宇和島湾およびその周辺海域における有害渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* の 出現特性：赤潮発生年と非発生年の比較

鬼塚 剛,^{1a*} 鈴川 健二,^{2b} 吉江 直樹,³ 平井真紀子,² 竹中 彰一,²
吉原 勇作,⁴ 大西秀次郎,³ 清水 園子,⁵ 竹内 久登,⁵ 太田 耕平,^{5c}
外丸 裕司,^{1a} 坂本 節子,^{1a} 阿部 和雄,^{1a} 山口 聖,^{1d} 紫加田知幸,^{1e}
山口 一岩,⁶ 武岡 英隆⁵

(2020年9月13日受付, 2020年11月26日受理, 2021年1月22日J-STAGE 早期公開)

¹(国研)水産研究・教育機構 瀬戸内海区水産研究所, ²愛媛県農林水産研究所水産研究センター,
³愛媛大学沿岸環境科学研究センター, ⁴愛南町水産課, ⁵愛媛大学南予水産研究センター, ⁶香川大学農学部

Spatio-temporal dynamics of the harmful dinoflagellate *Karenia mikimotoi* in Uwajima Bay and
its adjacent waters: comparison between a bloom occurrence year and a non-occurrence year

GOH ONITSUKA,^{1a*} KENJI SUZUKAWA,^{2b} NAOKI YOSHIE,³ MAKIKO HIRAI,²
SHOICHI TAKENAKA,² YUUSAKU YOSHIHARA,⁴ HIDEJIRO OHNISHI,³
SONOKO SHIMIZU,⁵ HISATO TAKEUCHI,⁵ KOHEI OHTA,^{5c} YUJI TOMARU,^{1a}
SETSUO SAKAMOTO,^{1a} KAZUO ABE,^{1a} AKIRA YAMAGUCHI,^{1d} TOMOYUKI SHIKATA,^{1e}
HITOMI YAMAGUCHI⁶ AND HIDETAKA TAKEOKA⁵

¹National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Japan Fisheries Research and Education Agency, Hatsukaichi, Hiroshima 739-0452, ²Fisheries Research Center, Ehime Research Institute of Agriculture, Forestry and Fisheries, Uwajima, Ehime 798-0104, ³Center for Marine Environmental Studies, Ehime University, Matsuyama, Ehime 790-8577, ⁴Fisheries Division, Ainan Town Office, Ainan-cho Minamiuwa-gun, Ehime 798-4196, ⁵South Ehime Fisheries Research Center, Ehime University, Ainan-cho Minamiuwa-gun, Ehime 798-4205, ⁶Faculty of Agriculture, Kagawa University, Miki-cho, Kita-gun, Kagawa 761-0795, Japan

To elucidate the spatio-temporal dynamics of the harmful dinoflagellate *Karenia mikimotoi* and the relationship with environmental conditions in Uwajima Bay and its adjacent waters, we conducted field observations and analyzed the data in 2018 when a bloom occurred and in 2019 when it did not occur. In 2018, cell density of *K. mikimotoi* increased in Uwajima Bay, and then the bloom corresponding to low salinity water expanded to a broad area of the adjacent waters, suggesting that the spatio-temporal dynamics of the species were controlled by fresh water and nutrient discharges from rivers, and by passive transport due to a surface residual current. In 2019, although vegetative cells overwintered at low density, they did not form a bloom, possibly due to the environmen-

©2021 公益社団法人日本水産学会/The Japanese Society of Fisheries Science

* Tel : 81-829-55-0666. Fax : 81-829-54-1216. Email : onizuka@affrc.go.jp

^a 現所属：(国研)水産教育・研究機構 水産技術研究所（廿日市庁舎）(Fisheries Technology Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, Hatsukaichi, Hiroshima, 739-0452, Japan)

^b 現所属：愛媛県南予地方局八幡浜支局（Yawatahama Branch Office, Nanyo Regional Office, Ehime Prefectural Government, Yawatahama, Ehime 796-0048, Japan）

^c 現所属：九州大学大学院農学研究院（Faculty of Agriculture, Kyushu University, Fukuoka, Fukuoka, 819-0395, Japan）

^d 現所属：(国研)水産教育・研究機構 水産技術研究所（長崎庁舎）(Fisheries Technology Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, Nagasaki, Nagasaki, 851-2213, Japan)

^e 現所属：(国研)水産教育・研究機構 水産技術研究所（五島庁舎）(Fisheries Technology Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, Goto, Nagasaki, 853-0508, Japan)

電子付録付報文：J-STAGE オンライン版 (<https://doi.org/10.2331/suisan.20-00055>) にて本稿の関連資料を公開。

tal conditions for their growth, a large-scale intrusion of warm water (*kyucho*), and the existence of competing species.

キーワード : *Karenia mikimotoi*, 赤潮, 宇和島湾, 栄養塩, 河川流入, 急潮

四国と九州の間に位置する豊後水道の東部海域は宇和海と呼ばれ, リアス式海岸が形成する複雑な海岸線に沿って比較的水深の深い大小さまざまな内湾が存在している (Fig. 1)。宇和海には海域に注ぐ一級河川は存在せず, 多くの内湾の奥部には小規模な二級以下の河川が流入している。一方で, 宇和海の海洋環境や生物生産は, 間欠的な外洋系水の進入現象である急潮と底入り潮の影響を受けていることが知られている。¹⁻⁶⁾ ここで急

潮とは黒潮由来の暖水の進入現象であり,⁷⁾ 底入り潮は陸棚斜面域由来の冷水の進入現象である。⁸⁾ 宇和海の沿岸域では, その自然環境を活かしてマダイやブリ類などの魚類養殖や真珠養殖が盛んに行われ, 全国有数の養殖生産量・生産額を誇っている (えひめの水産業 : <https://www.pref.ehime.jp/h37100/ehimev/index.html>, 2019年5月19日)。^{9,10)} しかしながら, 宇和海では1979年に有害な渦鞭毛藻の一種である *Karenia mikimotoi* によ

Fig. 1 Map of the study area in Uwajima Bay, Japan. Open circles (Stns. YI, MN, UO, HB, SH, SF), an open diamond (Stn. YS) and an open square (Stn. UW) indicate the sampling stations of *Karenia mikimotoi*, the buoy for measuring water temperature and the intensive observation station, respectively. Open triangle and white arrow indicate the meteorological station of Uwajima and the river mouth of the Suka River, respectively.

る養殖魚のへい死被害が初めて確認されて以降, 本種赤潮による漁業被害がたびたび生じており,¹⁴⁾ 養殖漁業にとっての重大な脅威となっている。2010年代に入ってから *K. mikimotoi* 赤潮が原因とされる養殖魚のへい死によって, 2012年の12.3億円をはじめ, 2014年, 2015年, 2018年にそれぞれ1.0億円, 3.7億円, 2.3億円と4か年で1億円を超える漁業被害が発生している。¹¹⁻¹⁴⁾

K. mikimotoi は東アジアやヨーロッパを中心に世界各地の亜熱帯から中緯度海域に出現し, 天然・養殖魚介類の大量へい死を引き起こしている。¹⁵⁾ 我が国では西日本沿岸域を中心にほぼ毎年本種の赤潮が発生しており, 宇和海だけでなく, 豊後水道西部海域や九州北部の伊万里湾などで高頻度に漁業被害が報告されている。^{11,16-20)} 2015年10月には北海道函館湾で赤潮化するなど, 暖水性である本種の温暖化に伴う広域化も懸念されている。²¹⁾ 本種の出現特性については, 残差流による分布拡大機構^{16-20,22)} や赤潮の発生年と非発生年における栄養塩環境および競合種の違い²³⁾ など, 海域ごとに様々な知見が得られている。しかしながら, 宇和海においては, 気象条件との関係²⁴⁻²⁶⁾ や底入り潮の影響²⁷⁾ が報告されているものの, 本種赤潮の時空間変動特性や発達・衰退過程, 赤潮の発生・非発生と栄養塩や競合種との関係, 急潮の影響など不明な点も多い。赤潮は種特異的であると同時に海域特異的な現象であり, 養殖現場で漁業被害を軽減するための対策を効果的に講じるには, 対象海域での出現特性を明らかにしておく必要がある。²⁸⁾

近年, 宇和海では夏季を中心に地方自治体だけでなく, 周辺漁協も参加する有害プランクトンのモニタリング体制が構築され, 得られたプランクトンの種類や細胞密度の情報は準リアルタイムで公表されている(愛媛県赤潮・貝毒情報: <https://www.pref.ehime.jp/h35115/akasio/akasio.html>, 2020年5月19日, 赤潮ネット: <https://akashiwo.jp/>, 2020年5月19日)。²⁸⁾ それらのデータによると, *K. mikimotoi* 赤潮は, 大規模発生年であった2014年と2015年において, 宇和海中央部に位置する宇和島湾で初期発生した後, 周辺海域に分布を拡げる傾向が認められた。そこで, 我々は初期発生海域とみられる宇和島湾において2018年から週一回の頻度で多項目にわたる現場調査を開始した。本稿では, 宇和島湾において実施した現場調査と宇和海で構築されているモニタリング網で得られたデータ等をもとに, *K. mikimotoi* の大規模赤潮が発生した2018年の出現特性を詳報するとともに, 非発生だった2019年の海域環境との比較を行うことで, 発生要因を考察することを目的とする。

材料と方法

宇和島湾 Stn. UW (水深約24 m) において, 2018年と2019年の5-8月に概ね週一回の頻度で正午前後の時間帯に採水(離合社製 北原式採水器)および多項目水質計(JFE アドバンテック社製 AAQ-RINKO)を用いた観測を行った。採水は表層, 5 m, 10 m, 海底上1 mに加えて, 多項目水質計のクロロフィル蛍光センサーでピークが確認された場合には蛍光強度の極大層(クロロフィル極大層)でも行った。海水試料は光学顕微鏡(ニコン社製 Eclipse E200)による植物プランクトン種組成・細胞密度の分析に供するとともに, オートアナライザー(ビーエルテック社製 QuAAtro)で栄養塩濃度(DIN: 溶存態無機窒素 = 硝酸態窒素 + 亜硝酸態窒素 + アンモニウム態窒素, DIP: 溶存態無機リン, DSi: 溶存態ケイ素)を測定した。また, Stn. UW において上記調査時の表層またはクロロフィル極大層で採取した海水試料および2019年1月から4月に不定期に採取した表層の海水試料を分子生物学的手法の一つであるリアルタイムPCR法によるDNA量の定量分析に供し, *K. mikimotoi* の細胞密度を算出した。まず海水1 Lを孔径5 μm のメンブレンフィルター(ミリポア社製 オムニポアメンブレンフィルター)で濾過した。フィルターを凍結・解凍後, ピーズ破碎によりホモジナイズし, キアゲン社製 DNeasy Plant Mini Kit および核酸精製機器(キアゲン社製 QIAcube)を用いてプロトコールに従ってDNAを抽出し, 100 μL の溶出バッファーにDNAを溶出した。*K. mikimotoi* のDNAを特異的に識別するプライマーと蛍光プローブ(TaqMan プローブ)は, アメリカ国立生物工学情報センター(NCBI)より入手したリボソームRNA遺伝子(rDNA 18S-28S領域; アクセッション番号 KU314866, KT733615, LC055222, KF998563)の情報を基に, Internal Transcribed Spacer 2(ITS2)領域上にある*K. mikimotoi* に特異的な配列を標的として設計した(電子付録, Table S1)。リアルタイムPCR分析にはバイオラッド社製2 $\times$ SSo Advanced Universal Probes Supermix, フォワードプライマーおよびリバースプライマー(各280 nM), 蛍光プローブ(187.5 nM), および抽出DNAを1または5 μL 混合したのち蒸留水で全量を15 μL に調製したものを用いた。リアルタイムPCR装置(バイオ・ラッド社製CFX96)により95 $^{\circ}\text{C}$, 1分間加熱した後, 95 $^{\circ}\text{C}$, 5秒間の熱変性および60 $^{\circ}\text{C}$, 25秒間の伸長反応を40サイクル繰り返し, 得られたThreshold Cycle (Ct) 値を既知濃度のスタンダードDNA ($1.0 \times 10^1 - 10^4$ copies μL^{-1}) の反応結果から作成した検量線に当てはめることで抽出DNA中の*K. mikimotoi* DNAコピー数(copies μL^{-1})を算出した。得られたコピー数(x)は, 既

知細胞密度の *K. mikimotoi* を添加した 1 L の海水試料 (1, 5, 25, 125, 1000, 5000 cells L⁻¹, 各濃度 4 回繰り返し) から抽出した DNA の分析結果より得られた関係式 $y = 0.0093x^{0.9082}$ ($R^2 = 0.9957$) により細胞密度 (y) (下限値 0.001 cells mL⁻¹) へと変換した (電子付録, Fig. S1)。

宇和島湾およびその周辺海域における *K. mikimotoi* の細胞密度については, 上記データの他に愛媛県農林水産研究所水産研究センターと愛南町水産課に加えて, 八幡浜, 明浜, 吉田町, 下波, 遊子, うわうみ, 宇和島, 三浦, 北灘, 下灘の各漁業協同組合 (明浜, 吉田町, 下波, 遊子, うわうみ, 宇和島, 三浦, 北灘, 下灘の各漁業協同組合は 2020 年 4 月 1 日に愛媛県漁業協同組合に統合) の職員および漁業者が表層またはクロロフィル極大層 (多項目水質計のクロロフィル蛍光センサーでピークが確認された場合のみ) で採水・検鏡し (検鏡は愛媛県農林水産研究所水産研究センター実施分を含む), 水産研究・教育機構が管理・運営する「赤潮ネット」 (<https://akashiwo.jp/>, 2020 年 5 月 19 日) に収録されたすべてのデータを用いた。*K. mikimotoi* は昼間表層に上昇し, 夜間下層に下降する日周鉛直移動を行うことが知られており,^{29,30)} 本種動態を論じる際には, 採水時刻にも留意する必要がある。「赤潮ネット」に収録されたデータの採水は, 2018 年には 5 時台から 17 時台まで, 2019 年には 8 時台から 16 時台の日中に行われ, 午前が 9 時から 11 時まで, 午後は 13 時から 15 時までの頻度が高かった (電子付録, Fig. S2)。本種赤潮が発生した 2018 年と非発生だった 2019 年でデータ数に 3 倍以上の開きがあったものの, 両年ともに期間を通じて採水時刻の傾向に大きな違いは認められなかった。

さらに, 宇和島漁業協同組合によって 2018 年 6 月から 7 月に行われた宇和島湾の Stn. UW における多項目水質計 (ハイドロラボ社製 DS5X) 観測, 愛媛県農林水産研究所水産研究センターによって 2018 年 6 月 19 日および 6 月 26 日に宇和島湾内の 6 点で実施された多項目水質計観測, ならびに愛媛県農林水産研究所水産研究センター調査船「よしゅう」によって 2018 年 7 月 11–13 日に宇和海沖合域の 21 点で実施された多項目水質計 (JFE アドバンテック社製 ASTD102) 観測で得られた表層塩分データも用いた。

宇和島湾 Stn. UW では, 底層の栄養塩環境に関連する海底堆積物の分析も実施した。2019 年 9 月 18 日に KK 式柱状採泥器を用いた海底堆積物の層別採取 (1 cm ごと) を行い, 概ね山口ら³¹⁾ および Suzumura³²⁾ の方法で乾燥堆積物 1 g 中の全有機態炭素 (TOC), 全窒素 (TN), 全リン (TP), 無機態リン (IP) の含有量を測定した。70°C で乾燥した堆積物試料をメノウ製乳鉢で粉末状に破碎し, 無機炭素除去のために 1 N 塩酸処理

後, 元素分析計 (ジェイサイエンスラボ社製 JM10) により TOC と TN を定量した。さらに, 破碎した堆積物試料をガラス瓶に秤量した後, 470°C で 90 分間焼成した堆積物と焼成しない堆積物をそれぞれ 1 N 塩酸で 14 時間処理することで溶存態無機リンを抽出した。抽出液は超純水で 1/10 に希釈した後オートアナライザーで測定し, TP と IP を定量した。堆積物中の有機態リン (OP) は TP と IP の差として算出した。

宇和島湾 Stn. UW における 5 m 深と 20 m 深の水温については, IoTOTO プロジェクト (愛媛大学理工学研究科・沿岸環境科学研究センター・南予水産研究センター, 愛媛県農林水産研究所水産研究センター, 愛媛県漁業協同組合連合会) において構築されている宇和海海況情報サービス「You see U-Sea」 (<http://akashio.jp/kaisuion/>, 2019 年 8 月 16 日) で取得された 30 分ごとの連続観測データを用いた。また, 宇和島湾 Stn. YS の 20 m 深水温は, 水産研究・教育機構の「リアルタイム海洋情報収集解析システム」 (<https://buoy.nrifs.affrc.go.jp/>, 2020 年 5 月 1 日) で取得・公表されている日平均値を用いた。さらに, 気象庁が取得・公表している宇和島特別地域気象観測所の日照時間, 降水量, 風向・風速 (<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>, 2019 年 12 月 27 日), 愛媛県南予地方局須賀川ダム管理事務所が取得・管理する須賀川水位 (和霊水位観測局), 宇宙航空研究開発機構 (JAXA) / 東海大学 (TSIC/TRIC) が受信・公表している地球観測衛星 Aqua 搭載センサー MODIS の夜間海面水温 (バイナリデータ) の各データを用いた。なお, 須賀川の和霊水位観測局上流の流域面積は宇和島湾に流入する全河川の流域面積の 39% であり, 他の河川流入もあるため, 本研究では須賀川からの流入のタイミングが他の河川と概ね一致しているものと仮定したうえで, 宇和島湾への河川流入の指標として用いることとした。

結 果

***Karenia mikimotoi* 水平分布の時間変化** 2018 年および 2019 年の 5 月から 8 月にかけての *K. mikimotoi* 細胞密度の水平分布の時間変化を Fig. 2 に示す。2018 年には 5 月に宇和島湾内の複数の測点で 10 cells mL⁻¹ 未満の低密度で確認され始め, 6 月上旬から中旬にかけて, 水深 30 m 以浅の宇和島湾奥を中心に細胞密度が急激に増加した (Fig. 2a)。6 月下旬には宇和島湾奥で 10000 cells mL⁻¹ を超えるとともに湾内の広範囲で 1000 cells mL⁻¹ 以上となった。また, 宇和島湾に隣接する法花津湾や岩松湾でも数十から数百 cells mL⁻¹ で出現し, 宇和海北部の三瓶湾や八幡浜湾でも遊泳細胞が確認された。7 月上旬には高密度の範囲が拡大し, 宇和島湾全域で数千から数万 cells mL⁻¹ に達し, 沿岸域だ

(a) Year of 2018

(b) Year of 2019

Fig. 2 Spatio-temporal variations in maximum cell density of *Karenia mikimotoi* in Uwajima Bay and the adjacent area in the years of (a) 2018 and (b) 2019. Color plots indicate maximum cell density among all sampling depths and in each period.

けでなく宇和海沖合域でも数十 cells mL⁻¹ 以上が広範囲で確認された。7 月中旬には宇和島湾内での細胞密度が減少したものの、法花津湾や三瓶湾、由良半島の南北

に位置する下灘湾や内海湾、船越半島の南側の宿毛湾など広範囲で 1000 cells mL⁻¹ 以上の高密度が観測された。7 月下旬には各海域の細胞密度は宿毛湾以外で急激に減

少し、8月に入ると宇和島湾周辺で数 cells mL⁻¹が観測されるのみとなった。宇和島湾での最高細胞密度は6月25日の74000 cells mL⁻¹、宇和海全域では7月18日の下灘湾での84000 cells mL⁻¹だった。一方、2019年は6月まで検鏡で1 cell mL⁻¹を超える細胞密度は確認されず、7月に入って宇和島湾や三瓶湾で初認された (Fig. 2b)。宇和島湾での最高細胞密度は7月26日の4 cells mL⁻¹、宇和海全域でも三瓶湾で7月18日に確認された10 cells mL⁻¹が最高だった。

宇和島湾における水質環境と植物プランクトン組成
2018年および2019年に *K. mikimotoi* 出現の中心で初期増殖海域だった宇和島湾において、*K. mikimotoi* 出現状況と環境条件を確認した。両年における気象条件・須賀川水位と宇和島湾における細胞密度の時間変化を Fig. 3 に示す。2018年は前述のとおり、6月に入って急激に細胞密度が増加しており、増加開始は概ね日照時間が平年値を下回り始めた時期と一致していた (Fig. 3a, c)。6月下旬の降水量・河川水位の増加後に細胞密度がピークとなったが、7月上旬に再び降水量・河川水位が増加した後、急激に細胞密度が低下した (Fig. 3a-c)。この7月上旬の降雨は西日本を中心に各地で甚大な被害をもたらした平成30年7月豪雨 (気象庁 平成30年7月豪雨: <https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/data/bosai/report/2018/20180713/20180713.html>,

2020年5月26日)で、宇和島では7月3-8日に計430 mmと記録的な降水量が観測された。一方、2019年は梅雨入りが6月26日と四国地方の平年日 (6月5日) と同日だった2018年と比べて大幅に遅れたため (気象庁 過去の梅雨入りと梅雨明け: <https://www.data.jma.go.jp/fcd/yoho/baiu/index.html>, 2020年5月26日), 6月中旬まで好天が続いたが、6月下旬から7月中旬にかけて降水量が増加し、日照時間も平年より短くなった (Fig. 3d)。河川水位は降水量と対応し6月下旬から7月中旬に上昇していた (Fig. 3e)。2019年は梅雨入り後も *K. mikimotoi* が低密度で推移し、日照時間が平年値を下回る時期に若干増加したものの、2018年のような高密度には至らなかった (Fig. 3f)。

2018年および2019年の5月から7月にかけての Stn. UW における水質環境と植物プランクトンの鉛直分布を電子付録 Fig. S3 と Fig. 4 に示す。2018年は、水温 17.4–29.0°C の範囲で変化し、5月から7月にかけて表層付近で徐々に水温成層が形成されていた (電子付録, Fig. S3a)。塩分は 22.6 から 34.4 の範囲で変化し、まとまった降水量が観測され河川水位が上昇した5月上旬と6月下旬から7月上旬にかけて表層で低下していた (電子付録, Fig. S3b)。クロロフィル蛍光強度は5月中旬と6月下旬から7月上旬に10を超える値が観測された (電子付録, Fig. S3c)。溶存酸素濃度は、

Fig. 3 Temporal changes in (a) (d) precipitation (gray bars) and sunshine duration (black solid line: 5-day running mean, black broken line: daily normal value) at the meteorological station of Uwajima, (b) (e) water level of Suka River and (c) (f) maximum cell density of *Karenia mikimotoi* in Uwajima Bay from May to August. (a)–(c) and (d)–(f) indicate the years of 2018 and 2019, respectively.

クロロフィル蛍光強度の高かった5月中旬と6月下旬から7月上旬の表層で 8 mg L^{-1} 以上が観測された (電子付録, Fig. S3d)。期間を通じて 3 mg L^{-1} 未満の負酸素水塊は確認されなかった。栄養塩濃度は, DIN 濃度が $0.08\text{--}56.9 \text{ } \mu\text{M}$, DIP 濃度が $0.02\text{--}1.59 \text{ } \mu\text{M}$, DSi 濃度が $0.17\text{--}82.9 \text{ } \mu\text{M}$ の範囲で変化し, 表層では河川水位の上昇した5月上旬と6月下旬から7月上旬にかけて増加が認められた (Fig. 4a–c)。底層では増減を繰り返しながら表層よりも相対的に高い濃度で推移していた。5月上旬の栄養塩濃度の増加後に, 珪藻類 (*Pseudo-nitzschia*

属が主体) の最高細胞密度は $10000 \text{ cells mL}^{-1}$ 以上となった (Fig. 4d)。その後, 6月中旬にかけて表層付近の栄養塩は低濃度で推移するなか珪藻類の細胞密度は徐々に減少し, 代わって渦鞭毛藻である *K. mikimotoi* や *Prorocentrum dentatum* が数十から数百 cells mL^{-1} に増加した (Fig. 4e, f)。6月下旬から7月上旬にかけて *P. dentatum* は減少し, *K. mikimotoi* が優占するとともに, 前述のように宇和島湾内での *K. mikimotoi* の高密度化・広域化が進んだ。宇和島湾奥では7月上旬の豪雨直後に一旦全ての植物プランクトンが減少し, 7月中

Fig. 4 Vertical distributions in (a) (g) DIN, (b) (h) DIP, (c) (i) DSi concentrations, and cell densities of (d) (j) diatoms, (e) (k) other flagellates and (f) (l) *Karenia mikimotoi* at Stn. UW from May to July. (a)–(f) and (g)–(l) indicate the years of 2018 and 2019, respectively. Contour intervals of DIN, DIP and DSi are $2 \text{ } \mu\text{M}$, $0.2 \text{ } \mu\text{M}$ and $4 \text{ } \mu\text{M}$, respectively.

旬以降は珪藻類 (*Chaetoceros* 属, *Skeletonema* 属が主体) が数百 cells mL⁻¹ レベルまで増加し, 8 月末まで増減を繰り返しながら個体群を維持していた。

2019 年に観測された水温と塩分はそれぞれ 16.2–28.7 °C, 24.6–34.3 の範囲だった (電子付録, Fig. S3e, f)。クロロフィル蛍光強度は 6 月下旬まで低い値で推移し, 河川水位の上昇した 7 月上旬に値が増加していた (電子付録, Fig. S3g)。溶存酸素濃度は 2018 年と同様にクロロフィル蛍光強度と対応しており, 2019 年も 3 mg L⁻¹ を下回る貧酸素水塊は観測されなかった (電子

付録, Fig. S3h)。栄養塩濃度は, DIN 濃度が 0.10–17.6 μM, DIP 濃度が 0.01–0.68 μM, DSi 濃度が 0.19–57.3 μM の範囲で変化し, 6 月下旬までまとまった降水がなかったため, 10 m 以浅では 6 月中旬まで低い傾向が続いていた (Fig. 4g–i)。珪藻類 (*Chaetoceros* 属と *Pseudo-nitzschia* 属が主体) は 5 月中旬から 7 月中旬まで 1000 cells mL⁻¹ 未満と比較的低密度で推移していた (Fig. 4j)。梅雨時期の 6 月下旬から 7 月下旬には, 鞭毛藻類 (*P. dentatum* やラフィド藻の *Heterosigma akashiwo* 等) が数十から数百 cells mL⁻¹ に増加した

Fig. 5 Temporal changes in (a) salinity at a depth of 0.5 m (cross marks) and maximum cell density of *Karenia mikimotoi* in a water column (closed circles) at Stn. UW, (b) maximum cell density of *K. mikimotoi* in a water column at Stns. YI (open triangles), MN (gray squares), UO (open circles), HB (plus marks), SH (closed circles) and SF (open diamonds), and (c) wind vectors at the meteorological station of Uwajima from May to August. Horizontal distributions of sea surface salinity (0 m-depth) on (d) June 19, (e) June 26 and (f) July 11–13, 2018. Contour intervals of salinity are 0.5.

(Fig. 4k)。2018年には*P. dentatum*の減少後に*K. mikimotoi*が優占したが、2019年には*K. mikimotoi*の増加は認められず (Fig. 4l)、7月下旬以降、渦鞭毛藻の一種である*Gonyaulax polygramma*が増加し、8月下旬に600 cells mL⁻¹が観測された。周辺漁協も含めた宇和島湾全域の調査結果によると、*G. polygramma*は8月下旬に広範囲で赤潮化し、最高細胞密度は100000 cells mL⁻¹に達した (愛媛県赤潮・貝毒情報: <https://www.pref.ehime.jp/h35115/akasio/akasio.html>, 2020年5月19日)。

2018年の宇和島湾とその周辺海域における*Karenia mikimotoi*細胞密度推移と環境条件および*K. mikimotoi*の分布深度 Stn. UWを含む宇和海沿岸域の7測点の*K. mikimotoi*細胞密度とStn. UWの表層塩分の時間変化をFig. 5(a)および(b)に示す。まず、宇和島湾奥のStn. UWで6月に入って細胞密度が増加し始め、6月20日ごろの表層塩分低下後に急激に増加した。その急増の前後の宇和島湾内における表層塩分を比較すると、6月19日に34付近だったが、6月26日には湾全域で表層塩分が32付近まで低下していた (Fig. 5d, e)。そして、6月下旬の塩分低下直後に宇和島湾沖のStn. UOで細胞密度が増加していた。Stn. UWでは7月3日に最高細胞密度23,000 cells mL⁻¹を記録したが、その直後に発生した豪雨後に急減した。一方、他の測点は豪雨後にピークを迎えており、各測点の最高細胞密度は、宇和海中央部のStn. UOとStn. HBでは7月10日にそれぞれ17000 cells mL⁻¹と675 cells mL⁻¹、宇和海北部のStn. MNとStn. YIではそれぞれ7月11日に6000 cells mL⁻¹、7月13日に700 cells mL⁻¹、宇和海南部のStn. SHとStn. SFではそれぞれ7月18日に27000 cells mL⁻¹、7月23日に1475 cells mL⁻¹が観測された。宇和海沖合域の表層塩分分布によると、7月11-13日には宇和島湾以北の宇和海の中部から北部の沖合域で塩分低下が認められた (Fig. 5f)。また、表層の流動場に影響する風向・風速を確認すると、宇和島湾内で高密度化した6月末から7月上旬は南寄りの風が強く、豪雨後は7月下旬まで北西風が連吹していた (Fig. 5c)。

2018年に宇和島湾とその周辺海域で取得された全データを用いて*K. mikimotoi*の細胞密度 (≥100 cells mL⁻¹) と分布深度の関係を確認した (電子付録, Fig. S4)。*K. mikimotoi*は10 m以深でも認められ、数百から数千 cells mL⁻¹が観測された。細胞密度が高いと深度が浅い傾向があり、1000 cells mL⁻¹以上は概ね7 m以浅、5000 cells mL⁻¹以上は概ね3 m以浅、10000 cells mL⁻¹以上は概ね2 m以浅で観測されていた (電子付録, Fig. S4a)。このような細胞密度と分布深度の関係は、日周鉛直移動で上昇途中と考えられる早朝の時

Fig. 6 Temporal changes in cell density of *Karenia mikimotoi* estimated by real-time quantitative PCR (qPCR) at Stn. UW in the years of 2018 (open circles) and 2019 (closed circles). “N.D.” on the vertical axis means not detected.

間帯 (5:00–7:59) だけでみた場合も同様の傾向を示した (電子付録, Fig. S4b)。

宇和島湾における初期個体群動態と底質環境 リアルタイムPCR法で検出されたStn. UWにおける*K. mikimotoi*の時間変化をFig. 6に示す。2018年は5月中旬に0.003 cells mL⁻¹という低密度で確認され、6月以降は1 cell mL⁻¹を超えるレベルで確認された。2019年は1月から4月に0.001–0.1 cells mL⁻¹の範囲で断続的に確認されていたが、4月下旬から6月下旬まではほぼ不検出となり、7月に入って若干増加したものの、期間を通じて1 cell mL⁻¹未満にとどまった。

Stn. UWにおける層別の海底堆積物中のTOC・TN・TP (OP+IP) 含有量を電子付録 Fig. S5に示す。TOC・TN・TP含有量は、海底表層 (0–1 cm 深) で最も値が高く、それぞれ25.2 mg C g⁻¹、2.84 mg N g⁻¹、2.74 mg P g⁻¹だった。各鉛直分布によると海底表層から3 cm 深まで値が高く、3 cm 以深で急激に低下していた。3 cm 以浅におけるOP/TPは9.6%と海底堆積物中の全リンに占める有機態リンの割合は1割程度だった。

宇和島湾における外洋系水の進入 2018年および2019年の5月から7月にかけてのStn. UWにおける水温の時間変化をFig. 7に示す。2018年は5 m 深で5月18–21日と6月28日から7月1日に、それぞれ2–3°Cの上昇・低下が確認されたが、20 m 深の水温については*K. mikimotoi*の増殖期間中に目立った変化は観測されなかった (Fig. 7a)。その後、*K. mikimotoi*が衰退していった7月中旬から下旬にかけて、5 m 深および20 m 深で大きな水温低下と上昇が観測された。2019年は5月20–22日に5 m 深、20 m 深ともに1.5°C以上の急激な水温上昇が観測され、23日以降も1週間程度にわたって緩やかな水温上昇が続いた (Fig. 7b)。同時期の表層水温分布図によると、豊後水道中部から北東に向けて暖水が波及していく様子が捉えられていた (電子付録,

Fig. 7 Temporal changes in water temperature at 5-m (black line) and 20-m (gray line) depths at Stn. UW from May to July in the years of (a) 2018 and (b) 2019. Arrow indicates the timing of water temperature increase during May 20–22, 2019. Quarter moons are indicated on the horizontal axis.

Fig. 8 Temporal changes in water temperature at 20-m depth (black line) at Stn. YS from May to July in the years from 2011 to 2019. Arrows indicate signals of *kyucho* (water temperature increase of 1.5°C per 2 days). Shaded periods indicate blooms of *Karenia mikimotoi* (more than 100 cells mL⁻¹) in Uwajima Bay.

Fig. S6)。同様の事例の有無を探るため、2011年以降の宇和島湾内の Stn. YS における5月から7月にかけての20 m 深の水温時系列を確認した (Fig. 8)。2日で1.5°C以上の水温上昇は2011–2019年の5–7月で計9回起こっており、月別では4回の7月が最多だった。一方、5月の発生は2019年以外では2011年と2013年の2か年で確認されており、両年はいずれも宇和島湾において *K. mikimotoi* 赤潮が非発生だった。

考 察

***Karenia mikimotoi* 赤潮の出現特性と分布拡大機構**
2018年の *K. mikimotoi* は5月上旬から宇和島湾の湾奥部で確認され始め、梅雨入りした6月上旬以降、水深

30 m 以浅の浅海域を中心に細胞密度が急激に増加した後、宇和島湾から周辺海域にかけて分布拡大していた (Figs. 2, 3, 5)。近年の宇和海における *K. mikimotoi* 赤潮の大規模発生年 (2012, 2014, 2015年) でも、初期出現海域はいずれも宇和島湾奥で、梅雨時期に宇和島湾内で増殖した後、周辺海域へ分布拡大していた (愛媛県赤潮・貝毒情報: <https://www.pref.ehime.jp/h35115/akasio/akasio.html>, 2020年5月19日, 赤潮ネット: <https://akashiwo.jp/>, 2020年5月19日)。³³⁾ そこで、初期出現海域、増殖環境、分布拡大要因という3つの観点から宇和島湾とその周辺海域における *K. mikimotoi* 赤潮の出現特性と分布拡大機構について考察する。

近年, Liu *et al.*³⁴⁾ によって *K. mikimotoi* のシストの

存在が報告されたものの、現場海域（中国沿岸域）の堆積物中のシスト密度は極めて低かった。また、これまで国内各地で採取された海底堆積物で終点希釈法（MPN法）によるシスト発芽試験が数多く行われ、珪藻類や鞭毛藻類の出現が報告されてきたが *K. mikimotoi* については確認されていない。³⁵⁻³⁹⁾ 一方、大村湾、周防灘、広島湾、東京湾では冬季に本種の遊泳細胞が確認されており、^{35,40-42)} 五ヶ所湾では冬季水温が 12°C 以上の場合には周年遊泳細胞が認められている。^{43,44)} 培養株を用いた室内実験によると、本種は 10°C 以上で増殖可能と報告されている。⁴⁵⁾ 宇和島湾は、冬季でも 12°C 以上に保たれていることに加えて（リアルタイム海洋情報収集解析システム：<https://buoy.nrifs.affrc.go.jp/>, 2020 年 5 月 1 日）、湾奥は三浦半島と九島の存在により外海の影響が及びにくく、冬季に遊泳細胞が越冬しやすい環境が整っていると考えられる。実際に、2013 年冬季には宇和島湾付近で採取された海水中から分子生物学的手法の一つである LAMP 法によって本種の DNA が確認されており、^{46,47)} 本研究で行われたリアルタイム PCR 法による調査でも 2019 年 1 月から 4 月にかけて断続的に 0.1 cells mL⁻¹ 未満の低密度で確認されていた（Fig. 6）。以上のことから、宇和海における本種赤潮のシードポピュレーションは遊泳細胞として宇和島湾で越冬している可能性が高い。宇和島湾奥で越冬した遊泳細胞は水温上昇とともに 5-6 月ごろに 1 cell mL⁻¹ を超えるレベルで確認されるようになり、その後の増殖を経て赤潮に至るというシナリオが想定される。

本種の培養株を用いた室内実験によると、水温 10-30°C、塩分 15-30 の範囲で増殖可能であり、水温 25°C と塩分 25 の組み合わせで最も増殖速度が大きいとされている。⁴⁵⁾ 宇和島湾で *K. mikimotoi* が急増していた 2018 年 6 月から 7 月上旬は水温 19.2-26.4°C、塩分 22.6-34.3 であり（電子付録, Fig. S3）、本種の増殖に適した水温・塩分環境だった。また、培養株を用いた室内実験によると、本種は光量子束密度 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ という弱光から増殖可能と報告されている。⁴⁵⁾ この値は他の鞭毛藻類より低く、弱光に対して他種よりも有利である点だが、梅雨時期に増殖する要因の一つと推察される。佐田岬半島を挟んで宇和海の北側に位置する伊予灘では初夏から 7 月中旬にかけて日射量が少ない年に *K. mikimotoi* 赤潮が発生しやすく、⁴⁸⁾ 宇和島湾でも本種の最高細胞密度に達する 10 日前から到達日までの日照時間が短い年に最高細胞密度が高い傾向が認められており、²⁵⁾ 上記推察を裏付けている。さらに、本種の大規模赤潮形成には、増殖を支える栄養塩供給が重要であることが大村湾、伊万里湾、筑前海、周防灘、播磨灘など各地で指摘されている。^{20,49-53)} 宇和島湾では 2018 年 6 月上旬から中旬に、表層から 10 m 深にかけての栄養塩濃

度が低い条件下で、湾奥の 30 m 以浅の浅海域を中心に増殖していた（Figs. 2-4）。*K. mikimotoi* は最大で 20 m 以上に達する日周鉛直移動を行うため、^{29,30)} 底層付近に比較的高濃度で存在していた栄養塩（Fig. 4）を利用して浅海域で増殖したと考えられる。また、*K. mikimotoi* は有機態の窒素・リンを利用することが可能であり、⁵⁴⁻⁵⁷⁾ 宇和島湾奥 Stn. UW 付近の魚類養殖場下の底泥抽出液を用いた培養実験では、*K. mikimotoi* の高い増殖ピークが得られたとの報告もある。⁵⁸⁾ 実際に、宇和島湾奥の Stn. UW の底層では栄養塩濃度が高く、海底で採取された堆積物中からも他の沿岸域と比べて高い有機物含有量が観測されており（Fig. 4, 電子付録, Fig. S5）、^{31,59,60)} 養殖場環境が *K. mikimotoi* の増殖を促進した可能性がある。上出⁵⁹⁾ は魚類養殖場では養殖魚飼料由来の残餌および糞の沈積成分によって堆積物中の全リンに対する無機態リンの割合が高いことを報告しており、3 cm 以浅における OP/TP が 1 割程度だった Stn. UW の分析結果と整合している。6 月下旬に河川流入に伴って栄養塩が供給されると、表層栄養塩の枯渇していた 6 月中旬までに珪藻類や他の鞭毛藻類が衰退していたため（Fig. 4）、湾奥で優占種となっていた *K. mikimotoi* の個体群が河川由来の栄養塩を独占し、結果的に湾内で高密度化が進んだと考えられる。このような梅雨時期における本種赤潮の発達は、宇和島湾では 2017 年以前にもたびたび確認されている。²⁵⁾ Fig. 3 の宇和島湾における 2018 年 6 月の 1 か月間の細胞密度推移から推算されるみかけの増殖速度は 0.45 divisions d⁻¹ で、五ヶ所湾で報告された 0.32-0.47 divisions d⁻¹ や田辺湾での 0.20-0.50 divisions d⁻¹ といった現場個体群で観測された最高値に匹敵する値だった。^{22,43)} 前述したような増殖に適した環境下で細胞密度を増していったことが窺える。一方、宇和島湾内では 7 月上旬の豪雨直後に *K. mikimotoi* 細胞密度が急減していたことから（Figs. 2-5）、河川流入はその規模によっては本種の増殖に対して負に作用する可能性があることを示唆している。負に作用したプロセスは不明だが、淡水流入に伴う物理的な輸送（後述）や低塩分ショック、⁶¹⁾ 流入した河川水に含まれる粘土鉱物の影響⁶²⁾ などの可能性がある。豪雨直前には高密度化して表層付近に分布していたことで（電子付録, Fig. S4）、河川流入の影響を受けやすくなっていたと考えられる。

2018 年 6 月下旬の河川流入後に宇和島湾内の表層塩分は広範囲で低下しており、それに対応するように *K. mikimotoi* 細胞密度の増加および分布域の拡大が起こっていた（Figs. 2, 5）。この河川流入に伴う細胞密度の増加と分布域の拡大には、上述した河川由来の栄養塩供給による増殖と淡水流入で駆動された密度流による *K. mikimotoi* の高密度水塊の物理的な輸送が関与していた

と推察される。⁶³⁾ さらに、7月上旬の豪雨後には、宇和島湾内の細胞密度は低下したものの、宇和島湾以外の内湾や宇和海の沖合へ広範囲に *K. mikimotoi* の高密度域が拡大しており、陸域から負荷された豊富な栄養塩を含む低塩分水の分布拡大に伴って本種の高密度水塊が沿岸域から広範囲に広がったと考えられる (Figs. 2, 5)。 *K. mikimotoi* の細胞密度の時間変化によると、2018年6月下旬から7月上旬に宇和島湾から沖合域に拡がり、7月上旬に宇和海北部へ拡大、その後7月下旬にかけて南部へ広がっており、7月上旬の強い南寄りから中旬以降の北寄りに変化した風が駆動する吹送流による輸送の影響も示唆された。このような移流による赤潮水塊の物理的な輸送は、2012年の宇和海でも確認されており、³³⁾ 豊後水道西部、伊万里湾、田辺湾、八代海、橘湾といった他海域でも報告されている。^{16-20,22,64,65)} *K. mikimotoi* の細胞密度が高かった2018年6月下旬から7月中旬にかけては、上記流況の影響を受けやすい表層近くに分布していたことも分布拡大の一因になったと考えられる (電子付録, Fig. S4)。

***Karenia mikimotoi* 赤潮の非発生要因** 2019年には *K. mikimotoi* の最高細胞密度は宇和島湾で4 cells mL⁻¹、宇和海全域でも10 cells mL⁻¹と低密度だった。水産庁瀬戸内海漁業調整事務所が発行している「瀬戸内海の赤潮」 (<https://www.jfa.maff.go.jp/setouti/akasio/>, 2020年6月15日)によると、宇和島湾で *K. mikimotoi* 赤潮が発生しなかったのは2013年以来6年ぶりとなった。そこで、2018年の宇和島湾における観測結果と比較しながら、2019年夏季に *K. mikimotoi* 赤潮が発生しなかった要因を考察する。

リアルタイムPCR分析結果によると (Fig. 6)、2018年は調査を開始した5月中旬に初検出されて以降急激に増加し、6月には1 cell mL⁻¹を超えるレベルに達していた。一方、2019年は1月から4月上旬まで0.1 cells mL⁻¹未満の低密度で遊泳細胞が存在していたものの、4月下旬から6月下旬にかけてはほぼ不検出で2018年より1か月以上遅れて7月に入ってから増加した。紫加田ら²⁵⁾によると、宇和島湾における本種の最高細胞密度と最高細胞密度に達する直前の日照時間との間に負の相関、すなわち日照時間が長いほど最高細胞密度が低いという関係が認められている。その解析結果を踏まえると、2019年は7月に入ってから *K. mikimotoi* が増加してきたものの、間もなく迎えた梅雨明け後に晴天が続いたため結果的に高密度に至らなかったと推察される。梅雨明け直後の7月下旬には珪藻類や鞭毛藻類とともに数百から数千 cells mL⁻¹存在していた。2019年7月上旬および中旬に表層で増加した栄養塩は7月下旬には低下しており、そのとき優占していた珪藻類や鞭毛藻類によって速やかに取り込まれたと推察される。また、

K. mikimotoi と同様に20 m深近くまで日周鉛直移動を行い、少雨・高日照時に赤潮形成が報告されている渦鞭毛藻の *G. polygramma* が^{66,67)} 2019年8月に広範囲で赤潮化していた。これら競合種の存在は *K. mikimotoi* の増殖にとって不利に働いたと考えられる。

上述のように、2018年と比べて本種の増殖が遅れたことは2019年に *K. mikimotoi* が赤潮化しなかった重要なポイントと考えられる。そこで、両年ともに低密度で検出され、その後の動態に差が生じた5月から6月にかけての環境条件について検討する。まず、両年の水温を比較すると、5月中旬までは2018年のほうが高く、5月下旬から6月にかけては2019年のほうが高かった (Fig. 7, 電子付録, Fig. S3)。Fig. 7によると、5-6月の2か月間の平均水温は2018年が5 m深と20 m深でそれぞれ20.0°Cと18.9°C、2019年がそれぞれ20.1°Cと18.8°Cとほとんど差がなかった。また、塩分についても両年でほとんど差はなく、培養株を用いた室内実験による水温・塩分と増殖速度の関係に照らすと、⁴⁵⁾ 両年の水温・塩分環境による増殖速度の違いは小さかったと考えられた。次に、光環境として両年の5-6月の日照時間を比較すると、梅雨入りが遅れた2019年の方が1割程度長かったが、同じく培養株を用いた光-増殖曲線によると、⁴⁵⁾ 5-6月の表層から亜表層で想定される光量子束密度100 μmol m⁻² s⁻¹以上において、1割程度の値の違いでは増殖速度がほぼ変わらず、両年の光環境による増殖速度の違いは小さかったと推察される。

一見ら²³⁾は瀬戸内海の引田湾において *K. mikimotoi* 赤潮が大規模発生した1996年と小規模だった1997年を比較し、栄養塩環境や競合種である珪藻類の多寡が両年を分けた可能性を指摘している。本研究において、宇和島湾で *K. mikimotoi* 赤潮が非発生だった2019年の5-6月に優占していた珪藻類の細胞密度は2018年の同時期と同程度で (Fig. 4)、光や栄養塩をめぐる競合によって珪藻類が *K. mikimotoi* の増殖を阻害したとは考えにくい。一方、底層の栄養塩環境の両年の違いは特に5月で大きく、2018年5月はDINとDIPが *K. mikimotoi* の増殖に対する半飽和定数 (DIN=0.78 μM, DIP=0.14 μM)⁶⁸⁾を大幅に上回る濃度であったのに対して、2019年5月は相対的に低く、半飽和定数を下回る日もあった (Fig. 9)。そのため、2019年5月に底層で栄養塩濃度が低かったことは *K. mikimotoi* の増殖を遅らせた一因だった可能性がある。

栄養塩濃度の高かった2018年5月の底層DINの構成比によると、硝酸態窒素、亜硝酸態窒素、アンモニア態窒素の割合はそれぞれ10-25%、5-13%、68-85%とアンモニア態窒素が最も高かった。宇和島湾における底層栄養塩の起源として、栄養塩豊富な陸棚斜面由来の外洋系水と有機物の分解や底泥からの溶出などの再生生産

Fig. 9 Temporal changes in (a) DIN and (b) DIP concentrations at 1 m above the bottom from May to July in the years of 2018 (open circles with black solid line) and 2019 (closed circles with black broken line). Shadings indicate concentrations less than half saturation constants for growth of *Karenia mikimotoi* (DIN 0.78 μM , DIP 0.14 μM)⁶⁸⁾.

の2つが考えられるが、硝酸態や亜硝酸態に比べてアンモニア態の窒素の割合が高かったことから、2018年5月の底層栄養塩には再生生産の寄与が大きかったことが示唆される。2019年5月の底層DINと比較すると、両年の濃度差の大部分をアンモニア態窒素が占めていた。この間に起こったイベントとしては、2018年7月上旬に発生した平成30年7月豪雨が挙げられる。豪雨によって多量の河川水とともに大量の土砂が流入し、海底に堆積することで宇和島湾底層の栄養塩環境を変化させた可能性が想定されたが、今回測定した堆積物中のTOC・TN・TP含有量の鉛直分布からは海底表層での組成変化のような豪雨の痕跡は確認されず（電子付録, Fig. S5）、2018年7月の豪雨が2018年に比べて2019年の底層栄養塩が低かった要因とは考えにくい。2018年は5月上旬に河川流入とそれに伴う表層栄養塩濃度の増加が観測され、5月中旬には珪藻類が増殖していた（Fig. 4）。そのため、2018年5月の底層における高濃度の栄養塩は、河川由来の有機物やその後増殖した珪藻類が枯死・沈降して分解・無機化され生じたものだった可能性がある。ただし、6月以降の底層栄養塩濃度の両年の差は小さいため、6月以降も含めた本種動態の違いを説明する別の要因も探る必要があるだろう。

K. mikimotoi は増殖期において、海水交換の少ない静穏域で増殖することが報告されている。⁶⁹⁻⁷²⁾ 宇和海では夏季を中心に間欠的に急潮や底入り潮といった外洋系水の進入が起こっており、海洋環境や植物プランクトン動態に大きな影響を与えていることが知られている。¹⁻⁶⁾ 宇和島湾奥 Stn. UW の水温連続観測データをもとに、両年の外洋系水の進入の有無を確認したところ、2019年5月下旬に表層から海底付近まで急激な水温上昇が観測された（Fig. 7）。また、同時期の表層水温分布図によると（電子付録, Fig. S6）、豊後水道南部から北東に向けて暖水が波及していく様子が確認でき、宇和海全域で比較的大規模な大きな急潮が発生していたと推察された。この大規模な急潮は大潮に近い時期に発生しており（Fig. 7）、小潮期に発生しやすいとされている従来のパターン^{6,7)}と異なっていた。この突発的で大規模な急潮

に伴う海水交換によって、低密度で存在していた *K. mikimotoi* が希釈されたことで、2019年は増殖が遅れた可能性がある。20 m 深付近まで日周鉛直移動できる本種にとって、2019年5月下旬に観測されたようなある程度深い構造を持った暖水波及（急潮）の有無は個体群動態に大きな影響を与えていると考えられる。実際に Stn. YS における2017年以前も含めた20 m 深水温と *K. mikimotoi* 赤潮の発生状況を確認すると、5月に急激な水温上昇が観測された2011年と2013年には赤潮が非発生だった（Fig. 8）。このことから優占種となる前の低密度の段階で希釈されることで増殖が遅れ、梅雨時期の栄養塩を独占できず、梅雨明け後の高日照条件下において高密度に至らないというシナリオが想定される。一方、2018年は5月中旬から下旬にかけて5 m 深では3°C 程度の水温変化が観測されたものの、20 m 深の水温に変化は認められず（Fig. 7）、海水交換という意味では限定的だったと推察される。したがって、2018年には *K. mikimotoi* の増殖時期に大規模な海水交換がなかったことも赤潮の大規模化に繋がった要因と考えられる。

***Karenia mikimotoi* の鉛直分布と対策のためのモニタリング** *K. mikimotoi* は昼間表層に上昇し、夜間下層に下降する日周鉛直移動を行うことで時間帯によって分布深度や集積度が変化するため、^{29,30)} 本種の個体群動態の監視において、水平分布だけでなく鉛直分布を把握することは極めて重要である。方法としては多項目水質計のクロロフィル蛍光センサーで細胞密度の極大層を的確に捉えて採水することが提案されており、豊後水道の本種モニタリングで広く実践されている。^{17,28)} 2018年の調査結果によると、同じ測点で実施された午前と午後の調査で分布深度や細胞密度が大きく異なることがしばしば認められた。したがって、個体群の増減を把握するためには、測点ごとにできるだけ同時刻に観測して日々の変化を追っていく必要があり、その日の最高細胞密度を把握するためには表層に集積する昼間の時間帯での調査が望ましい。一方で、*K. mikimotoi* が高密度化した2018年の細胞密度の鉛直分布によると、既往知見と同

様に,⁴³⁾細胞密度が増加するにつれて分布深度が浅くなる傾向を示し、その傾向は日周鉛直移動で上昇途中と考えられる早朝の時間帯でも同様だった(電子付録, Fig. S4)。近年、培養株を用いて行われた室内実験によると、本種は窒素欠乏の条件下において日周鉛直移動をしなくなり表層に集積することが報告されている。⁷³⁾赤潮最盛期の2018年7月上旬に表層から底層までDIN濃度が半飽和定数未満となっていたことは上記室内実験結果と整合する(Figs. 4, 9)。本調査期間中に夜間の鉛直分布を確認していないものの、この細胞密度依存的な分布深度の浅化は、養殖現場で対策として実施される生簀避難において、水平的な避難だけでなく、生簀沈下や足し網(網を継ぎ足し、生簀の網底を深くする)といった鉛直的な避難も有効である可能性を示唆している。現場海域では、本種が衰退期に日周鉛直移動しなくなる事例が複数観察されており、⁷⁴⁾増殖フェーズごとの鉛直移動能と環境条件の関係は、本種の動態を予測する上で重要な鍵を握っている可能性がある。

有害赤潮による漁業被害を軽減するために、現場海域では対策として赤潮発生前に餌止めや生簀避難などが講じられている。これらの事前策を的確なタイミングで効率よく実施するためには、赤潮原因プランクトンの海域における出現特性を理解したうえでモニタリングを行っていく必要がある。²⁸⁾本研究によって、*K. mikimotoi*の遊泳細胞は宇和島湾で越冬し初期増殖していること、光・栄養塩などの増殖環境や競合種の存在に加えて急潮が本種動態に影響を与えていること、宇和島湾周辺海域への分布拡大には河川流入や風に起因する移流による輸送が関与していることが示唆された。以上のような宇和島湾とその周辺海域における*K. mikimotoi*の出現特性や分布拡大機構を踏まえると、初期出現海域である宇和島湾における本種の細胞密度に加えて、光・栄養塩環境や競合種の動態、河川流入や暖水波及(急潮)のタイミングや規模を継続的にモニタリングしていくことが重要と考えられる。

謝 辞

本研究の実施にあたり調査計画の立案にご協力いただいた元愛媛県農林水産研究所水産研究センターの久米洋氏、栄養塩分析にご協力いただいた愛媛県農林水産研究所水産研究センターの滝本真一氏、2018年の宇和島湾内の水質データをご提供いただいた愛媛県漁業協同組合・宇和島支所の氏原大介氏、調査・分析にご協力いただいた愛媛県農林水産研究所水産研究センターの職員、調査船「よしゅう」の乗組員、愛媛大学南予水産研究センターの職員の皆様に御礼申し上げます。本研究で用いた*K. mikimotoi*細胞密度データの多くは、愛南町ならびに八幡浜漁業協同組合、愛媛県漁業協同組合・明浜支所、

吉田支所、下波支所、遊子支所、うわうみ支所、宇和島支所、三浦支所、北灘支所、下灘支所の職員および漁業者の方々が取得し、水産研究・教育機構が管理・運営する「赤潮ネット」に収録されたものである。データの取得・公表に携わった関係各位に敬意を表する。宇和島湾 Stn. UW の水温は IoTOTO プロジェクト(愛媛大学理工学研究科・沿岸環境科学研究センター・南予水産研究センター、愛媛県農林水産研究所水産研究センター、愛媛県漁業協同組合連合会)において構築されている宇和海海況情報サービス「You see U-Sea」のデータを利用した。宇和島湾 Stn. YS の水温は水産研究・教育機構の「リアルタイム海洋情報収集解析システム」で取得・公表されているデータを用いた。宇和島湾奥に流入する須賀川水位は愛媛県南予地方局須賀川ダム管理事務所から提供された。人工衛星の海面水温データは宇宙航空研究開発機構(JAXA)/東海大学(TSIC/TRIC)から提供された。本研究の一部は、水産庁委託事業「漁場環境改善推進事業」および文部科学省共同利用・共同研究拠点形成事業(愛媛大学 LaMer)として行われた。

文 献

- 1) Takeoka H, Yoshimura T. The *Kyusho* in Uwajima Bay. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.* 1988; **44**: 6-16.
- 2) 小泉喜嗣, 河野芳巳. 夏季の下波湾の珪藻プランクトン増殖機構に対する急潮の影響. 沿岸海洋研究ノート 1994; **32**: 81-89.
- 3) Kaneda A, Takeoka H, Nagaura E, Koizumi Y. Periodic intrusion of cold water from the Pacific Ocean into the bottom layer of the Bungo Channel in Japan. *J. Oceanogr.* 2002; **58**: 547-556.
- 4) 速水祐一, 兼田淳史, 小濱 剛, 中野伸一, 武岡英隆. 豊後水道における外洋起源栄養塩の供給機構とその生態系への影響. 沿岸海洋研究 2006; **43**: 143-149.
- 5) Hirose M, Katano T, Hayami Y, Kaneda A, Kohama T, Takeoka H, Nakano S. Changes in the abundance and composition of picophytoplankton in relation to the occurrence of a *Kyusho* and a bottom intrusion in the Bungo Channel, Japan. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2008; **76**: 293-303.
- 6) 武岡英隆. 豊後水道の急潮と底入り潮. 沿岸海洋研究 2020; **58**: 19-43.
- 7) 武岡英隆, 秋山秀樹, 菊池隆展. 豊後水道の急潮. 沿岸海洋研究ノート 1992; **30**: 16-26.
- 8) 武岡英隆. 栄養塩供給機構調査. 宇和海漁場環境調査検討報告書, 宇和海漁場環境調査検討会 2001; 53-88.
- 9) 武岡英隆. 養殖漁場としての宇和海の物理環境. 水産海洋研究 1990; **54**: 9-18.
- 10) 原田幸子, 高市美幸, 竹ノ内徳人. 宇和海における新たな産地加工・流通の取り組みと今後の方向性. 地域漁業研究 2016, **56**: 175-191.
- 11) 平成 30 年瀬戸内海の赤潮. 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 神戸. 2019.
- 12) 平成 24 年瀬戸内海の赤潮. 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 神戸. 2013.
- 13) 平成 26 年瀬戸内海の赤潮. 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 神戸. 2015.

- 14) 平成 27 年瀬戸内海の赤潮. 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 神戸. 2016.
- 15) Li X, Yan T, Yu R, Zhou M. A review of *Karenia mikimotoi*: Bloom events, physiology, toxicity and toxic mechanism. *Harmful Algae* 2019; <https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101702>.
- 16) 宮村和良, 三ヶ尻孝文, 金澤 健. 2003 年大分県臼杵湾沿岸に発生した有害渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* 赤潮の出現特性. 水産海洋研究 2005; **69**: 91-98.
- 17) 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, 松岡数充編) 恒星社厚生閣, 東京. 2016; 191-200.
- 18) 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.
- 19) 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.
- 20) Aoki K, Kuroda H, Setou T, Okazaki M, Yamatogi T, Hirae S, Ishida N, Yoshida K, Mitoya Y. Exceptional red-tide of fish-killing dinoflagellate *Karenia mikimotoi* promoted by typhoon-induced upwelling. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2019; **219**: 14-23.
- 21) Shimada H, Kanamori M, Yoshida H, Imai I. First record of red tide due to the harmful dinoflagellate *Karenia mikimotoi* in Hakodate Bay, southern Hokkaido, in autumn 2015. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2016; **82**: 934-938 (in Japanese with English abstract).
- 22) Takeuchi T, Kokubo T, Tsuji Y, Honjo T. Growth of *Gymnodinium mikimotoi* population in Tanabe Bay and change of distribution pattern of red tide by current. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1995; **61**: 494-498 (in Japanese with English abstract).
- 23) 一見和彦, 宮尾和宏, 門谷 茂. 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. 日本プランクトン学会報 2007; **54**: 9-15.
- 24) 吉江直樹. 瀬戸内海西部における赤潮の変遷. 「海の温暖化一変わりゆく海と人間活動の影響」(日本海洋学会編) 朝倉書店, 東京. 2017; 129-132.
- 25) 紫加田知幸, 鬼塚 剛, 北辻さほ, 中山奈津子, 坂本節子, 阿部和雄, 松原 賢, 大竹周作, 井口大輝, 西山佳孝. 現場マイクロコズムを用いたカレンニア等有害赤潮鞭毛藻の動態と環境条件との関係の解明. 平成 29 年度赤潮・貧酸素水塊対策推進事業「瀬戸内海等での有害赤潮発生機構解明と予察・被害防止等技術開発」報告書, 水産庁, 東京. 2018; 211-224.
- 26) Shikata T. *Karenia* red tides in the west of Seto Inland Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2019; **85**: 206 (in Japanese).
- 27) 兼田淳史, 小泉喜嗣, 高橋大介, 福森香代子, 郭 新宇, 武岡英隆. 2007 年宇和海上波湾における有害渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* 赤潮の底入り潮の発生による消滅. 水産海洋研究 2010; **74**: 167-175.
- 28) 鬼塚 剛. 対策実施と予測技術の基盤となる赤潮モニタリング. 養殖ビジネス 2017; **54**: 36-39.
- 29) 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.
- 30) 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; <https://doi.org/10.1007/s00227-016-3042-4>.
- 31) 山口一岩, 三好慶典, 加三千宣, 槻木玲美, 武岡英隆, 多田邦尚. 東部瀬戸内海の表層堆積物における生物起源珪素の分布と収支: 全有機態炭素・全窒素・全リンとの比較. 沿岸海洋研究 2011; **49**: 69-77.
- 32) Suzumura M. Persulfate chemical wet oxidation method for the determination of particulate phosphorus in comparison with a high-temperature dry combustion method. *Limnol. Oceanogr. Methods* 2008; **6**: 619-629.
- 33) 郭 新宇, 于 曉杰, 吉江直樹, 鬼塚 剛, 武岡英隆. 宇和海の海洋環境と *K. mikimotoi* 赤潮の関係. 瀬戸内海研究フォーラム in 愛媛 講演要旨集 2016; 52-53.
- 34) Liu Y, Hu Z, Deng Y, Tang YZ. Evidence for production of sexual resting cysts by the toxic dinoflagellate *Karenia mikimotoi* in clonal cultures and marine sediments. *J. Phycol.* 2019; **56**: 121-134.
- 35) 板倉 茂, 今井一郎, 伊藤克彦. 広島湾における赤潮渦鞭毛藻 *Gymnodinium nagasakiense* 出現密度の季節変化. 南西海区水産研究所研究報告 1990; **23**: 27-33.
- 36) 小泉喜嗣, 西川 智, 薬師寺房憲, 内田卓志. 急潮による珪藻類休眠期細胞の発芽と増殖. 水産海洋研究 1997; **61**: 275-287.
- 37) Shikata T, Nagasoe S, Matsubara T, Yoshikawa S, Yamasaki Y, Shimasaki Y, Oshima Y, Jenkinson IR, Honjo T. Factors influencing the initiation of blooms of the raphidophyte *Heterosigma akashiwo* and the diatom *Skeletonema costatum* in a port in Japan. *Limnol. Oceanogr.* 2008; **53**: 2503-2518.
- 38) 畑 直垂, 山田浩且, 西村昭史, 中山奈津子, 外丸裕司, 長崎慶三. 底泥中に存在する殺藻ウイルス HcRNAV の感染価の維持に及ぼす保存温度の影響. 三重県水産研究所研究報告 2012; **21**: 21-26.
- 39) 山田真知子, 多田邦尚, 柳 哲雄. 激甚な産業公害から過栄養, 富栄養へと急激に変化した内湾の水質に対する植物プランクトン群集の応答. 沿岸海洋研究 2019; **56**: 87-95.
- 40) 中田憲一, 飯塚昭二. 赤潮渦鞭毛藻 *Gymnodinium nagasakiense* の越冬に関する一観察. 日本プランクトン学会報 1987; **34**: 199-201.
- 41) 寺田和夫, 池内 仁, 高山晴義. 冬季の周防灘沿岸で観察された *Gymnodinium nagasakiense*. 日本プランクトン学会報 1987; **34**: 201-204.
- 42) 保坂三継. 東京湾における *Gymnodinium nagasakiense* Takayama et Adachi の出現. 日本プランクトン学会報 1990; **37**: 69-75.
- 43) 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: Granéli E, Sundström B, Edler L, Anderson DM (eds). *Toxic marine phytoplankton*. Elsevier, New York. 1990; 165-170.
- 44) Honjo T, Yamaguchi M, Nakamura O, Yamamoto S, Ouchi A, Ohwada K. A relationship between winter water temperature and the timing of summer *Gymnodinium nagasakiense* red tides in Gokasho Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1991; **57**: 1679-1682.
- 45) Yamaguchi M, Honjo T. Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the noxious red tide flagellate *Gymnodinium nagasakiense* (Dinophyceae). *Nippon*

- Suisan Gakkaishi* 1989; **55**: 2029–2036 (in Japanese with English abstract).
- 46) 平成 24 年度赤潮被害防止対策緊急調査事業報告書. 「赤潮被害防止対策緊急調査」共同研究機関, 東京. 2013
 - 47) Sakamoto S, Itakura S, Onitsuka G, Yamaguchi M, Nagasaki K, Omura T, Takagi H, Katsumata T, Terui E. Extensive survey on the distribution of the overwintering population of *Karenia mikimotoi* using LAMP method. The 16th International Conference on Harmful Algae: Abstract book 2014; 106.
 - 48) 柳 哲雄, 浅井良保, 小泉喜嗣. *Gymnodinium mikimotoi* の赤潮発生の物理的条件. 水産海洋研究 1992; **56**: 107–112.
 - 49) 飯塚昭二. 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 1972; **19**: 22–33.
 - 50) 伊藤克彦, 今井一郎, 板倉 茂, 山口峰生, 松尾 豊, 寺田和夫, 神蘭真人, 池内 仁. 周防灘における *Gymnodinium nagasakiense* 赤潮の発生環境の特徴. 赤潮の発生予知技術の開発に関する研究: 5 ヶ年の研究報告, 南西海区水産研究所, 広島. 1990; 145–158.
 - 51) 越智 正, 吉松定昭, 松岡 聡, 東 健二, 栢山高志. 播磨灘南部における 1996, 97 年の *Gymnodinium mikimotoi* 赤潮. 日本海水学会誌 1998; **52**: 228–235.
 - 52) Kimura B, Kamizono M, Etoh T, Koizumi Y, Murakami M, Honjo T. Population development of the red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi* in inshore waters of Japan. *Plankton Biol. Ecol.* 1999; **46**: 37–47.
 - 53) 里道菜穂子, 恵崎 撰, 杉野浩二郎, 片山幸恵. 2015 年夏季に筑前海で発生した *Karenia mikimotoi* 赤潮. 福岡県水産海洋技術センター研究報告 2016; **26**: 83–91.
 - 54) Iwasaki H, Kim CH, Tsuchiya M. Growth characteristics of a dinoflagellate *Gymnodinium nagasakiense* Takayama et Adachi. *Jpn. J. Phycol.* 1990; **38**: 155–161.
 - 55) Yamaguchi M, Itakura S. Nutrition and growth kinetics in nitrogen-or phosphorus-limited cultures of the noxious red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi*. *Fish. Sci.* 1999; **65**: 367–373.
 - 56) Yamaguchi H, Nishijima T, Nishitani H, Fukami K, Adachi M. Organic phosphorus utilization and alkaline phosphatase production of 3 red tide phytoplankton. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2004; **70**: 123–130 (in Japanese with English abstract).
 - 57) 深尾剛志, 西島敏隆, 山口晴生, 足立真佐雄. 赤潮プランクトン 6 種の尿素利用能. 日本プランクトン学会誌 2007; **54**: 1–8.
 - 58) 土居静雄. 宇和島湾の底泥抽出液が *Gymnodinium nagasakiense* の増殖に及ぼす影響. 愛媛県水産試験場研究報告 1986; **4**: 7–13.
 - 59) Uede T. Chemical characteristics and forms of phosphorus compounds in sediment of ifsh farming areas. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2007; **73**: 62–68 (in Japanese with English abstract).
 - 60) Hayami Y, Wada M, Umezawa Y, Fujii N, Nakamura A, Mori F. Hypoxic water mass in the highly turbid well-mixed macrotidal Rokkaku River Estuary, Ariake Sea, Japan. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2019; **219**: 210–222.
 - 61) 外丸裕司, 木村 圭, 山口晴生. イメージサイトメトリを用いた有害赤潮原因渦鞭毛藻の死細胞検出技術の開発. 水産技術 2016; **82**: 81–88.
 - 62) 前田広人, 程川和宏, 奥西将之, 日高正康. 薬剤による赤潮駆除. 日本プランクトン学会報 2009; **56**: 69–73.
 - 63) 鬼塚 剛, 青木一弘, 清水 学, 松山幸彦, 木元克則, 松尾 斉, 末代勇樹, 西 広海, 田原義雄, 櫻田清成. 2010 年夏季に八代海で発生した *Chattonella antiqua* 赤潮の短期変動—南部海域における出現特性—. 水産海洋研究 2011; **75**: 143–153.
 - 64) 青木一弘, 鬼塚 剛, 清水 学, 黒田 寛. 八代海における *Chattonella* 赤潮の時空間変動. 沿岸海洋研究 2015; **53**: 39–45.
 - 65) Aoki K, Shimizu M, Kuroda H, Yamatogi T, Ishida N, Kitahara S, Hirano K. Numerical study for specifying the major origin of low salinity water associated with *Chattonella* (Raphidophyceae) blooms in Tachibana Bay, Japan. *J. Oceanogr.* 2016; **72**: 811–816.
 - 66) Koizumi Y, Kohno J, Matsuyama N, Uchida T, Honjo T. Environmental features and the mass mortality of fish and shellfish during the *Gonyaulax polygramma* red tide occurred in and around Uwajima Bay, Japan, in 1994. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1996; **62**: 217–224 (in Japanese with English abstract).
 - 67) 小泉喜嗣, 市川 衛, 田村成男. 愛媛県下波湾で観察された渦鞭毛藻 *Gonyaulax polygramma* Stein の日周鉛直移動. 水産海洋研究 2001; **65**: 131–134.
 - 68) 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的研究. 南西海区水産研究所研究報告 1994; **27**: 251–394.
 - 69) 杜多 哲, 阿保勝之, 本城凡夫, 山口峰生, 松山幸彦. 迫間浦における *Gymnodinium* 赤潮の発生に及ぼす海水交換の影響. 海岸工学論文集 1993; **40**: 996–1000.
 - 70) Uchida T, Toda S, Nakamura O, Abo K, Matsuyama Y, Honjo T. Initial site of *Gymnodinium mikimotoi* blooms in relation to the seawater exchange rate in Gokasho Bay, Japan. *Plankton Biol. Ecol.* 1998; **45**: 129–137.
 - 71) 内田卓志, 本城凡夫, 松山幸彦. 三重県五ヶ所湾における *Gymnodinium mikimotoi* の消長と物理・化学的要因及び生物学的要因との関係について. 日本プランクトン学会報 2001; **48**: 104–110.
 - 72) Takeuchi T, Kokubo T, Uchida T. Environmental features of the area where *Gymnodinium mikimotoi* appeared and conditions for occurrences of the red tide in Tanabe Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1997; **63**: 184–193 (in Japanese with English abstract).
 - 73) Yuasa K, Shikata T, Kuwahara Y, Nishiyama Y. Adverse effects of strong light and nitrogen deficiency on cell viability, photosynthesis, and motility of the red-tide dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. *Phycologia* 2018; **57**: 525–533.
 - 74) Shikata T, Kitatsuji S, Abe K, Onitsuka G, Matsubara T, Nakayama N, Yuasa K, Nishiyama Y, Mizuno K, Masuda T, Nagai K. Vertical distribution of a noxious red-tide dinoflagellate *Karenia mikimotoi* at the decline stage of blooms. *J. Sea Res.* 2020; <https://doi.org/10.1016/j.seares.2020.101960>.