

高橋満彦 2002. 海外の法的規制. 外来種ハンドブック (日本生態学会編), pp. 30-33. 地人書館, 東京.

Ward, R. D. & J. Andrew 1995. Population genetics of the northern Pacific seastar *Asterias amurensis* (Echinodermata: Asteroidea): Allozyme differentiation among Japanese, Russian and recently introduced Tasmanian popu-

lations. *Mar. Biol.* 124: 99-109.

Williamson, A. T., N. J. Bax, E. Gonzalez & W. Geeves 2002. Development of a regional risk management framework for APEC Economies for use in the control and prevention of introduced marine pests. APEC MRC-WG Final Report, 190 pp.

## 有害渦鞭毛藻類の分布域と導入

岩滝光儀・松岡敷充

長崎大学環東シナ海海洋環境資源研究センター 〒852-8521 長崎市文教町 1-14

### Distribution and introduction of harmful dinoflagellates

MITSUNORI IWATAKI\* AND KAZUMI MATSUOKA

*Institute for East China Sea Research, Nagasaki University, 1-14 Bunkyo, Nagasaki 852-8521, Japan*

\*Corresponding author: E-mail: iwataki@nagasaki-u.ac.jp

**Abstract** New records of phytoplankton, especially harmful species, in many marine areas have been reported worldwide, and in many of these were often supposed to be due to the artificial transfer of organisms via ship ballast waters and from finfish and shellfish cultures. The presence of motile cells and cysts of phytoplankton in ballast water strongly supports the hypothesis of artificial introduction. However, recent introduction is difficult to demonstrate based only on their morphological comparisons of phytoplankton species such as diatoms, dinoflagellates and raphidophytes, because previous distributions of almost all these organisms have not been elucidated, even in well-investigated harmful species that can cause damage to fisheries activities. On the other hand, DNA sequence data, which can differentiate populations in the species, have been accumulated for some harmful dinoflagellates and the recent transfers identified by these methods have been discussed. In the present paper, we summarize the present status of knowledge concerning the distribution and introduction of the harmful dinoflagellates, *Alexandrium* spp., *Gymnodinium catenatum*, *Heterocapsa circularisquama* and *Cochlodinium polykrioides*, based mainly on the phylogenetic studies to detect intraspecific relationships and the presence of resting cysts. 1. In *Alexandrium* spp., especially the *A. tamarense* species complex, molecular data based on LSU rDNA sequences have been well examined and this has clarified the presences of intraspecific clades or "ribotypes", each of which represents a population distributed in different sea areas and thereby the recent introductions were able to be detected. 2. Recent introduction of *G. catenatum* is discussed based on the presence or absence of its resting cysts in the core samples of marine sediments, but rDNA sequences were unable to reveal their intraspecific relationships. 3. Occurrences of *H. circularisquama* have reported only from western Japanese coasts, and the presence of this species in Hong Kong prior to the reports of these Japanese occurrences suggests that the Japanese population is likely to be introduced from the tropical or subtropical Asian waters. 4. Distribution of *C. polykrioides* appears to be expanding and ribotypes of this species can be distinguished by LSU rDNA sequences, but the original distribution of each ribotype is now under investigation.

**Key words:** dinoflagellate, distribution, HAB (harmful algal bloom), introduction, ribotype

#### はじめに

さまざまな海洋生物において、船舶バラスト水を介して異なる分布海域への移動・定着した事例が示されている(大塚ほか 2004)。海産植物プランクトンでは、渦鞭毛藻・珪藻・ラフィ

ド藻などの一部の種が遊泳細胞の生育に適していない環境でも長期間生存しうるシストを形成することが知られ、実際にバラストタンク内でこれら植物プランクトンのシスト、そして栄養細胞の存在と生存が確認されている (Hallegraeff 1998, Dick-

man & Zhang 1999, Zhang & Dickman 1999). しかし, 植物プランクトンの分布海域と移動について考える場合, 顕微鏡下のみで種同定が行われる植物プランクトンは分布海域が明確に把握されていない種が多く, また, 実際の観察時に調査海域における未報告種が見つかることも珍しくない. そのため, 初出現報告以前に特定の種が存在していたか否かを知ることは非常に困難であり, 多くの場合, その種の出現が近年の導入によるものか否かの判断が難しい. 一方, 植物プランクトンの一部の種は, 有害赤潮や貝毒の原因種としてヒトの健康や経済活動に直接の影響を与えることから別海域への新規導入に始まる分布域の拡大に注目度が非常に高く, DNA 塩基配列を用いた分子系統解析や海底堆積物柱状試料中のシスト調査が行われてきた. 麻痺性貝毒原因種や有害赤潮原因種を含む渦鞭毛藻類では, DNA 塩基配列の情報が蓄積されてきた結果, 分布域と移動について個体群を識別したうえで議論することが可能になってきた. 本稿では, 出現, 生理生態, 分子生物学的情報が比較的多く蓄積されている有害渦鞭毛藻類に焦点をあて, 分布海域と移動について形態と分子系統学的研究事例を中心に紹介する.

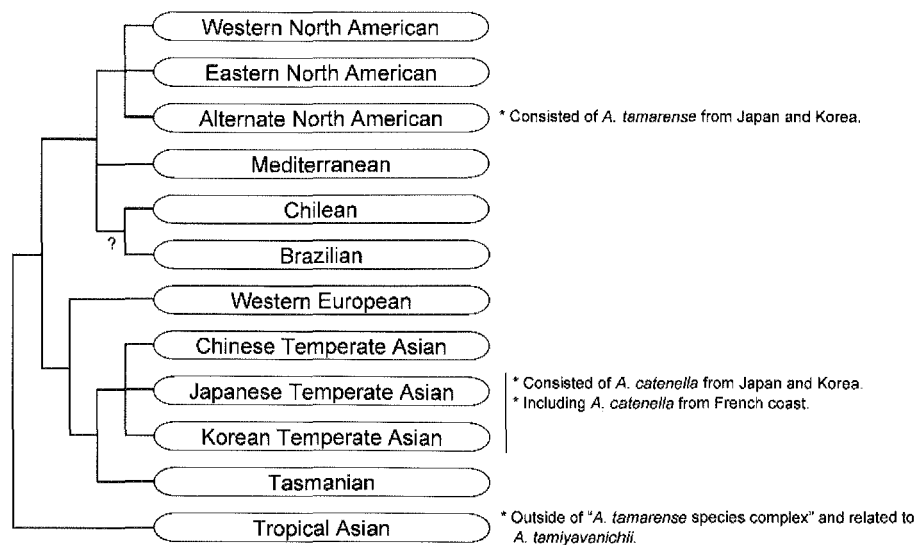
#### 有害渦鞭毛藻類の移動事例

##### *Alexandrium* spp.

有殻渦鞭毛藻 *Alexandrium* 属は麻痺性貝毒原因種を含むことから出現と分布に関する情報が蓄積され, 種レベルでの分布が詳細に議論されている植物プランクトンの一属である. 現在までに本属には約 30 種が記載されており, このうち約 10 種が有毒種とされている (吉田・福代 2000). 構成種の一部は, 比較的長期間生存しうる休眠シストを形成することが知られている (Yoshida et al. 2003, Mizushima & Matsuoka 2004). また, このシストが実際に船舶バラストタンク沈積物より確認されており, 人為的な移動の可能性について議論されている (Hallegraeff 1998). 本属は一部の構成種のみが麻痺性貝毒を産生することから, 有害種識別に関して種レベルでの同定が要求されるが, 種を識別できる形態観察が困難であることが一因となり分子同定を目的とした LSU rDNA の配列決定が盛んに行われた結果, 有害植物プランクトンの中でも最も塩基配列情報が蓄積された属となっている.

*Alexandrium* 属の 3 種, *A. tamarense* (Lebour) Balech, *A. catenella* (Whedon & Kofoid) Balech, *A. fundyense* Balech は形態形質を基に識別されているが (吉田・福代 2000), 系統的にはこれら 3 種は *Alexandrium* 属内で単系統群を形成し, 次に紹介するように互いに非常に近縁な種群である. Scholin et al. (1994, 1995) は, 北米・東アジア・ヨーロッパ産の試料を用いてこれら 3 種の系統解析を LSU rDNA (D1-D2 領域) を用いて行い, これら 3 種として同定された試料が単系統群を形成することを見いだすとともに, リボゾーム遺伝子の塩基配列

により識別される種内系統群—ライボタイプ (ribotype)—を識別することで, それぞれの分布域について報告している. 興味深いことに, この解析により識別されたライボタイプの基本的な分布海域に, 他の海域より採集された試料が一部混在することがわかった. すなわち, *A. catenella/fundyense/tamarense* 系統群 (*A. tamarense* species complex) は, 大きく北米群・西ヨーロッパ群・温帯アジア群・タスマニア群・熱帯アジア群に識別されたが, この中の北米の系統群には北海道室蘭の船舶バラスト水中から産した株と岩手県大船渡産株が含まれ, また, アジア温帯の日本産株の系統群にはオーストラリア・ビクトリア産株が含まれていた. この系統関係に基づき, Hallegraeff (1998) は *A. catenella/fundyense/tamarense* 系統群内のライボタイプについて, 個体群の分布域を仮定したうえで移動に関する仮説を立てている. 北米群には西海岸産, 東海岸産, そして日本産の *A. tamarense* が含まれるが, まず北米東海岸より古海洋の海流により日本に運ばれ, その後, 養殖貝類の移動により北米西海岸に移動したと考えた. また, 西ヨーロッパ群に和歌山県田辺湾産株が含まれる点については, この個体群がまず日本に移動し, その後タスマニアに船舶バラスト水を介して輸送されたと推察した. その後 John et al. (2003) は, *A. catenella/fundyense/tamarense* 系統群の解析種数を増やすことで, それぞれのライボタイプの主要な分布域を特定するとともに, 系統関係と塩基置換数を新生代の大陸移動と比較することで, 地理的なライボタイプの分化の考察を試みた. *Alexandrium* 属のシストは楕円形もしくは球形で表面に装飾構造がなく, 微化石より本属と特定できる形質に乏しいため, ここでは類縁のゴニオラックス目などの出現年代を基準として塩基置換速度を算出している. 具体的には, はじめに塩基置換速度が比較的遅いため *Alexandrium* 属外の種と塩基配列の比較が可能な SSU rDNA に基づく系統樹を用いて分化の年代を推定し, その年代を *Alexandrium* 属内の比較が可能な LSU rDNA の系統樹に当てはめて, ライボタイプ間の分枝年代を推察した. その結果, *A. catenella/fundyense/tamarense* 系統群は新第三紀の約 2300 万年前に系統群内の分化が始まり, 新生代の大陸の移動による地理的な隔離とともに塩基置換が蓄積されたと考えた. LSU rDNA (D1-D2, 635 bp) の遺伝的距離をみると, ライボタイプ内では 0.006~0.024 であるのに対し, ライボタイプ間では平均 0.103 の違いがあると報告している. このように *A. catenella/fundyense/tamarense* 系統群内のライボタイプ, すなわち個体群とそれぞれの分布域が示されたことにより, この系統群については新たに採集された株の LSU rDNA 塩基配列を決定することで, その系統的・地理的な由来が推定されるようになった. 例えば, Lilly et al. (2002) は, フランス地中海側より採集した *A. catenella* は地理的に近いヨーロッパ西岸もしくは地中海系統群ではなく日本の系統群に含ま



**Fig. 1.** Diagrammatic relationship among ribotypes of the “*Alexandrium tamarense* species complex” based on D1–D2 regions of LSU rDNA sequences (neighbor-joining method). Twelve ribotypes were detected in the group and some of these types include specimens recently introduced.

れ、さらに毒組成もアジア産株に近いことから、この分布は人為的な移動によるものであると結論づけている。しかし Penna et al. (2005) によると、フランスを含めたスペインとイタリアの地中海沿岸に出現する *A. catenella* は同一の塩基配列をもち、これらは日本の系統群と強い類縁があるが、塩基配列は完全には一致しないようである。また、Persich et al. (2006) は、1996年よりブラジルで確認されるようになった *A. tamarense* の塩基配列がチリ産株に近いことを確認し、ブラジル沿岸における同種の出現は近年の移動によるものではなく、元来南米に存在した個体であることを示した。

現在までに *Alexandrium* 属では、約 200 株の LSU rDNA 塩基配列が解析・公開されている。その中の *A. catenella/fundyense/tamarense* 系統群の系統関係の概略を Fig. 1 に示す。これらの情報の蓄積は特に韓国と日本産株について多く行われており、全体として 12 地域のライボタイプに識別することができる。現状の理解として、*A. tamarense* と *A. fundyense* は非常に近縁であるものの、東アジアに分布する *A. catenella* と *A. tamarense* は系統的にも明確に区別することができ、北米群の一部とされたライボタイプは、日本に分布する *A. tamarense* と認識することができる。Scholin et al. (1994) で温帯アジア群とされたライボタイプは東アジアに分布する *A. catenella* と考えられる。さらに、Hallegraeff (1998) が日本より移動したと当初仮定したタスマニア群は温帯アジア群(東アジア産 *A. catenella*) に近縁であるものの塩基置換を伴うため、近年の移動というよりは長い年月を経て生じた分化であると推察される。また、Scholin et al. (1994) が熱帯アジア群としたタイ湾産 *A. tamarense* 株は、*A. catenella/fundyense/tamarense* 系統群

外の *A. tamiyavanichii* に近縁であるようだ。

種の識別基準となっている形態形質のみからでは分布と移動の議論が困難な植物プランクトンにおいて、*Alexandrium* 属のライボタイプ解析例は、種内系統群の分布と挙動を示した研究例であるといえる。

### *Gymnodinium catenatum*

無殻渦鞭毛藻 *Gymnodinium catenatum* Graham は麻痺性貝毒を産生する有毒種である。本種を含む麻痺性貝毒原因種による貝の毒化事例は、Hallegraeff (1993) によると 1970 年には北米、ヨーロッパ、日本、南アフリカのみで報告されていたが、1990 年にはこれらの海域に加え中南米、インド、東南アジア、そしてオーストラリアやニュージーランドにおいても出現が確認されるようになっており、本種も有害植物プランクトンの中で最も分布域の拡大が疑われてきた種である。McMinn et al. (1998) はタスマニア南岸の海底堆積物中の本種シストの出現年代を調べ、過去には本種遊泳細胞が観察されていないだけではなくシストもこの海域にほとんど存在しなかったことを確認した。さらに、本種シストが多数検出され始める 1972 年が日本へのウッドチップの輸出が始まった時期と一致したため、本種が人為的に導入されたものであると考えた。これは、植物プランクトンの移動事例の一つと認識されている。その後、Blackburn et al. (2001) は、タスマニアを含むオーストラリア株と、この海域での出現以前より生息が確認されている日本・スペイン・ポルトガル産株を掛け合わせてシスト形成を誘導し、シスト形成率と発芽後の生残率より類縁の推察を試みている。産地が近い株を掛け合わせた際のシスト形成率が高いことより本種

が異株性であると推定し、さらに日本産とスペイン産株が生殖的に近縁であると結論づけた。しかし、本種については現在のところこの異株性についても追証されていない。また、本種の産生する麻痺性毒の組成を比較し、このタスマニア株は明らかに日本株およびスペイン株と区別できることが報告されている (Oshima et al. 1993)。本種の rDNA 塩基配列みると、さまざまな産地の株について SSU rDNA が 6 配列、LSU rDNA が 28 配列、そして比較的塩基置換が速いとされる ITS 領域 20 配列が現在までに決定・公開されているが、異なる海域から確立された株間の塩基配列に有意な置換が見られないため、個体群識別に至っていない。本種の移動を議論するための基礎情報となる地理的な個体群を識別するためには、より感度の高いマーカーが必要である。

日本では、*G. catenatum* の出現は西日本でのみ確認されている。本種による二枚貝の毒化事例が初めて報告されたのは、1986年に山口県の仙崎湾で起きたものである (Ikeda et al. 1989)。しかし Matsuoka et al. (2006) によると、日本で本種の生息が確認されている沿岸域で海底堆積物柱状試料中の本種シストの鉛直分布から出現年代を調べた結果、本種シストの初出現は長崎県の伊万里湾では 1780 年、大村湾では 1660 年であることを確認し、1986年の初めての毒化事例以前より本種が日本に生息していたことがわかっている。これは、遊泳細胞の形態観察による植物プランクトンの出現・分布調査の難しさを示す結果となった。また、本種には形態の酷似するシストを形成する類縁種 2 種の存在が知られている。1999年にデンマークで記載された *G. nolleri* Ellegaard & Moestrup とオーストラリアで記載された *G. microreticulatum* Bolch & Hallegraeff の 2 種は連鎖群体を形成することはなく、連鎖群体の有無で容易に区別できる。また、単細胞でも *G. catenatum* の遊泳細胞と明確に識別することができる (Ellegaard & Moestrup 1999, Bolch et al. 1999)。しかしこの 2 近縁種は、これらが記載されるまでは有害種 *G. catenatum* のシストのみの特徴とされていた球形網目模様の休眠シストを形成する。したがって、*G. catenatum* の分布や広域化調査を目的として同種シストを検出、例えば船舶バラストタンク中の渦鞭毛藻シスト同定を行う際には、麻痺性貝毒産生能をもたないこれらの種と識別し、注意深く行う必要がある。このような球形・網目模様のシスト分布をまとめた報告があり、香港や中国沿岸域に出現報告のあった小型のシストについては、*G. catenatum* ではなく、*G. microreticulatum* ではないかと考えられるようになっている (Bolch & Reynolds 2002)。さらに、日本でも福井県小浜湾、長崎県佐世保湾、瀬戸内海においてこれら *G. catenatum* 類縁種が出現することが、遊泳細胞の形態と SSU rDNA 塩基配列の情報に基づいて報告されている (岩滝ほか 2006)。

### *Heterocapsa circularisquama*

有殻渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* Horiguchi は、二枚貝の大量斃死を引き起こす有害赤潮原因種である。本種は 1988年に高知県浦ノ内湾で初めて確認され、その後、西日本各地の内湾域で本種赤潮とこれに伴う漁業被害が確認されるようになり、1992年には三重県英虞湾で、1995年と1998年には広島湾で本種赤潮を原因とする二枚貝の大量斃死が起きている (Matsuyama 1999)。重大な赤潮被害を及ぼす種であるにもかかわらず、国内外で本種の報告例が全くなかったため、Horiguchi (1995) は *Heterocapsa* 属の新種として記載した。そして、本種赤潮による二枚貝の大量斃死事例はそれ以前に全く知られていないこと、また、他の赤潮形成種と比較すると最大増殖時の水温が約 30°C と高いことから、本種は元来、亜熱帯-熱帯域などの海域に分布する種ではないかと疑われた (Yamaguchi et al. 1997)。その後、過去のプランクトン固定試料の観察により、日本初出現の直前の 1986~1987年に香港で本種が赤潮を形成していたことが確認されている (Iwataki et al. 2002)。現時点で国外での本種出現報告はこれのみであるが、この結果は、日本沿岸域に突如出現した本種が日本より南方の海域に実際に存在していたことを示すこととなった。本種の ITS 塩基配列は解析されているが個体群特定には至っていない。出現海域が極端に限られるという地理的分布に基づいて移動が推定された例といえる。

### *Cochlodinium polykrikoides*

無殻渦鞭毛藻 *Cochlodinium polykrikoides* Margalef は赤潮形成により魚類の斃死を引き起こす有害種で、特に近年では、日本や韓国で大きな漁業被害を出している (松岡・岩滝 2004)。本種の出現報告に基づいた分布を Fig. 2 に示す。*C. polykrikoides* は、1995年までには本邦を含む東アジアと中米、北米東海岸のみで出現が確認されていたが、その後 2005年までに北米西海岸、地中海、黒海、インド、そして東南アジアからも報告されるようになった。これによると近年本種分布の広域化が進んでいるようにも見えるが、これが実際の分布の拡大であるのか、それとも漁業被害が顕在化したことによる出現報告の増加であるのかは現在のところ不明である。さらに形態性質と分子系統解析結果より、本種と形態が酷似する *Cochlodinium* の種が存在することが確認されているため (Iwataki et al. 2006)、これまでの本種の出現報告に関しても類似種と識別した上での注意深い検証が必要となる。個体群識別を目指した本種の系統解析では、東アジア、フィリピン・マニラ湾、そしてマレーシア・サバに分布する本種が SSU rDNA と LSU rDNA 塩基配列を基に識別できることから (Iwataki et al. 2006)、*Alexandrium* 属同様、ライボタイプを用いた分布域と移動に関する研究が今後進展することが予想される。しかし、

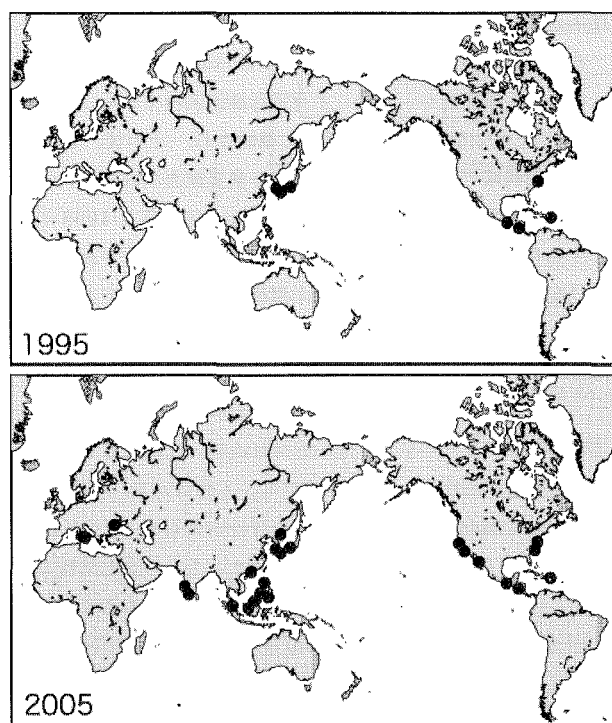


Fig. 2. Distribution of *Cochlodinium polykrikoides* Margalef showing the expansion of the occurrence area. Until 1995, this species had only been reported from the coastal waters of East Asia, Central America and the east coast of North America, whereas it has also been reported from the Mediterranean Sea, Indian coasts, Southeast Asia, and east coasts of North America in the last decade.

現在のところ世界的な個体群識別と移動を議論できるまでの塩基配列情報の蓄積はない。また、本種の移動に関して注意が必要な点は、海流を介して分散するところにある。本種の出現状況に関して、松岡・岩滝(2004)は西日本には海流に依存して分散するタイプと、これとは別に散発的に発生するタイプがあることを推察した。また人工衛星の海色画像より、宮原ほか(2005)は韓国南岸から日本海を越えて本邦中国地方へ、そして Azanza et al. (2005) はバラバク海峡を越えてマレーシア・ボルネオ島からフィリピン・パラワン島北岸へ本種赤潮がする様子を報告している。宮原ほか(2005)による赤潮の移動報告に加え、西日本と韓国に出現する本種の rDNA 塩基配列が同一であることを考慮すると、少なくとも日本と韓国の間みられる本種の分散は人為的な要因ではなく海流を介して自然に起こる事象であるといえる。

船舶バラスト水内での生存や、特定の海域での存在を調査する上で有用な本種の休眠シスト形成に関しては、いくつかの報告がある。Matsuoka & Fukuyo (2000) は本種と推定される装飾構造をもつ褐色のシスト 2 形態について報告しているが、これらは発芽後の *C. polykrikoides* の遊泳細胞確認には至ってい

ない。また、Kim et al. (2006) は前者と形態が全く異なる球形のシストが本種のものであると報告している。本種のシストの存在とその形態についてはまだ議論の残るところである。

#### 今後の課題

形態観察による種同定のみでは植物プランクトンは移動に関する議論が困難である現状は変わらず、分布域が特定できる種は多くの場合有害種に限られている。しかし、*A. lamarensis* species complex の解析例に見るように、種内系統群を識別し、これを分布海域と照らし合わせることで、近年の導入の検出が試みられている分類群もある。*Alexandrium* spp. や *Cochlodinium polykrikoides* では LSU rDNA 塩基配列は種内系統群の検出に適した置換速度と推察されるため、この情報の蓄積が急務である。さらに、*Alexandrium* 属をはじめとする植物プランクトンにおいて、より詳細な種内系統関係を類推する手段としてマイクロサテライトマーカーの開発が盛んに行われており (e.g. Nagai et al. 2004, 2006), この手法も様々な産地の試料に適用されることで近年の移動を議論する手段として大きく期待される。一方、*Heterocapsa circularisquama* や *Gymnodinium catenatum* においては rDNA 塩基配列がほぼ同一であり、分解能が不十分であることがわかっている。したがって、これらの種について同様の成果を得るためには、異なる遺伝子種または解析手法の適用が必要となる。

#### 引用文献

- Azanza, R. V., L. T. David, R. Borja and Y. Fukuyo 2005. The 2005 extensive *Cochlodinium polykrikoides* red tides associated with fish kills at the western coasts of Palawan, Philippines, p. 38. In *Programme and abstracts, The 2nd seminar of JSPS Multilateral Core University Program on "Coastal Oceanography"* (ed. Tsukamoto, K.). The University of Tokyo, Tokyo.
- Blackburn, S. I., C. J. S. Bolch, K. A. Haskard & G. M. Hallegraeff 2001. Reproductive compatibility among four global populations of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae). *Phycologia* 40: 78–87.
- Bolch, C. J. S., A. P. Negri, & G. M. Hallegraeff 1999. *Gymnodinium microreticulatum* sp. nov. (Dinophyceae): a naked, microreticulate cyst-producing dinoflagellate, distinct from *Gymnodinium catenatum* and *Gymnodinium nollerii*. *Phycologia* 38: 301–313.
- Bolch, C. J. S. & M. J. Reynolds 2002. Species resolution and global distribution of microreticulate dinoflagellate cysts. *J. Plankton Res.* 24: 565–578.
- Dickman, M. & F. Zhang 1999. Mid-ocean exchange of container vessel ballast water. 2: Effects of vessel type in the transport of diatoms and dinoflagellates from Manzanillo, Mexico, to Hong Kong, China. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 176: 253–262.
- Ellegaard, M. & O. Moestrup 1999. Fine structure, with emphasis on the flagellar apparatus, and morphological details of *Gymnodinium nollerii* (Dinophyceae) sp. nov.—

- an unarmoured dinoflagellate producing a microreticulate cyst. *Phycologia* **38**: 289–300.
- Hallegraeff, G. M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* **32**: 79–99.
- Hallegraeff, G. M. 1998. Transport of toxic dinoflagellates via ships' ballast water: bioeconomic risk assessment and efficacy of possible ballast water management strategies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **168**: 297–309.
- Horiguchi, T. 1995. *Heterocapsa circularisquama* sp. nov. (Peridinales, Dinophyceae): A new marine dinoflagellate causing mass mortality of bivalves in Japan. *Phycol. Res.* **43**: 129–136.
- Ikeda, T., S. Matsuno, S. Sato, T. Ogata, M. Kodama, Y. Fukuyo & H. Takayama 1989. First report on paralytic shellfish poisoning caused by *Gymnodinium catenatum* Graham (Dinophyceae) in Japan, pp. 411–414. In *Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology* (eds. Okaichi, T., D. M. Anderson & T. Nemoto). Elsevier, New York.
- Iwataki, M., H. Kawami, K. Matsuoka & Y. Fukuyo 2006. Phylogenetic relationship between *Cochlodinium polykrikoides* populations from Japanese and East Asian Coasts, pp. 198–199. In *Programme and abstracts, 12<sup>th</sup> International Conference on Harmful Algae*. ISSHA, Copenhagen.
- 岩滝光儀・川見寿枝・高山晴義・吉田天士・広石伸互・Juan R. Relox, Jr.・松岡数充 2006. 日本沿岸海域における無殻渦鞭毛藻 *Gymnodinium microreticulatum* の初報告. *藻類* **54**: 77–83.
- Iwataki, M., M. W. Wong & Y. Fukuyo 2002. New record of *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) from Hong Kong. *Fish. Sci.* **68**: 1161–1163.
- John, U., R. A. Fensome & L. K. Medlin 2003. The application of a molecular clock based on molecular sequences and the fossil record to explain biogeographic distributions within the *Alexandrium* "species complex" (Dinophyceae). *Mol. Biol. Evol.* **20**: 1015–1027.
- Kim, C.-J., H.-K. Kim, C.-H. Kim & H.-M. Oh 2006. Life cycle of the ichthyotoxic dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* in Korean coastal waters. *Harmful Algae*: In press.
- Lilly, E. L., D. M. Kulis, P. Gentien & D. M. Anderson 2002. Paralytic shellfish poisoning toxins in France linked to a human-introduced strain of *Alexandrium catenella* from the western Pacific: evidence from DNA and toxin analysis. *J. Plankton Res.* **24**: 443–452.
- Matsuoka, K., R. Fujii, M. Hayashi & Z. Wang 2006. Recent occurrence of toxic *Gymnodinium catenatum* Graham (Gymnodinales, Dinophyceae) in coastal sediments of West Japan. *Paleontol. Res.* **10**: 117–125.
- Matsuoka, K. & Y. Fukuyo 2000. Technical Guide for Modern Dinoflagellate Cyst Study. WESTPAC-HAB, the University of Tokyo, Tokyo, 29 pp.
- 松岡数充・岩滝光儀 2004. 有害渦鞭毛藻 *Cochlodinium polykrikoides* Margalef 研究の現状 (総説). *日本プランクトン学会報* **51**: 38–45.
- Matsuyama, Y. 1999. Harmful effect of dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on shellfish aquaculture in Japan. *JARQ* **33**: 283–293.
- McMinn, A., G. M. Hallegraeff, P. Thomson, A. V. Jenkinson & H. Heijnis 1998. Cyst and radionuclide evidence for the recent introduction of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* into Tasmanian waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **161**: 165–172.
- 宮原一隆・氏 良介・山田東也・松井芳房・西川哲也・鬼塚剛 2005. 2003年9月に日本海山陰沿岸海域で発生した *Cochlodinium polykrikoides* Margalef 赤潮. *日本プランクトン学会報* **52**: 11–18.
- Mizushima, K. & K. Matsuoka 2004. Vertical distribution and germination ability of *Alexandrium* spp. cysts (Dinophyceae) in the sediments collected from Kure Bay of the Seto Inland Sea, Japan. *Phycol. Res.* **52**: 408–413.
- Nagai, S., C. Lian, M. Hamaguchi, Y. Matsuyama, S. Itakura & T. Hogetsu 2004. Development of microsatellite markers in the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae). *Mol. Ecol. Notes* **4**: 83–85.
- Nagai, S. M. Sekino, Y. Matsuyama & S. Itakura 2006. Development of microsatellite markers in the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* (Dinophyceae). *Mol. Ecol. Notes* **6**: 120–122.
- 大塚 攻・堀口健雄・R. M. Lopes・K.-H. Choi・岩崎敬二 2004. バラスト水によるプランクトンの導入 (総説). *日本プランクトン学会報* **51**: 101–118.
- Oshima, Y., S. Itakura, K.-C. Lee, T. Yasumoto, S. I. Blackburn & G. M. Hallegraeff 1993. Toxin production by the dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. pp. 907–912. In *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea* (eds. T. J. Smayda & Y. Shimizu). Elsevier, New York.
- Penna, A., E. Garcés, M. Vila, M. G. Giacobbe, S. Fraga, A. Luglié, I. Bravo, E. Bertozzini & C. Vernesi 2005. *Alexandrium catenella* (Dinophyceae), a toxic ribotype expanding in the NW Mediterranean Sea. *Mar. Biol.* **148**: 13–23.
- Persich, G. R., D. M. Kulis, E. L. Lilly, D. M. Anderson & V. M. T. Garcia 2006. Probable origin and toxin profile of *Alexandrium tamarense* (Lebour) Balech from southern Brazil. *Harmful Algae* **5**: 36–44.
- Scholin, C. A., M. Herzog, M. Sogin & D. M. Anderson 1994. Identification of group- and strain-specific genetic markers for globally distributed *Alexandrium* (Dinophyceae). II. Sequence analysis of a fragment of the LSU rRNA gene. *J. Phycol.* **30**: 999–1011.
- Scholin, C. A., G. M. Hallegraeff & D. M. Anderson 1995. Molecular evolution of the *Alexandrium tamarense* 'species complex' (Dinophyceae): dispersal in the North American and West Pacific regions. *Phycologia* **34**: 472–485.
- Yamaguchi, M., S. Itakura, K. Nagasaki, Y. Matsuyama, T. Uchida & I. Imai 1997. Effects of temperature and salinity on the growth of the red tide flagellates *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) and *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae). *J. Plankton Res.* **19**: 1167–1174.
- 吉田 誠・福代康夫 2000. 形態学的特徴からみた *Alexandrium* 属の分類. *日本プランクトン学会報* **47**: 34–43.
- Yoshida, M., K. Mizushima & K. Matsuoka 2003. *Alexandrium acatenella* (Gonyaulacales: Dinophyceae): Morphological characteristics of vegetative cell and resting cyst. *Plankton Biol. Ecol.* **50**: 61–64.
- Zhang, F. & M. Dickman 1999. Mid-ocean exchange of container vessel ballast water. 1: Seasonal factors affecting the transport of harmful diatoms and dinoflagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **176**: 243–251.