



八代海
—環境と生物の動態—

八代海における *Cochlodinium polykrikoides* の赤潮

金 大 一
本 城 凡 夫

Bloom dynamics of *Cochlodinium polykrikoides* in the Yatsushiro Sea

Dae-II Kim · Tsuneo Honjo

きむでいる : 韓国国立麗水大学校
海洋システム学部
ほんじょうつねお : 九州大学農学
大学院

大学院 研究院

八代海における代表的赤潮種としては渦鞭毛藻類 *Cochlodinium polykrikoides*, *Karenia mikimotoi* 及び *K. brevis*, ラフィド藻 *Chattonella antiqua*, *C. marina* 及び *Heterosigma akashiwo*, 絨毛虫類 *Mesodinium rubrum*, 珪藻類 *Skeletonema costatum* がある。特に, *C. polykrikoides* は大規模な赤潮を引起し重大な漁業被害をもたらす有害赤潮生物として, 漁業者の脅威となっている。本稿では, *C. polykrikoides* による赤潮の発生及び被害の現状, 本種の増殖特性と赤潮の発生機構, 赤潮予察及び対策について, これまで得られている知見を整理した。

1. はじめに

海洋には約4,000種の植物プランクトンが生息しており (Sournia *et al.*, 1995), その分布は赤道直下の熱帯から南北極域まで広い範囲に及び、海洋生態系における植物プランクトンは基礎生産者として生態系を維持していく上で重要な役割を果たしている。しかしながら, このように海洋生態系において有益な役割を果たしている反面, 植物プランクトンの種類によっては赤潮を形成して生態系を破壊し, 魚介類の大量斃死といった水産被害をもたらしたり, 貝毒事件のように人間の生命までを奪うような深刻な社会問題を引き起こす一面もある。

ところが, 近年の赤潮は世界的に季節と海域に係わりなく, その発生域と発生件数の増加, 構成種の多様化及び分布の広域化が見られ, さらに沿岸域における水産業に深刻な被害を与えていることから産業的・社会的にも非常に強い関心が向けられている。赤潮は大きく二つに分けられる。一つは植物プランクトンの増殖によって海水が着色し, 魚介類に被害を及ぼすいわゆる「赤潮 (英語では red tide, discolored water が多く使用されてきた)」である。もう一つは, 有毒プランクトンが貝類に摂食されて毒がその体内に蓄積され, その貝を食べた人間が中毒症状を起こす「貝毒」である。近年, 世界規模でこれら二つの発生頻度の増加および広域化が起こり, それに伴う被害の増加や新たな有害・有毒種の出現などが問題となっている。貝毒は有毒プランクトンが貝の体内に濃

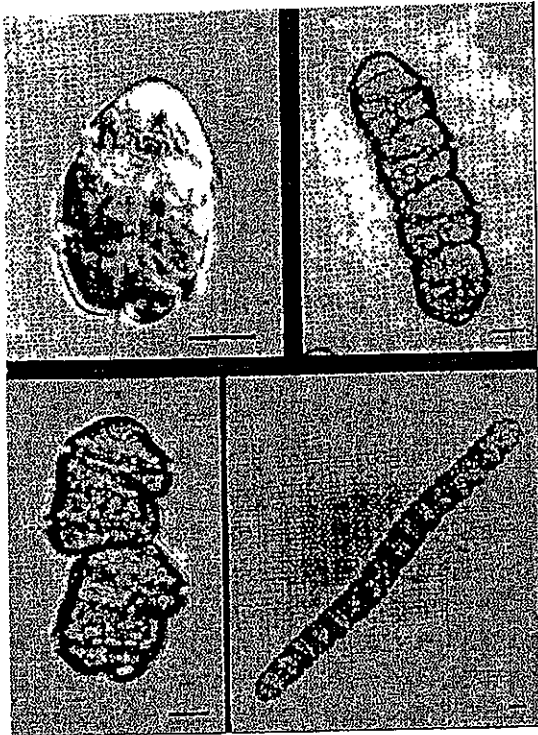


図1 有害渦鞭毛藻 *Cochlodinium polykrikoides* MARGALEF の光学顕微鏡写真。A: 単細胞, B: 減数分裂中の細胞, C: 4連鎖細胞, D: 16連鎖細胞。Scale bars=10µm.

縮されて発現する。そのため必ずしも有毒プランクトンが海水を変色させる細胞密度まで増殖しなくても貝毒は発生することが多い。それ故、この場合は赤潮と呼ぶことはできない。そこで、これらの二つを総称して Harmful Algal Blooms (HABs) という言葉が用いられるようになった (Hallegraeff, 1993)。Bloom は「今を盛りに咲く花」を意味し、海水の着色とは関係なく、植物プランクトンの細胞密度の増加を表す言葉である。約 4,000 種類の海洋植物プランクトン中で、HABs を形成する種類は僅か約 200 種程度と言われ、約 80 種の有毒種が知られている (Sournia *et al.*, 1995)。HABs の世界的拡大の要因として、原因プランクトンに対する科学的注目度の増加、養殖業など沿岸域の利用度の増大、富栄養化や気象変動および水産物や船舶バラスト水によるシストの移動などが挙げられている (Smayda, 1989 ; Hallegraeff, 1993)。

2/8

一方、八代海は九州西南部に位置し、熊本県と鹿児島県の天草島および長島等によって囲まれている半閉鎖性の海域である。五所浦島を中心として北部海域と南部海域に大きく分けられる。北部の湾奥海域には水深が 20m 以下で浅く、陸水の流入による影響を受けている。これに対し、中心部および南部湾口海域の水深は 30~70m まで達していて、陸水の流入がほとんどなく、外洋水との交換が活発に行われている。そこで、八代海ではこのような海域的特性を活かして、五所浦島を中心に魚類養殖が盛んに行われている。

八代海における代表的赤潮種は渦鞭毛藻 *Cochlodinium polykrikoides*, *Karenia mikimotoi* 及び *K. brevis*, ラフィド藻 *Chattonella antiqua*, *C. marina* 及び *Heterosigma akashiwo*, 繊毛虫類 *Mesodinium rubrum*, 珪藻類 *Skeletonema costatum* がある。特に、*C. polykrikoides* は大規模な赤潮を引起し重大な漁業被害をもたらす有害赤潮生物として、漁業者の脅威となっている。本稿では、八代海における *C. polykrikoides* による赤潮の発生及び被害の現状、本種の増殖特性と赤潮の発生機構、赤潮予察及び対策について、これまで得られている知見を整理した。

2. *Cochlodinium polykrikoides* の分類、形態及び分布

Cochlodinium polykrikoides MARGALEF は渦鞭毛藻綱 (Dinophyceae), ギムノディニウム目 (Gymnodiniales), ギムノディニウム科 (Gymnodiniaceae) に属する藻類である。本種の単独遊泳状態の細胞は楕円形で、長さ 30~40µm, 幅 20~30µm, 背腹長 18~24µm である。連鎖群体内の各細胞は上錐か下錐のどちらか一方、あるいは両方の形成が不完全なため、単独細胞に比べて細胞長が小さい。連鎖は通常 8 個以下 (稀に 16 個) の細胞からなる (図 1)。本種の形態的特徴は Silva (1967), Yuki and Yoshimatsu (1989), 福代・他 (1990), 及び Steidinger and Tangen (1996) に詳述されている。本種はプエルトリコ南岸で発見されて *Cochlodinium polykrikoides* と命名された (Margalef, 1961)。アメリカ合衆国

年	月/日	細胞密度 (cells/ml)	被害金額 (千円)	年	月/日	細胞密度 (cells/ml)	被害金額 (千円)
鹿児島県				熊本県			
1976	9/5-9/12	nd	7,590	1977	7/11-7/21	nd	165,000
1977	7/18-9/5	nd	19,373	1978	7/24-9/1	8,000	70,000
1978	7/29-8/31	19,500	50,420	1979	9/7-9/16	22,000	500
1979	9/4-9/14	6,360	510	1980	7/10-7/18	nd	No
1980	7/23-7/28	nd	No		8/28-9/11	12,000	No
1981	8/5-9/14	7,000	19,400	1981	8/3-8/19	22,000	13,200
1982	7/23	350	No	1985	7/9-7/11	1,000	No
1983	7/19-7/23	3,000	No		8/31-9/17	1,000	59,322
1984	8/22-8/24	1,400	No	1991	8/5-8/14	9,440	13,090
1989	5/11	3,900	No	1994	8/25-8/30	1,680	No
1990	8/31-9/10	3,158	30,300	1995	9/4-9/10	202	No
1991	8/8-8/18	3,800	No	1998	8/6-8/18	nd	57
1991	9/23-9/26	212	No	1999	8/19-8/26	11,980	57,907
1993	10/16-10/20	300	No	2000	7/14-8/1	28,250	3,982,839
2000	7/9-7/24	14,000	1,255	2001	6/14-9/26	18,500	No
2001	7/20-7/30	nd	1,255	2002	8/17-8/27	2,500	Yes
	9/7-9/13	7,000	No				
2002	8/23	nd	480				

表1 八代海における *C. polykrikoides* 赤潮発生記録および漁業被害 (1976~2002). (水産庁九州漁業調整事務所, 1979~1980, 2002)

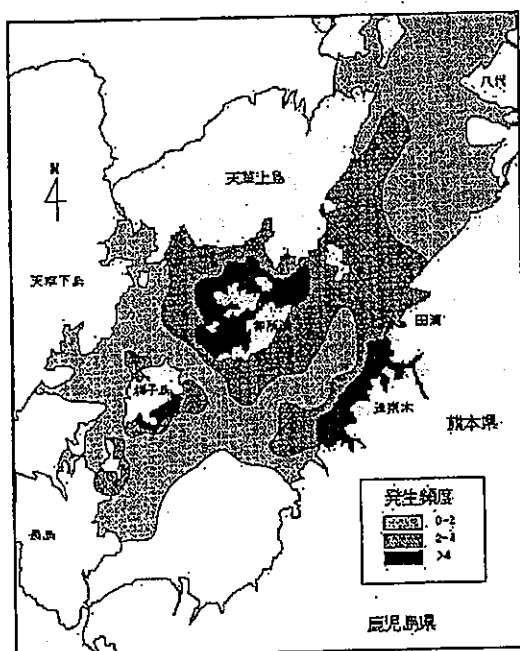


図2 八代海における *C. polykrikoides* の海域別赤潮発生頻度。

大西洋沿岸の Barnegat 湾の赤潮原因種である *Cochlodinium heterolobatum* と同形種と考えられている (Silva, 1967)。日本では1976年、八代海で本種による最初の赤潮が発生した。次いで、1977年、1978年にも同海域で魚類被害を引き起こして以来(表1)、*Cochlodinium*'78 八代型と仮称されてきた。これは本種と同一種であると考えられてい

る (Yuki and Yoshimatsu, 1989)。

日本における *C. polykrikoides* 赤潮の主要な発生水域は北緯 34.5° 以南の内湾および内海での発生が記録されている。特に、九州西海岸域での発生と被害件数が顕著で、最近になって有明海でも発生するようになってきている (金, 2003)。

3. *Cochlodinium polykrikoides* による赤潮の発生及び被害の現状

八代海における *C. polykrikoides* の赤潮は1976年9月の五所浦島での赤潮が初めてのものである(水産庁九州漁業調整事務所, 1980)。1976年~2002年の八代海における海域別 *C. polykrikoides* の赤潮発生頻度を水産庁九州漁業調整事務所の資料より作成した(図2)。八代海における *C. polykrikoides* の赤潮は五所浦島と津奈木周辺が最も頻繁に発生する海域であった。そして南部の鹿児島県東町周辺海域から北部の八代市海域まで発生するなど、発生海域の広域化が起こっている。

~~ところが~~ 本種が重大な有害赤潮生物として認識されるようになったのは、1978年の大規模な赤潮発生とそれによる養殖ハマチ、フグ、マダイ等が斃死した漁業被害が契機となっている(水産庁九州漁業調整事務所, 1980)。この当時、原因プランクトンが分離され *Cochlodinium*'78 八代型種と命名され、潜在的有害生物として知られてきた。それ以来、本種の赤潮は7月上旬から9月上

3/8

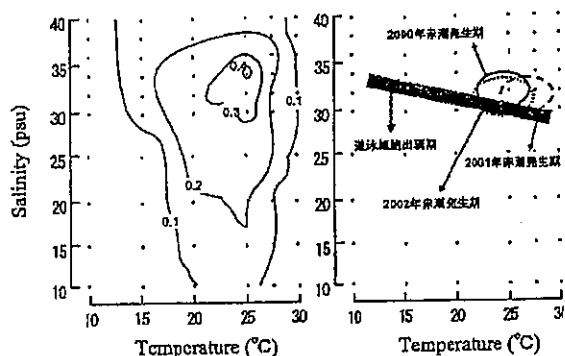


図3 *C. polykrikoides*の水温と塩分に対する増殖応答(左)と現場における赤潮発生前および遊泳細胞出現期の水温と塩分(右)。

旬にかけて頻繁に発生し続けている(水産庁九州漁業調整事務所, 2002)。特に、2000年夏季にはこれまでで最も大規模な赤潮が発生し、約40億円に達する被害を引き起こした。それは、本種の単独による被害金額としては日本でこれまでに記録された最高額であった。八代海において本種による公表された被害総額は約46億円にのぼる(表1)。

4. 大規模赤潮発生年における *C. polykrikoides* の出現生態及び赤潮の発生機構

我々は2000年から2002年まで八代海中央部に設定した一つの定点(御所浦地先; 32°20'N, 130°19'E)で毎週調査を実施した。その結果、3年間の調査を通して *C. polykrikoides* の大規模赤潮発生年(2000年)から小規模赤潮発生年(2001年)、そして中規模赤潮発生年(2002年)にわたる特徴的な年変化を観測することができた。ここでは2000年の大規模赤潮発生条件の抽出を試みる。

4.1) *C. polykrikoides* の赤潮発生と環境要因

2000年、八代海において大規模な *C. polykrikoides* 赤潮の形成は7月7日に八代海の東部に位置する津奈木の沖で最初に現れ、それから流れによって急速に全海域に広がり、およそ24日間持続した後、8月1日に消滅した。これらの赤潮形成時の最大面積は59km²であり、7月17日に御所浦島地先の表層で最高細胞密度の28,250cells/mlを記録した。さらに、これらの赤潮によって養殖されているハマ

チ、フグ、マダイ等の2,618,000尾が斃死し、およそ40億円の被害が発生した(水産庁九州漁業調整事務所, 2001)。*C. polykrikoides* の細胞密度は2m層を中心に分布した。*C. polykrikoides* 赤潮形成時の水温と塩分濃度はそれぞれ24.5~26.6°C、32.0~33.0psuの範囲にあった。*C. polykrikoides* の赤潮発達期間、増殖速度は0.37day⁻¹であった。これらの

~~*C. polykrikoides*~~ 増殖速度は個体群成長に影響を及ぼす生物学および物理的な要因である細胞損失や加入による影響は考慮されていないものの、光温度、塩分および栄養塩類が十分に充たされた条件下の室内実験によって得られた増殖速度とほぼ一致した(図3)。すなわち、最適増殖速度(0.30~0.41day⁻¹)は栄養塩が十分な状態で温度20~27.5°C、塩分30~36psu、そして光110μmolm⁻²s⁻¹の条件下で得られた(Kim et al., 2004)。また、赤潮発達期間の間には10m付近で水温・塩分躍層(pycnocline)が形成されたが、赤潮衰退期以降に崩壊している。

本種の赤潮形成期において底層水中に高濃度の栄養塩が分布した。これらは底泥から溶出して貯蔵されたものと考えられる。さらに、本種は活発な日周鉛直移動(約1.42~3.57m/hour)を行うこと、さらに夜間に栄養塩を摂取することも分かった。したがって、*C. polykrikoides* は底層および底層水の豊富な栄養塩を利用して増殖し、赤潮を形成したと考えられる。

4.2) *C. polykrikoides* と他種植物プランクトン間の競争

赤潮はある特定の生息場をめぐってそこで生活している植物プランクトンの中から特定の種だけが高密度に増殖する現象である。その機構には赤潮原因種それぞれが有する、固有の生理的特性や生活史戦略が深く関わっていると考えられる。すなわち、窒素やリンの利用能力、水温、塩分、光に対する増殖応答特性、あるいはシスト形成の有無、さらに、その形成・発芽条件などが特定の種の高密度増殖に密接に関係していると考えられる。さらに、赤潮原因種の増殖に直接的に関わるこれらの特性の他に、植物プランクトン種間の相互作用を無視することはできない。また、種間相

こうして現場の

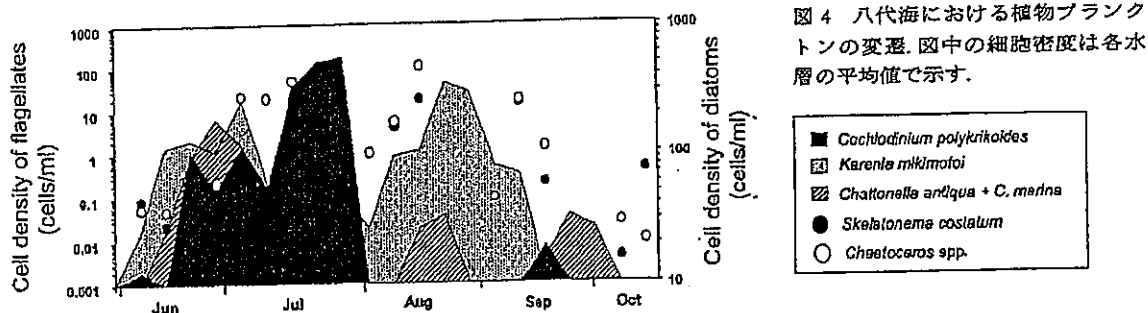


図4 八代海における植物プランクトンの変遷. 図中の細胞密度は各水層の平均値で示す.

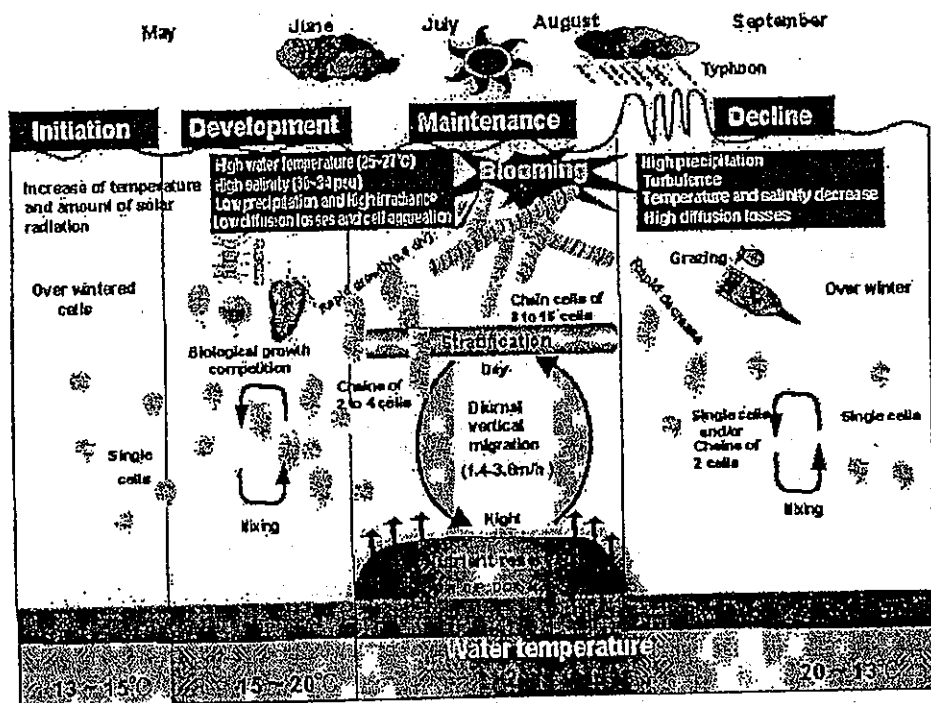


図5 八代海における *C. polykrikoides* の赤潮発生機構模式図.

相互作用は植物プランクトン種の遷移現象を引き起こす重要な要因である。

2000年度、調査期間中において出現した主な植物プランクトンの優占種である *Cochlodinium polykrikoides*, *Karenia mikimotoi*, *Chattonella antiqua*, *C. marina*, *Skeletonema costatum* および *Chaetoceros* spp. の経時的分布を示す(図4)。特に、*C. polykrikoides* の赤潮形成前ではこれらの種は共存していたが、*C. polykrikoides* の細胞密度が高くなり、赤潮盛期になってから他種は全く観察されなかった。しかし、*C. polykrikoides* の赤潮が消滅すると *K. mikimotoi* 及び珪藻類が現われた。さらに、同海域における

1984年の夏季、*C. polykrikoides* と *K. mikimotoi* の共存状態から最終的に *C. polykrikoides* が優占して赤潮を形成したが、*C. polykrikoides* 赤潮の終息後に *K. mikimotoi* の赤潮が発生するという明瞭な種の交替現象が見られた(水産庁・他, 1985)。また、1986年三重県五ヶ所湾では5月27日~6月10日にかけて *C. polykrikoides* の赤潮が発生し、次いで6月17日~7月22日にかけて *K. mikimotoi* 赤潮の発生が報告されている(山形・他, 1987)。さらに、八代海では年によって *C. polykrikoides* か *K. mikimotoi* のいずれの赤潮が発生するのかがほぼ決っている。すなわち、*C. polykrikoides* の赤潮発生年には

5/p

K. mikimotoi の赤潮は発生せず、またその逆として *K. mikimotoi* 赤潮年には *C. polykrikoides* の赤潮が発生しない傾向にある。その他、同じ時期に *C. polykrikoides* と *K. mikimotoi* が別の水域で赤潮を形成する年もある（水産庁・他、1978～1995；水産庁九州漁業調整事務所、2002）。このように現場における *C. polykrikoides* と *K. mikimotoi* における種の交替現象を引き起こす原因としては2種間における増殖競争が考えられる。

4.3) *C. polykrikoides* の赤潮発生機構

これまでの研究で得られた生物学的特性に基づき、八代海における *C. polykrikoides* の赤潮発生の過程を想定し、図5に表した。まず、赤潮発生機構を解明する上で種ごとの周年生活様式を明らかにすることが第一に重要である。すなわち、赤潮発生における seed population がシストであるかあるいは栄養細胞であるのかを明らかにする必要がある。我々は、八代海の定期調査地点における sediment trap による捕集物と底泥からの *C. polykrikoides* のシスト発芽試験を試みたが、全ての試料から本種の発芽を確認することはできなかった。一方、冬季における遊泳細胞の観察において古江湾では1月に、御所浦島の定点では12月に数回、津奈木の沖では1月と2月にそれぞれ1回、本種遊泳細胞の存在が確認された。確認された時の細胞密度は0.001～0.024cells/mlの範囲にあり、全て単細胞 (solitary cell) であった。八代海の平均的な冬季水温は11.9～13.7℃の範囲なので、本海域において *C. polykrikoides* は遊泳細胞で越冬が可能であり、本海域で冬季に観察されたと考えられる。したがって、本海域におけるシストの存在の有無は別にしても、本種は周年にわたって非常に低密度であるものの、遊泳細胞で存在していること、すなわち、越冬遊泳細胞が翌年の赤潮の seed population になっていることを示唆している。また、シストの存在は現場からの調査では確認されず、室内実験によっても形成例がないことから、本種における seed population は遊泳細胞である可能性が大きい。冬季水温がおよそ13℃以上で経過する内湾や内海における本種の赤潮の

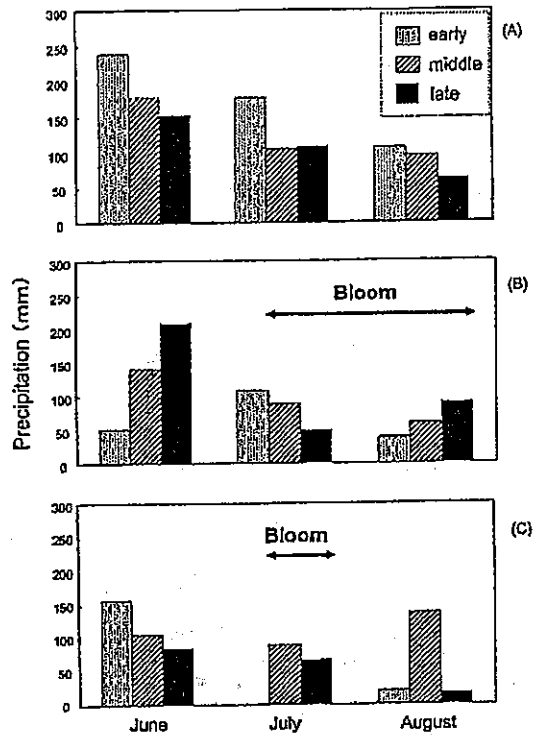


図6 八代海における *C. polykrikoides* 赤潮発生と降水量 (1978年～2000年) の関係。(降水量の資料は八代市気象庁より)。

seed population は越冬栄養細胞の可能性が高いと考えられる。これらの栄養細胞は至適水温の初期 (17.5～20℃) までは単細胞として低密度で存在し、水温と日射量の増加と共に高塩分環境下で栄養細胞の個体群は2～16個の連鎖細胞をつくって、最大増殖速度 (約0.6divisions・day⁻¹) に近い速度で急速に個体群密度を増大させ、さらには物理的な集積なども加えて赤潮形成に至ると想定される。この時は他種植物プランクトンとの競争で優位であり、1.4～3.6m/hの早い日周鉛直移動を発揮して底層の豊富な栄養塩 (無機・有機の栄養塩) を利用して赤潮状態の持続を果たす。それから気象不良で大雨や風による水柱の攪乱と塩分の低下、あるいは増殖速度を上回る海水交換率及び捕食圧の増大等の生物学的諸要因によって赤潮は消滅に向かう。赤潮衰退後は再び単細胞の栄養細胞のまま存在し、越冬するものと思われる。

6/p

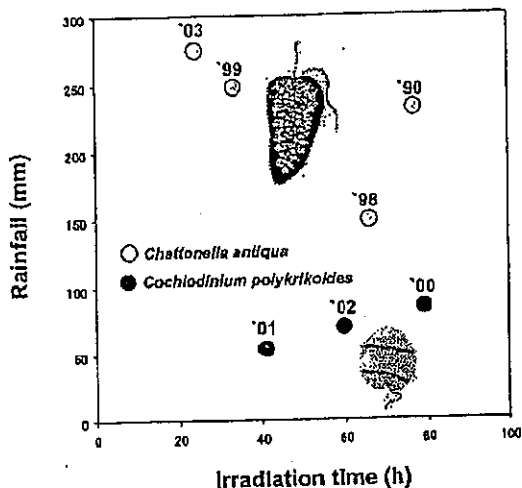


図7 八代海における *C. polykrikoides* と *C. antiqua* の赤潮発生年と日照時間と降水量の関係。(日照時間と降水量は気象庁八代市資料に基づき、赤潮発生期前の10日間累積値で示す)。

5. *C. polykrikoides* 赤潮の予察及び被害軽減策

C. polykrikoides による赤潮は広大な海域で発生するため、一度発生したものを直接制御したり除去することは非常に困難である。このため、いつ、どこで、どの程度の赤潮が発生するのかといった予察を行うことで、漁業被害を最大限回避することが重要である。

八代海において1978～2000年まで23年間の夏季(6月～8月)の降水量を用いて赤潮発生と降水量との関係を図6に示す。八代海における本種赤潮の発生年は非発生年と比較して降水量が少なく、潟水と密接な関係があった。すなわち、本種の赤潮は潟水年に発生し、降雨年で非発生であることを暗示している。さらに、本種は室内実験で塩分濃度の変化に敏感な特性を持ち、狭塩分性種(stenohaline species)であることが判っている(Kim et al., 2004)。また、7月24日に雨が降り赤潮が消滅したことは海水の低塩分が消滅の大きな原因としてあげられる。さらに、八代海における *C. polykrikoides* と *Chattonella antiqua* の赤潮発生年の赤潮発生期10日前の日照時間と降水量(気象庁八代市資料)の関係を図7に示す。 *C.*

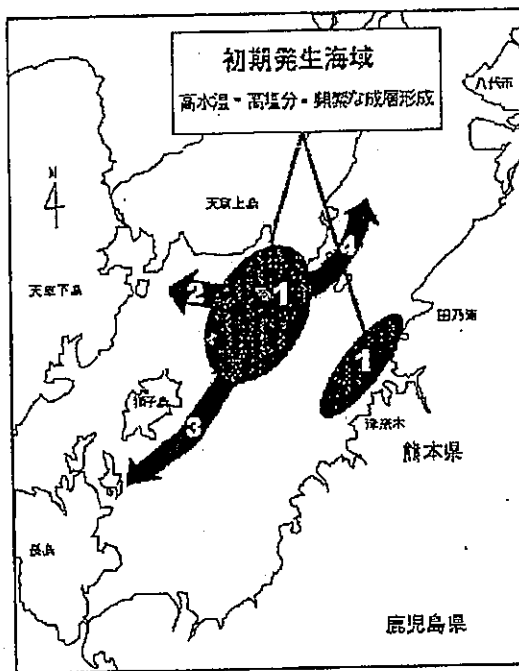


図8 八代海における *C. polykrikoides* 赤潮の分布拡大経過図。

polykrikoides 赤潮発生年には *C. antiqua* より非常に少ない降水量と密接な関係があった。そこで、高水温期における潟水と高塩分海水の持続は本種の赤潮発生予察の重要な指標であると考えられる。すなわち、今後の検討を要するのは勿論であるが、八代海において *C. polykrikoides* が夏季に赤潮を形成するには春季から初夏にかけて降水量が少ないこと。すなわち初夏が潟水年であれば本種赤潮の発生し易い年との判断を下すことで、本種赤潮発生の有無及び規模をある程度予知できそうに思われる。

2000年八代海における *C. polykrikoides* 赤潮の分布拡大経過図を図8に示す。八代海において本種の初期赤潮発生海域は津奈木海域と御所浦島一竜ヶ岳周辺海域であると特定された。その後獅子島から鹿児島県海域へ拡大し、最終的に赤潮は天草上島東岸に北上して終息した。すなわち、本種は初期発生海域から分布を大きく拡大する特徴を有していることから、初期発生海域での細胞の出現を監視し、出現に応じて粘土散布など適切な細胞除去を行使することにより、被害の軽減に努め

7/8

る策を提案したい。一方、韓国では麗水市沖を初期発生海域とし、南岸沖を東進、さらには東岸域を北進後に終息する明瞭な分布拡大の傾向を示している(金, 2003)。このように、本種は初期発生海域から分布を大きく拡大する特徴を有している。かくして、まず、八代海では津奈木や御所浦島周辺の、韓国では麗水市沖の初期発生海域において細胞の出現を精度高く監視し、次いで、出現の度に粘土散布など適切な細胞除去策を行使することにより、被害を最小限に軽減できるものと考えている。

ここで八代海における *Chattonella* 属の赤潮発生について簡単に触れておきたい。当該海域において本属の赤潮は過去に何度も発生しており、経験から鹿児島県出水郡東町魚類養殖場の赤潮発生は一般に熊本県北部海域での赤潮情報が大いに参考になると言われている。*Chattonella* 属の赤潮初期発生海域は球磨川河川水の影響を受ける塩分が比較的低い北部水域あるいは低塩分海域と南部の高塩分海域の境界域付近と推定されている。水産庁瀬戸内海区水産研究所による本属のシスト調査の結果(未発表)は底泥中のシスト数は北部海域で高いことを示している。2004年の7月下旬から8月上旬に発生した本属赤潮の発生をインターネット情報から整理してみても北部から次第に南方への細胞の移流過程を読みとることができる(<http://kagoshima.suigi.jp/akashio/HTML/page167.shtml>)。発生初期海域が高塩分海域である *C. polykrikoides* 赤潮とはこの点で異なるようである。

6. おわりに

ここまでほとんど毎年のように八代海及び西日本各地で大規模な赤潮を引起し重大な漁業被害をもたらす有害赤潮生物として、漁業者の脅威となっている *C. polykrikoides* による赤潮の発生及び被害の現状、本種の増殖特性と赤潮の発生機構、赤潮予察及び対策について述べてきた。しかしながら、有効な有害赤潮の問題解決策がない現状では、その発生を事前に予知し、漁業被害を最小限に食い止めることが緊急を要する最重課題である。

有害赤潮の問題解決方法として、有害赤潮の迅

速な監視と予報、早期警報システムの構築、被害軽減対策及び赤潮発生防止と制御技術の開発が挙げられる。さらに、最近は有害赤潮を迅速に探索するために航空機や人工衛星を利用した技術、さらには分子生物学的方法による有害生物の探索技術が開発されている。今後とも、本研究で得られた知見に基づき、新しい研究成果が蓄積され、*C. polykrikoides* 及びそれらをめぐる他生物の赤潮発生機構解明および予知手法の開発のための基礎資料の一つとなれば幸いである。

参考文献

- [1] Sournia, A. (1995): Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: an inquiry into biodiversity. In "Harmful marine algal blooms" (eds. by P. Lassus, G. Arzul, E. Erard, P. Genieau and C. Marcaillou), Lavoisier, Intercept, Paris, pp. 103-112.
- [2] Hallegraeff, D. M. (1993): A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia*, 32, 79-99.
- [3] Smayda, T. J. (1989): Primary production and the global epidemic of phytoplankton blooms in the sea: a linkage? In "Novel Phytoplankton Blooms" (ed. by E. M. Cosper, V. M. Bricej and E. J. Carpenter), Springer-Verlag, Berlin, pp. 449-483.
- [4] Silva, E. D. S. E. (1967): *Cochlodinium heterolobatum* n. sp.: structure and some cytophysiological aspects. *J. Protozool.*, 14, 4, 745-754.
- [5] Yuki, K. and Yoshimatsu, S. (1989): Two fish-killing species of *Cochlodinium* from Harima-Nada, Seto Inland Sea, Japan. In "Red Tides: biology, environmental science and toxicology" (eds. by Okaichi, T., Anderson, D. M. and Nemoto, T.), Elsevier, Amsterdam, pp. 451-454.
- [6] 福代康夫・高野秀昭・千原光雄・松岡敦亮(編)(1990): 日本の赤潮生物, 内田老鶴園, pp. 407.
- [7] Steidinger, K. A. and K. Tangen (1996): Dinoflagellates. In "Identifying marine diatoms and dinoflagellates" (ed. by Tomas, C. R.), Academic Press, Inc., San Diego, pp. 387-584.
- [8] Margalef, R. (1961): Hidrografia y fitoplancton de un área marina de la costa meridional de Puerto Rico. *Inv. Pesq.* Tomo XVII, páginas 33 a 96. (in Spanish).
- [9] 金大(2003): 有害藻類毛藻 *Cochlodinium polykrikoides* の生理生態学的研究. 博士論文, 九州大学, 福岡, pp. 154.
- [10] 水産庁九州漁業調整事務所(1980-2002): 九州海域の赤潮.
- [11] Kim, D. J., Y. Matsuyama, S. Nagasoe, M. Yamaguchi, Y.-H. Yoon, Y. Oshima, N. Imada and T. Honjo (2004): Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the harmful red tide dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* Margalef (Dinophyceae). *J. Plankton Res.*, 26, 1-6.
- [12] 水産庁・福岡県・佐賀県・長崎県・熊本県・鹿児島県・宮崎県(1978-1995): 九州西岸域赤潮予察調査報告書.
- [13] 山形陽一・林茂幸・丹羽誠他(1987): 熊野灘沿岸域における *Gymnodinium nagasakiense* 赤潮に関する総合的研究. 三重県水産技術センター研究報告書, pp. 133-138.

□