西九州周辺海域における有害渦鞭毛藻 Cochlodinium polykrikoides の季節的消長 (2006年4月~2007年4月)

水野あかね*1,川見 寿枝*1,山砥 稔文*2,岩滝 光儀*3,松岡 數充*3

Seasonal occurrence of a harmful dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* (Gymnodiniales, Dinophyceae) in western Kyushu (Apr 2006 - Apr 2007)

Akane Mizuno^{*1}, Hisae Kawami^{*1}, Toshifumi Yamatogi^{*2}, Mitsunori Iwataki^{*3} and Kazumi Matsuoka^{*3}

An unarmored dinoflagellate Cochlodinium polykrikoides has formed red tides responsible for fish mass mortalities especially in western Japanese and southern Korean coasts in almost every summer. Optimum temperature for growth of this species is ca. 27 . Since the species can not survive less than 10 , it was speculated to overwinter in some certain regions as a motile form or resting cyst, and expanded the distribution after temperature increased up to the tolerable degree for growth. To determine the overwintering regions and migration pattern of C. polykrikoides, occurrences of the motile cell were surveyed in the coasts and offshore of western Kyushu, Japan from April 2006 to April 2007. Cells of C. polykrikoides were found from 10 of 18 investigated sites for 13 months. Since motile cells occurred through a year in Usuka Bay, Hirado, Nagasaki, it implies that this area is one of the grounds overwintering regions in western Kyushu. From offshore regions of Fukue Island and off Shin-Nagasaki Fishery Harbor of Nagasaki, motile cells of C. polykrikoides were first detected in the late of May, and were continuously found until August. At there sites motile cells appeared before red tides of formation C. polykrikoides reported at coastal areas in western Kyushu.

Key Words: Cochlodinium polykrikoides, Cochlodinium fulvescens, 渦鞭毛藻 dinoflagellate, 有害植物プランクトンブルーム HAB (harmful algal blooms), 赤潮 red tide

無殻渦鞭毛藻 Cochlodinium polykrikoides Margalef は大規模な赤潮を形成し、多大の漁業被害をもたらす有害種である。日本では本種による赤潮が1976年に八代海で初めて発生し、その後ほぼ毎年、西日本で出現が記録されている¹⁻³⁾。2000年には八代海全域に及ぶ赤潮が発生し、養殖産業に約40億円もの被害を与えた⁴⁾。本種は韓国南部沿岸域でも初夏から初秋にかけて広範囲な赤潮を形成し、甚大な漁業被害をもたらしている⁵⁾。韓国に出現する C. polykrikoides は毎年朝鮮半島南部の麗水沖合で初視認がなされることから、本種が外洋から対馬暖流によって移送される可能性が指摘されてきた⁶⁾。

松岡・岩滝[®]は、2002年に得られた西日本沿岸域での本種の観察記録に基づき、本種の西日本沿岸での出現は海流依存型と個別発生型の2つの異なる出現・拡大過程があると推察し、海流依存型は春季から夏季に沿岸域で出現した本種が水温の上昇とともに増殖を続け、その一部が海流によって流域の各湾に搬入され、その海域が増殖に適した環境であれば赤潮状態に至るとし、個別発生型は特定の海域に本種の初期発生源となる細胞が既に存在し、増殖に適した環境で赤潮を形

成する、と説明した。この海流による本種の分布拡大過程や 初期発生海域に関する仮説は野外での十分な観察データに基 づいていないが、本種は人工衛星画像でも認識される大規模 な赤潮を形成し、海峡を移動することが朝鮮半島と本州西部 との間、マレーシア・サバとフィリピン・パラワン島の間で 報告されているでの。また本種は、アジアでは日本と韓国以外 に, 香港, マレーシア, フィリピンなどの黒潮源流域でも出 現しているため^{2,7,10)},沿岸域のみならず沖合や外洋域での出 現状況を把握することは、日本や韓国沿岸域での本種の出現 動向を推察する上で重要である。しかし日本や韓国では、本 種のモニタリングは赤潮が発生する沿岸域を中心に行われて おり、これまで沖合や外洋域での出現状況の把握は殆どなさ れてこなかった。このように C. polykrikoides が内湾のみに 留まり赤潮を形成する他の植物プランクトンとは異なる挙動 を取ることを受け、本研究では本種の出現・移動・拡散過程 を推定することを目的として、五島列島沖合や五島灘など対 馬暖流の影響を直接受ける西九州周辺海域での出現場所と出 現時期を調査した。

^{*1} 長崎大学大学院生産科学研究科

^{*2} 長崎県総合水産試験場

^{*3} 長崎大学環東シナ海海洋環境資源研究センター

方 法

Cochlodinium polykrikoides の出現調査は2006年4月から2007年4月の13ヶ月間,西九州沿岸および東シナ海沖合の海域で行った。調査は、対馬(浅茅湾),壱岐(湯ノ本湾),平戸(薄香湾),長与浦(大村湾),上五島(奈摩湾,青方湾),新長崎漁港,新長崎漁港沖,五島灘,福江島南方沖,天草灘,男女群島西沖,対馬海峡西水道,済州島-五島列島間,壱岐水道,平戸西方沖,鹿児島(錦江湾),薩摩半島沖,薩南諸島沖の18海域を対象とし、計144回実施した(Fig.1,Table 1)。沿岸域の多くの調査点では月に一度の試料採取を行ったが、沖合での調査は傭船の都合上不定期となり、調査回数は海域ごとに1回から29回と異なった(Table 1)。

プランクトン観察には表層海水試料を用いた。沿岸域では 1-5L,植物プランクトンが少ない沖合では10-20Lの海水を採取した。採取した海水は研究室で目合い 20μ mのプランクトンネットを用いて約20mLに濾過濃縮した後,試料の全量を検鏡して C. polykrikoides の遊泳細胞を探索した。遊泳細胞の出現を確認した際には細胞数の計数を行った。これに併せプランクトンネット (目合い 20μ m) で表層から約10m 鉛直曳きを行い,試料を採取した。また,定量的処

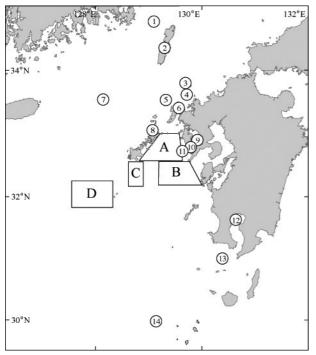


Fig. 1. Sampling locations. 1, Tsushima Channel West; 2, Aso Bay, Tsushima Island; 3, Yunomoto Bay, Iki Island; 4, Iki Channel; 5, off Hirado West; 6, Usuka Bay, Hirado; 7, the offing between Tsushima Island and Jeju Island; 8, Nama Bay and Aokata Bay, Kamigoto Island; 9, Omura Bay; 10, Shin-Nagasaki Fishery Harbor; 11, off Shin-Nagasaki Fishery Harbor; 12, Kinko Bay, Kagoshima; 13, off Satsuma Peninsula; and 14, off Satsunan Islands. A, Goto-Nada Area; B, Amakusa-Nada Area; C, Fukue Island South Area; and D, West Danjo Islands Area.

理をした海水試料中に本種が確認されない場合には、現場プランクトンネット試料を検鏡し、細胞の有無を調査した。 検鏡にはノマルスキー型微分緩衝装置を備えた倒立顕微鏡 (Olympus IX70) を用い、*C. polykrikoides* の遊泳細胞をデジタルカメラ (Olympus Camedia C-5060) で撮影した。 また、採水海域では水温 - 塩分計 (WTW 社製、Cond330i、 LF330) を用いて表層水温と塩分を測定した。

結果と考察

Cochlodinium polykrikoides の出現海域

Cochlodinium polykrikoides は2006年4月から2007年4月の調査期間中に浅茅湾、薄香湾、奈摩湾、青方湾、大村湾、新長崎漁港、新長崎漁港沖、五島灘、福江島南方沖、天草灘の計10海域で確認された (Table 2)。沖合では5月下旬から8月にかけて出現した。平戸・薄香湾では調査期間中に継続して出現し、薄香湾以外の沿岸域では2006年6月から2007年1月に出現した。また、本種は八代海で2006年6月下旬と10月中旬に、浅茅湾で7月下旬に、薄香湾で10月上旬に赤潮を形成した^{11,12}。

Cochlodinium polykrikoides の形態的特徴と類似種との識別

Cochlodinium polykrikoides は1961年にカリブ海・プエ ルトリコ産試料を用いて原記載された13)。日本沿岸域に出現 する本種は、かつて Cochlodinium sp. '78年八代型と仮称さ れたが、形態学的検討の後にC. polykrikoides と同定される ようになった¹⁾。しかし、Cochlodinium sp. '78年八代型は プエルトリコ産 (細胞長50 μ m¹³⁾) よりも小型 (細胞長30 -40μm, 細胞幅20 - 25μm¹⁾) である (Fig. 2)。また, 西九 州沿岸域には本種に形態が類似するが、やや小型の形態型が 認められている。この形態型は Cochlodinium sp. 笠沙型と 呼ばれ、以下の5つの特徴をもつとされている14)。1)細胞 は樽型、上錘はドーム状、下錘は縦溝部が深く切れ込むため 方向によっては2つのこぶのように見える。2)横溝は深く、 細胞の前端より1/4付近から始まり、細胞を約1.75周して細 胞後端より1/5付近で縦溝とつながる。縦溝は細く、特に始 端は不明瞭で確認できない個体も多い。縦溝は背面では横 溝に接して位置している。3)細胞の大きさは単細胞の場合 27 - 30 μm, 連鎖細胞では一細胞の長さはやや短くなる。 4) 体幅 $17-21\mu$ m。 2 細胞連鎖までで、それ以上の細胞からな る連鎖群体は確認されていない。5)横揺れする泳ぎ型を示 す。しかし細胞長と泳ぎ方などに基づいて光学顕微鏡下で C. polykrikoides と Cochlodinium sp. 笠沙型を区別するの は非常に困難であった。

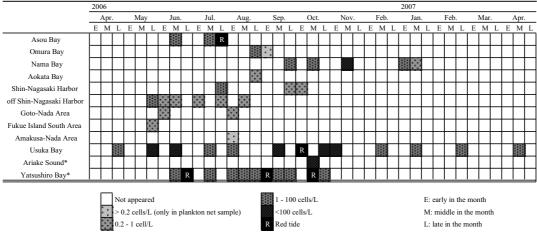
Cochlodinium 属には外部形態が C. polykrikoides に類似するものの、明確にそれと識別できる形態形質を持つ種、Cochlodinium fulvescens Iwataki、Kawami et Matsuoka (= Cochlodinium sp. in Yuki & Yoshimatsu 1989¹¹) が最近記載された¹⁵¹ (Fig. 3)。 C. fulvescens の横溝は細胞を約2周し、この縦溝が横溝の始まりから分岐して細胞を約1周する点が C. polykrikoides と共通する。しかし C. fulvescens

Table 1. Sampling date and location.

Sampling sites	Number of sample (date)	Latitude (N)	Longitude (E)
Tsushima Channel West	1 (20 Aug 06)	34°52'	129°22'
Aso Bay*	9 (17 Apr 06 – 18 Apr 07)	34°18'	129°15'
Yunomoto Bay	7 (21 Jun 06 – 22 Jan 07)	33°48'	129°40'
Iki Channel	1 (15 Mar 07)	33°38'	129°44'
off Hirado West	1 (15 Mar 07)	33°19'	129°21'
Usuka Bay*	12 (24 Apr 06 – 14 Apr 07)	33°23'	129°30'
between Tsushima Island and Jeju Island	1 (25 Jul 06)	33°44'	128°28'
Nama Bay*	12 (13 Apr 06 – 17 Apr 07)	32°01'	129°05'
Aokata Bay*	1 (22 Aug 06)	32°58'	129°03'
Omura Bay*	29 (6 Apr 06 – 17 Apr 07)	33°01' – 32°51'	129°48' – 129°51'
Shin-Nagasaki Fishery Harbor*	15 (18 Jul 06 – 27 Jan 07)	32°48'	129°46'
off Shin-Nagasaki Fishery Harbor*	24 (14 Apr 06 – 27 Apr 07)	32°45'	129°43'
Goto-Nada Area*	12 (12 Apr 06 – 26 Apr 07)	32°24' – 32°58'	129°01' – 129°30'
Arikawa Bay	1 (18 Jun 06)	33°01'	129°08'
Amakusa-Nada Area*	8 (27 Apr 06 – 14 Dec 06)	32°00' – 32°15'	129°15' – 129°57'
Fukue Island South Area*	2 (6 and 26 May 06)	32°25', 32°19'	128°40', 128°34'
Danjo Islands West Area	4 (26 Jul 06 – 24 Apr 07)	32°00' – 32°14'	127°30' – 128°17'
Kinko Bay	2 (9 Aug 06, 29 Nov 06)	31°35'	130°34'
off Satsuma Peninsula	1 (10 Aug 06)	31°00'	130°17'
off Satsunan Islands	1 (28 Sep 06)	29°59'	128°40'

^{*}Locations where cells of Cochlodinium polykrikoides detected.

Table 2. Occurrence and cell density of Cochlodinium polykrikoides in each location.



^{*}Occurrences of C. polykrikoides referred from Kumamoto Prefectural Fisheries Research Center¹²⁾.

は細胞長 $37.5 - 57.5 \mu$ m (平均 45.8μ m), 幅 $30.0 - 42.5 \mu$ m (平均 35.5μ m) で C. polykrikoides より細胞がやや大きく, 葉緑体は黄褐色顆粒状で, 縦溝が背面では横溝の中間に位置することより識別可能である 15 。本研究ではこの C. fulvescens

を別種として識別した上で、Cochlodinium sp. '78年八代型 と笠沙型を C. polykrikoides として扱い、出現時期を調査した。

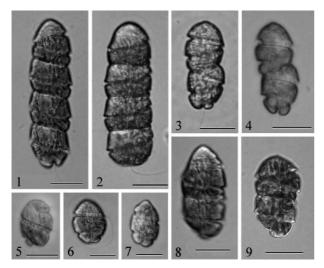


Fig. 2. Morphology of vegetative cells of Cochlodinium polykrikoides. 1, Four cells chain collected from Usuka Bay (21 Jun 06). 2, Four cells chain collected from Goto-Nada Area (4 Jun 06). 3, Two cells chain collected from Goto-Nada Area (2 Aug 06). 4, Two cells chain collected from off Shin-Nagasaki Fishery Harbor (28 Jul 06). 5, A solitary cell collected from Aso Bay (culture strain). 6, A solitary cell collected from Shin-Nagasaki Fishery Harbor. 7, Single cell collected from off Shin-Nagasaki Fishery Harbor. 8, Two cells chain collected from Usuka Bay. 9, Two cells chain collected from Usuka Bay. Scale bars = 20μm.

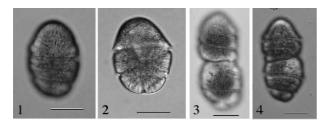


Fig. 3. Morphology of vegetative cells of *Cochlodinium fulvescens*. 1, A solitary cell collected from Nama Bay (21 Sep 06). 2, A solitary cell collected from off Shin-Nagasaki Fishery Harbor (29 Oct 06). 3, Two cells chain collected from Nama Bay (21 Sep 06, culture strain). 4, Two cells chain collected from Amakusa Nada Area (2 Aug 06). Scale bars = 20 μ m.

沖合での出現状況

調査開始後に、沖合で本種の出現が初めて確認された海域は5月下旬の福江島南方沖と新長崎漁港沖であった (Fig. 4)。 両海域とも4細胞の連鎖群体からなる遊泳細胞が観察された。 出現時の水温は19.0 - 19.7 , 塩分は33.0 - 33.8で、細胞密度は福江島南方沖で0.4cells/L、新長崎漁港沖で1.2cells/Lであった。その後、新長崎漁港沖では6 - 8月上旬まで継続して出現した。五島灘でも6月上旬に、その後、8月下旬に出現した。天草灘では8月上旬に1度だけ出現が確認された(Fig. 4)。 沖合での最高細胞密度は5月下旬の新長崎漁港沖での1.2 cells/Lであり、調査期間を通して沖合の調査点の細胞密度は沿岸域の細胞密度と比較すると非常に低かった。沿岸域における本種出現時の平均細胞密度は浅茅湾が5.45cells/L、薄香湾が3910.88cells/L、奈摩湾が45.85cells/Lであった。

新長崎漁港沖の水温は15.7 - 28.8 , 塩分は31.5 - 34.7で 推移した。五島灘では水温は15.9 - 29.5 , 塩分は32.3 -34.8の範囲であった。天草灘では水温が17.9 - 29.1 , 塩分 が33.2 - 34.4の間にあった。これら3海域の水温は4月の調 査開始時にはおよそ16 であったが、徐々に上昇し、8月中 旬には29 前後に達し、その後3月の14.4 に至るまで徐々 に低下した。塩分は調査開始時には約34.5であったが、徐々 に下降し、7月から8月には32.3になった後、再び上昇し、 2月には34.4になった。塩分は水温とは逆に、冬から春にか けて高くなり、夏に低くなる傾向があった。本種出現時の水 温は19.0 - 29.1 , 塩分は32.0 - 33.8で, これは培養実験に おける本種の増殖速度0.30 - 0.61 day ** を与えた水温, 塩分 環境と一致する16)。今回の調査で、本種は沿岸域のみならず 沖合や外洋域にも非常に低密度 (1.2cells/L以下) であるが, 分布することが明らかになった。沖合で出現が確認された時 期は5月下旬から8月にかけてであり、多くの沿岸域で本種 が比較的高密度で出現した9月から10月には出現が認められ なかった。

沿岸域での出現状況

沿岸域では調査開始後の2006年4月に薄香湾で本種の出現 が初めて確認され、続いて6月から7月に対馬浅茅湾に出現 した (Fig. 4)。 8月には上五島青方湾, 大村湾, 新長崎漁 港, 9月には大村湾,新長崎漁港にも出現した,また,上五 島奈摩湾でも9月に出現が確認された。その後、出現海域は 減少し、10月に出現が確認されたのは薄香湾、奈摩湾、新長 崎漁港のみであった。なお、薄香湾では2006年4月から2007 年2月まで継続して出現し、全ての調査時に本種遊泳細胞の 出現を確認した。2007年3月は調査を行っていないため出現 の有無は不明である。薄香湾での本種出現時の水温は14.8 -27.7 , 塩分は30.1 - 34.5であった。奈摩湾では水温15.0 -24.1 , 塩分32.1 - 34.8, 浅茅湾では水温21.1 - 22.1 , 塩分 30.5 - 33.4, 新長崎漁港では24.3 - 28.7 , 塩分26.1 - 33.2, 大村湾では水温29.0 - 31.2 , 塩分28.6 - 32.0の範囲で出現 した。調査期間での本種の出現環境は水温14.8 - 31.2, 塩分 26.1 - 34.8で、これは培養実験における本種の増殖速度0.06 -0.22 day · 1 の際の条件と一致する ¹⁶⁾。

典型的な内湾で年間の環境変化が著しい大村湾では水温が10.2 - 31.4 ,塩分が27.3 - 32.7の間で推移したが,大村湾以外の沿岸域では水温は14.4 - 29.0 ,塩分は26.1 - 34.8の範囲であった。本種の出現を確認したのは8月下旬と9月上旬の2回のみであった。大村湾では29回の調査を行ったが,出現を確認した調査点では8 - 9月の2回のみの調査であるため前後の出現状況が不明で,本種の出現環境を特定することは困難である。

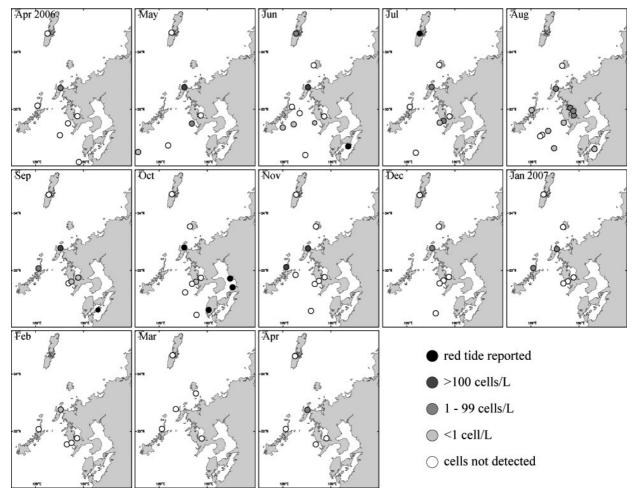


Fig. 4. Occurrence pattern of Cochlodinium polykrikoides in western Kyushu (Apr 2006-Apr 2007).

越冬海域の推定

山砥ほか16) によると本種は水温12 程度でも増殖可能で あるとされ、過去の調査でも薄香湾では遊泳細胞の状態で越 冬が確認されている17)。また、八代海でも低水温期の1-2 月に本種の出現が確認されており、遊泳細胞での越冬が示唆 されている 3 。薄香湾では冬季の最低水温は約12 17 ,また 八代海では対馬暖流の影響を受ける南部海域は水温が10 以 下になることはないとされている18)。今回の調査海域で最低 水温が12 以下になった海域は大村湾のみである。薄香湾で は2006年4月から2007年2月まで連続して本種遊泳細胞の出 現を確認していることにより、この湾では本種の越冬が再 確認された。薄香湾では2年間にわたり継続して出現して いることから、本種は薄香湾で低水温期にも常在し、西九州 沿岸において薄香湾が本種の「種場」の一つになっていると 考えられる。また、調査期間中に本種が出現した奈摩湾と浅 茅湾の冬季最低水温はそれぞれ12.8 と12.1 であることか ら、そこで本種遊泳細胞が越冬している可能性が指摘されて いた16)。しかし奈摩湾で2006年9月から2007年1月 (水温 15.0) に本種遊泳細胞が出現していたものの、その後の 2007年2月 (16.0) と3月 (14.6) には確認されていな いことから、今回の調査では奈摩湾での越冬は確認できなかっ た。また、浅茅湾でも水温が上昇過程にある 6 月(21.1) と 7 月(22.1)にのみ出現し、 4 月から 5 月と 8 月から 1 月には確認されなかったことから、浅茅湾での越冬を考えるのは難しい。

2006年4月の研究開始後、本種遊泳細胞が最も早く出現した海域は薄香湾 (2006年4月24日)で、続いて5月下旬に福江島南方沖や新長崎漁港沖、その後6月上旬に五島灘である。5月の薄香湾奥部では本種の細胞密度が高かった (最大1450 cells/L)が、この時には湾口部での出現を確認していない。6月には湾口部の細胞密度が最大905cells/Lと増加したことは、水温の上昇によって本種の増殖に適した環境になり、湾全域で本種が増殖し、湾口部から湾外へと流出した可能性が考えられる。

今後の課題

本研究によって、沿岸域の多くの海域に C. polykrikoides の遊泳細胞が存在することが明らかとなった。 また本種が沿岸域で赤潮形成に至る以前に、五島灘等の沖合海域に遊泳細胞が少数ながら存在することを明らかにするとともに、薄香湾では越冬を裏付ける周年の出現を確認した。 西九州における本種の拡散過程を考察する上で、八代海でも低水温

期に C. polykrikoides の遊泳細胞が確認され越冬の可能性が 指摘されているため¹⁹, 越冬海域が複数存在する可能性を考 える必要がある。2006年は5月より沖合に本種遊泳細胞を確 認したが、2006年4 - 5月の八代海での出現情報が無いため、 この由来を考察することはできなかった。長崎周辺海域に出 現する本種の由来を明らかにするためには、八代海と周辺海 域での出現調査が必要となる。

今回の調査では可能な限り多くの培養株を作成するとともに、それらの形態を写真記録として残し、C. polykrikoides と Cochlodinium sp. 笠沙型の区別を試みた。しかし、現時点ではこの2種類を形態学的特徴から確実に区別するのは困難であった。そのため作成した培養株のDNA塩基配列や写真記録に基づく形態学的特徴を明確にした上で、両者を確実に識別することが今後の課題となる。

謝 辞

本研究を遂行するにあたり、試料採集にご協力いただいた 長崎大学水産学部附属練習船「長崎丸」、「鶴洋丸」および長 崎県総合水産試験場「鶴丸」の船長ならびに乗組員の皆さま、 本学卒業生の木多涼子氏、長崎県総合水産試験場の高木信夫 氏に感謝いたします。対馬、上五島、壱岐の調査では長崎県 水産業普及指導センターの松倉一樹氏、市山大輔氏、松本欣 弘氏、土内隼人氏、舛田大作氏にご協力いただいた。本研究 の一部は科学技術振興調整費課題「東シナ海有害赤潮の日中 韓国際連携研究」の経費によって実施した。

引用文献

 Yuki, K. and S. Yoshimatsu: Two fish-killing species of *Cochlodinium* from Harima Nada, Seto Inland Sea, Japan. pp. 451-454, <u>In</u> Okaichi, T., Anderson, D. M. and Nemoto, T. [eds.], Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology, New York, Elsevier, 1989.

- 2) 松岡數充・岩滝光儀:日本プランクトン学会報, **51**, 38-45, 2004.
- 3) 金大一・本城凡夫:月刊海洋, 37, 40-47, 2005.
- 4) 有明海・八代海総合調査評価委員:議事次第・資料, http://www.env.go.jp/council/20ari-yatsu/y200-25b. html, 2006.
- 5) 尹良湖:日本プランクトン学会報, 48, 113-120, 2001.
- **6**) Lee, S. L. and S. Y. Lee: Mar. Pollution Bull., **52**, 626-634, 2006.
- Azanza, R. V. and I. U. Baula: Harmful Algae News,
 13-14, 2005.
- 8) 宮原一隆・氏良介・山田東也・松井芳房・西川哲也・鬼塚剛:日本プランクトン学会報, **52**, 11-18, 2005.
- Ahn, Y.-H., P. Shanmugam, J.-H. Ryu and J.-C. Jeong: Harmful Algae, 5, 213-231, 2006.
- 10) Lu, S. and I. J. Hodgkiss: Harmful Algae News, **18**, 1-3, 1999.
- 11) 長崎県総合水産試験場:赤潮速報, 2006.
- 12) 熊本県水産研究センター: 赤潮情報 http://www.suiken.pref.kumamoto.jp/kan/akasio.htm, 2006.
- 13) Margalef, R.: Invest. Pesq., 18, 33-96, 1961.
- 14) 鹿児島県水産試験場:鹿児島湾の赤潮, No. A-15, 1984.
- 15) Iwataki, M., H. Kawami and K. Matsuoka: Phycol. Res., **55**, 231-239, 2007.
- 16) 山砥稔文・坂口昌生・高木信夫・岩滝光儀・松岡數充: 日本プランクトン学会報, **52**, 4-10, 2005.
- 17) 山砥稔文・坂口昌生・岩滝光儀・松岡數充:藻類, 53, 229-235, 2005.
- 18) 八代海調査委員会:八代海域における環境保全のあり方 について、http://www.qsr.mlit.go.jp/yatusiro/river/ ytk2 10.htm, 2003.
- Kim, D.-I., Y. Matsuyama, S. Nagasoe, M. Yamaguchi,
 Y.-H. Yoon, Y. Oshima, N. Imada and T. Honjo: J.
 Plankton Res.. 26, 61-66, 2004.