

近年の噴火湾および日高湾における麻痺性貝毒原因渦鞭毛藻 *Alexandrium catenella* (Group I) の出現状況

夏池真史^{*1}, 金森 誠¹, 渡野邊雅道¹, 葛西利彦¹, 佐藤政俊²

¹北海道立総合研究機構函館水産試験場,

²北海道立総合研究機構稚内水産試験場

Recent occurrences of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* (Group I) in Funka and Hidaka Bays

MASAFUMI NATSUIKE^{*1}, MAKOTO KANAMORI¹, MASAMICHI WATANOBE¹, TOSHIHIKO KASAI¹ and MASATOSHI SATO²

¹Hakodate Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Hakodate, Hokkaido 040-0051*,

²Wakkanai Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Wakkanai, Hokkaido 097-0001, Japan*

In a monitoring station in Hidaka Bay from 2018 to 2020, the abundance of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* (*A. tamarense* species complex Group I, former *A. tamarense*) was observed to be significantly greater than those from 2012 to 2017. Further, we observed a wide distribution of *A. catenella* (Group I) off the coast of Hidaka Bay in early June 2020. In late June, toxin contamination of Yesso scallops and the large occurrences of *A. catenella* (Group I) were detected in Funka Bay, which is connected to Hidaka Bay. Thus, the *A. catenella* (Group I) population developed in Hidaka Bay might be transported to Funka Bay, causing toxin contamination of Yesso scallops.

キーワード: *Alexandrium tamarense* species complex (旧 *A. tamarense*), 経年変動, 日高湾, 噴火湾, 麻痺性貝毒

有毒微細藻類の大量増殖による二枚貝等の毒化は、公衆衛生や水産業の問題となる。北海道ではオホーツク海や噴火湾を中心に、数年に1回の頻度で麻痺性貝毒によるホタテガイの高毒化が発生し (Shimada et al., 2010, 宮園, 2015), 出荷規制による経済損失が問題となっている。渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* species complex (以下, At complex) は麻痺性貝毒原因種を含む種群であり凡世界的に分布する (Lilly et al., 2007)。近年, 形態分類学や分子系統分類学的な分析に基づいて At complex 内の種名の大幅な変更がなされた (坂本, 2020)。すなわち At complex には, *A. catenella* (Group I, 有毒), *A. mediterraneum* (Group II, 無毒), *A. tamarense* (Group III, 無毒), *A. pacificum* (Group IV, 有毒) および *A. australiense* (Group V, 有毒/無毒) の5種が含まれ, 形態学的に正確に区別することは困難とされている (John et al., 2014; 坂本, 2020)。この中で, 本邦において旧名称の *A. tamarense* と同定されてきた種の多くは *A. catenella* (Group I), 旧

名称の *A. catenella* と同定された種の多くは *A. pacificum* (Group IV) に相当する (Litaker et al., 2018; 坂本, 2020)。この複雑な種名変更は, 日本における有毒プランクトンモニタリングにおいて混乱をきたす可能性が指摘されており (坂本, 2020), 今後, At complex に関する情報収集の際には注意する必要がある。北海道南部の噴火湾では, 1979年から形態学的な観察により麻痺性貝毒プランクトンの出現がモニタリングされており, 旧名称の *A. tamarense* が主に春季~夏季にかけてほぼ毎年出現することが知られている (例えば 嶋田, 2018)。また, 噴火湾の海底堆積物から単離した At complex シストを発芽させて得た大半の単離株が分子生物学的に *A. catenella* (Group I) と同定されている (Miyazono et al., 2012)。以上から, 本報では噴火湾周辺でモニタリングされてきた旧名称の *A. tamarense* および本研究の中で形態観察から旧名称の *A. tamarense* と同定した細胞を, *A. catenella* (Group I) として扱うこととする。北海道における本種の出現規模は海洋レジェー

報文番号 A587 (2020年11月20日受理)

*Tel: 0138-83-2893. Fax: 0138-83-2849. E-mail: natsuike-masafumi@hro.or.jp

ムシフトに応じて変動することが示唆されている(工藤ら, 2005; 宮園ら, 2020)。それらによると, 1980~1991年の寒冷期を高毒年代とし, 1992年~2018年ころまでを温暖期の低毒年代としている。低毒年代に湾内の貝毒プランクトンモニタリング定点における *A. catenella* (Group I) の出現とホタテガイの毒化の関係が調べられ, 本種が概ね $100\sim 200\text{ cells L}^{-1}$ を超えて出現すると, 高い確率で北海道における出荷自粛の基準値(可食部毒量が 3 MU g^{-1} 以上または中腸腺毒量が 20 MU g^{-1} 以上)または国が定めた出荷自主規制値(可食部毒量が 4 MU g^{-1} 以上)を超えて毒化することが報告されている(吉田・金森, 2017)。他方, 近年の噴火湾では2018年, 2019年, 2020年と3年連続して麻痺性貝毒によるホタテガイの出荷自粛基準値を超える毒化が発生しており, *A. catenella* (Group I) の出現規模とホタテガイ毒化の頻度や規模が変化している可能性が指摘されている(宮園ら, 2020)。さらに, 2018年には, 室蘭沖や静内沖(Fig. 1)といった噴火湾湾口部や噴火湾の接続海域である太平洋の日高湾において, 100 cells L^{-1} を超える高密度の *A. catenella* (Group I) の出現が報告されており(宮園ら, 2020), 噴火湾外で本種の出現量が増加している可能性が示唆された。しかし, 噴火湾内外における *A. catenella* (Group I) の近年の出現密度の経年変動や, 噴火湾と比較して広大な日高湾における本種の出現状況に関する知見は限られる。そこで本

研究では, 噴火湾内および日高湾における2017年以前と2018年以降の *A. catenella* (Group I) の出現状況を調べるとともに, 2020年の6, 7月に噴火湾外の日高湾における本種の水平分布を調べて湾内における本種の出現およびホタテガイの毒化との関係を検討した。

材料および方法

噴火湾内外の貝毒モニタリング定点における *A. catenella* (Group I) 細胞密度の経年変動 噴火湾は北海道南部の太平洋側に位置し, 直径約 50 km のほぼ円形をした南東方向に開口部を持つ半閉鎖的な湾であり, 太平洋と接続する日高湾と接している(Fig. 1)。なお, 日高湾とされる海域は(Fig. 1), 海洋法における湾の定義(湾口の幅に比べ奥行きが十分に深く, 湾口に引いた直線を直径とする半円の面積よりも湾入部の水域が広いもの)を満たしておらず, また土佐湾や若狭湾の様に一般に普及した名称とはいえないが, 先行研究において渡島半島恵山岬と日高地方襟裳岬を結んだ線と北海道沿岸で囲まれる海域を日高湾としていることから(大谷, 1981), 本研究においても同様の海域を日高湾とした。さて, 前述の通り噴火湾内外では1979年から *A. catenella* (Group I) At complex の出現が定期的にモニタリングされており, 結果は北海道立総合研究機構ホームページ上で随時速報されると

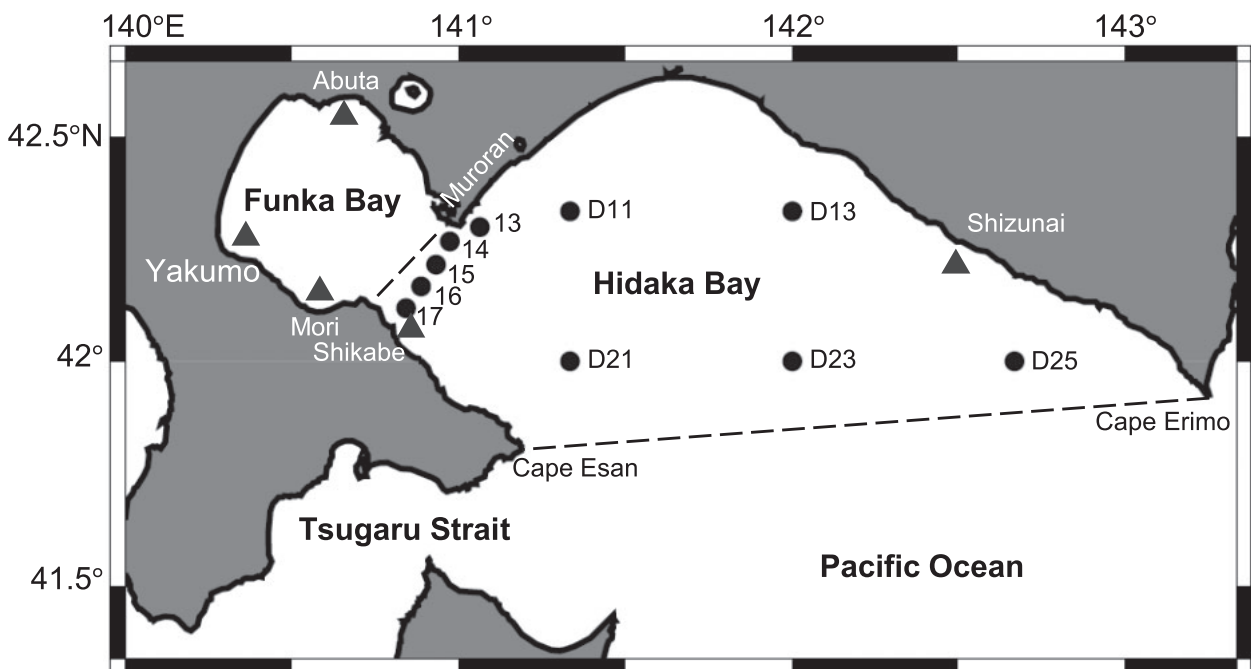


Fig.1 Sampling locations in Funka and Hidaka Bays, Hokkaido, northern Japan. Closed triangles and circles indicate the regular monitoring stations (offshore Shizunai, Shikabe, Abuta, Yakumo, and Mori) and temporary sampling stations (13, 14, 15, 16, 17, D11, D13, D21, D23, and D25), respectively, of R/V Kinsei-maru in June and July 2020. Broken lines indicate the boundaries between Funka Bay, Hidaka Bay, and Pacific Ocean.

もに (<https://www.hro.or.jp/list/fisheries/research/hakodate/section/zoushoku/tpc0530000004y7.html>, 2020年8月11日閲覧), 毎年の結果をとりまとめて「赤潮・特殊プランクトン予察調査報告書」として同ホームページ上で公開している (<https://www.hro.or.jp/list/fisheries/research/central/section/kankyoku/kaidoku/j12s220000000dgw.html>, 2020年8月11日閲覧)。調査定点や頻度は年によって多少変動するが, 2020年現在は噴火湾内の3定点(虻田, 八雲, 森)および噴火湾口部の1定点(鹿部), 日高湾内の1定点(静内)において (Table 1, Fig. 1), 月に1~2回の頻度で5~10 m深毎の層別採水と多項目水質計 (AST-200-PK または RINKO Profiler ASTD102, JFE アドバンテック) による水温と塩分の観測を実施した。得られた試料から顕微鏡観察によって *A. catenella* (Group I) の細胞密度を計数した。本研究では2018年以降3年連続で噴火湾内において麻痺性貝毒による出荷自粛基準値を超える毒化が発生したことから, 2018年以降とそれ以前でデータを分けて整理した。一方, 2011年3月に発生した東日本大震災に伴って発生した津波によって, 2011年の噴火湾における *A. catenella* (Group I) の出現状況が変化した可能性が報告されている (Natsuike *et al.*, 2014)。そこで, 2012~2017年を津波発生以降の近年の低毒年代の出現状況としてデータを取り扱った。ホタテガイの麻痺性毒性値と出荷規制の状況については, 2019年以前については「赤潮・特殊プランクトン予察調査報告書」を, 直近の2020年湾については, 北海道庁ホームページ (<http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/ske/contents/kaidokujyouhou/kiseijyouhou.htm>, 2020年8月11日閲覧) のデータをそれぞれ参考にした。各定

Table 1 Annual changes in the maximum cell densities of *Alexandrium catenella* (*A. tamarense* species complex Group I) in the monitoring stations (Shizunai, Shikabe, Abuta, Yakumo, and Mori) in southern Hokkaido, Japan from 2012 to 2020. Hatching indicates the year when PSP toxin contaminations of scallops in Funka Bay exceeded the self-restraint level ($> 3 \text{ MU g}^{-1}$ in soft body or $> 20 \text{ MU g}^{-1}$ in midgut gland).

Year	Hidaka Bay		Bay mouth of the Funka Bay		
	Shizunai	Shikabe	Abuta	Yakumo	Mori
2012	10	10	80	60	160
2013	10	240	170	150	420
2014	10	20	20	20	20
2015	0	200	2760	640	690
2016	10	40	60	20	60
2017	0	10	10	0	10
2018	700	20	60	210	10
2019	1180	190	20	20	10
2020	460	1090	5400	940	220

点(静内, 鹿部, 虻田, 八雲, 森)ごとに, 2012~2017年における *A. catenella* (Group I) の年間最大密度 ($n=6$) と2018~2020年における年間最大密度 ($n=3$) をウィルコクソンの順位和検定によって比較した (有意水準5%)。

2020年の噴火湾口部および日高湾における調査 函館水産試験場所属試験調査船金星丸 (151トン) によって, 2020年の6月2~3日と7月13~14日に噴火湾口部の5定点 (St. 13, 14, 15, 16, 17) とその接続湾である太平洋の日高湾の5定点 (St. D11, D13, D21, D23, D25) において深度別採水を行った。採水はナンセン転倒採水器 (離合社) を用いて0, 10, 20m層より採水した (Fig. 1)。採水した海水を1L容のプラスチックボトルに封入して, 直ちに終濃度0.5%のグルタルアルデヒドで固定して暗所で保存した。固定試料を実験室に持ち帰り, 直径45 mmのアクリル筒の底部に貼り付けた目合い20 μm のプランクトンネットで固定試料全量を10 mLにろ過濃縮した。この濃縮試料1 mLをスライドガラスチャンバーにマウントし, 蛍光増白剤 (住友化学, Whitex BB) を終濃度0.01%になるよう添加して渦鞭毛藻の殻を染色して, 倒立型落射蛍光顕微鏡 (ニコン, Eclipse Ti-S) で *A. catenella* (Group I) の同定と計数を行った。

結果

2012~2020年の噴火湾内外における *Alexandrium catenella* (Group I) の出現状況 日高湾の静内定点において各年に観測された *A. catenella* (Group I) の最高細胞密度は, 2012年から2017年で検出限界以下 ($< 10 \text{ cells L}^{-1}$) から 10 cells L^{-1} , 2018年から2020年には本種は 460 cells L^{-1} から $1,180 \text{ cells L}^{-1}$ の範囲で変動し (Table 1), 2018年以降の各年の最高密度 ($n=3$) は, 2017年以前のそれ ($n=6$) よりも大きかった ($p<0.05$)。噴火湾内 (虻田, 八雲, 森) および噴火湾湾口部 (鹿部) の各定点において2017年以前の各年に観測された *A. catenella* (Group I) の最高細胞密度は検出限界以下~ $2,760 \text{ cells L}^{-1}$ (各定点 $n=6$), 2018年から2020年の本種の最高細胞密度は $10\sim 5,400 \text{ cells L}^{-1}$ の範囲であり ($n=3$; Table 1), 2017年以前と2018年以降の年間最大細胞密度に有意な差は認められなかった ($p>0.05$)。2012年~2020年にかけて, 噴火湾内において出荷自粛基準値を超えたホタテガイの毒化は2013, 2015, 2018, 2019, 2020年に発生した (Table 1)。月に2回の頻度で調査が実施されている噴火湾内の虻田と日高湾の静内定点における4~7月の *A. catenella* (Group I) の時空間分布を比較すると, 2013, 2015年は虻田で5月後半~6月後半にかけて本種が 100 cells L^{-1}

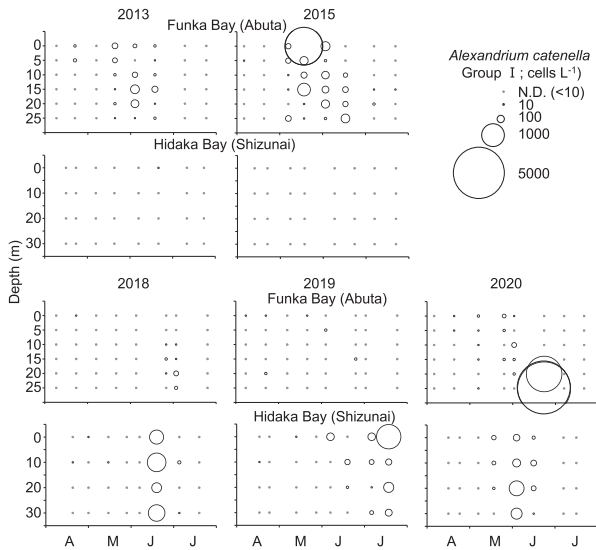


Fig.2 Monthly and vertical distributions of *Alexandrium catenella* (*A. tamarense* species complex Group I) in the Abuta station in Funka Bay and the Shizunai station in Hidaka Bay, in years when paralytic shellfish poisoning toxin contaminations of scallops in Funka Bay (2013, 2015, 2018, 2019, and 2020) exceeded the self-restraint level ($> 3 \text{ MU g}^{-1}$ in soft body or $> 20 \text{ MU g}^{-1}$ in midgut gland).

を超えて比較的高密度に出現したが、静内ではほとんど出現しなかった（検出限界以下 $\sim 10 \text{ cells L}^{-1}$ ；Fig. 2）。2018, 2019年には静内で6月後半 \sim 7月後半にかけて本種が 100 cells L^{-1} を超えて比較的高密度に出現したが、虻田では6 \sim 7月に最大 $20\sim 60 \text{ cells L}^{-1}$ 出現した程度で、顕著な細胞密度の増加は確認されなかった（Fig. 2）。さらに、2020年には静内で6月前半に*A. catenella* (Group I) が最大 460 cells L^{-1} 出現した後に、虻田において6月後半に本種が最大 $5,400 \text{ cells L}^{-1}$ 出現した（Fig. 2）。

2020年の噴火湾および日高湾における*A. catenella* (Group I) の広域分布 金星丸による6月2 \sim 3日の調査における*A. catenella* (Group I) の最大細胞密度(0, 10, 20 m層の細胞密度で最も高い値)は、日高湾の定点において $40\sim 480 \text{ cells L}^{-1}$ 、噴火湾湾口部各定点で $40\sim 250 \text{ cells L}^{-1}$ の範囲であった（Fig. 3A）。この調査に前後する5月後半から6月前半の貝毒モニタリング定点における*A. catenella* (Group I) の最大細胞密度は、日高湾（静内）で 460 cells L^{-1} 、噴火湾内（虻田、八雲、森）と噴火湾湾口部（鹿部）で $40\sim 140 \text{ cells L}^{-1}$ であった（Fig. 3A）。その後、金星丸による7月13 \sim 14日の調査では、噴火湾湾口部および日高湾の1点（St. D21）において最大 10 cells L^{-1} 出現したのみであった（Fig. 3B）。また、この調査の前の6月後半から7月前半の貝毒モニタリング定点における*A. catenella* (Group I) の最大細胞密度は、日高湾（静

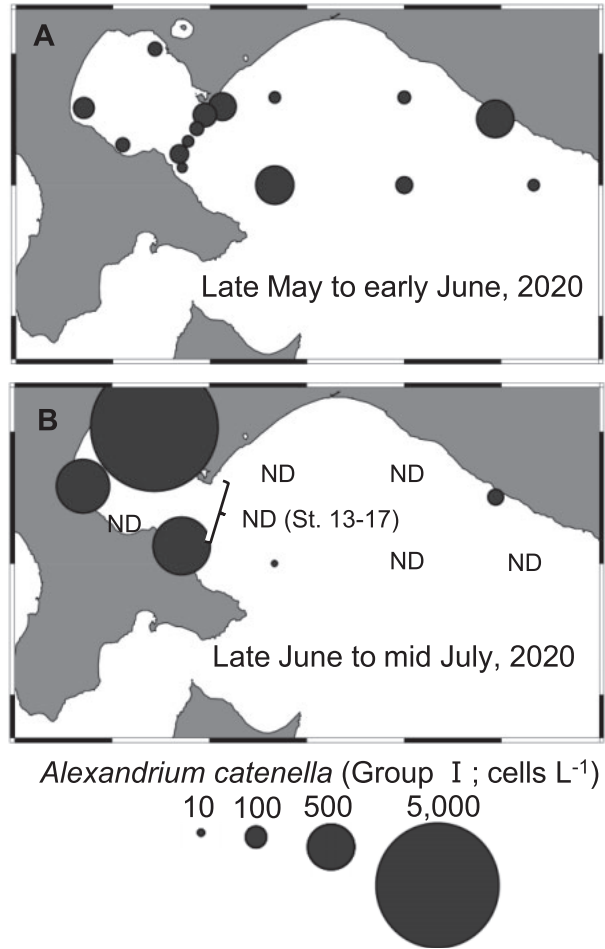


Fig.3 Temporal changes in spatial distributions of *Alexandrium catenella* (*A. tamarense* species complex Group I) in Funka and Hidaka Bays from late May to early June (A), and from late June to mid-July (B), 2020. ND indicate not detected ($< 10 \text{ cells L}^{-1}$).

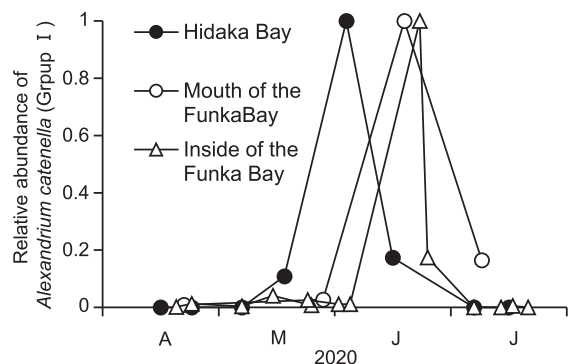


Fig.4 Temporal changes in the relative abundances of *Alexandrium catenella* (*A. tamarense* species complex Group I) in the monitoring areas in Funka Bay (stations of Abuta, Yakumo, and Mori), mouth of Funka bay (Shikabe station), and Hidaka Bay (Shizunai station) from April to July 2020. Relative abundances were calculated with the maximum cell densities of each areas as 1.

内)で80 cells L⁻¹, 噴火湾内(虻田, 八雲, 森)と噴火湾湾口部(鹿部)で検出限界以下~5,400 cells L⁻¹の範囲であった(Fig. 3B)。2020年4月から7月の噴火湾内(虻田, 八雲, 森), 噴火湾湾口部(鹿部), 日高湾(静内)の貝毒プランクトンモニタリング定点における *A. catenella* (Group I) の出現量の時間変動を見ると(Fig. 4), 本種はまず6月前半に日高湾, 6月後半に噴火湾湾口部, 次いで噴火湾内で出現量が最大になった(Fig. 4)。

考 察

2012~2017年の静内定点において *A. catenella* (Group I) は10 cells L⁻¹程度の出現量であったが, 2018年以降毎年, 本種の出現量は2桁以上増加している(Table 1)。さらに, 2020年の噴火湾湾口部および日高湾における調査で, 静内定点で *A. catenella* (Group I) が比較的高密度(最大460 cells L⁻¹)に出現した時期と同じ6月上旬に, 本種が日高湾の広範囲でパッチ状に出現していた(Fig. 3A)。このことから, 2018年以降, 日高湾において *A. catenella* (Group I) の出現量が増加し, かつそれが湾の広域に及んでいることが示唆された。実際に2020年6月に太平洋西部(むかわ町から室蘭市までの日高湾沿岸)において, 麻痺性貝毒によるホタテガイの規制値を超える毒化が発生している(北海道ホームページ, <http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/ske/contents/kaidokujyouhou/kiseijyouhou.htm>, 2020年8月11日閲覧)。日高湾では低毒年代である1999~2000年にかけて採集された海底堆積物表層から湿重量1g当たり最大754細胞の *Alexandrium tamarense* species complex シストが存在し, この大部分が *A. catenella* (Group I) であると考えられている(Shimada and Miyazono, 2005)。本種のシストは, その海域における栄養細胞の発生源となり得る(例えばNatsuike et al., 2017)。このことから, 日高湾では低毒年代においても *A. catenella* (Group I) が比較的高密度に出現し得るポテンシャルは十分にあると考えられるが, 1992年以降2017年までの約25年間, 日高湾における本種の出現量は非常に少なかった。この状況が一変して, 2018年以降, 日高湾において本種の出現量が大きく増加していることは, 偶然とは考えにくい。北海道における *A. catenella* (Group I) の出現量は, レジームシフトに応じて変化することが示唆されていることから(工藤ら, 2005; 宮園ら, 2020), 本種の日高湾における出現量の変動には海洋環境の変動が影響している可能性がある。そのため, 日高湾における近年の海洋環境の変化と *A. catenella* (Group I) 出現の関係を明らかにすることは, 今後の噴火湾および日高湾における麻痺性貝毒発生リスクを評価する上で重要な課題といえる。

2018年以降, 日高湾において本種の出現量が大きくなるとともに, 噴火湾内においても3年連続して, 出荷自粛基準値や出荷自主規制値を超えるホタテガイの毒化が報告されている(Table 1)。日高湾沿岸では6~7月にかけて噴火湾へ向かう流れがあることが知られており(Kuroda et al., 2006; Rosa et al., 2007), 日高湾で高密度に増殖した *A. catenella* (Group I) 個体群が噴火湾内に輸送され, さらに湾内で増殖することによって, ホタテガイの高毒化に寄与している可能性がある。実際に2018年の6月18日に静内定点で最大700 cells L⁻¹の *A. catenella* の出現が確認された後(Fig. 2), 6月26日に噴火湾東部の湾口に位置する室蘭でホタテガイの麻痺性貝毒による高毒化が検出され, さらに3日後の6月29日に室蘭沖で最大2,250 cells L⁻¹の *A. catenella* (Group I) 出現したことが報告されている(宮園ら, 2020; 平成30年度(2018)赤潮・特殊プランクトン予察調査報告書, <https://www.hro.or.jp/list/fisheries/research/central/section/kankyoku/kaidoku/att/yosatsu2018.pdf>, 2020年8月11日閲覧)。この2018年6月下旬における噴火湾内の貝毒モニタリング定点における *A. catenella* (Group I) の最大細胞密度は八雲における210 cells L⁻¹であり, 噴火湾内における本種の増殖だけで室蘭における本種の高密度の出現を説明することは難しい。また, 2020年6月前半に日高湾および噴火湾湾口部において本種が高密度に出現した後(Fig. 3A, Fig. 4), 6月後半に噴火湾湾口部の鹿部定点や噴火湾内の虻田および八雲定点において *A. catenella* (Group I) が高密度に出現したことも(Fig. 3B, Fig. 4), 日高湾からの本種の輸送によって湾内の出現量が増加した可能性を支持している。2017年以前は, 噴火湾では主に湾内で増殖した *A. catenella* (Group I) がホタテガイの毒化に関与すると考えられ, 湾外から湾内への本種のまとまった輸送はほとんど考慮されていなかった(例えば吉田ら, 2016; 宮園ら, 2020)。実際に本研究でも示したとおり2017以前に噴火湾内で規制値を超えるホタテガイの毒化が発生した2013, 2015年には, 噴火湾内の貝毒定点において4月から *A. catenella* (Group I) の出現が確認されるとともに, 5月から6月にかけて細胞密度が増加して高い値で推移している(Fig. 2)。湾内で *A. catenella* (Group I) の細胞密度が増加して, 概ね100 cells L⁻¹以上に達すると, 数日~2ヶ月以内に高い確率でホタテガイの毒化が発生することから, 出荷規制を早期に予測することが可能であるとしている(吉田・金森, 2017)。これらの年では本種が湾内で増殖した結果, ホタテガイが毒化したと考えることが妥当であろう。しかし, 2018年以降, 湾内の貝毒モニタリング定点における *A. catenella* (Group I) の出現密度が100 cells L⁻¹に達していないにも関わらずホタテガイの高毒化が発生する, あるいはホタ

テガイの毒化が発生した後に本種が高密度に出現するといった年が連続し、貝毒原因種が湾内で増殖することを前提とした以前の予測と一致しない状況が続いている。本研究によって、この2018年以降の湾内における*A. catenella* (Group I) の細胞密度とホタテガイ毒量のミスマッチが、噴火湾外の日高湾で増殖する*A. catenella* (Group I) の湾内への輸送に起因する可能性が示唆された。オホーツク海では沖合で高密度に出現する*A. catenella* (Group I) が、沿岸を流れる宗谷暖流が弱まることによって、沿岸域に流入してホタテガイの高毒化を引き起こすことが報告されており、これらの情報からホタテガイの毒化の短期予測が可能となっている (Shimada et al., 2012; 嶋田, 2018)。同様に日高湾における*A. catenella* (Group I) のより詳細な出現状況や日高湾から湾内への本種の輸送メカニズムを検討することによって、噴火湾内におけるホタテガイの高毒化を早期に予測できる可能性がある。近年開発された北海道周辺高解像度海洋モデル (黒田ら, 2016) を用いて、北海道日本海のサケ幼稚魚の移動への応用が試みられている (小山ら, 2018)。このような手法を用いて日高湾および噴火湾における*A. catenella* (Group I) の輸送を検証していくことは、今後の噴火湾における麻痺性貝毒の発生傾向を知る上で重要な課題と言えよう。

謝 辞

八雲町漁業協同組合安チ谷大輔氏, 北海道胆振水産技術普及指導所, 日高地区水産技術普及指導所静内支所, 渡島北部水産技術普及指導所および試験調査船金星丸の乗員各位には試料採集に協力頂いた。水産研究・教育機構水産技術研究所の坂本節子博士, 北海道立総合研究機構水産研究本部の嶋田宏博士, 同中央水産試験場品田晃良博士ならびに有馬大地研究職員には有益な助言を賜った。ここに厚く御礼申し上げる。

引用文献

- John U, Litaker RW, Montresor M, Murray S, Brosnahan ML, Anderson DM. Formal revision of the *Alexandrium tamarense* species complex (Dinophyceae) Taxonomy: The introduction of five species with emphasis on molecular-based (rDNA) classification. *Protist* 2014; 165: 779–804.
- 小山達也, 品田晃良, 黒田寛, 宮腰靖之. 粒子追跡実験を用いた北海道日本海におけるサケ幼稚魚の北上移動に関する考察 (短報). 北海道水産試験場研究報告 2018; 93: 93–98.
- 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.
- Kuroda H, Isoda Y, Takeoka H, Honda S. Coastal current on the eastern shelf of Hidaka Bay. *J. Oceanogr.* 2006; 62: 731–744.
- 黒田寛, 戸谷夕子, 和川拓, 桑田晃, 瀬藤聡. 北海道周辺高解像度海洋モデルの構築: オホーツク海が太平洋の低次生態系に与える影響評価に向けて. 低温科学 2016; 74: 115–125.
- Lilly EL, Halanich KM, Anderson DM. Species boundaries and global biogeography of the *Alexandrium tamarense* complex (Dinophyceae). *J. Phycol.* 2007; 43: 1329–1338.
- Litaker RW, Fraga S, Montresor M, Brosnahan ML, Anderson DM, Hoppenrath M, Murray S, Wolny J, John U, Sampedro N, Larsen J, Calado AJ. A practical guide to new nomenclature for species within the “*Alexandrium tamarense* species complex”. *Harmful Algae News* 2018; 61: 13–15.
- 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; 52: 165–170.
- Natsuike M, Kanamori M, Baba K, Moribe K, Yamaguchi A, Imai I. Changes in abundances of *Alexandrium tamarense* resting cysts after the tsunami caused by the Great East Japan Earthquake in Funka Bay, Hokkaido, Japan. *Harmful Algae* 2014; 39: 271–279.
- Natsuike M, Yokoyama K, Nishitani G, Yamada Y, Yoshinaga I, Ishikawa A. Germination fluctuation of toxic *Alexandrium fundyense* and *A. pacificum* cysts and the relationship with bloom occurrences in Kesenuma Bay, Japan. *Harmful Algae* 2017; 62: 52–59.
- 大谷清隆. 日本沿岸海洋誌その22: 噴火湾 (I) 噴火湾の物理環境. 沿岸海洋研究ノート 1981; 19: 68–80.
- Rosa AL, Isoda Y, Uehara K, Aiki T. Seasonal variations of water system distribution and flow patterns in the southern sea area of Hokkaido, Japan. *J. Oceanogr.* 2007; 63: 573–588.

- 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 52; 200–204.
- Shimada H and Miyazono. Horizontal distribution of toxic *Alexandrium* spp. (Dinophyceae) resting cysts around Hokkaido, Japan. *Plankt. Biol. Ecol.* 2005; 52; 76–84.
- Shimada H, Sawada M, Kuribayashi T, Nakata A, Miyazono A, Asami H. Spatial distribution of the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* in summer in the Okhotsk Sea off Hokkaido, Japan. *Plankt. Benthos Res.* 2010; 5: 1–10.
- Shimada H, Sawada M, Tanaka I, Asami H, Fukamachi Y. A method for predicting the occurrence of paralytic shellfish poisoning along the coast of Hokkaido in the Okhotsk Sea. *Fish. Sci.* 2012; 78: 865–877.
- 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.
- 吉田秀嗣, 金森誠, 佐藤政俊. 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* のブルーム形成要因について (資料). 北海道水産試験場研究報告 2016; 89: 27–40.
- 吉田秀嗣, 金森誠. 北海道, 噴火湾におけるホタテガイの麻痺性貝毒発生を予測するための *Alexandrium tamarense* 細胞密度の有効性について (資料). 北海道水産試験場研究報告 2017; 91: 19–30.