# 2021年の北海道オホーツク海南部沿岸域における地まきホタテガイの高成長と環境要因との関係

秦 安史\*1, 﨑村祥太郎2, 三好晃治3

<sup>1</sup>北海道立総合研究機構網走水産試験場調査研究部,<sup>2</sup>北海道立総合研究機構網走水産試験場加工利用部, <sup>3</sup>北海道立総合研究機構中央水産試験場資源増殖部

Relationship between the high growth rate of sown scallops *Mizuhopecten yessoensis* in 2021 and environmental factors in the Okhotsk Sea coast off Hokkaido

YASUFUMI HADA\*1, SHOTARO SAKIMURA2 and KOJI MIYOSHI3

We report the rapid growth of the Japanese scallop (*Mizuhopecten yessoensis*) in the coastal area of the southern Okhotsk Sea, Hokkaido, Japan, in 2021. Based on monitoring data for the past 29 years and previous studies, it was suggested that the high growth rate in 2021 might be promoted by a favorable feeding environment due to the intrusion of dichothermal water from the Okhotsk Sea to the coastal area, with optimum water temperature in spring and moderate current velocity for feeding.

キーワード:オホーツク海,クロロフィルa,高成長,餌料,水温,宗谷暖流,中冷水,ホタテガイ

ホタテガイMizuhopecten yessoensisは北海道の漁業において生産量と生産金額が最も多く(北海道水産林務部, 2021),最重要魚種の1つに位置づけられている。近年(2017年~2021年)では年間生産量のうち7割以上がオホーツク海における地まきホタテガイ漁業において漁獲されている。本海域での地まきホタテガイ漁業は、天然採苗して中間育成を終えたホタテガイ種苗を一定区画に放流し、基本的に3年間育成した後に漁獲する輪採制の栽培漁業である。オホーツク海で漁獲されるホタテガイの大部分は冷凍貝柱や干し貝柱で出荷されるため、貝柱の重量や歩留まりについての情報は漁業経営上極めて重要である。

放流から漁獲までのホタテガイの成長や生残、栄養状態などは海洋環境に依存することが知られており(西浜、1994),漁獲量も変動する。漁獲量の減少は収入減に直結する事象であり、不漁原因は漁業関係者の関心が高い事項である。水温、塩分、クロロフィルa濃度(植物プランクトン量)といった海洋環境には年変動があり、ホタテガイの生息に適したオホーツク海沿岸域においても年に

よっては稀に好適生息範囲を逸脱する場合もある(西浜、1994)。この稀に発生する好適範囲の逸脱は「異常環境」である。ホタテガイの成長不良や斃死は異常環境に起因することは容易に想像される。「異常」は30年以上の長期データの解析によって判断される。このため、北海道立総合研究機構網走水産試験場(旧 北海道立網走水産試験場)では関係機関と協力してオホーツク南部海域においてホタテガイの成長と海洋環境のモニタリング調査を30年以上継続して実施してきた。

2020年秋季 (10~11月) におけるホタテガイの成育状態は過去最低水準にあり、2021年の漁獲群は小型化が危惧されていた (秦ら、2022)。そして、2021年4月上旬におけるホタテガイの成育状態は予想通り過去最低水準であった。ところが春季 (4月中旬) 以降は高成長に転じ、2021年のオホーツク海南部沿岸域(オホーツク総合振興局管内)のホタテガイ漁獲量は17万7千トンで過去最高値を更新した (農林水産省令和3年漁業・養殖業生産統計、https://www.maff.go.jp/j/tokei/kouhyou/kaimen\_gyosei/index.html、2024年3月1日)。

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Abashiri Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Abashiri Hokkaido 099-3119

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Abashiri Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Mombetsu Hokkaido 094-0011

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Central Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Yoichi, Hokkaido 046-8555, Japan

そこで本報告では、中冷水の影響も含め長期モニタリングデータの解析によって、2021年の高成長要因を検討した。

## 試料及び方法

本研究は、2021年に北海道オホーツク海南部沿岸域に位置する紋別市の地まきホタテガイ漁場(以下、紋別漁場)で行った(Fig.1)。3月中旬と4~11月に月2回の頻度(上旬と中旬)で同一年級の放流3~4年貝(加齢の基準日:6月1日)を水深約40mからホタテガイ桁網により採集した。ホタテガイ試料は40個体について全重量と閉殻筋重量の測定を行った。また、測定とは別に10個体の閉殻筋を摘出し、平滑筋を取り除いて横紋筋のみをグリコーゲンの分析に供した。分析はアンスロン・硫酸法(Osborne and Voogt、1980)で行った。

また、ホタテガイの採集と同時に海底までCTD (JFEアドバンテック社ASTD-687)による海洋観測を行った。 クロロフィルa濃度測定用試水はバンドーン採水器 (離合社,東京) で水深約40 mの底層から採水し、Whatman GF/Cフィルターで300 mLをろ過した

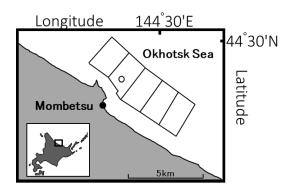


Fig. 1 Location of five scallop fishing grounds belonging to the Mombetsu fishery cooperative. Open circle indicates the sampling point.

のち分析までアルミホイルで密閉し凍結保存した。クロロフィルa はN,N-ジメチルホルムアミドで2時間静置して濾紙から抽出し、蛍光光度計(ターナーデザイン社10-AU)を用いてWelschmeyer 法(Welschmeyer, 1994)で濃度を測定した。このほか、漁場の水深48 m地点の海底直上5 mに自記式のクロロフィル濁度計(JFEアドバンテック社 INFINITY-CLW)を設置し、3~5月にクロロフィルa蛍光値と水温を1時間間隔で連続観測した。

北海道オホーツク海沿岸では宗谷暖流が海岸線に沿った恒流となっており、その流速は稚内と網走の水位差によって説明されることが明らかとなっている(青田、1975)。本海域では4月の底層クロロフィルa濃度、底層水温およびこの水位差がホタテガイの貝柱湿重量の増加に影響を与える要因として報告されている(品田ら、2016)。そこで、流れの強さとして気象庁が発表している稚内と網走の1時間ごとの水位データ(気象庁潮位観測資料:https://www.data.jma.go.jp/gmd/kaiyou/db/tide/genbo/index.php、2022年12月1日)からそれぞれの日平均水位を算出後、日平均水位差の日平均および日平均水位差の月平均を計算した。

過去 (1992~2020年) のホタテガイの成育状況および 環境要因は秦ら (2022) から引用した。

測定値の診断基準として,過去データの第1三分位数より小さい場合は例年より低め,第2三分位数より大きい場合は例年より高め,第1および第2三分位数の間にある場合は例年並みとした。

## 結 果

ホタテガイ 閉殻筋重量は,3月中旬から4月上旬は7.2~7.9gで過去最低水準であったが,4月中旬から急増加し,6月以降は例年より大きくなった(Fig.2)。また,4

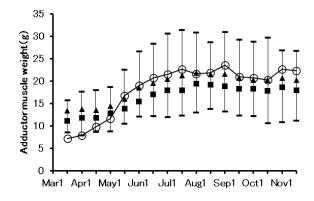


Fig. 2 Seasonal changes in adductor muscle weight at the fishing grounds of Mombetsu. Circles indicate values in 2021; squares, triangles, and bars indicate the 1st and 2nd tertile values and range values of the previous 29 years, respectively. Except for March, samplings were conducted in the early and middle of each month.

月上旬からその年の最大値 (9月上旬) までの閉殻筋増重量は15.6 gで過去3番目に高く, 同増重割合は199%で過去最大であった (Fig.3)。

栄養状態の指標である横紋筋グリコーゲン含有率は,3 月中旬は0.2%で例年並みであったが,4月から10月は例 年よりかなり高く推移した(Fig.4)。年間最大値は6月中 旬に7.8%で、過去3番目に高かった。

**クロロフィル**a濃度 3月中旬から5月中旬までのクロロフィルa濃度は0.95~92.0 mg/m³で、例年より高い値で推移した。6月以降は0.39~3.4 mg/m³で、例年より低い値もあったが、例年並みまたは例年より高い値が多かった(Fig.5)。5月上旬、8月中旬および10月上旬は過去最高値を更新した。

**底層水温** 3月中旬から4月までの水温は2.7~5.7℃で、

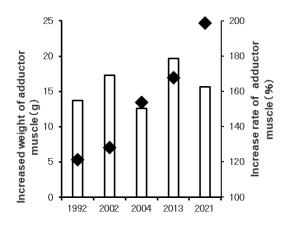


Fig. 3 Adductor muscle weight increase (bar with left y-axis) and weight increase rate (diamond with right y-axis) from early April to maximum values for the top 5 growth years between 1992 and 2021.

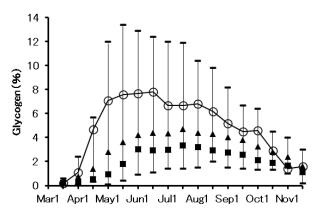


Fig. 4 Seasonal changes in glycogen contents in adductor muscle at the fishing grounds of Mombetsu. Circles indicate values in 2021; squares, triangles, and bars indicate the 1st and 2nd tertile values and range values of the previous 29 years, respectively. Except for March, samplings were conducted in the early and middle of each month.

例年より高めで推移した。5月は一転し、 $2.3 \sim 4.6 °$ で例年より低めで推移した。6月以降は例年並みから高めで推移した(Fig.6)。

底層塩分 3月中旬と4月上旬の塩分は33.7で、例年より 高めであった。5月は一転し、33.2~33.4で例年より低め で推移した。6月以降は例年並みから高めで推移した (Fig.7)。

自記式測器で記録したクロロフィルa蛍光値の時系列変化 クロロフィルa蛍光値は過去10年に比べ,3月上旬は例年より低かったものの,例年並みだった4月下旬を除い

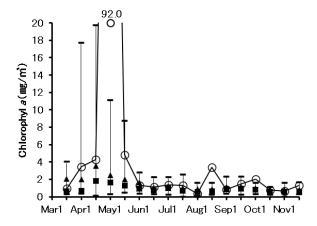


Fig. 5 Seasonal changes in bottom water chlorophyll *a* concentration at the fishing grounds of Mombetsu. Circles indicate values in 2021; squares, triangles, and bars indicate the 1st and 2nd tertile values and range values of the previous 29 years, respectively. Except for March, samplings were conducted in the early and middle of each month.

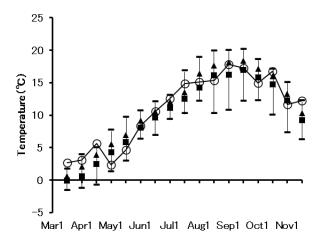


Fig. 6 Seasonal changes in bottom water temperature at the fishing grounds of Mombetsu. Circles indicate values in 2021; squares, triangles, and bars indicate the 1st and 2nd tertile values and range values of the previous 29 years, respectively. Except for March, samplings were conducted in the early and middle of each month.

て3月中旬から5月下旬まで例年より高かった (Fig.8 (a))。水温は過去10年に比べ, 3月は例年より高く, 4月は例年並みから高め,5月は例年より低めであった (Fig.8 (b))。

**稚内と網走の水位差** 日平均水位差の月別の変動係数の 範囲は0.14~0.29にあり、日平均水位差の月ごとの変動は 小さかった。日平均水位差の月平均は、1年をとおして例年より大きく、3~4月および6~8月は1992年以降の最大値を更新し、5月は過去2番目に大きかった(Fig.9)

モニタリング概要 1992~2021年までのホタテガイの成長の上位5ヵ年について、4月上旬からその年の最大値(7月中旬から10月上旬の間で変動)までの閉殻筋の増重量

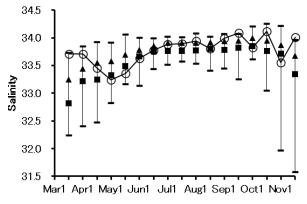


Fig. 7 Seasonal changes in bottom water salinity at the fishing grounds of Mombetsu. Circles indicate values in 2021; squares, triangles, and bars indicate the 1st and 2nd tertile values and range values of the previous 29 years, respectively. Except for March, samplings were conducted in the early and middle of each month.

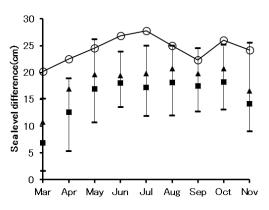


Fig. 9 Seasonal changes in sea level difference between Wakkanai and Abashiri as an indicator of the speed of the Soya Warm Current. Circles indicate monthly mean values in 2021; squares, triangles, and bars indicate the 1st and 2nd tertile values and range values of the previous 29 years, respectively.

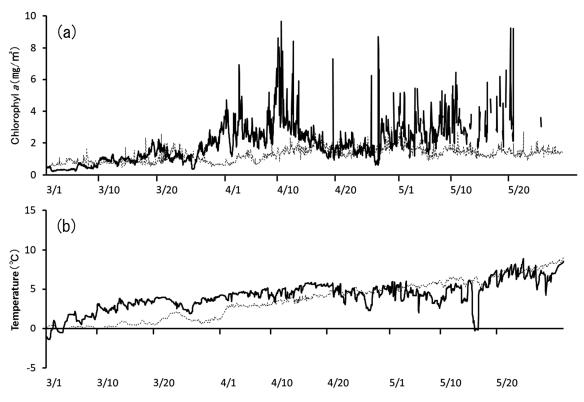


Fig. 8 Seasonal changes in bottom water chlorophyll *a* concentration (a) and temperature (b) from March 1 to June 30, 2021, were measured by a chlorophyll data logger at the fishing grounds of Mombetsu. Solid lines indicate values in 2021; dashed lines indicate the average values during 2011–2020.

Table 1 Ranks and values (in parentheses) of growth parameters calculated from values in early April, the sampling that recorded the maximum values (varying between mid-July and early October), and average environmental factors in April or May for the top 5 years for scallop growth for the period 1992-2021

| Item         | Rank (Value) |      |        |      |        |          |          |
|--------------|--------------|------|--------|------|--------|----------|----------|
|              | 1992         | 2002 |        | 2004 |        | 2013     | 2021     |
| IRAM (%)     | 5 ( 121)     | 4    | (128)  | 3    | (154)  | 2 (168)  | 1 (199)  |
| IWAM (g)     | 4 (13.7)     | 2    | (17.3) | 5    | (12.6) | 1 (19.7) | 3 (15.6) |
| aCHL (mg/m³) | 6 (4.0)      | 22   | (1.2)  | 15   | (2.4)  | 14 (2.5) | 8 (3.9)  |
| mCHL (mg/m³) | 2 (6.7)      | 8    | (3.7)  | 11   | (2.5)  | 9 (3.4)  | 1 (48.4) |
| aTEMP (°C)   | 6 (3.5)      | 3    | (3.8)  | 4    | (3.7)  | 11 (2.6) | 1 (4.4)  |
| aSLD (cm)    | 3 (18.8)     | 4    | (18.2) | 12   | (16.3) | 7 (17.7) | 1 (22.5) |

IRAM: Increase rate of adductor muscle

IWAM: Increased weight of adductor muscle

IRAM and IWAM calculated from the values at early April and the sampling that recorded the maximum value (varies between middle July and early October)

aCHL: April average bottom chlorophyll a concentration mCHL: May average bottom chlorophyll a concentration

aTEMP: April average bottom temperature

aSLD: April average sea level difference between Wakkanai and Abashiri

および増重割合と成長に及ぼす各環境要因の4月または5 月の平均値の年別順位および各値をTable1にまとめた。 2013年を除いた他の年は、いずれかの環境要因が5位以上 の上位にある。2021年は4つの環境要因のうち3つが1位で あった。

#### 考察

2021年3月中旬から4月上旬に例年よりかなり低い成育 水準にあったホタテガイは、4月中旬から6月にかけて急 成長し、短期間に例年より高い水準まで達した。ホタテ ガイの成長に影響を与える要因は、餌環境、水温および 底質などが考えられている(蔵田,1999)。餌環境に関し ては、紋別漁場での調査結果からホタテガイの成長が良 い年は4~5月にクロロフィルa濃度が高い $(2~3 \text{ mg/m}^3)$ ことが報告されている (品田, 2006)。2021年4~5月のク ロロフィルa濃度は3.5~92.0 mg/m³で、4回の調査すべて で上述の2~3 mg/m³よりかなり高い値であった。過去29 年の調査において4~5月のクロロフィルa濃度がすべて 2.0 mg/m³以上であった年は1992年と2016年の2ヵ年で、4 回のクロロフィルa濃度の平均値は両年よりも高かった。 特に5月は92.0 mg/m³で非常に高かった。春季の北海道沿 岸域におけるクロロフィルa濃度の最大値は2014年網走 沖での約30 mg/m³が報告されている(塩本ら, 2018)。本 調査の5月の値はこの報告値の約3倍で、2021年の春季ブ ルーム規模の大きさが窺われた。

また、海底上5 mに設置したクロロフィル濁度計によ るクロロフィル蛍光値と水温の連続観測結果から、クロ ロフィル蛍光値は例年並みであった4月下旬を除いて3月 中旬から5月中旬まで例年より高く,通常は4月に終了す

る春季ブルームが2021年は5月まで継続した。3月から4月 上旬のブルームは、例年と同様冬季鉛直混合で供給され た栄養塩による通常の春季ブルームと考えられた。4月下 旬以降のブルームは4月中旬以降に水温が横ばいから低 下したため、中冷水の岸への貫入に伴う栄養塩の供給に よって生じたものと推察された。本調査海域では、中冷 水がホタテガイ漁場に貫入することによって、水温が低 下し、含有する豊富な栄養塩による植物プランクトンの 増殖が報告されている(工藤ら, 2011)。5月に観測され た水温 (Fig.6) と塩分 (Fig.7) は、中冷水の定義 (水 温<2℃;塩分32.8~33.4, Takizawa, 1982) から外れる が、いずれも4月の観測に比べて低く、例年よりも低いこ とから、中冷水が沿岸に貫入して宗谷暖流水と混合した 可能性が高いと推察される。

春季から秋季のオホーツク海北海道沿岸域は宗谷暖流 が優占する(西浜、1994)。宗谷暖流水の沖に形成される 冷水帯の生成要因について、宗谷暖流水の南下に伴い発 生する中冷水の湧昇が主な要因であり、その湧昇は底層 エクマン輸送によって引き起こされている (Ishizu et al., 2006)。工藤ら (2011) は,この底層エクマン輸送を中冷 水が沿岸に貫入し宗谷暖流水とフロント付近で混合する 物理的なメカニズムとして類推している。宗谷暖流の勢 力が強ければ、それに伴う底層エクマン輸送は大きくな ると推察される。クロロフィル蛍光値が高かった2021年 3~5月の稚内と網走間の月平均水位差は過去最高であっ た (Fig.9)。 宗谷暖流の強勢による底層エクマン輸送の 増大によって中冷水の貫入規模が大きくなったことが、 時間的・量的に過去の観測に比べると長く・大きい春季 ブルームに繋がり、ホタテガイの高成長をもたらした可 能性が高いと考えられた。

過去にホタテガイの成長が最も良好であった2013年は、 4~5月の4回の調査のうち3回でクロロフィルa濃度が 2.0 mg/m³以上であったが、4回のうち2回は過去の平均値 を下回っていた。この年の高成長は、3月と5月の2回のブ ルーム発生に加え、大型珪藻Coscinodiscus wailesiiの増殖 による沈降粒子量増大によるに好餌料環境の形成による ものと報告されている (三好ら, 2015)。2021年は2013年 とは異なり、Coscinodiscus wailesiiの出現割合は少なく、 Thalassiosira属やFragilariopsis属のような中小型の珪藻 が群体として出現することが多かった (秦,未発表)。本 海域の春季における植物プランクトン組成は Thalassiosira科の割合が高く(蔵田, 1998), 2021年の植 物プランクトン組成は2013年のような特異性はないと判 断された。

餌環境以外の要因として水温と宗谷暖流の勢力(流速) も影響したと考えられた。品田ら (2016) は、本海域で の貝柱湿重量の増加に影響を与える要因として、底層ク ロロフィルa濃度の他に4月の底層水温と稚内と網走間の 潮位の水位差を指摘している。2021年4月の月平均水位差 は22.5 cmで、過去29年の同水位差の平均値14.4 cmに比べ て大きかった。2021年の底層水温も例年より高い (Fig.6)。サロマ湖の垂下ホタテガイでは水温17℃以下 で水温上昇に伴い濾水率が高くなる(蔵田ら、1991)。ま た、稚内と網走間の潮位の水位差は宗谷暖流の流速と比 例しており、ホタテガイが餌に遭遇する機会にも関係す ると考えられている(品田ら,2016)。これらのことから、 例年より高い水温や大きな水位差はホタテガイの摂餌に 有利に作用したことも高成長の要因であると推察された。

過去のホタテガイ高成長年と比較した結果(Table 1). 2021年のホタテガイの高成長は2ヵ月に及ぶ長い高餌料 状態と適した水温および良好な流速という摂餌に有利な 環境が重なったために発生したものと考えられた。

また、品田(2006) は底層の水温およびクロロフィル a濃度から地まきホタテガイの成長不良を予測するモデ ルを構築している。このモデルに2021年のモニタリング データを適用すると、成長不良の確率は0.01%未満の極め て低い値となり、2021年の高成長を支持する結果となっ

本報告では既報との比較で要因を考察した。既報は春 季の環境要因に関するものが多く、他の季節における要 因の報告は少ない。本海域の夏季におけるホタテガイの 貝柱歩留と底層水温の負の相関を品田(2009)が報告し ている。2021年8月中旬および10月上旬の底層の水温は例 年より低く (Fig.5), クロロフィルa濃度は過去最高値を 更新した(Fig.6)。このこともホタテガイの高成長に作 用した可能性がある。近年、北海道沿岸域の温暖化や酸 性化などが指摘されている(Fujii et al., 2021)。また、地 まきホタテガイの生息する底層ではないが、北海道周辺 沿岸海域における海面水温の近未来予測ではオホーツク 海は他海域に比べて温度上昇の偏差が大きいことが報告 されている(品田, 2021)。夏季における更なる水温上昇 はホタテガイの成長に影響を及ぼすことが予想される。

本研究は30年間の長期モニタリングデータの成果であ る。それらのデータはホタテガイの成長予測への活用の みならず、将来の海洋温暖化に対応するためにも有用な データセットであると考えられる。また, 春季の餌料環 境や夏季の底層水温の上昇抑制に大きな影響を与える中 冷水の沿岸への貫入機構は不明な点が多いため、本海域 におけるホタテガイの持続生産を考える上でもこの機構 の解明が望まれる。

## 謝辞

野外調査およびホタテガイの測定にご協力頂いた紋別 漁業協同組合の山下秀一朗, 石渡拓臣氏, 吉田秀斗氏, 網 走西部地区水産技術普及指導所の畑豊氏, 杉本正和氏, 西 田大氏および各機関の歴代担当者諸氏に感謝する。また, ホタテガイの測定やグリコーゲン含量およびクロロフィ ルa濃度の分析を実施された網走水産試験場の歴代職員 諸氏に感謝する。加えて有益なコメントを頂いた査読者 の皆様にお礼申し上げる。

なお, 本報告の内容は北海道ほたて漁業振興協会の委 託事業である「ホタテガイ成長モニタリング調査」にお いて実施したものである。

## 引用文献

- 秦安史、永田淳、桒原康裕、濱川祐実、笹岡友季穂、佐 藤暁之. 工藤 勲. I.8 ホタテガイ成長モニタリング 調查. 令和2年度道総研網走水產試験場事業報告書. 北海道立総合研究機構網走水產試験場,網走. 2022;
- 北海道水産林務部. 北海道水産業・漁村のすがた2021 北 海道水産白書. 札幌. 2021.
- 工藤勲, フローラン アヤ, 高田兵衛, 小林直人. オホ ーツク海沿岸域の海洋構造と生物生産. 沿岸海洋研 究 2011;49(1):13-21.
- 蔵田護. オホーツク海における放流ホタテガイの呼吸量. 北海道水産試験場研究報告 1996;49:7-13.
- 蔵田護. 1.2 ホタテガイ漁場の植物プランクトンの科組 成. 平成9年度網走水產試験場事業報告書, 北海道立 網走水產試験場、網走、1998; 227-236.
- 蔵田護. 北海道オホーツク海沿岸におけるホタテガイの 小型化の実態とその原因. 北海道水産試験場研究報 告 1999;54:25-32.
- 蔵田護、干川裕、西浜雄二、サロマ湖における垂下養成 ホタテガイの摂餌量. 北海道水産試験場研究報告 1991; 37: 37-57.
- 三好晃治, 品田晃良, 宮園章, 桒原康裕, 多田匡秀, 照 本昂之、工藤勲、2013年北海道オホーツク海沿岸域 における地まきホタテガイの高成長と餌料環境. 日 本水産学会誌 2015;81(3):468-470.
- 西浜雄二、オホーツクのホタテ漁業、北海道大学図書出 版刊行会, 札幌. 1994.
- 品田晃良. 地まきホタテガイの成長不良に対する水温お よび餌濃度の影響. 日本ベントス学会誌 2006;61: 41-44.

- 品田晃良. 夏季の海洋環境が地まきホタテガイの貝柱歩 留と麻痺性貝毒の発生に与える影響(短報). 北海道 水產試験場研究報告 2009;75:15-17.
- 品田晃良. 北海道周辺沿岸海域における海面水温の近未 来予測值(資料). 北海道水産試験場研究報告 2021; 99:19-23.
- 品田晃良, 三好晃治. 北海道オホーツク海沿岸域におけ る地まきホタテガイの貝柱湿重量に与える海洋環境 の影響. 水産海洋研究 2016;80(4):283-288.
- 塩本明弘, 藤本康孝, 三村尚哉, 佐々木章裕, 糸井大地, 今里翔真, 高橋尚文, 竹中柚実, 藤田知則. 北海道 オホーツク海沿岸域におけるクロロフィルaと環境 要因の季節変動について. 日本水産学会誌 2018; 84(2): 241-253.
- Ishizu M, Kitade Y, Matsuyama M. Formation mechanism of

- the Cold-water belt formed off the Soya Warm Current. J. Oceanogr. 2006; 62:457-471.
- Osborne D. R, Voogt P. 食品栄養分析(監訳 吉川誠次). 講 談社,東京. 1980.
- Fujii M, Takao S, Yamaka T, Akamatsu T, Fujita Y, Wakita M, Yamamoto A, Ono T. Continuous Monitoring and Future Projection of Ocean Warming, Acidification, and Deoxygenation on the Subarctic Coast of Hokkaido, Japan. Front. Mar. Sci. 2021; 8:1-12.
- Takizawa T. Characteristics of the Soya Warm Current in the Okhotsk Sea. J. Oceanogr. Soc. Japan. 1982; 38: 281-292.
- Welschmeyer NA. Fluorometric analysis of chlorophyll a in the presence of chlorophyll b and pheopignments. Limnol. Oceanogr. 1994; 39: 1985-1992.