

第6章 大船渡湾における Protogonyaulax のシストの生態

大船渡湾に Protogonyaulax tamarensis と P. catenella のシストが混在することを第4章第2節で述べたが、ここではそのシストの形成・発芽の機構と分布についての調査結果をまとめた。

第1節 Protogonyaulax 属のシストの生態に関する従来の知見

BRAARUD²⁴⁾ は、培養器中に形成させた P. tamarensis のシストを1945年に初めて発見した。その後 PRAKASH⁶¹⁾ も Protogonyaulax sp. を培養中に同様のシストを見つけ、このシストが北米大西洋沿岸における Protogonyaulax sp. の発生源となっていると考えた。しかし、実際に天然の海底泥中にシストを見つけたのは DALE¹⁵⁾ であり、彼により明確な形態が示されてから、シストの生態についての研究が広く行なわれるようになった。

ANDERSON & WALL⁷⁸⁾ は北米東岸マサチューセッツ州のコッド岬沿岸から、(LOEBLICH & LOEBLICH, III³¹⁾

の分類法による) Gonyaulax tamarens と G. excavata の
 両種のシストを採集し、このシストが有性生
 殖の結果形成された接合子 (hypnozygote) であり、
 発芽が水温の上昇により刺激されるので、ケ
 ープ岬沿岸で毎年発生する貝の毒化に重要な
 役割を果たしていることを確認した。また、
 貝の毒化海域が北米東岸で近年広域化してい
 るが、この現象をシストの海流による運搬や
 広域赤潮の発生による移入が原因であるとし
 た。

この ANDERSON & WALL の研究を更に進め、ANDERSON
 & MOREL⁷⁹⁾ はコッド岬にある小さな塩水湖におい
 て、P. tamarens の発生推移と水温・塩分や栄養
 塩の測定、および同湖で採集したシストの発
 芽実験を実施した。この結果から、春と秋の
 年2回の P. tamarens の増殖は、水温上昇が刺激
 となって発芽するシストと、水温下降が刺激
 となって発芽するシストの2群のシストによ
 ることを示した。

さらに、ANDERSON⁸⁰⁾ は培養によらず、天然に

発生した *P. tamarensis* の赤潮を材料にして、実験室内に赤潮形成中の細胞群を移してシストを形成させることに成功し、その過程を観察した。また、この新たに形成されたシストを、いくつかの異なった温度下に保存し、保存水温と発芽時の水温の両者が発芽に関与することを明らかにした。

このような ANDERSON を中心とした一連の研究により、*Protogonyaulax* の生活史や生態の多くが解明されたが、我が国においてはこの分野の研究が大きく立ち遅れており、わずかに大船渡湾のシストの発芽水温を扱った福代⁸¹⁾の一報があるだけである。この内容については、本論文中に記した。

第2節、材料および方法

1. シストの形成

1981年2月より5月まで大船渡湾 St. S で実施した *P. tamarensis* の出現推移の調査の際、通常の栄養細胞と共に、游泳接合子 (planozygote) を計

数した。

游泳接合子から休眠接合子（シスト）への変化の過程は，游泳接合子のいる海水5～10ℓをポア－サイズ8 μ mのミリポアフィルターを用いた重カ戸過法で300mlに濃縮し，500ml容スチロール瓶に入れ，倒立顕微鏡で毎日観察した。培養温度は，游泳接合子を採集した水深の水温である5.0～6.0℃とし，栄養塩は添加しなかった。また，これらの観察を補足するため，1981年5月に採集したシストから発芽した *P. tamarensis* と *P. catenella* の培養株を材料に，游泳接合子形成過程と休眠接合子への変化過程を観察した。

大船渡湾に出現した游泳接合子の休眠接合子への変化率は，スチロール瓶の底に形成された休眠接合子数を培養開始約3週間後に計数し，予め計数してあった瓶中の最初の游泳接合子数と比較して算出した。

2. シストの発芽

1980年5月から翌81年6月まで毎月一回、大船渡湾St. Sで採取したシスト約120細胞を拾い上げ、マックマルチプレートで1細胞ずつ別々にSWIIを培地として15℃で培養した。シストを拾い上げる際、予めシストを濃縮するには、底泥に超音波を照射しながら洗浄し、ふるいご分別する方法を用いた。

培養開始後は2週間にわたって発芽の有無を観察し、発芽後増殖したものは鏡板の特徴を調べて種を査定した。発芽したが全く増殖せずに死んだものもあり、このような細胞は鏡板を形成していないことが多いため種を査定できず、種名不詳とした。

発芽に及ぼす温度の影響を調べる実験においては、1979年11月15日に採取したシスト41~47細胞をマックマルチプレートに1細胞ずつ別々に入れ、2000~3000 luxの照明下で2.0~2.5℃、4.0~5.0℃、5.0~6.0℃、6.0~20℃、および15.0~18.0℃の5種の温度に設定した培養器で、最長20日間観察して、シストの発芽数を

調べた。また、同時に46細胞のシストを入れたマシクマルチプレートを黒色不透明の袋で包み、光を遮断して15.0~18.0℃で培養して発芽数を調べた。

3. シストの分布の推移

1979年5月から1980年3月までの間に6回にわたり、大船渡湾内の25点で底泥を採取し、表層の0~2cmの間のシストを定量して、分布の変化を調べた。また、St.14 (St.Sと同一定点)で上記調査に引き続き、1980年5月から1981年6月までシストを定量し、分布の変化を調べた。

シストの採集・定量

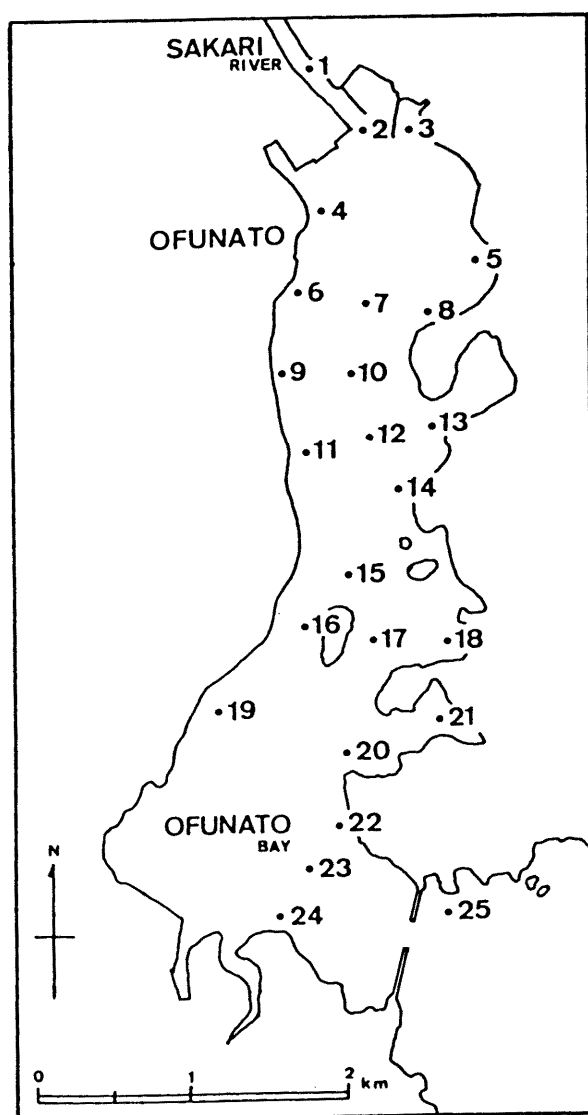


図6-2-1

大船渡湾におけるシスト調査定点

の方法は第3章のシストの分類において用いたものと同じである。

第3節 シストの形成

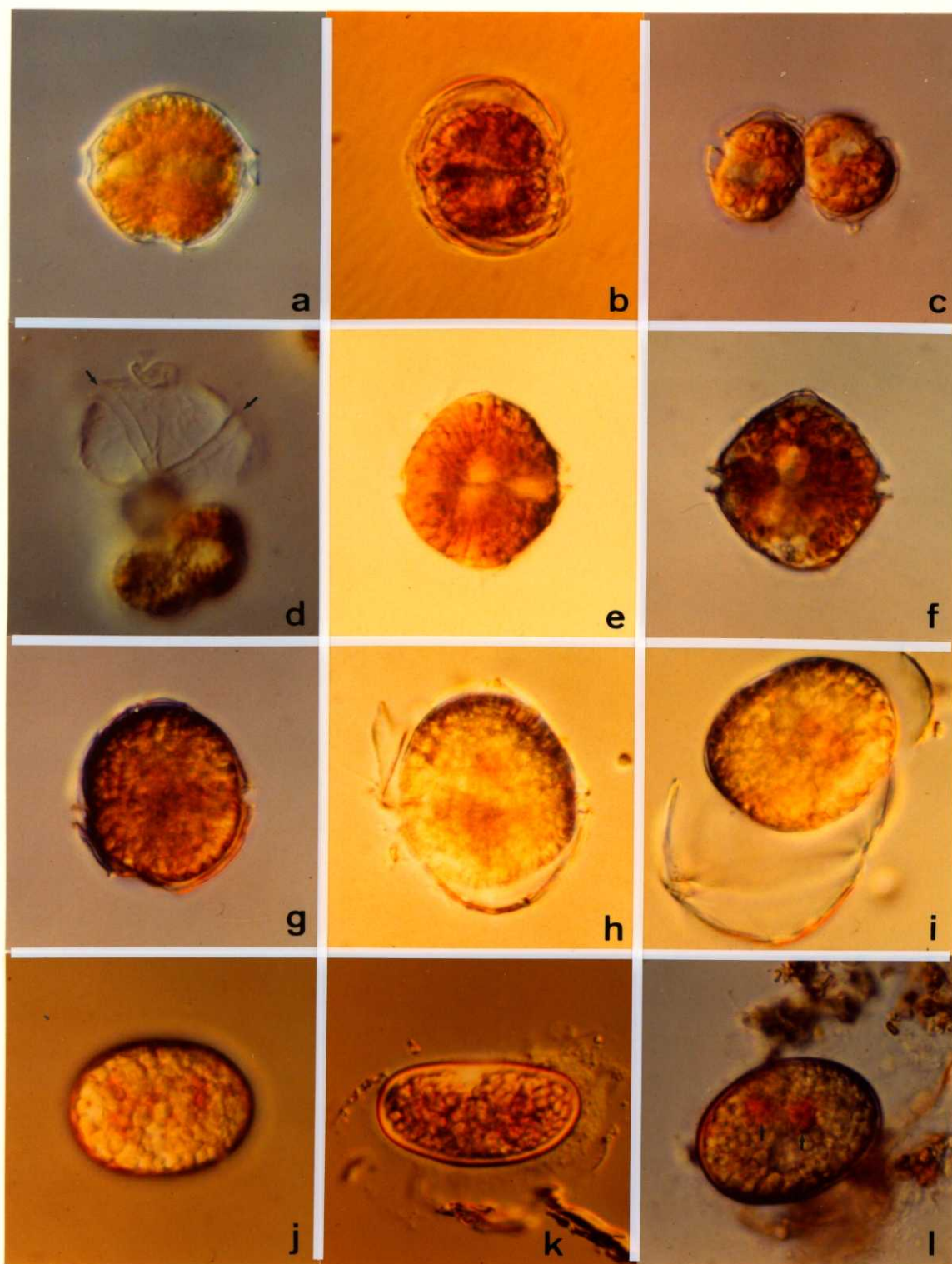
1. シスト形成の過程

通常見られる栄養細胞（図版Ⅶ-a）は体長 $25 \sim 33 \mu\text{m}$ で、幅と体長はほぼ等しく、黄色ないし黄褐色をしている。横溝の幅は体長の $\frac{1}{5} \sim \frac{1}{6}$ と広い。細胞の赤道部分に無色透明で大きくU字形の核があり、そのため赤道部分は色がうすくなっている。

配偶子は、図版Ⅶ-bに示したような栄養細胞内における二分裂により形成されるが、分裂中の細胞を天然で採集したプランクトン試料中には全く認めることができず、培養プランクトンに極く少数発見できたのみであった。游泳している配偶子は、栄養細胞とほぼ同じ大きさであるため、両者を外観だけからは区別できず、接合子形成のための接合の有無により区別した。

二つの配偶子が接合する時は、最初は互いに体を接しながらその周囲をまわっているが、接合が始まると2細胞は別々に泳がず、接したまま不規則な回転をするようになる(図版Ⅷ-c)。接合する面は、1細胞の縦溝中央下部と他細胞の頂板1'の中央上部のことが多く、互いに頂端を逆方向に向けたり、側面から見ると両細胞の横溝が直角を成している(図版Ⅷ-d)。接合が進むと接合子は2本の縦鞭毛のある表面の凸凹な細胞になる。2本の鞭毛の成す角度は最初は広い鈍角であるが、徐々に直角、そして鋭角へと変化していき、最後には同一点から出るようになる。しかし、この鞭毛のうち1本はわずかな衝撃でも外れやすく、実際に同一点についた2本鞭毛、あるいは鋭角を成す2本鞭毛の接合子を見ることはごくまれである。

接合が完了すると、接合子は長さ40~47 μm 、幅40~47 μm と栄養細胞と比べて大きく、丸味を帯びた游泳接合子(図版Ⅷ-e)となる。横



図版 VII

溝は幅狭く，長さの $\frac{1}{4} \sim \frac{1}{8}$ である。1日たつと体色が濃黄褐色になり，周縁部と中心部の体色に差がでてくる（図版Ⅶ-f）。

接合子は数日間游泳した後，鞭毛を失ない培養容器底に沈下する。この時期の細胞は，細胞内に丸く光る澱粉粒が多く見られ，褐色色素も部分的な濃淡が認められる（図版Ⅶ-g）。その後，原形質膜と鎧板の間にある膜が収縮し，上殻の鎧板の縫合線が開裂して，原形質が殻から抜け出てくる（図版Ⅶ-h, i）。

図版Ⅶ Protogonyaulax tamarensis のシスト形成過程

- a. 栄養細胞の腹面観
- b. 配偶子形成における栄養細胞内の分裂
- c. 接合している配偶子
- d. 接合している配偶子の殻の側面，矢印は配偶子の横溝
- e. 接合終了後間もない游泳接合子
- f. 接合終了後1日たった游泳接合子
- g. 接合終了後数日たった游泳接合子
- h. 殻をぬぎ始めた游泳接合子
- i. 殻をやや進んだ状態
- j. 殻から出た休眠接合子
- k. 粘液物を出し始めた休眠接合子
- l. 完成した休眠接合子，矢印は赤色体

抜け出した後の原形質は、元の殻の近くからあまり離れないで、楕円形になって動かずにいる（図版Ⅴ-g）。それから約1日たつと、休眠接合子の細胞膜が厚くなり、その外面に粘質物が分泌され、泥粒子や珪藻遺骸が付着しているものも見られるようになる（図版Ⅴ-k）。休眠接合子には澱粉粒が多く含まれ、核は小さく認めにくい。濃褐色の色素胞は集合して小粒状になり、徐々に赤色粒へと変化する（図版Ⅴ-l）。

2. 游泳接合子の出現推移

1981年2～5月の *P. tamarensis* の出現推移については既に第5章第4節に述べた。概略を図6-3-1のAに示したが、2月下旬に出現した *P. tamarensis* が3月上旬から4～8 m 層で増え、4月に入ると徐々に8～12 m 層に移りながら数をさらに増し、4月25日に10 m 層で 22,100 cells/l という最高出現量を記録したが、5月には減少し始め、特に下旬になるとほとんど姿

を消してしまった, という経過をたどっている。

P. tamarensis の游泳接合子は4月4日に全く見られず, 11日の調査に初めて出現しているが, 量的にはごく少なく12 m 層に40 cells/l だけであった。しかし, 次の調査日の18日には急増し, 8 m 層で3,320 cells/l を数え, 同層の全游泳細胞の18.4% を占めた。25日には游泳細胞の増加に伴ない游泳接合子の分布層も広がり, 6 ~ 12 m 層で1,000 cells/l を越えた。游泳細胞が減少傾向を

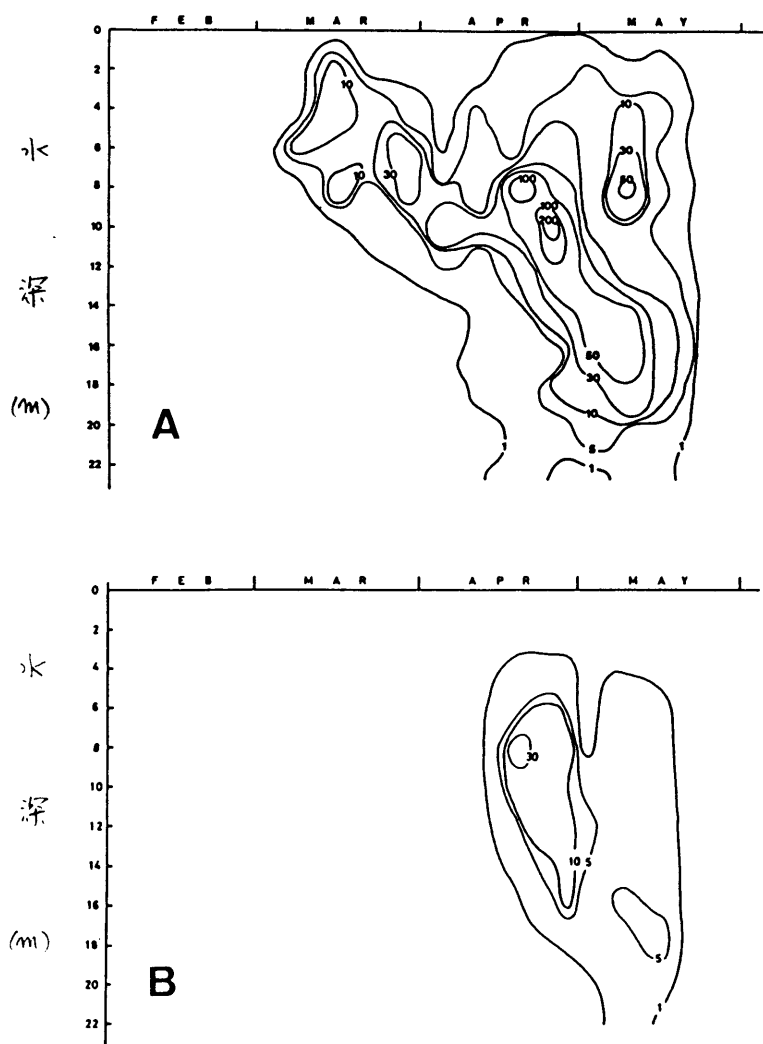


図6-3-1 大船渡湾Sta.Bにおける1981年2~5月の P. tamarensis の游泳細胞(A)とその他の游泳接合子(B)の出現推移

見せた5月になると游泳接合子も徐々に減少し始めて、200-800 cells/l 程度の層が多くなり、5月16日の調査を境に以後全く見られなくなった。

各層の游泳細胞および游泳接合子の出現量を表層から底層まで合算して図7-3-2に示した。栄養細胞の量は游泳細胞と游泳接合子の量の差と見なせる。この図に示した結果によれば、游泳接合子は栄養細胞が急増した時に現われ始め、栄養細胞が最も多い時に最も多くなる。

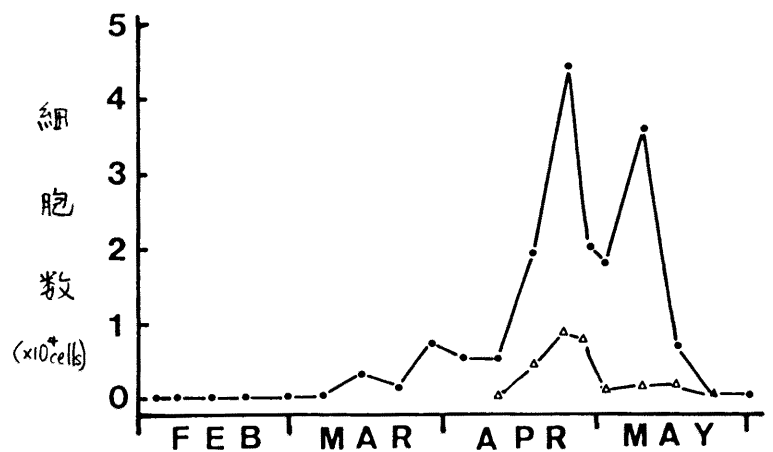


図6-3-2 大船渡湾St.Sにおける1981年2~5月の游泳細胞(●)と游泳接合子(△)の0.2, 4, 20, 22m層の出現量の和の推移

その出現量の増減傾向は栄養細胞の傾向とほぼ一致していることも認められる。

3. 游泳接合子から休眠接合子への変化

4月18日には游泳接合子が急増したが、その翌19日には6~10m層に游泳接合子が多く認められた。この6~10m層の水を採取し濃縮して、採取時の水温5~6℃に保っておいたところ、ほとんど全ての游泳接合子が数日内に鎧板を脱ぎ、周囲に粘液膜を発達させて休眠接合子に変化した。しかし、同月25日と28日には半分程度、5月2日には約20%、さらに9日には約70%と、休眠接合子へ変化する率が減少していった。特に5月2日と9日には、游泳接合子が停止しているものの、殻から抜け出せず途中で停まり、そのまま粘液膜を分泌せずに死んでしまっている個体が多く認められた。5月16日の游泳接合子は全く休眠接合子に変化しなかった。

以上の観察にもとづき、游泳接合子の

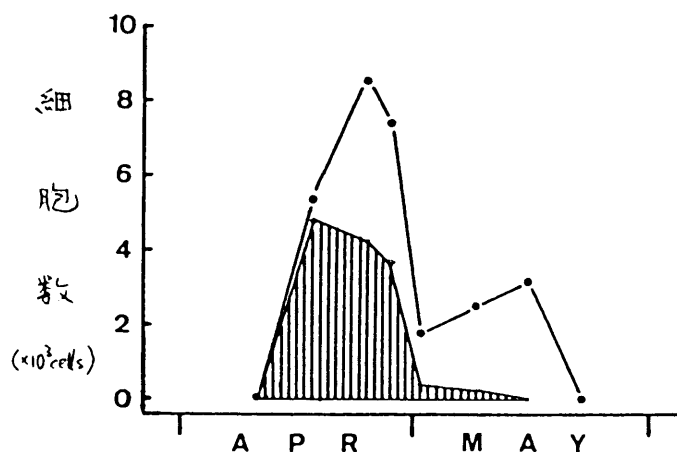


図6-3-3. 大船渡湾 St. S における游泳接合子の出現量(—●—)とそれらの休眠接合子への変化量(斜線部分)

出現量と今のうちの休眠接合子へ変化した量を図6-3-3に示した。図6-3-2の栄養細胞と游泳接合子の出現推移と併せ考えると、栄養細胞が増加している時は休眠接合子、即ちシストが多く形成され、減少している時にはほとんど形成されないと言ったことができる。

第4節 シストの発芽

1. シストの発芽率の季節変化

1980年5月に113細胞のシストを培養したところ36細胞が発芽し、発芽率は31.9%で、P. tamarensis 1細胞とP. catenella 8細胞に増殖が認められた。6月には発芽率が48.2%に上昇し、P. catenella が多く発芽増殖した。7, 8, 9月はそれぞれ22.9, 27.1, 23.8%と低い発芽率であったが、10月には一時的にP. tamarensis が多くなり発芽率も58.8%と最高を示した。しかし、11月には22.4%と7~9月の状態に戻った。12月から翌年1981年4月にかけてはP. tamarensis が多数発生して増殖するようになり、発芽率

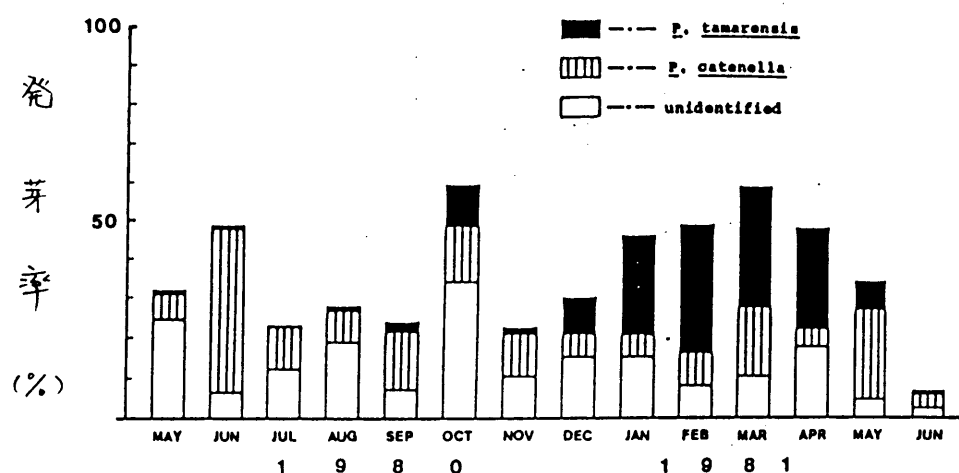


図6-4-1 シストの発芽成功率

11月からは 45.2, 48.3, 58.3, 47.5 % と連続して高い値を示した。続く5月にも 44.2 % と比較的高い発芽率であったが、発芽増殖した細胞中の *P. tamarensis* と *P. catenella* の比率が1980年11月以来5ヶ月ぶりに逆転した。6月には、6.4 % と今迄の高発芽率が急落してしまった。この経過は図6-4-1に示した。

これらの発芽率の季節変化を *P. tamarensis* のみに注目すれば、この種は発芽に明らかな季節性が認められると言える。1980年5月から11月までは、10月に一時的に多くはなっているものの、他の月には培養した約120細胞のシストの中で発芽増殖したものは0~3細胞と極

めは少なく、特に7月は1細胞も認められなかった。しかし、12月から翌1981年5月までの半年は発芽数が多くなり、そのうち1~4月には毎月30細胞以上のシストが発芽増殖した。

これに対して、P. catenella の発芽には季節性が認められず、6月の57細胞を除けば毎月5~20細胞が発芽していた。

大船渡湾における P. tamarensis と P. catenella の游泳細胞の出現推移（第5章第4節）を考え合わせると、両種のシストの発芽と増殖には次のようなことが考えられる。P. tamarensis においては、1980年の発生盛期の3月あるいは6月にシストとなり、水温上昇期を経て水温下降期に入る10~11月頃まで発芽せずに休眠する。その期間を過ぎて1981年12月から徐々に発芽し始め、その発芽した細胞が増殖して2月からプランクトン中に認められる、という経過をたどる。一方の P. catenella においては、毎月の発芽率が6月を除いて10~20%と比較的に一定しているにもかかわらず、栄養細胞の増殖

が 9 ~ 10 月にしか認められない。このため、P. catenella の発生は P. tamarensis と異なり、シストの休眠と発芽に制御されているのではなく、水温など増殖に関与する環境因子に、より強く制御されていると考えられる。

2. 発芽に及ぼす温度の影響

表 6-4-1 に種々の温度で行なった培養実験の結果を示したが、これによると、 $2.0 \sim 2.5^{\circ}\text{C}$ では発芽しないが 4.0°C 以上では発芽するという傾向が認められた。

発芽後の増殖を観察したところ、 $4.0 \sim 5.0^{\circ}\text{C}$ 区と $5.0 \sim 6.0^{\circ}\text{C}$ 区では発芽した細胞がほとんど増殖せず、10 日もたないうちに死滅してしまうことが多かった。 $6.0 \sim 7.0^{\circ}\text{C}$ 区では発芽した細胞の $\frac{3}{4}$ が増殖したが、増殖速度は遅く、多くの

表 6-4-1. シストの培養温度と発芽数

培養温度($^{\circ}\text{C}$)	光*	培養 日数	培養 シスト数	発芽 シスト数
2.0 - 2.5	L	7	47	0
4.0 - 5.0	L	8	45	20
5.0 - 6.0	L	8	41	21
6.0 - 7.0	L	17	47	19
15.0 - 18.0	L	20	47	17
15.0 - 18.0	D	10	46	19

* L 明 ($2,000 - 3,000 \text{ lux}$), D 暗 (0 lux)

株は3~4日に1回分裂する程度であった。しかし、15.0~18.0℃では発芽した細胞のほとんどが増殖し、1~1.5日に1回分裂する程の速い分裂速度であった。

発芽した細胞には、長楕円体あるいは棒状の色素体が多数認められ、赤道部分には大きな核があり、その後方にはシスト細胞内に認められた赤色粒が見られた。分裂した際には、色素体や核など原形質内の大部分は二等分されたが、赤色粒だけは分裂せず、二連群体になった場合の後方の細胞に継承されていった。そのため、細胞分裂が繰り返され栄養細胞が増えるに従い、赤色粒を持つ細胞は目立たなくなってしまう。

15.0~18.0℃で培養し、しかも培養中に全く光を照射しなかった場合にも、光を与えた場合とほぼ同様の発芽状況であったが、発芽した細胞に増殖が見られず、全て10日以内に死滅してしまった。死滅直前の細胞は小型で、通常の細胞の長さの約半分しかなく、色素体

は細長く色がうすかった。

以上得られた結果，即ち，シストは40℃以上の温度では光がない状態でも発芽しうることは，大船渡湾の最低水温6~7℃の時にはP. tamarensisが出現し，それはシストから発芽増殖したものであることを裏付けると考えられる。

第5節 シストの分布の推移

1. シストの分布の推移

表6-5-1に1979年5月から1980年3月までのシスト分布量の推移を示した。この結果によると，湾内の極めて広い範囲で周年にわたってシストが発見されている。特に，湾央のSt. 11~14（St. 14はSt. 5と同一点）には多く，底泥1cm³当り最高2.189細胞を記録した。時期別にみると，5月から7月にかけて主に湾央で増加し，以降は変動はあるが徐々に減少していく地点が多かった。この期間の游泳細胞の出現推移は第5章第3節に述べたが，P. tamarensisが1979年3~4月と6月に増え，P. catenella

が 1979 年 8~9 月に発生している。シスト数が
5 月から 7 月にかけて増加していることは、

表 6-5-1 シスト分布量の推移

	'79.5.10	'79.7.12	'79.9.10	'79.11.15	'80.1.10	'80.3.22
St. 1	105	21	0	0	0	0
2	214	253	274	0	62	21
3	101	203	126	21	21	41
4	145	140	126	42	103	228
5	126	642	400	0	0	0
6	580	870	674	926	891	477
7	1094	767	126	211	104	269
8	745	525	168	316	352	642
9	631	1741	821	632	725	207
10	518	808	674	842	891	435
11	1347	2189	842	1116	663	478
12	932	1368	716	274	994	621
13	1036	1368	674	484	124	186
14	1483	1495	1389	1032	1429	1326
15	352	539	526	253	290	228
16	252	228	84	63	124	62
17	257	153	-	505	580	290
18	0	84	21	0	-	0
19	278	124	147	128	62	124
20	121	150	147	42	104	83
21	42	21	42	21	62	62
22	-	126	42	63	-	62
23	145	85	105	0	41	21
24	44	21	84	0	21	21
25	0	-	-	-	-	-
Total	10548	13788	8208	6971	7643	5884
Average	440	575	357	290	347	245

(注) 一印は底泥試料を採集できなかったため欠測

発生した *P. tamarensis* がシストに変化したためと考えられる。*P. catenella* は湾奥に多く発生したため、湾内の広域におけるシスト量の変化に結びつかず、また調査期間中の1979年10月に強風による大シケがあり、そのため湾奥の浅所ではシストが巻き上げられ流されたことも、9月から11月のシスト分布量の変化に関係していると思われる。

游泳期細胞とシストの分布を比較するため、図6-5-1に1979年4月から翌年3月までの游泳細胞の26回の調査の平均と、シストの6回の調査の平均を示した。シストの値は表7-5-1にまとめた結果の平均である。これによると、游泳期細胞とシストはともに湾中央から湾奥に多く、湾口に少ない

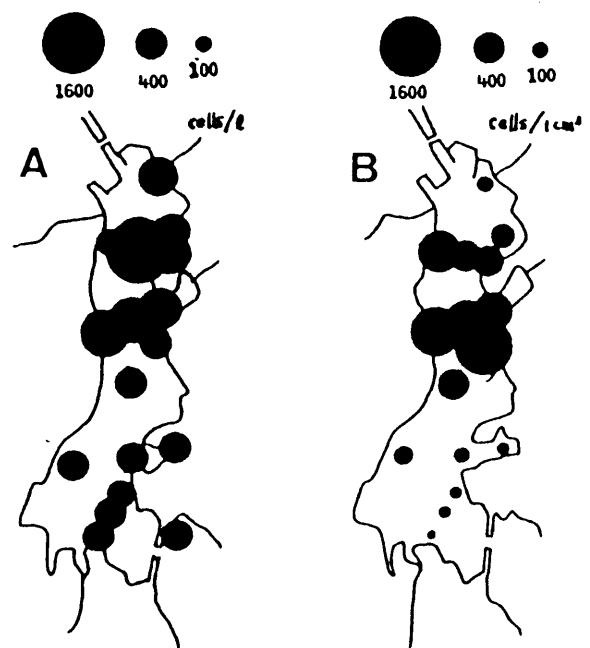


図6-5-1 *Protogonyaulax* の游泳細胞(A)とシスト(B)の分布

という傾向が見られる。湾中央から湾奥は水深25m前後と浅く、潮流もゆるやかで、底質は泥質であるが、一方湾口付近は水深40mと深く、砂質で潮流もきつい。このため、湾中央から湾奥で形成されたシストは、大シケなどで海が大きく攪乱される時以外は形成された現場に沈み、他所に移送されないが、湾口付近では潮流により他所に運ばれて分布量が少ないと考えられる。

2. 游泳細胞の出現とシスト量の推移

大船渡湾の底泥における1980年1月から翌年1981年6月までの游泳細胞の出現推移と、底泥中のシスト量の変化を図6-5-2に示した。この期間内では游泳細胞には1980年2~7月に *P. tamarensis* , 同年9~10月に *P. catenella* , さらに1981年2~6月に *P. tamarensis* が出現している。この出現推移にシスト量の変動はよく対応している。即ち、游泳細胞の増殖時にはシスト量が増え、1980年6月30日には底泥1cm³当り

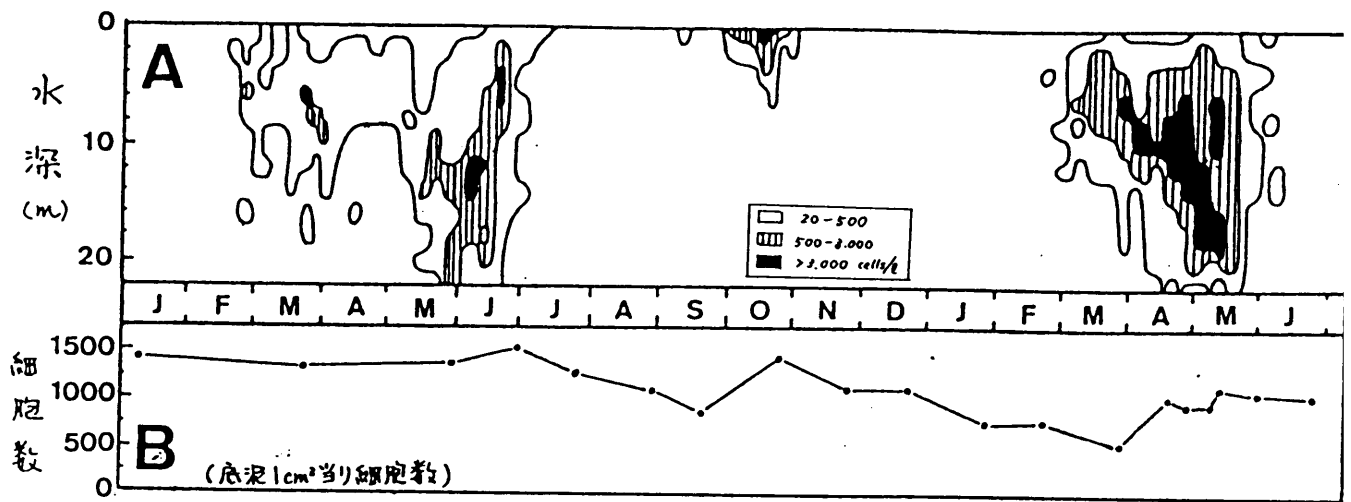


図6-5-2 大船渡湾Sx.Sにおける1980年1月から1981年6月の *Protogonyaulax* の層別出現推移(A)とシスト量の変化(B)

1520細胞, 10月28日には1440細胞, 1981年5月12日には1126細胞と極大を示している。反対に游泳細胞が見られない時には徐々にシスト量が減少しており, 1980年9月19日に底泥1cm³当り840細胞, 1981年3月28日に558細胞と極小になっている。

このようなシスト量の変動のうち, 増加は栄養細胞増殖の盛期にシストが形成されることにより, 減少は周年にわたって少量ずつシストから栄養細胞が発芽することによっており, 潮流によるシストの移動が両者に関係すると考えられる。

第7章 Protogonyaulax の生態からみた貝毒問題 について

前章までに述べた Protogonyaulax の分類・分布や発生生態・生活史の研究結果から, Protogonyaulax によって引き起こされ, 水産上および食品衛生上問題となっている麻痺性貝毒について対策面を中心に考察を加えてみた。

大船渡湾では, 麻痺性貝毒中毒事件の発生した1961年以来毎年, ホタテ貝・アカザラ貝などの貝類が麻痺性毒で毒化している³⁾。本研究を実施した1979年から1981年の3年間に貝の毒化は認められており, 北里大学見玉正昭博士と協同で行なった貝毒量の調査結果では, 1980年はホタテ貝の中腸腺1g当り最高312.8 MU, 1981年にはその10倍を超える3496.9 MUを記録している(図7-1)。人間の致死毒量が3,000~10,000 MUと言われており, また, 商品となっているホタテ貝の中腸腺が10g以上あることを考え合わせると, 中腸腺1g当り3496.9 MUという値はホタテ貝1個で人間が死

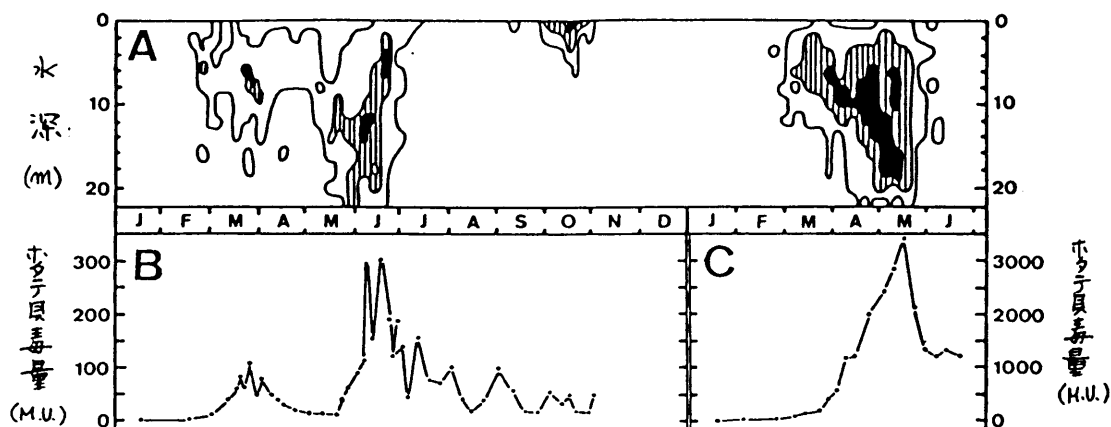


図7-1 大船渡湾 St. S における *Protogonyaulax* の出現推移と貝毒量

A. *Protogonyaulax* の 1980 年 1 月～1981 年 6 月の出現推移

(□ 20～500, ▨ 500～3,000, ■ >3,000 cells/l)

B. 1980 年 1 月～12 月のホタテ貝中腸腺 1g 当り毒量 (MU)

C. 1981 年 1 月～6 月のホタテ貝中腸腺 1g 当り毒量 (MU)

但し、B と C は単位が異なる。

亡する程の高毒量ということである。

このような高濃度の毒化の問題とは別に、貝の毒化が春先の、プランクトン中には *P. tamarensis* がきわめて少数しか発見できないような時期から始まるという問題がある。例えば、St. S で 1980 年 1 月 8 日に 10 m 層だけ 20 cells/l、2 月 5 日は全層とも 0 cells/l、2 月 19 日は 2 m 層だけに 20 cells/l というように少量 *P. tamarensis* が見つかるだけであったが、1 月中旬に同定点に垂下した無毒ホタテ貝は 2 月 19 日に中腸腺 1g 当り 9.5 MU と出荷規制値の半分にも達毒化

していた。同様に1981年にも、1月下旬に垂下した無毒ホタテ貝が2月2日に中腸腺1g当り24.1MUにまで毒化していたが、この時も1月14日に全層0 cells/l、2月4日に4m層で20 cells/lと極く少量の出現を見るだけであった。

何故このように少数のP. tamarensisによって貝が毒化するのかについては、P. tamarensisの生長と毒含有量との関係から研究が行なわれている⁸²⁾。そこでは、1~2月の低水温期に発生したP. tamarensisは分裂速度が4~6月と比べて遅く、細胞が分裂を起すまでに十分に生長するため、細胞の原形質量が多く、同時に毒含有量も多いと推定されている。

このような推論は別として、実際に貝毒を予知しようと考えた場合、既に述べた20 cells/lはプランクトンを観察計数する上での限界に近く、これ以上に精度を高めることは、多数の試料を迅速に処理しなければならない定期観察中には不可能に近い。そのため、今以上に精度を高めて、P. tamarensisの発生を確認して

から貝の毒化を予報するという方法は、確認した時点で既に毒化している可能性が高く無理と考えられる。取りうる対策としては、水温が *P. tamarensis* の発生する 12℃ 以下に下降した時に、貝の毒化を警告し、出荷を出来る限り早めることが唯一のものである。

貝の毒化の始まりの予知ではなく、毒化の程度の予測、およびそれと関連して毒化した貝が無毒になるまでの期間の長短の予想についても、調査資料の乏しい現状ではかなり難かしい。1980年に岩手県が、大船渡湾における過去十数年の毒化の程度と水温について検討を加えたが、両者の間には何の関連も見出せなかった³⁾。一方、貝の毒量と、冬期の降雪・降雨量あるいは春期の強風日の日数とについては多少の関連性が認められ、雨の多い年、あるいは強風の日が多い年はあまり高くは毒化しないとしている⁶⁹⁾。*P. tamarensis* の発生量が、同時に発生する珪藻と比べて極めて薄いことから、湾内水の栄養塩が増殖の制限要

となるより、風による湾内水の攪拌や、雨による塩分低下といった物理的因子の変動が制限要因になりやすいことは考えられる。しかし、この点は将来さらに解明すべき課題であらう。

最後に、商品としての毒化貝を考えた場合、毒化の予知と予防ができないうえ、一度毒化すると毒が低減するまでにかなりの期間が必要のため、毒化貝に何らかの加工処理を施して販売する方策を立てることが望ましい。即ち、ホタテ貝であれば、毒の局在する中腸腺を貝の採捕後直ちに切除したり、缶詰やボイル製品として出荷することを考えるべきである。最近、橋本・野口⁸³⁾、高木⁸⁴⁾により、缶詰製造、ボイル加工の処理を行なうと麻痺性毒物質のゴニオトキシンやサキシトキシンが分解されることが確かめられ、毒化貝の商品化に明るい見通しがつけられたことは特筆すべきことと考えられる。

要 約

近年、日本各地で、渦鞭毛藻 Protoconyaulax の生産する麻痺性毒によりホタテ貝、カキ、アサリなどの二枚貝類が毒化する現象が数多く報告されている。毒化した貝類は出荷規制や採集禁止の措置を受けるため、養殖漁業の被る経済的損失はきわめて大きい。また、麻痺性毒はフグ毒に匹敵するほど強力である反面、毒を蓄積している貝類のものには外見上変化を引き起こさず、毒化貝と無毒貝との区別がつかないため、中毒事件が起こりやすいなど公衆衛生の面からも貝毒は看過できない問題となっている。

本研究は、このような貝毒の発生機構を解明する上での基礎的知見を得るために、毒生産種の分類と分布、おとびらの生態について調査研究を行なったものである。研究成果の概要は以下の通りである。

1、 Protoconyaulax 属の形態的特徴を調べ、同時

に分類に関する従来の知見を整理して，分類形質を選び出し，これを基準に既に知られている種を改めて分類した。

Protogonyaulax 属に属す種は，体長 $30\mu\text{m}$ 前後で球形をしており，細胞内には馬蹄形をした核と多数の黄褐色色素体がある。細胞表面には一定の配列をした33枚の鎧板がある。分類形質としては，細胞の外形，長連鎖群体の有無，鎧板のうちの頂孔板の形，頂板1'の右上辺の腹孔の有無，後縦溝板の後部接続孔の位置の5点が重要と考えられた。これらに基づいて既知種を整理した結果，次の10種が Protogonyaulax 属に含まれると判断された。

Protogonyaulax tamarensis (LEBOUR) TAYLOR

P. catenella (WHEDON & KOFOID) TAYLOR

P. acatenella (WHEDON & KOFOID) TAYLOR

P. phoneus (WOLOSZYNSKA & CONRAD) TAYLOR

P. globosa (BRAARUD) TAYLOR

P. dimorpha (BIECHELER) TAYLOR

P. fratercula (BALECH) TAYLOR

P. cohorticula (BALECH) TAYLOR

P. peruviana (BALECH & MENDIOLA) TAYLOR

Gonyaulax kutnerae BALECH

又、日本各地の20海域から40株の Protogonyaulax 属プランクトンを採集し、形態を観察して種を査定した。また、その結果から各種類の分布の傾向を判断した。

日本沿岸から5種類の Protogonyaulax が採集された。そのうち P. tamarensis は17株と最も多く、東北・北海道を中心とした東日本の9海域で発見され、P. catenella は15株で瀬戸内海を中心とした西日本と東北地方三陸沿岸で採集された。残りの3種類は P. fratercula と、未命名の2新種 P. sp. (HIR) と P. sp. (ISH) で、これらは採集例が少なかったが、いずれも高水温期に出現しており暖流系水の影響が考えられた。また、P. sp. (HIR) は北海道サロマ湖で赤潮を形成していたが、他海域では出現量がごく少なかった。

3. P. tamarensis は生活史の一時期にシストを形成し、海底で休眠生活を送ることが知られている。日本沿岸の32海域で採取した海底泥から渦鞭毛藻のシストを見つけ出し、培養して P. tamarensis 以外の Protogonyaulax 属の種のシストを搜した。

その結果、P. tamarensis の他に P. catenella と P. sp. (HIR) の2種類のシストを発見することができた。P. catenella は楕円体で P. tamarensis と全く同一の形をしており、P. sp. (HIR) は球体であった。両種とも、シストの周囲に粘質物を分泌しており、それに泥粒していた。これは P. tamarensis と共通な特徴であった。

4. P. tamarensis, P. catenella, P. sp. (HIR) の3種のシストの分布を日本沿岸の32海域で調査した。

P. tamarensis と P. catenella ではシストの採集された海域の分布がプランクトンの分布とよく一致していた。底泥 1cm^3 当りの分布量は、北海道噴火湾では最高485細胞、岩手県大船渡湾

では最高 2,519 細胞を数えたが、両湾を除いては少なく 100 細胞を超えることはまれであった。P. sp. (HIR) は全国の 15 海域に分布していたが、北海道サロマ湖を除いてはごく少なかった。サロマ湖では底泥 1cm^3 当り 3,000 細胞を超える量が認められ、また湖内の広い範囲に分布しており、発生した赤潮との関係が推定された。

5. 岩手県大船渡湾に発生する貝毒原因種の P. tamarensis と P. catenella について、分布や出現の推移、出現量と環境要因との関係など生態調査を 1979 年 4 月から 1981 年 5 月まで実施した。その結果、両種の発生経過とその特徴を次のようにまとめることができた。

P. tamarensis は、2 月から 3 月にかけて、湾奥から湾奥の比較的浅い 4 ~ 6 m 層に先ず出現する。この時期の水温は 7°C 前後で、塩分濃度は 33.0 ~ 33.4 ‰ である。この P. tamarensis は 1979、1980 年には、徐々に増加して 3 ~ 4 月に一回

極大期を迎え、その後4～5月に減少するが、6月に再び増殖するという二峰型の出現推移を示した。また、1981年には4～5月にほとんど減少せず5月のまま増殖を続け、6月に入ってから消滅する一峰型を示した。一峰型・二峰型とも、増殖の盛期には分布の中心が10～14m層と発生初期に比べ全体的に深所に移ったが、特に湾奥では浅く、湾口で深い傾向があった。また、日中は8～12m層、夜間は14～18m層に最高濃度層があり、垂直移動を行なっていることが認められた。発生濃度は最高でも海水1ℓ当り20,000～30,000細胞で、赤潮現象と比べると100～1,000分の1の濃度とさくめうすかった。発生層の水温は5～20℃と幅広いが、8℃前後と11℃前後の両方が適水温域であった。照度は3,000lux前後の水深が発生量の多い層であった。ただ、発生量と三態窒素などの栄養塩類とは全く相関は認められなかった。

一方の *P. catenella* は、8～10月の水温17℃を

超える時期が出現期であるが、表層の0~2 m層に局在するため、降雨による塩分濃度低下の影響を受けやすく、多量に出現する期間は3~4週間と短い。好適塩分濃度は25~31‰で、30‰前後に高濃度出現層があることが多い。湾内での分布をみると、湾奥から湾口にかけて多く出現し、湾口付近ではほとんど認められない。

6. 大船渡湾の海底にある Protogonyaulax のシストについて、形成過程を観察し、底泥中のシスト量の推移と、P. tamarensis と P. catenella の発芽率の変化を調べた。

Protogonyaulax のシストは有性生殖の結果作られる休眠接合子であり、配偶子形成と接合に栄養細胞の増殖盛期に行なわれる。天然のフランクton中には、休眠接合子に変化する前の形態である游泳接合子が認められ、これは大型で色が濃い点で栄養細胞と区別できる。游泳接合子から休眠接合子への変化は、鏝板

の殻から原形質が抜け、次いでその原形質の外周に粘液膜を分泌することによって行なわれた。栄養細胞の増殖の盛期に形成された游泳接合子では、この変化を完了する細胞が大部分であったが、増殖末期の游泳接合子では完了できず変化の途中で斃死する細胞が多かった。

形成されたシストは海底に沈降して休眠するが、*P. tamarensis* では約半年の休眠期間の後、環境水温の降下に誘引されて冬～春に発芽する。また、*P. tamarensis* は 4°C という低温下でも発芽能力を失わない。このため、大船渡湾の 6°C 前後という最低水温期にも発芽して、春期の *P. tamarensis* 発生増殖の一因となっている。一方、晩夏の高温期に発生する *P. catenella* は、シストからはほぼ周年発芽するものの、栄養細胞の増殖に環境水温の不適な時期が長いいため、シストの発芽とプランクトンでの増殖が結びつかないと考えられる。

海底に沈降したシストの量は、シスト形成

と発芽により多少変動はするものの海底泥/ cm^3 当り 1,000 細胞を同年超えることもある。湾内でのシストの分布はプランクトン期の細胞の分布とほぼ一致する。しかし、海底が攪乱されやすい浅所や潮流の速い場所から流出して潮流滞溜部に移動するため、シストはプランクトンより場所による格差が大きい。

7. 貝毒原因種 *P. tamarensis* と *P. catenella* の生態調査の結果をもとに貝毒問題を検討した。

貝の毒化の予知については、原因種の出現量が 20 cells/l というごく少ない量でも貝が毒化することから、不可能と考えられた。また同様理由から毒化の防止も不可能と思われた。貝毒により水産業の受ける被害を最小限に留めるには、毒化した貝を缶詰やボイル加工など加工処理して、その処理中に無毒化させる方法を考案する必要がある。

謝 辞

本研究にあたり懇切なる御指導を賜った東京大学農学部平野礼次郎教授に感謝の意を表する。また、御指導御鞭撻をいただいた北里大学水産学部橋高二郎教授、東京大学海洋研究所丸茂隆三教授に謝意を表する。さらに、本研究の遂行に際して終始御協力をいただき、種々の問題解決に貴重な示唆をいただいた東北大学農学部安元健教授、同大島泰克助教授、東京大学農学部橋本周久教授、北里大学水産学部児玉正昭助教授、同神谷久男教授に心から感謝する。プランクトン試料を快く恵与して下さった各地の水産試験場等調査研究機関の担当職員の方々、また、プランクトンとシストの試料の採集・処理に御協力頂いた北里大学水産学部の石山由夫、小栗肇、吉田勝美、渡辺毅夫、山本竹子、小林昇の諸君に感謝の意を表する。

本研究の一部は、文部省科学研究費昭和54～56年度総合研究(A)「有毒プランクトンによ

る東北・北海道の貝類の毒化に関する研究」
(研究代表者 東北大学農学部安元健教授)、
同昭和55～56年度環境科学特別研究「海洋環
境特性と赤潮発生に関する基礎研究」(研究
代表者 香川大学農学部岡市友利教授)、岩
手県の委託による昭和54年度全国総点検調査
(大船渡湾麻ひ性貝毒毒化機構究明調査)、
北海道の委託による昭和54年度「ホタテ貝毒
シスト解析調査研究」、水産庁の委託による
昭和55年度内湾海域赤潮生物挙動試験「貝毒
原因渦鞭毛藻のシスト(休眠胞子)の分類及
び分布に関する研究」、財団法人鉄鋼業環境
保全技術開発基金「Protogonyaulax 属プランクト
ンの生物特性と生活史に関する研究」によっ
た。ここに謝意を表する。

引用文献

- 1) 橋本 芳郎, 1977. 魚貝類の毒. pp. 1-377. 東京大学出版会, 東京.
- 2) Hashimoto, Y., T. Noguchi & R. Adachi, 1976. Occurrence of toxic bivalves in association with the bloom of Gonyaulax sp. in Owase Bay. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 42(6), 671-676.
- 3) 岩手県, 1980. 昭和54年度全国総点検調査報告書(大船渡湾麻痺性貝毒毒化機構究明調査). pp. 1-91.
- 4) 北海道, 1979. 昭和53年度全国総点検調査(水銀等)報告書.(麻痺性貝毒の蓄積過程及び毒化貝の分布について). pp. 1-54.
- 5) 岩手県, 1981. 昭和55年度重要貝類等毒化点検調査報告書. pp. 1-75.
- 6) 北海道, 1981. 昭和55年度重要貝類等毒化点検調査報告書. pp. 1-34.
- 7) 児玉 正昭, 1980. 私信.
- 8) 愛知県, 1981. 昭和55年度重要貝類等毒化点検調査報告書. pp. 1-21.
- 9) 岡市 友利, 1981. 私信.
- 10) 徳島県, 1981. 昭和55年度重要貝類等毒化点検調査報告書, pp. 1-18.
- 11) 山口県, 1981. 昭和55年度重要貝類等毒化点検調査報告書, pp. 1-20.
- 12) Taylor, F. J. R., 1979. The toxigenic gonyaulacoid dinoflagellates. in "Toxic Dinoflagellate Blooms", (eds. D. L. Taylor & H. H. Seliger). pp. 47-56. Elsevier North Holland, New York.
- 13) Taylor, F. J. R., 1975. Taxonomic difficulties in red tide and paralytic shellfish studies: the "tamarensis complex" of Gonyaulax. Environmental Letters, 9(2), 103-119.
- 14) Steidinger, K. A., 1971. Gonyaulax balechii sp. nov. (Dinophyceae) with a discussion of the genera Gonyaulax and Heteraulacus. Phycologia, 10(2+3), 183-187.

- 15) Dale, B., 1977. Cyst of the toxic red-tide dinoflagellate Gonyaulax excavata (Braarud) Balech from Oslofjorden, Norway. *Sarsia*, 63, 29-34.
- 16) Taylor, F. J. R., 1980. On dinoflagellate evolution. *Biosystems*, 13, 65-108.
- 17) Kofoed, C. A., 1907. The plate of Ceratium with a note on the unity of the genus. *Zool. Anz.*, 32, 177-183.
- 18) Kofoed, C. A., 1909. On Peridinium steinii Jorgensen, with a note on the nomenclature of the skeleton of the Peridinidae. *Arch. f. Prot.*, 16, 25-47.
- 19) 福代 康夫, 1980. 有毒プランクトン. 水産研究叢書 33. 赤潮に関する近年の知見と研究の問題点. pp. 46-53. 日本水産資源保護協会, 東京.
- 20) Schmidt, R. J. & A. R. Loeblich, III, 1979. A discussion of the systematics of toxic Gonyaulax species containing paralytic shellfish poison. in "Toxic Dinoflagellate Blooms", (eds. D. L. Taylor & H. H. Seliger). pp. 83-88. Elsevier North Holland, New York.
- 21) Loeblich, III, A. R. & L. A. Loeblich, 1979. The systematics of Gonyaulax with special reference to the toxic species. in "Toxic Dinoflagellate Blooms", (eds. D. L. Taylor & H. H. Seliger). pp. 41-46. Elsevier North Holland, New York.
- 22) Lebour, M. V., 1925. The dinoflagellates of the northern seas. *Mar. biol. ass. U. K.*, pp. 1-250.
- 23) Gran, H. H. & T. Braarud, 1935. A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and Gulf of Maine. *J. Biol. Bd. Canada*, 1(5), 279-467.
- 24) Braarud, T., 1945. Morphological observations on marine dinoflagellate cultures. *Avhandl. Norske. Videns-Akad.* Oslo, I. Mat. Nat. Kl. 1, No.11, 1-18.

- 25) Medicof, J. C., A. H. Leim, A. B. Needler, A. W. H. Needler, J. Gibbard & J. Naubert, 1947. Paralytic shellfish poisoning on the Canadian Atlantic coast. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, 75, 1-32.
- 26) Prakash, A., 1963. Source of paralytic shellfish toxin in the Bay of Fundy. J. Fish. Res. Bd. Canada, 20, 983-996.
- 27) Sousa e Silva, E. de, 1962. Some observations on marine dinoflagellate cultures. III. Goniualax spinifera (Clap. & Lach.) Dies., Goniaulax tamarensis Leb., and Peridinium trochideum (Stein) Lemm. Notas Estud. Inst. Biol. Maritima, 26, 1-24.
- 28) Wood, P. C., 1968. Dinoflagellate crop in the North Sea. Introduction. Nature, 220, 21.
- 29) Balech, E., 1971. Microplancton del Atlantico equatorial oeste (Equalant I). Rep. Argentina, Armada Argentina, Serv. Hidrografia Naval, Publico H 654, 1-103.
- 30) Steidinger, K. A. & J. Williams, 1970. Dinoflagellates. Mem. Hourglass Cruises. Fla. Dept. Nat. Resources, 2, 1-251.
- 31) Loeblich, L. A. & A. R. Loeblich, III, 1975. The organism causing New England red tides : Gonyaulax excavata. Proc. first Int. Conf. Toxic Dinofl. Blooms. pp. 207-224.
- 32) Balech, E., 1977. Cuatro especies de Gonyualax sensu lato, y consideracions sobre el genero (Dinoflagellata). Rev. Mus. Argentino Cienc. Natu. "Bernardino Rivadavia" Inst. Nac. Invest. Cienc. Natu., 5(6), 115-136.
- 33) Fukuyo, Y., 1979. Theca and cyst of Gonyualax excavata (Braarud) Balech found at Ofunato Bay, Pacific coast of northern Japan. in "Toxic Dinoflagellate Blooms", (eds.

- D. L. Taylor & H. H. Seliger). pp. 61-64. Elsevier North Holland, New York.
- 34) Toriumi, S. & H. Takano, 1979. Some species of Gonyaulax of the "catenella group" occurring in Japanese coastal waters. in "Toxic Dinoflagellate Blooms", (eds. D. L. Taylor & H. H. Seliger). pp. 57-60. Elsevier North Holland, New York.
- 35) 福代 康夫・石山由夫・小栗 肇・橘高二郎・渡辺敏嗣・関口 勝司・安元健・大島 泰克,
1980. 三陸沿岸における Protogonyaulax 属の出現状況について. 昭和55年度日本水産学会春季大会講演要旨集 p.115.
- 36) 福代 康夫・橘高二郎, 1979. 晴久湾に出現した麻痺性貝毒原因種 Protogonyaulax tamarensis の形態について. 昭和54年度日本水産学会秋季大会講演要旨集. p.115.
- 37) 福代 康夫, 1981. 東北地方沿岸に分布する Protogonyaulax について. 日本水産学会東北支部会報, 31, 14.
- 38) 福代 康夫, 1981. 日本沿岸の Protogonyaulax 属. pp1-72. 赤潮研究会分類班資料. No.3, 水産庁研究部漁場保全課, 北里大学水産学部.
- 39) Whedon, W. F. & C. A. Kofoed, 1936. Dinoflagellata of the San Francisco region, I. On the skeletal morphology of two new species, Gonyaulax catenella and G. acatenella. Univ. Calif. Publ. Zool., 41(4), 25-34.
- 40) Hsu, B. C.-C., 1967. Study of paralytic shellfish toxicity causative organism(s) in the state of Washington. Master thesis of Washington University. pp. 1-129.
- 41) Postek, M. T. & E. R. Cox, 1976. Thecal ultrastructure of the toxic marine dinoflagellate Gonyaulax catenella. J. Phycol., 12, 88-93.
- 42) Okaichi, T. & S. Nishio, 1977. Paralytic shellfish poisoning in eastern Seto Inland Sea. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 43(10), 1251.

- 43) Noguchi, T., R. Adachi, M. Iguchi, H. Kamiya & K. Hashimoto, 1978. Occurrence of toxic bivalves in association with Gonyaulax plankton in Ise, Owase and Ofunato Bays. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 44(11), 1245-1248.
- 44) 佐々木 正雄, 1979. 元根井港(小松島湾)に於ける Gonyaulax catenella 類似種の発生状況について—I. 徳島水試事報, 昭40-51. 追補, 昭52-53. 346-355.
- 45) 安達 六郎, 1979. 有毒プランクトン種の同定. 昭和53年度農林水産業特別試験研究費による研究報告書「プランクトンの毒性に関する研究」, pp. 3-8. 香川大学農学部
- 46) 尾田 方七, 1935. Gymnodinium mikimotoi Miyake et Kominami n. sp. (MS) の赤潮と硫醇銅の効果. 動 雑. 47(555), 35-48.
- 47) Prakash, A. & F. J. R. Taylor, 1966. A "red water" bloom of Gonyaulax acatenella in the Strait of Georgia and its relation to paralytic shellfish toxicity. J. Fish. Res. Bd. Canada, 23(8), 1265-1270.
- 48) Woloszyńska, J. & W. Conrad, 1939. Pyrodinium phoneus, n. sp., agent de la Bruges a Zeebrugge. Bull. Musee Royal d'Histoire nat. Belgique, 40(46), 1-5.
- 49) Biecheler, B., 1952. Recherches sur les Peridiniens. Supp. Bull. Biol. Fra. Belg., pp. 1-149.
- 50) Balech, E., 1964. El plancton de Mar del Plata durante el periodo 1961-1962. Boln. Inst. Biol. Mar., 4, 1-49.
- 51) Balech, E., 1967. Dinoflagelados nuevos o interesantes del Golfo de Mexico y Caribe. Rev. Mus. Argenti. Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia" Inst. Nac. Invest. Cienc. Nat., Hidrobiologia, 2(3), 77-126.
- 52) Balech, E. & B. R. E. de Mendiola, 1977. Un nuevo Gonyaulax productor de Hemotalasia en Peru (Protozoa, Dinoflagellata). Neotropica, 23(69), 49-54.

- 53) Balech, E., 1979. Tres dinoflagelados nuevos o interesantes de Aguas Brasilenas. Bolm. Inst. oceanogr. S. Paulo, 28(2), 55-64.
- 54) 福代 康夫, 1980. Protogonyaulax tamarensis. 赤潮生物シート No.57. 赤潮研究会分類班, 水産庁.
- 55) 島海 三郎, 1979. Gonyaulax catenella. 赤潮生物シート No.25. 赤潮研究会分類班. 水産庁.
- 56) Parke, M. & P. S. Dixon, 1976. Check-list of British marine algae—third revision. J. mar. biol. Ass. U. K., 56, 527-594.
- 57) von Stosch, H. A., 1969. Dinoflagellaten aus der Nordsee I. Über Cachonina niei Loeblich(1968), Gonyaulax grindleyi Reinecke(1967) und eine Methode zur Darstellung von Peridineenpanzern. Helgolander Wiss. Meeresunt., 19, 558-568.
- 58) Iwasaki, H., 1961. The life-cycle of Porphyra tenera in vitro. Biol. Bull., 121, 173-187.
- 59) 井上 博明, 1979. 福山近海に出現する有殻の渦鞭毛藻類について. 元島大学修士論文. pp.1-101.
- 60) 清河 進・菊地 和夫, 1975. サロマ湖に発生した Gonyaulax 属 2 種による赤潮について. 北水試月報, 32(9), 21-28.
- 61) Prakash, A., 1967. Growth and toxicity of a marine dinoflagellate, Gonyaulax tamarensis. J. Fish. Res. Bd. Canada, 24(7), 1589-1606.
- 62) Wall, D., 1975. Taxonomy and cysts of red-tide dinoflagellates. Proc. first Int. Conf. Toxic Dinofl. Blooms, pp. 249-255.

- 63) Dale, B., 1979. Collection, preparation, and identification of dinoflagellate resting cysts. in "Toxic Dinoflagellate Blooms", (eds. D. L. Taylor & H. H. Seliger). pp. 443-452. Elsevier North Holland, New York.
- 64) Walker, L. M. & K. A. Steidinger, 1979. Sexual reproduction in the toxic dinoflagellate Gonyaulax monilata. J. Phycol., 15, 312-315.
- 65) 福代 康夫, 1980. 渦鞭毛藻のシスト. 安達六郎・入江春彦編「赤潮マニュアル-I. 試料の採集・処理・観察法」 pp.40-46. 水産庁
- 66) 福代 康夫, 1980. 有毒プランクトンの休眠胞子に関する研究. 全国総点検調査報告書. pp. 27-32. 北海道
- 67) 河端 俊治・吉田 多摩夫・金田一達男・飯岡 邦夫・永村 幹夫, 1962. 岩手県におけるあか
しら貝中毒 — とくに疫学調査結果と貝の毒化原因について —. 食品衛生研究, 134, 1-11.
- 68) 村野 正昭, 1975. 大船渡湾における貝の毒化とその原因プランクトンについて. 日本プランクトン
学会報, 22, 33-38.
- 69) 岩手県林業水産部漁政課, 1979. 大船渡湾麻痺性貝毒毒化機構究明関係資料,
プリント版. pp.1-32.
- 70) 水産庁, 1977. 「有毒プランクトンによる貝類の毒化に関する総合的研究」報告書.
pp. 33-59. 環境庁水質保全局.
- 71) Oshima, Y. & T. Yasumoto, 1979. Analysis of toxins in
cultured Gonyaulax excavata cells originating in Ofunato
Bay, Japan. in "Toxic Dinoflagellate Blooms", (eds. D. L.
Taylor & H. H. Seliger). pp. 377-380. Elsevier North
Holland, New York.
- 72) 緒方 武比呂・児玉正昭・井上 剛司・福代 康夫・神谷久男・松浦 文雄・渡辺 敬嗣,
1981. 大船渡湾の麻痺性貝毒に関する研究 — I. 昭和55年度のホクテ貝の毒化と
Protogonyaulax の出現について. 昭和56年度日本水産学会春季大会講演要旨集. p.187.

- 73) 福代 康夫・古田勝美・豊田 安弘・駒形 芳雄・渡辺 毅夫・渡辺 敬嗣, 1981.
大船渡湾の麻ひ性貝毒に関する研究—Ⅲ. Protogonyaulax の生態について. 昭和56
年度日本水産学会春季大会講演要旨集, p. 188.
- 74) 福代 康夫・山本 竹子・神谷 久男・児玉 正昭, 1981. 大船渡湾における Protogonyaulax
tamarensis のシスト形成について. 昭和56年度日本水産学会秋季大会講演要旨集, p.
- 75) 福代 康夫, 1981. 大船渡湾における Protogonyaulax の遊泳期細胞とシストの消長.
1981年度日本海洋学会秋季大会講演要旨集, pp. 291-292.
- 76) Oshima, Y., T. Hayakawa, M. Hashimoto, Y. Kotaki & T. Yasu-
moto, 1982. Classification of Protogonyaulax tamarensis
from northern Japan into three strains by toxin compo-
sition. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., (in press)
- 77) 安達 六郎, 1978. 赤潮生物のための新固定液. 昭和53年度日本水産学会春季大会
講演要旨集, p. 59.
- 78) Anderson, D. M. & D. Wall, 1978. Potential importance of
benthic cysts of Gonyaulax tamarensis and G. excavata in
initiating toxic dinoflagellate blooms. J. Phycol.,
14(2), 224-234.
- 79) Anderson, D. M. & F. M. M. Morel, 1979. The seeding of
two red tide blooms by the germination of benthic Gonyaulax
tamarensis hypnocyst. Estuarine Coast. mar. Sci.,
8, 279-293.
- 80) Anderson, D. M., 1980. Effect of temperature conditioning
on development and germination of Gonyaulax tamarensis
(Dinophyceae) hypnozygotes. J. Phycol., 16(2), 166-172.
- 81) 福代 康夫, 1980. Protogonyaulax 属シスト培養実験. 昭和54年度全国総点検
調査報告書(大船渡湾麻ひ性貝毒毒化機構究明調査), pp. 28-32. 岩手県

- 82) Kodama, M., Y. Fukuyo, T. Ogata, T. Igarashi, H. Kamiya & F. Matsuura, 1982. Comparison of toxicities of Protogony-aulax cells of various sizes. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., (in press).
- 83) 橋本 周久・野口 玉雄, 1981. PSPにより極端に毒化したホタテガイの缶詰製造中に
おける毒性値の変化. ホタテガイ毒性除去処理加工試験報告書, pp 3-6. 北海道.
- 84) 高木 光造, 1981. ホタテガイのボイル加工による毒の除去. ホタテガイ毒性除去処理加工
試験報告書, pp. 7-12. 北海道.