

長崎県沿岸域における水温上昇とウニの摂食による
藻場の衰退がアワビ資源に及ぼす影響

Degradation of Macroalgal Beds by Rising Sea Water Temperature
and Sea Urchin Grazing and Its Effect on Abalone Resources around
Nagasaki Prefecture Coast

2015年7月

長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科

清本節夫

目次

第 1 章	総合緒言	1
第 2 章	壱岐市郷ノ浦町における水温の変動と藻場の変化	4
第 3 章	長崎県橘湾沿岸におけるムラサキウニの個体群動態とウニ類の現存量が海藻の密度に与える影響	
3-1	ムラサキウニの個体群動態	35
3-2	大型褐藻類の密度に及ぼすウニ類の現存量と水温の影響	58
第 4 章	海藻群落によるクロアワビとメガイアワビの成熟と成長の差異	76
第 5 章	北松浦郡小値賀町沿岸における藻場の変化に伴うアワビ類 3 種の資源量の減少	
5-1	大型褐藻藻場の消失に伴うアワビ資源量の減少	99
5-2	マダカアワビ漁獲量の推定の試み	113
第 6 章	総合考察	120
	謝辞	127
	引用文献	128

第1章

総合緒言

海水温の上昇

日本沿岸の表面水温は上昇傾向にあるとされ、気象庁(2013)によると、この100年間で日本近海の海域平均海面水温は1.08℃上昇し、世界全体の平均上昇率よりも高い。九州西岸域を含む東シナ海北部の上昇率は+1.22℃/100年と日本近海の平均を上回っており、特に冬季の水温の上昇(+1.55℃/100年)が顕著であるとされる。また、IPCCの予測では、21世紀末までに海面から水深100mまでの水温は0.6–2.0℃上昇するとされる(気象庁, 2015)。このような水温の上昇は多くの水産生物に影響を与えると推定されている(桑原ら, 2006)。

藻場の変化

1990年代以降、各地で藻場の衰退が報告されている。環境庁(現環境省)により実施された、1978年の自然環境保全基礎調査の藻場調査による全国の藻場面積と1989–91年に実施された自然環境基礎調査における全国の藻場面積とを比較すると、全国の藻場面積の3.2%にあたる6400haの藻場が消失し、消滅藻場面積が大きい海域として天草灘、有明海、日向灘の九州沿岸も挙げられている(横浜と相生, 1994)。また、2000年以降に発表された藻場調査の結果で、1989–1990年の自然環境保全基礎調査と比較可能な藻場面積を集計すると、全国で41.6%の藻場について2000年以降の情報が得られ、このうち22.1%が減少していた(秋本, 2009)。特に、九州西岸・本州南部太平洋沿岸では43%の藻場で情報が得られ、減少率が44.7%と最も大きかった(秋本と松村, 2010)。

長崎県沿岸においては、1985年には既に長崎県水産試験場による藻場回復の取り組みが行われ、藻食性魚類であるブダイ *Calotomus japonicus* が藻場造成を妨げるとする報告がなされている(四井と前迫, 1985)。1998年には長崎県下の広い範囲でアラメ *Eisenia bicyclis* とカジメ類(カジメ *Ecklonia cava*, クロメ *E. kurome*)の葉状部欠損現象が発生した(桐山ら, 1999)。その後、アラメ・カジメ類の衰退とノコギリモク *Sargassum macrocarpum* の藻場への変化、ホンダワラ類から構成される藻場における構成種数の減少、亜熱帯性ホンダワラ類を含む「春藻場」(春から初夏には藻場を形成するがそれ以外の季節はほぼ付着器のみとなり磯焼けのような景観を呈す)の拡大が報告されている(桐山ら, 2006; 吉村ら, 2009; 2010)。

藻場の減少の原因として、高水温、ウニ類と藻食性魚類による食害、光量の減少、栄養塩

濃度の低下等があげられている (藤田, 2010)。水温の上昇は海藻の成長に悪影響を与えることが室内実験から推定されており, 多くの藻場構成種では 28–31 °C が生育上限水温とされる (原口ら, 2005)。また, 伊豆半島沿岸では黒潮の接岸によりカジメが消失することが知られており (河尻ら, 1981), 2013 年夏には長崎県から山口県にかけての広い範囲で水温が 30 °C を超え (福岡管区気象台, 2014), アラメ・カジメ類の衰退をもたらした (村瀬, 2014; 八谷ら, 2014)。

1998 年の長崎県下における葉状部欠損現象では藻体に残された採食痕から藻食性魚類の関与が疑われ (桐山ら, 1999), 造成藻場におけるサガラメ *Eisenia arborea* 衰退の原因を藻食性魚類の食害とした報告 (増田ら, 2000), 天然海域における藻場で藻植性魚類による採食の影響を調査した例がある (荒武, 2010; 野田ら, 2014)。藻食性魚類は低水温では採食行動が不活発になること (桐山ら, 2001; 山内ら, 2009) から, 冬季の水温上昇は藻食性魚類の活動期間の延長をもたらすとされ, Yamaguchi et al. (2010) は近年の水温上昇により藻食性魚類の活動期間が 3 か月ほど延長したと推定している。

現在, 日本各地で藻場造成の取り組みが行われており, 多くの場所で高密度に生息し磯やけを持続させるウニ類の制御による藻場造成が行われている (藤田ら, 2008)。暖流域において磯やけを持続させていると考えられている種は主にムラサキウニ *Anthocidaris crassispina* とガンガゼ類 (ガンガゼ *Diadema setosum*, アオスジガンガゼ *D. savignyi*; Cho et al., 2014 も参照) である (藤田ら, 2008)。このうち, ムラサキウニは漁獲対象種であるが, 密度が高すぎる場合には磯やけを持続し, 餌量不足から生殖腺の発達が悪く水産的な価値がないため, 漁獲されない (Osako et al., 2006)。ウニ類が高密度になる原因に関しては, キタムラサキウニ *Strongylocentrotus nudus* では夏季の高水温が加入量の増大をもたらすことが報告されているが (Agatsuma et al., 1998), ムラサキウニでは明らかにされた事例はない。また, ムラサキウニ, ガンガゼについては摂餌速度は水温の上昇とともに増大するため, 水温の上昇が海藻に対する影響の増大をもたらすと考えられる (大塚, 2006; 海洋生物環境研究所, 2012) が, 野外において調査された事例は少ない (道津ら, 2002)。

アワビ類の変化

九州西岸域にはアワビ類 3 種 (クロアワビ *Haliotis discus discus*, メガイアワビ *H. gigantea*, マダカアワビ *H. madaka*) とトコブシ *Haliotis diversicolor*, イボアナゴウ *H. varia*, チリメンアナゴウ *H. crebrisculpta* が生息し (奥谷, 2000), おもにアワビ類 3 種が漁獲対象種とされる。この 3 種に寒流域に生息するエゾアワビ *H. discus hannai* を加えた 4 種の漁獲量は農林統計では区別されずにアワビ類でまとめられている。長崎県におけるアワビ類の年間漁獲量は 1960 年台に増加し, 800 t 前後で推移した後, 1980 年代後半に急激に減少し, その後も減少傾向に歯止めがかかっていない (九州農政局長崎農政事務所, 1971–2010)。

1980年代後半から1990年代前半の減少については、おもに乱獲の観点から考察が行われており(藤井, 2002; 堀井ら, 2008), 漁業の影響が大きいと考えられている。しかし, 2000年代以降の減少については, 長崎県下で藻場の衰退が報告されている時期に重なることから, 藻場の衰退の影響も無視できないと考えられる。アワビ類の主要な餌料と考えられるアラメ・カジメ類(野中と岩崎, 1969)の消滅した高知, 和歌山, 静岡の海域ではアワビ類の漁獲量が急激に減少したことが報告されている(河尻ら, 1981; Serisawa et al., 2004; 長谷川, 2005; 木村と山内, 2009)。しかし, 長崎県沿岸で見られる, アラメ・カジメ類からなる藻場からホンダワラ類の1種であるノコギリモクの藻場への変化, あるいは, 特定の季節のみ形成される春藻場への変化がアワビ類にもたらす影響は不明である。

本論文は, 本章に続く5章からなる。まず, 第2章では現地で測定した水温と, アラメ・カジメ類の消長, 及び, ノコギリモクの現存量と主枝長の年変動から, 水温の上昇が藻場に及ぼす影響を検討する。第3章では海藻に大きな影響を及ぼすことが明らかになっているムラサキウニについて個体群動態を明らかにするとともに, ウニ類の現存量と海藻の密度について水温を加味した解析を行い, 水温上昇がウニ類の摂食活動を通じて海藻に及ぼす影響が増大した可能性を検討する。第4章では藻場のタイプ別に採集したアワビ類の成熟と成長を比較することでタイプの異なる藻場が有するアワビ類に対する餌料価値を評価し, 藻場の変化が及ぼす影響を検討する。第5章では長期にわたる海藻のモニタリング調査とアワビ類の漁獲量から, 藻場の優占種がアラメ・カジメ類からノコギリモク, さらに小型海藻へと変化したことが, アワビ類の資源に及ぼした影響をアワビ類3種について検討する。第6章では本研究の結果得られた水温の上昇が藻場に及ぼす直接的, 間接的な影響の推定と藻場の維持のために人為的に可能な対処について議論する。また, 藻場の変化がアワビ類に及ぼす影響と今後必要な資源管理と増殖の手法について議論する。最後に, 残された問題点について整理し, 今後の課題に触れる。

第2章

宍州市郷ノ浦町における水温の変動と藻場の変化

1. 緒言

藻場は沿岸岩礁域における重要な一次生産の場であり、アワビ、ウニ、サザエ *Turbo cornutus* など植食性無脊椎動物の生息場やメバルなどの成育場としても重要である(布施, 1962)。近年、九州沿岸、四国、本州南岸域では藻場面積の大幅な減少が報告されている(秋本と松村, 2010)。藻場構成種であるコンブ目海藻のアラメ *Eisenia bicyclis*、カジメ類(カジメ *Ecklonia cava* とクロメ *E. kurome*) はアワビ、サザエ、ウニなどの好適な餌料であることが知られており(菊地ら, 1967; 野中と岩崎, 1969; Uki et al., 1986)、静岡県、高知県、和歌山県ではコンブ目海藻の衰退に伴い、アワビの漁獲量が大きく減少した(河尻ら, 1981; Serisawa et al., 2004; 長谷川, 2005; 木村と山内, 2009)。

藻場の衰退の原因として、水温の上昇、藻食性魚類の影響、ウニ類の増加などが挙げられている(藤田ら, 2010a)。藻場を構成する大型褐藻類(コンブ目およびチガイ目海藻)において、成長や光合成量に対する水温の影響が室内培養実験により調べられており、これをもとに各種海藻の生息適温と生息上限水温が明らかにされている。生息上限水温はコンブ目のアラメでは 29 °C (村瀬ら, 2005; 馬場, 2010)、クロメでは 28 °C (村瀬ら, 2005)、ホンダワラ類のノコギリモク *Sargassum macrocarpum* で 31 °C (原口ら, 2005) などとされており、近年の海水温上昇(気象庁, 2013; 福岡管区気象台, 2014)により、生息上限水温に近づき、年によっては超える事態となっている(村瀬, 2014)。

藻食性魚類の影響に関して、ヤツマタモク *S. patens* の養殖試験(新村, 1981)、あるいは、藻場造成(大野と石川, 1982; 四井と前迫, 1985; 木村, 1986)において藻食性魚類の被害を受けることが報告されていたが、1998年以降、藻場の衰退の際にアラメ、サガラメ *Eisenia arborea*、カジメ、クロメの葉状部に魚類の採食痕が残されてることから藻食性魚類が藻場衰退の原因の一つとされている(藤田ら, 2010b)。野外観察の結果から、アイゴ *Siganus fuscescens* やブダイ *Calotomus japonicus* によるコンブ目海藻への影響は秋に顕著であることが報告されている(大野と石川, 1982; 増田ら, 2000; 木村と山内, 2009; 荒武, 2010)。また、水槽内での飼育実験から、水温と採餌量との関連が明らかになっており(桐山ら, 2001; 川俣と長谷川, 2006)、低水温では採食しないことが明らかにされている。野外におけるバイオテレメトリー調査からも、水温の低下が行動を非活発にすることが報告されており(山口ら, 2006)、近年の水温上昇が藻食性魚類の活動期間を長期化しているという指摘もある(Yamaguchi et al., 2010; 吉村, 2013)。

長崎県沿岸では、1980年代に実施された藻場造成においてブダイが造成を妨げている

ことが報告されたが (四井と前迫, 1985), 1998 年にアラメ・カジメ類において葉状部が欠損する現象が県下の多くの地点で報告され (吉村と清本, 1999; 桐山ら, 1999), 藻体に残された採食痕から藻食性魚類の関与が指摘された (桐山ら, 2001)。その後, 長崎半島先端の野母崎地区ではアラメ・カジメ類の消失後, ノコギリモクの藻場に変化し (桐山, 2009a; 吉村, 2010), 小値賀町地先ではノコギリモクも消失した (第 5 章第 1 節)。一方で, 壱岐地区では 1998 年の衰退の後, 2005 年以降, アラメ・カジメ類が回復する (桐山, 2009a) など, 地域によってその後の構成種の変化に違いが見られている。

ノコギリモクのクロアワビ *Haliotis discus discus* に対する餌料価値はアラメの半分程度とされるが (内場, 1985), 高い生産力があり (谷口と山田, 1978; Murase & Kitoh, 1998), 長崎県沿岸においては, アラメ・カジメ類が消失した後も藻場を形成する (桐山, 2009a; 吉村ら, 2010)。しかし, 長期にわたる観察例は少なく, 水温変動や藻食性魚類による採食がどのような影響を与えるのか不明である。ノコギリモクは他の多くのホンダワラ類と同様に, 茎から複数の主枝を出し, 伸長した後に生殖器床を付け流失する (谷口と山田, 1978; Murase & Kitoh, 1998)。このため, 主枝が萌芽した後に成熟するまでの期間によって, 水温や魚類の採食の影響は, 異なると考えられる。しかし, 主枝がいつ萌芽し, その後, どれくらいの期間で成熟し流失するのかを明らかにした事例は, 近縁のヨレモク *S. siliquastrum* に関して福岡県津屋崎での報告はあるものの (Nanba & Okuda, 1993), ノコギリモクに関して明らかにした事例はない。

そこで, アラメとノコギリモクの藻場が残存している壱岐市郷ノ浦町地先において両種の調査を行い, 現存量の変動と水温との関係, 植食性魚類の影響の有無について検討した。

2. 調査地と方法

調査地: 調査は壱岐市郷ノ浦町の和歌地先と坪地先において実施した (Fig. 2-1)。和歌地先は北西側が開けており, 冬季の季節風の影響を強く受ける。和歌漁港の防波堤の沖側には水深 3 m までの浅い転石が沖合約 80 m まで広がり, 150 m までは傾斜が急な転石, 200 m までは傾斜の緩やかな砂混じりの転石で, 約 200 m の水深 12 m で砂となる。調査を開始した 2004 年には水深 3 m の転石帯はアラメが, 水深 10 m 付近はカジメもしくはクロメが優占する藻場であった。坪地先は壱岐島南西岸に位置し, 沖側に島嶼や浅瀬があることから波あたりが弱い。ここには浅場にはヒジキ *S. fusiforme*, イソモク *S. hemiphyllum*, マメタワラ *S. piluliferum*, ヨレモク, トゲモク *S. micracanthum*, ホンダワラ *S. fulvellum*, クロメなどの大型褐藻類が繁茂しており, 水深 5 m 以深はノコギリモクが優占し, クロメ, ヤツマタモクおよび春にワカメ *Undaria pinnatifida* がわずかに混生していた。

水温: 2005 年 3 月 16 日から 2014 年 9 月 26 日まで, 和歌地先に設置されている石詰め礁

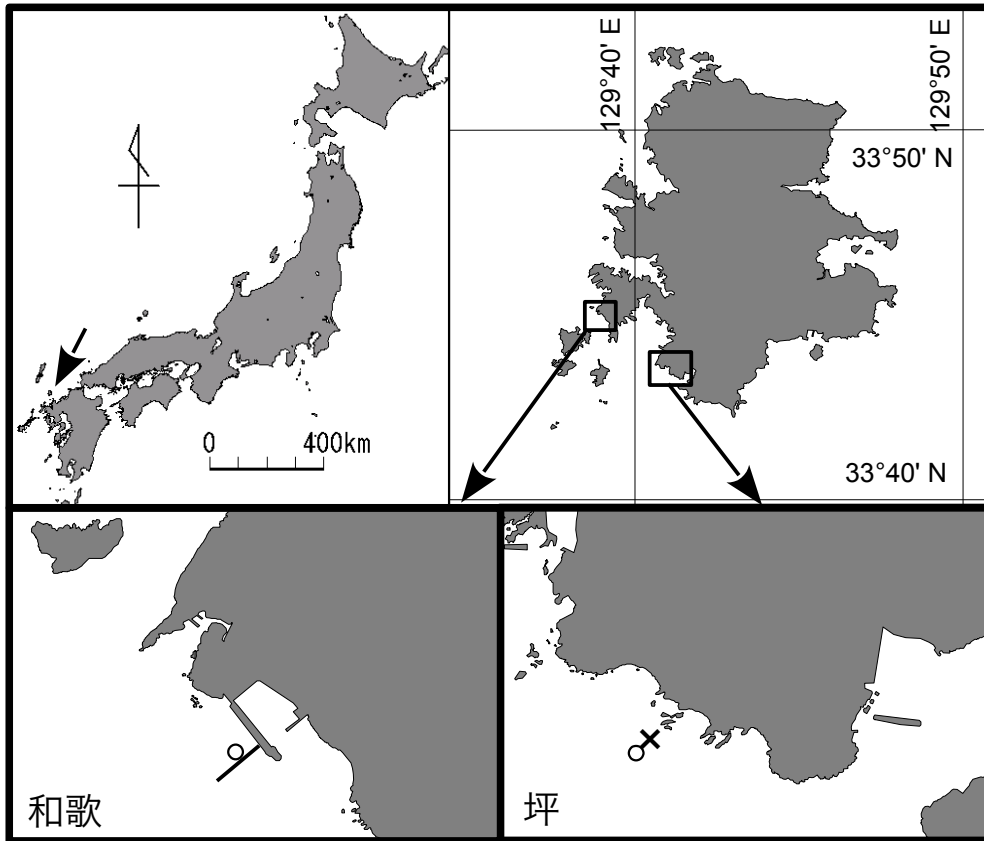


Fig. 2-1. 調査地。壱岐市郷ノ浦町の和歌地先と坪地先。両地先の○は水温計の設置場所を，和歌地先の直線は測線を，坪地先の×はノギリモクの採集地点を示す。

(平均水深約 2.5 m) に自記記録式の水温・水深計 (JFE アレック, ATD-HR) を設置し, 10 分ごとに水温の測定を行った。得られた水温から, 1 日毎の平均水温 (以下, 日平均水温), 各月日の 9 年間の平均値 (以下, 全期日平均水温), 測定日ごとの全期日平均水温からの偏差を求めた。また, 全期日平均水温の最高値が 27.7 °C, 最低値が 13.6 °C であったことから, 高水温および低水温の指標として, 各年ごとに 28 °C を超えた頻度, 及び, 13 °C 以下の頻度を求めた。

坪地先において, 2009 年 8 月 3 日から 2014 年 6 月 4 日まで水深約 8 m の人工礁に自記記録式水温計 (Onset 社, TidBit) を設置し, 20 分から 1 時間の間隔で測定し, 日平均水温を求めた。この結果から和歌地先と坪地先の日平均水温を比較した。

アラメ: 2006 年 7 月 25 日から 2013 年 12 月 23 日までの間, 年に 3–9 回, 和歌地先の水深 2 m 付近のアラメ群落からアラメ成体を, 原則として 10 本採集した。採集したアラメは持ち帰り, 全長, 最大側葉長を 0.1 cm 単位で, 湿重量を 1 g 単位で測定した。2007 年 10 月以降は子嚢斑の有無を確認した後, 子嚢斑の有無別に側葉数を計数し, アラメの枝から基部を含めて側葉部を切り取り, 湿重量を 1 g 単位で測定した。アラメ・カジメ類の衰退に藻食性魚類による採食が関与していると考えられていること (四井と前迫, 1985; 中山と新井, 1999; 増田ら, 2000) から, 2010 年 9 月からは, 魚類による弧状の明瞭な採食痕 (桐山ら, 2001) が残る側葉数を計数し, 全側葉数に対する割合を求めた。

大型褐藻類とムラサキウニの分布: 2004–2014 年に, 年 1 回, 和歌漁港の防波堤に定点を定め, そこから 200 m の測線を沖合方向にのばし, 片側 1 m に分布するアラメ, カジメ類 (カジメ, クロメ), これらの種を判定できない幼体, 及び, ホンダワラ類をノコギリモクとその他のホンダワラ類に分けて計数した。その際に, アラメ, カジメ類, ノコギリモクについては葉状部のない個体数も計数した。また, 2007 年を除き, ムラサキウニの個体数も同様に計数した。計数はいずれも 10 m ごとに行った。

ノコギリモク: 坪地先の水深 8 m のノコギリモク群落で, 2007–2014 年に, 年に 6–8 回, ノコギリモクの枠取りを実施した。採集は 50 cm × 50 cm の 1 枠を無作為に設置し, その中のノコギリモクを付着器から採集した。採集したノコギリモクは持ち帰り, 1 本ごとに, 全長を 1 cm 単位で, 湿重量を 1 g 単位で測定し, 主枝のうち長いもの 3 本について頂端の生長点の有無を調べ, 生長点が残る割合を求めた。その後, 70 °C で 48 時間以上乾燥させ, 乾燥重量を 0.001 g 単位で測定した。この時に, 全体の乾燥重量から付着器と茎の乾燥重量を除くことで, 主枝の乾燥重量を求めた。

主枝長の季節変化と主枝頂端の生長点の残存割合を把握するために, 枠取りを行った近

辺で大型の 1 個体を採集し、持ち帰った後、全ての主枝について、主枝長 (茎に付着していた位置から主枝先端の生長点もしくは切断点までの長さ) と主枝全長 (側枝、葉も含めた先端までの長さ) (Fig. 2-2) とを 1 cm 単位で測定し、主枝頂端の生長点の有無、主枝基部付近の葉の有無、および、生殖器床の有無を記録した。

水温と海藻の現存量, 全長との関係: 水温とアラメおよびノコギリモクの藻体との関係を解析するために、各年の季節 (冬: 1–3 月, 春: 4–6 月, 夏: 7–9 月, 秋: 10–12 月) ごとの水温偏差の合計, 28°C を超えた頻度, 13°C 以下の頻度を説明変数とし、アラメでは最大側葉長, 葉状部重量, 子嚢斑が形成されていない未成熟側葉数における年間の最大値と最小値を、ノコギリモクでは平均全長, 最大全長, 湿重量, 乾燥重量における年間の最大値と最小値を目的変数として線形モデルへのあてはめをフリーソフトである R (R Development Core Team, 2011) を用いて行った。季節ごとの水温偏差の合計については単独の季節に加えて、各季節の組み合わせも解析の対象に加えた。モデルの判定は AIC を用い、説明変数のないモデルの値を下回ったモデルのうち、もっとも値の小さいものを採用した。

3. 結果

水温: Fig. 2-3 に 和歌地先における 2005–2013 年の日平均水温と、全期日平均水温からの偏差を示した。この間に記録された水温の最高値は 2013 年 8 月 16 日の 30.6 °C, 最低値は 2014 年 2 月 19 日の 11.7 °C であった。各年毎の日平均水温は最高値が 26.1–30.1 °C, 最低値が 12.3–14.1 °C, 全期間の測定が行われた 2006–2013 年の年平均値が 19.0–20.1 °C であった。全期日平均水温からの偏差が特に低い期間は、2006 年全期, 2007 年夏, 2009 年夏, 2010 年秋から 2011 年秋, 2012 年夏から 2013 年冬, 2014 年春から夏であった。逆に特に高い期間は、2005 年夏, 2007 年冬と秋, 2008 年夏, 2010 年夏, 2013 年夏であった。

高水温および低水温の指標として求めた 28 °C を超えた頻度および 13 °C 以下の頻度を Fig. 2-4 に示した。28 °C を超えた頻度は 2013 年夏に最も多く、5000 回を超えた。また、2008, 2010 年も 3000 回を越えたが、2009, 2014 年は 28 °C を上回ることがなかった。一方、13 °C 以下の頻度は、2011 年が 1921 回で最も多く、2014, 2006 年も 1000 回を越えたが、2007–2010 年は少なく、特に 2007, 2009 年は 13 °C を下回ることがなかった。

坪地先の水温は、和歌地先に比較すると平均で 0.57 °C 低く、特に冬季 (1–3 月) には 0.73 °C 低く、春季には 0.23 °C 低かった (Fig. 2-5)。いずれの季節においても 1 °C 以上異なる日数の割合は 30 % を超えなかった。

アラメ: アラメの最大側葉長, 葉状部重量, 子嚢斑のある成熟個体の割合, 子嚢斑のない未

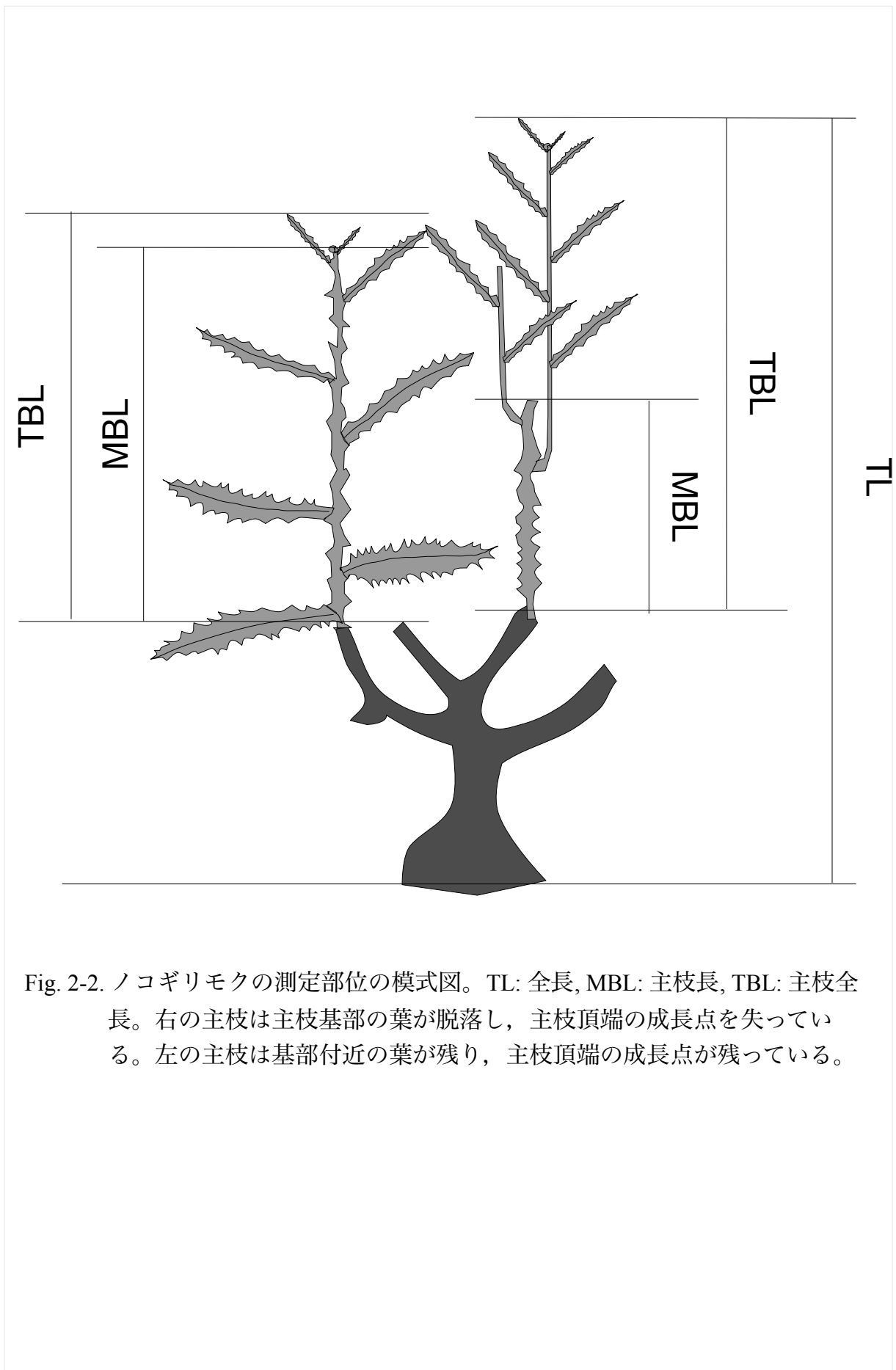


Fig. 2-2. ノコギリモクの測定部位の模式図。TL: 全長, MBL: 主枝長, TBL: 主枝全長。右の主枝は主枝基部の葉が脱落し, 主枝頂端の成長点を失っている。左の主枝は基部付近の葉が残り, 主枝頂端の成長点が残っている。

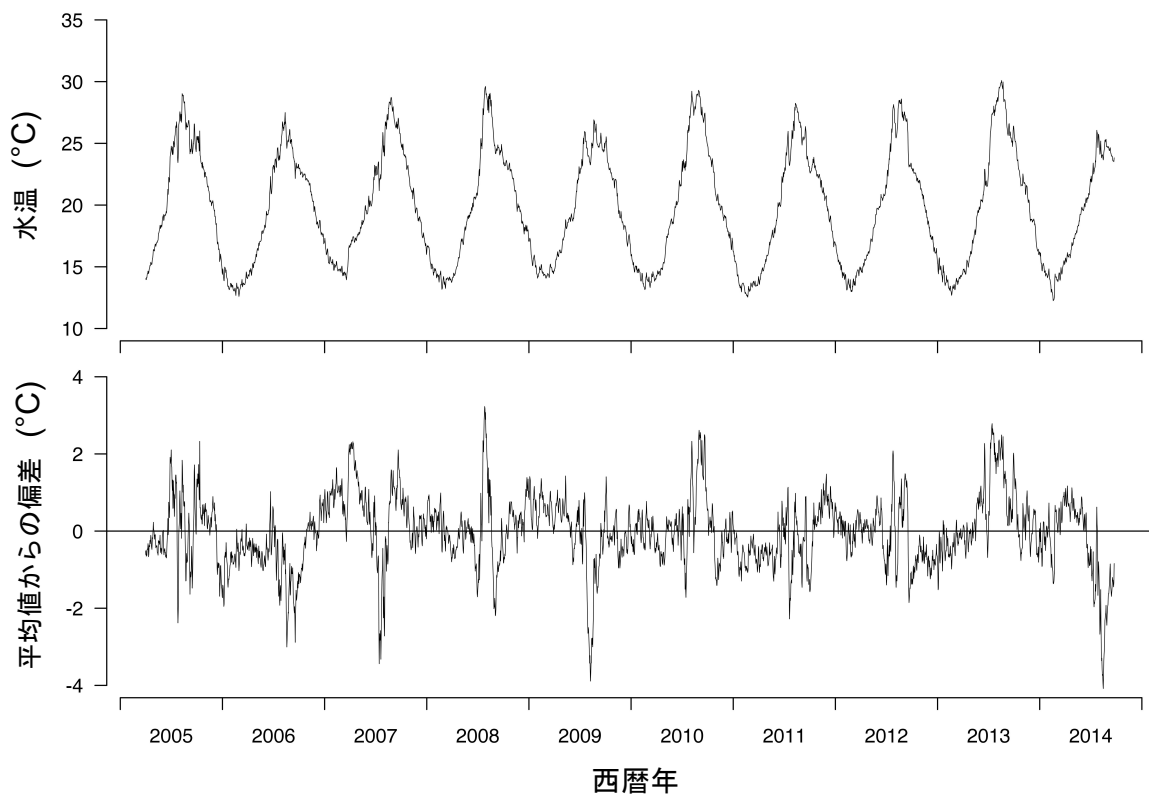


Fig. 2-3. 和歌地先における水温 (上段) と, 各年の日平均水温の調査期間を通じての日平均値からの偏差 (下段)

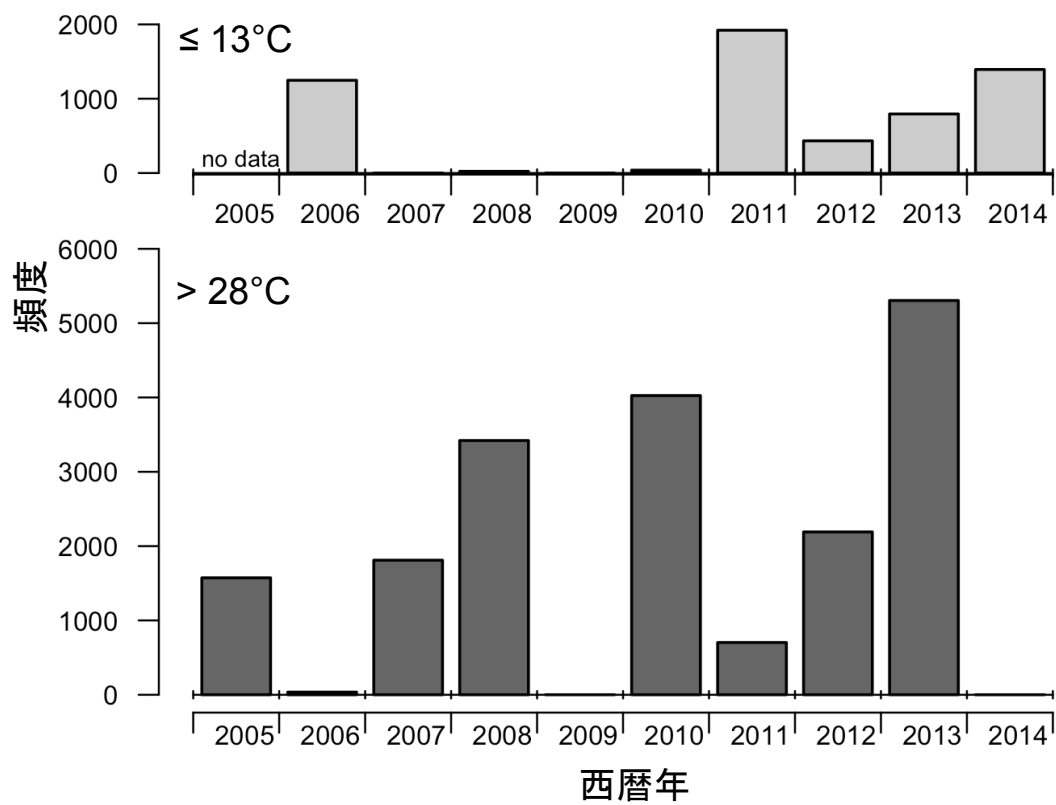


Fig. 2-4. 和歌で水温が 13 °C 以下となった頻度 (上) と 28 °C を超えた頻度 (下)。水温は 10 分間隔で測定された。

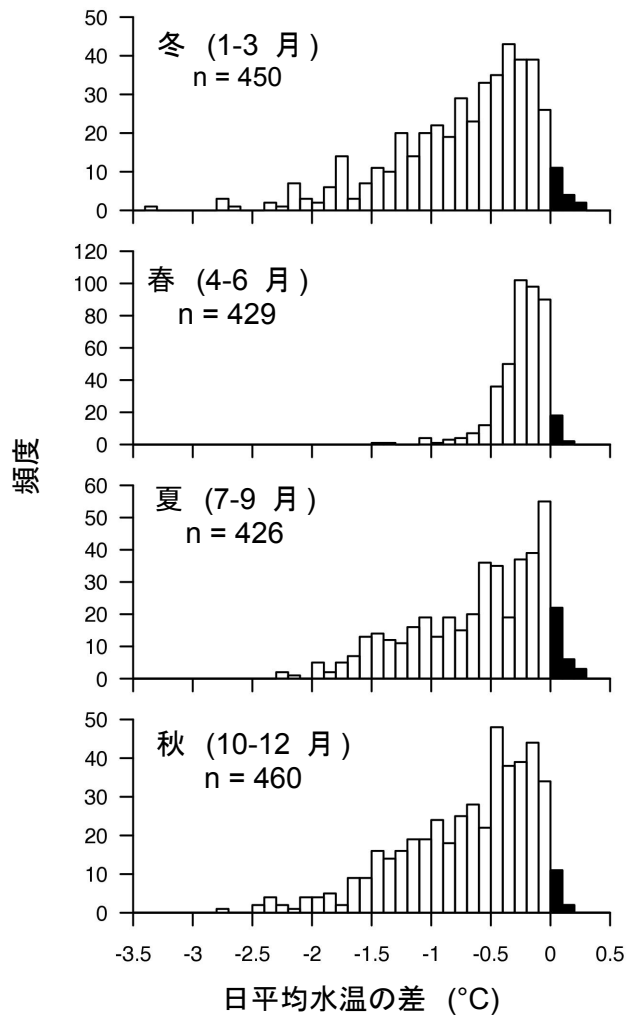


Fig. 2-5. 坪地先と和歌地先における日平均水温差の頻度。坪地先の水温から和歌地先の水温を引いて求めた。黒い部分は坪地先の水温が高かったことを、白い部分は坪地先の水温が低かったことを示す。

成熟側葉数, 子嚢斑のある側葉数, 及び, 藻食性魚類による明瞭な採食痕がある側葉の割合を Fig. 2-6 に示した。最大側葉長, 葉状部重量, 未成熟側葉数は類似した季節変動を示し, 冬から夏に増加し最大となり, 秋から冬に減少し最小となった。子嚢斑は, 9-2 月に見られ, 最大側葉長, 葉状部重量, 未成熟側葉数が減少する時期と一致した。調査期間を通じてみると, 最大側葉長は 2006-2010 年には 46.1-53.6 cm であったが, 2011 年には最長でも 35.8 cm と短かくなった。2012, 2013 年には 48.1, 50.0 cm と, 2006-2010 年と同様に長くなったが, 2013 年 8 月以降は短くなり, 12 月 26 日には採集した 10 本の全てで側葉が認められなかった。一方, 葉状部重量は 2006-2010 年には年間の最大値が 500 g を越えていたが, 2011 年は最大でも 157.6 g にとどまり, その後も 400 g 未満であり, 2013 年 12 月 26 日には 0.8 g の 1 個体を除き, 0 g となった。未成熟側葉数は, 2008-2010 年には 43.8-56.2 枚であったが, 2011 年以降減少し, 23.8-26.7 枚であった。未成熟側葉数は, 2008-2010 年は 11.3-20.6 枚であったが, 2011 年は 9.1, 2012 年は 7.7, 2013 年は 0.3 枚であった。

藻食性魚類による明瞭な採食痕が残る側葉の割合は, 測定を実施した 2010 年 9 月 25 日から 2013 年 12 月 2 日までの間, ほぼ同じ季節変動を示し, 10 月に増加し, 12-2 月に高く, その後は低くいずれの年も 1 割以下であった。2010 年 12 月と 2011 年 2 月には平均で 7 割を超える側葉で採食痕が見られたが, 2011 年秋から 2013 年春までは 6 割を超えることはなかった。一方, 2013 年秋は側葉数が少なく, 個体間のばらつきが大きくなった。

和歌地先の大型褐藻類とムラサキウニの分布: 和歌地先に設定した測線に沿った大型褐藻とムラサキウニの個体数を Fig. 2-7 に示した。調査を開始した 2004 年 9 月 14 日にはアラムとカジメ類の分布は明瞭に異なっており, アラムは起点から 100 m までの水深 3 m 以浅に, カジメ類は 150-200 m の 10 m 以深に分布した。その後, アラムの密度は 2007 年にかけてわずかに増加し, 分布も 10 本 / 10 m² を超える範囲が 150 m まで広がった。カジメ類は 2007 年にかけて密度が増加し, 分布も浅い方に広がり, 2007 年には起点から 110 m の地点まで 10 本 / 10 m² 以上見られるようになった。この結果, 両種の分布は重なり, 調査範囲全体にアラム・カジメ類が分布する状況となった。その後, 2010 年まで両種とも密度は減少したが, 分布域には大きな変化はなかった。2010 年 10 月には測線全体で葉状部を失い, 茎のみ, あるいは, 付着器のみとなった個体が 96 個体見られ, 翌 2011 年にはアラム, カジメ類ともに密度が低下し, アラムが測線全体で 141 本, カジメ類が 27 本となった。一方で, 新たに芽生え, 種の判定ができない幼体が測線全体で 1800 本見られ, 特に, 80 m よりも浅いところで多く見られた。2012, 2013 年は 100 m までの浅い方でアラムの密度が上昇し, 2012 年には測線全体でアラムが 1500 本を超え, 調査期間中の最多となった。クロメは 200 本足らずであり, アラムのような顕著な増加は見られなかった。2013 年には, 特に 100 m までのアラムの分布域で葉状部を失った個体が 568 本見られ, 葉状部の残る本数を上回った。2014 年にはアラムの本

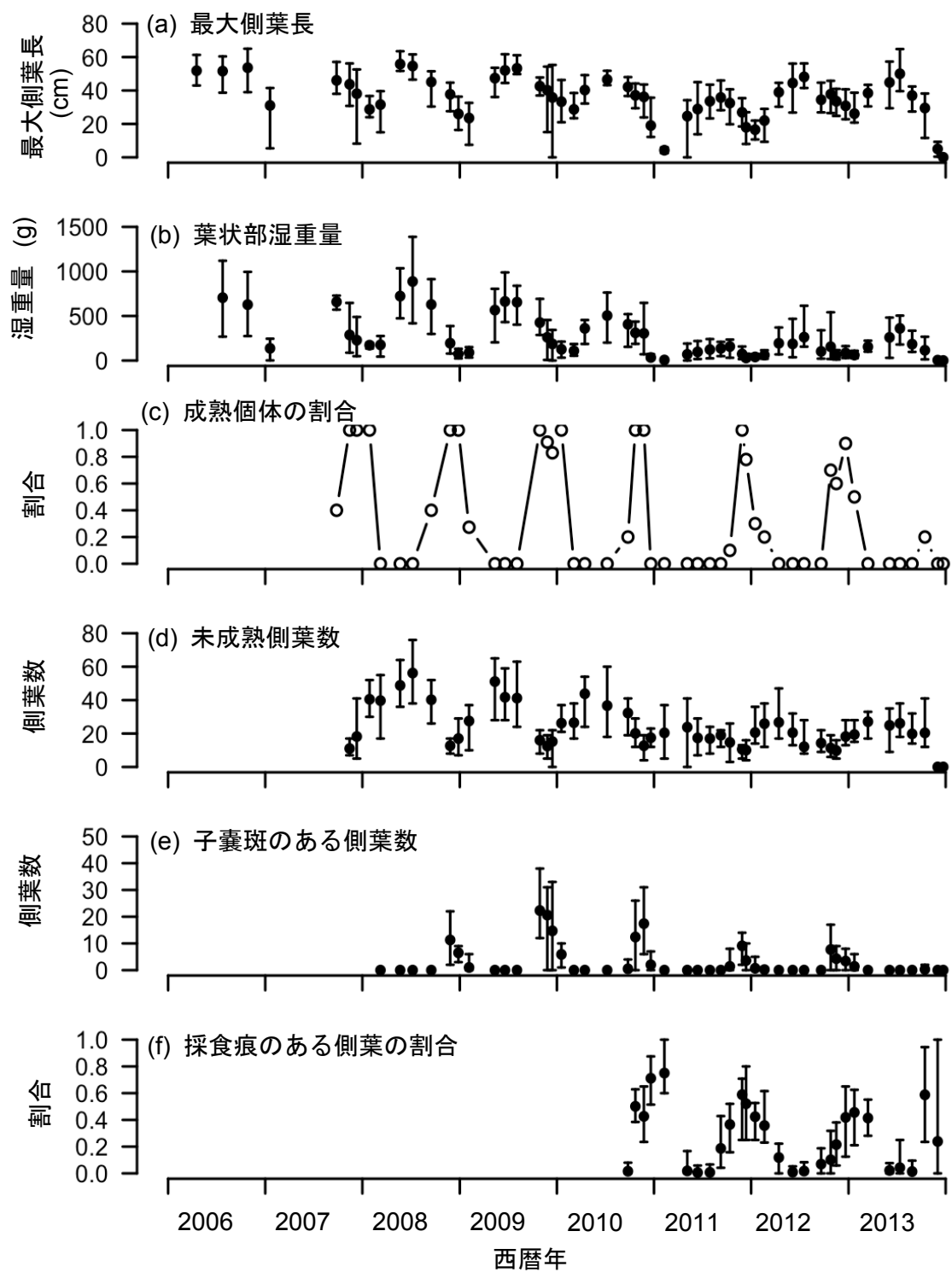


Fig. 2-6. 調査期間を通じたアラメの各測定値の変化。(a) 最大側葉長, (b) 葉状部の湿重量, (c) 成熟個体 (子嚢斑のある個体) の割合, (d) 未成熟 (子嚢斑を形成していない) 側葉数, (e) 成熟した (子嚢斑を形成した) 側葉数, (f) 藻食性魚類による明瞭な採食痕のある側葉の割合。バーは最大値と最小値の範囲を示す。葉状部の湿重量は側葉とごくわずかの基部を含む重量である。調査時ごとに 10 個体のアラメを測定した。

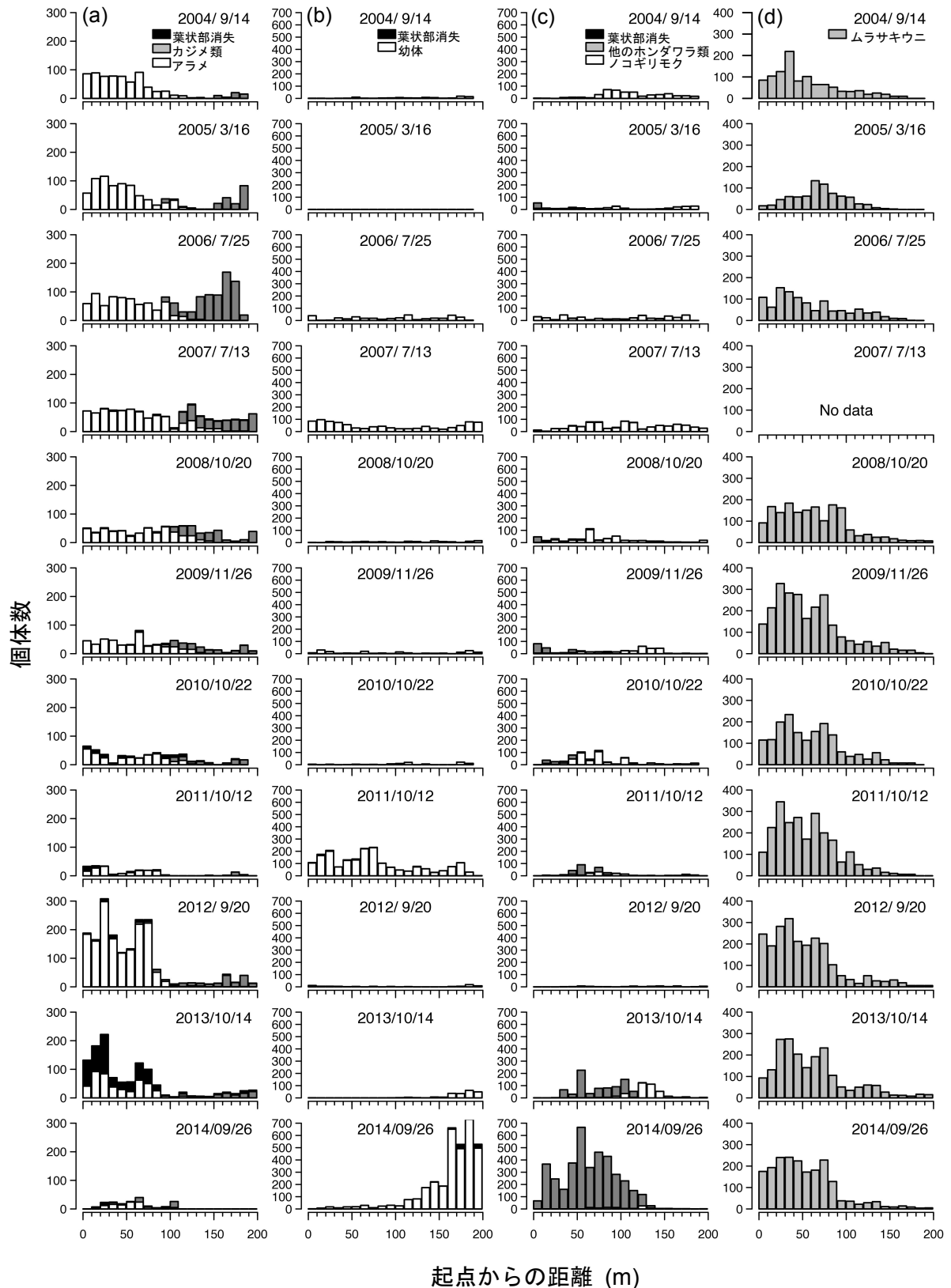


Fig. 2-7. 和歌地先の測線における大型褐藻類とムラサキウニ個体数。(a) アラメ、カジメ類成体と葉状部消失個体, (b) アラメ、カジメ類幼体と葉状部消失個体, (c) ホンダワラ類, (d) ムラサキウニ。測線の片側 1 m について、10 m ごとに計数した。

数は測線全体で 112 本と調査期間中の最小となった。この時の幼体の数は 1804 本と調査期間中の最多であり、160–200 m の最も深いところで 10 m² あたり 400 本以上と多かった。

ホンダワラ類の分布は 2010 年まではノコギリモクが多数を占めたが、2013 年にはヨレモクと思われる種 (以下、ヨレモク) が 30–120 m で 10 m² あたり 20 本以上見られ、ノコギリモクを上回った。さらに、2014 年には 10–120 m で 10 m² あたり 100 本を超えるヨレモクが見られた。葉状部を失ったホンダワラ類は 2011 年に 2 本見られたのみで、カジメ類で半数以上が葉状部を失った 2013 年も、葉状部を失ったホンダワラ類は見られなかった。

ムラサキウニの分布は、いずれの年も、起点から 100 m までの水深 3 m 以浅で多く、深い所では少なかった。2004–2006 年には測線全体で 1000 個体前後見られ、2008 年以降は増加し、測線全体で 2000 個体前後、0–80 m では 10 m² あたり 200 個体以上の密度の高い状態が継続している。

ノコギリモクの柵取り調査: 坪地先における 1 柵で採集されたノコギリモクの株数は 2008 年 9 月には 37 株と多かったが、2 株を除き、主枝が形成されていないごく若い株であった。その他の調査時でも湿重量で 10 g を超えるものは 10 株以下であった (Fig. 2-8a)。

ノコギリモクの全長 (Fig. 2-8b) は、春に長くなり、夏に短くなる季節変動を示した。2008、2012、2013 年は平均全長の最大値が 2.5 m を超え、2013 年には 4 m 余りとなったが、2007、2009–2011、2014 年は 2 m 未満であり、特に 2014 年は 83 cm と 1 m を越えることがなかった。平均全長の最小値は 27.5 cm から 67.5 cm であり、2006、2007、2013 年には 35 cm 未満と小さかった。1 柵 (0.25 m²) 当たりの湿重量 (Fig. 2-8c)、乾燥重量 (Fig. 2-8d) も平均全長と似た季節変動を示し、湿重量の最大値は、平均全長が短かった 2007、2010、2014 年はそれぞれ 2016、2134、1298 g であったが、平均全長が長かった 2008、2012、2013 年にはそれぞれ 4182、4527、3186 g であった。また、2009 年は平均全長は 194 cm と長くなかったが、湿重量は 4199 g で 2012 年に次いで、乾燥重量は 680 g で調査期間を通じて最も大きくなった。湿重量の最小値は 306g から 925g の範囲であり、2008、2013 年は 300 g 余りと小さかった。

頂端の生長点が残る主枝の割合 (Fig. 2-8e) は、2008 年以前は 0–0.36 と 1 年を通じて低かったが、2009 年以降は冬から夏に高くなり、秋に急激に減少する季節変動を示した。2008 年は、5 月には 0.36 であったが、その後は 0.1 未満と低い状態が継続した。また、2013 年 8 月に測定したすべての主枝で生長点がなく、その後も 12 月まで 0.1 未満と低い状態が継続した。

生殖器床のある割合は春から初夏に高く、早い年では 2007 年の 3 月に、遅い年では 2014 年の 7 月に生殖器床が形成された (Fig. 2-8f)。生殖器床を形成した個体は、2006 年は 5 月には、それ以外の年は 8–9 月までには見られなくなった。

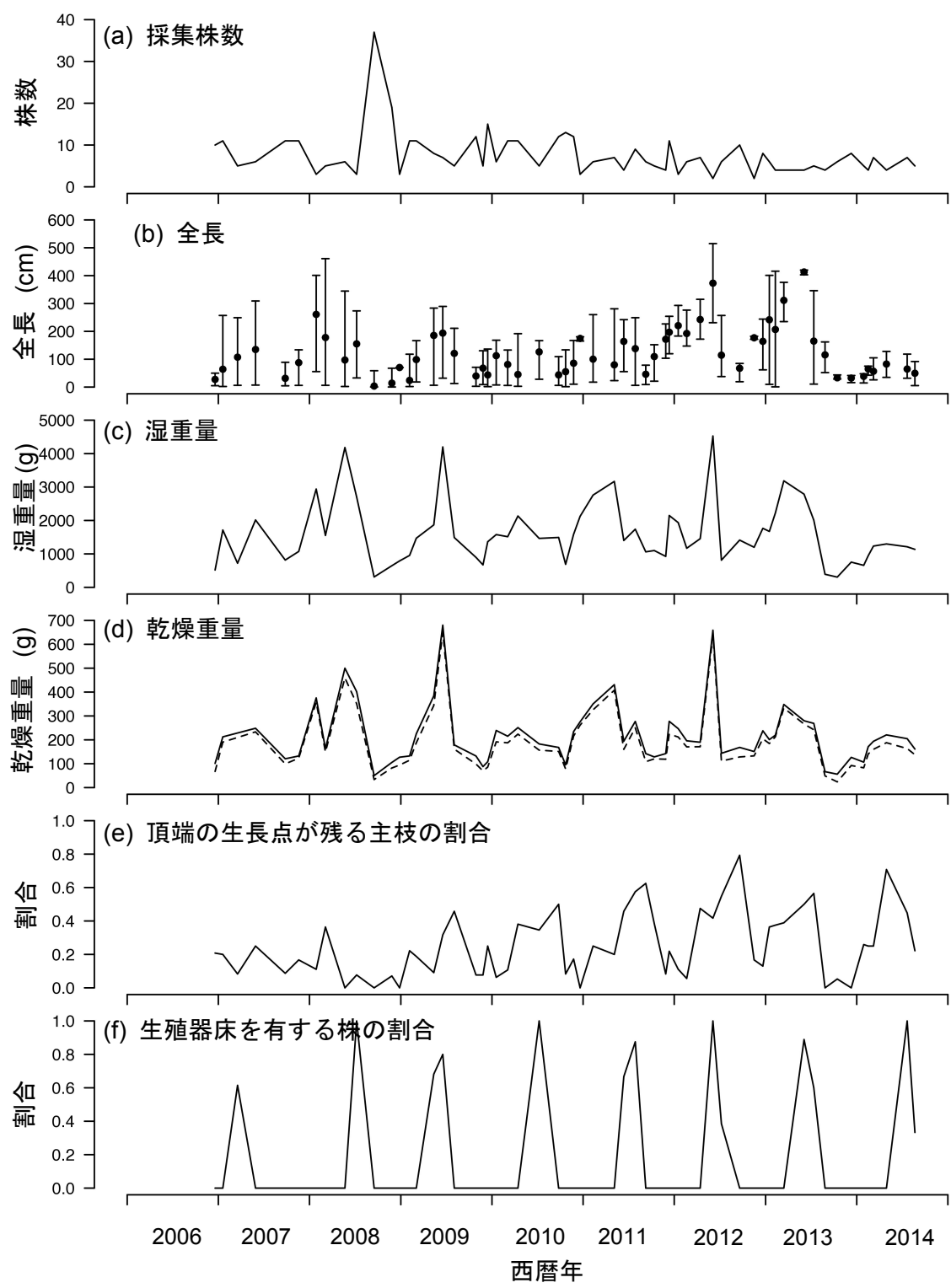


Fig. 2-8. 坪地先において 50 cm × 50 cm の 1 枠で採集したノコギリモクの測定値。(a) 採集株数, (b) 全長, (c) 湿重量, (d) 全体 (実線) と主枝 (破線) の乾燥重量, (e) 頂端の生長点が残る主枝の割合, (f) 生殖器床を有する株の割合。バーは最大値と最小値の範囲を示す。

ノコギリモク主枝の動態 : Fig. 2-9 に, 調査したすべての主枝について最も長い側枝長の頻度を, 主枝頂端の生長点の有無により分けて示した。生長点のある主枝では, 84% が 20 cm 未満で 1 m 以上のものは 1% に過ぎず, 最大でも 109 cm であった。生長点が失われた主枝では 20 cm 未満の割合は 45% と低く, 18% は 1 m 以上であり, 最大では 413 cm に達した。

生殖器床の有無ごとの主枝全長組成を Fig. 2-10 に示した。生殖器床は 5-8 月に, 主枝全長が 1 m を越える主枝で多く見られた。この時の主枝全長組成を見ると, 成熟した主枝よりも小さい, 5-30 cm の主枝の峰が存在している。峰が顕著である 2010 年 9 月の 0-1 cm の峰 (No. 6) を見てみると, 12 月には 5 cm までに伸長し, 翌 2011 年 6 月には 30 cm 前後に伸びているが成熟はしていない。この後, 更に伸長し 10 月には 1 m を越え, 2 年後の 6 月に 1-5 m で生殖器床を形成した。他の年においても同様の動態を示した。なお, 2013 年には, 通常, 成熟した主枝が流失した後に顕著に見られる主枝の伸長が見られず, 12 月においても主枝全長が 32 cm 未満であった (Fig. 2-10, No. 8)。翌 2014 年 3 月以降に 32cm を越えたわずかな主枝が生殖器床を形成した。

成熟した主枝の流出が終わる 9 月から翌年 8 月までの, 各年の主枝全長と主枝長との関係を Fig. 2-11 に示した。主枝全長は主枝長に比べて長く, 主枝先端の生長点が失われても側枝が伸長することによって主枝全長は長くなった。生殖器床を付けた枝は 5-8 月に見られ, ほとんどは主枝基部の葉のない主枝であった。この期間には生殖器床のある基部に葉のない主枝と, 生殖器床のない基部に葉のある主枝が存在した。9 月以降, 生殖器床をつけた主枝が脱落するとともに, 基部に葉のある主枝が伸長するが, 時間の経過とともに葉が脱落し基部の葉のない主枝が増加した。主枝全長が 4 m を越えた 2007-2008, 2011-12, 2012-13 年を比較すると, 2007-2008 年は主枝長が 2 m 未満の主枝で全長が 4 m を越えているのに対し, 2011-2012, 2012-13 年は主枝長が 2 m を越えるものが全長 4 m を越えていた。また, この 3 年は成熟した主枝はほぼすべてで主枝基部の葉を失っていた。2009-2010 年と 2013-2014 年はともに主枝長が 1 m を超えることがなく, 主枝全長も 2009-2010 年が 2 m 余り, 2013-2014 年は 1 m 足らずと, 短いままであった。特に 2013 年 10 月以降は主枝の伸長がほとんど見られず, 7 月に成熟した主枝も基部に葉が残るものが多く, 他の年と傾向が異なった。

水温と藻体との関係: 各線形モデルの AIC 値を Table 2-1, 2-2 に示す。アラメでは, 最大側葉長と葉状部湿重量の年間最大値では 13 °C 以下の頻度のみが説明変数のないモデルよりも AIC が小さくなったが, いずれのモデルでも決定係数は, 0.19, 0.22 と低く, 関係も明瞭でなかった (Fig. 2-12)。一方, 未成熟側葉数の最大値では, 13°C 以下の頻度の他に, 冬の偏差を含む説明変数を用いたモデルが変数のないモデルよりも AIC が小さく, 特に, 秋, 冬,

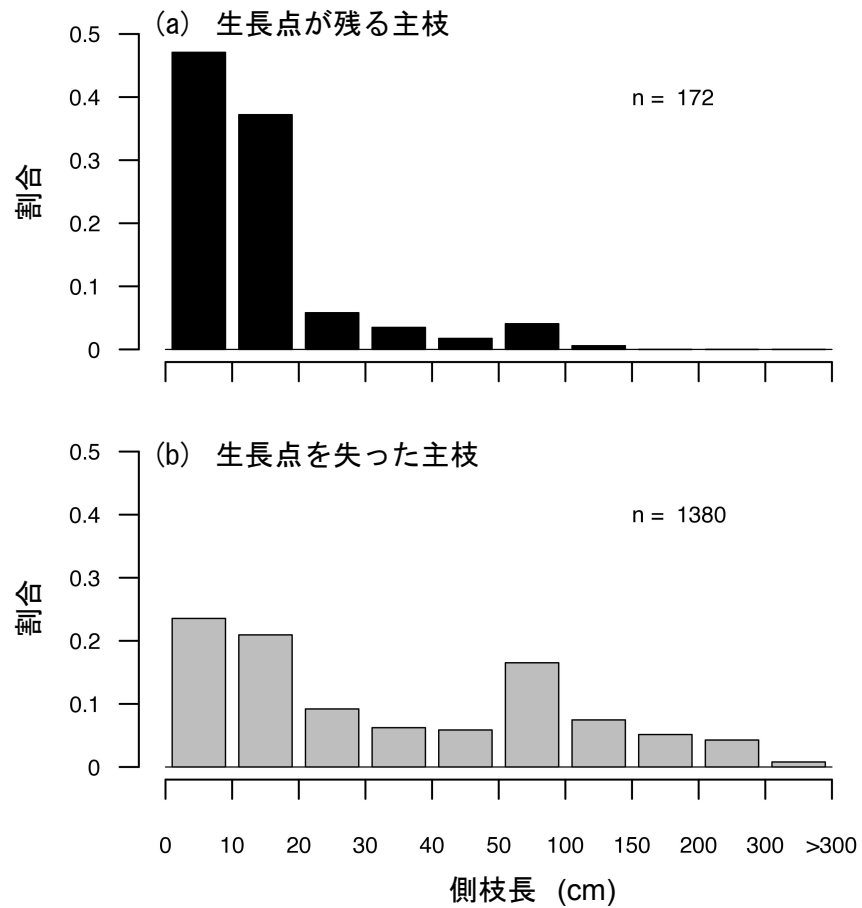


Fig. 2-9. 坪地先におけるノコギリモクの側枝長の組成。(a)は主枝頂端の生長点が残る主枝，(b)は主枝頂端の生長点を失った主枝を表す。

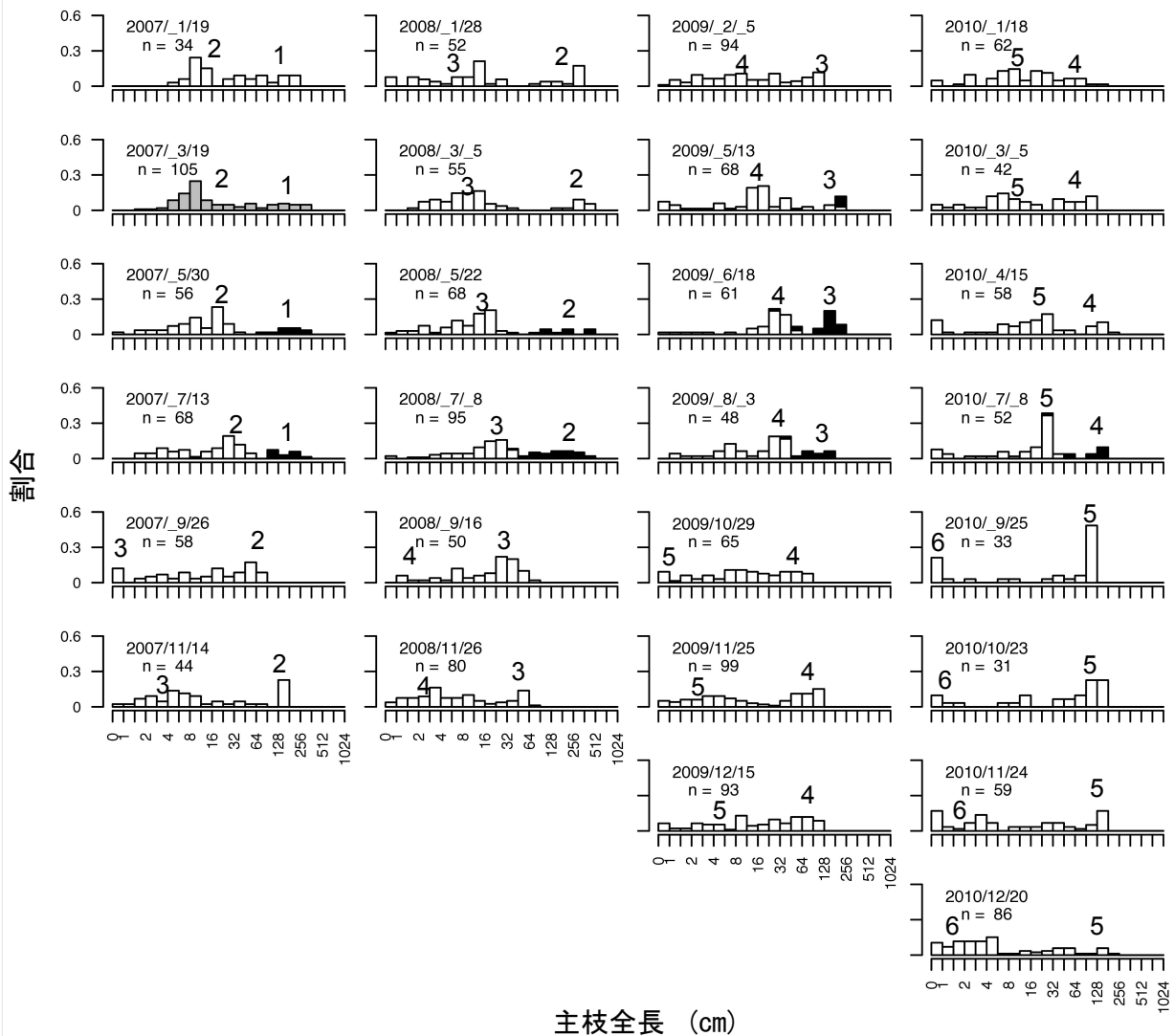


Fig. 2-10. 坪地先で各調査日に採集した 1 株のノコギリモクにおける主枝全長の組成。主枝全長は対数スケールで示す。黒い部分は成熟した (生殖器床を有する) 主枝を示す。1-9 の数字は同じ年級群と考えられるコホートを示す。

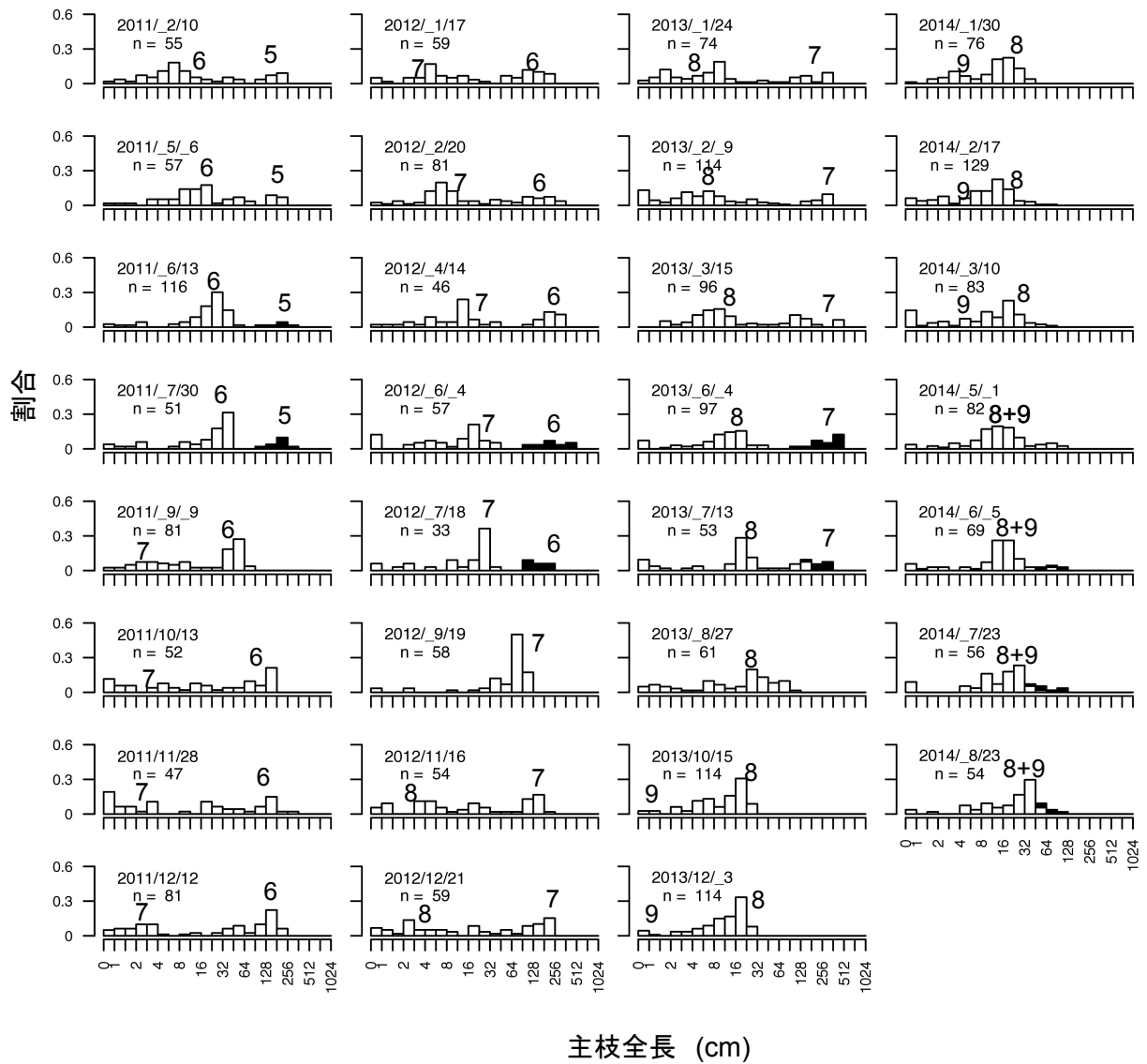


Fig. 2-10. (続き)

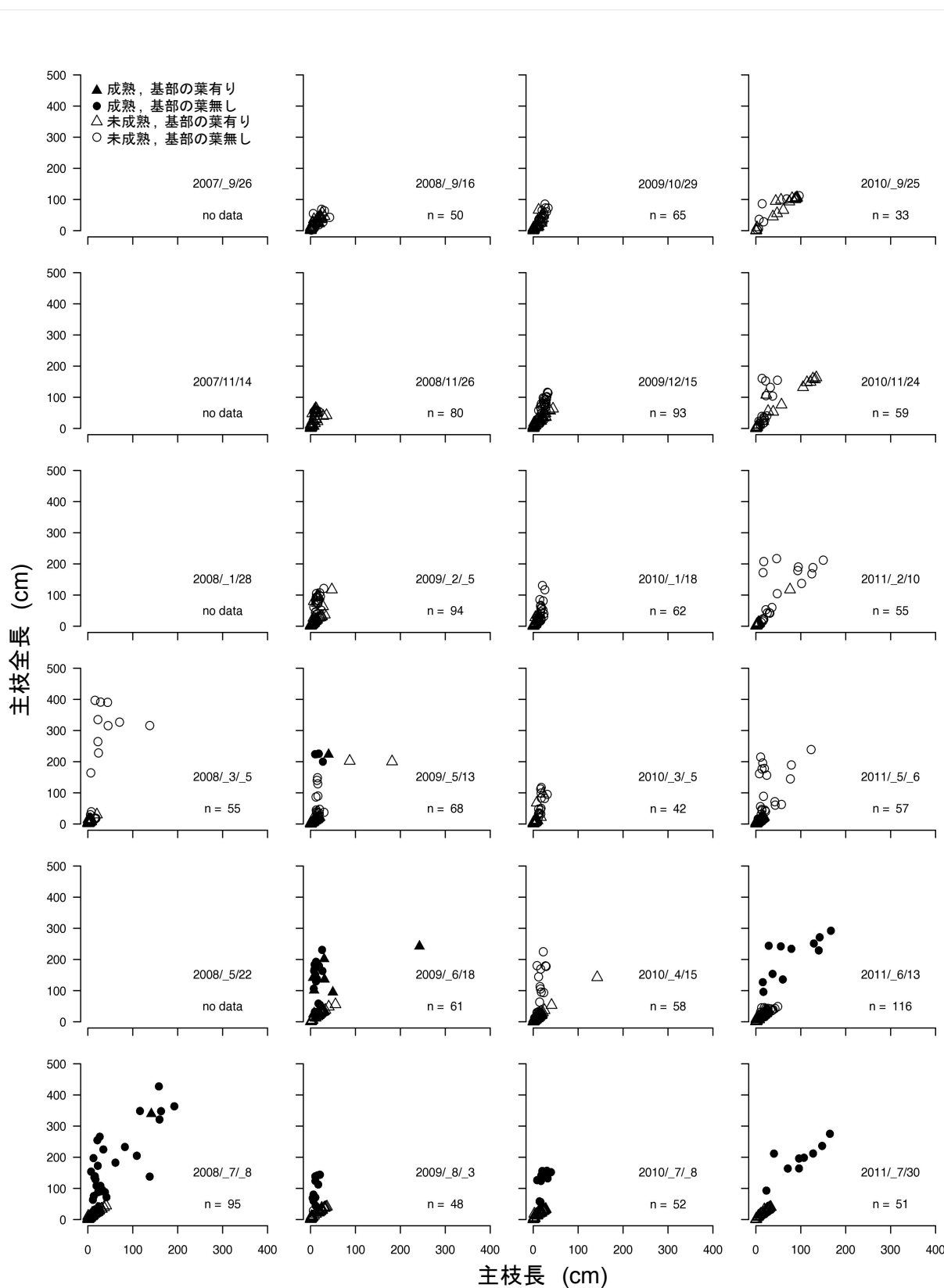


Fig. 2-11. 坪地先において各調査日に採集したノギリモク 1 株の全主枝における主枝長と主枝全長との関係の時間変化。n は 1 株の全主枝数を示す。主枝の基部付近に葉の有無, 生殖器症の有無により 4 タイプに分けて示した。

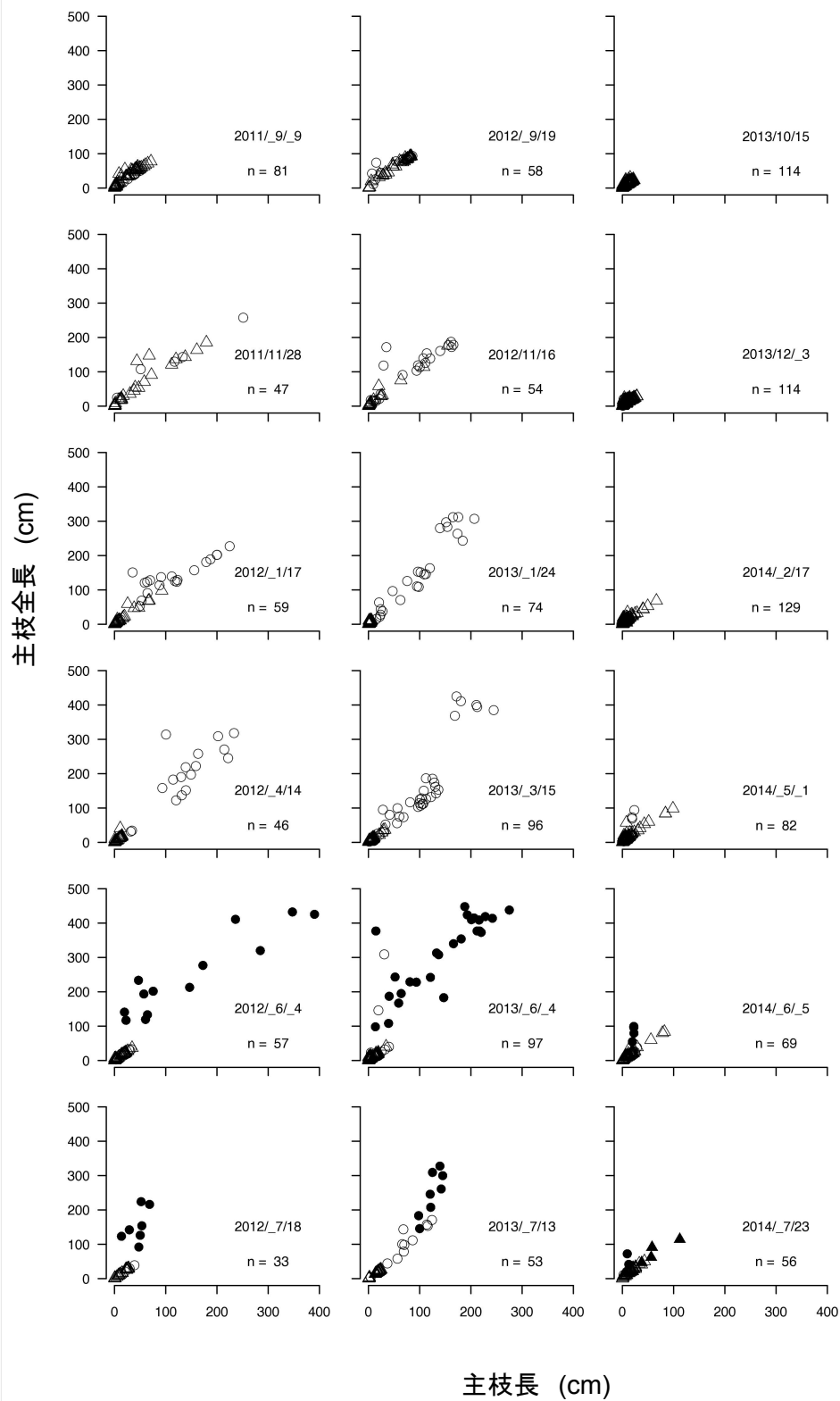


Fig. 2-11. (続き)

Table 2-1

アラメの最大側葉長，葉状部湿重量，未成熟側葉数の年間最大値と最小値を目的変数とし，28℃を超えた頻度，13℃以下の頻度及び季節ごとの水温編差の合計を説明変数とした一般化線形モデルにおける AIC の値。季節の区分は以下のとおり；冬 (1-3 月)，春 (4-6 月)，夏 (7-9 月)，秋 (10-12 月)。下線を付した値は水温を説明変数として加えなかったモデルよりも AIC が小さかったものを，太字は AIC が最も小さかったモデルを示す。

変数	なし	頻度		日平均水温の偏差の合計														
		> 28℃	≤ 13℃	冬 + 春 + 夏 + 秋	冬 + 春	冬 + 夏	冬 + 秋	春 + 夏	春 + 秋	夏 + 秋	冬 + 春 + 夏	冬 + 春 + 秋	冬 + 夏 + 秋	春 + 夏 + 秋				
年間最小値																		
最大側葉長	65.2	<u>59.2</u>	67.1	<u>57.2</u>	66.1	67.1	<u>55.8</u>	67.0	67.2	54.2	68.0	<u>54.8</u>	68.9	<u>57.1</u>	<u>56.1</u>	69.1	<u>55.4</u>	<u>55.8</u>
葉状部湿重量	91.7	<u>89.6</u>	93.3	<u>86.1</u>	<u>91.5</u>	92.2	<u>88.2</u>	93.7	93.5	<u>86.2</u>	93.4	82.4	94.2	<u>90.1</u>	<u>84.3</u>	95.4	<u>88.0</u>	<u>84.2</u>
未成熟側葉数	45.9	46.5	46.6	<u>32.8</u>	46.4	47.5	<u>44.9</u>	47.9	30.6	46.6	48.4	46.2	49.5	46.9	<u>32.5</u>	<u>31.1</u>	48.6	48.1
年間最大値																		
最大側葉長	54.8	56.5	53.9	61.5	56.5	56.8	56.5	55.8	58.3	58.4	57.7	58.5	57.6	57.6	60.2	59.6	59.6	59.6
葉状部湿重量	113.9	115.4	112.6	119.1	114.3	115.7	115.0	114.6	115.3	116.3	115.6	117.0	116.2	115.9	117.1	117.3	117.5	117.8
未成熟側葉数	51.6	53.5	<u>48.2</u>	<u>41.5</u>	<u>48.1</u>	53.6	52.8	52.2	<u>48.2</u>	<u>50.1</u>	<u>49.9</u>	54.8	54.0	53.6	50.0	39.9	55.6	53.6

Table 2-2

ノコギリモクの平均全長，最大全長，湿重量，乾燥重量を目的変数とし，28℃を超えた頻度，13℃以下の頻度及び季節ごとの水温編差の合計を説明変数とした一般化線形モデルにおける AIC の値。季節の区分は以下のとおり；冬 (1-3 月)，春 (4-6 月)，夏 (7-9 月)，秋 (10-12 月)。下線を付した値は水温を説明変数として加えなかったモデルよりも AIC が小さかったものを，太字は AIC が最も小さかったモデルを示す。

変数	なし	頻度		日平均水温の偏差の合計															
		>28℃	≤13℃	冬 + 冬 + 冬 + 春 + 春 + 夏 + 秋	冬 + 春	冬 + 夏	冬 + 秋	春 + 夏	春 + 秋	夏 + 秋	冬 + 春 + 夏	冬 + 春 + 秋	冬 + 夏 + 秋	春 + 夏 + 秋					
年間最小値																			
平均全長	64.7	66.6	66.7	37.0	66.3	<u>64.5</u>	66.4	<u>62.3</u>	66.3	67.6	<u>54.4</u>	65.7	<u>60.1</u>	<u>62.9</u>	67.6	<u>56.1</u>	<u>48.7</u>	<u>61.0</u>	
最大全長	74.3	75.3	76.3	80.8	76.0	76.3	75.6	74.8	77.8	77.5	76.8	77.6	76.8	76.8	79.3	78.8	78.8	78.8	
湿重量	116.2	111.0	115.9	116.5	118.2	118.0	<u>112.7</u>	117.0	119.9	<u>114.1</u>	118.7	<u>114.7</u>	118.8	<u>114.5</u>	115.0	117.6	<u>116.1</u>	116.5	
乾燥重量	84.7	82.0	84.7	<u>84.5</u>	86.7	86.5	<u>83.1</u>	85.4	88.2	84.6	86.9	85.0	87.1	85.1	85.3	<u>83.4</u>	86.5	87.0	
年間最大値																			
平均全長	102.3	103.7	104.1	108.4	103.6	104.2	104.1	103.7	105.4	104.6	105.5	106.0	105.6	105.5	106.4	107.3	106.6	107.5	
最大全長	103.9	104.4	105.2	110.3	105.9	105.8	105.1	105.9	107.8	106.7	107.9	107.1	107.8	107.0	108.7	109.8	108.3	109.0	
湿重量	138.8	140.7	140.2	145.1	140.8	140.8	140.7	140.1	142.8	142.7	141.9	142.7	142.1	142.0	144.7	143.8	143.1	144.0	
乾燥重量	109.0	111.0	110.6	113.6	110.9	110.6	111.0	<u>108.7</u>	112.6	112.8	110.5	112.6	110.2	110.7	114.5	111.7	112.3	112.2	

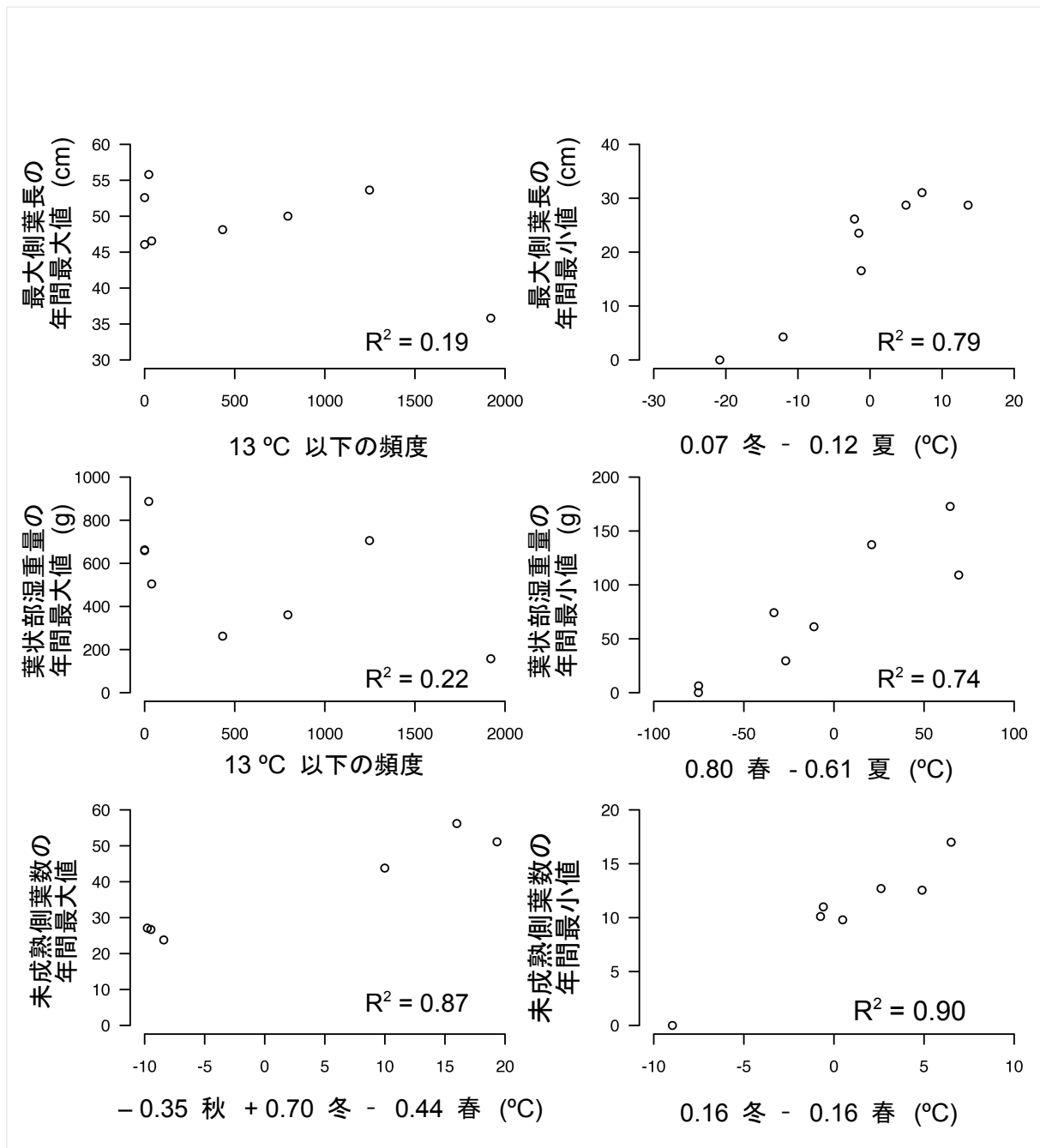


Fig. 2-12. 和歌地先のアラメの測定値と水温との関係について選択された一般化線形モデルの結果。秋，冬，春，夏は，各季節の日平均水温の平均値からの偏差の合計を示す。

春の偏差を加えたモデルが最も小さかった。得られたモデルは、

(未成熟側葉数の最大値) = $35.18 + 0.70$ (冬の偏差) - 0.44 (春の偏差) - 0.35 (秋の偏差) ($R^2 = 0.87$)

であった。

最大側葉長の年間最小値では、 28°C を超えた頻度、夏の偏差を含むモデルで AIC が変数なしのモデルよりも小さくなり、冬と夏の偏差を加えたモデルが最も小さかった (Table 2-1)。得られたモデルは、

(最大側葉長の最小値) = $21.37 + 0.07$ (冬の偏差) - 0.12 (夏の偏差) ($R^2 = 0.79$)

であった (Fig. 2-12)。葉状部湿重量の年間最小値も同様に AIC は 28°C を超えた頻度、夏の偏差を含むモデルで変数なしのモデルよりも小さく、春と夏の偏差を加えたモデルが最も小さかった (Table 2-1)。得られたモデルは

(葉状部重量の最小値) = $82.20 + 0.80$ (春の偏差) - 0.61 (夏の偏差) ($R^2 = 0.74$)

であった (Fig. 2-12)。未成熟側葉数の最小値では夏の偏差のみのモデルと、冬と春の両者の偏差を含むモデルで AIC が変数のないモデルよりも小さく、冬と春の偏差を説明変数としたモデルが最も小さかった (Table 2-1)。得られたモデルは、

(未成熟側葉数の最小値) = $9.85 + 0.16$ (冬の偏差) - 0.16 (春の偏差) ($R^2 = 0.90$)

であった。

ノコギリモクでは、年間最大値に関しては、平均全長、最大全長、湿重量のいずれでも AIC が変数なしのモデルを下回るモデルはなかった (Table 2-2)。乾燥重量では秋の偏差を説明変数としたモデルの AIC が変数なしのモデルを下回ったが、差は 0.3 とわずかであった (Table 2-2)。年間最小値に関しては、平均全長では春と秋の偏差を含む変数を加えた場合、AIC が変数のないモデルよりも小さく、四季全ての偏差を加えたモデルが最も小さかった。得られたモデルは、

(平均全長の最小値) = $47.45 + 0.55$ (秋の偏差) - 0.31 (冬の偏差) + 0.12 (春の偏差) + 0.07 (夏の偏差) ($R^2 = 0.97$)

であった (Fig. 2-13)。最大全長では変数のないモデルよりも AIC が小さいモデルはなかった。湿重量と乾燥重量ではいずれも 28°C を超えた頻度を説明変数としたモデルが変数なしのモデルよりも AIC が小さかった (Table 2-2)。得られたモデルはそれぞれ、

(湿重量の最小値) = $954.84 - 0.11$ (28°C を超えた頻度) ($R^2 = 0.52$)

(乾燥重量の最小値) = $135.39 - 0.014$ (28°C を超えた頻度) ($R^2 = 0.35$)

であった (Fig. 2-13)。

4. 議論

アラメ・カジメ類およびノコギリモクは長崎県において藻場を形成する代表的な海藻種で

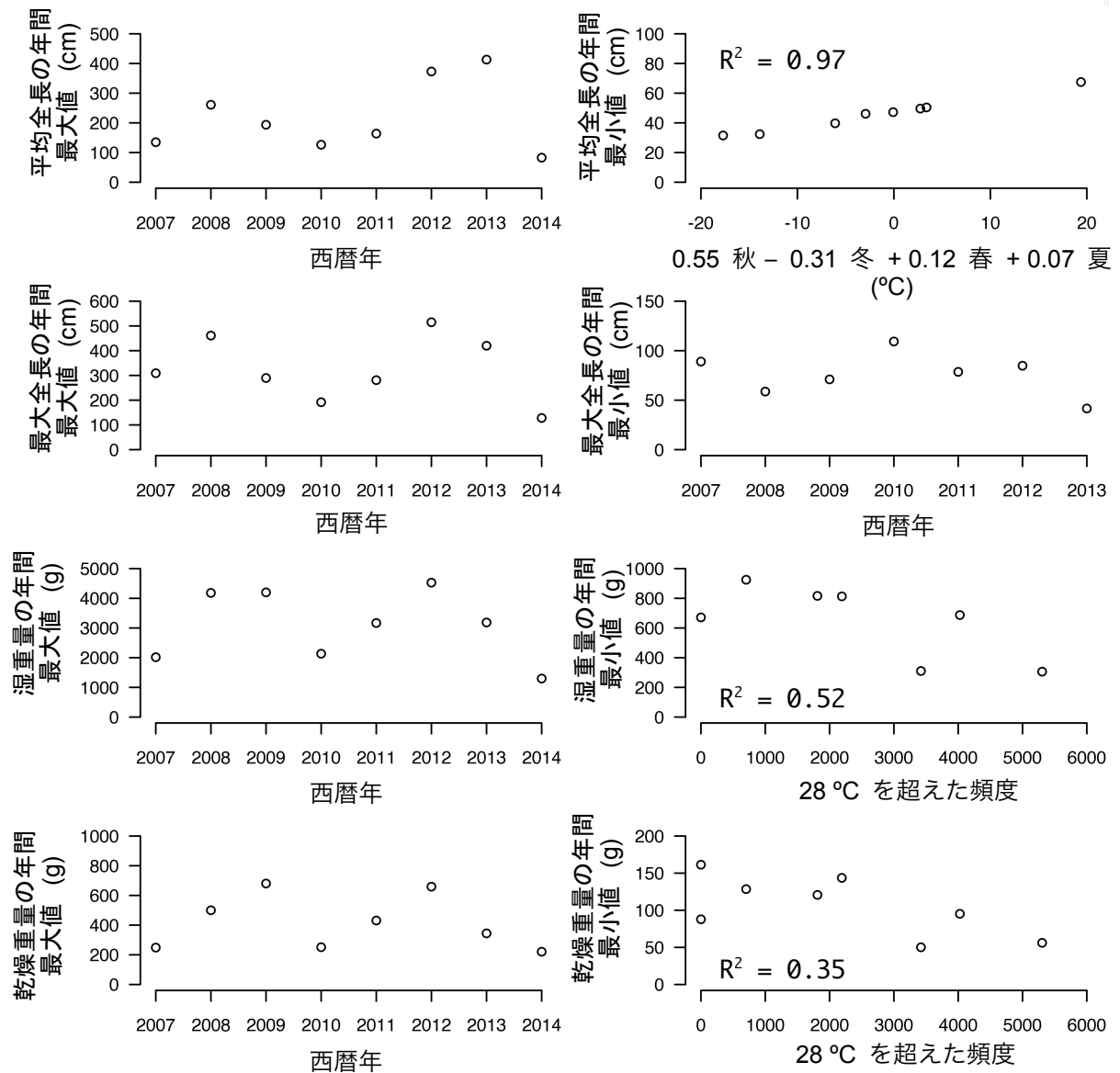


Fig. 2-13. 坪地先で杵取りしたノギリモクの測定値と水温との関係について選択された一般化線形モデルの結果。秋、冬、春、夏は各季節の日平均水温の平均値からの偏差の合計を示す。一般化線形モデルにおいて水温を含まないモデルが選択された場合は横軸に西暦年をとった。

ある(桐山ら, 2009a)。1998年に長崎県下の広い範囲でアラメ・カジメ類の葉状部が欠損する現象が発生し、高水温と藻食性魚類による採食が原因と考えられている(桐山, 1999; 清本ら, 2000)。調査地である壱岐市郷ノ浦町地先においても、和歌地先を含む西部で1998年に大型褐藻類の衰退が確認され、その後、ごく浅い所を除き、アラメ・カジメ類はほとんど見られない状況となった(桐山, 2009a)。本研究を開始した2004年には和歌地先ではカジメ類が水深の深いところに、アラメは水深の浅いところに局在しており(Fig. 2-7)、1998年の衰退の影響が残っていたと考えられる。一方、坪地先を含む郷ノ浦町南部ではアラメ・カジメ類の葉状部欠損現象は発生しなかったとされる(桐山, 2009a)。

和歌地先におけるアラメ・カジメ類の分布と水温の影響

2004年以降、和歌地先におけるアラメとカジメ類の分布は両者ともに広がり、2006年には全域に分布するようになった(Fig. 2-7)。特にカジメ類は水深10m付近から3m付近まで分布を拡大した。その後、2010年と2013年に茎あるいは付着器のみの個体が見られ、翌年にはアラメ・カジメ類の成体の密度が大きく減少した。

2013年の水温は8月に最高で30.6°Cを記録し、30°Cを越えた頻度が476回、28°Cを超えた頻度も5300回を上回り、調査期間中最多となった。アラメでは直後に葉が巻いたり脱色したりし、さらにアラメ・カジメ類では茎の付け根から倒伏するものも多く見られた(八谷ら, 2014)。9月の分布調査においても、葉状部を失った個体が多く見られ、2013年12月にはわずかに見られるごく小さい幼体を除き、全てのアラメが葉状部を失い、茎のみとなった。

アラメの生息上限水温は29°Cとされており(村瀬ら, 2005; 馬場, 2010)、2013年の和歌の水温はこれを超えていた。このため、ほぼすべての成体が失われるという大きな影響をもたらしたと考えられる。2013年には山口県でも夏から秋にアラメが葉状部を失い茎や付着器だけが残存し(村瀬, 2014)、対馬北部でも秋にアラメが茎の付け根から倒伏する現象が確認されている(村瀬と藤井, 2014)。これらのことから、夏季の極端な高水温はアラメ・カジメ類の成体に大きな影響を及ぼし、密度の低下をもたらすと考えられる。

成体の密度が減少した2010、2013年は、いずれも翌年には、幼体の密度が大きく増加した。2011年には全ての水深で幼体が見られ、翌2012年には特に3mまででアラメの密度が増加し、2004年以降最高となった。一方、2014年は水深の浅いところではほとんど見られなかったが、水深10m以深では1m²あたり50個体を越えた(Fig. 2-7)。Maegawa(1990)はアラメでは成体が抜けて空き地ができたときに加入が起こる「ギャップ更新」が起きるとしている。和歌における2010、2013年の状況は成体の密度が大きく減少し、ほぼ全域が空き地となったことにより、大量の加入が起きたと考えられる。2010年に水深2m付近のアラメで子嚢斑の形成された側葉数は平均で9.1枚あったのに対し、2013年では子嚢斑の形成された側葉数は0.3枚にとどまっていた。2013年夏季は30°Cを超える高水温により、成熟前に

側葉が脱落し、再生産が行われなかったため、幼体の加入量が減少し、翌年の浅場で幼体が少なかったと考えられる。一方、カジメ類に関しては海底の傾斜が小さい部分で加入が多く、付着器や茎から流失したカジメ成体が海底に滞留し、再生産が行われた可能性が指摘できる(石田と由木, 1996)。

高水温による成体の衰退の後でも幼体が加入することは個体群の維持にとっては重要である。2010年に関してはアラメ幼体の加入があったことが、成体が大きく減少した後も群落が続いた大きな要因と考えられる。2013年の加入は、カジメ類の分布域である10m以深で多く、アラメの分布域である水深3m以浅では幼体がほとんど見られなかったことから、今後はアラメは密度を大きく減らし、カジメ類は水深10m以深を中心に群落が続くものと考えられる。また、アラメの分布域がヨレモクと思われるホンダワラ類に優占された状況にあることから、今後、ヨレモクの存在がアラメ群落回復にどのような影響を与えるのか注視する必要がある。

アラメ葉状部と水温の関係

夏季の高水温はアラメ・カジメ類の衰退をもたらすが、そのような極端な影響のみでなく、水温はアラメ葉状部の現存量と側葉数に影響を与えたと考えられた (Table 2-1, Fig. 2-12)。水温とアラメ葉状部の関係をみると、最大側葉長と葉状部重量の年間最大値に関しては13°C以下の頻度を加えたモデルがAICにより採用され、13°C未満の頻度が高いほど最大側葉長、葉状部重量が大きいことから、冬季の水温が低いほどアラメの現存量が大きいと考えられる。また、未成熟側葉数の年間最大値に関しては秋から春の偏差を加えたモデルが最もAICが小さかった。この時の係数は、冬が正であり、春は負であることから、アラメの生育に適した15°C(倉島ら, 1996; 村瀬ら, 2005) 近辺の水温の期間が長いほど側葉数が多くなると考えられる。

一方、年間最小値に関しては、最大側葉長と葉状部重量では28°Cを超えた頻度と夏の偏差を説明変数を加えたモデルでAICが小さく、夏期の高水温が葉状部の現存量低下をもたらすと考えられる。未成熟側葉数は冬と春の偏差を加えたモデルでAICが最も小さく、最大値と同様に生育に適した水温が続く期間が長いほど多く、夏の側葉数が多いことが秋から冬の現存量の最小値が上昇することにつながると考えられた。2011年以降、葉状部重量、子嚢斑のある側葉数、子嚢斑のない側葉数が減少したが、2010年以降、28°Cを超えた頻度も、13°C以下の頻度もそれまでに比べて増加しており、夏季の高水温と冬季の低水温が一因と推定される。

ノコギリモクの動態

ノコギリモクの成熟期(生殖器床が認められる期間)は石川県では5月から7月(谷口と

山田, 1978), 瀬戸内海では 3-6 月 (村瀬, 2001) とされる。坪地先においてもノコギリモクの生殖器床は 3-7 月に確認され, 各年でみると 1-2 カ月間形成された。

ノコギリモクでは成熟した主枝が流失した後, すでに存在している主枝が伸長し, 翌年成熟する (谷口と山田, 1978; 村瀬, 2001)。本研究における主枝全長組成 (Fig. 2-10), 基部の葉の有無による主枝長と全長との関係 (Fig. 2-11) から, 主枝は成熟期直後の秋に萌芽し, その後, 1 年で 10-100 cm 程度になりほとんどの主枝が基部の葉を失い, 更に 6-10 カ月経過した 3-7 月に 1 m を越えて成熟すると考えられた。福岡県津屋崎のヨレモクでは主枝は主に秋から冬に萌芽し, 5-10 カ月間短いままで経過した後伸長し, 翌年成熟する (Nanba & Okuda, 1993)。今回の結果からノコギリモクにおいても主枝は同様の動態を示すことが明らかとなった。

ノコギリモクの主枝平均全長の最大値は年によって大きく異なり, 2014 年の 0.8 m から 2013 年の 4.1 m まで 5 倍の変動があった。現存量も全長とほぼ同じ傾向を示し, その年間最大値は 2014 年の 1298 g から 2012 年の 4527 g と 4 倍近い変動を示した。主枝長先端の生長点の有無をみると, アラメで食痕の割合が増加した秋に生長点の無い主枝の割合が増加し, 冬季以降, 新たな主枝の萌芽に伴い低下した (Fig. 2-8)。ホンダワラ類では主枝先端の生長点が失われると側枝が伸長することが知られている (Umezaki, 1983; Tsukidate, 1984)。今回のノコギリモクにおいても最大側枝長の組成をみると, 生長点が残る主枝に比べ, 生長点が失われた主枝では側枝が長いことが示された (Fig. 2-9)。また, 主枝長と主枝全長との関係 (Fig. 2-11) では, 2008, 2009 年のように主枝が短い主枝全長は長い場合, 2011-2013 年のように主枝が長く主枝全長も長い場合, 2010, 2014 年のように主枝長, 主枝全長ともに短い場合があった。このことは主枝先端の生長点の失われる時期もしくはその時の主枝長に年による差異があり, さらに, その後の側枝の伸長にも年による差異があるためと考えられる。

ノコギリモクと水温の関係

水温とノコギリモクの藻体との関係を一般化線形モデルによって解析を行ったが, 本研究では主枝が経験する水温を考慮し, 成熟する年の冬, 春の水温, および, 前年の夏と秋の水温を説明変数とした。その結果, 年間最大値に関して, 平均全長, 最大全長, 湿重量のいずれでも水温に関する変数を加えたモデルは採用されず, 乾燥重量に関しても秋の偏差を加えたモデルが変数なしのモデルよりも AIC がわずかに小さかったのみであった。これらのことから, 年間の最大現存量に関しては水温の影響は小さいと考えられる。一方, 年間最小値に関しては, 平均全長では四季全ての偏差を含むモデルで, 湿重量と乾燥重量では 28°C を超えた頻度を説明変数としたモデルで AIC が小さかった。このことから, 重量に関しては, 夏の極度な高水温が負の影響を与え, 全長に関しては, 秋・春・夏の高水温と冬の低水温が正

の影響を与えると考えられる。

2013年8月に坪地先で採集したノコギリモクの個体では全ての主枝で生長点が失われており、それまでに観察されたことのない状況であった (Fig. 2-8)。その後の側枝の伸長もほとんどなく、2014年7月に成熟した主枝には基部に葉が残るものが多かったことから、2013年秋に萌芽した主枝のうち生長のよいものが成熟したと考えられる状況であった (Fig. 2-11)。坪地先の水温は、和歌地先には及ばないものの、2013年の夏季は最高水温が 30.0 °C であり、28 °C を超えた頻度も 529 回あり、夏季の高水温により生長点が生理的な障害を受けた可能性がある。一方、ノコギリモクの生息上限水温は 31 °C とされ (原口, 2005), 生息上限水温を超えてはいない。しかし、生息上限水温に近づくにつれて成長が悪化することが知られており (原口, 2005), 高水温が成長を悪化させた一因であると考えられる。なお、村瀬 (2014) は山口県沿岸において 2013 年夏季にアラメ・カジメ類が壱岐と同様に衰退したことを報告しているが、ノコギリモクを初めとするホンダワラ類では影響が小さかったと述べている。しかし、本研究の結果からその後の生長が悪化が懸念されるため、ノコギリモクをはじめとするホンダワラ類に対する影響も注視する必要がある。

大型褐藻類に及ぼす水温の影響

調査期間中の水温とアラメ及びノコギリモクの藻体との関係を見ると、アラメにおいては冬季の水温が低いほど葉状部が大きく、夏季の水温が高いほど現存量の最小値が小さいが、側葉数は冬季と春季に生育適水温の期間が長いほど多いと考えられた。一方、ノコギリモクにおいては、全長、現存量の最大値に関しては水温の関与は小さいと考えられたが、現存量の最小値は夏季の水温が高いほど低いと考えられ、平均全長の最小値は秋から冬に適水温の期間が長いと大きいと考えられた。これらの結果から、夏季の高水温は両種の現存量の最小値を引き下げ、2013 年のように生育上限水温を超えた場合には、成体の消失をもたらすものと考えられる。大型褐藻類の衰退と水温との関係に関しては、伊豆半島沿岸において黒潮の接岸によりカジメ類が衰退すること (河尻ら, 1981), 高知県沿岸において近年の水温上昇がクロメの衰退と関連すること (Serisawa et al., 2004), 和歌山県においてアラメ・カジメ類の分布が年平均水温 20°C 以下の範囲に限られ、水温が高かった 1994, 1998 年にアラメ・カジメ場の衰退が起こったこと (木村, 2003) が報告されている。藻体の現存量と現場の水温との関係に関しては、静岡県下田市と高知県夜須町のカジメを比較し、下田の方が藻体が大きく、高齢の個体が多いとする事例がある (芹澤ら, 2001)。また、石川県沿岸におけるノコギリモクとヤツマタモクの現存量に関して、1975–76 年の調査結果 (谷口と山田, 1978) に比較して 1999–2000 年には減少していたとする報告 (池森ら, 2002) があるが、わずかであり、今後、野外における調査が必要である。

藻食性魚類の影響

アラメ成体の測定結果から、最大側葉長、葉状部重量は冬に最低となり、夏に最大となる明瞭な季節変化を示した。子囊斑が 9-2 月に形成されることから、秋に葉状部重量が減少する要因は成熟による脱落 (寺脇と後藤, 1988) と考えられる。一方、藻食性魚類による摂食痕は 2010-2014 年の間、10 月に増加し、2 月まで多くの側葉で認められた。従って、秋には成熟後の脱落に加えて、藻食性魚類による採食の影響も加わり、アラメの現存量低下が大きくなるものと考えられた。

藻食性魚類のアラメ・カジメ類へ影響について、1980 年代にはすでにアラメ・カジメ類を用いた藻場回復実験においてブダイと考えられる藻食性魚類による採食による影響が報告されており (大野と石川, 1982; 木村, 1986)、長崎県においても藻場造成のために移植したクロメがブダイによると思われる食害により全滅した (四井と前迫, 1985)。また、1998 年に長崎県下の各地で確認されたアラメ・カジメ類の葉状部欠損現象は高水温とともに魚類による食害も原因と考えられている (桐山ら, 1999; 2001; 清本ら, 2000)。長崎県以外でも、和歌山県ではブダイとアイゴによるカジメ、ヒロメ *Undaria undarioides* への食害 (木村, 2006) が、静岡県御前崎ではアイゴにより造成藻場のサガラメが消失したこと (増田ら, 2000) が報告されている。コンブ目海藻以外でも、ヒジキが伸びない原因としてアイゴ、イスズミ類 (ノイスズミ *Kyphosus bigibbus*, イスズミ *K. vaigiensis*) をはじめとする藻食性魚類による採食であることが報告されている (桐山ら, 2005)。

今回の 2011-2014 年の調査では、アラメの藻体に採食痕が見られたのは 10-2 月に限られていたが (Fig. 2-6)、同じ時期にノコギリモク主枝頂端の生長点がない割合が増加した。高知県におけるブダイによる食害は秋に顕著であり (大野と石川, 1982)、御前崎におけるアイゴによるサガラメの消失 (増田ら, 2000)、宮崎県におけるアイゴによると思われるクロメ場の衰退 (荒武, 2010) はいずれも秋に起きており、和歌山県におけるアイゴの摂餌量も 8 月以降に増加することが報告されている (木村と山内, 2009)。藻食性魚類の摂餌量は水温の影響を受け、アイゴとブダイでは水温 16 °C 以下ではほとんど採食せず (桐山ら, 2001; 川俣と長谷川, 2006)、イスズミも採食量が減少する (桐山ら, 2001)。また、野外におけるバイオテレメトリー調査でもアイゴは水温 20 °C 以下で、ノイスズミは水温 16-17 °C 以下で行動が不活発になることが報告されている (山口ら, 2006)。これらの結果から、Yamaguchi et al. (2010) は近年の水温上昇により藻食性魚類の活動期間が 2 か月延びたと推定している。ただし、本研究では秋の水温はアラメ現存量の最小値に関して大きな要因となっていない (Table 2-1)。藻食性魚類の採食量が一定であっても夏季の高水温により海藻の現存量が低下したり、嗜好性の高い種が減少することで相対的に採食の影響が大きくなる可能性も残る (野田ら, 2014)。今後、野外において海藻の群落構造と被食状況の把握 (野田ら, 2014) やケージ実験などによる藻食性魚類排除の有無による比較が必要である。

おわりに

本研究から、大型褐藻類の現存量と水温の関係について、夏季の高水温はアラメ、ノギリモクの現存量を低下させ、極端な場合には成体の消失にいたることが明らかになった。藻食性魚類の採食はアラメ、ノギリモクともに現存量が最も小さい時期に起きるため、影響が大きいと考えられる。しかし、今回の研究も7年の調査結果とはいえ、7回のイベントを捉えたにすぎない。今後、より詳細に解析するためには長期の研究とともに、水温や藻食性魚類の現存量が異なる海域で同時に同様の調査を行うことなどにより、水温と藻場の関係を明らかにする必要がある。

第3章

長崎県橘湾沿岸におけるムラサキウニの個体群動態と

ウニ類の現存量が海藻の密度に与える影響

3-1 ムラサキウニの個体群動態

清本節夫;長崎県橘湾沿岸の転石海岸におけるムラサキウニの個体群動態,特に台風が及ぼす影響について. 日本ベントス学会誌, 66, 48-60 (2011. 10).

1. 緒言

ウニ類をはじめとする植食動物は海藻の現存量に大きな影響を与え,ウニ類の密度が高い場合には海藻に対して壊滅的な摂食を行い,「磯やけ」状態が持続する要因の一つとなることが知られている (reviewed by Lawrence, 1975; Estes & Duggins, 1995; Scheibling et al., 1999)。このことは,ウニ類を実験的に除去したり (Cowen et al., 1982; Fletcher, 1987; Prince, 1995), 病気 (Pearse & Hines, 1979; Miller, 1985; Liddell & Ohlhorst, 1986; Carpenter, 1990) や嵐 (Cowen et al., 1982; Ebeling et al., 1985) によるウニ類の大量斃死後に海藻の現存量が増大することからも裏付けられている。

Lawrence (1975) はレビューの中でウニ類が海藻群落を壊滅させるほど高密度になる原因として, 飢餓耐性が高いことに加えて加入量や移入量の増加と捕食者の減少をあげている。Utchicke et al. (2009) は棘皮動物のうち密度変化の大きい種の共通点として, 小卵多数産卵を行い, 摂餌を行う幼生期を持つことを挙げ, "high-risk high-gain" 戦略をとるとした。多くのウニ類はこの特徴にあてはまり, キタムラサキウニ *Strongylocentrotus nudus* では長期的な調査から加入量の年変動が大きく, 卓越年級群が発生することが明らかにされている (吾妻, 1997; Agatsuma et al., 1998)。また, コレクターや岩盤表面からの採集による着底量でも大きな年変動があり (Rowley, 1989; Balch & Scheibling, 2000; Lamare & Barker, 2001; Wing et al., 2003), キタムラサキウニとホクヨウオオバフンウニ *S. droebchiensis* では浮遊幼生期の水温が高いことが幼生の生残を高め, 加入量の増大をもたらすと推定されている (Hart & Scheibling, 1988; Agatsuma et al., 1998)。さらに, ウニの密度の低いケルプ場とウニの密度の高い磯やけ場とで着底直後の *S. spp.* の密度に差がないことからその後の生残が異なると推定した研究 (Rowley, 1989) や, オオキタムラサキウニ *S. franciscanus* の稚ウニは同種大型個体の棘の下で多く見つかることから同種大型個体が隠れ場を提供しているとする報告 (Tegner & Dayton, 1977; Rogers-Bennett et al., 1995) もあり, 着底後の生残も加入量を左右

する原因と考えられる。ウニ類の大型個体に対する捕食者としては、ラッコ *Enhydra lutris* (Kenner, 1992; Estes & Duggins, 1995; Dean et al., 2000) をはじめ、イセエビ類 (Breen & Mann, 1976; Tegner & Levin, 1983), 魚類 (Cowen, 1983; Sala, 1997), カニ類・ヒトデ類 (Kawai & Agatsuma, 1996), 鳥類 (Hori & Noda, 2007) などが知られており、これらの捕食者が多い場合には捕食されるサイズクラスの個体数は顕著に減少するが、捕食者が少ない場合には死亡率の低化をもたらす密度が増加する原因となる (Kenner, 1992)。

ウニ類では、時化による物理的な攪乱や病気により個体数が急激に減少することが知られている。カリブ海のタイセイヨウガンガゼ *Diadema antillarum* はハリケーンにより 12–99% に (Woodley et al., 1981), カリフォルニア州沿岸の *S. franciscanus* とアメリカムラサキウニ *Strongylocentrotus purpuratus* は嵐により 10% 以下に減少した (Cowen et al., 1982; Ebeling et al., 1985)。病気による大量死もカナダ (Miller, 1985; Scheibling et al., 1999) とカリブ海 (Lessios et al., 1984; Forcucci, 1994) で知られており、カリブ海のタイセイヨウガンガゼは全体の 95–99% が死亡し (Lessios et al., 1984), 回復までに 10 年以上を要した (Edmunds & Carpenter, 2001)。

このようにウニ類の個体群動態には、卓越年級群の発生や時化、病気などのイベントが関与していると考えられるが、キタムラサキウニの卓越年級群は 15 年間で 4 回しか見られない (吾妻, 1997) など、これらのイベントは稀にしか発生しないと推定される。このように稀にしか発生しないが重大な影響をもたらすイベントをとらえるためには長期にわたり個体群動態を調査する必要があるが、実際に野外で長期にわたり調査を行った研究は少ない (Estes & Duggins, 1995; 吾妻, 1997; Agatsuma et al., 1998; Barnes et al., 2001)。

ムラサキウニ *Anthocidaris crassispina* は日本の暖海域から香港にかけて生息し (重井, 1995), 岩礁の浅海域でしばしば優占種となる (Hayashi et al., 2000; 田中ら, 2000)。漁獲対象種として利用される一方、ムラサキウニによる海藻類の摂食が無節石灰藻の増大を引き起こし (Wai & Williams, 2005), 密度が高い場合には磯やけを持続させる要因となる (四井と前迫, 1993; 四井ら, 1994)。ムラサキウニに関して、6–8 月が産卵期であり (今井, 1980; 内場と山本, 1981; 山崎と清本, 1993; 堀井, 1997; Yatsuya & Nakahara, 2004a), 食性 (大島ら, 1957; 今井と児玉, 1986; Yatsuya & Nakahara, 2004b) や成長 (今井, 1980; Chiu, 1990; Yatsuya & Nakahara, 2004a) が明らかにされており、殻板の輪紋数による年齢査定の結果から 9–11 年は生きることが確認されている (Chiu, 1990; Yatsuya & Nakahara, 2004a)。しかし、個体群動態に関しては研究がなく、磯やけを持続するような密度に至る過程については不明である。このため、1991–2005 年の 14 年間にわたりムラサキウニの密度と殻径組成を調査し、その個体群動態を明らかにするとともに、特に加入量の変動と台風による攪乱がムラサキウニの個体群動態に与える影響について考察した。

2. 方法

調査地: 調査地は、九州西岸に位置する橘湾奥部の転石海岸であり、南西方向は外海に面し、この方向からの波あたりは強いが、それ以外からは遮蔽されており (Fig. 3-1)、大潮時の干満の差は 3.5 m に達する。この海岸のほぼ 1 km の範囲で大潮干潮線上に 3 点の起点を決め、調査時ごとにそこから海岸と垂直方向に 100 m の測線をのびした (Fig. 3-1 左下)。3 本の測線は、いずれも測線の起点から 0–10 m は潮間帯下部であり、なだらかな傾斜で深くなっている。起点から 100 m での大潮干潮時の水深は、測線 1 と 2 では約 5 m、測線 3 では 3.5 m である。海底は主に長径 0.2–2 m の転石から成るが、これ以外に測線 1 の 45–50 m は軟らかい泥岩の岩盤であり、測線 2 の 35–60 m は長径約 2 m の割石、85–95 m は N 型ブロックからなる造成増殖礁である。また、測線 2 の 95 m 以遠、測線 3 の 50–80 m 以遠は主に砂であり、測線 1 でも 100 m 付近から沖合は砂と砂に埋まった大型の転石からなる。調査地で見られた主な大型海藻は、潮間帯でヒジキ *Hizikia fusiformis*、水深 4 m 付近までにアカモク *Sargassum horneri*、イソモク *S. hemiphyllum* であったが、密度、分布水深ともに年による変動が大きく調査期間を通じた安定した群落構造は見られなかった (第 3 章 第 2 節)。

ムラサキウニは沿岸漁業における重要な漁獲対象種であるが、調査地付近においては漁業者 1 名が船上からの鉤取りにより漁獲を行っているのみであり、調査期間中に放流や移植、また、藻場造成を目的としたウニ類の密度管理などは行われなかった。

密度とサイズの測定: 測線に沿い 1 m の幅で 10 m ごとに、スクーバ潜水した調査員が可能な限りムラサキウニを採集し、殻径の測定をノギスを用いて水中もしくは船上で行い、測定後のムラサキウニは再放流した。この調査を 1991 年から 2005 年にかけて、1994 年を除き、毎年 1–3 回実施した (Table 3-1)。水中で測定を実施した 1991–1997 年には潜水時間の制限から一部の個体について殻径を測定し、それ以外の個体は計数のみを行った (Table 3-1 M*; 計数のみを行った個体数については Fig. 3-8 を参照)。また、2002 年 8 月は採集の容易な個体についてのみ殻径測定を行ったため密度の算定には用いなかった。密度の算定は、測線 1 と 2 については個体数を 100 m^2 で割り求めたが、2000 年 1 月 19 日の測線 1 については 0–20 m で測定を行えなかったため、 80 m^2 で割り、求めた。測線 3 については調査時ごとに転石から砂に変わる距離が異なったため、転石域のみの面積 ($50\text{--}80 \text{ m}^2$ 、平均 73.1 m^2) で割り、密度を算定した。

成長: 1991 年に高密度の新規加入個体が見られたが、1992 年以降は新規加入個体が少なかったことから、3 本の測線で見られた 1991 年級群の中央値を求め、その後の成長を推定した。また、測線 2 の 1995 年級群について 1991 年級群と同様に中央値を求め、その後の成長を推定した。

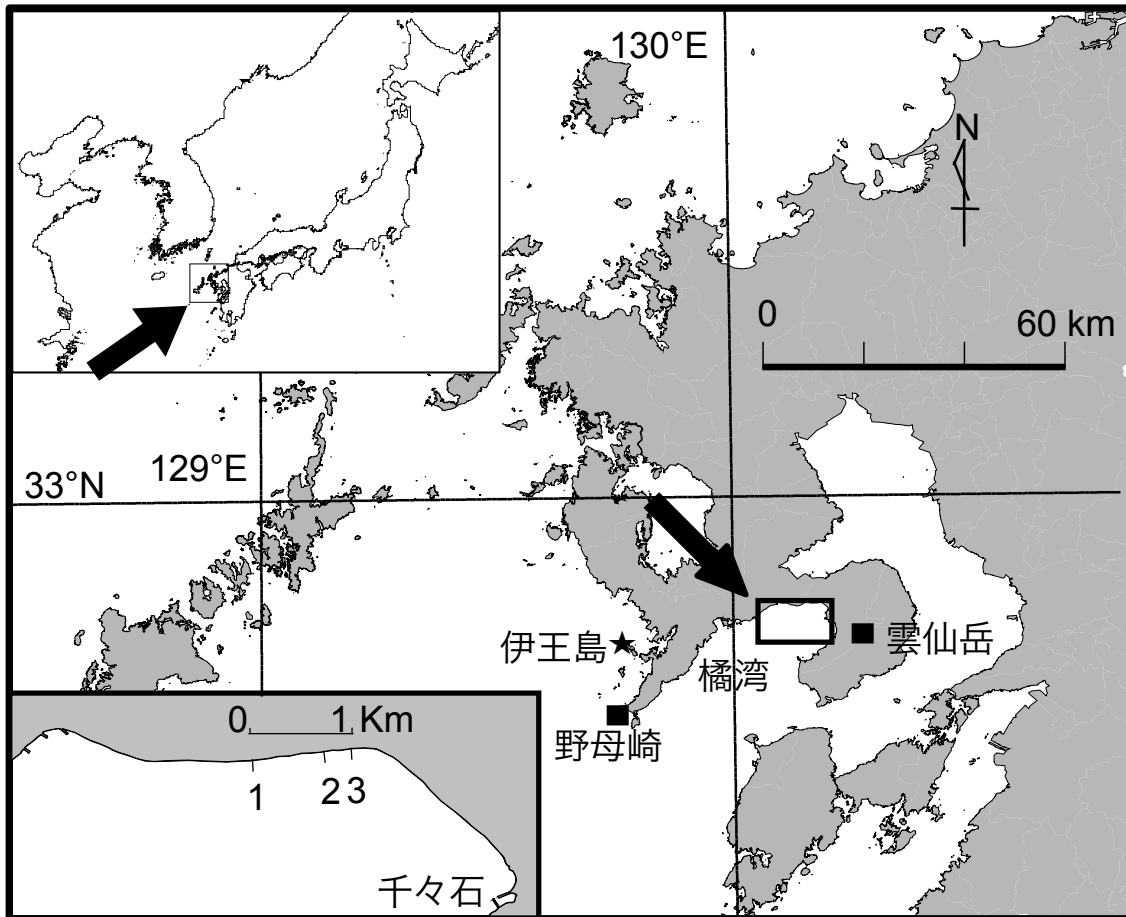


Fig. 3-1. 調査地 (➡), 伊王島に設置された波高計の位置 (★), 及び雲仙岳と野母崎のアメダスの位置 (■)。左下の調査地の図における 1-3 の直線は調査を行った測線を示す。

Table 3-1

調査日と各調査日における測定項目。 M: 全個体の殻径を測定, M*: 一部の個体の殻径を測定 (Fig. 8 を参照), C: 個体数を計数し, 殻径の測定を行わなかった。 †: 2002年 8月 27日は容易に発見される個体のみ測定を実施したため, 密度の推定には用いなかった。 ‡: 0-20 m は波が高く測定できなかった。

年	月日	測 線			年	月日	測 線			年	月日	測 線		
		1	2	3			1	2	3			1	2	3
1991	7月19日	M	M	M	1996	5月28日	M	M		2001	3月8日	M		
	9月17日	M	M			6月13日			M		3月9日		M	M
	10月22日	C	C	C		8月20日	M				8月13日	C		
	11月22日	C	C	C	1997	5月28-29日	M			2002	3月19日		M	
	12月20日	M	M	M*		5月29日		M	C		3月20日	M		M
1992	8月27日	M	M*	M*	1998	11月4日	M				8月27日†	M	M	M
	12月12日	M	M			11月5日		M		2003	5月6日		M	
	12月14日			M		11月6日			M		5月9日	M		M
1993	9月8日	M	M	M*	1999	5月10日	M				11月6日		M	
	12月7日	C	C	C		5月10-11日		M			11月9日	M*		M
1994						5月11日			M	2004	4月26日	M		M
1995	4月20日	M	M	M	2000	1月19日	M‡	M			4月28日		M	
	10月12日	M	M	M		1月20日			M	2005	4月26日	M		
											4月27日		M	M

加入密度の推定: 得られた殻径を測線ごと調査日ごとに、以下の複合正規分布関数 (赤嶺, 2007) に当てはめ、フリーソフトである R (R Development Core Team 2005) の `optim` 関数を用いて混合率、平均殻径、標準偏差を最適化することで正規分布に分解した。

$$G(x) = \sum p_i g_i(x)$$

ただし、 p_i は混合率、 x は殻径である。 $g_i(x)$ は正規分布関数で、

$$g_i(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma_i} \exp\left(-\frac{1}{2} \frac{(x-\mu_i)^2}{\sigma_i^2}\right)$$

ただし、 μ_i は平均値、 σ_i は標準偏差を表す。

長崎県平戸市におけるムラサキウニの産卵期は 6–8 月と推定されている (山崎と清本, 1993) ので、9 月に年齢が 1 つ上がるものと仮定し、1991 年級群および 1995 年級群の成長を参考に、最も小さい正規分布で、前年の殻径組成に対応するものがない場合に 0 歳の個体 (以下、加入個体) と判断した。加入個体に該当する正規分布が 1 歳以上の個体 (以下、大型個体) からなる正規分布と重なっていた場合には、両方の正規分布関数の個体数が一致する殻径を、次の式により R の `optim` 関数を用いて求め、この殻径以下の個体を加入個体、この殻径以上の個体を大型個体とした。

$$\frac{p_1}{\sqrt{2\pi}\sigma_1} \exp\left(-\frac{1}{2} \frac{(x-\mu_1)^2}{\sigma_1^2}\right) = \frac{p_2}{\sqrt{2\pi}\sigma_2} \exp\left(-\frac{1}{2} \frac{(x-\mu_2)^2}{\sigma_2^2}\right)$$

ただし、 p_1, p_2 は 1 番目と 2 番目の混合率、 μ_1, μ_2 はそれぞれの正規分布の平均、 σ_1, σ_2 はそれぞれの正規分布の標準偏差、 x は殻径を表す。

なお、殻径を測定しなかった個体がある場合 (Table 3-1, M*; Fig. 8 も参照) には、調査日、測線ごとに測定した個体数に占める加入個体の割合を全個体数に引き伸ばして加入個体数とし、加入個体の密度を求めた。

波浪データ: 環境条件として、海底の攪乱の目安になると考えられる波高について、調査地から約 40 km 西に位置する長崎市伊王島 (Fig. 3-1, 伊王島) において国土交通省港湾局によって観測され、港湾空港技術研究所で処理された有義波高及び波向を、1991–2001 年については (財) 沿岸技術研究センターから、2001–2004 年については国立研究開発法人港湾空港技術研究所 (<http://nowphas.mlit.go.jp/nowphasdata/sub300.htm>) から入手した。1990 年の最大有義波高については永井ら (1992) によった。伊王島と調査地の間には野母崎まで続く半島が存在する (Fig. 3-1) ため、波向が南西から南の場合には調査地においても影響が大きい、それ以外の波向の場合には伊王島の波高が高くても調査地への影響は小さいと考えられる。1991 年には伊王島での波向の記録がないため、農林水産研究情

報センターが提供している気象庁のアメダスデータから、調査地から南東約 10 km に位置する雲仙岳 (Fig. 3-1, 雲仙岳) および西南西約 50 km に位置する野母崎 (Fig. 3-1, 野母崎) の風向を入手し、1992 年以降の波向との対応から 1991 年の波向を推定した。

3. 結果

密度の変動: 調査期間中に見られたムラサキウニの平均密度の範囲は、測線 1 では 0.03–3.55 個体 / m², 測線 2 では 0.27–3.81 個体 / m², 測線 3 では 0.09–4.10 個体 / m² であり、3 本の測線はほぼ同じ傾向を示した (Fig. 3-2)。測線 1 の密度は、1991 年 7 月 19 日と 9 月 17 日には 1.77, 1.67 個体 / m² であったが、10 月 22 日には 0.05 個体 / m² に減少した。その後は増加し、1992 年 8 月 27 日には 0.92 個体 / m² に達し、1993 年 9 月 8 日まで 0.5–1.0 個体 / m² であった。調査を実施しなかった 1994 年を挟み、1995 年 4 月 20 日には 0.08 個体 / m² に減少し、同年 10 月 10 日も 0.03 個体 / m² であった。1996 年 5 月 28 日には 0.78 個体 / m² に増加し、1996 年 8 月 20 日から 2003 年 5 月 9 日までは 1 個体 / m² 以上の密度を維持した。2003 年 11 月 6 日には 0.82 個体 / m² に減少したが、2004 年 4 月 26 日には 3.55 個体 / m² で調査期間中の最高の密度となり、2005 年 4 月 26 日にはやや減少して 2.01 個体 / m² となった。

測線 2 においても、1991 年 10 月に密度が減少し、その後、1992 年 8 月にかけて増加し、1993 年 12 月まで 2 個体 / m² 前後の密度を維持した。また、1995 年 4 月には密度が 0.27 個体 / m² に減少した後、1996 年 5 月に 1.12 個体 / m² に増加し、その後、2003 年 11 月まで 1.25–2.22 個体 / m² の密度で推移した。2004 年 4 月には 2.49 個体 / m² に、測線 1 で密度が減少した 2005 年 4 月には 3.81 個体 / m² と増加し、調査期間中の最高の密度となった。

測線 3 においては、1991 年 10 月の密度の低下が小さい点、1995 年の減少後の密度の回復が 1998 年まで遅れた点で、測線 1・2 と異なっており、2005 年に最高の密度になった点では測線 2 と同じであった。

殻径組成の変化と成長: 調査期間中の殻径組成を 1991–1995 年、1995–2000 年、2001–2005 年の 3 期間に分けて、Fig. 3-3–3-5 に示した。以下、この 3 期間に分けて、殻径組成の変化と成長について述べる。

1991–1995 年: 1991 年 7 月から 1995 年 4 月までの測線ごとの殻径組成を Fig. 3-3 に示した。1991 年 7 月と 9 月の殻径組成は 3 本の測線ともに殻径 40–50 mm を中心とする単峰形を示していた。密度の減少した後に調査を行った 12 月 20 日には、測線 1 と 2 で、殻径 5–20 mm の加入個体 (1991 年級群) が確認され、1992 年 8 月には 1991 年級群は殻径

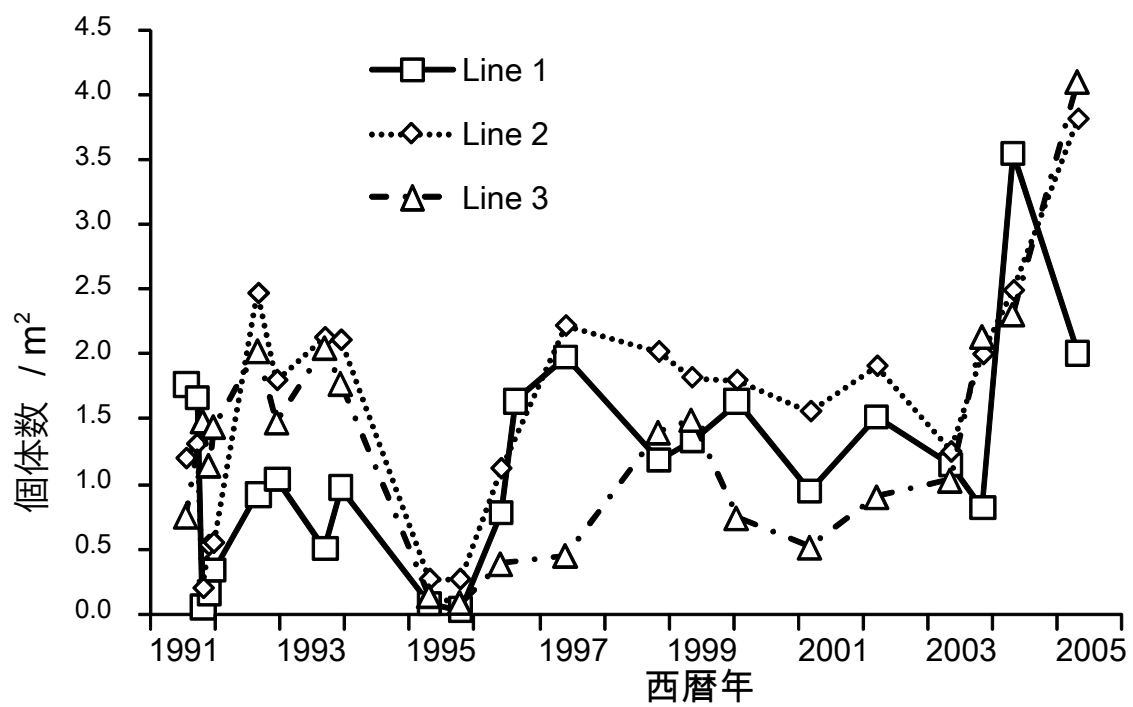


Fig. 3-2. 調査期間中の3本の測線におけるムラサキウニの平均密度の変化

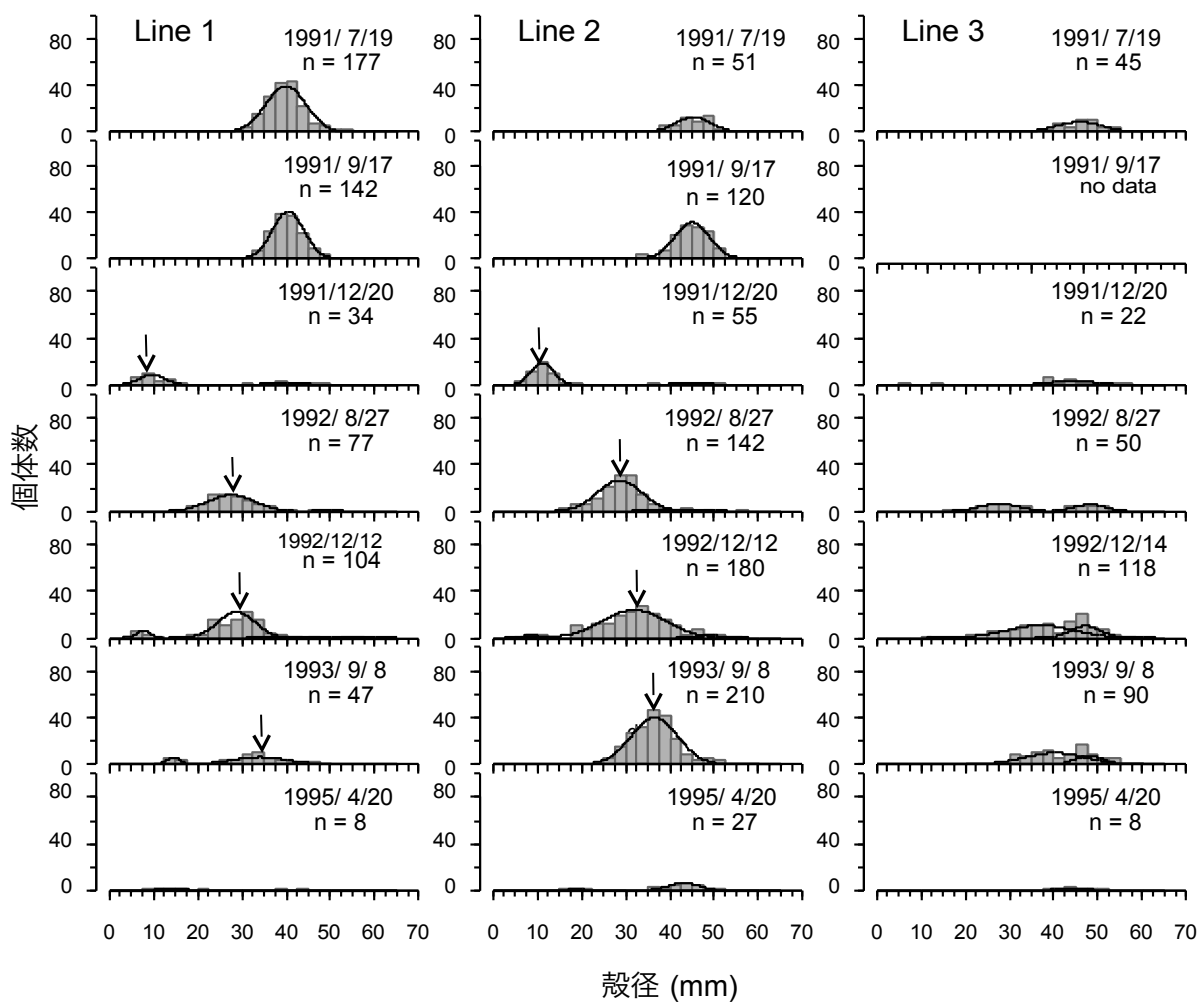


Fig. 3-3. 1991 年から 1995 年にかけての3本の測線におけるムラサキウニの殻径組成と推定された複合正規分布。矢印は 1991 年加入群を示す。

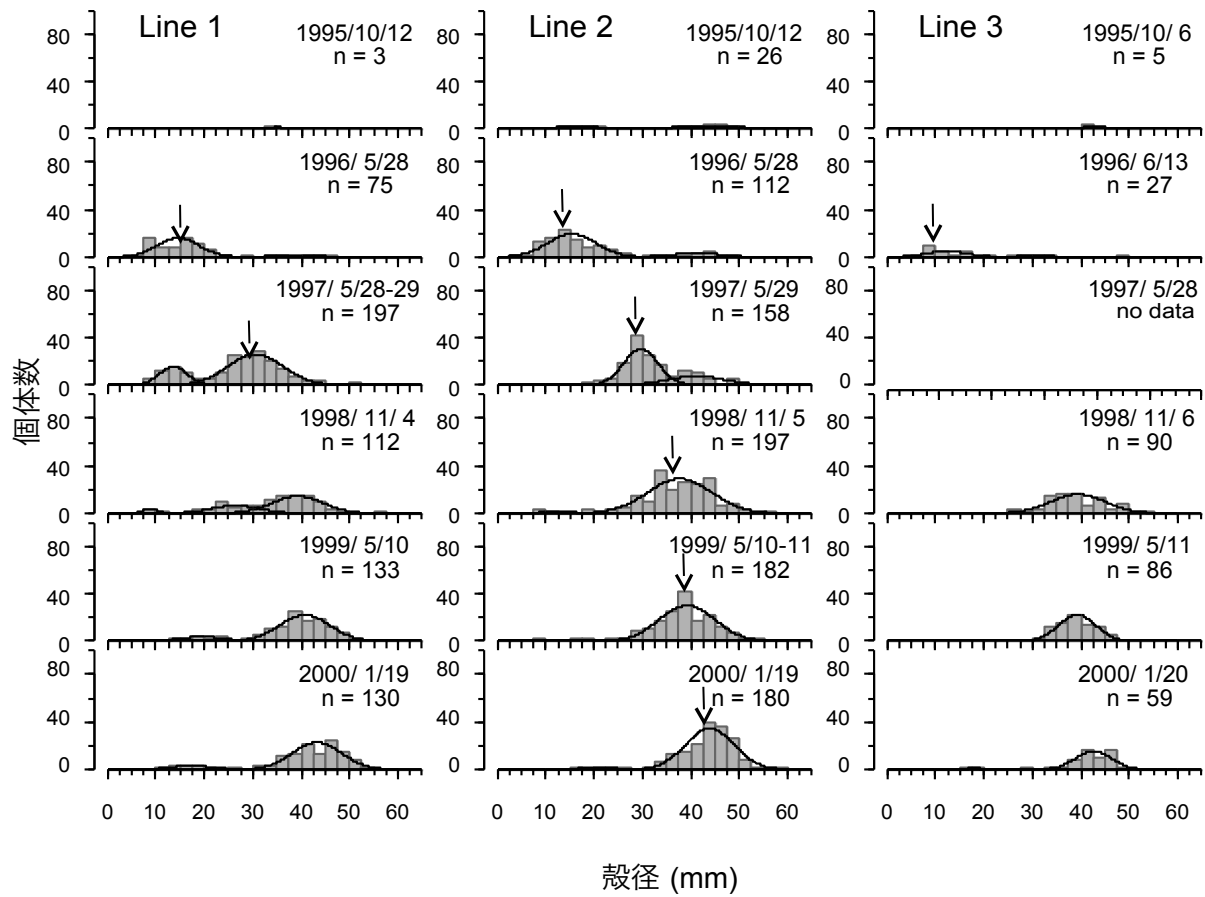


Fig. 3-4. 1995年から2000年にかけての3本の測線におけるムラサキウニの殻径組成と推定された複合正規分布。矢印は1995年加入群を示す。

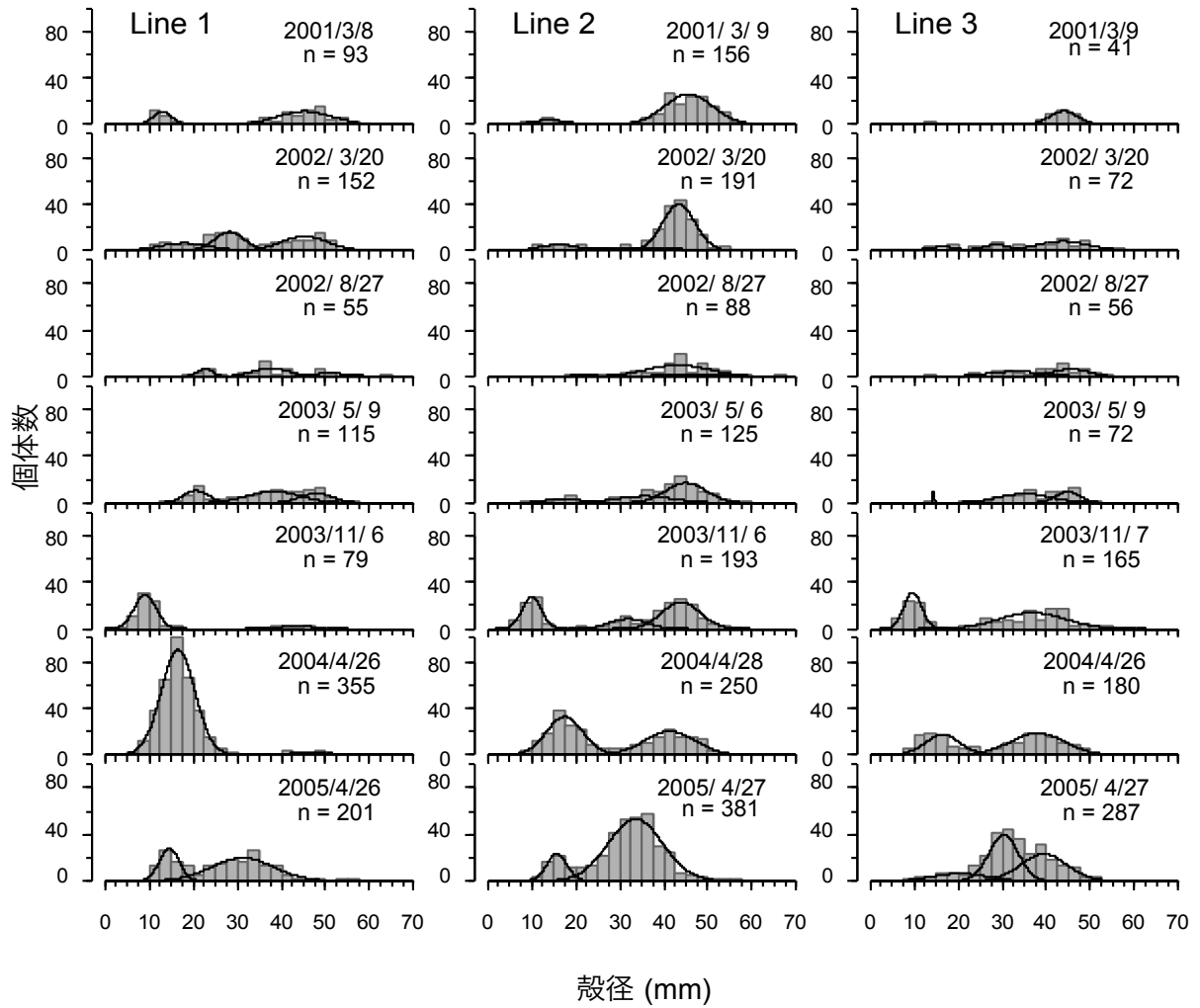


Fig. 3-5. 2000 年から 2005 年にかけての 3 本の測線におけるムラサキウニの殻径組成と推定された複合正規分布

15–40 mm の峰を形成しており、個体群の大部分を占めていた。その後、1992 年 12 月、1993 年 9 月ともに 1991 年級群が多数を占め、1992 年の新規加入個体はほとんど見られなかった。測線 3 においては、1991 年 12 月以降も殻径 40 mm 以上の大型の個体が見られ、1993 年 9 月まで殻径組成は双峰形を示した。1995 年 4 月には 3 本の測線のいずれにおいても密度が大きく減少し、測線 1 においては殻径 10 mm 前後の個体が、測線 2 と 3 においては殻径 40 mm 前後の個体がわずかにみられるのみであった。

1991–1995 年に 3 本の測線で見られた 1991 年級群と推定された全ての個体について、殻径の中央値および第一四分値、第三四分値を Fig. 3-6 に示した。中央値は、着底後約 1 年の 1992 年 8 月 27 日には 28.6 mm であり、着底後約 2 年の 1993 年 9 月 8 日には 36.8 mm に達した。

1995–2000 年: 1995 年 10 月から 2000 年 3 月までの殻径組成を Fig. 3-4 に示した。1995 年 10 月は密度が低い状態であり、明瞭なサイズ組成は認められなかったが、1996 年 5 月 28 日には、殻径 27 mm 以下の個体 (1995 年級群) が 3 本の測線ともに明瞭な峰を形成した。1997 年 5 月 28 日には、測線 1 においては殻径 19 mm 以下の加入個体 (1996 年級群) による峰が見られたが、測線 2 においては対応する峰はなかった。その後の殻径組成から 1997 年以降加入個体は少なく、測線 1 では 1995、1996 年級群が、測線 2 と 3 においては、1995 年級群のみが主体となり、殻径 30 mm 以上の大型個体が多数を占めた。

1995 年級群のみが見られた測線 2 において、殻径の中央値および第一四分値、第三四分値を Fig. 3-6 に示した。中央値は、着底後ほぼ 9 カ月後の 1996 年 5 月 28 日には 14.6 mm であり、1 年 9 カ月後の 1997 年 5 月 28 日には 31.0 mm、3 年 3 カ月後の 1998 年 11 月 4 日には 38.0 mm に達したが、その後は成長が緩やかになり、3 年 8 カ月後の 1999 年 5 月 10 日には 39.0 mm、4 年 4 カ月後の 2000 年 1 月 19 日には 44.3 mm であった。

2001–2005 年: 2001–2005 年の殻径組成を Fig. 3-5 に示した。この期間は、1991 年から 2000 年までと異なり、殻径組成に複数の峰が見られた。2001 年 3 月には測線 1 と 2 で殻径 27 mm 以下の加入個体が、2002 年 3 月と 2003 年 5 月には 3 本の測線のいずれにおいても殻径 27 mm 以下の加入個体が見られ、殻径組成も複数の峰から成っていた。2003 年 11 月には測線 1 で殻径 30 mm 以上の大型個体が減少し、ほぼ殻径 20 mm 以下の加入個体のみとなった。測線 2 と 3 においては、殻径 30–55 mm の峰が明瞭に存在しており、加入個体と大型個体の双峰形を示した。2005 年 4 月は 3 本の測線ともに大型個体と加入個体の双峰形を示したが、2004 年に比較して加入個体が少なく、また、測線 1 では大型個体が減少したのに対し、測線 2、3 では大型個体が多い点が異なった。

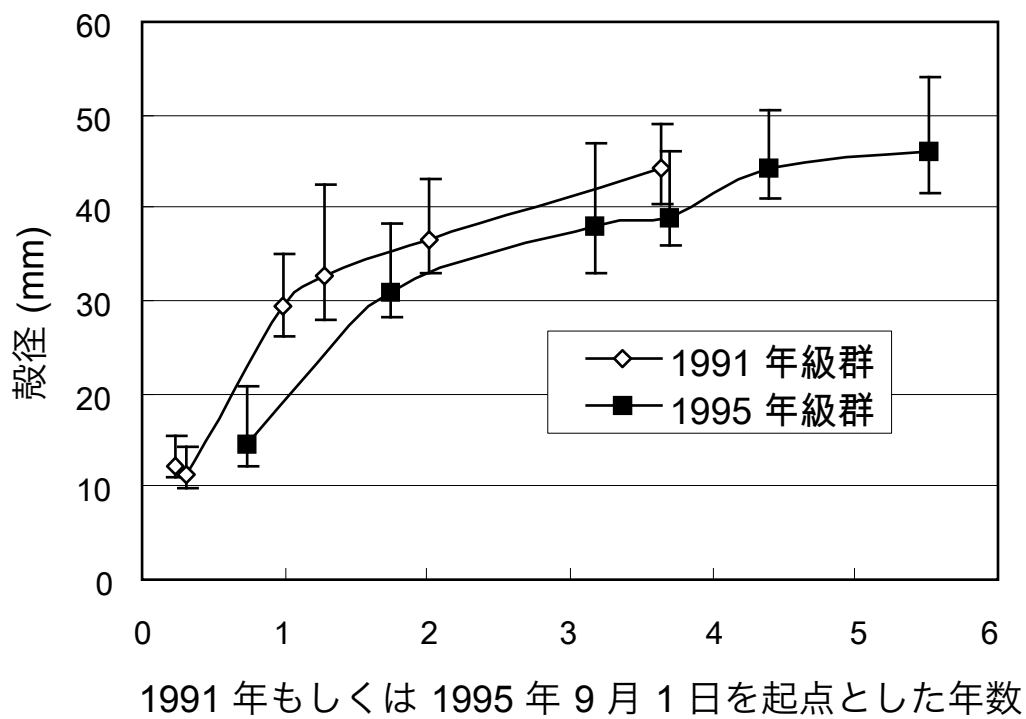


Fig. 3-6. 1991 年級群と 1995 年級群の成長。 1991 年級群は 3 本の測線の平均を, 1995 年級群は測線 2 の値を示した。中央値と第一四分値, 第三四分値を示した。

加入個体の密度: Fig. 3-7 に各調査時点における加入個体の密度を測線ごとに示した。測線ごとの加入個体の密度は年によって大きく異なり、測線 1 では 1991, 1995, 1996, 2003, 2004 年に加入した年級群で、加入個体の密度が 0.5 個体 / m^2 を超える顕著な加入が見られた。測線 2 では、1991, 1995, 2003, 2004 年級群で、測線 3 では 1991, 2003 年級群で 0.5 個体 / m^2 を超える顕著な加入が見られた。それ以外の年では加入個体の密度は 0.5 個体 / m^2 以下と低かった。

加入個体の分布: Fig. 3-8 に、各測線について 1 歳未満の加入個体と 1 歳以上の大型個体に分けて、起点から 10 m ごとの個体数を示した。多数の加入個体が見られた 1991–1992, 1996, 2004 年についてみると、1996, 2004 年には、加入個体は起点から 40 m までの水深 2 m 以浅に多かった。また、1991–1992 年については殻径の測定を行わず計数のみを行った個体が多いが、殻径組成からほとんどは加入個体であると判断され、殻径を測定しなかった個体も含めて、加入個体は全域で見られるものの、40 m よりも岸寄りの水深 2 m 以浅で多い傾向があった。調査を行った期間中の 10 m 毎の加入個体数と、水深に比例する起点からの距離との相関を Kendall の順位相関により求めると、 $\tau = -0.206$ ($p < 0.001$) となり、有意な負の相関があった。

殻径組成から同一の年級群が多数を占めると判断された 1991–1993 年、1996–2000 年の分布をみると、加入後の分布の変化は緩やかであり、起点に近い浅い方から起点から遠い深い方に広がる傾向が見られた。なお、測線 2 における 1991 年 7 月と 9 月、および、2003 年の 5 月と 11 月の大型個体の分布は比較的短期間にもかかわらず変化していた。すなわち、1991 年 7 月には 20–40 m に集中していたが、9 月には全域に広がっており、2003 年 5 月には全域で見られたが、2003 年 11 月には 50 m より沖合にのみ分布していた。

加入個体密度と波高との関係: 調査期間中、長崎市伊王島で観測された年ごとの最大有義波高および 5 m 以上の有義波高を記録した日を Table 3-2 に示した。台風の襲来がなかった年は有義波高が 4 m を超えることはなく、逆に台風の襲来した時には有義波高が 5 m を超え、有義波高 5 m 以上を観測した年は、1991, 1994, 1995, 2000, 2002, 2003, 2004 年であった。このときの波向は測定されていなかった 1991 年を除き、西南西から南西であり、調査地点において外海に開けている方向と一致した。また、波向の記録のない 1991 年について検討するために、雲仙岳および野母崎の風向と伊王島の波向との対応をみると、7 回の台風の襲来のうち、2002 年は波が南南西から南西であるのに対して南東と異なっていたが、それ以外の 6 回では波向が西寄りにずれる傾向があるものの、ほぼ一致した。1991 年の 2 回の台風では風の向きは南東から南南西であり、波が西に偏ることを考慮しても、調査地において外海に開けている南から南西の波であったと推定される。

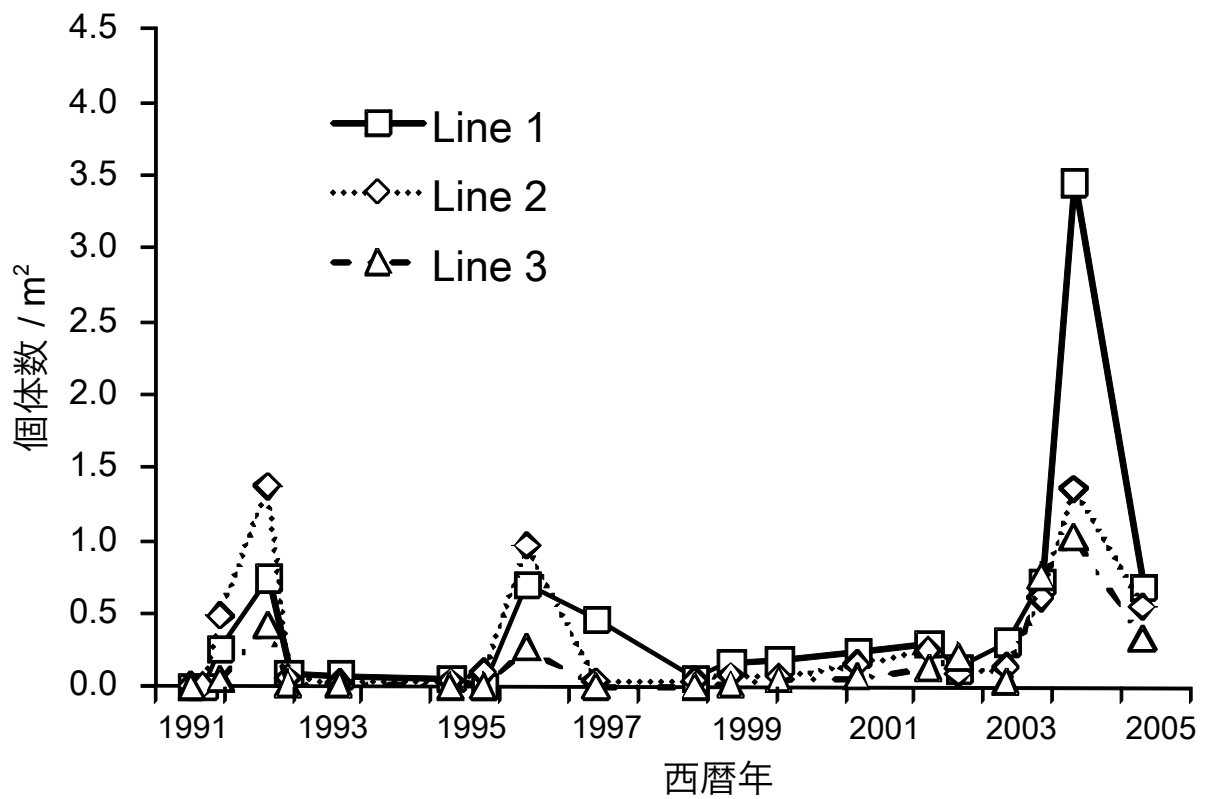


Fig. 3-7. 調査期間を通して 3 本の測線で見られた新規加入個体の平均密度

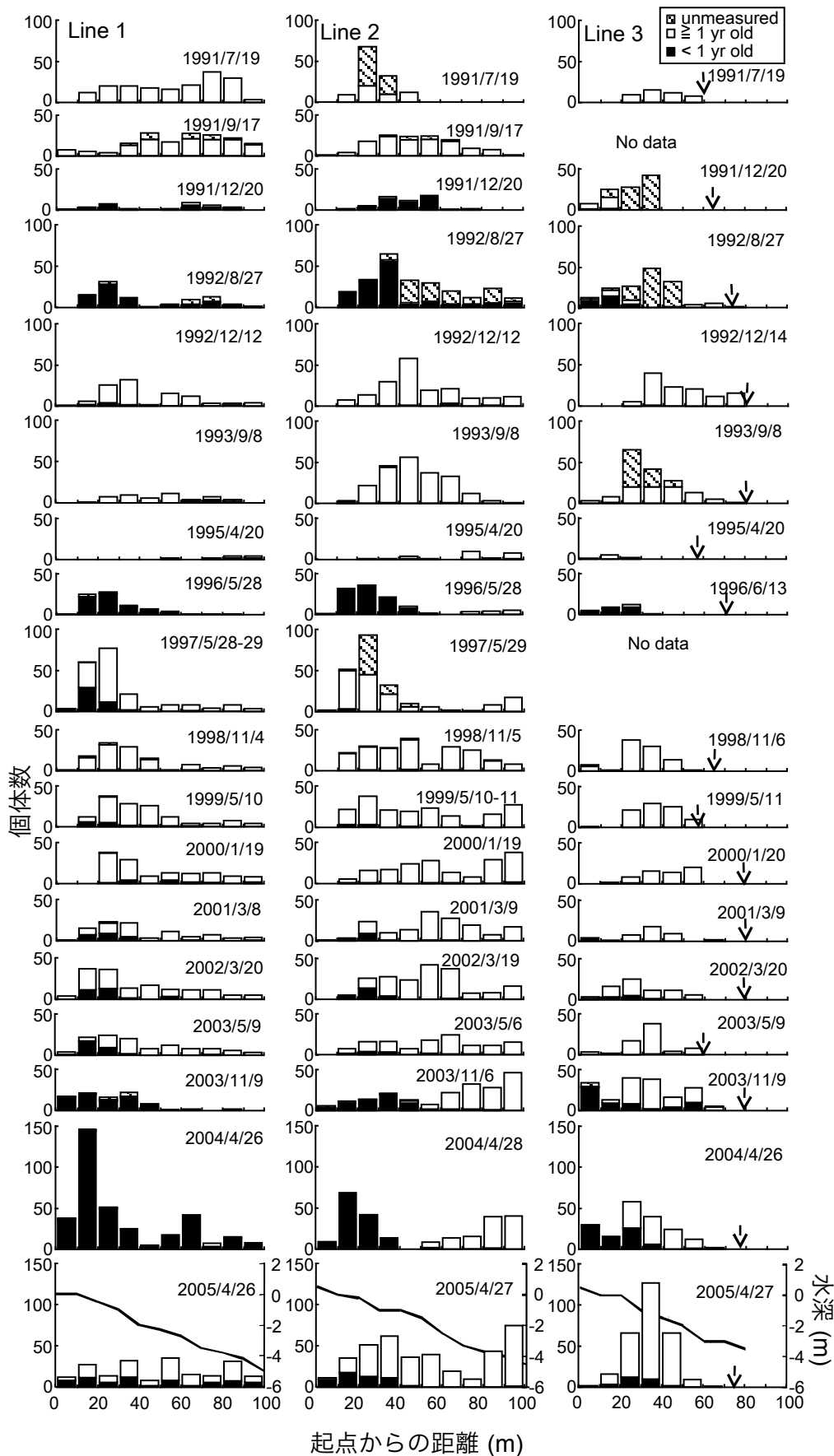


Fig. 3-8. 測線ごとに示したムラサキウニの1歳未満の新規加入個体と1歳以上の個体の分布。測線3の矢印は転石から砂に変わる距離を示す。最下段の実線は水深を示す。

Table 3-2

伊王島の波高計において 5 m 以上の有義波高を記録した年月日と記録した最大有義波高と波向, 及び, 最大有義波高を記録した時刻周辺における雲仙岳と野母崎の風向。有義波高が 5 m を超えなかった年は年間の最大有義波高を記した。

年	月日	最大有義波高 (m)	波向	雲仙岳における風向	野母崎における風向	備考
1991	6月29日	6.23	no data	SE-SSW	SE-SSW	台風 9 号
	9月27日	10.37	no data	SE*	SE-SW	台風 19 号
1992	12月11日	2.77	WSW			
1993	8月10日	3.00	SW			
1994	10月12日	5.70	SW	SW	SW	台風 29 号
1995	7月23日	6.70	SW	SSE-SSW	SE-SSW	台風 3 号
1996	12月5日	3.23	SW			
1997	6月28日	3.48	SW			
1998	9月30日	3.85	SW			
1999	8月3日	3.56	SW			
2000	9月16日	7.01	SW	SSE-SSW	SSE-SSW	台風 14 号
2001	3月4日	3.28	WSW			
2002	8月31日	6.17	SSW-SW	SE	SE	台風 15 号
2003	9月12日	7.08	SW	S-SW	SSE-SW	台風 14 号
2004	8月19日	7.12	SW	SE-SSW	SE-S	台風 15 号
	9月7日	6.13	WSW-SW	ESE-WSW	SE-WSW	台風 18 号

*: 最大有義波高が最も高かった時間は欠測

Fig. 3-9 に各年の最大有義波高と、その年の測線ごとの加入個体の密度を示した。加入個体の密度は Fig. 3-7 に示した値を用い、同じ年級群に対して複数の調査がある場合には最も高い値を用いた。台風が襲来せず、有義波高が 4 m を超えない年ではいずれの測線でも加入個体の密度が 0.5 個体 / m² を超えることはなかったが、有義波高が 6 m 以上を記録した年には加入個体数が 0.5 個体 / m² を超える年があり、大規模な加入が見られるのは台風が襲来した年に限られた。

4. 議論

1991–2005 年の調査期間中、ムラサキウニの密度に大きな変動が見られた。密度の減少は、1991 年と 1995 年に起こり、測線 1 では 2003 年にも大型個体の密度が大きく減少したことが殻径組成の変化から明らかである。一方、密度の増加は、1991–1992 年、1996–1997 年、および 2003–2005 年に見られた。それ以外の 1992–1993 年、1997–2003 年に関しては、密度の大きな変化は見られなかった。そこで、密度が減少、あるいは、増加した期間の特徴から、それぞれの原因について検討するとともに、分布、加入量の変動要因について考察を行う。

ムラサキウニの減少要因: 1991 年の密度の減少では、9 月 17 日から 10 月 22 日の間に測線 1 では 5% 以下に、測線 2 で 20% 以下に減少した。この間に見られた大きなイベントとして、1991 年 9 月 27 日の台風 19 号の襲来があげられる。この台風では伊王島の波高計で観測された最大有義波高は 10 m を超え、伊王島での観測が始まった 1980 年以降で最も高い波を記録している。この時の伊王島での波向の記録はないが、野母崎と雲仙岳における風向との対応から、南から南西方向の波であったと推定され、調査地が外海に開けている方向と一致した。実際に、調査地の海岸沿いの道路が決壊し、1990 年に設置された投石による造成増殖礁でも投石が動かされ、原形をとどめなかった。また、ムラサキウニのみならず、クロアワビの稚貝やオオコンダカガンガラ *Omphalius pfeifferi carpenteri* などの巻貝類も密度を大きく減らした (清本, 未発表データ) ことから、台風による攪乱がムラサキウニの密度を減少させたと推定される。

2003 年の測線 1 での減少に関しては、5 月 9 日から 11 月 9 日までの間に起っており、この間のイベントとして、9 月 12 日の台風 14 号の襲来があげられる。このときは伊王島の波高計で 7 m の波を記録しており、波向も調査地への影響が大きいと考えられる南西であった。調査地においても海岸沿いの道路の側面に波により削られた跡が残り、海底の長径 2 m よりも小さい転石では反転しているものが多く見られた。このことから、このときの減少も台風による攪乱が原因と推定される。

一方、1995 年の減少に関しては前年の 1994 年に調査を行っていないため詳細は不明

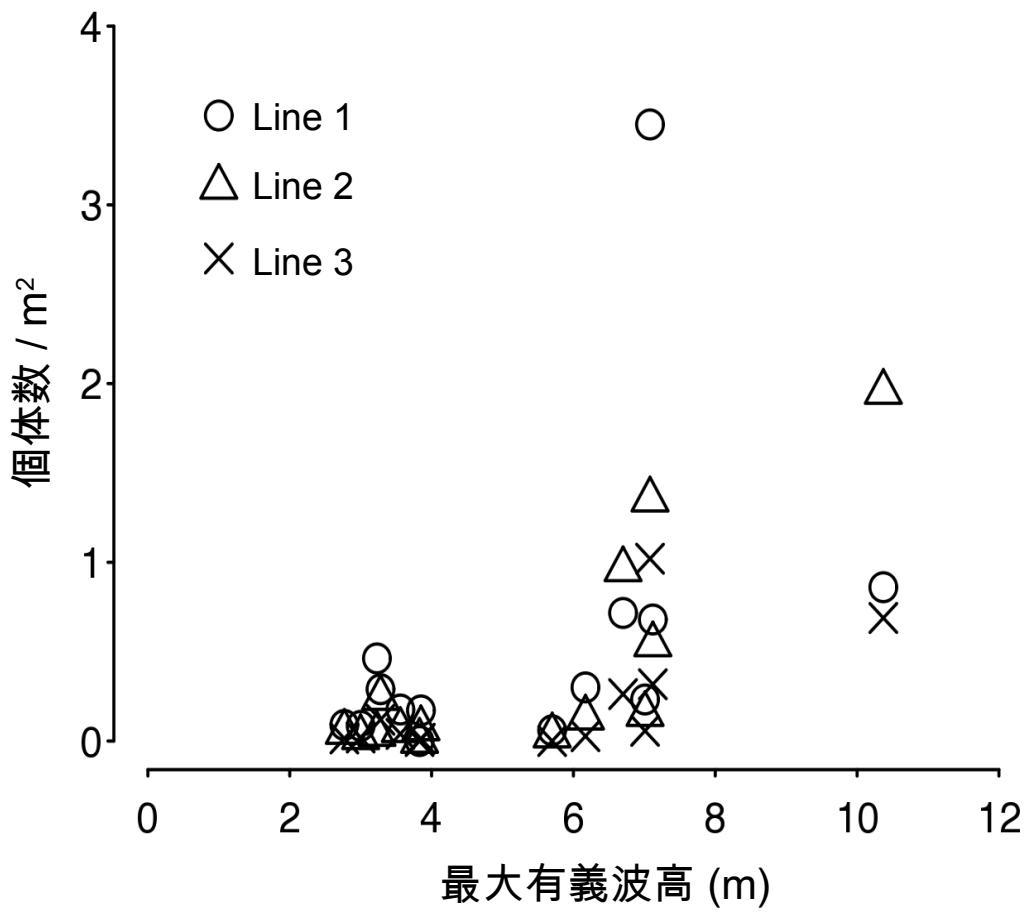


Fig. 3-9. 伊王島における最大有義波高と測線ごとの新規加入個体密度との関係

であるが、1993年12月7日から1995年4月20日までの間に減少しており、この間の1994年10月12日に台風29号が襲来している。このときの伊王島の有義波高は5.7 mであり、この台風による攪乱が原因である可能性が高い。

台風などによる時化によるウニ類の減少は、カリブ海やカリフォルニアでも知られており (Woodley et al., 1981; Cowen et al., 1982; Ebeling et al., 1985)、カリブ海では強力なハリケーンの通過により個体数の12–99%が消滅した (Woodley et al., 1981)。また、カリフォルニアの場合には、ウニの生息環境によっても減少率が異なり、大型褐藻である *Macrocystis pyrifera* が繁茂している時にはウニ類は石の間に潜んでおり減少率は低かったが、それが消失した時にはウニ類は表出しており減少率が大きかった (Ebeling et al., 1985)。

1991–93年、1995–99年の密度および殻径組成の変動を見ると、加入がほとんどなく、かつ、密度も安定していることから、少なくとも肉眼で確認できる殻径10 mm以降は生き残りがよく、台風による波浪がもたらす物理的な攪乱以外に大きな密度の減少をもたらす要因はなかったと考えられる。ウニ類の減少要因としては、台風などによる攪乱以外に、病気 (Lessios et al., 1984; Miller, 1985; Forcucci, 1994; Scheibling et al., 1999) があげられるが、これまでムラサキウニに関しては大量斃死をもたらす病気は知られていない。また、ウニ類の捕食者として、イセエビ類 (Breen & Mann, 1976; Tegner & Levin, 1983)、魚類 (Cowen, 1983; Sala, 1997)、カニ類・ヒトデ類 (Kawai & Agatsuma, 1996) があげられるが、今回の調査地ではイトマキヒトデ *Asterina pectinifera* は多いもののムラサキウニを捕食するのを観察したことはなく、ウニ類を捕食するヤツデヒトデ *Coscinasterias acutispina*、イシガニ *Charybdis japonica* などの甲殻類は密度が低いこと (清本 未発表データ) から、捕食者の影響は小さいと推定される。また、ムラサキウニを対象とする漁業者は1名のみであり、漁業による影響も小さかったと考えられる。ムラサキウニの寿命を明らかにした研究はないが、香港で生殖板に現れる輪紋から年齢を推定した結果では9歳と推定された個体が (Chiu, 1990)、京都府で間歩帯の殻板の輪紋を調べた結果では11本見られた個体が出現しており (Yatsuya & Nakahara, 2004a)、今回の減少が寿命に伴い一斉に起こった死亡とは考えられない。

ムラサキウニの増加要因: 調査地においてムラサキウニの密度が増加した期間は、1991–1992年、1995–1997年、2003–2005年の3回あった。このときの加入個体の密度は、1992年8月で0.4–1.4 個体 / m²、1996年5月が0.3–1.0 個体 / m²、2004年4月で1.0–3.5 個体 / m²、2005年4月で0.3–0.7 個体 / m²と、どの期間でも高く、1ないし2年級群のみの加入で密度が増大している。ウニ類に関しては、幼生の着底量が年により大きく変動すること (Rowley, 1989; Balch & Scheibling, 2000; Lamare & Barker, 2001; Wing et al., 2003) が知られており、キタムラサキウニでは加入量の多い年が存在し、その年級群がその後の個体群の多数を占めることが明らかになっている (吾妻, 1997; Agatsuma et al., 1998)。今回の調査結

果においても、1991–1993 年は 1991 年級群が、1995–2001 年は、1995 年あるいは 1996 年級群が大部分を占めており、ムラサキウニの個体群は加入が高密度に起こった年級群に支えられていた。

以上のことより、この調査域においてムラサキウニが高密度になるのは、加入量が多い年が存在し、その後の減耗が台風による攪乱を除いてほとんどなく、生残がよいためであると言える。

なお、1991 年級群と測線 2 の 1995 年級群については大型個体の消失後に加入が起こったため、成長が明らかとなった。殻径の中央値は、1991 年級群では生後ほぼ 1 年後の翌年 8 月に 28.6 mm、1995 年級群は生後ほぼ 9 カ月後の翌年 5 月に 14.6 mm であった。今井 (1980) はムラサキウニの殻径組成に 6 月には 18 mm 前後、8–9 月に 25 mm 前後に最小のピークが認められるとしており、今回の結果と一致した。

ムラサキウニの垂直分布: 今回の調査結果において、加入個体の分布は起点から 40 m、大潮干潮時の水深で約 2 m よりも浅い所に多く、それよりも深いところでは少なかった。ムラサキウニの垂直分布に関しては、神奈川県では水深 0.5 m で多く 1.5–2.5 m で少なく (今井, 1980)、福井県では 2 m で多く 6, 10 m では少ない (Hayashi et al., 2000) 結果となっている。また、分布域の中でも小型個体は浅い所に多く、神奈川では小型個体はほとんどが水深 0.5 m で見られ (今井, 1980)、福井県でも水深 2 m で多く (Hayashi et al., 2000)、香港でも殻径 24 mm 前後の個体は水深 1 m よりも浅い所に多いのに対して、殻径 49 mm 前後の大型の個体は水深 2 m よりも深い所に多いと報告されている (Freeman, 2003)。今回の調査地においては、最も水深の深い測線 1 においても、100 m 地点で水深 6 m であり、それよりも深いところでは砂の部分が増えることもあり、ムラサキウニの分布はわずかであった。このため、大型個体の分布が浅い方に多いかどうかについては明瞭な結果は得られなかったが、少なくとも、1 歳未満の加入個体の分布は水深の浅い所に限られ、このことがムラサキウニの分布を浅い方に制限する要因となっていると考えられる。

ムラサキウニ大型個体の分布は、2 回の例外を除き、大きな変化が認められることはなかった。この 2 回の例外は、1991 年 7 月と 9 月の間、および、2003 年 5 月と 11 月の間に測線 2 でのみ見られた。この 2 回の分布の変化の間に、いずれも台風の通過があり測線 1 では密度が大きく減少していることから、台風による時化の影響による受動的な分散の結果と考えられる。キタムラサキウニでは索餌のための移動が知られており、北海道では秋季には岸側に、冬季には沖側に多く (吾妻, 1997)、また、京都府では夏季に深い方に、冬季に浅い方に移動する (道家ら, 2003) ことが知られている。今回のムラサキウニの結果からはこのような季節的な移動を示す分布の変化は見られず、過去の結果と同様に、移動が少ない (Yusa & Yamamoto, 1994; Yatsuya & Nakahara, 2004a) と推定される。Freeman (2003) は水深 2.5 m

以深で採集した大型個体を水深 1 m 以浅に、水深 1 m 以浅で採集した小型個体を水深 2 m 以深に標識放流し、放流後両者はもともと生息していた水深に移動したと報告している。しかし、この報告は垂直に近い岩盤での観察結果であり、また、2 日間で垂直方向に 161 cm 移動した後はほとんど移動が見られず、大きな移動を支持する結果となっていない。

これらのことからムラサキウニの加入は水深の浅い所で多く、その後、台風による場合を除き、季節的な移動などの大きな移動はなく、徐々に分散していくため、個体群全体として浅い所に多いと考えられる。

加入量の変動要因: 今回の調査結果では、加入量が 0.5 個体 / m^2 を超える年は台風による攪乱があった年に限られた。1991, 1995, 2003, 2004 年の 4 年については 0.3 – 3.5 個体 / m^2 と加入個体の密度は高かったが、1994, 2000, 2002 年は台風の襲来により有義波高は 5 m を超えたにもかかわらず、加入個体の密度は 0.3 個体 / m^2 以下であった。一方、台風の襲来のない年では、最大でも 1997 年 5 月の測線 1 における 0.46 個体 / m^2 であった。ムラサキウニの産卵期は調査地に近い長崎県平戸市では 6–8 月であり (山崎と清本, 1993), 今回の調査期間中の台風の襲来は 7–9 月に起こっており、産卵期およびその直後にあたっている。このことから、台風の襲来は十分条件ではないにしろ、加入個体の密度を増加させる原因の一つと考えられる。

台風などによる時化は、エゾアワビ *Haliotis discus hannai* やオオバフンウニ属 *Strongylocentrotus* spp. においては産卵を引き起こす要因であり、産卵規模は台風などの大きさにより規定されていることが知られている (佐々木, 2001)。ムラサキウニでは台風による時化が産卵を誘発するかどうかは不明である。また、キタムラサキウニやホクヨウオオバフンウニの加入量に影響を与える要因として、浮遊期の水温がもたらす幼生の生残の違い (Hart & Scheibling, 1988; Agatsuma et al., 1998) が挙げられている。しかし、ムラサキウニ浮遊幼生の年変動や出現期に関する知見はなく、調査期間を通じての水温の測定も実施できなかったため、水温が加入量に与える影響については不明である。

カリフォルニアのオオキタムラサキウニでは、加入個体が同種の棘の下で多く見られ、同種個体が存在することが着底後の生残の向上に寄与することが示唆されている (Tegner & Daton, 1977; Rogers-Bennett et al., 1995)。今回の結果においては、大規模な加入は大型個体の減少の後に起ることが多く、また、加入個体の分布は大型個体よりも浅い所に多く、同種大型個体と分布が重なることが少ないことから、同種個体の存在が加入後の生残を高めることは少ないと考えられる。辻ら (1995) は京都府の海岸において、キタムラサキウニの優占により磯焼け状態となりムラサキウニがほとんど見られなかった海底で、高水温によるキタムラサキウニの大量斃死の後、ムラサキウニの加入が見られたことを報告しており、キタムラサキウニの捕食圧がムラサキウニの加入を阻害していたと推定している。このことと今回の結果から、

同種に限らず植食動物が磯焼け状態を維持するほど高密度で存在することは、植食動物によるグレージングあるいはブルドージング効果 (Dayton, 1971) によりムラサキウニの着底後の生き残りを阻害している可能性が考えられる。ただし、磯焼け状態で優占する無節石灰藻はキタムラサキウニやホクヨウオオバフンウニの着底を促進し (Cameron & Schroeter, 1980; Rowley, 1989; Taniguchi et al., 1994), キタムラサキウニの小型個体は無節石灰藻優占域に多いことが明らかになっている (Sano et al., 1998; Sano et al., 2001)。ムラサキウニに対する無節石灰藻の着底効果を明らかにした研究はないが、これまでに着底を促進する海藻として、大型褐藻のウミトラノオ *Sargassum thunbergii* (参照, 伊藤, 1984), 有節石灰藻のピリヒバ *Corallina pilulifera* (参照, Kitamura et al., 1992) が報告されている。ピリヒバは無節石灰藻の近縁種であり、ムラサキウニにおいても無節石灰藻による着底誘引効果があるとする、磯焼け域では着底量は多いもの高密度で存在する植食動物のグレージングやブルドージングの効果により減少することが想定される。一方で、ウミトラノオなどの褐藻による着底誘引効果が大きいとすると、着底時に磯焼け域を避けるため磯焼け域に稚仔が少ないこととなる。今後、無節石灰藻がムラサキウニの着底誘引効果を持つのか明らかにするとともに、海藻群落ごとに着底直後の稚仔の分布を比較する必要がある。

加入はムラサキウニの個体群密度を高める重要な要因であるが、加入量が増大する機構に関しては、台風による攪乱がもたらす浮遊幼生の生残、着底後の生残の向上が想定されるものの、初期生態に関する知見がほとんどなく、現在のところ不明である。今後、台風がムラサキウニの産卵刺激となるのか、また、浮遊幼生の量や着底量と肉眼で確認できる段階での密度の比較、さらに、実験的に同種大型個体や他の植食動物を排除しての加入量の比較などにより、加入量を規定する要因を明らかにする必要がある。

ムラサキウニはガンガゼ類とともに磯やけを持続する要因とされ、南日本を中心に藻場造成においてはこれらの種の密度を低下させることが必須となっている (藤田ら, 2008) が、なぜ高密度になるのかについては明らかになっていない。今回の調査結果から、ムラサキウニが高密度となるのは、まれに起こる大規模な加入とその後の死亡率の低さによることが明らかとなった。また、加入個体密度の高い年は台風が襲来した年であり、加入個体密度と台風による攪乱との間に何らかの関連が考えられた。今後、台風の攪乱がもたらす加入の促進が、どのような原因で引き起こされているのか明らかにし、磯やけが持続する状況を引き起こす機構を明らかにする必要がある。

3-2 大型褐藻類の密度に及ぼすウニ類の現存量と水温の影響

1. 緒言

ウニ類は浅海岩礁域においてしばしば優占種となり、また、ムラサキウニ、バフンウニ *Hemicentrotus pulcherrimus*、アカウニ *Pseudocentrotus depressus* など漁獲対象種として重要な種も含む。しかし、高密度に生息する場合には無節石灰藻以外の大型海藻群落の衰退を引き起こし、その状態を持続させる (Lawrence, 1975)。日本沿岸でも多くの場所でウニ類による大型褐藻群落の衰退が問題となり、各地でウニ類の密度制御による藻場造成の取り組みが行われている(藤田ら, 2008)。

一方、近年の水温上昇も藻場の衰退の原因として挙げられる。北海道日本海沿岸と福島県沿岸において冬季に海水温が低下した年には海藻が繁茂し、分布域が拡大するのに対し(谷口ら, 1986; 赤池ら, 2002)、冬季沿岸水温の上昇は近年の利尻産天然リシリコンブ *Saccharina ochotensis* 減産の主な原因と考えられている(名畑ら, 2003)。また、高水温は暖流域における大型褐藻類の生産量、光合成量を低下させることが明らかになっている(原口ら, 2005)。また、九州西岸域において近年分布が拡大している春藻場(多年生のホンダワラ類から構成されるが、繁茂する期間が春から初夏に限られる藻場; 吉村ら, 2009)に関しても、その成立の要因として水温上昇に伴い、冬季の藻食性魚類の活動期間の延長が挙げられている(吉村, 2006; 桐山, 2009a)。

ウニ類も水温によって活動が影響を受けることが報告されている。キタムラサキウニでは、5℃以下では摂食量が低下するが、17℃までは水温とともに摂食速度は上昇し(町口, 1993)、28℃では摂食しなくなる(Kawamata, 1997)。また、暖流域において磯焼けの持続要因とされるムラサキウニとガンガゼ *Diadema setosum* では10–30℃では水温とともに1日間で摂食する餌海藻の量が上昇することが知られている(大塚, 2006; 海洋生物環境研究所, 2012)。このため、近年の高水温傾向下においてはウニ類の影響がより大きくなっている可能性がある。

そこで、6年間のモニタリングの結果と水槽実験の結果から、大型褐藻類の密度に対するムラサキウニとバフンウニの現存量と海水温の影響について考察した。

2. 方法

ライン調査: 調査地は、長崎県橘湾奥の転石海岸である。調査地の地形、水深勾配、設置した測線におけるムラサキウニの動態については、第3章第1節に記述した。

調査は1996–2005年(1998年を除く)にかけて、年1回、1–5月の間に実施した。第3章第1節と同じ3本の測線において、10 m から 90 m の間の測線に沿って 20 m ごとに片側 1

m のアカモク, イソモク, この 2 種以外のホンダワラ類, 及びワカメ *Undaria pinnatifida* の株数, バフンウニ, ムラサキウニの殻径を測定した。なお, ムラサキウニとバフンウニの測定は 1995 年 4 月と 10 月にも実施した。また, 2003 年 3 月 18 日から 2008 年 10 月 14 日の間に調査地においてムラサキウニとバフンウニの採集を行い, 持ち帰った後, 殻径と湿重量を測定し, 両者のべき乗式を MS-Excell (Microsoft 社) の近似曲線機能により求めた。得られた関係式から, 20 m × 1 m の区画内のムラサキウニとバフンウニの現存量を求めた。

水温: 水温のデータとして, 調査地より約 18 km 南西に位置する長崎市水産センターにおいて, 1 日に 1 回測定された水温を用いた。水温は, 1-3 月の冬季, 4-6 月の春季, 7-9 月の夏季, 10-12 月の秋季にわけて, 年ごとに各季節の平均値を求めた。また, 調査期間を通じての季節ごとの平均値から各年の季節ごとの偏差を求めた。

一般化線形モデルによる解析: 目的変数として 20 m × 1 m の各区画内のグループ別の大型褐藻類の株数を, 要因として測線, 距離, ムラサキウニとバフンウニそれぞれの現存量, 各季節の平均水温を用いて, 一般化線形モデルにより解析した。計算にはフリーの統計ソフトである R (R Development Core Team, 2011) の glm.nb 関数を用いた。測線, 距離, ムラサキウニとバフンウニの現存量を説明変数としたモデルに対し, 単一の季節の平均水温を加えたモデル, 複数の季節の平均水温を加えたモデルのそれぞれについて赤池情報量基準 (AIC) を求め, AIC がもっとも小さいモデルを選択した。

室内実験: ムラサキウニ 10 個体 (殻径 31.8-51.3 mm, 湿重量 16.5-54.5 g), もしくは, バフンウニ 15 個体 (殻径 22.7-33.0 mm, 湿重量 4.7-15.5 g) を野菜かご (495 × 355 × 167 mm, 田中三次郎商店) に入れ (実験区), 循環式恒温水槽 (ヤンマー, FT1000III) に收容した。また, ウニを入れていない野菜カゴ 2 個も設置した (対照区)。ほぼ等量の湯通し塩蔵コンブ (島原市漁協) を, 湿重量を測定した後に実験区と対照区に收容し, 1-2 日後にコンブを回収し, 余分な水分を布で拭き取った後, 湿重量を測定した。以下の式により摂餌量 F (g) を求めた。

$$F = (U_b - U_a) \times C_b / (C_b - C_a)$$

ただし, U_b と U_a は実験区における, C_a と C_b は対照区における收容時と回収時のコンブ湿重量である。また, 単位重量, 1 日あたりの摂餌速度を以下の式で求めた。

$$Fr = F / (D \times M)$$

ただし, D は設置から回収までの日数, M は 0.1 g 単位のカゴ内のウニの現存量 (g) である。この実験を水温 10, 13, 15, 20, 25, 28, 30 °C で実施した。実施に当たっては 2 基の恒温水槽を使用し, 10-20 °C と 20-30 °C をそれぞれで実施した。また, 季節変化を考慮して, 2003 年 11 月 28 日から 2004 年 1 月 30 日まで, 2004 年 6 月 16 日から 8 月 5 日まで,

2004年10月8日から2005年2月8日までの3回実施した。

3. 結果

ウニ類の殻径-湿重量関係: 調査地において、ムラサキウニを2001年8月14日から2003年2月3日までの間に13回採集し、合計665個体の殻径と湿重量を測定した。また、バフンウニを2004年1月28日から2008年4月25日までの間に3回採集し、合計88個体の殻径と湿重量を測定した。湿重量を WW (g)、殻径を SL (mm) として、ムラサキウニでは、

$$WW = 10^{-4} \cdot 4.576 SL^{2.999} \quad (R^2 = 0.99)$$

バフンウニでは、

$$WW = 10^{-4} \cdot 4.501 SL^{2.955} \quad (R^2 = 0.99)$$

の関係があった (Fig. 3-10)。

ウニ類の現存量と大型褐藻類の密度: Fig. 3-11 に測線ごとにウニ類の現存量と大型褐藻類の密度の変化を示した。区画 (20 m × 1 m) あたりのムラサキウニの現存量は、測線 1 では 0–1853.3 g、測線 2 では 25.8–3267.7 g、測線 3 では 0–1728.9 g であった。1995 年はいずれの測線でも 500 g 未満と現存量は少なかったが、その後、測線 1 と 3 では 1999 年まで、測線 2 では 2002 年まで増加し、測線 1 と 2 では 2004 年に減少したが、測線 3 では 2004 年には増加した。

バフンウニの現存量は、測線 1 では 0–1716.8 g、測線 2 では 0–2380.6 g、測線 3 では 0–1677.5 g であった。1995 年にはいずれの測線でも 500 g 未満と少なかった。1996 年はバフンウニの殻径測定を行っていないため不明であるが、測線 1 と 2 では 1997 年以降増加し、2002 年まで比較的高い現存量を維持したが、2004、2005 年には大きく減少した。測線 3 では 1996–1997 年に測定を実施していないため、増加した時期は不明であるが、1999 年から 2002 年にかけて高い現存量を維持し、2003 年以降やや減少したが、測線 1、2 のように大きな減少は見られなかった。

調査区画に出現した主な大型褐藻類はアカモクとイソモクであり、それ以外のホンダワラ類として、ヒジキ、ウミトラノオ、ヤツマタモク *Sargassum patens*、マメタワラ *S. piluliferum*、ヨレモク *S. siliquastrum*、ノコギリモク *S. macrocarpum*、キレバモク *S. alternato-pinnatum*、マジリモク *S. carpophyllum*、エンドウモク *S. yendoi*、タマハハキモク *S. muticum*、ヤナギモク *S. ringgoldianum* ssp. *coreanum*、ジョロモク *Myagropsis myagroides* が出現した。

アカモクは 20 m × 1 m の各区画において、測線 1 では 0–394 株、測線 2 では 0–266 株、測線 3 では 0–245 株が見られた (Fig. 3-12)。測線 1 では 2000、2003 年に 10–50 m で 29–394 株と多く、70–90 m では 10 株未満であった。2001、2002 年には最多の区画でも 11 株であった。測線 2 では 2004、2005 年に 10–50 m で 71–266 株と多く、50–90 m では 0–1 株

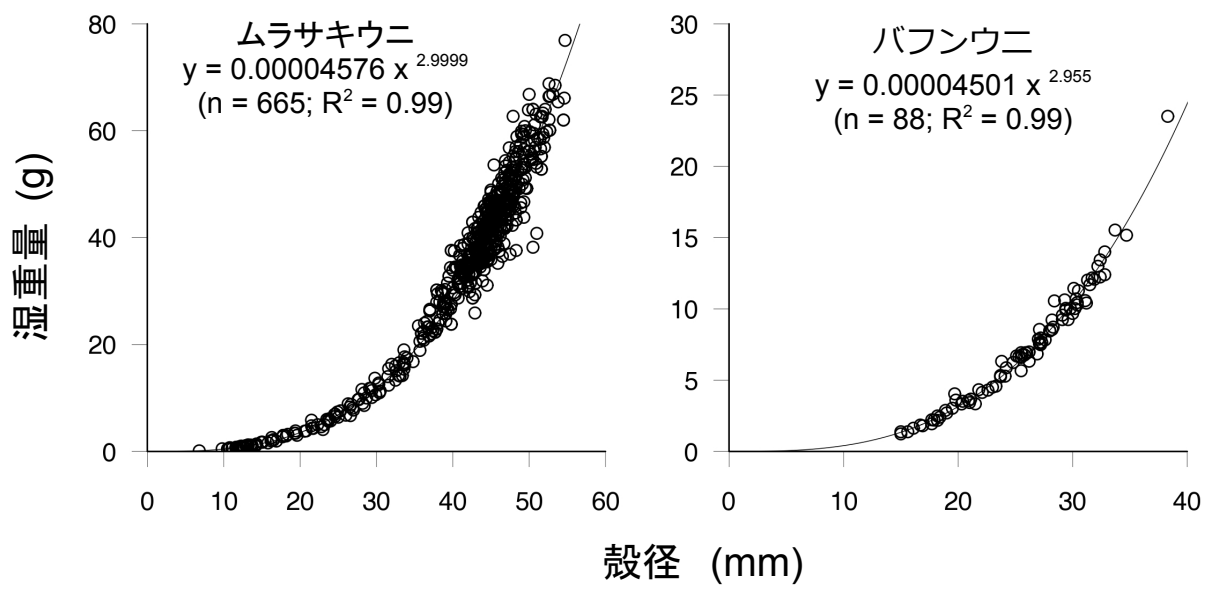


Fig. 3-10. ムラサキウニとバフンウニの殻径—湿重量関係

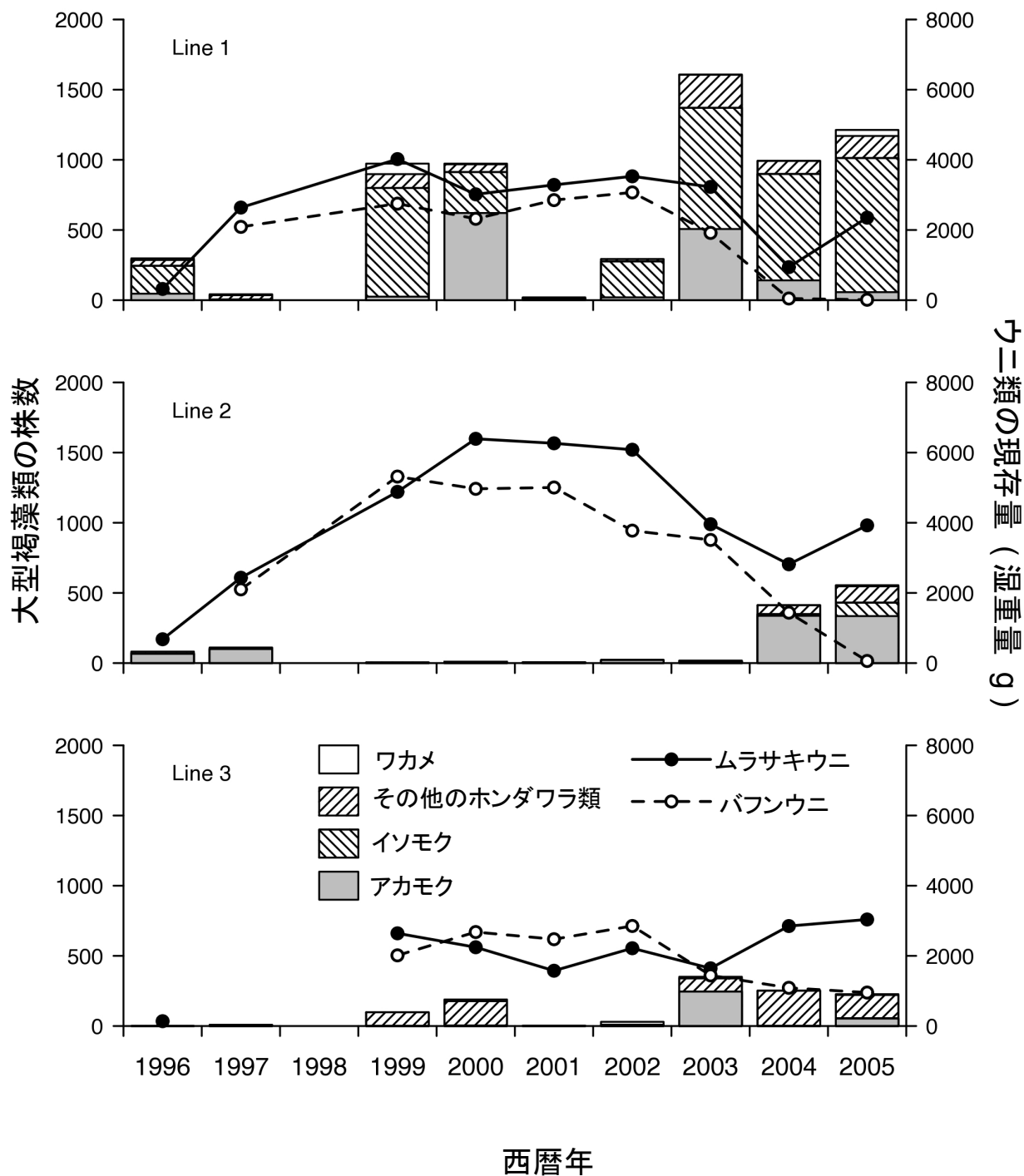


Fig. 3-11. 測線ごとに示した大型褐藻類の株数 (棒) とウニ類の現存量 (折れ線) の経年変化。その他のホンダワラ類は、ヒジキ, タマハハキモク, キレバモク, ヨレモク, ノコギリモク, エンドウモク, ヤツマタモク, マメタワラ, ウミトラノオ, マジリモク, ジョロモク, ヤナギモクである。

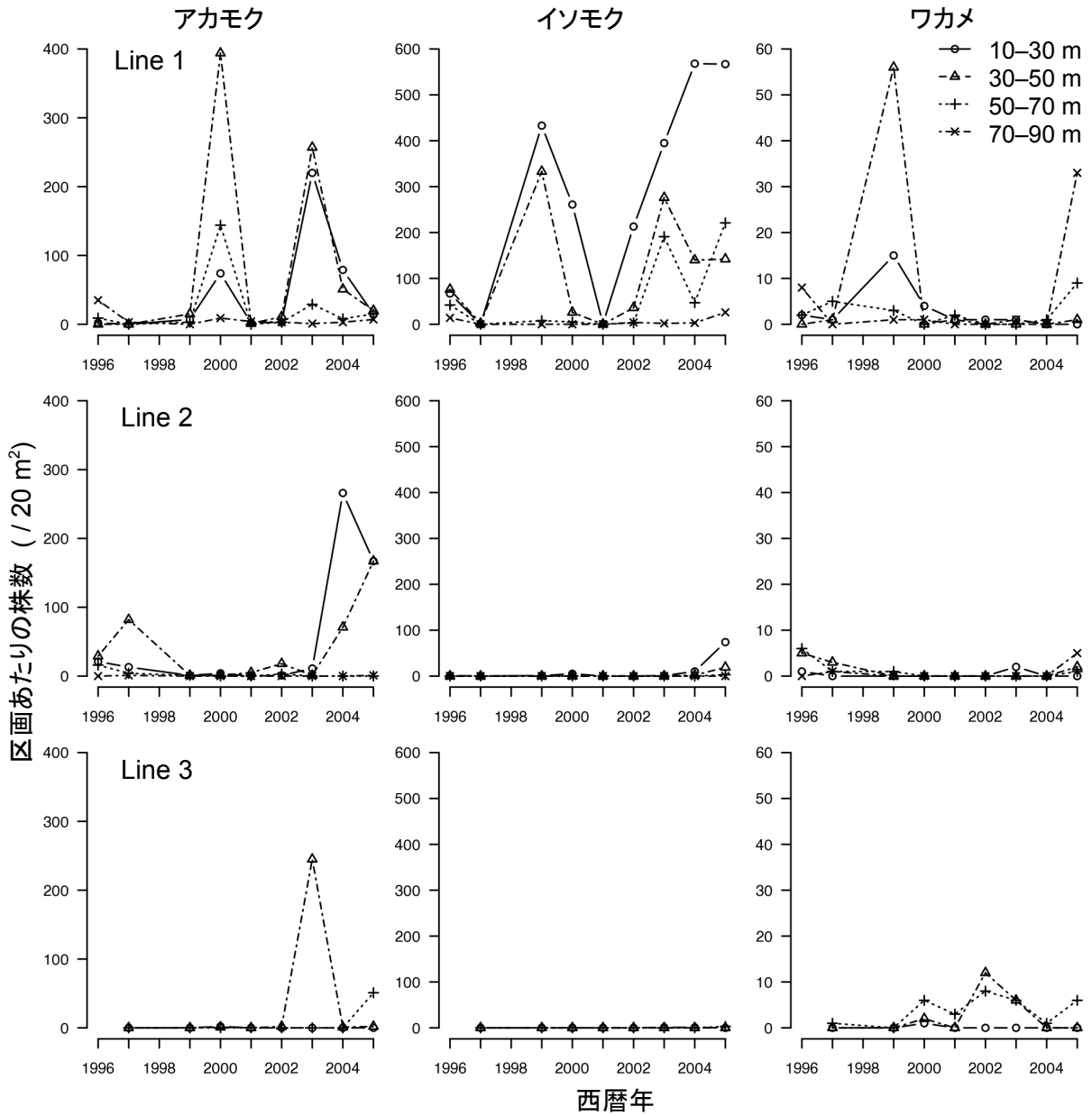


Fig. 3-12. 測線ごとに示した各区画 (20 m × 1 m) のアカモク, イソモク, ワカメの株数の経年変化

であった。1999–2003 年にはいずれの区画も 20 株未満であった。測線 3 では 2003 年の 30–50 m で 245 株, 2005 年の 50–70 m で 51 株見られたが, それ以外は 2 株以下であった。全区画の平均は 25.5, 標準偏差は 66.0 であった。

イソモクは 20 m × 1 m の各区画において, 測線 1 では 0–568 株, 測線 2 では 0–74 株, 測線 3 では 0–3 株が見られた。測線 1 では 1996, 1997, 2001 年には最多の区画でも 100 株を超えなかったが, それ以外の年は多い区画では 200 株を超え, 特に 10–30 m で多かった。測線 2 では 2003 年までは 5 株以下であったが, 2004 年に多い区画で 10 株を超え, 2005 年には 74 株に達した。測線 3 では最も多かった 2005 年でも 3 株であった。全区画の平均は 57.9, 標準偏差は 131.1 であった。

ワカメは 20 m × 1 m の各区画において, 測線 1 では 0–56 株, 測線 2 では 0–6 株, 測線 3 では 0–12 株が見られた。測線 1 では 1999 年に 30–50 m で 56 株, 10–30 m で 15 株, 2014 年に 70–90 m で 33 株見られたが, それ以外には 10 株を超えなかった。全区画の平均は 2.4, 標準偏差は 6.7 であった。

水温: 長崎市水産センターにおける各期間の平均水温は, 1–3 月の冬季で 12.0–13.0 °C, 4–6 月の春季で, 18.6–20.6 °C, 7–9 月の夏季で 25.7–27.4 °C, 10–12 月の秋季で 18.5–20.0 °C であった。1996 年は四季を通じて水温が低い傾向があったのに対し, 1998 年は周年, 2004 年は春と夏に水温が高い傾向があった (Fig. 3-13)。

一般化線形モデルによる解析: 大型褐藻類の区画あたりの株数はいずれも平均値に比べ標準偏差が大きかったことから, 負の二項分布を仮定して一般化線形モデルによる解析を行った。アカモクでは, 測線, 距離, ウニの現存量のみのモデル (AIC = 531.7) に比べて, 冬季の水温を加えたモデル (AIC = 527.9) が他の季節の水温を加えたモデル (AIC = 533.0–534.4) に比べて AIC が小さかった (Table 3-3)。複数の季節を加えたモデルも含めると冬季と夏季の水温を加えたモデル (AIC = 526.5) が最も AIC が小さかった。バフンウニとムラサキウニの現存量, 冬季の水温を変数とするモデルでは, 5% 水準で有意な変数はムラサキウニの現存量, 冬季の水温であり, 測線と距離以外のいずれの係数も負であった (Table 3-4)。

イソモクでは, 測線, 距離, ウニの現存量のみのモデル (AIC = 389.4) に比べて, 春季の水温を加えたモデル (AIC = 371.7) が他の季節の水温を加えたモデル (AIC = 383.7–391.2) に比べて AIC が小さかった (Table 3-3)。複数の季節を加えたモデルも含めると春季と冬季の水温を加えたモデル (AIC = 367.8) が最も AIC が小さかった。測線, 距離, バフンウニとムラサキウニの現存量, 春季の水温を変数とするモデルでは, バフンウニの現存量と春季の水温が 5% 水準で有意であり, ムラサキウニの現存量とバフンウニの現存量の係数は負, 春季の水温の係数は正であった (Table 3-4)。冬季の水温も加えたモデルでは, バフンウニの現存

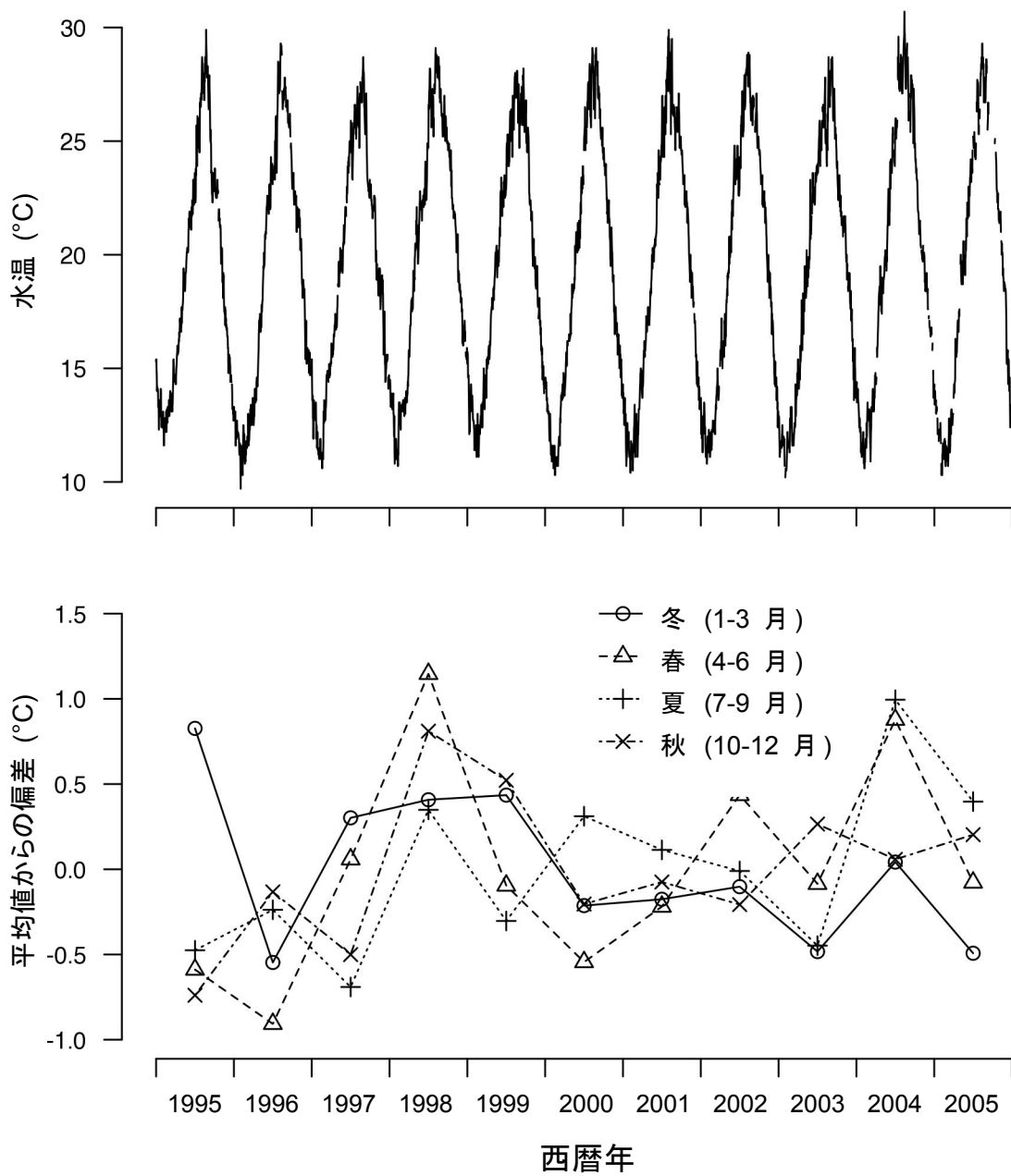


Fig. 3-13. 長崎市水産センターで測定された水温 (上) と、季節ごとに示した各年の平均水温からの偏差 (下)。長崎市水産センターで測定された水温から調査期間を通じての季節別平均水温を求め、各年の季節別水温の偏差を求めた。

Table 3-3

区画 (20 m × 1 m) ごとの大型褐藻類の株数を目的変数、測線、起点からの距離、及び、各季節の平均水温を説明変数として一般化線形モデルにより得られたAICの値。季節別の水温を表す記号は以下のとおり；冬: 1-3月, 春: 4-6月, 夏: 7-9月, 秋: 10-12月。斜体の値は水温を説明変数としないモデルよりも値が小さかったものを、太字の値は最も小さかったものを表す。

対象種	水温 なし	冬	春	夏	秋	冬 +春	冬 +夏	冬 +秋	春 +夏	春 +秋	夏 +秋	冬 +春 +夏	冬 +春 +秋	冬 +夏 +秋	春 +夏 +秋	全て
アカモク	531.7	527.9	533.0	534.4	533.9	529.9	526.5	nc*	532.9	543.8	536.8	526.6	531.9	534.1	536.2	538.2
イソモク	389.4	387.0	371.7	383.7	391.2	367.8	384.0	375.3	373.7	372.5	385.0	368.0	368.3	375.6	373.9	370.2
ワカメ	295.8	301.2	294.5	292.3	299.0	292.8	293.8	302.1	297.7	297.5	295.8	291.6	293.7	294.8	297.2	293.5

*nc: 計算が収束しなかった。

Table 3-4

AICにより採択されたモデルにおける係数と p 値

変数	係数	p 値
アカモク		
単一の季節を加えた場合		
ムラサキウニ	-0.001075	0.013
バフンウニ	-0.000699	0.171
冬	-3.835130	< 0.001
複数の季節を加えた場合		
ムラサキウニ	-0.000938	0.028
バフンウニ	-0.001002	0.046
冬	-3.780813	< 0.001
夏	-0.603661	0.230
イソモク		
単一の季節を加えた場合		
ムラサキウニ	-0.000529	0.351
バフンウニ	-0.001515	0.003
春	2.193036	< 0.001
複数の季節を加えた場合		
ムラサキウニ	-0.000501	0.363
バフンウニ	-0.001298	0.012
春	2.117823	< 0.001
冬	-1.701714	0.006
ワカメ		
単一の季節を加えた場合		
ムラサキウニ	-0.000091	0.849
バフンウニ	-0.000335	0.535
夏	1.373938	0.004
複数の季節を加えた場合		
ムラサキウニ	-0.001343	0.199
バフンウニ	-0.000058	0.952
冬	1.306603	0.072
春	0.557967	0.175
夏	1.329000	0.032

量, 春季の水溫, 冬季の水溫が 5% 水準で有意であり, バフンウニの現存量と冬季の水溫の係数は負, 春季の水溫の係数は正であった (Table 3-4)。

ワカメでは, 測線, 距離, ウニの現存量のみのモデル (AIC = 295.8) に比べて, 夏季の水溫を加えたモデル (AIC = 292.3) が他の季節の水溫を加えたモデル (AIC = 294.5–301.2) に比べて AIC が小さかった (Table 3-3)。複数の季節を加えたモデルも含めると冬季, 春季, 夏季の水溫を加えたモデル (AIC = 291.6) が最も AIC が小さかった。バフンウニとムラサキウニの現存量, 夏季の水溫を変数とするモデルでは, 5% 水準で有意であったのは夏季の水溫のみであり, その係数は正であった (Table 3-4)。なお, 冬季と春季の水溫も加えたモデルでも夏季の水溫のみが 5% で有意であり, その係数は正であった。

ムラサキウニとバフンウニの摂餌速度に対する水溫の影響: Fig. 3-14 にムラサキウニとバフンウニの水溫別の摂餌速度を示した。ムラサキウニにおいては 10–30 °C の範囲では水溫とともに摂餌速度は上昇し, 10 °C の値は 30 °C の 5–10% であった。12–1 月に実施した測定においては周囲の気温の影響で 30 °C を維持できなかつたため 28 °C までの結果であるが, 25 °C 以上では他の 2 回の測定に比べて値の上昇がほとんどなかったが, 20 °C 以下では他の 2 回の測定と同様に水溫とともに減少した。

バフンウニはムラサキウニと異なり, 水溫の低下に伴う摂餌速度の変化は明瞭ではなく, 10 °C でも摂餌速度の最も高かつた 25–28 °C の 45–58% であった。一方で, 30 °C では 28 °C に比べて大きく減少し, 17–33% となつた。

4. 議論

ウニ類が高密度に生息する場合には無節石灰藻以外の大型海藻群落の衰退を引き起こし, その状態を持続させる (Lawrence, 1975)。日本沿岸でも多くの場所でウニ類による大型褐藻群落の衰退が問題となり, 各地でウニ類の密度制御による藻場造成の取り組みが行われている (藤田ら, 2008)。四井らは長崎県対馬においてムラサキウニ, ウラズガイ *Astraea haematraga* などの底生植食動物を除去することでアラメ群落を回復させたが, その時の除去前の底生植食動物の現存量は湿重量で 400 g / m² であった (四井と前迫, 1993)。

今回の調査地ではムラサキウニとバフンウニが優占し, 両種ともに 1995 年には現存量がわずかであったが, その後増加し, 測線 1 と 2 では 2004 年以降, やや減少した。大型褐藻類では 1 年生のアカモクと多年生のイソモクが出現種の多数を占めた (Fig. 3-12)。アカモクは, 測線 1 では 2000 年と 2003 年に多く (Fig. 3-13), いずれも冬季の水溫が低い年にあたる (Fig. 3-14)。測線 2 では 1997 年と 2004–2005 年に, 測線 3 では 2003 年に多く (Fig. 3-12), いずれもウニの現存量が比較的小さい年にあたる (Fig. 3-11)。イソモクは, 測線 1 にのみ高密度で出現し, 1999 年と 2003 年以降に多く, アカモクとは時期がずれた。ワカメは繁茂

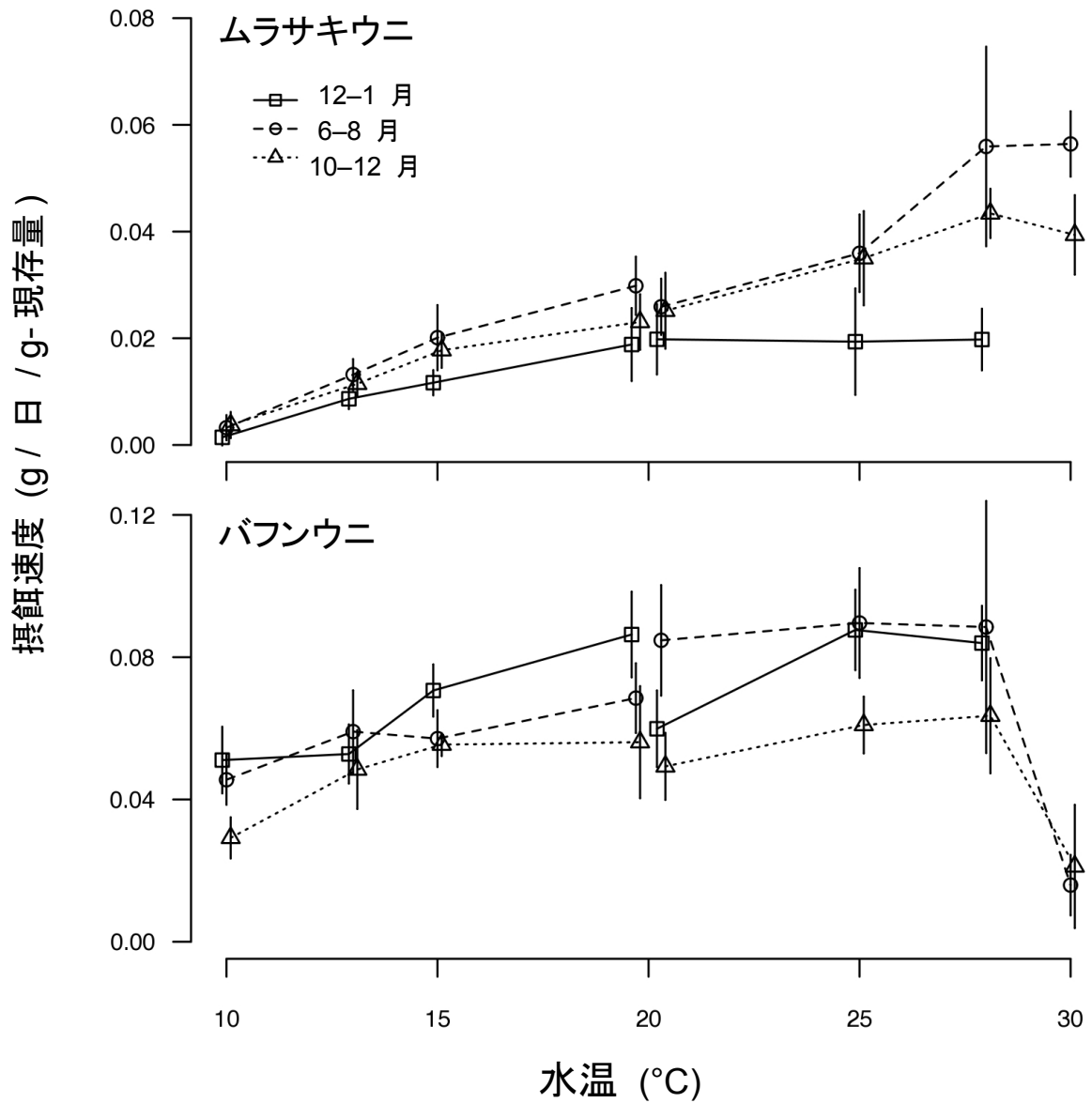


Fig. 3-14. ムラサキウニとバフンウニの水温別の摂餌速度。ムラサキウニは 10 個体, バフンウニは 15 個体を入れ, 3-8 回, 同じ水温で測定した。エラーバーは標準偏差を示す。12 月から 1 月の実験では水温を 30 °C に維持することができなかつたため, 30 °C の値はない。

する距離が年、測線で異なっており、一定の傾向は認められなかった。

ウニの現存量と大型褐藻類の密度との関係を、各季節の平均水温帯別に Fig. 3-15 – 17 に示した。ウニ類の現存量とアカモクの密度との関係 (Fig. 3-15) をみると、ウニ類の現存量が 2 種の合計で 100 g/m^2 を超えるとアカモクが生えなくなることが明らかである。イソモクの密度とウニ類との現存量の関係 (Fig. 3-16) を見ると、ウニ類の現存量がそれぞれ 100 g/m^2 を、両種の合計で 150 g/m^2 を超えるとイソモクは生えなくなり、それ以下ではウニ類の現存量が少ないほど密度が高い傾向が認められる。ワカメの密度とウニ類との現存量の関係 (Fig. 3-17) をみると、ウニ類の現存量が合わせて 150 g/m^2 を超えるとワカメが生えなくなるが、それ以下ではウニ類の現存量とワカメの密度の関係は明瞭ではない。これらのことから、基本的にはウニ類の現存量が多いと大型褐藻類は生えることができないが、境となるウニ類の現存量は海藻の種によって異なるものと考えられる。

一般化線形モデルの解析結果から、いずれの海藻種においてもウニ類の現存量に加えて水温を要因として加えた場合に AIC が小さくなったことから、水温が大型褐藻類の密度に何らかの影響を及ぼしていると考えられる。アカモクでは冬季の水温を加えたモデルで AIC が小さく、冬季の水温の係数は負であった (Table 3-4)。冬季の平均水温帯別に示したウニ類の現存量とアカモクの密度との関係 (Fig. 3-15) をみると、冬季の平均水温が低いほど、アカモクが生えることができるウニ類の現存量が大きい方に移行しており、冬季の平均水温が $12.8\text{--}13.0 \text{ }^\circ\text{C}$ と高い年ではアカモクの密度が低いことが認められる。イソモクでは春季の水温を加えたモデルで AIC が小さく、春季の水温の係数は正であった (Table 3-4)。春季の平均水温帯別に示したイソモクの株数とウニ類の現存量との関係 (Fig. 3-16) をみると、ウニ類の現存量の増加とともに株数は減少する傾向にあるが、春季の平均水温が高いほど多い傾向が認められる。また、イソモクでは冬季の水温も加えたモデルが最も AIC が小さく、冬季の水温も少なからずイソモクの密度に影響を与えていると考えられる。ワカメでは夏季の水温を加えたモデルで AIC が小さく、夏季の水温の係数は正であった (Table 3-4)。ワカメではムラサキウニ、バフンウニともに現存量が有意な要因ではなく、夏季の平均水温帯別に示したウニ類の現存量とワカメの株数との関係 (Fig. 3-17) から明瞭な関係は認められない。以上から、ワカメでは明瞭な影響がない可能性があるが、ホンダワラ類ではアカモクとイソモクで傾向に違いがあるものの、ウニの現存量と水温の影響を受けると考えられる。アカモクは 1 年生であり毎年成熟した個体から放出される幼胚から発生する (寺脇, 1993) のに対し、イソモクは多年生であり、特に付着器からの再生能力が高いこと (八谷ら, 2012) が、このような違いをもたらした可能性が考えられる。

ムラサキウニとバフンウニの水温ごとの摂餌速度は水温によって変化した (Fig. 3-15)。ムラサキウニでは $10 \text{ }^\circ\text{C}$ ではほとんど摂餌せず、実験を行った $30 \text{ }^\circ\text{C}$ まで水温の上昇とともに増加した。内場 (1985) はムラサキウニの月別の摂餌量を測定し、低水温期には索餌活動が

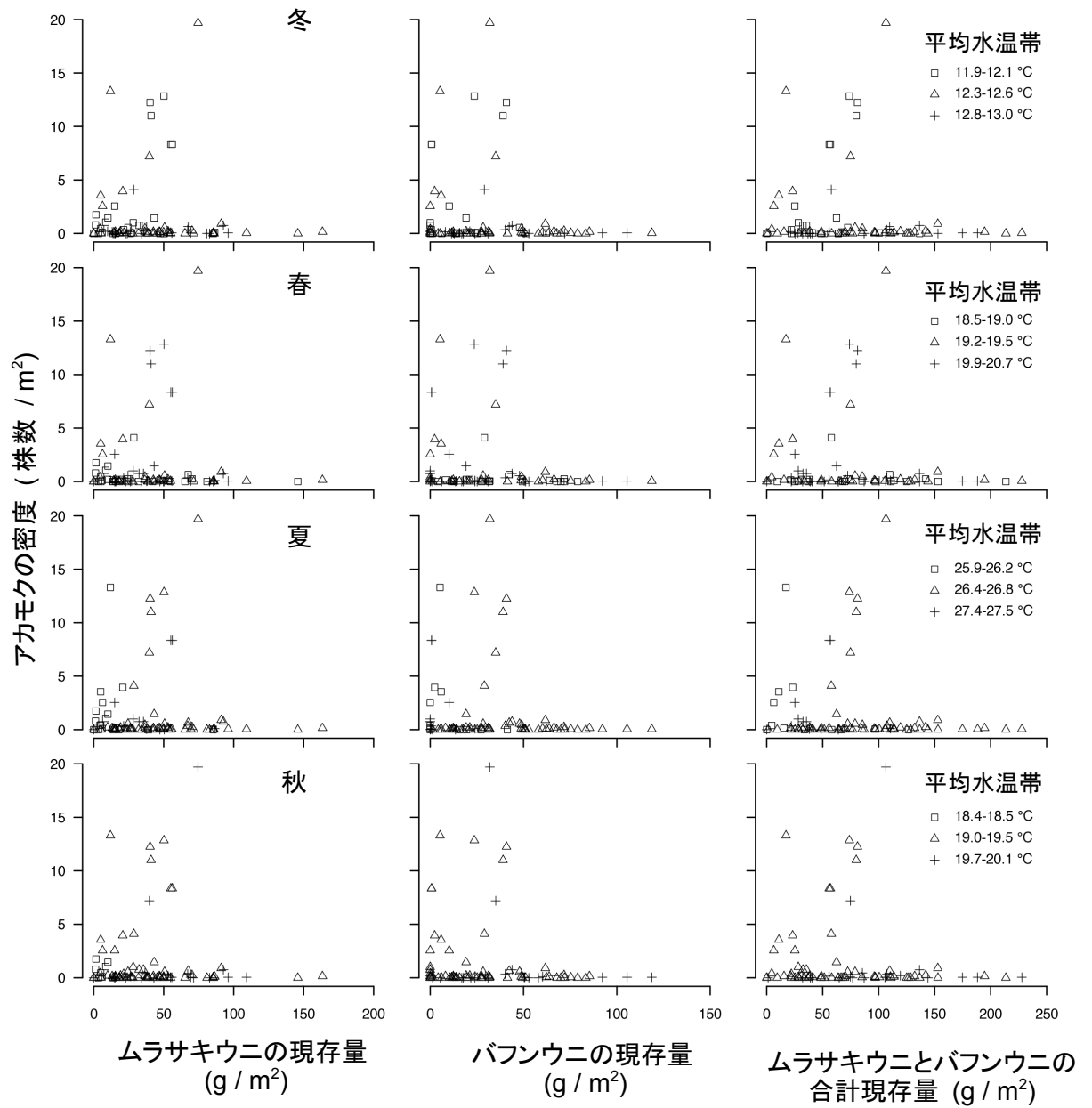


Fig. 3-15. ウニ類の現存量とアカモクの密度との関係。各季節の平均水温帯別に記号を変えて示した。

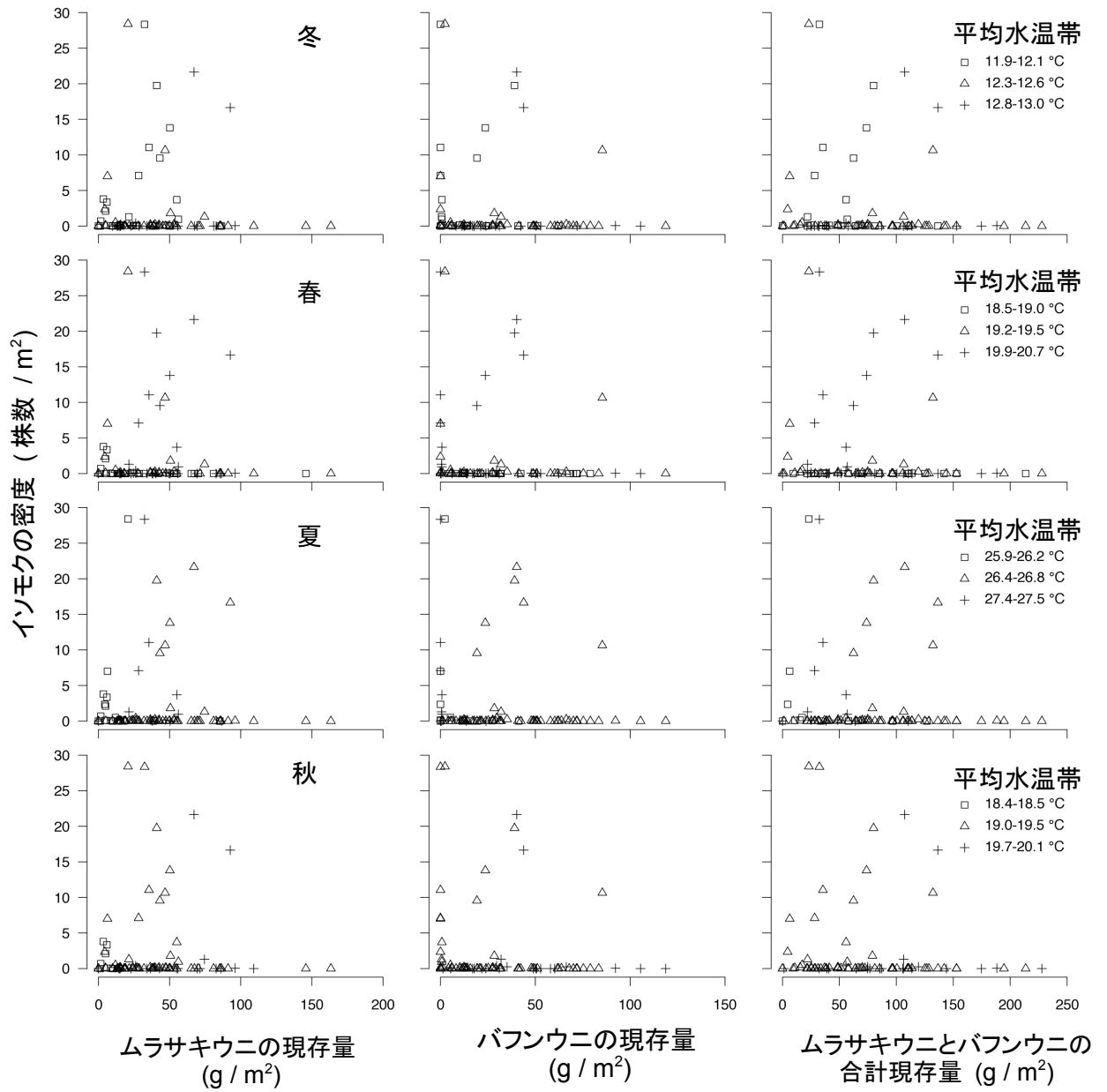


Fig. 3-16. ウニ類の現存量とイソモクの密度との関係。各季節の平均水温別に記号を変えて示した。

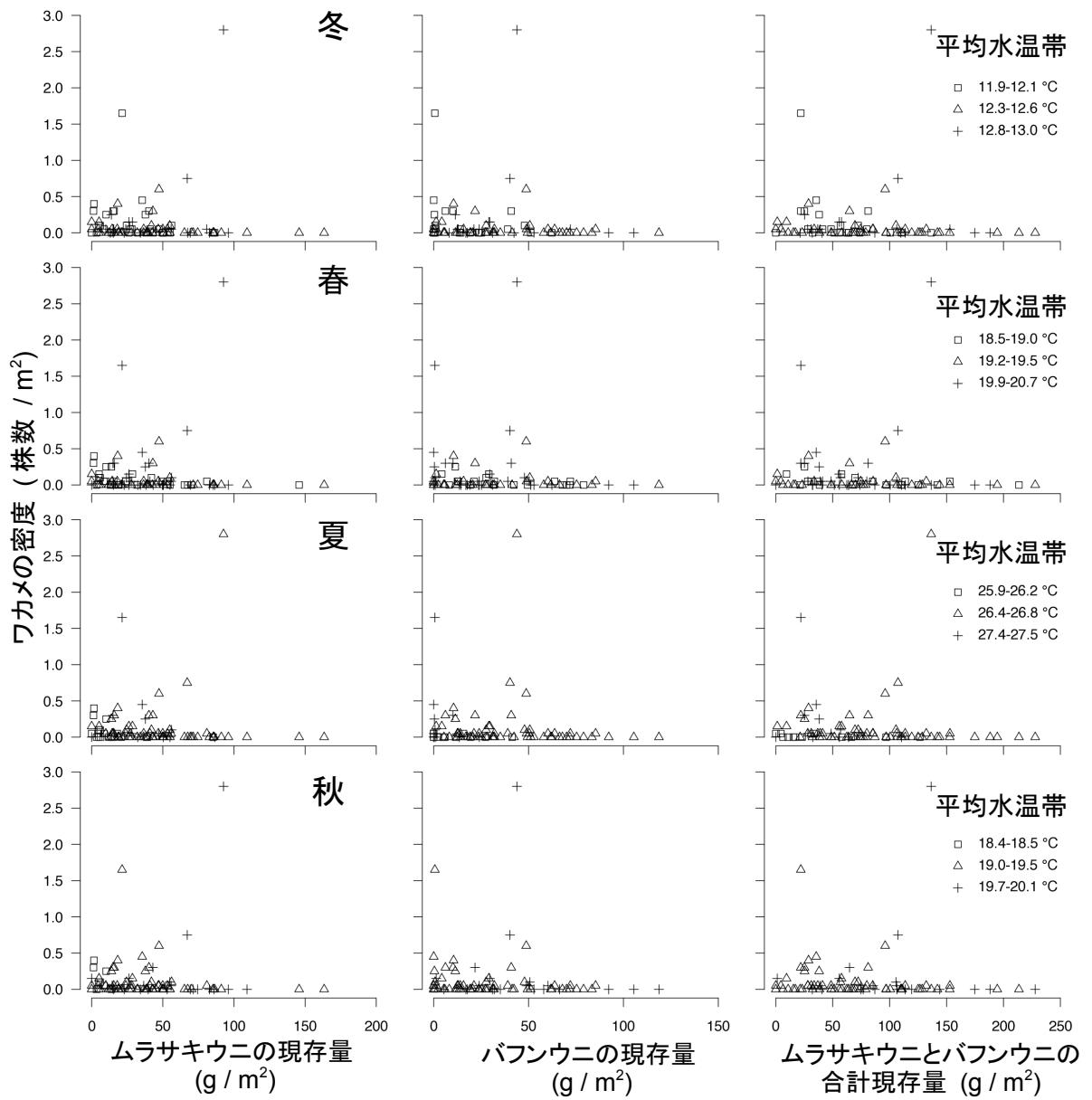


Fig. 3-17. ウニ類の現存量とワカメの密度の関係。各季節の平均水温別に記号を変えて示した。

鈍いが、20–25 °C で盛期となると報告している。大塚 (2006) はカジメに対するムラサキウニの相対摂餌率は水温の上昇と共に増化するが、季節によって増加の傾向が異なることを示している。また、ムラサキウニは水温 8 °C では 48 時間で棘が抜けることが報告されており (山下と松岡, 1996), 冬季に低水温であった 2005 年には調査地においてムラサキウニの殻が大量に見つかっている (清本, 未発表) ことから、ムラサキウニの生息下限水温は約 10 °C と考えられ、この水温に近づくと摂餌速度も減少すると考えられる。

バフンウニにおいては 10–30 °C の実験範囲で、25–28 °C で最大となったが、ムラサキウニのように低温での低下は顕著でなく、15 °C 以下で低下傾向が見られるものの、10 °C でも最大値の 5 割程度であった。一方で、30 °C では極端に低下し、最大値の 2–3 割と実験を行った水温で最も低くなった。松井 (1966) は飼育環境下におけるバフンウニの摂餌について 12 °C 以下で減少すると述べており、内場 (1985) は 1 年間の飼育結果から春と秋に摂餌量が高くなり、25 °C を超えた夏と 10 °C を下回った冬に低くなる結果を得ているが、ムラサキウニに比較するとその変動は小さかった。また、バフンウニの生息上限水温は 32 °C とされ (畑中ら, 2007), 30 °C では常在細菌による感染症が発生することが知られている (畑中ら, 2006)。30 °C の高水温はバフンウニの生息限界に近く、摂餌速度が極端に低下したと考えられる。これらのことから、冬季の低水温はムラサキウニによる摂餌圧の軽減を、夏季の高水温はバフンウニによる摂餌圧の軽減をもたらすと考えられる。従って、ウニ類による磯焼けであってもムラサキウニ、および、同様に摂餌速度が低水温で減少するガンガゼ (道津ら, 2002; 金丸ら, 2007; 海洋生物環境研究所, 2012) においては冬季の水温が藻場の形成に大きな影響を与えるものと考えられる。

近年、日本近海では海水温が上昇傾向にあるとされ、特に九州西岸域を含む東シナ海北部では海水温が過去 100 年で 1.22 °C 上がったとされ、特に、冬季の上昇が著しいとされる (気象庁, 2013; 前川と高木, 2012 も参照)。今回の研究から、冬季の水温上昇はムラサキウニの摂餌速度の上昇をもたらし、アカモクの密度の減少をもたらすと考えられた。従って、近年の冬季水温の上昇傾向はムラサキウニやガンガゼ類の活動を高めることで藻場への影響が大きくなったと推定される。このことからウニ類の密度が変わらない場合でも冬季の水温が高い場合には藻場の衰退につながる可能性があり、単一の密度指標によるウニ類の密度制御を行うのではなく、水温によって異なることを念頭に順応的な管理を行う必要がある。

今回のモデルによる解析では残差が大きく、ウニ類の現存量と水温以外の要因も関与していると考えられる。アカモク等のホンダワラ科海藻において幼胚の分散範囲が狭いことが知られており (前迫と四井, 1985), 同種個体の存在や幼胚の供給源としての流れ藻の存在の有無も要因の一つと考えられる。また、2 種のウニ類の現存量と密度は、ともに年変動が大きく、このうちムラサキウニに関しては、加入量の年変動が大きく、加入量の増大が密度の上昇をもたらすことが明らかになっている (第 3 章第 1 節)。今後、バフンウニ、アカモク、イソモ

クについても密度の年変動の要因を明らかにする必要がある。

第4章

海藻群落によるクロアワビとメガイアワビの成熟と成長の差異

1. 緒言

クロアワビ *Haliotis discus discus* とメガイアワビ *H. gigantea* は、同属のマダカアワビ *H. madaka* とともに、日本沿岸の暖海域に生息するアワビ類で、水産上重要な漁獲対象種である(猪野, 1952)。アワビ類は種苗放流や、殻長・漁期制限などの資源管理の取り組みにも関わらず、九州西岸域では近年、漁獲量が減少し続けている(藤井, 2002)。アワビ類の主な餌料はカジメ類やホンダワラ類などの大型褐藻であり、カジメ類(カジメ *Ecklonia cava*, クロメ *Ecklonia kurome*, アラメ *Eisenia bicyclis*) 群落の消滅によりアワビ類漁獲量が大きく減少したことが太平洋沿岸で報告されている(河尻ら, 1981; Serisawa et al., 2004; 長谷川, 2005; 木村と山内, 2009)。長崎県沿岸においては磯焼け域の増加に加え、1998年に発生したカジメ類における葉状部欠損現象(吉村と清本, 1999; 桐山ら, 1999)とそれに伴うカジメ類が優占する群落からホンダワラ類の1種ノギリモク *Sargassum macrocarpum* が優占する群落への変化(吉村ら, 2006; 桐山, 2009a)、また、ホンダワラ類からなる海藻群落では多様性の低下(桐山ら, 2006)と伸長時期の短期化(吉村ら, 2009; 八谷ら, 2011)が報告されている。

海藻の種類によりアワビ類に対する餌料価値が異なることが知られており(菊地ら, 1967; Uki et al., 1986)、一般にカジメ類を含むコンブ目海藻は高いが、ホンダワラ属海藻は低く、ノギリモクではアラメの約半分であるとされている(内場, 1985)。したがって、長崎県沿岸で報告されている海藻群落の変化はアワビ類の再生産と成長に大きな影響を与えられらる。

全国のアワビ類漁獲量は1990年代後半に大きく減少した後、1995年以降は2000t前後で推移しているが、長崎県におけるアワビ類の漁獲量は1995年以降も減少を続け、1995年の343tから2008年には134tまで減少した(九州農政局長崎農政事務所, 1971-2010)。また、2001-2003年に調査された長崎県のアワビ類孕卵数は1980年代の千葉県の結果(石田と田中, 1983)と比較して約半分であり、これらの海藻群落の変化がアワビ類の再生産量に影響を与えている可能性が示唆されている(長崎県総合水産試験場漁業資源部栽培漁業科, 2006)。

そこで、長崎県沿岸の異なる海藻群落で採集したクロアワビとメガイアワビの肥満度、生殖腺指数、孕卵数、および、成長の比較を行うことにより、海藻群落の変化がアワビ類の成長・成熟に与える影響について検討を行った。

2. 材料および方法

採集地: 採集を実施した 5 地点を含む 3 海域を Fig. 4-1 に示す。これらの海藻群落の状況は以下の通りであった。小値賀町の採集地点は、2001 年まではアラメが見られたが 2004 年以降ほぼノコギリモクの純群落となり、他のホンダワラ類はほとんど見られなかった (第 5 章 第 1 節) (以下、ノコギリモク群落)。壱岐市郷ノ浦町の 1 地点はアラメが優占する海藻群落で、アラメの分布は 1998 年には 2 m 以浅に局限されたが、その後、深部へ広がりつつあった (桐山, 2009a) (以下、アラメ群落)。同町のもう 1 地点は、ノコギリモク、ヤナギモク *S.*

ringgoldianum ssp. *coreanum*, ホンダワラ *S. fulvellum*, ヤツマタモク *S. patens*, マメタワラ *S. piluliferum*, クロメなど多くの種からなる海藻群落であり、1980 年代に長崎県下で見られた典型的なガラモ場 (桐山ら, 2006) であった (以下、ホンダワラ群落)。平戸市の 1 地点は、2004 年にアラメが衰退した後、水深 8 m 以浅にはノコギリモクが、それ以深にはクロメが優占し、春にはワカメ *Undaria pinnatifida*, アオワカメ *Undaria peterseniana*, マメタワラなども見られる海藻群落であった (以下、クロメ・ホンダワラ群落)。平戸市のもう 1 地点は、春にはワカメとアカモク *S. horneri* が繁茂するが、それ以外の時期にはノコギリモク、ヨレモク *S. siliquastrum* がわずかに見られる他は大型褐藻が見られない海藻群落であった (以下、ワカメ・アカモク群落)。

水温は、2006 年に壱岐市郷ノ浦町のアラメ群落内の石詰め礁 (水深約 3 m)、平戸市の採集地点に近い潮通しの良い漁港内 (水深約 2 m)、および、小値賀町内の海藻礁 (水深約 8 m) に自記記録式の水温計 (アレック電子株式会社 (現 JFE アドバンテック株式会社) 製, Compact TD ATD-HR) を設置し、測定した。

採集方法: 長崎県沿岸におけるアワビ類の産卵盛期は 11 月とされる (長崎県総合水産試験場漁業資源部栽培漁業科, 2006) ことから、産卵期直前と考えられる 2006 年 10 月 16–29 日にそれぞれの海藻群落で SCUBA 潜水によるアワビ類の採集を行った。クロアワビとメガアワビの両種とも雌 7–10 個体、雄 2–5 個体を採集した。

測定と肥満度の算出: 採集した個体を研究室に持ち帰り、諸元の測定を行った。殻長はノギスで、湿重量は余分な水分を除去したのち電子天秤で、軟体部重量は軟体部を殻から外し、電子天秤で測定した。軟体部から外套膜を含めた内臓部を丁寧に切り取り、10% 海水ホルマリン液で保存した。また、残った足部重量を電子天秤で測定した。

長谷川ら (1997) および石田と田中 (1983) に従い、殻長を SL (mm)、軟体部湿重量を SW (g)、足部重量を FW (g) として、以下の式で 2 種類の肥満度 (CIS , CIF) を求めた。

$$CIS = 10^6 SW / SL^3$$

$$CIF = 10^5 FW / SL^3$$

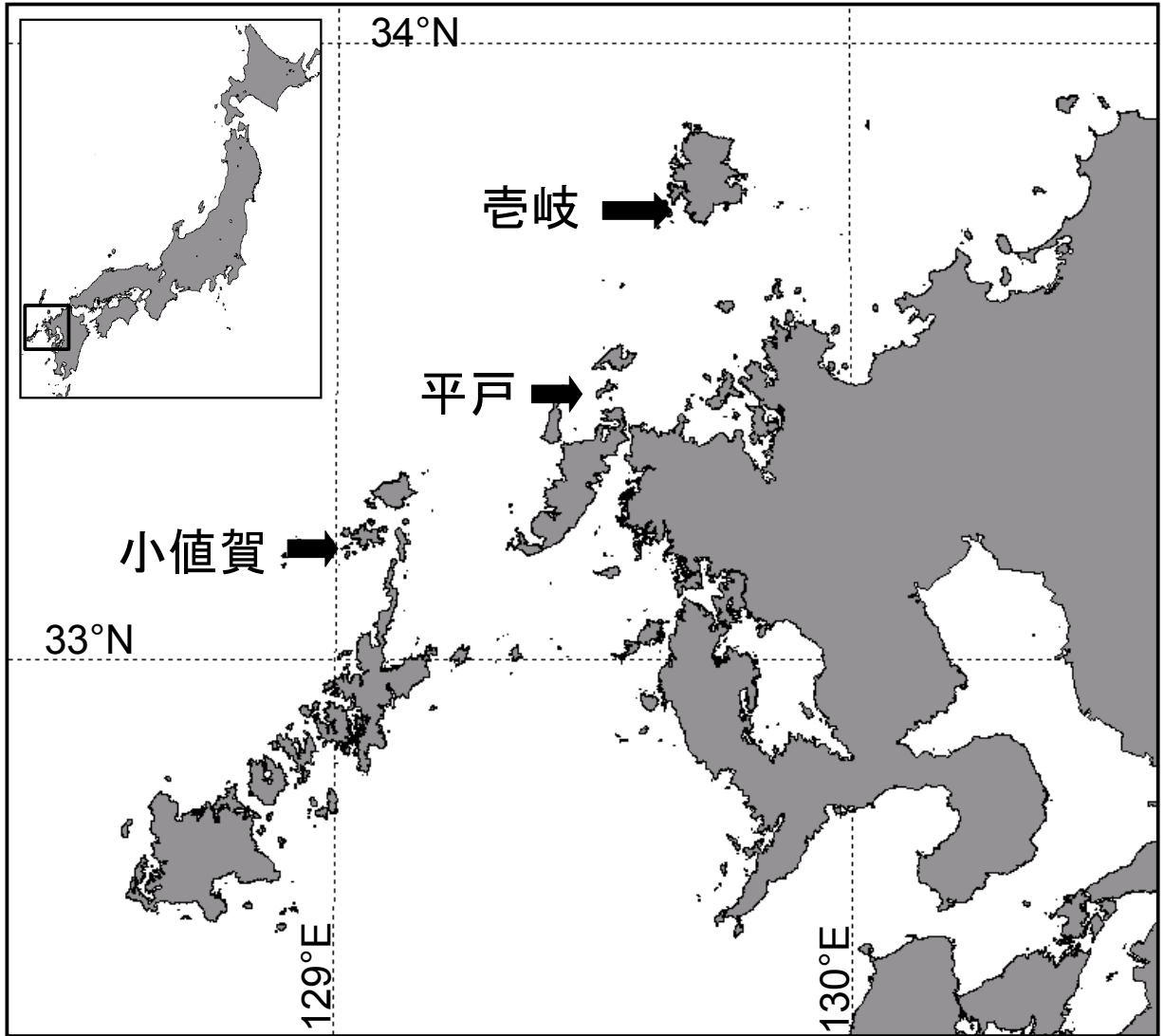


Fig. 4-1. クロアワビとメガイアワビの採集地

生殖腺サンプルの処理: 固定した内臓部から、組織観察用サンプルおよび孕卵数計数用サンプルとして、角状突起の先端と付け根の中間を厚さ約 5 mm の輪切りにし、直径部で 2 等分し、重量を電子天秤で測定後、片方を組織観察用サンプルとして 10% 海水ホルマリン液で保存した。雌については、残る部分のうち、生殖腺の中心部分から孕卵数計数用サンプルとして約 0.1 g を採取し、10% 海水ホルマリン液で保存した。その後、中腸腺の外部に広がる生殖腺を丁寧にはがし取り、重量を測定した。この値に組織観察用および孕卵数計数用サンプルの重量を加えたものを生殖腺重量とした。生殖腺重量を GW (g)、殻長を SL (mm) として、石田と田中 (1983) に従い生殖腺熟度指数を GI として以下の式で求めた。

$$GI = 10^7 GW / SL^3$$

孕卵数の計数: 孕卵数計数用サンプルを、少量の 10% 海水ホルマリン液を入れた小型の乳鉢中で指の腹を用いてほぐし、100 ml の蓋付きメスシリンダーに移し、10% 海水ホルマリン液で 100 ml にメスアップし、よく懸濁して 1 ml を取り、卵数を実体顕微鏡下で計数した。この計数を 5 回もしくは 10 回行い、平均値を求めた。この平均値を孕卵数計数用サンプルの重量と生殖腺重量との比により全体に外挿したものを孕卵数とした。孕卵数を EN 、殻長を SL (mm) として、孕卵数指数 (ENI) を以下の式で定義し、求めた。

$$ENI = EN / SL^3$$

組織観察: 組織用サンプルから常法により脱水、パラフィン包埋後、ヘマトキシリン・エオシン染色を施し、観察に供した。卵巣、精巣の成熟段階は富田 (1967, 1968) に従い判定するとともに、卵巣については生物顕微鏡で 200 倍の 6 視野において、ゼリー層のある成熟した卵細胞、ゼリー層がなく小型の未成熟の卵細胞、エオシンに好染する間隙のある退行卵 (Rogers-Bennett et al., 2004) に分けて計数し (Fig. 4-2)、それぞれの割合を求めた。アワビ類の卵巣では内側の中腸腺側に成熟卵が多く、未成熟卵は外側 (外套膜側) に多い (Jebreen et al., 2000) ことから、卵巣の部位差による違いを平均化するため、厚みのある卵巣の場合には卵巣の中心部で 3 視野、外套膜側で 3 視野を取った。薄い卵巣の場合には全体で 6 視野を取った。

4 歳時の殻長: 得られた殻の付着物を落とし、小島 (2005) に準じて年輪を推定した。暖流系のアワビ類では年輪が産卵期に形成されること (小島, 2005) から年輪部分での殻長をその年齢での殻長と考えることができる。長崎県においては、漁業調整規則により殻長 10 cm 未満のアワビは漁獲が禁止されていること、通常 4 歳で 10 cm を超えること (長崎県総合水産試験場漁業資源部栽培漁業科, 2006) から、4 歳に相当する輪紋に対応する殻長を測定し、海藻群落ごとに 4 歳時における平均殻長を求めた。

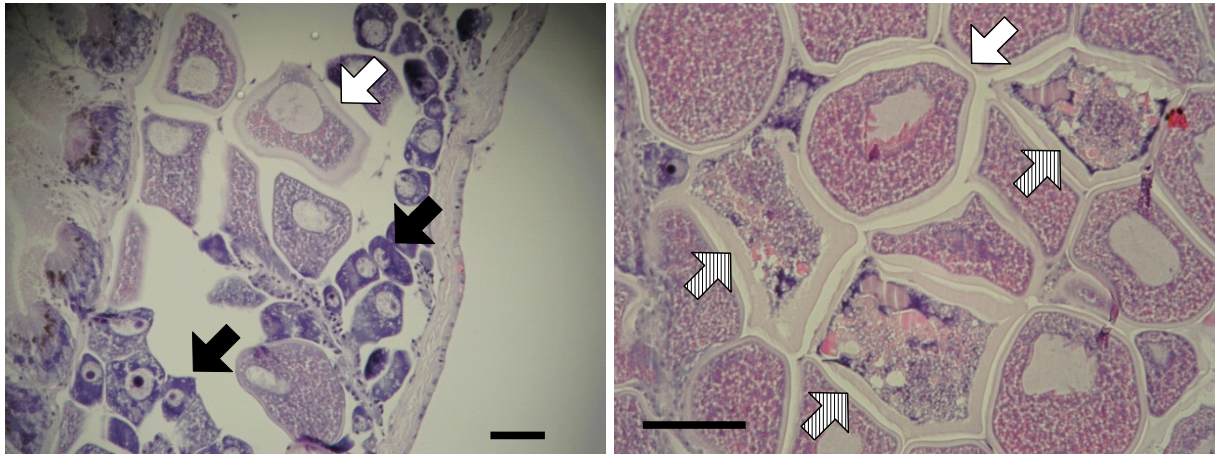


Fig. 4-2. 卵の状態。白: 成熟卵, 黒: 未成熟卵, 斜線: 退行卵。左: クロアワビ, 右: メガイアワビ。バーは 100 μm 。

統計処理: 得られた 2 種の肥満度, 生殖腺指数, 孕卵数指数, 4 歳時の殻長について, フリーソフトの R (R Development Core Team, 2008) を用い, Kruskal-Wallis 法で全体の有意性を検定し, 有意な場合には Steel-Dwass 法 (永田と吉田, 1997) により有意水準 5% で多重比較を行った。

3. 結果

採集数と平均殻長: 採集日, 採集個体数, 平均殻長を Table 4-1 に示す。採集数は, ホンダワラ群落でクロアワビが雄 2 個体, 雌 8 個体, クロメ・ホンダワラ群落でクロアワビの雌が 8 個体, ワカメ・アカモク群落でメガイアワビの雌が 7 個体であり, それ以外では両種ともに雄 5 個体, 雌 10 個体であった。採集された個体の平均殻長は採集地で異なり, クロアワビ, メガイアワビともにホンダワラ群落で最も小さく, それぞれ 114.1 mm, 112.8 mm, ノコギリモク群落で最も大きく, それぞれ 127.7 mm, 129.9 mm であった。

水温: 調査地の水温を Fig. 4-3 に示す。小値賀では 4 月 10 日から 5 月 26 日までのデータが取得できなかった。冬季 (1-3 月) の水温は小値賀で平均 14.3 °C と, 壱岐 (13.6 °C), 平戸 (13.9 °C) に比べて高かったが, それ以外の季節では水温に大きな違いはなかった。最高水温は, 小値賀と壱岐で 27.5 °C, 平戸で 26.8 °C, 最低水温は, 小値賀で 13.5 °C, 壱岐で 12.6 °C, 平戸で 13.2 °C であった。

肥満度: CIS と CIF をそれぞれ Fig. 4-4 と Fig. 4-5 に示す。CIS の平均値は, クロアワビではクロメ・ホンダワラ群落で 85.1 と最も高く, ワカメ・アカモク群落, アラメ群落, ホンダワラ群落の順で減少し, 最も低いノコギリモク群落で 73.6 であった。Kruskal-Wallis 法で有意差があり ($p < 0.01$), Steel-Dwass 法による多重比較では, クロメ・ホンダワラ群落およびワカメ・アカモク群落はノコギリモク群落との間に有意差があった ($p = 0.032, 0.037$)。メガイアワビではアラメ群落が 71.8 で最も高く, 以下, クロメ・ホンダワラ群落, ワカメ・アカモク群落, ノコギリモク群落, の順で, 最も低いホンダワラ群落で 62.3 であった。Kruskal-Wallis 法で有意差があったが ($p < 0.05$), Steel-Dwass 法による多重比較では, 有意差のある海藻群落の組み合わせはなかった ($p > 0.057$)。

CIF の平均値は, クロアワビではワカメ・アカモク群落で 5.12 と最も高く, クロメ・ホンダワラ群落, アラメ群落, ホンダワラ群落の順で, ノコギリモク群落が 4.54 と最も低かった。Kruskal-Wallis 法では有意差はなかった ($p = 0.063$)。メガイアワビではアラメ群落が 4.56 で最も高く, ノコギリモク群落, ワカメ・アカモク群落, クロメ・ホンダワラ群落の順で, ホンダワラ群落が 3.97 と最も低かった。Kruskal-Wallis 法では有意差がなかった ($p = 0.061$)。

Table 4-1

各採集地における採集日，優占する海藻種，クロアワビとメガイアワビの採集個体数，性別，平均殻長。* 複数の構成種を含む。詳細は本文を参照。

採集地	採集日	優占する海藻種	アワビの種	性別ごとの採集個体数	平均殻長 平均 ± SD (mm)
小値賀	10/16-17, '06	ノコギリモク	クロアワビ	♂ 5, ♀ 10	127.7 ± 10.8
			メガイアワビ	♂ 5, ♀ 10	129.9 ± 8.1
壱岐	10/26, '06	アラメ	クロアワビ	♂ 5, ♀ 10	119.8 ± 4.5
			メガイアワビ	♂ 5, ♀ 10	124.9 ± 8.0
	10/27, '06	ホンダワラ類*	クロアワビ	♂ 2, ♀ 8	114.1 ± 8.4
			メガイアワビ	♂ 5, ♀ 10	112.8 ± 6.7
平戸	10/29, '06	アカモク	クロアワビ	♂ 5, ♀ 10	124.2 ± 9.4
		ワカメ	メガイアワビ	♂ 5, ♀ 7	123.3 ± 10.4
	10/29, '06	ホンダワラ類* クロメ	クロアワビ	♂ 5, ♀ 8	118.4 ± 7.6
			メガイアワビ	♂ 5, ♀ 10	122.3 ± 7.8

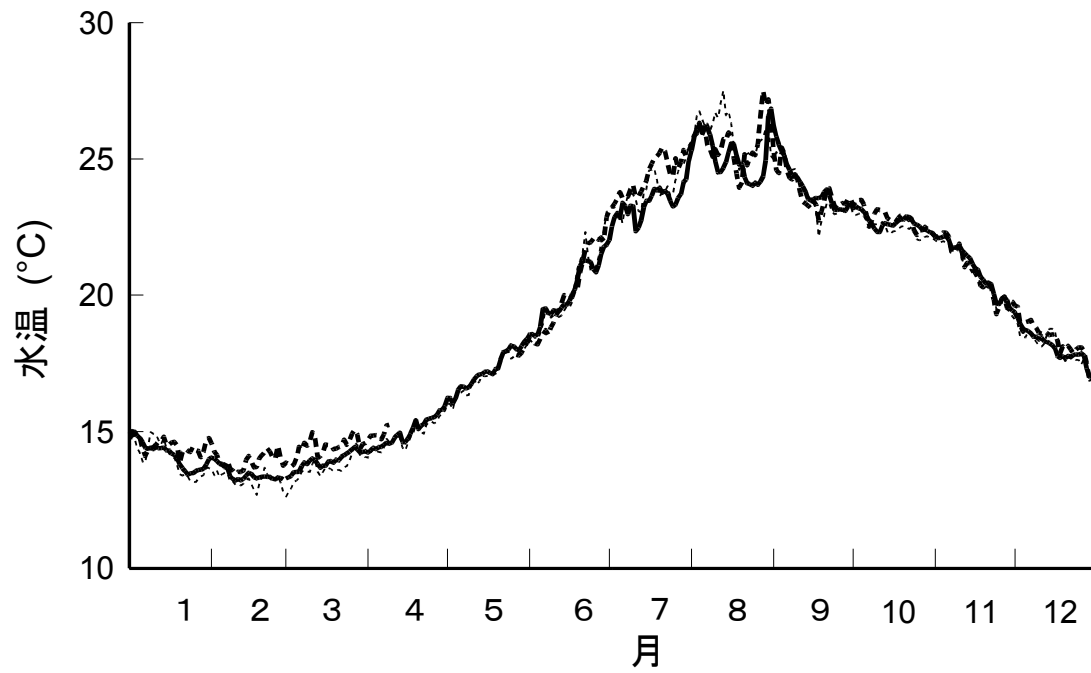


Fig. 4-3. 2006年における調査地の水温。点線: 小値賀, 破線: 平戸, 実線: 壱岐。小値賀の4月10日から5月26日は欠測。

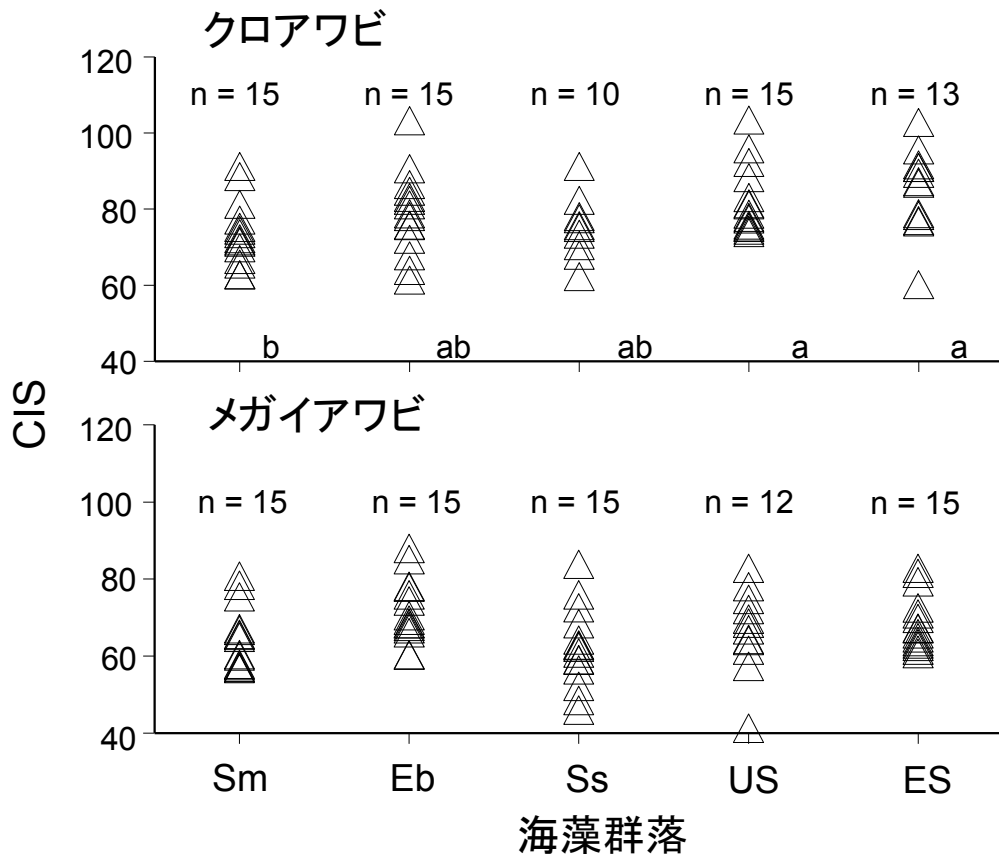


Fig. 4-4. 軟体部重量を基にしたクロアワビとメガイアワビの肥満度 (CIS)。異なるアルファベット小文字は有意差があることを示す (Steel-Dwass test, $\alpha = 0.05$)。海藻群落は、優占種で示し, Sm: ノコギリモク, Eb: アラメ, Ss: 複数種のホンダワラ類, US: ワカメとアカモク, ES: クロメと複数種のホンダワラ類である。

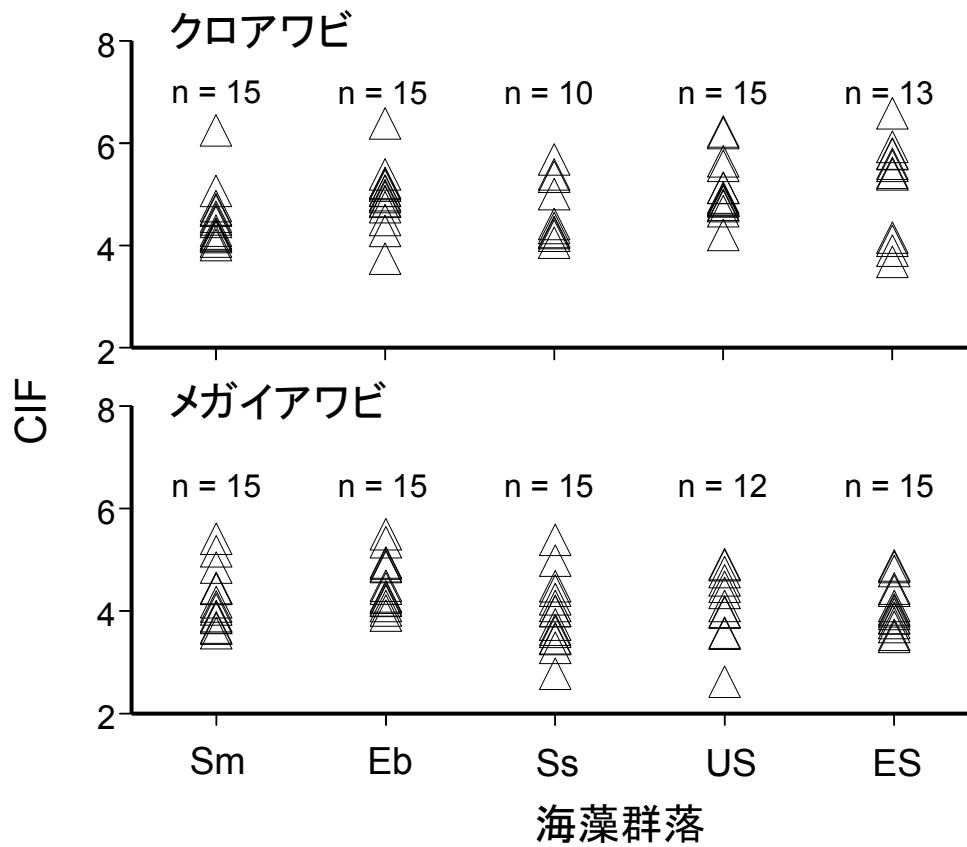


Fig. 4-5. 足部重量に基づいたクロアワビとメガイアワビの肥満度 (CIF)。海藻群落の略称は Fig. 4-4 と同じ。

生殖腺熟度指数: 各海藻群落におけるアワビ両種の生殖腺熟度指数を雌雄別に Fig. 4-6 に示す。クロアワビの雌では生殖腺熟度指数の平均値はクロメ・ホンダワラ群落が最も高く 113, ワカメ・アカモク群落, アラメ群落, ノコギリモク群落の順で, 最も低いホンダワラ群落が 35 であった。Kruskal-Wallis 法で有意差があり ($p < 0.001$), 多重比較ではクロメ・ホンダワラ群落はそれ以外との間に有意差があった ($p < 0.04$)。クロアワビの雄では, アラメ群落が 85 で最も高く, クロメ・ホンダワラ群落, ワカメ・アカモク群落, ノコギリモク群落の順で, 最も低いホンダワラ群落が 62 であった。Kruskal-Wallis 法では有意差がなかった ($p > 0.1$)。

メガイアワビの雌では生殖腺熟度指数の平均値はクロメ・ホンダワラ群落が最も高く 61, アラメ群落, ノコギリモク群落, ワカメ・アカモク群落の順で, 最も低いホンダワラ群落で 17 であった。Kruskal-Wallis 法では有意差があり ($p < 0.01$), 多重比較ではクロメ・ホンダワラ群落およびアラメ群落はホンダワラ群落との間に有意差があった ($p = 0.001, 0.028$)。メガイアワビの雄では, クロメ・ホンダワラ群落が最も高く 72, アラメ群落, ノコギリモク群落, ワカメ・アカモク群落の順で, 最も低いホンダワラ群落で 21 であった。Kruskal-Wallis 法では有意差がなかった ($p > 0.1$)。

孕卵数: 1 個体あたりの孕卵数はクロアワビで平均 235 万個, 最多 503 万個, 最少 17 万個, メガイアワビで平均 176 万個, 最多 474 万個, 肉眼で生殖腺を認められず生殖腺重量を測定できなかった個体が 4 個体あった。

両種の海藻群落ごとの孕卵数指数を Fig. 4-7 に示す。孕卵数指数の平均値はクロアワビではクロメ・ホンダワラ群落が 2.20 で最も高く, 次いでワカメ・アカモク群落の 1.44, アラメ群落の 1.24, ノコギリモク群落の 0.76 で, 最も低いホンダワラ群落が 0.68 であった。Kruskal-Wallis 法で有意差があり ($p < 0.001$), 多重比較の結果では, クロメ・ホンダワラ群落はノコギリモク群落およびホンダワラ群落との間に ($p = 0.004, 0.007$), また, ワカメ・アカモク群落はホンダワラ群落との間に ($p = 0.046$) 有意差があった。メガイアワビでは, クロメ・ホンダワラ群落が 1.20 で最も高く, アラメ群落の 1.15, ノコギリモク群落の 1.00, ワカメ・アカモク群落の 0.49 と続き, ホンダワラ群落の 0.42 が最も低かった。Kruskal-Wallis 法では有意差があり ($p < 0.01$), 多重比較の結果では, クロメ・ホンダワラ群落およびアラメ群落はホンダワラ群落との間に有意差があった ($p = 0.041, 0.046$)。

組織観察: 組織切片の観察からクロアワビの成熟段階を富田 (1967, 1968) により判定した結果, ワカメ・アカモク群落の雄 2 個体が放精期と判断された以外はいずれも成熟期と判断された (Fig. 4-8)。一方, メガイアワビについては, ワカメ・アカモク群落の雌 2 個体, 雄 1 個体, ホンダワラ群落の雌 2 個体が回復期と判断され, それ以外の個体は成熟期と判断された。

顕微鏡下での卵の判定結果では, クロアワビでは成熟卵と判定された割合は, アラメ群落

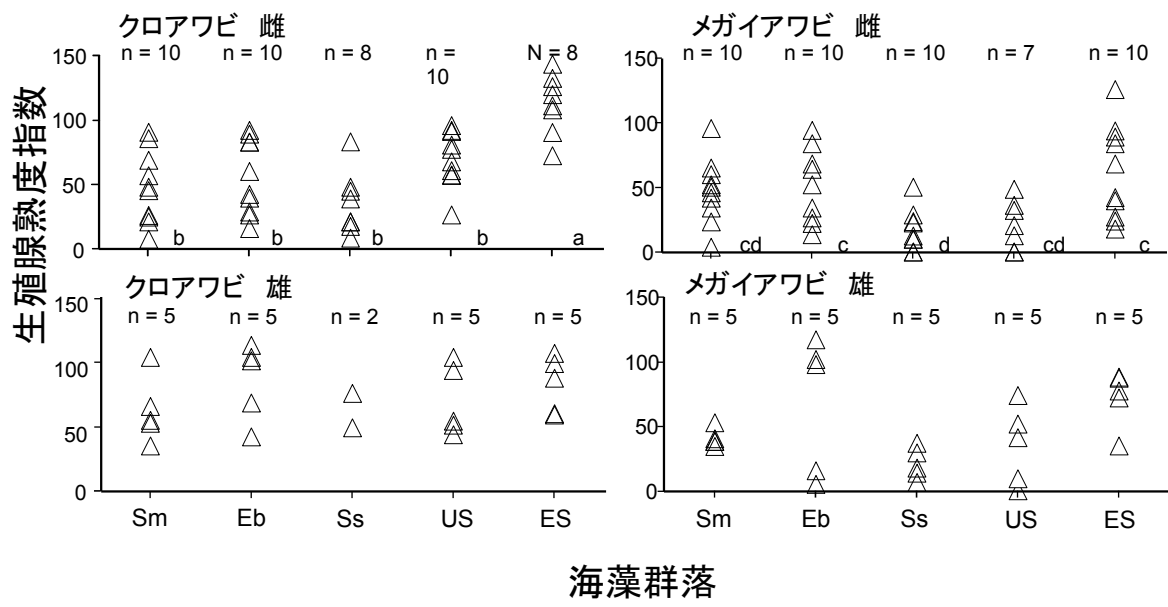


Fig. 4-6. クロアワビとメガイアワビの性別に示した生殖腺熟度指数 (GI)。異なる文字はSteel-Dwss 法により有意差があることを示す ($\alpha = 0.05$)。海藻群落の略称は Fig. 4-4 と同じ。

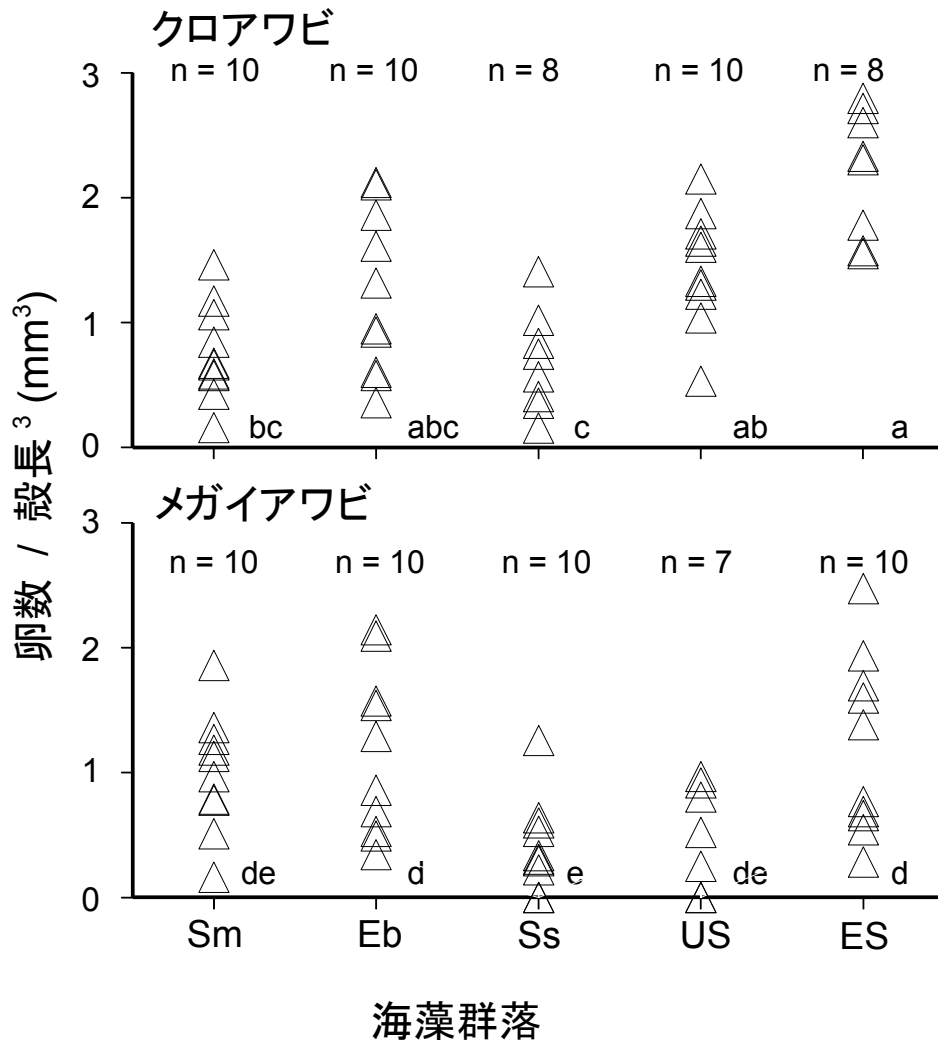


Fig. 4-7. クロアワビとメガイアワビの孕卵数指数。1 個体当たりの推定卵数を殻長の 3 乗で除した。異なる文字は有意差を示す (Steel-Dwass test, $\alpha = 0.05$)。海藻群落の略称は Fig. 4-4 と同じ。

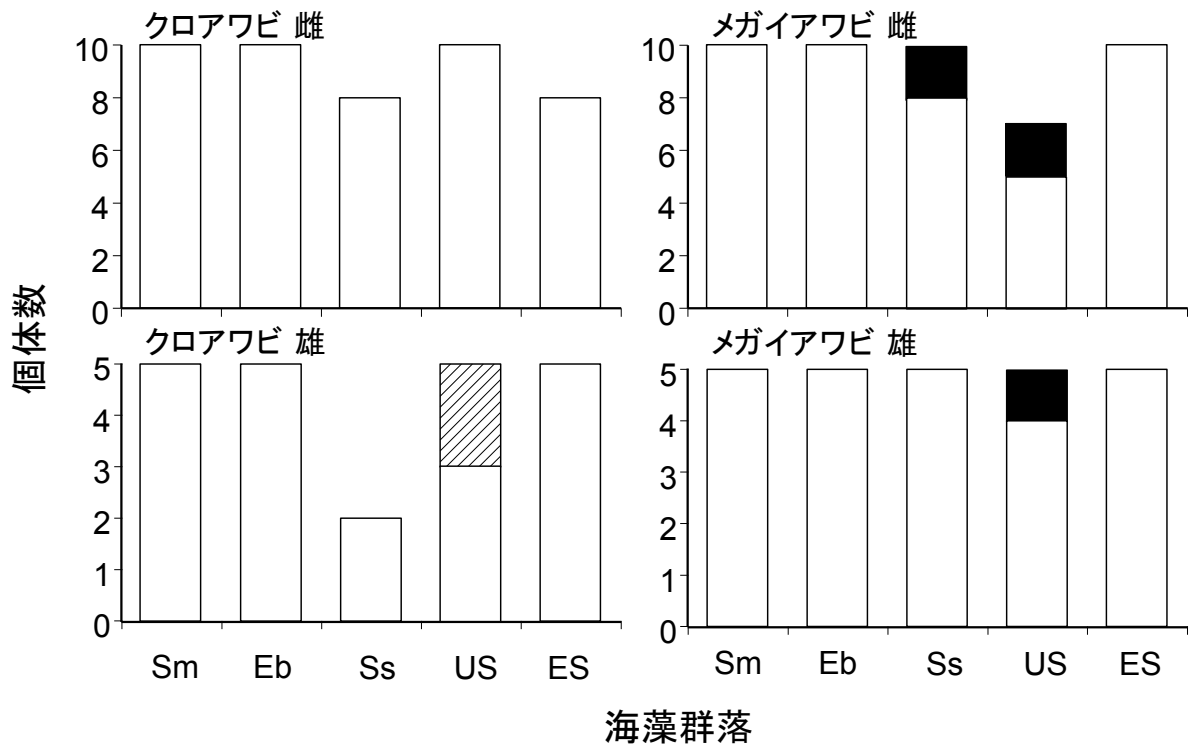


Fig. 4-8. クロアワビとメガイアワビの成熟段階別の個体数。白抜きは成熟, 斜線は放卵期または放精期, 黒は回復期を示す。海藻群落の略称は Fig. 4-4 と同じ。

で 71%, クロメ・ホンダワラ群落で 67%, ワカメ・アカモク群落で 64%, ノコギリモク群落で 60%, ホンダワラ群落で 58% であった (Fig. 4-9)。また, 退行卵はノコギリモク群落以外で確認されたが, その割合はいずれも 2% 以下であった。メガイアワビでは, 成熟卵の割合はアラメ群落で 81%, クロメ・ホンダワラ群落で 67%, ノコギリモク群落で 60%, ホンダワラ群落で 50%, ワカメ・アカモク群落で 45% であった。退行卵はすべての藻場で見られたが, その割合は 2% 以下であった。

年齢組成と 4 歳時の殻長: 両種の海藻群落ごとの年齢組成を Fig. 4-10 に示す。クロアワビではノコギリモク群落とワカメ・アカモク群落で 4-8 歳と広い年齢の個体が採集されたが, それ以外の 3 海域では 4 歳と 5 歳が多数を占めた。メガイアワビではクロアワビよりも広い年齢の個体が採集され, 特にワカメ・アカモク群落では 4-9 歳と広範な年齢の個体が採集されたが, クロメ・ホンダワラ群落では 4 歳と 5 歳が多数を占め, ホンダワラ群落では 6 歳が半数以上を占めた。

4 歳時における両種の殻長を, 海藻群落ごとに Fig. 4-11 に示す。平均値はクロアワビでは, アラメ群落で 110 mm, クロメ・ホンダワラ群落とホンダワラ群落で 109 mm と大きく, ノコギリモク群落では 97 mm と小さかった。また, ワカメ・アカモク群落は平均で 103 mm であったが個体差が大きかった。Kruskall-Wallis 法では有意差があり ($p < 0.05$), 多重比較の結果では, アラメ群落およびクロメ・ホンダワラ群落はノコギリモク群落との間に有意差があった ($p = 0.042$)。メガイアワビでは, クロメ・ホンダワラ群落で 112 mm と最大であり, アラメ群落が 104 mm, ノコギリモク群落と 103 mm で続き, ホンダワラ群落は 89 mm と最小であった。ワカメ・アカモク群落は平均 98 mm であったが, クロアワビ同様に他と比べて個体差が大きかった。Kruskal-Wallis 法では有意差があり ($p < 0.01$), 多重比較の結果では, クロメ・ホンダワラ群落, アラメ群落およびノコギリモク群落はホンダワラ群落との間に有意差があった ($p = 0.000, 0.022, 0.011$)。

4. 議論

今回の結果では, 両種の雌の生殖腺熟度指数, 孕卵数指数, 4 歳時点での殻長, および, クロアワビの CIS で, 採集した海藻群落により有意な差があり (Table 4-2), これらの指標のいずれにおいても海藻群落の順序に同様の傾向があった。アワビの成熟度と成熟の進行には給餌量 (Uki & Kikuchi, 1982), 餌料の質 (Jackson et al., 2001) が影響し, 成長にも給餌量と餌料の質が影響する (石渡ら, 1968) ことから, 生殖腺熟度指数, 孕卵数指数, 4 歳時における殻長における差異は各海藻群落におけるアワビ類の餌料環境の差異を反映した結果と考えられる。一方, CIS, CIF などの肥満度に関しては餌料の質や飢餓の影響が比較的小さく (Carefoot et al., 1993; Jackson et al., 2001; Qi et al., 2010), そのため, 明瞭な差異が認められ

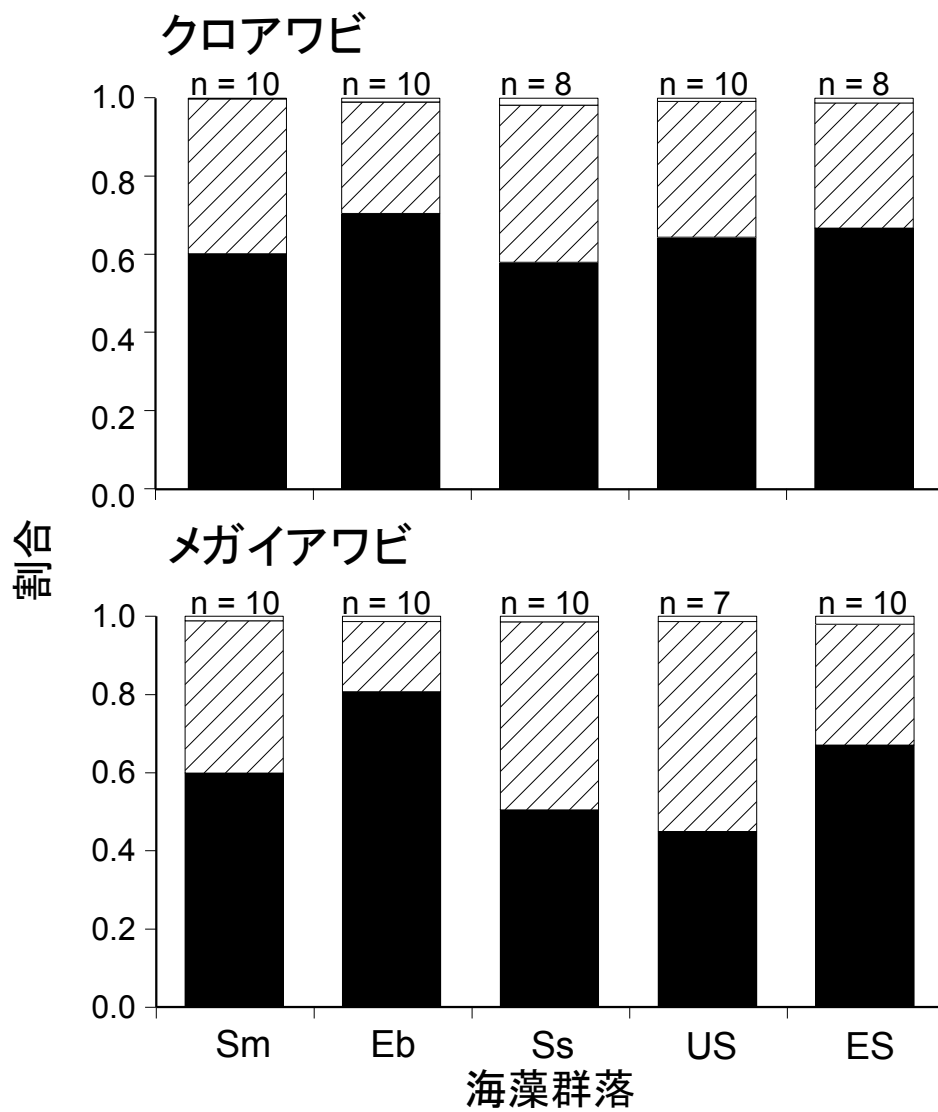


Fig. 4-9. クロアワビとメガイアワビの、各発達段階の卵数の割合。黒は成熟卵, 斜線は未成熟卵, 白抜きは退行卵を示す。海藻群落の略称は Fig. 4-4 と同じ。

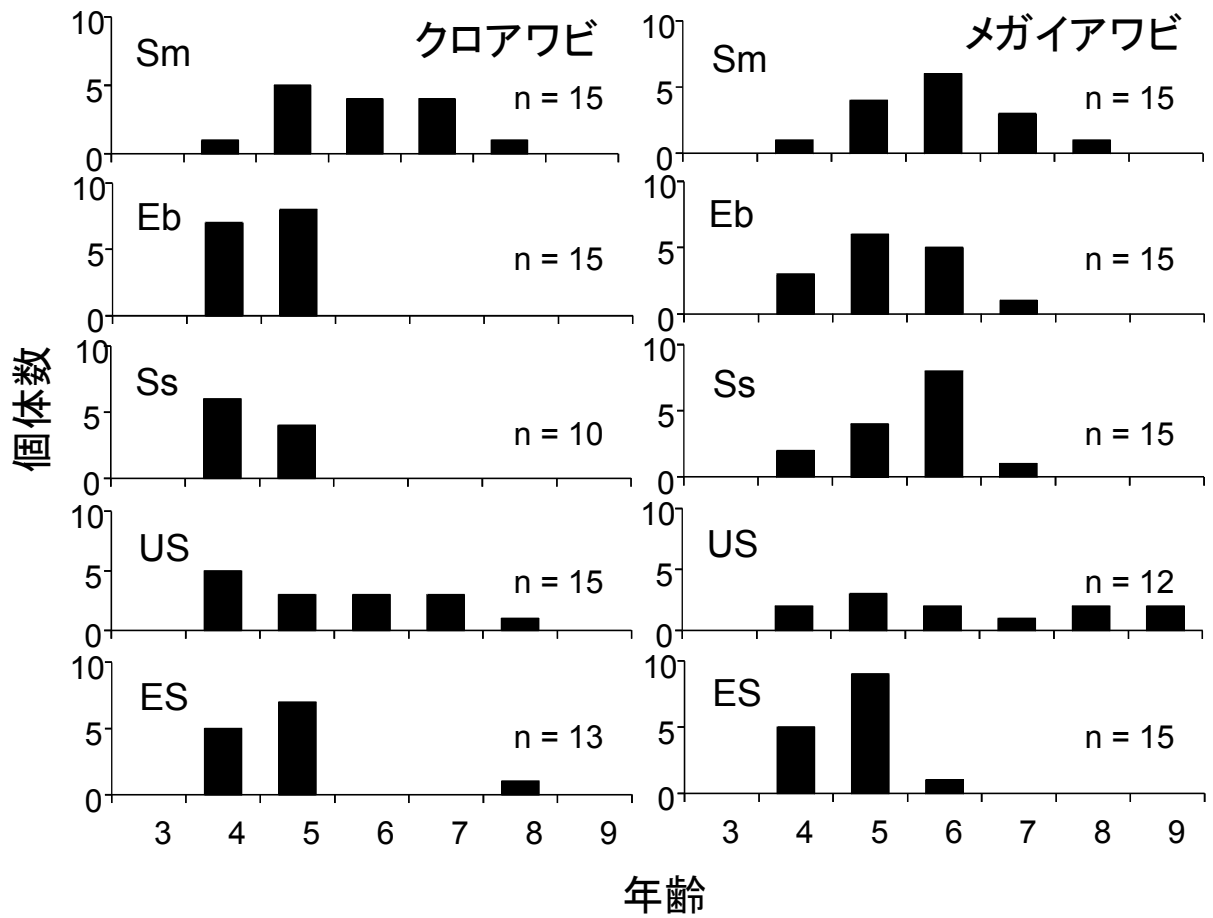


Fig. 4-10. クロアワビとメガイアワビの採集個体の年齢組成。海藻群落の略称は Fig. 4-4 と同じ。

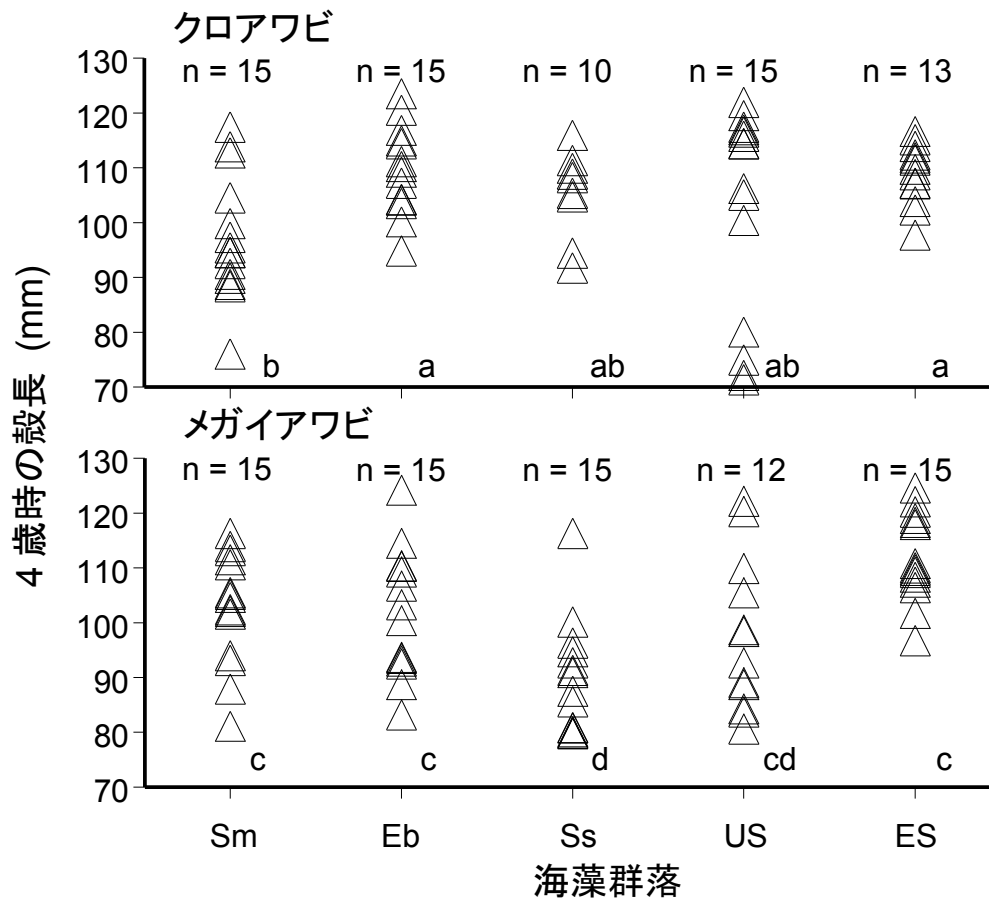


Fig. 4-11. クローアワビとメガイアワビの各海藻群落における 4 歳時の殻長。4-9歳の個体について、殻の輪紋から 4 歳時の殻長を測定した。異なる文字は Steel-Dwass 法 による有意差を示す ($\alpha = 0.05$)。海藻群落の略称は Fig. 4-4 と同じ。

Table 4-2

各海藻群落間の Steel-Dwass 法による多重比較のまとめ ($\alpha = 0.05$) と回復期にある個体の有無。有意差のない海藻群落を下線で結んだ。海藻群落の略称は Fig. 4-4 と同じ。

	クロアワビ	メガイアワビ
肥満度 (軟体部重量)	ES US <u>Eb Ss Sm</u>	<u>Eb ES US Sm Ss</u>
肥満度 (足部重量)	<u>US Eb ES Ss Sm</u>	<u>Eb Sm US ES Ss</u>
生殖腺熟度指数 (雌)	ES <u>US Eb Sm Ss</u>	<u>ES Eb Sm US Ss</u>
孕卵数指数	<u>ES US Eb Sm Ss</u>	<u>ES Eb Sm US Ss</u>
回復期の個体が存在した海藻群落	なし	US, Ss
4 歳時の殻長	<u>Eb ES Ss US Sm</u>	<u>ES Eb Sm US Ss</u>

なかったと考えられる。

餌料環境以外の要因として、水温は同化効率と成熟度の増加速度に影響を及ぼすことが明らかとなっている(菊地と浮, 1974a, b; 清本ら, 2012)。今回、採集を行った平戸市、壱岐市、小値賀町で測定した水温では、1–3月に小値賀町では平戸市と壱岐市よりも0.4–0.9℃高いものの、それ以外の期間はほぼ同じであった(Fig. 4-2)。また、カリフォルニアの *H. rufescens* と *H. fulgens* を用いた飼育実験では、成長・成熟度に及ぼす影響は水温に比べて給餌量の方が大きかったとされる(Vilchis et al., 2005)。これらのことから、今回の結果において水温の影響は餌料環境に比べて小さかったものと考えられる。

本研究において再生産に及ぼす影響を評価するために生殖腺熟度指数と孕卵数指数を用いたが、組織学的観察から成熟卵は卵巣内で50–80%を占めていた(Fig. 4-9)。クロアワビとメガイアワビは多回産卵とされ(石田と田中, 1983; 小島, 2005)、今回の2つの指標は初回の産卵量を比較したものと言える。初回の産卵量は全体の産卵量の80%を占めること(小島, 2005)から、初回の産卵量が全体の産卵量を反映するものとして議論を進める。

まず、海藻群落ごとにアワビ2種に対する餌料環境の価値について検討する。アラム類を含むアラム群落とクロメ・ホンダワラ群落ではクロアワビ、メガイアワビともにすべての指標で良好であり、クロアワビとメガイアワビの両種にとって良好な餌料環境にあると言える。アラムはアワビの主な餌料とされ(野中と岩崎, 1969)、飼育実験においても良好な成長を示す(菊地ら, 1967; Uki et al., 1986)。クロメはアワビ稚貝に対しては餌料価値が低い成長に伴い餌料価値が増す(藤井ら, 1986)。また、クロメ・ホンダワラ群落に混生するワカメも餌料価値が高く(菊地ら, 1967; 内場, 1985; Uki et al., 1986; 藤井ら, 1986)、これらのコンブ目海藻が存在することがアワビにとって良い餌料環境をもたらしたと考えられる。

ノコギリモクは、長崎県沿岸においてアラム類が消失した後に優占することが多い(桐山, 2009a; 吉村ら, 2006)。ノコギリモク群落で採集されたクロアワビではほとんどの指標で、クロメ・ホンダワラ群落及びアラム群落との間で有意な差が見られたが、メガイアワビではクロメ・ホンダワラ群落及びアラム群落との間に多くの指標で有意差がなかった(Table 4-2)。クロアワビに対するノコギリモクの餌料価値はアラムの半分とされ(内場, 1985)、このことがノコギリモク群落においてクロアワビの再生産量と成長を低下させた原因と考えられる。メガイアワビに対するノコギリモクの餌料価値を測定した事例はないが、今回の結果からノコギリモクの餌料価値がアラム類と同等である可能性が示唆される。水槽内でノコギリモクを餌料としてクロアワビとメガイアワビを飼育し、産卵数を比較した結果、クロアワビではアラムを餌料とした場合と同じであったのに対し、メガイアワビではノコギリモクの方が多かったことが報告されており(清本ら, 2012)、両種間でノコギリモクの餌料価値が異なる可能性が高い。

大型褐藻による藻場が季節的にしか形成されないワカメ・アカモク群落では、クロアワビの成長、肥満度、生殖腺熟度指数、孕卵数指数でクロメ・ガラモ群落およびアラム群落との間に

有意な差は見られなかった。一方、メガイアワビでは生殖腺指数と孕卵数指数においてクロメ・ガラモ群落およびアラメ群落との間に有意な差が見られた (Table 4-2)。ワカメ (菊地ら, 1967; Uki et al., 1986; 内場, 1985; 藤井ら, 1986) とアカモク (Uki et al., 1986) はアワビ類にとって好適な餌料とされるが、繁茂する期間が冬から春まででありそれ以外の期間は藻体がきわめて小さい (舘脇, 1993; 寺脇, 1993; 道津ら, 2002; 秋本ら, 2009) ためアワビ類の餌料とはならない。メガイアワビは付着部位がほとんど変化しないため、周囲と付着物の異なる「なしろ」を形成することが知られており (小池ら, 1970)、移動が小さいと考えられている (宇野, 1967)。このため、季節的にしか藻場が形成されないアカモク・ワカメ群落では、わずかなノコギリモクとヨレモクのみが存在する夏から冬にかけて餌料が不足すると考えられる。また、生殖腺の成熟段階が回復期にとどまっている個体も存在した (Table 4-2) が、メガイアワビを室内において無給餌で飼育した個体では成熟しなかったと報告されており (清本ら, 2012)、餌料環境の悪化が原因と考えられる。一方、クロアワビは移動が大きいことが知られており (宇野, 1967)、移動速度もメガイアワビよりも速い (猪野, 1952)。このため、メガイアワビに比べて広い範囲で小型海藻や付着珪藻などを摂餌することにより餌料を得ているものと考えられる。

アラメ群落とともにかつて広く見られたホンダワラ群落では、クロアワビは肥満度と4歳時の殻長ではクロメ・ホンダワラ群落およびアラメ群落と有意差は見られなかったが、生殖腺熟度指数と孕卵数指数では有意差があった (Table 4-2)。また、メガイアワビでは肥満度、生殖腺熟度指数、孕卵数指数、4歳時の殻長のいずれにおいてもホンダワラ群落で採集された個体の値が最も低く、アラメ群落およびクロメ・ホンダワラ群落と有意差があった。ここで採集されたメガイアワビ15個体のうち、7個体は放流個体であった。長崎県壱岐水産業普及指導センターの資料によると、この採集地点付近では2001年に人工種苗の放流を行っており、2004–2005年に100個体を超える放流個体が漁獲されたが、2006年には61個体と減少している。通常1歳で放流を行うこと、殻の輪紋から推定した年齢で6歳の個体が多数を占めていることから、今回得られた放流再捕個体は2001年に放流された人工種苗であると考えられる。長崎では放流後3年で漁獲され始める (長崎県総合水産試験場漁業資源部栽培漁業科, 2006) が、今回採集された放流個体は放流後5年を経ているにもかかわらず平均殻長は116 mmと小さく、成長が遅くこれまで漁獲されなかった個体と考えられる。したがって、ホンダワラ群落がメガイアワビにとって本当に餌料価値の劣る場所であるのかどうかは、通常の成長を示す個体で再検討する必要がある。

今回の肥満度、成熟度および孕卵数指数を過去の知見と比較する。伊豆地方のメガイアワビの肥満度 (CIS) は、10月には75、11月に83であった (長谷川ら, 1997)。今回は10月下旬に調査を行い、最も高いアラメ群落でも72であり、伊豆地方の結果と比較して低い値であった。一方、千葉県での肥満度 (CIF) はクロアワビで7.0、メガイアワビで5.8であった (石田と田中, 1983)。今回の結果ではクロアワビは5.1–4.5、メガイアワビでは4.6–4.0と千葉県

の結果と比較して低い値であった。海藻群落による違いは小さく、クロアワビとメガイアワビにおける餌料の同化効率も低温で高いこと(菊池と浮, 1974b; 清本ら, 2012)から、餌料環境以外に生息水温の違いによる影響も考えられる。今後、水温の異なる海域での比較が必要である。

生殖腺熟度指数を石田と田中(1983)が1980年代に測定した千葉県での値と比較してみると、千葉県の平均値はクロアワビの雄が70、雌が85、メガイアワビ雄で60、雌で80であった。今回の結果では、クロアワビの雄ではアラメ群落とクロメ・ホンダワラ群落、雌ではクロメ・ホンダワラ群落では千葉県の平均値を上回っていたが、それ以外の地点では下回っていた。また、メガイアワビの雄ではクロメ・ホンダワラ群落とアラメ群落が千葉県の平均値を上回っていたが、雌ではいずれも下回っていた。千葉県における殻長と孕卵数との関係(石田と田中, 1983)から殻長120 mmでの孕卵数指数を求めると、クロアワビで1.67、メガイアワビでは1.16となる。今回の結果と比較するとクロアワビ、メガイアワビともにクロメ・ホンダワラ群落は千葉県の値を上回っていたが、それ以外の地点は下回っていた。長崎水試は2001-2003年に今回のワカメ・アカモク群落で採集したクロアワビとメガイアワビの孕卵数を計数し、過去の千葉県の結果と比較して低いという結果を得ており、磯焼けの結果によるものと考察を行っている(長崎県総合水産試験場漁業資源部栽培漁業科, 2006)。今回の結果においてもワカメ・アカモク群落の値はクロアワビではやや低く、メガイアワビでは半分以下であった。このことからアワビの再生産量の低下は、海藻群落の影響によるものであった可能性が高い。

今回の結果から、現在長崎県下で進行している海藻群落における構成種の変化はアワビ類の成長と再生産量に大きな影響を与え、しかも、クロアワビとメガイアワビでその影響が異なり、クロアワビではワカメを含むコンブ目海藻など餌料価値の高い海藻からなる群落、また、メガイアワビでは1年を通じて海藻のあるアラメ類あるいはホンダワラ類からなる群落が良いと考えられた。藤井(2002)は長崎県生月島で、台風に伴い発生した磯焼けの後に見られたアワビ類の漁獲量減少において、減少率は「あか」(メガイアワビとマダカアワビを合わせた銘柄)の方がクロアワビよりも高かったと記述している。また、第5章では今回の調査地点の一つである小値賀町において単位努力量あたりの漁獲量と海藻群落の変化から、クロアワビはカジメ類の消滅に伴って、また、メガイアワビはカジメ類消滅後に優占したノコギリモクの消滅に伴って資源量が減少し、大型褐藻が消失した後はクロアワビが漁獲のほとんどを占めていることを示している。これら2つの報告は、今回の結果において、ノコギリモク群落はメガイアワビに適しているがクロアワビには不適であること、ワカメ・アカモク群落のように季節的に大型褐藻が存在しなくなる海藻群落ではメガイアワビに不適であることと一致している。これらのことから、現在長崎県沿岸で見られる海藻群落の質的な変化はアワビ類の成長と再生産を悪化させる可能性が高く、アワビ類の資源管理においては海藻群落の変化が成長や再生産に与える影響を考慮し、より慎重に進める必要があるだろう。また、クロアワビとメ

ガイアワビは暖流系アワビとして一括りに考えられ、単価や種苗の生産数で放流対象種を決める傾向があるが、今回の結果では両種には適した藻場に違いがあり、増殖対象地の特徴に合った種を選択する必要があると考えられる。

組織学的な観察で、1-2% と少ない割合ながら、退行卵が多くの個体に存在した (Fig. 4-9)。ノギリモク場のクロアワビを除き、すべての藻場でこれが見られたことから、藻場のタイプによる違いはないと考えられる。カリフォルニアの *H. rufescens* では退行卵は大型個体に多く 80% を超えることがあるとされる (Rogers-Bennett, 2004) が、今回の結果では大型個体が少ないこともあり、そのような傾向を見ることはできなかった。エゾアワビにおいては卵が成熟したのち産卵されなかった場合の再吸収時に退行卵が現れることが明らかになっている (Fukazawa et al., 2007)。クロアワビ、メガアワビともに多回産卵である (石田と田中, 1983; 小島, 2005) ことから、産卵されなかった卵が再吸収されている可能性もあるが、今回の調査は産卵盛期とされる 11 月よりも前に実施しており、再吸収とは考えにくい。今後、成熟ステージを追って出現状況を確認する必要がある。また、今回の研究では餌料環境に大きな影響を与える競合種の現存量について考慮しなかった。今後、餌料を巡って競争関係にある植食性動物の現存量がアワビ類の餌料環境に与える影響についても明らかにする必要がある。

第5章

北松浦郡小値賀町沿岸における藻場の変化に伴う

アワビ類3種の資源量の減少

5-1 大型褐藻藻場の消失に伴うアワビ資源量の減少

Setuo Kiyomoto, Masanori Tagawa, Yoshiyuki Nakamura, Toyomitsu Horii, Shouichi Watanabe, Takashi Tozawa, Kousuke Yatsuya, Taku Yoshimura and Akio Tamaki; Decrease of abalone resources with disappearance of macroalgal beds around the Ojika Islands, Nagasaki, southwestern Japan. *Journal of Shellfish Research*, 32(1), 51–58 (2013. 4).

1. 緒言

アワビは沿岸漁業における重要な対象種である (Uki, 1984)。アワビは大型褐藻類を主な餌料としているため、藻場の消失はアワビに負の影響を与えられと考えられる。静岡県伊豆半島ではカジメ *Ecklonia cava* の藻場が消失した後、アワビの肥満度が減少し、水揚げ量が大きく減少した (河尻ら, 1981)。また、和歌山県でもクロメ *Ecklonia kurome*、カジメの藻場が消失した後にアワビの水揚げ量が減少したことが報告されている (木村と山内, 2009)。北米西海岸における、エルニーニョによる *Macrocystis pyrifera* の藻場の消失が、メキシコではアワビの加入量の減少 (Shepherd et al., 1998) を、カリフォルニアでは成長の悪化 (Haaker et al., 1998)、成熟状況の悪化と加入量の減少 (Tegner et al., 2001) をもたらした。また、飼育実験によって、摂餌量は *Haliotis fulgens*, *H. rufescens* の成長と再生産に大きな影響を及ぼすことが示されている (Vilchis et al., 2005)。

長崎県におけるアワビの年間水揚げ量は、1980年代には700tを超えたが、1980年代の末から急激に減少している (藤井, 2002)。長崎県沿岸では藻場の消失と磯焼け域の増加に加え、藻場の変化が報告されている。これらは、多年生のコンブ目海藻からノコギリモク *Sargassum macrocarpum* の藻場への変化 (吉村ら, 2006)、ガラモ場におけるホンダワラ類の種多様性の減少 (桐山ら, 2006; 吉村ら, 2006)、季節変化の異なるガラモ場 (春藻場) の出現 (吉村ら, 2009; 八谷ら, 2011) が挙げられる。春藻場は亜熱帯性ホンダワラ類であるキレバモク *S. alternato-pinnatum*、マジリモク *S. carpophyllum* などと温帯性ホンダワラ類であるマメタワラ *S. fulvellum*、ヤツマタモク *S. patens* などから構成され、3–7月には藻場を形成するが、それ以外の時期はほぼ付着器のみとなる。アワビに対する餌料価値は海藻の種により異なる (菊地ら, 1967; 内場, 1985; 浮ら, 1986)。従って、長崎県沿岸におけるこれらの藻場の変

化はアワビ資源に影響を与えると考えられるが、これまで報告はなされていない。さらに、すみ場が異なるとされるアワビ類 3 種 (クロアワビ *Haliotis discus discus*, メガイアワビ *H. gigantea*, マダカアワビ *H. madaka*) のそれぞれに対して、これらの藻場の変化の影響が異なるのか明らかでない。この海域におけるアワビ資源減少の原因を明らかにするためには、藻場の変化とアワビ資源との関係を明らかにする必要がある。さらに、これらの藻場の変化は水温の上昇の直接・間接の効果と考えられており (桐山ら, 2006; 吉村ら, 2006; 吉村ら, 2009; 八谷ら, 2011), 今後の地球温暖化がアワビ資源に及ぼす影響を予測するためにも海藻とアワビとの関係を理解することは重要である。

このために、長崎県小値賀町地先において藻場の変化とアワビ資源の関係を明らかにすることを目的に調査を実施した。小値賀町は長崎県における主要なアワビ漁場の一つであり、300 年以上のアワビ漁の伝統を持つ (野中, 2011)。アワビの水揚げ量と操業者数は小値賀町役場により記録され、藻場の状況に関する調査も 1987–88 年と 2000–2001 年に小値賀町役場により実施されている。本章では 2001 年以降実施した藻場の調査結果と共に、記録されているアワビ漁獲量と藻場の調査結果を用いて、藻場の変化とアワビ資源との関係について検討を行った。アワビは大型褐藻類、特にコンブ目海藻とホンダワラ類を主な餌料とするので、本章では大型褐藻藻場は多年生のコンブ目海藻あるいはホンダワラ類の藻場を指す。

2. 材料と方法

調査地: 小値賀町は大小 17 の島からなり、周辺に岩礁域が広がり、よいアワビ漁場となっている (Fig. 5-1)。アワビは素潜り漁で漁獲され、年に 1–2 回の漁期がある。漁獲量は漁期前に漁業者、漁協、役場による協議により決定され、水揚げ量はその数値を超えた時点で漁期は終了する (Matsumiya & Matsuishi, 1989; 堀井, 1999; 堀井ら, 2008)。漁業者は漁獲したアワビを漁協に水揚げし、4 区分にわけて計量する。水揚げ量と操業者数は小値賀町役場によって記録されている。

漁獲統計: 小値賀町役場に記録が残る 1973 年から 2011 年の水揚げ量と 1988 年から 2011 年の操業者数を用いた。小値賀町に生息するアワビは、クロアワビ、メガイアワビ、マダカアワビの 3 種であるが、水揚げに際しては以下の 4 区分で取り扱われる。くろ: クロアワビ、あか: メガイアワビとマダカアワビ、傷: 漁獲時に傷の付いたアワビで 3 種が含まれる、加工: 干しアワビに加工されるもので 1989 年以降はこの区分での水揚げはない。あかに含まれるマダカアワビの比率は 8 % 以下であり近年比率が低下していることから (第 5 章 2 節参照)、ここではあかはメガイアワビとして扱う。また、傷と加工はその年のくろとあかの割合でそれぞれの種に分配した。漁獲量は事前に決定されるため、資源の指標とはならない。このため、漁

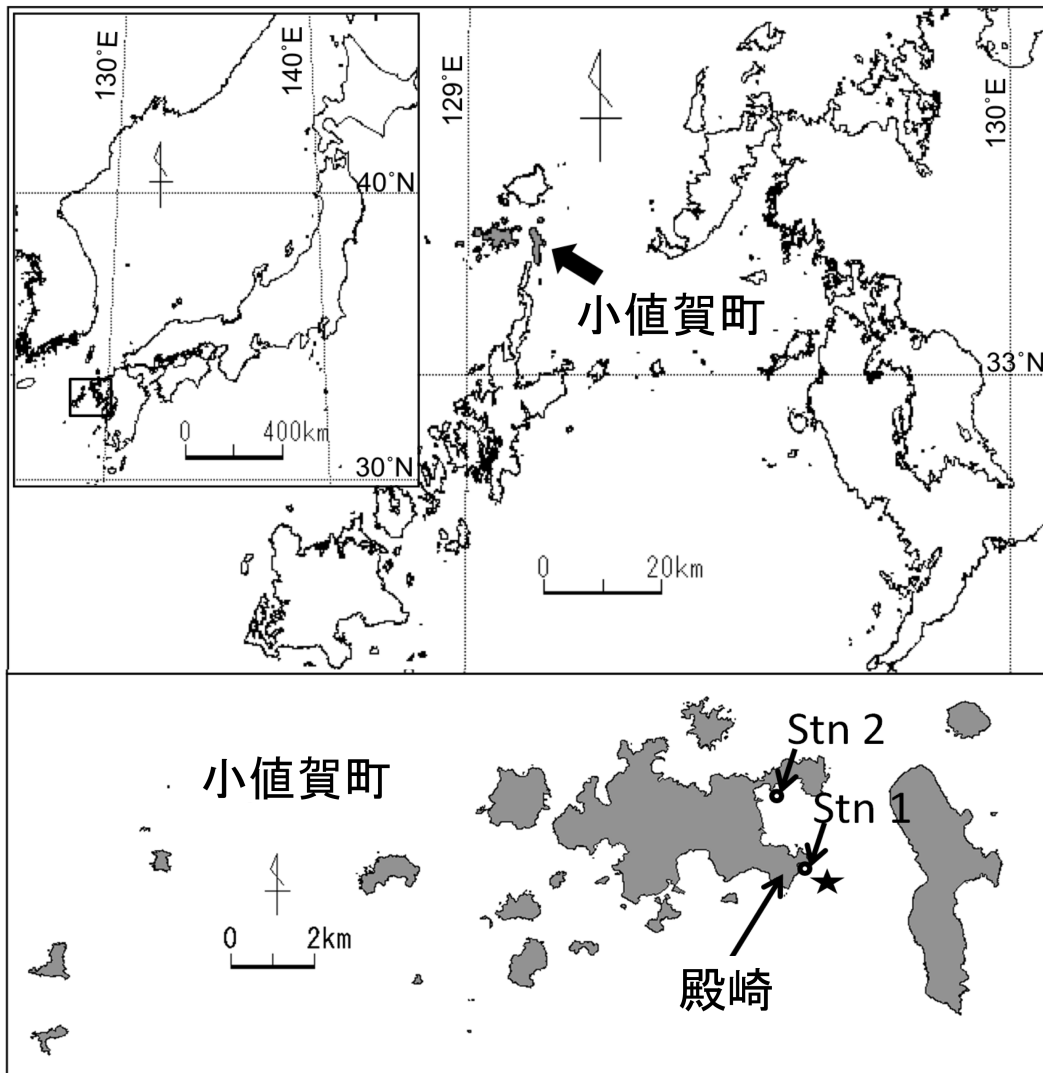


Fig. 5-1. 調査地の地図。Stn 1, Stn 2 はコレクターを設置した地点を, ★はノギリモクの採りを実施した地点を示す。

獲量を延べ操業者数で割った 1 人 1 日当たりの漁獲量を CPUE とし、アワビ資源の指標とした。なお、資源解析においてアワビ資源量と CPUE の関係を用いることについては問題点が指摘されている (Breen, 1992) が、堀井ら (2008) はこの海域において CPUE を用い (このことは漁獲率が一定であることを仮定している)、妥当な結果を得ている。

藻場の状況: 小値賀町地先において、小値賀町役場による調査が 1987–88 年と 2000–2001 年に実施されている。また、2001 年以降、小値賀町地先の数地点において潜水調査を実施し、海藻種と被度を記録した。これらの結果から、藻場の種類を優占種により、以下の 7 区分に分けた。1: 多年生のコンブ目海藻藻場 (アラメ *Eisenia bicyclis*, カジメ, クロメ), 2: ヤツマタモクが優占する藻場 (ヤツマタモク, ヤナギモク *S. ringgoldianum coreanum*, ジョロモク *Myagropsis myagroides*, マメタワラ, イソモク *S. hemiphyllum*, エゾノネジモク *S. yezoense*), 3: ノコギリモクが優占する藻場 (ノコギリモク, ヨレモク *S. siliquastrum*), 4: 春藻場 (キレバモク, マジリモク, イソモク; 春から初夏に藻場を形成するが、それ以外の時期は付着器のみとなる場合), 5: 1 と 2 の混成藻場, 6: 1 と 3 の混成藻場, 7: 藻場なし (多年生のコンブ目海藻, ホンダワラ類がない)。

海藻の現存量を測定するために、主要なアワビ漁場の一つである殿崎 (Fig. 5-1) の水深 8 m のノコギリモク藻場において、50 cm × 50 cm の枠を置き、1 枠中のノコギリモクを採集した。採集したノコギリモクの湿重量を電子天秤を用い、1 g 単位で測定した。

アワビの成熟状況: クロアワビとメガイアワビの成熟期は 11–1 月とされる (猪野と原田, 1961)。そこで、成熟サイズに達したと考えられる大型個体 (殻長 10 cm 以上) を 2006 年と 2008–2010 年の 10 月もしくは 11 月に採集し、成熟の有無を生殖腺の色によって判定した。生殖腺が黄色もしくは緑色の個体は成熟、暗褐色の個体は未成熟とした。

アワビの加入量: アワビの着底量を調査するために、コレクターによる着底初期稚貝の採集を Stn 1 で 2006–2010 年, Stn 2 で 2005–2008 年の 10 月下旬から 2 月まで実施した。32 cm × 40 cm の塩化ビニール製の波板をろ過海水をかけ流した水槽中に収容し、アワビの着底を強く誘引する無節サンゴ藻 (Roberts, 2001) を付着させたものを基質として用いた (詳細は Kiyomoto et al. (2006) を参照)。コレクターは金属製のグレーチングに、10 cm 上に基質である波板を固定するためのステンレス製の板をボルトで固定したものである (Fig. 5-2)。小値賀地先では冬季に北から北西の季節風が強く吹くために、コレクターは南東側の 2 地点に設置した。2 地点にそれぞれ 2 個のコレクターを入れ、1 週間ごとに波板を交換した。波板は冷凍で保存した後、付着物を海水で落とし、100 ミクロンのネットでろ過し、残ったものを実体顕微鏡でソーティングした。アワビ着底初期稚貝が発見された場合には、マイクロメー



Fig. 5-2. 着底稚貝調査用のコレクター

ターによって殻長を測定した。同属であるトコブシ *H. diversicolor* は殻長 5–6 cm までしか成長せず漁獲対象種ではないため、原殻の殻長から判断し (林, 1983), トコブシと判断されたものは解析から除いた。アワビ着底稚貝のコレクターによる採集数を基質の波板の面積で割り、1 m² あたりの着底数を求めた。

アワビ稚貝は翌年の 5 月には殻長 1 cm 程度に成長する (小島, 1974; 市来ら, 1977; Kiyomoto & Yamasaki, 1999)。そこで、コレクターを設置した 2 地点で SCUBA 潜水し、アワビ稚貝の探索を、32 m × 1 m のベルトランセクトによって実施した。この際、返せる石はすべて返し、返せない石については割れ目や石の間などを丹念に探索した。発見したアワビ稚貝は殻の形態や色からトコブシとアワビ類とに分け、トコブシは稚貝の数から除いた。

3. 結果

漁獲統計: クロアワビとメガイアワビ (マダカアワビを含む) の年間漁獲量を Fig. 5-3 に示した。2 種を合わせた漁獲量は 1980 年代はおよそ 60 t であったが、その後、急激に減少し、2011 年には 443 kg となった。単位漁獲量当たりの漁獲量 (CPUE) と漁獲量全体に占めるクロアワビの割合を Fig. 5-4 に示した。CPUE は 1991 年までは 15.5 kg / 人 / 日であったが、1998–2001 年には 5.8–7.2 kg / 人 / 日、2008 年以降は 2.7–4.0 kg / 人 / 日であった。クロアワビが漁獲量に占める割合は、1990 年代はほぼ 40% で安定していたが、2000 年から減少し、2004 年には 16.5% となった。その後、2008 年以降増加し、2011 年には 97.6% となった。

藻場の状況: Fig. 5-5 に 1987 年から 2010 年までの藻場の状態を示した。1987–88 年には多年生のコンブ目海藻およびヤツマタモクが優占する藻場がほぼ全域で見られた。2000–01 年にはヤツマタモクが優占する藻場が減少し、ノギリモクが優占する藻場が増加した。2003–05 年には全域で多年生コンブ目海藻が見られなくなり、一部の海域ではガンガゼ類の増加に伴い、大型褐藻が消失した (小島と藤田, 2010; 清本, 未発表データ)。2006 年にはノギリモクの藻場が増加したが、2008 年以降減少し、2009 年にはヨレモクが見られた 2 地点を除き、大型褐藻が見られなくなり、2010 年には一部の漁港内で春藻場が見られる以外は大型褐藻の藻場はなくなった。

殿崎におけるノギリモクの現存量を Fig. 5-6 に示した。各年におけるノギリモクの最大現存量 (湿重量) は、2007 年に 2,054 g / 0.25 m²、2008 年は 897 g / 0.25m² であった。2009 年 5 月以降、殿崎の採集地点においてノギリモクを発見することができなくなった。

アワビの成熟状況: クロアワビとメガイアワビの成熟個体の割合を Fig. 5-7 に示した。2006 年には採集した全てのクロアワビが成熟していた。2008 年には 31 個体中 2 個体が未成熟、2010 年には 30 個体中 2 個体は未成熟であったが、他の個体は成熟していた。一方、メガイ

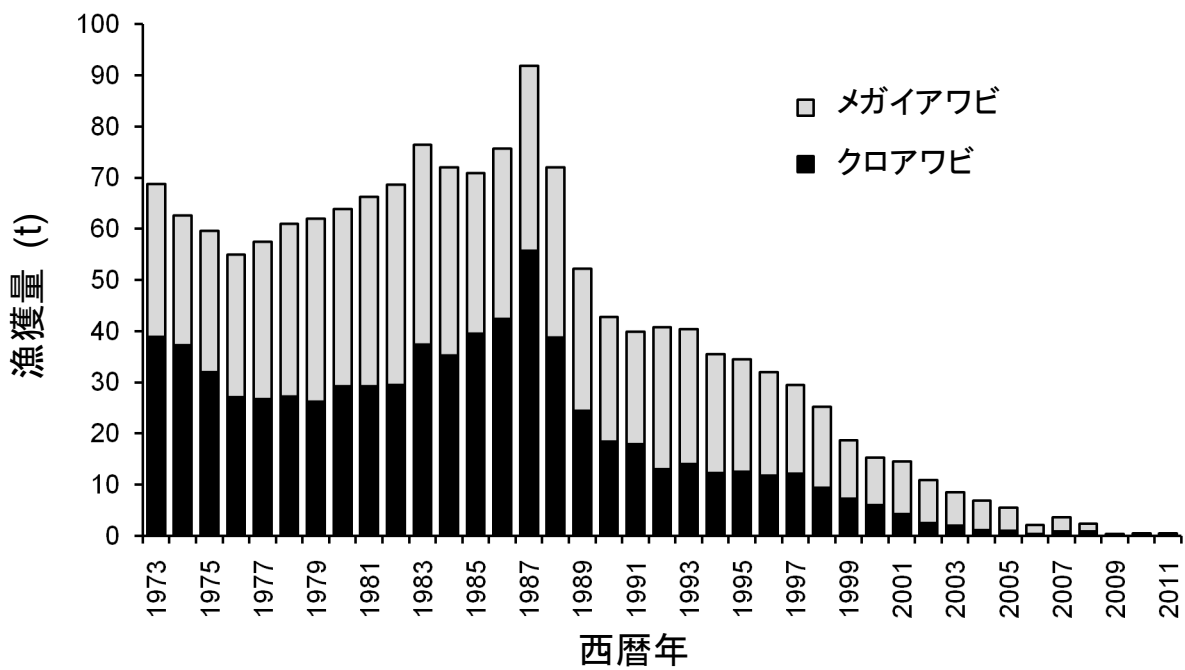


Fig. 5-3. 小値賀町における 1973 年から 2011 年までのアワビ年間漁獲量の推移。
メガイアワビの漁獲量にはマダカアワビの漁獲量を含む。

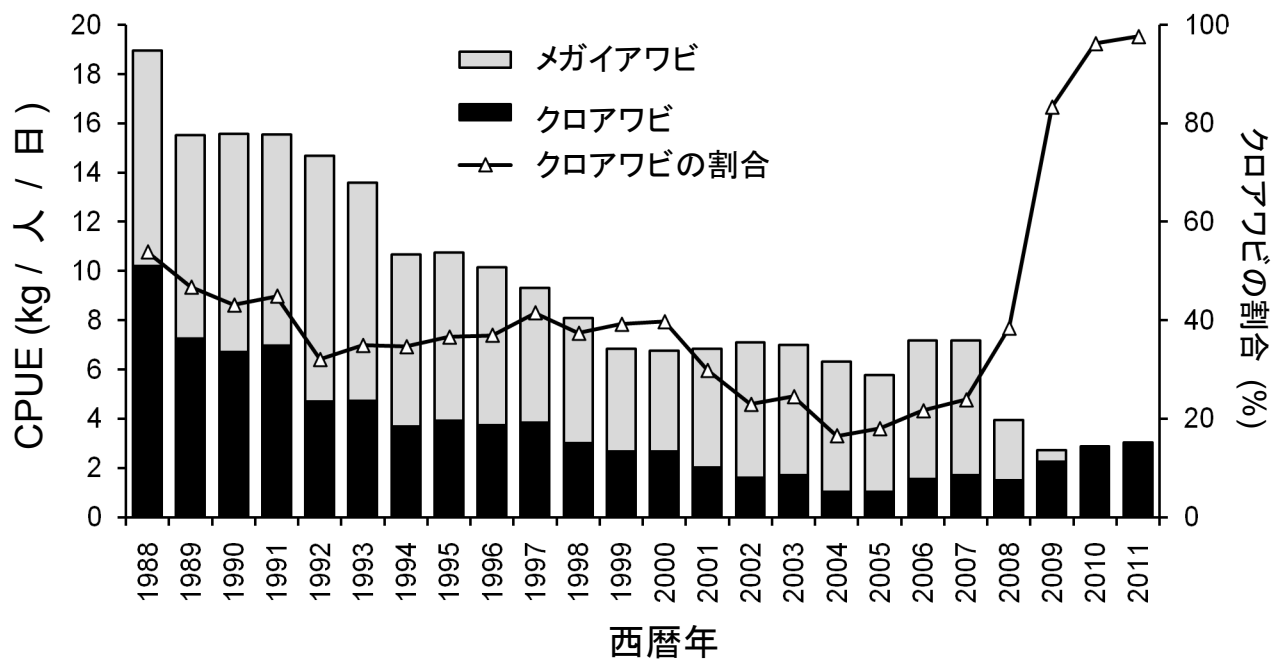


Fig. 5-4. 小値賀町における 1988 年から 2011 年にかけてのクロアワビとメガイワビの単位漁獲努力量あたりの漁獲量 (CPUE) と、クロアワビが漁獲量全体に占める割合の推移

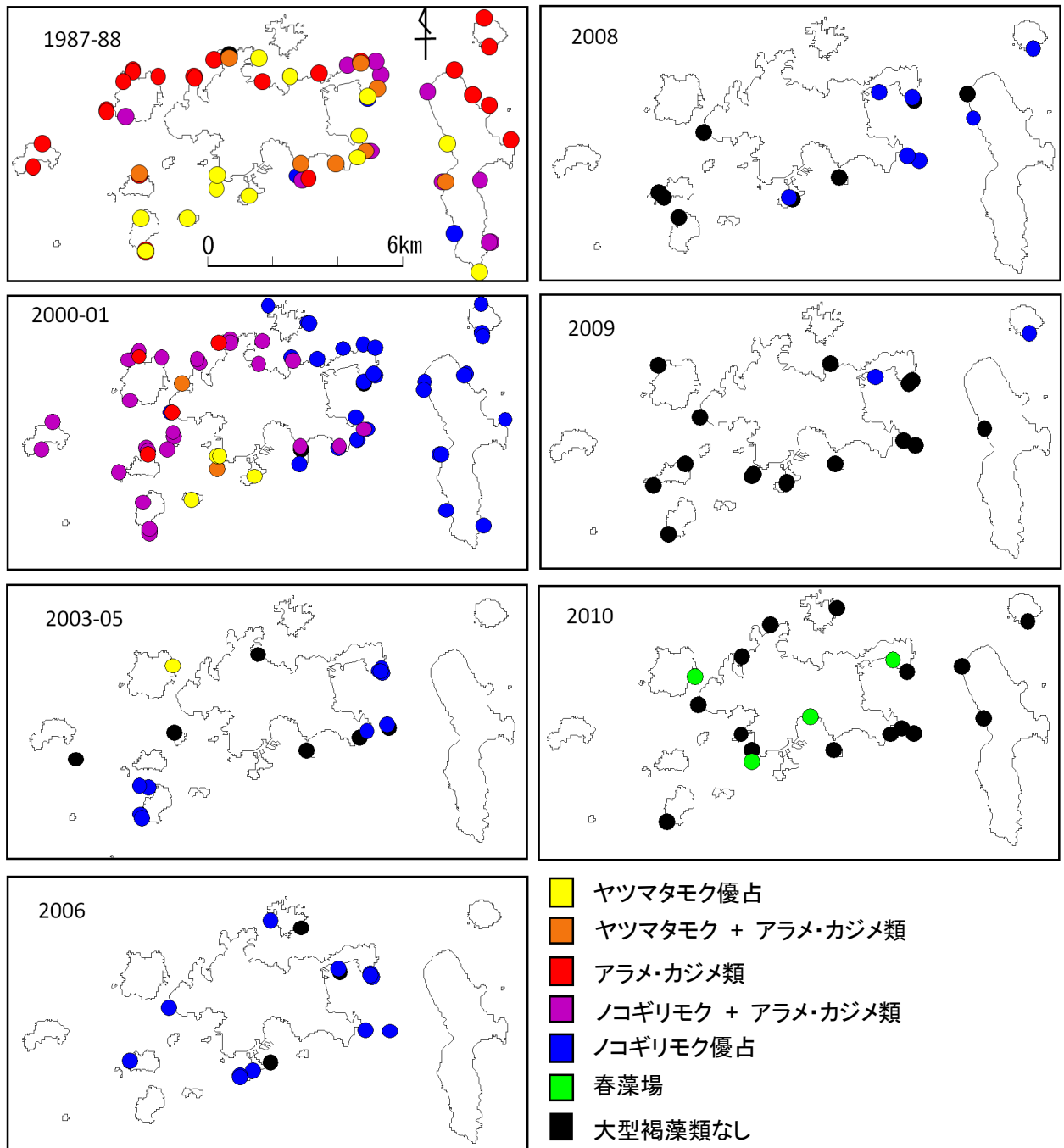


Fig. 5-5. 小値賀町における藻場の変遷。1987-88年及び2000-01年のデータは小値賀町役場により実施された調査結果による。それぞれのタイプの藻場の構成種は本文を参照のこと。

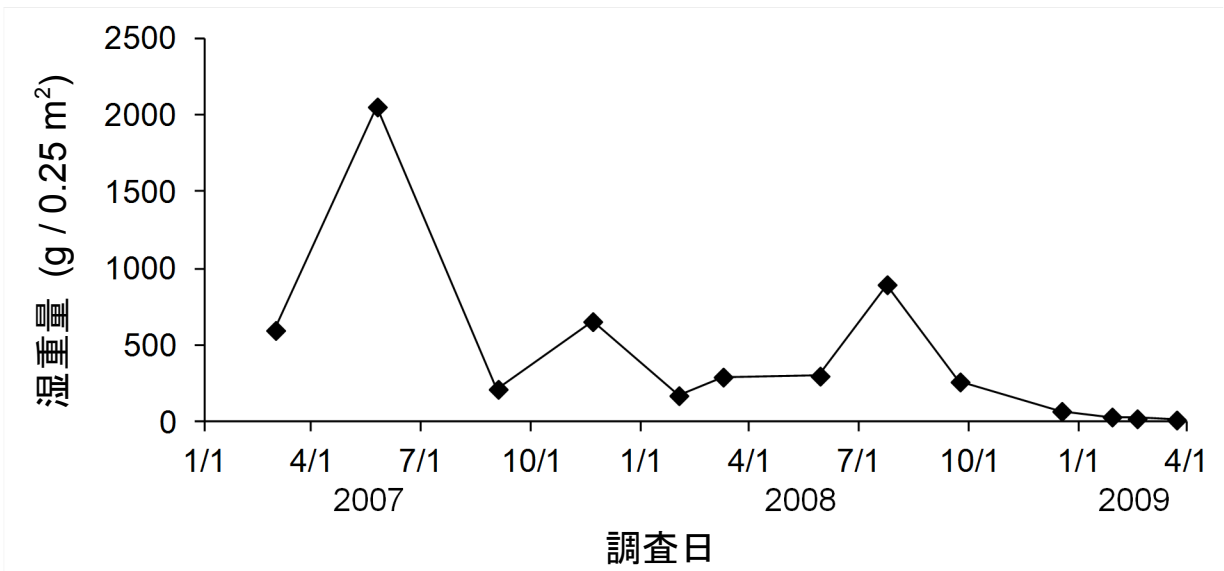


Fig. 5-6. 2007年から2009年にかけての殿崎におけるノコギリモクの現存量。2009年5月以降、ノコギリモクはみられなくなった。

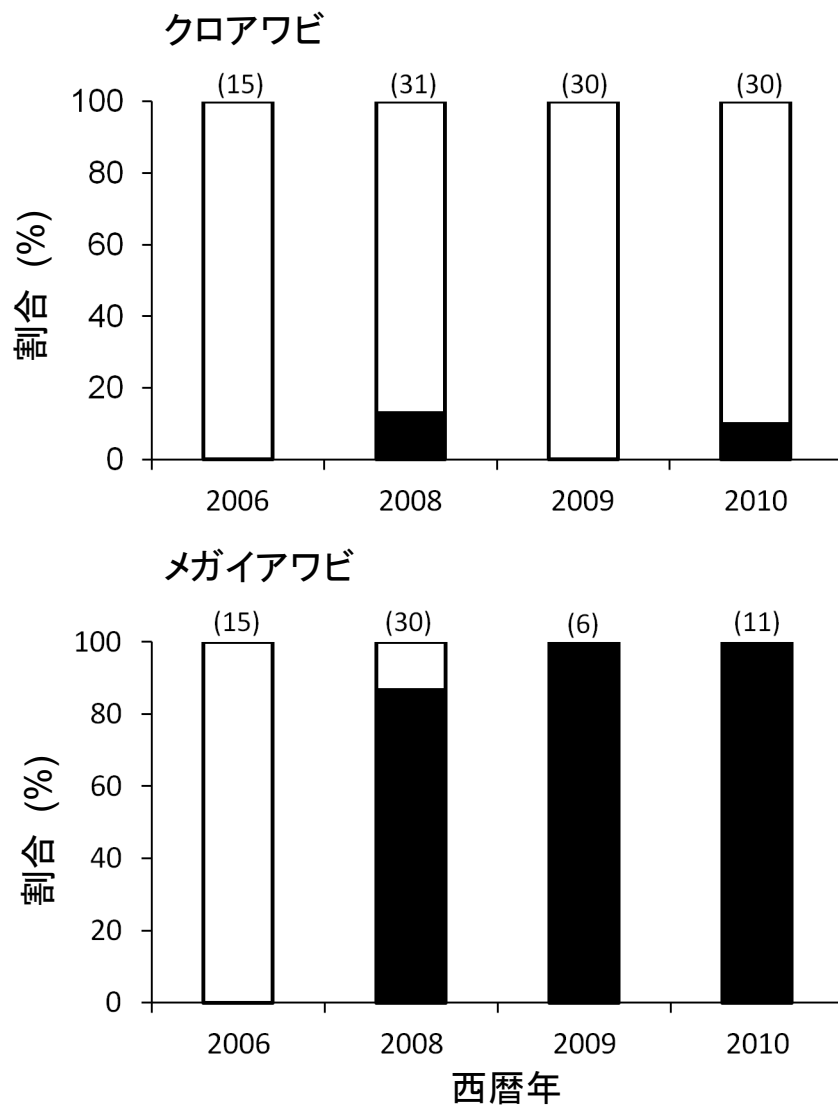


Fig. 5-7. 2006年から2010年にかけてのクロアワビとメガイアワビの成貝における成熟個体の割合。測定個体数はカッコ内に記した。白抜きは成熟個体, 黒は成熟していない個体を示す。

アワビでは、2006年にはすべての個体が成熟していたが、2008–2010年にはほとんどの個体が成熟しておらず、特に、2009、2010年には成熟個体は見られなかった。

アワビの加入量: コレクター調査と稚貝調査の結果を Fig. 5-8 に示す。Stn 1 におけるコレクター調査では 2006、07 年には少数のアワビが採集されたが、2008–10 年には採集されなかった。Stn 1 における稚貝調査では 2006 年に加入した稚貝は発見されたが、2007–2010 年に加入した稚貝は発見されなかった。Stn 2 では 2005、06 年にはコレクターで採集されが、2007、08 年には採集されなかった。Stn 2 における稚貝調査では 2005 年に加入した稚貝は発見されたが、2006–08 年に加入した稚貝は発見されなかった。

4. 議論

小値賀町におけるアワビの漁獲量は 1980 年代末から急激に減少している。このような減少は全国の暖流域に共通している (小島, 2005)。堀井 (1999)、堀井ら (2008) は小値賀町におけるアワビ資源の解析から、乱獲による減少と結論している。1980 年末から 1990 年代初頭は小値賀町沿岸はアラメ、カジメなどアワビにとって好適な餌料とされる海藻がほぼ全域で見られていた。従って、この期間の減少は藻場の変化に関連するものとは考えられない。

1990 年代以降、藻場の状況は変化し、2000–01 年の調査ではアワビの好適な餌料であるアラメ・カジメ類は減少し、2002 年以降、多年生のコンブ目海藻は小値賀町沿岸で見られなくなり、代わってノコギリモクの藻場が増加した (Fig. 5-5)。この時期に全漁獲量に対するクロアワビの割合は 40% から 20% を切るところまで減少した (Fig. 5-4)。このことから、多年性コンブ目海藻の藻場からノコギリモク藻場への変化がクロアワビの減少をもたらしたと考えられる。クロアワビに対するノコギリモクの餌料価値はアラメの半分程度とされる (内場, 1985)。また、メガイアワビに対するノコギリモクの餌料価値はアラメと同程度であるのに対し、クロアワビではアラメより劣る (清本ら, 2012)。2 種のアワビのノコギリモクの餌料価値の違いが資源量変動が異なった原因である可能性が考えられる。

2008 年以降、メガイアワビの CPUE は減少し、2008 年の 5 kg / 人 / 日から 2011 年には 0.1 kg / 人 / 日未満となったが、クロアワビではそのような減少は見られなかった。ノコギリモクの藻場は 2006–07 年には増加したが、2008 年には減少し、2009 年には消失した (Fig. 5-5)。メガイアワビの主要な漁場であった殿崎のノコギリモクの現存量は 2007 年の 2 kg / 0.25 m² から 2008 年には半分以下に減少し、2009 年 5 月以降、みられなくなった (Fig. 5-6)。ここで行われたコレクター調査では 2008 年以降、アワビの着底初期稚貝は採集されなかった (Fig. 5-8)。また、成熟調査においても、2008 年以降、メガイアワビでは成熟個体がほとんど見られなかったのに対し、クロアワビでは 2008 年以降も多くの個体が成熟していた (Fig. 5-7)。これらの結果からメガイアワビの減少はノコギリモクの消失に関連していると考えられる。メガイア

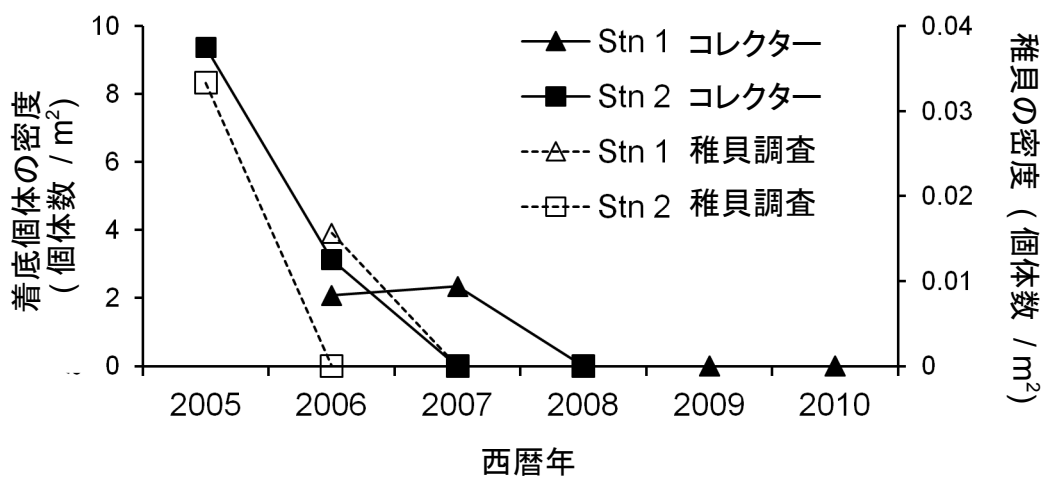


Fig. 5-8. コレクター調査による着底個体の密度と、稚貝調査における稚貝密度。着底個体の密度は着底基質である波板 1 m² あたりの個体数で、稚貝調査はコレクター設置地点周辺で 32 m × 1 m の範囲で発見された個体数を 1 m² あたりの密度で示した。

ワビはほとんど動かず、なしろと呼ばれるすみ場を形成し、流れてくる海藻を待ち伏せする(小池, 1970)が、クロアワビはメガイアワビよりも移動能力が高く(猪野, 1952; 清本ら, 1994), 能動的に海藻を探すと考えられる。従って、藻場の消失による寄り藻の減少がクロアワビよりもメガイアワビの栄養状態をより悪化させたと考えられる。一方、クロアワビは、ウミウチワ *Padina arborescens*, アミジグサ *Dictyota dichotoma*, マクサ *Gelidium elegans* などの小型海藻が生えている浅い海域に移動し、餌料を得ていると考えられる。このことは、2011年の漁期にクロアワビが2 mよりも浅い海域で漁獲されたという漁業者の情報と一致する。

藻場の変化の原因は特定されていないが、気候変動に伴う水温の上昇との関連が考えられる。水温の上昇は藻場に直接(Wernberg et al., 2011), あるいは栄養段階を経由して(Johnson et al., 2011) 負の影響を与える。東シナ海北部の水温は過去100年で1.2°C上昇しており、特に冬季に顕著である(気象庁, 2013)。四国の土佐湾では水温の上昇がクロメ藻場の減少とガラモ場の種組成の変化の原因とされている(平岡ら, 2005)。水温上昇の影響に加えて、イスズミ類 *Kyphosus* spp, アイゴ *Siganus fuscescens* などの藻食性魚類の影響が負の影響を与えていると考えられる。調査海域にあった大型褐藻には魚類の採食痕が残されており、現存量の低下につながったと考えられる。現在、クロメは小値賀町役場によって設置された網囲い付きの人工礁の内部のみに残っている。このことは、藻場の消失は水温のみでなく、冬季水温の上昇に伴い藻食性魚類の活動期間が長期化したことも影響していると考えられる(桐山ら, 2006; 吉村ら, 2006; 2009; 八谷ら, 2011)。

メガイアワビが絶滅に近い状況(成熟個体がなく、加入がない)となった原因は藻場の消失に伴う餌量不足であることは疑いない。それゆえに、メガイアワビの資源回復のためには藻場の回復が必須である。水温の制御は困難であるので、藻場回復のために想定しうる方法は藻食性魚類の密度調整である。しかし、藻食性魚類の制御はいろいろと試みられているが成功した事例はほとんどない。2010年以降いくつかの漁港で見られる春藻場は藻食性魚類に対する耐性が強いと考えられている(吉村, 2009; 八谷ら, 2012)。従って、春藻場の造成は有望であるが、メガイアワビに対する餌料価値は不明であり、今後明らかにする必要がある。クロアワビのCPUEは安定しており、大型褐藻藻場が消失したのちもほとんどの個体が成熟していたこと(Fig. 5-7)から、十分な漁業管理がおこなわれるならば、藻場がなくても今後も漁業は持続できると考えられる。

5-2 マダカアワビ漁獲量の推定の試み

清本節夫, 田川昌義, 前田博謙, 渡邊庄一, 堀井豊充; 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(3), 323-325 (2014. 9).

マダカアワビ *Haliotis madaka* は本邦暖流域に生息し, クロアワビ *H. discus discus*, メガイアワビ *H. gigantea* とともに漁獲対象種とされるが, これら 3 種のうち生息水深が最も深い。その主な生息水深は 10 m 以深とされ (小島と湯浅, 1993; 田中と清水, 2007), 主に潜水器漁業により漁獲されてきた。千葉県 の 器械根では, 1960 年代に 50-100 t の漁獲があったが 1991 年に 10 t を切り, 1994 年に禁漁となった。禁漁後に行われた 2003 年の調査においても資源の回復が見られていない (田中と橋本, 2006)。

潜水器漁業以外にも, クロアワビ, メガイアワビとともに素潜り漁業の対象として漁獲されている (小島と湯浅, 1993)。しかし, 多くの場合, 水揚げの際にメガイアワビと併せた銘柄である「あか」として扱われるため, 種別の漁獲量が不明である。このため, 資源状態の悪化が危惧されるものの, 実態の把握が困難である。そこで, 長崎県五島列島北部の小値賀町地先 (Fig. 5-1) における漁獲データと, 小値賀町役場が実施した種別の殻長測定データからマダカアワビの漁獲量の推定を行った。

用いたデータは, 小値賀町地先における 1990-2011 年の日別アワビ漁獲量および操業者数と, この間に小値賀町役場が行った漁獲物の殻長調査結果である。小値賀町地先におけるアワビ漁は年に 1-2 回, 1 回あたり 1 週間程度行われ, 事前に決められた漁獲可能量を超えた時点で終了となる (堀井ら, 2008)。水揚げは, 小値賀町漁業協同組合 (現 宇久小値賀漁業協同組合) の本所と斑支所の 2 か所で行われる。Fig. 5-9 に年別の銘柄別漁獲量を示す。漁獲量は, 「くろ」(クロアワビ), 「あか」(メガイアワビとマダカアワビ), 傷 (傷ついたアワビで, 3 種が含まれる) の 3 区分で集計されている。このため, 「傷」についてはその漁期の「くろ」と「あか」の比率で両者に案分した。また, 殻長測定は, 漁期中 1-5 回, 本所に水揚げされた 3 種のアワビの殻長を測定したものであり, 調査日ごとの平均殻長と測定個体数の記録が残っている。

調査日 1 日あたりの 3 種の測定個体数を年別に Fig. 5-10 に示す。測定個体数は 1990-1998 年は 3 種ともに 100-150 個で大きな変化がなかったが, 1999 年以降マダカアワビのみが減少し, 2001 年には 50 個体を下回り, 2009 年には 1 個体, 2010 年以降は殻長調査においてマダカアワビは確認されていない。殻長調査では水揚げされたアワビの 3 種それぞれについて 100-200 個体を目処にパンチングにより殻長の測定が行われた。1998 年までは 3 種の測定数に差がなかったが, 1999 年以降, マダカアワビのみが減少した。このこ

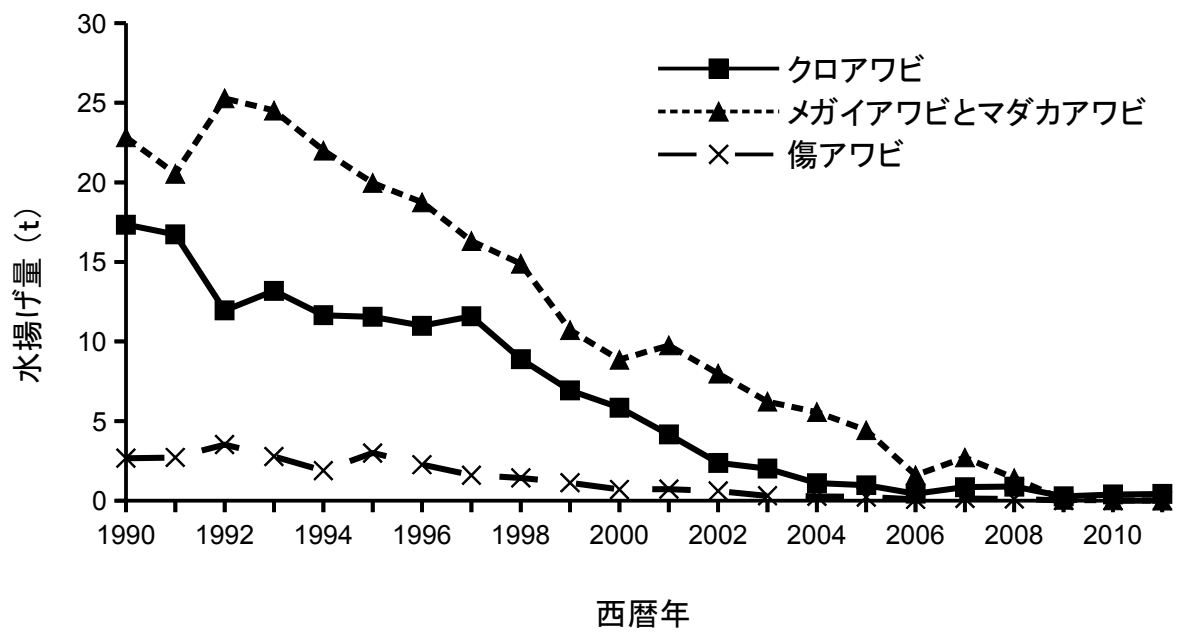


Fig. 5-9. クロアワビ, メガイアワビとマダカアワビ, 及び傷アワビの年間水揚げ量の推移。傷アワビは 3 種を含む。

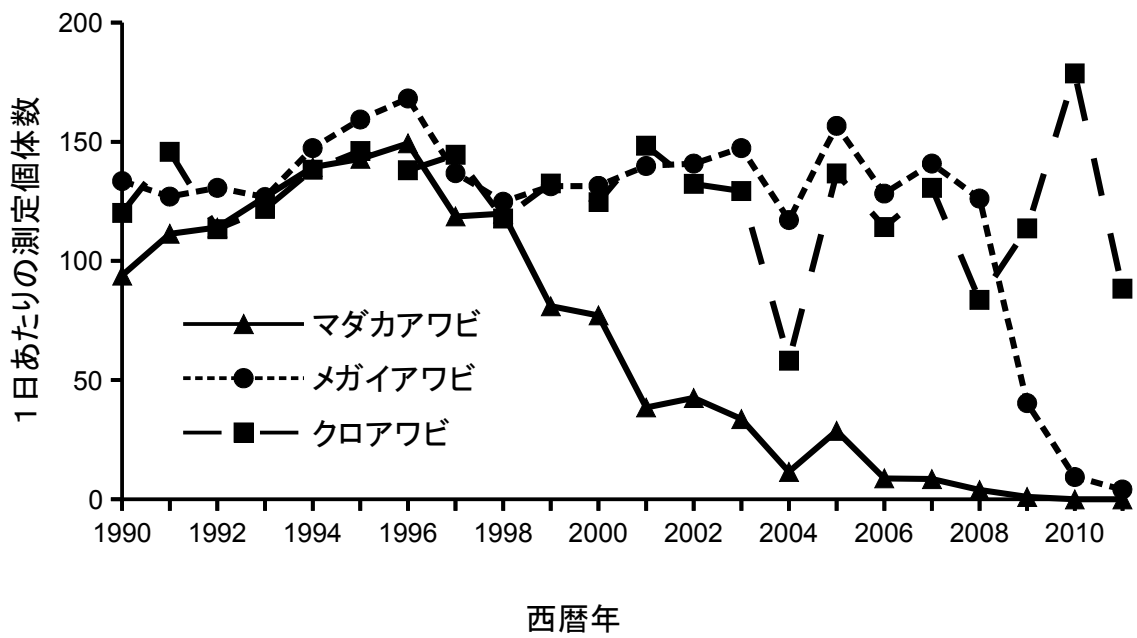


Fig. 5-10. 殻長調査における 1日あたりの種別測定個体数

とから、1999年以降、水揚げされたマダカアワビの個体数が目処とされる100–200個体に届かず、全数を測定したと考えられる。

種別漁獲量推定のために、以下の仮定を置いた。すなわち、1. 長崎水試が2004年、2008年(渡邊ら, 2005; 2009)に、西水研が2006–07年(清本ら, 未発表)に測定した小値賀町におけるメガイアワビの殻長—湿重量関係 [$BW = 0.000091 SL^{3.0598}$; BW は湿重量(g), SL は殻長(mm)]がマダカアワビにも適合できること、2. 各調査日には本所に水揚げされた全てのマダカアワビの殻長を測定したこと、3. 斑支所水揚げ分についてもマダカアワビの平均湿重量と「あか」に占める割合は本所水揚げ分と同じであること。これらの仮定のうち、1. に関して、長崎県のクロアワビとメガイアワビの肥満度は千葉県、静岡県に比べて低く(第4章)、他の地域の調査結果を用いることは適当でないが、マダカアワビに関して長崎県下で殻長—湿重量関係を明らかにした報告はない。このため、生息水深がマダカアワビに次いで深く、生態も比較的似ていると考えられるメガイアワビ(猪野, 1952)の結果を代用した。船越ら(1996)は徳島県のメガイアワビとマダカアワビの殻長—湿重量関係を求めている。この結果では、同一殻長における湿重量はマダカアワビよりもメガイアワビの方が重く、殻長15 cmでその差は77 gであり、メガイアワビの関係式でマダカアワビの湿重量を推定した場合、21%の過大評価となる。2. については、前述の通り1999年以降はこの仮定を満たしていると判断される。直前の1998年については、全数に近い個体が測定されたと期待されること、及び、この仮定を満たしていない場合は漁獲量の最小値を推定することから解析に加えた。3. については、斑支所の水揚げ量は本所の10.8–29.7%であり、本所の値を用いても大差ないと判断される。

以下の式により殻長調査日におけるマダカアワビの平均湿重量 MWi (kg)、漁期を通じての「あか」に占めるマダカアワビの割合 MR 、マダカアワビの漁獲量 MF (kg)、メガイアワビの漁獲量 GF (kg) を推定した。ただし、 SLi は調査日におけるマダカアワビの平均殻長 (mm)、 Ni は調査日におけるマダカアワビの測定個数、 RFi は調査日における本所の「あか」漁獲量 (kg)、 d はその漁期に殻長測定を行った日数、 RFT は漁期を通じての小値賀町全域の「あか」の漁獲量 (kg) を意味する。

$$MWi = 10^{-3} \times 0.000091 \times SLi^{3.0598}$$

$$MR = \Sigma[(MWi \times Ni) / RFi] / d$$

$$MF = RFT \times MR$$

$$GF = RFT - MF$$

なお、2003年の2回目の漁期(7月29日から8月9日)では殻長測定が行われなかったため、その年の1回目の漁期(5月20日から6月17日)と、「あか」に占めるマダカアワビの割合、平均殻長が等しいものとして漁獲量を推定した。

推定された3種の漁獲量を Fig. 5-11 に示す。1998年におけるマダカアワビの推定漁獲

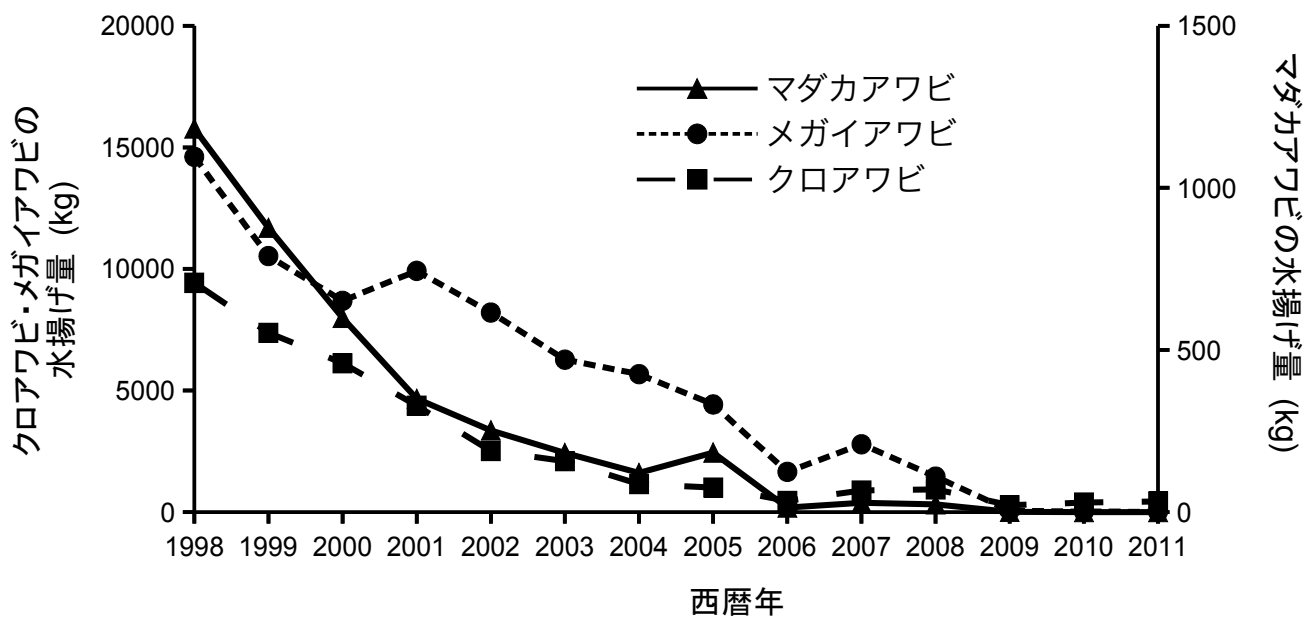


Fig. 5-11. アワビ類 3 種の推定年間水揚げ量の推移

量は 1.2 t であり、「あか」に占める割合は 7.5% であった。仮定 1, 2 に伴う誤差を考慮しても少なくとも 1 t は漁獲されたと考えられる。1999 年以降、マダカアワビの 1 日当たりの測定数、推定漁獲量は減少し、クロアワビ、メガイアワビよりもその程度が大きかった。小値賀町では事前に漁獲可能量を決めて漁獲を行っているため、漁獲量は必ずしも資源量を反映していない。そこで、年ごとの推定漁獲量をその年の延操業者数で割った単位漁獲努力量あたりの漁獲量 (CPUE) を求め、1998 年を 1 とした相対的な CPUE の経年変化を調べた (Fig. 5-12)。1998 年以降、クロアワビとマダカアワビの CPUE は減少したのに対し、メガイアワビでは 2007 年までほぼ同じ水準を保った。一方、2006 年以降、クロアワビの CPUE は増加に転じたのに対し、マダカアワビは減少を続け、2010 年以降 0 となり、メガイアワビも 2007 年以降減少し、クロアワビを下回った。この間の資源変動に関して、2000 年以降にアラム類 (アラム、カジメ) の衰退に伴いクロアワビが減少し、次いで、2008 年以降、ホンダワラ類から成る藻場の消滅によりメガイアワビが減少したと考えられる (本章 1 節)。マダカアワビはクロアワビと同じ時期に急激に減少していることからアラム類の衰退に同調している可能性があり、メガイアワビとは傾向が異なると考えられた。

1998 年は長崎県下の多数の地点でアラム、カジメ、クロメの葉状部欠損現象が発生し、アラム類の衰退が見られた (桐山ら, 1999)。小値賀町においても、2000 年にアラムの茎部空洞化現象が見られ (桐山, 2001)、2002 年にはアラム類が全域で見られなくなった (第 5 章第 1 節, Fig. 5-5)。2002 年に水深 20 m 付近のマダカアワビ漁場を潜水調査した際にもアラム類は見られず、マダカアワビを含めたアワビ類を発見することはできなかった (清本ら, 未発表)。これらのことから、1990 年以降、クロアワビ、メガイアワビとともに乱獲により減少 (堀井ら, 2011) していたマダカアワビは、1998 年以降、さらにアラム類衰退による餌料環境の悪化に伴い大きく影響を受け漁獲量を減少させたと考えられる。

マダカアワビはメガイアワビと同一の銘柄で扱われるため、多くの場合、漁獲量が不明であるが、今回は種別の殻長測定記録から、仮定に伴う誤差を含みつつも、小値賀町におけるマダカアワビ漁獲量の推定を試み、1998 年以降、急激に減少したことを明らかにした。マダカアワビは壱岐市郷ノ浦町においても近年漁獲が減少しており (山仲洋紀 壱岐市栽培センター, 私信)、長崎県下の広い範囲で資源の減少が懸念される。また、徳島県牟岐町 (小島と湯浅, 1993)、石川県舳倉島 (大慶と仙北屋, 2011) においても資源が減少しており、20 年以上禁漁となっている千葉県器械根でも資源の回復が見られていない (田中と橋本, 2006)。これらのことから、マダカアワビの急速な資源の衰退は全国的なものである可能性が高く、早急な現状の把握と保護方策の検討が必要である。

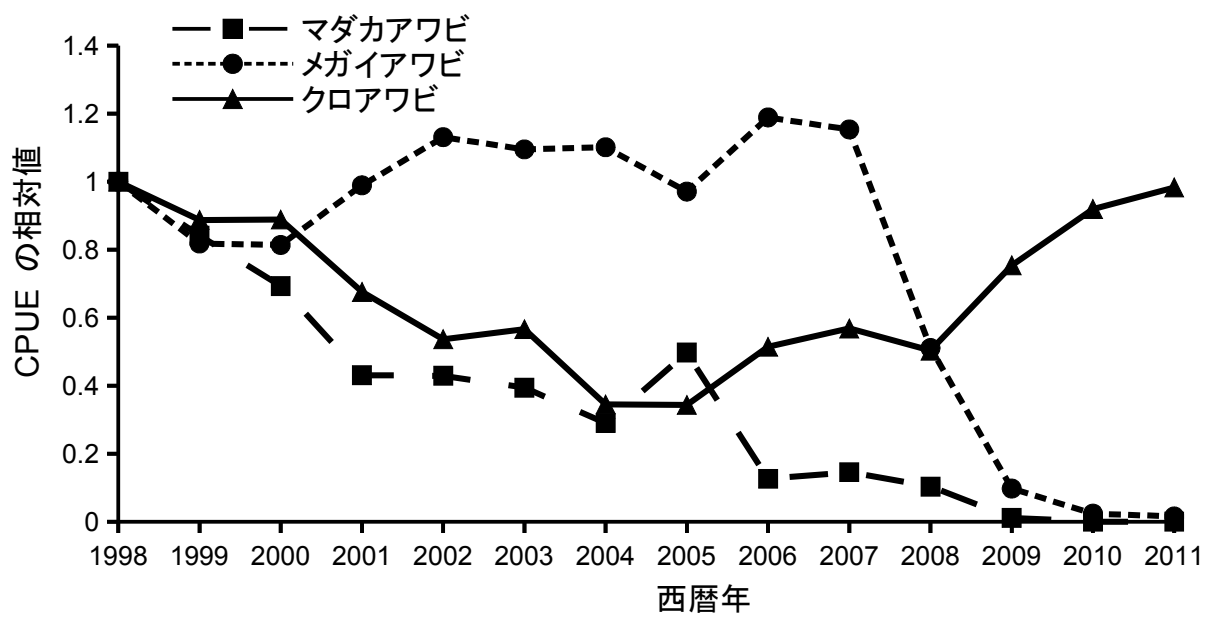


Fig. 5-12. アワビ類 3 種の CPUE の相対値。1998 年を 1 として示した。

第6章

総合考察

6-1 長崎県沿岸における藻場とアワビ資源の状況

長崎県沿岸は藻場の変化が著しく、アラメ・カジメ類の衰退 (桐山ら, 1999; 吉村ら, 2006; 桐山, 2009a), ホンダワラ類の藻場における構成種の減少 (桐山ら, 2006), 藻場衰退域における春藻場の出現 (吉村ら, 2009) がすでに報告されている。本研究における小値賀町地先の藻場も同じ変化をたどり, 2000 年前後にはアラメ・カジメ類が衰退するとともに藻場構成種がほぼノコギリモクの 1 種となり, 2008 年にはそのノコギリモクの藻場も消失し, 大型褐藻類から構成される藻場は見られなくなり, 2010 年以降, 一部の海域で春藻場が確認された。このような変化の原因として, 海水温の上昇と藻植性魚類の影響が挙げられている (Serisawa, 2004; 桐山, 2009a; Yamaguchi et al., 2010; 吉村ら, 2010)。

ウニ類, 特にムラサキウニとガンガゼ類は磯焼けの持続要因と考えられており, 長崎県沿岸域においてもウニ類の駆除と母藻の設置によりアラメ, ノコギリモク, あるいはキレバモクやマメタワラなどの春藻場構成種が回復した事例が知られている (四井と前迫, 1993; 長崎県水産部資源管理課, 2012)。小値賀町地先においても 2007 年以降, ガンガゼ類の増加が一部海域で見られ (小島と藤田, 2010), 最近はウニ駆除と母藻投入により春藻場が造成されている。

長崎県におけるアワビ類の漁獲量は 1990 年以降減少の一途にあり, 1990 年代の減少に関しては漁業の影響が考えられており (藤井, 2002), 小値賀町においても 1990 年代の減少に関しては乱獲によるものと推定されている (堀井, 1999; 堀井ら, 2008; 2011)。しかし, 本研究において明らかにした 1998 年以降の漁獲量減少に関しては, 3 種の漁獲対象種の動向が異なること, クロアワビとマダカアワビの減少がアラメ・カジメ類藻場の消失と, メガイアワビの減少がノコギリモク藻場の消失と時期を同じくすることから, 藻場の衰退による資源の減少と考えられる。大型褐藻類の消失後はクロアワビは量は少ないながらも比較的安定して漁獲されているのに対し, メガイアワビは大きく減少し, マダカアワビはほぼ漁獲されない状態にあることから, このような藻場の変化はアワビ類の種により受ける影響が異なると考えられる。

これらのことから, 海水温の上昇と植食性動物の影響によりアラメ・カジメ類の衰退, ついでノコギリモクの衰退が起こり, アワビ類は種により影響が異なるものの, いずれも資源量を大きく減らし, 最終的にはクロアワビのみが生息する状況となると推定される。以下では現場での観察から推定されるこれらの関係が妥当なものであるのか検討を行うとともに, 今後の対策に対する提言と残された問題について整理する。

6-2 高水温が藻場構成種に及ぼす影響

室内での培養実験から藻場構成種である大型褐藻類の生息上限水温が推定されており、アラメでは 29 °C (村瀬ら, 2005; 馬場, 2010), クロメでは 28 °C (村瀬ら, 2005), ホンダワラ類のノコギリモクで 31 °C (原口ら, 2005) とされる。2005 年から 2014 年までの壱岐市郷ノ浦町和歌地先の日平均水温で 最高が 28 °C を超えなかったのは 2009 年と 2014 年のみであり, 2005, 2008, 2010 年は 29 °C を超え, 2013 年には 30 °C を超えた (Fig. 2-3)。従って, 現在の和歌地先の状況はアラメ・カジメ類の生息上限水温に達する年が普通であり, 年によってはその水温を超えていると考えられる。

和歌地先の測線調査において, 夏季の水温が高かった 2010 年と 2013 年にアラメ・カジメ類の大型個体において密度の減少が見られた (Fig. 2-7)。また, 2006 年から 2013 年までのアラメの測定結果の解析から, 最大側葉長と葉状部湿重量の年間最小値は夏季の水温を組み込んだモデルが他のいずれの季節の水温を組み込んだモデルよりも AIC が小さく (Table 2-1), 夏季の水温が高いほど両者が小さくなると考えられた。これらのことから, 夏季の高水温はアラメ・カジメ類の現存量の低下をもたらし, 極端な場合には大型個体の消失につながると推定される。過去, アラメ・カジメ類の衰退が報告されている 1998 年 (桐山ら, 1999) も 1900 年以降で最も平均水温が高かったとされる年であり (気象庁, 2013), 五島列島南方の女島の年平均水温でも過去 50 年で最高値を記録した (桐山, 2009b)。また, 小値賀町においてアラメ・カジメ類が消失する直前の 2001 年は女島における 8 月の水温が 1998 年に次いで高い年であった (桐山, 2009b)。長崎県以外でも, 2013 年の高水温では山口県でもアラメの衰退が報告されており (村瀬, 2014), 和歌山県では夏季の水温の高かった 1994, 1998 年にクロメの衰退が起こっている (木村, 2003)。このようなイベント的な夏季の高水温がアラメ・カジメ類の大規模な衰退を引き起こすものと考えられる。

アラメ・カジメ類の大型個体が衰退した 2010 年と 2013 年はともに翌年には幼体が高密度で分布しており, 新規加入に対してはこの 2 年の高水温の影響は小さかったと考えられる。しかし, 2010 年はその年に発生した幼体とその後のアラメ個体群を維持したが, 2013 年は浅場における幼体の加入が少なく, アラメ密度は大きく減少した (Fig. 2-7)。この 2 年を比較すると, 2010 年はアラメの成熟期である秋においてもアラメの葉状部重量が少ないながらも存在したのに対し, 2013 年は 8 月中旬の水温が高く (Fig. 2-3), 大型個体の衰退が成熟期前であり, 成熟期に葉状部がほとんど残らなかったため (Fig. 2-6), その後の加入が少なかったと考えられる。一方, カジメ類に関しては 2013 年以降も水深 10 m 付近で幼体が高密度で確認され (Fig. 2-7), 今後も個体群を維持できると考えられた。この水深の海底には付着器から脱落し, 茎と葉状部, あるいは葉状部のみとなったカジメ類が滞留しているのが確認されており (清本ら, 未発表), これに由来した加入が起こったものと考えられる (石田と由木, 1996)。

壱岐市郷ノ浦町におけるノコギリモクの調査結果から、ノコギリモクの現存量の年間最小値は 28 °C 以上の頻度を加えたモデルが最も AIC が小さく (Table 2-2), 夏季の極端な水温は現存量を低下させると考えられた。特に、2013 年の高水温以降は主枝の伸長が見られず (Fig. 2-10), 翌 2014 年には現存量が調査期間中の最低を記録した (Fig. 2-8)。本研究ではノコギリモクにおいて主枝の萌芽から成熟するまでに 1 年半かかることを明らかにしたが (Fig. 2-10), このことは 2013 年のような夏季の高水温の影響が翌年に成熟するまで残ることを意味する。2013 年の夏季高水温後の山口県における潜水観察では、アラメと異なりノコギリモクをはじめとするホンダワラ類では顕著な影響は見られなかったとされる (村瀬, 2014)。しかし、ノコギリモクに関しては高水温の影響を判断するには高水温の直後に異常が見られないかに加えて、翌年の成熟まで正常に伸長しているのかを確認すべきであると考えられる。

夏季の高水温のような極端なイベント以外にも、海水温は海藻の状態に影響を与えていると考えられた。アラメにおいては未成熟側葉数の最大値と最小値はいずれも冬の水温が高く春の水温が低いと多くなる傾向が見られた (Fig. 2-12)。アラメの幼孢子体あるいは成体の成長点付近の生長に適した水温は 10–20 °C とされる (太田, 1988; 馬場, 2010; 村瀬ら, 2005)。側葉数が増加する期間は宮城県では 3–6 月と推定されており (吉田, 1970), 本研究においても冬から春に側葉数が増加した (Fig. 2-6)。従って、この時期に生長に適した水温が継続する期間が長いことが側葉数の増加につながるものと考えられる。一方、千々石町におけるアカモクの密度は冬季の低水温と正の関係があると推定された (Table 3-4)。アカモクの生育的水温は 15–20 °C とされ (原口ら, 2005), 調査地における冬季の平均水温 (11.9–13.0 °C) よりも高く、アカモクの生長よりもウニ類の摂餌速度の低下 (Fig. 3-14) によるものと考えられる。また、イソモクでは前年春季の高水温が高密度と関連すると推定され (Table 3-4), アカモクと傾向が異なった。これはイソモクが多年生であり (Umezaki, 1984), 1 年生のアカモクと異なり、主枝が流失した後も付着器と茎が残り、翌年主枝を伸ばすことと関連すると考えられる。

6-3 植食性動物が藻場に及ぼす影響

ウニ類、藻食性魚類による摂食は藻場の衰退や磯焼けの持続要因と考えられている (四井と前迫, 1985; 1993; 藤田, 2010)。1998 年の長崎県下の多数の地点で確認されたアラメ・カジメ類の衰退では、残った葉体に魚類の歯型が残っていたことからイスズミ類、アイゴ、ブダイなどの藻食性魚類の影響が大きいと推察された (桐山ら, 2001)。本研究において和歌地先では、藻食性魚類の明瞭な採食痕の残るアラメ側葉の割合は 9 月以降に増加し、翌年 1 月には減少した (Fig. 2-6)。このことからアラメに対する藻食性魚類の採食は秋季に限られると考えられる。また、坪地先のノコギリモクにおける主枝先端の生長点の残存率は、秋に急激な減少を示すがそれ以外の時期に顕著な減少が見られないことから (Fig. 2-9), アラメ同様、

秋に魚類による食害を受けると推定される。大野と石川 (1982) は高知県のカジメ群落において魚の食害は 10–11 月に顕著であったと報告しており、川俣と長谷川 (2006) は水槽実験からアイゴの摂餌量について 8 月にはほとんど食べないが 12 月に向けて増加したと報告している。魚類の採食が顕著になる秋期はアラムの葉状部の現存量の減少期にあたり、1–2 月に最小となる (Fig. 2-6; 寺脇と後藤, 1988)。八谷ら (2014) は坪地先のクロメを対象に生産量の測定を行い、秋には生産量が低下すること、さらに、高水温であった 2013 年に関しては、秋に新たな側葉が形成されなかったことを報告している。藻食性魚類による採食量が変わらなかったとしても秋季の現存量が低下したり、生産量が低下することにより、アラム・カジメ類に対する藻食性魚類の影響が相対的に大きくなると考えられる。

千々石町地先における調査結果では、ウニ類の現存量が高い場合にはアカモク、イソモクなどのホンダワラ類の密度は減少した (Fig. 3-12)。ウニ類は磯焼けの持続要因であるとされるが、この海域においては磯焼けを引き起こす原因となっていると考えられる。一方、和歌地先においては、ムラサキウニの密度が 10 個体 / m² を超えるほど高いにもかかわらず、アラムあるいはヨレモク類が高密度で分布した (Fig. 2-7)。ウニ類の摂餌は流速によって制限を受け、キタムラサキウニ、エゾバフンウニ、バフンウニの場合には流速が 0.4 m / s を超えると摂餌できないと推察されている (川俣, 2001)。千々石町地先は橘湾に面し、波あたりが弱いのに対し、和歌は外洋に面しており波あたりが強いと考えられることから、波浪による流速の違いが両地点の差異をもたらす原因の一つと想定される。また、カリフォルニア州のウニ *Strongylocentrotus franciscanus* と *S. purpuratus* では餌料海藻の消失によりすみ場が割れ目や石の下から岩盤や石の表面に変化し、磯焼けになったことが報告されている (Ebeling et al., 1985)。ムラサキウニやバフンウニでこのような行動の変化が報告された例は著者の知る限りない。もし、このような行動の変化があるとすると、千々石町地先で優占するアカモクやイソモクでは季節的な消長が大きく、ウニ類の餌料が不足する期間があり、ウニ類が表出することで磯焼けが引き起こされると考えられる。和歌地先において優占していたアラムでは周年繁茂することから、ウニ類に十分な餌料が供給され表出しないと考えられる。今後、餌料環境による行動の違いがあるのか明らかにする必要がある。

6-4 水温上昇が間接的に藻場に及ぼす影響

今回の実験から水温の上昇に伴い、ウニ類の採食速度は上昇した (Fig. 3-15)。ただし、ウニの種によって異なり、ムラサキウニでは 30 °C までは水温の上昇とともに摂餌量が増加し、10 °C ではほとんど摂餌しなくなったが、バフンウニでは増加の程度が少なく、28 °C までは緩やかに増加したが 30 °C では大きく減少した。暖海域においてムラサキウニとともに磯焼けの持続要因とされるガンガゼ類もムラサキウニと同様の傾向を示す (海洋生物環境研究所, 2012)。したがって、ムラサキウニ及びガンガゼ類では水温の上昇とともに海藻に対する

影響が大きくなり、特に冬季の水温の上昇はワカメ、アカモクなど冬季に生長する海藻にとって影響が大きいと考えられる。バフンウニではムラサキウニやガンガゼ類に比べて低水温でも摂食量の減少が小さく冬季の水温の変動は摂食量に大きな影響を与えないと考えられるが、30℃を超える夏季の高水温は摂食量の減少をもたらすと同時に死亡率の増加をもたらす(畑中ら, 2006)、バフンウニの個体群に大きな影響を与えると考えられる。従って、ウニ類の摂食圧による海藻への影響は、原因となるウニの種により水温の影響が異なると考えられる。

藻食性魚類も、種により水温による採食量が異なることが報告されている。アイゴでは 27–28℃ をピークに水温の低下と共に減少し、16–20℃ で採食しなくなる(桐山ら, 2001; 川俣と長谷川, 2006; 山内ら, 2009)。ブダイでは 18℃ 以下で採食量が低下するが、14–16℃ でも半分程度採食する(桐山ら, 2001; 木村, 2006)。イスズミでは 14–16℃ でもピークを示す 20–25℃ の 8 割程度採食するとされる(桐山ら, 2001)。このことから藻食性魚類は水温の増加に伴い影響が増大すると考えられ、Yamaguchi et al. (2010) は冬季の水温上昇により藻食性魚類の活動期間が 2 か月延びたとしている。今後、水温の上昇傾向が継続する場合には、海藻に対する高水温の直接的な影響に加えて、藻食性動物の摂食圧の上昇による間接的な影響も増加すると考えられる。

6-5 アワビ類に対する水温上昇の影響

アワビ類に対する水温の影響に関して、水温の上昇は餌料効率(摂食した餌量あたりの成長量)の減少をもたらす(菊地と浮, 1974b)。水温を変えてクロアワビを飼育した例では水温 30℃ では成長せずに重量は減少することが示されている(清本ら, 2012)。これらのことから、水温の上昇はアワビ類の成長を悪化させると考えられるが、カリフォルニアの *H. rufescens* と *H. fulgens* では水温よりも餌料環境の影響が大きいとされる(Vilchis et al., 2005; Rogers-Bennett et al., 2010)。

水温はアワビ類の成熟にも影響を与え、積算水温によって産卵可能となる時期を予測することが可能である(菊地と浮, 1974a; b)。これに従うと水温の上昇は産卵期を早めると予想されるが、クロアワビとメガイアワビでは水温 24℃ 以上では人為的に紫外線照射海水による刺激を与えても産卵せず、産卵期にあたる秋季の高水温は産卵期の遅延をもたらすと考えられる(清本ら, 2012)。田中ら(1980)は千葉県房総半島沿岸のクロアワビの産卵期を調べ、北で早く、南下するにつれて遅くなるとしており、水温の上昇による遅延を支持する結果となっている。今後、水温の変動により産卵期が変わるのかどうかを現地調査で明らかにするとともに、水温を制御した実験により高水温が産卵期に及ぼす影響を明らかにする必要がある。

6-6 水温上昇がアワビ類に間接的に及ぼす影響

6-1, 6-2 節で検討したように、水温の上昇は藻場の衰退や構成種の変化を引き起こすと考えられる。アワビ類に対する餌料価値は海藻種によって異なっており (菊地ら, 1967; Uki et al., 1986), アワビ類の成長に大きな影響を及ぼすと考えられる。小値賀町におけるアワビ類の CPUE は藻場の衰退とともに減少したが、アワビの種により傾向が異なった (Fig. 5-12)。クロアワビとマダカアワビはアラメ・カジメ類の衰退に伴い減少したのに対し、メガイアワビはその後に優占したノコギリモクの藻場に変わった後も減少しなかったが、ノコギリモク藻場の消失とともに激減し、藻場を構成する大型褐藻がなくなった現在、クロアワビが 95% 以上を占め、ほぼ 1 種のみが漁獲されている状態にある (Fig. 5-4)。

藻場のタイプ別にクロアワビとメガイアワビの成貝を成熟期に採集し、孕卵数を比較した結果では、クロメとホンダワラ類の混成藻場およびアラメ場では両種ともに孕卵数が多かったが、ノコギリモク藻場ではメガイアワビは多くクロアワビは少ないのに対し、アカモク・ワカメ場ではメガイアワビは少なくクロアワビは多かった (Fig 4-7)。この結果は、小値賀町地先においてノコギリモクが優占した期間にクロアワビが減少し、メガイアワビは減少しなかったことと一致する。また、アカモクとワカメはいずれも 1 月から 4 月までは繁茂するが、それ以外の期間は藻体がない状況となること (寺脇, 1993; 秋本ら, 2009) から、クロアワビでは季節的にしか大型褐藻類が存在しない海域であっても成熟できることを示している。小値賀町において大型褐藻がなくなった 2008 年以降にメガイアワビが激減し成熟個体が見られなくなったのに対し、クロアワビでは減少の程度が小さく、成熟個体が確認されていること (Fig. 5-7) と一致する。

これらの結果から、水温上昇に伴う藻場の衰退はアワビ類の餌料環境に大きな影響を及ぼし、種によって影響は異なるものの、成熟や成長の悪化をもたらし、資源の悪化につながるといえる。

6-7 今後の対策と残された課題

長崎県沿岸は現在、藻場消失の最前線にあたり、2000 年以降、従来見られたホンダワラ類の種類数の減少やクロメ群落の衰退が見られ、一方で、暖海性ホンダワラ類の分布域が拡大している (桐山ら, 2006; 吉村ら, 2006; 2010)。本研究の対象地である五島列島の小値賀町でも 2002 年のアラメの消失、2008 年のノコギリモクの消失により藻場は失われた。長崎県下での藻場の回復では藻食性魚類による採食の影響が大きいとされ (吉村, 2013)、藻食性魚類に対する有効な対策がない現状では付着器から再生することが可能なマメタワラ、キレバモクなどの春藻場構成種 (八谷ら, 2012) が、今後の藻場造成の対象種として有望であると考えられる (吉村, 2013)。

藻場の衰退に関しては水温が大きな影響を与えることから、人為的に止めることは困難であろう。しかし、イベント的な夏季の高水温によるアラメ・カジメ類の衰退に関してはその後に幼体が加入することが確認されており (Fig. 2-7)、この幼体を残すことが藻場の回復に繋がる

と考えられる。このためには藻食性動物の制御が必要であり、衰退の直後に取り組むことが重要である。一方、小値賀町地先のように大型褐藻が存在しなくなった海域においては、藻食性魚類の影響が大きく、人為的な藻場造成では採食に耐える現存量を確保する(四井と前迫, 1985; 四井と小川, 1988) のが困難である。春藻場と呼ばれる春から初夏のみに藻場の景観を呈する藻場を対象とすることが現実的であると考えられる。

ウニ類が過剰に存在することは藻場が衰退した磯焼け状態の持続要因とされる。本研究から、ムラサキウニの加入量は年変動が大きく、特に台風による攪乱の後に大規模な加入が起り、それがその後の密度の増加をもたらすことが明らかになった (Fig. 3-9)。また、殻径 1 cm 以上の個体では密度の低下は台風による物理的な攪乱以外には起こらず (Fig. 3-2)、死亡率は低いと考えられる。このため、ウニ類による磯焼け域において藻場の回復を目指すためにはウニ類の密度を人為的に下げる必要がある、その後もウニ類の密度を適切に維持していく必要がある。従って、このような海域では藻場造成後、実入りが回復したウニを漁業として利用することでウニ類の密度を低く保つことにより藻場を維持していくことが重要である(吉村, 2013)。また、台風等の大規模な攪乱の後にはムラサキウニの密度が急増する危険性があるため、ムラサキウニの密度に注意し、密度の増加が認められた場合には早急に対処する必要がある。

アワビ類に関しては藻場の衰退は成長、成熟に大きな影響を与える。アワビの種によって適した藻場のタイプが異なることから、現存する藻場にあった種を増殖の対象とすることが重要である。本研究からアラメとノギリモクはともに現存量が大きく変動していることが明らかになった (Fig. 2-6, 2-8)。これは藻場のタイプが変わらなくてもアワビの餌料環境が年々変動していることを示している。これらのことから、水温の変動や藻場の変化が起こりつつある海域ではこれまでアワビ資源の維持に有効であった管理方法であっても資源の衰退をもたらす危険性がある。このため、資源量の監視とともに順応的な管理が必要である。

現在、多くの海域で藻場造成の取り組みが行われているが、地域により造成される藻場のタイプは異なっている。アラメ・カジメ類の藻場やホンダワラ類から構成される周年維持される藻場であれば、それに対応したアワビ類の種を選び増殖することが可能であろう。一方で、長崎県沿岸で見られる春藻場やホンダワラ類を含まない小型海藻のみの藻場ではアワビ類の成長や成熟に対する効果は不明である。今後、どのような藻場であればアワビ資源を支えることが可能なのか、明らかにする必要がある。

謝辞

本研究を進めるにあたり、終始、懇切丁寧な指導・助言をいただき、本論文の校閲の労を賜った長崎大学水産学部教授 玉置昭夫博士に深甚の謝意を表します。本稿の労を賜り、懇切丁寧な指導をいただいた長崎大学水産学部教授 鈴木利一博士、同教授 和田 実博士に深く感謝申し上げます。

本研究の現地調査にあたり、橘湾東部漁業協同組合、壱岐市郷ノ浦町漁業協同組合、平戸市漁業協同組合、宇久・小値賀漁業協同組合には調査の許可を頂くとともに調査に便宜を図っていただきました。また、壱岐栽培センター、小値賀町役場には現地調査に便宜を図っていただきました。現地調査にあたっては、橘湾東部漁協の末岡 清、末岡利幸、吉岡靖彦、石崎 聡、小値賀町役場の中村慶幸、田川昌義、前田博謙、山田俊宏、江川修一、平戸市漁協度島事業所の福畑敏光、古川勝彦、赤木政幸、壱岐栽培センターの末永丈右、山仲洋樹、有限会社崎陽潜水の兵働 真、楠本慶二郎、佐藤大輔、株式会社ベントスの斎藤 亮の各氏にご協力をいただきました。小値賀町役場の中村慶幸、田川昌義、前田博謙の各氏には漁獲統計の入手に便宜を図っていただきました。長崎市水産センターからは貴重な水温データを提供していただきました。調査地の漁業者の皆様からは私の知り得ない貴重な情報をご教示いただきました。

西海区水産研究所に在籍された職員の皆様、特に、鬼頭 鈞、山崎 誠、藤吉栄治、梅沢敏、吉村 拓、橋本和正、林原 毅、皆川 恵、輿石裕一、鈴木健吾、前野幸男、八谷光介の各氏には同じ研究室に在籍させていただき、調査への協力や助言をいただきました。中央水産研究所の堀井豊充氏には小値賀町と壱岐市郷ノ浦町での調査の機会を与えていただくとともに、研究に対する助言をいただきました。また、長崎県総合水産試験場に在籍された前迫信彦、藤井明彦、渡邊庄一、戸澤 隆、桐山隆哉、大橋智志の各氏には現地調査に対する協力、助力、研究内容に対する助言をいただきました。

ご協力いただいた皆様のご助力なしにこの研究を実施することはできませんでした。ここに記して感謝いたします。

引用文献

- 吾妻行雄 (1997) キタムラサキウニの個体群動態に関する生態学的研究. 北水試研報, 51, 1–66.
- Agatsuma Y, S. Nakao, S. Motoya, K. Tajima, T. Miyamoto (1998) Relationship between year-to-year fluctuations in recruitment of juvenile sea urchins *Strongylocentrotus nudus* and seawater temperature in southwestern Hokkaido. Fish. Sci., 64, 1–5.
- 赤池章一, 津田藤典, 桑原久実 (2002) 北海道岩内沿岸における天然コンブ群落の形成と維持. 北水試研報, 63, 41–54.
- 赤嶺達郎 (2007) 水産資源解析の基礎. 恒星社厚生閣, 東京, 115 pp.
- 秋本恒基, 後川龍男, 深川敦平 (2009) 宗像市大島地先におけるアカモクの生長と成熟. 福岡水海技セ研報, 19, 103–107.
- 秋本 泰 (2009) 全国沿岸域に分布する藻場の長期的な変遷—1/2. 海生研ニュース, 104, 3–4.
- 秋本 泰, 松村知明 (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, 東京, 17–24.
- 荒武久道 (2010) 食われても平気な藻場. 藤田大介, 野田幹雄, 桑原久実 編「海藻を食べる魚たち—生態から利用まで—」, 成山堂書店, 東京, 52–62.
- 馬場将輔 (2010) 室内培養によるアラメ配偶体と幼胞子体の生育に及ぼす温度と光量の影響. 海生研研報, 13, 75–82.
- Balch, T., R. E. Scheibling (2000) Temporal and spatial variability in settlement and recruitment of echinoderms in kelp beds and barrens in Nova Scotia. Mar. Ecol. Prog. Ser., 205, 139–154.
- Barnes, D. K. A., A. Crook, M. O'Mahoney, S. Steele, D. Maguire (2001) Sea temperature variability and *Paracentrotus lividus* (Echinoidea) population fluctuations. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 81, 359–360.
- Breen, P. A. (1992) A review of models used for stock assessment in abalone fisheries. In: S. A. Shepherd, M. J. Tegner, S. A. Guzmán del Próo, editors. Abalone of the World: Biology, Fisheries and Culture. Blackwell, Oxford, 253–275.
- Breen, P. A., K. H. Mann (1976) Changing lobster abundance and the destruction of kelp beds by sea urchins. Mar. Biol., 34, 137–142.
- Cameron, R. A., S. C. Schroeter (1980) Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. Mar. Ecol. Prog. Ser., 2, 243–247.

- Carefoot T. H., P. Y. Qian, B. E. Taylor, T. Westm, J. Osborne (1993) Effect of starvation on energy reserves and metabolism in the Northern abalone, *Haliotis kamtschatkana*. *Aquaculture*, 118, 315–325.
- Carpenter, R. C. (1990) Mass mortality of *Diadema antillarum* I. Long-term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. *Mar. Biol.*, 104, 67–77.
- Chiu, S. T. (1990) Age and growth of *Anthocidaris crassispinga* (Echinodermata: Echinoidea) in Hong Kong. *Bull. Mar. Sci.*, 47, 94–103.
- Chow S, Kajigaya Y, Kurogi H, Niwa K, Shibuno T, et al. (2014) On the Fourth *Diadema* Species (*Diadema*-sp) from Japan. *PLoS ONE* 9, e102376. doi:10.1371/journal.pone.0102376
- Cowen, R. K. (1983) The effect of sheephead (*Semicossyphus pulcher*) predation on red sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) populations: an experimental analysis. *Oecologia*, 58, 249–255.
- Cowen, R. K., C. R. Agegian, M. S. Foster (1982) The maintenance of community structure in a central California giant kelp forest. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 64, 189–201.
- Dayton, P. K. (1971) Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 41, 351–389.
- Dean, T. A., J. L. Bodkin, S. C. Jewett, D. H. Monson, D. Jung (2000) Changes in sea urchins and kelp following a reduction in sea otter density as a result of the Exxon Valdez oil spill. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 199, 281–291.
- 道家章生, 葭矢 護, 井谷匡志 (2003) 京都府沿岸域におけるキタムラサキウニの季節的深淺移動. *京都海洋セ研報*, 25, 19–25.
- 道津光生, 太田雅隆, 益原寛文 (2002) 長崎県松島周辺の海藻植生に及ぼすガンガゼ類の食圧の影響について. *海生研研報*, 4, 1–10.
- Ebeling, A. W., D. R. Laur, R. J. Rowley (1985) Severe storm disturbances and reversal of community structure in a southern California kelp forest. *Mar. Biol.*, 84, 287–294.
- Edmunds, P. J., R. C. Carpenter (2001) Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 98, 5067–5071.
- Estes, J. A., D. O. Duggins (1995) Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecol. Monogr.*, 65, 75–100.
- Fletcher, W. J. (1987) Interactions among subtidal Australian sea urchins, gastropods, and algae: effects of experimental removals. *Ecol. Monogr.*, 57, 89–109.

- Forcucci, D. (1994) Population density, recruitment and 1991 mortality event of *Diadema antillarum* in the Florida Keys. *Bull. Mar. Sci.*, 54, 917–928.
- Freeman, S. M. (2003) Size-dependent distribution, abundance and diurnal rhythmicity patterns in the short-spined sea urchin *Anthocidaris crassispina*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 58, 703–713.
- 藤井明彦 (2002) 長崎県におけるアワビ類資源の現状と問題点. 月刊海洋, 34, 494–499.
- 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 (2010) 磯やけとは. 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, 東京, 7–9.
- 藤田大介, 町口裕二, 桑原久美 (編著) (2008) 磯焼けを起こすウニー生態・利用から藻場回復まで. 成山堂書店, 東京, 296 pp.
- 藤田大介, 野田幹雄, 桑原久実 (編著) (2010b) 海藻を食べる魚たち—生態から利用まで—. 成山堂書店, 東京, 261 pp.
- 藤田大介, 綿貫 啓, 青田 徹, 桑原久実, 横山 純 (2010a) 2005 年の全国アンケート調査から. 藤田大介, 野田幹雄, 桑原久実 編「海藻を食べる魚たち—生態から利用まで—」, 成山堂書店, 東京, 26–32.
- Fukazawa H, T. Kawamura, H. Takami, Y. Watanabe (2007) Oogenesis and relevant changes in egg quality of abalone *Haliotis discus hannai* during a single spawning season. *Aquaculture*, 270, 265–275.
- 船越 進, 高木俊祐, 山添喜教, 上田幸男, 金田佳久 (1996) 由岐町および日和佐町地先のメガイ・マダカアワビの調査. 平成 6 年度徳島県水産試験場事業報告書, 80–84.
- 布施慎一郎 (1962) ガラモ場における動物群集. 生理生態, 11, 23–45.
- 福岡管区气象台 (2014) 九州・山口県の気候変動監視レポート 2013. 97 pp.
- Haaker, P. L., D. O. Parker, K. C. Barsky, C. S. Y. Chun (1998) Growth of red abalone, *Haliotis rufescens* (Swainson), at Johnsons Lee, Santa Rosa Island, California. *J. Shellfish Res.* 17, 747–753.
- 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.
- Hart, M. W., R. E. Scheibling (1988) Heat waves, baby booms, and destruction of kelp beds by sea urchins. *Mar. Biol.*, 99, 167–176.
- 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.
- 長谷川雅俊, 小泉康二, 佐々木 正 (1997) 下田市白浜地先におけるメガイの肥満度の季節変化. 静岡水試研報, 32, 9–12.

- 畑中宏之, 成田秀彦, 高垣 守 (2006) バフンウニの資源回復対策の研究. 平成 17 年度福井県水産試験場報告, 96-105.
- 畑中宏之, 高垣 守, 川代雅和 (2007) バフンウニの資源回復対策の研究. 平成 18 年度福井県水産試験場報告, 122-129.
- 林 育夫 (1983) 日本産アワビ類数種の原殻の形態に基づく幼生および初期稚貝の同定. 貝雑, 42, 49-58.
- Hayashi, I., T. Konno, H. Yamakawa (2000) Distributional characteristics of benthic organisms in shallow sublittoral rocky areas of Mikuni, Fukui Prefecture: part of survey on the effects of the Nakhodka oil spill. Bull. Japan Sea Natl. Fish. Res. Inst., 50, 43-137.
- 平岡雅規, 浦 吉徳, 原口展子 (2005) 土佐湾沿岸における水温上昇と藻場の変化. 海洋と生物, 27, 485-493.
- Hori, M., T. Noda (2007) Avian predation on wild and cultured sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* in a rocky shore habitat. Fish. Sci., 73, 303-313.
- 堀井貴司 (1997) ムラサキウニの生殖周期と産卵月齢周期性. 日水誌, 63, 17-22.
- 堀井豊充 (1999) 五島列島小値賀島におけるアワビ資源の管理と乱獲への対応. 月刊海洋, 号外 17, 72-75.
- 堀井豊充, 清本節夫, 中村慶幸 (2008) 五島列島小値賀町の素潜り漁業からみた暖流系アワビ類の資源変動要因. 月刊海洋, 40, 495-499.
- 堀井豊充, 清本節夫, 中村慶幸 (2011) 五島列島小値賀町における暖流系アワビ類の再生産関係からみた過剰漁獲. 黒潮の資源海洋研究, 12, 57-60.
- 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.
- 池森貴彦, 大慶則之, 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.
- 今井利為 (1980) 三浦市沿岸のウニ類について I 城ヶ島における分布, 環境, 成長及び生殖腺の観察. 神水試研報, 1, 35-49.
- 今井利為, 児玉一宏 (1986) ムラサキウニの食性. 水産増殖, 34, 147-155.
- 猪野 峻 (1952) 邦産アワビ属の増殖に関する生物学的研究. 東海水研研報, 5, 1-102.
- 猪野 峻, 原田和民 (1961) 茨城県におけるアワビ産卵期. 東海水研研報, 31, 275-281.
- 石田健次, 由木雄一 (1996) 島根県鹿島沿岸におけるクロメの季節変化. 水産増殖, 44, 241-247.
- 石田 修, 田中種雄 (1983) 千葉県太海, 天面地先海域のクロアワビ及びメカイアワビの産卵期. 千葉水試研報, 41, 11-22.

- 石渡直典, 宇野 寛, 小池康之, 難波高志 (1968) 人工採苗によるアワビ稚貝の摂餌量と増重量の関係について. 水産増殖, 16, 97–103.
- 伊藤義信 (1984) ウニ幼生に対する付着珪藻の変態促進効果. 付着生物研究, 5, 15–18.
- Jackson D., K. C. Williams, B. M. Degnan (2001) Suitability of Australian formulated diet for aquaculture of the tropical abalone *Haliotis asinina* Linnaeus. J. Shellfish Res., 20, 627–636.
- Jebreen E. J., R. T. Counihan, D. R. Fielder, B. M. Degnan (2000) Synchronous oogenesis during the semilunar spawning cycle of the tropical abalone *Haliotis asinina*. J. Shellfish Res., 19, 845–851.
- Johnson, C. G., S. C. Banks, N. S. Barrett, F. Cazassus, P. K. Dunstan, G. J. Edgar, S. D. Frusher, C. Gardner, M. Haddon, F. Helidoniotis, K. L. Hill, N. J. Holbrook, G. W. Hosie, P. R. Last, S. D. Ling, J. Melbourne-Thomas, K. Miller, G. T. Pecl, A. J. Richardson, K. R. Ridgway, S. R. Rintoul, D. A. Ritz, D. J. Ross, J. C. Sanderson, S. A. Shepherd, A. Slotwinski, K. M. Swadling, N. Taw (2011) Climate change cascades: shifts in oceanography, species ranges and subtidal marine community dynamics in eastern Tasmania. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 400, 17–32.
- 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. 海洋生物環境研究所, 191 pp.
- 金丸彦一郎, 荒巻 裕, 古川泰久 (2007) 陸上水槽における植食性ベントス 5 種の高藻摂餌量の比較とその標準化による天然海域における摂食圧推定の試み. 佐賀玄海水振セ研報, 4, 15–20.
- Kawai, T., Y. Agatsuma (1996) Predators on released seed of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* at Shiribeshi, Hokkaido, Japan. Fish. Sci., 62, 317–318.
- 河尻正博, 佐々木 正, 景山佳之 (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.
- Kawamata, S. (1997) Modelling feeding rate of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* on kelp. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 210, 107–127.
- 川俣 茂 (2001) 北日本沿岸におけるウニおよびアワビの摂食に及ぼす波浪の影響とその評価. 水研センター研報, 1, 59–107.
- 川俣 茂, 長谷川雅俊 (2006) アイゴによるアラメ・カジメ摂食に及ぼす波浪と水温の影響. 水産工学, 43, 69–79.
- Kenner, M. C. (1992) Population dynamics of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* in a central California kelp forest: recruitment, mortality, growth and diet. Mar. Biol., 112, 107–118.

- 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. 東北水研研報, 27, 93–100.
- 菊地省吾, 浮 永久 (1974a) 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.
- 菊池省吾, 浮 永久 (1974b) アワビ属の採卵技術に関する研究 第 5 報 クロアワビ *Haliotis discus discus* Reeve の性成熟と温度との関係. 東北水研研報, 34, 77–85.
- 木村 創 (1986) 海藻を用いた海中造林試験—I. 和歌山県水産増殖試験場報告, 17, 97–106.
- 木村 創 (2003) クロメ. 能登谷正浩 編「藻場の海藻と造成技術」, 成山堂書店, 東京, 113–122.
- 木村 創 (2006) 造成藻場も養殖海藻も食われる. 藤田大介, 野田幹雄, 桑原久実 編「海藻を食べる魚たち—生態から利用まで—」, 成山堂書店, 東京, 62–76.
- 木村 創, 山内 信 (2009) 藻場造成の現状と問題点—和歌山県沿岸—. 能登谷正浩 編「カジメ属の生態学と藻場造成」, 恒星社厚生閣, 東京, 93–115.
- 桐山隆哉 (2001) 長崎県蕨路木島でみられたアラメの茎部空洞化現象. 長崎水試研報, 27, 23–26.
- 桐山隆哉 (2009a) カジメ類の分布変化—長崎県沿岸—. 能登谷正浩 編「カジメ属の生態学と藻場造成」, 恒星社厚生閣, 東京, 93–115.
- 桐山隆哉 (2009b) 長崎県沿岸の近年における大型褐藻群落の衰退現象に関する研究. 長崎水試研報, 35, 15–78.
- 桐山隆哉, 野田幹雄, 藤井明彦 (2001) 藻食性魚類数種によるクロメの摂食と摂食痕. 水産増殖, 49, 431–438.
- 桐山隆哉, 藤井明彦, 藤田雄二 (2005) 藻食性魚類によるヒジキの摂食と摂食痕の特徴. 水産増殖, 53, 355–365.
- 桐山隆哉, 藤井明彦, 吉村 拓, 清本節夫, 四井敏雄 (1999) 長崎県下で 1998 年に発生したアラメ類の葉状部欠損現象. 水産増殖, 47, 319–323.
- 桐山隆哉, 藤井明彦, 吉村 拓, 清本節夫, 吉田忠生 (2006) 長崎県沿岸に出現するホンダワラ類と 2005 年に西彼杵半島沿岸で見られた大量の流れ藻. 月刊海洋, 38, 583–589.
- 気象庁 (2013) 日本近海の海面水温. 海洋の健康診断表 総合診断表 第 2 版, 気象庁, 41–51.
- 気象庁 (2015) 気候変動 2013: 自然科学的根拠. 気候変動に関する政府間パネル 第 5 次評価報告書 第 1 作業部会報告書 政策決定者向け要約, 気象庁訳 (2015 年 1 月 20 日版), 気象庁, 31 pp.
- Kitamura, H., S. Kitahara, K. Hirayama (1992) Lipophilic inducers extracted from *Corallina*

- pilulifera* for larval settlement and metamorphosis of two sea urchins *Pseudocentrotus depressus* and *Anthocardaris crassispina*. Nippon Suisan Gakkaishi, 58, 75–78.
- 清本節夫, 吉村 拓, 新井省吾, 桐山隆哉 (2000) 長崎県野母崎において 1998 年秋に発生したクロメ葉状部欠損現象の経過観察. 西水研研報, 78, 57–65.
- 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., S. Watanabe, T. Suenaga, H. Yamanaka, A. Fujii, Y. Koshiishi, T. Horii (2006) Utility of artificial settlement collector using crustose coralline algae for sampling abalone larvae in southwestern Japan. Bull. Fish. Res. Agency Suppl., 5, 91–96.
- Kiyomoto, S., M. Yamasaki (1999) Size dependent changes in habitat, distribution and food habit of juvenile disc abalone *Haliotis discus discus* on the coast of Nagasaki Prefecture, southwest Japan. Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst., 62, 71–81.
- 清本節夫, 山崎 誠, 梅沢 敏 (1994) 超音波発信器によるクロアワビの追跡. 西水研研報, 72, 37–45.
- 小池康之, 宇野 寛, 山川 紘, 辻ヶ堂 諦 (1970) ナシロアワビの生態学的研究. うみ, 8, 25–30.
- 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, 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), 社団法人全国豊かな海づくり推進協会, 71 pp.
- 小島 博, 湯浅明彦 (1993) 牟岐町地先におけるマダカアワビ・メガイアワビの生態と海士漁業. 平成 3 年度徳島県水産試験場事業報告書, 54–59.
- 倉島 彰, 横浜康継, 有賀祐勝 (1996) 褐藻アラメ・カジメの生理特性. 藻類, 44, 87–94.
- 桑原久美, 明田定満, 小林 聡, 竹下 彰, 山下 洋, 城戸勝利 (2006) 温暖化による我が国水産生物の分布域の変化予測. 地球環境, 11, 49–57.
- 九州農政局長崎農政事務所 編 (1971–2010) 第 18–56 次長崎農林水産統計年報.
- Lamare, M. D., M. F. Barker (2001) Settlement and recruitment of the New Zealand sea urchin *Evechinus chloroticus*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 218, 153–166.
- Lawrence, J. M. (1975) On the relationships between marine plants and sea urchins. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 13, 213–286.
- Lessios, H. A., D. R. Robertson, J. D. Cubit (1984) Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. Science, 226, 335–337.
- Liddell, W. D., S. L. Ohlhorst (1986) Changes in benthic community composition following

- the mass mortality of *Diadema* at Jamaica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 95, 271–278.
- Maegawa, M. (1990) Ecological studies of *Eisenia bicyclis* (Kjellman) Setchell and *Ecklonia cava* Kjellman. *Bull. Fac. Bioresources, Mie Univ.*, 4, 73–145.
- 前川英樹, 高木信夫 (2012) 女島付近における海面水温について. *長崎水試研報*, 38, 11–13.
- 前迫信彦, 四井敏雄 (1985) ホンダワラ類 2 種の成熟母藻投入による幼胚の分散. 昭和 59 年度長崎県水産試験場事業報告, 332–336.
- 増田博幸, 角田利晴, 林 義次, 西尾四良, 水井 悠, 堀内俊助, 中山恭彦 (2000) 藻食性魚類アイゴの食害による造成藻場の衰退. *水産工学*, 37, 135–142.
- 町口裕二 (1993) キタムラサキウニ天然種苗の成長と摂餌について. *北水研研報*, 57, 81–86.
- 町口裕二 (1997) 植食動物の摂餌量に基づく診断技術. 磯焼けの発生機構の解明と予測技術の開発, 農林水産技術会議, 研究成果 317, 49–59.
- 松井 魁 (1966) ウニの増殖. 日本水産資源保護協会, 東京, 104 pp.
- Matsumiya, Y., T. Matsuishi (1989) Estimation of population parameters by optimizing catch effort allocation. *Res. Popul. Ecol.*, 31, 305–310.
- Miller, R. J. (1985) Succession in sea urchin and seaweed abundance in Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.*, 84, 275–286.
- 村瀬 昇 (2001) 褐藻ノコギリモク *Sargassum macrocarpum* C. Agardh の生態学的研究. *水大校研報*, 49, 131–212.
- 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.
- 村瀬 昇, 藤井明彦 (2014) 対馬の藻場の変遷. 対馬市海洋保護区科学委員会「対馬市海洋保護区科学委員会報告書」, 56–63.
- 村瀬 昇, 原口展子, 水上 譲, 野田幹雄, 吉田吾郎 (2005) 山口県沿岸に生息するアラメおよびクロメの培養による生育上限温度. *藻類*, 53, 102.
- Murase, N., H. Kito (1998) Growth and maturation of *Sargassum macrocarpum* C. Agardh in Fukawa Bay, the Sea of Japan. *Fish. Sci.*, 64, 393–396.
- 名畑進一, 瀧谷明朗, 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. *北水試研報*, 64, 127–136.
- 永井紀彦, 菅原一晃, 橋本典明, 浅井 正, 平野隆幸 (1992) 沿岸波浪観測年報 (1990). 港湾技研資料, No. 721, 運輸省港湾技術研究所, 13 pp.
- 長崎県水産部資源管理課 (2012) 長崎県における磯焼け対策ガイドライン.
<https://www.pref.nagasaki.jp/shared/uploads/2013/07/1374795840.pdf>
- 長崎県総合水産試験場漁業資源部栽培漁業科 (2006) アワビ放流の手引き. 長崎県総合

- 水産試験場, 28 pp.
- 永田 靖, 吉田道弘 (1997) 統計的多重比較法の基礎. サイエントリスト社, 東京, 187 pp.
- 中山恭彦, 新井省吾 (1999) 南伊豆・中木における藻食性魚類 3 種によるカジメの採食. 藻類, 47, 105–112.
- Nanba, N., T. Okuda (1993) Growth of main branches of *Sargassum siliquastrum* at Tsuyazaki, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59, 1675–1678.
- 野田幹雄, 大原啓史, 村瀬 昇, 池田 至, 山本憲一 (2014) アイゴによるアラメおよび数種のホンダワラ類の被食過程と群落構造の関係. 日水誌, 80, 201–213.
- 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.
- 野中 忠, 岩崎義人 (1969) 静岡県沿岸の磯根資源に関する研究 IV カジメ・アラメ群落内でのアワビの餌料. 静岡水試研報, 2, 37–39.
- 大慶則之, 仙北屋 圭 (2011) アワビ増殖技術開発調査. 平成 21 年度石川県水産総合センター事業報告書, 9.
- 大野正夫, 石川美樹 (1982) 土佐湾産のカジメ類の生理生態学的研究 I 群落の周年変化. *Rep. Usa Mar. Biol. Inst.*, 4, 59–73.
- 大島泰雄, 石渡直典, 田中二良 (1957) ムラサキウニとバフンウニの食性. 水産増殖, 5, 26–30.
- 太田雅隆 (1988) アラメ・カジメの配偶体の生長と成熟ならびに幼胞子体の生長に及ぼす水温の影響. 海洋生物環境研究所研究報告, No.88202, 1–29.
- 小値賀町役場 (1987) 小値賀地区漁場台帳作成事業報告書, 38 pp.
- 小値賀町役場 (1988) 小値賀地区漁場台帳作成事業報告書, 46 pp.
- 小値賀町役場 (2001) 漁場台帳作成業務報告書, 84 pp.
- 小値賀町役場 (2002) 漁場台帳作成業務報告書, 91 pp.
- 奥谷 喬 (2000) 日本近海産貝類図鑑. 東海大学出版部, 秦野, 1186 pp.
- Osako K., M. A. Hossain, Y. Ruttanapornvareesakul, A. Fujii, K. Kuwahara, A. Okamoto, N. Nagano (2006) The aptitude of green alga *Ulva pertusa* as a diet for purple sea urchin *Anthocardaris crassispina*. *Aquaculture Science*, 54, 15–23.
- 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.
- Pearse, J. S., A. H. Hines (1979) Expansion of a central California kelp forest following the mass mortality of sea urchins. *Mar. Biol.*, 51, 83–91.
- Prince, J. (1995) Limited effects of the sea urchin *Echinometra mathaei* (de Blainville) on the recruitment of benthic algae and macroinvertebrates into intertidal rock platforms at Rottneest Island, Western Australia. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 186, 237–258.

- Qi Z., H. Liu, B. Li, Y. Mao, Z. Jiang, J. Fang (2010) Suitability of two seaweeds, *Gracilaria lemaneigormis* and *Sargassum pallidum*, as feed for the abalone *Haliotis discus hannai* Ino. *Aquaculture*, 300, 189–193.
- R Development Core Team (2005, 2008, 2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria; ISBN 3–900051–07–0, URL <http://www.R-project.org>.
- Roberts, R. (2001) A review of settlement cues for larval abalone (*Haliotis* spp.). *J. Shellfish Res.* 20, 571–586.
- Rogers-Bennett, L., W. A. Bennett, H. C. Fastenau, C. M. Dewees (1995) Spatial variation in red sea urchin reproduction and morphology: implications for harvest refugia. *Ecol. Appl.*, 5, 1171–1180.
- Rogers-Bennett L, R. F. Dondanville, J. Kashiwada (2004) Size specific fecundity of red abalone (*Haliotis rufescens*): evidence for reproductive senescence? *J. Shellfish Res.*, 23, 553–560.
- Rogers-Bennet L., R. F. Dondanville, J. D. Moore, L. I. Vilchis (2010) Response of red abalone reproduction to warm water, starvation, and disease stressors: implications of ocean warming. *J. Shellfish Res.*, 29, 599–611.
- Rowley, R. J. (1989) Settlement and recruitment of sea urchins (*Stroglyocentrotus* spp.) in a sea-urchin barren ground and a kelp bed: are populations regulated by settlement or post-settlement processes? *Mar. Biol.*, 100, 485–494.
- Sala, E. (1997) Fish predators and scavengers of the sea urchin *Paracentrotus lividus* in protected areas of the north-west Mediterranean Sea. *Mar. Biol.*, 129, 531–539.
- Sano, M., M. Omori, K. Taniguchi, T. Seki, R. Sasaki (1998) Distribution of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* in relation to marine algal zonation in the rocky coastal area of the Oshika Peninsula, Northern Japan. *Benthos Research*, 53, 79–87.
- Sano, M., M. Omori, K. Taniguchi, T. Seki (2001) Age distribution of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* (A. Agassiz) in relation to algal zonation in a rocky coastal area on Oshika Peninsula, northern Japan. *Fish. Sci.*, 67, 628–639.
- 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. 宮城県水産研究報告, 1, 1–86.
- Scheibling, R. E., A. W. Hennigar, T. Balch (1999) Destructive grazing, epiphytism, and disease: the dynamics of sea urchin-kelp interactions in Nova Scotia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56, 2300–2314.
- 芹澤如比古, 秋野秀樹, 松山和世, 大野正夫, 田中次郎, 横浜康継 (2001) 水温環境の異なる

- る 2 つの生育地のカジメ群落における現存量, 密度, 年齢組成の比較. 水産増殖, 49, 9-14.
- Serisawa Y., Z. Imoto, T. Ishikawa, M. Ohno (2004) Decline of the *Ecklonia cava* population associated with increased seawater temperatures in Tosa Bay, southern Japan. Fish. Sci., 70, 189–191.
- Shepherd, S. A., J. R. Turrubiates-Morales, K. Hall (1998) Decline of the abalone fishery at La Natividad, Mexico: overfishing or climate change? J. Shellfish Res., 17, 839–846.
- 重井睦夫 (1995) ウニ綱. 西村三郎 編「原色検索日本海岸動物図鑑 [II]」, 保育社, 大阪, 538–552.
- 新村 巖 (1981) ホンダワラ類の増殖に関する研究 III. 養殖によるヤツタマモクの生長. 昭和 54 年度鹿児島県水産試験場事業報告生物部編, 104–108.
- 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産卵期. ベントス研連誌, 19 / 20, 51–58.
- 田中種雄, 橋本加奈子 (2006) 器械根アワビ資源の変遷. 千葉水総研報, 1, 119–132.
- 田中種雄, 清水利厚 (2007) マダカアワビ *Haliotis madaka* の生息水深に関する一考察. 千葉水総研報, 2, 75–76.
- 田中種雄, 清水利厚, 三田久徳 (2000) 千葉県外房沿岸岩礁域の生物相の変化について. 千葉水試研報, 56, 35–45.
- Taniguchi K., K. Kurata, T. Maruzoi, M. Suzuki (1994) Dibromomethane, a chemical inducer of larval settlement and metamorphosis of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. Fish. Sci., 60, 795–796.
- 谷口和也, 佐藤美智男, 大和田 淳 (1986) 常磐沿岸におけるアラム群落の変動特性. 東北水研研報, 48, 49–57.
- 谷口和也, 山田悦正 (1978) 能登飯田湾の漸深帯における褐藻ヤツタマモクとノコギリモクの生態. 日水研研報, 29, 239–253.
- 舘脇正和 (1993) *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar (ワカメ). 堀 輝三編「藻類の生活史集成 第 2 巻 褐藻・紅藻類」, 内田老鶴圃, 東京, 136–137.
- Tegner, M. J., P. K. Dayton (1977) Sea urchin recruitment patterns and implications of commercial fishing. Science, 196, 324–326.
- Tegner, M. J., P. L. Haaker, K. L. Riser, L. I. Vilchis (2001) Climate variability, kelp forests, and the Southern California red abalone fishery. J. Shellfish Res., 20, 755–763.
- Tegner, M. J., L. A. Levin (1983) Spiny lobsters and sea urchins: analysis of a predator-prey interaction. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 73, 125–150.
- 寺脇利信 (1993) *Sargassum horneri* (Turner) C. Agardh (アカモク). 堀 輝三 編「藻類の生

- 活史集成 第 2 卷 褐藻・紅藻類, 内田老鶴圃, 東京, 160–161.
- 寺脇利信, 後藤 弘 (1988) 海中造林技術の基礎的検討 第 1 報 三浦半島小田和湾におけるアラメ葉部の季節的变化と根の生長. 電力中央研究所報告, U87056, 23 pp.
- 富田恭司 (1967) 礼文島産エゾアワビの卵巣の成熟. 北水試研報, 7, 1–7.
- 富田恭司 (1968) 礼文島産エゾアワビの精巣の成熟. 北水試研報, 9, 56–61.
- 辻 秀二, 宗清正廣, 井谷匡志, 道家章男 (1995) キタムラサキウニの大量斃死後におけるムラサキウニの分布域の変化. 京都海洋セ研報, 18, 10–13.
- Tukidate J. (1984) Studies on the regenerative ability of the brown algae, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt and *Sargassum tortile* C. Agardh. *Hydrobiologia*, 116 / 117, 393–397.
- 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事業報告, 67–77.
- 内場澄夫, 山本千裕 (1981) 未利用天然アカウニ・ムラサキウニの商品化試験—I 生殖腺不良ウニ類の短期養殖による商品化の検討. 昭和 56 年度福岡県福岡水試研究業務報告, 79–88.
- Uki, N. (1984) Abalone culture in Japan. In: C. J. Sindermann, editor. *Proceedings of the Ninth and Tenth U.S.–Japan Meetings on Aquaculture*. NOAA technical report NMFS 16, U.S. Department of Commerce, Springfield, VA, 83–88.
- Uki N, 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.
- Uki N, M. Sugiura, T. Watanabe (1986) Dietary value of seaweeds occurring on the Pacific coast of Tohoku for growth of the abalone *Haliotis discus hannai*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 52, 257–266.
- Umezaki, I. (1983) Ecological studies of *Sargassum miyabei* Yendo in Maizuru Bay, Japan Sea. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 49, 1825–1834.
- Umezaki I. (1984) Ecological Studies of *Sargassum hemiphyllum* C. Agardh in Obama Bay, Japan Sea. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 50, 1677–1683.
- 宇野 寛 (1967) アワビ. 川本信之 編「養魚学各論」, 恒星社厚生閣, 東京, 643–677.
- Utchicke, S., B. Schaffellke, M. Byrne (2009) A boom-bust phylum? Ecological and evolutionary consequences of density variations in echinoderms. *Ecol. Monogr.*, 79, 3–24.
- Vilchis L. I., M. J. Tegner, J. D. Moore, C. S. Friedman, K. L. Riser, T. L. Robbins, P. K. Dayton (2005) Ocean warming effects on growth, reproduction, and survivorship of southern California abalone. *Ecol. Appl.*, 15, 469–480.

- Wai, T. -C., G. A. Williams (2005) The relative importance of herbivore-induced effects on productivity of crustose coralline algae: Sea urchin grazing and nitrogen excretion. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 324, 141–156.
- 渡邊庄一, 松村靖治, 鈴木洋行, 光永直樹 (2005) 根付資源回復技術研究事業. 平成 16 年度長崎県総合水産試験場事業報告, 42–43.
- 渡邊庄一, 松村靖治, 鈴木洋行, 村瀬慎司 (2009) 再生産力の向上を目的としたアワビ類の資源管理・増殖技術の開発 (新たな農林水産政策を推進する実用開発事業). 平成 20 年度長崎県総合水産試験場事業報告, 60.
- Wernberg, T., M. S. Thomsen, F. Tuya, G. A. Kendrick (2011) Biogenic habitat structure of seaweeds change along a latitudinal gradient in ocean temperature. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 400, 64–271.
- Wing, S. R., L. W. Botsford, L. E. Morgan, J. M. Diehl, C. J. Lundquist (2003) Inter-annual variability in larval supply to populations of three invertebrate taxa in the northern California Current. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 57, 859–872.
- Woodley, J. D., E. A. Chornesky, P. A. Clifford, J. B. C. Jackson, L. S. Kaufman, N. Knowlton, J. C. Lang, M. P. Pearson, J. W. Porter, M. C. Rooney, K. W. Rylaarsdam, V. J. Tunnicliffe, C. M. Wahle, J. L. Wulff, A. S. G. Curtis, M. D. Dallmeyer, B. P. Jupp, M. A. R. Koehl, J. Neigel, E. M. Sides (1981) Hurricane Allen's impact on Jamaican coral reefs. *Science*, 214, 749–755.
- 山口敦子, 井上慶一, 古満啓介, 桐山隆哉, 吉村 拓, 小井土 隆, 中田英昭 (2006) バイオテlemetry手法によるアイゴとトイスズミの行動解析. *日水誌*, 72, 1046–1056.
- Yamaguchi, A., K. Furumitsu, N. Yagishita, G. Kume (2010) Biology of herbivorous fish in the coastal areas of western Japan. In: A. Ishimatsu, H. -J. Lie, editors. *Coastal Environmental and Ecosystem Issue of the East China Sea*. TERRAPUB, Tokyo, 181–190.
- 山崎 誠, 清本節夫 (1993) 長崎県平戸島産ムラサキウニの生殖周期. *西水研研報*, 71, 33–40.
- 山下幸寿, 松岡良三 (1996) ムラサキウニの輸送方法に関する研究. *熊本水研報*, 3, 36–38.
- 山内 信, 木村 創, 高橋芳明 (2009) アイゴのカジメに対する摂餌率の日変化と季節変化. *和歌山水研報*, 1, 13–16.
- 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.
- 八谷光介, 清本節夫, 吉村 拓 (2011) 長崎県西彼杵半島におけるホンダワラ属 3 種の季節

- 的消長. 藻類, 59, 139–144.
- 八谷光介, 清本節夫, 吉田吾郎, 吉村 拓 (2012) 九州西岸に生育するホンダワラ属 13 種の
付着器からの再生能力. 藻類, 60, 41–45.
- Yatsuya, K., H. Nakahara (2004a) Density, growth and reproduction of the sea urchin
Anthocidaris crassispina (A. Agassiz) in two different adjacent habitats, the *Sargassum*
area and *Corallina* area. Fish. Sci., 70, 233–240.
- Yatsuya, K., H. Nakahara (2004b) Diet and stable isotope ratios of gut contents and gonad of
the sea urchin *Anthocidaris crassispina* (A. Agassiz) in two different adjacent habitats,
the *Sargassum* area and *Corallina* area. Fish. Sci., 70, 285–292.
- 横浜康継, 相生啓子 (1994) II 藻場調査結果の解析. 環境庁自然保護局, 財団法人海中公
園センター「第 4 回自然環境保全基礎調査 海域生物環境調査報告書 (干潟, 藻場, サ
ング礁調査) 第 2 巻 藻場」, <http://www.biodic.go.jp/reports/4-12/r011.html>
- 吉田吾郎, 有馬郷司, 内田卓志 (1995) 褐藻アカモクの初期生長に及ぼす日長, 照度, 水温
の影響. 南西水研研報, 28, 21–32.
- 吉田忠生 (1970) アラメの物質生産に関する 2・3 の知見. 東北水研研報, 30, 107–112.
- 吉村 拓 (2013) 九州沿岸での藻場の変化と漁業資源への影響, および対策の現状につい
て. 豊かな海, 30, 46–50.
- 吉村 拓, 桐山隆哉, 清本節夫 (2006) 変わりゆく九州西岸域の藻場. 藤田大介, 野田幹雄, 桑
原久実 編「海藻を食べる魚たち—生態から利用まで—」, 成山堂書店, 東京, 33–51.
- 吉村 拓, 清本節夫 (1999) コンブ目海藻の葉状部消失現象, 各地で発生の模様. 西海水研
ニュース, 96, 6.
- 吉村 拓, 清本節夫, 八谷光介, 中嶋 泰 (2009) 長崎市沿岸に広がる“春藻場”とは?—その
実態と今後の課題について—. 月刊海洋, 40, 629–636.
- 吉村 拓, 森永健司, 清本節夫, 新井省吾 (2010) 果たして温暖化の影響か? —長崎市にお
ける藻場の長期変動. 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, 東京, 161–167.
- 四井敏雄, 前迫信彦 (1985) アラメ場造成実証試験. 昭和 59 年度長崎県水産試験場事業
報告, 330–331.
- 四井敏雄, 前迫信彦 (1993) 対馬東岸の磯焼け帯における藻場回復実験. 水産増殖, 41,
67–70.
- 四井敏雄, 前迫信彦, 新山 洋 (1994) 対馬沿岸における磯焼けについて. 長崎水試研報,
20, 73–77.
- 四井敏雄, 小川七朗 (1988) 藻類増養殖開発研究. 昭和 61 年度長崎県水産試験場事業報
告, 123–127.

Yusa, Y., T. Yamamoto (1994) Inside or outside the pits: variable mobility in conspecific sea urchin, *Anthocidaris crassispina* (A. Agassiz). Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 36, 255–266.