アワビ類浮遊幼生の着底場選択とその生態学的意義

河村知彦

東京大学海洋研究所 〒164-8639 東京都中野区南台1-15-1

Selective settlement of abalone larvae and its ecological implications

Tomohiko Kawamura

Ocean Research Institute, the University of Tokyo, 1-15-1 Minamidai, Nakano, Tokyo 164-8639, Japan

(Accepted July 17, 2007)

Abstract

Abalone are dioecious broadcast spawners. The eggs hatch into planktonic larvae which develop and swim for a few days to a few weeks before becoming competent to settle. Competent larvae undergo settlement after contacting an appropriate chemical cue. In nature, abalone larvae settle primarily on crustose coralline algae (CCA) and remain there for a few months. The settlement process is triggered by external chemical cues that require contact from the larva, and two putative inducer molecules have been identified. The question of whether the inducers are produced by CCA or by their surface microbes has not been unequivocally resolved, but the weight of evidence supports CCA as the likely source. The recent progress in understanding feeding ecology of post-larval and early juvenile abalone has indicated that CCA provide sufficient food sources for abalone at least until several mm in shell length.

Key words: abalone, larva, settlement, post-larva, feeding, recruitment

はじめに

アワビは、軟体動物門・腹足綱・古腹足目・ミミガイ科 (Haliotidae) に属する巻貝の1グループである。日本では最も高価な水産物の一つであり、古くから重要な磯根資源として利用されてきた。大型のアワビ類と小型のトコブシ類を別属に分類する説もあるが、現在ではミミガイ科に属する種を全て *Haliotis* 属に分類するのが一般的である。種レベルの分類についても未だ流動的な部分があるが、亜寒帯域から熱帯域まで世界中に約55種が分布しており (Geiger, 1998)、日本には9種1亜種が生息するとされる。そのうち、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* (トコブシ *H. diversicolor aquatilis* とフクトコブシ *H. diversicolor diversicolor* の2亜種に分ける場合もある) の4種1亜種が漁獲の対象となっている。エゾアワビだけが寒流域に生息し、他の種は全

て暖流域に棲む。

アワビ類は、資源として重要であるだけでなく、岩礁生態系における鍵種として古くから世界中で研究対象になってきた。特に日本では、“つくり育てる漁業”の隆盛にともない、1970年頃からアワビ類人工種苗の生産技術とその漁場への放流技術の開発に関連する研究が活発に行われた。その結果、エゾアワビを中心にアワビ類各種の生理・生態に関する多くの知見が得られ、1980年代はじめまでには種苗の大量生産が可能となった。現在では、殻長2-4 cmの稚貝が毎年全国で3千万個近く放流されている。浮遊幼生の着底基質選択性についても様々な検討が行われ、好適な着底基質が見出されて採苗技術として用いられている (浮, 1995)。しかしながら、これらの研究は種苗の生産技術や放流技術の開発に主目的があったため、着底基質選択性の生物学的、生化学的しくみの解明は必ずしも十分に行われず、天然の生息場におけるアワビ類の生態に関する研究も限られていた。

1990年代になって、長年の種苗放流にもかかわらずアワビ類の漁獲量、資源量が回復しないこと、それが天然発生量の低迷によることがはっきりするとともに、天然におけるアワビ類の生態研究が、特に資源加入量の多寡を決める生活史初期を中心に盛んになった。海外では日本とは経緯が異なるが、着底期を含めた生活史初期の生態に関する研究が進展したのはやはり近年である。初期生態が明らかになるにしたがい、幼生の着底場選択に係わる生物学的・生化学的しくみの解明が進み、その生態学的意義についても考察が可能になってきた。

本稿では、最新の研究成果を含めて、アワビ類浮遊幼生の着底場選択とそれに関連する親貝の繁殖生態、稚貝の摂餌生態等を紹介し、幼生が着底場を選択することの生態学的意義について論議する。

親貝の繁殖生態

アワビ類は雌雄異体で、放卵・放精型の繁殖を行う。したがって、受精を成功させるためには、雌雄が放卵・放精を同期させる必要があるが、多くの種で雌雄が配偶行動を行わない可能性が高い。そのような種では、何らかの環境変化を引き金にして多くの個体が同期的に放卵・放精を行う。オーストラリアのグレートバリアリーフに生息する小型アワビ類のミミガイ *H. asinina* では、ほぼ2週間に1度、満月と新月にあわせて放卵・放精が一斉に起こる (Counihan et al., 2001)。三陸沿岸に生息するエゾアワビ *H. discus hannai* では、台風の接近などによる大規模な時化の後に浮遊幼生が出現することが知られており、時化によって放卵・放精が誘発されるものと考えられている (佐々木, 1994; Sasaki and Shepherd, 1995; 内田ほか, 1996)。相模湾長井沿岸では、2001年から2004年にかけて、トコブシ *H. diversicolor* の放卵・放精が台風の通過時にのみ同期的に行われたことがわかっている (Onitsuka et al., 2007b)。時化に伴って生じるような変化が具体的に放卵・放精を誘発するのは未だ明らかにされていないが、飼育条件下では、紫外線を照射した海水 (菊地・浮, 1974b) や過酸化水素を添加した海水 (Morse et al., 1976) が配偶子放出を誘起する現象が知られており、種苗生産施設で計画的に放卵・放精を行わせる技術として用いられている (浮, 1995)。

アワビ類各種の産卵期は、エゾアワビとトコブシでは夏から秋、クロアワビ、マダカアワビ、メガリアワビでは秋から初冬とされているが、実際に放卵・放精が可能になる時期は、水温経過や餌料環境に依存して年や場所によって異なる。エゾアワビなどでは、ある一定値 (エゾアワビでは7.6℃) を超える水温の積算値 (成熟有効積算水温) に比例して生殖巣が発達することが知られており (菊地・浮, 1974a)、人為的な水温管理によって成熟をコントロールすることが可能になっている (浮, 1995)。上述したように、実際の放卵・放精は何らかの急激な環境変化 (引き金) に誘発されるため、その引き金の発生時期によって放卵・放精の日時が決まることになる。天然の生息場において1産卵期に同一個体が何回

放卵・放精するのかについてはよくわかっていないが、飼育環境下では不連続に複数回の放卵・放精が観察されている (Fukazawa et al., 2007)。1個体あたりの産卵数は、産卵時における生殖巣の発達程度によって変化すると考えられるが、生殖巣の量的発達、水温だけでなく摂餌量や餌の質にも影響を受ける (Uki and Kikuchi, 1982)。

水温経過や餌料環境は、産卵期や産卵量ばかりでなく、配偶子の質にも影響を及ぼすことが最近明らかになってきた。オーストラリアに分布するウスヒラアワビ *H. laevigata* では、天然から採集された個体と飼育されていた個体の間で卵の含有脂肪酸量や脂肪酸組成に違いが見られ、これは餌料の違いに起因すると考えられている (Daume and Ryan, 2004)。エゾアワビでは、産卵時の成熟有効積算水温が高いほど卵に含まれる脂肪酸やタンパク質の量が増加すること、また、脂肪酸やタンパク質の含有量が多いほど、幼生が浮遊してられる期間が伸長し、変態後の初期稚貝の飢餓耐性が増すことがわかっている (Fukazawa et al., 2005)。母貝の卵質は、過去の産卵履歴によっても変化すると考えられる。エゾアワビでは、飼育環境下で1産卵期に同一個体が複数回産卵を行うことが確認されているが、最初に産まれた卵に比べて2回目の卵では含有する脂肪酸とタンパク質の量が増加した (Fukazawa et al., 2007)。時化のような不定期に発生する環境変化が雌雄の放卵・放精を同期する引き金になっている場合、それがいつ発生するか、また、1産卵期に何回発生するかによって、生み出される卵の質が変化する可能性がある。配偶子の質的变化が、受精率や卵の初期発育ばかりでなく、生まれてくる幼生の成長にまで影響を及ぼすことは、アワビに限らず多くの生物で示唆されているが、それを実証した例はまだほとんどない。

浮遊幼生の分散と着底場への移送

アワビ類の受精卵は、無殻の坦輪子 (トロコフォア) 幼生にまで発達してから孵化し、浮遊生活をはじめ。その後、幼殻を形成して被面子 (ベリジャー) 幼生になる。発達速度は種や水温によって変化するが、例えばエゾアワビでは、20℃で孵化まで12.6時間、幼殻の完成まで32.1時間かかる (関・菅野, 1977)。浮遊幼生 (被面子幼生) は面盤と呼ばれる器官に存在する多くの繊毛で遊泳し、鉛直的な移動を行うが、その移動能力は限られており、基本的には海流に流されて分散すると考えられる。分散の範囲については、浮遊幼生の観察例が少なく、また、浮遊幼生の由来を特定する手法も確立されていないためよくわかっていないが、浮遊幼生が海藻群落や岩の間に留まることで母貝から数十m以内の狭い範囲に限られるという考え (Prince et al., 1988; McShane et al., 1988; Guzman-Del Proo et al., 2000) と、流れにのって広い範囲に分散したり (Foster et al., 1982; Tegner and Butler, 1985)、それが渦流によって特定の場所に運ばれるという考え (Itosu and Miki, 1983; 田中ほか, 1986; Shepherd et al., 1992; Stephens et al.,

2006)がある。宮城県北部海域に生息するエゾアワビについては、産卵盛期に台風に誘発されて起こる大規模産卵と産卵期の初期や末期に小規模な時化に誘発されて起こる小規模な産卵では浮遊幼生の分散範囲は異なると推定されており、大規模産卵時には離岸数kmまで広域に分散するが、小規模な産卵時には地先の限られた範囲に留まると考えられている (Sasaki and Shepherd, 1995)。

浮遊幼生は摂餌を行わず、基本的には卵黄を栄養源としている。浮遊幼生は発生後数日中に着底・変態が可能となるが (関・菅野, 1977; 1981a)、着底・変態を誘起する化学的因子に遭遇しない場合には浮遊期間を延長することができる (Morse, 1985; Roberts and Lapworth, 2001; Takami et al., 2002)。エゾアワビの場合、少なくとも2週間程度は変態能力を失わずに浮遊可能であり、変態後に十分な餌料が保証されれば、変態の遅れは成長速度や生残率に影響を及ぼさない (Takami et al., 2002)。浮遊可能な期間は、産卵時の卵黄の量や質によって変化するが (Fukazawa et al., 2005)、少なくとも能力的には、浮遊幼生は母貝からかなり離れた場所に運ばれて着底する可能性がある。しかし、実際に宮城県気仙沼湾で採集された浮遊幼生と変態直後の初期稚貝の日齢を歯舌 (巻貝類に見られる帯状の摂餌器官。表面はヤスリのような構造をしている) の列数から推定した結果、浮遊幼生と変態直後の初期稚貝はいずれも4-6日齢であり、長期間浮遊していた幼生は認められなかった (Takami et al., 2006)。着底した場所に十分な餌料がなかった場合には、浮遊期間が長かった稚貝ほど生き残ることが

難しくなる (Takami et al., 2002) ため、着底・変態が可能となった浮遊幼生は、活発に着底基質の探索行動を行い、できるだけ速やかに好適着底場を見つけて変態するものと考えられる。

浮遊幼生の着底と変態

アワビ類が浮遊生活から底生生活に移行する過程は、大きく着底 (attachment) と変態 (metamorphosis) の2つの段階に分けられる。“着底”した幼生は、繊毛による遊泳行動をやめ、腹足を基質に付けた状態で匍匐運動を行う。この段階ではまだ面盤を保持しており、着底した基質上で変態を行わなかった場合には、再び遊泳して基質を離れることができる。着底後、遊泳器官である面盤を脱離する行動を“変態”という。変態した個体は初期稚貝と呼ばれ、不可逆的に底生生活に移行する。本稿では、着底から引き続いて変態に至る一連の変化を合わせて“着底・変態 (settlement)”と呼ぶことにする。アワビ類浮遊幼生の着底・変態 (Fig. 1) は、外部からの化学的因子により誘起されることがわかっている (Roberts, 2001)。その化学的メカニズムについては未だ完全には解明されておらず、アワビの種によっても異なる可能性があるが、着底と変態は、必ずしも同一の因子により誘起されるものではなく、それぞれ別の因子によるものと考えられている (Roberts, 2001; Roberts et al., 2007)。

天然環境下では、アワビ類稚貝が殻状の紅藻類である無節サンゴモ上に多く生息することが知られている (例

Fig. 1 Settlement process of larval abalone *Haliotis discus hannai*. A: larva swimming by the velum; B: larva attaching to a substrate; C: metamorphosed post-larva after dissolving the velum; D: post-larva with the peristomal shell growth.

えばSaito, 1981; Shepherd and Turner, 1985; McShane and Smith, 1988; Shepherd and Daume, 1996; Day and Branch, 2000; Sasaki and Shepherd, 2001; Onitsuka et al., 2007b)。室内実験では、これまでに調べられた全ての種の浮遊幼生について、無節サンゴモが着底・変態を誘起したことが報告されている (Morse and Morse, 1984; Moss and Tong, 1992; Roberts and Nicholson, 1997; Takami et al., 1997a; Daume et al., 1999a; b; Moss, 1999; Roberts et al., 2004; 鬼塚, 2006)。様々な実験結果から、無節サンゴモ自体が浮遊幼生の着底・変態を誘起する物質を出すものと考えられており、これまでに無節サンゴモから着底・変態誘起効果を持つ2種類の化学物質が抽出、同定されているが (Seki et al., 1997; Suenaga et al., 2004)、それらの作用のみでは無節サンゴモの持つ強い誘起効果や作用機序を完全には説明できていない (Roberts, 2001; Roberts et al., 2004)。それらの物質以外にも、 γ -アミノ酪酸 (Morse et al., 1979 など)、カリウムイオン (Baloun and Morse, 1984 など)、甲状腺ホルモン (Fukazawa et al. 2001) など、アワビ類浮遊幼生の着底・変態を促進する効果を持つ化学物質が見つかったが、いずれも無節サンゴモそのものを用いた場合に比べれば着底・変態誘起効果は弱く、不安定である (Roberts, 2001)。無節サンゴモの着底・変態誘起効果は他の海藻類に比べれば概して強いが、無節サンゴモの種によっても誘起効果に違いがあり (Daume et al., 1999a; Roberts et al., 2004)、特に複数種を同時に供試した場合には、特定の種に選択的に着底することが報告されている (Roberts et al., 2004)。同じサンゴモの仲間でも、有節サンゴモのアワビ類浮遊幼生に対する着底・変態誘起活性は無節サンゴモに比べて低い (Morse and Morse, 1984; Roberts, 2001)。それに対して、暖流の影響を受ける日本沿岸でアワビ類と同所的に生息するサザエ *Turbo (Batillus) cornutus* については、浮遊幼生が無節サンゴモではなく有節サンゴモに選択的に着底することがわかっている (Hayakawa et al., 2007)。

無節サンゴモ上に堆積した砂泥がトコブシ浮遊幼生の着底・変態を阻害することが実験的に確かめられている (鬼塚, 2006)。実際に相模湾長井沿岸で行われた2001年から2004年の調査では、潮通しが悪く無節サンゴモ上に砂泥が多く堆積した地点におけるトコブシ浮遊幼生の着底密度は、無節サンゴモ上の堆積砂泥量が少ない地点よりも有意に低かった (鬼塚, 2006)。上述したように、この海域におけるトコブシ雌雄の放卵・放精は台風の通過に同期して起こることがわかっているが (Onitsuka et al., 2007b)、台風の通過後には無節サンゴモ上の堆積物がある程度洗い流され、浮遊幼生にとって好適な着底場の面積が増加することが予想される。

基質上に付着する珪藻など微細藻類の存在もアワビ類幼生の着底・変態に影響を与える。*Cocconeis* 属など特定の付着珪藻に対して、アワビ類浮遊幼生が非常に高い着底・変態率を示した例が報告されているが (大貝ほか, 1991; 河村・菊地, 1992; Roberts and Nicholson,

1997)、同じ種に対する着底・変態率を実験的に調べた場合にも結果に一貫性がなく (河村・菊地, 1992)、同一株であっても繰り返し実験すると結果が異なることがある (Roberts et al., 2007)。同じ株の珪藻に対しては、概して珪藻密度が高い場合にアワビ浮遊幼生の着底・変態率が高いが (河村・菊地, 1992; Daume et al., 1999b; Roberts et al., 2007)、この関係も常に成立するものではない (Roberts et al., 2007)。立体的な群体を造る珪藻に対しては概して変態率が低い (柳橋ほか, 1986; 河村・菊地, 1992)、これはアワビ類幼生が珪藻の粘液に絡まって正常に着底・変態できないためと考えられている (河村・菊地, 1992)。付着珪藻のアワビ浮遊幼生に対する着底・変態誘起能はこのように非常に不安定であるが、その原因については特定されていない。付着珪藻と共存する細菌の影響が考えられるが、ニュージーランドに生息するヘリトリアワビ *H. iris* 浮遊幼生の着底・変態について調べた結果では、細菌の有無や存在量のみでは付着珪藻の幼生に対する着底・変態誘起能の変動を説明できなかった (Roberts et al., 2007)。細菌のみによってアワビ類浮遊幼生の着底・変態が強く誘起された例は知られていない (Roberts, 2001; Roberts et al., 2007)。

日本のエゾアワビ種苗生産施設の多くでは、“舐め板”と呼ばれる微細藻類が付着した板が浮遊幼生の採苗器として用いられている。これは、表面に付着微細藻類が自然繁殖したプラスチック製の板に殻長1-3cmのアワビ稚貝を付着させて摂餌活動を行わせたものであり、エゾアワビばかりでなく他の多くのアワビ類についても、浮遊幼生の着底・変態を誘起することが知られている (Searcy-Bernal et al., 1992; Slattery, 1992; 関, 1997; Bryan and Qian, 1998; Daume et al., 2000 など)。舐め板上では、付着力が強く、摂食圧に対する耐性の高い *Cocconeis* 属などの珪藻や (Suzuki et al., 1987)、アワビモという和名を持つ緑藻 *Ulvella lens* (高橋, 1986) などが優占している。稚貝に食い残された微細藻類と稚貝が摂餌しながら匍匐するときに残した粘液 (匍匐粘液) が相乗的に働いて、浮遊幼生の着底・変態を誘起するものと考えられているが、無節サンゴモ同様、その化学的メカニズムはまだ完全には解明されていない (関, 1997; Roberts, 2001)。アワビ稚貝の匍匐粘液は着底のみを誘起し、微細藻類が変態を誘起することが示唆されている (関, 1997)。また、アワビ類浮遊幼生の着底はアワビ類の匍匐粘液にのみ誘起され、他の腹足類の匍匐粘液には誘起されないことが報告されている (関・菅野, 1981b)。舐め板上で優占する藻類の一つである緑藻 *U. lens* は、稚貝による匍匐を行わせた場合により強く幼生の着底・変態を誘起するが、単独でも比較的高く、安定的な誘起効果を示すことが知られている (高橋, 1986; Daume et al., 2000)。オーストラリアでは現在、アカアワビ *H. rubra* とウスヒラアワビの養殖施設において、*U. lens* が幼生の着底基質として広く用いられている (Daume, 2006)。

初期稚貝の摂餌生態

上述したようにアワビ類は、いずれの種についても稚貝が無節サンゴモ上で見つかり、浮遊幼生が無節サンゴモに選択的に着底すると考えられることから、天然では着底後少なくとも数ヶ月間は無節サンゴモ上に生息すると考えられる。したがって、無節サンゴモ上には、数ヶ月間にわたり生残、成長できるだけの充分な餌料環境が整っている必要がある。

エゾアワビでは生活史の初期に、主な餌料が成長に伴って3回大きく転換することがわかっており、成長段階毎の食性が明らかにされている (Kawamura et al., 1998b; Takami and Kawamura, 2003)。エゾアワビ以外で生活史初期の食性が詳細に調べられた例は少ないが、遺伝的にエゾアワビと近縁ではないニュージーランド産のヘリトリアワビ (Kawamura et al., 1998a; Roberts et al., 1999a) やトコブシ (Onitsuka et al., 2007a) でも同様の生活史初期における食性変化が認められたことから、以下に述べるエゾアワビ初期稚貝の摂餌生態は、似通った環境に生息するアワビ類にある程度共通するものと考えられる。なお、変態を完了 (エゾアワビでは殻長約0.28mm) 後、呼吸孔列の形成が完了するまでの発育段階 (第1呼吸孔がふさがるまで; エゾアワビでは殻長3–4mm) を初期稚貝、それ以降、生殖巣の目立った発達が目視で観察されるようになるまでの段階 (エゾアワビでは殻長約40mm以下) を稚貝と呼ぶ (Kawamura et al., 2005)。

エゾアワビ初期稚貝は、変態後1日以内に摂餌を開始する (関・菅野, 1981a; Kawamura and Takami, 1995)。しかし、変態直後の初期稚貝は全く餌を与えなくてもある程度成長可能であり、変態後数日間は卵黄からの栄養にも依存すると考えられる (Takami et al., 2000; 2002)。卵黄のみで成長できる期間や成長量は、変態までの浮遊期間の長さ (Takami et al., 2002) や産卵時の母貝の状態に依存する卵質 (Fukazawa et al., 2005) によって変化するが、変態後10日程度までには卵黄を使い果たし、その後は着底基質上に付着する珪藻などが分泌する粘液を主な餌料とする (Kawamura and Takami, 1995)。珪藻の細胞内容物は成長に不可欠ではなく、珪藻の種による成長速度の差は小さい。殻長0.7–0.8mm程度までの初期稚貝は、無節サンゴモの分泌粘液やアワビ成貝・稚貝の分泌粘液など、広範な粘液状の物質を餌料として成長できることがわかっている (Takami et al., 1997a; b)。しかし、この初期の飢餓耐性は低く、数日の餌料不足がその後の生残や成長に大きな影響を与える (Takami et al., 2000)。

2回目の食性転換は、殻長0.7–0.8mm前後に起こる。このころから初期稚貝は粘液物質だけでは良好に成長することができなくなり、付着珪藻の細胞内容物などを摂取する必要が生じる (Kawamura et al., 1995)。アワビ類は珪藻の細胞殻を消化管内で分解・消化できないため、細胞内容物を利用するためには、基質から珪藻を剥ぎ取る際に珪藻の殻を壊す必要がある。付着力が弱いため稚貝が“食いやすい”珪藻の餌料価値が必ずしも高いとは言えない。例外的に殻のもろい珪藻を除けば、食いやす

い珪藻の多くは分解されずに丸飲みになれ生きたまま排泄されてしまうため、稚貝が細胞内容物を栄養源として利用することができないのである。一方、基質に強く付着する *Cocconeis* 属などの珪藻は、剥ぎ取られる際に殻が壊れやすく、結果的に初期稚貝が珪藻の細胞内容物を利用することができるため餌料価値が高い (Kawamura et al., 1995; 1998a; b; Roberts et al., 1999a)。アワビ類初期稚貝がこれら付着力の強い珪藻を効率よく基質から剥ぎ取ることができるようになるのは殻長0.8mm前後からであり、それはこの頃に起こる歯舌の構造変化によるものと考えられる (Roberts et al., 1999b; Kawamura et al., 2001; Onitsuka et al., 2004)。ちょうどアワビがこれらの珪藻を必要とする時に、それを利用する仕組みが整うのである。

エゾアワビでは、殻長2mm前後から海藻の幼芽を効果的に利用できるようになることが実験的に確かめられている (Takami et al., 2003)。これは、大型海藻の藻体に含まれる多糖類を分解する消化酵素活性の増加 (Takami et al., 1998) や歯舌の構造変化 (Kawamura et al., 2001) によるものと考えられる。一方、*Cocconeis* 属などの珪藻は、ある程度成長した稚貝に対しては餌料効率が低く、他に好適な餌料がある場合には積極的に摂餌されなくなる (高見ほか, 1996)。天然の生息場において、アワビ類が実際に海藻の幼体を主な餌料として利用し始める時期は明らかでないが、近年の安定同位体比を用いた解析によれば、天然の生息場においても、殻長4–8mmまでには、エゾアワビやトコブシの主餌料がそれまでの微細藻類から大型海藻の幼体などに移行することが示唆されている (Won, 2007)。これ以降の稚貝や成貝は、初期稚貝とは餌料を競合せず、むしろ初期稚貝にとって不適な藻類を除去し、好適な餌料環境、着底環境を作るものと考えられる (高見ほか, 2001)。

着底場選択の生態学的意義

無節サンゴモが優占する海底には通常、植食動物が高密度に生息している (Ayling, 1981; Choat and Schiel, 1982など)。それらの摂食圧が無節サンゴモ表面に入植する他の海藻の繁茂を抑制し、無節サンゴモ群落の存続に重要な役割を果たしていると考えられている (Paine, 1980など)。無節サンゴモ上に付着・増殖する微細藻類の組成も、植食動物の摂食圧の影響を強く受ける。付着力の弱い藻類や立体的な群体を形成する藻類は除去され、摂食圧に対する耐性の高い珪藻 *Cocconeis* 属などが優占しやすくなる (河村ほか, 1992; Roberts et al., 2004; Kawamura et al., 2005)。上述したように、無節サンゴモ上に着底したアワビ類初期稚貝は、変態直後にはサンゴモや付着藻類が分泌する粘液物質を餌として成長し、殻長が0.7–0.8mmに達した頃から *Cocconeis* 属などの珪藻を利用して成長を続ける。すなわち、無節サンゴモ上には、着底直後から少なくとも殻長数mmまでのアワビ類にとって好適な餌料環境が保証されているのである。エゾアワビの種苗生産に用いられている“舐め板”上でも、同様の餌料環境が整っている (Kawamura et al.,

1998b; 2005)。アワビ類にとって、それらの基質に選択的に着底・変態することは生き残るための重要な戦略と考えられる。一方、無節サンゴモにとっても、アワビなどの植食動物幼生の着底を誘起することにより、藻体上に着生した他の海藻の繁茂を阻止することができる。アワビ類幼生が無節サンゴモ上に着底することは、アワビとサンゴモの双方にとって利益のあることといえる。

しかし、無節サンゴモ上に生息する動物はアワビ類初期稚貝だけではない。多くの無脊椎動物幼生が無節サンゴモに選択的に着底することが知られている (Pawlik, 1992など)。三陸沿岸で無節サンゴモ上に高密度に生息する小型巻貝のエゾザンショウ *Homalopoma amussitatum* は、エゾアワビ初期稚貝と餌料を競合し、エゾアワビの成長、生残に影響を及ぼすことが実験的に明らかになっている (高見ほか, 2001; Kawamura et al., 2004)。実際に天然海域においても、無節サンゴモ上に付着した殻長0.5mm前後のエゾアワビ初期稚貝の中から、飢餓により死亡したと考えられる個体や瀕死の状態にある個体が多数採集されており、他の植食動物との餌料を巡る競合がその主要因と考えられている (Sasaki and Shepherd, 2001)。上述したように、エゾアワビ成貝やある程度成長した稚貝は、初期稚貝と餌料を競合しない。それどころか成貝や稚貝の摂餌活動は、サンゴモ上に入植する大型海藻の幼体や群体性の藻類を除去し、初期稚貝にとって餌料価値の高い *Cocconeis* 属珪藻などを卓越させる効果を持つ。エゾアワビ成貝が高密度に分布することにより、エゾザンショウなど初期稚貝の餌料を巡る競合者の密度が低く抑えられる可能性も考えられる。成貝や稚貝の匍匐粘液そのものが、浮遊幼生の着底を誘起する働きも示唆されている。すなわち、浮遊幼生の着底・変態、およびその後の成長、生残に、着底場における親個体群の存在が重要な役割を果たしている可能性が強く示唆されるが、これについては他の動植物との相互関係を含め、さらなる詳細な研究が必要である。

引用文献

- Ayling, A.M. (1981). The role of biological disturbance in temperate subtidal encrusting communities. *Ecology*, 63, 830-847.
- Baloun, A.J. and D.E. Morse (1984). Ionic control of settlement and metamorphosis in larval *Haliotis rufescens* (Gastropoda). *Biol. Bull.*, 167, 124-138.
- Bryan, P.J. and P.Y. Qian (1998). Induction of larval attachment and metamorphosis in the abalone *Haliotis diversicolor* (Reeve). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 223, 39-51.
- Choat, J.H. and D.R. Schiel (1982). Patterns of distribution and abundance of large brown algae and invertebrate herbivores in subtidal regions of northern New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 60, 129-162.
- Counihan, R.T., D.C. McNamara, D.C. Souter, E.J. Jebreen, N.P. Preston, C.R. Johnson and B.M. Degnan (2001). Pattern, synchrony and predictability of spawning of the tropical abalone *Haliotis asinina* from Heron Reef, Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 213, 193-202.
- Daume, S. (2006). The role of bacteria and micro and macro algae in abalone aquaculture : a review. *J. Shellfish Res.*, 25, 151-157.
- Daume, S. and S. Ryan (2004). Fatty acid composition of eggs derived from conditioned and wild caught greenlip abalone broodstock (*Haliotis laevis*). *J. Shellfish Res.*, 23, 967-974.
- Daume, S., S. Brand-Gardner and W.J. Woelkerling (1999a). Settlement of abalone larvae (*Haliotis laevis* Donovan) in response to non-geniculate coralline red algae (Corallinales, Rhodophyta). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 234, 125-143.
- Daume, S., S. Brand-Gardner and W.J. Woelkerling (1999b). Preferential settlement of abalone larvae: diatom films vs non-geniculate coralline red algae. *Aquaculture*, 174, 243-254.
- Daume, S., A. Krsinich, S. Farrell and M. Gervis (2000). Settlement and early growth of *Haliotis rubra* in response to different algal species. *J. Appl. Phycol.*, 12, 479-488.
- Day, L. and G.M. Branch (2000). Relationships between recruits of the abalone *Haliotis midae*, encrusting corallines and the sea urchin *Parechinus angulosus*. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, 22, 145-156.
- Foster, G.R., G.W. Potts and R. Swinfen (1982). Changes in the ormer populations of Guernsey and Jersey. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 62, 717-727.
- Fukazawa, H., H. Takami, T. Kawamura and Y. Watanabe (2005). The effect of egg quality on larval period and post-larval survival of an abalone *Haliotis discus hannai*. *J. Shellfish Res.*, 24, 1141-1147.
- Fukazawa, H., T. Kawamura, H. Takami and Y. Watanabe (2007). Oogenesis and relevant changes in egg quality of abalone *Haliotis discus hannai* during a single spawning season. *Aquaculture*, in press.
- Fukazawa, H., H. Hirai, H. Hori, R.D. Roberts, H. Nukaya, H. Ishida and K. Tsuji (2001). Induction of abalone larval metamorphosis by thyroid hormones. *Fisheries Sci.*, 67, 985-988.
- Geiger, D.L. (1998). Recent genera and species of the family Haliotidae Rafinesque, 1815 (Gastropoda: Vetigastropoda). *The Nautilus*, 11, 85-116.
- Guzman-Del Proo, S.A., F. Salinas, O. Zaytsev, J. Belmar-Perez and J. Carrillo-Laguna (2000). Potential dispersion of reproductive products and larval stages of abalone (*Haliotis* spp.) as a function of the hydrodynamics of Bahia Tortugas, Mexico. *J. Shellfish Res.*, 19, 869-881.
- Hayakawa, J., T. Kawamura, T. Horii and Y. Watanabe (2007). Settlement of larval top shell, *Turbo (Batillus) cornutus*, in response to several marine algae. *Fisheries Sci.*, 73, 371-377.
- Itosu, C. and M. Miki (1983). Field observation of wave-induced circulation in ormer fishing ground. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 49, 339-346.
- 河村知彦・菊地省吾 (1992). エゾアワビ幼生の着底と変態に及ぼす付着珪藻の影響. 水産増殖, 40, 403-409.
- Kawamura, T. and H. Takami (1995). Analysis of feeding and growth rate of newly metamorphosed abalone *Haliotis discus hannai* fed on four species of benthic diatom. *Fisheries Sci.*, 61, 357-358.
- Kawamura, T., R.D. Roberts and C.M. Nicholson (1998a). Factors affecting the food value of diatom strains for post-larval abalone *Haliotis iris*. *Aquaculture*, 160, 81-88.
- Kawamura, T., R.D. Roberts and H. Takami (1998b). A review of the feeding and growth of postlarval abalone. *J. Shellfish Res.*, 17, 615-625.
- Kawamura, T., Roberts, R.D. and Takami, H. (2005). Importance of periphyton in abalone culture. In: Periphyton: Ecology, Exploitation and Management, eds. M.E. Azim, M.C.J. Verdegem, A.A. van Dam and M.C.M. Beveridge, CABI Publishing, UK, pp. 269-

284.

- Kawamura, T., H. Takami and Y. Yamashita (2004). Effects of grazing by a herbivorous gastropod *Homalopoma amussitatum*, a competitor for food with post-larval abalone, on a community of benthic diatoms. *J. Shellfish Res.*, 23, 989-993.
- Kawamura, T., T. Saido, H. Takami and Y. Yamashita (1995). Dietary value of benthic diatoms for the growth of post-larval abalone *Haliotis discus hannai*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 194, 189-199.
- Kawamura, T., H. Takami, R.D. Roberts and Y. Yamashita (2001). Radula development in abalone, *Haliotis discus hannai*, from larva to adult in relation to feeding transitions. *Fisheries Sci.*, 67, 596-605.
- 河村知彦・山田秀秋・浅野昌充・谷口和也 (1992). 牡鹿半島沿岸の漸深帯海底に設置した塩化ビニル板上の付着珪藻群落. 東北水研研報, (54), 97-102.
- 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.
- 菊地省吾・浮 永久 (1974b). アワビ属の採卵技術に関する研究第2報 紫外線照射海水の産卵誘発効果. 東北水研研報, (33), 79-86.
- McShane, P.E. and M.G. Smith (1988). Measuring abundance of juvenile abalone *Haliotis rubra* Leach (Gastropoda, Haliotidae); comparison of a novel method with two other methods. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 39, 331-336.
- McShane, P.E., K.P. Black and M.G. Smith (1988). Recruitment processes in *Haliotis rubra* (Mollusca: Gastropoda) and hydrodynamics in southeastern Australia imply localized dispersal of larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 124, 175-203.
- Morse, D.E. (1985). Neurotransmitter-mimetic inducers of larval settlement and metamorphosis. *Bull. Mar. Sci.*, 37, 697-706.
- Morse, A.N.C. and D.E. Morse (1984). Recruitment and metamorphosis of *Haliotis* larvae induced by molecules uniquely available at the surface of crustose red algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 75, 191-125.
- Morse, D.E., N. Hooker and H. Duncan (1979). (γ -aminobutyric acid, a neurotransmitter, induces planktonic abalone larvae to settle and begin metamorphosis. *Science*, 204, 407-410.
- Morse, D.E., H. Duncan, N. Hooker and A. Morse (1976). Hydrogen peroxide induces spawning in mollusks, with activation of prostaglandin endoperoxide synthetase. *Science*, 196, 298-300.
- Moss, G.A. (1999). Factors affecting settlement and early post-settlement survival of the New Zealand abalone *Haliotis australis*. *NZ. J. Mar. Freshwater Res.*, 33, 271-278.
- Moss, G.A.). L.J. Tong (1992). Effect of stage of larval development on the settlement of the abalone *Haliotis iris*. *NZ. J. Mar. Freshwater Res.*, 26, 69-73.
- 大貝政治・若野 真・長井 敏 (1991). エゾアワビ幼生の着底と稚貝の成長に及ぼす付着性微細藻類の影響. 水産増殖, 39, 263-266.
- 鬼塚年弘 (2006). 相模湾長井におけるトコブシの繁殖生態と初期生態に関する研究. 東京大学博士論文, 東京大学, 155 pp.
- Onitsuka, T., T. Kawamura, S. Ohashi, T. Horii and Y. Watanabe (2004). Morphological changes in the radula of abalone *Haliotis diversicolor aquatilis* from post-larva to adult. *J. Shellfish Res.*, 23, 1079-1085.
- Onitsuka, T., T. Kawamura, S. Ohashi, T. Horii and Y. Watanabe (2007a). Dietary value of benthic diatoms for post-larval abalone *Haliotis diversicolor*, associated with the feeding transitions. *Fisheries Sci.*, 73, 295-302.
- Onitsuka, T., T. Kawamura, T. Horii, N. Takiguchi, H. Takami and Y. Watanabe (2007b). Synchronized spawning of an abalone *Haliotis diversicolor*, triggered by typhoon events in Sagami Bay, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, in press.
- Paine, R.T. (1980). Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. Anim. Ecol.*, 49, 667-685.
- Pawlik, J.R. (1992). Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 30, 273-335.
- Prince, J.A., T.L. Sellers, W.B. Ford and S.R. Talbot (1988). Confirmation of a relationship between the localized abundance of breeding stock and recruitment for *Haliotis rubra* Leach (Mollusca: Gastropoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 122, 91-104.
- Roberts, R.D. (2001) A review of settlement cues for larval abalone (*Haliotis* spp.). *J. Shellfish Res.*, 20, 571-586.
- Roberts, R.D. and C. Lapworth (2001). Effect of delayed metamorphosis on larval competence, and post-larval survival and growth, in the abalone *Haliotis iris* Gmelin. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 258, 1-13.
- Roberts, R.D. and C.M. Nicholson (1997). Variable response from abalone larvae (*Haliotis iris*, *H. virginea*) to a range of settlement cues. *Moll. Res.*, 18, 131-141.
- Roberts, R.D., H.F. Kaspar and R.J. Barker (2004). Settlement of abalone (*Haliotis iris*) larvae in response to five species of coralline algae. *J. Shellfish Res.*, 23, 975-987.
- Roberts, R.D., T. Kawamura and C.M. Nicholson (1999a). Growth and survival of post-larval abalone (*Haliotis iris*) in relation to their development and diatom diet. *J. Shellfish Res.*, 18, 243-250.
- Roberts, R.D., T. Kawamura and H. Takami (1999b). Morphological changes in the radula of abalone (*Haliotis iris*) during post-larval development. *J. Shellfish Res.*, 18, 637-644.
- Roberts, R.D., T. Kawamura and C.M. Handley (2007). Factors affecting settlement of abalone (*Haliotis iris*) larvae on benthic diatom films. *J. Shellfish Res.*, 26, in press.
- Saito, K. (1981). The appearance and growth of 0-year old Ezo abalone. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 47, 1393-1401.
- 佐々木良 (1994). 宮城県北部海域におけるエゾアワビ浮遊幼生の加入初期過程. 宮城水試研報, (9), 1-17.
- Sasaki, R. and S.A. Shepherd (1995). Larval dispersal and recruitment of *Haliotis discus hannai* and *Tegula* spp. on Miyagi coast, Japan. *Mar. Freshwat. Res.*, 46, 519-529.
- Sasaki, R. and S.A. Shepherd (2001). Ecology and post-settlement survival of the ezo abalone *Haliotis discus hannai*, on Miyagi coasts, Japan. *J. Shellfish Res.*, 20, 619-626.
- 關 哲夫 (1997). エゾアワビの種苗生産技術体系とその基礎となる生物学的研究. 東北水研研報, (59), 1-71.
- 関 哲夫・菅野 尚 (1977). エゾアワビの初期発生と水温による発生速度の制御. 東北水研研報, (38), 143-153.
- 関 哲夫・菅野 尚 (1981a). エゾアワビ被面子幼生の着底と変態について. 東北水研研報, (42), 31-39.
- 関 哲夫・菅野 尚 (1981b). アワビ足趾粘液状物質によるエゾアワビ被面子幼生の着底誘起. 東北水研研報, (43), 29-36.
- Seki, T., K. Taniguchi and K. Kurata (1997). The metamorphosis inducing role of dibromomethane on the Japanese abalone,

- Haliotis discus hannai* Ino. *Abstracts of the Third International Abalone Symposium*. International Abalone Society, Monterey, p. 60.
- Searcy-Bernal, R., A.E. Salas-Garza, R.A. Flores-Aguilar and P.R. Hinojosa-Rivera (1992). Simultaneous comparison of methods for settlement and metamorphosis induction in the red abalone (*Haliotis rufescens*). *Aquaculture*, 105, 241-250.
- Shepherd, S.A. and S. Daume (1996). Ecology and survival of juvenile abalone in a crustose coralline habitat in South Australia. In: *Survival Strategies in Early Life Stages of Marine Resources*, eds. Y. Watanabe, Y. Yamashita and Y. Oozeki, A. A. Balkema, Rotterdam, pp. 293-313.
- Shepherd, S.A. and T.A. Turner (1985). Studies on southern Australian abalone (genus *Haliotis*). VI. Habitat preference, abundance and predators of juveniles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 93, 285-298.
- Shepherd, S.A., D. Lowe and D. Partington (1992). Studies on southern Australian abalone (genus *Haliotis*). XIII. Larval dispersal and recruitment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 164, 247-260.
- Slattery, M. (1992). Larval settlement and juvenile survival in the red abalone (*Haliotis rufescens*): an examination of inductive cues and substrate selection. *Aquaculture*, 102, 143-153.
- Stephens, S.A., N. Broekhuizen, A.B. Macdiarmid, C.J. Lundquist, L. McLeod and R. Hoskew (2006). Modelling transport of larval New Zealand abalone (*Haliotis iris*) along an open coast. *Mar. Freshwater Res.*, 57, 519-532.
- Suenaga, K. H. Hori, H. Ishida, H. Nukaya, R.D. Roberts and K. Tsuji (2004). Inducing substance for abalone larval metamorphosis from the crustose coralline alga, *Hydrolithon samoense*. *Fisheries Sci.* 70, 342-344.
- Suzuki, H., T. Ioriya, T. Seki and Y. Aruga (1987). Changes of algal community on the plastic plates used for rearing the abalone *Haliotis discus hannai*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53, 263-267.
- 高橋寛爾 (1986). 緑藻類 *Ulva lens* の生態に関する研究. 昭和59-60年度宮城栽セ事業報告, 32-60.
- Takami, H. and T. Kawamura (2003). Dietary changes in the abalone, *Haliotis discus hannai*, and relationships with the development of the digestive organ. *J. Agr. Res. Quart.*, 37, 89-98.
- 高見秀輝・河村知彦・山下 洋 (1996). エゾアワビ1歳貝に対する付着珪藻の餌料 価値. 水産増殖, 44, 211-216.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (1997a). Contribution of diatoms as food sources for post-larval abalone *Haliotis discus hannai* on a crustose coralline alga. *Moll. Res.*, 18, 143-151.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (1997b). Survival and growth rates of post-larval abalone *Haliotis discus hannai* fed conspecific trail mucus and/or benthic diatom *Cocconeis scutellum var. parva*. *Aquaculture*, 152, 129-138.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (1998). Development of polysaccharide degradation activity in postlarval abalone *Haliotis discus hannai*. *J. Shellfish Res.*, 17, 723-727.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (2000). Starvation tolerance of newly metamorphosed abalone *Haliotis discus hannai*. *Fisheries Sci.*, 66, 1180-1182.
- Takami, H., T. Kawamura and Y. Yamashita (2002). Effects of delayed metamorphosis on larval competence, and post-larval survival and growth of abalone *Haliotis discus hannai*. *Aquaculture*, 213, 311-322.
- Takami, H., D. Muraoka, T. Kawamura and Y. Yamashita (2003). When is the abalone *Haliotis discus hannai* Ino 1953 first able to use brown macroalgae? *J. Shellfish Res.*, 22, 795-800.
- Takami, H., Oshino, A., Sasaki, R., Fukazawa, H., Kawamura, T. (2006). Age determination and estimation of larval period in field caught abalone (*Haliotis discus hannai* Ino 1953) larvae and newly metamorphosed post-larvae by counts of radular teeth rows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 328, 289-301.
- 高見秀輝・河村知彦・伊藤秀明・清藤真樹・柳谷 智・山下 洋 (2001). エゾアワビ初期稚貝と小型植食性巻貝の餌料を巡る競合関係. 東北水研研報, (64), 43-51.
- 田中邦三・田中種雄・石田 修・大場俊雄 (1986). 千葉県南部沿岸のアワビ浮遊幼生並びに着底稚貝の分布. 日水誌, 52, 1925-1532.
- Tegner, M.J. and R.A. Butler (1985). Drift-tube study of the dispersal potential of green abalone (*Haliotis fulgens*) larvae in the southern California bight: implications for recovery of depleted populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 26, 73-84.
- 内田 務・支倉 理・坂下利光・石川 豊・武蔵達也・西洞孝広・伊藤澄恵 (1996). 浮遊幼生の動態. 「特定研究開発促進事業ーアワビの再生産機構の解明に関する研究ー総括報告書」, 水産庁, 東京, pp. 91-105.
- 浮 永久 (1995). アワビ類の繁殖生理と種苗生産の組立て. 「アワビ類の種苗生産技術」, 日本栽培漁業協会, 東京, pp. 1-92.
- Uki, N. and S. Kikuchi (1982). Influence of food levels on maturation and spawning of the abalone, *Haliotis discus hannai* related to effective accumulative temperature. *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, (45), 45-53.
- Won, N-I (2007). Study on the ecological niches of abalone (*Haliotis* spp.) using stable isotope analyses. PhD Thesis, the University of Tokyo, in press.
- 柳橋茂昭・高尾充英・大岩和男 (1986). 愛知県栽培漁業センターにおけるアワビ種苗生産について. 愛知県栽培漁業センタークロアワビ種苗生産技術, pp. 2-44.