北海道沿岸における赤潮と貝毒の長期変動(総説)

嶋田 宏*

北海道立総合研究機構水産研究本部

Long-term fluctuation of red tide and shellfish toxin along the coast of Hokkaido (Review)

HIROSHI SHIMADA*

Fisheries Research Department, Hokkaido Research Organization, Yoichi, Hokkaido, 046-8555, Japan

The occurrence of red tides in Hokkaido and long-term changes in shellfish toxin has been reviewed over the past 40 years. The red tides have occurred without damaging the fisheries until recent years. However, in 2014, harmful warm-water species were detected. In 2015, harmful red tides caused by the dinoflagellate *Karenia mikimotoi* occurred in Hakodate Bay. Regarding the changes of shellfish toxin, both paralytic and diarrhetic shellfish toxicity increased in the cold regime in the 1980s, and tended to subside after the transition to the warm regime in the 1990s. On the Tohoku coast, the occurrence of red tides and the change in shellfish poisoning tend to be similar to those in Hokkaido. To reveal the northward expansion of warm-water harmful/toxic species, it is necessary to start monitoring harmful organisms using morphological observations as well as molecular identification.

キーワード:赤潮,温暖化,貝毒,分布北上,有害有毒プランクトン

はじめに

近年、地球規模の温暖化を背景として、赤潮や貝毒の 原因となる有害有毒プランクトンの高緯度域への分布拡 大が危惧されている (例えばDale et al., 2006)。我が国周 辺においても、ほぼ全ての海域で海面水温の上昇傾向が 認められ (http://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/data/ shindan/a_1/japan_warm/japan_warm.html, 2021年1月21 日),その傾向は日本海において著しい。近年,貝類を殺 す暖水性渦鞭毛藻Heterocapsa circularisquamaが佐渡島加 茂湖まで分布拡大したこと(近藤ら, 2012)は, 我が国に おける暖水性有害種の分布拡大の実態を示すものである。 一方, 船舶のバラスト水や魚介類の種苗運搬等に伴う有 害有毒プランクトンの人為的移入も問題となっており, 移入された海域に有害種が定着したと推察されるケース が報告されている (例えばHallegraeff, 2004; Nagai et al., 2007)。このような情勢のなか、2015年秋季に函館湾で暖 水性渦鞭毛藻Karenia mikimotoiの有害赤潮が北日本で初 めて記録されたことは(嶋田ら,2016;各務ら,2018),海

洋温暖化を背景とした暖水性有害種の分布北上が北海道 においても現実となったことの証左である。北海道は日 本列島の北端に位置し,列島西岸を対馬暖流が北上する 日本海と,列島東岸を親潮が南下する北西太平洋に面し, 低緯度域および高緯度域の双方に由来する環境変動を並 行して観測できる利点を持つ。このような地理的特性を 踏まえ,北日本の状況を代表する長期変動データとして, 北海道における有害種の出現記録を一覧できる資料をと りまとめることが重要である。本稿は,ホタテガイ養殖 をはじめとする水産業の盛んな北海道沿岸域における有 害有毒プランクトンの発生状況について,海洋温暖化と の関連が危惧される赤潮原因種を含めて既往知見を整理 し,有害種の監視体制の高度化ならびに漁業被害の低減 策を提案することによって,本道水産業の持続的な発展 に資するものである。

赤潮の発生記録

北海道における赤潮の発生記録をTable 1に, 主要な

報文番号A592(2021年6月18日受理)

*Tel: 0135-67-7621. Fax: 0135-74-3135. E-mail: shimada-hiroshi@hro.or.jp



Fig. 1 Photomicrographs showing the common red tide species in Hokkaido.
1: Akashiwo sanguinea, 2: Prorocentrum triestinum, 3: Prorocentrum micans, 4: Heterosigma akashiwo

原因生物をFig. 1にまとめて示す。北海道における赤潮 発生は、春季珪藻ブルームを「赤潮」とした記録(遠藤、 1911) を除くと、1972年十勝沿岸における種不明の渦 鞭毛藻による赤潮が初めての記録である(田沢, 1972)。 同様の赤潮は1983年にも記録され、原因種として渦鞭 毛藻Akashiwo sanguineaおよびGymnodinium sp.が記録さ れている (角田, 1984)。十勝沿岸の赤潮は1972年以降 秋季に観察されるようになり、1985年にはA. sanguinea, Prorocentrum triestinumおよびP. micansが混合赤潮を形 成し(高杉・角田, 1986),翌1986年にはラフィド藻 Heterosigma akashiwoの赤潮が出現したことが記録され ている(高杉・角田, 1987)。十勝沿岸の赤潮は秋季の降 雨後に発生する「降雨型赤潮」で、魚介類の斃死は伴わ ないものの, 魚類が赤潮を回避するために, 赤潮発生海 域周辺の定置網漁業に悪影響を及ぼす(田沢, 1972;丸・ 角田, 2000; 角田, 2001)。このため十勝沿岸では1985-1998年に赤潮の監視が継続されたが、1987年以降の発生 記録はない(角田, 2001)。十勝沿岸を除く北海道沿岸に おける赤潮発生の記録は、2000年以前の期間については、 1973年噴火湾沿岸(飯塚・駒木, 1974)および1974年サロ マ湖における赤潮(清河・菊池, 1975)を除いて、残念な がら残されていない。これは、北海道沿岸における赤潮 が,上述の十勝沿岸等を除いては,漁業被害を想定した監 視の対象となっていなかったためである。北海道庁によ って赤潮の通報体制が整備された2001年以降は、北海道 各地沿岸でヤコウチュウNoctiluca scintilans. Prorocentrum micans, Heteroshigma akashiwo, Akashiwo sanguinea等に よる赤潮が記録されているが、後述する2015年の有害赤 潮発生以前には、赤潮による魚介類の斃死の発生記録は ない。北海道沿岸における赤潮の原因生物は、渦鞭毛藻



Fig. 2 Photomicrographs showing the harmful red tide species detected in Hokkaido after 2014.

5: Chattonella marina, 6: Cochlodinium polykrikoides,

7: Karenia mikimotoi

およびラフィド藻をはじめ,珪藻,緑藻,プラシノ藻お よびクリプト藻といった植物プランクトンが主であるが, 繊毛虫(*Tintinopsis* sp., *Mesodinium rubrum*),カイアシ類 (*Microsetella norvegica*)といった動物プランクトンも記 録されていることから,微小生物による海水の着色現象 として定義される広義の「赤潮」(岡村, 1916)は,必ず しも植物プランクトンによって発生するとは限らないこ とが分かる(Table 1)。

2014年夏季に北海道石狩湾沿岸でラフィド藻 Chattonella marina, 渦鞭毛藻Cochlodinium polykrikoidesと いった暖水性の有害赤潮生物の出現が北日本で初めて記 録され、北日本においても魚介類を殺す有害赤潮の発生 リスクがあることが明らかとなった (Shimada et al., 2016, Fig. 2, Table 2)。翌2015年の秋季には津軽海峡の 函館湾で渦鞭毛藻Karenia mikimotoiによる有害赤潮が発 生し、赤潮による魚介類(サケ、スルメイカ、エゾアワ ビ)の斃死が北海道で初めて記録された(嶋田ら,2016; Table 1)。これらの事実は、冒頭で触れたように、温暖 化を背景として暖水性有害赤潮生物の分布ならびに有害 赤潮の発生海域が北上していることの証左であろう。こ れら暖水性有害赤潮生物の分布北上メカニズムとして, 我が国日本海沿岸を北上する対馬暖流による自然な輸送, または船舶のバラスト水等による人為的な移入が想定さ れており (Shimada et al., 2016; 嶋田ら, 2016), 船舶によ る広域調査ならびに海況予測モデルを用いた粒子追跡実 験等によって、分布北上メカニズムの解明が試みられて いる。

貝毒の発生記録

これまで北海道においては、有毒渦鞭毛藻*Alexandrium catenella* (Group I) (旧*A. tamarense*, 種名変更の経緯は坂 本 (2020) に詳述) が原因生物と推察される麻痺性貝毒 (PST) および有毒渦鞭毛藻*Dinophysis* spp.を原因生物と する下痢性貝毒 (DST) が例年春季から夏季に発生して、

date	area	causative organisms	cell density	water color	other information	references
28-29 Sep. / 1972	coast of Tokachi	unidentified dinoflagellate		brown	SST: 12.8-16.4°C	Tazawa (1972)
8-13 Sep. / 1973	coast of Toyoura (Funka Bay)	dinoflagellate (Prorocentrum micans)		reddish brown	SST: 20-22°C, SSS: 25-29	Izuka and Komaki (1974)
10-19 Sep. / 1974	Lake Saroma (Abashiri)	dinoflagellate (Alexandrium affine st)	652-6840 cells ML ⁻¹	reddish brown	SST: 18.4-18.9°C, SSS: 28.7-31.3	Kiyokawa and Kikuchi (1975) Fukuyo (1985)
14-30 Sep. / 1983	coast of Tokachi	dinoflagellates (Akashiwo sanguinea ** , Gymnodinium sp.)	250-2250 cells ML ⁻¹	brown	SST: 14.6-15.4°C, SSS: 24.6-30.6	Kakuda (1984)
3-4 Sep. / 1985	coast of Tokachi	dinoflagelates (A. sanguinea **, Prorocentrum triestinum, P. micans)	A. sanguinea * 60-2700 cells ML ⁻¹ , P. triestnum 490 cells ML ⁻¹ P. micans 200 cells ML ⁻¹	nword		Takasugi and Kakuda (1986)
11-14 Sep. / 1986	coast of Tokachi	raphydophyte (Heterosigma akashiwo)	2000 cells ML ⁻¹	brown	SST: 17-19°C, SSS: 26.7	Takasugi and Kakuda (1987)
16-17 Nov. / 2001	Chirippu (Kushiro)	dinoflagellate (P. triestinum)	594 cells ML ⁻¹	brown		***
5 Mar. / 2004	Otaru port	dinoflagelatae (Noctiluca scintilans), diatom (Thalassiosira nordenskioeldii)	N. scintilans 11600 cells ML ⁻¹ , T. nordenskioeldii 57900 cells ML ⁻¹	reddish brown	SST: 5°C	***
12 Jul. /2004	Muroran port	dinoflagellate (N. scintilans)		reddish brown		***
10 Aug. 2004	coast of Mori (Funka Bay)	euglenophyte (<i>Eutreptiella</i> sp.)		green	bloom length: 50 m	***
5 Sep. / 2004	Onishika fishing port (Rumoi)	dinoflagellate (N. scintilans)				***
6 Sep. / 2004	Rikibiru fishing port (Rumoi)	dinoflagellate (N. scintilans)	4570 cels ML ⁻¹	light red		***
17 Sep. / 2004	Teshio fishing port (Rumoi)	dinoflagellate (N. scintilans)				***
5 Oct. /2004	Hamanaka Bay (Kushiro)	dinoflagellate (<i>Prorocentrum</i> sp)		light red	length/width of bloom: 2000 m/500 m	* * *
14 Apr. / 2005	W akkanai port	dinoflagellate (<i>N. scintilans</i>)	2220 cells ML ⁻¹	orange yellow	SST: 7.7°C, SSS: 28.3 length of bloom: 60-70 m	***
19 Jul. / 2005	Ohishika fishing port (Rumoi)	raphydophyte (<i>H. akashiw</i> o)		dark yellow	length of bloom: 30 m	***
19 Oct. / 2005	Rikibiru fishing port (Rumoi)	dinoflagellate (N. scintilans)		rose pink	length of bloom: 30m	***
14 Apr. / 2006	Masuura fishing port (Abashiri)	green alga (D <i>unaliella</i> sp.)	800000 cells ML ⁻¹	yellowish green	SST: 0.5°C, SSS: 24.2	***
5 Jun. / 2006	Lake Saroma (Abashiri)	cryptophyte (<i>Rhodomonas</i> sp.)				***
26 Sep 3 Oct. /2006	coast of Tokachi	dinoflagellate (P. micans)	6600 cells ML ⁻¹	reeeish brown	length/width of bloom: 1500 m/100-200 m	***
30 Oct. / 2006	Usu Bay (Funka Bay)	dinoflagellate (A. sanguinea)	115 cells ML ⁻¹	reddish brown	SSS: 18.2°C	***
3 Aug./2007	Sukoton fishing port (Rebun Island)	copepod (Microsettela novegica)	1000 copepodites ML ⁻¹ , 300 naupili ML ⁻¹ , 380 eggs ML ⁻¹	orange yellow		* **
21 Sep. / 2007	Lake Notoro (Abashiri)	dinoflagellate (Alexandrium affine)	1500 cells ML ⁻¹	brown	Chl-a 31.4 µg L ⁻¹	***
10 Jul. / 2008	Sandomari fishing port (Rumoi)	raphydophyte (<i>H. akashiw</i> o)	720000 cells ML ⁻¹	brown	SST: 21.1°C, SSS: 32.7	***
15 Jul. / 2008	Onishika fishing port (Rumoi)	raphydophyte (<i>H. akashiw</i> o)	580000 cells ML ⁻¹	brown		***
21 Jul. / 2008	off Suttsu and Iwanai (Shiribeshi)	diatom (<i>Rhizosolenia temperei</i>)	950 cells ML ⁻¹	yellowish brown		***
* reported as ** reported as *** data source	Gonyaulax tamarensis and Gonyau Gymnodinium splendens or G. san; : Hokkaido Government	llax sp. (= Alexandrium tamarense and Alexandrium s guineum (= Akashiwo sanguinea)	с.)			

Table 1 Dates, areas, causative organisms, water color and other information of red tides recorded along the coast of Hokkaido since 1972.

date	area	causative organisms	cell density	water color	other information	references
24 Jul. / 2008	off Okushiri Island	diatom (<i>R. temperei</i>)	1620 cells ML ⁻¹	yellowish brown		***
31 Mar. / 2009	coast of Mashike (Rumoi)	prasinophyte (<i>Tetraselmis</i> sp.)	900000 cells ML ⁻¹	green	SST: 4.7°C	***
13 Apr. / 2009	coast of Sawara (Funka Bay)	dinoflagelate (N. scintilans)		reddish yellow		***
30 Aug. / 2010	coast of Oshamanbe and Yakumo (Funka Bay)	dinoflagelate (<i>N. scintilans</i>)			length of bloom: 40000 m	***
4 Apr. / 2011	coast of Toi (Tsugaru Strait)	green algae (Chlamydomonas sp., Chlorococcum sp.)		green		***
6 Sep. / 2011	Lake Saroma (Abashiri)	diatoms (<i>Skeletonerna</i> sp., <i>Chaetocero</i> s spp. , <i>Thalassiosira</i> spp), dinoflagellate (<i>P. micans</i>)		reddish brown	Сhi-а 11-13 µg L ⁻¹	***
31 Oct. /2011	Esandomari fishing port (Wakkanai)	copepod (<i>M. norvegica</i>)		reddish brown	SST: 13.9°C, SSS: 30.2	***
19 Sep. / 2012	off Abuta (Funka Bay)	dinoflagellate (N. scintilans)		red		***
3-10 Oct. / 2013	coast of Tokachi	dinoflagellate (P. micans)	870-8800 cells ML ⁻¹	reddish brown	SST: 16.4-16.5°C, SSS: 27.0-29.2	***
8 Oct. 2013	Moheji fishing port (Hakodate Bay)	ciliate (Mesodinium rubrum) ****		black - reddish brown		***
28 Apr. / 2014	coast of Hokuto (Hakodate Bay)	green algae (Chlamydomonas sp., Chlorococcum sp.)		green	length of bloom: 150 m	***
16 Jul. / 2014	off Cape Tachimachi (Tsugaru Strait)	diatom (<i>R. temperei</i>)		yellowish green		***
3 Oct / 2014	Hakodate Bay	dinoflagellate (Prorocentrum dentatum)		orange yellow		***
17 Oct. / 2014	Hakodate Bay	dinoflagelate (<i>P. dentatum</i>)		orange yellow		***
22 Oct. / 2014	Hakodate Bay	dinoflagellate (<i>P. dentatum</i>)		orange yellow		***
26 May / 2015	Hakodate fishing port (Hakodate Bay)	cliate (<i>Tintinnopsis</i> sp.)		yellowish green		***
20 Oct / 2015	Moheji fishing port (Hakodate Bay)	dinoflagellate (K <i>arenia mikimotoi</i>) *****	3200 cells ML ⁻¹	brown	SST: 15.7°C, SSS: 32.2	Shimada et al. (2016)
9 Nov. / 2015	Hakodate port (Hakodate Bay)	dinoflagelate (K. mikimotoi)	5350 cells ML ⁻¹	brown	SST: 11.9°C, SSS: 31.8	Shimada et al. (2016)
9 Nov. / 2015	Hakodate fishing port (Hakodate Bay)	dinoflagelate (K. mikimotoi)	10900 cells ML ⁻¹	brown	SST: 13.2°C, SSS: 32.0	Shimada et al. (2016)
17 Nov. / 2015	Hakodate port (Hakodate Bay)	dinoflagellate (K. <i>mikimotoi</i>)	11500 cels ML ⁻¹	brown	SST: 14.1°C, length of bloom: 350 m	Shimada et al. (2016)
24 Nov. / 2015	Hakodate port (Hakodate Bay)	dinoflagelate (K. mikimotoi)	4940 cells ML ⁻¹	brown	SST: 9.9°C, SSS: 32.1	Shimada et al. (2016)
13 Jul. / 2016	Kamiiso fishing port (Hakodate Bay)	raphydophyte (<i>H. akashiwo</i>)	10800 cells ML ⁻¹	dark yellow	SST: 20.1°C, SSS: 31.0	***
25 Apr. / 2017	Matsumae fishing port (Oshima)	euglenophyte (<i>Eutreptiella</i> sp.)		yellowish green	SST: 12.1°C, SSS: 31.04	***
19-23 Jul. / 2018	coast of Hokuto (Hakodate Bay)	raphydophyte (<i>H. akashiwo</i>)	113000 cells ML ⁻¹	dark yellow		***
7 Sep. / 2020	Akkeshi fishing port(Akkeshi Bay)	dinoflagelate (Lepidodinium chlorophorum)	2600 cells ML ⁻¹	green		***
17-18 Sep. 2020	Tokachi port	dinoflagelate(<i>Akashiwo sanguinea</i>)		light graysh yellow		***
19-26 Oct. 2020	Hakodate port (Hakodate Bay)	cilliate (Mesodinium rubrum)	300 cells ML-1	right red		***
*** data source **** reported as , ***** mortalities of	: Hokkaido Government <i>Myrionecta rubra</i> (= <i>Mesodinium rub</i> fish and shellfish due to the red tide	umu)				

Table 1 (continued)



Fig. 3 Photomicrographs showing the common PST/DST causative species in Hokkaido.
8: Alexandrium catenella (GroupI), 9: Dinophysis fortii, 10: Dinophysis acuminata

ホタテガイ漁業に経済損失をもたらしてきた (Fig. 3, 4, 5)。麻痺性貝毒は、噴火湾産ムラサキイガイMytilus galloprovincialisの喫食による中毒事故が発生した1979年を 初めに(佐藤, 1983), 1980年代の寒冷レジーム下で噴火 湾を中心に高毒化したが(西浜, 1985;北海道立総合研究 機構・北海道, 2020, Fig. 4, 6), 1990年代以降の温暖レジ ーム下では、1992年から沈静化して推移している (Fig. 4)。下痢性貝毒については、1982年石狩湾産コタ マガイMacridiscus melanaegis等の喫食による中毒事故を 初めとして(佐藤, 1983), 1980年代に高毒化し(西浜, 1985), 1990年代後半以降やや沈静化している状況にある (北海道立総合研究機構·北海道, 2020, Fig. 5)。麻痺性 貝毒の原因生物は1988年秋季噴火湾におけるA. pacificum (Group IV) (旧Alexandrium catenella, 種名変更の経緯は坂 本 (2020) に詳述) ブルームの出現 (Noguchi et al., 1990) を除けば全てA. catenella (GroupI)であり、同属の有毒種 であるA. ostenfeldiiの出現記録はあるものの(例えば北 海道 (2007), http://www.hro.or.jp/list/fisheries/research/ central/section/kankyou/kaidoku/att/j12s22000000e0u.pdf, 2021年1月12日),新たな有毒種による貝の毒化は観察さ れていない。本道沿岸におけるA. catenella (GroupI)の分 布は寒流の影響を受ける太平洋からオホーツク海沿岸に 限られ、栄養細胞の出現状況はシスト(休眠接合子)の 分布を反映している (Shimada and Miyazono, 2005; 宮園, 2015)。本種のシストは長期(最長約100年)にわたって 発芽能を維持することも分かっている (Miyazono et al.,

2012)。同属のA. affineによる赤潮がサロマ湖および能取 湖において1件ずつ記録されているが(清河・菊池, 1975; 福代, 1985, Table 1),何れも貝の毒化は観察されていな い。A. affineは16連鎖以上の長い群体をつくる無毒種で (福代, 1985), サロマ湖および能取湖で秋季にしばしば ブルームを形成することが知られている(例えば北海道 (2007), http://www.hro.or.jp/list/fisheries/research/central/section/kankyou/kaidoku/att/j12s22000000e0u.pdf, 2021年1月12日)。最近、西日本で有害赤潮生物として報 告されたA. leei (Shikata et al., 2020) は, 2001年9月に根 室海峡の標津沿岸で記録されているが(北海道, 2002), 魚介類の斃死は観察されていない。一方、下痢性貝毒に ついては被疑種としてDinophysis fortii, D. acuminata, D. norvegica, D. infundibula, D. rotundata, D. rudgei, D. tripos, D. caudata, D. mitraの出現が記録されており, 1980年代の 高毒化にはD. fortiiの関与が(工藤ら, 2005), それ以降の 散発的な毒化にはD. fortiiの他にD. acuminata等数種の関 与がそれぞれ疑われている(宮園ら, 2008)。2015年4月以 降は下痢性貝毒検査の公定法がマウス試験から機器分析 に移行し (https://www.maff.go.jp/j/syouan/tikusui/gyokai/g_kenko/busitu/pdf/150306_kaidoku_guide.pdf, 2021/1/12), CODEX (コーデックス, 国際食品規格委員 会)が定めた下痢性貝毒成分(オカダ酸(OA)およびデ ィノフィシストキシン (DTX) 群) のみの監視が行われ ている。機器分析への移行に際して、経口毒性の低いペ クテノトキシン (PTX) 群およびエッソトキシン (YTX) 群は監視の対照から外されたため、本道沿岸でしばしば 発生していたDinophysis属由来のペクテノトキシン群(宮 園ら, 2008; Suzuki et al., 2009) による「見かけ上の毒化」 はなくなり、現在に至っている。近年北海道沿岸におい て,暖水性有害赤潮生物の初記録が相次ぐなか (Shimada et al., 2016;嶋田ら, 2016), オカダ酸群を産生する底生性 渦鞭毛藻Prorocentrum limaの生息が明らかとなっている が (Fig. 6, Table 2), このような新たな被疑種の出現に 伴う貝の毒化は未だ観察されていない。以上のように,北 海道沿岸における麻痺性/下痢性貝毒については、赤潮 の場合とは異なり、例年同様の有毒種による季節的な貝 毒発生が続くなか、その発生頻度は長期的に減少傾向に あることが伺われる。しかしながら、2002年夏季にオホ ーツク海沿岸で発生した麻痺性貝毒のように突発的な高 毒化が観察される場合もあるため(嶋田,2018),長期的 視野で広域的に注意深く監視を継続する必要がある。

東北地方沿岸における赤潮と貝毒の発生記録

東北地方沿岸における赤潮発生に関する情報は断片的

	date of (cell	occurrence (month density, cells L ⁻¹)	ı/day)			
harmful/toxic species	Year 2014	2015	2016	2017	2018	2019
Raphydophyceae Chattonella marina	7/3 7/8 (5) (20)	7/17 7/20 7/21 7/28 7/30 (3) (10) (10) (3) (3)	7/17 7/20 7/21 7/28 7/30 (3) (10) (10) (3) (3)	7/6 8/7 (3) (10)	7/30 7/31 8/1 8/2 8/7 (20) (10) (20) (40) (20)	Ð
		8/2 8/19 8/31 9/1 (7) (3) (5) (3)	8/2 8/12 8/19 8/31 9/1 (7) (560 (3) (5) (3)		8/8 8/13 8/14 8/16 9/14 (60) (20) (160 (30) (10)	
Dinoflagellates						
Cochlodinium polykrikoides	8/29 9/17 9/18 9/24 9/25 (30) (10)(1520)(40)(880) 9/26 9/29 (7) (4)	QN	8/16 8/17 8/18 9/8 9/9 (20) (20) (10) (10) (20)	Q	Q	8/2 8/5 8/6 8/8 8/19 (50) (20) (70) (30) (20) 8/23 9/17 (10) (20)
Karenia mikimotoi	ND	DN	11/2 (160)	QN	QN	8/6 (10)
Prorocentrum lima	7/4 (10)	7/16 8/19 9/18 (5) (10) (5)	9/2 (10)	9/15 9/19 9/26 (10) (10) (10)	QN	QN
Ostreopsis sp.	7/11 7/17 (30) (10)	7/8 7/9 7/15 7/16 7/17 (40) (7) (10) (15) (7) 7/18 7/19 7/20 7/21 7/27 (5) (5) (10) (13) (3) 7/28 7/30 8/1 8/6 8/7 (7) (7) (10) (7) (5) 8/15 8/18 8/20	7/4 7/4 7/6 7/11 7/15 (10) (10) (10) (10) (10) 7/25 7/26 7/27 7/29 8/1 (10) (10) (20) (10) (10) 8/3 8/8 8/9 8/17 8/30 (10) (10) (40) (10) (10) 9/29 9/30	7/18 7/28 8/4 8/21 8/28 (20) (10) (10) (20) (10) 8/29 9/1 9/12 9/15 (10) (20) (30) (10)	9/19 (10)	7/12 7/18 7/26 8/9 8/16 (10) (10) (10) (10) (10) 9/13 (10)

6 嶋田 宏



Fig. 4 Diagram showing the annual variation of PST accumulation by scallop around Hokkaido since 1980. Sizes of circles indicate annual maximum PST toxicity (MU g-1 digestive diverticula of scallops)

で、環境庁(https://www.biodic.go.jp/reports/2-4/b000. html (1982), 2021/1/12), 宮城県(伊藤ら, 2005;伊藤, 2009, https://www.pref.miyagi.jp/soshiki/suikisei/akasio. html, 2021/1/12), 福島県(https://www.pref.fukushima. lg.jp/sec/37380b/akashio3.html, 2021/1/12), 岩手県(加 賀, 2011)および秋田県(https://www.pref.akita.lg.jp/pages/ archive/40313, 2021/1/12)の記録が残されている。これ らの情報から既往の発生状況を概観すると, 渦鞭毛藻の Prorocentrum属, Gymnodinium属, Noctiluca scintilans, ラ フィド藻Heterosigma akashiwo等を主な原因生物とする 魚介類の斃死を伴わない赤潮が記録されており, これら は北海道における暖水性有害赤潮生物の記録以前の状況 とほぼ同様であったことが伺われる。しかしながら日本 海沿岸における記録は秋田県を除いて乏しく,赤潮生物 の分布実態を把握するための情報が不足している。今後 東北各地沿岸において,生鮮海水試料を用いて無殻鞭毛 藻の監視を開始すれば,暖水性有害赤潮種の出現報告が 相次ぐ可能性がある。

貝毒については、1961年岩手県大船渡湾産アカザラガ
 イ*Chlamys farreri akazara*の喫食による中毒事故を初めと
 して(野口, 2003)、1975年以降は主に*A. catenella* (Group
 I)(旧*A. tamarense*)が原因生物と推察される麻痺性貝毒



Fig. 5 Diagram showing the annual variation of DST accumulation by scallop around Hokkaido since 1980. Sizes of circles indicate the shipping restriction level due to DST in edible part of scallops.

(Modified from http://www.hro.or.jp/list/fisheries/research/central/section/kankyou/kaidoku/att/yosatsu2019.pdf)

が発生するようになり,原因生物の監視が継続されてい る(福代,1985;加賀ら,2006)。長期変動をみると,1980 年代の寒冷レジーム下で最初の高毒化が記録された点は 北海道と共通するが(東北区水産研究所,2007,Fig.6), 1990年以降の温暖レジーム下においても,三陸沿岸では 慢性的な高毒化が続いた点で異なる(加賀ら,2012)。三 陸沿岸の毒化には,*A. catenella*(Group I)だけでなく,夏 季から秋季に出現する*A. pacificum*(Group IV)(旧*A. catenella*)の関与も指摘されている(加賀ら,2006)。2011 年の東日本大震災後は津波による底質の攪乱(=シスト の発芽促進)によって発生規模/頻度が再び増加したこ とが報告されている (Kamiyama et al., 2014)。二枚貝以外 では、トゲクリガニTelmessus acutidens、イシガニCharybdis (Charybdis) japonicaおよびマボヤHalocynthia roretzi species group等について麻痺性貝毒による毒化例が報告され ている(神山, 2017)。下痢性貝毒については、1976年宮 城県でムラサキイガイMytilus galloprovincialisの喫食によ る中毒事故(野口, 2003)以降, D. fortiiをはじめとした Dinophysis属を原因生物とする毒化が、寒冷レジームの 1980年代を中心に頻発した(東北区水産研究所, 2007)。二 枚貝以外では、マボヤH. roretzi species groupについて下痢 性貝毒による毒化例が報告されている(神山, 2017)。





Fig.6 Long-term changes of the annual mean SST anomalies in the central part of Japan Sea (above) and North Pacific off Sanriku (below). Shaded arrows between two graphs indicate the cold/warm regimes occurred after 1980s.

> (Data source: Japan Meteorological Agency, http://www.data. jma.go.jp/gmd/kaiyou/data/shindan/a 1/japan warm/japan warm.html)

以上, 東北地方における赤潮と貝毒の発生には原因生 物および長期変動傾向において北海道と共通点が多いた め、東北地方以北を「北日本」として既往知見を把握し たうえで、原因生物の監視を長期的視野で継続すること が重要である。

北日本における有害赤潮生物監視の必要性

最近の北海道沿岸における暖水性有害赤潮生物の出現 と有害赤潮発生の初記録は (Shimada et al., 2016;嶋田ら, 2016, Fig. 2), 既往の北日本における有害有毒プランク トン, すなわち渦鞭毛藻Alexandrium属およびDinophysis 属といった貝毒原因種を対象とした既往の監視体制は不 充分であることを示唆するとともに、有害赤潮が養殖ホ タテガイ等の重要漁業に被害をもたらす可能性があるこ とを暗示するものである。これまで北日本においては固 定海水を用いた貝毒原因種等の有殻種の監視が主に行わ れてきたが,多くが無殻種である有害赤潮原因種の監視

を早急に開始する必要がある。脆弱な無殻種の観察には 原則として生鮮海水試料を用いる必要があるが (夏池ら, 2012), 外洋域で採集された海水試料は鮮度保持が困難で あるため、無殻種の保存に有効な、新たな固定剤の開発 が待望される。Sildever et al. (2019) は、メタバーコー ディング技術を用いて北海道オホーツク海沿岸に暖水性 有害種が出現することを見出し,本道沿岸に低密度に分 布する有害種の検出に分子生物学的手法が有効であるこ とが示されている(長井ら,2020)。北日本における有害 赤潮原因種の監視体制充実のためには、暖水性有毒有害 プランクトンの分布北上の進行を想定して,直接検鏡/ 分子同定技術 (real-time PCR; Coyne et al., 2005, LAMP 法;牛久保,2004; Nagai, 2013等)の体制整備を急ぐ必要 がある。以上のような監視体制の高度化を図ったうえで, 暖水性有害種の来遊/移入メカニズムを早急に解明し, 有害赤潮の発生を長期的視野で想定しながら、二枚貝養 殖漁業に対して具体的な漁業被害軽減策を提案すること が重要である。

北日本における暖水性有毒種監視の必要性

貝毒に関しては、今のところ新たな暖水性有毒種によ る魚介類の毒化は観察されていないものの、以下の点に 留意して監視を継続する必要がある。麻痺性貝毒原因種 については、1988年秋季に噴火湾でブルームを形成した A. pacificum (Group IV) (IA. catenella) It, A. catenella (Group I) (旧A. tamarense) よりも温暖な環境に出現する ことから(福代, 1985),近年の温暖化を背景として、北 海道沿岸で再びブルームを形成する可能性がある。最近, 夏池ら(2021)は函館湾および噴火湾でA. pacificum (Group IV)の栄養細胞を単離、培養し、既往の報告と同 等の毒性を持つことを明らかにしており、今後の状況を 注視する必要がある。温暖化傾向が著しい日本海はもと より、親潮の弱勢が慢性化しつつある太平洋沿岸におい ても(例えば http://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/data/ db/kaikyo/oyashio/oyashio area,html, 2021年1月12日), A. pacificum (Group IV)の ほか, A. tamiyavanichiや Gymnodinium catenatumといった北日本において未記録 の暖水性有毒種の出現も想定される(宮園ら, 2020)。一 方, 下痢性貝毒原因種については, Dinophysis属だけでな く、P. lima等の底生性/付着性の暖水性有毒種を新たに 監視対象とすべきである。さらに近年、パリトキシン様 毒を産生する付着性渦鞭毛藻Ostreopsis sp.が北海道日本 海沿岸に分布することが明らかとなっており (Sato et al., 2011, Fig. 7), 新奇有毒種の出現に対応した監視体制を 整える必要がある。



Fig. 7 Photomicrographs showing the warm-water toxic species recently detected in Hokkaido. 11: Prorocentrum lima, 12: Ostreopsis sp.

海洋温暖化に対応した被害低減策と 監視体制の高度化

既往の我が国における有害有毒プランクトンの監視体 制は、北日本は貝毒、西日本は赤潮に主眼をおいて継続 されてきた(例えばFukuyo et al., 2002)。しかしながら温 暖化を背景とする有害赤潮原因種の分布北上が現実とな り、北海道を含む北日本各地においては、新たな有害有 毒種ブルームによる漁業被害発生を想定しつつ、赤潮/ 貝毒双方を対象とした有害種の監視および被害軽減策の 策定を急ぐ必要がある。被害軽減策の検討に際しては,適 正な漁場管理(過密養殖の防止等)を徹底したうえで,養 殖施設の改良を行う必要があると考えられる。我が国最 大の養殖ホタテガイ漁場である噴火湾では(嶋田ら2000. Kosaka and Ito, 2006),近年,台風を含む低気圧の通過に 伴う養殖施設の損壊や(例えば http://hnf.fra.affrc.go.jp/ kaigi/h28block.pdf, 2021年1月12日), ヨーロッパザラボ ヤといった外来付着生物の大量発生による漁獲量の減少 が報告されている(金森ら, 2014)。今後のホタテガイ漁 業の安定のためには、温暖化の進行を想定した有害有毒 プランクトン監視の高度化と併せて,赤潮および付着生 物による被害を低減するための養殖施設の改良も必要で ある。

有害有毒プランクトン監視の高度化に関して,海流に よる受動的輸送が想定される生物種については,海洋予 測モデル(粒子追跡実験)を用いた分布動態予測が有効 であると考えられる。海況予測モデルを用いれば,海流 の上流域における有害種の出現情報から北海道沿岸に到 達する凡その時期と海域を推定できるため,漁業被害の 発生に対して事前に備えることができる。有害赤潮発生 に対する被害低減手法としては西日本と同様に,有害種 防除のための粘土(入来モンモリ)散布(前田ら2009), 魚類養殖については餌止めおよび生け簀の移動(古川・ 浦2017),定置網等については漁具の解放等が想定される。 有害有毒プランクトン監視体制については,従来の顕 微鏡を用いた形態観察に加えて分子生物学的手法の導入 が急務であるが、コストと技術の問題から、我が国の水 産試験場等で通常の監視体制へ双方を導入した例は少な い。特に形態での判別が困難な麻痺性貝毒原因種の複数 種を含む*Alexandrium tamarense* species complex (坂本 2020) については、現場海域で同時期に複数種が出現す るケースがある(加賀ら2006)ことから、定期的な分子 同定が不可欠である。近年の海洋温暖化を背景として北 海 道 沿 岸 で も*A. pacificum* (Group IV)と*A. catenella* (Group I)の同時期の出現が明らかとなりつつあること から(夏池ら2021),公衆衛生の観点から財源を確保して 監視体制を強化する必要がある。

謝 辞

本稿とりまとめの動機を頂いた北海道大学名誉教授の 今井一郎博士に深謝いたします。北海道立総合研究機構 水産研究本部中央水産試験場資源管理部の品田晃良博士, 栗林貴範博士ならびに有馬大地氏には現担当者の立場か ら貴重な情報およびコメントを頂きました。記して御礼 申し上げます。最後に,長年にわたり現場調査等にご協 力頂いた漁業協同組合,水産技術普及指導所,市町村な らびに北海道庁の歴代担当者各位に感謝の意を表します。

引用文献

- Coyne KJ, Handy SM, Demir E, Whereat EB, Hutchins DA, Portune KJ, Doblin MA, Cary SC. Improved quantitative real – time PCR assays for enumeration of harmful algal species in field samples using an exogenous DNA reference standard. *Limnol Oceanogr Methods* 2005 ; 3 : 381–391.
- Dale B, Edwards M, Reid PC. Climate change and harmful algal blooms. In: Graneli E., Turner J.T. (eds) Ecology of Harmful Algae. Springer, Berlin. 2006 ; 367–378.
- 遠藤吉三郎. 噴火湾の赤潮について. 水産調査報文 1911; 6:36pp.
- 福代康夫. II. 貝毒プランクトンの生物学, 2. 分類と分布, 貝毒プランクトン-生物学と生態学(福代康夫編), 恒星社厚生閣, 東京. 1985; 19-30.
- Fukuyo Y, Imai I, Kodama M, Tamai K. Red tides and other harmful algal blooms in Japan. *PICES Sci Rep* 2002 ; 23 : 7–20.
- 古川新平, 浦啓介. 東町漁業協同組合の赤潮対策への取 り組み. 日本水産学会誌 2017;83:703-706.

Hallegraeff G. 1. Harmful algal blooms: A global overview.

In: Manual on Harmful Marine Microalgae (Second revised edition), (Hallegraeff G, Anderson DM, Cembella AD eds), UNESCO, Paris. 2004 ; 25–49.

- 北海道. 平成13年度赤潮・特殊プランクトン予察調査報 告書. 2002; 36pp.
- 北海道. 平成17・18年度赤潮・特殊プランクトン予察調査 報告書(2年間の拡大調査の総括). 2007; 91pp.
- 北海道立総合研究機構,北海道.平成31年度・令和元年度 赤潮・特殊プランクトン予察調査報告書.2020;33pp.
- 飯塚篤, 駒木成. 1973年9月, 噴火湾豊浦沿岸で発生した Prorocentrum赤潮について. 北海道区水産研究所研 究報告1974;40:60-66.
- 飯塚昭二.沿岸性赤潮研究の現状と問題点.沿岸海洋研 究ノート 1983;20:137-146.
- 伊藤博,藤田則孝,千葉充子.気仙沼湾湾奥部における漁 場環境の変遷.宮城県水産研究報告 2005;5:27-35.
- 伊藤博. 気仙沼湾の養殖漁場環境の変遷. 日本水産学会 誌 2009;72:1068-1076.
- 加賀新之助. 2010年に大船渡湾において発生した *Prorocentrum* sp.赤潮発生の環境特性と茶変カキにつ いて. 岩手県水産技術センター研究報告 2011;7: 7-13.
- 加賀新之助, 関口勝司, 吉田誠, 緒方武比古. 岩手県沿岸 に出現する Alexandrium属とその毒生産能. 日本水産 学会誌 2006; 72: 1068-1076.
- 加賀新之助,渡邊龍一,長井敏,神山孝史,鈴木敏之. 東日本大震災後の岩手県大船渡湾における Alexandrium tamarenseによる貝類の毒化.月刊海洋 2012;44:321-327.
- Kamiyama T, Yamauchi H, Nagai S, Yamaguchi M. Differences in abundace and distribution of *Alexandrium* cysts in Sendai Bay, northern Japan, before and after the tsunami caused by the Great East Japan Earthquake, *J. Oceanogr.* 2014 ; 70 : 185–195.
- 神山孝史. 7章 わが国の二枚貝の毒化と貝毒原因プラン クトンの海域による特徴. 貝毒 – 新たな貝毒リスク 管理措置ガイドラインとその導入に向けた研究(鈴 木敏之,神山孝史,大島泰克編),恒星社厚生閣,東 京. 2017;109-126.
- 角田富男. 十勝沿岸の赤潮について. 釧路水試だより 1984;52:17-20.
- 角田富男. 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 2001;83:12-18.
- 各務彰記,森田航也,嶋田宏,山口篤,今井一郎.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 2018;65:1-11.

- 金森誠,馬場勝寿,近田靖子,五嶋聖治.北海道における 外来種ヨーロッパザラボヤ Ascidiella aspersa (Müller, 1776)の分布状況.日本ベントス学会誌 2014;69:23-31.
- 環境庁. 第2回 自然環境保全基礎調査報告書, 4-11 海域 環境調査, 1 赤潮の発生調査(都道府県別), 東京. 1983.
- 清河進, 菊池和夫. サロマ湖に発生したGonyaulax属2種に よる赤潮について. 北水試月報 1975; 32: 21-28.
- 近藤伸一, 中尾令子, 岩滝光儀, 坂本節子, 板倉茂, 松 山幸彦, 長崎慶三. 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 –. 日本水産学会誌 2012;78:719-725.
- 工藤勲, 宮園章, 嶋田宏, 磯田豊. 噴火湾における低次生 産過程と貝毒プランクトンの中長期変動. 沿岸海洋 研究 2005;43:33-38.
- Kosaka Y, Ito H. Chapter 22 Japan. In: Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture, (Shumway SE, Parsons GJ eds), Elsevier, Amsterdam. 2006 ; 1093–1141.
- 前田広人,程川和宏,奥西将之,日高正康.薬剤による赤 潮駆除.日本プランクトン学会報 2009:56:69-73.
- 丸邦義,角田富男.十勝海域における渦鞭毛藻類の出現 状況. 釧路水試だより 2000;81:10-20.
- 宮園章, 鈴木敏之, 馬場勝寿, 菅原理恵子. 北海道噴火湾 におけるDinophysis属の消長および下痢性貝毒・脂溶 性貝毒成分含有量の経時・経年変化. 日本プランク トン学会報 2008;55:25-28.
- Miyazono A, Nagai S, Kudo I, Tanizawa K. Viability of *Alexandrium tamarense* cysts in the sediment of Funka Bay, Hokkaido, Japan: Over a hundred year survival times for cysts. *Harmful Algae* 2012; 16: 81–88.
- 宮園章. 北海道,噴火湾における麻痺性貝毒原因プランクトンAlexandrium tamarense の生理生態学的研究(学位論文).北海道水産試験場研究報告 2015;87:1-70.
- 宮園章,嶋田宏,品田晃良,夏池真史.北海道海域におけ る麻痺性貝毒原因プランクトン発生と二枚貝毒化. 月刊海洋 2020;593:165-170.
- Nagai S, Lian C, Yamaguchi S, Hamaguchi M, Matsuyama Y,Itakura S, Shimada H, Kaga S, Yamauchi H, Sonda Y, Nishikawa T, Kim CH, Hogetsu T. Microsatellite markers reveal population genetic structure of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae) in Japanese coastal waters. *J Phycol* 2007 ; 43 : 43–54.

Nagai S. Species-specific detection of six Alexandrium

tamarense species from single vegetative cells by a loop – mediated isothermal amplification method. DNA *Testing* 2013; 5:33–46.

- 長井敏, Sildever S, 西典子, 田澤賢, 葛西広海, 塩本明 弘, 片倉靖次. 先端技術による有毒プランクトンの モニタリングの高度化. 月刊海洋 2020;594:205-207.
- 夏池真史,金森誠,馬場勝寿,山口篤,今井一郎,噴火湾に おける球形シャットネラ Chattonella globosaの初報 告.北海道大学水産科学研究彙報 2012:62:9-13.
- 夏池真史,金森誠,馬場勝寿,山口篤,今井一郎.北海道噴 火湾における有害赤潮形成ラフィド藻Heterosigma akashiwoの季節変動.日本プランクトン学会報 2015;62:1-7.
- 夏池真史,金森誠,嶋田宏.2018年の函館湾における有害 ラフィド藻Heterosigma akashiwoの季節変動および 赤潮発生状況について.北海道水産試験場研究報告 2019;95:11-17.
- 夏池真史,金森誠,菅原玲,坂本節子.北海道函館湾およ び噴火湾から単離された有毒渦鞭毛藻Alexandrium pacificumの麻痺性貝毒成分組成ならびに水温,塩分, 光強度に対する増殖特性.日本プランクトン学会報 2021:68:1-9.
- 西浜雄二. III. 貝毒プランクトンの生態学 5. 北海道, 貝毒 プランクトン-生物学と生態学(福代康夫編), 恒星 社厚生閣, 東京. 1985; 47-58.
- Noguchi T, Asakawa M, Arakawa O, Fukuyo Y, Nishio S, Tanno K, Hashimoto K. First occurrence of *Alexandrium catenella* in Funka Bay, Hokkaido, along with its unique toxin composition. In: Toxic Marine Phytoplankton (Graneli E, Sundstrom B, Edler L, Anderson DM eds), Elsevier Science Publishing, New York. 1990 ; 493–498.
- 野口玉雄. マリントキシン(総説). 日本水産学会誌 2003; 69:895-909.
- 岡村金太郎.赤潮ニ就テ.水産講習所試験報告 1916;12: 26-41.
- 坂本節子. Alexandrium属における分類と種名変更の現状 と課題. 月刊海洋 2020;52:200-207.
- 佐藤七七朗,石下真道,川瀬史郎,田沢悌二郎,中川哲 雄.麻ひ性および下痢性貝毒による食中毒の北海道 における初発事例.北海道立衛生研究所報 1983;33: 78-83.
- Sato S, Nishimura T, Uehara K, Sakanari H, Tawong W, Hariganeya N, Smith K, Rhodes L, Yasumoto T, Taira Y, Suda S, Yamaguchi H, Adachi M. Phylogeography of *Ostreopsis* along West Pacific Coast, with Special

Reference to a Novel Clade from Japan. *PLoS One* 2011 ; 6 : e27983.

- Shikata, T., Taniguchi, E., Sakamoto, S., Kitatsuji, S., Yamasaki, Y., Yoshida, M., Oikawa, H., Phylogeny, growth and toxicity of the noxious red-tide dinoflagellate *Alexandrium leei* in Japan. *Reg Stud Mar Sci* 2020 ; 36 : 101265.
- 嶋田宏,西田芳則,伊藤義三,水島敏博.噴火湾八雲沿岸 における養殖ホタテガイの成長,生残と漁場環境要 因の関係.北海道水産試験場研究報告 2000;58:49-62.
- Shimada H, Miyazono A. Horizontal distribution of toxic Alexandrium spp. Dinophyceae) resting cysts around Hokkaido, Japan. Plankton Biol Ecol 2005 ; 52 : 76–84.
- Shimada H, Sakamoto S, Yamaguchi M, Imai I. First record of two warm – water HAB species *Chattonella marina* (Raphidophyceae) and *Cochlodinium polykrikoides* (Dinophyceae) on the west coast of Hokkaido, northern Japan in summer 2014. *Reg Stud Mar Scie* 2016 ; 7 : 111–117.
- 嶋田宏, 金森誠, 吉田秀嗣, 今井一郎. 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 2016:82:934-938.
- 嶋田宏. 北海道オホーツク海沿岸における麻痺性貝毒の 発生予測に関する生物海洋学的研究(学位論文). 北 海道水産試験場研究報告 2018;93:1-49.
- Sildever S, Kawakami Y, Kanno N, Kasai H, Shiomoto A, Katakura S, Nagai S. Toxic HAB species from the Sea of Okhosk detected by a metagenetic approach, seasonality and environmental drivers. *Harmful Algae* 2019 : 87 : 101631.
- Suzuki T, Miyazono A, Baba K, Sugawara R, Kamiyama T. LC-MS/MS analysis of okadaic acid analogues and other lipophilic toxins in single-cell isolates of several *Dinophysis* species collected in Hokkaido, Japan. *Harmful Algae* 2009; 8: 233–238.
- 高杉新弥,角田富男.十勝沿岸の赤潮予察について.釧路 水試だより 1986;56:8-11.
- 高杉新弥,角田富男.昭和六十一年十勝沿岸の赤潮について.釧路水試だより1987;58:21-23.
- 田沢伸雄.赤潮について.釧路水試だより1972;30:3-5.
- 東北区水産研究所.「東日本における貝毒発生と環境との関係」平成18年度東北ブロック水産業関係試験研究推進会議海区水産業部会・分科会報告書.2007; 44-64.
- 牛久保宏. LAMP法の原理 遺伝子の簡易・迅速な増幅法 -. ウイルス 2004;54:107-112.