

## クロアワビの資源管理に関する生態学的研究\*1

小島 博\*2

### Ecological Study of the Population of *Haliotis discus discus* (Gastropoda, Haliotidae) for Fishery Management

Hiroshi Kojima\*2

#### Abstract

The annual yields of abalone *Haliotis discus discus*, *H. gigantea* and *H. madaka* varied between 3,000 tons and 3,500 tons during the 1970's and 1980's in southern Japan. The yields decreased abruptly during the 1990's and dropped to 1,200 tons in 1999. This study focused on investigating the causes of the reduction of *H. discus discus* stock during the 1990's and re-evaluated the mass seeding of hatchery reared juveniles. In this study, a numerical target of spawned egg number for ensuring sustainable yields of *H. discus discus* was calculated and methods of fishery management are proposed for the recovery of the decreased stock.

1. The spatial pattern of *H. discus discus* was found to be a contagious distribution, therefore the abalone occur in clumps, where individuals are close together. Previous work suggests that reproduction of abalone in clumps is expected to be more successful. *H. discus discus* occurs predominantly shallower than 5 m water depth and prefer cryptic habitats throughout their life. The adults, composed of aged 3 and over (>70mm in shell length), spawn during November and December when the water temperature ranges from 23°C to 16°C. The seeded abalone were found to synchronize with the wild abalone in terms of both maturation and spawning behavior.

2. Due to the decreased density of *H. discus discus*, many divers tend to extend their fishing area to deeper water. The percentage of *H. gigantea* and *H. madaka* among the abalone fished was found to increase according to the percentage of diving deeper than 5m.

3. The relationship between the number of spawners (the number of individuals aged 3 and over in a given spawning year  $t$ ) and spawnees (the number of landed individuals of the cohort spawned in a given year  $t$ ) was studied. Except for the 1981, 1983 and 1988 cohorts, the curve indicated that the number of spawnees was dependent on the number of spawners. The index of reproduction (=number of spawnees/number of spawners) was 0.42 on average but for the 1983 and 1984 cohorts the index was >0.8 and for the 1988 cohort it was 0.15. The mean ages of landed *H. discus discus* ranged from 3.0 to 3.5 years old. The results indicate that if the minimum fishable age was increased by one year to 3+ years old, or the fishable minimum size was enlarged from 90mm to 100mm in shell length, the index of reproduction would be almost doubled.

4. The variation in the index of reproduction suggested that the index values may be affected by accumulated water temperature. In 1981 and 1983, the accumulated water temperatures were low and the index values were high. But the relation between the water temperature and the index value was reversed in 1988. The decreased numbers of the cohort spawned in 1988 became a trigger for stock depression in the 1990's, and thereafter the decreased spawner numbers prevented the recovery of the *H. discus discus* population. In addition, divers can recognize the clumps of *H. discus discus*, and they can find the clumps effectively even if the population is small. This situation delay the recovery of the *H. discus discus* population.

\*1 東北大学審査学位論文 (掲載に際し投稿規定に沿って一部修正した)

\*2 徳島県立農林水産総合技術センター水産研究所 (Fisheries Research Institute, Tokushima Agriculture, Forestry, and Fisheries Technology Center, Hiwasa, Kaifu, Tokushima 779-2304, Japan)

5. The situation of the abalone population was stable in the 1980's, and on this basis the minimum numerical targets for fishery management around the inshore area of Abu in southern Tokushima of *H. discus discus* are estimated as  $11 \times 10^4$  female adults and 927 billion spawned eggs. The total number of eggs was estimated as 515 billion in 1991. The effect of the suggested procedures in increasing the spawned egg numbers in 1991 to the minimum numerical target was analyzed. Four years after the commencement of fishing only abalone older than 3 (>100 mm in shell length) the number of eggs produced will be increased by 79 billion. The annual seeding of 20 thousand juveniles reared in the hatchery at the preserve will be expected to increase egg numbers by about 90 billion eggs 5 years later. Moreover it will be necessary to shorten diving hours in order to increase the number of *H. discus discus* adults that remain after fishing.

**Keywords:** *Haliotis discus discus* クロアワビ ; Abalone seeding アワビ種苗放流 ; Fishery management 漁業管理 ; Reproductive curve 再生産曲線

目 次

第1章 序 論	5
第1節 研究の背景	5
第2節 研究の目的	7
第3節 調査水域の概況	9
第2章 研 究 史	11
第1節 生態学的研究	11
第2節 成長と年齢形質	16
第3節 資源変動の要因と資源管理	22
第3章 繁殖と減耗要因	27
第1節 成熟期と産卵期	27
材料と方法	27
結 果	28
考 察	30
第2節 産 卵 数	30
材料と方法	30
結 果	31
考 察	32
第3節 食性と摂食活動の日周期性	32
材料と方法	33
結 果	33
考 察	35
第4節 死亡の生物要因	36
材料と方法	36
結 果	38
考 察	45
第5節 生息分布	47
材料と方法	47
結 果	49
考 察	51
第6節 考 察	52
第4章 年齢形質と成長	54
第1節 年齢形質の信頼性	54
材料と方法	54
結 果	55
考 察	59
第2節 放流稚貝の成長量の季節変化	60
材料と方法	60
結 果	61

考 察	62
第3節 植生の異なる水域における成長比較	63
材料と方法	63
結 果	64
考 察	66
第4節 成長に及ぼす漁業の影響	66
材料と方法	67
結 果	68
考 察	69
第5節 考 察	71
第5章 資源変動要因の解析と放流効果および資源管理の検討	73
第1節 海土漁業と資源性状	73
材料と方法	73
結 果	73
考 察	79
第2節 資源評価法の構築と人工種苗の放流効果	80
材料と方法	80
結 果	82
考 察	85
第3節 資源量変動要因の解明と放流群の再生産関与	87
材料と方法	88
結 果	89
考 察	92
第4節 資源管理とその方策	93
材料と方法	94
結 果	97
考 察	101
第5節 考 察	104
要 約	107
謝 辞	109
文 献	110
付 表	118

## 第1章 序 論

### 第1節 研究の背景

アワビ属 *Haliotis* は、ミミガイ科 *Haliotidae* に属し、亜寒帯から熱帯にかけて亜種を含む 60～80 種が知られている (Lindberg 1992, Geiger 1998)。日本では9種2亜種が記載されている (奥谷ら 2000)。いずれも浅海の岩礁域あるいは珊瑚礁の流れのある場所に生息し、雌雄異体で卵・精子を海水中へ放出して体外で受精する。孵化後、数日間の浮遊期があり、トロコフォラ幼生からベリジャー幼生を経て着底・変態して底生生活へと移行する。

産業的に重要な中・大型種は温帯域に集中する。それらの生産国と種名は以下のとおりである。

1) 日本と韓国：クロアワビ *Haliotis discus discus* , エゾアワビ *H. discus hannai* , メガイアワビ *H. gigantea* , マダカアワビ *H. madaka* , トコブシ *H. diversicolor*

*aquatilis* が生息し、八丈島以南、九州南部の亜熱帯域にはフクトコブシ *H. diversicolor diversicolor* が生息する。

2) アメリカとメキシコのカリフォルニア半島の太平洋沿岸：産業的に重要な種は、アカネアワビ *H. rufescens* , ガマノセアワビ *H. corrugata* , クジャクアワビ *H. fulgens* , スルスミアワビ *H. cracherodii* で、他に *H. sorenseni* が生息する。

3) オーストラリア南部：産業的に重要な種は、*H. rubra* , *H. laevigata* , オーストラリアトコブシ *H. roei* の3種である。他に マルアワビ *H. cyclobates* , ミツウネアワビ *H. scalaris* が生息する。

4) ニュージーランド：ヘリトリアワビ *H. iris* が漁獲される。

5) 南アフリカ共和国：ミダノアワビ *H. midae* が産業的に重要である。

6) その他の海域においては、オマーン首長国連邦の *H. marie* , イギリス, チャンネル諸島およびその周

表 1-1-1 アワビ類の主要生産国の漁獲量 単位トン (FAO 漁獲統計)

年	日 本	韓 国	米 国	メキシコ	オーストラリア	ニュージーランド	南アフリカ
1970	6,500	400	1,300	6,700	6,100	600	1,900
1971	5,700	700	1,300	6,400	7,700	1,500	1,200
1972	5,800	1,000	1,400	5,400	8,000	700	900
1973	5,800	2,400	1,400	4,700	6,400	800	900
1974	4,971	518	1,177	6,062	6,032	439	790
1975	5,416	568	975	6,407	3,567	503	1,078
1976	5,655	622	806	6,447	3,852	562	1,037
1977	5,203	606	1,036	6,043	6,314	768	736
1978	5,377	496	1,165	4,550	5,058	581	799
1979	4,853	661	1,326	3,723	5,636	538	735
1980	4,878	638	444	2,794	6,403	747	739
1981	4,706	690	744	1,770	6,823	1,184	733
1982	4,607	535	2,644	1,528	7,651	849	727
1983	4,578	335	1,978	1,110	6,146	1,202	660
1984	3,898	285	2,044	1,070	8,481	1,532	656
1985	4,580	366	502	1,132	7,679	886	961
1986	4,511	466	368	1,262	7,100	830	683
1987	4,189	319	500	1,502	6,700	1,283	680
1988	3,913	278	1,308	1,992	6,800	1,209	676
1989	3,571	336	1,287	2,321	5,464	1,077	562
1990	3,353	344	403	3,655	5,132	1,228	624
1991	3,066	376	267	2,849	5,152	1,294	573
1992	2,496	320	325	3,132	5,029	1,481	738
1993	2,353	361	223	2,180	4,668	1,099	561
1994	2,154	281	213	1,536	4,673	1,080	586
1995	1,970	260	179	1,227	5,208	1,280	615
1996	1,928	188	127	1,075	5,425	1,020	735
1997	2,206	214	102	924	5,240	1,180	330
1998	2,255	71		706	5,247	1,300	524
1999	2,091	79	8	574	5,593	1,170	481

辺海域のセイヨウトコブシ *H. tuberculata*, アラスカおよびカナダのカムチャッカアワビ *H. kamtschatkana* などが産業的に利用されている。

アワビ類の漁業は、我が国に限らず地域や国の産業振興および経済活動に重要な役割を担っている。漁獲量が1,000トンを超えたことのある主要生産国の漁獲量についてFAOの統計(1970～1999)を表1-1-1に示した。

1) 日本の漁獲量は、1970年に6,500トンに達したが、その後漸減傾向を示し、1999年には2,100トンまで減少した。1990年代の漁獲量の平均値は2,400トン、変動係数(CV)は19.7%であった。韓国では1973年に2,400トン漁獲された後、1997年には214トン、1999年には79トンへと減少した。1997年の漁獲量の50%は朝鮮半島で漁獲されるエゾアワビ、残りは済州島で漁獲されるトコブシである(朴 哲源博士、私信)。

2) アメリカの漁獲量は、1980年代前半に2,000トン前後であったが、1990年以降500トン以下に、1997年には102トンまで減少した。カリフォルニア州では1998年から禁漁の措置がとられている(Seafood NIC Home Page)。また、メキシコの漁獲量は、1970～1977年には4,700～6,700トンに達したが、1984年には1,100トンに減少し、1989～1993年に2,200～3,700トンまで回復したが再び減少し、1999年には574トンであった。

3) オーストラリアでは、1977～1988年に5,100～8,500トン漁獲された後、1989年以降、ほぼ5,000トン台の漁獲量を維持している。タスマニア州、南オーストラリア州西部海域ならびに西オーストラリア州南東海域では1985年から個別譲渡可能割当量(ITQ)制が導入された(Prince & Nash 1992, Shepherd 1992, Joll & Penn 1992)。本制度は1986年に西オーストラリア州南西海域(Joll & Penn 1992)、1988年にビクトリア州(McShane 1992b)、1989年にニューサウスウェルズ州(Hamer 1992)、そして1990年には南オーストラリア州全域(Shepherd 1992)においても導入された。1989～1999年の年漁獲量は、平均5,200トン、CVは5.7%で安定している。

4) ニュージーランドでは、1984年に1,500トン漁獲されたが、1986～1987年からITQ制が導入された(Schiel 1992)、その後1999年までの漁獲量の平均値は1,200トン、CVは10.3%で漁獲量は安定している。

5) 南アフリカ共和国では、1970年に1,900トン漁

獲されたが、1984～1985年には660トンに減少した。1986年から許容漁獲量(TAC)制の導入により総漁獲量は640トンに制限され(Tarr 1992)、以後1999年までの漁獲量の平均値は598トン、CVは18.2%である。

6) オマーン首長国連邦の漁獲量は、1990年に116トンに達したが、その後減少し1999年には29トンであった。

カナダで漁獲の大半を占めるブリティッシュコロンビア州では、1977年から1978年に428～433トン漁獲されたが、1978年から総量規制(quota)が実施された。1980年代の割当て量は47トンであった。(Farlinger & Campbell 1992)。しかし、1992年には30トンまで減少したため、1993年以降は全面禁漁となっている(Seafood NIC Home page)。フィリピンでは1995年に483トン、1999年に282トン漁獲された。

このようにアワビ類の生産国いずれも、過去において現在よりも漁獲量は多かった。

アワビ類は寿命が長く、成長率が低い資源特性を持つことが知られている。ヘリトリアアワビは60年(Schiel 1992)、ガマノセアワビは50年、クジャクアワビは34年(Tutschulte & Connell 1988)、スルスミアワビは30年以上(Blecha *et al.* 1992)、*H. laevigata*は20年(Shepherd & Baker 1998b)の寿命を持つ。日本産アワビ類では、クロアワビが10年(市来 1980)、マダカアワビが19年(藤井ら 1970)などが知られている。大部分のアワビ類の成長は、最初の4～5年間は著しいが、その後は緩慢になるので殻長20cm以上になることは希である。アワビ属で世界最大とされるアカネアワビ(Cox 1962)でも、最大殻長は298.6mm(Tegner *et al.* 1992)である。また、死亡率は若齢時に高く、成熟年齢に達すると低下する(Shepherd & Breen 1992b)ので、年齢組成は高齢に偏る場合が多く(Clavier & Richard 1982)、重量としての資源量は、個体数が少ない割には大きい。

アワビ類は、海士(潜水漁業者)が容易に漁獲できる水深に生息し、移動範囲が狭いのに加えて単価が高いため、漁業者の自己規制が働きにくく(Tegner 1989)、容易に乱獲される。1989年からほぼ3年ごとに開催されている国際シンポジウム「アワビの生物学・漁業と増養殖に関する国際シンポジウム」では、生産国のアワビ資源の現状、資源回復、再生産関係などアワビ類の資源特性について論議され、有効な資源管理方策について国際的に関心が高い(Breen 1992)。

日本ではアワビ類が古くから漁獲対象となっており、資源管理および資源造成の立場から多くの研究が行われてきた。特に、人工種苗を移植して資源を補強しようとする研究は、乱獲により減少した地域へ天然種苗の移植を契機に開始されている。特に、成熟・産卵、発生と飼育管理に関する種苗生産技術は、世界にさがけて開発されている（猪野 1952, 菊地・浮 1974a, 1974b, Uki *et al.* 1986, 關 1997）。1961年から国の研究助成事業として「アワビ種苗生産技術研究」が開始され、1962年の各県水産試験場・水産研究所の担当者による「アワビ種苗生産技術研究会」の結成は、全国の情報網の整備とその後の日本のアワビ類研究の基盤が形成されたという点で意義深い。

種苗生産技術の展開と同時に資源と漁業に対する理解を深め、生態および漁場造成などの増殖技術の展開に必要な研究課題に取り組んだ国の研究助成事業「磯根資源調査」が1966～1971年に行われ、「磯根資源とその増殖 1 - アワビ」(都道府県水産試験場磯根資源調査研究グループ 1972) にまとめられた。

種苗生産技術は、全国各地に建設された栽培漁業センターで種苗生産事業として、また、増殖技術や種苗放流技術は栽培漁業として技術普及が図られた。そして、1980年代以降には産業的規模で資源を補強する放流事業が展開されている。しかし、種苗の大量放流が漁獲量を押し上げていないことから、1985～1990年に放流種苗をこれまで以上に効果的、経済的に活用する技術開発を目的とした水産庁の補助事業「放流漁場高度利用技術開発事業」が実施され、「アワビ種苗放流マニュアル」(青森県ら 1990)としてまとめられた。しかし、アワビ類種苗の大量放流は資源の増大を図るために実施されているが、漁獲量の減少を食い止めることはできなかった。さらに、移植した種苗を再捕する事業として採算性のみが追求され、天然資源への添加はなされていない状況が続いている。アワビ類の生態学的な知見がないまま大量放流を継続していることは重大な問題であるとの指摘もなされている（關・佐野 1998）。

今後、短期的な経済行為としての放流種苗の回収率のみを問題とするのではなく、長期的に再生産関係を含めてアワビ類資源を補強することが重要であると考えられる。

現在、アワビ類資源の変動要因の究明や資源評価手法の確立、ならびに漁業が資源に与える影響、さらに

資源回復の阻害要因の解明や管理手法の確立などが課題として残されている。

## 第2節 研究の目的

クローアビ、メガイアワビならびにマダカアワビは、本州千葉県以南の太平洋沿岸、九州沿岸、さらに北海道小島以南の日本海沿岸に生息するので、南方系アワビ、あるいは南方3種、暖流系アワビなどと呼ばれている。一方、茨城県以北の本州太平洋沿岸から津軽海峡を経て北海道日本海沿岸に生息するエゾアワビは、北方系アワビ、北方種、寒流系アワビなどと呼ばれている。

北方系アワビの漁獲量は、1970年から1990年にかけて3,000トンから400トンに減少した後、1990年代には増加に転じ、1999年に約900トンまで回復した。これに対して南方系アワビは、1970～1980年代には3,000～3,500トンの安定的な漁獲量を維持したが、1990年代に激減し、1999年には1,200トンに減少した（図1-2-1）。

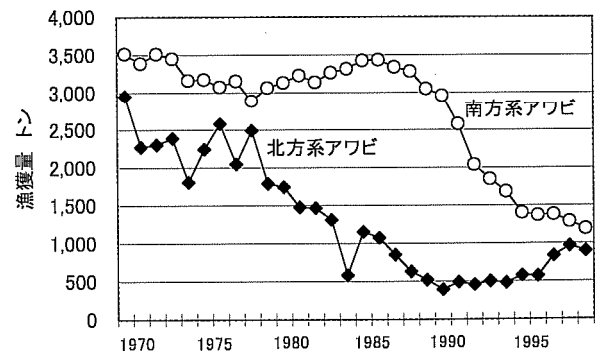


図1-2-1 1970年から1999年の日本産アワビ類の漁獲量  
南方系はクローアビ、メガイアワビならびにマダカアワビ、北方系はエゾアワビ

アワビ類資源の変動要因は、経済活動など人為的要因と環境変動など自然的要因に分けて考える必要がある。人為的要因によるのであれば、需要に満たない漁獲量であるので南方系アワビも北方系アワビも資源は類似の減少傾向をたどると考えられる。しかし、1970～1999年における南方系アワビと北方系アワビとの漁獲量の動向が異なることは、それぞれ別の環境変動の影響を受けていた可能性がある。

1990～1999年における南方系アワビの漁獲量を図1-2-2に示した。兵庫県の漁獲量は、島本信夫博士（兵庫水試、私信）によれば、約10%が日本海沿岸で

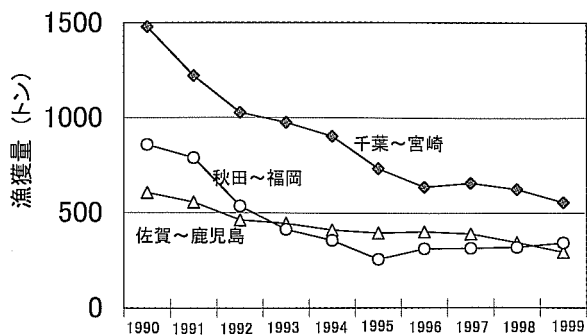


図 1-2-2 1990～1999年の南方系アワビの漁獲量の変化  
千葉～宮崎（太平洋沿岸）、佐賀～鹿児島（九州東岸）ならびに秋田～福岡（日本海沿岸）兵庫県の漁獲量は日本海沿岸の約10%を含むが全て太平洋沿岸に含めた。

漁獲されているとのことであるが、すべて太平洋に含めた。南方系アワビは広範囲にわたり、共通した減少傾向が認められた。南方系アワビは黒潮および対馬暖流の影響の強い水域に生息するので、暖流による環境変動が資源変動に関与すると考えられる。漁獲量が資源水準に比例し、共通する環境要因が作用するとすれば、南方系アワビの漁獲量変動は、一生産県あるいははるかに狭い水域の漁獲量変動にも反映すると考えられる。1980～1999年の日本と徳島県の南方系アワビの漁獲量は有意な正の相関 ( $r=0.770$ ,  $p<0.05$ ) が認められ、変動のパターンは一致する (小島 未発表)。さらに、徳島県の南方系アワビの主要生産水域である由岐町阿部地先の1978～1999年の漁獲量は9.4～31.6トンで、そのうちクロアワビが56～86% (平均72%) を占める。1980～1999年の日本の南方系アワビ漁獲量と阿部地先のクロアワビ漁獲量の相関係数は $r=0.845$ で、5%水準で有意な相関が認められる ( $t=6.70$ ,  $p<0.05$ ) (小島 未発表)。したがって、阿部地先のクロアワビ資源の変動要因の解析や資源回復に関する研究は、南方系アワビ生産県全体にも敷衍できると考えられる。なお、クロアワビは南方系アワビの漁獲量の50%強を占め、単価が最も高く、最も重要な資源である。徳島県ではクロアワビが漁獲の60%を占める最重要種 (青森県ら1990) であり、放流種苗の大半を占めている。

南方系アワビ生産県の総種苗放流数は、1980、1990ならびに1999年に、それぞれ480万、1110万ならびに1340万個体に増加している。しかし、1990年代には種苗放流数が増加したにもかかわらず漁獲量は減少

し、放流による資源補強効果は認められない。資源が増加しない要因として、放流したクロアワビ種苗の生残や死亡、食性や成長などを同一水域に生活する天然貝と比較して検討する必要がある。また、放流貝の死亡にはサイズ従属性が認められ、殻長30～40mmで放流すれば高い回収率が期待される (井上1976)。資源や再生産を補強するためには、サイズ従属性の現れる原因、生残の実態、放流貝の死亡原因や食性などに関連する環境への馴化過程、成長と成熟過程、天然貝との産卵の同調性を明らかにする必要がある。

前述のとおりアワビ属の産業種は、いずれも生物学的・生態学的な特性と漁業形態および経済的な理由から常に乱獲される可能性を内在している。乱獲には生物学的・生態学的要因が関連するので、乱獲を防止するには種ごとにその特性を理解する必要がある。筆者の潜水観察から南方系アワビの昼間の「すみ場」(付着場所)を生活段階ごとに概観すれば、変態後サンゴモが優占する転石表面を生活域とする期間、転石下面や岩の狭い隙間に「すみ場」を形成する期間、岩石の表面を「すみ場」とする期間の3期に分けられる。マダカアワビとメガアワビは成熟年齢に達すると岩石の隙間から表面へ移動する個体が現れ、高齢個体は岩石の表面に「すみ場」を形成する (小島 未発表)。クロアワビは高齢になっても多くの個体が岩石の隙間に「すみ場」を形成する。すなわち、最終生活期の「すみ場」を岩礁域の隙間とするか、隙間から露天へ移すかは種の生態的特性により決まる。

クロアワビは転石域に多く (田中1988)、成長に伴い狭い隙間に潜む個体が増加するため漁獲率が低下し (井上1976)、以後終生にわたり岩礁域の隙間で生活するために漁獲の対象とはされない「潜在資源」 (井上ら1985) が存在する。このため、クロアワビの資源評価法には、従来から多く報告されているCPUEを用いた資源解析法は、その成立要件を満たさないと判断される。そこで本研究では、資源管理を実施する上から本種の生態や海士漁業の特性に基づいた資源評価法の構築を検討する。資源管理に必要な漁獲率、漁獲係数の検討、親子関係の解明など、新たな資源解析法を用いて本種資源の諸特性を解析する。また、1990年代の資源低下の要因や資源回復の阻害要因を解明し、再生産関係に基づいた資源管理方策について検討し、その結果を提示する。



第3節 調査水域の概況

南方系アワビは地理的に広範囲に分布するので、水域による生息環境は異なる。分布域の無機環境の代表として最低水温と最高水温の範囲を示すと、千葉県鴨川市地先で13.0℃～24.2℃(石田・田中1983)、同県千倉町地先で14.3℃～24.2℃(田中1988)、長崎県宇久島で14.1℃～27.2℃(市来ら1977)、新潟県粟島で10℃以下(2～4月)～25～27℃(9月)(土屋1979)、秋田県男鹿市戸賀湾で10℃以下～25℃(加藤・佐藤1973)などで、分布域の南で最高・最低水温ともに高い。千葉県から太平洋沿岸を経て、九州南端を回って長崎県に至る九州南西岸にかけては冬季の水温差は10℃以下と少ないが、日本海中・北部では10℃以上となる。

本研究においてクロアワビの調査を行った徳島県沿岸の位置および海洋観測定点(KA, E13, E12およびO7)を図1-3-1に示した。海洋観測定点の水温の季節変化を図1-3-2に示した。冬季の最低水温と夏季の最高水温の範囲は、KAで9.2～25.9℃, E13で12.8～26.6℃, E12で13.6～26.9℃ならびにO7で16.4～27.1℃であり、南下するにつれて水温は上昇し、南方系アワビの全分布域の水温範囲の傾向とおおむね一致した。徳島県海部郡沿岸は、紀伊水道から南下する瀬戸内海水と黒潮分岐流の影響が強い水域で、両水塊

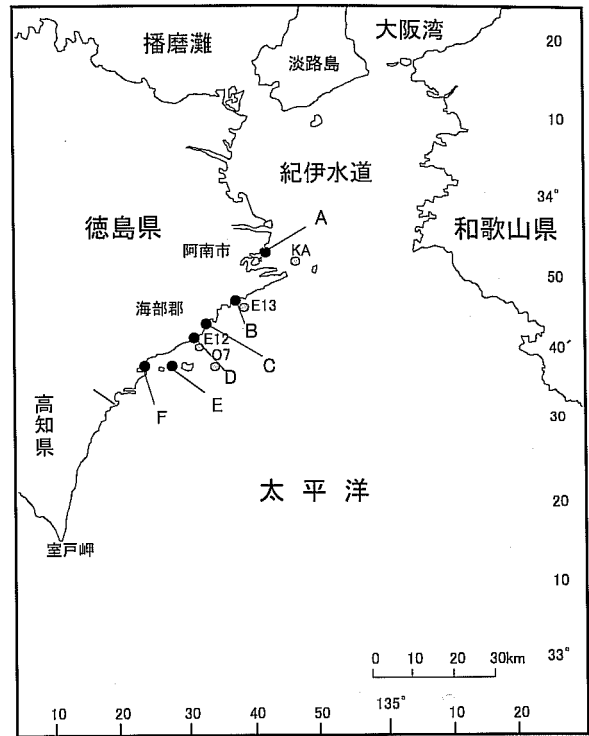


図1-3-1 クロアワビの調査場所(●)および水温調査定点(●)

調査場所:A:阿南市橘湾長島,B:由岐町阿部,C:日和佐町,D:牟岐町オオバ,E:牟岐町津島,F:海南町浅川  
水温調査定点:KA(橘湾沖),E13(由岐町阿部沖),E12(牟岐町沖),O7(牟岐町大島沖)

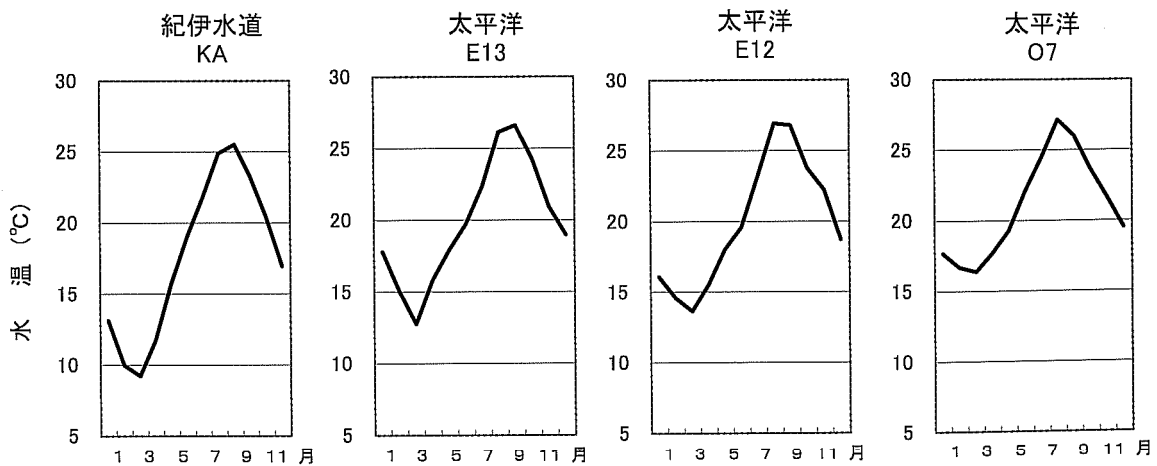


図1-3-2 徳島県海部郡沿岸の海洋観測定点における水温の季節変化

観測は毎月1回、徳島県水産試験場の漁業調査船「とくしま」による。観測定点の位置は図1-3-1参照、水温はクロアワビの調査を行った期間を含む調査水域に最も近い観測定点の3～4年間の平均値を示す。

紀伊水道 KA は1979年11月～1983年11月の平均値、太平洋 E13 は1984年11月～1988年11月の平均値、太平洋 E12 は1982年11月～1985年12月の平均値ならびに太平洋 O7 は1984年4月～1992年4月の平均値。

の動きが水温の南北差をもたらす原因と考えられる。

エゾアワビおよび南方系アワビは大型褐藻を主な食物とする(猪野 1952)。谷口(1997)は、日本沿岸のアラメ、カジメ、アントクメ属褐藻の地理的分布をまとめた。それによるとアラメ *Eisenia bicyclis* は岩手県南部の広田湾から、四国南岸を除き、瀬戸内海を含む太平洋全域、九州南端から西岸を経て日本海では島根県と鳥取県の境界あたりまで分布する。カジメ *Ecklonia cava* は千葉県から九州東部までの太平洋沿岸と九州北部に分布する。ツルアラメ *E. stolonifera* は北海道南西部にある渡島小島から九州北岸まで分布し、日本海特産種とされる。クロメ *E. kurome* は神奈川県から九州沿岸にかけて、日本海沿岸では新潟県南部から九州北岸にかけて分布し、山形県鶴岡市でも生育が確認されている。こうしたアラメ・カジメ属の分布を含め、南方系アワビの生息域の植生を以下に概観する。千葉県乙浜・川口では水深 6 m 以浅はアラメを主体にヒバマタ目褐藻、緑藻チャシオグサ *Cladophora wrightiana*、紅藻キントキ *Prionitis angusta* などが生育する(田中 1988)。同県白浜町沿岸の水深 16m にアラメ・カジメが生育する(田中ら 1986)。静岡県下田市地先では、水深 3.5m にアラメ群落、水深 5m ではアラメ・カジメの混生群落が認められ、カジメ群落は水深 15m まで形成される(岩橋 1968)。山口県見島沖八里ヶ瀬では、水深 20~25m にカジメ群落が形成され、ヒマバタ目褐藻、褐藻アオワカメ *Undaria peterseniana*、ウミウチワ *Padina aroborescens*、緑藻ミル *Codium fragile* などが同所的に生育する(藤井ら 1970)。新潟県粟島では、水深 1m に褐藻ワカメ *Undaria pinnatifida*、水深 1~15m にヤツマタモク *Sargassum patens* を中心とするヒバマタ目褐藻群落形成される(土屋ら 1980)。徳島県の南方系アワビの漁獲量が多い水域では、水深 0~5m まで、直径約 1m 以上の転石や岩盤にアラメが繁茂し、オオバモク *Sargassum ringgoldianum* が混生する。水深 5~10m にはアラメとカジメが混生し、水深が増すとカジメが増加する。水深 10m 以深はカジメのみが分布する(谷口ら 1989)。徳島県における海藻の群落構造は、水深で相違がみられるものの千葉県や静岡県伊豆半島(岩橋 1968, 田中ら 1986, 田中 1988)に類似すると判断される。なお、水深 10~16m の岩に近接した砂質海底にはアラメ・カジメなどの流れ藻が集積する。水深 2~5m の砂質域にはアラメを中心とする流れ藻が認められる。また、

転石下や転石の隙間に引っかかった流れ藻も認められる。

アワビ類が生息する水域は、岩礁と砂礫とが交互に組み合わさって構成され、磯浜と呼ばれることがある(西村 1974)。徳島県海部郡沿岸においても、海岸から突出した岬あるいは岩礁列と砂礫の浜の繰り返しにより構成される。典型的な磯浜の構造は、海岸線に沿って岬から浜への移行途中に転石域がみられる。転石域は岬に近づくと岩盤海底が増し、砂浜に近いところでは砂質海底の面積が増加する。しかし、岬に近くとも狭い砂質域が、また砂浜に近くとも岩盤の露出する場所もある。由岐町阿部地先では水深約 5m まで転石が相互に接したり、重なったりする。5 m 以深には高さ 0.5~1.5m の起伏の激しい岩盤の間あるいは堆積砂の上に転石が存在する。水深 13~14m 以深から砂質海底が広がり 15~16 m まで高い岩盤の隆起部や数 10cm~数 m の転石が散在する。岩盤や大型転石には棚、溝や割れ目があり、その下部は砂に埋没している。

千葉県七浦沿岸の水深 3~8 m は転石と礫で構成され、クロアワビが多く生息する。水深 10m には礫や砂が堆積した窪地があり、その沖合の隆起した岩礁にはメガイアワビとマダカアワビが多く生息し、水深 22 m 付近まで岩礁が続いている(田中 1988)。徳島県の転石域から沖の砂質海底までは、底質の分布水深は異なっているが、千葉県の海底構造に酷似し、水深 5 m までの転石域にクロアワビが、それ以深の水深 15~16m までの岩礁にメガイアワビとマダカアワビが多く生息する。

本研究ではメガイアワビとマダカアワビの両者を指す場合、方言であるアカアワビを用いる。また、アワビ属の複数種の呼称としてアワビ類を用いる。

## 第2章 研究史

アワビ類は沿岸漁業の重要資源であり、主要な生産水域では漁獲量動向が地域経済に大きな影響を与える(小島・山中 1983, Tegner 1989, Guzman del Proo 1992)。そのため、アワビ類の生物学的・生態学的調査、漁業管理、放流種苗による資源添加、資源解析などアワビ類資源の維持や回復に関する調査研究が数多く行われている。以下、本論の項目に沿って研究史の概要を述べる。

### 第1節 生態学的研究

アワビ類の成熟・産卵期は、再生産と加入や成長と個体群変動、資源管理等の基本となるので多くの研究がある。産卵期に関する研究は次の通りである。カリフォルニア沿岸のアカネアワビ *H. rufescens* (Young & DeMartini 1970)、南オーストラリア産のオーストラリアトコブシ *H. roei* とミツウネアワビ *H. scalaris* (Shepherd & Laws 1974) は、周年に亘って連続的に産卵する。茨城県沿岸のエゾアワビ(猪野・原田 1961) は、10～12月の主産卵期と4～6月の2回の産卵期が推定されている。千葉県川口沿岸のクローアワビ(田中 1988) は、10月下旬～1月下旬のほか年に4月頃産卵する可能性が示唆されている。スルスミアワビ *H. cracherodii* (Leighton & Boolootian 1963) は、夏と春に産卵すると推定され、南アフリカ沿岸のミダノアワビ *H. midae* (Newman 1967) は、生息場所により1回あるいは2回の産卵期があると報告されている。ヨーロッパ沿岸のセイヨウトコブシ *H. tuberculata* では、卵巣に卵径 100  $\mu$  m 以下の卵が周年認められるが、産卵期は8～9月である(Hayashi 1980a)。オーストラリア沿岸の *H. laevigata* およびマルアワビ *H. cyclobates* の産卵期は春から夏であるが、ビクトリア州からタスマニア州に分布する *H. rubra* は産卵期に場所間で異なること(Shepherd & Laws 1974) が報告されている。千葉県沿岸のトコブシの産卵期は6～11月で、夏季が盛期である(大場 1964)。メガアワビとマダカアワビは10～12月の産卵期にのみ生殖巣が成熟し、この時期を過ぎれば翌年秋頃まで性別の判定さえ困難であることが報告されている(猪野・原田 1961)。クローアワビは、2回の産卵期が推定されている前述の千葉県の一部を除く他の分布域において、生殖巣の成熟を確認

できるのは10～12月に限られることが報告されている(猪野・原田 1961)。また、クローアワビの産卵期は、千葉県では分布の北部で早く、南下するにつれて遅くなる(田中 1988)。他の水域の産卵期は、徳島県阿部と日和佐沿岸で10～12月(小島 1976)、鹿児島県甕島で10月上旬～12月中旬(瀬戸口 1963)、新潟県粟島で10月下旬～12月(土屋 1979)、秋田県戸賀湾で10月中旬～11月中旬(加藤・佐藤 1973)と報告されている。産卵期がほぼ10～12月にあるミダノアワビ(Newman 1969) やセイヨウトコブシ(Hayashi 1980a) は、成熟過程が水温に依存すると報告されている。しかし、水温と成熟・産卵の関係が明らかにされているのはエゾアワビだけであり、12時間単位の明暗周期とコンブの飽食飼育により、7.6°C を越える積算温度が1,500°C を越えると完全に成熟し、産卵が可能となる(菊地・浮 1974a)。これに対して、南方系アワビの成熟の機構は明らかではない。

一方、配偶子の放出をもたらす無機環境条件として水温の影響などが報告されている(猪野 1952, Young & DeMartini 1970, 石田・田中 1983)。エゾアワビに関しては台風通過にともなう強い流動環境によって放卵、放精が誘起されることが詳細に観察されている(Sasaki & Shepherd 1995, 佐々木 2001)。しかし、他の種については明らかにされていない。

ミダノアワビ(Newman 1967)、セイヨウトコブシ(Hayashi 1980a)、ならびにクローアワビ(石田・田中 1983)の卵巣内の卵径組成は多峰型であり、1産卵期内に1回以上産卵することが示唆されている。抱卵数についてはミダノアワビ(Newman 1967)、殻長100～150mmのクローアワビ(石田・田中 1983)、エゾアワビ(佐々木 2001)、セイヨウトコブシ(Hayashi 1980a)、*H. laevigata* (Shepherd *et al.* 1992b) などについて明らかにされている。*H. laevigata* の抱卵数が場所により異なるのは、食物供給、海水流動、ならびにすみ場の関与に加えて、遺伝的影響も無視できないとされている(Shepherd *et al.* 1992b)。

アワビ類の摂食量と食物の種類は、産卵個体群動態に影響を与える(Cox 1962, 酒井 1962a, Leighton & Boolootian 1963)。したがって、資源管理するためには明らかにしなければならない基本的な研究課題の一つである。アワビ類が摂食する食物は種あるいは成長段階によって異なることが知られている。殻長2～3mmのセイヨウトコブシ(Crofts 1929)、殻長5～

10mmの*H. laevigata*ならびにミツウネアワビの胃内から石灰紅藻が観察され、殻長10~20mmの*H. laevigata*およびミツウネアワビは成長に伴って紅藻カギケノリ的一种 *Asparagopsis* sp. および褐藻 *Lobospira* sp. の割合が増加すること (Shepherd & Cannon 1988) が明らかにされている。北海道礼文島沿岸の殻長5~25mmのエゾアワビにおいて、0+歳の胃内物から珪藻、砂粒の他に緑藻、褐藻、紅藻が若干認められ、1+歳では海産種子植物のスガモ *Phyllospadix iwatensis*, 褐藻クロガシラ、紅藻フジマツモ *Neorhodomela aculeata*, イワノカワ、サンゴモ科数種の他に、海綿動物、原生動物、ヒドロ虫類、甲殻類、砂粒が認められている (富田・田沢 1971)。

多くのアワビ類は発育段階にともなって食性を変えることが知られている。*H. laevigata* では殻長20mm、ミツウネアワビでは殻長14mmで食性が変化する (Shepherd & Cannon 1988)。クロアワビでは殻長約20mmで満1歳に達し、分布の拡大に対応して単細胞藻類とデトリタス食から多細胞藻類食へと食性が変化すると報告されている (Kiyomoto & Yamasaki 1999)。南オーストラリアのマルアワビ、*H. laevigata*, オーストラリアトコブシ *H. roei*, *H. rubra* ならびにミツウネアワビの胃内容物は種あるいは季節によっても異なる (Shepherd 1973)。マルアワビは流れ藻を摂食するが、流れ藻が少ない場合は表在底生藻類を摂食する。*H. laevigata* は冬季には主に紅藻を摂食するが夏季には特定の褐藻や海産種子植物 *Posidonia* sp. を利用する。オーストラリアトコブシは紅藻オバクサ属の一種 *Pterocladia* sp. を好み、*H. rubra* は生息場所により食物が異なるが、海産種子植物 *Posidonia* sp. も摂食する。ミツウネアワビは紅藻を中心に摂食する。いずれの種も紅藻を好んで摂食するが、紅藻が生育していなければ他の食物も利用する (Shepherd 1973)。オーストラリア産アワビ類が紅藻に強い嗜好性を示すのは、褐藻に含まれる摂食阻害物質であるポリフェノールを忌避することに関連すると考えられている (Shepherd & Steinberg 1992, Foale & Day 1995)。セイヨウトコブシは紅藻ヌメハノリ属の一種 *Delesseria* sp., カザシグサ属の一種 *Griffithsia* sp. などの紅藻を好む (Crofts 1929) と報告されている。しかし、日本産アワビ類にとって紅藻の栄養的価値は低く (猪野 1952, Uki et al. 1986), 主要な食物は褐藻の流れ藻であることが知られている。日本のアワビ類の食物について多数の報告がある。岩

手県産エゾアワビの食物は、褐藻チガソイ *Alaria crassifolia*, イソガワラ *Ralfsia fungiformis*, ワカメ, 紅藻フジマツモ, ヒドロ虫類, カイアシ類, 有孔虫 (殖田・岡田 1939) であり、礼文島産エゾアワビ (殻長33~47mm) は、褐藻アミジグサ *Dictyota dichotoma*, イソガワラ, 紅藻イソムラサキ *Symphocladia latiuscula*, フジマツモ, イトグサ属の一種 *Polysiphonia* sp. を食物とする (富田・田沢 1971)。千葉県産マダカアワビはアラメ, スガモ, 珪藻, 有孔虫を, 三重県国崎, 答志, 田曾沿岸産マダカアワビ, クロアワビ (殻長75~125mm) ならびにメガイアワビはアラメ, ホンダワラ *Sargassum fulvellum*, タバコグサ *Desmarestia tabacoides* を, 船越ではアラメを, 尾鷲, 長島ではアラメ, アミジグサ, ホンダワラ, スガモをそれぞれ摂食する (殖田・岡田 1939) ことが報告されている。また, 伊豆半島のアラメ・カジメ群落内において, クロアワビ (殻長33~169mm), メガイアワビ (殻長43~151mm) ならびにマダカアワビ (殻長42~71mm) は, いずれも主に漂着したアラメ, カジメを摂食する (野中・岩橋 1969) とされ, クロアワビの胃内容物として褐藻ではアラメ, クロガシラ属の一種 *Sphacelaria* sp., 紅藻ではイトグサ属の一種, サンゴモの一種, 珪藻として *Archnoidiscus* sp., 動物ではキクスズメ, 多毛類, カイアシ類の碎片, 砂粒など (猪野 1952) が観察されている。一方, アラメ・カジメが分布しない新潟県粟島沿岸のクロアワビ (殻長105~171mm) は, 2~6月にワカメ, 5~1月にホンダワラ類を摂食すること (土屋ら 1980) が報告されている。日本産アワビ類は成長すると主にアラメ・カジメなど大型褐藻を摂食ようになる。エゾアワビの生産量はアラメ海中林の生産力に依存することが報告されている (Taniguchi 1991)。海外では, 南アフリカ産ミダノアワビはカジメ属とコンブ属褐藻 (Newman 1969) を, アメリカカリフォルニア産アカネアワビ *H. rufescens* はコンブ目褐藻のブルウキモ, ジャイアントケルプ, elk kelp を, ガマノセアワビ *H. corrugata* の浅所に生息する個体群は多様な藻類を摂食するが, 深所の個体群は giant kelp を, *H. sorenseni* は elk kelp, クジャクアワビ *H. fulgens* は boa kelp を主に摂食する (Cox 1962)。スルスミアワビ *H. cracherodii* はオオウキモ *Macrocystis pyrifera* (giant kelp), エゾイシゲ属の一種 *Plevetia fastigiata*, サガラメ *Eisenia arborea*, *Egregia laevigata* など褐藻を主に摂食する (Leighton & Boolootian 1963)。

Leighton & Boolootian (1963) は、摂食には付着基質表面を非選択的に「削り取る」摂食（本報告では browsing の和訳として使う）と大型藻を選択的に「かじり取る」摂食（本報告では grazing の和訳として使う）の2方法があるとした。Shepherd (1973) は小型種のマルアワビが流れ藻を捕捉する摂食方法と付着基質表面の削り取る摂食の両者を併用することを観察した。さらに、ミツウネアワビ *H. scalaris* では殻長 14mm, *H. laevigata* では殻長 20mm で表在底生生物に対する非選択的な削り取る摂食から流れ藻の選択的なかじり取る摂食へと転換するとした。エゾアワビは満1歳頃から多細胞藻類の割合が増加し、食物が成長段階により異なる（富田・田沢 1971）。殻長 33～196mm のクローアワビはアラメまたはカジメを主に摂食する（野中・岩橋 1969）。胃内容物による食物の調査では、食物の種類により消化速度が異なるので、採集時刻が問題となることが指摘されている（Foale & Day 1992）。

アワビ類の成長には食物となる海藻の量が影響をおよぼす。たとえば、大型褐藻が分布しない海域におけるスルスミアワビの成長が劣る（Leighton & Boolootian 1963）。また、エゾアワビの成長がワカメの生産量に依存していること（酒井 1962b）が報告されている。

このように、摂食した藻類が、成長や生産量に関連するので多くの藻類についてアワビ類の成長に及ぼす影響が飼育実験により調べられている。エゾアワビは褐藻、緑藻、紅藻の順に摂食量が減少する（酒井 1962a）。エゾアワビ稚貝にとってコンブ科褐藻の食物価値は高く、緑藻には食物価値の高い種と低い種が含まれ、紅藻では一般に低い種が多いという実験結果が報告されている（Uki *et al.* 1986）。ワカメやアラメなど粗蛋白質含量の多い褐藻の食物価値は高く、コケムシ類など葉上動物も成長を促進すると推定されている（浮 1981）。クローアワビ稚貝にとっての緑藻アナオサや褐藻ワカメ、ネバリモ *Leathesia difformis*、イシゲ *Ishige okamurae*、イロロ *I. sinicola*、フクロノリ *Colpomenia sinuosa* の食物価値は成長に従って変化し、殻長 20mm で一つの転換期が認められるとする報告がある（藤井ら 1986）。スルスミアワビは褐藻 *Egregia laevigata* に対する嗜好性は強いものの体重の増加をもたらさないことが報告されている（Leighton & Boolootian 1963）。クローアワビ稚貝でも貝殻の成長に比べ、軟体部重量の増加割合の低い藻類が多いとの報

告がある（藤井ら 1986）。しかし、海藻のみの飼育では天然産クローアワビ稚貝に比べ成長量が小さいので、海藻だけでクローアワビ稚貝の食性を説明できないとの指摘もある（藤井ら 1986）。

アワビ類の生息環境として、植生とともに捕食者や寄生生物の存在はアワビ類資源に影響を与えるので多くの研究者に注目されてきた。アワビ類の死亡をもたらすと推定される捕食者および寄生生物の主な一覧を表 2-1-1 に示した。アワビ類の死亡には、原生動物、海綿動物、多毛類、甲殻類、軟体動物、棘皮動物、魚類、哺乳類などの多くの分類群に含まれる多様な動物が関わっている。原生動物球虫類（Steinbeck *et al.* 1992, Haaker *et al.* 1992）やタコ類（徳島水試 1940）は個体群を激減させ、穿孔海綿属の一種 *Cliona lobata* は高齢貝の死亡との関連（Forster 1967）が指摘されている。表 2-1-1 に示したとおり、カニ類は主にアワビ類の稚貝を、またタコ類は小型、中型のアワビ類を捕食する。捕食者の種類によりアワビ類の殺傷能力に差があるとともに、これら捕食者の資源に与える影響が水域により異なると報告されている。*Cliona* 属のアワビ類におよぼす影響は種によって異なると報告されている（Shepherd 1973）。捕食者とアワビ類との関係は、アワビ類のすみ場や大きさが関与する（Shepherd 1973）と考えられている。また、アワビ類の人工種苗は、放流直後にショウジンガニ *Plagusia dentipes*、フタハベニツケガニ *Thalamita sima* の他に、巻貝類のムギガイ *Mitrella bicincta*、ウネハナムシロ *Varicinassa varicifera*、魚類のイシダイ *Oplegnathus fasciatus*、キウウセン *Halichoeres poecilopterus* などにより捕食される（門間 1972, 西村・辻 1979）。特に、軟体部に傷のある貝はより多く捕食されたと報告されている（門間 1972）。

アワビ類の生態と海士漁業との関係を理解する一助として、また適正な漁場造成や資源管理を実施するために、すみ場と分布に関する研究が行われてきた。クローアワビ（井上 1972a, 伏見・佐々木 1977, 浜野ら 1987）、メガリアワビ（宇野ら 1972）、*H. laevigata*（Shepherd 1986a）、カムチャッカアワビ（Breen & Adkins 1980）、スルスミアワビ（Blecha *et al.* 1992）などは集中分布することが報告されている。集中分布の要因として、海底のすみ場となる場所に分布の偏りがあること（井上 1972a, Shepherd 1973, 伏見ら 1974, 伏見・佐々木 1977, Sloan & Breen 1988）、あるいは産卵に関連した蟻集行

表 2- 1- 1 アワビ類の死亡に関連する捕食者と寄生物

捕食者・寄生物	研究 者	備 考
原生動物		
球虫類	Steinbeck et al(1992)	<i>H.cracherodii</i> の腎管に大量に寄生, 大量死亡原因の一つに推定された
Cococidia	Haaker et al(1992)	
海綿動物		
<i>Cliona lobata</i>	Forster(1967)	<i>H.tuberculata</i> の穿孔面積が貝殻の 70-90% に及ぶと死亡の可能性
<i>Cliona vastifica</i>	Shepherd(1973)	<i>H.laevigata</i> は <i>Cliona</i> の貝殻穿孔の影響は小さいが, 他のアワビ類は被害を受ける。貝殻がもろくなり魚類の被害を受けやすくなる。
<i>Cliona euryphylla</i>		
<i>Cliona celata</i>	Clavier(1992)	<i>H.tuberculata</i> に対する影響は少ない
多毛類		
<i>Polydora</i> spp.	Shepherd(1973)	<i>Haliotis</i> spp.( 南 Australia) の貝殻に穿孔
<i>Polydora</i> spp.	小島・今島 (1982)	トコブシ 10 個体以上の <i>Polydra</i> に穿孔されると体重が減少する
<i>Polydora</i> spp.	Clavier(1992)	<i>H.tuberculata</i> に対する影響は少ない
甲殻類		
カニ類		
<i>Cancer antennarius</i>	Cox(1962)	<i>Haliotis</i> spp. の重要な捕食者。アワビ類の生息環境にいる。被食者の殻長範囲は広い
<i>Cancer productus</i>	Tegner & Butler(1985)	コンブ科の海中林で小型のアワビ類を捕食
ショウジンガニ	門間 (1972)	放流直後のエゾアワビを捕食
<i>Plagusia dentipes</i>		
<i>Plagusia chabrui</i>	Shepherd(1973)	<i>H.roei</i> , <i>H.rubra</i> および <i>H.scalaralis</i> の稚貝を捕食
<i>Nectocarcinus tuberculosus</i>		
<i>Lomis hirta</i>	Mower & Shepherd(1988)	殻長 22-27 mm の <i>H.scalaralis</i> を捕食
<i>Paguristes sulcatus</i>		殻長 28, 40mm の <i>H.scalaralis</i> を捕食
<i>Paguristes frontalis</i>		殻長 25, 32 mm の <i>H.scalaralis</i> を捕食
<i>Megametope carinatus</i>		殻長 15-19 mm の <i>H.scalaralis</i> を捕食 これらの 4 種による被害は少ない
フタバベニツケガニ	西村・辻 (1979)	放流したクロアワビ人工種苗を夜間に捕食
<i>Thalamita sinra</i>		
ベニツケガニ	林 (1988)	クロアワビ稚貝 (室内実験)
<i>Thalamita prymna</i>		
ヒツメガニ		
<i>Etisus electra</i>		
イセエビ類		
<i>Panulirus interruptus</i>	Tegner & Butler(1985)	移動中のアワビ類を捕食, また間隙に潜むアワビ類を攻撃
軟体動物		
巻貝類		
ムギガイ	門間 (1972)	軟体部に傷のある放流後のエゾアワビを捕食
<i>Mitrella bicincta</i>		
ウネハナムシロ		
<i>Tritia varicifera</i>		
<i>Thais baileyana</i>	Shepherd(1973)	<i>H.rubra</i> , <i>H.scalaralis</i> の稚貝の殻に穿孔して捕食
<i>Pleuroploca australasia</i>		稚貝を捕食

表2-1-1 つづき

捕食者・寄生物	研究者	備考
<i>Ceratostoma nuttalli</i>	Tegner & Butler(1985)	稚貝の貝殻に穿孔して捕食
タコ類 <i>Octopus spp.</i>	徳島水試 (1940)	タコ資源が増加し、アワビ類漁獲量が減少
<i>Octopus bimaculatus</i> <i>Octopus bimaculoides</i>	Pilson & Taylor(1961) Tegner & Butler(1985)	<i>H.fulgens</i> , <i>H.cracherodii</i> の殻を穿孔後に捕食 小型から中型サイズのアワビ類にとって重要な捕食者
<i>Hapalochlaena maculosa</i> <i>Octopus findersi</i>	Shepherd(1973)	稚貝を捕食、捕食者としての重要性は低い
<i>Octopus vulgaris</i>	Guerra & Nixon(1987)	<i>H.tuberculata</i> を捕食
棘皮動物 <i>Astrometis sertulifera</i> <i>Pisaster spp.</i>	Tegner & Butler(1985)	アワビ類の生息域にいる 稚貝を捕食する重要な捕食種 移植時に弱ったアワビ類を捕食
ヤツデヒトデ <i>Coscinasterias acutispina</i>	林 (1988)	クロアワビ稚貝を捕食 (室内実験)
魚類 エイの類 <i>Myliobatis australis</i> <i>Dasyatis brevicaudata</i>	Shepherd(1973)	<i>H.cyclobates</i> , <i>H.laevigata</i> , <i>H.rubra</i> の70-80mm の若齢貝
ウミタナゴ <i>Ditrema temmincki</i>	木下 (1934)	殻長 5-10mm のエゾアワビ (丸呑み)
イシダイ <i>Oplegnathus fasciatus</i>	西村・辻 (1979)	放流直後のクロアワビ人工種苗
ベラ科 <i>Pseudolabrus tetricus</i> <i>Pictilabrus laticlavus</i> キューセン <i>Halichoeres poecilopterus</i>	Shepherd(1973) 西村・辻 (1979)	<i>H.rubra</i> , <i>H.scalar</i> 放流直後のクロアワビ人工種苗
クロガシラカレイ <i>Pleuronectes shrenki</i> *	木下 (1936)	殻長 2.0 ~ 3.4 c mのエゾアワビ (丸呑み)
<i>Scorpaenichthys marmoratus</i>	Cox(1962) Hines & Pearse(1982)	最大殻長 125mm までのアワビ類を丸呑みする
メバル属 (ソイ) <i>Sebastes sp.*</i>	猪野 (1966)	最大殻長 4 c m (丸呑み)
オニカジカ <i>Enophrys diceranus</i> *	木下 (1936)	殻長 2.3 ~ 3.3mm のエゾアワビ (丸呑み)
哺乳動物 ラッコ <i>Enhydra lutris</i>	Hines & Pearse (1982)	成熟サイズのアワビ類を捕食

\* は、学名を中坊徹治編 (1993) 日本魚類検索。東海大学出版会, pp.1474. に従ったことを示す。

動があること (宇野ら 1972, Shepherd 1986a, Breen & Adkins 1980) が推定されている。Shepherd (1986a) は *H. laevigata* の分布が、産卵期以外にはランダムな傾向が強く、未成熟個体は蝸集性を示さないことから、蝸集は配偶子放出の同調性と受精率を向上させるためであると推定した。また、Breen & Adkins (1980) は、カムチャッカアワビが産卵期にすみ場に近い岩の高所に蝸集する行動も受精率を高めるためであるとした。

海士 (海女を含む) が操業する生息密度の高い場所は、「あじろ」や「あなば」と称され、「あじろ」からほとんどを漁獲しても、一定期間後に生息密度が再び高くなることが明らかにされている (井上 1972a, 宇野 1976)。漁獲後に回復する「あじろ」の個体は、同じ「あじろ」の漁獲できない場所にいる個体に由来し (野中ら 1969c)、海底地形と個体数の回復速度の関係や、個体がすみ場を選択する行動について検討されている (井上 1972a, 1972b, 1972c, 1972d)。海士はアワビ類の蝸集する場所を熟知し、順次生息密度の高い場所へ移動して漁獲する (井上 1972a, Prince 1992, Shepherd & Rodda 2001)。しかし、このような漁獲により蝸集規模が小さくなることも報告されている (Shepherd & Partington 1995)。

前述のとおり、多くのアワビ類の成熟過程や産卵期が生息域の水温変動に密接に関連すると報告されている。クロアワビについても成熟過程と産卵期が水温変動とどのような関係にあるのかを明らかにする必要がある。また、殻長 100mm 以上のクロアワビの抱卵数は報告されているが、殻長 100mm 以下の産卵数、産卵年齢、ならびに一産卵期内の産卵回数など再生産機構の基本的な知見が十分に得られていない。アワビ類は殻長を指標とした成長段階に応じて食性が変化する。また、成長にともない流れ藻を主要な食物とすることが知られている。しかし、成長にともなう食性の変化と流れ藻への食性の転換の関係は必ずしも明確ではない。クロアワビの生態を理解する上で明らかにすべき課題である。

前述のとおり、アワビ類の死亡原因として多様な捕食者や貝殻穿孔生物が報告されている。しかし、同じ分類群の動物でも、水域が異なるとアワビ類に与える被害に差が認められる。クロアワビに被害を及ぼす主要な種類を明らかにすることは、個体群変動への影響を推定したり、被害対策の構築へと発展できる可能性がある。さらにすみ場は、捕食者からの逃避と夜間の

摂食に適した場所と考えられる。クロアワビの分布は種固有の構造を有すると同時に漁獲圧の影響も受けている。したがって、資源と漁業の関係を明らかにする上で重要な分布構造を確認しなければならない。そこで、本研究では、南方 3 種の垂直分布の様式およびクロアワビの詳細な分布様式を明らかにする。

1980 年代以降、全国的にアワビ類種苗の放流が大規模に展開され、南方系アワビ生産県での放流数の約半数がクロアワビであることは既に述べた。放流後の生残率が放流時の殻長に依存し、殻長 30~40mm が適切な放流サイズとされた (井上 1976)。しかし、放流サイズ以外に生残率に影響を与える放流直後の死亡原因、あるいは生残条件、食物への適応性などに関する知見は限られている。さらに種苗放流は、漁獲資源の補強にとどまらず再生産の補強も期待される。そこで、資源管理の観点から、放流貝の成熟の有無、成熟過程ならびに産卵の天然個体群との同調性について明らかにする。

## 第 2 節 成長と年齢形質

アワビ類資源を維持、管理するために必要な性成熟年齢、漁獲物の年齢組成ならびに年級群組成を明らかにするため、年間の成長量および年齢と殻長との関係が多く種の種で調べられてきた。しかし、同一個体を長期にわたり追跡できないため、個体群としての成長は多様な方法を用いて推定されている。

アワビ類の成長の調査例を表 2-2-1 に示した。調査法は Day & Fleming (1992) を参照し、次の 6 つの方法に類型化した。すなわち、A) 連続採集による殻長組成あるいは組成の峰により年級群を識別する方法、B) 年輪による年齢と殻長との関係を調べる方法、C) 特定の輪紋から貝殻の縁辺成長量を調べる方法、D) 特定の輪紋から貝殻の縁辺成長率を調べる方法、E) 標識個体の放流と再捕により成長を調査する方法、ならびに F) 殻頂部の研磨により現れる層状構造から年齢を査定する方法である。これらの方法を組み合わせて研究が行われてきた。

方法 A は、表 2-2-1 に示したとおり多くの種に適用されている。殻長組成による成長の研究は、成長の速い若齢期に有効とされる (Day & Fleming 1992)。高齢個体群では異なる年級群の殻長が互いに重なるため分離が困難となる。1 回の採集による殻長組成を複合正規分布とみなし、主に Harding 法で年齢組成を高年



表 2-2-1 アワビ類の貝殻の成長 年間成長、年齢・殻長関係の調査例

種名	研究者	調査法	成長式・解析法	特 性 値	備 考
<i>H. corrugata</i>	Tuschulte & Connell (1988)	A (殻長組成)	Harding法 von B	稚貝 11-16mm/年	産卵期の殻長組成から年級分離
				成長 4-8mm $k=0.097$ $L_{\infty}=202\text{mm}$ 26-30mm( $\leq 2$ 歳) 成長量減少( $> 2$ 歳)	
<i>H. cracherodii</i>	Leighton & Booloatian (1963)	A		年齢 片田 国崎 年齢 片田 国崎	
				1 23.2 21.3 5 101.4 106.6 2 47.8 43.8 6 114.3 119.8 3 74.1 68.2 7 117.3 129.4 4 89.8 88.4	
<i>H. discus discus</i> クロアワビ	高山 (1940)	B (熱処理法)		年齢 1 2 3 4	
				殻長(mm) 25.1 63.7 86.1 100.6 阿 部 $K=0.215$ $L_{\infty}=188\text{mm}$ 日和佐 $K=0.271$ $L_{\infty}=167\text{mm}$ 1歳 2.65cm, 2歳 4.63cm, 3歳 8.00cm	
小島 (1976)	B (年輪法) C	Logistic曲線式		6~8月成長停滞	
				$K=0.344$ $L_{\infty}=170.2\text{mm}$	
小島ら (1977)	B (年輪法)	von B		高齡貝にLee現象	
				2歳貝にLee現象	
市来ら (1977)	B (年輪法, 透過光法), D	Harding法		高齡貝にLee現象	
				$K=0.185$ $L_{\infty}=207.0\text{mm}$	
島本・堺 (1979)	A (殻長組成)	Harding法		$K=0.234 \sim 0.272$ $L_{\infty}=164 \sim 184$	
				年齢 1979年 1980年 年齢 1979年 1980年	
市来 (1980)	B (透過光法)	Harding法		2 66.7 66.7 4 119.3 121.3 3 99.7 99.8 5 130.9 135.2	
				1歳 33.2mm (採集個体の殻長組成より)	
田中・田中 (1980)	B (透過光法)	von B		年輪法 $K=0.143$ $L_{\infty}=23.6\text{cm}$	
				非線形回帰(再捕時殻長データ) $K=0.364$ , $L_{\infty}=16.1\text{cm}$	
石田ら (1982)	B (透過光法)			1歳 26.9-28.8mm, 2歳 41.0-50.1mm 3歳 60.4-75.5mm, 4歳 91.2-97.3mm 5歳 93.2-111.1mm	漁場により成長が異なる
				豊浦 第1輪 21~22mm 奥尻 第1輪 16.8mm	
<i>H. discus hamaei</i> エゾアワビ	酒井 (1962d)	B(熱処理法)		第1輪は生後13~14ヶ月後に形成	
				Saito (1981)	
A					

表 2-2-1 つづき

種名	研究者	調査法	成長式・解析法	特性値	備考
<i>H. fulgens</i>	金丸ら (1993)	B (年輪法)	von B	年輪法 $K=0.165\sim0.166$ $L_{\infty}=20.3\sim20.9\text{cm}$ 非線形回帰 (再捕時殻長データ) $K=0.233\sim0.341$ $L_{\infty}=16.3\sim18.6\text{cm}$	8～9月に輪紋形成
	Tutschulte & Connell (1988)	A, E	Harding法 von B	稚貝 13-16mm/年	
<i>H. gigantea</i> メガイアワビ	Shepherd & Turribiates-Morales (1997)	F	von B	成長式 $K=0.101$ $L_{\infty}=205\text{mm}$ $K=0.29$ $L_{\infty}=179.6\text{mm}$	
	高山 (1940)	B (熱処理法)			
野中ら (1969d)	影山・伏見 (1979)	E	E	年齢 片田 国崎 年齢 片田 国崎	
				殻長 年齢 殻長 年齢 殻長	
石田ら (1982)	A	B (熱処理法)	von B	1 25.0 3 106.0 5 133.0	
				2 66.3 4 121.0	
青山ら (1986)	E	B (透過光法)	von B	1 歳 26.3mm 2 歳 51.4mm	
				産卵期殻長組成	
<i>H. kamtschakana</i>	Breen (1986)	E	von B	年齢 1979年 1980年 年齢 1979年 1980年	
				2 69.6 67.5 4 122.0 124.4	
<i>H. laevigata</i>	(Sloan & Breen (1988)より)	E	von B	3 102.0 104.0 5 134.2 135.8	
				満1歳 殻長30～50mm	
Shepherd & Hearn (1983)	A	E	von B	$K=0.168$ $L_{\infty}=213.2\text{mm}$	
				$K=0.16\sim0.51$ $L_{\infty}=95\sim124\text{mm}$	
<i>H. madaka</i> マダカアワビ	Shepherd (1988)	E, A	線形	$K=0.41\sim0.59$ $L_{\infty}=131\sim148\text{mm}$	成長に雌雄差あり
				高山 (1940)	B (熱処理法)
藤井ら (1970)	B (酸処理法)	E	von B	20mm/年 (殻長<60mm)	成長組成の峰の追跡により5歳まで示した
				片田 国崎 年齢 片田 国崎	
				1 25.2 22.7 5 129.7 126.9	
				2 50.9 48.9 6 144.9 143.1	
				3 80.8 80.3 7 154.0 144.6	
				4 107.6 103.2 8 154.4	
				満5歳まで2cm/年以上の直線状の成長	
				6歳以上 1.0～0.4m/年	4～6歳でLee現象
				6歳13.0cm (12.7～17.4cm)	

表 2-2-1 つづき

種名	研究者	調査法	成長式・解析法	特 性 値	備 考
	磯ら (1974)	E	von B Gomp	$K=0.353 \sim 0.410$ $a=0.64$ $L_{\infty}=205 \sim 221\text{mm}$ $L_{\infty}=193\text{mm}$	
<i>H. murie</i>	Shepherd <i>et al</i> (1995)	F B (年輪法) E	von B	$K=0.27 \sim 0.43$ $L_{\infty}=139 \sim 149\text{mm}$	殻頂部輪紋は4本/年形成
<i>H. midae</i>	Newman (1968)	E B (年輪法)	von B	$K=0.0593$ $L_{\infty}=19.33\text{cm}$	年輪法は2歳まで
	Shepherd & Hearn (1983)	E	von B	1歳 2.7cm $K=0.32 \sim 0.41$ 2歳 5.0cm $L_{\infty}=139 \sim 144\text{mm}$	
<i>H. rubra</i>	Troynikov <i>et al</i> (1998)	A E C	Gomp	成長の季節変化 成長量は夏季に大きく、冬季に小さい 殻長<60mm 季節変化はほとんどない 殻長>60mm 直線的に成長 殻長<80mm 殻長>80mm $K=0.288$ $L_{\infty}=140\text{mm}$	
	Prince <i>et al</i> (1988a)	A E	von B	満1歳18.5mm 稚貝 25mm/年 成長>80mm	産卵期の殻長組成を年級群分離
<i>H. scalaris</i>	Shpherd (1973)	A	Harading法	稚貝 25mm/年	産卵期の殻長組成を年級群分離
<i>H. solensis</i>	Tuts c hulke&Connell (1988)	E	von B	成長>80mm 成長<80mm	産卵期の殻長組成を年級群分離
<i>H. tuberculata</i>	Forster (1967)	E, C	von B	成長>80mm 成長<80mm	産卵期の殻長組成を年級群分離
	Hayashi (1980b)	E	von B	成長>80mm 成長<80mm	産卵期の殻長組成を年級群分離

調査法の区分はDay & Fleming (1992) に準じた。A: 連続採集による殻長組成の峰の追跡により満年齢時殻長の推定 (1度だけの測定による殻長組成も含む), B: 年輪による年齢・殻長測定, C: 最外年輪あるいは標識時殻長からの殻長の伸長量 (縁辺成長量), D: 縁辺成長量と最外年輪と外から2番目の年輪の距離の比率 (縁辺成長率), E: 標識貝の放流・再捕, F: 殻頂部の研磨により表れる輪紋による年齢査定, Bの熱処理法は貝殻に熱処理を施し, 圧力を加えて割れる部分を年輪と見なす方法 (高山, 1940), 透過光法は貝殻の内側から光をあて, 光の透過する輪紋を年輪とする方法 (藤本, 1967), 熱処理法は貝殻の殻皮層を酸処理により除き年輪を見分ける方法 (藤井ら, 1970), 年輪法は生きている貝の貝殻に現れた溝や段差, 色彩 (赤褐色輪紋) を年輪として計測する方法 (小島, 1976)。成長式・解析法: von Bはvon Bertalanffyの成長曲線, GompはGompertzの成長曲線, K, aはそれぞれ von Bertalanffy, Gompertzの成長係数,  $L_{\infty}$ は両成長曲線の最大殻長を示す。

齢まで分解し、年齢と殻長との関係を推定した報告がある。近年はコンピューターによる計算プログラムも利用できる(青森県ら 1990)。大隈(1974)は、魚類の体長組成から年齢群分離を行う場合、①漁具の選択性により最初が何歳に相当するか不明である、②高年齢の峰の分離が困難である、③一時期に多数の個体測定を必要とする、④各峰の間が1年であるとは限らないことを指摘した。この指摘は、アワビ類の殻長組成の解析についてもそのまま当てはまると考えられる。

方法Bは、貝殻を加熱して年輪の部分で分離する(熱処理法)(高山 1940)、光を貝殻内面に照射して透過光の輪紋を年輪とみなす(透過光法)(藤本 1967)、貝殻を酸処理により年輪識別を容易とする(酸処理法)

(藤井ら 1970)、ならびに溝なり段差および赤褐色輪により年輪を識別する(年輪法)(小島 1976)ものである。年輪部分はエオシンで染色できず(林 1955)、稜柱層から真珠層まで貝殻構造が前後と異なる(Sakai 1960)と報告されている。年輪形成の要因については、Sakai(1960)は性成熟による成長停止、猪野(1966)は摂食量の減少と産卵、田中・田中(1980)は8~11月の高水温と産卵による成長停止帯であるとした。これらに対して、小島(1976)はクロアワビの年齢形質は、7~9月の成長停滞期の後に成熟段階とは無関係に産卵期頃に形成される新しい殻で、表面が隆起や段差となっている後の赤褐色輪紋であるとした。赤褐色輪紋が年齢形質であることは、長崎県(市来ら 1977, 市来 1980)や千葉県(石田ら 1982)のクロアワビでも確認されている。クロアワビの年輪は、産卵期頃に形成され(小島 1976)、形成終了期と産卵後期が一致する(石田ら 1982)。また、形成期は年齢によって異なる(市来 1980)。エゾアワビの第1輪は生後13~14ヶ月で形成され(Saito 1981)、成熟に達すると年輪は8~9月に形成される(Sakai 1960)。メガイアワビの輪紋形成期は年変動をとめない、貝殻の成長開始期に支配される(影山・伏見 1979)。海外のアワビ類の中で、セイヨウトコブシは性成熟の完了または産卵後に年輪が形成され(Forster 1967)、*H.marie*は2月頃の産卵期に年輪が形成される(Shepherd *et al.* 1995a)。海外のアワビ類で年輪を形成する種数は少ない(Day & Fleming 1992)。しかし、Day & Fleming(1992)は、特定の輪紋を年齢形質とするには、輪紋形成時期の周期性のほかに、毎年輪紋形成の確実性および異なる年齢群の同一年齢の殻長の一致性を明らかにする必要がある

あることを指摘した。年輪形成の確実性について、セイヨウトコブシの年輪形成率は77%で、未形成と2本形成した割合がともに11.5%であり(Forster 1967)、*H.marie*の年輪形成率は91%(Shepherd *et al.* 1995a)と報告されている。日本産アワビ類について年輪形成の確実性に関する報告はほとんどない。年輪形成の一致性については、複数年級(小島ら 1977, 市来 1980)および天然貝と放流貝(野中ら 1969d, 小島 1976)で比較されている。貝殻の特定輪紋を年輪とみなせれば、他の方法に比べ多数の個体の査定が可能であり、資源を正確に診断できる(Day & Fleming 1992)。しかし、資源を正しく評価するためには、輪紋が年齢形質であることを十分に証明する必要がある。

特定の輪紋の縁辺から外側に伸長する貝殻を調べる方法Cは、輪紋形成の周期性や標識個体の成長の季節変化を明らかにするのに用いられる。季節変化は多項式(Newman 1968)やLogistic曲線(小島 1976)、ならびにGompertzの成長曲線(Troynikov *et al.* 1998)により解析された報告がある。高齢個体では年輪と標識作業に伴う偽輪の区別が困難となる(Forster 1967)ことや成長の個体変異が大きくなるので、調べる個体の年齢や殻長範囲を大きくとる必要がある。

方法Dは、方法Cと同様に貝殻形成の季節変化や特定輪紋の形成時期を調べるために用いられる。殻長をR、最外輪紋径を $r_n$ または輪紋が明らかでない種では標識放流時の殻長、輪紋の形成される種について外から2番目の輪紋径を $r_{n-1}$ とすれば、方法Cが $(R-r_n)$ の季節変化を調べるのに対し、方法Dは $(R-r_n)/(r_{n-1}-r_n)$ の季節変化を調べる。表2-2-1から明らかのように、外国種では輪紋が高年齢まで形成されないために、方法Dは日本産アワビ類について用いられている。方法Dは貝殻の縁辺成長が過去に実現した輪紋間の成長に対する相対値として表されるのに対して、方法Cは真の縁辺成長量を表わすので、成長の季節変化がモデル化できる利点がある。

方法Eは標識個体の放流-再捕データに基づいて成長を推定する方法であり、多くの種に適用されている。個体識別が可能な標識では個体の成長と個体群の成長を同時に調べられる利点がある。天然貝の標識放流では、標識の脱落や死亡により長期間の追跡は困難である。しかし、人工種苗を用いると多くの個体数を確保でき、天然貝と異なる殻色は脱落のない生体標識となるので、長期にわたる追跡が可能となり、放流から5

～6年追跡された例もある(野中ら 1969d, 鐵ら 1974, 青山ら 1986, 金丸ら 1993)。標識放流調査の問題点は、標識装着作業などハンドリングが放流後の行動や成長に影響し(Newman 1968)、標識による成長障害がおこることである(都道府県水試磯根資源調査研究グループ 1972)。30分間の空中露出により偽輪が形成される(Sakai 1960)ので、空中露出時間を5分以内に抑え、標識を古い呼水孔に装着する(Newman 1968)ことや放流から1ヶ月以内の再捕データは成長式のパラメータの推定に使用しないこと(Forster 1967)などの注意が払われている。また、再捕が産卵期とずれている場合、計算が複雑になり、反復法や非線形回帰により推定された成長曲線が用いられている(鐵ら 1974, 金丸ら 1993)。

方法Fは、殻頂部の研磨により現れる多数の明暗輪を年齢形質とする方法で、暗色帯となる稜柱層と白色帯となる真珠層の明暗差を利用している(Shepherd *et al.* 1995b)。明暗縞は、*H. marie* では水温の年間変動に伴い4本形成され(Shepherd *et al.* 1995a)、クジャクアワビでは年に3本形成される(Shepherd *et al.* 1995b, Shepherd & Turbiates-Morales 1997)など生息環境と形成時期が種により異なることが報告されている。しかし、規則的な層状構造の形成が確認されていないこと(Day & Fleming 1992)や、*H. rubra* では穿孔性動物により加齢的にこの方法が適用できない個体が増加すること(Nash 1992)、貝殻表面の崩壊による明暗帯の消失速度(Shepherd *et al.* 1995b)など、年齢形質としての問題点が指摘されている。蛍光染料によるアワビ類貝殻の染色技術(Day *et al.* 1995)や、貝殻形成および輪紋形成機構の解明(Hawks *et al.* 1996)などの生物鉱物学的研究が進められており、今後、年齢形質のより詳細な理解が得られることが期待される。

アワビ類の貝殻には伸長期と停滞期のあることが知られ、成長に関する多くの知見が報告されている。同じ水域に生息するクロアワビの成長に個体差が現れる(小島ら 1977)。また、エゾアワビ(酒井 1962d)、クロアワビ(田中・田中 1980)ならびに *H. midae* (Newman 1968)では、生息域のあまり離れていない水域においても成長差が生じ、成長に影響する要因が解析されている。成長に影響する要因として1) 生息水温, 2) 微生息場所(個体差, 流速), 3) 海藻植生, ならびに4) 海況条件(暖流, 寒流の波及, エルニーニョ現象)が指摘されている。以下、順にこれらの研究を概観する。

1) 南方系アワビの貝殻は、冬から春の低水温期に伸長し、夏季の高水温期に成長が停滞する(小島 1976, 市来 1980, 影山・伏見 1979, 田中・田中 1980, 石田ら, 1982)。しかし、メガイアワビの成長停滞期に個体間で相違が認められることは水温だけで説明できないと指摘されている(影山・伏見 1979)。成長の停滞の要因として、産卵期の摂食量の低下(猪野 1952)、高水温と産卵に関連した生理的变化(田中・田中 1980)などが推定されている。エゾアワビは、性成熟の影響(Sakai 1960)に加えて、低水温期(増殖場造成指針作成委員会 1982)に成長が停滞する。ミダノアワビは冬から春に成長し、産卵期から回復期にかけて停滞する(Newman 1968)との報告がある。このように、アワビ類の成長の季節変化は生理的要因と環境要因に支配されると考えられている。

2) *H. laevigata* と *H. rubra* は、海藻の種類のみならず、利用可能な海藻の量(胃の充満度)が水域により異なることが成長差をもたらす原因とされる(Shepherd & Hearn 1983)。紅藻を主に摂食する *H. laevigata* および *H. rubra* は中程度の流れで摂食量がピークとなる(Shepherd 1973)。褐藻を主に摂食するエゾアワビでは、速い流速条件でも摂食でき、殻長60mmで流速0.6～0.8m/秒が摂食の限界となり、殻長100mmで流速1.0m/秒を超える(川俣 2001)ことが観察されている。クジャクアワビの成長は食用となる海藻の供給量が多い浅所で速く、水深によって異なる(Tutschulte & Connell 1988)。

3) アワビ類の移動範囲は、ミダノアワビが1ヶ月に180m(Newman 1966)、セイヨウトコブシが2年で55m(Forster 1967)、クロアワビとマダカアワビの多くが2年間で50m以内(井上 1976)、*H. rubra* が1年で30m以内(Prince *et al.* 1987)と狭い。アワビ類は、生息環境の植生に依存し(植田・岡田 1941)、食物価値は海藻の種類によって異なる(酒井 1962a, Leighton & Boolootian 1963, 広瀬 1974, 藤井ら 1986, Uki *et al.* 1986)ので、狭い範囲の環境が成長に強い影響を及ぼすと考えられている。

4) アワビ類の成長に海況条件が影響を及ぼすことが報告されている。エゾアワビの成長の適水温期はワカメの繁茂期に相当し、成長量がワカメ生産量に依存する(酒井 1962b)。このことは、暖寒両海流の変動に伴う植生の変化に支配されるとの指摘がある(酒井 1962c)。カリフォルニア沿岸やバハ・カリフォルニア

沿岸では、エルニーニョ発生年の水温上昇による大型褐藻の海中林の著しい縮小がアワビ類の食物不足の原因となると指摘されている (Cox 1962, Shepherd *et al.* 1998)。大型褐藻が消失すると成長だけでなく成熟にも影響し (Leighton & Boolootian 1963), さらに個体群の減少原因 (河尻ら 1981, Shepherd *et al.* 1998) となることが報告されている。

アワビ類の成長に関しては、生態を理解するにとどまらず、漁業や資源管理に直接関連するので研究が多い。

漁業管理理論である加入当り漁獲量モデル (YPR) や加入当り産卵量モデル (SPR) は、その解析に精度の高い成長式が必要である (松宮 1996)。漁獲されたクロアワビを用いて直接、年齢と成長との関係を推定すると、海士漁業がアワビ類の殻長を目視して漁獲するので、サイズ選択性が強く働く。若齢時には成長の優れた個体だけが漁獲されるので成長が過大評価される Lee 現象が現れ、補正が必要であることが指摘されている (小島ら 1977)。また、生息水域間に成長差がある *H. laevigata* (Shepherd *et al.* 1992a) や *H. rubra* (Nash 1992) は、同一管理基準での個体群維持に問題があり、成長の実態に合う管理が指摘されている。こうした点から、SPR 型管理を行なうには成長式が最も影響するので、正確な成長データに拠らないと管理そのものが成立しなくなる (Nash 1992) と指摘されている。

クロアワビは、年齢形質が貝殻に形成される数少ない種の一つである。しかし、特定の輪紋形成の周期性だけで年輪とするのではなく、毎年確実に形成されるか、異なる年級群の同一年齢時の殻長が一致するか否かについては、方法を含め十分に検討する必要がある。放流稚貝の放流時期と成長との関係や放流年数と輪紋形成数、殻長との関係など、年齢形質に基づく放流貝の成長調査法について本報告で明らかにする。また、海藻の種類と成長との関係や成長段階に応じた食物の種類が実験的にあるいは野外調査において調べられているが、植生が年齢と殻長に及ぼす影響については十分に明らかにされていない。また、漁獲されたクロアワビを用いて年齢と成長との関係を推定するには偏りを含むので補正を必要とする。本研究では、補正方法と補正した年齢と殻長との関係を明らかにする。

### 第3節 資源変動の要因と資源管理

アワビ類資源が漁業開始から数年で著しく低下する

水域のあることが報告されている (Shepherd & Baker 1998)。千葉県器械根や静岡県下田市田牛の潜水器漁業の導入にともなうアワビ類の漁獲量の激減 (野中 1991) は同様な経過をたどったと考えられる。1970 年以降のカリフォルニア州では漁法の効率化と漁船の高速化がアカネアワビの減少要因とされている (Tegner 1989)。これらの資源の減少は、次世代の再生産を考慮せずに親資源を漁獲する乱獲が原因と考察されている (野中 1991, Tegner *et al.* 1992, Shepherd & Baker 1998, Shepherd & Rodda 2001)。こうした漁獲により資源の減少が生じる原因は、アワビ類の寿命が 10 ~ 60 年程度と推定され、成貝の自然死亡率が低いとともに加入率も低く、未利用時の資源量が著しく大きいためであると考えられている。未利用資源の性状に関する報告は見当たらないが、長期にわたり禁漁を続けたセイヨウトコブシの殻長組成が大型貝に偏っていた (Clavier & Richard 1982) との報告がある。

一方、乱獲によらない資源の減少が報告されている。海士はアワビ類の蝸集する場所を熟知し (野中ら 1969c), 生息密度の高い場所を順次操業する (井上 1972a, Prince 1992) ので、漁獲量はおおまかな資源量の指数 (Shepherd *et al.* 2001) と考えられる。以下この考え方に従って稿を進める。徳島県のアワビ類漁獲量が 6 ~ 12 年で増減が繰り返される (小島ら 1978) ことは乱獲のみでは説明できない。北方系のエゾアワビの生産量は、親潮の支配を受ける主要な食物であるワカメの生産量の消長 (酒井 1962 c) や親潮の離接岸周期 (渋谷 1984) の影響を受けるとされる。また、南方系アワビの生産変動は、黒潮流軸の変動に関連すると考えられている。下田市田牛では 1900 ~ 1980 年に発生した磯焼け現象はいずれも黒潮大蛇行 (大冷水塊の発生) と関連し、磯焼け現象の発生を契機とした 1, 2 年後に漁獲量が最低となる (河尻ら 1981)。磯焼けの影響については多くの報告があり、1975 ~ 1980 年に房総半島南部でみられたメガイアワビとマダカアワビの所謂「瘠せアワビ」は、黒潮流軸の変動に伴う磯焼けが原因の一つとされた (田中ら 1986)。カリフォルニア沿岸においても海中林の消滅にともなって瘠せアワビが出現し、アワビ類資源の減少がエルニーニョ現象に起因することが述べられている (Cox 1962)。さらに、バハ・カリフォルニア半島ではエルニーニョ現象による水温上昇が磯焼けを発生させ、これにともなう乱獲がアワビ類資源減少の原因であると推定されてい

る (Shepherd *et al.* 1998)。谷口ら (1995) は、高水温と貧栄養の海況条件を引き金とする磯焼けによるアラメ群落の縮小と、低水温と富栄養の海況条件による海藻群落の拡大が海藻群落遷移の機構の条件と捉え、生態学的な種間の相互関係を利用することにより技術的に磯焼けが克服でき、植食動物資源の維持が図れることを示した。

アワビ類の漁獲量はマダコ *Octopus vulgaris* の大発生年に減少する (徳島県水産試験場 1940) ために、捕食の影響を明らかにする努力が重ねられている。マダコは、基質に密着し、直接剥離困難なアワビ類に対して麻痺物質を注入するため貝殻に穿孔痕を残す (Pilson & Taylor 1961)。採集した死亡個体の貝殻の穿孔痕からマダコの捕食による死亡の最小割合が判定できることが報告されている (Tegner & Butler 1989)。アワビ類の捕食者あるいは殺傷力のある動物として、哺乳動物、魚類、軟体動物、甲殻類、棘皮動物、多毛類、海綿動物が報告されている (Shepherd 1973, Tegner & Butler 1989, 表 2-1-1 参照)。カリフォルニア州ではラッコやタコ類が主要な捕食者である (Tegner & Butler 1989)。南オーストラリア州ではタコ類による被害は少なく、魚類のエイによる被害が報告されており (Shepherd 1973)、主要な捕食者は生息水域により異なる。

1982 ~ 1984 年に発生したエルニーニョ現象にともない、チャンネル諸島の多くの水域とカリフォルニア州中部の Diablo Cove で死亡した約 90% のスルスミアワビの腎臓に、多量の球虫目様原生動物 (coccidian-like Protozoa) が寄生していることや、致死量の銅 (重金属) の蓄積が観察されたことから複数の死亡原因が推定されている (Davis *et al.* 1992, Steinbeck *et al.* 1992, Haaker *et al.* 1992)。

日本では、内分泌攪乱物質の有機スズがマダカアワビの雌の雄化や性成熟度の抑制をもたらすことが報告されており、化学物質による再生産への悪影響が指摘されている (Horiguchi *et al.* 2000)。

これまで述べたアワビ類の資源量および漁獲量変動をもたらす要因は、地域的なものであり、アワビ類の年齢あるいは発生年に依存するものではない。しかし、発生年級の加入量が資源量変動の原因とする研究が進められている。水産資源では成長し漁獲資源に加わることを「加入」とする (松宮 1996) が、アワビ類では、例えば着底・変態した発育期の底生生活へ移行するこ

とも「加入」として扱うことがあり (McShane 1992a)、加入量は単に新たに漁獲対象へ成長して加入した個体群に限らず、子世代の相対的な量を示す用語として広い意味で使用されている。本報告では加入量は特定の年級を指す子世代の量を意味する用語として用いる。

1978 ~ 1987 年のカムチャッカアワビ資源量の減少は、この間に資源量に新たに加入する若齢個体群の水準の低下が原因であると報告されている (Sloan & Breen 1988)。アカネアワビの年級ごとの若齢貝は、5 年間の加入量の調査で最大と最小の差は約 3 倍 (Tegner *et al.* 1989) に達する。また、*H. leavigata* は禁漁区の設定後 6 年間に 2+ 歳の加入量がそれ以前の 7 年間に比べ 2.7 倍に増加したとの報告 (Shepherd & Partington 1995) がある。加入量が変動する要因としてセイヨウトコブシでは、冬季の低水温と急潮流が幼生の着底・変態を阻害して、その年の年級群が欠落する (Hayashi 1980b)。また、*H. laevigata* の加入量と生息環境の変動に関する多変量解析の結果、加入量の増加に捕食者の密度の低下と海水流動の減少、高い暗礁域が関連する (Shepherd & Partington 1995)。

アワビ類の生活環の中で、成熟期から稚貝期までの環境変動が加入量に影響を与えるとする報告がある。磯焼け (Cox 1962)、大型褐藻の低密度域 (Leighton & Boolootian 1963)、栄養価の低い藻類 (加藤・佐藤 1973) など食物条件の悪化が生殖巣の発達を抑制するので加入量が減少すると指摘されている。成熟期にあたる夏季の低水温のため *H. laevigata* とミツウネアワビの加入が低下したことが報告されている (Shepherd *et al.* 1985)。日本産アワビ類では、クローアワビの加入量は産卵期の水温に関連する (田中 1988) との報告がある。エゾアワビの稚貝出現量は、1 ~ 2 月の平均水温が 8°C 以下の年には著しく少なくなる (西洞 2002) が報告されている。これらのアワビは、稚貝期の発生量が水温に支配される可能性を示唆する。1990 年代におけるクローアワビの漁獲量の減少は、稚貝期の加入量あるいは、産卵期から稚貝期の水温の年変動と関係する可能性が考えられるが、その機構は明らかではない。

水産資源の子世代の量と親世代の量との関係を示す再生産曲線は、1) 子の量が親の量に無関係に一定、2) 子の量が親の量に比例 (密度独立)、3) 密度と死亡係数が直線的な関係 (密度従属, Beverton-Holt 型)、4) 死亡係数が産卵量と直線的な関係 (密度従属, Ricker

型) など多くのモデルがある(松宮 1996)。しかし、アワビ類では親世代と子世代との年齢や資源量の把握が困難なために成熟殻長に達した個体と若齢個体の生息密度が調査されている。*H. laevigata* では4<sup>+</sup>歳以上の親の生息密度と2年後の2<sup>+</sup>歳の子世代の生息密度により(Shepherd 1990, Shepherd & Partington 1995), *H. rubra* では殻長110mm以上の親世代と着底間もない稚貝の生息密度(Prince et al. 1988b)により再生産曲線が検討された。南オーストラリア州の*H. laevigata*の親子関係は、West Islandでは明瞭な関係は認められなかったが(Shepherd 1990), Waterloo BayではRicker型の再生産曲線が認められた(Shepherd & Partington 1995)。Prince et al. (1987, 1988b)は*H. rubra*の幼生が親世代の生息範囲を含む数10~100mで着底し、子の量が親の量と比例関係にあるとしたのに対し、McShane et al. (1991)は親の生息密度が2.5~3.5個体/m<sup>2</sup>である3ヶ所を比較し、子世代の密度は親世代の密度から独立するとした。このようにアワビ類の親子関係には同じ種でも異なる結果が示され、今後の研究が必要である。

親子関係の解析で重要なことは、子世代の密度低下あるいは加入量の減少をもたらす親世代の密度あるいは個体数の閾値を明らかにすることであろう。*H. laevigata*は、West Islandで親貝の密度が1.8個体/m<sup>2</sup>から0.7個体/m<sup>2</sup>へ減少したことで(Shepherd 1990), またWaterloo Bayでは親貝の密度が0.15~0.2個体/m<sup>2</sup>以下で(Shepherd & Partington 1995), それぞれ子世代の加入量に著しい減少が起ったと報告されている。親の生息密度の低下は、Babcock & Keesing (1999)によれば、雌が雄の潮流の下にいた場合、卵と精子の放出が同調しても1.6m離れると受精率が50%以下に低下するので再生産の不成功をまねくことによると示唆されている。このことは、アワビ類の再生産にとって親貝の蠣集が重要であることを示しているが、親貝の蠣集した場はアワビ漁業の生産の場でもある。強い漁獲圧がかかると蠣集する個体群が少なくなり小型化する(Shepherd & Partington 1995a)ことが指摘されている。しかし、クロアワビのように昼間には岩石の隙間に潜む種は、正確な生息密度を把握することが難しく、*H. rubra*や*H. laevigata*とは異なる新たな親子関係の解析法が必要である。

わが国においては資源補強の有力な手段として、エゾアワビおよびクロアワビを中心とする人工種苗の放

流が行われている。放流種苗は各県の種苗センターを中心に生産され、1980年には1,000万個体が、1999年には約3,000万個体が放流された(水産庁・日裁協発行「栽培漁業種苗生産, 入手・放流実績(全国)」年報参照)。アワビ類の種苗放流には、放流種苗による再生産の補強を期待する考え方と、成長したものを逐次回収して放流事業を経済的に成立させる一代再捕型(一代回収型)とする考え方がある(青森県ら1990)。關・佐野(1998)は、一代再捕型放流事業がアワビ漁業において経済的に成立しないことを指摘した。井上(1976)は、南方系アワビの放流1年後の生残率が放流時殻長20mmで10%を下まわり、殻長25mmでは25~30%, 30mmで30~60%, 40mm以上では70~80%前後になり、ほぼ一定となるとした。この報告以後、殻長30mmが種苗として価値を持つサイズであるとの考え方が定着し、種苗生産現場では殻長10~20mmまで育て、放流に適する殻長30mmまで育成する中間育成技術が工夫されている。日本におけるアワビ種苗の放流は殻長30mmが基準とされるようになった。放流事業では、1)放流数量の決定は、生残率から予想される海中の個体数とは無関係に、調達できる金額に依存し、2)放流先の海藻群落について考慮されることはなく、3)放流を永年継続することを前提としているため、経済的に成立が困難となる問題があった。さらに、回収率を高めるために殻長40mm以上の放流も行われている。

Seki & Taniguchi (2000)は、エゾアワビの殻長20mm種苗を同じ大きさの天然稚貝のすみ場環境に放流して高い生残率が得られることを示した。このことは、アワビ類資源の回復および放流事業を効率的に進める上で、天然産アワビ類の生態に関する理解を深めることが重要であることを示唆している。堀井(1998)は、未放流水域に比べ、放流水域は放流貝の資源添加があるので漁獲努力量が大きくなって、乱獲となるため、放流効果を高める上でも資源管理が重要であることを指摘した。放流貝の生残率は、放流サイズに依存するとともに、他に多数の要因があるので回収率は年変動をとともなうことが考えられる。しかし、年変動の規模や年変動の要因について不明な点が多いので、本研究において検討する。

井上(1967)は、マダカアワビが放流量に比例して漁獲量が増加することを認めた。放流貝が天然貝の再生産を補強することが期待できれば、継続的な放流を



避けるなど経済効果が見込まれる。そこで、天然集団に添加された集団を加えた、再生産能力の評価は当面の課題と考えられる。

水産動物の資源解析に開発された資源評価法が、アワビ類の資源特性の推定や資源管理モデルに適用する研究が進められている。特に CPUE (単位努力当り漁獲量) は、資源量との比例関係を前提とする DeLury 型解析法を用いた資源特性値の解析 (小島ら 1985, 田中 1988, Matsumiya & Matsuishi 1989) や余剰生産モデル (田中 1988) の解析に広く用いられている。しかし、CPUE がアワビ類資源と比例関係にあるかどうかは検討されずに解析されていることは問題である。漁獲努力量は、1 日の操業時間が天候に影響され (小島ら 1985)、漁獲努力が漁法や漁船の近代化により質的に変化すること (Tegner 1989) が指摘されている。また、単位漁獲努力量が資源にどのくらいの影響を及ぼすかを示す漁獲能率  $q$  は海士の技術 (Matsumiya & Matsuishi 1984) や生息密度 (Prince 1992) の影響を受けると報告されている。したがって、漁獲努力量に影響する要因が数多く存在すると考えられ、CPUE を用いた資源解析法の成立条件が否定される内容をふくんでいる。さらに、海士は生息密度の高い場を熟知し、密度の高い特定の場で漁獲するので、資源量が減少しても CPUE (単位努力量当り漁獲量) が高いことも起こりうる (Shepherd & Partington 1995)。Sloan & Breen (1988) は、CPUE が資源量に比例しない理由として、海士の漁場利用の変化、海士の学習、操業方法の船間差、操業日誌の記載不備、季節変化、漁業制度 (漁獲割り当て制による CPUE の減少)、漁場面積の変化 (禁漁区設定や禁漁区の開放) などを指摘した。Prince (1992) は、タスマニアにおける *H. rubra* の生息密度、海士の時間あたり探索面積と漁獲所要時間、総漁獲時間のシミュレーションにより CPUE が現存量に一致しないとした。漁獲努力量の標準化は困難なので、CPUE による解析結果はアワビ類漁業を誤った方向へ導く (Sloan & Breen 1988) との指摘もある。

クローアワビは生涯にわたり生息にとって隙間を必要とする種であるため、露天で生活する種と異なり柵調査による生息密度の推定は精度に問題がある。これらのことから、クローアワビには生態学的な特性からも、漁業上の特性からも CPUE に依らない新たな資源解析法の構築が必要である。

水産資源の資源評価法と同時に管理モデルが開発さ

れ、アワビ類資源の管理のために応用されている。土井 (1977) は 2 水域のメキシコ産ガマノセアワビの資源診断を行い、現状の漁業が乱獲状態にあるとして、漁獲開始年齢の 3 歳から 5 歳への引き上げ、処女資源に対する産卵数を現在の 39% から 50% に増やすこと、さらに漁獲努力量を 3,300 日 / 隻から 1,945 日 / 隻とすることを漁獲の適正水準として示した。石橋・小島 (1979) は、Beverton-Holt (1957) による加入当り漁獲量モデル (YPR 型) をクローアワビの資源に適用し、漁獲開始年齢を現在の 2.5 歳 (殻長 90mm) から 4.5 歳 (殻長 110mm) に引き上げれば加入当り漁獲量を 1.6 倍程度増大できるとした。Sloan & Breen (1988) は、Beverton-Holt のモデルによりカムチャッカアワビ資源は現在の漁獲殻長下限 100mm は、漁獲死亡係数  $F$  が多少大きくなっても乱獲にならないこと、 $F$  が現在の 0.3 程度であれば殻長下限を 90mm に下げても YPR はやや増加するとした。Tegner *et al.* (1989) はアカネアワビとガマノセアワビの YPR 型解析により、漁獲殻長下限 (MLS) が十分なことを示した。これらの YPR 型モデルは、アワビ類の成長式をいわば骨格として成立しているため、正確な管理目標値は成長式の精度により決定される。また、加入量が親資源量に依存しないことを前提にして漁獲量の最大化を目標とする (松宮 1996) ので、個体の成長変化や親子関係が考慮されていないといった問題点がある。

漁獲量の最大化を目標とする YPR 型モデルに対し、加入当り産卵資源量モデル (SPR 型) は、加入乱獲防止に力点が置かれ (松宮 1996)、産卵量を漁獲死亡係数  $F$  および漁獲殻長下限 MLS の関数とした産卵量の管理のモデルである (Breen 1992)。すなわち産卵量を考慮し、資源の乱獲回避と有効利用を実現するための簡便で実効性のある管理モデルとして、近年アワビ類でも研究されている。土井 (1977) は、ガマノセアワビでは処女資源の 50% の SPR を最適とする管理目標値を示した。これは年齢と産卵数との関係と資源の年齢組成データについて MLS を固定し、 $F$  の変化に基づいている。カムチャッカアワビの % SPR は、MLS が 110mm 以上では  $F$  の変化に左右されないとし、現状の管理を肯定する結果が報告された (Sloan & Breen 1988)。Nash (1992) は、異なる環境の *H. rubra* 個体群の % SPR を比較し、同一管理基準では成長の遅い個体群に加入乱獲による資源減少の可能性を示唆した。Shepherd *et al.* (2001) は、個体群の規模が大きな場合の

% SPR は漁業がない場合の産卵量に対し 40% 以上が、規模が小さな個体群では親個体群が漁獲の影響を受けやすいので 50% 必要とするとした。しかし、Tegner *et al.* (1989) は、SPR 型によるアカネアワビの解析結果から現行の MLS は十分な産卵量を維持できる殻長なので、資源量が減少する原因は乱獲以外の原因によると結論した。SPR 型モデルは加入量が親資源密度に従属する再生産関係を前提とする（松宮 1996）が、SPR 型モデルに資源崩壊が起る産卵量水準が組み込まれていないことは問題である（McShane 1995）との指摘があるように、加入量が激減した場合の管理に対応できない問題点がある。また、アワビ類の %SPR の管理目標値について明らかにすることも今後の重要な課題である。

アワビ類資源の管理には、加入乱獲を防ぐ漁獲殻長下限と同時に、環境変動による加入量激減の危険性を小さくする産卵量の確保を保障する必要がある

(Shepherd *et al.* 1998) とする考えがある。徳島県阿部漁業協同組合では未成熟の南方系アワビの保護、努力量制限、管理規則の厳守（小竹 1976, 小島・山中 1983）によって漁獲量変動があっても管理効果を発揮することができた。しかし、効果発現までには管理開始から 7 年を要した（小島 1985）。アワビ類の資源回復に時間がかかるのは低成長率、長い寿命、成熟年齢、稚貝期の高死亡率、高齢個体の低死亡率、低い加入率など生物学的・生態学的特性と効率的な漁獲が関連しており、資源回復を自然環境の好転にのみ頼っていたことによると推定される。生物学的、生態学的特性および漁業特性から、アワビ類資源管理の研究は人為的に再生産関係をいかに高い水準に導くか、その方策を解明することが必要であると考えられる。