

# *Alexandrium tamarense* species complex ブルーム期の 大阪湾奥部におけるクロロフィル *a* 極大層の鉛直移動特性

秋山 諭<sup>1</sup>・上田真由美・山本圭吾

## Diel Vertical Migration of the Chlorophyll-*a* Maximum Layer during a Bloom of the *Alexandrium tamarense* Species Complex in Inner Osaka Bay

Satoshi AKIYAMA<sup>1</sup>, Mayumi UEDA, and Keigo YAMAMOTO

### Summary

This study investigated the diel vertical migration patterns of the chlorophyll-*a* maximum layer during an *Alexandrium tamarense* species complex (At complex) bloom event in the inner part of Osaka Bay, Japan, in spring 2019. Continuous monitoring data from two stations, the Osaka Port Wave Observatory Tower and Sakai-hama, were used to estimate temporal changes in the depth of the chlorophyll-*a* maximum layer. A Gaussian function was fitted to each chlorophyll-*a* profile to determine the peak depth, and vertical migration velocity was calculated from successive changes in the estimated depth. Generalized additive models with cyclic cubic splines were applied to characterize diel variation patterns of the chlorophyll-*a* maximum layer. At both sites, the chlorophyll-*a* maximum layer showed a clear diel vertical migration pattern. The layer began to ascend at approximately 02:00–03:00, reached the surface around 08:00, remained in the upper water column during daytime, and started to descend at 15:00–16:00, reaching its deepest position at 22:00–23:00. Although the timing of ascent and descent was similar between the two sites, migration velocity and maximum depth differed markedly. The chlorophyll-*a* maximum layer at Osaka Port descended deeper and migrated faster than that at Sakai-hama. These results demonstrate that continuous chlorophyll-*a* observations can be used to quantify the timing, velocity, and vertical range of diel vertical migration of the chlorophyll-*a* maximum layer during At complex bloom periods. The similar diel migration schedules observed at both sites suggest that the organisms contributing to the chlorophyll-*a* maximum layer may exhibit rhythmic vertical migration, while local environmental conditions may influence migration velocity and maximum depth.

**キーワード:** *Alexandrium tamarense* species complex, 日周鉛直移動, クロロフィル *a* 極大層, 鉛直移動速度, 大阪湾

**keywords:** *Alexandrium tamarense* species complex, diel vertical migration, chlorophyll-*a* maximum layer, vertical migration velocity, Osaka Bay

### I. はじめに

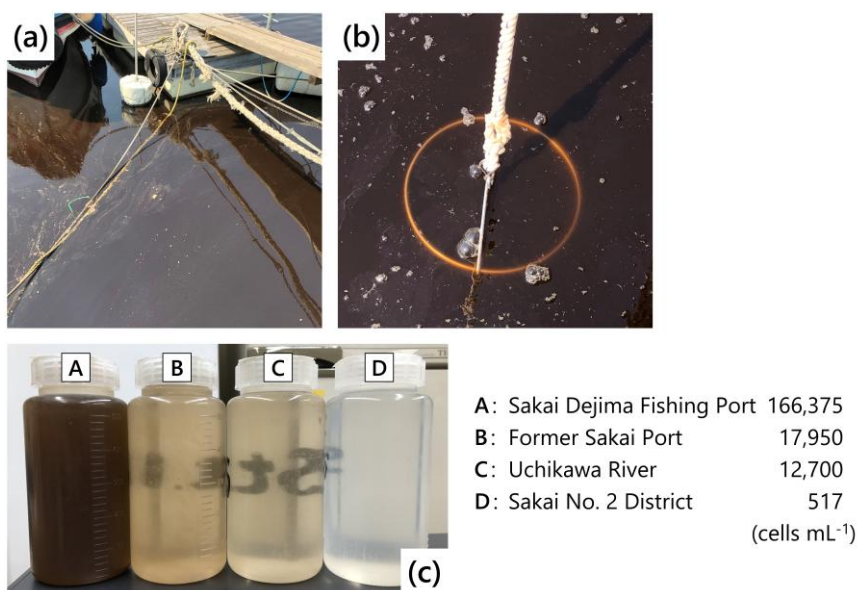
麻痺性貝毒原因種群である *Alexandrium tamarense* species complex (以下, At complex) は, わが国沿岸域において二枚貝の毒化を引き起こす代表的な有毒渦鞭毛藻類である<sup>1)</sup>. 近年, 分子系統解析に基づく分類体系の見直しにより, 従来 *A. tamarense* とされてきた Group I は *A. catenella* として整理されている<sup>2,3)</sup>. 本種群は多くの渦鞭毛藻類と同様, 日周鉛直移動を行うことが知られており, 昼間は表層付近で光を利用して光合成を行い, 夜間には下層へ移動して栄養塩を獲得することで, 水柱内における光および栄養塩資源を効率的に利用していると考えられている<sup>4,5)</sup>.

従来, 渦鞭毛藻類の鉛直分布や日周鉛直移動の把握には, 採水および顕微鏡観察による細胞密度計数が用いられてきた<sup>6,7)</sup>. 大阪府では貝毒検査の実施基準として Group I の警戒密度を 10 cells mL<sup>-1</sup> としており, このような低密度域まで

鉛直分布を把握するためには、多数の深度における採水と計数が必要となる。また、採水・計数による連続観測は多大な労力を要することから、既往研究における日周鉛直移動の連続観測期間は24～48時間程度のものが多い<sup>7,8)</sup>。そのため、長期間の連続観測データに基づいて鉛直移動速度を定量的に評価した事例は少ない<sup>4)</sup>。

大阪湾では2000年代後半以降、At complex による大規模赤潮が複数回発生している<sup>9-12)</sup>。特に2019年春季には湾奥部で広範囲に赤潮が形成され、堺出島漁港（第1図）では2019年3月15日に166,375 cells mL<sup>-1</sup>という極めて高い細胞密度が記録された<sup>12)</sup>。海水は濃褐色を呈し、周辺海域でも高密度出現が確認されたことから、本種群がこの時期の植物プランクトン群集に占める割合は極めて高かったと考えられる。すなわち、このような高密度ブルーム時には、連続観測装置によって測定されたクロロフィル *a* の鉛直分布変化が、本種群集団の鉛直移動を反映している可能性が高い。なお、近年大阪湾およびその周辺海域で初春に発生した At complex については、分子同定の結果からその大部分が *A. catenella* (Group I) であることが報告されている<sup>13,14)</sup>。大阪湾では、国土交通省近畿地方整備局が複数のモニタリングポストを設置し、水質の自動連続観測を実施している。これらの観測データは、大阪湾水質定点自動観測データ配信システムを通じて公開されており、水温、塩分、クロロフィル *a*、溶存酸素飽和度および光量子束密度などの鉛直分布を高頻度かつ長期間にわたって取得することが可能である<sup>15)</sup>。

そこで本研究では、2019年春季の At complex ブルーム期に取得されたモニタリングポストデータを用いてクロロフィル *a* 極大層の鉛直移動を解析し、At complex の鉛直移動速度、到達深度およびその地点間差を、従来の報告よりも長期間にわたって推定することを目的とした。



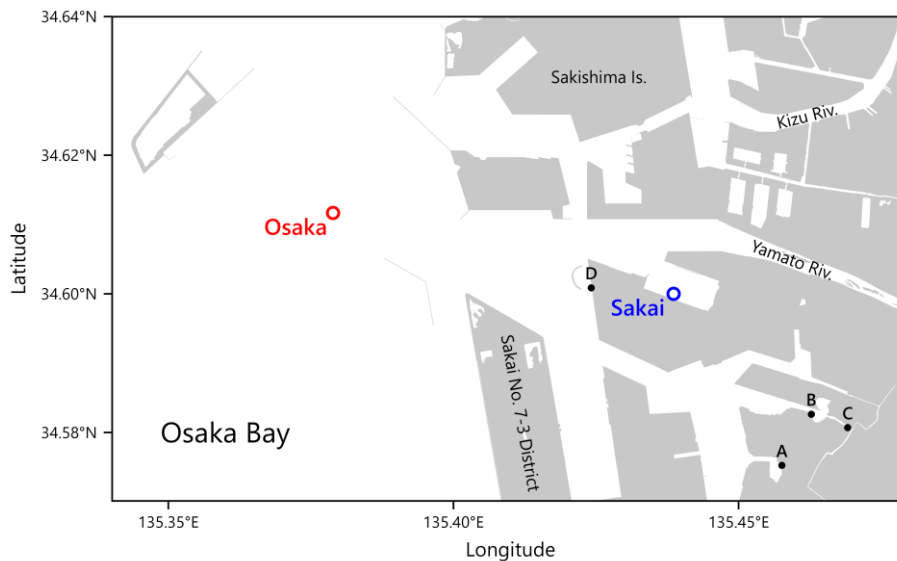
第1図 2019年3月15日に堺市沿岸で確認された *Alexandrium tamarense* species complex ブルームの状況

(a, b) 堺出島漁港における赤潮発生時の海面の様子。海水は濃褐色を呈し、高密度のブルームが形成されていた。(c) 堺市沿岸4地点で採取した表層水試料。地点記号は第2図と対応し、A：堺出島漁港、B：堺旧港、C：内川、D：堺第2区を示す。図中の数値は各地点における At complex の細胞密度 (cells mL<sup>-1</sup>) を表す。

## II. 材料および方法

### 1. 調査海域および使用データ

本研究では、国土交通省近畿地方整備局が大阪湾奥部に設置しているモニタリングポストのうち、大阪港波浪観測塔および堺浜で取得された連続観測データ<sup>15)</sup>を用いた（第2図）。両地点では、水温、塩分、クロロフィル *a*、溶存酸素飽和度および光量子束密度の鉛直分布が1時間間隔で自動観測されている。観測層は、表層として海面下0.5m、以下1.0mからは1m間隔で、最深層として着底水深で測定されている。なお、本研究で用いたクロロフィル *a* は蛍光式センサーによる連続観測値である。



第 2 図 観測地点および採水地点

白抜き円は国土交通省近畿地方整備局が設置・運用するモニタリングポストを示し、Osaka は大阪港波浪観測塔、Sakai は堺浜のモニタリングポストを表す。A-D は 2019 年 3 月 15 日に表層水を採取した地点を示し、第 1 図 (c) の地点記号と対応する。

データの取得期間は、2019 年 2 月 24 日～3 月 30 日とした。これは、2019 年 2 月下旬から 3 月にかけて大阪湾奥部で At complex のブルームが発生し、その期間中の 3 月 14 日から同 26 日にかけて大規模な赤潮が確認されたためである<sup>12)</sup>。特に堺出島漁港では、3 月 15 日に  $166,375 \text{ cells mL}^{-1}$  の高密度出現が確認された (第 1 図)。また、この期間には他の植物プランクトンによる顕著な赤潮は報告されていなかった<sup>12)</sup>。なお、本研究では分子同定を実施していないことから、対象生物は At complex として取り扱った。ただし、本研究対象期間と同時期の大阪湾で発生したブルームについては、既往の分子同定結果から *A. catenella* (Group I) であった可能性が極めて高いと考えられる。

## 2. クロロフィル *a* 極大層深度の推定

各観測時刻におけるクロロフィル *a* 鉛直分布について、3 点移動平均による平滑化を行った後、以下のガウス関数を当てはめた。

$$C(z) = A \cdot \exp \left[ -\frac{(z - \mu)^2}{2\sigma^2} \right] + b$$

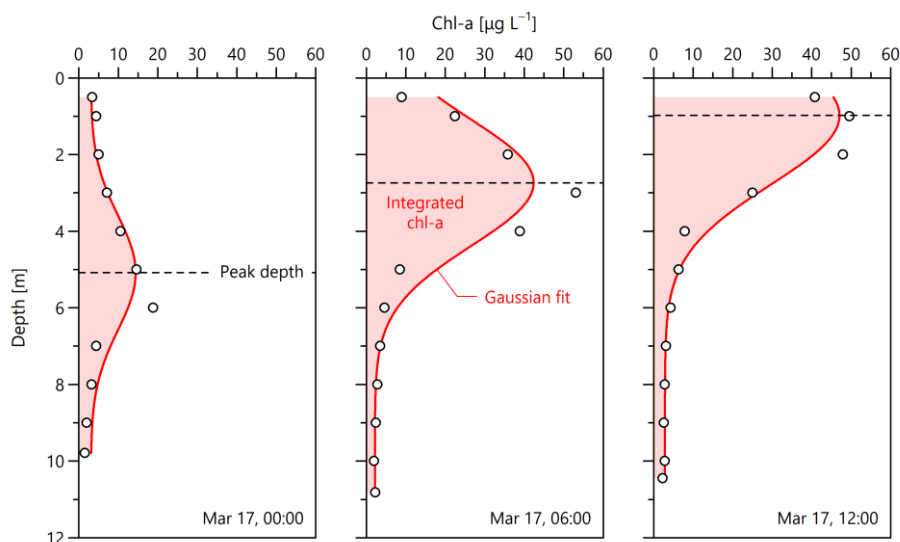
ここで、 $C(z)$  は深度  $z$  (m) におけるクロロフィル *a* 濃度 ( $\mu\text{g L}^{-1}$ )、 $A$  は振幅、 $\mu$  は極大深度 (m)、 $\sigma$  は分布幅、 $b$  はバックグラウンド値を表す。クロロフィル *a* 極大層の深度は観測深度間隔の影響を受けるため、本研究では鉛直分布を単峰型と仮定し、ガウス関数による近似から連続的な極大深度を推定した。各パラメータは非線形最小二乗法により推定し、推定された  $\mu$  をクロロフィル *a* 極大層深度 (peak depth) と定義した (第 3 図)。また、推定されたガウス関数の下面積を台形積分により算出し、水柱積算クロロフィル *a* 量 ( $\text{mg m}^{-2}$ ) の指標とした。

## 3. 鉛直移動速度の算出

連続する観測時刻におけるクロロフィル *a* 極大層深度の差分から、鉛直移動速度を以下の式により算出した。

$$V_t = -\frac{D_t - D_{t-1}}{\Delta t}$$

ここで、 $V_t$  は時刻  $t$  における鉛直移動速度 ( $\text{m h}^{-1}$ )、 $D_t$  は時刻  $t$  におけるクロロフィル *a* 極大層深度 (m)、 $\Delta t$  は観測間隔 (1h) を表す。正の値は上昇、負の値は下降を示す。算出された鉛直移動速度については、短周期の変動を平滑化するため、3 時間移動平均を適用した。



第3図 クロロフィル *a* 鉛直プロファイルへのガウス関数フィッティングの概念図

白丸は観測されたクロロフィル *a* 濃度、赤線はガウス関数によるフィッティング曲線を示す。薄赤色の網掛け部分は、フィッティング曲線から算出した水柱積算クロロフィル *a* 量を表す。破線は、フィッティング曲線の極大値から求めたクロロフィル *a* 極大層深度を示す。図には、堺浜モニタリングポストにおける2019年3月17日00:00、06:00および12:00の解析例を示した。

#### 4. 日周変動パターンの解析

クロロフィル *a* 極大層深度および鉛直移動速度の日周変動を評価するため、時刻 (0–24 h) を説明変数、極大層深度または鉛直移動速度を応答変数とした一般化加法モデル (generalized additive model: GAM) を適用した。平滑項には周期性を考慮した cyclic cubic spline を用い、推定には R (version 4.6.0)<sup>16)</sup> の mgcv パッケージを使用した。

解析対象期間は、クロロフィル *a* 極大層が連続的に追跡可能であり、かつ明瞭な日周鉛直移動パターンが認められた期間とした。対象期間は、大阪港波浪観測塔では2019年3月3日から3月21日、堺浜では2019年2月28日から3月21日とした。また、鉛直移動速度の解析では、移動平均値を使用せず、極端な外れ値の影響を除外するため、絶対値が  $5 \text{ m h}^{-1}$  以上のデータを解析対象から除外した。

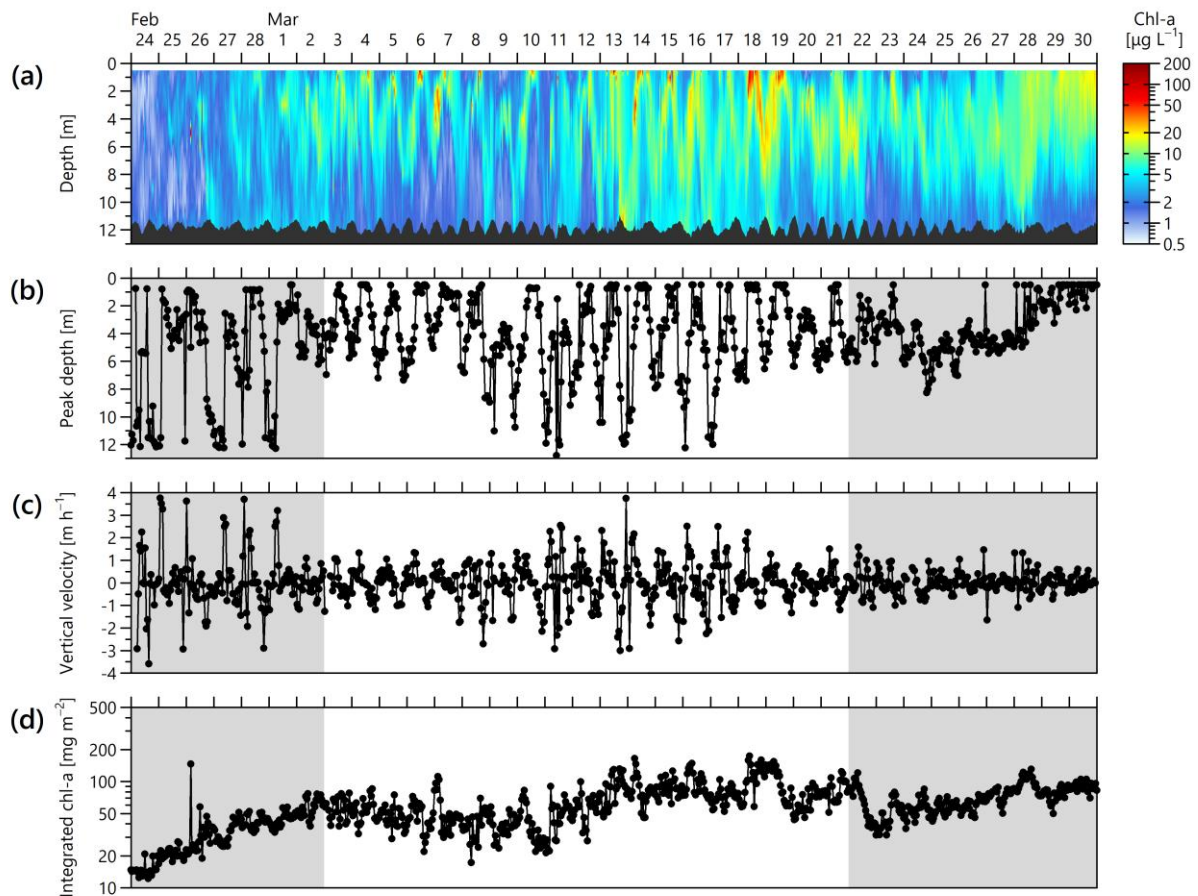
### Ⅲ. 結果

#### 1. 大阪港波浪観測塔におけるクロロフィル *a* 極大層の鉛直変動

大阪港波浪観測塔では、解析対象期間を通じてクロロフィル *a* 極大層が認められ、その深度は概ね表層から海底付近である12 m程度までの範囲で変動した(第4図a, b)。特に3月上旬から中旬にかけて、極大層は夜間に深層へ移動し、日中には浅層へ移動する日周期的な変動パターンを繰り返した。極大層深度の時間変化から算出した鉛直移動速度は、概ね  $-3 \sim +4 \text{ m h}^{-1}$  の範囲で推移した(第4図c)。上昇速度は未明から早朝にかけて増加し、下降速度は夕方から夜間にかけて増加する傾向を示した。一方、2019年2月24日～3月2日および3月22日以降は、極大層の変動パターンが不明瞭であったため、日周変動解析対象から除外した。水柱積算クロロフィル *a* 量は解析期間中に増加傾向を示し、3月中旬以降は  $100 \text{ mg m}^{-2}$  前後で推移した(第4図d)。

#### 2. 堺浜におけるクロロフィル *a* 極大層の鉛直変動

堺浜においても、大阪港波浪観測塔と同様にクロロフィル *a* 極大層の日周期的な鉛直変動が認められた(第5図a, b)。極大層深度は概ね0～7 mの範囲に分布し、大阪港波浪観測塔と比較して変動幅は小さい傾向を示した。鉛直移動速度は概ね  $-2 \sim +2 \text{ m h}^{-1}$  の範囲で推移し(第5図c)、大阪港波浪観測塔より小さい値を示した。水柱積算クロロフィル *a* 量は3月中旬以降に急増し、一時的に  $200 \text{ mg m}^{-2}$  を超える高い値を示した(第5図d)。



第 4 図 大阪港波浪観測塔におけるクロロフィル *a* の鉛直分布特性と推定された鉛直移動

(a) クロロフィル *a* 濃度の鉛直時系列分布, (b) ガウスフィッティングにより推定したクロロフィル *a* 極大層深度, (c) クロロフィル *a* 極大層深度の時間変化から算出した鉛直移動速度 (3 時間移動平均), (d) ガウスフィッティング曲線を深度方向に積分して求めた水柱積算クロロフィル *a* 量の経時変化 (対数軸). 灰色の網掛けは, クロロフィル *a* の明瞭な日周鉛直移動パターンが認められず, 解析対象から除外した期間を示す.

### 3. クロロフィル *a* 極大層の日周変動パターン

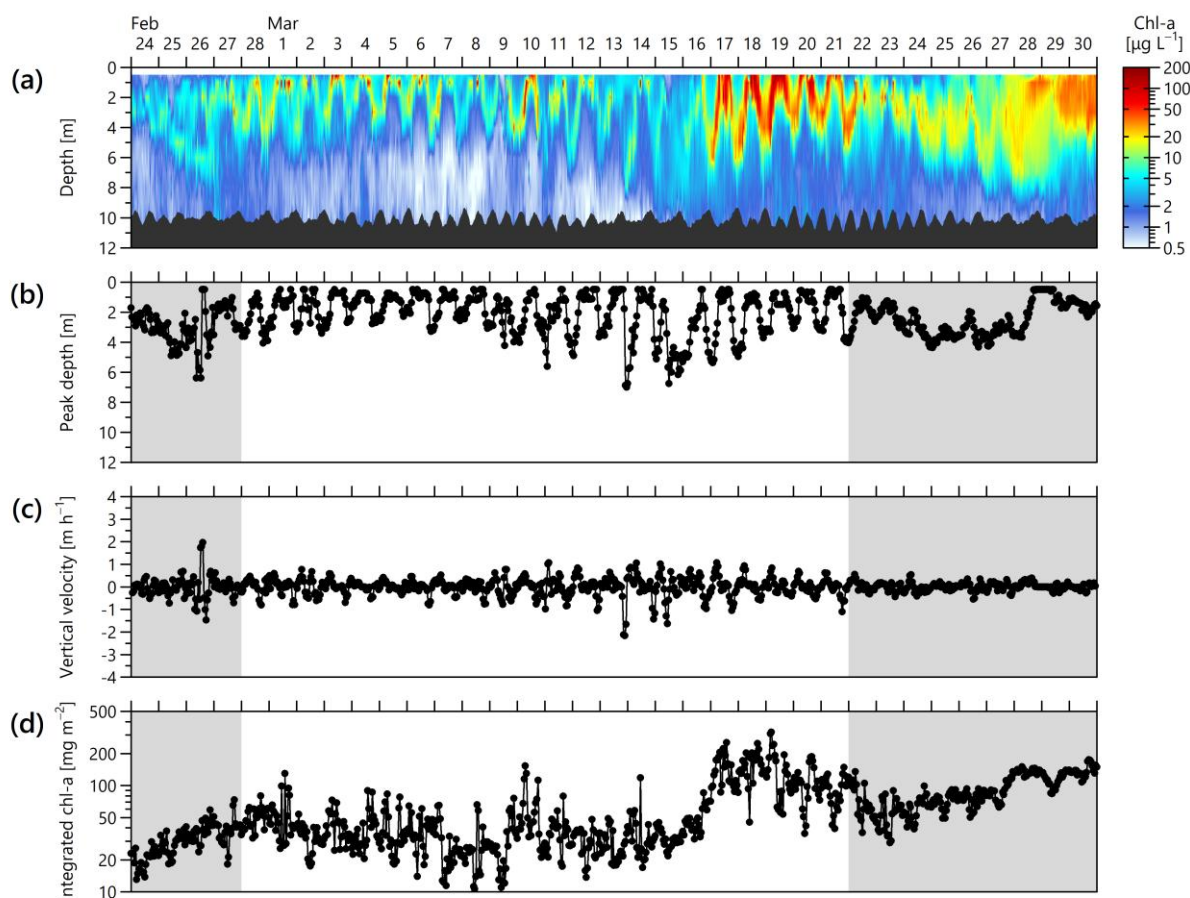
クロロフィル *a* 極大層深度および鉛直移動速度の日周変動を GAM により解析した結果, 両地点とも共通した日周変動パターンが認められた (第 6 図). 極大層は 02:00~03:00 頃から上昇を開始し, 08:00 前後に表層へ到達した後, 15:00~16:00 頃まで浅層に滞留した. その後, 15:00~16:00 頃から下降を開始し, 22:00~23:00 頃に最深部へ到達した. 上昇開始時刻および下降開始時刻は両地点で概ね一致していた一方, 到達深度および鉛直移動速度には地点間差が認められた.

大阪港波浪観測塔では, 極大層の最深到達深度は約 7.1 m であり, 堺浜の約 3.6 m より深かった. また, 鉛直移動速度の最大値は  $+0.62 \text{ m h}^{-1}$ , 最小値は  $-0.75 \text{ m h}^{-1}$  であり, 堺浜 (それぞれ  $+0.49 \text{ m h}^{-1}$ ,  $-0.44 \text{ m h}^{-1}$ ) よりも絶対値として大きな値を示した.

## IV. 考察

### 1. クロロフィル *a* 極大層の動態に基づく *Alexandrium tamarense* species complex の鉛直移動の推定

本研究では, モニタリングポストで観測されたクロロフィル *a* 極大層の変動を *At* complex の鉛直移動として解釈した. しかし, クロロフィル *a* は植物プランクトン群集全体の現存量を反映する指標であり, 特定種を直接識別するものではない. 一方, 解析対象期間である 2019 年 2 月下旬から 3 月にかけて, 大阪湾奥部では *At* complex による大規模ブ



第5図 堺浜におけるクロロフィル *a* の鉛直分布特性と推定された鉛直移動

(a) クロロフィル *a* 濃度の鉛直時系列分布, (b) ガウスフィッティングにより推定したクロロフィル *a* 極大層深度, (c) クロロフィル *a* 極大層深度の時間変化から算出した鉛直移動速度 (3 時間移動平均), (d) ガウスフィッティング曲線を深度方向に積分して求めた水柱積算クロロフィル *a* 量の経時変化 (対数軸). 灰色の網掛けは, クロロフィル *a* の明瞭な日周鉛直移動パターンが認められず, 解析対象から除外した期間を示す.

ルームが発生していた<sup>12)</sup>. 特に2019年3月15日には, 堺出島漁港において  $166,375 \text{ cells mL}^{-1}$  の高密度出現が確認され, 周辺海域でも広範囲に海水の着色が認められた (第1図). なお, 同期間, 同海域では他種による赤潮は確認されていない<sup>12)</sup>. また, 本研究で観測されたクロロフィル *a* 極大層は, 数週間にわたり規則的な日周変動を示した. 既往研究においても, Atcomplex を含む渦鞭毛藻類は昼間に表層へ集積し, 夜間に下層へ移動する日周鉛直移動を行うことが報告されている<sup>4,5,7,8)</sup>.

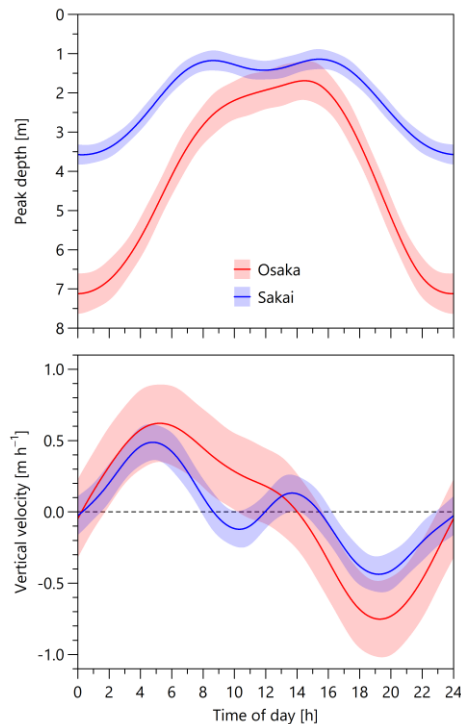
これらのことから, 解析期間中に観測されたクロロフィル *a* 極大層の変動は, Atcomplex が優占する植物プランクトン群集の鉛直移動を主として反映している可能性が高いと考えられる. ただし, 他の植物プランクトン種の寄与を完全に排除することはできず, 本研究で推定した鉛直移動特性には群集全体の変動が含まれている可能性がある.

## 2. *Alexandrium tamarense* species complex ブルーム期におけるクロロフィル *a* 極大層の日周鉛直移動の特徴

大阪港波浪観測塔および堺浜では, クロロフィル *a* 極大層が明瞭な日周鉛直移動を示した (第4~6図). 両地点とも, 極大層は02:00~03:00頃から上昇を開始し, 08:00前後までに表層へ到達した. その後, 日中は表層付近に滞留し, 15:00~16:00頃から下降を開始した. 下降は22:00~23:00頃まで継続し, その後は中層に滞留したのち, 翌未明から再び上昇へ転じた. このような昼間の表層集積と夜間の深層移動は, 渦鞭毛藻類に共通する典型的な日周鉛直移動パターンであり, 光合成による炭素獲得と下層での栄養塩獲得を両立する行動戦略と考えられている<sup>5,17)</sup>.

また, 本研究で推定された鉛直移動速度は, 大阪港波浪観測塔では上昇時の最大鉛直移動速度が約  $+0.62 \text{ m h}^{-1}$ , 下降

時の最大鉛直速度が約 $-0.75 \text{ m h}^{-1}$ 、堺浜ではそれぞれ約 $+0.49 \text{ m h}^{-1}$ および約 $-0.44 \text{ m h}^{-1}$ であった。これらの値は、既往研究で報告されている *At complex* を含む渦鞭毛藻類の遊泳速度の範囲内であり<sup>4,5,17,18</sup>、本研究で用いた推定手法の妥当性を支持する結果と考えられる。従来、*At complex* の鉛直移動は採水・検鏡による短期間の連続観測によって報告されてきたが<sup>7,8</sup>、本研究では自動連続観測データを利用することで、数週間規模にわたる *At complex* の鉛直移動パターンの推測を可能とするとともに、鉛直移動速度も定量的に推定することができた。本研究で対象とした *At complex* は、既往知見から *A. catenella* (Group I) である可能性が極めて高く、本稿で推定された鉛直移動特性は *A. catenella* (Group I) の生態を反映しているものと考えられる。



第 6 図 大阪港波浪観測塔および堺浜におけるクロロフィル *a* 極大層の日周変動

上図はクロロフィル *a* 極大層深度、下図は鉛直移動速度（正値は上昇、負値は下降）の日周変動を示す。実線は一般化加法モデル (GAM) により推定した日周パターン、網掛けは 95% 信頼区間を示す。

### 3. クロロフィル *a* 極大層の鉛直移動のタイミングと概日リズム

大阪港波浪観測塔および堺浜では、上昇開始時刻および下降開始時刻が概ね一致していた（第 6 図）。2019 年 3 月中旬の大阪湾における日の出時刻は概ね 06:00 頃、日の入り時刻は 18:00 頃である。したがって、極大層の上昇開始時刻は日の出より 3~4 時間早く、下降開始時刻も日の入りより 2~3 時間早かった（付図 1, 付図 2）。このことは、クロロフィル *a* 極大層の鉛直移動が周囲の光環境の変化に機械的に応答するだけでなく、植物プランクトンの概日リズムなど内因的な支配が関与している可能性を示唆している<sup>5,19,20</sup>。一方で、午後の下降開始時刻は太陽高度の低下に伴う水中光環境の変化とも対応している可能性があり、光環境が移動タイミングの調節因子として機能していることも考えられる。

本研究の観測データのみでは、内因性リズムと外部環境要因の寄与を明確に区別することはできない。今後は、培養実験や詳細な光環境観測を組み合わせることで、鉛直移動を制御する要因をより詳細に検証する必要がある。

### 4. 地点間で異なる鉛直移動速度および到達深度の規定要因

大阪港波浪観測塔と堺浜では、上昇開始時刻および下降開始時刻は概ね一致していた一方で、鉛直移動速度および最大到達深度には明瞭な地点間差が認められた（第 6 図）。大阪港波浪観測塔では、堺浜と比較して鉛直移動速度が大きく、夜間にはより深層まで下降する傾向を示した。このことは、鉛直移動のタイミングは共通の内因性リズムによって制御される一方、移動速度や到達深度は局所的な環境条件の影響を受けていることを示唆している。

付図1および付図2に示したように、堺浜では大阪港波浪観測塔よりも $\sigma_t$ の鉛直勾配が大きく、クロロフィル *a* 極大層が移動する際に経験する $\sigma_t$ の変化量も大きい傾向が認められた。一方、鉛直移動速度は堺浜で小さい値を示していたことから、密度成層が発達した環境では密度勾配を横断するための制約が大きくなり、結果として鉛直移動速度が低下している可能性<sup>19)</sup>が考えられる。

一方、溶存酸素飽和度との関係についてみると、ブルーム後半の3月中旬には両地点とも中底層で酸素飽和度が低下したものの、クロロフィル *a* 極大層は概ね80~90%の層まで下降していた(付図1)。しかし、解析期間全体でみると、クロロフィル *a* 極大層深度における溶存酸素飽和度は日周期的に約80~135%の範囲で変動しており(付図2)、夜間にも著しい低酸素環境へ移動していたわけではなかった。また、本研究で対象としたブルームではAtcomplexが植物プランクトン群集の大部分を占めていたと考えられることから、観測された溶存酸素飽和度は、本種群の鉛直移動によって形成・維持された環境を反映している可能性もある。

さらに、鉛直移動には密度成層だけでなく、流況の影響も考慮する必要がある。大阪港波浪観測塔および堺浜における別年の超音波流速計(ADCP)による観測では、表層から中層にかけて数~数十 $\text{cm s}^{-1}$ 程度の速度で流動しており(付図3)、乱流混合や水平移流により植物プランクトンの水平・鉛直分布が影響を受ける可能性がある。本研究では対象期間の流況データを取得できなかったため直接的な評価はできないが、流況の違いが鉛直移動速度や到達深度に影響した可能性も考えられる。

本研究は観測データに基づく解析であり、密度成層、溶存酸素および流況がAtcomplexの鉛直移動を直接制御していることを示すものではない。また、大阪湾奥部ではエスチュアリー循環に伴う上層流出・下層流入が卓越することから、ブルームが数週間にわたり湾奥部で維持された背景には、日周鉛直移動が水平輸送を抑制あるいは滞留を促進する役割を果たしている可能性も考えられる。しかし、本研究では対象期間の流況データや栄養塩分布を解析しておらず、その寄与を評価することはできなかった。今後はADCP等による流況観測と組み合わせ、密度成層、流動場、酸素環境および栄養塩環境がAtcomplexの日周鉛直移動とブルームの維持機構に及ぼす影響を総合的に検証する必要がある。

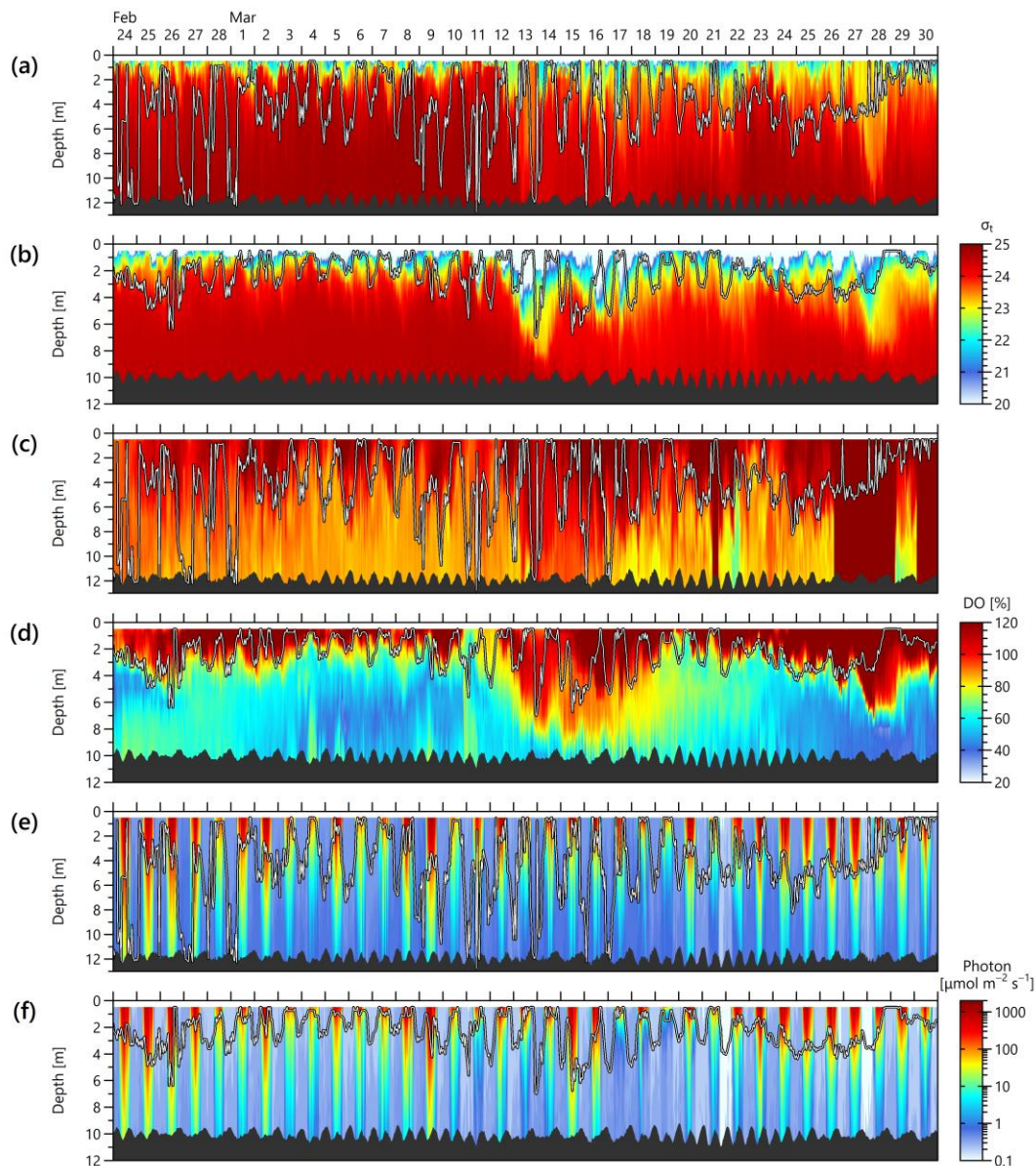
## 摘要

麻痺性貝毒原因種 *Alexandrium tamarense* species complex の鉛直移動特性を推定するため、2019年春季の大阪湾奥部におけるブルーム期を対象として、国土交通省近畿地方整備局のモニタリングポスト(大阪港波浪観測塔および堺浜)で取得された連続観測データを解析した。クロロフィル *a* 鉛直分布にガウス関数を適用して極大層深度を推定し、連続する観測時刻間の深度変化から鉛直移動速度を算出した。両地点において、クロロフィル *a* 極大層は明瞭な日周鉛直移動を示し、02:00~03:00頃から上昇を開始して08:00頃に表層へ到達した後、15:00~16:00頃から下降を開始し、22:00~23:00頃に最深部へ到達した。上昇開始時刻および下降開始時刻は両地点で概ね一致していた一方、鉛直移動速度および到達深度には地点間差が認められ、大阪港波浪観測塔では堺浜と比較してより深層まで下降し、移動速度も大きい傾向を示した。以上の結果から、モニタリングポストのクロロフィル *a* 連続観測データが、大阪湾におけるAtcomplexの日周鉛直移動のタイミングや移動速度、到達深度の定量的評価に役立つ可能性が示された。また、鉛直移動のタイミングは共通の内因性リズムに支配される一方、移動速度や到達深度は局所的な環境条件の影響を受ける可能性が示唆された。

## 引用文献

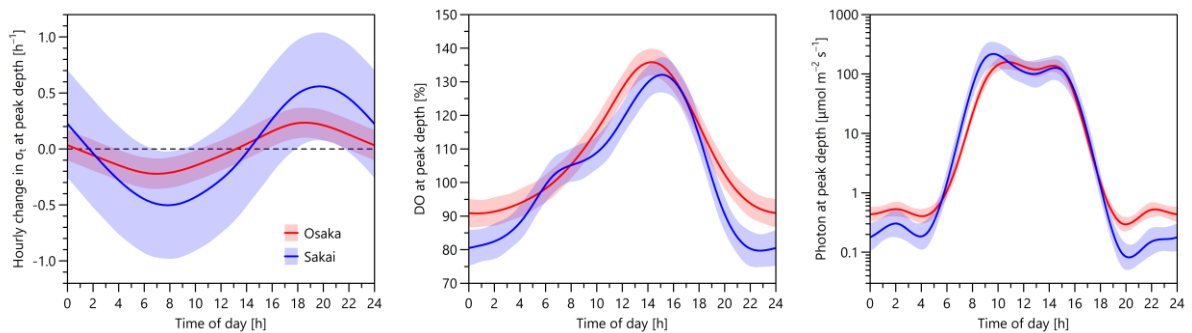
- 1) 神山孝史 (2017). わが国の二枚貝の毒化と貝毒原因プランクトンの海域による特徴(鈴木敏之, 神山孝史, 大島泰克編, 貝毒—新たな貝毒リスク管理措置ガイドラインとその導入に向けた研究). 恒星社厚生閣, 東京, pp. 109–126.
- 2) John, U., Litaker, R. W., Montresor, M., Murray, S., Brosnahan, M. L., and Anderson, D. M. (2014). Formal revision of the *Alexandrium tamarense* species complex (Dinophyceae) taxonomy: the introduction of five species with emphasis on molecular-based (rDNA) classification. *Protist*, 165(6), 779–804. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.protis.2014.10.001>
- 3) Prud'homme van Reine, W. F. (2017). Report of the nomenclature committee for algae: 15. *Taxon*, 66(1), 191–192. DOI: <https://doi.org/10.12705/661.16>

- 4) Brosnahan, M. L., Ralston, D. K., Fischer, A. D., Solow, A. R., and Anderson, D. M. (2017). Bloom termination of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella*: Vertical migration behavior, sediment infiltration, and benthic cyst yield. *Limnology and Oceanography*, 62(6), 2829–2849. DOI: <https://doi.org/10.1002/lno.10664>
- 5) MacIntyre, J. G., Cullen, J. J., and Cembella, A. D. (1997). Vertical migration, nutrition and toxicity in the dinoflagellate *Alexandrium tamarens*. *Marine Ecology Progress Series*, 148, 201–216. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps148201>
- 6) 竹内照文, 吉田陽一 (1999). 田辺湾における *Alexandrium catenella* の高密度発生と水質, 気象要因との関係. 日本水産学会誌, 65(5), 826–832. DOI: <https://doi.org/10.2331/suisan.65.826>
- 7) 山本圭吾, 松山幸彦, 大美博昭, 有山啓之 (2010). ブルーム盛期における麻痺性貝毒原因プランクトン *Alexandrium tamarens* の日周鉛直移動, 環境要因および細胞毒量の変化. 日本水産学会誌, 76(5), 877–885. DOI: <https://doi.org/10.2331/suisan.76.877>
- 8) Fauchot, J., Levasseur, M., and Roy, S. (2005). Daytime and nighttime vertical migrations of *Alexandrium tamarens* in the St. Lawrence estuary (Canada). *Marine Ecology Progress Series*, 296, 241–250. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps296241>
- 9) 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所 (2008). 平成 19 年瀬戸内海の赤潮. 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 神戸, 67 pp.
- 10) 山本圭吾, 中嶋昌紀, 田淵敬一, 濱野米一 (2009). 2007 年春期に大阪湾で発生した *Alexandrium tamarens* 新奇赤潮と二枚貝の高毒化. 日本プランクトン学会報, 56(1), 13–24.
- 11) 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所 (2019). 平成 30 年瀬戸内海の赤潮. 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 神戸, 62 pp.
- 12) 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所 (2020). 令和元年瀬戸内海の赤潮. 水産庁瀬戸内海漁業調整事務所, 神戸, 62 pp.
- 13) Nagai, S., Chen, H., Kawakami, Y., Yamamoto, K., Sildever, S., Kanno, N., Oikawa, H., Yasuie, M., Nakamura, Y., Hongo, Y., Fujiwara, A., Kobayashi, T., and Gojobori, T. (2019). Monitoring of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* in Osaka Bay, Japan using a massively parallel sequencing (MPS)-based technique. *Harmful Algae*, 89, 101660. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101660>
- 14) Nishitani, G., Yamamoto, K., Nakajima, M., Shibata, Y., Sato-Okoshi, W., and Yamaguchi, M. (2021). A novel parasite strain of *Amoebophrya* sp. infecting the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* (Group I) and its effect on the host bloom in Osaka Bay, Japan. *Harmful Algae*, 110, 102123. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.hal.2021.102123>
- 15) 国土交通省. 大阪湾水質定点自動観測データ配信システム. <http://teiten.pa.kkr.mlit.go.jp/obweb/> (2026 年 6 月 16 日アクセス確認).
- 16) R Core Team (2026). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<https://www.R-project.org/>)
- 17) Anderson, D. M., and Stolzenbach, K. D. (1985). Selective retention of two dinoflagellates in a well-mixed estuarine embayment: the importance of diel vertical migration and surface avoidance. *Marine Ecology Progress Series*, 25, 39–50. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps025039>
- 18) Lewis, N. I., Xu, W., Jericho, S. K., Kreuzer, H. J., Jericho, M. H., and Cembella, A. D. (2006). Swimming speed of three species of *Alexandrium* (Dinophyceae) as determined by digital in-line holography. *Phycologia*, 45(1), 61–70. DOI: <https://doi.org/10.2216/04-59.1>
- 19) Santos, B. A., and Carreto, J. I. (1992). Vertical migration of *Alexandrium excavatum* (Braarud) Balech et Tangen in experimental columns. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 40, 15–25. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0373-55241992000100002>
- 20) Kamykowski, D., and Yamazaki, H. (1997). A study of metabolism-influenced orientation in the diel vertical migration of marine dinoflagellates. *Limnology and Oceanography*, 42(5, part 2), 1189–1202. DOI: [https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5\\_part\\_2.1189](https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5_part_2.1189)



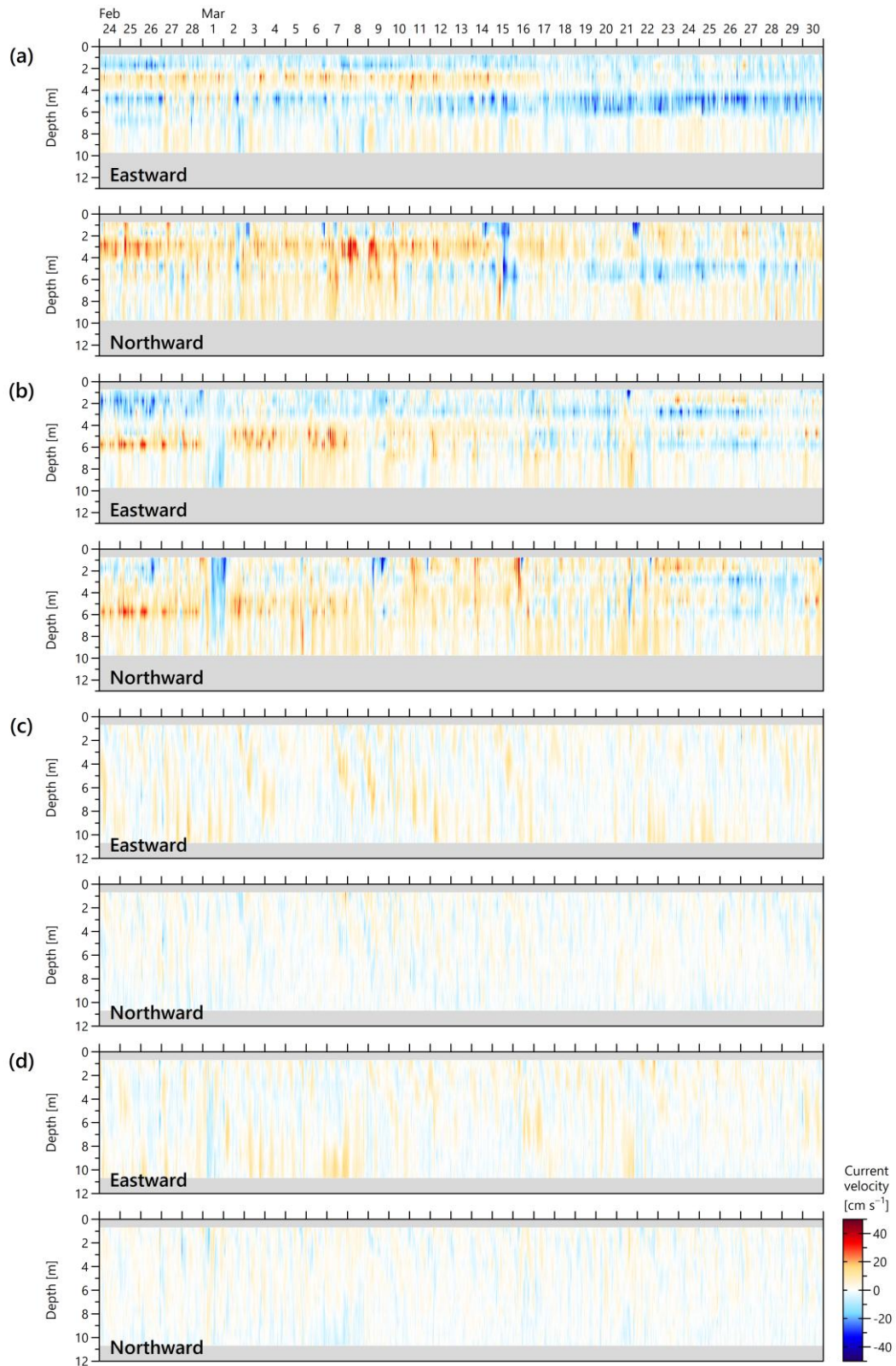
付図1 大阪港波浪観測塔および堺浜における環境条件の鉛直分布

(a, b)  $\sigma_t$  の鉛直時系列分布, (c, d) 溶存酸素飽和度の鉛直時系列分布, (e, f) 光量子束密度の鉛直時系列分布. 白線はガウスフィッティングにより推定したクロロフィル *a* 極大層深度. (a, c, e) 大阪港波浪観測塔, (b, d, f) 堺浜.



付図2 クロロフィル *a* 極大層における環境条件の日周変動

左図はクロロフィル *a* 極大層深度の移動に伴う  $\sigma_t$  の変化量, 中図はクロロフィル *a* 極大層深度における溶存酸素飽和度, 右図はクロロフィル *a* 極大層深度における光量子束密度の日周変動を示す. 実線は一般化加法モデル (GAM) により推定した日周パターン, 網掛けは95%信頼区間を示す.



付図3 大阪港波浪観測塔および堺浜における流況の鉛直分布

(a, b) 大阪港波浪観測塔, (c, d) 堺浜における東方流速および北方流速の鉛直時系列分布. (a, c) 2017 年, (b, d) 2018 年の同時期. 2019 年は両地点ともに解析対象期間中は欠測となっていた.