３）高濃度酸素発生装置による赤潮発生下のブリ類救命手法の提案と効果・経済性検討

Okaichi et al.（1989）では，酸素飽和度 180%以上の高い酸素濃度が達成されれば，*Chattonella antiqua* が致死的密度で存在していても，ブリが救命できることを示し，赤潮によるへい死メカニズムは鰓の傷害による酸欠死であることを特定している。当時は生簀内部の酸素濃度を安価で効率的に上昇させる技術がなかったため，赤潮対策として高濃度酸素法が実用化されることはなかった。本事業で使用したフォームジェット（ナノバブル発生装置, FJP-6-SP, ワイビーエム株式会社製）の海水の処理量は 100 L/min，6 m^3/h であり，また，吐出口の酸素濃度は最大 40 mg/L 前後を計測していることから 溶存酸素濃度 40 mg/L の高濃度酸素海水を 1 時間で 6 m^3 放出させることができる。したがって，単純計算ではあるが，閉鎖環境であれば，5 m×5 m×5 m＝125 m^3 および 10 m×10 m×5 m＝500 m^3 の生け簀で 15 mg/L 以上の高濃度酸素を得るための所要時間は，3.65 時間および 14.58 時間となる。これはコンパクト型のフォームジェットを用いた場合の試算であり，フォームジェット方式の高濃度酸素発生装置はこれ以外にも大型のものまで様々なタイプがラインナップされている。処理量の多い機種を使用したり，複数台のユニットを投入することにより，所要時間は削減できる。ただし，養殖生け簀を完全閉鎖環境にすることは必ずしも容易ではなく，また，実際の生け簀底部は解放状態となることが想定され，その減耗率を評価した上での試算が必要となる。

養殖魚介類を赤潮の影響から回避するために，各国で様々な手法が検討されている（Matsuyama and Shumway 2009, Sellner and Rensel 2018）。特に養殖魚は鰓の組織傷害とガス交換機能の低下による低酸素環境で大量死するため，生簀周辺の環境を改変する直接的な救命方法も検討されている。特にカナダやノルウェーでではラフィド藻 *Heterosigma akashiwo* による赤潮が頻発し，本種が海面近くに蝟集して濃厚な赤潮になるため，様々な対策が講じられている（Sellner and Rensel 2018）。生簀の沈下以外で最も普及しているのが，図 6 に示したエアリフト法と網カーテンを併用した方法である（Sellner and Rensel 2018）。赤潮プランクトンの細胞密度が表層近くで高く，底層で低い時に本手法は効果を発揮する。従って，赤潮プランクトンの細胞密度に上下差が顕著にある，深い水深の漁場のみ適用可能な方法である。効果を最大限化するために，通水性を制御した網カーテンを生簀の周囲に張り巡らせる（Sellner and Rensel 2018）。日本の生簀ではあまり普及していないが，この網カーテンについては，赤潮対策以外でも，寄生虫対策として行われる薬浴時にも用いられている器材である（Sellner and Rensel 2018）。エアリフト法の主要な効果は湧昇による生簀内部の高密度赤潮プランクトン細胞の希釈であり，さらには底層水の低い酸素濃度を通気で補うという意味もある。表層で高密度になりやすい *H. akashiwo* では特に有効な方法であるが，*Karenia mikimotoi* のように激しく日周鉛直移動を行う種には適用が難しい。また，底層水が湧昇するため，低酸素・高硫化物海水が生簀の内部に侵入するために，この二次的な影響についてモニタリングを行って魚への影響に注意をはらう必要がある。また，底層の栄養塩を含む海水が湧昇するため，赤潮の発生規模を拡大させるというリスクもあり，決定的な救命手法とはなっていない。本事業で提案する救命法を図 7 に示した。この提案でも，生簀の周囲を通水制御のカーテンで囲うという点でエアリフト法と同じ器材が使用可能である。最大の違いはナノバブルを生簀の内部で発生させるということで，赤潮プランクトンの殺滅や希釈は行わず，高濃度酸素によって救命することを主目的としている。このため，エアリフト法で懸念される底層水の湧昇による酸欠や硫化物の影響，栄養塩濃度の上昇による赤潮の発生規模拡大というリスクは回避できる。図 8 に養殖業者が船に搭載している酸素ボンベを示した。活魚の運搬作業や薬浴時には養殖魚が酸欠死するリスクがあるため，通常空気の曝気でこれらのリスクを回避できない場合は，緊急避難的に酸素ガスを通気することが行われている。酸素ボンベによる溶存酸素濃度の上昇は大量のボンベを用意する必要があり，海面生簀で実施するには，コストと手間がかかって現実的な救命法とはなり得ない（陸上養殖では有効な手法）。本事業で提案する手法は，酸素濃縮器とフォームジェットによるナノバブル発生装置を組み合わせた簡便なものである。酸素濃縮器は，通常大気から窒素ガスを除去することで，94%以上の酸素含有空気を連続的に精製して供給する能力があり，酸素ボンベが不要である。また，ナノバブル発生装置で発生したバブルは直径 100 nm と微細であり，理論的に数ヶ月は水中に留まって大気中に上昇して失わ

れることがない。このため，通気後の通常酸素濃度へ回帰する速度が非常に遅く，生簀内部の酸素濃度を高い状態で保つためには理想的な条件を有している。

本事業で用いたフォームジェット装置は，片手で持ち運びができる小型タイプで処理能力は最も低い。この装置による実養殖規模の生簀の溶存酸素濃度を 15 mg/L 以上に上昇させるために必要な時間を試算した結果を表 4 に示した。出荷サイズのブリの養殖生簀の規模（500 m^3）だと，底面まで遮水性質の膜で覆った場合は，7 時間半ほど，底面解放の場合は 18 時間以上を要する。ただし，本装置の上位機種であれば，この 5 倍速度で高濃度酸素を供給することが可能なので，実現可能性は十分見込める。具体的な運用方法としては，高濃度酸素発生装置を船舶あるいは台船に掲載し，目的地まで移動して筏の側で酸素発生装置を稼働させる場合，運用コストとして電源供給が課題となる。赤潮の発生期間中 24 時間稼働させることはコストやメンテナンスの関係上現実的ではないので，クロロフィル濃度を監視して，魚類の致死的濃度になったら稼働させるなどの間欠運転により，電源装置のガソリン消費量を抑制することが望ましい。また，陸から電源を引くことが可能な場所であれば，そこに酸素発生装置を係留し，発生させた高濃度酸素水をホースなどで延伸して目的の生簀の内部へ注水することも可能で，海上での発電機の搭載が不要となる。この方法であれば，電源容量の心配がないため，高性能の高濃度酸素発生装置を可動させ，そこから高濃度酸素含有海水を株分けして生簀へ投入すれば，複数生簀の救命が可能である。出荷サイズのブリであれば，10 m×10 m×10 m 生簀で 3 千尾ほどが収容されており，養殖ブリの周年平均単価から換算すると，赤潮で全滅した場合 1,000 万円前後の損失となる。本装置のラインナップの組み合わせにもよるが，収容されているブリ類の総販売価格の 20%ほどの初期投資で救命することも可能であり，ランニングコストも電気代のみなので，実現可能性の高い救命手法の一つである。

※現所属　株式会社日本海洋生物研究所

引用文献

松山幸彦，永江 彬，栗原健夫，中野昌次，橋本和正，坏本達也，長副 聡，藤浪祐一郎，堀田卓朗，吉田一範，野田 勉，河野芳巳，太田耕平，松原孝博，清水園子．　1）有害プランクトンによる魚介類へい死機構解明．平成 28 年度漁場環境・生物多様性保全総合対策委託事業　赤潮・貧酸素水塊対策推進事業「九州海域での有害赤潮・貧酸素水塊発生機構解明と予察・被害防止等技術開発　４．シャットネラ等の魚介類への影響，毒性発現機構の解明」報告書，2017；平成 29 年 3 月，157-174.

松山幸彦，長副 聡，，伊藤信夫，小林　創．　エ）物理化学的防除策および過飽和救命策併用によるブリ類の救命．平成 30 年度漁場環境改善推進事業のうち赤潮・貧酸素水塊に対する被害軽減技術等の開発　２）有害赤潮の防除および漁業被害軽減のための技術開発．②生簀等の魚介類を守る技術と実証　赤潮被害防止対策技術の開発報告書，2019；平成 31 年 3 月，304-310.

松山幸彦，長副 聡，伊藤信夫，吉永　潔．　④）物理化学的防除策および過飽和救命策併用によるブリ類の救命．平成 31 年度漁場環境改善推進事業のうち赤潮・貧酸素水塊に対する被害軽減技術等の開発　２）有害赤潮の防除および漁業被害軽減のための技術開発．イ．生簀等の魚介類を守る技術と実証　赤潮被害防止対策技術の開発報告書，2020；令和 2 年 3 月，337-347.

松山幸彦，長副 聡，伊藤信夫，高木　洋．　④）物理化学的防除策および過飽和救命策併用によるブリ類の救命．令和 2 年度漁場環境改善推進事業のうち赤潮・貧酸素水塊に対する被害軽減技術等の開発　２）有害赤潮の防除および漁業被害軽減のための技術開発．イ．生簀等の魚介類を守る技術と実証　赤潮被害防止対策技術の開発報告書，2021；令和 3 年 3 月，298-306.

松山幸彦，伊藤信夫，高木　洋．　④）物理化学的防除策および過飽和救命策併用によるブリ類の救命．令和 3 年度漁場環境改善推進事業のうち赤潮・貧酸素水塊に対する被害軽減技術等の開発

２）有害赤潮の防除および漁業被害軽減のための技術開発．イ．生簀等の魚介類を守る技術と実証　赤潮被害防止対策技術の開発報告書, 2022; 令和４年３月, 308-321.

Matsuyama Y, Oda T. Toxic effects of harmful algal blooms on finfish and shellfish. In: Konur O(ed), *Handbook of Algal Science, Technology and Medicine*. Academic Press, London, 2020; 543-560.

Matsuyama Y, Shumway SE. Impact of harmful algal bloom on shellfisheries aquaculture. In: Burnell G, Allan G (eds). *New Technologies in Aquaculture*, Woodhead Publishing Limited, Cambridge, UK, 2009; 580-609.

Sellner KG, Rensel JE. Prevention, control, and mitigation of harmful algal bloom impacts on fish, shellfish, and human consumers. In: Shumway SE, Burkholder JM, Morton S (eds), *Harmful Algal Blooms: A compendium Desk Reference, First Edition*, John Wiley & Sons Ltd, NY, 2018; 435-492.

Okaichi T. Red tide problems in the Seto Inland Sea, Japan, ln: Okaichi T, Anderson DM, Nemoto T (eds), *Red Tides*, Elsevie1,NewYork, 1989; 137-142.

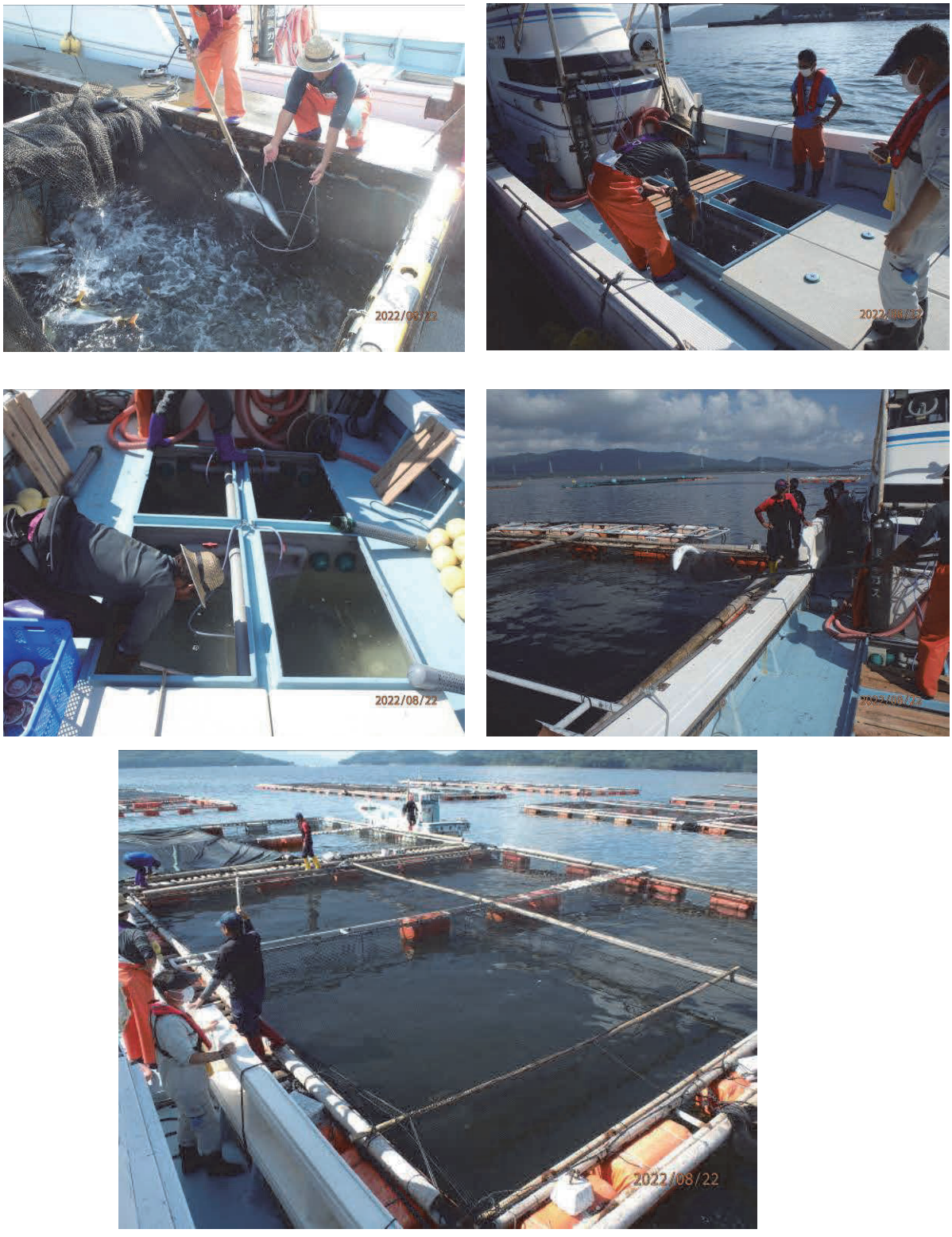

図１　楠浦湾養殖生け簀への 3~4 kg ブリの運搬・収容

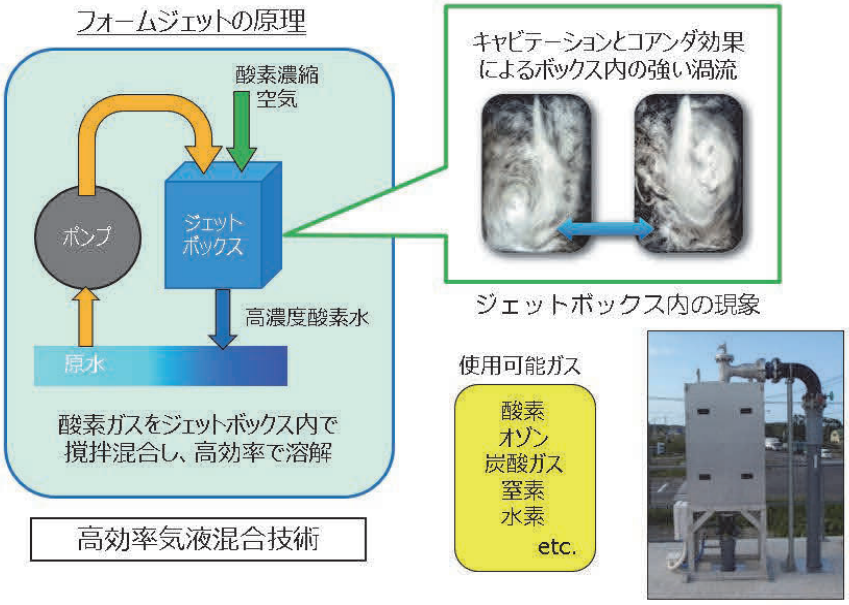

図 2　酸素濃縮器とフォームジェットによる高濃度酸素水生産の概念図

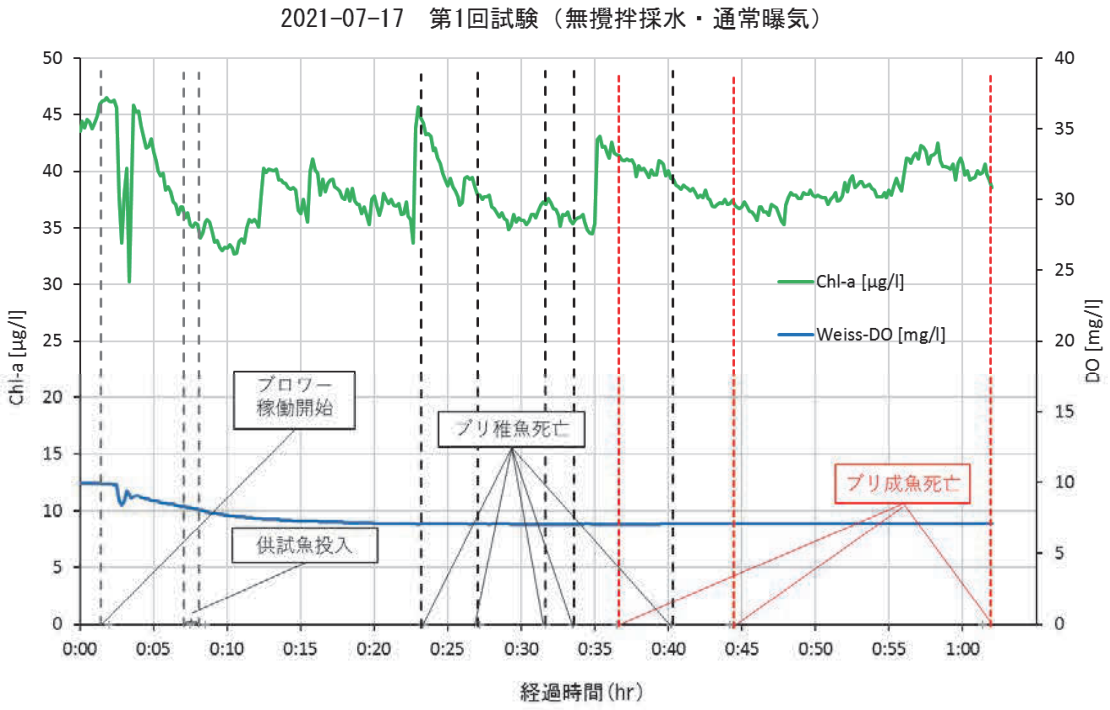

図３　第１回（対照区１）の試験中のクロロフィル蛍光値と溶存酸素の濃度変化
ブリ稚魚と成魚の致死時間を矢印で示した（松山ら 2022, 図７の再掲）

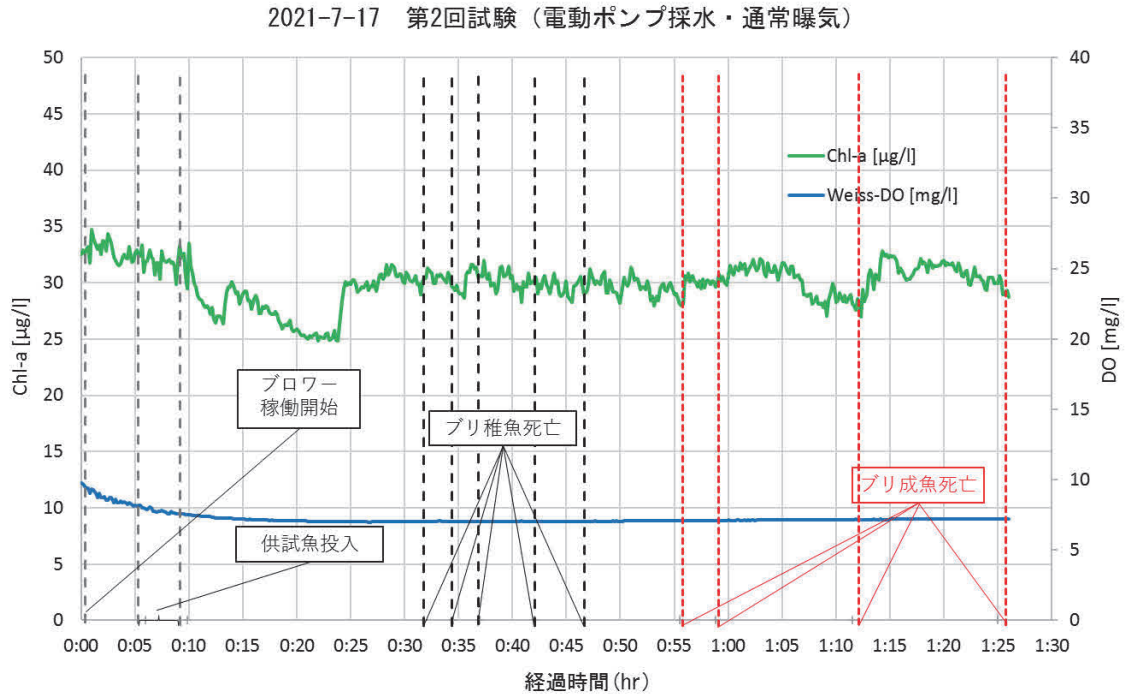

図４　第２回（対照区２）の試験中のクロロフィル蛍光値と溶存酸素の濃度変化
ブリ稚魚と成魚の致死時間を矢印で示した（松山ら 2022, 図８の再掲）

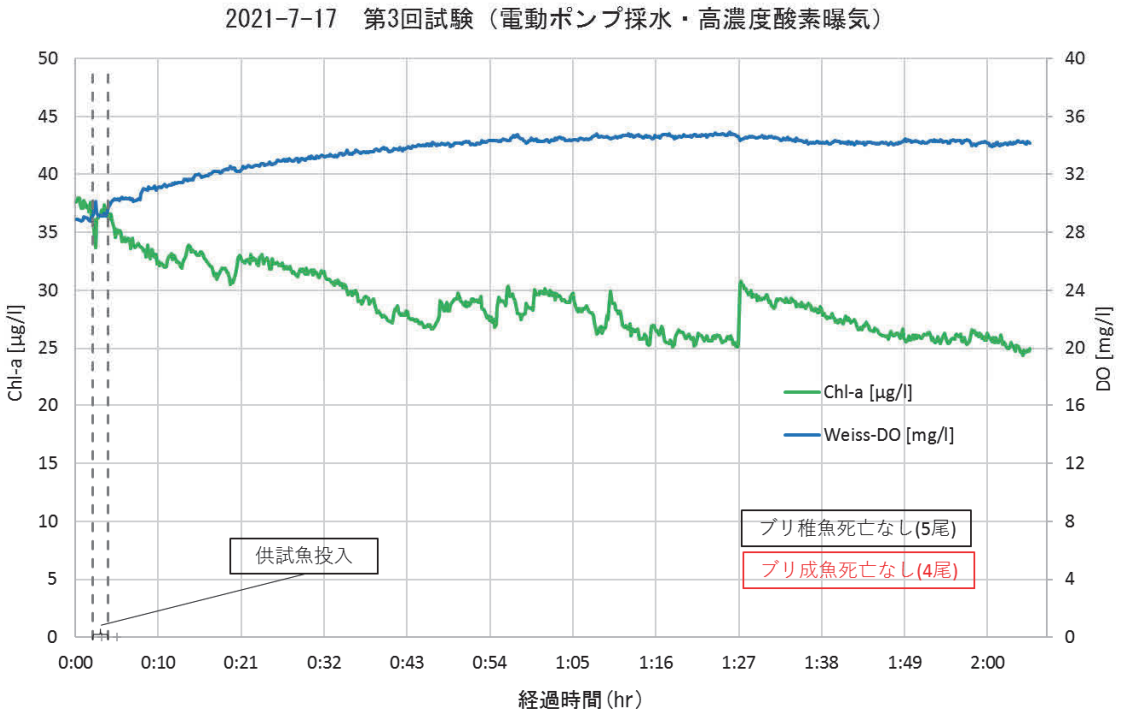

図５　第３回（高濃度酸素区）の試験中のクロロフィル蛍光値と溶存酸素の濃度変化
ブリ稚魚と成魚の死亡はみられなかった（松山ら 2022, 図 8 の再掲）

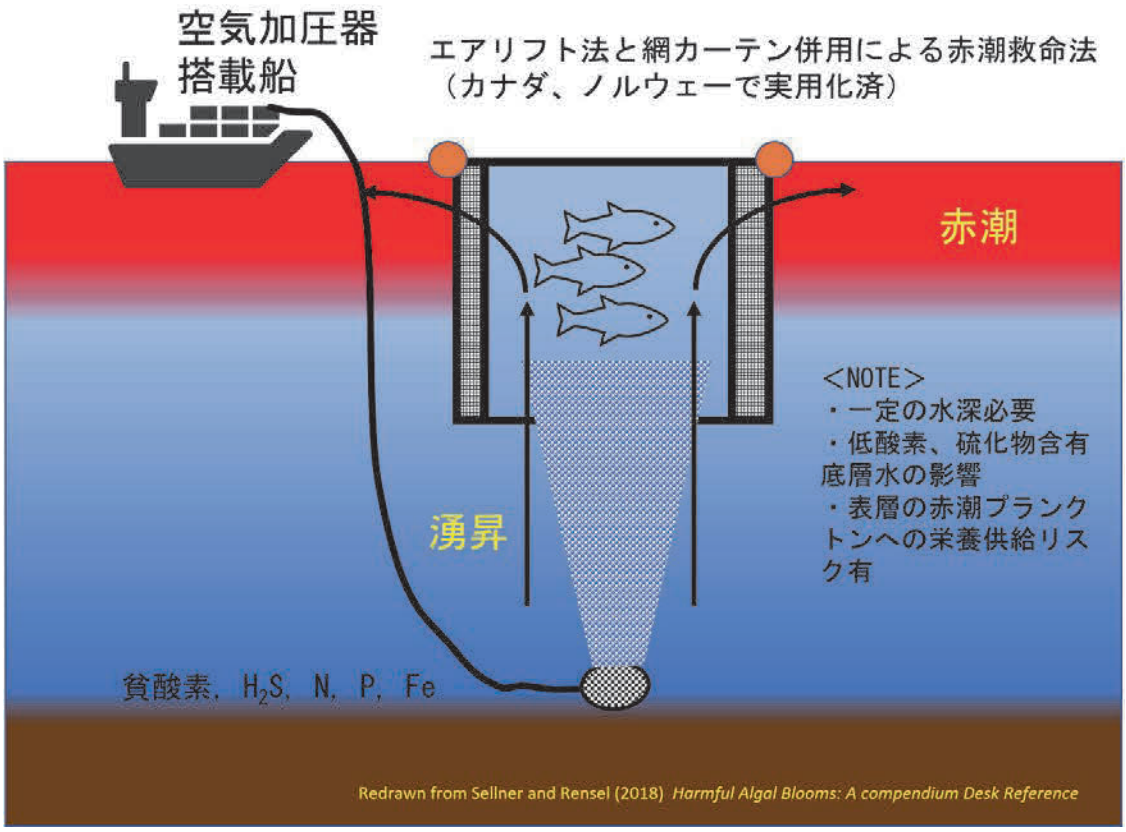

図 6　欧米のサケ類養殖場で実施されているエアリフト法による赤潮被害軽減策

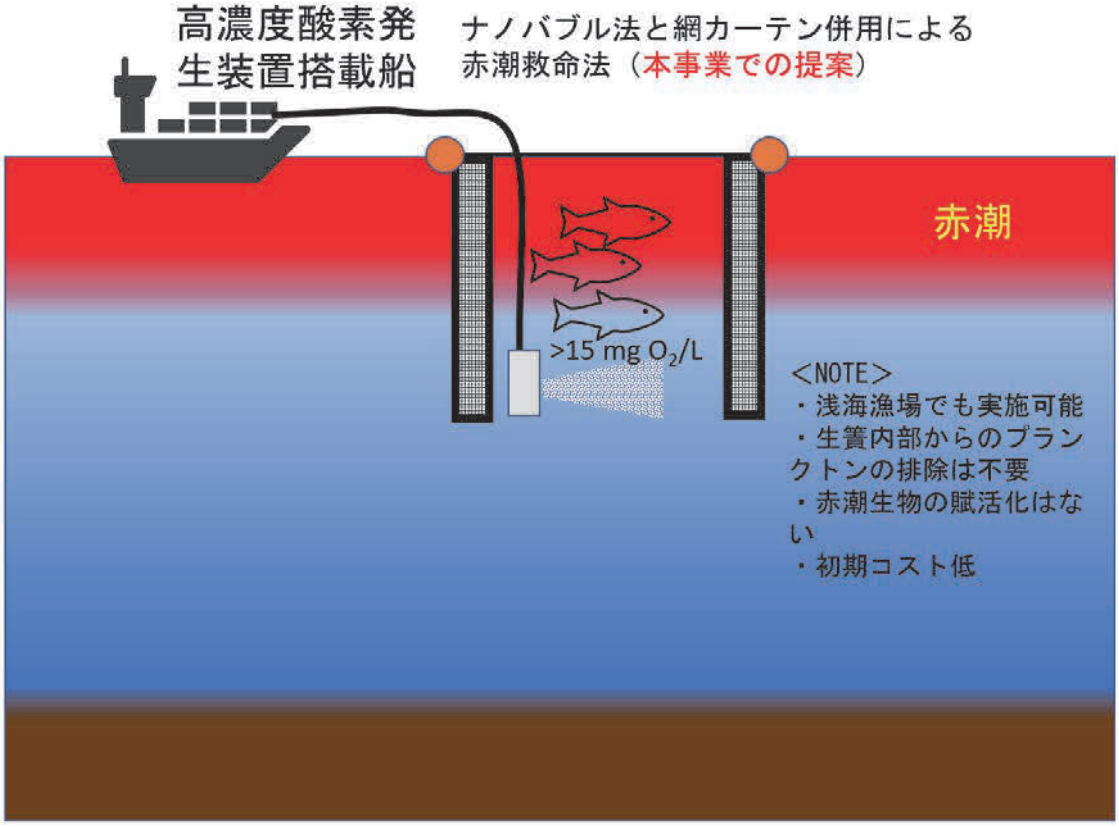

図 7　本事業で提案する高濃度酸素発生装置による赤潮被害軽減策

図 8　養殖業者保有の活魚運搬船に搭載された酸素ボンベの事例

表 1　閉鎖環境における高濃度酸素発生機による酸素濃度 15 mg/L 以上への所要時間

フォームジェット	放水濃度	放水量	生け簀容量	初期値	目標値	底面遮水	所要時間
型式	mg/ L	㎥/ h	㎥	mg/ L	mg/ L		h
FJP-12-SP	40	12	125	8	15	有	1.82
FJP-12-SP						無	4.56
FJP-12-SP			500			有	7.29
FJP-12-SP						無	18.23

参考：上位機種は，FJP-12-SP の 5 倍の酸素供給能力がある

2）赤潮の防除・被害軽減手法の開発
イ．生け簀の魚介類を守る技術の開発・実証
⑤　給餌条件の改変による赤潮発生下での延命効果検証

水産研究・教育機構 水産技術研究所
松山幸彦，長副　聡
林兼産業株式会社
藤田幸辰，吉田　歩，市来敏章，森中　晃，門田洋二

1　全体計画

（1）目的

シャットネラ属，カレニア属，及びコクロディニウム属による赤潮の発生規模拡大とこれに伴う魚類へい死により，全国的に漁業被害が拡大している。ブリやマグロなど，魚類養殖の規模が年々拡大するなかで，赤潮への対処療法的な対策として餌止めが指導されている。餌止めは室内試験においても延命効果が知られており，コストのかからない対策である。一方で，稚魚など餌止めに対するストレスが大きい時期，あるいは魚病などの罹患歴があって投薬を行っている養殖魚では，餌止め自体がストレスとなって減耗を引き起こすリスクがある。加えて，近年は周年出荷体制が普及するに従い，餌止めによる品質低下も魚価下落や販路の喪失など，漁家経営に対して甚大な悪影響を及ぼす。従って，餌止めによる延命効果のメカニズムを解明し，赤潮発生下でも給餌を行い，延命効果を発揮させる手法が渇望されている。

過去の成果において，餌料成分を改変することで，飽食条件下においても，ブリが延命する現象を把握している。こうした手法であっても，すべての漁業被害を完全に軽減することはできないが，同様な効果を示す餌止めよりは養殖魚の品質低下などを回避できる可能性が高い。このため，モニタリングと予察を組み合わせることで，中小規模の赤潮発生時に延命効果のある特殊事業に切り替えて，赤潮被害低減策の基礎を確立することが，赤潮による漁業被害のリスクを低減するうえで妥当な解決策である。

本課題では，シャットネラ属，カレニア属，及びコクロディニウム属が魚類に与える有害性とこれに対する鰓組織上の炎症反応との関係に着目し，この炎症作業を極力軽減するのに有効な餌料成分の改変を行うことを提案・立証する。改変餌料と魚類死亡との関係を室内繰り返し試験で把握し，この改変餌料を飽食させることで，餌止めに匹敵もしくはそれを超える延命効果を発揮させ，赤潮が発生しても養殖魚の被害を軽減する等の実用策の可能性を模索する。これらの革新的な取り組みによって，漁業被害防止策の基礎を確立する。

2　令和 4 年度計画および結果

（1）　目的

全体計画と同じ。

（2）方法

1）餌料成分を改変された餌の調製

過年度までに効果が検証された改変餌料のうち，延命効果が認められた餌料 B について，*Karenia mikimotoi* を用いて延命効果について検討する。平均粒径は対照区として給餌している餌料と同じ 1 mm とした。また餌料 B の複数成分の濃度を変更して作成した 3 種類の餌料（餌料 B3，餌料 B4 および餌料 B5）について試験を行って有効成分の絞り込みを行った。

2）試験魚の馴致および培養株の準備

ブリ（幼魚であるモジャコ）は，水研機構水産技術研究所五島庁舎で 2022 年春に生産された一系群の人工種苗を入手し，実験に供した。実験開始時まで 1 日 1 回，人工餌料（おとひめ C1：日

清丸紅社製）を総尾数の体重の 3〜5%となるように給餌飼育した。試験に用いた個体の尾叉長は 52〜87 mm，体重は 1.7〜10.9 g の範囲であった。また，魚種間の差異を見るために，クロホシイシモチを用いた試験も実施した。この試験に用いたクロホシイシモチは，水研機構水産技術研究所長崎庁舎地先で採捕された天然個体で，試験まで 1 ヶ月間馴致飼育されたものである。試験に用いた個体の尾叉長は 69〜79 mm，体重は 7.8〜10.4 g の範囲であった。

今年度試験に用いた赤潮プランクトンは *K. mikimotoi* である。*K. mikimotoi* については， 2012 年に長崎県大村湾長浦地先で採水された海水中からキャピラリー分離法によって 1 細胞ずつ遊泳細胞を顕微鏡下で単離することにより 20 株以上のクローン培養株を作出した（松山ら 2014）。得られた複数株については，シオミズツボワムシ（S 型）への致死活性と魚類への曝露試験でスクリーニングし，大量培養が可能で魚毒性も高い強毒株（NGU04 株）を確立した（Kim et al. 2019）。こうしてスクリーニングされた強毒株は，シャットネラ属の大量培養で実績のあるシビンを用いた培養法によって実施した。すなわち，250 mL の培養液（MS-SNF 培地, Kim et al. 2020）が入ったシビンにフラスコ培養された *K. mikimotoi* 強毒株を 20〜30 mL 接種し，22 ° C，120 µmol photons/m^2/s, 14hL:10hD の明暗条件下で 8〜9 日間培養したのち試験に用いた。

3）赤潮プランクトンの強毒株を用いた曝露試験の実施

改良餌料については，通常餌料と同様に体重の 3%となるように 1 日に 1 回給餌して飼育を行った。給餌は曝露試験を実施する前日午前の給餌を最後とし，試験開始前 24 時間は絶食状態とした。

大量培養された *K. mikimotoi* については，目的の細胞密度となるよう GF/C ろ過海水（塩分 33.1〜33.6）で希釈して試験に使用した。希釈から曝露開始までは 2 時間程度静置して細胞集塊が水面に蝟集するのを確認後，試験魚を投入した。

曝露時間は概ね 6〜8 時間とし，この期間試験水の交換は実施していない。実験個体数は，各試験区 4〜5 個体を 1 ターンとして実施した。曝露試験には，容量 10 L の透明バケツを用いた。赤潮プランクトンを含む試水を 3.5〜8 L 注入し，実験時はバケツの周囲に所内海水もしくはその調温海水（25℃）を掛け流して水温をできるだけ一定に保った（24〜28℃の範囲）。試験中は緩やかな通気を施し，溶存酸素濃度が致死的濃度にないことを確認するために溶存酸素計で適宜確認した。試験魚は横転後徐々に鰓蓋の動きが弱まり，鰓蓋の動きが停止すると痙攣を引き起こして絶命することから，この痙攣が停止した段階で絶命と判断し，試験開始から死亡までの時刻を 1 分単位で記録した。

（3）結果および考察

1）餌料成分を改変された餌の調製

今年度も延命効果の高い餌料 B を作成して試験を実施した。餌料 B の延命効果の変動要因を絞り込むため，今年度は餌料 B の複数成分のうち，昨年度関与が低いと判断された 2 種類を除いた特定の 2 種類の餌料（餌料 B3, 餌料 B4 および餌料 B5）を調製し，有効成分の特定を試みた。いずれも原則として，4 日間ブリの稚魚に食べ残しがないように給餌して曝露実験に用いた。対照区は室内飼育に用いている市販の餌料（ラブラヴァ，林兼産業株式会社）を同量 4 日間給餌した。

2）試験魚の馴致および培養株の調製

今年度試験に用いたブリ稚魚は 6 月中旬に入手し，流水中で人工餌料を体重の 3〜5%となるように給餌して予備飼育を行った。過年度，予備飼育中に原生動物のスクーチカの寄生による死亡などが発生する事例がみられたが，今年度は 9 月上旬まで飼育中の死亡魚はほとんど認められなかった。ただし，8 月上旬から 9 月上旬にかけて，飼育水温が 27〜28 度台の高水温状態が継続し，この影響と思われる大量死（恐らく魚病）が 9 月中旬に発生したため，飼育を中止した。このため，後半の追加試験はクロホシイシモチを用いた試験に切り替えた。

また，*Karenia mikimotoi* の強毒株についても，引き続きブリ稚魚に対する魚毒性を保持しており，

魚毒性の経年劣化については認められていない。ただし，過年度まで，曝露試験には研究所内の取水海水を直前にガラス繊維ろ紙（GF/C, Watman 社製）でろ過したもので希釈して使用していた。しかし，近年，この所内海水で培養株を希釈して試験を行うと，実験開始後 3〜4 時間を経過すると水カビの繁茂によって試験水が弱く白濁し，*K. mikimotoi* の遊泳低下と試験魚の死亡が遅延・停止するトラブルが続出している。このように，希釈に用いる海水の質によって魚毒性が変動するため，昨年度より，希釈用の海水は試験前日までに研究所近くの岸壁（32°48'45.1"N 129°46'21.8"E）の 2 m 以深から採水された清純天然海水を GF/C でろ過したものを使用した。

3）赤潮プランクトンの強毒株を用いた曝露試験の実施

（改変餌料 4 日間の給餌による影響評価：*K. mikimotoi* 強毒株による 1 回目試験）

本試験の曝露開始時の細胞密度は 4,350 cells/mL，試験に用いたブリの平均尾叉長は 55.1 mm，平均体重は 2.2 g，平均肥満度は 1.29 であった。試験は対照区，餌料 B 区および餌料 B3 区の全 3 試験区である。ここで用いた餌料 B3 区は，昨年度の試験で弱い延命効果が認められたため，再試験として実施した。各試験区の供試尾数は 5 尾である。試験時の水温は 22.5〜27.7 ° C であった。

1 回目の試験結果を図 1 に示した。対照区については，曝露開始 34 分後からへい死がはじまり，1 時間 37 分後までに 5 尾すべて死亡した。餌料 B 区については，曝露開始 1 時間 52 分後に 1 尾目，4 時間 8 分後に 4 尾目が死亡したが，残り 1 尾は試験終了時の 6 時間後まで生存するなど，顕著な延命効果が認められた。餌料 B の特定成分のみ濃度上昇させた餌料 B3 試験区については，対照区より早い 27 分後に 1 尾目が死亡し，44 分後および 2 時間 5 分後に 4 尾目と 5 尾目が死亡して全滅した。第 1 回目の試験では，餌料 B で生存時間が短縮したが，餌料 B3 についてはほぼ対照区と同じ生存時間であったことから，この試験結果に基づくと，餌料 B3 区の延命効果はほとんどないと判断された。

（改変餌料 4 日間の給餌による影響評価：*K. mikimotoi* 強毒株による 2 回目試験）

餌料 B4 および餌料 B5 の延命効果を確認するための再試験を実施した。本試験の曝露開始時の細胞密度は 3,958 cells/mL， 試験に用いたブリの平均尾叉長は 58.1 mm，平均体重は 2.9 g，平均肥満度は 1.45 であった。試験は対照区，餌料 B 区，餌料 B4 および餌料 B5 区の全 4 試験区である。各試験区の供試尾数はすべて 5 尾である。

2 回目の試験結果を図 2 に示した。対照区については，曝露開始 21 分後からへい死がはじまり，52 分後までに 5 尾目が死亡して全滅した。餌料 B 区については，曝露開始 1 時間 15 分後からへい死がはじまり，それぞれ 1 時間 44 分後および 4 時間 4 分後までに 4 尾目と 5 尾目が死亡して全滅した。餌料 B4 区については，曝露開始 51 分後からへい死がはじまり，それぞれ 1 時間 53 分後および 2 時間 51 分後までに 4 尾目と 5 尾目が死亡して全滅した。餌料 B5 区については，曝露開始 30 分後からへい死がはじまり，それぞれ 1 時間 33 分後および 3 時間 0 分後までに 4 尾目と 5 尾目が死亡して全滅した。2 回目の試験では餌料 B の延命効果が過去の試験中もっとも弱く発現していたなかで，餌料 B4 も餌料 B5 の両方ともも弱いながら餌料 B と同様の生存曲線を示したことから，延命効果があるように推定された。

（改変餌料 4 日間の給餌による影響評価：*K. mikimotoi* 強毒株による 3 回目試験）

餌料 B3 と B4 が延命効果を示す可能性が推定されたので，再試験を実施した。ただし，再試験の直前に，試験に用いていたブリ稚魚において，高水温による疲弊を起因とする魚病の発生がみられ，試験魚が全滅してしまった。このため，3 回目の試験はクロホシイシモチを用いて実施した。3 回目の試験本試験の曝露開始時の細胞密度は 4,913 cells/mL， 試験に用いたクロホシイシモチの平均尾叉長は 83.6 mm，平均体重は 9.5 g，平均肥満度は 1.63 であった。各試験区の供試尾数はすべて 4 尾である。試験は対照区，餌料 B 区，餌料 B4 区および餌料 B5 区の全 4 試験区である。

3 回目の試験結果を図 3 に示した。対照区については，曝露開始 46 分後からへい死がはじまり，

2 時間 36 分後までに 4 尾目が死亡して全滅した。餌料 B 区については，曝露開始 1 時間 30 分後に 1 尾目が死亡したが，3 時間 3 分後で 3 尾目が死亡し，試験終了時の 8 時間後まで 1 尾目が生存するなど，延命効果が認められた。餌料 B4 については，曝露開始 37 分後に 1 尾目が死亡し，曝露開始 2 時間 59 分後に 3 尾目が死亡したが，残り 1 尾は試験終了時の 6 時間後まで生存した。餌料 B4 試験区については，58 分後に 1 尾目が死亡し，5 時間 25 分後に 4 尾目が死亡して全滅した。また，餌料 B5 試験区については，1 時間 13 分後に 1 尾目が死亡し，7 時間 45 分後に 4 尾目が死亡して全滅した。この結果から，餌料 B の延命効果が高いことはブリ稚魚を用いた試験と同様であったが，餌料 B4 と餌料 B5（特に餌料 B5）で餌料 B 同様に生存時間を遅延させる効果があることが判明した。今回 1 成分のみ調製した餌料での試験となったことから，今後は餌料 B4 と餌料 B5 の再現性を確認するため，さらに試験を繰り返し行って餌料 B の延命効果に近づくかどうか検討する必要がある。

3　5か年のまとめ

1）赤潮プランクトンによる魚類へい死メカニズムについて

日本沿岸では 1960～1970 年代にかけて赤潮の発生頻度が急増したこともあり，赤潮生物の生理特性や海域における増殖メカニズムはもちろんのこと，赤潮プランクトンによる魚類のへい死機構についても並列して調査・研究が実施されてきた（松里・小林 1974, Okaichi et al. 1989, Ishimatsu et al. 1990, Ishimatsu et al. 1991）。赤潮による魚類のへい死状況の観察結果より，へい死は早い場合数 10 分程度で発生すること，目立った外傷がないこと，組織観察から鰓以外に損傷が認められないこと，さらには環境中の酸素濃度のわずかな低下が急速な死亡を加速させることから，研究の初期から赤潮生物の魚に対する標的組織が鰓であり，鰓の機能障害による窒息死が直接の死因ではないかという推定が支配的だった（例えば松里・小林 1974, Okaichi 1989）。一方で，へい死には魚種特異性があること，同じハマチでも魚体サイズによって被害の程度が異なることから，鰓に赤潮プランクトンが物理的に付着・閉塞することによる窒息のみで魚類へい死が発生していることについては懐疑的であった。種々の検討の結果，香川大学を中心としたグループは，*Chattonella antiqua* の細胞内に大量の遊離脂肪酸が存在すること，遊離脂肪酸の標品曝露で鰓の壊死と魚の死亡が再現できることから，赤潮による魚毒性因子が遊離脂肪酸であろうとの結論を導いた（Okaichi 1989）。一方，松里・小林（1974）は *C. antiqua* の細胞から粘質状の物質が剥離して物理的な目詰まりを引き起こすことから，*C. antiqua* が産生する細胞外粘液による物理的閉塞説を提唱している。1990 年代以降，*C. antiqua* へい死機構に関して長崎大学の研究グループが魚類の生理変化から再検証を行い，赤潮による魚類へい死が鰓の機能障害による窒息によって引き起こされていること，魚種特異性があることを改めて示しつつ，鰓の損傷を引き起こす因子として，*C. antiqua* が細胞外に産生する活性酸素が関与している可能性を示した（Oda et al.,1997, Cho et al. 2022）。活性酸素種の関与については，別の研究グループからも提示されていた（Shimada et al. 1991）。一方で，鹿児島大学の研究グループは，鹿児島湾で発生する *C. marina* からブレーベトキシン様の神経毒を分離し（Onoue et al. 1990），これが魚毒性因子であると主張しており，諸外国でも *Karenia brevis* や *Prymnesium parvum* などの魚毒性因子として，ポリエーテル系毒素原因説を支持する論文が根強くみられる（例えば Landsberg 2002）。

図 4 に既往知見に基づいて模式図として整理された魚類へい死機構を示した。（Matsuyama and Oda 2020 を改変）。魚毒性因子に関しては，学術的な論争は引きつづき収束をみていないが，これまでに得られている既往知見を整理すると，原因プランクトンが産生する毒素，活性酸素種，粘液等によって鰓の傷害が引き起こされ（Landsberg et al. 2002, Hallegraeff et al. 2017, Matsuyama and Oda 2020, Allaf 2023），その後，鰓のガス交換機能が低下して魚が窒息死するというメカニズムが想定されている（Matsuyama and Oda 2020）。その一方で，赤潮プランクトンによる鰓組織の損傷像は原因プランクトンによって大きく異なり（Matsuyama and Oda 2020），鰓組織の傷害を引き起こすトリガーは多種多様なものが提示されている。*Chattonella* 属，*Karenia mikimotoi*，*Cochlodinium* 属で死亡したブリ稚魚の鰓組織切片の観察結果から推定すると，この 3 属のなかで *K. mikimotoi* が最も強く魚

類の鰓へ組織傷害を与えているとされる（Matsuyama and Oda 2020）。昨年度までの課題番号２）-イ-④で示された高濃度酸素による救命試験において，*C. antiqua* に致死的濃度で曝露され，高濃度酸素によって救命されたブリの稚魚・成魚は，元の海水に戻されてもへい死することはないものの，*K. mikimotoi* については，曝露時に鰓の著しい鰓の損傷を受けているため，赤潮プランクトンが存在しない元の海水に戻されると，原因プランクトンが存在しないにも拘わらず，十分な酸素の取り込みができずにすぐに窒息死することが分かった（松山ら 2020）。この事例からみても，*Chattonella* 属と *K. mikimotoi* による魚類へい死は，異なる因子とメカニズムで引き起こされていることは明白である。

原因赤潮による魚類へい死は，魚毒性を有したプランクトンの存在に加えて，魚種特異性もみられる（例えば Kim et al. 2000）。図 5 に赤潮に対する感受性と魚種特異性を示した概念図を示す（Matsuyama and Oda 2020 を改変）。国内で養殖されている養殖魚のうち，赤潮に最も感受性を示すのはマグロやブリ類などの回遊魚で，最も耐性を有した種はヒラメ，クロダイ，カワハギなど沿岸性の魚類である。マダイやトラフグはその中間の感受性を示す。また，同じ魚種でも，稚魚期のモジャコと 2 才魚のブリでは感受性が大きく異なる。赤潮発生時にこうした魚種特性が発生する原因・要因のひとつとして，魚体の酸素要求特性が関与している可能性が指摘されている。Hishida et al. (1998)によれば，ブリ，マダイ，ヒラメと *C. marina* 曝露試験時の生理的反応を調べた結果，*C. marina* に対する耐性の違い（ブリ＜マダイ＜ヒラメ）は，魚種の酸素要求量および低酸素状態における生理的反応（酸素調節因子／調節因子）の違いに起因すると推定されている。低酸素時に酸素摂取量を維持する手段としての静脈内酸素抽出は，ブリのように酸素要求量の高い魚では効率的に機能しなものと推定さえいる（Hishida et al. 1998）。このことは，回遊魚において赤潮への感受性が高く，運動性の低い沿岸魚で耐性が高いという一般的な現象と矛盾しない。また，Kim et al. (2000) では *Cochlodinium polykrikoides* 赤潮海水で同様の魚種間比較を行い，赤潮に感受性の高い魚種ほど，*C. polykrikoides* に暴露された鰓粘液中の総多糖量が多くなっていた。このため，赤潮プランクトンによって鰓の損傷のみならず，粘液の過剰分泌も促進されるが，これは魚種によって反応が異なるため，酸素要求同様に，赤潮に対する魚種特異性，複雑性が発生する原因となっている。

また，*Chattonella* 属においては，一般的に活性酸素種（Reactive Oxygen Species; ROS）が魚毒性に関与していると考えられている（例えば Cho et al. 2022）。Katoh et al. (2020) によれば，養殖魚の種類による *C. marina* のブルームに対する感受性の違いは，ROS の悪影響から魚を保護する抗酸化システムの能力の違いも関係していると仮定し，ブリ，マダイおよびヒラメの鰓および赤血球中のスーパーオキシドジスムターゼ（SOD）およびカタラーゼの活性を比較している。これによれば，鰓のカタラーゼの見かけの Km は種間で有意な差はなかったが，赤血球ではマダイで有意に小さかった。鰓と赤血球の SOD およびカタラーゼ活性は，赤潮プランクトンに対する感受性の違いに一部関与していると考えられるものの，鰓の酸素要求量や粘液細胞の密度など，他の要因も関与しているとしている（Katoh et al. 2020）。

このように，赤潮プランクトンによる魚類へい死は，プランクトン自体が有する魚毒性因子と，魚種ごとに異なる赤潮プランクトンへのストレス反応が交錯していることが推定され，複雑な生理学的なカスケードを経て最終的な個体死へと導かれていると推定される。例えば，*Chattonella* 属の魚毒性物質として先行研究の多い活性酸素を取り上げても，活性酸素の生成だけでは，赤潮プランクトンの魚毒性メカニズムを十分に説明できず，複数の要因の相乗効果に起因している可能性があり，活性酸素や他の生物活性分子の正確な役割や，最終的な魚の死に至る詳細なプロセスの解明には，さらなる取り組みが必要であるとされる（Kim et al. 2001, Cho et al. 2022）。

２）餌止めに代わる赤潮対策の必要性

赤潮の被害軽減に関して，流入負荷制限による赤潮発生規模の抑制は海域レベルで実施される根本対策として，東京湾，伊勢湾，瀬戸内海で実施されて，一定の効果を上げている（Okaichi et al. 1989, Honjo 1994）。一方，現況の枠組みにおいて，養殖現場において実施されている赤潮被害軽減策（中

短期の対策）についての概略図を図 6 に示した。赤潮による被害軽減対策に関して，基本的に原因生物の出現状況に関する現場モニタリングと，これに基づいた発生予察の 2 本柱に基づき，原因赤潮プランクトンに対する駆除，養殖魚に対するへい死回避策が実行されることで，赤潮被害軽減が取り組まれている。この中で，最も簡便でかつ効果的な手法として，餌止め（絶食）が頻繁に取り組まれている。図 7 にブリ稚魚に対する餌止めの効果を，*C. antiqua* を用いて調べて結果を示した（Matsuyama and Oda 2020）。対照区と 4 日間の半数給餌区では，2 時間前後で供試魚が全滅したものの，4 日間の絶食で，ブリ稚魚の死亡は大きく遅延し，6 尾中 1 尾は 24 時間後まで生残した（Matsuyama and Oda 2020）。このように，過年度の本事業の取り組みにより，ブリの稚魚では餌止めに延命効果があることが科学的に立証された。長年にわたり，赤潮発生時に各自治体から呼びかけられ，多くの養殖現場で実施されてきた餌止めは，簡便，有効かつ合理的な魚類へい死回避策であることに異論はない。一方で，こうした延命効果は赤潮プランクトンの細胞密度の上昇とともに相殺されていくため，大規模赤潮発生時のように多くの漁場で高密度の赤潮に晒される場合は，餌止め個体でもへい死を回避できないなどの影響もみられる。また餌止めの問題点として，絶食による体力消耗の激しい稚魚期には実施が困難である。また，夏季の高水温時は魚病の発生も多く，餌止めで経口的に投与されている抗生物質やワクチンの投与ができず，結果的に魚病の拡大，あるいは罹患履歴のある体力の弱い魚の減耗を引き起こすリスクもある。なにより，養殖魚の周年出荷体制が養殖経営上の柱となっている現状では，餌止め自体が出荷量の低下や品質低下，ひいては市場間競争で排除される恐れもある。従って，有効な手法である餌止めも，赤潮によるへい死や漁業被害を抑制する切り札とも言いがたい。

こうしたことから，養殖現場では絶食を行うことなく，赤潮の被害軽減を行う新たな手法が求められ続けている。現状では餌止めの効果にも限界があり，餌止めによって，赤潮以外の負の要因が誘発されるリスクもあるために，養殖魚がより少ない細胞密度で被害を回避できるように，粘土散布等による赤潮プランクトンの駆除，生簀の沈下や足し網による容積増大などが併用されていると言える。

3）改変餌料による延命効果とそのメカニズム推定

この 5 年間で得られた新たな知見として，絶食のみならず餌料成分の調製により，魚毒性が大きく変動する事象が確認されたので総括する。図 8 に *C. antiqua* を用いた試験結果を示す。本試験の曝露開始時の細胞密度は 2,141 cells/mL,試験に用いたブリの平均尾叉長は対照区で 65.1 mm, 平均体重は 4.0 g，平均肥満度は対照区で 1.45，2016 年ロットの餌料 B で 1.43，2016 年ロットの餌料 B で 1.44 であった。各試験区の供試尾数はすべて 4 尾である。餌料 B は給餌に使用する餌の諸成分のうち，特定の成分を調製したものである。対照区については，曝露開始 1 時間 26 分後からへい死がはじまり，1 時間 31 分までに 4 尾全数が死亡した。2016 年ロットの餌料 B 区については，曝露開始 1 時間 31 分後からへい死がはじまり，2 時間 5 分までに 4 尾全数が死亡した。2018 年ロットの餌料 B 区については，曝露開始 1 時間 50 分後からへい死がはじまり，2 時間 20 分までに 4 尾全数が死亡した。対照区と比較した場合，2016 年のロットは全滅までの生存時間が 34 分間（対照区の生存時間と比較して 137%），2018 年のロットで 4 尾目が死亡したのが 49 分間（対照区の生存時間と比較して 153%）遅延していたものの，延命効果はやや軽微であると判断された。

図 9 に *K. mikimotoi* を用いて実施した同様の試験結果を示す。本試験の曝露開始時の細胞密度は 3,322 cells/mL,試験に用いたブリの平均尾叉長は対照区で 62.7 mm，平均体重は 3.8 g，平均肥満度は 1.53 であった。各試験区の供試尾数はすべて 4 尾である。対照区については，曝露開始 31 分後からへい死がはじまり，1 時間 40 分までに 3 尾が死亡した。しかしながら，残り 1 尾については観察終了となる 6 時間 27 時後まで生存し，そのままオーバーナイトで静置していたが，24 時間後まで生存していた。また 2 つの餌料 B 試験区については, すべての個体が 24 時間後まで生存するなど，顕著な延命効果が認められた。

同様の試験を 5 年間，異なる生産ロットのブリ稚魚を用いて実施したが，年度間で差異が認めら

れるものの，いずれの年度でも餌料 B において顕著な延命効果が認められた（図 10）。従来，絶食の効果は，基礎代謝の抑制による酸素消費速度の低下が，鰓の呼吸障害下での低酸素環境を乗り切っていると推測されていた（例えば Hishida et al. 1998）。しかし，餌料成分を調製して飽和給餌されたブリの稚魚では摂取カロリーはほとんど同じであり，そうした条件でも，餌止めと同等もしくはそれを超える顕著な延命効果が認められる事実は，代謝低下説のみで延命しているとも言いがたい。

餌料 B の成分については，化学構造の違いで全 5 種類があるため，メカニズム解明も見据えて，それぞれの成分毎に濃度調製したのち，同様の実験を行った結果を表 1 に示した。ここでは，Kaplan-Meier 生存曲線から対照区と餌料濃度調製区の半数死亡時間をそれぞれ求め，通常餌料を給餌された対照区の半数死亡時間を 100 とした場合の比を示した。餌料 B については，含まれる全 5 成分をすべて調製した餌料で，半数致死濃度が算出できる条件でも相対値が 213 以上であり，ほとんどの試験終了時で半数以上生残したため，多くの試験で数値は 420 以上となった。一方，それぞれの成分を 1 成分ずつ調製した試験では，餌料 B3 を除いて対照区より延命効果が低下する事例はなかったが，延命効果が大幅に縮小した。餌料 B4 で対照区のおおよそ 2 倍延命しているが，試験例が少ないことと，餌料 B の効果の半分以下なので，本成分が延命効果を示す主成分かどうか断定できなかった。使用する魚種をクロホシイシモチに変更して，餌料 B，餌料 B4，餌料 B4 の試験を実施したが（表 2），この場合は餌料 B と餌料 B5 の延命効果が同等となった。このため，現在までのところ，餌料 B の延命効果は 5 成分を全量調製した場合のみ明瞭で，特定の 1 成分のみを調製しただけでは，餌料 B4 と B5 の可能性は排除できないものの，全成分を調製した場合と比較すると，十分な効果を得にくいという判断に至っている。

いずれにしても，餌料 B など，給餌する餌の成分を調製することで，飽食給餌であっても，餌止めと同等以上の延命効果を発揮することが可能であるという事実は特筆に値する。むしろ，餌止めが上記のように種々の問題を抱えている現状では，給餌する魚の餌成分をさらに改変させ，赤潮発生時期に延命を目的として給餌する「特殊餌料」に赤潮被害軽減の活路を見いだすことは，大いに検討の価値がある。Qiu et al. (2020) は経口投与したアミノ酸が，*Chattonella antiqua* 曝露時に脳内神経伝達物質の濃度変化に影響することを示しており，魚体側の摂餌状態がストレス反応に影響する事例となっている。本事業の成果でも，*K. mikimotoi* の曝露によって鰓が損傷する過程で，魚体側の生理特性の変化に伴い，炎症や組織崩壊の進行が緩やかになっていることが示唆されている。餌料 B を給餌されて生残した個体の鰓切片像は，上皮細胞の破壊が穏やかであることから，おそらく，絶食と同様なメカニズムで餌料 B の成分改変が魚体側の生理状態の変化をもたらし，*K. mikimotoi* が鰓の上皮細胞に接触した際の炎症反応に差異が生じている可能性が示唆される。現状では，魚の生理状態と赤潮生物に曝露された鰓の上皮細胞の反応を推測するデータがないので，これ以上の考察はできない。最後に，本事業の成果により，特に絶食の効果と同様な現象が，餌由来の特定成分の体内濃度が変化することで左右されている結果を示すなど，新知見を提供した。*K. mikimotoi* で顕著に見られた延命効果は絶食による延命効果に匹敵するもしくは凌ぐものであり，今後改良餌料への切り替えによって，赤潮被害軽減策の普及促進が進展するものと期待される。

引用文献

Allaf MM. *Heterosigma akashiwo*, a Fish-Killing Flagellate. *Microbiology Research* 2023; **14(1)**: 132-147.

Cho K, Ueno M, Liang Y, Kim D, Oda T. Generation of reactive oxygen species (ROS) by harmful algal bloom (HAB)-Forming phytoplankton and their potential impact on surrounding living organisms. *Antioxidants* 2022; **11(2)**, 206.

Hallegraeff G, Dorantes-Aranda JJ, Mardones J, Seger A. Review of progress in our understanding of fish-killing microalgae: implications for management and mitigation. In In Proceedings of Marine and fresh-water harmful algae. Proceedings of the 17th International Conference on Harmful Algae. International Society for the Study of Harmful Algae and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO 2017, Brazil, 148-153.

Hishida Y, Katoh H, Oda T, Ishimatsu A. Comparison of physiological responses to exposure to *Chattonella marina* in yellowtail, red sea bream and Japanese flounder. *Fisheries Science* 1998; **64(6)**, 875-881.

Honjo T. The biology and prediction of representative red tides associated with fish kills in Japan. *Reviews in Fisheries Science* 1994; **2**: 225-253.

Ishimatsu, A., Maruta H, Tsuchiyama T, Ozaki M. Respiratory, ionoregulatory and cardiovascular respones of the yellowtail *Seriola quinqueradiata* to exposure to the red tide plankton *Chattonella*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1990; **56**: 189-199.

Ishimatsu A, Tsuchiyama T, Yoshida M, Sameshima M, Pawluk M, Oda T. Effect of *Chattonella* exposure on acid-base status of the yellowtail. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1991; **57**: 2115-2120.

Katoh H, Oda T, Ishimatsu A. Differences in activities of two antioxidative enzymes, superoxide dismutase and catalase, in gills and red blood cells of yellowtail, red sea bream and Japanese flounder, as a possible cause of different tolerances to *Chattonella marina* blooms. *Aquacult. Sci.* 2020; **68**（**1**）: 33-41.

Kim CS, Lee SG, Kim HG. Biochemical responses of fish exposed to a harmful dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 2000; **20**: 131-141.

Kim D, Okamoto T, Oda T, Tachibana Ka, Lee KS, Ishimatsu A, Muramatsu T. Possible involvement of the glycocalyx in the ichthyotoxicity of *Chattonella marina* (Raphidophyceae): immunological approach using antiserum against cell surface. *Mar. Biol*. 2001; **139**: 625-632.

Kim D, Wencheng L, Matsuyama Y, Cho K, Yamasaki Y, Takeshita S, Yamaguchi K, Oda T. Extremely high level of reactive oxygen species (ROS) production in a newly isolated strain of the dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. *Eur. J. Phycol.* 2019; **54(4)**: 632-640.

Kim D, Li W, Matsuyama Y, Matsuo A, Yagi M, Cho K, Yamasaki Y, Takeshita S, Yamaguchi K, Oda T. Strain-dependent lethal effects on abalone and haemolytic activities of the dinoflagellate *Karenia mikimotoi*. *Aquaculture*, 2020; 520.

Landsberg JH. The effects of harmful algal blooms on aquatic organisms the effects of harmful algal blooms on aquatic organisms. *Rev. Fish. Sci.* 2002; **10**, 113–390.

松里寿彦, 小林 博. 海産ミドリムシ赤潮による魚類の斃死機構解明に関する研究. 南西海区水産研究所研究報告 1974; **7**: 43-67.

松山幸彦, 永江 彬, 栗原健夫, 橋本和正, 山田勝雅, 島 康洋, 堀田卓朗, 吉田一範, 西川智,太田耕平, 松原孝博. 小型魚を用いた曝露試験の確立. 平成25年度漁場環境・生物多様性保全総合対策委託事業 赤潮・貧酸素水塊対策推進事業 九州海域での有害赤潮・貧酸素水塊発生機構解明と予察・被害防止等技術開発「有害プランクトンによる魚介類へい死機構解明」報告書, 2014; 4-12.

松山幸彦, 長副 聡, 森中 晃, 門田洋二. オ. 給餌条件の改変による赤潮発生下での延命効果検証. 平成 30 年度漁場環境改善推進事業のうち赤潮・貧酸素水塊に対する被害軽減技術等の開発 2）有害赤潮の防除および漁業被害軽減のための技術開発. ②生簀等の魚介類を守る技術と実証 赤潮被害防止対策技術の開発報告書, 2019; 平成 31 年 3 月, 311-316.

松山幸彦, 長副 聡, 市来敏章, 吉田 歩. ⑤給餌条件の改変による赤潮発生下での延命効果検証.. 平成 31 年度漁場環境改善推進事業のうち赤潮・貧酸素水塊に対する被害軽減技術等の開発 2）有害赤潮の防除および漁業被害軽減のための技術開発. イ. 生簀等の魚介類を守る技術と実証 赤潮被害防止対策技術の開発報告書, 2020; 令和 2 年 3 月, 348-354.

松山幸彦, 長副 聡, 伊藤信夫, 吉永 潔. ④）物理化学的防除策および過飽和救命策併用によるブリ類の救命. 平成31年度漁場環境改善推進事業のうち赤潮・貧酸素水塊に対する被害軽減技術等の開発 2）有害赤潮の防除および漁業被害軽減のための技術開発. イ. 生簀等の魚介類を守る技術と実証 赤潮被害防止対策技術の開発報告書, 2020; 337-347.

Matsuyama Y, Oda T. Toxic effects of harmful algal blooms on finfish and shellfish. In: Konur O (Ed). *Handbook of Algal Science, Technology and Medicine*. Academic Press, London, 2020; 543-560.

Oda T, Nakamura A, Shikayama M, Kawano I, Ishimatsu A, Muramatsu T. Generation of Reactive Oxygen Species by Raphidophycean Phytoplankton. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry* 1997; **61(10)**: 1658-1662.

Okaichi T. Red tide problems in the Seto Inland Sea, Japan, ln: Okaichi T, Anderson DM, Nemoto T (eds), *Red Tides*, Elsevie1,NewYork, 1989; 137-142.

Onoue Y, Haq MS, Nozawa K. Separation of neurotoxins from *Chattonella marina*. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 1990; **56**, 695.

Qiu X, Matsuyama Y, Fruse M, Shimasaki Y, Oshima Y. Effects of *Chattonella antiqua* on the swimming behavior and brain monoamine metabolism of juvenile yellowtail (*Seriola quinqueradiata*). *Mar. Pollut. Bull*. 2020; **152**.

Shimada M, Akagi N, Nakai Y. Goto H, Watanabe M, Watanabe H, Nakanishi M, Yoshimatsu S, Ono C. Free radical production by the red tide alga,*Chattonella antiqua* . *Histochem J* 1991; **23**: 361–365.

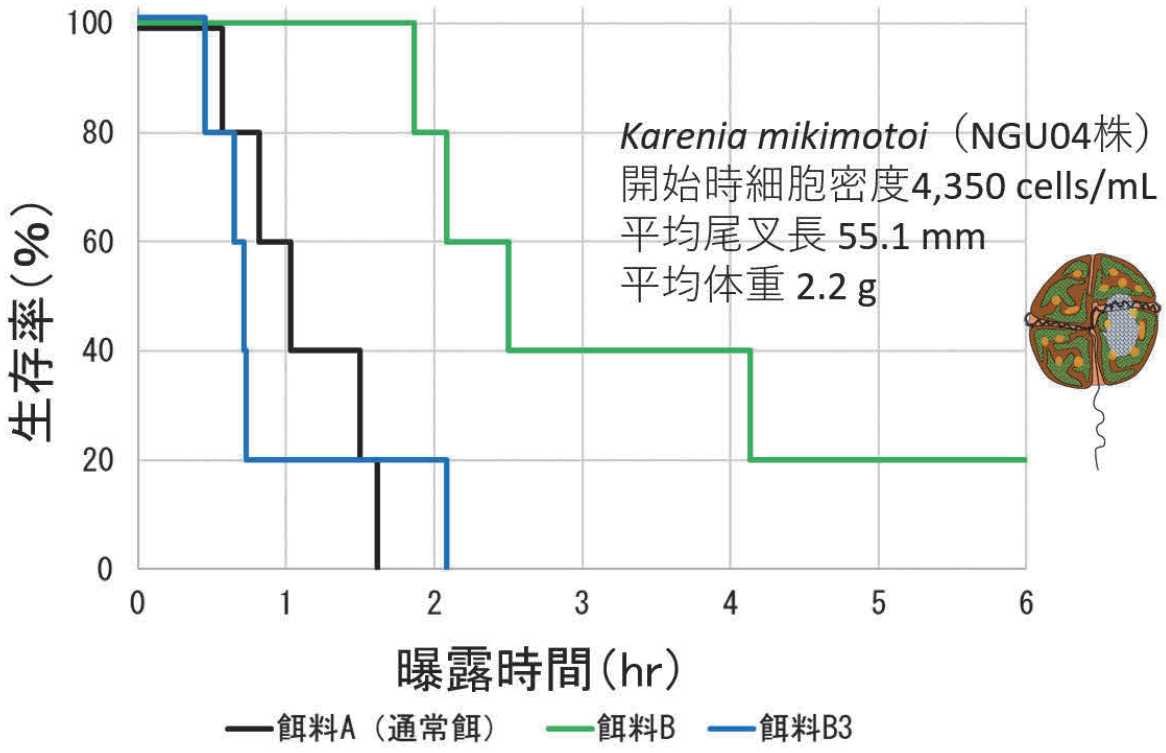

図１　異なる餌料 B の給餌（4 日間）がブリ稚魚の生存率に与える影響
（*Karenia mikimotoi* 曝露時：1 回目実験）