

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

山口 篤^{1,2†}, 濱尾優介¹, 松野孝平^{1,2}, 飯田高大³

Horizontal distribution of harmful red-tide *Karenia selliformis* and phytoplankton community along the Pacific coast of Hokkaido in autumn 2021

Atsushi YAMAGUCHI^{1,2†}, Yusuke HAMA¹, Kohei MATSUNO^{1,2} and Takahiro IIDA³

2021年10月6–12日に、北海道太平洋沿岸の32点にて表面採水を行い、植物プランクトン群集を観察した。植物プランクトン群集は4つに分かれ、細胞数密度は38–9033 cells mL⁻¹の範囲にあり、*Karenia selliformis*が卓越した群集で高かった。クロロフィル *a* と *K. selliformis* の細胞数密度の間には有意な正の関係が観察され、その細胞内クロロフィル含有量は37 pg cell⁻¹と見積もられた。環境要因（水温、塩分、栄養塩 [NO₃, NO₂, NH₄, PO₄, SiO₂]）と *K. selliformis* の細胞数密度の関係を一般化線型モデルにより解析したところ、PO₄濃度とのみ有意な正の関係が見られた。北海道太平洋沿岸における赤潮発生要因として、例年より1–3°C高い水温の水温躍層発達条件下で、表層の栄養塩が枯渇したことが示唆された。しかし *K. selliformis* は移動能力があるため、夜間に下層で栄養塩を取得する日周鉛直移動を行う。*K. selliformis* が昼間に表層で光合成を行うことにより優占した水塊に、その後密度躍層の崩壊が生じて鉛直混合によって栄養塩が供給され、大規模な有害赤潮が発生したことが考えられた。

キーワード：カレニア・セリフォルミス、大規模有害赤潮、北海道太平洋沿岸、栄養塩、一般化線型モデル

The phytoplankton community was analyzed from surface water samples collected at 32 stations along the Pacific coast of Hokkaido during 6–12 October 2021. Phytoplankton cell density ranged between 38 and 9033 cells mL⁻¹. The phytoplankton were classified into four separate communities, and the harmful, red tide, dinoflagellate *Karenia selliformis* dominated the high cell density community. Chlorophyll *a* showed a significant relationship with *K. selliformis* cell density, and their pigment content per cell was estimated to be 37 pg cell⁻¹. A generalized linear model on *K. selliformis* cell density applying the environmental parameters (temperature, salinity, nutrients [NO₃, NO₂, NH₄, PO₄, SiO₂]) as independent variables revealed that PO₄ concentration had a significant positive relationship with *K. selliformis* cell density. High temperatures (1–3°C higher than normal years) that induce the development of water stratification and diminished nutrient concentration near the surface are a necessary condition for the formation of *K. selliformis* red tide blooms. Under such conditions, because of the mobility of *K. selliformis*, it can perform diel vertical migrations to refill nutrients from a deeper layer during the night and photosynthesize near the surface layer during the day. Then nutrients supplied through vertical mixing under weakened stratification for such a water mass dominated by *K. selliformis*, would be a possible mechanism for the outbreak of a red tide bloom along the Pacific coast of Hokkaido during autumn.

Key words: *Karenia selliformis*, intensive harmful red tide, Pacific coast of Hokkaido, nutrient, generalized linear model

2022年3月11日受付、2022年4月21日受理

¹ 北海道大学大学院水産科学研究院、〒041–8611 北海道函館市港町3–1–1

Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University, 3–1–1 Minato, Hakodate, Hokkaido 041–8611, Japan

² 北海道大学北極域研究センター、〒001–0021 北海道札幌市北区北21条西11丁目

Arctic Research Center, Hokkaido University, Kita-21 Nishi-11, Kita-ku, Sapporo, Hokkaido 001–0021, Japan

³ 北海道大学水産学部附属練習船うしお丸、〒041–8611 北海道函館市港町3–1–1

Training Ship *Ushio-Maru*, Faculty of Fisheries, Hokkaido University, 3–1–1 Minato, Hakodate, Hokkaido 041–8611, Japan

† a-yama@fish.hokudai.ac.jp

はじめに

2021年秋季に北海道太平洋沿岸域で発生した「大規模有害赤潮」は、サケ定置網内でのサケ *Oncorhynchus keta* の斃死や、エゾバフンウニ *Strongylocentrotus intermedius* の大量死を引き起こし、サケの被害は27,900尾、ウニの被害は2,800トンにのぼり、全道的な漁業被害は2022年2月28日現在で81.9億円になると報告されている(北海道水産林務部水産局水産振興課, https://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/ssk/akashio_info.html, 2022年4月15日)。この大規模有害赤潮の原因藻類とされているのが、渦鞭毛藻類の *Karenia selliformis* である (Iwataki et al., 2022)。日本においてこれまで *Karenia* 属による赤潮は、西日本の瀬戸内海や九州沿岸域を中心とした、*K. mikimotoi* による被害が報告されている (宮村, 2016)。この *K. mikimotoi* の北海道における出現は、北海道南部の函館湾において報告されており、これは日本海を北上する対馬暖流水により輸送されたものと考えられている (嶋田ほか, 2016; 各務ほか, 2018)。一方、2021年の大規模有害赤潮原因藻である *K. selliformis* は2004年にニュージーランド南島から記載された種であり (Haywood et al., 2004)、これまでメキシコ湾、ニュージーランド、オーストラリア、チュニジア、クウェートにおける赤潮形成が報告されており、おそらく *K. mikimotoi* と *K. selliformis* は汎世界的な分布を示すとされている (Brand et al., 2012)。

2021年の大規模有害赤潮に関しては、*K. selliformis* の遺伝子解析や細胞サイズ (Iwataki et al., 2022)、また赤潮形成海域の海洋学的な特性と、粒子追跡モデルによる起源海域の推定が行われている (Kuroda et al., 2021)。大規模有害赤潮の *K. selliformis* については、遺伝的に同一とされた株による赤潮がロシア・カムチャッカ半島東岸において、2020年秋季に起こったことが報告されている (Iwataki et al., 2022)。道東沿岸域ではこれまでも、1972, 1983, 1985, 1986年に *Gymnodinium* 属を中心とする渦鞭毛藻類の赤潮が起こったことが報告されている (嶋田, 2021)。これら道東沿岸域における赤潮発生に関するメカニズムは、「降雨型赤潮」とされている (角田, 2001)。しかし、2021年の大規模有害赤潮の発生は、ある特定の一海域に留まらず、被害範囲は根室沖から襟裳岬までの地理的な広範囲に及ぶため、その成因や発生メカニズムを再考する必要があると思われる。本研究は2021年10月6–12日にかけて襟裳岬西岸から厚岸沖の広範囲にて表面採集した試料中に出現した *K. selliformis* の細胞数密度と、植物プランクトン群集の水平分布を明らかにした。また既報の道東沿岸域における赤潮の報告についてもまとめ、大規模有害赤潮の起こる条件について考察を行った。

材料と方法

2021年10月6–12日に、北海道大学水産学部附属練習船「うしお丸」により、襟裳岬西岸から厚岸沖 (41°49.9'N–

42°58.7'N, 142°48.0'E–145°00.0'E) にかけて設けた全32点において調査を行った (Fig. 1, Table 1)。植物プランクトン試料は、うしお丸設置の表層海水汲み上げポンプによって、航走中に1Lを採水した。海水採取口は海面下約1mにある。採水試料は、終濃度1%になるようにグルタルアルデヒドを添加し固定した。厚岸沖の定点 (St. 4–20の全15点, Table 1) では、同時にCTD (Sea-Bird Electronics Inc., SBE-19plus) により水温・塩分を測定し、CTD/RMSのニスキン採水器により、水深10, 20, 30, 50, 75 mから各層採水した試料を用いて、栄養塩とクロロフィル *a* 濃度を測定した。栄養塩試料は、船上で−50°Cで冷凍保存した。その後陸上実験室において、オートアナライザー (QuAAtro, Bran+Luebbe) を用いて硝酸塩 (NO₃), 亜硝酸塩 (NO₂), アンモニウム塩 (NH₄), リン酸塩 (PO₄) およびケイ酸塩 (SiO₂) 濃度を測定した。クロロフィル *a* 濃度 (Chl. *a*) は、船上にて113 mLをGF/Fに濾過し、6 mLのDMFにて抽出後、抽出溶媒は冷暗所に保存し持ち帰り、陸上実験室にてターナー蛍光光度計 (Trilogy; Turner Designs) を用いて、酸無添加法 (Welschmeyer, 1994) で測定した。

陸上実験室において固定試料を静沈濃縮し、最終的に約20 mLにした。この濃縮試料からスライドガラス上に500 μLを取り、倒立顕微鏡 (Nikon, Eclipse Ts2R-FL) を用いて位相差観察により検鏡した。グルタルアルデヒドによる固定では、*Karenia* 属の細胞は膨張破裂してしまうが、細胞の形態変化を最小限に抑えるように固定試料は冷暗所に保存し、固定後3週間以内に計数を行った。*K. selliformis* の種同定には細胞内の葉緑体の数が有用であった (Iwataki et al., 2022)。細胞長や葉緑体数に注目し、細胞長

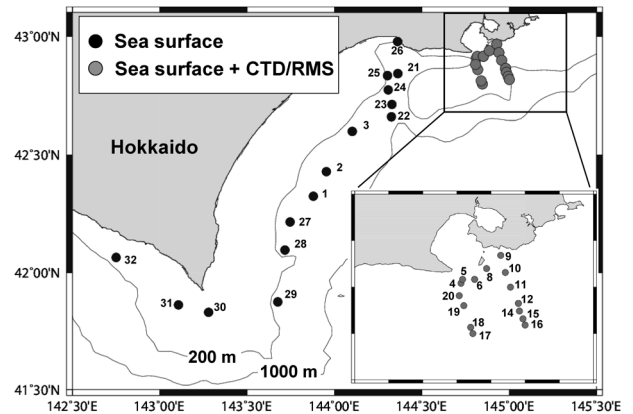


Figure 1. Location of the sampling stations along the Pacific coast of Hokkaido during 6–12 October 2021. Black and gray symbols represent that only cell count samples at the sea surface (black symbols) and cell count samples at the sea surface combining with the water samples from each sampling depth collected by CTD/RMS (gray symbols), respectively. For details of sampling dates and items at each station, see Table 1.

Table 1. Sampling data on cell count samples from the sea surface (0 m) and nutrient and chlorophyll *a* (Chl. *a*) water samples collected by CTD/RMS (rosette-multi-samplers mounted on the conductivity-temperature-depth sensor) from sampling depths (0, 10, 20, 30, 50, and 75 m) at each station along the Pacific coast of Hokkaido during 6–12 October 2021.

St. ID	Latitude (N)	Longitude (E)	Sampling date	Sea surface cell count	CTD/RMS	
					Nutrients	Chl. <i>a</i>
1	42°19.5'	143°52.7'	Oct. 6, 2021	○		
2	42°25.8'	143°57.2'	Oct. 6, 2021	○		
3	42°36.0'	144°06.1'	Oct. 6, 2021	○		
4	42°44.5'	144°48.7'	Oct. 7, 2021	○	○	○
5	42°55.0'	144°49.0'	Oct. 7, 2021	○	○	○
6	42°55.0'	144°51.1'	Oct. 7, 2021	○	○	○
8	42°56.4'	144°53.2'	Oct. 7, 2021	○	○	○
9	42°58.1'	144°55.7'	Oct. 7, 2021	○	○	○
10	42°55.9'	144°56.5'	Oct. 7, 2021	○	○	○
11	42°54.0'	144°57.4'	Oct. 7, 2021	○	○	○
12	42°51.9'	144°58.8'	Oct. 7, 2021	○	○	○
14	42°50.9'	144°59.0'	Oct. 7, 2021	○	○	○
15	42°49.9'	144°59.6'	Oct. 7, 2021	○	○	○
16	42°49.1'	145°00.0'	Oct. 7, 2021	○	○	○
17	42°48.0'	144°50.8'	Oct. 7, 2021	○	○	○
18	42°48.8'	144°50.4'	Oct. 7, 2021	○	○	○
19	42°51.6'	144°49.2'	Oct. 7, 2021	○	○	○
20	42°52.9'	144°48.5'	Oct. 7, 2021	○	○	○
21	42°50.6'	144°21.8'	Oct. 9, 2021	○		
22	42°39.7'	144°19.6'	Oct. 9, 2021	○		
23	42°42.8'	144°19.7'	Oct. 9, 2021	○		
24	42°46.5'	144°18.9'	Oct. 9, 2021	○		
25	42°50.1'	144°18.2'	Oct. 9, 2021	○		
26	42°58.7'	144°21.7'	Oct. 12, 2021	○		
27	42°13.0'	143°44.8'	Oct. 12, 2021	○		
28	42°05.8'	143°43.0'	Oct. 12, 2021	○		
29	41°52.5'	143°40.5'	Oct. 12, 2021	○		
30	41°49.9'	143°16.7'	Oct. 12, 2021	○		
31	41°51.8'	143°06.4'	Oct. 12, 2021	○		
32	42°03.9'	142°48.0'	Oct. 12, 2021	○		

が40 μm 程度で、葉緑体数が多く、葉緑体の色の濃い細胞を *K. selliformis* とし、細胞長が30 μm 以下と小型で葉緑体数が少なく、葉緑体の色の薄い細胞を *K. mikimotoi* として計数した。

Karenia selliformis の野外における高密度条件を明らかにするために、環境要因として、水温、塩分、硝酸塩、亜硝酸塩、アンモニウム塩、リン酸塩、ケイ酸塩濃度を独立変数、*K. selliformis* 細胞数密度を目的変数とする一般化線型モデル (generalized linear model: GLM) による解析を行った。栄養塩のうち、硝酸塩と亜硝酸塩は海表面データに欠測値 (検出限界以下) が多かったため、水深0–30 m間の平均値を用いた。これは *Karenia* 属が移動能力を持ち日周鉛直移動を示すことから (本城, 2015), 説明変数として用いることとした。硝酸塩と亜硝酸塩以外の栄養塩は、海

表面においても検出限界以下ではなかったため、海表面における値をGLM解析に用いた。*K. selliformis* の細胞数密度と、GLMに用いた水温、塩分および栄養塩 (硝酸塩、亜硝酸塩、アンモニウム塩、リン酸塩、ケイ酸塩) 濃度の関係を散布図により表示した。

Karenia selliformis 以外の分類群として、Hasle and Syvertsen (1997) および Horner (2002) に基づき、珪藻類は種または属レベルで、渦鞭毛藻類は属レベルで同定した。繊毛虫類は有鐘類と少毛類に分けて計数した。計数は1試料につき300細胞以上を目安に行った。計数後、試料中の各分類群の細胞数密度 (cells mL⁻¹) を計算した。本研究で観察された各分類群の各点における細胞数密度データは、北海道大学学術成果コレクションにて公開した (<http://hdl.handle.net/2115/85122> 2022年5月18日)。

単細胞生物の種または属ごとの細胞数密度のデータは、Bray-Curtis similarity indexにより類似度マトリックスを作成した後、平均連結法 (UPGMA: Unweighted Pair Group Method using Arithmetic mean: 群平均法) でデンドログラムを作成し、任意の類似度で区切ることによって、いくつかのグループに分けた。各試料における細胞数密度に基づき、Shannon-Weaver多様度指数 (H') を以下の式で算出した。

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \times \ln(p_i)$$

ここで S は種数、 p_i は種 i の各試料における相対的な優占度を表している (森下, 1996)。各試料は Nonmetric Multi-

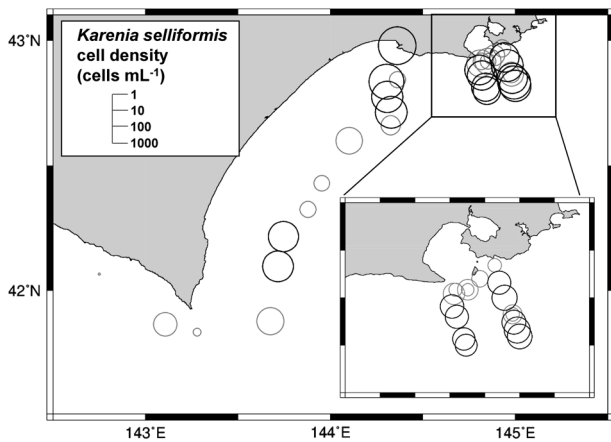


Figure 2. Horizontal distribution of *Karenia selliformis* cell density at sea surface along the Pacific coast of Hokkaido during 6–12 October 2021.

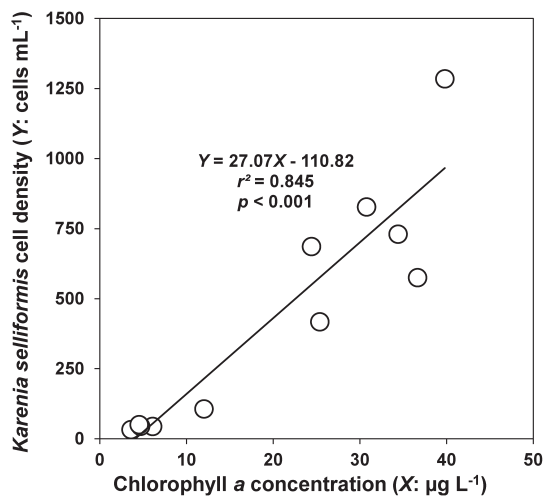


Figure 3. Relationship between *Karenia selliformis* cell density and chlorophyll *a* concentration at sea surface waters along the Pacific coast of Hokkaido during 6–12 October 2021. Significant regression line was shown in the panel.

dimensional Scaling (NMDS) により、二次元配置し、環境データ (水温, 塩分, 水深, 硝酸塩, 亜硝酸塩濃度, アンモニウム塩, リン酸塩濃度, ケイ酸塩濃度) を従属変数とする回帰分析を行い、クラスターの群集分けと有意な関係のある環境データを求めた。クラスター解析および NMDS は、統計ソフト PRIMER v7 を用いて行った。各群集がどの水塊に属するかを視覚化するために、水温, 塩分のデータを用い、T-S ダイアグラムを作成した。調査期間の調査海域における海表面水温 (SST: sea surface temperature) と Chl. *a* の水平分布は、JAXA の提供する GCOM-C の 10 月 9 日のデータを図示した。

結果

Karenia selliformis の分布と環境要因

水平的に *K. selliformis* が高密度分布をしていた定点は、広尾沖、釧路沿岸、厚岸の岸寄りを除く定点であった (Fig. 2)。本研究では、明らかに *K. selliformis* および *K. mikimotoi* と種同定できた細胞以外は、*Karenia* 属の不明種としてまとめて計数したため、他の *Karenia* 属や *Takayama* 属の出現情報について言及することはできない。また *K. mikimotoi* は、*K. selliformis* の海域内での平均細胞数密度の約 1/100 程度であった。

現場海表面 Chl. *a* 濃度 (X) は $3.6\text{--}39.8\ \mu\text{g L}^{-1}$ の間にあり、*K. selliformis* の細胞数密度 (Y ; cells mL^{-1}) の間には、 $Y = 27.07X - 110.82$ で表せる有意な正の関係があった ($r^2 = 0.845$, $p < 0.001$; Fig. 3)。この回帰式の傾きを利用すると、*K. selliformis* の細胞内クロロフィル含有量は $37\ \text{pg cell}^{-1}$ と見

Table 2. Result of the generalized linear model (GLM) on cell density of *Karenia selliformis* at sea surface waters along the Pacific coast of Hokkaido during 6–12 October 2021 applying various environmental parameters: temperature, salinity, nitrate (NO_3), nitrite (NO_2), ammonium (NH_4), phosphate (PO_4) and silicate (SiO_2) as independent variables. Note that most of the environmental parameters applied for GLM were derived from the sea surface (0 m), but those of NO_3 and NO_2 were the mean values for 0–30 m depths because they were lower than the measurement limits at the sea surface for most of the stations.

Parameters	Estimate	Std. Error	<i>t</i> -value	<i>p</i>
Intercept	60220	52702	1.143	0.286
Temperature (0 m)	−481	762	−0.631	0.546
Salinity (0 m)	−1544	1600	−0.965	0.363
NO_3 (0–30 m)	154	242	0.635	0.543
NO_2 (0–30 m)	4428	4661	0.950	0.370
NH_4 (0 m)	−816	554	−1.475	0.179
PO_4 (0 m)	1522	629	2.421	0.0418
SiO_2 (0 m)	−166	105	−1.584	0.152

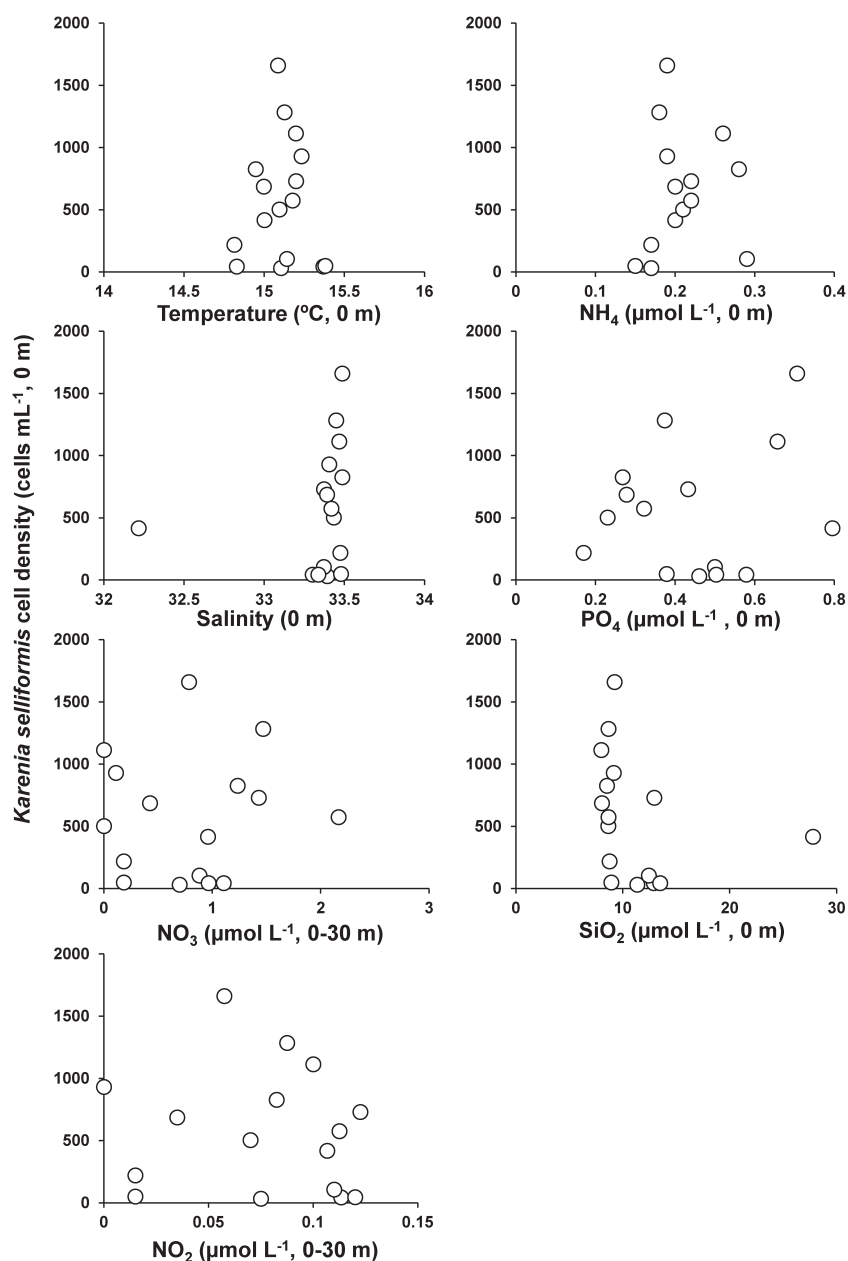


Figure 4. Scatter plots between *Karenia selliformis* cell density (Y-axis) at the sea surface (0 m) and various environmental parameters (X-axis): temperature, salinity, nutrients (NO_3 , NO_2 , NH_4 , PO_4 , SiO_2) along the Pacific coast of Hokkaido during 6–12 October 2021. Note that most of the environmental parameters were those from the sea surface (0 m), but NO_3 and NO_2 values were derived from mean values at 0–30 m depths.

積られる。

*K. selliformis*の細胞数密度を目的変数、環境要因を説明変数とするGLM解析を行ったところ、各種栄養塩のうち、リン酸塩と正の関係があることが明らかになった (Table 2)。これはX軸に環境要因のリン酸塩を、Y軸に*K. selliformis*の細胞数密度をプロットした散布図においても伺うことが出来た (Fig. 4)。

植物プランクトン群集

調査海域を通して、海表面植物プランクトン密度は38–9033 cells mL⁻¹の範囲にあった。各種の細胞数密度に基づくクラスター解析の結果、植物プランクトン群集はA–Dの4群集に分けられた (Fig. 5a)。4つの植物プランクトン群集のうち、群集Aに含まれる定点が32定点中18点と最も多く、群集Aは渦鞭毛藻類の*K. selliformis*が細胞数密度の92%を占めて卓越し、その平均細胞数密度は

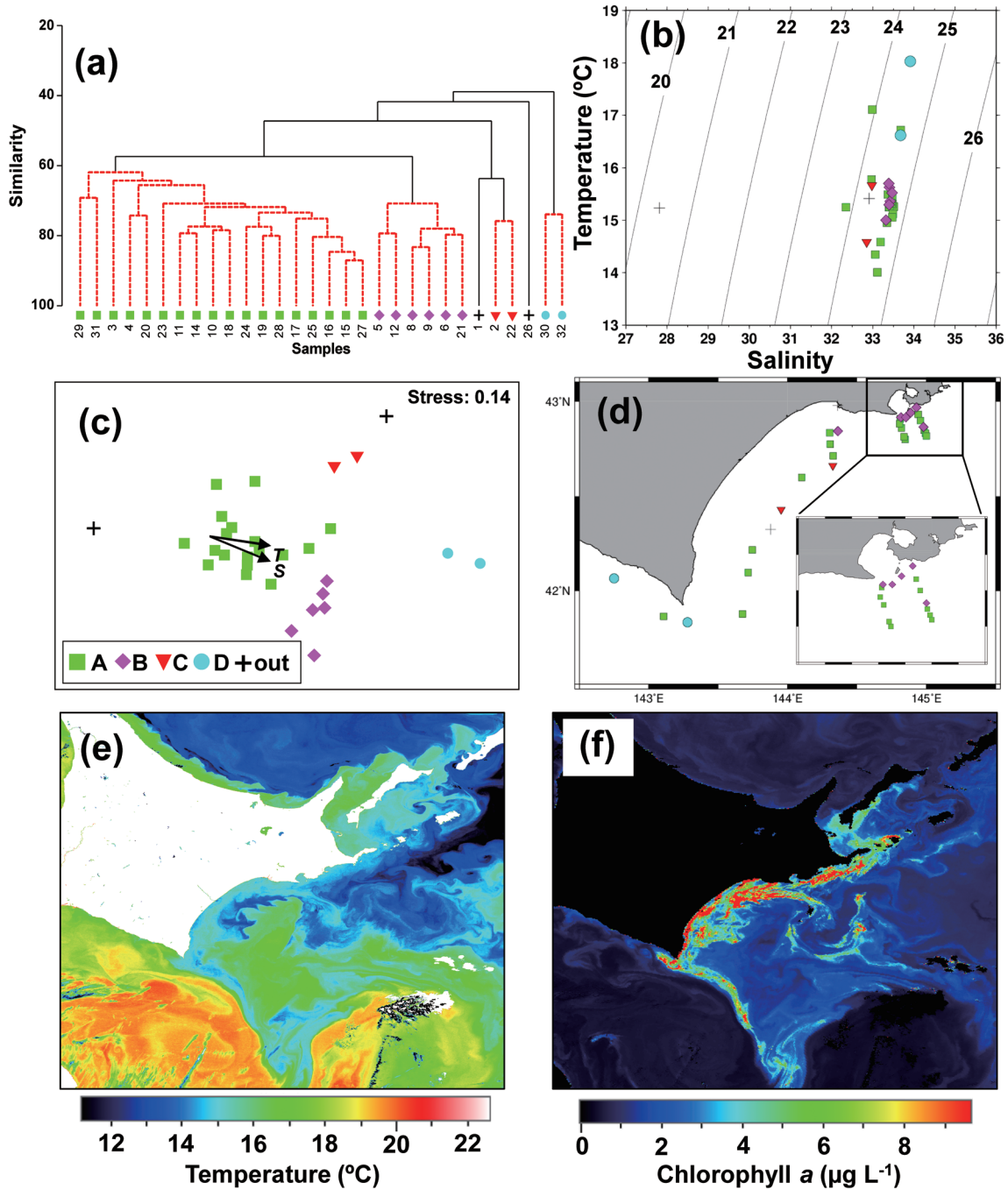


Figure 5. Results of cluster analysis based on phytoplankton cell density along the Pacific coast of Hokkaido during 6–12 October 2021 (a). Four groups (A–D) were identified from Bray–Curtis similarity connected with UPGMA. Occurrence of each group on T–S diagram (b). Nonmetric multi-dimensional scaling plots of the four groups (c). The direction and length of arrows are indicating the relationship to the grouping and the strength of the relationship. T: temperature, S: salinity. Horizontal distribution of each group (d). Sea surface temperature (e) and chlorophyll *a* (f) images derived by GCOM-C satellite sensors on 9 October 2021.

999 cells mL⁻¹と、他の群集を圧倒していた (Fig. 6). 群集BとCにはそれぞれ6定点と2定点が属し、その細胞数密度は113–152 cells mL⁻¹と比較的低く、*K. selliformis*も35–47%を占めていたが、珪藻類も34–40%を占めていた

(Fig. 6). 群集Dの細胞数密度は77 cells mL⁻¹と4つの群集のうち最も少なく、*K. selliformis*の占有率は5%と最も少なく、珪藻類の占有率は91%と高かった (Fig. 6). 植物プランクトン群集の種多様度は、細胞数密度が多く*K. sel-*

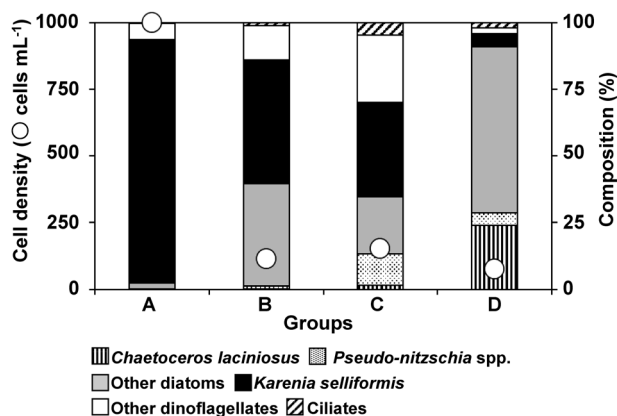


Figure 6. Mean phytoplankton cell density and species composition of four communities (groups A–D) identified from the sea surface waters along the Pacific coast of Hokkaido during 6–12 October 2021 (cf. Figure 5a).

*liformis*が卓越した群集Aが0.597と最も低く、他の3群集は2.036–2.289と高かった。

調査海域における海表面水温は13.9–18.1°Cの、塩分は27.6–33.7の範囲を示した (Fig. 5b). 植物プランクトンの群集分けに有意な影響を持っていた環境要因は水温と塩分で、いずれも群集Dは高く、そして群集BとCもある程度高かったが、*K. selliformis*が卓越していた群集Aは水温と塩分とも低い地点において見られた (Fig. 5c). 各植物プランクトン群集の水平分布は、*K. selliformis*の少なかった群集Dが襟裳岬以西に見られ、群集Bは主に厚岸沖の沿岸寄りに、群集Cは釧路沖と十勝沖に見られたのに対し、群集Aはそれらを含む調査海域全体に広く分布していた (Fig. 5d). 調査期間における衛星データに基づく海表面水温とChl. *a*濃度からも、高いChl. *a*濃度が見られたのは、襟裳岬以東の低水温な水塊であることが伺えた (Fig. 5e, f).

考察

*Karenia selliformis*はニュージーランドから Haywood et al. (2004) により記載され、クウェートにおいて魚類の死亡を引き起こし (Heil et al., 2001; Glibert et al., 2002)、分布はチリやチュニジアからも報告されている (Guillou et al., 2002). *Karenia* 属の中でも、*K. mikimotoi*と*K. selliformis*は汎世界的な分布を示すとされている (Brand et al., 2012). 遺伝子 (ITSおよびLSUrDNA [D1–D3] シーケンス) 解析により、*K. selliformis*はグループIとIIに分けられ、グループIには、ロシア、チリと日本の北海道の分離株が含まれ、グループIIは、ニュージーランド、イラン、チュニジア、青森の分離株で構成されており、北海道とロシアのカムチャッカからの培養/分離株のすべてのITSシーケンスは同一であったことが報告されている (Iwataki et al., 2022). Iwataki et al. (2022) では、今回の大規模有害赤潮での*K.*

*selliformis*は細胞サイズも、原記載されたニュージーランド (長さ: 20–27 μm , 幅: 16–24 μm , Haywood et al., 2004) よりもかなり大きいこと (長さ: 35–44 μm , 幅: 32–45 μm) が報告されている. 本研究において観察された*K. selliformis*の細胞サイズも、このIwataki et al. (2022) による報告とよく一致していた (濱尾, 未発表).

西部北太平洋における*K. selliformis*による赤潮は、2020年秋にカムチャッカ半島東岸にて起こったことが報告されている (Iwataki et al., 2022). カムチャッカ半島東岸における大規模赤潮の発生条件として、例年に比べて6°C以上高い水温が特徴的で、赤潮ピーク時の2020年10月のChl. *a*濃度は15 $\mu\text{g L}^{-1}$ に達し、*Karenia*属の細胞数密度は最大622 cells mL⁻¹であったと報告されている (Bondur et al., 2021). このChl. *a*濃度と細胞数密度は、本研究の値ともおおむね一致する (Fig. 3). 注目されるのは「例年より高い水温」である. 今回の2021年の道東沿岸においても、統計上平年より10%以下の確率でしか起こらない高水温が、5日以上持続することにより定義される「海洋熱波」(marine heat wave: MHW)が、7月中旬–8月中旬にかけて、平年より3°C以上高い水温条件で見られたことが報告されている (Kuroda and Setou, 2021; Kuroda et al., 2021). この2021年夏季の道東海域における海洋熱波は、2010年から2016年に観察された海洋熱波と異なり、気象が主要な要因であったと考えられている (矢野, 2022).

道東沿岸ではこれまでに、1972, 1983, 1985, 1986年において赤潮が発生したことが報告されている (嶋田, 2021). 赤潮の発生期間は年によっても異なるが、秋季の9月3日–10月1日、海域としては十勝沿岸、原因藻類として渦鞭毛藻類、とくに*Gymnodinium*属が報告されており、被害としてはサケ定置網での漁獲量の低下が報告されている (角田, 2001). 注目されるのは、これら道東海域で赤潮が起こったときは常に、「水温が例年に比べて高い」という記述があることである. 1972年は前年より水温が3–4°C高く (田沢, 1972), 1983年は平年より1–2°C高く (角田, 1984), それ以外の年も通常の水温より1–2°C高いことが報告されている (角田, 2001).

*Karenia*属は2本の鞭毛による移動能力を持つ (本城, 2015). その移動能力は大きく、*K. mikimotoi*は1日あたり水深20 m規模の日周鉛直移動を行い、その移動速度は2.2 m h⁻¹に達する (Koizumi et al., 1996). *K. brevis*の移動速度は1 m h⁻¹とされている (McKay et al., 2006). *K. selliformis*も顕微鏡下の観察にて、極めて高い運動能力を持つことが確認されている (動画がIwataki et al., 2022の Supplementary materialとして公開されている <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1568988322000336#ecom0001>, 2022年4月15日). *K. selliformis*の細胞サイズは、*K. mikimotoi*や*K. brevis*の倍程度も大きいため (Iwataki et al., 2022), その日周鉛直移動能力は高いことが予想される.

海水の比重は高水温かつ低塩分条件で軽い。このことは、低塩分な親潮域にて「例年より海面が高水温」な状態では、水温躍層が強固に発達することを意味している。水温躍層が発達すると、躍層以浅の栄養塩は枯渇し、移動能力を持たない植物プランクトン（珪藻類など）の増殖は困難になる。一方、移動能力の高い渦鞭毛藻の *Karenia* 属は、昼間は表層に分布し光合成を行い、夜間は躍層以深に潜り栄養塩を補給するという日周鉛直移動を行うことができる (Koizumi et al., 1996; McKay et al., 2006)。例年より高水温が続き、躍層が発達した 1972, 1983, 1985, 1986 年は、この運動能力の高い渦鞭毛藻類のみが増えることができる状態が長く続き、種組成が単純になっていたところに、降雨のあとに河川流量が増加して沿岸域に栄養塩が供給され、その単一種が大増殖し赤潮を形成する、「降雨型赤潮」であったと説明されている (高杉・角田, 1986; 草刈, 1994; 角田, 2001)。

一方、2021 年の *K. selliformis* の大規模有害赤潮は外洋域にも広範囲に観察されており (Fig. 5f), 沿岸の一過的な「降雨型赤潮」と解釈するのは難しい。これらの事柄を考慮すると、2021 年の夏季～秋季における *K. selliformis* の赤潮発生メカニズムとして、「海洋熱波→水温躍層強化→珪藻（競合生物）減少→移動能力のある *K. selliformis* が日周鉛直移動により栄養塩を補給し増加→*K. selliformis* の優占する表層群集形成→低気圧通過→成層弱体化→鉛直混合/有光層栄養塩増加→*K. selliformis* が赤潮化」というシナリオが考えられる。この大規模有害赤潮の発生シナリオは、今後 *K. selliformis* の運動能力や増殖特性に関する研究により、検証が必要である。

2021 年の大規模有害赤潮の場合は、衛星の海表面 Chl. *a* のモニタリングにより、高濃度の Chl. *a* は、すでに 8 月下旬には始まっていたことが明らかになっている (Kuroda et al., 2021)。 *Karenia* 属はその補助色素 (fucoxanthin, 19⁰-hexanoyloxyfucoxanthin, 19⁰-butanoyloxyfucoxanthin, diadinoxanthin, diatoxanthin, gyroxanthin-diester 及び zeaxanthin, Chang and Gall, 2013) から、衛星データにもとづく検出が可能だが、瀬戸内海における *K. mikimotoi* (Siswanto et al., 2013)、フロリダ半島西岸における *K. brevis* (Soto et al., 2015)、アイルランド南岸の *K. mikimotoi* (Jordan et al., 2021) など様々な海域において報告されている。これら衛星データを用いたアルゴリズムから、道東海域においても *Karenia* 属を検出することは可能であると考えられる。しかし *Karenia* 属の属内での種同定は、衛星データからは困難であると思われるため、種同定には船舶を用いた直接の採集確認が必要である。

赤潮の防除策として、海底耕耘による珪藻（競合生物）発芽促進、藻場造成（微生物学的防除）や活性粘土の散布（凝集除去）がある (今井ほか, 2016)。 *K. selliformis* に関する防除策として、何が有効かに関しては今後の研究評価

が待たれるが、 *K. selliformis* が高密度になった水塊を、衛星データの補助色素アルゴリズムにより検出し、事前に準備した何らかの防除対策を施すことが重要であると考えられる。

謝 辞

本研究に用いた試料や観測データの採集に際し、終始多大な御協力を頂いた北海道大学水産学部附属練習船うしお丸の坂岡桂一郎船長、乗組員の方々および同乗された研究者、大学院生及び学生各位に謹んで御礼申し上げます。本研究に用いた栄養塩およびクロロフィル *a* のデータは、北海道大学大学院水産科学研究院の芳村毅博士にご提供を頂きました。深く御礼申し上げます。また、 *K. selliformis* の種同定に関するアドバイスを頂いた、東京大学アジア生物資源環境研究センターの岩滝光儀博士に心から御礼申し上げます。本論文の要旨は、米国ロードアイランド大学の Robert G. Campbell 博士により英文校閲を頂きました。記して謝意を表します。本研究の一部は、(独)環境再生保全機構の環境研究総合推進費 (JPMEERF20214002)、科学研究費補助金 (22H00374, 21H03591) および北海道大学低温科学研究所共同研究 (21K001) により実施されました。

引用文献

- Bondur, V., V. Zamshin, O. Chvertkova, E. Matrosova and V. Khodaeva (2021) Detection and analysis of the causes of intensive harmful algal bloom in Kamchatka based on satellite data. *J. Mar. Sci. Eng.*, **9**, 1092. <https://doi.org/10.3390/jmse9101092>
- Brand, L. E., L. Campbell and E. Bresnan (2012) *Karenia*: The biology and ecology of a toxic genus. *Harmful Algae*, **14**, 156–178.
- Chang, F. H. and M. Gall (2013) Pigment compositions and toxic effects of three harmful *Karenia* species, *Karenia concordia*, *Karenia brevisulcata* and *Karenia mikimotoi* (Gymnodiniales, Dinophyceae), on rotifers and brine shrimps. *Harmful Algae*, **27**, 113–120.
- Glibert, P. M., J. H. Landsberg, J. J. Evans, M. A. Al-Sarawi, M. Faraj, A. Haywood, S. Ibrahim, P. H. Klesius, C. Powell and C. A. Shoemaker (2002) A fish kill of massive proportion in Kuwait Bay, Arabian Gulf, 2001: The roles of bacterial disease, harmful algae, and eutrophication. *Harmful Algae*, **1**, 215–231.
- Guillou, L., E. Nezan, V. Cuffe, E. E. L. Denn, M. A. Cambon-Bonavita, P. Gentien and G. Barbier (2002) Genetic diversity and molecular detection of three toxic dinoflagellate genera (*Alexandrium*, *Dinophysis*, and *Karenia*) from French coasts. *Protist*, **153**, 223–238.
- Hasle, G. R. and E. E. Syvertsen (1997) Marine diatoms. In: Identifying marine phytoplankton, ed. C. R. Tomas, Academic Press, San Diego, CA., pp. 5–385.
- Haywood, A. J., K. A. Steidinger, E. W. Truby, P. R. Bergquist, P. L. Bergquist, J. Adamson and L. MacKenzie (2004) Comparative morphology and molecular phylogenetic analysis of three new species of the genus *Karenia* (Dinophyceae) from New Zealand. *J. Phycol.*, **40**, 165–179.
- Heil, C. A., P. M. Glibert, M. A. Al-Sarawi, M. Faraj, M. Behbehani and M. Husain (2001) First record of a fish-killing *Gymnodinium* sp. bloom in Kuwait Bay, Arabian Sea: chronology and potential causes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **214**, 15–23.
- 本城凡夫 (2015) 赤潮被害軽減策と発生のシナリオ. 環境管理,

- 44, 4–15.
- Horner, R. A. (2002) A taxonomic guide to some common marine phytoplankton. Biopress Limited, Bristol, 195 pp.
- 今井一郎・山口峰生・松岡敷充 (編) (2016) 「有害有毒プランクトンの科学」恒星社厚生閣, 東京, 352 pp.
- Iwataki, M., W. M. Lum, K. Kuwata, K. Takahashi, D. Arima, T. Kuribayashi, Y. Kosaka, N. Hasegawa, T. Watanabe, T. Shikata, T. Isada, T. Y. Orlova and S. Sakamoto (2022) Morphological variation and phylogeny of *Karenia selliformis* (Gymnodiniales, Dinophyceae) in an intensive cold-water algal bloom in eastern Hokkaido, Japan. *Harmful Algae*, **114**, 102204.
- Jordan, C., C. Cusack, M. C. Tomlinson, A. Meredith, R. McGeedy, R. Salas, C. Gregory and P. L. Croot (2021) Using the red band difference algorithm to detect and monitor a *Karenia* spp. bloom off the south coast of Ireland, June 2019. *Front. Mar. Sci.*, **8**, 638889.
- 角田富男 (1984) 十勝沿岸の赤潮について. 釧路水試だより, **52**, 17–20.
- 角田富男 (2001) 十勝沿岸の赤潮発生期の気象・海況と水質. 釧路水試だより, **83**, 12–18.
- 各務彰記・森田航也・嶋田 宏・山口 篤・今井一郎 (2018) 2015 年夏季北海道函館湾における有害渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* の初検出および 2015–2016 年の出現動態. *日本プランクトン学会報*, **65**, 1–11.
- Koizumi, Y., T. Uchida and T. Honjo (1996) Diurnal vertical migration of *Gymnodinium mikimotoi* during a red tide in Hoketsu Bay, Japan. *J. Plankton Res.*, **18**, 289–294.
- Kuroda, H. and T. Setou (2021) Extensive marine heatwaves at the sea surface in the Northwestern Pacific Ocean in summer 2021. *Remote Sens.*, **13**, 3989. <https://doi.org/10.3390/rs13193989>
- Kuroda, H., T. Azumaya, T. Setou and N. Hasegawa (2021) 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.*, **9**, 1335. <https://doi.org/10.3390/jmse9121335>
- 草刈宗晴 (1994) 十勝沿岸の赤潮について. 地方独立行政法人北海道立総合研究機構水産研究本部, 試験研究は今, No. 177.
- McKay, L., D. Kamykowski, E. Milligan, B. Schaeffer and G. Sinclair, G (2006) Comparison of swimming speed and photophysiological responses to different external conditions among three *Karenia brevis* strains. *Harmful Algae*, **5**, 623–636.
- 宮村和良 (2016) *Karenia mikimotoi* の赤潮動態と発生予察・対策. 「有害有毒プランクトンの科学」今井一郎・山口峰生・松岡敷充編, 恒星社厚生閣, 東京, 191–200.
- 森下正明 (1996) 種多様性指数値に対するサンプルの大きさの影響. *日本生態学会誌*, **46**, 269–289.
- 嶋田 宏 (2021) 北海道沿岸における赤潮と貝毒の長期変動 (総説). *北水試研報*, **100**, 1–12.
- 嶋田 宏・金森 誠・吉田秀嗣・今井一郎 (2016) 2015 年秋季北海道函館湾における渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* による有害赤潮の初記録. *日本水産学会誌*, **82**, 934–938.
- Siswanto, E., J. Ishizaka, S. C. Tathy and K. Miyamura (2013) Detection of harmful algal blooms of *Karenia mikimotoi* using MODIS measurements: A case study of Seto-Inland Sea, Japan. *Remote Sens. Environ.*, **129**, 185–196.
- Soto, I. M., J. Cannizzaro, F. E. Muller-Karger, C. Hu, J. Wolny and D. Goldgof (2015) Evaluation and optimization of remote sensing techniques for detection of *Karenia brevis* blooms on the West Florida Shelf. *Remote Sens. Environ.*, **170**, 239–254.
- 高杉新弥・角田富男 (1986) 十勝沿岸の赤潮予察について. 釧路水試だより, **56**, 8–20.
- 田沢伸雄 (1972) 赤潮について. 釧路水試だより, **30**, 3–5.
- Welschmeyer, N. A. (1994) Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 1985–1992.
- 矢野泰隆 (2022) 2021 年夏季の道東海域における水温変動について. *JAFIC テクニカルレビュー*, **1**, 26–32.