

八代海における植物プランクトンの増殖に与える 水温, 塩分および光強度の影響

紫加田知幸,^{1a*} 櫻田清成,² 城本祐助,¹
生地暢,^{1b} 吉田誠,³ 大和田紘一¹

(2009年7月2日受付, 2009年10月2日受理)

¹熊本県立大学環境共生学部環境資源学科, ²熊本県水産研究センター,
³佐賀大学有明海総合研究プロジェクト

Effects of temperature, salinity and light irradiance on
phytoplankton growth in the Yatsushiro Sea

TOMOYUKI SHIKATA,^{1a*} KIYONARI SAKURADA,² YUSUKE JOMOTO,¹
MASASHI ONJI,^{1b} MAKOTO YOSHIDA³ AND KOUICHI OHWADA¹

¹Prefectural University of Kumamoto, Tsukide, Kumamoto 862-8502, ²Kumamoto prefectural Fisheries
Research Center, Kamiamakusa, Kumamoto, 869-3603, ³Saga University, Honjo, Saga 840-8502, Japan

In the Yatsushiro Sea, we investigated the population dynamics of phytoplankton and some environmental factors, such as water temperature, salinity and underwater visibility. The field investigations at 8 offshore stations and Himedo were conducted monthly from April 2008 to March 2009 and weekly from June to October 2008, respectively. Moreover, we examined the growth of main phytoplankton species under different conditions of temperature, salinity and light intensity in the laboratory. Diatoms such as *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp. and *Asterionellopsis gracialis* dominated throughout the investigation periods, except for a *Chattonella antiqua* bloom in August 2008 in the sea. However, the dominant species of diatom fluctuated over time. Laboratory studies indicated that the growth characteristics of main phytoplankton species under different conditions of water temperature and salinity vary among species, whereas the growth characteristics under different light intensities are similar to each other; the growth of most phytoplankton species tested saturated at a light intensity of $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. From statistical analyses with laboratory data, we found that the seasonal and temporal dynamics of dominant phytoplankton species are closely related to water temperature and salinity and underwater light intensity, respectively, in the Yatsushiro Sea.

キーワード: *Chattonella*, 塩分, 珪藻, 水温, 増殖, 光, 八代海, ラフィド藻

近年, 八代海において, 夏季にはラフィド藻 *Chattonella antiqua* および渦鞭毛藻 *Cochlodinium polykri-
choides* など, 有害プランクトンの赤潮による養殖魚介類の斃死, 冬季には *Skeletonema* 属や *Rhizosolenia* 属などによるノリの色落ちなど, 植物プランクトンの大増殖に起因する漁業被害の発生が問題となっている。2000年には八代海全域で発生した *C. polykri-
choides* の赤潮によって, 39億円以上の甚大な被害が発生した。¹⁾ これら

の被害を防除し, 八代海において持続的な漁業生産を行うために, まず植物プランクトンの発生機構を解明することが重要である。

八代海の植物プランクトンの生態について, 古くは鶴田ら²⁻⁴⁾がクラスター解析により, 同一海域中に複数の植物プランクトン群落が存在することを見出し, 水温, 塩分および栄養塩と植物プランクトンの分布動態との関係について調べた。近年は, 吉田ら⁵⁻⁷⁾によって, 八代

* Tel : 81-46-858-1577. Fax : 81-46-858-1544. Email : shikata_tomoyuki@soken.ac.jp ; shikatat@hotmail.co.jp

^a 現所属 : 総合研究大学院大学 (The Graduate University for Advanced Studies, Shonan Village, Hayama, Kanagawa 240-0193)

^b 現所属 : 久留米信愛女学院短期大学 (Kurume Shin-ai Women's College, Kurume, Fukuoka 839-8508)

海における植物プランクトンの動態が長期間にわたり追跡され、夏季の植物プランクトンの大増殖と環境条件との関係が明らかになり、櫻田ら⁸⁾は現場データに基づいて有害赤潮の発生予察に挑戦している。このように、八代海における植物プランクトンの動態について多くの情報が提供されてきたが、さらにこの海域に出現する種の生理的特性を明らかにすれば、より詳細な環境条件と植物プランクトンの動態との関係を把握できるようになり、有害種を含む植物プランクトンの発生機構の解明および発生予察技術の向上に資すると考えられる。

私どもは2002年から継続して八代海の植物プランクトンに関する調査を行なっている。ここでは2008年度の現場調査の情報をもとに室内において異なる水温、塩分および光強度下での植物プランクトンの増殖特性を調べ、環境条件と植物プランクトンの関係について解析を試みた。なお、近年の研究でこれまで *Skeletonema costatum* として同定されてきた種を形態により複数種に分けることが提唱されている⁹⁾が、本研究では *S. costatum* として取り扱った。

試料および方法

現場調査 八代海の8定点 (Fig. 1) において、2008年4月～2009年3月にかけて毎月1回表層、2, 5 m層の海水をバンドーン採水器 (離合社製) で採取し、表層における水温と塩分を多項目水質計 (アレック電子株式会社製、クロロテック AAQ1183-H) で、透明度を透明度板でそれぞれ測定した。採取した海水試料は研究室に持ち帰り、1 mLあたりの細胞数を植物プランクトン種ごとに光学顕微鏡下で計数した。なお、光学顕微鏡下で容易に同定できない種は、細胞幅 $10\ \mu\text{m}$ 未満を小型種、 $10\text{--}25\ \mu\text{m}$ を中型種、 $25\ \mu\text{m}$ 以上を大型種として区別した。また、植物プランクトン種組成および塩分など短期間内に大きく変化する因子の動態は毎月の調査では把握できないため、上天草市姫戸沖 (以降、姫戸; Fig. 1) に定点を設け、透明度を除く全ての項目について毎週1回の頻度で調査を行なった。調査は、2008年6月～10月にかけて表層、5 m, B-1 m層について実施した。水温および塩分はそれぞれ棒型水温および塩分計 (EC300, YSI INC.) を用いて測定した。

調査期間中の気温、降水量および全天日射量の値は、気象庁のウェブサイト (<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>) より得た熊本市および八代市のデータを用いた。

室内増殖試験

1. 供試株 現場調査期間中に出現した、9種の珪藻 *S. costatum*、小型 *Thalassiosira* sp. (Fig. 2a; 以降 *Thalassiosira* sp.), 小型 *Chaetoceros* sp. 1, *Chaetoceros* sp. 2 (Fig. 2b, c; 以降 *Chaetoceros* sp. 1, *Chaetoceros* sp.

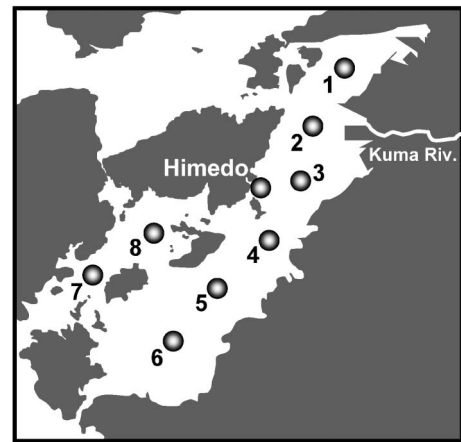


Fig. 1 Locations of investigation stations in the Yatsushiro Sea.

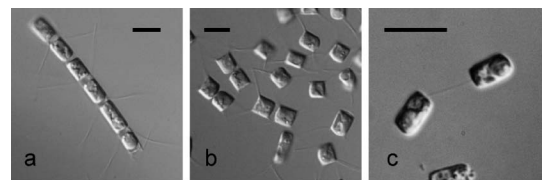


Fig. 2 *Chaetoceros* sp. 1 (a), *Chaetoceros* sp. 2 (b), and *Thalassiosira* sp. (c). Scale bars indicate $10\ \mu\text{m}$.

2), *Chaetoceros debilis*, *Asterionellopsis gracialis*, *Ditylum brightwallii*, *Thalassionema nitzschioides*, *Thalassiosira rotula* および1種のラフィド藻 *Chattonella antiqua* について試験を行った。実験には2008年5～8月にかけて八代海で採集した海水より分離したクローン株 (非無菌) を用いた。供試株は、マイクロピペット洗浄法を用いて単離、洗浄した後、さらに、松原¹⁰⁾の方法に従い、増殖させた培養をステリカップ (孔径 $0.8\ \mu\text{m}$, Nalgen) を用いて滅菌海水で洗浄し、確立した。供試株の継代培養および実験には、St. 6 (Fig. 1) で採水し、グラスファイバーフィルター GF/F (Whatman 製) でろ過後、数ヶ月間暗所で保管した海水をベースに作成した改変 SWM-3 培地¹¹⁾を用いた。

2. 増殖に及ぼす水温と塩分の影響 培養実験の温度は $10, 15, 20, 25, 30^\circ\text{C}$ の5段階、塩分は $5, 10, 15, 20, 28, 33\ \text{psu}$ の6段階とし、それらを組み合わせた計30通りの実験条件を設定した。 $28\ \text{psu}$ 以下の塩分は、基本海水を蒸留水により各実験条件まで希釈し調整した。供試株の各温度条件への馴致は以下の手順で行った。まず光強度 $250\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-2}$ 、明暗周期 $14\ \text{hL} : 10\ \text{hD}$ の光条件、温度 20°C の条件下で、塩分 $33\ \text{psu}$ の培地 $4\ \text{mL}$ を満たした容量 $6\ \text{mL}$ のプラスチック製試験管 (EVERGREEN SCIENTIFIC 社製) で供試株を継代培

Table 1 Relationship between cell density (C ; cells mL^{-1}) and *in vivo* fluorescence (F) in tested phytoplankton species

Species	Equation	R^2
<i>Skeletonema costatum</i>	$C=2477F-6180$	1.00
<i>Thalassiosira</i> sp.	$C=1032F-1704$	1.00
<i>Chaetoceros</i> sp. 1	$C=4122F-9412$	1.00
<i>Chaetoceros</i> sp. 2	$C=4285F-8938$	1.00
<i>Chaetoceros debilis</i>	$C=2156F-10044$	1.00
<i>Asterionellopsis gracialis</i>	$C=1817F-6424$	0.99
<i>Ditylum brightwellii</i>	$C=144F-391$	1.00
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	$C=1519F-2668$	1.00
<i>Thalassiosira rotula</i>	$C=592F-646$	1.00
<i>Chattonella antiqua</i>	$C=122F-14$	1.00

養した。次にその一部を新たな培地に植え継ぎ、培養温度を 5°C 上昇あるいは下降させて14日以上継代培養し、明確な増殖が認められた後、さらに培養温度を上昇または下降させて、最終的に各実験条件の温度にした。各温度条件において供試株の増殖を確認後、各温度条件で塩分を6段階に調整した培地にそれぞれ接種し、継代培養と同じ光条件下で培養した。接種後、蛍光光度計 (Turner Designs 社製, 10-AU) で毎日 *in vivo* クロロフィル蛍光値を測定し、あらかじめ求めておいた各種細胞密度とクロロフィル蛍光値の関係 (Table 1) から細胞密度を算出した。実験開始時の細胞の接種量は、初期蛍光値が2~3となるように調整した。培養終了後、Shikata *et al.*¹²⁾の方法に従い、増殖速度 (divisions day^{-1} ; 以降 div d^{-1}) を算出した。培養開始から1ヶ月間、増殖が認められなかった実験区は増殖できなかったと判断し、実験を終了した。なお、各実験条件は試験管3本立てで実施し、3本の平均値をその実験条件の値とした。

Nagaoe *et al.*¹³⁾の方法に従い、各種の増殖に及ぼす温度と塩分の影響を数量的に表すために以下に示す3次多項式の当てはめを行った。

$$\begin{aligned} \mu = & \beta_{00} + \beta_{10} \cdot T + \beta_{20} \cdot T^2 + \beta_{30} \cdot T^3 + \beta_{01} \cdot S \\ & + \beta_{02} \cdot S^2 + \beta_{03} \cdot S^3 + \beta_{11} \cdot T \cdot S + \beta_{12} \cdot T \cdot S^2 \\ & + \beta_{21} \cdot T^2 \cdot S + \varepsilon \end{aligned} \quad (1)$$

ここで、 μ は増殖速度 (div d^{-1})、 T は温度 ($^\circ\text{C}$)、 S は塩分 (psu)、 β_{nm} は偏回帰係数、 ε は誤差項をそれぞれ示す。実験データは、SPSS 11.0 J for windows (SPSS, Chicago, IL., USA) によって重回帰分析を行い、偏回帰係数および誤差項を求めた。

3. 増殖に及ぼす光強度の影響 温度と塩分の実験における供試株のうち、本現場調査においてブルームを形成した、5種の珪藻 *S. costatum*, *Thalassiosira* sp., *Chaetoceros* sp. 1, *C. debilis*, *A. gracialis* および1種のラフィ

ド藻 *C. antiqua* について試験を行った。実験は温度 25°C 、明暗周期 14 hL : 10 hD で 9, 25, 50, 80, 110, 150, 255, $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の8段階の光強度で実施した。継代培養は $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、明暗周期 14 hL : 10 hD の光条件下で塩分 33 psu の培地 50 mL を満たした容量 100 mL の三角フラスコで行った。Shikata *et al.*¹⁴⁾の方法に従い、対数増殖期にある藻体を1日間暗条件下で培養した後、それらの一部を新たな培地の入った三角フラスコへ細胞密度が $100 \sim 2000 \text{ cells mL}^{-1}$ となるように接種し、各光条件下に移動させた。接種後、24時間ごとに試料を1 mL ずつ採取し、光学顕微鏡下で細胞を計数した。培養終了後、水温および塩分の実験と同様に増殖速度 (div d^{-1}) を算出した。各光強度下における増殖速度について、多重比較を行い、より高い光強度との間で有意差が認められない光強度の閾値を増殖飽和点として算出した。さらに、増殖速度と光強度との関係は、Lerderman and Tett の直角双曲線モデル¹⁵⁾を改変した次式を適用し、非線形最小自乗法で近似することによって各パラメータを求めた。

$$M = M_m \frac{I - I_0}{(K_s - I_0) + (I - I_0)} \quad (2)$$

ここで、 M は増殖速度 (div d^{-1})、 I は光強度 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 I_0 は光強度の閾値 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、 M_m は最大増殖速度 (div d^{-1})、 K_s は $M_m/2$ を与える光強度 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) をそれぞれ示す。得られたパラメータは多重比較を行い、種間で有意な差があるかどうかについて検定した。なお、本研究において実施された多重比較は、まず等分散性の検定および一元配置分散分析を行ない、等分散性が有意に成立した場合および成立しなかった場合、それぞれ Tukey の HSD および Dunnett の T3 によって実施した。有意水準は $p > 0.05$ とした。検定には、SPSS 11.0 J for windows (SPSS, Chicago, IL., USA) を用いた。

現場における光強度の変動が各種植物プランクトンの増殖に及ぼす影響について、現場の光量子量をもとに以下の手順で調べた。現場における光強度は八代市で測定された全日射量 (MJ m^{-2}) のデータから7日間の移動平均をとり、Shikata *et al.*¹⁴⁾の方法で光量子量 ($\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$) に換算した。また、算出した値は、海表面での反射などによって15%が消失し、さらにそのうち50%が光合成有効波長光として海水中に入射すると仮定し、¹⁶⁾ 海表面の光強度 (I_s) とした。消散係数 ($k : \text{m}^{-1}$) は、透明度 ($T_r : \text{m}$) から Parsons and Takahashi¹⁷⁾の次式より求めた。

$$k = 2.1 / T_r \quad (3)$$

T_r は St. 1~8 における透明度の平均値を当てはめた。これらのパラメータを水中光の減衰式¹⁷⁾である、

$$I_a = I_s e^{-kH/a} \quad (4)$$

に当てはめて、光強度 I_a を与える水深 HI_a (限界水深: m) を算出した。

結 果

現場調査

1. 植物プランクトンの動態 毎月の広域調査において、調査期間中、植物プランクトンの総細胞密度 (全3層の平均値) は3 (4月, St. 8) ~ 5292 cells mL⁻¹ (9月, St. 1) の範囲で推移した。2008年4月および2009年3月を除く全ての調査時に、総細胞密度が1000 cells mL⁻¹ を越える調査地点が存在し、多くの場合、St. 1 ~ 3の湾奥部で特に濃密であった (Fig. 3)。優占種は季節的に変遷し、2008年5 ~ 6月にかけては *S. costatum* (最高細胞密度; 1818 cells mL⁻¹, 6月, St. 1) および小型 *Thalassiosira* spp. (最高細胞密度; 230 cells mL⁻¹, 5月, St. 2), 7月には *A. gracialis* (最高細胞密度; 1700 cells mL⁻¹, St. 1) および小型 *Chaetoceros* spp. (最高細胞密度; 933 cells mL⁻¹, St. 4), 8月には *C. antiqua* (最高細胞密度; 822 cells mL⁻¹, St. 1), 9月には再び小型 *Chaetoceros* spp. (最高細胞密度; 273 cells mL⁻¹, St. 1), *S. costatum* (最高細胞密度; 993 cells mL⁻¹, St. 1) および小型 *Thalassiosira* spp. (最高細胞密度; 2035 cells mL⁻¹, St. 1), 10月から12月にかけては *C. debilis* (最高細胞密度; 430 cells mL⁻¹, 10

月, St. 8) および *Chaetoceros socialis* (最高細胞密度; 908 cells mL⁻¹, 11月, St. 2), 2009年1月には *S. costatum* (最高細胞密度; 1520 cells mL⁻¹, St. 1) が優占した (Fig. 3)。2009年2月には St. 7 においてのみ総細胞密度1000 cells mL⁻¹ を越え、*C. socialis* (1083 cells mL⁻¹) が優占した。

姫戸で実施した週1回の調査においては、植物プランクトンの総細胞密度 (全3層の平均値) は142 (2008年8月19日) ~ 10414 cells mL⁻¹ (2008年7月2日) の範囲で推移した (Fig. 4a)。総細胞密度は、400 cells mL⁻¹ 以下の低密度で推移した8月の第2週から第4週目の期間と9月の第4週目を除くと、10³ cells mL⁻¹ 付近かそれ以上の高密度で推移した。優占種は、6月の第2週目には *S. costatum* (275 cells mL⁻¹) および *A. gracialis* (210 cells mL⁻¹) および *Chaetoceros* spp. (196 cells mL⁻¹), 6月の第3週目 ~ 7月の第2週目にかけては小型の *Chaetoceros* spp. (最高細胞密度; 2925 cells mL⁻¹, 7月の第3週目), *S. costatum* (最高細胞密度; 9950 cells mL⁻¹, 7月の第1週目) および *Thalassiosira* spp. (最高細胞密度; 5001 cells mL⁻¹, 7月第4週目), 7月の第2週目は *S. costatum* (1103 cells mL⁻¹) および *A. gracialis* (1318 cells mL⁻¹), 7月の第3週目 ~ 8月の第1週目までは中型の *Chaetoceros* spp. (最高細胞密度; 3570 cells mL⁻¹, 7月の第3週目),

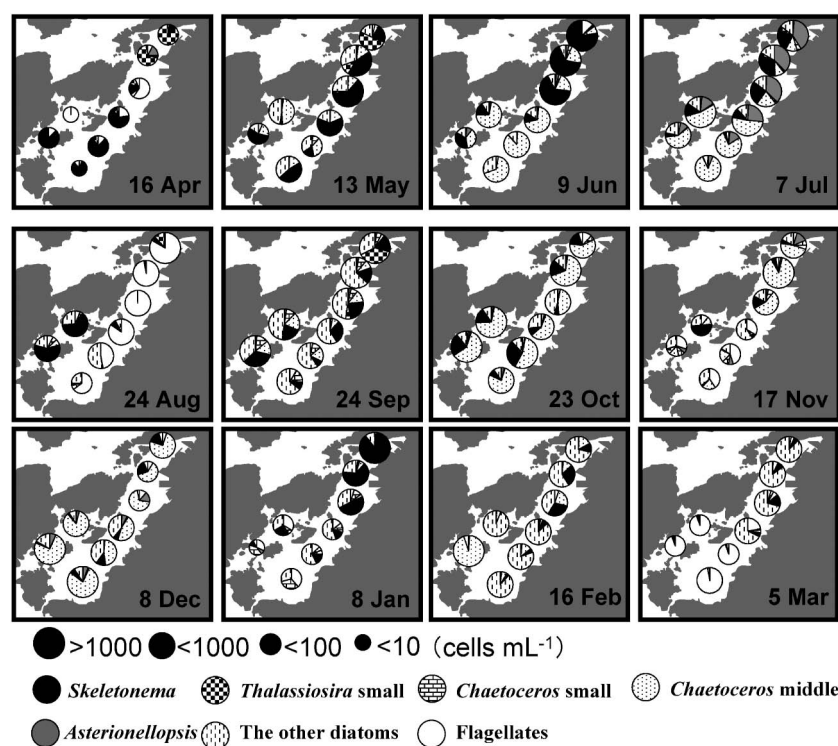


Fig. 3 Seasonal variation of dominant species of phytoplankton from April 2008 to March 2009 in the monthly investigation at 8 offshore stations of the Yatsushiro Sea. Size and pattern of circles indicate total cell density and species, respectively.

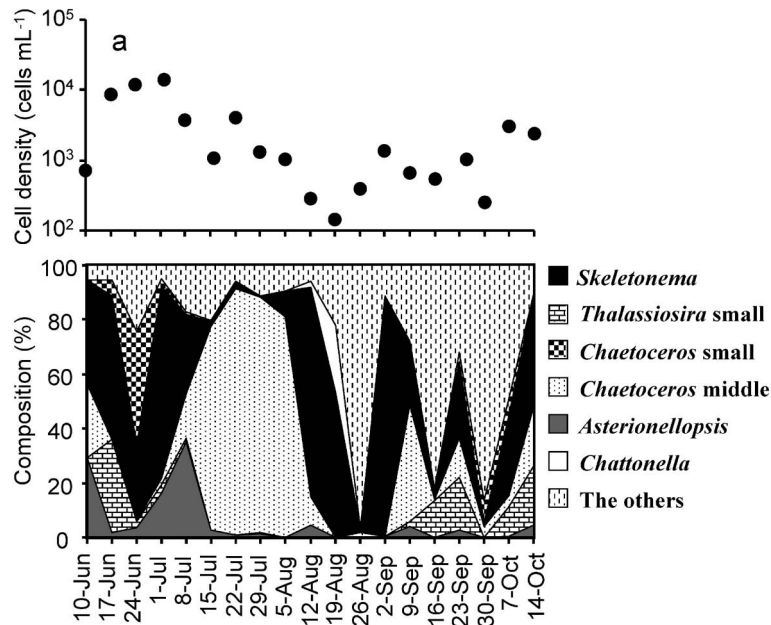


Fig. 4 Variation of total cell density of phytoplankton (a) and changes of dominant species (b) in the weekly investigation at Himedo.

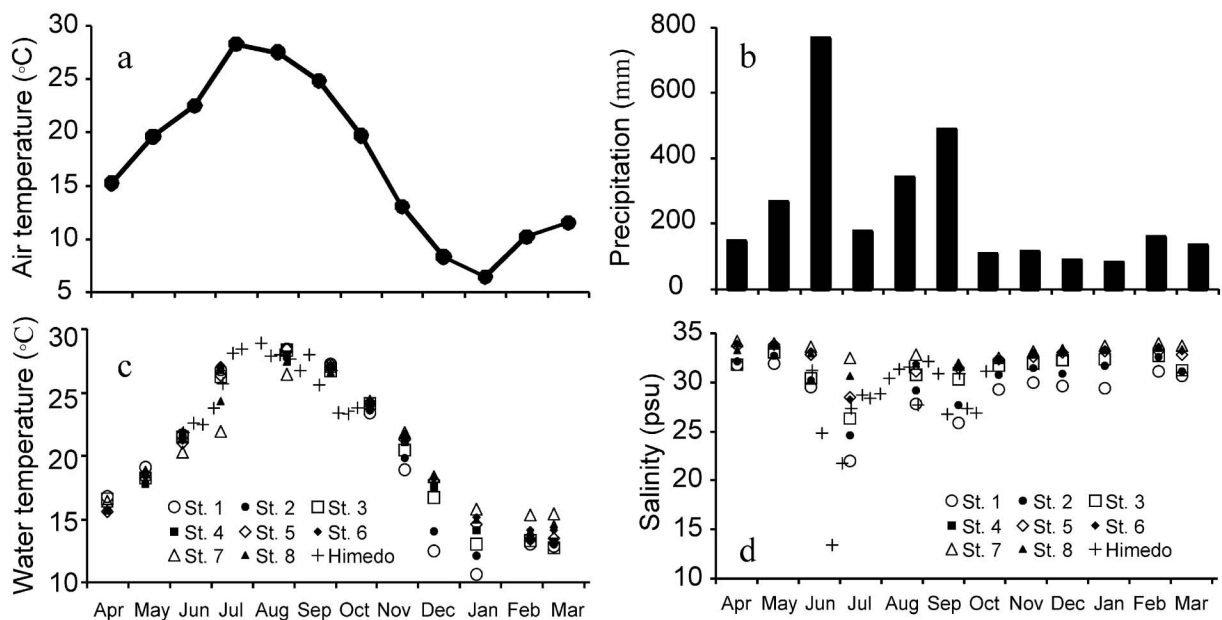


Fig. 5 Seasonal fluctuation of air temperature (a) and precipitation (b) in Yatsushiro City, and water temperature (c) and salinity (d) in the Yatsushiro Sea.

8月の第2週目は *S. costatum* (223 cells mL⁻¹), 8月の第3週目は *S. costatum* (75 cells mL⁻¹) およびラフィド藻 *C. antiqua* (35 cells mL⁻¹), 8月の第4週目は分類群が不明な小型鞭毛藻類, 9月の第1週目は *S. costatum* (1195 cells mL⁻¹), 9月の第2週目は *S. costatum* (153 cells mL⁻¹) および中型の *Chaetoceros* spp. (280 cells mL⁻¹), 9月の第3週~10月の第2週目にかけて

は小型の *Chaetoceros* spp. (最高細胞密度; 502 cells mL⁻¹, 10月の第2週目), *S. costatum* (最高細胞密度; 965 cells mL⁻¹, 10月の第2週目) および *Thalassiosira* spp. (最高細胞密度; 183 cells mL⁻¹, 10月の第1週目) および中型の *Chaetoceros* spp. (最高細胞密度; 507 cells mL⁻¹, 10月の第2週目) が優占した (Fig. 4b)。

2. 水温および塩分の変化 八代市における気温および降水量はそれぞれ 5.9 (2009 年 1 月)~28.3°C (2008 年 7 月) および 43 (2009 年 1 月)~769 mm (2008 年 6 月) の範囲で推移した (Fig. 5a, b)。

毎月の広域調査において、調査期間中、表層の水温および塩分はそれぞれ 10.6~28.5°C および 22~34 psu の範囲で推移した (Fig. 5c, d)。水温の変化は気温に追従していた。すなわち、水温は、2008 年 4 月~7 月の気温上昇に伴い、2008 年 4 月~8 月に上昇し、2008 年 8 月~2009 年 1 月の気温低下に伴い、2008 年 9 月~2009 年 1 月に低下し、2009 年 1~3 月に再度上昇し始めた。調査期間中の塩分は多量の降水があった 6~7 月には湾全体で低下したが、それ以外の時期はほとんどの定点で常時 30 psu 以上であり、St. 1 を除く定点において 32~33 psu で安定していた。

一方、毎週の短期変動調査において、調査期間中、表層の水温および塩分は 21.8~30.8°C および 13~32 psu の範囲で推移した (Fig. 5c, d)。水温および塩分の変動は広域調査と同様に気温および降水量に従う傾向にあり、特に塩分に関して短期間に大きな変化が観察された。

室内増殖試験

1. 増殖に及ぼす水温と塩分の影響 個々の植物プランクトン種の水温、塩分に対する増殖速度の等値線を Fig. 6 に示す。*Chaetoceros* sp. 2 および *C. antiqua* の最大増殖速度は 30°C で観察されたが、それ以外の種は全

て 25°C で認められた。一方、最大増殖速度が観察された塩分は、*S. costatum* で 15 psu, *D. brightwellii* および *A. gracialis* で 20 psu, *Thalassiosira* sp., *C. debilis*, *Chaetoceros* sp. 2 および *C. antiqua* で 28 psu, *Chaetoceros* sp. 1, *T. rotula* および *T. nitzschoides* で 33 psu であった。最大増殖速度の 70% 以上を満たす水温および塩分範囲を好適増殖水温、塩分と定義すると、*Chaetoceros* sp. 1 および *Chaetoceros* sp. 2 の好適増殖水温、塩分範囲は、設定した 30 通りの水温、塩分の組み合わせのうちそれぞれ 14 通りおよび 15 通りの実験条件下であり、他種と比較して非常に広温広塩性であった (Fig. 6c, d)。しかしながら、10°C の低温下では、*Chaetoceros* sp. 1 は増殖できず、また *Chaetoceros* sp. 2 の増殖速度は全ての塩分条件下で最大増殖速度の 38% 未満であった。*Chaetoceros* sp. 2 を除く全ての珪藻は、30°C の高水温および 5 psu の低塩分下では増殖が認められなかった。*Thalassiosira* sp. (Fig. 6b), *C. debilis* (Fig. 6e) および *A. gracialis* (Fig. 6f) は他の珪藻種に比べると好適増殖水温および好適増殖塩分の範囲は狭く、6~7 通りの水温、塩分の組み合わせに限られていた。一方、ラフィド藻の *C. antiqua* は 20°C 以上で増殖可能で、好適増殖水温は 25~30°C の範囲で観察された (Fig. 6j)。また、水温 25°C では 10 psu 以上、また 20°C と 30°C では 15 psu 以上の塩分でのみ増殖が認められた。

重回帰分析を行い、偏回帰係数および誤差項を算出して重回帰式 (式 1) を作成した。各種の偏回帰係数およ

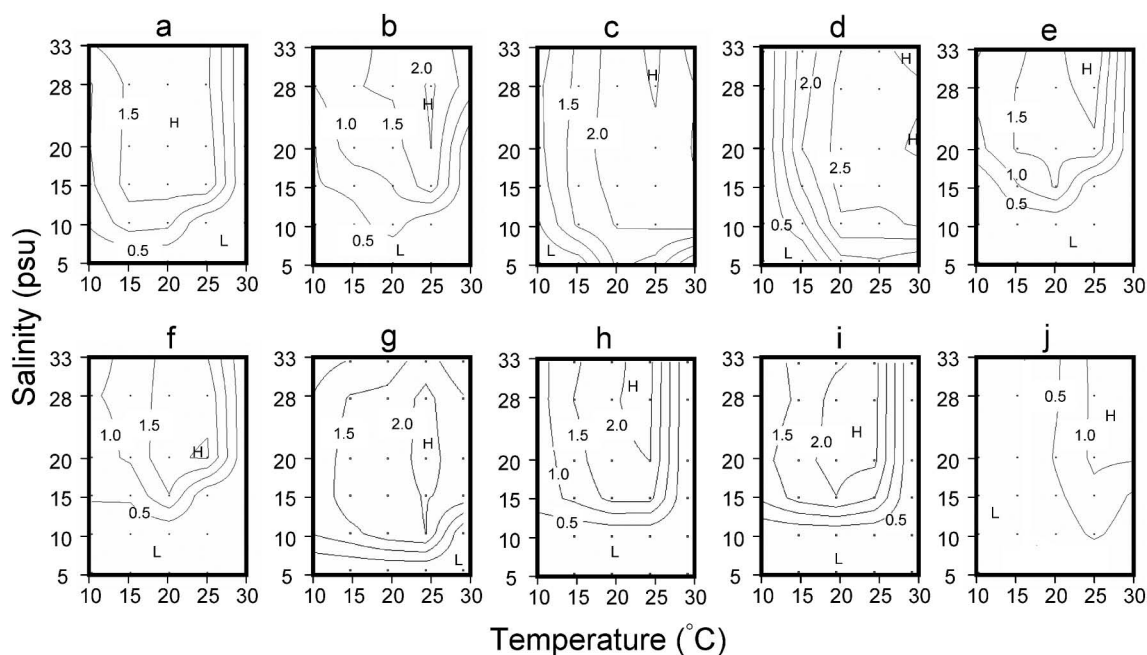
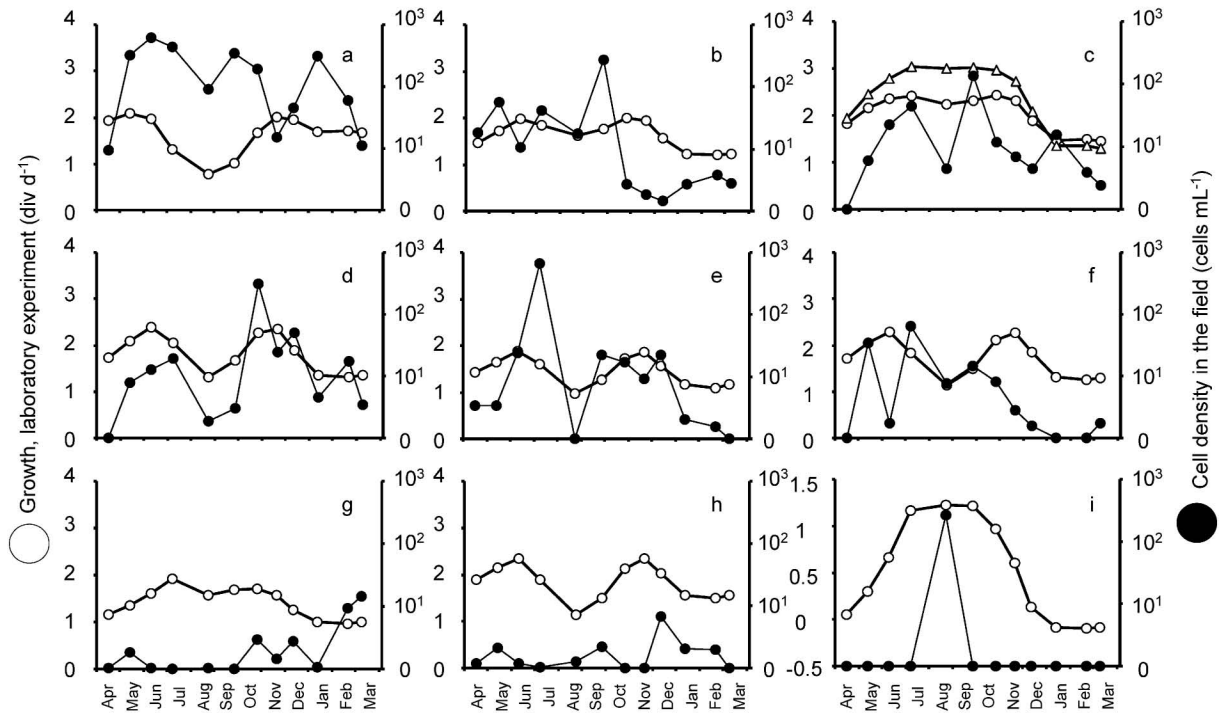


Fig. 6 Contour plots for growth rate (div d^{-1}) of *S. costatum* (a), *Thalassiosira* sp. (b), *Chaetoceros* sp. 1 (c), *Chaetoceros* sp. 2 (d), *C. debilis* (e), *A. gracialis* (f), *D. brightwellii* (g), *T. nitzschoides* (h), *T. rotula* (i) and *C. antiqua* (j), as a function of temperature and salinity.

Table 2 Partial regression coefficients and error terms of multiple regression equations showing the effects of temperature and salinity on growth of phytoplankton species

Species	β_{00}	β_{10}	β_{20}	β_{01}	β_{02}	β_{03}	β_{11}	β_{12}	β_{21}	ε
<i>Skeletonema costatum</i>	-0.27293	0.01908	-0.00038	0.26496	-0.01419	0.00018	0.01110	0.00003	-0.00034	-0.30560
<i>Thalassiosira</i> sp.	-0.53422	0.03342	-0.00062	-0.04660	0.00514	-0.00013	0.00547	0.00004	-0.00015	2.39535
<i>Chaetoceros</i> 1	0.01647	0.01173	-0.00036	0.31286	-0.01520	0.00024	0.00273	-0.00011	0.00005	-2.45548
<i>Chaetoceros</i> 2	0.49943	-0.01591	0.00015	0.12805	-0.01043	0.00017	0.01326	-0.00014	-0.00015	-4.97961
<i>Chaetoceros debilis</i>	-1.31092	0.07021	-0.00116	-0.23781	0.00924	-0.00020	0.02383	-0.00001	-0.00061	7.27035
<i>Asterionellopsis gracialis</i>	-0.85616	0.04463	-0.00071	-0.23509	0.01140	-0.00026	0.01855	0.00005	-0.00053	5.06453
<i>Ditylum brightwellii</i>	-0.30511	0.02112	-0.00045	0.35716	-0.01607	0.00021	0.00483	-0.00011	0.00002	-0.29277
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	-1.07776	0.05644	-0.00091	-0.14616	0.00349	-0.00013	0.02443	0.00004	-0.00067	5.74464
<i>Thalassiosira rotula</i>	-0.89841	0.04916	-0.00080	-0.01145	0.00166	-0.00015	0.01764	0.00014	-0.00061	4.11387
<i>Chattonella antiqua</i>	-0.64838	0.03491	-0.00061	-0.07351	0.00261	-0.00003	0.00398	-0.00012	0.00007	3.75624

**Fig. 7** Monthly fluctuation of growth rates (div d⁻¹) of *S. costatum* (a), *Thalassiosira* sp. (b), *Chaetoceros* sp. 1 (c, open circle), *Chaetoceros* sp. 2 (c, open triangle), *C. debilis* (d), *A. gracialis* (e), *D. brightwellii* (f), *T. nitzschioides* (g), *T. rotula* (h) and *C. antiqua* (i), estimated from the temperature-salinity examinations in the laboratory (Fig. 6), and seasonal variations in cell densities of phytoplankton species. Note that the cell densities in b and c indicate small size of *Thalassiosira* spp. and *Chaetoceros* spp., respectively.

び誤差項を Table 2 に示す。これらの回帰式は実際のデータ (Fig. 6) とよく一致しており、相関係数は 0.9 を超えた。さらに、これらの式に現場の表層水温および表層塩分のデータ (広域調査のデータは St. 1~8 の平均値) を投入し、現場において想定される各種の増殖速度を算出し、その変動を実際の動態と比較した (Fig. 7, 8)。その結果、毎月の広域調査においてはいずれの種も実際の動態と概ね一致した (Fig. 7) が、短期変動調査においては必ずしも従っていなかった (Fig. 8)。

2. 増殖に及ぼす光強度の影響 試験した植物プラン

クトンの各光強度下における増殖速度を Fig. 9 に示す。いずれの種も $9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の弱光下では増殖は認められなかったが、 $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上の光強度下で増殖が認められた。また、*Thalassiosira* sp. およびそれ以外の種の増殖速度は、それぞれ光強度 $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ および $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で飽和した。本実験により得られた (2) 式における各パラメータ値を Table 3 にまとめた。各種の K_s および I_0 の値はそれぞれ $34.6 \sim 61.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ および $8.0 \sim 20.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の範囲にあり、*S. costatum* および *C. antiqua* が 2 つのパラ

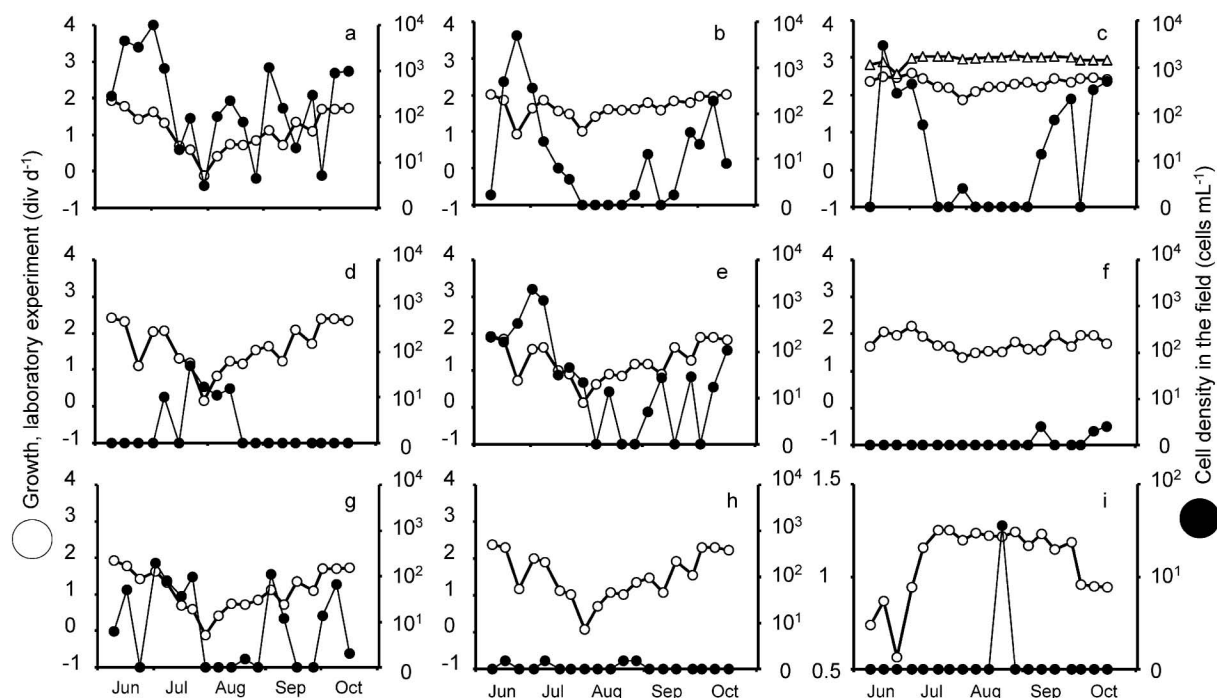


Fig. 8 Weekly fluctuations of growth rates (div d^{-1}) of *S. costatum* (a), *Thalassiosira* sp. (b), *Chaetoceros* sp. 1 (c, open circle), *Chaetoceros* sp. 2 (c, open triangle), *C. debilis* (d), *A. gracialis* (e), *D. brightwellii* (f), *T. nitzschoides* (g), *T. rotula* (h) and *C. antiqua* (i), estimated from the temperature-salinity examinations in the laboratory (Fig. 6), and short-term variations in cell densities of phytoplankton species.

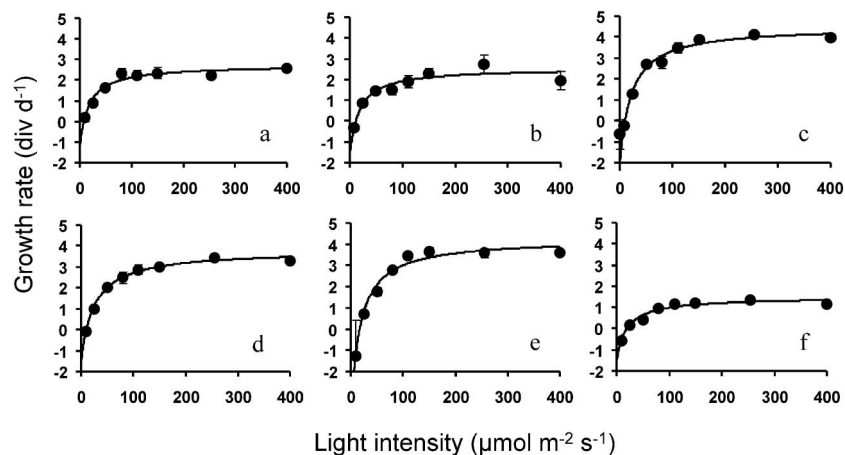


Fig. 9 Growth rates of *S. costatum* (a), *Thalassiosira* sp. (b), *Chaetoceros* sp. 1 (c), *C. debilis* (d), *A. gracialis* (e), and *C. antiqua* (f), as a function of irradiance.

メータの最小値および最大値を与えた。しかしながら、各パラメータ値について種間で多重比較を行なった結果、 K_s 値は *S. costatum*–*A. gracialis* 間および *C. antiqua*–その他の供試生物種（珪藻 5 種）間で、 I_0 値は *C. antiqua*–*S. costatum*, –*Chaetoceros* sp. 1 および–*C. debilis* 間でしか有意差は認められず、いずれのパラメータ値についても *C. antiqua* が珪藻類よりも高く、珪藻種間で近似していた。一方、各種の M_m は $1.49 \sim 4.49 \text{ div d}^{-1}$ の範囲

にあり、*S. costatum*–*Thalassiosira* sp. 間および *Chaetoceros* sp. 1–*A. gracialis* 間以外は全て有意差が認められた。珪藻類の M_m 値は *C. antiqua* と比して高く、珪藻種間では *Chaetoceros* sp. 1 や *A. gracialis* の値が特に高かった。また、本実験では最大で $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の光強度を与えたが、実験条件に設定した光強度の範囲では明確な強光阻害現象は観察されなかった。

次に、現場における日射量、海水中の消散係数および

Table 3 Parameters obtained by growth experiments under different light intensity: maximum growth rate (M_m ; div d^{-1}), half-saturation constant for growth (K_s ; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), and photon flux density at the light compensation point (I_0 ; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) on tested phytoplankton species

Species	K_s	I_0	M_m
<i>Skeletonema costatum</i>	34.6	8.00	2.73
<i>Thalassiosira</i> sp.	41.7	12.3	2.54
<i>Chaetoceros</i> sp. 1	42.2	10.9	4.49
<i>Chaetoceros debilis</i>	47.1	10.4	3.80
<i>Asterionellopsis gracialis</i>	52.5	17.3	4.25
<i>Chattonella antiqua</i>	61.1	20.2	1.49

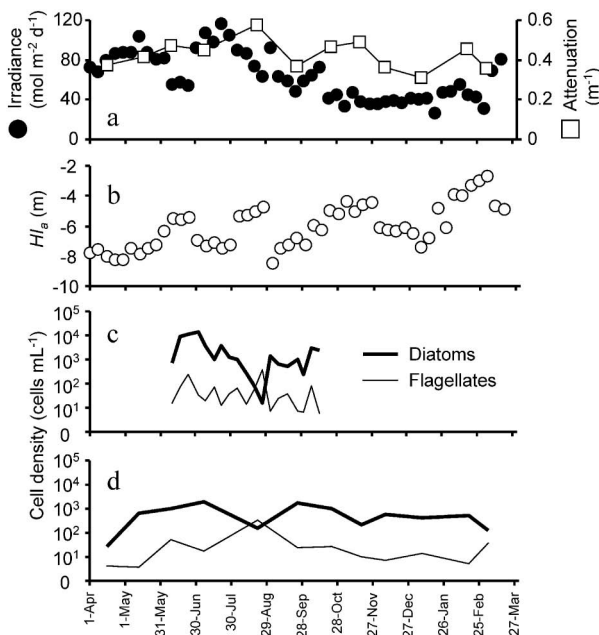


Fig. 10 Fluctuation of solar radiation in Kumamoto City and attenuation coefficient in the Yatsushiro Sea (a), and fluctuations of HI_a (b) and variations in cell densities of diatoms and flagellates in the monthly investigation (c) and weekly investigation (d).

植物プランクトンの限界水深 HI_a の変動を Fig. 10 に示す。上述の室内試験の結果からほとんどの供試生物の増殖が $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ で飽和することが判明したので、 I_a を $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (1日14時間照射の実験結果なので $4.03 \text{ mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$) として計算した。熊本市における全天日射量(週毎の移行平均値)から換算した光量子量は27(2009年1月の第3週目)~116 $\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (2008年7月の第3週目)の範囲で推移し、2008年4月~7月に断続的に高く、その後は2009年1月まで徐々に低下した。また、八代海における消散係数は0.31(2009年1月)~0.58 m^{-1} (2008年8月)の範囲で推移

したが、特徴的な経時変化は認められなかった。一方、 HI_a は2.67(2009年3月の第1週目)~8.51 m(2008年9月の第1週目)の範囲で推移した。

考 察

2008年4月には、植物プランクトンの総細胞密度は非常に低く、特に優占種は存在しなかったが、5月に総細胞密度が急激に増加した。その後、2009年1月まで植物プランクトンは繁茂し続けたが、2009年2月および3月における総細胞密度は低かった。繁茂期間中の大半は珪藻類が優占したが、盛夏の2008年8月にはラフィド藻 *C. antiqua* が優占した。これらの大まかな植物プランクトン群集の季節変化の特徴は、吉田ら⁷⁾の八代海における調査結果と同様である。また、珪藻類が繁茂した期間中、優占種も経時的に変遷し、2008年5, 6, 9月および2009年1月は *S. costatum*, 2008年7月および10~12月は中型の *Chaetoceros* spp., 7月は *A. gracialis* が優占し(Fig. 3), この珪藻類の種変遷パターンも吉田ら⁷⁾の報告(2004~2005年の調査結果)と概ね一致していた。しかしながら、吉田ら⁷⁾の調査時、*A. gracialis* は夏季に発生しておらず、2005年の冬季(2月)に発生した点は本調査結果と異なっていた。

温度が植物プランクトンの増殖に大きな影響を及ぼすことは知られており^{13,18-21)} また温度に対する増殖応答特性は種間で異なる²²⁾。そのため、一般に植物プランクトンの種変遷パターンは温度と密接な関係があると考えられている²²⁾。大原ら²³⁾は形上湾における3年間の植物プランクトンの種組成を調査し、当湾で発生する *Karenia mikimotoi* や *Fibrocapsa japonica* などの有害鞭毛藻類の出現時の水温が室内実験より観察された好適増殖水温と一致したと述べている。さらに、Karentz and Smayda²²⁾はナラガンセット湾において22年間の水温と植物プランクトンの動態を調査し、主要30種の植物プランクトンの遷移パターンが室内試験より予期される増殖への温度の影響と一致することを報告している。

本研究においても、試験を行った植物プランクトンの温度に対する増殖応答は種によって異なっていた。試験を行った珪藻類は幅広い温度範囲で増殖したが、それらのほとんどは30℃では増殖できず、現場においても調査期間中最高水温(30℃付近)に達した2008年7~8月には珪藻類の細胞密度は減少した(Fig. 3, 4)。一方、*C. antiqua* は20℃以上でのみ増殖し、25~30℃で高い増殖速度を示したが、現場においても珪藻が衰退した最高水温期に細胞密度が増大した。これらの現象は、室内で観察された温度に対する各種の増殖応答特性が現場における水温と各種の動態を反映していることを示している。

また、一部の種ではたとえ同種であっても、異なる海

Table 4 Comparison of growth characteristics p g under different temperatures among strains isolated from different sea areas

Species	Isolated sea area	Temperature (°C) at which able to grow	Temperature (°C) at which able to grow actively	Reference
<i>Skeletonema costatum</i>	Narragansett Bay	<0~31	22-25	Yoder ²⁵⁾
	Hiroshima Bay	10-25	25	Yamaguchi ²⁶⁾
	Hakata Bay	≤10~≥30	20~≥30	Shikata ²⁷⁾
	Yatsushiro Sea	≤10-25	15-25	Present study
<i>Chaetoceros debilis</i>	Narragansett Bay	0-21	≥12	Baars ²⁸⁾
	Hakata Bay	≤15~≥27.5	20-25	Shikata unpubl.
	Yatsushiro Sea	≤10-25	25	Present study
<i>Asterionellopsis gracialis</i>	Narragansett Bay	<0-30	25	Karentz and Smayda ²²⁾
	Hakata Bay	≤15~≥27.5	20~≥27.5	Shikata unpubl.
	Yatsushiro Sea	≤10-25	20-25	Present study
<i>Chattonella antiqua</i>	Harima Nada	15-28	20-25	Nakamura and Watanabe ²⁹⁾
	Osaka Bay	>11	20-30	Yamochi ³⁰⁾
	Hiroshima Bay	15-30	25	Yamaguchi <i>et al.</i> ²⁴⁾
	Ariake Sea	15-32.5	25-32.5	Yamatogi <i>et al.</i> ³¹⁾
	Yatsushiro Sea	20~≥30	25~≥30	Present study

域から分離された株間で増殖特性が異なることも報告されている。²⁴⁾そこで、本研究で室内実験を行った種のうち、*S. costatum*, *C. debilis* および *C. antiqua* に関しては過去に他海域株の異なる温度下での増殖が調べられているので、八代海株の特性と比較してみた (Table 4)。いずれの種についても、八代海株の好適増殖水温は、他海域株と近似している。しかしながら、*S. costatum* についてはナラガンセット湾株や博多湾株と 30°C で増殖できない点で異なり、*C. debilis* の最高増殖水温および *A. gracialis* の八代海株の増殖可能および至適増殖水温は博多湾株よりも低い。さらに、*C. antiqua* の八代海株は 15°C で増殖できないことから、増殖可能な最低水温は他の 4 つの株よりも低い。以上のことから、各種の八代海株も固有の増殖特性を有すると考えられる。

塩分も植物プランクトンの増殖に大きな影響を及ぼす。^{12,32)} また、増殖可能な塩分範囲も種特異的であり、それが一つの要因となって生息海域も種間で異なることが知られている。³³⁾ しかしながら、経時的な塩分の変化に伴う植物プランクトンの消長を観察した報告³⁴⁾ は少ない。その理由として、塩分は短期の豪雨や河川の出水により、一日で急激に低下することがある一方で、植物プランクトンの動態はその後数日間の動向の把握が肝要であるため、現場で両者の関係を正確に把握するためには、適確な時期に高頻度の調査を行うことが不可欠であることが挙げられる。Shikata *et al.*³⁴⁾ は博多湾において毎日調査を行い、現象の詳細を捉えることに成功している。八代海でも、吉田ら⁷⁾ が週に一回の調査で現象の把握を試みている。その結果、6 月の大雨の後、表層において塩分が 28 psu から 6 psu 付近まで急激に低下し、それに伴って小型種を含まない *Chaetoceros* spp. を中心

とする植物プランクトン群集が海域から消滅したと報告している。それに対し、本研究においても、吉田ら⁷⁾ と同じ調査定点（姫戸）において毎週調査を実施し、6 月に降雨後、表層塩分が 12 psu 付近まで低下した (Fig. 5d) が、その時期には *S. costatum*、小型の *Thalassiosira* spp. および中型の *Chaetoceros* spp. が繁茂していたにも関わらず、それらの消滅は観察されなかった (Fig. 4)。しかしながら、本研究において室内実験より見出された、小型の *Chaetoceros* 属 2 種を除く全ての珪藻種は 10 psu 未満の塩分下で増殖できないという結果を現場に適用すれば、吉田ら⁷⁾ と本研究の違いは妥当である。これらの研究成果を踏まえると、八代海の表層において主たる珪藻種で構成される群集は塩分 10 psu というボーダーでその消長に大きな影響を及ぼされるか否かが決定される可能性がある。

増殖可能な水温、塩分、もしくは至適増殖水温、塩分の範囲には相互作用がある。^{13,18-21)} そこで、増殖に与える水温と塩分の両方の影響を考慮に入れた重回帰式を作成し、現場における水温と塩分を代入し、実際の各種の動態と比較した (Fig. 7, 8)。その結果、Fig. 7 に示す各種細胞密度の経月変化は重回帰式から推定される増殖動態と概ね一致した。すなわち、多くの珪藻類の推定増殖速度は 6~7 月と 10~11 月にピークを迎える二峰性の折れ線を描き、細胞密度の動態もそれとほぼ一致していた。また、*C. antiqua* の増殖は 7~9 月のみにピークが認められたが、実際の動態のピークも 8 月のみに認められた。一方で、短期的な動態に関しては、いずれの種においても推定増殖速度と細胞密度との間に明確な一致性は認められなかった (Fig. 8)。これらのことから、八代海において、水温や塩分は植物プランクトンの季節

的動態を制御する重要な環境条件であるが、塩分が極めて低くなる場合⁷⁾を除けば短期的な動態を強力に規制する環境条件は他に存在する可能性が示唆された。

非常に短い期間内に大きく変化する海水中の環境条件の1つとして光が挙げられる。一般に、珪藻類は鞭毛藻類とは異なり、能動的に表層まで遊泳して光を獲得することができないので、その増殖は水中の光環境によって制御されると考えられている。^{14,19,35-38)} Shikata *et al.*³⁸⁾は博多湾において毎日の連続的調査を行い、水中光の強度および波長構成の変化が珪藻類の短期変動と一致することを報告している。本研究において、珪藻類と鞭毛藻類の細胞密度の増減は交互に起こり、特に短期変動調査においては珪藻類の細胞密度は HI_a の変化に明確に追従していた (Fig. 10b)。すなわち、 HI_a が高く、水中深くに強い光が透過した直後に珪藻の細胞密度が増加し、逆に HI_a が低く水中に光が透過しにくい時期には珪藻は直ちに衰退し、代わりに鞭毛藻類が増加した。このことから、八代海では降雨による急激な塩分低下⁷⁾に加え、水中の光強度が植物プランクトン群集の主役である珪藻類の短期的変動を引き起こす重要な環境条件の1つであると考えられる。

本研究および従前の研究より、八代海の植物プランクトンの季節的動態には水温や塩分が、短期的な変動には急激な塩分の変化および水中の光強度の変動が影響することが示された。しかしながら、本研究からは以下のような疑問が呈される。1) 広温広塩性で 30°C の高温下でも活発に増殖可能な小型の *Chaetoceros* spp. はなぜ十分な光が存在するにもかかわらず、盛夏に細胞密度が低密度であったのか？ 2) 室内実験より *C. antiqua* は高温条件下でのみ活発に増殖することが分かった。現場調査において、本種の好適増殖水温範囲である 20~30°C を満たす時期は 7~9 月の 3 ヶ月間あったが、なぜ 8 月下旬にのみ増殖したのか？ 3) 珪藻 *T. nitzschoides*, *D. brightwellii* および *T. rotula* の最大増殖速度は他の珪藻と大差なく、増殖可能な水温や塩分範囲も大きくは異ならなかった。にも関わらず、なぜ八代海では *S. costatum* や中型の *Chaetoceros* spp. のような種が年間を通して優占するのか？これらの疑問は本研究で調べた物理条件だけでは説明できない現象であり、これらに解答し、八代海における植物プランクトンの動態および種変遷構造を解明するためには、植物プランクトンの動態に大きな影響を及ぼすことが知られている栄養塩,^{14,34)} 動物プランクトン,³⁹⁾ バクテリア⁴⁰⁾ およびウイルス⁴¹⁾ などの他生物との関係、あるいは植物プランクトン種間の相互作用^{11,42)} などの化学的・生物学的な因子についてさらに調査研究する必要がある。

謝 辞

本研究を行うに当たり、試料の採取等の現場調査にご協力を頂いた、熊本県水産研究センター、天草漁業協同組合姫戸支所の方々に厚く御礼申し上げる。また、室内研究を遂行するに当たり、ご協力をいただいた九州大学農学研究院水産生物環境学研究室の大嶋雄治准教授および島崎洋平助教に厚く御礼申し上げる。

文 献

- 1) 吉村直晃, 安東秀徳, 木村武志, 小山長久. 2000 年 7 月に発生した *Cochlodinium polykrioides* 赤潮について. 熊本県水産研究センター研究報告 2002; 5: 55-63.
- 2) 鶴田新生, 上野俊士郎, 大貝政治, 山田真知子. 八代海における植物プランクトン群落の分布. 日水誌 1986; 52: 1947-1955.
- 3) 鶴田新生, 上野俊士郎, 大貝政治, 山田真知子. 八代海における浮遊珪藻 *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve の分布. 日水誌 1987; 53: 141-144.
- 4) 鶴田新生, 上野俊士郎, 大貝政治, 山田真知子. 八代海における浮遊珪藻 *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve の増殖に及ぼす栄養塩類の影響. 日水誌 1987; 53: 145-149.
- 5) 吉田 誠, 芝田久士, 西田泰輔, 大和田紘一. 八代海の場合と植物プランクトンの動態. 月刊海洋 2005; 37: 19-23.
- 6) 吉田 誠, 安達真由美, 西田泰輔, 永田大生, 岩竹悠里, 木野世紀, 櫻田清成, 大和田紘一. 八代海における 2004 年度および 2005 年度の植物プランクトンの分布. 熊本県水産研究センター研究報告 2007; 7: 45-29.
- 7) 吉田 誠, 永田大生, 岩竹悠里, 川野義樹, 生地 暢, 櫻田清成, 大和田紘一. 八代海における夏期の植物プランクトンの短期変動. 熊本県水産研究センター研究報告 2008; 8: 27-33.
- 8) 櫻田清成, 木野世紀, 小山長久, 糸山力生. 八代海における有害プランクトンの発生状況と予察法の検討. 熊本県水産研究センター研究報告 2007; 7: 31-44.
- 9) Sarno D, Kooistra WHCF, Medlin LK, Percopo I, Zingone A. Diversity in the genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae). II. An Assessment of the taxonomy of *S. costatum*-like species with the description of four new species. *J. Phycol.* 2005; 41: 151-176.
- 10) 松原 賢. *Akashiwo sanguinea* の赤潮発生機構に関する研究. 博士論文, 九州大学, 福岡. 2008.
- 11) Yamasaki Y, Nagasoe S, Matsubara T, Shikata T, Shimasaki Y, Oshima Y, Honjo T. Allelopathic interactions between the bacillariophyte *Skeletonema costatum* and the raphidophyte *Heterosigma akashiwo*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2007; 339: 83-92.
- 12) Shikata T, Nagasoe S, Oh SJ, Matsubara T, Yamasaki Y, Shimasaki Y, Oshima Y, Honjo T. Effects of down- and up-shocks from rapid changes of salinity on survival and growth of estuarine phytoplankters. *J. Fac. Agr., Kyushu University.* 2008; 53: 81-87.
- 13) Nagasoe S, Kim D-I, Shimasaki Y, Oshima Y, Yamaguchi M, Honjo T. Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the red tide dinoflagellate *Gyrodinium instriatum* Freudenthal et Lee. *Harmful Algae.* 2006; 5: 20-25.
- 14) Shikata T, Nagasoe S, Matsubara M, 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.
- 15) Lederman TC, Tett P. Problems in modeling the photosynthesis-light relationship for phytoplankton. *Bot. Mar.* 1981; **24**: 125–134.
 - 16) 高橋正征, 古谷 研, 石丸 隆. 生物海洋学2「粒状物質の一次生成」. 東海大学出版会, 東京. 1996; 15.
 - 17) Parsons TR, Takahashi M. Environmental control of phytoplankton cell size. *Limnol. Oceanogr.* 1973; **18**: 511–515.
 - 18) 山口峰生, 本城凡夫. 有害赤潮渦鞭毛藻 *Gymnodinium nagasakiense* の増殖に及ぼす水温, 塩分および光強度の影響. 日水誌 1989; **55**: 2029–2036.
 - 19) 西川哲也. ノリの色落ち原因藻 *Eucampia zodiacus* の増殖に及ぼす水温, 塩分および光強度の影響. 日水誌 2002; **68**: 356–361.
 - 20) Yamamoto T, OH SJ, Kataoka Y. Effects of temperature, salinity and irradiance on the growth of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) isolated from Hiroshima Bay, Japan. *Fish. Sci.* 2002; **68**: 356–363.
 - 21) Matsubara T, Nagasoe S, Yamasaki Y, Shikata T, Shimasaki Y, Oshima Y, Honjo T. Effects of temperature, salinity, and irradiance on the growth of the dinoflagellate *Akashiwo sanguinea*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2002; **342**: 226–230.
 - 22) Karentz D, Smayda TJ. Temperature and seasonal occurrence patterns of 30 dominant phytoplankton species in Narragansett Bay over a 22-year period (1959–1980). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1984; **18**: 277–293.
 - 23) 大原 治, 岩滝光儀, 田中昭彦, 石坂丞二, 山砥稔文, 松岡敷充. 長崎県形上湾の植物プランクトン種組成と赤潮形成種の増殖環境 (2004–2006). 日本プランクトン学会報 2008; **55**: 93–106.
 - 24) 山口峰生, 今井一郎, 本城凡夫. 有害ラフィド藻 *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. 日水誌 1991; **57**: 1277–1284.
 - 25) Yoder JA. Effect of temperature on light-limited growth and chemical composition of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 1979; **15**: 362–370.
 - 26) 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. 南西水研研報 1994; **27**: 251–394.
 - 27) Shikata T. Studies on the mechanisms of bloom development in the raphidophyte *Heterosigma akashiwo*. PhD Thesis, Kyushu University, Fukuoka. 2009.
 - 28) Baars JWR. Autecological investigations on marine diatoms. 1. Experimental results in biogeographic studies. *Hydrobiol. Bull.* 1979; **13**: 123–137.
 - 29) Nakamura Y, Watanabe MM. Growth characteristics of *Chattonella antiqua* (Raphidophyceae) Part 1. Effects of temperature, salinity, light intensity and pH on growth. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.* 1983; **39**: 110–114.
 - 30) 矢持 進. 大阪湾に出現する赤潮鞭毛藻6種の増殖に及ぼす水温の影響. プランクトン学会報 1984; **31**: 15–22.
 - 31) 山砥稔文, 坂口昌生, 岩滝光儀, 松岡敷充. 諫早湾に出現する有害赤潮渦鞭毛藻4種の増殖に及ぼす水温, 塩分の影響. 日水誌 2006; **72**: 160–168.
 - 32) Shimura S, Shibuya H, Ichimura S. Growth and photosynthesis properties of some planktonic marine diatoms at various salinity regimes. *La Mer.* 1979; **17**: 149–155.
 - 33) Mahoney JB, McLaughlin JJA. Salinity influence on the ecology of phytoflagellate blooms in lower New York Bay and adjacent waters. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 1979; **37**: 213–223.
 - 34) Shikata T, Yoshikawa S, Matsubara T, Tanoue W, Yamasaki Y, Shimasaki Y, Matsuyama Y, Oshima Y, Jenkinson IR, Honjo T. Growth dynamics of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) in Hakata Bay, Japan. *Eur. J. Phycol.* 2008; **43**: 395–411.
 - 35) Hitchcock GL, Smayda TJ. The importance of light in the initiation of the 1972–1973 winter-spring diatom bloom in Narragansett Bay. *Limnol. Oceanogr.* 1977; **22**: 126–131.
 - 36) Erga SR, Heimdal BR. Ecological studies on the phytoplankton of Korsfjorden, western Norway: the dynamics of a spring bloom seen in relation to hydrographical conditions and light regime. *J. Plankton Res.* 1984; **6**: 67–94.
 - 37) 長副 聡, 島崎洋平, 松原 賢, 紫加田知幸, 山崎康裕, 吉田幸史, 久野勝利, 大嶋雄治, 本城凡夫. 有明海奥部, 塩田川河口海域における物理・化学的要因と植物プランクトンの増殖との関係. 沿岸海洋研究 2009; **46**: 141–151.
 - 38) Shikata T, Nukata A, Yoshikawa S, Matsubara T, Yamasaki Y, Shimasaki Y, Oshima Y, Honjo T. Effects of light quality on initiation and development of meroplanktonic diatom blooms in a eutrophic shallow sea. *Mar. Biol.* 2009; **156**: 875–889.
 - 39) Uye S, Takamatsu K. Feeding interactions between planktonic copepods and red-tide flagellates from Japanese coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1990; **59**: 97–107.
 - 40) Imai I, Ishida Y, Hata Y. Killing of marine phytoplankton by a gliding bacterium *Cytophaga* sp., isolated from the coastal sea of Japan. *Mar. Biol.* 1993; **116**: 523–532.
 - 41) 長崎慶三, 高尾祥丈, 白井葉子, 水本祐之, 外丸裕司. プランクトンに感染するウイルスに関する分子生態. ウイルス 2005; **55**: 127–132.
 - 42) Yamasaki Y, Shikata T, Nukata A, Ichiki S, Nagasoe S, Matsubara T, Shimasaki Y, Nakao M, Yamaguchi K, Oshima Y, Oda T, Jenkinson IR, Asakawa M, Honjo T. Polysaccharide-protein complexes of a harmful alga mediate the allelopathic control within the phytoplankton community. *ISME J.* 2009; **3**: 808–817.