論　説

赤潮被害軽減策と発生のシナリオ

香川大学瀬戸内圏研究センター　特任教授　**本城　凡夫**

赤潮は主として浮遊性微細藻類による海水の変色現象である。赤潮は昔から発生していて、最初の記載は、731年（奈良時代初期）の「紀伊国阿氐郡海水変如血　色経五日乃復」である。また、1234年（鎌倉時代後期）の記録には「海水入淀河色殷黒魚多死、食魚者亦死」とあり、これは赤潮関係で人が死亡した初見事例である。これらは大日本史（義公生誕三百年記念会 1928 を参照した）に昔の珍しい現象として扱われているが、鎌倉時代以降、赤潮の記録は途絶える。戦乱期に入ったためであろうか。また、江戸時代になると、大土木工事で東京湾に流れ込んでいた利根川が外房の銚子の方へ流れるようになり、かつ江戸は次第に大都市に変貌するので東京湾には栄養物質が流れ込み、赤潮が発生するようになって、特別に記録として残すほどの珍しい現象ではなくなったのかもしれない。しかし、1890年代（明治中期）に、英虞湾で真珠養殖が始まり、籠網に入れて沈めていたアコヤガイが赤潮によって全滅する事態が生じ、今度は恐怖の現象として注目されるようになった。

時代は下がって 1970 年代に瀬戸内海の富栄養化に伴って有害赤潮が多発し、商業的展開が活発になっていた魚類養殖に深刻な被害が発生するようになったことは周知の通りである。この富栄養化も1980年代後半に入ると改善に向かい、現在までに瀬戸内海における赤潮発生件数は盛期の 1/3 まで減少した。にもかかわらず、豊後水道海域、九州の北西部海域などで大きな被害が今もなお続発している。水産分野における赤潮研究の目標は被害の軽減に資することにある。そこで、これまでに開発されてきた赤潮被害軽減技術を紹介し、その後に、現時点で構成できる主要な赤潮生物の発生シナリオについて解説したい。

赤潮被害軽減策

被害軽減策には発生した赤潮から魚介類を直接的に守る方法と発生を予察して被害を軽減する方法がある。これらを分けて説明する。

（発生した赤潮から魚介類を直接的に守る方法）

我が国で最初に被害防止技術開発までたどり着いたのは御木本真珠グループである。御木本幸吉は、先述したように浜揚げ時期である冬に頻発する *Karenia mikimotoi*（カレニア）赤潮の発生に恐怖を抱き、東京大学理学部から農商務省水産局に就職していた西川藤吉を娘婿に迎え入れ、東京大学理学部を卒業した甥の尾田方七も加えて、真珠生産技術向上の他に赤潮被害の原因と防止対策にも傾注させ、硫酸銅散布の実践に至っている（尾田1935）。硫酸銅散布は東京大学理学部谷津直秀教授の発案指導の下で五ヶ所湾木谷浦において実践されたが、これは昭和初期のことであり、現今の環境保全政策の立場からとても容認できる技術ではない。

我が国において、本格的な赤潮の研究は1960年代に始まり、今日に至るが、その間に開発され、実践されている被害防止技術として、１）イケスの避難（移動に時間を要する、海域移動と借料でコストが高い）、２）大型小割イケス（大規模赤潮では限界あり）、３）絶食（大規模赤潮では限界あり）、４）活性粘土（日本は入来モンモロロナイト、韓国は赤土粘土）の散布（生物によって効果が異なる）を挙げることができる。１）から４）までの技術には()の中に記載しているような短所もあるので、実施に際しては適切な策の選択が必要でもある。残念ながら、長い間、これら以外の実践的な技術は開発されな

かった。最近になって、ようやく貝リンガルによる赤潮監視とブリの早期出荷技術が開発されたので以下に紹介する。

渦鞭毛藻カレニアやラフィド藻シャットネラ属の *Chattonella antiqua* と *C. marina*（両種を含めてシャットネラ）も貝類をへい死させることもあるが、渦鞭毛藻 *Heterocapsa. circularisquama*（ヘテロカプサ）は、貝類に対し特別に甚大な被害をもたらす。ヘテロカプサの恐怖は、着色が全く認められない低い栄養細胞密度（約 50 細胞/ml）から二枚貝の摂餌活動や呼吸活動などに悪影響が現れ、その密度が長期に持続しただけで衰弱やへい死が生じることにある。さらに、数 1000 細胞/ml の高細胞密度に達すると、僅か 1～2 日で貝をへい死に至らしめてしまう強い毒性を有する（Nagai *et al*.1996, 2000）。そのため、ヘテロカプサ赤潮から養殖貝の被害を確実に防ぐには、赤潮が発生していない海域へと養殖貝を避難することである。しかし、ヘテロカプサが殻体内部に入り込むと紡錘形の遊泳細胞は運動を停止して一時的に耐久性のある非遊泳細胞に形態変化し、赤潮時であれば大量の球形細胞が貝の中に潜む。これらの貝が運搬先で新鮮な海水に浸されると、球形細胞は数日以内に再び紡錘形の遊泳細胞に戻って泳ぎ出し、新たな海域で赤潮を形成するようになる（**図１**）。従って、本種赤潮による被害軽減を図るには、出現を早期に検知し、偽糞として排出できるほどに低い細胞密度の段階で出現をキャッチして、養殖貝を赤潮発生海域から避難するなどの対応が必要である。こうした状況下で、発生の初期段階からヘテロカプサの増殖を監視することができる装置、貝リンガル

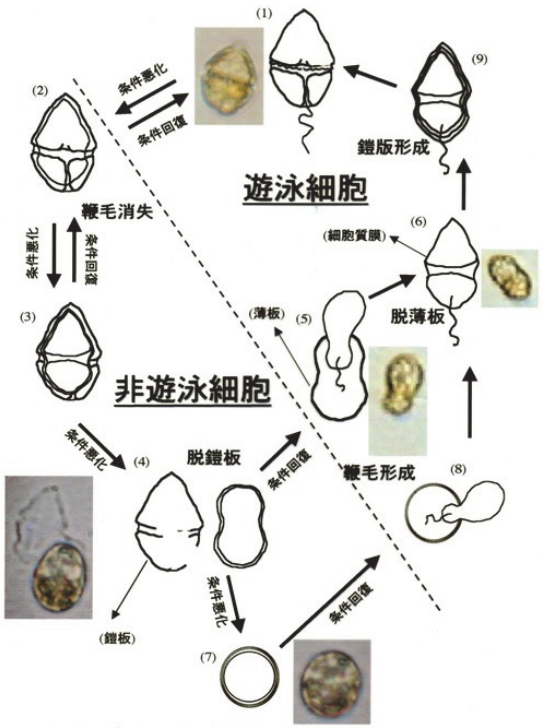


図１　ヘテロカプサの細胞形態変化と形態回復過程

（Nagai *et al*. 2005, **図２**）が考案され、その結果、英虞湾での本種による被害は激減している。貝リンガルは 10 細胞/ml から確実にヘテロカプサの出現をキャッチし（**図３**）、海中の状況を陸上にリアルタイムで送信できるすぐれた装置である。英虞湾では、発生初期の段階ではトラックや船輸送で他の湾に避難し、細胞密度が高くなると浅吊りといった垂下水深の調整や湾口に避難する措置を採ることで、被害と分布拡大の防止に成功している。ごく最近になって、貝リンガルはヘテロカプサ以外の赤潮生物出現の監視にも適用できることが判ってきている。

最近、水産総合研究センターはブリの完全養殖に成功

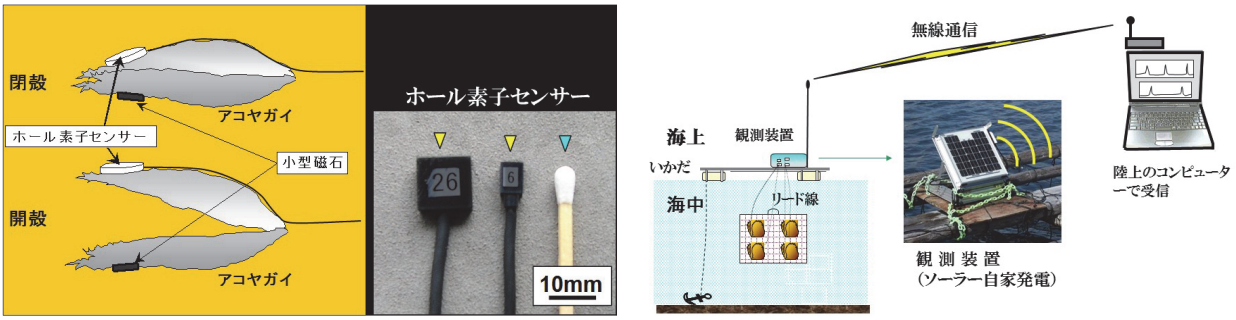
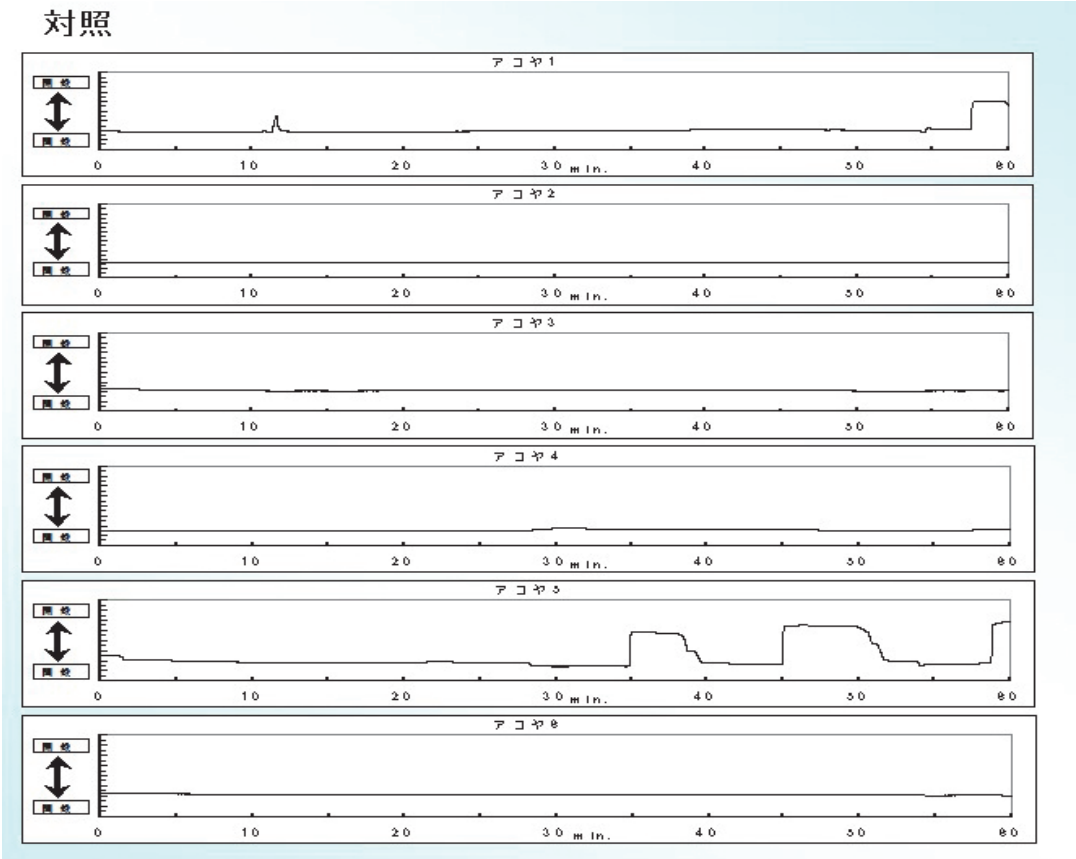


図２　貝リンガル装置の概要（右：ホール素子センサーと磁石の取り付けおよびホール素子センサーのサイズ、左：貝からパソコンまでの殻体運動情報の発信・受信過程）ホール素子には電流が流れていて、電流に磁力が作用すると磁力の強さに応じて電圧が発生する。殻を閉じるとホール素子への磁力が強くなり、発生電圧が高くなる。生じた電圧の変化は海上の観測装置に記録され、陸上に送られる。



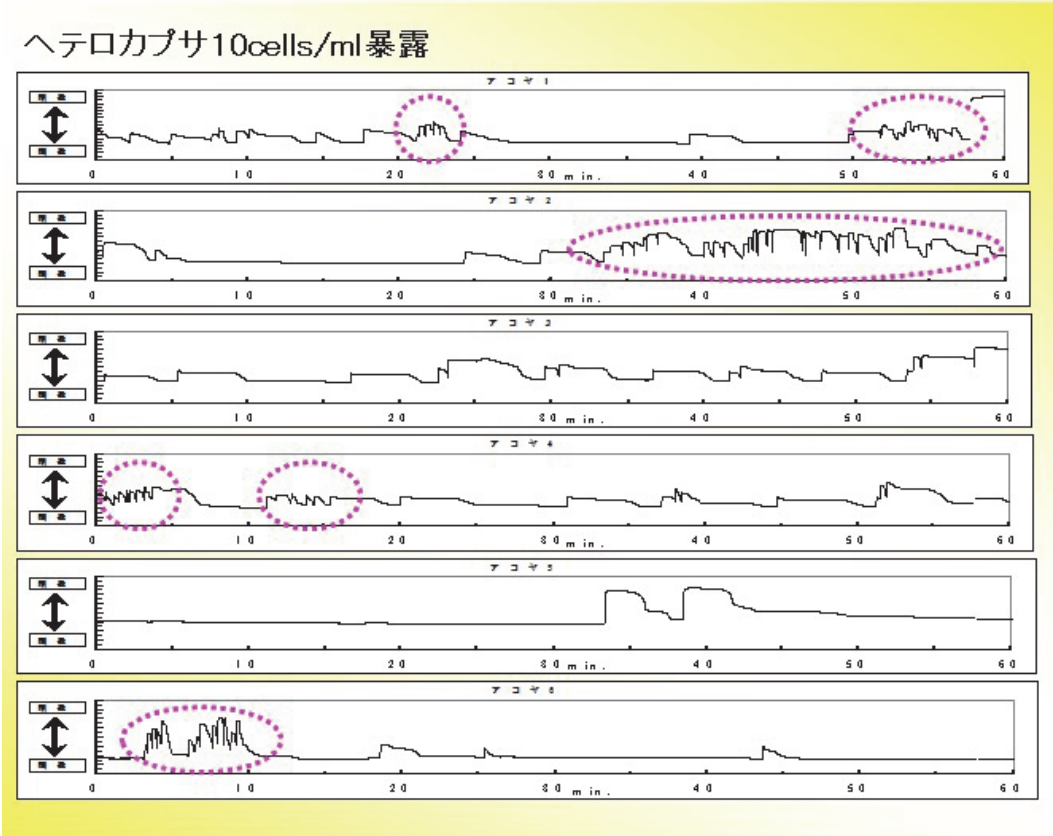


図３　アコヤガイの殻体運動

実験には６個体のアコヤガイを使用した。対照では異常な波形は認められないが、
10 細胞/ml 暴露では４個のアコヤガイで独特の異常波形（赤で囲った部分）が現れた。

した。これにより、３ヶ月早く採卵して得た稚魚を、冬期に暖かい種子島で越冬させ、それを春に鹿児島県八代海の漁場に移して飼育を開始する。小さいサイズはシャットネラ赤潮に比較的耐性があるので、これで赤潮期を乗り越え、翌年の６月には出荷サイズとなるので、次の赤潮発生期前に販売することができるようになった。この技術は赤潮に悩まされ続けてきたブリ養殖業界に朗報をもたらしている。

最も大きな被害を与えてきたシャットネラ赤潮によるハマチのへい死に関して、香川大学や長崎大学で集中的な研究がなされてきたが、それでもハマチのへい死メカニズムの研究成果は必ずしも一致をみていない。今のところ、シャットネラ細胞が産出する活性酸素が関連している可能性、ハマチの鰓が壊れて、鰓に粘液が詰り、酸素が入らなくなって窒息死するという一連のシナリオが想定されている（**図４**）。しかし、同じ魚種でも魚体サイズによって鰓への影響の度合いが異なること、甲殻類、貝類および魚とでは被害の受け方が異なること、さらには現場赤潮の同一細胞群から分離された細胞でも強毒と弱毒の差があることなどが判っている。今後、確立された強･弱毒クローン株を用いて､適した試験検体を選び、これまで死亡に関係していると考えられてきた鰓周辺と体内の諸現象を含めて、基本に立ち戻ると共に、最新の医学技術を活用することによる魚介類へい死メカニズムの検証を希望したい。

一方、ヘテロカプサによる貝類のへい死メカニズムはかなり解明されている。ヘテロカプサ細胞が貝の鰓や外套膜に接触すると、鰓と外套膜が収縮し、貝柱の収縮に伴って激しい殻の開閉運動が生じ、蓄積エネルギーを消耗する。その後、心臓拍動が停止して死亡する（Nagai, *et al.* 1996）。さらにヘテロカプサの培養細胞を予め細胞運動が停止しない程度の濃度で界面活性剤処理し、処理した細胞を貝に暴露すると､貝の殻体異常運動は起こらず、細胞は貝に摂食されるようになる。この時に使用した界面活性剤はタンパク質を変性させる作用を有していることから、細胞表面に存在するタンパク質系の物質が貝の拒否反応や死亡経過に強く関係していることを示唆している（Matsuyama *et al.* 1997、松山幸彦 2001、**図５**）。残念ながら、細胞表面の有毒物質本体の特定と毒性伝達経路の証明はなされていないので、まだ解毒や減感作も含めた被害軽減のための技術開発には至っていない。

魚介類へい死メカニズムの解明は、水産生物の体内部から赤潮への耐性を高めることにより、影響を軽微にするという画期的な被害防止技術の開発に関わってくる新

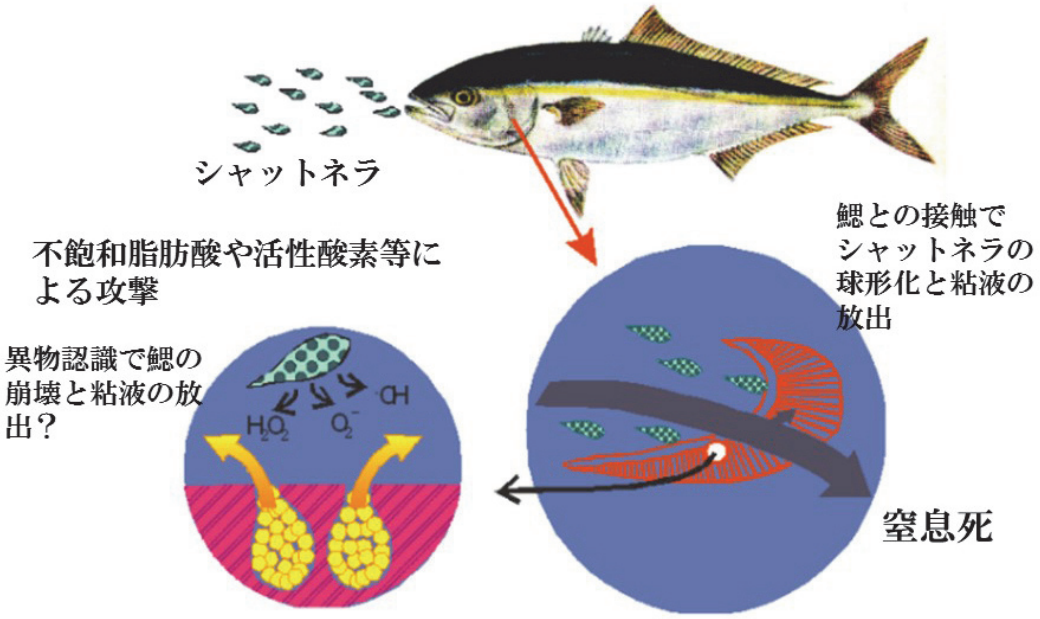


図４　シャットネラによるハマチへい死メカニズムの想定図

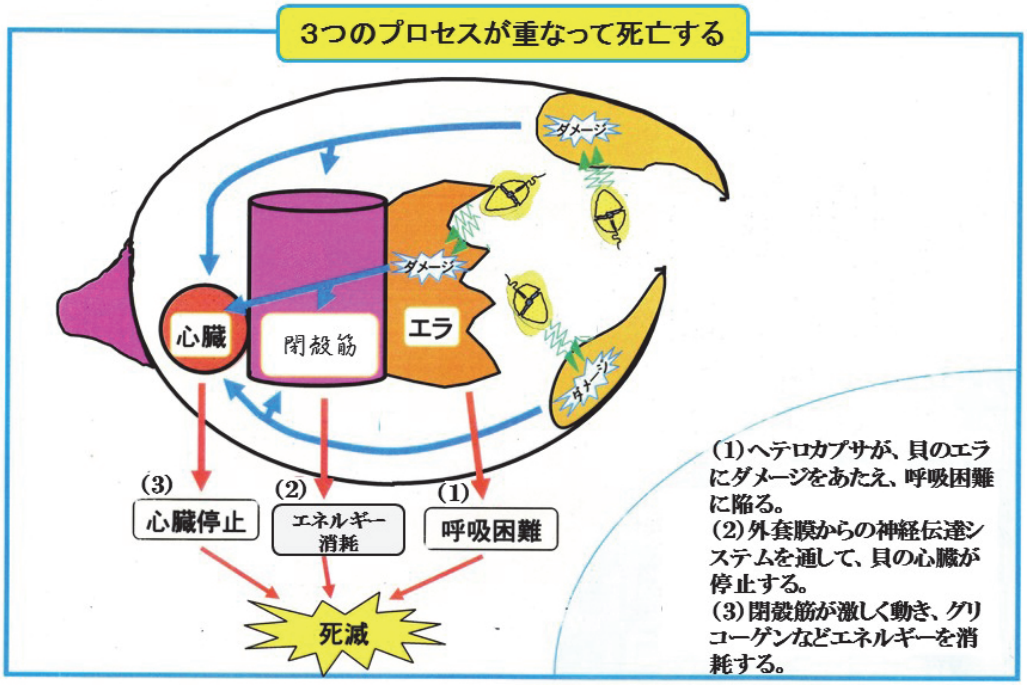


図５　ヘテロカプサによる貝のへい死メカニズムの想定図

規性のある研究課題でもあり、今後の成果が待たれるところである。

（赤潮発生予察から守る方法）

東部瀬戸内海の播磨灘において、大きな水産被害を与えてきたシャットネラ赤潮の中・長期及び短期予察システムの確立試験が、1986 年に水産庁の委託予算で実施され、14 年間に亘るデータを用いて、下記する５つの予察指標（西風指数と黒潮流路、播磨灘 20m 層塩分イソプレットパターン、明石の水温・塩分、播磨灘の鉛直安定度と底層水温、紀伊水道水温分布）が抽出された。これらに使われるデータの期間は指標毎に異なり、赤潮発生期から半年ほど早い時期の判定指標も含まれる。これらの指標の中で、発生と判別された指標が３つを超えると、その年は発生年であると予測する（**図６**）。この技術の的中確率は９割５分であり、高精度のシャットネラ赤潮予察システムが確立されたことになる。発生指標の示す内容は次のように要約できる。冬の西風が弱い、冬に黒潮流路が離岸して暖かい外海水が流入する（西風指数・黒潮流路）、冬から初春に備讃瀬戸からの冷たい低塩分水塊が播磨灘に張り出さない（イソプレットパターン）、春から初夏の明石海峡の水温と塩分が高い（明石の水温・塩分）、７月に暖かい高塩分海水が紀伊水道から灘に流入する（紀伊水道水温分布）、７月に灘中央部の水温が高く鉛直密度差が小さい（鉛直安定度・底層水温）、このような年にシャットネラ赤潮が発生する。

最近、瀬戸内海区水産研究所は八代海におけるシャットネラ赤潮に対して、冬の気温が高くて、梅雨入りの遅い年に大規模な赤潮が発生するという予察手法を開発した（Onitsuka *et al.* 2015、**図７**）。播磨灘と八代海で開発されたふたつの発生予察で、冬季から春季までの水温が

	年 71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	的中率（%）
赤潮の発生		●					●	●	●			●	●				
（手法）																	
西風・黒潮流路	○	●	●	○	○	△	●	●	●	△	○	△	●	○	△	○	81
イソプレットパターン	○	●	●	○	○	△	●	●	●	○	○	△	●	○	○	○	88
明石の水温・塩分	○	●	○	○	○	○	●	●	●	○	○	●	○	○	○	○	94
鉛直安定度・底層水温	○	●	●	○	○	●	●	●	●	○	○	●	●	○	○	○	88
紀伊水道水温分布	○	●	○	○	○	○	●	●	●	○	○	●	○	○	○	○	94
発生指数	0	5	3	0	0	2	5	5	5	0.5	0	4	3	0	0.5	0	

●：赤潮発生年もしくは可能性大と予想　的中1.0，発生指数1.0
○：赤潮非発生年と予想　的中1.0，発生指数0.0
△：赤潮発生の可能性小と予想　的中0.5，発生指数0.5

図６　播磨灘におけるシャットネラ発生予察手法
（発生指標は発生と判定された個々の手法の総合評価点を示す。）

共通して高いという点に注目しなければならない。しかし、有明海にこの予察手法は適用できないようである。おそらく、冬の高い気温の影響を持続できるある程度深い内湾にのみ適用できる手法ではないかと思われる。

次に、五ヶ所湾と宇和海におけるカレニアの発生予察を紹介する。五ヶ所湾における６年間のカレニアの毎週の調査から、1 細胞/ml で出現する時期（発生初期）は冬の平均水温が高ければ早く、水温が低ければ遅れるという関係が見出された（Honjo *et al*. 1991、**図８**）。また、赤潮発生（1000 細胞/ml）の時期は発生初期からほぼ一か月後であった。この関係は他の海域にも適用される可能性があり、ある程度普遍性のある予察手法であるとして発表された。その後も同様の調査が５年間継続して実施された。しかし、その間に赤潮の発生はなく、発生初期と冬季の平均水温との関係も崩れた（内田・他 2001）。この相関の崩れは直進・蛇行といった黒潮軸の変化に伴う五ヶ所湾海水交換の変化とシストを形成しないカレニア細胞の湾外への損失に起因しているのではないかと推

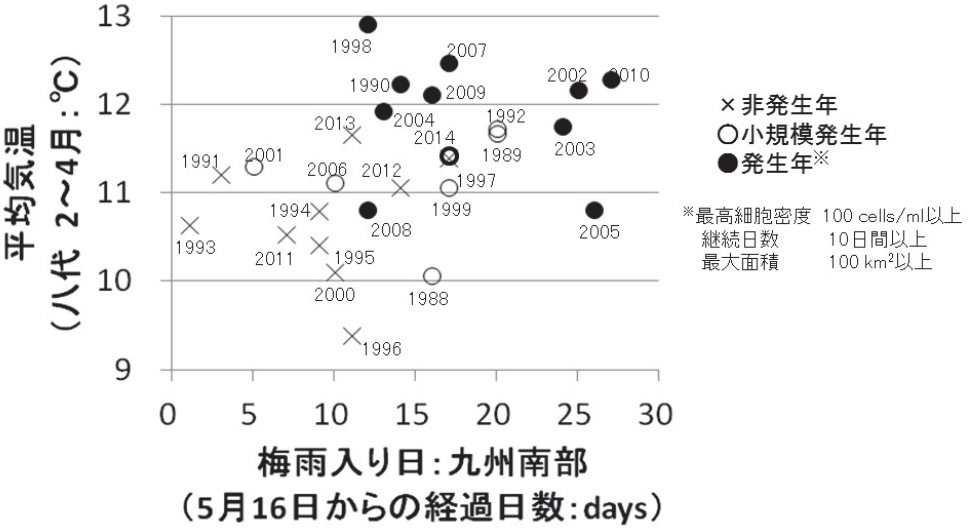


図７　八代海おけるシャットネラ赤潮の発生と冬～春の気温・梅雨入り時期の関係（1988～2014）
水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所　鬼塚　剛博士提供

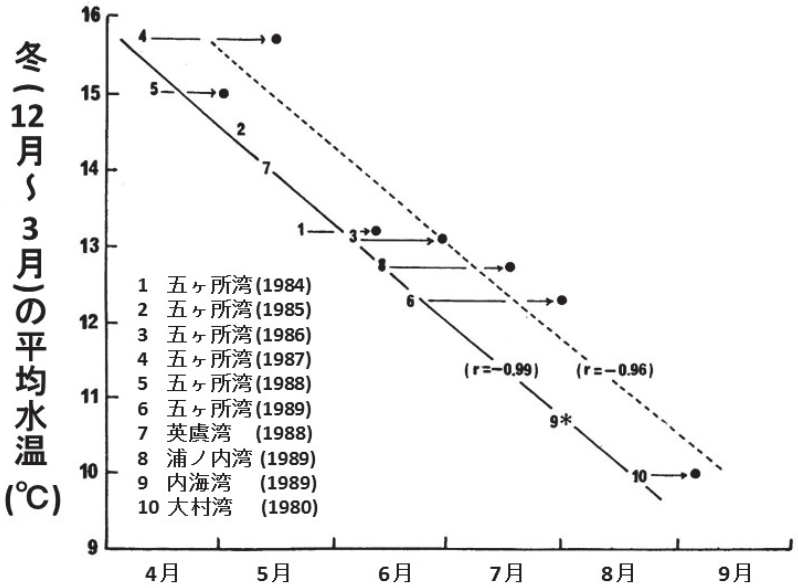


図８　五ヶ所湾における冬（1 月から 3 月）の平均水温（縦軸）と 1 細胞/ml を超える月日（実線）および 1000 細胞/ml を超える月日（点線）との関係

測されている。

一方、愛媛県宇和海岩松湾で８年間にわたるカレニア細胞数の頻度高い調査が愛媛県水産試験場によって実施された。その結果、カレニアの初確認日は、冬から春にかけての 18.5℃より低い積算温度値との間に最も高い相関が得られた。基準水温 18.5℃より低い積算水温値が高いということは寒い冬を意味する。そして、積算値が高いとその年の初確認日は遅く、低いと早いという関係は、五ヶ所湾で開発された予察技術を支持している。

いずれにしても、シャットネラ赤潮の発生規模やカレニアの出現時期の確率の高い長期予察技術が確立されてきていることは評価に値するし、異なった海域で異なる赤潮生物でありながら、冬から春にかけての水温が高いという共通の環境指標で予察技術が開発されていることに注目しなければならない。

赤潮発生のシナリオ

赤潮は、広域に発生し、表面に縞状に形成されることが多く、種類によっては昼間に中層で薄く形成され、夕方から真夜中までに 20m 以上も下方へ移動をすることがある。また、赤潮生物は、赤潮を形成する湾や灘だけでなくその隣接海域にも分布しており、発生海域によっては細胞の出入りが自由であり、魚介類の運搬によっても分布を拡大することがある。さらに、赤潮水塊は流れて別の海域へ移動するので、細胞密度の変動を精度高く把握することが難しく、赤潮発生過程の追跡はとても困難である。こうした複雑な生物と環境の事項が絡んでいるので、新しい調査器具などを駆使できるようになってきても赤潮発生シナリオの組み立ては思った以上に遅れている。

赤潮の発生に関する研究は、シストの発芽、細胞分裂、他種生物との出現関係、環境の栄養状態と栄養摂取様式など、発生の少し前から盛期までに集中して行われてきた。しかし、冬の水温や梅雨入りといった長期・中期の発生予察技術の高い精度は被害の軽減に貢献するだけでなく、赤潮が発生するかなり前の発生環境の特徴を示しており、発生に向けての準備段階が赤潮発生に強く関係していることを忘れてはならない。上記、シャットネラの赤潮発生予察に関係する研究成果は、赤潮が形成される前の高い水温が発生に関係し、しかも水温と梅雨入りのタイミングを考慮すると発生規模の大きさも的中できることを示している。一方、カレニアでの成果は、冬季水温の高低が初期出現のタイミングと関係していることを示している。

以下に、わが国で大きな被害を与えているシャットネラとカレニアの発生シナリオについて紹介したい。

（シャットネラ）

瀬戸内海におけるシャットネラの赤潮はかつて大きな被害を与えたが、1980 年代に入って富栄養化の改善に伴い発生件数は極端に減少した。すなわち、本種は高い栄養塩濃度を有する海域で発生する傾向にあり、今では、有明海や八代海で大きな被害を起こしている。シャットネラはシストを形成して泥の中で越冬する。水温が 15℃以上に上昇すると、シストから小型細胞（約 30 μm）が発芽し、細胞サイズは変わらずに DNA 含量が倍加し、その後、大きな栄養細胞（50～130 μm）に変化する。この栄養細胞が夏季に細胞分裂を繰り返して赤潮を形成するのである。赤潮を形成して海水中の栄養が欠乏すると、大型細胞から小型細胞へと形態変化する。この時に DNA は減少して半分量となり、無性的にシスト形成小型細胞になり、細胞の形態はその後さらに変化して半円球のシストになる（例えば Imai *et al*. 1989, 1991, Yamaguchi and Imai 1994）。これとは別に、Nakamura *et al*. (1990)および Nakamura and Umemori.（1991）は、リン制限培地で異なる細胞株を混合培養すると、大型の栄養細胞が 25～35 μm の小型細胞（配偶子）になり、形態の異なる小型細胞が接合して三角型細胞（運動性接合子）を経て、シスト（休眠性接合子）に移行する有性生殖過程を報告した。さらに、Yamaguchi and Imai (1994)と同様に単一株培養でも無性生殖でのシスト形成過程を確認している。このことは本種が基本的に無性生殖でシストを形成するが、異株接合による有性生殖も行っていることを強く示唆している。近年、Demura *et al*.（2012）は、最新の遺伝子手法（マイクロサテライト）で遺伝子座位が同質（無性生殖）か異質（有性生殖）かを調べることによって、シャットネラシストは無性・有性生殖のいずれによって形成

されているのかの証明に挑戦したが、残念ながら、この問題に明確な決着をつけることはできなかった。シャットネラ生活環はまだ研究途上にある。

ともあれ、シャットネラは、水温が 15℃以上に上昇すると発芽を開始するので、冬から春にかけての気温が高ければ、海水も温められ、早くから栄養細胞が出現し、細胞個体群の密度が高くなって、発生の準備は整い易くなる。さらに、梅雨入りが遅いとその分だけ個体群密度はさらに高くなり、梅雨入りで栄養が川から海へと入ってきて、その後に好天が続けば一気に赤潮を形成できるのではないかというシナリオが Onitsuka *et al*.（2015）の発生予察から想定できる。五ヶ所湾では塩分低下後の回復期にシャットネラの増殖活力増大が観察されている（Honjo 1987）。諫早湾でのシャットネラ赤潮の増殖開始は、筑後川の出水に（中嶋・他. 2009）、八代海でも発生直前の球磨川の出水（紫加田・他 2011）に呼応していることが報告されており、発生開始のタイミングが河川の出水と強く関連し、そのことによって増殖活力が培われているようである。ただ、出水後に珪藻類が赤潮を形成することもあり、その際にはシャットネラの増殖は抑えられることが多い。これには気象条件が関係していると思われるが、十分に解明されていない。現場から得られているシャットネラの高い増殖速度は 1 日 1 回分裂程度である。しかし、本種は 1 日 2 回分裂の潜在能力を有していることが、現場の細胞を室内培養した実験で判っており（Honjo 1987）、細胞密度が低いときには、想像以上に迅速に増殖している可能性はある。

（カレニア）

カレニアは播磨灘、五ヶ所湾、豊後水道、北部九州など、比較的外洋の影響を受けている灘や水道内湾域に発生する傾向にある。本種は一年を通して遊泳細胞で観察できることから、シストを形成しないと考えられている（Honjo *et al.* 1990）。また、異なる細胞株が混じっている室内培養で、配偶子を形成して接合する有性生殖過程が観察されている。接合した細胞は大型であることを除けば、栄養細胞と同じ形態であった（Ouchi *et al.* 1994）。発生予察の項で説明したように、五ヶ所湾や宇和海の岩松湾で、冬季の水温が高いほど本種の細胞は早くから観察される。水温が高いと、冬季であっても栄養細胞の増殖はゆっくりではあるけれども続くので、細胞密度が高く維持され、春の水温上昇期に、その細胞密度を基礎にして増殖が始まるために初期出現が早くなると考えられる。出現時期とは別に、発生前に降水があり、栄養が供給されて、その後の日照不足が他の生物の発生を抑えて、本種赤潮への増殖の引き金になるというシナリオが想定されている。カレニアは日照不足の天候を好み、連続の好天を好むシャットネラと対照的である。ところが、五ヶ所湾などでは降水とは無関係に赤潮を形成することもある。シャットネラの下方への移動は 10m 程度であるが、カレニアは 6 時間で 20mほど移動可能な日周鉛直移動能を有する。しかも、カレニアは 2m から 5mの中層に昼間とどまることが多く、これらの層から夕方に下降移動を開始するので、五ヶ所湾の場合、多くの場所で底まで到達することができる。おそらく、河川水による栄養供給をあてにしないでも、泥の中の栄養分を十分に利用して増殖し、赤潮を形成していると思われる。

御木本幸吉が真珠浜揚げ前の冬のカレニア赤潮発生に恐怖を抱いたことは前述した。大正から昭和初期にかけて、英虞湾や五ヶ所湾で冬の赤潮は珍しい現象ではないと記述されている（尾田 1935）。近年、冬のカレニア赤潮の発生事例は少ないが、1980 年代に五ヶ所湾（1984 年 12 月下旬）と周防灘（1986 年 12 月初・中旬と 1987 年 1 月上旬）で 2 例の報告がある（寺田・他 1987、Honjo *et al*. 1990）。

五ヶ所湾で 1989 年 1 月から 1991 年 12 月までの細胞密度の変化を解析した杜多・他（1993）は、冬季におけるカレニアの細胞密度の増加が水温と塩分から求めた増殖速度と海水交換速度で再現できることを報告している。

ここで、日周鉛直移動に触れたい。教科書には早朝から昼までは光走性によって、夕方から夜にかけては重力走性によって日周鉛直移動は生じていると説明されている。これらの走性は明暗周期に先行して生じ、光のない真夜中から上昇運動を開始することもある（Koizumi *et al*. 1996、**図９**）。近年のシャットネラを用いた室内実験の結果、夜間の UV-A～青色光（360～480 nm）の超微弱な光照射（0.03 μmol m^{-2} s^{-1} 以上）で日周鉛直移動リズムが変化する。すなわち、鉛直移動リズムは体内時計で制御

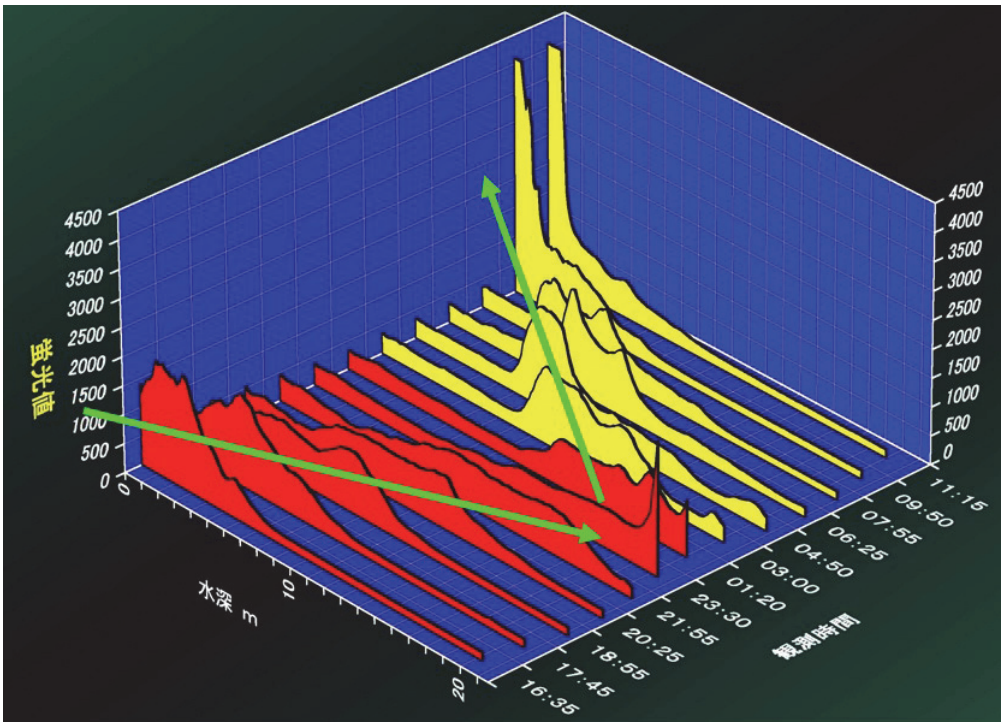


図９　宇和海において観察されたカレニアの日周鉛直移動（Koizumi *et al.* 1996）

されていていることが判明した（Shiakta *et al*. 2013）。移動できる距離は生物の遊泳速度と関係しているはずである。カレニアも同様のしくみで日周鉛直移動が制御されていることも明らかとなっている（Shikata *et al*. in press）が、光走性と重力走性を生じさせる細胞内の機序はどのようなものなのか、いまだ不明である。

カレニアの昼間の中層定位は不思議な現象として捉えられてきた。大村湾で調査を行った飯塚・入江（1966）および飯塚（1972）によって、本種は中層増殖性生物であると提唱され、五ヶ所湾では細胞密度が高くなるにつれて次第に中層から表面に定位するようになることが報告された（Honjo *et al*. 1990）。発生初期から中期には中層に定位しているので、本種の赤潮は突然湧いてくるように形成される。こうした生物独特の行動のため、餌止めなど防止対策の予めの準備ができずに養殖業界は大きな被害を受けでしまい、怖い赤潮であると恐れてきた（**図１０**）。近年、クロロフィル水中連続測定機器の発達と精力的な現場調査によって、本種が中層に非常に薄っぺらに分布することが明瞭に観測できるようになってきた。そして、この中層定位の水深は天候に左右され、日照時間が短い日（曇または雨の日）は浅い層に、長い日（好天の日）は深い層に定位すること、細胞密度が濃くなると全体的に上層に定位するようになるが、この定位は基本的に紫外光や青色光を避けている現象であることが証明され始めている（水産総合研究センター　瀬戸内海区水産研究所　紫加田知幸博士　私信）。

有明海奥部にカレニアやコクロディニウム赤潮はなぜ発生しないのか、海域ごとに発生する有害赤潮生物が異なるのはなぜなのか、今年はどの種類が赤潮を形成するのかなどを科学的に説明できて、それぞれの生物の発生が細かに予報できるようになるには、気象・海象要因だけでなく、過去から論議されてきた事項（海水交換速度、生物間の栄養摂取競争、アレロパシー、必須栄養物質、捕食など）を絡めた研究がさらに必要で、赤潮発生シナリオ完成に向けたハードルはまだかなり高いと感じている。

最後に、赤潮形成の生態学的意義について論じてみたい。漁港など岸近くで赤潮を形成する *Heterosigma akashiwo*（ヘテロシグマ）の詳細な現場調査から、多数のシスト（休眠胞子）の形成が赤潮盛期に観察されている(Shikata *et al*.2008)。そして、70 m^3 容連続流屋外コンク

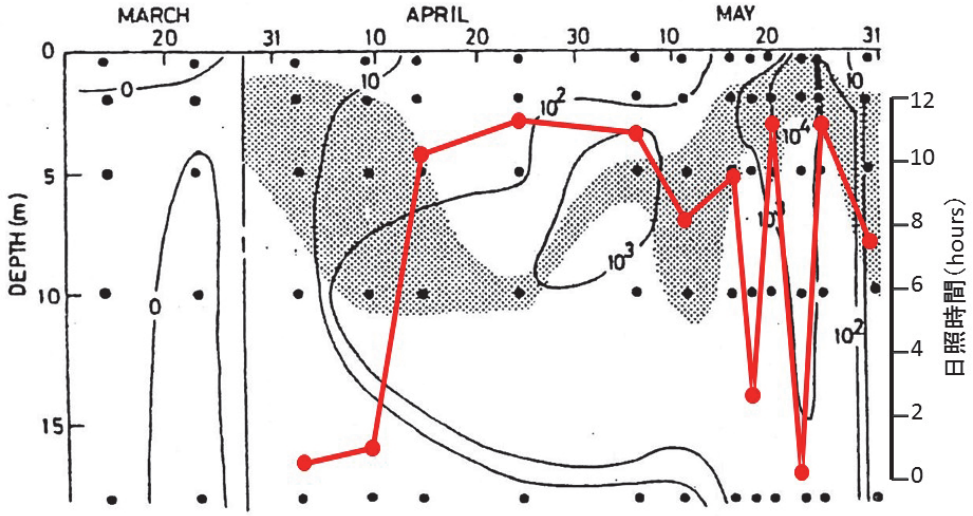


図１０　五ヵ所湾において観察されたカレニアの昼間の定位水深（網掛け帯）と日照時間（赤実線）との関係
１日の日照時間が短い時は浅い層に、長い時は深い層に定位し、細胞密度が濃くなると全体的に上層に定位する傾向にある (Honjo *et al.* 1990)。

リートタンク（田端・本城 1983）や箱崎港に発生した昼間の濃密なヘテロシグマ細胞個体群（赤潮）は多量の酸性多糖を含む粘液を産生し（Honjo and Tabata 1985、Yamasaki *et al*. 2009）、昼間、粘液に包まれた細胞群は海水から隔離された状態になっている。海水の栄養物質は枯渇し始め、粘液の中ではさらに栄養不足に陥るので、これがスイッチとなって細胞は形態変化を起し、シスト形成に向かうのではないであろうか。Lund and Reynolds（1982）も淡水産渦鞭毛藻 *Ceratium hirundinella* のシスト生産を赤潮盛期に入ってすぐのタイミングで観察している。表層での濃密な細胞の集まりは、シストの形成、すなわち子孫を残すための重要な生態学的現象であるかもしれない。浮遊性微細藻類の濃密な発生によって水色が変化する現象に対し、英語では Bloom が適用されている。通例では、Blossom は実を結ぶ種子植物・果樹に、Bloom は観葉植物のような実を結ばない植物に用いられるのだそうである。赤潮は子孫を残す現象であるという考えを持ち始めた私にとって、種子をつけない観葉植物と同じ扱いとなるといささか気になるところである。

参考文献

1）Demura M., M-H. Nael, F. Kasai, MW. Watanabe, and M. Kawachi. 2012. Life cycle of *Chattonella marina* (Raphidophyceae) inferred from analysis of microsatellite marker genotypes. Phycol. Res. 60 316-325.

2）義公生誕三百年記念会. 1928. 大日本史, １巻～３巻, 大日本雄弁会.

3）Honjo T. 1987. Growth potential of *Chattonella marina* (Raphidophyceae) collected in Gokasho Bay, central Japan. Bull. Plankton Soc. Japan, 34, 119-124.

4）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.

5）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 Gakkaishi, 57, 1679-1682.

6）Honjo T., S. Yamamoto, and M. Yamaguchi. 1990. Annual cycle of motile cells of *Gymnodinium nagasakiense* and ecological features during the period of red tide development. Toxic Marine Phytoplankton (Eds. E. Graneli *et al.*), pp.165-170, Elsevier Science Publication.

7）飯塚昭二. 1972. 大村湾における *Gymnodinium*‘65 年型種赤潮の発生機構. 日本プランクトン学会報, 19,

22-33.

8）飯塚昭二・入江春彦. 1966. 大村湾における *Gymnodinium* 赤潮発生と海底水無酸素化現象との関連. 日本プランクトン学会報, 16, 99-115.

9）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.

10）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. Red Tides Biology, Environmental Science, and Toxicology, eds, T. Okaichi, DM. Anderson, and T. Nemoto, 289-292.

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.

12）Lund J. W. G. and CS. Reynolds, 1982. The development and operation of large limnetic enclosure and their contribution to phytoplankton ecology. In Progress in Phycological Research, vol. 1, eds. F. E. Round and D. J. Chapman, pp. 1-65. Amsterdam : Elsevier.

13）松山幸彦 (2001) 有害渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* の赤潮発生機構と二枚貝に及ぼす影響に関する生理生態学的研究. 236pp, 博士論文, 九州大学

14）Matsuyama Y., T. Uchida, and T. Honjo. 1997. Toxic effects of the dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on clearance rate of the blue mussel *Mytilus galloprovincialis*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 146, 73-80..

15）Nagai K., J. Go, H. Yamashita, and T. Honjo. 2005. Detecting the shellfish killer *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) by measuring bivalve valve activity with a Hall element sensor. Aquaculture, 255, 395-401.

16）Nagai K., Y. Matsuyama, T. Uchida, S. Akamatsu, and T. Honjo: 2000. Effect of a natural population of the harmful dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on the survival of the pearl oyster *Pinctada fucata*. Fish. Sci., 66, 995-997.

17）Nagai K., Y. Matsuyama, T. Uchida, M. Yamaguchi, M. Ishimura, A. Nishimura, S. Akamatsu, and T. Honjo. 1996. Toxicity and LD_{50} levels of the red tide dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on juvenile pearl oysters. Aquaculture, 144, 149-154.

18）Nakamura Y. and T. Umemori. 1991. Encystment of the red tide flagellate *Chattonella antiqua* (Raphido-phyceae): Cyst yield in batch cultures and cyst flux in the field. Mar. Ecol. Prog. Ser., 78, 273-284.

19）Nakamura Y., T. Umemori, M. Watanabe, D M. Kulis, and DM. Anderson. 1990. Encystment of *Chattonella antiqua* in laboratory cultures. J. Oceanogr. Soc. Japan, 46, 35-43.

20）中嶋雅孝・横山佳裕・本城凡夫. 2009. 諫早湾および北部有明海における *Chattonella* 赤潮発生予察の試み. 環境管理第 38 号，37-45,（財）九州環境管理協会.

21）尾田方七（1935）*Gymonodinium mikimotoi* Miyake et Kominami n. sp. (MS.) の赤潮と硫酸銅の効果. 動物学雑誌, 47, 35-48.

22）Onitsuka G., K. Aoki, and M. Shimizu. 2015. Meteorological conditions preceding *Chattonella* bloom events in the Yatsushiro Sea, Japan, and possible links with the East Asian monsoon. Fish. Sci., 81:123–130.

23）Ouchi A., S. Aida, T. Uchida, and T. Honjo. 1994. Sexual reproduction of a red tide dinoflagellate *Gymnodinium mikimotoi*. Fisheries Science, 60, 125-126.

24）Shikata T., S. Matsunaga, M. Iseki, H. Nishide, S. Higashi, Y. Kamei, M. Yamaguchi, IR. Jenkinson, and M. Watanabe (2013) Blue light regulates the rhythm of diurnal vertical migration in the raphidophyte red-tide alga *Chattonella antiqua.* Journal of Plankton Research 35: 542-552.

25）Shikata T, S. Matsunaga, H. Nishide, S. Sakamoto, G. Onitsuka, and M. Yamaguchi (2015) Diurnal vertical migration rhythms and their photoresponse in four phytoflagellates causing harmful algal blooms. Limnol.

Oceanogr. (in press)

26）Shikata T., S. Nagasoe, T. Matsubara, S. Yoshikawa, Y. Yamasaki, Y. Shimasaki, Y. Oshima, IR. Jenkinson, and T. Honjo. 2008. Factors influencing the initiation of blooms of the raphidophyte *Heterosigm akashiwo* and the diatom *Skeletonema costatum* in a port in Japan. Limnol. Oceanogr. 53, 2503-2518.

27）紫加田知幸・櫻田清成・城本祐助・小山長久，生地暢・吉田誠・大和田紘一. 2011. 八代海におけるラフィド藻 *Chattonella antiqua* の増殖および栄養塩との関係. 日水誌, 77, 40-52.

28）田端健二・本城凡夫. 1983. 連続流屋外コンクリートタンクによる海産鞭毛藻類の培養. 東海区水産研究所研究報告, 112, 67-76.

29）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.

30）杜多 哲・阿保勝之・本城凡夫・山口峰生・松山幸彦. 1993. 迫間浦における *Gymnodiniu* 赤潮の発生に及ぼす海水交換の影響. 海岸工学論文集, 40, 996-1000.

31）内田卓志・本城凡夫・松山幸彦. 2001. 三重県五ヶ所湾における *Gymnodinium mikimotoi* の消長と物理・化学的要因及び生物学的要因との関係について. 日本プランクトン学会報, 48, 104-110.

32）Yamaguchi M. and I. Imai (1994)：A microfluorometric analysis of nuclear DNAat different stages in the life history of *Chattonella antiqua* and *Chattonella marina* (Raphidophyceae). Phycologia, 33, 163-170.

33）Yamasaki Y, T Shikata, A. Nukata, S. Ichiki, S. Nagasoe, T. Matsubara, Y. Shimasaki, M. Nakao, Y. Yamaguchi, Y. Oshima, T. Oda, M. Ito, IR. Jenkinson , M. Asakawa, and T. Honjo. 2009. Extracellular polysaccharide-protein complexes of a harmful alga mediate the allelopathic control it exerts within the phytoplankton community. International Society for Microbial Ecology. 3:808-817.