

第2章(Ⅱ) アワビ類の生態と資源変動要因

Ⅱ-1 資源生態に関する知見

Ⅱ-1-1) エゾアワビ

高見秀輝

エゾアワビの生理・生態に関する研究は、1980年代まで種苗生産技術や放流効果の向上を目的として、種苗生産現場や放流後の漁場環境下における生残・成長の変動要因などを中心に行われてきた。一方、種苗放流事業が本格化した後も資源量の目立った回復が見られず、種苗放流は漁獲量を増加させるには至っていないことから、エゾアワビ資源の低迷は天然での発生量の低下によるものと考えられるようになり、1990年以降は天然集団の再生産機構や天然資源の変動要因に焦点を当てた資源生態研究が進展した。1980年代以前におけるアワビ類の生理・生態研究については既に成書として取り纏められているため(浮ほか, 1982; 青森県ほか, 1990; 浮, 1995; 関, 1997; 野中, 2011 など), 本稿ではその後に進展した資源生態研究を中心に焦点をあてた。

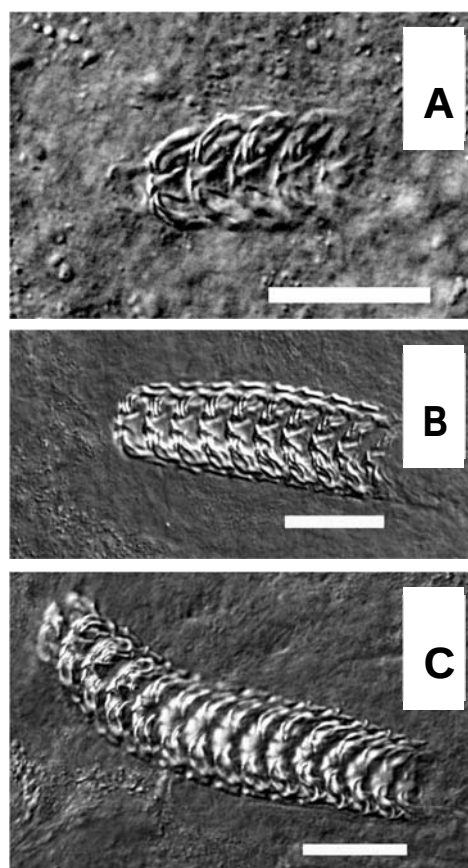
① 浮遊幼生の生態

アワビ類は、受精後1日以内に担輪子幼生として孵化し、その後幼殻の分泌が始まり被面子幼生となる。浮遊期間中は摂餌を行わず、卵黄を主な栄養源とする。幼生の発達速度は種や水温によって異なるが、エゾアワビでは20°Cで着底・変態可能となるまで約3日半かかる(関・菅野, 1977)。アワビ類浮遊幼生の着底・変態は外部刺激によって誘起される。外部刺激を受けた幼生は、遊泳器官である面盤細胞と付随する繊毛を脱離して変態を開始し、すべての面盤細胞を脱離した時点で変態を終了して摂餌を開始する(関・菅野, 1981)。アワビ類が浮遊生活から底生生活に移行する過程は、大きく着底(attachment)と変態(metamorphosis)の2つの段階に分けられる。“着底”した幼生は、繊毛による遊泳行動をやめ、腹足を基質に付けた状態で匍匐運動を行う。この段階ではまだ面盤を保持しており、着底した基質上で変態を行わなかった場合には、再び遊泳して基質を離れることができる。着底後、遊泳器官である面盤を脱離する行動を“変態”という。変態した個体は初期稚貝と呼ばれ、不可逆的に底生生活に移行する。本稿では、着底から引き続いて変態に至る一連の変化を合わせて“着底・変態(settlement)”と呼ぶ(河村, 2007)。

着底・変態を誘起する外部刺激に遭遇できなかった場合、幼生は変態せずに浮遊期間を延長し、15日程度は正常に着底・変態する能力を保持したまま浮遊し続けることが飼育条件下で明らかにされている(Takami et al., 2002)。浮遊期間の長さは幼生の移動分散の範囲や変態直後の初期稚貝の生残に大きく影響するため、天然海域に

おける幼生の浮遊期間を推定することはアワビ類の加入機構や個体群維持機構を理解する上で重要である。エゾアワビの歯舌が被面子幼生期に形成され、その後浮遊日数の経過に伴い歯舌列数が直線的に増加することが判明し(図Ⅱ-1-1)、この関係をもとに野外で採集されたエゾアワビ被面子幼生および変態直後の初期稚貝の歯舌列数を計数することによって幼生の浮遊期間が推定されている。天然海底から採集した変態直後の初期稚貝では、歯舌列数の計数結果からすべての個体が4~6日齢の範囲内であると推察された。エゾアワビ被面子幼生は上述したように能力的には2週間程度浮遊できるが、天然環境下ではあまり浮遊期間を延長せずに、着底・変態が可能となって以降数日以内に速やかに初期稚貝に変態し、底生生活に移行するものと考えられている(Takami et al., 2006)。

アワビ類浮遊幼生の遊泳能はごく僅かであり、幼生は



図Ⅱ-1-1. 異なる日齢におけるエゾアワビ浮遊幼生の歯舌の変化

A: 4日齢(歯列数 5), B: 6日齢(歯列数 10), C: 8日齢(歯列数 15), スケール 20 μ m (Takami et al. 2006)

海水の流動により受動的に分散あるいは集積されるものと考えられている (Sasaki and Shepherd, 1995)。エゾアワビの産卵様式には、産卵盛期に台風等の大型低気圧の通過によって誘発される大量産卵と、産卵盛期前の大型低気圧通過に関係無く行われる小規模な産卵がある。台風等の通過後に発生した幼生は、十数 km の範囲で分散するのに対し、産卵盛期前の小規模な産卵による分散範囲は数百 m 程度であることが浮遊幼生や着底稚貝の水平分布の経時変化により確認されており (佐々木, 2001; 中家・高見, 2012), また数値シミュレーションによっても同様の分散範囲が推察されている (Miyake et al., 2010, 2011)。

② 食性

エゾアワビでは、変態を完了 (殻長約 0.28 mm) 後、呼吸孔列の形成が完了するまでの発育段階 (第 1 呼吸孔がふさがるまで; 殻長 3~4 mm) を初期稚貝, それ以降、生殖巣の目立った発達が肉眼で観察されるようになるまでの段階 (殻長約 40~50 mm 以下) を稚貝, 稚貝期以降を成貝と呼ぶ (Kawamura et al., 2005)。エゾアワビでは生活史の初期に主な餌料が成長に伴い 3 回大きく変化することがわかっており (図 II-1-2), 成長段階ごとの食性が解明され (Kawamura et al., 1998b), 食性変化に伴う消化器系の発達過程が明らかにされている (高見・河村, 2002; Takami and Kawamura, 2003)。

アワビ類浮遊幼生は卵黄を主な栄養源とし摂餌は行わないが、着底・変態した初期稚貝は変態直後 (殻長約 0.3 mm) から摂餌を開始する (関・菅野, 1981; Kawamura and Takami, 1995)。しかし、変態直後の初期稚貝は全く餌を与えなくても殻長 0.4 mm 前後までは成長でき、変態後数日間を残された卵黄からの栄養にも依存していると考えられる (Takami et al., 2000, 2002)。卵黄のみで成長でき

る期間や成長量は、変態までの浮遊期間の長さ (Takami et al., 2002) や産卵時の母貝の状態に依存する卵質 (Fukazawa et al., 2005) によって変化するが、変態後 10 日程度までには卵黄を使い果たし、その後は着底基質上に付着する珪藻などが分泌する粘液を主な餌料とする (Kawamura and Takami, 1995)。卵黄を消費した後の初期稚貝の飢餓耐性は極めて低く、速やかに着底基質上で餌を食べ始める必要がある (Takami et al., 2000)。変態直後から殻長 0.6~0.8 mm までの初期稚貝は、アワビ成貝・稚貝などから分泌される匍匐粘液や付着珪藻、無節サンゴモなどの分泌粘液など、広範な粘液状の物質を餌料として成長できることがわかっている (Kawamura and Takami, 1995; Takami et al., 1997a, b)。

2 回目の食性変化は殻長 0.6~0.8 mm 前後に起こる。このころから初期稚貝は、粘液物質だけでは良好に成長できなくなり、付着珪藻の細胞内容物などを摂取する必要がある (Kawamura et al., 1995)。アワビ類は珪藻の細胞殻を消化管内で分解できないため、細胞内容物を利用するためには摂餌の際に細胞殻を破壊する必要がある。付着力が弱く初期稚貝が摂餌しやすい *Navicula* 属などの珪藻の多くは、細胞殻が分解されずに摂取された後、生細胞のまま排泄されるため餌料価値が低い。しかし、*Cylindrotheca closterium* や一部の *Nitzschia* 属などの珪藻は、付着力が弱い上に細胞殻が非常に脆く、変態直後の稚貝でも摂餌の際に簡単に細胞殻を破壊できるため高い餌料価値を示す (Kawamura et al., 1995, 1998a)。一方、基質に強く付着する *Cocconeis* 属などの珪藻は、剥ぎ取られる際に殻が壊れやすく、結果的に初期稚貝が珪藻の細胞内容物を利用することができるため餌料価値が高い (Kawamura et al., 1995, 1998 b)。アワビ類初期稚貝がこれら付着力の強い珪藻を効率よく基質から剥ぎ取ること

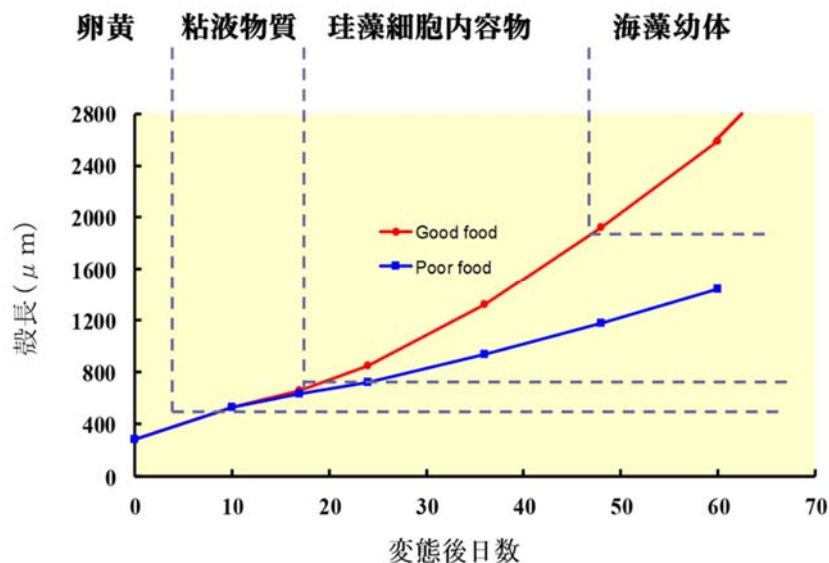


図 II-1-2. エゾアワビの成長過程と主餌料の変化 (Kawamura et al. 1998b を改変)

ができるようになるのは殻長 0.8 mm 前後からであり、それはこの頃に起こる歯舌の構造変化によるものと考えられる (Kawamura et al., 2001)。

3 回目の食性変化は殻長 2 mm 前後で起こる。*Cocconeis* 属等の単体で平面的に付着する珪藻は、ある程度成長した稚貝に対しては餌料効率が低く、他に好適な餌料がある場合には積極的に摂餌されなくなる (高見ほか, 1996)。一方、稚貝は殻長 2 mm 前後からワカメ、アラメ、マコンブなどの幼体を餌料とし良好に成長することが明らかにされている (Takami et al., 2003)。この段階に成長した稚貝では、海藻類に含まれる多糖類を分解する消化酵素活性が増加し (Takami et al., 1998)、また、歯舌の構造が直立した藻類などを摂餌するのに適した形態に変化するため (Kawamura et al., 2001)、大型海藻の幼体などを効果的に利用できるようになると考えられている。殻長 15~31 mm の稚貝に複数種の実藻藻体を与え、摂餌量と成長速度を比較した結果、コンブ属、アオノリ属、ダルスなどを与えた場合に摂餌量が多く、良く成長することが明らかにされている (菊地ほか, 1967; 浮, 1981)。

天然海域で採集した成長段階の異なるエゾアワビについて、炭素安定同位体比を解析した結果、エゾアワビの食性は成長に伴い変化し、殻長 20 mm 以下の小型稚貝では付着珪藻、20~30 mm の稚貝では大型褐藻の幼芽や紅藻、殻長 30 mm 以上の大型稚貝や成貝では大型褐藻成体の葉状部を主餌料とすることが推察されている (Won et al., 2010)。

③ 成長に伴う棲み場の変化

エゾアワビ浮遊幼生は無節サンゴモ (紅藻類) が優占する海底に選択的に着底することが知られているが、成貝は大型褐藻類が優占する藻場を主要な棲み場とする (Sasaki and Shepherd, 2001)。すなわちエゾアワビでは成長に伴って主要な棲み場が変化することが考えられる。宮城県牡鹿半島において、着底直後の初期稚貝から成貝に至るエゾアワビ棲み場変化の過程が明らかにされている (Sasaki and Shepherd, 2001; 高見ほか, 2012a; Takami et al., 2017)。この場所では、水深 2~4 m 帯にアラメが優占する大型海藻群落、4~5 m 帯にマクサ・オバクサ、アラメ幼体等による小型海藻群落、5~7 m 帯に無節サンゴモ群落が形成され、海藻群落の带状構造が水深帯に沿って構成されている。各群落におけるエゾアワビ幼生の着底密度を比較した結果、無節サンゴモ群落で最も高く、アラメ群落で低かった。その後、目視で確認できるようになった殻長 2 mm 前後以降の当歳貝について、分布の経時変化を調べた結果、殻長 10~20 mm になると主要な棲み場が無節サンゴモ群落から小型海藻群落へ移行し、殻長 30 mm 以上からアラメ群落内に生息することが明らかとなった。無節サンゴモ群落で着底したエゾアワビは、成長に伴い小型海藻群落を経てアラメ群落に移動するも

のと考えられた。

このような棲み場変化が生じる要因の一つとして、成長に伴う食性の変化が考えられている。上述したように、エゾアワビの主餌料は成長に伴い付着珪藻からアラメなど大型褐藻の幼体、そして大型褐藻の成体へと変化することが明らかにされている。各海藻群落で採集された殻長の異なる個体について炭素安定同位体比を測定し、これらを各群落で繁茂する藻類の同位体比と比較すると、エゾアワビの食物源は付着珪藻からアラメ・ワカメ幼体、そしてアラメ・ワカメ成体へと変化するものと推定された。当歳貝の棲み場である無節サンゴモ群落ではサンゴモ藻体の表面に付着珪藻が、小型海藻群落ではアラメなど大型褐藻の幼体が、アラメ群落では褐藻の成体が繁茂しており、炭素安定同位体比から推定された食物源の変化は、棲み場の移動に伴う主要な藻類相の変化とよく一致した (図II-1-3) (Won et al., 2010)。

また、エゾアワビが成長段階毎に利用する各海藻群落内において、底生動物の群集構造が明らかにされ、これらの種間関係が炭素・窒素安定同位体比により推定されている。無節サンゴモ群落では、エゾアワビ稚貝と餌料が競合する小型植食性巻貝類 (高見ほか, 2001; Kawamura et al., 2004) の生息密度が低いこと、小型海藻群落およびアラメ群落では、殻長 20 mm 以下のエゾアワビ稚貝を選択的に捕食するヨツハモガニ類 (干川, 2003) の生息密度が比較的高いものの、殻長 20 mm 以上の大型稚貝や成貝に対する捕食者は限定されていることが明らかとなった。これらのことから、他の底生動物との餌料を巡る競合や被食が、エゾアワビ各成長段階の分布を制限していることが推察された (Won et al., 2011)。

④ 成長、成熟

エゾアワビの初期稚貝期における殻長の成長速度は、飼育環境下で各成長段階に対応した好適な餌料 (本稿II-1-1) -①参照) を与えた場合、27~57 $\mu\text{m}/\text{日}$ の範囲にある (坂井, 1976; 大貝ほか, 1991; Kawamura and Takami, 1995; Kawamura et al., 1995; 關, 1997)。第一呼吸孔の形成後から成長速度は約 70 $\mu\text{m}/\text{日}$ に増加し始め、呼吸孔列が完成後の殻長 4 mm 以上の稚貝では 93~210 $\mu\text{m}/\text{日}$ に飛躍的に増大することが報告されている (四井, 1978; 浮・菊地, 1979)。天然環境下では、産卵盛期の 9 月に台風と同期して発生した着底直後からの初期稚貝の成長が調べられている (佐々木, 2001; Sasaki and Shepherd, 2001)。複数年にわたり各年の同一の発生群について、初期稚貝期の成長速度を調べた結果、着底直後から約 1 ヶ月間では 30~40 $\mu\text{m}/\text{日}$ の範囲にあり、水温の低い年ほど成長速度が低下することが明らかにされている (佐々木, 2001; Sasaki and Shepherd, 2001)。

エゾアワビの成熟の進行に影響する外部環境要因として、水温、餌料等が確認されている。日周期については、

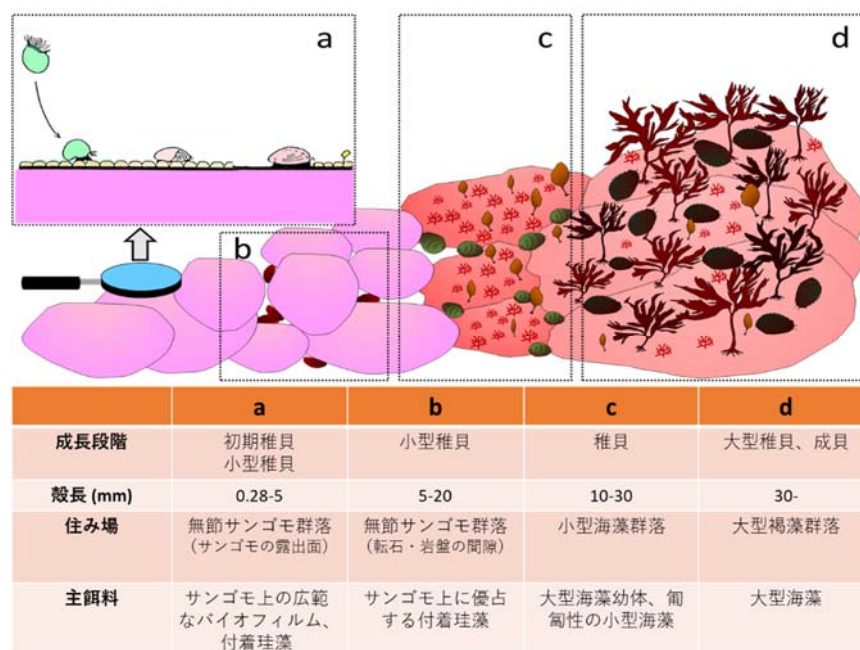


図 II-1-3. エゾアワビの成長にともなう食性変化と住み場の移行を示した概念図

エゾアワビの成熟との関係は明らかではない(浮, 1987)。

エゾアワビの天然での産卵盛期は 8 月から 10 月にかけてであるが、生殖巣の発達には 7.6 °C を超える水温の積算値 (成熟有効積算温度, EAT) に比例するため、季節を問わず成熟の進行を人為的に制御することができる。十分な餌料を与えられた個体では、EAT が 600°C・日以上になると、卵巣内に成熟した卵母細胞が優占して産卵が可能となり、1500°C・日以上で生殖巣が最大限に発達しほとんどの個体で産卵が可能となる (菊地・浮, 1974)。始めに発達した卵母細胞のほとんどが産卵された場合、その後卵巣内で新たな卵母細胞が発達し始め、水温 20°C では初回の産卵から約 1 ヶ月後 (EAT が 1000°C・日に達した段階) にはこれらの卵が成熟して産卵可能になる (Fukazawa et al., 2007)。したがって、十分な餌料条件下では、エゾアワビには 1 産卵期に同一個体が継続して 2 回生殖巣を発達させて産卵する能力がある。

エゾアワビの生殖巣の量的な発達や生殖巣指数の増加は摂餌量に対応し、1 日当たりの給餌量が体重の 5% 以下の場合には生殖巣が発達せず、産卵も行われなかったことが報告されている。また、同じ EAT 時に産卵を誘発した場合、給餌量が少なかった群ほど産卵誘発刺激に対して反応する個体の割合が低かったことが明らかにされている (Uki and Kikuchi, 1982)。マコンブやオゴノリを与えた場合には、摂餌量の上昇に伴い産卵数も増加することが明らかにされ、十分な餌料条件が保証された場合に限って、1 産卵期中に 2 回の産卵が可能となるものと考えられている (高見ほか, 2012b)。また、エゾアワビ雌成貝について、マコンブ、アラメ、アカモク、マクサ、アオサを個体別に充分量給餌して飼育し、産卵回数と産卵

数を比較した結果が報告されている。マコンブとアラメを摂餌した個体は、産卵数、産卵回数ともに多く、アカモクを摂餌した個体では、日間摂餌量および実験終了時の肥満度がマコンブおよびアラメを摂餌した個体と同程度であったが、産卵数は著しく少なかった。マクサとアオサを摂餌した個体では産卵数、産卵回数ともに最も低かったことがわかっている (高見ほか, 2012b)。

多くの海産無脊椎動物のように配偶子を体外に放出し受精を行う種では、放卵・放精のタイミングを同調する必要がある。特に三陸沿岸に生息するエゾアワビでは、台風や大型低気圧の接近による時化の後に浮遊幼生が高い密度で出現することが知られており、時化がエゾアワビの大規模な産卵・放精を誘発するものと考えられている (佐々木, 1985, 2001; Sasaki and Shepherd, 1995; 西洞, 2002; 中家・高見, 2012)。しかし、実際に時化によって引き起こされる様々な環境変動のうち何がどのようにしてエゾアワビに生理的影響を与え、最終的に配偶子の放出を誘発するのか、その機構はまだ解明されていない。

エゾアワビの産卵盛期は三陸付近に台風が接近するようになる 8 月下旬から 9 月下旬にかけてであるが、7 月下旬や 8 月上旬から小規模で単発的ではあるが浮遊幼生が発生することがある (内田ほか, 1996; 佐々木, 2001; 中家・高見, 2012)。この時期のエゾアワビの卵巣は産卵可能な段階に発達しているが (Fukazawa et al., 2007)、主要な産卵誘発要因である台風が接近することはほとんど無く、一時的な水温変化などが産卵を誘発する刺激になると考えられている (内田ほか, 1996) が、水温や他の目立った海況変化が見られない場合でも産卵が行われた例が報告されている (佐々木, 2001)。

飼育環境下では紫外線を照射した海水がエゾアワビの産卵誘発に極めて有効であることが知られており、紫外線を照射してから配偶子を放出するまでの時間と照射量の関係が明らかにされ、効果的な放卵・放精の制御法が確立されており、十分に成熟した個体では、紫外線の照射量が 800 mWh/L（通常、海水を殺菌する際の約 10 倍の照射量）のとき約 3 時間で放卵・放精することが明らかにされている（菊地・浮, 1974）。さらに、紫外線照射海水による産卵誘発と上述した EAT の概念を併せて、成熟から配偶子放出までの過程をほぼ人為的に制御することが可能となり、これは種苗生産現場での採卵作業に広く実用化されている。

引用文献

- 青森県・岩手県・秋田県・神奈川県・福岡県 (1990) アワビ種苗放流マニュアル. 秋田県水産振興センター, 118pp.
- Fukazawa, H., H. Takami, T. Kawamura and Y. Watanabe (2005) The effect of egg quality on larval period and post-larval survival of an abalone *Haliotis discus hannai*. J. Shellfish Res., **24**, 1141-1147.
- Fukazawa, H., T. Kawamura, H. Takami and Y. Watanabe (2007) Oogenesis and its relevant changes in egg quality of an abalone *Haliotis discus hannai* during a spawning season. Aquaculture, **270**, 203-212.
- 干川 裕 (2003) エゾアワビ人工種苗に対するヒトデ類 3 種およびヨツハマゴニの捕食（室内実験）. 北水試研報, **64**, 121-126.
- 河村知彦 (2007) アワビ類浮遊幼生の着底場選択とその生態学的意義. Sessile Organisms, **24**, 27-34.
- Kawamura, T. and H. Takami (1995) Analysis of feeding and growth rate of newly metamorphosed abalone *Haliotis discus hannai* fed on four species of benthic diatom. Fish. Sci., **61**, 357-358.
- Kawamura, T., R.D. Roberts and C.M. Nicholson (1998a). Factors affecting the food value of diatom strains for post-larval abalone *Haliotis iris*. Aquaculture, **160**, 81-88.
- Kawamura, T., R.D. Roberts and H. Takami (1998b) A review of the feeding and growth of post-larval abalone. J. Shellfish Res., **17**, 615-625.
- Kawamura, T., H. Takami and Y. Yamashita (2004) Effects of grazing by a herbivorous gastropod *Homalopoma amussitatum*, a competitor for food with post-larval abalone, on a community of benthic diatoms. J. Shellfish Res., **23**, 989-993.
- Kawamura, T., R.D. Roberts and H. Takami (2005) Importance of periphyton in abalone culture. In: Periphyton: Ecology, Exploitation and Management, eds. M.E. Azim, M.C.J. Verdegem, A. A. van Dam and M.C. M Beveridge, CABI Publishing, UK, 269-284.
- Kawamura, T., T. Saido, H. Takami and Y. Yamashita (1995) Dietary value of benthic diatoms for the growth of post-larval abalone *Haliotis discus hannai*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **194**, 189-199.
- Kawamura, T., H. Takami, R.D. Roberts and Y. Yamashita (2001) Radula development in abalone, *Haliotis discus hannai*, from larva to adult in relation to feeding transitions. Fish. Sci., **67**, 596-605.
- 菊地省吾・浮 永久 (1974) アワビ属の採卵技術に関する研究 第 1 報 エゾアワビ *Haliotis discus hannai* INO の性成熟と温度との関係. 東北水研報, **33**, 69-78.
- 菊地省吾・桜井保雄・佐々木 実・伊藤富夫 (1967) 海藻 20 種のアワビ稚貝に対する餌料効果. 東北水研報, **27**, 93-100.
- Miyake, Y., S. Kimura, T. Kawamura, T. Kitagawa, M. Hara and H. Hoshikawa (2010) Estimating larval supply of Ezo abalone *Haliotis discus hannai* in a small bay using a coupled particle-tracking and hydrodynamic model: insights into the establishment of harvest refugia. Fish. Sci., **76**, 561-570.
- Miyake, Y., S. Kimura, T. Kawamura, T. Kitagawa, T. Takahashi and H. Takami (2011) Population connectivity of Ezo abalone on the northern Pacific coast of Japan in relation to the establishment of harvest refugia. Mar. Ecol. Prog., Ser. **440**, 137-150.
- 中家 浩・高見秀輝 (2012) エゾアワビの異なる繁殖形態による加入機構の比較. 日水誌, **78**, 1217-1220.
- 野中 忠 (2011) 「アワビは増やせるか 増殖の歴史」生物研究社, 東京, 122 pp.
- 大貝政治・若野 真・長井 敏 (1991) エゾアワビ幼生の着底と稚貝の成長に及ぼす付着性微細藻類の影響. 水産増殖, **39**, 263-266.
- 西洞孝広 (2002) 岩手県におけるエゾアワビ資源の回復とその要因. 月刊海洋, **34**, 477-481.
- 坂井英世 (1976) 海藻を餌料とした第 1 呼水孔形成期以後の稚アワビの育成について. 水産増殖, **23**, 145-148.
- 佐々木 良 (1985) 気仙沼湾周辺におけるエゾアワビ浮遊幼生の査定と出現. 水産増殖, **32**, 199-206.
- 佐々木 良 (2001) エゾアワビの加入機構に関する生態学的研究. 宮城水産研報, **2**, 1-86.
- Sasaki, R. and S.A. Shepherd (1995) Larval dispersal and recruitment of *Haliotis discus hannai* and *Tegula* spp. on Miyagi coasts, Japan. Mar. Freshwater Res., **46**, 519-529.

- Sasaki, R. and S.A. Shepherd (2001). Ecology and post-settlement survival of the Ezo abalone, *Haliotis discus hannai*, on Miyagi Coasts, Japan. J. Shellfish Res., **20**, 619-626.
- 關 哲夫 (1997) エゾアワビの種苗生産技術体系とその基礎となる生物学的研究. 東北水研研報, **59**, 1-71.
- 関 哲夫・菅野 尚 (1977) エゾアワビの初期発生と水温による発生速度の制御. 東北水研研報, **38**, 143-153.
- 関 哲夫・菅野 尚 (1981) エゾアワビの被面子幼生の着底と変態について. 東北水研研報, **42**, 31-39.
- 高見秀輝・河村知彦 (2002) エゾアワビにおける成長に伴う食性変化とその機構. 月刊海洋, **34**, 504-511.
- Takami, H. and T. Kawamura (2003) Dietary changes in the abalone, *Haliotis discus hannai*, and relationship with the development of digestive organ. JARQ, **37**, 89-98.
- 高見秀輝・河村知彦・山下 洋 (1996) エゾアワビ1歳貝に対する付着珪藻の餌料価値. 水産増殖, **44**, 211-216.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (1997a) Contribution of diatoms as food sources for post-larval abalone *Haliotis discus hannai* on a crustose coralline alga. Moll. Res., **18**, 143-151.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (1997b) Survival and growth rates of post larval abalone *Haliotis discus hannai* fed conspecific trail mucus and/or benthic diatom *Cocconeis scutellum* var. *parva*. Aquaculture, **152**, 129-138.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (1998) Development of polysaccharide degradation activity in postlarval abalone *Haliotis discus hannai*. J. Shellfish Res., **17**, 723-727.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (2000) Starvation tolerance of newly metamorphosed abalone *Haliotis discus hannai*. Fish. Sci., **66**, 1180-1182.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (2002) Effects of delayed metamorphosis on larval competence, and post-larval survival and growth of abalone *Haliotis discus hannai*. Aquaculture, **213**, 311-322.
- 高見秀輝・元 南一・河村知彦 (2012a) エゾアワビの成長に伴う棲み場の変化. 日水誌, **78**, 1213-1216.
- 高見秀輝・深澤博達・河村知彦・村岡大祐 (2012b) エゾアワビの成熟に及ぼす餌料の質・量の影響. 日水誌, **78**, 1205-1207.
- Takami, H., D. Muraoka, T. Kawamura and Y. Yamashita (2003) When is the abalone *Haliotis discus hannai* first able to use brown macroalgae? J. Shellfish Res., **22**, 795-800.
- Takami, H., A. Oshino, R. Sasaki, H. Fukazawa and T. Kawamura (2006) Age determination and estimation of larval period in field caught abalone (*Haliotis discus hannai* Ino 1953) larvae and newly metamorphosed post-larvae by counts of radular teeth rows. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **328**, 289-301.
- 高見秀輝・河村知彦・伊藤秀明・清藤真樹・柳谷 智・山下 洋 (2001) エゾアワビ初期稚貝と小型植食性巻貝における餌料を巡る競合. 東北水研研報, **64**, 43-51.
- Takami, H., T. Kawamura, N.-I. Won, D. Muraoka, J. Hayakawa and T. Onitsuka. (2017) Effects of macroalgal expansion triggered by the 2011 earthquake and tsunami on recruitment density of juvenile abalone *Haliotis discus hannai* at Oshika Peninsula, northeastern Japan. Fish. Oceanogr., doi: 10.1111/fog.12191.
- 内田 勉・支倉 理・坂下利光・石川 豊・武蔵達也・西洞孝広・伊藤澄恵 (1996) 浮遊幼生の動態. 特定研究開発促進事業—アワビの再生産機構の解明に関する研究—総括報告書, 90-105.
- 浮 永久 (1981) エゾアワビに対するコンブ目海藻の餌料価値. 東北水研研報, **42**, 19-29.
- 浮 永久 (1987) アワビ類の増養殖に関する基礎的研究. 東京大学学位論文, 1-428.
- 浮 永久 (1995) アワビ類の繁殖整理と種苗生産の組立て. 「アワビ類の種苗生産技術」日本栽培漁業協会, 東京, 1-92.
- 浮 永久・菊地省吾 (1979) 付着性微小藻類 6 種のエゾアワビ稚貝に対する餌料効果. 東北水研報, **40**, 47-52.
- 浮 永久・菊地省吾・菅野尚 (1982) アワビ, 「増殖場造成指針」増殖場造成指針作成委員会編, 地球社, 東京, 57-159.
- Uki, N. and S. Kikuchi (1982) Influence of food levels on maturation and spawning of the abalone, *Haliotis discus hannai* related to effective accumulative temperature. Bull. Tohoku. Reg. Fish. Res. Lab., **45**, 45-53.
- Won, N.I., T. Kawamura, H. Takami, T. Noro, T. Musashi and Y. Watanabe (2010) Ontogenetic changes in the feeding habits of an abalone *Haliotis discus hannai*: field verification by stable isotope analyses. Can. J. Fish. Aquat. Sci., **67**, 347-356.
- Won, N.I., T. Kawamura, H. Takami, H. Hoshikawa and Y. Watanabe (2011). Comparison of abalone (*Haliotis discus hannai*) catches in natural habitats affected by different current systems: Implication of climate effects on abalone fishery. Fish. Res., **110**, 84-91.
- 四井敏雄 (1978) アワビの初期餌料としての *Myrionema* sp. (褐藻, 長マツモ属). 長崎水試研報, **(4)**, 65-69.

II-1-2) 暖流系アワビ類

清本節夫
鬼塚年弘

① 系統関係と系群構造

暖流域に生息するミミガイ科 *Haliotis* 属は 9 種存在するが、そのうち主な漁獲対象種は大型アワビ類 3 種（クロアワビ *H. discus discus*, メガイアワビ *H. gigantea*, マダカアワビ *H. madaka*）とトコブシ *H. diversicolor* である（猪野, 1952; 河村, 2012）。これらの類縁関係については形態によりクロアワビとエゾアワビ *H. discus hannai* は亜種の関係にあり、メガイアワビとマダカアワビは別種とされた（猪野, 1952）。3 種にエゾアワビを加えた大型アワビ 4 種については、近年のアロザイムや DNA シークエンス解析によりメガイアワビが他の 3 種と亜種間レベル、残り 3 種は地方品種間レベルの分化とされたが、マイクロサテライトマーカーによる解析ではほとんどの個体がそれぞれの集団に帰属することから、一定の生殖隔離が存在すると考えられている（Sekino and Hara, 2007; 関野・原, 2008）。また、クロアワビに関しては、遺伝子解析により、福島・茨城、太平洋（神奈川から徳島）、大分・愛媛、日本海中西部（長崎から新潟）、青森・秋田・山形の 5 つのグループに分けられるとされる（原, 2008）。大型アワビ類に関しては、核 DNA 上にコードされているカルモジュリンイントロンの多型を利用して種判別を行う方法が浜口ほか（2006）により開発されている。

トコブシは、2 つの亜種に分けられており、北海道南部から九州、台湾に生息するものをトコブシ *H. diversicolor aquatilis*, 九州南部・八丈島以南に生息するものをフクトコブシ *H. diversicolor diversicolor* としている（奥谷, 2000）。吉良（1954）は、九州以南に生息するタイプ、小笠原・八丈・伊豆諸島に生息するタイプ、本州に生息するタイプの 3 つの型があるとしている。なお、海外の研究では、トコブシ *H. diversicolor* の多くの亜種は単なる色彩変異とみなされることが多い（Geiger and Owen, 2012）。

（①の引用文献は⑦の後に記載）

② 暖流系アワビ類の種判別手法

浜口昌巳

岩礁性藻場の水産対象種として最も有用な生物は大型アワビ類であるが、この他にも多くの小型アワビ類が存在することが知られている（浜口ほか, 2006）。しかし、これまでは水産の観点からは大型アワビ類だけが注目されてきており、小型アワビ類の情報は少ない。小型アワビ類には熱帯・亜熱帯性のものが多く、近年、温暖化の進行に伴い日本近海の水温上昇によって、これまで漁獲対象とされてきたアワビ類が暖海性小型アワビ類に遷移する事例がみられている。以下、本稿ではアワビ類の学

名は奥谷（2017）に準じる。東京都の八丈島ではフクトコブシ *Haliotis diversicolor diversicolor* が重要な水産資源となっていたが、それ以外にもイボアナゴウ *H. varia*, チリメンアナゴウ *H. crebrisculpta*, マアナゴウ *H. ovina* が生息し、それぞれがすみ分けていた。しかし、近年、温暖化の進行により水温が上昇した結果、フクトコブシが減少し、イボアナゴウがフクトコブシのハビタットに侵入していると報告されている（高瀬ほか, 2009a; 高瀬ほか, 2009b）。一方、小型アワビ類は統計には表れないが、黒潮流域の一部の地域では水産対象となっている種もある（著者不詳, 2004; 和田・上田, 2010）。従って、今後、暖流系アワビ類の生物多様性や水産増殖の観点から調査・研究を進めるためには、大型アワビ類に加え、これらの小型アワビ類の識別が必要となっている。なかでも、浮遊幼生や稚貝など形態では識別しにくい初期生態調査においては、小型アワビ類も対象とした種判別手法が必要不可欠となる。暖流系大型アワビ類の種判別方法は、当時の都道府県の研究者とともに開発した浜口ほか（2006）の方法がある。この方法では、核 DNA 中のハウスキーピングジーンの一つであるカルモジュリンの 3 イントロンを標的とした PCR-RFLP による方法が使用されている。しかし、標的が核 DNA であるので DNA のコピー数が少なく、PCR 増幅時間が長い上に、その後の制限酵素による処理等が必要となるので、実際の判別には数時間を要する。また、殻長 1 mm 未満の幼生試料からでは抽出できる DNA が少ないので判定できない個体の出現頻度も高い。そのため、現在、暖流系アワビ類ではより迅速で、判別効率の良い方法が切望されている。リアルタイム PCR は定量的な解析手法で、なかでも TaqMan プローブもしくは DLP（Dual labeled probe：以下 DLP と略する）法は通常の PCR より高感度でかつ複数種の同時判定が可能であるので、ベントス類の浮遊幼生や稚貝の多様性評価のためには有効であると考えられている。また、Rogers-Bennett ほか（2016）は 7 種類のアワビ類が生息するカリフォルニア沿岸で浮遊幼生や稚貝の種判別のために、核 DNA よりコピー数が多いミトコンドリア DNA を使用しているが、このように標的となる遺伝子を変えることによってより迅速に判別できる可能性がある。

そこで、国内各地から都道府県の研究者の協力を得て、ミミガイ科のミミガイ *Haliotis asinina*, トコブシ *Haliotis diversicolor aquatilis*, フクトコブシ, チリメンアナゴウ, イボアナゴウ, マアナゴウ, コビトアワビ *Haliotis jaccensis*, クロアワビ *Haliotis discus discus*, マダカアワビ *Haliotis madaka*, メガイアワビ *Haliotis gigantea*, エゾアワビ *Haliotis discus hannai* を採取した。これらのうち、今回の判別方法の基礎となる大型アワビ類クロアワビ, マダカアワビ, メガイアワビ, エゾアワビについては、より

詳細な判別を行うためにそれぞれの卵および肝臓から抽出したミトコンドリア DNA を用いて primer-walking 法により全塩基配列を決定した。得られた塩基配列をもとに、まず、大型アワビ類共通領域を検索するとともに、それぞれに特異的な塩基置換を調べた。次いで、小型アワビ類については、ミトコンドリア DNA の COI および CytB 領域の塩基配列を解析し、大型アワビ類、あるいは小型アワビ類間の識別できる塩基置換を検索した。これらの結果から複数の DLP を作成し、暖流系大型および小型アワビ類の同定システムを水産庁漁場環境生物多様性評価事業により開発した。今回、技術開発に際し、より使いやすい方法とするために、DNA 試料の調製方法についても検討した。幼生や初期稚貝はそのまま DNA を抽出する方法しかないが、殻長 1 cm を超える稚貝や成貝では体表を綿棒でこするなどした試料からの DNA の抽出方法を検討した。

クロアワビのミトコンドリア DNA は 17304bp の塩基で構成され、13 のタンパク質、2 つのリボゾーマル RNA および 22 のトランスファー RNA 領域をコードしていた (表II-1-1)。そのうち、H 鎖には 6 つのタンパク質、2 つのリボゾーマル RNA および 14 のトランスファー RNA 領域をコードしており、残りは L 鎖にコードされていた。また、種によって塩基配列の長さが異なり、クロアワビが 17304bp、エゾアワビが 17417bp、マダカアワビが 17805bp であり、AT コンテンツはそれぞれ 60.98%、61.30%および 60.74%であった。これらの種間では、コ

ードする領域には差異は見られなかったが、ノンコード領域の長さがそれぞれ 2005bp、2091bp、2477bp と異なっていた。この差はノンコード領域に含まれるタンデムリピートの繰り返し回数の差であった。大型アワビ類の系統解析から、メガイアワビとクロアワビ、エゾアワビ、マダカアワビとは差が見られ、識別が容易であったが、クロアワビ、エゾアワビ、マダカアワビは種間による差が小さく、ミトコンドリア DNA の全長解析データからも識別は困難であった。従って、このミトコンドリア DNA の全長配列をもとにプライマーを設計したが、それでもクロアワビとマダカアワビの識別が困難であったので、これに、浜口ほか (2006) のカルモジュリン第 3 イントロンの配列を利用して DLP を設計した。

一方、それ以外のアワビ類については、ミトコンドリアの COI および CytB を解析したが、分類学上困った問題が生じている。今回、日本列島の南西部で採取したイボアナゴウの遺伝子解析を行った結果、イボアナゴウには遺伝的に 2 つの型があることが明らかとなった。イボアナゴウは我が国では *Haliotis varia* の学名が当てられている。しかし、Santa Barbara Museum of Natural History の D.L. Geiger は世界中のアワビ類を収集し、形態並びに分子情報を加えて分類学的再評価をしているが (Geiger and Owen, 2012)、彼らが登録している *H. varia* の COI 配列と今回得られた 2 型の塩基配列の相同性はそれぞれ 90% 以下であり、これだけを見ると同種とは言い難い。このことは、Geiger が同定している *H. varia* と国内で同定さ

表 II-1-1. クロアワビのミトコンドリア DNA の構成

Feature	Sequence location	Intergenic nucleotide	Size		Start codon	Stop codon	A+T content (%)	Anticodon
			nt (bp)	aa				
3'end CR	1-520	0	520				63.46	
cox3	521-1300	31	780	260	ATG	TAA	54.74	
trnD	1332-1403	0	72					GUC
trnK	1404-1473	-3	70					UUU
trnA	1470-1538	0	69					UGC
trnR	1539-1606	8	68					UCG
trnI	1615-1684	2	70					GAU
nad3	1687-2040	12	354	118	ATG	TAA	58.47	
trnN	2053-2123	2	71					GUU
trnS1	2126-2194	2	69					ACU
nad2	2197-3291	19	1095	365	ATG	TAA	61.55	
cox1	3311-4852	38	1542	514	ATG	TAA	57.78	
cox2	4891-5586	82	696	232	ATG	TAA	57.61	
atp8	5669-5833	53	165	55	ATG	TAA	65.45	
atp6	5887-6582	43	696	232	ATG	TAA	59.05	
trnF	3326-6693	14	68					GAA
nad5	6708-8448	44	1741	580	ATG	TAA	61.29	
trnH	8449-8513	0	66					GUG
nad4	8558-9850	95	1293	431	ATA	TAG	61.25	
nad4L	9946-10245	23	300	100	ATG	TAG	66.00	
trnT	10269-10338	25	70					UGU
trnS2	10364-10430	11	67					UGA
cytB	10442-11581	36	1140	380	ATG	TAG	60.79	
nad6	11618-12124	0	507	169	ATG	TAG	60.16	
trnP	12125-12191	17	67					UGG
nad1	12209-13153	1	945	315	ATG	TAG	58.20	
trnL1	13155-13222	88	68					UAA
trnL2	13311-13378	0	68					UAG
rrnL	13379-14883	0	1505				63.65	
trnV	14884-14949	0	66					UAC
rrnS	14950-16008	0	1059				61.19	
trnM	16009-16078	3	70					CAU
trnY	16082-16148	8	67					GUA
trnC	16157-16226	3	70					GCA
trnW	16230-16302	11	73					UCA
trnQ	16314-16383	2	70					UUG
trnG	16386-16453	4	68					UCC
trnE	16458-16524	0	67					UUC
5'end CR	16525-17304		780				73.59	

れている *H. varia* は異なっている可能性があることを示しているが、それが異なる種なのか、地域性の違いなのかは今後の研究が必要である。一方で、イボアナゴウの遺伝的 2 型（それぞれを A, B とする）は採集場所により構成比率が異なっており、対馬～長崎という対馬海流に沿った海岸では A 型が、黒潮流域の紀伊半島南部では B 型が優占していた。

さて、このイボアナゴウの遺伝的 2 型であるが、どちらも現時点で国際 DNA データベース上では一致する塩基配列は認められないが、形態等から鑑みると B はイボアナゴウと考えられる。A は貝殻表面に B のイボアナゴウの名前の由来となった起伏が見られず、比較的スムーズな形状を示している。また、外套膜縁辺の色がピンクであることが多い等の特徴を示しており、その他の形態学的特徴を総合するとヒラアナゴウ *Haliotis plana* と考えられる（黒田, 1947）。

西村（1999）は小笠原諸島や硫黄島等のヒラアナゴウについて記載しているが、採集場所によってヒラアナゴウ型、イボアナゴウ型と形態から異なる 2 型の存在を指摘しており、今後の分類上の再整理が必要と述べている。さらに、Kurozumi and Asakura（1994）はマリアナ諸島でふたつのイボアナゴウの存在を指摘している。今回、発見されたイボアナゴウの遺伝的 2 型がこれらと同じかどうかは不明である。しかし、いずれも DNA データベース上の情報等から、これらの種については、国内において使用する学名・標準和名ともに再考すべきではないか、と考えられるが、そのためには両者を識別したより詳細な生態調査が必要となる。そこで、これら 2 種も判別できる DLP を設計した。これらは、最大 4 種類を同時に使用できるように設計したが、その組み合わせによって幼生や稚貝を従来法より迅速・かつ高精度で判別できるようになった。これらを活用したアワビ類の多様性評価手法については巻末資料 1 にマニュアルを掲載するので、詳細はそちらを参照されたい。例えば、反応時間では従来法では DNA 抽出以降、PCR に 2.5 時間、制限酵素処理 1 時間、電気泳動 40 分と 4 時間以上必要であったが、新しい方法では、DNA 抽出以降、最速で 30 分間で判定できる種（トコブシ、メガイアワビ）、ともう一度 30～50 分間の判別で全ての種同定が可能であり、従来法と比較すると大幅に時間短縮ができるようになった。

また、従来法では核 DNA を標的としているために発生初期の幼生では判定できない場合があったが、新しい手法ではこれまでのところ判定できない個体は見られていない。さらに、少量の DNA でも判別可能であることから、従来法ではアワビ類の筋肉および外套膜の一部を切り取り、それらから DNA を抽出していたが、アワビの足の部分を綿棒で触れた試料でも判別可能となった。アワビ類は高価であるので、買い取り調査は困難である

が、綿棒を用いた方法では商品価値を損なうことがないので買い上げの必要が無くなるなど、より現場の調査が容易となった。

引用文献

- Geiger D.L. and B. Owen (2012) Abalone: Worldwide Haliotidae. ConchBooks, Hackenheim, Germany, 361 pp.
- 浜口昌巳・佐々木美穂・堀井豊充・清本節夫・大橋智志・藤井明彦・滝口直之・橋本加奈子・竹内泰介（2006）アワビ類初期生態解明のための種判別技術の開発。水産総合研究センター研究報告, **5**, 75-83.
- 黒田徳米（1947）イボアナゴとヒラアナゴは別種。ゆめ蛤, **15**, 11-12.
- Kurozumi T. and A. Asakura (1994) Marine mollusks from the northern Mariana Islands, Micronesia. *Natural History Research*, special issue **1**, 121-168.
- 西村和久（1999）伊豆・小笠原諸島海域における貝類分布。東京水試調査研究報告（211）, 1-124.
- 奥谷喬司（2017）日本近海産貝類図鑑第二版, 東海大学出版会, 東京, pp.774.
- Rogers-Bennett, L., R.F. Dondanville, C.A. Catton, C.I. Juhasz, T. Horii and M. Hamaguchi (2016) Tracking Larval, Newly Settled, and Juvenile Red Abalone (*Haliotis rufescens*) Recruitment in Northern California. *Journal of Shellfish Research*, **35**, 601-609.
- 高瀬智洋・田中優平・樋口 聡・小泉正行（2009a）八丈島における南方系アワビ類イボアナゴ *Haliotis varia* の産卵期。水産増殖, **57**, 635-638.
- 高瀬智洋・田中優平・樋口 聡・小泉正行（2009b）八丈島の転石帯におけるイボアナゴの生息状況。ちりばたん, **39**, 66-69.
- 和田隆史・上田幸男（2010）ヒルネコって何？ 徳島水研だより第75号。
- 著者不詳（2004）南端風土記「浜の真砂は尽きるとも」。串本公民館報2004年12月1日発行。

③ 食性

暖流系アワビ類のうち、トコブシについては、成長に伴う歯舌の発達過程と室内実験から、エゾアワビと同様に生活史初期に 3 回の食性転換が起きると考えられている（Onitsuka et al., 2004, 2010a）。着底直後から殻長 0.8 mm 程度までは主に付着珪藻やサンゴモ等から分泌される粘液物質（Onitsuka et al., 2007a）、その後付着珪藻の細胞内容物を利用できるようになり（Onitsuka et al., 2007a）、3～6 mm では大型海藻類の配偶体や初期孢子体へと主餌料が変化する（Onitsuka et al., 2010b）。天然個体に対する窒素、炭素の安定同位体比分析から、天然環境下においても同様の餌料転換が起きていることが示唆されている

る (Won et al., 2007)。

大型アワビ類3種についてはトコブシのような生活史初期の食性変化を調べた研究はない。四井・前迫 (1982) は、転石を詰めたコンテナに殻長 2 cm 前後の稚貝を、密度を変えて収容して成長を比較し、天然の場では稚貝の餌となるものがある程度、継続的に石上に付着していると述べている。種苗放流における適地選定や「環境収容力」の算出のために、放流サイズ以降のクロアワビに対する大型海藻類の餌料価値 (摂餌した海藻の量に対する成長した量の割合) が多くの飼育実験によって明らかにされているが、一般的にコンブ目海藻 (アラメ *Eisenia bicyclis*, カジメ *Ecklonia cava*, ワカメ *Undaria pinnatifida* など) は餌料価値が高く、ホンダワラ類は種により異なるものの総じてコンブ目海藻よりも劣る (吉田ほか, 1969; 内場, 1985; 藤井ほか, 1986)。土屋ほか (1980) では、カイフモク (ジョロモク *Myagropsis myagroides* の気泡の小さいタイプ), フシスジモク *Sargassum confusum*, ヤツマタモク *S. patens* は比較的高く、ヨレモク *S. siliquastrum* は低いとされ、四井・前迫 (1982) では、フシスジモク, ヒジキ *S. fusiforme*, ジョロモク, ヤツマタモク, アカモク *S. horneri* は高く、ヨレモクは特に低いとされる。藤井ほか (1986) は 20 種の海藻について、殻長の異なるクロアワビ稚貝に与えて成長を比較した結果から、成長に伴い餌料となりうる海藻種が増加することを示した。また、清本ほか (2012) はクロアワビとメガイアワビを、アラメとノコギリモク *S. macrocarpum* を餌料として飼育し、産卵量を比較した結果から、メガイアワビではアラメよりもノコギリモクの方が摂餌量当たりの産卵量が多かったのに対し、クロアワビではアラメの方が多かったことを報告している。今後、アワビ類の種による海藻の餌料価値の違いを明らかにする必要がある。また、カジメ類 (アラメ, カジメ, クロメ *Ecklonia kurome* など), ホンダワラ類等の大型褐藻類の衰退に伴い、小型海藻類の餌料としての役割が相対的に増大していると考えられるが、それらの餌料価値を明らかにした例は少ない (四井・前迫, 1982; 内場, 1985; 藤井ほか, 1986)。

④ 成長, 成熟

大型アワビ類3種の成長に関しては、殻に形成される輪紋を年輪と見做すことで推定した研究が多い。徳島県のクロアワビではこの輪紋は年輪であることが確認されているが (小島, 2005), 神奈川県のマダカアワビでは酸素安定同位体比を用いた検討から輪紋が 6~7 月と 12~1 月の年に 2 本形成されると推定された (井上・大場, 1980)。また、種苗放流後の追跡調査により成長を明らかにした例もある (野中ほか, 1969b; 金丸ほか, 1993)。これらの結果をまとめると、暖流系アワビ類では 1 年で 2~4 cm, 2 年で 3~7 cm, 3 年で 5~10 cm, 4 年で 7~12 cm に成長すると考えられ (井上, 1987), 最大では 22~

24 cm に達する (清水・田中, 2001)。また、分布域の北部と南部で成長が悪く、中央で成長が良い傾向があり、成長に適した水温である 13~20℃の期間の長さによる差と考えられている (井上, 1987)。

徳島県で植生の異なる漁場で成長を比較した結果では、満 2 歳までの成長はホンダワラ場で優れ、テングサ場とアラメ場では差が無かったが、満 3 歳からの成長はアラメ場で優れテングサ場およびホンダワラ場で劣った (小島, 2005)。同様の結果は福岡県でも得られており、摂餌可能で餌料価値が高い海藻が周年豊富な海域と貧弱な海域とでは、漁獲に至るまでの期間に 2 年の差が生じる (青森県ほか, 1990)。

クロアワビの生物学的最小形は、茨城県で 8.0 cm (猪野・原田, 1961), 千葉県で雌 5.5 cm, 雄 6.2 cm (千葉県, 1980), 淡路島で雌 6.8 cm, 雄 6.0 cm (兵庫県, 1980), 徳島県で雌 5.4 cm, 雄 5.1 cm (小島・湯浅, 1993), 長崎県で雌 4.8 cm, 雄 4.7 cm とされる (清本ほか, 2003)。

トコブシでは、人工飼育下において成長過程が調べられ (大場, 1964a; Liu et al., 1987; 鷲山・石田, 1999; 吉見ほか, 2002), 着底から 30 日目までの日間平均成長速度が 83 μm であったことが報告されている (鷲山・石田, 1999)。天然環境においては、相模湾長井地先で 2001 年から 2004 年に生まれたトコブシについて、発生群ごとに成長を追跡した結果、着底後約 1 ヶ月間の日間平均成長速度は 35~62 μm であったことが報告されている (Onitsuka et al., 2008)。水温が低下する産卵期後半に着底したコホートほど成長が遅い傾向があることから、初期成長は水温依存的であると考えられる (Onitsuka et al., 2008)。着底から 2 年間にわたり同一の発生群の成長を追跡した結果、発生から 1 年後に 1.7~4.0 cm, 2 年後に 3.0~5.5 cm に達し、生殖腺指数の測定と卵巣の組織学的観察から、大多数の個体が生後 2 年目の産卵期に成熟して再生産に加入すると考えられている (鬼塚, 2006; Onitsuka et al., 2008)。千葉県で行われた調査では、トコブシは約 1 歳で殻長 2.2~2.8 cm に成長し (大場ほか, 1968), 初回成熟殻長 (生物学的最小形) は 3.5 cm 程度と推定されている (大場, 1964b)。

暖流系アワビ類の主な産卵期はいずれも秋から冬で、水温が 20℃前後の頃とされる (田中ほか, 1980; 井上, 1987)。また、クロアワビは多回産卵であることが知られ、飼育下ではほぼ 1 ヶ月間隔で 3 回産卵した例が報告されている (小島, 2005)。茨城県, 千葉県では天然海域で春にも成熟することが知られている (猪野・原田, 1961; 田中ほか, 1980; 真岡・児玉, 1971)。クロアワビを 12 月以降 20℃で飼育したところ 4 月に成熟したことが報告されており (梶川, 1980), 静岡県栽培漁業センターでは春季採卵試験も実施された (柳瀬ほか, 1984)。

暖流系アワビ類の産卵誘発要因については、千葉県で

低気圧の通過後に幼生が採集されたことが報告されており（田中,2000）、2001～2005年の浮遊幼生、および、着底稚貝の調査から、産卵は地先間である程度同調しており、低気圧の通過や水温の変化が関与していると推定されている（小宮ほか,2009）。神奈川県では幼生が採集された12回のうち8回は、2～8日前に波高1.5 mの波が記録されていたが、地先内の地点間では同調して採集されたのに対し、地先間での同調はなく、地域ごとに産卵が異なっていると考えられた（旭ほか,2013）。これは、暖流系アワビ類の産卵期において台風の接近はほとんどなく、大規模な時化が少ないためと考えられる（旭ほか,2013）。

トコブシに関しては、神奈川県三浦半島西岸における産卵期は初夏から初秋（6～10月）（Onitsuka et al., 2008）、千葉県では生殖腺成熟度指数の変化から産卵期は6～11月と推定されている（大場,1964b）。相模湾沿岸では台風の通過に伴う大規模な時化により産卵が行われることが報告されている（Onitsuka et al., 2007b）。

なお、アワビ類は有機スズ化合物の影響を受け、メガイアワビとマダカアワビに関しては卵巣内での精子形成、雌の性成熟度の抑制が確認されており（堀口,2002）、神奈川県における漁獲量減少要因の一つと考えられた（今井ほか,2006）。

⑤ 種ごとの分布、生息場

大型アワビ類3種は生息水深が異なっており、浅い方から、クロアワビ、メガイアワビ、マダカアワビの順に生息する（猪野,1952; 小島,2005）。千葉県ではクロアワビは10 m以浅、メガイアワビは10～15 m付近、マダカアワビは15 m以深に多いとされる（猪野,1952）。徳島県ではクロアワビは4 m以浅で、メガイアワビは5～14 mで多く、マダカアワビは5 m以深で出現し、15 m以深で多いとされる（小島, 2005）。クロアワビの当歳貝は2 m以浅で見られ、すみ場は直径20～40 cmの石の下（小島, 2005; 武田・伊丹,1979）、溝や中・大型転石の接した間隙にいるムラサキウニ *Helicoidaris crassispina* の下（小島, 2005; 勢村ほか,1984）、ウニの生息している穴（田中ほか,1982）、有節石灰藻に囲まれた岩盤の比較的表面が滑らかになっているくぼみ、亀裂の中（由木・石田,1985）とされ、多くの場合、その表面は無節サンゴ藻で覆われたなめらかな面である（武田・伊丹,1979）。マダカアワビでは兵庫県では稚貝は水深4～11 mで（伊丹ほか,1978）、石川県ではマダカアワビまたはメガイアワビの当歳貝が10～25 mで発見されている（大慶ほか,2004）。すみ場は礫と礫の間隙で無節石灰藻が覆う面（伊丹ほか,1978）、表面が平滑で付着生物が少ない転石の裏側（大慶ほか,2004）であった。メガイアワビに関しては静岡県で水深4～9.5 mの転石地帯で多く見られ、特に崖直下の長径20 cm程度の石に多いとされる（河尻ほか,1979）。成

長するとクロアワビでは洞穴（岩礁や大型岩石の下部の空洞）のような暗所に多く、メガイアワビでは亀裂（岩礁、岩盤上の節理でアワビ1枚がやっと入れる程度の浅い凹所）のような明所に多いとされる（野中ほか,1969a）。

トコブシは、アワビ類と同様に、転石の下や岩盤の割れ目などに生息する。主生息水深は10 m以浅であり、特に数メートル程度の浅場に多く分布する。着底直後から成貝までが同所的に認められ、生活史を通して浅場で生息している（Onitsuka et al., 2008, 2010a）。

⑥ 成長に伴う移動

暖流域においては東北沿岸の様な植生の明瞭な带状構造が無いため、成長に伴う明瞭な生息水深の変化や植生と関連付けられる分布域の変化は報告されていない。クロアワビに関しては満1歳前後にすみ場が小型転石から岩盤の溝や窪地に変わり、成貝とほとんど差がなくなるとする報告（小島,1974）、夏から秋に分布水深が変化し、1・2歳貝の分布域に加わるとする報告（市来ほか,1977）、2月から3月にかけて潮間帯の密度が急激に減少したことから沖合への移動を推定した報告（武田・伊丹,1979）がある。また、メガイアワビでは種苗放流後の移動は小さく、放流点の半径10 m以内（河西ほか,1989; 河西,1990）、あるいは30 m以内でほとんどが採捕される（青山ほか,1986）ことから、成長に伴う移動範囲は小さいものと考えられる。

トコブシでは、稚貝から成貝まで同所的に見られることから、成長に伴う顕著な棲み場の変更・移動はないと認められる。

⑦ 他種との競合、捕食関係

アワビ類成貝の主な餌料は海藻であることから、他の植食動物と餌をめぐる競争関係にあると考えられる（青森県ほか,1990）。特にムラサキウニ、ガンガゼ類 *Diadema* spp.が高密度で生息する場合には磯焼けを持続させるため（藤田ほか,2008）、アワビ類の餌料環境が著しく悪化すると考えられる。

アワビ類の人工種苗放流後の大きな減耗要因の一つとして害敵による食害があげられている（青森県ほか,1990）。捕食者として、甲殻類（イシガニ *Charybdis japonica*、フタバベニツケガニ *Thalamita sima*、ショウジンガニ *Guinusia dentipes*、イセエビ *Panulirus japonicus*、ヤドカリ類）、棘皮動物（ヤツデヒトデ *Coscinasterias acutispina*、イトマキヒトデ *Patiria pectinifera* など）、マダコ *Octopus vulgaris*、魚類（クサフグ *Takifugu niphobles*、カワハギ *Stephanolepis cirrifer* など）があげられている（青森県ほか,1990）。また、サザエ *Turbo sazae* を対象とした室内実験では肉食性の巻貝であるヒメヨウラク *Ergalatax contracta*、レイシ *Reishia bronni* が殻高2～3 cmまでのサザエ稚貝を捕食することが確認されており（対馬暖流域サザエ共同研究チーム,1991）、アワビ類稚貝に対する捕

食者となりうる。

小島 (2005) はヒライソガニ *Gaetice depressus*, イシガニ, イトマキヒトデ, イソスジエビ *Palaemon pacificus* を用いて水槽実験を行い, ヒライソガニとイシガニがクロアワビ稚貝を捕食することを確認し, ヒライソガニは殻長 1.6 cm までのクロアワビを捕食でき, 甲幅 5.8 cm のイシガニは殻長 3 cm までのクロアワビを捕食することができた。また, マダコもアワビ類を捕食し, マダコのサイズにより捕食できるアワビ類のサイズが決まり, マダコに対してアワビ類が小さい場合には穿孔することなく剥離するが, 剥離できない場合には穿孔し, アワビ類が大きい場合には捕食行動を行わない (山川, 1989)。福岡県で行われた野外実験ではヤツデヒトデによる捕食はアワビの殻長が 4 cm を超えると減少した (福岡県, 1989)。

水温も食害されるアワビの量に影響する。イシガニでは殻長 0.9~3.0 cm のアワビ稚貝に対する 1 日当たりの捕食量が, 水温 19°C では 1 日 1 尾当たり 1.2 個体であったのに対し, 水温 7.5°C では 0.1 個体と激減し, フタバベニツケガニでは水温が 15°C 以下になるとアワビ稚貝を捕食しなくなる (秋田県, 1987)。また, イトマキヒトデとヤツデヒトデでは水温 13°C 以下では捕食量が低下する (福岡県, 1989)。

クロアワビの天然稚貝, および, 人工種苗の放流後の生残個体がムラサキウニの棘下から見つかることから, 捕食者からの逃避に利用すると考えられている (小島, 2005)。山口県で行われた飼育実験ではマダコを捕食者にしてアカウニ *Pseudocentrotus depressus* とクロアワビを収容した場合, アカウニはマダコに食べられず, 生残したクロアワビはアカウニの間隙にいたことから, 捕食を避ける効果があると考えられた (山口県, 1989)。一方, 千葉県でヤツデヒトデを食害種とした水槽実験ではムラサキウニの効果はなかったとされる (田中, 2001)。

引用文献

秋田県 (1987) 昭和 61 年度放流技術開発事業報告書. 37 pp.
青森県・岩手県・秋田県・神奈川県・福岡県 (1990) アワビ種苗放流マニュアル. 秋田県水産振興センター, 118pp.
青山雅俊・佐々木 正・河尻正博・野中 忠 (1986) 南伊豆町入間地先におけるメガイ種苗の放流効果. 静岡水試研報, **21**, 7-17.
旭 隆・黒木洋明・照井方舟・鬼塚年弘・三宅陽一・早川 淳・河村知彦・滝口直之・浜口昌巳・堀井豊充 (2013) 相模湾東岸における大型アワビ類浮遊幼生の出現動態に影響する環境要因. 水産海洋研究, **77**, 10-20.

千葉県 (1980) 大規模増殖場開発事業調査総合報告書昭和 54 年度版 (安房地区). 1-79.

福岡県 (1989) 昭和 63 年度放流技術開発事業報告書. 29pp.

藤井明彦・小川七朗・四井敏雄 (1986) クロアワビ稚貝に対する各種海藻の餌料効果. 長崎水試研報, **12**, 19-25.

藤田大介・町口裕二・桑原久実 (2008) 磯焼けを起こすウニ生態・利用から藻場回復まで. 成山堂書店, 316pp.

Geiger, D.L. and B. Owen (2012) Abalone: Worldwide Haliotidae. ConchBooks, Hackenheim, Germany, 361 pp.

浜口昌巳・佐々木美穂・堀井豊充・清本節夫・大橋智志・藤井明彦・滝口直之・橋本加奈子・竹内泰介 (2006) アワビ類初期生態解明のための種判別技術の開発. 水研センター研報, 別冊 5, 75-83.

原 素之 (2008) アワビ野生集団の遺伝的管理. 動物遺伝育種研究, **36**, 105-115.

堀口敏宏 (2002) アワビ類における内分泌攪乱と有機スズ化合物の影響. 月刊海洋, **34**, 522-528.

兵庫県 (1980) 大規模増殖場開発事業調査総合報告書昭和 54 年度版 (南淡路地区), 1-52.

市来忠彦・山下金義・種村一成 (1977) 長崎県宇久島沿岸におけるクロアワビ幼稚貝の分布と成長. 長崎水試研報, **3**, 84-94.

今井利為・滝口直之・堀口敏宏 (2006) 城ヶ島におけるアワビ漁獲量減少要因の推定. 神水セ研報, **1**, 51-58.

猪野 峻 (1952) 邦産アワビ属の増殖に関する生物学的研究. 東海水研報, **5**, 1-102.

猪野 峻・原田和民 (1961) 茨城県に於けるアワビ産卵期. 東海水研報, **31**, 275-281.

井上正昭 (1987) アワビの漁業管理. 「国内における資源評価および管理手段に関するレビュー」, 日本水産資源保護協会, 120-218.

井上正昭・大場忠道 (1980) アワビの成長と年齢形質としての輪紋について. 神水試研報, **1**, 107-113.

伊丹宏三・武田雷介・堺 告久・島本信夫 (1978) 淡路島南水域におけるマダカアワビ稚貝の分布と成長について. 兵庫水試研報, **18**, 15-28.

梶川 晃 (1980) クロアワビの種苗生産に関する研究—I. 鳥取県水産試験場報告, **22**, 46-54.

金丸彦一郎・有吉敏和・野田進治 (1993) 佐賀県神集島地先におけるエゾアワビ, クロアワビ人工種苗の放流—I—年齢と成長について—. 佐裁セ研報, **2**, 33-38.

河西伸治・田中種雄・坂本 仁 (1989) メカイアワビの放流試験—I. 千葉水試研報, **47**, 37-43.

- 河西伸治 (1990) メカイアワビの放流試験Ⅱ. 千葉水試研報, **48**, 81-83.
- 河尻正博・佐々木 正・影山佳之・野中 忠・大滝正吾・長谷川 貢 (1979) アワビ天然稚貝場調査. 昭和 53 年度静岡県水産試験場事業報告, 189-192.
- 河村知彦 (2012) アワビって巻貝? 恒星社厚生閣, 東京, 115pp.
- 吉良哲明 (1954) 原色日本貝類図鑑. 保育社, 大阪, 240pp.
- 清本節夫・林 育夫・吉村 拓・高木儀昌 (2003) クロアワビの成熟サイズについて—浮消波堤の調査から—. 西海水研ニュース, **107**, 10-11.
- 清本節夫・村上恵祐・木村 量・丹羽健太郎・薄 浩則 (2012) 異なる水温および給餌条件下における暖流系アワビの成熟と成長. 日水誌, **78**, 1198-1201.
- 小島 博 (1974) 徳島県海部郡におけるクロアワビ稚貝の“すみ場”について. ミチューリン生物学研究, **10**, 155-160.
- 小島 博 (2005) クロアワビの資源管理に関する生態学的研究. 徳島水研報, **3**, 1-119.
- 小島 博・湯浅明彦 (1993) 牟岐町地先におけるマダカアワビ・メガアワビの生態と海士漁業. 平成 3 年度徳島水試事業報告, 54-59.
- 小宮朋之・橋本加奈子・柴田輝和・田中種雄 (2009) 千葉県外房海域におけるアワビ類の浮遊幼生, 着底稚貝の出現状況と成長過程. 千葉水総研報, **4**, 21-34.
- Liu, L.L., L.S. Chu and K.H. Chang (1987) Early development, survival, and growth of the abalone *Haliotis diversicolor supertexta* Lischke in Taiwan. Bull. Inst. Zool. Acad. Sin., **26**, 9-17.
- 真岡東雄・児玉正碩 (1971) 茨城県におけるアワビの早期採卵 (春季採卵) について. 水産増殖, **19**, 23-29.
- 野中 忠・中川征章・佐々木 正・松浦勝巳 (1969b) 静岡県沿岸の磯根資源に関する研究—Ⅴ 南伊豆におけるアワビの成長. 静岡水試研報, **2**, 41—48.
- 野中 忠・佐々木 正・緑川忠康 (1969a) 静岡県沿岸の磯根資源に関する研究—Ⅱアワビの住み場. 静岡水試研報, **2**, 27-29.
- 大場俊雄 (1964b) トコブシの増殖に関する基礎的研究—I 産卵習性について. 日水誌, **30**, 742-748.
- 大場俊雄 (1964a) トコブシの増殖に関する基礎的研究—Ⅱ発生について. 日水誌, **30**, 809-819.
- 大場俊雄・佐藤 新・田中邦三・遠山忠次 (1968) トコブシの増殖に関する基礎的研究—Ⅲ第 1 令の大きさについて. 日水誌, **34**, 457-461.
- 大慶則之・池森貴彦・皆川哲夫 (2004) アワビ増殖技術開発調査. 平成 14 年度事業報告書, 石川県水産総合研究センター, 24-26.
- 奥谷喬司 (2000) 日本近海産貝類図鑑. 東海大学出版会, 東京, 1173pp.
- 鬼塚年弘 (2006) 相模湾長井沿岸におけるトコブシの繁殖生態と初期生態に関する研究. 東京大学博士論文, 東京大学, 155pp.
- Onitsuka T., T. Kawamura and T. Horii (2010a) Reproduction and early life ecology of abalone *Haliotis diversicolor* in Sagami Bay, Japan. JARQ, **44**, 375-382.
- Onitsuka, T., T. Kawamura, T. Horii, N. Takiguchi, H. Takami and Y. Watanabe (2007b) Synchronized spawning of abalone *Haliotis diversicolor* triggered by typhoon events in Sagami Bay, Japan. Mar. Ecol. Prog. Ser., **351**, 129-138.
- Onitsuka, T., T. Kawamura, T. Horii, N. Takiguchi, H. Takami and Y. Watanabe (2008) Survival, growth and recruitment of abalone *Haliotis diversicolor* in Sagami Bay, Japan. J. Shellfish Res., **27**, 843-855.
- Onitsuka, T., T. Kawamura, S. Iwanaga, S. Ohashi and T. Horii (2010b) Dietary value of gametophytes and juvenile sporophytes of the brown macroalga *Eisenia bicyclis* for juvenile abalone *Haliotis diversicolor*. Fish. Sci., **76**, 619-623.
- Onitsuka, T., T. Kawamura, S. Ohashi, T. Horii and Y. Watanabe (2004) Morphological changes in the radula of abalone *Haliotis diversicolor aquatilis* from post-larva to adult. J. Shellfish. Res., **23**, 1079-1085.
- Onitsuka, T., T. Kawamura, S. Ohashi, T. Horii and Y. Watanabe (2007a) Dietary value of benthic diatoms for post-larval abalone *Haliotis diversicolor*, associated with the feeding transitions. Fish. Sci., **73**, 295-302.
- Sekino, M. and M. Hara (2007) Individual assignment tests proved genetic boundaries in a species complex of Pacific abalone (genus *Haliotis*). Conserv. Genet., **8**, 823-841.
- 関野正志・原 素之 (2008) 日本産大型アワビ類の違いを DNA 解析で探る. 月刊海洋, **40**, 543-547.
- 勢村 均・由木雄一・石田健次 (1984) 種苗放流効果調査 (アワビ) (要旨). 昭和 59 年度島根県水産試験場事業報告, 131.
- 清水利厚・田中種雄 (2001) 千葉県におけるアワビの最大形. 千葉水試研報, **57**, 273-275.
- 武田雷介・伊丹宏三 (1979) 淡路島南水域におけるクロアワビ稚貝の 2, 3 の生態について. 兵庫水試研報, **19**, 19-29.
- 田中邦三・石田 修・坂本 仁・田中種雄 (1980) 房総半島沿岸のクロアワビの産卵期. ベントス研連誌, **19/20**, 51-58.
- 田中種雄 (2000) 低気圧通過後に大量に採集されたアワビ卵の発生異常について. 千葉水試研報, **56**, 25-29.
- 田中種雄 (2001) ムラサキウニの有無によるアワビ種苗の食害試験. 千葉水試研報, **57**, 221-227.

- 田中種雄・田中邦三・石田 修・清水利厚・坂本 仁・目黒清見（1982）浜行川地先のアワビ稚貝場について．千葉水試研報，**40**，83-97．
- 対馬暖流域サザエ共同研究チーム（1991）地域性重要水産資源管理技術開発総合研究報告（対馬暖流域のサザエ資源）．秋田県水産振興センター，京都府立海洋センター，山口県外海水産試験場，長崎県水産試験場，144pp．
- 土屋文人・小山茂生・吉田昭喜知・渡辺 昭（1980）粟島海域におけるアワビの食性と餌料海藻の状況について．昭和 53 年度新潟県栽培漁業センター業務・研究報告書，**3**，89-95．
- 内場澄夫（1985）藻食性磯動物の摂餌量に関する研究—I 餌料種類別摂餌量および年齢別年間摂餌量の検討．昭和 58 年度福岡県福岡水産試験場研究業務報告，67-77．
- 鷺山祐史・石田孝行（1999）人工飼育下のトコブシ初期稚貝の成長．栽培技研，**27**，53-57．
- Won, N., T. Kawamura, T. Onitsuka, J. Hayakawa, S. Watanabe, T. Horii, H. Takami and Y. Watanabe (2007) Community and trophic structures of abalone (*Haliotis diversicolor*) habitat in Sagami Bay, Japan. Fish. Sci., **73**, 1123-1136.
- 山口県（1989）昭和 63 年度放流技術開発事業報告書．41pp．
- 山川 紘（1989）アワビ類の生態に関する研究．東京海洋大学学位論文，108pp．
- 柳瀬良介・川口 敏・石渡敏郎・大滝高明・後藤裕康（1984）昭和 58 年度春季採卵．昭和 58 年度事業報告，静岡県栽培漁業センター，13-15．
- 吉田昭喜知・土屋文人・金山笙子（1969）生海藻 12 種類および乾燥海藻 8 種類のクロアワビ稚貝に対する餌料効果．新潟県水産試験場村上支場研報，**2**，1-9．
- 由木雄一・石田健次（1985）浅海増殖試験（クロアワビ・サザエ）．昭和 60 年度島根県水産試験場事業報告，96-100．
- 吉見圭一郎・新井章吾・團 昭紀（2002）飼育下におけるトコブシ人工種苗の成長と成熟．栽培技研，**30**，21-26．
- 四井敏雄・前迫信彦（1982）アワビ漁場における小型藻類の餌料価値．昭和 56 年度指定調査研究総合助成事業アワビの漁場性に関する研究報告書，長崎県水産試験場増養殖研究所，18pp．

Ⅱ-2 生息場としての岩礁藻場の現状

Ⅱ-2-1) エゾアワビ分布域

千川 裕

① 主要な海藻群落

エゾアワビは千葉県銚子から北の太平洋沿岸と、北海

道の日本海沿岸に分布している（河村，2012）。東北地方沿岸では，沿岸に大型褐藻類のアラメが群落を形成し，その沖側には小型海藻類が，さらに深所には無節サンゴモ帯が形成されている（谷口，1998；高見ほか，2012a）。青森県大間岬では，水深 5m ではツルアラメ，14m ではマコンブ，23m ではガゴメが優占種であることが報告されている（桐原，1997）。同海域でツルアラメ群落を人為的に除去するとマコンブ群落が形成されたが，除去時期が異なるとジョロモクなど異なる群落になった（桐原ほか，2006）。

磯焼けがまだ現在ほど進行していない 1960 年代に船上から覗きによって沿岸の海藻繁茂状況とエゾアワビの分布状況を調べた報告がある（北海道，1960，1961，1962，1963a，b）。

日本海北部の本道側では岸から沖側 1000～1500 m までコンブが生育していた。また利尻島や礼文島では，水深 10～20 m までコンブが生育している場所が観察されている。日本海中部では沿岸の浅所にテングサなどの小型紅藻類が，その沖側にワカメ，そしてホソメコンブ帯と続き水深 4～6 m 付近まで群落が形成されており，エゾアワビは藻場の周辺に分布していたと記されている。本道側にはホソメコンブが優占種であるが，奥尻島ではワカメが水深 8 m 付近まで生育し，場所によってはホソメコンブや小型紅藻類等が混在していた。

道北の利尻島で 1998 年に行われたコンブ漁場調査では，1960 年に水深 12～20 m までコンブの生育が観察された場所でも，10 m 以深ではコンブがほとんど見られなかったという報告がある（名畑ほか，2003）。この報告では利尻島の天然リシリコンブ生産量は 1940 年代に比べて 12% まで減少し，その理由として対馬暖流の流量増大による冬季沿岸水温の上昇を挙げている。磯焼けが顕著な北海道南西部日本海沿岸で近年行われた研究では，冬季水温が低い年にはホソメコンブが水深 7 m まで生育するが，温暖な年には全体に生育量が少なくなるとともに分布水深も 5 m まで後退することと，ワカメは比較的浅い場所に生育し，冬季水温が高い年にはホソメコンブとは逆に多くなることが報告されている（津田ほか，2004）。

② 磯焼けの状況

エゾアワビの主要生産地は北海道の津軽海峡と日本海沿岸，および青森県，岩手県，宮城県だが（水島・鳥澤，2003；e-Stat，海面漁業種別漁獲量累年統計（都道府県別），海面漁業生産統計調査，<http://www.e-stat.go.jp/SG1/estat/List.do?bid=000001024930&cyclo=0>，2015 年 4 月 7 日），これらの中で特に北海道南西部日本海沿岸では 1930 年以降，磯焼けの発生と進行，拡大が顕著となっている（田村，1951；藤田，1987；津田ほか，2006）。

北海道小樽市で長期にわたって海藻生育状況を調べ

た結果から、海藻繁茂期である6月のホソメコンブ生育量は、冬季の水温が低いほど多くなることが報告されている（大谷・大西，1995；津田ほか，2006）。同様な傾向が、青森県太平洋沿岸のマコンブでも報告されており、冬期水温が低いほど生育密度が高くなっている（桐原ほか，2003；桐原，2015）。

北海道南西部日本海に面する寿都湾で1910年から観測された表層水温の長期変化から、冬季水温は変動しながらも徐々に上昇し、この変化は磯焼けの発生、進行、および深刻化に対応している（津田ほか，2006）。これらのことから発生要因として冬季水温の上昇が挙げられる。

一方、北海道の磯焼け海域に高密度で生息するキタムラサキウニの密度を下げ、フェンス等で再侵入を防いだ場合には、ホソメコンブをはじめとする海藻群落が形成されることが知られている（吾妻ほか，1997；桑原ほか，2001）。これらのことから、北海道の磯焼けが持続している要因として、キタムラサキウニを中心とした植食動物の食圧が挙げられる（吾妻，1995a）。

青森県の磯焼けは1990年から顕著になり、生育場を巡るマコンブの年級間競争、対馬暖流の強勢や1月後半期における高水温が理由に挙げられたが、海況に特段の異常がない年にも磯焼けが続き、その原因としてキタムラサキウニの食圧による「ウニ焼け」が指摘されている（桐原，2015）。青森県の磯焼け対策として、1994年から2001年にかけて水深4～12 mの海底からキタムラサキウニを除去したところ、翌年にはマコンブ優占群落が形成された（桐原ほか，2009）。

このように、北海道南西部日本海沿岸と青森県太平洋沿岸で起こっている磯焼けは、海洋環境の変化（特に冬季の高水温）が引き金となって起こり、その後はキタムラサキウニ等による食圧により持続している点が共通している。

③ エゾアワビの成長・成熟に及ぼす磯焼けの影響

エゾアワビは成長に伴い付着珪藻から海藻の幼芽、小型海藻、大型海藻へと食性を変化させていくことが報告されている（高見・河村，2002）。エゾアワビ成貝の主な餌は、コンブやワカメ、カジメなど大型褐藻類であり、これらの海藻が磯焼けにより消失することは、アワビだけではなくウニ類も含め沿岸水産資源に深刻な影響をもたらしている（吾妻，1995b）。

木下・渋谷（1947）は、北海道のエゾアワビが漁獲サイズまでに達する年齢に地域差があることに注目し、産地の異なる個体を同じ場所に移殖した場合と、産地が同じ個体を異なる餌料環境に移殖した場合を比較し、産地の特性ではなく、移殖先の餌料海藻の多寡により成長に差が生ずると述べている。北海道の磯焼け海域で、殻の輪紋から推定した年齢と殻長の関係を、餌料海藻が繁茂

している場所と磯焼け海域で比較すると、5歳の場合は海藻が生育する場所では殻長80 mmであるのに対して、磯焼けを呈している場所では殻長60 mmと小型であった（干川，2012）。エゾアワビ放流貝の漁獲以外の年間生残率は66%および70%という報告がある（井岡，1983；武市，1988）。そのためこのような成長差は、放流時から漁獲サイズまでの期間が長くなるほど減耗が大きくなり、漁獲量の底上げ効果も小さくなる。同様に天然稚貝においても成長低下により漁獲サイズまでの生残率が変わるため、放流貝と同様に影響を受けられる。また、エゾアワビの産卵数は殻長に伴って急激に増加し、殻長6 cmでは約10万個であるが、殻長10 cmでは100万個以上と10倍以上の差が生ずる（小林ほか，2007）。このことから、餌料不足による成長停滞は、同じ生息数でも産卵数の低下により再生産の低迷を招くことが危惧される。

漁場の餌料環境を評価するために、エゾアワビの肥満度等の指標について検討を行った。アワビ類の肥満度は全重量と（殻長）³の関係で表される。岩手県では、エゾアワビの肥満度は餌となるコンブの多寡と正の相関関係を持ち、さらにコンブ現存量が極めて低い年には、6～8月の水温により影響を受けることが報告されている（野呂ほか，2008）。

エゾアワビの成熟に餌料環境がどのように影響するかについて調べた室内試験では、マコンブとオゴノリを給餌した場合、摂餌量が多いほど産卵数も増加し、日間給餌量が10%の場合のみ、1産卵期中に2回の産卵が可能となると考えられている（高見ほか，2012b）。また、同試験で餌の種類を変えて十分量を給餌した場合に、マコンブとアラメでは産卵数が高かったが、同程度の摂餌量を示したアカモクでは産卵数は増加しなかった。このことから、アカモクは肥満度を維持する点ではエゾアワビに対して一定の餌料価値を有するが、産卵数という観点では餌としての価値は低い。このように、成熟における各種海藻の餌料価値は必ずしも成長や肥満度とは一致しない。

引用文献

- 吾妻行雄（1995a）北海道日本海南西部沿岸の磯焼け．北水試だより，**31**，3-9．
- 吾妻行雄（1995b）北海道における磯焼けの現状と対策．地球環境シンポジウム“磯焼け”の現状と課題（佐々木達編），エコニクス，31-47．
- 吾妻行雄・松山恵二・中多章文・川井唯史・西川信良（1997）北海道日本海沿岸のサンゴモ平原におけるウニ除去後の海藻群落の遷移．日水誌，**63**，672-680．
- 藤田大介（1987）北海道大成町の磯焼けに関する聞き取り調査．水産増殖，**35**，135-138．

北海道（1960）浅海増殖適地調査報告書 第3集 渡島支庁管内，北海道，pp87.

北海道（1961）浅海増殖適地調査報告書 第4集 檜山支庁管内，北海道，pp69.

北海道（1962）浅海増殖適地調査報告書 第5集 石狩支庁管内・後志支庁管内，北海道，pp41.

北海道（1963a）浅海増殖適地調査報告書 第7集 宗谷支庁管内，北海道，pp22.

北海道（1963b）浅海増殖適地調査報告書 第6集 留萌支庁管内，北海道，pp36.

干川 裕（2012）北海道の磯焼け海域における群集構造の特徴とエゾアワビの再生産へ及ぼす磯焼けの影響. 日水誌，**78** (6)，1208-1212.

井岡 勲（1983）山形県における放流エゾアワビの成長と生残率の試算例. 東大海洋研大槌臨海研究センター報告，**9**，52-54.

河村知彦（2012）アワビって巻貝！？. 恒星社厚生閣，115pp.

木下虎一郎・渋谷三五郎（1947）北海道産エゾアワビの生長に関する考察（品種？環境？）北水誌・研究報告，**1**，2-6.

桐原慎二（1997）コンブ群落の消長と水温変動の解明. 磯焼けの発生機構の解明と予測技術の開発，特別研究成果317，農林水産会議事務局，16-33.

桐原慎二（2015）青森県の磯焼けと藻場の現状. 月刊海洋，**535/536**，335-341.

桐原慎二・藤川義一・蝦名 浩・能登谷正浩（2006）青森県大間崎沿岸におけるツルアラメ卓越群落除去後に観察された海藻群落の遷移. 水産増殖，**54**，1-13.

桐原慎二・藤川義一・今 男人・能登谷正浩（2009）青森県佐井沿岸の磯焼け海域からのキタムラサキウニ除去によるマコンブ群落形成. *Algal Resources*，**1**，45-60. a1316

桐原慎二・中村俊毅・能登谷正浩（2003）下北半島尻屋崎地先のマコンブの生育に及ぼす水温の影響. 水産増殖，**51**，273-280.

小林俊将・武蔵達也・遠藤 敬・原 素之（2007）天然漁場におけるエゾアワビの産卵量の推定. 水産増殖，**55**，(2)，285-286.

桑原久実・川井唯史・金田友紀（2001）北海道南西部磯焼け海域におけるホソメコンブ群落の形成機構. 水産工学，**38**，159-165.

水島敏博・鳥澤 雅（2003）新 北のさかなたち. 北海道新聞社，645pp.

名畑進一・瀧谷明朝・多田匡秀（2003）利尻島産天然リシリコンブの減産に関する考察. 北水誌研報，**64**，127-136.

野呂忠勝・武蔵達也・藤原孝行・中野伸行（2008）田老地区大規模増殖場定点調査. 岩手県水産技術センター年報（平成20年度），194-199.

大谷清隆・大西光代（1995）北海道南西部沿岸のこんぶ生産量の春ニシン漁獲量と沿岸水温による重回帰分析. 海の研究，**4**，175-185.

高見秀輝・深澤博達・河村知彦・村岡大祐（2012b）エゾアワビの成熟に及ぼす餌料の質・量の影響. 日水誌，**78**，1205-1207.

高見秀輝・河村知彦（2002）エゾアワビの成長に伴う食性変化とその機構. 月刊海洋，**34**，504-511.

高見秀輝・元 南一・河村知彦（2012a）エゾアワビの成長に伴う住み場の変化. 日水誌，**78**，1213-1216.

武市正明（1988）大量放流されたエゾアワビ人工種苗の回収率と生残率. 栽培技研，**17** (1)，27-36.

田村 正（1951）磯焼け対策の重要性. 北水試月報，**8**，28-36.

谷口和也（1998）磯焼けを海中林へ. 裳華房，196pp.

津田藤典・吾妻行雄・谷口和也（2004）北海道南西部日本海沿岸における大型褐藻4種の垂直分布. 日本生態学会誌，**54**，95-103.

津田藤典・吾妻行雄・谷口和也（2006）北海道日本海沿岸における磯焼けの歴史と現状. 月刊海洋，**38**，210-215.

II-2-2) 暖流系アワビ類分布域

清本節夫

① 藻場の衰退に伴う漁獲量の減少

アワビ類の漁獲量は藻場衰退の影響を強く受ける。伊豆半島では磯焼けの発生に伴い，メガイアワビが痩せ，漁獲量が減少したことが報告されている（河尻ほか，1981）。また，高知県（Serisawa et al., 2004），和歌山県（木村・山内，2009），静岡県（長谷川，2005）でもアラメ・カジメ類から成る藻場の消失に伴いアワビの漁獲量が急激に減少したことが報告されている。長崎県ではアラメ・カジメ類の藻場がノコギリモクの藻場に変化したのに伴いクロアワビとマダカアワビが減少し，その後，ノコギリモクの藻場の消失に伴いメガイアワビが急減したことが報告されている（Kiyomoto et al., 2013; 清本ほか，2014）。

② 藻場およびアワビに対する高水温の影響

暖流域では，特に，九州，四国，紀伊半島の沿岸で藻場の衰退が深刻である（秋本・松村，2010）。これらの藻場の衰退の原因として地球温暖化に伴う海水温の上昇が考えられる。藻場を構成する大型褐藻類の生育上限水温が室内での培養実験により求められており，山口県沿岸のホンダワラ類では27～31℃とされる（原口ほか，2005）。近年，夏季の最高水温はこの水温に近く，年によっては

超える状況が起こり藻場の衰退を引き起こしている（村瀬, 2014; 八谷ほか, 2014）。また、石川県では藻場の生産量が 1970 年代に比較して減少している可能性が指摘されており（池森ほか, 2002）、藻場の衰退に至らないまでも生産量の減少により、アワビ類の餌料環境が変化している可能性もある。

水温の上昇は植食性動物の活動を活発にする。ブダイ *Calotomus japonicus*, アイゴ *Siganus fuscescens*, イスズミ類 *Kyphosus* spp.などの魚類の摂食量は水温の低下とともに減少することから、近年の水温の上昇は、特に低水温期の短縮による活動期間の長期化をもたらす、影響が大きくなったとする指摘もある（Yamaguchi et al., 2010）。同様に、暖流域における磯焼けの持続要因とされるムラサキウニとガンガゼ類も、水温の上昇とともに摂餌量が増加することが明らかになっている（大塚, 2006; 海洋生物環境研究所, 2012）。

水温の上昇はアワビにも直接的に影響を及ぼす。摂餌した海藻の量に対して成長した量の割合を示す餌料効率も水温が高いほど低いことが知られており（菊地・浮, 1974）、飼育実験では水温 27°C では成長しなかったことが報告されている（清本ほか, 2012）。従って、水温の上昇は藻場の消失や変化、さらに、アワビ類の餌料効率の低下により成長・成熟の悪化をもたらすと考えられる。また、徳島県では資源解析から求めた加入量は、11～12 月、および、2～3 月の水温と負の相関があることが明らかにされ、1990 年代初めの資源量の減少は 1988～89 年の高水温によって加入量が減少したことによる可能性が指摘されている（小島, 2005）。また、2007 年には九州西岸から日本海沿岸の広い範囲で漁獲されたアワビ類が畜養中に斃死する事例が報告されており、その後の漁獲量が減少した県があったが、その要因の一つとして 2007 年の水温上昇があげられている（小島・藤田, 2010）。

③ 藻場の季節変動の変化

近年、九州沿岸や四国の太平洋側では、アラメ・カジメ類やノコギリモク等の多年生海藻からなる、1 年を通して藻場を形成する「四季藻場」が衰退し、亜熱帯性ホンダワラ類や温帯性ホンダワラ類の一部（マメタワラ *Sargassum piluliferum*, イソモク *S. hemiphyllum*, ヤツマタモクなど）から構成される春から初夏のみ藻場を形成する「春藻場」が見られる海域が増加している（吉村ほか, 2009; Terazono et al., 2012）。春藻場を構成するホンダワラ類はアワビにとって好適な餌料となるが（金丸ほか, 2013）、夏から秋には付着器を残して流失してしまうため、秋から冬に産卵期を迎える暖流系アワビ類にとって、成熟期に餌料の供給がない状態になると考えられ、成熟に有効かどうか不明である。今後、春藻場海域においてアワビの成熟が可能かどうかを確認する必要がある。

引用文献

- 秋本 泰・松村智明（2010）日本沿岸の藻場分布資料と藻場面積の変化. 藤田大介・村瀬 昇・桑原久実編「藻場を見守り育てる知恵と技術」、成山堂書店、17-24.
- 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.
- 長谷川雅俊（2005）カジメ藻場の磯焼けからの回復. 水産工学, **42**, 165-169.
- 池森貴彦・大塚則之・田島迪生（2002）能登半島東岸におけるホンダワラ類の現存量. 栽培技研, **29**, 101-106.
- 海洋生物環境研究所（2012）平成 23 年度火力・原子力関係環境審査調査（温排水生物群集影響調査）報告書. 191pp.
- 金丸彦一郎・大津安夫・古川泰久（2013）南方系ホンダワラ類と在来海藻の植食性ベントス 4 種に対する餌料価値の比較. 佐玄水振セ研報, **6**, 89-94.
- 河尻正博・佐々木正・影山佳之（1981）下田市田牛地先における磯焼け現象とアワビ資源の変動. 静岡水試研報, **15**, 19-30.
- 菊地省吾・浮 永久（1974）アワビ属の採卵技術に関する研究第 5 報クロアワビ *Halotis discus discus* Reeve の性成熟と温度との関係. 東北水研報, **34**, 77-85.
- 木村 創・山内 信（2009）藻場造成の現状と問題点ー和歌山県沿岸ー. 能登谷正浩編著「カジメ属の生態学と藻場造成」、恒星社厚生閣、53-71.
- 清本節夫・村上恵祐・木村 量・丹羽健太郎・薄 浩則（2012）異なる水温および給餌条件下における暖流系アワビの成熟と成長. 日水誌, **78**, 1198-1201.
- Kiyomoto, S., M. Tagawa, Y. Nakamura, T. Horii, S. Watanabe, T. Tozawa, K. Yatsuya, T. Yoshimura and A. Tamaki (2013) Decrease of abalone resources with disappearance of macroalgal beds around the Ojika Islands, Nagasaki, southwestern Japan. J. Shellfish Res., **32**, 51-58.
- 清本節夫・田川昌義・前田博謙・渡邊庄一・堀井豊充（2014）五島列島北部小値賀町におけるマダカアワビ漁獲量推定の試み. 水産増殖, **62**, 323-325.
- 小島 博（2005）クロアワビの資源管理に関する生態学的研究. 徳島水研報, **3**, 1-120.
- 小島 博・藤田智也（2010）北九州・山口海域のアワビ類の不漁に関する実態調査. 栽培漁業事例集（平成 21 年度版）. 全国豊かな海づくり推進協会、71pp.
- 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, **32**, 67-70.
- 大塚耕司（2006）室戸沿岸の磯焼け海域を対象とした海

- 洋深層水放流影響の予測. 水産工学, **43**, 21-33.
- Serisawa, Y., Z. Imoto, T. Ishikawa and M. Ohno (2004) Decline of the *Ecklonia cava* population associated with increased seawater temperatures in Tosa Bay, southern Japan. Fish. Sci., **70**, 189-191.
- Terazono, Y., Y. Nakamura, Z. Imoto and M. Hiraoka (2012) Fish response to expanding tropical *Sargassum* beds on the temperate coasts of Japan. Mar. Ecol. Prog. Ser., **464**, 209-220.
- Yamaguchi, A., K. Furumitsu, N. Yagishita and G. Kume (2010) Biology of herbivorous fish in the coastal areas of western Japan. In Coastal Environmental and Ecosystem Issues of the East China Sea (Eds., A. Ishimatsu and H. – J. Lie), Terrapub and Nagasaki University, 181-190.
- 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町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.
- 吉村 拓・清本節夫・八谷光介・中島 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.

II-2-3) 河川改修, 沿岸開発に伴う生息環境の悪化

干川 裕

① 河川からの流入物 (土砂, 淡水等)

河川改修はアワビ類を含む岩礁生態系にどのような影響をもたらすのか。一つは、豪雨等に伴う土砂の流入により漁場自体が埋没することが挙げられる。また、河川改修工事に伴い、浮泥が底質上に堆積することで、アワビ類の着底を阻害することが考えられる。実際に、トコブシでは礫上に浮泥が堆積している場所では加入初期稚貝の密度が低く、室内試験でも堆積物の量と質が浮遊幼生の着底・変態に影響することが報告されている (Onitsuka et al, 2008)。

また、河畔林や森林の伐採により陸域の保水能力が低下すると、降雨後に流入した淡水により塩分が急激に下がり、浅所のアワビ類が死亡する要因にもなる。特に波浪がない静穏な状況で集中的な降雨が起こった場合に、鉛直混合が起こらず塩分が低い状態が長期化して、浅所でアワビ類やウニ類が死亡する事例がある (干川ほか, 2007)。アワビ類の塩分耐性について、エゾアワビ (殻長 5~7 cm) では、32.5%を 100%とした時に 40~20%の間に致死濃度があり (下茂ほか, 2004)、クロアワビとメガイアワビ (着底 1 ヶ月後の稚貝) では 35~36 psu の海水を 100%とした時に、60~40%の間に致死濃度があると報告されている (竹内・松田, 2003)。

② 沿岸開発

沿岸開発では、河川改修と同様に埋め立てや漁場造成により親貝を含む生息場所である天然岩礁域の喪失に加えて、土木工事に伴う浮泥の供給と静穏性が高まることにより底質上へそれらの浮泥が堆積することや、護岸造成による返し波など流動環境の変化等が浮遊幼生の着底と初期稚貝の生残等へ影響することが懸念される。

土木工事などで水中の濁りが増加した際の影響について、カオリンを使って行った室内試験では懸濁濃度の増加に伴いクロアワビ浮遊幼生の奇形率が増加したこと、クロアワビ稚貝が堆積物から回避行動を取ることが報告されている (坂本, 1978 ; 坂本ほか, 1980)。また、沿岸開発ではないが三宅島の噴火に伴う降灰がフクトコブシの生残に及ぼす影響を飼育条件で調べた報告では、150 g/l 以上の火山灰懸濁海水に 24 時間暴露した場合に死亡個体が増加し、これらの個体は頭部から外套腔にかけて火山灰が密に詰まっていた (青野ほか, 2006)。死亡個体の鰓について組織学的観察を行った結果、鰓の隙間に火山灰と思われる粒子が観察され、青野ほか (2006) はフクトコブシの死亡要因として呼吸困難を挙げている。鰓に泥土が密着してアワビが死亡することは、五十嵐 (1994) も観察しており、泥土量 0.3~0.4%、堆積厚 3~4 cm で 6 時間以内にアワビが斃死すると報告している。

一般に、長周期の大きな波が起こりやすい太平洋沿岸では、アワビ類の稚貝は深所の無節サンゴモ帯に着底し、そこから成長に伴って浅所の海藻群落へ移動する。波高が多いために水深が深い場所でも、海底面での流速が速く浮泥の堆積は起こりにくい。それに比べ日本海沿岸では、波高も冬季の時化時を除くとあまり大きくないことから、水深の増加に伴い浮泥や砂が堆積する場所が多い。北海道の礼文島では、水深 50 cm ほどの浅い平磯上にエゾアワビ当歳貝が多い場所では 20 個体/m²以上生息していた (西川, 1983)。このように浅所であっても稚貝の着底場所となる環境があったが、このような生息場は護岸など沿岸開発の影響を受け易い場所でもある。

多くの造成漁場では、最初は計画通りの藻場の形成などが認められるが、年数を経るに伴い当初の機能が失われる事例も多い。特に、磯焼け海域に造成された造成漁場では造成後 3~5 年で海藻が生育しない状態に陥っている。

一方で、北海道寿都町に造成された嵩上げ礁では、当初の目的であった藻場造成機能は低下しているが、エゾアワビ稚貝の着底と成長を保護する場として機能しているように思われる。その理由として、施設の天端水深を 2 m と浅くしたことで、付着珪藻による一次生産に必要な光量を確保できたこと、また海底面での振動流速を高めるように設計された構造は、浮泥など懸濁物が沈降・集積しにくいことに加えて、低い栄養塩濃度をフラックスで補うことや、着底初期稚貝の餌料を巡る競争種であ

る小型巻貝類が付着できない好条件を作っていることが挙げられる。しかし、海藻食に切り替わった未成貝以上の個体については、十分な餌料供給機能がないことから、漁獲資源に繋がるまでには至っていない。

また、沿岸開発は伏流水等による海底湧水の経路を遮断することで、沿岸の一次生産に及ぼす栄養塩等の供給減少や、地下に浸透できない有機懸濁物が表流水とともに海に流下し、浮泥が堆積しやすいなどの影響を及ぼしていることが危惧されている。一般に河川水や沢水が流入する場所では、藻場が形成される傾向がある。しかし、これらの地表を流れるもの以外に、地下に浸透した水が海底湧水として海岸あるいは海底から湧出している場所がある。このような場所では、周囲に浮泥が堆積しておらず、植性やベントス、魚類等が生息できる環境が維持されている（新井，2013）。

我が国のほとんどの沿岸では護岸や道路が整備され、上記のような地下水の流入が断たれていることが考えられる。将来的には、沿岸開発や河川改修において、陸域と沿岸との関係を維持できるような工法や施設構造上の工夫が必要となるだろう。

引用文献

- 青野英明・丹羽健太郎・堀井豊充・黒木洋明（2006）三宅島火山灰がフクトコブシの行動と生残に及ぼす影響の飼育実験による評価。水研センター研報，**17**，52-62。
- 新井省吾（2013）海底湧水が育む浅海域生態系の仕組み。OWS 発行，季刊 海の未来を考える Ebucheb 2013 年冬号，1-5。
- 干川 裕・高橋和寛・津田藤典（2007）エゾアワビの親貝資源密度が再生産量に及ぼす影響の解明。平成 17 年度北海道立中央水産試験場事業報告書，103-105。
- 五十嵐彦仁（1944）泥土による鮑の被害に就いて。日水誌，**12**，202-203。
- 西川信良（1983）貝類増殖試験。昭和 57 年度北海道立稚内水産試験場事業成績書，116-118。
- Onitsuka, T., T. Kawamura, S. Ohashi, S. Iwanaga, T. Horii and Y. Watanabe (2008) Effects of sediments on larval settlement of abalone *Haliotis diversicolor*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, **365**, 53-58。
- 坂本博規（1978）アワビに及ぼす濁りの影響試験—I。和歌山県水産増殖試験場報告，**10**，107-114。
- 坂本博規・難波武雄・小川 健（1980）アワビに及ぼす濁りの影響試験—II。和歌山県水産増殖試験場報告，**11**，88-97。
- 下茂 繁・秋本 泰・高浜 洋（2004）海生生物の水質環境耐性について：総説。海生研研報，**6**，1-159。
- 竹内泰介・松田浩一（2003）栽培漁業に関する総合研究。

平成 14 年度三重県水産試験場事業報告，23-26。

II-3 資源変動要因

河村知彦
高見秀輝

アワビ類の資源量は、地球規模の環境変動や毎年の環境の違いなどに伴って長期的、短期的に自然に変動する。

寿命の短い小型種では、高齢の卓越年級群が短期間に集中的に死亡することにより資源量が大きく減少する場合も考えられるが、20 年以上も生存すると考えられる大型種では、比較的高齢の個体が大量に死亡する事例は限定的である。これまでに、国内外で赤潮による天然個体の大量斃死（宮原ほか，2005; Jurgens et al., 2015）が報告されている。また、日本国内での報告例はないが、海外では病気の蔓延による天然個体の大量斃死（Friedman et al., 2000; Hooper et al., 2012）なども報告されている。大規模な自然災害によって個体数が減少した典型的な例としては、2011 年 3 月に発生した東北地方太平洋沖地震に伴う津波による減少が挙げられる（Takami et al., 2013, 2017; Kawamura et al., 2014; Hayakawa et al., 2017）。

上記のような例外的なものを除けば、短期的な自然変動の多くは、年ごとの様々な環境変化によって親貝の産卵量やその後の幼生・稚貝の発生量・生残率が変化することなどによって生じる。このような天然稚貝の発生量、すなわち毎年新規資源加入量に影響を及ぼす要因には、表 II-3-1 のようなものが挙げられている（河村ほか，2002）。どの要因が新規資源加入量の多寡を決める重要なものになるかは種や海域、あるいは年によっても異なると思われるが、特に重要と考えられる要因を、1) 親貝の産卵量・受精率に影響を及ぼす要因、2) 浮遊幼生・初期稚貝・稚貝の減耗要因に分けて以下に考察する。また、エゾアワビの新規資源加入量を決める重要な要因と考えられる 3) 冷水接岸の影響、および 4) 東北地方太平洋沖地震に伴う津波による影響についても紹介する。最後に、5) アワビ類資源の長期低迷要因について考察する。

II-3-1) 親貝の産卵量・受精率に影響を及ぼす要因

産み出される卵の数は、基本的に親貝の数に依存し、その年の稚貝発生量を規定すると考えられる。北海道奥尻島（宮本・野沢，1996）や岩手県田老（西洞，2002）で長年にわたって調べられたエゾアワビのサイズ毎の分布密度を見ると、毎年発生する稚貝の数は必ずしも親貝の密度に比例しないが、親貝の密度が高いほど翌年の稚貝発生量の最大値が高くなる傾向が見られる。後述するように、三陸沿岸域では、親潮が接岸して冬季の水温が低い場合にはエゾアワビ当歳貝の死亡率が高まり、翌秋の 1 歳貝の出現密度は低くなることがわかっている。岩手県田老で 1～2 月の平均水温が 8℃以上であった年に限

表Ⅱ-3-1. アワビ類の天然稚貝発生量(新規資源加入量)に影響を及ぼす可能性のある要因

影響する要因	直接に影響を受けるもの	原因
親貝の分布密度 (雌雄間の距離)	産卵量, 受精率 幼生の着底環境, 稚貝の餌料環境	漁獲圧, 再生産の好不良
親貝の成熟度	産卵量 産卵時期	餌料条件, 水温経過
配偶子の質	受精率, 初期生残率	餌料条件, 水温経過 水質, 化学物質
産卵時期、規模	産卵量 冬季(低水温期)の減耗率	水温経過 産卵誘発要因の発生時期, 規模
着底場への 幼生移送量	生息場における幼生の着底量	産卵後の海況
着底環境	着底・変態量	基質表面の植生, 浮泥量? 植食動物密度・組成
着底場の 初期餌料環境	初期稚貝の生残率	植食動物密度・組成 光環境, 水温
捕食者密度	初期生残率	海況, 水温経過 捕食者の生残率
波浪	初期稚貝・稚貝の生残率	海況
冬季の水温	初期稚貝・稚貝の生残率	海況変動

って稚貝密度と前年の親貝密度を比較した結果、両者に正の相関関係が認められたことが報告されている(西洞, 2002)。すなわち、冬季水温が比較的高い場合には、エゾアワビ稚貝の新規加入量は親貝の生息密度に依存すると考えられる。

1 個体あたりの産卵数は、産卵時における生殖巣の発達程度によって変化する。エゾアワビなどでは、成熟に影響を及ぼす水温(エゾアワビでは7.6℃を超える水温)の積算値(成熟有効積算水温)に比例して生殖巣が発達する(菊地・浮, 1974; 浮, 1995)。生殖巣の量的発達は摂餌量や餌の質にも影響を受ける(Uki and Kikuchi, 1982; 高見ほか, 2012a)。したがって、放卵・放精が可能になる時期は、年や場所によって異なる水温経過や餌料環境に依存する。アワビ類は雌雄異体で、放卵放精型の繁殖を行う。したがって、受精を成功させるためには、雌雄が放卵・放精を同期させる必要があるが、多くの種で雌雄が配偶行動を行わない可能性が高い。そのような種では、時化などの不定期に生じる環境変化を引き金にして多くの個体が同期的に放卵・放精を行う(河村, 2007)。したがって、引き金となる環境変化がいつ発生するか、1 産卵期に何回発生するかも、それまでの水温経過や餌料環境とともに産卵量に影響を及ぼすと考えられる(河村, 2007; Onitsuka et al., 2007, 2010)。近年、東シナ海沿岸などの暖流域では、「磯焼け」の長期化が深刻化している。水温の上昇に伴う藻食性魚類等の増加によって、大型海藻群落が衰退したことがその主要因と考えられている(桑原, 2015)。アワビ成貝は必ずしも大型海藻の藻体の

みを摂餌するわけではなく、小型の海藻や海藻の幼芽などを餌料にしている可能性もあるが、海藻の生産力自体が衰退すればアワビは餌料不足に陥り、十分に生殖巣を発達させることができなくなる。北海道日本海沿岸南部における 1970 年代からの漁獲量の減少は、冬季水温の上昇による磯焼けの進行がエゾアワビ親貝の成長、成熟に悪影響を及ぼし、結果的に産卵量が低下したことが一因となって生じた可能性が考えられている(干川・河村, 2017)。

水温経過や餌料環境は、産卵期や産卵量ばかりでなく、配偶子の質にも影響を及ぼす。オーストラリアのウスヒラアワビ *H. laevigata* では、天然採集個体と飼育個体の間で卵の含有脂肪酸量や脂肪酸組成に違いが見られ、これは餌料の違いに起因すると考えられている(Daume and Ryan, 2004)。母貝の卵質は、過去の産卵履歴によっても変化すると考えられる。エゾアワビでは、産卵時の成熟有効積算水温が高いほど卵に含まれる脂肪酸やタンパク質の量が増加すること、また、脂肪酸やタンパク質の含有量が多いほど幼生が浮遊可能な期間が伸長し、変態後の初期稚貝の飢餓耐性が増すことがわかっている(Fukazawa et al., 2005)。また、同一産卵期の最初に産まれた卵に比べて 2 回目の卵では含有する脂肪酸とタンパク質の量が増加したことが報告されている(Fukazawa et al., 2007)。配偶子の質的な変化についての研究事例は非常に少なく、天然海域において実際にどの程度の変動があるかは全くわかっていない。また、それが受精率や孵化率、およびその後の浮遊幼生や稚貝の生残や成長にど

の程度影響するかについても不明である。

アワビ類のように、雌雄がそれぞれ配偶子を海中に放出して受精が行われる場合、卵の受精率はいろいろな条件で変動する。人工採苗が行われている種については、媒精密度と受精率の関係や配偶子の受精能力の持続時間が調べられており、受精率を高くするためには、放卵・放精後できるだけ早く、ある程度高い密度で媒精を行うことが重要とされる（浮, 1995）。オーストラリアのウスヒアラワビでは、天然の生息場における実験の結果、雌が雄の下流側にいて雌雄が同時に放卵・放精しても、雌雄間の距離が約 2 m 離れると受精率が 50%以下になることが報告されている（Babcock and Keesing, 1999）。産卵期には繁殖個体が蟄集する可能性も指摘されているが、親貝がある程度密集して分布することが受精の成功に不可欠な要素と考えられる。暖流系大型アワビ類では、エゾアワビに比べて親貝の分布密度が低く、特に高密度分布域は非常に少ないことが稚貝発生量を低迷させている主要因と推察されている（河村・高見, 2005; 河村ほか, 2008）。一方、トコブシの天然発生が継続しているのは、大型種に比べれば親貝の密度が高いことに加え、大型種とは異なる繁殖生態、初期生態を持つためと考えられている（鬼塚・河村, 2008）。

II-3-2) 浮遊幼生・初期稚貝・稚貝の減耗要因

アワビ類浮遊幼生は繊毛で遊泳し鉛直的な移動を行うが、その移動能力は限られており、基本的には海流に流されて分散する。浮遊幼生の分散に関する実際の観察例は少なく（佐々木, 1985; 田中ほか, 1986; Miyake et al., 2009, 2017; 旭ほか, 2013 など）、浮遊期間中の減耗については全くわかっていない。宮城県北部海域では、エゾアワビ浮遊幼生が台風時の大規模産卵の際には離岸数 km まで広域に分散し、産卵期の初期や末期に見られる小規模な産卵時には地先の限られた範囲に留まると推定されている（Sasaki and Shepherd, 1995）。浮遊幼生は摂餌を行わず、卵黄を主な栄養源としている。数日中に着底・変態が可能となるが、着底・変態を誘起する化学的因子に遭遇しない場合には、変態能力を失わずに浮遊期間を 1~2 週間程度は延長することができる（Takami et al., 2002; Onitsuka et al., 2010）。広域に分散することは生息域を広め遺伝的均一化を防ぐことに繋がるが、浮遊期間が長くなるほど被食による減耗の確率も高くなる。浮遊幼生が何にどのくらい捕食されるのかについては全く不明であるが、できるだけ早く好適な着底場に到達することが生残確率を上げるために重要と考えられる。エゾアワビ浮遊幼生および着底直後の初期稚貝については、天然海域から採集された個体の日齢が歯舌の列数から推定されている。その結果では、歯舌が形成された浮遊幼生と変態直後の初期稚貝はいずれも 4~6 日齢であり、長期

間浮遊していた幼生は認められなかったことが報告されている（Takami et al., 2006）。

アワビ類浮遊幼生は、天然環境下においては無節サンゴモ類に選択的に着底することが知られている。すなわち、浮遊幼生が首尾よく生息場となりうる岩礁に流されてきたとしても、そこに無節サンゴモ類が存在しないと着底することはできない。また、無節サンゴモ表面の状態もアワビ幼生の着底・変態率に影響を及ぼす。表面に立体的な藻類群落や他の付着動物が増加すると、幼生の正常な着底・変態が阻害される（Roberts, 2001）。相模湾長井沿岸では、着底直後のトコブシ初期稚貝の密度が 2 つの調査点で異なっていたが、その原因として、流動環境の違いによる 2 点間の砂泥堆積量の違いが考えられた（Onitsuka et al., 2008）。無節サンゴモ上に堆積した砂泥がトコブシ浮遊幼生の着底・変態を阻害することが室内実験で明らかになっている（Onitsuka et al., 2008）。アワビ類浮遊幼生の着底場となる無節サンゴモ類が繁茂する岩礁海底面において、何らかの要因によって砂泥が堆積すれば、幼生の着底・変態に影響を及ぼす可能性がある。東日本大震災後の三陸沿岸においては、地盤沈下に伴う海面上昇等によって海域に流入した土砂が無節サンゴモの繁茂する岩礁上に堆積し、エゾアワビ幼生の着底を阻害したことが、震災後に発生した年級群の減少を引き起こした可能性が示唆されている（Takami et al., 2017）。また、津波によってキタムラサキウニなどの植食動物の密度が一時的に減少したことに伴い、大型海藻群落が拡大し、無節サンゴモの占める面積が減少したことも震災後の年級群の減少要因の一つと推察されている（Takami et al., 2017）。

アワビ類初期稚貝の飢餓耐性は低く、変態直後の餌料不足がその後の成長、生残に重大な影響を及ぼす（Takami et al., 2000）。三陸沿岸で無節サンゴモ上に高密度に生息する小型巻貝のエゾザンショウは、エゾアワビ初期稚貝と餌料を競合し、エゾアワビの成長、生残に影響を及ぼすことが実験的に明らかになっている（高見ほか, 2001; Kawamura et al., 2004）。天然海域においても、無節サンゴモ上に付着した殻長 0.5 mm 前後のエゾアワビ初期稚貝の中から、飢餓により死亡したと考えられる個体や瀕死の状態にある個体が多数採集されており、他の植食動物との餌料を巡る競合がその主要因と考えられている（Sasaki and Shepherd, 2001）。エゾアワビでは、成貝の存在が初期稚貝の生存に適した環境の形成に貢献している可能性が推察されている（Kawamura et al., 2002; 河村, 2007）。アワビ類の成貝や稚貝の匍匐粘液は、浮遊幼生の着底を誘引し、変態直後の稚貝の餌料にもなる。また、成貝や稚貝の摂餌活動は、浮遊幼生の着底を阻害する群体性の藻類を除去し、殻長 1 mm 程度以上の初期稚貝にとって餌料価値の高い *Cocconeis* 属珪藻などを優先させ

る効果を持つ。成貝が高密度に分布することにより、エゾザンショウなど初期稚貝との餌料を巡る競合者の密度が低く抑えられる可能性もある。エゾアワビの成貝や稚貝は、初期稚貝とは異なった食性を持つため餌料を競合することもなく、それらの存在は初期稚貝の成長や生残にも有利に働く可能性が高い(高見ほか, 2001; Takami and Kawamura, 2003)。

アワビ類にとって、被食は重大な初期減耗要因の一つと考えられる。しかし、初期稚貝や放流サイズよりも小さな稚貝についての被食に関する研究例はきわめて少ない。ニュージーランドに生息するヘリトリアワビでは、無節サンゴモに穿孔して棲む多毛類の捕食が初期稚貝に対して重大な影響を与えた実験例があり (Naylor and McShane, 1997)、殻長 10 mm 以下の稚貝に対してはヒトデ類 (*Astrostele scabra*, *Coscinasterias calamaria*) が主要な捕食者であることが野外実験により確認されている (Aguirre and McNaught, 2013)。天然の生息場における被食による初期減耗の実態はいずれの種についても明らかでないが、飢餓による死亡個体や瀕死個体が無節サンゴモ上から多数採集された例 (Sasaki and Shepherd, 2001) をみると、少なくともその場合には被食減耗はそれほど大きくはなかったと考えられる。

次項で詳述するが、エゾアワビなど寒流域に分布する種にとっては、冬季の低水温が重大な減耗要因となり得る。直接死亡に至らない場合でも、低水温下では稚貝の付着力が著しく低下するため、波浪や被食の影響を受けやすくなるものと考えられる。また、低水温の影響は小さな個体に対してより顕著であることがわかっている (山口・井ノ口, 1991)。低水温期にどれだけの個体が生き残ることができるかは、その年の水温に依存すると考

えられるが、低水温期に入る前にどれだけ大きく成長できるにもかかっている。それには、生まれる時期を左右する産卵誘発要因の発生時期 (エゾアワビやトコブシでは台風の通過時期など) や着底場における餌料環境などが重要な影響を及ぼすと考えられる。

II-3-3) エゾアワビ資源の変動に及ぼす冷水接岸の影響

岩手県では、殻長 20~30 mm に成長したエゾアワビ 1 歳貝の出現量と冬季の水温には密接な係わりがあり、水温が低い年には稚貝の発生量が少ない傾向が報告されていた (渋井, 1984; 西洞, 2002)。しかし、その後データの蓄積が進むに伴い、冬季の水温が低かったにもかかわらず稚貝が多く出現した年も認められるようになり、1 歳貝の出現量は必ずしも冬季から春先の水温に規定されないとも考えられるようになった (武蔵・遠藤, 2006)。ただし、これらの報告は、前年の産卵盛期 (8 月下旬~9 月下旬) に発生した稚貝が初めての冬を経験した後、春から夏を経て約 1 歳に成長した 10 月時点での出現量と当歳時の冬季水温との関係を調べた結果に基づいている。したがって、これら 10 月時点における 1 歳貝出現量は、越冬後の春から秋に起こる減耗や越冬前の当歳貝の出現量にも左右され、低水温以外の要因も反映していると予想された。

その後、岩手県門の浜湾において、10 年間にわたり各年の低水温期における当歳貝の死亡率とその間の最低水温の関係が直接調べられ、両者には明瞭な負の相関関係がある、すなわち水温が低い年には死亡率が高くなることが明らかとなった (Takami et al., 2008) (図 II-3-1)。当歳貝の死亡率が高かった年には、いずれも親潮の勢力が

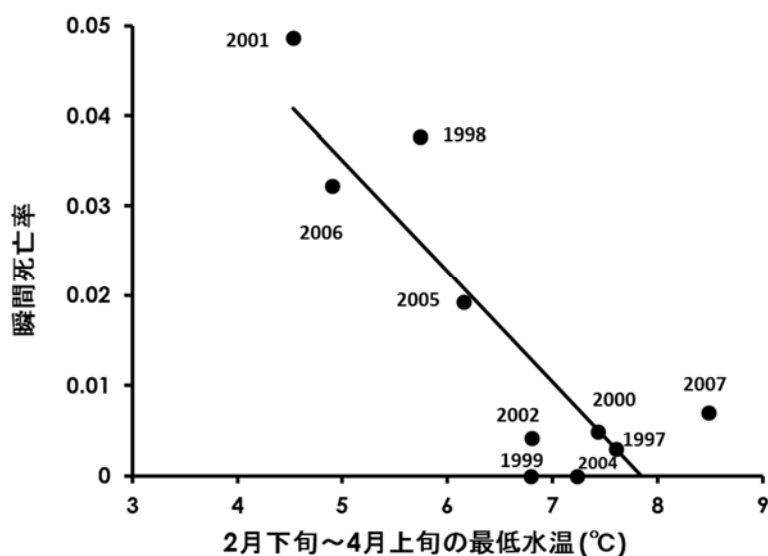


図 II-3-1. 岩手県門之浜湾の 1997~2007 年における 2 月下旬~4 月上旬に記録された最低水温と、最低水温前後のエゾアワビ生息密度の変化から推定された瞬間死亡率 (1 日あたりの生息密度減少率) の関係 (Takami et al., 2008 を改変)。

強く、2月から3月にかけて三陸沿岸域に親潮系の冷水が接岸していた。このため、沿岸水温が大きく低下し、低水温に対する耐性の低い当歳貝の大量減耗が起こったと考えられる。

親潮の流量は、アリューシャン低気圧の勢力が強くなると増加し、それに伴って親潮系冷水の南下傾向が強まることがわかっている(関根・鈴木, 1991)。中村ほか(2005)は、エゾアワビの漁獲量にはアリューシャン低気圧指数(ALPI: Aleutian Low Pressure Index)や岩手県宮古湾における冬季の最低水温との間に負の相関関係があることを報告している。また、早川ほか(2007)は、エゾアワビ資源の長期的な変動傾向とALPIとの間に有意な負の相関があることを示し、ALPIなどの大規模な気候変動が20年単位で周期的に変動しているため、これと同調したエゾアワビ資源の周期的な変動が起こっていると考察している。すなわち、エゾアワビ資源量の長期的な変動は、大洋規模の気候変動に伴う海洋生態系の不連続な構造転換、いわゆるレジームシフトに対応しているものと考えられる。特に、東北地方太平洋側の三陸沿岸域においては、アリューシャン低気圧の勢力が卓越する寒冷レジーム期に当歳貝が加入に失敗する年が継続し、資源加入量の低迷がもたらされると推察されている(Takami et al., 2008)。一方、Won et al. (2011)は、エゾアワビ漁獲量の変動について、東北地方太平洋沿岸に位置する宮城県ではアリューシャン低気圧指数の変化と相関があるが、北海道日本海沿岸における漁獲量の減少は北極振動指数(AOI: Arctic Oscillation Index)の積算値の減少とよく一致することを報告している。北海道日本海沿岸のエゾアワビ生息域においては、場所によってエゾアワビ漁獲量(資源量)の変動要因が異なると考えられ、1970年代から起こった北海道各地における漁獲量の激減は、漁獲による親貝密度の低下と小型化に起因する産卵量の減少に加え、北部では気候変動に伴う冬季水温の低下による当歳貝の死亡率増加が、南部では冬季水温の上昇による磯焼けの進行が、それぞれ資源への新規加入量を減少させたことにより生じたと推察されている(干川・河村, 2017)。

三陸沿岸域において1990年代に、エゾアワビ資源量がそれまでの低迷傾向から脱して増加に転じたのは、寒冷レジームから温暖レジームへの転換に伴って、三陸沿岸域の冬季の水温が比較的高い年が多くなったため、稚貝の減耗率が低下して毎年新規資源加入量が増加した結果と考えられている(河村・高見, 2005; 河村ほか, 2008; Takami et al., 2008)。しかし、低水温による影響を受けるのは、発生から数ヶ月経って殻長2~8mmに成長した稚貝であり、その年の新規加入量はそれ以前に初期稚貝の発生密度や減耗の程度に左右される。エゾアワビの生息域では、初期稚貝の発生と生残を保証することのできる親貝密度を持つ場所が残されていたことが稚貝発生量の

増加に結びついたと言える(河村・高見, 2005)。

II-3-4) 東北地方太平洋沖地震に伴う津波によるエゾアワビ資源に対する影響

2011年3月11日に発生したマグニチュード9.0の東北地方太平洋沖地震は、巨大な津波を伴い、特に東北地方太平洋沿岸の砂泥底に生息する生物に壊滅的な被害を及ぼしたことが報告されている(Miura et al., 2012; Seike et al., 2013; Urabe et al., 2013; Kanaya et al., 2014; Abe et al., 2015; Kanaya et al., 2015)。三陸沿岸の岩礁域では、複数の場所で震災前から定期的にエゾアワビを中心とした底生動物の現存量や海藻被度のモニタリング調査が行われており、震災後にも同様の調査を行うことによって、エゾアワビ資源や生息場所の生態系が受けた震災影響の実態が明らかにされている(後藤・大村, 2012; Takami et al., 2013; Kawamura et al., 2014; Takami and Nakaie, 2015; Hayakawa et al., 2017; Takami et al., 2017)。

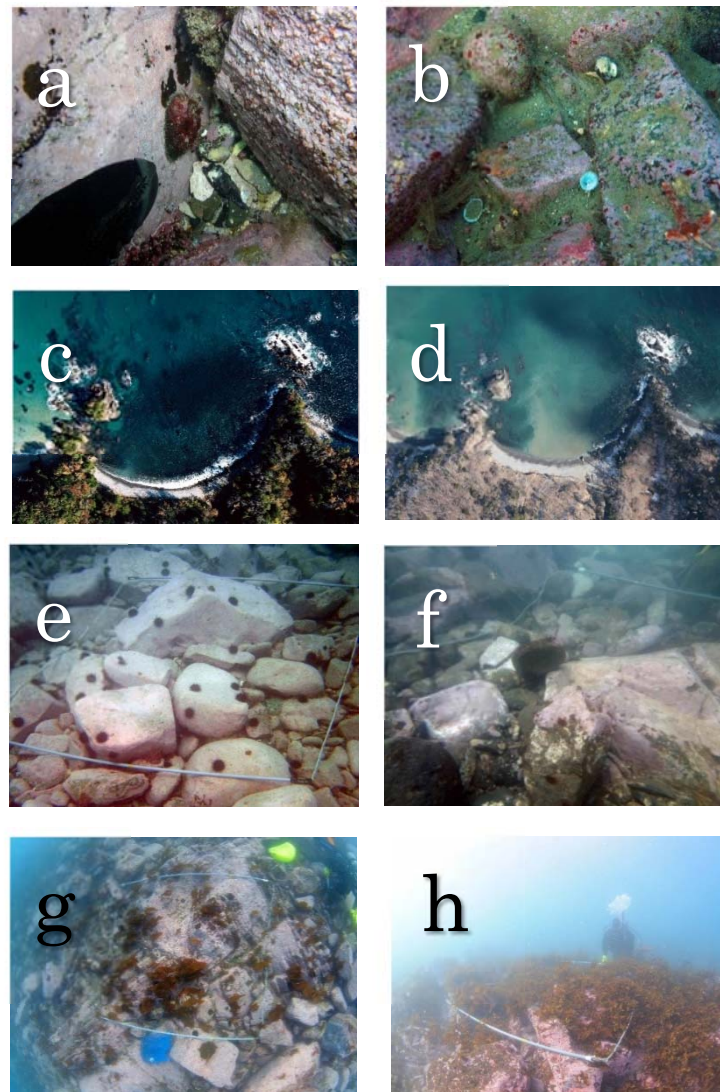
宮城県牡鹿半島東岸の調査点では、アラメ群落を主な棲み場とする殻長50mm以上のエゾアワビ成貝の生息密度が震災前の半分以上に減少した(Takami et al., 2013)。一方、岩手県中部(後藤・大村, 2012)、大槌湾長根(Kawamura et al., 2014)、宮城県岩井崎(Takami and Nakaie, 2015)では、震災前後で成貝の生息密度には顕著な変化は見られなかった。成貝の減少が見られた牡鹿半島東岸では、他の調査点と比較して明らかに海底の物理的攪乱が大きかったことに加え、津波の引き波や地盤沈下による陸域からの土砂や瓦礫の流入が顕著であった。大槌湾の南岸と湾奥部で行われた地震前後の長期的なライントランセクト調査の結果では、津波によるエゾアワビの個体数密度の減少は湾奥ほど顕著であり、湾口部北岸の長根では上述したように成貝の個体数密度の減少は認められなかったが、湾奥では明瞭に減少していた(Hayakawa et al., 2017)。成貝に対する震災影響は、海岸地形に起因する津波エネルギーの集中の度合や、陸域からの攪乱の程度を左右する後背地形によって異なると推察される。

無節サンゴモ群落を主な棲み場とする殻長20mm以下の稚貝では、上記4ヶ所の調査点でいずれも震災後に大きく減少したことが明らかとなった(後藤・大村, 2012; Takami et al., 2013; Kawamura et al., 2014; Takami and Nakaie, 2015)。津波による物理的な攪乱は、同じ調査点で比較すると概して成貝の主な生息場である大型海藻群落よりも無節サンゴモ群落で大きかった。これは大型海藻による津波流動の減衰効果が後者では機能しなかったためと推察され、このことが無節サンゴモ群落を主な生息場所とするエゾアワビ稚貝の大幅な減少をもたらしたものと考えられている(Takami et al., 2013; Kawamura et al., 2014)。

以上の震災による直接的な影響に加え、牡鹿半島東岸ではその後の環境変化がエゾアワビ資源に悪影響を及ぼ

した可能性も示唆されている。地盤沈下による土砂の流入は震災発生直後から少なくとも約1年継続し、この間、幼生の着底場および初期稚貝や小型稚貝の成育場となる無節サンゴモ域に砂泥が堆積し続けた。また、津波により主要な植食動物であるキタムラサキウニの生息密度が激減し、かつての無節サンゴモ域に震災から1年後以降に大型海藻群落の形成が顕著となった。これらの震災による間接的な環境変化により、新規加入群が継続して減少した可能性が報告されている (Takami et al., 2017)。(図II-3-2)

また、震災前の岩手県では殻長約30 mmのエゾアワビ人工種苗が毎年800万個前後放流され、漁獲量に占める放流貝の割合は38%に達することもあったが (武蔵, 2006), 震災により岩手県と宮城県の種苗生産施設が壊滅し、本格的な放流事業が2015年まで中断された。これらのことから、三陸沿岸の広い範囲にわたって天然稚貝や放流貝の個体数が震災後数年間にわたり大幅に減少した可能性が考えられ、今後の漁獲資源への影響が懸念される。



図II-3-2. 牡鹿半島東岸における震災前後の比較

a: 震災前の無節サンゴモ転石間に生息するエゾアワビ稚貝(殻長約20 mm)(2009年1月). b: 震災後にみられた転石および岩盤の間隙への砂泥の堆積(2011年12月). c: 震災前の泊浜調査点の航空写真(2001年10月). d: 震災から約1年後の泊浜調査点の航空写真. 陸域からの土砂の流入が目立つ(2012年2月). e: 震災前の無節サンゴモ域に高密度で生息するキタムラサキウニ(方形枠サイズ: 2 m × 2 m, 2010年11月). f: 震災後の無節サンゴモ域. 転石が反転しキタムラサキウニが見られない(2011年6月). g: 震災後, 無節サンゴモ域に加入したアラメ幼体(方形枠サイズ: 2 m × 2 m, 2012年11月). h: 震災後, 無節サンゴモ域に形成されたフシスジモク群落(2012年11月), (Takami et al. 2013, 2016 を改変).

II-3-5) アワビ類資源の長期低迷要因

上述したように、エゾアワビ資源の新規加入量は、大洋規模の気候変動に伴う海洋生態系のレジームシフトに対応して変動しており、特に親潮の影響を強く受ける海域では、寒冷レジーム期には当歳貝の加入量が少ない年が多くなる。このため、長期的に漁獲量が資源の新規加入量を上回り、資源量の減少が続くと考えられる。1990年代になって温暖レジーム期に入ったため、三陸沿岸域においては新規加入量が増加し、資源量も増加に転じた。その後、再び資源量の増加傾向は弱まり、漁獲量も横ばいとなっているが、これは、人工種苗の放流分もあわせた資源の新規加入量が漁獲による減少分を上回っていないことに起因すると推察される。海洋生態系のレジームシフトがほぼ20年周期で起こっていることを考えると、現在は寒冷レジームに入っており、このまま漁獲を継続すればさらに資源量の減少を招く可能性がある。加えて、東北地方太平洋沖地震に伴う津波により、殻長20mm以下の稚貝が大幅に減少した場所があること、種苗放流が数年間中断したことを考えると、エゾアワビの資源加入量は、三陸沿岸の多くの場所で今後大幅に減少することが懸念される。

一方、暖流系大型アワビ類の資源量は1980年代半ばから減少し始め、現在では多くの場所で非常に低い水準にある。天然稚貝の発生量が長期的に低迷しており、人工種苗の放流を加えても、資源の新規加入量が漁獲量を上回っていないと推察される。長期的な資源の変動傾向を解析した結果によると、暖流系大型アワビ類の資源はエゾアワビとは逆相関にある、すなわち寒冷レジーム期には増加傾向、温暖レジームには減少傾向となることがわかっている（早川ほか, 2007）。この変動については、エゾアワビのように沿岸域の冬季水温によって説明することはできず、その機構は未だ解明されていないが、大洋規模の気候変動に伴う何らかの要因によって生じているとすれば、既に寒冷レジームに入っていると考えられる現在、新規加入量は増加に転じているはずである。しかしながら、多くの場所で新規加入量は依然として低水準にあると考えられる。上述したように、暖流系大型アワビ類の親貝分布密度はエゾアワビに比べて低く、特に高密度分布域が非常に少ないことが稚貝発生量を低迷させている主要因の1つと推察される。

アワビ類の種苗放流は、アワビ漁場全体に一律に行われている場合が多い。しかし、大型アワビ類の好適な生息場所は、浮遊幼生の着底場かつ稚貝の生育場となる無節サンゴモ域と、成貝の成育場および索餌場となる大型褐藻類群落が隣接して存在している場所に限られている（Won et al., 2010; 高見ほか, 2012b）。また、彼らは本来、特定の場所に集まって棲んでいる生物と考えられ、上述したように、親貝がある程度密集して分布することが受

精の成功に不可欠な要素でもある。そのような高密度分布域には漁獲も集中しやすく、特に潜水漁が主体になっている暖流域においては、完全な禁漁にしない限り高密度分布域を残すことは難しいであろう。生態系の多様性が高い暖流域では、アワビ類の好適生息場の面積自体が寒流域に比べて狭い可能性もある。また、エゾアワビしか生息しない寒流域に対して、4種のアワビ類が限られた岩礁域を棲み分けている暖流域では、アワビ1種の生息域はより限定され、1つの海域における資源量も少ないと考えられる。このようなことから考えると、暖流系大型アワビ類各種は、エゾアワビに比べて乱獲によって減少しやすいと推察される。日本におけるアワビ類漁業の歴史は長い、1960年代以降にウェットスーツの開発やエンジン船の普及が進み、さらにヘルメット潜水器やスキューバダイビングが普及し、獲れたアワビ類の冷凍技術や加工技術、運搬技術の進歩に伴い、急激に漁獲量が増大した。過剰な漁獲により親貝資源が一定の水準を下回ると、上述したように親貝の産卵量や受精率の低下等を招いて新規資源加入量が減少するため、そのまま漁獲が継続した場合には資源量はさらに減少することになる。暖流系大型アワビ類では、既にこのような悪循環が生じている可能性がある。

市場価格が非常に高いアワビ類では、正規の漁業による漁獲圧とともに、密漁の影響も無視できないと考えられる。多くの地域で、禁漁期の設定や漁獲量、漁法、漁獲殻長等の制限などが実施され、過剰漁獲に陥ることを防ぐ手立てが講じられているが、密漁はそのような善良な漁業者の努力を踏みにじり、アワビ類資源をさらに減少させているかも知れない。場所によっては密漁による漁獲量が正規の漁獲量に匹敵するという計算結果も報告されているが（長谷川, 2003）、各地で密漁による違法な漁獲がどの程度あるかは明確ではなく、その影響を総合的に評価することは現時点では難しい。

人工飼育されたアワビ類稚貝の遺伝的変異性が天然集団に比べて低いことが報告されており（Hara and Sekino, 2007）、人工種苗の大量放流が再生産を通じて天然集団に悪影響を及ぼすことも懸念されている（原, 2008）。遺伝的な質ばかりでなく、人工種苗の生理・生態的特性も天然個体とは異なっており、それが放流後の成長や生残に影響を及ぼす可能性が考えられてきたが、それに関連する詳細な研究例はない。人工種苗の大量放流事業は、アワビ類資源の減少を補うために日本全国で長年にわたって継続されてきた。各地で放流種苗の混入率は上がっていることから、種苗放流事業は資源量の減少を食い止め、ある程度の漁獲を維持するために重要な役割を果たしていると考えられる。しかし、放流数の増加は必ずしも漁獲量（資源量）の増加にはつながらなかったことから、放流個体の再生産能力が天然個体に比べて劣っており、

天然発生にはあまり貢献していない可能性も示されている(原・干川, 2007)。

東シナ海沿岸などの暖流域では、水温の上昇に伴う藻食性魚類等の増加によって大型海藻群落が衰退し、「磯焼け」状態が長期化している。乱獲によって親貝資源が減少したことに加えて、餌不足によって産卵個体数や1個体あたりの産卵量が減少していると考えられ、新規資源加入量の長期的な低迷傾向が続いていると推察される。水温上昇の主要因が、人間活動による温室効果ガスによるものであれば、その原因を取り除かない限り水温の上昇傾向は今後も継続する可能性があり、磯焼け海域の拡大とそれに伴うアワビ類資源のさらなる減少が懸念される。

アワビ類が生息する沿岸海域は、様々な人間活動の影響を強く受けてきた。この数十年間に各地で浅海域が埋め立てられ、港や防波堤が造られて、海岸の地形は大きく変化した。海に流入する河川には多くのダムが造られ、護岸によって流路も変えられた。河口の位置さえ変わった河川も少なくない。このような海岸地形や河川の改変は、アワビ類の生息する岩礁域の流れや栄養塩環境、砂泥の流入量等にも様々な影響を及ぼしてきたと考えられる。これによって、アワビ類が生活史を完結することのできる好適な生息場や生息環境が各地で失われていることが、アワビ類資源の長期的な減少傾向を引き起こしている可能性も否定できない。

引用文献

- Abe, H., G. Kobayashi and W. Sato-Okoshi (2015) Impacts of the 2011 tsunami on the subtidal polychaete assemblage and the following recolonization in Onagawa Bay, northeastern Japan. *Mar. Environ. Res.*, **112**, Part A, 86-95.
- Aguirre, J.D. and D.C. McNaught (2013) Habitat complexity mediates predation of juvenile abalone by starfish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **487**, 101-111.
- 旭 隆・黒木洋明・照井方舟・鬼塚年弘・三宅陽一・早川 淳・河村知彦・滝口直之・浜口昌巳・堀井豊充 (2013) 相模湾東岸における大型アワビ類浮遊幼生の出現動態に影響する環境要因. *水産海洋研究*, **77**, 10-20.
- Babcock, R. and J. Keesing (1999) Fertilization biology of the abalone *Haliotis laevis*: laboratory and field studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**, 1668-1678.
- Daume, S. and S. Ryan (2004) Fatty acid composition of eggs derived from conditioned and wild caught greenlip abalone broodstock (*Haliotis laevis*). *J. Shellfish Res.*, **23**, 967-974.
- Friedman, C.S., K.B. Andree, K.A. Beauchamp, J.D. Moore, T.T. Robbins, J.D. Shields and R.P. Hedrick (2000) “*Candidatus Xenohaliotis californiensis*” a newly described pathogen of abalone, *Haliotis* spp., along the west coast of North America. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, **50**, 847-855.
- Fukazawa, H., T. Kawamura, H. Takami and Y. Watanabe (2007) Oogenesis and relevant changes in egg quality of abalone *Haliotis discus hannai* during a single spawning season. *Aquaculture*, **270**, 265-275.
- Fukazawa, H., H. Takami, T. Kawamura and Y. Watanabe (2005) The effect of egg quality on larval period and post-larval survival of an abalone *Haliotis discus hannai*. *J. Shellfish Res.*, **24**, 1141-1147.
- 後藤友明・大村敏昭 (2012) 岩手県沿岸域の海洋環境と資源に対する東日本大震災の影響. *月刊海洋*, **44**, 328-335.
- 原 素之 (2008) 遺伝学的観点からのアワビ種苗放流の現状と課題. *月刊海洋*, **40**, 538-542.
- 原 素之・干川 裕 (2007) アワビ人工種苗の再生産—北海道忍路湾における放流実験事例—. *月刊海洋*, **39**, 274-279.
- Hara, M. and M. Sekino (2007) Genetic differences between hatchery stocks and natural populations in Pacific abalone (*Haliotis discus*) estimated using microsatellite DNA markers. *Mar. Biotech.*, **8**, 80-90.
- 長谷川雅俊 (2003) 南伊豆地域におけるアワビ密漁量の推定. *静岡水試研報*, **38**, 11-14.
- 早川 淳・山川 卓・青木一郎 (2007) アワビ類およびサザエ資源の長期変動とその要因. *水産海洋研究*, **71**, 95-105.
- Hayakawa, J., T. Kawamura, K. Fukuda, M. Fukuda and S. Sasaki (2017) Studies on temporal changes by the massive tsunami in abalone and sea urchin populations in the Otsuchi Bay by long-term monitoring survey. *Coastal Marine Science*, **40**, 44-54.
- Hooper, C., R. Slocumbe, R. Day and S. Crawford (2012) Leucopenia associated with abalone viral ganglioneuritis. *Aust. Vet. J.*, **90**, 24-28.
- 干川 裕・河村知彦 (2017) 北海道沿岸各海域におけるエゾアワビの資源量変動に及ぼす気候変動の影響. *日水誌*, **83**, 373-384.
- Jurgens, L.J., L. Rogers-Bennett, P.T. Raimondi, L.M. Schiebelhut, M.N. Dawson, R.K. Grosberg and B. Gaylord (2015) Patterns of Mass Mortality among Rocky Shore Invertebrates across 100 km of Northeastern Pacific Coastline. *PLoS One*, doi: 10.1371/journal.pone.0126280.
- Kanaya, G., H. Maki, T. Suzuki, W. Sato-Okoshi and E. Kikuchi (2014) Tsunami-induced changes in a shallow

- brakish lagoon ecosystem (Gamo Lagoon) in Sendai Bay, Japan. Glob. Environ. Res., **18**, 35e46.
- Kanaya, G., T. Suzuki and E. Kikuchi (2015) Impacts of the 2011 tsunami on sediment characteristics and macrozoobenthic assemblages in a shallow eutrophic lagoon, Sendai Bay, Japan. PLoS One **10**, e0135125.
- 河村知彦 (2007) アワビ類浮遊幼生の着底場選択とその生態学的意義. Sessile Organisms, **24**, 27-34.
- 河村知彦・堀井豊充・高見秀輝 (2008) アワビ類栽培漁業の検証と今後の展望—総論—. 月刊海洋, **40**, 485-489.
- 河村知彦・高見秀輝 (2005) アワビ類の生態と加入量変動. 「海の生物資源—生命は海でどう変動しているか—」(渡邊良朗編), 東海大学出版会, 東京, 286-303.
- Kawamura, T., H. Takami, J. Hayakawa, N.I. Won, D. Muraoka and Y. Kurita (2014) Changes in abalone and sea urchin populations in rocky reef ecosystems on the Sanriku Coast damaged by the massive tsunami and other environmental changes associated with the Great East Japan Earthquake in 2011. Global Environmental Research, **18**, 47-56.
- 河村知彦・高見秀輝・西洞孝広 (2002) アワビ類の天然稚貝発生量を定める要因は何か? 月刊海洋, **34**, 529-534.
- Kawamura, T., H. Takami and T. Saido (2002) Early life ecology of abalone *Haliotis discus hannai* in relation to recruitment fluctuations. Fisheries Sci., **68** (Supplement 1), 230-234.
- Kawamura, T., H. Takami and Y. Yamashita (2004) Effects of grazing by a herbivorous gastropod *Homalopoma amussitatum*, a competitor for food with post-larval abalone, on a community of benthic diatoms. J. Shellfish Res., **23**, 989-993.
- 菊地省吾・浮 永久 (1974) アワビ属の採卵技術に関する研究 第1報 エゾアワビ *Haliotis discus hannai* Ino の性成熟と温度との関係. 東北水研研報, **33**, 69-78.
- 桑原久美 (2015) 魚の食害対策に係わる技術と課題. 水産工学, **51**, 253-257.
- Miura, O., Y. Sasaki and S. Chiba (2012) Destruction of populations of *Batillaria attramentaria* (Caenogastropoda: Batillariidae) by tsunami waves of the 2011 Tohoku earthquake. J. Molluscan Stud., **78**, 377-380.
- 宮原一隆・氏 良介・山田東也・松井芳房・西川哲也・鬼塚 剛 (2005) 2003 年 9 月に日本海山陰沿岸海域で発生した *Cochlodinium polykrikoides* Margalef 赤潮. 日本プランクトン学会報, **52**, 11-18.
- Miyake, Y., S. Kimura, T. Horii and T. Kawamura (2017) Larval dispersal of abalone and its three modes: a review. Journal of Shellfish Research, **36**, 157-167.
- Miyake, Y., S. Kimura, T. Kawamura, T. Horii, H. Kurogi and T. Kitagawa (2009) Simulating larval dispersal processes for abalone using a coupled particle-tracking and hydrodynamic model: implication for refugium design. Mar. Ecol. Prog. Ser., **387**, 205-222.
- 宮本健樹・野沢 靖 (1996) アワビ再生産機構の解明に関する研究(補助). 平成 7 年度北海道立函館水産試験場事業報告書, 118-130.
- 武蔵達也 (2006) エゾアワビにおける種苗放流効果. 日水誌, **72**, 467-470.
- 武蔵達也・遠藤 敬 (2006) エゾアワビ稚貝の生き残り と冬季水温との関係. 月刊海洋, **38**, 200-204.
- 中村 藍・北田修一・浜崎活彦・大河内裕之 (2005) アワビ類の漁獲変動: エゾアワビの漁獲量と気候変動 および種苗放流の関連について. 栽培技研, **33**, 45-54.
- Naylor, J.R. and P.E. McShane (1997) Predation by polychaete worms on larval and post settlement abalone *Haliotis iris* (Mollusca: Gastropoda). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **214**, 283-290.
- 鬼塚年弘・河村知彦 (2008) 相模湾におけるトコブシの新規加入量変動要因. 月刊海洋, **40**, 500-506.
- Onitsuka, T., T. Kawamura, T. Horii, N. Takiguchi, H. Takami and Y. Watanabe (2007) Synchronized spawning of an abalone *Haliotis diversicolor*, triggered by typhoon events in Sagami Bay, Japan. Mar. Ecol. Prog. Ser., **351**, 129-138.
- Onitsuka, T., T. Kawamura, S. Ohashi, S. Iwanaga, T. Horii and Y. Watanabe (2008) Effects of sediments on larval settlement of abalone *Haliotis diversicolor*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., **365**, 53-58.
- Onitsuka, T., T. Kawamura, S. Ohashi, S. Iwanaga, T. Horii and Y. Watanabe (2010) Effects of delayed metamorphosis and delayed post-settlement feeding on post-larval survival and growth of the abalone *Haliotis diversicolor*. Aquaculture, **298**, 239-244.
- Roberts, R.D. (2001) A review of settlement cues for larval abalone (*Haliotis* spp.). J. Shellfish Res., **20**, 571-586.
- 西洞孝広 (2002) 岩手県におけるエゾアワビ資源の回復とその要因. 月刊海洋, **34**, 477-481.
- 佐々木 良 (1985) 気仙沼湾周辺におけるエゾアワビ浮遊幼生の査定と出現. 水産増殖, **32**, 199-206.
- Sasaki, R. and S.A. Shepherd (1995) Larval dispersal and recruitment of *Haliotis discus hannai* and *Tegula* spp. on Miyagi coast, Japan. Mar. Freshwat. Res., **46**, 519-529.
- Sasaki, R. and S.A. Shepherd (2001) Ecology and post-settlement survival of the ezo abalone, *Haliotis discus hannai*, on Miyagi coasts, Japan. J. Shellfish Res., **20**, 619-626.

- Seike, K., K. Shirai and Y. Kogure (2013) Disturbance of shallow marine soft-bottom environments and megabenthos assemblages by a huge tsunami induced by the 2011 M9.0 Tohoku-oki earthquake. *PLoS One*, **8**, e65417.
- 関根義彦・鈴木善光 (1991) 親潮の異常南下の発生と大気大循環の変動. 海と空, **67**, 212-217.
- 渋井 正 (1984) 岩手県におけるエゾアワビの生産変動と環境諸要因との関係. 栽培技研, **13**, 1-20.
- 高見秀輝・深澤博達・河村知彦・村岡大祐 (2012a) エゾアワビの成熟に及ぼす餌料の質・量の影響. 日水誌, **78**, 1205-1207.
- Takami, H. and T. Kawamura (2003) Dietary changes in the abalone, *Haliotis discus hannai*, and relationships with the development of the digestive organ. *J. Agr. Res. Quart.*, **37**, 89-98.
- 高見秀輝・河村知彦・伊藤秀明・清藤真樹・柳谷 智・山下 洋 (2001) エゾアワビ初期稚貝と小型植食性巻貝の餌料を巡る競合関係. 東北水研研報, **64**, 43-51.
- Takami, H., T. Kawamura, N.-I. Won, D. Muraoka, J. Hayakawa and T. Onitsuka (2017) Effects of macro algal expansion triggered by the 2011 earthquake and tsunami on recruitment density of juvenile abalone *Haliotis discus hannai* at Oshika Peninsula, northeastern Japan. *Fish. Oceanogr.*, **26**, 141-154.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (2000) Starvation tolerance of newly metamorphosed abalone *Haliotis discus hannai*. *Fisheries Sci.*, **66**, 1180-1182.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (2002) Effects of delayed metamorphosis on larval competence, and post-larval survival and growth of abalone *Haliotis discus hannai*. *Aquaculture*, **213**, 311-322.
- Takami, H. and H. Nakaie (2015) Impacts of the 2011 Mega-earthquake and tsunami on Ezo abalone *Haliotis discus hannai* at Iwaisaki, Miyagi, Japan. *Marine Productivity: Perturbations and Resilience of Socio-ecosystems* (eds. H.J. Ceccaldi et al.), 17-21, Springer International Publishing Switzerland, 391pp.
- Takami, H., A. Oshino, R. Sasaki, H. Fukazawa and T. Kawamura (2006) Age determination and estimation of larval period in field caught abalone (*Haliotis discus hannai* Ino 1953) larvae and newly metamorphosed post-larvae by counts of radular teeth rows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **328**, 289-301.
- Takami, H., T. Saido, T. Endo, T. Noro, T. Musashi and T. Kawamura (2008) Overwinter mortality of young-of-the-year Ezo abalone in relation to seawater temperature on the North Pacific coast of Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **367**, 203-212.
- 高見秀輝・元 南一・河村知彦 (2012b) エゾアワビの成長に伴う棲み場の変化. 日水誌, **78**, 1213-1216.
- Takami, H., N.-I. Won and T. Kawamura (2013) Impacts of the 2011 mega-earthquake and tsunami on abalone *Haliotis discus hannai* and sea urchin *Strongylocentrotus nudus* populations at Oshika Peninsula, Miyagi, Japan. *Fish. Oceanogr.*, **22**, 113-120.
- 田中邦三・田中種雄・石田 修・大場俊雄 (1986) 千葉県南部沿岸のアワビ浮遊幼生並びに着底稚貝の分布. 日水誌, **52**, 1525-1532.
- 浮 永久 (1995) アワビ類の繁殖生理と種苗生産の組立て. 「アワビ類の種苗生産技術」日本栽培漁業協会, 東京, 1-92.
- Uki, N. and S. Kikuchi (1982) Influence of food levels on maturation and spawning of the abalone, *Haliotis discus hannai* related to effective accumulative temperature. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, **45**, 45-53.
- Urabe, J., T. Suzuki, T. Nishita and W. Makino (2013) Immediate ecological impacts of the 2011 Tohoku Earthquake Tsunami on intertidal flat communities. *PLoS One*, **8**, e62779.
- Won, N.-I., T. Kawamura, H. Takami, H. Hoshikawa and Y. Watanabe (2011) Comparison of abalone (*Haliotis discus hannai*) catches in natural habitats affected by different current systems: implication of climate effects on abalone fishery. *Fish. Res.*, **110**, 84-91.
- Won, N.-I., T. Kawamura, H. Takami and Y. Watanabe (2010) Ontogenetic changes in the feeding habits of an abalone *Haliotis discus hannai*: field verification by stable isotope analyses. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, **67**, 347-356.
- 山口浩史・井ノ口伸幸 (1991) エゾアワビ稚貝の低水温耐性試験. 平成2年度岩手県南部栽培漁業センタ一事業報告書, 22-25.