

# 有害赤潮藻 *Karenia selliformis* 非出現年の十勝沿岸の港湾における渦鞭毛藻・珪藻・有鐘織毛虫の消長と沖合域での珪藻の分布

宮園 章<sup>1</sup>, 有馬大地<sup>1</sup>, 西田芳則<sup>1</sup>, 安永倫明<sup>2</sup>, 稲川 亮<sup>1</sup>, 本前伸一<sup>3</sup>, 安東祐太郎<sup>4</sup>, 藤岡 崇<sup>5</sup>

<sup>1</sup>北海道立総合研究機構水産研究本部中央水産試験場,

<sup>2</sup>北海道立総合研究機構水産研究本部原子力環境センター駐在,

<sup>3</sup>北海道十勝総合振興局産業振興課十勝地区水産技術普及指導所,

<sup>4</sup>北海道立総合研究機構水産研究本部釧路水産試験場,

<sup>5</sup>北海道立総合研究機構水産研究本部函館水産試験場

Fluctuations in dinoflagellates, diatoms, and tintinnid ciliates at ports along the Tokachi coast of the Pacific coast of Hokkaido and the appearance of diatoms off Hokkaido in years when the harmful red tide algae *Karenia selliformis* did not occur

AKIRA MIYAZONO<sup>\*1</sup>, DAICHI ARIMA<sup>1</sup>, YOSHINORI NISHIDA<sup>1</sup>, TOMOAKI YASUNAGA<sup>2</sup>, RYO INAGAWA<sup>1</sup>, SHINICHI MOTOMAE<sup>3</sup>, YUTARO ANDO<sup>4</sup> and TAKASHI FUJIOKA<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Central Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Yoichi, Hokkaido, 046-8555,*

<sup>2</sup> Fisheries Research Department (Hokkaido Nuclear Environment Center), Hokkaido Research Organization, *Kyouwa, Hokkaido, 045-0123,*

<sup>3</sup> Tokachi Fisheries Technical Guidance Office, Tokachi General Subprefectural Bureau, Hokkaido Government, *Hiroo, Hokkaido, 089-2601,*

<sup>4</sup> Kushiro Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Kushiro, Hokkaido, 085-0027,*

<sup>5</sup> Hakodate Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Hakodate, Hokkaido, 040-0051, Japan.*

The prevalence of dinoflagellates, diatoms and tintinnid ciliates in the Otsu Fishery Port and Tokachi Port on the eastern coast of Hokkaido and the occurrence of *Karenia selliformis* and diatoms off the coast of the Sea of Okhotsk and the Pacific Ocean in Hokkaido were investigated in the year after the *K. selliformis* red tide occurrence. The appearance of diatoms in Otsu Fishery Port and Tokachi Port was greatly affected by the light environment, and the number of cells was high in June-September and low in September-November. At the beginning and end of dinoflagellate blooms in spring and summer-autumn, diatoms decreased and increased, respectively. A comparison of the size of dinoflagellates and loricae sizes of tintinnid ciliates suggested that the increase in tintinnid ciliates at the end of dinoflagellate blooms was not a predator-prey relationship. In 2022, *K. selliformis* will not appear on the coast or offshore of Hokkaido, and diatoms will appear at a density of  $10^3$  cells  $\text{mL}^{-1}$  or more in the offshore area of the Pacific Ocean from August to September.

キーワード: *Karenia selliformis*, 栄養塩, 珪藻, 渦鞭毛藻ブルーム, 有鐘織毛虫, 全天日射量

2021年9–11月に北海道の太平洋沿岸において発生した *Karenia selliformis* を中心とする赤潮（以後、*K.s.*赤潮と称する）は甚大な被害をもたらした（高嶋・中川, 2023）。赤潮には降雨型赤潮：降雨等がきっかけとなり河口域で

発生・成長・維持・終結するタイプ（丸・角田, 2000；角田, 2001）と沖合移入型：沖合の大陸棚で発生・成長・海岸に移動し終結するタイプ（Hutton, 1960；Ingle and Williams, 1966）がある。*K.s.*赤潮は沖合移入型としては

日本で初めての事例であり, 分布が沿岸から沖合まで広域であったこと, 発生から収束まで約2ヶ月と長期に及んだことなどの特徴は従来の西日本で発生するいわゆる降雨型赤潮とは異なっていた(山口ら, 2022)。さらに *K. selliformis* の有害性は不明な点が多く残されているものの, 既知の *K. mikimotoi* の10倍以上の生物毒性を有すること, 甲殻類を除く魚類・棘皮動物・軟体動物など多くの生物群に有害性をもつことなどが確認されており(紫加田ら, 2023; 湯浅ら, 2023), 影響を及ぼした場所は浅海域にとどまらず, 水深50 m以深の漁場にも及んだ可能性が示されている(美坂・安東, 2021)。このような強い有害性が漁業被害を大きくした重要な要因と考えられる。

珪藻と赤潮原因種との種間関係は赤潮発生をコントロールする重要な要因である(今井, 2000; 塚塚, 2011)。赤潮原因プランクトンは珪藻の出現密度が  $10^3$  cells mL<sup>-1</sup> を下回った時に増殖しやすいとした報告がある(今井, 2012)。2021年は前代未聞の規模で形成された海洋熱波が *K.s.* 赤潮発生の重要な要因であり, 海洋熱波による成層形成によって生じた珪藻の表層からの消失が広範囲に起きていた可能性が指摘されており(Kuroda *et al.*, 2021; 宮園ら, 2023), 赤潮発生海域における2021年の珪藻(*Skeletonema costatum*等)の分布密度が2015-2020年に比べて少なかったことが報告されている(Taniuchi *et al.*, 2023)。赤潮発生翌年の2022年は海洋熱波が発生したものの *K.s.* 赤潮は発生しなかったが, こうした赤潮非発生年における珪藻の出現状況を把握しておくことは今後の対策策定のために重要である。

さらに, 十勝沿岸では過去に「降雨型赤潮」の発生がみられ, 渦鞭毛藻が赤潮の原因生物であること, 渦鞭毛藻の増加が大雨とその後の風の状況によって制御されることが指摘されている(丸・角田, 2000)。渦鞭毛藻の動態は珪藻との競合関係(たとえば, 今井, 1995)や捕食者(たとえば, Kamiyama and Matsuyama, 2005)が重要な役割を持つことが知られている。しかし, この海域では栄養塩をめぐる競合種である珪藻や渦鞭毛藻類の種間関係や捕食者としての有鐘織毛虫との関わりから渦鞭毛藻類の消長を捉えた事例はない。

赤潮形成により生産された膨大な *Karenia selliformis* の細胞は北海道の沿岸域に大量に散布された。そのうちわずかでも越冬できれば翌年に再び出現する可能性があるため, *K.s.* 赤潮発生翌年の本種の出現情報は今後の赤潮発生予察にとって極めて重要となる。本種は沖合からタネが伝搬して北海道沿岸の静穏域で増殖した可能性(Hasegawa *et al.*, 2022)とともに, 沖合で初期群集が形成され移入してきた可能性が指摘されている(Kuroda *et al.*, 2022; 宮園・黒田, 2024)。このため, 沿岸の静穏域での

時系列変化と沖合域での分布の両方を把握する必要がある。

本研究では, *K.s.* 赤潮発生翌年の十勝川の河口に近い大津漁港と十勝の代表的な港である十勝港において *K. selliformis* と珪藻の分布調査でみられた渦鞭毛藻ブルームに注目して, 栄養塩, 珪藻および有鐘織毛虫との関わりを検討した。また, 夏から秋の太平洋およびオホーツク海沿岸における *K. selliformis* と珪藻の分布状況を把握したので報告する。

## 試料及び方法

**港湾調査** 2022年6月から11月まで, 原則として3回/月の調査を実施した。調査地点は十勝川河口に最も近い大津漁港(42.67°N, 143.63°E:水深, 約3 m)と十勝管内の代表的な港湾である十勝港(42.30°N, 143.32°E:水深, 約9 m)である(Fig.1)。RINKO-Profiler (JFEアドバンテック社)による水温・塩分・クロロフィル-*a*の観測と同時に, そのとき一番多い植物種を捉えるために, クロロフィル-*a*濃度が最高値を示した層からの採水を行った。表層の場合は採水バケツ, 深層の場合はバンドン採水器によって採集した。各調査時の採水層はFig.3に示した。採水サンプルは1 L遮光ポリビンに収容し, 実験室にてプランクトン観察用サンプルと栄養塩分析用サンプルに供した。

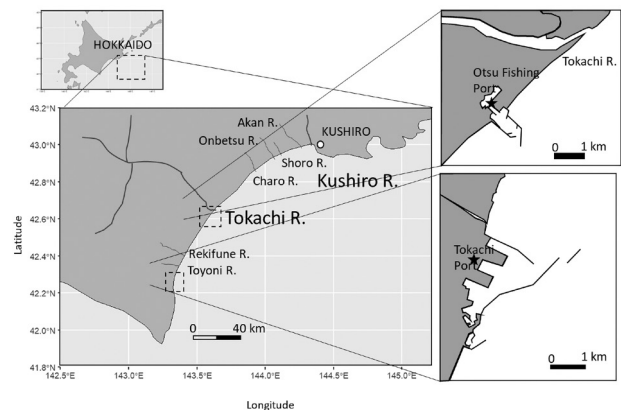


Fig.1 Sampling locations of phytoplankton from Otsu Fishing Port and Tokachi Port sited on the Pacific coast of Hokkaido, June-November 2022.

**広域分布調査** 2022年7月から9月の太平洋および7月のオホーツク海の沿岸-沖合域における調査を実施した(Fig.2)。CTD (Sea-Bird Scientific)による水温・塩分観測と同時に海表面から採水バケツを用いて採水した。採水試料はプランクトン観察用サンプルに供された。

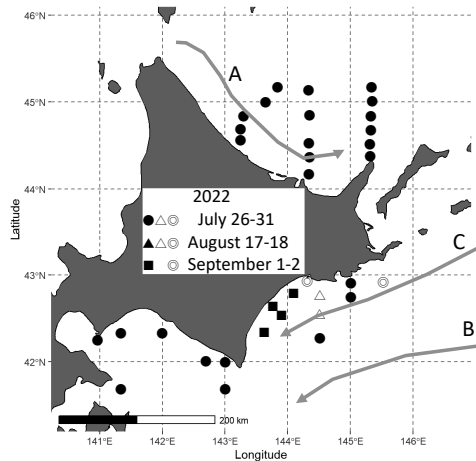


図2 Sampling stations of phytoplankton off Hokkaido in July (●, △, ○), August (▲, △, ○) and September (■, ○), 2022. Surveys in the Sea of Okhotsk in July (26–27) were conducted by the Hokuyo Maru at 16 sites within the range of 143.2–145.3°E and 44.3–45.2°N. Surveys in the Pacific Ocean in July (26–31) were conducted by the Hokushin Maru at 15 sites within the range of 140.9–145.5°E and 41.6–43.0°N. Surveys in the Pacific Ocean in August (17–18) were conducted by the Hokushin Maru at 6 sites within the range of 144.5–145.5°E and 42.5–42.9°N. Surveys in the Pacific Ocean in September (1–2) were conducted by the Hokushin Maru at 7 sites within the range of 143.7–145.5°E and 42.4–42.9°N. The arrows indicate the Tsushima Warm Current (A), Oyashio (B), and Coastal Oyashio (C).

**栄養塩の分析** 栄養塩の分析は港湾調査でのみ実施された。採水サンプルは10 mLチューブに分注したのち-40 °Cで凍結保存した。栄養塩 (NO<sub>2</sub>-N, NO<sub>3</sub>-N, NH<sub>4</sub>-N, DSi, PO<sub>4</sub>-P) は栄養塩自動分析計 (QuAAtro 2-HR ピーエルテック社) により分析し、3態窒素を溶存態無機窒素 (DIN), リン酸態リンを溶存態無機リン (DIP), 溶存態ケイ素をケイ素 (Si) として扱った。

**標本作製および観察** 採水サンプル (港湾調査: 200 mL, 広域分布調査: 500 mL) は10 μm目合のプランクトンネットで濃縮し、5 mLとしたのち片野液 (Katano *et al.*, 2009) で固定後冷蔵保存した。固定標本 (全量10 mL) は重力沈殿後、上澄み回収により1 mLまで濃縮したのち、それぞれ0.1 mLを顕微鏡観察に供した。観察時にはDAPI染色を施し、落射蛍光装置付倒立顕微鏡 (Nikon Eclipse Ti-U, TI-SFL) のUV励起による蛍光から細胞内の核の位置を確認し、*Karenia selliformis*と*Karenia mikimotoi*を区別した。珪藻は中心目と羽状目に区別して計数した。中心目については優先して出現したグループを記録した。港湾調査では、渦鞭毛藻のうちカルコフルホワイトで染色される有殻種と染色されない無殻種に大別し、優占して

出現したグループについては科毎に計数し、その他については細胞長が30 μm未満を小型サイズ、30 μm以上を中型サイズと区別して計数した。有鐘織毛虫については一括して計数した。

**珪藻・渦鞭毛藻・有鐘織毛虫の体サイズ測定** 港湾調査では、各藻類グループの細胞数増減に及ぼすその捕食者候補となる有鐘織毛虫の影響を検討するために、珪藻と渦鞭毛藻の細胞サイズおよび有鐘織毛虫のロリカ径 (開口部の直径) を測定した。渦鞭毛藻ブルームピーク時のサンプル (大津漁港: 7月6日, 9月16日, 十勝港: 7月21日, 9月16日) の顕微鏡写真を数枚撮影し、画像データから画像解析ソフトのイメージJ (<https://imagej.net/ij/>) を用いて計測を行った。この方法では計測対象の細胞・個体の向きが正確に捉えられていない可能性があるが、今回出現した有鐘織毛虫と植物プランクトン群が被食-捕食の関係にあるかどうかを検討するには十分と判断した。

**気象データの収集と処理** 気象データはインターネットで公開されている気象庁の過去の気象データ検索 (<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>, 2023年3月1日) から入手した。十勝における赤潮形成種である渦鞭毛藻の増減は気象条件に大きく影響される (丸・角田, 2000)。十勝川の流域面積の大きさを考慮して、角田 (2001) に従い十勝管内の毎日の最大降水量記録のうち最も大きな値を管内の日最大降水量として扱った。十勝管内の全天日射量データはアメダス帯広定点の2022年のデータおよび1991年から2020年までの平均値データを入手した。Erga and Heimdal (1984) は6日間の平均全天日射量13.3 MJ m<sup>-2</sup>を珪藻の増殖制限要因の目安としていることから、6日間の移動平均値を求めた。

## 結果

大津漁港と十勝港における6月から11月までの水温、塩分およびクロロフィル-*a*濃度の鉛直分布をFig. 3に示す。水温は6月の8 °Cから8月の22 °Cの間を変化した。最高水温は8月上旬にみられ、9月上旬に13 °Cまで低下するものの、10月上旬には18 °C以上となったあと降温に転じた。塩分は河川水の影響を強く受ける表層では30を下回ることがあり、大津漁港では6月下旬、8月上旬に、十勝漁港では6月下旬、8月上旬、9月下旬および10月中旬に河川水の流入が認められた。沿岸からの高塩分水は大津漁港では7月上旬、9月上旬および11月上旬、十勝港では7月上旬、7月下旬~8月上旬、8月下旬から9月上旬、9月下旬から10月上旬および11月中旬に認められた。密度躍層は6月中旬~9月上旬にかけて発達した。クロロフィル-*a*濃度は大津漁港では6月上旬の下層で最大値 (>30 μg L<sup>-1</sup>) がみられ

たのち、6月中は $10 \mu\text{g L}^{-1}$ を越えたが、その後は $5 \mu\text{g L}^{-1}$ 以下で推移し、10月上旬の表層で $10 \mu\text{g L}^{-1}$ を越えた。十勝港では7月下旬から8月中旬の表層、8月下旬から9月の表層で $20 \mu\text{g L}^{-1}$ を越えた他、8月には中層・下層で $10 \mu\text{g L}^{-1}$ を越えた。水温と塩分の推移は両港ともに同様の変化傾向がみられたが、河川水の影響は十勝港で大きかった。クロロフィル-*a*濃度は両港で異なる変化傾向を持ち、水深3 mまでの期間平均値を見ると大津漁港 ( $5.9 \mu\text{g L}^{-1}$ ) より十勝港 ( $7.6 \mu\text{g L}^{-1}$ ) で高かった。

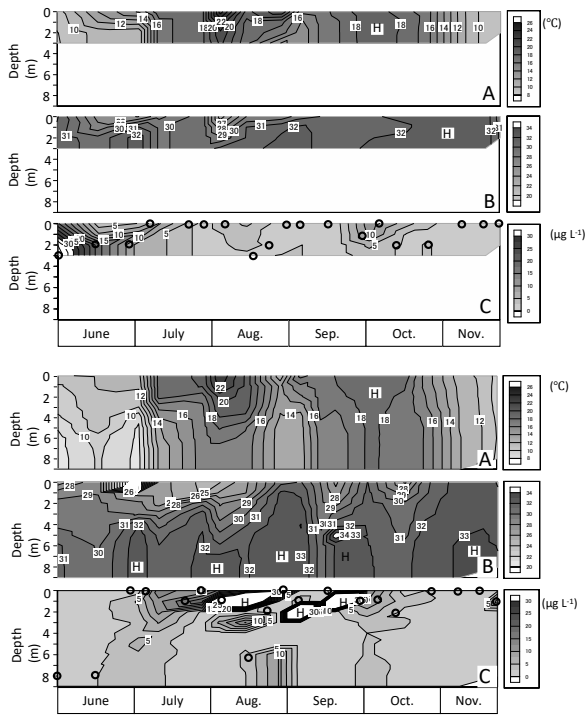


Fig.3 Vertical profiles of water temperature ( $^{\circ}\text{C}$ , A), salinity (B), and chlorophyll *a* concentration ( $\mu\text{g L}^{-1}$ , C) from June 1 to November 21, 2022 at Otsu Fishery Port (upper) and Tokachi Port (lower). The black circle indicates the depth of water sampled and the sampling date. Vertical profiles were drawn using data every 1 m.

両港における6月から11月までの栄養塩濃度および十勝管内の降水量の日最大値をFig.4に示した。6月から8月中旬（平均 $17.1 \text{ mm日}^{-1}$ ）に比べて8月下旬から11月中旬（平均 $9.0 \text{ mm日}^{-1}$ ）までの降水頻度は少なく、平均降水量では前者が後者の1.9倍多かった。Fig.3に示したとおり採水層は調査日によって異なったが、おおむね表層からの採水だったので採水層による差は考慮しない。DINは大津漁港では6月1日、7月6日および9月16日にそれぞれ $4.9, 0.4, 2.5 \mu\text{M}$ と低かった以外は $20 \mu\text{M}$ 以上であった。十勝港では6月1日、7月6日および9月16日にそれぞれ $0.7, 1.8, 2.6 \mu\text{M}$ と低かった以外は $10 \mu\text{M}$ 以上であった。DIPは

大津漁港では $0.5 \mu\text{M}$ を下回ったのは7月6日のみであったのに対し、十勝港では7月6日、7月21日、9月5日に下回った。Siは大津漁港では6月1日、十勝港では6月1日と9月16

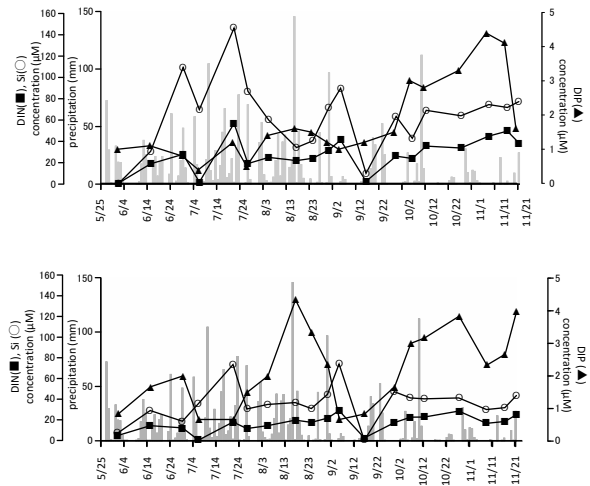


Fig.4 DIN (■), DIP (▲), and Si (○) concentrations from June 1 to November 21, 2022 at Otsu Fishery Port (upper) and Tokachi Port (lower). The gray bar graph indicates the maximum precipitation data of AMeDAS stations in the catchment area of the Tokachi River. (<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>, 2023.3.1).

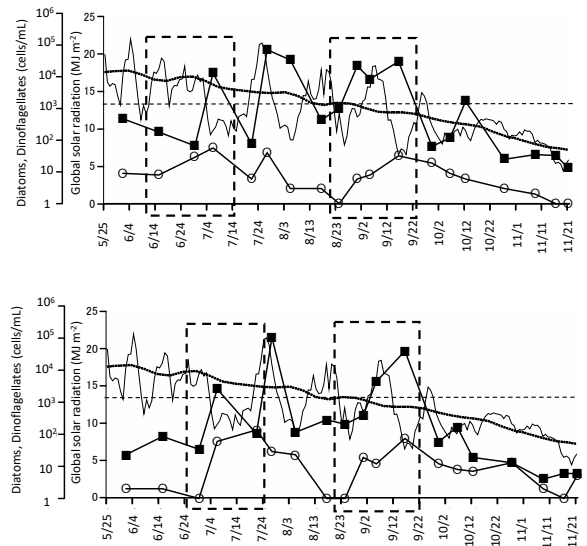


Fig.5 Cell numbers of diatoms (■) and dinoflagellates (○) from June 1 to November 21, 2022 at Otsu Fishery Port (upper) and Tokachi Port (lower). Black dashed squares indicate spring dinoflagellate blooms and summer-autumn dinoflagellate blooms. Black solid line indicates the daily changes of 6-day moving average in global solar radiation from June to November 2022, and black dotted line indicates the mean values of global solar radiation from 1991 to 2020 at AMeDAS Obihiro station. (<https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>, 2023.3.1). Dashed solid line indicate  $13.3 \text{ MJ m}^{-2}$ .



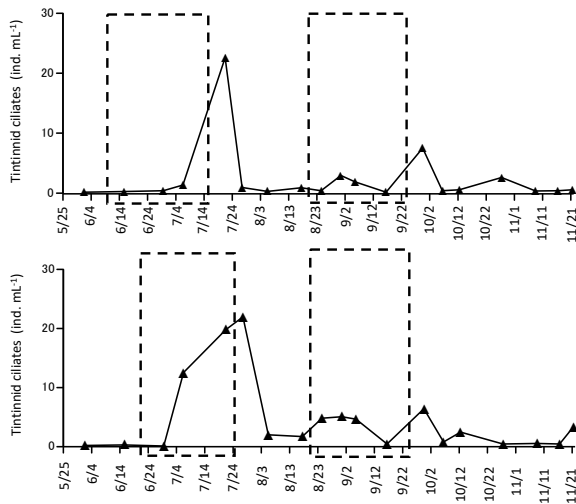


Fig.6 Individual numbers of tintinnid ciliates (▲) from June 1 to November 21, 2022 at Otsu Fishery Port (upper) and Tokachi Port (lower). Black dashed squares indicate spring dinoflagellate blooms and summer-autumn dinoflagellate blooms.

日にそれぞれ10 μMを下回ったがそれ以外は常に10 μM以上の値を示した。DIN, DIP, Siの動きは必ずしも同調しなかったが、降水頻度が高い6月から8月中旬までの栄養塩の増加は降水量との対応と考えられたが、降水頻度が低い9月以降の栄養塩増加、特にDIPの増加については降水量との対応が見られなかった。

両港における6月から11月までの珪藻と渦鞭毛藻の細胞数および帯広の全天日射量(2022年値, 1991~2020平均値)をFig.5に示した。珪藻は大きく増減しながら8月上旬に最大細胞数(10<sup>5</sup> cells mL<sup>-1</sup>レベル)を記録したのち、9月から11月までの細胞数が10<sup>2</sup> cells mL<sup>-1</sup>以下まで低くなるという傾向は両港に共通していた。渦鞭毛藻は十勝港で6月中旬から7月上旬、8月下旬から9月中旬にそれぞれ細胞数が100倍程度に増加する現象が認められた。大津漁港では6月中旬から7月上旬の細胞数変化は小さかったが、8月上旬から9月中旬の細胞数変化は十勝港と同程度に大きかった。そこで、それぞれの期間の渦鞭毛藻の

Table 1 Relationship between environmental factors and the dynamics in cell numbers of diatoms, dinoflagellates, and individual numbers of tintinnid ciliates in the period of spring and summer-autumn dinoflagellate blooms at Otsu Fishery Port (upper panel) and Tokachi Port (lower panel) in 2022.

Period	Spring bloom					Summer-Autumn bloom						
	date	1 Jun.	15 Jun.	29 Jun.	6 Jul.	21 Jul.	17 Aug.	24 Aug.	31 Aug.	5 Sep.	16 Sep.	29 Sep.
water temperature (°C)		8.9	10.4	10.2	17.8	17.8	13.9	14.4	16.6	17.4	18.8	18.3
Salinity		31.8	30.3	32.6	28.7	30.6	32.8	32.7	31.0	34.3	31.8	31.0
DIN (μM)		0.7	19.0	27.9	1.8	57.0	22.0	24.2	32.0	41.3	2.6	26.2
DIP (μM)		1.0	1.1	0.8	0.4	1.2	1.6	1.5	1.2	1.0	1.2	1.5
Si (μM)		0.2	30.8	109.3	69.9	146.3	34.3	40.6	71.8	89.9	10.1	63.5
N/P		0.7	17.4	37.2	4.1	48.3	13.8	15.8	25.9	40.9	2.1	17.8
Si/P		0.2	28.2	145.8	162.6	123.9	21.5	26.6	58.0	89.1	8.3	43.1
Chlorophyll a (μg L <sup>-1</sup> )		37.1	18.5	5.9	10.2	1.4	2.6	2.5	2.4	1.6	11.6	1.2
Global solar radiation (MJ m <sup>-2</sup> )		16.3	15.7	16.4	15.8	11.0	16.0	16.1	8.8	13.4	15.8	9.6
diatoms (cells mL <sup>-1</sup> )		476	181	66	13025	76	440	984	21898	8601	30215	63
dinoflagellates (cells mL <sup>-1</sup> )		8.9	7.8	28.2	57.1	6.4	2.6	1.0	6.4	7.7	62.3	31.7
tintinnid ciliates (inds mL <sup>-1</sup> )		0.2	0.3	0.4	1.4	22.6	0.9	0.4	3.0	1.9	0.2	7.5
dinoflagellate bloom stage		before	start	intermed.	peak	after	before	start	intermed.	intermed.	peak	after

Period	Spring bloom					Summer-Autumn bloom						
	date	15 Jun.	29 Jun.	6 Jul.	21 Jul.	27 Jul.	17 Aug.	24 Aug.	31 Aug.	5 Sep.	16 Sep.	29 Sep.
water temperature (°C)		10.1	8.9	18.4	19.1	22.9	13.5	15.9	17.4	17.9	18.9	18.2
Salinity		30.1	32.5	26.5	24.8	25.0	33.0	32.1	28.9	27.4	31.0	28.5
DIN (μM)		14.4	12.2	0.4	17.9	11.6	19.7	17.6	21.6	28.9	2.5	17.2
DIP (μM)		1.2	1.2	0.4	0.4	0.9	2.6	2.0	1.4	0.4	0.5	1.0
Si (μM)		18.7	18.7	35.7	73.5	30.5	36.7	30.9	44.6	74.0	0.2	47.3
N/P		15.1	10.0	1.0	41.0	13.0	7.7	8.7	15.9	82.0	4.8	17.2
Si/P		30.4	15.3	88.4	167.9	34.3	14.2	15.3	32.9	210.2	0.4	47.3
Chlorophyll a (μg L <sup>-1</sup> )		2.5	6.0	14.2	19.8	-	10.4	89.5	1.5	90.7	12.3	3.3
Global solar radiation (MJ m <sup>-2</sup> )		16.3	15.7	16.4	15.8	11	16.0	16.1	8.8	13.4	15.8	9.6
diatoms (cells mL <sup>-1</sup> )		85	34	2592	105	104016	281	208	389	4415	39726	59
dinoflagellates (cells mL <sup>-1</sup> )		2	0.0	60.0	137.0	29.0	1.3	1.0	19.2	12.3	74.4	12.5
tintinnid ciliates (inds mL <sup>-1</sup> )		0.3	0.1	12.6	19.8	22.0	1.7	4.8	5.1	4.7	0.5	6.4
dinoflagellate bloom stage		before	start	intermed.	peak	after	before	start	intermed.	intermed.	peak	after

増加を渦鞭毛藻ブルームと定義した (Fig. 5, 破線方形)。以降, 6~7月の渦鞭毛藻増加を春季の渦鞭毛藻ブルーム, 8~9月の渦鞭毛藻増加を夏季~秋季の渦鞭毛藻ブルームとして扱う。全日射量は6~9月中旬に多い日が持続したのに対し, 9月下旬から11月までは少ない日が続いた。有鐘織毛虫は7月下旬に最大個体数を記録し, 9月下旬にもわずかに増加した (Fig. 6)。渦鞭毛藻ブルーム期間に注目すると, 春季の渦鞭毛藻ブルームではブルーム期間中に有鐘織毛虫は増加し, ブルーム期間後に個体数ピークを持った。夏季~秋季の渦鞭毛藻ブルームではブルーム期間後に有鐘織毛虫の増加がみられた。

春季および夏季~秋季の渦鞭毛藻ブルームにおける渦鞭毛藻の動態とそれに影響を及ぼす要因を検討するために, それぞれの渦鞭毛藻ブルームを開始前 (細胞数増加前), 開始 (細胞数増加), 途中, ピーク (細胞数極大), ピーク後 (細胞数減少) に区分して, 各区分における環境要因と珪藻・渦鞭毛藻の細胞数および有鐘織毛虫の個体数を示す (Table 1)。珪藻と渦鞭毛藻の増殖に影響する水温範囲は4つの渦鞭毛藻ブルームで異なるものの, 水温が上昇傾向にあったことが共通していた。栄養塩についてみると, ブルーム開始時のDINはいずれも10  $\mu\text{M}$ 以上であった。大津漁港の春季・夏季~秋季および十勝港の

夏季~秋季の渦鞭毛藻ブルームピークではDINは減少し, N/P比は16を大きく下回った。しかし, 十勝港の春季の渦鞭毛藻ブルームピークではDINは十分存在していた。全日射量は春季の渦鞭毛藻ブルーム期間中には15.0  $\text{MJ m}^{-2}$ を越えていたが, 夏季~秋季のブルーム期間中には途中 (8月31日, 9月5日) に15.0  $\text{MJ m}^{-2}$ を下回った。渦鞭毛藻ブルームの開始時に珪藻の細胞数が少ない (<10<sup>3</sup> cells mL<sup>-1</sup>) ことは4つのケースに共通していた。他方, 珪藻の細胞数ピークは渦鞭毛藻ブルームピークと同時あるいは遅れてみられた。有鐘織毛虫は渦鞭毛藻ブルームに遅れて増加し, 個体数ピークは渦鞭毛藻ブルームのピーク後にみられた。

春季・夏季~秋季の渦鞭毛藻ブルームのピーク時に優占した種について渦鞭毛藻ブルーム期間内の細胞数変化をFig. 7に示す。両港の春季・夏季~秋季ブルームを構成した種は10種類であった。春季のブルームは小型・中型の有殻種によって構成されていた。小型有殻種が少しずつ増加する中で大津漁港では*Alexandrium tamarense* species complex (以下, Atscと称する) が, 十勝漁港ではAtsc, *Diplopsalis* spp., *Heterocapsa* spp.が急増した。Atscが最大細胞数に達した時には, 通常の栄養細胞より大きい接合子が観察された。夏秋のブルームは有殻種と無殻

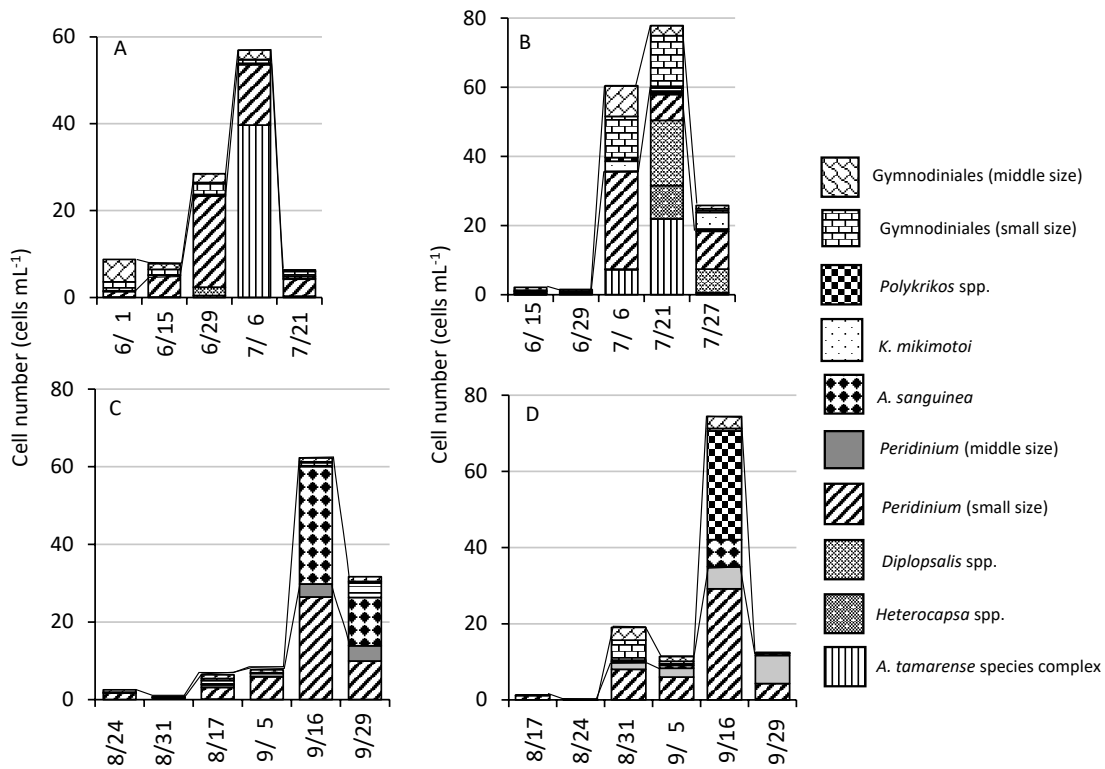


Fig. 7 Composition of the spring dinoflagellate blooms (A, B) and the summer-autumn dinoflagellate blooms (C, D) from June 1 to November 21, 2022 at Otsu Fishery Port (left: A, C) and Tokachi Port (right: B, D). Black lines indicate the fluctuation between the armored group and unarmored group.

Table 2 Size of diatoms, dinoflagellates, and tintinnid ciliates dominated when the peak of dinoflagellate bloomed at Otsu Fishery Port (upper panel) and Tokachi Port (lower panel) in 2022.

date of the peak	species		n	mean ±SD (μm)	min. (μm)	max. (μm)	measurement point		
6 Jul.	Diatoms	Centrales	<i>Thalassiosira</i> spp.	15	24.7 ± 8.7	7.6	35.9	cell width	
			<i>Skeletonema</i> spp.	21	8.2 ± 3.4	4.5	12.5	cell width	
		Pennales	<i>Thalassionema</i> spp.	22	4.4 ± 0.9	3.1	6.7	cell width	
	Dinoflagellates	armoured groups	<i>A. tamarense</i> s.c.	35	30.5 ± 5.7	22.1	42.1	cell width	
			<i>Diplopsalis</i> spp.	17	21.8 ± 2.2	18.1	25.3	cell width	
			small size species*	27	16.4 ± 2.5	12.0	21.8	cell width	
		unarmoured groups	small size species*	17	14.7 ± 3.6	8.5	19.7	cell width	
			middle size species*	3	33.9 ± 12	23.6	47.1	cell width	
	Ciliates	Tintinnids		41	13.8 ± 2.6	8.8	18.4	mouth width of lorica	
	16 Sep.	Diatoms	Centrales	<i>Chaetoceros</i> spp.	21	7.1 ± 0.9	6.0	8.3	cell width
			<i>Skeletonema</i> spp.	21	8.1 ± 1.9	5.9	10.4	cell width	
Pennales			<i>Asterionella</i> spp.	24	8.5 ± 1.9	5.3	10.6	cell width	
Dinoflagellates		armoured groups	small size species*	19	15.4 ± 2.5	10.8	20.9	cell width	
			middle size species*	14	30.2 ± 4.7	26.4	45.5	cell width	
		unarmoured groups	<i>A. sanguinea</i>	13	41.3 ± 8.2	27.6	51.9	cell width	
Ciliates		Tintinnids		6	14.2 ± 3.7	7.2	17.3	mouth width of lorica	
21 Jul.		Diatoms	Centrales	<i>Skeletonema</i> spp.	21	8.2 ± 3.4	4.5	12.5	cell width
				<i>Thalassiosira</i> spp.	15	24.7 ± 8.7	7.6	35.9	cell width
			Pennales	<i>Thalassionema</i> spp.	14	4.4 ± 0.7	3.4	6.0	cell width
	Dinoflagellates	armoured groups	<i>A. tamarense</i> s.c.	22	24.1 ± 2.6	19.0	29.5	cell width	
			<i>Diplopsalis</i> spp.	17	21.8 ± 2.2	18.1	25.3	cell width	
			<i>Heterocapsa</i> spp.	19	15.8 ± 2.3	11.7	20.0	cell width	
			small size species*	27	19.4 ± 2.9	13.1	23.3	cell width	
		unarmoured groups	small size species*	17	14.0 ± 2.5	8.8	19.2	cell width	
		middle size species*	5	26.6 ± 2.8	23.6	30.7	cell width		
	Ciliates	Tintinnids		41	13.8 ± 2.6	8.8	18.4	mouth width of lorica	
16 Sep.	Diatoms	Centrales	<i>Chaetoceros</i> spp.	21	6.1 ± 0.7	5.3	7.5	cell width	
			<i>Skeletonema</i> spp.	21	8.4 ± 2.3	4.9	11.6	cell width	
		Pennales	<i>Asterionella</i> spp.	21	10.8 ± 1.5	8.7	13.8	cell width	
	Dinoflagellates	armoured groups	small size species*	27	15.1 ± 4.1	7.9	23.6	cell width	
			middle size species*	10	40.2 ± 11.0	23.7	50.9	cell width	
			unarmoured groups	<i>Polykrikos</i> spp.	25	40.7 ± 9.3	24.6	60.4	cell width
		groups	<i>A. sanguinea</i>	10	39.7 ± 7.1	31.6	53.3	cell width	
			middle size species*	5	24.2 ± 3.37	21.5	39.3	cell width	
	Ciliates	Tintinnids		6	12.4 ± 4.8	7.8	17.4	mouth width of lorica	

\* Small and middle-sized dinoflagellates were roughly distinguished by cell lengths below and above 30 μm.

種の混合組成であった。両港ともに小型有殻種は少しずつ増加する中で大津漁港では*Akashiwo sanguinea*、十勝港では*Polykrikos* spp.が急増した。調査を通じて*Karenia selliformis*は出現せず、*K. mikimotoi*は春季のブルーム期にわずかに出現した。

大津漁港と十勝漁港における春季・夏季～秋季の渦鞭毛藻ブルームピーク時の珪藻、渦鞭毛藻の優占種の細胞サイズと有鐘織毛虫のロリカ径の計測結果を示す (Table 2)。いずれのブルームにおいても有鐘織毛虫のロリカ径は平均で12.4～14.2 μmであった。これに対して、珪藻では中心目の*Chaetoceros* spp. と*Skeletonema* spp.の平

均細胞幅は6～8 μmとロリカ径より狭かったが、これらは長い棘を持ち連鎖体を形成していた。羽状目の*Thalassionema* spp.と*Asterionella* spp.の平均細胞幅は4.4～10.8 μmであったが、細胞長はいずれも30 μmを越えた。渦鞭毛藻では小型の有殻種・無殻種ともに平均細胞幅は14.0～19.4 μmで有鐘織毛虫のロリカ径とほぼ同じあるいは大きかった。

十勝港と大津漁港では6月から11月まで*K. selliformis*は出現しなかった。オホーツク海と太平洋における沿岸調査でも*K. selliformis*は出現しなかった (Table 3)。

太平洋およびオホーツク海沿岸～沖合域における7月

Table 3 Results of occurrence of *Karenia selliformis* in the samples collected from Otsu Fishery Port, Tokachi Port from June to November, and offshore Hokkaido from July to September in 2022.

Area	Year	Month	Day	Number of samples	sampling depth (m)	Water temperature (°C)	<i>Karenia selliformis</i> (cells mL <sup>-1</sup> )
Tokach Port	2022	Jun.-Nov.		19	0-8	8.5-22.9	0
Otsu Fishery Port	2022	Jun.-Nov.		1	0-3	8.8-24.5	0
Okhotsk Sea	2022	Jul.	26-27	16	0	7.5-15.5	0
Pacific Ocean	2022	Jul.	26-31	15	0	8.6-21.6	0
Pacific Ocean	2022	Aug.	17-18	6	0	12.8-20.7	0
Pacific Ocean	2022	Sep.	1-2	7	0	15.7-17.0	0

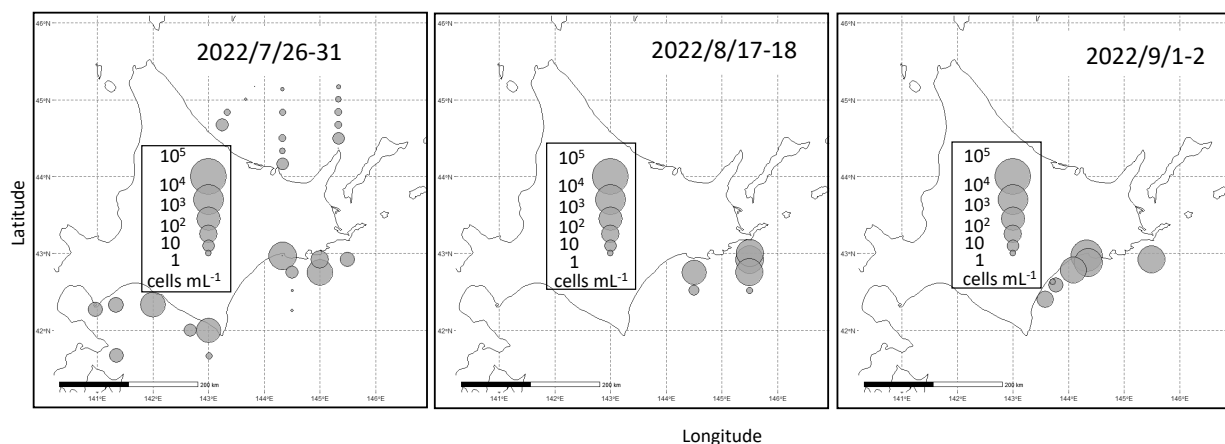


Fig.8 Distribution of diatoms in cell numbers from July to September 2022 in the Pacific Ocean and Okhotsk Sea off Hokkaido.

下旬から九月上旬の珪藻出現数をFig. 8に示す。調査時の水温、塩分範囲はそれぞれ、オホーツク海（7月）：7.5～15.5℃，32.40～32.66，太平洋（7月）：8.6～21.6℃，32.36～33.67，太平洋（8月）：12.8～20.7℃，33.14～33.58，太平洋（9月）：15.7～17.0℃，15.17～33.52であった。珪藻は7月にはオホーツク海では平均細胞数密度（最小～最大幅）が2.5 cells mL<sup>-1</sup>（0～10）と少なく，太平洋では7.0×10<sup>2</sup> cells mL<sup>-1</sup>（10<sup>2</sup>～10<sup>4</sup>）であった。8月の太平洋では2.2×10<sup>3</sup> cells mL<sup>-1</sup>（1～10<sup>4</sup>），9月の太平洋では4.6×10<sup>4</sup> cells mL<sup>-1</sup>（1～10<sup>5</sup>）であり，8，9月の太平洋では珪藻の平均細胞数密度が10<sup>3</sup> cells mL<sup>-1</sup>を上回った。

### 考 察

*K. selliformis*が2022年北海道沿岸に出現しなかったこと  
2022年の大津漁港，十勝港およびオホーツク海と太平洋沿岸域では*K. selliformis*が出現しなかった（Table 3）。北海道が実施した*K. selliformis*の沿岸モニタリングでも2022年6月～12月に本種の出現は確認されなかった（北海道，未発表）。また，釧路管内桂恋漁港における調査では，

2022年1月に*K. selliformis*の出現が確認されたものの，それ以降は検出されていない（水産機構，未発表）。赤潮発生に続く2022年冬の十勝沿岸の水温条件は気象庁のデータによれば，5℃以下が約130日，そのうち2℃以下が約60日，0～1℃が約30日であった（<https://www.data.jma.go.jp/kaiyou/data/db/kaiyo/series/engan121.html>，2024年5月1日）。*K. selliformis*の北海道株は弱光条件では水温10℃よりも5℃の培養環境で生残率が高くなり，5℃では90日以上生残することができる（湯浅ら，2024）。また，*K. selliformis*のシストの存在は確認されおらず（Iwataki *et al.*, 2022），シストの存在を確認するための底泥培養実験でも未だ発芽は確認されていない（坂本ら，2023）。また，近縁の*K. mikimotoi*はシストを形成せず，北海道函館湾の低水温環境では越冬できないことが確認されている（各務ら，2018）。以上のことから，*K. selliformis*はシストを形成をせず，底泥中で冬季の低水温を生き残る生活史を持たないことが推察され，2021年の*K.s.*赤潮に由来する*K. selliformis*は道東沿岸の過酷な冬季水温環境を越すことができなかつた可能性が高い。

2022年の*K. mikimotoi*の出現 *K. mikimotoi*は6月下旬か



ら7月下旬に大津漁港と十勝港でわずかに出現した (Fig.7)。釧路管内の桂恋漁港では6月下旬に出現した(水産機構, 未発表)。北海道が実施した沿岸モニタリングでは根室・釧路・十勝・日高で7月中旬～8月上旬にわずかに出現した(北海道, 未発表)。また, 函館湾では*K. mikimotoi*は9月に出現し数カ所で赤潮形成に至った(水上, 2023)。*K. mikimotoi*は2015年に函館湾ではじめて出現し赤潮形成した(嶋田ら, 2016; 各務ら, 2018)。その後, 2021年には噴火湾で初めて出現し室蘭港および近隣漁港で赤潮を形成した(夏池ら, 2023)。*K. mikimotoi*は対馬暖流・宗谷暖流に乗って比較的早い時期から北海道沿岸に到来し, 石狩湾で5月, オホーツク海の知床沖の宗谷暖流水域で7月に出現が確認されたことがあるので(北海道水産林務部水産局水産振興課・北海道立総合研究機構中央水産試験場資源管理部, 2021), 日本海, オホーツク海を經由し沿岸親潮によって道東沿岸に伝搬し, 沿岸部や港湾部で検出されたと考えられる。

**港湾域における珪藻の増減と全天日射量の関係** 珪藻の増殖には光環境が強く影響することが知られている(Erga and Heimdal, 1984; 紫加田ら, 2010)。Erga and Heimdal (1984) は6日間の平均全天日射量 $13.3 \text{ MJ m}^{-2}$ を下回る条件が珪藻の増殖制限要因となることを指摘している。各務ら(2018)は函館湾における珪藻の減少と平均全天日射量 $13.3 \text{ MJ m}^{-2}$ を下回ることがよく一致することを確かめた。大津漁港, 十勝港における珪藻の増減をみると9月下旬以降に細胞数の大きな減少が認められた(Fig.5)。このことは全天日射量が $13.3 \text{ MJ m}^{-2}$ を下回る日が増加したこと(Fig.5)とよく一致した。他方, 9月下旬以降の栄養塩環境は良かったことから, 珪藻の細胞数減少は栄養塩制限ではなかったと判断できる(Fig.4)。1991年から2020年までの平均全天日射量は9月上旬から $13.3 \text{ MJ m}^{-2}$ を下回っており(Fig.5), 9月以降の道東沿岸は基本的に珪藻の増殖に不利な光条件下にあると考えられる。

**港湾域における珪藻の増減とDINとの関係** DINは6～9月中旬までは3回(6月1日, 7月6日, 9月16日)を除き大津漁港では $20 \mu\text{M}$ , 十勝港では $10 \mu\text{M}$ 以上の濃度が維持された(Fig.4)。十勝管内では6～8月中旬まで降水量の多い日が続く, 9～11月までは降水のない日が多かったことから(Fig.4), 河川由来の栄養塩供給量は6～8月より9～11月に少なかったと推察される。6～9月中旬の全天日射量は比較的多く, 珪藻は $10^4 \sim 10^5 \text{ cells mL}^{-1}$ まで増加した(Fig.5)。この間, 珪藻によるDIN消費分は陸水由来のDINによって補給されていたと考えられる。一方, 9月中旬～11月までは降水量が少ない中でDIN濃度が高目に推移したことになる(Fig.4)。この間の全天日射量は少なく, 珪

藻が $10^3 \text{ cells mL}^{-1}$ を下回ることが多かったことから(Fig.5), 珪藻によるDIN消費の減少がDINの高濃度安定の要因の一つと考えられた。このDINの高濃度安定条件は珪藻と競合する赤潮形成種の増殖のきっかけとなる可能性がある。

**港湾域における渦鞭毛藻ブルームのきっかけに寄与する環境要因** 大津漁港と十勝港の春季・夏季～秋季の渦鞭毛藻ブルームでは, それぞれの期間中の全天日射量はおおむね $13.3 \text{ MJ m}^{-2}$ を越えており, 珪藻の増殖にとって好適な環境であったといえる(Erga and Heimdal, 1984)。渦鞭毛藻ブルーム開始時のDIN, DIPおよびSi濃度はそれぞれ,  $10, 0.5, 1 \mu\text{M}$ を越え, Si/P比は15を上回っていたことから, 栄養塩は珪藻の増殖を抑制する要因ではなかったと判断される。しかし, このときの珪藻の細胞数密度は $10^3 \text{ cells mL}^{-1}$ を下回っており(Table 1), その理由は光と栄養塩条件からは説明できなかった。渦鞭毛藻の増殖は珪藻が減少したときに起きることが知られている(今井, 1995; Imai and Yamaguchi, 2012)。*Karenia mikimotoi*の増殖は珪藻が減少したときに確認されることが多い(山口, 1994; 佐藤ら, 1996; 一見ら, 2007; 西山ら, 2013; 各務ら, 2018)。赤潮原因プランクトンは珪藻の出現密度が $10^3 \text{ cells mL}^{-1}$ を下回った時に増殖しやすいとした報告がある(今井, 2012)。以上から, 大津漁港と十勝港における渦鞭毛藻ブルームのきっかけは珪藻の減少( $< 10^3 \text{ cells mL}^{-1}$ )と関係していた可能性が高い。

**港湾域における渦鞭毛藻ブルームの抑制に寄与する環境要因** 渦鞭毛藻ブルームのピーク時のDIN濃度は十勝港の春季のブルームを除き $10 \mu\text{M}$ を大きく下回り, N/P比も16を大きく下回っていたことから(Table 1), 珪藻によってN欠乏の状況にあった可能性がある。この3つのケースでは, 栄養塩をめぐる珪藻と渦鞭毛藻の種間競争による渦鞭毛藻ブルームの抑制があったのかもしれない。他方, 十勝港の春季のブルームのピーク時のDIN濃度は $17.9 \mu\text{M}$ と高く, 渦鞭毛藻ブルームのピーク時には珪藻にとって引き続き増殖過程にあったため(Table 1), 渦鞭毛藻ブルームの終りが栄養塩をめぐる種間競争によるものであったとは考えにくい。渦鞭毛藻ブルーム4例中3例で珪藻との栄養塩をめぐる種間競争が認められたことから, 珪藻の存在は渦鞭毛藻ブルームを抑制する要因として重要であると考えられる。

有鐘織毛虫の増加は渦鞭毛藻ブルームに遅れて始まり, 渦鞭毛藻ブルームのあとに個体数ピークが観察された(Fig.6, Table 1)。このことから有鐘織毛虫の捕食による影響の可能性が疑われた。有鐘織毛虫はロリカ径が餌料の条件を決定する(神山, 1999)。その上限はロリカ径の40～50% (Spittler, 1973; Heinbokel, 1978), 75～87%

(Verity and Villareal, 1986), ロリカ径に等しい (Capriulo, 1982) などの知見があり, ロリカの大きさの範囲内で餌料に対する摂食応答はかなり柔軟性があると解釈されている (Capriulo, 1990)。多くの有鐘織毛虫はナノサイズの鞭毛藻 (Sherr *et al.*, 1986) や小型の渦鞭毛藻 (Stoecker *et al.*, 1984) を捕食する。大型の珪藻や渦鞭毛藻は有鐘織毛虫の餌料に適さないが珪藻の突起物を物理的衝撃によって除去すると活発に捕食し, 餌料価値が高まる (Verity and Villareal, 1986)。大津漁港, 十勝港における春季と夏季~秋季の渦鞭毛藻ブルームを構成した渦鞭毛藻種の細胞サイズはいずれも出現した有鐘織毛虫のロリカ径より大きく (Table 2), 有鐘織毛虫による渦鞭毛藻ブルームコントロールの可能性は低かったと考えられる。出現した珪藻の中で優占した *Skeletonema* spp. と *Chaetoceros* spp. の細胞幅は有鐘織毛虫のロリカ径より小さく, 単一細胞, 短い連鎖や棘等の折れた細胞は餌料として有効なので (Verity and Villareal, 1986), 有鐘織毛虫の増加は珪藻の増加に応答したのかもしれない。

#### 港湾域における渦鞭毛藻ブルームの構成種と優占種の消長

春季の渦鞭毛藻ブルームでは *Atsc* (大津・十勝) と *Diplopsalis* spp. (十勝) が急増したのに対し, 夏季~秋季の渦鞭毛藻ブルームでは *Peridinium* 科の小型種と *Akasiwo sanguinea* (大津漁港) あるいは *Polykrikos* spp. (十勝漁港) が急増し, 優占種となった。これらのうち *Atsc*, *Akasiwo sanguinea* は混合栄養種 (Lim *et al.*, 2019; Bockstahler and Coats, 1993), *Polykrikos* spp. は従属栄養種 (Jeong *et al.*, 2001) である。春季の渦鞭毛藻ブルームで優占した *Atsc* は細胞数ピーク時に大型の接合子が観察されたことから, 有性生殖によるシストの形成のち水柱から消失する過程が捉えられたと考えられる。他方, 大津漁港 (十勝港) における夏季~秋季の渦鞭毛藻ブルームの主な構成種である *Peridinium* 科の小型種と *Akasiwo sanguinea* (*Polykrikos* spp.) は被食者と捕食者の関係にあり (Bockstahler and Coats, 1993), *Peridinium* 科の小型種の増加に続いて *Akasiwo sanguinea* あるいは *Polykrikos* spp. が急増し, それによって *Peridinium* 科の小型種が減少したように見える。これは *Polykrikos kofoidii* の捕食圧によって *Gymnodinium catenatum* のブルーム終焉がもたらされた事例 (Matsuyama *et al.*, 1999) と似ていた。丸・角田 (2000) は十勝海域3カ所 (大津・大樹・広尾) で1992~1998年の8~10月に渦鞭毛藻ブルームのモニタリングを行い, 5年間の渦鞭毛藻ブルームの優占種は *Protoperdinium* spp., *Prorocentrum mians* および *Prorocentrum triestinum* であること, 年・場所によって優占種は交替したことを報告している。 *Protoperdinium* spp. の多くは従属栄養種であり (Hallegraeff and Reid, 1986; Lessard and Rivkin, 1986;

Jacobson, 1986), *P. micans* と *P. triestinum* は混合栄養者 (Jeong *et al.*, 2005) である。珪藻を餌とする *Protoperdinium* spp. の細胞数ピークは珪藻ブルームピークあるいはその後に形成されることが報告されている (Kjæret *et al.*, 2000)。 *P. micans* と *P. triestinum* は独立栄養者として増殖し赤潮形成することが知られている (鳥海, 1987) が, 従属栄養者としてもふるまう (Jeong *et al.*, 2001)。このように毎年の渦鞭毛藻ブルームの優占種は栄養型も様々であり, 年によって優占種が異なるのは珪藻との種間競争関係や被食~捕食関係が複雑に影響するためと考えられる。

**十勝における渦鞭毛藻赤潮の発生時期** 1970~1980年代に十勝沿岸で発生した赤潮はいずれも9月中旬~下旬に発生していた (角田, 2001)。大津漁港と十勝港における渦鞭毛藻の春季と夏季~秋季のブルームの消長は珪藻の消長と密接に関係していた (Fig. 6, Table 1)。珪藻の増殖は光環境の季節変化に大きく影響され, 平均全天日射量が  $13.3 \text{ MJ m}^{-2}$  以上となる6~9月中旬は増殖適期,  $13.3 \text{ MJ m}^{-2}$  以下となるそれ以降11月までは増殖不適期と考えられた。珪藻の増殖適期に河川由来の栄養塩が供給されると珪藻が活発に増殖できるため, 増殖速度が相対的に遅い渦鞭毛藻は栄養塩をめぐる競合によって増殖が抑制される可能性が高い。しかし, 9月中旬以降11月までは季節的な光条件の悪化による珪藻の競争力低下が生じるため, この時期に大雨+その後の風などの条件 (角田, 2001) があれば, 渦鞭毛藻にとっては珪藻との種間競争に勝てるチャンスが増加すると考えられる。さらに, 上記のとおり渦鞭毛藻ブルームにおける種間関係は珪藻~渦鞭毛藻だけではなく, 渦鞭毛藻同士の被食-捕食の関係や織毛虫類の捕食, さらにバクテリアやHNF (heterotrophic nanoflagellates) などが関わり複雑な microbial loop が形成される (Kamiyama *et al.*, 2000)。角田 (2001) は十勝沿岸の赤潮発生は台風の通過による大雨・大時化ののちの静穏晴天の持続が必要条件であるが十分条件ではないことを示しているが, 赤潮の発生には必要条件を満たした環境中での生物種間の関係が重要な役割を果たすと考えられる。

## 謝 辞

国立研究開発法人水産研究・教育機構の神山孝史博士には, 原稿の御高閲をいただき大変貴重なご意見をいただいた。ここに記して心より感謝の意を表します。

本研究は令和3年度漁場環境改善緊急対策事業「赤潮の発生メカニズムの解明等による発生予察手法の開発及び新たな赤潮原因プランクトンの水産生物に対する影響等の調査」のなかで実施された。

## 文 献

- Bockstahler KR, Coats DW. Grazing of the mixotrophic dinoflagellate *Gymnodinium sanguineum* on ciliate populations of Chesapeake Bay. *Mar. Biol.* 1993 ; 116 : 447-487.
- Capriulo GM. Feeding of field collected tintinnid microzooplankton on natural food. *Mar. Biol.* 1982 ; 71 : 73-86.
- Capriulo GM. Feeding-related ecology of marine protozoa. In: Capriulo GM (ed). *Ecology of Marine Protozoa*, Oxford Univ. Press, New York. 1990 ; 186-259.
- Erga SR, Heimdal BR. Ecological studies on the phytoplankton of Korsfjorden, western Norway, the dynamics of a spring bloom seen in relation to hydrographical conditions and light regime. *J. Plankton Res.* 1984 ; 6 : 67-90.
- Hallegraeff GM, Reid DD. Phytoplankton species successions and their hydrological environment at a coastal station off Sydney. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 1986 ; 37 : 361-377.
- Hasegawa N, Watanabe T, Unuma T, Yokota T, Izumida D, Nakagawa T, Kurokawa T, Takagi S, Azumaya T, Taniuchi Y, Kuroda H, Kitatsuji S, Abe K. Pepeated reaching of the harmful algal bloom of *Karenia* spp. around the Pacific shoreline of Kushiro, eastern Hokkaido, Japan, during autumn 2021. *Fisheries Science* 2022 ; 88 : 787-803.
- Hutton RF. Notes on the causes of discolored waters along the southwest coast of Florida. *Q. J. Fla. Acad. Sci.* 1960 ; 19 : 124-146.
- Heinbokel JF. Studies on the functional role of tintinnids in the Southern California Bight. II. Grazing rates of field populations. *Mar. Biol.* 1978 ; 47 : 191-197.
- 一見和彦, 宮尾和宏, 門谷茂. 瀬戸内海引田湾における有害赤潮鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* (渦鞭毛藻) の赤潮発生年と非発生年の海域環境の比較. *日本プランクトン学会報* 2007 ; 54 : 9-15.
- 北海道水産林務部水産局水産振興課・北海道立総合研究機構中央水産試験場資源管理部. 函館湾におけるカレンシア・ミキモトイに係る監視の手引き. 札幌. 2021.
- 今井一郎. 珪藻類を用いたシャットネラ赤潮の生態学的防除の可能性. *月刊海洋* 1995 ; 27 : 603-612.
- 今井一郎. ラフィド藻赤潮の発生機構と予知「水産研究叢書48, 有害・有毒赤潮の発生と予知・防除(石田祐三郎, 本城凡夫, 福代康夫, 今井一郎編)」, 日本水産資源保護協会, 東京. 2000 ; 29-70.
- 今井一郎. シャットネラ赤潮の生物学. *生物研究社*, 東京 2012 ; 184pp.
- Imai I, Yamaguchi M. Life cycle, physiology, ecology and red tide occurrences of the fish-killing raphidophyte *Chattonella*. *Harmful Algae* 2012 ; 14 : 46-70.
- Ingle RM, Williams J. Introduction to a northeast Gulf of Mexico red tide. In: *Observations of an Unusual Red Tide: A Symposium*. Fla. Board Conserv. Mar. Lab. Prof. Pap. Ser. 1966 ; 8 : pp. 1-8.
- Iwataki M, Lum WM, Kuwata K, Takahashi K, Arima D, Kuribayashi T, Kosaka Y, Hasegawa N, Watanabe T, Shikata T, Isada T, Orlova TY, Sakamoto S. Morphological variation and phylogeny of *Karenia selliformis* (Gymnodiniales, Dinophyceae) in an intensive cold-water algal bloom in eastern Hokkaido, Japan. *Harmful Algae* 2022 ; 114 : 102204.
- Jacobson DM, Anderson DM. Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms. *J. Phycol.* 1986 ; 22 : 249-258.
- Jeong HJ, Kim SK, Kim JS, Kim ST, Yoo YD, Yoon JY. Growth and grazing rates of the heterotrophic dinoflagellate *Polykrikos kofoidii* on red-tide and toxic dinoflagellates. *J. Eukaryot. Microbiol.* 2001 ; 48 : 298-308.
- 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) : 1-11.
- 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 : 12-17.
- 神山孝史. 沿岸域における織毛虫類の摂食生態(総説) *日本プランクトン学会報* 1999 ; 46(2) : 113-133.
- Kamiyama T, Itakura S, Nagasaki K. Changes in microbial loop components: effects of a harmful algal bloom formation and its decay. *Aquat. Microb. Ecol.* 2000 ; 21 : 21-30.
- Katano T, Yoshida M, Lee J, Han MS, Hayami Y. Fixation of *Chattonella antiqua* and *C. marina* (Raphidophyceae) using Hepes-buffered paraformaldehyde and glutaraldehyde for flow cytometry and light microscopy. *Phycologia* 2009 ; 48 : 473-479.
- Kjærøet AH, Naustvoll L, Paasche E. Ecology of the heterotrophic dinoflagellate genus *Protoperidinium* in the inner Oslofjord (Norway). *Sarsia North Atlantic Marine Science* 2000 ; 85(5-6) : 453-460.



- Kuroda H, Azumaya T, Setou T, Hasegawa N. Unprecedented outbreak of harmful algae in Pacific coastal waters off southeast Hokkaido, Japan, during late summer 2021 after record-breaking marine heatwaves. *J. Mar. Sci. Eng.* 2021 ; 9 : 1335.
- Kuroda H, Taniuchi Y, Watanabe T, Azumaya T, Hasegawa N. Distribution of harmful algae (*Karenia* spp.) in October 2021 off southeast Hokkaido, Japan. *Frontiers in Marine Science* 2022 ; 9 : 841364.
- Lessard EJ, Rivkin RB. Nutrition of microzooplankton and microzooplankton from McMurdo Sound. *Antarctic J. US* 1986 ; 21 : 187-188.
- Lim AS, Jeong HJ, OK JH. Five *Alexandrium* species lacking mixotrophic ability. *Algae* 2019 ; 34(4) : 289-301.
- 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.
- Matsuyama Y, Miyamoto M, Kotani Y. Grazing impacts of the heterotrophic dinoflagellate *Polykrikos kofoidii* on a bloom of *Gymnodinium catenatum*. *Aquat Microb Ecol.* 1999 ; 17 : 91-98.
- 美坂正, 安東祐太郎. 北海道太平洋沿岸で発生した大規模有害赤潮について 試験研究は今 2021 ; 943 : [www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/att/ima943.pdf](http://www.hro.or.jp/list/fisheries/marine/att/ima943.pdf) (2023/01/20) .
- 美山透 最近の海洋熱波・寒波(2022/6)黒潮親潮ウオッチ. 2022: <https://www.japstec.go.jp/aplinfo/kowatch/?p=11508> (2024/5/24).
- 宮園章, 西田芳則, 嶋田宏, 有馬大地, 栗林貴範, 安東祐太郎, 品田晃良, 安永倫明, 稲川亮 2021年秋に発生した北海道の赤潮 -発生過程- 養殖ビジネス 2023 ; 4 : 55-62.
- 宮園章, 黒田寛 2021年北海道太平洋沿岸に発生した *Karenia selliformis*赤潮のタネの由来について~カムチャッカから道東に至る輸送経路と経験水温についての検討~ 北水試研報 2024 ; 106 : 1-10.
- 水上卓哉 北海道南部海域における *Karenia mikimotoi* の出現状況および赤潮形成について 令和5年度漁場環境保全関係研究開発推進会議 赤潮・貝毒部会 講演要旨集 2023 ; 1.
- 夏池真史, 金森誠, 工藤勲. 有害渦鞭毛藻 *Karenia mikimotoi* の噴火湾における初出現と室蘭港における赤潮形成について. 北水試研報 2023 ; 104 : 21-31.
- 西山嘉乃, 河口真弓, 吉田幸史, 野口浩介, 寺田雅彦, 明田川貴子, 江口泰蔵. 2012年夏季に伊万里湾佐賀県海域で発生した *Karenia mikimotoi*赤潮. 佐賀県玄海水産振興センター研究報告 2013 ; 6 : 31-62.
- 鬼塚剛, 青木一弘, 清水学, 松山幸彦, 木元克則, 松尾齊, 未代勇樹, 西広海, 田原義男, 櫻田清成. 2010年夏季に八代海で発生した *Chattonella antiqua* 赤潮の短期動態 -南部海域における出現特性. 水産海洋研究 2011 ; 75 : 143-153.
- 坂本節子, 湯浅光貴, 北辻さほ, 紫加田知幸 生物生態的特性から *Karenia selliformis*赤潮の発生機構を考える. 水産海洋研究 2023 ; 35-37.
- 佐藤利幸, 本田清一郎, 池内仁. 福岡湾における *Gymnodinium mikimotoi* 栄養細胞の季節変化. 福岡県水産海洋技術センター研究報告 1996 ; 5 : 51-58.
- Sherr EB, Sherr BF, Fallon RD, Newell SY. Small aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 1986 ; 31:177-183.
- 紫加田知幸, 櫻田清成, 城本祐助, 生地暢, 吉田誠, 大和田紘一. 八代海における植物プランクトンの増殖に与える水温, 塩分および光強度の影響. 日本水産学会誌 2010 ; 76 : 34-45.
- 紫加田知幸, 湯浅光貴, 北辻さほ, 長谷川夏樹, 鶴沼辰哉, 山崎康裕, 西槇俊之. *Karenia selliformis*の毒性と鉛直移動特性. 水産海洋研究 2023 ; 87(1) : 37-38.
- 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(6) : 934-938.
- Spittler P. Feeding experiments with tintinnids. *Oikos suppl.* 1973 ; 15 : 128-132.
- Stoecker DK, Davis LH, Anderson DM. Fine scale spatial correlations between planktonic ciliates and dinoflagellates. *J. Plankton Res.* 1984 ; 6(5) : 829-842.
- 鳥海三郎. 赤潮生物研究指針(日本水産資源保護協会編) 秀和, 東京 1987 ; p. 315-324.
- Verity PG, Villareal TA. The relative food value of diatoms, dinoflagellates, flagellates and cyanobacteria for tintinnid ciliates *Archiv fr Protistenkunde* 1986 ; 131 : 71-84.
- 高嶋孝寛, 中川工. 2021年道東大規模有害赤潮による被害について 水産海洋研究, 2023 ; 87(1) : 27-28.
- Taniuchi Y, Watanabe T, Azumaya T, Takagi S, Kasai H, Nakanowatari T, Ohnishi T, Kakehi S, Kuroda H. Drastic changes in a lower-trophic-level ecosystem attributed to unprecedented harmful algal outbreaks in 2021 on the Pacific shelf off southeast Hokkaido, Japan. *Continental Shelf Research* 2023 ; 267 : 105114.
- 山口篤, 濱尾優介, 松野孝平, 飯田高大. 2021年秋季北海道太平洋沿岸における有害赤潮藻 *Karenia selliformis* の水平分布および植物プランクトンの群



集構造 水産海洋研究 2022；86(2)：41-49.  
山口峰生. *Gymnodinium nagasakiense*の赤潮発生機構と発生予知に関する生理生態学的研究. 南西海区水産研究所研究報告 1994；27：251-394.  
湯浅光貴, 内田肇, 紫加田知幸, 山崎康裕. *Karenia selliformis*の毒性についての新知見 令和5年度日本水産学会春季大会水産環境保全委員会企画シンポジウム, 近年の日本沿岸における赤潮：発生の特徴と新たな対策を考える, 要旨集 2023；p. 12.

湯浅光貴, 外丸祐司, 坂本節子. (2)赤潮による深い水深への影響等に関する調査 エ 原因プランクトンの越冬細胞生残条件の検討 令和4年度 北海道赤潮対策緊急支援事業 赤潮の発生メカニズムの解明等による発生予察手法の開発及び新たな赤潮原因プランクトンの水産生物に対する毒性の影響等の調査事業成果報告書. 北海道太平洋赤潮共同研究機関, 2024；52-55.