平成 22 年度水産学進歩賞

海藻群落におけるウニ類の個体群動態に関する生態学的研究

吾 妻 行 雄

東北大学大学院農学研究科

Ecological studies on the population dynamics of sea urchins associated
with the communities of marine algae

YUKIO AGATSUMA

Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University, Sendai, Miyagi 981-8555, Japan

ウニは世界で 20 数種が食用となり、そのほとんどがホンウニ目に属する。いずれも沿岸の岩礁域に分布して、生育あるいは流出した海藻を主に摂食する植食動物である。日本ではエゾバフンウニ、キタムラサキウニ、バフンウニ、アカウニ、ムラサキウニ、シラヒゲウニの 6 種が主要な漁獲対象種である。日本全体のウニ漁獲量（殻付き重量）は、1987 年の 23,000 トンから 2009 年の 11,000 トン前後に減少した。東北太平洋と北海道で漁獲されるキタムラサキウニとエゾバフンウニの 2 種でその 7 割以上を占める。^{1,2)}

古くからウニは種によっては高い摂食圧によって海藻群落を崩壊させることが報告されてきた。³⁾そして、ウニの個体数は、アラスカ州のアリューシャン列島、カナダのノバスコシア沿岸、アメリカのメイン湾では、捕食者、加入、病気あるいは漁業によって調節されて海中林とよばれる大形のコンブ目褐藻群落と殻状の紅藻無節サンゴモ群落とが交代するとされている。⁴⁾しかし、ウニの個体群の動態に海藻群落がどのように関わっているのかという視点からは研究は行われてこなかった。本研究では、主に北日本の沿岸岩礁域におけるウニの個体群成長と生物生産、再生産を海藻群落との関係で明らかにした研究結果を述べる。

1. 個体群サイズの調節

食用ウニの幼生は 14~40 日間の浮遊生活を経て着底・変態する。⁵⁾ウニの着底稚仔は無節サンゴモ群落で多く、コンブ目褐藻群落では少ないことは世界で共通してみとめられる。⁶⁻⁹⁾無節サンゴモが種特異的に放出するジブロモメタン¹⁰⁾は、キタムラサキウニ幼生の着底・変態を強く誘起する。¹¹⁾エゾバフンウニとキタムラサキ

ウニの 8 腕後期幼生は、ジブロモメタンの 60 ppm 以下の低濃度で 5~10 分被曝されると 1 時間後に 80% 以上が変態することがわかった。¹²⁾短時間で高率に変態が誘起されることは、死亡を低減して稚仔の加入の成功に寄与すると考えられる。一方、生育するコンブ目褐藻クロメやアラメが海水中に分泌する 2,4 ジブロモフェノールと 2,4,6 トリブロモフェノール¹³⁾は、20 ppm 以下の低濃度でキタムラサキウニ 8 腕後期幼生を死亡させ、変態をも阻害することがわかった。¹⁴⁾アラメ海中林は植食動物の摂食を阻害するポリフェノールを生産する¹⁵⁾ことから二重に化学防御しているのかもしれない。これらの結果は、ウニの個体群サイズが海藻群落のアレロケミカルを介して調節される可能性を示す。

2. 個体群成長と生物生産

北海道南部沿岸において、キタムラサキウニの成長と生殖巣の量的な発達、コンブ目褐藻群落の現存量によって決定される。成長は、秋季においても現存量が保障される多年生褐藻群落において速いことがわかった。¹⁶⁾1980 年から 1995 年の 16 年間、北海道南西部日本海の奥尻島の 70 定点でキタムラサキウニ稚仔の密度を調べた結果、浮遊幼生期に相当する 9 月の水温が 20℃ 以上の高い年には翌年の無節サンゴモ群落における稚仔の加入密度が高くなって個体群が成長することを明らかにした。¹⁷⁾高水温によって死亡率の高い浮遊期間が短縮されて稚仔の加入の成功に結びつくと考えられる。しかし、高水温・貧栄養の海況条件下でコンブ目褐藻群落が浅所まで縮小すると、加入したウニの成長は遅く、生殖巣の量的な発達が著しく低下する。¹⁶⁾そして、14~15 年の寿命¹⁸⁾をもつ本種は、満 8 歳以上の高齢個体で普通に

みとめられる生殖巣の褐色化が7歳未満の若齢個体においても発現することがわかった。¹⁹⁾ 稚仔の大量の加入に続いて、その翌年以降の冬季の水温が平年よりも著しく低いと、北海道津軽海峡西部沿岸ではマコンブ群落は水深12mの深所まで拡大する。¹⁶⁾ キタムラサキウニは低水温によって摂食活動は低下する^{20,21)}ものの、食物が保障されて成長が速く、生殖巣も早期に量的に発達して²¹⁾漁獲量の著しい増大に結びつくことがわかった。¹⁶⁾ 無節サンゴモ群落で個体数を増大させたキタムラサキウニは、高蛋白な魚肉と養殖したマコンブを与える開放型養殖によって生殖巣の量的発達を促進させて生物生産を向上させ、品質も改善できることを示した。²²⁻²⁴⁾ また、無節サンゴモ群落において、キタムラサキウニを除去することによって形成した褐藻フシスジモク群落およびホソメコンブ群落に、それぞれエゾバフンウニ人工種苗および無節サンゴモ群落に生息するキタムラサキウニを移植することによって生物生産を向上できることを示した。²³⁾

北海道日本海沿岸において、バフンウニが1989年から1991年に大量に加入し、分布北限を従来の北海道日本海南西部沿岸から日本海北部沿岸へ約400km拡大したことを明らかにした。²⁵⁾ 浮遊幼生期に相当する冬季から春季の水温が平年よりも顕著に高かったことが南部からの幼生の着底と稚仔の加入の成功に結びついたと考えられる。地理的分布を拡大したバフンウニは生殖巣を量的に発達させ、成熟して産卵している²⁶⁾ことから再生産が行われていると考えられる。本種はミトコンドリアDNA配列から北方種のエゾバフンウニと系統が極めて近い²⁷⁾ことから、亜寒帯の環境に適応できる遺伝的特性を獲得しているのかもしれない。現在、本種の分布の北限は礼文島である。鉛直分布が重複するエゾバフンウニとの競合を含めて、群集構造にどのような影響をもたらしているかを明らかにする必要がある。

3. 海藻群落との種間関係

北海道忍路湾において、満1歳以上のキタムラサキウニは、7月から9月に食物となる流れ藻の減少にともない、深所の無節サンゴモ群落から潮間帯にのみ形成されるホソメコンブ群落へと移動し、生育藻体を直接摂食する。そして、11月以降は、ホソメコンブ群落の消失と強い波浪にも影響されて無節サンゴモ群落へ移動することがわかった。²⁸⁾ また、満1歳未満の個体は、多細胞の大形海藻へ食性が転換されていないために、周年無節サンゴモ群落で生活することが明らかになった。宮城県牡鹿半島沿岸のアラメ群落においても同様に季節的に移動することが明らかにされている。²⁹⁾ 宮城県女川湾において、バフンウニは、水温が年間で最も低下し、波浪の高い11月から3月に深所の無節サンゴモ群落から水深

0~0.3mの小形海藻群落へ移動し、その時期優占する紅藻スジウバノリを食物とする。移動したウニは、以後、無節サンゴモ群落へは戻らずに、小形海藻群落の岩石下を主要なすみ場として選択し、6月から10月まで季節的に優占するツノマタ属紅藻を主要な食物として成長することがわかった。³⁰⁾ 消化管内容物の同定によって、キタムラサキウニとバフンウニの季節的な移動は、種固有の生殖の年周期の中で、成熟・産卵に向けて生殖巣を量的に発達させるための索餌活動であると結論された。秋田県男鹿半島沿岸において、キタムラサキウニは深所の無節サンゴモ群落で、フジツボ類を中心とした固着動物を食物として生殖巣が量的に発達して水深0.3~2.4mに形成されるジョロモク、マメタワラ、ヤツマタモクが優占するヒバマタ目褐藻群落へは移動しないことがわかった。バフンウニはヒバマタ目褐藻群落で周年密度が高いものの、そこでの生殖巣の量的な発達は無節サンゴモ群落と同様に極めて低い。直立する藻体を十分に摂食できず、主要な食物が林床に生育する栄養価の低い有節サンゴモであることに起因する。³¹⁾

無節サンゴモ群落が潮間帯付近まで拡大していた北海道日本海寿都湾において、キタムラサキウニを大規模に除去することによって、温暖な海況下ではヒバマタ目褐藻フシスジモクを極相とした群落が形成されることがわかった。³²⁾ この海域ではウニの摂食圧が磯焼けの持続因であることを実証した。また、有節サンゴモ群落が潮間帯付近まで優占していた和歌山県日ノ御崎沿岸において、バフンウニとムラサキウニが河川水の流入による塩分濃度の著しい低下によって大量に死亡した。その後、平年よりも温暖な海況であったにもかかわらず、アラメ群落が潮間帯から水深1.5m以浅の潮下带上部に拡大したことを明らかにした。³³⁾

潮下帯の海藻群落の遷移は、機会的に入植する小形1年生海藻を除くと、基本的に無節サンゴモが優占する始相、小形多年生海藻の優占する途中相、そして大形多年生海藻海藻が優占する極相へといたる系列で進行する。³⁴⁾ この進行系列は深所の無節サンゴモ群落から浅所の大形多年生海藻群落の带状構造に対応する。³⁵⁾ そして、年によって大形多年生海藻群落は深所に拡大して無節サンゴモ群落が縮小し、また、逆に大形多年生海藻群落が縮小して無節サンゴモ群落が拡大するなど水温と栄養塩濃度を左右する海況条件を介して遷移がサイクリックに極相へ進行あるいは始相へ退行する。³⁶⁾ そして、海藻の遷移相とキタムラサキウニおよびバフンウニの年齢と大きさの成長速度には対応関係がみとめられることが明らかになった。^{16,19,26,37,38)} 両種の成長速度は海中林(極相)と無節サンゴモ群落(始相)を対極として変動する北日本沿岸岩礁域の漁場評価の指標となりうるということがわかった。バフンウニは日本で最も広域に分布するこ

とから、漁場評価の汎用性が高い。

これらの研究結果より、北日本沿岸においてウニは、海況条件を介して変動する海藻群落に個体群成長と生物生産が決定される。そして、海藻群落へ季節的に索餌移動して再生産を保障させる。すなわち、ウニ個体群は海藻群落と共生していると結論される。

4. 今後の展望

近年、地球温暖化の進行にともない、北日本沿岸ではコンブ目海中林が著しく縮小して磯焼けが進行し、海中林構成種もコンブ目からヒバマタ目への交代がみとめられる。³⁹⁾ ラッコに代表される主たるウニの天敵のいないオーストラリア、ニュージーランドおよびそれらの周辺の島々を含むオーストララシアでは、海藻はウニの摂食に対して化学的に防御し、ウニは海藻の化学防御物質に耐性を獲得する軍拡競走とよばれる相互関係が成立している。⁴⁰⁾ 北日本沿岸においても、ウニと海中林は軍拡競走の相互作用を通じていずれも生物生産を低下させていくのだろうか。知見の少ないヒバマタ目褐藻群落とウニの種間相互作用を明らかにするための生態学的研究がさらに望まれる。また、パフンウニは冬季に食物が保障されると、産卵直後に生殖巣に配偶子を残存した状態で栄養細胞に栄養を蓄積し、再び生殖巣を量的に発達させることがわかった。⁴¹⁾ 本種が冬季に再生産を成功させるための種特異的な戦略機構について生態学的、生理学的に解明していきたい。

謝 辞

本研究は、筆者が北海道立水産試験場在任中の16年間および東北大学農学研究科において1997年以降に行ったものである。東北大学の谷口和也名誉教授には、研究に対する激励と懇切なご指導を終始いただき、研究への熱意を持続させることができた。東北大学農学研究科水圏植物生態学分野の在籍、卒業・修了した学生諸氏の若き意欲により研究は進展した。南フロリダ大学のJohn Lawrence博士には研究に対して常に懇切なご指導をいただいた。北海道立水産試験場、宮城県水産技術総合センター、秋田県水産振興センター、北海道水産技術普及指導所、沿海の漁業協同組合と町村の関係各位には研究と調査で多大なるご支援をいただいた。和歌山県三尾漁業協同組合の村尾敏一組合長には調査で多大なるご支援をいただいた。ここに記して筆者の深甚なる謝意を表する。

文 献

- 1) Andrew NL, Agatsuma Y, Ballesteros E, Bazhin AG, Creaser EP, Barnes DKA, Botsford LW, Bradbury A, Campbell A, Dixon JD, Einarsson S, Gerring PK, Hebert K, Hunter M, Hur SB, Johnson CR, Juinio-Meñez MA, Kalvass P, Miller RJ, Moreno CA, Palleiro JS, Rivas D, Robinson SML, Schroeter SC, Steneck RS, Vadas RL, Woodby DA, Xiaoqi Z. Status and management of world sea urchin fisheries. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 2002; **40**: 343-425.
- 2) Agatsuma Y, Sakai Y, Andrew NL. Enhancement of Japan's sea urchin fisheries. In: Lawrence JM, Guzmán O (eds). *Sea urchins: fisheries and ecology*. DEStech Publication, Lancaster. 2003; 18-36.
- 3) Lawrence JM. On the relationships between marine plants and sea urchins. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1975; **13**: 213-286.
- 4) Steneck RS, Graham MH, Bourque BJ, Corbett D, Erlandson JM, Estes JA, Tegner MJ. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Env. Cons.* 2002; **29**: 436-459.
- 5) Lawrence JM. *Edible sea urchins: biology and ecology*. Elsevier Science, Amsterdam. 2001.
- 6) Cameron RA, Schroeter SC. Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1980; **2**: 243-247.
- 7) Rowley RJ. Settlement and recruitment of sea urchins (*Strongylocentrotus* spp.) in a sea-urchin barren ground and kelp bed: are populations regulated by settlement or post-settlement processes?. *Mar. Biol.* 1989; **100**: 485-494.
- 8) Sano M, Omori M, Taniguchi K, Seki T, Sasaki R. Distribution of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* in the rocky coastal area of the Oshika Peninsula, northern Japan. *Benthos Res.* 1998; **53**: 79-87.
- 9) Balch T, Scheibling RE. Temporal and spatial variability in settlement and recruitment of echinoderms in kelp beds and barrens in Nova Scotia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000; **205**: 139-154.
- 10) Itoh N, Shinya M. Seasonal evolution of bromomethanes from coralline algae (Corallinaceae) and its effect on atmospheric ozone. *Mar. Chem.* 1994; **45**: 95-103.
- 11) Taniguchi K, Kurata K, Maruzoi T, Suzuki M. Dibromomethane, a chemical inducer of larval settlement and metamorphosis of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. *Fish. Sci.* 1994; **60**: 795-796.
- 12) Agatsuma Y, Seki T, Kurata K, Taniguchi K. Instantaneous effect of dibromomethane on metamorphosis of larvae of the sea urchins *Strongylocentrotus nudus* and *Strongylocentrotus intermedius*. *Aquaculture* 2006; **251**: 549-557.
- 13) Shibata T, Hama Y, Miyasaki T, Ito M, Nakamura T. Extracellular secretion of phenolic substances from living brown algae. *J. Appl. Phycol.* 2006; **18**: 787-794.
- 14) Agatsuma Y, Endo H, Taniguchi K. Inhibitory effect of 2,4-dibromophenol and 2,4,6-tribromophenol on larval survival and metamorphosis of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. *Fish. Sci.* 2008; **74**: 837-841.
- 15) 谷口和也, 秋元義正, 蔵多一哉, 鈴木 稔. 褐藻アラメの植食動物に対する化学的防御機構. 日水誌 1992; **58**: 571-575.
- 16) 吾妻行雄. 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 1997; **51**: 1-66.
- 17) Agatsuma Y, Nakao S, Motoya S, Tajima K, Miyamoto T. Relationship between year-to-year fluctuations in recruitment of juvenile sea urchins *Strongylocentrotus nudus* and seawater temperature in southwestern Hokkaido. *Fish.*

- Sci. 1998; **64**: 1–5.
- 18) Agatsuma Y. Ecology of *Strongylocentrotus nudus*. In: Lawrence JM (ed). *Edible sea urchins: biology and ecology. second edition*. Elsevier, Amsterdam. 2007; 443–457.
- 19) Agatsuma Y, Sato M, Taniguchi K. Factors causing brown-colored gonads of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* in northern Honshu, Japan. *Aquaculture* 2005; **249**: 449–458.
- 20) 吾妻行雄, 松山恵二, 中多章文. 北海道忍路湾におけるキタムラサキウニの摂食活動の季節変化. 日水誌 1996; **62**: 592–597.
- 21) Agatsuma Y, Nakata A, Matsuyama K. Seasonal foraging activity of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* on coralline flats in Oshoro Bay in southwestern Hokkaido, Japan. *Fish. Sci.* 2000; **66**: 204–210.
- 22) Agatsuma Y. Aquaculture of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* transplanted from coralline flats in Hokkaido, Japan. *J. Shellfish Res.* 1998; **17**: 1541–1547.
- 23) 吾妻行雄. 北海道日本海沿岸における藻場修復. 「磯焼けの機構と藻場修復. 水産学シリーズ 120」(谷口和也編) 恒星社厚生閣, 東京, 1999; 84–97.
- 24) Agatsuma Y, Sakai Y, Tajima K. Recent advances in sea-urchin aquaculture in Japan. *Bull. Aquacul. Assoc. Canada*. 2010; **108**: 4–9.
- 25) Agatsuma Y, Hoshikawa H. Northward extension of geographic range of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* in Hokkaido, Japan. *J. Shellfish Res.* 2007; **26**: 629–635.
- 26) Agatsuma Y, Nakata A. Age determination, reproduction and growth of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* in Oshoro Bay, Hokkaido, Japan. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 2004; **84**: 401–405.
- 27) Biermann CH, Kessing BD, Palumbi SR. Phylogeny and development of marine model species: strongylocentrotid sea urchins. *Evol. Dev.* 2003; **5**: 360–371.
- 28) 吾妻行雄, 川井唯史. 北海道忍路湾におけるキタムラサキウニの季節的移動. 日水誌, 1997; **63**: 557–562.
- 29) Sano M, Omori M, Taniguchi K, Seki T. 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.* 2001; **67**: 628–639.
- 30) Agatsuma Y, Yamada H, Taniguchi K. Distribution of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* along a shallow bathymetric gradient in Onagawa Bay in northern Honshu, Japan. *J. Shellfish Res.* 2006; **25**: 1027–1036.
- 31) Endo H, Nakabayashi N, Agatsuma Y, Taniguchi K. Food of the sea urchins *Strongylocentrotus nudus* and *Hemicentrotus pulcherrimus* associated with vertical distributions in fucoid beds and crustose coralline flats in northern Honshu, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2007; **352**: 125–135.
- 32) 吾妻行雄, 松山恵二, 中多章文, 川井唯史, 西川信良. 北海道日本海沿岸におけるウニ除去後の海藻群落の遷移. 日水誌 1997; **63**: 672–680.
- 33) Agatsuma Y, Hazama H, Arakawa H. Limited recovery of the kelp *Eisenia bicyclis* after population reduction of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* and *Anthodiaris crassispina* on Kii Peninsula, southwestern Japan. *J. Shellfish Res.* 2009; **28**: 939–946.
- 34) 谷口和也. 牡鹿半島沿岸における漸深帯海藻群落の一次遷移. 日水誌 1996; **62**: 765–771.
- 35) Taniguchi K. Marine afforestation of *Eisenia bicyclis* (Laminariaceae; Phaeophyta). *NOAA Tech. Rep. NMFS* 1991; **102**: 47–57.
- 36) 谷口和也. 海中林造成の基礎と実践. 藻類 1996; **44**: 103–108.
- 37) Agatsuma Y, Nakabayashi N, Miura N, Taniguchi K. Growth and gonad production of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* in the fucoid bed and algal turf in northern Japan. *Mar. Ecol.* 2005; **26**: 100–109.
- 38) 中林信康, 三浦信昭, 吾妻行雄, 谷口和也. 秋田県沿岸におけるキタムラサキウニの成長および生殖巣の発達と海藻群落との関係. 水産増殖 2006; **54**: 365–374.
- 39) 谷口和也. 海中林. 「消える日本の自然」(鷲谷いづみ編) 恒星社厚生閣, 東京, 2008; 210–218.
- 40) Estes JA, Steinberg PD. Predation, herbivory, and kelp evolution. *Paleobiology* 1988; **14**: 19–36.
- 41) Ogasawara M, Matsui T, Agatsuma Y. Growth and rapid gonad recovery of the sea urchin *Hemicentrotus pulcherrimus* after spawning in an *Undaria pinnatifida* and *Saccharina japonica* kelp bed. *J. Shellfish Res.* in press.