

今井一郎先生を偲んで (1953 ~ 2025 年)



北海道大学名誉教授今井一郎先生が令和 7 年 4 月 21 日に逝去されました、享年 73 歳（満 72 歳）でした。

今井一郎先生は、昭和 28 年 1 月 6 日に大分県臼杵市にお生まれになりました。通われた小学校は臼杵市立海辺小学校、校舎の前に海が広がる環境で、放課後は磯に出かけて磯物をたくさん採取して家を持って帰っていたそうです。高校までを地元臼杵で過ごされた後、京都大学に進学され、昭和 52 年 3 月京都大学農学部水産学科を卒業後、同大学院農学研究科水産学専攻に進学されました。同博士課程 1 年目に国家公務員上級職に合格されたことを機に、昭和 55 年 3 月に同博士課程を中途退学し、水産庁南西海区水産研究所に研究員として任官されました。当時はラフィド藻のシャットネラによる赤潮が西日本を中心に猛威を振るい、養殖ハマチを中心甚大な被害が発生していました。その研究の最前線である同研究所の主任研究官として、平成 2 年 4 月からは同研究所赤潮生物研究室長としてご研究に励まれました。平成元年 7 月には「有害赤潮ラフィド藻 *Chattonella* のシストに関する生理生態学的研究」に対して、京都大学から農学博士の学位が授与され、平成 4 年には同タイトルで日本水産学会賞奨励賞を受賞されました。平成 6 年 10 月に京都大学大学院農学研究科の助教授に着任され、同大学院地球環境学堂助教授、同大学院農学研究科准教授を歴任されました。平成 21 年 4 月に北海道大学大学院水産科学研究院の教授に着任され、海洋生物資源科学部門海洋生物学分野を担当されました。平成 28 年 3 月に定年により退職され、同年 4 月に北海道大学名誉教授の称号が授与されました。この間、今井先生は多くの仲間を引き連れて、新たな研究分野に精力的に立ち向かわれ、その中で、優秀な学生や社会人博士を数多く育てられました。

日本藻類学会において今井先生は、評議委員、和文誌編集委員、英文誌編集委員を歴任され、学会の発展に多大なるご尽力と貢献をされました。また、令和 3 年には藻類学分野において高い独創性とその成果が評価され、日本藻類学会学術賞を受賞されています。他学会においても、平成 3 年に日本

水産学会から「有害赤潮ラフィド藻類 *Chattonella* のシストに関する生理生態学的研究」で日本水産学会賞奨励賞が、平成 29 年に日本水産学会から「有害有毒プランクトンの発生機構と発生防除に関する研究」で日本水産学会賞が授与されました。長きにわたり会長、副会長を歴任された日本プランクトン学会からは、平成 26 年に日本プランクトン学会平成 25 年度最優秀論文賞が授与されました。他にも様々な受賞歴がありますが、最近では、国際有害有毒藻類学会 (ISSHA) から令和 5 年に Yasumoto Lifetime Achievement Award (安元生涯功労賞) を受賞され、Harmful Algal Bloom Trail Blazers の称号が授与されています。

今井先生のこれまでの業績はあまりにも膨大で、その歩みの全てを本稿で紹介することは出来かねますので、詳細は「藻類」に掲載されました「日本藻類学会学術賞（山田賞）を受賞して：有害有毒藻類研究の旅」（藻類 69: 117–121）で自ら語られておりますので、そちらをご覧いただければと思います。ここでは、今井先生の業績の中から断片的にはなりますが、特筆すべき偉業をいくつかご紹介できればと思います。

今井先生のご研究として最初に思い起こされるのは、世界初のシャットネラのシスト発見ではないでしょうか。1970 年代から 1980 年代にかけて我が国で最大の漁業被害をもたらしたラフィド藻類 *Chattonella* は、この頃既に海底泥中に越冬細胞があることは示されていましたが、実際にそれらが顕微鏡で観察されたことは無く、どのような形で生きているのか、休眠細胞（シスト）が存在するのかといったことは不明のままでした。そこで、今井先生は海底泥試料を片っ端から顕微鏡観察し、それらしい細胞を拾い上げては培養を繰り返されました。そして、ある時遂にこれだという細胞に出会い、半年以上をかけて培養を繰り返されました。しかし、その細胞はいつまで経っても発芽することはありませんでした。そして、何となく手に取られた陸上植物に関する洋書に、拾い上げ続けた細胞が紹介されていることに気付かれます。情熱と愛情を注いだその細胞は、松の花粉だったのです。この時受

けたショックを一言で「ガビチヨーン！」と表現されており、このエピソードは学生が研究に行き詰った時や失敗した際によく話されていました。そして、失敗談の後には、遂にシストを発見した時の喜びも語られていましたが、今井先生は最初の失敗の方が研究者としての良い経験であり、財産であったことを強調されていたように思います。シャットネラのシスト発見により生活史が明らかになったことで、当該分野の研究は飛躍的に進みます。今井先生もシスト発見に立ち止まらず、室内培養条件において人工的にシストを形成させることに成功し、さらにシスト発芽要因をも明らかにされました。また、内的休眠期間を必要とするシャットネラのシストに対して、それを必要としない珪藻との生活史の違いから、シャットネラ赤潮発生機構の解明に至られました。これらの研究成果を2012年に発刊された「シャットネラ赤潮の生物学」にまとめられています。

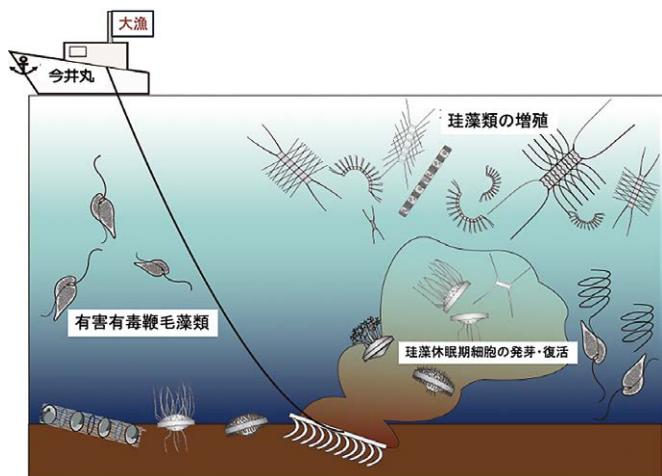
次に思い起こされるのは殺藻細菌に関するご研究です。この研究のきっかけは、水産庁の研究事業への参画からだったそうですが、最初の頃、今井先生自身は殺藻細菌の存在に懐疑的だったようです。しかし、目の前でバタバタと死滅していくシャットネラを目撃して、その存在と重要性を認め、さらなる研究へと進みます。そして、殺藻細菌が沿岸水域において普遍的に存在していること、それらが赤潮の消長に重要な役割を演じていること、それらの事象が食物連鎖や物質循環の理解に極めて重要であることを示されました。さらに、殺藻細菌が天然の海草・海藻の表面に大量に付着していることを世界で初めて発見されました。そして、これらの殺藻細菌が水柱へと放出されることで赤潮が抑制されていることを現場調査の結果から明らかにされました。この頃の研究フィールドは大阪府のせんなん里海公園、ちょうど真夏の海水浴シーズンに調査道具を携えて学生らとともに海水浴客の中を突撃する様子が想像されます。これら現場調査の結果から、藻場・海草藻場の造成が赤潮防除に役立つことを提案されました。この提案は日本のみならず米国を中心と

した世界的な藻場の造成とその価値の見直しへと発展していきます。今井先生が亡くられてすぐに発信されたISSHAのHarmful Algal Newsの追悼文においても「これら環境にやさしい赤潮防除方法が、Ichiroが最後に最も大切にしていた仕事で、彼の理念でもある」と紹介されています。

今井先生が最後まで大切にされていた仕事は、もちろん藻場造成と赤潮防除に関する仕事だけではありません。ここでは、体調がすぐれないなか、最後に講演を検討されていた海底耕耘のご研究を紹介したいと思います。かねてより、海底には膨大な数の珪藻類の休眠期細胞が眠っていることを明らかにされ、それらが水柱での増殖のタネとして機能していることも証明していました。ただし、海底のタネが発芽・増殖するためには、タネが海底の搅乱によって有光層へ巻き上がる必要でした。一方で、水柱の珪藻類の細胞数が減少した間隙を縫うように、シャットネラやカレニアなどの有害鞭毛藻類が赤潮を発生させることも経験的に知られています。そこで今井先生は、気象が穏やかなまでも海底から珪藻類のタネが水柱へ供給されるように、人為的に海底を耕すことで搅乱を起こし、珪藻類のブルームを誘導発生させる方法を考案されました。この方法を実証するために、広島県福山市鞆の浦沖で海底耕耘を行い、耕耘後には珪藻類が有意に増加し、シャットネラの増殖を抑制したことを示されました。さらに、大阪湾においても堺市沖と岸和田市沖において海底耕耘を行い、有毒渦鞭毛藻アレキサンドリウムの増殖を抑制し、珪藻が卓越した海を作ることに成功したことを公表されています。実際に大阪湾では、海底耕耘を行った年にはアサリやカキの基準値を超える毒化は起きました。下の図は今井先生が海底耕耘の仕組みをご説明される際に、いつも使っていたものです。海底を耕すことで珪藻のタネが水柱へと放出され、シャットネラの増殖を抑えていることを表したわかりやすい図ですが、注目すべきは船に附された船名です。今井先生は、自らの船で海底耕耘を行うような気持ちで、力を入れていたことが伺えます。実際に、海底



藻場調査の一コマ



今井先生がよく使われた海底耕耘のスライド

耕耘を行う際は可能な限り現場に駆けつけて一緒に作業をされていました。

今井先生は、農林水産省や環境省、水産庁を中心とした事業の専門委員や評価委員等多数の要職を歴任されるとともに、多くの学会の役員を通して学術の発展に大きく貢献されました。今井先生の名刺を改めて拝見すると、様々な役職で裏までびっしりと埋め尽くされており、多方面でのご活躍ぶりが伺えます。

北海道大学名誉教授
琵琶湖博物館特別研究員
沿岸環境関連学会連絡協議会代表
日本水産学会水産環境保全委員会委員全日本漁港建設協会環境維持保全工法研究会顧問
瀬戸内海広域漁業調整委員会会长
大阪海区漁業調整委員会会长
大阪府海面利用協議会会长
大阪府豊かな海づくり推進プラン懇話会座長
公益財団法人大阪府漁業振興基金評議員
認定特定NPO法人びわ湖トラスト理事
(公財)国際エメックスセンター主席客員研究員
国際有害有毒藻類学会評議員
第20回国際有害有毒藻類学会(ICHIA2023広島)大会委員長
中国温州大学客員教授
雲南大学客員教授

今井先生を表すのに小さな名刺ではとても表現しきれなかったのでしょう、他にもたくさんの役員、顧問などを兼務されておりました。北海道大学を定年退職後も、上記のような肩書きで全国を飛び回っていましたが、中でも足しげく通わっていたのは琵琶湖でした。週に1度は琵琶湖博物館へ行き、特別研究員として多くの研究者と交わり研究に励まっていました。また、認定NPO法人びわ湖トラストの理事・事務局長として、琵琶湖を介した子ども達への教育活動にも力を入れられていました。令和6年度日本水産学会秋季大会においては、研究会「琵琶湖における環境変動と漁業生産の変化：瀬戸内海と比較して考える」の企画責任者として、近年の急激な漁獲量減少に対する問題を多角的に議論されました。この頃には体力的にもお辛かったことと思いますが、丸一日の本研究会においてほとんど休まず、いつものように中央最前列で両手を机の上に置かれ体を支えられている姿が印象的でした。ただ、大柄でがっしりとした印象の強い今井先生でしたので、ぶかぶかになってしまったシャツを着られたお姿に、関係者の皆さんもとても心配されていました。国際的には、北太平洋海洋科学機構(PICES)の有害有毒藻類部門の日本国委員を2003～2019年にわたり務め、国際有害有毒藻類学会の国際評議員を2008～2012年と2016～2025年にわたり務められ、国内外の学会活動の発展に尽力されました。最後の国際的なご活躍の場になったのは、2023年に開催された



第20回国際有害有毒藻類学会にて（安元賞の受賞式）

第20回国際有害有毒藻類学会でした。本国際学会の大会委員長として、国内外の多くの研究者とともに盛況のうちに幕が閉じられました。

今井先生の周りには常に人の輪がありました。大学の研究室では、学生や研究者と同じ目線で事物・事象を観察・研究され、喜びや苦しみを等しく共感されていました。意味もなく開催される研究室での宴會にはほぼ100%参加され、召し上がる量は200%以上でした。学会などでも常に中心的存在で、久々に出会う研究者仲間とガハハと笑われている姿が印象に残っています。豪胆で、力強く、しかし繊細で包容力があり、柔軟さと頑固さが入り混じったような、類を見ない“何か”，とてもなく大きな存在でした。今井先生が育まれたご研究やその思想は、先生のお弟子さんや仲間たちにしっかりと引き継がれていますので、どうかご安心ください。そういう意味では、今井先生の研究の旅はまだまだ続きます。いつかまたお会いできる日が来ると思いますので、またその時はいつものように肩を組み、朝まで飲み明かしたいと思います。

今井先生、ありがとうございました。また会う日まで。

以下に今井先生の主要なご業績を挙げます。お纏めくださったのは大西由花博士(東京大学)です。また、本文中の写真は中山奈津子博士(水研機構技術研)よりご提供いただきました。

Ishida, Y., Imai, I., Miyagaki, T. & Kadota, H. 1982. Growth and uptake kinetics of a facultatively oligotrophic bacterium at low nutrient concentrations. *Microb. Ecol.* 8: 23–32.

Imai, I., Itoh, K. & Anraku, M. 1984. Extinction dilution method for enumeration of dormant cells of red tide organisms in marine sediments. *Bull. Plankton Soc. Japan* 31: 123–124.

- Imai, I. 1987. Size distribution, number and biomass of bacteria in intertidal sediments and seawater of Ohmi Bay, Japan. Bulletin of Japanese Society of Microbial Ecology 2: 1–11.
- Imai, I. & Itoh, K. 1987. Annual life cycle of *Chattonella* spp., causative flagellates of noxious red tides in the Inland Sea of Japan. Mar. Biol. 94: 287–292.
- Imai, I. & Itoh, K. 1988. Cysts of *Chattonella antiqua* and *C. marina* (Raphidophyceae) in sediments of the Inland Sea of Japan. Bull. Plankton Soc. Japan 35: 35–44.
- Imai, I. 1989. Cyst formation of the noxious red tide flagellate *Chattonella marina* (Raphidophyceae) in culture. Mar. Biol. 103: 235–239.
- Imai, I. & Itakura, S. 1991. Densities of dormant cells of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) in bottom sediments of northern Hiroshima Bay, Japan. Bulletin of Japanese Society of Microbial Ecology 6: 1–7.
- Imai, I., Ishida, Y., Sawayama, S. & Hata, Y. 1991. Isolation of a marine gliding bacterium that kills *Chattonella antiqua* (Raphidophyceae). Nippon Suisan Gakkaishi 57: 1409.
- Imai, I., Itakura, S. & Itoh, K. 1991. Life cycle strategies of the red tide causing flagellates *Chattonella* (Raphidophyceae) in the Seto Inland Sea. Mar. Pollut. Bull. 23: 165–170.
- Nagasaki, K., Ando, M., Imai, I., Itakura, S. & Ishida, Y. 1993. Virus-like particles in an apochlorotic flagellate in Hiroshima Bay, Japan. Mar. Ecol. Prog. Ser. 96: 307–310.
- Imai, I., Ishida, Y. & Hata, Y. 1993. Killing of marine phytoplankton by a gliding bacterium *Cytophaga* sp., isolated from the coastal sea of Japan. Mar. Biol. 116: 527–532.
- Imai, I., Itakura, S. & Itoh, K. 1993. Cysts of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo*, Raphidophyceae, found in bottom sediments of northern Hiroshima Bay, Japan. Nippon Suisan Gakkaishi 59: 1669–1673.
- Imai, I. & Yamaguchi, M. 1994. A simple technique for establishing axenic cultures of phytoflagellates. Bulletin of Japanese Society of Microbial Ecology 9: 15–17.
- Iwamoto, N., Imai, I. & Uye, S. 1994. Seasonal fluctuation in abundance of bacteria, heterotrophic nanoflagellates, autotrophic nanoflagellates and nanodiatoms in Hiroshima Bay, the Seto Inland Sea of Japan. Bull. Plankton Soc. Japan 41: 31–42.
- Kobayashi, S., Itakura, S. & Imai, I. 1994. *Scrippsiella precaria* Montresor & Zingone (Dinophyceae) newly found from Hiroshima Bay, west Japan. Bull. Plankton Soc. Japan 40: 169–173.
- Nagai, S., Hori, Y., Manabe, T. & Imai, I. 1994. Promotion of sperm formation of a giant diatom *Coscinodiscus wailesii* Gran by a marine bacterium. Fish. Sci. 60: 625–626.
- Nagasaki, K., Ando, M., Imai, I., Itakura, S. & Ishida, Y. 1994. Virus-like particles in *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae): a possible red tide disintegration mechanism. Mar. Biol. 119: 307–312.
- Nagasaki, K., Ando, M., Itakura, S., Imai, I. & Ishida, Y. 1994. Viral mortality in the final stage of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) red tide. J. Plankton Res. 16: 1595–1599.
- Yamaguchi, M. & Imai, I. 1994. A microfluorometric analysis of nuclear DNA at various stages in the life history of *Chattonella antiqua* and *Chattonella marina* (Raphidophyceae). Phycologia 33: 163–170.
- Ikegami, S., Imai, I., Kato, J. & Ohtake, H. 1995. Chemotaxis toward inorganic phosphate in the red tide alga *Chattonella antiqua*. J. Plankton Res. 17: 1587–1591.
- Imai, I., Ishida, Y., Sakaguchi, K. & Hata, Y. 1995. Algicidal marine bacteria isolated from northern Hiroshima Bay, Japan. Fish. Sci. 61: 628–636.
- Nagai, S., Hori, Y., Manabe, T. & Imai, I. 1995. Restoration of cell size by vegetative cell enlargement in *Coscinodiscus wailesii* (Bacillariophyceae). Phycologia 34: 533–535.
- Nagasaki, K., Ando, M., Imai, I., Itakura, S. & Ishida, Y. 1995. Virus-like particles in unicellular apochlorotic microorganism in the coastal water of Japan. Fish. Sci. 61: 235–239.
- Yamaguchi, M., Itakura, S., Imai, I. & Ishida, Y. 1995. A rapid and precise technique for enumeration of resting cysts of *Alexandrium* spp. (Dinophyceae) in natural sediments. Phycologia 34: 207–214.
- Imai, I., Itakura, S., Matsuyama, Y. & Yamaguchi, M. 1996. Selenium requirement for growth of a novel red tide flagellate *Chattonella verruculosa* (Raphidophyceae) in culture. Fish. Sci. 62: 834–835.
- Itakura, S., Nagasaki, K., Yamaguchi, M. & Imai, I. 1996. Cyst formation in the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). J. Plankton Res. 18: 1975–1979.
- Itakura, S., Imai, I. & Itoh, K. 1997. "Seed bank" of coastal planktonic diatoms in bottom sediments of Hiroshima Bay, Seto Inland Sea, Japan. Mar. Biol. 128: 497–508.
- Nagai, S. & Imai, I. 1997. The effect of irradiance and irradiation time on the size of initial cells in vegetative cell enlargement of *Coscinodiscus wailesii* (Centrales, Bacillariophyceae) in culture. Phycol. Res. 45: 117–121.
- Yamaguchi, M., Itakura, S., Nagasaki, K., Matsuyama, Y., Uchida, T. & Imai, I. 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.
- Imai, I., Kim, M. C., Nagasaki, K., Itakura, S. & Ishida, Y. 1998. Detection and enumeration of microorganisms that are lethal to harmful phytoplankton in coastal waters. Plankton Biology and Ecology 45: 19–29.
- Imai, I., Kim, M. C., Nagasaki, K., Itakura, S. & Ishida, Y. 1998. Relationships between dynamics of red tide-causing raphidophycean flagellates and algicidal micro-organisms in the coastal sea of Japan. Phycol. Res. 46: 139–146.
- Kim, M. C., Yoshinaga, Y., Imai, I., Nagasaki, K., Itakura, S. & Ishida, Y. 1998. A close relationship between algicidal bacteria and termination of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) blooms in Hiroshima Bay, Japan. Mar. Ecol. Prog. Ser. 170: 25–32.
- Nagai, S. & Imai, I. 1998. Enumeration of bacteria in seawater and sediment from the Seto Inland Sea of Japan that promote sperm formation in *Coscinodiscus wailesii* (Bacillariophyceae). Phycologia 37: 363–368.
- Nagai, S., Imai, I. & Manabe, T. 1998. A simple and quick technique for establishing axenic cultures of the centric diatom *Coscinodiscus wailesii* Gran. J. Plankton Res. 20: 1417–1420.
- Yoshinaga, I., Kim, M. C., Katanozaka, K., Imai, I., Uchida, A. & Ishida, Y. 1998. Population structure of algicidal marine bacteria targeting the red tide forming alga *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae), determined by restriction fragment length polymorphism analysis of the bacterial 16S ribosomal RNA genes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 170: 33–44.
- Imai, I. & Itakura, S. 1999. Importance of cysts in the population dynamics of the red tide flagellate *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). Mar. Biol. 133: 755–762.
- Kondo, R., Imai, I., Fukami, K., Minami, A. & Hiroishi, S. 1999. Phylogenetic analysis of algicidal bacteria (Family Flavobacteriaceae) and selective detection by PCR using a specific primer set. Fish. Sci. 65: 432–435.
- Nagai, S. & Imai, I. 1999. Factors inducing resting-cell formation of *Coscinodiscus wailesii* Gran (Bacillariophyceae) in culture. Plankton Biol. Ecol. 46: 94–103.

- Nagai, S. & Imai, I. 1999. The effect of salinity on the size of initial cells during vegetative cell enlargement of *Coscinodiscus wailesii* (Bacillariophyceae) in culture. *Diatom Res.* 14: 337–342.
- Imai, I. & Nishitani, G. 2000. Attachment of picophytoplankton to the cell surface of the toxic dinoflagellates *Dinophysis acuminata* and *D. fortii*. *Phycologia* 39: 456–459.
- Imai, I., Sunahara, T., Nishikawa, T., Hori, Y., Kondo, R. & Hiroishi, S. 2001. Fluctuations of the red tide flagellates *Chattonella* spp. (Raphidophyceae) and the algicidal bacterium *Cytophaga* sp. in the Seto Inland Sea. *Mar. Biol.* 138: 1043–1049.
- Kobayashi, S., Kojima, N., Itakura, S., Imai, I. & Matsuoka, K. 2001. Cyst morphology of a chain-forming unarmored dinoflagellate *Gyrodinium impudicum* Fraga et Bravo. *Phycol. Res.* 49: 61–65.
- Kondo, R. & Imai, I. 2001. Polymerase chain reaction primers for highly selective detection of algicidal Proteobacteria. *Fish. Sci.* 67: 364–366.
- Maki, T. & Imai, I. 2001. Effects of harmful dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* cells on the growth of intracellular bacteria. *Microbes Environ.* 16: 234–239.
- Maki, T. & Imai, I. 2001. Relationships between intracellular bacteria and the bivalve killer dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae). *Fish. Sci.* 67: 794–803.
- Naito, K., Suzuki, M., Mito, S. et al. 2001. The pursuit of siderophore secreted by marine phytoplankton *Rhodomonas ovalis*. *Anal. Sci.* 17 (Suppl.): i817–i819.
- Imai, I., Fujimaru, D. & Nishigaki, T. 2002. Co-culture of fish with macroalgae and associated bacteria: A possible mitigation strategy for noxious red tides in enclosed coastal sea. *Fish. Sci.* 68 (Suppl.): 493–496.
- Hiroishi, S., Nakai, R., Seto, H., Yoshida, T. & Imai, I. 2002. Identification of *Heterocapsa circularisquama* by means of antibody. *Fish. Sci.* 68 (Suppl.): 627–628.
- Nishitani, G., Sugioka, H. & Imai, I. 2002. Seasonal distribution of species of the toxic dinoflagellate genus *Dinophysis* in Maizuru Bay (Japan), with comments on their autofluorescence and attachment of picophytoplankton. *Harmful Algae* 1: 253–264.
- Imai, I., Sugioka, H., Nishitani, G., Mitsuya, T. & Hamano, Y. 2003. Monitoring of DSP toxins in small-sized plankton fraction of seawater collected in Mutsu Bay, Japan, by ELISA method: Relation with toxin contamination of scallop. *Mar. Pollut. Bull.* 47: 114–117.
- Nishitani, G., Miyamura, K. & Imai, I. 2003. Trying to cultivation of *Dinophysis caudata* (Dinophyceae) and the appearance of small cells. *Plankton Biol. Ecol.* 50: 31–36.
- Imai, I., Hatano, M. & Naito, K. 2004. Development of a chemically defined artificial medium for marine red tide-causing raphidophycean flagellates. *Plankton Biol. Ecol.* 51: 95–102.
- Maki, T., Yoshinaga, I., Katanozaka, N. & Imai, I. 2004. Phylogenetic analysis of the intracellular bacteria of a harmful marine microalga, *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae). *Aquat. Microb. Ecol.* 36: 123–135.
- Naito, K., Suzuki, M., Matsui, M. & Imai, I. 2004. Secretion of iron-complexing ligands from *Closterium aciculare* (Charophyceae, Chlorophyta) under iron-deficient conditions. *Phycologia* 43: 632–634.
- Hiroishi, S., Okada, H., Imai, I. & Yoshida, T. 2005. High toxicity of the novel bloom-forming species *Chattonella ovata* (Raphidophyceae) to cultured fish. *Harmful Algae* 4: 783–787.
- Naito, K., Matsui, M. & Imai, I. 2005. Ability of marine eukaryotic red tide microalgae to utilize insoluble iron. *Harmful Algae* 4: 1021–1032.
- Naito, K., Matsui, M. & Imai, I. 2005. Influence of iron chelation with organic ligands on the growth of red tide phytoplankton. *Plankton Biol. Ecol.* 52: 14–26.
- Nishitani, G., Yamaguchi, M., Ishikawa, A., Yanagiya, S., Mitsuya, T. & Imai, I. 2005. Relationships between occurrence of toxic *Dinophysis* species (Dinophyceae) and small phytoplankton in Japanese coastal waters. *Harmful Algae* 4: 755–762.
- Imai, I., Fujimaru, D., Nishigaki, G., Kurosaki, M. & Sugita, H. 2006. Algicidal bacteria isolated from the surface of seaweeds from the coast of Osaka Bay in the Seto Inland Sea, Japan. *Afr. J. Mar. Sci.* 28: 319–323.
- Naito, K., Suzuki, M., Mito, S., Hasegawa, H., Matsui, M. & Imai, I. 2006. Effects of the substances secreted from *Closterium aciculare* (Charophyceae, Chlorophyta) on the growth of freshwater phytoplankton under iron-deficient conditions. *Plankton Benthos Res.* 1: 191–199.
- Ishikawa, A., Hattori, M. & Imai, I. 2007. Development of the “plankton emergence trap/chamber (PET Chamber)”, a new sampling device to collect in situ germinating cells from cysts of microalgae in surface sediments of coastal waters. *Harmful Algae* 6: 301–307.
- Nishikawa, T., Hori, Y., Tanida, K. & Imai, I. 2007. Population dynamics of the harmful diatom *Eucampia zodiacus* Ehrenberg causing bleaching of *Porphyra thallii* in aquaculture in Harima-Nada, the Seto Inland Sea, Japan. *Harmful Algae* 6: 763–773.
- Shiraishi, T., Hiroishi, S., Nagai, K., Go, J., Yamamoto, T. & Imai, I. 2007. Seasonal distribution of the shellfish-killing dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* in Ago Bay monitored by an indirect fluorescent antibody technique using monoclonal antibodies. *Plankton Benthos Res.* 2: 49–62.
- Sugawara, T., Yamashita, K., Sakai, S. et al. 2007. Induction of apoptosis in DLD-1 human colon cancer cells by peridinin isolated from the dinoflagellate, *Heterocapsa triquetra*. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 71: 1069–1072.
- Imai, I. & Kimura, S. 2008. Resistance of the fish-killing dinoflagellate *Cochlодинium polykrikoides* against algicidal bacteria isolated from the coastal sea of Japan. *Harmful Algae* 7: 360–367.
- Naito, K., Imai, I. & Nakahara, H. 2008. Complexation of iron by microbial siderophores and effects of iron chelates on the growth of marine microalgae causing red tides. *Phycol. Res.* 56: 58–67.
- Shiraishi, T., Hiroishi, S., Taino, S. et al. 2008. Identification of overwintering vegetative cells of the bivalve-killing dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* in Uranouchi Inlet, Kochi Prefecture, Japan. *Fish. Sci.* 74: 128–136.
- Nishibori, N., Niitsu, M., Fujihara, S., Sagara, T., Nishio, S. & Imai, I. 2009. Occurrence of the polyamines caldopentamine and homocaldopentamine in axenic cultures of the red tide flagellates *Chattonella antiqua* and *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *FEMS Microbiol. Lett.* 298: 74–78.
- Sugawara, T., Yamashita, K., Asai, A. et al. 2009. Esterification of xanthophylls by human intestinal Caco-2 cells. *Arch. Biochem. Biophys.* 483: 205–212.
- Park, J. H., Yoshinaga, I., Nishikawa, T. & Imai, I. 2010. Algicidal bacteria in particle-associated form and in free-living form during a diatom bloom in the Seto Inland Sea, Japan. *Aquat. Microb. Ecol.* 60: 151–161.
- Ishii, K. I., Iwataki, M., Matsuoka, K. & Imai, I. 2011. Proposal of identification criteria for resting spores of *Chaetoceros* species (Bacillariophyceae) from a temperate coastal sea. *Phycologia* 50: 351–362.
- Ishikawa, A., Kitami, S., Ishii, K. I., Nakamura, T. & Imai, I. 2011. Resting stage cells of diatoms in deep waters in Kumano-Nada, central part of Japan. *Plankton Benthos Res.* 6: 206–209.

- Matsuno, K., Yamaguchi, A., Hirawake, T. & Imai, I. 2011. Year-to-year changes of the mesozooplankton community in the Chukchi Sea during summers of 1991, 1992 and 2007, 2008. *Polar Biol.* 34: 1349–1360.
- Nishikawa, T., Hori, Y., Nagai, S. et al. 2011. Long time-series observations in population dynamics of the harmful diatom *Eucampia zodiacus* and environmental factors in Harima-Nada, eastern Seto Inland Sea, Japan during 1974–2008. *Plankton Benthos Res.* 6: 26–34.
- Saito, R., Yamaguchi, A., Saito, S.I., Kuma, K. & Imai, I. 2011. East-west comparison of the zooplankton community in the subarctic Pacific during summer of 2003–2006. *J. Plankton Res.* 33: 145–160.
- Abe, Y., Ishii, K. I., Yamaguchi, A. & Imai, I. 2012. Short-term changes in population structure and vertical distribution of mesopelagic copepods during the spring phytoplankton bloom in the Oyashio region. *Deep-Sea Res. I* 65: 100–112.
- Imai, I., Yamaguchi, M. 2012. Life cycle, physiology, ecology and red tide occurrences of the fish-killing raphidophyte *Chattonella*. *Harmful Algae* 14: 46–70.
- Ishii, K. I., Ishikawa, A. & Imai, I. 2012. Newly identified resting stage cells of diatoms from sediments collected in Ago Bay, central part of Japan. *Plankton Benthos Res.* 7: 1–7.
- Fukuda, J., Yamaguchi, A., Matsuno, K. & Imai, I. 2012. Interannual and latitudinal changes in zooplankton abundance, biomass and size composition along a central North Pacific transect during summer: analysis with an Optical Plankton Counter. *Plankton Benthos Res.* 7: 64–74.
- Matsuno, K., Yamaguchi, A. & Imai, I. 2012. Biomass size spectra of mesozooplankton in the Chukchi Sea during the summer of 1991/1992 and 2007/2008: an analysis using optical plankton counter data. *ICES J. Mar. Sci.* 69: 1205–1217.
- Matsuno, K., Yamaguchi, A., Shimada, K. & Imai, I. 2012. Horizontal distribution of calanoid copepods in the western Arctic Ocean during the summer of 2008. *Polar Sci.* 6: 105–119.
- Saito, R., Yamaguchi, A., Saitoh, S. I., Kuma, K. & Imai, I. 2012. Abundance, biomass and body size of the hydromedusa *Aglantha digitale* in the western and eastern subarctic Pacific during the summers of 2003–2006. *Plankton Benthos Res.* 7: 96–99.
- Chikugo, K., Yamaguchi, A., Matsuno, K., Saito, R. & Imai, I. 2013. Life history and production of pelagic mysids and decapods in the Oyashio region, Japan. *Crustaceana* 86: 449–474.
- Natsuike, M., Nagai, S., Matsuno, K. et al. 2013. Abundance and distribution of toxic *Alexandrium tamarense* resting cysts in the sediments of the Chukchi Sea and the eastern Bering Sea. *Harmful Algae* 27: 52–59.
- Nakamura, Y., Imai, I., Yamaguchi, A., Tsuji, A. & Suzuki, N. 2013. *Aulographis japonica* sp. nov. (Phaeodaria, Aulacanthida, Aulacanthidae), an abundant zooplankton in the deep sea of the Sea of Japan. *Plankton Benthos Res.* 8: 107–115.
- Nishibori, N. & Imai, I. 2013. Polyamines control the growth of the fish-killing dinoflagellate *Karenia mikimotoi* in culture. *Harmful Algae* 29: 10–13.
- Nishikawa, T., Hori, Y., Harada, K. & Imai, I. 2013. Annual regularity of reduction and restoration of cell size in the harmful diatom *Eucampia zodiacus*, and its application to the occurrence of prediction of nori bleaching. *Plankton Benthos Res.* 8: 166–170.
- Ohashi, R., Yamaguchi, A., Matsuno, K. et al. 2013. Interannual changes in the zooplankton community structure on the southeastern Bering Sea shelf during summers of 1994–2009. *Deep-Sea Res. II* 94: 44–56.
- Tsukazaki, C., Ishii, K. I., Saito, R., Matsuno, K., Yamaguchi, A. & Imai, I. 2013. Distribution of viable diatom resting stage cells in bottom sediments of the eastern Bering Sea shelf. *Deep-Sea Res. II* 94: 22–30.
- Yamaguchi, A., Homma, T., Saito, R. et al. 2013. East-west differences in population structure and vertical distribution of copepods along 47° N in the subarctic Pacific in June 2009. *Plankton Benthos Res.* 8: 116–123.
- Arima, D., Yamaguchi, A., Abe, Y. et al. 2014. Seasonal changes in body size and oil sac volume of three planktonic copepods, *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), *Pseudocalanus newmani* (Frost, 1989) and *Oithona similis* (Claus, 1866) in a temperate embayment: What controls their seasonality. *Crustaceana*, 87: 364–375.
- Fukuzaki, K., Imai, I., Fukushima, K., Ishii, K. I., Sawayama, S. & Yoshioka, T. 2014. Fluorescent characteristics of dissolved organic matter produced by bloom-forming coastal phytoplankton. *J. Plankton Res.* 36: 685–694.
- Inaba, N., Watanabe, T., Sakami, T., Nishi, H., Tahara, Y. & Imai, I. 2014. Temporal and spatial distribution of algicidal and growth-inhibiting bacteria in the coastal sea of southwest Japan. *J. Plankton Res.* 36: 388–397.
- Ishikawa, A., Hattori, M., Ishii, K. I., Kulic, D., Anderson, D. M. & Imai, I. 2014. In situ dynamics of cyst and vegetative cell populations of the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* in Ago Bay, central Japan. *J. Plankton Res.* 36: 1333–1343.
- Matsuno, K., Yamaguchi, A., Fujiwara, A. et al. 2014. Seasonal changes in mesozooplankton swimmers collected by sediment trap moored at a single station on the Northwind Abyssal Plain in the western Arctic Ocean. *J. Plankton Res.* 36: 490–502.
- Matsuno, K., Ichinomiya, M., Yamaguchi, A., Imai, I. & Kikuchi, T. 2014. Horizontal distribution of microprotist community structure in the western Arctic Ocean during late summer and early fall of 2010. *Polar Biol.* 37: 1185–1195.
- Natsuike, M., Kanamori, M., Baba, K., Moribe, K., Yamaguchi, A. & Imai, I. 2014. Changes in abundances of *Alexandrium tamarense* resting cysts after the tsunami caused by the Great East Japan Earthquake in Funka Bay, Hokkaido, Japan. *Harmful Algae* 39: 271–279.
- Nishikawa, T., Hori, Y., Nagai, S. et al. 2014. Long-term (36-year) observations on the dynamics of the fish-killing raphidophyte *Chattonella* in Harima-Nada, eastern Seto Inland Sea, Japan. *J. Oceanogr.* 70: 153–164.
- Onishi, Y., Mohri, Y., Tuji, A., Ohgi, K., Yamaguchi, A. & Imai, I. 2014. The seagrass *Zostera marina* harbors growth-inhibiting bacteria against the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense*. *Fish. Sci.* 80: 353–362.
- Saito, R., Yamaguchi, A., Yasuda, I. et al. 2014. Influence of mesoscale anticyclonic eddies on the zooplankton community south of the western Aleutian Islands during the summer of 2010. *J. Plankton Res.* 36: 117–128.
- Arima, D., Matsuno, K., Yamaguchi, A., Nobetsu, T. & Imai, I. 2015. Seasonal and inter-species composition of asymmetry in the genital system of some species of the oceanic copepod genus *Metridia* (Copepoda, Calanoida). *Crustaceana* 88: 1307–1321.
- Isada, T., Hirawake, T., Kobayashi, T. et al. 2015. Hyperspectral optical discrimination of phytoplankton community structure in Funka Bay and its implications for ocean color remote sensing of diatoms. *Remote Sens. Environ.* 159: 134–151.
- Nakamura, Y., Imai, I., Yamaguchi, A., Tuji, A., Not, F. & Suzuki, N. 2015. Molecular phylogeny of the widely distributed marine protists Phaeodaria (Rhizaria, Cercozoa). *Protist* 166: 363–373.

- Fujiwara, A., Hirawake, T., Suzuki, K. et al. 2016. Influence of timing of sea ice retreat on phytoplankton size during marginal ice zone bloom period in the Chukchi and Bering shelves. *Biogeosciences* 13: 115–131.
- Abe, Y., Miyamoto, H., Saito, R., Matsuno, K., Yamaguchi, A. & Imai, I. 2016. Comparative ecology of three dominant pelagic chaetognaths (*Eukrohnia hamata*, *Parasagitta elegans*, *Pseudosagitta scriptae*) in the Oyashio region during the spring phytoplankton bloom. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 8: 122–132.
- Abe, Y., Yamada, Y., Saito, R. et al. 2016. Short-term changes in abundance and population structure of dominant pelagic amphipod species in the Oyashio region during the spring phytoplankton bloom. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 3: 154–162.
- Arima, D., Yamaguchi, A., Nobetsu, T. & Imai, I. 2016. Seasonal abundance, population structure, sex ratio and gonad maturation of *Metridia okhotensis* Brodsky, 1950 in the Okhotsk Sea: Analysis of samples collected by pumping up from deep water. *Crustaceana* 89: 151–161.
- Arima, D., Yamaguchi, A., Nobetsu, T. & Imai, I. 2016. Usefulness of deep-ocean water pumping for the seasonal monitoring of mesozooplankton. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 3: 18–24.
- Liu, Q., Nishibori, N., Imai, I. & Hollibaugh, J. T. 2016. Response of polyamine pools in marine phytoplankton to nutrient limitation and variation in temperature and salinity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 544: 93–105.
- Nakamura, Y., Imai, I., Tuji, A. & Suzuki, N. 2016. A new Phaeodarian species discovered from the Japan Sea proper water, *Auloscena pleuroclada* sp. nov. (Aulosphaeridae, Phaeosphaerida, Phaeodaria). *J. Eukaryot. Microbiol.* 63: 271–274.
- Shimada, H., Sakamoto, S., Yamaguchi, M. & Imai, I. 2016. First record of two warm-water HAB species *Chattonella marina* (Raphidophyceae) and *Cochlodinium polykrikoides* (Dinophyceae) on the west coast of Hokkaido, northern Japan in summer 2014. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 7: 111–117.
- Inaba, N., Trainer, V. L., Onishi, Y., Ishii, K. I., Wyllie-Echeverria, S. & Imai, I. 2017. Algicidal and growth-inhibiting bacteria associated with seagrass and macroalgae beds in Puget Sound, WA, USA. *Harmful Algae* 62: 136–147.
- Natsuake, M., Matsuno, K., Hirawake, T., Yamaguchi, A., Nishino, S. & Imai, I. 2017. Possible spreading of toxic *Alexandrium tamarensense* blooms on the Chukchi Sea shelf with the inflow of Pacific summer water due to climatic warming. *Harmful Algae* 61: 80–86.
- Natsuake, M., Oikawa, H., Matsuno, K., Yamaguchi, A. & Imai, I. 2017. The physiological adaptations and toxin profiles of the toxic *Alexandrium fundyense* on the eastern Bering Sea and Chukchi Sea shelves. *Harmful Algae* 63: 13–22.
- Natsuake, M., Saito, R., Fujiwara, A. et al. 2017. Evidence for increased toxic *Alexandrium tamarensense* dinoflagellate blooms in the eastern Bering Sea in summer 2004–2005. *PLoS ONE* 12: e0188565.
- Sakami, T., Sakamoto, S., Takagi, S., Inaba, N. & Imai, I. 2017. Distribution of three algicidal *Alteromonas* sp. strains in seagrass beds and surrounding areas in the Seto Inland Sea, Japan. *Fish. Sci.* 83: 113–121.
- Shimizu, T., Oda, T., Ito, H. & Imai, I. 2017. Isolation and characterization of algicidal bacteria and its effect on a musty odor-producing cyanobacterium *Dolichospermum crassum* in a reservoir. *Water Supply* 17: 792–798.
- Yamaguchi, A., Matsuno, K., Abe, Y., Arima, D. & Imai, I. 2017. Latitudinal variation in the abundance, biomass, taxonomic composition and estimated production of epipelagic mesozooplankton along the 155° E longitude in the western North Pacific during spring. *Prog. Oceanogr.* 150: 13–19.
- Inaba, N., Nagai, S., Sakami, T. et al. 2018. Temporal variability of algicidal and growth-inhibiting bacteria at an eelgrass bed in the Ariake Sea, Japan. *Bioremediat. J.* 22: 112–125.
- 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.
- Ishii, K. I., Imai, I., Natsuake, M. et al. 2018. A simple technique for establishing axenic cultures of centric diatoms from resting stage cells in bottom sediments. *Phycologia* 57: 674–679.
- Tsukazaki, C., Ishii, K. I., Matsuno, K., Yamaguchi, A. & Imai, I. 2018. Distribution of viable resting stage cells of diatoms in sediments and water columns of the Chukchi Sea, Arctic Ocean. *Phycologia* 57: 440–452.
- Inaba, N., Trainer, V. L., Nagai, S. et al. 2019. Dynamics of seagrass bed microbial communities in artificial *Chattonella* blooms: A laboratory microcosm study. *Harmful Algae* 84: 139–150.
- Miyashita, Y., Hagiwara, T. & Imai, I. 2019. The existence of cyanobactericidal bacteria and growth-inhibiting bacteria on water plants in Lake Ohnuma, Japan. *Limnology* 20: 39–53.
- Umetsu, S., Kanda, M., Imai, I., Sakai, R. & Fujita, M. J. 2019. Questiomycins, algicidal compounds produced by the marine bacterium *Alteromonas* sp. D and their production cue. *Molecules* 24: 4522.
- Inaba, N., Kodama, I., Nagai, S. et al. 2020. Distribution of harmful algal growth-limiting bacteria on artificially introduced *Ulva* and natural macroalgal beds. *Appl. Sci.* 10: 5658.
- Imai, I., Inaba, N. & Yamamoto, K. 2021. Harmful algal blooms and environmentally friendly control strategies in Japan. *Fish. Sci.* 87: 437–464.
- Onishi, Y., Tuji, A., Yamaguchi, A. & Imai, I. 2021. Distribution of growth-inhibiting bacteria against the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* (Group I) in Akkeshi-Ko Estuary and Akkeshi Bay, Hokkaido, Japan. *Appl. Sci.* 11: 172.
- Ishii, K. I., Matsuoka, K., Imai, I. & Ishikawa, A. 2022. Life cycle strategies of the centric diatoms in a shallow embayment revealed by the plankton emergence trap/chamber (PET Chamber) experiments. *Front. Mar. Sci.* 9: 889633.
- Chen, S. H., Haga, M., Imai, I., Sakai, R. & Fujita, M. J. 2023. Function of the algicidal bacterium *Pseudomonas* sp. Go58 isolated from the biofilm on a water plant, and its active compounds, pyoluteorins. *Sci. Total Environ.* 872: 162088.
- Chen, S. H., Imai, I., Sakai, R. & Fujita, M. J. 2025. Chlorophyta growth promotion by the plant symbiotic cyanobactericidal bacterium *Pseudomonas* sp. and its active substances. *Fish. Sci.* 91: 165–173.
- Onishi, Y., Tuji, A., Yamaguchi, A. & Imai, I. 2025. Involvement of quorum sensing in the activity of growth-inhibiting bacteria against the toxic dinoflagellate *Alexandrium catenella* (Group I). *Plankton Benthos Res.* 20: 93–100.