有害赤潮藻ヘテロカプサの分布域北上現象 —佐渡島加茂湖での赤潮によるマガキの大量死—

近藤 伸一,¹ 中尾 令子,¹ 岩滝 光儀,^{2a} 坂本 節子,³
板倉 茂,³ 松山 幸彦,⁴ 長崎 慶三^{3b*}

(2012 年 1 月 13 日受付, 2012 年 3 月 23 日受理)

¹新潟県水産海洋研究所, ²長崎大学環東シナ海海洋環境資源研究センター, ³舩水産総合研究センター
瀬戸内海区水産研究所, ⁴舩水産総合研究センター西海区水産研究所

Heterocapsa circularisquama coming up north—Mass mortality of Pacific oysters due
to its blooming at Lake Kamo in Sado Island, Japan

SHIN-ICHI KONDO,¹ REIKO NAKAO,¹ MITSUNORI IWATAKI,^{2a} SETSUKO SAKAMOTO,³
SHIGERU ITAKURA,³ YUKIHIKO MATSUYAMA⁴ AND KEIZO NAGASAKI^{3b*}

¹Niigata Prefectural Fisheries and Marine Research Institute, Nishi-ku, Niigata 950-2171, ²Nagasaki University, Bunkyo-cho, Nagasaki 851-2213, ³Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Fisheries Research Agency, Hatsukaichi, Hiroshima 739-0452, ⁴Seikai National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, Taira-cho, Nagasaki 851-2213, Japan

Lake Kamo is a small brackish lagoon located in Sado Island, Niigata, Japan (38°06'N, 138°44'E) and is famous for cultivation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. In autumn 2009, a dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* formed a bloom in this lake, causing mass mortality of a considerable proportion of the cultured Pacific oysters and fisheries damage estimated to be 190 million Japanese yen. Although the origin or cause of entry of the *H. circularisquama* population into Lake Kamo is unknown, heavy stirring due to a large typhoon is considered to be a possible trigger of its blooming. This was the first attack by *H. circularisquama* in this lake; prior to this bloom, the northern limit of the distribution range of *H. circularisquama* had been Obama Bay, Fukui, Japan (35°50'N, 135°72'E). A *H. circularisquama* bloom recurred in Lake Kamo in the summer of 2010, although it did not cause considerable damage to cultured oysters. This phenomenon is considered to be a typical case of the northward expansion of harmful algae in the Northern Hemisphere.

キーワード：貝類斃死, 加茂湖, 分布域拡大, ヘテロカプサ・サーキュラリスカーマ, 北限上昇, マガキ, 有害赤潮

加茂湖は、新潟県佐渡島に位置する周囲 17 km、面積 486 ha の汽水湖である。この湖では、昭和初期からマガキの筏養殖が行われており、一年物で提供される豊かに肥えたマガキは佐渡名物の一つに数えられている。近年、加茂湖でのマガキ生産量は 1,500 トンから 2,000 トン前後、生産額は現地漁協扱い分だけで 2 億円以上あ

り、新潟県内で最も重要な養殖水域の一つとなっている。

これまで加茂湖のマガキ養殖では、貧酸素水塊の発生やシロボヤ等の付着に起因する斃死や成長不良などがしばしばみられていたが、¹⁻³⁾ 赤潮による被害は報告されていなかった。しかし、2009 年 10 月に有害赤潮渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* による赤潮が発生し、養

* Tel : 81-829-55-0666. Fax : 81-829-54-1216. Email : nagasaki@affrc.go.jp

^a 現所属：山形大学理学部

^b 現所属：舩水産総合研究センター研究推進部 (Fisheries Research Agency, Yokohama, Kanagawa 220-6115, Japan)

殖マガキの約2/3が斃死, 被害金額が推計1.9億円に達するという漁業被害が発生した。これは, 新潟県史上初めての大規模な赤潮被害であった。

H. circularisquama は1988年に高知県浦ノ内湾で初めて発見され, その後, 西日本各地で分布域を拡大しながら, 種々の二枚貝養殖に甚大な被害をもたらしてきた。⁴⁻⁶⁾ *H. circularisquama* の従来の分布北限は, 福井県小浜湾であったが,⁵⁾ 今回, 小浜湾より北東に約400 km離れた加茂湖で *H. circularisquama* 赤潮が発生したことで, 本種の分布北限は大幅に北上したことになる。本稿では, 2009年から2010年の加茂湖における *H. circularisquama* 赤潮の発生状況およびマガキへの被害状況について報告するとともに, 本事例に基づき有害プランクトンの分布域拡大の可能性について警鐘を鳴らすことを目的とした。

試料および方法

加茂湖における *Heterocapsa circularisquama* 赤潮は, 2009年10月頃から発生したと考えられるが, 当時は赤潮に関する調査態勢が整っておらず, 断片的な情報しか得られなかった。このため, 赤潮発生状況等について加茂湖周辺の漁業者への聞き取り調査を行った。

赤潮が *H. circularisquama* によるものであると確認された2009年11月からは, *H. circularisquama* 細胞密度, マガキ斃死率, 水温, 溶存酸素, 塩分, および透明度について定期的に測定を行った。測定地点は Fig. 1 に示した加茂湖の湖奥 (潟上: 水深6.8 m), 中央部 (原黒: 水深7.8 m), および湖口 (秋津: 水深5.5 m) の3点とし, 調査水深はそれぞれの水深に応じて, 湖奥では表層, 3 m 層, 6 m 層, 湖央では表層, 3 m 層,

6 m 層, 7.3 m 層, また湖口では表層, 3 m 層, 5 m 層とした (調査期間中の潮汐による水深の変化は, 目視により約50 cm以下と見積もられた)。

透明度は, 直径30 cmの透明度板を船上から垂下して測定した。北原式採水器で所定の水深から採水を行い, 塩分はポータブル電気伝導率計 (東亜 DKKCM-31P) を, また水温および溶存酸素は携帯型溶存酸素計 (堀場製作所 OM-51) ならびに蛍光式溶存酸素計 (ハック社 LDO-HQ30d) を使用してそれぞれ測定した。

採取した試水は新潟県水産海洋研究所佐渡水産技術センターに持ち帰り, 無固定のまま, 採取当日夕刻までに光学顕微鏡下で *H. circularisquama* 細胞密度を直接計数した (界線入計数板を用いて1 mL×3回=3 mLの試水を測定したので, 検出限界は0.33 cells mL⁻¹)。

2010年4月からは, 形態だけでの判定が困難な細胞を判別するため, 遺伝子検査法の一つである LAMP 法 (栄研化学) を使用して *H. circularisquama* 細胞の有無を判定した。具体的には, 20 mLの湖水を濾過して得られた細胞から DNA を抽出し, *H. circularisquama* 検出用プライマーで増幅した後, 蛍光目視試薬 (栄研化学) により増幅の有無を判定することにより, 試料中に *H. circularisquama* 特異的な塩基配列が存在するかどうかを検出した。^{7,8)}

マガキ斃死率については *H. circularisquama* が観察されている期間について, 筏に垂下されているカキ連をクレーンで筏上に吊り上げ, ホタテ1枚あたりに付着しているマガキを個体別に目視により観察し, 生死判定および計数を行った。マガキの生死判定の基準については, ①殻を開けている状態で殻だけになっているもの, ②軟体部を残しているが開殻して腐敗しているもの, および

Fig. 1 Locations of Lake Kamo (Sado Island, Niigata, Japan) (a) and sampling stations in the lake (b).

③開殻していて刺激応答がない個体を死貝と判定した。また、水面から出た直後に干出ショックで閉殻・放水した個体および水中で既に閉殻していたと考えられる個体はすべて生貝として計数した。

結 果

2009年度の赤潮発生状況と海況 漁業者への聞き取りによると、2009年10月8日に台風18号（メーロー）が本土を通過した際に、過去に例をみないほどの長時間にわたり、加茂湖全体が大時化になり、その約2週間後の10月20日頃から赤潮が発生したとのことであった。台風通過後には、湖上で貧酸素水に特有の硫黄臭が確認されており、強風（北北東、最大瞬間風速32.9 m）による湖水の擾乱により、底層の硫化水素を含む水塊が表層へ移動したものと推測された。

新潟県水産海洋研究所佐渡水産技術センターでは、マガキ養殖業者から赤潮発生ならびにマガキ大量斃死の通報を受け、11月3日に採水した湖水を光学顕微鏡下で観察したところ、単一種の渦鞭毛藻が優占していることを確認した。優占種は当初より、形態的な特徴や遊泳様態（キツキ運動）などから *H. circularisquama* であることが疑われた。最終的に、*H. circularisquama* の種同定指標の一つとなっている細胞表面の細胞鱗片の形状を透過型電子顕微鏡で観察することにより、優占種が *H. circularisquama* であると判定した。⁴⁾ そこで11月12日からは、Fig. 1に示す湖内の3定点において *H. circularisquama* 細胞密度および水温・塩分等の海況について原則月1回以上の観測を行った (Figs. 2-4)。

調査開始後のデータについて以下に概説する。2009年11月12日には水温13.3~15.8°C、*H. circularisquama* 細胞密度は300~2,600 cells mL⁻¹であり、とくに湖央および湖奥の表層水中では2,500 cells mL⁻¹以上を記録した。このとき、中層以深のマガキは、湖央および湖奥では100%が、また湖口では60%以上がそれぞれ死滅していた。中層以深のみならず中層以浅のマガキでもかなりの斃死がみられ、とくに湖奥のマガキについては、全体で93%以上の個体の死滅が確認された。その後、*H. circularisquama* 個体群は水温の低下とともに急速に細胞数が減少し、12月16日（表層水温7.6~8.3°C）に検出されたのを最後に、12月22日以降は *H. circularisquama* 細胞が全く観察されなくなった。このときの水温は、すべての観測点で6.4~9.5°Cであり、*H. circularisquama* の増殖下限水温である10°Cを下回っていた。⁸⁾ これ以降、*H. circularisquama* 細胞は、ほぼ検出限界以下まで減少した。また、0~3 m層の溶存酸素は、11月12日~12月16日の期間中、6.26~9.94 mg L⁻¹の範囲で推移した。底層の溶存酸素については、12月16日のみ測定した結果、湖奥の底層では3.80 mg L⁻¹

Fig. 2 Temporal changes of cell density of *Heterocapsa circularisquama* (a), mortality of oysters *Crassostrea gigas* (b), water temperature (c), salinity (d), dissolved oxygen (e) and transparency (f) at Katagami Station (see Fig. 1). In (a)–(e), parameters at 0, 3, 6 m, surface, middle layer and bottom are indicated with closed circles (●), open circles (○), closed triangles (▲), open squares (□), closed squares (■), and open diamonds (◇), respectively.

と、冬期にしてはかなり低い値がみられた。例年、加茂湖では赤潮が起きていない状況下でも、深部に吊されたマガキ個体に多くの死滅がみられることから、赤潮だけでなく底層の貧酸素環境が貝の斃死を引き起こした要因の一つであった可能性が示唆された。トータルとして、養殖マガキの約2/3が死滅し、被害額は約1.9億円と見積もられた。

この年の漁業者からの聞き取りおよび現地観察によると、加茂湖全体が湖奥から湖口まで赤色に着色し、赤潮状態にあったとのことであった。また、両津湾と加茂湖を繋ぐ細い水道部分から、引き潮に伴って着色した湖水が両津湾側に流出するという現象も確認された。こうし

Fig. 3 Temporal changes of cell density of *Heterocapsa circularisquama* (a), mortality of oysters *Crassostrea gigas* (b), water temperature (c), salinity (d), dissolved oxygen (e) and transparency (f) at Harakuro Station (see Fig. 1). In (a)–(e), parameters at 0, 3, 6, 7.3 m, surface, middle layer and bottom are indicated with closed circles (●), open circles (○), closed triangles (▲), open triangles (△), open squares (□), closed squares (■), and open diamonds (◇), respectively.

た漁業者からの聞き取り調査で得られた情報および定点調査の結果から、2009年の赤潮は少なくとも3週間以上発生していたものと推定され、養殖マガキが長期間に亘り高密度の *H. circularisquama* 赤潮に暴露されていた可能性が強く示唆された。

2010年度の赤潮発生状況と海況 2009年12月22日以降、*H. circularisquama* 細胞密度は翌2010年7月7日まで全定点の全層において検出限界以下で推移した。しかしながら、7月27日に原黒および秋津定点の底層において *H. circularisquama* 細胞がこの年初めて検出された。以降、細胞密度は増加し、8月14日から16日にかけて各定点で $2,000 \sim 20,000 \text{ cells mL}^{-1}$ の最高細胞密

Fig. 4 Temporal changes of cell density of *Heterocapsa circularisquama* (a), mortality of oysters *Crassostrea gigas* (b), water temperature (c), salinity (d), dissolved oxygen (e) and transparency (f) at Akitsu Station (see Fig. 1). In (a)–(e), parameters at 0, 3, 5 m, surface, middle layer and bottom are indicated with closed circles (●), open circles (○), closed triangles (▲), open squares (□), closed squares (■), and open diamonds (◇), respectively.

度を記録した。このあと細胞密度は8月下旬から9月上旬にかけて急減し、最後に *H. circularisquama* 細胞が視認された10月27日にかけて低密度のままほぼ横這いで推移した。目視観測の結果、2010年の赤潮はパッチ状に発生しており、長期間に渡って同一個所でパッチが続くということではなく(2~3日以内)、出現・消失を繰り返しているように見受けられた。したがって、養殖マガキが高密度の *H. circularisquama* 赤潮に曝された期間は、2010年については2009年のケースよりかなり短かったものと推定された。なお、上述の通り細胞分布がパッチ状であったことから、同じ定点でも採水の場所やタイミングによって計数結果にかなり幅があったもの

と考えられた。

2010年の*H. circularisquama*発生期間中、水温および塩分(psu)は18.1~31.5°Cおよび15.7~31.2でそれぞれ推移した。また、溶存酸素濃度は底層において夏場に低下する傾向にあり、とくに*H. circularisquama*細胞の出現がみられた7月27日以降は、湖央においてほぼ4 mg L⁻¹以下で推移し、最低値は9月29日に同定点で観測された0.94 mg L⁻¹であった。また同日、潟上定点(湖奥)でも1.63 mg L⁻¹という低酸素密度が観測された。一方、湖口では観測期間中を通して比較的溶存酸素濃度は高かった。10月20日以降はいずれの定点においても、貧酸素状態は観測されず、その後の*H. circularisquama*の増殖もみられなかった。

2010年は、貧酸素状態にあった湖奥および湖央の下層に垂下されたマガキ個体は、それぞれ全滅または一部死滅したものの、中層以浅の死滅率は前年と比べて明らかに低かった。死滅を逃れたマガキ個体は、高密度の赤潮発生期間中には閉殻しており、これは*H. circularisquama*への特徴的な忌避反応によるものと考えられた。

考 察

2009年度の*H. circularisquama*赤潮 2009年の赤潮については、夏季の成層による底層の貧酸素化でヘドロから溶出した高濃度の栄養塩類(窒素・リン)が台風等による擾乱で表層に供給され、本種の急激な増殖を促したことが主要因と考えられた。10月後半には日照量も顕著に減少するため、増殖に十分量の光を必要とする珪藻類との競合に打ち勝つことができたこと、この時点では水温が*H. circularisquama*の増殖可能範囲として報告されている約15~30°Cの範囲内にあり増殖が可能であったこと、⁹⁾また加茂湖自体がきわめて閉鎖的な湖であり増殖した*H. circularisquama*があまり湖外に拡散しなかったことなどが、同年の赤潮が長期に亘り継続した理由であると推察される。このように2009年の*H. circularisquama*発生機構は、過去の研究で提示された発生概念図のうち、いわゆる「台風通過型+晩秋型赤潮」ときわめてよく合致している。⁵⁾この間、養殖マガキは長期間に亘り高密度の*H. circularisquama*に曝されたため、斃死率が62.7~100%と非常に高かったものと考えられた。本種は、15°C程度の比較的低水温条件下でも1,000 cells mL⁻¹以上の密度であればアサリ等を斃死させることが実験的に明らかになっていることから、¹⁰⁾*H. circularisquama*赤潮の貝類への影響については水温が低い時季においても十分注意する必要があるといえる。

2010年度の*H. circularisquama*赤潮 2010年は、とくに湖央から湖奥にかけて底層に発達した貧酸素水塊の直上で*H. circularisquama*赤潮が発生していた(Figs. 2, 3 両矢印)。*H. circularisquama*赤潮が貧酸素水塊の直

上で発生すると同時に、赤潮の規模と貧酸素水塊の規模に一定の関係が認められる現象は、三重県の英虞湾でも頻繁に観測されている。⁵⁾一般的に植物プランクトンが赤潮を形成する際には、降雨で表層へ供給される栄養塩のみならず、底層から供給される栄養塩を効率的に利用することで生態学的に優位にたつものと考えられる。とくに、日周鉛直移動を行う多くの鞭毛藻にとって、底層からもたらされる栄養塩が豊富であった点は、運動性のない珪藻類との競合関係を勝ち抜く上で、きわめて有利な海況の特徴であったといえるだろう。ただし上述の通り、2010年の赤潮では、養殖マガキが高密度の*H. circularisquama*個体群へ暴露された期間が短く、閉殻により凌ぐことが可能であったため、直接的に赤潮を原因とするマガキの斃死被害がほとんどみられなかったものと考えられる。

マガキ斃死への貧酸素の影響 全体的な傾向としては、湖奥に近く、水深が深いほど斃死率は高かった。加茂湖はその形状が碗状に凹んでおり、湖奥の方が深く、例年、貧酸素化しやすい傾向にある。2009年11月の場合、湾奥でも顕著な貧酸素化は起こっておらず、マガキの死滅の主要因は*H. circularisquama*赤潮の影響と考えられるが、それ以前のデータがないため、斃死時の貝の生理状態については推定が難しい。一般にマガキの致死レベルは1.5~2 mg L⁻¹以下と言われており、¹¹⁾本調査で観測された貧酸素化により、底層のマガキが著しいダメージを受けた可能性はきわめて高いと考えられる。

さらに、加茂湖におけるマガキ養殖の安定操業を考える上で、今後は、貧酸素条件下でのマガキ個体の衰弱と*H. circularisquama*赤潮の影響の複合的関与の可能性についても検討する必要があるだろう。実際、底層の貧酸素化が赤潮発生の引き金となる事例は、魚介類の斃死を引き起こす赤潮原因渦鞭毛藻*Karenia mikimotoi*(旧名:*Gymnodinium mikimotoi*)でも報告がなされており、^{12,13)}貧酸素化と赤潮が連動した環境下では、これらが養殖マガキに与える影響はおそらく両要因の複合したものであると考えられる。

また、2010年9月29日には、湖央において0.94 mg L⁻¹という低酸素濃度が記録された。これは、富栄養化した貧酸素内湾域に適応した指標生物種であるシズクガイでさえ摂餌活動の不活発化がみられる1.3~1.4 mg L⁻¹をさらに下回る溶存酸素濃度であった。¹⁴⁾これらの状況証拠から、このときのマガキの死滅原因は、*H. circularisquama*赤潮ではなく、貧酸素の影響によるものであった可能性が高いと推察される。

***H. circularisquama*の侵入と越冬の可能性** 2008年以前に、加茂湖における*H. circularisquama*発生の報告例はなく、今回繁茂した赤潮個体群の由来を特定するのは難しい。例年、加茂湖では宮城県養殖業者よりカキ

種苗を購入しており, この購入種苗ですべてのカキ養殖業が営まれている。ただ宮城県では過去に *H. circularisquama* の発生例がないことから, 同県産カキ種苗によって *H. circularisquama* が加茂湖へ人為的に移入された可能性は考えにくい。また, 佐渡周辺の海流および加茂湖の閉鎖性から考えて, 対馬暖流の上流域から自然に *H. circularisquama* が漂着したという説も想定されるが, 発生が飛び火的であることから疑わしい。

H. circularisquama は, 栄養細胞よりも耐久性があるテンポラリーシストを形成して貝の表面や緩衝水中に存在することがあり, 水揚げされたままの状態での貝の長時間搬送にも耐え, 生残する。そして, 新たな環境が増殖に適していれば再び栄養細胞となり, 分裂を開始し繁殖する。⁵⁾ すなわち, 養殖場から養殖場へと人為的に持ち込まれる可能性の高い藻体種の一つであるといえる。西日本各地でも, カキの陸上輸送に伴って *H. circularisquama* が同時に輸送され, 新たな海域に定着してきたと考えられている。また, カキ種苗等による貝毒プランクトンの移送例も過去に報告されている。¹⁵⁾ したがって, 加茂湖の場合にも, 何らかの要因で他海域から人為的に移入された可能性は否定できない。

H. circularisquama の増殖下限水温は約 11°C でありそれ以下での培養は困難であると考えられていること,^{5,7)} ならびに加茂湖調査地点の冬期水温は数ヶ月間に亘り 10°C 以下で推移したこと, 2009 年に繁殖した *H. circularisquama* 個体群は加茂湖では越冬できず, 翌 2010 年には消滅するものと関係者間では期待されていた。しかし, 2010 年夏季に, *H. circularisquama* 赤潮は再度発生した。外部からの再移入がなかったとすれば, 本種は冬期に水温が 10°C を下回る海域で越冬したことになる。この越冬機構を解明するには, 加茂湖産 *H. circularisquama* の低温耐性や加茂湖内での *H. circularisquama* が越冬可能な地点の有無に関するより詳細な調査が必要であろう。

有害有毒藻分布域の北限上昇 上述の通り, 2009 年の赤潮により, それまで福井県小浜湾 (35°50'N, 135°72'E) が発生北限であった有害赤潮藻 *H. circularisquama* の分布域は, 一気に加茂湖 (38°06'N, 138°44'E) まで, 緯度にして約 2.5°北上した。本件は, 温暖化や水産生物の人為的な移動などによる, 有害生物の分布拡大の典型的な事例と考えられる。*H. circularisquama* が頻発している西日本海域の夏季の水温は約 24~31°C の範囲にある。加茂湖は高緯度に位置しているが, 水深が浅く閉鎖性が強いので, 夏季の水温は西日本海域とはほぼ同程度であり, 赤潮を引き起こすポテンシャルが高い汽水湖であるといえる。一方, 冬季の水温はきわめて低く, 耐久性のあるシストを形成しないと言われる本種が越冬することは非常に厳しいと判断される。したがっ

て, 加茂湖における本種赤潮の動態を解明するためには, 冬季の越冬戦略を解明することがきわめて重要である。

さらに温暖化に伴う有害有毒プランクトンの分布北限上昇については, その現実性を本事例から学び, 現場でのモニタリング体制をさらに強化し対応する必要があると考えられる。上述の通り, 有害生物の分布域拡大に人為的な水産物の移動が関与している可能性は高い。今後, 漁協・自治体単位で, 移入生物について十分な監視体制を整え, 厳密なチェックによるトレーサビリティの高度化を行い, それぞれの管理漁場を守るという意識を共有することがきわめて重要といえる。

謝 辞

本研究の実施にあたり, 赤潮に関する情報提供や現場調査にご協力いただいた加茂湖漁協組合員および職員の方々, 佐渡市農林水産課職員の方々, 新潟県佐渡地域振興局水産庁舎職員の方々, ならびに新潟県水産海洋研究所佐渡水産技術センター職員の方々にこの場を借りて深謝申し上げる。本研究の一部は, 水産庁の委託による「平成 22 年度漁場環境・生物多様性保全総合対策委託事業のうち赤潮・貧酸素水塊漁業被害防止対策事業」により実施された。

文 献

- 1) 片野 卓, 建原敏彦. 加茂湖カキ養殖場の環境調査. 昭和 58 年度 新潟県栽培漁業センター業務・研究報告書 1985; 8: 34-43.
- 2) 木村 憲, 板野英彬. 加茂湖シロボヤ環境調査. 新潟県水産海洋研究所年報 2008; 120-125.
- 3) 木村 憲, 石川義美. シロボヤ環境調査Ⅱ. 新潟県水産海洋研究所年報 2009; 115-120.
- 4) Horiguchi T. *Heterocapsa circularisquama* sp. nov. (Peridinales, Dinophyceae), a new marine dinoflagellate causing mass mortality of bivalves in Japan. *Phycol. Res.* 1995; 43: 129-136.
- 5) 松山幸彦. 有害渦鞭毛藻類 *Heterocapsa circularisquama* に関する生理生態学的研究—I. *H. circularisquama* 赤潮の発生および分布拡大機構に影響する環境要因等の解明. 水産総合研究センター研究報告 2003; 7: 24-105.
- 6) 松山幸彦. 有害渦鞭毛藻類 *Heterocapsa circularisquama* に関する生理生態学的研究—Ⅱ. *H. circularisquama* の毒性及び貝類への死機構の解明. 水産総合研究センター研究報告 2003; 9: 13-117.
- 7) 近藤伸一, 中尾令子. 新奇有害プランクトンに係る発生・増殖機構の解明, モニタリング及び予察技術に関する研究. 平成 22 年度漁場環境・生物多様性保全総合対策委託事業 赤潮・貧酸素水塊漁業被害防止対策事業報告書, 2011; 43-47.
- 8) 坂本節子, 山口峰生. 新奇有害プランクトンの簡易モニタリング技術の開発, 生理・生態の解明. 平成 21 年度漁場環境・生物多様性保全総合対策委託事業 赤潮・貧酸素水塊漁業被害防止対策事業報告書, 2010; 1-5.
- 9) Yamaguchi M, Itakura S, Nagasaki K, Matsuyama Y, Uchida T, Imai I. Effects of temperature and salinity on

- the growth of the red tide flagellates *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) and *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae). *J. Plankton Res.* 1997; **19**: 1167–1174.
- 10) Basti L, Segawa S. Mortalities of the short-neck clam *Ruditapes philippinarum* induced by the toxic dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Fish. Sci.* 2010; **76**: 625–631.
- 11) Baker SM, Mann R. Effects of hypoxia and anoxia on larval settlement, juvenile growth, and juvenile survival of the oyster *Crassostrea virginica*. *Biol. Bull.* 1992; **182**: 265–269.
- 12) 飯塚昭二, 入江晴彦. 大村湾における *Gymnodinium* 赤潮発生と海底無酸素化現象との関連. 日本プランクトン学会報 1969; **16**: 99–115.
- 13) 田森裕茂, 岩男 昂, 神蘭真人, 吉田幹英, 池田武彦, 馬場俊典, 小泉喜嗣, 内間清明, 三浦秀夫, 矢沼 隆. 西部瀬戸内海における *Gymnodinium nagasakiense* の初期出現域とその環境特性. 日本誌 1991; **57**: 2179–2186.
- 14) 玉井恭一. シズクガイの貧酸素耐性. 日本誌 1993; **59**: 615–620.
- 15) Matsuyama Y, Nishitani G, Nagai S. Direct detection of harmful algae from the oyster spat and live fish transporting trailers. In: Ho K-C, Zhou MJ, Qi YZ (eds.). *Harmful Algae 2008*. ISSHA, Environmental Publication House Hong Kong, Hong Kong. 2010; 185–187.