

# 2021年北海道太平洋沿岸に発生した*Karenia selliformis*赤潮のタネの由来について

## ～カムチャッカから道東に至る輸送経路と経験水温についての検討～

宮園 章<sup>1</sup>, 黒田 寛<sup>2</sup>

<sup>1</sup>北海道立総合研究機構水産研究本部中央水産試験場, <sup>2</sup>水産研究・教育機構水産資源研究所 (釧路)

Origin of seeds of *Karenia selliformis* red tide that occurred along the Pacific coast of Hokkaido in 2021

～ Consideration of the transportation route of the seeds from Kamchatka to eastern Hokkaido and the water temperature condition of the route ～

AKIRA MIYAZONO<sup>\*1</sup> and HIROSHI KURODA<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Central Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Yoichi, Hokkaido, 046-8555,

<sup>2</sup> Fisheries Resources Institute (Kushiro Station), Japan Fisheries Research and Education Agency, Kushiro, 085-0802, Japan.

We investigated particles transported from the east coast of Kamchatka Peninsula to the coast of eastern Hokkaido by analyzing results of particle-tracking experiments of Kuroda *et al.* (2021a) that the origin is assumed to be the red tide on Kamchatka Peninsula occurred in 2020. The majority of the particles shed from Kamchatka Peninsula were transported southwestward along the Kuril Islands, partly through the Sea of Okhotsk and partly through the Pacific coast to the eastern Hokkaido coast. It is possible that *K. selliformis* that followed this pathway, which had lower water temperature conditions that were more severe than those along the eastern Hokkaido coast, could not survive. On the other hand, an extremely small number of particles were transported off the coast of eastern Hokkaido via a pathway that experiences milder water temperatures than the eastern coast of Hokkaido, and remained off the coast of eastern Hokkaido from early June to mid-August. This extremely vulnerable route might have been the transport route from the Kamchatka coast.

キーワード: *Karenia selliformis*赤潮, 経験水温, 粒子追跡実験, タネの由来, 輸送経路

2021年の北海道太平洋沿岸域で広域かつ長期間発生した*Karenia selliformis*赤潮(以後,*K.s.*赤潮と称する)は記録的な規模の大きさと90億円を超える甚大な漁業被害を伴った。*K.s.*赤潮は観測史上最大級の強度と広がりを持つ海洋熱波がその引き金となった可能性があり, 仮説が提示されている (Kuroda *et al.*, 2021a; Kuroda *et al.*, 2022; 山口ら, 2022; 宮園ら, 2023)。しかし, 強烈な海洋熱波により珪藻類が排除された表層にどこからどのように*K.s.*赤潮のタネが到来したかなどの疑問に対する検討は不十分である。

Kuroda *et al.* (2021a) は粒子逆追跡により, 2021年の北海道太平洋沿岸で発生した*K.s.*赤潮のタネの起源として, 日本海, 太平洋のカムチャッカ沿岸およびオホーツ

ク海である可能性を指摘している。さらに, 2020年秋季にカムチャッカ沿岸で発生した*Karenia*赤潮との関係を調べるために粒子順追跡を行い, カムチャッカ沿岸から北海道太平洋周辺に到達した粒子が赤潮のタネとなる可能性はあるが, 粒子追跡実験では考慮されなかった*K. selliformis*の生残・成長を考慮する必要性を論じている。*K. selliformis*の北海道株はITS-LSUrDNAの配列が2020年9～10月のカムチャッカ株と同一であり (Iwataki *et al.*, 2022), 形態学的な特徴も一致していた (Olrova *et al.*, 2022)。ただし, カムチャッカ株が北海道株のタネとなるためには, 2℃以下となる北海道太平洋海域における冬～春季の極低水温環境 (Isada *et al.*, 2019, 2021) でも生残

する必要があり, *K. selliformis*の低水温耐性戦略についての知見が重要となる (Iwataki *et al.*, 2022)。

*K. selliformis*は世界の様々な海域で同定され, 分布域は地理的に連続しておらず広範囲に及ぶ; 南西太平洋 (オーストラリアとニュージーランド) (Mackenzie *et al.* 1996; de Salas *et al.* 2003), 南東太平洋 (チリ) (Mardones *et al.* 2020), 北西太平洋 (日本とロシア) (Iwataki *et al.* 2022; Orlova *et al.* 2022), 北東太平洋 (メキシコ) (Castillo and Wamudio-Resendiz 2013), アラビア湾 (サウジアラビア) (Al-Yamani *et al.* 2015), 地中海 (チュニジア) (Feki-Sahnoun *et al.* 2020) および北西大西洋 (USA) (Wolny *et al.* 2024)。このため, その生理特性はそれぞれの株が生息している環境によって変化する。北海道における*K.s.*赤潮発生時の水温環境は9.8~17.6 °Cであり, これは1999年チリ (>13.5 °C)と2020年ロシアのカムチャッカ (9~13 °C)における赤潮発生時の水温条件に似ていた (Iwataki *et al.*, 2022)。坂本ら (2023)は培養実験により, *K. selliformis*の北海道株の水温と増殖速度の関係を検討し, 北海道株は5 °C以下でゆっくり死滅, 5~10 °Cで維持・ゆっくり増加, 10~17.5 °Cで増加, 17.5~22.5 °Cで活発に増加, 25 °C以上で増加しないことから, 冷水適応種であると指摘している。湯浅ら (2024)は弱光条件の水温5, 7.5, 10 °Cにおける培養試験を行い, 水温が下がるほど生残率が上昇し, 水温5 °Cでは本種が90日以上生残できることを明らかにした。これらのことは増殖に適した条件下と適さない条件下では*K. selliformis*の生理的応答が異なることを示している。冷水性の*K. selliformis*の生活史においては5 °C以下の水温も経験することが想定されるが, こうした低温環境下に適応したときの耐性についての知見は不十分である。

本研究では, Kuroda *et al.* (2021a)によるカムチャッカ沿岸から放出した粒子の順追跡実験の中で北海道沿岸に到達した粒子の輸送経路と水温履歴を解析して, カムチャッカ赤潮由来の*K. selliformis*が北海道の*K.s.*赤潮のタネとなる可能性を検討した。

## 試料及び方法

**カムチャッカから道東に到来した粒子の水温履歴** カムチャッカ半島の南東沿岸に置いた粒子 (87616個)を2020年10月1日から2021年9月30日まで追跡した粒子追跡実験結果 (Kuroda *et al.*, 2021)を用いて, 2021年9月30日に北海道太平洋沿岸から沖合に到達した粒子3226個の輸送履歴 (日別緯度・経度・水温)を切り出し, 輸送ルートと経験水温についての解析を行った (Fig. 1)。この実験では等深度での追跡を行ったため, 深度の情報はない。水平拡散係数は $1.0 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ とした。

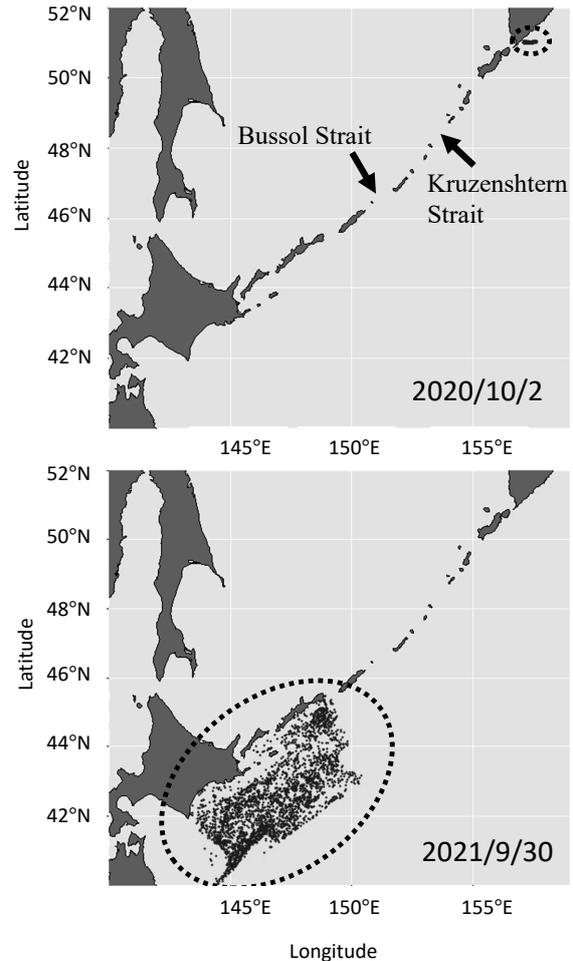


Fig. 1 The particles used in this study (upper panel, dotted circle) which were selected as the particles coming to Pacific off Hokkaido at September 30th 2021 from south of Kamchatka at October 2nd 2020 (bottom panel, dotted circle) on the results of the particle tracking experiment (Kuroda *et al.*, 2021).

粒子追跡実験の中で2021年8月15日に北海道太平洋沿岸に接岸した6粒子に着目し, それらの輸送経路と経験水温の解析を行った。同様に, 粒子追跡実験の中で南下速度が早い粒子群が認められたため, 2021年3月2日に北緯42°以南に到達し, そのとき5 °C以上の環境にあった5粒子 (最速南下粒子)の輸送経路と経験水温の解析を行った。**最速南下粒子群は北海道に接近するのか?** 上記の解析により, 最速南下粒子群の到達場所は北海道のはるか沖合 (北緯42°以南, 東経149°付近)であることがわかった。これらの粒子が赤潮のタネとして機能するには道東沿岸に接近する必要がある。そこで, このことを確認するため新たに粒子追跡実験を行った。この粒子追跡実験では, Kuroda *et al.* (2021a)と同様に日本周辺 $1/50^\circ$ 高解像度海洋モデルによる日平均出力を用いて, 等深度で粒子追跡するプログラムにはROMSに特化したソフトウェアであ

るLTRANS (Schlag *et al.*, 2008) をKuroda *et al.* (2014) ならびにKuroda *et al.* (2021a)が改良したバージョンを使用した。鉛直方向の輸送はモデルの鉛直速度と鉛直拡散による鉛直運動を考慮し、水平拡散係数は $1.0 \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ とした。660個の粒子を北緯41.22~41.70°, 東経148.5~149.55°の深度5, 10, 20 mに配置し、2021年3月1日から2021年8月28日まで180日間追跡した。そして、5月30日, 6月29日,

7月29日に北海道沿岸域(北緯40.0~42.7°, 東経143.0~147.9°)に分布した粒子の中から輸送期間中におおむね5°C以上の水温環境を経験したもの(5°C以下の温度を20日以上経験したケースを除く)を選定した。さらに、赤潮のタネとして機能するには粒子の分布深度も影響すると考え、おおむね深度100 m以浅を輸送したものをを選び、その輸送軌跡を解析した。

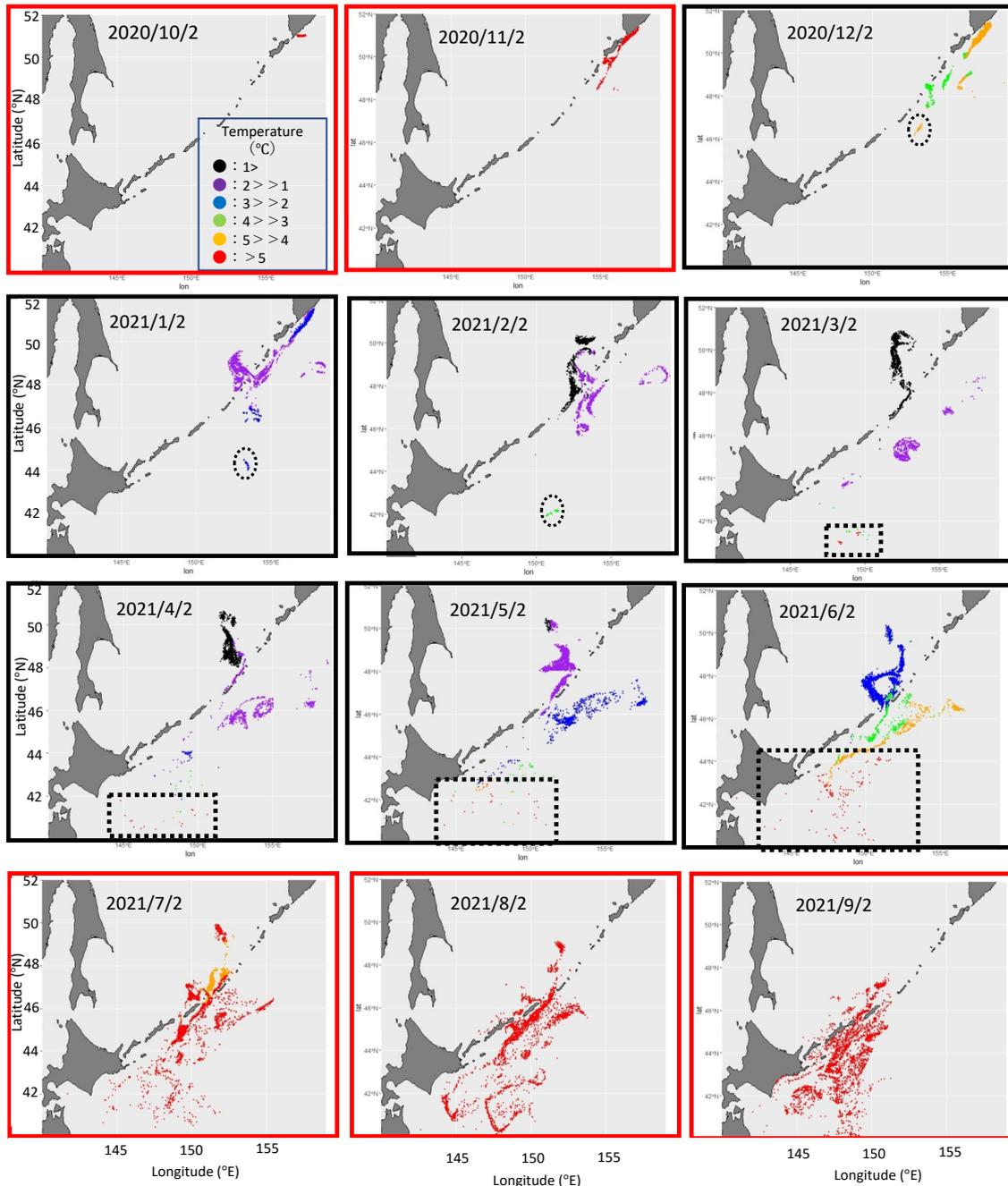


Fig.2 Monthly distributions of the selected particles as coming to Pacific off Hokkaido from south of Kamchatka and water temperature (°C) of the particles experienced from October 2th 2020 to September 2th 2021. Black dotted circles indicate the particles which moved southward the fastest, black dotted squares indicate the area almost over 5 °C in March-June when the other particles experienced under 5 °C, 2021. The panels enclosed by red square indicate almost particles were over 5 °C, other ones enclosed by black square indicate almost particles were under 5 °C.

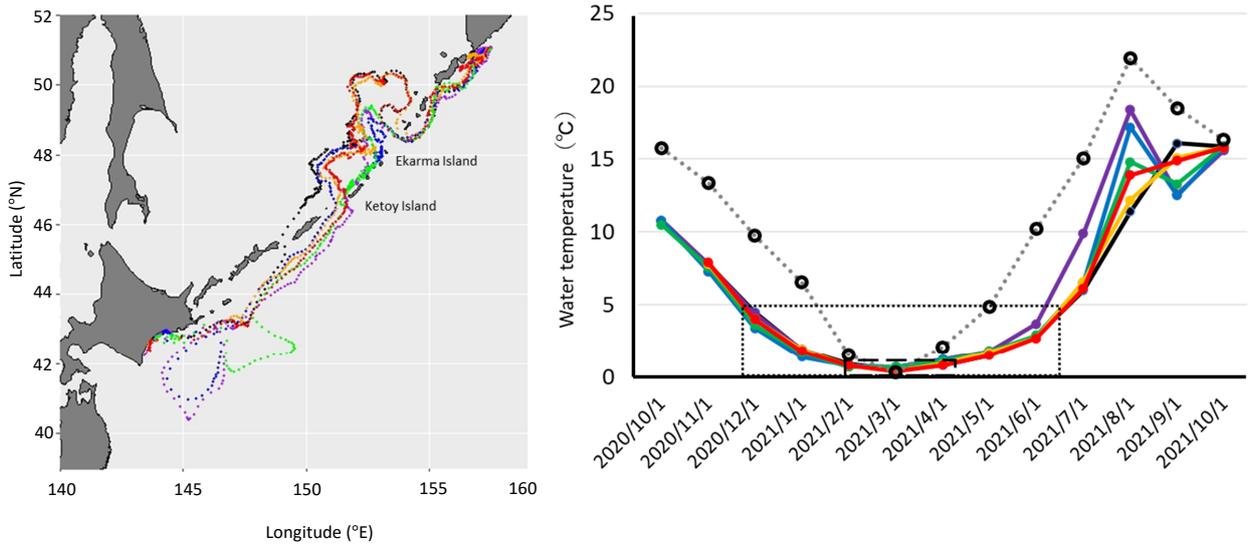


Fig. 3 Tracks from Kamchatka to Hokkaido of the particles which reached the Pacific coast of Hokkaido at August 15th 2021 (left panel) and water temperature (°C) which the particles experienced in transit (right panel). Open circle with grey dotted line indicate surface water temperature in coastal Tokachi (<https://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/data/db/kaikyo/series/engan/engan121.html>, 2022.12.12), dotted square and long dotted square indicate the period under 5 °C, and the period under 1 °C, respectively.

## 結果

**カムチャッカから道東に到来した粒子の水温履歴** 2021年9月30日に北海道太平洋沿岸域に到来した粒子3226個について、2020年10月2日から1ヶ月毎の分布と経験水温の変化を示す (Fig. 2)。粒子は千島列島に沿って南西方向に輸送され、クルゼンシュターン海峡でオホーツク海に入り、ブッソル海峡で太平洋に戻るものと太平洋をそのまま南下するものに分かれたのち、北方四島と北海道に沿って太平洋を南下した。2020年10～11月はどの粒子も5 °C以上の水温を経験した。しかし、その後、12月には粒子の経験水温は3～5 °Cとなり、1月には1～3 °C、2～4月には多くの粒子がオホーツク海側で1 °C以下、太平洋側で1～2 °Cを経験した。さらに、4月以降、粒子の分布が拡大したため粒子毎の経験水温の違いが大きくなった。例えば、3～6月の低緯度域では5 °C以上を経験する粒子が確認でき (Fig. 2 破線赤四角)、7月以降は多くの粒子が5 °C以上の水温を経験した。粒子の移動距離の違いは時間経過に伴い大きくなり、それによる経験水温の違いが拡大した。12～3月には最も早く南下している群が高い水温を経験していた (Fig. 2破線黒丸)。

カムチャッカから道東沿岸に到来した粒子の中には道東沿岸に接岸したものが含まれていた。K.s.赤潮の発達過程において2021年8月下旬に道東沿岸部と沖合域では衛星クロロフィルa画像で確認できる初期群集の形成が認められており、それ以前に接岸した粒子はタネとなる

可能性がある。2021年8月15日に道東沿岸に接岸した6つの粒子の軌跡と各粒子の経験水温を示す (Fig. 3)。これら6つの粒子はカムチャッカ半島の南から太平洋沿岸を南下し、クルゼンシュターン海峡からオホーツク海に侵入したのちそのまま南下、ブッソル海峡で太平洋に戻りそのまま道東沖に至るというルートを通った。これらの経験水温について、水温5 °C以下となる期間は2020年12月から2021年7月まで約7ヶ月間で (Fig. 3 right 破線四角)、そのうち1 °C以下となるのは2～3月の約2ヶ月 (Fig. 3 right 長破線四角)であった。ちなみに、2020年10月から2021年10月までの道東沿岸の海面水温 (Fig. 3 right) によると、道東沿岸では水温5 °C以下の期間が3ヶ月、そのうち1 °C以下の期間が1ヶ月であった。

最も速く南下した粒子群 (Fig. 2 破線丸)のうち、2021年3月2日に北緯42°以南に分布し、経験水温が5 °C以上であった6つの粒子 (Fig. 2 破線四角内の赤点)の輸送経路と経験水温の時間変化を示した (Fig. 4)。これらはいずれも太平洋沿岸を南下するほぼ同じルートを経て2021年3月には北緯42°付近に達したが、その後、それぞれ異なる経路で輸送され、4月から9月まで北海道太平洋沖の北緯39～46°、東経149～154°の広範囲に滞留した。このため、2020年10月から2021年3月に北緯42°付近に達するまではいずれも経験水温はほぼ同じで、その後、粒子の輸送経路によって経験水温は大きく異なった。その結果として、5つの粒子は2020年12月から2021年5月までの約6ヶ月間、水温5 °C以下を経験し (Fig. 4 right 破線四角)、北

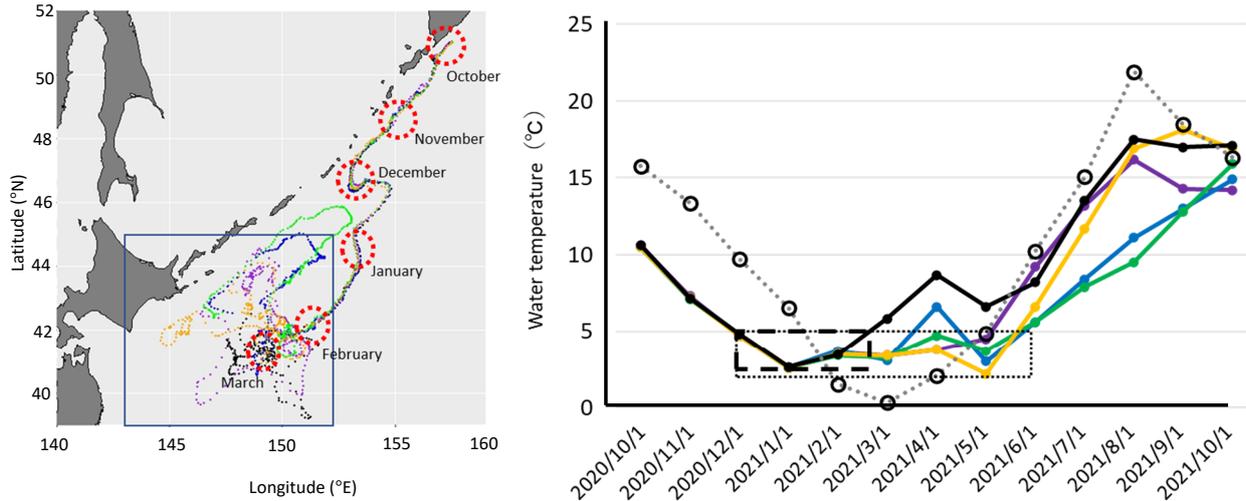


Fig. 4 Tracks from Kamchatka to Hokkaido of the particles which reached the most south at March 2th 2021 (left panel) and water temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) which the particles experienced in transit (right panel). Broken red circles in right panel indicate particle positions from October to March. Open circle with grey dotted line indicate surface water temperature in coastal Tokachi (<https://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/data/db/kaikyo/series/engan/engan121.html>, 2022.12.12), dotted square and dashed square indicates the period under  $5^{\circ}\text{C}$  for 4 particles (yellow, purple, green, blue), and the period under  $5^{\circ}\text{C}$  for 1 particle (black), respectively.

緯 $40^{\circ}$ 以南まで南下した1つの粒子が12月から2月までの約3ヶ月を $5^{\circ}\text{C}$ 以下の水温条件を経験した (Fig. 4 right 長破線四角)。また、これらの粒子が経験した最低水温はいずれも $2^{\circ}\text{C}$ 以上であった。

**最速南下粒子群は北海道に接近するのか？** 次に本研究で新たに実施した粒子追跡実験結果に注目する。北海道のはるか沖 (北緯 $41.22\sim 41.70^{\circ}$ , 東経 $148.5\sim 149.55^{\circ}$ ) から放出した粒子の10日毎の分布をみると、2021年4月30日以降に北海道に接近する粒子が認められたが、接岸する粒子はなかった (Fig. 5)。なお、追跡時間の経過に伴い粒子数が少なくなるのは粒子がモデル領域外に流出したためである。しかし、数は少ないながらも2021年4月から8月まで北海道沿岸に近づく粒子が確認され、北海道のはるか沖から北海道沿岸まで粒子を輸送する経路があることがわかった。

北海道のはるか沖から北海道沿岸域に接近する粒子の輸送経路を調べるために、5月30日、6月29日および7月29日に北海道沖にまで輸送された660個の粒子 (Fig. 5 破線四角) について経験水温がおおむね $5^{\circ}\text{C}$ 以上、分布深度がおおむね100 m以浅であったものを抽出した。この条件を満たす6粒子について輸送経路と経験水温を示す (Fig. 6)。粒子の輸送経路は様々であるが、北海道の沖合 (北緯 $41\sim 43^{\circ}$ , 東経 $148^{\circ}$ 以西) に約5~6ヶ月の長期間にわたり滞留した特徴は全ての粒子に共通していた。また、6粒子のうち5粒子 (A~E) は6月上旬から8月中旬までに散発的に北海道沿岸部 (北緯 $42\sim 43^{\circ}$ , 東経 $146^{\circ}$ 以西) に

接近した。ただし、各粒子の経験水温は輸送経路の南北方向への違いにより大きく異なった。具体的には、粒子A, Bは水温 $5\sim 10^{\circ}\text{C}$ の間を、粒子C, D, Eは水温 $15^{\circ}\text{C}$ 以上を経験しつつ北海道沿岸に接近した。他方、粒子Fは最も南まで輸送されたためその後、北海道沿岸には接近しなかった。粒子A以外の経験深度は深度100 m以浅であり、いずれの粒子も2月には深度20 m以浅に分布し、鉛直混合の盛んな3月から4月には深度が深くなったが、躍層形成する5月以降は深度20 mより浅い層に分布した。

## 考察

**カムチャッカからの最速南下群のルートはタネの経路になりえるのか？** Kuroda *et al.* (2021) は粒子追跡実験結果を粒子群として解析した。一方、本研究では粒子追跡実験モデルで計算された個別の粒子特性を解析した。個別粒子の解析は海洋モデルの精度だけではなく、粒子追跡実験で用いる差分法、サブグリッドスケール乱流拡散のパラメタリゼーション、初期粒子の配置にも敏感であるため、不確かさが大きいことを忘れてはいけない。それぞれの不確かさの精査は今後の課題である。

2021年の北海道と2020年のカムチャッカにおけるK.s.赤潮の関連性を議論するためにはK. selliformisの低温耐性に関する知見が重要である (Iwataki *et al.*, 2022)。本州の日本海西部沿岸に最近発生するようになった *Chocrodinium polykrikoides* 赤潮のシードポピュレーション

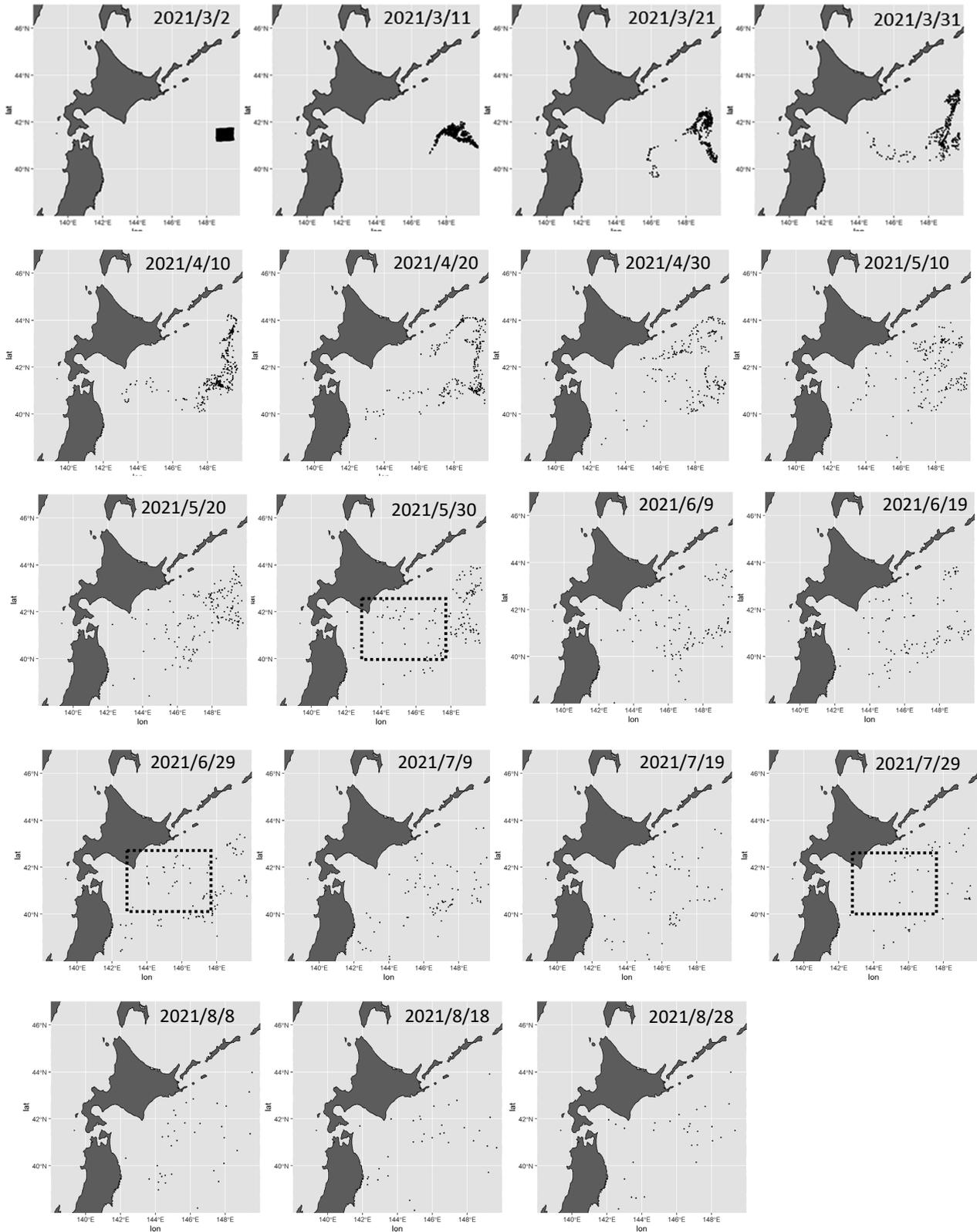


Fig.5 Ten days distributions of the particles from March 2th to August 28 which were set in 41.22-41.70°N,148.5-149.55°E at the start of the particle tracking experiment, where the most southern area of the particles reach from Kamchatka at March 2th 2021. The particles in black dotted squares at May 30, June 29 and July 29 were examined their transportation routes and experience of water temperature on the particle tracking experiment.

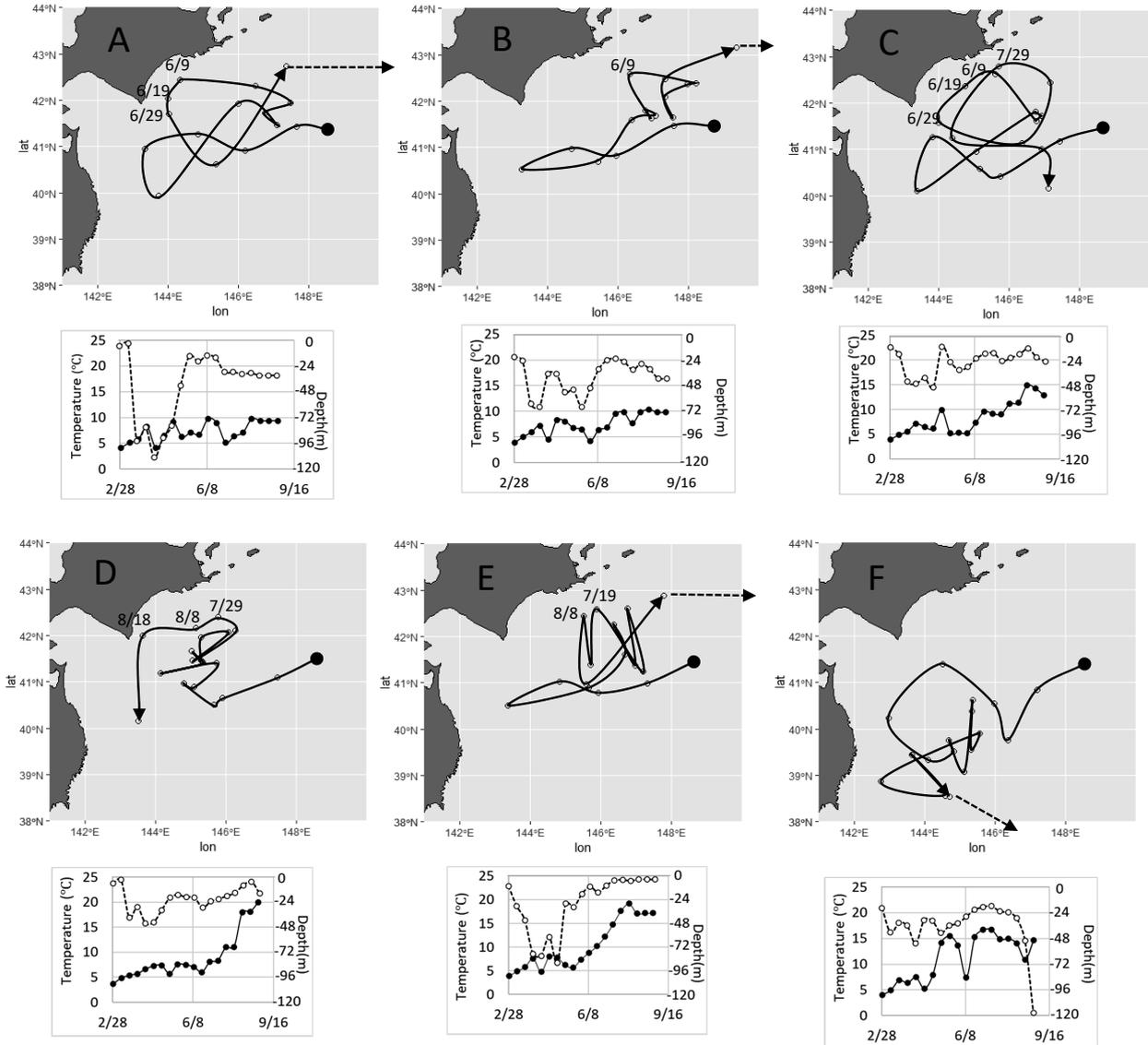


Fig. 6 Transportation routes (black line with open circle) of six particles from March 2<sup>nd</sup> (●) to August 28<sup>th</sup> (allow head) which experienced almost over 5 °C in the particle tracking experiment and the line charts of water temperature (black circles, solid line) and of depth (open circles, dotted line) that the particles experienced in transit. Dotted allows indicate that the particles taken out of this field.

ンは韓国沿岸で発生した赤潮に由来するだけではなく、*C. polykrikoides*の栄養細胞が生存できない水温10 °C以下となる日本沿岸の内湾域で越冬したシードポピュレーションに由来することが遺伝子解析によって明かにされた (Nagai *et al.*, 2009)。耐久シストは寒い冬を越えて次のブルームのタネとして機能するための重要な役割を持つ (e.g. Anderson, 1998)。*C. polykrikoides*は耐久シストを形成するので (Tang and Gobler, 2012)、韓国から日本沿岸に伝搬した*C. polykrikoides*は栄養細胞では越せない低水温環境をシストを形成することによって乗り越えたと考えられる。しかし、*K. selliformis*については耐久シストの形成が確認されておらず (Iwataki *et al.*, 2022)、シストの

存在を確認するための底泥培養実験でも未だ発芽は確認されていない (坂本ら, 2023) ことから、栄養細胞が生存できないと厳冬を乗り越える可能性はない。*K. selliformis*の北海道株は培養に適した光条件では水温5 °C以下でゆっくりと死滅に向かう (坂本ら, 2023) が、弱光条件では水温10 °Cよりも5 °Cの培養環境で生残率が高くなり、5 °Cでは90日以上生残する (湯浅ら, 2024)。これらの知見は*K. selliformis*が弱光・低水温環境によって生残能力を高めている可能性を示す。他方、2022年の北海道沿岸から沖合調査で*K. selliformis*が出現しなかったことは、2021年の赤潮に由来する*K. selliformis*が北海道太平洋沿岸で越冬できなかった可能性を示す (宮園ら,

2024)。赤潮発生に続く2022年冬の十勝沿岸の水温条件は気象庁のデータによれば、5℃以下が約130日、そのうち2℃以下が約60日、0~1℃が約30日であった (<https://www.data.jma.go.jp/kaiyou/data/db/kaiyo/series/engan121.html>, 2024/5/1)。この条件が*K. selliformis*の生残にとって厳しい条件であったと仮定し、以下の論議を進める。2021年9月に道東沖に到来した粒子を*K. selliformis*と考えると、その大多数は2020年12月2日~2021年6月2日までの183日間、5℃以下の低水温環境を過ごしたことになる (Fig. 2)。この条件は冬の十勝沿岸よりも過酷な低水温環境であることから、この経路を辿った*K. selliformis*は生残が難しかったと推察される (Fig. 3 right)。そして、大多数の粒子が経験する経路はカムチャッカ半島から道東までの*K. selliformis*の伝搬経路となり得ないことを示している。一方、2021年3月に北緯42°付近まで南下した粒子は2~5℃の水温条件を150~180日、そのうち最も南まで到達したものは2~5℃を90日間経験した (Fig. 4 right)。湯浅ら (2024) の知見によれば5℃以下の水温においても栄養細胞が長期間生残できる可能性が残されており、弱光、2℃という条件に90日以上耐えることができれば、2020年秋のカムチャッカを起源とする*K. selliformis*は北海道のはるか沖合域 (北緯42°以南, 東経149°付近) を経由した経路で道東沖に到達することができた可能性が高くなる。そのためには*K. selliformis*の5℃以下の低水温耐性能力に関するさらなる研究が望まれる。

カムチャッカ半島南端から北海道の十勝までの直線距離は約1400 kmであり、千島列島と北方4島によって太平洋とオホーツク海が隔てられている。Nishioka *et al.* 2021によると、北太平洋の北西沿岸にはWSC (西部亜寒帯循環) が形成され、この循環を構成する東カムチャッカ海流 (Isoguchi and Kawamura, 2006; Kuroda *et al.*, 2021b) がカムチャッカ半島から千島列島の岸寄りを南西方向に流れ、南下する親潮と東向する亜寒帯循環流とに分岐する。東カムチャッカ海流の1部はクルゼンシュターン海峡とブッソル海峡を介して北太平洋とオホーツク海との間で水塊交換し、その1部はそのまま北太平洋を南下する (たとえば, Kida and Qiu, 2013)。この南下成分にブッソル海峡から北太平洋に出てきたオホーツク海モード水が合わさり親潮として北海道沿岸に南下するが、一部は西部亜寒帯循環に取り込まれ東方沖合に流れる (たとえば, Yasuda, 2003)。粒子実験の結果はこうした海流の動きが反映されていた。最速南下粒子は東カムチャッカ海流で流され、1月2日には北緯44~45°、東経153~154°に位置していたことから、WSCの中に取り込まれたと考えられる。

カムチャッカから道東沿岸域に達した粒子はわずか

3.7%であり (Kuroda *et al.*, 2021a)、そのうち、最速南下粒子は0.6%に過ぎない。さらにこうして北海道のはるか沖に達した粒子のうち31.6%がおおむね5℃以上の環境条件を満たしつつ沖合域 (北緯41~43°、東経148°以西) を3月から8月まで約6ヶ月間輸送された (Fig. 6)。しかも、2021年の道東太平洋海域の海洋熱波は5、6、7月に発生し7月に急激に発達したため、この海域の5月から7月の表面水温は平年より高かった。5月以降の粒子分布がおおむね深度20 m以浅にあったこと (Fig. 6) は季節的な水温躍層の発達に伴うものと考えられ、*K. selliformis*が増殖に適した光環境下に長期間存在できた可能性を示す。ここで示したカムチャッカから北海道への*K. selliformis*の経路は極めて低い確率でしか生じ得ない脆弱な経路であるため、この海域にたまたま侵入した*K. selliformis*が同じ海域に長期滞留することで初期群集を発達させ、6月から8月まで散発的に北海道沿岸に接近することにより北海道沿岸に複数回のタネを蒔くことができたと考えることが妥当だろう。6月から8月まで北海道沿岸から沖合に密度の低い初期群集が漂っていた可能性を示した本研究結果は海洋熱波による赤潮発生メカニズム仮説 (Kuroda *et al.*, 2021a; 山口ら, 2022) で示された海洋熱波により形成される珪藻不在の沖合表層に侵入し、初期群集を形成したというシナリオ (宮園ら, 2023) と矛盾しない。今後は、沖合域における初期群集を捉えるためのモニタリングを継続することが必要だろう。

## 謝 辞

本研究は令和3年度漁場環境改善緊急対策事業「赤潮の発生メカニズムの解明等による発生予察手法の開発及び新たな赤潮原因プランクトンの水産生物に対する影響等の調査」のなかで実施された。

## 文 献

- Al-Yamani F, Skryabin V, Durvasula SRV. Suspected ballast water introductions in the Arabian Gulf. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 2015; 18(3): 282-289.
- Anderson DM. 1998 Physiology and bloom dynamics of toxic *Alexandrium* species, with emphasis on life cycle transitions. In: Anderson DM, Cembella AD, Hallegraeff GM (eds). *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms NATO ASI series. Series G: Ecological Sciences, vol. 41*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 1998; pp. 29-48.
- Castillo Md, Zamudio-Resendiz ME. *Karenia* species in the Mexican Pacific. In: Pagou P and Hallegraeff G. (eds)

- Proceedings of the 14<sup>th</sup> International Conference on Harmful Algae: International Society for the Study of Harmful Algae and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO*, Hersonissos-Crete, Greece. 2013 ; pp. 111-113.
- Feki-Sahnoun W, Njah H, Hamza A, Barraj N, Mahfoudi M, Rebai A, Hassen MB. Using a naïve Bayes classifier to explore the factors driving the harmful dinoflagellate *Karenia selliformis* blooms in a southeastern Mediterranean lagoon. *Ocean Dynamics*; <https://doi.org/10.1007/s10236-020-01365-5>.
- Isada T, Abe H, Kasai H, Nakaoka M. Dynamics of nutrients and colored dissolved organic matter absorption in a wetland-influenced subarctic coastal region of Northeastern Japan: contributions from mariculture and eelgrass meadows. *Front. Mar. Sci.* 2021 ; 8 : 711832.
- Isada T, Hattori-Saito A, Saito H, Kondo Y, Nishioka J, Kuma K, Hattori H, McKay RML, Suzuki K. Responses of phytoplankton assemblages to iron availability and mixing water masses during the spring bloom in the Oyashio region, NW Pacific. *Limnol. Oceanogr.* 2019 ; 4 : 197-216.
- Iwataki M, Lum WM, Kuwata K, Takahashi K, Arima D, Kuribayashi T, Kosaka Y, Hasegawa N, Watanabe T, Shikata T, Isada T, Orlova TY, Sakamoto S. Morphological variation and phylogeny of *Karenia selliformis* (Gymnodiniales, Dinophyceae) in an intensive cold-water algal bloom in eastern Hokkaido, Japan. *Harmful Algae* 2022 ; 114 : 102204.
- Kida S and Qiu B. An exchange flow between the Okhotsk Sea and the North Pacific driven by the East Kamchatka Current. *J. Geophysical Research: Oceans* 2013 ; 118 : 6747-6758.
- Kuroda H, Takahashi D, Mitsudera H, Azumaya T, Setou T. A preliminary study to understand the transport process of the eggs and larvae of Japanese Pacific walleye pollock *Theragra chalcogramma* using particle-tracking experiments based on a high-resolution ocean model. *Fish. Sci.* 2014 ; 80 : 127-138.
- Kuroda H, Azumaya T, Setou T, Hasegawa N. Unprecedented outbreak of harmful algae in Pacific coastal waters off southeast Hokkaido, Japan, during late summer 2021 after record-breaking marine heatwaves. *J. Mar. Sci. Eng.* 2021a ; 9 : 1335.
- Kuroda H, Suyama S, Miyamoto H, Setou T and Nakanowatari T. Interdecadal variability of the Western Subarctic Gyre in the North Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part I* 2021b ; 169 : 103461.
- Kuroda H, Taniuchi Y, Watanabe T, Azumaya T Hasegawa N. Distribution of Harmful Algae (*Karenia* spp.) in October 2021 off southeast Hokkaido, Japan. *Frontiers in Marine Science* 2022, 9, 841364.
- Mackenzie L, Haywood A, Adamson J, Truman P, Till D, Satake M, Yasumoto T. Gymnodimine contamination of shellfish in New Zealand. In: Yasumoto T, Oshima Y, Fukuyo Y (eds) *Harmful and Toxic Algal Blooms. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO*, Sendai, Japan. 1996 ; pp.97-100.
- Mardones JI, Norambuena L, Paredes J, Fuenzalida G, Dorantes-Aranda JJ, Chang KJL, Guzmán L, Krock B, Hallegraef G. Unraveling the *Karenia selliformis* complex with the description of a non-gymnodimine producing Patagonian phylotype. *Harmful Algae* 2020 ; 98 : 101892.
- 宮園章, 西田芳則, 嶋田宏, 有馬大地, 栗林貴範, 安東祐太郎, 品田晃良, 安永倫明, 稲川亮 2021年秋に発生した北海道の赤潮 -発生過程- 養殖ビジネス 2023 ; 4 : 55-62.
- 宮園章, 有馬大地, 西田芳則, 安永倫明, 稲川亮, 本前伸一, 安東祐太郎, 水上卓哉 赤潮発生翌年の大津漁港, 十勝港における渦鞭毛藻・珪藻・有鐘纖毛虫の消長と沖合域での*Karenia selliformis*と珪藻類の分布 北水試研報 2024 ; 106 : 11-23
- Isoguchi, O and Kawamura H. Seasonal to interannual variations of the western boundary current of the subarctic North Pacific by a combination of the altimeter and tide gauge sea levels. *J. Geophys. Res.* 2006 ; 111 : C04013,
- Nagai, S, Nishitani G, Sakamoto S, Sugaya T, Lee CK, Kim CH, Itakura S, Yamaguchi M, 2009. Genetic structuring and transfer of marine dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* in Japanese and Korean coastal waters revealed by microsatellites. *Molecular Ecology* 18, 2337-2352.
- Olrova TY, Aleksanin AI, Lepskaya EV, Efimova V, Selina MS, Morozova TV, Stonik IV, Kachur VA, Karpenko AA, Vinnikov KA, Andrianov AV, Iwataki M. A massive bloom of *Karenia* species (Dinophyceae) off the Kamchatka coast, Russia, in the fall of 2020. *Harmful Algae* 2022 ; 120 : 102337.
- 坂本節子, 中山奈津子, 外丸祐司, 湯浅光貴, 紫加田知幸, 渡辺剛, 谷内由貴子, 安東祐太郎, 有馬大地, 岩滝

- 光儀, 高梨和也 (2)新たな赤潮原因プランクトンの水産生物に対する毒性の影響等の調査 ア. 北海道太平洋沿岸に発生した赤潮原因プランクトンの種同定と生理生態特性の解明. 令和3年度 北海道赤潮対策緊急支援事業 赤潮の発生メカニズムの解明等による発生予察手法の開発及び新たな赤潮原因プランクトンの水産生物に対する毒性の影響等の調査事業成果報告書. 北海道太平洋赤潮共同研究機関, 2023 ; 39-56. [https://www.jfa.maff.go.jp/j/gyosei/supply/seika/R03\\_ippan.html#R3\\_68](https://www.jfa.maff.go.jp/j/gyosei/supply/seika/R03_ippan.html#R3_68)
- Schlag Z, North E W, Smith K. Larval TRANSport Lagrangian model (LTRANS) User's Guide. *University of Maryland Center for Environmental Science*, Horn Point Laboratory. Cambridge, MD 2008 ; 146 pp.
- Tang YZ, Gobler CJ. The toxic dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* (Dinophyceae) produces resting cysts. *Harmful Algae* 2012 ; 20 : 71-80.
- Wolny JL, Whereat EB, Egerton TA, Gibala-Smith LA, McKay JR, O'Neil JM, Wazniak CE, Mulholland MR. The occurrence of *Karenia* species in mid Atlantic coastal waters: Data from the Delmarva Peninsula, USA. *Harmful Algae* 2024 ; 132 : 102579.
- Yasuda I. North Pacific Intermediate Water: Progress in SAGE (SubArctic Gyre Experiment) and Related Projects. *J. Oceanography* 2004 ; 60 : 385-395.
- 山口篤, 濱尾優介, 松野孝平, 飯田高大. 2021年秋季北海道太平洋沿岸における有害赤潮藻*Karenia selliformis*の水平分布および植物プランクトンの群集構造 水産海洋研究 2002 ; 86(2) : 41-49.
- 湯浅光貴, 外丸祐司, 坂本節子. (2)赤潮による深い水深への影響等に関する調査 エ 原因プランクトンの越冬細胞生残条件の検討 令和4年度 北海道赤潮対策緊急支援事業 赤潮の発生メカニズムの解明等による発生予察手法の開発及び新たな赤潮原因プランクトンの水産生物に対する毒性の影響等の調査事業成果報告書. 北海道太平洋赤潮共同研究機関, 2024 ; 52-55.