散係数が低く, 光の透過率が高い海域ほど *P. shikokuense* は深い水深に極大層を形成していた。また, 本種の極大層の細胞密度が高いほど水柱消散係数は高い傾向にあった。加えて, 細胞の極大層深度の下層では光量子束密度が急速に低くなっていることから, *P. shikokuense* の濃密な赤潮は光の透過率を低下させている (Fig. 2)。他方, 南九十九島地先は楠泊地先に比べて本種の細胞密度は低かったが, 水柱消散係数は高かったことから, 当該海域では光の消散は本種の細胞密度だけではなく, 海中の懸濁・溶存物質の影響を受けている可能性が考えられる。以上のことから, *P. shikokuense* の極大層の形成深度を変動させる要因の一つは光量であり, 当該海域の水中光量の変化に天候や海域毎の光散乱特性だけでなく, 本種による遮蔽効果も寄与していると考えられる。

#### ***K. mikimotoi* 極大層形成との類似点**

*K. mikimotoi* の赤潮形成時の鉛直分布は天候によって変化し, 晴天時には中層で, 曇天時は表層に分布することが観察されており,<sup>31)</sup> 佐世保湾および伊万里湾でも同様の現象が観測されている。<sup>19,32)</sup> Honjo et al.<sup>28)</sup> は紀伊半島の五ヶ所湾や田辺湾では *K. mikimotoi* の昼間の分布深度は 1,000 cells mL<sup>-1</sup> 以上になると表層 (0–

2 m) に移行することを報告しており, 伊万里湾でも同様の事例が観測されている。<sup>29)</sup> これは今回観測された *P. shikokuense* の場合と同様に, 赤潮が濃密になるつれ自己遮蔽により, 好適な光量層が表層付近になることが要因の一つとして考えられる。Aoki et al.<sup>32)</sup> は, 伊万里湾で出現した *K. mikimotoi* は光量子束密度が 300 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 以上の層では極大層は形成しないことを報告しており, Shikata et al.<sup>33)</sup> も瀬戸内海で同様の現象を観察していることから, *K. mikimotoi* は強光を避けていると考えられる。

本海域でも *P. shikokuense* は 400 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 以上の光量層では極大層を形成しておらず, この点で *K. mikimotoi* の場合と類似している。また, メソコスム実験では *P. shikokuense* が *K. mikimotoi* と同様に天候によって極大層深度を変化させ, 晴天時は概ね同じ水深に分布することが確認されている。<sup>34)</sup>

以上より, *P. shikokuense* は *K. mikimotoi* と同様に光阻害を受けない光量層に極大層を形成していると考えられることから, 水柱内の光量子束密度が測定・推測できれば, *P. shikokuense* ひいては *K. mikimotoi* の分布深度の予察に繋がる可能性がある。ただし, 赤潮が濃密 (細胞密度が増加) になると海面への光量に関係なく表層付近に分布することが考えられる。さらに, 赤潮を形成し日周鉛直移動を行う有害渦鞭毛藻類は, 潮流や風により水平方向にも移動することも知られており,<sup>20,29,32)</sup> *P. shikokuense* についても適切な赤潮被害防止対策を講じるためには鉛直移動だけではなく, 赤潮の水平移流についても予察することが重要である。

本研究では, *P. shikokuense* の日中の蟻集現象に焦点をあて日周鉛直移動の一端を捉えたが, 植物プランクトンの極大分布を決める要因として水温, 塩分による躍層や栄養塩があげられる。ラフィド藻の *Chattonella* 属や渦鞭毛藻の *K. mikimotoi* は強度の水温躍層および塩分躍層は通過できないと報告されており,<sup>35,36)</sup> 上層もしくは下層に移動しようとする細胞が水温・塩

分躍層付近に集積する可能性もある。本研究では栄養塩データを入手しておらず、本種の極大層深度と栄養塩濃度の関係については明らかにできなかったが、渦鞭毛藻類は栄養塩濃度により鉛直移動様式が異なる事例が観測されている)。<sup>12,21,37,38)</sup>例えば、渦鞭毛藻の *Akashiwo sanguinea* (K.Hirasaka) G.Hansen & Moestrup や *Lingulodinium polyedra* (Stein) Dodge は、増殖が最大となる濃度で硝酸塩が存在する場合は、日中に光量の高い表層に分布するが、枯渇した場合は表層光量の10%となる光量層に分布し、栄養塩濃度の違いで分布する光量層が異なることが知られている。<sup>22)</sup>このように栄養塩濃度が *P. shikokuense* の極大分布に影響を与えた可能性も考えられることから、詳細な解明が必要である。

## 謝 辞

本研究の取りまとめに際してご助言頂いた長崎大学の松岡數充名誉教授に謹んで感謝申し上げます。また、現場調査に協力頂いた針尾漁業協同組合、九十九島漁業協同組合、佐世保市水産センターおよび長崎県県北水産業普及指導センターの皆様にお礼申し上げます。

## 文 献

- 1) Lu D, Goebel J, Qi Y. Morphological and genetic study of *Prorocentrum donghaiense* Lu from the East China Sea, and comparison with some related *Prorocentrum* species. *Harmful Algae* 2005; **4**: 493–505.
- 2) 平成30年—令和4年九州海域の赤潮. 水産庁九州漁業調整事務所, 福岡. 2018-2022.
- 3) 加賀新之助. 2010年に大船越において発生した *Prorocentrum* sp. 赤潮発生の環境特性と茶変カキについて. 岩手県水産技術センター研究報告, 2011; **7**: 7–13.
- 4) 畑直亜. カキなど二枚貝の着色現象を引き起こすプランクトン. 「有害有毒プランクトンの科学」(今井一郎, 山口峰生, 松岡數充編) 恒星社厚生閣, 東京. 2016; 120–130.
- 5) 熊井英水. クロマグロの人工ふ化飼育とその再生産に関する研究. 日本水産学会誌 1998; **64**: 601–605.
- 6) Munday BL, Hallegraef GM. Mass mortality of captive southern bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) in April/May 1996 in Boston Bay, south Australia: A complex diagnostic problem. *Fish Pathol.* 1998; **33**: 343–350.
- 7) 石田直也, 山砥稔文, 浦賢二郎, 平江 想, 青木一弘, 小池一彦. 長崎県対馬沿岸海域で発生した養殖クロマグロ *Thunnus orientalis* の斃死要因. 日本水産学会誌 2017; **83**: 41–51.
- 8) 山砥稔文, 石田直也. 島嶼海域での低密度赤潮による新たな漁業被害の発生. 「有害有毒プランクトンの科学」(今井一郎, 山口峰生, 松岡數充編) 恒星社厚生閣, 東京. 2016; 131–138.
- 9) Watanabe M, Kohara K, Kimura T. Diel vertical migration and nocturnal uptake of nutrients by *Chattonella antiqua* under stable stratification. *Limnol. Oceanogr.* 1991; **36**: 593–602.
- 10) Park JG, Jeong MK, Lee JA, Cho KJ, Kwon OS. Diurnal vertical migration of a harmful dinoflagellate, *Cochlodinium polykrikoides* (Dinophyceae) during a red tide in coastal waters of Namhae Island, Korea. *Phycologia* 2001; **40**: 292–297.
- 11) Katano T, Yoshida M, Yamaguchi S, Yoshino K, Hamada T, Koriyama, Hayami M. Effect of nutrient concentration and salinity on diel vertical migration of *Chattonella marina* (Raphidophyceae) *Mar. Biol. Res.* 2014; **10**: 1007–1018.
- 12) 坂口昌生, 山砥稔文, 平江 想, 石田直也, 平野慶二, 青木一弘. 諫早湾における有害

- 赤潮ラフィド藻 *Chattonella* 赤潮の発生状況とメソコスム内での日周鉛直移動. 日本プランクトン学会報 2017; **64**: 1–10.
- 13) Wang J, Huang X. Ecological characteristics of *Prorocentrum dentatum* and the cause of harmful algal bloom formation in China Sea. *Chin. J. Appl. Ecol.* 2003; **14**: 1065–1069.
- 14) Koizumi Y, Uchida T, Honjo T. Diurnal vertical migration of *Gymnodinium mikimotoi* during a red tide in Hoketsu Bay, Japan. *J. Plankton Res.* 1996; **18**: 289–294.
- 15) 柳 哲雄, 平尾賢治, 松山幸彦, 本城凡夫. 五ヶ所湾のギムノディニウム赤潮. *La mar.* 1994; **32**: 65–70.
- 16) 西山嘉乃, 河口真弓, 吉田幸史, 野口浩介, 寺田雅彦, 明田川貴子, 江口泰蔵. 2012年夏季に伊万里湾佐賀県海域で発生した *Karenia mikimotoi* 赤潮. 佐賀県玄海水産振興センター研報 2013; **6**: 31–62.
- 17) 三重県水産研究所. 平成26年三重県沿岸海域に発生した赤潮. 三重県水産研究所. 2015; 6 pp.
- 18) 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所. 瀬戸内海の赤潮. 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所. 兵庫. 2015.
- 19) Higo S, Htoo-Thaw MS, Yamatogi T, Ishida N, Hirae S, Koike K. Application of a pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometer reveals its usefulness and robustness in the prediction of *Karenia mikimotoi* blooms: A case study in Sasebo Bay, Nagasaki, Japan. *Harmful Algae* 2017; **61**: 63–70.
- 20) 宮村和良. *Karenia mikimotoi* の赤潮動態と発生予察・対策. 「有害有毒プランクトンの科学」(今井一郎, 山口峰生, 松岡敷充編) 恒星社厚生閣, 東京. 2016; 191–200.
- 21) Cullen JJ, Horrigan SG. Effects of nitrate on the diurnal vertical migration, carbon to nitrogen ratio, and the photosynthetic capacity of the dinoflagellate *Gymnodinium splendens*. *Mar. Biol.* 1981; **62**: 81–89.
- 22) Figueroa FL, Niell FX, Figueiras FG. Diel migration of phytoplankton and spectral light field in the Ria de Vigo (NW Spain). *Mar. Biol.* 1998; **130**: 491–499.
- 23) Shikata T, Matsunaga S, Iseki M, Nishide H, Higashi S, Kamei Y, Yamaguchi M, Jenkinson IR, Watanabe M. Blue light regulates the rhythm of diurnal vertical migration in the raphidophyte red-tide alga *Chattonella antiqua*. *J. Plankton Res.* 2013; **35**: 542–552.
- 24) Ault TR. Vertical migration by the marine dinoflagellate *Prorocentrum triestinum* maximises photosynthetic yield. *Oecologia* 2000; **125**: 466–475.
- 25) Shikata T, Matsunaga S, Nishide H, Sakamoto S, Onistuka G, Yamaguchi M. Diurnal vertical migration rhythms and their photoresponse in four phytoflagellates causing harmful algal blooms. *Limnol. Oceanogr.* 2015; **60**: 1251–1264.
- 26) 藤原隆一. 連続観測記録を用いた大阪湾奥の光環境に関する一考察. 土木学会論文集 B2 2009; **65**: 1241–1245.
- 27) Xu N, Duan S, Li A, Zhang C, Cai Z, Hu Z. Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the harmful dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* Lu. *Harmful Algae* 2010; **9**: 1317.
- 28) Honjo T, Yamamoto S, Nakamura O, Yamaguchi M. Annual cycle of motile cells of *Gymnodinium nagasakiense* and ecological features during the period of red tide development. In: Graneli E(Eds), *that Tcoxic Marine Phytoplankton*, Elsevier, New York. 1990; 165–170.
- 29) 山砥稔文, 石田直也, 平江 想, 杉原志貴, 鎌田正幸, 西山嘉乃, 青木一弘. 2012年伊万里湾で発生した有害渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* 赤潮の環境特性と養殖トラフグの大量斃死. 藻類 2016; **64**: 94–101.

- 30) 杉森康宏. 海中の放射伝達. 「海洋環境光学」(杉森康宏, 坂本旦編), 東海大出版会, 神奈川. 1985; 80-128.
- 31) 山口峰生. *Gymnodinium nagasakiense*の赤潮発生機構と発生予知に関する生理生態学研究. 南西水研報 1994; **27**: 251-394.
- 32) Aoki K, Kameda T, Yamatogi T, Ishida N, Hirae S, Kawaguchi M, Syutou T. Spatio-temporal variations in bloom of the red-tide dinoflagellate *Karenia mikimotoi* in Imari Bay, Japan, in 2014: Factors controlling horizontal and vertical distribution. *Mar. Pollut. Bull* 2017; **124**: 130-138.
- 33) Shikata T, Onitsuka G, Abe K, Kitatsuji S, Yufu K, Yoshikawa Y, Honjo T, Miyamura K. Relationships between light environment and subsurface accumulation during the daytime in the red-tide dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. *Mar. Biol.* 2017; **164**: 18. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-3042-4>.
- 34) 平江 想, 山砥稔文, 石田直也, 平野慶二, 小池一彦, 青木一弘. 長崎県九十九島海域楠泊地先における有害渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi*のメソコスム内での日周鉛直移動について. 日本プランクトン学会報 2019; **66**: 1-10.
- 35) 代田明彦. 水産研究の現状と課題④. 水産の研究. 1988; **7**: 36-42.
- 36) Shikata T, Sakamoto S, Onitsuka G, Aoki K, Yamaguchi M. Effects of salinity on diel vertical migration behavior in two red-tide algae, *Chattonella antiqua* and *Karenia mikimotoi*. *Plankton Benthos Res.* 2014; **9**: 42-50.
- 37) Epply RW, Holm-Hansen O, Strickland J DH. Some observations on the vertical migration of dinoflagellates. *J. Phycol.* 1968; **4**: 333-340.
- 38) Shikata T, Kitatsuji S, Abe K, Onitsuka G, Matsubara T, Nakayama N. Vertical distribution of a harmful red-tide dinoflagellate, *Karenia mikimotoi*, at the decline stage of blooms. *J. Sea Res.* 2020; **165**: 101960.