

総 説

温暖化による大型褐藻類の生育反応および分布変動

馬場将輔* §

Growth Responses and Distributional Changes of Large Brown Seaweeds due to Global Warming

Masasuke Baba * §

要約: 水温は海藻類の生育や地理的分布に影響を及ぼす重要な環境要因の一つである。本総説では藻場を構成する大型褐藻類ホンダワラ類, アラメ・カジメ類およびコンブ類について, 温暖化影響を把握するために重要な指標である生育と温度の関係を室内培養実験により調べた文献情報の収集を行い, 種別の温度特性を整理した。ついで, 近年の日本近海の温暖化傾向に伴う藻場構成種の変化傾向をまとめた。そのうえで, 今世紀末までに想定される気候変動シナリオに基づく海水温の上昇に伴う藻場の変化傾向を予測した国内外の報告を概説した。大型褐藻類では, 温暖化による水温上昇の影響がホンダワラ類よりもアラメ・カジメ類およびコンブ類において現れやすいことが, 室内培養実験データ, 現場調査でのモニタリング, 将来的な分布変化予測から明らかになった。

キーワード: アラメ・カジメ類, コンブ類, ホンダワラ類, 温暖化, 大型褐藻類, 藻場, 成長適温, 生育上限温度

まえがき

沿岸域に広がる大型褐藻類による藻場は, 一次生産の場として, また多くの海産生物に生息場と餌場を提供する生態系として重要である (Steneck *et al.*, 2002; Harley *et al.*, 2012)。藻場を形成する大型褐藻類は, 林冠構成種あるいは生息場形成種と呼ばれるコンブ目のアラメ・カジメ類およびコンブ類, ヒバマタ目のホンダワラ類が主要なものである (水産庁, 2007; Teagle and Smale, 2018; 環境省自然環境局生物多様性センター, 2020)。

水温は海藻類の生活史の各発育段階に密接に関連し, 地理的分布を決める環境要因のひとつである (van den Hoek, 1982; Lüning, 1984; Breeman, 1988; Bartsch *et al.*, 2012; Eggert, 2012)。海藻類

の温度に対する成長や成熟に関連する生理特性 (成長適温, 生育上限温度) は, 温暖化に対する海藻類への影響を把握するために重要な指標である (Walther *et al.*, 2002; Wernberg *et al.*, 2011)。そのうち生活史の初期段階である発芽体は, 成体に比較して環境変化に対して脆弱であることが知られている (Santelices, 1990; Vadas *et al.*, 1992; Coelho *et al.*, 2000; Capdevila *et al.*, 2018)。さらに, 異形世代交代を行うコンブ目の種において, 温暖化の影響を評価する際に必須である微小な配偶体世代への影響知見は, 巨視的な孢子体世代に比較すると十分とは言えない (Schiel and Foster, 2006; Harley *et al.*, 2012)。

気候変動に伴う海水温の上昇傾向, 植食性動物による食害, 沿岸域の環境変化などにより藻場の

(2020年10月23日受付, 2020年12月23日受理)

* 公益財団法人海洋生物環境研究所 中央研究所 (〒299-5105 千葉県夷隅郡御宿町岩和田300番地)

§ E-mail: baba@kaiseiken.or.jp

減少が世界中から報告されている (Krumhansl *et al.*, 2016; Wernberg *et al.*, 2019; Smale, 2020)。日本国内の藻場面積は、第4回自然環境基礎調査 (1988~1992年度) では201,212haであったが、「藻場・干潟環境保全調査」(2000~2002年度) においてその約41%の藻場について情報が得られ、18,538haが減少していることが明らかになった (水産庁, 2009; 秋本ら, 2009)。減少の程度は地域により異なり、九州西岸・本州南部太平洋沿岸が最も大きいことが指摘されている。さらに2016年において全国の藻場面積は、126,000haであると報告されている (水産庁, 2019)。

気象庁より2020年3月に発表された日本近海における2019年までの約100年間の海域平均海面温度の上昇率は、1.14°C /100年である。そのうち日本海沿岸や西日本沿岸では上昇率が1.20~1.72°C /100年であり、国内の他沿岸域よりも大きくなっている (気象庁, 2020)。この海水温の上昇傾向に伴い、西日本各地の藻場では藻場を形成する大型褐藻類の衰退傾向、群落構造の変化が報告されている (平岡ら, 2005; Haraguchi and Sekida, 2008; 桐山, 2009; 吉田ら, 2009; Tanaka *et al.*, 2012, 2020; 清本ら, 2018)。

国内における気候変動による影響把握および将来予測の対応のため、「日本における気候変動による影響に関する評価報告書 (第2次影響評価報告書 (テクニカルレポート)) (案)」において、温帯域以北の海藻藻場等における動植物の分布変化、生物季節 (年間の生活史) の変化、種組成や現存量等の変化が取り扱われている (中央環境審議会, 2020)。また、海水温上昇による海藻類の枯死、種組成変化、分布域の北上への対応策の一例として、養殖対象の海藻類について高水温耐性株の作出と移植が挙げられている (水産庁, 2017)。

公益財団法人 海洋生物環境研究所では海生生物に対する温度影響について様々な室内実験によりデータを蓄積し、その研究成果の一部を影響評価ツールとして公開している。海藻類に関する温度影響データは「室内培養による海藻類の成長 (成熟) 適温と上限温度」である。本報告では、そのうち藻場を構成する大型褐藻類であるホンダワラ類、コンブ類 (アラメ・カジメ類およびコンブ類) に関して、生育に係わる温度反応について室内培養実験による文献情報を整理して解説し、併せて近年の日本沿岸における温暖化傾向による藻場の

変化事例を概説する。次に、地球温暖化による気候変動に関連する海水温上昇傾向により、大型褐藻類の生育や分布域に及ぼす影響をIPCC気候変動シナリオに基づき予測した論文を概説する。なお、本報告において和名とともに併記した学名は吉田ら (2015) に従ったほか、2015年以降に遺伝子解析結果をもとに学名が変更されている種については、それを採用した。

室内培養による大型褐藻類の成長適温と生育上限温度

ホンダワラ類

ホンダワラ類は主に日本本土各地の温帯域に分布する温帯性種、南西諸島各地の亜熱帯および温帯域のなかで亜熱帯に近い暖温帯に分布する亜熱帯・暖温帯性種に大別される (田中ら, 2013; 豊谷ら, 2014)。本報告ではホンダワラ類の分布域について、この区分を使用する。これまでに成長適温と生育上限温度が報告されているホンダワラ類は18種であり、その大半が温帯性種であり、亜熱帯・暖温帯性種はキレバモク *Sargassum alternato-pinnatum* とヒイラギモク *Sargassum ilicifolium* のみである (第1表)。それらを発育段階別にみると発芽体が12種、成体が15種である。

ホンダワラ類の成長適温と生育上限温度 ホンダワラ類の生育と温度の関係について、発芽体の成長適温は成熟時期や卵放出期の水温範囲あるいはそれよりもやや高くなることが知られている (De Wreede, 1976, 1978; 梅崎, 1985; 原口ら, 2005; 馬場, 2007, 2011a; Zhao *et al.*, 2008)。また、発育段階が進むと成長適温が低下し低温側へ移行する傾向がみられる (松井・大貝, 1981; Choi *et al.*, 2008; 吉田ら, 2008b; 馬場, 2011a)。

ホンダワラ類成体の成長適温範囲と成熟時期の水温の関係について山口県産ホンダワラ類について類型化が試みられ (原口ら, 2005)、低温型 (15~20°C; アカモク *Sargassum horneri*, マメタワラ *Sargassum piluliferum*, イソモク *Sargassum hemiphyllum*, トゲモク *Sargassum micracanthum*)、高温型 (20~25°C あるいは 25°C; ヤツマタモク *Sargassum patens*, ノコギリモク *Sargassum macrocarpum*, ホンダワラ *Sargassum fulvellum*) および広温型 (10~25°C あるいは 15~25°C; ウミトラノオ *Sargassum*

thunbergii, ジョロモク *Myagropsis myagroides*) に3区分して、成長適温が成熟時期の水温範囲に近くなるのが指摘されている。この類型化を他の産地についてみると、新潟県産ホンダワラ類ではヨレモク *Sargassum siliquastrum* が低温型、イソモク、ヤツマタモク、マメタワラが広温型になる(馬場, 2014) ほか、高知県産トゲモク (Haraguchi *et al.*, 2009), 山口県産ヒジキ *Sargassum fusiforme* (村瀬ら, 2015) および千葉県産オオバモク *Sargassum ringgoldianum* ssp. *ringgoldianum* (馬場, 2011a) が高温型に該当する。

村瀬・野田 (2018) は温帯性ホンダワラ類7種について生育上限温度に関する既往知見を整理し、産地、生育水深および生活型(一年生種・多年生種)の観点から比較を行った。この比較では産地が異なる発芽体と成体での比較が含まれるが、一年生種であるアカモク成体の成長適温は、その他の多年生種よりもかなり低い値を示すほか、発芽体と成体での温度特性の違いを指摘している。

第1表に整理したホンダワラ類各種の成長適温および生育上限温度の報告では、供試材料の大きさ、設定した温度や光量条件、培養期間などの培養条件は一定ではない。そのため発育段階あるいは産地間での比較をより厳密に行うには、これらの条件を統一することが望まれる(吉田, 2005; 村瀬ら, 2015; Cornwall *et al.*, 2019)。

生育上限温度が明らかになっているホンダワラ類18種では、分布域の夏季水温の上限は25~29°Cである(第1表)。そのうち温帯性種であるアカモク、トゲモクとイソモク(山口県産)、亜熱帯・暖温帯性種であるキレバモクおよびヒイラギモクでは、生育上限温度は27°Cであり、その他の種は30~34°Cである。したがって将来予測される海水温上昇傾向に対して、これら5種は高水温化に対する耐性が弱く、一方、その他の種はより高温耐性があり適応能力が高いことが示唆される。

発芽体の成長適温が30°Cに達する種がみられるが、この発芽体の高温条件(30°C)での成長と地理的分布の関係について、南西諸島まで分布域を持つヤツマタモクは、九州南部が分布南限であるアカモク、タマハハキモク *Sargassum muticum*, ノコギリモクよりも高温条件で成長阻害が少ないことが報告された(吉田, 2005)。また、潮間帯下部に生育するヒジキは、夏季の低潮時に高温度

の環境下におかれるため優れた高温耐性を持つことが指摘された(村瀬ら, 2015)。

このほか国内に分布する亜熱帯性種のホンダワラに関する温度特性について台湾南部産4種で成体の成長適温が報告され、アツバモク *Sargassum aquifolium* (*Sargassum berberifolium* として) が20~25°C, ヒイラギモク (*Sargassum sanderi* として) およびコバモク *Sargassum polycystum* が25°C, キシュウモク *Sargassum siliquosum* が30°Cである(Hwang *et al.*, 2004)。また中国海南省産コバモクでは成体の成長適温が23°Cとされている(Zou *et al.*, 2018)。

ホンダワラ藻場の変化 西日本では海水温の上昇傾向に伴い、既存のホンダワラ藻場の種組成が変化し、温帯性種から亜熱帯・暖温帯性種に置き換わる事例が報告され、温暖化傾向をモニタリングするうえでの指標とされている(平岡ら, 2005; 原口ら, 2006; Haraguchi and Sekida, 2008; 桐山, 2009; 吉田ら, 2009; 吉村ら, 2009; Tanaka *et al.*, 2012; 島袋, 2017, 2020)。鹿児島県を含む九州南部は、温帯性海藻と熱帯・亜熱帯性海藻の分布が重なる推移帯であり、環境変動に関連して冬季や夏季の水温が長期的に変化する場合、海藻植生は変化することが懸念される(寺田ら, 2004; 土屋ら, 2012)。この変化を把握するため、鹿児島県沿岸では藻場を構成する多くのホンダワラ類について季節的消長、分布や生理特性が調査され、環境要因との関連が検討された(土屋ら, 2011, 2012; 中島ら, 2013; 暁谷ら, 2014)。

黒潮の経路にあたる高知県の土佐湾沿岸では、過去40年間で年間表面海水温が0.3°C/10年間の上昇傾向にあり温暖化が進行し、亜熱帯の海域に変化しつつある(平岡ら, 2005; Tanaka *et al.*, 2012)。それに伴いカジメ *Ecklonia cava* が広範囲にわたり消失し、ホンダワラ類では温帯性種の減少および亜熱帯・暖温帯性種であるキレバモクおよびマジリモク *Sargassum carpophyllum* の初記録、ヒイラギモク(フタエモクとして)の分布拡大が報告されている(原口ら, 2006; Tanaka *et al.*, 2012)。日本に生育するホンダワラ類のうち亜熱帯・暖温帯性種に関する温度特性の知見は極めて限定的であることから、その温度特性を実験的に把握して今後の分布変化予想に対応することが求められる(吉田ら, 2009; 馬場, 2014)。

コンブ類

日本沿岸域に生育するコンブ類は分布範囲の違いから、北海道と本州太平洋岸北部に生育する寒海性コンブ類、本州太平洋岸中・南部および日本海岸全域に生育する暖海性コンブ類に大別される(川嶋, 1989)。本報告ではコンブ類の分布域について、この区分を使用する。寒海性コンブ類にはネコアシコンブ属、ゴヘイコンブ属、コンブ属、アナメ属、スジメ属、アイヌワカメ属が、また暖海性コンブ類にはアラメ属、カジメ属、アントクメ属、ワカメ属が含まれる(川嶋, 1989; 吉田ら, 2015)。なお、ワカメ *Undaria pinnatifida* は例外的に北海道から鹿児島県の本土地域まで広域に分布する。ここでは、これまでに公表されている室内培養実験によるコンブ類の成長適温と生育上限温度等に関する知見について、寒海性および暖海性コンブ類に分け、種別に整理して第2, 3表に示す。

コンブ類の成長適温と生育上限温度 寒海性コンブ類に関する知見はコンブ科6種3変種、アナメ科2種、チガイソ科1種であり、暖海性コンブ類の知見に比較すると限定的である(第2表)。その主要な報告は配偶体の成長と成熟(岡田・三本菅, 1980)、配偶体の生育上限温度(tom Dieck, 1993)、幼胞子体の成長(岡田ら, 1985)である。寒海性コンブ類の配偶体では、成長適温が知られている種はマコンブ *Saccharina japonica*、ナガコンブ *Saccharina longissima* に限られるほか、生育上限温度が10種において報告され24~27°Cの範囲にある。幼胞子体の成長適温は、コンブ属の各種が5~12.5°Cの範囲にあるほか、アナメ *Agarum clathratum* とチガイソ *Alaria crassifolia* が5~10°C、スジメ *Costaria costata* が5~17.5°Cの範囲にある。しかし、寒海性コンブ類の胞子体では生育上限温度の知見は乏しく、ガゴメコンブ *Saccharina sculpera* で幼胞子体において25°Cで枯死すると報告されているに過ぎない(桐原ら, 2003, ガゴメとして)。

暖海性コンブ類に関する知見は、チガイソ科3種、カジメ科6種であり、養殖対象種であるワカメのほか、本州から九州における主要な藻場構成種であるカジメ、クロメ *Ecklonia kurome*、ツルアラメ *Ecklonia cava* spp. *stolonifera*、アラメ *Eisenia bicyclis*、サガラメ *Eisenia nipponica* の生育に関する温度特性は知見が多い(第3表)。こ

れらカジメ科の5種では、成長適温は配偶体が15~27°C、胞子体(幼胞子体)が10~20°Cの範囲にあり、また生育上限温度は配偶体4種が28~30°C、胞子体4種が26~29°Cの範囲にある。暖海性コンブ類の成長適温と生育上限温度は、寒海性の種よりも高温側に位置する傾向が明らかである。

コンブ藻場の変化 近年の温暖化傾向に伴う寒海性および暖海性コンブ類の分布変化について、青森県下北半島の大間崎周辺海域で詳細な植生調査により報告された(Kirihara *et al.*, 2006)。それによると寒海性種であるマコンブ、チガイソ、スジメが減少し、それに代わり暖海性種であるアオワカメ *Undaria peterseniana*、ツルアラメのほか、ワカメが増加したことを明らかにし、冬季の海水温上昇傾向がこれらコンブ目海藻の分布と現存量に影響を及ぼしたことが指摘されている。このうち、ツルアラメは1982年に大間崎で初めて生育が確認された種である。さらに、この種組成の変化を配偶体の成熟上限温度と現存量の関係から検討し、成熟上限温度が22°C以上であるワカメおよびツルアラメは現存量が増加する一方、20°Cを下回るマコンブ、チガイソ、スジメは減少する傾向が確認された。そして2017年に実施された聞き取り調査の結果から、青森県日本海岸におけるマコンブ生育場の南限は、2000年の調査から約15km北上した可能性が明らかになった(藤川・桐原, 2018)。

北海道日本海北部の礼文島では、漁獲対象となる2年目のリシリコンブ *Saccharina japonica* var. *ochotensis* の減産が顕著であり、冬季水温が高いことが1年目から2年目への移行率を低くしている要因の一つであると示唆された(川井ら, 2016; 川井・四ツ倉, 2018)。このほか、礼文島では1993年~2014年までの調査結果から、リシリコンブと生息地を競合する関係にあるホンダワラ類のヨレモクの分布域が拡大し、本種の成熟時期である8月の水温が上昇したことが原因の一つである可能性が指摘された(Kawai *et al.*, 2016)。

三重県産ワカメ、ヒロメ *Undaria undarioides* の培養実験により、これらの2種の国内での水平分布は、配偶体の成熟適温および幼胞子体の低温耐性の違いにより規制されることが示された(Morita *et al.*, 2003a, 2003b)。2種の配偶体の成熟適温はワカメが10~15°C、ヒロメが21°Cであり、また、幼胞子体の低温側の生育限界温度はワカメが5°C以下、ヒロメが15°Cあった。この温度特性

馬場：温暖化による大型褐藻類の生育反応と分布変動

第1表 ホンダワラ類に関する分布域の水温範囲，成長適温および生育上限温度の比較

種名	分布域 ^{*1}	分布域の水温範囲(°C) ^{*2}	発育段階	産地	成長適温(°C)	生育上限温度(°C)	出典
フシスジモク	温帯	(-1)-27	発芽体	北海道 新潟県	15 25	— 32	川越ら(2005) 馬場(2007, 2011b)
アカモク	温帯	4-28	発芽体	(記述なし) 広島県 新潟県	18-27 20-25 25	— — 31	松井・大貝(1981) Yoshida <i>et al.</i> (1999) 馬場(2007, 2011b)
			成体	(記述なし) 山口県	15-21 15-20	— 27	松井・大貝(1981) 原口ら(2005)
タマハハキモク	温帯	6-27 ^{*3}	発芽体	広島県	20-25	—	吉田(2005)
ホンダワラ	温帯	5-26 ^{*3}	成体	山口県	20-25	30	原口ら(2005)
トゲモク	温帯	5-27 ^{*3}	成体	山口県 高知県	15-20 20 ^{*4} , 25 ^{*5}	27 31 ^{*4}	原口ら(2005) Haraguchi <i>et al.</i> (2009)
ヒジキ	温帯	5-28	発芽体	千葉県	25-30	32	馬場(2007, 2011b)
			成体	山口県	25	32	村瀬ら(2015)
ウミトラノオ	温帯	(-2)-28	発芽体	宮城県 新潟県	25 23-26	— 34	小河(1981) 馬場(2011a)
			成体	山口県 新潟県	15-25 17-23	31 31	原口ら(2005) 馬場(2011a)
シダモク	温帯	8-27 ^{*3}	発芽体	広島県	20-25	—	Yoshida <i>et al.</i> (1999)
イソモク	温帯	7-28	発芽体	新潟県	25-30	32	馬場(2007, 2011b)
			成体	山口県 新潟県	15-20 17-23	27 30	原口ら(2005) 馬場(2014)
ノコギリモク	温帯	6-28	発芽体	広島県 山口県	25-30 20-25	— —	吉田ら(1997) 村瀬(2001)
			成体	山口県	25	31	原口ら(2005)
ヒラネジモク	温帯	13-27	成体	高知県	15-30 ^{*4} , 25 ^{*5}	32 ^{*4}	Haraguchi <i>et al.</i> (2009)
マメタワラ	温帯	5-27	発芽体	高知県 新潟県	18-20 25-30	— 32	Ohno(1969) 馬場(2007, 2011b)
			成体	山口県 新潟県	15-20 17-23	30 32	原口ら(2005) 馬場(2014)
オオバモク	温帯	7-25 ^{*3, 6}	発芽体	千葉県	20-26	32	馬場(2011a)
			成体	千葉県	20-23	31	馬場(2011a)
ジョロモク	温帯	6-27	発芽体	新潟県	20-25	31	馬場(2007, 2011b)
			成体	山口県 新潟県	10-25 14-23	30 30	原口ら(2005) 馬場(2014)
ヨレモク	温帯	5-27	発芽体	広島県 新潟県	15-20 25	— 32	月舘(1984) 馬場(2007, 2011b)
			成体	新潟県	17-20	31	馬場(2014)
ヤツマタモク	温帯	6-28	発芽体	(記述なし) 山口県, 大分県 広島県 新潟県	25-28 20 25 25	— — — 33	松井・大貝(1981) 月舘(1984) 吉田(2005) 馬場(2007, 2011b)
			成体	(記述なし) 山口県 新潟県	21-30 20-25 14-23	— 31 32	松井・大貝(1981) 原口ら(2005) 馬場(2014)
キレバモク	亜熱帯・暖温帯	14-29 ^{*7}	成体	宮崎県	14-21	27	吉田ら(2008a)
ヒイラギモク	亜熱帯・暖温帯	13-28 ^{*7}	発芽体	高知県	25	—	Haraguchi <i>et al.</i> (2018)
			成体	高知県 宮崎県	25-30 16-21	— 27	Haraguchi <i>et al.</i> (2018) 吉田ら(2008a, フタエモクとして)

^{*1}田中ら(2013) および豊谷ら(2014) による分布区分, 温帯(主に日本本土各地), 亜熱帯・暖温帯(亜熱帯および温帯のなかで亜熱帯に近い暖温帯)

^{*2}須藤(1992)による範囲, ^{*3}Yoshida(1983)の分布域を元に須藤(1992)の水温を適用, ^{*4}10月採集個体, ^{*5}3月採集個体

^{*6}亜種 *ringgoldianum* の分布域の水温であり, 主に西日本に分布する亜種ヤナギモク *S. ringgoldianum* subsp. *coreanum* を含まない。

^{*7}キレバモクは島袋(2014), ヒイラギモクは島袋(2015)の分布域を元に須藤(1992)の水温を適用

馬場：温暖化による大型褐藻類の生育反応と分布変動

第2表 寒海性コンブ類に関する分布域の水温範囲，配偶体および胞子体の成長適温と生育上限温度，成熟適温の比較

種名	分布域の水 温範囲 (°C)*1	発育段階	産地	成長適温 (°C)	生育上限温度(°C)	成熟適温(°C)	出典
コンブ科							
ミツイシコンブ	(-2)-20	配偶体	北海道	-	24-26 (雌), 23-25 (雄)	-	tom Dieck (1993)
ガツガラコンブ	(-2)-16	配偶体	日本	-	24-25 (雌), 25 (雄)	-	tom Dieck (1993)
トロロコンブ	(-2)-16	配偶体	日本	-	25-26 (雄)	-	tom Dieck (1993)
マコンブ	(1)-24*2	配偶体	北海道	18-20	-	8-13	岡田・三本菅 (1980)
			北海道	-	25-26 (雌), 26-27 (雄)	-	tom Dieck (1993)
		幼胞子体	北海道	11.7	-	-	岡田ら (1985)
		北海道	5-10	-	-	-	Nakahara (1984)
オニココンブ	(-2)-16	配偶体	北海道	-	-	3-18	岡田ら (1985)
			日本	-	25-26 (雄)	-	tom Dieck (1993)
		幼胞子体	北海道	10.8	-	-	岡田ら (1985)
リシリコンブ	(-2)-21	配偶体	北海道	-	-	8-18	岡田ら (1985)
		幼胞子体	北海道	11.4	-	-	岡田ら (1985)
ホソメコンブ	5-23	配偶体	北海道	-	-	3-18	岡田・三本菅 (1980)
			日本	-	25-26 (雌), 24-26 (雄)	-	tom Dieck (1993)
		幼胞子体	北海道	11.5	-	-	岡田ら (1985)
ナガコンブ	(-2)-16	配偶体	北海道	18-20	-	3-13	岡田・三本菅 (1980)
			北海道	-	24-25 (雌雄)	-	tom Dieck (1993)
		幼胞子体	北海道	11.0	-	-	岡田ら (1985)
ガゴメコンブ	2-24	配偶体	日本	-	26 (雌), 25-26 (雄)	-	tom Dieck (1993)
		幼胞子体	青森県	10	[25°Cで枯死]	-	桐原ら (2003, ガゴメとして)
		胞子体 (サイズ不明)	北海道	12.5	-	-	前田ら (2020, ガゴメとして)
アナメ科							
アナメ	(-2)-24*2	幼胞子体	北海道	5-10	-	-	Nakahara (1984)
スジメ	(-2)-24	配偶体	日本	-	26-27 (雌), 25-27 (雄)	-	tom Dieck (1993)
		幼胞子体	青森県	5-17.5	-	-	山内ら (2003)
チガイ科							
チガイソ	0-21	配偶体	日本	-	24-26 (雌), 26 (雄)	-	tom Dieck (1993)
		幼胞子体	北海道	5-10	-	-	Nakahara (1984)

*1川嶋 (1989) の分布域を元に須藤 (1992) の水温を適用, *2須藤 (1992) による範囲

馬場：温暖化による大型褐藻類の生育反応と分布変動

第3表 暖海性コンブ類に関する分布域の水温範囲, 配偶体および胞子体の成長適温, 生育上限温度, 成熟適温の比較

種名	分布域の水 温範囲 (°C)*1	発育段階	産地	成長適温 (°C)	生育上限 温度 (°C)	成熟適温 (°C)	成熟上限温度 (°C)	出典	
チガイソ科									
ワカメ	2-27	配偶体	北海道	-	20-23.4	12-17	-	木下・渋谷 (1944), 木下 (1947)	
			北海道	-	27-29 (雌), 28-29 (雄)	-	-	tom Dieck (1993)	
			宮城県	15-20	27.5-30	15-20	27.5	秋山 (1965)	
			愛知県	17-20	-	17-20	22-23	斎藤 (1956a; 1962)	
			三重県	20	28	10-15 (雌)	23 (雌)	Morita <i>et al.</i> (2003a)	
			京都府	-	-	8-15	-	古旗 (1964)	
			鹿児島県	20	-	-	-	Watanabe <i>et al.</i> (2014)	
			新潟県	22 (雌雄ともに)	28	15-22(雌雄と ともに)	24	馬場 (2008)	
			幼胞子体	宮城県	10-20	-	-	-	秋山 (1965)
			愛知県	10-17	-	-	-	-	斎藤 (1956b)
三重県	20	27	-	-	-	Morita <i>et al.</i> (2003b)			
新潟県	15	26	-	-	-	馬場 (2008)			
アオワカメ	5-26*2	配偶体	長崎県	17.5-20	-	-	-	右田 (1963)	
ヒロメ	13-26*2	配偶体	三重県	20	28	21(雌)	-	Morita <i>et al.</i> (2003a)	
			和歌山県	20-25	-	-	-	能登谷ら (1995)	
			幼胞子体	三重県	20	26	-	-	Morita <i>et al.</i> (2003b)
			和歌山県	15-20	-	-	-	能登谷ら (1995)	
カジメ科									
カジメ	10-27	配偶体	千葉県	25 (雌), 20 (雄)	-	-	-	太田 (1988)	
			和歌山県	22-25	-	18-22 (産地に より異なる)	-	田中ら (2008)	
			幼胞子体	千葉県	20	-	-	-	太田 (1988)
			三重県	20	28	-	-	鈴木 (2014)	
クロメ	8-27	配偶体	福井県	22-24 (雌), 20-22 (雄)	28	15-22	22-24	馬場 (2009)	
			山口県	15-27 (雌), 20-27 (雄)	29 (雌), 30 (雄)	-	23	鈴木 (2014)	
			和歌山県	22-25	-	14-25(産地に より異なる)	-	田中ら (2008)	
			宮崎県	25	-	17.5	23.5-25	成原 (1987)	
			幼胞子体	福井県	15	26	-	-	馬場 (2009)
			山口県	20	27	-	-	鈴木 (2014)	
			山口県	10-15	28	-	-	村瀬・野田 (2018)	
ツルアラメ	6-27	配偶体	青森県	20	[30°Cで枯死]	20	-	能登谷・足助 (1983)	
			山口県	20-25(雌), 20-27 (雄)	30(雌), 29(雄)	-	25	戸瀬 (2016)	
			幼胞子体	青森県	20	-	-	-	能登谷・足助 (1983)
			山口県	10	27	-	-	戸瀬 (2016)	

*1須藤 (1992)による範囲, *2川嶋 (1989) の分布域を元に須藤 (1992) の水温を適用

第3表 暖海性コンブ類に関する分布域の水溫範圍，配偶体および孢子体の成長適溫，生育上限溫度，成熟適溫の比較（続き）

種名	分布域の水溫範圍 (°C)*1	发育段階	産地	成長適溫 (°C)	生育上限溫度 (°C)	成熟適溫 (°C)	成熟上限溫度 (°C)	出典	
カジメ科									
アントクメ	13-28	配偶体	東京都	20-28(雌), 24-27(雄)	[30°Cで成長]	23°C以下	-	駒澤・坂西(2009)	
			東京都	20-26(雌), 23-27(雄)	30(雌), 31(雄)	23°C以下	-	Komazawa <i>et al.</i> (2015)	
		幼孢子体	東京都	14-22	28	-	-	Komazawa <i>et al.</i> (2015)	
アラメ	7-27	配偶体	宮城県	24	[24-28°Cの間]	16-20	[20-24°Cの間, 24°Cは未形成]	谷口・秋山(1982)	
			千葉県	25(雌), 20(雄)	-	20	-	太田(1988)	
			千葉県	24(雌), 18-22(雄)	30	18-22	24	馬場(2010)	
			神奈川県	15	-	-	-	Ohno(1969)	
			静岡県	20-25	30	21	-	倉島・前川(2003)	
			静岡県	15-20(雌雄)	[30°Cで枯死しない]	10-20	25	森(2007)	
		幼孢子体	日本	-	29(雌), 29-30(雄)	-	-	-	tom Dieck(1993)
			千葉県	20	-	-	-	-	太田(1988)
			千葉県	10-20	29	-	-	-	馬場(2010)
			静岡県	15	29	-	-	-	森(2007)
		瀬戸内海	10-15	[25°Cで枯死]	-	-	月館(1980)		
		山口県	10-15	-	-	-	村瀬・野田(2018)		
サガラメ	13-26*2	配偶体	静岡県	15-25(雌), 20-25(雄)	[30°Cで枯死]	15-20	[25-30°Cの間, 25°Cは遅れるが成熟]	林田ら(1999)	
			三重県	25-26	[30°Cで枯死しない]	10-25	26	森(2007)	
		幼孢子体	静岡県	10-20	-	-	-	林田ら(1999)	
			三重県	15	29	-	-	森(2007)	

*1須藤(1992)による範圍, *2川嶋(1989)の分布域を元に須藤(1992)の水溫を適用

の違いによりヒロメはワカメよりもより高温に適応し水溫の高い海域に分布できることが示唆された。養殖対象種であるワカメでは、温暖化による生育不良、養殖期間の短縮が各地から報告されている。長崎県では各地で養殖ワカメの種苗ロープおよび天然ワカメ群落で幼体が発生しない状況や成長異常がみられ、秋から冬にかけて水溫が平年よりも高く継続したことが原因である可能性が指摘された(桐山ら, 2018)。大分県国東半島沿岸では、水溫が平年よりも継続して高めの状態が続いたことから、天然ワカメの成長不良を引き起こし不漁につながったものと推定された。この結果から、ワカメの分布南限に近い海域ではわずかな水溫上昇でも、ワカメの生育に悪影響

を及ぼすことが指摘された(伊藤, 2001)。温暖化によるワカメ漁場環境の変化に対応する方法のひとつとして、徳島県において高水溫耐性品種の開発と現場での実用性の評価が実施され(棚田, 2016; 棚田ら, 2017, 2019)、その生育上限溫度も検討されている(村瀬ら, 2019)。

暖海性コンブ類について、冬季の海水溫上昇が藻場衰退の要因に挙げられる例は、高知県土佐湾のカジメ藻場(芹澤ら, 2000; Serisawa *et al.*, 2004)、静岡県御前崎のサガラメ藻場(芹澤・芹澤, 2012)、島根県沿岸のアラメ・クロメ藻場(吉田, 2016)がある。また愛知県沿岸域でも1998年以降にみられたサガラメ・カジメ群落の衰退およびその後の再生阻害の要因として、海域の高水溫化が

挙げられている（阿知波ら, 2014）。神奈川県の小田原沿岸では2016年から2017年にかけて冬季に高水温が続き、カジメ幼体の生育に悪影響を及ぼした可能性が指摘された（高村ら, 2019）。福岡県の筑前海では、2013年～2015年に実施した藻場面積調査の結果から、以前よりもアラメとツルアラメが減少し、ホンダワラ類が増加したことが分かった（日高ら, 2016）。

静岡県産サガラメ配偶体の培養結果から、成熟温度範囲がアラメよりもやや高温側に広く、これによりアラメよりも高い水温域に分布できると推察している（林田ら, 1999）。サガラメ配偶体の生育上限温度の知見はないが、三重県産では30°Cで枯死しないことが分かっている（森, 2007）。なおカリフォルニア産コンブ類9種の配偶体の培養結果から、配偶体の成長適温および成熟上限温度は南方に分布する種ほど高温側になる傾向が報告されている（Lüning and Neushul, 1978）。

アントクメ *Eckloniopsis radicata* は日本沿岸において最も低緯度まで分布するコンブ類の一年生海藻であり（川嶋, 1989; 駒澤ら, 2013）、夏季の高水温期を配偶体で過ごすため、胞子体の温度特性は多年生種よりも低いことが知られている。本種の配偶体は世界のコンブ類海藻で生育上限温度が最も高い種とされ、成長適温が20～28°C、生育上限温度が30～31°Cである（駒沢・坂西, 2009; Komazawa *et al.*, 2015）。伊豆大島産アントクメの培養実験結果から、本種の分布北限に近い伊豆大島、また分布南限である鹿児島県いちき串木野の年水温変動は、配偶体の成長および成熟の最適温度、幼胞子体の成長最適温度とよく一致し、低緯度での分布を可能にしていると考察されている（Komazawa *et al.*, 2015）。そして温暖化とともにアントクメの分布南限はしだいに北方へ移動することが予想されることから、生物指標として分布南限近くでモニタリングすべきであると強調されている。実際にアントクメの生育が確認されていた本種の分布南限に近い鹿児島県長島町では2016年に藻食性魚類の食害により群落が消失し、それ以降は回復しない状態が継続している（環境省自然環境局生物多様性センター, 2020; Terada *et al.*, 2021）。また、アントクメの本州日本海岸の南限は長崎県であるが、近年の海水温上昇傾向によりその南限域が北上していることが報告され（桐山, 2004; 桐山ら, 2004）、本種の本州太平洋岸の分布北限近くでは、神奈川県の実鶴半島で生

育が新たに確認された（横浜, 2009）。

西日本の藻場では、暖海性コンブ類であるアラメ、クロメが衰退して、ホンダワラ類が繁茂する群落構造の変化が多数観察されている（吉田ら, 2009; Tanaka *et al.*, 2012; 村瀬, 2014）。この要因のひとつとして、暖海性コンブ類とホンダワラ類の温度耐性の違いが指摘されており（馬場, 2015; 村瀬・野田, 2018）、暖海性コンブ類は温暖化による海水温上昇の影響を受けやすいグループであることが推察される。このコンブ類とヒバマタ類の種間における温度特性の違いについて、南西オーストラリア沿岸に分布する主要な藻場構成種であるカジメ属の一種 *Ecklonia radiata* およびヒバマタ類の *Scytothalia dorycarpa* とホンダワラ属の一種 *Sargassum fallax* の3種のあいだで室内培養による比較が行われ、生育適温範囲はホンダワラ類が最も高温側に広がり耐性があり、次いで *E. radiata*, *S. dorycarpa* の順であると報告されている（Wernberg *et al.*, 2016）。実際、西オーストラリアでは2011年に発生した海洋熱波により *E. radiata* と *S. dorycarpa* で約100kmにおよぶ分布収縮が起こり、ホンダワラ類が分布拡大している（Smale and Wernberg, 2013; Wernberg *et al.*, 2016）。

気候変動シナリオによる大型褐藻類の分布変化予測

Smale (2020) は2005年から2019年に発表された藻場構成種となる大型褐藻類への海洋温暖化の影響に関する論文を集約し、温暖化に対する反応は海域あるいは種により大きく異なるが、今後数十年にわたり藻場生態系の維持に脅威をもたらすことを示唆した。藻場の収縮および衰退は、生態系機能および生物多様性の低下をはじめ、磯根資源を含む漁業生産、生態系サービス等の多方面に大きな影響を及ぼすことが懸念されている（Breeman, 1990; Harley *et al.*, 2012; Raybaud *et al.*, 2013; Straub *et al.*, 2016; Assis *et al.*, 2017; Khan *et al.*, 2018; 清本ら, 2018; Martinez *et al.*, 2018; Teagle and Smale, 2018; 吉田, 2018; Wernberg *et al.*, 2019; Wilson *et al.*, 2019）。将来的な温暖化を予測したIPCC第5次評価報告書では、代表的濃度経路（以下、RCP）としてRCP2.6, RCP4.5, RCP6.0, RCP8.5の4つの二酸化炭素排出シナリオが採用されている（環境省, 2014）。こ

のシナリオのうち、RCP2.6が温暖化対策を最大に実施した場合、RCP8.5が全く対策をしなかった場合であり、それぞれ21世紀末（2081年～2100年）における気温上昇予測が平均で1.0°Cおよび3.7°Cである。次いで、2018年に公表された「IPCC1.5°C特別報告書」による海洋生態系への影響・リスクに関する予測では、1.5°Cおよび2°Cの温暖化によって多くの海洋生物種の分布をより高緯度に移動させるとともに、多くの生態系への損傷を増大させると指摘している（環境省、2019）。

さらに「変化する気候下での海洋・雪氷圏に関するIPCC特別書」では、海洋熱波が記述された（IPCC、2019）。この海洋熱波は「その海域の海水温変動の上位90%を上回る高水温状態が少なくとも5日続く現象」と定義された（Hobday *et al.*, 2016）。Oliver *et al.* (2018) は過去1世紀にわたる海洋熱波の発生頻度を解析し、平均海水温の上昇傾向により発生増加の説明ができ、継続的な地球温暖化傾向による発生日数の増加を指摘した。海洋熱波の海中林への影響について、オーストラリア（Smale and Wernberg, 2013）、ヨーロッパ北部（Nepper-Davidsen *et al.*, 2019）、北大西洋両岸（Filbee-Dexter *et al.*, 2020）、カルフォルニア（Lonhart *et al.*, 2020）、バルト海（Saha *et al.*, 2020）から報告があるほか、世界各地58例の報告から海洋熱波が海藻藻場の生産性、構造、地理的分布に及ぼす影響が包括的にまとめられた（Straub *et al.*, 2019）。そして21世紀末までの海洋熱波の発生について、RCP4.5およびRCP8.5の条件で世界の多くの海域でほぼ恒久的になる可能性が予測されている（Oliver *et al.*, 2019）。国内では、2013年夏に長崎県から鳥取県の日本海沿岸で発生した高水温によるアラメ・カジメ類の枯死流失（村瀬, 2014; 八谷ら, 2014; 日高ら, 2015; 河野ら, 2015; 吉田, 2016）がこの海洋熱波によるものと考えられる（熊谷, 2020）。

国内の変化予測 日本沿岸における気候変動による大型褐藻類の分布変化について、様々な視点から予測が試みられている。それらには、水産有用生物（桑原ら, 2006; 梅田ら, 2012）、ホンダワラ類（Komatsu *et al.*, 2014; 小松ら, 2020; Li *et al.*, 2020）、コンブ類（坂西ら, 2008; Sudo *et al.*, 2020）、アラメ・カジメ類（Takao *et al.*, 2015; 坂西ら, 2015）、アラメ・カジメ類とホンダワラ類

（島袋ら, 2018）が含まれる（付表1）。これらの分布変化予測では、各種の分布域の最高水温が生育上限温度を超える場合に、藻体の枯死あるいは生育阻害が発生し生育が困難となり、分布域の南限の北上を伴う分布収縮および消滅が発生すると推測されている。この傾向は、特に暖海性コンブ類において顕著になると指摘されている。

現時点で国内における主要な温帯性の藻場構成海藻30種（アラメ・カジメ類8種、ホンダワラ類22種）の分布域について、1887年から2016年のあいだに発行された文献に基づく分布情報から、各種の分布中心の推移速度と方向、その増減傾向が統計的に推定された（Kumagai *et al.*, 2018; 熊谷, 2020）。それによると、分布の北限が拡大した種よりも分布の南限が縮小した種が多い傾向にあることが明らかにされている。

桑原ら（2006）は水産有用生物の生息適水温から水温上昇のみに限定して分布域の変化を検討した。アラメでは長期的（100年後）には、分布北限が北上して北海道南部になる一方、分布南限が和歌山県南端から福島県沿岸に北上すると予測している。ホンダワラ類のヤツマタモクでは、短期（30年後）および中期（50年後）では影響が現れず、長期で太平洋岸中・南部、日本海南部および瀬戸内海において減少傾向を予想している。佐賀県玄界灘沿岸海域における海水温の上昇が水産生物に及ぼす影響について、10年後（2020年）、40年後（2050年）の変化予測では、アラメとホンダワラ類では夏季の成長阻害および成熟期間の短期化、ヒジキでは成熟期の長期化あるいは短期化の可能性が指摘された（梅田ら, 2012）。一年生ホンダワラ類であるアカモクについて2050年および2100年における分布変化を推定した結果では、アカモクの分布南限域は北上し、本州の広い範囲、中国沿岸、朝鮮半島から消失し（Komatsu *et al.*, 2014）、流れ藻となるアカモクを利用するブリ稚魚の生残にも大きな影響が生じると推定された（小松ら, 2020）。そのうえ、将来的には本州太平洋岸中部域がアカモクの持続的な生息地としての重要性を増すと推測されている（Li *et al.*, 2020）。

コンブ類では、北日本に分布する寒海性11種について既存の分布情報をもとに2090年代までの分布変化が予測され、分布域の大幅な北上、生育適地の消失の可能性が示唆された（Sudo *et al.*, 2020）。現在、北海道東部に分布するネコアシコンブ *Arthrothamnus bifidus*、ガッガラコンブ

Saccharina coriacea, トロロコンブ *Saccharina gyrate*, ナガコンブはRCP4.5の条件で2045年代に日本から消滅する可能性が予測された。このほか光合成活性を指標とした実験結果からも、今後の海水温上昇が続く場合にスジメ、チガイソ、ミツイシコンブ *Saccharina angustata* において各種の分布南限域での消失および北方への移動が推測された (Borlongan *et al.*, 2018, 2019a, 2019b)。日本海沿岸に生育するツルアラメとアラメについて、分布変化を予測した結果では、ツルアラメが2100年に能登半島よりも西側で、アラメが2070年時点で日本海全域で、それぞれ生育が困難になることが報告された (坂西ら, 2015)。島袋ら (2018) は、瀬戸内海におけるカジメ類 (アラメ, カジメ, クロメ) および亜熱帯・暖温帯性種のホンダワラ類 (ヒイラギモク) について分布変化を予測した。それによると、カジメ類は条件により藻場が維持できる場合と分布範囲が縮小する場合があります、ヒイラギモクでは冬季の水温条件次第で生育の可能性があることが示唆された。カジメについては、2090年代までの温暖化影響を予測した結果から、水温上昇による分布域の極方向への移動に加え、植食性魚類アイゴ *Siganus fuscescens* によるカジメへの採食圧が増加することによる種間関係の変化も指摘された (Takao *et al.*, 2015)。

国外の変化予測 国外からの気候変動による藻場を構成する大型褐藻類の分布変化および将来予測は、特に北東大西洋のヨーロッパ沿岸において多数報告されている (付表2)。それらはコンブ類 (Breeman, 1990; Raybaud *et al.*, 2013; Assis *et al.*, 2016, 2017, 2018; Franco *et al.*, 2018; Teagle and Smale, 2018), ヒバマタ類 (Jueterbock *et al.*, 2013; Martínez *et al.*, 2015; Des *et al.*, 2020), コンブ類およびヒバマタ類等 (Yesson *et al.*, 2015a, 2015b; Casado-Amezúa *et al.*, 2019; de la Hoz *et al.*, 2019) に関するものである。

イベリア半島では過去から現在についての分布の比較が行われ、過去50年間で冷温種と暖温種の分布変化方向が一樣ではなく、水温上昇により極地方への移動を一般化することに対して注意を促している (Lima *et al.*, 2007)。また、スペイン北部の潮間帯での2011年と2017年の観察から、暖温種の数種が増加、冷温種1種が劇的に減少し、1985年以降の表層水温および気温の上昇傾向に関連する可能性が指摘されている (Ramos *et al.*,

2020)。気候変動シナリオに基づく今世紀末までの分布変化では、イベリア半島を含むヨーロッパ大西洋沿岸において、コンブ類およびヒバマタ類の分布南限からの後退を伴う分布域の収縮もしくは絶滅が予測された (Martínez *et al.*, 2015; Franco *et al.*, 2018; Casado-Amezúa *et al.*, 2019; Des *et al.*, 2020)。

イギリスでは海洋熱波による影響を予測するために、タイドプール内に生育する移入種であるタマハハキモク、在来種であるヒバマタ属の一種 *Fucus serratus* およびツノマタ属の一種 *Chondrus crispus* の3種について夏季および冬季に現場水温から3.5°C上昇した水温条件で成長率が比較された。その結果、タマハハキモクでは成長促進、他2種では成長抑制になることが分かった。このことから今後の温暖化傾向においてタマハハキモクの分布拡大による生態系の構造と機能に及ぼす影響が懸念され、その調査実施の重要性が指摘されている (Atkinson *et al.*, 2020)。

北大西洋両岸の潮間帯に生育する温帯性海藻である褐藻ヒバマタ目3種についての2100年、2200年における分布変化予測では、生息適地の北方移動の、水温上昇に適応できない場合には遺伝的多様性の喪失を引き起こす可能性が予想された (Jueterbock *et al.*, 2013)。ニューファンドランド南部における潮間帯から漸深帯の異なる環境に生育する大型褐藻類を含む海藻類6種に関する2040年～2050年、2090年～2100年の分布域予測では、RCP2.6での分布域の移動はわずかであるが、RCP8.5下においては2100年までにミル *Codium fragile* を除くすべての種の分布南限が400km以上北上すると予測された (Wilson *et al.*, 2019)。同様に北西大西洋における経済的に重要な大型褐藻類6種を含む7種について2100年までの分布予測では、RCP8.5においてセントローレンス湾およびノバスコシア太平洋岸の温暖化により、ヒバマタ属の一種 *Fucus vesiculosus* 以外の種の生存が脅かされるとしている (Khan *et al.*, 2018)。

オーストラリアおよびタスマニア沿岸において、生息場を形成する大型褐藻類15種についての2100年における分布予測では、15種のうち13種が極方向に移動し、RCP6.0下ではオオウキモ *Macrocystis pyrifera* を含む4種がオーストラリアから絶滅し、カジメ属の一種 *Eklonia radiata* が南海岸に限定される可能性が予測された (Martínez *et al.*, 2018)。

まとめ

本報告では藻場を構成する大型褐藻類のホンダワラ類およびコンブ類について、室内培養に基づく生育温度特性の知見、近年の温暖化傾向による分布および種組成の変化の現状について知見を集約した。さらに気候変動シナリオに基づく大型褐藻類の分布変化予測について国内外の事例を概説した。

室内培養に基づく生育温度特性を比較した結果から、アラメ・カジメ類およびコンブ類が含まれるコンブ目よりもホンダワラ類が含まれるヒバマタ目の種において、成長適温および生育上限温度が高くなる傾向が認められた(第1~3表)。しかし、現状ではこのような室内培養実験データが得られている種はホンダワラ類、暖海性コンブ類であるアラメ・カジメ類が多く、本州北部および北海道に分布する寒海性コンブ類ではわずかである。この理由としてホンダワラ類、アラメ・カジメ類の種では、藻場造成、環境影響評価、温暖化影響の予測に資する基礎データを取得するため多くの基礎的研究が実施されたことが挙げられる(例えば、月舘, 1980; 松井・大貝, 1981; 原口ら, 2005; Komazawa *et al.*, 2015)。現場調査の結果からも、ヒバマタ類よりもコンブ類の種において、温暖化による水温上昇の影響が現われやすいことが多数報告されている。この傾向は、青森県大間崎における藻場構成種の変化(Kirihara *et al.*, 2006)および2013年に発生した西日本の日本海沿岸での藻場の変異(村瀬, 2014; 八谷ら, 2014; 日高ら, 2015)において詳細に報告されている。

本報告では、気候変動シナリオに基づく大型褐藻類の分布変化を予測した国内11件、国外20件の論文概要を示した(付表1, 2)。この予測事例のうち、対象種の生育に対する温度特性を培養実験により求め分布変化を検討した例は、イベリア半島(Martínez *et al.*, 2015; Franco *et al.*, 2018)および地中海(Savva *et al.*, 2018)の報告に限られる。大型褐藻類では孢子、発芽体から成体までの発育段階、あるいは顕微鏡的な配偶体世代と巨視的な孢子体世代により生育温度特性の違いが認められ、温暖化の影響を受ける程度が異なることが報告されている(Morita *et al.*, 2003a, 2003b; 原口ら, 2005; 村瀬, 2010; 馬場, 2010, 2014; Komazawa *et al.*, 2015)。現状ではその温度反応データが得られている種は少なく、生活史のどの段階において

温暖化影響を受けやすいかを詳細に検討するため、これに関する知見の充実が望まれる。

温暖化による海水温上昇は大型褐藻類の成長阻害となる一方で、植食性動物の採食時期の長期化につながり、藻場の衰退を加速させる重要な要因のひとつであると指摘されている(水産庁, 2007; 桐山, 2009; 村瀬・野田, 2018)。本論文で概説した気候変動シナリオに基づく大型褐藻類の分布変化予測において、植食性魚類の食害を組み込んだ事例はアイゴによるカジメの採食(Takao *et al.*, 2015)に限られる。実際の海域において、大型褐藻類の生育に影響を及ぼす環境要因は、水温のほかに塩分、波浪、栄養塩、濁り、海洋酸性化、種間関係として植食性動物による食害等があり、これらの要因が単独あるいは複合的に作用することが知られている(Lüning, 1990; 水産庁, 2007; Harley *et al.*, 2012)。そのうえ、気候変動に伴う温暖化影響は、藻場の構成種および分布範囲の変化のみならず、藻場の生態系機能の変化および生物多様性の低下などの多方面に渡ることが懸念されている(Steneck *et al.*, 2002; Harley *et al.*, 2012; Raybaud *et al.*, 2013; Teagle and Smale, 2018; Wernberg *et al.*, 2019; Wilson, 2019; 熊谷, 2020; Saha *et al.*, 2020; Smale, 2020)。

以上のように、藻場を形成する大型褐藻類では、温暖化による水温上昇の影響がホンダワラ類よりもアラメ・カジメ類およびコンブ類において現れやすい傾向にあることが、室内培養実験データ、現場調査でのモニタリング、将来的な分布変化予測から明らかになった。大型褐藻類の生育に影響を及ぼす要因には、水温およびそれ以外の環境要因の変化、植食性動物の食害等の種間関係があり、今後はこれらを含めた総合的な変化予測を実施することが重要である。

謝辞

本稿のとりまとめに当たり、有益なご助言を頂いた(公財)海洋生物環境研究所の三浦正治理事に深謝いたします。

引用文献

阿知波英明・落合真哉・芝 修一(2014). 愛知県沿岸におけるサガラメ・カジメ分布面積の変動と衰退要因. 愛知水試研報, No. 19, 38-43.

- 秋本 泰・片山洋一・松村知明・村田眞司 (2009). 日本全国の藻場分布. 月刊海洋, **41**, 598-604.
- 秋山和夫 (1965). ワカメの生態及び養殖に関する研究. 第2報 配偶体の生長・成熟条件. 東北水研研報, **No. 25**, 143-170.
- Assis, J., Araújo, M.B. and Serrão, E.A. (2018). Projected climate changes threaten ancient refugia of kelp forests in the North Atlantic. *Glob. Change Biol.*, **24**, 1365-1376.
- Assis, J., Bercibar, E., Claro, B., Alberto, F., Reed, D., Raimondi, P. and Serrão, E.A. (2017). Major shifts at the range edge of marine forests: the combined effects of climate changes and limited dispersal. *Sci. Rep.*, **7(44348)**. Doi: 10.1038/sreo44348.
- Assis, J., Lucas, A.V., Bárbara, I. and Serrão, E.Á. (2016). Future climate change is predicted to shift long-term persistence zones in the cold-temperate kelp *Laminaria hyperborea*. *Mar. Environ. Res.*, **113**, 174-182.
- Atkinson, J., King, N.G., Wilmes, S.B. and Moore, P.J. (2020). Summer and winter marine heatwaves favor an invasive over native seaweeds. *J. Phycol.*, **56**, 1591-1600.
- 馬場将輔 (2007). ホンダワラ類8種の初期成長に及ぼす温度と光量の影響. 海生研研報, **No. 10**, 9-20.
- 馬場将輔 (2008). 新潟県産ワカメの生育に及ぼす温度, 光量, 塩分の影響. 海生研研報, **No. 11**, 7-15.
- 馬場将輔 (2009). クロメの配偶体と幼孢子体の生育に及ぼす温度, 光量, 塩分の影響. *Algal Resources*, **2**, 11-19.
- 馬場将輔 (2010). 室内培養によるアラメ配偶体と幼孢子体の生育に及ぼす温度と光量の影響. 海生研研報, **No. 13**, 75-82.
- 馬場将輔 (2011a). オオバモクとウミトラノオの成長と生残に及ぼす温度の影響. 海生研研報, **No. 14**, 1-8.
- 馬場将輔 (2011b). ホンダワラ類8種の発芽体の高温耐性. 海生研研報, **No. 14**, 25-28.
- 馬場将輔 (2014). 新潟県産ホンダワラ類5種の成長と生残に及ぼす温度の影響. 海生研研報, **No. 19**, 53-61.
- 馬場将輔 (2015). 有用海藻は高水温環境下でどこまで生きられるか. 海藻資源, **No. 35**, 6-11.
- Bartsch, I., Wiencke, C. and Laepple, T. (2012). Global seaweed biogeography under a changing climate: the prospected effects of temperature. In "Seaweed biology" (eds. Wiencke, C. and Bischof, K.), Springer-Verlag, Berlin, 383-406.
- Borlongan, I.A., Maeno, Y., Kozono, J., Endo, H., Shimada, S., Nishihara, G.N. and Terada, R. (2019a). Photosynthetic performance of *Saccharina angustata* (Laminariales, Phaeophyceae) at the southern boundary of subarctic kelp distribution in Japan. *Phycologia*, **58**, 300-309.
- Borlongan, I.A., Matsumoto, K., Nakazaki, Y., Shimada, N., Kozono, J., Nishihara, G.N., Shimada, S., Watanabe, Y. and Terada, R. (2018). Photosynthetic activity of two life history stages of *Costaria costata* (Laminariales, Phaeophyceae) in response to PAR and temperature gradient. *Phycologia*, **57**, 159-168.
- Borlongan, I.A., Nishihara, G.N., Shimada, S. and Terada, R. (2019b). Assessment of photosynthetic performance in the two life history stages of *Alaria crassifolia* (Laminariales, Phaeophyceae). *Phycol. Res.*, **67**, 28-38.
- Breeman, A.M. (1988). Relative importance of temperature and other factors in determining geographic boundaries of seaweeds: experimental and phenological evidence. *Helgol. Meeresunters.*, **42**, 199-241.
- Breeman, A.M. (1990). Expected effects of changing seawater temperatures on the geographic distribution of seaweed species. In "Expected effects of climate change on marine coastal ecosystems" (eds. Beukema, J.J., Wolff, W.J. and Brouns, J.J.W.M.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 69-76.
- Capdevila, P., Hereu, B., Salguero-Gómez, R., Rovira, G., Medrano, A., Cebrian, E., Garrabou, J., Kersting, D.K. and Linares, C. (2019). Warming impacts on early life stages increase the vulnerability and delay the population recovery of a long-lived habitat-forming macroalgae. *J. Ecol.*, **107**, 1129-1140.
- Casado-Amezúa, P., Araújo, R., Bárbara, I.,

- Bermejo, R., Borja, Á., Díez, I., Fernández, C., Gorostiaga, J.M., Guinda, X., Hernández, I., Juanes, J.A., Peña, V., Peteiro, C., Puente, A., Quintana, I., Tuya, F., Viejo, R.M., Altamirano, M., Gallardo, T. and Martínez, B. (2019). Distributional shifts of canopy-forming seaweeds from the Atlantic coast of Southern Europe. *Biol. Conserv.*, **28**, 1151–1172.
- Choi, H.G., Lee, K.H., Yoo, H.I., Kang, P.J., Kim, Y.S. and Nam, K.W. (2008). Physiological differences in the growth of *Sargassum horneri* between the germling and adult stages. *J. Appl. Phycol.*, **20**, 729–735.
- 中央環境審議会 (2020). 日本における気候変動による影響に関する評価報告書 (第2次影響評価報告書 (テクニカルレポート) (案). 中央環境審議会 地球環境部会 気候変動影響評価等小委員会 (令和2年3月) <https://www.env.go.jp/council/06earth/10.pdf> (2020年8月3日アクセス)
- Coelho, S.M., Rijstenbil, J.W. and Brown, M.T. (2000). Impacts of anthropogenic stresses on the early development stages of seaweeds. *J. Aquat. Ecosyst. Stress Recov.*, **7**, 317–333.
- Cornwall, C.E., Diaz-Pulido, G. and Comeau, S. (2019). Impacts of ocean warming on coralline algal calcification: meta-analysis, knowledge gaps, and key recommendations for future research. *Front. Mar. Sci.*, **6**(186). Doi.org/10.3389/fmars.2019.00186.
- de la Hoz, C.F., Ramos, E., Puente, A. and Juanes, J.A. (2019). Climate change induced range shifts in seaweeds distributions in Europe. *Mar. Environ. Res.*, **148**, 1–11.
- De Wreede, R.E. (1976). The phenology of three species of *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta) in Hawaii. *Phycologia*, **15**, 175–183.
- De Wreede, R.E. (1978). Growth in varying culture conditions of embryos of three Hawaiian species of *Sargassum* (Phaeophyta, Sargassaceae). *Phycologia*, **17**, 23–31.
- Des, M., Martínez, B., deCastro, M., Viejo, R.M., Sousa, M.C. and Gómez-Gesteira, M. (2020). The impact of climate change on the geographical distribution of habitat-forming macroalgae in the Rías Baixas. *Mar. Environ. Res.*, **161**(105074). Doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105074.
- Eggert, A. (2012). Seaweed responses to temperature. In “Seaweed biology” (eds. Wiencke, C. and Bischof, K.), Springer-Verlag, Berlin, 347–66.
- Filbee-Dexter, K., Wernberg, T., Grace, S.P., Thormar, J., Fredriksen, S., Narvaez, C.N., Feehan, C.J. and Norderhaug, K.M. (2020). Marine heatwaves and the collapse of marginal North Atlantic kelp forests. *Sci. Rep.*, **10**(13388). Doi.org/10.1038/s41598-020-70273-x.
- Franco, J.N., Tuya, F., Bertocci, I., Rodríguez, L., Martínez, B., Sousa-Pinto, I. and Arenas, F. (2018). The ‘golden kelp’ *Laminaria ochroleuca* under global change: Integrating multiple eco-physiological responses with species distribution models. *J. Ecol.*, **106**, 47–58.
- 藤川義一・桐原慎二 (2018). 青森県日本海沿岸の藻場に関する漁業者からの聞き取り結果. 水産工学, **55**, 65–70.
- 古旗喜太夫 (1964). ワカメの増養殖を目的とする基礎的研究. 京都水試業積, **No. 17**, 1–19.
- Haraguchi, H. and Sekida, S. (2008). Recent changes in the distribution of *Sargassum* species in Kochi, Japan. *Kuroshio Science*, **2**, 41–46.
- Haraguchi, H., Hiraoka, M., Murase, N., Imoto, Z. and Okuda, K. (2009). Field and culture study of the temperature related growth rates of the temperate *Sargassum* species, *Sargassum okamurae* Yoshida and *S. micracanthum* (Kützinger) Endlicher (Fucales, Phaeophyceae) in Tosa Bay, southern Japan. *Algal Resources*, **2**, 27–37.
- Haraguchi, H., Murase, N., Imoto, Z. and Okuda, K. (2018). Culture and field studies on the temperature related growth rates of a tropical *Sargassum* species, *Sargassum ilicifolium* (Turner) C. Agardh in Kochi Prefecture, southwestern Japan. *Algal Resources*, **11**, 1–10.
- 原口展子・村瀬 昇・水上 譲・野田幹雄・吉田吾郎・寺脇利信 (2005). 山口県沿岸のホンダワラ類の生育適温と上限温度. 藻類, **53**,

- 7-13.
- 原口展子・山田ちはる・井本善次・大野正夫・平岡雅規 (2006). 高知県萩崎地先におけるホンダワラ群落の構成種. *Bull. Mar. Sci. Fish., Kochi Univ.*, **No. 24**, 1-9.
- Harley, C.D.G., Anderson, K.M., Demes, K.W., Jorve, J.P., Kordas, R.L., Coyle, T.A. and Graham, M.H. (2012). Effects of climate change on global seaweed communities. *J. Phycol.*, **48**, 1064-1078.
- 林田文郎・平光一洋・村上宗孝 (1999). 海中林構成種サガラメの配偶体と芽胞体の成長に及ぼす水温の影響. 東海大学紀要海洋学部, **No. 47**, 125-132.
- 日高研人・森 慎也・梨木大輔・後川龍男・内藤剛 (2016). 筑前海における藻場の現状および藻場造成に関する研究. 福岡水海技セ研報, **No. 26**, 47-55.
- 日高研人・森 慎也・後川龍男・内藤 剛・林宗徳 (2015). 筑前海区アラメ・カジメ場状況調査—アラメ, ツルアラメ, クロメの大量枯死・消失—. 平成25年度福岡水海技セ事報, 139-141.
- 平岡雅規・浦 吉徳・原口展子 (2005). 土佐湾沿岸における水温上昇と藻場の変化. 海洋と生物, **27**, 485-493.
- Hobday, A.J., Alexander, L.V., Perkins, S.E., Smale, D.A., Straub, S.C., Oliver, E.C.J., Benthuisen, J.A., Burrows, M.T., Donat, M.G., Feng, M., Holbrook, N.J., Moore, P.J., Scannell, H.A., Gupta, A.S. and Wernberg, T. (2016). A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Prog. Oceanogr.*, **141**, 227-238.
- Hwang, R.L., Tsai, C.C. and Lee, T.M. (2004). Assessment of temperature and nutrient limitation on seasonal dynamics among species of *Sargassum* from a coral reef in southern Taiwan. *J. Phycol.*, **40**, 463-473.
- IPCC (2019). IPCC special report on the ocean and cryosphere in a changing climate. https://report.ipcc.ch/srocc/pdf/SROCC_FinalDraft_FullReport.pdf (2020年7月1日アクセス)
- 伊藤龍星 (2001). 1998年春に見られた大分県国東半島沿岸の天然ワカメ不漁とその原因. 大分海水研報, **No. 3**, 5-7.
- Jueterbock, A., Tyberghein, L., Verbruggen, H., Coyer, J.A., Olsen, J.L. and Hoarau, G. (2013). Climate change impact on seaweed meadow distribution in the North Atlantic rocky intertidal. *Ecol. Evol.*, **3**, 1356-1373.
- 環境省 (2014). IPCC第5次評価報告書の概要—統合報告書. https://www.env.go.jp/earth/ipcc/5th/pdf/ar5_wg1_overview_presentation.pdf (2020年7月1日アクセス)
- 環境省 (2019). IPCC「1.5°C特別報告書」の概要. http://www.env.go.jp/earth/ipcc/6th/ar6_sr1.5_overview_presentation.pdf (2020年7月1日アクセス)
- 環境省自然環境局生物多様性センター. (2020). 2019年度モニタリングサイト1000 アマモ場・藻場 調査報告書. 環境省自然環境局生物多様性センター, 富士吉田, 105-119.
- 川井唯史・四ツ倉典滋 (2018). 最近のコンブ研究. 海洋と生物, **40**, 286-291.
- 川井唯史・小玉裕幸・田園大樹 (2016). 2年生リシリコンブの減産要因の解明. 平成28年度日本水産工学会学術講演会 学術講演論文集, 51-54.
- Kawai, T., Tazono, D., Shinada, A., Kuroda, H. and Yotsukura, N. (2016). Spatial distribution of *Sargassum siliquastrum* and *S. boreale* on Rebun and Rishiri Islands, Hokkaido, Japan. *Algal Resources*, **9**, 77-86.
- 川越 力・谷 敬志・J.R. Indy・水田浩之・安井肇 (2005). 異なる水温が北海道産フシスジモクの受精卵, 幼胚, 幼体に及ぼす影響. 水産増殖, **53**, 181-187.
- 河野光久・土井啓行・堀 成夫・園山貴之・萩本啓介・國森拓也 (2015). 2010~2013年の山口県日本海域における海洋生物に関する特異的現象. 山口水研セ研報, **No. 12**, 1-21.
- 川嶋昭二 (1989). 日本産コンブ類図鑑. 北日本海洋センター, 札幌, 1-214.
- Khan, A.H., Levac, E., Van Guelphen, L., Pohle, G. and Chmura, G.L. (2018). The effect of global climate change on the future distribution of economically important macroalgae (seaweeds) in the northwest Atlantic. *FACETS*, **3**, 275-286.
- 木下虎一郎 (1947). コンブとワカメの増殖に関する研究. 北方出版社, 札幌, 1-79.
- 木下虎一郎・渋谷三五郎 (1944). ワカメの発生適

- 温試験. 北水試月報, **1**, 369-373.
- 桐原慎二・藤川義一・能登谷正浩 (2003). 褐藻ガゴメの配偶体の成熟及び幼孢子体の生長に及ぼす温度, 光量の影響. 水産増殖, **51**, 281-286.
- Kirihara, S., Nakamura, T., Kon, N., Fujita, D. and Notoya, M. (2006). Recent fluctuations in distribution and biomass of cold and warm temperature species of Laminariales algae at Cape Ohma, northern Honshu, Japan. *J. Appl. Phycol.*, **18**, 521-527.
- 桐山隆哉 (2004). 長崎県における暖海性大型褐藻類の分布について～暖海性ホンダワラ類とアントクメの分布実態～. 水産開発, **No. 88**, 1-5.
- 桐山隆哉 (2009). 長崎県沿岸の近年における大型褐藻群落の衰退現象に関する研究. 長崎水試研報, **No. 35**, 15-78.
- 桐山隆哉・大橋智志・藤田明彦・吉村 拓 (2004). 藻場に対する食害実態調査. 長崎水試事報, 平成15年度, 95-104.
- 桐山隆哉・土内隼人・狩野奈々・大橋智志・高田順司 (2018). 2015年漁期にみられた長崎県沿岸におけるワカメ生育不良. 長崎水試研報, **No. 43**, 1-7.
- 気象庁 (2020). 海洋の健康診断表 海面水温の長期変化傾向(日本近海). https://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/data/shindan/a_1/japan_warm/japan_warm.html (2020年6月23日アクセス)
- 清本節夫・門田 立・種子田 雄・吉村 拓 (2018). 九州西岸域における藻場の変遷. 海洋と生物, **40**, 210-219.
- Komatsu, T., Fukuda, M., Mikami, A., Mizuno, S., Kantachumpoo, A., Tanoue, H. and Kawamiya, M. (2014). Possible change in distribution of seaweed, *Sargassum horneri*, in northeast Asia under A2 scenario of global warming and consequent effect on some fish. *Mar. Poll. Bull.*, **85**, 317-324.
- 小松輝久・水野紫津葉・佐川龍之・高山勝巳・広瀬直毅 (2020). 地球温暖化と藻場：日本海を中心としたアカモク分布の変化. 沿岸海洋研究, **58**, 61-63.
- 駒澤一郎・坂西芳彦 (2009). 暖海性コンブ目アントクメ配偶体の生長と成熟におよぼす温度の影響. 藻類, **57**, 129-133.
- 駒澤一郎・安藤和人・滝尾健二・川辺勝俊・坂西芳彦 (2013). 伊豆大島における暖海性コンブ目アントクメの生活年周期. 水産増殖, **61**, 73-80.
- Komazawa, I., Sakanishi, Y. and Tanaka, J. (2015). Temperature requirements for growth and maturation of the warm temperate kelp *Eckloniopsis radicata* (Laminariales, Phaeophyta). *Phycol. Res.*, **63**, 64-71.
- Krumhansl, K.A., Okamoto, D.K., Rassweiler, A., Novak, M., Bolton, J.J., Cavanaugh, K.C., Connell, S.D., Johnson, C.R., Konar, B., Ling, S.D., Micheli, F., Norderhaug, K.M., Pérez-Matus, A., Sousa-Pinto, I., Reed, D.C., Salomon, A.K., Shears, N.T., Wernberg, T., Anderson, R.J., Barrett, N.S., Buschmann, A.H., Carr, M.H., Caselle, J.E., Derrien-Courtel, S., Edgar, G.J., Edwards, M., Estes, J.A., Goodwin, C., Kenner, M.C., Kushner, D.J., Moy, F.E., Nunn, J., Steneck, R.S., Vásquez, J., Watson, J., Witman, J.D. and Byrnes, J.E.K. (2016). Global patterns of kelp forest change over the past half-century. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **113**, 13785-13790.
- 熊谷直喜 (2020). 気候変動に伴う藻場群集の地理的分布変化. 藻類, **68**, 91-97.
- Kumagai, N.H., Molinos, J.G., Yamano, H., Takao, S., Fujii, M. and Yamanaka, Y. (2018). Ocean currents and herbivory drive macroalgae-to-coral community shift under climate warming. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **115**, 8990-8995.
- 倉島 彰・前川行幸 (2003). アラメ・カジメ類. 「藻場の海藻と造成技術」(能登谷正浩 編著), 成山堂書店, 東京, 18-25.
- 桑原久実・明田定満・小林 聡・竹下 彰・山下洋・城戸勝利 (2006). 温暖化による我が国水産生物の分布域の変化予測. 地球環境, **11**, 49-57.
- Li, J.-J., Huang, S.-H., Liu, Z.-Y. and Bi, Y.-X. (2020). Climate-driven range shifts of brown seaweed *Sargassum horneri* in the Northwest Pacific. *Front. Mar. Sci.*, **7**(570881). Doi: 10.3389/fmars.2020.570881.
- Lima, F.P., Ribeiro, P.A., Queiroz, N., Hawkins, S.J. and Santos, A.M. (2007). Do distributional

- shifts of northern and southern species of algae match the warming pattern? *Glob. Chang. Biol.*, **13**, 2592-2604.
- Lonhart, S.I., Jeppesen, R., Beas-Luna, R., Crooks, J.A. and Lorda, J. (2020). Shifts in the distribution and abundance of coastal marine species along the eastern Pacific Ocean during marine heatwaves from 2013 to 2018. *Mar. Biodiv. Rec.*, **12**(13). Doi.org/10.1186/s41200-019-0171-8.
- Lüning, K. (1984). Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: the marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example. *Helgol. Meeresunters.*, **38**, 305-317.
- Lüning, K. (1990). Seaweeds. Their environment, biogeography, and ecophysiology. Wiley, New York, i-xiii+1-527.
- Lüning, K. and Neushul, M. (1978). Light and temperature demands for growth and reproduction of laminarian gametophytes in southern and central California. *Mar. Biol.*, **45**, 297-309.
- 前田高志・北川雅彦・伊勢諭至・板倉祥一・宮崎義弘 (2020). 新しいガゴメ養殖技術の確立を目指して. 北水誌だより, **No. 100**, 20-24.
- Martínez, B., Arenas, F., Trilla, A., Viejo, R.M. and Carreño, F. (2015). Combining physiological threshold knowledge to species distribution models is key to improving forecasts of the future niche for macroalgae. *Glob. Change Biol.*, **21**, 1422-1433.
- Martínez, B., Radford, B., Thomsen, M.S., Connell, S.D., Carreño, F., Bradshaw, C.J.A., Fordham, D.A., Russell, B.D., Gurgel, C.F.D. and Wernberg, T. (2018). Distribution models predict large contractions of habitat-forming seaweeds in response to ocean warming. *Divers. Distrib.*, **24**, 1350-1366.
- 松井敏夫・大貝政治 (1981). ホンダワラ類 (ヤツマタモクとアカモク) の生長と水温. 大量温排水に対する水産環境アセスメント総合調査昭和50~55年度総括報告書. 水産庁東海区研究所, 東京, 213-217.
- 右田清治 (1963). アオワカメの培養生態と養殖に関する研究. 長崎大学水産学部研究報告, **No. 15**, 24-48.
- 森 勇樹 (2007). 褐藻アラメ・サガラメの温度特性と水平分布. 三重大学大学院生物資源学研究所 平成18年度修士論文, 三重, 1-30. Permalink: <http://hdl.handle.net/10076/9152>
- Morita, T., Kurashima, A. and Maegawa, M. (2003a). Temperature requirements for the growth and maturation of the gametophytes of *Undaria pinnatifida* and *U. undarioides* (Laminariales, Phaeophyceae). *Phycol. Res.*, **51**, 154-160.
- Morita, T., Kurashima, A. and Maegawa, M. (2003b). Temperature requirements for the growth of young sporophytes of *Undaria pinnatifida* and *Undaria undarioides* (Laminariales, Phaeophyceae). *Phycol. Res.*, **51**, 266-270.
- 村瀬 昇 (2001). 褐藻ノコギリモク *Sargassum macrocarpum* C. Agardh の生態学的研究. 水産大研報, **49**, 131-212.
- 村瀬 昇 (2010). 水温一高水温の影響の現れ方. 「藻場を見守り育てる知恵と技術」(藤田大介・村瀬 昇・桑原久美編著), 成山堂書店, 東京, 33-38.
- 村瀬 昇 (2014). 藻場が消えた?! ~2013年, 夏から秋にかけての山口県日本海沿岸の藻場の異変~. 豊かな海, **No. 32**, 67-70.
- 村瀬 昇・野田幹雄 (2018). 水温の変動が藻場構成種および植食性魚類に与える影響. 海洋と生物, **40**, 226-232.
- 村瀬 昇・阿部真比古・野田幹雄・杉浦義正 (2015). 山口県沿岸のヒジキの生育適温と生育上限温度. 水産大研報, **63**, 238-243.
- 村瀬 昇・棚田教生・多田篤司・阿部真比古・野田幹雄・吉田吾郎 (2019). ワカメ養殖における温暖化適応技術と生長特性評価. 海藻資源, **No. 44**, 24-28.
- Murcia, S., Riul, P., Mendez, F., Rodriguez, J.P., Rosenfeld, S., Ojeda, J., Marambio, J. and Mansilla, A. (2020). Predicted distributional shifts of commercially important seaweed species in the Subantarctic tip of South America under future environmental changes. *J. Appl. Phycol.*, **32**, 2015-2114.
- Nakahara, H. (1984). Alternation of generations of some brown algae in unialgal and axenic cultures. *Sci. Pap. Inst. Alg. Res., Hokkaido Univ.*, **7**, 77-194.

- 中島広樹・田中敏博・吉満 敏・寺田竜太 (2013). 鹿児島県笠沙におけるホンダワラ属藻類3種の季節変化と藻場垂直分布の長期変化. *藻類*, **61**, 97-105.
- 成原淳一 (1987). クロメ配偶体の生長・成熟に及ぼす温度ならびに照度の影響. *水産増殖*, **35**, 1-6.
- Nepper-Davidsen, J., Andersen, D.T. and Pedersen, M.F. (2019). Exposure to simulated heatwave scenarios causes long-term reductions in performance in *Saccharina latissima*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **630**, 25-39.
- 能登谷正浩・足助光久 (1983). ツルアラメの発生に及ぼす温度の影響. *藻類*, **31**, 28-33.
- 能登谷正浩・木村 創・小倉久学 (1995). 室内培養におけるヒロメの生活史と形態形成. *月刊海洋*, **27**, 47-52.
- 小河久朗 (1981). ホンダワラ類の幼胚の発生に及ぼす温度, 光, 塩分濃度の影響について. 昭和55年度文部省科学研究費補助金 (総合研究A) 研究成果報告書. 藻場 (ガラモ場) の生態の総合的研究, 51-54.
- Ohno, M. (1969). A physiological ecology of the early stage of some marine algae. *Rep. Usa Mar. Biol. Stn.*, **16**, 1-46.
- 太田雅隆 (1988). アラメ・カジメの配偶体の生長と成熟ならびに幼孢子体の生長に及ぼす水温の影響. *海生研報告*, **No. 88202**, 1-29.
- 岡田行親・三本菅善昭 (1980). コンブ類の雌性配偶体の生長と成熟に及ぼす温度の影響 I マコンブ, リシリコンブ, オニコンブ, ホソメコンブおよびナガコンブについて. *北水研報告*, **No. 45**, 51-56.
- 岡田行親・三本菅善昭・町口裕二 (1985). マコンブ, リシリコンブ, オニコンブ, ホソメコンブおよびナガコンブ幼芽胞体の生長ならびに形態と培養温度との関係. *北水研報告*, **No. 50**, 27-44.
- Oliver, E.C.J., Burrows, M.T., Donat, M.G., Gupta, A.S., Alexander, L.V., Perkins-Kirkpatrick, S.E., Benthuyssen, J.A., Hobday, A.J., Holbrook, N.J., Moore, P.J., Thomsen, M.S., Wernberg, T. and Smale, D.A. (2019). Projected marine heatwaves in the 21st century and the potential for ecological impact. *Front. Mar. Sci.*, **6**(734). Doi: 10.3389/fmars.2019.00734.
- Oliver, E.C.J., Donat, M.G., Burrows, M.T., Moore, P.J., Smale, D.A., Alexander, L.V., Benthuyssen, J.A., Feng, M., Gupta, A.S., Hobday, A.J., Holbrook, N.J., Perkins-Kirkpatrick, S.E., Scannell, H.A., Straub, S.C. and Wernberg, T. (2018). Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. *Nat. Commun.*, **9**(1324). Doi: 10.1038/s41467-018-03732-9.
- Ramos, E., Guinda, X., Puente, A., de la Hoz, C.F. and Juanes, J.A. (2020). Changes in the distribution of intertidal macroalgae along a longitudinal gradient in the northern coast of Spain. *Mar. Environ. Res.*, **157**(104930). Doi: org/10.1016/j.marenvres.2020.104930.
- Raybaud, V., Beaugrand, G., Goberville, E., Delebecq, G., Destombe, C., Valero, M., Davoult, D., Morin, P. and Gevaert, F. (2013). Decline in kelp in West Europe and climate. *PLoS ONE*, **8**(e66044). Doi: 10.1371/journal.pone.0066044.
- Saha, M., Barboza, F.R., Somerfield, P.J., Al-Janabi, B., Beck, M., Brakel, J., Ito, M., Pansch, C., Nascimento-Schulze, J.C., Thor, S.J., Weinberger, F. and Sawall, Y. (2020). Response of foundation macrophytes to near-natural simulated marine heatwaves. *Glob. Change Biol.*, **26**, 417-430.
- 斎藤雄之助 (1956a). ワカメの生態に関する研究 -I. 配偶体の発芽, 生長について. *日水誌*, **22**, 229-234, pl. I.
- 斎藤雄之助 (1956b). ワカメの生態に関する研究 -II. 配偶体の成熟と芽胞体の発芽, 生長について. *日水誌*, **22**, 235-239.
- 斎藤雄之助 (1962). ワカメの増殖に関する基礎的研究. *東大水産実験所業績*, **No. 3**, 1-101, pls. I - IV.
- 坂西芳彦・川俣 茂・倉島 彰 (2015). 温暖化で日本海の藻場はどうなるのか? —地域個体群の絶滅と生残について—. *日本海リサーチ&トピックス*, **No. 16**, 10-12.
- 坂西芳彦・小松輝久・鈴木 款・岸 道郎 (2008). 北日本沿岸の藻場における温暖化影響. *水産海洋研究*, **72**, 291-293.
- Santelices, B. (1990). Patterns of reproduction,

- dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **28**, 177-276.
- Savva, I., Bennett, S., Roca, G., Jordà, G. and Marbà, N. (2018). Thermal tolerance of Mediterranean marine macrophytes: vulnerability to global warming. *Ecol. Evol.*, **8**, 12032-12043.
- Schiel, D.R. and Foster, M.S. (2006). The population biology of large brown seaweeds: ecological consequences of multiphase life histories in dynamic coastal environments. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, **37**, 343-372.
- 芹澤如比古・芹澤(松山)和世 (2012). 静岡県御前崎の緑藻相と水温・気温の長期的変動. 藻類, **60**, 135-141.
- Serisawa, Y., Imoto, Z., Ishikawa, T. and Ohno, M. (2004). Decline of the *Ecklonia cava* population associated with increased seawater temperature in Tosa Bay, southern Japan. *Fish. Sci.*, **70**, 189-191.
- 芹澤如比古・井本善次・大野正夫 (2000). 土佐湾, 手結地先における大規模な磯焼けの発生. *Bull. Mar. Sci. Fish., Kochi Univ.*, **No. 20**, 29-33.
- 島袋寛盛 (2014). 日本産南方系ホンダワラ属 12 回目: キレバモクとフクレミモク. 海洋と生物, **36**, 501-505.
- 島袋寛盛 (2015). 日本産南方系ホンダワラ属 15 回目: ヒイラギモクとなった日本産 *Sargassum ilicifolium* (2). 海洋と生物, **37**, 177-181.
- 島袋寛盛 (2017). 日本産南方系ホンダワラ属 26 回目: 日本沿岸域に分布するヤバネモク. 海洋と生物, **39**, 83-88.
- 島袋寛盛 (2020). 日本産温帯性ホンダワラ属 20 回目: ヒラネジモク. 海洋と生物, **42**, 261-266.
- 島袋寛盛・吉田吾郎・加藤垂記・郭 新宇 (2018). 今後100年間に生じる水温と藻場生態系の変遷を予測する. 海洋と生物, **40**, 233-242.
- Smale, D.A. (2020). Impacts of ocean warming on kelp forest ecosystems. *New Phytol.*, **225**, 1447-1454.
- Smale, D.A. and Wernberg, T. (2013). Extreme climate event drives range contraction of a habitat-forming species. *Proc. R. Soc. B.*, **280** (20122829). Doi.org/10.1098/rspb.2012.2829.
- Steneck, R.S., Graham, M.H., Bourque, B.J., Corbett, D., Erlandson, J.M., Estes, J.A. and Tegner, M.J. (2002). Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environ. Conservation*, **29**, 436-459.
- Straub, S.C., Thomsen, M.S. and Wernberg, T. (2016). The dynamic biogeography of the Anthropocene: The speed of recent range shifts in seaweeds. In "Seaweed phylogeography" (eds. Hu, Z.-M. and Fraser, C.), Springer Science+Business Media, Dordrecht, 63-93.
- Straub, S.C., Wernberg, T., Thomsen, M.S., Moore, P.J., Burrows, M.T., Harvey, B.P. and Smale, D.A. (2019). Resistance, extinction, and everything in between – the diverse responses of seaweeds to marine heatwaves. *Front. Mar. Sci.*, **6** (763). Doi: 10.3389/fmars.2019.00763.
- Sudo, K., Watanabe, K., Yotsukura, N. and Nakaoka, M. (2020). Predictions of kelp distribution shifts along the northern coast of Japan. *Ecol. Res.*, **35**, 47-60.
- 水産庁 (2007). 改訂 磯焼け対策ガイドライン. 水産庁, 東京, 1-199.
- 水産庁 (2009). 藻場資源調査等推進事業の成果について (平成18年度~平成20年度). 水産庁増殖推進部漁場資源課, 東京, [1-8].
- 水産庁 (2017). 気候変動に対応した漁場整備方策に関するガイドライン. 水産庁漁港漁場整備部, 東京, 1-112.
- 水産庁 (2019). 図で見る日本の水産. 水産庁, 1-23.
- 須藤俊造 (1992). 海藻・海草相とその環境条件との関連をより詰めて求める試み. 藻類, **40**, 289-305.
- 鈴木裕也 (2014). 褐藻カジメ属2種カジメ, クロメの高温耐性. 三重大学大学院生物資源学研究所修士論文, 三重大学, 1-27.
Permalink: <http://hdl.handle.net/10076/14197>
- 高村正造・有馬史織・西村竜雄・相澤 康 (2019). 小田原沿岸海域における藻場景観被度の経年変化と減少要因. 神水セ研報, **No. 10**, 35-41.
- Takao, S., Kumagai, N.H., Yamono, H., Fujii, M.

- and Yamanaka, Y. (2015). Projecting the impacts of rising seawater temperatures on the distribution of seaweeds around Japan under multiple climate change scenarios. *Ecol. Evol.*, **5**, 213–223.
- 棚田教生 (2016). フリー配偶体を用いたワカメの実用規模種苗生産法および高水温耐性品種の開発. *海洋と生物*, **38**, 464–471.
- 棚田教生・中西達也・岡直宏・浜野龍夫 (2019). 海部郡でのワカメ類養殖の実用化に向けた超高温耐性品種及び養殖技術の開発 (農林水産オープンイノベーション推進事業). 平成30年度徳島水研事報, 44–45.
- 棚田教生・岡直宏・浜野龍夫 (2017). 徳島県太平洋沿岸由岐地先に適したワカメ養殖種苗の検討. *徳島水研報*, **No. 11**, 25–30.
- Tanaka, K., Ohno, M. and Largo, D.B. (2020). An update on the seaweed resources of Japan. *Bot. Mar.*, **63**, 105–117.
- Tanaka, K., Taino, S., Haraguchi, H., Prendergast, G. and Hiraoka, M. (2012). Warming off southwestern Japan linked to distributional shifts of subtidal canopy-forming seaweeds. *Ecol. Evol.*, **2**, 2854–2865.
- 田中敏博・吉満敏・今吉雄二・石賀好恵・寺田竜太 (2013). 鹿児島湾における藻場の分布と特性. *日水誌*, **79**, 20–30.
- 田中俊充・四ツ倉典滋・木村創・能登谷正浩 (2008). 和歌山県沿岸に生育するカジメ・クロメ配偶体の生長と成熟および胞子体の初期生長に及ぼす水温の影響. *水産増殖*, **56**, 343–349.
- 谷口和也・秋山和夫 (1982). アラメ配偶体の生長及び成熟に対する水温と光条件. *東北水研報*, **No. 45**, 55–59.
- 畳谷伊織・倉堀宇弘・島袋寛盛・寺田竜太 (2014). 鹿児島県大隅半島西岸における藻場構成種と分布の特性. *藻類*, **62**, 152–160.
- Teagle, H. and Smale, D.A. (2018). Climate-driven substitution of habitat-forming species leads to reduced biodiversity within a temperate marine community. *Divers. Distrib.*, **24**, 1367–1380.
- Terada, R., Abe, M., Abe, T., Aoki, M., Dazai, A., Endo, H., Kamiya, M., Kawai, H., Kurashima, A., Motomura, T., Murase, M., Shimabukuro, H., Tanaka, J., Yoshida, G. and Aoki, M. (2021). Japan's nationwide long-term monitoring survey of seaweed communities known as the “Monitoring Sites 1000”: Ten-year overview and future perspectives. *Phycol. Res.*, 12–30.
- 寺田竜太・田中敏博・島袋寛盛・野呂忠秀 (2004). 温帯・亜熱帯境界域におけるガラモ場の特性. *月刊海洋*, **36**, 784–790.
- tom Dieck, I. (1993). Temperature tolerance and survival in darkness of kelp gametophytes (Laminariales, Phaeophyta): ecological and biogeographical implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **100**, 253–264.
- 戸瀬太貴 (2016). 褐藻ツルアラメの生長と繁殖におよぼす水温の影響. 三重大学大学院生物資源学研究科 平成27年度修士論文, 三重, 1–32. Permalink: <http://hdl.handle.net/10076/15383>.
- 土屋勇太郎・Nishihara Gregory N.・寺田竜太 (2012). 酸素電極法とパルス変調クロロフィル蛍光法を用いた鹿児島産ホンダワラ類 (ヒバマタ目) 藻類5種, マメタワラ, ヤツマタモク, ヒジキ, コブクロモク, キレバモクの光合成・温度特性. *日水誌*, **78**, 189–197.
- 土屋勇太郎・坂口欣也・寺田竜太 (2011). 鹿児島湾桜島におけるホンダワラ属 (ヒバマタ目) 藻類4種, マメタワラ, ヤツマタモク, コブクロモク, キレバモクの季節的消長と生育環境. *藻類*, **59**, 1–8.
- 月舘潤一 (1980). アラメ造胞体の幼体の生長におよぼす水温, 塩分, 照度, 日長時間の影響. 大規模造殖場開発事業対象 アラメの生理・生態に関する研究 昭和53・54年度報告書, 南西海区水研増殖部, 広島, 1–7.
- 月舘潤一 (1984). ヤツマタモクとヨレモクの幼体の最適生長条件について. *南西水研報*, **No. 16**, 1–9.
- 梅田智樹・千々波行典・伊賀田邦義・広瀬茂・秋山秀樹・山田東也・種子田雄・村上憲男・臼井雅一・伊賀上孝徳 (2012). 佐賀県玄海沿岸海域における地球温暖化による漁場環境・水産生物への影響調査. *佐玄水振セ研報*, **No. 5**, 1–22.
- 梅崎勇 (1985). ホンダワラ群落の周年変化. *月刊海洋科学*, **17**, 32–37.
- Vadas, R.L., Johnson, S. and Norton, T.A. (1992).

- Recruitment and mortality of early post-settlement stages of benthic algae. *Br. Phycol. J.*, **27**, 331-351.
- van den Hoek, C. (1982). The distribution of benthic marine algae in relation to the temperature regulation of their life histories. *Biol. J. Linn. Soc.*, **18**, 81-144.
- Walther, G., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J., Hoegh-Guldberg, O. and Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**, 389-395.
- Watanabe, Y., Nishihara, G.N., Tokunaga, S. and Terada, R. (2014). The effect of irradiance and temperature responses and the phenology of a native alga, *Undaria pinnatifida* (Laminariales), at the southern limit of its natural distribution in Japan. *J. Appl. Phycol.*, **26**, 2405-2415.
- Wernberg, T., de Bettignies, T., Joy, B.A., Finnegan, P.M. (2016). Physiological responses of habitat-forming seaweeds to increasing temperatures. *Limnol. Oceanogr.*, **61**, 2180-2190.
- Wernberg, T., Krumhansl, K., Filbee-Dexter, K. and Pedersen, M.F. (2019). Status and trends for the world's kelp forest. In "World seas: an environmental evaluation. 2nd ed., Vol. III: Ecological issues and environmental impacts." (ed. Sheppard, C.S.), Academic Press, London, 57-78.
- Wernberg, T., Russell, B.D., Moore, P.J., Ling, S.D., Smale, D.A., Campbell, A., Coleman, M.A., Steinberg, P.D., Kendrick, G.A. and Connell S.D. (2011). Impacts of climate change in a global hotspot for temperate marine biodiversity and ocean warming. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **400**, 7-16.
- Wilson, K.L., Skinner, M.A. and Lotze, H.K. (2019). Projected 21st-century distribution of canopy-forming seaweeds in the Northwest Atlantic with climate change. *Divers. Distrib.*, **25**, 582-602.
- 山内弘子・高梨勝美・中田健一・藤川義一・相坂幸二 (2003). 地域特産海藻養殖技術開発試験. 青森県水産増殖センター事業報告, No. **32**, 343-354.
- 八谷光介・桐山隆哉・清本節夫・種子田 雄・吉村 拓 (2014). 2013年に発生した長崎県壱岐市郷ノ浦地先におけるアラメ・カジメ場の衰退過程について—夏季の高水温による発生と秋季の食害による拡大—. *Algal Resources*, **7**, 79-94.
- Yesson, C., Bush, L.E., Davies, A.J., Maggs, C.A. and Brodie, J. (2015a). The distribution and environmental requirements of large brown seaweeds in the British Isles. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **95**, 669-680.
- Yesson, C., Bush, L.E., Davies, A.J., Maggs, C.A. and Brodie, J. (2015b). Large brown seaweeds of the British Isles: Evidence of changes in abundance over four decades. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, **155**, 167-175.
- 横浜康継 (2009). 海藻という植物 [9] 亜熱帯に育つコンブ科海藻 アントクメ. 海洋と生物, **31**, 60-67.
- 吉田大輔 (2016). 島根県沿岸における藻場の状況と磯焼けに関する聞き取り調査. 島根水技セ研報, No. **9**, 37-42.
- 吉田吾郎 (2005). 広島湾における褐藻アカモクのフェノロジーとその個体群間分化に関する研究. 水研センター研報, No. **15**, 27-126.
- 吉田吾郎 (2018). 気候変動とその藻場への影響～瀬戸内海からみた“迫りくる脅威”～. 海洋と生物, **40**, 203-209.
- 吉田吾郎・新井章吾・寺脇利信 (1997). 広島湾大野瀬戸産ノコギリモク幼体の成長に及ぼす光量・水温の影響. 南西水研研報, No. **30**, 137-145.
- 吉田吾郎・荒武久道・島袋寛盛・原口展子・吉村 拓 (2008a). 褐藻キレバモク, フタエモクの培養と地理的分布に関する考察. 藻類, **56**, 66. (学会発表要旨)
- 吉田吾郎・荒武久道・寺脇利信 (2008b). 室内培養下の褐藻マメタワラの成長・成熟特性. 藻類, **56**, 179-184.
- Yoshida, G., Murase, N. and Terawaki, T. (1999). Comparisons of germling growth abilities under various culture conditions among two *Sargassum horneri* populations and *S. filicinum* in Hiroshima Bay. *Bull. Fish. Environ. Inland Sea*, No. **1**, 45-54.
- 吉田吾郎・寺脇利信・吉村 拓 (2009). 海の砂漠

- 化？—広がる藻場の異変と温暖化—。「地球温暖化とさかな」（水産総合研究所編著），成山堂書店，東京，122-137.
- Yoshida, T. (1983). Japanese species of *Sargassum* subgenus *Bactrophyucus* (Phaeophyta, Fucales). *J. Fac. Sci., Hokkaido Univ., Ser. 5 (Bot.)*, **13**, 99-246.
- 吉田忠生・鈴木雅大・吉永一男 (2015). 日本産海藻目録 (2015年度版). 藻類, **63**, 129-189.
- 吉村 拓・清本節夫・八谷光介・中嶋 泰 (2009). 長崎市沿岸に広がる“春藻場”とは？—その実態と今後の課題について—. 月刊海洋, **41**, 629-636.
- Zhao, Z., Zhao, F., Yao, J., Lu, J., Ang, P.O.Jr. and Duan, D. (2008). Early development of germlings of *Sargassum thunbergii* (Fucales, Phaeophyta) under laboratory conditions. *J. Appl. Phycol.*, **20**, 925-931.
- Zou, X., Xing, S., Su, X., Zhu, J., Huang, H. and Bao, S. (2018). The effects of temperature, salinity and irradiance upon the growth of *Sargassum polycystum* C. Agardh (Phaeophyceae). *J. Appl. Phycol.*, **30**, 1207-1215.

付表1 国内における気候変動による大型褐藻類の分布変化に関する論文概要

対象域	対象種	概要	出典
日本沿岸	藻場構成種 11 種 コンブ類: ミツイシコンブ, リシリコンブ, ナガコンブ, アラメ, カジメ; ホンダワラ類: ウガノモク, ヤツマタモク, ノコギリモク; 海草: アマモ, オオアマモ, リュウキウクスガモ 養殖対象種 2 種 スサビノリ, オキナワモズク	<ul style="list-style-type: none"> IPCC 気候変動シナリオ (AR3) および気象庁による日本周辺海域の海面水温データを使用し, 短期 (30 年後) が 1°C, 中期 (50 年後) が 1.5°C, 長期 (100 年後) が 2.9°C それぞれ上昇すると想定したうえで, 水温上昇の影響を予測した。 アラメでは分布域が北上し, 長期の条件では分布南限が福島県沿岸, 分布北限が北海道南部に達すると予想された。他の藻場構成種もアラメと同様な傾向が認められた。 ミツイシコンブ, リシリコンブ, ナガコンブでは, 中期の条件から分布域の北上傾向が現れた。 	桑原ら (2006)
日本沿岸	マコンブ	<ul style="list-style-type: none"> 地球シミュレーターによるシナリオ A2 の予測モデルにより, 2055 年の分布変化を予測した。 分布域は本州で消滅し, 北海道で北部太平洋沿岸とオホーツク海沿岸に北上する可能性が予測された。 	坂西ら (2008)
佐賀県玄海沿岸	アラメ, ホンダワラ類, ヒジキ	<ul style="list-style-type: none"> 沿岸域の観測点で得られた 2000 年までの過去 30 年間のデータをもとに, 10 年後 (2010 年), 20 年後 (2020 年), 50 年後 (2050 年) の水温を予測し, 藻場構成種への影響を検討した。 アラメおよびホンダワラ類では, 高水温期に生育上限水温を超えることによる成長阻害, 枯死による藻場の衰退, 成熟期の短期化が予測された。 ヒジキでは地点により成熟期の長期化あるいは短期化が予測された。 	梅田ら (2012)
日本および周辺地域	アカモク, ウスバモク	<ul style="list-style-type: none"> IPCC 気候変動シナリオ (A2) の条件で, 2050 年, 2100 年の分布を予測した。 アカモクの分布南限域は北上し, 本州の広い範囲, 中国沿岸, 朝鮮半島から消失すると予測された。 亜熱帯・暖温帯性のウスバモクの分布域は日本海岸中部および宮城県に北上し, アカモクの分布域に置き換わることはないとして予測された。 	Komatsu <i>et al.</i> (2014)
日本および周辺地域	アカモク	<ul style="list-style-type: none"> 海況予測モデル DREAM_B の RCP8.5 温暖化シナリオの条件で, 2100 年の分布可能沿岸域を推定した。 8 月の水温により, 分布域は北緯 35 度から 45 度の範囲の沿岸に縮小すると予測された。 	小松ら (2020)
日本および周辺地域	アカモク	<ul style="list-style-type: none"> IPCC 気候変動シナリオ RCP2.6, RCP8.5 の条件で, 2050 年, 2100 年の分布について種分布モデルと遺伝データにより推定した。 分布域は北方へ移動し, 本州の太平洋岸中部が持続的な生育地であると予測された。 	Li <i>et al.</i> (2020)

付表1 国内における気候変動による大型褐藻類の分布変化に関する論文概要(続き)

対象域	対象種	概要	出典
国内各地	カジメ	<ul style="list-style-type: none"> •CMIP5 気候モデルおよびIPCC 気候変動シナリオ RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0, RCP8.5 の条件で, 2090 年代の分布域を予測した。 •カジメの分布域は, RCP2.6 の条件で温度の単独要因の影響を受けることはなく, RCP8.5 の条件で高温による成長阻害に加えアイゴによる採食圧が増加して, 2090 年代までに東北地方の一部を残し消失すると予測された。 •IPCC気候変動シナリオ(A1B)の条件で, 2010年の分布変化を予測した。 •ツルアラメでは2100年に能登半島よりも西側で, アラメは2070年時点に日本海全域で, それぞれ生育が困難になると予測された。 	Takao <i>et al.</i> (2014)
日本海沿岸	ツルアラメ, アラメ	<ul style="list-style-type: none"> •1887年から2016年に発行された文献に基づき分布情報を収集し, 各種の分布中心の推移速度と方向, その増減傾向を統計的に推定した。 •分布中心の変化パターンとその出現頻度は, 16種が北上しつつ減少, 6種が南下しつつ減少, 4種が北上しつつ増加, 4種が南下しつつ増加を示した。 •温帯性種の大多数は, 北限の分布拡大がほとんど見られなかったが, 南限付近では数多くの分布縮小が見られた。 	坂西ら (2015)
日本沿岸	コンブ類 8種, ホンダワラ類 22種	<ul style="list-style-type: none"> •IPCC気候変動シナリオRCP2.6, RCP8.5の条件で, 2050年代, 2100年代までの分布を瀬戸内海流動モデルにより予測した。 •カジメ類の藻場は, RCP2.6の条件で90年後まで維持されるが, RCP8.5の条件で大幅に減少し, 90年後に消失すると予測された。 •亜熱帯・暖温帯性種のヒイラギモクは, 90年後の冬期水温において, RCP2.6の条件で生育可能な下限水温である13℃以下になり生育できないうが, RCP8.5の条件で多くの海域が13℃以下に下降しないために生育可能であると予測された。 	Kumagai <i>et al.</i> (2018), 熊谷 (2020)
瀬戸内海	カジメ類, ヒイラギモク	<ul style="list-style-type: none"> •IPCC気候変動シナリオRCP4.5, RCP8.5の条件で, 2040年代, 2090年代の分布について種分布モデルにより推定した。 •最も重要な要因は夏期と冬期の海水温度の変動であり, 分布域の北上に伴う生育地消失および地域的な絶滅の可能性が示唆された。 •全種の分布域は, RCP8.5の条件で2090年代は1980年代の25%程度になると予測された。 •現在, 北海道東部に分布するネコアシコンブ, ガツガツコンブ, トロココンブ, ナガコンブは, PCR4.5の条件で2040年代に日本から消滅する可能性が予測された。 	島袋ら (2018)
本州北部および北海道	寒帯性コンブ類11種 チガイソ, アナメ, スジメ, ネコアシコンブ, ミツイシコンブ, チヂミコンブ, ガツガツコンブ, トロココンブ, マコンブ, ナガコンブ, ガゴメコンブ	<ul style="list-style-type: none"> •IPCC気候変動シナリオRCP4.5, RCP8.5の条件で, 2040年代, 2090年代の分布について種分布モデルにより推定した。 •最も重要な要因は夏期と冬期の海水温度の変動であり, 分布域の北上に伴う生育地消失および地域的な絶滅の可能性が示唆された。 •全種の分布域は, RCP8.5の条件で2090年代は1980年代の25%程度になると予測された。 •現在, 北海道東部に分布するネコアシコンブ, ガツガツコンブ, トロココンブ, ナガコンブは, PCR4.5の条件で2040年代に日本から消滅する可能性が予測された。 	Sudo <i>et al.</i> (2020)

付表2 国外における気候変動による大型褐藻類の分布変化に関する論文概要

対象域	対象種	概要	出典
北大西洋の東岸	コンブ類 3種 <i>Laminaria digitata</i> , <i>Laminaria hyperborea</i> , <i>Saccharina latissima</i> (<i>Laminaria saccharina</i> として)	<ul style="list-style-type: none"> •20世紀初頭よりイベリア半島において、これらの種が減少傾向にある。 •夏および冬の水温上昇傾向により、分布南限域の北方への移動が予測された。 •水温の4℃上昇により、イベリア半島、イギリス諸島の南部、北海およびノルウェー南部からの対象種の消失が予測された。 	Breeman (1990)
北大西洋の東岸	コンブ類 <i>Laminaria digitata</i>	<ul style="list-style-type: none"> •IPCC気候変動シナリオ RCP2.6, RCP4.5, RCP8.5の条件で、2010～2019年、2050～2059年、2090～2099年までの分布を生態ニッチモデルにより予測した。 •<i>L. digitata</i>は、現在の分布南限域であるフランスからデンマークおよびイギリス南部からの北上とともに、南限域での絶滅が予測された。 	Raybaud et al. (2013)
北大西洋の東岸	コンブ類 <i>Laminaria hyperborea</i>	<ul style="list-style-type: none"> •IPCC気候変動シナリオ RCP2.6, RCP8.5の条件で、2100年までの分布を生態ニッチモデルにより予測した。 •冷温性コンブである <i>L. hyperborea</i> はイベリア半島北西部から消失し、アイルランド南西部およびイギリス海峡西部で大幅に減少すると予測された。 	Assis et al. (2016)
北大西洋の東岸	コンブ類 <i>Sacchariza polyschides</i>	<ul style="list-style-type: none"> •IPCC気候変動シナリオ RCP2.6, RCP8.5の条件で、2015～2050年、2050～2100年までの分布を生態ニッチモデルにより予測した。 •一年生コンブ類である <i>S. polyschides</i> は分布南限域が、冬季における配偶体の生残温度を超える水温上昇および湧昇流の減少により制限されると仮定した。 •分布南限で影響を受ける可能性があり、最大で2100年までに現在の38%が北方へ移動すると予測された。 	Assis et al. (2017)
北大西洋の東岸および西岸	ヒバマタ類 3種 <i>Fucus serratus</i> , <i>Fucus vesiculosus</i> , <i>Ascophyllum nodosum</i>	<ul style="list-style-type: none"> •IPCC気候変動シナリオ (A2, A1B, B1)の条件で2100年、2200年の分布変化を生態系ニッチモデルにより予測した。 •生息適地の北方への移動が予測された。藻場基盤種であるこれらの種が水温上昇に適応できない場合には、遺伝的多様性の中心地を失い、生態系へ大きな影響を引き起こすと予想された。 	Jueterbock et al. (2013)
北大西洋の東岸および西岸	コンブ類 8種 <i>Laminaria digitata</i> , <i>Laminaria hyperborea</i> , <i>Laminaria ochroleuca</i> , <i>Laminaria solidungula</i> , <i>Sacchariza dematodes</i> , <i>Saccharia latissima</i> , <i>Saccharina polyschides</i> , <i>Alaria esculenta</i>	<ul style="list-style-type: none"> •IPCC気候変動シナリオ RCP2.6, RCP8.5の条件で、2090～2010年までの分布変化を生態ニッチモデルにより予測した。 •温帯から北極圏まで分布する温度特性が異なるコンブ類8種では、氷河期および間氷期にレフュージアの役割を担った海域からの種の消失など、遺伝的多様性への脅威が懸念された。 •2090～2100年にRCP8.5の条件では、北極圏への分布移動、および低緯度での生息地消失が予想された(冷温性種ではノバスコシアとイベリア半島、暖温性種ではジブラルタル、地中海西部海域およびモロッコが該当)。 	Assis et al. (2018)

付表2 国外における気候変動による大型褐藻類の分布変化に関する論文概要(続き)

対象域	対象種	概要	出典
北大西洋の北西岸	ヒバマタ類 3種 <i>Ascophyllum nodosum</i> , <i>Fucus serratus</i> , <i>Fucus vesiculosus</i> コンブ類 3種 <i>Laminaria digitata</i> , <i>Saccharina latissima</i> , <i>Saccharina longiciruris</i> 紅藻ツノマタ類 <i>Chondrus crispus</i>	<ul style="list-style-type: none"> 現在の海藻分布域の海水温により、対象種の温度耐性を推定した。 IPCC 気候変動シナリオ RCP4.5, RCP8.5 の条件で、大気海洋大循環モデルおよび地球システムモデルによる 2100 年までに予想される海面水温により、それぞれ予測した。 RCP8.5 では、セントローレンス湾およびノバスコシア太平洋岸の温暖化により、<i>F. vesiculosus</i> 以外の種の生存が脅かされると推測された。 林冠形成種を含む潮間帯から潮深帯に生育する海藻類 6 種を対象とした。 IPCC 気候変動シナリオ RCP2.6, RCP8.5 の条件で、2040~2050 年、2090~2100 年の分布変化を種分布モデルにより予測した。 分布域シフトは RCP2.6 では最小限であった。 RCP8.5 では、2100 年までに、ミルを除くすべての種において分布南限域が 400 km 以上の北上を示した。その北方への分布域移動は、ヒバマタ類、ツノマタ類では分布拡大となるが、コンブ類とミルでは分布収縮になると予測された。 	Khan <i>et al.</i> (2018)
北大西洋の北西岸	ヒバマタ類 2種 <i>Ascophyllum nodosum</i> , <i>Fucus vesiculosus</i> コンブ類 2種 <i>Laminaria digitata</i> , <i>Saccharina latissima</i> 紅藻ツノマタ類 <i>Chondrus crispus</i> 緑藻ミル類 <i>Codium fragile</i>	<ul style="list-style-type: none"> コンブ類 8 種、ヒバマタ類 7 種について、生息地適性モデルにより現状分析を行った。 重要な分布制限要因は地形であり、水温ではないと予測された。 	Wilson <i>et al.</i> (2019)
イギリス諸島	コンブ類 8 種 <i>Alaria esculenta</i> , <i>Chorda filum</i> , <i>Undaria pinnatifida</i> , <i>Laminaria digitata</i> , <i>Laminaria hyperborea</i> , <i>Laminaria ochroleuca</i> , <i>Saccharina latissima</i> , <i>Saccharina polyschides</i> ヒバマタ類 7 種 <i>Ascophyllum nodosum</i> , <i>Fucus serratus</i> , <i>Fucus spiralis</i> , <i>Fucus vesiculosus</i> , <i>Himanthalia elongata</i> , <i>Pelvetia canaliculata</i> , <i>Sargassum muticum</i>	<ul style="list-style-type: none"> コンブ類 7 種、ヒバマタ類 7 種について 1974 年から 2010 年までの分布データを解析し、夏季および冬季の海面水温と比較し、気候変動との関連を調査した。 分布域が拡大した種が 3 種、縮小した種が 9 種であった。 コンブ類の種では、南部で大幅に減少し、一部の種は北部および中央部で増加したことが分かった。 	Yesson <i>et al.</i> (2015a)
イギリス諸島	コンブ類 7 種 <i>Alaria esculenta</i> , <i>Chorda filum</i> , <i>Laminaria digitata</i> , <i>Laminaria hyperborea</i> , <i>Laminaria ochroleuca</i> , <i>Saccharina latissima</i> , <i>Saccorhiza polyschides</i> ヒバマタ類 7 種 <i>Ascophyllum nodosum</i> , <i>Fucus serratus</i> , <i>Fucus spiralis</i> , <i>Fucus vesiculosus</i> , <i>Pelvetia canaliculata</i> , <i>Himanthalia elongata</i> , <i>Sargassum muticum</i>	<ul style="list-style-type: none"> コンブ類 7 種、ヒバマタ類 7 種について 1974 年から 2010 年までの分布データを解析し、夏季および冬季の海面水温と比較し、気候変動との関連を調査した。 分布域が拡大した種が 3 種、縮小した種が 9 種であった。 コンブ類の種では、南部で大幅に減少し、一部の種は北部および中央部で増加したことが分かった。 	Yesson <i>et al.</i> (2015b)

付表2 国外における気候変動による大型褐藻類の分布変化に関する論文概要 (続き)

対象域	対象種	概要	出典
ヨーロッパ沿岸	コンブ類 <i>Saccorhiza polyschides</i> ヒバマタ類 3種 <i>Cystoseira baccata</i> , <i>Pelvetia canaliculata</i> , <i>Sargassum muticum</i> , 紅藻テングサ類 <i>Gelidium spinosum</i>	<ul style="list-style-type: none"> IPCC 気候変動シナリオ RCP4.5, RCP7.5 の条件で, 2040~2069 年, 2070~2099 年の分布変化を種分布モデルにより予測した。 <i>S. polyschides</i> および <i>G. spinosum</i> は分布域が劇的に減少し, <i>S. muticum</i> および <i>C. baccata</i> は分布を拡大, <i>P. canaliculata</i> は生息地を維持できるが発生確率が減少すると予測された。 	de la Hoz <i>et al.</i> (2019)
イペリア半島 (ポルトガル沿岸)	海藻類 39 種	<ul style="list-style-type: none"> 過去 50 年間の分布変化傾向を調査した。 暖温性種と冷温性種では分布変化方向が一致ではないことを示した。 冷温性種は北方 (7 種) または南方 (7 種) に移動するもののほか, 変化なしが 12 種であった。暖温性種は北方 (8 種) に移動するが南方への移動はなかった。このことから, 水温上昇による海藻類の極方向への移動について, 一般化することに対して注意を促している。 	Lima <i>et al.</i> (2007)
イペリア半島 (ポルトガル沿岸)	ヒバマタ類 2 種 <i>Bifurcaria bifurcata</i> , <i>Himanthalia elongata</i>	<ul style="list-style-type: none"> 室内実験データ (成長率, LC₅₀) による生理学的閾値を基本として予測した。 IPCC 気候変動シナリオ A1 (2.4~4.0°C 上昇) の条件で, 種分布モデルを用い現在と 2040 年の分布予測域を比較した。 温暖化により冷温性種 <i>H. elongata</i> はスペイン北部の分布南限で絶滅し, 暖温性種 <i>B. bifurcata</i> は占有率が増加すると予測された。 	Martínez <i>et al.</i> (2015)
イペリア半島北西部	コンブ類 <i>Laminaria ochroleuca</i>	<ul style="list-style-type: none"> 幼孢子体の成長適温, 上限温度等の実験データをもとに評価した。 IPCC 気候変動シナリオ A2 (3.4°C 上昇) の条件で, 2100 年までの分布域を予測。 北部緯度への分布拡大および現在の分布南限境界からの後退が示唆された。 	Franco <i>et al.</i> (2018)
南ヨーロッパ, イペリア半島	コンブ類 4 種 <i>Laminaria ochroleuca</i> , <i>Laminaria hyperborea</i> , <i>Saccharina latissima</i> , <i>Saccorhiza polyschides</i> , ヒバマタ類 2 種 <i>Fucus serratus</i> , <i>Himanthalia elongata</i> 紅藻テングサ類 <i>Gelidium corneum</i>	<ul style="list-style-type: none"> 1980~1990 年, 2013~2016 年の分布域を比較した。 分布域縮小がすべての種で起こり, 特に冷温性種のヒバマタ類 <i>H. elongata</i>, <i>F. serratus</i> では収縮率が 21%, 45% で顕著であり, ついでコンブ類の <i>S. latissima</i> および <i>L. hyperborea</i> では収縮率が 6%, 14% であった。 一方, 暖温性種のコンブ類 <i>S. polyschides</i> および <i>L. ochroleuca</i> では収縮率が 13%, 10% であった。暖温性種のテングサ類 <i>G. corneum</i> の分布収縮の地域は限定され, 7% であった。 	Casado-Amezúa <i>et al.</i> (2019)
イペリア半島北西部	ヒバマタ類 2 種 <i>Bifurcaria bifurcata</i> , <i>Himanthalia elongata</i>	<ul style="list-style-type: none"> IPCC 気候変動シナリオ RCP8.5 の条件で, 1999~2018 年, 2080~2099 年の分布変化を Delft3D 流動モデルにより予測した。 潮間帯に生育する 2 種のうち, <i>H. elongata</i> は世紀末までに絶滅, <i>B. bifurcata</i> は残り <i>H. elongata</i> の減少により生じる場所を占める可能性が示された。 	Des <i>et al.</i> (2020)

付表2 国外における気候変動による大型褐藻類の分布変化に関する論文概要(続き)

対象域	対象種	概要	出典
スペイン北部	海藻類 78 種 (2011 年), 81 種 (2017 年)	<ul style="list-style-type: none"> •2011 年および 2017 年において、潮間帯 18 地点で観察した。 •暖温性種 (有節サンゴモ類 <i>Corallina</i> sp., ヒバマタ類 <i>Bifurcaria bifurcata</i>, <i>Cystoseira baccata</i>) は増加し、冷温性種のヒバマタ類 <i>Himantalia elongata</i> が劇的に減少した。 •この変化は、1985 年以降の表層水温および気温の上昇傾向に関連する可能性があるかと推測された。 	Ramos <i>et al.</i> (2020)
地中海	ヒバマタ類 <i>Cystoseira compressa</i> 褐藻ウミウチワ類 <i>Padina pavonica</i> 緑藻サボテングサ類 <i>Halimeda tuna</i> 緑藻イワズタ類 <i>Caulerpa prolifera</i> 海藻類 2 種 <i>Cymodocea nodosa</i> , <i>Posidonia oceanica</i>	<ul style="list-style-type: none"> •海藻類 4 種、海藻類 2 種について室内培養により成長率、生残率および光合成能のデータを取得し、生理特性を比較した。 •その結果から、地中海西部マリョルカ島で 2100 年までに予測される海水温上昇の影響を予測した。 •種間の温度耐性の違いから、海藻類 <i>C. nodosa</i> の 1 種のみが有利に作用し、他 5 種には負の影響を及ぼす可能性が示唆された。 •同一群落内で種により温度上昇の影響が異なることから、沿岸生態系での海藻類の種間の気候変動に対する脆弱性の違いを考慮する必要があると考えられた。 	Savva <i>et al.</i> (2018)
オーストラリア, タスマニア	コンブ類 2 種 <i>Ecklonia radiata</i> , <i>Macrocystis pyrifera</i> ヒバマタ類 13 種 <i>Cystophora retroflexa</i> , <i>Cystophora subfarinata</i> , <i>Cystophora tetorta</i> , <i>Durvillaea potatorum</i> , <i>Phyllospora comosa</i> , <i>Phyllotrichia decipiens</i> , <i>Phyllotrichia verruculosa</i> , <i>Sargassum linearifolium</i> , <i>Sargassum spinuligerum</i> , <i>Sargassopsis decurens</i> , <i>Scytothalia dorycarpa</i> , <i>Xiphophora chondrophylla</i> , <i>Xiphophora gladiata</i>	<ul style="list-style-type: none"> •IPCC 気候変動シナリオ RCP2.6, RCP6.0 の条件で、2100 年の分布を分布モデルにより予測した。 •夏季の水温が最も強い要因であった。2100 年には、コンブ類 2 種およびヒバマタ類 13 種のうち 13 種が極方向に移動し、現在の分布と比較して RCP6.0 で平均 78%が、RCP2.6 で平均 62%が消失すると予測された。 •RCP6.0 では <i>M. pyrifera</i> を含む 4 種がオーストラリアから純滅し、カジメ属の一種 <i>E. radiata</i> の分布が南海岸に限定される可能性が予測された。 	Martinez <i>et al.</i> (2018)
チリ, アルゼンチン	コンブ類 <i>Lessonia flavicans</i> 紅藻スギノリ類 <i>Gigartina skottsbergii</i>	<ul style="list-style-type: none"> •IPCC 気候変動シナリオ RCP2.6, RCP8.5 の条件で、2050 年までの分布を分布モデルにより予測した。 •2 種の分布域は、2050 年までに南極方向に移動して減少する可能性が予測された。 	Murcia <i>et al.</i> (2020)