

三河湾における有害渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* の 発生状況及び予察技術の開発に向けて

湯口真実・蒲原 聡・高須雄二・美馬紀子・天野禎也

(2018年12月13日受付, 2019年2月22日受理)

Appearance of harmful dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* and development of its predicting method in Mikawa Bay

YUGUCHI Manami*, KAMOHARA Satoru*, TAKASU Yuuji*,
MIMA Noriko*, and AMANO Yoshinari*

Abstract: The appearance records of *Heterocapsa circularisquama* in Mikawa Bay from 2000 to 2017 were compiled. From the compiled data, environmental factors related to the appearances and disappearances, and predicting factors of an appearance were found. During the 18 years surveillance period, the *H. circularisquama* was detected in 11 years, including cell density over 100 cells/mL in 5 years. *H. circularisquama* mainly appeared in August and September, and when the water temperature was over 24.7 °C, cell density tended to grow over 100 cells/mL. The detection by the LAMP with high sensitivity monitoring revealed that the *H. circularisquama* was present at low density in May. The results suggested that the growing of the cells were promoted in August when the water temperature in May was higher. Hence, it might be one of the indications to predict the appearance and growth of *H. circularisquama*.

キーワード; 三河湾, *Heterocapsa circularisquama*, 有害プランクトン, 水温, 塩分

Heterocapsa circularisquama は渦鞭毛藻綱に分類される植物プランクトンで、貝類を特異的にへい死させる特徴を有している。^{1, 2)} 高水温・高塩分の環境を好み、夏から秋にかけて赤潮を形成し、我が国では1988年の高知県浦ノ内湾において初めて赤潮が確認された。^{3, 4)} 愛知県では2000年に初めて本種が確認されており、この時、アサリの主要な漁場である三河湾一色干潟で赤潮を形成し、二枚貝のへい死を引き起こした。⁵⁾ 愛知県はアサリの漁獲量が全国1位(2016年)で、国内シェアは44.3%を占めており、愛知県においてアサリは重要な漁獲対象種となっている。⁶⁾ 本県では海面漁業経営体の約3割が採貝・採藻漁業に従事していることから、⁶⁾ 大規模な*H. circularisquama*赤潮による貝類の大量へい死の発生は、水産業に大きな影響を及ぼすことが想定される。こうした背景から2000年以降、モニタリングを実施している。本報では、このモニタリング結果と他調査などで得られ

た観測結果を基に*H. circularisquama*の消長と水温・塩分との関係を調べるとともに、発生前の様々な環境因子などとの関係を調べ、*H. circularisquama*発生を予察するための指標を開発したので報告する。

材料及び方法

(1) *H. circularisquama* 発生状況

① *H. circularisquama* 及び水質モニタリング

三河湾において*H. circularisquama*が初めて確認された2000年から2017年に調査を実施した。調査は5~12月に月2回、図1に示した計13測点で行い、プランクトン計数と水質調査用の採水とCTD (conductivity-temperature-depth profiler: SBE-19plusV2シーバード社またはAAQ-RINKO JFEアドバンテック株式会社)による水温、塩分、クロロフィル蛍光値の観測を行った。*H. circularisquama*が1cell/mL以上確認された場

* 愛知県水産試験場 (Aichi Fisheries Research Institute, Miya, Gamagori, Aichi 443-0021, Japan)

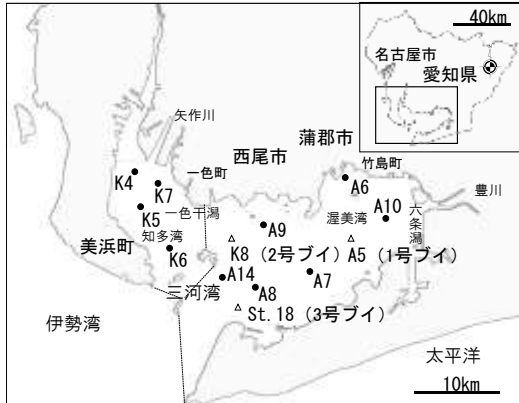


図1 三河湾における *H. circularisquama* 及び水質の調査測点 (●) と三河湾自動海況観測ブイ (△) の位置図

合には、調査や測点を随時増やした。採水は原則として表層 (0.5m 層) で行い、測点 A10, St.18, K5, K8 ではバンドーン採水器を用いて 5m, 底層上 1m (以下, B-1m) 層の採水も行った。また、CTD による観測中、クロロフィル極大層が確認された場合にはその水深において採水を行った。試水は 250mL のポリ容器に入れて水産試験場に持ち帰り、当日あるいは翌日中に光学顕微鏡下で 1mL あたりのプランクトンを種ごとに計数し、細胞密度を求めた。得られた観測結果から *H. circularisquama* 出現時の水温及び塩分の特徴を調べた。

H. circularisquama は数十 cells/mL 程度の細胞密度でも二枚貝に影響を及ぼすことが知られていることから、松山³⁾ は同種の赤潮密度を 100cells/mL と定義している。本報ではこれを参考として、着色する密度以下であるが、*H. circularisquama* の最高密度が 100cells/mL 以上になった年

表1 *H. circularisquama* の発生を予察するために用いた項目

区分	細目	摘要	調査点	期間	項目数/年
気象庁観測データ ^{*1}	降水量 (日平均)	平均, 計	蒲郡		
	気温 (日平均)	平均	蒲郡		
	風速 (日平均)	平均	蒲郡	5~7月	72
	日照時間	平均, 計	名古屋		
	全天日射量	平均, 計	名古屋		
プランクトン (細胞密度) ^{*2, *3}	<i>Skeletonema</i> spp.	調査点平均 調査点最高	三河湾 12点 渥美湾 8点 知多湾 4点	5~7月	90
	<i>Chaetoceros</i> spp.				
	<i>Nitzschia</i> spp.				
	<i>Thalassionema</i> spp.				
	<i>Thalassiosira</i> spp.				
	全珪藻類				
水質調査 ^{*2}	水温, 塩分, NH ₄ -N, NO ₂ -N, NO ₃ -N, DIN, PO ₄ -P, クロロフィル a, フェオ色素, 透明度, PON, TN, TP, ON(TN-DIN), DON(ON-PON), OP(TP-PO ₄ -P), DIN/PO ₄ -P, DIN/TN, PO ₄ -P/TP	地点平均	三河湾 12点 渥美湾 8点 知多湾 4点	5~7月	171
	水温 (3.5m 層, B-2m 層), 塩分 (3.5m 層, B-2m 層)	平均	1号ブイ 2号ブイ 3号ブイ	5~7月	270
	DO (3.5m 層, B-2m 層), 水温較差 (3.5m 層-B-2m 層)				
	塩分較差 (3.5m 層-B-2m 層), DO 較差 (3.5m 層-B-2m 層), 気温				
赤潮発生状況	件数, 延べ日数			5~7月	6
苦潮発生件数	件数		三河湾	5~7月	3
貧酸素水塊調査結果	面積 (≤10%, ≤30%)	平均, 計	三河湾	7月	4
計					616

*1: 各月の上旬, 中旬, 下旬からの 1 カ月 (30 日間) の平均あるいは合計値を用いた。

*2: 毎月上旬の調査のうちの表層 (0.5m) の調査結果を用いた。

*3: *Skeletonema* spp., *Chaetoceros* spp., *Skeletonema* spp. と *Chaetoceros* spp. の合計, *Skeletonema* spp., *Chaetoceros* spp., *Nitzschia* spp., *Thalassionema* spp., *Thalassiosira* spp. の合計, 全珪藻類の合計

*4: 3 カ所に設置している海況自動観測ブイ 1 号ブイ (蒲郡市沖), 2 号ブイ (西尾市沖) 及び 3 号ブイ (田原市沖) のデータを用い, 3.5m 層及び B-2m 層の毎時 1 回の観測値を日平均とし, 各月の上旬, 中旬, 下旬からの 1 カ月 (30 日間) の平均を用いた。

を *H. circularisquama* 赤潮の発生年と定義した。

② 高感度モニタリング

三河湾における *H. circularisquama* の発生初期の動態を捉えるために、LAMP 法を用いた高感度モニタリングを 2017 年に行った。^{2, 7)} 採水は 5 月 16 日, 6 月 1, 14, 19 日, 7 月 4 日に測点 A5 で実施した。6 月 19 日には測点 St.18 においても採水した。6 月 1 日までは表層をバケツで採水し, 6 月 14 日以降は 0~9m 層を柱状に採水した。柱状採水では直径 25.4mm, 長さ 10m のサクシオンホースの先端に錘をつけ, 海中に投入してゴム栓で栓をし, 表層から水深約 9m までを鉛直的に採水した。試水は 800~1,000mL を直径 47mm, 孔径 8 μ m の Whatman ニュークリポアメンブレンでろ過し, 本メンブレンを分析まで-30°C で保存した。DNA の抽出は 5%Chelex100 を用い, 95~100°C のウォーターバスで 10~15 分間加熱することにより行った。LAMP 反応には栄研化学株式会社の LoopampDNA 増幅試薬キットを用い, プライマーは国立研究開発法人水産研究・教育機構瀬戸内海区水産研究所で作製されたものを使用した。

(2) *H. circularisquama* 赤潮発生前及び発生時の気象・海象の特徴

三河湾自動海況観測ブイ 1~3 号ブイ (以下, 1~3 号ブイ) の毎時の水温, 塩分観測結果を使用し, *H. circularisquama* 赤潮の発生年の特徴を調べた。なお, ブイデータは長期間のデータが存在する 3.5m 層, B-2m 層の日平均値を解析に使用した。また, *H. circularisquama* 赤潮の発生年と非発生年の 5~7 月の気象・海象を比較することで, 発生時の特徴を調べた。解析には今回の調査結果と同時期に実施した栄養塩調査結果 (未発表), 公共用水域等水質調査結果,⁸⁾ 貧酸素水塊調査結果 (未発表), 1~3 号ブイの観測結果 (未発表), 赤潮調査結果,⁹⁻¹¹⁾ 苦潮調査結果⁹⁻¹¹⁾ 及び 2000~2016 年の気象庁による観測結果 (気象庁ホームページ 過去の気象データ検索: <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/>, 2018 年 1 月 22 日) を使用した。解析に使用した項目は表 1 の通りである。これらの項目について Mann-Whitney の U 検定により, 有意な差 ($P < 0.01$) のある項目を抽出した。

結 果

(1) *H. circularisquama* 発生状況

① *H. circularisquama* 及び水質モニタリング

2000~2017 年の月別の *H. circularisquama* の最高密度を表 2 に示した。対象とした 18 年のうち *H. circularisquama* が確認されたのは 11 カ年で, 細胞密度が 100cells/mL 以上の赤潮となったのは, 2000, 2005, 2015, 2016, 2017 年

表 2 2000~2017 年の *H. circularisquama* 月別の最高密度 (cells/mL)

年	5 月	6 月	7 月	8 月	9 月	10 月	11 月	12 月
2000			1	4,000	700			
2001								
2002								
2003								
2004								
2005				168				
2006					1			
2007						3	18	
2008								
2009								
2010							86	3
2011								
2012						2		
2013							8	
2014						38	3	
2015				183	28	1		
2016			43	2,800	1,538	15	2	
2017				3,350	33			

値はその月に行った全調査のうちの最高密度を表し, 太字は赤潮発生年となった年とそのときの赤潮密度を表す。空欄は光学顕微鏡では観察されなかったことを示す。

であった。このうち貝類のへい死が確認されたのは 2000 年のみであった。2016, 2017 年は最高密度が 1,000cells/mL 以上となったが, 貝類のへい死は確認・報告されなかった。月別では発生年のいずれの年も *H. circularisquama* は 7~11 月に出現していた。

最高密度が 1,000cells/mL を超えた 3 カ年の *H. circularisquama* の分布推移を図 2 に示した。

2000 年は 8 月 1, 2 日に初認された。この時すでに, 矢作川河口から美浜町にかけて赤潮が確認でき, 測点 K4 ではこの年の最高密度 4,000cells/mL が確認された。⁵⁾ 8 月 8, 9 日には細胞密度が低下し, 中旬にかけては 10cells/mL 以下で推移した。9 月 5, 6 日に測点 K8 で 700cells/mL まで再び密度が増加したが, 9 月 13, 14 日には減少に転じ, 9 月 21 日を最後に見られなくなった (図 2-A)。

2016 年は 7 月 1~8 日に初認され, 8 月 9~12 日に測点 A6 に近い蒲郡市竹島町地先で 1,218cells/mL, 測点 K8 で 1,078cells/mL が確認された。8 月 16~18 日には測点 A9 で 1,200cells/mL が確認されたが, 蒲郡市周辺の調査点では細胞密度が低下していた。8 月 23~26 日に六条潟で

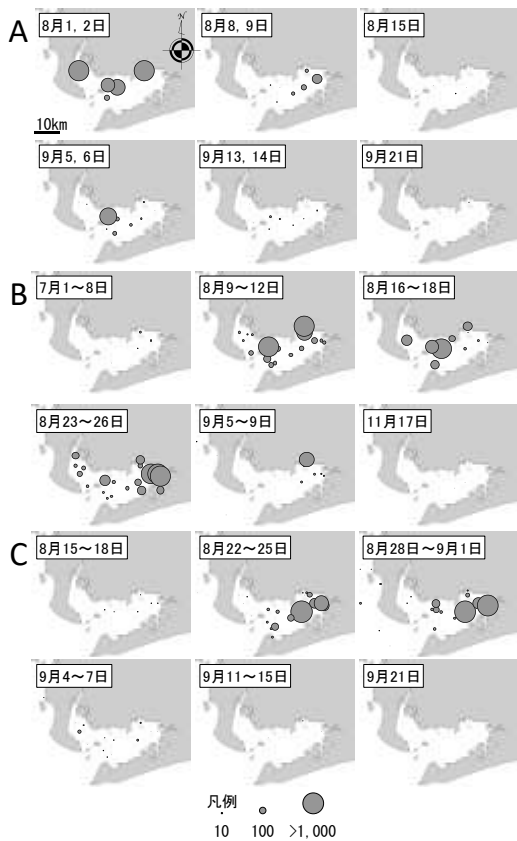


図2 *H. circularisquama* の分布推移
A: 2000年, B: 2016年, C: 2017年

2,688cells/mL となり, この年の最高密度である 2,800cells/mL も確認されたが, 以降細胞密度が低下し, 六条潟では再び 1,000cells/mL を超えることはなかった。9月1日に測点 A6 で 1,538cells/mL となったが, 9月5~9日には 18cells/mL まで低下し, 以降低い密度で推移し, 11月17日を最後に確認されなくなった。(図2-B)。

2017年は8月15日に三河湾中央部から奥部にかけて初認された。8月22~25日には分布範囲が三河湾全体に拡大し, 測点 A5 で細胞密度が 1,220cells/mL となっていた。8月28日~9月1日にも測点 A5 で高密度となり, この年の最高密度 3,350cells/mL が確認された。しかし, その後は急速に細胞密度が低下し, 9月4~7日には測点 A5 の細胞密度は 12cells/mL となり, 最後に確認された9月21日まで低い細胞密度で推移した(図2-C)。

図3, 4に *H. circularisquama* の細胞密度と水温, 塩分の関係を示した。*H. circularisquama* は水温 13.7~30.7°C, 塩分 9.8~33.6 の範囲で確認された。塩分の下限は, 2000年9月14日に観測されたもので, この直前に平成12(2000)年9月11~12日秋雨前線と台風第14号による大雨(以下, 東海豪雨)が発生していた。この豪雨直後の調査結果を除くと, *H. circularisquama* が観測された最低塩分は 22.0 で,

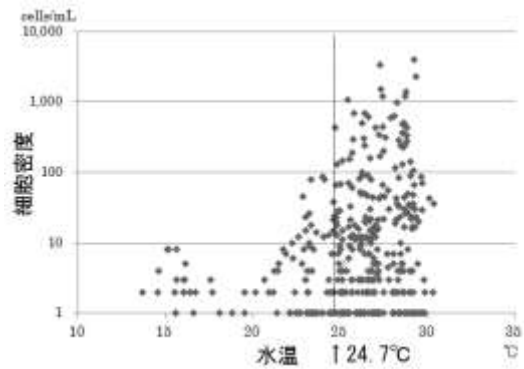


図3 水温と *H. circularisquama* の細胞密度の関係 (◇は東海豪雨直後の値)

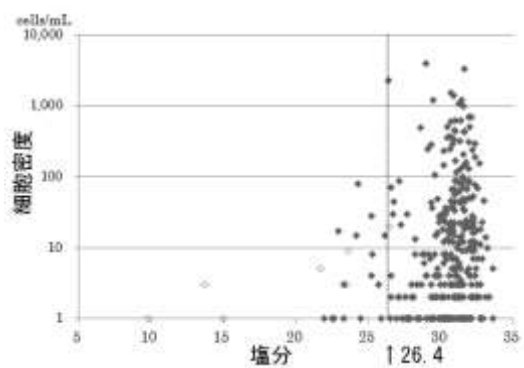


図4 塩分と *H. circularisquama* の細胞密度の関係 (◇は東海豪雨直後の値)

表3 *H. circularisquama* の LAMP 法による分析結果 (2017年)

採水日	測点	採水層	表層 水温(°C)	5m層 水温(°C)	B-1m層 水温(°C)	1mLの光学顕微鏡観察 による細胞密度 (cells/mL)	結果
2017.5.16	A5	0m層	18.70	18.10	16.23	0	+
2017.6.1	A5	0m層	21.74	21.07	18.07	0	+
2017.6.14	A5	0~9m層	21.70	20.99	18.89	0	-
2017.6.19	A5	0~9m層	22.63	21.52	18.76	0	+
2017.6.19	St.18	0~9m層	22.33	21.29	18.81	0	+
2017.7.4	A5	0~9m層	27.16	21.26	19.74	0	+

水温の最低値と最高値に変化はなかった。また, 細胞密度が 100cells/mL 以上となる時, 水温は 24.7°C 以上, 塩分は 26.4 以上であった(図3, 4)。

② 高感度モニタリング

LAMP 法による分析結果を表3に示した。いずれのサンプルも光学顕微鏡による 1mL, 1回の観察では *H. circularisquama* は確認されなかったが, 800~1,000mL を濃縮したサンプルの LAMP 法による分析では 2017年6月

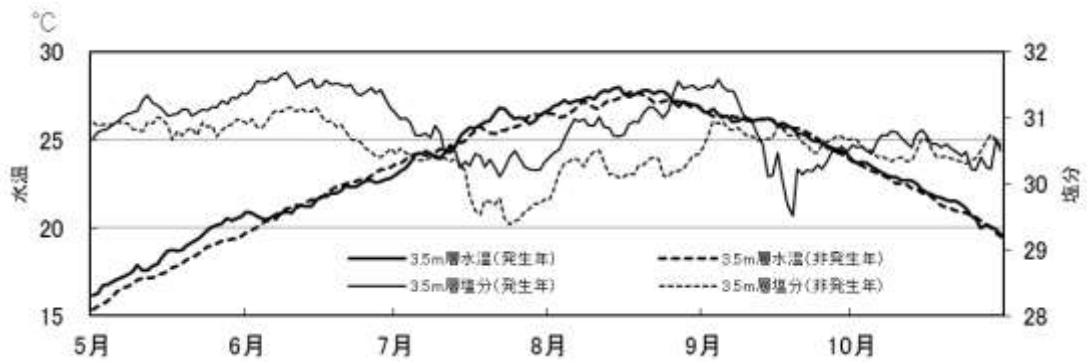


図5 *H. circularisquama* 赤潮発生年と非発生年のブイ 3.5m 層水温及び塩分の比較

14日以外のすべてのサンプルで *H. circularisquama* が検出された。

(2) *H. circularisquama* 赤潮発生前及び発生時の気象・海象の特徴

発生年と非発生年について、5~9月に1~3号ブイの3.5m層で観測された平均水温をみると、発生年は5月の水温が非発生年に比べて0.5~1.3°C高い傾向が見られた(図5)。また、塩分についても同様に比較したところ、5月から9月上旬にかけて発生年は非発生年よりも0.1~1.4高い傾向が見られた(図5)。

また、発生年の *H. circularisquama* の細胞密度が最も高くなった日の3.5m層の水温の範囲は26.0~28.5°Cで、いずれの年も8月下旬から9月上旬に水温が低下し始めると

細胞密度が減少した。

検定の結果有意な差 ($P < 0.01$) が認められたのは4項目であった。発生年は非発生年と比べて1号ブイで観測された5月中旬から6月上旬までの1カ月の3.5m層の平均水温、3号ブイで観測された5月上旬から5月下旬までの1カ月の3.5m層の平均水温及び5月中旬から6月上旬までの1カ月の3.5m層の平均水温が高く、6月に渥美湾の表層で観測されたDIN/PO₄-Pが低かった(図6)。

これらの項目を予察指標として2017年に *H. circularisquama* の発生予察を行ったところ、予察指標の値がおおむね発生年と非発生年の間の値となった。4項目のうち3項目が発生年の値の範囲に含まれることから、夏期には *H. circularisquama* が細胞密度100cells/mL以上に増殖

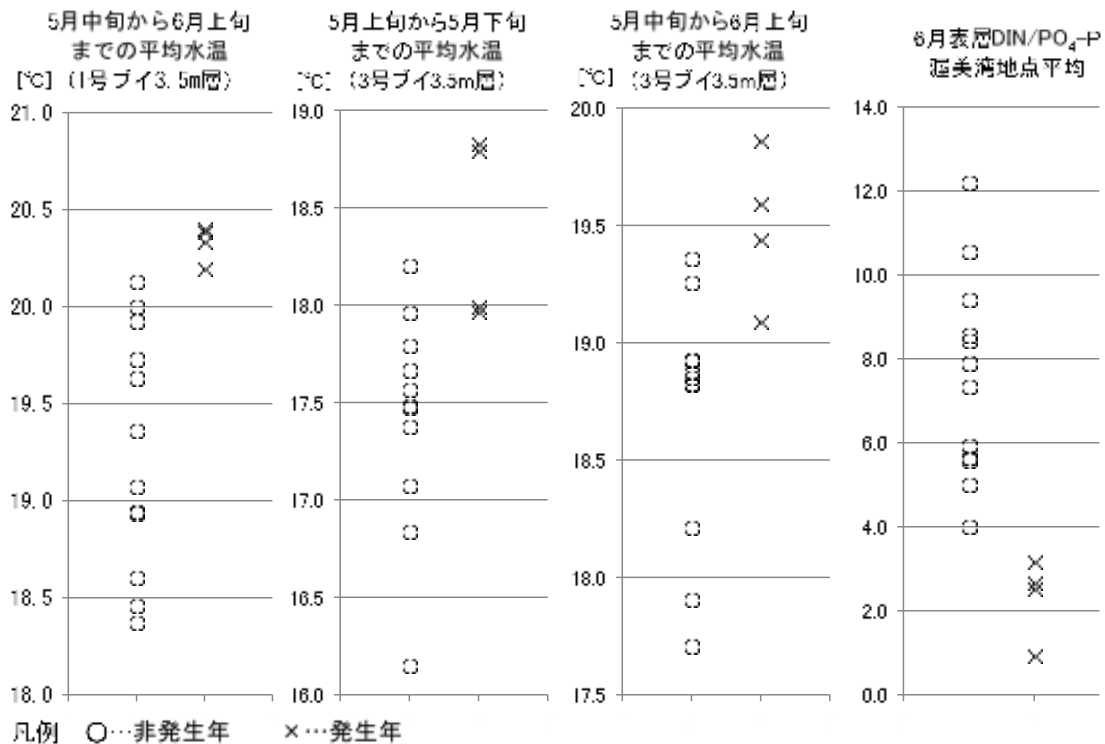


図6 発生年と非発生年においてU検定で有意差 ($P < 0.01$) が出た項目の分布図

すると予測した。その後、*H. circularisquama* は8月30日にこの年の最高密度 3,350cells/mL を記録し、予測と一致した。漁業被害が確認されたのは2000年のみであった。

⁵⁾ 2016, 2017年にも細胞密度が1,000cells/mL以上となったが、いずれの年も二枚貝類のへい死による漁業被害は認められなかった。主な漁獲対象種であるアサリへの *H. circularisquama* の暴露実験では、1,000cells/mLの海水に暴露した場合、アサリは5日間生存し、5,000cells/mLの海水に暴露した場合、アサリは4日目から死に始めるとされている。¹⁾ 2016年は六条潟で細胞密度が1,000~2,800cells/mLと最も高くなったが、プランクトンが確認されたのは4日間であったことから、へい死には至らなかったと考えられた。2017年は8月23~30日にかけて測点A5で最高密度が3,350cells/mLとなったが、アサリが生息する干潟（六条潟）の最高密度は8月28日の133cells/mLであったことから、干潟まで影響が及ばずへい死につながらなかったものと考えられた。

考 察

2000~2017年の調査期間のうち、*H. circularisquama* 赤潮による二枚貝類のへい死等の三河湾で *H. circularisquama* が確認されたのは7~11月で、100cells/mL以上となったのは8~9月であった。光学顕微鏡での初認が7~8月であった6カ年のうち5カ年が発生年となっており、早期の出現が高密度に増殖する要因の一つであると考えられた。光学顕微鏡による観察では6月以前に *H. circularisquama* は検出されなかったが、LAMP法を用いて確認したところ2017年5月16日以降（6月14日を除く）のサンプルで *H. circularisquama* が陽性であった（表3）。このことにより、同種は5月中旬には低密度で存在してい

ることが明らかとなった。

H. circularisquama の天然個体群の増加は水温が15℃を下回るとほとんど停止すると考えられている。³⁾ 三河湾では4月下旬頃に3基のブイの3.5m層平均水温が15℃前後に上がる。LAMP法の結果と図5より、5月に水温が高く維持される年は、光学顕微鏡による観察では確認できない程度の低密度で存在する *H. circularisquama* 初期個体群の増殖が促進されると考えられ、夏季に高密度化する原因のひとつと考えられた。

H. circularisquama 赤潮は夏季から晩秋にかけて頻発し、水温23℃以上、塩分30以上で大規模化する。^{2, 12)} 広島湾や佐渡島加茂湖ではそれぞれ水温が14.7~17.8℃、¹³⁾ 13.3~15.8℃¹⁴⁾となる10~12月にも赤潮が発生している。一方、三河湾では10月以降の低水温時に細胞密度が100cells/mLを超えた事例はなかった。また、9月以降に初認された2007, 2010, 2012, 2013, 2014年には細胞密度が100cells/mLを超えず（表2）、8月に細胞密度が100cells/mLを超えた年も水温が低下し始めた9月以降、細胞密度が減少した。また、三河湾では細胞密度が100cells/mLを超えるときは水温は24.7℃以上であった（図3）。以上のことから、三河湾において、*H. circularisquama* が赤潮となるのは水温が約25℃を超える時であると考えられた。

塩分については、発生年の方が高い傾向が見られ、発生年の5~9月の3.5m層の平均塩分は29.5~31.7であった（図5）。*H. circularisquama* は高塩分の環境を好み、塩分30で最も増殖速度が速くなると報告されている。¹⁵⁾ 発生年の三河湾は高水温・高塩分（図5）で *H. circularisquama* の増殖にとって好適な環境となっていたと考えられた。

H. circularisquama の赤潮発生時、5月の3.5m層水温や6月のDIN/PO₄-Pが発生年に特徴的な項目として抽出され

表4 2000~2017年のデータを用いた場合の *H. circularisquama* 発生年に統計的に有意な差のある項目 ($P<0.01$)

月	項目	摘要	調査点	<i>H. circularisquama</i> 発生年の値	項目数
5月	水温（表層）	5月上旬から5月下旬までの平均 5月中旬から6月上旬までの平均	1号ブイ	高い	2
5月	水温（表層）	5月上旬から5月下旬までの平均 5月中旬から6月上旬までの平均	3号ブイ	高い	2
5月	水温（表層一底層）	5月中旬から6月上旬までの平均	3号ブイ	低い	1
6月	DIN	地点平均	渥美湾	低い	1
6月	DIN/PO ₄ -P	地点平均	三河湾, 渥美湾	低い	2

た。5月の3.5m層水温は発生年に高く(図5)、発生初期の増殖に影響を及ぼしていると考えられた。本種は15°C以下の低水温でペリクルシスト(テンポラリーシスト)を形成することがわかっており、¹⁶⁾5月の水温が高いことが、ペリクルシストから栄養細胞に変わる時期を左右している可能性もあり、今後検討が必要である。

本報では*H. circularisquama*発生予察指標のひとつとして6月のDIN/PO₄-Pの値が低い場合、発生年となるという結果が得られた。このときのDINは0.5~1.5μM、PO₄-Pは0.10~0.26μMとDIN、PO₄-Pともに通常より低い環境で、DIN/PO₄-Pは2.1~7.0であった。N/P比はレッドフィールド比の16を下回り、発生年の6月は相対的にリンに対して窒素が少ない環境であった。*H. circularisquama*はリン酸態リンの最小細胞含量が他の赤潮生物と比較して小さく、また、無機態リンが枯渇したときに溶存態有機リンを利用することができる。^{2, 17)}このため、本種は無機態リンが少ない環境において他の生物よりも高密度に増殖できると考えられている。²⁾三河湾における発生の初期となる6月のPO₄-Pの濃度が低かったことは*H. circularisquama*の増殖にとって有利に働いたと考えられた。さらに、低いDIN濃度も他の植物プランクトンの増殖に対して抑制的に機能した可能性が考えられる。

5月の水温と6月のDIN/PO₄-Pを指標として用いた*H. circularisquama*の発生予察を2017年に実施したところ、予察と結果が一致する成果が得られた。また、2017年の観測結果を追加して解析を行った結果、2016年までの結果を用いて得られた予測指標に加えて新たに4項目で統計的に有意な差が認められたが、いずれも5月の水温及び6月のDIN/PO₄-Pに関連していた(表4)。

愛知県では*H. circularisquama*発生時には、分布拡大を防ぐことを目的として二枚貝の移動自粛措置をとっており、2016、2017年には沿岸の漁業協同組合が*H. circularisquama*赤潮の範囲拡大や被害を防止するために、発生海域からの二枚貝類の移動を自粛した。今後も、予察技術がアサリ稚貝の移植等の参考として利用されるように、継続してデータを蓄積し、予察精度向上のために検証を重ねる必要がある。

要 約

二枚貝を特異的にへい死させる特徴を持つ*Heterocapsa circularisquama*について、2000~2017年の三河湾における発生状況をとりとまとめ、消長にかかわる環境要因の把握、発生を予察するための予測指標の開発を試みた。調査期間18年のうち、11カ年で*H. circularisquama*の出現が確認され、このうち5カ年で細胞密度が100cells/mL以上となっ

た。主な*H. circularisquama*の出現時期は8~9月で、細胞密度が100cells/mL以上の場合には、水温は24.7°C以上であった。5月の水温が高い年には8月に細胞密度が100cells/mL以上になる傾向があり、この時期の水温等を指標として利用することにより、本種の発生を予察できる可能性が示された。また、LAMP法を用いた高感度モニタリングによりこの時期に初期個体群が出現し始めることが明らかとなった。

謝 辞

本研究は水産庁の赤潮・貧酸素水塊対策推進事業「瀬戸内海等での有害赤潮発生機構解明と予察・被害防止等技術開発」により実施された。解析には多くの水産試験場職員により過去から積み重ねられた漁場環境モニタリング結果を用いた。ここに記して感謝の意を表す。また、LAMP法の分析にあたり、指導・助言をくださった国立研究開発法人水産研究・教育機構瀬戸内海区水産研究所の坂本節子博士に心より感謝申し上げる。

文 献

- 1) 松山幸彦(2003)有害渦鞭毛藻*Heterocapsa circularisquama*に関する生理生態学的研究-II。*H. circularisquama*の毒性および貝類斃死機構の解明。水研センター研報, 9, 13-117.
- 2) 今井一郎・山口峰生・松岡敷充(2016)有害有毒プランクトンの科学。恒星社厚生閣, 東京, 175-190.
- 3) 松山幸彦(2003)有害渦鞭毛藻*Heterocapsa circularisquama*に関する生理生態学的研究-I。*H. circularisquama*赤潮の発生及び分布拡大機構に影響する環境要因等の解明。水研センター研報, 7, 24-105.
- 4) 松山幸彦(2004)有害渦鞭毛藻ヘテロカプサ・サーキュラリスカーマの発生及び貝類斃死機構の解明に関する研究。日水誌, 70(4), 504-507.
- 5) 尊田佳子・木村仁美(2001)2000年三河湾における*Heterocapsa circularisquama*赤潮の発生状況。愛知水試研報, 8, 1-6.
- 6) 愛知県農林水産部水産課(2018)水産業の動き2018, 3-4.
- 7) 坂本節子・山口峰生(2009)平成20年度漁場環境・生物多様性保全総合対策委託事業, 赤潮・貧酸素水塊漁業被害防止対策事業報告書, 1-5.
- 8) 愛知県環境部水地盤環境課(2000~2017)平成12~29年度公共用水域等水質調査結果.
- 9) 愛知県水産試験場(2000~2010)平成12~22年伊勢湾・三河湾の赤潮発生状況.

- 10) 愛知県水産試験場 (2011~2015) 平成 23~27 年伊勢湾・三河湾の赤潮発生状況.
(<https://www.pref.aichi.jp/soshiki/suisanshiken/0000007549.html>, 2018 年 12 月 13 日)
- 11) 愛知県水産試験場 (2016, 2017) 平成 28, 29 年伊勢湾・三河湾の赤潮・苦潮発生状況.
(<https://www.pref.aichi.jp/soshiki/suisanshiken/0000007549.html>, 2018 年 12 月 13 日)
- 12) Matsuyama Y (2012) Impacts of the harmful dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* bloom on shellfish aquaculture in Japan and some experimental studies on invertebrates. *Harmful Algae*, 14, 144-155.
- 13) 松山幸彦・木村 淳・藤井 斉・高山晴義・内田卓志 (1997) 1995 年広島湾西部で発生した *Heterocapsa circularisquama* 赤潮の発生状況と漁業被害の概要. 南西水研研報, 30, 189-207.
- 14) 近藤伸一・中尾令子・岩滝光儀・坂本節子・板倉 茂・松山幸彦・長崎慶三 (2012) 有害赤潮藻 *Heterocapsa circularisquama* の分布域北上現象ー佐渡島加茂湖での赤潮によるマガキの大量死ー. 日水誌, 78 (4), 719-725.
- 15) Yamaguchi M・Itakura S・Nagasaki K・Matsuyama Y・Uchida T・Imai I (1997) Effects of temperature and salinity on the growth of the red tide flagellates *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) and *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae). *Journal of Plankton Research*, 19 (8), 1167-1174.
- 16) 吉田天士 (2015) 有害・有毒プランクトンに関する分子生理生態学的研究. 日水誌, 81 (3), 397-399.
- 17) Yamaguchi M・Itakura S・Uchida T (2001) Nutrition and growth kinetics in nitrogen- or phosphorus-limited cultures of the 'novel red tide' dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae). *Phycologia*, 40 (3), 313-318.