

# ラフィド藻赤潮の発生機構と予知

今井一郎（京都大学大学院農学研究科）

水産研究叢書 48

有害・有毒赤潮の発生と予知・防除

（石田祐三郎・本城凡夫・福代康夫・今井一郎編）

別刷

（社）日本水産資源保護協会 2000年3月

### 第3章 ラフィド藻赤潮の発生機構と予知

今井一郎（京都大学大学院農学研究科）

#### I. はじめに

ラフィド藻類（ラフィド藻綱：Raphidophyceae）は種類数の少ない比較的小さな分類群の生物であるが、海産のものとしては *Chattonella* 属、*Fibrocapsa* 属、*Haramonas* 属、*Heterosigma* 属、および *Olisthodiscus* 属が知られる（原 1990, Horiguchi 1996）。*Olisthodiscus* 属と *Haramonas* 属は底生性で赤潮形成の報告はないが、他の3属にはハマチ、カンパチ等の養殖魚類を大量斃死させて漁業被害を引き起こす赤潮原因種が多く含まれている。*Fibrocapsa* 属には *F. japonica* が、*Heterosigma* 属には *H. akashiwo* が各々1種づつ属し、*Chattonella* 属には、*C. antiqua*、*C. globosa*、*C. marina*、*C. minima*、*C. ovata*、*C. subsalsa*、*C. verruculosa* の7種が所属するとされている（Hara et al. 1994）。これらのうち我が国沿岸域において魚類斃死被害を及ぼす赤潮を形成した記録のあるものは、*F. japonica*、*H. akashiwo*、*C. antiqua*、*C. marina*、および *C. verruculosa* である。

*Chattonella*、特に *C. antiqua* と *C. marina* の赤潮による被害は世界最大規模であり、1969年に広島湾で初めて発生して以来、現在まで西日本の沿岸海域において被害を与え続けている。特に1972年の赤潮とその漁業被害は「播磨灘赤潮訴訟」の契機となった事であまりに有名である。また *Chattonella* は、我が国沿岸域だけでなく、インド、中国南部、ブラジル、南オーストラリア等でも魚類斃死被害を及ぼしている（Okaichi 1997, Imai et al. 1998b, Hallegraeff et al. 1998）。1998年5月にはノルウェーやスウェーデンで、*C. verruculosa* によると推定される赤潮で、甚大な漁業被害が生じた。

*H. akashiwo* による漁業被害は我が国沿岸域においてはさほど大きくなかったが、1995年春、鹿児島湾において濃密（最高密度約37万細胞/ml）かつ大規模な（最大約400km<sup>2</sup>）赤潮が長期間（26日間）発生し、約10億円にも上る養殖のハマチとカンパチの斃死被害が生じた（折田ほか 1996）。これは *H. akashiwo* による最大の漁業被害と言える。海外では、*H. akashiwo* による魚類斃死は、北欧、北米、南米、ニュージーランド等の温帯～冷温帯水域において主に養殖のサケ類で起こっている（Honjo 1992, Smayda 1998）。

漁業被害を及ぼすラフィド藻の中では、上述のように *Chattonella* (*C. antiqua* と *C. marina*) と *H. akashiwo* が最も重要である。本稿においては、*Chattonella* (*C. antiqua* と *C. marina*) および *H. akashiwo* に関して、シストの時期を含む生活史、生理、生態を総述し、現時点で考えられるそれらの赤潮発生機構と発生予知について解説する。

## II. *Chattonella* 赤潮

先にも述べたように、*Chattonella* 属には現在7種が属するとされている。このうち *C. subsalsa* の生息は日本においては確認されていない。また、*C. marina* と *C. minima* においては、後者はサイズがやや小さく染色体を前者の約2倍持つということにより別種とされているが、形態的には区別が不可能である。何故ならば、*C. marina* のクローン培養を観察した場合サイズも形態も相当に大きな幅があり、同様な事態は *C. minima* のクローン培養の観察においても予想され、お互いのサイズのバラツキの幅がかなり重なると推察されるからである。*C. antiqua* と *C. marina* の間にも、現場で識別計数を行う際に同様な問題が生じる。すなわち、明瞭な尾部が認められれば *C. antiqua* と同定できるが、*C. marina* と同定される形態の細胞は *C. antiqua* の尾部が消失したものである可能性があり、実際、*C. antiqua* の培養株を観察すると *C. marina* と思える形態の細胞はしばしば認められる。以上から、現場調査を行う際、*C. antiqua* と *C. marina* の2種を合わせて *Chattonella* として一括処理する場合も多い。*C. minima* をも考慮に入れるならば、これら3種を合わせて *Chattonella* というべきかもしれない。現在、抗体を用いて *C. antiqua* と *C. marina* の識別が培養株においては可能であるが (Hiroishi et al. 1988, 長崎 1993), *Chattonella* は染色操作に耐え難い細胞が多いので、現場試料中の各々の細胞について両者を識別する事は困難である。本稿においては、*C. antiqua* と *C. marina* を合わせて *Chattonella* と称し、*C. minima* は考慮に入れないことにする。さらに、*C. ovata* も魚類を斃死させる事がつい最近確認されたが (広石ほか 1998), 実際の現場において本種の赤潮による魚類斃死はまだ報告されておらず、本稿においては他の種と同様に対象外とする。

### 1. 増殖と環境要因

赤潮が発生するためには、赤潮生物が大量に増加する必要がある。

*Chattonella* 栄養細胞は二分裂により増殖する。従って、環境要因の影響に対する栄養細胞の増殖応答を知る事は、赤潮の発生機構を理解する基本となる。重要な環境要因としては、光強度、温度、塩分、栄養塩（NやP）、微量因子（ビタミンや金属等）等が挙げられる。また競争者の共在も重要であるが、後に詳述する。

*C. antiqua* と *C. marina* の増殖速度に及ぼす光強度の影響を見ると、 $30 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$  以上で増殖が可能であり、 $110 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$  で増殖は飽和する (Nakamura and Watanabe 1983a, 山口ほか 1991)。最大増殖速度は、両種とも概ね 1日1回の分裂速度であり、最大増殖速度の半分の増殖速度を与える光強度は、*C. antiqua* で約  $42 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$ 、*C. marina* で約  $63 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$  と計算されている。細胞分裂は明暗周期によって同調化でき (Nemoto and Furuya 1985)、暗期に起こる事が報じられている (小野 1988)。

温度と塩分が増殖に及ぼす影響が、光飽和下 ( $120 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$ )、30通りの組合せで検討されている (山口ほか 1991)。*C. antiqua* と *C. marina* は共に、温度  $15\sim 30^\circ\text{C}$ 、塩分  $10\sim 35\text{psu}$  で増殖可能である。最大増殖速度を与える条件の組合せは、*C. antiqua* で  $25^\circ\text{C}$  と  $25\text{psu}$ 、*C. marina* で  $25^\circ\text{C}$  と  $20\text{psu}$  であった。Nakamura and Watanabe (1983a) も同様な結果の報告を *C. antiqua* で行っている。*Chattonella* 両種の生存可能な温度域は、 $13^\circ\text{C}\sim 31^\circ\text{C}$  である (矢持 1984)。東部瀬戸内海に位置する播磨灘においては、*C. antiqua* 栄養細胞は温度  $19.2\sim 28.8^\circ\text{C}$ 、*C. marina* 栄養細胞は温度  $18.8\sim 28.0^\circ\text{C}$  で検出されている (吉松・小野 1986)。*Chattonella* 赤潮は、水温  $23^\circ\text{C}$  以上の夏季に通常発生する。冬季には、播磨灘を含む瀬戸内海の水温は  $10^\circ\text{C}$  以下にまで低下するので、水柱で栄養細胞は越冬不可能であり、実際瀬戸内海で冬季に栄養細胞が確認された例は無い。

*C. antiqua* の増殖速度と栄養塩濃度との関係が調べられている。硝酸塩および磷酸塩に関する増殖の半飽和定数 ( $K_s$ ) は、それぞれ  $1.0 \mu\text{M}$  および  $0.11 \mu\text{M}$  で (Nakamura et al. 1988)、窒素源として硝酸塩、アンモニウム塩、尿素等を利用するが、アミノ酸は利用しない (Nakamura and Watanabe 1983c)。磷源として磷酸塩を専ら利用し、株によってはグリセロ磷酸もある程度利用するという (岩崎 1971, Nakamura and Watanabe 1983c)。なおこれらの半飽和定数値を参考にすると、夏の瀬戸内海の表層水において上下混合や河川水の流入が起こらなければ、しばしばこれらの  $K_s$  値以下にまで栄養塩濃度は低下する。また *C. antiqua* は、暗期においても明期の  $86\sim$

93%の割合で栄養塩を取り込むことができる (Nakamura and Watanabe 1983b)。また微量栄養素に関しては、*C. antiqua* は鉄とビタミン  $B_{12}$  を要求することが判っている (岩崎 1971, Nishijima and Hata 1986)。

## 2. *Chattonella* の生活史

シストの時期を含めた *Chattonella* の生活史の全容は、長い間不明であった。1986年に周防灘の海底泥中からシストがようやく発見され、その形態が明らかとなった (今井・伊藤 1986)。*C. antiqua* と *C. marina* のシストの写真を図3-1に示す。シストは基本的に半球形をしており (径 25-35  $\mu\text{m}$ , 高さ 15-25  $\mu\text{m}$ )、珪藻の被殻や砂粒等に付着している。色は黄緑色～褐色を呈し、黒色～暗褐色の幾つかの斑点状のものがシスト内に認められる。*C. antiqua* と *C. marina* のシストは図3-1からも判るように形態が酷似しているため、発芽した栄養細胞の形態を基本にしない限り識別は不可能である。生きているシストは、休眠の状態にかかわらず、栄養細胞のものよりも小さい丸い葉緑体を持っている。この特徴により、倒立型落射蛍光顕微鏡を用いることで海底泥中のシストの計数が可能となっている (今井 1990, 板倉ほか 1991)。シストは発芽孔を持ち、発芽後の空シストには径約 7  $\mu\text{m}$  の開口部が観察された (Imai and Itoh 1988)。

培養条件下において、*C. antiqua* と *C. marina* はいずれも人為的にシストを形成できる (Imai 1989, 今井 1990, Nakamura et al. 1990)。シストの形成条件とその過程は、①栄養塩の欠乏 (特に窒素源)、②固体表面への付着、③低照度条件 (15  $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$  以下あ

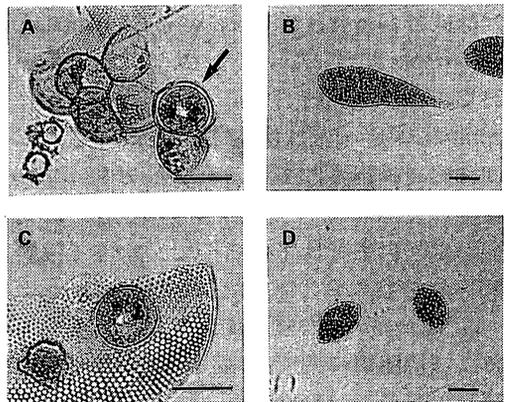


図3-1. *Chattonella antiqua* および *C. marina* のシストと栄養細胞。スケールは 30  $\mu\text{m}$ 。(Imai and Itoh 1988)。

A: *C. antiqua* のシスト (矢印)

B: Aのシストから発芽後に培養した栄養細胞

C: *C. marina* のシスト

D: Cのシストから発芽後に培養した栄養細胞

るいは暗黒)である (Imai 1989, 今井 1990, Nakamura and Umemori 1991)。

シストの形成条件が判明し, *Chattonella* の生活史における種々の相の細胞を形成できるようになった。そこで種々の相の細胞の核 DNA 量を測定することによって, *Chattonella* の生活史の全容が解明できるものと期待される。このような研究には顕微蛍光測光の技術が有用であり, DNA を特異的に染色する DAPI (4'6-diamidino-2-phenylindole) を用いることによって各相の細胞の核相が解明できる (Yamaguchi 1992)。このようにして明らかにされた *C. antiqua* の生活史の全容 (Yamaguchi and Imai 1994) を図 3-2 に示した。*C. marina* の生活史も *C. antiqua* と同じである。

*C. antiqua* の生活史は, 栄養細胞の増殖期と非運動性の休眠期の 2 つに大きく分けられる。既述のように, 栄養細胞は縦二分裂によって増殖する。G<sub>1</sub> 期の栄養細胞の核 DNA 量を 2C とすると, 栄養欠乏条件下で形成されたシスト形成小型細胞の核

DNA 量は 1C であり, その後低照度あるいは暗黒条件下で形成されたシストも核 DNA 量は 1C であった。以上から, 減数分裂は, 通常栄養細胞からシスト形成小型細胞が形成される間に起こることが判る。一定の休眠期間を経て発芽した小型の栄養細胞 (1 つのシストから 1 つの細胞が発芽) の核 DNA 量は 1C であるが, 細胞の大きさと形態が変化しないまま核 DNA 量はしばらくすると 2C へと複相化する。複相の小型細胞は, やがて通常の形態の栄養細胞へと形態を変化させ, 増殖を開

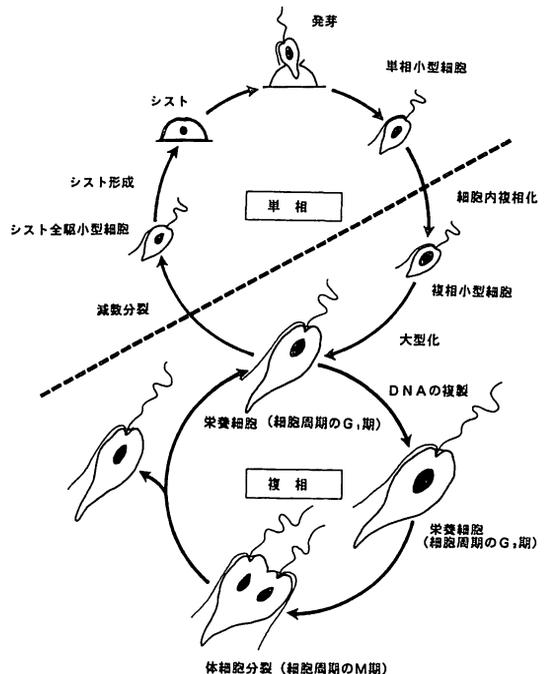


図 3-2. 生活史における各相の細胞の核 DNA 量の変化から見た *Chattonella antiqua* および *C. marina* の生活史。波線より上は単相, 下は複相のステージを示す (Yamaguchi and Imai 1994)。

始する。以上述べた様に *Chattonella* は、多くの単細胞微細藻類が単層型の生活史を持つとは異なり、複相型の生活史を持つことが判明した。

### 3. *Chattonella* の年間の生活様式

*Chattonella* 赤潮は、生活史の中の遊泳性のプランクトンとして生活する時期に、増殖を経て形成される。しかしながら、*C. antiqua* と *C. marina* 共に沿岸性の種であり、それらの生活史の中に底生性のシストの時期がある。これらのシストは赤潮発生の直接原因になっているわけではないが、赤潮の“Seed population”として機能する。また、シストは不適な環境条件に対する耐久性を持つので、当該海域における毎年の赤潮の発生源となるだけでなく、種の分布拡大にも貢献する等、生態学的に重要な役割を演ずる。従ってシストの生理生態学的性質を把握する事は、その種の個体群生態の全貌を理解し、ひいては赤潮の発生機構を明らかにする上で極めて重要である。この事は、有毒種を含む渦鞭毛藻類においても以前から指摘されている (Wall 1971, Anderson et al. 1983, Dale 1983)。

瀬戸内海においては冬季の水温が 10℃あるいはそれ以下にまで低下するので、*Chattonella* は栄養細胞では越冬できず、シストで越冬する。現場調査と室内実験の結果から、*Chattonella* のシストの生理生態学的性質は温度の影響を大きく受ける事が明らかとなった (今井ほか 1984, Imai and Itoh 1987, Imai et al. 1989, 1991, 今井 1990, 1992)。*Chattonella* のシストの発芽に与える温度の影響を検討したところ、10℃では全く発芽せず、15℃と 18℃では一部発芽し、20℃で発芽が活発になり、22℃と 25℃で最大となり、30℃で著しく減少した。また、シストの休眠状態も温度によって大きな影響を受ける。休眠状態にあるシストの成熟 (休眠解除～発芽能の獲得) を見ると、11℃あるいはそれ以下の低温の期間が 4ヶ月以上必要であった。温度 20℃以上の条件下では、シストは成熟しない。温度 15℃と 18℃では、少数のシストが徐々に成熟した。既に成熟しているシストの場合、温度 11℃の条件下では発芽能をそのまま維持し続けるが、20℃以上の温度条件下では 2ヶ月程度の間に発芽能を失い、再度休眠状態に入った。温度 15℃と 18℃では、徐々に発芽能を失っていった。再度休眠状態に入ったシストは、低温処理を数カ月間行くと発芽能を回復したことから、この再度の休眠は二次休眠であることが判明した (Imai et al. 1989)。

周防灘を対象海域として現場調査を行い、採取直後の海底泥中の発芽可

能な *Chattonella* シストを終点希釈法 (Imai et al. 1984) を用いて計数した結果, 著しい季節変化を示した (Imai and Itoh 1987)。発芽能を持つシストは秋～初冬に少なく, 冬季の間に増加して春には多くのシストが発芽可能となってそのレベルは初夏まで維持され, 夏季の間に激減する。

以上述べたシストの生理生態学的特徴を考慮すると, 瀬戸内海におけるシストを含めた *Chattonella* の年間の生活様式は図 3-3 のように要約される。

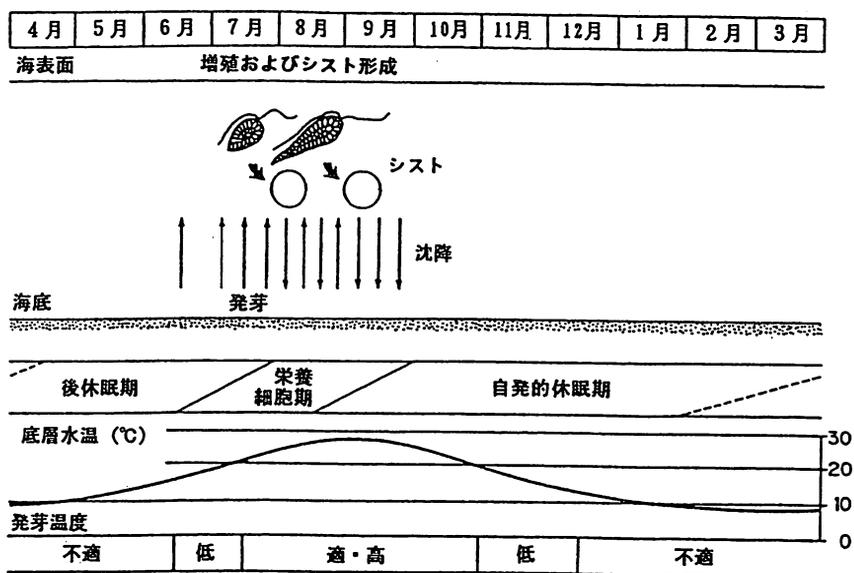


図 3-3. 瀬戸内海における *Chattonella* の年間の生活様式に関する模式図 (Imai and Itoh 1987, Imai et al. 1991)。

水柱において *Chattonella* (*C. antiqua* と *C. marina*) の栄養細胞は概ね 6～9月に観察され, 7～8月に赤潮を形成することが多い。これらの栄養細胞は, 海底のシストが発芽適温 (20°C 付近) になって発芽した結果として生じたものである。夏の間, 栄養細胞は無性生殖によって分裂増殖する。海水中の栄養塩が枯渇すると, それが引き金となってシスト形成小型細胞になり, 海底へと沈降して行き (今井ほか 1993), 固体粒子表面に付着し

低照度下でシスト形成が完了する。新しく形成されたシストは、海底で遺伝的に制御された自発的休眠の期間を翌春まで過ごす。従って秋季には、海底の温度がシストの発芽に好適な条件になってもシストは決して発芽しない。シストの成熟（休眠の解除、発芽能の獲得）は、冬季の低水温の条件下で進行する。春を迎えるとシストは自発的休眠期を完了し、生理的には発芽可能な状態になっている。しかしながら、春～初夏の間は海底の温度が低くシストは発芽困難であり、「後休眠」（低温による一種の強制休眠）の期間を過ごす。その後、海底の温度が発芽好適範囲になるとシストは発芽を開始し、その結果として栄養細胞が水柱に観察されるようになる。しかしながら、実際に発芽しているシストの割合は極く低く、大部分のシストは発芽しないまま夏の高温によって二次休眠に入り、翌年へと持ち越される (Imai et al. 1989, 1998b, 今井 1990)。

*Chattonella* の年間の生活様式は、温帯の沿岸域における植物プランクトンの生活様式として理にかなったものと考えられる。栄養細胞として生活しやすい夏だけを栄養細胞として過ごし、他の不適な大部分の期間はシストとして海底で過ごすことになる。これにより、捕食者や競争者からの脅威が回避され、種の存続という観点から、この様式は優れた生態戦略といえる。また、冬の間は自発的休眠と春以降の後休眠という生理的性質により、発芽の時期が初夏に巧妙に調節されている。これは、四季のある温帯水域において夏季に増殖する生物として、*Chattonella* は優れた適応的生活史戦略を持っていると言えよう。さらに、瀬戸内海のような浅い内湾水域においては、生活の場の交替（夏は栄養細胞として水柱、他はシストとして海底）が極めて容易であり、同一の場で何故毎年ブルームを形成するのかが容易に理解できよう。以上から、*Chattonella* は我が国沿岸の浅海域の環境条件に大変良く適応した赤潮生物と結論することができる。

#### 4. 現場水域における赤潮の発生過程

1984年～1987年に周防灘の現場調査において、シストと栄養細胞の動態が調べられた (今井ほか 1986, 今井 1990)。この間、1984年と1987年の夏季に *Chattonella* は小規模ながら赤潮を形成した。

周防灘における赤潮は、しばしば西部～南部の沿岸域に認められる (寺田ほか 1982)。1984年7月中旬の *Chattonella* の分布域も寺田ほか (1982) の報告と類似していた (今井ほか 1986)。1985年は、渦鞭毛藻 *Gymnodinium*

*mikimotoi* の大規模赤潮が夏季に発生した年であり (山口 1994), 6月下旬に *Chattonella* 栄養細胞は検出できなかったが7月中旬には僅かながら検出された。1986, 1987年の6月下旬の調査結果によると, 栄養細胞が検出されたのは, やはり西部~南部の沿岸域においてであった。シストの発芽に大きな影響を及ぼす底層水温の6月下旬の分布パターンを見ると, 水深の浅い西部~南部の沿岸域において高く (シストの発芽の好適範囲), 中央~東部の水深の大きい水域において低い (15~18℃程度) 傾向が認められた。以上述べた結果から, 周防灘における *Chattonella* 赤潮の発生経過は図3-4のようにまとめる事ができる。

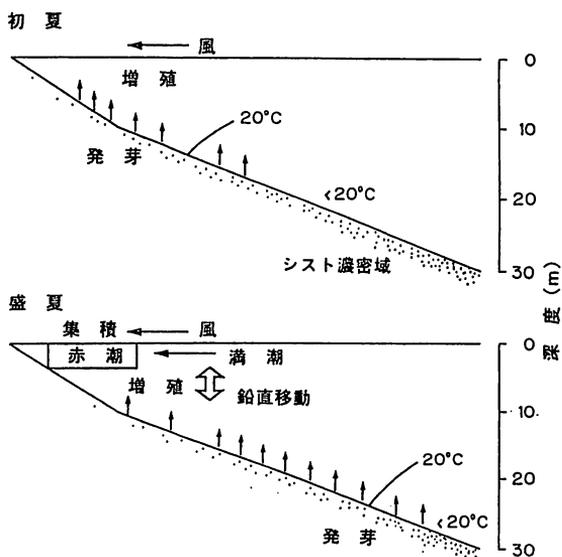


図3-4. 周防灘西部沿岸域における *Chattonella* 赤潮の発生過程に関する単純化した概念図 (今井ほか 1986).

西部~南部の沿岸域においては底層水温が中央~東部の沖合い域に比べて高いので, シストは沿岸域の海底のものから発芽を開始すると考えられる。また, 海底の水温は6月上旬に 20℃に達するので, この頃からシストの発芽による水柱への栄養細胞の供給が起こり, 増殖を開始

するであろう。従って, 周防灘における *Chattonella* 赤潮の初期個体群の起源は西部~南部の沿岸域と想定される。その後, 底層水温 20℃の範囲は中央水域へ向かって拡大していくので沖合い域のシストも発芽を開始し, 栄養細胞が表層で増殖を開始する。それゆえ, 周防灘ではシストの発芽継続期間が灘全体でみると他より比較的長いと考えられる。沿岸域において初期に出現した栄養細胞は増殖を続けるであろう。その際日周鉛直移動を

行い、昼は表層付近に夜は水深5～10m付近にまで沈降する (Watanabe et al. 1995)。一般に沿岸域において好天で気象が安定していると、昼は海風、夜は陸風が吹く。この海陸風を考えるならば、沿岸域において増殖している栄養細胞は、昼は海風によって沿岸域方面へ吹き寄せられ水平的に濃縮集積されると考えられる。夜は陸風が吹いても下方に沈降しているので沖合いに持ち去られる事はないと考えられる。同様に、沖合いの個体群も徐々に沿岸域へと集積されていくものと推測される。周防灘において *Chattonella* 赤潮が発生した年は、このような過程を経た結果と考えられる。

### 5. *Chattonella* 赤潮の発生機構：珪藻休眠仮説

瀬戸内海に夏は毎年巡って来るし、海底のシストも毎年発芽するであろう。しかしながら *Chattonella* 赤潮は発生する年とそうでない年がある。例えば、播磨灘においては、1972年に初めて *Chattonella* 赤潮が発生した後、1977～1979年と3年連続で発生し、その後1982～1984年、1986、1987、1989年と続き、1997年に発生するまで長い間非発生であった。何が主要因となっているのであろうか？。

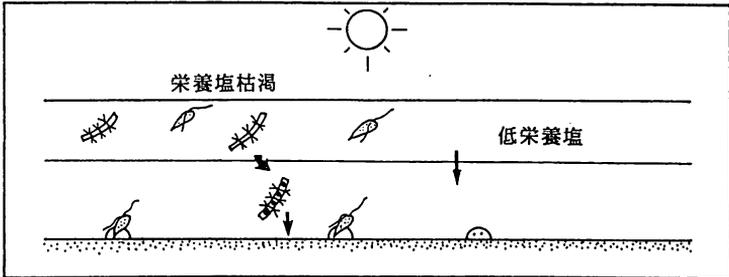
先にも述べたように、*Chattonella* のシストは夏季の間に僅かしか発芽していないであろうし、海底泥中のシスト (湿泥 1 cm<sup>3</sup> 中に平均 100 個で 3 cm 深まで : 300 個/cm<sup>2</sup>, 今井 1990) が全て一斉に発芽したと仮定しても、水柱の表層 5 m に均一に分布した場合、1 細胞/ml にも達しない (0.6 細胞/ml)。それゆえ *Chattonella* 赤潮が発生するためには、シストが発芽して水柱に接種された後の栄養細胞の増殖が不可欠となる。すなわち、シストが発芽して初期個体群が増殖する時の環境条件が極めて重要な意味を持ち、この時期の条件の相違が、赤潮の発生年/非発生年の差として反映されているものと考えられる。

*Chattonella* 赤潮は勿論 *Chattonella* が卓越した時に起こる。その場合、海水試料中に有力な競争者である珪藻類が少ないことが経験的に知られている (吉松・小野 1986, Montani et al. 1989, Nakamura et al. 1989, 今井 1990)。さらに *Chattonella* 赤潮は、珪藻類の増殖が制限されない量の珪酸塩の存在下でも発生が観察されている (Montani et al. 1989, Nakamura et al. 1989)。

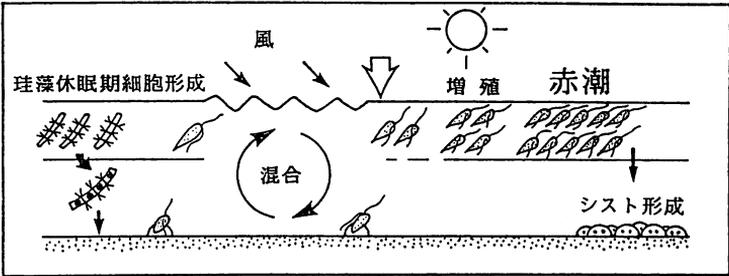
瀬戸内海のような沿岸域においては、一般に中心目珪藻類が卓越する。栄養塩を巡る競争者として、珪藻類は高い増殖速度を持つので *Chattonella*

よりも優っている (Eppley 1977, 山口 1994)。それでも *Chattonella* は珪藻類を凌いで赤潮になる場合がある。何故か?。以下にその発生機構に関する「珪藻休眠仮説」を提示する (図 3-5)。

継続的成層 (赤潮非発生)



成層 → 鉛直混合 → 成層・晴天 (赤潮発生)



継続的混合 (珪藻卓越)

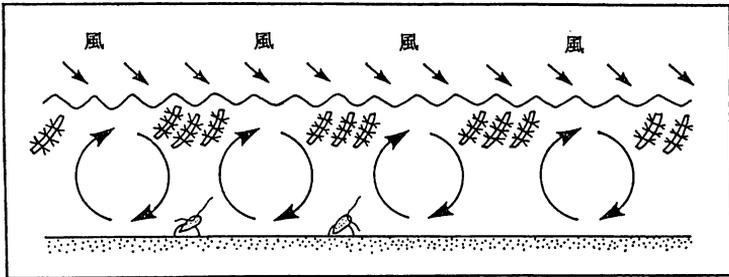


図 3-5. 水域における *Chattonella* 赤潮の発生環境と珪藻類の挙動。珪藻類を用いた赤潮の予防を考える際には、大きい矢印で示したタイミングに珪藻類の添加 (図 3-12 参照) が為される必要がある (今井 1995)。

珪藻類は栄養塩の欠乏条件下（特に窒素）で休眠期細胞を形成することが知られている（Hargraves and French 1983, Garrison 1984, Smetacek 1985, Kuwata and Takahashi 1990, 板倉 1995）。1991年7月に播磨灘全域において実施した調査結果によると、DIN（無機三態窒素）濃度が $1\ \mu\text{M}$ 以下の水域で *Chaetoceros* 属の休眠胞子が高頻度で観察されている（板倉・今井 1994）。現場海域において成層が生じた後、表層水中の植物プランクトンの増殖で栄養塩が欠乏状態になると、珪藻類は休眠期細胞を形成して沈降し細胞数が減少すると推測される。珪藻の休眠期細胞は一般に復活・発芽するのに光を要求するが（Hollibaugh et al. 1981, Hargraves and French 1983, Garrison 1984, Imai et al. 1996, 小泉ほか, 1997）、*Chattonella* のシストは暗黒条件下でも発芽可能である（今井ほか 1984, 今井 1992）。*Chattonella* は、この暗発芽の能力により、低照度条件下の海底において水柱への個体群の接種をシストの発芽を通じて独占的かつ継続的に行っていると推定される（今井 1995）。

以上の事を踏まえ、図3-5に示した各パターンを以下に説明する。

夏季の間中晴天の日が多く気象が安定し、その結果継続的に成層が発達した場合（図3-5、上段）、表層水中の栄養塩は枯渇してしまい、*Chattonella* のみならず植物プランクトン群集全体がごく低いレベルで推移すると考えられる。*Chattonella* は日周鉛直移動を行うが、自力での到達深度は7.5mと報告されている（Watanabe et al. 1995）。一方、現場における躍層は10m以深にある場合が殆どであることから、*Chattonella* は躍層下まで夜間に到達するのは困難であり、日周鉛直移動による有利性（昼は表層で光合成、夜は下層で栄養塩の取り込み）は発揮できないであろう。このように継続的な成層の発達が見られる場合、*Chattonella* 赤潮は起こりにくいと考えられる。

また逆に、不安定な気象・海象条件下で常に鉛直混合が起こった場合、継続的に表層水中に栄養塩類や微量栄養物質等が供給され、競争的強者である珪藻類が常に卓越すると予想される。

図3-5中段に示したように、夏季の赤潮シーズンの前期に成層が発達して一度栄養塩類が枯渇すると、大部分の珪藻類は休眠期細胞を形成して海底へ沈降してしまったり、サイズの回復をし得ない程度にまで分裂して小型化し活性が低下する（後に死滅）と考えられる。あるいは、10日間以下と比較的短命であるが活性を落として生存できる休眠細胞のような細胞

(栄養が供給されるとすぐに活性化し増殖開始)を形成するものもあるが (Kuwata and Takahashi 1999), 時間の経過と共に死滅すると予想される。このように珪藻類が増殖出来る状態で無くなった後に, 気象・海象条件の変化によって鉛直混合が起こると, 栄養塩を巡っての有力な競争者が殆どいない環境条件が *Chattonella* に与えられることになる。ここで, 最初の成層が継続する期間が大きな意味を持つと考えられる。この期間中に珪藻の休眠期細胞が形成され沈降し, あるいは活性を落とした休眠細胞状のものが死滅するためには, 栄養欠乏状態の成層が 10 日間程度続く事が重要と思われる。湧昇域において Ishizaka et al. (1987) は, 一度湧昇が起こって珪藻が増殖した後に飢餓状態になり, 次に湧昇が起こって栄養塩が供給されるまでの間の生存戦略について, *Leptocylindrus danicus* を用いて検討を行った。その結果, 次に栄養塩類が供給されるまでの期間が 6.7 日以上ある場合は休眠胞子の形成が有利であり, それ以下の期間の場合は栄養細胞の状態のままでの生残 (栄養塩が供給されると直ちに増殖開始) が有利であると論じている。また南アフリカの湧昇域においては, 湧昇直後の海水中に珪藻 (*Chaetoceros* 属が主) の休眠期細胞が検出されており, 実際に発芽・増殖することから "Seed population" としての役割を果たしていると報告されている (Pitcher 1990)。

1989 年夏季に, *Chattonella* 赤潮が播磨灘で小規模ながら発生したが, 灘南部の徳島県沿岸の大浦地先において徳島県水産試験場鳴門分場により調査された結果を図 3-6 に示す (大塚ほか 1990)。7 月中旬から下旬にかけて *Chattonella* は一度増殖したが, ちょうど珪藻類の増殖期と重なり抑えられてしまったのが判る。その後 7 月 27~31 日に底層に蓄積されていた栄養塩類が表層へと供給され, 31 日の時点でかなりの栄養塩が表層水中に認められた。珪藻類の細胞密度の変化を見ると, 7 月 24 日の時点で  $10^3$  細胞/ml のオーダーのピークに達しているが, その後概ね単調な減少傾向を示し 8 月 10 日には約  $10^1$  細胞/ml となった。このように栄養塩類が存在していたのに珪藻類が増殖しない場合のある事が明らかである。一方 *Chattonella* は, 一度増殖が抑えられた後, 8 月 3 日以降指数関数的な増加を示し, 14 日には約  $10^2$  細胞/ml にまで達した。この増加は 1 週間で  $10^3$  倍以上なので, この定点における増殖のみではなく, 水平的鉛直的集積も寄与しているものと思われる。しかしながら, この *Chattonella* の増加した期間に珪藻類が増殖しなかったのは, 上記の「珪藻休眠仮説」を裏付け

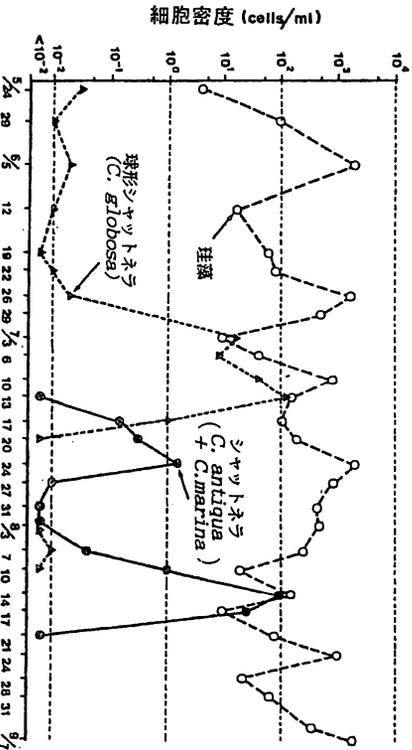
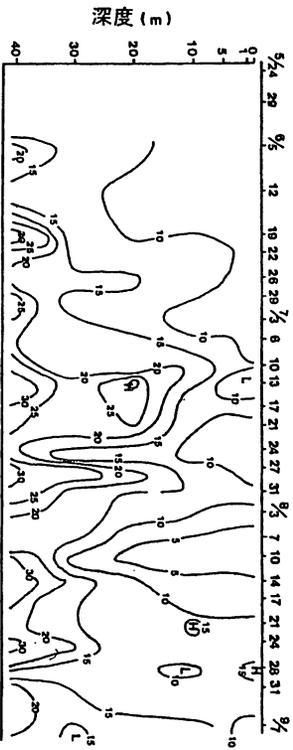
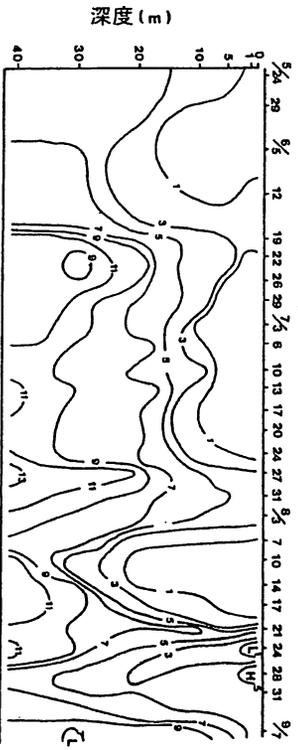


図3-6. 1989年夏季の徳島県大浦地先の定点における落存態無機窒素(DIN, 上段), 珪酸態珪素(中段), およびフランクtonン(Chattonellaと珪藻類, 下段)の推移. 珪酸塩はDINと同様の挙動を示した(大塚ほか1990).

る現場調査結果と考える事ができよう。すなわち、窒素が長期間低濃度で推移した後の7月24日の時点で、存在している珪藻細胞は殆ど増殖能を持たない生理状態のものであり、また休眠期細胞を形成したものは海底へと沈降してしまっていたものと想定される。従ってその後の環境の好転（栄養の供給）に対応できず、栄養塩を *Chattonella* がほぼ独占的に利用し増殖したものと考えられよう。その後8月10日から14日にかけて珪藻類は若干増殖したが、時既に遅く栄養塩 (N) は殆ど枯渇してしまっており、再度珪藻類は *Chattonella* と共に衰退してしまったと見なす事ができる。この8月10日から14日にかけての珪藻類の増殖は、8月上旬に底層から栄養塩が表層へ供給された時に、海底（あるいは海底付近）から有光層へ運ばれたごく少数の珪藻休眠期細胞が、暫くの Lag time の後に発芽・復活し増殖したものと推測される。

珪藻類と *Chattonella* の動態の関係を模式的に図3-7に示した。1細胞/ml の *Chattonella* が好適環境条件下において1分裂/日で増殖すると、1週間で100細胞/ml 以上になる。*C. antiqua* の minimum cell quota は 7.7 pmol なので、1  $\mu$ M の DIN で 130細胞/ml の *C. antiqua* が生産される。*C. antiqua* が  $10^2$ 細胞/ml のオーダーに達すると、海水中の栄養塩をほぼ独占している状態になっている。従って、珪藻類はこれよりも低い密度の段階で *C. antiqua* に追いつかなければ（数でなく生物量で）、競争に敗れてしまうであろう。休眠期細胞を始まりとして、珪藻が *C. antiqua* の 1/10 の密度および2分裂/日で増殖を開始した場合、数で追いつくのに約4日、細胞体積が 1/50 ならば生物量で追いつくのに6~7日間必要である。現場の栄養塩濃度（窒素で数  $\mu$ M）を考慮するならば、*C. antiqua* の許容細胞密度は  $10^2$ 細胞/ml のオーダー（5  $\mu$ M の時 650細胞/ml）であり、このオーダーに如何に速くたどり着くかが、珪藻類との競争に勝てるか否かの分かれ目になるであろう。実際に現場では *Chattonella* 赤潮が起こっており、鉛直混合の結果底層から有光層へ新しく運ばれる珪藻休眠期細胞は、案外 0.1 個/ml 以下の低密度であると考えられよう。従って混合が起きた時点で、*Chattonella* の個体群密度が数細胞/ml 程度あることも、*Chattonella* 赤潮発生の1つの大きな必要条件と言える。*Chattonella* のシストの発芽量が少ない事を考えると、1細胞/ml のオーダーまでたどり着くのもかなり時間が必要と思われるが、このオーダーの密度になるのに必要な栄養塩量は充分存在しているので、案外と容易にこの密度には到達可能であろう。

栄養塩類が供給された後の珪藻類の増殖動態は、飢餓生残した栄養細胞が起源になるか、新たに海底から有光層に運ばれたごく少数の休眠期細胞が起源になるかで、その後の増殖の速さが全く異なる（前者が迅速）と考えられる（Ishizaka et al. 1987, Kuwata and Takahashi 1990, 1999）。それゆえ、鉛直混合とその後の *Chattonella* 赤潮の発生の間の関係を考える際、珪藻類の飢餓生残細胞や休眠期細胞を競争者の初期個体群として位置付けし、考慮する必要がある。将来的な課題として、飢餓生残細胞のうち、分裂増殖せずに死にゆくものと増殖可能なものとを識別する事、生理の相違等を明らかにしていく事が挙げられる。

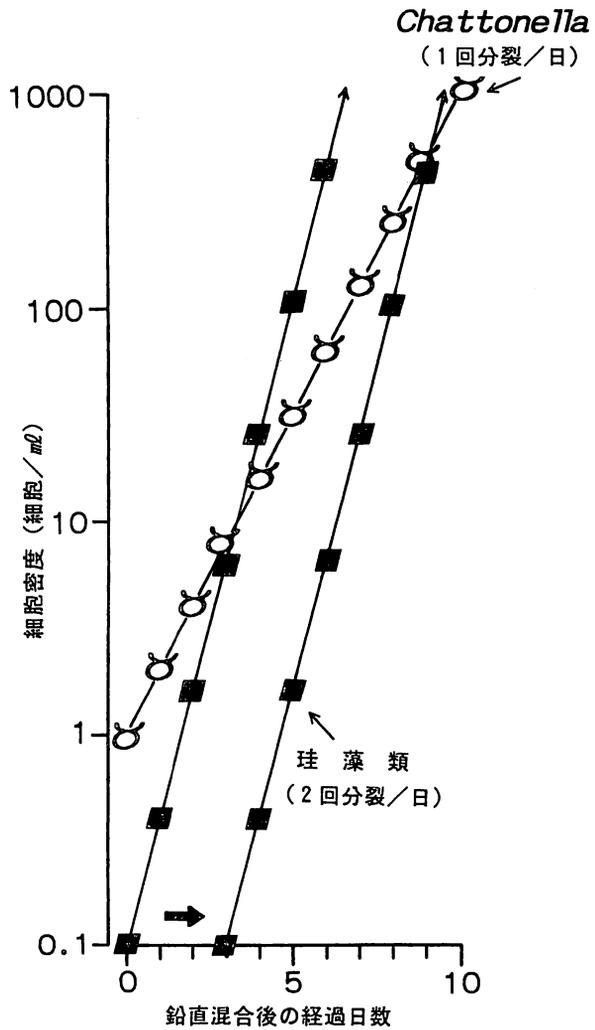


図3-7. 鉛直混合によって栄養塩類が表層水中に供給された後の *Chattonella* (○) と珪藻類 (■) の増殖を模式的に表したモデル. *Chattonella* の増殖速度を1日1回分裂, 珪藻類の場合1日2回分裂と仮定した. 珪藻の増殖開始に3日間の誘導期がある場合の増殖も示した.

## 6. *Chattonella* 赤潮の発生予知

### (1) 播磨灘南部における予知指標

播磨灘南部海域を想定した場合の、*Chattonella* 赤潮の発生に必要と考えられる条件と予知指標を表3-1に示す。これは、徳島県水産試験場鳴門分場による調査結果（大塚ほか 1993），ならびに南西海区（現瀬戸内海区）水産研究所による「赤潮の発生予知技術の開発に関する研究」の結果（伊藤ほか 1990）を基本としている。

表3-1. 播磨灘南部海域におけるシャットネラ赤潮の発生条件と予知指標  
(今井 1995, 1998).

項目	内容
シストの分布	灘全域に分布，平均 50/cm <sup>3</sup> （湿泥）以上。
底層水温	夏季の早期に 20℃（発芽適温）に達し，20～22℃の間の継続期間が比較的長い。
成層と混合	成層形成後に著しい鉛直混合，後に成層。
初期のシャットネラ細胞数	著しい鉛直混合前に概ね 1細胞/ml 以上に到達。
栄養塩の動態	成層時には表層でごく低濃度，鉛直混合後に表層も著しい上昇。
珪藻類の挙動	成層時に著しい減少，または休眠期細胞を形成し海底に速やかに沈降（シャットネラ赤潮非発生年は鉛直混合後に珪藻大増殖）。
日照時間	鉛直混合時には少ないが，後に晴天で増大。

*Chattonella* のシストは一定以上の密度（平均として 50/cm<sup>3</sup> 湿泥以上）で海底泥中に存在し，夏季に底層水温が比較的早期に 20℃（シストの発芽に好適）に達し，後に 22℃付近に到達するまでの期間が相対的に長く，従って発芽好適期間が長い（伊藤・今井 1988, 今井 1995）。栄養塩の動態，鉛直混合の発生，*Chattonella* の初期個体群密度，珪藻の挙動等は，前述の「珪藻休眠仮説」において詳述したので割愛する。鉛直混合後，好天が続

き日照時間の長くなる事が必要である（今井 1990）。また、鉛直混合が *Chattonella* 赤潮の発生の引き金になっている事は、柳（1997）の指摘するところでもある。

## （2）その他の予知指標

周防灘において夏季に出現する赤潮は、*Chattonella* か *G. mikimotoi* であることが多い。1982～1987年の間、両者の発生と環境要因との関係を調べた結果、6月上旬～7月上旬の40日間の日照時間が300時間以上の年に *Chattonella* が卓越するのが認められた（今井 1990）。6月上旬は沿岸域において底層水温がシストの発芽に好適な20℃に達する時期である。通常、周防灘で赤潮が発生するのは7月中旬であるので、それまでの期間の気象海象条件は *Chattonella* 個体群の発展に決定的影響を与えるであろう。光強度に対する増殖応答を見ると、*Chattonella* は  $30 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$  以上で増殖するのに対し、*G. mikimotoi* は  $10 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{sec}$  でも増殖可能である（山口・本城 1989, 山口ほか 1991）。以上から、*Chattonella* にとって、十分な光条件が必要条件である事が判る。充実したシステムに基づく気象予報は現在的中確度が向上しており、6～7月の気象の中長期予報を赤潮発生予知に取り込む事も将来検討に値すると考えられる。

赤潮発生との科学的因果関係は現在不明であるが、赤潮発生の季節の前の先行的指標に基づく *Chattonella* 赤潮の発生予知が水産庁により試みられてきた。気象、海象等、あらゆる指標が検証された。その結果、①冬季西風指数・黒潮流路による予知、②瀬戸内海20m層塩分イソプレットパターン、③明石の水温・塩分による判別、④紀伊水道50m層水温水平パターンからの判別、⑤鉛直安定度・底層水温による判別、以上の5指標が、これまでの播磨灘における *Chattonella* 赤潮の発生と何らかの対応関係が認められたことにより先行指標として抽出された（水産庁 1991）。詳細は省くが、これらの指標と *Chattonella* 赤潮の発生との関係を各々単独で見ると、予知に失敗している場合も時折見受けられる。そこで各指標によって得られた赤潮予知の結果を総合して、*Chattonella* 赤潮の発生・非発生の判定を試みている（水産庁 1991）。すなわち、各指標による予知の結果に点数を与えて（的中1点）その合計点を発生指標としている（5点満点）。予知の結果と実際の赤潮発生の関係を見ると、判定結果は現時点では良好であるが、今後、これらの5個の指標の意味する現象と、*Chattonella* の挙動との

因果関係を明らかにする必要がある（山口・今井 1995）。また、さらに新しい指標を探すのも実用的観点から有用であろう。

厳密な意味で赤潮の発生予知というわけではないが、赤潮の発生初期～盛期の時期における現場の環境要因の推移が赤潮生物にとってどの程度好ましいものであったかを評価しようという試みが成されている（水産庁 1997）。対象となる環境パラメーターは、水温・塩分、光強度（山口ほか 1991）、および無機栄養塩（窒素と磷、Nakamura et al. 1988）である。現場で測定されたこれらのパラメーターの値が、最大増殖速度に対してどの程度の割合にあるのか（0～1の間で基準化した値）を評価しようというものである。さらに各々のパラメーターで得られた基準値を全て掛け合わせて、総合的評価値も求める事ができる。この手法は、*Chattonella* 個体群の動態を環境要因の影響という観点で評価する上で、大変有効と考えられる。これまでに蓄積されている現場データを、このような観点から再評価し赤潮発生年・非発生年の検証を行えば、また新たな解析結果が得られ赤潮の発生機構の基本が理解され予知に向けて貢献が大きいのと思われる。将来的な問題点としては、*Chattonella* に及ぼす他の生物群（競争者としての珪藻類、捕食者としての動物プランクトンや殺藻細菌、あるいはウイルス）の重大な影響を、どのように評価し、数値化するか、そして総合的評価のシステムにどのように組み入れていくかという事が挙げられよう。しかしながら *Chattonella* 赤潮に関しては、本赤潮の発生し始めた頃に比べて現在のレベルにまで発生機構の解明と先行指標や予知指標の抽出が進んでおり、長足の進歩と評価できよう。

### Ⅲ. *Heterosigma* 赤潮

*H. akashiwo* は、単細胞で遊泳性、長さ 8～25  $\mu\text{m}$ 、幅 6～15  $\mu\text{m}$ 、扁平であるが厚さのかなり変化する形態を持つ。本種は世界的に赤潮の代名詞ともなっている（種名が *akashiwo*）赤潮生物である。*H. akashiwo* の分類の歴史は混乱を極めた（原・千原 1987）。Hara and Chihara (1987) によって *H. akashiwo* と命名が確定した後も Taylor (1992) によって *H. carterae* という種名が主張されたが、Thronsdon (1996) は元の *H. akashiwo* と称する方が妥当と報告し、それが受け入れられて現在に至っている。

*H. akashiwo* は形態分類から 1 属 1 種とされている（Hara and Chihara 1987）。しかしながら、生理生態学的特徴に基づく場合、少なくとも 3 つの

群に分けられると報告されている (Watanabe et al. 1982)。また、西日本各地から分離された *H. akashiwo* 18 株に対する *H. akashiwo* 殺滅ウイルス 14 株の殺藻パターンが複雑な結果を示したことから、*H. akashiwo* は幾つかの群に分けられる可能性が示唆されている (Nagasaki and Yamaguchi 1998)。現在、分子分類が多く of 微生物で行われ、*Heterosigma* においてもデータが蓄積されつつある (Cavalier-Smith and Chao 1996, Tyrrell et al. 1996)。以上のように、*Heterosigma* の分類に関してはまだ検討の予知があると考えられる。しかしながら、これは将来解決されるべき問題であり、本稿においては *H. akashiwo* を 1 属 1 種として取り扱い論ずることとする。

## 1. 増殖と環境要因

*H. akashiwo* の増殖に及ぼす光強度の影響を見ると、増殖は  $9 \mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$  以上で可能であり (Langdon 1987),  $0.0281\text{ly/min}$  ( $89 \mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$  と計算される, Tomas 1980a) あるいは  $0.0341\text{ly/min}$  ( $108 \mu\text{mol/m}^2/\text{sec}$ , Watanabe et al. 1982) で飽和すると報告されている。1 細胞から確実に見積もられた最大増殖速度は  $3.3 \text{divs./day}$  (Honjo and Tabata 1985) で、夜間に細胞分裂する生物としては破格に大きい値と言える。

塩分の影響を見ると、米国大西洋岸のナラガンセット湾産の株では  $2 \sim 50\text{psu}$  で耐性を示し、温度  $20^\circ\text{C}$  では  $10 \sim 20\text{psu}$  で最大の増殖速度 ( $1.7 \sim 1.9$  分裂/日) を、 $5 \sim 35\text{psu}$  で  $1.0$  分裂/日以上 of 増殖速度を示す (Tomas 1978a)。また大阪湾産の株においては、温度  $20^\circ\text{C}$  で  $9 \sim 31 \text{psu}$  が至適範囲である (Watanabe et al. 1982)。本種の赤潮は河口域や汽水域においてよく発生するが、低塩分域に至適範囲があることが 1 つ of 大きな要因であろう。

温度は本種の生存、増殖、生活史等に極めて重要な影響を及ぼす。米国ナラガンセット湾産の株では  $5 \sim 30^\circ\text{C}$  の間で増殖可能であり、至適域は  $15 \sim 25^\circ\text{C}$  である (Tomas 1978a)。大阪湾産株では、概ね  $10 \sim 30^\circ\text{C}$  で増殖可能であり、至適域は  $18 \sim 26^\circ\text{C}$  と報じられている (矢持 1984)。現場水域においては、例えば大阪湾では冬季の水温  $5.8^\circ\text{C}$  でも海水中に栄養細胞が確認されている (Yamochi 1984)。極端な例では、ロシアのカムチャツカ沿岸において水温  $1 \sim 3^\circ\text{C}$  でも遊泳細胞が確認されている (Konovalova 1995)。このように *H. akashiwo* は栄養細胞でも越冬している可能性がある。

ナラガンセット湾において17年間(1959~1975)の現場調査結果がまとめられているが、*H. akashiwo* は6月を中心とした初夏に大きいブルームを形成し、夏季の間低レベルで推移して秋にやや規模の小さいブルームを形成する(Tomas 1980b)。広島湾においても、6月前後(表層水温20℃前後以上)に毎年のように規則正しく本種の赤潮が発生する(Itakura et al. 1996a, Imai and Itakura 1999)が、8月を中心とした盛夏における発生は希である。Honjo (1993)は、本種による赤潮が観察された時の水温の範囲を取り纏めた結果、15℃以上、大部分は水温20℃以上で赤潮は発生しており、その温度範囲は上記の増殖好適範囲と良く適合する。

栄養塩濃度と取り込み速度の関係で半飽和定数を見ると、米国ナラガンセット湾株においては、硝酸塩で1.99~2.45  $\mu\text{M}$ 、アンモニウム塩で1.97~2.33  $\mu\text{M}$ 、リン酸塩で1.00~1.98  $\mu\text{M}$ という値の報告がある(Tomas 1979)。現場海域の栄養塩濃度と半飽和定数を比較すると、リンに関してはかなり高い濃度を要求する。本種の赤潮は、港の中や河川水が流入するような著しい富栄養海域において発生することから、この事は理解できる。ところでP欠乏条件下で本種は細菌を摂食し、細胞の維持のみならず細胞分裂をも可能にするという報告がある(Nygaard and Tobiesen 1993)。これが事実であれば、本種の赤潮発生機構を解明する上で重要な鍵となろう。

栄養塩以外に本種は鉄を要求するが、大阪湾の海水試料で実施されたAGP (Algal growth potential) 試験の結果、Fe-EDTAの添加が最も増殖促進効果を示したという(Yamochi 1983)。また本種はビタミンB<sub>12</sub>を増殖に要求する(Iwasaki 1984, 西島・畑, 1984)。

## 2. *Heterosigma* の生活史

*H. akashiwo* は重要な赤潮生物であるにもかかわらず、生活史の全容は未だ解明されたとはいえない状況であるが、以下に既往の知見を要約する。培養および高密度の天然群において、遊泳性の栄養細胞が集合した後に非遊泳性の耐寒性を持った底生期細胞(Benthic cells)の塊が形成されたと報告されている(Tomas 1978b, Yamochi 1984)。一方、広島湾の海底泥からは、周囲を種々の物が付着した粘質物に被われている径約8~12  $\mu\text{m}$ のほぼ球形のシストが発見され、培養の結果栄養細胞の発芽が確認されている(Imai et al. 1993)。シストの写真を図3-8に示した。シストのサイズは栄養細胞より著しく小さく、色調は黄緑色~茶色を呈する。シストは

4～11個の葉緑体を持っており、1個のシストからは1個の細胞が発芽した。通常の栄養細胞の核に比べてシストの核（単核）は小さいが、この点は *Chattonella* のシストと共通する性質である。この海底泥から発見されたシストと、上記の底生期細胞が同一のものか否かは現時点では明らかでないが、Smayda (1998) はサイズや葉緑体数の相違から、その総説の中では両者を別物として記述している。

培養条件下での培養株を用いたシスト形成は成功しておらず、シストの形成条件はまだ判明していない。しかしながら、天然の *H. akashiwo* 赤潮においては、赤潮末期に形成されたシストが海底へと大量に補給され ( $10^3 \sim 10^4/cm^2$  のオーダー)、しかも補給された直後のシストには発芽能が無いことが観察されている (Imai and Itakura 1998)。さらに Itakura et al. (1996b) は、赤潮末期の底層水を採取し、瓶に詰めて  $20^\circ C$  (現場温度) 暗条件下で滅菌した海底泥を添加して培養を行ったところ、天然のシストと同じ形態のものが形成された事を観察している。これらのシストは形成後約2週間は発芽能を持たない休眠期間のあることも確認された。シスト形成前には、通常の栄養細胞よりもサイズの小さい「シスト形成小型細胞」と判断される細胞が認められている。

以上、*H. akashiwo* の生活史に関し

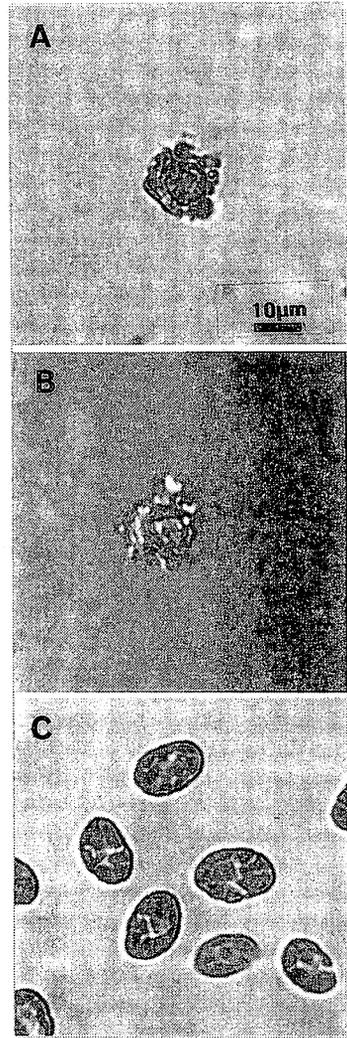


図3-8. *Heterosigma akashiwo* のシストと栄養細胞 (Imai et al. 1993).  
 A: 発芽前のシスト  
 B: Aのシストの発芽後の空シスト  
 C: Aのシストから発芽後に培養した栄養細胞

て得られている知見を総合的に観ると、シストのサイズや核が栄養細胞に比べて小さいこと、シスト形成小型細胞と考えられるものが観察される等、*Chattonella* の場合と共通する類似点が多く認められる。*Chattonella* の生活史は複相型であることが明らかにされているが (Yamaguchi and Imai 1994), *H. akashiwo* も同様に複相型の生活史を有する可能性があり (今井 1993), 今後の検討課題と言えよう。

### 3. シストの生理生態

*H. akashiwo* の生活史の中でシストの時期が存在しているという事は、*Chattonella* の場合と同様、シストが赤潮発生における “Seed population” として機能していると考えられる。従って、シストの生理生態を知る事は重要な課題である。

シストの発芽へ与える温度の影響を見ると (図 3-9), 温度 5℃では発芽は認められず, 10℃で僅かに発芽し, 15℃以上で活発に発芽する事が判明した (Imai and Itakura 1999)。この事から, 「底層水温 15℃」が海底のシストの発芽の活発化に伴う赤潮発生の初期過程としての 1つの目安になると考えられる。また底層水温が 15℃に達する初夏の時期は成層が発達しつつあり, 表層では 18℃あるいはそれ以上であるので *H. akashiwo* 栄養細胞の増殖にとって好適な条件である (矢持 1984)。カナダのジョージア海峡においては, 温度 15℃に達すると *H. akashiwo* のブルームの初期発生がほぼ毎年規則正しく観察されるという (Taylor and Haigh 1993)。彼らは, シストの発芽生理に関する情報を全く持っていなかったにもかかわらず, シストの発芽がこの規則正しいブルームの発生の重要な要因であることを示唆している。越冬した遊泳細胞のみが “Seed population” として機能しているならば, このようなブルーム発生の規則正しさは説明不可能であろう。何故ならば, 冬の間の物理, 化学, 生物学的諸要因によって, 遊泳細胞での越冬個体群は生き残りにおいて重要な影響を受けるであろうし, その結果, 赤潮発生の時期が年によって大きく変動するであろうと考えられる。渦鞭毛藻の *Gymnodinium mikimotoi* は, シストの存在が知られておらず栄養細胞で越冬している事が確認されているが (中田・飯塚 1987, 寺田ほか 1987), その赤潮の初期増殖時期と赤潮発生期の時期は冬季の水温低下の程度によって大きく変化することが報じられている (Honjo et al. 1991)。シストは冬季の環境条件によってその現存量が大きく変化するわけ

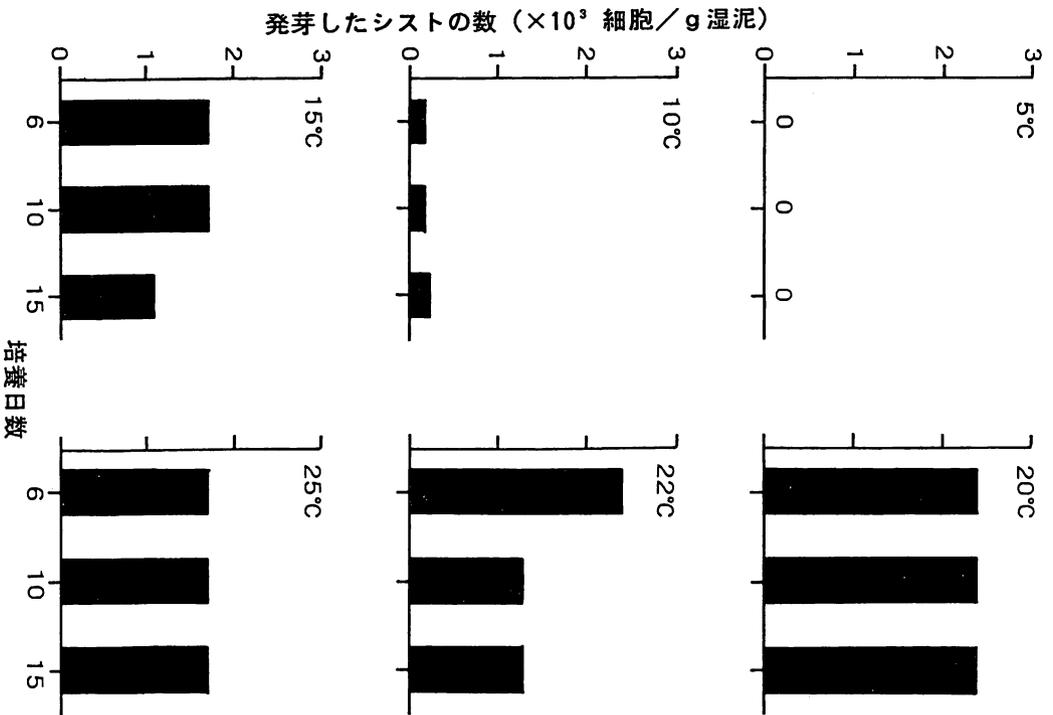


図 3-9. 海底泥中の *Heterosigma akashiwo* のシストの発芽に与える温度の影響. 各々の温度条件下で発芽したシストの数は終点希釈法によって計測した (Imai and Itakura 1999).

ではないので、上記のような規則正しい恒例の *Heterosigma* 赤潮の発生を合理的に説明できるであろう。

*H. akashiwo* のシストは、形成後2週間程度は休眠期間があり発芽出来ないことを先に述べた。つまり、2週間を過ぎればいつでも発芽可能であることを意味し、*Chattonella* のシストの場合（4ヶ月以上の自発的休眠の期間を持つ）とは大きな違いである。終点希釈法 (Imai et al. 1984) によって発芽能を持つシストの数をほぼ毎月調べた結果、周年に亘ってシストは生理的に発芽できる状態であることが判った (Imai and Itakura 1999)。瀬戸内海において *H. akashiwo* の赤潮は初夏にほぼ毎年発生するが (矢持 1989, Itakura et al. 1996a), 秋にも小規模なものがたまに発生する。米国ナラガンセット湾において Tomas (1980b) は、初夏と秋の2つの *H. akashiwo* の出現ピーク (秋は小規模) を認めている。以上の現象は全て短い休眠期間によって合理的に説明可能であろう。

海底泥中に存在する *H. akashiwo* のシストの密度が、終点希釈法によって測定されている (Imai and Itakura 1991, 1999, Itakura et al. 1996a)。概ね  $10^2 \sim 10^4/g$  (湿泥) 程度のオーダーの値であり、赤潮発生時に栄養細胞が高密度で存在する沿岸域にシストは多い傾向があった (Imai and Itakura 1991)。季節的にもシストの密度は約1桁程度変動する (Imai and Itakura 1999)。*Chattonella* のシストは概ね  $10^0 \sim 10^2/g$  のオーダー (今井 1990)、珪藻類の休眠期細胞では  $10^3 \sim 10^6/g$  のオーダーである (今井ほか 1990, Itakura et al. 1997)。何らかの要因で一斉に各々の “seed” が発芽した場合、数に優る珪藻類が優勢となってしまおうと予想される。しかし、珪藻の休眠期細胞は発芽・復活に光を要求する一方、*H. akashiwo* や *Chattonella* のシストは暗条件下で発芽できる (今井 1995, Imai et al. 1996)。このような生理的相違が *H. akashiwo* 赤潮の発生を理解する手がかりになると考えられ、知見の集積が期待される。

#### 4. 赤潮の発生機構および予知

Smayda (1998) は、その最新の総説の中で *H. akashiwo* 赤潮のモデルを提示し、赤潮発生に至るのに重要な制限要因を3つ挙げている。即ち、温度、化学要因、および種間競争である。温度はシストの発芽、および発芽後の栄養細胞の増殖に多大な影響を与えるので、初期発生過程に特に重要であろう。そして既述のように、本種の発生の時期がシストの発芽生理に

よってうまく制御されているといえよう。温度条件が満たされると、次は増殖に必要な栄養環境が律速となってくる。高濃度の栄養塩 (N, P) や金属 (Fe), ビタミン B<sub>12</sub> 等の微量要求物質等が必要である。河川水の流入 (家庭排水や農業廃水, 腐植物質等) や魚類養殖の餌や排泄物等を起源として, これらは供給されるであろう。これらの条件が揃った後, 栄養を巡る競争者が赤潮の形成に大きな影響を及ぼす。実際, *H. akashiwo* 赤潮の発生時には珪藻類等の競争者が海水中に少ないことが観察されており (Itakura et al. 1996a), これは *Chattonella* や *G. mikimotoi* の赤潮においても共通の現象であり (今井 1990, 山口 1994), *Chattonella* 赤潮においては珪藻休眠仮説を提示した。同様の可能性が, *Heterosigma* 赤潮においても考えられる。*H. akashiwo* が増殖して高密度になってくると, 他感物質が作用して他の植物プランクトンを阻害する可能性がある (Pratt 1966, 本城ほか 1978)。また, 動物プランクトン (橈脚類や繊毛虫) が捕食を拒否する物質を, *Heterosigma* は出している事も示唆されている (Verity and Stoecker 1982, Uye and Takamatsu 1990, Kamiyama 1995)。かなり増殖して表層の栄養塩類等が枯渇してくると, 日周鉛直移動 (昼は表層で光合成, 夜は下層で栄養吸収) が大きな役割を果たすと考えられている (Yamochi and Abe 1984, Smayda 1998)。しかしながら, この習性は栄養が豊富でも行われているものであり, 完全な栄養枯渇の細胞では停止する (畑野ほか 1983)。日周鉛直移動が本種の赤潮発生と維持に貢献できる環境は, 水深の浅い水域であろう。夜間の下方への移動で実際に豊富な栄養塩と増殖に必要な微量物質を得るためには, 躍層以下の底層付近に到達することが重要な要件であろう。このことが, 本種の赤潮が, 港の中やごく沿岸域において発生する傾向のあることの原因の1つと考えられる。以上述べたような種々の環境要因と, *H. akashiwo* の生物学的特性によって赤潮が発生するのである。

先にも述べたように *H. akashiwo* 赤潮は, 瀬戸内海の漁港や河口域等において6月を中心とした初夏の季節に規則正しくほぼ毎年発生する。広島湾北部に位置する南西海区 (現瀬戸内海区) 水産研究所の棧橋沖合いにおいて, 1993年に実施した *H. akashiwo* の調査結果を図3-10に示す (Imai and Itakura 1998)。5月下旬には栄養細胞が 10<sup>0</sup>/ml のオーダーの低密度で検出された。その時の底層水温は 14.9℃, 表層水温は 17.8℃で, シストの発芽にとって底層水温は好適範囲にほぼ到達しており, 表層水温も栄

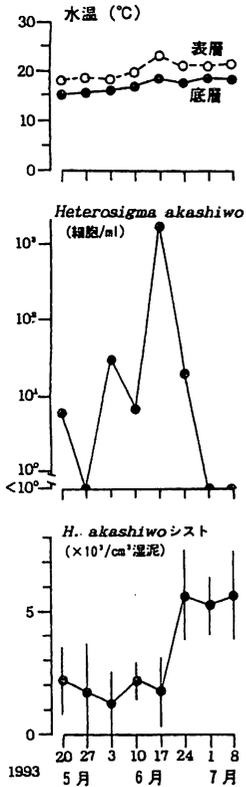


図3-10. 1993年5～7月の南西海区（現瀬戸内海区）水産研究所棧橋沖の定点における水温（表層と底層）、表層水中の *Heterosigma akashiwo* 栄養細胞、表層海底泥中の *H. akashiwo* シストの変動。シストの計数は直接検鏡法によった（Imai and Itakura 1998）。

養細胞の増殖最適範囲（矢持 1984）の下限にほぼ到達している。その後、6月中旬にピークが認められた。このように底層水温が  $15^\circ\text{C}$  に達する時期は、シストの発芽が活発になる時期であり、その結果生じた栄養細胞が活発に増殖を開始する赤潮発生の初期段階と考えることが出来る。従って瀬戸内海においては、底層水温  $15^\circ\text{C}$  が、赤潮発生の数週間前（3週間程度）の指標になると考えられる。勿論、その後の降雨や河川水の流入、適度な日照等、種々の要因が影響するであろうが、例えば広島湾奥部では規模の大小はあってもほぼ毎年 *H. akashiwo* 赤潮が形成される事から（高山 1985, Itakura et al. 1996a）、このような初夏の時期は *H. akashiwo* にとって多くの要因が好ましい状態であると見なすことができよう。

#### IV. 赤潮の消滅

有毒有害プランクトンを含む多くの植物プランクトンは、そのブルームの消滅の時期にシストや休眠期細胞等の耐久性のある細胞を形成して個体群の完全な消失を防ぐ（Anderson et al. 1983, Smetacek 1985）。*Chattonella* や *Heterosigma* においても、赤潮の末期にはシストが形成され海底へと次期のための“Seed population”が供給される（Nakamura and Umemori 1991, 今井ほか 1993, Itakura et al. 1996b, Imai et al. 1998b, Imai and Itakura 1998）。*Chattonella* はシスト形成小型細胞を形成するので、それを現場海域で検出する事ができれば、赤潮の終息を知ることが可能と考えられる。*Chattonella* のシスト形成小型細胞は底層に沈降していく傾向があるので（今井ほか 1993）、底層水の観察が必要となろう。また *H. akashiwo* も同様のシスト形成小型細胞のような

小型の細胞を形成するが (Itakura et al. 1996b), これはサイズが小さいので形態の識別がやや困難である。*H. akashiwo* は赤潮の末期には日周鉛直移動を停止して底層に留まる傾向があるので (Nagasaki et al. 1996), この現象が赤潮の終息指標になると考えられる。

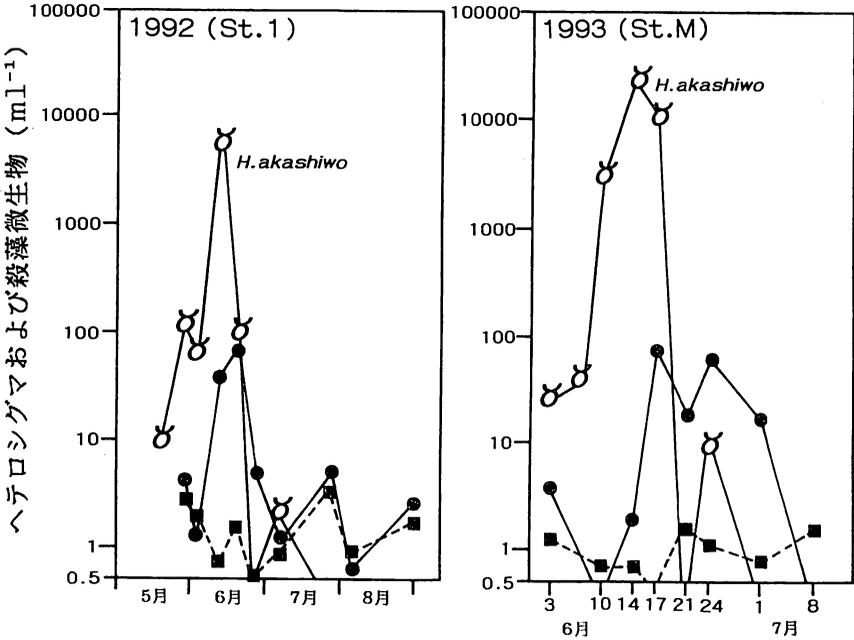


図3-11. 1992年および1993年の初夏～夏季の北部広島湾の定点における表層水中の *Heterosigma akashiwo* 殺藻微生物 (●), *Chattonella antiqua* 殺藻微生物 (■), ならびに *H. akashiwo* 栄養細胞の推移 (Imai et al. 1998a).

赤潮の消滅に関しては殺藻微生物 (殺藻細菌とウイルス) の存在と作用の重要性が近年認識されつつある (石田 1994, 今井 1994, 1998 等)。現場海域から, *Chattonella* の殺藻細菌と *Heterosigma* 殺藻ウイルスが実際に分離されている。殺藻微生物の生物学的特徴等の内容は坂田の章に譲ることにして, 本稿では現場海域 (広島湾) における *H. akashiwo* の動態と殺藻微生物の挙動を調べた結果 (図3-11) を例示し, 赤潮の消滅過程に実際

に殺藻微生物が関与している事を以下に示す (Imai et al. 1998a)。1992年と1993年の初夏に広島湾奥において *H. akashiwo* 赤潮が発生したが、兩年共その発生を追いかけるように殺藻微生物が増え、赤潮のピークを過ぎ崩壊期に入って殺藻微生物が最大値を示し、赤潮崩壊後も高い密度を暫く維持することが実際に示された。しかも、同時に測定された *Chattonella* 殺藻微生物は低密度のまま推移し、*H. akashiwo* 赤潮の崩壊には *H. akashiwo* に特異的に作用する殺藻微生物が卓越する事が判明した。海域において赤潮生物と殺藻微生物の動態の関係がこのように示されたのは初めてである。赤潮の崩壊にはウイルスと細菌の両方の作用が考えられるが、どちらが重要なのか、あるいは共働作用なのか、今後の研究成果の蓄積が待たれる。

## V. おわりに

ラフィド藻の赤潮が発生するような海域は、瀬戸内海のように一般的にそれなりに富栄養化した海域であり、養殖漁業だけでなく通常の漁獲漁業の場としても重要である場合が多い。赤潮生物は海域の生産を担う基礎生産者の仲間でもあり、この点が赤潮問題を複雑且つ解決困難にしている所以でもある。赤潮問題の解決は、単に海域を貧栄養化させれば良いというような短絡的かつ単純な事象ではない。豊かな生物生産が正常に行われる事を考慮する必要がある。現在、赤潮は一旦発生すると、それを駆除したり抑制したりする事は不可能である。しかしながら、赤潮の発生機構を基本的に解明することによって赤潮の予知が可能になるであろうし、場合によっては赤潮被害防止の手段が見つかる可能性もあろう。そのような観点から、赤潮生物の生理、生態、生活史、個体群動態、他生物との相互関係等々の基礎的な研究の重要性が理解できよう。

*Chattonella* 赤潮を対象として行われた研究結果と珪藻休眠仮説を基本として、図3-12に示した様な珪藻類を利用した赤潮予防の方法が提案されている (今井 1995, 1998)。海底で休眠している珪藻の休眠期細胞 (そのままでは低照度条件により発芽・復活しない) を人為的な光照射によって発芽・復活させ、浮上した栄養細胞が高い増殖速度で大増殖し、有光層中の栄養塩を迅速に消費する事で *Chattonella* の増殖を未然に予防しようというものである。光照射のタイミングやその規模等、基礎的な研究がまだ必要であるが、このような方法がもしも実用化されるなら根本的な問題

の解決となるであろう。さらに *Chattonella* 赤潮のみでなく、他の有害有毒な渦鞭毛藻赤潮の予防へも応用可能になるかもしれない。

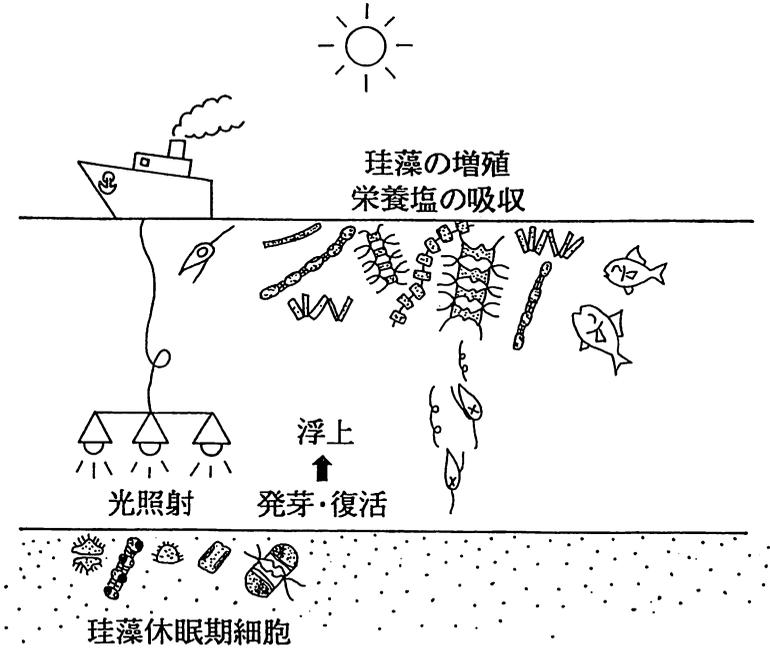


図3-12. 珪藻休眠期細胞を用いた海底への光照射による *Chattonella* 赤潮の生態学的制御に関する概念図。低照度条件下で本来は発芽できない珪藻休眠期細胞に光を照射し、人為的に発芽/復活させて表層に栄養細胞を供給して表層水中の栄養塩を消費させるというやり方 (今井 1995, 1998)。

参考文献

- 1) Anderson, D.M., S.W. Chisholm and C.J. Watras (1983) : Importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*. *Mar. Biol.*, **76**, 179-189.
- 2) Cavalier-Smith, T. and E.E. Chao (1996) : 18S rRNA sequence of *Heterosigma carterae* (Raphidophyceae), and the phylogeny of

- heterokont algae (Ochrophyta). *Phycologia*, **35**, 500-510.
- 3) Dale, B. (1983) : Dinoflagellate resting cysts : "benthic plankton". In "Survival Strategies of Algae" (ed. by Fryxell, G.A.), Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp.69-136.
  - 4) Eppley, R.W (1977) : The growth and culture of diatoms. In "The Biology of Diatoms" (ed. by Werner, D.), Blackwell, Oxford, pp.24-64.
  - 5) Garrison, D.L. (1984) : Plankton diatoms. In "Marine Plankton Life Cycle Strategies" (ed. by Steidinger, K.A. and L.M. Walker), CRC Press, Boca Raton, Florida, pp.1-17.
  - 6) Hallegraeff, G.M., B. Munday, D. Baden, and P.L. Whitney (1998) : *Chattonella marina* (Raphidophyte) bloom associated with mortality of cultured bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) in south Australia. In "Harmful Algae" (ed. by Reguera, B., J. Blanco, M.L. Fernandez, and T. Wyatt), IOC-UNESCO, pp.93-96.
  - 7) 原 慶明 (1990) : ラフィド藻 (緑色鞭毛藻) 綱ラフィドモナス目ヴァキュオラリア科. 「日本の赤潮生物」, (福代康夫, 高野秀昭, 千原光雄, 松岡数充編), 内田老鶴圃, 東京, pp.332-349.
  - 8) 原 慶明, 千原光雄 (1987) : ラフィド藻. 「赤潮生物研究指針」, (日本水産資源保護協会編), 秀和, 東京, pp.544-566.
  - 9) Hara, Y. and M. Chihara (1987) : Morphology, ultrastructure and taxonomy of the raphidophycean alga *Heterosigma akashiwo*. *Bot. Mag., Tokyo*, **100**, 151-163.
  - 10) Hara, Y., K. Doi, and M. Chihara (1994) : Four new species of *Chattonella* (Raphidophyceae, Chromophyta) from Japan. *Jpn. J. Phycol.*, **42**, 407-420.
  - 11) Hargraves, P.E. and F.W. French (1983) : Diatom resting spores: significance and strategies. In "Survival Strategies of the Algae" (ed. by Fryxell, G.A.), Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp.49-68.
  - 12) 畑野智司, 原 慶明, 高橋正征 (1983) : 赤潮鞭毛藻 *Heterosigma akashiwo* の鉛直移動習性に対する光照射と栄養物質の影響に関する予報. *藻類*, **31**, 263-269.
  - 13) 広石伸互, 岡田英明, 近藤竜二, 今井一郎 (1998) : *Chattonella ovata*

の魚毒性. 平成10年度日本水産学会春季大会講演要旨集, p. 138.

- 14) Hiroishi, S., A. Uchida, K. Nagasaki, and Y. Ishida (1988) : A new method for identification of inter- and intra-species of the red tide algae *Chattonella antiqua* and *Chattonella marina* (Raphidophyceae) by means of monoclonal antibodies. *J. Phycol.*, **24**, 442-444.
- 15) Hollibaugh, J.T., D.L.R. Seibert, and W.H. Thomas (1981) : Observations on the survival and germination of resting spores of three *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) species. *J. Phycol.*, **17**, 1-9.
- 16) Honjo, T. (1992) : Harmful red tides of *Heterosigma akashiwo*. *NOAA Tech. Rep. NMFS*, **111**, 27-32.
- 17) Honjo, T. (1993) : Overview on bloom dynamics and physiological ecology of *Heterosigma akashiwo*. In "Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea" (ed. by Smayda, T.J. And Y. Shimizu), Elsevier, N.Y., pp. 33-41.
- 18) 本城凡夫, 下鶴瀬 忠, 上田直子, 花岡 資 (1978) : 赤潮発生期における植物プランクトン組成の推移とその特徴. 日本プランクトン学会報, **25**, 13-19.
- 19) Honjo, T. and K. Tabata (1985) : Growth dynamics of *Olisthodiscus luteus* in outdoor tanks with flowing coastal water and in small vessels. *Limnol. Oceanogr.*, **30**, 653-664.
- 20) Honjo, T., M. Yamaguchi, O. Nakamura, S. Yamamoto, A. Ouchi, and K. Ohwada (1991) : A relationship between winter water temperature and the timing of summer *Gymnodinium nagasakiense* red tides in Gokasho Bay. *Nippon Suisan Gakk.*, **57**, 1679-1682.
- 21) Horiguchi, T. (1996) : *Haramonas dimorpha* gen. et sp. nov. (Raphidophyceae), a new marine raphidophyte from Australian mangrove. *Phycol. Res.*, **44**, 143-150.
- 22) Imai, I. (1989) : Cyst formation of the noxious red tide flagellate *Chattonella marina* (Raphidophyceae) in culture. *Mar. Biol.*, **103**, 235-239.
- 23) 今井一郎 (1990) : 有害赤潮ラフィド藻 *Chattonella* のシストに関する生理生態学的研究. 南西水研報, **23**, 63-166.
- 24) 今井一郎 (1992) : 瀬戸内海のシャットネラ赤潮におけるシストの生態

- 的役割. 月刊海洋, 24, 33-42.
- 25) 今井一郎 (1993) : *Heterosigma akashiwo* (Hada) Hada. 「藻類の生活史集成 第3巻単細胞性鞭毛藻類」, (堀 輝三編), 内田老鶴圃, 東京, pp. 176-177.
- 26) 今井一郎 (1994) : 細菌による海産真核微細藻類の殺滅. 防菌防黴, 22, 485-491.
- 27) 今井一郎 (1995) : 珪藻類を用いたシャットネラ赤潮の生態学的防除の可能性. 月刊海洋, 27, 603-612.
- 28) 今井一郎 (1998) : 赤潮の生物的防除の可能性. 日本海水学会誌, 52, 216-227.
- 29) Imai, I. and S. Itakura (1991) : Densities of dormant cells of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* in bottom sediments of northern Hiroshima Bay. *Bull. Jpn. Soc. Microb. Ecol.*, 6, 1-7.
- 30) Imai, I. and S. Itakura (1998) : Cyst dynamics and occurrence of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) bloom in northern Hiroshima Bay, Seto Inland Sea, Japan. In "Harmful Algae" (ed. by Reguera, B., J. Blanco, M.L. Fernandez, and T. Wyatt), IOC-UNESCO, pp. 163-164.
- 31) Imai, I. and S. Itakura (1999) : Importance of cysts in the population dynamics of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *Mar. Biol.* 133, 755-762.
- 32) 今井一郎, 板倉 茂, 伊藤克彦 (1990) : 播磨灘および北部広島湾の海底泥中における珪藻類の休眠細胞の分布. 沿岸海洋研究ノート, 28, 75-84.
- 33) Imai, I., S. Itakura and K. Itoh (1991) : Life cycle strategies of the red tide causing flagellates *Chattonella* (Raphidophyceae) in the Seto Inland Sea. *Mar. Poll. Bull.*, 23, 165-170.
- 34) Imai, I., S. Itakura and K. Itoh (1993) : Cysts of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo*, Raphidophyceae, found in bottom sediments of northern Hiroshima Bay, Japan. *Nippon Suisan Gakk.*, 59, 1669-1673.
- 35) 今井一郎, 板倉 茂, 大内 晟 (1993) : 北部広島湾における *Chattonella* 赤潮の発生と海底泥中のシストの挙動. 日本水産学会誌, 59, 1-6.

- 36) Imai, I., S. Itakura, M. Yamaguchi and T. Honjo (1996) : Selective germination of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) cysts in bottom sediments under low light conditions: A possible mechanism of the red tide initiation. In "Harmful and Toxic Algal Blooms" (ed. by Yasumoto, T., Y. Oshima and Y. Fukuyo), IOC-UNESCO, Paris, pp.197-200.
- 37) 今井一郎, 伊藤克彦 (1986) : 周防灘海底泥から見出された *Chattonella* のシストについて (予報). 日本プランクトン学会報, 33, 61-63.
- 38) Imai, I. and K. Itoh (1987) : Annual life cycle of *Chattonella* spp., causative flagellates of noxious red tides in the Inland Sea of Japan. *Mar. Biol.*, 94, 287-292.
- 39) Imai, I. and K. Itoh (1988) : Cysts of *Chattonella antiqua* and *C. marina* (Raphidophyceae) in sediments of the Inland Sea of Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 35, 35-44.
- 40) 今井一郎, 伊藤克彦, 安楽正照 (1984) : 播磨灘における *Chattonella* 耐久細胞の分布と発芽温度. 日本プランクトン学会報, 31, 35-42.
- 41) Imai, I., K. Itoh and M. Anraku (1984) : Extinction dilution method for enumeration of dormant cells of red tide organisms in marine sediments. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 31, 123-124.
- 42) Imai, I., K. Itoh and M. Anraku (1989) : Dormancy and maturation in the cysts of *Chattonella* spp. (Raphidophyceae), red tide flagellates in the Inland Sea of Japan. In "Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology" (ed. by Okaichi, T., D.M. Anderson and T. Nemoto), Elsevier, N.Y., pp.289-292.
- 43) 今井一郎, 伊藤克彦, 寺田和夫, 神菌真人 (1986) : 周防灘における *Chattonella* 耐久細胞の分布と夏季の赤潮. 日本水産学会誌, 52, 1665-1671.
- 44) Imai, I., M.-C. Kim, K. Nagasaki, S. Itakura, and Y. Ishida (1998a) : Relationships between dynamics of red tide-causing raphidophycean flagellates and algicidal micro-organisms in the coastal sea of Japan. *Phycol. Res.*, 46, 139-146.
- 45) Imai, I., M. Yamaguchi, and M. Watanabe (1998b) : Ecophysiology, life cycle, and bloom dynamics of *Chattonella* in the Seto Inland

- Sea, Japan. In "Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms" (ed. by Anderson, D.M., A.D. Cembella, and G.M. Hallegraeff), Springer-Verlag, Berlin, pp.95-112.
- 46) 石田祐三郎 (1994) : 赤潮藻の微生物学的防除に関する現状と将来。「赤潮と微生物 -環境に優しい微生物農薬を求めて-」(石田祐三郎・菅原庸編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.9-21.
- 47) Ishizaka, J., M. Kaichi, and M. Takahashi (1987) : Resting spore formation of *Leptocylindrus danicus* (Bacillariophyceae) during short time scale upwelling and its significance as predicted by a simple model. *Ecol. Res.*, 2, 229-242.
- 48) 板倉 茂 (1995) : 浮遊珪藻類休眠期細胞の生態戦略. 月刊海洋, 27, 575-581.
- 49) 板倉 茂, 今井一郎 (1994) : 1991年夏季播磨灘の海況と表層水中における浮遊性珪藻類 *Chaetoceros* 休眠胞子の分布. 水産海洋研究, 58, 29-42.
- 50) 板倉 茂, 今井一郎, 伊藤克彦 (1991) : 東部瀬戸内海域の底泥中における有害赤潮鞭毛藻 *Chattonella* (Raphidophyceae) のシストの分布. 日本水産学会誌, 57, 1079-1088.
- 51) Itakura, S., I. Imai, and K. Itoh (1997) : "Seed bank" of coastal planktonic diatoms in bottom sediments of Hiroshima Bay, Seto Inland Sea, Japan. *Mar. Biol.*, 128, 497-508.
- 52) Itakura, S., K. Nagasaki, M. Yamaguchi and I. Imai (1996a) : Species succession between *Skeletonema costatum* and *Heterosigma akashiwo* in Hiroshima Bay, Japan, with special reference to the resting stage cells in the bottom sediments. In "Harmful and Toxic Algal Blooms" (ed. by Yasumoto, T., Y. Oshima and Y. Fukuyo), IOC-UNESCO, Paris, pp.373-376.
- 53) Itakura, S., K. Nagasaki, M. Yamaguchi and I. Imai (1996b) : Cyst formation in the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *J. Plankton Res.*, 18, 1975-1979.
- 54) 伊藤克彦, 今井一郎 (1988) : 赤潮・その対策と研究の歩み。「21世紀の漁業と水産海洋研究」(水産海洋研究会編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.228-237.

- 55) 伊藤克彦, 今井一郎, 板倉 茂, 山口峰生, 松尾 豊, 寺田和夫, 神  
菌真人, 池内 仁 (1990) : *Chattonella* および *Gymnodinium* 赤潮の発生  
予知要素の選定と評価. 「赤潮の発生予知技術の開発に関する研究: 5か  
年の研究報告」(南西水研), pp. 171-179.
- 56) 岩崎英雄 (1971) : 赤潮鞭毛藻に関する研究-IV. 1970年, 備後灘に出  
現した *Eutreptiella* sp. と *Exuviaella* sp. について. 日本海洋学会誌, 27,  
152-157.
- 57) Iwasaki, H. (1984) : Growth physiology of red-tide microorganisms.  
*Microbiol. Sci.*, 1, 179-182.
- 58) Kamiyama, T. (1995) : Changes in the microzooplankton community  
during decay of a *Heterosigma akashiwo* bloom. *J. Oceanogr.*, 51,  
279-287.
- 59) 小泉喜嗣, 西川 智, 葉師寺房憲, 内田卓志 (1997) : 急潮による珪藻  
類休眠期細胞の発芽と増殖. 水産海洋研究, 61, 275-287.
- 60) Konovalova, G. V. (1995) : The dominant and potentially dangerous  
species of phytoflagellates in the coastal waters of east  
Kamchatka. In "Harmful Marine Algal Blooms" (ed. by Lassus, P., G.  
Arzul, E. Erard, P. Gentien, and C. Marcaillou), Lavoisier, Paris,  
pp. 169-174.
- 61) Kuwata, A. and M. Takahashi (1990) : Life-form population responses  
of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, to  
oligotrophication in regionally upwelled water. *Mar. Biol.*, 107,  
503-512.
- 62) Kuwata, A. and M. Takahashi (1999) : Survival and recovery of  
resting spores and resting cells of the marine planktonic diatom  
*Chaetoceros pseudocurvisetus* under fluctuating nitrate conditions. *Mar.  
Biol.*, 134, 471-478.
- 63) Langdon, C. (1987) : On the cause of interspecific differences in  
the growth-irradiance relationship for phytoplankton. Part I. A  
comparative study of the growth-irradiance relationship of three  
marine phytoplankton species : *Skeletonema costatum*, *Olisthodiscus  
luteus*, and *Gonyaulax tamarensis*. *J. Plankton Res.*, 9, 459-482.
- 64) Montani, S., M. Tokuyasu, and T. Okaichi (1989) : Occurrence and

- biomass estimation of *Chattonella marina* red tides in Harima-Nada, the Seto Inland Sea, Japan. In "Red Tides: Biology, Environmental Science, and Toxicology" (ed. by Okaichi, T., D.M. Anderson and T. Nemoto), Elsevier, N.Y., pp.197-200.
- 65) 長崎慶三 (1993) : モノクローナル抗体を用いた *Chattonella* 属藻類の識別に関する研究. 南西水研研報, 26, 133-190.
- 66) Nagasaki, K., S. Itakura, I. Imai, S. Nakagiri, and M. Yamaguchi (1996) : The disintegration process of a *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) red tide in northern Hiroshima Bay, Japan, during the summer of 1994. In "Harmful and Toxic Algal Blooms" (ed. by Yasumoto, T., Y. Oshima and Y. Fukuyo), IOC-UNESCO, Paris, pp.251-254.
- 67) Nagasaki, K. and M. Yamaguchi (1998) : Intra-species host specificity of HaV (*Heterosigma akashiwo* virus) clones. *Aquat. Microb. Ecol.*, 14, 109-112.
- 68) Nakamura, Y., J. Takashima, and M. Watanabe (1988) : Chemical environment for red tides due to *Chattonella antiqua* in the Seto Inland Sea, Japan Part 1. Growth bioassay of the seawater and dependence of growth rate on nutrient concentrations. *J. oceanogr. Soc. Japan*, 44, 113-124.
- 69) Nakamura, Y. and T. Umemori (1991) : Encystment of the red tide flagellate *Chattonella antiqua* (Raphidophyceae): cyst yield in batch cultures and cyst flux in the field. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 78, 273-284.
- 70) Nakamura, Y., T. Umemori, and M. Watanabe (1989) : Chemical environment for red tides due to *Chattonella antiqua* Part 2. Daily monitoring of the marine environment throughout the outbreak period. *J. oceanogr. Soc. Japan*, 45, 116-128
- 71) Nakamura, Y., T. Umemori, M. Watanabe, D.M. Kulis, and D.M. Anderson (1990) : Encystment of *Chattonella antiqua* in laboratory cultures. *J. oceanogr. Soc. Japan*, 46, 35-43.
- 72) Nakamura, Y. and M.M. Watanabe (1983a) : Growth characteristics of *Chattonella antiqua* (Raphidophyceae) Part 1. Effects of temperature,

- salinity, light intensity and pH on growth. *J. oceanogr. Soc. Japan*, **39**, 110-114.
- 73) Nakamura, Y. and M.M. Watanabe (1983b) : Nitrate and phosphate uptake kinetics of *Chattonella antiqua* in light/dark cycles. *J. oceanogr. Soc. Japan*, **39**, 167-170.
- 74) Nakamura, Y. and M.M. Watanabe (1983c) : Growth characteristics of *Chattonella antiqua* Part 2. Effects of nutrients on growth. *J. oceanogr. Soc. Japan*, **39**, 151-155.
- 75) 中田憲一, 飯塚昭二 (1987) : 赤潮渦鞭毛藻 *Gymnodinium nagasakiense* の越冬に関する一観察. 日本プランクトン学会報, **34**, 199-201.
- 76) Nemoto, Y. and M. Furuya (1985) : Inductive and inhibitory effects of light on cell division in *Chattonella antiqua*. *Plant Cell Physiol.*, **26**, 669-674.
- 77) 西島敏隆, 畑 幸彦 (1984) : *Heterosigma akashiwo Hada* のB群ビタミン要求に関する増殖生理. 日本水産学会誌, **50**, 1505-1510.
- 78) Nishijima, T. and Y. Hata (1986) : Physiological ecology of *Chattonella antiqua* (Hada) Ono on B group vitamin requirements. *Bull. Jpn. Soc. sci. Fish.*, **52**, 181-186.
- 79) Nygaard, K. and A. Tobiesen (1993) : Bacterivory in algae : A survival strategy during nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.*, **38**, 273-279.
- 80) 大塚弘之, 萩平 将, 北角 至 (1990) : 植物プランクトン種の短期交替と環境変動. 「有害赤潮の生態学的制御による被害防除技術の開発に関する研究 : 平成元年度研究報告書」(南西水研), pp. 59-65.
- 81) 大塚弘之, 萩平 将, 北角 至 (1993) : 植物プランクトン種の短期交替と環境変動-IV-. 「有害赤潮の生態学的制御による被害防除技術の開発に関する研究 : 平成4年度研究報告書」(南西水研), pp. 29-34.
- 82) Okaichi, T. (1997) : Red tides in the Seto Inland Sea. In "Sustainable Development in the Seto Inland Sea, Japan - From the View Point of Fisheries" (ed. by Okaichi, T. and T. Yanagi), TERRAPUB, Tokyo, pp. 251-304.
- 83) 小野知足 (1988) : 播磨灘における赤潮生物の細胞周期と群生長速度. 香川赤潮研研報, **3**, 1-67.

- 84) 折田和三, 上野貴治, 水野 豊 (1996) : 赤潮情報伝達事業. 平成7年度鹿児島県水産試験場事業報告書, p. 43.
- 85) Pitcher, G.C. (1990) : Phytoplankton seed populations of the Cape Peninsula upwelling plume, with particular reference to resting spores of *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) and their role in seeding upwelling waters. *Est. Cost. Shelf Sci.*, 31, 283-301.
- 86) Pratt, D.M. (1966) : Competition between *Skeletonema costatum* and *Olisthodiscus luteus* in Narragansett Bay and in culture. *Limnol. Oceanogr.*, 11, 447-455.
- 87) Smayda, T. (1998) : Ecophysiology and bloom dynamics of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). In "Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms" (ed. by Anderson, D.M., A.D. Cembella, and G.M. Hallegraeff), Springer-Verlag, Berlin, pp.113-131.
- 88) Smetacek, V.S. (1985) : Role of sinking in diatom life-history cycle: ecological, evolutionary and geological significance. *Mar.Biol.*, 84, 239-251.
- 89) 水産庁 (1991) : 平成2年度赤潮対策技術開発試験, 東部瀬戸内海シャットネラ赤潮総合解析報告書. 144pp.
- 90) 水産庁 (1997) : 平成8年度赤潮対策技術開発試験, 瀬戸内海東部海域赤潮広域共同調査報告書. 185pp.
- 91) 高山晴義 (1985) : 広島県沿岸に出現する赤潮生物-III. *Heterosigma akashiwo* Hada (Hada). 広水試研報, 15, 31-34.
- 92) Taylor, F.J.R. (1992) : The taxonomy of harmful marine phytoplankton. *Gior. Bot. Ital.*, 126, 209-219.
- 93) Taylor, F.J.R. and R. Haigh (1993) : The ecology of fish-killing blooms of the chloromonad flagellate *Heterosigma akashiwo* in the Strait of Georgia and adjacent waters. In "Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea" (ed. by Smayda, T.J. and Y. Shimizu), Elsevier, N.Y., pp.705-710.
- 94) 寺田和夫, 池内 仁, 高山晴義 (1987) : 冬季の周防灘沿岸で観察された *Gymnodinium nagasakiense*. 日本プランクトン学会報, 34, 201-204.
- 95) 寺田和夫, 神菌真人, 佐々木和之 (1982) : 豊前海の赤潮とその発生環境について. 福岡豊前水試研報 (昭和55年度), 91-106.

- 96) Throndsen, J. (1996) : Note on the taxonomy of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *Phycologia*, 35, 367.
- 97) Tomas, C.R. (1978a) : *Olisthodiscus luteus* (Chrysophyceae). I. Effects of salinity and temperature on growth, motility and survival. *J. Phycol.*, 14, 309-313.
- 98) Tomas, C.R. (1978b) : *Olisthodiscus luteus* (Chrysophyceae). II. Formation and survival of a benthic stage. *J. Phycol.*, 14, 314-319.
- 99) Tomas, C.R. (1979) : *Olisthodiscus luteus* (Chrysophyceae). III. Uptake and utilization of nitrogen and phosphorus. *J. Phycol.*, 15, 5-12.
- 100) Tomas, C.R. (1980a) : *Olisthodiscus luteus* (Chrysophyceae). IV. Effects of light intensity and temperature on photosynthesis, and cellular composition. *J. Phycol.*, 16, 149-156.
- 101) Tomas, C.R. (1980b) : *Olisthodiscus luteus* (Chrysophyceae). V. Its occurrence, abundance and dynamics in Narragansett Bay, Rhode Island. *J. Phycol.*, 16, 157-166.
- 102) Tyrrell, J. V., P.R. Bergquist, R.D. Gray, L. MacKenzie, and P.L. Bergquist (1996) : Phylogeny of the raphidophytes *Heterosigma carterae* and *Chattonella antiqua* using 'V4' domain SSU rDNA sequences. *Biochem. Syst. Ecol.*, 24, 221-235.
- 103) Uye, S. and K. Takamatsu (1990) : Feeding interactions between planktonic copepods and red-tide flagellates from Japanese coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59, 97-107.
- 104) Verity, P.G. and D. Stoecker (1982) : Effects of *Olisthodiscus luteus* on the growth and abundance of tintinnids. *Mar. Biol.*, 72, 79-87.
- 105) Wall, D. (1971) : Biological problems concerning fossilizable dinoflagellates. *Geoscience and Man*, 3, 1-15.
- 106) Watanabe, M., K. Kohata, T. Kimura, T. Takamatsu, S. Yamaguchi and T. Ioriya (1995) : Generation of a *Chattonella antiqua* bloom by imposing a shallow nutricline in a mesocosm. *Limnol. Oceanogr.*, 40, 1447-1460.

- 107) Watanabe, M.M., Y. Nakamura, S. Mori, and S. Yamochi (1982) : Effects of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada from Osaka Bay, Japan. *Jpn. J. Phycol.*, **30**, 279-288.
- 108) Yamaguchi, M. (1992) : DNA synthesis and cell cycle in the noxious red-tide dinoflagellate *Gymnodinium nagasakiense*. *Mar. Biol.*, **112**, 191-198.
- 109) 山口峰生 (1994) : *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, **27**, 251-394.
- 110) 山口峰生, 本城凡夫 (1989) : 有害赤潮鞭毛藻 *Gymnodinium nagasakiense* の増殖におよぼす水温, 塩分および光強度の影響. 日本水産学会誌, **55**, 2029-2036.
- 111) Yamaguchi, M. and I. Imai (1994) : A microfluorometric analysis of nuclear DNA at different stages in the life history of *Chattonella antiqua* and *Chattonella marina* (Raphidophyceae). *Phycologia*, **33**, 163-170.
- 112) 山口峰生, 今井一郎, (1995) : 有害鞭毛藻シャットネラの生理・生態と赤潮発生予知の現状. 資源環境対策, **31**, 173-182.
- 113) 山口峰生, 今井一郎, 本城凡夫 (1991) : 有害赤潮ラフィド藻 *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. 日本水産学会誌, **57**, 1277-1284.
- 114) Yamochi, S. (1983) : Mechanisms for outbreak of *Heterosigma akashiwo* red tide in Osaka Bay, Japan Part 1. Nutrient factors involved in controlling the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada. *J. oceanogr. Soc. Japan.*, **39**, 310-316.
- 115) 矢持 進 (1984) : 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. 日本プランクトン学会報, **31**, 15-22.
- 116) Yamochi, S. (1984) : Mechanisms for outbreak of *Heterosigma akashiwo* red tide in Osaka Bay, Japan Part 3. Release of vegetative cells from bottom mud. *J. oceanogr. Soc. Japan.*, **40**, 343-348.
- 117) 矢持 進 (1989) : 大阪湾における *Heterosigma akashiwo* の赤潮発生機構に関する研究. 大阪水試研報, **8**, 1-110.
- 118) Yamochi, S. and T. Abe (1984) : Mechanisms to initiate a

*Heterosigma akashiwo* red tide in Osaka Bay. II. Diel vertical migration. *Mar. Biol.*, **83**, 255-261.

- 119) 柳 哲雄 (1997) : 物理環境. 「赤潮の科学-第2版」, (岡市友利編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.181-191.
- 120) 吉松定昭, 小野知足 (1986) : 播磨灘南部での赤潮生物および鞭毛藻類の季節的消長. 香川赤潮研研報, **2**, 1-42.