

北海道東部太平洋沿岸のコンブ目海藻4種ナガコンブ、ガツガラコンブ、スジメおよびアイヌワカメ遊走子の放出盛期

合田浩朗^{*1}, 園木詩織², 高谷義幸¹

¹北海道立総合研究機構中央水産試験場, ²北海道立総合研究機構釧路水産試験場

Timing of spore release of four kelp species, *Saccharina longissima*, *Saccharina coriacea*, *Costaria costata*, and *Alaria praelonga*, on the Pacific coast of eastern Hokkaido, Japan

HIROO GOUDA^{*1}, SHIORI SONOKI² and YOSHIYUKI TAKAYA¹

¹ Central Fisheries Institute, Hokkaido Research Organization, Yoichi, Hokkaido 046–8555,

² Kushiro Fisheries Institute, Hokkaido Research Organization, Kushiro, Hokkaido 085–0027, Japan

We investigated the timing of spore release of *Saccharina longissima*, *S. coriacea*, *Costaria costata*, and *Alaria praelonga* on the Pacific coast of eastern Hokkaido. This was accomplished by quantifying the number of kelp spores in seawater, using membrane filters (analyzed using real-time PCR), and by estimating the density of young sporophytes by culturing the membrane filters. The maturation progress of adult *S. longissima* (in Nemuro), and *C. costata* and *A. praelonga* (in Kushiro) was observed to compare their respective spore release periods. The peak spore release period for each species was estimated to be from June to October for *A. praelonga*, August for *C. costata*, September for *S. longissima*, and October and November for *S. coriacea*. Many released spores were detected 2–3 months after the populations of each species began to mature. Seaweed removal operations to maintain populations of edible kelps were conducted in winter (November–February) on the coast of eastern Hokkaido. The present study revealed that only edible kelps (*S. longissima* and *S. coriacea*) peaked their spore release in autumn. This suggests that the seaweed removal operations in winter may improve environmental conditions (photon and water flow conditions) for gametophyte maturation and micro-sporophyte growth rather than create space for spores to settle.

キーワード：アイヌワカメ, ガツガラコンブ, 雑海藻駆除, 子嚢斑, スジメ, ナガコンブ, 遊走子

日本沿岸は、世界で最も褐藻綱コンブ目海藻の種多様に富む地域のひとつとされている(四ツ倉, 2010)。日本沿岸には、7科15属39種のコンブ目海藻が分布しており、そのうち19種が北海道東部(以下、道東)沿岸に分布している(吉田, 1998; Sasaki and Kawai, 2007; 吉田ら, 2015; 鈴木ら, 2018)。道東太平洋沿岸では、コンブ目コンブ属のナガコンブ *Saccharina longissima* やガツガラコンブ *Saccharina coriacea*, オニココンブ *Saccharina japonica* var. *diabolica*, ネコアシコンブ属のネコアシコンブ *Arthrothamnus bifidus* 等が採藻漁業の対象種となっており、水産資源として有用な種類(以下、有用コンブ類)とされている(川嶋, 2004)。一方、コンブ目のスジメ *Costaria*

costata やアイヌワカメ *Alaria praelonga*, ヒバマタ目のウガノモク *Stephanocystis hakodatensis*, 紅藻綱イギス目のカタバベニヒバ *Neoptilota asplenioides* 等は、有用コンブ類と同所的に生育して、有用コンブ類の群落形成を妨げる種類(以下、雑海藻)とされている(名畑, 1990; 阿部, 1995)。

道東太平洋沿岸は天然コンブの一大生産地となっているが、生産量は減少傾向にある。釧路および根室管内における生産量は、1980–1989年の平均が釧路管内で8,427トン、根室管内で5,219トンであったのに対し、2010–2019年の平均がそれぞれ3,569トン、2,563トンとなり、2010年代の生産量は1980年代の半分以下に減少している

報文番号A605 (2022年6月17日受理)

*Tel: 0135–23–7451. Fax: 0135–23–3141. E-mail: gouda-hiroo@hro.or.jp

(北海道水産林務部)。生産量の減少要因は、雑海藻の繁茂(幡宮, 2014)や漁業者数の減少(佐々木, 2017)であると推定されている。

天然コンブ生産量の減少要因のひとつである雑海藻の繁茂は、流水の接岸頻度の減少に起因すると言われている(阿部, 1995; 幡宮, 2014)。釧路沿岸では、10年に1度程度の頻度で大規模な流水が接岸し、有用コンブ類を含む直立海藻が削り取られるため、当年のナガコンブ生産量は著しく減少するが、その後の数年間は生産量が増大することが経験的に知られている(佐々木ら, 1973a)。しかし近年は、オホーツク海の海水域面積が減少傾向にあり(気象庁, 2021)、1988年以降、釧路沿岸で大規模な流水の接岸は観測されていない(釧路地方気象台, 2021)。そのため、近年は専用の船舶や大型重機で人為的に雑海藻を除去し(以下、雑海藻駆除)、ナガコンブ漁場を再生する事業が各地先で行われており、その効果が確認されている(阿部, 1995)。

道東太平洋沿岸では、雑海藻の再生産時期とナガコンブ遊走子の放出時期から、ナガコンブ漁場の再生を目的とした雑海藻駆除の実施時期は11~1月が適していると推定されている(阿部, 1995; 名畑, 1995)。しかし、雑海藻駆除の適期の根拠としたナガコンブ遊走子の放出時期は、12~2月のナガコンブ胞子体の子嚢斑の面積と同期間の海水中の遊走子数(名畑・酒井, 1994)から推定したものであり、ナガコンブの遊走子数について周年に渡る調査は行われておらず、放出盛期も明らかにされていない。また、ナガコンブを含む道東太平洋沿岸のコンブ目海藻について、胞子体の成熟過程と遊走子の放出盛期との関係は十分に明らかにされていない。

海水中に存在する大型海藻の生殖細胞数の定量方法は、室内培養や吸光度測定から推定する方法と海中に設置した基質に出現する幼胞子体数から推定する方法がある(Bobadilla and Santelices, 2004)。名畑(1989)は、リシリコンブ*Saccharina japonica* var. *ochotensis*またはホソメコンブ*Saccharina japonica* var. *religiosa*の遊走子を含む海水をろ過した後、フィルターごと静置培養し、そこに発芽したコンブ目海藻の幼胞子体数が遊走子数の指標となることを明らかにした(以下、培養法)。しかし、発芽した葉長0.5~1 mmの幼胞子体は種を特定することが困難なため(名畑・酒井, 1994)、複数種のコンブ目海藻が生育する道東太平洋沿岸では、種類毎の遊走子数を推定することができない。近年、リアルタイムPCRによりコンブ目海藻の遊走子数の定量が可能となり、その有用性はホソメコンブやマコンブ*Saccharina japonica* var. *japonica*、ワカメ*Undaria pinnatifida*に加え、雑海藻であるスジメやアイヌワカメでも確認されている(高谷ら, 2016;

Nagasato *et al.*, 2019; 高谷・合田, 2019)。本手法は、適切なプライマーを用いれば、種特異的にDNA断片を増幅させることができるため、対象とする種の遊走子数を推定することができる。しかし、検出感度が高いため、汚染または混入に由来する微量なDNAも検出される可能性がある(高原ら, 2016)。また、検出されるDNAの由来が明確ではないため(坂田ら, 2021)、遊走子以外のDNAを検出する可能性もある(Nagasato *et al.*, 2020)。

本研究では、道東太平洋沿岸で行われている雑海藻駆除の生態的意義を明らかにするために、コンブ目海藻4種ナガコンブ、ガツガラコンブ、スジメおよびアイヌワカメを対象とし、培養法によるコンブ目海藻の幼胞子体数とリアルタイムPCRで推定した遊走子数の経月変化から、各種の遊走子の放出盛期を推定した。さらに、根室市落石または釧路市桂恋沿岸のナガコンブ、アイヌワカメおよびスジメ胞子体の成熟状況を調べ、胞子体の成熟期と遊走子の放出盛期の関係を明らかにした。最後に、道東太平洋沿岸で行われている雑海藻駆除とナガコンブ遊走子の放出盛期から、雑海藻駆除の効果とその適期について考察した。

材料及び方法

ナガコンブ、スジメ、アイヌワカメの葉長、葉状部重量と成熟状況の経月変化 2017年6月~2018年12月にほぼ月に1度の頻度で、根室市落石沿岸(Fig. 1 A)の水深2.5~3.5 mの岩礁域において、5~10月は船上から漁具(かぎ)を用いて、それ以外の月はスクーバ潜水により、発芽後1年以上が経過したナガコンブ8~35個体を無作為に採集し、葉長と葉状部の湿重量を測定した(以下、文中の葉長ならびに重量は平均値)。また、葉状部に形成される子嚢斑の有無と表面の付着生物の有無を記録し、採集した藻体のうち子嚢斑を形成した個体の割合(子嚢斑形成率 = (子嚢斑を形成した個体数 ÷ 採集した個体数) × 100 (%))を算出した。

2015年12月~2016年12月にほぼ月に1度の頻度で、釧路市桂恋沿岸(Fig. 1 C)の水深1.0~1.5 mの岩礁域からスジメ2~57個体、発芽後1年以上が経過したアイヌワカメ12~38個体を無作為に採集し、葉長と葉状部の湿重量を測定した。スジメは、ナガコンブと同様に葉状部の子嚢斑の有無を記録し、子嚢斑形成率を算出した。アイヌワカメは、胞子葉の有無を記録し、胞子葉のない個体の割合((胞子葉のない個体数 ÷ 採集した個体数) × 100 (%))を算出した。さらに、胞子葉を有する個体は、胞子葉の表面に形成される子嚢斑の有無を記録し、子嚢斑形成率((胞子葉に子嚢斑がある個体数 ÷ 採集した個体数) × 100

(%) を算出した。

フィルター上に発芽したコブ目海藻の幼孢子体数の経月変化 2017年6月～2019年12月にほぼ月に1度の頻度で、根室市落石沿岸の調査点AおよびB (Fig.1) の表層と底層 (深度2.5～3.5 m) から海水約2 Lを採取した。表層からはポリプロピレン製手つきビーカーを用いて、底層からはバンドーン採水器を用いて海水を採取した。採取し

た海水はポリエチレン製の容器に入れ、保冷した状態で研究室に輸送した。調査点AおよびBの表層から採取した海水は、採水後6時間以内にメスシリンダーで200 mlを計量した後、罫線付きメンブレンフィルター (ADVANTEC, A045H047A, 直径47 mm, 孔径0.45 μm) と減圧ポンプ (ADVANTEC, 手動式吸引ポンプ HP-01) を用いて吸引ろ過し、1調査点につき5試料を作製した。培養には、国立研究開発法人水産研究・教育機構 (釧路市桂恋) で揚水した砂ろ過海水を高圧滅菌器 (SAKURA ASV-3001) で滅菌処理し、PESI (Provasoli's enriched seawater with iodine, Tatewaki, 1966) を添加した栄養強化海水を用いた。シャーレ (ADVANTEC, ペトリディッシュ PD-47A) に栄養強化海水5 mlを分注した後、それらのフィルターを浸漬し、庫温8 $^{\circ}\text{C}$ 、光量子束密度約20 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、光周期を明暗それぞれ12時間に設定した恒温培養庫 (SANYO グロースキャビネット MLR-350T) で静置培養した。栄養強化海水は7～10日毎に全量交換した。培養開始から21～23日目までは、珪藻の増殖を抑制するために1 mg/Lの二酸化ゲルマニウム溶液を栄養強化海水に添加した (館脇・水野, 1979)。培養開始30～32日後にフィルター上に発芽した全てのコブ目海藻の幼孢子体を実体顕微鏡下で計数し、幼孢子体数とフィルターの面積 (17.3 cm^2) から、1 cm^2 あたりの幼孢子体数を算出した。ただし、2019年9月11日の試料は、実体顕微鏡下で1試料につき5枠 (3×3 mm) を無作為に抽出して格子内の幼孢子体数を計数し、1 cm^2 あたりの幼孢子体数に換算した。**リアルタイムPCRにより定量したコブ目海藻4種の遊走子数の経月変化** 高谷ら (2016) に従い、前項で採取した海水の一部を採水後2時間以内に、ルアーロック付きシリンジ (容量50 ml) とセルロース混合エステルメンブレンフィルター (ADVANTEC, A080A013A, 直径13 mm, 孔径0.8 μm) でろ過した。2017年7～9月の両調査点および2017年10月の調査点Aからは海水50 mlを、2017年10月の調査点Bと2017年11月～2019年12月の両調査点からは海水30 mlを試験に供した。フィルターは直ちに保冷し、その後、-30 $^{\circ}\text{C}$ 以下の超低温フリーザー内で保存した。2017年6月～2018年1月の試料は、高谷ら (2016) の方法で、2018年2月～2019年12月の試料は高谷 (2020) の方法でフィルターからDNAを抽出した。なお、抽出方法により最終的に得られる液量が異なるため、DNA量の算出時に得られた液量に応じて補正した。

抽出したDNA試料を用いて、リアルタイムPCR (インターカレーション法) によりナガコブ、ガツガラコブ、スジメおよびアイヌワカメの遊走子数を推定した。アイヌワカメとスジメの検出に用いたプライマー及びPCRプロトコルは、高谷・合田 (2019) に従った。ナガコブ

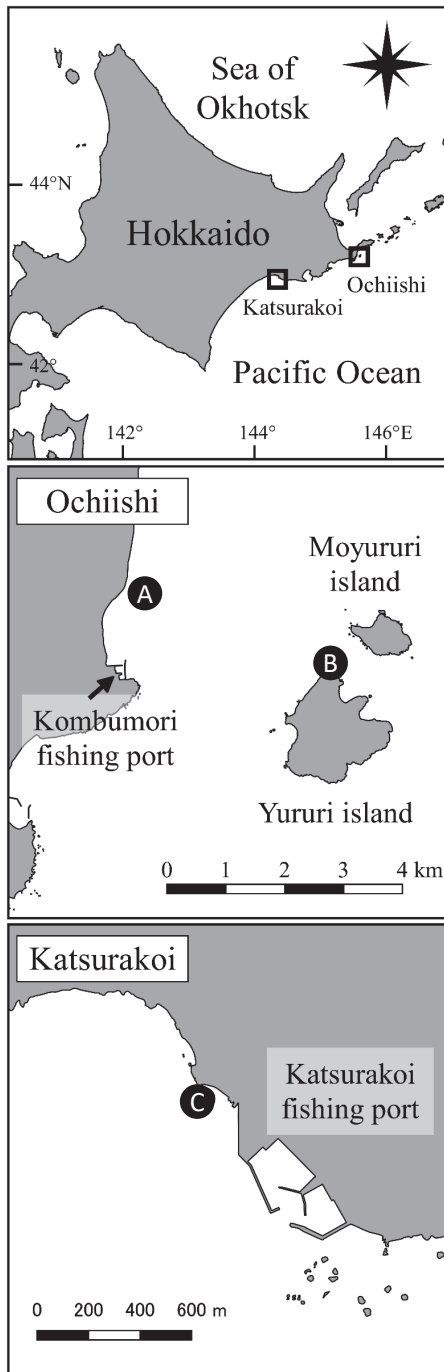


Fig. 1 Study site off the coast of Ochiishi (A, B) in Nemuro and Katsurakoi (C) in Kushiro, eastern Hokkaido, Japan.

ブとガッガラコンブはITS1 (Internal Transcribed Spacer 1) 領域を増幅するプライマーセットを設計した (ナガコンブ: naga1-F; 5'-CCCGCTCTATAAATTGTCTGTGAG-3', naga1-R; 5'-AGCGCCCCTTTGAGTTCAG-3', ガッガラコンブ: gatu2-F; 5'-CCGCTCTATAAATTGTCTGTGAA-3', gatu2-R; 5'-CGCTTTGATTTCGAGAGCTC-3')。ナガコンブおよびガッガラコンブのPCR反応液は, TB Green Premix Ex Taq II (タカラバイオ社製) 12.5 μ L, プライマー (10 μ M) 各2.0 μ L, DNA試料2.0 μ Lに滅菌蒸留水を加えて25 μ Lとなるように調整した。PCRサイクルは, 95 $^{\circ}$ Cで30秒間, 初期変成を行った後, 95 $^{\circ}$ Cで5秒間, 57 $^{\circ}$ Cで40秒間, 83 $^{\circ}$ Cで15秒間および蛍光強度測定を1サイクルとし, これを45サイクル行った。反応終了後, 融解曲線解析を行い, 別途用意した各種のDNA標本とTm値 (融解温度) に相違がないことを確認した。なお, PCRにはいずれもThermal Cycler Dice Real Time System Lite (タカラバイオ) を用いた。反応後, 各試料の初期鋳型量を推定するために, PCR装置に付属する解析ソフトを用いて, SDM (Second Derivative Maximum) 法によりCt (threshold cycle) 値を求めた。別途, ホソメコンブの遊走子数が既知の試料から得た検量線 (Ct = -3.29 log(x) - 40.2, x: 遊走子数) (高谷, 未発表) を用いて, ホソメコンブ1個相当のコピー数に換算した値を遊走子数とした。なお本研究では, 高谷ら (2016) および高谷 (2020) から, 定量下限値を2017年6月~2018年1月は40.0個/ml (海水50 mlろ過) または66.7個/ml (海水30 mlろ過), 2018年2月~2019年12月は10.0個/ml (海水30 mlろ過) とし, 検出下限値をそれぞれ2.4 (海水50 mlろ過) または4.1個/ml (海水30 mlろ過), 0.65個/ml (海水30 mlろ過) とした。

統計解析 根室市落石沿岸で2017および2018年の6~11月に採集したナガコンブについて, 葉長または葉状部湿重量を調査年間で比較するために, 月毎に解析を行った。得られたデータに正規性 (Shapiro-Wilk 検定) がみとめられる場合は, 等分散性 (F検定) を仮定するt検定または等分散性を仮定しないWelchのt検定を行った。正規性がみとめられない場合は, Mann-WhitneyのU検定を行った。2017年と2018年の6~11月に採集したナガコンブの成熟状況を比較するために, 子嚢斑を形成した個体と未形成の個体の比率についてFisherの正確確率検定を行った。フィルター上に出現したコンブ目海藻の幼孢子体密度について, 調査期間中の変動に有意性があるかを検定した。得られたデータに正規性および等分散性がみとめられなかったため, 調査点毎にKruskal-Wallis検定を行った。

結果

ナガコンブ, スジメ, アイヌワカメの葉長, 葉状部重量と成熟状況の経月変化

1. ナガコンブ 2017年6~8月には, 葉長は691.1~800.8 cmだったが, その後, 先端部からの枯死 (末枯れ) により9月には292.6 cm, 11月には159.7 cmに縮小した (Fig. 2)。2017年11月には, 葉状部の基部に新葉を形成した個体が採集された。2017年11月~2018年3月の葉長は150.3~194.3 cmで推移したが, 3~5月に著しく伸長し, 7月には894.1 cmとなり調査期間中で最も長くなった。2018年8~10月には, 2017年と同様に末枯れにより葉長は著しく縮小した。2017年と2018年の葉長を比較した結果, 7月と9月については, 2017年より2018年の方が有意に長かった (7月: t検定, 9月: Welchのt検定, 有意水準5%)。2017年6~11月に採集したナガコンブの葉状部湿重量は, 6~8月は662.9~846.8 gで推移したが, 9月には急激に減少して290.3 gとなった。その後も経月的に減少し, 11月には164.1 gとなった。2017年11月~2018年12月の葉状部湿重量は, 2017年11月~2018年3月は61.5~132.0 gで推移

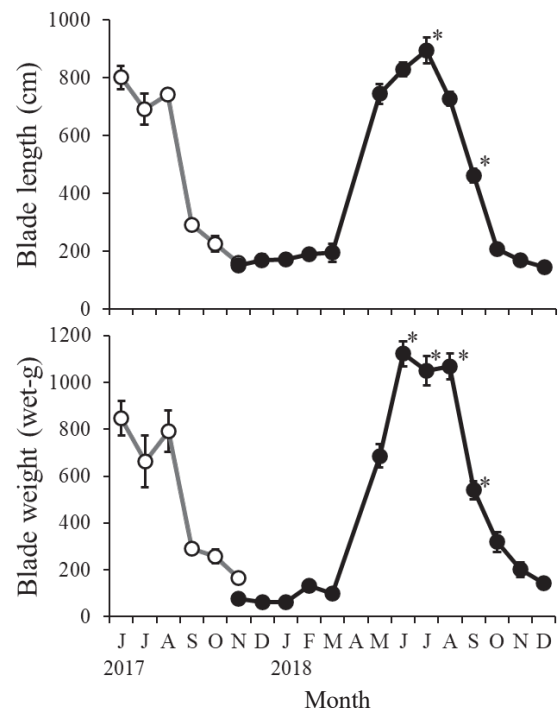


Fig. 2. Blade length (top) and weight (bottom) of *Saccharina longissima* sporophytes collected at site A in Ochiishi from June 2017 to December 2018. Open and filled circles show mean values of different year classes, respectively. Vertical bars on the symbols represent the standard errors of the means. Asterisks show significant differences between the same months of each year.

したが、3~6月にかけて著しく増加し、6~8月は1,049.5~1,122.1 gとなった。末枯れに伴い9月には著しく減少して539.8 gとなり、12月には143.2 gとなった。2017年と2018年の葉状部湿重量を比較した結果、2018年6~9月の葉状部湿重量は2017年より有意に重かった(6, 7月:t検定, 8月:Mann-WhitneyのU検定, 9月:Welchのt検定, 有意水準5%)。

2017年6月には子嚢斑を形成した個体は採集されなかった。7月には葉状部の下部付近(葉状部基部から35~135 cm)に子嚢斑を形成した個体が採集され、子嚢斑形成率は18.8%であった(Fig. 3)。8月には採集した個体の92.9%に子嚢斑が形成されており、9月以降は採集した全ての個体に子嚢斑がみとめられた。2017年10月に採集した個体では子嚢斑の一部に、2017年11月~2018年5月に採集した個体は、旧葉の子嚢斑に付着珪藻類を含む微細な生物が多数付着していた。2018年6月には葉状部下(葉状部基部から62~173 cm)に新たに子嚢斑が形成された。子嚢斑形成率は6月に33.3%, 7月に83.3%に上昇し、8~12月は採集したほぼ全ての個体に子嚢斑が形成された。2018年10月以降に採集した藻体の子嚢斑には、2017年と同様に微細な生物が多数付着していた。2017と2018年の

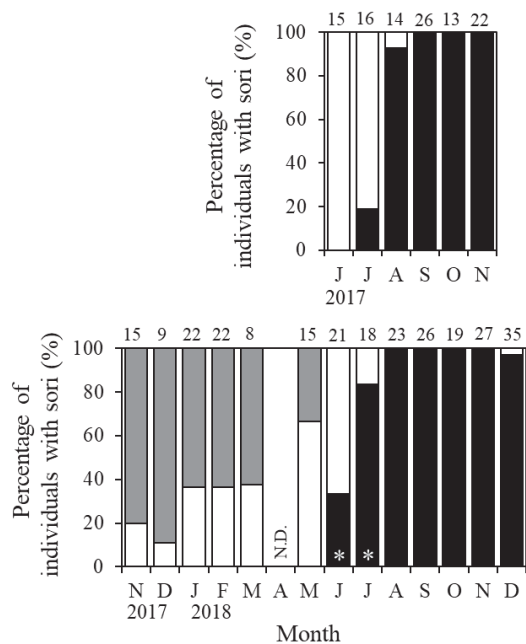


Fig. 3 Percentage of individuals with sori on the blades of *Saccharina longissima* sporophytes collected at site A in Ochiishi from June 2017 to December 2018. Open bars indicate no sori, and bars filled in gray and black indicate sori on the old and new blades, respectively. Asterisks show significant differences between the same months of each year. The numbers above each column indicate the number of specimens observed, and N.D. indicates no data.

6~11月の子嚢斑形成率を比較した結果、2018年6および7月の子嚢斑形成率は2017年より有意に高かった(Fisherの正確確率検定, 有意水準5%)。

2. スジメ 2015年12月に採集したスジメの葉長は35.2 cmであったが、その後伸長し、5月には468.3 cmに達した(Fig. 4)。7月まではやや縮小し、9月には著しい末枯れにより、葉長は96.9 cmとなった。葉状部湿重量も葉長と同様の变化を示し、2015年12月の4.9 gから増加し、5月には466.8 gに達した後、9月には53.9 gまで減少した。2016年11月には、新たに加入した孢子体(葉長約13 cm, 湿重量約0.7 g)を確認した。2015年12月~2016年4月は子嚢斑を形成した個体は採集されなかったが、5月には子嚢斑を形成した個体が採集された。子嚢斑形成率は5月が12.5%, 6月が80.0%で、7月および9月は採集した全ての個体に子嚢斑が形成されていた。

3. アイヌワカメ 2015年12月~2016年2月は、葉長が54.1~87.8 cm, 葉状部湿重量が9.6~13.6 gで推移したが、その後、経月的に伸長および増重し、5月にはそれぞれ170.8 cm, 272.1 gに達した(Fig. 5)。その後、葉状部の末枯れにより葉長は縮小、葉状部湿重量は減少し、2016年12月にはそれぞれ66.0 cm, 9.8 gとなった。2015年12月、2016年1, 9月および12月に採集したアイヌワカメのうち23.3~33.8%の個体は孢子葉を有していなかった。子嚢斑形成個体率は、2015年12月は50.0%, 2016年1月は26.3%に低下し、2月はほぼ全ての個体の孢子葉に子嚢斑がみとめられ

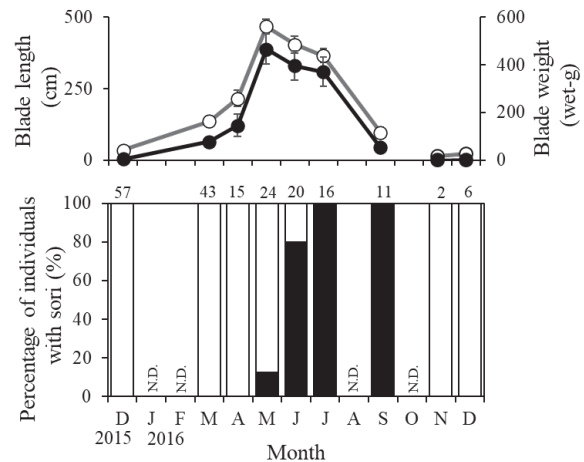


Fig. 4 Blade length and weight (top) and percentage of individuals with sori on the blades (bottom) of *Costaria costata* collected at Katsurakoi from December 2015 to December 2016. Open and filled circles in the top panel indicate the blade length and weight, and the bottom panel indicates blades with and without sori, respectively. Vertical bars on the symbols represent the standard errors of the means. The numbers above each bar indicate the number of specimens observed, and N.D. indicates no data.

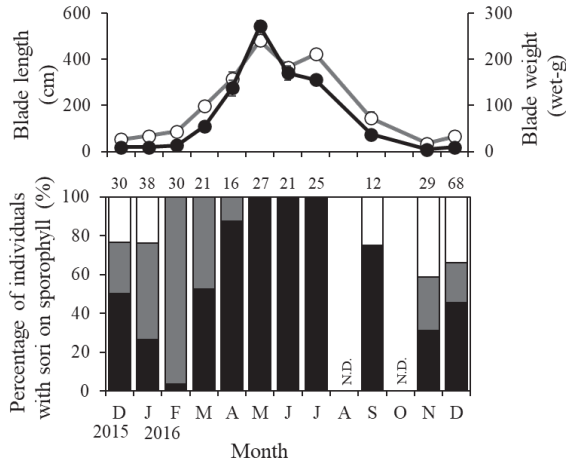


Fig. 5 Blade length and weight (top) and percentage of individuals with sori on the sporophylls (bottom) of *Alaria praelonga* collected at Katsurakoi from December 2015 to December 2016. Open and filled circles in the top panel indicate blade length and weight, respectively. Filled black and gray bars in the bottom panel indicate sporophylls with and without sori, respectively. Open bars in the bottom panel indicate no sporophylls. Vertical bars on the symbols represent the standard errors of means. The numbers above each bar indicate the number of specimens observed, and N.D. indicates no data.

なかった。その後、子嚢斑形成率は経月的に上昇し、5～7月には採集したすべての個体の子嚢斑を形成した胞子葉を有していた。9月以降、子嚢斑形成率は再び低下し、12月には45.6%となった。

フィルター上に発芽したコンブ目海藻の幼胞子体数の経月変化 調査点Aでは、2019年3月を除いた全ての月でコンブ目海藻の幼胞子体が確認された (Fig. 6)。幼胞子体数は2017年9～11月、2018年12月、2019年8月および9月は5個体/cm²以上となり、月により大きく異なっていた (Kruskal-Wallis検定, 有意水準5%)。特に2017年は9月に13.2個体/cm²、2018年は12月に8.0個体/cm²、2019年は9月に416.4個体/cm²であり、各年で最も密度が高かった。調査点Bは、2019年12月を除くすべての月で幼胞子体を確認したが、調査点Aと同様に季節変化が大きく (Kruskal-Wallis検定, 有意水準5%)、2017年6月と8～11月、2018年6、8月および10月、2019年6、9月および11月に5個体/cm²以上であった。各年で最も密度が高かったのは、2017年9月、2018年10月および2019年9月であり、それぞれ47.5、29.5および62.2個体/cm²であった。

リアルタイムPCRにより定量したコンブ目海藻4種の遊走子数の経月変化 ナガコンブ、ガツガラコンブ、スジメおよびアイヌワカメの遊走子の出現時期は、調査点間で類似していたが、多数の遊走子が出現した採水層に一

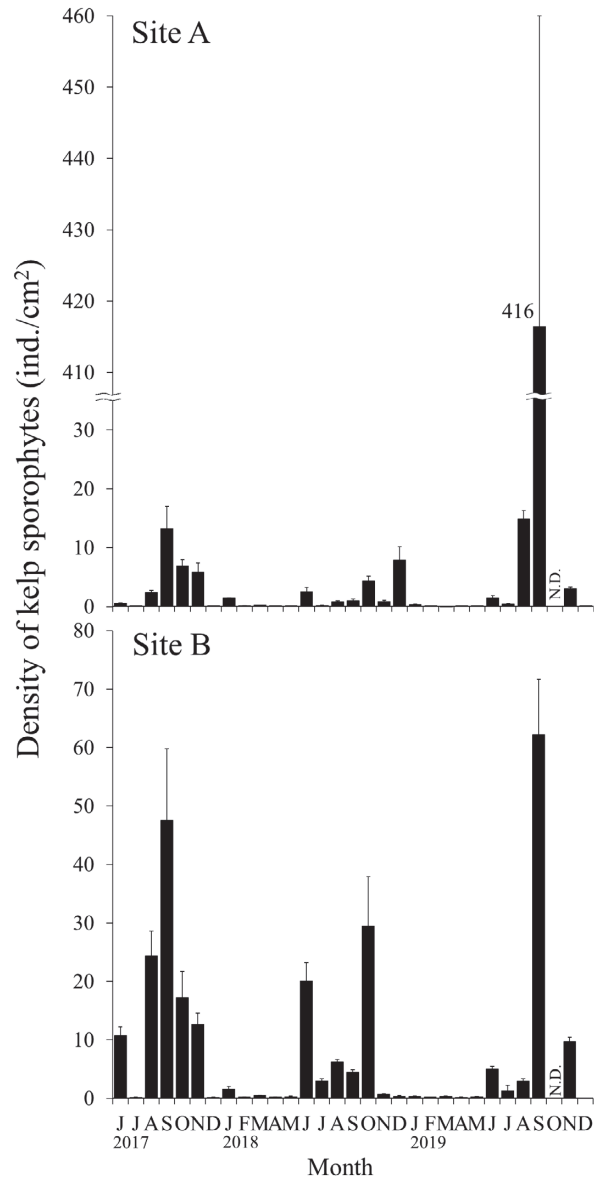


Fig. 6 Density of kelp sporophytes germinated on membrane filters obtained by filtering seawater collected from the surface at each survey site (A, B) in Ochiishi from June 2017 to December 2019. Vertical bars on each column represent the standard errors of means. N.D. indicates no data.

定の傾向はみとめられなかった (Table 1)。

1. ナガコンブ 調査点Aでは、2017年8月～11月、2018年1月、3月、2018年7月～2019年1月、3、4月、7～12月に遊走子が検出された。2017年は9月の底層において年間で最も多くの1469.9個/mlが出現し、2018年は12月の表層で151.2個/ml、2019年は9月の表層で1389.9個/mlの遊走子が出現した。調査点Bでは、2017年8～11月、2019年1月、4月、7～12月、2019年2～4月、7～12月 (10月を除く) に遊走子が検出された。2017年と2019年は9月の底層において年間で最多となり、それぞれ261.1、450.4個/mlであつ

Table 1 The relative number of kelp spores of *Saccharina longissima*, *Saccharina coricea*, *Costaria costata*, and *Alaria praelonga* obtained by filtering seawater collected from two levels at each study site (sites A and B) from June 2017 to December 2019. Gray cells indicate that recorded numbers were above the quantification lower limit. A dash (-) indicates that numbers were below the detection lower limit, and N.D. indicates no data. Bold numbers indicate the maximum number of kelp spores recorded for each year.

Kelp Species	<i>Saccharina longissima</i>				<i>Saccharina coricea</i>				<i>Costaria costata</i>				<i>Alaria praelonga</i>			
	Site A		Site B		Site A		Site B		Site A		Site B		Site A		Site B	
Sampling layer	surface	bottom	surface	bottom	surface	bottom	surface	bottom	surface	bottom	surface	bottom	surface	bottom	surface	bottom
Date																
Jun 14, 2017	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7.3	-	-	-	-	-
Jul. 13	-	-	-	-	-	-	-	3.3	14.2	-	14.0	12.2	3.8	-	8.1	-
Aug. 17	4.8	-	15.1	19.3	-	20.9	10.6	13.3	49.3	3.3	906.8	1007.2	34.5	5.8	14.9	31.1
Sep. 22	62.7	1469.9	205.0	261.1	11.6	44.7	4.1	8.3	3.4	4.7	36.8	22.5	-	28.6	6.7	45.7
Oct. 16	3.3	-	32.2	23.9	6.0	6.9	47.3	81.1	-	-	-	-	15.5	22.8	41.4	26.1
Nov. 10	43.4	31.7	48.9	65.4	11.2	7.4	19.9	9.1	-	-	-	-	6.3	5.1	-	10.5
Dec. 18	-	-	-	-	-	-	10.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Jan. 15, 2018	6.7	44.1	26.8	5.4	31.7	23.2	-	-	-	-	-	-	4.8	9.7	-	-
Feb. 21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Mar. 15	3.5	3.4	-	-	4.0	4.2	5.5	5.3	-	-	-	-	1.4	0.7	-	-
Apr. 17	-	-	-	0.7	-	-	0.7	-	-	-	-	-	-	-	1.6	0.9
May 16	-	-	-	-	-	1.4	-	1.6	-	-	1.2	-	5.1	4.1	2.3	2.5
Jun 19	-	-	-	-	-	-	-	-	0.9	0.7	67.1	42.6	15.2	9.9	176.3	102.9
Jul. 12	-	0.8	9.5	12.8	-	-	0.9	4.4	-	-	88.2	164.4	1.1	-	2.0	5.3
Aug. 20	8.1	13.3	8.9	6.4	0.9	2.2	-	-	3.8	1.9	98.6	51.4	17.9	6.9	17.1	11.2
Sep. 18	1.3	2.6	3.1	10.8	2.3	-	32.4	45.7	-	-	2.2	12.4	3.1	1.3	3.6	3.5
Oct. 16	-	1.0	6.9	7.0	102.1	226.8	342.8	328.7	-	-	-	2.2	1.4	0.9	6.4	6.0
Nov. 14	8.8	6.3	-	1.9	8.9	10.0	9.7	13.6	-	-	-	-	5.5	4.3	-	-
Dec. 11	151.2	98.6	2.0	1.8	9.9	8.5	8.2	6.7	1.4	-	-	-	1.4	0.7	1.9	1.1
Jan. 22, 2019	-	1.2	-	-	-	6.3	-	1.5	-	-	-	-	-	1.2	-	-
Feb. 19	-	-	-	0.7	-	1.8	1.5	4.5	-	-	-	-	1.1	0.8	-	-
Mar. 15	-	0.8	16.6	12.6	3.0	3.9	7.6	13.4	-	4.3	-	-	2.5	0.8	-	-
Apr. 23	-	2.5	-	1.5	-	-	-	0.9	-	-	-	-	1.8	3.6	2.6	1.9
May 13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.9	3.6	33.1	45.4
Jun. 21	-	-	-	-	-	-	-	-	4.9	5.7	15.2	15.0	3.2	7.0	34.8	35.0
Jul. 26	6.8	5.0	42.9	30.4	-	-	-	-	1.6	4.5	75.1	84.6	10.0	5.7	65.7	82.2
Aug. 27	48.6	26.1	14.6	52.9	-	-	-	0.7	7.7	5.1	109.5	397.1	16.6	3.2	32.9	129.6
Sep. 11	1389.8	69.0	281.8	450.4	0.9	1.7	-	-	157.6	1.4	17.5	31.3	41.4	2.2	26.6	77.2
Oct.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.
Nov. 7	1.8	-	38.6	36.5	91.3	108.0	399.9	425.9	0.9	-	2.6	-	-	-	3.9	11.7
Dec. 9	1.3	0.8	-	2.6	13.7	5.8	1.5	13.8	-	-	-	-	-	-	-	-

The quantification lower limit from June 2017 to January 2018 was 40.0 (50 ml filtered) or 66.7 (30 ml filtered) ind./ml, and that from February 2018 to December 2019 was 10.0 ind./ml. The detection lower limit from June 2017 to January 2018 was 2.4 (50 ml filtered) or 4.1 (30 ml filtered) ind./ml, and from February 2018 to December 2019 was 0.67 ind./ml. Limits were calculated based on Takaya *et al.* (2016) and Takaya (2020).

た。2018年は8月の底層において、年間で最も多くの12.8個/mlの遊走子が出現した。

2. **ガツガラコンブ** 調査点Aでは、2017年8~11月、2018年1, 3, 5月と8~12月、2019年1~3月、9, 11, 12月に遊走子が出検され、各年の最高値は、2017年9月、2018年10月および2019年11月の底層でそれぞれ44.7, 226.8および108.0個/mlであった。調査点Bでは、2017年6~12月、2018年3~5月、7月、9~12月、2019年1~4月、8, 11, 12月に遊走子が出検された。2017年は10月の底層で、2018年は10月の表層で、2019年は11月の底層でそれぞれ81.1, 342.8, 425.9個/mlの遊走子が出現し、各年で最も多かった。

3. **スジメ** 調査点Aでは2017年7~9月、2018年6月、8月、12月、2019年3月、6~9月、11月に遊走子が出検されたが、定量下限値以上の遊走子が出検されたのは2017年8月の表層 (49.3個/ml) と2019年9月の表層 (157.6個/ml) のみであった。調査点Bでは、2017年6~9月、2017年5~10月、

2018年6~9月及び11月に遊走子が出検され、2017年9月、2018年7月および2019年8月の底層でそれぞれ1007.2, 164.4および397.1個/mlであり、各年で最も多くの遊走子が出現した。

4. **アイヌワカメ** 調査点Aでは、2017年7~11月、2018年1, 3月、5~12月、2019年1~9月に遊走子が出検された。しかし、定量下限値以上の遊走子が出検された月は2017年6, 8月 (表層)、2019年7~9月 (表層) であり、各年の最高値は、2017年が8月の17.9個/ml、2018年が9月の41.4個/mlであった。調査点Bでは2017年7~11月、2018年4~10月と12月、2019年4~9月と11月に遊走子が出検された。各年で最も多くの遊走子が出現したのは、2017年は9月 (底層)、2018年は6月 (表層)、2019年は8月 (底層) でそれぞれ45.7, 176.3および129.2個/mlであった。

考 察

コンブ目海藻4種の子嚢斑の形成時期 道東太平洋沿岸のナガコンブは、遊走子の着生時期や胞子体の発芽時期によって「冬季発芽群」、「冬季発芽2群」および「夏季発芽群」の3群があり、この3群のうち寿命が約2年である冬季発芽群が本種の主群であると推定されている（佐々木ら, 1973a; 佐々木ら, 1973b）。ナガコンブ（冬季発芽群）の子嚢斑の形成時期は、1年目の藻体が9月～翌年3月、2年目の藻体が6～12月とされている（佐々木ら, 1973a）。根室市落石沿岸で採集したナガコンブは、形態的特徴から2年目の藻体であり、葉長または葉状部重量が最大となる6または7月から子嚢斑の形成を開始した（Fig. 2, 3）。8～12月にはほぼ全ての藻体に子嚢斑が形成されており（Fig. 3）、過去の知見（佐々木ら, 1966; 佐々木ら, 1973a; 名畑・酒井, 1994）と大きな相違はみとめられなかった。

本研究では、ガッガラコンブの子嚢斑の形成時期を明らかにできなかった。1年目ガッガラコンブが子嚢斑を形成することはまれで、形成する場合でも裏面のみであるとされている（佐々木ら, 1966; 川嶋, 2012）。佐々木ら（1966）は、釧路管内浜中町において、6、7および10月のガッガラコンブ（2または3年目）の成熟状況を調べ、10月の藻体にのみ子嚢斑を確認している。また、2または3年目のガッガラコンブは8月以降に子嚢斑の形成が始まり、その後急速に発達すると推定されている（川嶋, 2012）。

道東におけるスジメの子嚢斑の形成時期は、根室管内羅臼町および十勝管内広尾町で主に5～8月であることが報告されている（佐々木, 1978; 北海道立総合研究機構釧路水産試験場, 2019）。釧路市桂恋沿岸で採集したスジメも同様に、葉長および葉状部重量が最大となる5月から子嚢斑の形成が始まり、7月および9月には採集した全ての藻体に子嚢斑が形成されており（Fig. 4）、過去の知見と概ね一致していた。

アイヌワカメは、葉状部に子嚢斑を形成する他の3種とは異なり、茎状部に胞子葉を形成し、成熟期になると胞子葉の表面に子嚢斑を形成する。アイヌワカメの子嚢斑の形成時期は4月～翌年1月までと推定されている（名畑・酒井, 1994）。釧路市桂恋沿岸で採集したアイヌワカメは、11月から新たに胞子葉の形成が始まり、2月にはほぼ全ての藻体が未成熟の胞子葉を有していた。3月以降は葉長および葉状部重量の増大に伴って、胞子葉に子嚢斑を形成した個体の割合が上昇し、5～9月には胞子葉を持つ全ての個体が子嚢斑を形成しており（Fig. 5）、アイヌワカメの主たる子嚢斑の形成時期は3～9月であると推定される。

コンブ目海藻4種の遊走子の放出盛期 本研究では、道東太平洋沿岸に生育するコンブ目海藻のナガコンブ、ガッガラコンブ、スジメおよびアイヌワカメを対象とし、リアルタイムPCRにより遊走子数を推定した。各年でナガコンブの遊走子数が多かった月は7～9月または12月であり、年間で最高となる月は9月であることが多かった。また、ガッガラコンブの遊走子は10月と11月に、スジメの遊走子は8月に最高値となることが多かった。一方、アイヌワカメの遊走子数は6～10月に多かったが、調査年や場所により最高値となる月が異なっていた（Table 1）。培養法によりコンブ目海藻の幼胞子体数を調べた結果、両調査点とも幼胞子体は6月および8～11月に出現する傾向がみられ（Fig. 6）、リアルタイムPCRで推定したコンブ目海藻の遊走子放出時期と概ね整合していた。このことから、本研究ではリアルタイムPCRにより遊走子以外のDNAや発芽能を有していない遊走子のDNAを検出した割合は低く、リアルタイムPCRによる推定値は正常に成熟および受精し、胞子体形成が可能な遊走子数を示していると考えられる。

コンブ目海藻の幼胞子体数とリアルタイムPCRで推定した各種の遊走子数から、6月および8～11月に出現した幼胞子体は、6月はアイヌワカメ、8月はスジメ、9月はナガコンブ、10および11月はガッガラコンブが主体であると推定される（Fig. 6, Table 1）。2017年および2019年は、9月にナガコンブの幼胞子体が多数出現したが、2018年9月にはほとんど出現しなかった（Fig. 6, Table 1）。2018年は2017年よりナガコンブの成長が良好で、成熟も早期に進行していた（Fig. 2, Fig. 3）。また、2018年10月に採集したナガコンブの子嚢斑は艶や粘質を失い、子嚢斑部には微細な生物が多数付着しており、遊走子放出後の子嚢斑の特徴（佐々木ら, 1973a）を呈していた。2018年にナガコンブの遊走子数が少なかった原因は明らかではないが、本研究は1ヶ月に1度の頻度で調査したため、2018年は遊走子の放出盛期を捉えられなかった可能性が考えられる。

以上の結果から、道東太平洋沿岸におけるコンブ目海藻の遊走子の放出盛期は、ナガコンブは主に9月、ガッガラコンブは10月または11月、スジメは8月と推定された。アイヌワカメは他3種のような特定の放出盛期はみられず、6～10月に多くの遊走子を放出すると推定された。本研究で推定したスジメおよびアイヌワカメの遊走子の放出盛期は、調査海域に隣接する浜中町における放出盛期（高谷・合田, 2019）とほぼ一致していた。

ただし、本研究で使用したナガコンブ用のプライマーはトロロコンブ*Saccharina gyrata*との鑑別が困難であるとされている（高谷, 未発表）。また、リアルタイムPCR

で推定した遊走子数はホソメコンブ1遊走子あたりのDNAコピー数から換算したため、種間の遊走子数の多寡を比較することができなかった。今後、遊走子数の推定精度の向上のために、プライマーを再検討するとともに、各種類の遊走子数とDNAコピー数の関係を明らかにする必要がある。

コンブ目海藻4種の成熟時期と遊走子の放出盛期の関係
 本研究の結果を整理し、コンブ目海藻幼孢子体の月別の平均密度、リアルタイムPCRで推定した遊走子数の各月の出現割合および子嚢斑の形成時期をTable2に示した。ナガコンブの子嚢斑の形成時期は、過去の知見（佐々木ら, 1966; 佐々木ら, 1973a; 名畑・酒井, 1994）と同様に、6~12月であった。ナガコンブ遊走子の放出期間は6~12月（佐々木ら, 1973a）または8~1月（名畑・酒井, 1994）と推定されているが、本研究により放出盛期は9月であることが明らかとなった。また、ガツガラコンブは8月以降に子嚢斑を形成する（佐々木ら, 1960; 川嶋, 2012）のに対し、遊走子の放出盛期は10または11月、スジメは5~9月に子嚢斑を形成するのに対し、遊走子の放出盛期は8月であり、子嚢斑の形成始期から2~3ヶ月後に遊走子の放出盛期となる点は共通していた（Table 2）。アイヌワカメは他3種のような明瞭な放出盛期はみとめられなかったが、放出する遊走子数が増加し始める6月は、子嚢斑の形成始期の約3ヶ月後であった（Table 2）。

北海道太平洋沿岸の日高管内に生育するミツイシコン

ブは、子嚢斑を有する個体は絶えず遊走子を放出し、それに伴い配偶体を生産すると推定されている（長谷川・福原, 1958）。しかし、本研究の対象としたコンブ目海藻の遊走子の放出盛期は、子嚢斑の形成始期から2~3ヶ月後であり、子嚢斑の形成初期にはほとんど遊走子を放出していなかった（Table 2）。また、ほぼ全ての藻体に子嚢斑が形成される時期は、ナガコンブが8月、スジメが7月、アイヌワカメが5月だったが（Fig. 3-5）、各種の遊走子の放出盛期はその1ヶ月後であった（Table 1, 2）。ニュージーランドの*Ecklonia radiata*は、夏季に子嚢斑を形成するが、その時期には遊走子を放出しないことが報告されている（Novaczek 1984）。また、カルフォルニア南部の*Pterygophora californica*, *Eisenia arborea*および*Laminaria farlowii*は子嚢斑の形成期間の最初の2ヶ月間は遊走子を放出せず、形成期間の後半に遊走子を放出することが明らかにされている（Graham, 1999）。本研究の対象種も同様に、成熟期の前期には遊走子をほとんど放出せず、成熟期の中~後期に多くの遊走子を放出すると考えられる。

ナガコンブ遊走子の放出盛期と雑海藻駆除適期の関係

道東太平洋沿岸で行われている雑海藻駆除の生態的意義は、基質面の更新により遊走子の着生面が増加すること、配偶体または孢子体に必要な光または流動環境が改善されることであると考えられている（名畑, 1995）。道東太平洋沿岸で行われている雑海藻駆除の適期は、ナガ

Table 2 Mean monthly density and maturation periods of sporophytes, and monthly percentages of spores in four kelp species *Saccharina longissima*, *Saccharina coriacea*, *Costaria costata*, and *Alaria praelonga*.

	Jan.	Feb.	Mar.	Apr.	May	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.
Mean monthly density of sporophyte (ind./cm ²)	0.9	0.1	0.3	0.1	0.2	6.7	0.8	8.6	90.8 (25.7) ^{*1}	14.5	5.5	1.4
<i>Saccharina longissima</i>												
Maturation period of sporophytes (>1 year old)							←-----					
Monthly percentage of spores (%) ^{*2}	++		+				++	++	83.0		++	5.0
<i>Saccharina coriacea</i>												
Maturation period of sporophytes (>1 year old) ^{*3}							←-----					
Monthly percentage of spores (%)			+						5.0	45.8	47.3	++
<i>Costaria costata</i>												
Maturation period of sporophytes						←-----→						
Monthly percentage of spores (%)						++	12.3	76.7	6.9			
<i>Alaria praelonga</i>												
Maturation period of sporophytes						←-----						
Monthly percentage of spores (%)						10.5	32.5	14.3	20.7	18.0	++	+

The mean monthly density of kelp sporophytes was calculated from the density of kelp sporophytes that germinated on the membrane filters from June 2017 to December 2019.

^{*1} Excluded extreme high data for site A in September 2019

^{*2} Monthly percentage of spores = $\frac{\text{number of spores in each month}}{\text{total number of spores in this study}} \times 100$

^{*3} Referenced from Sasaki et al. (1960) and Kawashima (2012)

+ indicates < 1%, ++ indicates 1-5%

コンブおよび雑海藻の再生産時期から冬季(11~1月)とされている(阿部, 1995; 名畑, 1995)。一方, 釧路管内浜中町のナガコンブ漁場で8~3月に雑海藻を駆除した結果, 8または9月に駆除を行った試験区では雑海藻の現存量が増加したが, 10~3月に駆除を行った試験区では雑海藻はほとんど見られず, ナガコンブの現存量が著しく増加したことが報告されている(寺井, 2016)。

本研究の結果, ナガコンブ遊走子の放出盛期は9月であることが明らかとなり, 10~3月は雑海藻であるスジメやアイヌワカメだけではなく, ナガコンブの遊走子数も少ないことが分かった(Fig. 6, Table 1)。寺井(2016)の報告と併せて考えると, 雑海藻駆除によってナガコンブ群落が形成される時期は, 遊走子放出盛期である9月ではなく, 海水中の遊走子数が少ない10~3月であると言える。10~3月に放出されたごく少数の遊走子が着生し, ナガコンブ群落が形成される可能性も考えられる。しかし, 年間に放出されるナガコンブ遊走子数の8割以上が盛期である9月に放出されること(Table 2), 天然海域において成熟が抑制された状態で長期間生存するナガコンブ配偶体の存在が示唆されていることから(佐々木ら, 1973a), 10~3月の雑海藻駆除によるナガコンブ群落の形成には, 盛期に放出された遊走子が最も寄与していると推察される。これらのことから, 道東太平洋沿岸で冬季に行われている雑海藻駆除の効果は, 遊走子の着生面増加のための基質更新効果ではなく, 駆除時にはすでに海底に存在する配偶体または幼孢子体の生育環境の改善効果であると考えられる。雑海藻駆除の適期は, 有用コンブ類または雑海藻の再生産時期から推定されていたが, 雑海藻駆除によって有用コンブ類の生活史初期の生育環境が改善される条件を考慮して再検討する必要があるだろう。

本研究では, 培養法によるコンブ目海藻の幼孢子体数とリアルタイムPCRで推定した遊走子数から, ナガコンブ, ガッガラコンブ, スジメおよびアイヌワカメ遊走子の放出盛期を明らかにし, 孢子体の成熟期との関係を明らかにした。また, 雑海藻駆除によるナガコンブ群落の再生機序や駆除適期の再検討に必要な生態的な知見が得られた。今後は, 雑海藻駆除によるナガコンブ群落の再生をより効果的に行うために, 駆除時期の水温や栄養塩環境, 雑海藻駆除により改善される光や流動環境が有用コンブ類の初期生態に与える影響や有用コンブ類の遊走子の空間分布を明らかにし, 最大効果が期待できる駆除の適期や適地の特性を明らかにする必要があると考える。

謝 辞

本研究の遂行にあたり, 野外調査, 試料採取等でご尽力を賜った落石漁業協同組合, 根室地区水産技術普及指導所, 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産資源研究所釧路拠点(旧北海道区水産研究所)の関係諸氏に著者らの深甚なる謝意を表します。また本稿の作成にあたり, 丁寧な査読と貴重なご意見を賜った査読者の方々に謝意を表します。なお本研究は, 平成28~30年度農林水産業・食品産業科学技術研究推進事業(農林水産省 農林水産技術会議)「道東海域の雑海藻を原料とした水産無脊椎動物用餌料の開発と利用」, 平成29~31年度水産基盤整備調査委託事業(水産庁)「天然コンブの生育に好適な海洋環境条件の解明に基づく漁場造成適地選定手法の開発」により実施した。

引用文献

- 阿部英治. 雑海藻駆除によるコンブ漁場の再生技術. 釧路水試だより 1995; 72: 4-8.
- Bobadilla M, Santelices B. A new technique for simultaneous collection of macroalgal propagules in the water column. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2004; 298: 125-131.
- Graham MH. Identification of kelp zoospores from in situ plankton samples. *Mar. Biol.* 1999; 135: 709-720.
- 長谷川由雄, 福原英司. コンブの増殖に関する調査(II). 北水試月報 1958; 15: 69-76.
- 幡宮輝雄. コンブ生産安定に向けた北海道の取り組み. 水産工学 2014; 51: 75-77
- 北海道立総合研究機構釧路水産試験場. 11道東海域の雑海藻駆除を原料とした水産無脊椎動物用餌料の開発と利用(公募型研究). 「平成29年度道総研釧路水産試験場事業報告書」, 釧路. 2019; 93-95.
- 北海道水産林務部. 昭和45年度~令和元年度北海道水産現勢. 札幌. 1971~2020.
- 気象庁: “海水域面積の長期変化傾向(オホーツク海)” 気象庁ホームページ (https://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/shindan/a_1/series_okhotsk/series_okhotsk.html (2021)) (2022.3.18)
- 川嶋昭二. 有用海藻の生物学 6コンブ. 「有用海藻誌(大野正夫編著)」内田老鶴圃, 東京. 2004.
- 川嶋昭二. 「日本産寒海性コンブ類の形態と分類」生物研究社, 東京. 2012.
- 釧路地方気象台. “釧路の海水現象の初終日記録(統計期間:1946年~2021年)” 釧路地方気象台ホームページ (<https://www.jma-net.go.jp/kushiro/bosai/kaiyou/kaiyou>

- ou.html (2021)) (2022.3.18)
- 名畑進一. コンブの遊走子の生態に関する研究 (1). 北海道立水産試験場研究報告 1989 ; 32 : 11-17.
- 名畑進一. 道東でのコンブ漁場の磯掃除. 釧路水試だより 1990 ; 63 : 10-15.
- 名畑進一. 北海道東部沿岸のコンブ類. 日本水産学会誌 1995 ; 61 : 101-102.
- 名畑進一, 酒井勇一. 雑海藻駆除によるコンブ漁場の活性化試験. 平成5年度釧路水産試験場事業報告書 1994 ; 171-176.
- Nagasato C, Kawamoto H, Tomioka T, Tsuyuzaki S, Kosugi C, Kato T, Motomura T. Quantification of laminarialean zoospores in seawater by real-time PCR. *Phycol. Res.* 2020 ; 68 : 57-62.
- Novaczek I. Development and phenology of *Ecklonia radiata* at two depths in Goat Island Bay, New Zealand. *Mar. Biol.* 1984 ; 81 : 189-197.
- 坂田雅之, 徐寿明, 源利文. 環境DNA分析の概要. 「環境DNA 生態系の真の姿を読み解く (土井秀幸, 近藤倫生編)」共立出版, 東京. 2021.
- Sasaki H, Kawai H. Taxonomic revision of the genus *Chorda* (Chordaceae, Laminariales) on the basis of sporophyte anatomy and molecular phylogeny. *Phycologia* 2007 ; 46 : 10-21.
- 佐々木正義. 北海道のコンブ漁業の現状. 北水試だより 2017 ; 94 : 5-9
- 佐々木茂. 羅臼産スジメの生活様式. 北水試月報 1978 ; 35 (11-12) : 1-10.
- 佐々木茂, 岩井肇, 中島静夫. 冬季発芽群の生活様式. 「ナガコンブ *Laminaria angustata* var. *longissima* (M.) MIYABEの生活様式に関する研究 (佐々木茂編)」北海道立釧路水産試験場ほか, 釧路.1973a ; 1-50.
- 佐々木茂, 川嶋昭二, 黒滝茂, 上田稔. 浜中町のコンブについて. 北水試月報 1966 ; 23 : 502-513.
- 佐々木茂, 清水富士雄, 本間瑛, 金田清太郎. 冬季発芽群 (2) および夏季発芽群 (2) の生活様式. 「ナガコンブ *Laminaria angustata* var. *longissima* (M.) MIYABEの生活様式に関する研究 (佐々木茂編)」北海道立釧路水産試験場ほか, 釧路.1973b ; 1-50.
- 鈴木雅大, 羽生田岳昭, 川井浩史. 日本周辺に分布する褐藻ツルモ属の系統地理学的解析. *藻類* 2018 ; 66 : 80.
- 高原輝彦, 山中裕樹, 源利文, 土居秀幸, 内井喜美子. 環境DNA分析の手法開発の現状～淡水域の研究事例を中心にして～. 2016 ; 66 : 583-599.
- 高谷義幸. リアルタイムPCRを用いたコンブ遊走子定量法の改良 (技術報告). 北海道水産試験場研究報告 2020 ; 98 : 25-29.
- 高谷義幸, 秋野秀樹, 四ツ倉典滋. リアルタイムPCRを用いたホソメコンブ遊走子の定量法 (技術報告). 北海道水産試験場研究報告 2016 ; 90 : 13-16.
- 高谷義幸, 合田浩朗. リアルタイムPCR法で推定した北海道東部海域におけるアナメ, スジメ, アイヌワカメの遊走子放出時期 (資料). 北海道水産試験場研究報告 2019 ; 95 : 33-38.
- Tatewaki M. Formation of a crustaceous sporophyte with unilocular sporangia in *Scytosiphon lomentaria*. *Phycologia* 1966 ; 6 : 62-66.
- 館脇正和, 水野真. 藻類各種, 特に褐藻に対する二酸化ゲルマニウムの生長阻害. *藻類* 1979 ; 27 : 205-212.
- 寺井稔. 雑海藻の駆除によるコンブ漁場の保全について. *水産工学* 2014 ; 51 : 55-58.
- 四ツ倉典滋. 日本産コンブ目植物の分類体系. *Algal Resources* 2010 ; 3 : 193-198.
- 吉田忠生. 「新日本海藻誌」内田老鶴圃, 東京. 1998.
- 吉田忠生, 鈴木雅大, 吉永一男. 日本産海藻目録 (2015年改訂版). *藻類* 2015 ; 63 : 129-189.