

II. 魚種別事例

クルマエビ

II 魚種別事例 クルマエビ

誌名	自主的管理措置の実践とその効果実証に関する事例集
発行元	水産研究・教育機構
掲載ページ	p.63-112
発行年月日	令和6年3月25日

II-1 はじめに

福井県立大学海洋生物資源学部海洋生物資源学科

山本 昌幸

II-1-1 自主的資源管理措置の効果を上げるために知るべきこと

クルマエビは全国で 1990 年代以降大きく減少している。これに対応して、漁業者、研究機関、行政などの関係者たちは、水揚げ規制サイズの大型化や種苗放流数の増加・種苗のサイズアップなどのこれまでの取り組みを強化することで、資源回復を目指してきたが、残念ながら、期待される効果が出ていないのが現状である。効果的な資源回復の対策をするためには、資源減少の原因および地先のクルマエビ資源の卵稚仔の供給海域や移動・分布の範囲などを明らかにすることが重要である。そして、今回のクルマエビ課題において、様々な調査によって加入機構や産卵状態などの生態的な変化が明らかとなり、また、「産卵場から稚仔の着底・育成場所への繋がり」を調べる手法が開発された。

本課題において、メスの大型クルマエビの減少によって、生残率の高い早期に干潟に着底する群が大きく減少し、それが瀬戸内海のクルマエビ資源量（漁獲量）の減少に大きく影響を及ぼしていることが示された。また、産卵場における密度減少によって、メスの交尾率（交尾栓の保有個体の割合）が減少し、産卵に関与できていない個体が増加していることが示された。DNA 分析による再生産にかかわった親の数（有効集団サイズ： N_e ）の推定値からも、これを裏付けるような結果が得られている。これら結果は、瀬戸内海のクルマエビ資源が危機的な状況であることを示唆している。

しかし、資源減少のメカニズムが分かったことで、有効な対策を立案できるようになったと考えるべきである。なぜなら、減少傾向にある資源はたくさんあるが、その減少原因が、環境要因によるものなのか高い漁獲圧（人為的要因）なのかははっきりしていない、あるいは、減少原因が分かっているにもかかわらず、高水温といった要因で有効な対策を打つことができない資源が大部分を占める。一方、クルマエビについては、栽培漁業で培われてきた種苗放流という資源増大手法が確立しており、資源管理と種苗放流の 2 つの資源回復の取り組みができる数少ない資源である。

本課題では、また、瀬戸内海のクルマエビをどの程度の範囲で管理していけばよいかという「資源ユニット」の考え方の導入と、「資源ユニット」の範囲を具体的に調べる DNA 技術の開発が行われた。さらに、外部標識「トラモアタグ (Sato et al. 2020)」の実証試験として、クルマエビ標識放流が行われ、現場レベルでも十分に使用できる標識であることが分かった。これらの技術は、今後、漁業者とともに広域的な資源管理を行う上で重要なツールとなるだろう。

II-1-2 本研究の成果の概要

II-1-2-1 瀬戸内海のクルマエビの生態の変化

これまでの瀬戸内海の干潟での稚エビ調査から、クルマエビは 6～10 月の 5 か月間にわたって稚エビとして干潟に着底することが報告され、そして、これらの着底群は、一般に豊後水道や紀伊水道の水道部の産卵場から供給され、干潟に 6～7 月に着底する「早期群」と地先の産卵場から供給される 8～9 月に着底する「後期群」の 2 つの群から構成される（倉田 1986）。本課題では、2017～2022 年に瀬戸内海の全域をカバーする 9 か所の干潟において稚エビ調査が行われ、6～7 月に着底する「早期群」の稚エビがほとんど採集されず、8～9 月に着底する「後期群」の稚エビが主に採集された。さらに、「早期群」と「後期群」について、テザリング試験と標識放流の 2 つの調査で両群についての生残率の比較を行ったところ、両調査ともに「後期群」より「早期群」の生残率が高かった。これらの結果は、近年、生残率の高い「早期群」がほとんどいなくなり、生残率の低い「後期群」が干潟での稚エビ個体群を構成していることを示している。そして、考察では、豊後水道での親エビの密度低下はもちろんのこと、親エビの小型化による産卵数の減少と産出幼生の小型化（天然下において小さなメスから産出された幼生の生残率が低い可能性が考えられる、Sato et al. 2017）が「早期群」の減少に影響していることを示唆した。

2018 年と 2019 年に豊後水道のメス親エビの交尾栓の保有率を調べ、メス親エビがすべて産卵に関与できていないことを示した。さらに、標本船調査によるクルマエビの密度（曳網面積当たりの漁獲尾数）とその漁場での交尾栓保有率の関係から、交尾栓保有率低下は、資源量の減少（密度低下）による雌雄の遭遇頻度の低下による可能性が高いことを示唆した。

本課題の結果は瀬戸内海のクルマエビ資源が生態的に危機的な状態であることを示唆するものであるが、水道部の産卵場に大きな親エビを増加させることが、瀬戸内海のクルマエビ資源の回復に非常に有効な対策であることを示している。

II-1-2-2 DNA 分析による瀬戸内海におけるクルマエビの資源構造の把握

これまでのクルマエビの月別漁獲量や体長組成などの漁獲実態、メス親エビの成熟度、干潟での稚エビの加入、標識放流による移動・分布などの調査から、瀬戸内海には、豊後水道を主産卵場として、燧灘、備後灘、安芸灘、広島湾、伊予灘、周防灘、豊後水道に分布する中西部系群と紀伊水道を主産卵場として、備讃瀬戸、播磨灘、大阪湾、紀伊水道に分布する東部系群の 2 つの系群があると考えられていた（倉田 1986、谷田ら 2003）。しかし、瀬戸内海中央部の燧灘や備讃瀬戸に水道部からの稚エビがどの程度供給されているかどうかはよく分かっておらず、瀬戸内海中央部の漁業者が豊後水道や紀伊水道のクルマエビを保護することで、自分たちの漁場である燧灘や備讃瀬戸の漁獲量が増加することについては想像しづらかった。本課題において、9 か所の干潟で採集された稚エビのミトコンドリア DNA とマイクロサテライトマーカー（8 マーカーの MS-DNA 分析）のデータを用

いた集団構造の解析から、瀬戸内海には中西部系群と東部系群の 2 つの生態的に結びつきの強いまとまりの「資源ユニット」が存在し、また、ハプロタイプの多様度から中西部系群では豊後水道が稚エビを主に供給するソースであることが示された。これらの結果は、これまでの瀬戸内海のクルマエビ調査の知見ならびに前述の水道部の親エビの増加が有効な資源回復対策であることを支持するものである。さらに、再生産にかかわった親の数 (N_e) が漁獲量から推定される値よりかなり小さい値となっていた。この低い値は、前述の豊後水道でのメス親エビの交尾栓の保有率の低下に関係している可能性がある。これらの DNA 分析の結果から、瀬戸内海のクルマエビ資源を管理する利害関係の範囲が明示でき、さらに漁業者に対して水道部にいる産卵群の保護が重要であることが示された。

II-1-2-3 「資源ユニット」の意義

水産資源を評価・管理する単位の「系群」は、科学的知見や行政範囲などにに基づき決められている。瀬戸内海におけるクルマエビの資源評価の場合では、「クルマエビ瀬戸内海系群」を、クルマエビの一つの系群として評価していくことになると考えられる。この系群の単位は、国民への資源評価や資源管理の目標の説明する際には分かりやすい単位であり、今後も使用されていくのであろう。しかしながら、実際に自主的な資源管理を広い範囲で実践していくことになると、地先ごとの漁獲実態が異なり、また、地理的に離れた漁業者間の利害関係が希薄になり、漁業者間の話し合いが表面的なところで終始し、禁漁期や禁漁区などの効果的と考えられる厳しい漁業規制を伴う資源管理に踏み込めない場合が生じる。資源管理における漁業規制の決定は共通する資源を利用する漁業者の本音をぶつけ合い、お互いを理解した上で妥協点を探しあうことで生まれるものであり、逆にそのような話し合いによって決めていかなければ、実行性が伴わない。その前提として、同じ資源を利用していることを納得した漁業者同士が話し合う会議を行うことが重要であり、「産卵場から稚子の着底・育成場所への繋がり」を定める「資源ユニット」の考え方は、今後の資源管理の推進に重要なものとなっていくべきである。

II-1-2-4 新しい外部標識の「トラモアタグ」

Sato ら(2020)によって、クルマエビの眼柄部分に装着する外部標識「トラモアタグ」が開発された。本課題では、「トラモアタグ」実装試験として、標識エビが各海域で放流された。現時点では再捕報告が少ないものの 2 つのタイプの「トラモアタグ」での報告があった。これまでの尾肢カット(谷田ら 2003)や DNA マーカー(山本ら 2014)による標識放流調査では、漁業者が直接的に調査に協力することはなく、調査の「見える化」ができていなかったが、「トラモアタグ」は標識エビの報告は漁業者の協力が必須であり、漁業者が標識エビの第一発見者となり、移動・分布や放流効果の調査を行うことができる。また、標識装着の作業に特別な技術が必要ないことから、漁業者と共同で標識装着、標識エビの放流、再捕報告といった一連の調査を行うことが可能となった。筆者の経験から、

II-1-2 本研究の成果の概要

漁業者に標識作業を協力してもらおうと、再捕について強く関心を持ってもらえ、口コミで知り合いの漁業者に標識放流の情報を伝えてもらえることから、漁協や魚市場でのポスターを掲示するより、はるかに関係者に標識放流の情報が伝わると考えられる。この技術を活用することで、漁獲量の落ち込みによって資源管理や放流事業に懐疑的になっている漁業者にクルマエビの生態や放流効果について、再度、興味を持ってもらえることが期待される。

II-1-3 自主的な資源管理を進めるために

II-1-3-1 瀬戸内海における資源回復の考え方

効果的に資源回復するためには、生残率の高い早期群を産出する水道部のソース（中核個体群）とソースから産出された個体群が成長期に多く分布するシンク（周縁個体群）で資源管理を実践する必要がある。水道部のソースでは、早期群産卵期の4～6月に産卵場の禁漁による産卵量の増加が有効である。水道部以外のシンクでは、ソースの海域に大きな親エビが移動して、産卵できるようにするための小型エビの保護（水揚げ規制サイズの設定）、また、シンクでも比較的小型の親エビが産卵していることから、後期群の産卵期7～8月の産卵場の禁漁などが有効であろう。種苗放流については、干潟において早期群の生残率が高いことから、できるだけ早い時期の放流がより有効であろう。

II-1-3-2 研究者ができること

本課題では、瀬戸内海で干潟への稚エビの着底期間の短縮、親エビの小型化、交尾栓保有率の低下が報告された。干潟調査といった新たな調査を開始するのは難しいが、魚市場でのクルマエビの漁獲サイズ測定をしているのであれば、交尾栓の保有率の調査を追加で加えることは可能ではないだろうか。さらに、月別の漁獲量データが20年間程度あれば、月別の漁獲量の経年変化などをみることで、稚エビの着底時期の変化を推測することが可能だと思われる。さらに、「トラモアタグ」によるクルマエビの移動・分布の再確認やDNA分析技術による「資源ユニット」の把握も重要である。なお、「資源ユニット」の把握については、広域連携でDNA分析に精通した水産研究・教育機構の研究者とともに行っていくべきである。

II-1-3-3 放流効果を向上させるためにできること

クルマエビは、資源管理と種苗放流の両輪で資源回復を目指すことができることから、放流効果を高める努力も必要である。既報の放流マニュアル（山口県水産振興課 2012、三重県水産研究所 2014、愛知県水産試験場 2021）を参考に、できるだけ活力の高い種苗を、適地に放流することが重要である。また、香川県では、放流サイズが全長約50mmと大きく、ホースを使っての放流が難しいことから、網かご（図3-1）を用いてクルマエビを放流している漁業者もいる。水深のあるところでの船上からの放流では、種苗が底に到

着するまでの間にタイ類などに捕食される危険性が高いが、この網かごを用いることで、これらの危険性を軽減することができる。



図 3-1 かごの中に放流種苗を入れて海中に入れ、海底に到着したら引き上げる
(香川県水産試験場提供)

II-1-3-4 行政が推進すること

資源管理のロードマップ*⁵では、資源管理計画を令和 5 年度末までに、改正漁業法に基づく資源管理協定に順次移行することになっており、クルマエビが管理対象種として入っている資源管理計画については、資源管理協定でも資源管理が継続されることになる。さらに、都道府県としてクルマエビを重要種と考えるのであれば、資源管理方針の別紙 3 にクルマエビを入れ、資源回復への予算を獲得していくべきであろう。なお、瀬戸内海において、徳島県は別紙 3 にクルマエビが入っている*⁶。

クルマエビのように広域種については、「資源ユニット」の範囲で、話し合いの機会を設けることが第一歩であるが、広域的に新しく枠組を作ることは、国からの予算的な支援がなければ困難である。県庁などの予算部局からは、Zoomなどのネット会議システムによって予算がなくとも会議ができると提案されることがあるが、広域的に資源管理の実践はそれぞれの漁業関係者間の信頼によって成立するものであり、対面での話し合いを通してでしか、これらの信頼関係は構築できないのではないかと筆者は考えている。幸い、クルマエビやヒラメなどの栽培対象種については、栽培漁業の枠組みが存在し、これらをうまく利用することも考えていくべきではないだろうか。

話し合いの場を設けることができたなら、まず、各地先での自主的な資源管理の取り組みと漁法や漁獲量変動などの漁獲実態を共有することが重要である。地先のことはよく知

*⁵ <https://www.jfa.maff.go.jp/j/suisin/attach/pdf/index-63.pdf>, 2024 年 1 月 5 日

*⁶ <https://www.pref.tokushima.lg.jp/ippannokat/sangyo/suisangyo/7217231/>, 2024 年 1 月 5 日

II-1-3 自主的資源管理の効果の検証

っているが、他海域の情報を十分に知っていないことも多く、また、他の海域の資源管理の取り組みが、地先の資源管理にフィットすることも十分にあることが考えられる。会議の委員は、入れ替わることもあるので、漁業者には何回も説明することが重要である。漁業者との話し合いでは思ったように前に進まないことが多いが、近年では3年程度のサイクルで成果を求められることが多い。ゼロ回答では会議自体を否定されかねないので、一歩、半歩でもいいので、前進させていくように漁業者に根回し等を十分に行う必要があるだろう。

II-1-4 自主的資源管理の効果の検証

効果検証について、特定水産資源（TAC種）の数量管理に基づく資源管理の効果についてどのような方法で検証され、効果が低いものについてどのように対応していくのか、十分に議論ができていない状況で、クルマエビをはじめとする自主的な資源管理の効果を検証していくことは困難であると考えられる。海洋環境や漁場形成などの資源管理以外の影響も大きく関係する漁獲量や努力量当たりの漁獲量（CPUE）の増減だけを指標としてみるのでは結果論の議論に留まり、指標値に減少に伴い、漁業規制を強化せざるを得ない。それでは、漁業者は納得してくれないだろう。まずは成長乱獲していた資源については、これが改善できているか、漁獲努力量がどの程度減少しているのかといった漁業者の努力を確認し、評価することを優先すべきである。方法としては、成長乱獲は魚市場調査での漁獲サイズ、漁獲努力量は漁獲成績報告などから把握可能であろう。

II-1-5 さいごに

漁業法の改正によって、これまで以上に行政や研究機関は業務多寡になっており、自主的な資源管理の推進に手が回りにくい状況にある。しかし、資源管理を実践するのは漁業者であることから、今後も、これまで以上に積み上げた自主的な資源管理の取り組みを大切に、資源管理・栽培での会議や試験場での調査を通して資源管理に理解のある漁業者を増やすことが重要である。自主的な資源管理の理想は、漁業者が自立して資源管理を実践し、行政や研究機関はそれをバックアップするような体制を構築することであろう。

II-1-6 引用文献

愛知県水産試験場（2021）放流マニュアル，より高い効果のために。

<https://www.pref.aichi.jp/uploaded/attachment/364623.pdf>

倉田 博（1986）クルマエビ栽培漁業の基礎知識. 第1章クルマエビの生活. さいばい叢書クルマエビ栽培漁業の手引き（クルマエビ栽培漁業の手引き検討委員会編），日本栽培漁業協会，東京. 1-33.

三重県水産研究所（2014）クルマエビ放流マニュアル。

<https://www.pref.mie.lg.jp/common/content/000662555.pdf>

- Sato, T., K. Hamano, T. Sugaya, S. Dan (2017) Effects of maternal influences and timing of spawning on intraspecific variations in larval qualities of the Kuruma prawn *Marsupenaeus japonicus*. Mar. Biol., **164**, 70.
- Sato, T., T. Sugaya, H. Yoshikawa (2020) Novel method of tagging the kuruma prawn *Penaeus japonicus* with a trans-molting retentive external eye (TRAMORE) tag. Fish. Res. **225**, 105482.
- 谷田圭亮・池脇義弘・青山英一郎・奥山芳生・野坂元道・藤原宗弘（2003）瀬戸内海東部海域における放流クルマエビの移動と成長．栽培技研，**31**，25-30.
- 山口県水産振興課（2012）栽培のてびき（改訂版），クルマエビ．
<https://www.pref.yamaguchi.lg.jp/uploaded/attachment/59680.pdf>
- 山本昌幸・野口大毅・小畑泰弘・菅谷琢磨・高木基裕（2014）瀬戸内海東部における DNA マーカーによるクルマエビの放流効果推定．水産増殖，**62**，393-405.

II-2 魚種別事例 クルマエビ

国立研究開発法人 水産研究・教育機構

佐藤 琢/菅谷 琢磨

II-2-1 背景

我が国では水産資源の持続的な利用の実現のため、「国や都道府県による公的規制」と「漁業者による自主的な取り組み」の組み合わせ（共同管理）によって資源管理を推進する枠組みがある。共同管理は、多数の小規模漁業者が存在する地域において有効な資源管理の枠組みと考えられており、特に漁獲可能量の設定がなされていない、特定水産資源以外の水産資源の管理において漁業者団体による自主的な資源管理措置の活用が図られている。

新漁業法に基づく新たな資源管理システムの中では、「国および都道府県が策定する資源管理指針に沿って、関係する漁業者団体が資源管理協定を作成し、国および都道府県による認定を受けたうえで、資源管理協定に基づく自主的な資源管理措置を実践すること」となっている。また、漁業者団体が資源管理協定を策定する際には、「1）資源評価対象魚種については、資源評価結果に基づいて資源管理目標を設定すること、2）資源評価対象魚種以外の種については、都道府県の水産試験研究機関等が行う資源調査結果等の知見を用いて資源管理目標を設定すること」とされている。

我が国において水産資源に対する自主的な資源管理措置はこれまでも実践されてきており、多様な漁業管理の導入や漁場の造成・保全、種苗放流による資源造成等の様々な取り組みが多く海域において行われてきている。しかし、近年における我が国周辺水域の水産資源の多くが必ずしも良好な資源状態にあるわけではなく、厳しい漁業管理を行っているにもかかわらず、期待したように資源状況が改善しない事例が様々な種で報告されている。このことは効果的な自主的な資源管理措置の策定・実施の難しさを示している。このような資源状況の改善されない事例の報告を背景に、持続的な水産資源管理の達成には、従前から実施されてきた漁獲対象種の量的な動態の把握に加えて、1）その種の生活史や繁殖生態、行動等に関する生物学的・生態学的な知見の蓄積およびそれらに基づく資源減少メカニズムの推定、2）推定された資源減少メカニズムに対応した資源管理措置の策定・実施が必要であることが訴えられている（Rowe & Hutchings 2003, Fenberg & Roy 2008, Sato 2012）。効果的な自主的資源管理措置の策定のためには、研究機関がこれらの工程を丁寧に行い、得られた知見を漁業者団体へと提供していく形が欠かせないと考えられる。

また、新たな資源管理システムの中では、「漁業者団体は実施している自主的な資源管理措置の効果について定期的に検証・評価を行い、資源管理措置をより効果的なものに改良していくこと」とされている。しかし、実践される自主的な資源管理措置の効果を検証

し、評価することが困難な資源は多いと考えられる。なぜならば、種によっては、個体は成長しながら広域に移動・回遊するため、例えば資源管理措置として行った漁業管理や種苗放流の効果をどこの海域において検証・評価するのが適当なのか不明である場合がある。つまり、個体の生活史を通じた地理的分布・回遊パターンが形成する、生態的に強いつながりを有する個体の集団・まとまりである「資源ユニット」についての知見がないと、実施した資源管理措置の検証・評価を行うことは困難である。

また、対象種の成長に伴う移動や回遊パターンに加えて、生活史についても一緒に把握できていない場合、当該地域の地先において対象種がどのような生活史段階（例えば、幼稚仔からの成長期や産卵個体が集まる成熟期等）を過ごしているのか不明であるため、どのような資源管理措置が当該地域の地先において効果的なのかについても判断が付かないこととなる。そのため、各地先において適当な資源管理措置を策定・実施するためには、資源ユニットに加えて、成熟個体はどこの海域で産卵を行い、幼稚仔はどこの海域で生育するのかというような「地理的な個体群構造」についての知見が必要である。

この対象種の個体の成長に伴う広域にかけての移動・回遊に起因して、同一資源が複数の行政区域において漁獲・利用されていることがしばしばある。このことは同一資源を使用している者、つまり資源の管理責任を有する利害関係者が複数いることを意味している。そのため、効果的な資源管理協定の策定には、対象種の資源ユニットに関する知見に基づいて利害関係者を把握したうえで、利害関係者間での連携が必要となる。

したがって、自主的な資源管理措置を効果的なものとするためには、まず 1) 対象種の資源ユニットを把握する、2) それによって利害関係者を決定する、3) 利害関係者間で利用資源の生物特性、具体的には資源ユニットや地理的な個体群構造（着底・生育海域、幼稚仔供給海域等）についての知見を共有する、4) 利害関係者間で協議、合意のうえ、各地先で適切な資源管理措置を策定し実施する（例えば、着底・生育海域では着底・生育場の造成・保全や種苗放流等の実施、幼稚仔供給海域では体サイズ規制や禁漁区域の設定による成熟個体の保護等の実施）、5) 実施した資源管理措置の効果の検証・評価とそれに基づく資源管理措置の改良・高度化を行う、というような手順を丁寧におって、利害関係者間で連携した共同資源管理体制を構築していく必要があると考えられる。

しかし、多くの水産資源、特に沿岸資源では、上記の共同資源管理体制の構築の礎となる資源ユニットの把握が進んでいないため、利害関係者を定めることができていないのが現状である。なぜなら、水産生物の多くは卵や稚仔期における分散・浮遊期間を有しているため、「産卵場から稚仔の着底・生育場所への繋がり」を把握することが技術的に困難である場合が多い。しかし、近年では遺伝学のおよび数理学的手法によってこの繋がりを推定することが可能となってきている。また、成長に伴う移動・回遊、つまり「着底・生育場所から産卵場への繋がり」の把握が困難な種も多い。着底・生育場所から産卵場への繋がり、例えば標識放流による個体追跡によって直接把握することが可能である。しかし、例えば甲殻類資源では、成長に伴い脱皮をするため、標識に利用する外部標識が脱皮

II-2-1 背景

によって脱落し、その移動を追跡することができない場合が多い。しかし、生活史を通して広範な海域を移動・回遊する資源に対して、利害関係者が連携した共同資源管理体制による資源管理措置を実施し、その高度化を図っていくためには「資源ユニット」と「地理的な個体群構造」の把握は必要不可欠であり、それらの把握は漁業者団体との協力のもと研究機関が取り組むべき課題であろう。

そこで、本事例集では、各資源に対する効果的な自主的資源管理措置の推進の一助となることを目的に、重要な沿岸資源でありながら、全国的に漁獲量が減少している、瀬戸内海のクルマエビ資源を調査対象として、効果的な自主的資源管理措置の提案と利害関係者が連携した共同資源管理体制の構築に必要な知見となる1) 資源減少メカニズムと2) 資源ユニットおよび地理的な個体群構造について推定した事例を紹介する。

我が国におけるクルマエビ漁獲量は1980年代から減少の一途をたどっており、近年では最盛期の約5%にまで落ち込んでいる(図1-1)。瀬戸内海をはじめとした各海域では、各県の定めた資源管理指針に基づき、クルマエビ資源の回復を目指した資源管理計画が実施され、体サイズ規制や禁漁期、種苗放流等の組み合わせによって本種の資源回復が図られてきた。しかし、資源回復の兆しは一向に見られず、資源減少メカニズムも明らかになっていないのが現状である。

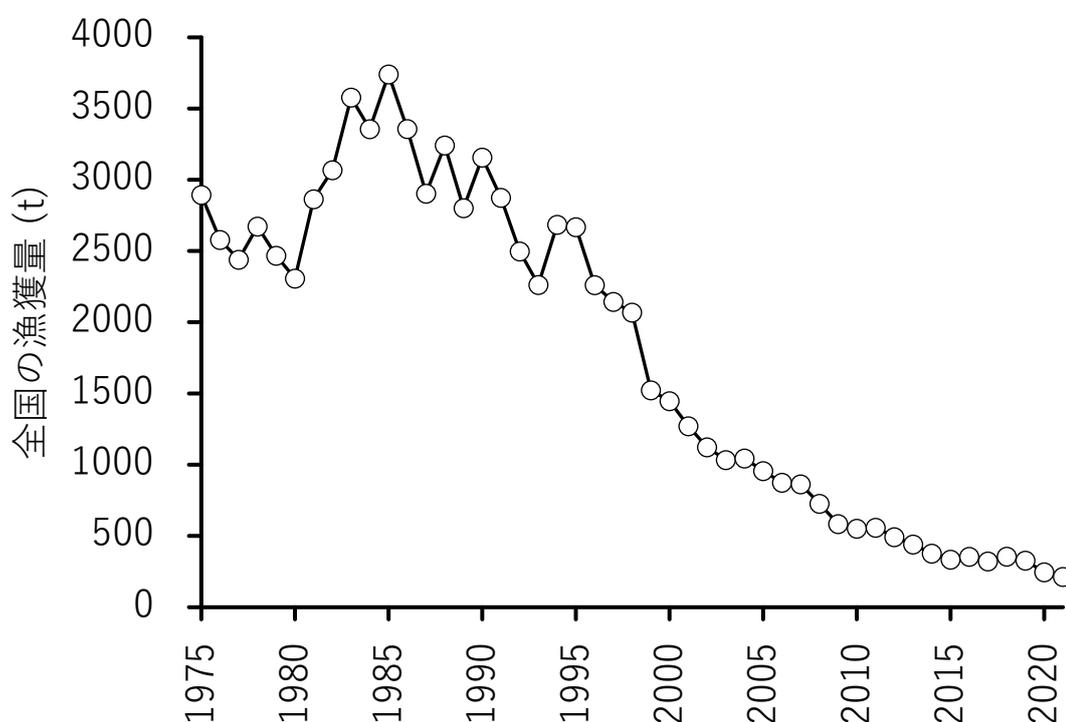


図1-1. 全国におけるクルマエビ漁獲量の推移
(農林水産統計より作成)

現在、クルマエビに対しては利用できる遺伝マーカーが数多く整備されており、高精度な血縁解析を行うことが可能である。そのため、「産卵場から幼稚仔の着底・生育場所への繋がり」と「地理的な個体群構造」に加え、本種の有効集団サイズ（再生産に関わった親の数）も推定可能な状況にある。求められた「有効集団サイズ」からは卵稚仔供給海域における親資源保護の必要性について知見を得ることができる。また、クルマエビでは標識放流調査によって、成長に伴う移動、つまり「着底・生育場所から産卵場への繋がり」についても調べることができる状況について最近になった。それはクルマエビに利用可能な「脱皮によって脱落しない装着型外部標識（トラモアタグ）」が最近開発されたからだ（Sato et al. 2020）。したがって、高精度な血縁解析と標識放流調査によって得られた結果を合わせることによって、本種の生活史を通じた産卵場と着底・生育場所との間の繋がり、つまり資源ユニットを推定できると思われる。また、資源ユニット内の卵稚仔供給海域を推定することによって、地理的な個体群構造の把握も可能と考えられる。

このような背景において本事例集では、まず1) クルマエビの生態や2) 本種に対する漁業や資源管理措置についての情報、3) 最近の資源生態調査の結果についてまとめた。それにより、近年における本種の資源減少メカニズムの一側面について推測し、その資源減少メカニズムに対応した、資源回復に効果的と考えられる資源管理措置を提示した。

次に、効果的な自主的資源管理措置の提案と共同資源管理体制の構築に必要な知見である「資源ユニット」を推定することを目的に、血縁解析および標識放流調査を実施し、本種の生活史を通じた個体の移動・回遊が形成する資源ユニットについて調べた。同時に、資源ユニット内における卵稚仔供給海域や着底場・生育場を推定し、「地理的な個体群構造」について考察した。

そして最後に、得られた結果から各地先において効果的と考えられる資源管理措置およびその効果の検証・評価に相当と考えられる海域について提示した。

II-2-2 クルマエビの生態

II-2-2-1 分布と集団構造

本種は世界的には地中海、インド洋、南シナ海及び東シナ海に分布するとされてきた（林 1981）。しかし、最近、日本、台湾および中国南部にのみ生息し、それより西方および南方に分布するものは *Penaeus pulchricaudatus* であることが明らかとなり（Tsoi et al. 2014, Wang et al. 2020）、これまでの知見に比べてその分布域は急激に縮小した。日本では沖縄から北海道南部（新冠沖）まで分布が確認されている（林 1981）。これまでに海域間における遺伝的差は確認されておらず、全国的に均質なひとつの集団と考えられている（Sugaya et al. 2002a）。現在、本種は伊勢・三河湾と玄界灘において資源評価対象種となっているのみで、資源管理上の系群は本種の分布域全体にかけては設定されていない。

II-2-2-3 回遊

海区を越えるような大規模な回遊については知られていないが、浅海域では比較的小型の個体が多く、大型の個体ほど水深の深い場所で確認されるため、成長に伴って深場へ移動するものと考えられている（倉田 1986、厚地 2003）。実際に、有明海の放流調査では、7月に湾奥で放流された人工種苗が8～10月にかけて湾中部で漁獲されており、成長に伴う深場への移動が確認されている（森川・村瀬 2001）。周防灘および濠洲灘でも、標識放流された当年発生個体が半年から1年後には伊予灘へ、1～2年後には豊後水道へ移動することが報告されており（倉田 1986）、その回遊距離は200 kmを越える。これらは本種資源が複数の県にまたがって移動・回遊する広域性魚種であることを示している。

II-2-2-4 成長と寿命

クルマエビは変態を経て、稚エビとなり、その後は脱皮を繰り返しながら成長する（図2-1）。孵化直後の幼生はノープリウスと呼ばれ、体長は約0.3 mmほどである。約36時間後には6回の脱皮を経て体長約0.9 mmのゾエアとなり、珪藻類などの植物プランクトンを摂餌する。水温等によって異なるが、ゾエアは5日ほどで体長約2.8 mmのミススとなり（Sato et al. 2018）、動物プランクトンを主に摂餌するようになる。ミススは2～3日の間に3回脱皮してポストラーバとなる。ポストラーバは成体とほぼ同じ形態をしており、砂浜干潟に着底し、稚エビとなる（橘 1996）。成長は雄より雌のほうが早く、前者は体長22 cm以上、後者は体長26 cm以上になることが報告されている。寿命は満3年と考えられている（倉田 1986）。

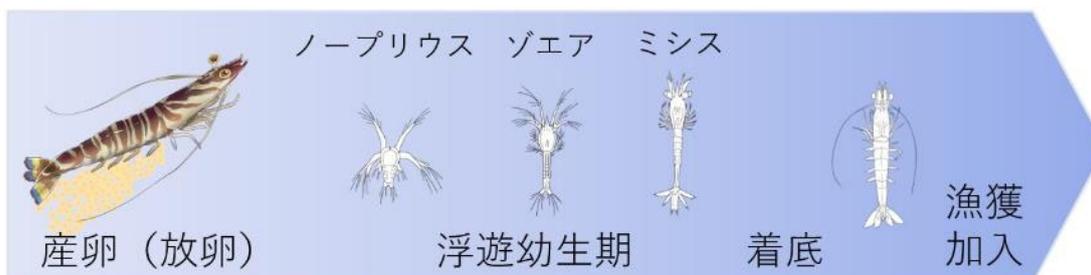


図2-1. クルマエビの産卵から漁獲加入に至るまでの発達パターン

II-2-2-4 成熟と産卵

クルマエビは産まれて半年から1年後の体長約13 cmを超える時期に性成熟する（倉田 1986、今井 1986）。成熟雌の漁獲は、有明海湾中部と橘湾、豊後水道、紀伊水道および伊勢湾沖合、遠州灘で多く、これらの海域が主な産卵場と考えられている。産卵期は海域によって異なるものの、水温が20℃を超える主に4月から10月と考えられている（今井 1986、徳丸 2009）。

雌は交尾時に雄から精子と交尾栓を獲得し、新たに脱皮するまで次の交尾を行うことができない。そのため、本種の交配様式は雌雄一対交配と考えられている。実際に、天然海域で採集された交尾済みの雌とそれらから得られた人工種苗を対象とした遺伝解析でも、雌雄一対交配が確認されている (Sugaya et al. 2002b)。雌は雄から渡された精子を利用して次の脱皮までの間に複数回の産卵を行うと考えられている。雌は大きな個体ほど多くの卵を産み (水藤 2014)、1 回の産卵で 20~60 万粒の卵を水中に放卵し、抱卵はしない (中村 1996)。また、大きな雌ほど体サイズが大きく、飢餓耐性の高い幼生を多く産むことが報告されている (Sato et al. 2017、図 2-2)。

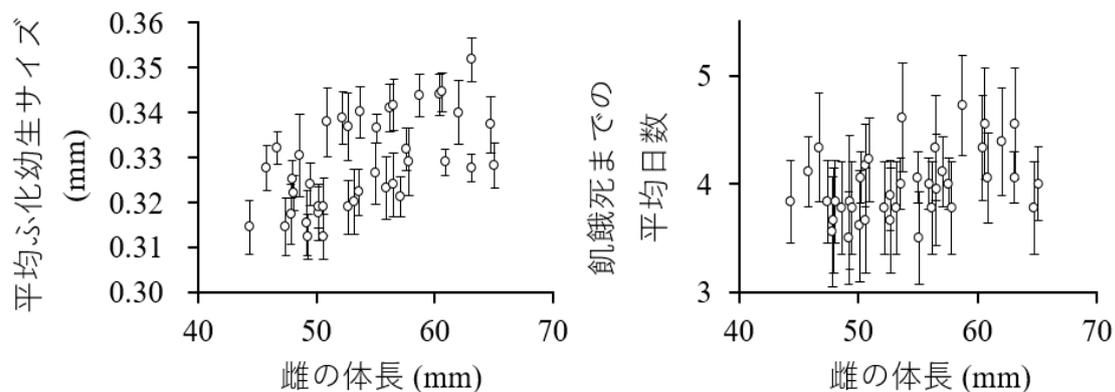


図 2-2. 雌の体サイズと産出する幼生の質（平均体サイズと無給餌飼育下における飢餓死までの平均日数）の関係

II-2-2-5 捕食関係

魚類による捕食が多いことが予想されている。特に、放流直後の人工種苗は小型魚類や各種幼魚に捕食されているものと考えられており、実際に、ヒメハゼによる捕食が確認されている (倉田 1986)。

II-2-2-6 病気

我が国では、海外から侵入してきたホワイトスポット病が天然海域の本種資源において蔓延している。ホワイトスポット病は十脚目のエビ・カニ類が感染するウイルス性疾患で、アジアおよび中近東のクルマエビ養殖場において甚大な被害をもたらしている。日本では、1993 年に中国から輸入された本種種苗を発生源として、西日本各地の本種養殖場に瞬く間に伝播した (中野ほか 1994)。1990 年代以降、本病は飼育初期の体長約 10 mm 以上の稚エビに大量斃死を引き起こすことにより国内の本種増養殖に甚大な被害を与えている。1996 年には天然海域の本種成体エビによる、ホワイトスポット病の原因ウイルス「white spot

II-2-2 クルマエビの生態

syndrome virus (WSSV)」の保有が確認され（佐藤ほか 1999）、今では瀬戸内海や中部海域をはじめとした日本各地の天然成体エビにおいて WSSV の保有が確認されている（佐藤ほか 2012）。WSSV は共食いなどによる水平伝播に加えて、親から子への垂直伝播もすることが知られており、本病による稚エビ期における大量斃死が本種の資源加入量を減少させることによって、本種資源の低迷を招いていることが懸念されている。しかし、これまで本病によって大量斃死が発生する稚エビ期に関して、天然海域における WSSV の保有率やその季節変化や地理的変異、主な伝播経路（垂直もしくは水平伝播）や伝播方法、WSSV の病原性の強弱等といった基本的な情報について調べられておらず、本病が本種資源の再生産過程に与える影響は未知数なのが現状である。

II-2-3 クルマエビ漁業の概要と現行の資源管理措置

II-2-3-1 漁業の概要

ごく沿岸の浅海域では刺網が主な漁法であり、有明海の源式網や大分県姫島の流し刺網、伊勢湾の宝彩網など、各地域に特徴的な刺網漁が存在する。また、豊後水道や紀伊水道、有明海湾央から島原湾及び橘湾、伊勢湾沖等をはじめとした水深の深い沖合では小型底びき網によって成熟雌を含んだ比較的大型の個体が漁獲され、全国での漁獲量の 8 割超が小型底びき網によって水揚げされる。

II-2-3-2 漁獲状況

本種の漁獲量は 1960 年代に一度減少し、その後回復したものの、1985 年の約 3,700 トンをピークに全国的に直線的に急減しており、2021 年には年間 213 トンとなっている（図 1-1）。大海区別に見ると、2021 年では漁獲量の大部分は瀬戸内海区（89 トン）と太平洋中区（74 トン）で水揚げされており、次いで東シナ海区（43 トン）となり、これら 3 海区での漁獲量が全体の 96.7%を占めている。県別には愛知県（67 トン）と愛媛県（52 トン）での水揚げが多く、これら 2 県で全体の 5 割強を占めている。海域別の漁獲量について Hamasaki and Kitada（2006）は 1967 年から 2003 年までの動向を分析し、互いに類似しているものの瀬戸内海の西部では比較的減少幅が小さいことを報告しており、近年もこの傾向が続いている（山本 2015）。また、佃ほか（2011）は佐賀県有明海のクルマエビの源式網漁業について調査し、漁獲のピークが近年変化してきていることを報告している（1998～1999 年：9～10 月、2009～2010 年：7～8 月）。

II-2-3-3 現行の資源管理措置

1) 漁獲サイズの制限

下記の県では、漁業調整規則等によって規定した体サイズ（括弧内）以下の個体を採捕することを禁止している。

千葉県（体長 8 cm）、神奈川県（体長 8 cm）、愛知県（全長 8 cm）、静岡県（体長 9 cm）、
和歌山県（全長 10 cm）、岡山県（全長 5 cm）、広島県（全長 10 cm）、香川県（体長 6 cm、
自主的管理として底びき網と刺網にて全長 15 cm）、愛媛県（体長 8 cm）、大分県（全長 10 cm）、佐賀県（体長 10 cm）、熊本県（体長 10 cm）

2) 休漁、禁漁区域

下記の県では、資源回復計画に則り、本種に対する資源管理策として休漁もしくは禁漁区域の設定が行われていた。

a) 休漁

和歌山県（休漁日：週 2 日程度）、香川県（底びき網：週 2 日程度の休漁；刺網：週 1 回程度の休漁）

b) 禁漁区域

佐賀県（唐津湾地区）

3) 種苗放流

資源回復手法のひとつとして本種の種苗放流は 1963 年から実施されている。例えば 2015 年には青森県から鹿児島県にかけての 23 県 127 機関によって合計 429 回の放流が実施され、合計 9251 万尾（平均放流サイズは全長 43.1 mm）の種苗が放流された（図 3-1）。

種苗放流は天然資源の再生産力を人為的に底上げすることによって資源を造成し、漁獲量を増大させることを目的としている。そのため、天然稚エビの加入が減少している時期での実施が資源造成に効果的と考えられる。しかし、稚エビの発生状態については近年調べられていない。そのため、近年の種苗放流は天然資源の再生産の状況について考慮することなく漫然と実施されており、効果的な種苗放流が行われているとは言い難いのが現状である。

クルマエビの放流効果はこれまで尾肢切除標識やコーデッドワイヤータグ、遺伝標識を用いた放流調査によって報告されてきたが、多くは回収率（漁獲尾数/放流尾数）が 1%前後であり、経済的に十分な効果を上げられた事例は必ずしも多くない（Hamasaki and Kitada 2006）。しかし、瀬戸内海東部での放流事例のように、回収率が 20%近くの効果を示す場合もあり、放流手法の検討によって高度化できる余地が残されていると考えられる。

最近、本種に対して利用できる標識として開発されたトラモアタグは、様々な色で作製することができる装着型外部標識であるため視認性に優れる特徴を有しながら、甲殻類特有の行動である脱皮によって脱落しない。そのため、漁獲物からの放流種苗の判別や放流

II-2-3 クルマエビ漁業の概要と現行の資源管理措置

群の群判別が容易であり、今後、本標識を利用することによって放流方法の高度化が図られることが期待される。

上記のような様々な、自主的な資源管理措置が本種に対して行われているにもかかわらず、資源回復の兆しは依然としてみられていない。また、有明海のような限られた海域における種苗放流事例を除いては、実施している資源管理措置のほとんどについて資源に対する効果について検証・評価がなされていないのが現状である。

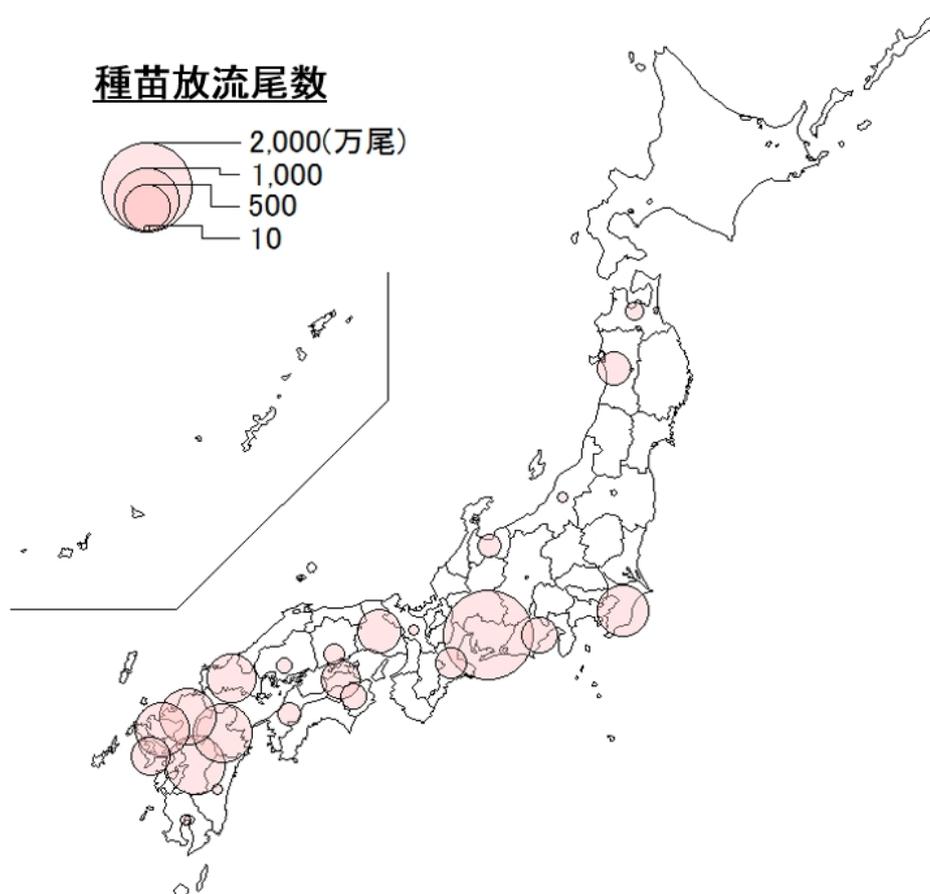


図 3-1. 2015 年におけるクルマエビの種苗放流尾数

II-2-4 最近の資源生態調査

II-2-4-1 雌の小型化と産卵期の変化

雌の体サイズは産卵期や産卵卵数、卵サイズなどの様々な繁殖特性と関係することが知られている。そこで、本種の主要な産卵場のひとつと考えられている豊後水道に面する大分県鶴見市場に水揚げされる、底びき網漁業による漁獲物の体サイズ組成の経年変化について調べた。その結果、雌雄ともにほぼ直線的に小型化していることが明らかとなった (Sato et al. 2017, 図 4-1)。その小型化の程度は 1996 年から 2010 年の 15 年で、体重に換算して 30%強であった。

本種では大きな雌ほど産卵期の早い時期から産卵を開始するため、小型個体に比べて長い期間にかけて産卵することが知られている (倉田 1986)。そのため、雌の小型化によって産卵期の開始時期の遅延とそれと同時に産卵期間の短縮化が起こっていることが予想される。実際に、雌の顕著な小型化が見られる豊後水道や伊予灘において「産卵期の開始時期の遅延」、そしてその結果生じる「産卵期間の短縮」が観察されており (佐藤ら 未発表データ)、近年では雌の小型化によって産卵期が変化してきている。

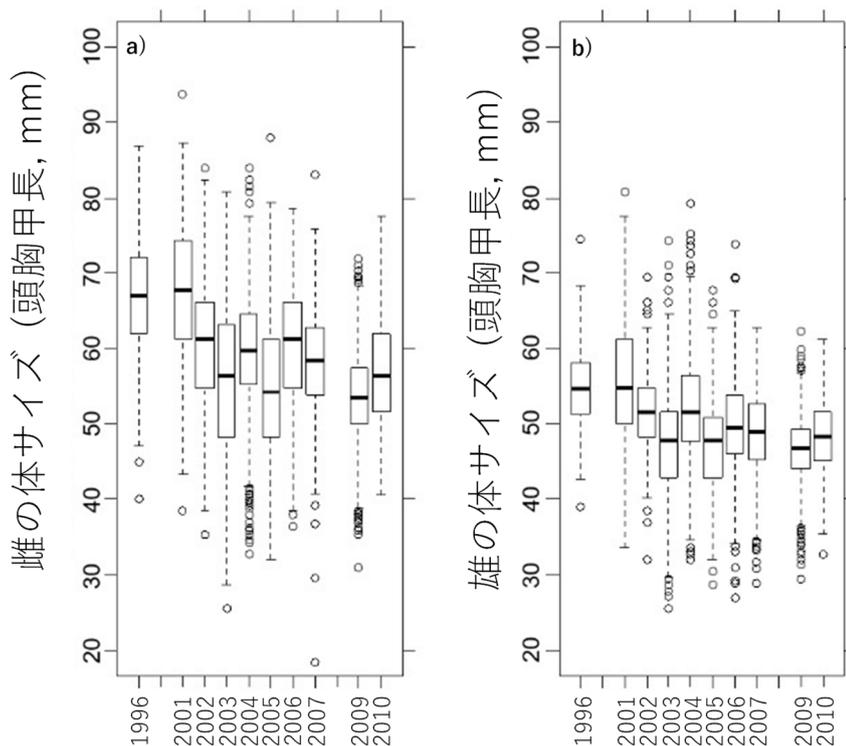


図 4-1. 主要な産卵場と考えられている豊後水道における漁獲物の体サイズの推移

II-2-4-2 雌の小型化に伴う稚エビ着底期の変化

小型化に伴う産卵期の変化が豊後水道や伊予灘において観察されていることから、瀬戸内海における稚エビの着底期にも変化が生じていることが予測される。そこで、2018 年か

II-2-4 最近の資源生態調査

ら2020年において、稚エビの砂浜干潟への着底が予想される6月から10月にかけて毎月、瀬戸内海の各海域（豊後水道、周防灘、燧灘、備讃瀬戸、播磨灘、紀伊水道）に設定した7つの調査地点（図4-2）において、稚エビ着底量（生息密度）の季節変異についての調査を行った。本調査では、位置情報ロガーを携行しながら「えびかき（図4-3）」と組み合わせた「桁網様小型ソリネット」（図4-4）を人力にて曳網し、曳網面積を得ることによって、稚エビの生息密度を調べた。また、現在見られる着底時期を過去の着底時期と比較することによって、着底時期の変化の有無について検討した。

調査の結果、1年を通した稚エビの着底量は番匠川（豊後水道）で最も多かった（図4-5）。ただ、ほとんどの地点において、6月から7月には稚エビの着底はほぼ見られず、8月から9月に稚エビの主な着底時期があることがわかった（図4-5）。唯一、桑野川（紀伊水道）では7月頃に着底のピークを迎えたが、そのピークは明確なものではなく、桑野川や興津（播磨灘）といった瀬戸内海東部海域では同西部海域に比べて稚エビ着底量は非常に低かった。（図4-5）。

過去の報告では、水道部から離れた瀬戸内海奥部の地点（燧灘、備讃瀬戸等）を含めて、瀬戸内海における稚エビの着底は、本調査結果とは異なり、早期（6月から7月）から見られた（倉田1986）。また、水道部での本種の産卵は4月に開始されるのに対して（田染・能津1970、上田ほか1993）、瀬戸内海奥部での産卵は6月から7月に開始されていた（倉田1986、徳丸2009）。このような産卵時期の地理的変異は、水道部の方では早い時期から水温が上昇し、産卵に適した水温帯に入ること、また水道部の深いところには早い時期から産卵を開始する大型個体が生息していることによっていると考えられている。飼育実験によると、本種が産卵から浮遊幼生期間を経て着底（体長10mm未満）に至るまで期間は、水温によって変動するが、水温の低い時期で1か月半程度、水温の高い時期で1か月程度とされているため（倉田1986）、瀬戸内海奥部で早期（6月から7月）に見られていた着底稚エビは主に水道部からの卵稚仔の供給によって、晩期（8月以降）の着底稚エビは水道部に加えて奥部の各地点からの供給によって、それぞれもたらされていたと考えられる。

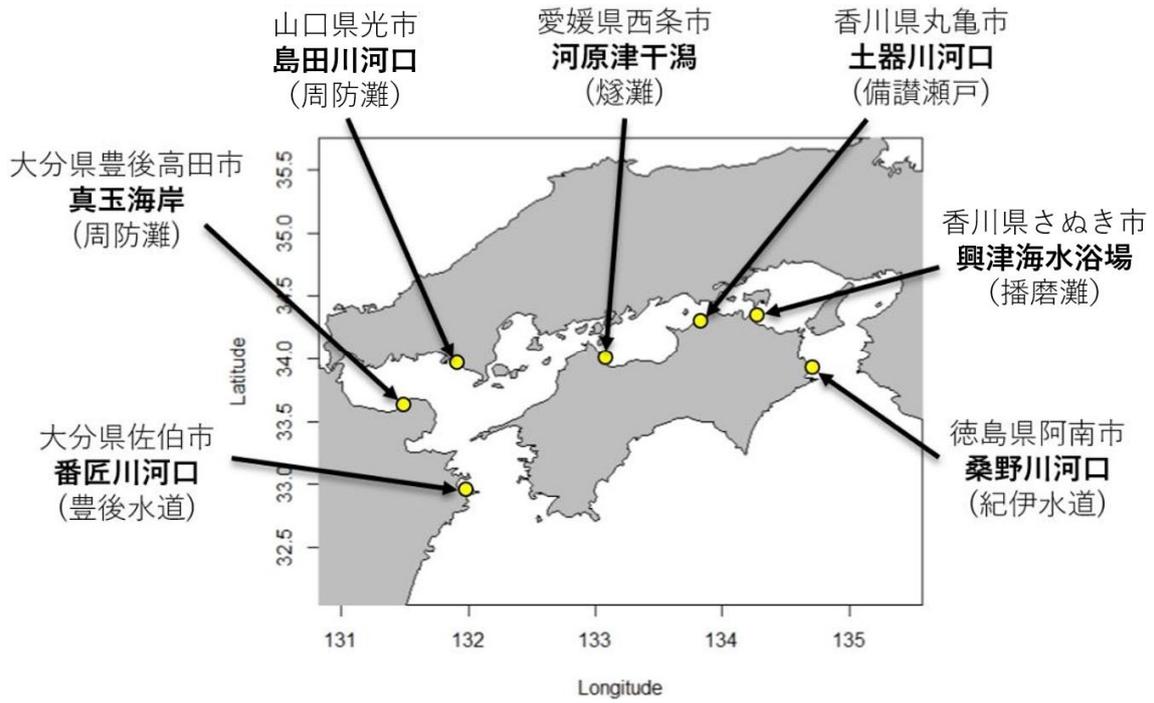


図 4-2. 稚エビ着底量の調査地点 (2018, 2019 年: 全 7 地点 ; 2020 年: 番匠川と河原津)

「えびかき」

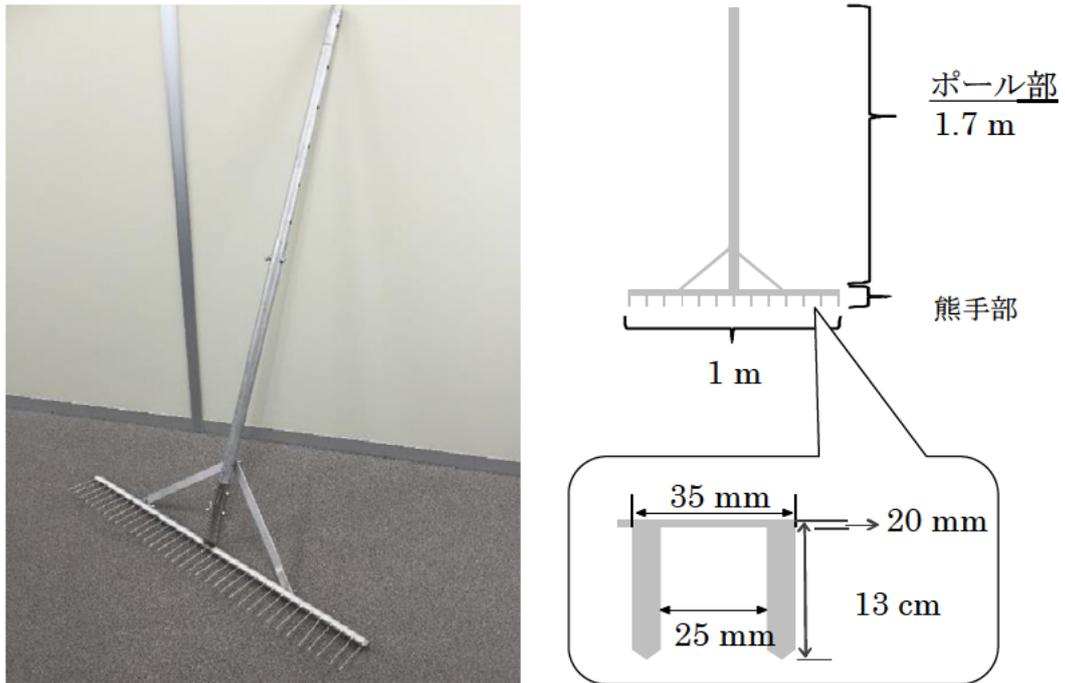


図 4-3. 本調査で使用した「えびかき」

「桁網様小型ソリネット」

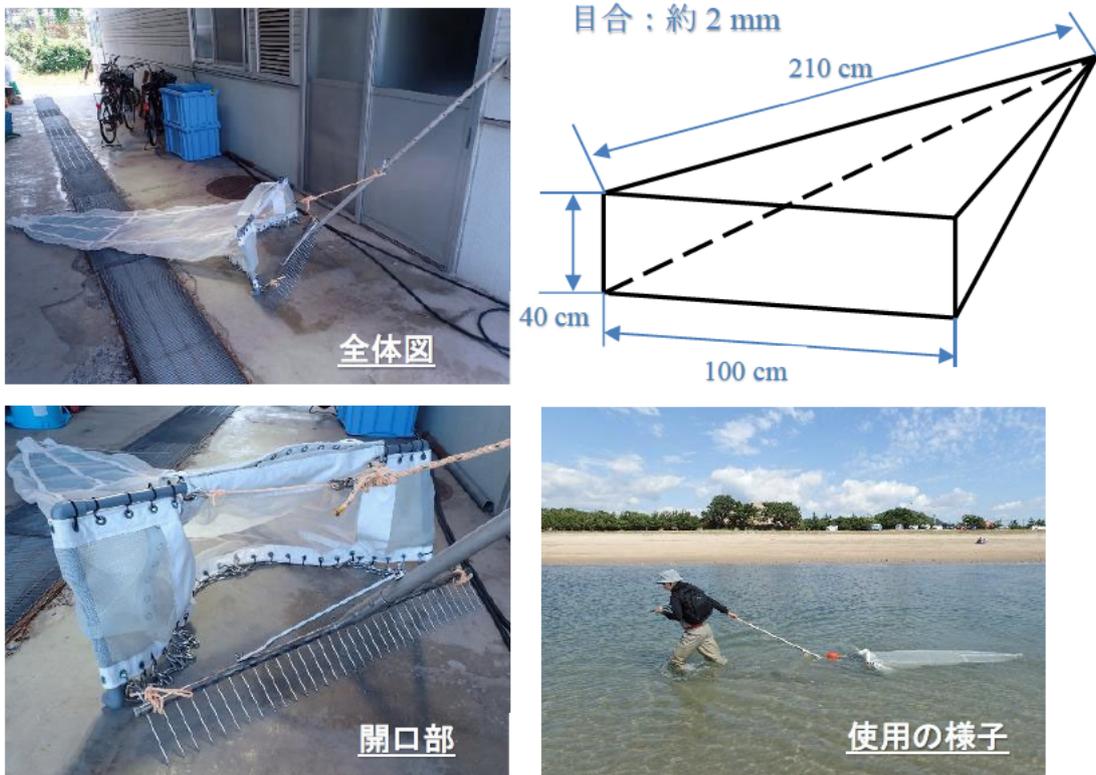


図 4-4. 本調査でえびかきとともに使用した「桁網様小型ソリネット」

しかし、調査の結果、瀬戸内海のおぼすべての地点において早期の着底はほとんど見られなかった。この原因として、水道部における雌の小型化に伴う産卵時期の変化、具体的には「産卵開始時期の遅延」と「産卵期の短縮」が考えられた。つまり、過去にはあった『大型雌による産卵期の早い時期における水道部から瀬戸内海各地点への卵稚子の供給』が現在非常に少なくなっていることが、瀬戸内海全体にみられる稚エビの早期着底の減少および消失の原因であると考えられた。

本調査において、桑野川では着底量は非常に少なく、不明瞭ながらも早期（7月）に着底のピークが見られた。このことは、桑野川では本種資源の状態が顕著に悪化していることから近年は漁獲圧が低下しており、資源量は少ないながらも大型雌が地先漁場に残されていることによっていると推測された。

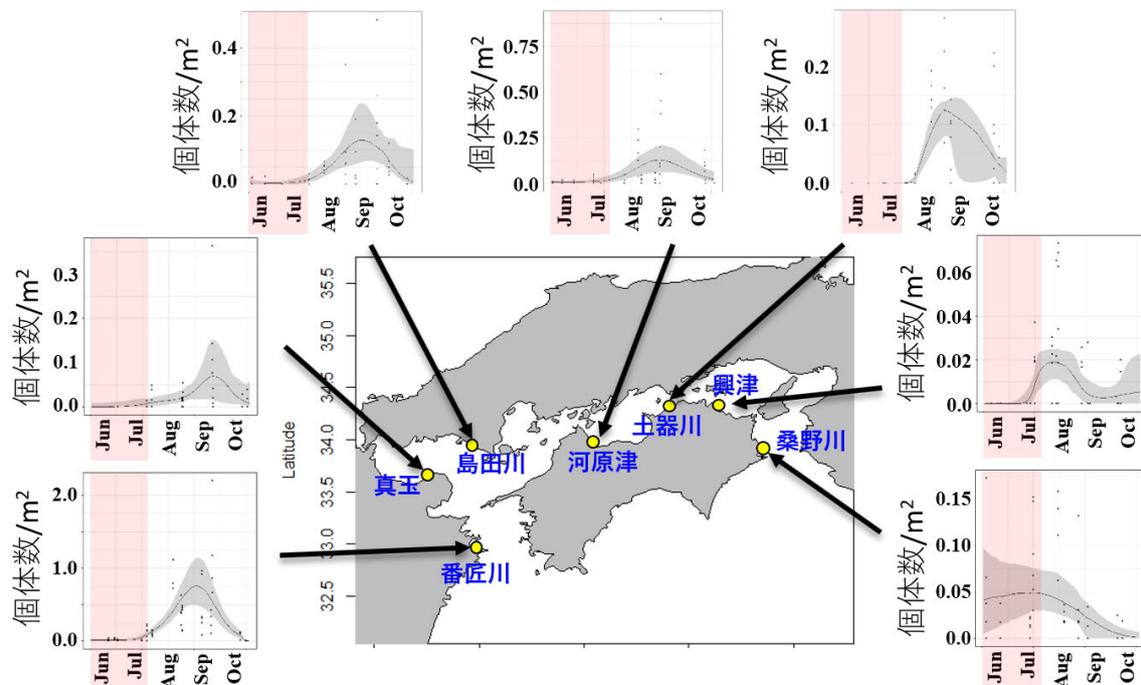


図 4-5. Delt-type two-step model によって予測された砂浜干潟への稚エビ着底パターン

縦軸は着底直後である体長 10 mm 未満の稚エビの生息密度を示す。各グラフの実線は予測値、灰色の帯は 95%信頼区間、黒丸は実際のデータを示す。赤色のエリアが示す早期（6、7月）に着底する稚エビはほとんど見られない。

II-2-4-3 稚エビの着底時期と捕食圧の関係

生物環境・物理環境の変動の大きな沿岸海域、砂浜干潟において、着底時期の変化や着底期間の短縮は稚子の資源加入成功率を大きく変動させることが懸念される。そこで、

II-2-4 最近の資源生態調査

上記調査によって明らかとなった「着底期の遅れ（着底開始時期の遅延）」が稚仔の資源加入成功率に与える影響を把握するため、稚エビの着底時期と被食率の関係について調べた。

早期（6月）および晩期（8月）に、中津干潟（大分県中津市）にて、種苗 50 個体（平均体長 53 mm）の頭胸甲に接着剤を用いてテグスを取りつけ、そのテグスをペグで底基質に固定することによって各個体を砂浜干潟に留め置いた（図 4-6a）。設置から 24 時間後に各個体の被食の有無を記録し、着底時期による被食率の違いを調べた。

その結果、早期では 24 時間後において生残個体が確認された（生残率 24.9%）のに対して、晩期では留め置いたすべての個体が被食された（図 4-6b）。このことから砂浜干潟における本種稚エビに対する捕食圧は時期によって異なり、現在の主要な着底時期である晩期（8月および9月）においては稚エビに対する捕食圧は高く、晩期に着底する稚エビの資源加入成功率は低いことが予想された。

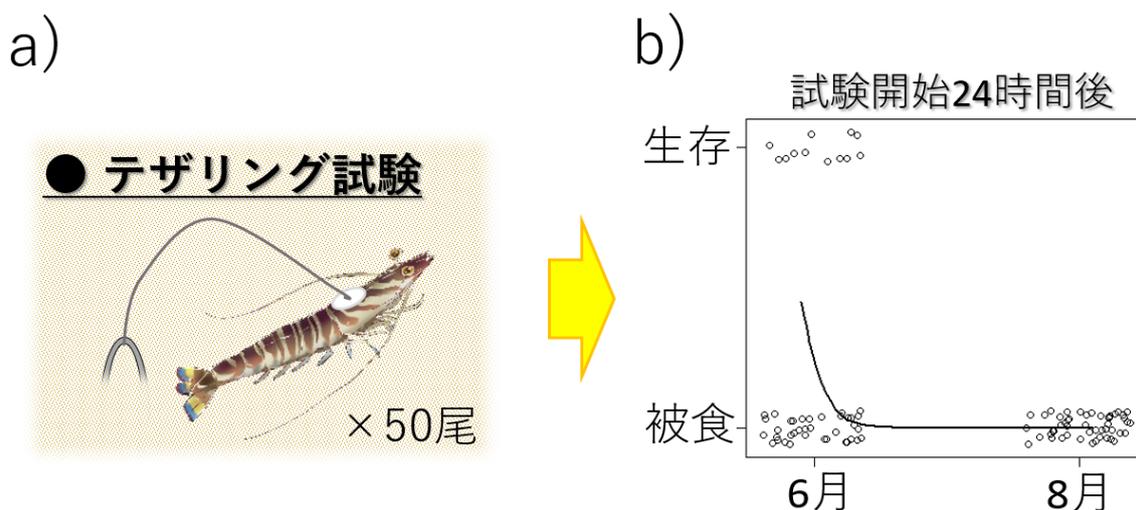


図 4-6. テザリング方法の外観図（左図 a）と試験開始 24 時間後の結果（右図 b）
右図 b の白丸は各個体を、実線は生残率の予測値を示す。

II-2-4-4 稚エビの着底時期と資源加入成功率の関係

本種稚エビにおける着底時期と資源加入成功率の関係を把握するため、装着型外部標識トラモアタグを装着した本種種苗（図 4-7）を早期（6月）および晩期（8月）の異なる時期に中津干潟へ放流する大規模な標識放流実験を実施し、着底時期と漁獲加入の多寡の関係について調べた。

本調査では早期にトラモアタグを右眼に装着した約 10,000 個体、晩期にトラモアタグを左眼に装着した約 9,000 個体を放流し（平均体長 53 mm）、放流後は漁業者もしくは市場開

係者からの標識個体の再捕報告をうけることによって放流種苗の資源への加入成功について把握した。

その結果、それぞれの放流から1年が経った時点で、6月放流群では4個体の標識個体の再捕があったが、8月放流群はまったく再捕されなかった。再捕個体数が少なかったものの、本調査の結果は捕食圧の低い早期に着底する稚エビほど資源への加入に成功しうることを示しており、晩期での着底、つまりは雌の小型化に伴う着底時期の遅延は稚仔の資源加入成功率を著しく低下させていることが予想された。

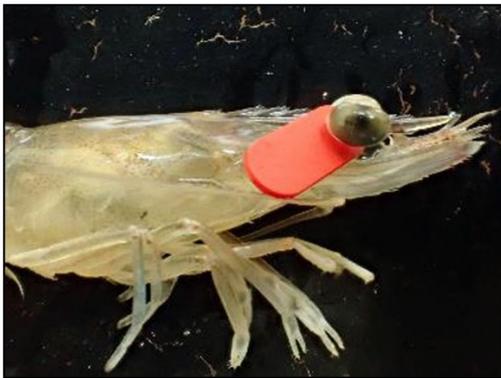


図 4-7. 新しい装着型外部標識トラモアタグを右眼の眼柄に装着したクルマエビ種苗

II-2-4-5 近年における雌の交尾状況

近年の資源状態の悪化および低迷が続く状況から、本種の再生産には上記以外にも何らかの問題が生じていることが懸念されたため、本種の主要な産卵場のひとつと考えられている豊後水道およびその周辺海域である佐伯湾の2海域から水揚げのある大分県漁業協同組合鶴見支店において、同海域の産卵期である5月から10月にかけて雌クルマエビを購入し、交尾栓の保有の有無および卵巣の成熟状況について観察し、最近の本種の繁殖状態について調べた。

その結果、卵巣の観察によって表層胞が認められることから「産卵直前もしくは産卵直後」と判断される雌個体にもかかわらず、交尾栓を保有していない個体が散見された。その割合は2018年では30.8%にもものぼり、2019年でも4%と、これだけの割合の雌が産卵直前もしくは産卵直後にもかかわらず交尾栓も持っていない、つまり交尾をできていない未交尾状態であることがわかった。

本種の雌は脱皮直後においてのみ交尾可能な期間を有する。その限られた期間内に交尾し、雌は得られた精子を貯精嚢内に保有する。産卵時には貯精嚢内の精子を利用して、卵を受精させ、水中に放卵する。そのため、産卵直前もしくは産卵直後にも関わらず未交尾の状態であった上記の割合の雌は、未受精卵を産卵した直後もしくはこれから産卵する直前の個体であったと考えられた。

II-2-4 最近の資源生態調査

なぜこれだけ多くの雌が交尾できずに未受精卵を産卵するに至っていたのか、その原因候補として「近年の資源状態の悪化」が挙げられる。資源状態の悪化は生息密度の低下、つまりは雌雄間での遭遇頻度の低下に繋がる。雌は脱皮後の限られた交尾可能期間内に交尾相手となる雄と出会うことができず、精子の獲得に失敗していたと考えられた。

そこで、2018年および2019年における同海域のCPUE (kg/日・隻) を比較することによって、両年における資源状態の相対的良否と雌の未交尾率の関係について調べた。その結果、未交尾率の高かった2018年のCPUEは2019年のそれに比べて低く(図4-8)、資源状態の悪い時ほど未交尾率が高いことが示された。

この結果を受けて、生息密度と未交尾率の関係についてより明らかにするために、産卵期中の豊後水道と佐伯湾の各海域において、標本船調査と市場調査によって生息密度と未交尾率の関係について調べた。本種の生息密度は下記方法によって推定した。まず、標本船に位置情報ロガーを、その漁具に深度ロガーを取り付けた状態で操業してもらい、両ロガーデータから漁具の着底から離底の時刻とその間の漁船の移動距離を得ることによって、その漁船の操業日ごとの曳網距離を計算した。次にその曳網距離に底びき網のビーム長を乗ずることによって各操業日の曳網面積(km²/日)を推定した。あわせて、各操業日における本種の漁獲個体数を得ることによって、曳網面積当たりの個体数、つまり生息密度(個体数/km²)を得た。未交尾率については、市場調査によって各海域における漁獲物を購入し、雌の交尾栓保有の有無を観察することによって得た。

その結果、佐伯湾における生息密度は豊後水道に比べてはるかに低く(図4-9)、未交尾率は生息密度の高い豊後水道では1.9%だったのに対して、生息密度の低かった佐伯湾では16%と高く、やはり生息密度が低いほど未交尾率が高いことが示された。

これらの結果は上記の仮説「未交尾率増加の原因は資源状態の悪化に伴う雌雄の遭遇頻度の低下である」ことを支持している。近年の本種資源は、生息密度の低下による個体群の再生産能力の低下、つまり「アリー効果」が検出されるほどに資源状態が悪化しており、再生産能力の改善と資源状態の回復には生息密度の上昇が必要な状態にあることが示された。

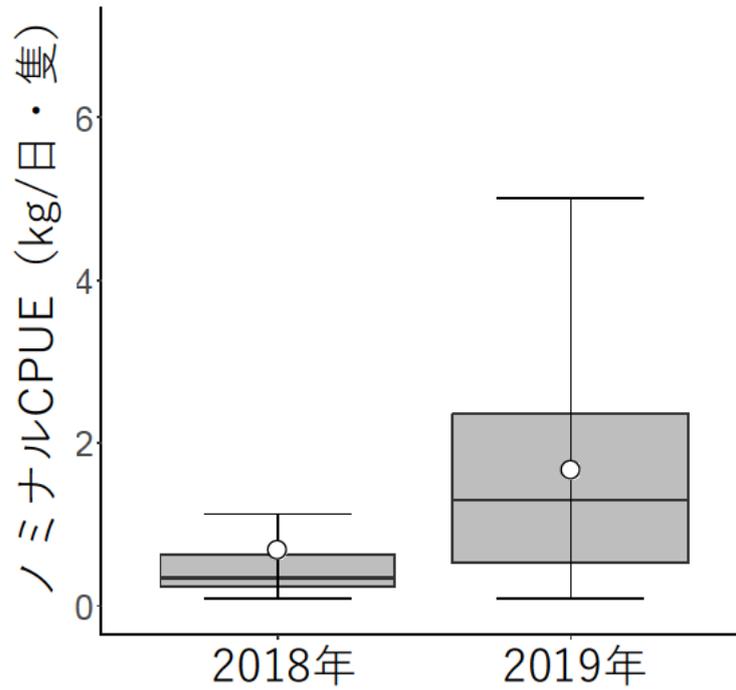


図 4-8. 2018 年、2019 年における豊後水道での本種のノミナル CPUE (kg/日・隻)
白丸は平均値を示す。

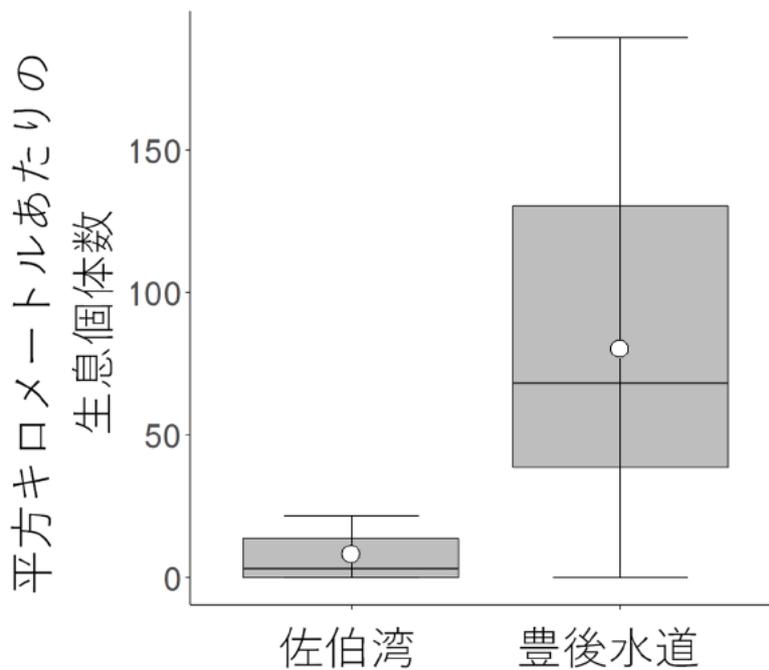


図 4-9. 2021 年における佐伯湾および豊後水道での本種の推定生息密度
白丸は平均値を示す。

II-2-5 資源減少メカニズムと資源回復に効果的な資源管理措置

最近の資源生態調査の結果と本種の生態を合わせて考えると、近年みられる雌の小型化は本種の再生産に次のようにして大きな影響を与えていることが懸念された。まず、雌の小型化によって、1) 個体あたりの産卵数が少なくなる、2) 体サイズが小さく、かつ飢餓耐性の低い、生存に不利と予想される幼生ばかりが産出される、3) 産卵開始時期が遅れることによって稚エビは主に捕食圧の高い時期に着底せざるを得なくなっており、資源加入成功率が低下する、4) 産卵期が短くなることによって、物理的・生物的環境の好適なタイミングでの砂浜干潟への稚エビの着底機会が確率的に少なくなり、資源加入成功率が不安定化する。以上のように、雌の小型化を契機に、1) から 4) のような経路を介して本種資源量の漸減が招かれているのが現状として考えられ、これが本種の資源減少メカニズムのひとつであると推測された。また、資源減少に伴う生息密度の低下に起因して、雌が交尾可能な期間中に交尾相手と出会うことに失敗する事態が生じており、それによっても再生産能力の低下に拍車がかかっている現状が明らかとなった。

一般の水産資源管理では、漁獲死亡率を調整するような親資源の量的管理法をとる資源管理措置が主流であるが、本種で見られたような資源減少メカニズムは量的管理だけでは解決することは難しいと考えられる。雌の小型化に起因する再生産構造の変化、資源加入成功率の低下を解決するのに有効と考えられる漁業管理措置としては、親資源の質的管理（体サイズ組成や年齢組成の保持）につながる「体サイズ規制（例えば小型個体に加えて大型個体も保護する slot size limit）」や「禁漁区」を設定・実践し、大型雌を保護および育成していくことが提案される。今後、雌の小型化の原因については究明する必要があるが、従来の量的管理に加えて、上記のような「質的管理による産卵期早期を担う大型雌の保護・育成の必要性」について行政や漁業者に対して丁寧に説明をしていく必要があるだろう。また、生息密度の低下による未交尾率の増加を予防し、再生産能力を改善するには、「産卵場における禁漁区の設定による生息密度の維持・上昇」が効果的な資源管理措置のひとつとして考えられる。

また、現在の天然海域においては早期（6月から7月）における稚エビの着底量はほとんどみられなくなっているが、その時期に着底した稚エビの資源加入成功率は晩期のそれと比べて高いことを考慮すると、資源管理策として種苗放流を実施するならば、6月から7月のなるべく早い時期に行うことが資源の再生産力の人為的底上げおよび資源造成に最も効果的であると考えられる。現在、種苗放流による本種の資源造成の試みは時期を問わず、早期から晩期にかけて漫然と実施されている。この試みを効果的な自主的資源管理措置とするためには、種苗放流実施機関に対して生態調査の結果を丁寧に説明し、その実施スケジュールを早期に集中および限定したものに修正していくことがひとつの有効な手段であると考えられる。

今回、上記のような資源減少メカニズムの一側面を推定し、それに対応する資源管理措置を提案できた理由は、これまでの調査研究によって対象種の生活史や繁殖生態等に関する

る生物学的・生態学的な知見が蓄積されたことにほかならない。効果的な自主的資源管理措置の策定のためには、今後も研究機関による各利用対象種の生物学的・生態学的な知見の蓄積とそれら知見の漁業者団体への提供が欠かせないと考えられる。

ところで、クルマエビに限らず、多くの水産資源において資源状態や資源管理措置について考える際、主に卵を産む雌に関する情報（産卵親魚量や体サイズ組成、母性効果等）についてのみ注目されることが多い。しかし、近年の本種資源では雌と同様に雄においても小型化が見られている（図 4-1, Sato et al. 2017）。一般に甲殻類では、大きな雄ほど多くの精子を保有するため、連続して交尾できる回数や交尾 1 回あたりに雌に提供できる精子数が多いことが知られている（Sato 2012）。そのため、近年の雄の小型化は本種の資源状態のさらなる悪化を招いている可能性が懸念される。今後、資源低迷要因の解明には、体サイズ依存的な繁殖能力をはじめとした、これまで注目されてこなかった雄の情報についても調査・研究を進めていく必要があるだろう。

また、本種で見られたような体サイズ組成（年齢組成）の変化は資源減少の見られる多くの水産資源において報告されている現象であるが、ほとんどの種において体サイズの小型化が再生産能力に与える影響については想定・把握できていないのが現状である。また、多くの水産資源において資源減少に伴う生息密度の低下も生じていると考えられる。生息密度の低下は、クルマエビでは雌における短い脱皮後交尾可能期間のような種特異的な繁殖特性を介して、再生産能力に多大な影響を与えうる。また、アワビやウニ、ナマコをはじめとした放卵放精型の配偶システムを有する種の場合、生息密度がある閾値を超えて低下すると、精子制限によって急激に受精率が下がり、再生産能力が大幅に低下することが知られている（例えば Pennington 1985）。水産資源に対する自主的な資源管理措置のさらなる高度化には、各対象種に対するより細やかな生態学・繁殖生態学的な調査研究が必要である。研究機関がこれらの調査を行うことによって資源減少メカニズムの解明を進め、それに対応した資源管理措置を考案し、資源管理措置を実践する漁業者団体へとその情報を提供していく体制を形成していくことが欠かせない。

II-2-6 クルマエビの資源ユニットと地理的な個体群構造の推定

II-2-6-1 遺伝的集団構造の解析とは

生物の遺伝的集団構造の分析の基本概念は、それぞれ任意交配を行っている独立した集団間の対立遺伝子頻度の違いを捉えようとするものである。対立遺伝子頻度の違いの有無はカイ二乗検定や Fisher の正確確率検定で捉えることもできるが、種内の構造全体を把握するには集団間の違いの程度を可視化する指標があると便利である。Wright (1951) の F_{ST} (fixation index) はそうした指標として最も広く用いられているものであり、複数のサンプル集団について、各集団のヘテロ接合体率 (H_E) の平均値と全集団を一つとした場合の H_E とのずれに基づいて算出される。また、Wright が想定した対立遺伝子数は 2 であったが、多数の対立遺伝子を持つ遺伝マーカーの登場に伴って F_{ST} の適用範囲も拡張されている。

II-2-6 クルマエビの資源ユニットと地理的な個体群構造の推定

Cockerham (1973) は遺伝分散の比として F_{ST} を再定義した θ を、Nei (1973) は対立遺伝子頻度から算出した H_E に基づく G_{ST} をそれぞれ提唱しており、いずれも実際に集団解析を行う際の重要な手法となっている。特に、 θ は Weir and Cockerham et al. (1984) が開発した、分散分析に基づいて集団構造の階層性を捉える手法の中でも取り扱われており、より多くの研究で活用されている。さらに、DNA の塩基配列に基づいて対立遺伝子 (アレル) が定義できるようになると、Excoffer et al. (1992) は Weir and Cockerham (1984) の手法に対立遺伝子間の配列の違いを組み込んだ AMOVA (analysis of molecular variance) を開発した。この解析は、ソフトウェア Arlequin として公表されており、集団構造解析における基本的な手法の一つとなっている。

F_{ST} や AMOVA を用いた遺伝的集団構造の解析は、日本沿岸の水産対象種についても多数行われている。ホシガレイでは、9つのマイクロサテライト DNA マーカーとミトコンドリア DNA 調節領域の遺伝的多型を用いた分析によって東日本と西日本の間に遺伝的差異が検出されている (Ortega-Villaiznán Romo et al. 2006)。また、ニシンでは5つのマイクロサテライト DNA マーカーを用いた分析により、北海道と本州の間の遺伝的差異が報告されている (Sugaya et al. 2008)。一方、マダイやヒラメ、及びクルマエビではマイクロサテライト DNA マーカーやミトコンドリア DNA 多型を用いた分析において日本沿岸に明瞭な集団構造は検出されておらず、親の移動や潮流による卵や幼生の移送によって大きな遺伝的交流が行われているものと考えられている (Perez-Enriquez et al. 2001, Perez-Enriquez and Taniguchi 1999, Sekino and Hara 2001, Sugaya et al. 2002a)。また、このことは、産卵回帰性の弱い種や分離浮性卵を産む種では DNA マーカー分析による系群識別が困難であることを示しており、新たな手法の開発が必要とされてきた。

このような中で、近年、多産性の海洋生物について、一つの年級群に関わる親の数は比較的少なく、各年級群に同胞 (両親が共通: 兄弟及び姉妹) や半同胞 (片親のみ共通) が存在し得ることが明らかになり、そうした血縁個体の分布から海域間の稚仔の移動や分散が捉えられるようになった (Hedgecock and Pudovkin 2011, Liu and Ely 2009, Schunter et al. 2016, Aglieri et al. 2014)。クルマエビにおいても、天然集団中に血縁個体が存在することが報告されている (Sugaya et al. 2002)。これらのことは、天然海域でのクルマエビの稚仔の移動や分散が血縁解析によって把握できる可能性を示しており、資源生態学的な情報に基づいた調査を行うことで、本種の資源ユニットについて新たな知見が得られることが期待される。本章では、その調査事例について紹介する。

II-2-6-2 遺伝的集団構造の解析に基づく卵稚仔供給海域の推定:

「産卵場から着底場・生育場へのつながり」の把握

ある2個体が血縁であるということは共通する祖先を有するということであり、より近い世代により多くの共通祖先が存在するほど血縁度は高くなる (Wright 2022)。また、血縁度が高い個体間では祖先から同型のアレルを受け継ぐ確率が高くなる。こうした観点から、

多数のアリルを持つ DNA マーカーの登場に伴い、血縁関係が不明な 2 個体についてアリルの共有度に基づいた血縁度の推定が行われるようになった (Wang 2017)。血縁度を推定する代表的な方法としては、ある 2 個体が偶然アリルを共有する可能性を考慮し、集団中のアリル頻度に基づいて共有度を補正する手法 (Queller and Goodnight 1989, Lynch and Ritland 1999, Wang 2002) や、血縁の高い 2 個体間ではホモ接合になる個体がより多く生まれることに着目した手法 (Mathieu et al. 1990) などが知られている。また、Belkhir et al. (2002) は、Queller and Goodnight (1989), Lynch and Ritland (1999) 及び Mathieu et al. (1990) の手法を比較し、Mathieu et al. (1990) の手法が集団中の血縁個体の割合や用いるマーカーのアリル数の影響を受けにくいことを報告している。このため、実際に分析を行うにあたっては、一度幾つかの手法で試算を行い、最適な手法を選定することが必要と考えられる。本調査では、対象となるサンプルが毎年の新規発生群であり、アリル頻度が調査海域全体の頻度を代表しない可能性があること、血縁個体が比較的多く含まれる可能性があることから、Mathieu et al. (1990) の手法を用いることとした。

平成 29 年から令和元年に、瀬戸内海とその周辺の 9 つの調査地点 (図 6-1) で得られたサンプルについて 8 つのマイクロサテライト DNA (MS-DNA) マーカーを用いた血縁解析を実施し、資源ユニットの推定を行うとともに、再生産に関わった親の数を推定した。

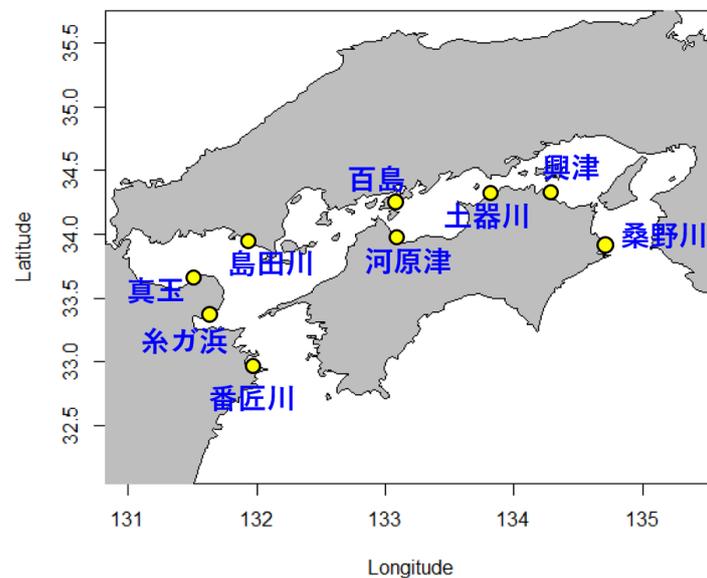


図 6-1. 血縁解析に供した稚エビの採集地点

このうち、血縁解析では、血縁度をもとに遺伝的距離 (1-血縁度) を算出し、MDS 法を用いて地点間の関係を 2 次元上にプロットするとともに、各地点間の遺伝的距離について検定した。その結果、西部及び中部の各サンプルと、東部の各サンプルはそれぞれ年度を超えて互いに近い関係にあり (図 6-2)、西部と東部の地点間では遺伝的距離が有意となる

II-2-6 クルマエビの資源ユニットと地理的な個体群構造の推定

組み合わせが多数認められた（表 6-1）。また、ミトコンドリア DNA 分析でのハプロタイプ数とハプロタイプ多様度、及び各地点内での血縁度に基づいて各地点での遺伝的多様性を分析した結果、いずれの年度においても番匠川のハプロタイプ多様度が最も高くなっていった（0.985～0.988, 表 6-2）。特に、平成 30 年度のハプロタイプ数は有意に多く、統計的にも遺伝的多様性が高いことが支持された。

さらに、3 カ年をまとめて集団構造解析ソフトウェアである **Structure** を用いた解析を行った結果、得られた稚エビは 2 つの親集団に由来する可能性が示され、特に、土器川（東部, 香川県）と興津（東部, 香川県）では由来が他海域とは異なる傾向が見られた（図 6-3）。これらのことは、①東部と中・西部では主要な親集団が異なり、それぞれが資源ユニットを形成して可能性と、②豊後水道の親集団から瀬戸内海へ稚仔が供給されている可能性を示していると考えられる。

しかし、東部の 3 地点（土器川、興津、桑野川）に注目して解析結果を見ると、血縁度に基づく MDS プロットでは東部全体が年度を超えてまとまるにも関わらず（図 6-2）、**Structure** を用いた解析では桑野川が由来する親集団は西部及び中部に類似する傾向にあった（図 6-3）。また、各サンプル内の遺伝的多様性の分析では、紀伊水道のハプロタイプ多様度は比較的高い（0.976～0.978）ものの、土器川と興津ではハプロタイプ多様度やハプロタイプ数が有意に低くなる場合があった。さらに、土器川については血縁度が有意に高くなっている年度もあり、全体的に着底した稚エビの遺伝的多様性が非常に低かった。これらからは、豊後水道と紀伊水道の間には稚仔が成エビになるまでの間には交流があることと、紀伊水道からの興津や土器川への稚エビの供給量が比較的少ないことが推測される。

次に、再生産に関わった親集団のサイズ（ N_e ）をアリル頻度の年変化と血縁度から地点別にそれぞれ推定した結果（表 6-2）、推定された値はアリル頻度の年変化に基づく手法では -1017.8～683.2、血縁度に基づく手法では 171～884 であり、血縁度に基づく手法において比較的値が安定していた。また、いずれの手法においても、算出された値はクルマエビの漁獲量から想起されるオーダーに比べて顕著に小さい値であった。さらに、算出された値を各地点別にみると、手法や年度に関わらず番匠川で大きい傾向があり、この海域に大きな親集団が存在することが支持されていた。このため、瀬戸内海のクルマエビの資源状態の把握においては、豊後水道の資源量や親魚量を分析することが非常に重要と考えられる。

しかし、例えば河原津の令和元年度ではハプロタイプ多様度が有意に低く、遺伝的多様性が低いことが示されているものの、血縁度に基づく N_e は他の年度に比べて大きくなっていった（H29: 306, H30: 265, R1: 388）。また、土器川においても血縁度と N_e の動向が必ずしも同調していなかった（血縁度: 0.882 → 0.890 → 0.903, N_e : 183 → 339 → 215）。血縁度に基づく N_e は、血縁の異なるサブ集団が内部に存在する等、集団内に構造がある場合には大きくなることが予測される。実際に、令和元年度の河原津の **Structure** 解析では、H29 や H30 に比べて、東部由来と考えられる稚エビの割合が高くなっており、全体の均一性が低くな

っていることが示唆されている（図 6-3）。これらは、東部における稚エビの供給や親集団の構造が西部とは異なるか、または不安定である可能性を示唆しており、今後も継続的なモニタリングが必要と考えられる。

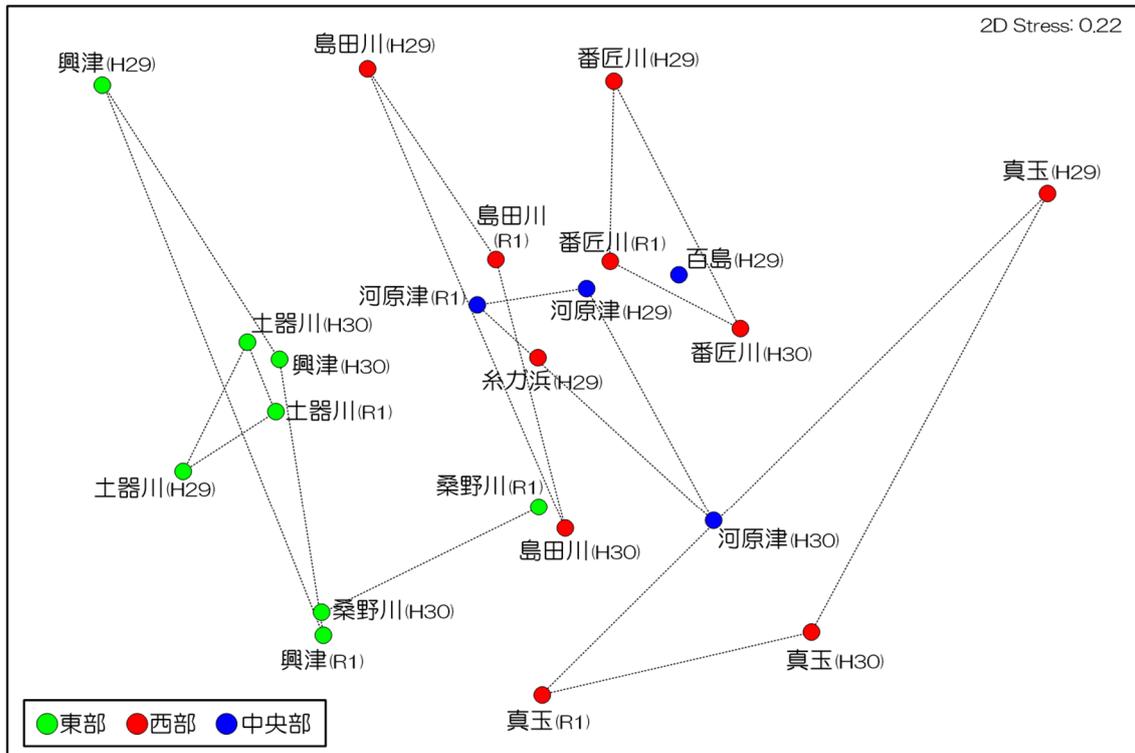


図 6-2. 個体間の血縁度に基づいて算出した 3 力年の全サンプル間の遺伝的関係
点線で繋がれたものは同一地点のサンプルであることを示す。

表 6-1. 遺伝的距離（1-血縁度）が有意であった地点の組合せ
（赤：西部，青：中部，緑：東部）

地点(採集年)	遺伝的距離(1-血縁度)が有意に大きかった地点(採集年)
番匠川(H29)	土器川(H29, H30)
番匠川(H30)	土器川(H30), 興津(H29)
番匠川(R1)	土器川(H29, H30), 興津(H29)
土器川(H29)	島田川(H29)
土器川(H30)	真玉(R1), 河原津(H30)
興津(H29)	真玉(H29, H30, R1), 島田川(H30), 河原津(H30)
真玉(H29)	真玉(R1), 河原津(R1)

Permutation test, 1000回試行, P<0.05, ボンフェローニ補正

表 6-2. 各地点の遺伝的多様性と親の数 (Ne) の推定値

海域	地点	年	N	Nh	H	1-血縁度	アリル頻度の変化に基づくNe(95%CI)	血縁度に基づくNe(95%CI)	
西部	番匠川	H29	117	102	0.985	0.902	382.3 (101.9-∞)	348 (271-467)	
		H30	173	150	0.988	0.898	683.2 (90.5-∞)	515 (420-646)	
		R1	136	115	0.987	0.904	-	452 (360-582)	
	糸力浜	H29	68	60	0.978	0.901	-	285 (201-439)	
	真玉	H29	21	21	0.952	0.894	83.5 (19.9-∞)	168 (84-1267)	
		H30	17	17	0.941	0.882	152.8 (31.0-∞)	272 (91-2.1×10 ⁹)	
		R1	40	34	0.963	0.904	-	884 (412-2.1×10 ⁹)	
	島田川	H29	55	48	0.975	0.905	105.1 (46.0-726.8)	290 (191-517)	
		H30	128	105	0.978	0.899	334.1 (127.8-∞)	374 (296-496)	
		R1	89	77	0.983	0.901	-	351 (270-474)	
	中央部	百島	H29	20	18	0.940	0.893	-	171 (78-9122)
		河原津	H29	53	42	0.963	0.898	368.1 (70.7-∞)	306 (203-570)
H30			76	62	0.977	0.897	1718.8 (114.3-∞)	265 (198-386)	
R1	72	39	0.805	0.904	-	388 (296-537)			
東部	土器川	H29	52	40	0.962	0.882	334.7 (78.2-∞)	183 (127-287)	
		H30	106	74	0.963	0.890	-1017.8 (108.8-∞)	339 (264-458)	
		R1	36	24	0.927	0.903	-	215 (139-413)	
	興津	H29	33	24	0.948	0.885	-	162 (98-391)	
		H30	4	4	0.750	0.917	-	-	
	R1	12	5	0.694	0.894	-	-		
桑野川	H30	51	47	0.976	0.905	172.4 (81.2-2178.4)	295 (192-550)		
	R1	47	46	0.978	0.897	-	223 (143-379)		

N:サンプル数, Nh:ハプロタイプ数, H:ハプロタイプ多様度 (NhとHはmtDNA分析における多様性指標)

赤字:期待値に比べて有意に高い, 青字:期待値に比べて有意に低い. (Permutation test, 1000回試行, ボンフェローニ補正)

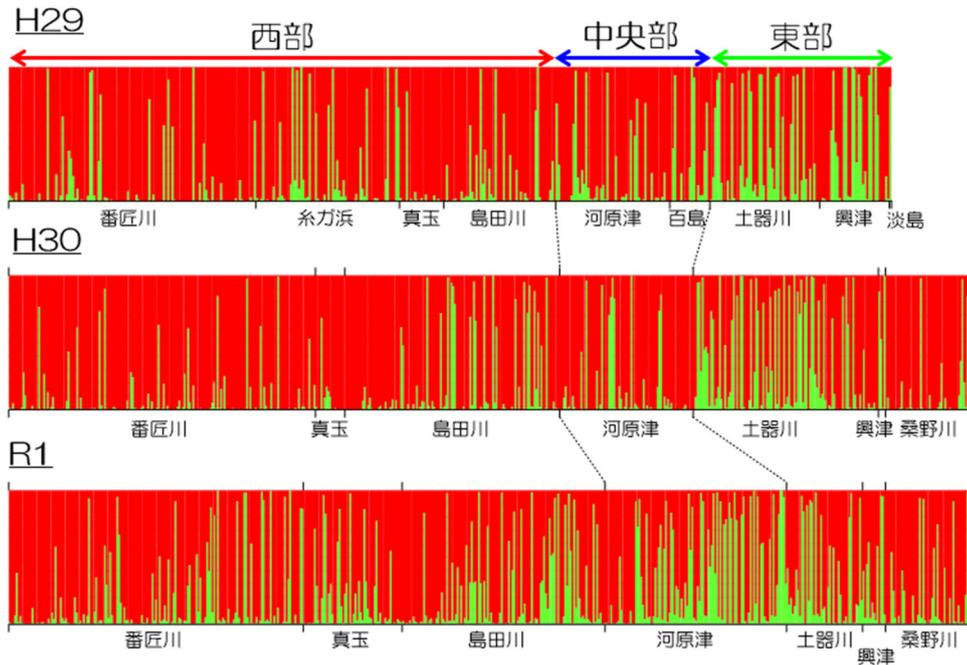


図 6-3. 3 年分の稚エビサンプルについて mtDNA と MS-DNA の情報を用いて集団構造解析ソフト Structure で瀬戸内海の集団構造を分析した結果

本調査成果は、日本沿岸の水産生物についてコホートに基づいた遺伝的集団構造の解析の有効性を示した初めての事例である。また、集団レベルではなく個体レベルの遺伝的関係を分析することで、浮遊幼生期を有し、海域間の交流が盛んな生物であっても、資源ユニットを捉えることができることを示したことは重要な成果と考えられる。今後、同様の繁殖生態を持つ水産対象種についても、こうした手法を用いることで新たな資源学的知見が得られるものと考えられる。

II-2-6-3 標識放流調査による成長に伴う移動・回遊の推定：

「着底場・生育場から産卵場へのつながり」の把握

効果的な自主的資源管理措置の提案やその効果の検証や評価、共同資源管理体制の構築に必要な知見である「資源ユニット」の推定につながる「着底場・生育場から産卵場へのつながり」について明らかにすることを目的として、標識放流調査を実施した。

2020年から2023年にかけて、豊後水道、伊予灘、周防灘、燧灘・備後灘もしくは備讃瀬戸・播磨灘に位置する10海域（図 6-4）において、まず漁獲された活クルマエビを購入し、それらを標識放流調査に供した。各個体に対して個体識別を可能とする「ID 番号付トラモアタグ」（図 6-5）を装着して放流し、放流後の漁業者らによる再捕の位置情報から本種の成長に伴う移動について調べた。調査期間を通じて、豊後水道において355個体、伊予灘において1,079個体、周防灘において4,294個体、燧灘・備後灘において6,560個体、備讃

II-2-6 クルマエビの資源ユニットと地理的な個体群構造の推定

瀬戸・播磨灘において 2,673 個体の合計 14,961 個体の標識個体を放流した。また、漁獲される個体より小さな個体における成長に伴う移動も併せて把握することを目的に、種苗（全長約 50-70 mm）にトラモアタグ（図 6-5）を装着し、周防灘の中津干潟（大分県中津市）において 10,000 個体、備讃瀬戸・播磨灘の土器川河口（香川県丸亀市）、相引川および住吉川（ともに香川県高松市）においてそれぞれ 6,241 個体、3,731 個体、および 4,313 個体を放流した。

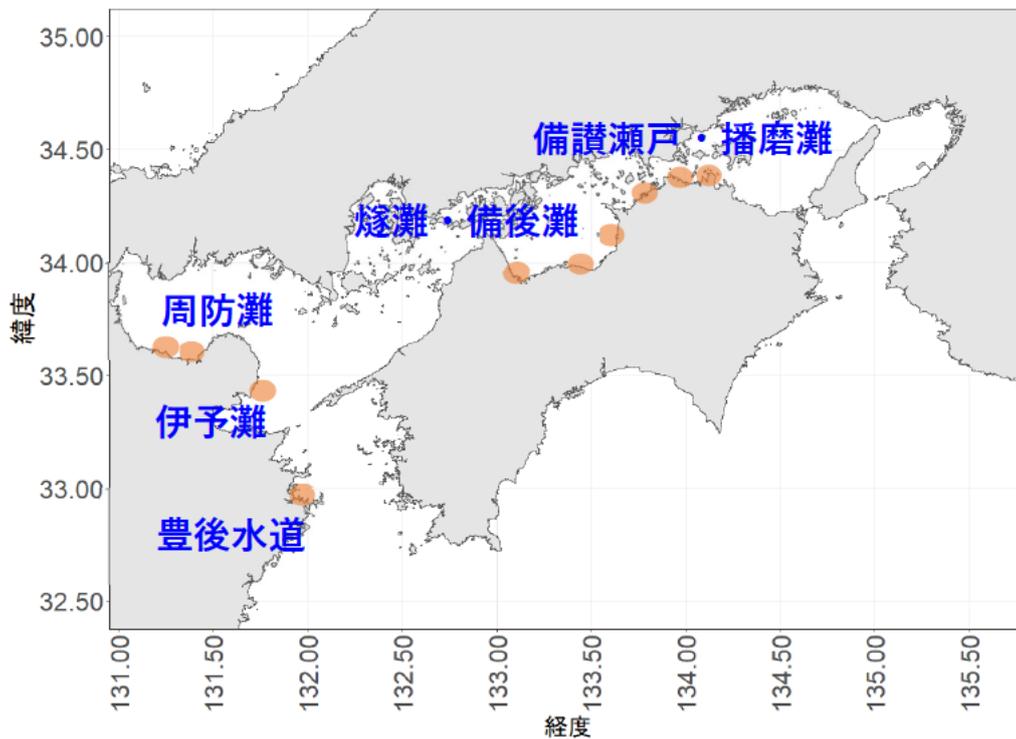


図 6-4. 標識放流調査を実施した 10 海域（オレンジ色で示した海域）

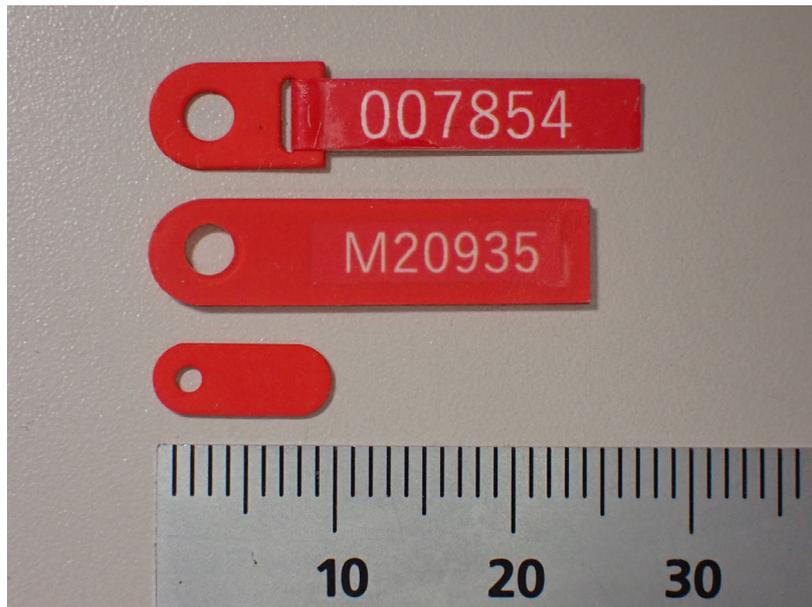


図 6-5. 標識放流調査で利用した ID 番号付トラモアタグ（上：旧型；中：新型）と
トラモアタグ（下）

その結果、現時点（2023年12月）までに、再捕数は少ないものの、豊後水道放流群において6個体、伊予灘放流群において9個体、周防灘放流群において23個体、燧灘・備後灘放流群において41個体、備讃瀬戸・播磨灘放流群において11個体の合計90個体について再捕報告が得られた。

再捕数が多くはない中で、比較的多くのデータをまとめて得られた2022年における周防灘放流群に注目すると、放流から間もない6月から8月にかけては放流海域である周防灘内にて放流個体は再捕されるが、9月、10月と時期が進むにつれて、周防灘の南東側に位置する伊予灘へと徐々に移動していく様子が見られた（図6-6）。移動を開始するきっかけとして水温の低下や雌では交尾等が考えられるが、今回の調査ではその特定には至らなかった。

II-2-6 クルマエビの資源ユニットと地理的な個体群構造の推定

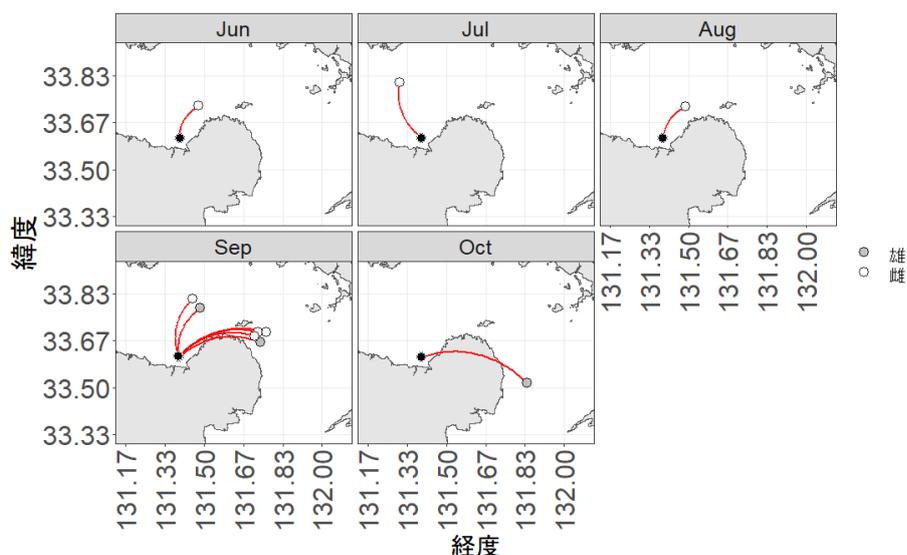


図 6-6. 2022 年の周防灘放流群において再捕があった各月における再捕地点

黒色の丸は放流地点を、白色の丸は雌個体の、灰色の丸は雄個体の再捕地点を示す。

得られた再捕個体の移動の方角を海域ごとにみると、大きな移動がみられた周防灘放流群では、最も長く個体を追跡できた期間は放流後 281 日であり、多くの事例において伊予灘および豊後水道のある東もしくは南東の方角への移動が見られた (図 6-7)。最も長距離を移動した個体は、瀬戸内海を出て、豊後水道にて放流から 101 日後に再捕され、放流地点と再捕位置とを直線で結ぶとその移動距離は 130 km 超に及び、本種が広域にかけて移動することが改めて示された。周防灘と豊後水道の間に位置する伊予灘放流群においても同様に豊後水道のある南東方向への移動が見られた。これらの結果は、過去に実施された標識放流調査にてみられた本種の移動パターンと一致する (倉田 1986)。移動経路としてつながった周防灘、伊予灘、豊後水道における漁獲物の体サイズ組成を比較すると、雌雄ともに海域間で有意に体サイズが異なり、周防灘から伊予灘、豊後水道にかけてその体サイズは徐々に大きくなった (図 6-8)。

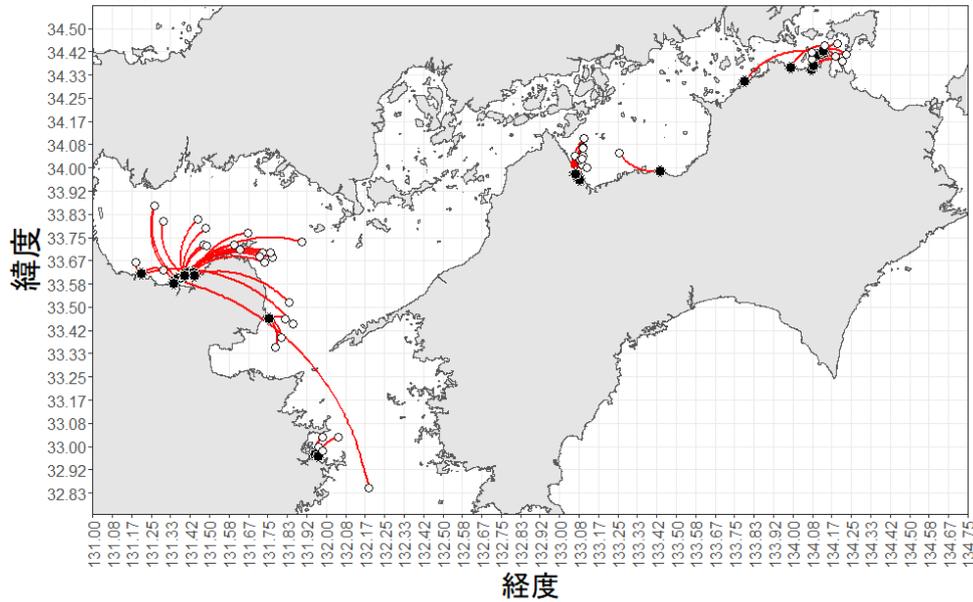


図 6-7. トラモアタグを用いた標識放流調査において現在（2023 年 12 月）までに得られた標識個体の移動の方向性
 黒色の丸は放流地点を、白色の丸は再捕地点を示す。

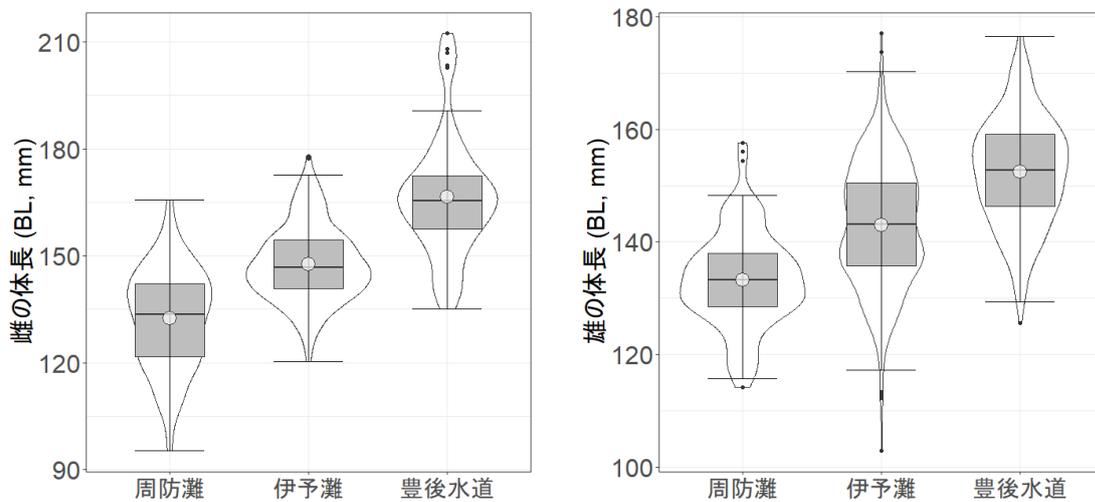


図 6-8. 周防灘、伊予灘および豊後水道で漁獲された本種の雌雄の体サイズ組成
 白丸は平均値を、曲線はカーネル密度推定を示す。

以上の結果から考えると、本種は瀬戸内海西部においては、幼生・稚エビの多くは周防灘に位置する砂浜干潟に着底し、そこである程度まで成長した個体が無数のきっかけによって、伊予灘、豊後水道へと移動を開始しながら、成長していくことが推察された。周防灘から伊予灘、豊後水道にかけて水深が徐々に深くなっていくことから（図 6-9）、本種

II-2-6 クルマエビの資源ユニットと地理的な個体群構造の推定

の成長に伴う移動には、水深やそれに伴って変化する水温や照度等が関係していると考えられた。周防灘には伊予灘や豊後水道に比べて、中津干潟をはじめとした砂浜干潟が多数存在することから、周防灘は瀬戸内海西部における本種の主要な着底場・生育場として機能していると思われる。伊予灘や豊後水道においても河口部等に砂浜干潟は存在し、特に番匠川河口（大分県佐伯市）では上述のように瀬戸内海において最も高い稚エビの生息密度が確認されており、着底場・生育場として機能している（図 4-5）。図 6-7 において番匠川河口から東に位置する豊後水道への移動が見られるように、周防灘以外の各地に散在する砂浜干潟からも深場となる伊予灘や豊後水道への成長に伴う移動はあるだろう。

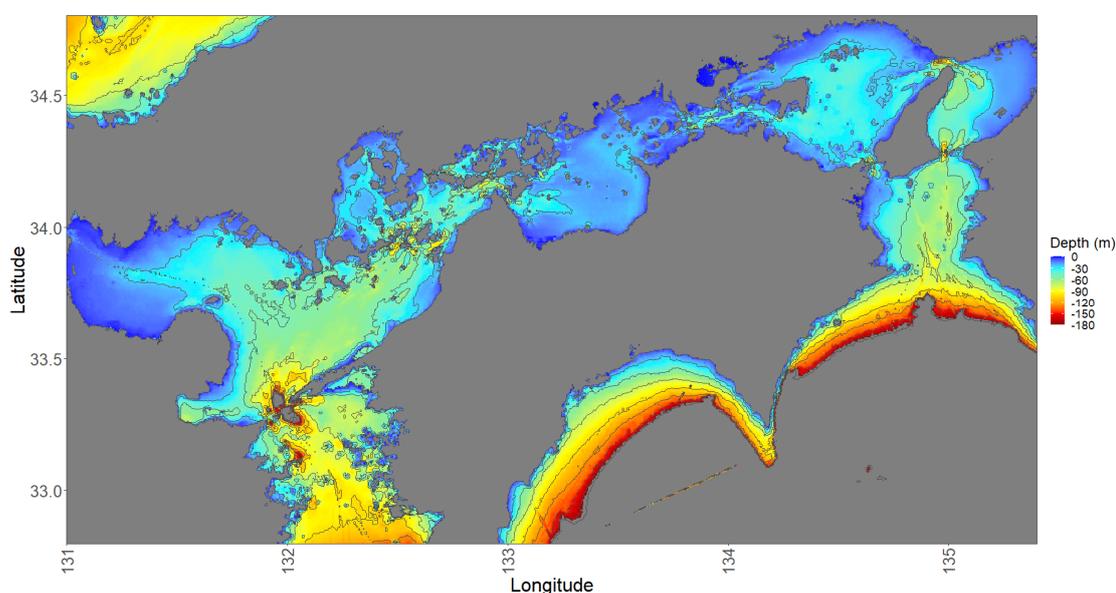


図 6-9. 瀬戸内海および周辺海域の水深図

灰色部分は陸地もしくは水深 180 m 以深であることを示す。

燧灘・備後灘放流群からは、放流尾数が多いこともあり、最も多くの再捕情報が得られたが、最も長く個体を追跡できた期間は放流後 70 日にとどまり、灘を越えるような長距離の移動を追うことはできなかった。燧灘の西側で放流された個体からは放流点の近くに限られた再捕情報がほとんどであったが、それらの事例は放流点の北側にある深場への移動を示していた（図 6-7, 6-9）。燧灘の東側で放流群された個体については、再捕情報が少ないものの、燧灘西側への移動が見られ、これも深場への移動を示していた（図 6-7, 6-9）。倉田（1986）が燧灘にて過去に行った標識放流調査では、標識個体は西側に位置する安芸灘や伊予灘、豊後水道において再捕されており、成長に伴う移動はやはり深場へと向かうものであった。

しかし、本調査においては、これまで燧灘・備後灘において倉田らの放流個体数（4,271 個体）を越える 6,560 個体もの標識個体が放流されたにもかかわらず、安芸灘・伊予灘以

西で再捕された個体は一切なく、近年は何らかの理由によって燧灘から安芸灘・伊予灘以西および以南への個体の移動がなくなっていることが懸念された。近年、安芸灘・伊予灘における本種の漁獲量は激減しており、伊予灘の西側海域では特に2020年以降は漁獲量が少なく、損益分岐点を下回ることから本種を狙った操業自体がほぼなくなってきていると聞く（佐藤 琢, 私信）。このような操業実態の変化によって安芸灘や伊予灘において再捕情報が得られなかった可能性はあるが、近年の海洋環境においては、他の生物的な要因（底質環境や種間関係等）等によって個体の安芸灘や伊予灘への移動がそもそもなかった可能性もあり、燧灘からの本種の移動の有無やパターンについては今後も調査を継続する必要がある。

備讃瀬戸・播磨灘放流群では、燧灘・備後灘放流群とは逆に、紀伊水道のある東方向への移動が確認され、その再捕のほとんどが播磨灘西部の深場であった（図 6-7, 6-9）。過去に瀬戸内海東部海域において行われた谷田ら（2003）や山本ら（2014）による標識放流調査の結果でも備讃瀬戸・播磨灘から東方および南方の深場への移動が観察されている。クルマエビの成長に伴う移動が深場への移動パターンであることを考えると、備讃瀬戸の中西部における水深の浅さが燧灘・備後灘放流群の西方への移動と備讃瀬戸・播磨灘放流群の東方への移動を分ける要因となっているのかもしれない（図 6-9）。

しかし、本調査においては備讃瀬戸・播磨灘放流群においても、最も長く個体を追跡できた期間は放流後72日にとどまり、瀬戸内海東部にて最も深場となる紀伊水道に至るような長距離の移動を追うことはできなかった。その原因のひとつとしては、本種資源の資源量減少が考えられる。瀬戸内海のなかでも瀬戸内海東部海域（紀伊水道や大阪湾）では漁獲量の減少が大きく（山本 2015）、それに起因して現在の紀伊水道では本種の漁場はごく限られたエリアしか残っていないと聞く（佐藤 琢, 私信）。当然、このような操業実態の変化によって再捕情報が得られにくい状況にはあったとは考えられるが、近年の海洋環境の変化が本種の生残や移動に影響を与えている可能性もあり、備讃瀬戸・播磨灘からの本種の移動の有無やパターンについても燧灘・備後灘と同様に今後も調査が必要であろう。

II-2-6-4 瀬戸内海における資源ユニットと地理的な個体群構造

上記の血縁解析や標識放流調査の結果から本種の瀬戸内海における資源ユニットについて考えると、瀬戸内海のクルマエビ資源は瀬戸内海中西部と瀬戸内海西部のふたつに大まかに分けられると考えられた。具体的には、主要な卵稚子供給海域である豊後水道から周防灘、伊予灘・安芸灘、広島湾、燧灘・備後灘にかけて分布する中西部ユニットとそれとは異なる卵稚子供給海域を有していると考えられる紀伊水道から大阪湾、備讃瀬戸・播磨灘にかけて分布する東部ユニットのふたつである。この推定結果は、本種の月別漁獲量や体長組成等の漁獲情報や干潟への稚エビの加入時期、標識個体の移動等の情報からこれまでに予測されていた分布パターンと一致する（倉田 1986, 谷田ら 2003）。

II-2-6 クルマエビの資源ユニットと地理的な個体群構造の推定

これまで中西部海域では豊後水道に、東部海域では紀伊水道に主要な産卵場があり、それらの両水道部から瀬戸内海の奥部へとむけて卵稚仔が供給されていることが様々な状況証拠から予測されていたが、そのことを科学的に示すことができずにいた。しかし本調査において、瀬戸内海の各海域間での遺伝的交流の差（個体間距離）とともに地理的な個体群構造（ソース・シンク構造）が把握され、中西部海域における「産卵場から着底場・生育場へのつながり」が明示されたことは、瀬戸内海の資源ユニット構造の解明につながる非常に大きな成果であった。その一方、これまで東部海域における主要な卵稚仔供給海域と考えられていた紀伊水道では、遺伝的多様性は比較的高いものの、その卵稚仔供給量は近年少ないことが推測された。これには近年の紀伊水道における本種資源量の低迷が関係しているのかもしれない。また、中西部海域における「産卵場から着底場・生育場へのつながり」に加えて、本調査の標識放流調査によって、周防灘から伊予灘、そして豊後水道への「着底場・生育場から産卵場へのつながり」が直接的に示されたことから、瀬戸内海西部海域（周防灘、伊予灘、豊後水道）の本種個体は明らかに同一資源ユニットに含まれることが示された。このことは西部海域における今後の資源管理措置の提案や実施、共同資源管理体制の構築に大きく貢献する成果である。

しかしその一方、本標識放流調査では、過去の調査で示されていた燧灘・備後灘から伊予灘・安芸灘への移動や備讃瀬戸・播磨灘から紀伊水道に至る移動は一切見られなかった。このことに対しては、いくつかの原因候補が考えられるが、近年の海洋環境下におけるそれら海域間での成長に伴う個体の移動・回遊の有無や程度は不明である。今後の更なる調査が必要な状況にあるものの、それら海域間での遺伝的交流の結果を踏まえて、つながりの明らかな西部海域に燧灘・備後灘を含めた中西部ユニットと紀伊水道・大阪湾に備讃瀬戸・播磨灘を含めた東部ユニットのふたつの資源ユニットが瀬戸内海の本種資源には存在すると考え、資源管理の推進を図っていくことが妥当と思われる。

各水産資源の資源ユニットを調べる際、「産卵場から着底場・生育場のつながり」についての調査結果と「着底場・生育場から産卵場へのつながり」についての調査結果が同じパターンを示さなかったり、片方の調査で得られたデータが不十分だったりすることがあると思われる。そのような場合は、各海域において利用可能な他の情報をあわせて考慮し、資源ユニットを推測する必要があるだろう。例えば、「産卵場から着底場・生育場のつながり」について遺伝子解析から情報が得られない際には、各海域間での産卵期や卵稚仔の発生時期を比較することによって「産卵場から着底場・生育場のつながり」をある程度は推測することができるかもしれない。また、「着底場・生育場から産卵場へのつながり」について標識放流から直接的に移動・回遊を示すことが難しい際には、各海域における漁獲量の動態や漁獲物の体長組成や漁獲時期の差などの漁獲情報から間接的に「着底場・生育場から産卵場へのつながり」を推測することができるだろう。

本調査結果から、瀬戸内海のクルマエビ資源はふたつの資源ユニットに分けられたが、血縁解析による調査結果に示されているように、両資源ユニットの境となる燧灘・備後灘

と備讃瀬戸・播磨灘の間は明確に分かれているわけではなく、その間では遺伝的交流はあり、そしてその程度は年変動することが認められた。資源評価や管理を行う際に利用される系群はその利用性質上、行政区域の影響を強く受けるため、その範囲は変化しにくい。一方、資源ユニットは対象種の生活史を通じた地理的分布パターンが形成する、生態的に強いつながりを有する個体の集団・まとまりであるため、例えば干潟や藻場の喪失、底質の変化、貧酸素水域の発生などによる生息地の断片化や水温上昇をはじめとした環境変化の影響を受けて容易に変化することが予想される。そのため、研究機関は対象種の資源状況に変化を認めた際は資源ユニットについて改めて調査する必要があるだろう。

ところで、本調査において利用したトラモアタグやID番号付きトラモアタグは、その装着に使用する取り付け器具「トラモアタグ専用アプリケーター」とともに、一般に販売が開始されている（佐藤 2020, 販売窓口は脚注参照^{*7}）。現在のところ、小型のトラモアタグは群識別に利用できるように10色のうちから色を選んで購入することができる。ID番号付きトラモアタグでは、新型タイプのもので購入可能で、6桁の英数字を指定して購入できるようになっている。また、天然海域での使用を目的に本タグを購入する際には、筆者（佐藤）のもとに上記販売窓口から販売情報が集まるような仕組みになっている。これによって、近隣海域間で同じ色のタグを使用することによって放流効果調査に問題が生じる状況の発生を事前に避けるように調整を行う。また、本タグを使用した標識放流に関する実施計画や実施内容については web 上^{*8}にて随時公表することによって、関係者間での情報共有を図っている。

II-2-7 総合考察

本事例集では、各資源に対する自主的な資源管理措置の推進の一助となることを目的に、新漁業法に基づく新たな資源管理システムの中で漁業者らが求められている効果的な自主的な資源管理措置の実施、その効果の検証・評価、および検証・評価に基づく管理措置法の高度化に必要な知見である1) 資源減少メカニズムと2) 資源ユニットおよび地理的な個体群構造についての調査事例を、瀬戸内海のクルマエビ資源をモデル種として紹介した。

本種の主に生態・繁殖生態学的な知見から資源減少メカニズムとして、1) 小型化に伴う再生産構造の変化に起因した再生産能力や資源加入成功率の低下と2) 生息密度の低下による雌雄の遭遇頻度の低下に起因した交尾の失敗のふたつが挙げられた。これらの資源減少メカニズムの解消に有効な漁業管理措置として、親資源の質の管理（体サイズ組成や年齢組成の保持・改善）につながる「体サイズ規制や禁漁区の設定」による大型雌の保護・育成および生息密度の維持・上昇が提案された。また、資源管理策のひとつとして、

^{*7} 株式会社 旭製作所 大竹オフィス; URL: <https://www.si.agi.co.jp/offices/ootake/>; 担当窓口: 橋本氏; Tel: 0827-52-5241

^{*8} https://www.fra.go.jp/gijutsu/project/production_engineering/tagging.html

II-2-7 総合考察

「早期での種苗放流の実施」が資源の再生産力の人為的底上げおよび資源造成に効果的であると考えられた。

資源減少メカニズムとそれに対して有効な資源管理措置が判明した次のステップは、各海域において導入されるべき適切な資源管理措置の選定だろう。その選定の指針のひとつとなりうるのが利用資源の地理的な資源構造（ソース・シンク構造）についての知見である。瀬戸内海における本種資源の場合、大型雌の保護・育成および生息密度の維持・上昇を目的とした「体サイズ規制や禁漁区の設定」は、本調査から主要な卵稚仔供給海域である推定された豊後水道において効果的で、その海域に導入すべき資源管理措置であると考えられる。再生産力の人為的底上げおよび資源造成を目的とした「早期での種苗放流の実施」は、個体群構造においてシンクであり、着底場・生育場として推定された卵稚仔供給海域以外の海域において特に導入されるべきだろう。

ただ、一般に「体サイズ規制や禁漁区の設定」は瀬戸内海のクルマエビ資源に対する上記のような目的ではなく、成長乱獲の予防および親資源の造成を目的として実施される場合が多く、そのような場合は、卵稚仔供給海域以外の着底場・生育場として推定された海域においても、例えば規制サイズを調整したうえで実施すべき資源管理措置であろう。しかし、着底場・生育場の海域における成長乱獲の予防を目的としたような資源管理措置は、利用海域の資源が属する資源ユニットとその地理的な個体群構造（ソース・シンク構造）について漁業者自身が把握していないとその導入に対する動機付けが十分ではなくなるということが予想される。利用資源の資源ユニットとその地理的な個体群構造についての知識は、資源の保護・育成を目的に獲り控え、保護した若齢個体が将来、利用海域以外の他海域にて親個体となり、その個体が産んだ卵稚仔が自身の利用海域に供給されることを漁業者に想像できるようにする。もし、それら知識が欠如しており、このようなイメージを漁業者が抱くことができなければ、成長乱獲を予防する資源管理措置の導入に対しては少なくとも前向きにはなれないと予想される。種苗放流の実施においても同様であり、放流種苗自体を自身が漁獲できなくても、それらが他海域にて親資源となり、将来、自身の利用海域への卵稚仔供給につながるイメージが持てれば、その実施に前向きになりうる。このように、自主的な資源管理措置の導入・実施には、漁業者が利用資源の資源ユニットとその地理的な個体群構造についての知見を有していることが大前提となる。

しかし、漁業者がこれら知識を有していても、それでも自主的な資源管理措置の導入に至るには大きな障害があると考えられる。それは同一資源を利用している漁業者間に生じうる疑念である。例えば、自身が資源の保護・育成を目的に獲り控えを行っても、個体の移動・回遊先の海域にて乱獲されれば、自身が獲り控えたことによる見返りを見込めなくなる。それゆえ、同一資源の利用者間で資源管理について同じ理念や方針をもって資源管理措置を実施できない状況下では、各海域での資源管理措置の導入は進まないことが容易に想像される。ここで必要となるのが、資源ユニットに基づく同一資源を利用している利害関係者の決定と共同資源管理体制の構築であり、これらは資源管理措置の導入と同時に

セットで実施されるべきステップである。利害関係者間での資源保護や資源造成に関する理念や方針の共有のもと、利害関係者間で各海域が導入・実施すべき資源管理措置に関して協議を重ねることによって初めて効果的な自主的資源管理措置の実施が現実的なものになるだろう。

同一資源を利用する各漁業者間による自主的な資源管理措置の導入・実施の次のステップは導入・実施された資源管理措置の効果の検証と評価、そしてそれに基づく資源管理措置の改良・高度化となる。本調査によって瀬戸内海のクルマエビ資源に対しては、主要な卵稚仔供給海域における1)「体サイズ規制や禁漁区の設定」による大型雌の保護・育成および生息密度の維持・上昇と2)「早期での種苗放流の実施」による再生産力的人為的底上げおよび資源造成が提案された。

これらがもし各海域で導入・実施された場合、それらの効果をどこでどのように検証・評価すべきだろう。上記1)については、資源管理措置のターゲットとなっている雌の体サイズ組成について、資源管理措置を導入・実施した海域において導入後におけるその変化を、漁業者との協力のもと研究機関がモニタリングしていくのが適当と考えられる。もし体サイズ組成に改善がみられない場合は、利害関係者間での協議のもと、体サイズ規制の修正や禁漁区の設定場所の変更などがおこなわれるべきであろう。同じく資源管理措置のターゲットとなっている生息密度についても、漁業者と研究機関が協力のもと、モニタリングを行い、それと同時に雌の交尾成功率についてもデータを得る必要がある。ただ、どちらのターゲットも、資源管理措置の効果のほかに、環境変動の影響も受けると考えられることから、資源管理措置の導入前と導入後における中・長期間における調査データを比較し、資源管理措置の効果を慎重に検証・評価すべきである。また、できるならば、各シンク海域において資源管理措置の導入によって増加を期待する卵稚仔供給量のモニタリングデータがセットであることが好ましい。

上記2)がターゲットとしているものは資源造成そのものであることから、種苗放流が実施される着底場・生育場海域に加えて、その着底場・生育場からの移動・回遊先となる産卵場までの海域において、標識を用いた放流効果調査の実施が求められる。上記1)と2)のどちらの資源管理措置についても、その効果を検証・評価するには広範な海域において調査を実施することが必要となるため、利害関係者間での連携が必要不可欠となる。このように広い海域におよぶ調査もさることながら、利害関係者間での連携も求められる広域回遊種の資源管理の実施には、行政区域を越えて調査研究を実施する大学や国の研究機関による先導が要されるだろう。

上記のように、自主的な資源管理措置の導入・実施や共同資源管理体制の構築、資源管理措置の効果の検証・評価には、対象種の資源ユニットやその地理的な個体群構造についての知見がなくては進まないことがわかる。しかし、現在、利用されている水産資源の多く、特に特定水産資源でない沿岸資源の多くでは、資源ユニットやその地理的な個体群構造についての知見が不足しているのが現状である。新漁業法に基づく新たな資源管理シス

II-2-7 総合考察

テムの中で効果的な資源管理を推進していくためには、様々な研究機関が連携して資源減少メカニズムや資源ユニットとその地理的な構造等の把握に取り掛かっていく必要がある。近年強化された資源評価のための枠組みに加え、上記についての調査研究も着実に推進していくための枠組みが早急に整備されるべきだろう。

II-2-8 謝辞

本事例集に掲載された調査の実施にご協力いただいた徳丸 泰久氏、中尾 拓貴氏、崎山 和昭氏、濱田 真悠子氏、小谷 奈央氏、和田 宗一郎氏、森田 将伍氏、堤 憲太郎氏、木村 聡一郎氏、内海 訓弘氏、堀切 保志氏、白樫 真氏、山本 桂伊氏、林 享次氏、西山 雅人氏、中川 彩子氏、菅沼 倫美氏、安部 憲人氏、宇都宮 のぞみ氏、伊藤 龍星氏、日高 悦久氏をはじめとした大分県農林水産研究指導センターおよび大分県総務部北部振興局、東部振興局、中部振興局の方々、高島 景氏、関谷 真一氏、渡邊 昭生氏、渡部 祐志氏をはじめとした愛媛県水産研究センターの方々、山本 昌幸氏、西岡 俊洋氏、高砂 敬氏、植田 悠太氏、牧野 弘靖氏、藤田 辰徳氏をはじめとした香川県水産試験場の方々、上田 幸男氏、吉岡 拓也氏、安藤 大輔氏をはじめとした徳島県立農林水産総合技術支援センターの方々、池田 健太郎氏、合戸 賢利氏をはじめとした大分県佐伯市農林水産部水産課の方々、松原 幸一代表取締役社長をはじめとした姫島車えび養殖株式会社の方々、松本 昌和代表取締役社長をはじめとした松本水産株式会社の方々、大分県漁業協同組合中津支店、宇佐支店、豊後高田支店、真玉支店、香々地支店、杵築支店、日出支店、佐伯支店、鶴見支店、米水津支店、山口県漁業協同組合 光支店、壬生川漁協、丸亀市漁協、鴨庄漁協、牟礼漁協、さぬき市漁協、椿泊漁協の方々、阪地 英男氏、羽野 健志氏、大久保 信幸氏、伊藤 克敏氏、井上 誠章氏、大古 真早美氏、松本 亜矢子氏、吉川 颯氏、足立 賢太氏をはじめとした水産研究・教育機構の方々に心から感謝の意を表します。

なお、本事例集に掲載された調査結果は、EEZ 内資源・漁獲管理体制強化事業（2018～2020 年度）および新たな資源管理システム構築促進事業のうち沖合・遠洋漁業における自主的資源管理体制高度化事業（2021～2022 年度）、水産資源調査・評価推進委託事業のうち資源管理協議会事業（2023 年度）に加えて、資源・漁獲情報ネットワーク構築事業（2018～2020 年度）や水産資源調査・評価推進委託事業（2019 年度）によって得られた成果です。

II-2-9 引用文献

厚地 伸・大富 潤 (2003) 八代海南部におけるクルマエビの水深帯別体長組成、分布および移動について. 水産海洋研究, **67**, 29-36.

- Aglieri, G, Papetti C, Zane L, Milisenda G, Boero F, Piraino S (2014) First Evidence of Inbreeding, Relatedness and Chaotic Genetic Patchiness in the Holoplanktonic Jellyfish *Pelagia noctiluca* (Scyphozoa, Cnidaria). PLoS ONE, 9(6): e99647.
- Belkhir, K., V. Castric, F. Bohomme (2002) IDENTIX, a software to test for relatedness in a population using permutation methods. Mol. Ecol. Notes, **2**, 611-614.
- Cockerham, C. C. (1973) Analyses of gene frequencies. Genetics, **74**, 679-700.
- Excoffier, L., P. E. Smouse, J. M. Quattro (1992) Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. Genetics, **131**, 479-491.
- Fenberg P. B., K. Roy (2008) Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvestings: how much do we know? Mol. Ecol, **17**: 209–220.
- Hamasaki, K., S. Kitada (2006) A review of kuruma prawn *Penaeus japonicus* stock enhancement in Japan. Fish. Res., **80**, 80-90.
- 林 健一 (1981) 日本産エビ類の分類と生態. 海洋と生物, **17**, 452-455.
- Hedgecock, D and Pudovkin AI. (2011) Sweepstakes Reproductive Success in Highly Fecund Marine Fish and Shellfish: A Review and Commentary. Bull. Mar. Sci., **87**, 971-1002.
- 今井利為 (1986) 東京湾クルマエビの研究-I 産卵期・生物学的最小型. 神水試研報, 1986, **7**, 1-4.
- 橘高二郎 (1996) 幼生飼育. 「エビ・カニ類の増養殖. 基礎科学と生産技術」橘高二郎・隆島史夫・金澤昭夫編, 恒星社厚生閣, 東京. 136-187.
- 倉田 博 (1986) クルマエビ栽培漁業の基礎知識. 第1章 クルマエビの生活. さいばい叢書 クルマエビ栽培漁業の手引き (クルマエビ栽培漁業の手引き検討委員会編), 日本栽培漁業協会, 東京. 1-33.
- Liu, J-X, Ely B (2009) Sibship reconstruction demonstrates the extremely low effective population size of striped bass *Morone saxatilis* in the Santee-Cooper system, South Carolina, USA. Mol. Ecol., **18**, 4112–4120.
- Mathieu, E, M. Autem, M. Roux, F. Bonhomme (1990) Épreuves de validation dans l'analyse de structures génétiques multivariées: comment tester l'équilibre panmictique? Revue de Statistique Appliquée, **38**, 47-66.
- 森川 晃・村瀬慎司 (2001) 有明海島原半島沿岸域におけるクルマエビ人工種苗の放流効果の検討. 長崎県水産試験場研究報告, **27**, 9-15.
- 中村 薫 (1996) 成熟機序. 「エビ・カニ類の増養殖. 基礎科学と生産技術」橘高二郎・隆島史夫・金澤昭夫編, 恒星社厚生閣, 東京. 115-133.
- 中野平二・河邊 博・梅沢 敏・桃山和夫・平周三登里・井上 潔・大迫典久 (1994) 1993年に西日本で発生した養殖クルマエビの大量死: 発生状況および感染試験. 魚病研究, **29**, 135-139.

- Nei, M. (1973) Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **70**, 3321-3323.
- Ortega-Villaizán Romo, M. D. M., M. Aritaki, S. Suzuki, M. Ikeda, T. Asahida, N. Taniguchi (2006) Genetic population evaluation of two closely related flatfish species, the rare barfin flounder and spotted halibut, along the Japanese coast, *Fish. Sci.*, **72**, 556-567.
- Pennington, J. T. (1985) The ecology of fertilization of echinoid eggs: the consequences of sperm dilution, adult aggregation, and synchronous spawning. *Biol. Bull.*, **169**, 417-430.
- Perez-Enriquez, R. M., Takemura, K. Tabata, N. Taniguchi (2001) Genetic diversity of red sea bream *Pagrus major* in western Japan in relation to stock enhancement. *Fish. Sci.*, **67**, 71-78. Perez-Enriquez, R. M., N. Taniguchi (1999) Genetic structure of red sea bream (*Pagrus major*) population off Japan and the southwest pacific, using microsatellite DNA markers. *Fish. Sci.*, **65**, 23-30.
- Queller, D. C., K. F. Goodnight (1989) Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution*, **43**, 258-275.
- Ritland, K. (2000) Marker-inferred relatedness as a tool for detecting heritability in nature. *Mol. Ecol.*, **9**, 1195-1204.
- Rowe, S., J. A. Hutchings (2003) Mating systems and the conservation of commercially exploited marine fish. *Trends Ecol. Evol.*, **18**, 567-572.
- Sato, T. (2012) Impacts of large male-selective harvesting on reproduction: illustration with large decapod crustacean resources. *Aqua-BioSci. Monogr.*, **5**, 67-102
- Sato, T., K. Hamano, T. Sugaya, S. Dan (2017) Effects of maternal influences and timing of spawning on intraspecific variations in larval qualities of the Kuruma prawn *Marsupenaeus japonicus*. *Mar. Biol.*, **164**, 70.
- Sato, T., K. Ishihara, T. Shimizu, J. Aoya, M. Yoshida (2018) Laboratory Scale Culture of Early-Stage Kuruma Shrimp *Marsupenaeus japonicus* Larvae Fed on Thraustochytrids *Aurantiochytrium* and *Parietichytrium*. *J. Shellfish Res.*, **37**, 571-579.
- Sato, T., T. Sugaya, H. Yoshikawa (2020) Novel method of tagging the kuruma prawn *Penaeus japonicus* with a trans-molting retentive external eye (TRAMORE) tag. *Fish. Res.*, **225**, 105482.
- Schunter, C, Pascual M, Garza JC, Raventos N and Macpherson E (2016) Kinship analyses identify fish dispersal events on a temperate coastline. *Proc. R. Soc. B*, **281**, 20140556.
- Sekino, M., M. Hara (2001) Application of microsatellite markers to population genetics studies of japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Mar. Biotechnol.* **3**, 572-589.
- Sugaya, T., M. Ikeda, N. Taniguchi (2002a) Relatedness structure estimated by microsatellites DNA and mitochondrial DNA polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphisms analysis in the wild population of kuruma prawn *Penaeus japonicus*. *Fish. Sci.*, **68**, 793-802.

- Sugaya, T., M. Ikeda, Y. Hideshi, N. Taniguchi (2002b) Inheritance mode of microsatellite DNA markers and their use for kinship estimation in kuruma prawn *Penaeus japonicus*. *Fish. Sci.*, **68**, 299-305.
- Sugaya, T., M. Sato, E. Yokoyama, Y. Nemoto, T. Fujita, H. Okouchi, K. Hamasaki S. Kitada. (2008) Population genetic structure and variability of Pacific herring *Clupea pallasii* in the stocking area along the Pacific coast of northern Japan. *Fish. Sci.*, **74**, 579-588.
- 佐藤 純 (2012) クルマエビのホワイトスポット病 WSD (White spot disease) の防除対策に関する研究. *水研研報*, **36**, 57-106.
- 佐藤 純・虫明敬一・森広一郎・有元 操・今泉圭之輔・西澤豊彦・室賀清邦 (1999) クルマエビの種苗生産過程における PAV の発生状況. *魚病研究*, **34**, 33-38.
- 水藤勝喜 (2014) クルマエビの生殖年周期と産卵数. 「クルマエビ類の成熟・産卵と採卵技術」 奥村卓二・水藤勝喜編, 愛知県水産業振興基金, 愛知. 48-55.
- 谷田圭亮・池脇義弘・青山英一郎・奥山芳生・野坂元道・藤原宗弘 (2003) 瀬戸内海東部海域における放流クルマエビの移動と成長. *栽培技研*, **31**, 25-30
- 田染博章・能津純治 (1970) 豊後水道におけるクルマエビの研究—2 産卵期について. *大分県水試調研報*, **7**, 1-10.
- Turner, T. F., L. R. Richardson, J. R. Gold (1999) Temporal genetic variation of mitochondrial DNA and the female effective population size of red drum (*Sciaenops ocellatus*) in the northern Gulf of Mexico. *Mol. Ecol.*, **8**, 1223-1229.
- 徳丸泰久 (2009) 大分県瀬戸内海域におけるクルマエビの成熟. *大分県水試調研報*, **2**, 17-31.
- Tsoi, K. H., K. Y. Ma, T. H. Wu, S. T. Fennessy, K. H. Chu, T. Y. Chan (2014) Verification of the cryptic species *Penaeus pulchricaudatus* in the commercially important kuruma shrimp *P. japonicus* (Decapoda: Penaeidae) using molecular taxonomy. *Invertebr. Syst.*, **28**, 476-490.
- 佃 政則・大隅 斉 (2011) 佐賀県有明海におけるクルマエビ漁業-II. *佐有水研報*, **25**, 9-16.
- 上田幸男・石田陽司・渡辺健一・広沢 晃・森 啓介・福永 稔 (1993) 紀伊水道におけるクルマエビ、ヨシエビ、クルマエビの生態と漁業 (地域重要資源調査). *徳島県水産試験場事業報告書 平成3年度*. 88-118.
- Wang, J. (2002) An estimator for pairwise relatedness using molecular markers. *Genetics*, **160**, 1203-15.
- Wang, J. (2017) Estimating pairwise relatedness in a small sample of individuals. *Heredity*, **119**, 302-313.
- Wang, P., B. Chen, J. Zheng, W. Cheng, H. Zhang, J. Wang, Y. Su, P. Xu, Y. Mao (2020) Fine-scale population genetic structure and parapatric cryptic species of kuruma shrimp (*Marsupenaeus japonicus*), along the northwestern Pacific coast of China. *Front. Genet.*, **11**, 118.
- Weir, B. S., C. C. Cockerham (1984) Estimating f-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**, 1358-1370.

II-2-9 引用文献

Wright, S. (1922) Coefficients of inbreeding and relationship. *Am. Nat.*, **56**, 330-338.

Wright, S. (1951) The general structure of population. *Annals of Eugenics*, **15**, 323-354.

八柳健郎・前川兼佑 (1955) 山口県瀬戸内海に於ける重要生物の生態学的研究 第8報 瀬戸内海産クルマエビ *Penaeus japonicus Bate* の生態. 山口県内海水試調査研究業績, **7**, 1-15.

山本昌幸 (2015) 瀬戸内海におけるクルマエビ漁業の現状と栽培漁業における問題点. *日水誌*, **81**, 205-372.

山本昌幸・野口大毅・小畑泰弘・菅谷琢磨・高木基裕 (2014) 瀬戸内海東部における DNA マーカーによるクルマエビの放流効果推定. *水産増殖*, **62**, 393-405.