

と、製品製造方法が未だ完全でないこと等から販売上の問題が残されている。この問題は、今回に限らず、新しい魚種を流通経路に乗せる時に必ず起こる問題であり、今後はマスコミ等を利用して消費者への普及を図ると同時に、市場調査を行うことにより製造方法を改善し、流通経路の確立を図る必要があると思われる。

#### 参考文献

- EMANUELS, J. A. (1979) スリナムと漁業, 海外漁業協力, **18**, 67-71.  
 遠洋水産研究所 (1972-1980) 南米北岸エビトロール漁場図 (昭和46-54年), **3-11**.  
 長谷川峰清 (1980) 新しいエビを求めて, JAMARC, **18**, 39-44.  
 HASEGAWA, M. and K. FUNATO (1980) Preliminary Report of Resource Survey on Deep Sea Shrimp in the Water off the Coast of the Surinam, JAMARC, 15 pp.  
 長谷川峰清・船戸健次 (1981) 昭和54年度深海性えび等新資源開発調査報告書 (南米北岸スリナム沖台海

- 域), 印刷中, 海洋水産資源開発センター。  
 平尾和男 (1978) 南米北岸諸国に於ける200海里の動向とエビトロール漁業, 海外漁業協力, **16**, 18-25.  
 海外漁業協力財団 (1976) ガイアナにおける魚類加工と市場開発調査 (翻訳資料), 海漁協 (資), **31**, 22-35.  
 海洋水産資源開発センター (1980) 昭和54年度深海性えび等新資源開発調査 (前半) 報告 (速報), 開発ニュース, **8**, 1-17.  
 海洋水産資源開発センター (1980) 昭和54年度深海性えび等新資源開発調査報告 (速報), 開発ニュース, **16**, 1-13.  
 南米北岸底曳網漁業協会資料 (未発表)  
 ラテン・アメリカ協会 (1978) スリナム, ラテン・アメリカ事典 1979年版, 1008-1013.  
 酒向 昇 (1979) えび, 水産社, 303 pp.  
 下村政雄訳 (1975) ガイアナ及びブラジル北部沖合の深海エビ資源 (FAO Fisheries Circular No. 141 翻訳) 海外漁業協力, **7**, 70-84.  
 水産庁水産流通課 (1980) 水産貿易統計 昭和54年1月~12月 (1979).

## 4. 世界の赤潮

### —赤潮を探る道—

辻 田 時 美 (東海大学海洋学部)

#### 1. 海洋性赤潮の近況

洋の東西を問わず、赤潮に関する知見は早くから伝えられてきた。それは次の3つの特異的な現象が鮮明に人々の目に映ったからであろう。

即ち、その一つは海の色が茶褐色や桃色、黄色、乳白色などに変化して周囲の水と異なっていることであり、第二は短時間に変色すること、第三には時によっては魚介類が大量に斃死するなどの変化をもたらすことである。

外海では沿岸の住民からの情報だけでなく航海者や漁民の報告から赤潮の分布や発生時期などの情報が得易くなり、世界の海洋における赤潮がどんな現象であるか、少しずつ判るようになってきた。とりわけ、海洋生物学、海洋化学、海洋物理学者等の関心が高まるにつれて、これらの科学的報告は多くなり、赤潮に関する知見が全球規模でとらえられるようになって、幻想的な赤潮から一歩進んで赤潮の発生過程の解明に向けて少しずつ踏込んだ知見が得られるようになった。

赤潮の発見や記載の歴史からみると、科学的な内容の

ある赤潮の報告は、ダーウィン (CHARLES DARWIN) がビーグル号 (H.M.S. Beagle) に乗って世界周航を取行した時、南米大陸の太平洋…ペルー沿岸流の南限付近に当たるバルパライソ (Valparaiso) の南部沖合で赤潮に遭遇したときの記録とされている。これは、恰も大雨の後の泥水のような水帯 (Great bands of muddy water) が広がった状態であった。

また、ダーウィンの詳しい報告にもとづいて赤潮生物について検討が加えられた結果、この時の赤潮プランクトンは *Mesodinium rubrum* であると判定された。(HART, T. T., 1943)

一方では、WYATT, T., (1979) によれば、海面が変色した水塊について早くから詳しく記述した例としては Joseph Banks の記録があげられる。このバンクスは、1768年と1771年の間に行われたエンデバー号 (Endeavour) の航海に乗船した自然科学者で、1768年11月7日に外洋性赤潮の代表的な形状を余す所なく “long ranges of a yellowish colour appearing on the sea” と記録している。(WYATT, T., 1979)

表 1. 赤潮についての地域的俗称と出現プランクトン種類

海 域	俗 称	赤潮プランクトン	文 献
Venezuela	turkios	<i>Gonyaulax polygramma</i> <i>Peridinium triquetrum</i>	FERRAZ-REYES, E. et al., 1979
East coast of U.S.A.	sea saudust	<i>Trichodesmium</i> sp.	TAYLOR, W. R., 1962 WYATT, T., 1979
Peru	aguajes	<i>Gymnodinium splendens</i>	Blanca Rojas de Mondiola, 1979
North-west coast of Brazil	tingui	<i>Trichodesmium erythraeum</i>	SATO, S., PARANAGUA M. N., ESKINAZI, E, 1963-4
Strait of Georgia (between Vancouver I. and British Columbia)	pea soup	diatoms	Commercial Fisheries Review, Vol. 33, No. 4, 1971

先に述べたような情報源から得られた赤潮の発生について近年発生頻度の高い海域としてあげられるのは南米北東海域（大西洋）、南米北西海域（ペルー近海）、北海周辺近海（イギリス、オランダ、ノルウェーなど）スペイン沿岸、メキシコ湾岸（フロリダ半島など）などである。

一方、近年になって赤潮の報告が増えてきた海域としてはインド洋近海、アフリカ西岸沖、ニューギニア近海、黒海などがあげられる。

赤潮が発生するこれらの海域は主として湧昇域周辺（アフリカ西岸、南米西岸ペルー沖、印度洋西部近海、アメリカのカリフォルニア沿岸、メキシコ湾の1部など）と、沿岸富栄養化水域（イギリス、ノルウェー、オランダ、スペイン、ソ連、ルーマニア、アメリカ東岸）における、プランクトンの blooming としての発生が第1次的な条件となり、次いで赤潮プランクトンの行動例例えば日周活動などの生物現象と KIERSTEAD, H. and SLOBODKIN, L. B. (1953) の “critical-length scale” 説や LANGMUIR, I. (1938) による Langmuir circulation 説などの物理現象とのカップリング、あるいは blooming 水域における赤潮プランクトンの表層輸送と内波との相互作用などが働いて赤潮現象を起す。

このようにして発生した赤潮は多くの場合大陸棚縁辺特に沿岸水と沖合水の潮境付近に多くみられ、ダーウィン以来多くの報告によって知ることが出来るように、海表面に現われる赤潮の形状は細い道、帯状などである。

そして、このような赤潮が頻発する海域では古くから地域社会の人々の関心は高く、例えば表1にあげたように赤潮の現象が頻発し、しかも人間と直接あるいは間接に害を及ぼしている赤潮プランクトンは鞭毛藻類のなかでは *Gonyaulax polygramma*, *Peridinium triquetrum*, *Gymnodinium splendens* 藍藻類では *Trichodesmium*

*erythraeum* が俗称赤潮の主な生物としてあげられる。

これらの赤潮は、その地域で俗名がつけられているように、必ずしも稀に現われるものではなくて、ある意味では海の生物季節を表わす風物ともなっている。

## 2. 力学的環境と赤潮

プランクトンの不連続分布即ち patch 形成の問題は有名な海洋生物学者 VICTOR HENSEN と ERNST HAECKEL の論争 (HARDY, A. C., 1936 による) 以来、生物学と物理学の学際的な問題として海洋生物学における最も興味ある研究課題であるが、言うまでもなく赤潮の発生過程においてもプランクトンの不連続分布機構は重要な過程の連鎖のひとつである。

このプランクトンの不連続分布の機構を解明するに当って KIERSTEAD, H. and SLOBODKIN, B. L. (1953) は海洋前線域における赤潮発生の初期条件に通ずる理論に取組み、物理条件として拡散、生物学的条件として分裂増殖率を組込んで有名な臨界軸長の大きさ “critical-length scale” の理論式を導いた。しかし、最近のパッチ形成の研究からも察せられるように、この理論にはなおいま一つ重要な生物学的要因の組合せが欠けている。この点を補うために PLATT, T. and DENMAN, K. L. (1975) は動物プランクトンが植物プランクトンを捕食することによる影響を重視して、KIERSTEAD-SLOBODKIN の式を改めてより実際的な内容にするために捕食効果 (herbivore grazing) を取り入れることを考え、このために著名なソ連の魚類栄養生理学者 IVLEV, U. S. (1961) の捕食関数を採用して次の式を導いた。

$$L_c = \pi \left( \frac{V}{b - R_d} \right)^{1/2}$$

但し、 $L_c$ ……パッチの大きさ

$R$ ……最大捕食量 (concentration sec<sup>-1</sup>)

$A$  …… Ivlev 常数 ( $\text{conc.}^{-1}$ )

(但し、動物プランクトン捕食の場合)

$V$  …… 拡散係数

$b$  …… 植物プランクトン増殖率

そして、この後更に WROBLEWSKI, J. S. and O'BRIEN, J. J. (1976) はパッチの長さの臨界値に関する初期条件に拡散、栄養塩類濃度低減、光の周期及び日間連続捕食又は夜間捕食の複合作用 (combined stress) がどのように反応するかについて理論を展開して Kierstead-Slobodkin のパッチ長臨界スケール説を一層内容あるものにしたが、なおこの理論でも明らかなように、更に鉛直方向に取扱う問題が残されている。

しかし、これまで述べてきたことから明らかなように、赤潮発生の初期条件には物理的、生物的、水質化学的条件が複雑に組合わさることが必要なようである。以下に先ずこれまでに報告された赤潮の調査、研究からいわゆる水理条件に関する諸説を紹介しよう。

#### i) 上部混合層説

沿岸海域、特にフィヨルドなど深い沿岸水域や内湾にみられる構造で、高い密度の下層水の上部に陸水の影響を受けた水がおおって居り、この表層水に赤潮プランクトンが増殖する場合に出来る bloom あるいは赤潮で、オスロフィヨルド (Oslofjord) やスペイン北西部のフィヨルド状湾などで近年しばしば発生するようになった。この第 1 次要因として春から初夏にかけての雪融け水と都市排水の混合による栄養塩類の増加とこれに太陽輻射による上部海水の受熱という気象条件が時期的に同調していることが指摘される。

#### ii) 輸送機構

アメリカの大西洋岸、チェサピーク湾がその大規模且つ代表的な例とみられる。これは、外海の大西洋の沿岸水域で *Prorocentrum mariae-lebouriae* が大増殖して、これが表層水と下層水の間に発達した密度不連続層にそってチェサピーク湾に達し、更にこの湾の中に躍層を長距離に亘って輸送され、湾奥で *Prorocentrum* の濃密層が海面に現われて赤潮状となる。

この赤潮の形成過程は陸棚前線システムの赤潮とやや似ている。

#### iii) 陸棚前線システム

大陸棚縁付近の前線、例えば英仏海峡ではフランスの沿岸水域の延長である大陸棚上の沿岸性水塊と外洋性水塊が接する海洋前線帯に赤潮がしばしば見られるようになった。この赤潮発生の機構は近年 PINGREE, R. D. 等 (1975, 1978) がクロロフィル分布の連続観測など新しい

方法でプランクトンの量的分布を調べた結果明らかにされたもので、フランス側の大陸棚上水塊 (クロロフィル即ちプランクトンが多い) と外洋水 (下層に在ってプランクトンは少ない) の間の密度躍層にクロロフィル濃度の高い値がみられ、この躍層の露頭が即ち前線であるから、ここに赤潮が観測される。

従って、この種の赤潮は発生過程でチェサピーク湾の場合によく似ており、その形状も小路状 (lane), 帯状 (band) のものになることは当然と言えよう。

#### iv) 内波説

湧昇域の赤潮発生にみられるひとつの機構で、カップリングの典型的な例である。例えばカリフォルニア近海の湧昇域で赤潮プランクトンの一種である鞭毛藻類が blooming を起し、この表層水が沿岸に運ばれるとともに鞭毛藻類は日周活動によって昼間表層に移動して濃縮する。このような表層水と下層水との躍層に内波が発達することによって、上部の表層水の中に鞭毛藻類分布の収束部分と発散部分とが筋状に現われて赤潮となる。

以上に述べた説ではそれぞれの内容が赤潮の発生過程を一貫して解明したものではなく、根源的な赤潮発生の原因をとらえてはいない。既に一部示唆したように、赤潮は幾つかの現象 (生物的、物理的) が次々に連鎖的に起って赤潮としてわれわれが目視あるいは観測できる段階の現象となるのであるから、上記の物理的諸説は赤潮発生過程のなかの有力な作用段階 (sequence) とみることができる。

### 3. 赤潮モデル

WYATT, T. and HORWOOD, J. (1973) はこれまでの赤潮発生要因説を 2 つに大別して栄養塩説と水理説とし、前者では陸上からの流入水、湧昇、海底における燐鉱露頭からの燐酸塩の間欠的な溶出あるいは栄養塩類の豊富な汚水の放出など、富栄養過程を根拠にした赤潮発生を説明しようとするが、これらの栄養塩説はどれも陸地から遠く離れた深海域で赤潮が発生する過程を説明するには充分でないと判断し、より微妙な栄養塩説、例えば赤潮生物以外の生物の活動によって、赤潮発生の条件が作り出されるようなことが暗示されると論じている。

一方、水理学説においては赤潮パッチの水平分布は詳細に取扱われてきたが、水の鉛直運動については余り関心は払われなかった点を取上げて、鉛直安定度こそ物理的な赤潮発生の主要な条件と考えて、この物理的条件をスタート即ち赤潮発生過程の初期条件として段階的な現象が生起する過程で赤潮が発生するというモデルを構成した。即ち、図 1 に示すように物理的、生物的、生化学

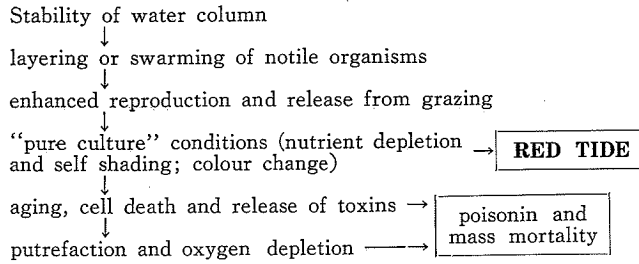


図 1. 赤潮発生過程における連鎖的発現モデル (WYATT, T., & HORWOOD, 1973)

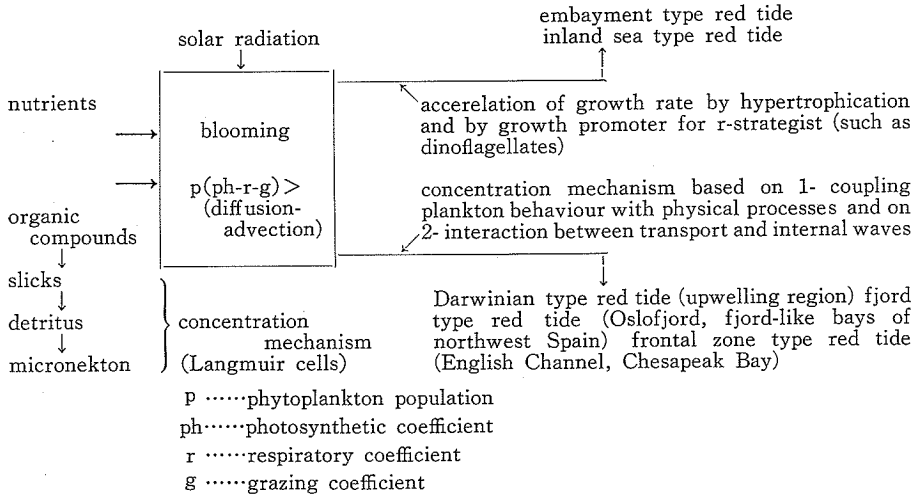


図 2. プラクトン大増殖の過程と赤潮発生との関係

的作用の連鎖的発現が時系列的に組合わさっている。従って、水の鉛直安定度を高めるのは気象条件であるから、日照、無風、降水後の日照などは赤潮の初期条件となることが示唆されている。これに次いで生物の増殖促進あるいは動物プランクトンによる捕食効果の低減、など、前段の気象海象など水塊の鉛直安定条件とは全く独立に現われる生物的条件が連鎖的に起ることを設定した。

そして、更に次の段階の現象としてプランクトンの組成が純粋培養のような状態になった時に赤潮になったことを認めている。

著者は赤潮が発生場所によって幾つかの類型に整理されることを念頭において、終局には赤潮となるプランクトン群集でも、その前段には blooming の状態が先行するとの構想のもとにひとつの赤潮モデルを考えた。即ち図 2 に表わしたように、まず blooming を中心において、WYATT なども提言している有機化合物の微妙なる働き(後述)の存在を必要とし、閉鎖的な水域で鉛直安定度の高い時期に発生する赤潮、特に栄養塩類の変化など環境

の急変に対応するような戦略(後述)をとるプランクトンが介在する時に赤潮が起り易い、という環境変動の方向がひとつある。この種の環境変動の延長上で起る赤潮は沿岸、内湾で多くみられる。

一方、blooming の水塊の中、あるいはその縁辺の水塊との境界で Langmuir circulation の中、あるいは Slobodkin cell をを中心とするプランクトン細胞の濃縮から始まる赤潮の出現、という過程をとる赤潮は外海によく見られる。

#### 4. 進化生態学からみた赤潮

生物の進化生態学的研究が進歩し、プランクトンなどの微小生物の生活史における環境との対応の仕方、即ち生活史戦略について選択的な方法がとられているとの見地から、その内容の論議が活発となってきた。即ち、種集団の変動性を進化論的に規定しようとするもので、プランクトンについてもその特性が生活史戦略の思想から論じられている。(CONOVER, R. J., 1979; FOGG, G.E., 1980; KILHAM, P. and KILHAM, S.S., 1980 等)

その基本的な思想は、生物の種の特性の形成と世代の存続を目的として生物は環境との対応においてどのように選択的な方法をとっているか、その要素を解析することによって環境と生物の相互作用が類別されるということになり、この前提で、まず競争の手段が取上げられた。

これは大きくは生長速度、寿命、生殖などによって表現され、また測定される時間、物質、エネルギーなどが種の特性を形成するために、どのように配分利用されたかを検討する方法である。即ち、時間、物質、エネルギーなどの生物の生産と種の進化に必要な基本的要素に対する生物の要求量と一方では環境がもっている供給量との関係、即ち demand/supply ratio の大きさによって 0 に近い選択は r-selection, 1 の方に傾く選択は k-selection と呼び、それぞれの選択をする種を r-選択種, k-選択種と見る。例えば、ある水域で r-選択の植物プランクトンが卓越するか、あるいは k-選択種の植物プランクトンが優占して分布するかは d/s ratio が 0 と 1 の間における移動の如何によると考えられ、安定した環境では d/s ratio は 1 より大きく離れることはなく（例えば Sargass 海の 5 月から 11 月）、これに対して estuary など極めて不安定な環境では d/s ratio は 0 に近づくともみられる。このようなことから、植物プランクトンにおける r-選択種と k-選択種の割合、即ち植物プランクトン群集の構造は d/s ratio のひとつの関数とみなされる。(KILHAM, P. et al., 1980)

FOGG, G. E. (1980) によれば春季大増殖 (spring bloom) をする植物プランクトンは質的には r-戦略の特質をもつ種によって構成されており、このような r-戦略のプランクトンは高い栄養塩濃度を好み且つ高い増殖率をもっている小型の種である。また、r-戦略の特質をもつ種は富栄養水域に卓越して生息し、これに対して k-戦略をもつ種は貧栄養水域に生息するという特徴がある。

このような r-戦略プランクトンは変動し易い環境あるいは変動を予測し難い環境に生活し、またくり返し起る高い死亡率にも耐え続けることからその選択は急速な生長と早期の増殖に適したものとなる。従って高い増殖率と低い競争能力を特質とするようになる。

赤潮プランクトンの中には以上に述べたような r-戦略をとる種が多く含まれていることを考えると、これからの赤潮の生物学的研究ではこのような進化生態学的観点から、その生態を深く洞察して赤潮プランクトンの本質に迫る研究の余地が残されている。

## むすび

外海の赤潮は海洋プランクトンの生態特に生産力に關連する基礎的な問題を含んでおり、生物学的、物理学的研究の他に生態化学の問題も加わって学際的な研究対象であることが明らかになってきた。これらの学問の立場から取組まれた研究は急速に赤潮の発生過程に深く迫りつつある。

しかし、今まで関心が薄かったプランクトンの生理生態研究に加えて、進化生態の分野においても赤潮を形成するプランクトンの特性が生活史戦略の観点から論じられるようになって、赤潮の機構を探る新しい方向が見えてきた。

## 参考文献

- COLLIER, A. (1958) Some biochemical aspects of red tides and related oceanographic problems. *Limnol. and Oceanogr.*, **3**, 33-39.
- CONOVER, R. J. (1979) Secondary production as an ecological phenomenon, *In*, Zoogeography and Diversity in Plankton, eds. S. van der SPOEL and A. C. PIERROT-BULTS, John Wiley & Sons, New York, N.Y., 50-86.
- FOGG, G. E. (1980) Phytoplanktonic primary production, *In*, Fundamentals of Aquatic Ecosystems, eds. BARNES, R. S. and K. H. MANN, Blackwell Scientific Pub., 24-45.
- HOLLIGAN, P. M. (1979) Dinoflagellate blooms associated with tidal fronts around the British Isles, *In*, Toxic Dinoflagellate Blooms, eds. TAYLOR, D. L. and H. H. SELIGER, Development in Marine Biology, **1**, Elsevier/North-Holland, 249-256.
- JACQUES, G. and A. SOURNIA (1978-1979) Les "eaux rouges" dues au phytoplancton en Méditerranée. *Vie Milieu*, **28-29**, fasc. **2**, 175-187.
- KEATING, K. I. (1977) Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in a eutrophic lake. *Science*, **196**, 885-887.
- KIERSTEAD, H. and L. B. SLOBODKIN (1953) The size of water masses containing blooms. *J. Mar. Res.*, **12**, 141-147.
- KILHAM, P. and S. S. KILHAM (1980) The evolutionary ecology of phytoplankton, *In*, The Physiological Ecology of Phytoplankton, Studies in Ecology, ed. I. MORRIS, **7**, 571-597.
- PINGREE, R. D., P. R. PUGH, P. M. HOLLIGAN and G. R. FORSTER (1975) Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal fronts in the approaches to the English Channel. *Nature*, **253**, 672-677.
- PINGREE, R. D. (1977) Mixing and stabilization of phytoplankton distributions on the northwest European continental shelf, *In*, Spatial Pattern

- in Plankton Communities, ed. J. H. STEELE, Plenum Press, NATO Conference Series 4: Marine Sciences, 181-220.
- TYLER, A. and H. H. SELIGER (1978) Annual sub-surface transport of a red tide dinoflagellate to its bloom area: Water circulation patterns and organism distributions in the Chesapeake Bay. *Limnol. and Oceanogr.*, **23**, 227-246.
- TAYLOR, F. J. R., D. J. BLACKBOURN and J. BLACKBOURN (1971) The red-water Ciliate *Mesodinium rubrum* and its "Incomplete Symbionts": A review including new ultrastructural observations. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **28**, 391-407.
- WROBLEWSKI, J. S. and J. J. O'BRIEN (1976) A spatial model of phytoplankton patchiness. *Mar. Biol.*, **35**, 161-175.
- WYATT, T. and J. HORWOOD (1973) Model which generates red tides. *Nature*, **244**, 238-240.
- WYATT, T. (1975) Further remarks on red tide models. *Environmental Letters*, **9**, 271-224.
- 辻田時美 (1973) 赤潮生態学について. *うみ*, **11**, 32-39.