



Title	海洋環境モニタリングとコンブ標本の窒素安定同位体比より推定する北海道日本海における栄養塩供給特性の歴史的評価
Author(s)	栗林, 貴範
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(環境科学)
Dissertation Number	甲第12490号
Issue Date	2016-12-26
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k12490
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/64732
Type	doctoral thesis
File Information	Takanori_Kuribayashi.pdf



学 位 論 文

海洋環境モニタリングとコンブ標本の窒素安定同位体比より推定する

北海道日本海における栄養塩供給特性の歴史的評価

**(Historical evaluation of nutrient supply characteristics of the Japan Sea off Hokkaido
with the hydrographic monitoring and $\delta^{15}\text{N}$ records in paleo-*Saccharina* specimens)**

北海道大学大学院環境科学院

栗林 貴範

平成 28 年

海洋環境モニタリングとコンブ標本の窒素安定同位体比より推定する
北海道日本海における栄養塩供給特性の歴史的評価

目 次

第1章 緒 言	1
第2章 海洋環境モニタリングにより評価する北海道日本海における栄養塩供給特性の現状	
1 背景・目的	4
2 試料および方法	5
3 結果	6
3.1 沿岸域および沖合域における水温、塩分および σ_t	6
3.2 沿岸域および沖合域における表層混合層深度	6
3.3 沿岸域および沖合域における栄養塩類およびクロロフィル a 濃度	6
3.4 日本海固有水の分布深度、水温、塩分および栄養塩濃度	7
4 考察	8
4.1 表層における栄養塩類およびクロロフィル a 濃度の分布特性	9
4.2 表層の栄養塩特性とホソメコンブおよび植物プランクトンの関係	13
4.3 表層における栄養塩類およびクロロフィル a 濃度の中長期変動	16
4.4 深層における栄養塩濃度の分布特性	17
4.5 深層における栄養塩濃度の中長期変動	18
5 まとめ	20
図表	22
第3章 海藻試料の保存方法および前処理による藻体成分の変化	
1 背景・目的	44
2 試料および方法	44
2.1 保存方法の違いによる藻体成分変化の検証	44
2.2 前処理による藻体成分変化の検証	45

2.2.1	酸処理	45
2.2.2	脱脂処理	45
3	結果	46
3.1	保存方法の違いによる藻体成分の変化	46
3.2	前処理による藻体成分の変化	47
3.2.1	酸処理	47
3.2.2	脱脂処理	47
4	考察	48
4.1	保存方法の違いによる藻体成分の変化	48
4.2	前処理による藻体成分の変化	50
4.2.1	酸処理による藻体成分の変化	50
4.2.2	脱脂処理による藻体成分の変化	51
5	まとめ	52
	図表	53

第4章 コンブ標本の窒素安定同位体比を指標とした北海道日本海における過去の栄養塩供給特性の推定

1	背景・目的	56
2	試料および方法	58
2.1	試料の選定	58
2.2	試料の採取および処理	59
3	結果	60
3.1	北海道周辺海域におけるコンブ $\delta^{15}\text{N}$ の種類別年変動	60
3.2	北海道周辺海域におけるコンブ $\delta^{15}\text{N}$ の年代別分布	61
4	考察	61
4.1	北海道日本海に 1881 年から 1920 年にかけて生育したコンブの高い $\delta^{15}\text{N}$	61
4.2	ニシンの栄養輸送によるコンブの成長促進および群落現存量増大の可能性	68

4.3 磯焼け要因との関係	69
5 まとめ	70
図表	72
第5章 歴史的気温記録より推定する北海道日本海沿岸海域における冬季 表層栄養塩濃度の長期変動	
1 背景・目的	78
2 試料および方法	79
3 結果	81
4 考察	82
4.1 北海道日本海沿岸海域における冬季表層栄養塩濃度の長期変動	82
4.2 磯焼け要因との関係	83
5 まとめ	84
図表	87
第6章 藻体 $\delta^{15}\text{N}$ を指標とした北海道日本海におけるホソメコンブへの施肥 効果の検証	
1 背景・目的	93
2 試料および方法	96
2.1 施肥実施概要	96
2.2 液肥拡散状況調査	97
2.3 藻体の $\delta^{15}\text{N}$ 分析	97
2.4 ホソメコンブへの施肥効果とその判定ツールとしての藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証	98
2.4.1 成長促進への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証	98
2.4.2 現存量増大への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証	98
3 結果	99

3.1	液肥拡散状況調査結果	99
3.2	ホソメコンブおよびその他海藻類の $\delta^{15}\text{N}$ 分析結果	100
3.3	ホソメコンブへの施肥効果とその判定ツールとしての藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証結果	100
3.3.1	成長促進への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証	100
3.3.2	現存量増大への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証	100
4	考察	101
4.1	栄養塩添加による海域の貧栄養緩和効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の変化	101
4.2	ホソメコンブへの施肥効果とその判定ツールとしての藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の可能性	104
4.2.1	成長促進への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の可能性	104
4.2.2	現存量増大への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の可能性	104
5	まとめ	105
	図表	107
第7章 総合考察		
1	総括：北海道日本海における栄養塩供給特性の歴史的評価	115
2	北海道日本海における栄養塩対策について	118
3	課題と今後の研究展開への方向性	124
4	おわりに	127
	摘 要	128
	謝 辞	130
	引用文献	131

第1章 緒 言

北海道漁業は、農業とともに我が国の食糧供給を担う基幹産業として古くから発展してきた。最近10年間でみると、北海道の海面漁業・養殖漁業生産量は130万t前後で全国（400万~600万t）の約25%、漁業生産額は2500億~3,000億円前後で全国（1兆5,000億~2兆円）の約20%を占めており、いずれも全国第1位である（北海道 2016）。このような高い生物生産は、北海道周辺三海域（日本海、太平洋、オホーツク海）の栄養塩と基礎生産に支えられている。植物プランクトンの春季のブルームにより生産された有機物は、食物網を通じて動物プランクトンやホタテガイ等の植食性動物からサケ等の大型肉食性生物へと供給され、植物プランクトンを基礎とする浮遊生態系が形成される。また、北海道の藻場面積は43,167haと全国（201,212ha）の21.5%を占めており（環境庁自然保護局 1994）、藻場の基礎生産が極めて高いことが想像される。コンブ類等の海藻類により生産された有機物は、食物網を通じてウニ類やエゾアワビ等の植食性動物に利用され、海藻類を基礎とする藻場生態系が形成される。

しかしながら、北海道周辺三海域のうち日本海海域の漁業生産は、太平洋およびオホーツク海海域と比べて極めて低い水準であり、他海域との格差が拡大する傾向にある。2014年の漁業生産量および生産額は、太平洋の70.4万tおよび1,574億円、オホーツク海の39.6万tおよび891億円に対し、日本海では17.0万tおよび552億円と三海域で最も低い（北海道 2016）。また、2008年から2013年にかけての日本海の実生産量は、石狩地区を除き、宗谷地区で35%減、留萌地区で7%減、後志地区で67%減、檜山地区で50%減と厳しさを増している（北海道水産林務部 2016）。さらに、2014年の沿海地区漁協正組合員1人当たりの生産額は、太平洋で1,803万円、オホーツク海で4,432万円に対し、日本海では1,007万円と全道平均1,859万円の半分程度に留まり、海域間で大きな格差が生じている（北海道 2016）。そのため北海道は、2014年12月に日本海漁業の新たに取り組むべき具体的な内容や必要とされる経営対策等の漁業振興方策の展開方向を示した「日本海漁業振興基本方針」を策定し、日本海漁業の再生に向けて地域が主体となった取り組みを進めることで、漁業の安定と発展を目指している（北海道水産林務部 2014）。

このような日本海漁業の悪化には、海洋環境との関連性が指摘されている。北海道日本海は、貧栄養である対馬暖流の影響を強く受けるため、亜寒帯域に属するにも関わらず他の周辺海域に比べて生産性の乏しい海域と考えられている。例えば北海道日本海では、現在南西部を中心にホソメコンブ *Saccharina japonica* var. *religiosa* 等の大型海藻類が消失し、ウニ類やエゾアワビ等の磯根資

源の生産低下を招く「磯焼け」の進行が喫緊の課題であり（吾妻ら 1997; 赤池ら 2002）、その一要因として栄養塩濃度の低下が考えられている（松山 1991）。また、北海道日本海では、1897 年に 89 万 t の漁獲量を記録したニシンが現在では激減し、最近ではスケトウダラやホッケ等の主要資源の減少が著しく、低次生産との関連性が指摘されている。そのため、北海道日本海における栄養塩供給特性の現状を把握し、基礎生産との関連性を明らかにするとともに、生物生産に及ぼす影響について理解する必要がある。

海洋観測および分析技術の進歩により、世界の様々な海域の栄養塩特性を迅速かつ精確に把握できるようになった（Strickland and Parsons 1968; Parsons et al. 1984; Gordon et al. 1993）。しかしながら、極前線以北の日本側である北海道日本海の知見は極めて乏しく、海域全体像を把握できる情報とはなっていなかった（渡辺・中多 1999）。第 2 章では、北海道日本海において海洋環境モニタリングを実施し、本海域における現在の栄養塩供給特性とその季節・中長期変動について把握した。また、栄養塩と基礎生産の関係を明らかにするため、本海域の主要海藻類であるホソメコンブおよび植物プランクトンとの関連性について検証した。

一方で、「江差の 5 月は江戸にもない」という言葉があるように、かつての日本海漁業は目を見張る繁栄であった。19 世紀末から 20 世紀初頭（明治後期～大正期）にかけては、現在の 500～1000 倍におよぶ大量のニシン *Clupea pallasii* が漁獲され、1897 年には 89 万 t の最大漁獲量を記録した（石田 1952; 今田 1986）。またホソメコンブは、20 世紀初頭から前半（大正期～昭和初期）にかけて、現在の 200 倍におよぶ 4,000t 強の生産量を記録した（鳥居・田沢 1987）。当時の活況は、漁獲統計資料の他、100 年以上過ぎた現在でも伝わる文化や伝統、各地に残るニシン御殿や漁場の痕跡、博物館に保管されている漁具や生活用品等からも想像される。このような高い生物生産は、過去の北海道日本海に栄養塩が豊富に存在した可能性を示唆する。しかしながら、当時は海洋観測および分析技術が発展途上であり、本海域における過去の栄養塩環境を示す科学データは存在しなかった。そこで、過去に北海道日本海に生育し、現在は生物標本として博物館に保存されているコンブ標本の窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) を過去の栄養塩環境指標として利用し、標本に記載されている採取時期、採取地点等の詳細情報を組み合わせれば、本海域における過去の栄養塩供給特性を推定できる可能性があると考えた。しかしながら、生物試料を標本として長期保存する場合、採集後の腐敗や変質の影響を最小限に抑えるため、乾燥保存の他、ホルマリンやエタノール固定等の様々な保存方法が施される。そのため、生体中の $\delta^{15}\text{N}$ は保存方法の違いにより採集時と異なる値を示す可能性があり、試料の採集から分析に至るまでの保存過程において、標本の $\delta^{15}\text{N}$

がどのような影響を受けるかを予め把握する必要がある。また、安定同位体比の分析では、分析前に酸を用いて試料から無機炭酸塩を除去する処理（脱炭酸塩）や、クロロホルム-メタノールに浸漬して、脂質を除去する処理（脱脂）を行う場合があるため、処理方法による安定同位体比の変化を予め把握する必要がある。そこで第3章では、保存方法や前処理方法の違いによる藻体成分の変化を実験的に検証し、第4章で実際に博物館よりコンブ標本を入手し、藻体に残存する $\delta^{15}\text{N}$ 記録から、北海道日本海における過去の栄養塩供給特性を推定した。第5章では、第4章に引き続き、長期間蓄積されてきた水温記録とモニタリングにより得られた水温-栄養塩濃度の関係を用いて、北海道日本海沿岸海域における冬季表層栄養塩濃度の長期変動を過去100年スケールで推定することを試みた。

前述の通り、北海道日本海南西部沿岸海域を中心に著しい「磯焼け」の進行は、近年の喫緊課題である。海水中の栄養塩不足は、しばしば海藻類の基礎生産を制限する（Harrold and Reed 1985）ことから、施肥による海域の栄養強化は、漁業者自ら取り組み可能な方法として注目され、磯焼け対策における重要な要素技術として、古くより各地で取り組まれている（吉良ら 2002）。2015年に磯焼け対策ガイドラインが改訂され（水産庁 2015）、施肥に関する技術資料が新たにまとめられた（水産庁漁港漁場整備部 2015）。しかしながら、施肥効果については未解明な事項が多く（水産庁漁港漁場整備部 2015）、施肥効果の検証や効果的な施肥方法についての検討が求められている。施肥効果は、海藻類の現存量調査や藻体形態等の生物的調査によりしばしば検証されてきたが、これらの情報には、光条件や流動環境、植食動物による食害等の栄養塩環境以外からの影響も反映されるため、生物的調査のみで容易に把握されなかった。そこで第6章では、北海道南西部日本海沿岸の磯焼け海域において、海域の $\text{DIN-}\delta^{15}\text{N}$ と有意に異なる $\delta^{15}\text{N}$ を示す DIN の施肥を実施し、施肥前後での藻場再生状況および藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の変化を把握することで、磯焼け海域における新たな施肥効果判定ツールとしての藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の可能性について検証した。

最終章の第7章では、各章を総括し、北海道日本海における栄養塩供給特性の歴史的変遷を評価した。また、栄養塩供給特性の歴史的評価に基づき、本海域における今後の栄養塩対策について、主に磯焼け要因と関連させながら考察した。さらに、本研究で提案された課題事項を整理し、今後の研究展開の方向性について検討した。

第2章 海洋環境モニタリングにより評価する北海道日本海における栄養塩供給特性の現状

1 背景・目的

栄養塩は、海洋生態系を支える基礎生産において不可欠な環境因子であり、その特性を把握することは極めて重要である。海洋観測および分析技術の進歩により、栄養塩環境の迅速かつ精確な把握が可能になると（Strickland and Parsons 1968; Parsons et al. 1984; Gordon et al. 1993）、世界の様々な海域における栄養塩の動態や時空間変動等のモニタリング、時系列データの整備、レトロスペクティブ解析等による栄養塩特性の現状や季節・中長期変動に関する研究が急速に発展した。その結果、地球温暖化やレジーム・シフト等の気候変動パターンに伴う海洋環境変動が明らかになると、栄養塩もその影響を受けて変動し、生態系に影響を及ぼしている可能性が指摘されるようになった。例えば、親潮海域や北部太平洋、アラスカ湾では、栄養塩濃度の長期的な減少傾向が確認され、基礎生産に影響を及ぼしている可能性が報告されている（Freeland et al. 1997; Ono et al. 2001; 2002; Watanabe et al. 2005; Tadokoro et al. 2009）。

また、産業革命や高度経済成長期以降では、水質汚濁に伴う海域への過剰な栄養塩負荷が、「富栄養化」として社会問題化され、その機構解明と解決策が求められてきた。しかしながら、近年では海域の栄養塩レベルが水質汚濁を防止する様々な法整備により低下し、生物生産に影響を及ぼしている可能性が指摘されている。例えば瀬戸内海では、高度経済成長期に著しく富栄養化が進行したが、瀬戸内法制定以降の急激な栄養塩濃度の低下（Yamamoto 2003; 樽谷 2007; 多田ら 2010; 2014; Nishikawa et al. 2010; 藤原 1997; 2011; 2014）は、漁獲量の減少やノリの色落ち要因として考えられており（藤原ら 2006; 堀ら 2008; 渡邊 2009; 高木ら 2009; 2012; 川口・高辻 2010; 阿保ら 2012; 反田・原田 2012; 2013; 反田ら 2014; 藤原 2015）、適正な栄養塩レベルの解明と維持について具体的な施策が求められている。これまで、栄養塩不足という視点に基づいた研究はそれほど多くなはなかったが、最近では貧栄養により基礎生産が律速されているとの報告も多く、「貧栄養化」が「富栄養化」に代わる新たな言葉として問題視されている（Yamamoto 2003）。

一方で、北海道日本海では、近年南西部を中心にホソメコンブ *Saccharina japonica* var. *religiosa* 等の大型海藻類が消失し、ウニ類やエゾアワビ等の磯根資源の生産低下を招く「磯焼け」の進行が著しい（吾妻ら 1997; 赤池ら 2002）。栄養塩濃度の低下はその一要因として考えられており、磯焼けの要因解明およ

び対策を実施するうえで、栄養塩特性の把握が求められている。また、北海道日本海では、1897年に89万tの漁獲量を記録したニシンが現在では激減し、最近ではスケトウダラやホッケ等の主要漁業資源の減少が著しく、栄養塩や基礎生産との関連性が指摘されている。しかしながら、極前線以北の日本側に位置する北海道日本海の海洋環境についての知見は極めて乏しい（渡辺・中多1999）。また、北海道周辺海域の栄養塩や基礎生産に関する既存データの多くは、調査毎に異なる目的で得られているため、調査時期や頻度、定点が統一されておらず、海域全体像を把握できる情報とはなっていなかった。

近年、北海道周辺海域では、海洋環境特性やその中長期変動、海洋生産力を明らかにし、地球温暖化や気候変動との関連性把握や、資源変動や漁場形成予測のため、様々な研究機関が観測定点を設置し、定期的に海洋観測を実施している（例えば北海道立総合研究機構 1988-2007）。そこで本章では、北海道日本海において海洋環境モニタリングを実施し、得られたモニタリングデータを用いて、本海域における栄養塩供給特性の現状を把握した。また、栄養塩と基礎生産の関連性を明らかにするため、本海域の主要海藻類であるホソメコンブおよび植物プランクトンとの関係について検証した。

2 試料および方法

北海道日本海の沿岸域（Stn. A: 42-30.15N, 139-39.79E, 水深 3,700m; Stn. B: 43-00.15N, 140-19.78E, 水深 469m）および沖合域（Stn. C: 42-30.14N, 137-59.80E, 水深 3,700m）に定点を設置した（Fig. 2-1; Table 2-1）。調査は、1988年12月から原則偶数月に、試験調査船（北海道立総合研究機構中央水産試験場所属おやしお丸：2008年用途廃止、同稚内水産試験場所属北洋丸、同函館水産試験場所属金星丸）により実施された。試水は、深度 0m についてはバケツで、深度 10m 以深についてはナンゼン採水器および多筒式採水器による基準層（10, 20, 30, 50, 75, 100, 125, 150, 200, 300, 400, 500, 600m）採水により得られた。Stn. B では水深が 469m と浅いため、深度 400m までの基準層採水を実施した。試水中の栄養塩類（溶存態無機窒素 DIN: 硝酸態窒素 $\text{NO}_3\text{-N}$, 亜硝酸態窒素 $\text{NO}_2\text{-N}$, アンモニウム態窒素 $\text{NH}_4\text{-N}$; 溶存態無機リン DIP および溶存態ケイ素 DSi）濃度を、栄養塩自動分析計（QuAAtro 2-HR, AutoAnalyzer II: ビーエルテック社製）により分析した。また、深度 200m までの試水を GF/F フィルターで濾過し、回収した懸濁物質から 90%アセトンで抽出されたクロロフィル *a* (Chl. *a*) 濃度を蛍光光度計（10-AU: ターナーデザイン社製）により測定した。

一般に栄養塩の分布には、水温や塩分、混合層深度等の物理環境が大きく関与する。そこで、CTD による表面から深度 600m（Stn. B では海底直上）までの水温および塩分観測を採水と同時に実施した。表面水温は棒状温度計により観

測された。得られたデータを用いて、表層混合層深度（MLD）を表面水温から1.0℃変化する深度と定義して算出した（Kim et al. 2003）。また、水温および塩分から σ_t を算出し、日本海固有水の代表値を $\sigma_t = 27.3$ と定義して（大和田・谷岡1971）、 $\sigma_t = 27.3$ における深度、水温、塩分および栄養塩濃度を示した。

なお本章では、1988年12月から2000年2月については、海洋環境調査要報として公表されているデータを、2000年4月から2006年10月については、北海道立水産試験場定期海洋観測レビューとして報告されているデータを、2006年12月以降については、著者の分析により得られたデータを用いた。

3 結果

3.1 沿岸域および沖合域における水温、塩分および σ_t

海洋環境のモニタリングにより、北海道日本海における1988年12月から2015年2月までの30年弱におよぶ同一定点の偶数月別深度別水温および塩分データを得ることができた。沿岸域のStn. A, Bおよび沖合域のStn. Cにおけるモニタリング開始以降の月別表面（深度0m）水温（平均値±標準偏差）およびその範囲、表面から深度600m（Stn. Bは深度400m）までの水温範囲をTable 2-2に、月別平均水温の鉛直分布をFig. 2-2に示す。Stn. A, B, Cにおけるモニタリング開始以降の表面水温は、それぞれ4.6~26.1℃, 3.9~25.1℃, 2.0~23.2℃の範囲を示した。Stn. A, B, Cにおけるモニタリング開始以降の表面から深度600（400）mまでの水温は、それぞれ0.4~26.1℃, 0.7~25.1℃, 0.3~23.2℃の範囲を示した。

Stn. A, B, Cにおけるモニタリング開始以降の月別表面塩分（平均値±標準偏差）およびその範囲、表面から深度600（400）mまでの塩分範囲をTable 2-3に、月別平均塩分の鉛直分布をFig. 2-3に示す。Stn. A, B, Cにおけるモニタリング開始以降の表面塩分は、それぞれ33.2~34.5, 30.6~34.7, 33.5~34.3の範囲を示した。Stn. A, B, Cにおけるモニタリング開始以降の表面から深度600（400）mまでの塩分は、それぞれ33.2~34.5, 30.6~34.7, 33.5~34.3の範囲を示した。

Stn. A, B, Cにおけるモニタリング開始以降の月別表面 σ_t （平均値±標準偏差）およびその範囲、表面から深度600（400）mまでの σ_t の範囲をTable 2-4に、月別平均 σ_t の鉛直分布をFig. 2-4に示す。Stn. A, B, Cにおけるモニタリング開始以降の表面 σ_t は、それぞれ21.7~26.9, 22.3~27.0, 23.0~27.2の範囲を示した。Stn. A, B, Cにおけるモニタリング開始以降の表面から深度600（400）mまでの σ_t は、それぞれ21.7~27.3, 22.3~27.3, 23.0~27.4の範囲を示した。

3.2 沿岸域および沖合域における表層混合層深度

沿岸域のStn. A, Bおよび沖合域のStn. Cにおけるモニタリング開始以降の月別MLD（平均値±標準偏差）およびその範囲をTable 2-5およびFig. 2-5に示

す。Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の MLD は、それぞれ 3.5~163.3m, 3.4~297.0m, 2.4~219.6m の範囲を示した。

3.3 沿岸域および沖合域における栄養塩類およびクロロフィル *a* 濃度

海洋環境のモニタリングにより、北海道日本海における1988年12月から2015年2月までの30年弱におよぶ同一定点の偶数月別深度別栄養塩類およびChl. *a*濃度のデータを得ることができた。沿岸域のStn. A, Bおよび沖合域のStn. Cにおけるモニタリング開始以降の月別表面NO₃-N濃度（平均値±標準偏差）およびその範囲、表面から深度600（400）mまでの濃度範囲をTable 2-6に、月別平均NO₃-N濃度の鉛直分布をFig. 2-6に示す。Stn. A, B, Cにおけるモニタリング開始以降の表面NO₃-N濃度は、それぞれ0~6.6μM, 0~7.9μM, 0~9.5μMの範囲を示した。Stn. A, B, Cにおけるモニタリング開始以降の表面から深度600（400）mまでのNO₃-N濃度は、それぞれ0~37.9μM, 0~30.4μM, 0~33.7μMの範囲を示した。

Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の月別表面 DIP 濃度（平均値±標準偏差）およびその範囲、表面から深度 600（400）m までの濃度範囲を Table 2-7 に、月別平均 DIP 濃度の鉛直分布を Fig. 2-7 に示す。Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の表面 DIP 濃度は、それぞれ 0~0.6μM, 0~0.7μM, 0~0.8μM の範囲を示した。Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の表面から深度 600m までの DIP 濃度は、それぞれ 0~4.1μM, 0~2.7μM, 0~3.5μM を示した。

Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の月別表面 DSi 濃度（平均値±標準偏差）およびその範囲、表面から深度 600（400）m までの濃度範囲を Table 2-8 に、月別平均 DSi 濃度の鉛直分布を Fig. 2-8 に示す。Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の表面 DSi 濃度は、それぞれ 0~10.6μM, 0.1~10.8μM, 0.3~17.4μM の範囲を示した。Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の表面から深度 600m までの DSi 濃度は、それぞれ 0~68.5μM, 0~56.1μM, 0.3~75.5μM の範囲を示した。

Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の月別 Chl. *a* 極大濃度（平均値±標準偏差）およびその範囲、表面から深度 200m までの濃度範囲を Table 2-9 に、月別平均 Chl. *a* 濃度の鉛直分布を Fig. 2-9 に示す。Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の Chl. *a* 極大濃度は、それぞれ 0.3~10.1mg m⁻³, 0.2~8.9mg m⁻³, 0.3~5.5mg m⁻³ の範囲を示した。Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の表面から深度 200m までの Chl. *a* 濃度は、それぞれ 0~10.1mg m⁻³, 0~8.9mg m⁻³, 0~5.5mg m⁻³ の範囲を示した。

3.4 日本海固有水の分布深度、水温、塩分および栄養塩濃度

沿岸域の Stn. A, B および沖合域の Stn. C におけるモニタリング開始以降の $\sigma_t=27.3$ (日本海固有水の代表値) の月別深度 (平均値 $\pm$ 標準偏差) およびその範囲を Table 2-10 に示す。平均深度 (範囲) は, Stn. A, B, C でそれぞれ $365.4\pm46.9\text{m}$ ($229.7\sim484.4\text{m}$) , $359.1\pm54.6\text{m}$ ($221.9\sim467.2\text{m}$) , $234.2\pm62.1\text{m}$ ($98.8\sim396.2\text{m}$) の範囲を示した。

Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の $\sigma_t=27.3$ の月別水温 (平均値 $\pm$ 標準偏差) およびその範囲を Table 2-11 に示す。平均水温 (範囲) は, Stn. A, B, C でそれぞれ $1.0\pm0.1^\circ\text{C}$ ($0.8\sim1.2^\circ\text{C}$) , $1.0\pm0.1^\circ\text{C}$ ($0.8\sim1.9^\circ\text{C}$) , $1.1\pm0.1^\circ\text{C}$ ($0.8\sim1.7^\circ\text{C}$) を示した。

Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の $\sigma_t=27.3$ の月別塩分 (平均値 $\pm$ 標準偏差) およびその範囲を Table 2-12 に示す。平均塩分 (範囲) は, Stn. A, B, C でそれぞれ 34.1 ± 0.0 ($34.0\sim34.1$) , 34.1 ± 0.0 ($34.1\sim34.1$) , 34.1 ± 0.0 ($34.1\sim34.1$) を示した。

Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の $\sigma_t=27.3$ の月別 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度 (平均値 $\pm$ 標準偏差) およびその範囲を Table 2-13 に示す。平均 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度 (範囲) は, Stn. A, B, C でそれぞれ $20.7\pm2.8\mu\text{M}$ ($13.1\sim26.2\mu\text{M}$) , $21.5\pm4.7\mu\text{M}$ ($8.9\sim33.2\mu\text{M}$) , $18.1\pm2.3\mu\text{M}$ ($11.7\sim22.6\mu\text{M}$) を示した。Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の $\sigma_t=27.3$ の月別 DIP 濃度 (平均値 $\pm$ 標準偏差) およびその範囲を Table 2-14 に示す。平均 DIP 濃度 (範囲) は, Stn. A, B, C でそれぞれ $1.6\pm0.3\mu\text{M}$ ($0.5\sim2.3\mu\text{M}$) , $1.7\pm0.4\mu\text{M}$ ($0.6\sim2.8\mu\text{M}$) , $1.3\pm0.2\mu\text{M}$ ($0.3\sim1.6\mu\text{M}$) を示した。Stn. A, B, C におけるモニタリング開始以降の $\sigma_t=27.3$ の月別 DSi 濃度 (平均値 $\pm$ 標準偏差) およびその範囲を Table 2-15 に示す。平均 DSi 濃度 (範囲) は, Stn. A, B, C でそれぞれ $33.7\pm7.6\mu\text{M}$ ($14.4\sim49.8\mu\text{M}$) , $35.5\pm10.2\mu\text{M}$ ($13.3\sim51.4\mu\text{M}$) , $25.2\pm6.4\mu\text{M}$ ($4.8\sim42.2\mu\text{M}$) を示した。

4 考察

北海道周辺海域 (太平洋, オホーツク海, 日本海) のうち日本海は, 黒潮から分岐し, 対馬海峡から日本列島に沿って北上する高水温・貧栄養の対馬暖流に覆われるため, 同緯度のオホーツク海および太平洋と比較して生産性の低い海域であると考えられている。一方で, 対馬暖流の下層には, 低水温・高栄養の日本海固有水が分布し, 表層の栄養塩環境や基礎生産に影響を及ぼす可能性がある。そのため, 北海道日本海における栄養塩供給特性を明らかにするためには, 対馬暖流水および日本海固有水の分布特性について把握する必要がある。

表層に供給された栄養塩類は, 有光層内において基礎生産者に消費され, 有機物として生産される。そのため, 生産が分解より卓越する表層の栄養塩は, 枯渇しているか低濃度を示す。一方で, 有光層で生産された有機物は, 沈降し

ながら徐々に分解され、栄養塩として再生する。そのため、分解が生産より卓越する深層の栄養塩は、表層より高濃度を示す。北海道日本海における栄養塩濃度は、沿岸域および沖合域ともにいずれの月も全項目において表層で低く深層で高い鉛直分布を示した。栄養塩類のうち、 $\text{NO}_3\text{-N}$ およびDIPは、バクテリア等分解者の生物学的作用により分解されるため、DSiより再生が速く、ある深度以降ではほぼ一定濃度の鉛直分布を示す。一方で、DSiは主に化学的作用により分解されるため、 $\text{NO}_3\text{-N}$ およびDIPより再生が遅く、深度とともに上昇する濃度分布を示す。本海域における $\text{NO}_3\text{-N}$ およびDIP濃度も、150m以深で鉛直方向への変化が小さくなり、500m以深でほぼ一定となる鉛直分布を示した。DSi濃度も $\text{NO}_3\text{-N}$ およびDIP濃度とは異なり、500m以深でも上昇する鉛直分布を示した。

栄養塩濃度は、主に100m以浅で顕著な季節変動を示し、100m以浅では季節変動をほとんど示さなかった。そこで本章では、観測データを100m以浅（表層）および100m以深（深層）に区分し、両層における栄養塩特性の現状、季節変動および中長期変動について考察した。

4.1 表層における栄養塩類およびクロロフィル a 濃度の分布特性

一般に、亜寒帯および温帯域における表層の栄養塩濃度は、冬季に上昇し、夏季に低下する明瞭な季節変動を示す（Jackson 1977; Chapman and Craigie 1977; Asare and Harlin 1983）北海道日本海における表層の栄養塩濃度も、沿岸域および沖合域ともに冬季（2月）に最も高く、春季（4月）に低下し、初夏（6月）から秋季（10月）にかけて低レベルで推移した後、初冬（12月）に上昇する明瞭な季節変動を示した。表層水温は、沿岸域および沖合域ともに栄養塩濃度の季節変動と対応して、高濃度である冬季に低い値を、低濃度である夏季に高い値となる変動傾向を示した。表層 σ_t は、沿岸域および沖合域ともに、表層水温の季節変動と対応して、低水温である冬季に大きく、高水温である夏季に小さくなる変動傾向を示した。MLDは、沿岸域および沖合域ともに、表層水温の季節変動と対応して、低水温である冬季に深く、高水温である夏季に浅くなる変動傾向を示した。一方で、表層塩分は、表層栄養塩濃度や表層水温の季節変動と対応せず、沿岸域および沖合域ともに年間を通じて平均33.6~34.1の範囲に集中した。そのため、本調査海域では塩分の密度分布に与える影響が相対的に小さく、水温による密度分布の変化とそれに伴う表層への栄養塩供給が支配的であり、表層への栄養塩供給において河川や排水等の陸水からの影響は大きくないことが示唆された。また、植物プランクトン現存量の指標であるChl. a 濃度は、沿岸域および沖合域ともに春季に最大値を示し、春季の昇温、MLDの浅化および栄養塩濃度の低下に対応した。

これらのことから、本海域における表層の栄養塩濃度は、鉛直混合による下

層からの供給および基礎生産者による消費のバランスにより、以下のような季節変動特性を示すことが確認された。

(1) 冬季（2月）：海面冷却（表面水温: 2.0~9.4℃）に伴う表層の密度上昇（表面 σ_t : 26.2~27.2）によりMLDが年間で最も深くなり（27.9~297.0m），活発な鉛直混合に伴う下層からの栄養塩供給によって，表層の栄養塩濃度は年間最大値（表面NO₃-N: 4.3~9.5μM, DIP: 0.3~0.8μM, DSi: 3.0~17.4μM）を示す。基礎生産者による消費は，深いMLDによる低Chl. *a*濃度（極大値: 0.3~1.2mg m⁻³）から，ほとんど無視できると考えられる。

(2) 春季（4月）：海面加熱（表面水温: 4.1~10.1℃）に伴う表層の密度低下（表面 σ_t : 25.5~27.1）により成層が発達（MLDが浅化: 8.0~150.0m）する。そのため，下層からの新たな栄養塩供給はほとんどなく，表層の栄養塩濃度は植物プランクトンの春季ブルームや海藻類の消費により低下し（表面NO₃-N: 0~8.8μM, DIP: 0~0.8μM, DSi: 0.1~15.5μM），Chl. *a*濃度は年間最大値（極大値: 0.3~10.1mg m⁻³）を示す。

(3) 初夏から秋季（6月から10月）：海面加熱（表面水温: 9.7~26.1℃）に伴う表層の密度低下（表面 σ_t : 21.7~26.3）により成層（浅いMLD: 3.4~72.1m）状態が継続し，下層からの新たな栄養塩供給はほとんどないこと，冬季に供給・蓄積された表層の栄養塩は，春季の基礎生産者による消費により既に枯渇していることから，表層栄養塩濃度は年間最低値（表面NO₃-N: 0~2.9μM, DIP: 0~0.4μM, DSi: 0~11.8μM）を示す。低栄養塩濃度による低Chl. *a*濃度（極大値: 0.2~2.5mg m⁻³）から，基礎生産者による消費はほとんど無視できると考えられる。

(4) 初冬（12月）：海面冷却（表面水温: 5.9~14.4℃）に伴う表層の密度上昇（表面 σ_t : 25.1~27.0）により成層が崩壊し（MLDの深化: 25.4~133.3m），鉛直混合に伴う下層からの供給によって，表層の栄養塩濃度は上昇する（表面NO₃-N: 0.1~5.0μM, DIP: 0.1~0.4μM, DSi: 2.7~8.7μM）。基礎生産者による消費は，MLDの深化による低Chl. *a*濃度（極大値: 0.3~1.2mg m⁻³）から，ほとんど無視できると考えられる。

本海域において，表層の栄養塩濃度が顕著に上昇する時期は，年間のうち冬季の一回のみである。春季の栄養塩濃度は，冬季の半分以下にまで低下し，少なくとも初夏から秋季までの約6ヶ月間，すなわち一年の約半分は，栄養塩の枯渇した状態が継続する。また，植物プランクトン現存量は春季ブルームによって増大し，Chl. *a*濃度の顕著な上昇として検出される。したがって，北海道

日本海のうち、陸水等の他からの栄養塩供給に乏しい海域では、冬季における深層からの栄養塩供給が基礎生産に重要であると考えられた。

北海道日本海における冬季の表面 $\text{NO}_3\text{-N}$ および DIP 濃度は、過去 30 年弱で $4.3\sim 9.5\mu\text{M}$ および $0.3\sim 0.8\mu\text{M}$ の範囲で変動した。駒木は、北海道周辺沿岸海域における表面 $\text{NO}_3\text{-N}$ および DIP 濃度の年間最大値を比較し、太平洋やオホーツク海での $5\sim 25\mu\text{M}$ および $1.0\sim 1.8\mu\text{M}$ に対し、日本海では $2\sim 10\mu\text{M}$ および $0.3\sim 0.6\mu\text{M}$ と低い範囲を示すことを報告している（駒木 1975）。また、本調査海域とほぼ同緯度に位置する噴火湾の栄養塩類および Chl. *a* 濃度と比較しても、季節変動は同様の傾向を示すが、年間最高値は噴火湾とともに 2~3 倍高い（西浜・川真田 1979; 西浜 1981）。これらのことから、北海道日本海は他の北海道周辺海域に比べて栄養塩濃度が低く、生産性の低い海域であることが確認された。

冬季では、活発な鉛直混合に伴う下層からの栄養塩供給によって、表層の栄養塩濃度は年間最大値を示す。一方で、MLDが臨界深度より深くなるため、本海域における Chl. *a* 濃度が極大値で $0.3\sim 1.2\text{mg m}^{-3}$ と低い値を示したように、水柱の純光合成量はマイナスとなり、現存量は増大しない（Sverdrup 1953）。冬季の表層栄養塩は、春季に基礎生産者により消費され、初夏頃までにほぼ枯渇する。そこで、冬季における表層混合層中の栄養塩濃度を鉛直混合による表層への栄養塩供給規模（春季ブルーム規模）の指標とし、表面栄養塩濃度で代表した。冬季の表面栄養塩濃度、MLDおよび表面水温について、沿岸域（Stn. A, B）および沖合域（Stn. C）で比較すると、沿岸域は、沖合域より深いMLDであるにも関わらず高水温であり、全項目の栄養塩濃度で低い値を示した。このような傾向は、両海域の鉛直的な水塊分布の違いに起因すると考えられた。すなわち、沿岸域では、表層が高温・貧栄養である対馬暖流水に周年覆われ、その下層に低温・高栄養塩である日本海固有水が分布するが、沖合域表層は対馬暖流水に覆われることはない。そのため、沿岸域では沖合域よりMLDが深いにも関わらず高水温・低栄養塩を示し、冬季の栄養塩供給規模（春季ブルーム規模）は、同緯度でも沿岸域より沖合域で大きいことが推察された。

春季は、基礎生産者が冬季に供給・蓄積された表層の栄養塩を利用して増大する重要な季節である。植物プランクトン等の浮遊性藻類の現存量は、海水の混合や移流により水塊とともに変化するため、コンブ類等の固着性藻類と区別して考える必要がある。日射量が増加する春季以降では、昇温により成層が発達し、MLDが臨界深度より浅くなることで、水柱の純光合成量がプラスとなり、現存量が増大する（Sverdrup 1953）。前述の通り、冬季に供給・蓄積された表層の栄養塩は、春季に基礎生産者により消費され、初夏頃までにほぼ枯渇することから、春季の表層水温、栄養塩および Chl. *a* 濃度は、栄養塩枯渇の時期、すな

わち春季ブルームの時期を反映すると考えられる。春季における早期の昇温は、MLDが臨界深度より浅くなる時期および成層化の時期を早め、栄養塩枯渇の時期、すなわちブルーム時期の早期化を促進する。一方で、春季における昇温の遅れは、MLDが臨界深度より浅くなる時期および成層化の時期を遅らせ、栄養塩枯渇の時期、すなわちブルーム時期の遅延化を促進する。春季の表面栄養塩濃度、MLDおよび表面水温について、沿岸域 (Stn. A, B) および沖合域 (Stn. C) で比較すると、沖合域は、沿岸域より浅いMLD (成層が発達) であるにも関わらず、沿岸域の冬季並みに低水温であり、全項目の栄養塩濃度で高い値を示した。しかしながら、Chl. *a*濃度の極大値は、冬季の表面栄養塩濃度が高い沖合域で低い値を示した。初夏には両海域ともに表層の栄養塩は枯渇し、Chl. *a*濃度も低く、水温も同程度を示したことから、春季ブルームは沿岸域では4月頃を中心に起こるが、沖合域では4~6月と沿岸域より遅れて起こるため、4月時点での栄養塩は残存し、高濃度を示したことが推定された。日本海における春季ブルームの時期は、極前線以南で早く (3~4月)、以北で遅い (5~6月) ことが報告されている (Kim et al. 2000)。極前線以北の日本側である北海道日本海における栄養塩供給規模 (春季ブルーム規模) は沖合域で大きい、春季ブルームの時期は沿岸域で早く、同緯度でも東西で異なる特性を示すことが明らかにされた。

初夏から夏季にかけては、冬季に供給・蓄積された表層の栄養塩が春季の基礎生産者による消費により既に枯渇していること、成層状態の継続により下層からの新たな栄養塩供給がほとんどないことから、表層の栄養塩およびChl. *a*濃度は両海域ともに低い値を示した。

秋季では、海面冷却に伴う表層の密度上昇により、成層が崩壊し始める (MLDの深化)。亜寒帯および温帯海域では、水温が低下し始める秋季の弱い鉛直混合により、表層に栄養塩が供給され、十分な日射を利用して植物プランクトン現存量が増大し、Chl. *a*濃度の上昇として検出される場合がある。しかしながら、本海域では明瞭な栄養塩およびChl. *a*濃度の上昇は確認されなかった。このことは、混合層が発達する直前である夏季における栄養塩濃度の鉛直分布より、秋季のMLDでの夏季の栄養塩は枯渇しており、夏季から秋季にかけてのMLDまで鉛直混合しても、栄養塩が表層に供給されないためと考えられた。栄養塩濃度の鉛直分布より、例えば表層に1 μ M程度の栄養塩が供給されるためには、最低でも深度50~75m程度のMLDが発達する必要がある、秋季における深度20~30m程度のMLDでは、表層での明瞭な栄養塩およびChl. *a*濃度の上昇は検出されないと判断された。

初冬では、さらなる海面冷却に伴う表層の密度上昇により成層崩壊が進行し、MLDは深度50~100m程度まで発達した。初冬のMLDでの秋季の栄養塩は枯渇しておらず、鉛直混合による栄養塩濃度の上昇が確認された。また、Chl. *a*濃度は

極大値で $0.3\sim 1.2\text{mg m}^{-3}$ と明瞭な上昇を示さなかったことから、本海域における初冬の栄養塩濃度は、表層への栄養塩供給の開始時期を反映すると考えられた。初冬における早期の水温低下は、鉛直混合の開始時期を早め、栄養塩供給開始時期の早期化を促進する。一方で、初冬における水温低下の遅れは、鉛直混合の開始時期を遅らせ、栄養塩供給開始時期の遅延化を促進する。そこで、初冬における表層混合層中の栄養塩濃度を鉛直混合による表層への栄養塩供給開始時期の指標とし、表面栄養塩濃度で代表した。初冬の表面栄養塩濃度、MLDおよび表面水温について、沿岸域（Stn. A, B）および沖合域（Stn. C）で比較すると、沿岸域では、沖合域よりMLDが深いにも関わらず、水温および栄養塩濃度はほぼ同程度であった。このような傾向は、沿岸域表層が周年高温・貧栄養である対馬暖流水に覆われているが、沖合域より深く鉛直混合することで、沖合域と同程度の水温および栄養塩濃度を示したと考えられ、本海域における初冬の栄養塩供給時期は、沿岸域と沖合域で大きく異ならないと推察された。

4.2 表層の栄養塩特性とホソメコンブおよび植物プランクトンの関係

ホソメコンブは、主に留萌以南の北海道日本海に分布する主要海藻類であり、北海道で最も古くから漁獲されている重要漁業種である。大正末期から昭和初期（1920~1950年）頃の生産量は4,000tを超えていたが（鳥居・田沢 1987）、磯焼けの進行により激減し、2010~2014年にかけては平均15tと著しく低下した。また、とろろ昆布やおぼろ昆布、きざみ昆布等の食用品として利用されるだけでなく、ウニやエゾアワビ等の磯根資源の餌料としても重要である。そのため、これら磯根資源の生産低下を招く磯焼けは、漁業関係者にとって喫緊の課題である。

北海道日本海における磯焼けの一要因として、海域の栄養塩不足が指摘されている。海藻類の基礎生産を制限する栄養塩種については、世界の各海域において報告がある（吉田ら 2011）。例えば、北海道のマコンブ *Saccharina japonica* は、春季から夏季にかけての栄養塩不足により、成長が低下する（Maita et al. 1991; Mizuta et al. 1994; 道津ら 1999）。また、亜寒帯および温帯海域では、窒素が海藻類の基礎生産を制限する栄養塩種であるとの報告が多い。例えば、カナダ・Nova Scotia のコンブ類の一種 *Laminaria longicruris* の成長率は、 $\text{NO}_3\text{-N}$ の枯渇する夏季に低下し、 $6\sim 7\mu\text{M}$ まで増加する冬季に上昇する（Chapman and Craigie 1977）。一方で、ジブラルタルやマラガン等のスペイン南部沿岸海域では、海水中の $\text{NH}_4\text{-N}$ が豊富であり、 $10\mu\text{M}$ 以上の DIN 濃度がほぼ周年を通じて観測される。そのため、DIP が褐藻綱コンブ目の一種 *Phyllariopsis purpurascens* や紅藻綱ウシケノリ科ポルフィラ属の一種 *Porphyra umbilicalis* 生産の制限要因である（Hernández et al. 1993a, b; Flores-Moya et al. 1995）。

北海道日本海において、月別の表面 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度 (μM) を縦軸に、DIP濃度 (μM) を横軸にとり、両栄養塩濃度比の関係から、本海域におけるホソメコンブの生産を制限する栄養塩種について検証した (Fig. 2-10)。JohnstonおよびAtkinson and Smithは、ホソメコンブ藻体を形成する窒素／リン (mol/mol) が25であることを報告している (Johnston 1971; Atkinson and Smith 1983)。 $\text{NO}_3\text{-N}$ およびDIP濃度が全窒素／リン= 25の直線上にプロットされれば、ホソメコンブに供給される海水中の $\text{NO}_3\text{-N/DIP}$ (mol/mol) も25となり、理論上どちらの栄養塩も過不足ない状態であることを意味する。値が直線の左側に分布すれば、海水中の $\text{NO}_3\text{-N/DIP}$ が25を超えリン制限を、直線の右側に分布すれば、海水中の $\text{NO}_3\text{-N/DIP}$ が25未満となり窒素制限を意味する。本海域における $\text{NO}_3\text{-N}$ およびDIP濃度は、沿岸域および沖合域ともにいずれの月も直線より右側に分布し、DINがホソメコンブの生産を制限する栄養塩種であると考えられた。また、本海域における植物プランクトンの生産を制限する栄養塩種について検証するために、表面 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、DIPおよびDSi濃度比を、植物プランクトン体の平均元素組成を示すRedfield比 (Redfield et al. 1963) およびBrzezinski比 (Brzezinski 1985) と比較した (Fig. 2-10, 11)。その結果、沿岸域および沖合域ともにいずれの月もDINが植物プランクトンの生産を制限する栄養塩種であると考えられた。これらの結果から、沖合表層水の移流や拡散により多くの栄養塩が沿岸域表層に供給される可能性はあるが、ホソメコンブおよび植物プランクトン生産への窒素制限は解消されないことが示唆された。また、各定点における $\text{NO}_3\text{-N/DIP}$ の鉛直分布をみると、観測を実施した深度600 (400) mまでのほぼ全層で16未満を示した (Fig. 2-12)。このことから、鉛直混合により多くの栄養塩が表層に供給される可能性はあるが、ホソメコンブおよび植物プランクトン生産への窒素制限は解消されないことが示唆された。

次に、制限栄養塩種として考えられる DIN 濃度と、ホソメコンブおよび植物プランクトンの関係について考察した。ホソメコンブは、冬季に配偶体が成長 (発芽) し、春季に孢子体が成長して最大藻体期を迎えた後 (阿部ら 1983; 1984) , 夏季から末枯れし、秋季に成熟して子嚢班から遊走子を放出する一年生藻類である (船野 1983)。室内実験より、ホソメコンブの配偶体が成長する冬季には、最低 $5\mu\text{M}$ 以上の DIN 濃度が必要であると考えられている (Mizuta et al. 2001; 瀬戸ら 2001)。冬季の沿岸域表層において、DIN の 90%以上を占める $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は、 $5\mu\text{M}$ 前後の最低レベルで分布し、ホソメコンブ配偶体の成長に必要な DIN が不足している可能性が示唆された (Fig. 2-10)。また、植物プランクトンの生育可能な最低栄養塩濃度の指標として、半飽和定数 (栄養塩取り込み速度が最大の半分になるときの栄養塩濃度) がしばしば用いられる。半飽和定数は、植物プランクトン種や水域により異なるが、Eppley らは水産生

物の餌料として一般的な動物プランクトンに利用されるケイ藻類の半飽和定数を $0.4\sim 5.1\mu\text{M}$ と報告している (Eppley et al. 1969b)。本海域における冬季の $\text{NO}_3\text{-N}$ は、沖合域で半飽和定数より高濃度で分布したが、沿岸域ではその境界濃度で分布し、植物プランクトンの生育において十分なレベルではない可能性が推察された (Fig. 2-10)。

海藻類の成長と栄養塩の関係については、吉田らが詳細に報告している (吉田ら 2011)。コンブの生育が良好な成長を示す海域では、栄養塩が季節変動を示しながらも、他から何らかの供給があり、夏季の枯渇期間は極めて短いか、溶存態無機窒素 (DIN) で $3\sim 4\mu\text{M}$ 以下を示さない特徴がある。例えば、カナダ・ケベック州沿岸海域では、夏季に $\text{NO}_3\text{-N}$ の枯渇期間が短いこと、 $\text{NH}_4\text{-N}$ が豊富であることから、コンブ類の成長を制限する要因は栄養塩ではなく光量の減少および低水温である (Anderson et al. 1981; Gendron 1989)。また、スコットランドの Fife 地方沿岸海域において最も栄養塩の豊富な St. Andrews に分布するコンブ類は、夏季に他生育地と比較して最大4倍の成長率を示す (Conolly and Drew 1985)。カナダ・Nova Scotia のコンブ類の一種 *Laminaria longicruris* の成長率は、 $\text{NO}_3\text{-N}$ の枯渇する夏季に低下し、 $6\sim 7\mu\text{M}$ まで増加する冬季に上昇するが、夏季に $\text{NO}_3\text{-N}$ を施肥することにより向上し、窒素が夏季の成長を制限することが示された (Chapman and Craigie 1977)。北海道日本海沿岸域でも、栄養強化はホソメコンブ胞子体の成長、現存量増大およびシリコン胞子体の成熟を促進することが明らかにされている (赤池ら 1998; 栗林ら 2014)。本沿岸域において、ホソメコンブ胞子体の成長期である春季の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は、冬季の半分以下で分布し、成熟期である秋季を含む6, 8, 10月の $\text{NO}_3\text{-N}$ は、ほぼ枯渇した状態で分布した (Fig. 2-10)。そのため、本海域では、ホソメコンブ胞子体の成長および成熟に必要なDINが不足している可能性が示唆された。しかしながら、本海域でも河川や排水等の陸水が周年流入し、栄養塩濃度が維持されていると考えられる場所では、ホソメコンブ群落が形成・維持している状況を確認できる場合がある。中多らは、北海道南西部日本海の忍路湾において、陸水の流入により春季の栄養塩濃度が上昇することを報告し、ホソメコンブ生育への影響を考察している (中多ら 2001)。春季の忍路湾では、栄養塩濃度が上昇するだけでなく、 $\text{NO}_3\text{-N/DIP}$ も30前後の高い値を示し、窒素制限が解消される。また、北海道西部日本海の石狩湾東岸は、石狩川の影響を受けやすいため、春季でも $\text{NO}_3\text{-N}$ が枯渇せず、高い $\text{NO}_3\text{-N/DIP}$ と 1mg m^{-3} 以上の $\text{Chl. } a$ が検出され、 $\text{NO}_3\text{-N}$ が枯渇し、低い $\text{NO}_3\text{-N/DIP}$ と $\text{Chl. } a$ がほとんど検出されない湾西岸とは対照的である。したがって、北海道日本海沿岸域では、河川や地下水、排水等のDIN/DIPの高い海水以外の流入による窒素供給や、窒素施肥等の人為的な窒素強化が窒素制限を解消し、春季ブルームの規模拡大および継続、ホソメコンブ等の海藻群落形成、規模拡

大および維持に寄与すると考えられた。

4.3 表層における栄養塩類およびクロロフィル a 濃度の中長期変動

栄養塩類および Chl. a 濃度に様々なパターンや一定のトレンドを示す中長期変動が存在することは、これまで親潮海域や北部太平洋、アラスカ湾等の様々な海域で報告されてきた (Freeland et al. 1997; Ono et al. 2001; 2002; Watanabe et al. 2005; Tadokoro et al. 2009)。しかしながら、極前線以北の日本側である北海道日本海における情報は少ない。そこで、海洋環境モニタリングにより得られた 1988 年以降における過去 30 年弱の時系列データから、北海道日本海において植物プランクトンおよびホソメコンブの生産を制限する DIN ($\text{NO}_3\text{-N}$) および Chl. a 濃度の中長期変動傾向について考察した。

栄養塩供給時期である冬季の表面 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度の中長期変動は、沿岸域 (Stn. A, B) および沖合域 (Stn. C) とともに 1990 年代に減少傾向を、2000 年代に増加傾向を示し、2000 年前後を境に変動傾向が異なった (Fig 2-13)。沿岸域ではホソメコンブ配偶体の成長に必要な最低レベル ($5\mu\text{M}$) で推移した。また、Eppley らの報告にあるケイ藻類の半飽和定数 ($0.4\sim 5.1\mu\text{M}$) と比較すると、沖合域では半飽和定数より高濃度で推移したが、沿岸域ではその境界濃度で推移し、植物プランクトンの生育において十分なレベルではない可能性が推察された。

冬季のMLD, 表面水温および表面 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度の関係について、沿岸域 (Stn. A, B) および沖合域 (Stn. C) で比較すると、沖合域 (Stn. C) では、MLDと表面 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は正の相関関係を、表面水温と $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は負の相関関係を、MLDと表面水温は負の相関関係を示した (Fig. 2-14)。これらの関係は、沖合域ではMLDが深まれば表面水温も低下し、表面 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度が上昇することを示唆する。一方で、沿岸域 (Stn. A, B) では、MLDと表面 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度、およびMLDと表面水温は相関関係を示さず、表面水温と $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度のみ負の相関関係を示した (Fig. 2-14)。これらの関係は、沿岸域表層が対馬暖流に覆われることに起因すると考えた。すなわち、冬季のMLDが深くても、高温・貧栄養である対馬暖流の勢力が強ければ、鉛直混合は対馬暖流水内で留まるため、表層への栄養塩供給量は期待されない。しかしながら、冬季のMLDが浅くても、対馬暖流の勢力が弱ければ、鉛直混合は高栄養の対馬暖流下層まで届くことが期待されるため、多くの栄養塩が表層に供給される可能性がある。したがって、本沿岸域における冬季の表層 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度には、単にMLDの深さだけでなく、対馬暖流の勢力が関与している可能性が示唆された。

春季の Chl. a 濃度は、沿岸域および沖合域とともに 1990 年代に減少傾向を示したが、2000 年代は沿岸域で増加傾向を、沖合域では低位で推移し、両海域で

2000 年代以降の変動傾向が異なった (Fig. 2-15)。また、春季の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は、沿岸域および沖合域ともに 1990 年代に減少傾向を示したが、2000 年代は沿岸域で低位での推移を、沖合域では上昇傾向を示し、両海域で 2000 年代以降の変動傾向が異なった。春季の Chl. *a* 濃度および栄養塩濃度は、春季ブルームの規模や時期によって変化する。春季における早期の昇温は、成層化 (MLD の浅化) の時期を早め、ブルーム時期の早期化を促進する。これに対して、春季における昇温の遅れは、成層化の時期を遅らせ、ブルーム時期の遅延化を促進する。沿岸域における春季の MLD は、2000 年代以降浅くなる傾向を示した (Fig. 2-16)。また、表面から MLD 付近までの水温差 (ΔT) も 2000 年代以降大きくなる傾向を示した (Fig. 2-17)。沿岸域では、表面水温 (SST) が 2000 年代以降高水温で推移していることから (Fig. 2-18)、早期の海面加熱に伴う成層の発達 (MLD の浅化) により、冬季に供給・蓄積された表層栄養塩の消費および植物プランクトン現存量 (Chl. *a* 濃度) の増大時期が早まり、春季ブルーム時期の早期化が進行している可能性が示唆された。類似の傾向については、千葉・才野らが "Early summer hypothesis" として指摘している (千葉・才野 2002)。春季ブルーム時期の変化は、食物網の上位にある動物プランクトンや魚類の餌要求時期との間にずれ (ミスマッチ) を引き起こし、基礎生産の規模に変化がなくても、水産資源や海洋生態系に深刻な影響を与える可能性がある。一方で、沖合域における春季の MLD は顕著な変動傾向を示さなかったが (Fig. 2-16)、表面から MLD 付近までの水温差 (ΔT) は、沿岸域と同様に大きくなる傾向を示した (Fig. 2-17)。沖合域では、春季の表面水温 (SST) が顕著な変動傾向を示さなかったことから (Fig. 2-18)、成層の発達時期は早まるが、下層からの低温水塊の上昇により、春季における表層栄養塩の消費および植物プランクトン現存量 (Chl. *a* 濃度) の増大時期が遅れ、春季ブルーム時期の遅延化が進行しているかもしれない。そのため、本海域における栄養塩供給規模 (春季ブルーム規模) は、1990 年代に縮小傾向を、2000 年代に増大傾向を示したが、ブルームの時期は沿岸域で早期化傾向を、沖合域で遅延化傾向を示している可能性が示唆された。

4.4 深層における栄養塩濃度の分布特性

日本海の深層に分布する日本海固有水は、日本海北西部のウラジオストク沖付近の海域で、冬季の強い海面冷却を受けて高密度となった海水が沈み込むことにより形成される (Sudo 1986; Seung and Yoon 1995)。一般に、対馬暖流が水温 5°C 以上、塩分 34.1 以上を示すのに対し、日本海固有水は水温 1°C 以下、塩分 34.1 以下、 $\sigma_t = 27.3$ (代表値) と低温・低塩分・高密度を示す。日本海固有水は、水温および塩分のレンジが極めて狭く、均質な水塊として扱われていた。しかし

ながら現在では、観測技術の進歩により、深度によってポテンシャル水温や溶存酸素量等の水質が異なり、いくつかの水塊に分類した報告がある。例えば、Senjyu and SudoおよびGamo and Horibeは、日本海固有水を浅いほうから順に上部固有水、深層水および底層水の三つに分類している（Senjyu and Sudo 1993; Gamo and Horibe 1983）。また、Senjyu and Sudoは、上部固有水と深層水の境界を深度800~1,000m、深層水と底層水の境界を深度2,000~2,500mとしている（Senjyu and Sudo 1994）。この分類に従えば、本研究における栄養塩濃度の観測最大深度は600mであり、上部固有水を観測していることになる。

本海域において、日本海固有水の代表値である $\sigma_t = 27.3$ の平均水温は、表層に比べて低い、季節変動および定点間での差をほとんど示さなかった。また、 $\sigma_t = 27.3$ の平均塩分および栄養塩濃度も表層に比べて高いが、季節変動および定点間での差をほとんど示さなかった。しかしながら、 $\sigma_t = 27.3$ の平均深度は沖合域より沿岸域で深かった。このことは、対馬暖流水が周年沿岸域表層を覆うため、日本海固有水がより深い層に分布することに起因すると考えられた。

4.5 深層における栄養塩濃度の中長期変動

日本海の水深は約 3,800m であるが、海峡の水深は 50~140m 程度と浅く、海水交換は表層に限られる。そのため、深層に分布し、閉鎖的な海盆に存在する日本海固有水は、他の海洋と隔離され、孤立した水塊である。このような特徴から、日本海固有水は、海面からの変動の応答が大洋の深層水よりも速く、地球温暖化や気候変動の影響を受け易い水塊であると考えられている。近年の研究により、日本海では最近数十年間で温暖化の傾向が認められ、それに伴い海洋のベルトコンベアベルト機能が低下していることが報告されている（Kim et al. 2001）。このことに関連して、日本海固有水の水質は一定の傾向をもって変動していることが明らかにされてきた。例えば、大和海盆西部および日本海盆東部の 1,000m 以深では、溶存酸素量の減少およびポテンシャル水温の上昇が継続していることが報告されている。この要因には、冬季の日本海北西部における海面冷却が弱まったため、海水の沈み込みが深層まで達しにくくなり、深層水および底層水の形成量が減少して日本海の深層循環が弱まった結果、新たに酸素供給がなくなったこと、上層からの熱の拡散などによって水温が上昇したことが考えられている。

日本海固有水の栄養塩濃度についてもいくつかの報告がある。例えば、舞鶴海洋気象台が年2~5回観測している越前岬沖観測定線（PM線）のうちPM-5において、 $\text{NO}_3\text{-N}$ および $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度の上昇傾向が報告されている（南ら 1999）。特に、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度の1972~1996年までの25年間の増加量は、最も小さい層でも $3.7\mu\text{M}$ と有意な上昇傾向であることを述べている。また、日本海固有水の中で鉛直的に

特に均一な底層水（深度2,500m）でも、 $\text{NO}_3\text{-N}$ および $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度の上昇傾向が報告されている。特に、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度の1972~1996年までの25年間の増加量は $4.0\mu\text{M}$ と、有意な上昇傾向であることを述べている。

北海道日本海における $\sigma_t = 27.3$ の深度は、1988年以降で沿岸域および沖合域ともに深くなる傾向を示した（Fig. 2-19a）。また、 $\sigma_t = 27.3$ 付近を示す沿岸域（Stn. A, B）の深度300, 400, (500, 600) mおよび沖合域の深度200, 300, 400, 500, 600mにおける σ_t は、1988年以降両海域ともに低下傾向を示した（Fig. 2-19b, c, d）。これらの結果は、1988年以降の北海道日本海において、日本海固有水の分布深度が深くなる傾向にあることを示唆する。沿岸域の深度300, 400, (500, 600) mおよび沖合域の深度200, 300, 400, 500, 600mにおける水温、塩分および栄養塩濃度の中長期変動をそれぞれみると、水温は1988年以降で両海域ともに上昇傾向を（Fig. 2-20）、塩分、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、DIPおよびDSi濃度は、両海域ともに低下傾向を示した（Fig. 2-21, 22, 23, 24）。これらの結果から、深層では1988年以降の過去30年弱で日本海固有水の分布深度が深くなることに伴い、同一深度における水温の上昇および栄養塩濃度の低下が進行し、これまでと同レベルのMLDでは、栄養塩が表層まで供給されにくい状態にある可能性が推察された。そのため、本海域における表層の栄養塩濃度および基礎生産の維持には、鉛直混合による下層からの供給のみならず、河川水や地下水、排水、施肥等の海域外からの補足的な供給が重要な役割を果たすと考えられた。

また、日本海固有水の代表値である $\sigma_t = 27.3$ における水温、塩分および栄養塩濃度の中長期変動についてそれぞれ検証した。 $\sigma_t = 27.3$ の水温および塩分は、沿岸域および沖合域ともに 1980 年代後半に低下傾向を、1990 年代に上昇傾向を、2000 年代に低下傾向を示した（Fig. 2-25）。 $\sigma_t = 27.3$ の栄養塩濃度は、両海域ともに全項目で 1980 年代後半に上昇傾向を、1990 年代に低下傾向、2000 年代に上昇傾向を示した（Fig. 2-26）。これらの結果から、北海道日本海における日本海固有水（上部固有水）の水質も一定の傾向をもって変化していることが確認された。本結果は、大和海盆西部および日本海盆東部の 1,000m 以深におけるポテンシャル水温や PM 線の 500m 以深におけるポテンシャル水温、 $\text{NO}_3\text{-N}$ および $\text{PO}_4\text{-P}$ 濃度の変動傾向と異なった。しかしながら、モニタリング期間では、1988/1999 年前後および 1998/1999 年前後に気候変動のレジーム・シフトが起きた可能性が指摘されている。また、非常に寒い冬季であった 2000 年から 2001 年にかけて、日本海固有水の形成域である日本海北西部で新しい底層水の沈み込みが観測され（Talley et al. 2003）、鉛直混合の促進により、数十年ぶりに低層水が形成されたことが明らかにされた（Kim et al. 2002）。その結果、2001 年の春季から夏季にかけて、形成域付近の日本海盆で新しい底層水の形成による溶存酸素量の増加等が確認されている（Kim et al. 2002; Senjyu et

al. 2002)。本結果で得られた $\sigma_t = 27.3$ における水温、塩分および栄養塩濃度の
中長期変動傾向は、これらと比較的同調していることから、本海域における日
本海固有水の水質は、地球規模の気候変動からの影響を受けて変動する可能性
が示唆された。そのため、本海域における表層への栄養塩供給を評価する際
には、対馬暖流および日本海固有水の分布のみならず、日本海固有水そのもの
の水質変化をレジーム・シフト等の気候変動と併せて考慮する必要があると考
えられた。

5 まとめ

本章では、北海道日本海において海洋環境のモニタリングを実施し、本海域
における栄養塩供給特性の現状を把握した。また、栄養塩と基礎生産の関連性
を明らかにするため、本海域の主要海藻類であるホソメコンブおよび植物プ
ラクトンとの関係について検証した。

北海道日本海における表層の栄養塩濃度は、一般的な亜寒帯および温帯海域
で特徴的な明瞭な季節変動を示し、鉛直混合による供給および基礎生産者によ
る消費のバランスによって変動することが確認された。冬季（2月）の海面冷
却に伴い、年間最大深度の鉛直混合により下層から供給された表層栄養塩は、
春季（4月）以降の日射量の増加および成層の発達に伴って起こる春季ブル
ームにより初夏（6月）頃まで消費され、初夏から秋季（10月）まで枯渇した状
態が継続した後、初冬（12月）以降の海面冷却に伴う鉛直混合により、再び表
層に供給され始める季節変動特性を示した。冬季の表面栄養塩濃度は、太平
洋やオホーツク海の年間最大値と比べて低く、生産性の低い海域であることが
確認された。

本海域を沿岸域と沖合域で比較すると、表層への栄養塩供給の開始時期は、
沿岸域と沖合域で大きく異ならないが、冬季の表層への栄養塩供給規模（春
季ブルームの規模）は沖合域で大きく、春季ブルームの時期は沿岸域で早く、
対馬暖流の分布との関連性が示唆され、同緯度でも東西で異なることが推察
された。また、本海域において植物プランクトンおよびホソメコンブの生産を
制限する栄養塩種は溶存態無機窒素（DIN）であり、沖合表層水の移流・拡散
および鉛直混合は、多くの栄養塩を沿岸域表層に供給する可能性はあるが、
ホソメコンブおよび植物プランクトン生産への窒素制限を解消しないことが
示唆された。

沿岸域における冬季の表面硝酸態窒素（ $\text{NO}_3\text{-N}$ ）濃度は、1990年代に減少傾
向を、2000年代に増加傾向を示したが、過去30年弱でホソメコンブ配偶体成
長（発芽）に必要な最低レベル（ $5\ \mu\text{M}$ ）で、沿岸性ケイ藻類の半飽和定数
（ $0.4\sim 5.1\ \mu\text{M}$ ）の境界レベルで推移した。沿岸域における表層への栄養
塩供給には、単に混合層深度だけではなく対馬暖流の勢力が関与している可
能性が推察された。また、

春季の沿岸域では成層化の時期が早まり、春季ブルーム時期の早期化が進行している可能性が示唆された。

日本海固有水の平均深度、水温、塩分および栄養塩濃度は、季節変動をほとんど示さなかった。しかしながら、過去 30 年弱でみると、日本海固有水の分布深度は深化傾向を示し、日本海固有水の水質も変動している状況が確認された。そのため、北海道日本海では、栄養塩が表層まで供給されにくい状態が進行している可能性があり、河川や地下水、排水等の溶存態無機窒素／溶存態無機リン（DIN/DIP）の高い海水以外の流入による窒素補給や施肥等の人為的な栄養強化が本海域の栄養塩不足および窒素制限を解消し、沿岸域における春季ブルーム規模の拡大や継続、ホソメコンブ等の海藻群落形成や規模拡大、維持に寄与すると考えられた。また、日本海固有水の平均深度、水温、塩分および栄養塩濃度は、季節変動および定点間での差をほとんど示さず、表層に比べて低温・高塩分・高栄養塩であった。しかしながら、過去 30 年弱でみると、日本海固有水の分布深度は 1988 年以降で深くなる傾向を示し、これに伴い、深層の同一深度における昇温および栄養塩濃度の低下が進行している状況が確認された。そのため、河川や地下水、排水等の DIN/DIP の高い海水以外の流入による窒素補給や施肥等の人為的な栄養強化が本海域の栄養塩不足および窒素制限を解消し、沿岸域における春季ブルームの規模拡大および継続、ホソメコンブ等の海藻群落形成、規模拡大および維持に寄与すると考えられた。また、日本海固有水の水質も一定の傾向をもって変化しており、本海域における表層への栄養塩供給を評価する際には、対馬暖流および日本海固有水の分布のみならず、日本海固有水そのものの水質変化をレジーム・シフト等の気候変動と併せて考慮する必要があると考えられた。

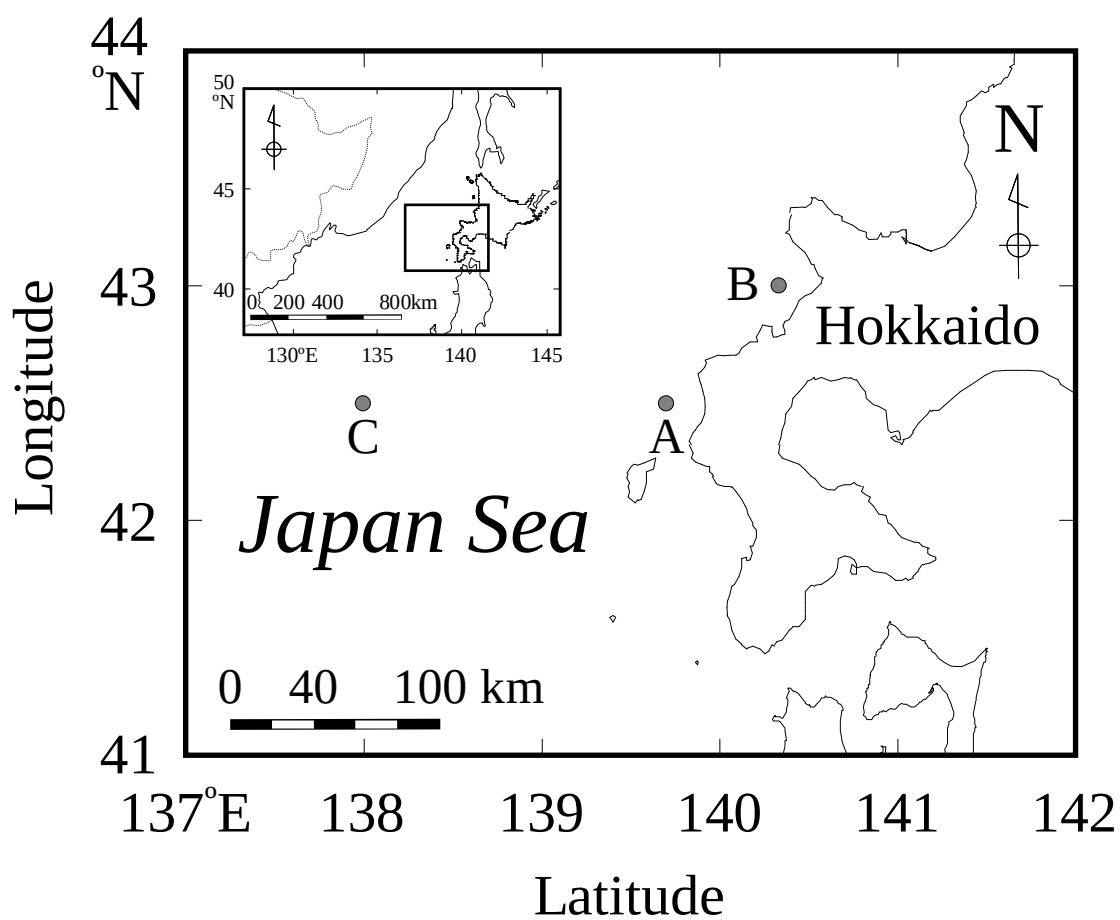


Fig.2-1 Sampling locations of the west coast of the Japan Sea off Hokkaido, Japan.

Table 2-1 Sampling points of the west coast of the Japan Sea off Hokkaido, Japan.

Stn.	Longitude	Latitude	Depth (m)
A	42° 30.15'	139° 39.79'	3700
B	43° 00.15'	140° 19.78'	469
C	42° 30.14'	137° 59.80'	3700

Table 2-2 Temperature (°C) in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	Depth	Temperature (°C)					
		February	April	June	August	October	December
A	0m	7.2±1.4	8.4±0.9	12.9±0.8	21.2±1.7	19.4±2.2	12.2±1.1
	0-600m	4.6-9.4	6.4-9.8	11.5-14.5	18.3-24.1	15.9-26.1	9.6-14.4
B	0m	6.4±1.1	8.2±1.0	12.8±1.1	20.9±1.4	19.4±1.7	11.3±0.7
	0-400m	0.7-8.4	0.9-10.1	0.9-14.9	1.3-23.7	0.8-25.1	0.8-12.3
C	0m	3.9±1.3	5.9±0.9	11.4±1.3	20.5±1.4	17.1±1.5	8.5±1.3
	0-600m	0.4-7.2	0.4-7.7	0.4-13.6	0.4-23.2	0.3-19.6	0.4-11.3

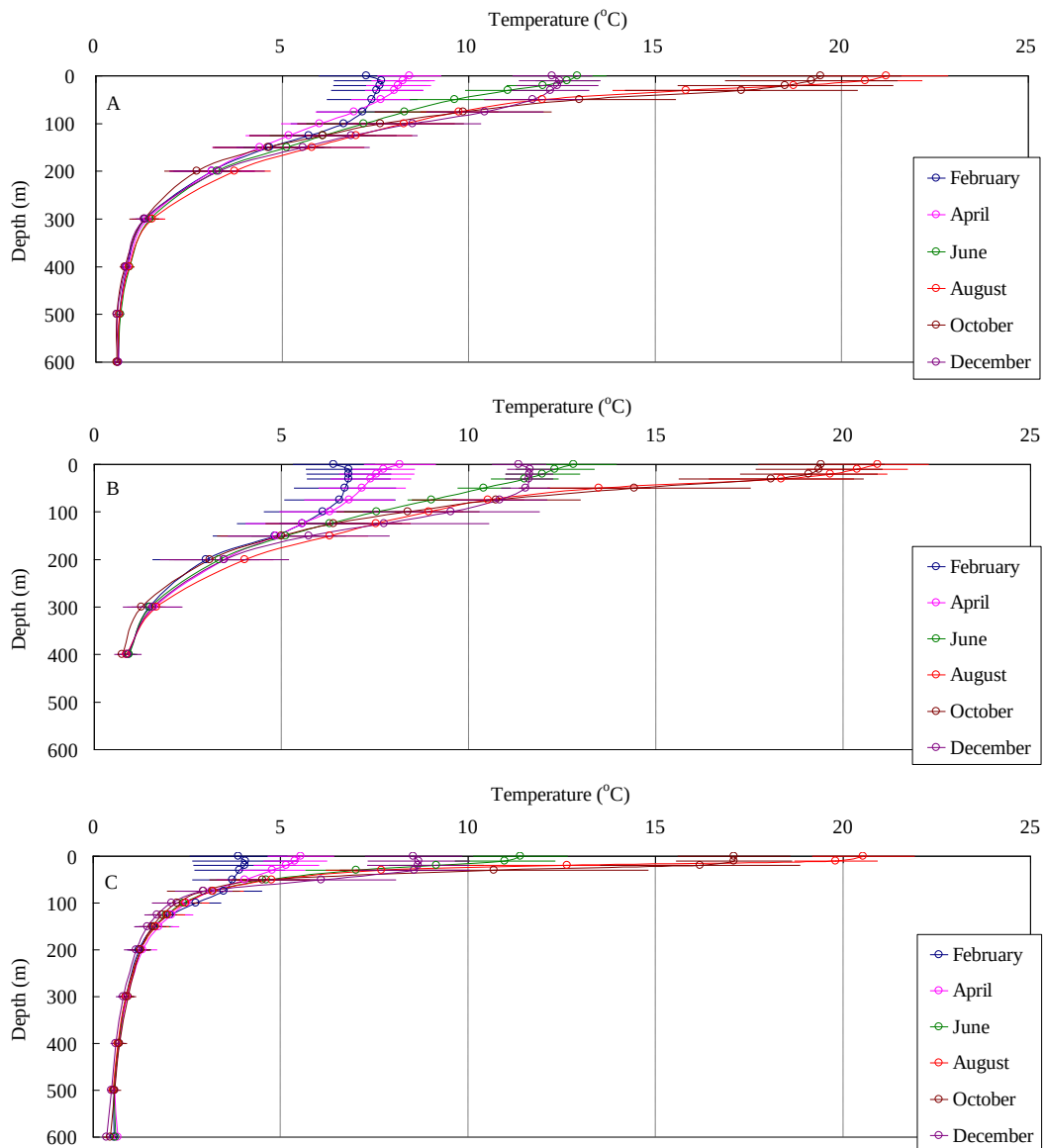


Fig. 2-2 Vertical profiles of temperature (°C) in each month at Stn. A, B, and C. Each data point of the depth is the mean value from 1988 to 2015, each error bar of the depth is the standard deviation from 1988 to 2015.

Table 2-3 Salinity in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	Depth	Salinity					
		February	April	June	August	October	December
A	0m	34.1±0.1	34.0±0.2	34.0±0.2	34.0±0.2	33.8±0.3	34.0±0.1
		33.9-34.3	33.6-34.3	33.6-34.3	33.7-34.4	33.2-34.5	33.7-34.3
	0-600m	33.9-34.3	33.4-34.2	33.6-34.5	33.7-34.5	33.2-34.5	33.7-34.4
B	0m	34.0±0.1	33.8±0.4	33.6±0.9	33.8±0.4	33.8±0.3	34.0±0.1
		33.7-34.3	32.8-34.2	30.6-34.7	32.7-34.3	33.2-34.2	33.8-34.2
	0-400m	33.7-34.3	32.8-34.2	30.6-34.7	32.7-34.4	33.2-34.5	33.8-34.2
C	0m	34.1±0.1	34.1±0.0	34.0±0.1	33.8±0.1	33.8±0.1	34.0±0.1
		34.0-34.2	34.0-34.2	33.9-34.1	33.7-34.0	33.5-34.0	33.8-34.3
	0-600m	34.0-34.2	34.0-34.2	33.9-34.2	33.7-34.2	33.5-34.3	33.7-34.3

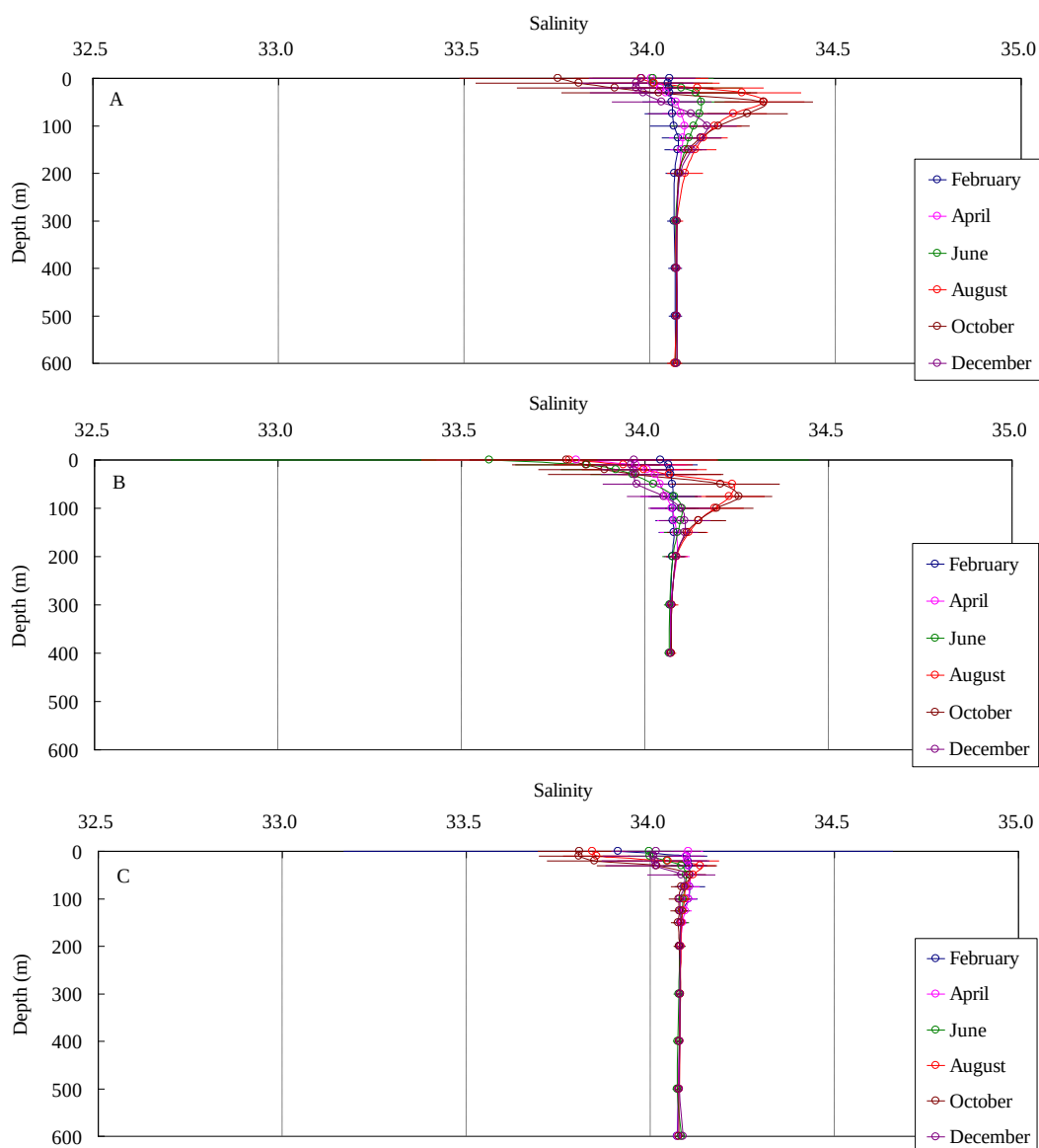


Fig. 2-3 Vertical profiles of salinity in each month at Stn. A, B, and C. Each data point of the depth is the mean value from 1988 to 2015, each error bar of the depth is the standard deviation from 1988 to 2015.

Table 2-4 Water density (σ_t) in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	Depth	σ_t					
		February	April	June	August	October	December
A		26.6 $\pm$ 0.2	26.4 $\pm$ 0.2	25.6 $\pm$ 0.2	23.7 $\pm$ 0.5	23.9 $\pm$ 0.7	25.7 $\pm$ 0.3
	0m	26.2-26.9	26.0-26.8	25.2-26.0	22.8-24.6	21.7-24.8	25.1-26.4
	0-600m	26.2-27.3	26.0-27.3	25.2-27.3	22.8-27.3	21.7-27.3	25.1-27.3
B		26.7 $\pm$ 0.2	26.3 $\pm$ 0.4	25.3 $\pm$ 0.7	23.6 $\pm$ 0.5	24.0 $\pm$ 0.5	25.9 $\pm$ 0.2
	0m	26.5-27.0	25.5-26.8	23.1-26.3	22.7-24.3	22.3-24.8	25.7-26.2
	0-400m	26.4-27.3	25.5-27.3	23.1-27.3	22.7-27.3	22.3-27.3	25.7-27.3
C		26.9 $\pm$ 0.7	26.9 $\pm$ 0.1	25.9 $\pm$ 0.2	23.7 $\pm$ 0.4	24.6 $\pm$ 0.5	26.4 $\pm$ 0.3
	0m	26.8-27.2	26.6-27.1	25.5-26.3	23.0-24.0	23.8-25.2	25.9-27.0
	0-600m	26.8-27.3	26.6-27.3	25.5-27.3	23.0-27.3	23.8-27.3	25.9-27.4

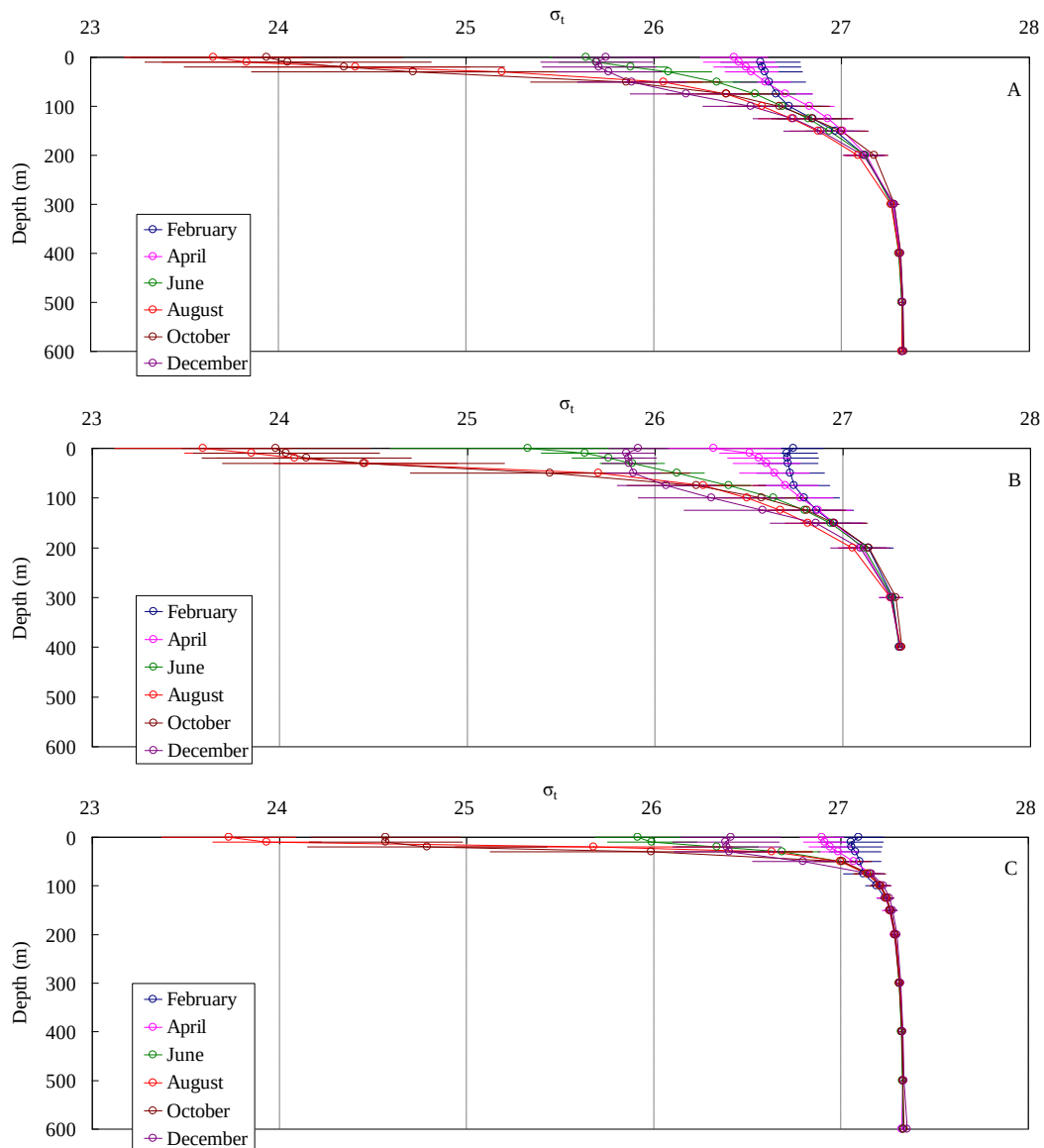


Fig. 2-4 Vertical profiles of water density (σ_t) in each month at Stn. A, B, and C. Each data point of the depth is the mean value from 1988 to 2015, each error bar of the depth is the standard deviation from 1988 to 2015.

Table 2-5 Mixed layer depth (MLD; m) in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	MLD (m)					
	February	April	June	August	October	December
A	111.4±29.8	63.8±23.1	25.4±11.4	15.2±6.8	25.2±10.8	61.0±17.8
	27.9-163.3	18.1-105.4	6.1-65.1	3.5-32.1	4.0-44.5	25.4-88.7
B	151.3±50.7	72.3±43.1	29.0±19.2	20.4±10.0	34.3±12.2	98.4±23.2
	91.1-297.0	8.0-150.0	3.4-72.1	4.7-33.6	13.0-56.3	59.4-133.3
C	113.6±46.3	47.1±23.2	17.0±7.9	10.3±3.5	21.9±6.0	43.9±10.9
	33.7-219.6	15.8-95.9	7.3-34.0	2.4-17.7	11.2-31.8	29.5-59.7

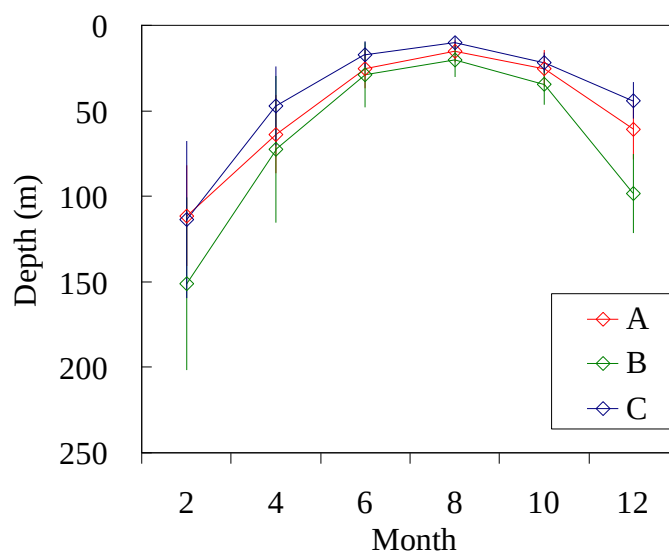


Fig. 2-5 Mixed layer depth (MLD; m) in each month at Stn. A, B, and C. Each data point of the depth is the mean value from 1988 to 2015, each error bar of the depth is the standard deviation from 1988 to 2015.

Table 2-6 NO₃-N concentration (μM) in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	Depth	NO ₃ -N (μM)					
		February	April	June	August	October	December
A	0m	5.3±0.7	1.2±1.6	0.3±1.0	0.3±0.5	0.2±0.5	2.3±0.8
	0-600m	4.3-6.6	0-4.4	0-0.4	0-2.2	0-1.7	1.0-4.1
B	0m	5.9±1.0	0.4±0.4	0.2±0.5	0.3±0.5	0.1±0.1	2.1±1.1
	0-400m	4.1-30.2	0-23.1	0-30.4	0-25.3	0-26.7	0.9-24.6
C	0m	7.2±1.5	4.8±1.8	0.2±0.3	0.3±0.7	0.3±0.6	1.8±1.5
	0-600m	4.7-9.5	2.4-8.8	0-1.0	0-2.9	0-2.6	0.1-4.7

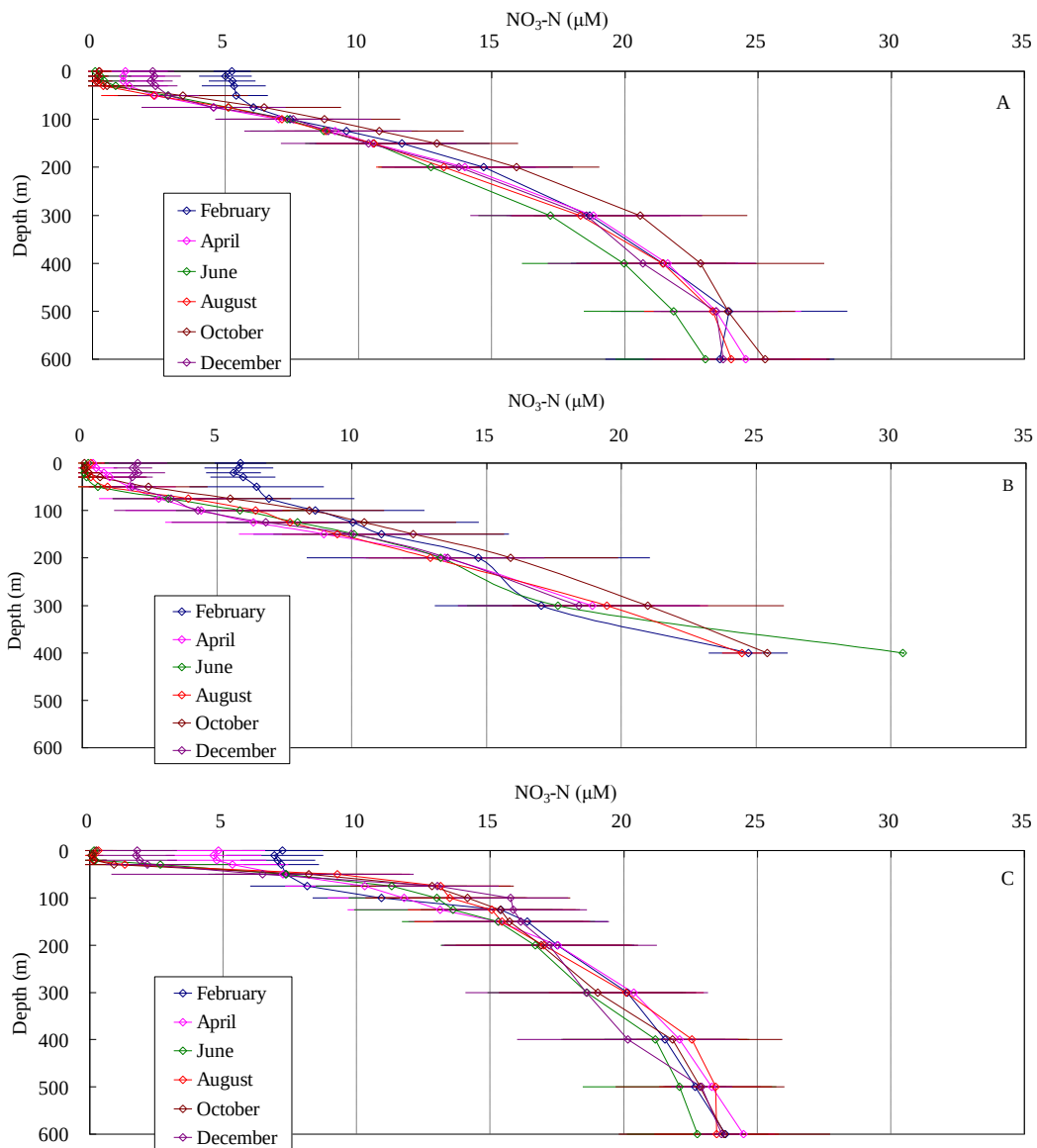


Fig. 2-6 Vertical profiles of NO₃-N concentration (μM) in each month at Stn. A, B, and C.

Each data point of the depth is the mean value from 1988 to 2015, each error bar of the depth is the standard deviation from 1988 to 2015.

Table 2-7 DIP concentration (μM) in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	Depth	DIP (μM)					
		February	April	June	August	October	December
A	0m	0.4 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.1	0.3 $\pm$ 0.1
		0.3-0.6	0-0.4	0-0.2	0-0.2	0-0.4	0.1-0.4
	0-600m	0-3.1	0-2.7	0-2.0	0-2.3	0-4.1	0.1-3.3
B	0m	0.5 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.0	0.1 $\pm$ 0.0	0.2 $\pm$ 0.1
		0.3-0.7	0-0.7	0-0.3	0-0.2	0-0.3	0.1-0.4
	0-400m	0-2.6	0-1.9	0-1.6	0-1.6	0-2.7	0-1.5
C	0m	0.6 $\pm$ 0.1	0.5 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.1	0.1 $\pm$ 0.1	0.2 $\pm$ 0.1
		0.4-0.8	0.2-0.8	0-0.3	0-0.2	0-0.3	0.1-0.4
	0-600m	0.4-2.5	0.2-2.1	0-1.9	0-2.0	0-3.5	0.1-1.9

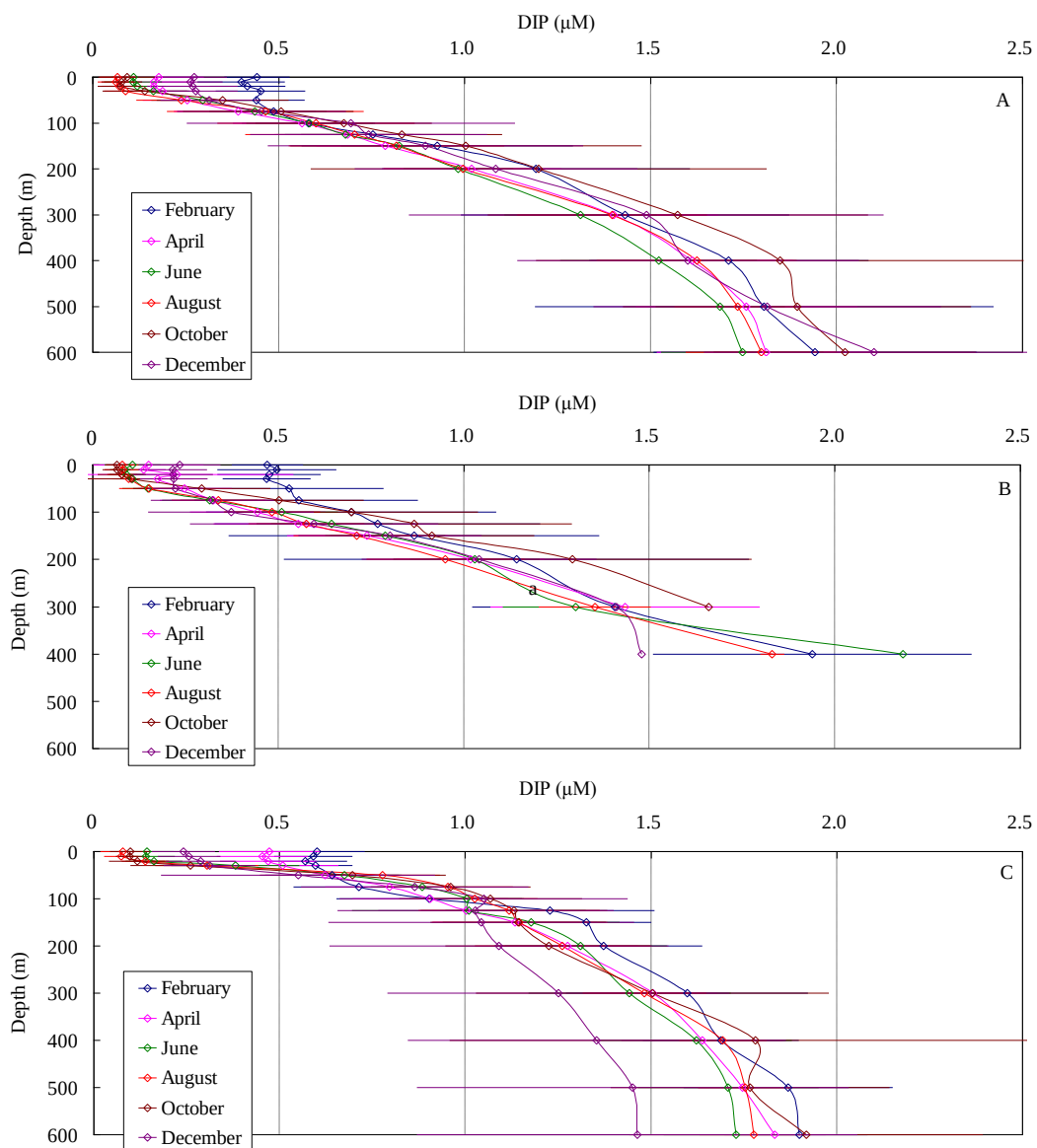


Fig. 2-7 Vertical profiles of DIP (μM) concentration in each month at Stn. A, B, and C. Each data point of the depth is the mean value from 1988 to 2015, each error bar of the depth is the standard deviation from 1988 to 2015.

Table 2-8 DSi concentration (μM) in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	Depth	DSi (μM)					
		February	April	June	August	October	December
A	0m	7.8 $\pm$ 1.2	2.2 $\pm$ 1.8	2.9 $\pm$ 1.7	2.6 $\pm$ 0.9	2.6 $\pm$ 1.3	4.8 $\pm$ 1.2
	0-600m	5.5-10.6	0.1-7.5	0.5-8.8	0.7-4.8	0-5.2	2.7-6.9
B	0m	8.0 $\pm$ 1.9	2.7 $\pm$ 2.6	3.7 $\pm$ 2.3	3.4 $\pm$ 1.8	3.0 $\pm$ 3.4	5.3 $\pm$ 1.8
	0-400m	3.0-10.8	0.1-9.0	1.2-6.6	0.9-8.6	0.6-4.1	2.8-8.7
C	0m	10.7 $\pm$ 3.2	9.2 $\pm$ 3.2	4.5 $\pm$ 2.9	5.1 $\pm$ 2.5	3.7 $\pm$ 1.4	4.9 $\pm$ 1.1
	0-600m	5.9-17.4	2.3-15.5	0.3-9.5	1.3-11.8	1.2-6.2	3.7-6.8

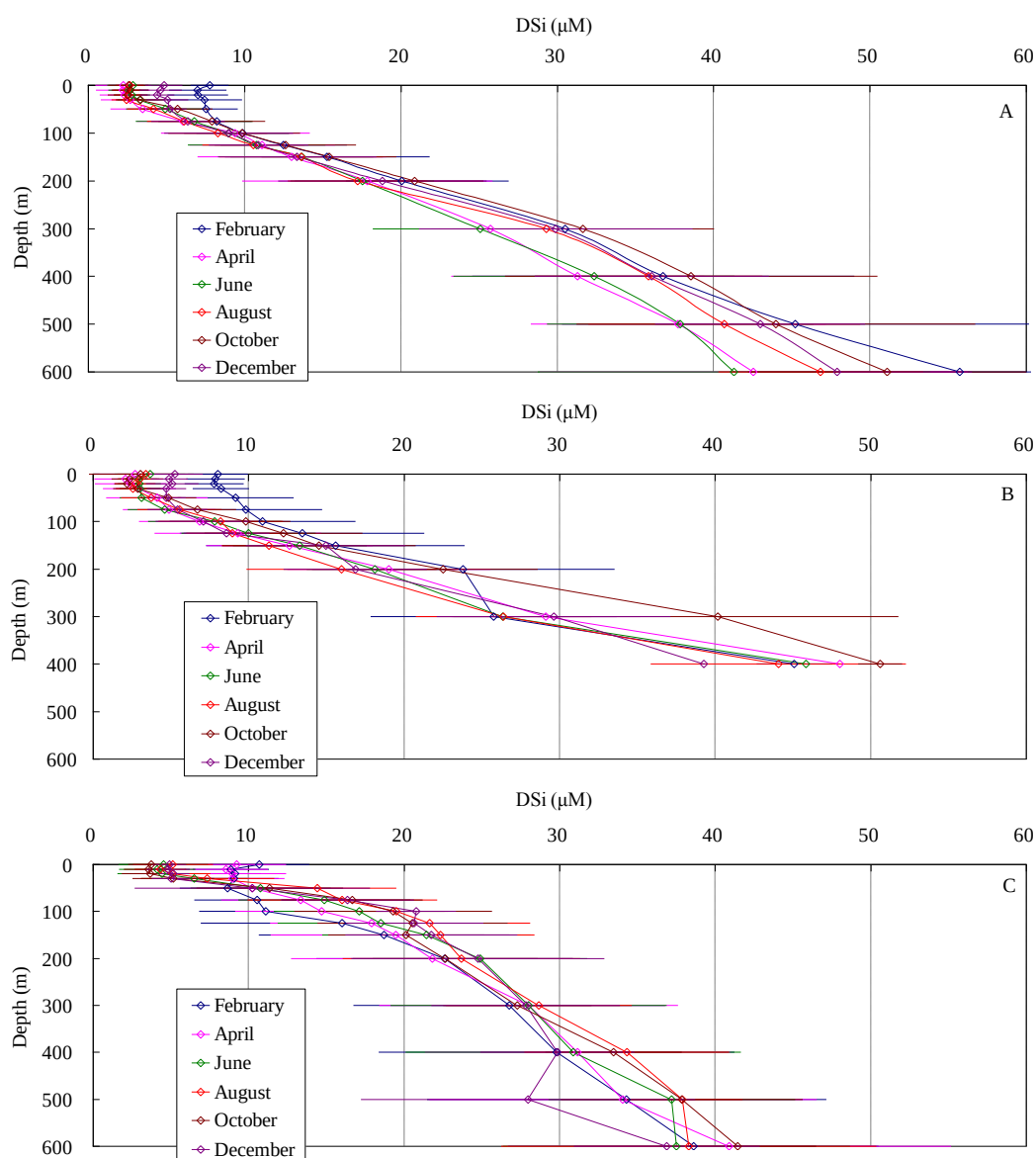


Fig. 2-8 Vertical profiles of DSi concentration (μM) in each month at Stn. A, B, and C. Each data point of the depth is the mean value from 1988 to 2015, each error bar of the depth is the standard deviation from 1988 to 2015.

Table 2-9 Chl. *a* concentration (mg m^{-3}) in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	Depth	Chl. <i>a</i> (mg m^{-3})					
		February	April	June	August	October	December
A	Maximum	0.5±0.2	4.1±1.9	1.0±0.4	0.7±0.3	0.7±0.5	0.6±0.2
	conc.	0.3-0.8	0.8-10.1	0.5-2.3	0.4-1.5	0.3-2.5	0.3-0.9
	0-200m	0-0.7	0-10.1	0-2.3	0-1.5	0-2.5	0-0.9
B	Maximum	0.5±0.2	4.5±1.7	0.8±0.3	0.6±0.4	0.7±0.5	0.6±0.2
	conc.	0.3-0.9	1.9-8.9	0.2-1.5	0.2-2.0	0.2-1.9	0.3-0.9
	0-200m	0-0.9	0-8.9	0-1.5	0-2.0	0-1.9	0-0.9
C	Maximum	0.5±0.3	1.6±1.5	1.3±0.5	0.7±0.3	0.5±0.2	0.8±0.2
	conc.	0.3-1.2	0.3-5.5	0.3-2.1	0.3-1.1	0.3-0.7	0.5-1.2
	0-200m	0-1.2	0-5.5	0-2.1	0-1.1	0-0.7	0-1.2

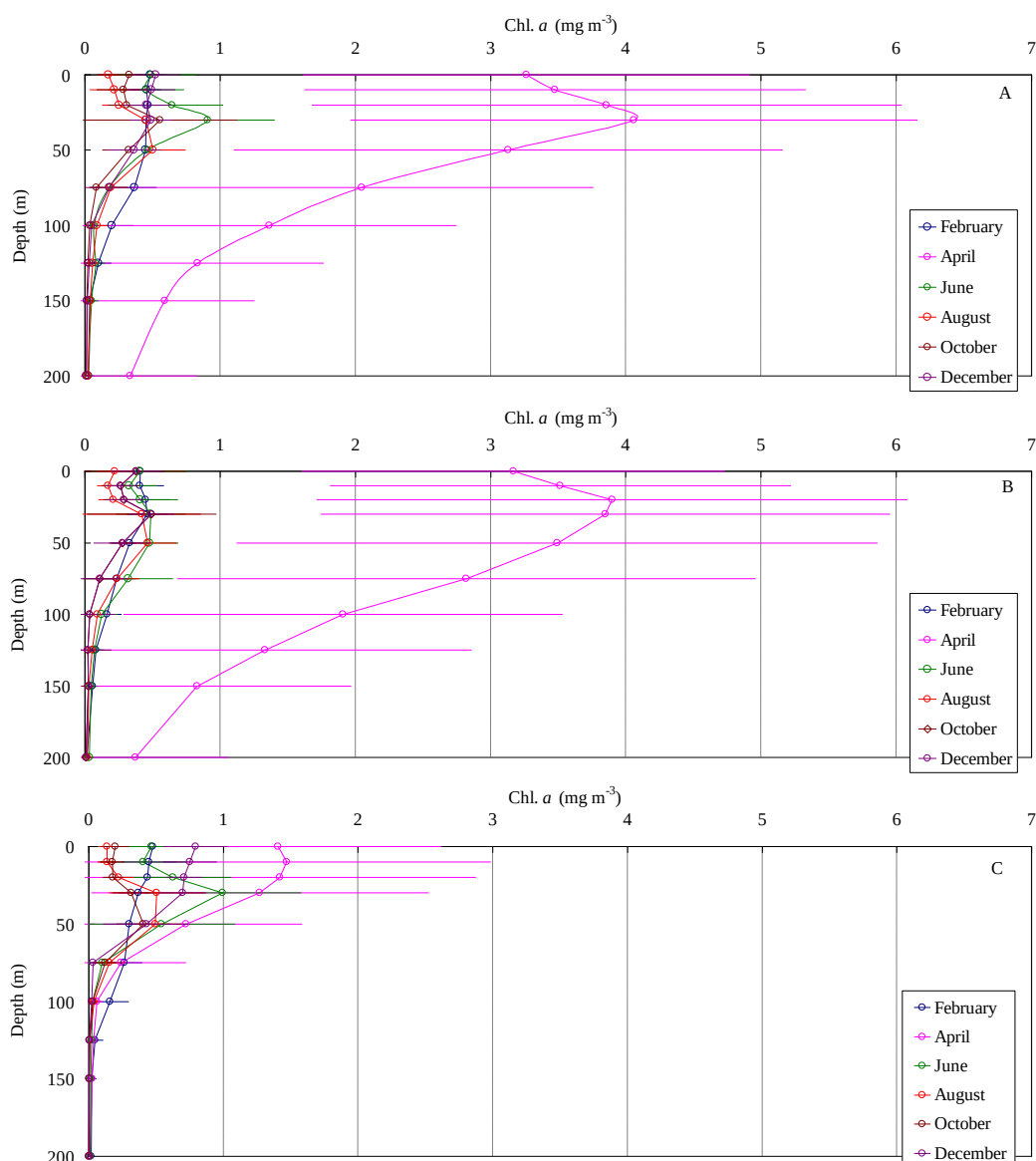


Fig. 2-9 Vertical profiles of Chl. *a* concentration (mg m^{-3}) in each month at Stn. A, B, and C.

Each data point of the depth is the mean value from 1988 to 2015, each error bar of the depth is the standard deviation from 1988 to 2015.

Table 2-10 Depth of 27.3 σ_t (m) in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	Depth of 27.3 σ_t (m)					
	February	April	June	August	October	December
A	365.9±48.9	357.6±50.6	379.0±34.3	381.0±34.8	342.0±42.5	357.3±45.7
	280.0-477.1	270.0-479.3	285.6-428.3	311.6-449.4	229.7-418.2	249.8-484.4
B	355.7±84.7	366.8±57.3	369.6±53.3	372.0±35.6	340.7±44.5	341.6±50.1
	221.9-459.4	251.1-467.2	246.2-445.0	247.4-441.9	257.9-401.9	243.7-405.3
C	237.9±73.5	241.4±66.4	236.1±61.4	228.7±47.8	244.7±68.0	205.2±51.6
	125.2-396.2	115.4-373.2	98.8-340.7	119.1-332.1	132.4-385.9	137.0-308.5

Table 2-11 Temperature of 27.3 σ_t (°C) in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	Temperature of 27.3 σ_t (°C)					
	February	April	June	August	October	December
A	1.0±0.1	1.0±0.1	1.0±0.1	1.0±0.1	1.0±0.1	1.0±0.1
	0.8-1.1	0.9-1.1	0.8-1.1	0.8-1.2	0.9-1.2	0.9-1.2
B	1.0±0.1	1.0±0.1	1.0±0.1	1.1±0.2	1.0±0.2	1.0±0.1
	0.8-1.1	0.9-1.3	0.9-1.6	0.8-1.9	0.8-1.7	0.8-1.1
C	1.1±0.1	1.1±0.2	1.1±0.1	1.1±0.1	1.0±0.1	1.1±0.1
	0.8-1.4	0.9-1.7	1.0-1.5	1.0-1.4	0.9-1.3	0.9-1.4

Table 2-12 Salinity of 27.3 σ_t in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	Salinity of 27.3 σ_t					
	February	April	June	August	October	December
A	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0
	34.1-34.1	34.0-34.1	34.1-34.1	34.1-34.1	34.1-34.1	34.0-34.1
B	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0
	34.1-34.1	34.1-34.1	34.1-34.1	34.1-34.1	34.1-34.1	34.1-34.1
C	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0	34.1±0.0
	34.1-34.1	34.1-34.1	34.1-34.1	34.1-34.1	34.1-34.1	34.1-34.1

Table 2-13 NO₃-N concentration of 27.3 σ_t (μ M) in each month at Stn. A and B.

Stn.	NO ₃ -N concentration of 27.3 σ_t (μ M)					
	February	April	June	August	October	December
A	20.4 $\pm$ 2.9	21.2 $\pm$ 2.7	19.7 $\pm$ 3.0	20.9 $\pm$ 2.5	21.5 $\pm$ 3.2	20.5 $\pm$ 2.6
	14.3-24.7	15.5-26.2	13.1-24.0	16.3-25.5	13.4-26.2	15.2-24.4
B	22.1 $\pm$ 4.1	20.4 $\pm$ 4.2	25.4 $\pm$ 11.1	23.1 $\pm$ 1.8	19.7 $\pm$ 6.0	18.7 $\pm$ 4.0
	17.1-28.3	16.0-24.3	17.5-33.2	19.7-25.2	8.9-25.4	15.9-21.6
C	18.0 $\pm$ 1.0	18.7 $\pm$ 1.5	17.7 $\pm$ 2.7	18.2 $\pm$ 2.4	18.2 $\pm$ 2.7	17.0 $\pm$ 2.8
	16.7-19.5	15.4-21.5	11.7-22.6	13.9-22.6	11.8-22.2	11.7-19.9

Table 2-14 DIP concentration of 27.3 σ_t (μ M) in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	DIP concentration of 27.3 σ_t (μ M)					
	February	April	June	August	October	December
A	1.6 $\pm$ 0.4	1.6 $\pm$ 0.3	1.5 $\pm$ 0.2	1.6 $\pm$ 0.3	1.6 $\pm$ 0.3	1.5 $\pm$ 0.4
	1.0-2.3	1.1-2.2	1.1-1.8	1.3-2.3	0.9-2.2	0.5-2.3
B	1.9 $\pm$ 0.5	1.5 $\pm$ 0.3	1.8 $\pm$ 0.8	1.7 $\pm$ 0.1	1.6 $\pm$ 0.5	1.5 $\pm$ 0.2
	1.3-2.8	1.1-1.7	1.3-2.4	1.6-1.8	0.6-2.1	1.3-1.7
C	1.4 $\pm$ 0.1	1.4 $\pm$ 0.1	1.4 $\pm$ 0.2	1.4 $\pm$ 0.1	1.3 $\pm$ 0.2	1.1 $\pm$ 0.4
	1.2-1.6	1.1-1.6	0.9-1.6	1.1-1.6	0.9-1.6	0.3-1.5

Table 2-15 DSi concentration of 27.3 σ_t (μ M) in each month at Stn. A, B, and C.

Stn.	DSi concentration of 27.3 σ_t (μ M)					
	February	April	June	August	October	December
A	34.2 $\pm$ 9.6	30.0 $\pm$ 6.4	34.1 $\pm$ 7.5	35.2 $\pm$ 6.1	35.0 $\pm$ 8.7	34.4 $\pm$ 6.9
	15.8-49.8	14.4-38.4	21.1-47.3	22.5-47.5	16.5-47.5	24.9-46.5
B	36.7 $\pm$ 10.6	29.5 $\pm$ 13.7	38.1 $\pm$ 18.5	35.6 $\pm$ 6.7	36.5 $\pm$ 12.8	33.5
	20.5-50.1	21.4-45.3	25.0-51.2	27.1-44.7	13.3-51.4	33.5
C	24.5 $\pm$ 8.9	23.8 $\pm$ 7.7	26.8 $\pm$ 6.3	25.8 $\pm$ 5.6	24.7 $\pm$ 4.8	25.6 $\pm$ 6.5
	5.3-31.4	4.8-35.2	16.1-42.2	13.4-33.8	16.3-32.2	21.4-38.8

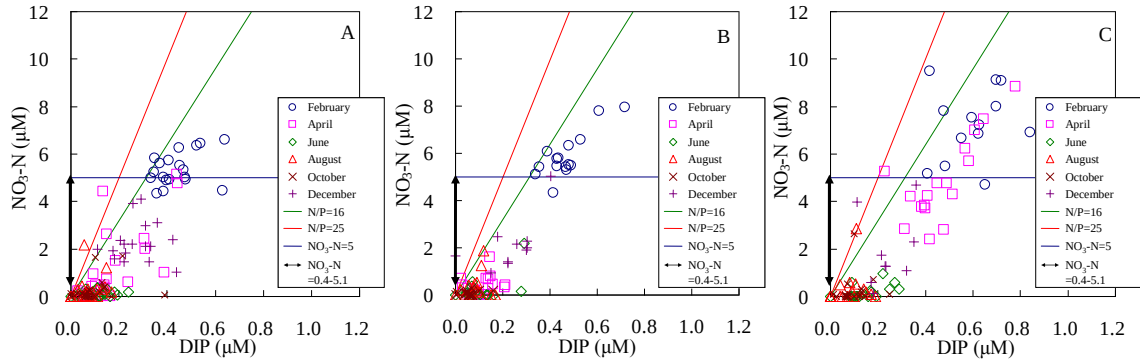


Fig. 2-10 Comparison of surface $\text{NO}_3\text{-N}$ and DIP concentration (μM) in each month at Stn. A, B, and C from 1988 to 2015. The green lines indicate the N/P are 16, the red lines indicate the N/P are 25, the blue lines indicate the critical concentration of $\text{NO}_3\text{-N}$ for matured gametophytes and formed sporophytes of *Saccharina japonica* var. *religiosa* ($5\mu\text{M}$), and bold lines indicate the half saturation constants for uptake of $\text{NO}_3\text{-N}$ by marine phytoplankton ($0.4\sim 5.1\mu\text{M}$).

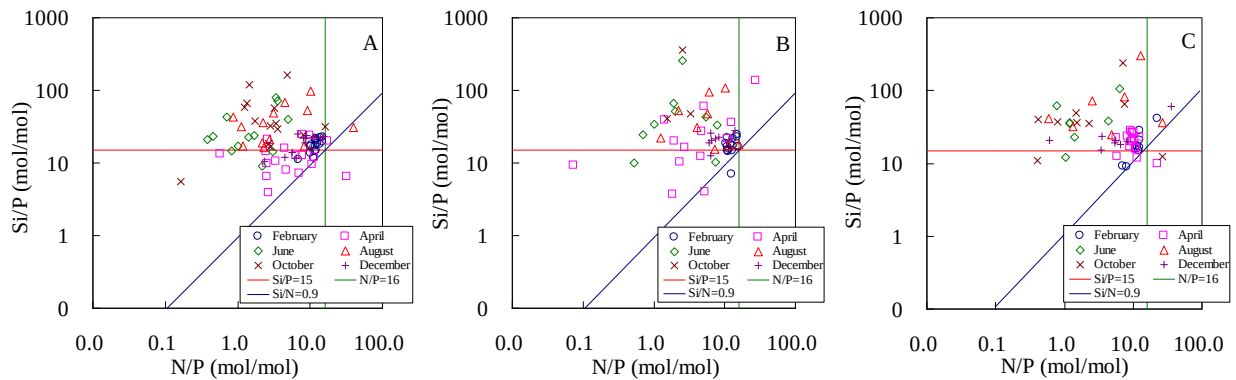


Fig. 2-11 Comparison of surface Si/P and N/P (mol/mol) in each month at Stn. A, B, and C from 1988 to 2015. The red lines indicate the Si/P are 15, the green lines indicate the N/P are 16, and the blue lines indicate the Si/N are 0.9.

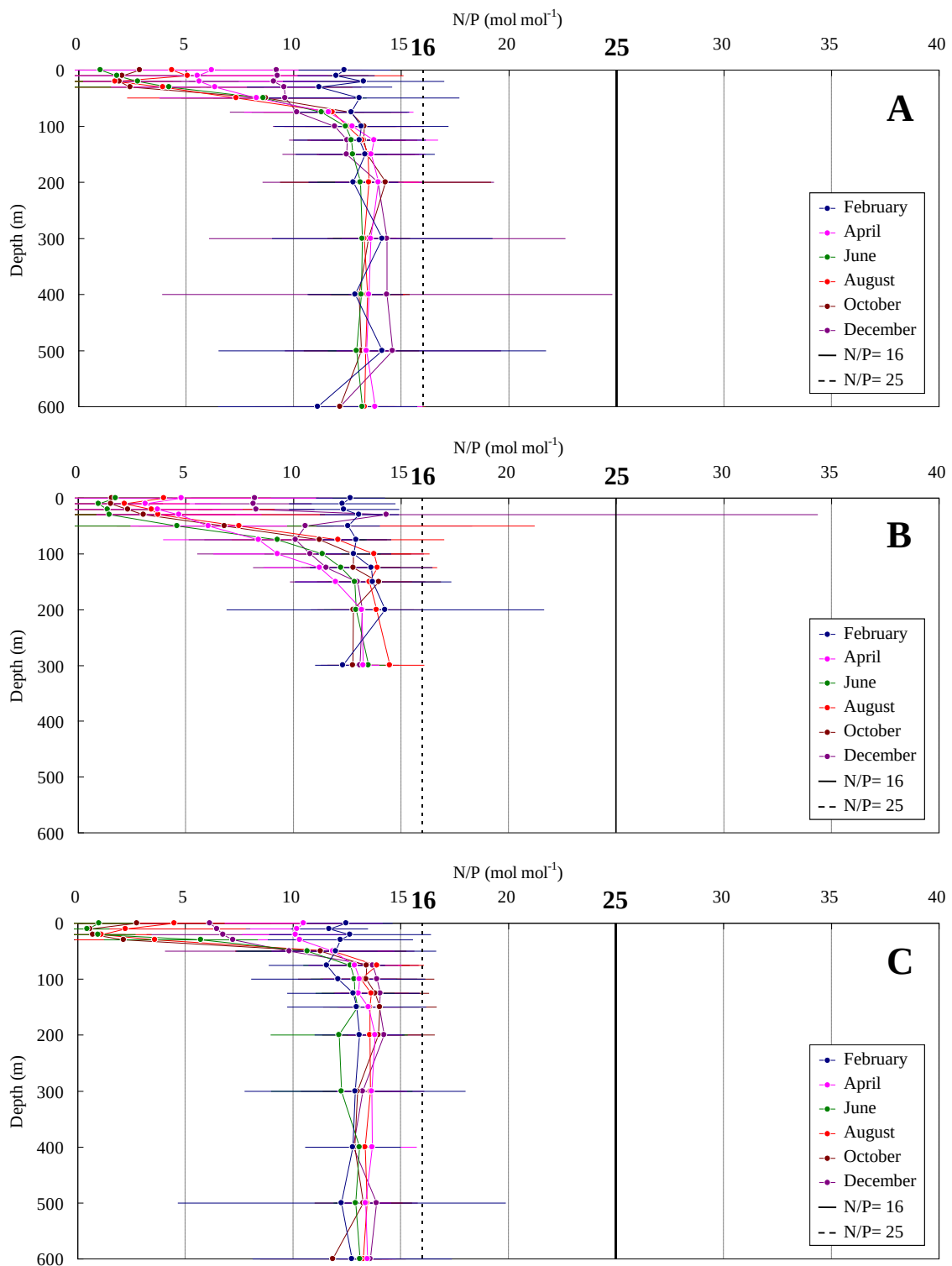


Fig. 2-12 Vertical profiles of N/P (mol/mol) in each month at Stn. A, B, and C. Each data point of the depth is the mean value from 1988 to 2015, each error bar of the depth is the standard deviation from 1988 to 2015. The bold lines indicate the N/P are 16, the dotted line indicates the the N/P are 25.

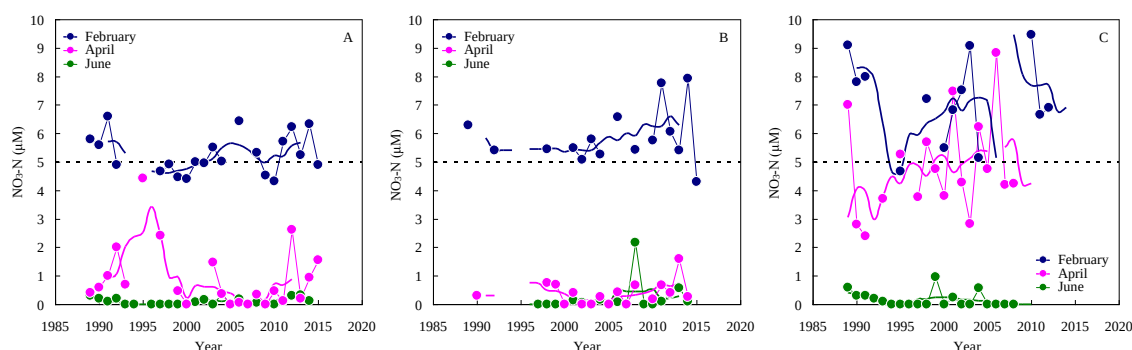


Fig. 2-13 Time series of surface $\text{NO}_3\text{-N}$ concentration (μM) between 1989 and 2015 for February, April and June at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the 5- year running mean. Dotted line indicates the critical concentration of $\text{NO}_3\text{-N}$ ($5\mu\text{M}$) for matured gametophytes and formed sporophytes of *Saccharina japonica* var. *religiosa*.

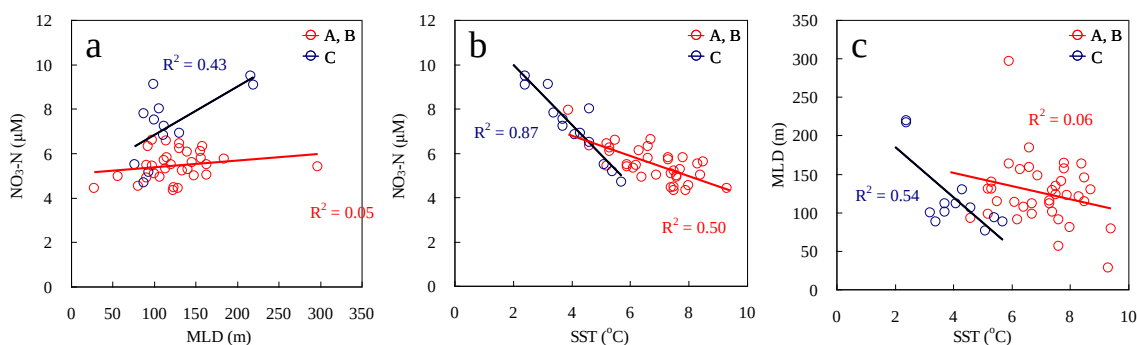


Fig. 2-14 Relationship between $\text{NO}_3\text{-N}$ concentration (μM) and surface sea temperature (SST; $^{\circ}\text{C}$) (a), $\text{NO}_3\text{-N}$ concentrations and mixed layer depth (MLD; m) (b), MLD and SST (c) for February at Stn. A, B, and C from 1989 to 2015. The bold lines indicate the regression lines.

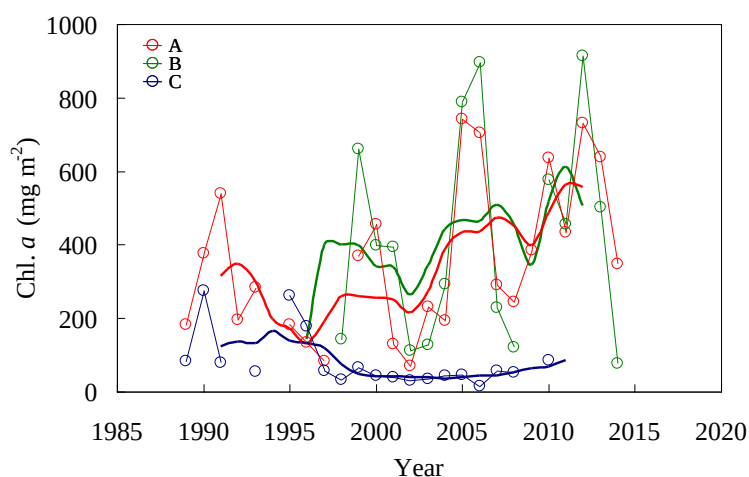


Fig. 2-15 Time series of water column integrated Chl. *a* concentration (mg m^{-2}) at the depth of 0-200m between 1989 and 2014 for April at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the 5- year running mean.

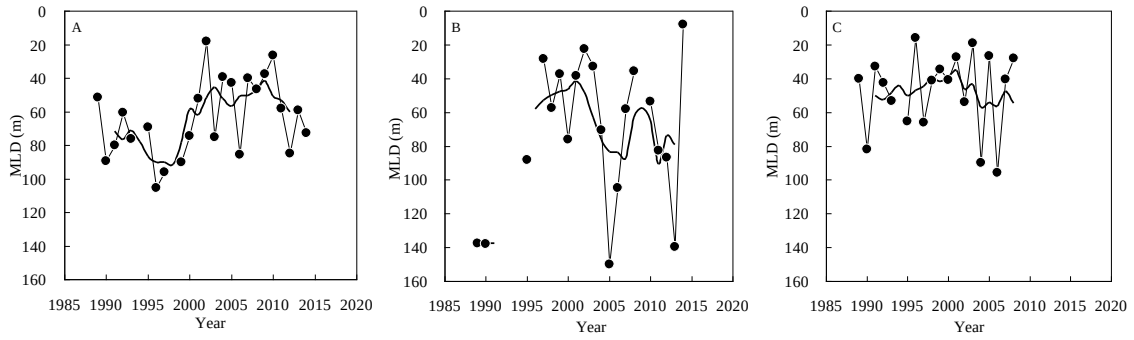


Fig. 2-16 Time series of MLD (m) between 1989 and 2014 for April at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the 5- year running mean.

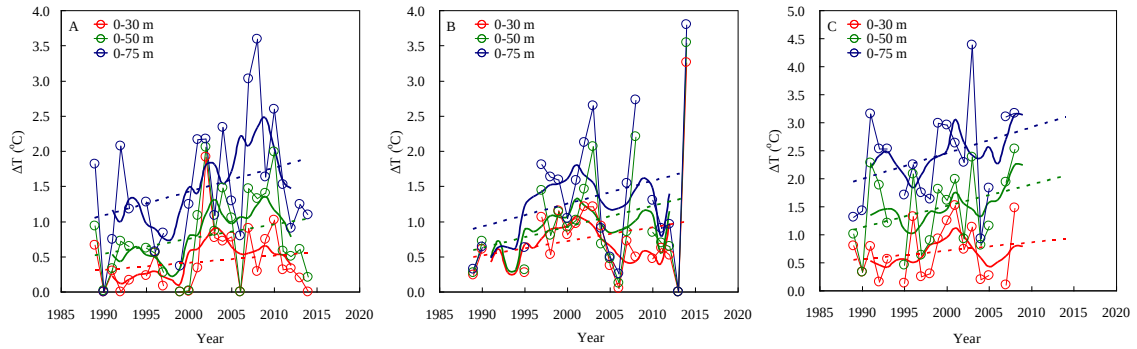


Fig. 2-17 Time series of temperature gradient (ΔT ; °C) between the surface (0m) and subsurface (30, 50, 75m) in April at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the 5- year running mean. Dotted line indicates the regression lines.

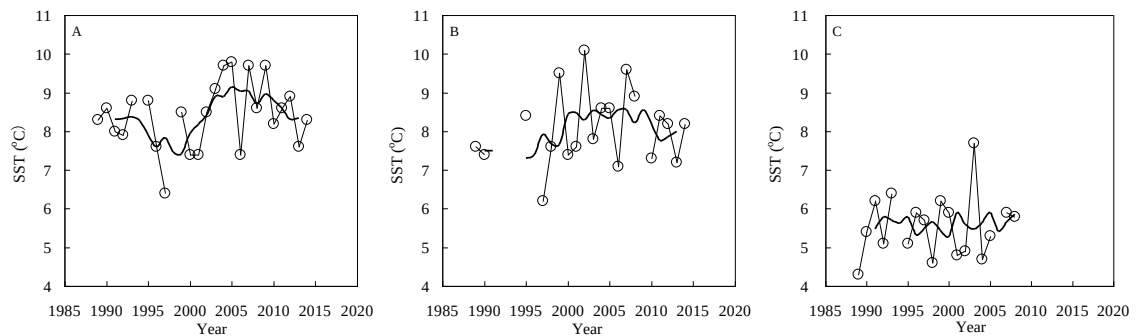


Fig. 2-18 Time series of SST (°C) between 1989 and 2014 for April at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the 5- year running mean.

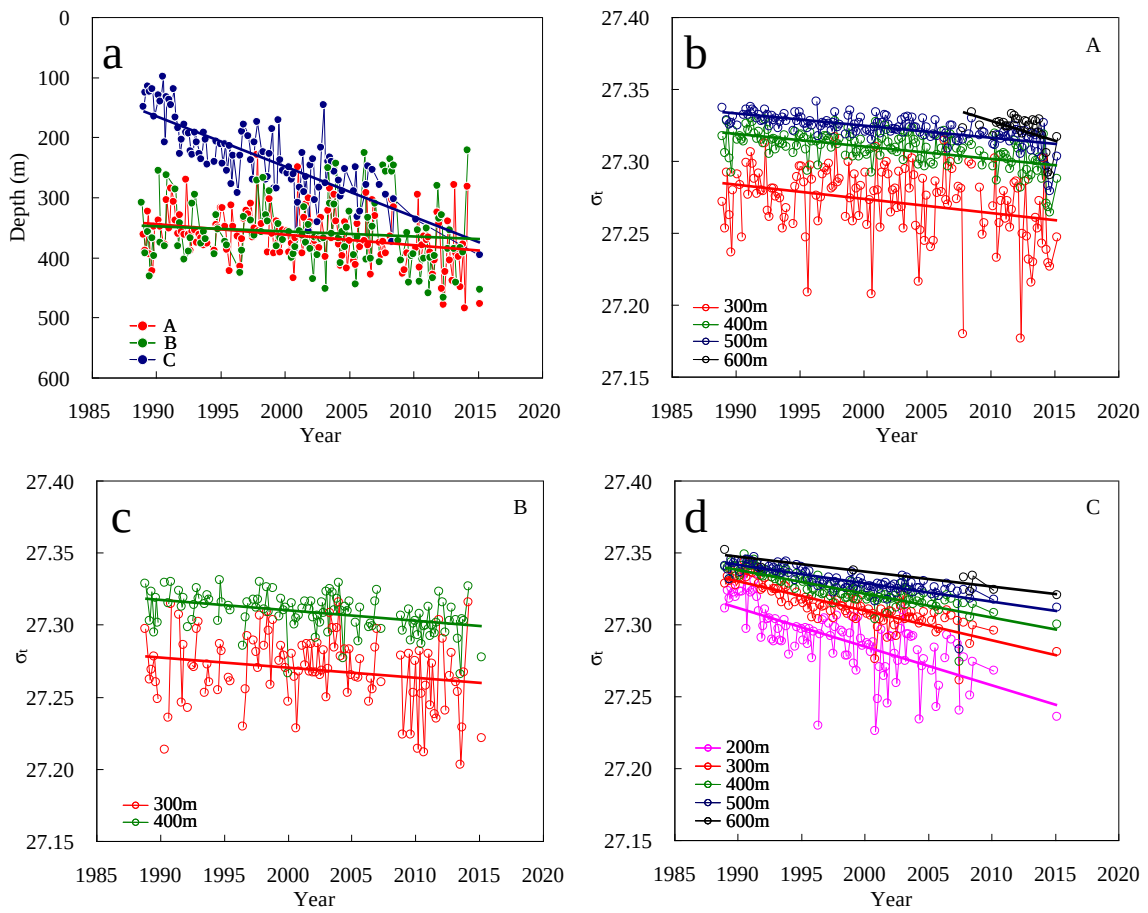


Fig. 2-19 Time series of depth of 27.3 σ_t (m) between 1988 and 2015 at Stn. A, B, and C (a), time series of water density (σ_t) at the depth of 200, 300, 400, 500, 600m between 1988 and 2015 at Stn. A (b), B (c), and C (d). The bold lines indicate the regression lines.

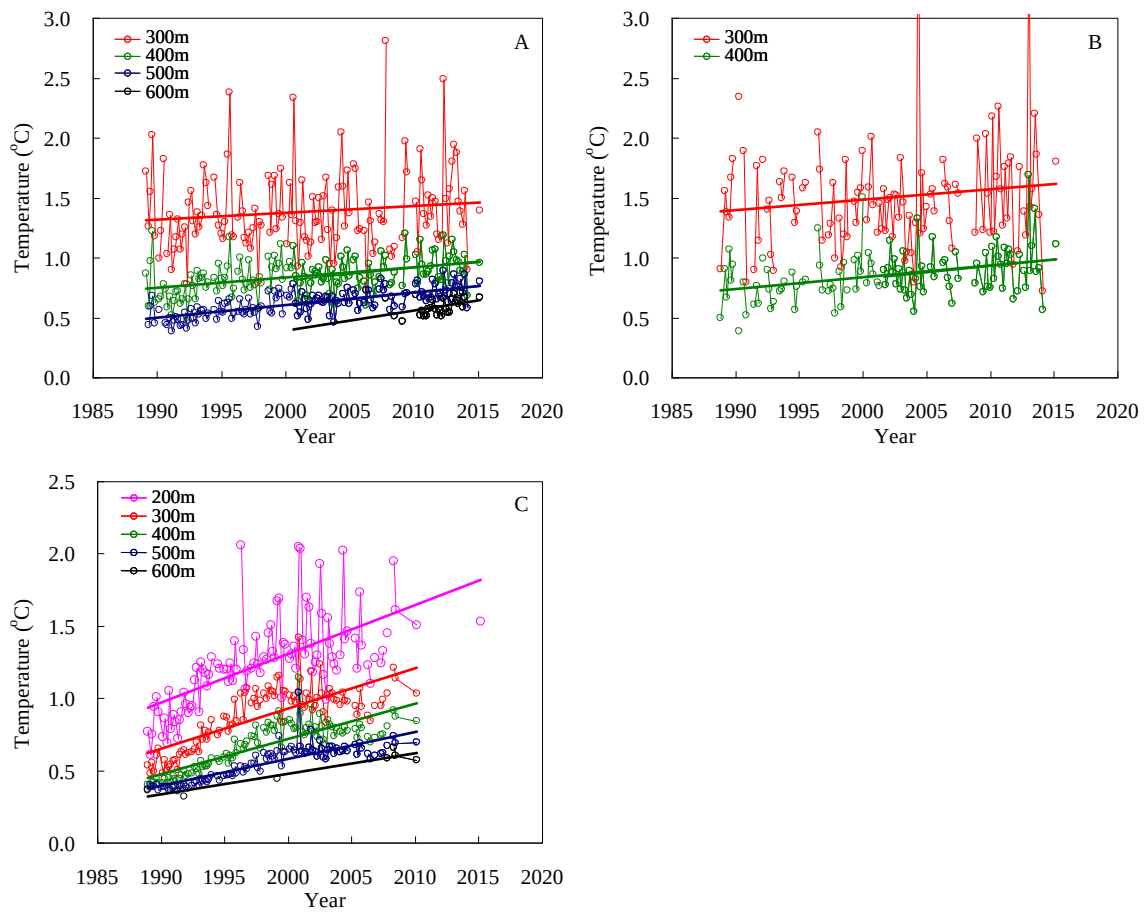


Fig. 2-20 Time series of temperature (°C) at the depth of 200, 300, 400, 500, 600m between 1988 and 2015 at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the regression lines.

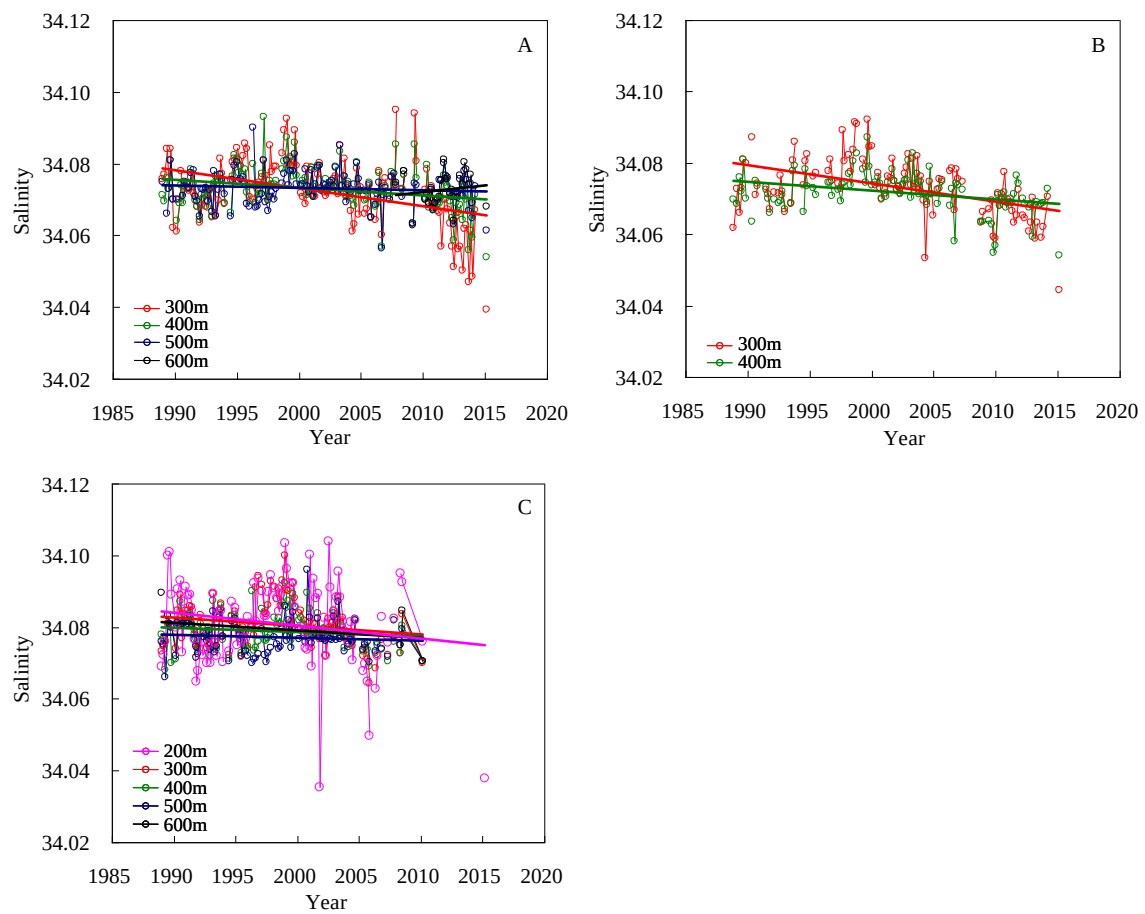


Fig. 2-21 Time series of salinity at the depth of 200, 300, 400, 500, 600m between 1988 and 2015 at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the regression lines.

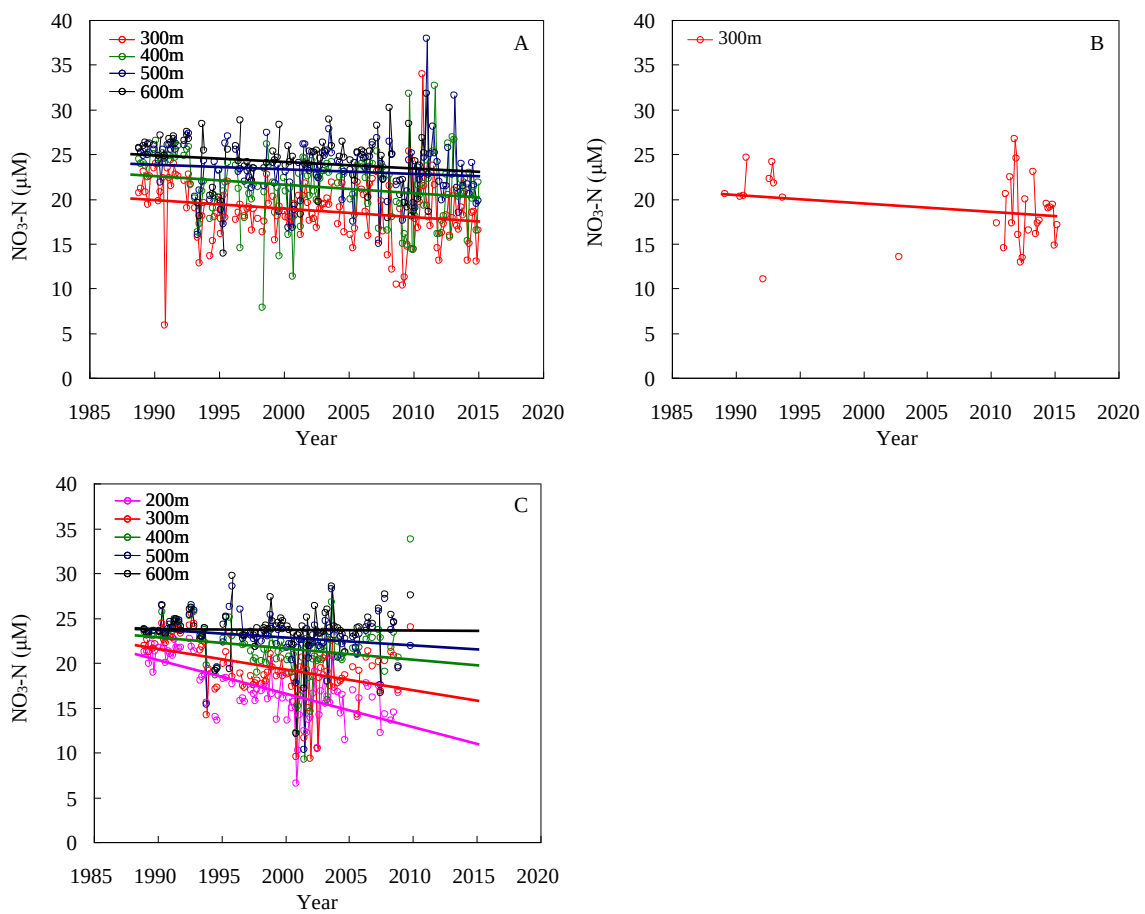


Fig. 2-22 Time series of $\text{NO}_3\text{-N}$ concentration (μM) at the depth of 200, 300, 400, 500, 600m between 1988 and 2015 at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the regression lines.

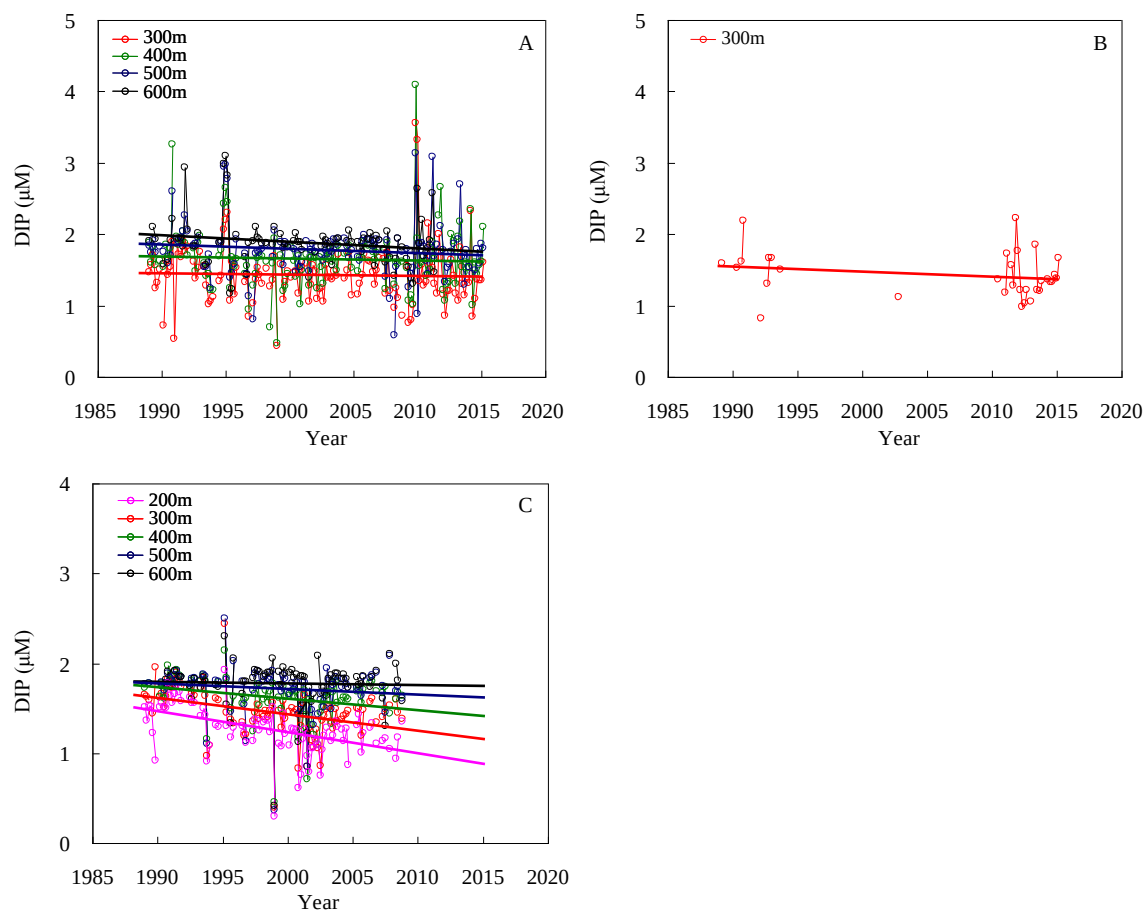


Fig. 2-23 Time series of DIP concentration (μM) at the depth of 200, 300, 400, 500, 600m between 1988 and 2015 at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the regression lines.

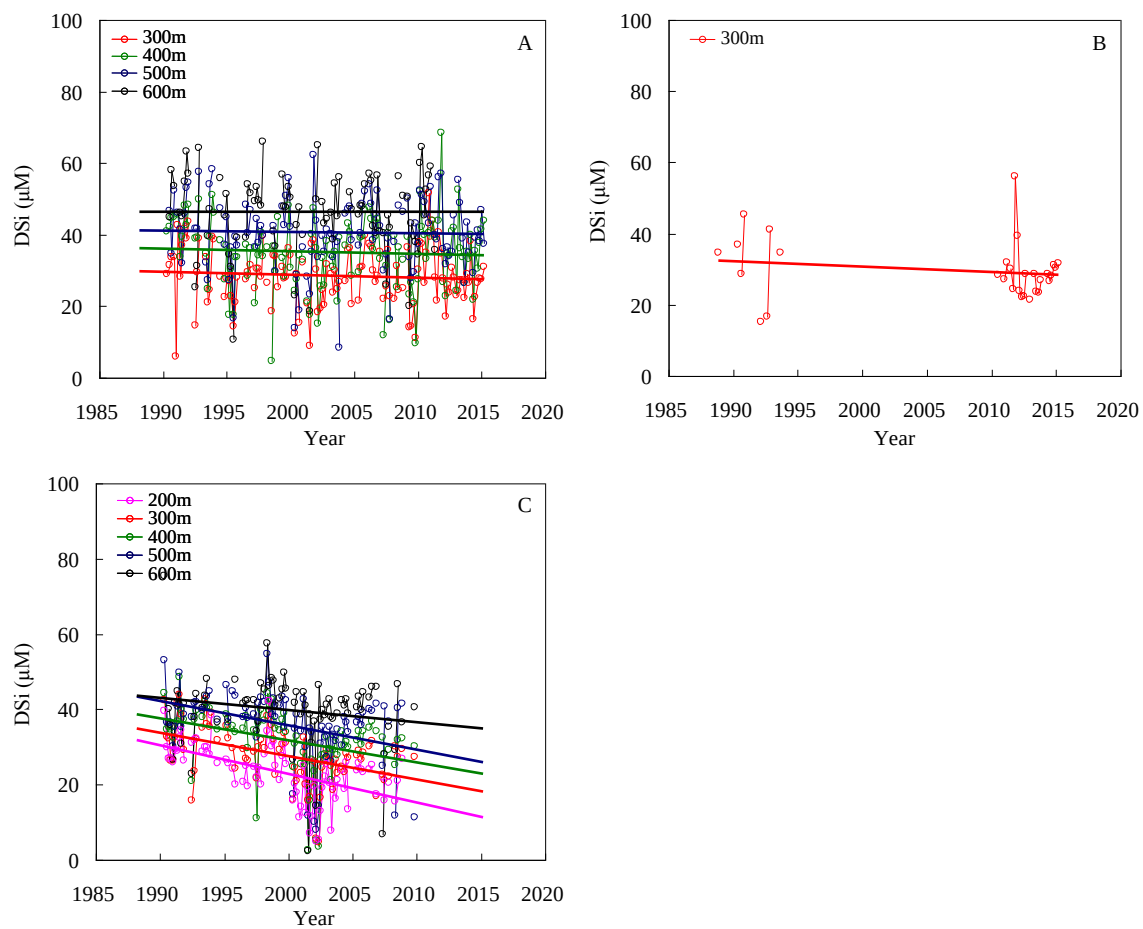


Fig. 2-24 Time series of DSi concentration (μM) at the depth of 200, 300, 400, 500, 600m between 1988 and 2015 at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the regression lines.

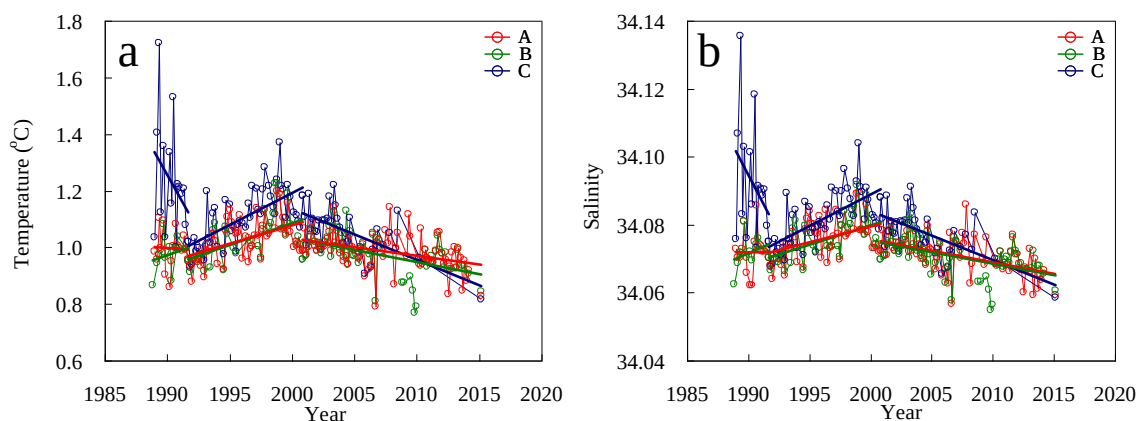


Fig. 2-25 Time series of temperature (°C) (a) and salinity (b) at the depth of 27.3 σ_t between 1988 and 2015 at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the regression lines.

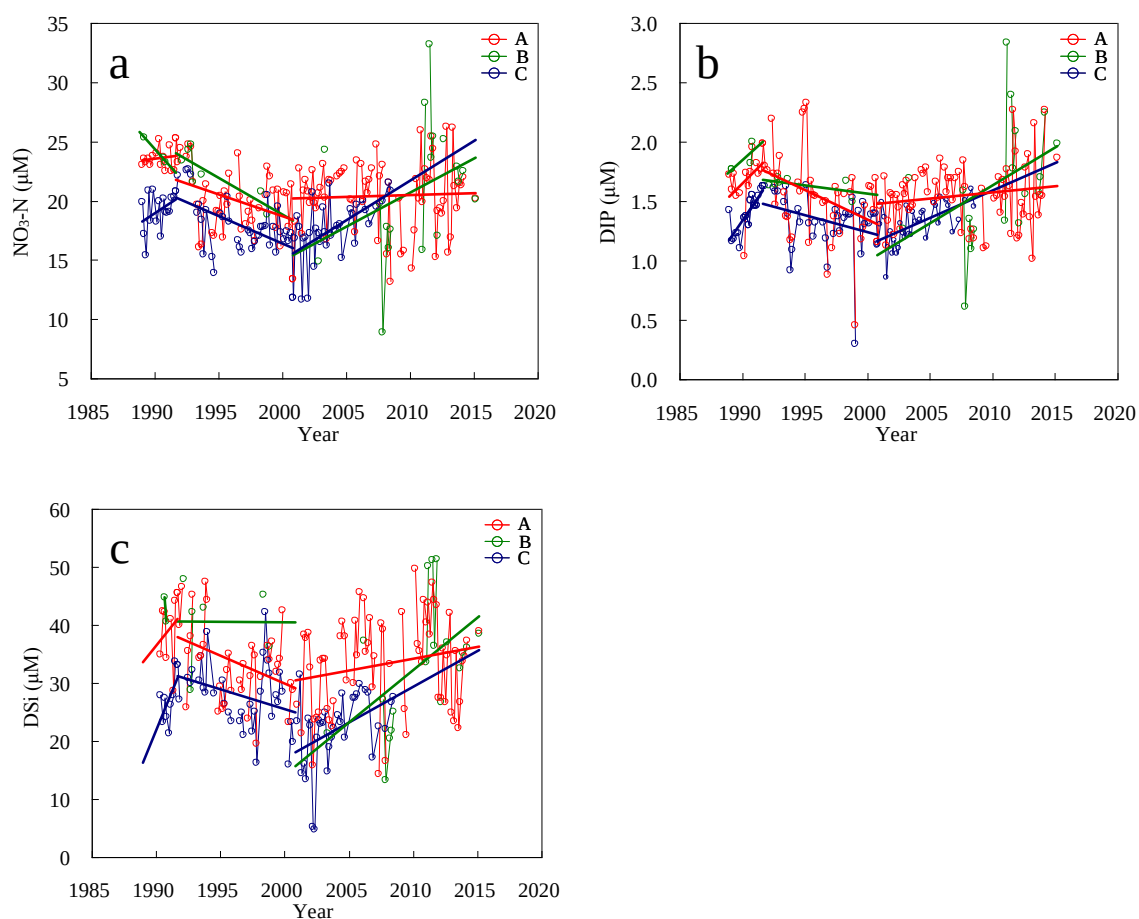


Fig. 2-26 Time series of NO₃-N (a), DIP (b), and DSi (c) concentration (μM) at the depth of 27.3 σ_t between 1988 and 2015 at Stn. A, B, and C. The bold lines indicate the regression lines.

第3章 海藻試料の保存方法および前処理による藻体成分の変化

1 背景・目的

野外から採集した試料は、使用目的に応じて乾燥や冷蔵、冷凍等の様々な方法で保存される。特に、生物試料を標本として長期保存する場合、採集後の腐敗や変質の影響を最小限に抑える必要があるため、乾燥保存の他、ホルマリンやエタノール、塩化水銀（Ⅱ）、アジ化ナトリウムによる固定や、フェノールや酢酸鉛の塗布等による様々な処理が施される。そのため、生物試料中の体成分が保存方法の違いにより変化し、採集時と異なる値を示す可能性があり、生物試料中の体成分を環境指標として用いる場合、体成分が保存方法によりどのような影響を受けるかを予め把握する必要がある。

また、安定同位体比の分析では、目的に応じて様々な前処理が施される。例えば、炭素同位体比の分析では、対象が有機態炭素であるため、酸による無機炭酸塩の除去を行う（脱炭酸塩）。また、動物のように脂質含有量が多く、季節的に変化する場合、クロロホルム-メタノールに浸漬して、脂質を除去する場合がある（脱脂）。そのため、生物試料中の安定同位体比を環境指標として用いる場合、前処理方法により体成分がどのような影響を受けるかを予め把握する必要がある。

本研究では、ホソメコンブ *Saccharina japonica* var. *religiosa* の炭素・窒素含有量およびそれらの安定同位体比が、保存方法の違いおよび前処理によりどのように変化するか室内実験により検証し、過去の栄養塩環境推定におけるコンブ標本の有用性について考察した。

2 試料および方法

2.1 保存方法の違いによる藻体成分変化の検証

2010年5月24日に、北海道南西部日本海の上ノ国沿岸海域においてホソメコンブを任意に採取した。試料を実験室に持ち帰り、表面に付着している汚れを目で見える範囲で除去した後、濾過海水、蒸留水の順で洗浄し、藻体基部を①直ちに60℃で重量が一定になるまで乾燥して粉碎・均一化、②冷蔵（4℃）、③冷凍（-30℃）、④天日干し、⑤ホルマリン固定、⑥エタノール固定の6パターンに分けて保存した。①については、錫製コンテナに包埋した後、電子天秤で0.001 mg単位まで精秤し、元素分析計—安定同位体比質量分析計（Fisons NA 1500-Finnigan MAT 252）により、全有機態炭素含有量（TOC）、全窒素含有量（TN）、炭素安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ ）、窒素安定同位体比（ $\delta^{15}\text{N}$ ）およびTOC (mol) / TN (mol) 比（C/N）を分析・算出した。残りの試料はデシケーターで保管された。一ヶ月

後に、②から⑥の方法で保存された試料の一部を60 °Cで重量が一定になるまで乾燥し、粉碎・均一化した後、①の方法で保存された残りの試料も含めてそれぞれ錫製コンテナに包埋し、電子天秤で0.001 mg単位まで精秤した後、元素分析計—安定同位体比質量分析計 (Fisons NA 1500-Finnigan MAT 252) により、TOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびC/Nを分析・算出した。引き続き、残りの試料をこれまでと同様の方法で保存し、二ヶ月後（保存開始から三ヶ月後）に一ヶ月後と同様の方法で分析・算出した。

なお、 $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ は、それぞれ国際標準物質であるPDB（米国南カロライナ州のPee Dee層から産出したベレムナイト化石）および大気窒素の同位体比に対する千分率偏差とし、以下の式で示された。また、同位体比の分析精度は共に $\pm 0.2\text{‰}$ 以内であった。

$$\delta^{13}\text{C} = [({}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C})_{\text{sample}} / ({}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C})_{\text{standard}} - 1] \times 1000 (\text{‰})$$

$$\delta^{15}\text{N} = [({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{sample}} / ({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{standard}} - 1] \times 1000 (\text{‰})$$

$({}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C})_{\text{sample}}$, $({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{sample}}$: 試料の ${}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}$, 試料の ${}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C}$
 $({}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C})_{\text{standard}}$, $({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{standard}}$: 国際標準物質の ${}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}$, 国際標準物質の ${}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C}$

2.2 前処理による藻体成分変化の検証

2.2.1 酸処理

2014年6月13日に、北海道南西部日本海の岩内沿岸海域においてホソメコンブを任意に採取した。試料を実験室に持ち帰り、表面に付着している汚れを目で見える範囲で除去した後、濾過海水、蒸留水の順で洗浄した。藻体基部を60 °Cで重量が一定になるまで乾燥し、粉碎・均一化した後、一方の試料中のTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびC/Nを2.1と同様の方法で分析・算出した。また、他方の試料を1N-HClに浸漬して一晩放置し、再度1N-HClに浸漬して反応が起こらないことを確認した後、反応液を廃棄した。最後に、試料を蒸留水で洗浄し、60 °Cで重量が一定になるまで乾燥した後、試料中のTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびC/Nを2.1と同様の方法で分析・算出した。

2.2.2 脱脂処理

2014年6月13日に、北海道南西部日本海の岩内沿岸海域においてホソメコンブを任意に採取した。試料を実験室に持ち帰り、表面に付着している汚れを目で見える範囲で除去した後、濾過海水、蒸留水の順で洗浄した。藻体基部を60 °Cで重量が一定になるまで乾燥し、粉碎・均一化した後、一方の試料中の

TOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびC/Nを2.1と同様の方法で分析・算出した。また、他方の試料をクロロホルム-メタノール (2:1) に浸漬し、20分間の超音波抽出を抽出液が無色になるまで繰り返した。最後に、試料を蒸留水で洗浄し、60 °Cで重量が一定になるまで乾燥した後、試料中のTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびC/Nを2.1と同様の方法で分析・算出した。

3 結果

3.1 保存方法の違いによる藻体成分の変化

保存方法の違いによるホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNの変化をFig. 3-1に示す。

採取後直ちに分析したホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、それぞれ $253.2 \pm 11.9 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $17.5 \pm 0.9 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-14.1 \pm 0.7\text{‰}$, $5.8 \pm 0.7\text{‰}$ および 16.9 ± 0.3 (いずれもn= 5) を示し、一ヶ月後にそれぞれ $250.7 \pm 12.0 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $17.6 \pm 1.0 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-14.3 \pm 0.8\text{‰}$, $5.8 \pm 0.4\text{‰}$ および 16.6 ± 0.5 (いずれもn= 5) , 三ヶ月後にそれぞれ $253.3 \pm 10.2 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $17.4 \pm 1.3 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-13.9 \pm 0.7\text{‰}$, $5.7 \pm 0.4\text{‰}$ および 17.0 ± 0.9 (いずれもn= 5) と、いずれの項目も一ヶ月後および三ヶ月後に有意差を示さなかった。

採取後直ちに分析したホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNを他の方法で保存した場合の分析結果と比較した。冷凍保存したホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、一ヶ月後にそれぞれ $249.5 \pm 22.6 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $18.4 \pm 1.0 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-14.1 \pm 0.7\text{‰}$, $5.7 \pm 0.4\text{‰}$ および 15.8 ± 1.3 (いずれもn= 5) , 三ヶ月後にそれぞれ $250.7 \pm 19.0 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $17.4 \pm 2.0 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-14.3 \pm 0.8\text{‰}$, $5.9 \pm 0.2\text{‰}$ および 17.0 ± 1.8 (いずれもn= 5) と、いずれの項目も一ヶ月後および三ヶ月後に有意差を示さなかった。

冷蔵保存したホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、一ヶ月後にそれぞれ $228.8 \pm 35.8 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $15.3 \pm 1.8 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-15.1 \pm 1.9\text{‰}$, $9.7 \pm 0.4\text{‰}$ および 17.8 ± 4.7 (いずれもn= 5) と、TNは有意な低下を、 $\delta^{15}\text{N}$ は有意な上昇を、TOC, $\delta^{13}\text{C}$ およびCNは有意差を示さなかった。三ヶ月後のTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、それぞれ $217.1 \pm 10.1 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $13.2 \pm 1.9 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-15.9 \pm 0.4\text{‰}$, $13.3 \pm 0.6\text{‰}$ および 19.3 ± 1.9 (いずれもn= 5) と、いずれの項目も有意差を示し、 $\delta^{15}\text{N}$ は一ヶ月後と比べても有意に上昇した。

天日干しで保存したホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、一ヶ月後にそれぞれ $248.9 \pm 19.5 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $18.3 \pm 1.3 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-14.5 \pm 0.8\text{‰}$, $6.1 \pm 0.2\text{‰}$ および 15.9 ± 1.1 (いずれもn= 5) , 三ヶ月後にそれぞれ $247.8 \pm 23.4 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $18.1 \pm 1.0 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-13.7 \pm 0.3\text{‰}$, $6.0 \pm 0.3\text{‰}$ および 16.0 ± 2.2 (いずれもn= 5) と、 $\delta^{15}\text{N}$ は一ヶ月後および三ヶ月後に有意な上昇を示したが、他の項目は

有意差を示さなかった。

ホルマリンで保存したホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、一ヶ月後にそれぞれ $271.9 \pm 8.5 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $17.3 \pm 0.7 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-15.3 \pm 0.5\%$, $5.5 \pm 0.2\%$ および 18.4 ± 0.9 (いずれも $n=5$) , 三ヶ月後にそれぞれ $279.2 \pm 26.4 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $17.0 \pm 0.9 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-15.5 \pm 0.8\%$, $5.4 \pm 0.2\%$ および 19.2 ± 1.5 (いずれも $n=5$) と、一ヶ月後および三ヶ月後にTOCおよびCNは有意な上昇を、 $\delta^{13}\text{C}$ は有意な低下を示した。TNおよび $\delta^{15}\text{N}$ は有意差を示さなかった。

エタノールで保存したホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、一ヶ月後にそれぞれ $232.7 \pm 9.1 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $16.8 \pm 0.7 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-13.2 \pm 0.2\%$, $5.4 \pm 0.3\%$ および 16.2 ± 0.3 (いずれも $n=5$) , 三ヶ月後にそれぞれ $229.4 \pm 9.9 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $17.6 \pm 1.2 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-13.1 \pm 0.3\%$, $5.7 \pm 0.7\%$ および 15.3 ± 1.0 (いずれも $n=5$) と、一ヶ月後および三ヶ月後にTOCおよびCNは有意な低下を、 $\delta^{13}\text{C}$ は有意な上昇を示した。TNおよび $\delta^{15}\text{N}$ は有意差を示さなかった。

3.2 前処理による藻体成分の変化

3.2.1 酸処理

酸処理を行ったホソメコンブおよび酸処理を行わなかったホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNの分析結果をそれぞれFig. 3-2に示す。酸処理を行わなかったホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、それぞれ $300.6 \pm 6.8 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $15.9 \pm 1.1 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-9.0 \pm 0.8\%$, $4.8 \pm 0.2\%$ および 22.1 ± 1.2 (いずれも $n=3$) であった。これに対し、酸処理を行ったホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、それぞれ $284.6 \pm 4.6 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $15.8 \pm 0.6 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-8.7 \pm 0.3\%$, $4.2 \pm 0.2\%$ および 21.0 ± 0.8 (いずれも $n=3$) と、TOCおよび $\delta^{15}\text{N}$ は、酸処理を行わなかったホソメコンブと比べて有意な低下を示した。

3.2.2 脱脂処理

脱脂処理を行ったホソメコンブおよび脱脂処理を行わなかったホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNの分析結果をそれぞれFig. 3-3に示す。脱脂処理を行わなかったホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、それぞれ $306.0 \pm 2.9 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $16.8 \pm 0.2 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-12.2 \pm 0.1\%$, $5.2 \pm 0.1\%$ および 21.2 ± 0.2 (いずれも $n=3$) を示した。これに対し、脱脂処理を行ったホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、それぞれ $290.5 \pm 6.1 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $15.8 \pm 0.8 \text{ mg g}^{-1}\text{-dry}$, $-10.4 \pm 0.2\%$, $5.4 \pm 0.1\%$ および 21.5 ± 0.7 (いずれも $n=3$) と、脱脂処理を行わなかったホソメコンブと比べて、TOCは有意な低下を、 $\delta^{13}\text{C}$ およびCNは有意な上昇を示した。TNおよび $\delta^{15}\text{N}$ は有意差を示さなかった。

4 考察

4.1 保存方法の違いによる藻体成分の変化

一般に、冷凍や乾燥は分析値の変化を最小限にする保存方法と考えられており (Bosley and Wainright 1999; Kaehler and Pakhomov 2001), 試料採取後直ちに分析できない場合の保存方法として広く認識されている。本研究においても、ホソメコンブの採取後直ちに分析した場合のTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、一ヶ月後および三ヶ月後でも殆ど変化しなかった。他の方法で保存した場合の分析結果を採取後直ちに分析した結果と比較すると、冷凍保存したホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、一ヶ月後および三ヶ月後ともに採取後直ちに分析した場合の値に最も近く、有意差を示さなかった。このことから、ホソメコンブの採取後直ちに分析できない場合には、冷凍保存が最も適当であると考えられた。

一方で、冷蔵保存したホソメコンブでは、一ヶ月後にTOC, $\delta^{13}\text{C}$ およびCNが採取後直ちに分析した場合と有意差を示さなかったが、TNは有意な低下を、 $\delta^{15}\text{N}$ は有意な上昇を示した。三ヶ月後には全項目が有意差を示し、 $\delta^{15}\text{N}$ は一ヶ月後に比べてさらに有意に上昇した。冷蔵保存では、藻体は常に湿潤状態にあり、体液の溶出と異臭が確認された。このような状況では、藻体成分の分解が進行し、DONや NH_4^+ の溶出が予想される。溶出過程では、藻体のTNが低下し、CNが上昇する他、同位体分別により藻体から ^{14}N が選択的に溶出するため、 ^{15}N で構成される窒素化合物が相対的に多く残存し、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ が上昇する。冷蔵保存と採取後直ちに分析した場合での $\delta^{15}\text{N}$ 差は、最終的に7.5%と極めて大きくなった。そのため、冷蔵保存は窒素を中心に藻体成分の大きな変化を引き起こし、全項目の分析に対して適用できない方法であると考えられた。

天日干しで保存したホソメコンブでは、TOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$ およびCNが一ヶ月後および三ヶ月後に採取後直ちに分析した場合と有意差を示さなかったが、 $\delta^{15}\text{N}$ は一ヶ月後および三ヶ月後に有意な上昇を示した。天日干しでは、藻体の乾燥が温度管理されていない常温下で不規則に進行するため、温度管理された乾燥とは条件が異なる。そのため天日干しでは、60°Cでの乾燥よりも湿潤状態が長くなり、分析値に影響を及ぼす可能性がある。湿潤状態において、藻体成分の分解が進行すれば、冷蔵保存での結果と同様にDONや NH_4^+ の溶出が予想される。本保存方法でも、同位体分別により藻体から ^{14}N が選択的に溶出し、 ^{15}N で構成される窒素化合物が相対的に多く残存した結果、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ が上昇した可能性がある。しかしながら、天日干し一ヶ月後と採取後直ちに60°Cで乾燥して分析した場合での $\delta^{15}\text{N}$ 差は、0.3%と冷蔵保存の場合に比べて小さく、 $\delta^{15}\text{N}$ は一ヶ月後と三ヶ月後で有意差を示さなかったことから、分析値は乾燥の進行とともに安定すると考えられた。そのため、天日干しによる保存は、保存方法に

よる $\delta^{15}\text{N}$ への影響を予め把握し、得られた分析値を補正することで、全項目の分析に対して適用可能な方法であると考えられた。

ホルマリンで保存したホソメコンブでは、TOCおよびCNが採取後直ちに分析した場合と比較して有意な上昇を、 $\delta^{13}\text{C}$ が有意な低下を示した。ホルマリン固定では、生体にホルマリンが組み込まれることにより、生体の $\delta^{13}\text{C}$ が低下する可能性が報告されている（Hobson et al. 1997; Ogawa et al. 2001）。生体の $\delta^{13}\text{C}$ は、ホルマリン固定開始後一週間程度で低下し、その後は安定すると考えられている。本研究で用いたホルマリンの $\delta^{13}\text{C}$ は、 $-30.8 \pm 1.2\text{‰}$ （平均値 $\pm$ 標準偏差、 $n=5$ ）と低く、藻体試料は分析前に洗浄されていることから、本研究でも低い $\delta^{13}\text{C}$ で構成されるホルマリンがホソメコンブ藻体に組み込まれたため、TOCおよびCNが有意に上昇し、 $\delta^{13}\text{C}$ は有意に低下した可能性がある。また、三ヶ月後の値は、一ヶ月後と大きく変化していないことから、分析値は最終的に安定すると考えられた。ホルマリンが保存試料の $\delta^{13}\text{C}$ に及ぼす影響の程度は、試料の性質や形状により異なり、アミノ酸等の単純な低分子化合物では数%程度の低下と大きい、堆積物やプランクトン等の天然高分子化合物では、0~1%程度の低下と比較的小さいことが考えられている。本研究で用いたホソメコンブの $\delta^{13}\text{C}$ は、堆積物やプランクトン等の天然高分子化合物と同様の傾向を示し、ホルマリンがホソメコンブの $\delta^{13}\text{C}$ に及ぼす影響の程度は、アミノ酸等の単純な低分子化合物と比較して小さいと考えられた。一方で、ホルマリンが保存試料の $\delta^{15}\text{N}$ に及ぼす影響の程度は、試料の性質や形状によらず小さい（Ogawa et al. 2001）ものの、分析値の変動は大きくなるとも考えられている（Bosley and Wainright 1999; Kaehler and Pakhomov 2001）。本研究において、ホルマリンで保存したホソメコンブのTNおよび $\delta^{15}\text{N}$ は、採取後直ちに分析した場合と有意差を示さなかったことから、ホルマリンがホソメコンブの窒素に関連した分析値に及ぼす影響は小さく、ホルマリンによる保存は、窒素の分析に対して適用可能な方法であると考えられた。

エタノールで保存したホソメコンブでは、TOCおよびCNが採取後直ちに分析した場合と比較して有意な低下を、 $\delta^{13}\text{C}$ が有意な上昇を示した。エタノール保存により、試料の $\delta^{13}\text{C}$ が上昇する可能性が報告されている（Bosley and Wainright 1999）。エタノールは生物標本の固定液としての他、脂質の抽出溶媒として利用される場合がある。一般に脂質の $\delta^{13}\text{C}$ は、生体を構成する有機物の中で低い値を示す。そのため、ホソメコンブのエタノール固定により、低い $\delta^{13}\text{C}$ で構成される脂質がホソメコンブ体内から溶出した結果、藻体内に残されたTOC含有量は低下し、 $\delta^{13}\text{C}$ およびCNが上昇した可能性が示唆された。一方で、エタノールで保存したホソメコンブのTNおよび $\delta^{15}\text{N}$ は、採取後直ちに分析した場合と有意差を示さず、エタノールによる保存は、窒素の分析に対して適用可

能な方法であると考えられた。

以上から、ホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、保存方法により変化の程度が異なり、項目によって適用できる方法と適用できない方法があることが明らかにされた。本研究で検証された複数の保存方法のうち、ホソメコンブの分析値への影響を最小限にする方法は、採取後速やかな60°Cでの乾燥保存あるいは冷凍保存であり、全項目の分析に対して適用可能な方法であると考えられた。天日干しでは分析値の変化が小さく、安定しているため、得られた分析値を補正することで、全項目の分析に対して適用可能な保存方法であると考えられた。ホルマリンおよびエタノール保存は窒素の分析に対して適用可能な方法であると考えられた。冷蔵保存は、窒素を中心に藻体成分の大きな変化を引き起こし、全項目の分析に対して適用できない方法であると考えられた。

4.2 前処理による藻体成分の変化

4.2.1 酸処理による藻体成分の変化

本研究において、ホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNを酸処理の有無で比較した結果、酸処理後では、TOCおよび $\delta^{15}\text{N}$ が有意な低下を示した。酸処理の $\delta^{13}\text{C}$ に及ぼす影響については、対象となる生物により異なる結果が報告されている (Bosley and Wainright 1999; Bunn et al. 1995; Yokoyama et al. 2005)。 $\delta^{13}\text{C}$ は、無機態炭素および有機態炭素で値が異なるため、分析対象が有機態炭素の場合には、無機態炭素を試料中から除去する目的で酸処理を行う必要がある。一般に、無機態炭素の $\delta^{13}\text{C}$ は、有機態炭素のそれよりも高いことから、酸処理により無機態炭素が溶出すれば、 $\delta^{13}\text{C}$ の最終分析値は処理前より低下することが予想される。しかしながら、ホソメコンブ等の海藻類は、石灰藻（サンゴモやカサノリ等）の一部を除き、無機炭酸塩をほとんど含まない。また、分析前に藻体表面から無機態炭素を含む貝殻や外骨格等の付着物を除去し、濾過海水および蒸留水で洗浄した。そのため、酸処理による無機態炭素の溶出に伴う藻体の $\delta^{13}\text{C}$ への影響は最小限に抑えられると考えられた。TOCが有意に低下した要因として、酸処理および蒸留水での洗浄により、藻体表面を覆う多糖類が溶出したため、TOCが低下した可能性がある。このことは、酸処理後の $\delta^{13}\text{C}$ が、有意差こそないもののわずかな上昇を示したことに関連するかもしれない。したがって、ホソメコンブの分析において酸処理は不要であり、藻体表面からの付着物の除去や、洗浄処理等による酸処理以外の方法で無機態炭素の影響を除去することが重要であると考えられた。一方で、酸処理の $\delta^{15}\text{N}$ に及ぼす影響についても、対象となる生物により異なる結果がいくつか報告されている (Bosley and Wainright 1999; Bunn et al. 1995)。 $\delta^{15}\text{N}$ が変化する要因として、酸

処理および蒸留水での洗浄により、アミノ酸や核酸等の溶存態窒素が溶出し、 $\delta^{15}\text{N}$ に影響を及ぼすことが考えられている (Goering et al. 1990; Bosley and Wainright 1999)。本研究においても、酸処理後の $\delta^{15}\text{N}$ が有意に低下した。この要因は、藻体内に含まれる高い $\delta^{15}\text{N}$ で構成される窒素が溶出し、藻体成分が変化した結果を示している可能性があり、ホソメコンブの $\delta^{15}\text{N}$ 分析において、酸処理は不要であると考えられた。

これらのことから、ホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCN分析において、無機態炭素の除去を目的とする酸処理は不要であり、分析前における藻体表面の付着物除去等による酸処理以外の方法で無機態炭素の影響を除去することが重要であると考えられた。

4.2.2 脱脂処理による藻体成分の変化

生体中の脂質含有量は、栄養状態により季節的に変化するため、脂質含有量の多い生物の $\delta^{13}\text{C}$ を対象とする場合には、分析に先立ちしばしば脱脂処理を行う。一般に脂質の $\delta^{13}\text{C}$ は、生体を構成する有機物の中で低い値を示す。そのため、脱脂により脂質が溶出し、 $\delta^{13}\text{C}$ の最終分析値が処理前より上昇することが予想される。本研究において、ホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNを脱脂処理の有無で比較した結果、脱脂したホソメコンブのTOCは有意に低下し、 $\delta^{13}\text{C}$ およびCNは有意に上昇した。このことは、脱脂により $\delta^{13}\text{C}$ の低い脂質がホソメコンブ体内から溶出したため、藻体内に残されたTOC含有量は低下し、 $\delta^{13}\text{C}$ およびCNが上昇した結果であると考えられた。一般に、ホソメコンブの脂質含有量は3 %程度と低いため、脱脂による藻体の $\delta^{13}\text{C}$, TOCおよびCNへの影響は小さいと考えられたが、本研究により動物以外でも脱脂の影響を及ぼす可能性が示唆された。

一方で、ホソメコンブのTNおよび $\delta^{15}\text{N}$ は、脱脂処理の有無で有意差を示さなかった。しかしながら、脱脂により $\delta^{15}\text{N}$ が上昇する例がいくつか報告されている (Pinnegar and Polunin 1999; Sotiropoulos et al. 2004; Sweeting et al. 2006; Mintenbeck et al. 2008)。その要因として、脂質に結合したタンパク質の溶出や、脱脂時に用いる有機溶媒に親和する脂質とは異なる窒素化合物の溶解が考えられている (Sotiropoulos et al. 2004; Sweeting et al. 2006)。また、エビ類では組織によって脱脂の影響が異なることが報告されており (Bodin et al. 2006)、対象とする生物の種類や測定器官、部位によって共通した結果が得られていない。

本研究により、脱脂処理はホソメコンブの炭素に関連した分析値に影響を及ぼし、窒素に関連した分析値に影響を及ぼさない可能性が示唆されたが、窒素に関しては $\delta^{15}\text{N}$ の上昇例がいくつか報告されていること、対象とする生物の種類や測定器官、部位によって共通した結果が報告されていないことから、研

究目的に応じて実施を検討する必要があると考えられた。

5 まとめ

本章では、ホソメコンブの炭素・窒素含有量および安定同位体比が、保存方法の違いおよび前処理によりどのように変化するか室内実験により検証し、過去の栄養塩環境推定におけるコンブ標本の有用性について考察した。

ホソメコンブのTOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ およびCNは、保存方法により変化の程度が異なり、項目によって適用できる方法と適用できない方法があることが明らかにされた。本研究で検証された複数の保存方法のうち、ホソメコンブの分析値への影響を最小限にする方法は、採取後速やかな60℃での乾燥保存あるいは冷凍保存であり、全項目の分析に対して適用可能な方法であると考えられた。天日干しは、得られた $\delta^{15}\text{N}$ 値を補正することで、全項目の分析に対して適用可能な保存方法であると考えられた。ホルマリンおよびエタノール保存は、窒素の分析に対して適用可能な方法であると考えられた。冷蔵保存は、全項目の分析に対して適用できない方法であると考えられた。

一方、ホソメコンブの前処理について、酸処理はホソメコンブの炭素および窒素に関連した分析値に影響を及ぼす可能性があるが、藻体成分に無機態炭素がほとんど含まれないため不要であり、藻体表面からの付着物の除去や洗浄処理等による酸処理以外の方法で無機態炭素の影響を除去することが重要であると考えられた。脱脂処理は、ホソメコンブの炭素に関連した分析値に影響を及ぼし、窒素に関連した分析値に影響を及ぼさない可能性が示唆されたが、脱脂により $\delta^{15}\text{N}$ の上昇例がいくつか報告されていること、対象とする生物の種類や測定器官、部位による共通した結果が報告されていないことから、研究目的に応じて実施を検討する必要があると考えられた。

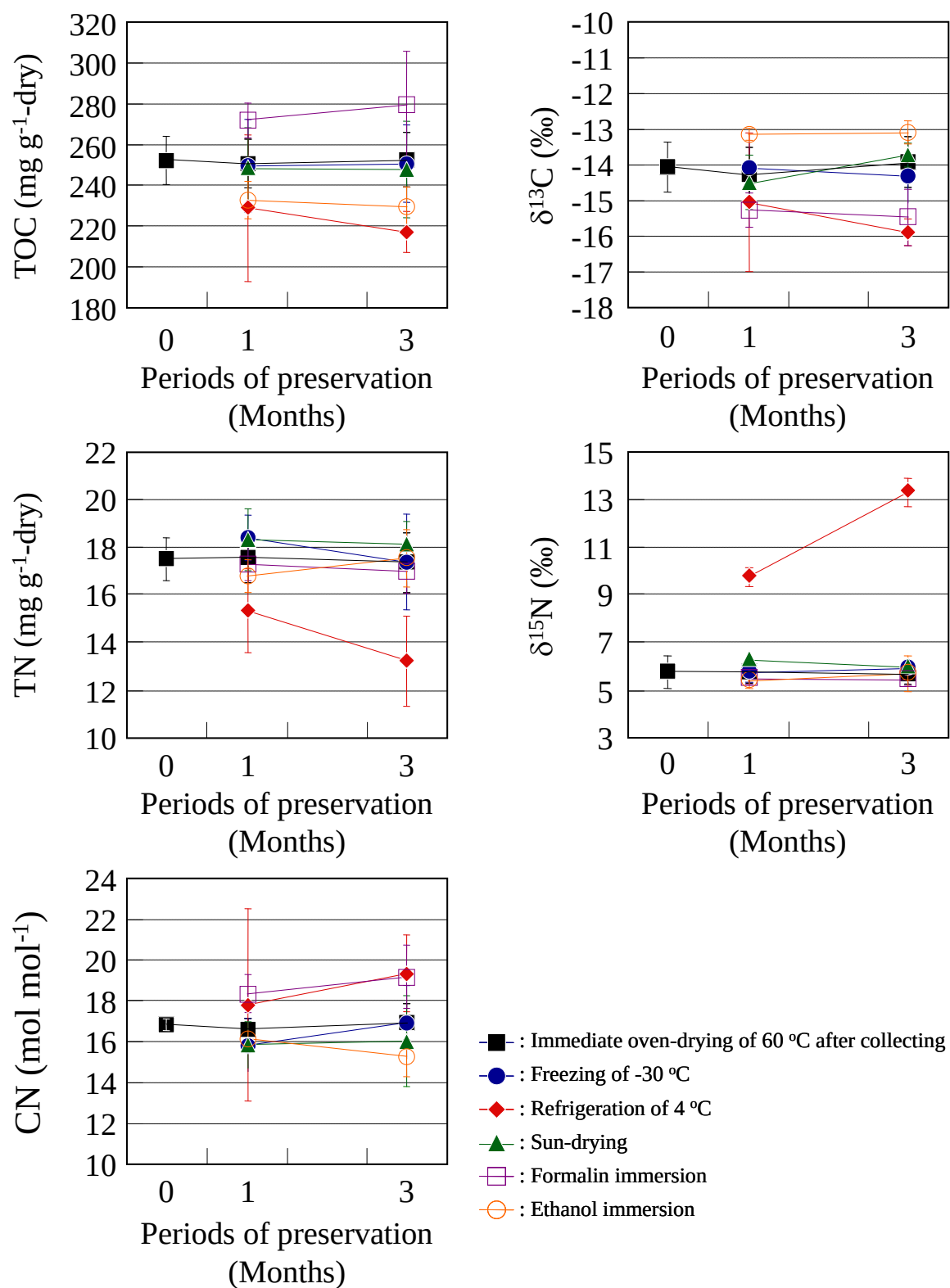


Fig. 3-1 Mean TOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ values and CN ratios in algal tissue of *Saccharina japonica* var. *religiosa* for varying periods of time by oven-drying, freezing, refrigeration, sun-drying, formalin and ethanol immersions.

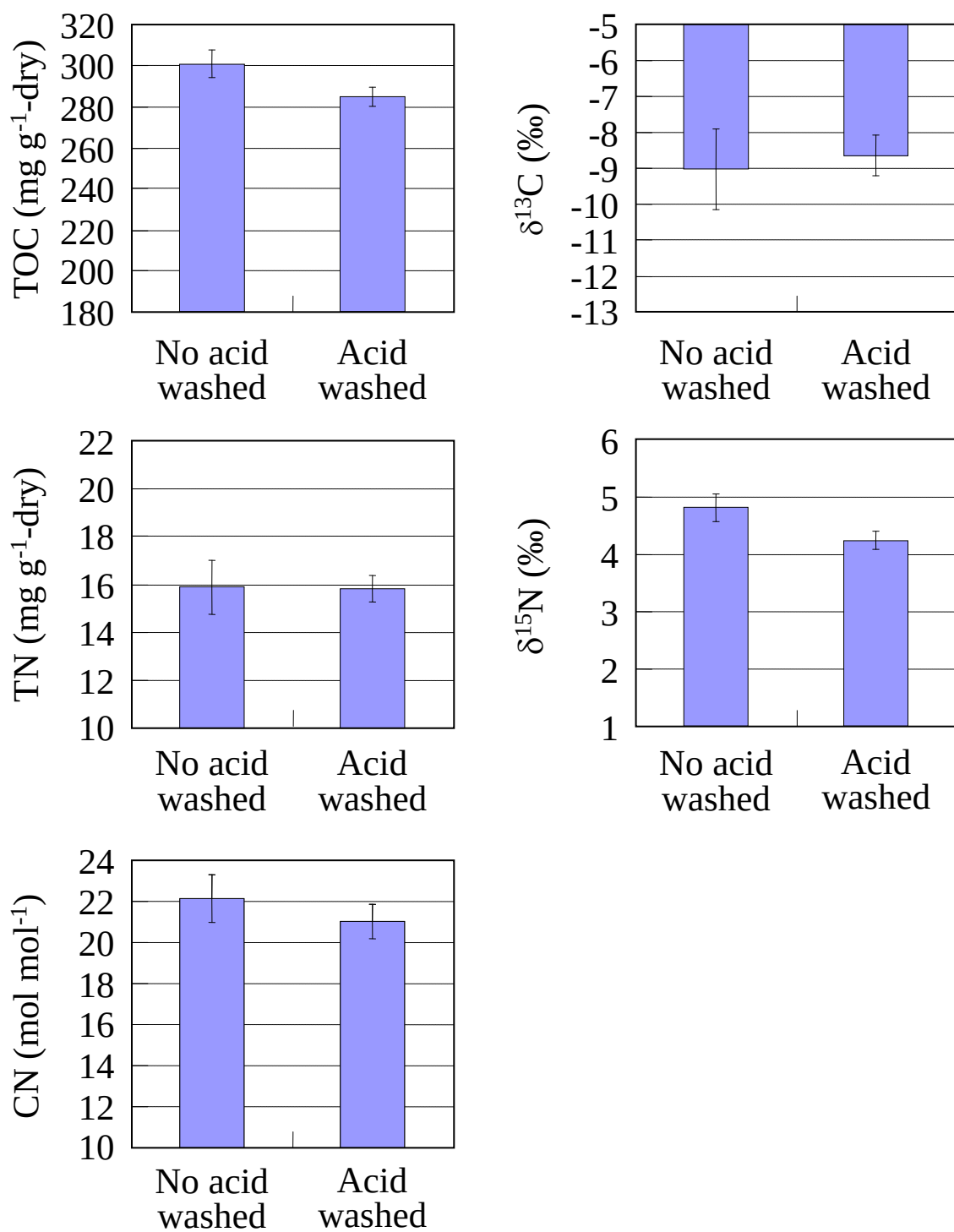


Fig. 3-2 Mean TOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ values and CN ratios in algal tissue of *Saccharina japonica* var. *religiosa* by no acid and acid washed.

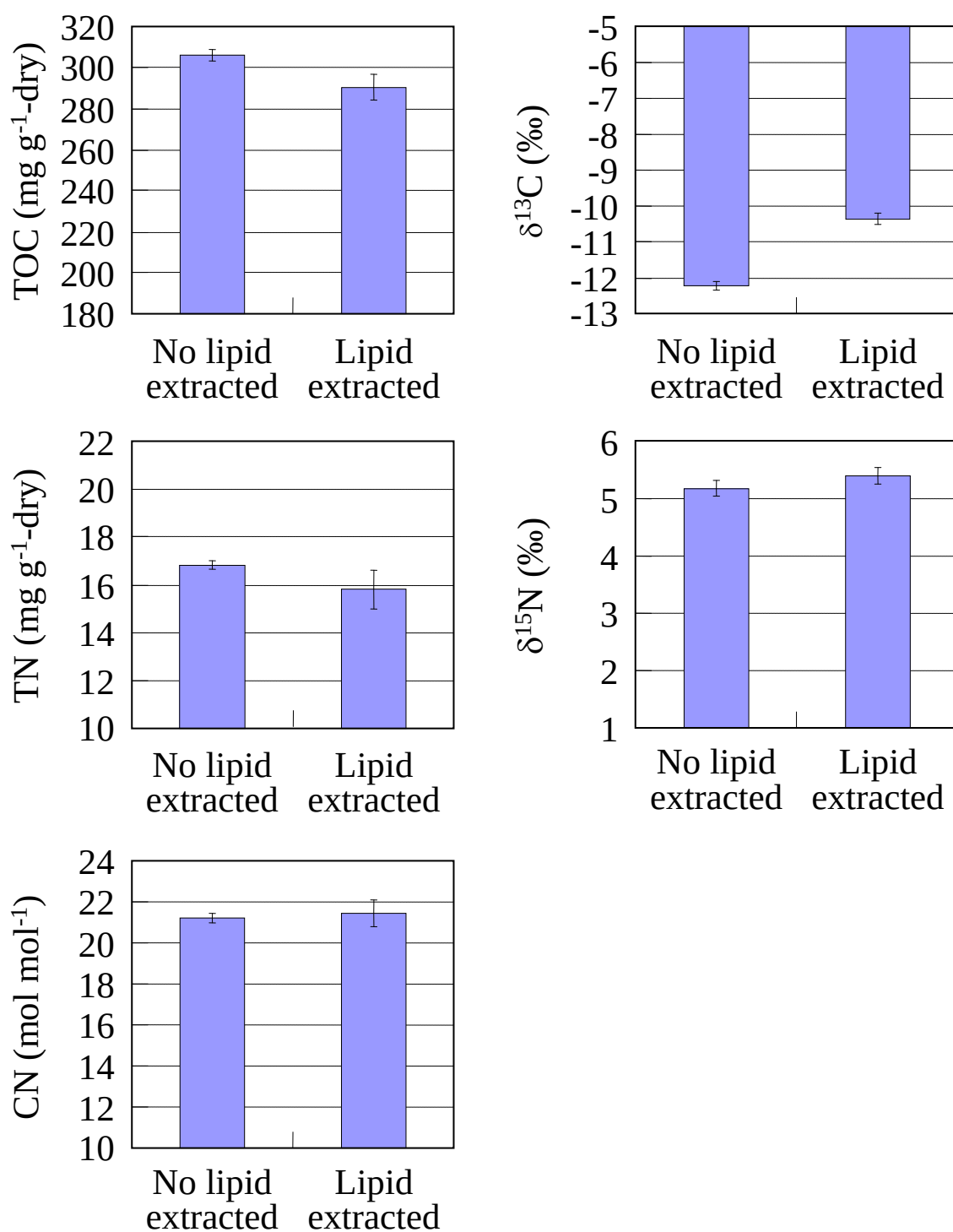


Fig. 3-3 Mean TOC, TN, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ values and CN ratios in algal tissue of *Saccharina japonica* var. *religiosa* by no lipid and lipid extracted.

第4章 コンブ標本の窒素安定同位体比を指標とした北海道日本海における過去の栄養塩供給特性の推定

1 背景・目的

海洋観測および海水分析技術の進歩は、世界の様々な海域における栄養塩環境の迅速かつ精確な把握を可能とした (Strickland and Parsons 1968; Parsons et al. 1984; Gordon et al. 1993)。北海道周辺海域でも、様々な研究機関が栄養塩のモニタリングを実施し (例えば北海道立総合研究機構 1988-2007)、得られた結果を海洋生産力の把握や資源変動、漁場形成の予測等に活用している。

第2章で前述の通り、北海道日本海の栄養塩濃度は、他の北海道周辺海域に比べて低い値を示すことが確認された。栄養塩不足は、本海域の喫緊課題である「磯焼け」の一要因として考えられている (Harrold and Reed 1985; 松山 1991)。しかしながら、北海道日本海的主要海藻類であるホソメコンブ *Saccharina japonica* var. *religiosa* の20世紀初頭から前半 (大正期～昭和初期) にかけての生産量は4,000t強と現在 (2010年から2014年の平均生産量: 15t) の200倍以上を記録した (鳥居・田沢 1987)。磯焼けは、1930年頃に初めて確認され、1950年代より著しく拡大したと考えられていることから (藤田 1987)、北海道日本海沿岸海域では、20世紀前半まで大規模な海藻群落が形成されていたことが示唆される。

また、19世紀末から20世紀初頭 (明治後期～大正期) にかけての北海道では、日本海を中心に現在の500~1000倍におよぶ大量のニシン *Clupea pallasii* が漁獲され、1897年には97万tの最大漁獲量を記録した (石田 1952; 今田 1986)。大量に漁獲されたニシンは、当時の北海道経済や文化、生活を支えた。その様子は、漁獲統計資料や100年以上過ぎた現在でも伝わる文化や伝統、各地に残るニシン御殿や漁場の痕跡、博物館に保管されている漁具、生活用品等からも伺うことができる。

このような過去の高い生物生産は、かつて北海道日本海に栄養塩が豊富に存在していた可能性を示唆する。過去の栄養塩供給については、河川の流入により大量の栄養塩が海域に供給された、冬季冷却に伴う鉛直混合により多くの栄養塩が深層から表層に供給された、産卵のため沿岸海域に来遊した大量のニシンに由来する有機物の分解により栄養塩が供給された、生活排水由来の栄養塩が海域に流入した等の様々な仮説が古くより存在する。しかしながら、当時は海洋観測および分析技術が発展途上であり、本海域の栄養塩環境を示す科学データは存在しなかった。

このような現状を解決するために、過去に北海道日本海で生育し、現在は博物館等に生物標本として保管されている古コンブ標本の窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) に注目した。窒素原子には質量数14および質量数15の二つの安定同位体 (^{14}N および ^{15}N) が存在する。窒素の他、水素やヘリウム、炭素、酸素、硫黄等、軽元素の安定同位体は、わずかな質量差に起因する反応性が異なるため、天然界における様々な物理的・化学的過程を通じて同位体分別が起こり (Urey 1947)、特徴的な安定同位体比を示す。 $\delta^{15}\text{N}$ も生態系内において特徴的な値を示し (Miyake and Wada 1967; Heaton 1986; Peterson and Fry 1987; Owens 1988)、1970年代頃から窒素起源の指標としてしばしば利用されるようになった (Kohl et al. 1971; Heaton 1986)。1990年代後半になると、海藻類等の固着性藻類の $\delta^{15}\text{N}$ を用いて、沿岸生態系に及ぼす陸域由来人為起源窒素の影響を把握する試みが行われるようになった (McClelland et al. 1997; Umezawa et al. 2002)。この技術は、固着性藻類が生育海域に供給された栄養塩を移動することなく利用して藻体を形成し、生育海域における生育期間に利用した溶存態無機窒素 (DIN) の $\delta^{15}\text{N}$ を藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に積算して反映する特性を利用している。懸濁態や溶存態物質の濃度や安定同位体比、浮遊性藻類の現存量等の水柱からの情報が調査時における調査海域の瞬間像を示すのに対し、固着性藻類からの情報は生育期間における生育海域の積算像を示す (Horrocks et al. 1995; Fong et al. 1998)。また、水柱や堆積物から得られる物質情報は、環境物質の拡散状況等、物理的な分布状況を示すのに対し、生物から得られる成分情報は環境中の物質が実際に生物に及ぼした影響を示す (Costanzo et al. 2001)。そのため、海藻類の $\delta^{15}\text{N}$ は、様々な起源の物質が分布し、水塊の時空間変動が大きく、実態像を捉え難い沿岸海域や河口域における新たな窒素起源推定ツールとしての有用性が期待されている。特に、本海域では、DINがコンブの生育および植物プランクトンの増殖を制限する栄養塩として考えられることから、藻体中の $\delta^{15}\text{N}$ に着目する意義は大きい。

一方で、博物館に保管されている生物標本には、標本種名、採取時期、採取地点、採取者名等の様々な情報が詳細に記録されている。これらの記録情報と固着性藻類標本の $\delta^{15}\text{N}$ を組み合わせることで、生育海域における過去の栄養塩環境を推定できる可能性がある。これまでも、生物標本の安定同位体比を用いて、過去の環境を復元した研究がいくつか報告されている (Ogawa et al. 2000, 2001; Baker et al. 2010; Wiley et al. 2013)。

本研究では、北海道周辺海域で生育したコンブ類を中心とした海藻標本を博物館より入手し、藻体に残存する $\delta^{15}\text{N}$ 記録を生育海域における生育期間に利用した栄養塩起源の指標として用いることで、北海道日本海における過去の栄養塩供給特性を推定した。

2 試料および方法

2.1 試料の選定

北海道日本海における過去の栄養塩供給特性を推定するため、博物館に保管されているコンブ類の標本を用いた理由は以下の通りである。

(1) コンブの知見が多く、生物標本が豊富に存在する。

コンブ類の年間生産量は極めて高く、沿岸海域において大きな生態学的インパクトを有する (Mann 1972a; b)。また、産業的価値が高い (Rosell and Srivastava 1985)。そのため、亜寒帯域および温帯域における海藻類の研究報告は、コンブを対象としたものが多い。北海道において、コンブは最重要漁業種の一つであり、国内総生産の約 95%を北海道で占める。そのため、コンブを対象とした研究報告は他の海藻類よりも多く、研究目的で採取された様々な種類のコンブが生物標本として保管されている。

(2) 藻体成分は数年単位と短期間の水柱環境情報を反映する。

コンブ類の寿命は 1~3 年程度と短い。特に北海道日本海的主要海藻類であるホソメコンブ *Saccharina japonica* var. *religiosa* は、冬季に配偶体が成長（発芽）し、春季に孢子体が成長して最大となった後（阿部 1983; 1984）、夏季から秋季にかけて末枯れ・成熟し、秋季から冬季にかけて子囊班から遊走子を放出する一年生藻類である（船野 1983）。また、形態はマット状に分布せず、地下部を持たない。そのため、藻体成分は、生育海域における水柱環境を年単位の高い分解能で反映することが期待される。

(3) 生物側の要因による藻体成分の違いを抑制できる。

最新のコンブ類研究により、これまで異種と考えられていたいくつかのコンブが遺伝的には同種であることが明らかにされてきた (Yotsukura et al. 2008)。そのため、種の違いによる藻体成分差を最小限に抑えることができると考えられる。

(4) 堆積物コアによる過去の海洋環境推定が容易ではない。

過去の海洋環境復元において、堆積物コアによるアプローチはしばしば行われる手法である。しかしながら、北海道日本海沿岸海域の底質は、岩盤や礫～砂分が大部分を占める。そのため、100 年程度の近過去の環境推定を目的とした堆積物コアを採取できる地点は限定される。なお、石狩湾の海底では、泥・シルト分の堆積物が河口から北部にかけて分布しているが、その大部分は石狩川の流入により輸送された異地性の堆積物である。堆積物の環境指標物質が現

地の海洋環境を反映しているとは言い難い。

以上の理由から、博物館に長期保管されているコンブ標本は、北海道日本海における過去100年スケールの栄養塩供給特性を推定する目的で有用な試料であると判断した。

2.2 試料の採取および処理

コンブ標本は、北海道大学総合博物館の植物標本庫（SAP）より入手した。標本の種名、採取時期、採取地点および採取者名を記載した。また、現在生育するコンブの $\delta^{15}\text{N}$ と比較するために、古コンブ標本に記載された採取地点と同じ地点でコンブを採取した。さらに、コンブ類以外の海藻標本も入手し、コンブの $\delta^{15}\text{N}$ と比較した。これらにより、1881年から2014年にかけて北海道周辺海域（日本海、太平洋、オホーツク海）に生育した9種348個体のコンブ試料およびコンブ類以外の海藻類70個体を得ることができた。

分析用試料には、藻体表面に付着物が少なく、傷や破れの少ない標本を選択した。1標本の分析値のみで、ある年代あるいはある地点の栄養塩環境を代表することは、誤差の要因となるため、可能な範囲で複数のコンブ標本の分析値でその年代あるいはその地点の栄養塩環境を代表させた。コンブ標本が存在しない年代あるいは地点については、コンブ類以外の海藻標本で代用した。さらに、1地点で1881年から2014年までの134年分全てを網羅できるだけの標本数は存在せず、1年で北海道周辺海域の全地点を網羅できるだけの標本数は存在しない。そのため、多くの採取年代および採取地点から標本を入手し、空白期間および空白地点を可能な限り減らすことで、年代および地点の連続性を維持した。

古コンブ標本は大変貴重であるため、藻体全てを分析用試料として用いることは現実的ではない。また、藻体の先端部は切断あるいは末枯れにより欠損している標本も存在した。そこで、標本として数が比較的豊富に存在し、保存状態が良く、栄養塩の取り込み部位である藻体基部を分析に用いる共通部位として統一した。

試料を実験室に持ち帰った後、表面に付着している汚れを目で見える範囲で除去し、濾過海水、蒸留水の順で洗浄した。洗浄後の試料を60℃で重量が一定になるまで乾燥し、粉碎・均一化した後、錫製コンテナに包埋し、電子天秤で0.001mg単位まで精秤した後、元素分析計—安定同位体比質量分析計（Fisons NA 1500-Finnigan MAT 252）により、 $\delta^{15}\text{N}$ を分析した。なお、補足データとして、炭素安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ ）、全有機態炭素含有量（TOC）および全窒素含有量（TN）も同様の方法で分析した。

$\delta^{15}\text{N}$ および $\delta^{13}\text{C}$ は、それぞれ国際標準物質である大気窒素および PDB（米国南カロライナ州の Pee Dee 層から産出したベレムナイト化石）の同位体比に対する千分率偏差とし、以下の式で示された。また、同位体比の分析精度は共に $\pm 0.2\text{‰}$ 以内であった。

$$\delta^{15}\text{N} = [({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{sample}} / ({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{standard}} - 1] \times 1000 (\text{‰})$$

$$\delta^{13}\text{C} = [({}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C})_{\text{sample}} / ({}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C})_{\text{standard}} - 1] \times 1000 (\text{‰})$$

$({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{sample}}$, $({}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C})_{\text{sample}}$: 試料の ${}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}$, 試料の ${}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C}$

$({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{standard}}$, $({}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C})_{\text{standard}}$: 国際標準物質の ${}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}$, 国際標準物質の ${}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C}$

本章では、北海道周辺海域を反時計回りで宗谷総合振興局枝幸町から渡島総合振興局福島町白神岬までを北海道日本海、白神岬から根室総合振興局根室市納沙布岬までを北海道太平洋、納沙布岬からオホーツク総合振興局雄武町までを北海道オホーツク海として区分した (Fig. 4-1)。

3 結果

3.1 北海道周辺海域におけるコンブ $\delta^{15}\text{N}$ の種類別年変動

Fig. 4-2 に、北海道周辺三海域（日本海、太平洋およびオホーツク海）における 1881 年から 2014 年までのコンブの $\delta^{15}\text{N}$ を種類別に色分けして示した。日本海におけるコンブの $\delta^{15}\text{N}$ は、1971 年（昭和後期：45 年前）以降で $5.3 \pm 1.4\text{‰}$ （平均値 $\pm$ 標準偏差, $n = 105$ ）を示したのに対し、1881 年から 1920 年（明治中期から大正中期頃：約 100 年から 135 年前）にかけては $10.4 \pm 1.1\text{‰}$ ($n = 38$)、1921 年から 1970 年（大正後期から昭和中期：45 年から約 100 年前）にかけては、 $8.0 \pm 1.7\text{‰}$ ($n = 43$) と高く、三年代間で有意差を示した。この傾向は、コンブの種類に関係なく同様であった。また、コンブ以外の海藻類でも同様の傾向を示した。一方で、太平洋およびオホーツク海におけるコンブの $\delta^{15}\text{N}$ は、日本海と異なる傾向を示し、コンブの種類に関係なく 1881 年から 1920 年頃にかけては、それぞれ $6.9 \pm 1.5\text{‰}$ ($n = 38$) および $4.7 \pm 0.8\text{‰}$ ($n = 3$)、1921 年から 1970 年（大正後期から昭和中期：45 年から約 100 年前）にかけては $7.2 \pm 1.9\text{‰}$ ($n = 47$) および $4.9 \pm 1.5\text{‰}$ ($n = 8$)、1971 年以降でそれぞれ $6.5 \pm 1.3\text{‰}$ ($n = 57$) および $5.7 \pm 2.6\text{‰}$ ($n = 9$) と、いずれの年代間でも有意差を示さなかった。しかしながらこれらの値は、日本海の 1881 年から 1920 年にかけてのコンブの $\delta^{15}\text{N}$ と有意差を示した。

3.2 北海道周辺海域におけるコンブ $\delta^{15}\text{N}$ の年代別分布

北海道周辺三海域におけるコンブの $\delta^{15}\text{N}$ を三年代(1881年から1920年, 1921年から1970年および1971から2014年)に区分し, 1881年から1920年および1971から2014年にかけてのコンブの $\delta^{15}\text{N}$ を北海道周辺海域のマップ上にプロットした (Fig. 4-3)。1881年から1920年にかけてのコンブの $\delta^{15}\text{N}$ は, 太平洋からオホーツク海で4~8‰前後の範囲で分布したのに対し, 日本海では広範囲で10‰前後の高い分布を示した。特に余市, 小樽, 浜益, 増毛, 留萌, 苫前, 羽幌, 初山別, 利礼周辺海域で高い値を示した。一方で, 1971年以降では, 三海域でいずれも3~7‰前後の範囲で分布し, 1881年から1920年にかけての $\delta^{15}\text{N}$ と異なる傾向を示した。

4 考察

4.1 北海道日本海に1881年から1920年にかけて生育したコンブの高い $\delta^{15}\text{N}$

一般に, 基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ は, 主に2つの要因によって決定されると考えられる。第一に, 基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ は, 光合成で利用する DIN の $\delta^{15}\text{N}$ で決定される。DIN の $\delta^{15}\text{N}$ は, 天然界における様々な物理的・化学的過程による同位体分別の結果, 起源によって特徴的な値を示す (Kohl et al. 1971; Heaton 1986)。例えば, 大気窒素から工業的窒素固定により生産された化学肥料で0‰前後 (森田ら 1999; Alison and Simon 2007), 生活排水や家畜排水, 有機肥料で10‰前後 (Heaton 1986; Fogg et al. 1998), 海洋では, 窒素固定海域および脱窒海域のそれぞれ0‰ (Wada and Hattori 1976; Minagawa and Wada 1986; Saino and Hattori 1987) および10‰前後 (Cline and Kaplan 1975) を除けば, 概ね4~7‰の範囲を示す。

第二に, 基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ は, DIN の取り込み時および分解・溶出の際に起こる同位体分別効果の大きさで決定される。DIN の取り込みでは, 窒素安定同位体のうち質量数の小さい ^{14}N が選択的に利用されるため, 同位体分別により基質の $\delta^{15}\text{N}$ より低い値の有機物が合成される。窒素供給が過剰な環境や他の環境・生理条件が制限要因になる等の窒素制限ではない環境下では, 同位体効果が大きくなる。その後も新たな DIN の供給がなく, 時間とともに DIN の利用が進行すると, 基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ はレイリーの蒸留モデルに従って上昇し, 最終的に全ての DIN が同化された時点で基質と同じ値を示す。また, DIN の分解・溶出では, 同位体分別により ^{14}N が選択的に除去されるため, ^{15}N で構成される窒素が相対的に多く残存し, 有機物の $\delta^{15}\text{N}$ が上昇する。同位体効果は, 栄養塩利用の進捗状況や環境条件によって異なり, 基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ は DIN の $\delta^{15}\text{N}$ を反映しない場合がある。本研究では, 基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ を決定する要因が複数存在することに注意しながら, 北海道日本海における過去

の栄養塩供給特性を推定した。

北海道対馬暖流域において、DIN の 90%以上を占める $\text{NO}_3\text{-N}$ の $\delta^{15}\text{N}$ ($\text{NO}_3\text{-}\delta^{15}\text{N}$) は、 $5.3\pm 0.7\text{‰}$ ($n=4$) であり、温帯から亜寒帯海域の一般的な $\text{NO}_3\text{-}\delta^{15}\text{N}$ とほぼ同様の値を示した (Miyake and Wada 1967; 野田 1996; 大橋 1999; Minagawa et al. 2001)。北海道日本海における $\text{NO}_3\text{-}\delta^{15}\text{N}$ が 1971 年以降も大きく変動しなければ、コンブの $\delta^{15}\text{N}$ は、 $\text{NO}_3\text{-}\delta^{15}\text{N}$ と同程度かそれ以下の値を示すことが予想される。北海道日本海において 1971 年代以降に生育したコンブの $\delta^{15}\text{N}$ は、 $5.3\pm 1.4\text{‰}$ ($n=105$) を示し、 $\text{NO}_3\text{-}\delta^{15}\text{N}$ とほぼ同様の値を示した。これらことから、1971 年以降の北海道日本海沿岸海域では、概して対馬暖流水に由来する栄養塩がコンブの生育に利用されていると考えられた。

一方で、1881 年から 1920 年頃 (約 100 年から 135 年前) にかけて北海道日本海に生育したコンブの $\delta^{15}\text{N}$ は、 $10.4\pm 1.1\text{‰}$ ($n=38$) と 1921 年から 1970 年および 1971 年以降に生育したコンブの $\delta^{15}\text{N}$ と比べて有意に高い値を示した。また、1881 年以降太平洋およびオホーツク海に生育したコンブの $\delta^{15}\text{N}$ と比較しても有意に高かった。この値は、北海道対馬暖流域の $\text{NO}_3\text{-}\delta^{15}\text{N}$ よりも高い。コンブ藻体を構成する有機物が、長時間の分解・溶出作用を受ければ、同位体分別により ^{14}N が DON や NH_4^+ として選択的に除去される。その結果、基質に残存する ^{15}N の割合は、時間経過とともに高くなり (Saino and Hattori 1980; 1987)、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ が上昇する場合が考えられる。本研究で利用したコンブ標本の最長保存期間は、1881 年に採取された約 135 年間である。しかしながら、全ての標本は乾燥された状態で保管され、分解による藻体成分への影響は最小限に抑えられていると考えられる。また、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ が分解の影響を受けて変化すれば、全海域のコンブ標本で高い値を示すことが予想される。本結果ではそのような傾向を示さず、北海道日本海の 1881 年から 1920 年にかけてのコンブでのみ高い値を示した。これらのことから、1881 年から 1920 年にかけて北海道日本海に生育したコンブの高い $\delta^{15}\text{N}$ は、長期保存に伴う藻体窒素成分の分解のみで説明されず、本研究で用いた古コンブ標本の $\delta^{15}\text{N}$ は、生育海域における生育期間の DIN 環境を積算して反映し、過去の栄養塩環境を推定するための有用なツールであると判断した。

前述の通り、固着性藻類は、生育海域における生育期間に利用した DIN の $\delta^{15}\text{N}$ を積算して藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に反映することが期待される。しかしながら、脱窒や窒素固定のみられない海域では、基礎生産者が DIN を利用する際の同位体効果により、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ が DIN の $\delta^{15}\text{N}$ を反映しない場合も少なくない。DIN の取り込みに伴う同位体分別は、基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ を $\text{DIN-}\delta^{15}\text{N}$ より下げる効果をもたらす。しかしながら、北海道日本海におけるコンブの生育域は数 m 以内の浅瀬に限られており、有光層中のクロロフィル *a* 濃度も最大月で平均 $4\mu\text{g/L}$

未満と低い。そのため、浮遊性藻類による栄養塩の利用や光量の違いによる同位体分別が藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に及ぼす影響は小さいと考えられた。仮に、当時のコンブが現在より小さい同位体効果で現在と同じ $\delta^{15}\text{N}$ の DIN を利用したとすれば、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は現在より高い値を示す。しかしながら、現在の北海道日本海では、栄養塩類のうち DIN が最初に枯渇し、コンブの生育を制限する。また前述の通り、北海道対馬暖流域の $\text{NO}_3\text{-}\delta^{15}\text{N}$ は $5.3\pm 0.7\text{‰}$ ($n=4$) を示したことから、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ が取り込み時の同位体分別で 10‰程度まで上昇することは考えられない。そのため、1881 年から 1920 年にかけて北海道日本海に生育したコンブの高い $\delta^{15}\text{N}$ は、同位体分別の違いのみで説明されなかった。

これらのことから、1881 年から 1920 年にかけて北海道日本海に生育したコンブの高い $\delta^{15}\text{N}$ は、過去と現在での $\text{DIN-}\delta^{15}\text{N}$ の違い、すなわちコンブが利用した DIN 起源の違いを反映した結果であると考えられた。そこで、当時のコンブに利用された DIN の起源を推定するために、これまで報告されている主な $\delta^{15}\text{N}$ の上昇要因を以下に列挙し、それぞれについて検証した。

- (1) 還元環境下における脱窒由来窒素の利用
- (2) 人為起源窒素の利用
- (3) 動物起源窒素の利用

(1) 還元環境下における脱窒由来窒素の利用

還元環境下では、脱窒細菌が酸素源として $\text{NO}_3\text{-O}$ を利用し、副産物として N_2 および N_2O を放出する脱窒がしばしば起こる。水柱での脱窒では同位体分別が大きく、同位体的に軽い ^{14}N で構成される NO_3 が選択的に還元される。そのため、残存する硝酸態窒素の $\delta^{15}\text{N}$ は相対的に上昇する (Cline and Kaplan 1975)。基礎生産者がその硝酸態窒素を利用すれば、高い $\delta^{15}\text{N}$ として体内に記録される。アラビア海、熱帯東部北太平洋および南太平洋は三大脱窒海域と呼ばれる。いずれの海域も熱帯湧昇域に属し、湧昇により表層の生物生産は活発であるが、周年強い成層が発達する。そのため中層では、表層から沈降してきた大量の有機物が分解され、多くの溶存態酸素が消費されるが、周年強い成層のため新たな酸素供給はなく、貧酸素水塊が発達する。還元環境となった中層では、有機物の分解に $\text{NO}_3\text{-O}$ が利用され、脱窒が進行する。高い $\delta^{15}\text{N}$ で構成される $\text{NO}_3\text{-N}$ は、湧昇により表層に供給されて植物プランクトンに利用されるため、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は高い値を示す。

しかしながら、北海道日本海は亜寒帯海域に属し、鉛直混合が活発に起こるため、周年成層や貧酸素水塊が発達し、脱窒が広範囲で進行していた状況は考えにくい。また、当時の沿岸海域では、ホソメコンブが繁茂し、大量のニシン

が産卵来遊する等の多くの生物が産卵場・生育場・索餌場として利用する大規模な海藻群落が形成され、生物多様性に富んだ藻場生態系が機能していたことは、沿岸域が広範囲で還元環境であったことと矛盾する。したがって、1881年から1920年にかけて北海道日本海に生育したコンブの高い $\delta^{15}\text{N}$ は、還元環境下における脱窒由来硝酸態窒素の利用による上昇のみで説明されなかった。

(2) 人為起源窒素の利用

生活排水や産業排水等の人間活動に由来する窒素の $\delta^{15}\text{N}$ は、そうではない窒素の $\delta^{15}\text{N}$ に比べて有意に高い値を示す(Heaton 1986; Fogg et al. 1998)。このことは、人間が食物連鎖において高い栄養段階にあり、一定の割合で体内に ^{15}N を濃縮すること(DeNiro and Epstein 1981; Minagawa and Wada 1984)、アンモニアの揮発や脱窒に伴う同位体分別により、 ^{14}N が選択的に除去され、 ^{15}N で構成される窒素が相対的に多く残存することに起因する。人為起源窒素を含む排水が海域に流入し、沿岸域における人為起源窒素の割合が高くなれば、DINの $\delta^{15}\text{N}$ も上昇する可能性がある(Heaton 1986; Peterson and Fry 1987)。植物プランクトンや海藻類による人為起源窒素の利用は、藻体に高い $\delta^{15}\text{N}$ として記録され、食物連鎖を通じて上位段階の生物や、物質循環を通じて懸濁物や沈降粒子、堆積物等、生態系内の高い $\delta^{15}\text{N}$ として反映される。これまでの研究でも、人間活動の活発化により、湖沼や内湾、河口域、沿岸域における無機態、有機態および生物の $\delta^{15}\text{N}$ が顕著に上昇する事例が報告されており、 $\delta^{15}\text{N}$ は生態系内に及ぼす人間活動の影響を把握する有用な指標として利用されている(Kohl and Shearer 1971; McClelland and Valiela 1998; Jones et al. 2001)。

人為起源窒素が生態系に及ぼす影響について、人口密度と生息する生物の $\delta^{15}\text{N}$ との関係から検証した研究がいくつか報告されている(McClelland et al. 1997; McKinney et al. 1999; Cole et al. 2005)。例えばCabana and Rasmussenは、湖沼および河川集水域の人口密度が一次消費者の $\delta^{15}\text{N}$ と正の相関関係を示すことを報告している(Cabana and Rasmussen 1996)。人口密度が上昇し、高い $\delta^{15}\text{N}$ を示す人為起源窒素が海域に流入すれば、沿岸域におけるDINの $\delta^{15}\text{N}$ も上昇し、人為起源窒素がコンブの高い $\delta^{15}\text{N}$ として藻体に記録される可能性がある。

そこで、コンブが採取された市町村の人口密度とコンブの $\delta^{15}\text{N}$ との関係を検証した。北海道日本海に接する市町村において、1881年から2014年にかけて人口密度が最も高くなる年代は1950年代から1960年代頃であった(北海道1888-2016)。しかしながら、1950年代のコンブは、より人口密度の低い1920年以前のコンブのより低い $\delta^{15}\text{N}$ を示した。北海道周辺三海域で比較すると、1881年から2014年にかけて最も人口密度の高い市町村が接する海域および年代は北海道太平洋の1950年代から1960年代頃であった。しかしながら、北海

道太平洋における 1950 年代から 1960 年代にかけてのコンブの $\delta^{15}\text{N}$ は、より人口密度の低い北海道日本海における 1920 年以前のコンブより低い値を示した。また、近年、札幌市および旭川市を含む石狩川流域圏の人口密度は著しく上昇し、他の流域圏と比較して特異的に高い。そのため、石狩川が流入する北海道日本海沿岸海域では、人為起源窒素の割合が高くなる結果、DIN の $\delta^{15}\text{N}$ が上昇し、コンブによる DIN の利用が藻体の高い $\delta^{15}\text{N}$ として記録される可能性が期待される。しかしながら、北海道日本海において、1970 年代以降に生育したコンブの $\delta^{15}\text{N}$ は、そのような結果を示さなかった。したがって、1880 年から 1920 年にかけて北海道日本海で採取されたコンブの高い $\delta^{15}\text{N}$ は、人為起源窒素の利用による $\delta^{15}\text{N}$ の上昇のみで説明されなかった。

(3) 動物起源窒素の利用

動物起源窒素は、人為起源窒素と同様に動物が食物連鎖において高い栄養段階にあり、一定の割合で体内に ^{15}N を濃縮すること (DeNiro and Epstein 1981; Minagawa and Wada 1984)、アンモニアの揮発や脱窒に伴う同位体分別により ^{14}N が選択的に除去され、 ^{15}N で構成される窒素が相対的に多く残存することから、高い $\delta^{15}\text{N}$ を示す。1881 年から 1920 年頃 (約 100 年から 135 年前) にかけて、北海道日本海沿岸海域に何らかの動物起源窒素が大量に分布し、海域における動物起源窒素の割合が高くなれば、DIN- $\delta^{15}\text{N}$ が上昇する。当時分布したコンブによる動物起源窒素の利用は、藻体に高い $\delta^{15}\text{N}$ として記録される可能性がある。

回遊性魚類や海獣類、海鳥類、昆虫等の生態系間を移動する動物は、自身の生物体あるいは排泄物の形で生物に必要な物質を輸送する (Lundberg and Moberg 2003; Sekercioglu 2006)。このことは、生態系間を移動する動物による栄養物質の輸送が、生物生産への寄与および食物網や群集構造に影響を及ぼす可能性を示唆する。例えば、サケ等の遡下性魚類は、河川で孵化して海に下り成長した後、産卵のため再び河川に遡上する。陸域での自身の生物体や排泄物は、海域で合成され、遡上を通じて陸域に輸送された物質である。また、海鳥類は海洋生物を食物とし、一生の殆どを海域で過ごす。雛を育てる時は陸域を利用する。繁殖地に存在する魚類や排泄物、死骸は全て海域で生産された物質であり、繁殖を通じて海域から陸域に物質を輸送する。特に排泄物は、グアノとよばれる窒素やリンに富んだ堆積物となり、陸上に蓄積される。これらの物質形態が有機態であれば動物の餌として、分解を受けた無機態であれば、栄養塩類として陸上植物や藻類等の基礎生産者に寄与する可能性がある。これまで、サケ (Kline Jr et al. 1990; Bilby et al. 1996; Finney et al. 2000; 帰山 2005) やニシン (Durbin et al. 1979; Browder and Garman 1994; Garman and Macko 1998;

MacAvoy et al. 2000; 2009), 海鳥 (Mizutani and Wada 1988; Stapp et al. 1999; 亀田 2001, 2007), ウミガメ (Bouchard and Bjorndal 2000), 昆虫類 (Nakano et al. 1999) 等の様々な生物による物質輸送研究が報告されている。

生物による栄養物質の輸送に関連して、過去の北海道日本海における栄養塩状態を示す仮説の一つに、「ニシンによる栄養輸送」がある。19 世紀末から 20 世紀初頭 (明治後期～大正期) にかけての北海道日本海では、3 月から 5 月にかけて大量のニシン *Clupea pallasii* が産卵のため沿岸海域に来遊し、産卵親魚を対象とした漁業が盛んに行われた (Fig. 4-4; 4-5a)。北海道における当時の漁業対象種はほぼニシンであり、そのうち 90%以上は日本海で漁獲された (石田 1952; 今田 1986)。北海道日本海におけるニシンの漁獲量は、現在の 500~1000 倍におよび、1897 年には過去最大漁獲量の 97 万 t を記録した (石田 1952; 今田 1986)。単純計算すれば、現在の年間漁獲量の 5~10 倍に匹敵する約 1 万 t のニシンが、3 月から 5 月にかけて毎日漁獲されたことになる。そのため、当時大量に来遊したニシン産卵群も、何らかの形で栄養物質を沿岸海域に輸送し、北海道日本海の生物生産に大きなインパクトを与えた可能性がある。

第一に、ニシンの産卵・放精を通じて栄養物質が輸送されていた可能性がある。当時の北海道日本海に来遊したニシン産卵群は、沿岸海域で大量に産卵、放精した。ニシンの雌は藻場に産卵する特性を持つ。卵は粘着沈性の性質を持つため、産み落とされた後は沈んで海藻類に絡みつく。この様子は、規模こそ小さいが、現在の藻場でも確認できる (Fig. 4-5b)。また、ニシンの雄は海中に放精する性質がある。放精直後の沿岸域では、「群来 (くき)」と呼ばれる海面が白くなる現象が起こる。この様子もまた、規模こそ小さいが、現在の沿岸域でも確認できる (Fig. 4-5c)。海藻類に産み付けられたニシンの卵が分解により無機化されれば、周囲に生育する海藻類の栄養塩として機能する可能性が期待される。海域に放精されたニシンの精液が分解により無機化されれば、周囲に生育する海藻類の栄養塩として機能することが期待される。当時の北海道日本海では、現在の 500~1000 倍ものニシンが漁獲されていたことから、現在よりも大規模な群来が連続的に起こり、大量の卵が広範囲かつ連続的に藻場に産み付けられていた状況が想像される。大谷と大西は、後志におけるホソメコンブ漁獲量とニシン漁獲量の統計解析により、ニシン産卵群がコンブに栄養塩を輸送していた可能性を示唆しており、その輸送媒体としてニシンの精液および卵を指摘している (大谷・大西 1995)。また、Hay and Fulton は、カナダ西岸のジョージア海峡においてニシン産卵群により産出される卵と白子の炭素換算量が基礎生産量の最大値を超えることを述べており、産出された炭素は二次生産者に消費され、大量発生する *Pseudocalanus* 幼生がニシン稚魚の飢餓を救う初期餌料になることを示唆している (Hay and Fulton 1983)。これらのことか

ら、当時の北海道日本海に生育したコンブが利用した DIN は、沿岸海域に来遊したニシン産卵群の卵および精液に由来した可能性がある。

第二に、水揚げされたニシン漁獲物を通じて栄養塩が輸送された可能性がある。当時漁獲された大量のニシンは、主にニシン粕や身欠きニシンとして利用された。明治初期に国内で生産された肥料のうち、85%はニシン粕であった（小林 2002）。1900 年頃（明治後期）からは、ニシン粕の利用は徐々に減少したが、大正末期には身欠きニシンやニシンの切りこみ、数の子の生産として利用が増大した。これらの加工は、ニシンを漁獲後直ちに海岸や海上に作られた作業場で行われた（Fig. 4-5d）。内蔵や白子、数の子を取り出した際に生じる水産系廃棄物や、海水を沸騰させた大釜でニシンを煮た時に生じる煮汁、漁網干しやニシンの乾燥時に滴る体液が海域に流入した可能性がある（赤池ら 1998）。実際に、ニシン粕の製造過程で生じた加工残渣が排水として海域に流入した場合、膨大な栄養塩添加量になる可能性を試算している（北海道 1983; 北海道水産部 1986）。また当時は、邪魔なくらいコンブが浮いており、時化が来ればカズノコや海藻が海岸に寄ったが、それが腐って海域に戻っていたこと、海岸でニシン粕を炊いていた頃、排水が海に流入する口では、黒色の厚い大きなコンブが大量に繁茂していたことが、古くより北海道日本海で漁業を営む漁業者により証言されている。実際に、ニシン粕の製造過程で生じた煮汁が海域に流入していた頃は磯焼けがみられなかった経験則に基づき、海域への発酵魚かすの投入により、藻場再生事業に取り組んでいる自治体もある（吉良ら 2002）。これらのことから、当時の北海道日本海に生育したコンブが利用した DIN は、水揚げされたニシンの漁獲・加工残渣（煮汁）に由来した可能性がある。

沿岸藻場に産卵・放精されたニシンの卵および精液、沿岸藻場に流入したニシンの煮汁は、分解されて初めて栄養塩としてコンブに利用される。元来これらは有機物であり、分解される前に捕食されれば、藻場に生息する動物群集の餌として利用される。また、分解および捕食を免れた受精卵は孵化して稚魚となるが、これらも藻場に生息するさらに栄養段階の高い動物群集に捕食される。これらのニシン由来有機物を捕食した動物群集も最終的には分解され、コンブ等の海藻類に利用可能なニシン由来栄養塩として再生する。そのため、ニシン由来栄養塩はコンブに直接輸送されるだけでなく、ニシン由来有機物を捕食した動物から再生してコンブに輸送され、海藻群落に生息する動物群集は、ニシンからコンブへの栄養輸送媒体として機能する。

「ニシンによる栄養輸送」仮説は、当時産卵のため大量に来遊したニシンが、自身の卵および精液、漁獲・加工残渣からの分解物を通じて北海道日本海沿岸海域に栄養塩を輸送していた可能性を示唆しているかもしれない。そこで、ニシンの卵、精液、海水でニシンを煮た際に生じる煮汁および群来が起こった時

の PON- $\delta^{15}\text{N}$ を分析した。その結果、 $\delta^{15}\text{N}$ はそれぞれ 10.8 ± 0.4 , 9.1 ± 0.3 , $11.9 \pm 1.0\%$ ($n = 10$) および $11.0 \pm 0.2\%$ ($n = 3$) といずれも高い値を示し、DIN- $\delta^{15}\text{N}$ の上昇要因として十分な可能性が示唆された。これらの値は、北海道対馬暖流域における NO_3 - $\delta^{15}\text{N}$ や海水ポンプにより汲み上げられた日本海固有水で生育したホソメコンブの $\delta^{15}\text{N}$ (4.6 ± 0.5 , $n = 12$)、前述した 1971 年代以降の北海道日本海に生育したコンブの $\delta^{15}\text{N}$ より高く、小樽水族館のトド飼育施設排水口付近に着生するホソメコンブの $\delta^{15}\text{N}$ (12.2 ± 0.1 , $n = 5$) や $\delta^{15}\text{N}$ の高い発酵魚かすを添加した海域に生育するコンブの $\delta^{15}\text{N}$ (10.3 ± 1.4 , $n = 19$) と同程度であった。また、北海道日本海におけるコンブの $\delta^{15}\text{N}$ をニシンの漁獲量変動と比較した (Fig. 4-6)。その結果、コンブの $\delta^{15}\text{N}$ はニシンの漁獲量と正の相関関係を示す変動傾向であった ($r = 0.80$, $P < 0.0001$)。したがって、1881 年から 1920 年にかけて、北海道日本海に生育したコンブの $\delta^{15}\text{N}$ が広範囲で 10‰ 前後の高い値を示した主要因は、当時大量に産卵来遊したニシン (卵・精液、ニシンの漁獲・加工残渣) を起源とする高い $\delta^{15}\text{N}$ の DIN が沿岸海域に分布し、コンブが栄養塩として利用したため、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ が上昇したという理由で最も矛盾なく説明された。これまで、北海道日本海における過去の栄養塩環境に関する仮説は複数存在した。しかしながら、その科学的根拠は皆無であった。本研究では、過去に生育した古コンブ標本に残された $\delta^{15}\text{N}$ 記録を解読することで、北海道日本海における過去の栄養塩環境が推定され、仮説の一つである「ニシンによる栄養輸送」を裏付ける初めての科学的根拠を得ることができた。

4.2 ニシンの栄養輸送によるコンブの成長促進および群落現存量増大の可能性

19 世紀末から 20 世紀初頭 (明治後期～大正期) にかけて、北海道日本海沿岸に産卵来遊し漁獲されたニシンは、現在の北海道日本海に産卵来遊し漁獲されるニシンと異なる系群である (小林ら 1990; 小林 1993)。現在産卵来遊し漁獲されるニシンの系群は「石狩湾系群」と呼ばれ、産卵親魚は冬季に沿岸まで来遊した後、石狩湾内で一生を過ごす。一方で、当時産卵来遊し漁獲されていたニシンの系群は、「北海道ーサハリン系群」と呼ばれ、春季に北海道日本海沿岸に来遊したことから、通称「春ニシン」とも呼ばれていた。産卵後は、日本海を北上し、宗谷海峡を抜けてオホーツク海および岩手沖太平洋まで索餌回遊し、再び春季に北海道日本海沿岸に産卵来遊したと考えられている (山口 1926)。また、石狩湾系群より広範囲に探餌回遊していただけではなく、大型で長寿命であった。これらのことは、高栄養海域である太平洋やオホーツク海で生産された大量のニシン由来物質が春季の産卵来遊により貧栄養海域である北海道日本海沿岸海域に輸送されていた可能性を意味する。

また、北海道周辺海域で実施されている海洋環境モニタリングにより、北海道日本海における栄養塩類濃度の季節変動が明らかにされている（栗林ら 2014）。表層の栄養塩は、海面冷却に伴う鉛直混合が活発な冬季に最大濃度を示すが、冬季以降の栄養塩供給は殆どなく、春季では冬季の 1/2 以下まで枯渇する（道津ら 1999; 瀬戸ら 2001; 栗林ら 2014）。その後、表層の栄養塩は枯渇した状態で推移し、海面冷却に伴う鉛直混合が開始する初冬から供給され始め、冬季に再び最大濃度を示す。春ニシンの来遊時期は、栄養塩濃度の減少時期と一致し、春ニシン産卵群の大量来遊は春季における北海道日本海沿岸の栄養塩環境に大きなインパクトを与えたと考えられる。また、発酵魚かす中の窒素成分は、海水投入直後から無機化が進行し、TN の約 80% が 40 日強以内に DIN に分解される報告がある（岡元ら 2004）。これらのことから、北海道日本海における春季のニシン産卵群の来遊には、冬季に供給された栄養塩を春季以降も枯渇させることなく、一定レベル以上の濃度を維持する役割があったと考えられる。興味深いことに、春季はコンブの最成長時期であり（阿部ら 1983, 1984）、春ニシン産卵群の来遊時期と一致する。当時の春季では、現在の年間漁獲量の 5~10 倍のニシンが一日で漁獲された計算になり、コンブの成長に大きなインパクトを与えた可能性が示唆される。貧栄養海域において栄養塩はしばしば「ボトムアップコントロール」として藻場生産の制限要因になる（Harrold and Reed 1985）。施肥による藻場再生効果の検証試験により、北海道日本海沿岸における春季の窒素態栄養塩添加には、コンブの成長を促進する効果およびコンブ群落現存量を増大する効果があることが報告されている（North et al. 1982; 赤池ら 1998; Agatsuma et al. 2014; 栗林・赤池 2014）。また、北海道日本海沿岸において、春季に $\delta^{15}\text{N}$ の高い発酵魚かすを添加した場合、コンブの $\delta^{15}\text{N}$ は 10‰前後まで上昇することが確認されている。これらのことから、古コンブ標本に残された $\delta^{15}\text{N}$ 記録は、磯焼け発生前である 1881 年から 1920 年頃（約 100 年から 135 年前）にかけて大量に来遊した春ニシン産卵群が、自身の卵や精液、漁獲・加工残渣を通じて春季の北海道日本海沿岸海域に DIN を輸送し、コンブの成長促進および群落現存量増大に寄与した可能性を示唆する。本海域のような貧栄養海域において、生態系間を移動する生物による栄養物質の輸送は、極めて重要な役割を果たすことが明らかにされた。

4.3 磯焼け要因との関係

前述のように、栄養塩不足は、しばしば「ボトムアップコントロール」として藻場生産の制限要因になる。また、北海道日本海沿岸海域における春季の窒素態栄養塩の添加には、コンブの成長を促進する効果およびコンブ群落現存量を増大する効果があることが明らかにされている。磯焼けが初めて確認された

1930 年代以前および磯焼けが顕著になった 1950 年代以前の北海道日本海沿岸海域では、大規模なコンブ群落形成・維持され、身入り状態の良いウニやエゾアワビ等の磯根資源が数多く分布したと考えられている。そこで、本研究結果と北海道日本海における基礎生産の関係について、主に磯焼け要因と関連させながら、次のように考察した。

1881 年から 1920 年頃（約 100 年から 135 年前）の春季では、春ニシン産卵群の来遊により沿岸海域に栄養塩が供給され、冬期以降も表層の栄養塩濃度が低下することなく、一定以上のレベルを維持した。春季ブルームの長期化および春季のコンブ胞子体成長は促進され、現存量の増大が促進された。春季以降の日射量増加に伴う水温上昇により、ウニ類等の植食動物は活発にコンブを捕食するが、成長が促進されたコンブは植食動物に食い尽くされことなく群落を維持することができた。そのため、当時は大規模なコンブ群落形成・拡大・維持し、身入り状態の良いウニやエゾアワビ等の磯根資源が数多く分布したと推測された。一方で、春ニシン産卵群の来遊が途絶えた現在では、春季以降の栄養塩供給が殆どないため、表層栄養塩濃度が低下し、一定以上のレベルを維持できなくなった。そのため、春季ブルームの長期化、春季のコンブ胞子体成長は抑制され、現存量の増大が抑制された。春季以降の日射量増加に伴う水温上昇により、植食動物はコンブを活発に捕食し、成長が抑制されたコンブは食い尽くされて群落を維持することができなくなった。その結果、現在ではコンブ群落は縮小・消失し、身入り状態の悪いウニやエゾアワビ等の磯根資源が数多く分布すると推測された。

本研究で得られた成果は、北海道日本海の喫緊課題である磯焼け要因の解明や栄養強化による磯焼け対策への活用が期待され、近年問題視されている栄養塩類の減少（貧栄養化）や生物生産低下の要因解明に関する重要な知見である。

5 まとめ

本研究では、博物館に長期保管されている古コンブ標本に残された $\delta^{15}\text{N}$ 記録から、過去の栄養塩環境を初めて推定した。その結果、磯焼け発生前である 100 年以上前の北海道日本海沿岸海域では、春ニシン産卵群に由来する栄養塩が分布し、コンブの成長促進に寄与した可能性が明らかにされた。このことは、北海道日本海における過去の栄養塩環境を示す仮説の一つである「ニシンによる栄養輸送」を支持する初めて得られた科学的根拠である。また、沿岸海域における栄養供給機構において、生態系間を移動する生物による栄養物質の輸送が極めて重要な役割を果たすことが明らかにされた。特に、北海道日本海のような貧栄養海域への栄養塩インパクトは相対的に大きく、当時来遊した大量の春ニシン産卵群は、北海道日本海沿岸海域の栄養塩環境に影響を及ぼし、生物

多様性に富んだ藻場生態系を支えていた可能性がある。また、100年以上前の栄養塩環境が古コンブ標本の $\delta^{15}\text{N}$ に記録されていたことは、過去の環境推定における生物標本の可能性を示唆し、特に、複雑で実態を捉えにくい沿岸海域や、北海道日本海のように堆積物コアによる近過去の環境推定が容易でない沿岸海域では、その有用性が高い。

本研究で得られた成果は、近年問題視されている栄養塩類の減少（貧栄養化）や生物生産低下の要因解明に関する重要な知見である。特に、北海道日本海の喫緊課題である磯焼け要因の解明や栄養強化による磯焼け対策への活用が期待される。春ニシンが大量に産卵来遊していた1881年から1920年頃（約100年から135年前）にかけては、現在よりもコンブの成長が促進され、海藻群落が形成・維持・拡大した可能性がある。このことから、春季の栄養強化はコンブの成長を促進し、植食動物による摂食圧が大きくても、海藻群落が形成・維持・増大し、良好な餌料環境で育った身入り状態の良いウニやエゾアワビ等の磯根資源を形成する可能性が期待される。

北海道の歴史において、ニシンとコンブを抜きに語ることはできない。ニシンとコンブは、昔から北海道民にとって単なる漁業生産物ではなく、文化材の生物であった。ニシンはかつての北海道経済や文化、生活を支えた。当時の様子は、100年以上過ぎた現在でも様々な文化や伝統、ソーラン節や江差追分、よさこいソーラン祭等の歌や踊りに継承され、北海道日本海沿岸の各地に残るニシン御殿や博物館にある漁具、生活用品等の遺品からも伺うことができる。また、コンブは国内生産の90%以上を北海道で占める最重要魚種であり、古くより食用や餌としてだけではなく祭りごとにも用いられた。明治から大正時代にかけての北海道日本海において、ニシンがコンブに栄養塩を供給していたこと、コンブがニシンに産卵場を提供していたこと、両有用資源が互いに「共生」していた可能性を示唆する根拠が、100年以上過ぎた現在でも古コンブ標本に記録として残されていたことは、科学として重要な知見であることはもちろん、北海道民の心に刻まれる歴史的・文化的にも大きな意義がある。

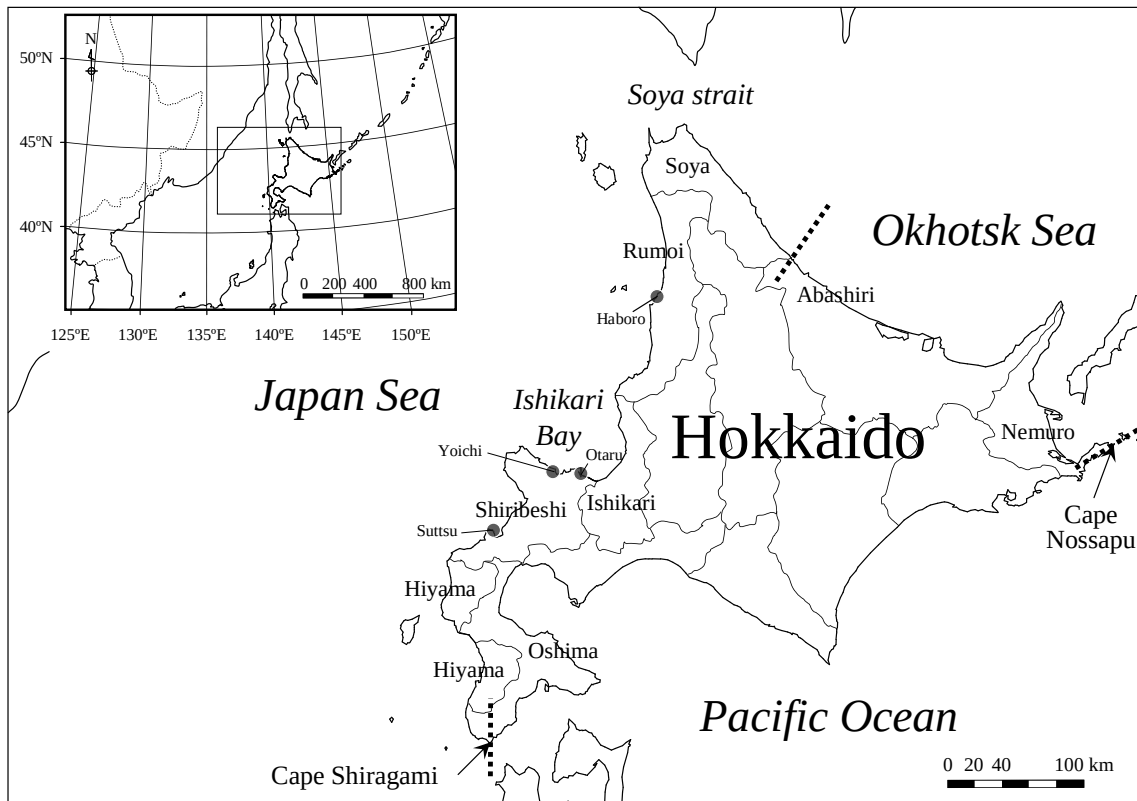


Fig. 4-1 The locations of the sea off the coast of Hokkaido, Japan. Three coastal areas, the Japan Sea, the Pacific Ocean, and the Okhotsk Sea around Hokkaido are defined as follows respectively; from Soya to Cape Shiragami, Oshima, from Cape Shiragami to Cape Nossapu, Nemuro, and from Cape Nossapu to Abashiri.

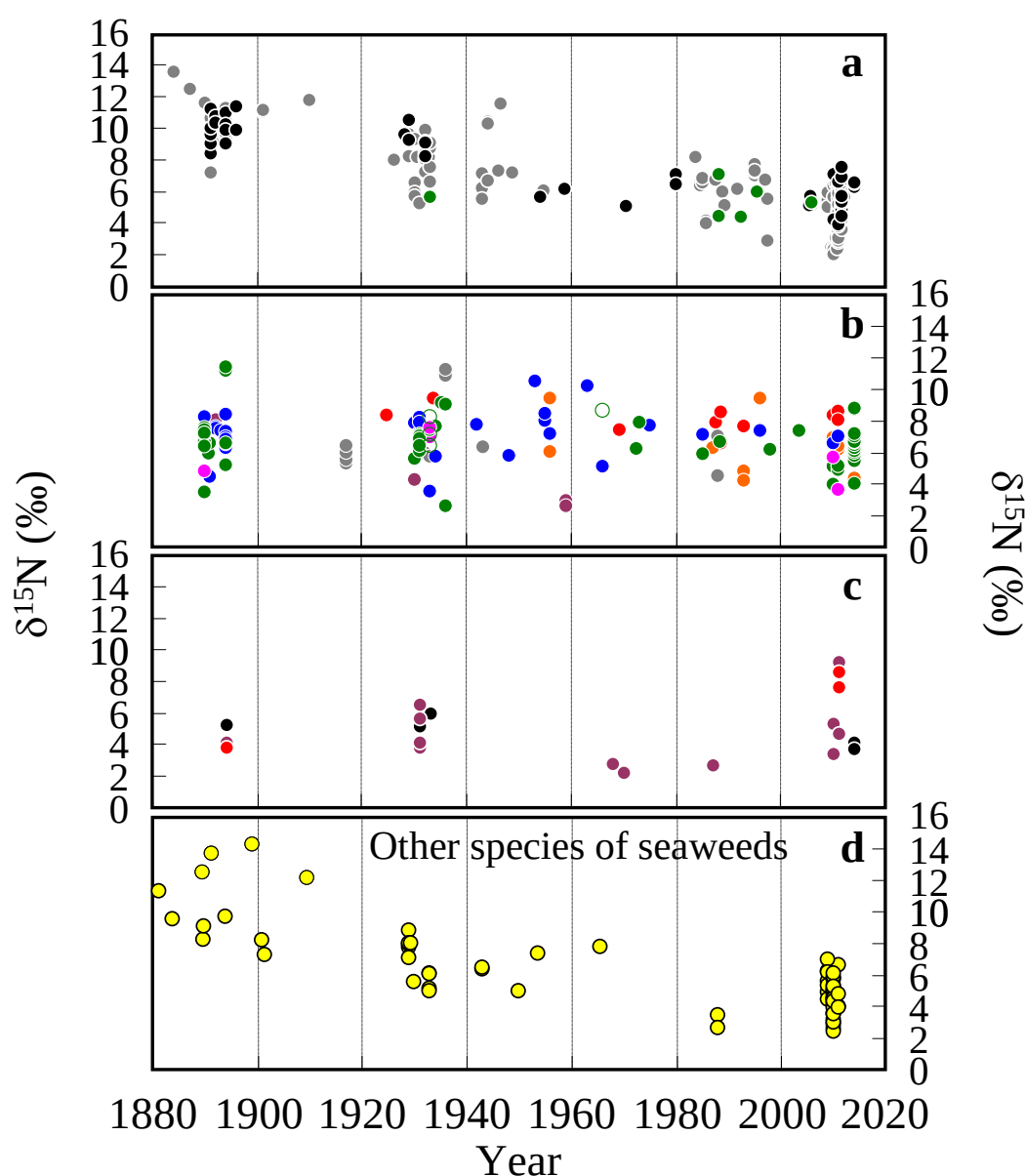


Fig. 4-2 $\delta^{15}\text{N}$ changes (1881-2014) in *Saccharina* specimens collected from coastal areas around Hokkaido, Japan. (a) The west coast of the Japan Sea off Hokkaido. (b) The coast of the Pacific Ocean off Hokkaido. (c) The coast of the Okhotsk Sea off Hokkaido. ● *Saccharina japonica* var. *ochotensis*; ● *Saccharina japonica* var. *religiosa*; ● *Saccharina japonica*; ● *Saccharina sculpera*; ○ *Saccharina yendoana*; ● *Saccharina angustata*; ● *Saccharina coriacea*; ● *Saccharina longissima*; ● *Saccharina japonica* var. *diabolica*. (d) Other species of seaweeds collected from the west coast of the Japan Sea off Hokkaido. The $\delta^{15}\text{N}$ values were classified by color variations. SAP is registered officially as the herbarium abbreviation with the Index Herbariorum. SAP houses almost all marine benthic algal type specimens described by Japanese researchers. It is one of the marine benthic algal herbariums in the world (<http://sap.museum.hokudai.ac.jp/index.html>).

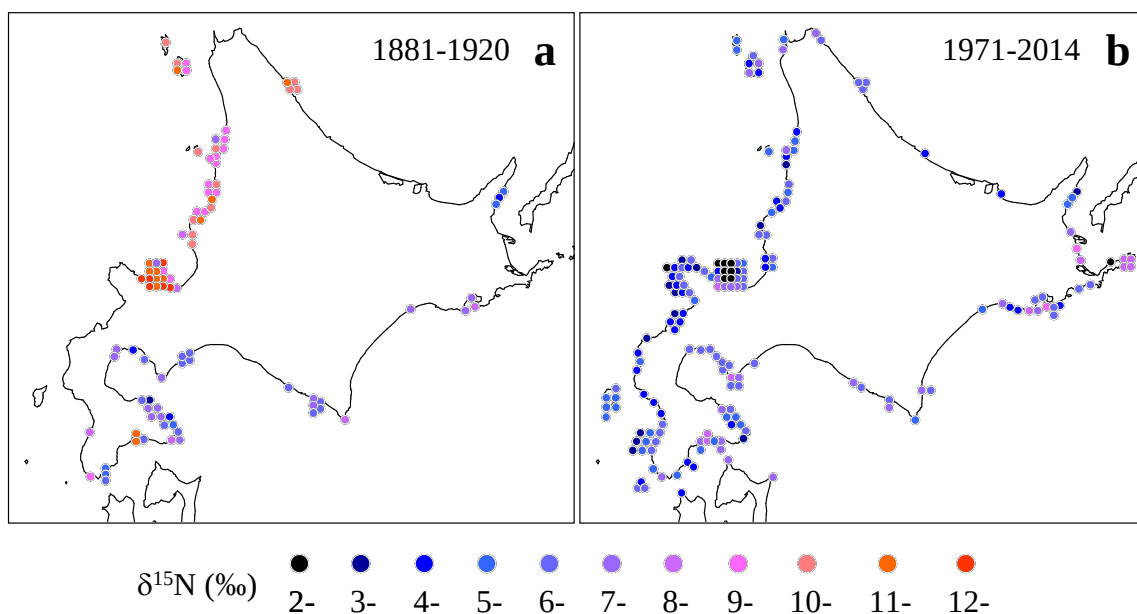


Fig. 4-3 $\delta^{15}\text{N}$ maps of the tissue in *Saccharina* collected from coastal areas around Hokkaido, Japan during the periods from 1881 to 1920 and 1971 to 2014. The $\delta^{15}\text{N}$ ranges are classified by color differences.

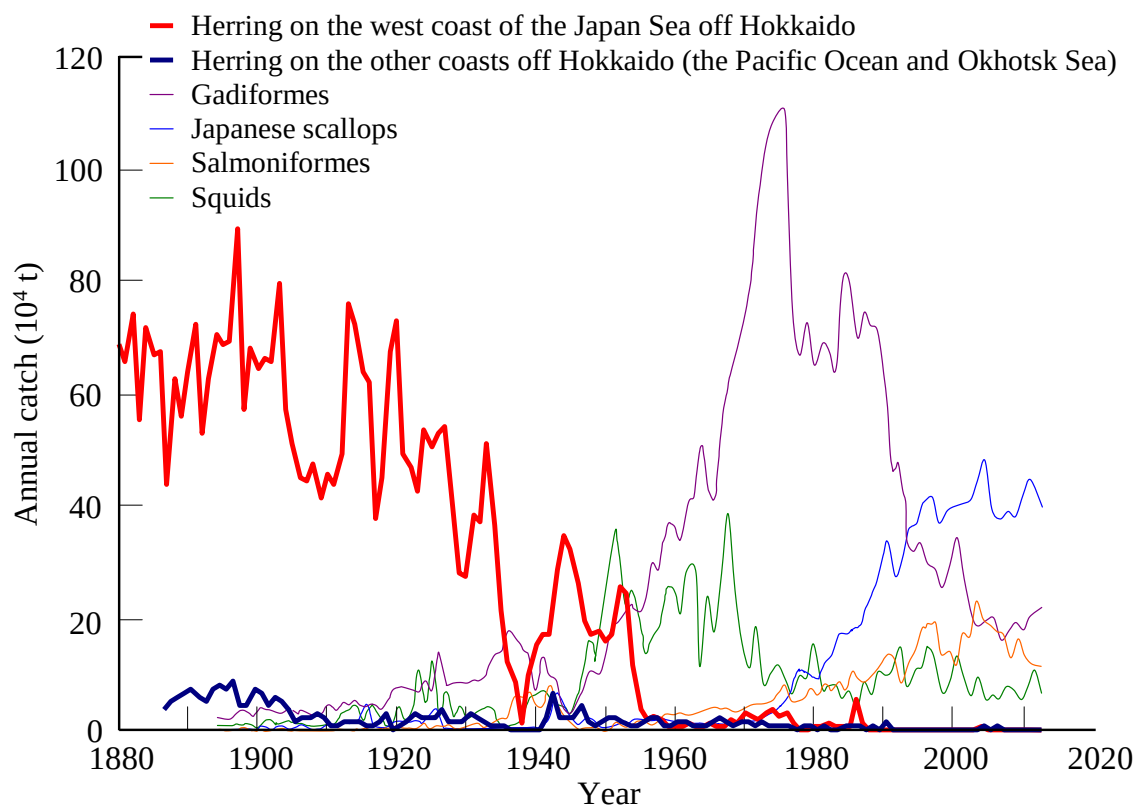


Fig. 4-4 Annual changes in the main catches in Hokkaido, Japan from 1880 to 2013. The bold red line between 1880 and 1886 represented annual changes of herring catches around all coasts off Hokkaido. From 1880 to 1920, most Hokkaido fisheries had been herring on the west coast of the Japan Sea off Hokkaido, representing more than 90% of herring spawning around all coasts off Hokkaido. An average of approximately 600,000 tons of spawning herring were caught in this region between 1880 and 1920; this is between 500-1000 times the number of spawning herring caught in recent years.



Fig. 4-5 Historic photographs from the west coast of the Japan Sea off Hokkaido, Japan. (a) A large number of spawning herring that became stranded on the shore (in Yoichi, 1900 ?), (b) Seaweed bed covered with herring eggs (off Haboro, 2004), (c) Phenomenon of milky-white turbidity of the sea surface due to herring spawning, called “*kuki*”, in coastal areas (in Otaru, 2011), provided by the Fisheries Research Department, Hokkaido Research Organization, Japan. (d) Processing herring for use in “*migaki-nishin*,” a dried and sliced herring food (in Suttsu, 1911 or 1914) (Yamamoto 2014).

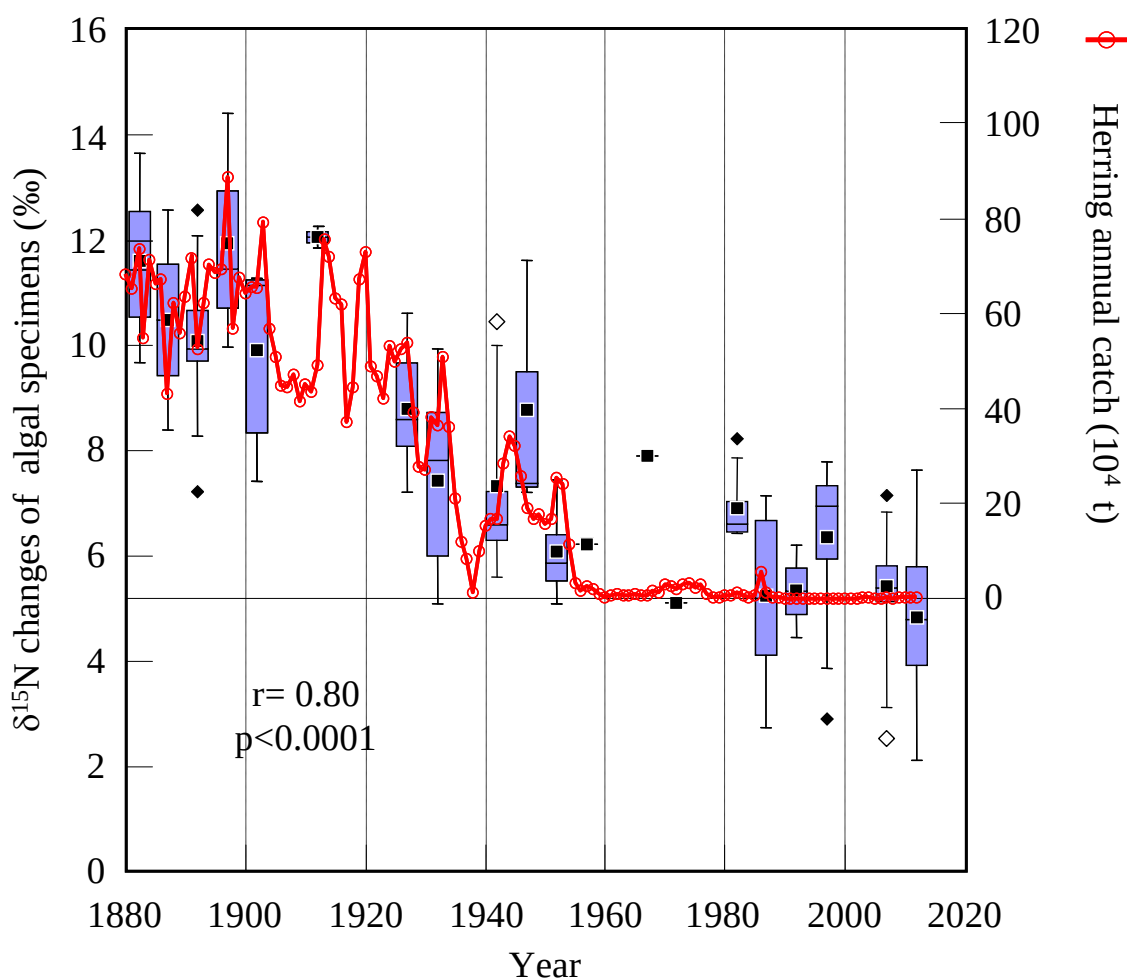


Fig. 4-6 Comparison of changes in $\delta^{15}\text{N}$ values in the tissues of *Saccharina* specimens and timing of herring catches along the west coast of the Japan Sea off Hokkaido, Japan. The changes in $\delta^{15}\text{N}$ in algal tissue are shown by box-and-whisker plots for each 5 years from 1881 to 2014. The bottoms and tops of boxes indicate 25% and 75% uncertainty ranges, respectively, and the line in the middle indicates the median. Upper and lower error bars indicate the largest value below the upper inner fence and the smallest value above lower inner fence, respectively. These values were $75\% + 1.5 \times (75-25\%)$ and $25\% - 1.5 \times (75-25\%)$, respectively, indicated by closed diamonds. The upper and lower outer fences were $75\% + 3 \times (75-25\%)$ and $25\% - 3 \times (75-25\%)$, respectively, indicated by open diamonds.

第5章 歴史的な水温記録より推定する北海道日本海沿岸海域における冬季表層栄養塩濃度の長期変動

1 背景・目的

海洋環境は、長期スケールでみると定常状態にあるとの認識に基づいてこれまで研究されてきた。しかしながら、地球温暖化やレジーム・シフトに伴う海洋環境変動が明らかにされると、栄養塩もその影響を受けて変動している可能性が指摘され、モニタリングや時系列データの整備、レトロスペクティブ解析等による栄養塩環境の中長期変動に関する研究が近年急速に発展している。例えば、親潮海域や北部太平洋、アラスカ湾では、栄養塩濃度の長期的な減少傾向が確認され、基礎生産に影響を及ぼしている可能性が報告されている (Freeland et al. 1997; Ono et al. 2001, 2002; Watanabe et al. 2005; Tadokoro et al. 2009)。また近年では、水質汚濁を防止する様々な法整備により海域への栄養塩負荷が低下し、産業革命や高度経済成長期以降に社会問題化されてきた「富栄養化」が「貧栄養化」として問題視されている。例えば瀬戸内海では、高度経済成長期に著しく富栄養化が進行したが、瀬戸内法制定以降の急激な栄養塩濃度の低下 (Yamamoto 2003; 樽谷 2007; 多田ら 2010, 2014; Nishikawa et al. 2010; 藤原 2011, 2014) は、漁獲量の減少やノリの色落ち要因として考えられており (藤原ら 2006; 堀ら 2008; 渡邊 2009; 高木ら 2009, 2012; 川口・高辻 2010; 阿保ら 2012; 反田・原田 2012, 2013; 反田ら 2014; 藤原 2015)、適正な栄養塩レベルの解明と維持について具体的な施策が求められている (多田 2008)。

北海道日本海では、1950年代以降南西部を中心にホソメコンブ *Saccharina japonica* var. *religiosa*等の大型海藻類が消失し、ウニやエゾアワビ等磯根資源の生産低下を招く「磯焼け」が著しい (吾妻ら 1997; 赤池ら 2002)。しかしながら、20世紀初頭から前半 (大正期～昭和初期) にかけては、現在 (2010年から2014年の平均生産量: 15t) の200倍以上におよぶ4,000t強のホソメコンブが生産されていた (鳥居・田沢 1987)。また、19世紀末から20世紀初頭 (明治後期～大正期) にかけての北海道では、日本海を中心に現在の500～1000倍におよぶニシン *Clupea pallasii*が漁獲され、1897年には97万tの最大漁獲量を記録した (石田 1953)。このような高い生物生産は、過去の北海道日本海に栄養塩が豊富に存在していた可能性を示唆する。しかしながら、当時は海洋観測および栄養塩分析技術が発展途上であり、本海域の栄養塩環境を示す科学データは存在しなかった。第4章では、博物館に長期保存されている古コンブ標本に残された $\delta^{15}\text{N}$ の記録より、100年以上前の北海道日本海沿岸海域では、大量来遊した春ニシン産卵

群に由来する栄養塩が分布し、コンブの成長に利用された可能性について考察した。しかしながら、実際の栄養塩「濃度」までは言及しなかった。また、第2章で前述のように、現在の北海道日本海における表層の栄養塩は、冬季に一度供給されるのみである。春季以降では基礎生産者により消費され、初夏から秋季までの約6ヶ月間、すなわち一年の約半分は枯渇した状態が継続する。そのため、本海域の基礎生産は、冬季の表層栄養塩で維持されており、冬季における表層栄養塩濃度の変動を把握することが重要である。特に、冬季の栄養塩濃度はホソメコンブ胞子体の株数を決定する配偶体成長に影響を及ぼす（水田ら 1998; 赤池ら 1998）。周年対馬暖流に覆われる北海道日本海沿岸海域における1989年以降の冬季表層硝酸態窒素（ $\text{NO}_3\text{-N}$ ）濃度は、配偶体の成長に必要な閾値である $5\mu\text{M}$ （瀬戸ら 2001; Mizuta et al. 2001）をしばしば下回り（栗林ら 2014）、磯焼けの一要因として考えられている。本海域における磯焼けは、1930年頃に初めて確認され、1950年代より著しく拡大したことが報告されていることから（藤田 1987）、北海道日本海沿岸海域では、20世紀前半まで大規模なホソメコンブ群落が形成されていた可能性が示唆される。そのため、磯焼け発生前や磯焼けが顕著になった過去の冬季表層栄養塩濃度を何らかの方法で推定し、過去から現在までの栄養塩濃度の変遷を把握することは、栄養強化による目標栄養塩レベルの検討や栄養塩供給特性の将来変化を予測するうえで重要である。

一方で、北海道日本海における水温観測の歴史は長く、沿岸表面水温データが過去 100 年規模で蓄積されている観測定点も存在する（田中 2002）。本海域の海水温は 1880 年代以降上昇傾向にあり（田中 2002）、本海域忍路湾における表面水温と栄養塩濃度は負の相関関係を示すことから（中多ら 2001）、北海道日本海沿岸海域の表層栄養塩濃度も 100 年規模で低下している可能性がある。また、本海域では塩分が海水の密度分布に与える影響は相対的に小さく、水温による密度分布が支配的であり、表層への栄養塩供給は、海面冷却に伴う鉛直混合および海面加熱による密度成層のバランスに支配されると考えられる。そこで本章では、沿岸表面水温の長期記録と、過去 30 年弱の水温および栄養塩濃度の関係を用いて、北海道日本海沿岸海域における表層栄養塩濃度の長期変動を過去 100 年規模で推定することを試みた。

2 試料および方法

表層栄養塩濃度の長期変動は以下に基づいて推定された。まず、沿岸海域における全月全層の水温と栄養塩濃度の関係式に、沿岸表面水温の長期データを当てはめて栄養塩濃度を推定することはできない。なぜならば、表層の栄養塩濃度は、水温低下に伴う鉛直混合による供給だけではなく、基礎生産者の消費によって変化し、保存的ではない時期があるからである。春季以降の栄養塩は、

基礎生産による消費が卓越するため、保存的ではない。そこで、基礎生産による消費の影響が小さく（クロロフィル α 濃度 $<0.5\mu\text{g L}^{-1}$ ），栄養塩濃度が概ね水温低下に伴う鉛直混合による供給量で変化し、保存性とみなすことのできる12月および2月の水温と栄養塩濃度を用いた。

次に、沿岸海域における12月および2月の全層水温と栄養塩濃度の関係式に、沿岸表面水温の長期データを当てはめて栄養塩濃度を推定することはできない。なぜならば、同じ水温でも鉛直混合前の層と混合後の層とで栄養塩濃度が等しいとは限らないからである。表面水温が低下した時、表面水温と等しい水温の下層水塊がそのまま上昇し、下層水塊の栄養塩濃度がそのまま表面の栄養塩濃度とはならない。本海域では、冬季冷却により表面水温が低下した時、表面から表面水温と等しい水温が分布する深度まで鉛直的に混合し、混合層が発達する。理論上、混合層内の水温は鉛直混合前の表面および下層水温と等しいが、混合層内の栄養塩濃度は、表面から下層までの栄養塩が混合し、均一に分布することで新たに決定される。そのため、同じ水温でも混合前の層と混合後の層で栄養塩濃度が異なり、水温と栄養塩濃度の関係について検証する場合は、両層を区別して考える必要がある。そこで、12月および2月の表面水温および栄養塩濃度を表層混合層内の代表値とし、表面水温と栄養塩濃度の関係式に、冬季表面水温の長期データを当てはめることで、北海道日本海沿岸海域における冬季表層栄養塩濃度の長期変動を推定した。

冬季表層栄養塩濃度の長期変動は、Fig. 5-1に示した手順で推定された。表面水温と栄養塩濃度の関係式には、北海道南西部日本海沿岸海域のStn. A (42-30N, 139-40E) およびStn. B (43-00 N, 140-20E) における1989年から2015年までの12月および2月の表面水温と硝酸態窒素 ($\text{NO}_3\text{-N}$)，溶存態無機リン (DIP)，溶存態ケイ素 (DSi) 濃度を用いた。関係式に当てはめるStn. AおよびStn. Bにおける冬季平均表面水温の長期データは、北海道水産試験場、北海道区水産研究所、北海道立中央水産試験場および北海道立総合研究機構中央水産試験場により収集され、中央水産試験場に保管されている未印刷分を含む資料の他、1971年から1978年までは北海道水産資源技術開発協会発行の、1979年から2015年までは北海道栽培漁業振興公社発行の「養殖漁場海況観測取りまとめ」および「北海道沿岸漁場海況観測取りまとめ」のうち、Stn. AおよびStn. Bと比較的同緯度に位置する寿都および奥尻における1911年から2015年までの冬季（1~3月）表面水温データを用いて推定された。また、1910年以前の表面水温記録として、高島（小樽）における1898年から1965年までの冬季（1~3月）のデータがある（田中 2002）。そこで、寿都・奥尻における1911年から1965年までの冬季平均表面水温と、高島における同期間の冬季平均表面水温との関係式に、1898年から1910年までの高島の冬季平均表面水温を当てはめることで、寿都・奥尻に

における1898年から1910年までの冬季平均表面水温を推定した。次に、Stn. AおよびStn. Bにおける1989年から2015年までの冬季平均表面水温と、寿都・奥尻における同期間の冬季平均表面水温との関係式に、寿都・奥尻における1898年から2015年までの推定期間を含めた冬季平均表面水温を当てはめた。これらにより、Stn. AおよびStn. Bにおける1898年から2015年までの冬季（1~3月）の平均表面水温を推定した。推定された平均表面水温を、Stn. AおよびStn. Bにおける1989年から2015年までの12月および2月の表面水温と各々の栄養塩濃度との関係式に当てはめることで、北海道南西部日本海沿岸海域における1898年から2015年までの過去118年間におよび冬季表層栄養塩濃度の長期変動を推定した。なお、中央水産試験場に保管されているこれらの未印刷分を含む資料に関わる情報は、田中により一部整理されている（田中 2000, 2001）。また、水温および栄養塩濃度の調査定点図をFig. 5-2に示した。

3 結果

1911年から1965年までの寿都および奥尻の冬季平均表面水温は、同期間における高島の冬季表面水温と正の相関関係を示した（Fig. 5-3a）。また、1989年から2015年までのStn. AおよびStn. Bにおける冬季平均表面水温は、同期間における寿都および奥尻における冬季平均表面水温と正の相関関係を示した（Fig. 5-3b）。これらの関係式から、Stn. AおよびStn. Bにおける1898年から2015年までの冬季（1~3月）の推定平均表面水温を算出することができた。Stn. AおよびStn. Bにおける1989年から2015年までの12月および2月の表面水温は、NO₃-N、DIPおよびDSi濃度と負の相関関係を示した（Fig. 5-4）。これらの関係式に、算出されたStn. AおよびStn. Bにおける推定冬季平均表面水温を当てはめることで、北海道南西部日本海沿岸海域における1898年から2015年までの冬季表層NO₃-N、DIPおよびDSi濃度を推定した（Fig. 5-5）。

推定された冬季の表層NO₃-N濃度は、4.5~8.2μMの範囲にあり、過去118年間で8μM前後から4.5~6μM前後まで低下する傾向を示した。1898年から1910年頃にかけて8μMから7μM台まで低下した後、1950年頃まで7μM前後で推移した。1950年前後を境に0.5~1μM低下し、1980年代後半まで6~7μMで推移したが、1990年前後に1~1.5μM低下し、現在まで4.5~6μMで推移した。推定された冬季の表層DIP濃度は、0.39~0.61μMの範囲にあり、過去118年間で0.6μM前後から0.4~0.5μM前後まで低下する傾向を示した。1898年から1910年頃にかけて0.6μMから0.55μM程度まで低下した後、1910年から1950年頃まで0.55μM前後で推移した。1950年前後を境に0.05μM低下し、1980年代後半まで0.5~0.55μMで推移したが、1990年前後に0.05~0.1μM低下し、現在まで0.4~0.5μMで推移した。推定された冬季の表層DSi濃度は、7.1~10.4μMの範囲

にあり、過去 118 年間で $10\mu\text{M}$ 前後から $8\mu\text{M}$ 前後まで低下する傾向を示した。1898 年から 1910 年頃にかけて $10\mu\text{M}$ から $9\mu\text{M}$ 程度まで低下した後、1920 年から 1950 年頃まで $9\mu\text{M}$ 前後で推移した。1950 年前後を境に $0.5\mu\text{M}$ 低下し、1980 年代後半まで $8.5\sim 9\mu\text{M}$ で推移したが、1990 年前後に $0.5\sim 1\mu\text{M}$ 低下し、現在まで $7.5\sim 8.5\mu\text{M}$ で推移した。

4 考察

4.1 北海道日本海における冬季表層栄養塩濃度の長期変動

気象庁によると、現在の海面水温は全球的に上昇し、世界全体で平均した海面水温の上昇率は $0.52^{\circ}\text{C}/100\text{年}$ (1891~2015年統計値) である。日本海における年平均海面水温の上昇率は、北海道南西部を含む日本海中部で $1.69^{\circ}\text{C}/100\text{年}$ (1907~2015年統計値)、日本海南西部で $1.26^{\circ}\text{C}/100\text{年}$ (1901~2015年統計値) と世界の上昇率と比べて2~3倍の大きさとなっている。冬季(1~3月)についてみると、日本海中部で $2.30^{\circ}\text{C}/100\text{年}$ (1907~2015年統計値)、日本海南西部で $1.53^{\circ}\text{C}/100\text{年}$ (1901~2015年統計値) とさらに高い。また田中は、1897年から2000年までの104年間の沿岸水温記録を基に、これまで作成されなかった北海道西岸の海域平均した標準化沿岸水温指数の時系列を作成し、北海道西岸の沿岸海面水温が $0.68^{\circ}\text{C}/100\text{年}$ で上昇傾向にあることを報告している(田中 2002)。そのため、北海道日本海沿岸海域における冬季水温の上昇傾向は、表層混合層深度の浅化や対馬暖流勢力の強化を示唆し、表層への栄養塩供給量が100年規模で減少した可能性がある。

推定された北海道南西部日本海沿岸海域における 1898 年から 2015 年までの冬季表層栄養塩濃度は低下傾向を示し、過去 118 年間では 1898 年から 1910 年にかけて、1950 年前後および 1990 年後に大きな低下がみられた。北海道日本海では、沿岸水温と水産資源の長期変動が海域の基礎生産力の変動を通じて結びついていると考えられている(田中 2001)。また田中は、北海道西岸における 1897 年から 2000 年までの一世紀を超える標準化沿岸水温の時系列とニシン漁獲量の解析から、ニシン資源量変動の歴史に水温の長期変動が強い影響を与えていることを結論し、水温はニシンの再生産に重要である仔・稚魚の餌料環境に関係していると考えている(田中 2002)。本研究において、冬季表層栄養塩濃度の長期変動が推定された北海道南西部日本海は、後志から檜山海域に位置する。檜山地方におけるニシンの漁獲量は、1897 年に最大値を示した直後に減少し、1910 年代後半以降にほぼ皆無となった(Fig. 5-6)。同時期にすぐ北隣の後志地方における漁獲量は、高位安定したまま変化せず、1920 年代後半以降に減少し、1950 年代後半以降にほぼ皆無となった(石田 1952; 今田 1986)。このことに関連して田中は、檜山地方におけるニシン漁獲量と冬季水温の強い

負の相関関係から、桧山地方の漁獲量減少は、冬季の昇温によるニシン分布域の北偏現象が主な原因であると考えた（田中 2002）。両地方でニシンの漁獲量が皆無になった時期は、冬季水温が上昇して表層栄養塩濃度が大きく低下した時期と一致している。これらのことから、両地方におけるニシン漁獲量の減少は、1898 年から 1910 年および 1950 年前後における冬季の昇温により、表層への栄養塩供給および春季ブルームの規模が縮小したため、仔・稚魚の餌料環境が変化し、ニシンの分布域が北偏した結果を反映したのかもしれない。また、1980 年代後半には気候変動のレジーム・シフトが起こったことが考えられており、栄養塩もその影響を受けて変動した可能性がある。栄養塩濃度は、1990 年前後を境に $\text{NO}_3\text{-N}$ で $1\sim 1.5\mu\text{M}$ 、DIP で $0.05\sim 0.1\mu\text{M}$ および DSi で $0.5\sim 1\mu\text{M}$ 程度低下し、現在までそれぞれ $4.5\sim 6\mu\text{M}$ 、 $0.4\sim 0.5\mu\text{M}$ および $7.5\sim 8.5\mu\text{M}$ と過去 118 年で最も低いレベルで推移した。特に $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は、ホソメコンブ配偶体の成長に必要な閾値（ $5\mu\text{M}$ ）を下回る時期もしばしばみられた。しかしながら、磯焼けが顕著になった時期と考えられている磯 1950 年頃（藤田 1987）以前の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は、 $7\mu\text{M}$ 前後と過去 118 年間の最高レベルで推移し、ホソメコンブの配偶体成長に必要な閾値を上回っていた可能性が推定された。

4.2 磯焼け要因との関係

本章および第 4 章で得られた研究結果と北海道日本海における基礎生産の関係について、主に磯焼け要因と関連させながら次のように考察した。

1898 年から 1950 年頃にかけては、冬季の低水温により、海面冷却に伴う鉛直混合による深層からの栄養塩供給量が現在よりも多く、春季ブルーム規模の拡大および冬季のホソメコンブ配偶体成長（発芽）が促進された。また、低水温のためウニ類等の植食動物によるコンブへの摂食圧が抑制され、コンブ幼体は食い尽くされることなく群落を形成した。春ニシン産卵群が大量に来遊した 1920 年以前では、春季以降も表層の栄養塩濃度が低下することなく、一定以上のレベルを維持した。春季ブルームの長期化および春季のコンブ胞子体成長は促進され、現存量の増大が促進された。春季以降の日射量増加に伴う水温上昇により、ウニ類等の植食動物は活発にコンブを捕食するが、発芽および成長が促進されたコンブは、植食動物に食い尽くされることなく、群落を維持することができた。そのため、当時は大規模なコンブ群落が形成・拡大・維持され、身入り状態の良いウニやエゾアワビ等の磯根資源が数多く分布していたと推測された。春ニシン産卵群の来遊が減少し始めた 1920 年以降では、冬季の栄養塩供給量、春季ブルームおよび冬季のホソメコンブ発芽規模は維持されたが、春季以降の表層栄養塩濃度が低下し、一定以上のレベルを維持できなくなった。そのため、春季ブルームの長期化、春季のコンブ胞子体成長は抑制され、現存

量の増大が抑制された。春季以降の日射量増加に伴う水温上昇により、植食動物はコンブを活発に捕食し、成長が抑制されたコンブは食い尽くされて群落を維持することができなくなった結果、1930 年頃には磯焼けが発生し始めたと考えられた。

1950 年頃以降では、冬季の水温上昇により、海面冷却に伴う鉛直混合による深層からの栄養塩供給量は減少し、春季ブルームおよび冬季のホソメコンブ発芽規模はこれまでの状態を維持できなくなった。また、水温上昇により植食動物のコンブへの摂食圧が促進され、コンブ幼体は食い尽くされて群落形成が抑制された。春ニシン産卵群の来遊は既に途絶えているため、春季以降の表層栄養塩は枯渇し、一定以上のレベルを維持できなくなった。春季ブルームの長期化および春季のコンブ胞子体成長も抑制され、現存量の増大が抑制された。春季以降の日射量増加に伴う水温上昇により、植食動物は活発にコンブを捕食するが、発芽および成長が抑制されたコンブは植食動物に食い尽くされ、群落は縮小した。その結果、1950 年頃には磯焼けが顕著に拡大し、身入り状態の悪いウニやエゾアワビ等の磯根資源が増加し始めたと推測された。

1990 年以降では、冬季のさらなる水温上昇により、海面冷却に伴う深層からの栄養塩供給量はさらに減少し、春季ブルームの規模はさらに縮小し、表層の栄養塩濃度はしばしば冬季のホソメコンブ発芽のための最低レベルを下回った。また、さらなる水温上昇は、植食動物によるコンブへの摂食圧をさらに促進し、コンブ幼体は食い尽くされて群落を形成できなくなった。春季以降の表層栄養塩は枯渇しているため、春季ブルームの長期化および春季のコンブ胞子体成長は抑制され、現存量の増大が抑制された。春季以降の日射量の増加に伴う水温上昇により、植食動物はコンブを活発に捕食するが、発芽および成長が抑制されたコンブは植食動物に食い尽くされ、群落は消失した。その結果、磯焼けの拡大が進行し、身入り状態の悪いウニやエゾアワビ等の磯根資源が数多く分布したと推測された。なお、長期間におよぶホソメコンブ群落の縮小および消失は、一年生藻類であるホソメコンブの遊走子(タネ)不足を引き起こし、次世代以降の群落形成および維持に影響を及ぼす可能性が示唆された。

5 まとめ

本章では、沿岸表面水温の長期記録と、過去 30 年弱の水温および栄養塩濃度の関係を用いて、北海道日本海沿岸海域における冬季表層栄養塩濃度の長期変動を過去 100 年規模で推定することを試みた。

推定された北海道南西部日本海沿岸海域における 1898 年から 2015 年までの冬季表層栄養塩濃度は低下傾向を示し、 $\text{NO}_3\text{-N}$ で $8\mu\text{M}$ 前後から $4.5\sim 6\mu\text{M}$ 前後まで、 DIP で $0.6\mu\text{M}$ 前後から $0.4\sim 0.5\mu\text{M}$ 前後まで、 DSi で $10\mu\text{M}$ 前後から $8\mu\text{M}$

前後まで低下した。過去 118 年間で三度の大きな栄養塩濃度の低下（1898 年から 1910 年，1950 年前後，1990 年前後）がみられた。1898 年から 1910 年および 1950 年前後では，低次生産規模の縮小によりニシン仔・稚魚の餌料環境が変化し，ニシン分布域の北偏現象との関連性が示唆された。また，気候変動のレジーム・シフトが起こったと考えられている 1990 年前後以降の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は， $4.5\sim 6\mu\text{M}$ と過去 118 年で最も低いレベルで推移し，ホソメコンブ配偶体の成長に必要な閾値（ $5\mu\text{M}$ ）を下回る時期もしばしばみられた。しかしながら，磯焼けが顕著になる 1950 年以前の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は， $7\mu\text{M}$ 前後と過去 118 年間の最高レベルで推移し，ホソメコンブの配偶体成長に必要な閾値を上回っていた可能性が推定された。

本章および第 4 章で得られた研究結果と北海道日本海における基礎生産の関係について，主に磯焼け要因と関連させながら次のように考察した。1898 年から 1950 年頃にかけては，冬季の低水温により表層への栄養塩供給量が現在よりも多く，春季ブルーム規模の拡大および冬季のホソメコンブ配偶体成長（発芽）が促進された。また，低水温のため，コンブ幼体は植食動物に食べ尽くされることなく，群落を形成した。1920 年頃までの表層の栄養塩濃度は，春ニシン産卵群の来遊により，春季以降も一定以上のレベルを維持した。春季ブルームの長期化および春季のコンブ胞子体成長は促進され，現存量の増大が促進された。発芽および成長が促進されたコンブは，植食動物に食べ尽くされることなく群落を維持することができた。そのため，当時は大規模なコンブ群落形成・拡大・維持し，身入り状態の良いウニやエゾアワビ等の磯根資源が数多く分布したと推測された。春ニシン産卵群の来遊が減少し始めた 1920 年以降では，冬季の栄養塩供給量，春季ブルームおよび冬季のホソメコンブ発芽規模は維持されたが，春季以降の表層栄養塩濃度が低下し，一定以上のレベルを維持できなくなった。春季ブルームの長期化，春季のコンブ胞子体成長は抑制され，現存量の増大が抑制された。春季以降の日射量増加に伴う水温上昇により，植食動物はコンブを活発に捕食し，成長が抑制されたコンブは食べ尽くされて群落を維持することができなくなった結果，1930 年頃には磯焼けが発生し始めたと考えられた。

1950 年頃以降では，冬季の水温上昇により表層への栄養塩供給量は減少し，春季ブルームおよび冬季のホソメコンブ発芽規模はこれまでの状態を維持できなくなった。また，水温上昇によりコンブ幼体は食べ尽くされて，群落形成が抑制された。春ニシン産卵群の来遊は既に途絶えているため，春季以降の表層栄養塩は枯渇し，一定以上のレベルを維持できなくなった。春季ブルームの長期化および春季のコンブ胞子体成長は抑制され，現存量の増大が抑制された。発芽および成長が抑制されたコンブは植食動物に食べ尽くされ，群落は縮小し

た。その結果、1950 年頃には磯焼けが顕著に拡大し、身入り状態の悪い磯根資源が増加し始めたと推測された。

1990 年以降では、冬季のさらなる水温上昇により、表層への栄養塩供給量はさらに減少し、春季ブルームの縮小および表層の栄養塩濃度はしばしばホソメコンブ発芽のための最低レベルを下回った。また、さらなる水温上昇により、コンブ幼体は植食動物に食い尽くされて群落を形成できなくなった。春季以降の表層栄養塩は枯渇しているため、春季ブルームの長期化および春季のコンブ胞子体成長は抑制され、現存量の増大が抑制された。発芽および成長が抑制されたコンブは食い尽くされ、群落は消失した。その結果、磯焼けの拡大が進行し、身入り状態の悪い磯根資源が数多く分布したと推測された。長期間におよぶホソメコンブ群落の縮小および消失は、一年生藻類であるホソメコンブの遊走子（タネ）不足を引き起こし、次世代以降の群落形成および維持に影響を及ぼす可能性が示唆された。

沿岸表面水温は、海洋環境を最も簡便に把握する指標として古くより認識され、比較的容易に観測可能な調査項目である。そのため、他の調査項目と比べて観測の歴史が長く、観測記録が豊富であり、本研究で用いた定点以外での観測記録や日単位での観測記録も存在する。一方で、栄養塩の観測や分析の歴史は浅く、水温に比べて観測期間や観測地点、データ数も限られている。過去と現在で生物生産の違いが示唆され、栄養塩環境を示す科学情報のない年代に磯焼けが発生し、著しくなった北海道日本海において、水温記録を用いて推定された過去の栄養塩濃度は貴重な情報であり、貧栄養化や磯焼けの要因解明・対策への活用の可能性が期待される。

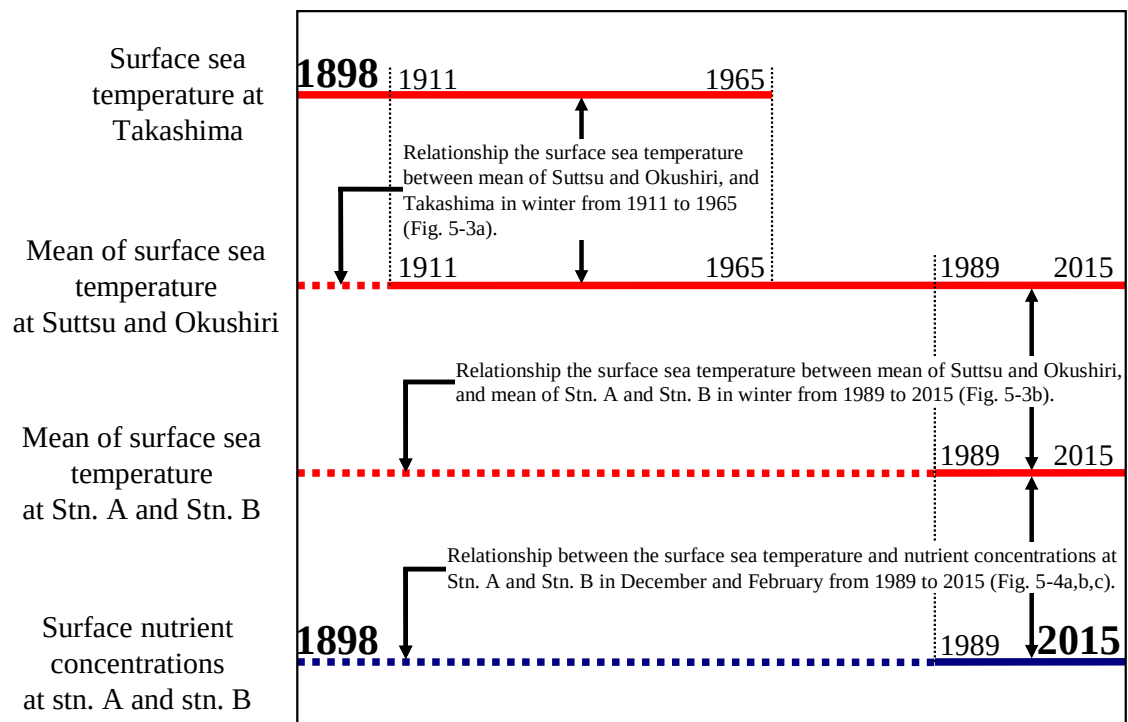


Fig. 5-1 Estimating protocols of surface nutrient concentrations on the southwest coast of the Japan Sea off Hokkaido, Japan from 1898 to 2015.

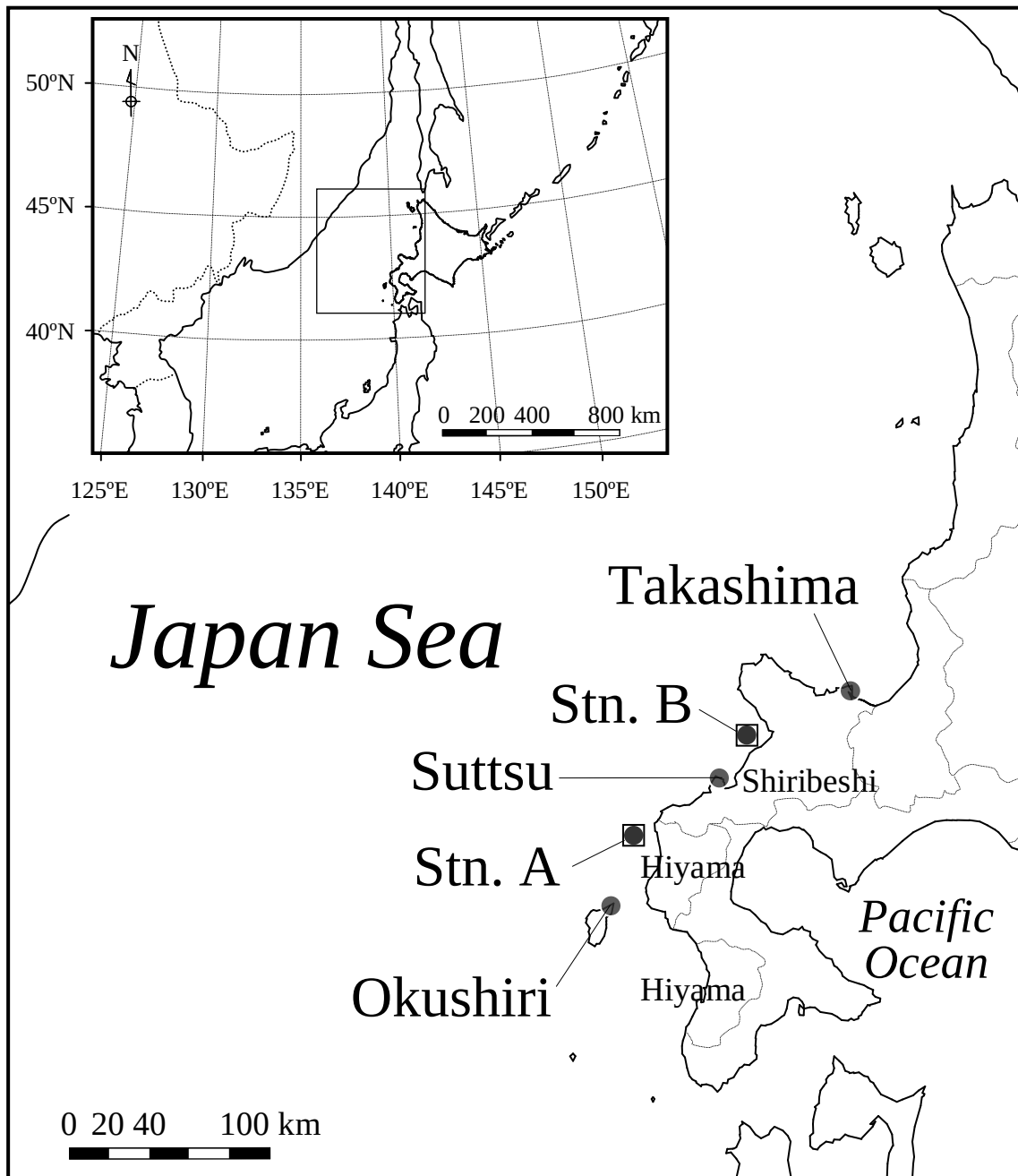


Fig. 5-2 Location of study area at the southwest coast of the Japan Sea off Hokkaido, Japan.
Measuring points of surface sea temperature (●) and nutrient concentrations (□).

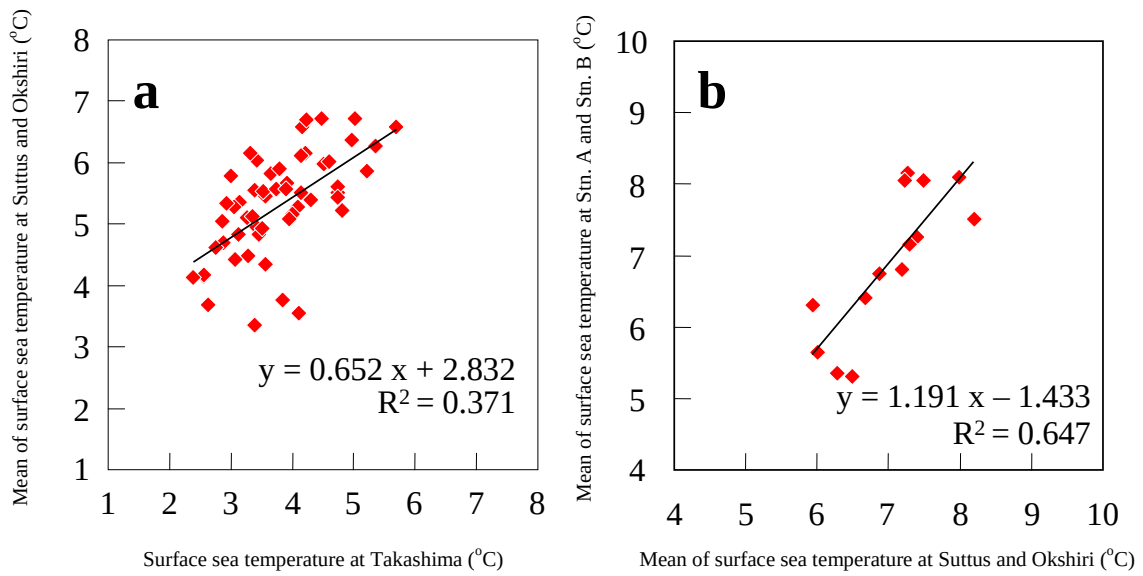


Fig. 5-3 Relationship the surface sea temperature between Takashima and mean of Suttus and Okushiri in winter from 1911 to 1965 (a), and relationship the surface sea temperature between mean of Suttus and Okushiri, and Stn. A and Stn. B in winter from 1989 to 2015 (b).

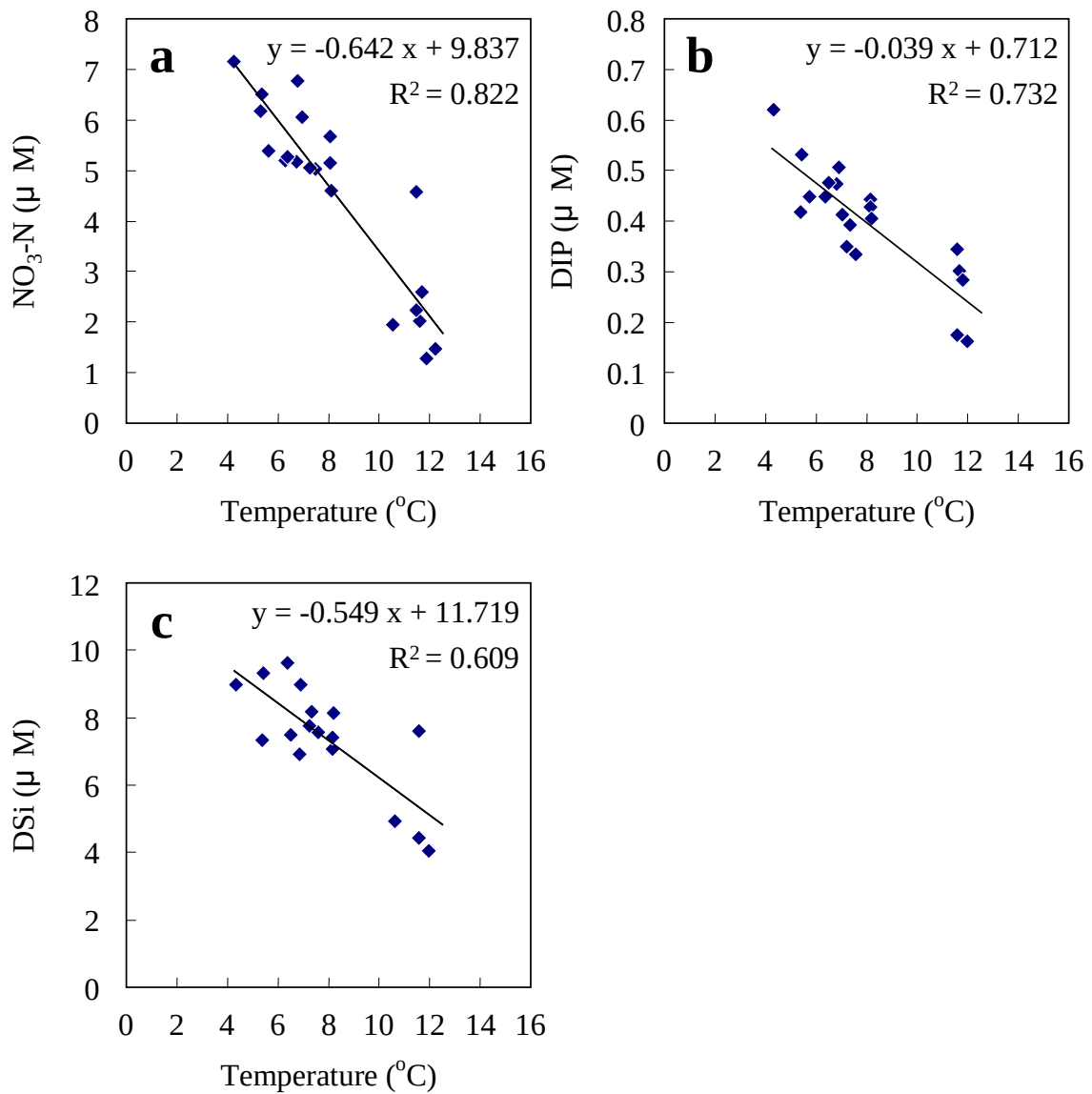


Fig. 5-4 Relationship between mean of surface sea temperature and NO₃-N (a), DIP (b) and DSi (c) concentrations at Stn. A and Stn. B in December and February from 1988 to 2015.

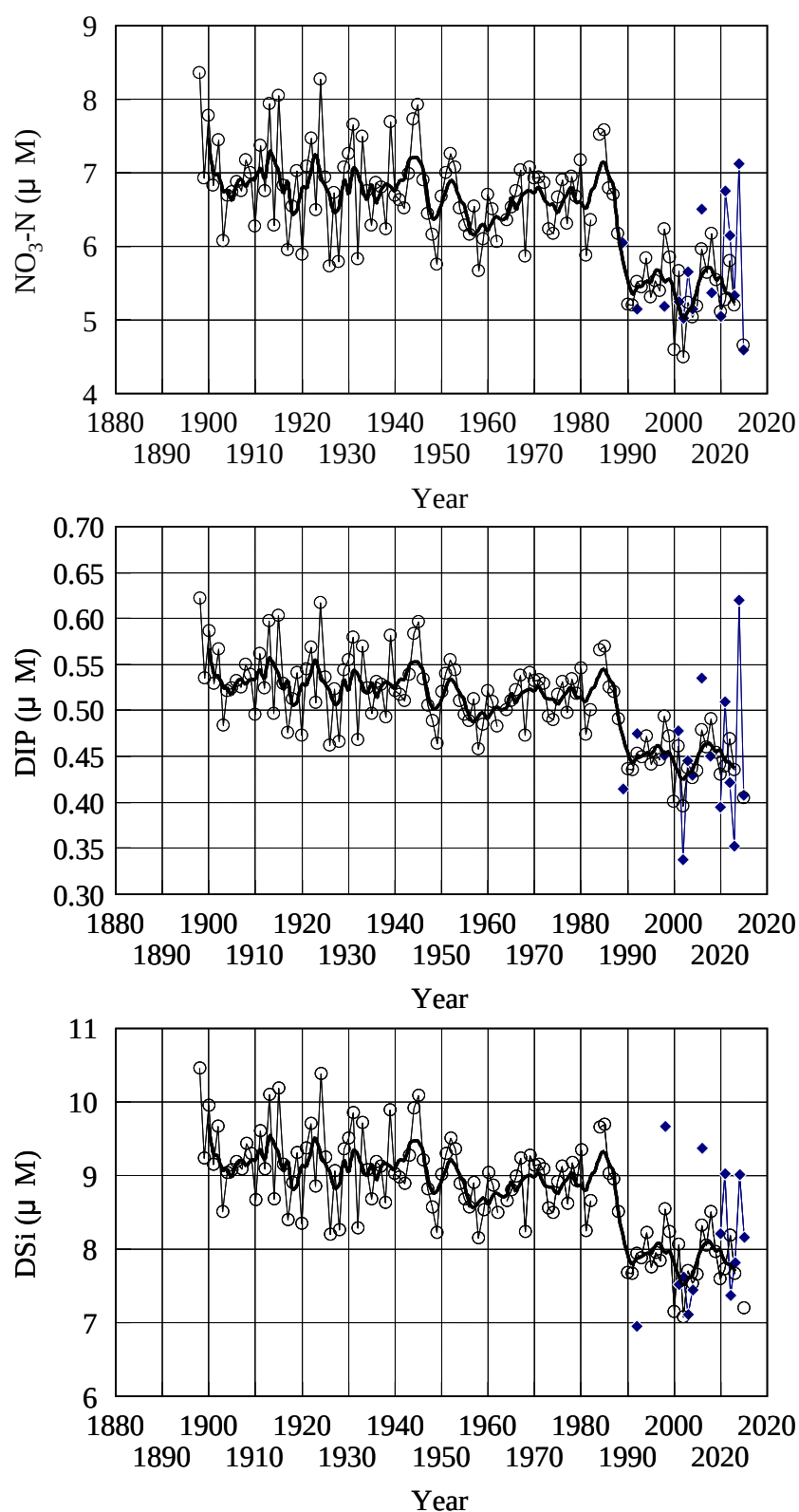


Fig. 5-5 Temporal variations of $\text{NO}_3\text{-N}$, DIP and DSi concentrations (estimated values: $\circ$, measured values: $\blacklozenge$ with thin solid lines), and five-year running mean (thick solid line) at the southwest coast of the Japan Sea off Hokkaido, Japan in winter from 1895 to 2015.

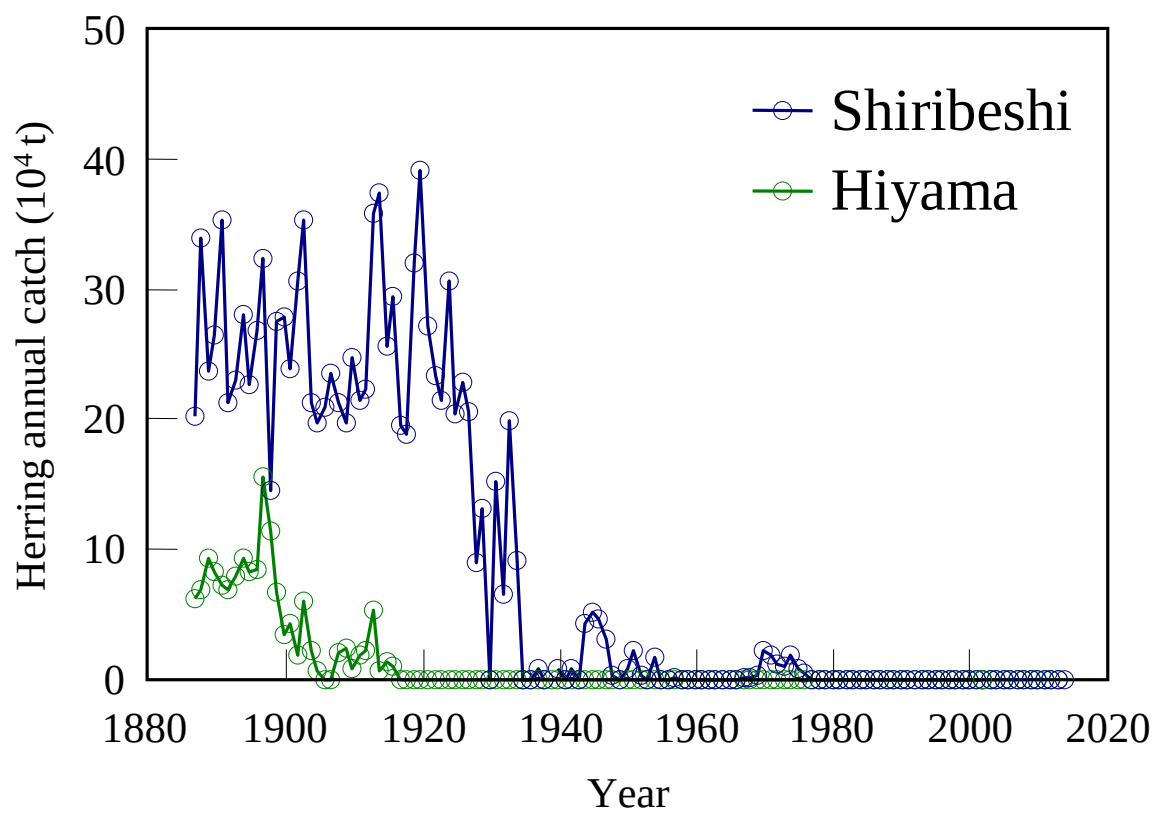


Fig. 5-6 Annual changes of herring catches in Shiribeshi and Hiyama, Hokkaido, Japan.

第6章 藻体 $\delta^{15}\text{N}$ を指標とした北海道日本海におけるホソメコンブへの施肥効果の検証

1 背景・目的

沿岸海域の基礎生産では、これまで慣習的に植物プランクトンに着目されることが多かった (Charpy-Roubaud and Sournia 1990; 山口・門谷 2002; 門谷・山口 2005)。しかしながら、海底面が有光層である沿岸浅海域では、浮遊性藻類のみならず、底生微細藻類 (Cahoon 1999; Montani et al. 2003; Yamaguchi et al. 2004, 2007) や大型藻類 (Smith 1981) も基礎生産者として重要な役割を果たしているとの報告が近年多数みられるようになってきた。藻場は、全球的にみるとその分布面積こそ小さいが、単位面積当たりの基礎生産量は、熱帯雨林に匹敵するかそれ以上と極めて大きい (Mann 1973; Fredriksen 2003; Rysgaard and Nielsen 2006)。大型藻類は、様々な水柱および底生生物の索餌場のみならず、産卵場や外敵からの隠れ場を提供し、生物多様性に富んだ藻場生態系を形成する (Duggins 1980)。また、大型藻類は沿岸浅海域の食物網を支える重要な有機物およびエネルギー供給源として機能する (Dunton and Schell 1987; Duggins et al. 1989)。

しかしながら、近年では世界の各地で藻場が著しく衰退・消失している (Dean and Jacobsen 1986; Watanabe and Harrold 1991)。北海道の藻場面積は43,167haと全国 (201,212ha) の21.5%を占めており (環境庁自然保護局 1994)、藻場の基礎生産が極めて高いことが想像されるが、北海道日本海を中心に大型海藻類が消失し、ウニやエゾアワビ等の磯根資源の生産低下を招く「磯焼け」が著しい (吾妻ら 1997; 赤池ら 2002)。海水中の栄養塩不足は、しばしば海藻類の基礎生産を制限し (Harrold and Reed 1985)、磯根資源に影響を及ぼす (ボトムアップ効果) と考えられている。例えば、アメリカのカリフォルニア沿岸では、ジャイアントケルプ *Macrocystis pyrifera* の生産がエルニーニョによる栄養塩濃度の低下により減少すると考えられている (Zimmerman 1985)。また近年の瀬戸内海では、水質汚濁を防止する様々な法整備により栄養塩濃度が低下 (貧栄養化) し (Yamamoto 2003; 樽谷 2007; 多田ら 2010, 2014; Nishikawa et al. 2010; 藤原 2011, 2014)、漁獲量の減少やノリの色落ち要因として考えられている (藤原ら 2006; 堀ら 2008; 渡邊 2009; 高木ら 2009, 2012; 川口・高辻 2010; 阿保ら 2012; 反田・原田 2012, 2013; 反田ら 2014; 藤原 2015)。北海道日本海では、海水温が1880年代以降上昇傾向を示していることから (田中 2002)、海水温と負の相関関係を示すことが明らかにされている栄養塩濃度 (中多ら 2001) は、100

年スケールで低下している可能性がある。本海域における栄養塩濃度の低下は、ホソメコンブ *Saccharina japonica* var. *religiosa* 配偶体および孢子体の成長に影響を及ぼし(水田ら 1998; 赤池ら 1998), 磯焼けの一要因として考えられている。

海域の栄養強化は、磯焼け対策における重要な要素技術として古くから認識されている。栄養強化には、海藻類の増殖を促進するために、海域に不足している栄養塩類等を人為的に供給する施肥(野沢 1959; 船野ら 1966; 中津・阪井 1967; 大野ら 1992; Ogawa and Fujita 1997; 赤池ら 1998; Agatsuma et al. 2014) や海洋深層水を利用した海域肥沃化(谷口ら 2000; 鍋島ら 2000; 瀬戸ら 2001; 藤田 2001, 2003) 等の手法が知られている。北海道では、貧栄養である対馬暖流の影響を強く受け、生産性が低いと考えられている北海道日本海を対象に、「日本海を栄養豊かにする対策」が実施され、人工湧昇流システムや海洋施肥等の栄養強化に関する技術的手法開発について調査・研究が進められてきた(北海道水産部 1986)。特に、イカゴロや魚かす等水産系廃棄物による施肥は、漁業者自らが取り組み可能な簡易的な栄養強化法として注目されており(吉良ら 2002), ホソメコンブの現存量が増大する事例やリシリコンブ *Saccharina japonica* var. *ochotensis* の成長が促進される事例も報告されている(赤池ら 1998; Agatsuma et al. 2014)。北海道が実施したアンケートによると、北海道では1964年から施肥に取り組んでいる地域があり、「今後も実施する」意見が90%弱と施肥への継続の意向が高い。海外でも、アメリカのカリフォルニア沿岸におけるジャイアントケルプの生産力低下は、エルニーニョに伴う栄養塩濃度の低下によると考えられ(Zimmerman 1985), 硝酸態窒素($\text{NO}_3\text{-N}$) および溶存態無機リン(DIP) を添加した施肥が行われている(North 1982)。

施肥では、対象となる海藻類の増殖にとって不足する栄養塩類を把握し、適正な量を補うことが重要である。海域に豊富に存在する栄養塩を供給しても増殖を期待できない。瀬戸内海におけるノリ(*Porphyra*)の色落ちは、窒素不足により発生することが明らかにされており、窒素施肥により色落ちを防止している。第2章で前述の通り、北海道日本海では、冬季における1989年以降の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度がホソメコンブ配偶体の成長に必要な閾値である $5\mu\text{M}$ (瀬戸ら 2001; Mizuta et al. 2001)をしばしば下回って推移している(栗林ら 2014)。また、コンブの生育が良好な海域では、栄養塩が季節変動を示しながらも、他から何らかの供給があり、夏季の枯渇期間は極めて短いか、溶存態無機窒素(DIN)で $3\sim 4\mu\text{M}$ 以下を示さない特徴がある(吉田ら 2011)。本沿岸海域のDIN濃度は、春季(4月)に冬季の半分以下にまで低下し、6月から10月にかけての約6ヶ月間、すなわち一年の約半分は栄養塩の枯渇した状態が継続する(道津ら 1999; 栗林ら 2014)。さらに、ホソメコンブ孢子体を形成する藻体内の窒素/リン(mol/mol)は25と報告されているが(Johnston 1971; Atkinson and Smith

1983), 北海道日本海の DIN/ DIP (mol/mol) は, 沿岸および沖合域の表層から深度 600m までいずれも 25 を下回り, DIN が本海域におけるホソメコンブの生育を制限する栄養塩類として考えられる(栗林ら 2014)。そのため, 本沿岸海域では DIN/DIP の高い海水以外の流入による窒素供給や, 窒素施肥等による人為的な窒素強化がホソメコンブの生育に有効であると考えられる。

北海道では, 2008年より磯焼けの一要因である海域の貧栄養対策として, 水産系廃棄物を活用した施肥技術を開発し, 簡易的な藻場再生技術を確立する目的で, 藻場再生対策総合事業に取り組み始めた。また, 2015年に磯焼け対策ガイドラインが改訂され(水産庁, 2015), 施肥の基本的な検討方法が新たに記載されるとともに, 施肥に関する技術資料がまとめられた(水産庁漁港漁場整備部 2015)。しかしながら, 海域への施肥についての知見は, 施肥が普通に行われる陸上農業と比較して少ない。特に, 磯焼け海域における施肥効果について未解明な事項が多く(水産庁漁港漁場整備部 2015), 施肥効果の検証方法や効果的な施肥方法についての検討が求められていた。これまで, 施肥効果の検証は, 海藻類の現存量調査や藻体測定等の生物調査によりしばしば実施されてきた。しかしながら, 藻場では, 光条件や流動環境が刻々と変化し, 食害の影響や浮泥による遊走子の海底基質への着定阻害等の様々な栄養塩環境以外のインパクトが海藻類に作用する。そのため, 海藻類の現存量や藻体の形態は, 栄養塩以外からの影響も反映し, 生物調査のみで施肥効果を把握することは容易ではない。また, 沿岸海域の栄養塩は, 外海からの他, 河川水や伏流水(海底湧水), 島影や岬周りに発生する湧昇流, 有機物の分解等と複数の供給源を持つだけでなく, 河川改修や導流堤建設等の人為的改変により大きく時空間変動し, 複雑で実態を捉えにくい場合が多い。

このような現状を解決するために, 海藻類の窒素安定同位体比($\delta^{15}\text{N}$)に注目した。窒素原子には質量数14および質量数15の二つの安定同位体(^{14}N および ^{15}N)が存在する。窒素の他, 水素やヘリウム, 炭素, 酸素, 硫黄等, 軽元素の安定同位体は, わずかな質量差に起因する反応性が異なるため, 天然界における様々な物理的・化学的過程を通じて同位体分別が起こり(Urey 1947), 特徴的な安定同位体比を示す。 $\delta^{15}\text{N}$ も生態系内において特徴的な値を示し(Miyake and Wada 1967; Heaton 1986; Peterson and Fry 1987; Owens 1988), 1970年代から窒素起源の指標としてしばしば利用されるようになった(Kohl et al. 1971; Heaton 1986)。1990年代後半になると, 海藻類等の固着性藻類の $\delta^{15}\text{N}$ により, 陸域からの人為起源窒素が沿岸生態系に及ぼす影響を把握する試みが行われるようになった(McClelland et al. 1997; Umezawa et al. 2002)。この技術は, 固着性藻類が生育海域に供給された栄養塩を移動することなく利用して藻体を形成し, 生育海域における生育期間に利用した溶存態無機窒素(DIN)の $\delta^{15}\text{N}$ を藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に積算し

て反映する特性を利用している。懸濁態や溶存態物質の濃度や安定同位体比、浮遊性藻類の現存量等の水柱からの情報が調査時における調査海域の瞬間像を示すのに対し、固着性藻類からの情報は生育期間における生育期間の積算像を示す (Horrocks et al. 1995; Fong et al. 1998)。また、水柱や堆積物から得られる物質情報は、環境物質の拡散状況等、物理的な分布状況を示すのに対し、生物から得られる成分情報は環境中の物質が実際に生物に及ぼした影響を示している (Costanzo et al. 2001)。そのため、海藻類の $\delta^{15}\text{N}$ は、様々な起源の物質が分布し、水塊の時空間変動が大きく、実態像を捉え難い沿岸海域における新たな窒素起源推定ツールとしての有用性が期待される。特に、本海域では、DIN がホソメコンブおよび植物プランクトンの増殖を制限する栄養塩として考えられることから、藻体中の $\delta^{15}\text{N}$ に着目する意義は大きい。このような特性を応用し、有明海佐賀県のノリ養殖場では、施肥前後のノリおよび施肥に使用した化学肥料の $\delta^{15}\text{N}$ から、ノリによる化学肥料の利用状況が見積もられ、養殖ノリへの施肥効果が報告されている (川村ら 2011; 小林・藤原 2015)。

本章では、磯焼けが著しい北海道南西部日本海沿岸海域において、海水の DIN- $\delta^{15}\text{N}$ と有意に異なる $\delta^{15}\text{N}$ を示すDINを添加し、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ 分布を施肥の前後で比較することで、ホソメコンブへの施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の施肥効果判定ツールとしての可能性について検証した。

2 試料および方法

2.1 施肥実施概要

施肥は、2009 年から 2013 年にかけて北海道檜山振興局上ノ国町原歌地先の海洋牧場を試験海域として実施された (Fig. 6-1)。海底や海藻類の着生状況、ホソメコンブ成長等の事前調査から、無節サンゴモ類以外の海藻類が着生していない岩礁部に施肥地点 (A: 水深 0.5m, A': 水深 1.3m) を設定した。本海域では、DIN がホソメコンブの生育を制限する栄養塩類として考えられるため、DIN として $\text{NO}_3\text{-N}$ と同様に有効とされるアンモニウム態窒素 ($\text{NH}_4\text{-N}$) を添加した。なお、事前調査により、試験海域では周年対馬暖流水が分布し、河川や排水流入の影響は小さいと考えられた。

$\text{NH}_4\text{-N}$ の添加は、次のように実施された (Fig. 6-2)。まず、海洋牧場岸壁に設置された混合用水槽内に一定量の硫酸アンモニウム ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$) を投入し、取水ポンプにより混合用水槽まで汲み上げられた海水に溶解させることで、 $\text{NH}_4\text{-N}$ の液肥を調整した。液肥は一度に供給すると、海水中で移流や拡散により希釈され、その効果は一過性であり持続しないことが報告されている (菊池ら 1990)。また、液肥の効果は投入し続けないと持続せず、連続的あるいは断続的な添加の継続が必要である。そこで、 $\text{NH}_4\text{-N}$ の液肥 4.2t h^{-1} (100.8t day^{-1}) を混合用水槽

から施肥地点まで延長したパイプより24時間連続放出した。なお、ホソメコンブは、冬季に配偶体が成長（発芽）し、春季に孢子体が成長して最大となった後（阿部 1983; 1984）、夏季から秋季にかけて成熟・末枯れし、秋季から冬季にかけて子嚢班から遊走子を放出する一年生藻類である（船野 1983）。そこで、以下のように施肥の試験期間をホソメコンブの生育期間に合わせて四回に区切り、液肥の投入地点、投入期間および累積投入量を調整した。

一回目：施肥地点 A', 2009 年 10 月 24 日~2010 年 6 月 18 日, 36.7t（窒素換算：7.7t）

二回目：施肥地点 A, 2010 年 10 月 22 日~2011 年 6 月 12 日, 35.8t（窒素換算：7.5t）

三回目：施肥地点 A, 2011 年 10 月 27 日~2012 年 6 月 21 日, 9.0t（窒素換算：1.9t）

四回目：施肥地点 A, 2012 年 10 月 21 日~2013 年 2 月 28 日, 3.5t（窒素換算：0.7t）

一回目から三回目の試験では、施肥期間をホソメコンブの発芽（配偶体成長）期から成長（孢子体成長）期である秋季から翌年の初夏までに設定した。四回目の試験では、施肥期間をホソメコンブの発芽（配偶体成長）期である秋季から翌年の冬季までに設定した。

2.2 液肥拡散状況調査

試験海域における施肥開始後の液肥拡散状況を把握するために、Stn. A（2010 年から 2011 年、2011 年から 2012 年、2012 年から 2013 年）、Stn. A'（2009 年から 2010 年）および施肥の影響が最も小さいと考えられる防波堤沖（C）の水深 0~14m において、バンドン採水器（5026-A：離合社製）および潜水によるシリンジを用いた DIN 分析のための底層採水を毎年施肥期間中の原則毎月実施した。毎年 2 月には他の定点でも同様の調査を実施した。また、試験海域における施肥開始前の DIN 分布状況を把握するため、2009 年 2, 5, 8 月に Stn. A' および Stn. C において、施肥開始後と同様の調査を実施した。試水を直ちに濾過し、濾液を-30℃で凍結保存した後、NO₃-N、NO₂-N および NH₄-N を栄養塩自動分析計（QuAAtro-2HR：ビーエルテック社製）により分析した。なお、採水時には、CTD（ASTD102：JFE アドバンテック社製）による表面から海底直上までの水温・塩分観測も併せて実施した。

2.3 藻体の $\delta^{15}\text{N}$ 分析

施肥開始前後での藻体の $\delta^{15}\text{N}$ 分布を比較するために、施肥開始前の2009年および施肥開始後の2010年、2011年、2012年および2013年のホソメコンブ葉長が最大となる4~6月にかけて、試験海域に自生するホソメコンブおよびその他の海藻類を任意に採集した。海藻試料を実験室に持ち帰った後、表面に付着している

汚れを目で見える範囲で除去し、濾過海水、蒸留水の順で洗浄した。ホソメコンブについては藻体基部を、その他の海藻類については藻体全体を60℃で重量が一定になるまで乾燥し、粉碎・均一化した後、錫製コンテナーに包埋し、電子天秤で0.001mg単位まで精秤し、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ を元素分析計—安定同位体比質量分析計（Fisons NA 1500-Finnigan MAT 252）により分析した。また、施肥材として利用した $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ の $\delta^{15}\text{N}$ についても、藻体と同様の方法で分析した。

なお、 $\delta^{15}\text{N}$ は国際標準物質である大気窒素（標準物質略号：Air）の同位体比に対する千分率偏差とし、以下の式で示された。また、同位体比の分析精度は $\pm 0.2\text{‰}$ 以内であった。

$$\delta^{15}\text{N} = [({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{sample}} / ({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{standard}} - 1] \times 1000 (\text{‰})$$

$({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{sample}}$: 試料の ${}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}$

$({}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N})_{\text{standard}}$: 国際標準物質の ${}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}$

2.4 ホソメコンブへの施肥効果とその判定ツールとしての藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証

ホソメコンブへの施肥効果とその判定ツールとしての藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の可能性を検証するため、以下の生物調査を実施した。

2.4.1 成長促進への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証

ホソメコンブの成長促進への施肥効果とその判定ツールとしての藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の可能性を検証するため、一回目の施肥開始前である2009年11月26日に Stn. A'および対照地点（B）に縦縄式コンブ簡易養殖施設を設置し、ホソメコンブの種苗糸を巻き付けた長さ約 1.5m のロープをアンカーボルトで海底に固定して浮子で立ち上げた。施肥開始後の翌年2010年3月29日、4月23日および5月24日に簡易養殖施設を引き上げ、ロープに着生したコンブ個体数の計数、各コンブ個体の葉長、葉幅、葉重量の測定および肥大度（葉重量／葉長×葉幅）の算出を実施した。また、4月23日および5月24日に引き上げた際に、コンブの $\delta^{15}\text{N}$ を2.3の方法で分析した。なお、対照地点は、水温や塩分、底質、波当たり、水深帯等の物理条件が施肥地点と同様の位置に設定された。

2.4.2 現存量増大への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証

ホソメコンブ現存量増大への施肥効果とその判定ツールとしての藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の可能性を検証するため、二回目の施肥開始前である2010年9月27日および施肥開始後の翌年2011年5月24日に、Stn. Aから60m×沖だし水深3mの範囲で調査区画を設置し、方形枠（0.25m²）を用いた海藻現存量調査を実施した。また、採取した

海藻類の $\delta^{15}\text{N}$ を2.3の方法で分析した。なお、ウニ類等の植食性動物が多く分布する海域では、栄養塩を供給しても、食害の影響を受けるため、海藻群落の回復は難しい。海藻群落の形成には、主要植食性動物であるウニ類の密度管理（トップダウンコントロール）が効果的であることが報告されている（Kiching and Ebling 1961; Miller 1985; 栗林ら 2014）。そのため、施肥実施時にはウニ類を一時的に除去し、除去後も周辺からのウニ類の再侵入が危惧される場合は、ウニフェンス等を設置して再侵入を防止する方法が望ましい。そこで、施肥開始前後では、調査区画内のウニ類除去を原則毎月実施し、刺し網式フェンスを設置することで新たなウニ類の侵入を防止した。なお、調査区画内では水温や塩分、底質、波当たり、水深帯等の物理環境は同条件であると考えられた。

3 結果

3.1 液肥拡散状況調査結果

Stn. A', A および Stn. C における施肥開始前後での DIN 濃度の変動を Fig. 6-3 に示した。施肥開始前における Stn. A' および Stn. C の DIN 濃度は、2 月にそれぞれ $5.4\mu\text{M}$ および $5.1\mu\text{M}$ と最大値を示し、5 月にそれぞれ $0.9\mu\text{M}$ および $0.7\mu\text{M}$ 、8 月にそれぞれ $0.7\mu\text{M}$ および $0.3\mu\text{M}$ まで低下した。なお、最大濃度を示した 2 月の DIN は、両定点ともに $\text{NO}_3\text{-N}$ で 90%以上を占められていた。

施肥開始後は、施肥地点の DIN 濃度が著しく上昇し、施肥期間中の 2009 年 10 月から 2010 年 6 月および 2010 年 10 月から 2011 年 6 月にかけては $500\mu\text{M}$ 程度を、2011 年 11 月から 2012 年 6 月および 2012 年 11 月から 2013 年 2 月にかけては $200\mu\text{M}$ 程度を維持して推移した。DIN の主形態は、いずれの年も $\text{NO}_3\text{-N}$ から $\text{NH}_4\text{-N}$ に変化した。2 月の DIN 濃度は、全ての年において施肥地点から離れるに従い低下し、施肥開始前の値に近づいた (Fig. 6-4)。施肥地点から、施肥開始前の DIN 濃度とほぼ同じ値になる定点までの距離は、2010 年および 2011 年 2 月で約 125m、2012 年および 2013 年 2 月で約 75m と年により異なった。一方で、施肥開始後における Stn. C の DIN 濃度は、施肥地点と異なる変動傾向であり、毎年 11~12 月にかけて上昇し、1~2 月頃に $5\mu\text{M}$ 前後の最大値を示した後、3~5 月にかけて低下し、6~10 月頃に $1\mu\text{M}$ 未満の最低値を示す施肥開始前と同様の変動傾向を示した。最大濃度を示した 2 月の DIN は、両定点ともに $\text{NO}_3\text{-N}$ で 90%以上を占められていた。

なお、施肥開始前における Stn. A' および Stn. C の表面水温は、両定点ともに 2 月で $6\sim 8^\circ\text{C}$ 、5 月で $12\sim 14^\circ\text{C}$ 、8 月で $22\sim 24^\circ\text{C}$ と 2 月に最低値を示し、5 月に上昇した後、8 月に最高値を示した。定点間および深度による明瞭な差はみられなかった。施肥開始前における Stn. A' および Stn. C の表面塩分は、両定点ともにいずれの月も 33.4~33.9 の範囲を示し、時期、定点間および深度による

明瞭な差は見られなかった。施肥開始後における Stn. A', A および Stn. C の表面水温は、両定点ともに毎年 9~12 月にかけて低下し、1~2 月頃に 6~8℃の最低値を示した後、3~6 月にかけて上昇し、7~8 月頃に 22~24℃の最高値を示す変動傾向であった。定点および深度による明瞭な差はみられなかった。施肥開始後における Stn. A', A および Stn. C の表面塩分は、両定点ともにいずれの月も 33.0~34.0 の範囲を示し、時期、定点間および深度による明瞭な差は見られなかった。

3.2 藻体の $\delta^{15}\text{N}$ 分析結果

試験海域における施肥開始前後でのホソメコンブおよびその他海藻類の $\delta^{15}\text{N}$ 分布を Fig. 6-5 に示した。施肥開始前に採取したホソメコンブおよびその他海藻類の $\delta^{15}\text{N}$ は、4.0~7.1‰の範囲で分布した。施肥開始後に採取したホソメコンブおよびその他海藻類の $\delta^{15}\text{N}$ は、全ての年において施肥地点付近で著しく低下し、2010 年および 2011 年で -15~-20‰、2012 年で -7~-15‰、2013 年で -2~3‰と各年で異なった。藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は、施肥地点から離れるに従い上昇し、施肥地点から離れた定点の $\delta^{15}\text{N}$ ほど施肥開始前後でほとんど変化しなかった。施肥地点から、施肥開始前の藻体 $\delta^{15}\text{N}$ とほぼ同じ値になる定点までの距離は、2010 年で約 200m、2011 年で約 250m、2012 年および 2013 年で約 50m と年により異なった。

なお、施肥材として使用した $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ の $\delta^{15}\text{N}$ は、 $-4.3 \pm 2.0\text{‰}$ ($n=10$) であった。

3.3 ホソメコンブへの施肥効果とその判定ツールとしての藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証結果

3.3.1 成長促進への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証結果

一回目の施肥開始後である 2010 年 3 月 29 日、4 月 23 日および 5 月 24 日に、Stn. A' および Stn. B に設置した簡易養殖施設を引き上げ、ホソメコンブ種苗糸を巻き付けたロープに着生したコンブの個体数および成長を比較した。その結果、Stn. A' が全ての項目（葉長、葉幅、葉重量および肥大度）で Stn. B を上回った (Fig. 6-6, 6-7)。最終的に回収した 5 月 24 日時点でのロープ 1m 当たりのコンブ重量は、施肥地点で 862.1g、対照地点で 122.9g と、施肥地点が対照地点を上回った。また、Stn. A' におけるホソメコンブの $\delta^{15}\text{N}$ は、 $-15.7 \pm 1.1\text{‰}$ (平均値 $\pm$ 標準偏差, $n=10$) であり、Stn. B におけるホソメコンブの $-4.7 \pm 1.0\text{‰}$ ($n=10$) より有意に低い値を示した。

3.3.2 現存量増大への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の検証結果

二回目の施肥開始前である 2010 年 9 月 27 日では、28 調査定点のうち 10 定点で海藻類が自生していた。海藻現存量は 1 定点を除き、 $0\sim 1,598\text{ g m}^{-2}$ の範囲であった。自生していた藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の定点平均値は、 $3.6\sim 5.9\text{‰}$ の範囲で分布した。施肥開始後の 2011 年 5 月 24 日では、ホソメコンブは着生しなかったが、28 調査定点のうち全ての定点で海藻類が着生した。海藻現存量は $12\sim 2,762\text{ g m}^{-2}$ の範囲であり、Stn. A 近傍で大きかった (Fig. 6-8)。着生した藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の定点平均値は、 $-4.7\sim -16.2\text{‰}$ の範囲で分布し、Stn. A 近傍で $-16\sim -10\text{‰}$ と特に低い範囲を示した。

4 考察

4.1 栄養塩添加による海域の貧栄養緩和効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の変化

第 2 章で前述のように、北海道日本海沿岸海域は、貧栄養の特徴を示す対馬暖流の影響を周年強く受ける。表層の DIN 濃度は、初冬以降の表面冷却に伴う鉛直混合により $\text{NO}_3\text{-N}$ を主体に上昇し、最低水温となる冬季に約 $5\mu\text{M}$ の最大値を示す。春季には基礎生産者の消費により低下し、高水温となる初夏から秋季にかけては枯渇した状態で最低値を示した後、初冬以降の表面冷却に伴う鉛直混合により再び上昇する季節変動特性を示す。施肥開始前における試験海域の水温および DIN 濃度は、北海道日本海沿岸海域と同様の変動傾向であり、塩分も概ね 33.5 以上の高い値を継続して示した。このことから、試験海域では河川や排水流入の影響は小さく、主に対馬暖流水が周年分布することが確認された。また、 $\delta^{15}\text{N}$ は起源によって特徴的な値を示す (Kohl et al. 1971; Heaton 1986)。例えば、大気窒素から工業的窒素固定により生産された化学肥料で 0‰ 前後 (森田ら 1999; Alison and Simon 2007)、生活排水や家畜排水、有機肥料で 10‰ 前後 (Heaton 1986; Fogg et al. 1998)、海洋では、窒素固定海域および脱窒海域のそれぞれ 0‰ (Wada and Hattori 1976; Minagawa and Wada 1986; Saino and Hattori 1987) および 10‰ 前後 (Cline and Kaplan 1975) を除けば、概ね $4\sim 7\text{‰}$ の範囲を示す。施肥開始前における試験海域のホソメコンブおよびその他海藻類の $\delta^{15}\text{N}$ は $4.0\sim 7.1\text{‰}$ の範囲を示し、北海道対馬暖流域における $\text{NO}_3\text{-}\delta^{15}\text{N}$ ($5.3\pm 0.7\text{‰}$, $n=4$) や温帯および亜寒帯海域で報告されている一般的な $\text{NO}_3\text{-}\delta^{15}\text{N}$ に近い値を示した (Miyake and Wada 1967; 野田 1996; 大橋 1999; Minagawa et al. 2001)。これらのことから、試験海域に分布するホソメコンブ等の海藻類は、主に冬季の対馬暖流水に由来する DIN を利用して生育していると考えられた。

施肥開始後では、全ての年において施肥地点の $\text{NH}_4\text{-N}$ 濃度が著しく上昇し、施肥終了時まで高濃度を維持して推移した。一方で、Stn. C における DIN 濃度は、施肥地点と異なり、施肥開始前後でほとんど変化せず、北海道日本海沿岸海域と同様の変動傾向を示し、DIN の主形態も $\text{NO}_3\text{-N}$ のままであった。これ

らのことから、液肥の 24 時間連続添加により、高濃度の $\text{NH}_4\text{-N}$ が施肥地点付近に継続して分布し、海域の貧栄養状態が緩和される状況が確認された。

施肥材として使用した $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ の $\delta^{15}\text{N}$ は、対馬暖流域における $\text{NO}_3\text{-N}$ の $\delta^{15}\text{N}$ より有意に低い値を示した。このことは、ホソメコンブ等海藻類が施肥材由来の DIN を利用すれば、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ が低下する可能性を意味する。施肥開始後に施肥地点付近で着生した藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は、DIN 濃度の上昇に対応して著しく低下した。このことは、施肥地点付近に着生した海藻類が、施肥により添加された DIN を利用して生育した可能性を示唆する。しかしながら、添加された $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ の $\delta^{15}\text{N}$ を超えて低下した。この要因について、次のように考察した。

一般に基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ は、光合成で利用した DIN の $\delta^{15}\text{N}$ および DIN を取り込む際に起こる同位体分別（基質の $\delta^{15}\text{N}$ からの低下）が組み合わさって決定される。DIN の取り込みでは、窒素安定同位体のうち質量数の小さい ^{14}N が選択的に利用されるため、同位体分別により基質の $\delta^{15}\text{N}$ より低い値の有機物が合成される。DIN 供給が過剰な環境や他の環境・生理条件が制限要因になる等の窒素制限ではない環境下では、同位体効果も大きくなる。その後も新たな DIN の供給がなく、時間とともに DIN の利用が進行すると、基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ はレイリーの蒸留モデルに従って上昇し、最終的に全ての DIN が同化された時点で基質と同じ値を示す。同位体効果は、栄養塩の利用状況や環境・生理条件によって異なるため、基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ は DIN の $\delta^{15}\text{N}$ を反映しない場合がある。施肥地点の DIN は、施肥開始から施肥終了時まで枯渇することなく、高濃度の状態で推移したことから、施肥地点では常に新たな ^{14}N が供給されていたと考えられる。このような環境下では、基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ は同位体分別により $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ の $\delta^{15}\text{N}$ より低い値を示すことが予想される。そのため、施肥地点付近に着生したホソメコンブ等の海藻類は、施肥により添加された DIN を利用して生育したが、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は施肥材由来 DIN の低い $\delta^{15}\text{N}$ を反映したことに加え、DIN を取り込む際と同位体分別により、同位体的に軽い ^{14}N を選択的に利用したため、 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ の $\delta^{15}\text{N}$ より低い値を示したと考えられた。

藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は、全ての年において施肥地点付近で最も低い値を示し、施肥地点から離れるに従い上昇して施肥開始前の値に近づいた。2月のDIN濃度も、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に対応して施肥地点から離れるに従い低下し、施肥開始前の値に近づいた。これらの分布傾向は、ホソメコンブ等の海藻類に利用されたDINの起源が、施肥地点から離れるに従い施肥材から対馬暖流水に段階的に変化し、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に反映された状況を示唆する。施肥地点における藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の低下の程度と、施肥地点から施肥開始前の藻体 $\delta^{15}\text{N}$ とほぼ同じ値になる定点までの距離は各年で異なった。これらの違いについて、各年の施肥量および施肥期間の観点から次のよう

に考察した。

2009~2010 年および 2010~2011 年では、施肥期間は 10 月下旬から翌年 6 月中旬までの約 8 ヶ月間で、施肥量は窒素換算で累計 7.5~7.7t であった。施肥地点の DIN 濃度は 500 μ M 程度を示し、施肥地点から、施肥開始前の DIN 濃度とほぼ同じ値を示す定点までの距離は、2010 年および 2011 年 2 月の調査時で約 125m であった。施肥地点の藻体 $\delta^{15}\text{N}$ は、2010 年および 2011 年 4~6 月の調査時で -15~-20‰ を示し、施肥地点から施肥開始前の藻体 $\delta^{15}\text{N}$ とほぼ同じ値になる定点までの距離は約 200~250m であった。これらの結果から、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ 分布は、ホソメコンブ等の海藻類が施肥地点から約 200~250m の範囲まで施肥の影響を受けて生育した可能性を示していると考えられた。

2011~2012 年では、施肥期間は前年までと同様であったが、施肥量は窒素換算で 1.9t に削減された。施肥量の削減により、試験海域における施肥材由来の DIN 分布量が低下し、DIN 濃度および $\delta^{15}\text{N}$ の分布傾向が変化して藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に反映される可能性がある。施肥地点の DIN 濃度は 200 μ M 程度と低下し、施肥地点から施肥開始前の DIN 濃度とほぼ同じ値を示す定点までの距離は、2012 年 2 月の調査時で約 75m と短縮した。施肥地点の藻体 $\delta^{15}\text{N}$ は、2012 年 4~6 月の調査時で -7~-15‰ と上昇し、施肥地点から施肥開始前の藻体 $\delta^{15}\text{N}$ とほぼ同じ値になる定点までの距離は約 75m と短縮した。これらの結果から、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ 分布は、施肥量の削減により、ホソメコンブ等の海藻類が施肥地点から約 75m までのより狭い範囲で施肥の影響を受けて生育した可能性を示していると考えられた。

2012~2013 年では、施肥期間は 10 月下旬から翌年 2 月下旬までの約 4 ヶ月間に、施肥量は窒素換算で 0.7t と他の年より短縮・削減された。施肥量の削減および施肥期間の短縮により、試験海域における施肥材由来の DIN 分布量および分布期間が低下し、DIN の濃度および $\delta^{15}\text{N}$ の分布傾向が変化して藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に反映される可能性がある。施肥地点の DIN 濃度は 200 μ M 程度を示し、施肥地点から施肥開始前の DIN 濃度とほぼ同じ値を示す定点までの距離は、2013 年 2 月の調査時で約 75m と 2012 年 2 月と同程度であった。施肥地点の藻体 $\delta^{15}\text{N}$ は、2013 年 4~6 月の調査時で -2~3‰ と他の年より高い範囲を示し、対馬暖流水と施肥材 $\delta^{15}\text{N}$ の中間付近に分布した。施肥地点から施肥開始前の藻体 $\delta^{15}\text{N}$ とほぼ同じ値になる定点までの距離は約 50m とさらに短縮した。これらの結果から、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ 分布は、施肥量の削減および施肥期間の短縮により、ホソメコンブ等の海藻類が施肥地点から約 50m までのさらに狭い範囲で施肥の影響を受けて生育した可能性を示していると考えられた。本章 2.1 で前述の通り、他の年では施肥期間をホソメコンブの発芽（配偶体成長）期から成長（孢子体成長）期である秋季から翌年の初夏（10 月下旬から翌年 6 月中・下旬）までに

設定したため、施肥期間中では施肥地点付近において常に施肥材由来の DIN が分布した。しかしながら、2012~2013 年では、施肥期間を秋季から翌年の冬季（10 月下旬から翌年 2 月下旬）までに短縮したため、ホソメコンブ等の海藻類が採取された 4~6 月には施肥を実施していない。そのため、2013 年に採取された藻体の $\delta^{15}\text{N}$ には、施肥期間に利用した施肥材由来の低い DIN- $\delta^{15}\text{N}$ および施肥終了から採取されるまでの期間に利用した対馬暖流水由来の高い DIN- $\delta^{15}\text{N}$ が反映されたと考えられる。その結果、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は対馬暖流水と施肥材 $\delta^{15}\text{N}$ の中間付近に分布したと考えられた。

施肥量および施肥期間の違いは、試験海域に分布する DIN の量および $\delta^{15}\text{N}$ を変化させ、ホソメコンブ等の海藻類による DIN の利用状況に影響を及ぼし、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ レベルに反映される。このことは、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ がホソメコンブに利用された DIN の起源を検出するための有用な指標である可能性を示唆する。これらの結果を踏まえ、ホソメコンブへの施肥効果とその判定ツールとしての藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の可能性について、次に考察した。

4.2 ホソメコンブへの施肥効果とその判定ツールとしての藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の可能性

4.2.1 成長促進への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の可能性

本研究において、Stn. A' のホソメコンブは、Stn. B のホソメコンブと比較して顕著に大型化し、全ての項目（葉長、葉幅、葉重量および肥大度）で上回った。また、施肥により成長促進された Stn. A' のホソメコンブの $\delta^{15}\text{N}$ は、Stn. B のホソメコンブより有意に低い値を示した。これらのことから、本海域における DIN の施肥は、ホソメコンブ藻体の成長を促進する効果があり、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ はその判定ツールとして有用である可能性が示唆された。

4.2.2 現存量増大への施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の可能性

本研究において、施肥にウニ類除去を併用することにより、全定点で海藻類が着生し、施肥地点近傍で高い現存量を示した。調査区画内におけるウニ類の現存量は平均 55.5g m^{-2} であり、海底の植生に大きな影響を与えるとされる 200g m^{-2} （菊池ら 1975）より低く保たれていた。藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は、海藻現存量の高い施肥地点近傍で特に低い値を示した。これらのことから、本海域における DIN の施肥には、海藻現存量を増大する効果があり、藻体 $\delta^{15}\text{N}$ はその判定ツールとして有用である可能性が示唆された。

本研究において、ホソメコンブは群落形成に至るまで着生せず、本要因には栄養塩不足および食害以外の影響が示唆された。例えば、コンブ胞子体の根本である遊走子量（タネ）の不足は、配偶体の形成数を増やす段階までに至らないため、栄養強化や捕食圧を除去しても、コンブの株数が減少し、群落規模が

縮小する。磯焼けによりコンブ胞子体の株数が減少すれば、子囊班から放出される遊走子数が減少し、次世代以降のコンブの株数も継続して減少することが予想される。また、浮泥の堆積は、放出される遊走子量は十分でも、海底基質への遊走子の着底を阻害する。しかしながら、本海域におけるDINの24時間連続添加には、ホソメコンブ藻体の成長および海藻類の現存量増大を促進する効果があることが示唆された。このことは、ホソメコンブが着生さえすれば、施肥によりホソメコンブ現存量が増大し、ホソメコンブ群落の形成、維持および拡大への可能性を意味する。これらのことから、北海道日本海沿岸海域におけるDINの施肥には、ホソメコンブの藻体成長および現存量増大を促進する効果があり、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は施肥効果判定のための新たなツールとして有用である可能性が示唆された。

5 まとめ

本研究では、北海道南西部日本海沿岸の磯焼け海域において、海水のDIN- $\delta^{15}\text{N}$ より有意に低い $\delta^{15}\text{N}$ を示すDIN ($(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ の液肥)の施肥量および施肥期間を毎年調整しながら24時間連続添加し、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ 分布を施肥の前後で比較することで、ホソメコンブへの施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の施肥効果判定ツールとしての可能性について検証した。

施肥開始前の事前調査により、試験海域では河川や排水流入の影響は小さく、ホソメコンブ等の海藻類は、主に冬季の対馬暖流水に由来するDINを利用して生育していることが確認された。施肥開始後は、液肥の24時間連続添加により、施肥地点付近で施肥材由来の $\text{NH}_4\text{-N}$ が高濃度で分布し、海域の貧栄養状態が緩和された。施肥地点付近における藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は、高濃度のDINに対応して最も低い値を示し、施肥地点付近に着生したホソメコンブ等の海藻類が、施肥により添加されたDINを利用して生育している状況が確認された。藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は、施肥地点から離れるに従い上昇して施肥開始前の値に近づいた。2月のDIN濃度も、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に対応して施肥地点から離れるに従い低下し、施肥開始前の値に近づいた。これらの分布傾向から、ホソメコンブ等の海藻類に利用されたDINの起源が、施肥地点から離れるに従い施肥材から対馬暖流水に段階的に変化し、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に反映された可能性が示唆された。施肥地点における藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の低下の程度と、施肥地点から施肥開始前の藻体 $\delta^{15}\text{N}$ とほぼ同じ値になる定点までの距離は、各年の施肥量および施肥期間により異なった。また、本海域におけるDINの施肥には、ホソメコンブの藻体成長および現存量増大を促進する効果があり、対応して藻体の $\delta^{15}\text{N}$ も低下した。これらの結果から、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は新たな施肥効果判定ツールとして有用である可能性が示唆された。

海域への施肥は、漁業者自らが取り組み可能な栄養強化法として古くより各

地で注目され、今後の取り組みの継続への意向が高い技術の一つである。しかしながら、磯焼け海域における施肥効果について未解明な事項が多く、施肥効果の検証方法や効果的な施肥方法についての検討が求められていた。本研究で提案された施肥効果の判定手法は、海藻類等の固着性藻類が生育海域に供給された栄養塩を移動することなく利用して藻体を形成し、生育海域における生育期間に利用した溶存態無機窒素（DIN）の $\delta^{15}\text{N}$ を藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に積算して反映する特性を利用している。海域のDIN- $\delta^{15}\text{N}$ と異なる $\delta^{15}\text{N}$ を示す施肥材を添加し、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ を施肥の前後で比較することで、海藻類による施肥材の利用状況を把握し、ホソメコンブ等の藻場再生への施肥効果を検証する手法である。本手法は、これまで海藻類の現存量や形態情報からでは困難であった藻場再生への施肥効果判定のための有用なツールとして、磯焼けの要因解明および今後の対策への活用が期待される。

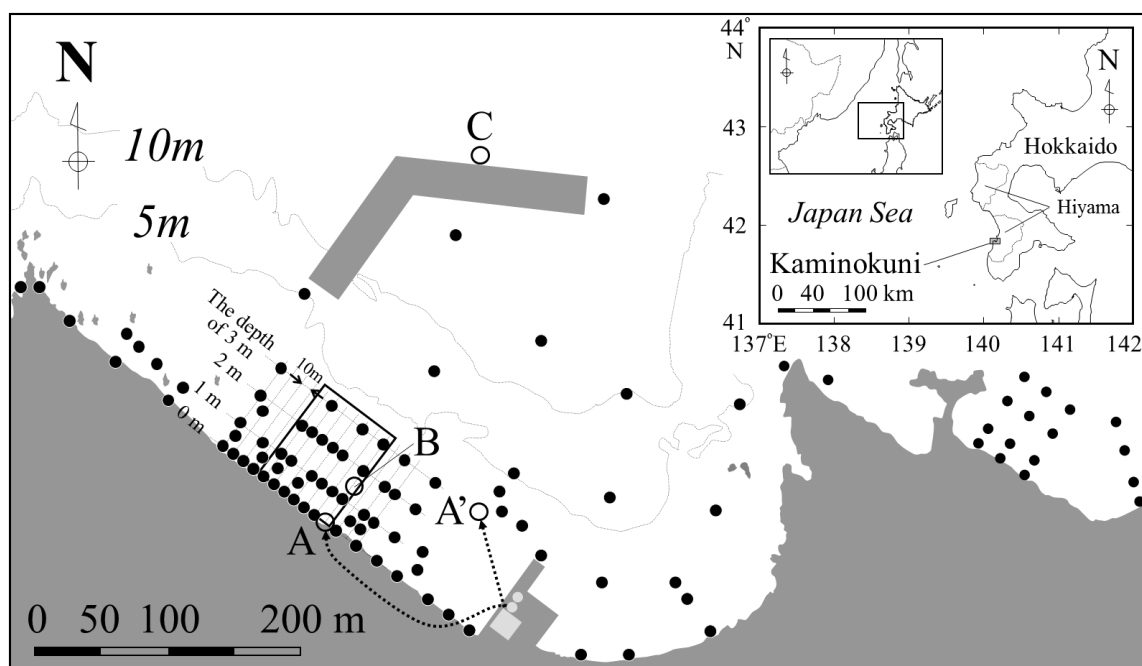


Fig. 6-1 Location of study area at Kaminokuni, Hiyama, Hokkaido, the southwest coast of Hokkaido, Japan.

●: Seawater sampling, and *S. japonica* var. *religiosa* and other species of seaweeds collection points

A': Fertilizing point from 24 October 2009 to 18 June 2010

A: Fertilizing point from 22 October 2010 to 12 June 2011, from 27 October 2011 to 21 June 2012, and from 21 October 2012 to 28 February 2013

B: Non-fertilizing point for comparison with Stn. A' to examine the $\delta^{15}\text{N}$ indication for detecting nutrient supply effects on *S. japonica* var. *religiosa* growth promotion

C: Offshore side of the breakwater compared with Stn. A' and A

□: Sea urchin removing areas

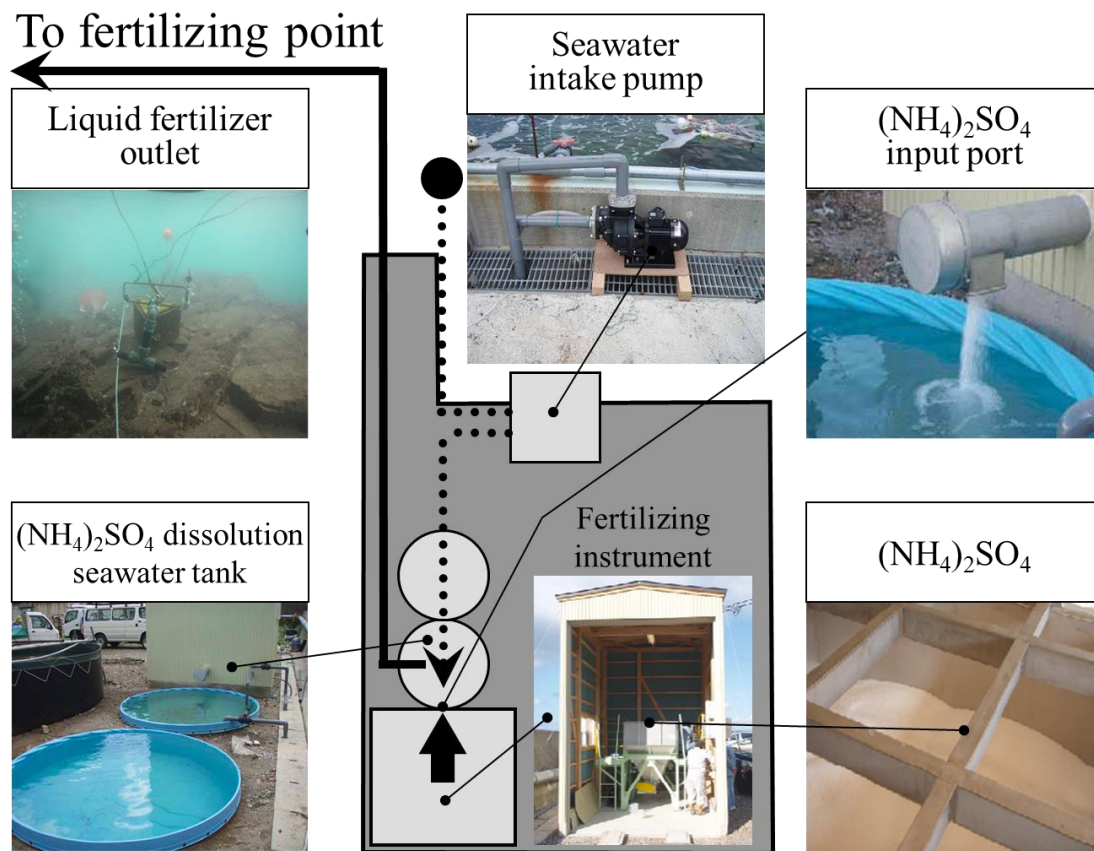


Fig. 6-2 Fertilization methods.

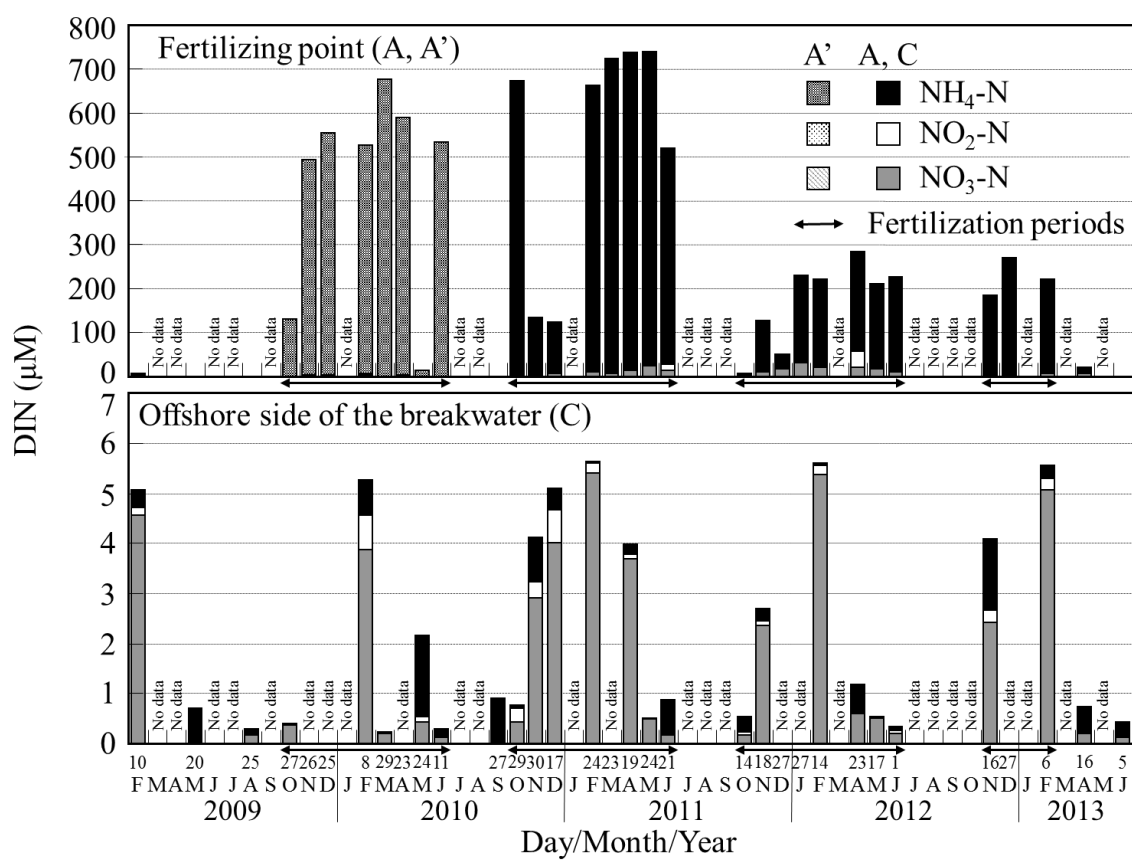


Fig. 6-3 Seasonal variations of NO₃-N, NO₂-N and NH₄-N concentration before and after fertilization at the fertilizing point (A, A') and the offshore side of the breakwater (C).

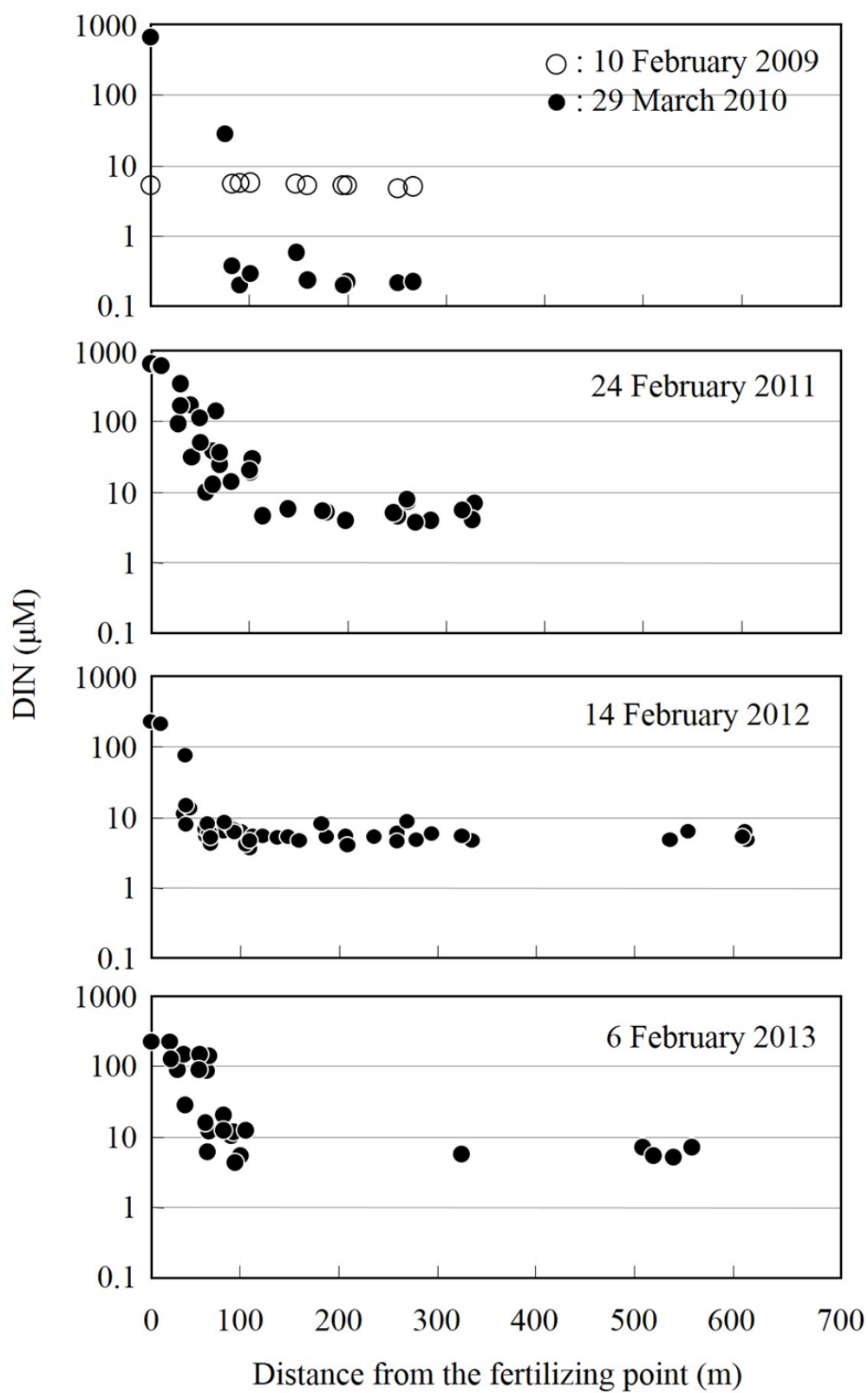


Fig. 6-4 DIN variations in February (2009-2013) in relation to distance from the fertilizing point ($\circ$: before fertilization, $\bullet$: after fertilization).

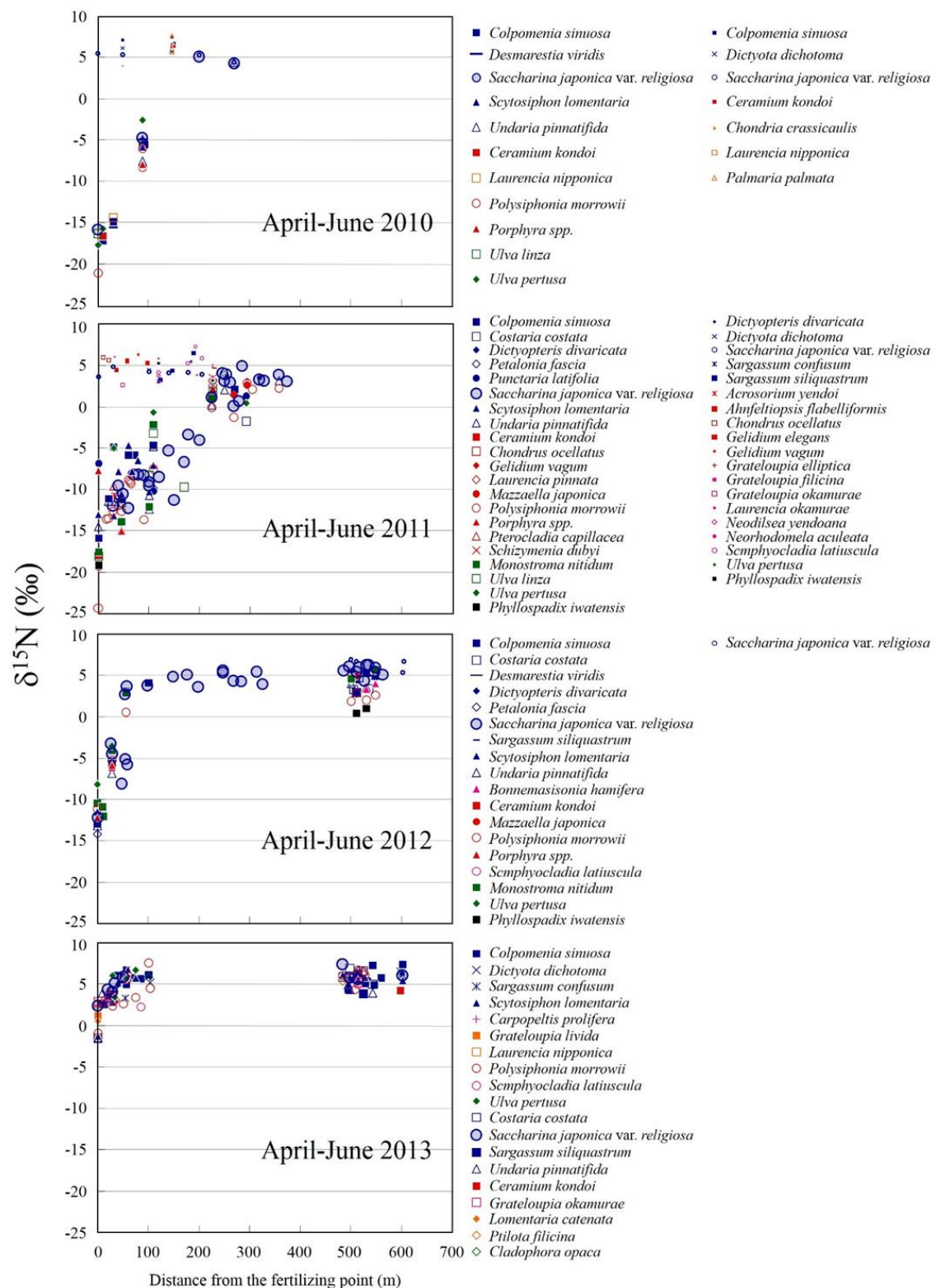


Fig. 6-5 $\delta^{15}\text{N}$ changes in algal tissue in relation to distance from the fertilizing point (small symbols: before fertilization, large symbols: after fertilization).

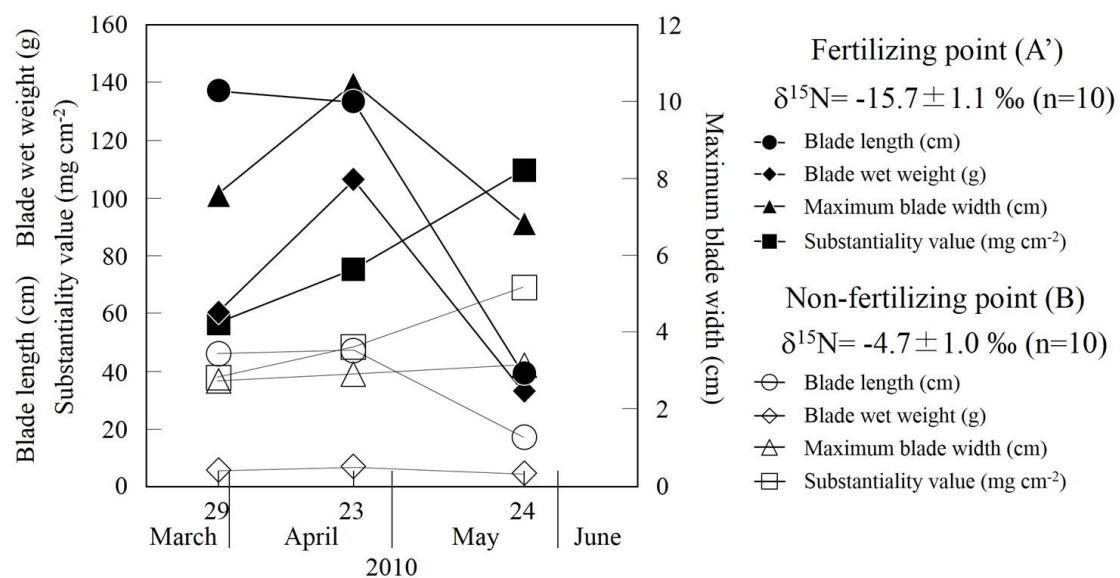


Fig. 6-6 Comparing algal growth, blade length (●, ○), blade wet weight (◆, ◇), maximum blade width (▲, △) and substantiality value (■, □) of *S. japonica* var. *religiosa* at the fertilizing point (A') with the non-fertilizing point (B).

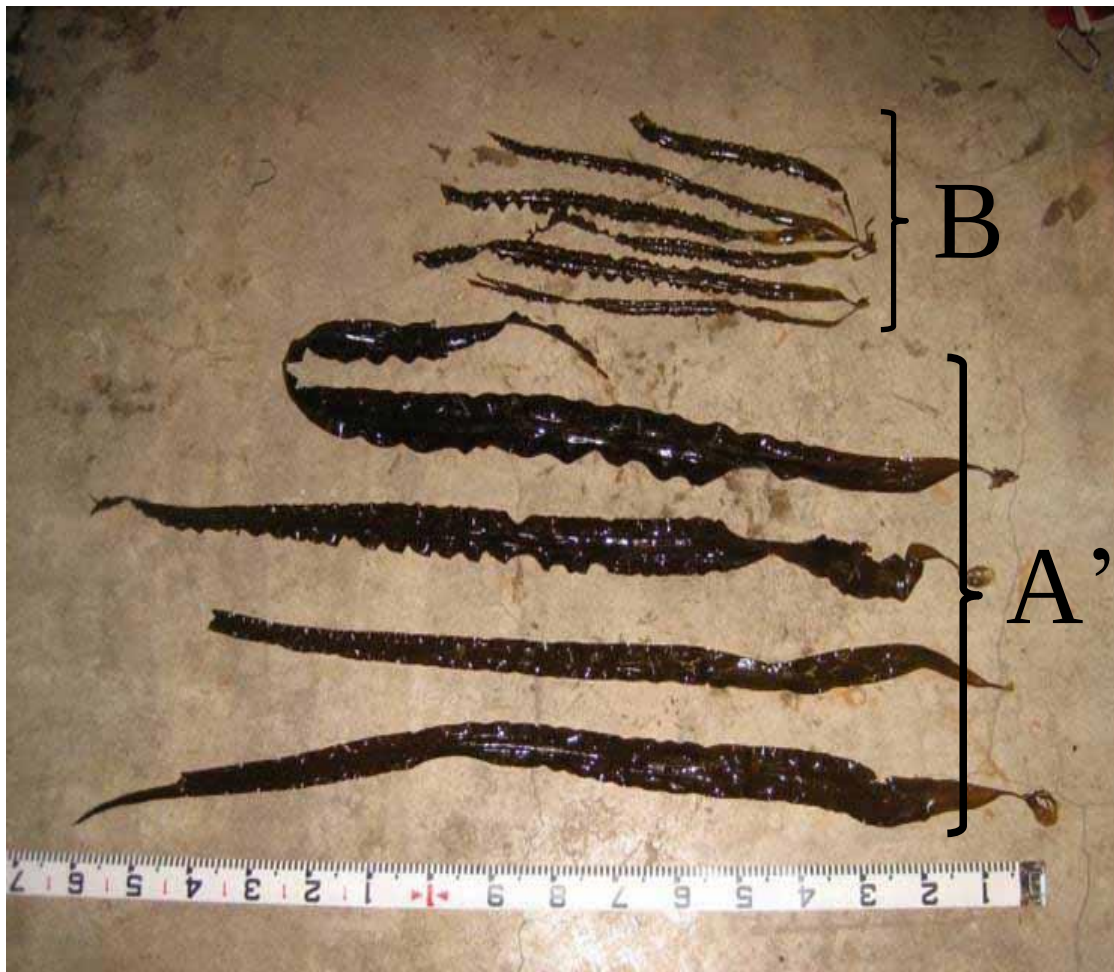


Fig. 6-7 Comparing algal growth of *S. japonica* var. *religiosa* at the fertilizing point (A') with the non-fertilizing point (B) in 29 March 2010.

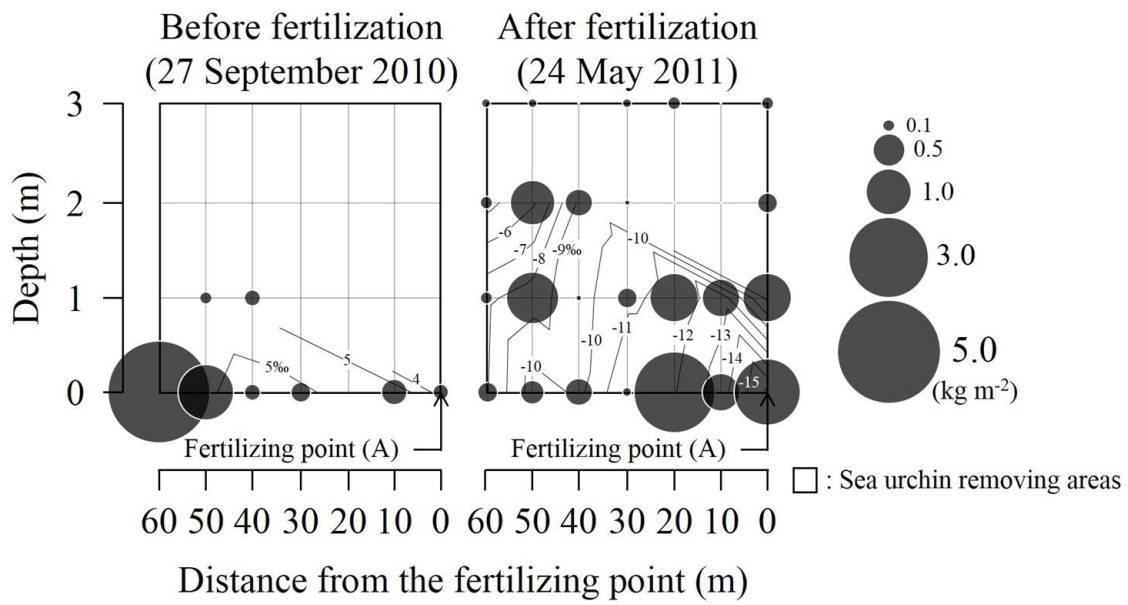


Fig. 6-8 Algal biomass and $\delta^{15}\text{N}$ distributions in algal tissue in the fertilizing areas before and after fertilization with density control of sea urchin.

第7章 総合考察

本章では、各章を総括し、北海道日本海における栄養塩供給特性を歴史的に評価した。また、栄養塩供給特性の歴史的評価に基づき、北海道日本海における今後の栄養塩対策について、主に磯焼け要因と関連させながら考察した。さらに、本研究で提案された課題事項を整理し、今後の研究展開の方向性について検討した。

1 総括：北海道日本海における栄養塩供給特性の歴史的評価

北海道の漁業は、我が国の食糧供給を担う基幹産業として古くより発展し、海面漁業・養殖漁業生産量および漁業生産額ともに全国第1位である。しかしながら、北海道日本海の漁業生産は急速に悪化し、太平洋およびオホーツク海と比べて低水準である。また、北海道日本海では近年磯焼けの進行が著しく、磯根資源の生産低下が喫緊の課題となっている。一方で、過去の北海道日本海では、ホソメコンブを中心とした大規模な海藻群落が形成され、大量のニシンが漁獲されていた。このような現在と過去での生物生産の違いは、栄養塩環境が長期スケールで変化している可能性を示唆する。そのため、北海道日本海の栄養塩供給特性を歴史的に評価し、基礎生産との関連性を把握するとともに、生物生産や海洋生態系に及ぼす影響について明らかにする必要がある。

第2章では、北海道日本海において海洋環境モニタリングを実施し、栄養塩供給特性の現状を把握した。表層の栄養塩濃度は、一般的な亜寒帯および温帯域に特徴的な明瞭な季節変動特性を示した。表層の年間最大値を示す冬季の栄養塩濃度は、太平洋やオホーツク海の年間最大値と比べて低く、生産性の低い海域であることが確認された。本海域を沿岸域と沖合域で比較すると、冬季の表層への栄養塩供給規模（春季ブルーム規模）は沖合域で大きい。春季ブルームの時期は沿岸域で早く、対馬暖流の分布との関連性が示唆された。沿岸域における冬季の表層硝酸態窒素（ $\text{NO}_3\text{-N}$ ）濃度は、1990年代に減少傾向を、2000年代に増加傾向を示したが、過去30年弱でホソメコンブ配偶体成長に必要な最低レベル（ $5\mu\text{M}$ ）で、沿岸性ケイ藻類の半飽和定数（ $0.4\sim 5.1\mu\text{M}$ ）の境界濃度で推移し、鉛直混合や沖合からの移流は、沿岸域表層に多くの栄養塩を供給するが、基礎生産への窒素制限を解消しないことが推察された。また、冬季における表層への $\text{NO}_3\text{-N}$ 供給には、単に表層混合層深度だけではなく、対馬暖流の勢力が関与している可能性が示唆された。

日本海固有水の平均深度、水温、塩分および栄養塩濃度は、季節変動をほとんど示さなかった。しかしながら、過去30年弱でみると、日本海固有水の分

布深度は深化傾向を示し、日本海固有水の水質も変動している状況が確認された。そのため、北海道日本海では、栄養塩が表層まで供給されにくい状態が進行している可能性があり、河川や地下水、排水等の溶存態無機窒素／溶存態無機リン（DIN/DIP）の高い海水以外の流入による窒素補給や施肥等の人為的な栄養強化が本海域の栄養塩不足および窒素制限を解消し、沿岸域における春季ブルーム規模の拡大や継続、ホソメコンブ等の海藻群落形成や規模拡大、維持に寄与すると考えられた。

一方で、19世紀末から20世紀初頭（明治後期～大正期）にかけての北海道日本海沿岸海域では、ホソメコンブ *Saccharina japonica* var. *religiosa* を主体とした大規模な海藻群落が形成され（鳥居・田沢 1987）、現在の500~1000倍におよぶ大量のニシン *Clupea pallasii* が漁獲された。このような高い生物生産は、栄養塩が過去の北海道日本海に豊富に存在した可能性を示唆する。しかしながら、当時は海洋観測および分析技術が発展途上であり、本海域における過去の栄養塩環境を示す科学データは存在しなかった。そこで第4章では、博物館に保管されている古コンブ標本に残存する窒素安定同位体比（ $\delta^{15}\text{N}$ ）の記録を用いて、北海道日本海における過去の栄養塩供給特性を推定した。1881年から2014年にかけて、北海道周辺海域（日本海、太平洋、オホーツク海）に生育した9種348個体のコンブを分析した結果、磯焼け発生前の1881年から1920年頃（明治中期から大正期：約100年から135年前）にかけて生育したコンブの $\delta^{15}\text{N}$ は、他の年代および他海域と比べて有意に高い値を示した。この要因は、藻体の変質や栄養塩の濃度差のみでは説明されず、当時大量に産卵来遊したニシン（卵・精液、漁獲・加工残渣）を起源とする栄養塩が沿岸域に分布し、コンブに利用されたという理由で最も矛盾なく説明された。当時のニシンは、冬季に産卵来遊する現在のニシンとは異なり、コンブの最成長期で栄養塩濃度が冬季の半分以下に低下する春季に産卵来遊した。また、孵化後の移動経路も石狩湾内で生涯を過ごす現在のニシンとは異なり、日本海から栄養豊富なオホーツク海および太平洋まで索餌回遊した後、北海道日本海沿岸に産卵来遊したと考えられている。そのため、当時のニシンは高栄養海域から貧栄養海域である北海道日本海に栄養塩を輸送し、コンブの成長促進に寄与した可能性がある。これらのことは、沿岸海域における栄養塩供給機構において、生態系間を移動する生物による栄養物質の輸送が極めて重要な役割を果たすことを意味する。特に、本海域のような貧栄養海域への栄養塩インパクトは大きく、当時来遊した大量の春ニシン産卵群は、生物多様性に富んだ藻場生態系を支えていた可能性が示唆された。なお、生物標本の長期保管では、採集後の腐敗や変質の影響を最小限に抑える目的で、様々な処理が施される。そのため、標本中の体成分を環境指標として用いる場合、保存方法の違いによる体成分の変化について予め把握する必要がある。

ある。第3章で検証された複数の保存方法のうち、ホソメコンブの分析値への影響を最小限にする方法は、採取後速やかな定温乾燥保存および冷凍保存であると考えられた。第4章で用いたコンブ標本の保存方法（天日乾燥保存）は、分析値の補正により適用可能であると判断された。ホルマリンおよびエタノール保存は窒素分析に対して適用可能であり、冷蔵保存は炭素および窒素分析ともに適用できない方法であると考えられた。

第5章では、長期間蓄積された沿岸表面水温記録とモニタリングにより得られた過去30年弱の水温・栄養塩濃度の関を用いて、北海道日本海沿岸域における1898年から2015年までの冬季表層栄養塩濃度の長期変動を推定した。推定された栄養塩濃度は低下傾向を示し、 $\text{NO}_3\text{-N}$ で $8\mu\text{M}$ 前後から $4.5\sim 6\mu\text{M}$ 前後まで、 DIP で $0.6\mu\text{M}$ 前後から $0.4\sim 0.5\mu\text{M}$ 前後まで、 DSi で $10\mu\text{M}$ 前後から $8\mu\text{M}$ 前後まで低下した。過去118年間で三度の大きな栄養塩濃度の低下（1898年から1910年、1950年前後、1990年前後）がみられた。1898年から1910年および1950年前後では、低次生産規模の縮小によりニシン仔・稚魚の餌料環境が変化し、ニシン分布域の北偏現象との関連性が示唆された。また、気候変動のレジーム・シフトが起こったと考えられている1990年前後以降の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は、 $4.5\sim 6\mu\text{M}$ と過去118年で最も低いレベルで推移し、ホソメコンブ配偶体の成長に必要な閾値（ $5\mu\text{M}$ ）を下回る時期もしばしばみられた。しかしながら、磯焼けが顕著になる1950年以前の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は、 $7\mu\text{M}$ 前後と過去118年間の最高レベルで推移し、ホソメコンブの配偶体成長に必要な閾値を上回っていた可能性が推定された。

第6章では、貧栄養である北海道南西部日本海沿岸の磯焼け海域において、ホソメコンブへの施肥効果と藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の新たな施肥効果判定ツールとしての可能性について検証した。硫酸アンモニウム（ $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ）液肥の24時間連続添加により、施肥地点付近では施肥材由来のアンモニウム態窒素（ $\text{NH}_4\text{-N}$ ）が高濃度で分布し、海域の貧栄養状態が緩和された。施肥地点付近における藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は、高濃度の DIN に対応して最も低い値を示し、施肥地点付近に着生したホソメコンブ等の海藻類が、施肥により添加された DIN を利用して生育している状況が確認された。藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は、施肥地点から離れるに従い上昇して施肥開始前の値に近づいた。2月の DIN 濃度も、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に対応して施肥地点から離れるに従い低下し、施肥開始前の値に近づいた。これらの分布傾向から、ホソメコンブ等の海藻類に利用された DIN の起源が、施肥地点から離れるに従い施肥材から対馬暖流水に段階的に変化し、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に反映された可能性が示唆された。施肥地点における藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の低下の程度と、施肥地点から施肥開始前の藻体 $\delta^{15}\text{N}$ とほぼ同じ値になる定点までの距離は、各年の施肥量および施肥期間により異なった。また、本海域における DIN の施肥には、ホソメコンブの成長および現存量

増大を促進する効果があり、対応して藻体の $\delta^{15}\text{N}$ も低下した。これらの結果から、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ は、これまで海藻類の現存量や形態情報からでは困難であった施肥効果判定のための有用なツールとして、磯焼けの要因解明および今後の対策への活用が期待された。

2 北海道日本海における栄養塩対策について

栄養塩供給特性の歴史的評価に基づき、北海道日本海における今後の栄養塩対策について、主に磯焼け要因と関連させながら考察した。

1881年から1950年頃の北海道日本海では、冬季の低水温に伴う活発な鉛直混合により、現在よりも多くの栄養塩が表層に供給され(DIN濃度で7~8 μM)、春季ブルーム規模の拡大およびホソメコンブの配偶体成長(発芽)が促進されたと考えられた。また、低水温のため、コンブ幼体はウニ類等の植食動物に食い尽くされることなく群落を形成した。1920年頃までの表層の栄養塩濃度は、春ニシン産卵群の来遊により、春季以降も一定以上のレベルを維持した。春季ブルームの長期化およびコンブ胞子体の成長は促進され、現存量の増大が促進された。発芽数および成長が促進されたコンブは、植食動物に食い尽くされることなく群落を維持することができた。そのため、当時は大規模なコンブ群落形成・拡大・維持し、身入り状態の良いウニやエゾアワビ等の磯根資源が数多く分布したと推測された。また、大規模なコンブ群落は、ニシン等の水生生物および底生生物の索餌場や産卵場、外敵からの隠れ場を提供した。これらのことから、本海域における当時の大規模な春季ブルームおよびコンブ藻場は、食物網を支える重要な有機物およびエネルギー供給源として機能し、生物多様性に富んだ浮遊生態系および藻場生態系を形成したことが推察された(Fig. 7-1a)。

春ニシン産卵群の来遊が減少し始めた1920年以降では、冬季の栄養塩供給量、春季ブルームおよび冬季のホソメコンブ発芽規模は維持されたが、春季以降の表層栄養塩濃度が低下し、一定以上のレベルを維持できなくなった。春季ブルームの長期化、春季のコンブ胞子体成長は抑制され、現存量の増大が抑制された。春季以降の日射量増加に伴う水温上昇により、植食動物はコンブを活発に捕食し、成長が抑制されたコンブは食い尽くされて群落を維持することができなくなった結果、1930年頃には磯焼けが発生し始めたと考えられた(Fig. 7-1b)。

1950年頃以降では、冬季の水温上昇により表層への栄養塩供給量は減少し($\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度で6~7 μM)、春季ブルームおよび冬季のホソメコンブ発芽規模はこれまでの状況を維持できなくなった。また、水温上昇により、コンブ幼体は食い尽くされて、群落形成が抑制された。春ニシン産卵群の来遊は既に途絶

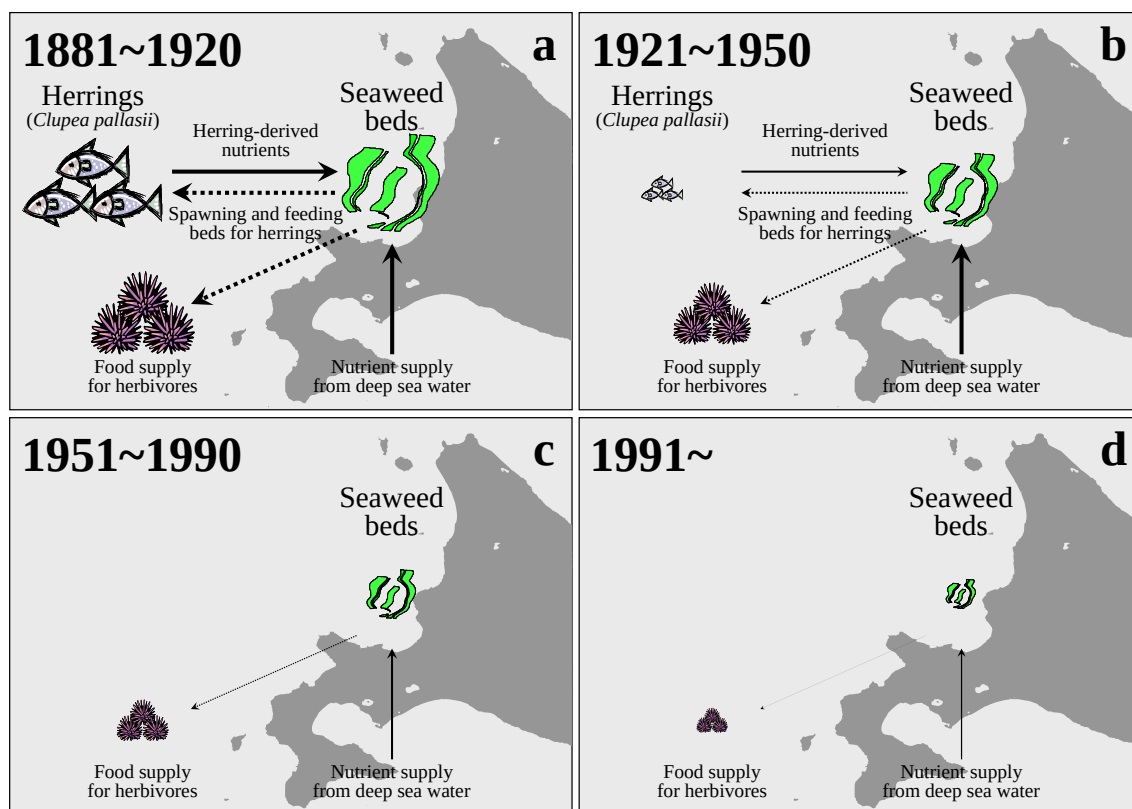


Fig. 7-1 Images of nutrient supply on the west coast of the Japan Sea off Hokkaido, Japan.
(a) 1881~1920, (b) 1921~1950, (c) 1951~1990, (d) 1991~.

えているため、春季以降の表層栄養塩は枯渇し、一定以上のレベルを維持できなくなった。春季ブルームの長期化およびコンブ胞子体の成長は抑制され、現存量の増大が抑制された。発芽および成長が抑制されたコンブは植食動物に食い尽くされ、群落は縮小した。その結果、1950年頃には磯焼けが顕著に拡大し、身入りの悪い磯根資源が増加し始めたと推測された (Fig. 7-1c)。

1990年以降では、冬季のさらなる水温上昇により、表層への栄養塩供給量はさらに減少し ($\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度で $4.5\sim 6\mu\text{M}$)、春季ブルームの縮小および表層の栄養塩濃度はしばしばホソメコンブの発芽のための最低レベル ($5\mu\text{M}$) を下回った。また、さらなる水温上昇により、コンブ幼体は植食動物に食い尽くされて群落を形成できなくなった。春季以降の表層栄養塩は枯渇しているため、春季ブルームの長期化およびコンブ胞子体の成長は抑制され、現存量の増大が抑制された。発芽および成長が抑制されたコンブは食い尽くされ、群落は消失した。

その結果、磯焼けの拡大が進行し、身入り状態の悪い磯根資源が数多く分布したと推測された。また、コンブ群落の消失は、ニシン等の水柱および底生生物の索餌場や産卵場、外敵からの隠れ場を消失させた。そのため、本海域における春季ブルームの規模縮小および短期化、コンブ群落の消失により、食物網

を支える有機物およびエネルギー供給源としての機能が縮小、停滞し、過去とは異なる生物多様性に乏しい浮遊生態系および藻場生態系が形成されたと推察された (Fig. 7-1d)。しかしながら、磯焼けの進行が著しい北海道日本海でも、河川や排水等の陸水が流入し、栄養塩の枯渇期間が極めて短いと考えられる沿岸海域では、ホソメコンブ群落が形成・維持されている状況を確認できる場合がある。このような場所は、現在でも過去の栄養塩供給機構を維持し、生物多様性に富んだ藻場生態系が形成されていた当時の状態をそのまま反映しているのかもしれない。

北海道日本海における栄養塩供給特性は、過去 100 年スケールで変化し、栄養塩供給規模は低下している（貧栄養化）と評価された。大谷が述べているように、沿岸海域の栄養塩供給が外海や陸域等からの様々な「パイプ」によりもたらされていると例えれば、現在の北海道日本海沿岸海域では、過去に比べてパイプの数が減少し、太さが細くなっているのかもしれない（大谷 1995）。海域の貧栄養化を脱し（脱貧栄養）、磯焼けを含めた沿岸生態系の回復を目指すためには、そのメカニズムを時空間的に明らかにして、栄養塩供給パイプを太く、数を増やす修復が重要である。貧栄養化の要因は、海流の大きな変動の中で起きている自然現象の側面を持っているため、貧栄養化を全面的に修復することは不可能である。しかしながら、局地的な修復であれば、人為的な部分により経済性を持った修復の可能性があると考える。このことは、磯焼けという自然現象に対して、早急な人為的解決策が求められていることと関連する。しかしながら、栄養塩等の親生物元素や生物活動に関連する物質は、無から発生するのではなく、また消滅して無になるのではなく、化学反応を通じて形態と機能を変えながら循環する。沿岸海域では、これらの循環に沖合海域や陸域、大気、深層等の系外からの拡散や移流等の物理作用や漁業、回遊等の生物作用を通じて輸送される物質が加わる。そのため、栄養塩対策では、沿岸海域の物質循環特性を十分考慮して実施を検討する必要がある。

海域の栄養強化には、施肥（野沢 1959; 船野ら 1966; 中津・阪井 1967; 大野ら 1992; Ogawa and Fujita 1997; 赤池ら 1998; Agatsuma et al. 2014）や海域肥沃化（谷口ら 2000; 鍋島ら 2000; 瀬戸ら 2001; 藤田 2001; 2003）等の手法が知られている。沖合水や海洋深層水を利用した海域肥沃化では、栄養塩濃度の上昇が期待されるが、本沿岸海域は窒素制限のため、施肥による窒素補給を第一に検討すべきであると考ええる。2015年に磯焼け対策ガイドラインが改訂され（水産庁, 2015）、施肥の基本的な検討方法が新たに記載されるとともに、施肥に関する技術資料がまとめられた（水産庁漁港漁場整備部 2015）。そこで、北海道日本海沿岸海域における栄養塩対策について、改訂版磯焼け対策ガイドラインを一部参照し、施肥によるホソメコンブ藻場および磯根資源回復の観点から検討

した。

(1) 施肥材の種類

本沿岸海域における表層の硝酸態窒素 ($\text{NO}_3\text{-N}$) 濃度は、冬季のホソメコンブ配偶体成長に必要な最低レベル ($5\mu\text{M}$) で推移していること、栄養塩のうち窒素が制限要因として考えられることから、施肥では窒素補給を第一に検討すべきである。窒素施肥では、施肥材として無機肥料や有機肥料などが試験されている。無機肥料では、硫酸アンモニウム (硫安) や塩化アンモニウム (塩安) 等の化学肥料が一般的であり、有効成分の種類は単一だが、含有量が多い。有機肥料では、魚かすや魚粉、イカゴロ等の水産加工残渣を使用することがあり、循環型社会に寄与するが、無機態でなければ効果がないため、発酵等で無機化する必要がある。吉良らは、有機肥料を発酵させて無機化し、海底に無機態栄養塩を溶出させる施肥試験について報告している (吉良ら 2002)。また、有機物の発酵した完熟堆肥等では、有効成分の種類は多いが、含有量が数%と低く、化学肥料と比較して有効成分の溶出量が少ない場合がある。

(2) 施肥の方法

主に液肥による添加と固形施肥材による添加がある。液肥は一度に供給すると、海中で移流や拡散により希釈されるため、その効果は一過性であり持続しないことが報告されている (菊池ら 1990)。このことから、液肥では投入し続けないと効果は持続できず、連続的もしくは断続的な添加の継続が必要である。第6章では、 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 液肥の24時間連続添加を4~6ヶ月間継続することにより、施肥地点付近で施肥材由来の $\text{NH}_4\text{-N}$ が高濃度で分布し、施肥地点付近に着生したホソメコンブ等の海藻類が、添加されたDINを利用して生育している状況が確認された。一方で、固形施肥材は緩効性であり、単位時間あたりの溶出量は少なく、長時間継続して少しずつ溶出する。また、一般に固形肥料は、高水温で流速が速い場合には溶出速度が速く、低水温で流速が遅い場合には溶出濃度は低いが長期間継続する。投入量は、数十 m^2 の範囲の栄養塩濃度を高めるために、数回に分けて合計で数百 kg ~数 t の施肥材が投入されている (マリノフォーラム21 1990; 赤池ら 1992)。

(3) 施肥の時期と目標の濃度

ホソメコンブは、冬季に配偶体が成長 (発芽) し、春季から夏季にかけて孢子体成長期を迎えた後、秋季に成熟・末枯れし、子囊班から遊走子を放出する一年生藻類である (船野 1983)。第2章で前述のように、冬季の北海道日本海沿岸海域において、DINの90%以上を占める硝酸態 $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は $5\mu\text{M}$ 前後で推移

し、ホソメコンブ配偶体の成長に必要な最低濃度のレベルで推移している（栗林ら 2014）。そのため、ホソメコンブ配偶体の成長促進（株数増大）を目的とするならば、冬季の表層DIN濃度を季節変動による自然現象での上昇分を考慮して、 $5\mu\text{M}$ 以上を維持できるように設定することが望ましい。また、本沿岸海域における春季のDIN濃度は、冬季の半分以下にまで低下し、6月から10月にかけての約6ヶ月間は栄養塩の枯渇した状態が継続する。コンブ類が良好な成長を示す海域のDIN濃度は、栄養塩類が亜寒帯や温帯域に特徴的な季節変動を示しながらも、枯渇期間が極めて短いか、 $3\sim 4\mu\text{M}$ 以下を示さない特徴を示す。そのため、ホソメコンブ胞子体の成長促進を目的とするならば、春季から夏季にかけての表層DIN濃度を $3\sim 4\mu\text{M}$ 以上に設定することが望ましい。

なお、海藻類は藻体表面から栄養塩を吸収するが、固着性のため流速および栄養塩供給時間が大きくなるほど栄養塩の取り込み量は大きくなり、同じ基礎生産者でも浮遊性の植物プランクトンと異なる特性を持つ。川俣は、アラメ *Eisenia bicyclis* の純同化率（単位時間当たり単位面積の葉重量の増加）が栄養塩濃度と流速との積（栄養塩フラックス）の増加に伴って増加することを示した（川俣 2004）。栄養塩濃度が低いとされている海域でも、波当たりの強い表層付近では海藻類の成長が早い現象が見られるが、このことは栄養塩フラックスの効果と考えられる。したがって、ホソメコンブ現存量の増大を促進するには、栄養塩「濃度」のみならず、流動促進や栄養塩供給時間による栄養塩フラックス効果も検討して、目標濃度を設定することが望ましい。

(4) 他の生物への影響

施肥材から溶出した栄養塩は海中でただちに希釈されるため、必要な濃度に長期間維持させるには、大量の施肥材を投入しなければならない。しかしながら、大量の施肥材投入では、局所的に高濃度の栄養塩が分布し、他の生物への影響が懸念される。アンモニウム態窒素等の毒性が危惧される栄養塩は、局所的に高濃度にならないように配慮が必要である。

(5) 植食動物の除去

ウニ類や小型巻貝等の植食動物が多く分布する海域では、栄養塩を供給してホソメコンブが成長しても、食害の影響を受けるため、群落の回復は難しい。したがって、第6章で前述のように、施肥実施時では植食動物を一時的に除去することが望ましい（栗林・赤池 2014）。除去後に周辺からの植食動物の再侵入が危惧される場合は、ウニフェンス等を設置して再侵入を防止する。コンブの成長促進が十分に見込まれた後に、再び植食動物を戻すことで、十分な餌料確保による磯根資源の回復が期待される。

以上の検討から、本海域における栄養塩対策について、次のように考察した。現在の北海道日本海では、冬季の表層水温が過去より高いため、ウニ類等の植食動物によるホソメコンブへの摂食圧が高く、植食動物は発芽から成長初期段階にかけてのコンブを活発に捕食する。そこで、植食動物の一時的除去により、発芽から成長初期段階にかけてのコンブへの摂食圧を抑制し、コンブ幼体を確保する。表層の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度が冬季のホソメコンブ配偶体成長に必要な最低レベルで推移し、窒素制限として考えられる本海域では、窒素補給を第一に施肥を実施する。冬季では、ホソメコンブ配偶体の成長を促進するため、表層 DIN 濃度を $5\mu\text{M}$ 以上に設定する。春季から夏季にかけては、ホソメコンブ孢子体成長を促進するため、表層 DIN 濃度を $3\sim 4\mu\text{M}$ 以上に設定し、コンブ群落の形成および規模拡大を図る。その結果、成長が促進されたコンブは、植食動物に食い尽くされることなく群落を維持し、植食動物にとって十分な餌料が確保され、磯根資源の回復が期待される。その結果、北海道日本海沿岸海域では、想像される過去のように大規模なコンブ群落の形成・拡大・維持し、身入り状態の良いウニやエゾアワビ等の磯根資源回復が期待できるかもしれない。また、回復した大規模なコンブ藻場は、食物網を支える重要な有機物およびエネルギー供給源として機能し、水生生物および底生生物の索餌場の他、産卵場、外敵からの隠れ場を提供することで、生物多様性に富んだ藻場生態系の再生に寄与するかもしれない。

しかしながら、最新の藻場再生に関する調査研究では、栄養強化および植食動物の摂食圧を抑制しても、ホソメコンブ群落の形成されない場合がしばしば見受けられる。その要因の一つとして、コンブ遊走子（タネ）の不足が新たに考えられている。このことは、コンブ孢子体の根本である遊走子が不足しているため、栄養強化や摂食圧を抑制しても、コンブの株数が減少し、群落規模の縮小を引き起こす。長期間におよぶコンブ群落の縮小および消失は、一年生藻類であるホソメコンブの子嚢班から放出される遊走子量の減少を意味し、次世代以降の群落形成および維持に影響を及ぼす可能性が示唆される。また、放出される遊走子量は十分でも、浮泥等の堆積により基質への着底阻害が引き起こされている可能性も指摘されている。現在では新たにコンブの遊走子量と群落規模に関する研究も注目され、コンブ孢子体の成長量と子嚢班の大きさの関係、子嚢班の大きさと放出される遊走子量の関係および遊走子量とコンブ群落規模の関係が明らかになれば、スポアバック等により遊走子量を確保し、栄養強化と摂食圧抑制の併用によりコンブの配偶体および孢子体成長を促進することで、成長が促進されたコンブの大きな子嚢班から大量の遊走子が放出・着底し、コンブ群落の形成・拡大・維持が期待される。北海道日本海において、磯焼けが初めて確認されて以来 100 年弱が経過する。この間に多くの磯焼け対策

が検討されてきたが、藻場生態系も様々な要因により刻々と変化し、現在の磯焼け要因も発生当時と変化しているのかもしれない。効果的な磯焼け対策を実施するためには、磯焼け要因が時間とともに変化する可能性を考慮し、現況を十分に把握したうえでの検証と対策が望まれる。

3 課題と今後の研究展開への方向性

北海道日本海における栄養塩供給特性の歴史的評価により、いくつかの課題が提案された。以下にそれらの課題を整理し、今後の研究展開の方向性について検討した。

(1) 栄養塩濃度の変動と気候変動との関連性

第2章では、海洋環境モニタリングから、北海道日本海における栄養塩供給特性の現状とその中長期変動について論じた。しかしながら、気候変動のこれらへの影響について詳細に言及することはできなかった。近年、気候変動のパターンに地球温暖化やテレコネクション (Wallace and Gutzler 1981)、エルニーニョ・ラニーニャ (ENSO)、太平洋・北米 (PNA) パターン、北大西洋振動 (NAO)、北極振動 (AO) 等による数年から数十年規模変動 (レジーム・シフト) の存在が明らかになり、海洋環境や低次生産 (Venrick et al. 1987; Brodeur and Ware 1992; 杉崎 2007; 田所 2007)、水産資源 (Andersen and Platt 1999; Sakurai et al 2000; Beamish et al. 2004; Lehodey 2004; 川崎 2005; 帰山 2007) もその影響を受けて変動している可能性が指摘されるようになった。例えば、極域と中緯度域の気圧が相反して振動する北極振動 (AO) (Thompson and Wallace 1998) や冬季モンスーンと関連深いアリューシャン低気圧の強さの振動 (北太平洋指数: NPI) (Minobe 1999) 等の大気の変動が海洋に連動して影響を与え、太平洋広域の海水温に太平洋十年規模振動 (PDO) をもたらし、生物生産の変動に同調的に現れることが確認されている。北海道日本海でも、このような気候指数との相関関係を検知できれば、気候－海洋環境－生態系へとつながる変動過程の解明と将来予測の可能性が期待される。

(2) 現在の北海道日本海における陸水や排水、動物排泄物等の系外からの栄養塩供給特性の評価

磯焼けが著しい現在の北海道日本海でも、河川水・地下水等の陸水や産業・生活排水が流入し、栄養塩の枯渇期間が短いと考えられる海域では、ホソメコンブ等の海藻群落が形成・維持されている状況を確認できる場合がある。また、養殖施設付近等の動物排泄物の影響を継続して受けていると考えられる海域でも、大型のホソメコンブが繁茂している状況を確認できる場合がある。この

ような海域は、栄養塩供給を維持し、生物多様性に富んだ藻場生態系を形成していたと考えられる過去の状態を反映しているのかもしれない。本海域には、大小様々な河川が流入する他、国内有数の大河川である石狩川および天塩川が流入し、海域の栄養塩環境に影響を及ぼす可能性がある。また、各地に点在する様々な水産生物の養殖施設の他、おたる水族館の海浜公園（小樽市）や天売島の海鳥来遊（羽幌町）等からの動物排泄物が、周辺海域の栄養塩環境に影響を及ぼす可能性がある。特に北海道日本海のような貧栄養海域への栄養塩インパクトは相対的に大きくなることが予想されることから、これらの栄養塩供給特性を時空間的に評価し、基礎生産との関連性を把握するとともに、生物生産や海洋生態系に及ぼす影響について明らかにする必要がある。

(3) ニシン由来栄養塩の定量化

第4章において、100年以上前の北海道日本海沿岸海域では、春ニシン産卵群に由来する栄養塩が分布し、コンブの成長促進に寄与した可能性を、古コンブ標本に残された $\delta^{15}\text{N}$ 記録を用いて推定した。しかしながら、ニシン由来栄養塩の定量化までには至らなかった。現在のコンブ藻体から、生育海域における栄養塩「濃度」の指標となる物質を抽出することができれば、当時の海水試料が保管されてなくても、古コンブ標本中の栄養塩濃度指標物質から過去の栄養塩濃度を推定できる可能性が期待される。また、大谷・大西の算出方法に基づき、ニシンの卵や精液、ニシンの加工排液（煮汁）からの単位重量当たりの栄養塩溶出量を見積もり、ニシンの漁獲量および漁獲率から推測した来遊資源重量で換算すれば、当時沿岸海域に来遊したニシン由来の栄養塩供給量を定量化できる可能性がある（大谷・大西 1995）。さらに、ニシンの来遊期間および海岸線距離をチューニングし、岩井の解（国土交通省港湾局 2004）等の簡易的な拡散方程式の解析解で、栄養塩の拡散範囲を見積もることができれば、単位当たりの栄養塩供給量（栄養塩濃度）として定量化できるかもしれない。

(4) ホソメコンブ等海藻類の栄養塩利用時およびニシン由来有機物の分解時における同位体分別

基礎生産者による DIN の取り込みでは、窒素安定同位体のうち質量数の小さい ^{14}N が選択的に利用されるため、同位体分別により基質の $\delta^{15}\text{N}$ より低い値の有機物が合成される。その後も新たな DIN の供給がなく、時間とともに DIN の利用が進行すると、基礎生産者の $\delta^{15}\text{N}$ は上昇し、最終的に全ての DIN が同化された時点で基質と同じ値を示す。そのため、コンブの $\delta^{15}\text{N}$ はニシン由来 DIN の利用進行度によって、ニシン由来 DIN の $\delta^{15}\text{N}$ より低い値を示す可能性がある。また、動物や人為起源有機物の溶出・分解では、同位体分別によ

り ^{14}N が DIN や DON として選択的に除去されるため、 ^{15}N で構成される窒素が相対的に多く残存し、有機物の $\delta^{15}\text{N}$ が上昇する。そのため、ニシン由来 DIN の $\delta^{15}\text{N}$ は、基質のニシン由来（卵、精液、煮汁等）有機物の $\delta^{15}\text{N}$ より高い値を示す可能性がある。これらのことから、固着性大型藻類の $\delta^{15}\text{N}$ は、反応の進行度によって利用した DIN の $\delta^{15}\text{N}$ と異なる値を示す場合がある。しかしながら、固着性藻類は DIN 利用時の初期から最終期にかけての DIN- $\delta^{15}\text{N}$ を積算して藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に反映するため、DIN の利用による同位体分別の影響は、DIN- $\delta^{15}\text{N}$ の瞬間像を反映する浮遊生藻類に比べて小さいことが予想される。したがって、Cohen and Fong が述べているように、固着性藻類の $\delta^{15}\text{N}$ は、利用した DIN- $\delta^{15}\text{N}$ 値の推定には適さないが、DIN 起源の推定には有効的な指標であると考えられる（Cohen and Fong 2005）。

(5) コンプのニシン由来栄養塩利用による藻体 $\delta^{15}\text{N}$ 上昇の実証

第4章において、100年以上前の北海道日本海沿岸海域では、春ニシン産卵群に由来する栄養塩が分布し、コンプの成長促進に寄与した可能性を、古コンプ標本に残された $\delta^{15}\text{N}$ 記録を用いて推定した。本結果は、現場海域での DIN 添加によるコンプの成長促進および現存量増大効果、発酵魚かすの添加による藻体 $\delta^{15}\text{N}$ の上昇からも裏付けられている。しかしながら、これらは当時の状態を現在の春季の沿岸海域で同様に再現したことで明らかにされたわけではない。現在のニシン漁獲量は当時の500分の1から1000分の1程度である。また、現在漁獲されるニシンの来遊時期は、コンプの配偶体が成長する冬季であり、コンプの孢子体が成長し、栄養塩が枯渇し始める春季とは栄養塩環境や生活史の段階が異なる。そのため現状では、ニシンによる春季の沿岸海域への栄養塩輸送およびコンプへの成長促進効果を当時と全く同条件で実証することは不可能である。しかしながら、当時に限りなく近い状態を再現した室内実験での検証や小規模なニシンの産卵や放精が起きた際に、現場海域に分布するコンプの $\delta^{15}\text{N}$ 上昇をピンポイント的に確認できれば、「ニシンによる栄養輸送」仮説をさらに説得力を持って実証できるかもしれない。

(6) 栄養塩を輸送した北海道ーサハリン系ニシンの激減要因

19世紀末から20世紀初頭（明治後期～大正期）にかけて、北海道日本海沿岸に産卵来遊し、栄養塩を輸送したと考えられる北海道ーサハリン系ニシン *Clupea pallasii* は、当時日本海を中心に現在の500~1000倍ものニシンが漁獲され、1897年には97万tの最大漁獲量を記録した（石田 1952; 今田 1986）。しかしながら、その後激減し、1960年を最後に来遊が確認されず、現在では、系群の異なる石狩湾系ニシンが沿岸に産卵来遊し、漁獲される。北海道ーサハリ

ン系ニシンの激減要因については、海水温の上昇により冷たい海を求めて北上した、漁獲量を制限せずに乱獲を行った、森林伐採により森林から海への栄養塩供給が断たれ、産卵場となる海藻類や餌となるプランクトンが減少した等の様々な仮説があるが、明確な定説は明らかにされていない。

4 おわりに

本研究では、海洋環境モニタリングとコンブ標本の窒素安定同位体比より、北海道日本海における栄養塩供給特性を歴史的に評価した。本海域は、これまでも海洋環境変動に伴う磯焼けの進行や漁業生産の低下について指摘されていたが、栄養塩に関する知見は少なく、科学的根拠に基づいた過去の栄養塩供給特性や栄養塩対策に関する情報はほとんど存在しなかった。本研究で得られた成果は、近年各地で問題視されている栄養塩の減少（貧栄養化）や生物生産低下の要因解明のための重要な知見であり、北海道日本海において喫緊の課題である磯焼け要因の解明や栄養強化による磯焼け対策への活用が期待される。また本研究成果は、科学としてのみならず、歴史的・文学的にも価値が高い。ニシンとコンブは、昔から北海道民にとって単なる漁業的生物ではなく、文化材的生物であった。北海道の歴史については、ニシンを抜きに語ることはできず、ニシンはかつての北海道経済や文化、生活を支えた。当時の様子は、100年以上過ぎた現在でも様々な文化や伝統、ソーラン節や江差追分、よさこいソーラン祭等の歌や踊りに継承され、北海道日本海沿岸の各地に残るニシン御殿や博物館にある漁具、生活用品等の遺品からも伺うことができる。また、コンブは国内生産の90%以上を北海道で占める最重要魚種であり、古くより食用や餌としてだけではなく祭りごとにも用いられた。明治から大正時代にかけての北海道日本海において、ニシンがコンブに栄養塩を供給していたこと、コンブがニシンに産卵場を提供していたこと、両漁業的・文化財的生物が互いに「共生」していた可能性を示唆する根拠が、100年以上過ぎた現在でも古コンブ標本に記録として残されていたことは、科学としての新しい知見であることはもちろん、北海道民の心に刻まれる歴史的・文化的にも大きな意義があることを述べて、本論文を締め括りたい。

摘 要

1. 表層の栄養塩濃度は、一般的な亜寒帯および温帯海域に特徴的な明瞭な季節変動特性を示したが、表層の年間最大値を示す冬季の栄養塩濃度は、太平洋やオホーツク海の年間最大値と比べて低く、生産性の低い海域であることが確認された。
2. 冬季の表層への栄養塩供給規模（春季ブルーム規模）は沖合域で大きいが、春季ブルームの時期は沿岸域で早く、対馬暖流の分布との関連性が示唆された。
3. 冬季における沿岸域の表層硝酸態窒素（ $\text{NO}_3\text{-N}$ ）濃度は、過去30年弱でホソメコンブ配偶体成長に必要な最低レベル（ $5\mu\text{M}$ ）で、沿岸性ケイ藻類の半飽和定数（ $0.4\sim 5.1\mu\text{M}$ ）の境界レベルで推移し、沖合からの移流・拡散および鉛直混合は、沿岸域表層に多くの栄養塩を供給するが、基礎生産への窒素制限を解消しないことが推察された。
4. 冬季における表層への $\text{NO}_3\text{-N}$ 供給には、単に混合層深度（MLD）だけではなく、対馬暖流の勢力が関与している可能性が推察された。
5. 日本海固有水の平均深度、水温、塩分および栄養塩濃度は、季節変動および定点間差をほとんど示さなかった。しかしながら、過去30年弱でみると、日本海固有水の分布深度は1988年以降で深化傾向を示し、それに伴う深層の同一深度での昇温および栄養塩濃度低下により、これまでと同レベルのMLDでは、栄養塩が表層まで供給されにくい状態が進行している可能性が示唆された。また、日本海固有水の水質も一定の傾向で変動していることから、溶存態無機窒素（DIN）/溶存態無機リン（DIP）の高い海水以外の流入や施肥等による人為的な窒素強化が本海域の栄養塩不足および窒素制限を解消し、沿岸域における春季ブルームの規模拡大や継続、ホソメコンブ等の海藻群落形成、規模拡大および維持に寄与すると考えられた。
6. コンブ試料の保存方法および前処理による全有機態炭素（TOC）、全窒素（TN）、炭素安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ ）および窒素安定同位体比（ $\delta^{15}\text{N}$ ）の変化から、過去の栄養塩環境推定における海藻標本の有用性について検証した。コンブ試料の保存方法について、分析値への影響を最小限にする保存方法は、採取後速やかな定温乾燥および冷凍であり、全項目の分析に対して適用可能な方法であると考えられた。天日乾燥保存は、分析値の補正により全項目の分析に対して適用可能であると判断された。一方で、ホルマリンおよびエタノール保存は窒素分析に対して適用可能であり、冷蔵保存は炭素および窒素分析ともに適用できない方法であると考えられた。
7. コンブ試料の前処理について、酸処理は藻体成分に無機態炭素がほとんど含まれないため不要であり、藻体表面からの付着物の除去や洗浄処理等による酸処理以外の方法

で無機態炭素の影響を除去することが重要であると考えられた。脱脂処理は、ホソメコンブの炭素に関連した分析値に影響を及ぼし、窒素に関連した分析値に影響を及ぼさない可能性が示唆されたが、脱脂により $\delta^{15}\text{N}$ の上昇例が報告されていること、対象とする生物の種類や測定器官、部位による共通した結果が報告されていないことから、研究目的に応じて実施を検討する必要があると考えられた。

8. 博物館に長期保管されているコンブ標本に残された $\delta^{15}\text{N}$ 記録より、磯焼け発生前である100年以上前の北海道日本海沿岸海域では、北海道ーサハリン系ニシン（春ニシン）産卵群に由来する栄養塩が分布し、コンブの成長促進に寄与した可能性が明らかにされた。沿岸海域における栄養供給機構において、生態系間を移動する生物による栄養物質の輸送は重要な役割を果たし、本海域のような貧栄養海域への栄養塩インパクトは相対的に大きいと考えられた。
9. 沿岸表面水温の長期記録と、過去 30 年弱の水温および栄養塩濃度の関係を用いて推定された北海道南西部日本海沿岸海域における冬季表層栄養塩濃度は、過去 100 年スケールで低下傾向を示した。過去 118 年間で三度の大きな栄養塩濃度の低下がみられ、磯焼けが顕著になる 1950 年以前の $\text{NO}_3\text{-N}$ 濃度は、過去 118 年間の最高レベルで推移し、ホソメコンブの配偶体成長に必要な閾値を上回っていた可能性が推定された。
10. 北海道南西部日本海沿岸の磯焼け海域において、DINの施肥量および施肥期間を毎年調整しながら24時間連続添加した。施肥により施肥地点付近の貧栄養状態が緩和され、ホソメコンブ等の海藻類が施肥材由来のDINを利用して成長促進および現存量増大した状況を、藻体の $\delta^{15}\text{N}$ より確認することができた。また、ホソメコンブ等の海藻類に利用されたDINの起源が、施肥地点から離れるに従い施肥材から対馬暖流水に段階的に変化し、施肥の量および期間による海藻類への影響範囲の違いが藻体の $\delta^{15}\text{N}$ に反映された可能性が示唆された。藻体の $\delta^{15}\text{N}$ はこれまで海藻類の現存量や形態情報からでは困難であった藻場再生への新たな施肥効果判定ツールとして有用である可能性があり、磯焼けの要因解明および今後の対策への活用が期待された。
11. 北海道日本海における栄養塩供給特性は、過去100年スケールで変化し、栄養塩供給規模は低下している（貧栄養化）と評価された。栄養塩対策では、沿岸海域の物質循環特性と供給メカニズムを時空間的に把握することで、局地的な修復であれば、人為的な部分により経済性を持った修復（脱貧栄養）の可能性があると考えられた。
12. 北海道日本海における栄養塩供給特性の歴史的評価に基づき、本海域における今後の栄養塩対策について、主に磯焼け要因と関連させながら検討した。
13. 本研究で提案された課題を整理し、今後の研究展開の方向性について検討した。

謝 辞

本研究を取りまとめるにあたり、終始暖かい激励と御指導、有益な御教示をいただいた北海道大学大学院水産科学研究院・環境科学院の門谷茂特任教授に心から感謝申し上げます。また、学位論文審査において、懇切丁寧な御校閲と貴重な御助言をいただいた同平石智徳特任教授、工藤勲教授、同水産科学研究院の安井肇教授に深く感謝申し上げます。同研究室の学生諸氏には、研究を進めるにあたり、大きな励みとなったことをここに記すとともに、日頃より多くの御意見・御協力をいただきました。心より感謝申し上げます。また、本研究を進めるにあたり、北海道大学総合博物館の阿部剛史講師には、貴重な御助言と多大な御協力をいただいたことを記すとともに、多くの貴重な海藻標本を提供していただき、本標本の提供なくしては、本研究を進めることはできませんでした。心より感謝申し上げます。

本研究を進めるにあたり、北海道立総合研究機構には、水産研究本部長ならびに同中央水産試験場資源管理部海洋環境グループをはじめとする多くの職員各位に便宜と御協力をいただきました。同フェローの田中伊織氏には貴重なデータの提供や有益な御教示・御助言をいただきました。同網走水産試験場調査研究部の赤池章一部長、同研究主幹の浅見大樹博士の各位には、研究のとりまとめや調査に対し、絶え間ない励ましや洞察を与えていただきました。同稚内水産試験場調査研究部主査の川井唯史博士には、論文のとりまとめや論文執筆に対し、最後まで御協力と激励をいただきました。厚くお礼申し上げます。また、本研究を進めるにあたり、北海道原子力環境センターには、所長をはじめ多くの職員各位に御理解と励ましをいただきました。特に、同三原行雄主任研究員、同水産研究科の大崎正二研究主査の各位には、本研究への御理解と絶え間ない励ましをいただきました。厚くお礼申し上げます。

野外調査の実施や資料の収集に際しては、多くの方々の便宜と御協力をいただきました。「寿都五十話—ニシン・鉄道・鉾山そして人々の記憶」著者の山本竜也氏には、大変貴重な資料の提供と多大な御協力をいただきました。白老町産業経済課の安藤啓一氏には、貴重な情報と多くの御意見をいただきました。試験調査船調査では、船長をはじめ多くの船員各位から、悪天候の状況にも関わらず、多大な御協力と貴重な御助言をいただきました。実験生物の入手では、北海道の各地区水産技術普及指導所の所長をはじめ多くの職員各位から、惜しみない多大な御協力をいただきました。施肥試験に際しては、北海道水産林務部の各位から、調査のための環境整備や研究計画・方針の立案に対し、多大な御協力をいただきました。檜山南部地区水産技術普及指導所には、所長をはじめ多くの職員各位から、現地調整や研究・調査方法の立案に対し、多大な御協力をいただきました。檜山振興局、上ノ国町、ひやま漁業協同組合の各位には、調査の実施に対し、多大な御協力をいただきました。北海道磯焼け対策連絡会議専門委員会の各位には、研究計画・方針の立案や調査結果に対し、有益な御助言と御意見をいただきました。深く感謝申し上げます。本研究では、試験調査船ならびに海洋環境調査研究に携わった全ての方々の努力によって得られた調査データや研究成果も紹介しました。厚く御礼申し上げます。

本研究に係る実験の実施にあたり、北海道大学大学院環境科学院の安居院愛子氏、有限会社アルファシステム代表取締役の高橋智巳氏、サーモフィッシャーサイエンティフィック株式会社の川西伸明氏には、多大な御協力をいただいたことを記すとともに、分析装置の使用方法について御助言をいただき、実験環境を整備していただきました。改めて感謝申し上げます。

本研究は、北海道大学の米田義昭名誉教授ならびに同南川雅男名誉教授の各位より学部および修士時代にいただいた多くの御指導と御助言、御教示が基礎となり進めることができました。謹んで感謝申しあげます。

本研究を進めるにあたり、御支援、御協力を頂きながら、ここに記載することができなかった多くの方々に心より感謝・御礼申しあげます。最後になりますが、いつも心の支えになってくれた札幌に住む両親に心から感謝申し上げます。そして、社会人としての博士後期課程入学を快く承諾し、研究と仕事の両立を支援していただき、どのような状況においても支えてくれた妻と子供達に心から感謝申し上げます。

引用文献

1. 阿部英治, 垣内政宏, 松山恵二, 金子 孝. 忍路湾のホソメコンブの生長と各種体内成分含有量の季節変化. 北海道立水産試験場研究報告 1983; 25: 47-60.
2. 阿部英治, 垣内政宏, 松山恵二, 金子 孝. 忍路湾産ホソメコンブの葉面積推定方法について. 北海道立水産試験場研究報告 1984; 26: 25-37.
3. 阿保勝之, 樽谷賢治, 原田和弘, 宮原一隆, 中山哲巖, 八木 宏. 加古川河口域ノリ養殖場に及ぼす陸域からの栄養塩供給の影響. 土木学会論文集 B2 2012; 68: 1116-1120.
4. Agatsuma Y, Endo H, Yoshida S, Ikemori C, Takeuchi Y, Fujishima H, Nakajima K, Sano M, Kanezaki N, Imai H, Yamamoto N, Kanahama H, Matsubara T, Takahashi S, Isogai T, Taniguchi K. Enhancement of *Saccharina* kelp production by nutrient supply in the Sea of Japan off southwestern Hokkaido, Japan. Journal of Applied Phycology 2014; 26: 1846-1852.
5. 吾妻行雄, 松山恵二, 中多章文, 川井唯史, 西川信良. 北海道日本海沿岸におけるウニ除去後の海藻群落の遷移. 日本水産学会誌 1997; 63: 672-680.
6. 赤池章一, 菊池和夫, 門間春博, 野澤靖. 1 年目リシリコンブ胞子体の生長に及ぼす窒素, リン施肥の影響. 水産増殖 1998; 46: 57-65.
7. 赤池章一, 門間春博, 菊池和夫. III 水産増養殖に関する調査研究 2. 施肥によるコンブの生残率向上試験. 北海道立稚内水産試験場事業報告書 1992: 209-224.
8. 赤池章一, 津田藤典, 桑原久実. 北海道岩内沿岸における天然コンブ群落の形成と維持. 北海道立水産試験場研究報告 2002; 63: 41-54.
9. Alison SB, Simon DK. Fertilizer nitrogen isotope signatures. Isotopes In Environmental And Health Studies 2007; 43: 237-247.
10. Anderson MR, Cardinal A, Larochelle J. An alternate growth pattern for *Laminaria longicruris*. Journal of Phycology 1981; 17: 405-411.
11. Anderson PJ, Piatt JF. Community reorganization in the Gulf of Alaska following ocean climate regime shift. Marine Ecology Progress Series 1999; 189: 117-123.
12. Asare SO, Harlin MM. Seasonal fluctuations in tissue nitrogen for five species of perennial macroalgae in Rhode Island Sound. Journal of Phycology 1983; 19: 254-257.
13. Atkinson MJ, Smith SV. C: N: P ratios of benthic marine plants. Limnology and Oceanography 1983; 28: 568-574.
14. Baker DM, Webster KL, Kim KH. Caribbean octocorals record changing carbon and nitrogen sources from 1862 to 2005. Global Change Biology 2010; 16: 2701-2710.
15. Beamish RJ, Benson AJ, Sweeting RM, Neville CM. Regimes and the history of the

- major fisheries off Canada's west coast. *Progress in Oceanography* 2004; 60: 355-385.
16. Bilby RE, Fransen BR, Bisson PA. Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams: evidence from stable isotopes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1996; 53: 164-173.
 17. Bodin N, Loc'h FL, Hily C. Effect of lipid removal on carbon and nitrogen stable isotope ratios in crustacean tissues. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 2006; 341: 168-175.
 18. Bosley KL, Wainright SC. Effects of preservatives and acidification on the stable isotope ratios (^{15}N : ^{14}N , ^{13}C : ^{12}C) of two species of marine animals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1999; 56: 2181-2185.
 19. Bouchard SS, Bjorndal KA. Sea turtles as biological transporters of nutrients and energy from marine to terrestrial ecosystems. *Ecology* 2000; 81: 2305-2313.
 20. Brodeur RD, Ware DM. Long-term variability in zooplankton biomass in the subarctic Pacific Ocean. *Fisheries Oceanography* 1992; 1: 32-38.
 21. Browder RG, Garman GC. Increased ammonium concentrations in a tidal fresh-water stream during residence of migratory clupeid fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* 1994; 123: 993-996.
 22. Brzezinski MA. The Si: C: N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *Journal of Phycology* 1985; 21: 347-357.
 23. Bunn SE, Loneragan NR, Kempster MA. Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: implications studies using multiple stable isotopes. *Limnology and Oceanography* 1995; 40: 622-625.
 24. Cabana G, Rasmussen J. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 1996; 93: 10844-10847.
 25. Cahoon LB, Laws RA. Benthic diatoms from the North Carolina continental shelf: inner and mid shelf. *Journal of Phycology* 1993; 29: 257-263.
 26. Chapman ARO, Craigie JS. Seasonal growth in *Laminaria longicruris*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Marine Biology* 1977; 40: 197-205.
 27. Charpy-Roubaud C, Sournia A. The comparative estimation of phytoplanktonic and microphytobenthic production in the oceans. *Marine Microbial Food Webs* 1990; 4: 31-57.
 28. Chiba S, Saino T. Interdecadal change in the upper water column environment and spring diatom community structure in the Japan Sea: An early summer hypothesis. *Marine Ecology Progress Series* 2002; 231: 23-35.
 29. Cline DJ, Kaplan IR. Isotopic fractionation of dissolved nitrate during denitrification in

- the eastern tropical North Pacific Ocean. *Marine Chemistry* 1975; 3: 271-299.
30. Cohen RA, Fong P. Experimental evidence supports the use of $\delta^{15}\text{N}$ content of the opportunistic green macroalga *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) to determine nitrogen sources to estuaries. *Journal of Phycology* 2005; 41: 287-293.
 31. Cole ML, Kroeger KD, McClelland JW, Valiela I. Macrophytes as indicators of land-derived wastewater: application of a $\delta^{15}\text{N}$ method in aquatic systems. *Water Resources Research* 2005; 41: W01014.
 32. Conolly NJ, Drew ED. Physiology of *Laminaria* III. Effect of a coastal eutrophication gradient on seasonal patterns of growth and tissue composition in *L. digitata* Lamour. and *L. saccharina* (L.) Lamour. *Marine Ecology* 1985a; 6: 181-195.
 33. Costanzo D, O'Donohue MJ, Dennison WC, Loneragan NR, Thomas M. A new approach for detecting and mapping sewage impacts. *Marine Pollution Bulletin* 2001; 42: 149-156.
 34. 第1回～第128回北海道統計書. 北海道, 札幌. 1888-2016.
 35. 第4回自然環境保全基礎調査 海域生物環境調査報告書(干潟, 藻場, サンゴ礁調査) 第2巻 藻場. 環境庁自然保護局, 東京. 1994.
 36. Dean TA, Jacobsen FR. Nutrient-limited growth of juvenile kelp, *Macrocystis pyrifera*, during the 1982-1984 "El Niño" in southern California. *Marine Biology* 1986; 90: 597-601.
 37. DeNiro MJ, Epstein S. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 1981; 45: 341-351.
 38. 道津光生, 野村浩貴, 太田雅隆, 岩倉祐二. 北海道南西部沿岸の磯焼け海域におけるホソメコンブ群落の形成要因について. *日本水産学会誌* 1999; 65: 216-222.
 39. Duggins DO, Simenstad CA, Estes JA. Magnification of secondary production by kelp detritus in coastal marine ecosystem. *Science* 1989; 245: 170-173.
 40. Dunton KH, Schell DM. Dependence of consumers on macroalgal (*Laminaria solidungula*) carbon in an Arctic kelp community: $\delta^{13}\text{C}$ evidence. *Marine Biology* 1987; 93: 615-625.
 41. Durbin AG, Nixon SW, Oviatt CA. Effects of the spawning migration of the alewife, *Alosa pseudoharengus*, on freshwater ecosystems. *Ecology* 1979; 60: 8-17.
 42. Eppley RW, McCarthy JJ. Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonia by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 1969b; 14: 912-920.
 43. Flores-Moya A, Fernandez A, Niell FX. Seasonal variations of photosynthetic pigments, total C, N, and P content, and photosynthesis in *Phyllariopsis purpurascens* (Phaeophyta) from the strait of Gibraltar. *Journal of Phycology* 1995; 31: 867-874.
 44. Fogg GE, Rolston DE, Decker DL, Louie DT, Grismer ME. Spatial variation in nitrogen isotope values beneath nitrate contamination sources. *Groundwater* 1998; 36: 418-426.

45. Fong P, Boyer KE, Zedler JB. Developing an indicator of nutrient enrichment in coastal estuaries and lagoons using tissue nitrogen content of the opportunistic alga, *Enteromorpha intestinalis* (L. Link). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 1998; 231: 63-79.
46. Fredriksen S. Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analysis. Marine Ecology Progress Series 2003; 260: 71-81.
47. Freeland H, Denman K, Wong CS, Whitney F, Jacques R. Evidence of change in the winter mixed layer in the Northeast Pacific Ocean. Deep-sea Research 1997; 44: 2117-2129.
48. 藤田大介. 北海道大成町の磯焼けに関する聴き取り調査. 水産増殖 1987; 35: 135-138.
49. 藤田大介. 海洋深層水をかけ流した磯焼け地帯転石の植生回復 I. 海洋深層水研究 2001; 2: 57-64.
50. 藤田大介. 海洋深層水をかけ流した磯焼け地帯転石の植生回復 II. 海洋深層水研究 2003; 4: 1-9.
51. 藤原建紀. 栄養塩類負荷量の増減が瀬戸内海の生物生産(漁業)に及ぼす影響. 環境技術 2015; 44: 134-140.
52. 藤原建紀, 小林志保, 國井麻妃, 宇野奈津子. 瀬戸内海に存在するリン・窒素量の経年変動. 沿岸海洋研究 2006; 43: 129-136.
53. 藤原建紀. 内湾の貧栄養化—窒素・リン負荷量削減が海域の COD, 栄養塩レベルにおよぼす影響—. 沿岸海洋研究 2014; 52: 11-27.
54. 藤原建紀. 瀬戸内海の貧栄養化. 水環境学会誌. 2011; 34: 34-38.
55. 藤原建紀, 宇野奈津子, 多田光男, 中辻啓二, 笠井亮秀, 坂本 亘. 外洋から瀬戸内海に流入する窒素・リンの負荷量. 海岸工学論文集 1997; 44: 1061-1065.
56. 船野 隆, 福原英司, 駒木 成, 佐藤芳和. 岩内町島野沿岸におけるコンブの施肥試験. 北水試月報 1966; 23: 19-31.
57. 船野 隆. ホソメコンブの生態 第 1 報 生活史と核相交番および配偶体と幼胚体の生理生態. 北海道立水産試験場研究報告 1983; 25: 61-109.
58. Gamo T, Horibe Y. Abyssal circulation in the Japan Sea. Journal of the Oceanographic Society of Japan 1983; 39: 220-230.
59. Garman GC, Macko SA. Contribution of marine-derived organic matter to an Atlantic coast, freshwater, tidal stream by anadromous clupeid fishes. Journal of the North American Benthological Society 1998; 17: 277-285.
60. Gendron L. Seasonal growth of the kelp *Laminaria longicruris* in Baie des Chaleurs, Québec, in relation to nutrient and light availability. Botanica Marina 1989; 32: 345-354.
61. Goering J, Alexander V, Haubenstock N. Seasonal variability of stable carbon and

- nitrogen isotope ratios of organisms in a North Pacific Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 1990; 30: 239-260.
62. Gordon LI, Jennigs Jr JC, Ross AA, Krest JM. A suggested protocol for continuous flow automated analysis of seawater nutrients (phosphate, nitrate, nitrite and silicic acid) in the WOCE hydrographic program and the joint global ocean fluxes study. WOCE Hydrographic Program Office, Methods Manual WHPO 91-1, Oregon. 1993.
 63. Harrold C, Reed DC. Food availability, sea urchin grazing, and kelp forest community structure food availability, sea urchin grazing, and kelp forest community structure. *Ecology* 1985; 66: 1160-1169.
 64. Hay DE, Fulton J. Potential secondary production from herring spawning in the strait of Georgia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1983; 40: 109-113.
 65. Heaton THE. Isotopic studies of nitrogen pollution in the hydrosphere and atmosphere: a review. *Chemical Geology* 1986; 59: 87-102.
 66. 平成 26 年北海道水産現勢. 北海道水産林務部, 札幌. 2016.
 67. Hernández I, Corzo A, Gordillo FJ, Robles MD, Saez E, Fernández JA, Niell FX. Seasonal cycle of the gametophytic form of *Porphyra umbilicalis*: nitrogen and carbon. *Marine Ecology Progress Series* 1993a; 99: 301-311.
 68. Hernández I, Fernández JA, Niell FX. Influence of phosphorus status on the seasonal variation of alkaline phosphatase activity in *Porphyra umbilicalis* (L.) Kützinger. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 1993b; 173: 181-196.
 69. Hobson KA, Gibbs HL, Gloutney ML. Preservation of blood and tissue samples for stable-carbon and stable-nitrogen analysis. *Canadian Journal of Zoology* 1997; 75: 1720-1723.
 70. 北海道南部及び東北地方の日本海沿岸域の漁業振興に関する検討会: 後志・檜山地域の漁業振興についての所見 (本文). 北海道, 札幌. 1983: 1-42.
 71. 北海道水産業・漁村のすがた 2016 北海道水産白書. 北海道, 札幌. 2016: 1-109.
 72. 堀 豊, 望月松寿, 島木信夫. 播磨灘北部権域におけるノリ色溶ちと漁場環境の変遷. *水産海洋研究* 2008; 72: 107-112.
 73. Horrocks JL, Stewart GR and Dennison WC. Tissue nutrient content of *Gracilaria* spp. (Rhodophyta) and water quality along an estuarine gradient. *Marine and Freshwater Research* 1995; 46: 975-983.
 74. 今田光夫. ニシン文化史. 共同文化社, 札幌. 1986: 1-295.
 75. 石田昭男. ニシン漁業とその漁業生物學的考察. *漁業科学叢書* 1952; 4: 1-57.
 76. 磯焼け対策における施肥に関する技術資料. 水産庁漁港漁場整備部, 東京. 2015: 1-31.
 77. Jackson GA. Nutrients and production of giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, off southern

- California. *Limnology and Oceanography* 1977; 22: 979-995.
78. Johnston HW. A detailed chemical analysis of some edible Japanese seaweeds. *Proceedings of the Seventh International Seaweed Symposium, Sapporo, Japan 1971*: 429-435.
 79. Jones AB, O'Donohue MJ, Udy J, Dennison WC. Assessing ecological impacts of shrimp and sewage effluent: biological indicators with standard water quality analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 2001; 52: 91-109.
 80. Kaehler S, Pakhomov EA. Effects of storage and preservation on the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures of selected marine organisms. *Marine Ecology Progress Series* 2001; 219: 299-304.
 81. 帰山雅秀. 水辺生態系の物質輸送に果たす遡河回遊魚の役割. *日本生態学会誌* 2005; 55: 51-59.
 82. 帰山雅秀. サケ類の生態系ベースの持続的資源管理と長期的な気候変動. *レジーム・シフトー気候変動と生物資源管理ー*. 成山堂書店, 東京. 2007: 131-139.
 83. 改訂磯焼け対策ガイドライン. 水産庁, 東京. 2015: 1-199.
 84. 海洋調査要報第1号～15号. 北海道立総合研究機構, 札幌. 1988-2007.
 85. 亀田佳代子. 第8章 陸上生態系と水域生態系をつなぐものー海鳥類の物質輸送と人間とのかかわりー「保全鳥類学」(山階鳥類研究所編) 京都大学学術出版会, 京都. 2007: 167-189.
 86. 亀田佳代子. 動物を介した生態系間の物質輸送. *化学と生物* 2001; 39: 245-251.
 87. 川口 修, 高辻英之. 広島県東部海域における溶存態無機窒素動態とノリの色落ちへの影響. *日本水産学会誌* 2010; 76: 849-854.
 88. 川俣 茂. 振動流中におけるアラメ幼孢子体の成長速度. 平成 16 年度日本水産工学会学術講演会講演要旨集 2004: 25-28.
 89. 川村嘉応, 久野勝利, 横尾一成. 佐賀県有明海で実施されている栄養塩添加の現状. 佐賀県有明水産振興センター研究報告 2011, 25: 81-87.
 90. 川崎 健. 漁業資源 二訂版. 成山堂書店, 東京. 2005: 1-246.
 91. 菊池和夫, 野沢 靖, 赤池章一. III 増殖に関する研究 1 岩礁域における増殖試験 (3) リシリコンブ. 稚内水産試験場事業報告書 1990: 144-164.
 92. 菊池省吾, 浮永久, 秋山和夫, 鬼頭 鈞. アワビ餌料藻類の造林技術開発, 浅海域における増養殖漁場の開発に関する総合研究, 昭和 49 年度報告資料集. 東北区水産研究所 1975: 10-31.
 93. Kim K, Kim KR, Min DH, Volkov Y, Yoon JH, Takematsu M. Warming and structural changes in the East (Japan) Sea: a clue to future changes in global oceans? *Geophysical Research Letters* 2001; 28: 3293-3296.
 94. Kim KR, Kim G, Kim K, Lobanov V, Ponomarev V, Salyuk A. A sudden-bottom water

- formation during the severe winter 2000-2001: The case of the East/Japan Sea. Geophysical Research Letters 2002; 29: 1234, 10.1029/2001GL014498.
95. Kim SW, Isoda Y, Azumaya T. Seasonal variation of phytoplankton in the East Sea using a surface mixed layer ecosystem model. Journal of Korean Fisheries Society 2003; 36: 178-186 (in Korean with English abstract).
 96. Kim SW, Saitoh S, Ishizaka J, Isoda Y, Kishino M. Temporal and spatial variability of phytoplankton pigment concentrations in the Japan Sea derived from CZCS images. Journal of Oceanography 2000; 56: 527-538.
 97. 吉良道子, 竹内廣中, 吉野大仁. 魚かすを用いた海域施肥試験 (第 1 報). 平成 14 年度日本水産工学会学術講演会 2002; 75-78.
 98. Kitching JA, Ebling FJ. The ecology of Lough Ine. XI. The control of algae by *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). Journal of Animal Ecology 1961; 30: 373-383.
 99. Kline TC Jr, Goering JJ, Mathisen OA, Poe PH, Parker PL. Recycling of elements transported upstream by runs of Pacific salmon: I, $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ evidence in Sashin Creek, southeastern Alaska. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 1990; 47: 136-144.
 100. 小林志保, 藤原建紀. 安定同位体比を用いたノリ漁場への窒素供給源の推定. 海洋と生物 2015; 37: 269-273.
 101. 小林志保, 藤原建紀, 堀 豊, 藤原宗広, 高木秀蔵. 東部瀬戸内海における養殖ノリの炭素・窒素安定同位体比分布. 瀬戸内海 2009; 57: 44-48.
 102. 小林時正. 北海道におけるニシン漁業と資源研究 (総説). 北海道立水産試験場研究報告 2002; 62: 1-8.
 103. 小林時正, 岩田宗彦, 沼知健一. 日本の北部海域で産卵するニシン地域性集団間の遺伝的分化. 日本水産学会誌 1990; 56: 1045-1052.
 104. 小林時正. 太平洋ニシンの集団遺伝学的特性と種内分化に関する研究. 遠洋水産研究所研究報告. 1993; 30: 1-77.
 105. Kohl DH, Shearer GB, Commoner B. Fertilizer nitrogen: contribution to nitrate in surface water in a corn belt watershed. Science 1971; 174: 1331-1334.
 106. 駒木 成. 浅海漁場開発と外海条件, 水工学シリーズ. 土木学会水理委員会 1975; 75: 1-20.
 107. 港湾工事における濁り影響予測の手引き 資料 9 岩井の解. 国土交通省港湾局 2004: 78-91.
 108. 栗林貴範, 阿部剛史, 門谷 茂. 北海道日本海沿岸における栄養塩濃度の長期トレンドと海藻藻場. 沿岸海洋研究 2014; 52: 75-81.
 109. 栗林貴範, 赤池章一. ホソメコンブの $\delta^{15}\text{N}$ を指標とした藻場再生への施肥効果とウニ類密度管理の検証. 水産工学 2014; 51: 47-54.

110. Lehodey P. Climate and fisheries: an insight from the Pacific Ocean. In: Stenseth NC, Ottersen G, Hurrell J, Belgrano A (eds), Ecological effects of climate variations in the North Atlantic, Oxford University Press, Oxford. 2004: 137-146.
111. Lundberg J, Moberg F. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 2003; 6: 87-98.
112. MacAvoy SE, Macko SA, McIninch SP, Garman GC. Marine nutrient contributions to freshwater apex predators. *Oecologia* 2000; 122: 568-57.
113. MacAvoy SE, Garman GC, Macko SA. Anadromous fish as marine nutrient vectors. *Fishery Bulletin* 2009; 107: 165-174.
114. Maita Y, Mizuta H, Yanada M. Nutrient environment in natural and cultivated grounds of *Laminaria japonica*. *Bulletin of the faculty of fisheries Hokkaido University* 1991; 42: 98-106.
115. Mann KH. Ecological energetics of the sea-weed zone in a marine bay on the Atlantic Coast of Canada. I. Zonation and biomass of seaweeds. *Marine Biology* 1972a; 12: 1-10.
116. Mann KH. Ecological energetics of the sea-weed zone in a marine bay on the Atlantic Coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Marine Biology* 1972b; 14: 199-209.
117. Mann KH. Seaweeds: their productivity and strategy for growth. *Science* 1973; 182: 975-981.
118. マリノフォーラム 21 海洋牧場開発研究会. 人工肥沃を加えた海藻磯根資源礁開発に関する報告書 (浅海域の海洋牧場化システム計画のマニュアル). 平成元年度研究開発報告書 1990; 11: 12-19.
119. 松山恵二. 北海道の磯焼けの対策. 育てる漁業 1991; 217: 2-12.
120. Mayer B, Boyer EW, Goodale C, Jaworski NA, Breemen NV, Howarth RW, et al. Sources of nitrate in rivers draining sixteen watersheds in the northeastern US: Isotopic constraints. *Biogeochemistry* 2002; 57: 171-197.
121. McClelland JW, Valiela I, Michener RH. Nitrogen-stable isotope signatures in estuarine food webs: A record of increasing urbanization in coastal watersheds. *Limnology and Oceanography* 1997; 42: 930-937.
122. McClelland JW, Valiela I. Changes in food web structure under the influence of increased anthropogenic nitrogen inputs to estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 1998; 168: 259-271.
123. McKinney RA, Lake JL, Allen M, Ryba S. Spatial variability in mussels used to assess base level nitrogen isotope ratio in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* 1999; 412: 17-24.
124. Miller RJ. Succession in sea urchin and seaweed abundance in Nova Scotia, Canada.

- Marine Biology 1985; 84: 275-286.
125. Minagawa M, Ohashi M, Noda N, Kuramoto T. $\delta^{15}\text{N}$ of PON and nitrate as a clue to the origin and transformation process of nitrogen in the subarctic North Pacific and its marginal sea. Journal of Oceanography 2001; 57: 285-300.
 126. Minagawa M, Wada E. Nitrogen isotope ratios of red tide organisms in the East China Sea: a characterization of biological nitrogen fixation. Marine Chemistry 1986; 19: 245-259.
 127. Minagawa M, Wada E. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. Geochimica et Cosmochimica Acta 1984; 48: 1135-1140.
 128. 南 秀人, 川江 訓, 地福淳一, 永井直樹. 日本海 PM 線の長期変動, 特集 1998 年度シンポジウム「日本海の循環と季節・経年変動」講演要旨. 海と空 1999; 74: 141-146.
 129. Minobe S. Resonance in bidecadal and pentadecadal climate oscillations over the North Pacific: role in climatic regime shifts. Geophysical Research Letters 1999; 26: 855-858.
 130. Mintenbeck K, Brey T, Jacob U, Knust R, Struck U. How to account for the lipid effect on carbon stable-isotope ratio ($\delta^{13}\text{C}$): sample treatment effects and model bias. Journal of Fish Biology 2008; 72: 815-830.
 131. Miyake Y, Wada E. The abundance ratio of $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ in marine environments. Records of Oceanographic Works Japan 1967; 9: 37-53.
 132. 水田浩之, 山本 弘敏. マコンブ胞子体の成熟と窒素含有量の季節変化. 藻類 1998; 46: 86-86.
 133. Mizuta H, Maita Y, Kuwada K. Nitrogen recycling mechanism within the thallus of *Laminaria japonica* (Phaeophyceae) under the nitrogen limitation. Fisheries Science 1994; 60: 763-767.
 134. Mizuta H, Maita Y, Yanada M, Hashimoto S. Functional transport of nitrogen compounds in the sporophyte of *Laminaria japonica*. Fisheries Science 1996; 62: 161-167.
 135. Mizuta H, Narumi H, Yamanoto H. Effect of nitrate and phosphate on the growth and maturation of gametophytes of *Laminaria religiosa* Miyabe (Phaeophyceae). Aquaculture Science 2001; 49: 175-180.
 136. Mizutani H, Wada E. Nitrogen and carbon isotope ratios in seabird rookeries and their ecological implications. Ecology 1988; 69: 340-349.
 137. 門谷 茂, 山口一岩. 底生基礎生産者の再評価. 月刊海洋号外 2005; 40:137-146.
 138. Montani S, Magni P, Abe N. Seasonal and interannual patterns of intertidal microphytobenthos in combination with laboratory and areal production estimates.

- Marine Ecology Progress Series 2003; 249: 79-91.
139. 森田明雄, 太田 充, 米山忠克. 肥料の種類の違いが茶園土壌と茶樹の $\delta^{15}\text{N}$ 値に及ぼす影響. 日本土壌肥科学雑誌 1999; 70: 1-9.
 140. 鍋島浩, 渡辺貢, 土井聡, 谷口道子. 海洋深層水放流が海域の藻場等生態に及ぼす影響Ⅱ. 高知県海洋深層水研究所報 2000; 4: 44-59.
 141. Nakano S, Miyasaka H, Kuhara N. Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. Ecology 1999; 80: 2435-2441.
 142. 中多章文, 八木宏樹, 宮園 章, 安永倫明, 川井唯史, 飯泉 仁. 忍路湾における沿岸水温と栄養塩の関係. 北海道立水産試験場研究報告 2001; 59: 31-41
 143. 中津俊行, 阪井与志雄. 稚内市におけるコンブの施肥試験. 北水試月報 1967; 24: 136-145.
 144. 日本海漁業振興基本方針. 北海道水産林務部, 札幌. 2014: 1-25.
 145. 「日本海を栄養豊かにする対策」調査研究報告書. 北海道水産部, 札幌. 1986: 1-44.
 146. 西浜雄二, 川真田憲治. 噴火湾の一次生産. 水産海洋研究会報 1979; 34: 71-74.
 147. 西浜雄二. 鹿部沖の海洋条件. 昭和 55 年度北海道立栽培漁業総合センター事業報告書 1981; 56-59.
 148. Nishikawa T, Hori Y, Nagai S, Miyahara K, Nakamura Y, Harada K, Tanda M, Manabe T, Tada K. Nutrient and phytoplankton dynamics in Harima-Nada, eastern Seto Inland Sea, Japan during a 35 year period from 1973 to 2007. Estuaries and Coasts 2010; 33: 417-427.
 149. 野田典広. 海水中の硝酸態窒素同位体比測定法の改良と東シナ海の窒素循環への応用. 修士論文, 北海道大学, 札幌. 1996.
 150. North WJ, Gerard VA, Kuwabara JS. Farming *Macrocystis* at coastal and oceanic sites. In: Srivastava LM (ed). Synthetic Degradative Processes in Marine Macrophytes. Walter de Gruyter, New York. 1982: 247-264.
 151. 野沢洽治. ノリの養分吸収と施肥. 水産増殖 1959; 7: 1-12.
 152. Ogawa H, Fujita M. The effect of fertilizer application on farming of seaweed *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta). Phycological Research 1997; 45: 113-116.
 153. Ogawa NO, Yoshii K, Melnik NG, Bondarenko NA, Timoshkin OA, Smirnova-Zalumi NS, Smirnov VV, Wada E. Carbon and nitrogen isotope studies of pelagic ecosystem and environmental fluctuations of Lake Baikal. In: Minoura K (ed). Lake Baikal. A Mirror in Time and Space for Understanding Global Change Processes. Elsevier Science, Amsterdam. 2000: 262-272.
 154. Ogawa NO, Koitabashi T, Oda H, Nakamura T, Ohkouchi N, Wada E. Fluctuations of nitrogen isotope ratio of gobiid fish (Isaza) specimens and sediments in Lake Biwa, Japan

- during the 20th century. *Limnology and Oceanography* 2001; 46: 1228-1236.
155. 大橋麻美. 安定同位体から推測する縁辺海における窒素の起源. 修士論文, 北海道大学, 札幌. 1999.
 156. 大野正夫, 川上寿一, 崎村晋一, 富永勇二, 前畑英彦, 森村忠樹, 安原 稔. 人口肥沃を加えた海藻磯根資源礁開発. *海藻漁礁ニュース* 1992; 14: 1-10.
 157. 大谷清隆, 大西光代. 北海道南西沿岸のこんぶ生産量の春にしん漁獲量と沿岸水温による重回帰分析. *海の研究* 1995; 4: 175-185.
 158. 大谷清隆. 地球環境シンポジウム 磯焼けの現況と課題. 佐々木達編, 株式会社エコニクス, 札幌. 1995: 1-146.
 159. 大和田守, 谷岡克巳. 日本海の海水の流動および水平, 鉛直構造に関する研究. 日本海に関する総合研究報告書 1971.
 160. 岡元節雄, 足立久美子, 本間隆哉. 発酵魚かすを利用した海域肥沃化のための基礎実験. 第 20 回寒地技術シンポジウム 2004: 354-361.
 161. Ono T, Midorikawa T, Watanabe YW, Tadokoro K, Saino T. Temporal increases of phosphate and apparent oxygen utilization in the subsurface waters of western subarctic Pacific from 1968 to 1998. *Geophysical Research Letters* 2001; 28: 3285-3288.
 162. Ono T, Tadokoro K, Midorikawa T, Nishioka J, Saino T. Multi-decadal decrease of net community production in western subarctic North Pacific. *Geophysical Research Letters* 2002; 29: 10. 1029/2001GL014332.
 163. Owens NJP. Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Advances in Marine Biology* 1988; 24: 389-451.
 164. Parsons TR, Maita Y, Lalli CM. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Oxford. 1984; 1-173.
 165. Peterson BJ, Fry B. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1987; 18: 293-320.
 166. Pinnegar JK, Polunin NVC. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* 1999; 13: 225-231.
 167. Redfield AC, Ketchum BH, Richards FA. The influence of organisms on the composition of seawater. In: Hill MN (ed). *The Sea*. Interscience, New York. 1963; 2: 26-77.
 168. Rosell KG, Srivastava LM. Seasonal variation in total nitrogen, carbon and amino acids in *Macrocyctis integrifolia* and *Nereocystis luetkeana* (Phaeophyta). *Journal of Phycology* 1985; 21: 304-309.
 169. Rysgaard S, Nielsen TG. Carbon cycling in a high-arctic marine ecosystem-Young Sound, NE Greenland. *Progress in Oceanography* 2006; 71: 426-445.
 170. Sakurai Y, Kiyofuji H, Saitoh S, Goto T, Hiyama Y. Changes in inferred spawning areas of

- Todarodes pacificus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) due to changing environmental conditions. ICES Journal of Marine Science 2000; 57: 24-30.
171. Saino T, Hattori A. ^{15}N natural abundance in oceanic suspended particulate matter. Nature 1980; 283: 752-754.
 172. Saino T, Hattori A. Geographical variation of the water column distribution of suspended particulate organic nitrogen and its ^{15}N abundance in the Pacific and its marginal seas. Deep-Sea Research 1987; 34: 807-827.
 173. Savage C, Elmgren R. Macroalgal (*Fucus vesiculosus*) $\delta^{15}\text{N}$ values trace decrease in sewage influence. Ecological Applications 2004; 14: 517-526.
 174. Sekercioglu CH. Increasing awareness of avian ecological function. Trends in Ecology & Evolution 2006; 21: 464-471.
 175. Senjyu T, Aramaki T, Ootosaka S, Togawa O, Danchenkov M, Karasev E, Volkov Y. Renewal of the bottom water after the winter 2000-2001 may spin-up the thermohaline circulation in the Japan Sea. Geophysical Research Letters 2002; 29: 1149, 10.1029/2001GL014093.
 176. Senjyu T, Sudo H. The upper portion of the Japan Sea Proper Water; Its source and circulation as deduced from isopycnal analysis. Journal of Oceanography 1994; 50: 663-690.
 177. Senjyu T, Sudo H. Water characteristics and circulation of the upper portion of the Japan Sea Proper Water. Journal of Marine Systems 1993; 4: 349-362.
 178. 瀬戸雅文, 川井唯史, 巻口範人. 海洋深層水の放水による岩礁性藻場造成に関する基礎的研究. 海洋開発論文集 2001; 17: 123-128.
 179. Seung Y.H, Yoon J-H. Some features about winter convection in the Japan Sea. Journal of Oceanography 1994; 51: 61-73.
 180. Smith SV. Marine macrophytes as a global carbon sink. Science 1981; 211:838-840.
 181. Sotiropoulos MA, Tonn WM, Wassenaar LI. Effects of lipid extraction on stable carbon and nitrogen isotope analyses of fish tissues: potential consequences for food web studies. Ecology of Freshwater Fish 2004; 13:155-160.
 182. Stapp P, Polis GA, Sánchez-Piñero F. Stable isotopes reveal strong marine and El Niño effects on island food webs. Nature 1999; 401: 467-469.
 183. Stephenson RL, Tan FC, Mann KH. Stable carbon isotope variability in marine macrophytes and its implications for food web studies. Marine Biology 1984; 81: 223-230.
 184. Strickland JDH, Parsons TR. A practical handbook of seawater analysis. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa. 1968; 167: 1-310.
 185. Sudo H. A note on the Japan Sea Proper Water. Progress in Oceanography 1986; 17:

- 313-336.
186. 杉崎宏哉. 水産研究所動物プランクトン長期変動データから読み取るレジーム・シフト. レジーム・シフト-気候変動と生物資源管理-. 成山堂書店, 東京. 2007: 91-99.
 187. Sverdrup HU. On condition for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil international pour l'exploration de la mer* 1953; 18: 287-295.
 188. Sweeting CJ, Polunin NVC, Jennings S. Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 2006; 20: 595-601.
 189. 多田邦尚, 藤原宗弘, 本城凡夫. 瀬戸内海の水質環境とノリ養殖. *分析化学* 2010; 59: 945-955.
 190. 多田邦尚, 西川哲也, 樽谷賢治., 山本圭吾, 一見和彦, 山口一岩, 本城凡夫. 瀬戸内海東部海域の栄養塩低下とその低次生物生産過程への影響. *沿岸海洋研究* 2014; 52: 39-47.
 191. 田所和明. 北太平洋におけるレジーム・シフトとメソ動物プランクトン. レジーム・シフト-気候変動と生物資源管理-, 成山堂書店, 東京. 2007: 69-78.
 192. Tadokoro K, Ono T, Yasuda I, Osafune S, Shiimoto A, Sugisaki H. Possible mechanisms of decadal-scale variation in PO₄ concentration in the western North Pacific. *Geophysical Research Letters* 2009; 36: 10.1029/2009GL037327.
 193. 高木秀蔵, 藤沢節茂, 藤原建紀. 備讃瀬戸のノリ養殖の現状と河川からの栄養塩供給. *海洋と生物* 2009; 181: 118-123.
 194. 高木秀蔵, 難波洋平, 藤沢節茂, 渡邊康憲, 藤原建紀. 備讃瀬戸のノリ養殖の現状と河川からの栄養塩供給. *水産海洋研究* 2012; 76: 197-204.
 195. Talley LD, Lobanov V, Ponomarev V, Salyuk A, Tishchenko P, Zhabin I, Riser S. Deep convection and brine rejection in the Japan Sea. *Geophysical Research Letters* 2003; 30: 1159, doi:10.1029/2002GL016451.
 196. 田中伊織. 北海道西岸における 20 世紀の沿岸水温およびニシン漁獲量の変遷. *北海道立水産試験場研究報告* 2002; 62: 41-55.
 197. 田中伊織. "浅海定線観測調査のとりまとめ (6) 定地水温 (沿岸水温 : 気象観測も含む)". *北水試百周年記念誌. 北海道立水産試験場* 2001: 173-177.
 198. 田中伊織. 余市前浜沿岸水温の長期変化, *日本海水産海洋研究推進レポート* 1999. 日本海区水産研究所 2000: 46-55
 199. 反田 實, 赤繁 悟, 有山啓之, 山野井英夫, 木村 博, 團 昭紀, 坂本 久, 佐伯康明, 石田祐幸, 壽 久文, 山田卓郎. 瀬戸内海の栄養塩環境と漁業. *水産技術* 2014; 7: 37-46.
 200. 反田 實, 原田和宏. 瀬戸内海東部 (播磨灘) の栄養塩環境と漁業. *海洋と生物*

- 2012; 199: 132-141.
201. 反田 實, 原田和宏. 瀬戸内海東部海域の栄養塩環境の現状および改善に向けた取り組みと課題. 海洋と生物 2013; 205: 116-124.
 202. 谷口道子, 細木光夫, 岡本 充, 岡村雄吾. 海洋深層水放流が海域の藻場等生態に及ぼす影響 I. 高知県海洋深層水研究所報 2000; 4: 26-43.
 203. 樽谷賢治. 瀬戸内海の環境の 30 年間の変化ー水産の環境モデリング"浅海定線観測調査"のとりまとめー. 日本ベントス学会誌 2007; 62: 52-56.
 204. Thompson DWJ, Wallace JW. The Arctic Oscillation signature in the wintertime geopotential height and temperature fields. Geophysical Research Letters 1998; 25: 1297-1300.
 205. 鳥居茂樹, 田沢伸雄. 北海道におけるコンブ生産について. 北水試月報 1987; 44: 275-334.
 206. Umezawa Y, Miyajima T, Yamamuro M, Kayanne H, Koike I. Fine scale mapping of land-derived nitrogen in coral reefs, by $\delta^{15}\text{N}$ values in macroalgae. Limnology and Oceanography 2002; 47: 1405-1416.
 207. Urey HC. The thermodynamic properties of isotopic substabces. The Journal of the Chemical Society 1947; 562-581.
 208. Venrick EL, McGowan JA, Cayan DR, Hayward TL. Climate and chlorophyll *a*: long-term trends in the Central North Pacific Ocean. Science 1987; 238:70-72.
 209. Wada E, Hattori A. Natural abundance of ^{15}N in particulate organic matter in the North Pacific Ocean. Geochimica et Cosmochimica Acta 1976; 40: 249-251.
 210. Wallace JM, Gutzler DS. Teleconnections in the geopotential height field during the northern hemisphere winter. Monthly Weather Review 1981; 109: 784-812.
 211. Watanabe JM, Harrold C. Destructive grazing by sea urchins *Strongylocentrotus* spp. In a coastal California kelp forest: potential roles of recruitment, depth, and predation. Marine Ecology Progress Series 1991; 71: 125-141.
 212. 渡辺達郎, 中多章文. 日本海北海道西岸域の海洋循環について, 特集 1998 年度シンポジウム「日本海の循環と季節・経年変動」講演要旨. 海と空 1999; 74: 178-180.
 213. 渡邊康憲. ノリ養殖とケイ藻赤潮・栄養塩. 海洋と生物 2009; 181: 112-117.
 214. Watanabe YW, Ishida H, Nakano T, Nagai N. Spatiotemporal decreases of nutrients and chlorophyll-*a* in the surface mixed layer of the western North Pacific from 1971 to 2000. Journal of Oceanography 2005; 61: 1011-1016.
 215. Wiley AE, Ostrom PH, Welch AJ, Fleischer RC, Gandhia H, Southonf JR, et al. Millennial-scale isotope records from a wide-ranging predator show evidence of recent human impact to oceanic food webs. Proceedings of the National Academy of Sciences 2013; 110: 8972-8977.

216. 山口一岩, 門谷 茂. 沿岸海洋における生物生産過程と底生生態系. 陸水学雑誌 2002; 63: 241-248.
217. Yamaguchi H, Montani S, Tsutsumi H, Hamada K, Ueda N, Tada K. Dynamics of microphytobenthic biomass in a coastal area of western Seto Inland Sea, Japan. Estuarine, Coastal and Shelf Science 2007; 75: 423-432.
218. Yamaguchi H, Tsutsumi H, Tsukuda M, Nagata S, Kimura C, Yoshioka M, Shibamura S, Montani S. Utilization of photosynthetically produced organic particles by dense patches of suspension feeding bivalves on the sand flat of Midori River estuary, Kyushu, Japan, Benthos Research 2004; 59: 67-77.
219. 山口元幸. 北海道春鯉漁況予知に関する調査. 北海道水産試験場水産調査報告 1926; 15: 1-242.
220. Yamamoto T. The Seto Inland Sea-Eutrophic or oligotrophic ? Marine Pollution Bulletin 2003; 47: 37-42.
221. 山本竜也. 「寿都五十話ーニシン・鉄道・鉱山そして人々の記憶」 書肆山住, 東京. 2014: 1-783.
222. Yokoyama H, Tamaki A, Harada K, Shimoda K, Koyama K, Ishii Y. Variability of diet-tissue isotopic fractionation in estuarine macrobenthos. Marine Ecology Progress Series 2005; 296:115-128.
223. 吉田吾郎, 新村陽子, 樽谷賢治, 浜口昌巳. 海藻類の一次生産と栄養塩の関係に関する研究レビューーおよび瀬戸内海藻場の栄養塩環境の相対評価ー. 水産研究総合センター研究報告 2011; 34: 1-31.
224. Yotsukura N, Kawashima S, Kawai T, Abe T, Druehl LD. A systematic re-examination of four Laminaria species: *L. japonica*, *L. religiosa*, *L. ochotensis* and *L. diabolica*. 植物研究雑誌 2008; 83: 165-176.
225. Zimmerman RC. Effects of El Niño on local hydrography and growth of giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, at Santa Catalina Island, California. Limnology and Oceanography 1985; 30: 1298-1302.