

西九州沿岸に分布する有害渦鞭毛藻 *Cochlodinium polykrikoides* Margalef の増殖に及ぼす水温、塩分および光強度の影響

山砥稔文^{1)*}・坂口昌生¹⁾・高木信夫¹⁾・岩滝光儀²⁾・松岡敷充²⁾

¹⁾ 長崎県総合水産試験場 〒851-2213 長崎県長崎市多良町 1551-4

²⁾ 長崎大学水産学部 〒852-8521 長崎県長崎市文教町 1-14

Effects of temperature, salinity and light intensity on the growth of a harmful dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* Margalef occurring in coastal waters of West Kyushu, Japan

TOSHIFUMI YAMATO^{1)*}, MASAO SAKAGUTI¹⁾, NOBUO TAKAGI¹⁾, MITSUNORI IWATAKI²⁾
AND KAZUMI MATSUOKA²⁾

¹⁾ Nagasaki Prefectural Institute of Fisheries, 1551-4 Taira, Nagasaki, Nagasaki 851-2213, Japan

²⁾ Faculty of Fisheries, Nagasaki University, 1-14 Bunkyo, Nagasaki, Nagasaki 852-8521, Japan

*Corresponding author: E-mail: yamatogi@marinelabo.nagasaki.nagasaki.jp

Abstract An unarmored dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* is one of the most harmful red tide organisms causing mass mortality of cultured fish in western Japanese and southern Korean coastal waters. The growth response of *C. polykrikoides* was examined on four strains in 54 different combinations of temperature (10–30°C) and salinity (16–36) under an illumination of 80 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ with a photoperiod of 14 h light and 10 h dark cycle. *C. polykrikoides* grew well at a temperature range of 15–30°C, and a salinity range of 16–36. The highest growth rate was obtained with the combination of 27.5°C and 28–32 with maximum growth rates (μ_m) of 0.57–0.61 day^{-1} . The effect of light intensity on the growth of *C. polykrikoides* was studied at seven levels ranging from 10 to 140 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ with 14 h : 10 h light: dark photo cycle at 25°C. *C. polykrikoides* grew well at an irradiance of 20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ or more, but the growth was saturated at 120 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. The half-saturation constant for growth of light intensity (K_s), μ_m and the threshold value (I_0) were 29.2 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 0.54 day^{-1} and 4.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectively. These results explain the tendency that *C. polykrikoides* forms red tides during warm seasons in high salinity water.

Key words: *Cochlodinium polykrikoides*, dinoflagellate, red tide, growth rate

はじめに

Cochlodinium polykrikoides Margalef は大規模な赤潮を形成し、養殖魚類に甚大な漁業被害を及ぼすことで

知られる無殻の渦鞭毛藻である。本種による赤潮は近年、西日本（九州漁業調整事務所 2000–2002）および韓国南部沿岸域（尹 2001）でしばしば認められ多発化・広域化の傾向にある。長崎県でも 1991 年から 2002 年の間に 22 件発生し、漁業被害を伴ったものが 9 件（長

崎県総合水産試験場 1992–2003) で被害率 (漁業被害件数/赤潮発生件数) は 41% と顕著に高い。特に, 1999 年 8 月に伊万里湾で発生した本種による赤潮は養殖魚類に約 7 億 6 千万円の被害をもたらした大きな社会問題となった。赤潮の被害を最小限に抑制するためには原因種の消長を予測することが重要な課題である。本種の増殖特性は数例 (荒牧ほか 1994, 尹 2001, 山砥ほか 2003, Kim et al. 2004) を除いてほとんど研究されておらず, 今後の重要な検討課題とされてきた (松岡・岩滝 2004)。赤潮現象は特定種の大増殖が前提であるが, このような赤潮種の大増殖の要因が何であるのかを知るためには原因種の基本的増殖条件を明らかにすることが必須である。本研究では, 本種赤潮消長予測の基礎資料を得るために西九州沿岸の 3 海域から分離した培養株を用い, 増殖に及ぼす水温, 塩分および光強度の影響について室内実験を行った。

実験方法

供試株と培地 実験に用いた *C. polykrikoides* は 2002 年 8 月に分離した五島列島・青方湾産 2 株 (02B1, 02B2), 奈摩湾産 1 株 (KG8-ND14), 2003 年 6 月に分離した対馬・浅茅湾産 1 株 (03H1) の計 4 株で, いずれもピペット洗浄法 (岩崎 1967), 泳がせ法 (今井 2000) によってバクテリアによる汚染を最小限に抑えたクローン株である。供試株の保存および実験培地には ESM (岡市ほか 1982) を用いた。

増殖に及ぼす水温と塩分の影響 実験は水温を 10, 12.5, 15, 17.5, 20, 22.5, 25, 27.5, 30°C の 9 段階, 塩分を 16, 20, 24, 28, 32, 36 の 6 段階とし, それらを組み合わせて計 54 通りに設定した。塩分は 1995 年 7 月に五島西沖約 60 km (32° 55.5' N, 128° 15.5' E) で採取した表層水を GF/C でろ過したものを基本海水 (塩分 34.4) とし, これを超純水で希釈, あるいは 50°C の恒温器を用いた加温濃縮によって調整した。実験は試験管 (φ15×150 mm) に培地を 5 ml 入れ, オートクレーブ滅菌後 (120°C, 20 分間) に, 対数増殖期後期まで前培養した本株を 100 cells ml⁻¹ の濃度になるように実験培地へ接種し, 3 本立て, バッチ培養法で, 光強度 80 μmol m⁻² s⁻¹, 14 時間明 10 時間暗の明暗サイクルの条件下で行った。なお, 前培養条件は水温 17.5°C (低温度実験区へ移行) および 22.5°C (高温度実験区へ移行) とし, 塩分は 28 とした。培養温度は 1 日に 1~2.5°C ずつ上昇あるいは下降させ, 0~2 日目までの 3 日間で各実験温度へ移行した。細胞数は実験開始後, 2 日おきに培養液の一部

(100 μl) を採取して界線入りスライドグラスを用いて直接計数し, 片対数グラフにプロットし, その直線部分である対数増殖期について最小自乗法により比増殖速度 (μ ; day⁻¹) を求めた。また, 定常期の最高細胞数から初期細胞数を差し引いた値を最終細胞収量とした。

増殖に及ぼす光強度の影響 実験は光強度を 10, 20, 40, 80, 100, 120, 140 μmol m⁻² s⁻¹ の 7 段階に, 水温は 25°C, 塩分は 32 に設定した。水温・塩分実験と同様の方法により比増殖速度および最終細胞収量を求めた。また, 比増殖速度と光強度の関係は以下の (1) 式 (山口ほか 1991, 山本・樽谷 1997) による双曲線で記述した。

$$\mu = \mu_m \frac{I - I_0}{(K_s - I_0) + (I - I_0)} \quad (1)$$

ここで, μ は比増殖速度 (day⁻¹), I は光強度 (μmol m⁻² s⁻¹), I_0 は光強度のしきい値 (μmol m⁻² s⁻¹), μ_m は最大比増殖速度 (day⁻¹), K_s は半飽和定数で $\mu_m/2$ を与える光強度 (μmol m⁻² s⁻¹) をそれぞれ示す。(1) 式から反復計算アルゴリズム (Levenberg-Marquardt 法) により (Press et al. 1993), 最大比増殖速度 (μ_m), 増殖の半飽和定数 (K_s) および光強度のしきい値 (I_0) を求めた。

結果

増殖に及ぼす水温と塩分の影響 4 株の水温と塩分との組み合わせにおける最終細胞収量および比増殖速度の違いを Fig. 1 および Fig. 2 にそれぞれ示す。10°C では KG8-ND14 株が塩分 20~36 で増殖し, 最終細胞収量は 0.021×10³~0.108×10³ cells ml⁻¹, 比増殖速度は 0.08~0.09 day⁻¹ であった。他の 3 株ではすべての塩分において増殖がみられなかった。12.5°C では KG8-ND14 株がすべての塩分, 02B1 株が塩分 24~36, 02B2 株が塩分 28~36, 03H1 株が塩分 20~32 で増殖が認められ, 最終細胞収量は 0.021×10³~1.24×10³ cells ml⁻¹, 比増殖速度は 0.07~0.13 day⁻¹ であった。15°C では 4 株ともすべての塩分で増殖が認められ, 最終細胞収量は 0.029×10³~3.48×10³ cells ml⁻¹, 比増殖速度は 0.06~0.22 day⁻¹ であった。17.5~30°C では 4 株ともすべての塩分で増殖が認められ, 最終細胞収量は 1.02×10³~8.77×10³ cells ml⁻¹, 比増殖速度は 0.21~0.61 day⁻¹ であった。4 株の最大比増殖速度は 0.57~0.61 day⁻¹ であり, それを与える水温・塩分の組み合わせはそれぞれ, KG8-ND14, 02B1, 03H1 株が 27.5°C, 32, 02B2 株が 27.5°C, 28~32 であった (Fig. 2)。

増殖に及ぼす光強度の影響 各光強度における 4 株の最終細胞収量を Fig. 3 に示す。10~140 μmol m⁻²

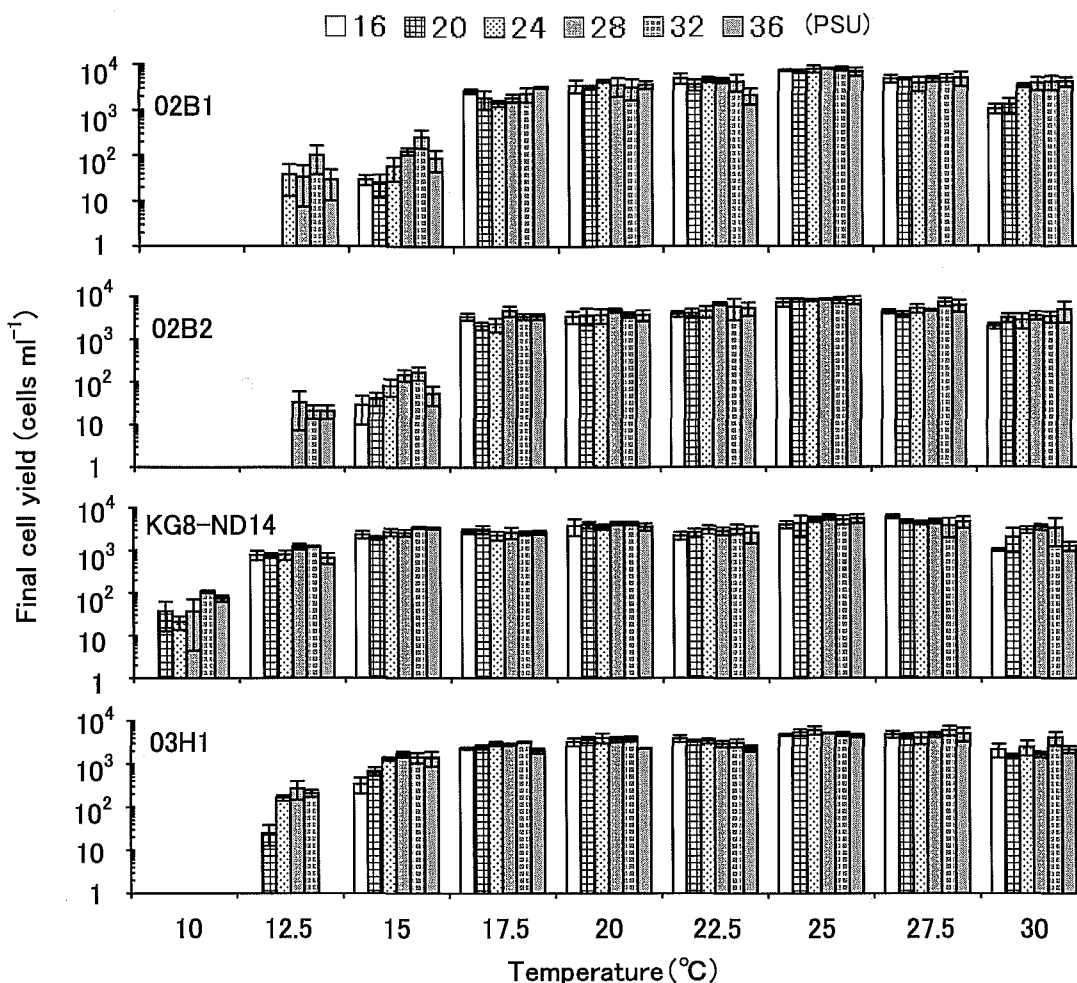


Fig. 1. Final cell yield of the four strains of *C. polykrikoides* at various temperature and salinity combinations.

s^{-1} で増殖が認められ、最終細胞収量は $10 \mu\text{mol m}^{-2} s^{-1}$ では $0.040 \times 10^3 \sim 0.160 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$ と低い値であったが、 $20 \sim 140 \mu\text{mol m}^{-2} s^{-1}$ では $0.547 \times 10^3 \sim 8.58 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$ と光強度の増加に伴い高くなる傾向にあった。4株の比増殖速度と光強度との関係を Fig. 4に示す。比増殖速度は光強度の増加とともに高くなり、 $120 \mu\text{mol m}^{-2} s^{-1}$ でほぼ飽和した。(1)式によって得られた4株の μ_m は $0.51 \sim 0.53 \text{ day}^{-1}$ 、 K_s は $22.5 \sim 37.4 \mu\text{mol m}^{-2} s^{-1}$ 、 I_0 は $3.0 \sim 9.8 \mu\text{mol m}^{-2} s^{-1}$ の範囲にあった。これらの結果に基づき、4株の比増殖速度と光強度の関係を Fig. 4の式でそれぞれ表した。

考 察

長崎県沿岸域では *C. polykrikoides* は7~12月に赤潮を形成し、赤潮と視認される細胞密度は $500 \text{ cells ml}^{-1}$ 程度である(長崎県総合水産試験場1992~2003)。

今回の水温・塩分実験結果に基づく、本種は水温、塩分を個別要素としてみた場合、 $10 \sim 30^\circ\text{C}$ 、塩分16~36の範囲で増殖が可能であることから広温性・広塩性種であるといえる。特に、 $17.5 \sim 30^\circ\text{C}$ 、塩分16~36の範囲においては、4株に共通して細胞最終収量が $1.00 \times 10^3 \text{ cells ml}^{-1}$ を超える(Fig. 1)ことから赤潮を形成する増殖能を有していると考えられる。本種4株は $15 \sim 30^\circ\text{C}$ 、塩分16~36の範囲では、比増殖速度が増殖最適温度(27.5°C)および塩分(28~32)に向かって緩やかに上昇する共通の増殖応答を示した(Fig. 2)ため、4株の比増殖速度の平均値を西九州沿岸域における本種の比増殖速度として、過去の現場環境との関係について検討した。4株の平均値から得た本種の水温・塩分に対する比増殖速度を Fig. 5に、1991~2002年に長崎県沿岸海域で本種の出現が $100 \text{ cells ml}^{-1}$ 以上みられた場合の現場の水温、塩分値(長崎県総合水産試験場1992~2003)を Fig. 6に示す。現場で本種が $100 \sim 500 \text{ cells ml}^{-1}$ 出現

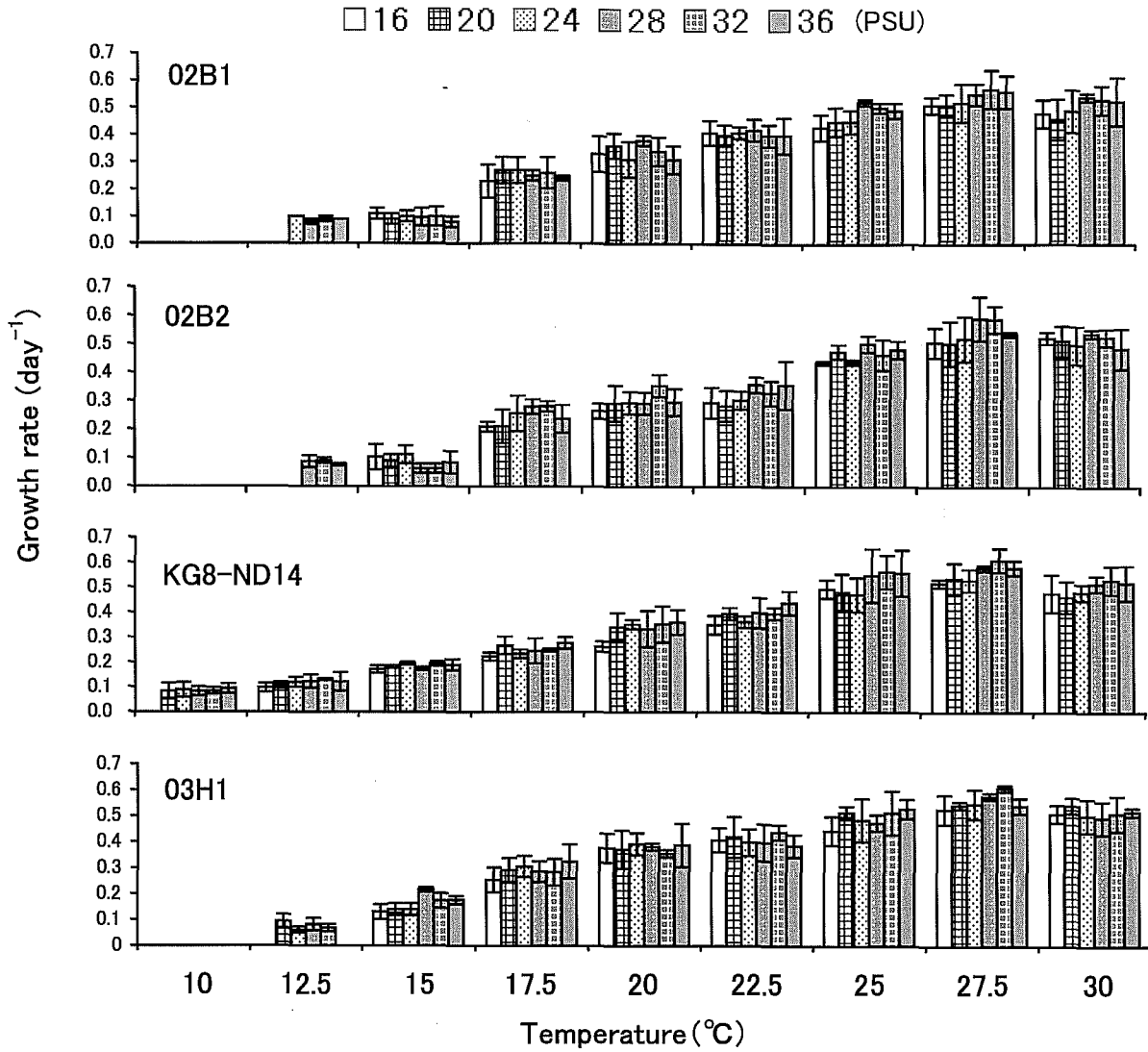


Fig. 2. Growth rate of the four strains of *C. polykrikoides* at various temperature and salinity combinations.

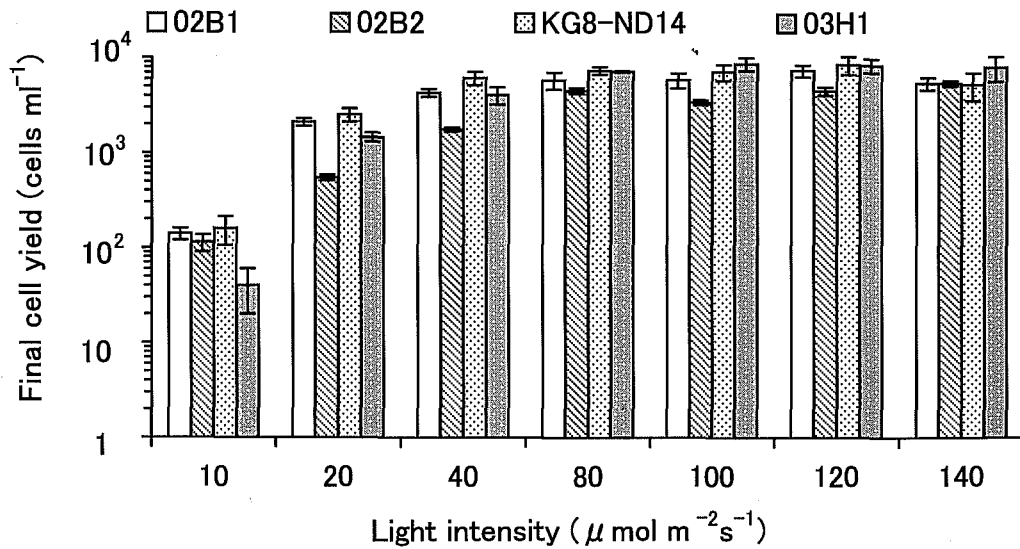
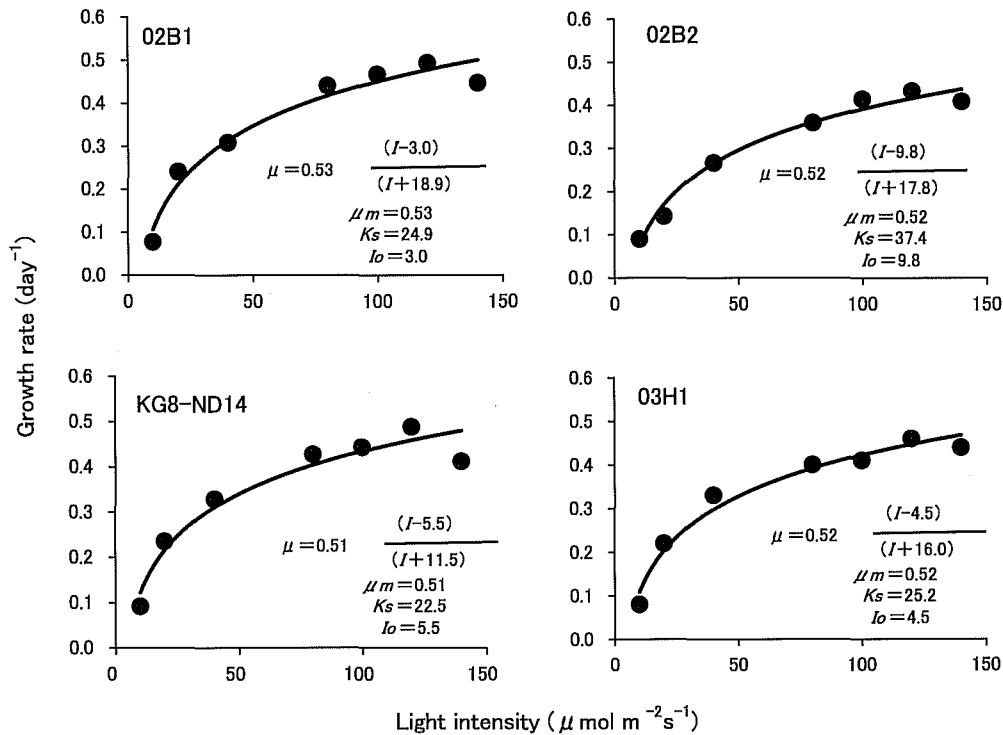


Fig. 3. Final cell yield of the four strains of *C. polykrikoides* at various light intensities.

Table 1. Summary of reported maximum growth rates (μ_m), optimum temperature and salinity in batch culture on various noxious red tide flagellates.

| Species | μ_m (day ⁻¹) | Optimum conditions | | Reference |
|------------------------------------|------------------------------|--------------------|----------------|------------|
| | | Temperature (°C) | Salinity (psu) | |
| <i>Chattonella antiqua</i> | 0.67 | 25 | 25 | *1 |
| <i>Chattonella marina</i> | 0.56 | 25 | 20 | *1 |
| <i>Heterosigma akashiwo</i> | 0.64 | 15~25 | 25 | *2 |
| <i>Karenia mikimotoi</i> | 0.73 | 25 | 25 | *3 |
| <i>Heterocapsa circularisquama</i> | 0.90 | 30 | 30 | *4 |
| <i>Cochlodinium polykrikoides</i> | 0.57~0.61 | 27.5 | 28~32 | This study |

*1: Yamaguchi et al. (1991), *2: Watanabe et al. (1982), *3: Yamaguchi & Honjo (1989), *4: Yamaguchi et al. (1997)

**Fig. 4.** Growth rate of the four strains of *C. polykrikoides* as a function of light intensity.

した時の水温は 16.7~29.0°C, 塩分は 32.25~36.15, 500~1000 cells ml⁻¹ 出現したときの水温は 17.0~28.0°C, 塩分は 29.33~36.01 であり, いずれも室内実験で 1.00×10³ cells ml⁻¹ 以上の最終細胞収量が得られる水温 17.5~30°C, 塩分 16~36 のほぼ範囲内にあった. また, 本種が 1000 cells ml⁻¹ 以上出現したときの水温は 26.0~30.4°C, 塩分は 29.36~35.21 の範囲にあり, 培養実験で比増殖速度が 0.55 day⁻¹ 以上と顕著に高くなる 27.5°C, 塩分 28~36 と一致した. このことは本種が高水温, 高塩分の条件下で大規模な赤潮を形成する特性を有していることを意味している.

また, 本実験結果から本種は 10°C でも増殖可能であることが明らかとなった (Figs. 1, 2). 本実験供試株産地周辺で記録された冬季最低水温は, 奈摩湾 (冷水地先)

で 12.8°C (長崎県 1986), 浅茅湾 (辺田島地先) で 12.1°C (長崎県 1985) であることから, これらの海域では本種は遊泳細胞の状態越冬できる可能性が示唆された.

本種の水温, 塩分に関する増殖特性についてこれまでの報告をみると, 古江湾産株では 25°C, 塩分 34 で最高の増殖速度を示し (Kim et al. 2004), 八代海産株では 25°C で最も増殖が促進される (荒牧ほか 1994) とされている. 韓国産株を用いた実験では 22~25°C の水温, 35 内外の比較的高い塩分で最もよく成長するとされている (尹 2001). 伊万里湾産株の最適増殖条件は 27.5°C, 塩分 32 である (山砥ほか 2003). これらを本実験結果と比べると, 好適塩分はほぼ同じ範囲にあるが, 好適水温は株間による差異が認められ, 本実験株は伊万

里湾産株と同程度の好適水温であると判断できる。一方, 八代海での赤潮現場調査の結果から, 本種赤潮は表層水温 27~28°C で発生しており (荒牧ほか 1994), 今回得られた最適温度とほぼ一致している。既知の赤潮鞭毛藻の最適および好適水温範囲 (岩崎 1980) をみると, 25°C 以上に最適および好適域を有する種は少ない。赤潮鞭毛藻の増殖に最適な塩分は, ラフィド藻では 8~30, 渦鞭毛藻では 12~30 の範囲内にあり, 赤潮鞭毛藻は天然海水よりもその 1/4~4/5 の低塩分でよく増殖する (西澤ほか 1979) ため, 30 を超えた最適域を有する種は少ない。加えて, 今回の培養実験で得られた数値をこれまでに報告されている有害赤潮鞭毛藻の *Chattonella antiqua*, *C. marina*, *Heterosigma akashiwo*, *Karenia mikimotoi*, *Heterocapsa circularisquama* の増殖特性 (水温, 塩分) と比較したところ, 本種は *H. circularisquama* と同様に比較的高水温, 高塩分を好むことが明らかとなった。また, 本株の最大比増殖速度は *C. antiqua*, *C. marina*, *H. akashiwo*, *K. mikimotoi* と同程度で, *H. circularisquama* の 0.7 倍であることがわかった (Table 1)。したがって, 本種が 27.5°C, 塩分 28~36 付近の高水温, 高塩分条件で最適増殖すること, 塩分 16~36 の広範囲で高い潜在的増殖能を有することは, 他の競合藻類に比べ赤潮形成に有利な条件を有しており, 特に高水温の夏季にはその特徴が顕著に現れると考えられる。

今回の光強度に対する増殖特応答実験結果から, 本種 4 株は光強度条件に対して同様の増殖応答を示すことが判明している (Fig. 4)。したがって, 4 株の比増殖速度の平均値を (1) 式にあてはめたところ, 西九州沿岸域における本種の μ_m は 0.54 day^{-1} , K_s は $29.2 \mu\text{mol m}^{-2}$

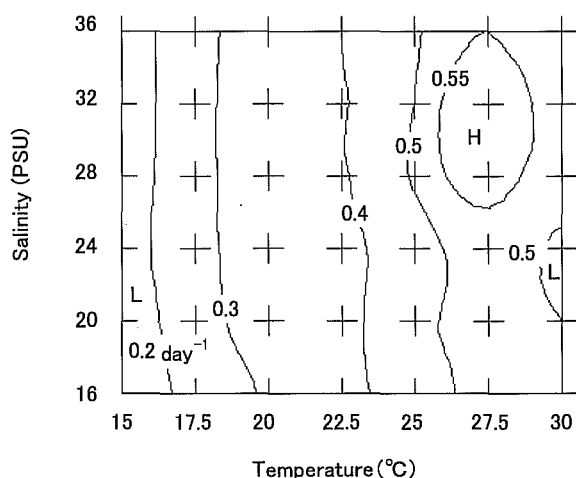


Fig. 5. Growth rate of *C. polykrikoides* averaged for the four strains.

Table 2. Summary of reported maximum growth rates (μ_m) and light intensities for growth saturation in batch cultures of various noxious red tide flagellates.

| Species | μ_m (day^{-1}) | Sturation ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) | Reference |
|-----------------------------------|----------------------------------|---|------------|
| <i>Chattonella antiqua</i> | 0.92 | 110 | *1 |
| <i>Chattonella marina</i> | 0.96 | 110 | *1 |
| <i>Heterosigma akashiwo</i> | 0.65 | 118 | *2 |
| <i>Karenia mikimotoi</i> | 0.82 | 110 | *3 |
| <i>Cochlodinium polykrikoides</i> | 0.54 | 120 | This study |

*1: Yamaguchi et al. (1991), *2: Watanabe et al. (1982), *3: Yamaguchi & Honjo (1989)

s^{-1} , I_0 は $4.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ となり, 比増殖速度と光強度との関係は以下の (2) 式で表すことができた。

$$\mu = 0.54 \frac{(I - 4.5)}{(I + 20.2)} \quad (2)$$

本種の光強度に関する増殖特性について, これまでの報告をみると, 八代海産株では増殖の最適光条件は $90 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Kim et al. 2004) とされ, 韓国産株を用いた実験では 5000 Lux 程度 (単位換算 (稲田ほか 1984) で $57 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 程度と推定) で飽和している (尹 2001) と思われる。本実験株はこれら他海域産株に比べ高い光強度を要求すると判断できる。また, 今回の培養実験で得られた数値をこれまでに報告されている有害赤潮鞭毛藻の *C. antiqua*, *C. marina*, *H. akashiwo*, *K. mikimotoi* の増殖特性 (光強度) と比較したところ, 本種は他有害種とほぼ類似した光強度で最大比増殖速度を示す生理特性を有することが明らかとなった (Table 2)。

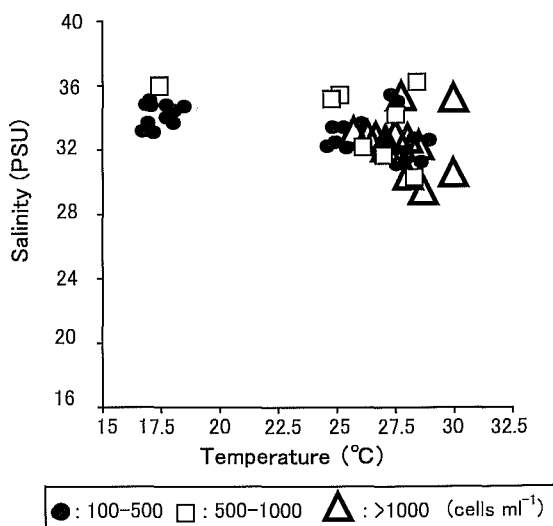


Fig. 6. Relationship between abundance of *C. polykrikoides*, water temperature and salinity in coastal waters of Nagasaki Prefecture during 1991-2002.

今回の実験で求めた K_s と I_0 値を現場海域に適用してみる。2002年の大村湾における7~12月の現場環境調査結果では、海水表面下(0~0.3 m)の光強度は平均で $479.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ であった。また、長崎県沿岸各海域で本種が $500 \text{ cells ml}^{-1}$ 以上確認されたときの透明度の平均値 3.9 m から消散係数を計算し、 K_s, I_0 および $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (赤潮形成可能光強度) に相当する水深を求めると (パーソンズ・高橋 1974), それぞれ 5.2 m, 8.7 m および 5.9 m となった。昼間に現場で本種が $500 \text{ cells ml}^{-1}$ 以上確認されたときの水深は 5 m 以浅であり、本種の K_s 値および赤潮を形成する増殖能を有する光強度に相当する水深 5.2 m および 5.9 m とほぼ一致した。本種が $100 \text{ cells ml}^{-1}$ 以上確認されたときの水深は 10 m 以浅であり、本種のしきい値に相当する水深 8.7 m とよく一致した。これらのことから、本種は 8.7 m 程度でも増殖が可能であり、5.2~5.9 m 以浅では赤潮を形成する増殖能を有すると推測される。

以上から、本種が現場海域で赤潮を形成する条件は水深 5.2~5.9 m 以浅, $17.5\sim 30^\circ\text{C}$, 塩分 16~36 であり、特に 27.5°C , 塩分 28~32 付近では短期間で高濃度に赤潮を形成する可能性を指摘することができる。したがって、現場海域が上記水温, 塩分条件にある場合には、漁場のモニタリング体制を強化するとともに鉛直的な観測を行う必要がある。

謝 辞

この調査研究に際してご助言とご協力を賜った独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所の山口峰生博士, 長崎慶三博士, 松山幸彦博士, 広島県水産試験場の高山晴義博士, 熊本市役所の松田篤志氏に深く感謝します。また、現場調査にご尽力頂いた新鹿鹿, 鷹島阿翁, 松浦漁業協同組合の皆様, 現長崎県五島支庁水産課の丸田 肇氏, 現長崎県上五島水産業普及指導センターの浦 賢二郎氏にお礼申し上げます。

引用文献

荒牧孝行・折田和三・徳永成光 1994. 八代海 (鹿児島県海域) に出現した赤潮。平成5年度赤潮対策技術開発試験。九州シャットネラ赤潮広域共同調査報告書: pp. 6-27. 水産庁。
今井一郎 2000. 赤潮微細藻類の計数と無菌培養法。『海洋環境アセスメントのための微生物実験法』(石田祐三郎・杉田治男編), pp. 85-90. 恒星社厚生閣。東京。

稲田勝美 1984. 光と植物生育, pp. 415. 養賢堂。東京。
岩崎英雄 1967. 微細藻類の分離と培養。日本水産資源保護協会, pp. 177-183. 東京。
岩崎英雄 1980. 赤潮生物の生理学的特性「赤潮に関する近年の知見と研究の問題点」(赤潮研究会編集委員会)。日本水産資源保護協会, pp. 103-108. 東京。
Kim, D.-I., Y. Matsuyama, S. Nagasoe, M. Yamaguchi, Y.-H. Yoon, Y. Oshima, N. Imada & T. Honjo 2004. Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the harmful red tide dioflagellate *Cochlodinium polykrikoides* Margalef (Dinophyceae). *J. Plankton Res.* 26: 61-66.
九州漁業調整事務所 2000-2002. 九州海域の赤潮
松岡数充・岩滝光儀 2004. 有害渦鞭毛藻 *Cochlodinium polykrikoides* Margalef 研究の現状。日本プランクトン学会報 51: 38-45。
長崎県 1985. 重要貝類毒化対策事業報告書 (毒化モニタリング): pp. 24。
長崎県 1986. 重要貝類毒化対策事業報告書 (毒化モニタリング): pp. 16。
長崎県総合水産試験場 1992-2003. 赤潮プランクトン等監視調査事業報告書-I—長崎県下における赤潮の発生状況—
西澤一俊・千原光雄 1979. 藻類研究法, pp. 223-240. 共立出版。東京。
岡市友利・西尾幸郎・今富幸也 1982. 有毒プランクトン研究法。『有毒プランクトン—発生・作用機構・毒成分』(日本水産学会編), 水産学シリーズ 42, pp. 26. 恒星社厚生閣。東京。
パーソンズ, T.R.・高橋正征 1974. 生物海洋学 (市村俊英訳), pp. 83-118. 三省堂。東京。
Press, W. H., S. A. Teukolsky, W. T. Vetterling & B. P. Flannery 1993. 「ニューメリカルレシピ・イン・シー: C言語による数値計算のレシピ」(丹慶勝市ほか訳), pp. 483-526. 技術評論社。東京。
山口峰生 1994. *Gymnodinium mikimotoi* の赤潮発生機構と発生予知に関する生理生態学的研究。南西海区水研研報 No. 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。日水誌 55: 2029-2036。
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* の増殖におよぼす水温, 塩分および光強度の影響。日水誌 57: 1277-1284。
Yamaguchi, M., S. Itakura, K. Nagasaki, Y. Matsuyama, T. Uchida & I. Imai 1997. Effects of temperature and salinity on the growth of the red tide flagellates *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) and *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae). *J. Plankton Res.* 19: 1167-1174。
山砥稔文・丸田 肇・浦 賢二郎 2003. 1999年伊万里湾に出現した *Cochlodinium polykrikoides* Margalef の赤潮発生状況と増殖特性。長崎県水産試験場研究報告 No. 28: 21-26。
山本民次・樽谷賢治 1997. 広島湾産有害渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* の増殖に及ぼす水温, 塩分及び光強度の影響。藻類 45: 95-101。
尹 良湖 2001. 韓国沿岸海域における渦鞭毛藻, *Cochlodinium polykrikoides* 赤潮の発生機構に関する一つの考察。日本プランクトン学会報 48: 113-120。
Watanabe, M. M., Y. Nakamura, S. Yamochi & S. Mori 1982. Effects of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada from Osaka Bay, Japan. *Jpn. J. Phycol.* 30: 279-288。