

本邦における底生性有毒渦鞭毛藻に関する研究の現状

西村 朋宏^{1*}・足立 真佐雄²¹Cawthron Institute (98 Halifax Street East, Nelson 7010, New Zealand)²高知大学農林海洋科学部 水族環境学研究室 (〒 783-8502 高知県南国市物部乙 200)Tomohiro Nishimura^{1*} and Masao Adachi²: Current status of benthic toxic dinoflagellate research in Japan. Jpn. J. Phycol. (Sôru) 70: 87–98, July 10, 2022

Several species of three benthic dinoflagellate genera (*Gambierdiscus*, *Fukuyoa*, and *Prorocentrum*) produce toxins causing ciguatera poisoning or diarrhetic shellfish poisoning. This review article summarises the current status of research on these genera in Japan. The species diversity is high, as eleven *Gambierdiscus*, one *Fukuyoa*, and nine *Prorocentrum* species/phylotypes have been reported. These species/phylotypes show a unique distribution pattern at sites from surface to 30 m depths in the subboreal, temperate, and/or subtropical zones. *Gambierdiscus* cell densities in summer/autumn are higher than those in spring/winter in the temperate zone. *Prorocentrum* cell densities in the subtropical zone are higher than those in the temperate zone. Two *Gambierdiscus* species produce maitotoxin-1 and/or 44-methylgambierone and four *Prorocentrum* species/phylotypes produce okadaic acid and/or dinophysistoxin-1. Several species/phylotypes of these two genera show toxicity to animals. Five *Gambierdiscus* and one *Prorocentrum* species/phylotypes show a unique growth characteristic in various temperature, salinity, or light intensity conditions.

Key Index Words: BHAB, *Gambierdiscus*, *Fukuyoa*, *Prorocentrum*

¹Cawthron Institute, 98 Halifax Street East, Nelson 7010, New Zealand²Laboratory of Aquatic Environmental Science (LAQUES), Faculty of Agriculture and Marine Science, Kochi University, 200 Otsu, Monobe, Nankoku, Kochi 783-8502, Japan

* Author for correspondence: tomohiro.nishimura@cawthron.org.nz, aquariumuirauqa@gmail.com

はじめに

底生性渦鞭毛藻は、世界の亜寒帯から熱帯沿岸域において幅広く分布し、*Alexandrium*, *Amphidinium*, *Coolia*, *Fukuyoa*, *Gambierdiscus*, *Ostreopsis*, *Prorocentrum* および *Vulcanodinium* の8属に属する少なくとも30種が、海洋生物毒を産生することが報告されている (Selina & Levchenko 2011, GEOHAB 2012, Hoppenrath *et al.* 2014)。これらの有毒な底生性渦鞭毛藻は、BHAB 渦鞭毛藻 (benthic harmful algal bloom dinoflagellates) とも呼ばれている (GEOHAB 2012, Hoppenrath *et al.* 2014)。これら8属のうち、*Alexandrium* (*Alexandrium hiranoi* T. Kita & Fukuyo) および *Vulcanodinium* (*Vulcanodinium rugosum* Nézan & Chomérat) は、主に底砂や堆積物などの底生環境に出現することが報告されている。一方、その他の6属 (*Amphidinium*, *Coolia*, *Fukuyoa*, *Gambierdiscus*, *Ostreopsis* および *Prorocentrum*) は主に海藻などの基質に付着して出現することが報告されている (Hoppenrath *et al.* 2014)。さらに、近年これら6属と同様に海藻に付着して出現する *Alexandrium* が報告された (Nishimura *et al.* 2021)。これらの中でも、*Gambierdiscus* および *Fukuyoa* は世界最大の海産食中毒として知られるシガテラ中毒の原因毒などを産生する種が知られている (Tester *et al.* 2020)。また、*Prorocentrum* には下痢性貝毒を産生する種

が知られており、巻貝をはじめとした底生生物の毒化の原因となる可能性が示唆されている (Nishimura *et al.* 2020a)。

これらの海藻付着性の渦鞭毛藻に関して、従来それらの形態学的特徴に基づく種同定によりその出現が検討され、本邦の亜熱帯域では1981年に琉球諸島 (石垣島) において5属 (*Amphidinium*, *Coolia*, *Gambierdiscus*, *Ostreopsis* および *Prorocentrum*) の出現が (Fukuyo 1981)、また同温帯域では1982年に伊豆半島において上記の5属から *Ostreopsis* を除いた4属の出現が報告されている (原・堀口 1982)。これらの報告を皮切りに、主に南日本沿岸域においてこれらの渦鞭毛藻の出現報告が相次いだ (Koike *et al.* 1991, 1998, Okamoto 1992, Faust & Morton 1995, 小野ら 1999, 石川・倉島 2010 など)。一方、近年ではそれまで行われてきた形態学的手法に加えて、分子生物学的手法 [例えば、核型リボソーム RNA 遺伝子 (rDNA) に基づく分子系統解析] を組み合わせた種同定が導入されている。また、分子系統学的に既報種とは種間レベルもしくはそれに近いレベルで分岐している分類群については、'系統型' や 'クレード' などの一時的な名称が割り当てられ、その後の詳細な形態観察により種として記載されることも多い。また、クレード内にて種内レベルで分岐している分類群については、'サブクレード' などの名称が割り当

てられることもある。そのため、短期間にその名称（系統型名、クレード名や学名）が変更されることや新たな名称が加えられることも多く、前述した3属（*Gambierdiscus*, *Fukuyoa* および *Prorocentrum*）を初めて研究する際には、当該種の分類に関する過去の歴史も考慮して様々な文献を網羅的に参照する必要がある。しかしながら、本邦におけるこれら3属に関する情報を網羅的に纏めた文献はこれまでに無い。そこで本稿では、それらの研究の現状、とりわけ最新の分類体系に基づくそれらの種組成、分布、細胞密度と動態、毒性や毒産生および増殖特性などの知見を整理し紹介することを目的とした。

1. *Gambierdiscus* および *Fukuyoa*

1.1. 背景

シガテラ中毒とは、毒化魚の摂食に起因する食中毒であり、主に熱帯・亜熱帯域において世界中で毎年数万人規模での発生が推定されている（大城ら 2021）。本邦におけるシガテラ中毒は、主に亜熱帯域（琉球諸島や奄美群島）においてその発生が報告されてきたが、近年は、温帯域（本州太平洋沿岸域）においても散見されるようになり、地球温暖化に伴う海水温の上昇に伴い、本邦温帯域における本中毒の発生増加が懸念されている（大城 2010；大城ら 2011, 2021）。本邦では、1989年から2010年にわたり、計78件（70件：沖縄県、8件：鹿児島県など）のシガテラ中毒が報告されている（登田ら 2012）。シガテラ中毒の原因物質は底生性渦鞭毛藻の *Gambierdiscus* が産生するシガトキシン類であり、食物連鎖を介して魚体内に蓄積する。すなわち、海藻表面などに付着した本属藻の有毒種を摂食した藻食動物から肉食魚へ本毒が伝播、蓄積される。また、その過程において代謝により本毒が酸化されることで、さらに毒性が高くなる（大城ら 2021）。これより、シガテラ中毒の発生を考える上で、その沿岸域における *Gambierdiscus* の種組成、分布、細胞密度と動態、毒性や毒産生および増殖特性などについて調査研究することが重要である。しかしながら、本邦におけるそれらの詳細はこれまで不明であった。そこで1980年代から1990年代にかけて、本邦では、主に形態学的特徴に基づく本属藻の種同定や毒性の検討が行われてきた。さらに2010年代以降は、分子生物学的手法も取り入れた種同定や機器分析を用いた毒分析が行われるようになり、本邦における本属藻に関する研究は飛躍的に前進した。下記にそれらの詳細について紹介する。

1.2. 種組成

Gambierdiscus および *Fukuyoa* は有殻の底生性渦鞭毛藻として知られており、主に沿岸に生息する海藻上に出現する。これまでに *Gambierdiscus* は18種および10系統型が、*Fukuyoa* は4種および1系統型が記載されている（Hoppenrath *et al.* 2014, Leung *et al.* 2018, Funaki *et al.* 2022a, Guiry & Guiry 2022）。*Gambierdiscus* は1979年に *Gambierdiscus toxicus* R. Adachi & Fukuyo をタイプ種として Adachi & Fukuyo (1979) により設立された後、Faust (1995) により *Gambierdiscus belizeanus* M.A.

Faust が記載されるまで長年にわたり1属1種であった。また、*Fukuyoa* は2015年に *Fukuyoa paulensis* F. Gómez, D.J. Qiu, R.M. Lopes & Senjie Lin をタイプ種として Gómez *et al.* (2015) により設立され、それまで *Gambierdiscus* であった2種 (*Gambierdiscus yasumotoi* M.J. Holmes および *Gambierdiscus ruetzleri* M.A. Faust, Litaker, Vandersea, Kibler, W.C. Holland & P.A. Tester) が本属に移された。これまでに本邦では、*Gambierdiscus* は6種ならびに5系統型が (Fukuyo 1981, Nakajima *et al.* 1981, 原・堀口 1982, Koike *et al.* 1991, Faust & Morton 1995, 小野ら 1999, 石川・倉島 2010, Kuno *et al.* 2010, Nishimura *et al.* 2013, 2014, 2016, Nakada *et al.* 2018, Funaki *et al.* 2022a, b など)、さらに *Fukuyoa* は1種が報告されている (Nishimura *et al.* 2013) (Table 1)。下記に、本邦におけるこれら2属の種同定に関する報告の歴史について紹介する。

本邦では、従来形態学的特徴の検討により *Gambierdiscus* は '*G. toxicus*' と同定されてきた (Fukuyo 1981, 小野ら 1999, 石川・倉島 2010 など)。一方、近年では形態観察と分子系統解析を組み合わせた本属藻の種同定が行われ、2010年から2018年にかけて、1種 (*Gambierdiscus australis* Chinain & M.A. Faust) ならびに3系統型 (*Gambierdiscus* spp. type 1, type 2 および type 3) が報告された (Kuno *et al.* 2010, Nishimura *et al.* 2013, Nakada *et al.* 2018)。また、2014年に Nishimura *et al.* (2014) は、本邦産 *Gambierdiscus* sp. type 1 の培養株および現場環境から採集した本属藻細胞 (現場細胞) の詳細な形態観察を行い、高知県大月町柏島を模式産地として本系統型を新種 *Gambierdiscus scabrosus* T. Nishimura, Shinya Sato & M. Adachi として記載した。また、Jang *et al.* (2018) は、韓国産株を用いて *Gambierdiscus* sp. type 2 を新種 *Gambierdiscus jejuensis* S.H. Jang & H.J. Jeong として記載した。さらに、Funaki *et al.* (2022a) はハイスループットシーケンサーを用いたメタバーコーディングの結果に基づき、本邦沿岸域には上述した5種/系統型に加えて、2種 (*Gambierdiscus caribaeus* Vandersea, Litaker, M.A. Faust, Kibler, W.C. Holland & P.A. Tester および *Gambierdiscus silvae* S. Fraga & F. Rodríguez) ならびに4系統型 (*Gambierdiscus* spp. Clade II_1, Clade II_2, Clade II_3 および Clade VI_1) の出現を報告した。これに関連して、Funaki *et al.* (2022b) は本邦産 *G. silvae* 株の詳細な形態学的特徴について検討し、それが本種の正基準標本に用いられた株のそれと一致することを確認している。なお、本邦沿岸域において出現する各種/系統型のうち、6種/系統型 (*G. scabrosus*, *Gambierdiscus* spp. type 3, Clade II_1, Clade II_2, Clade II_3 および Clade VI_1) の出現報告は、本邦からのみである。次に、*Fukuyoa* に関して、本邦では2013年に沖縄産株の分子系統解析により *F. cf. yasumotoi* が報告された (*G. cf. yasumotoi*; Nishimura *et al.* 2013)。その後、Li *et al.* (2021a) は、韓国産株を用いて本種を *Fukuyoa koreansis* Zhun Li, Joon S. Park, N.S. Kang, Kyun-W. Lee & H.H. Shin と記載した。さらに彼らは、同年に本種名を *F. koreansis* と訂正した (Li *et al.* 2021b)。

Table 1. Current status of research on the benthic dinoflagellate species/phylogenies of three genera (*Fukuyoa*, *Gambierdiscus*, and *Prorocentrum*) reported in Japanese coastal areas.

Species/phylogeny [formerly assigned name(s)]	Morphological observation ^{a,b}	Ribosomal DNA (rDNA) sequence ^c	Quantitative PCR (qPCR) ^d	rDNA metabarcoding ^e	Toxicity ^{f,g}		Growth characteristics ^{h,i}			Habitat ^j	Area ^k	Climate zone ^h	References	
					MBA	HA	FBA	N2a	ELA					Temp.
<i>Fukuyoa korensis</i> (<i>Gambierdiscus</i> cf. <i>yasumotoi</i> , <i>Fukuyoa</i> cf. <i>yasumotoi</i> , <i>Fukuyoa korensis</i>)	-	DR	-	-	-	-	-	-	-	-	M	E, F	ST	Nishimura <i>et al.</i> (2013)
<i>Gambierdiscus australis</i>	-	DR	DR	DR	DR	T (i.p.)	-	DR	DR	DR	M	C, E, F	T, ST	Nishimura <i>et al.</i> (2013, 2016), Pisapia <i>et al.</i> (2017b), Funaki <i>et al.</i> (2022a)
<i>Gambierdiscus caribaeus</i>	-	-	-	DR	-	-	-	-	-	-	M	E	ST	Funaki <i>et al.</i> (2022a)
<i>Gambierdiscus jvatusis</i> (<i>Gambierdiscus</i> sp. type 2)	-	DR	DR	DR	DR	NT (i.p.)	-	DR	DR	DR	M	B, C, E	T, ST	Kuno <i>et al.</i> (2010), Nishimura <i>et al.</i> (2013, 2016), Nakada <i>et al.</i> (2018), Funaki <i>et al.</i> (2022a)
<i>Gambierdiscus scabrosus</i> (<i>Gambierdiscus</i> sp. type 1)	LM, SEM	DR	DR	DR	DR	T (i.p.)	-	T	4+MG	DR	M	B, C, D, E, F	T, ST	Kuno <i>et al.</i> (2010), Nishimura <i>et al.</i> (2013, 2014, 2016), Pisapia <i>et al.</i> (2017a, 2017b), Funaki <i>et al.</i> (2022a)
<i>Gambierdiscus silvae</i> (<i>Gambierdiscus</i> ribotype 1)	LM, SEM	DR	-	DR	DR	T (i.p., oral)	-	DR	DR	DR	M	C, E, F	T, ST	Funaki <i>et al.</i> (2022a, 2022b)
<i>Gambierdiscus toxicus</i> ^l	LM, SEM	-	-	-	-	T (i.p.)	T	NT	-	-	M	B, C, E, F	T, ST	Fukuyo (1981), Nakajima <i>et al.</i> (1981), 原・堀口 (1982), Yasumoto <i>et al.</i> (1987), Koike <i>et al.</i> (1991), Faust & Morton (1995), 小野 (1999), 石川・倉島 (2010)
<i>Gambierdiscus</i> sp. type 3	-	DR	DR	DR	DR	T (i.p.)	-	-	DR	DR	M	B, C	T	Nishimura <i>et al.</i> (2013, 2016), Funaki <i>et al.</i> (2022a)
<i>Gambierdiscus</i> sp. Clade IL_1	-	-	-	DR	DR	-	-	-	-	-	M	E	ST	Funaki <i>et al.</i> (2022a)
<i>Gambierdiscus</i> sp. Clade IL_2	-	-	-	DR	DR	-	-	-	-	-	M	C, E	T, ST	Funaki <i>et al.</i> (2022a)
<i>Gambierdiscus</i> sp. Clade IL_3	-	-	-	DR	DR	-	-	-	-	-	M	E	ST	Funaki <i>et al.</i> (2022a)
<i>Gambierdiscus</i> sp. Clade VI_1	-	-	-	DR	DR	-	-	-	-	-	M	C, E	T, ST	Funaki <i>et al.</i> (2022a)
<i>Prorocentrum calpirignum</i> (<i>Plima</i> morphotype 4, <i>P. cf.</i> <i>maculosum</i>)	-	DR	-	-	-	-	-	-	DTX1, OA	-	M	C, E	T, ST	Nishimura <i>et al.</i> (2020a)
<i>Prorocentrum concanum</i>	LM	-	-	-	-	T (i.p.)	T	T	-	-	M	E, F	ST	Fukuyo (1981), Nakajima <i>et al.</i> (1981), Yasumoto <i>et al.</i> (1987), Koike <i>et al.</i> (1991)
<i>Prorocentrum emarginatum</i>	LM, SEM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M, P, S, T	B, C, E, F	T, ST	Fukuyo (1981), 原・堀口 (1982), Koike <i>et al.</i> (1991), Okamoto (1992), 小野 (1999), Huang <i>et al.</i> (2001)
<i>Prorocentrum fukuyoi</i> complex	LM, SEM	DR	-	-	-	-	-	-	OA	-	M, S	B, C	T	Murray <i>et al.</i> (2007, 2009), Nishimura <i>et al.</i> (2020b)
<i>Prorocentrum lima</i> complex (<i>Prorocentrum arenarium</i> , <i>Prorocentrum lima</i>)	LM, SEM	DR	-	-	-	T (i.p.)	T	NT	DTX1, OA, OA diol-ester, Prorocentrolide	DR	M, P, S	A, B, C, E, F	SB, T, ST	Fukuyo (1981), 原・堀口 (1982), Koike <i>et al.</i> (1991), Okamoto (1992), 小野 (1999), Hashimoto <i>et al.</i> (2020a), Hashimoto <i>et al.</i> (2021), 嶋田 (2021)
<i>Prorocentrum mexicanum</i>	LM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	M, P	B, E	T, ST	Koike <i>et al.</i> (1991), Okamoto (1992)
<i>Prorocentrum thuyumum</i>	LM	-	-	-	-	NT (i.p.)	T	NT	-	-	M	F	ST	Fukuyo (1981), Nakajima <i>et al.</i> (1981), Yasumoto <i>et al.</i> (1987)
<i>Prorocentrum</i> sp. type 1	-	DR	-	-	-	-	-	-	-	-	M	E	ST	Nishimura <i>et al.</i> (2020a)
<i>Prorocentrum</i> sp. type 2	-	DR	-	-	-	-	-	-	OA	-	M	E	ST	Nishimura <i>et al.</i> (2020a)

^a DR: data reported; -: no data reported.
^b LM: light microscopy, SEM: scanning electron microscopy
^c SSU rDNA, ITS 1-5.8S rDNA/ITS 2, LSU rDNA D1-D3, and/or LSU rDNA D8-D10 sequences.
^d Species phylogeny-specific qPCR assay targeting SSU rDNA or LSU rDNA sequences.
^e SSU rDNA V8-V9 sequences.
^f Toxicity assessed by various assays. MBA: mouse bioassay, HA: hemolytic assay using mouse blood cells, FBA: fish bioassay using killifish, N2a: neuro-2a (N2a) cytotoxicity assay, ELA: human erythrocyte lysis assay. T: toxic, NT: non-toxic, i.p.: intraperitoneal administration, oral: oral administration by gavage.
^g Toxin production assessed using instrumental analysis. DTX1: dinophysistoxin-1, MTX1: maitotoxin-1, OA: okadaic acid, OA diol-ester: i.e., 5-methylene-6-hydroxy-2-heven-fokadaate, 4+MG: 4+4-methylgambierone (formerly reported as putative MTX-3).
^h Temp.: temperature, Sal.: salinity, Light int.: light intensity.
ⁱ M: macroalgae, P: plankton, S: sand/sediment, T: tide pool.
^j Each area/island is indicated as A: Hokkaido, B: Honshu (main island), C: Shikoku, D: Kyushu, E: Amami Islands and Okinawa Islands, F: Sakishima Islands (Miyako Islands and Yaeyama Islands) in Fig. 1.
^k SB: subboreal zone (area A), T: temperate zone (areas B, C, and D), ST: subtropical zone (area E and F).

本邦にてこれまでに出現が報告されている '*G. toxicus*' については、その分子系統は考慮せずに形態観察にのみ基づき同定されている。先にも述べたように、従来本属は *G. toxicus* のみから構成されていたが、近年その分子系統を考慮して多くの種が記載されている。これら本属各種の形態は互いに類似しており、形態観察にのみ基づいたその種同定が難しいことから、正確な種同定には分子系統学的情報が必須となる。これより、本邦沿岸域にその分子系統から裏打ちされた *G. toxicus* が分布するのか否かは未だ明らかでは無い。今後、分子系統を考慮した調査により、本種の出現の有無が明らかにされることが望まれる。さらに、前述した本属藻のメタバーコーディングによる新たな系統型の発見は、世界で初めての事例である。今後は、本解析手法を取り入れた調査研究が世界中で為され、本属藻の種多様性の全容が解明されることが期待される。

1.3. 分布

シガテラ中毒の発生を考える上で、現場環境に出現する *Gambierdiscus* や *Fukuyoa* の水平・垂直分布を明らかにすることは重要である。これまで諸外国では、主に沿岸域の表層における分布調査が行われてきた。また近年は、深い水深における調査も行われるようになり、最深で 45.7 m の地点における *Gambierdiscus* の出現が報告されている (Tester *et al.*

2020)。これまで本邦においては、主に亜熱帯域の表層における分布調査が行われてきたが、2010 年代以降は温帯域における調査も行われるようになった (Nishimura *et al.* 2013 など)。さらに 2022 年には、表層から水深 30 m 地点にわたる調査結果も報告された (Funaki *et al.* 2022a)。下記にその詳細を紹介する。

前述したように、本邦沿岸域において *Gambierdiscus* は 11 種/系統型が、*Fukuyoa* は 1 種が海藻上に出現する。このうち、7 種/系統型 (*G. australes*, *G. jejuensis*, *G. scabrosus*, *G. silvae*, '*G. toxicus*', *Gambierdiscus* spp. Clade II_2 および Clade VI_1) は温帯から亜熱帯域にかけて分布する。一方、1 系統型 (*Gambierdiscus* sp. type 3) は温帯域にのみ、4 種/系統型 (*G. caribaeus*, *Gambierdiscus* spp. Clade II_1 および Clade II_3 ならびに *F. koreensis*) は亜熱帯域にのみ分布する (Fig. 1A, Table 1)。また、4 種/系統型 (*G. silvae*, *G. jejuensis*, *Gambierdiscus* spp. type 3 および Clade II_2) は表層 (< 4 m) から 30 m の地点にかけて分布する。その一方、7 種/系統型 (*G. australes*, *G. caribaeus*, *G. scabrosus*, '*G. toxicus*', *Gambierdiscus* spp. Clade II_1 および Clade II_3 ならびに *F. koreensis*) は表層 (< 3 m) の地点にのみ、1 系統型 (*Gambierdiscus* sp. Clade VI_1) は水深 30 m 地点にのみ分布する (Fukuyo 1981, Nakajima *et al.* 1981, 原・堀口 1982, Koike *et al.* 1991, Faust & Morton 1995, 小野ら 1999, 石川・

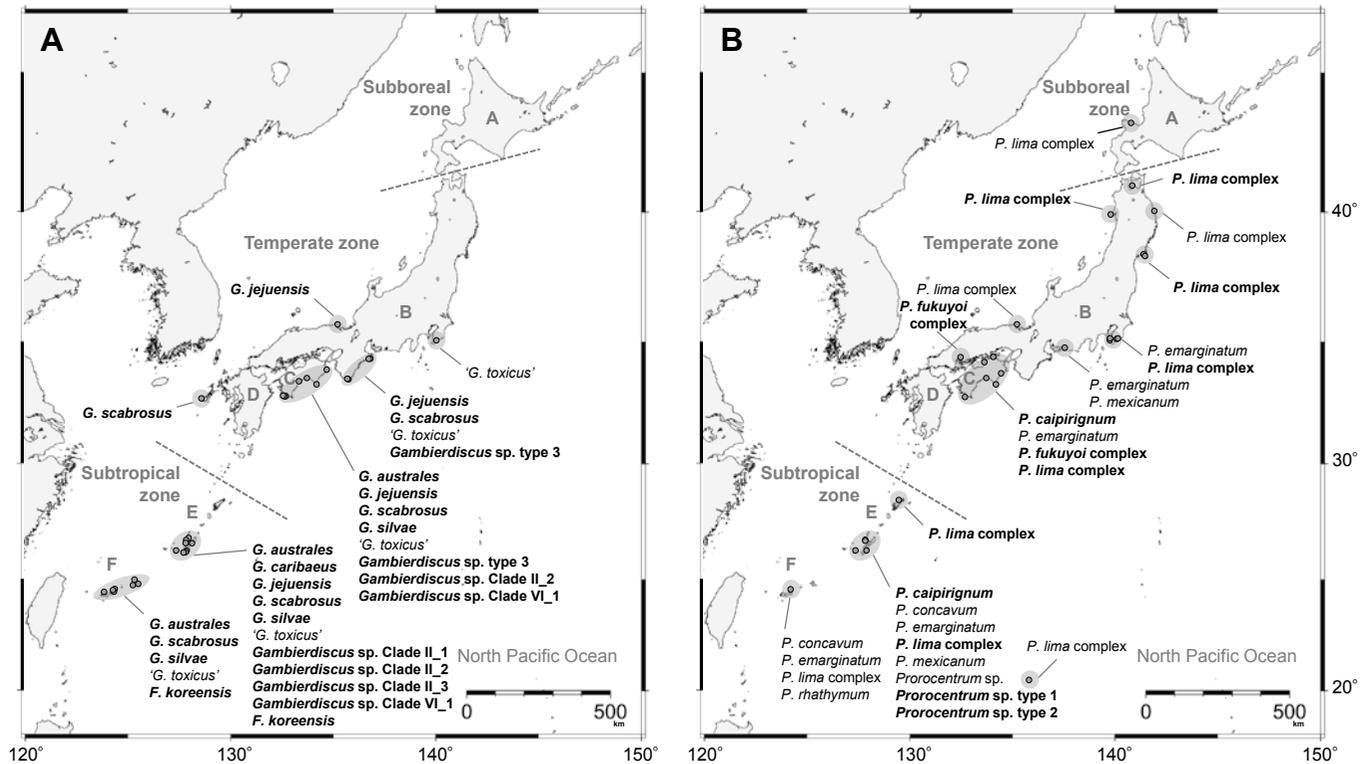


Fig. 1. Geographic distribution of benthic dinoflagellates, *Gambierdiscus*/*Fukuyoa* species/phylotypes (A) and *Prorocentrum* species/phylotypes (B), in Japanese coastal areas. Each area/island is indicated as A: Hokkaido, B: Honshu (main island), C: Shikoku, D: Kyushu, E: Amami Islands and Okinawa Islands (from right to left), F: Sakishima Islands (Miyako Islands and Yaeyama Islands; from right to left).

倉島 2010, Kuno *et al.* 2010, Nishimura *et al.* 2013, 2014, 2016, Nakada *et al.* 2018, Funaki *et al.* 2022a, b など)。

前述したように、近年、諸外国では表層に加えて深い水深における分布調査も行われるようになってきたが、水深毎の種組成を詳細に比較した例はほとんど無かった。一方で、Funaki *et al.* (2022a) は、本邦亜熱帯および温帯域の様々な水深における本属藻の種組成についてメタバーコーディングを用いて解析し、各種／系統型の水平・垂直分布はそれぞれ大きく異なることを世界に先駆けて明らかにした。これより、今後は本手法を取り入れた本属藻の水平・垂直分布の調査が世界中で為され、その詳細が解明されることが期待される。

1.4. 細胞密度と動態

シガテラ中毒の発生を考える上で、現場環境に出現する *Gambierdiscus* や *Fukuyoa* の細胞密度や動態を明らかにすることは重要である。これまでに、主にシガテラ中毒が報告されている大西洋および太平洋の熱帯・亜熱帯域において *Gambierdiscus* の細胞密度に関する調査が行われてきた (Litaker *et al.* 2010)。また、シガテラ中毒の高頻度発生地域として知られる太平洋のフランス領ポリネシアにおける本属藻の細胞密度は、海水温の高くなる夏季や秋季に高くなることが明らかにされている (Chinain *et al.* 1999)。その一方で、これまで本邦沿岸域における本属藻の細胞密度や動態に関する知見は不明であった。そこで近年、現場環境における本属藻の細胞密度や動態が調査された。下記にそれらの詳細について紹介する。

これまでに、本邦沿岸域の表層 (< 5 m) から水深 10 m の地点に生息する海藻上に出現する *Gambierdiscus* の細胞密度 (海藻湿重 1 g 当たりの細胞密度: cells g⁻¹ ww algae) に関する複数の調査が行われている。まず、本邦温帯域について、畑山ら (2011) は、若狭湾における本属藻の平均細胞密度は 0.9 cells g⁻¹ ww algae であり、最高細胞密度は 11.5 cells g⁻¹ ww algae であることを報告した。また、石川・倉島 (2010) は、英虞湾における '*G. toxicus*' の平均細胞密度は、2.1 および 0.6 cells g⁻¹ ww algae (11 および 12 月) であり、最高細胞密度は 4.7 cells g⁻¹ ww algae (11 月) であることを報告した。次に、Nishimura *et al.* (2018) は、本州、四国および九州における本属藻の平均細胞密度は 1.4 cells g⁻¹ ww algae であり、最高細胞密度は、高知県にて 232.2 cells g⁻¹ ww algae であることを報告した。さらに、Nakada *et al.* (2018) は、若狭湾における本属藻の最高細胞密度は 262 cells g⁻¹ ww algae であることを報告した。次に、本邦亜熱帯域について、Koike *et al.* (1991) は、慶良間諸島における '*G. toxicus*' の平均細胞密度は、6.7 cells g⁻¹ ww algae であり、最高細胞密度は 51.0 cells g⁻¹ ww algae であることを報告した (Koike *et al.* 1991)。また、Nishimura *et al.* (2018) は、沖縄本島および先島諸島における本属藻の平均細胞密度は 1.2 cells g⁻¹ ww algae であり、最高細胞密度は石垣島にて 11.4 cells g⁻¹ ww algae であることを報告した。さらに、これら一連の出現調査により、本属藻の付着基盤とな

る海藻種への嗜好性は見られないことも報告されている (石川・倉島 2010, 畑山ら 2011, Nishimura *et al.* 2018)。また、Nishimura *et al.* (2018) は、本邦亜寒帯域、温帯域および亜熱帯域における本属藻の細胞密度を検討した試料のうち、97.2% の試料における本属藻の細胞密度は 0–10 cells g⁻¹ ww algae の範囲であり、2.7% および 0.1% の試料ではそれぞれ 10–100 および 100–1,000 cells g⁻¹ ww algae の範囲であったことを報告した。その他にも、Nishimura *et al.* (2018) は、高知県沿岸域の表層 (< 3 m) の地点において、海藻に付着する本属藻の現場動態を 7 年間にわたり調査した。その結果、本属藻の細胞は年間を通して出現していること、冬季と春季に比べて、海水温が高い夏季と秋季において、その細胞密度が有意に高いことを報告した。また Nakada *et al.* (2018) は、京都府沿岸域の表層 (< 4 m) の地点において、本属藻の現場動態を 2 年間にわたり調査し、Nishimura *et al.* (2018) と類似した結果を報告した。また、彼らは本属藻の出現と藻類付着性珪藻類のそれとの間には、競合関係が見られることも報告している (Nakada *et al.* 2018)。

前述した大西洋および太平洋の熱帯・亜熱帯域における本属藻の細胞密度調査の結果は、Litaker *et al.* (2010) により纏められている。それによると、全報告件数の約 33% は 0–10 cells g⁻¹ ww algae の範囲であり、約 52% は 10–1,000 cells g⁻¹ ww algae の範囲であったこと、一方で最高細胞密度は 1,000,000 cells g⁻¹ ww algae 以上であったことを報告している。本邦においては、97.2% の試料が 0–10 cells g⁻¹ ww algae の範囲であったことを鑑みると、本邦におけるシガテラ中毒の発生件数が少ない理由の一つとして、本属藻が低密度でしか出現していないことが考えられる (Nishimura *et al.* 2018)。一方で、本邦の温帯域において、本属藻は海水温が高い夏季と秋季にその細胞密度が高くなることから、今後予想される地球温暖化に伴う海水温の上昇により、本属藻の分布域が北上すると共に、より高密度で出現するようになる可能性が考えられる (Yoshimatsu *et al.* 2014, Nishimura *et al.* 2018)。これより、今後も継続した本属藻の細胞密度調査の実施が望まれる。

1.5. 各種／系統型に特異的な検出・定量法

後述するように、*Gambierdiscus* や *Fukuyoa* 各種／系統型の毒性や毒産生はそれぞれ異なることから、それらを識別して定量することが重要である。しかしながら、これら各種／系統型の形態は互いに酷似していることから、従来の光学顕微鏡観察によりそれらを識別して定量することは困難である。このような問題を解決するための手法として、近年、分子生物学的手法である定量 PCR 法が注目されている。これまでに、諸外国にて *Gambierdiscus* の 12 種／系統型および *Fukuyoa* の 2 種について、各種／系統型に、もしくは両属に特異的な定量 PCR 法が確立されてきた (Vandersea *et al.* 2012, Smith *et al.* 2017, Darius *et al.* 2018, Kretzschmar *et al.* 2019, Litaker *et al.* 2019)。その一方で、本邦沿岸域に出現する各種／系統型の定量 PCR 法は、これまで確立されていなかった。

そこで Nishimura *et al.* (2016) は、本邦沿岸域にて出現する 4 種／系統型 (*G. australes*, *G. jejuensis*, *G. scabrosus* および *Gambierdiscus* sp. type 3) をそれぞれ標的とした定量 PCR 法を確立した (Table 1)。本法を用いることにより高感度かつ特異的に各種／系統型を検出可能であること、さらに既知数の本属 4 種／系統型の細胞を添加した疑似現場試料を本法により解析することにより、これらの種／系統型の正確な定量が可能であることを実証した。

今後は、定量 PCR 法が未だ確立されていない種／系統型についてもその確立を試みると共に、本邦沿岸域における、本法を用いた各種／系統型の現場動態の解明が期待される。

1.6. 毒性と毒産生

Gambierdiscus にはシガテラ中毒の原因毒として知られるシガトキシン類の他にも、ミイトトキシン類や様々な生理活性物質 (ガンビエール酸, ガンビエロール, ガンビエロキシドやガンビエロン類) を産生する種が知られている (Murray *et al.* 2020, 2021)。このうち、*Gambierdiscus polynesiensis* Chinain & M.A. Faust の 1 種のみからシガトキシン類が検出されている (Chinain *et al.* 2010, Rhodes *et al.* 2014)。また、*Fukuyoa* にはガンビエロン類を産生する種が知られている (Murray *et al.* 2020, 2021)。なお、各種／系統型の毒性および毒産生については、Tester *et al.* (2020) により纏められている。上述したように、これら各種の毒産生は異なることから、それぞれの培養株を確立し、個々の毒産生を検討する必要がある。本邦においては、1980 年代以降、主にバイオアッセイによる *Gambierdiscus* 株の毒性評価が行われてきた (Nakajima *et al.* 1981 など) (Table 1)。また近年では、液体クロマトグラフ質量分析計 (LC/MS/MS) などの機器分析による、本属藻株の毒分析が報告されている (Pisapia *et al.* 2017b) (Table 1)。下記にその詳細を紹介する。

まず、Nakajima *et al.* (1981) および Yasumoto *et al.* (1987) は、'*G. toxicus*' 株の抽出画分が、腹腔内投与によるマウスに対する致死活性およびマウス赤血球の溶血活性を示す一方で、魚に対する致死活性は示さないことを報告した。次に、Nishimura *et al.* (2013) および Funaki *et al.* (2022b) は、本邦産 4 種／系統型 (*G. australes*, *G. scabrosus*, *G. silvae* および *Gambierdiscus* sp. type 3) の培養株の抽出画分は、腹腔内投与によりマウスに対する致死活性を示し、*G. australes* 株と *G. silvae* 株の毒性は *G. scabrosus* 株と *Gambierdiscus* sp. type 3 株のそれらと比較してより強いことを報告した。また、Nishimura *et al.* (2013) は、*G. jejuensis* 株のそれは致死活性を示さないことも報告した。さらに、Funaki *et al.* (2022b) は、*G. silvae* 株の抽出画分は、経口投与によりマウスに対する致死活性を示すことを報告した。その他にも、Pisapia *et al.* (2017a) は、*G. scabrosus* 株の抽出画分を用いて、マウス神経芽腫細胞およびヒト赤血球を用いた毒性評価を行い、それぞれの評価法に基づきシガトキシン様毒性およびミイトトキシン様毒性を報告した。さらに、Pisapia *et al.* (2017b) は、本邦産 *G.*

australes 株と *G. scabrosus* 株の抽出画分について LC/MS/MS を用いた分析を行い、*G. australes* 株がミイトトキシン 1 を、*G. australes* 株と *G. scabrosus* 株が 44-メチルガンビエロン (旧ミイトトキシン 3) を産生することを明らかにした。また、これまでに本邦産 *F. koreensis* 株に関する毒性や毒産生の知見は得られていないものの、同韓国産株がカイアシ類に対して致死活性を示すことが報告されている (Lee *et al.* 2014)。

以上のように、本邦産 *Gambierdiscus* の 11 種／系統型および *Fukuyoa* の 1 種のうち、*Gambierdiscus* の 6 種／系統型の毒性が明らかにされてきた。また、毒分析により 2 種の毒産生が明らかにされた。その一方で、本邦産各種／系統型のシガトキシン類を標的とした毒分析は未だ報告されておらず、いずれの種／系統型が本毒を産生するのかは不明である。前述した通り、本邦ではシガテラ中毒が散見されていることから、本邦に出現するいずれかの種／系統型が本毒を産生する可能性が考えられる。今後は、これらの本邦産培養株の抽出画分について機器分析を行うことにより、シガトキシン類を産生する種／系統型が見いだされることが望まれる。

1.7. 増殖特性

前述したように、*Gambierdiscus* や *Fukuyoa* は、種／系統型によって毒性や毒産生が異なることから、それぞれの、とりわけ有毒種／系統型の増殖特性を明らかにすることは重要である。これまでに、*Gambierdiscus* の 12 種／系統型および *Fukuyoa* の 1 種の増殖特性が諸外国より報告されてきた (Tester *et al.* 2020)。その一方で、これまで本邦に出現する各種／系統型の増殖特性は不明であった。そこで近年、5 種／系統型の増殖試験が行われ、それらの増殖特性が明らかにされた (Yoshimatsu *et al.* 2014 など) (Table 1)。下記にその詳細を紹介する。

これまでに、本邦産 *Gambierdiscus* の 5 種／系統型 (*G. australes*, *G. jejuensis*, *G. scabrosus*, *G. silvae* および *Gambierdiscus* sp. type 3) について、様々な培養条件 (培地、水温・塩分あるいは光強度) における増殖特性が検討されてきた (Yoshimatsu *et al.* 2014, 2016, Funaki *et al.* 2022b)。Yoshimatsu *et al.* (2014) は、*G. silvae* を除く 4 種／系統型の培養株を用いて、様々な培地を用いた培養試験を行い、これらの培養に最適な培地は IMK/2 培地であることを報告した。また、Yoshimatsu *et al.* (2014) および Funaki *et al.* (2022b) は、これら 5 種／系統型の培養株を用いて、様々な水温 (15–35°C) と塩分 (20–40 PSU) の組み合わせ条件下にて培養試験を行い、それぞれが異なる増殖至適水温や塩分を示すことを明らかにした。すなわち、*G. scabrosus* 株の増殖至適水温は 30°C であった一方で、他 4 種／系統型株のそれらは 25°C であった。また、*Gambierdiscus* sp. type 3 株の増殖可能水温は 15–25°C であった一方で、他 4 種／系統型の株のそれらは 17.5 もしくは 20–30°C であった。さらに、*Gambierdiscus* sp. type 3 株の増殖至適塩分は 35 PSU であり、*G. scabrosus* 株および *G. silvae* 株のそれらは 30 PSU であったが、*G. australes* 株と *G. jejuensis* 株のそ

れらは、それぞれ 30–35 と 25–35 PSU と、幅広い範囲を示した。また、2 種 (*G. scabrosus* および *G. jejuensis*) の株の増殖可能塩分は 20–40 PSU であった一方で、他 3 種/系統型の株のそれらは 25–35 もしくは 40 PSU であった。最後に、Yoshimatsu *et al.* (2016) および Funaki *et al.* (2022b) は、5 種/系統型の培養株を用いて、様々な光強度条件下 (0–430 もしくは 0–1622 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) にて培養試験を行い、*G. silvae* 株の増殖至適光強度は 42–83 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ と低い一方で、3 種 (*G. australes*, *G. jejuensis* および *G. scabrosus*) の株のそれらはより高く (192–252 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、*Gambierdiscus* sp. type 3 株のそれはさらに高いことを報告している ($\geq 427 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。

以上のように、本邦産 *Gambierdiscus* の 11 種/系統型および *Fukuyoa* の 1 種のうち、*Gambierdiscus* の 5 種/系統型の培養株について、培養試験により増殖特性が検討され、それらの増殖至適条件は大きく異なることが明らかとなった。また、各種/系統型の増殖至適条件は、それらが優占して分布する海域の環境条件と類似した傾向を示すことが報告されている (Yoshimatsu *et al.* 2014, Funaki *et al.* 2022b)。今後は、未だ培養試験が為されていない種/系統型について、それらの培養株の増殖特性が明らかに検討されることが望まれる。

2. *Prorocentrum*

2.1. 背景

下痢性貝毒による食中毒は、毒化二枚貝の摂食に起因する消化器疾患を伴う食中毒である。これまでに、ヨーロッパ沿岸域などで世界的に多くの中毒患者が発生し、大きな問題となっている。また、本邦においては、北海道や東北沿岸域において二枚貝が散発的に毒化しており、二枚貝産業に大きな経済的損失をもたらしている (鈴木 2014)。本毒の主要な毒素はオカダ酸やその類縁体であるディノフィシトキシン類であり、これらは浮遊性渦鞭毛藻の *Dinophysis* や *Prorocentrum* 底生性種により産生される (鈴木 2014)。前者は浮遊性であることから、濾過性二枚貝が有毒な本属藻を摂食し、体内に毒を蓄積させる。また、後者は *Gambierdiscus* と同様に、主に海藻上に出現するものの、時折水柱にも出現するため、二枚貝の毒化との関連が疑われている (Nishimura *et al.* 2020a)。その一方で近年は、底生環境に生息する藻食性の巻貝類などの本毒による毒化が報告されていることから、*Prorocentrum* 底生性種との関連が疑われている (Nishimura *et al.* 2020a)。これより、本毒により毒化した底生生物に起因する食中毒発生の可能性を考える上で、その沿岸域における *Prorocentrum* 底生性種の種組成、分布、細胞密度と動態、毒性や毒産生および増殖特性などについて調査研究することが重要である。しかしながら、それらの詳細はこれまで不明であった。そこで 1980 年代から 1990 年代にかけて、主に形態学的特徴に基づく本属藻の種同定や毒性の検討、さらには機器分析を用いた毒分析が行われてきた。また、2000 年代以降は、分子生物学的手法も取り入れた種同定が行われるように

なり、本邦における本属藻の種組成に関する研究は飛躍的に前進した。下記にそれらの詳細について紹介する。

2.2. 種組成

Prorocentrum は有殻の浮遊性あるいは底生性渦鞭毛藻として知られており、これまでに 84 種が記載されている (Guiry & Guiry 2022)。また、底生性種として約 30 種および 2 系統型が記載されており、これらは底砂や海藻上もしくは海水中に出現する (Hoppenrath *et al.* 2014, Nishimura *et al.* 2020a)。これらの底生性種のうち、種内の株間において形態変異や遺伝的多様性が大きい種は、現在 species complex (種複合体) と呼ばれている。例えば、底生性種の代表種として知られる *Prorocentrum lima* (Ehrenberg) F. Stein は、種内の株間においてその形態変異ならびに遺伝的多様性が大きいことより、現在 *P. lima* complex と呼ばれている (Aligizaki *et al.* 2009, Hoppenrath *et al.* 2013)。また、*Prorocentrum fukuyoi* Shauna Murray & Y. Nagahama は、本種の形態学的特徴を示す株間の遺伝的多様性が大きいことより、現在は *P. fukuyoi* と *P. cf. fukuyoi* で構成される *P. fukuyoi* complex と呼ばれている (Chomérat *et al.* 2019)。これまでに本邦では 7 種ならびに 2 系統型が報告されている (Fukuyo 1981, Koike *et al.* 1991, 1998, Okamoto 1992, Grzebyk *et al.* 1998, 小野ら 1999, Huang *et al.* 2001, Murray *et al.* 2007, 2009, Nagahama *et al.* 2011, Nishimura *et al.* 2020a, b, 嶋田 2021 など) (Table 1)。下記に、本邦における本属藻の種同定に関する報告の歴史について紹介する。

本邦では、従来形態学的特徴の検討により底生性の本属藻各種が同定されてきた。例えば、Fukuyo (1981) は、琉球諸島 (石垣島) において本属藻現場細胞の詳細な形態観察を行い、*P. lima* および *Prorocentrum rathymum* A.R. Loeblich III, Sherley & R.J. Schmidt を報告すると共に、同地を模式産地として *Prorocentrum concavum* Fukuyo および *Prorocentrum emarginatum* Fukuyo を記載した。また同様に Koike *et al.* (1991) は、慶良間諸島より 4 種 (*P. concavum*, *P. emarginatum*, *P. lima* および *Prorocentrum mexicanum* B.F. Osorio) を報告した。また、鎧板表面の小孔の配列が *P. emarginatum* のそれに類似するものの、本種と比較して細胞の外形がより丸いことなど複数の形態学的特徴が異なる本属藻を見出し、これを *Prorocentrum* sp. と報告している (Koike *et al.* 1991)。さらに小野ら (1999) は、本州および四国より、現場細胞の形態観察により 3 種 (*Prorocentrum arenarium* M.A. Faust, *P. emarginatum* および *P. lima*) を報告した。これらの報告の他にも、本邦よりこれらの本属藻が形態観察により報告されてきた (Okamoto 1992, Koike *et al.* 1998, Huang *et al.* 2001, 嶋田 2021 など)。一方、近年では形態観察と分子系統解析を組み合わせた本属藻の種同定が報告されている (Grzebyk *et al.* 1998, Murray *et al.* 2007, 2009, Nagahama *et al.* 2011, Nishimura *et al.* 2020a, b)。例えば、Nagahama *et al.* (2011) は、本邦を含めた世界各地から採集した本属の現場細胞や培養株を用いて形態観察と分子

系統解析を行い、*P. lima* の株間では多くの形態変異が見られること、*P. arenarium* の形態は *P. lima* の様々な形態変異の範囲に収まること、また分子系統解析により、*P. lima* で構成される2つのサブクレードから成る単系統群内に *P. arenarium* が属することにより、*P. arenarium* は *P. lima* のシノニムであると提唱とした。その一方で、Zhang *et al.* (2015) は、中国産 *P. lima* 株は複数の形態型 (*P. lima* morphotypes 1–5) に分けられると共に、それぞれが分子系統学的に異なるクレードを形成すること、*P. lima* morphotype 1 は *P. arenarium* の形態に類似することを報告した。また、Chomérat *et al.* (2019) も、*P. arenarium* の形態に類似するカリブ海産 *P. lima* 株の分子系統解析を行い、それが *P. lima* morphotype 1 と同一のクレードに属することを報告した。さらに、Nascimento *et al.* (2017) は、ブラジル産 *P. lima* morphotype 4 株を新種 *Prorocentrum caipirignum* S. Fraga, Mariângela Menezes & S.M. Nascimento として記載した。これらのことより、*P. lima* complex の形態変異や遺伝的多様性は大きく、*P. lima* や *P. arenarium* の種の境界は依然として明確ではないことから、それぞれの模式産地より採集した試料を用いてそれらの分類学的性状について再検討する必要があると考えられる (Nishimura *et al.* 2020a)。そのため本稿では、*P. arenarium* を *P. lima* ではなく、*P. lima* complex として扱った。また1998年から2020年にかけて、本邦産培養株の形態観察および分子系統解析結果に基づき、3種 (*P. caipirignum*, *P. fukuyoi* complex および *P. lima* complex) ならびに2系統型 (*Prorocentrum* spp. type 1 および type 2) が報告された (Grzebyk *et al.* 1998, Murray *et al.* 2007, 2009, Nagahama *et al.* 2011, Nishimura *et al.* 2020a, b)。また Nishimura *et al.* (2020a) は、本邦産 *P. lima* complex 株は分子系統学的に2つのクレード (clades 1 および 3) に属し、それらが多様なサブクレード (subclades 1a, 1c–1j および 3a–3c) に分けられること、世界から報告されている '*P. arenarium*' 株 (もしくは *P. lima* morphotype 1 株) は *P. lima* complex clade 3 に相当することも報告した。また、本邦産 *P. caipirignum* 株も複数のサブクレード (subclades b および e) に属することを報告した (Nishimura *et al.* 2020a)。その他にも Nishimura *et al.* (2020b) は、本邦産 *P. cf. fukuyoi* 株が *P. fukuyoi* complex の subclade F2f に属することを報告した。なお、本邦沿岸域において出現するこれら各種/系統型/クレード/サブクレードのうち、1系統型 (*Prorocentrum* sp. type 1)、*P. lima* complex の7サブクレード (subclades 1c, 1e–1j, 3b および 3c) および *P. fukuyoi* complex の1サブクレード (subclade F2f) の出現報告は、本邦からのみである。

本邦でこれまでに出現が報告されている本属藻7種のうち、その分子系統が報告されていない種は、4種 (*P. concavum*, *P. emarginatum*, *P. mexicanum* および *P. rathymum*) である。これらのうち、Fukuyo (1981) により記載された2種 (*P. concavum* および *P. emarginatum*) の模式産地は琉球諸島と報告されているが、より正確には沖縄県石垣市川平湾 (石垣島) となる (福代 私信)。この報告以降、これまで同地点より得られたこれ

ら2種の分子系統解析や、より詳細な形態観察が行われていないことから、今後は同地点よりこれら2種の試料が採集され、それらの詳細が検討されることが望まれる。

2.3. 分布

下痢性貝毒により毒化した底生生物に起因する食中毒の発生を考える上で、現場環境に出現する *Prorocentrum* 底生性種の水平・垂直分布を明らかにすることは重要である。これまで諸外国では、主に沿岸域の表層における分布調査が行われてきたが、深い水深における調査例はほとんど無い。また、これまで本邦においては、亜熱帯や温帯域の主に表層における分布調査が行われてきた。さらに2020年には、表層から水深30m地点にわたる調査結果が報告された (Nishimura *et al.* 2020a)。下記にその詳細を紹介する。

前述したように、本邦沿岸域において底生性の *Prorocentrum* である9種/系統型が底砂や海藻上もしくは海水中に出現する。このうち、1種 (*P. lima* complex) は亜寒帯から亜熱帯域にかけて、3種 (*P. caipirignum*, *P. emarginatum* および *P. mexicanum*) は温帯から亜熱帯域にかけて分布する。その一方で、1種 (*P. fukuyoi* complex) は温帯域にのみ、4種/系統型 (*P. concavum*, *P. rathymum*, *Prorocentrum* spp. type 1 および type 2) は亜熱帯域にのみ分布する (Fukuyo 1981, Koike *et al.* 1991, 1998, Okamoto 1992, Grzebyk *et al.* 1998, 小野ら 1999, Huang *et al.* 2001, Murray *et al.* 2007, 2009, Nagahama *et al.* 2011, Nishimura *et al.* 2020a, b, 嶋田 2021 など) (Fig. 1B, Table 1)。さらに、*P. lima* complex および *P. caipirignum* の各サブクレードおよび2系統型 (*Prorocentrum* spp. type 1 および type 2) は、温帯から亜熱帯域における表層 (<3m) から水深30mの地点において、多様な水平・垂直分布を示すことが報告されている (Nishimura *et al.* 2020a)。

前述したように、これまで諸外国では、深い水深における本属藻の分布調査の例はほとんど無かった。そこで、Nishimura *et al.* (2020a) は、本邦亜熱帯および温帯域の様々な水深における本属藻の種組成について検討し、各種/系統型/クレード/サブクレードの水平・垂直分布はそれぞれ大きく異なることを世界に先駆けて明らかにした。これより今後は、本属藻の水平・垂直分布の調査が世界中で為され、その一端が明らかにされることが期待される。

2.4. 細胞密度

下痢性貝毒に起因する食中毒の発生を考える上で、現場環境に出現する *Prorocentrum* 底生性種の細胞密度を明らかにすることは重要である。これまでに、大西洋や太平洋の熱帯から温帯沿岸域の表層において、その調査が行われてきた。一方で、前述したように、深い水深におけるその調査例はほとんど無かった (Nishimura *et al.* 2020a)。また、これまで本邦沿岸域における本属藻の細胞密度はほとんど報告例が無かったが、近年、亜熱帯・温帯域の表層から深い水深におけるその調査が行われた (Nishimura *et al.* 2020a)。下記にそれらの

詳細について紹介する。

これまで、本邦沿岸域の表層 (< 5 m) から水深 30 m の地点に生息する海藻上に出現する *Prorocentrum* の細胞密度に関する複数の調査が行われてきた。まず、本邦温帯域について、Koike *et al.* (1998) は、岩手県にて *P. lima* が 2–4 cells g⁻¹ ww algae で出現することを報告した。また、Nishimura *et al.* (2020a) は、本州、四国および九州における本属藻の平均細胞密度は 1.4 cells g⁻¹ ww algae であり、最高細胞密度は高知県にて 29.4 cells g⁻¹ ww algae であることを報告した。次に、本邦亜熱帯域について、Koike *et al.* (1991) は、慶良間諸島におけるその平均細胞密度は 191.4 cells g⁻¹ ww algae であり、最高細胞密度は約 425 cells g⁻¹ ww algae であることを報告している (Koike *et al.* 1991)。また、Nishimura *et al.* (2020a) は、沖縄本島における平均細胞密度は 19.0 cells g⁻¹ ww algae であり、最高細胞密度は 266.7 cells g⁻¹ ww algae であることを報告している (Nishimura *et al.* 2020a)。さらに、高知県における本属藻の細胞密度について、表層 (< 3 m) の地点のそれは水深 15 m および 30 m の地点のそれらと比較して有意に低いこと、その一方で、沖縄本島の水深が異なる地点 [表層 (< 5 m), 8–20 m および 30 m] におけるそれらの間には、有意な差は見られないことが報告されている (Nishimura *et al.* 2020a)。その他にも、Koike *et al.* (1991) は、慶良間諸島における *P. lima* の海藻種への嗜好性は見られることを報告している。その一方で、Nishimura *et al.* (2020a) は、高知県および沖縄本島における本属藻 (複数種を纏めて計数した場合) の海藻種への嗜好性は見られないことを報告している。

前述した諸外国の熱帯から温帯域における本属藻の細胞密度調査の結果は、Nishimura *et al.* (2020a) により纏められている。それによると、大西洋・太平洋の熱帯域および大西洋の温帯域における最高細胞密度は、それぞれ 10³–10⁴ および 10³–10⁵ cells g⁻¹ ww algae の範囲であったことが報告されている。その一方で、太平洋の温帯域 (韓国) におけるそれは、本邦におけるそれらと同様に 10¹–10² cells g⁻¹ ww algae の範囲であった。太平洋の温帯域における本属藻の最高細胞密度が他の地域よりも低い理由は不明であるが、今後も同温帯域の様々な地点における調査を実施することにより、その理由の一端が明らかにされることが望まれる。また、本属藻の海藻種への嗜好性の有無については、本属藻の種や調査地点によって異なると考えられることから、今後の詳細な調査が望まれる (Nishimura *et al.* 2020a)。

2.5. 毒性と毒産生

Prorocentrum 底生性種には、下痢性貝毒として知られるオカダ酸やその類縁体であるディノフィシストキシン類の他にも、様々な生理活性物質 (ボルボトキシン類やプロロセントロライド類など) を産生する種が知られている (Hoppenrath *et al.* 2014)。なお、各種の毒性および毒産生については、Hoppenrath *et al.* (2013, 2014) により纏められている。上述したように、これら各種の毒性や毒産生は異なることから、そ

れぞれの培養株を確立し、それらの毒性もしくは毒産生を個々に検討する必要がある。本邦においては、1980 年代以降、本属藻底生性種株のバイオアッセイによる毒性評価や機器分析による毒分析が行われてきた (Yasumoto *et al.* 1987 など) (Table 1)。また、2020 年には、分子系統解析を取り入れた種同定と機器分析による毒分析を組み合わせるにより、各種/系統型/クレード/サブクレード株の毒産生が明らかにされた (Nishimura *et al.* 2020a, b) (Table 1)。下記にその詳細を紹介する。

まず、バイオアッセイによる毒性評価について、Nakajima *et al.* (1981) および Yasumoto *et al.* (1987) は、本邦産 *P. concavum* 株の抽出画分が、腹腔内投与によるマウスに対する致死活性、マウス赤血球の溶血活性および魚に対する致死活性を示すことを報告した。また彼らは、*P. lima* complex 株のそれはマウスに対する致死活性を示す一方で、*P. rathymum* 株のそれは致死活性を示さないこと、これら 2 種の株の抽出画分がマウス赤血球の溶血活性を示す一方で、魚に対する致死活性は示さないことを報告した (Nakajima *et al.* 1981, Yasumoto *et al.* 1987)。次に、機器分析による毒分析について、本邦産本属藻 4 種/系統型 (*P. caipirignum*, *P. fukuyoi* complex, *P. lima* complex および *Prorocentrum* sp. type 2) の株が下痢性貝毒 (オカダ酸および/もしくはディノフィシストキシン 1) を産生することが報告されている (Yasumoto *et al.* 1987, Lee *et al.* 1989, Suzuki *et al.* 2014, Nishimura *et al.* 2020a, b, Hashimoto *et al.* 2021)。より詳細には、9 サブクレード (*P. caipirignum* subclade b ならびに *P. lima* complex subclades 1a, 1c, 1d, 1e, 1f, 1i, 1j および 3a) の株がオカダ酸およびディノフィシストキシン 1 を、7 系統型/サブクレード (*P. caipirignum* subclade e, *P. lima* complex subclades 1g, 1h, 3b, 3c, *P. fukuyoi* complex subclade F2f および *Prorocentrum* sp. type 2) の株がオカダ酸のみを産生する (Nishimura *et al.* 2020a, b)。その他にも、本邦産 *P. lima* complex 株から OA ジオールエステル (Yasumoto *et al.* 1987) やプロロセントロライド (Torigoe *et al.* 1988) が報告されている。

以上のように、本邦産 *Prorocentrum* の 9 種/系統型のうち、3 種の毒性が明らかにされてきた。また、4 種/系統型について毒分析が行われ、それらの毒産生が明らかにされてきた一方で、他の 5 種/系統型 (*P. concavum*, *P. emarginatum*, *P. mexicanum*, *P. rathymum*, *Prorocentrum* sp. type 1) の毒分析は行われていない。このうち、これまでに諸外国産 *P. concavum* 株および *P. rathymum* 株の一部からは下痢性貝毒が検出されている (Hoppenrath *et al.* 2013, 2014)。これより今後は、これまでに機器分析が為されていない種/系統型の培養株の抽出画分について毒分析を行い、本邦における毒産生種/系統型の全容について解明されることが望まれる。

2.6. 増殖特性

前述したように、底生性 *Prorocentrum* は、種/系統型によって毒性や毒産生が異なることから、それぞれの、とりわ

け有毒種／系統型の増殖特性を明らかにすることは重要である。これまでに、諸外国より本属藻各種の、とりわけ *P. lima* complex の増殖特性が報告されてきた (Aquino-Cruz *et al.* 2018)。その一方で、これまで本邦に出現する各種／系統型の増殖特性は不明であったが、近年、複数の *P. lima* complex サブクレード株の増殖特性やそれに関連する毒産生が明らかにされた (Hashimoto *et al.* 2021 など) (Table 1)。下記にその詳細を紹介する。

これまで本邦産 *P. lima* complex 株を用いて、様々な培養条件 (培地あるいは水温・塩分) における増殖特性および下痢性貝毒産生の評価が行われている (Suzuki *et al.* 2014, Hashimoto *et al.* 2021)。なかでも Hashimoto *et al.* (2021) は、*P. lima* complex に属する 3 サブクレード (subclades 1e, 1f および 1i) の株を用いて培養試験を行い、subclade 1f 株が最も多量にオカダ酸を産生する一方で、subclade 1e 株が最も多量にディノフィシストキシン 1 を産生することを報告した。次に、*P. lima* complex subclade 1e の培養株を用いて、様々な培地を用いた培養試験を行い、その最大細胞収量および最大毒収量を得るために最適な培地は metals mix SWII 培地であることを明らかにした。さらに、様々な水温 (10–30°C) と塩分 (15–40 PSU) の組み合わせ条件下にて同株の培養試験を行い、その増殖至適水温および増殖可能水温はそれぞれ 25°C および 15–30°C であること、増殖至適塩分および増殖可能塩分はそれぞれ 30 および 15–40 PSU であること、また、最大毒収量をもたらす培養条件は水温 25°C および塩分 30 PSU であることを明らかにした (Hashimoto *et al.* 2021)。

以上のように、本邦産 *Prorocentrum* の 9 種／系統型のうち、複数の *P. lima* complex サブクレードの培養株について、培養試験により増殖特性およびそれに関連する毒産生が評価され、それらの各培養条件下における毒産生は大きく異なることが明らかとなった。今後は、未だ培養試験が為されていない種／系統型について、それらの培養株の増殖特性およびそれに関する毒産生が明らかにされることが望まれる。

おわりに

本稿では、本邦沿岸域における底生性有毒渦鞭毛藻 8 属のうちの 3 属 (*Gambierdiscus*, *Fukuyoa* および *Prorocentrum*) に関するこれまでの基盤的知見を纏めた。また、本稿では紹介出来なかったものの、これまでに他の 5 属 (*Alexandrium*, *Amphidinium*, *Coolia*, *Ostreopsis* および *Vulcanodinium*) についても、その種組成、分布、毒性や毒産生および増殖特性が明らかにされつつあり、今後のさらなる研究の発展が期待される (Kita & Fukuyo 1988, Tamura *et al.* 2009, Rhodes *et al.* 2011, Sato *et al.* 2011, Wakeman *et al.* 2015, 足立 2016, Nishimura *et al.* 2021)。

また、底生性有毒渦鞭毛藻 8 属のいずれもが食中毒の原因毒やその他の有毒物質を産生することから、それらの種組成と分布を調査することが重要である。これまで本邦では、主に表層 (< 5 m) におけるそれらの分布調査が行われてきた

が、近年報告された深い水深 (水深 30 m 地点) における *Gambierdiscus* および *Prorocentrum* の出現調査により、深い水深にも両属藻は出現すること、両水深間の比較によりそれらの種組成や出現密度は大きく異なることが明らかにされた (Nishimura *et al.* 2020a, Funaki *et al.* 2022a)。さらに、メタバーコーディングを用いた底生性有毒渦鞭毛藻の網羅的な種組成の検討により、本邦沿岸域においてこれまで知られていなかった *Gambierdiscus* の種／系統型の存在が明らかとなり、本手法が底生性有毒渦鞭毛藻の多様性の解明に有用であることが示された (Funaki *et al.* 2022a)。よって、今後は本邦沿岸域の様々な水深における底生性有毒渦鞭毛藻の多様性が、本法により解明されることが期待される。また、その解析結果に基づき、未報告種／系統型が検出された地点の試料を重点的に採集することにより、その培養株を確立した上で、その種同定、毒性や毒産生の検討、その種に特異的な検出・定量法の確立、さらにはその増殖特性の検討が期待される。以上の調査研究の進展により、本邦におけるこれら底生性有毒渦鞭毛藻に起因する食中毒や健康被害などに関するリスク評価、さらにはその対策が行われることが望まれる。

謝辞

本邦沿岸域における底生性有毒渦鞭毛藻の研究を進める上で御協力いただいた全国の水産研究所などの皆様方ならびに高知大学農林海洋科学部水族環境学研究室の皆様方に心より感謝申し上げます。なお、本稿で紹介した筆者らの研究成果の一部は、日本学術振興会・科学研究費および二国間交流事業、内閣府食品安全委員会・食品健康影響評価技術研究、農林水産省・海洋生物毒安全対策事業、内閣府・戦略的イノベーション創造プログラム、農研機構革新的技術開発・緊急展開事業ならびに日本科学協会・笹川科学研究助成の支援を受けて実施したものです。英文校閲をさせていただいたニュージーランドコースロン研究所の Lesley L. Rhodes 博士に感謝致します。

引用文献

- 足立真佐雄 2016. 4-7 付着性有毒渦鞭毛藻類の生態・生理. 今井一郎・山口峰生・松岡数充 (編) 有害有毒プランクトンの科学. pp. 324–333. 恒星社厚生閣, 東京.
- Adachi, R. & Fukuyo, Y. 1979. The thecal structure of a marine toxic dinoflagellate *Gambierdiscus toxicus* gen. et sp. nov. collected in a ciguatera-endemic area. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 45: 67–71.
- Aligizaki, K., Nikolaidis, G., Katikou, P., Baxevas, A. D. & Abatzopoulos, T. J. 2009. Potentially toxic epiphytic *Prorocentrum* (Dinophyceae) species in Greek coastal waters. Harmful Algae 8: 299–311.
- Aquino-Cruz, A., Purdie, D. A. & Morris, S. 2018. Effect of increasing sea water temperature on the growth and toxin production of the benthic dinoflagellate *Prorocentrum lima*. Hydrobiologia 813: 103–122.
- Chinain, M., Darius, H. T., Ung, A. *et al.* 2010. Growth and toxin production in the ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus polynesiensis* (Dinophyceae) in culture. Toxicon 56: 739–750.

- Chinain, M., Germain, M., Deparis, X., Pauillac, S. & Legrand, A.-M. 1999. Seasonal abundance and toxicity of the dinoflagellate *Gambierdiscus* spp. (Dinophyceae), the causative agent of ciguatera in Tahiti, French Polynesia. *Mar. Biol.* 135: 259–267.
- Chomérat, N., Bilien, G. & Zentz, F. 2019. A taxonomical study of benthic *Prorocentrum* species (Prorocentrales, Dinophyceae) from Anse Dufour (Martinique Island, eastern Caribbean Sea). *Mar. Biodivers.* 49: 1299–1319.
- Darius, H. T., Roué, M., Sibat, M. *et al.* 2018. *Tectus niloticus* (Tegulidae, Gastropod) as a novel vector of ciguatera poisoning: detection of Pacific ciguatoxins in toxic samples from Nuku Hiva Island (French Polynesia). *Toxins* 10: 2.
- Faust, M. A. 1995. Observation of sand-dwelling toxic dinoflagellates (Dinophyceae) from widely differing sites, including two new species. *J. Phycol.* 31: 996–1003.
- Faust, M. A. & Morton, S. L. 1995. Morphology and ecology of the marine dinoflagellate *Ostreopsis labens* sp. nov. (Dinophyceae). *J. Phycol.* 31: 456–463.
- Fukuyo, Y. 1981. Taxonomical study on benthic dinoflagellates collected in coral reefs. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 47: 967–978.
- Funaki, H., Gaonkar, C. C., Kataoka, T. *et al.* 2022a. Horizontal and vertical distribution of *Gambierdiscus* spp. (Dinophyceae) including novel phylotypes in Japan identified by 18S rDNA metabarcoding. *Harmful Algae* 111: 102163.
- Funaki, H., Nishimura, T., Yoshioka, T. *et al.* 2022b. Toxicity and growth characteristics of epiphytic dinoflagellate *Gambierdiscus silvae* in Japan. *Harmful Algae* 115: 102230.
- GEOHAB 2012. Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, GEOHAB Core Research Project: HABs in Benthic Systems. IOC of UNESCO and SCOR, Paris and Newark.
- Gómez, F., Qiu, D., Lopes, R. M. & Lin, S. 2015. *Fukuyoa paulensis* gen. et sp. nov., a new genus for the globular species of the dinoflagellate *Gambierdiscus* (Dinophyceae). *PLoS One* 10: e0119676.
- Grzebyk, D., Sako, Y. & Berland, B. 1998. Phylogenetic analysis of nine species of *Prorocentrum* (Dinophyceae) inferred from 18S ribosomal DNA sequences, morphological comparisons, and description of *Prorocentrum panamensis*, sp. nov. *J. Phycol.* 34: 1055–1068.
- Guiry, M. D. & Guiry, G. M. 2022. AlgaeBase. (Accessed March 25, 2022). <https://www.algaebase.org/>
- 原慶明・堀口健雄 1982. 伊豆半島沿岸の海産微細藻類相. 国立科博専報 15: 99–108.
- Hashimoto, K., Uchida, H., Nishimura T. *et al.* 2021. Determination of optimal culture conditions for toxin production by a *Prorocentrum lima* complex strain with high diarrhetic shellfish toxins yield. *Harmful Algae* 103: 102025.
- 畑山裕城・石川輝・夏池真史ら 2011. 日本海若狭湾西部において見出された底生渦鞭毛藻 *Gambierdiscus* 属. 日本水産学会誌 77: 685–687.
- Hoppenrath, M., Chomérat, N., Horiguchi, T., Schweikert, M., Nagahama, Y. & Murray, S. 2013. Taxonomy and phylogeny of the benthic *Prorocentrum* species (Dinophyceae)—A proposal and review. *Harmful Algae* 27: 1–28.
- Hoppenrath, M., Murray, S.A., Chomérat, N. & Horiguchi, T. 2014. Marine benthic dinoflagellates — unveiling their worldwide biodiversity. Schweizerbart, Stuttgart.
- Huang, L., Guo, F., Montani, S. & Li, S. 2001. Study on planktonic characteristics of marine benthic dinoflagellates. *Mar. Sci.* 25: 8–12 (in Chinese with English abstract).
- 石川輝・倉島彰 2010. 英虞湾における底生性有毒渦鞭毛藻 *Gambierdiscus toxicus* の出現. 水産海洋研究 74: 13–19.
- Jang, S. H., Jeong, H. J. & Yoo, Y. D. 2018. *Gambierdiscus jejuensis* sp. nov., an epiphytic dinoflagellate from the waters of Jeju Island, Korea, effect of temperature on the growth, and its global distribution. *Harmful Algae* 80: 149–157.
- Kita, T. & Fukuyo, Y. 1988. Description of the gonyaulacoid dinoflagellate *Alexandrium hiranoi* sp. nov. inhibiting tidepools on Japanese Pacific coast. *Bull. Plankton Soc. Japan* 35: 1–7.
- Koike, K., Ishimaru, T. & Murano, M. 1991. Distributions of benthic dinoflagellates in Akajima Island, Okinawa, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 57: 2261–2264.
- Koike, K., Sato, S., Yamaji, M. *et al.* 1998. Occurrence of okadaic acid-producing *Prorocentrum lima* on the Sanriku coast, northern Japan. *Toxicon* 36: 2039–2042.
- Kretzschmar, A. L., Verma, A., Kohli, G. & Murray, S. 2019. Development of a quantitative PCR assay for the detection and enumeration of a potentially ciguatoxin-producing dinoflagellate, *Gambierdiscus lapillus* (Gonyaulacales, Dinophyceae). *PLoS One* 14: e0224664.
- Kuno, S., Kamikawa, R., Yoshimatsu, S., Sagara, T., Nishio, S. & Sako, Y. 2010. Genetic diversity of *Gambierdiscus* spp. (Gonyaulacales, Dinophyceae) in Japanese coastal areas. *Phycol. Res.* 58: 44–52.
- Lee, J.-S., Igarashi, T., Fraga, S., Dahl, E., Hovgaard, P. & Yasumoto, T. 1989. Determination of diarrhetic shellfish toxins in various dinoflagellate species. *J. Appl. Phycol.* 1: 147–152.
- Lee, K.-W., Kang, J.-H., Baek, S. H., Choi, Y.-U., Lee, D.-W. & Park, H.-S. 2014. Toxicity of the dinoflagellate *Gambierdiscus* sp. toward the marine copepod *Tigriopus japonicus*. *Harmful Algae* 37: 62–67.
- Leung, P. T. Y., Yan, M., Lam, V. T. T. *et al.* 2018. Phylogeny, morphology and toxicity of benthic dinoflagellates of the genus *Fukuyoa* (Goniodomataceae, Dinophyceae) from a subtropical reef ecosystem in the South China Sea. *Harmful Algae* 74: 78–97.
- Li, Z., Mertens, K. N., Chomérat, N. & Shin, H. H. 2021b. *Fukuyoa korensis*, an orthographic correction for *Fukuyoa "koreansis"* (Gonyaulacales, Dinophyceae). *Notulae Algarum* 219: 1.
- Li, Z., Park, J. S., Kang, N. S. *et al.* 2021a. A new potentially toxic dinoflagellate *Fukuyoa koreansis* sp. nov. (Gonyaulacales, Dinophyceae) from Korean coastal waters: Morphology, phylogeny, and effects of temperature and salinity on growth. *Harmful Algae* 109: 102107.
- Litaker, R. W., Tester, P. A. & Vandersea, M. W. 2019. Species-specific PCR assays for *Gambierdiscus excentricus* and *Gambierdiscus silvae* (Gonyaulacales, Dinophyceae). *J. Phycol.* 55: 730–732.
- Litaker, R. W., Vandersea, M. W., Faust, M. A. *et al.* 2010. Global distribution of ciguatera causing dinoflagellates in the genus *Gambierdiscus*. *Toxicon* 56: 711–730.
- Murray, J. S., Finch, S. C., Puddick, J. *et al.* 2021. Acute toxicity of gambierone and quantitative analysis of gambierones produced by cohabitating benthic dinoflagellates. *Toxins* 13: 333.
- Murray, J. S., Nishimura, T., Finch, S. C. *et al.* 2020. The role of 44-methylgambierone in ciguatera fish poisoning: Acute toxicity, production by marine microalgae and its potential as a biomarker for *Gambierdiscus* spp. *Harmful Algae* 97: 101853.
- Murray, S., Ip, C. L.-C., Moore, R., Nagahama, Y. & Fukuyo, Y. 2009. Are prorocentroid dinoflagellates monophyletic? A study of 25 species based on nuclear and mitochondrial genes. *Protist* 160: 245–264.
- Murray, S., Nagahama, Y. & Fukuyo, Y. 2007. Phylogenetic study of benthic, spine-bearing prorocentroids, including *Prorocentrum fukuyoi* sp. nov. *Phycol. Res.* 55: 91–102.
- Nakada, M., Hatayama, Y., Ishikawa, A., Ajisaka, T., Sawayama, S. & Imai, I. 2018. Seasonal distribution of *Gambierdiscus* spp. in Wakasa Bay, the Sea of Japan, and antagonistic relationships with epiphytic pennate diatoms. *Harmful Algae* 76: 58–65.

- Nagahama, Y., Murray, S., Tomaru, A. & Fukuyo, Y. 2011. Species boundaries in the toxic dinoflagellate *Prorocentrum lima* (Dinophyceae, Prorocentrales), based on morphological and phylogenetic characters. *J. Phycol.* 47: 178–189.
- Nakajima, I., Oshima, Y. & Yasumoto, T. 1981. Toxicity of benthic dinoflagellates in Okinawa. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 47: 1029–1033.
- Nascimento, S. M., Mendes, M. C. Q., Menezes, M. *et al.* 2017. Morphology and phylogeny of *Prorocentrum caipirignum* sp. nov. (Dinophyceae), a new tropical toxic benthic dinoflagellate. *Harmful Algae* 70: 73–89.
- Nishimura, T., Hariganeya, N., Tawong, W., Sakanari, H., Yamaguchi, H. & Adachi, M. 2016. Quantitative PCR assay for detection and enumeration of ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus* spp. (Gonyaulacales) in coastal areas of Japan. *Harmful Algae* 52: 11–22.
- Nishimura, T., Kuribara, Y., Fukuzawa, R. *et al.* 2021. First report of *Alexandrium* (Dinophyceae) associated with marine macroalgae off Japan: Diversity, distribution, and toxicity. *Harmful Algae* 104: 101924.
- Nishimura, T., Sato, S., Tawong, W. *et al.* 2013. Genetic diversity and distribution of the ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus* spp. (Dinophyceae) in coastal areas of Japan. *PLoS One* 8: e60882.
- Nishimura, T., Sato, S., Tawong, W., Sakanari, H., Yamaguchi, H. & Adachi, M. 2014. Morphology of *Gambierdiscus scabrosus* sp. nov. (Gonyaulacales): a new epiphytic toxic dinoflagellate from coastal areas of Japan. *J. Phycol.* 50: 506–514.
- Nishimura, T., Tawong, W., Sakanari, H. *et al.* 2018. Abundance and seasonal population dynamics of the potentially ciguatera-causing dinoflagellate *Gambierdiscus* in Japanese coastal areas between 2007 and 2013. *Plankton Benthos Res.* 13: 46–58.
- Nishimura, T., Uchida, H., Noguchi, R. *et al.* 2020a. Abundance of the benthic dinoflagellate *Prorocentrum* and the diversity, distribution, and diarrhetic shellfish toxin production of *Prorocentrum lima* complex and *P. caipirignum* in Japan. *Harmful Algae* 96: 101687.
- Nishimura, T., Uchida, H., Suzuki, T. *et al.* 2020b. First report on okadaic acid production of a benthic dinoflagellate *Prorocentrum cf. fukuyoi* from Japan. *Phycol. Res.* 68: 30–40.
- Okamoto, K. 1992. Dinoflagellates found in Hamana Lake I. Genus *Prorocentrum*. *Bull. Plankton Soc. Jpn.* 38: 121–133.
- 小野秀昭・吉松定昭・鳥海三郎 1999. 日本沿岸域の底生渦鞭毛藻類の観察記録. *藻類* 47: 11–21.
- 大城直雅 2010. 魚類の毒 (4): シガテラ毒. *食品衛生研究* 60: 37–45.
- 大城直雅・松尾敏明・佐久川さつきら 2011. 加計呂麻島における魚類食中毒シガテラの発生. *Trop. Med. Health* 39: 53–57.
- 大城直雅・富川拓海・國吉杏子ら 2021. 卸売市場に搬入された魚類から検出されたシガトキシン類. *食衛誌* 62: 8–13.
- Pisapia, F., Holland, W. C., Hardison, D. R. *et al.* 2017a. Toxicity screening of 13 *Gambierdiscus* strains using neuro-2a and erythrocyte lysis bioassays. *Harmful Algae* 63: 173–183.
- Pisapia, F., Sibat, M., Herrenknecht, C. *et al.* 2017b. Maitotoxin-4, a novel MTX analog produced by *Gambierdiscus excentricus*. *Mar. Drugs* 15: 220.
- Rhodes, L., Harwood, T., Smith, K., Argyle, P. & Munday, R. 2014. Production of ciguatoxin and maitotoxin by strains of *Gambierdiscus australes*, *G. pacificus* and *G. polynesiensis* (Dinophyceae) isolated from Rarotonga, Cook Islands. *Harmful Algae* 39: 185–190.
- Rhodes, L., Smith, K., Selwood, A. *et al.* 2011. Dinoflagellate *Vulcanodinium rugosum* identified as the causative organism of pinnatoxins in Australia, New Zealand and Japan. *Phycologia* 50: 624–628.
- Sato, S., Nishimura, T., Uehara, K. *et al.* 2011. Phylogeography of *Ostreopsis* along west Pacific coast, with special reference to a novel clade from Japan. *PLoS One* 6: e27983.
- Selina, M. S. & Levchenko, E. V. 2011. Species composition and morphology of dinoflagellates (Dinophyta) of epiphytic assemblages of Peter the Great Bay in the Sea of Japan. *Russ. J. Mar. Biol.* 37: 23–32.
- 嶋田宏 2021. 北海道沿岸における赤潮と貝毒の長期変動 (総説). *北水試験報* 100: 1–12.
- Smith, K. F., Biessy, L., Argyle, P. A., Trnski, T., Halafih, T. & Rhodes, L. L. 2017. Molecular identification of *Gambierdiscus* and *Fukuyoa* (Dinophyceae) from environmental samples. *Mar. Drugs* 15: 243.
- 鈴木敏之 2014. 下痢性貝毒オカダ酸群の機器分析. *THE CHEMICAL TIMES* 233: 6–11.
- Suzuki, T., Watanabe, R., Yoshino, A. *et al.* 2014. Preparation of diarrhetic shellfish toxins (DSTs) and paralytic shellfish toxins (PSTs) by large algal culture and chemical conversion. In: MacKenzie, A. L. (ed.), *Proceedings of the 16th International Conference on Harmful Algae*. Wellington, 2014. pp. 34–39. Cawthron Institute, Nelson, New Zealand.
- Tamura, M., Takano, Y. & Horiguchi, T. 2009. Discovery of a novel type of body scale in the marine dinoflagellate, *Amphidinium cupulatisquama* sp. nov. (Dinophyceae). *Phycol. Res.* 57: 304–312.
- Tester, P. A., Litaker, R. W. & Berdalet, E. 2020. Climate change and harmful benthic microalgae. *Harmful Algae* 91: 101655.
- 登田美桜・畝山智香子・豊福肇・森川馨 2012. わが国における自然毒による食中毒事例の傾向 (平成元年～22年). *食衛誌* 53: 105–120.
- Torigoe, K., Murata, M., Yasumoto, T. & Iwashita, T. 1988. Prorocentrolide, a toxic nitrogenous macrocycle from a marine dinoflagellate, *Prorocentrum lima*. *J. Am. Chem. Soc.* 110: 7876–7877.
- Vandersea, M. W., Kibler, S. R., Holland, W. C. *et al.* 2012. Development of semi-quantitative PCR assays for the detection and enumeration of *Gambierdiscus* species (Gonyaulacales, Dinophyceae). *J. Phycol.* 48: 902–915.
- Wakeman, K. C., Yamaguchi, A., Roy, M. C. & Jenke-Kodama, H. 2015. Morphology, phylogeny and novel chemical compounds from *Coolia malayensis* (Dinophyceae) from Okinawa, Japan. *Harmful Algae* 44: 8–19.
- Yasumoto, T., Seino, N., Murakami, Y. & Murata, M. 1987. Toxins produced by benthic dinoflagellates. *Biol. Bull.* 172: 128–131.
- Yoshimatsu, T., Yamaguchi, H., Iwamoto, H., Nishimura, T. & Adachi, M. 2014. Effects of temperature, salinity and their interaction on growth of Japanese *Gambierdiscus* spp. (Dinophyceae). *Harmful Algae* 35: 29–37.
- Yoshimatsu, T., Tie, C., Yamaguchi, H. *et al.* 2016. The effects of light intensity on the growth of Japanese *Gambierdiscus* spp. (Dinophyceae). *Harmful Algae* 60: 107–115.
- Zhang, H., Li, Y., Cen, J. *et al.* 2015. Morphotypes of *Prorocentrum lima* (Dinophyceae) from Hainan island, South China Sea: morphological and molecular characterization. *Phycologia* 54: 503–516.

(2022年4月20日受付, 2022年6月2日受理)
通信担当編集委員: 平川 泰久