

## 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

夏池真史<sup>\*1</sup>, 金森 誠<sup>1</sup>, 嶋田 宏<sup>2</sup>

<sup>1</sup>北海道立総合研究機構函館水産試験場,

<sup>2</sup>北海道立総合研究機構中央水産試験場

Red tide and seasonal occurrence of the harmful raphidophyte *Heterosigma akashiwo* in Hakodate Bay, Hokkaido

MASAFUMI NATSUIKE<sup>\*1</sup>, MAKOTO KANAMORI<sup>1</sup> and HIROSHI SHIMADA<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Hakodate Fisheries Institute, Hokkaido Research Organization, *Hakodate, Hokkaido 040-0051*,

<sup>2</sup> Central Fisheries Institute, Hokkaido Research Organization, *Yoichi, Hokkaido 046-8555, Japan*

Seasonal sampling at the Hakodate Bay, Hokkaido, from April to November 2018 revealed the occurrence of the harmful raphidophyte, *Heterosigma akashiwo*, detected first in early July at a density of 5 cells mL<sup>-1</sup>, which subsequently increased rapidly until mid-July, with the maximum density reaching 6,000 cells mL<sup>-1</sup>. *H. akashiwo* was observed until August at low densities (< 1 cells mL<sup>-1</sup>) and not detected from September to November. When *H. akashiwo* occurred in high density, surface water temperature ranged from 14.8°C to 18.1°C, which was reported to be the optimal growth temperature for *H. akashiwo* in culture experiments. Lower salinity (< 30) at the surface layer, caused by precipitation, was observed in Hakodate Port when the density of *H. akashiwo* increased rapidly. A red tide of *H. akashiwo* was observed in Hakodate Bay in mid-July 2018. Fish mortality was not reported during the occurrence of the red tide, even at the maximum cell density (113,000 cells mL<sup>-1</sup>) in the bay. Some other red tide-causing species that are lethal for fishes, such as *Fibrocapsa japonica*, were detected from July to November. Thus, continuous monitoring of harmful flagellates is important in the Hakodate Bay, to detect the occurrences of harmful red tides.

キーワード : *Heterosigma akashiwo*, 赤潮, 函館湾, 有害プランクトン

ラフィド藻綱 (Class Raphidophyceae) の1種である *Heterosigma akashiwo* は、2本の亜等長の鞭毛を有する細胞長8~25 μm, 幅6~15 μm程度のやや扁平な楕円形状の植物プランクトンである (原, 1990; Fig. 1A)。本種は、世界中の熱帯~亜寒帯域に分布し、国内では内湾などの静穏な海域において春から秋にかけて頻繁に赤潮を形成する (今井, 2013a)。*H. akashiwo*は活性酸素種を産生し、活性酸素が鰓組織を損傷することによって魚毒性を有すると考えられている (Oda *et al.*, 1997; Nakamura *et al.*, 1998; 山崎・小田, 2003)。そのため本種の濃密な赤潮は、瀬戸内海や九州沿岸域において主に養殖ブリ類やマダイ、シマアジ等の大量へい死を引き起こすことが知られている (Table 1)。特に、1995年に鹿児島湾における *H.*

*akashiwo*赤潮による養殖ハマチ、シマアジ等の大量へい死では、漁業被害が10億円に達した (折田, 1995; Table 1)。また、世界的にはイギリスやカナダ、ニュージーランド等において、本種の赤潮による養殖サケ類のへい死が報告されている (Chang *et al.*, 1990; Taylor, 1990)。このように、*H. akashiwo*による赤潮は、世界的に水産上の懸念となっている。

北海道において *H. akashiwo*は、函館湾、小樽港、噴火湾、十勝沿岸などで出現が知られ (原, 1990; 本城, 1997; 角田, 2001; 夏池ら, 2015)、北海道の日本海から太平洋沿岸に広く分布していると考えられる。また、十勝沿岸で1986年9月に、函館湾で2016年7月に最大 10,800 cells mL<sup>-1</sup>の密度の *H. akashiwo*赤潮発生が報告さ

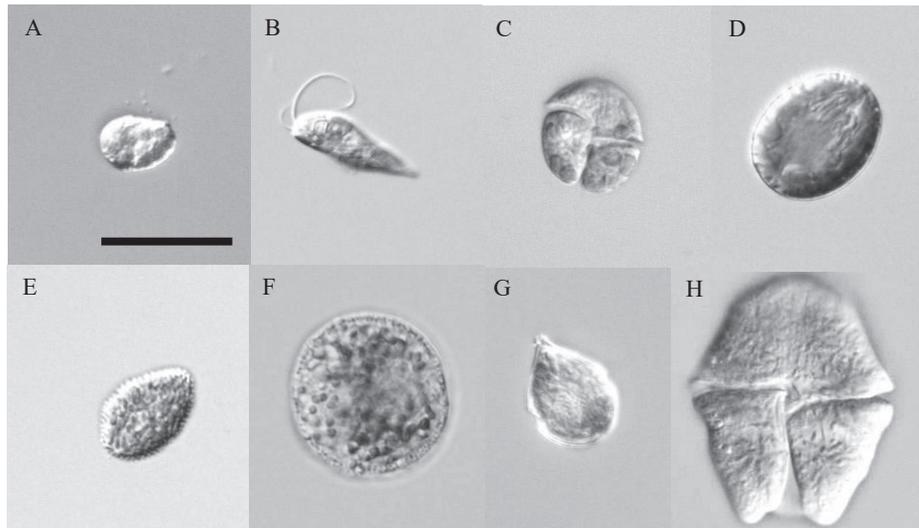


Fig. 1 Microphotographs of (A) *Heterosigma akashiwo*, (B) *Eutreptiella* sp., (C) *Karenia mikimotoi*, (D) *Fibrocapsa japonica*, (E) *Pseudochattonella verruculosa*, (F) *Dictyocha* sp., (G) *Scrippsiella* sp., and (H) *Akashiwo sanguinea* observed during the red tide in Hakodate Bay in July 2018. All microphotographs were taken with an inverted, differential interference contrast microscope. The scale bar (black line) indicates 20  $\mu$ m.

Table 1 Fishery damages, worth over 20 million yen, caused by the *Heterosigma akashiwo* red tide in western Japan.

Year	Sea areas	Fisheires style	Mortality species	Amount of damage (10,000 indivisuals)	Amountof damage (million yen)
1974	Bungo Channel	aquaculture	Yellowfish	7	70
1975	Harima-Nada	aquaculture	Yellowfish	3	88
1988	Tosa Bay	aquaculture	Amberjack etc.	0.15	28
1995	Kagoshima Bay	aquaculture	Yellowfish etc.	71	1,000
1997	Tosa Bay	aquaculture	Amberjack etc.	11	258
2001	Tosa Bay	aquaculture	Sea bream juvenile etc.	260	64
2001	Kagoshima Bay	aquaculture	Amberjack etc.	7.8	135
2010	Kitaura Bay (Miyazaki Pref.)	aquaculture	Amberjack etc.	1.0	30

「九州海域の赤潮」(九州漁業調整事務所) ([http://www.jfa.maff.go.jp/kyusyu/sigen/akashio\\_kyusyu.html](http://www.jfa.maff.go.jp/kyusyu/sigen/akashio_kyusyu.html), 2018年12月7日) および「瀬戸内海の赤潮」(瀬戸内海漁業調整事務所) (<http://www.jfa.maff.go.jp/setouti/akasio/gepou/index.html>, 2018年12月7日) をもとに著者らが作成

れている(角田, 2001; 東北区水産研究所, 2017)。

函館湾では, 2015年秋季に有害渦鞭毛藻*Karenia mikimotoi*の赤潮が発生した。この時, 函館港内で畜養していたスルメイカやエゾアワビが*K. mikimotoi*によってへい死したと特定され, 湾内(上磯沖)の定置網内のサケのへい死の原因となった可能性が高いことが指摘されている(嶋田ら, 2016)。そのため, 函館湾において, 有害プランクトンの出現を早期に把握し, 水産生物への影響を最小限にすることが望まれている。本研究では, 2018の函館港における*H. akashiwo*の季節変動ならびに函館湾内における赤潮の発生状況について報告し, 今後の漁業被害発生の可能性について検討した。

## 試料及び方法

**調査海域** 函館湾は渡島半島南部に位置し, 東西北方向を函館平野を中心とする陸地に囲まれ, 南側に津軽海峡と接続する開口部を持つ面積65 km<sup>2</sup>, 最大水深約60 mの湾である(Fig.2)。東部に重要港湾である函館港を有し, 北部は砂浜海岸が続き, 久根別川, 大野川, 戸切地川などの主要な流入河川の河口が集中し, 南西部に主要な河川の一つである茂辺地川が注ぐ(Fig.2)。

**定期観測** 函館市国際水産・海洋センター前の函館港内の水深約8 mの岸壁(St. A, Fig.2)から2018年4月より11月まで, 月に1回の頻度で定期観測を実施した。多項

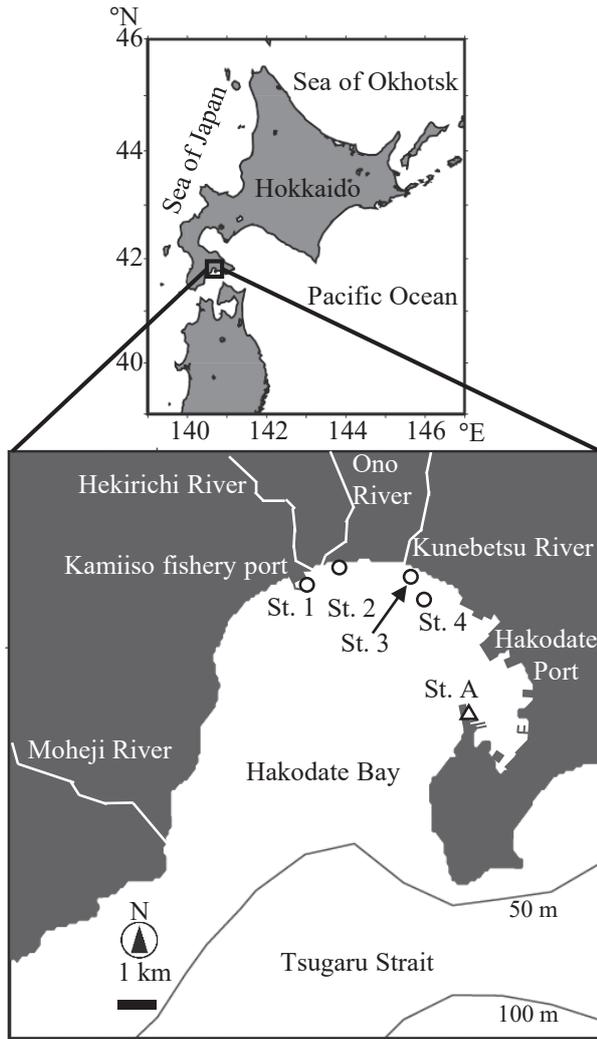


Fig. 2 Location of the sampling sites. Open triangle shows the sampling site (St. A) for regularly sampling, and open triangles show the sampling site for the extraordinary sampling.

目水質計 (AST-1000, またはRINKO-Profiler ASTD102, JFEアドバンテック) によって水温および塩分の鉛直分布を測定するとともに, Van-Dorn採水器を用いて0, 5 m層の海水を1 L容の遮光ポリビンに採集した。採集した海水は直ちに実験室に持ち帰った。*H. akashiwo*の出現が確認された7月3日から本種の出現が確認されなくなった8月27日まで概ね1~2週間に1回の頻度で同様の観測を実施した (計9回)。観測期間中の函館の気象データを, 気象庁ホームページ (<http://www.data.jma.go.jp/gmd/risk/obsdl/index.php>, 2018年12月7日) より入手した。

**赤潮発生状況調査** 函館湾奥の北岸で海水の着色が確認された2018年7月19日に, 上磯郡漁業協同組合の組合員ならびに北斗市職員が海水の着色状況の目視観測を実施するとともに, 着色海域内の4点 (St. 1~4, Fig. 2) においてガラス瓶ないしプラスチックボトルを用いて0 m

層の海水500 mL程度を採取した。採取した海水は, 試料処理まで暗所冷蔵で保存した。

**試料処理および検鏡** *H. akashiwo*を含む一部の有害赤潮藻類は, ホルマリンやグルタルアルデヒドの固定によって容易に細胞が破壊される。そのため, 実験室に持ち帰った海水試料を, 嶋田ら (2016) の方法に準じて, 無固定で顕微鏡観察に供した。すなわち, 生鮮海水試料0.4 mLを1.8 cm×2.3 cmの型枠を施したチャンパー型スライドガラスに滴下して倒立顕微鏡 (IX71, オリンパス) を用いて100~600倍で検鏡し, 出現する*H. akashiwo*を含む有害微細藻類の同定および計数を行った。鞭毛等のコントラストの低い微細構造の観察には, 適宜, 微分干渉装置を用いた。*H. akashiwo*が高密度 (100 cells mL<sup>-1</sup>以上) に出現した試料では, 生鮮試料を10~1,000倍程度希釈して同定および計数を行った。生鮮海水を直接検鏡しても有害微細藻類が検出されない場合, 孔径3 μmのポリカーボネート製フィルター (Nuclepore, Whatman) を用いて500 mLの生鮮海水試料をろ過して10 mL程度に濃縮した。加圧等による細胞の変形を防ぐため, 自然圧力, 常温下でろ過した。濃縮試料を, 生鮮海水試料と同様の方法で検鏡した。

## 結果

***H. akashiwo*細胞密度の季節変動** 定期観測において, *H. akashiwo*は7月3日に初めて検出された (5 cells mL<sup>-1</sup>, Fig. 3)。その後, 7月13日まで*H. akashiwo*細胞密度は増加し, 最大6,000 cells mL<sup>-1</sup>に達した (Fig. 3)。このときの透明度は3.7 mであり, 海水はやや黄色に呈色していた。その後, 本種は減少し, 8月23日に0.05 cells mL<sup>-1</sup>が検出された後, 調査を終了した11月まで検出されなかった。*H. akashiwo*は0 m層よりも5 m層で密度が高くなっ

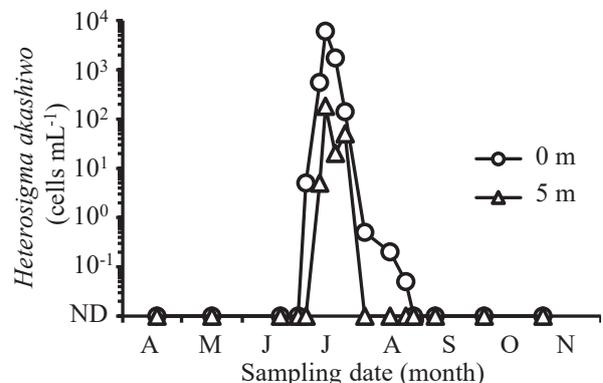


Fig. 3 Seasonal change in *Heterosigma akashiwo* cell density at depths of 0 and 5 m in St. A from April to November 2018.

た。St. Aにおいて*H. akashiwo*が最も高密度に出現した7月13日に、最も細胞密度が多かった植物プランクトンは、0 m層で*H. akashiwo* (6,000 cells mL<sup>-1</sup>)であり、次いでユーグレナ藻類の*Eutreptiella* sp. (400 cells mL<sup>-1</sup>, Fig. 1B)であった (Table 2)。

調査期間中にその他の魚類へのへい死を引き起こす可能性のある有害赤潮鞭毛藻類として、渦鞭毛藻の*K. mikimotoi* (Fig. 1C) が11月1日に最大0.4 cells mL<sup>-1</sup>、ラフィド藻の*Fibrocapsa japonica* (Fig. 1D) が8月15日に最大3 cells mL<sup>-1</sup>、ダイクティオカ藻の*Pseudochattonella verruculosa* (Fig. 1E) および*Dictyocha* spp. (Fig. 1F) の球形細胞が、7月23日にそれぞれ40 cells mL<sup>-1</sup>および3 cells mL<sup>-1</sup>検出された。

調査期間中、0~7 m層の水温は8.5~23.8°Cの範囲で変動した (Fig. 4A)。 *H. akashiwo*が出現した期間 (7月3

日~8月27日) の水温は、0 m層で14.8~23.8°C、5 m層で13.1~21.0°Cであり、本種細胞密度が増加した期間 (7月3日~7月13日) の水温は、0 m層で14.8~18.6°C、5 m層で13.1~15.9°Cであった。調査期間中の0~7 m層の塩分は、27.2~34.0の範囲であった (Fig. 4B)。 *H. akashiwo*が出現した期間 (7月3日~8月27日)、塩分は0 m層で27.2~33.0、5 m層で31.6~33.9であった、本種細胞密度が増加した期間 (7月3日~7月13日) の塩分は、0 m層で27.2~31.3、5 m層で31.6~33.5の範囲であった。 *H. akashiwo*が増加した7月前半にまとまった降水があり、総雨量は157.5 mmに達した。

赤潮の発生状況 函館湾奥のSt. 2~St. 4の間の長さ約3 km、幅が岸から約0.75 km沖合の範囲で海水の着色 (にぶい黄) が見られた。St. 1~4の全ての海水試料から*H. akashiwo*が検出され、その密度は、最大 113,000 cells

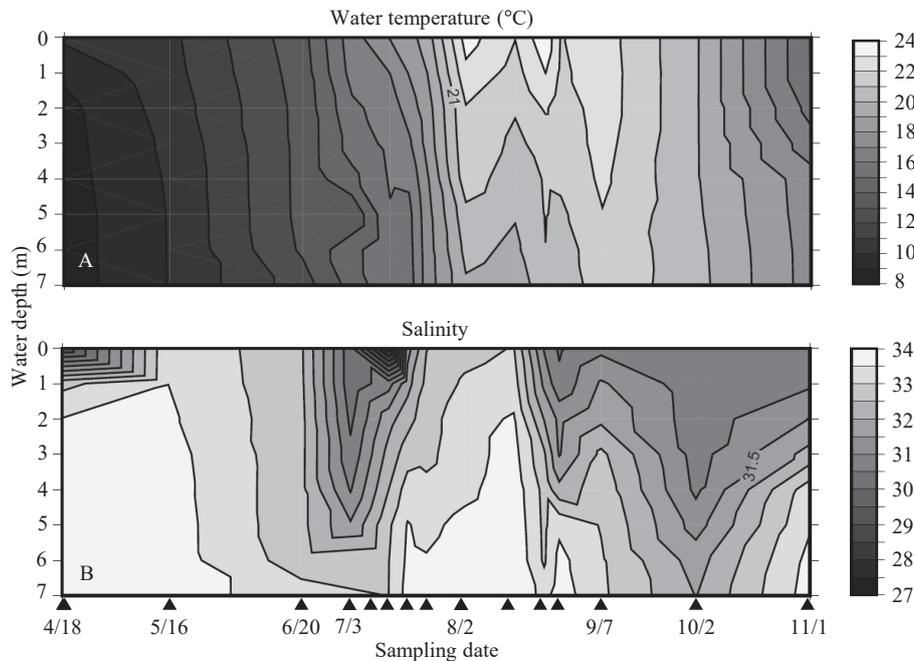


Fig. 4 Seasonal changes of in (A) water temperature (°C), and (B) salinity at depths of 0 and 5 m in St. A from April to November 2018.

Table 2 Dominant phytoplankton species and their densities (figure in parenthesis) recorded during the red tide in Hakodate Bay in mid-July 2018.

Date	Station	First dominant species (cells mL <sup>-1</sup> )	Second dominant species (cells mL <sup>-1</sup> )
July 13	St. A	<i>Heterosigma akashiwo</i> (6,000)	<i>Eutreptiella</i> sp. (400)
	St. 1	<i>H. akashiwo</i> (4,700)	<i>Scrippsiella</i> spp. (40)
July 19	St. 2	<i>H. akashiwo</i> (38,000)	<i>Eutreptiella</i> sp. (2,000)
	St. 3	<i>H. akashiwo</i> (113,000)	<i>Scrippsiella</i> spp. (60)
	St. 4	<i>H. akashiwo</i> (86,000)	<i>Akashiwo sanguinea</i> (330)

mL<sup>-1</sup>に達した (Table 2)。*H. akashiwo*に次いで細胞密度が多かった植物プランクトンは、St. 1およびSt. 3で渦鞭毛藻の*Scrippsiella* sp. (それぞれ40, 60 cells mL<sup>-1</sup>, Fig. 1G) で、St. 2でユーグレナ藻の*Eutreptiella* sp. (2,000 cells mL<sup>-1</sup>, Fig. 1B), St. 4で渦鞭毛藻の*Akashiwo sanguinea* (330 cells mL<sup>-1</sup>, Fig. 1H) であった (Table 2)。St. 1~3では、ほとんど*H. akashiwo*が単独の優占種であったが、St. 4では、大型の植物プランクトンである*A. sanguinea*が比較的高密度に出現しており、混合赤潮に近い状態であった。

## 考 察

St. Aにおいて、*H. akashiwo*が初めて確認された7月3日から最高密度に達した7月13日までの10日間で、本種の細胞密度は1,200倍、すなわち2の10乗 (1,024) 倍を超える値に増加した (Fig. 3)。この本種の細胞密度の増加を、海水交換や風波による集積等を考慮せずに増殖のみによって説明するには、1日に1回以上の細胞分裂が必要であることになる。培養条件下における*H. akashiwo*の最大分裂回数は、1日当たり0.9~1.9回程度であることが報告されており (Tomas, 1978; Watanabe, 1982), 1日に1回以上の2分裂は、本種の至的増殖に近い。このことから、7月前半の函館港の環境条件は、本種の増殖に非常に好適であった可能性がある。このときの表層水温は、14.8~18.1°Cであり、培養条件下における本種の至適増殖水温帯である15~25°C (Tomas, 1978; Watanabe, 1982) に近い値であった。季節的な水温の上昇によって、本種の増殖に好適な水温帯に達したことが、本種細胞密度が増加した要因であったと考えられる。

本種は広範囲の塩分 (10~35) で良好に増殖し、やや低塩分な条件 (10~20) で至適な増殖を得ることが報告されている (Tomas, 1978; Watanabe, 1982)。2018年7月前半は前線が北海道付近に停滞し、函館における7月前半の降水量は近10年で最も多かった。この期間、St. Aの0 m層の塩分は、7月10日に27.2まで減少し、0~1 m層で顕著な塩分躍層が発達するとともに (Fig. 4B), *H. akashiwo*の細胞密度は急激に増加した。さらに、函館湾において本種の濃密な赤潮は、主要な河川の河口が集中する湾奥部で形成された。本種の赤潮は、塩分の変動が大きいと考えられる河口域で頻発することはよく知られており (今井, 2013b), 本湾においても同様の傾向が認められた。多雨によって河口部を中心に塩分躍層が強まることによって、低塩分における増殖適応の高い*H. akashiwo*が塩分躍層の上層で優占的に増殖できたと考えられる。

本研究において、*H. akashiwo*の赤潮は7月13~19日の間に確認された。本種が2016年に上磯漁港内において最大10,800 cells mL<sup>-1</sup>の密度で赤潮を形成したのも7月13日であった (東北区水産研究所, 2017)。本種の赤潮は、毎年ほぼ同じ時期に発生することが他海域においても報告されており (Imai and Itakura, 1999; Li and Smayda, 2000), 函館湾においても本種は今後も7月に湾奥部で高密度に出現する可能性がある。今後、継続した降雨による塩分躍層の発達や水温の上昇に着目して本種の出現調査を実施することによって、本種の出現規模や有害赤潮発生リスクを予測できるかもしれない。

*H. akashiwo*は、1 mLあたり10万細胞レベルの濃密な赤潮を形成した場合に被害をもたらすものの (折田, 1995), 1 mLあたり数千細胞レベルで被害が発生する*K. mikimotoi*と比較して有害性が低い。7月19日に確認された赤潮発生時、本種は最大113,000 cells mL<sup>-1</sup>に達していたが、漁業被害の報告はなかった。本種の濃密な赤潮が確認された湾奥部の浅瀬で、養殖や畜養は行われていないため、漁業被害が発生しなかったと考えられる。しかしながら本州においては、本種の赤潮による畜養イカのへい死や底建て網内の魚類のへい死が報告されているため (九州漁業調整事務所ホームページ ([http://www.jfa.maff.go.jp/kyusyu/sigen/akashio\\_kyusyu.html](http://www.jfa.maff.go.jp/kyusyu/sigen/akashio_kyusyu.html), 2018年12月7日); 瀬戸内海漁業調整事務所Webサイト (<http://www.jfa.maff.go.jp/setouti/akasio/gepou/index.html>, 2018年12月7日)), 函館湾においても本種赤潮発生時には、湾奥部における定置網や底建て網等による漁具で捕獲される水産生物のへい死に注意が必要と考えられる。また、函館港内で行われる生け簀イカ等の畜養に用いる海水にも注意が必要であると考えられる。さらに、本種が10,000 cells mL<sup>-1</sup>程度存在する海水中にマガキを暴露すると、マガキは濾水活動を停止することが報告されており (川口ら, 2008), アメリカでは本種赤潮による養殖カキ類への亜致死作用が報告されている (Keppler *et al.*, 2005)。函館湾においてもマガキの養殖が行われているため、本種赤潮発生時には注意が必要と考えられる。

*H. akashiwo*は、シストと呼ばれる耐久細胞を形成して増殖に不適な期間、海底堆積物中で休眠することが知られている (Imai *et al.*, 1993)。定期観測において本種が確認された7, 8月以外、本種はシストを形成して海底堆積物中で分布していた可能性がある。函館湾では、2016年に*H. akashiwo*の赤潮が発生しており (東北区水産研究所, 2017), 2018年に本種が出現する以前から、シストが函館湾中に分布していた可能性が高い。*H. akashiwo*のシストは、水温が10°C以上になると発芽可能になり、15°C以上で活発に発芽することが報告されている (Imai

and Itakura, 1999)。St. Aでは、5月16日の調査で海底直上の水温が10°Cを超え、*H. akashiwo*の出現が確認される直前の6月下旬には12°Cを超えた。底層水温の上昇とともに本種シストの発芽が活発になることによって、栄養細胞が水中に供給された可能性がある。さらに、2018年の赤潮によって、海底堆積物中に*H. akashiwo*シストが新たに供給された可能性が高い。このシストは、翌年以降の本種の発生源となる可能性が高いため、今後も赤潮発生に注意すべきである。他方、Konovalov (1995)は、カムチャッカ半島において、水温1~3°Cで*H. akashiwo*栄養細胞が水中に出現したことを報告している。函館湾の最低水温は、6°C程度であることが報告されており(嶋田ら, 2016)、秋~春にかけて低密度ながら本種栄養細胞が水中に存在し、個体群を維持している可能性がある。

*H. akashiwo*赤潮発生期間中、水産生物のへい死を引き起こすその他の有害プランクトン種は、ほとんど検出されなかったが、定期観測において*K. mikiotoi*を含む数種の有害鞭毛藻類が夏から秋にかけて低密度で出現した。有害渦鞭毛藻*K. mikimotoi*は、2015年10~11月に漁業被害を伴う赤潮が報告されており(嶋田ら, 2016)、*H. akashiwo*以外の有害鞭毛藻類による赤潮発生にも注意する必要がある。

まとめ 函館湾の湾奥部において2018年7月19日に最大113,000 cells mL<sup>-1</sup>の*H. akashiwo*による赤潮が確認された。同時期に函館港内においても本種が最大6,000 cells mL<sup>-1</sup>の密度で出現しており、湾奥部の広範囲で本種が比較的高密度に出現していたと考えられる。*H. akashiwo*が増加した7月前半、本種の増殖に好適な水温とともに降雨による低塩分が確認され、本種の増殖に適した環境であったと推察された。当該海域は定置網や底建て網漁、生簀イカと呼ばれるスルメイカの一時畜養などで利用されている。今回は、本種赤潮による漁業被害は確認されなかったが、本種は同じ海域で毎年のように赤潮を形成することが知られているため (Imai and Itakura, 1999 ; Li and Smayda, 2000)、今後も赤潮発生に注意すべきである。

## 謝 辞

上磯郡漁業協同組合ならびに北斗市に、赤潮発生時の調査にご協力いただいたこと厚く御礼申し上げます。本研究の一部は、道総研経常研究「北海道周辺における有害赤潮生物カレンニア・ミキモトイの分布実態の解明」によって実施されました。

## 引用文献

- Chang FH, Anderson C, Boustead NC. First record of a *Heterosigma* (Raphidophyceae) bloom with associated mortality of cage-reared salmon in Big Glory Bay, New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* 1990 ; 24 : 461-469.
- 原 慶明. 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 *Heterosigma akashiwo* (HADA) HADA「日本の赤潮生物-写真と解説(福代康夫, 高野秀昭, 千原光雄, 松岡敷充編)」。日本水産資源保護協会. 東京. 1990 ; 346-347.
- 本城凡夫. ヘテロシグマ. 「赤潮の科学(第2版)(岡市友利編)」恒星社厚生閣, 東京. 1997 ; 255-264.
- 今井一郎. 有害有毒赤潮の生物学(28) 有害赤潮ラフィド藻ヘテロシグマ(1). *海洋と生物* 2013a ; 35 : 387-394.
- 今井一郎. 有害有毒赤潮の生物学(29) 有害赤潮ラフィド藻ヘテロシグマ(2). *海洋と生物* 2013b ; 35 : 510-515.
- Imai I, Itakura S. Importance of cysts in the population dynamics of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *Mar. Biol.* 1999 ; 133 : 755-762.
- Imai I, Itakura S, Ito K. Cysts of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo*, Raphidophyceae, found in bottom sediments of northern Hiroshima Bay, Japan. *Bull. Japanese Soc. Sci. Fish. Suisan Gakkaishi* 1993 ; 59 : 1669-1674.
- 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.
- 川口 修, 高辻英之, 田村義信. マガキのろ水活動に与える *Heterosigma akashiwo* の影響. 広総合研水セ研報 2008 ; 3 : 7-9.
- Keppler CJ, Hoguet J, Smith K, Ringwood AH, Lewitus AJ. Sublethal effects of the toxic alga *Heterosigma akashiwo* on the southeastern oyster (*Crassostrea virginica*). *Harmful Algae* 2005 ; 4 : 275-285.
- Konovalova GV. The dominant and potentially dangerous species of phytoagellates in the coastal waters of east Kamchatka. In: Lassus P, Arzul G, Erard-Le Denn E, Gentien P, Marcaillou-Le Boat C (eds). *Harmful marine algal blooms*, Lavoisier, Paris, France. 1995 : 169-174.
- Li Y, Smayda TJ. *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae): On prediction of the week of bloom initiation and maximum during the initial pulse of its bimodal bloom cy-

- cle in Narragansett Bay. *Plankt. Biol. Ecol.* 2000 ; 47 : 80-84.
- Nakamura A, Okamoto T, Komatsu N, Ooka S, Oda T, Ishimatsu A, Muramatsu T. fish mucus stimulates the generation of superoxide anion by *Chattonella marina* and *Heterosigma akashiwo*. *Fish. Sci.* 1998 ; 64 : 866-869.
- 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.
- Oda T, Nakamura A, Shikayama M, Kawano I, Ishimatsu A, Muramatsu T. Generation of reactive oxygen species by raphidophycean phytoplankton. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 1997 ; 61 : 1658-1662.
- 折田和三. 続々・新顔の赤潮プランクトン. うしお 1995 ; 265 : 1-2.
- 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. 日水誌 2016 ; 82 : 934-938.
- Taylor FJR. Red tides, brown tides and other harmful algal blooms: The view into the 1990's. In: In Graneli E, Sundstroem L, Edler B, Anderson DM (eds). *Toxic Marine Phytoplankton*, Elsevier, New York, USA. 1990 ; 527-533.
- 東北区水産研究所. 資源生産部会貝毒研究分科会(赤潮・貝毒部会 東日本ブロック)分科会議事録「平成28年度東北ブロック水産関係研究開発推進会議資源生産部会・分科会報告書」, 塩竈. 2017 : 12.
- Tomas CR., 1978. *Olisthodiscus luteus* (Chrysophyceae). I. Effects of salinity and temperature on growth, motility and survival. *J. Phycol.* 1978 ; 14 : 309-313.
- Watanabe MM, Nakanura Y, Mori S, Yamochi S. Effects of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada from Osaka Bay, Japan. *Jpn. J. Phycol.* 1982 ; 30 : 279-288.
- 山崎康裕, 小田達也. 諫早湾で発生した赤潮原因プランクトン, ヘテロシグマ・アカシオ (*Heterosigma akashiwo*) の活性酸素産生能に関する研究. 長崎大学水産学部研究報告 2003 ; 84 : 65-71.