

瀬戸内海における赤潮の変遷

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2022-09-26 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 鬼塚, 剛 メールアドレス: 所属: 水産研究・教育機構
URL	https://fra.repo.nii.ac.jp/records/60

(c) 日本水環境学会

海域の多様化した課題に対応するための 栄養塩マネジメント

令和3年2月に「瀬戸内海環境保全特別措置法の一部を改正する法律案」が閣議決定された。今後、周辺環境の保全と調和した形で特定の海域への栄養塩類供給を可能とする「栄養塩類管理制度の導入」が予定されている。現在の水環境行政における栄養塩管理は、規制中心の従来の考え方から、地域のニーズ、季節等に応じてきめ細かく栄養塩類を管理する考え方に移行しつつある。一方で、栄養塩類の管理を検討するにあたっては、陸域負荷のほか、内部生産、底泥からの溶出、漁業等による系外への取り上げ、そして気候変動による要因など、様々な要因が複雑に影響しており、また、海域に応じて影響は異なることから、慎重な検討が必要と考えられる。

本特集では、読者それぞれが地域ごとの目指すべき海域の姿を検討するにあたり、考えの手助けになることを目的に、栄養塩と周辺環境との関係についての最新知見および今後の栄養塩マネジメントの課題・展望について紹介する。 (担当編集企画委員 いであ株式会社 山崎 甲太郎)

瀬戸内海における赤潮の変遷*

鬼塚 剛

1. はじめに

赤潮とは、海水中で微小な生物（主に植物プランクトン）が異常に増殖して海水の色が変わる現象である¹⁾ (図1)。日本では続日本紀に「海水変如血」という一節があり、8世紀前半に紀伊国（現在の和歌山県）で発生していた記録が残っていることから²⁾、人間活動が活発になる前から起こっていた自然現象と考えられる。赤潮の原因となるプランクトンは多種多様だが、なかでも有害な種類の植物プランクトンによる赤潮は、天然・養殖魚介類の斃死等を引き起こし、甚大な漁業被害をもたらすことがある。

瀬戸内海では、高度経済成長期の1960年代から1970年代にかけて工業化や都市化にともなう水質の悪化や赤潮の急増が社会問題となった。とくに1972年に瀬戸内海東部の播磨灘で発生した *Chattonella* 属による赤潮は養殖ハマチに総額71億円という未曾有の漁業被害をもたらした³⁾。瀬戸内海における赤潮の発生規模や発生件数はその後減少に転じたものの、2012年に豊後水道で発生した *Karenia mikimotoi* による赤潮で約15億円の漁業被害が報告される³⁾ など、依然赤潮の発生とそれにとまらぬ漁業被害は継続している。

本稿では、これまで地方自治体によって実施されてきたモニタリング結果をもとに、瀬戸内海における赤潮の



Goh Onitsuka
博士 (理学)

平成14年 九州大学大学院総合理工学府博士
後期課程中途退学
同年 熊本県立大学環境共生学部非常勤
職員
15年 水産大学校水産情報経営学科助手
(20年に海洋生産管理学科に転籍)
21年 水産総合研究センター中央水産研
究所任期付研究員
24年 同センター瀬戸内海区水産研究所
有害・有毒藻類グループ長
令和2年 水産研究・教育機構水産技術研
究所漁場生産力グループ長



図1 愛媛県岩松湾上空で撮影された *Karenia mikimotoi* 赤潮の航空写真 (愛媛大学武岡英隆教授提供) (左), *Chattonella* 属 (*Chattonella antiqua*) (右上) と *K. mikimotoi* (右下) の光学顕微鏡写真 (水産研究・教育機構坂本節子博士提供)。

* Long-term Trends in Harmful Algal Blooms in the Seto Inland Sea

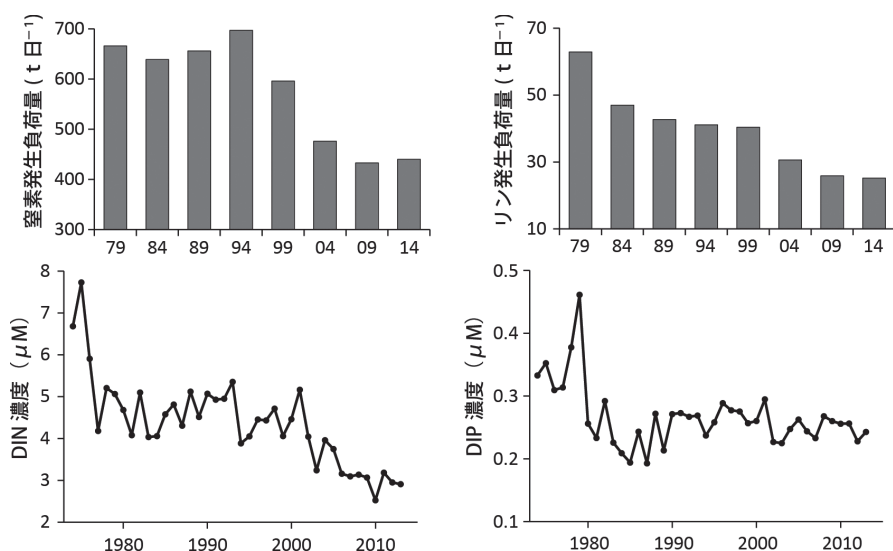


図2 瀬戸内海における窒素およびリンの発生負荷量と瀬戸内海表層の年平均栄養塩濃度の推移（阿保（2016）⁴より引用）。発生負荷量は環境省資料⁵，栄養塩濃度は瀬戸内海区水産研究所（2015）⁶をもとに作成。

変遷を概観するとともに、主に夏季に赤潮を形成し、たびたび大規模な養殖魚の斃死被害を引き起こしてきた有害プランクトンであるラフィド藻の *Chattonella* 属（本稿では瀬戸内海で出現が確認されている *Chattonella antiqua*, *C. marina*, *C. ovata* の3種を区別せず *Chattonella* 属として扱う）と渦鞭毛藻の *K. mikimotoi* の出現傾向の長期変化について、生理・生態特性の知見を踏まえて考察する。

2. 瀬戸内海における窒素およびリンの発生負荷量と栄養塩濃度、赤潮発生状況の長期変化

図2に瀬戸内海における窒素およびリンの発生負荷量と瀬戸内海表層の年平均栄養塩濃度の推移を示す⁵。瀬戸内海環境保全臨時措置法（後に瀬戸内海環境保全特別措置法）が制定され、海域への化学的酸素要求量（COD）や窒素・リンの負荷削減が始まって以降、瀬戸内海の発生負荷量は窒素・リンとともに減少している。窒素・リンの発生負荷量と溶存無機態窒素（DIN）・溶存無機態リン（DIP）濃度は概ね対応しており、1970年代に極めて高かったDIN濃度は1970年代に急激に減少、その後も低下が続いており、2000年代後半以降は3 μM前後で推移している。また、DIP濃度も1970年代後半から1980年代にかけて急激に低下し、1990年代以降は0.2~0.3 μMとなっている。瀬戸内海の栄養塩循環には海底堆積物からの溶出⁷や外海からの供給⁸も重要な役割を果たしているが、一連の環境施策とともに陸域からの負荷削減は海域表層の栄養塩濃度低下の大きな要因と考えられる⁹。

図3に瀬戸内海における赤潮発生件数の推移を示す。統計を取り始めた1970年代には年間約300件に達していた赤潮発生件数が、1970年代後半から1980年代に急激に減少している³。この赤潮発生件数については、赤潮の発生規模やモニタリングの頻度等が考慮されておらず現場発生状況を正確に捉えていないとの指摘もあるが^{10, 11}、1970年代から1980年代にかけて赤潮の発生が減少したこと、その要因として同時期に行われた負荷削減が一定の役割を果たしたことは間違いないだろう。しかしながら、赤潮発生件数は、1990年代以降減少傾向が

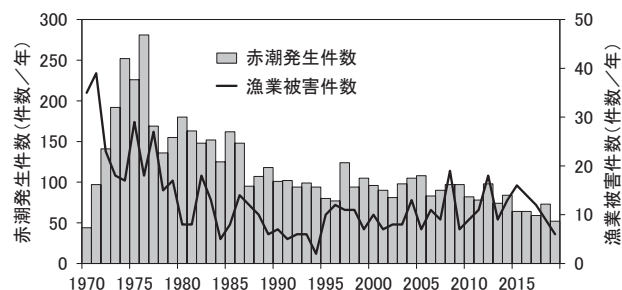


図3 瀬戸内海における赤潮発生件数と漁業被害件数の推移。水産庁瀬戸内海漁業調整事務所発行の「瀬戸内海の赤潮」³をもとに作成。

鈍化し、年間100件前後、漁業被害をともなう有害赤潮も年間10件前後で推移しており、2010年代に入っても10億円を超えるような漁業被害も報告されている³。Yamamoto（2003）¹²は赤潮発生件数と海域への全リン（TP）負荷量との関係を論じており、1990年代以降TP負荷量が1960年代のレベルまで減少しているものの、赤潮発生件数は1960年代のレベルまで減少していないことを指摘している。近年、瀬戸内海の富栄養化・貧栄養化過程と生態系の関係については、ヒステリシス（履歴効果）の概念を用いて、栄養塩濃度レベルの低下につれて富栄養化時と生態系の辿る経路が異なることが示唆されている¹³。多田ら（2014）¹⁴も赤潮発生件数が減らない理由としてMee（2006）¹⁵を引用して同様の指摘をしており、栄養塩濃度を富栄養化以前の水準に下げただけでは不十分である可能性に言及している。

瀬戸内海における赤潮発生状況については、海域ごとやプランクトン種ごとに整理すると、それぞれ長期変化に違いがあることが報告されている。吉江（2017）¹⁶は瀬戸内海の湾灘別の赤潮発生件数の経年変化をもとに、瀬戸内海東部の紀伊水道、大阪湾、播磨灘では長期的な減少傾向であり、長期変化の要因として、1970年代からの栄養塩濃度の減少を挙げている。一方、もともと栄養塩濃度レベルの高くない瀬戸内海西部の周防灘や豊後水道では1990年代後半から赤潮発生件数が増加傾向であ

表1 瀬戸内海における海域別の *Chattonella* 属および *Karenia mikimotoi* の赤潮発生状況。漁業被害あり (●), 漁業被害なし (○), 灰色塗は漁業被害1億円以上を表す。*Chattonella* 属は1976年以前に海産ミドリムシとして集計されているデータを, *K. mikimotoi* は1990年以前に *Gymnodinium* 属として集計されているデータをそれぞれ用いた。1972年以前は海域別の発生情報に欠損がある。水産庁瀬戸内海漁業調整事務所発行の「瀬戸内海の赤潮」³⁾ をもとに作成。

<i>Chattonella</i> 属		70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	00	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19					
紀伊水道			●	○						●					●			●	●																																					
大阪湾			●							○	●	●			○	○		●	●										●	●																										
播磨灘			●																																																					
備讃瀬戸											○																																													
燧灘	●			○	○					○	●				○	○										○	○																													
安芸灘	●			○						○																																														
伊予灘																																																								
周防灘	●			○						○	●	○				○																																								
豊後水道			●			○	○																																																	

<i>Karenia mikimotoi</i>		70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	00	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19						
紀伊水道			●	○		○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
大阪湾				○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○
播磨灘			●							○					○																																										
備讃瀬戸														●																																											
燧灘				○	○	○	○	○	○					○																																											
安芸灘			○	○	○	○	○	○	○																																																
伊予灘																																																									
周防灘			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○		
豊後水道			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	

り、栄養塩濃度と赤潮発生件数の関係も不明瞭としている。石井ら (2014)¹¹⁾ は赤潮の発生規模を考慮した赤潮指数 (発生面積と継続日数の積)¹⁷⁾ を用いて大阪湾と大阪湾以外の瀬戸内海について解析し、赤潮指数が長期的な減少傾向である大阪湾では栄養塩濃度の長期変動と対応しており、赤潮指数が1990年付近で極小となる大阪湾以外の瀬戸内海では全天日射量と対応していると報告している。また、Imai et al. (2006)¹⁸⁾ や山口 (2013)¹⁹⁾ は1970年代以降の瀬戸内海の赤潮発生件数をプランクトン種ごとに整理し、長期的に有意な減少が認められる種がいる一方で、増減が有意でない種や逆に有意な増加が認められる種がいることを報告している。このような海域やプランクトン種による長期変化の違いは、環境変化が海域ごとに異なることや環境変化への応答が種によって異なることで生じていると考えられる。

いずれにしても、瀬戸内海では陸域負荷削減による栄養塩濃度の低下にともなって赤潮発生件数は減少してきたものの、海域によってはいまだに有害赤潮の発生は水産業において深刻な問題として存在しているのが現状である。そこで次章では、1970年代以降の赤潮による漁業被害件数全体の約5割を占める *Chattonella* 属と *K. mikimotoi* について²⁰⁾、海域ごとの長期変化と種ごとの生理・生態特性の違いをみていく。

3. *Chattonella* 属と *Karenia mikimotoi* による赤潮の発生状況と生理・生態特性の違い

Chattonella 属はラフィド藻の一種でわが国の赤潮による漁業被害金額トップの極めて有害なプランクトンである³⁾。本種は海水1 mL中に100 cells程度の低い細胞密度で魚類を斃死させるため、魚類養殖の盛んな海域を中心に地方自治体のモニタリングで重点的に監視されている²¹⁾。*Chattonella* 属は、その生活史の中でシストと呼ばれる休眠期細胞を形成し、海底泥中で越冬する²²⁾。シストは春季に水温上昇すると発芽し、栄養細胞として海水中で増殖することで夏季を中心に赤潮を形成する。*Chattonella* 属の赤潮は1969年に広島湾で初めて報告さ

れて以降²³⁾、瀬戸内海や九州沿岸域の西日本各地で発生が確認されている。一方、*K. mikimotoi* は1934年に三重県五ヶ所湾で赤潮が発生した記録が残っており²⁴⁾、1960年代以降、主に西日本海域で赤潮を形成している。本種は周年栄養細胞として海水中に存在し、夏季を中心に赤潮を形成するが、冬季の発生も報告されている²⁵⁾。2015年10月には北海道函館湾での赤潮発生が報告されており分布域の拡大が懸念されている²⁶⁾。本種は海水1 mL中に数千 cellsまで達すると魚類や貝類を斃死させることが知られており²⁷⁾、*Chattonella* 属と同様に地方自治体のモニタリングで重点的に監視されている²¹⁾。

表1に1970年から2019年までの瀬戸内海における *Chattonella* 属と *K. mikimotoi* の海域別の赤潮発生状況を示す。前述したように瀬戸内海東部海域 (紀伊水道、大阪湾、播磨灘) では1972年に大規模な *Chattonella* 赤潮が発生し、甚大な漁業被害が生じた。その後も1980年代まで *Chattonella* 属による赤潮は頻発しており、漁業被害も起こっていたが、1990年代以降赤潮の発生は認められるものの、小規模化し漁業被害も減少している (図4)。播磨灘の *Chattonella* 赤潮の長期変化についてはNishikawa et al. (2014)²⁸⁾ で詳報されており、1970年代から1990年代にかけて最高細胞密度低下や分布範囲縮小が認められるものの、水温上昇にともなう発生の早期化

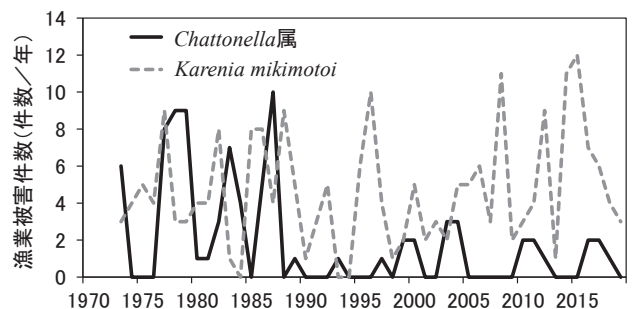


図4 瀬戸内海における *Chattonella* 属と *Karenia mikimotoi* の漁業被害件数の推移。水産庁瀬戸内海漁業調整事務所発行の「瀬戸内海の赤潮」³⁾ をもとに作成。

表2 *Chattonella antiqua* および *Karenia mikimotoi* の増殖生理特性。山口ら (1991)²⁹⁾, Nakamura et al. (1988)³⁰⁾, 山口・本城 (1989)³¹⁾, 山口 (1994)³²⁾ をもとに作成。

	<i>Chattonella antiqua</i>	<i>Karenia mikimotoi</i>
最大増殖速度 (divisions day ⁻¹)	1.34	1.18
増殖可能水温 (至適水温) (°C)	15-30 (25)	10-30 (25)
増殖可能塩分 (至適塩分)	10-35 (25)	15-30 (25)
光強度の半飽和定数 ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	42.4	53.6
補償光量 ($\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	10.3	0.7
DIN の半飽和定数 (μM)*	1.0	0.78
DIP の半飽和定数 (μM)	0.11	0.14

*硝酸態窒素で得られた値

と北部海域での出現増加が指摘されている。2000年代以降は瀬戸内海中部から西部海域(燧灘～豊後水道)での小規模な発生も増加している。

一方、表1によると *K. mikimotoi* に *Chattonella* 属のような明瞭な長期変化は認められない。瀬戸内海東部海域では2000年代以降減少しているように見えるが、1990年以前は *Gymnodinium* 属の集計結果になっているので発生件数を過大評価している可能性がある。また、瀬戸内海中部の安芸灘から西部の豊後水道では、1990年代以降も毎年赤潮が発生しており、とくに豊後水道では2000年代以降、ほぼ毎年漁業被害が生じている。実際に *K. mikimotoi* 赤潮による漁業被害件数は1970年代から1980年代にかけて *Chattonella* 属とほぼ同数だったが、1990年代以降急減した *Chattonella* 属に対して、*K. mikimotoi* はむしろ増加傾向である(図4)。瀬戸内海における赤潮による漁業被害件数が長期的な減少傾向にある中で(図3)、結果として、近年では漁業被害をとまなう有害赤潮に占める *K. mikimotoi* の割合が高まっている³⁾。

このような両種による赤潮の発生状況の違いの原因を探るため、生理・生態特性の比較を行った。表2は *Chattonella* 属 (*C. antiqua*) と *K. mikimotoi* の培養株を用いた室内実験で得られた増殖生理パラメーターである²⁹⁻³²⁾。両種を比較すると、*K. mikimotoi* の方が *C. antiqua* よりも補償光量が小さく低光量条件で増殖に有利である以外は、増殖に適した水温・塩分など多くのパラメーターではほぼ同じ値であり、増殖生理特性に両種の違いはほとんど認められない。ただし、*K. mikimotoi* は *Chattonella* 属よりも DIN の半飽和定数が若干小さいこと(表2)や有機態の窒素・リンを利用することが可能であること³³⁾を踏まえると、栄養塩濃度の低い状況で増殖に有利であるとも解釈できる。また、両種はともに鞭毛を使って、昼間上昇し夜間に下降する日周鉛直移動を行っている^{34, 35)}。両種を比較すると、*K. mikimotoi* の遊泳能力の方が高く、*Chattonella* 属は最大10m深付近であるのに対して³⁴⁾、*K. mikimotoi* は20m以上に達するとされており³⁵⁾、養漁場の底層付近の豊富な栄養塩を利用して増殖することも報告されている³⁶⁾。さらに、培養株を用いた室内実験によると、*K. mikimotoi* は栄養塩が枯渇した条件でも弱光下では1ヵ月程度生存できることが報告されている³⁷⁾。これらの *K. mikimotoi* の特性は、表層栄養塩濃度の低い環境下で生存・増殖するために *Chattonella* 属よりも相対的に有利な条件であり、本種による赤潮発生件数や漁業被害件数と栄養塩濃度の長期変化との対応が認められないことや栄養塩濃度の低い

瀬戸内海西部海域でも赤潮を形成できる要因になっていると推察される。加えて、前述したシスト形成の有無も両種の動態の違いに影響していると考えられる。*Chattonella* 属は瀬戸内海において冬季に栄養細胞が確認されておらず、冬季はシストとして越冬していると推察される²²⁾。*Chattonella* 属のシストは11°C以下で4ヵ月以上の休眠の後に水温15°C以上に上昇すると発芽することが報告されている²²⁾。一方、*K. mikimotoi* は室内実験では10°C以上で増殖することが報告されており(表2)、現場海域では12°C以上で周年栄養細胞が観察されているほか³⁸⁾、水温10°C以下での生存も確認されている²⁵⁾。近年、瀬戸内海の秋季から冬季の水温は上昇傾向にあるため⁹⁾、シストを形成し低温での休眠が必要な *Chattonella* 属よりも栄養細胞として越冬する *K. mikimotoi* にとって有利な環境に変化している可能性がある。このことは日本近海の温暖化が進行する中で³⁹⁾、近年本種の出現海域が拡大傾向にあることとも整合している。

4. おわりに

瀬戸内海では陸域負荷削減による栄養塩濃度の低下が赤潮発生件数の減少に一定の役割を果たしたと考えられるが、海域や種ごとにみえていくと長期変化はそれぞれ異なることが示唆された。瀬戸内海東部の播磨灘では、1970年代から2000年代にかけて、珪藻類の優占種が *Skeletonema* 属から *Chaetoceros* 属等の他の珪藻種へ遷移したことが報告されている⁴⁰⁾。このような種の遷移は珪藻類以外の有害プランクトンでも起こっている可能性があり、本稿で示した *Chattonella* 属と *K. mikimotoi* の赤潮の出現傾向の違いはその一端であると捉えることができる。有害プランクトンの中には *K. mikimotoi* のように低い栄養塩濃度の環境に適応できる種もいることから、有害赤潮を防ぐために陸域からの負荷量をさらに減らしても期待通りの効果が得られない可能性がある。また、海域の生産性向上を目指して陸域からの負荷量を増やすと海域によっては再び有害赤潮の増加という結果を招きかねない。栄養塩管理に関する施策を検討する際には、その前提として海域ごとに長期的な環境変化とそれにとまなうプランクトン種遷移を整理しておくとともに、状況の変化を的確に捉えるためのモニタリングを継続していく必要がある。

謝辞

本稿をまとめるにあたり、水産研究・教育機構フェローの山口峰生博士ならびに水産研究・教育機構水産技術

研究所の阿保勝之博士に貴重なご助言をいただいた。また、愛媛大学南予水産研究センターの武岡英隆教授と水産研究・教育機構水産技術研究所の坂本節子博士には赤潮とプランクトンの写真をご提供いただいた。ここに記して感謝の意を表する。

参考文献

- 1) 岩崎英雄, 1976. 赤潮—その発生に関する諸問題. 海洋出版, 東京, p.126.
- 2) 村上彰男, 1988. 赤潮の発生と防除. 日本海水学会誌 42(3), 125-133.
- 3) 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 1972-2020. 瀬戸内海の赤潮. URL: <https://www.jfa.maff.go.jp/setouti/akasio/index.html> (2021年2月時点).
- 4) 阿保勝之, 2016. 瀬戸内海を豊かな海に～水産資源の持続的利用のための提言. 水環境学会誌 39(A)(3), 97-101.
- 5) 環境省, 発生負荷量等算定調査. URL: https://www.env.go.jp/water/heisa/heisa_net/setouchiNet/seto/index.html (2021年2月時点).
- 6) 瀬戸内海区水産研究所, 2015. 瀬戸内海ブロック浅海定線調査観測40年成果(海況の長期変動). 瀬戸内海区水産研究所, 広島.
- 7) 多田邦尚, 中嶋昌紀, 山口一岩, 朝日俊雅, 一見和彦, 2018. 沿岸海域における栄養塩濃度決定要因と堆積物. 沿岸海洋研究 55(2), 113-124.
- 8) 武岡英隆, 2006. 沿岸域における外洋起源栄養物質量の見積もり法とその問題点. 沿岸海洋研究 43(2), 105-111.
- 9) 阿保勝之, 秋山諭, 原田和弘, 中地良樹, 林浩志, 村田憲一, 和西昭仁, 石川陽子, 益井敏光, 西川智, 山田京平, 野田誠, 徳光俊二, 2018. 瀬戸内海における栄養塩濃度等の水質変化とその要因. 沿岸海洋研究 55(2), 101-111.
- 10) 吉松定昭, 2012. 赤潮規模を指標とした赤潮発生の推移. 瀬戸内海 63, 46-48.
- 11) 石井大輔, 柳哲雄, 佐々倉諭, 2014. 瀬戸内海における赤潮発生状況の長期変動と赤潮優占群の海域特性. 海の研究 23(6), 217-236.
- 12) Yamamoto, T., 2003. The Seto Inland Sea — eutrophic or oligotrophic? Marine Pollution Bulletin 47, 37-42.
- 13) 山本民次, 2015. 瀬戸内海の貧栄養化—その原因, プロセス, メカニズム. 山本民次, 花里孝幸編著, 海と湖の貧栄養化問題. 地人書館, 東京, pp.55-87.
- 14) 多田邦尚, 西川哲也, 樽谷賢治, 山本圭吾, 一見和彦, 山口一岩, 本城凡夫, 2014. 瀬戸内海東部海域の栄養塩低下とその低次生物生産過程への影響. 沿岸海洋研究 52(1), 39-47.
- 15) Mee, L., 2006. Reviving dead zones. Scientific American 295(5), 78-85.
- 16) 吉江直樹, 2017. 瀬戸内海西部における赤潮の変遷. 日本海洋学会編, 海の温暖化—変わりゆく海と人間活動の影響—. 朝倉書店, 東京, pp.129-132.
- 17) 堤裕昭, 岡村絵美子, 小川満代, 高橋徹, 山口一岩, 門谷茂, 小橋乃子, 安達貴浩, 小松利光, 2003. 有明海奥部海域における近年の貧酸素水塊および赤潮発生と海洋構造の関係. 海の研究 12(3), 291-305.
- 18) Imai, I., Yamaguchi, M., Hori, Y., 2006. Eutrophication and occurrences of harmful algal blooms in the Seto Inland Sea, Japan. Plankton and Benthos Research 1(2), 71-84.
- 19) 山口峰生, 2013. 瀬戸内海の赤潮. 海洋気象学会編, 瀬戸内海の気象と海象. 海洋気象学会, 神戸, pp.101-123.
- 20) Sakamoto, S., Lim, W.A., Lu, D., Dai, X., Orlova, T., Iwataki, M., 2020. Harmful algal blooms and associated fisheries damage in East Asia: Current status and trends in China, Japan, Korea and Russia. Harmful Algae, 101787.
- 21) 鬼塚剛, 2017. 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 54(3), 36-39.
- 22) Imai, I., Yamaguchi, M., 2012. Life cycle, physiology, ecology and red tide occurrences of the fish-killing raphidophyte *Chattonella*. Harmful Algae 14, 46-70.
- 23) 木村知博, 溝上昭男, 橋本俊将, 1973. 漁業被害をもたらした広島湾の赤潮: その発生状況と発生環境. 日本プランクトン学会報 19(2), 24-38.
- 24) 尾田方七, 1935. *Gymnodinium mikimotoi* MIYAKE et KOMINAMI n. sp. (MS.) の赤潮と硫酸銅の効果. 動物学雑誌 47(555), 35-48.
- 25) 寺田和夫, 池内仁, 高山晴義, 1987. 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 34(2), 201-204.
- 26) 嶋田宏, 金森誠, 吉田秀嗣, 今井一郎, 2016. 2015年秋季北海道函館湾における渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* による有害赤潮の初記録. 日本水産学会誌 82(6), 934-938.
- 27) Li, X., Yan, T., Yu, R., Zhou, M., 2019. A review of *Karenia mikimotoi*: Bloom events, physiology, toxicity and toxic mechanism. Harmful Algae 90, 101702.
- 28) Nishikawa, T., Hori, Y., Nagai, S., Miyahara, K., Nakamura, Y., Harada, K., Tada, K., Imai, I., 2014. Long-term (36-year) observations on the dynamics of the fish-killing raphidophyte *Chattonella* in Harima-Nada, eastern Seto Inland Sea, Japan. Journal of Oceanography 70(2), 153-164.
- 29) 山口峰生, 今井一郎, 本城凡夫, 1991. 有害赤潮ラフィド藻 *Chattonella antiqua* と *C. marina* の増殖速度に及ぼす水温, 塩分および光強度の影響. 日本水産学会誌 57(7), 1277-1284.
- 30) Nakamura, Y., Takashima, J., Watanabe, M., 1988. Chemical environment for red tides due to *Chattonella antiqua* in the Seto Inland Sea, Japan. Journal of the Oceanographical Society of Japan 44(3), 113-124.
- 31) 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(11), 2029-2036.
- 32) 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. 南西海区水産研究所研究報告, 27, 251-394.
- 33) Yamaguchi, M., Itakura, S., 1999. Nutrition and growth kinetics in nitrogen-or phosphorus-limited cultures of the noxious red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi*. Fisheries Science 65(3), 367-373.
- 34) Watanabe, M., Kohata, K., Kimura, T., Takamatsu, T., Yamaguchi, S.I., Ioriya, T., 1995. Generation of a *Chattonella antiqua* bloom by imposing a shallow nutricline in a mesocosm. Limnology and Oceanography 40(8), 1447-1460.
- 35) Shikata, T., Onitsuka, G., Abe, K., Kitatsuji, S., Yufu, K., Yoshikawa, Y., Honjo, T., Miyamura, K., 2017. Relationships between light environment and subsurface accumulation during the daytime in the red-tide dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. Marine Biology 164, 18.
- 36) 鬼塚剛, 鈴木健二, 吉江直樹, 平井真紀子, 竹中彰一, 吉原勇作, 大西秀次郎, 清水園子, 竹内久登, 太田耕平, 外丸裕司, 坂本節子, 阿部和雄, 山口聖, 紫加田知幸, 山口一岩, 武岡英隆, 2021. 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. 日本水産学会誌 87(2), 144-159.
- 37) Yuasa, K., Shikata, T., Kuwahara, Y., Nishiyama, Y., 2018. Adverse effects of strong light and nitrogen deficiency on cell viability, photosynthesis, and motility of the red-tide dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. Phycologia 57(5), 525-533.
- 38) Honjo, T., Yamamoto, S., Nakamura, O., Yamaguchi, M., 1990. Annual cycle of motile cells of *Gymnodinium nagasakiense* and ecological features during the period of red tide development. In: Graneli, E., Sundstrom, B., Edler, L., Anderson, D.M. (Eds.), Toxic marine phytoplankton. Elsevier, New York, USA, pp.165-170.
- 39) 気象庁, 海面水温の長期変化傾向(日本近海). URL: http://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyo/data/shindan/a_1/japan_warm/japan_warm.html (2021年2月時点).
- 40) Nishikawa, T., Hori, Y., Nagai, S., Miyahara, K., Nakamura, Y., Harada, K., Tada, M., Manabe, T., Tada, K., 2010. Nutrient and phytoplankton dynamics in Harima-Nada, eastern Seto Inland Sea, Japan during a 35-year period from 1973 to 2007. Estuaries and Coasts 33(2), 417-427.