HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	有明海，八代海，及び鹿児島湾の海底泥中における有害赤潮ラフィド藻 Heterosigma akashiwo のシストの分布
Author(s)	今井, 一郎; 奥田, 亜友美; 板倉, 茂; 山口, 峰生
Citation	北海道大学水産科学研究彙報, 64(3), 89-103
Issue Date	2014-12-15
DOI	10.14943/bull.fish.64.3.89
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/57519
Type	bulletin (article)
File Information	bull.fish.64.3.89.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

北 大 水 産 彙 報
64(3), 89-103, 2014.
DOI 10.14943/bull.fish.64.3.89

有明海，八代海，及び鹿児島湾の海底泥中における有害赤潮ラフィド藻 *Heterosigma akashiwo* のシストの分布

今井　一郎[1)]・奥田亜友美[2)]・板倉　　茂[3)]・山口　峰生[4)]

(2014 年 9 月 2 日受付，2014 年 9 月 30 日受理)

Abundance and Distribution of Cysts of the Noxious Red Tide Flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) in Bottom Sediments of Ariake Sea, Yatsushiro Sea and Kagoshima Bay, West and South Coastal Seas of Kyushu, Japan

Ichiro IMAI[1)], Ayumi OKUDA[2)], Shigeru ITAKURA[3)] and Mineo YAMAGUCHI[4)]

Abstract

The fish-killing flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) has a cyst stage in the life cycle. The cysts play an important role functioning as resistant cells to survive adverse environments. They also play a key role in initiating red tides in early summer in temperate coastal waters. Abundance and distribution of viable *H. akashiwo* cysts possessing germination ability in bottom sediments were investigated in Ariake Sea, Yatsushiro Sea, and Kagoshima Bay, west and south coast of Kyushu, Japan. Viable cysts showing germination ability were enumerated with the extinction dilution method (most probable number method) using surface sediment samples (top 3-cm depth) collected in June 2003. In Ariake Sea, *H. akashiwo* cyst density ranged from 244 to 11,613 (mean, 2,240) MPN cm^{-3} (wet sediment), and from 242 to 10744 (mean, 1,719) MPN cm^{-3} (wet sediment) in Yatsushiro Sea, and from 238 to 2,244 (mean 782) MPN cm^{-3} (wet sediment) in Kagoshima Bay, respectively. Abundant points were detected in the areas of *H. akashiwo* red tide occurrences. Cyst densities have no significant relationships with mud contents (%) in Ariake Sea and Yatsushiro Sea, but cysts tended to be abundant at the points with high mud contents in Kagoshima Bay. The information of cyst densities should be effectively utilized together with the results of monitoring of vegetative cells and bottom water temperature affecting the germination of cysts in red-tide occurring areas.

Key words : Red tide, *Heterosigma akashiwo*, Cyst, Ariake Sea, Yatsushiro Sea, Kagoshima Bay, Bottom sediment, MPN method

緒　　言

我が国は 1960～1970 年代に高度経済成長時代を迎え，産業排水や生活廃水による際限のない海洋汚染と沿岸域の富栄養化に見舞われた。一方では獲る漁業から作る漁業への転換に伴い，給餌養殖を中心とする養殖漁業が発展した結果，残餌や大量の排泄物による水質悪化が著しく進行し，沿岸海域における有機汚濁と富栄養化に拍車をかけた。その影響の結果として頻繁かつ大規模な有害赤潮の発生が毎年夏季の恒例となり，魚介類の大量斃死による沿岸漁業への被害が各地で引き起こされ，安定的な漁業生産に支障をきたすこととなった (石田，2001 ; Imai et al., 2006 ; 今井，2012a)。

赤潮とは，水中の微小生物，特に植物プランクトンの大量増殖や集積の結果生ずる海水の着色現象のことを指す (岩崎，1976 ; 今井，2012b)。植物プランクトンは海洋における一次生産者であり，多くの種は大量増殖して赤潮状態になっても他生物に対して悪影響を与えないが，中には魚類を中心に海洋生物に斃死等の悪影響を与えるものが存在する。そのような植物プランクトンは，国際的には Harmful algae と呼ばれ，それらが個体群を増加させる現象は “Harmful algal bloom : HAB” と称される (今井，

1) 北海道大学大学院水産科学研究院海洋生物資源科学部門海洋生物学分野浮遊生物学領域 (E-mail : imai1ro@fish.hokudai.ac.jp)
(*Plankton Laboratory, Division of Marine Bioresource and Environmental Science, Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University*)
2) 京都大学大学院農学研究科応用生物科学専攻
(*Division of Applied Biosciences, Graduate School of Agriculture, Kyoto University*)
3) 独立行政法人水産総合研究センター増養殖研究所
(*National Research Institute of Aquaculture, Fisheries Research Agency*)
4) 独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所
(*National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Fisheries Research Agency*)

2001)。HAB は次に述べる様に 4 つのタイプに類型化される。すなわち，1) 基本的に無害であるが高密度になった後に溶存酸素の欠乏等を引き起こし，魚介類の斃死を引き起こす大量増殖ブルーム，2) 自身の細胞内に保有する毒が生態系の食物連鎖を通じて魚介類に蓄積され海産哺乳類や人間等に被害を与える有毒ブルーム，3) 人間には無害であるが増殖して魚介類に斃死被害を起こす有害赤潮，4) 海苔養殖が行われる時期に増殖して海水中の栄養塩類を消費し尽くし海苔の品質を低下させる珪藻赤潮，以上の 4 つである (今井ら，2000)。

ラフィド藻の 1 種である *Heterosigma akashiwo* (Hada) Hada ex. Hara et Chihara は，我が国の沿岸域において養殖魚類に多大な漁業被害を与える赤潮生物の代表的な種の 1 つである (Hara and Chihara, 1987)。*H. akashiwo* による赤潮は，富栄養化した内湾域で初夏を中心にほぼ毎年のように規則正しく発生するのが大きな特徴である (矢持，1989 ; Itakura et al., 1996a ; Li and Smayda, 2000)。発生域も亜熱帯～温帯～亜寒帯域と広く，多くの国の沿岸域において赤潮が確認されている。海外では特に北米や南米，北欧の沿岸において天然や養殖のサケ類等に多大な被害を与えており (Taylor and Haigh, 1993 ; Smayda, 1998 ; Rensel et al., 2010 ; 今井，2013)，我が国では鹿児島湾や土佐湾において養殖ブリに甚大な斃死被害が生じている (折田ら，1999 ; 今井，2013)。

H. akashiwo の栄養細胞は単細胞性で，回転しながら泳ぐ。増殖は栄養細胞の二分裂によって行われる (Hara and Chihara, 1987)。増殖が可能な温度範囲は 10～30°C であり，増殖の最適温度は 18～26°C である (Watanabe et al., 1982 ; 矢持，1984 ; 山砥ら，2006)。温度 7°C では全く増殖しないが (矢持，1984)，冬季の水温 5.8°C でも大阪湾で生存が確認されている (Yamochi, 1984)。本種は生活史の中で耐久細胞であるシストの時期を持っており，広島湾の海底泥から，周囲を粘質物に被われたほぼ球形 (径 8～12 μm) のシストが発見されている (Imai et al., 1993)。シストの色は黄緑～茶色で各シストは 4～11 個の葉緑体を持ち，また 1 個のシストから 1 個の細胞の発芽が確認されている (Imai et al., 1993)。シストは環境の悪化に対して一般に強い抵抗力を有し，種の分布域の拡大，不適な環境下での生き残り，ならびに同一海域において毎年繰り返し発生するブルームの供給源，すなわち "seed population" として重要な役割を果たすと考えられている (Fukuyo, 2003 ; Imai, 2003)。*H. akashiwo* のシストは温度 5°C では発芽が認められず，10°C でわずかに発芽し，15°C 以上で活発に発芽すると報じられている (Imai and Itakura, 1999)。従って，底層水温 15°C が，海底のシストの発芽の活発化に伴う赤潮発生の初期過程における，1 つの有効な目安になると提案されている (Imai and Itakura, 1999 ; Imai, 2003)。また，底層水温が 15°C に達する初夏は成層が発達している時期であり，表層では水温が 18°C あるいはそれ以上に達しているため，栄養細胞の増殖にとって表層は好適な環境である (矢持，1989)。

H. akashiwo は冬季にも水柱に栄養細胞が確認されているが (矢持，1989 ; Imai and Itakura, 1999)，初夏にほぼ毎年規則正しく発生する本種の赤潮のための "seed population" としては，シストの役割が大きいと考えられる。冬季の物理・化学・生物学的諸要因により，栄養細胞の状態での越冬は生存においてマイナスの影響を大きく受けると考えられ，その場合越冬後の個体群サイズが年によって大きく異なると予想される。一方でシストは冬季の低温の劣悪な環境条件によっても悪影響を殆ど受けないため，晩春～初夏に好適な温度条件下でシストが安定的に発芽し，*H. akashiwo* がその後に水柱で赤潮に至る個体群を形成すると想定される。このような機構により，殆ど毎年のように初夏に規則正しく赤潮を形成すると考えられる (今井ら，2000 ; Imai, 2003)。

海底泥中のシストの有無，分布密度，あるいは地理的な分布パターンの調査を通じて，当該海域における有毒・有害プランクトンの発生の履歴や，将来の潜在的なブルーム発生の可能性等を評価することができる (Anderson et al., 1982 ; 山口ら，1995 ; 小谷ら，1998)。赤潮の発生機構の解明や発生予察のためのモニタリング調査を行う上で，現場海域における原因生物のシストの密度と水平的及び鉛直的分布を明らかにすることは極めて重要な課題といえる。そこで本研究では，本種の赤潮の発生と養殖魚類の大量斃死被害の履歴のある鹿児島湾，さらに様々な赤潮が発生している有明海および八代海を対象として，海底泥中の *H. akashiwo* のシストの分布を調べた。これにより，*H. akashiwo* 赤潮の発生機構と発生予知に向けて手掛かりを得ることを目的とした。そして，現場における赤潮の発生とシストの関係について考察を加えた。

材料および方法

調査は 2003 年 6 月 1 日～7 日に，独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所の調査船しらふじ丸 (138 トン) を用いて行われた。九州西部の有明海，八代海，および鹿児島湾に設定した各定点 (Figs. 1-3) において，海底泥試料を採取した。なお，有明海の定点 AK21 と AK22 は底質が岩石等で粗く採泥不能であったため，定点から除外した。海底泥の採取には基本的に KK 式柱状採泥器 (木俣ら，1960) を用いたが，泥質が粗くて採取が不可能な場合には，SM (Smith-MacIntyre) 式採泥器を用いて採取した。得られた海底泥の表層から 3 cm の海底泥を取り，不透明なプラスチック容器に封入後，実験に用いるまで温度 10°C の冷暗所に保存した。現場では同時に透明度，水温，塩分を測定した。

海底泥中に存在する発芽可能な *H. akashiwo* のシストの計数には，Fig. 4 に示す終点希釈法 (MPN 法) を用いた (Imai et al., 1984 ; 今井ら，1990 ; Imai and Itakura, 1991)。手順は以下の通りである。採取後に冷暗所保存した海底泥試料

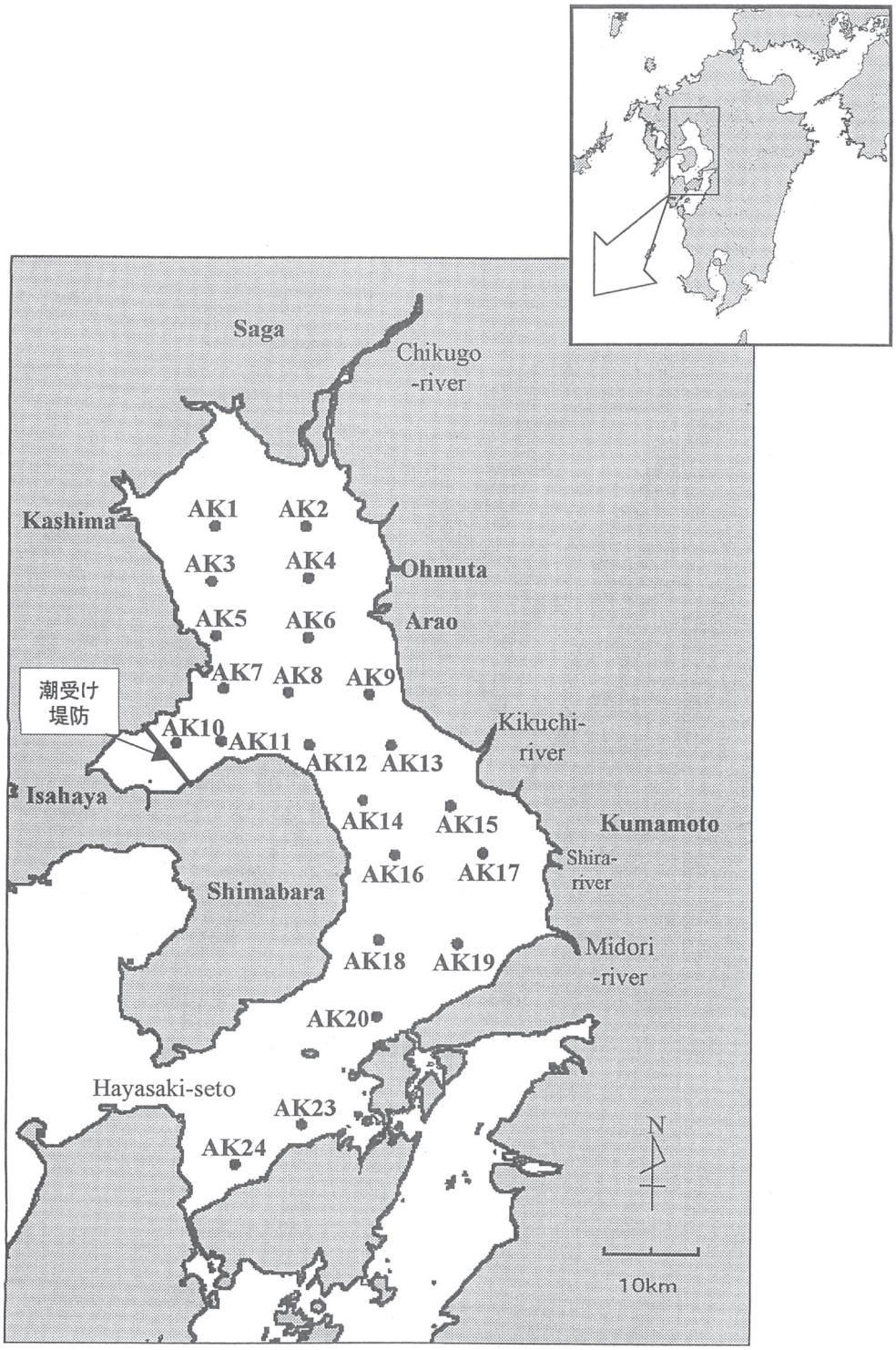

Fig. 1. Location of the sampling stations in the Ariake Sea.

をよく撹持した後，約 1.5 g の湿泥を滅菌濾過海水に 0.1 g mL^{-1} になるよう懸濁し，これを 10^0 希釈懸濁液とした。続いて，改変 SWM-3 培地 (Table 1) (Chen et al., 1969 ; Imai et al., 1996) に GeO_2 を最終濃度が 1 mg L^{-1} になるよう加えたものを用いて 10 倍に希釈したものを 10^{-1} 希釈懸濁液とした。さらに同様に 10 倍希釈を順次行い，10^{-6} 希釈懸濁液まで作製した。なお GeO_2 は，休眠期細胞から発芽/復活した珪藻類に対し，正常な被殻形成を阻害することによって増殖を阻害する (Lewin, 1966)。これによって珪藻類が抑制され，その結果，発芽して生じた *H. akashiwo* の増殖が容易になり，*H. akashiwo* シストの正確な計数値が得られる。希釈段階 10^{-2}～10^{-6} の各懸濁液を組織培養用マイ

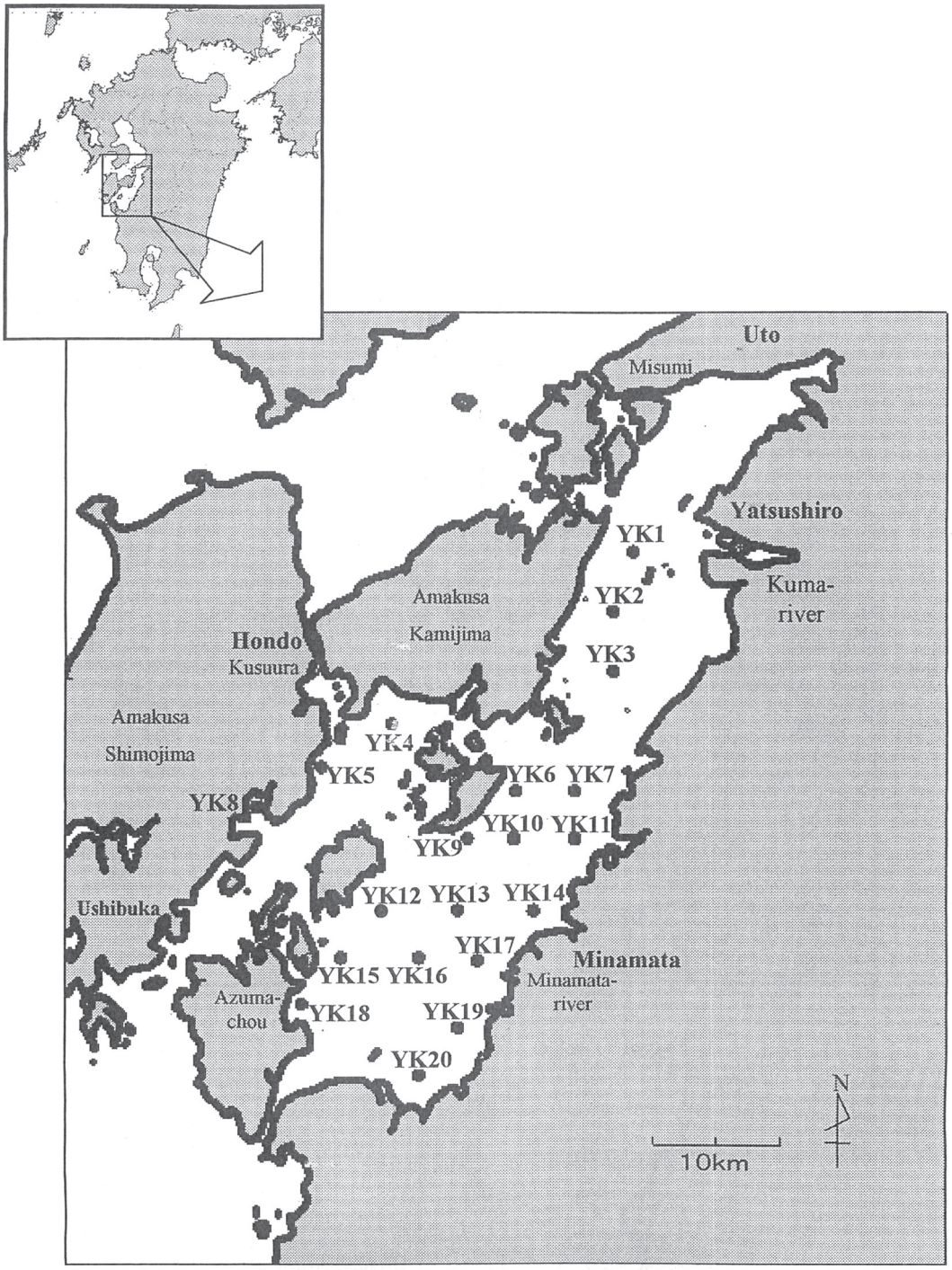

Fig. 2. Location of the sampling stations in the Yatsushiro Sea.

クロプレート (48 ウェル，Iwaki 社製) に 1 ml ずつ 5 ウェルに接種し，温度 20°C，光強度 100 µmol photons m^{-2} s^{-1}，明暗周期 14hL-I0hD の条件下で培養した。培養開始から 7～10 日間後，倒立型落射蛍光顕微鏡 (Nicon, TMD300) を用い，各ウェルについてシストから発芽し増殖した *H. akashiwo* の栄養細胞の有無の観察を行った。必要に応じて最長 20 日後まで培養を続け，適宜観察を行った。*H. akashiwo* 栄養細胞が確認されたウェルを陽性とし，各希釈段階の陽性ウェル数の組合せにより，最確数表 (伊藤・今井，1987) をもとに海底泥中に存在する発芽可能な *H. akashiwo* のシスト数 (MPN g^{-1} 湿泥) を算出した。各海底泥試料について，湿泥 1 cm^3 当たりのシスト数 (MPN cm^{-3} 湿泥) は，得られた最確数に試料の見かけの比重を乗じて求めた。海底泥の見かけの比重は Kamiyama (1996) の方法に従って測定した。また，目合い 63 µm の筋を用いて各海底泥試料をサイズ分画し，泥分率 (径 63 µm 以下の粒子が

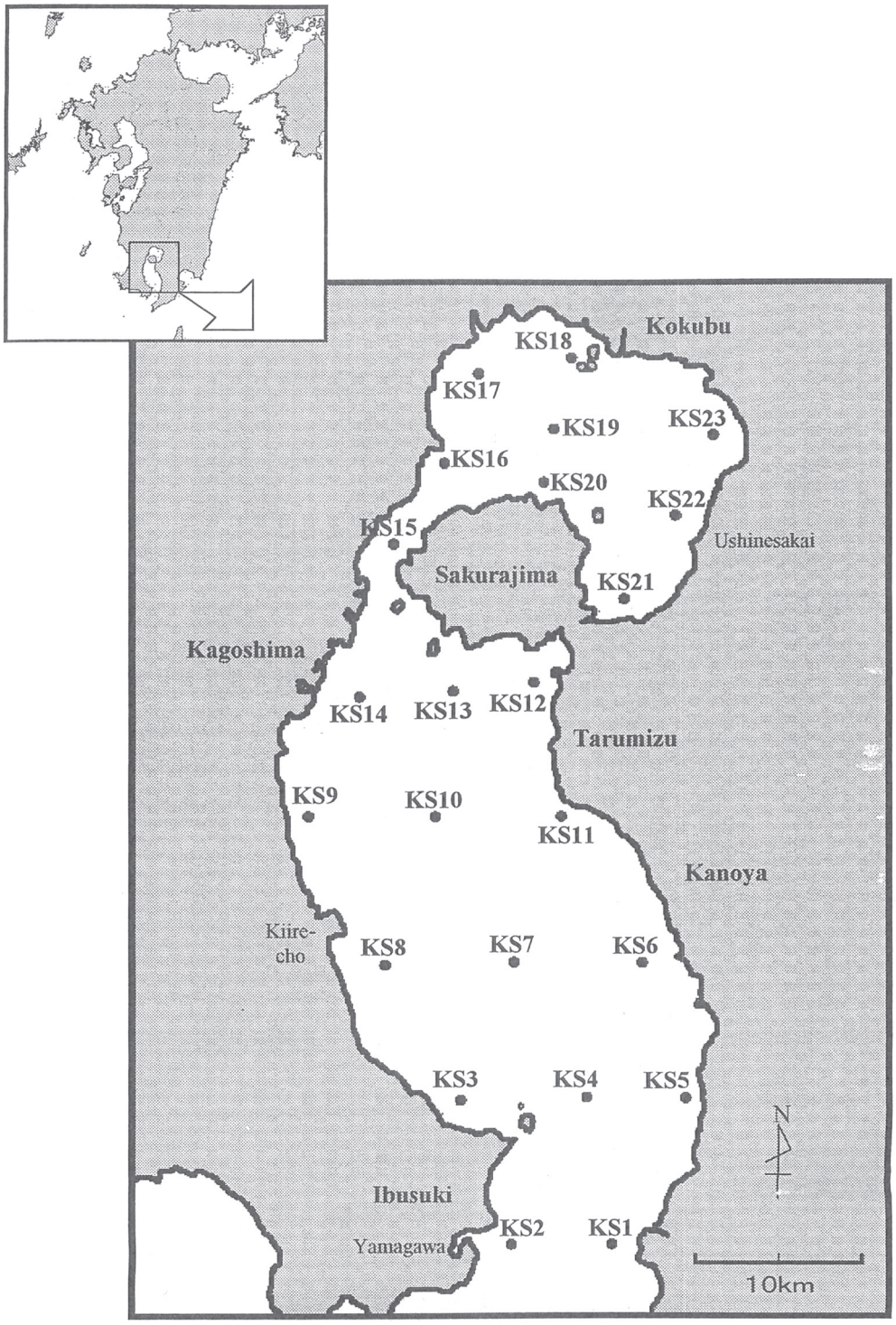

Fig. 3. Location of the sampling stations in the Kagoshima Bay.

全体に占める割合，乾燥重量の %) を得た。

結　　果

1　有明海

調査時の有明海における，海底泥中の *H. akashiwo* シスト密度の水平分布を Fig. 5 に示した。各調査定点における発芽能力を有する *H. akashiwo* のシスト密度は，244 MPN cm^{-3}(湿泥) (AK10)～11,613 MPN cm^{-3}(湿泥) (AK2) の範囲の値を示し，平均密度は 2,240 MPN cm^{-3}(湿泥) であった (Table 2)。シスト密度の高い場所は，筑後川河口部付近，および有明海中央部の島原半島の東側の水域で認められた。筑

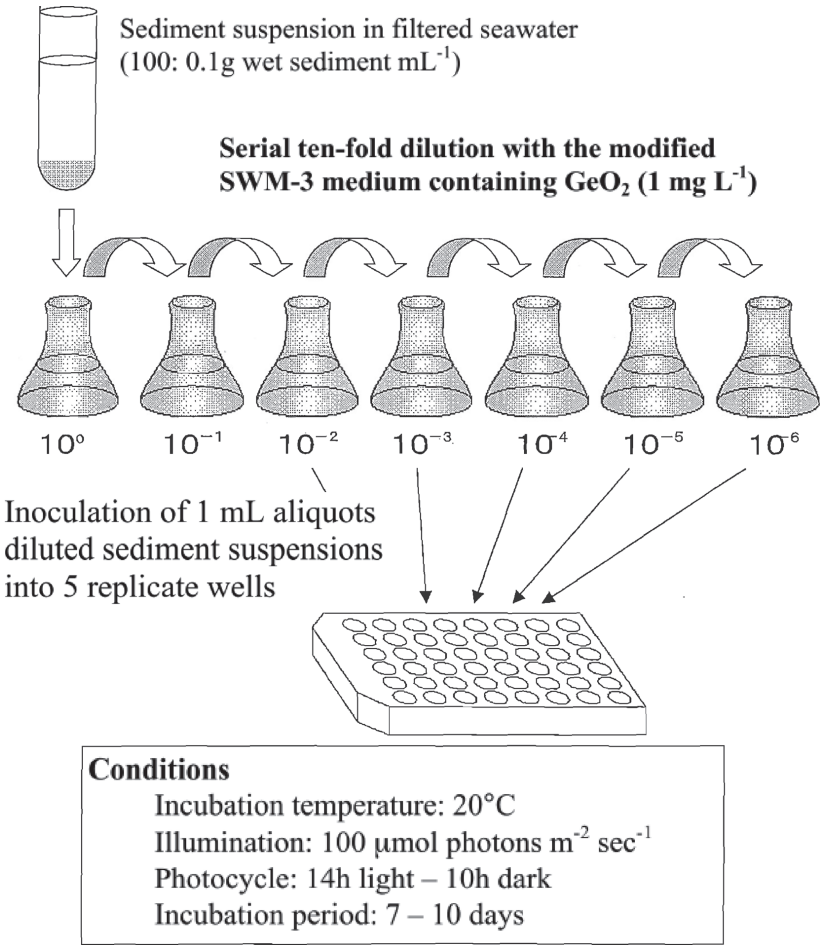

Fig. 4. Procedure of the extinction dilution method (MPN method) for enumeration of viable *Heterosigma akashiwo* cysts in sediments.

Table 1. Composition of the modified SWM-3, an enriched seawater medium.

Substance		Substance	
$NaNO_3$	2 mM	P-1metals (in 10 ml)	
$NaH_2PO_4 \cdot 2H_2O$	0.1 mM	H_3BO_3	1 m mol
$Na_2SiO_3 \cdot 9H_2O$	0.2 mM	$MnCl_2 \cdot 4H_2O$	3.5×10^{-2} m mol
Fe-EDTA	2 μM	$ZnCl_2$	4.0×10^{-3} m mol
Na_2EDTA	30 μM	$CoCl_2 \cdot 6H_2O$	1.0×10^{-4} m mol
Na_2SeO_3	2 nM	$CuCl_2 \cdot 2H_2O$	1.0×10^{-6} m mol
TRIS	500 mg		
P-1 metals	10 ml	S-3vitamins (in 2 ml)	
S-3 vitamins	2 ml	B_1-HCl	0.5 mg
Seawater up to	1,000 ml	Ca-Pantothenate	0.1 mg
		Nicotinic acid	0.1 mg
pH	7.7～7.8	*p*-Aminobenzoic acid	10 μg
		Biotin	1 μg
		Inositol	5 mg
		Folic acid	2 μg
		Thymine	3 mg
		Vitamin B_{12}	1 μg

後川河口を除いた有明海の比較的奥部から諫早湾にかけては，シスト密度は 10^3 MPN cm^{-3}(湿泥) 以下の低い値を示した。また，有明海南部は，天草上島の沿岸部の定点で 10^3 MPN cm^{-3} を越える場所が検出された以外は，シストの密度は概して低かった。

H. akashiwo のシスト密度と泥分率との関係を Fig. 6 に示す。有明海ではシスト密度と泥分率の間には有意な関係は見出されなかったが，シスト密度が高い 3 定点は泥分率が約 20% あるいはそれ以下とかなり低かった。泥分率は，湾奥部西側と中央部東側で高い傾向があったが (図に示さない)，そのうち特に湾奥部西側の水域は泥分率が高かったがシスト密度は低かった。

2 八代海

海底泥中の発芽能を有する *H. akashiwo* のシスト分布を Fig. 7 に示した。各調査定点の海底泥中におけるシスト密度は，242 MPN cm^{-3}(湿泥) (YKI7)～10,744 MPN cm^{-3}(湿泥) (YK1) の範囲の値を示し，平均は 1,719 MPN cm^{-3}(湿泥) と算出された (Table 2)。八代海北部の奥部と中央部の御所浦島の東側でシストの密度は高かった。獅子島と熊本県南

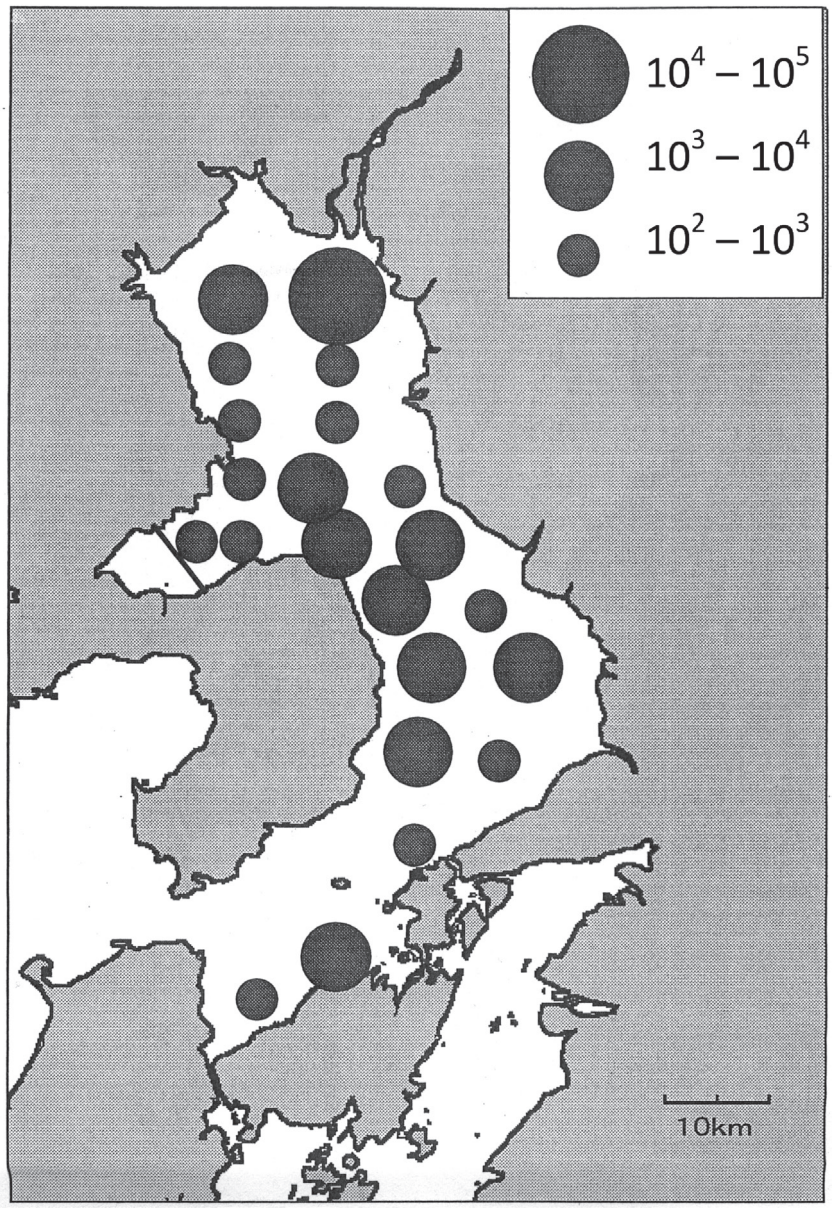

Fig. 5. Distribution of viable *H. akashiwo* cysts (MPN cm^{-3} wet sediment) in sediments (top 3-cm depth) collected in the Ariake Sea in June 2003.

Table 2. Cyst densities of the noxious raphidophyte *Heterosigma akashiwo* (MPN cm^{-3} wet sediment) in the bottom sediments collected in Ariake Sea, Yatsushiro Sea and Kagoshima Bay in June 2003.

Area	Minimum	Maximum	Mean
Ariake Sea	244	11,613	2,240
Yatsushiro Sea	242	10,744	1,719
Kagoshima Bay	238	2,244	782

部の津奈木町を結ぶ線から南の八代海の南部水域では，全体としてシストの密度は低かった。

海底泥の泥分率は 6.7% (YK9)～88.8% (YK11) の範囲，平均は 50.1% であった (図に示さない)。御所浦島の南側で低かった以外は，全体的に比較的泥分率は高い傾向があった。しかしながら，シストの密度と泥分率の関係を見ると，有意な関係は見出されなかった (Fig. 8)。

3 鹿児島湾

調査定点における海底泥中の発芽能力を持つ *H. akashiwo* シストの分布は Fig. 9 に示した通りである。シストの存在密度は，238 MPN cm^{-3}(湿泥) (KS7)～ 2,244 MPN cm^{-3}(湿泥) (KS21) の範囲であり，平均は 782 MPN cm^{-3}(湿泥) となった (Table 2)。シストは，鹿児島湾の湾口部から湾の中央部にかけて (桜島以南)，ならびに西桜島水道付近で密度が低く，桜島以北の湾奥部では高い傾向を示した。

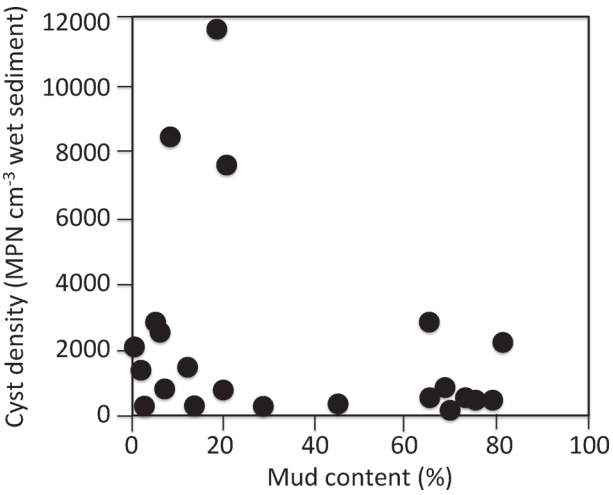

Fig. 6. Relationship between cyst densities of *H. akashiwo* and mud contents (%) of sediments collected in the Ariake Sea in June 2003.

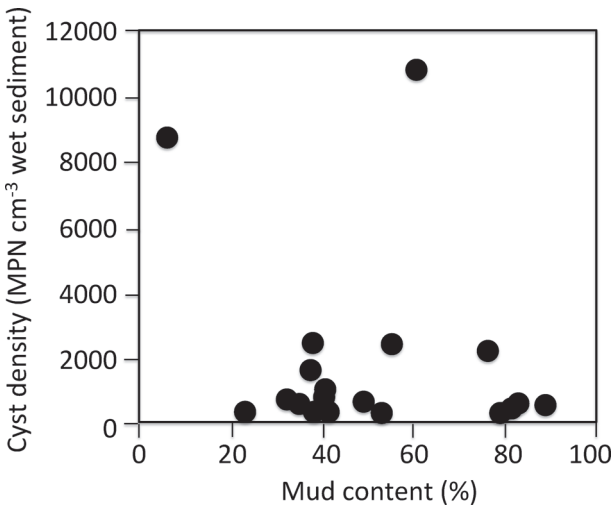

Fig. 8. Relationship between cyst densities of *H. akashiwo* and mud contents (%) of sediments collected in the Yatsushiro Sea in June 2003.

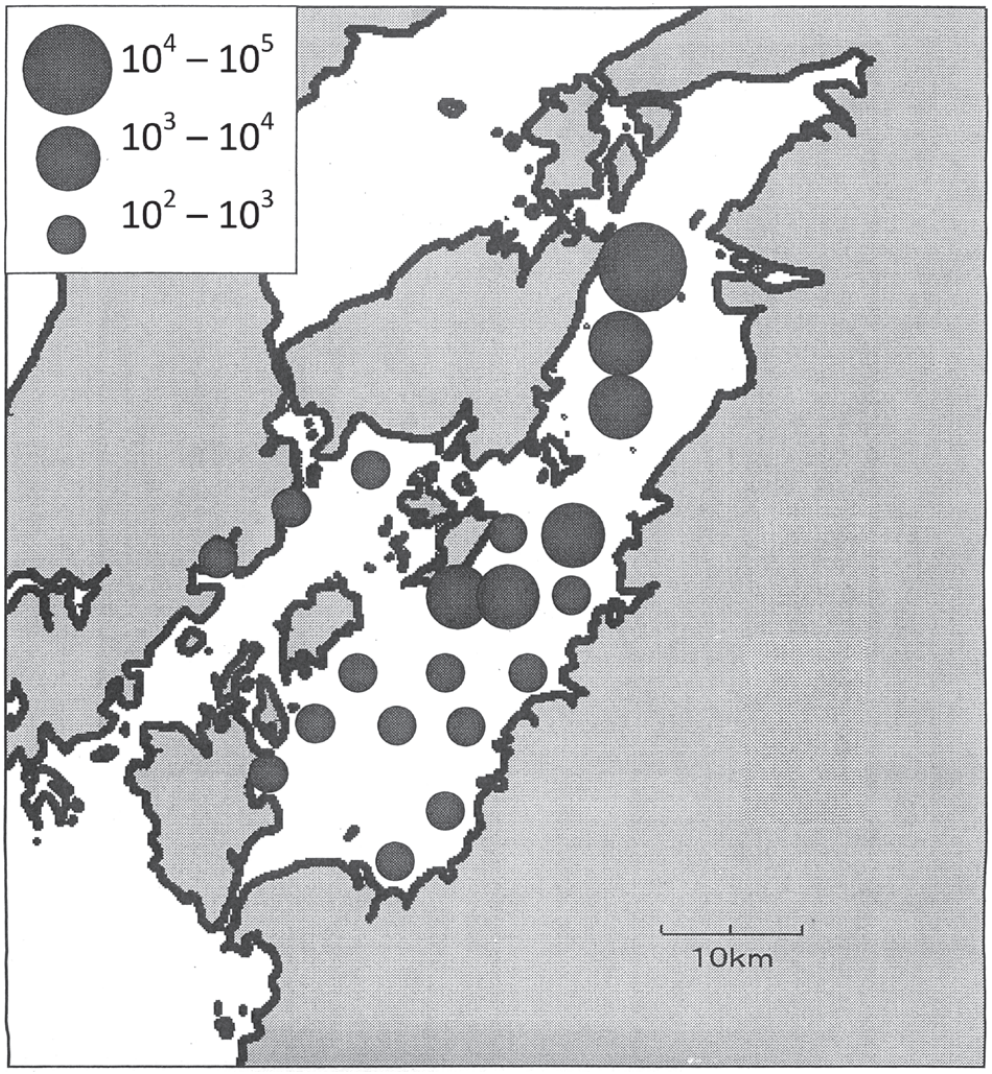

Fig. 7. Distribution of viable *H. akashiwo* cysts (MPN cm^{-3} wet sediment) in sediments (top 3-cm depth) collected in the Yatsushiro Sea in June 2003.

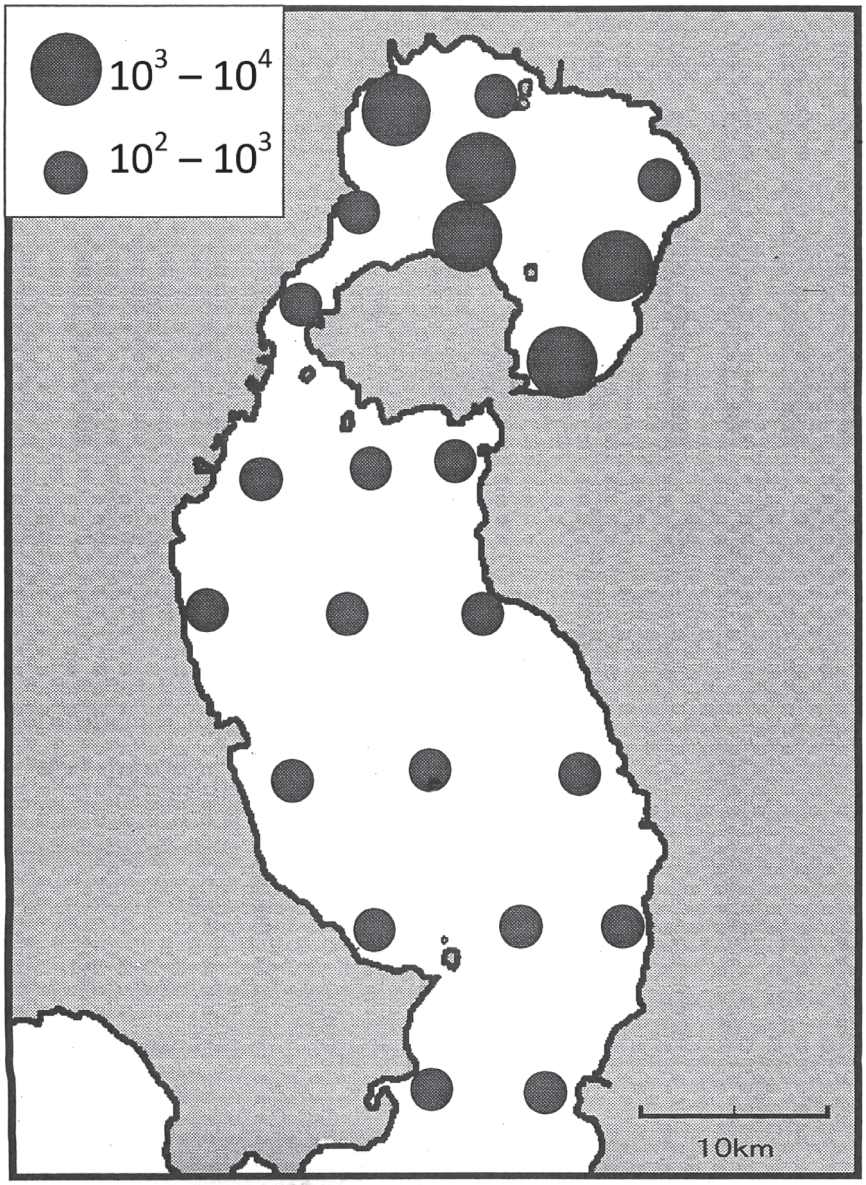

Fig. 9. Distribution of viable *H. akashiwo* cysts (MPN cm^{-3} wet sediment) in sediments (top 3-cm depth) collected in the Kagoshima Bay in June 2003.

調査定点の泥分率は 1.6% (KS3)～77.6% (KS21) の範囲であり, 平均は 45.4% であった。湾口部や西桜島水道で低く, 湾奥部や中央部で高い傾向にあった。鹿児島湾においては, シスト密度の低い定点の泥分率は広範囲にわたっていたが, シスト密度の高い定点の泥分率は相対的に高いという傾向が認められた (Fig. 10)

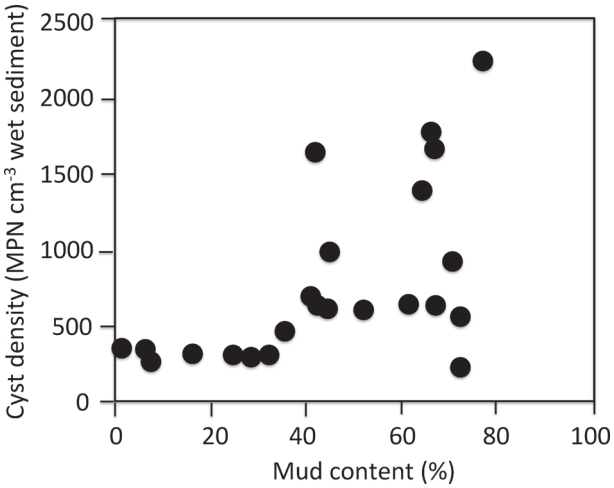

Fig. 10. Relationship between cyst densities of *H. akashiwo* and mud contents (%) of sediments collected in the Kagoshima Bay in June 2003.

考　　察

現場海域におけるブルームの発生水域とシストの地理的分布を比較することにより，シストと有害有毒ブルーム発生の関係が把握可能と考えられる (今井，1990；山口ら，1995；小谷ら，1998)。そこで，有明海，八代海，及び鹿児島湾の 3 つの海域において得られた海底泥中の *H. akashiwo* シストの密度の地理的分布 (Figs. 5, 7, 9) と，各海域における *H. akashiwo* の赤潮の発生状況 (水産庁九州漁業調整事務所，1989-2004) について比較し考察を加える。

1　有明海

有明海では 1988 年～2003 年までの間に延べ 363 件の赤潮が発生しており，そのうち *H. akashiwo* による赤潮は 45 件であった。有明海における 1988 年以降の *H. akashiwo* による赤潮の発生水域を Fig. 11 に示した。過去に *H. akashiwo* 赤潮が発生した場所は，有明海奥部全体と，島原半島沿いの沿岸ならびに菊池川河口付近の熊本県沿岸に認められ，過去に本種の赤潮が発生した海域は奥部と中心部の広範囲にわたっている。シストの分布パターンを比較してみると，シストも有明海奥部に高密度域が認められ，赤潮の発生場所とシストの高密度域は概ね合っていると言えよう。しかしながら，諫早湾付近と長崎県小長井沖，佐賀県太良町の沖合，あるいは福岡県大牟田市や熊本県荒尾市沖の水域では，赤潮は発生しているがシストの密度は比較的低い傾向が認められた。調査期間の 6 月上旬は，*H. akashiwo* のシストの発芽適期に相当するので，発芽してシスト密度がやや小さくなっている可

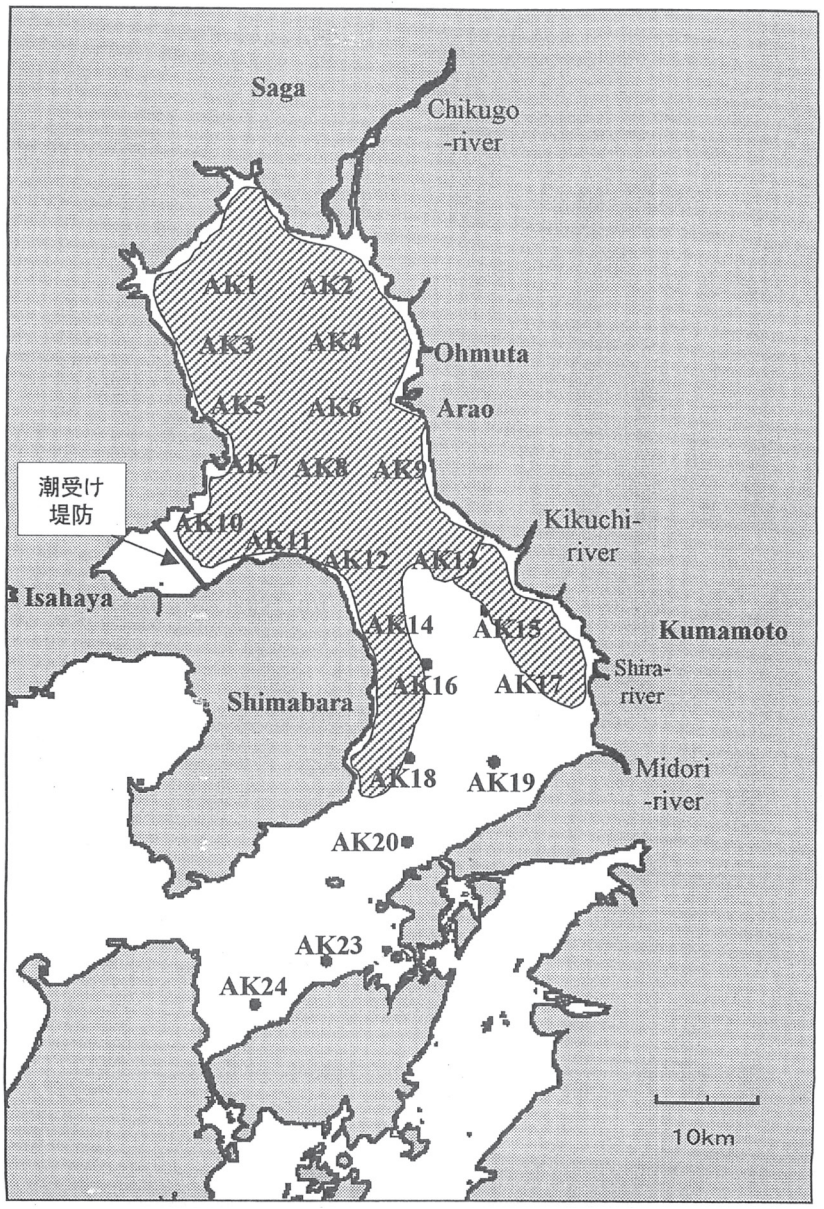

Fig. 11.　Occurrence areas of *H. akashiwo* red tides in the Ariake Sea during the period of 1988 to 2003.

能性も考えられる。しかしながら，実際に現場の海底で発芽しているシスト数の割合は小さいという可能性が，現場調査の結果により指摘されていることから (Imai and Itakura, 1998)，他の要因が影響していると考えられる。

有明海においては諫早湾干拓事業がなされ，1997 年には諫早湾を横断する長大な潮受け堤防が建設された。その結果，(1) 水質浄化機能の喪失と負荷の増大，(2) 流動 (潮位，流速，流向) の変化 (特に流速の減少)，(3) 赤潮の増加，(4) 貧酸素水塊の発生，(5) タイラギやアサリ等の減少，成育不良，および稚貝の斃死，(6) 諫早湾の底質の変化 (細粒子化および浮泥の堆積) と底生生物の減少等が，大きな環境変化として生じているという指摘がなされている (東，2003；宇野木，2005；宇野木・佐々木，2007)。中でも赤潮の発生規模と頻度の増加が著しいと指摘されている (松岡，2003；堤ら，2005)。また有明海奥部において夏季の貧酸素水の発生域が拡大しており，様々な生物に深刻な悪影響を及ぼすことから，この貧酸素水塊の形成と大規模化は重要な問題である (木元ら，2003；堤ら，2007；松川ら，2014)。赤潮や貝毒の原因種を含む植物プランクトンにおいて，無酸素や貧酸素の環境は例えシストを形成してもその生残や発芽に悪影響を与える事が報告されており (遠藤・長田，1984；Anderson et al., 1987；Montani et al., 1995；Shikata et al., 2007)，*H. akashiwo* でもそれは例外ではない (矢持, 1989)。この事を考慮するならば，初夏に赤潮が発生して大量にシストが形成され海底に供給されても，その後の夏季に貧酸素あるいは無酸素の環境が生じるならば，海底泥中のシストは硫化水素と併せて劣悪な環境での生存を余儀なくされ，減少し，あるいは死滅するものと考えられる。

Fig. 6 に示された様に，有明海においてシストの高密度な場所は，泥分率の高い点ではなく泥分率の低い場所に検出された。広島湾においては，*H. akashiwo* シストの高密度な地点は比較的泥分率が高いという結果が報告されている (Imai and Itakura, 1991)。また，有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium* や有害ラフィド藻 *Chattonella* のシストの分布においては，微細な懸濁粒子と同様の挙動をシストが示す事から，泥分率の高い場所でシストの密度は高い傾向があると報じられている (White and Lewis, 1982；今井，1990)。有明海においては，このようなシストの分布に関する一般的なパターンと異なり，泥分率の高い場所で発芽能を持つシストの密度が低かった。泥分率の高い場所は海底付近の流速が小さく，水塊が停滞し易い傾向があることから，有明海奥部のこのような水域では特に貧酸素化が厳しい (堤ら，2007；松川ら，2014)。一方で泥分率の低い場所は，有明海奥部でも貧酸素化は比較的シストに耐えられる範囲であったものと推定される。従って，貧酸素条件の環境がなければ，有明海の奥部では *H. akashiwo* の赤潮発生状況から考えると，シストはより広範囲の場所の海底により高密度に蓄積されると予想される。

H. akashiwo は，赤潮末期に小型化した細胞が海底付近で粘質物を細胞外に分泌し，最終的にシストを形成する (Imai et al., 1993；Itakura et al., 1996b)。有明海の北部水域は比較的浅いので，水柱の栄養細胞は容易にシスト形成のために海底に到達できると考えられる。*H. akashiwo* シストの表面の粘質物の存在を考えるならば，一度海底に到達し海底の粒子に付着すれば，シストは海底に留まることが容易にできると考えられる。このような側面も，有明海のシストの分布パターンでは考慮する必要があろう。

さらに，有明海では奥部西から島原半島付近を南下する流れが存在しており，赤潮後の *H. akashiwo* はこの流れに乗って南下しつつシストが海底に供給されたと推察され，実際に島原半島沿いに比較的シスト密度の高い所が認められた (Fig. 5)。

2　八代海

八代海では 1988-2003 年の期間に延べ 167 件の赤潮が発生しており，有害渦鞭毛藻 *Cchlodinium polykrikoides* やラフィド藻 *Chattonella* spp. による甚大な養殖魚の大量斃死被害を伴う場合が多かった (今井，2014)。八代海での赤潮発生件数は近年増加しており，*H. akashiwo* による赤潮の発生件数も増加傾向にある。八代海におけるこの期間の *H. akashiwo* 赤潮の発生場所を Fig. 12 に示した。過去に *H. akashiwo* による赤潮が発生した場所とシストの水平的な分布パターンとを比較してみると，北部の奥部海域や御所浦島付近でのシストの高密度域は，過去に *H. akashiwo* 赤潮が起こった場所と一致していることが判る。八代海の北東部に球磨川が流入し，栄養塩の大きな供給源となっており，*H. akashiwo* 赤潮はこのことから北部水域で頻度高く発生している (Fig. 12)。球磨川から流入した水は南下して (宇野木，2004)，数日後には八代海南部へ到達すると考えられている (鬼塚ら，2011)。球磨川の影響を受ける御所浦島付近の八代海中央部付近でも *H. akashiwo* は赤潮を形成しており (櫻田ら，2007)，その場や周辺の海底へシストが供給されていると想定される。宮野河内湾 (YK8) では赤潮が発生するにもかかわらず，シスト密度は比較的少なかった。これは，赤潮の末期にシストの形成過程で湾外に流出している可能性が考えられる。

泥分率とシスト密度の関係については，有意な関係性は検出できなかった。有明海の様に，水深が小さい北部の奥部水域では赤潮の発生末期にシストを形成する際，海底に到達すれば細胞を覆う粘質物によって海底の粒子に付着が可能な事から，このような結果になる可能性が指摘できる。従って，赤潮が発生した場所あるいはその付近の海底にシストは多く供給される結果を反映しているものと思われる。

3　鹿児島湾

鹿児島湾においては，1988 年から 2003 年までの間に延べ 80 件の赤潮が発生し，そのうち *H. akashiwo* による赤潮は 9 件であったという。赤潮被害は全体で 12 件であるが，

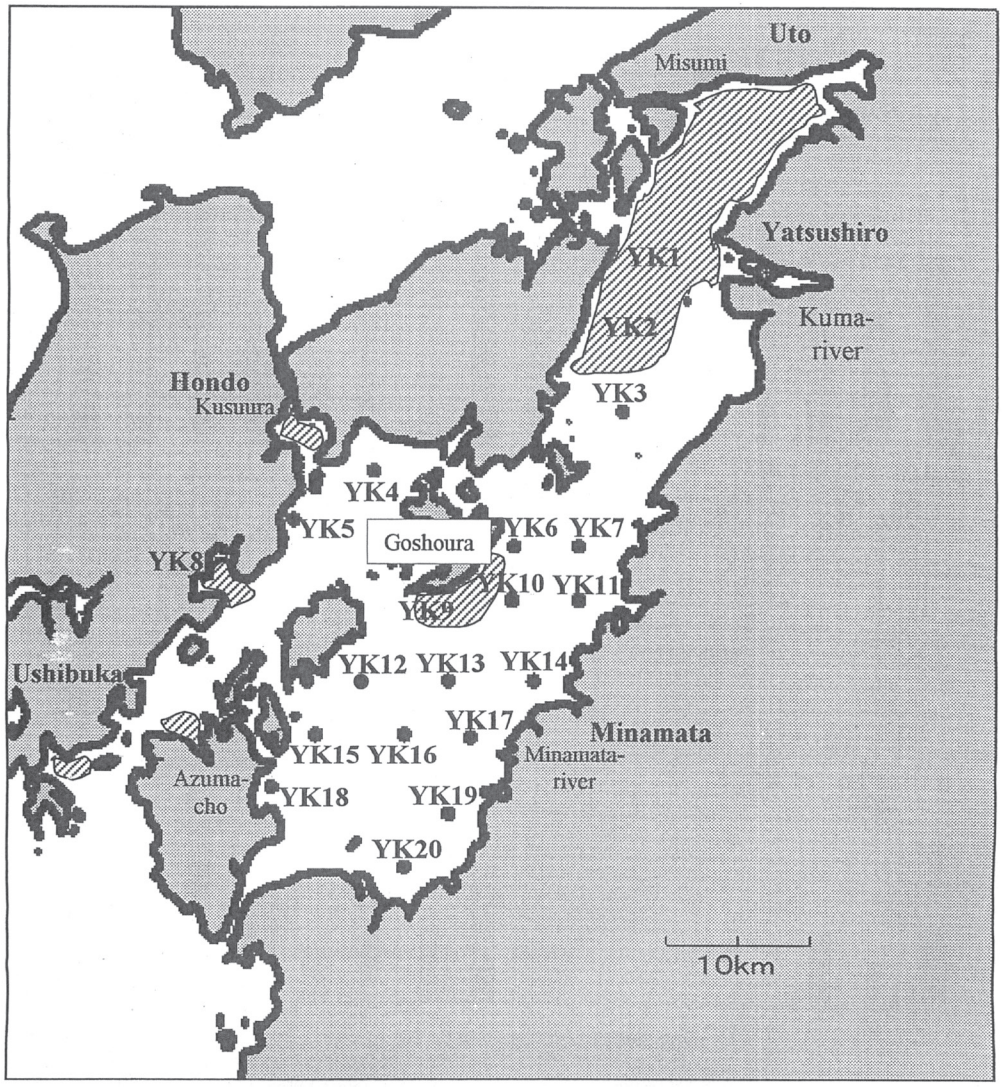

Fig. 12. Occurrence areas of *H. akashiwo* red tides in the Yatsushiro Sea during the period of 1988 to 2003.

そのうち *H. akashiwo* によるものは 4 件と他の海域に比べて割合は高い。中でも 1995 年の赤潮では斃死したブリが 71 万尾，被害額は 10 億円にも上っており，本種の赤潮の発生は極めて重要な意味を持つようになった (折田ら，1999；今井，2013)。その後 2001 年にも 1.35 億円の比較的大きな被害を与える赤潮が本種によって引き起こされた (村田ら，2010)。

鹿児島湾における *H. akashiwo* 赤潮の発生場所を Fig. 13 に示した。鹿児島湾における *H. akashiwo* 赤潮は，1991 年頃までは湾口の山川港とその地先のみで小規模な発生が認められる程度であった。上述の 1995 年の大規模な赤潮は湾奥部を中心に発生したが，それと対応するように湾奥部でシストの高密度域が認められる (Figs. 9, 13)。ちなみに山川港の付近の定点では，今回の調査結果によるとシストの密度は低かった。

村田ら (2010) は，鹿児島湾の湾奥部を対象に 2003 年 10 月，12 月，および 2004 年 1 月に採泥を行い，*H. akashiwo* のシストの分布を同じ終点希釈法によって調査している。その結果，非検出～330 MPN cm^{-3} (湿泥) の密度の値を報告している。これらの値は，本研究の結果 (2003 年 6 月採泥) よりも約 1 桁小さいものである。2001 年 4 月の赤潮発生以降は本種ブルームが発生していない事から，本研究では 2001 年 4 月のブルームで供給され生残していたシストを主に計数しており，村田ら (2010) の結果は，顕著な量のシストの供給が無い状況下で引き続く夏季の間にシストの大部分が死滅してしまった可能性が考えられる。その場合，海底泥中のシストの寿命は，鹿児島湾において約 2 年強と推定される事になる。Imai and Itakura (1999) は，1990 年 4 月に採取した広島湾の海底泥を 11°C の冷暗所に保存した場合，その中の *H. akashiwo* シストは 650 日経過後も採取直後の約 15% が発芽能を有していたことを報じている。広島湾では当時毎年 5-7 月に *H. akashiwo* 赤潮が発生していた事から，前年の赤潮が主要なシストの供給源と考えられる。この場合，約 32 ヶ月間，一部のシ

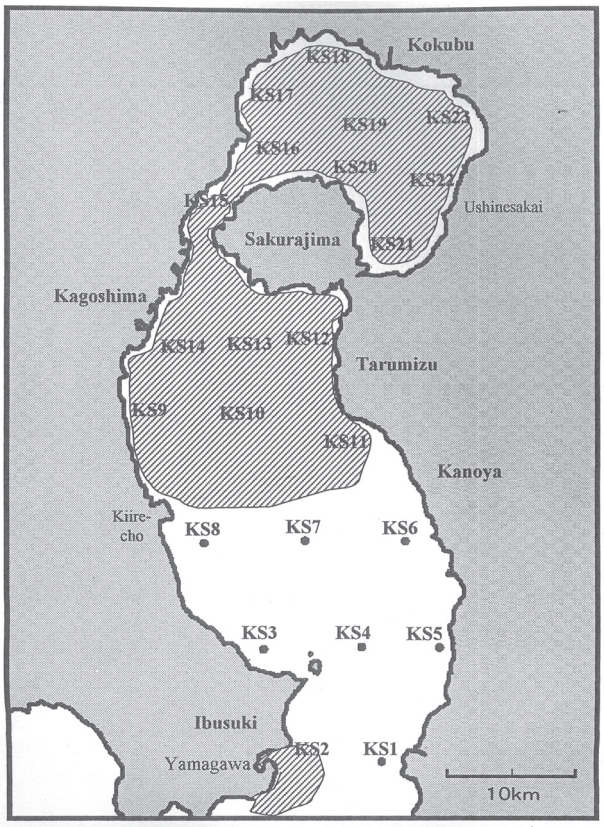

Fig. 13. Occurrence areas of *H. akashiwo* red tides in the Kagoshima Bay during the period of 1988 to 2003.

スト (15%) は発芽能を有していた事になる。前半 10 ヶ月は現場，後の 22 ヶ月は 11°C の冷暗所に保存の条件を考えると，シストの寿命は 3 年以下で 2 年強というのは妥当な値ではないかと考えられる。

鹿児島湾における泥分率とシスト密度の関係をみると，シスト密度の高い定点の泥分率は比較的高い傾向が見出された (Fig. 10)。上述の様に，通常の植物プランクトンのシストは細かい粒子と同様に流れによって運ばれ，海底へ堆積すると考えられている (White and Lewis, 1982；今井，1990)。鹿児島湾は水深が大きく，今回設定した定点も 100 m を越える深い場所が多かった。シストは海底に到着するまでに比較的長い時間を要したと想定される事から，流れの影響を強く受けると予想される。湾の奥部では流動が弱く海水交換も悪いので，その結果が湾奥部の高いシスト密度と高い泥分率として反映されたと考えられる。

シストは温度 15°C で発芽が活発化する事から (Imai and Itakura, 1999)，鹿児島湾の水温環境下では，一年中シストは発芽が可能であり，春先に日照時間が増加して環境条件が好転すれば赤潮を容易に形成できると結論できる。1995 年の本湾における赤潮が 4 月に発生した要因としては，第一義的にはその時期あるいはその少し前からシストの発芽が活発に起こっていたことと，栄養細胞の増殖環境が好適であった事が重要と推察される。これから解明すべき問題点としては，1) 100 m 以上の水深の場所において海底のシストが実際に発芽して栄養細胞が表層に現れ，その海域の赤潮の発生源になっているのか，2) 沿岸部のごく狭い浅海域の海底に存在するシストが発芽して周辺の広い海域全体の赤潮の発生源になっているのか，さらには 3) 水柱で越冬している栄養細胞が赤潮の主たる "seed population" として機能しているのか，あるいは 4) それらの複合的な結果なのか，等が挙げられる。以上述べた問題点について明らかにして行くことが，今後の鹿児島湾における本種赤潮の発生機構を理解するための大きな検討課題と言えよう。

4 各海域の比較

各海域における赤潮の発生件数と原因種の構成を比較すると，全体的な赤潮発生件数ならびに *H. akashiwo* による赤潮件数が共に最多なのは有明海であり，次いで八代海，鹿児島湾の順であった。*H. akashiwo* のシストについて密度の最大値と平均値を比較した場合でも，同様に有明海が最も高く，次いで八代海，鹿児島湾の順に低くなっていた (Table 2)。従ってシスト密度の高い水域では，*H. akashiwo* による赤潮が発生しやすく，"seed population" としてシストが重要な役割を果たしていると考えられる。逆に，赤潮が発生した結果シストが高密度になっているとも想定されることから，シストの分布状況を知る事は，本種の赤潮発生の反映として近年の発生状況を評価できることになると言えよう。

まとめと課題

本研究において，有明海，八代海および鹿児島湾における海底泥中の *H. akashiwo* のシストの分布を明らかにし，近年の赤潮発生状況とシストの分布を比較した。その結果，*H. akashiwo* 赤潮の発生水域とシストの高密度域が密接に関係していることが判明した。従って，シストの密度分布を把握することは，将来の潜在的な *H. akashiwo* 赤潮の発生を予測するための重要な手掛かりになると考えられる。さらにシストの発芽に影響を及ぼす底層水温や栄養細胞等について地道なモニタリングを行い，知見を積み重ねることは，鹿児島湾等の *H. akashiwo* による赤潮被害の著しい水域においては，重要な課題と言えよう。

謝　　辞

本研究を遂行するにあたり，有明海，八代海，及び鹿児島湾における調査航海の際に，海上作業にご協力を戴きました瀬戸内海区水産研究所調査船「しらふじ丸」の山崎英信船長ならびに乗務員各位に厚く御礼を申し上げます。本研究は，水産庁委託水産業振興事業委託費の川上から川下に至る豊かで多様性のある海づくり事業，赤潮・貝毒等被害防止対策事業の一貫で行われた。記して

感謝の意を表します。

参 考 文 献

Anderson, D.M., Kulis, D.M., Orphanos, J.A. and Ceurvels, A.R. (1982) Distribution of the toxic dinoflagellate *Gonyaulax tamarensis* in the southern New England Region. *Est. Coast. Shelf Sci*., **14**, 447-458.

Anderson, D.M., Taylor, C.D. and Armbrust, E.V. (1987) The effect of darkness and anaerobiosis on dinoflagellate cyst germination. *Limnol. Oceanogr*., **32**, 340-351.

東 幹夫 (2003) 諫早湾干拓事業と「有明海異変」―再生への提言―. 陸水学雑誌, **64**, 209-217.

Chen, L.C.M., Edelstein, T. and Mclachlan, J. (1969) *Bonnemaisonia hamifera* Hariot in nature and in culture. *J. Phycol*., **5**, 211-220.

遠藤拓郎・長田 宏 (1984) 渦鞭毛藻 *Peridinium* sp. のシストの休眠と発芽. 日本プランクトン学会報, **31**, 23-33.

Fukuyo, Y. (2003) Function of cyst. pp. 124-127, Okaichi, T. (ed.), *Red Tides*. TERRAPUB/Kluwer, Tokyo.

Hara, Y. and Chihara, M. (1987) Morphology, ultrastructure and taxonomy of the raphidophycean alga *Heterosigma akashiwo*. *Bot. Mag., Tokyo*, **100**, 151-163.

今井一郎 (1990) 有害赤潮ラフィド藻 *Chattonella* のシストに関する生理生態学的研究. 南西水研研報, **23**, 63-166.

今井一郎 (2001) 沿岸海洋の富栄養化と赤潮の拡大. *In* : 海と環境―海が変わると地球が変わる (日本海洋学会編), 講談社, 東京, pp. 203 -211.

Imai, I. (2003) Life history of raphidophycean f1agellates. pp. 111-124, Okaichi, T. (ed.), *Red Tides*. TERRAPUB/Kluwer, Tokyo.

今井一郎 (2012a) 有害有毒赤潮の発生から沿岸域を守る. *In* : シリーズ 21 世紀の農学, 環境の保全と修復に貢献する農学研究 (日本農学会編), 養賢堂, 東京, pp. 29-48.

今井一郎 (2012b) シャットネラ赤潮の生物学. 184pp, 生物研究社, 東京.

今井一郎 (2013) 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, **35**, 387-394.

今井一郎 (2014) 赤潮. *In* : 水産海洋学入門 (水産海洋学会編), 講談社, 東京, pp. 248-256.

Imai, I. and Itakura, S. (1991) Densities of dormant cells of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) in bottom sediments of northern Hiroshima Bay, Japan. *Bull. Jpn. Soc. Microb. Ecol*., **6**, 1-7.

Imai, I. and Itakura, S. (1998) Cyst dynamics and occurrence of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) bloom in northern Hiroshima Bay, Seto Inland Sea, Japan. pp. 163-164, Reguera, B., Blanco, J., Fernandez, M.L. and Wyatt T. (eds.), *Harmful Algae*. Xunta de Galicia and IOC-UNESCO, Vigo.

Imai, I. and Itakura, S. (1999) Importance of cysts in the population dynamics of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *Mar. Biol*., **133**, 755 -762.

Imai, I., Itoh, K. and Anraku, M. (1984) Extinction dilution method for enumeration of dormant cells of red tide organisms in marine sediments. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **31**, 123-124.

今井一郎・板倉 茂・伊藤克彦 (1990) 播磨灘及び北部広島湾の海底泥中における珪藻類の休眠期細胞の分布. 沿岸海洋研究ノート, **28**, 75-84.

Imai, I., Itakura, S. and Itoh, K. (1993) Cysts of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo*, Raphidophyceae, found in bottom sediments of northern Hiroshima bay, Japan. *Nippon Suisan Gakk*., **59**, 1669-1673.

Imai, I., Itakura, S., Matsuyama, Y. and Yamaguchi, M. (1996) Selenium requirement for growth of a novel red tide flagellate *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae) in culture. *Fish. Sci*., **62**, 834-835.

今井一郎・山口峰生・小谷祐一 (2000) 有害有毒プランクトンの生態. 月刊海洋/号外, **23**, 148-160.

Imai, I., Yamaguchi, M. and Hori, Y. (2006) Eutrophication and occurrences of harmful algal blooms in the Seto Inland Sea, Japan. *Plankton Benthos Res*., **1**, 71-84.

石田祐三郎 (2001) 海洋微生物の分子生態学入門―生態学の基礎から分子まで―. 180pp, 培風館, 東京.

Itakura, S., Nagasaki, K., Yamaguchi, M. and Imai, I. (1996a) Species succession between *Skeletonema costatum* and *Heterosigma akashiwo* in Hiroshima Bay, Japan, with special reference to the resting stage cells in the bottom sediments. pp. 373-376, Yasumoto, T., Oshima, Y. and Fukuyo, Y. (eds.), *Harmful and Toxic Algal Blooms*. IOC UNESCO, Paris.

Itakura, S., Nagasaki, K., Yamaguchi, M. and Imai, I. (1996b) Cyst formation in the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *J. Plankton Res*., **18**, 1975-1979.

伊藤克彦・今井一郎 (1987) ラフィド藻. *In* : 赤潮生物研究指針 (日本水産資保護協会編), 秀和, 東京, pp. 122-130.

岩崎英雄 (1976) 赤潮―その発生に関する諸問題―. 126pp, いるかぶっくす 6, 海洋出版, 東京.

Kamiyama, T. (1996) Determination of the abundance of viable tintinnid cysts in marine sediments in Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea of Japan, using a modified MPN method. *J. Plankton Res*., **18**, 1243 -1259.

木俣正夫・河合 章・石田祐三郎 (1960) 海底泥土の採取法. 日本水産学会誌, **26**, 1227-1230.

木元克則・西内 耕・岡村和磨 (2003) 有明海における溶存酸素分布. 月刊海洋, **35**, 261-265.

小谷祐一・小山晃弘・山口峰生・今井一郎 (1998) 四国西部および九州沿岸域における有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium catenella* と *A. tamarese* のシストの分布. 水産海洋研究, **62**, 104-111.

Lewin, J.C. (1966) Silicon metabolism in diatoms. V. Germanium dioxide, a specific inhibitor of diatom growth. *Phycologia*, **6**, 1-12.

Li, Y. and Smayda, T.J. (2000) *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) : On prediction of the week of bloom initiation and maximum during the initial pulse of its bimodal bloom cycle in Narragansett Bay. *Plankton Biol. Ecol*., **47**, 80-84, 2000.

松川康夫・佐々木克之・羽生洋三 (2014) 有明海奥部の貧酸素と諫早湾干拓事業の因果関係の検証. 海の研究, **23**, 87-110.

松岡數充 (2003) 諫早湾における赤潮原因プランクトンの最近の変化. 月刊海洋, **35**, 246-151.

Montani, S., Ichimi, K., Meksumpun, S. and Okaichi, T. (1995) The effects of dissolved oxygen and sulfide on germination of the cysts of some different phytoflagellates. pp. 627-632, Lassus, P., Arzul, G., Erard, E., Gentien, P. and Marcaillou, C. (eds.), *Harmful Marine algal blooms*, Technique et Documentation—Lavoisier, Intercept Ltd., Paris.

村田圭介・猪狩忠光・和田 実・上野剛司 (2010) 鹿児島県海域で発生する *Heterosigma akashiwo* の増殖に及ぼす水温・塩分・照度・シストの影響. 鹿児島水技研報, **1**, 1-5.

鬼塚 剛・青木一弘・清水 学・松山幸彦・木元克則・松尾 斉・耒代勇樹・西 広海・田原義雄・櫻田清成 (2011) 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，**75**, 143-153.

折田和三・上野貴治・中村章彦 (1999)　1995 年 4 月鹿児島湾奥部に発生した *Heterosigma akashiwo* 赤潮．平成 9 年度鹿児島水試事報生物部編，117-127.

Rensel, J.E.J., Haigh, N. and Tynan, T.J. (2010)　Fraser River sockeye salmon marine survival decline and harmful blooms of *Heterosigma akashiwo*.　*Harmful Algae*, **10**, 98-115.

櫻田清成・木野世紀・小山長久・絲山力生 (2007)　八代海における有害プランクトンの発生状況と予察法の検討．熊本水研セ研報，**7**, 31-44.

Shikata, T., Nagasoe, S., Matsubara, T., Yamasaki, Y., Shimasaki, Y., Oshima, Y. and Honjo, T. (2007)　Effects of temperature and light on cyst germination and germinated cell survival of the noxious raphidophyte *Heterosigma akashiwo*.　*Harmful Algae*, **6**, 700-706.

Smayda, T.J. (1998)　Ecophysiology and bloom dynamics of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). pp. 113-131, Anderson, D.M., Cembells, A.D. and Hallegraeff, G.M. (eds.), *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*, Springer-Verlag, Berlin.

水産庁九州漁業調整事務所 (1989-2004)　昭和 63 年―平成 15 年九州海域の赤潮．水産庁九州漁業調整事務所, 福岡.

Taylor, F.J.R. and Haigh, R. (1993)　The ecology of fish-killing blooms of the chloromonad flagellate *Heterosigma* in the Strait of Georgia and adjacent waters. pp. 705-710, Smayda, T.J. and Shimizu Y., (eds.), *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*, Elsevier, Amsterdam.

堤　裕昭・木村千寿子・永田紗矢香・佃　政則・山口一岩・高橋　徹・木村成延・立花正生・小松利光・門谷　茂 (2005)　陸域からの栄養塩負荷量の増加に起因しない有明海奥部における大規模赤潮の発生メカニズム．海の研究，**15**, 183-202.

堤　裕昭・堤　　彩・高松篤志・木村千寿子・永田紗矢香・佃　政則・小森田智大・高橋　徹・門谷　茂 (2007)　有明海奥部における夏季の貧酸素水発生域の拡大とそのメカニズム．海の研究，**15**, 165-180.

宇野木早苗 (2004)　内湾の環境や漁業に与えるダムの影響．海の研究，**13**, 301-314.

宇野木早苗 (2005)　有明海の自然と再生．264pp, 築地書館，東京.

宇野木早苗・佐々木克之 (2007)　有明海異変の発生システムについて．海の研究，**16**, 319-328.

Watanabe, M.M., Nakamura, Y., Mori, S. and Yamochi, S. (1982) Effects of physico-chemical factors and nutrients on the growth of *Heterosigma akashiwo* Hada from Osaka Bay, Japan.　*Jpn. J. Phycol*., **30**, 279-288, 1982.

White, A.W. and Lewis, C.M. (1982)　Resting cysts of the toxic, red tide dinoflagellate *Gonyaulax excavata* in Bay of Fundy sediments.　*Can. J. Fish. Aquat. Sci*., **39**, 1185-1194.

山口峰生・板倉　茂・今井一郎 (1995)　広島湾海底泥における有毒渦鞭毛藻 *Alexandrium tamarense* および *Alexandrium catenella* シストの現存量と水平・鉛直分布．日本水産学会誌，**61**, 700-706.

山砥稔文・坂口昌生・岩滝光儀・松岡數充 (2006)　諫早湾に出現する有害赤潮鞭毛藻 4 種の増殖に及ぼす水温，塩分の影響．日本水産学会誌，**72**, 160-168.

矢持　進 (1984)　大阪湾に出現する赤潮鞭毛藻 6 種の増殖に及ぼす水温の影響．日本プランクトン学会報，**31**, 15-22.

Yamochi, S. (1984)　Mechanisms for outbreak of *Heterosigma akashiwo* red tide in Osaka Bay, Japan Part 3.　Release of vegetative cells from bottom mud.　*J. Oceanogr. Soc. Jpn*., **40**, 343-348.

矢持　進 (1989)　大阪湾における *Heterosigma akashiwo* の赤潮発生機構に関する研究．大阪水試研報，**8**, 1-110.