

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

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 水産総合研究センター 公開日: 2024-10-02 キーワード (Ja): キーワード (En): Abalone; Algal recruitment; Barrens; Grazing; Kelp bed; Sea urchin; Waves; Water velocity 作成者: 川俣, 茂 メールアドレス: 所属: 水産工学研究所
URL	https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2010765

This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License.



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*1

川俣 茂*2

Effect of Waves on Grazing by Sea Urchins and Abalone on the Coast of Northern Japan

Shigeru KAWAMATA*2

Abstract Laboratory and field studies were conducted to explore the effect of wave-induced water motion on grazing by commercially important sea urchins *Strongylocentrotus nudus*, *S. intermedius* and abalone *Haliotis discus hannai* as an important mechanism regulating their distribution and the abundance of food algae on the coast of northern Japan. Oscillating-flow-tank experiments conducted at moderate temperatures (10–15°C) indicated that grazing on a leaf-like kelp by sea urchins was nearly impossible when water velocity amplitude, $U_{\max}$, was only about 0.4 m/s. This velocity limit for grazing was considerably lower than that for movement (approximating 0.7 m/s) because of their unstable grazing posture. In contrast, *H. discus hannai* could graze on adult kelp of *Undaria pinnatifida* at much higher velocities ($U_{\max} > 0.9$ m/s). Flow-tank experiments simulating natural subtidal areas with a depth gradient of water velocity showed that *S. nudus* could graze freely on small juvenile algae where $U_{\max} < 0.3$ m/s but could scarcely crawl into areas with $U_{\max} > 0.45$ m/s at temperatures of 4–13°C. This result and observations in Oshoro Bay on the Japan Sea coast of Hokkaido, which was characterized by shallow algal and deep *S. nudus*-dominated barren zones, suggested that wave-induced limitation of sea urchin grazing would lead to colonization by algae of barren areas even adjacent to large aggregation of sea urchins if the frequency of $U_{\max} < 0.4$ m/s remains at < 0.5 from the settlement of spores to establishment of kelp beds. *S. nudus* are susceptible to the whiplash effect of kelp blades swaying under waves so that they never move into dense kelp stands and graze only on the peripheral plants during periods of calm seas. A laboratory flow-tank experiment with kelp beds showed that *S. nudus* were completely dispersed from dense *Laminaria* stands when $U_{\max} > 0.2$ m/s. Although *S. intermedius* had higher tolerance to water motion independent of temperature, they rarely graze even on small juvenile algae for $U_{\max} > 0.4$ m/s. In contrast, *S. intermedius* appeared less susceptible to the whiplash effect of blades than *S. nudus*: they moved into dense *Laminaria* beds and remained there for $U_{\max} < 0.25$ – 0.30 m/s. *H. discus hannai* have highest tenacity to water motion but lowest resistance to low temperature. The abalone remains at areas with least water motion at low temperature up to 10°C if food algae are there.

For higher temperature with established kelp beds, the tank-flow experiment showed that foraging by *H. discus hannai* dramatically become active regardless of water motion of < 0.6 m/s. This result is consistent with the observation that the abalone occurred only inside a dense *Laminaria* bed in Oshoro Bay.

2001年8月20日受理 (Accepted on August 20, 2001)

水産総合研究センター業績 A 第6号 (Contribution No.A 6 from Fisheries Research Agency)

*1 北海道大学審査学位論文 (掲載に際し投稿規程に沿って一部修正した)

*2 水産工学研究所 〒314-0421 茨城県鹿島郡波崎町海老台7620-1 (National Research Institute of Fisheries Engineering, Ebikai, Hasaki, Kashima, Ibaraki 314-0421, Japan)

Monthly averaged probabilities of $U_{\max} < 0.4 \text{ m/s}$ and $< 0.2 \text{ m/s}$ were estimated from 19–20 year long offshore wave data along the Japan Sea coast of southwestern Hokkaido and along the Sanriku, (northeastern Pacific) coast of Honshu, where food algae have been often limited by overgrazing by *Strongylocentrotus nudus*. The estimates partially explain the marked differences in physical disturbances and food availability to abalone and sea urchins between the two coasts. The paper describes the importance of wave-induced physical disturbance in abalone and sea urchin aquaculture and in artificial development of kelp beds in sea urchin-dominated barren areas.

Key word: Abalone, Algal recruitment, Barrens, Grazing, Kelp bed, Sea urchin, Waves, Water velocity

目 次		現地調査 室内模擬実験 考 察
Abstract		
緒 言		第 4 章 キタムラサキウニの摂食限界からみた海 域別の波動環境
第 1 章 波動による摂食抑制機構と摂食限界		試料と方法
試料と方法		有義波動流速振幅の計算
摂食実験		用いたデータと計算条件
移動実験		結 果
結 果		考 察
摂食に及ぼす振動流の影響		
移動に及ぼす振動流の影響		
考 察		第 5 章 総合考察
振動流による摂食抑制機構と摂食限界		波動による摂食抑制効果と海藻群落の形成過程
実海域での摂食限界		岩礁漁場における水産的課題と
ウニの摂食に対する波動流速の影響評価		流動環境の重要性
		流動環境からみた種苗放流
		・ 移殖の時期と場所
第 2 章 群落形成期における摂食活動に及ぼす波 動流の影響		流速増加工法による藻場造成の新しい展開
試料と方法		要 約
室内模擬実験		
現地調査		謝 辞
結 果		
室内模擬実験		付録 A
現地調査		
考 察		付録 B
海藻加入期における摂食活動に及ぼす流動 と水温の影響		文 献
海藻入植過程		
群落形成に要する流動条件		
第 3 章 海藻群落に対する摂食と波動の影響		
試料と方法		
現地調査		
室内模擬実験		
結 果		

沿岸浅所の岩礁域に生息するウニ・アワビは、市場価値の高い水産資源として、また海藻植生に大きな影響を及ぼす藻食動物として水産的にも生態的にも極めて重要である。日本におけるウニ・アワビ類の分布を漁獲量からみると、特に北海道沿岸と本州津軽海峡・三陸沿岸が重要な漁場になっている（菊地，浮，1981）。ウニ類とアワビ類の年間国内総漁獲量は、最近5年間（1994～1998年）で、各々13～14千トンと2.0～2.3千トンで推移しているが、そのうちの約60～70%と約20～40%が北海道，青森県，岩手県および宮城県の4道県で漁獲されている（農林水産省統計情報部，1995，1996，1997，1998，1999）。しかし，これらの地域でも餌料海藻の慢性的な不足によりウニ・アワビ類は成長が悪く漁獲されずに放置されている漁場が広く存在し，海藻の育成が重要な課題とされてきた（増殖場造成指針作成委員会，1982）。

北日本沿岸の多くの漁場では，ウニ・アワビによる食害が海藻育成の阻害要因とされ，それらの動物を徹底的に駆除または収穫したり，延縄式，立縄式の中造林施設を用いて母藻を確保したりすることが藻場の回復に有効であることが実証されている（菊地，浮，1981；沢田ら，1981）。しかし，そのような漁場管理は作業的に厳しいため，継続的に実施されている例は少ない。逆に藻食動物，特にウニの食害によって海藻群落が大規模に消失する，いわゆる磯焼けが起これば，餌料海藻が激減している所も少なくない（藤田，1987；全国沿岸漁業振興開発協会，1998）。磯焼けは，ウニ，アワビなどの藻食動物の漁獲量を減少させるだけでなく，大型褐藻類の群落（藻場）がエビ，カニ，魚類，イカ，タコなど，多くの沿岸魚介類の索餌場，加入の場，隠れ場としても重要である（小河，1988a，b）ことから，沿岸全体の水産資源と生物多様性にも悪影響を及ぼすと考えられる。

岩礁漁場では一般に漁獲対象となるウニ，アワビなどの藻食動物の摂食圧は潜在的に高い。そのため，動物の摂食活動が制限を受けない所は，大型海藻が食べ尽くされ，岩盤上には摂食され難い無節サンゴモなどの殻状海藻のみしか残らない「不毛な場」barren grounds（Pearse et al., 1970；Lawrence, 1975）となる。このような不毛な場は岩礁潮下帯に広く分布し，優占する動物の不断の摂食によって葉状海藻の生育が妨げられるため，藻食動物の摂食活動が暴風（Harris et al., 1984），病気（Pearse and Hines, 1979），低水温（Noro et al., 1983）などによって減少しない限り，その状況は長期にわたり持続する場合が多い（Mann, 1982）。

しかし，藻食動物が高い密度で生息する不毛な場が広く分布する岩礁域であっても，浅所には海藻が生育

する水深帯が普遍的にみられる（菊地，1978）。この海藻生育帯の下限水深は補償深度よりかなり浅く，藻食動物，特にウニの摂食によって制限されていることが，ウニを除去すると海藻群落が深所へ拡大するという実験的事実によって，国内外の多くの岩礁で実証されている（Jones and Kain, 1967；Breen and Mann, 1976a；岩手県水産試験場，1978；Himmelman et al., 1983；Dean et al. 1984；Witman, 1987；四井，前追，1993；吾妻ら，1997）。

従来，ウニ，アワビは基質に着生している大型海藻を摂食せずに主として流れ藻を捕食するといわれてきた（宇野，1973；今井，新井，1986）。この原因として最近，海藻の産出する摂食阻害活性物質が化学的に特定され，海藻の化学的防除が重要であるとの考え（谷口，1996）がある。例えば，褐藻アラメは摂食阻害活性のあるフロロタンニン類を分泌するために着生している状態では摂食されないが，流れ藻となって脱落するとその含有量が低下して摂食されやすくなるとする説（谷口ら，1992）がある。しかし，新鮮なアラメをキタムラサキウニの飼育水槽へ入れると，たちどころに摂食されてしまう事実から，餌不足の状態にある不毛地帯で海藻が有する化学的摂食阻害作用の重要性は低いと考えざるを得ない。

このような説に代わって，海藻が食害されずに浅所に残るのは藻食動物の摂食活動が波によって制限されるためであるとする見解（Mann and Breen, 1972；菊地，1978；Himmelman, 1980；Himmelman et al., 1983；Lissner, 1983；Dayton, 1985；Harrold and Reed, 1985；Witman, 1987）は充分な説得力をもつ。波によって生じる振動的な流れ（波動流）は水深が浅くなるにつれて強くなる。従って水深が深い方から浅い方に向かって，藻食動物の摂食活動が抑制される度合いが高くなり，ある水深からは完全に停止することが予想される。もしこの予想が正しければ，摂食圧の高い岩礁で海藻が繁茂し得る浅所は，動物の摂食が恒常的に波動流によって制限されている領域に一致することになる。このことは，動物の摂食速度と海藻の成長速度（Parker, 1981；船野，1983；Glenn and Doty, 1992；北原ら，1998）が流動だけでなく水温など，他の要因によっても影響されることから，場合によって修正を要するであろうが，餌料海藻の不足する岩礁漁場では波による摂食抑制が海藻の分布域を規定する最も重要な機構であると考えられる。さらにこの波浪の影響は海藻の生育量とウニ・アワビの摂餌状況の変化を通じて，漁場の生産構造と生態的機能に大きな影響を及ぼすことが予想される。

しかし，アワビ・ウニの生息環境に関する従来の研究では，海藻の餌料的価値，海底地形の形状，基質の

大きさなどに関するものがその大部分を占め（増殖場造成指針作成委員会，1982），流動の影響に関するものは非常に少なかった。このため，海藻群落およびアワビ・ウニ生息場造成などの事業の実施に際して，流動が生物の環境要因として考慮されることはほとんどなく，漁場施設の設計外力として波力が考慮されるに過ぎなかった。

このような状況の中で，本研究は餌料海藻とウニ，アワビとの被食－捕食関係に及ぼす波浪の影響と漁場生産におけるその役割を定量的に明らかにすることを目的とした。研究の主要な対象海域は，キタムラサキウニ *Strongylocentrotus nudus* とエゾアワビ *Haliotis discus hannai* が多産する北海道日本海沿岸から三陸沿岸までの領域である。対象種にはキタムラサキウニとエゾアワビのほかに分布域が当沿岸域で重複する冷水性のエゾバフンウニ *Strongylocentrotus intermedius* と暖水性のバフンウニ *Hemicentrotus pulcherrimus* も加えた。また当沿岸域では，ホソメコンブ *Laminaria religiosa*，ワカメ *Undaria pinnatifida* など大型一年生海藻がウニ，アワビの主要な餌料海藻となっているが，藻食動物，特にキタムラサキウニが多く，餌料海藻が不足する傾向にある（菊地，浮，1981）ことから，波による物理的攪乱が餌料海藻と藻食動物とのバランスを調整する要因として重要な役割を果たしていると考えられる。

本論文では，最初にウニ・アワビの摂食活動がどの機構でどの程度，流動によって影響されるかを室内実験によって定量的に調べ，摂食可能な最大の流速振幅（論文では摂食限界流速という）を明らかにする。

次により具体的な場面を想定して研究を行う。コンブ類などの大型褐藻類は，冬季に新規加入して春にかけて急速に成長する。この時期における動物の摂食活動は，波浪のほかに低水温によっても抑制されるため，適水温下におけるそれと異なる可能性がある。また，加入直後の幼体は大型の成体の場合と異なり，被食により消失しやすいことも考えられる。そこで，これらの問題を考慮して，現地の状況を模倣した室内実験と現地調査を行い，胞子着底から胞子体が群落を形成する過程におけるウニ・アワビの摂食活動に及ぼす波動流の影響を検討する。また，繁茂期のコンブ群落に対する動物の摂食行動と波動流との関係についても現地調査と室内模擬実験による研究を行う。室内模擬実験では，強さが時間的に変化する波動下でウニの行動を調べる。沿岸浅所での波動流速の時間的変化は，沖波条件だけでなく，潮汐による周期的な水深変化によっても起こる。実験ではこの潮汐の影響についても検討する。

以上の研究では，北日本沿岸で個体群が非常に多く

磯焼けの原因種となっているキタムラサキウニについては特に詳しく研究を行う。キタムラサキウニが優占する磯焼け地帯では，餌料海藻が不足しているため，キタムラサキウニは成長が悪く，生殖巣が発達しない「空うに」として漁獲されずに放置されている。それらのウニは飢餓に強く，岩面に着生する少量の藻類や固着動物を餌として生息することができ，しかも無節サンゴモで被われた不毛な岩盤がウニの浮遊幼生の着底を促進する好適な加入場となっている（菊地，1978；菊地，浮，1981；谷口，1996）。このため，動物の個体数は減少することなく，漁獲されないことで，漁場が悪循環に陥っているとみられている（増殖場造成指針作成委員会，1982）。従って，流動に対するキタムラサキウニの摂食限界の解明は，海藻群落の分布域や消長の予測に役立つだけでなく，磯焼け地帯における藻場の持続的形成に必要な流動環境の造成を計画する上で極めて重要である。

さらに，キタムラサキウニが優占し，餌料海藻が慢性的に不足している北海道日本海沿岸と三陸沿岸を対象として長期間の波動流速を推定し，両沿岸域にみられる流動環境の特徴を定量的に示す。そして，海藻およびウニ・アワビの生態的相異を流動環境から考察する。

最後に，研究結果をとりまとめ，ウニ・アワビと海藻との相互作用に及ぼす波浪の影響について総合的な考察を行うと共に，漁場の生産性における波浪の役割から漁場造成および種苗放流の技術手法の適正化についても考察を行う。

本研究では，藻食動物と海藻の相互作用に及ぼす波の影響を定量的に解明するため，従来にない新しい手法として特に実海域の波動流を模擬的に発生できる水槽を用いた室内生態実験手法を多用し，延べ実験時間252日に及ぶ実験を実施した。これまで岩礁生物に及ぼす流動の影響に関する研究は専ら現場での潜水調査もしくは力学的解析によって行われてきた。しかし通常波当たりの強い岩礁に形成される磯根漁場では潜水作業が物理的に制約されることが多く，また岩礁における流動は複雑で時間的・空間的に著しく変化して，その測定は技術的に非常に困難である。このため，潜水調査では，藻食動物の摂食行動と流動との関係を定量的に調べる事が出来ず，断片的な観察に基づく推察しか行えなかった。一方，力学的解析に基づく研究（Denny et al., 1985；山崎ら，1993；Denny and Gaylord, 1996）では，波による付着生物の剥ぎ取りまたは物理的破壊に焦点が当てられ，付着生物の体の材料強度，付着力および流体力から，流動に対する付着生物の分布限界が推察されてきた。しかし，移動性のあるウニ・アワビは，波が荒れたときには深所へ移動したり岩の

亀裂、岩盤の窪みなどに隠れたりして波による剥ぎ取りを回避し、海が静穏になると直ちに索餌を開始して海藻を摂食することができるため、動物の固着限界は現象の把握にはあまり役に立たないと考えられる。また流動による摂食抑制を力学的に解析する方法もあるが、その力学的過程は基質からの剥離のそれよりもはるかに複雑であり、またそのような方法には能動的行動である摂食が力学的制約によってのみ影響されるか否かという別の問題がある。ウニ・アワビの索餌行動と流動との関係についての知見がほとんどない現状では、可能な限り現実に近い条件下で摂食生態を観察することが先決であると考え、本研究では室内水槽実験手法を多く用いた。

第1章 波動による摂食抑制機構と摂食限界

活発に活動するウニ・アワビの摂食が流動によってどの程度抑制されるかを明らかにすることは、ウニ・アワビの現場での摂食量や分布域を検討したり、逆にそれらの動物の摂食圧が高くても海藻が消失しない波の場を予測したりする上で基本的に重要である。本章では、この課題にキタムラサキウニ、エゾバフンウニ、バフンウニおよびエゾアワビを対象種として振動流水槽を用いた摂食実験によって取り組んだ。

ウニ・アワビの摂食量は水温と生殖周期に依存して季節的に変化するため、実験の適正化のために、まずその影響を整理しておく。キタムラサキウニの場合、北海道、青森および岩手で行われた通年摂食実験 (Kawamata, 1997) によると、摂食速度は水温が10~15℃程になる4~6月に最高になる。エゾバフンウニでは、摂食速度が最高になる時期はそれよりも多少早く、北海道では4月頃で、6~10℃の水温期に当たる (川村, 林, 1965)。バフンウニとエゾアワビについては、通年の摂食実験を行った研究は見当たらないが、前者の好適水温は12~16℃であり (松井, 1966)、また後者では少なくとも16℃以下では水温が高いほど摂食速度は高くなる (浮, 1987) ことが報告されている。また、餌を十分に与えて飼育されたエゾアワビの成長率は、冬の低水温期に低下し、特に平均水温が7℃以下になるとそれが著しくなり、その後、水温の上昇に伴い6月頃までは高い水準にあるが、8~10月には再び低下するという生殖に関連する季節的变化を示す (酒井, 1962)。このような知見から、本研究では10~15℃を摂食の適水温として実験を行った。

参考として、北海道日本海側寿都町沿岸 (気象庁公表) と岩手県北部久慈湾 (遠藤ら, 1994) および南部広田湾 (岩手県南部栽培漁業センター, 1994) における長期観測による平年の月平均水温を Fig. 1に示す。

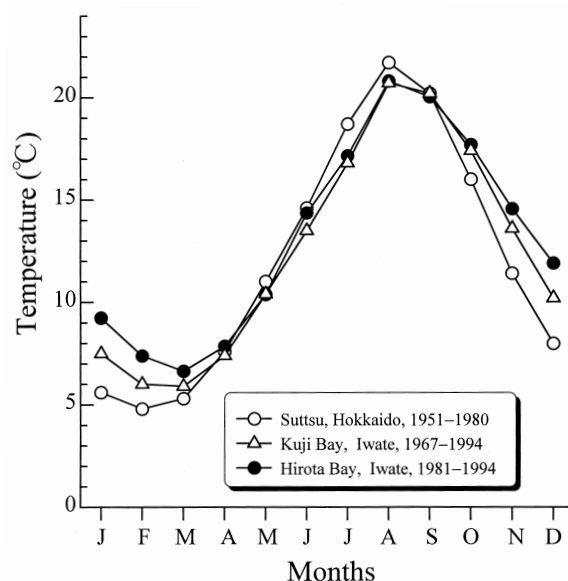


Fig. 1. Monthly averaged seawater temperature at three sites along the coast of northern Japan.

これより、実験条件の水温が、北海道南西部日本海・三陸沿岸における5~6月または10~11月に当たることがわかる。これらの時期はキタムラサキウニとエゾアワビが夏季の成熟に備えて盛んに摂餌する春季、または餌料が欠乏する海藻の凋落期に当たり、海藻に対する摂食の影響が最も強まる時期と考えられる。

材料と方法

摂食実験

摂食実験には水産工学研究所の振動流水槽 (Fig. 2) を用いた。当水槽は底部に水平の試験区 (長さ2 m × 幅0.3 m × 高さ0.3 m) を有するU字管とその一端に取り付けられたピストンから構成される。このピストンは、はずみ車を回転させることによって上下運動し、試験区に左右に振動する流れを発生させる。ピストンの振幅と周期は、それぞれクランクの回転半径 r_c ($= 0 \sim 0.25$ m) とはずみ車を回転させるインバータモータの回転速度を調節することによって変えられる。摂食実験ではピストンの周期 T は現実の波と同程度の5~10 sの範囲とした。U字管底の水平部両端には、プラスチック製の湾曲した整流板を設けて渦の発生を抑えた。海水中に浮遊していた微粒子の目視観測と試験区における流速測定から、試験区内の流速は断面にわたって一様で、ピストンの動きにより次式で求められることを確認した。

$$u = \frac{S_p}{S_w} \left[1 - \frac{\cos \omega t}{\sqrt{(l/r_c)^2 - \sin^2 \omega t}} \right] r_c \omega \sin \omega t \quad (1)$$

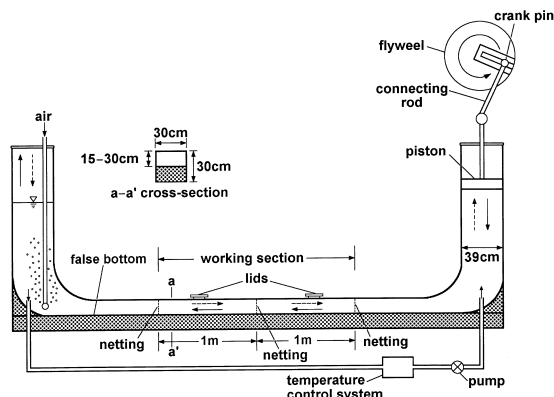


Fig. 2. Oscillating flow tank.

Table 1. Animals used in the feeding experiment

Species	Size group	Size* ¹ (mm)
<i>Strongylocentrotus nudus</i>	'large'	75–86
	'small'	49–57
<i>S. intermedius</i>	'large'	38–44
	'small'	25–30
<i>Hemicentrotus pulcherrimus</i>	–	42–50
<i>Haliotis discus hannai</i>	'large'	86–102
	'small'	53–61

*¹Test diameter for sea urchins or shell length for abalone.

ここに、 $S_p (=0.1198\text{m}^2)$ と S_w はそれぞれピストンと試験区の断面積、 $\omega (=2\pi/T)$ ははずみ車の回転角速度、 t は時間、 $l (=0.6\text{m})$ はピストンロッドの長さである。 S_w は 0.09m^2 (試験区の高さを 0.3m) を標準としたが、大きい ($>0.5\text{m/s}$) 流速振幅 $U_{\max}$ で実験を行う場合には、水槽底部の水平部分にわたって塩化ビニル樹脂 (塩ビ) 製の厚い板を敷き詰め、 S_w (または高さ) をその半分に縮小した。 $U_{\max}$ は式(1)から Newton-Raphson 法で u の最大値として求められる。

実験に用いたキタムラサキウニ、エゾバフンウニ、バフンウニおよびエゾアワビを Table 1 に示す。キタムラサキウニには青森県太平洋側階上町沿岸と岩手県田老町沿岸で採取された殻径約 8cm の大型個体と岩手県田老町沿岸と茨城県北部沿岸で採取された殻径 5cm ほどの小型個体を用い、エゾバフンウニには北海道日本海側余市沿岸で採取された殻径 4cm (大型) と 3cm 弱 (小型) の 2 群を用いた。バフンウニは千葉県銚子沖平磯で採取された最も大型 (殻径 $42\sim 50\text{mm}$) の個体を、またエゾアワビには岩手県田老町沿岸で採取された殻長 $9\sim 10\text{cm}$ の大型個体と $5\sim 6\text{cm}$ の小型個体を用いた。これらの動物は実験条件と同じ水温に保った水槽に蓄養しておき、その中から活力のある個体を選んで、数日間絶食させた後、実験に供した。摂食実験は振動流水槽の試験区に動物と餌料海藻を収容して行ったが、動物がすぐに海藻を感知できるようにするた

め、試験区を 10mm 平方メッシュのプラスチック製格子で仕切って長さ 1m の二つの小試験区に分けた。この小試験区に実験動物を種類別に入れて、振動流中の摂食速度を以下のようにして求めた。

小試験区に収容した実験動物を水槽に十分に馴致させるため、海水を試験区上端まで入れて所定の水温に保った状態で $1\sim 2$ 日間放置する。その後、湿重量を測定した餌料海藻を各小試験区に入れ、素早く海水を所定の高さまで追加してピストンの駆動により摂食実験を開始する。実験は水温と振動流の一定条件下で 24 または 48 時間連続して行う。海藻の初期湿重量と残湿重量との差を実験日数と各小試験区に入れた動物の個体数で除して摂食速度を求める。以上の操作を同じ動物に対して、振動流の流速振幅を無作為に変えて繰り返し行った。この際、動物が海藻を全くまたは少量しか摂食しなかった場合を除いて、2 日ほど動物を絶食させてから次の実験を行った。

餌料海藻には、コンブの乾燥商品 (日高昆布) を $30\sim 40$ 分間、水道水に戻して $10\times 35\text{cm}$ の大きさに裁断したものと、 $5\sim 6$ 月に北海道日本海側余市沿岸で採取されたホソメコンブ成体を葉長が 50cm になるように先端を切り取ったもの、または $4\sim 5$ 月に千葉県銚子沖の岩礁で採取された天然ワカメ成体を用いた。水に戻した乾燥コンブについては、海藻の一端に鉛板を載せて長さ 30cm の部分が振動流中で揺動するようにした (Fig. 3)。後の二者のホソメコンブとワカメについては、新鮮な状態でその仮根を鉛板にひもで結びつけ、小試験区の中央に茎状部が直立するように置いた (Fig. 4)。

水に戻した乾燥コンブは、材料的に均質なものをいつでも揃えられる点で、生海藻よりも便利な実験材料であった。しかし、乾燥コンブは水槽で吸水、脱水または粘液の溶出によって摂食されなくても重量と面積が大きく変化することがあり、海藻の初期重量と残重量から摂食量を単純に算出できなかった。そこで、乾燥コンブを用いた場合には実験後の藻体重量に換算した摂食量を以下のようにして求めた。

まず実験前後の藻体について、湿重量と共に葉面積を測定する。葉面積は、カラーコピー機で複写した藻体の輪郭をデジタイザで読み取ってコンピュータを用いた面積計算で求められる。実験後の単位面積当たりの葉重量 (w で表す) を用いて、摂食量を、摂食された葉面積 (A_b) が小さく実験後の複写画像から推定できる場合には wA_b とし、そうでない場合には次式から算出する。

$$\text{摂食量} = w(r_1^2 A_i - A_i) \quad (2)$$



Fig. 3. Rehydrated dried blade of *Laminaria* in the oscillating flow tank.

ここに、 r_1 は実験後と実験前の葉体の長さの比、 A_i と A_f はそれぞれ初期葉面積と残葉面積である。以上の方法は、実験水槽に投入した餌の含水率が、初期の含水率に関わりなく時間的にある一定値に近づくという考えに基づいているが、それによって得られた摂食速度は、静水状態であれば生コンブの場合とほぼ等しく、量的には生コンブの代用になり得ると考えられた。

また、乾燥コンブでは、水温によって材料の傷みが問題になった。水温10℃では2日間の実験でも傷みはなく、摂食量の測定には全く支障がなかったが、水温が15℃になると葉体に水泡が生じて腐敗の兆候が現れ始め、20℃では腐敗が著しくなって湿重量の測定が困難になることがあった。この点で、実験水温の10～15℃は適正な範囲にあった。

各小試験区に同時に入れた各動物群の個体数については、大型群のキタムラサキウニの場合 2個以上を用いると、条件によっては実験時間内に餌料海藻が食べ尽くされたため 1個とした。また、エゾアワビ大型群で2個、キタムラサキウニ小型群、エゾパフンウニ大型群、パフンウニおよびエゾアワビ小型群で4または5個、エゾパフンウニ小型群で15個とした。

移動実験

キタムラサキウニについて、振動流中における最大移動速度を、先に述べた振動流水槽を用いて調べた。両端をプラスチック製格子で仕切られた長さ2mの振動流水槽試験区に、キタムラサキウニ1個を入れて、振動流中での最大移動速度を測定した。測定では試験区側面の強化ガラスから300Wのハロゲンライトを移動方向の斜め後方から照射することにより刺激を与えてウニを強制的に匍匐移動させ、1分間の振動流方向の移動距離を10回測定した。水温15℃、 $r_c = 0.25$ mの条件下で、この操作を1個のウニに対して、ピストン



Fig. 4. Fresh *Laminaria* plants and a large 'sea urchin' *Strongylocentrotus nudus* in the oscillating flow.

周期を8.7～3.1sの範囲で段階的に短くして U_{max} を増加させ、ウニが剥がれるまで繰り返し行った。実験中、ウニは時々移動を中断したため、便宜的に最大移動速度を10個の測定値で大きい方から3個のデータの平均として定義した。また、長さ8m×幅0.29m×高さ0.4mの亚克力製水路を用いて、上記と同様の方法によりハロゲンライトで刺激を与えて静水中におけるキタムラサキウニの最大移動速度を測定した。

結 果

摂食に及ぼす振動流の影響

水に戻した乾燥コンブと生コンブに対するキタムラサキウニの摂食速度を Fig. 5および Fig. 6に示す。

キタムラサキウニ大型群は、水温10℃で乾燥コンブを餌とした場合 (Fig. 5(a))、流速振幅 U_{max} が約0.25 m/s までは静水中とほぼ同じくらい高い摂食速度を示した。しかし、 U_{max} がその値を超えると、摂食速度は急激に減少し、0.40 m/s ではほとんど0となった。仮根と茎状部を有する生コンブを餌とした水温13℃の場合 (Fig. 6(a)) でも、キタムラサキウニ大型群の摂食速度は、 U_{max} が約0.30 m/s を超えると大幅に減少して、0.40 m/s 程で0となった。しかし、乾燥コンブの場合と異なり、その摂食速度は $U_{max} \approx 0.2$ m/s で U_{max} がそれより小さいときに比べて高くなった。これは、流動が弱い時には細い茎状部で立ち上がっていた藻体が適度な流動によって葉状部が底面近くまで倒伏してウニに発見されたり捕捉され易くなったためと考えられる。

振動流中でのキタムラサキウニ小型群の摂食速度は、大型群の場合と若干異なる傾向を示した。乾燥コンブの場合 (Fig. 5(b))、水温10℃では、摂食速度は、 U_{max} が0.15 m/s 程になると徐々に減少し始めて、大

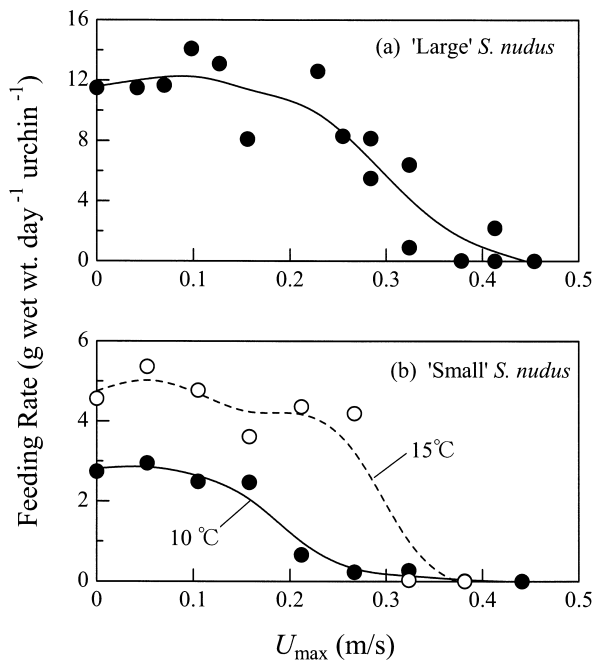


Fig. 5. Feeding rates in oscillating flows for the 'large' and 'small' sea urchins *Strongylocentrotus nudus* on a rehydrated dried blade of *Laminaria* at temperature of 10 (●) and 15 (○) °C. Mean test sizes for the 'large' and 'small' urchins were 80 and 53mm, respectively. Lines indicate the Bayesian spline regressions.

型群が摂食できた0.30m/sでほとんど0となった。この摂食速度は、水温がそれよりも5℃高くなると、 U_{max} が0.25m/s程まではほぼ一定の高い水準を維持したが、0.30m/sで同様に0になった。また水温を13℃とし、仮根を有する生コンブを用いると (Fig. 6 (b)), 乾燥コンブの場合と異なり、キタムラサキウニ小型群は、 U_{max} が0.2m/s前後になると、しばしば海藻をほとんど摂食しなかった。さらに、0.30m/s以上の U_{max} で行った8回の摂食実験では、キタムラサキウニ小型群は、生コンブをほとんど摂食できなかったが、1回だけ0.45m/sのときに、茎状部をかじってコンブ藻体を流し失させた。

キタムラサキウニはしばしば実験開始時に水槽に餌を入れると、直ちに近づいて、振動流が弱い (U_{max} < 約0.25m/s) ときには、餌の上にそのまま登った。しかし、振動流がより強くなると、キタムラサキウニは藻体に接触して餌を感知しても、揺動する餌から逃避することがしばしば観察された。

水温10℃下で調べた振動流中でのエゾバフンウニの摂食速度を Fig. 7に示す。乾燥コンブに対するエゾバフンウニの摂食速度は、キタムラサキウニの場合と同様に大型群より小型群で比較的小さい U_{max} から低下し始める傾向を示した。また小型群の摂食速度は U_{max} が0.2m/sを多少超えるとほとんど0となった

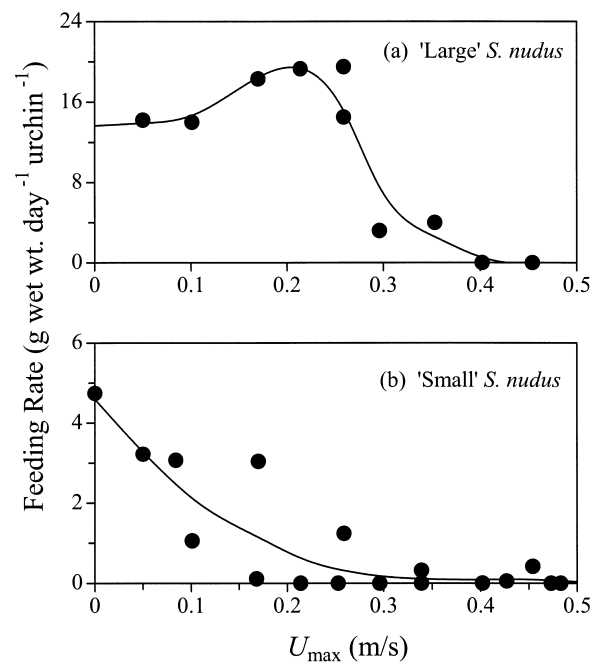


Fig. 6. Feeding rates in oscillating flows for the 'large' and 'small' sea urchins *Strongylocentrotus nudus* on a fresh *Laminaria* plant at a temperature of 13°C. Mean test sizes for the 'large' and 'small' urchins were 80 and 53mm, respectively. Lines indicate the Bayesian spline regressions.

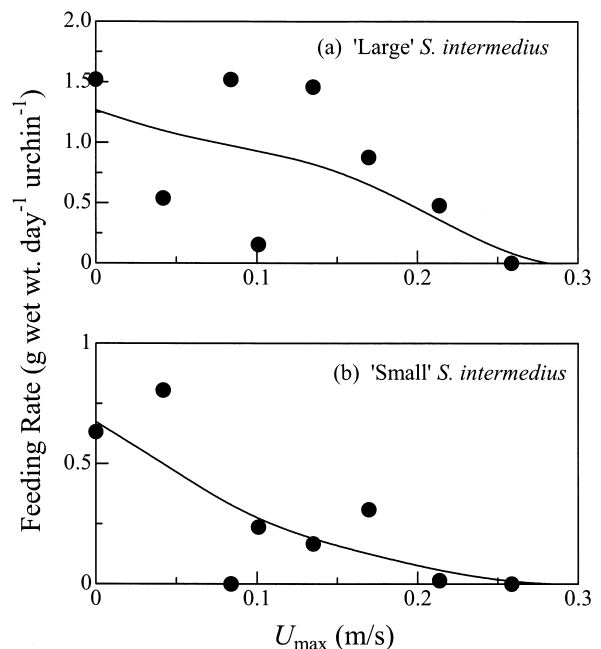


Fig. 7. Feeding rates in oscillating flows for the 'large' and 'small' sea urchins *Strongylocentrotus intermedius* on the rehydrated dried blade of *Laminaria* at a temperature of 10°C. Mean test sizes for the 'large' and 'small' urchins were 41 and 28mm, respectively. Lines indicate the Bayesian spline regressions.

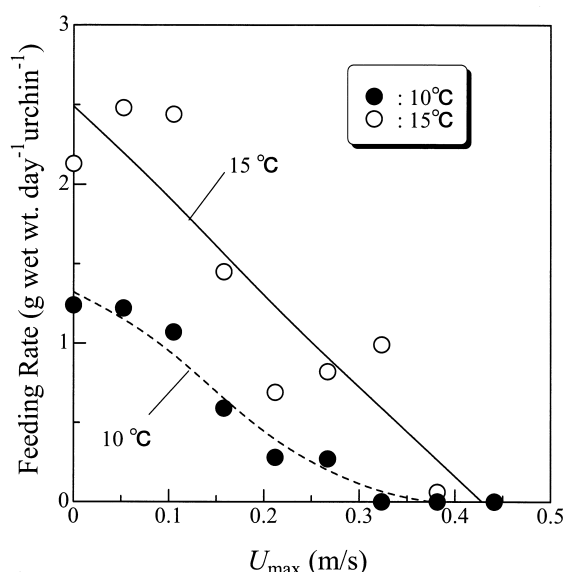


Fig. 8. Feeding rates in oscillating flows for sea urchins *Hemicentrotus pulcherrimus* of 45mm test diameter on the rehydrated dried blade of *Laminaria* at the temperature of 10 and 15°C. Lines indicate the Bayesian spline regressions.

が、大型群ではそれより若干高い $U_{\max}$ （恐らく、0.3 m/s 近く）まで摂食できることが示された。

乾燥コンブに対するバフンウニの摂食速度を Fig. 8 に示す。水温10~15°Cの範囲では、バフンウニの摂食速度は、 $U_{\max}$ が0.15m/s 程に達すると明らかに減少し始めた。しかし、摂食が停止する摂食限界流速

は、水温10°Cでは0.30m/s 程であったのに対して、より活発な摂食活動を示した15°Cでは、バフンウニは $U_{\max}=0.30\text{m/s}$ でも静水~微流速時の1/3程の速度で摂食し、 $U_{\max}\approx 0.4\text{m/s}$ まで摂食した。

エゾアワビは、上述したウニ類のいずれの種よりも強い振動流の中でも摂食することができた。乾燥コンブを餌に用いた場合 (Fig. 9), エゾアワビ大型群の摂食速度は、 $U_{\max}$ の増加に伴い徐々に減少し、 $U_{\max}\approx 0.8\text{m/s}$ で0となった。一方、小型群の摂食は0.6m/s 以下の $U_{\max}$ では比較的よく摂食する場合とあまり摂食しない場合に分かれたが、 $U_{\max}$ が約0.70 m/s を超えると摂食速度は0となった。また生コンブを用いた場合、エゾアワビは流速振幅に関わりなく水槽試験区上壁面に付着してほとんど摂食しようとしなかったため、実験を中止した。しかし餌料を生きたワカメに替えると (Fig. 10), エゾアワビは非常に活発に摂食するようになり、その摂食速度は $U_{\max}\approx 0$ の時の乾燥コンブを用いた場合に比べても大型群と小型群でそれぞれ約2倍と約5倍に増加した。またワカメを用いると、量的な増加だけでなく摂食がみられた最大流速も増加した。すなわち、摂食限界流速は小型群で乾燥コンブの場合より0.1m/s 程増加して0.8m/s となり、また大型群では0.91m/s 以下の $U_{\max}$ の範囲内では有意な流速依存性は認められずに ($P>0.5$, t 検定), 高い摂食速度が維持され、摂食限界流速が1.0 m/s を超えることが予想された。

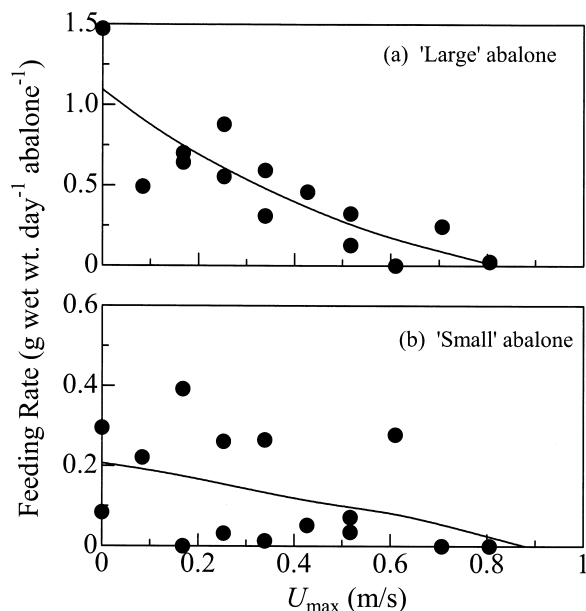


Fig. 9. Feeding rates in oscillating flows for the 'large' and 'small' abalone *Haliotis discus hannai* on a rehydrated dried blade of *Laminaria* at a temperature of 10°C. Mean shell lengths of the 'large' and 'small' abalone were 95 and 59mm, respectively. Lines indicate the Bayesian spline regressions.

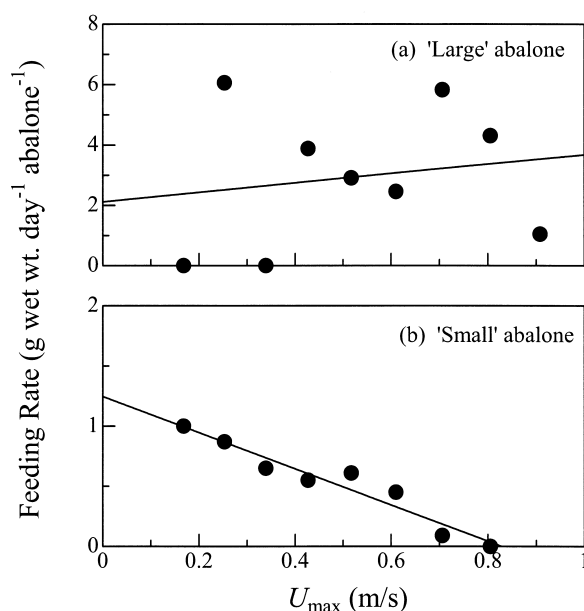


Fig. 10. Feeding rates in oscillating flows for the 'large' and 'small' abalone *Haliotis discus hannai* on fresh adult *Undaria pinnatifida* plants at a temperature of 10°C. Mean shell lengths of the 'large' and 'small' abalone were 100 and 60mm, respectively. Lines indicate the Bayesian spline regressions.

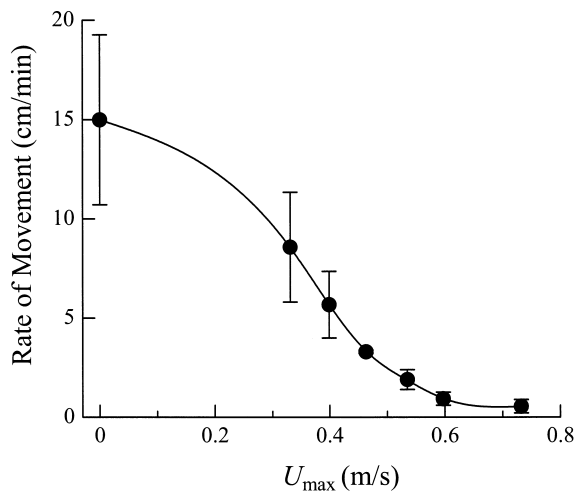


Fig. 11. Mean ($\pm 1SD$) of the maximum rate of movement by sea urchins *Strongylocentrotus nudus* at temperature of 15°C in still water and in oscillating flows. Test diameters of sea urchins were 38–73mm ($n=7$) for the measurement in still water, and 55–86mm ($n=4$ or 5) for that in oscillating flow. Line indicates the Bayesian spline regression.

移動に及ぼす振動流の影響

振動流中におけるキタムラサキウニの最大移動速度を **Fig. 11** に示す。最大移動速度は $U_{\max}$ の増加に伴い低下して、0.30–0.40m/s のときに静水中の半分になった。 $U_{\max}$ が0.7m/s 程を超えると、ウニはほとんど移動出来なくなった。振動流水槽での試験に用いた5個のウニのうち1個体のみが0.52–0.73m/s で剥がれて転がった。

ウニの移動方向は、試験区に対するライトの照射方向によって制御され、またウニはほとんどの場合、水槽壁面から離れて振動流に沿う方向に移動し、流れを横切る方向に移動することはまれであった。このことは、以下のウニの移動過程に関係する。ウニは静水中では、口側の棘と管足を用いて移動するが、ある程度以上の強さの振動流の中では、流体力も利用して移動する。すなわち、流れの向きが移動方向と逆のときには、底面にしっかりと付着して動かないが、流れが反転すると、進行方向（上流側）に付着させた管足をアンカーとして、流れを利用して体を前進させ、底面からはずした管足の一部をより前方へ付着させる。このようにして、ウニは振動流に沿う方向に効率的に移動することができる。しかし流れを横切る方向には柔らかい管足を伸ばすことが難しいため、移動が制限されると考えられる。

考 察

振動流による摂食抑制機構と摂食限界

摂食に及ぼす振動流の影響は、動物の大きさ、餌の構造および水温によって多少変化する。このことについて、まず本実験で比較よく調べたキタムラサキウニの結果を整理して考察する。

キタムラサキウニの場合、振動流による摂食抑制は、大型群では餌の種類にほとんど無関係に流速振幅 $U_{\max}$ が約0.25m/s まではほとんどみられなかったが、0.30m/s では顕著になり、約0.40m/s で摂食はほぼ完全に停止した。一方小型群では、 $U_{\max} < 0.25$ m/s の振動流でも、特に0.2m/s 前後で生コンブに対する摂食が著しく低下することがあり、生コンブ藻体間にみられた硬さや形などの構造的相違が摂食に影響することが示唆された。また、小型群の摂食速度は0.3m/s 程でほとんど0となり、大型群より流動の影響を強く受けることが示された。

水に戻した乾燥コンブは非常に柔らかく底面に横たわったが、生コンブは比較的硬い茎状部を有して立ち上がり、葉状部はたわんで、その先端が底面に辛うじて接する程度であった。一方、キタムラサキウニは流れによって運ばれてきた藻体を管足と棘を用いて捉えたり、藻体を基部から登って押さえ込んだりして摂食する。従って、上述の実験結果より、小型群は生コンブを捕捉する力が十分に強くなかったのに対して、この捕捉能力が強い大型群は海藻の動きや構造にあまり影響されることなく摂食できたと考えられ、振動流が強くない場合でも、その藻体間にあった多少の構造的相違による藻体の動きや押さえ込み難さの差異が小型群の摂食に強く影響したことが推察される。また、以上の推察は、大型群の摂食速度が大きくばらつくことなく、流速振幅がある閾値を超えて増加すると、急に低下することをよく説明できる。従って、実験に用いたキタムラサキウニ大型群がわが国沿岸に出現する最大級の大きさ（松井，1966）であったことを考え合わせると、その摂食可能な上限 $U_{\max} \approx 0.40$ m/s がキタムラサキウニ個体群の摂食限界流速に一致すると考えられる。

またキタムラサキウニの摂食に及ぼす水温の影響については、10–15°C の範囲では水温が高い程、摂食速度が低下し始める流速振幅が高くなる傾向が示された。このことは、高い水温でキタムラサキウニの餌料要求が高まり、海藻に対する攻撃性がより高まるためと考えられる。しかし、摂食限界流速の水温依存性は比較的小さく、小型群でもほぼ一定の0.3–0.35m/s 程であった。

キタムラサキウニにみられた、以上の振動流による摂食抑制効果は、エゾバフンウニとバフンウニの場合でもほぼ同様に認められた。これら2種のうち、特に天然に出現する大型のものより少し小さい個体を実験に用いたエゾバフンウニについては、自然岩礁における個体群の摂食限界流速は実験が示唆した0.25m/s程より高くなることが予想される。このことは、形態が類似している両種のうち、比較的大型の個体を用いたバフンウニの摂食限界流速がキタムラサキウニの場合とほぼ同程度の約0.4m/sであったことから支持される。

移動実験では、キタムラサキウニが、 U_{max} が0.7m/s程になるまで移動できることが示された。しかし、そのように強い振動流下では、ウニは底面に固着しているだけで、どのような形態の海藻であっても摂食することは不可能である。摂食限界流速が移動限界流速よりもかなり小さくなるというこの実験結果は、摂食時の力学的制約から以下のように説明することができる。

ウニ類は口が殻の下面中央にあるため、海藻を摂食するには、管足の大半を基質からはずして藻体に登らなければならない。また摂食時には、ウニは動こうとする藻体を押さえ込んで、ウニ自身に働く流体力に加えてその藻体に作用する流体力にも抗して付着し続けなければならない。そのため、流動中で摂食する時にウニは基盤から引き剥がされる危険性がかなり高くなるので、流動が移動可能な限界よりも十分に弱くならない限り、葉状の海藻を摂食できないことになる。

また摂食時の力学的制約がその摂食限界の決定的要因になっていることを支持する事実もある。摂食実験で振動流を発生させる前に、海藻に素早く近づいてその上に乗ったキタムラサキウニが0.3~0.4m/sの流速振幅を起し始めると、剥がされて転がった。

このような力学的制約に加えて、葉状海藻の場合、波動下で藻体が絶え間なく動くことで、底生動物をその藻体が底面を摺動する領域から排除する効果があることが知られている (Breen and Mann, 1976a; Velimirov and Griffiths, 1979; Himmelman, 1980)。この効果は、「鞭打ち効果」whiplash effect または「掃き出し効果」sweeping effect と呼ばれ、波による摂食抑制機構の一つとして作用する。このことは、本研究でも、振動流中で藻体が左右に動いて打ちつける領域に、一旦侵入したウニがすぐに引き返すというビデオ観察によって確認された。しかし、底面に一端を固定された長さ30cmの乾燥コンブは、流速振幅0.3~0.4m/sで、両方向に完全になびいて振動したが、キタムラサキウニは棘と管足を用いて藻体の動きを止めたり藻体の基部に近い部位を押さえ込んだりして摂食

できたことから、鞭打ち効果は孤立する1本の藻体の場合には摂食を完全に抑制する機構にはなり得ないといえる。

野外で観察されている (Koehl and Wainwright, 1977; 渋井, 1984) ように、ウニは柔らかい大型海藻の葉状部だけでなく、硬くあまり動かない茎状部も摂食する。しかし一つの例外を除いて、キタムラサキウニは適度な振動流のある状態ではコンブの茎状部を摂食しなかった。明らかに、細く立ち上がったその茎状部に登って摂食することは、大幅な付着力の低下と流体力の増加を招く。すなわち、上述した摂食時の力学的不安定さによる制約は、ウニによる茎状部の摂食に対しても決定的制限要因になる。

一方、エゾアワビでは餌料海藻に対する嗜好性が強く、コンブを用いた場合には振動流水槽実験の結果が必ずしも活発に摂食しようとしている個体の摂食速度を反映しなかったが、ウニ類よりもはるかに高い、流動に対する海藻の摂食能力を持つことが明らかになった。エゾアワビは生ワカメに対して非常に活発な摂食行動を示し、水温10℃で、殻長10cmの大型個体は約0.9m/s以下の流速振幅では振動流にほとんど影響されず、ワカメを非常によく摂食し、殻長6cmの小型個体でも0.8m/sまで摂食した。エゾアワビがコンブよりもワカメを好んで摂食することは天然漁場でも推察されている (酒井, 1962; 渋井, 1984)。ワカメはコンブ類よりも波当たりの強い岩礁に生育するといわれている (川俣, 1994)。岩手県沿岸の岩礁では、ワカメ藻体がウニ類によって食害されて流出することはないが、夏に仮根が活着したワカメ成体でもエゾアワビによって摂食されることが観察されている (渋井, 1984)。この観察事実は、流動に対する高い摂食能力を持ちワカメを好むエゾアワビが、ウニ類が摂食できない、波の影響の強い場に生育するワカメを選択的に摂食する結果と解釈され、本研究の実験結果に合致する。

このようにエゾアワビがウニ類よりもはるかに強い流動の中でも摂食できる理由として、海藻を捕捉するアワビの足がウニ類の管足よりもはるかに強靱であることと、口がウニ類のように付着面の中央ではなく前端にあることが挙げられる。エゾアワビは揺動する藻体を摂食するときには、前方の足を基面から離して立ち上がる姿勢をとり、流れによって運ばれてきた藻体を持ち上げた足で捕捉する。このとき、エゾアワビはウニ類のように「鞭打つ」藻体から逃避することではなく、むしろ藻体の揺動は待ち構えて餌を捕捉するエゾアワビの摂食を促進するように思われた。そしてエゾアワビは強靱な足をしっかりと付着させた状態で捕捉した藻体を押さえ込み、殻の縁にある口によって摂食

する。

実海域での摂食限界

Breen and Mann (1976a, b) は、ウニが海藻を壊滅的に摂食するのに必要なウニの臨界密度が存在するという仮説を立てた。また、菊地、浮 (1981) は宮城県江ノ島での実験によりキタムラサキウニの生息密度が海藻植生に大きな影響を及ぼすことを示した。しかし、多くのキタムラサキウニを振動流水槽に入れて上述の摂食限界流速と考えられる流速振幅0.4m/sで追試を行ったが、ウニは鞭打つ海藻を避けて試験区の縁に寄り集まっているだけで、協力して餌を捕捉したり摂食活動がより活発になったりする様子は全くみられなかった。

本研究では滑らかな水平面で摂食実験を行った。しかし、天然の岩礁ではウニは棘を凹凸のある岩盤に突っ張って、より強く固着することができる (Russo, 1977; Lissner, 1983)。しかしながら、ウニは海藻を摂食するときには必ず海藻に登らなければならないので、基面の凹凸が、着生藻体を摂食するウニの能力を高めることは考えられない。

動物に作用する流体力は摂食を抑制する基本的要因である。非定常の振動流の中で付着する生物には、流速によって規定される抗力と揚力に加えて流体の加速度に起因する力も作用する (Denny, 1988)。しかし、この加速度による力は上述した摂食実験のように周期5 s以上の正弦波的な振動流速では抗力と揚力に比べて小さく (山崎ら, 1993)、またその位相が抗力または揚力より $\pi/2$ だけ進むため無視することができる。一方、抗力と揚力は流速だけでなく、その振動周期にも依存し、次式で定義される無次元量のKeulegan-Carpenter数 K_c の関数として変化する (西田ら, 1992)。

$$K_c = U_{\max} T / d \quad (3)$$

ここに、 d は物体の直径である。 $K_c > 5$ における揚力 (係数) と K_c との関係は分からないが、 K_c がある値を超えて大きくなると、抗力の周期依存性はほとんど無視できるようになる (Sarpkaya and Storm, 1985)。本研究で行った摂食実験では、振動流の周期 T は現地の波でも普通に発生する5 s以上であり、また K_c の値は最小でも約25 ($T = 5$ sでキタムラサキウニ大型群の場合) で、ほぼ周期の影響が無視できる範囲 (Sarpkaya and Storm, 1985) であった。

以上のことから、葉状の海藻に対するウニ類の摂食限界流速は、天然でも実験水槽とほとんど変わらず、最大でも約0.40m/sになると結論される。

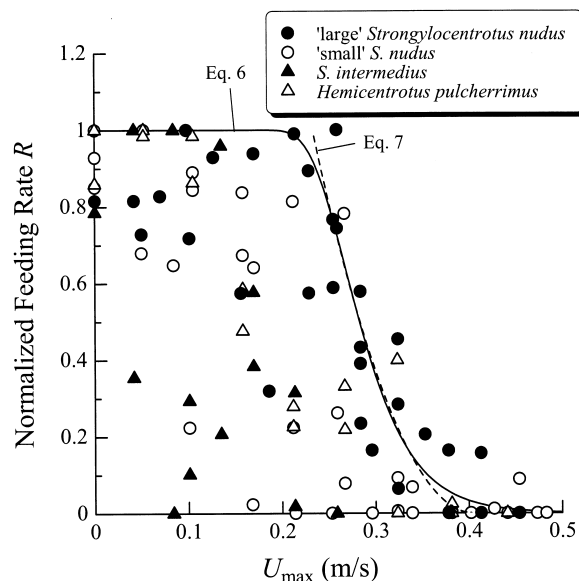


Fig. 12. Normalized feeding rate of sea urchins *Strongylocentrotus nudus*, *S. intermedius*, and *Hemicentrotus pulcherrimus*.

ウニの摂食に対する波動流速の影響評価

ウニ類の摂食抑制要因として流動を評価するために何らかの数値的基準を示すことは応用上非常に有益である。Fig. 12はウニ類に関する実験結果から振動流中における摂食速度をまとめてプロットしたものである。縦軸の値は、振動流による摂食抑制効果を示すため、水温、餌、ウニの種とサイズの組み合わせ条件下における摂食速度 F をその同じ条件下における最大の摂食速度 $F_{\max}$ で基準化した摂食速度比 $R (= F / F_{\max})$ を示す。プロットされた R の範囲の上限は流速振幅 $U_{\max}$ が約0.25m/sまではほぼ1のままであるが、流速振幅がその値を超えると、急激に減少して、0.40m/s程で0になっている。その上限付近にプロットされている実験値の大部分は殻径約8 cmの大型キタムラサキウニのもの (●) である。またエゾバフンウニの実験値 (▲) がその包絡線よりも全体的に0.1m/s程低い方にプロットされているのは、先に述べたように実験に用いた個体が殻径約4 cm以下の少し小さいサイズであったためである。従って、天然漁場に出現するエゾバフンウニの最大級の殻径8 cm程 (青森県, 1994) の大型個体を用いれば、より大きな流速振幅でも1に近い摂食速度比を示すことが予想される。しかし考察の最初に述べた摂食時の力学的制約と、エゾバフンウニの付着力がキタムラサキウニと同程度である (山崎ら, 1993) ことから、エゾバフンウニの個体群についても $U_{\max}$ に対する摂食速度比の上限はキタムラサキウニの場合とほとんど変わらないと考えられる。

R の上限を表す曲線式として、ここでは以下の二

式を考えてみた。

$$R = 1 - \exp \left[-\exp \left(\frac{a - U_{\max}}{b} \right) \right] \quad (4)$$

$$R = \begin{cases} a(U_c - U_{\max}) + b(U_c - U_{\max})^2 & \text{for } U_{\max} < U_c \\ 0 & \text{for } U_{\max} \geq U_c \end{cases} \quad (5)$$

ここに、 a 、 b は実験係数である。式(4)は $U_{\max}$ の全域にわたる関数関係を一つの式で表現することを目的としているのに対して、式(5)は摂食が明らかに流動によって抑制され始めた約0.25m/s を超える $U_{\max}$ の範囲に限定して表現し、摂食限界流速 U_c を特定することを意図している。振動流に対して最も高い摂食速度を示した殻径約8cmのキタムラサキウニ大型群についてのプールしたデータ (Fig. 5(a) と Fig. 6(a)) に式(4)を当てはめ、また式(5)にはそのデータのうち $U_{\max} > 0.25\text{m/s}$ のものを用いて非線形回帰分析を行った。回帰分析には修正 Marquadt 法 (中川, 小柳, 1982) を用いて係数の最小二乗推定値を繰り返し計算により求め、以下の実験式を得た。

$$R = 1 - \exp \left[-\exp \left(\frac{0.269 - U_{\max}}{0.0382} \right) \right], \quad (r^2 = 0.865, n = 27) \quad (6)$$

$$R = \begin{cases} -0.0905(U_c - U_{\max}) + 34.57(U_c - U_{\max})^2 & \text{for } U_{\max} < U_c \\ 0 & \text{for } U_{\max} \geq U_c \end{cases} \quad (7a)$$

$$U_c = 0.405\text{m/s}, \quad (r^2 = 0.805, n = 16) \quad (7b)$$

ここに、 $U_{\max}$ の単位はm/s である。Fig. 12の実線で示す式(6)は、ウニ個体群の摂食可能な限界を全体的によく表現している。また、破線で示す式(7)は式(6)とほぼ一致するが、これまで正確には述べてこなかった摂食限界流速が0.41m/s であることを示している。

これらの式は当然、限られた実験条件で得られた測定値の傾向を示す実験式に過ぎず、理論的根拠はない。しかし、前項までの考察から、孤立する葉状の海藻に対してウニ類がこれらの式を超える速度で摂食することはないという判断基準として、実験式は有効であると考えられる。

第2章 群落形成期における摂食活動に及ぼす波動流の影響

海藻の初期生残は、繁茂期の海藻現存量を決める最も重要な因子の一つである。コンブなどの大型海藻が

ウニなどの藻食動物の摂食によって減少または消失する事実はよく知られているが、特に成長初期の幼胞子体は形態的に摂食の影響を最も受けやすく、そのときの被食により海藻の生産量が大きく減少する可能性が高い。一方、藻食動物の摂食は前章で述べたように波浪だけでなく水温によっても抑制される。北海道日本海・三陸沿岸では、コンブなどの胞子の着底から幼胞子体までの加入期は、低水温の冬季に当たり、水温低下の程度が摂食の抑制を通じて海藻の初期生残に大きく影響する可能性がある。実際にキタムラサキウニが優占する磯焼け状態の場が広く分布する岩礁域であっても、冬～早春に沿岸水温が異常に低下したり波浪が強かったりした年には海藻が高密度かつ広範囲に繁茂することが経験的に知られ、海藻加入期の動物による摂食が低水温と波浪によって抑制されたことがその主因として推察されている (松山, 1991; 川俣, 1994; 河野, 1995)。

ウニ・アワビの摂食に及ぼす水温の影響については、これまでも静水状態の水槽において飽食量と水温との関係を調べた研究があった。また波動流の影響については、前章で述べた振動流水槽を用いた摂食実験の結果がある。しかし、海藻が生育する沿岸浅所で流動がほとんどないことはむしろまれであり、また実海域の流動環境は前章で述べた摂食実験のように空間的に一様でない。動物は波動の強さが異なる場を選択的に移動しながら索餌すること、低水温と波動との相互作用の可能性、および海藻の幼体は成体に比べて摂食されやすいことを考え合わせると、既存の知見から海藻初期生残に及ぼす動物の摂食活動の影響を予測するには問題がある。

本章では、このような問題を考慮して、胞子が着底し、発芽した胞子体が群落を形成する過程におけるウニ・アワビの摂食活動に及ぼす波動流の影響を解明するため、室内実験と現地調査を行った。室内実験では自然の潮下帯と同じように水深の減少に伴って波動流が強くなる環境を実験水槽内に模擬的に作り出し、その中で海藻幼体に対するウニ・アワビの摂食行動が水温と共にどのように変化するかを調べた。また現地調査では、北海道南西部日本海側に位置する忍路湾においてコンブなどの大型海藻が入植して群落を形成する時期に海藻および藻食動物の分布と流動との関係を調べた。

試料と方法

室内模擬実験

実験には前章と同じ振動流水槽を用い、その試験区に厚さ50mmのコンクリートブロックを階段状に入れる

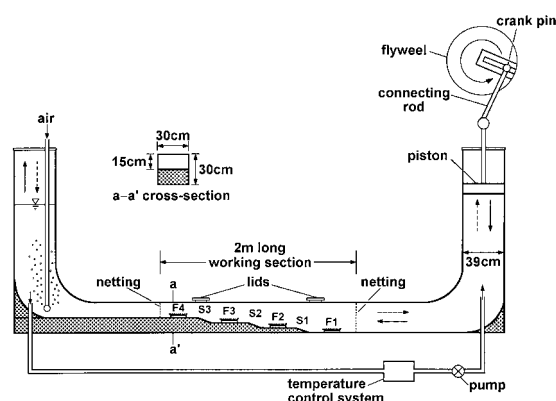


Fig. 13. Sketch of the oscillating flow tank showing the position of Sections F1, F2, F3, F4, S1, S2, and S3.

ことによって通水断面積を変え、流速が段階的に異なる4つの水平面区(長さ40cm;流速の遅い方からF1, F2, F3, F4と呼ぶ)と3つの斜面区(勾配1/2;流速の遅い方からS1, S2, S3と呼ぶ)を作出した(Fig. 13)。F1~F4の中央には、後述する小型の海藻を着生させた厚さ10mmの塩ビ板(150×150mm)を1枚ずつ固定した。実験動物をF1に放置して(Fig. 14),周期5sの規則的な振動流を発生させて実験を開始し、動物の行動を常時観察した。観察はビデオカメラ3台とタイムラプスビデオレコーダ3台を用いて約8s/フレームの速度で常時録画することによって行った。光条件については、毎日、昼間の6:00~18:00には試験区の前上方に取り付けた白色蛍光灯を点灯させて試験区内の底面を照らし、夜間の18:00~6:00にはCCDカメラで撮影するのに必要最低限の照明を残して消灯した。昼間における海藻付着板上の上方光量子量は、蛍光灯側縁辺で、F1~F3の場合、約 $5 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ であった。また水槽内の高さが低過ぎて光量子計を適正に設置出来なかったF4では陰になって



Fig. 14. Animals released on Section F1 in the oscillating flow tank.

いる部分があり、全体的にF1~F3よりも暗かった。

流速振幅と水温の条件を変えて2回の模擬実験を行った。

最初の模擬実験では、F1, F2, F3, F4における流速振幅を各々0.30, 0.36, 0.45, 0.60 m/sになるようにピストンの振幅を設定し、1998年3月25日から1週間毎に7, 10, 13, 16℃の順に水温を上げて28日間連続して行動観察を行った。用いた海藻付着板は、1997年12月下旬から1998年3月13日まで宮城県牡鹿半島太平洋岸鮫浦湾内の水面下約1mに吊して海藻を着生させたもので、全面に着生したアナアオサ *Ulva pertusa* に混じってマコンブ *Laminaria japonica* 幼孢子体(大部分の葉長は10cm以下)が疎らに着生していた(Fig. 15)。実験動物には殻径44~46mmのキタムラサキウニ、殻長63~71mmのエゾアワビ、エゾバフンウニの大型群(殻径55~59mm)と小型群(殻径34~36mm)を各々5個ずつ用いた。

2回目の模擬実験では、より低い水温での流動耐性を調べるため、F1, F2, F3, F4における流速振幅を1回目の場合の半分(各々0.15, 0.18, 0.225, 0.30 m/s)とし、水温を3.8℃から5日毎に1.2~1.4℃ずつ上げて5.2, 6.4, 7.8℃の順に変化させた。海藻付着板は、1998年12月23日~1999年3月12日に、1回目と同じ宮城県鮫浦湾で天然採苗したもので、全面的に着生したアナアオサの中にマコンブの幼葉が疎らに着生していた。また実験動物も、1回目とほぼ同じ大きさのキタムラサキウニ(殻径46~48mm), エゾアワビ(殻長67~71mm), エゾバフンウニの大型群(殻径52~58mm)と小型群(殻径28~32mm)を各々5個ずつ用いた。これらの動物は、1ヶ月以上の間、4℃の恒温水槽で十分に低水温に馴致させてから実験に用いられた。また、この恒温水槽では対照実験として静水中での摂食量を調べるため、同じ鮫浦湾から回収した海藻

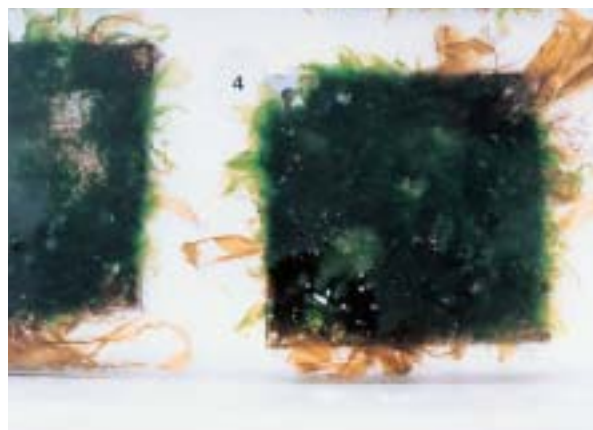


Fig. 15. Plastic plate (150×150mm) overgrown by *Ulva pertusa* and juvenile *Laminaria japonica* sporophytes used for the oscillating-flow-tank experiment.

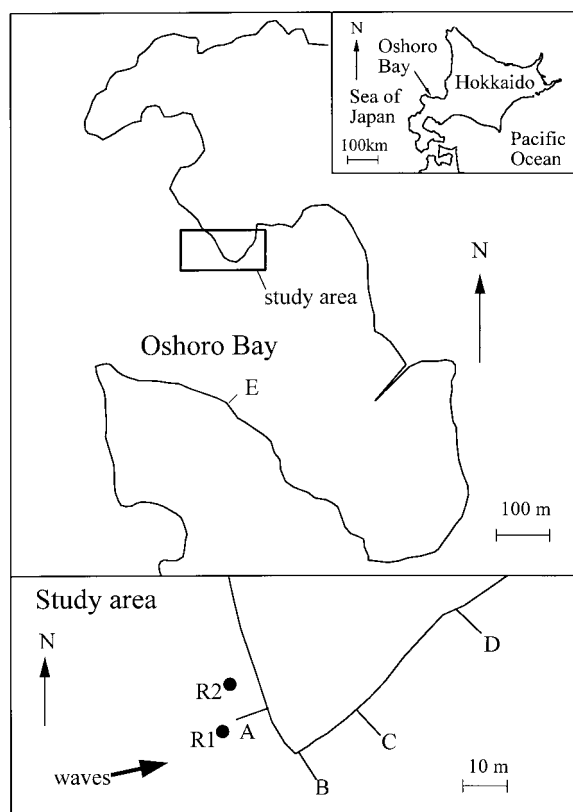


Fig. 16. Map of Oshoro Bay, showing the location of Transects A - D and deployment sites (R1, R2) of wave and velocity meters in the study area. E is the transect line described in Chapter 3.

付着板 1 枚を入れた籠（長さ25cm×幅15cm×高さ20 cm）の中にキタムラサキウニ、エゾバフンウニ大型群とエゾアワビを 5 個ずつ、別々に収容して、海藻を食べ尽くすのに要する日数を調べた。

データの解析では、ビデオ録画より各区間で観察された動物の個体数と滞在時間を調べ、動物群別に延べ出現個体数（個・分）の割合で定義される各区間の出現率を 1 時間毎に求め、その経時変化を調べた。この際、動物が水平面と斜面との両方にまたがっていた場合には動物の位置を「斜面」と判定し、また試験区の上側壁面などに隠れて位置が確認出来なかった個体を除いて出現率の母数を求めた。また実際に摂食していたかは判断できないが、残存していた海藻の上ののっていた動物を「摂食個体」として、動物群別にその延べ個体数（個・分）を付着板毎に調べ、その値を 5 個×60分で割って得られる相対摂食個体数を求めた。海藻の生残については、ビデオ映像のほかに定期的な写真撮影および目視観察から付着板上で海藻が摂食により消失した部分と残っていた部分を判別して、（残海藻の被覆面積）/（初期の海藻被覆面積）で定義される残存被度の大凡の値を調べた。またより正確な残存被度を調べるため、1 回目の実験では実験開始21日目

に、また 2 回目の実験では実験開始10日と15日目に、実験を約30分間中断して、海藻付着板を真上から写真撮影した。その写真から海藻の葉で被われた領域をデジタイザで読み取り、その面積をパーソナルコンピュータで計算して残存被度を求めた。

現地調査

1999年10月26日から2000年4月20日までの約6ヶ月間、北海道南西部日本海側忍路湾の湾口付近に調査地区（Fig. 16）を設けて底生生物と流動を定期的に調査した。調査地区の周辺は典型的な磯焼け地帯で、低潮線の近くの浅所以外は、キタムラサキウニの優占する不毛な場となっていた。調査地区は、延長60m程の汀線に沿う岩礁潮下帯の小区画であるが、外海に露出した海岸と遮蔽海岸を含み、波当たりの強さに場所による傾度がみられた。調査地区には、汀線に沿った4地点から水深の深い方へ向けてロープを張り、測線 A～D を設けた（Fig. 16）。ロープは約1m置きに岩盤にアンカーボルトで固定された金具によってしっかりと固定された。測線 A～D 上では、底生生物と流動について1ヶ月に2回の頻度で延べ12回の潜水調査を実施した。

底生生物については、ほぼ毎回、測線上で1×1m 方形枠を移動させながら藻食動物として優占的に分布していたキタムラサキウニの個体数を調べた。また肉眼で海藻の加入が認められ始めた12月下旬以降の調査では、水中ビデオカメラを用いて測線上の海底の様子を撮影し、海藻の植生と分布域を調べた。さらに、調査最終日には0.5×0.5m枠を用いた海藻の枠取り調査を行い、その種類と湿重量を調べた。

流動については、石膏塊を各測線上の海藻が分布していた下限水深付近の2箇所に固定して浸漬期間における絶対流速の時間平均（論文では期間平均流速と呼び、 $\overline{U}_{abs}$ で表す）を測定した。用いた石膏塊は直径80mmの半球形で、長期間の測定に耐え得るようになるために特別に製作した難溶性石膏である（詳細は付録 A 参照）。この石膏半球を塩ビ板（120×120mm、厚さ10mm）にシリコンシーラントで接着し、各測線上の水深0.2～1.8mの範囲の2カ所に、アンカーボルトで海底にしっかりと固定した。6～16日間の流速測定を計6回行った。現地から回収した石膏は5日程温風に晒して十分に乾燥させ、付着板から剥がしてシリコンシーラントをきれいに取り除き、その残質量を測定した。石膏の初期質量、残質量、および現地での浸漬時間から付録 A の方法により $\overline{U}_{abs}$ を求めた。

外海に面した沿岸の水深8.2m（測点 R1）と水深2.1m（測点 R2）には電磁流速計、圧力計と水温計を内蔵する波向波高計（㈱アイオーテック製、

Wave hunter) を 1 台ずつ設置し, 調査期間における水平二次元流速, 水圧および水温の変化を計測した。計測は 2 時間毎にサンプリングを繰り返すバーストモードにより行い, 流速と水圧を 2 Hz で 20 または 18 分間連続で, また水温を 1 回計測した。測点 R2 で計測された水圧時系列データについては FFT で分解された各周波数成分を圧力変化の水深減衰率で除した後, 再合成して水面変動への換算を行った。解析では, その水面変動からゼロアップクロス法により有義波の波高 H_s と周期 T_s を求めた。また, 海藻の生育が一時期みられた測点 R2 の二次元流速データからは有義波動流速振幅を求めた。本論文では Soulsby (1987) に基づき, $U_{\max, s}$ を変動流速成分の二乗平均平方根の 2 倍で定義した。 $U_{\max, s}$ は有義波の元々の定義 (Denny, 1988) から類推される不規則な波動流速振幅の「視覚的値」を表し, 流速振幅の大きい方から 1/3 の平均に一致する。このことから, 多少の問題はあるが, $U_{\max, s}$ が実験室で試験した規則的な振動流の $U_{\max}$ と等しければ, 藻食動物の摂食行動に実験室の結果と同等の影響を及ぼすと仮定して以下の考察を行った。

測点 R1 と R2 に設置した波向波高計には, 上述し

た流速測定のときに毎回, 検定用の石膏半球を 1 個ずつ取り付け付けた。流速検定では二次元流速データから石膏浸漬期間における $\bar{U}_{\text{abs}}$ を求め, $\bar{U}_{\text{abs}}$ と石膏の溶解速度との関係式を最小二乗法で決定した。石膏の溶解速度から得られる $\bar{U}_{\text{abs}}$ からは, さらに

$$\bar{U}_{\max, s} = 2(U_{\text{rms}}/U_{\text{abs}}) \cdot \bar{U}_{\text{abs}} \quad (8)$$

の関係 (付録 B) を用いて有義波動流速振幅 $U_{\max, s}$ の期間平均 $\bar{U}_{\max, s}$ を推定することができる。式(8)の右辺の括弧内の比は経験的に単一波の場合の 1.11 に近い 1.1 ~ 1.2 となる (付録 B)。

結 果

室内模擬実験

F1, F2, F3, F4 区間の流速振幅をそれぞれ 0.30, 0.36, 0.45, 0.60 m/s の一定とし, 水温を 7℃ から 1 週間毎に 3℃ ずつ上げて, 16℃ まで変化させた最初の模擬実験で観察された動物群毎の分布個数を Fig. 17 に, また付着板の海藻の残存被度と相対摂食個体数を Fig. 18 に示す。

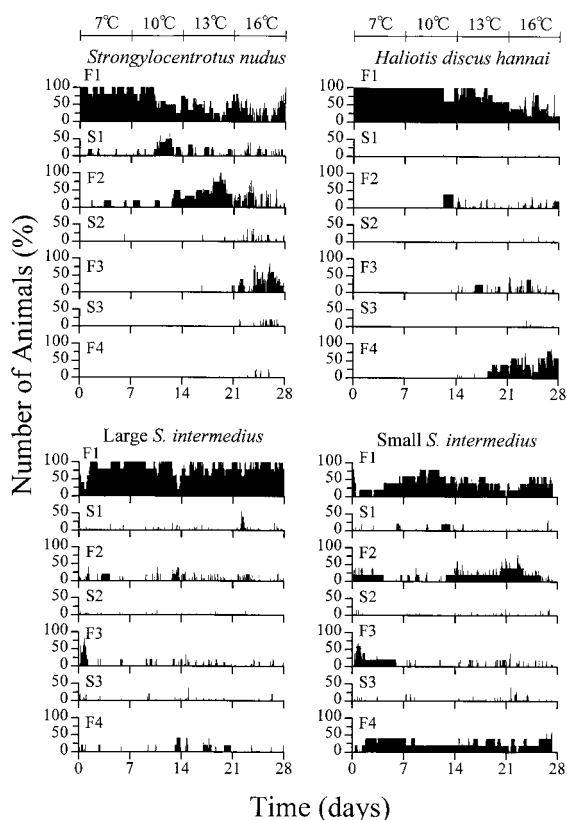


Fig. 17. Distribution of animals on the artificial bottom with the spatially different water velocity amplitudes (F1: 0.30 m/s; F2: 0.36 m/s; F3: 0.45 m/s; F4: 0.60 m/s) when temperature increased from 7 to 16℃.

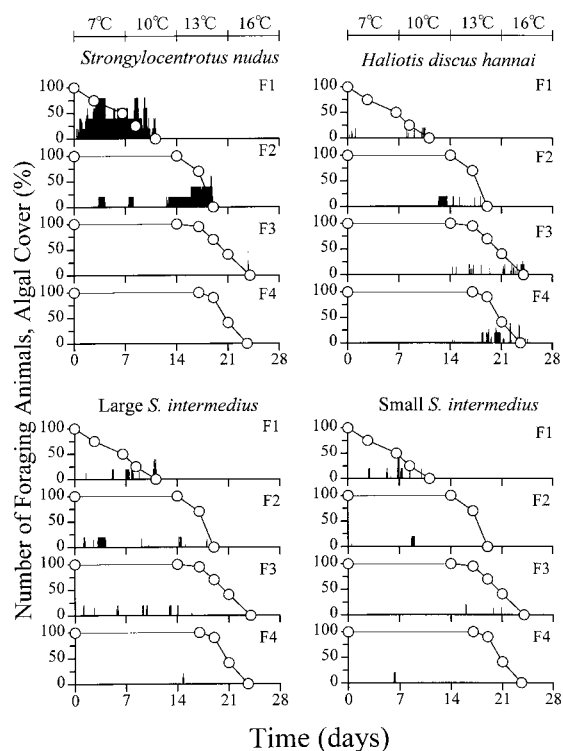


Fig. 18. Temporal variation in the number of foraging animals (vertical bar) and remaining algal cover (○) in the sections with different water velocity amplitudes (F1: 0.30 m/s; F2: 0.36 m/s; F3: 0.45 m/s; F4: 0.60 m/s) when temperature increased from 7 to 16℃.

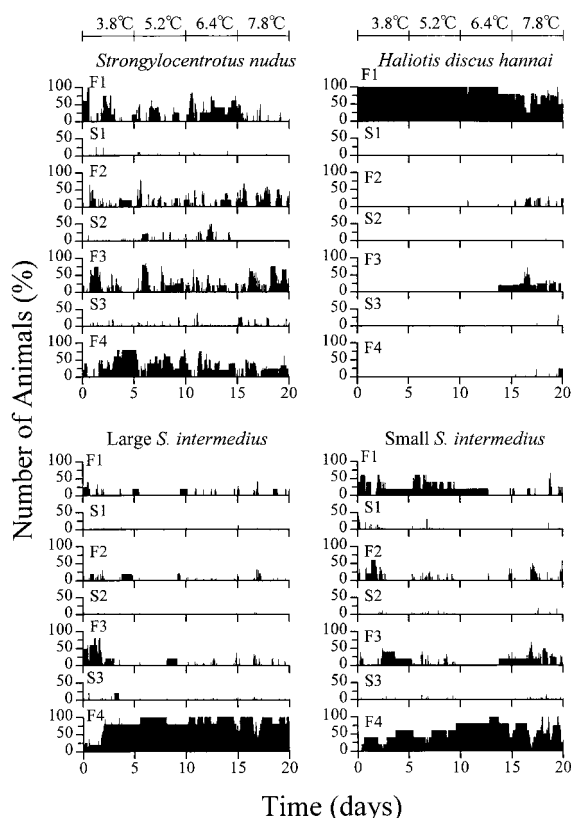


Fig. 19. Distribution of animals on the artificial bottom with the spatially different water velocity amplitudes (F1: 0.15 m/s; F2: 0.18 m/s; F3: 0.225 m/s; F4: 0.30 m/s) when temperature increased from 3.8 to 7.8°C.

キタムラサキウニは、7°CではF1 ($U_{\max} = 0.30$ m/s) に大部分が定位し、動物群の中で最も盛んな摂食行動を示した。この低水温期では流速のより速いF2 ($U_{\max} = 0.36$ m/s) へ侵入しようとする個体もみられたが、その動きは緩慢で、F2への侵入は難しい様子がうかがわれた。10°C期後半から13°C期には、キタムラサキウニの移動はより活発化し、F2へ侵入する頻度が高まった。このF2への移動が活発化し始めた時期はF1の海藻が食べ尽くされた時期に一致する。しかし、F1の海藻の消失後も10°C期ではS1に留まる個体が少なくなく、水温が13°CになってようやくF2へ定位して摂食ができる個体が増えた。このときのキタムラサキウニの摂食によりF2の海藻も消失した。しかし、13°C以下の水温では、F2より流速の速い領域への移動はほとんどみられなかった。水温が16°Cになると、キタムラサキウニはS2を短時間に通過し、F3 ($U_{\max} = 0.45$ m/s) に侵入する個体が多くみられた。しかし、F4 ($U_{\max} = 0.60$ m/s) には一時的に侵入してもすぐに戻ってしまい、長時間定位することはなかった。このように移動範囲が拡大した16°C期でも、キタムラサキウニの摂食は $U_{\max} > 0.36$ m/s の領域ではほ

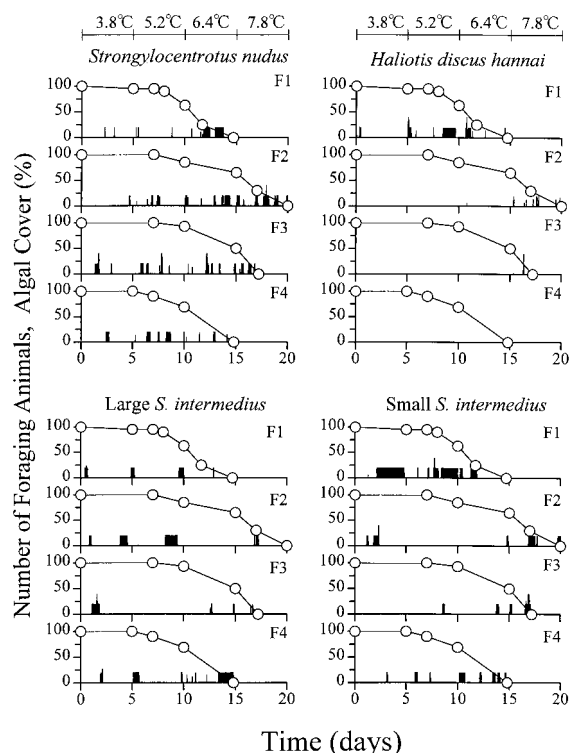


Fig. 20. Temporal variation in the number of foraging animals (vertical bar) and remaining algal cover (○) in the sections with different water velocity amplitudes (F1: 0.15 m/s; F2: 0.18 m/s; F3: 0.225 m/s; F4: 0.30 m/s) when temperature increased from 3.8 to 7.8°C.

とんどみられなかった。

エゾアワビについては、7°Cではすべての個体が流速の最も遅いF1に残留し、索餌行動を摂る個体は非常に少なかった。しかし、水温が10°CになりF1の海藻が消失すると、F2に移動して海藻を摂食する個体が現れた。この索餌活動は水温が13°C以上になると、著しく活発化し、流速が最も速いF4まで短時間に移動して摂食する個体が頻繁に出現した。

エゾパフンウニについては、大型群および小型群とも7~16°Cの範囲では水温に無関係に流速の最も速いF4にも移動して定位した。しかし、そのように高い流動耐性があるにもかかわらず、大型群の個体は大部分、実験期間を通じて流速の最も遅いF1に留まり、小型群よりも流速の速い領域を避ける傾向を示した。また、エゾパフンウニの摂食は、キタムラサキウニに比べて活発ではなく、その摂食による海藻の明らかな減少は見られなかった。

F1, F2, F3, F4の各区間の流速振幅を1回目の模擬実験の半分(0.15, 0.18, 0.225, 0.30 m/s)とし、水温を1回目よりも低い3.8°Cから始めて5日毎に1.2~1.4°Cずつ上げて7.8°Cまで変化させた第2回模擬実験における動物群毎の分布個数をFig. 19に、また付

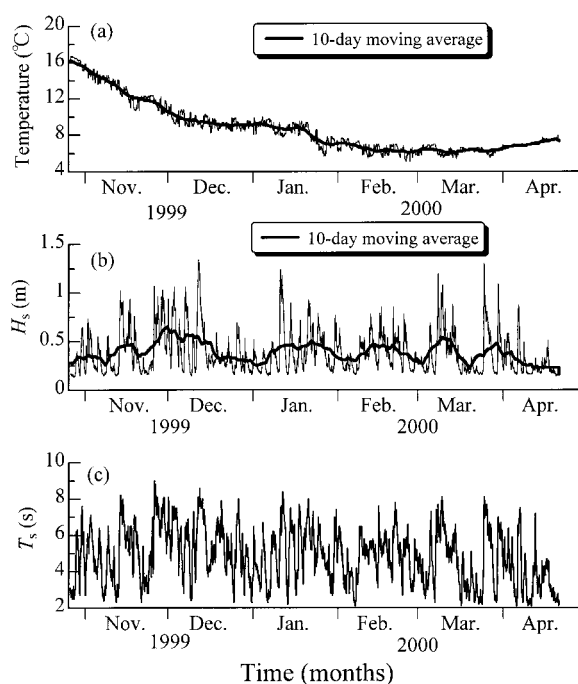


Fig. 21. Time variations in the water temperature, significant wave height (H_s) and period (T_s) observed at Station R1.

着板の海藻の残存被度と相対摂食個体数を Fig. 20 に示す。

キタムラサキウニは、水温と流動に関わりなく全領域にわたり移動を繰り返し、ほぼ一様な分布を示した。また、その摂食場所についても、水温による明瞭な変化は認められず、どの場所の海藻も同程度に摂食した。

エゾアワビについては、 5.2°C 以下の水温では、全個体が最初に放置した F1 ($U_{\max} = 0.15\text{ m/s}$) に留まった。しかし、水温が 6.4°C 以上になり、F1 での海藻が消失すると、F3 ($U_{\max} = 0.225\text{ m/s}$) まで移動して定位する個体が出現し、 7.8°C では F4 ($U_{\max} = 0.30\text{ m/s}$) まで侵入する個体がみられた。エゾアワビの摂食行動は、水温が 7.8°C になったときの夜間に海藻が残っていた F2 と F3 でみられた。

エゾパフンウニについては、大型群、小型群とも水温に影響されずに、全領域にわたって移動し、特に F4 に定位する個体が多かった。しかし、F4 で摂食行動を摂っている個体は 1 個以下と少なかった。このことから、F4 に多くの個体が定位したのは索餌のためではなく、物陰に隠れる習性のあるエゾパフンウニが比較的暗かった F4 に留まったことによると思われる。

摂食活動の時間帯については、エゾアワビの摂食は夜間に多く、昼間には少なかった。これと対照的にキタムラサキウニとエゾパフンウニの摂食は昼夜の区別無くみられた。

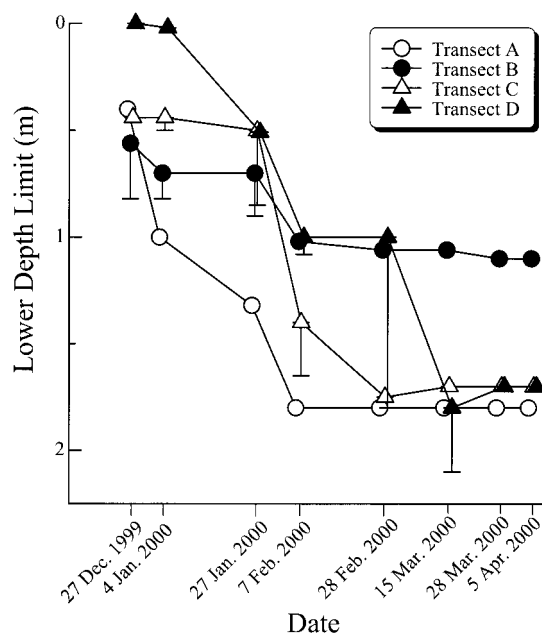


Fig. 22. Lower depth limits of the algal zone on Transects A - D. Symbols and vertical bars indicate the lower depth limits of the algal turf and the area with thin algal cover, respectively.

また水温 4°C の恒温水槽で行った摂食実験では、付着板の海藻を食べ尽くすのに要する日数は、キタムラサキウニ 5 個で約 5 日、エゾパフンウニ大型群 5 個で約 4 日、エゾアワビ 5 個で約 17 日となった。

現地調査

測点 R1 で観測された水温、有義波高および有義波周期の経時変化を Fig. 21 に示す。水温は調査開始から 12 月上旬まで約 6°C / 月の割合で低下した後、 9°C で約 1 ヶ月間安定的に推移した。水温は 1 月中旬頃から再び低下し始め、2 月中旬に 6°C 前後の最低に達し、3 月下旬まで同程度の低い水準を維持した後、上昇に転じた。波浪については日本海側の波の特徴を反映して周期 5 s 前後の風波が卓越した。有義波高は最大で 1.3 m、平均で 0.4 m であり、12 月中旬から 1 月上旬までの約 1 ヶ月間に比較的静穏な状態が継続した以外は、顕著な季節的变化は見られなかった。

各測線における海藻の分布下限の変遷を各々 Fig. 22 に示す。図中の記号と縦棒はそれぞれ濃厚な海藻生育帯の下限と無節サンゴモで被われた岩盤に薄く着生が認められた海藻の新規加入帯を表す。海藻の分布域は、加入が認められ始めた 12 月 27 日以降、水深の深い方へ拡大した。この新規加入による海藻分布域の拡大は、場所によって時期と範囲が異なった。波当たりの最も強い測線 A では海藻分布域の拡大は、比較的早い時期から顕著に起こり、2 月上旬には最大水深 2 m 弱に達して終息した。測線 A とほぼ同じ水深まで海

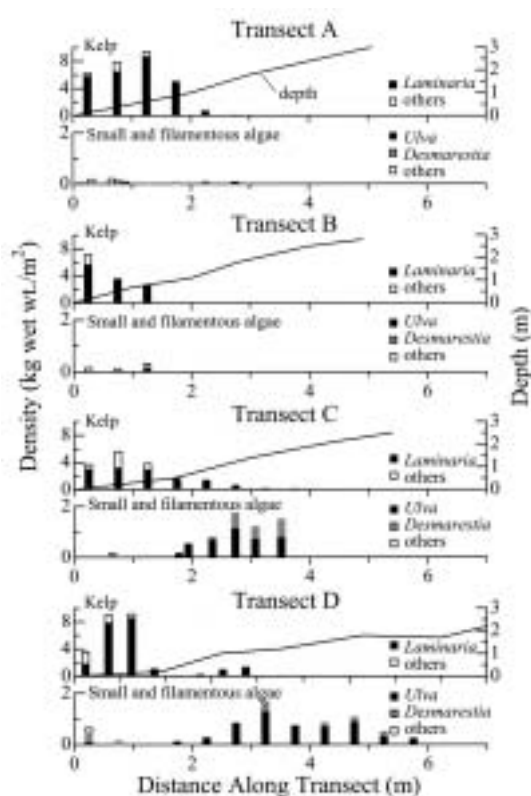


Fig. 23. Distributions of algae along Transects A - D on 20 April 2000. Lines indicate water depth.

藻分布域が拡大した測線 C と D では、その拡大が終わる時期にそれぞれ約 0.5 ヶ月と約 1 ヶ月の遅れがみられた。測線 B では、測線 A とほぼ同時期に海藻分布域の拡大が起こったが、2 月上旬に水深約 1 m で達して終息した。

4 月 20 日における各測線での海藻の岸沖分布を Fig. 23 に示す。ここで横軸は低潮線からの測線に沿う距離を表し、また海藻の生育密度をコンブ目 Laminariales とヒバマタ目 Fucales の大型褐藻類 kelp とその他の海藻に分けて示した。海藻の分類ではケウルシグサ *Desmarestia viridis* は一般に「大型海藻」に分類されることが多い（例えば、吾妻ら（1997））糸状の褐藻類であるが、いわゆる生態学でいう藻場 kelp bed を構成する大型褐藻類には含まれないので、ここではその他の海藻（糸状・小型海藻と呼ぶ）に分類した。海藻現存量を測線毎に合計してみると、何れの測線でもホソメコンブがその大半を占め、測線 A, B で多く、各々海藻全体の 88, 84% を占めた。ホソメコンブの分布帯は低潮線付近の極浅所に限られ、測線 A, B ではホソメコンブ生育帯から無節サンゴモのみに被われた不毛地帯へ移行した。ところが、測線 C, D ではそのホソメコンブ帯の下方にはアナアオサとケウルシグサが優占する海藻生育帯が形成された。これらの糸状・小型海藻が高密度で出現した水深

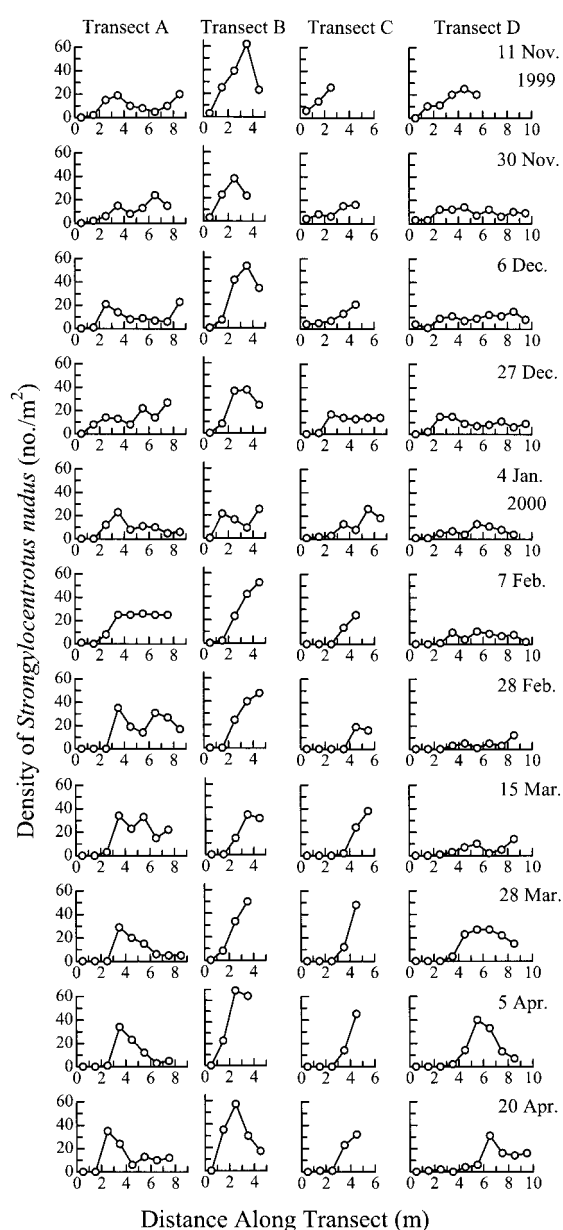


Fig. 24. Distributions of *Strongylocentrotus nudus* along Transects A - D.

帯は 2 月上旬以降、ホソメコンブ帯より遅れて形成された海藻分布帯（Fig. 22）に一致した。

主要な海藻食者であるキタムラサキウニの岸沖分布を Fig. 24 に示す。ここで、分布図を左から右に測線 A, B, C, D の順に、また上から下へ日付順に並べて示し、また低潮線からの測線に沿う距離をグラフの横軸に示した。全体的な特徴としてキタムラサキウニは極浅所の海藻生育帯にはみられず、その直下に高密度に蟄集することが挙げられる。この垂直分布様式は、深所におけるキタムラサキウニの分布個体数が非常に多かった測線 B で極めて明瞭に示されたが、逆にその個体数が少なかった測線 D でははっきりと認められないことが多かった。海藻が低潮線までほとん

Table 2. Period-averaged water speed $\bar{U}_{\text{abs}}$ (m/s) estimated from gypsum blocks

Period of observation	Transect/Depth								Station R2
	A		B		C		D		
	0.5m	1.8m	0.7m	1.1m	0.5m	1.4m	0.2m	1.7m	
27 Oct. - 10 Nov. 1999	0.204	0.062	0.055	0.042	0.068	0.053	0.054	0.042	0.148
30 Nov. - 6 Dec. 1999	0.771	0.434	0.499	0.419	0.414	0.299	0.259	0.045	0.325
27 Dec. 1999 - 4 Jan. 2000	0.208	0.076	0.061	0.059	0.076	0.045	0.081	0.045	0.114
27 Jan. - 7 Feb. 2000	0.250 ^{*1}	0.124	0.288	0.107	0.199	0.050	0.183	0.041	0.144
28 Feb. - 15 Mar. 2000	0.448 ^{*1}	0.276 ^{*2}	0.209 ^{*3}	0.116	0.245 ^{*4}	0.200	0.221 ^{*5}	0.067	0.219
28 Mar. - 5 Apr. 2000	0.400	0.246	0.300	0.212	0.254	0.205	0.264	0.086	0.182
Time-weighted mean	0.353	0.187	0.209	0.131	0.193	0.131	0.168	0.055	0.182

^{*1}Estimate from $y = 17.18 + 0.3303x + 2.417x^2$ ($n = 4$, $SE = 0.004$ m/s; $x = \bar{U}_{\text{abs}}$ at 1.8m depth on Transect A)

^{*2}Estimate from $y = -0.274 + 3.19x - 3.087x^2$ ($n = 5$, $SE = 0.061$ m/s; $x = \bar{U}_{\text{abs}}$ at Station R2)

^{*3}Estimate from $y = -0.0225 + 2.284x - 2.521x^2$ ($n = 5$, $SE = 0.082$ m/s; $x = \bar{U}_{\text{abs}}$ at 1.1m depth on Transect B)

^{*4}Estimate from $y = 0.0193 + 0.3581x_1 + 0.5662x_2$ ($n = 5$, $SE = 0.008$ m/s; $x_1 = \bar{U}_{\text{abs}}$ at 1.4m depth on Transect C, $x_2 = \bar{U}_{\text{abs}}$ at 0.7m depth on Transect B)

^{*5}Estimate from $y = -0.0435 + 1.882x_1 + 0.564x_2$ ($n = 5$, $SE = 0.008$ m/s; $x_1 = \bar{U}_{\text{abs}}$ at 1.7m depth on Transect D, $x_2 = \bar{U}_{\text{abs}}$ at 0.5m depth on Transect C)

ど生育していなかった12月6日までの測線 C と1月4日までの測線 D には、例外的にキタムラサキウニが低潮線の際まで分布していた。しかしこれらの測線でも、海藻分布帯が深部に広がった時期（測線 C, D では各々12月下旬, 1月下旬～2月上旬頃）以後、キタムラサキウニの摂食前線 grazing front が押し下げ

られるように下方へ移行し、3月下旬以後、画然とした海藻・ウニ垂直分布様式が観察されるようになった。濃密な海藻生育帯が形成された2月下旬～3月下旬以降、明瞭なキタムラサキウニ摂食前線は測線 A～C では停滞もしくは僅かずつ水深の浅い方へ前進して海藻生育下限を押し上げたが、測線 D では対照的に水深の深い方へ徐々に後退し、海藻分布域が拡大した。

石膏による流速測定によって得られた期間平均流速 $\bar{U}_{\text{abs}}$ を Table 2 に示す。波向波高計に取り付けた石膏の溶解速度と $\bar{U}_{\text{abs}}$ との間には密接な線形関係が見出された（付録 A）。Table 2 に示した $\bar{U}_{\text{abs}}$ の値はその回帰式による推定値である。また、設置した石膏の中には付着板から脱落したものがあったが、そのような場合には密接な関係が見出された近傍の観測値との回帰式を用いて流速を推定した。同一測線上で測定された $\bar{U}_{\text{abs}}$ は水深の浅い方で必ず大きくなった。また測定水深が異なることに注意して同じ水深での $\bar{U}_{\text{abs}}$ を推測して比較すると、明らかに $\bar{U}_{\text{abs}}$ は湾口に面した測線 A で最も大きくなるのがわかる。しかし、湾口から遮蔽された側面の岸に位置する測線 B, C, D については、同じ水深で考えた $\bar{U}_{\text{abs}}$ の順位が必ずしも湾口に近い順の測線 B > 測線 C > 測線 D にならなかった（例えば、10月27日～11月10日と2月28日～3月15日に、測線 B の水深1.1m < 測線 C の水深1.4m）。この原因は、恐らく測線 B～D が、外海からの波を直接受けずにその回折波と反射波の影響を受ける領域に位置していたためと考えられる。

各測線上で同時期に測定された $\bar{U}_{\text{abs}}$ と水深の関係を一変式で表し、その直線上に各流速観測の最終日における海藻入植帯（岩盤が海藻で薄く被われ始めた状態を含む）を示したのが Fig. 25 である。また Fig. 25 の横軸には2000年4月20日に枠取りにより調べられた

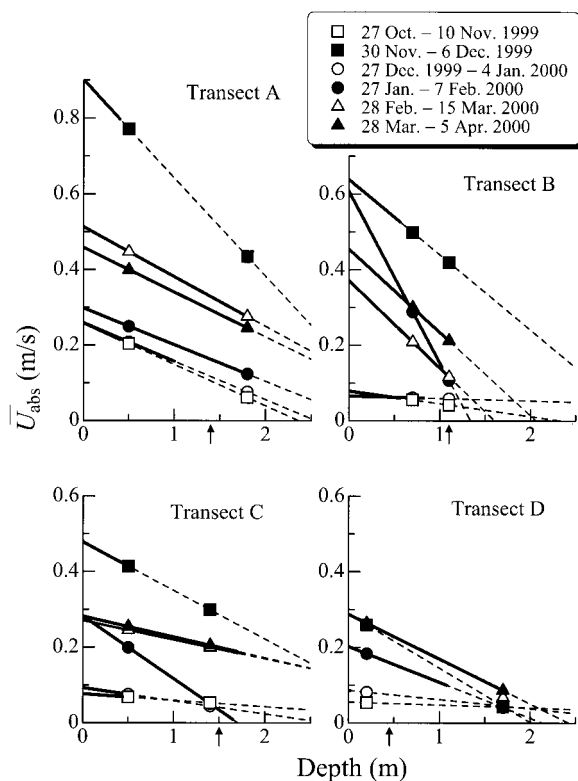


Fig. 25. Depth variations in the period-averaged water speed ($\bar{U}_{\text{abs}}$) on Transects A - D. Thick solid lines indicate algal depth zone (including area with thin cover) at the end of each observation. An arrow on the x-axis indicates the lower depth limit of *Laminaria* zone on 20 April 2000.

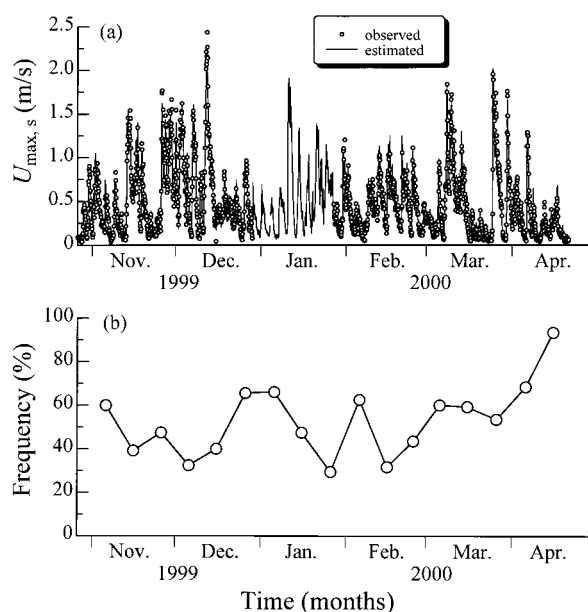


Fig. 26. (a) Time variations in the significant wave-induced water velocity amplitude, $U_{\max, s}$, at Station R2 and (b) the frequency that $U_{\max, s} < 0.4 \text{ m/s}$ for three 10-day periods of each month.

コンブ目植物の生育帯（以下、コンブ帯と略す）の下限水深（各々1.4, 1.1, 1.5, 0.45m）を矢印で示した。この下限水深は、コンブ目植物の生育密度が水深と共に漸減したため明確には特定できなかったが、便宜的に各測線上の最大密度の1/10以下になる水深で定義した。石膏は長期間の測定に耐えられるものを用いたが、Fig. 25が示すように、海藻入植下限水深での $\bar{U}_{\text{abs}}$ は時期的に大きく変動し、波動の「平均的」な強さを把握するには1回の測定時間ではまだ充分でなかったことがわかる。そこで、海藻生育帯の下限水深におけるより長時間の絶対流速の平均を調べるため、6回の流速測定結果から観測日数で重み付けした $\bar{U}_{\text{abs}}$ の平均を求めた。その際、生育帯下限にちょうど石膏が設置されてなかった場合にはFig. 25に示す直線式からの推定値を用いた。このような方法で得られる、2000年4月5日、測線A, B, C, Dで安定的に形成された海藻生育帯の下限水深（1.8, 1.1, 1.7, 1.7m）における $\bar{U}_{\text{abs}}$ の平均はそれぞれ0.19, 0.13, 0.11, 0.06m/sとなり、「海藻分布下限での流速一定」の予想に反して湾口から湾奥に向かって低下した。ところが、コンブ帯下限水深でみると、 $\bar{U}_{\text{abs}}$ の平均は予想に近づいた。すなわち、コンブ帯下限水深における $\bar{U}_{\text{abs}}$ の平均は、測線Aで0.24m/sと特異的に大きかったが、測線B, C, Dで同程度の0.13, 0.12, 0.15m/s（平均0.13m/s）となった。

Fig. 26に、測点R2における有義波動流速振幅

$U_{\max, s}$ の経時変化と、その値が室内実験から予測される低水温時にキタムラサキウニが侵入できる限界流速（0.4m/sと仮定）未満になった旬毎の頻度を示す。ここで、欠測期間の頻度は、 $U_{\max, s}$ (m/s)を測点R1における有義波高 H_s (m)に対する1次回帰式

$$(U_{\max, s} \text{ at Station R2}) = -0.1826 + 1.689 \times (H_s \text{ at Station R1}),$$

$$(r^2 = 0.919, \text{SE} = 0.109 \text{ m/s}, n = 1778) \quad (9)$$

から推定して求めた。測点R2では、 $U_{\max, s}$ はキタムラサキウニが侵入できる限界をはるかに超える強い波動流がしばしば発生したが、時間的には移動限界を下回ることも少なくなく、「 $U_{\max, s} < 0.4 \text{ m/s}$ 」となる相対頻度は10月下旬から2月下旬まで40~60%で推移していた。この測点R2の波動流速は測線Aにおける海藻入植下限水深（1.8m）での波動流速にほぼ等しかったことが、石膏による流速測定結果（Table 2）からわかるが、測点R2では2月下旬まで生育していた海藻が3月下旬にはキタムラサキウニの摂食によって消失していた。これらの事実は、流速計を設置した測点R2がキタムラサキウニの優占域で海藻の生育できる限界に近かったことを示している。

考 察

海藻加入期における摂食活動に及ぼす流動と水温の影響

二つの模擬実験の結果を整理し、キタムラサキウニ、エゾパフンウニ、エゾアワビの索餌行動に及ぼす流動と水温の影響について以下に考察する。

キタムラサキウニは約4℃の極低水温下でも流速振幅 $U_{\max}$ 0.30m/s以下の領域では自由に移動した（Fig. 19）が、水温が7~13℃になってもその移動は $U_{\max} = 0.30 \sim 0.36 \text{ m/s}$ の狭い流速領域に限られた（Fig. 17）。補足的に水温約4℃、 $U_{\max} = 0.30 \sim 0.60 \text{ m/s}$ の条件で同様の模擬実験を繰り返し行なったが、キタムラサキウニの中には基質から剥がされて転がる個体が必ず現れた。これらのことから、キタムラサキウニは、約4℃の水温では $U_{\max} = 0.30 \text{ m/s}$ の場へ移動することはできるが、長時間定位することは難しいと考えられた。水温が16℃になると、キタムラサキウニの移動は急に活発になって $U_{\max} = 0.60 \text{ m/s}$ の領域まで及んだが、水温13℃では $U_{\max} = 0.36 \text{ m/s}$ の海藻が消失したにもかかわらず、キタムラサキウニは流速振幅0.36m/s以下の領域に留まり、0.45m/sの領域には移動できなかった。このことから、13℃以下の水温では0.4m/s程がキタムラサキウニの移動可能な限界である

と判断される。このことは、1 回目の実験で餌のない斜面部 S1 に留まるキタムラサキウニが比較的多かったことから支持される。

エゾパフンウニとエゾアワビについては、キタムラサキウニが侵入できない高流速域へも容易に移動できることが明らかになった。しかし両種の行動はかなり異なっていた。

エゾパフンウニについては、低水温耐性が強く、その移動分布と摂食活動に及ぼす水温の影響は、4 ~ 16 °C の範囲では全くみられなかった。また少なくとも 7 °C 以上では、0.60 m/s の領域まで侵入して定位することができ、流動中の移動能力はキタムラサキウニに比べて非常に高いことが示された。しかし、低水温と流動に対する耐性がそのように強いにもかかわらず、エゾパフンウニは、海藻を急速に消失させたり餌料海藻の存在によって移動を止めたりする様子もなく、索餌に結びつかない移動を示すことが多かった。また、最初の模擬実験でエゾパフンウニの多くの個体が、海藻が消失した後も引き続き F1 に定位していたことからみて、少なくとも、エゾパフンウニの餌に対する貪欲さはキタムラサキウニほどにはなく、索餌とは別の目的で移動していた可能性が高い。自然岩礁におけるエゾパフンウニは岩の隙間、岩礁の窪みなどに分布していることが多い(川村, 1967)。エゾパフンウニにみられる摂餌を伴わない移動は、このような物陰に隠れる習性に起因すると考えられる。

一方、エゾアワビの移動は水温依存性が強く、10 °C 以下では極めて不活発であったが、13 °C 以上になると、著しく活発になって、キタムラサキウニとエゾパフンウニが摂食できない $U_{\max} = 0.45 \sim 0.60$ m/s の高速流域でもエゾアワビは自由に移動して海藻を盛んに摂食した(Fig. 17, Fig. 18)。アワビ属は、一般に昼間、物陰に潜んで、夜間、索餌行動をする夜行性を示す。今回の実験でも、エゾアワビは昼間あまり動かないが、夜間急に試験区の至る所を這い回り出して海藻を摂食することが繰り返し観察された。このエゾアワビの移動が索餌を目的としていることは、海藻が下方(流速の遅い方)から消失すると、エゾアワビの索餌場所が、海藻の分布下限と共に上方へ移動するという実験結果(Fig. 18)によっても端的に示されている。青森県尻屋崎沿岸では、エゾアワビが冬季の低水温期に深所へ、また春~夏季に海藻の生育する浅所の潮間帯まで移動する現象が知られている(足助ら, 1974)。この季節的深浅移動は「磯入り」と呼ばれ、海藻の少ない当海域で飢餓状態のエゾアワビが示す索餌行動と考えられてきた(宇野, 1973)。本実験の結果からは、低水温期に活力の低下するエゾアワビは、なるべく流動の弱い深所の海藻から摂食しようとするた

め、海藻の分布範囲が縮小または拡大すれば、その分布下限と共に移動することが予想される。エゾアワビの磯入り現象は、水温が低下する冬季に海藻がより深い所まで入植することを考慮すれば、この予想に一致する。またエゾアワビが活発な索餌行動を開始する 13 °C 程まで水温が上昇したときには、北方海域ではコンブなどの大型褐藻類は既に大型の藻体へと成長していることから、エゾアワビが海藻の消長に大きく影響することはないと考えられる。

低水温におけるウニ・アワビの摂食限界流速は、前章で述べた適水温の場合よりも低くなる可能性が考えられた。3.8 ~ 7.8 °C の低水温で行った 2 回目の実験では、流速の最も速い領域($U_{\max} = 0.30$ m/s)での海藻が消失した時期は、最も遅い領域($U_{\max} = 0.15$ m/s)とほとんど同時で比較的早く、その中間の領域で海藻は比較的遅くまで残存した。このことは、試験区の端に位置する最大流速の領域にエゾパフンウニとキタムラサキウニが比較的多く留まっていたことに因るが、いずれにしても $U_{\max}$ が 0.30 m/s 以下の波動流では水温が低くても摂食を十分に抑制できないことを示している。特にキタムラサキウニが 3.8 °C の水温でも $U_{\max} = 0.15 \sim 0.30$ m/s の範囲を自由に移動して摂食したことは注目すべき結果であり、キタムラサキウニは水温が異常に低くなくても 0.30 m/s より大きい流速振幅がなければ、その索餌範囲は制限されないといえる。

次に、摂食が低水温と波動の相互作用によって減少する可能性について考えてみる。ここでは最初の実験の 7 °C のときに F1 ($U_{\max} = 0.30$ m/s)にあった海藻を例として、静水中での予測と比較して検討してみる。その場合、海藻は主としてキタムラサキウニによって摂食され、平均して約 2 個のキタムラサキウニが常時摂食し、7 日後に海藻の被度は半減した。

一方、静水中のキタムラサキウニ摂食速度は水温 4 °C のときの摂食実験結果と菊地、浮(1984)の実験式から推定することができる。菊地、浮(1984)は冬~春におけるキタムラサキウニのアラメ摂食量を調べ、次の実験式を得た。

$$F = 0.0101(\theta - 0.05)d^2 \quad (10)$$

ここに、 F は摂食速度(g wet wt./day/urchin)、 θ は水温(°C)、 d は殻径(cm)である。式(10)は、第2章で述べた摂食実験の $U_{\max} = 0$ のときの結果と比較すると、本実験に用いたキタムラサキウニと同程度の大きさ($d \approx 5$ cm)の個体に対しては妥当な推定値を与えていることがわかる。式(10)から推定される水温 7 °C のときの摂食速度は 4 °C のときの 1.76 倍であること

と、静水中で4℃のときにキタムラサキウニ5個が付着板1枚の海藻を食べ尽くすのに要する日数は約5日であったことから、もし $U_{\max} = 0$ であったとすれば、F1の付着板に取り付いていたキタムラサキウニ2個はその海藻を7.1日で食べ尽くすと推定される。この推定値は観測値の約2倍に相当する。従って、キタムラサキウニの摂食速度が $U_{\max} = 0.30 \text{ m/s}$ の振動流によって静水中の半分程に減少していたことになる。このことを、本実験と同程度の体サイズのキタムラサキウニが7℃より3～8℃も高い水温で $U_{\max} = 0.30 \text{ m/s}$ のときにある程度大きい葉状海藻をほとんど摂食できなかった先の実験結果 (Fig. 5(b), Fig. 6(b)) に比較すると、小型の幼葉が大型の藻体に比べてかなり摂食し易いことがわかる。従って、10℃以下の低水温であっても流速振幅が約0.4m/sより小さい場合には、キタムラサキウニが接近して着底初期の海藻を摂食すると考えられる。

海藻入植過程

キタムラサキウニの摂食が群落形成に影響を及ぼし始める時期については、共同研究者である川井ら(2000)の研究から有益な情報が得られる。川井らは室内水槽実験によりキタムラサキウニがホソメコンブの孢子体だけでなく配偶体も摂食することを示した。また彼らは上記忍路湾内調査地区の測線BとC間にウニが侵入できないようにしたフェンスを張り巡らし、その中に新基質としてコンクリートプレートを2枚ずつ1999年10月27日、11月10日、11月30日、12月6日、12月17日、12月27日、2000年1月4日および2月8日に設置して遊走子の着底期の特定を行った。その結果、ホソメコンブは10月27日と11月10日に設置したプレートで多く着生したが、11月30日以降に設置したプレートにはほとんどみられず、本調査年におけるコンブ遊走子の着底が遅くとも11月下旬までであることを明らかにした。またその調査結果から、測点R2で流速測定を開始した1999年10月26日が遊走子着底の最盛期の直前であったことが示唆された。この遊走子着底時期は忍路湾でこれまでに得られていた調査結果(10月中下旬～11月上旬)(阿部ら, 1990)にほぼ一致した。

キタムラサキウニは、遊走子の着底時期に当たる11月には波当たりの最も強い測線Aでも低潮線の近くまで移動していた (Fig. 24) が、その後ホソメコンブなどの海藻が岩盤から出芽し始めると、キタムラサキウニの摂食前線が押し下げられるように深所へ移行した。本調査地区ではこの深所への海藻の入植には二つの段階が認められた (Fig. 22)。最初の入植は主としてホソメコンブによってもたらされ、2月上旬まで

続いた。次の入植は、水深のより深い領域に出芽したアナアオサとケウルシグサなどの糸状・小型海藻によるもので、3月中旬まで深所へ拡大し続けた。ここで、後発の入植は波の影響が比較的強かった測線A, Bではほとんどみられず、波の影響が弱かった測線C, Dに顕著にみられたことが注目される。この原因についてはよくわからないが、摂食前線におけるキタムラサキウニの蛸集量が測線C, Dに比べて測線A, Bで比較的多かったことから、水温的に摂食活動が最も低下する時期に有利に入植できるアナアオサとケウルシグサでも、測線A, Bでは入植が阻害されるほど摂食圧が高かったことが可能性として考えられる。

流動については、キタムラサキウニの摂食前線を深所に押し下げるのに充分強い波動流が極浅所で発生していたことが石膏による流速測定から予測することができる。前述した室内実験より推定されるキタムラサキウニがこの時期の水温で侵入できる限界流速 $U_{\max, s} \approx 0.4 \text{ m/s}$ は平均絶対流速 U_{abs} で0.16m/sに相当する。この上限値を石膏の流速測定結果 (Table 2) と比較すれば、すべての測線の浅所にはキタムラサキウニの侵入が恒常的に妨げられていた領域が多少ともあったことが推察される。また海藻入植過程における流動の重要性を示すより確かな証拠もある。すなわち、海藻の最初の入植で形成されたコンブ帯の下限水深は湾口から遮蔽された同じ側にあった測線B, C, Dで大きく異なったが、その下限水深における流速はほぼ一致していた。

しかし海藻の入植は、ウニの侵入が常に阻害されるような強い流動の場合だけでなく、もう少し流動の弱い水深まで可能であった。このことは、海藻入植域が顕著に拡大した1月の波高がそれ以前に比べて高くなっていないことと、ホソメコンブなどの大型褐藻よりも遅れて入植したアナアオサとケウルシグサが流速のより弱い所にも群落を形成できたことから明らかである。この海藻入植条件としてやはり水温の影響は大きいようである。流動と共に摂食活動の重要な影響要因となる水温は、調査開始から低下を続け、海藻入植域が拡大し始めた12月下旬には9℃に下がり、1月中には最低水準に近い約7℃まで低下した。この水温が10℃より低下した時期にホソメコンブなどの大型褐藻が発芽している。またアナアオサとケウルシグサの深所への入植がみられた3月中旬も最低水温が維持されていた時期に当たる。このため、キタムラサキウニの摂食活動がかなり低下していたと考えられ、その間に発芽した藻体が急成長して芝生状または草叢状の密な生育帯を形成するようになると、キタムラサキウニは、海藻の密生域では基質に固着し難くなったり鞭打ち効

果によって排除されたりするためにその場から逃散し、その生育帯の直下に明瞭な境界を形成して高密度に分布するようになったと推察される。

群落形成に要する流動条件

深所の不毛地帯への海藻の入植は、水温と波動の環境要因だけでなく深所にいる藻食動物の分布量にも依存する。当地区で優占していたキタムラサキウニの分布量は場所によって大きく異なった。キタムラサキウニは、海藻が深所へ入植し岩盤を濃厚に被い始めると、その分布下限に高密度に蟄集して、明瞭な摂食前線を形成した。この摂食前線の近くに分布するキタムラサキウニの個体数は、測線 B で非常に多く、測線 D で少なかった。測線 B は海底の傾斜が急で (Fig. 23), 外海から遮蔽された場所に位置していた (Fig. 16)。このため、測線 B ではしけのときにもウニが留まることのできる深所の静穏な場と浅所の海藻生育帯が隣接し、キタムラサキウニが蟄集する環境条件が整っていたと考えられる。一方、測線 D でキタムラサキウニが比較的少なかったのは、深所に砂の堆積した領域があり、深所からのウニの侵入が妨げられていたためと考えられる。

比較的多くのキタムラサキウニが分布していた測線 A, B では、ホソメコンブが優占的に入植した浅所の下に、測線 C, D にみられたような糸状・小型海藻のより低い密度の生育帯がほとんど形成されることなく、すぐにキタムラサキウニの摂食によって裸地化した岩盤が続いた。この画然とした分布境界は、測線 A, B において深部への海藻の入植がキタムラサキウニによって厳しく妨げられていたことを反映している。従って、両測線における海藻入植下限での有義波動流速振幅は、キタムラサキウニの優占する磯焼け地帯においてコンブが群落を形成するための流動の十分条件を与えられと考えられる。

測線 A, B における海藻の入植下限水深における $\bar{U}_{abs}$ は各々平均で 0.187, 0.131 m/s であった。式(8)と $U_{rms}/U_{abs} = 1.22$ (付録 B) より、これらの値は $U_{max, s}$ に換算すると 0.46, 0.32 m/s になる。これらの値は、室内実験で低水温期にキタムラサキウニが海藻幼芽を摂食できる限界と考えられた約 0.4 m/s に近い。

しかし摂食速度と流速の関係は線形的でないため、上述のように波動の影響を平均値で評価すると問題が起こる可能性がある。例えば、1ヶ月のうちの20日が $= 0.1 \text{ m/s}$ のなぎの日で残りの10日が $U_{max, s} > 1.0 \text{ m/s}$ のしけの日であったとき、その平均は $> 0.4 \text{ m/s}$ となって、「摂食不可能」と判断されてしまうが、実際には20日間も摂食される可能性がある。このような問題

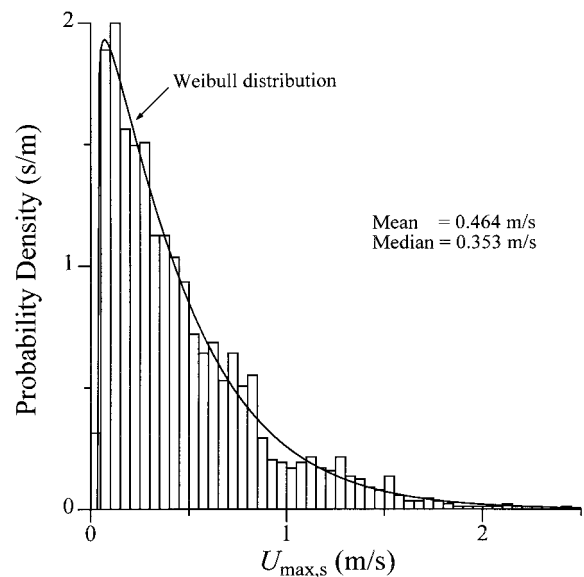


Fig. 27. Empirical probability density function of $U_{max, s}$ at Station R2.

は、 $U_{max, s}$ があまり大きくない摂食限界 (高々 0.4 m/s 程) を超えて大きくなってその摂食に対する抑制効果は変わらないことと、波高の発生確率分布が左右対称の分布形ではなく Weibull 分布などの低い方に偏った分布形を示すことに起因している。Fig. 27 は、その後者の例として調査期間中に測点 R2 で得られたの確率密度分布とその Weibull 分布関数への最小二乗回帰式を示している。 $U_{max, s}$ の平均 (0.464 m/s) は、低い頻度でしか起こらない非常に大きな波動流速によって中央値 (0.353 m/s) よりもかなり大きくなっている。このような分布形は浅海域では一般的に観測される (川俣, 植村, 1996; 川俣, 1997) が、以下に述べる理由から地形によってその偏りの程度が異なり、そのことから先に述べた海藻の分布下限水深における $\bar{U}_{abs}$ の平均が測線間で異なったことを説明することができる。

波が水深の浅い所を通過したり岸に反射したりして伝わってくる緩傾斜の平磯や遮蔽領域では、一般に沖波波高が高い時には波は岸近くに到達する前に碎けて減衰するので、波動流速は沖波が直接当たる所よりもはるかに小さくなる。逆に沖波波高が低い時には波はあまり減衰することなく伝わるので、波動流速は沖波が直接当たる所とあまり変わらなくなる。このため、測線 A のように外海に面した急斜面ではまれにしか起こらない非常に大きな波動流速によってその平均値は中央値よりもかなり大きくなり、逆に測線 D のように緩勾配の遮蔽領域では大きい波動流速のみが遮られるために平均値は中央値に近づいて小さくなる。ところが、流動をウニの摂食抑制要因としてみた場合、

波動流速が0.4 m/s 程の摂食限界をいくらか大きく超えても同じ効果しか及ぼさない。従って、単純に流速を平均でみると、波の直接当たる測線 A から遮蔽度の最も高い測線 D に向かって海藻分布下限における流速は低くなる。

このように流速を時間平均で表すと、流動の効果を適正に評価することができず、海藻群落形成のための条件が場所によって変わってしまうという問題が起こると考えられる。このような問題を解決するための最も適正な評価方法は、海藻幼芽に対するウニの摂食可能性を流速振幅の関数として定式化し、その関数の時間平均を求めることであるが、本研究だけからその定式化を行うには十分な実験データが得られていない。そこで、より妥当な流動の評価尺度としては、次に述べる $U_{\max, s}$ の確率が考えられる。

前述した室内実験において、キタムラサキウニは水温13℃以下のとき、流速振幅0.3 m/s 以下の領域では静水中と同じように自由に移動して海藻幼芽を摂食できるが、流速振幅0.45 m/s 以上の領域には侵入することもできないことが示された。このことから今、キタムラサキウニの幼芽に対する摂食の容易さを0～1の値をとる（摂食が全くできない時に0、自由にできる時に1となる）関数で表せば、その関数は $U_{\max, s}$ の増加に伴い0.4 m/s 程で1から0へと急変し、その時間平均は確率 $\Pr[U_{\max, s} < 0.4 \text{ m/s}]$ で近似されることが期待される。海藻生育下限水深におけるその確率は調査結果から以下のようにして推定することができる。

先に述べたように、石膏を用いた流速測定から測線 A の水深1.8 m（ほぼ海藻生育下限に一致）と測点 R2 での波動流速はほぼ一致することが示された。また測点 R2 では $U_{\max, s} < 0.4 \text{ m/s}$ の発生頻度が海藻の入植し生育しているのが確認された2月までは50%前後を変動していたが、3月になると、その頻度は60%程の高い水準を維持し、入植した海藻は3月下旬にはキタムラサキウニの摂食によって消失していた。これらの結果から2月までの R2 における流動条件は海藻群落形成される限界に近かったと考えられる。ホソメコンブ遊走子の着底時期（計測開始）～2月末に測点 R2 で観測された $U_{\max, s}$ が $< 0.4 \text{ m/s}$ となる経験確率は0.513であった。以上のことから、キタムラサキウニが高密度に生息する磯焼け海域において群落形成のための流動の十分条件として、

$$\Pr[U_{\max, s} < 0.4 \text{ m/s}] < 0.5 \quad (11)$$

が提案される。式(11)の右辺が0.5であるので、式(11)は $U_{\max, s}$ の発生確率分布の中央値が0.4 m/s よりも大き

くなることと同義である。

当然ながら、流動による摂食抑制効果は海藻の成長段階や水温によっても少しずつ変わっていたと考えられ、また波動流速の確率分布が時期的に多少変動していた（Fig. 26）ことから、群落形成条件はこのような単純な式で表現されないし、また現場の事例から厳密に規定することもできない。しかし先に述べたように、① $\Pr[U_{\max, s} < 0.4 \text{ m/s}]$ を尺度として流動の強さを評価することにより、流速の平均で評価した場合にみられた、群落形成のための流動条件が場所によって変化するという問題をかなり解決できると期待されること、②測点 R2 付近にはキタムラサキウニが多数生息していたこと、および③忍路湾の調査では水温が平年より高めに推移したことから、式(11)の条件が海藻の胞子着底に始まる群落形成期を通じて満足されることが、キタムラサキウニ優占域における群落形成のための流動条件として妥当な判断基準になると期待される。

第3章 海藻群落に対する摂食と波動の影響

前章ではコンブなどの海藻が新規加入して群落を形成する時期におけるウニ・アワビの摂食行動と波動の関係を述べた。本章ではその後の繁茂期におけるコンブ群落周辺でのウニ・アワビの分布および摂食行動と波動との関係について述べる。

第1章では、孤立する葉状の海藻に対する藻食動物の摂食は、流速振幅が0.3 m/s になるとかなり抑制され、0.4 m/s ではほとんど不可能になることを実験的に示した。この結果から、水深が浅くなるにつれて波動流速振幅が増加することを考えれば、ウニの摂食可能性は浅所ほど低くなり、それに応じて海藻の生育密度は増加すると予想される。しかし実際の岩礁では波動が時間的に変化して現象が複雑化することや、濃密な海藻群落は特殊な環境を作り出して藻食動物の摂食行動と分布に影響を及ぼすことが考えられる。また実際には、濃密な海藻群落が忽然として無節サンゴモシかない不毛な場に移行する境界部に藻食動物が全くみられなかったり、海藻群落が形成される領域の波動流速振幅が実験で示された摂食限界流速よりも明らかに低いと思われたりするなど、予想に反することがしばしばある。

このようなことから本章では、実際の海藻群落周辺におけるウニ・アワビの分布と摂食行動に及ぼす波浪の影響を定量的に調べるため、現地調査とそれを補足するための室内実験を行った。現地調査では、前章で述べた忍路湾においてコンブ藻体が成長、繁茂した初夏に底生生物の分布と流動を調べた。また、室内実験

ではその現地の状況を模倣した物理環境を実験水槽に作出し、波動下におけるコンブ群落に対するウニの摂食行動を詳しく調べた。

現地では波動流速振幅は時間的に変化するため、その変化に対する藻食動物の応答性もそれによる摂食と波動との関係に影響を及ぼす可能性がある。この波動流の時間変化は、沖波の時間変化だけでなく、1日ないし半日周期で繰り返される潮汐による水深変化によっても起こる。特に潮位差が大きい太平洋岸では、潮汐が藻食動物の摂食を抑制する要因として重要になる可能性がある。室内実験ではこの潮汐の影響についても検討を加える。

試料と方法

現地調査 1998年6月4日～7月8日、忍路湾南岸中央付近 (Fig. 16中の測線 E) において、汀線から垂直に水深4 mまで調査線を設定して、底生生物の分布と流動を調査した。この調査線上では、岸近くに水深の浅い平磯があり、その沖側は急勾配の岩盤となっていた (Fig. 28)。底生生物については、平磯部の岸寄りの浅い方にフシシジモク *Sargassum confusum* を主体とするホンダワラ群落が生息し、沖側のより深い方に濃密なホソメコンブ群落が形成され、その沖側斜面はキタムラサキウニが優占する不毛地帯となっていた。測線上においてホンダワラ群落の中央部 (S)、ホンダワラ群落とホソメコンブ群落の境界部 (LS)、ホソメコンブ群落の中央部 (L)、ホソメコンブ群落と不毛地帯の境界部 (BL)、および不毛地帯に位置する水深4 m (B) に測点を設け、流動と底生生物の現存量を測定した。

調査期間にわたり、水温センサを有する超音波式二次元流速計 (鶴見精機製 AICM-2F) を測点 B に設置し、水平二次元流速を 2 Hz で 512 回連続で、また水

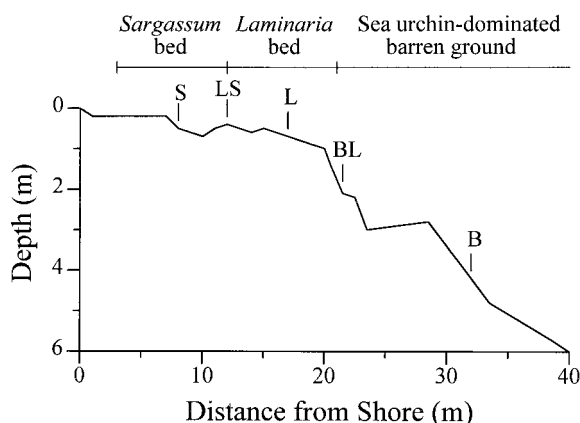


Fig. 28. Depth profile along the transect, showing the location of Stations S, LS, L, BL and B.

温を 1 回サンプリングすることを 2 時間毎に繰り返すバーストモードで測定を行った。また調査期間中に、0.5 × 0.5 m または 0.25 × 0.25 m の枠を用いた底生生物の枠取り調査と共に、第 2 章で述べた石膏による流速測定を 3 回実施した。本調査で用いた石膏半球は直径 100 mm のもので、厚さ 10 mm の塩ビ板 (150 × 150 mm) にシリコンシーラントで接着して使用した。石膏半球は、上記 5 測点のほかに忍路湾湾奥で北海道立中央水産試験場が設置していた波向波高計 (有) アイオーテック製 Wave hunter) にも流速検定用に 1 個取り付け付けた。現地から回収した石膏半球は、第 2 章と同様に 5 日ほど温風に晒して十分に乾燥させ、板から剥がしてシリコンシーラントをきれいに取り除き、石膏の残質量を測定し、付録 A の方法により浸漬期間における期間平均流速 $\bar{U}_{abs}$ を求めた。

用いた超音波流速計から得られる二次元流速データについては、各バースト時間毎に第 2 章で述べた有義波動流速振幅 $U_{max, s}$ と周期 25 s 以上をカットしたスペクトルピーク周期 T_p を求めた。

室内模擬実験

実験にはインペラを順逆転することによって波動流を発生できるようにした回流水槽を用い、その観測部 (長さ 6 m × 幅 0.6 m × 高さ 1 m、水深 0.80 m) に、Fig. 29 に示すような台形の塩ビ製台を固定して水深 0.40 m の浅瀬を構築した。6～7 月に忍路湾で採取されたホソメコンブ成体を用い、仮根が絡み合った 2～9 本の藻体 (葉長はおおよそ 4～10 cm) の束をシリコンシーラントで貼り付けたり紐で縛り付けたりして均等に取付けた塩ビ板 (50 × 60 cm) を、高台頂部に固定し、現地と同じようなコンブ群落を作出した。実験はコンブ採取から最大で約半年遅れで行われたが、コンブ藻体は白色蛍光下で 10℃ に調温した水槽の中に蓄養しておくことにより、半年以上前に採取されたときとほとんど同じ状態に保つことができた。

実験を Table 3 に記す条件で 3 回行った。頂部に密度 49 本/0.3 m² (RUN 1, 2) または 37 本/0.3 m² (RUN 3) のコンブ群落が作出された台の左側底面の B 区 (水

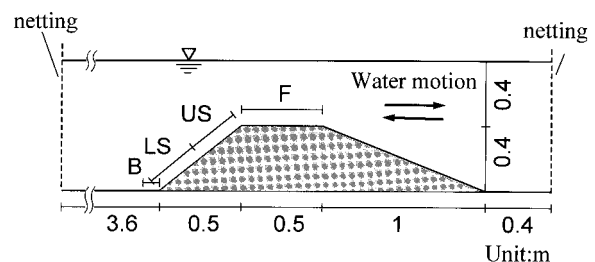


Fig. 29. Test section in the experimental tank, showing the location of Sections F, US, LS and B.

Table 3. Conditions of the laboratory experiments

Name	Period of experiment	Wave pattern ^{*1}	Animals			Temperature (°C)
			Species	Tsst size ^{*2} (mm)	n	
RUN 1	5 - 21 Oct. 1998	WAVE 1	<i>Strongylocentrotus nudus</i>	29 - 81 (47.1 ± 13.5)	60	15
RUN 2	30 Sept. - 16 Oct. 1999	WAVE 1	<i>S. intermedius</i>	28 - 47 (34.4 ± 4.6)	30	15
RUN 3	23 Dec. 1999 - 4 Jan. 2000	WAVE 2	<i>S. nudus</i>	38 - 62 (49.7 ± 5.6)	30	10

^{*1}The temporal variations in the water velocity amplitude caused by WAVE 1 and WAVE 2 are shown in Fig. 33 and Fig. 38, respectively.

^{*2}range (mean ± 1SD)

路方向長さ10cm) にキタムラサキウニまたはエゾバフンウニを静かに放ち、所定の波動を発生させて実験を開始した。実験中、コンブ群落の周辺におけるウニの行動を16または12日間連続でビデオ撮影した。発生させた波動は周期12 s の規則波で、1 時間毎にその振幅を変化させた二通りの変動様式 WAVE 1 と WAVE 2 を与えた。WAVE 1 は強さの異なる「しけ」が「なぎ」をはさんで繰り返す場合を、また WAVE 2 は入射波一定の条件下で潮汐による水深変化によって波動流速振幅が周期的に変化する場合を想定した。RUN 1 と RUN 2 では WAVE 1、水温15℃の条件で各々キタムラサキウニとエゾバフンウニを用いて実験を行った。また RUN 3 では WAVE 2、水温10℃の条件でキタムラサキウニを用いて実験を行った。ウニの分布については、ビデオカメラ2台とタイムラプスビデオレコーダ2台により約4 s/フレームの速度で時間を圧縮して録画した映像から、Fig. 29に示す B、LS (斜面の下側半分)、US (斜面の上側半分)、F (台の最上部) の各区間にいたウニの個数を10分毎に調べた。

結 果

現地調査

枠取り調査で主として採取された底生生物のホソメコンブ、フシスジモク、キタムラサキウニ、エゾバフンウニ、およびエゾアワビの個体密度を Fig. 30に示す。平磯における濃密な海藻群落と急斜面から始まるキタムラサキウニが高密度に分布する不毛地帯には明瞭な境界が形成されていた。またエゾアワビとエゾバフンウニは平磯前端のコンブ群落の中に多く出現したが、キタムラサキウニは濃密なコンブ群落内には見出されず、その沖側に高密度に蟄集して摂食前線を形成

し、斜面上ではキタムラサキウニが群落から脱落した流れ藻を捕食していた。

測点 B の流速計から得られた水温、有義波動流速振幅 $U_{\max, s}$ およびスペクトルピーク周期 T_p の経時変

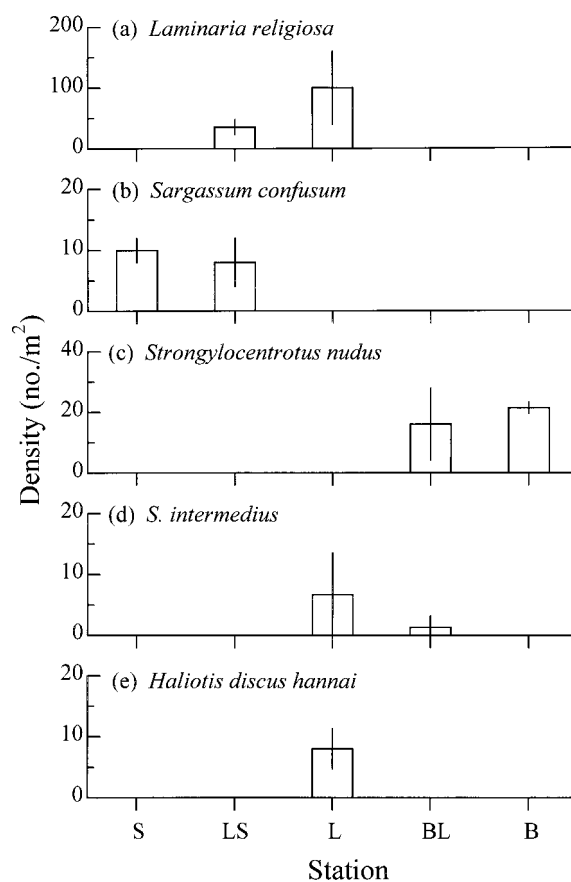


Fig. 30. Mean (± 1SD) densities of *Laminaria religiosa*, *Sargassum confusum*, *Strongylocentrotus nudus*, *S. intermedius* and *Haliotis discus hannai* at the stations along the transect.

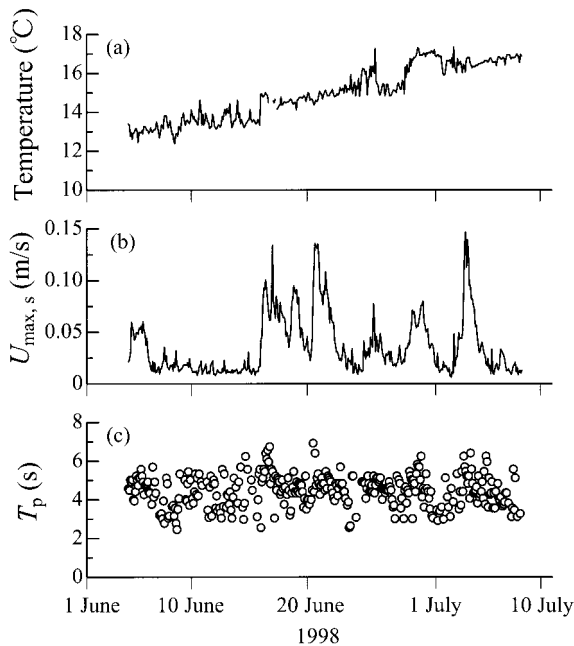


Fig. 31. Time variations in (a) the temperature, (b) the significant velocity amplitude, $U_{\max, s}$, and (c) the spectrum peak period, T_p , at Station B during the field investigation.

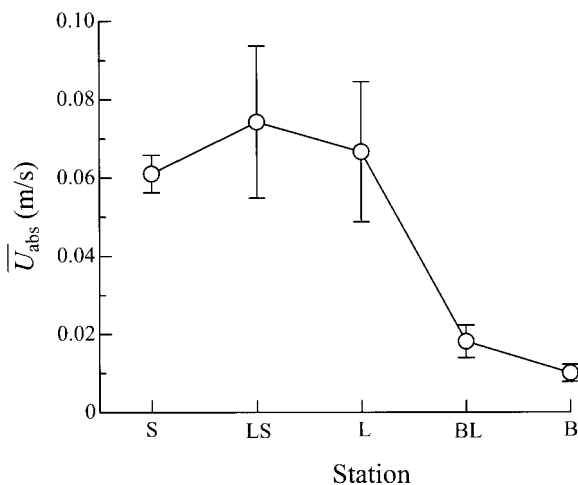


Fig. 32. Period-averaged water speed ($\overline{U}_{\text{abs}}$) along the transect. The time-weighted averages of $\overline{U}_{\text{abs}}$ ($n=3$) are shown. Error bars indicate $\pm 1\text{SD}$.

化を Fig. 31 に、また石膏から推定された $\overline{U}_{\text{abs}}$ を Fig. 32 に示す。濃密な海藻群落が発達していた平磯では波動流速が不毛地帯より顕著に大きく、 $\overline{U}_{\text{abs}}$ の時間平均は約 0.07 m/s であった。この値は $U_{\max, s} = 0.17$ m/s に相当する。またコンブ群落下限の近傍点 BL での $\overline{U}_{\text{abs}}$ は測点 B と同程度に小さく、測点 B での $U_{\max, s}$ が 0.15 m/s 以下で推移したことから、コンブ群落下限の $U_{\max, s}$ は恒常的にキタムラサキウニの摂食限界流速の実験値 0.4 m/s より低くなっていたことが分かる。

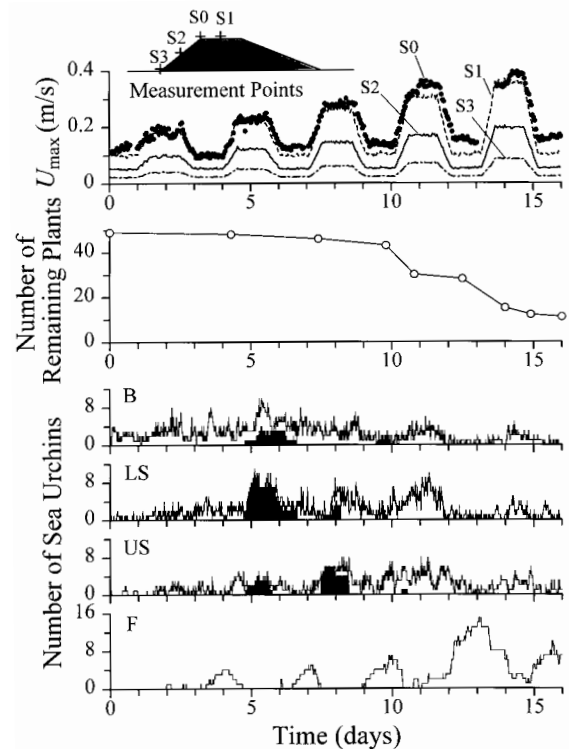


Fig. 33. Results of Experiment RUN 1, showing the temporal variations in the number of sea urchins *Strongylocentrotus nudus* in Sections B, LS, US and F with the wave-induced water velocity amplitude ($U_{\max}$) and the number of *Laminaria* plants remaining in Section F. The locations of Sections B, LS, US and F are shown in Fig. 29. Solid bars indicate the number of urchins grazing on drift plants.

室内模擬実験

キタムラサキウニを用いて行った模擬実験 RUN 1 の結果を Fig. 33 に示す。Fig. 33 には各区分 (F, B, LS, US) に出現したキタムラサキウニの個数の経時変化と共に、流速振幅の変化と、浅瀬 F に葉状部が残っていたコンブの本数の経時変化を参考として示した。流速振幅については、黒丸は本実験中に浅瀬前端の底上 3 cm (図中の S0) で測定した水平流速振幅を表し、また破線、実線、一点破線はそれぞれ実験後にコンブを取り除いて同じ波動を発生させて測定した浅瀬中央、斜面中央、斜面下端 (図中の S1, S2, S3) での底上 3 cm で測定した水平流速振幅を表す。ここに、水平流速振幅は電磁流速計 (株) ケネック製, VM-201H) を用いて 10 Hz で 2048 回測定した水平流速の二乗平均平方根を $\sqrt{2}$ 倍して求めた値である。

キタムラサキウニは実験開始直後から活発に匍匐移動し、斜面を登ったり下ったりした。その状況は Fig. 33 にみられる斜面 (LS, US) とその隣接底面 (B) での個体数の短時間の変動として表されている。斜面と

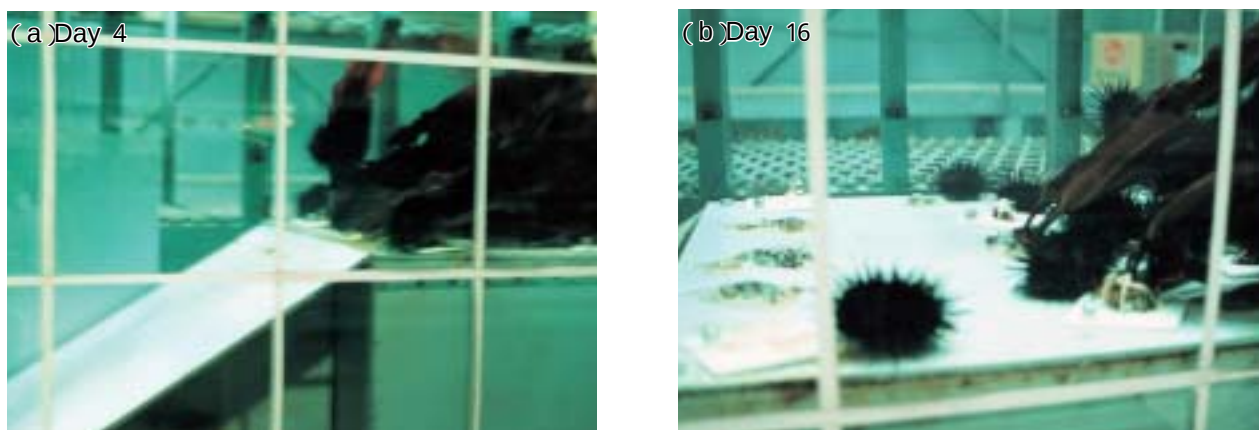


Fig. 34. Sea urchins *Strongylocentrotus nudus* grazing at the edge of *Laminaria* bed (Section F) in Experiment RUN 1.

浅瀬における個体数の増減は、全体的に波動の変化によく追従した。すなわち、「なぎ」になると浅瀬へ侵入するウニが徐々に増え、「しけ」になると浅瀬にいたウニは斜面に下りた。この流速変化に伴う移動様式は、実験開始後10.5日までは特に明確であった。その期間におけるコンブ群落に侵入したウニの個体数は、そこでの流速振幅が約0.10 m/s の時には時間と共に増加したが、約0.10 m/s を超えると、逆に減少して約0.20 m/s を超えた時点で0となった。このように流速振幅が約0.20 m/s を超えると密生した群落からウニが完全に排除されるという結果は、浅瀬での流速振幅が約0.18 m/s であった最初の「しけ」では浅瀬へのウニの侵入が完全に制限されなかった事実に合致する。

しかし、実験開始後10.5日以降では、「しけ」のときに流速振幅がより大きくなったにもかかわらず、浅瀬に留まるウニがみられ、その個体数が時間と共に増加した。これは、浅瀬でのコンブの密度がウニによる基部の摂食と波動による仮根の剥離によって次第に減少し (Fig. 34), 藻体による鞭打ち効果が低下したことに対応している。コンブが密生していた実験開始直後では、浅瀬へのウニの侵入は「なぎ」のときでも少なく、コンブの鞭打ち効果によりウニが排除される様子が観察された。ところが、最初の「しけ」(2日目)では既にキタムラサキウニがコンブの茎状部を摂食してコンブが流失し始めた。その後、コンブ密生域は食害に加えて揺動による仮根接着部の剥離によって縁辺部から徐々に後退していった。そのため、着生藻体に対するウニの摂食は、流速が最大となった最後の「しけ」のとき(14日目)を除くすべての期間で観察された。

コンブの密生した群落に対するキタムラサキウニの摂食行動と流速との関係を少し詳しく調べるため、Fig. 35(a)には浅瀬にコンブ藻体の大部分が残ってい

た実験開始から10.5日までの期間において浅瀬に這い上がってきたウニの個体数を浅瀬中央(測点 S1)での流速振幅に対してプロットした。この個体数の最大値は、流速振幅が「なぎ」のときの値(約0.10 m/s)を僅かに超えると減少し始め、0.20~0.25 m/s 以上になると0になることがわかる。しかしこのグラフでは流速とウニ個体数の履歴の影響がわからない。そこで流動によるウニの排除効果を定量的に分析するため

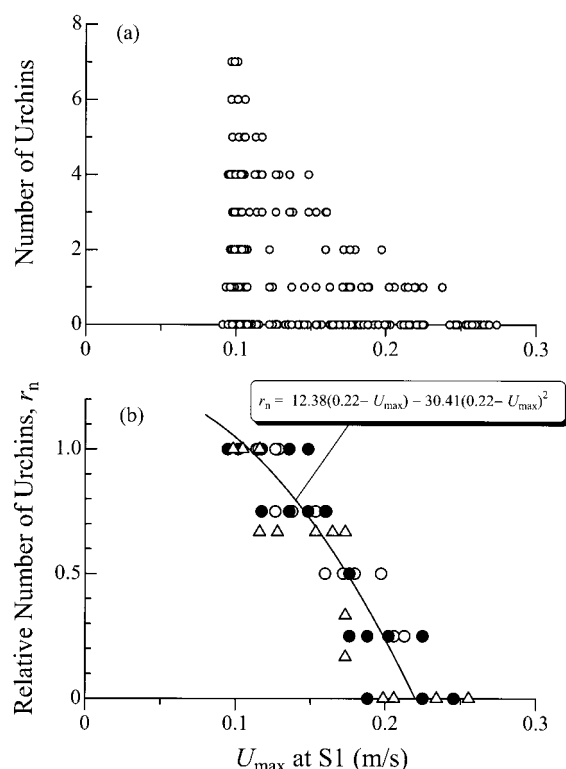


Fig. 35. Numbers of sea urchins in Section F in Experiment RUN 1, (a) during the first 10.5-day period and (b) in the 2nd (○), 3rd (●), and 4th (△) time periods when the velocity amplitude ($U_{\max}$) increased with time. r_n represents the ratio of the number of urchins to the initial one.

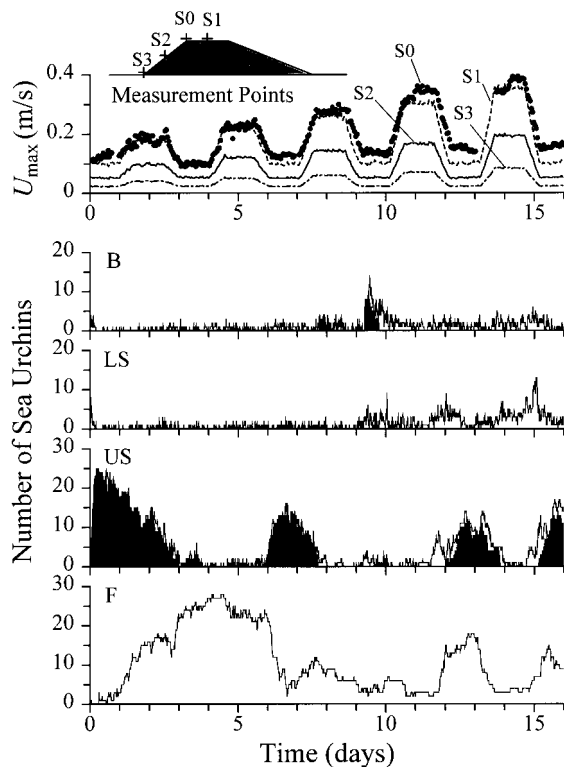


Fig. 36. Results of Experiment RUN 2, showing the temporal variations in the number of sea urchins *Strongylocentrotus intermedius* in Sections B, LS, US and F with the wave-induced water velocity amplitude (U_{max}) and the number of *Laminaria* plants remaining in Section F. The locations of Sections B, LS, US and F are shown in Fig. 29. Solid bars indicate the number of urchins grazing on blades detached or held down by a group.

に、ウニが浅瀬に登っていた「なぎ」から「しけ」に向かって流速振幅が徐々に増加していた期間におけるデータのみを抽出して検討してみた (Fig. 35(b))。グラフの縦軸の、浅瀬にいたウニの藻体個数 n は、第2 (○), 第3 (●), 第4 (□) 番目の「しけ」の直前の「なぎ」の時に初期個数 (各々 4, 4, 6 個) に対する残存個体数比を示す。ここで注目されることは、これらの三つの期間では12時間で流速振幅が「なぎ」の極小値から「しけ」の極大値へ増加し、その変化速度は各々異なり、第2番目の「しけ」より第4番目の「しけ」の方が約1.5倍大きかったが、それに依らず、キタムラサキウニの残存個体数比 r_n はその時々流速振幅によく対応していることである。このことから、Fig. 35(b)にプロットされている全データを用いて回帰分析によってウニがコンブの密生域から完全に排除される限界流速を求めてみる。データを当てはめる式には第1章で述べた式(5)を用い、その係数 a , b , U_c を修正 Marquadt 法により求めると、 $a = 12.38$, $b = -30.41$, $U_c = 0.2208 \text{ m/s}$ ($r^2 = 0.868$, n



Fig. 37. Sea urchins *Strongylocentrotus intermedius* grazing on a plant by a group at the edge of *Laminaria* bed (Section F) in Experiment RUN 2.

$= 216$) を得た。すなわち、キタムラサキウニが群落から完全に排除される限界流速は 0.22 m/s であると推定された。

一方、エゾバフンウニは、同様の条件で行った模擬実験 (RUN 2) で、キタムラサキウニと異なる索餌行動を示した (Fig. 36)。実験直後からエゾバフンウニは多くの個体が斜面を登り、斜面上に垂れ下がっていたコンブ藻体を捕捉し、群がって摂食した (Fig. 37)。その藻体を摂食し終わると、多くのエゾバフンウニが浅瀬に移動して捕捉されたコンブを群がって摂食した。浅瀬のコンブ藻体を摂食する状況は、4番目の「しけ」(流速振幅 0.3 m/s) の発生まで続いた。しかし、その「しけ」が終息し始めると、エゾバフンウニは直ちに斜面上部および浅瀬に移動して摂食を再開した。この「しけ」のときにウニが浅瀬と斜面上部から逃避してほとんどいなくなり、「しけ」が終息し始めると海藻まで登ってきて摂食を開始するという行動様式は、最後の「しけ」のときにもみられた。流速振幅 $0.25 \sim 0.30 \text{ m/s}$ になると、エゾバフンウニは大部分の個体が海藻群落から排除されたが、完全には排除されなかった。

キタムラサキウニを用いて潮位変化に伴う波動の周期的変化の影響について調べた実験 RUN 3の結果を Fig. 38に示す。キタムラサキウニは、実験 RUN 1の結果と同じように、コンブが浅瀬の全面を被っている期間では、流速振幅が 0.20 m/s 程の限界値を下回ると、斜面を登って浅瀬のコンブを摂食し、それを超えると、浅瀬から下りた。この波動流速の変化に対応するキタムラサキウニの垂直移動は、その流速振幅の変動周期が潮汐と同じように半日周期になっても同様に繰り返し観察された。

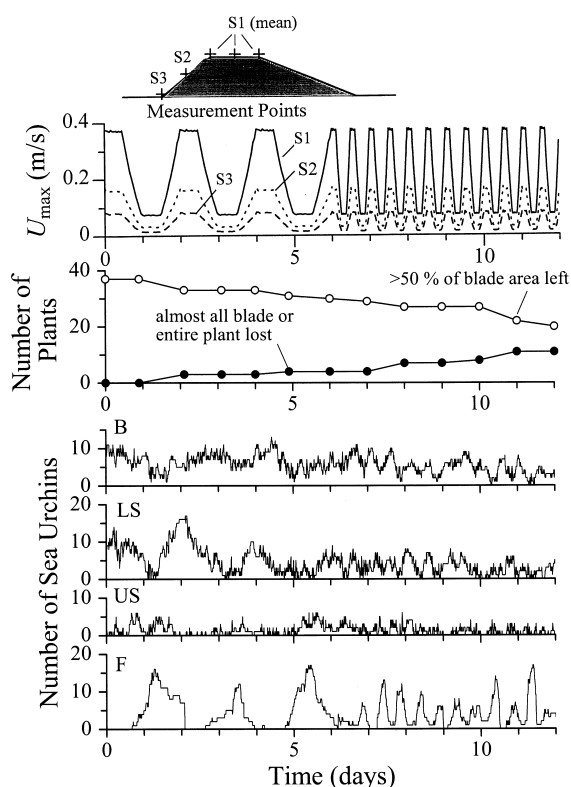


Fig. 38. Results of Experiment RUN 3, showing the temporal variations in the number of sea urchins *Strongylocentrotus nudus* in Sections B, LS, US and F with the wave-induced water velocity amplitude ($U_{\max}$) and the numbers of *Laminaria* plants remaining and eaten by sea urchins in Section F. The locations of Sections B, LS, US and F are shown in Fig. 29.

考 察

第1章で述べたように、藻体には海水の動揺に伴う動きによってウニなどの底生生物の接近を妨げる鞭打ち効果がある。海藻が密生する群落内では、鞭打ち効果が強まるため、ウニなどの藻食動物は排除されてその分布密度が低下することが予想された。忍路湾では、藻食動物の中で個体数が圧倒的に多かったキタムラサキウニはコンブ群落のすぐ沖側に高密度に分布していたが、群落の中には1個体も出現しなかった。

石膏を用いた流速測定により、調査地区のコンブ群落下限水深における有義波動流速振幅 $U_{\max, s}$ は、孤立するコンブ成体に対する摂食限界流速の実験値 0.4 m/s を恒常的に下回ることが推測された。この推測の妥当性は室内模擬実験によって確認された。すなわち、コンブが密生して群落を形成する場合には、鞭打ち効果が強化され、かなり遅いある閾値 (約 0.10 m/s) より流速振幅が大きくなると、群落の縁辺部に留まる個体数が減少し始め、約 0.20 m/s に達すると、キタ

ムラサキウニは群落周辺から完全に排除された。

エゾバフンウニについては、忍路湾ではコンブ群落内にも比較的多くの個体が侵入し、揺動する藻体の鞭打ち効果をキタムラサキウニほど強く受けないことが示唆された。このことも室内模擬実験によって確認された。すなわち、キタムラサキウニでは、上述したように流速振幅約 0.20 m/s でコンブ群落から完全に排除されたが、エゾバフンウニでは流速振幅が $0.25 \sim 0.30 \text{ m/s}$ で大部分の個体が群落から排除されたが、完全な排除には至らなかった。忍路湾調査地区ではコンブ群落が形成されていた平磯における有義波動流速振幅 $U_{\max, s}$ は平均で 0.17 m/s であると推定された。この値は上述した大部分のエゾバフンウニが群落から排除された流速振幅 $0.25 \sim 0.30 \text{ m/s}$ よりも充分に小さく、エゾバフンウニがコンブ群落内にも分布していた事実に合致する。

エゾアワビについては、忍路湾では濃密なコンブ群落の中心部にのみ出現した。このことは、第1章と第2章の研究で明らかになった、波動下におけるエゾアワビの高い海藻摂食能力と夜行性から容易に理解される。またエゾアワビがコンブ群落の奥深くに分布していたことは、ウニ類に有効であった鞭打ち効果がエゾアワビには無効であり、逆に濃密な群落がエゾアワビの好適な隠れ場と餌場になっていることを示す。

現場における波動流速は時間的に変化するが、キタムラサキウニはその変化に素早く対応して摂食行動を開始または停止することが模擬実験によって示された。海藻群落と波の強い時でも定位できる安全な隠れ場が隣接していれば、波動流速が半日程度の短い周期で変化しても、キタムラサキウニはその変化に素早く追従して、流速が摂食可能な水準に低下すると、直ちに群落に接近してその縁辺部から海藻を摂食することが予測される。このことは、流速振幅がある閾値以下になるとすぐに摂食行動を再開するエゾバフンウニについても同様に当てはまると考えられる。従って、波動下でのウニ類による摂食の影響については、流速振幅の時間平均と摂食可能な限界との差異ではなく、その限界以下となる流速振幅の頻度からより妥当な予測が得られると考えられる。忍路湾調査地区では、コンブ群落下限における有義波動流速振幅はしばしばキタムラサキウニが群落の藻体を摂食することができる限界の約 0.20 m/s より低下したことが推察された。このことは、調査期間に認められたコンブ群落の後退に符号する。

コンブ群落におけるウニ類の摂食形態には、静穏時に群落から垂れ下がってきた藻体を捕捉して摂食する場合と、基部 (主として茎状部) をかじられて脱落した藻体を群落の外で捕捉する場合がある。前者の場合

には、静穏なときに捉えられた藻体にウニが群がって藻体をより強く押さえ込むため、その後、波動が多少強くなってもウニはそのまま摂食し続けることができる。一方、後者の摂食形態では群落での摂食量は非常に少ないが、細い茎状部をかじられた藻体は短時間に脱落し、群落の下方にいるウニに摂食されるため、最終的な摂食量は非常に多くなる。忍路湾では、キタムラサキウニはコンブ群落の縁辺部よりもそこから少し離れた深みに多く分布し、群落から脱落した流れ藻を摂食する個体が多く観察された。このような摂餌過程から、コンブ群落に対するキタムラサキウニ個体群の摂食量を検討する場合には、群落内での摂食量よりも、むしろ摂食可能な波動流速の発生確率がより妥当な判断基準になると考えられる。キタムラサキウニは流速の短周期の時間変化に素早く対応して群落への攻撃を繰り返すことから、有義波動流速振幅が群落に対する摂食限界流速 0.2m/s 以下になる確率、すなわち $\Pr[U_{\max, s} < 0.2\text{m/s}] = 0$ のときには群落の縁辺部の海藻も全く摂食されないが、この確率が1に近づいて高くなるほど摂食による群落の後退が著しくなると判断されよう。

第4章 キタムラサキウニの摂食限界からみた海域別の波動環境

ウニの優占する岩礁地帯では、海藻の生育はウニの激しい摂食によって厳しく制限されているため、その摂食を制限する波動流速の確率から海藻の分布域を予測することができると考えられる。この波動流速の確率は水深、季節によって変化するだけでなく、海域によっても大きく異なる。従って、波動環境の海域特性を明らかにすることは、漁場の造成や管理を適正に行う上で極めて重要なことである。

日本沿岸における波浪については、長年の観測データの蓄積があり、海域毎に沖波波高に関する長期間の確率統計が求められている(永井ら, 1996)。しかし、沿岸浅所での波動流速は、波高だけでなく波周期、潮位、水深によって複雑に変化するため、単純に波高の確率統計のみから波動流速の確率を予測することには問題がある。また第2, 3章で述べたように、波動下におけるキタムラサキウニの摂食量は流速振幅に対して線形的な関係を示さないため、流速振幅の時間平均から波動の影響を評価することにも問題がある。

ウニと海藻との関係に及ぼす波動の影響について前章までの研究で明らかになったことを整理すると以下ようになる。まずウニ類が葉状の海藻を摂食できる限界の流速振幅は最大でも 0.4m/s である。この摂食限界流速は形態的に摂食し易い幼体の場合でもあまり

変わらない。しかしコンブが濃密な群落を形成した場合には、藻体の鞭打ち効果が強まり、摂食できる限界は 0.4m/s より明らかに低下して、キタムラサキウニの場合、 0.2m/s となる。また、ウニの摂食行動は波動の時間変動に素早く反応する。このことから、摂食可能な流速振幅の確率より海藻に及ぼすウニの摂食の影響を適正に評価することでき、キタムラサキウニが高密度に生息する場合、海藻が新規加入して群落を形成できるか否かは有義波動流速振幅 $U_{\max, s}$ が $< 0.4\text{m/s}$ となる確率によって概ね予測することができると考えられる。

以上の知見に基づき、本章では $U_{\max, s}$ が 0.4m/s または 0.2m/s 未満となる確率をウニの摂食可能性の判断基準として、キタムラサキウニの優占する岩礁における海藻分布量と群落形成の可能性を検討した。この目的のため、ここでは北海道南西部日本海沿岸と太平洋に面する三陸沿岸を対象海域として、長期間の波浪観測データから実際の沿岸浅所における $U_{\max, s}$ の水深変化を予測した。両対象海域ともホソメコンブ、ワカメなどの大型一年生海藻が沿岸藻場の主要な構成種となり、またキタムラサキウニなどの藻食動物の摂食圧が高く、ウニ・アワビの餌料海藻が不足する傾向が強い海域となっている(菊地, 浮, 1981)。従って波による海水の動揺が、特に量的に多いキタムラサキウニの摂食の抑制を通じて、海藻の分布と生育量に大きな影響を及ぼしていると考えられる。また三陸沿岸と北海道南西部日本海沿岸を比べると、海藻の生産量は少ないながらも前者の方が比較的多いことがわかる(菊地, 浮, 1981)。このことは、一般に言われているような、北海道日本海沿岸が貧栄養の対馬海流の影響を強く受けるのに対して三陸沿岸が栄養塩の豊富な親潮の影響下にあることだけでなく、両海域にみられる顕著な波浪条件の相違が少なからず影響していると考えられる。本章では波動流速をキタムラサキウニの摂食に対する抑制要因として評価することにより、両海域における波動の強さの季節および水深による特性を定量的に明らかにする。また、その特性から両海域間にみられる海藻生育量の差違を比較検討すると共に、海藻植生とウニ・アワビの摂餌生態を考察する。

試料と方法

有義波動流速振幅の計算

沿岸の浅い水深における底面での有義波動流速振幅 $U_{\max, s}$ は、沖波条件から、波の浅水変形の計算を経て、その水深での局所的な表面波形から理論的に求められる。本研究では、その実用的な方法として Thornton and Guza (1983) のモデルで波高の浅水変化を求め、

Soulsby (1987) の方法を用いて水面波のスペクトルから底面での $U_{\max, s}$ を推定した。以下にその方法を述べる。

まず、実海域における不規則な海面波動を、様々な周波数を持つ正弦波形の成分波の合成として考える。各成分波によって底面に生じる最大流速 $U_{\max}$ は、その振幅と角周波数を a ($=H/2$, H :波高) と ω ($=2\pi/T$, T :周期) で表すと、微小振幅波理論から

$$U_{\max} = \frac{\omega a}{\sinh kh} \quad (12)$$

で与えられる。ここに、 k ($=2\pi/L$, L :波長) は波数、 h は水深である。この波数は分散関係式

$$\omega^2 = gk \tanh kh \quad (13)$$

によって角周波数に関係づけられる。ここに、 g は重力加速度 (9.81 m/s^2) である。

波は沖から岸へ進行すると、水深に応じて波高と波長を変化させてある水深の浅い所に達すると、砕けてそのエネルギーを急速に失う。波高の確率密度分布は沖合(深海)では Rayleigh 分布に一致することが知られている (Longuet-Higgins, 1952) が、Thornton and Guza (1983) は砕波帯を含む浅海域でも波高分布が Rayleigh 分布で近似されることを示した。波高の Rayleigh 分布は次式で表される。

$$p(H) = \frac{2H}{H_{\text{rms}}^2} \exp \left[-\left(\frac{H}{H_{\text{rms}}} \right)^2 \right] \quad (14)$$

ここに、 H_{rms} は二乗平均平方根波高である。

波高の浅水変化は、Thornton and Guza (1983) のモデルではエネルギーフラックスに基づいて定式化される。エネルギーフラックスは次式で与えられる進行波のエネルギー密度 E と群速度 C_g との積として表される。

$$E = \frac{1}{8} \rho g H_{\text{rms}}^2 \quad (15)$$

$$C_g = \frac{1}{2} \frac{\omega_p}{k_p} \left[1 + \frac{2k_p h}{\sinh 2k_p h} \right] \quad (16)$$

ここに、 k_p は式(13)を通じて水面波動スペクトルピークの角周波数 ω_p または周期 T_p に対応する波数である。岸へ輸送される波のエネルギーフラックスは主として砕波に因るエネルギー逸散によって減少する。この過程は次式で表される。

$$\frac{\partial EC_g}{\partial x} = D \quad (17)$$

ここに、 x は沖向き水平座標、 D は砕波によるエネルギー逸散率で、Thornton and Guza (1983) は次式で表した。

$$D = \frac{3\sqrt{\pi}}{16} \rho g B^3 \frac{H_{\text{rms}}^5}{\gamma^3 h^3 T_p} \left[1 - \left\{ 1 + \left(\frac{H_{\text{rms}}}{\gamma h} \right)^2 \right\}^{-5/2} \right] \quad (18)$$

ここに、 B は $O(1)$ の係数、また γ は極浅海では砕波点における二乗平均平方根波高 H_{rms} と水深の比に一致する係数である。本研究では Thornton and Guza (1983) が現地観測により得た $\gamma \approx 0.42$ と B の最適値 $B = 1.54$ を用いた。

沖波の有義波高 H_s と有義波周期 T_s が得られれば、 H_{rms} は Rayleigh 分布より

$$H_{\text{rms}} = H_s / 1.416 \quad (19)$$

で与えられ (Longuet-Higgins, 1952)、また T_p は有義波周期 T_s から以下の経験式 (Goda, 1979) によって推定される。

$$T_p = T_s / 0.93 \quad (20)$$

所定の位置における H_{rms} (すなわち H_s) は、式(17)を Thornton and Guza (1983) の方法により沖合の観測点から積分して求められる。

しかし、以上の方法で推定される H_s と T_p から式(12)を用いて推定される底面流速振幅は必ずしも $U_{\max, s}$ のよい推定値とはならない。それは、成分波による底面流速振幅が周期に依存するためで、例えば水深10mで波高1mの正弦波によって生じる底面流速振幅は、周期5sの場合0.23m/sであるが、周期10sの場合には0.43m/sとなり、その影響を無視することはできない。従って底面流速スペクトルを計算するには水面変位スペクトルを考慮しなければならない。

式(12)が示すように、ある波周期の底面流速振幅は同じ波周期の水面振幅に比例するので、流速振幅の2乗に比例する底面流速スペクトル $S_u(\omega)$ は水面変位スペクトル $S_\eta(\omega)$ と次の関係がある。

$$S_u(\omega) = \frac{\omega^2}{\sinh^2 kh} S_\eta(\omega) \quad (21)$$

スペクトルの定義より、底面流速の分散 (すなわち U_{rms}^2) は $S_u(\omega)$ を角周波数にわたり積分して得られる。すなわち、

$$U_{\text{rms}}^2 = \int_0^\infty S_u(\omega) d\omega \quad (22)$$

同様に、 m_0 を水面変位の分散とすると、 $H_{\text{rms}}^2 =$

Table 4. Offshore wave data used

Site name	Location (depth) of wave meter	Period of observation	Sample size
Matsumae, Hokkaido	41° 24' 29"N, 140° 06' 03"E (49m)	1 Jan. 1979 – 31 Dec. 1998	67358
Enoshima, Miyagi	38° 23' 40"N, 141° 36' 37"E (57m)	1 Apr. 1978 – 31 Dec. 1998	72190

$8 m_0$ となるから、 H_{rms}^2 は

$$H_{rms}^2 = 8 \int_0^\infty S_i(\omega) d\omega \quad (23)$$

によって得られる。

本論文で最良の水面変位スペクトルとして用いた標準 JONSWAP スペクトル (Soulsby, 1987) は、有義波高とスペクトルピーク角周波数によって次式で与えられる。

$$S_i(\omega) = \alpha H_s^2 \omega_p^4 \omega^{-5} \exp \left[-1.25 (\omega/\omega_p)^{-4} \right] 3.3^\phi \quad (24a)$$

$$\phi = \exp \left[-(\omega/\omega_p - 1)^2 / (2\beta^2) \right] \quad (24b)$$

ここに、 $\beta = 0.09$ ($\omega < \omega_p$ のとき)、または $\beta = 0.07$ ($\omega > \omega_p$ のとき) で、係数 α は式(24)を式(23)に代入して積分した結果が式(19)となるように 0.205 とする。式(24)は水面変位スペクトルが波高に依存しないことを示している。従って、浅水に伴う波高変化と水面変位スペクトルの予測は独立に行うことができる。

浅海域では、水面変位スペクトル形は砕波によって影響を受ける可能性がある。しかし、最近の研究 (Eldeberky and Battjes, 1996) によれば、砕波は水面変位スペクトルの形を有意には変えない、言い換えると、砕波による局所的 (スペクトル上の) エネルギー逸散率は全エネルギー逸散率に一致する。このことから、式(24)が深海から岸まで成り立つと仮定され、式(21)、(24)を式(22)に代入して積分を行えば、与えられた水深における U_{rms} が得られる。

底面流速振幅は、式(12)を通じて水面変位と線形関係があるので、Rayleigh 分布に従う。また、底面流速振幅の平均は $\sqrt{2}U_{rms}$ で与えられる。従って式(19)の関係をを用いれば、有義波動流速振幅は

$$U_{max, s} = \sqrt{2}U_{rms} (H_s/H_{rms}) \approx 2U_{rms} \quad (25)$$

となる。

沖から岸にかけて底面流速振幅が最大となる砕波点

の近くでは、線形波動理論からは底面流速振幅の妥当な推定値は得られない。しかし、流速振幅がウニ類の摂食限界流速に相当する 0.4 m/s を超える場合、正確な推定は必要ではないので、上述の方法によりウニの摂食に及ぼす波の影響を検討する場合には、実質的な問題はないと考えられる。

用いたデータと計算条件

北海道南西部日本海沿岸と三陸沿岸における有義波動流速振幅の推定には、それぞれ気象庁によって松前沖と宮城県江ノ島沖で観測された 19~20 年間の沖波波浪観測データ (Table 4) を用いた。用いたデータは 1 時間または 3 時間毎に観測された有義波高 H_s と有義波周期 T_s である。観測された沖波が 1/10 の一定勾配の海底を汀線に垂直に進行すると仮定し、沖波の全観測値に対して水深 12, 10, 8, 7, 6, 5, 4, 3, 2 m (平均海面 MSL 基準) における底面有義波動流速振幅を計算した。実際の平均水深は、wave set-up または wave set-down, サーフビートなどによっても変化するが、この計算では最も重要な潮汐による変化のみを考慮した。潮位データには、主要 18 分潮に基づく潮位推算プログラム (山本, 1971) を一部修正して計算した推定値を用いた。

上述の計算では沖波が岸に垂直に伝達すると仮定した。この仮定は、外海に面した開放的な海岸の場合では妥当であると考えられる。しかし、リアス式海岸となっている三陸海岸では、外洋の波浪が直接的には及ばない岩礁漁場も多い。そこで三陸沿岸については、沖波波高が湾入した地形によって減衰して伝達される場合についても計算を行った。ここでは、便宜的に沖波波高が波の屈折や回折などによって一定の比率 0.75 および 0.5 (この比率は海岸工学でいう換算沖波波高と沖波波高の比に等しく、以下 K で表す) で低下する場合も想定して、上記の方法により各水深における $U_{max, s}$ の時間変化を推定した。

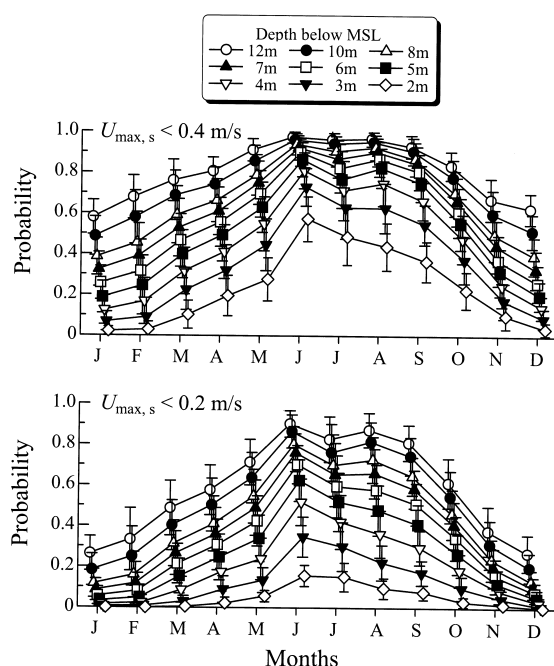


Fig. 39. Predicted mean ($\pm 1SD$) of the monthly probabilities that the significant wave-induced velocity amplitude ($U_{\max, s}$) $< 0.4\text{ m/s}$ and $< 0.2\text{ m/s}$ at shallow depths on the Japan Sea coast of the southwestern Hokkaido where offshore waves travels to the shore with no wave diffraction and refraction.

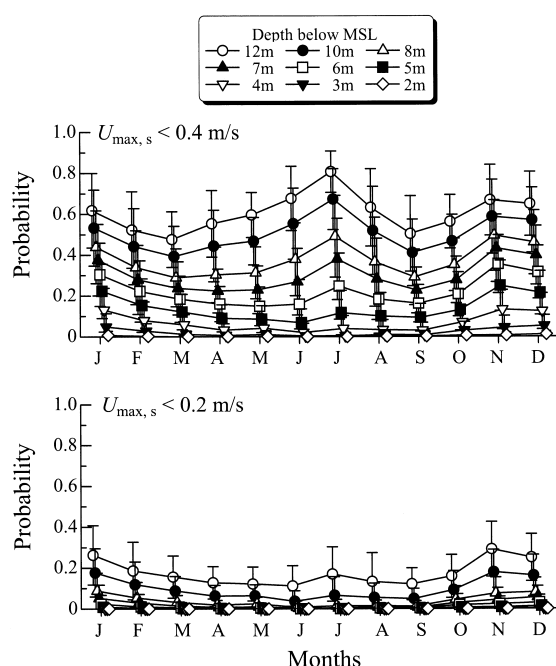


Fig. 40. Predicted mean ($\pm 1SD$) of the monthly probabilities that the significant wave-induced velocity amplitude ($U_{\max, s}$) $< 0.4\text{ m/s}$ and $< 0.2\text{ m/s}$ at shallow depths on the Sanriku coast where offshore waves travels to the shore with no wave diffraction and refraction.

結 果

沖波がそのまま沿岸に伝達される ($K=1$) 場合に、各計算水深における $U_{\max, s}$ が $< 0.4\text{ m/s}$ と $< 0.2\text{ m/s}$ になる月別確率の19または20年間の平均 ($\pm$ 標準偏差) を、海域別に Fig. 39 と Fig. 40 に示す。

日本海沿岸における波は、一般に強い季節風が吹く冬季に激化して、夏季に静穏化する顕著な季節的变化を示す。このことを反映して、北海道南西部日本海沿岸における確率 $\text{Pr}[U_{\max, s} < 0.4\text{ m/s}]$ は1月の最低から徐々に増加して6月に最高に達した後、低下する明瞭な季節変化を示した (Fig. 39)。この確率は、特にコンブ加入期に当たる12～2月の3ヶ月間に低く、水深7 mまでは0.4以下、水深4 mでは0.2以下であった。逆に波が最も静穏になる6月に $\text{Pr}[U_{\max, s} < 0.4\text{ m/s}]$ は0.5を超えた。しかし、4月以降ではコンブなどの大型褐藻は浅所に濃密な群落を形成しているので、キタムラサキウニの摂食を制限するためにはもはや $U_{\max, s} \approx 0.2\text{ m/s}$ の波動流で充分となる。ところが、そのようにあまり強くない波動流ですら静穏な夏の日本海沿岸では発生することは少なく、キタムラサキウニの摂食が制限されない波動流速の確率は水深2 mでも0.15に達する。

一方、太平洋側の三陸沿岸の波動環境は日本海側と明瞭に異なる結果を示した (Fig. 40)。まず顕著な相違点として、太平洋側では年間を通して波動の影響が水深の深い所まで及ぶことが挙げられる。このことは、 $\text{Pr}[U_{\max, s} < 0.2\text{ m/s}]$ が水深10 mまで1年中0.2以下となることによって端的に示されている。また $\text{Pr}[U_{\max, s} < 0.4\text{ m/s}]$ でみても、ウニ類が摂食できる確率は、水深8 mまでは常に0.5以下であり、4 m以浅に限れば常に0.2以下の低い水準にある。太平洋側におけるこの波動による影響は、日本海側に比べて11～1月に同程度になる以外は、いずれの月でも低かった。また太平洋側における波動環境は、季節的にも日本海側と大きく異なることが示された。 $\text{Pr}[U_{\max, s} < 0.4\text{ m/s}]$ でみたウニの摂食可能性は、日本海側では1月に最低で6月に最大となる明瞭な単峰的变化を示すのに対して、太平洋側では3月と9月に極小、6月と11月に極大となる双峰的变化を示すが、その変化の大きさは最大でも0.2以下と小さい。

以上の結果は $K=1$ の場合であるが、次に沖からの波が遮蔽される場合における三陸沿岸の結果 (Fig. 41, Fig. 42) をみても。当然、 K が低下するほど、ウニの摂食可能性は全体的に高くなる。しかし、 K が0.75に低下しても (Fig. 41)、太平洋に面した三陸沿岸では $\text{Pr}[U_{\max, s} < 0.4\text{ m/s}]$ は水深2 mの極浅所では

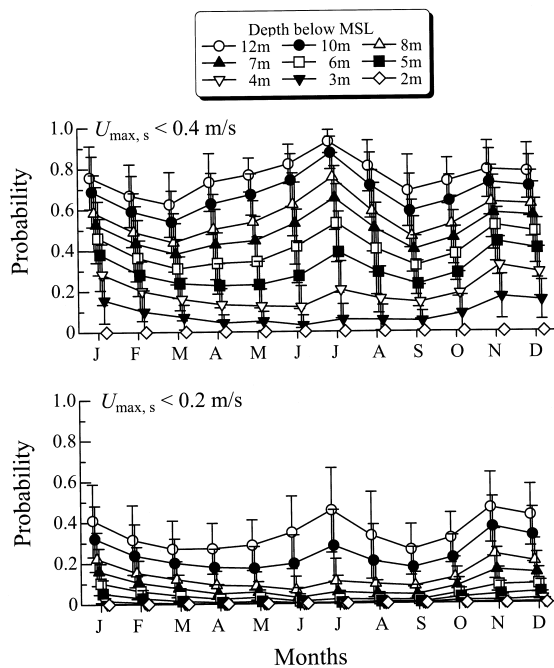


Fig. 41. Predicted mean ($\pm 1SD$) of the monthly probabilities that the significant velocity amplitude ($U_{\max, s}$) $< 0.4 \text{ m/s}$ and $< 0.2 \text{ m/s}$ at shallow depths on the Sanriku coast where the incident wave height is reduced to 75% of offshore wave height by diffraction and refraction.

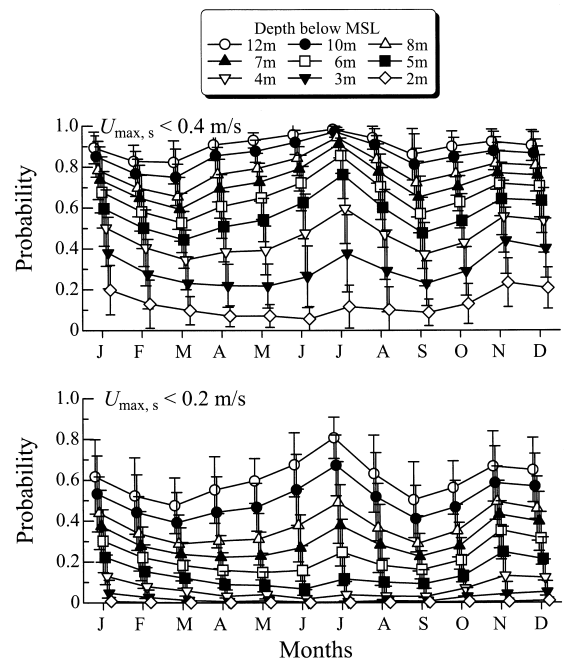


Fig. 42. Predicted mean ($\pm 1SD$) of the monthly probabilities that the significant velocity amplitude ($U_{\max, s}$) $< 0.4 \text{ m/s}$ and $< 0.2 \text{ m/s}$ at shallow depths on the Sanriku coast where the incident wave height is reduced to 50% of offshore wave height by diffraction and refraction.

依然としてほとんど0であり、水深5mでも常に0.5より低く、太平洋側では予想以上に波動の影響が強いことがわかる。またこのことは、 $K=0.75$ の場合の $\Pr[U_{\max, s} < 0.2 \text{ m/s}]$ が、11～1月の期間を除いて $K=1$ の日本海側の場合よりも低いことから明らかである。 K がさらに低下して0.5になると (Fig. 42), $\Pr[U_{\max, s} < 0.2 \text{ m/s}]$ は4m以浅で0.2以下の低い水準にあるが、 $\Pr[U_{\max, s} < 0.4 \text{ m/s}]$ は水深2mでも0.2を超える月があり、また水深4m以深では0.5を超えている。

考 察

上述した計算結果から明らかになった、北海道南西部日本海沿岸と三陸沿岸における波動環境の特徴を整理すると、以下ようになる。

北海道南西部日本海沿岸における波動流は、太平洋側にある三陸沿岸に比較して、11～1月では同程度に強いが、それ以外の時期では太平洋側よりも弱く、特に6月には著しく弱くなる。また北海道南西部日本海沿岸では、水深2mでも海藻群落がキタムラサキウニによって全く摂食されないと考えられる $\Pr[U_{\max, s} < 0.2 \text{ m/s}] \approx 0$ の条件は満たされず、海藻群落はキタムラサキウニの摂食によって徐々に後退する

ことが予想される。このことは、北海道南西部日本海沿岸では長周期のうねりがないことに起因している。一方、外洋からのうねりがある太平洋側では、年間を通して冬季と同程度の波動があり、しかもその影響は水深の深い所まで及ぶ。

第2章で述べたように、ウニが高密度に生息する海域で海藻が着底し、生育できる流動条件の目安は、式(11), すなわち $\Pr[U_{\max, s} < 0.4 \text{ m/s}] < 0.5$ で与えられる。ホソメコンブやワカメの遊走子が着底してから胞子体が鞭打ち効果を発揮する程の大きさ(葉長、恐らく数十cm以上)に成長するまでの時期は、年、海域によって異なり、また十分な調査も行われていないが、既報(船野, 1983; 阿部ら, 1990; 中井ら, 1991, 1993; 武蔵ら, 1993), 第2章で述べた忍路湾の調査事例、および宮城県牡鹿半島太平洋岸で行ったコンブの天然採苗状況から推定すると、例年その期間は北海道南西部日本海沿岸では11～3月、三陸沿岸では12～4月であると考えられる。従って、上述の流動条件がこれらの期間にわたり満足する、例年群落形成が可能と考えられる水深帯は、北海道南西部日本海沿岸では外海に面した所で水深8mまで、沖波波高が地形的に75%または50%に低減しても、水深6mまたは4mに及ぶ。

これらの結果から、海藻とウニ・アワビの動態について以下の事項が推察される。

北海道南西部日本海沿岸の岩礁漁場では、比較的浅い所に限られて形成された海藻群落は、春以降のキタムラサキウニの激しい摂食により急速に後退し、晩秋まで残るのは低潮線近傍の極浅所に限られる。群落の縁辺部では、垂れ下がった着生藻体がキタムラサキウニによって直接摂食されることも少なくないが、基部をかじられて群落から脱落する藻体も多い。しかし、群落成立後には波の非常に静穏な日が続くため、群落から流出した藻体も群落周辺に群がるキタムラサキウニによって摂食される可能性が極めて高い。従って、海藻群落の沖側にウニが侵入できない砂地がなければ、海藻生産量の大部分がウニの餌として有効に利用されると考えられる。しかし、海藻群落が形成される水深帯が狭く、餌料海藻の絶対量が不足しているため、ウニの成長と生殖巣の発達と比較的悪い。このようなことから、日本海側では波高が小さいときでも流動が充分に強くなる浅い岩礁の保全と造成が極めて重要であるといえる。

一方、三陸沿岸の岩礁漁場では、水深の比較的深い所までウニの摂食が制限されるため、海藻群落が比較的深くまで形成され、海藻の現存量は多くなる。キタムラサキウニは、なぎのときに着生藻体を直接摂食することもあるが、摂食が恒常的に抑制されているため、むしろ先枯れや激浪によって離脱した藻体を摂食する摂餌生態を主としてとることが予想される。海藻の現存量が非常に多い年には、着生藻体を摂食しなくても流れ藻によって充分な餌が供給されるため、餌料的には問題がないが、何らかの原因で海藻の生育量が少なくなった場合には、太平洋側では強い流動によって恒常的に海藻の摂食が厳しく制限されると考えられる。また、浅所の海藻群落から激浪によって一時期に大量に流出する海藻も、沿岸の強い波動によってウニ・アワビに利用されることなく、外洋へ逸散する可能性が高いと考えられる。ウニ・アワビに摂食される流れ藻の量については、あまり知見がないが、Gerard (1976) の研究が参考として挙げられる。

Gerard (1976) は米国カリフォルニア沿岸のジャンアントケルプ場で海藻の生産と消費を調べ、海藻生産のうち、着生した藻体が直接摂食される割合は非常に少なく（恐らく10%以下）、その大部分が流れ藻として周辺海域の底生動物に供給されることを示した。またその論文の中で生産された流れ藻の約40%がアワビ・ウニに消費され、それとほぼ同等の流れ藻が藻場から流出することが述べられている。Gerard の調査地区は、三陸沿岸と同様に太平洋に面した外洋域にある。三陸沿岸の漁場においても、流れ藻がアワビ・ウニの主要な餌料形態として重要であり、無効に外洋へ流出している流れ藻の量も少なくないと類推される。

三陸沿岸で調査を行った渋谷（1984）は、海藻とアワビ・ウニとの関係について非常に興味深い、いくつかの結果を報告している。それによると、①コンブの脱落は8～9月中には波浪によるものが主であるが、11月上旬にはウニ類による基部の食害によるものが半数を超える、②天然ワカメの場合には食害によって離脱したと思われる藻体は見当たらず、4～7月に波浪などによって脱落した藻体のみが摂食され、また7月下旬～8月下旬には仮根が活着している状態でアワビに摂食されるが、その利用率は低い、③天然ワカメを人為的に刈り流して投与しても自然海底では流出が激しく、アワビ・ウニに摂食される割合は低い。渋谷（1984）のこれらの観察結果は、本研究の結果から以下のように解釈される。

三陸沿岸では9月前後の時期には台風などにより波が強く、ウニの摂食はかなり抑えられるが、11月になると波の影響が弱くなり、また海藻の量も減少するため、ウニは残っていたコンブなどの大型海藻を激しく摂食するようになると考えられる。また波の影響が強い浅所に生育するワカメに対しては、ウニ類は波動流中での摂食能力が充分になく摂食することができない。このワカメを摂食できるのは流動耐性の強いエゾアワビだけであるが、エゾアワビは水温がある程度以上高くなった時期にしか活発に摂餌しないため、波の影響が強い所に活着するワカメを摂食する時期は夏季に限られると考えられる。また海藻が脱落して流れ藻になっても三陸沿岸では深所まで波動流が比較的強く、ウニ・アワビに捕食される前に外洋へ流失する可能性が高いと推察される。

このように三陸沿岸では波の影響が水深の比較的深くまで及んで、ウニ類の食害から海藻生育帯を保護するが、恒常的に強いために流れ藻になっても利用されずに外洋へ無効に流出している量も少なくないと推察される。従って、三陸沿岸のアワビ・ウニ漁場では流れ藻の滞留が一つの有効な漁場造成手法になると考えられる。

第5章 総合考察

これまでの章で波動下におけるウニ・アワビの摂食行動を室内実験によって調べ、波動による摂食の抑制機構と限界流速を詳しく検討し、その結果に基づき現場のより複雑な流動と生物現象を解析した。また餌料海藻の慢性的不足状態にある北海道南西部日本海沿岸と三陸沿岸において波動流速の発生確率を計算し、優占的に生息するキタムラサキウニの摂食に対する抑制要因として流動の強さを評価して海域毎の波動環境の特性を考察した。本章ではそれらの結果を整理し、餌

料海藻が不足する岩礁漁場における波浪の重要性を述べると共に、その定量的な解明がウニ・アワビの増殖と漁場造成において今まで解決されずに残されてきた多くの重要な課題に新しい展望を与えることを述べる。

流動による摂食抑制効果と海藻群落の形成過程

本研究の室内実験の結果、ウニ類の摂食はあまり強くない波動流によって抑制され、葉状の海藻の場合、その摂食が可能な限界の流速振幅は最大でも約0.4m/sであることが明らかにされた。この摂食限界流速は、極浅所では穏やかな波でも発生しうるものである。例えば、水深1mで流速振幅0.4m/sを発生する波の高さは波周期10sでわずか0.26mに過ぎない。この摂食限界は主として摂食時の不安定な姿勢に起因して力学的に規定されているため、水温などの要因によってウニの餌料要求や活動が高まってもほとんど変化することはない。またその摂食限界はウニの体サイズが大きくなるほど高くなるが、本研究で用いたキタムラサキウニ、エゾバフンウニ、およびバフンウニの3種のウニについてはその摂食限界は0.4m/sを超えることはないと推察された。

自然岩礁におけるウニ個体群の摂食量は、流動だけでなく、ウニの体サイズ、生理的餌料要求の程度、海藻の種類と形態などの多くの要因に依存して複雑に変化していると考えられる。しかし藻食動物が多数生息する磯焼け海域では、餌不足状態におかれたウニは物理的に制限されない場のあらゆる海藻を食べ尽くす可能性が高く、その摂食可能な限界の流動条件を特定することは海藻の分布を予測する上で極めて有益である。

ホソメコンブ、ワカメなどの大型一年生海藻が優占種となっている北海道日本海・三陸沿岸では、晩秋～冬に胞子の着底から配偶体期を経て加入する胞子体の初期生残は、特に重要である。この初期生残の減少要因としてウニ・アワビ類のほかに三陸沿岸では小型巻貝の摂食が挙げられている（浅野ら, 1990）。しかし、少なくとも北海道沿岸の磯焼け海域ではウニ類のみの除去で藻場の形成がみられる（吾妻ら, 1997；阿部, 多田, 1996；川井ら, 1999）ことから、冬季に藻類の胞子が十分な量供給されているはずの無節サンゴモで被われた不毛な場において群落形成を阻害する主因はウニ類の摂食であるといえる。また三陸沿岸でもウニ類、特に量的に多いキタムラサキウニの摂食活動が小型巻貝よりも重要であることを支持する証拠がある。すなわち、キタムラサキウニは水温の低下に伴い摂食量を低下させるが、1～2℃の極低水温まで摂食し

（町口, 1993；Kawamata, 1997）、また本研究の実験によって4℃ではエゾアワビに比べてはるかに活発に海藻の幼体を摂食することが示された。これに対して、菊地, 浮（1984）が示すようにエゾアワビを含む藻食性巻貝は水温4℃程でほとんど摂食しなくなり、また第2章で述べた実験が示すようにエゾアワビは7℃でもほとんど摂食活動せず、流速の最も遅い所にある藻類を僅少しか摂食しなかった。このようなことからキタムラサキウニの接近を阻害するのに十分に強い流動があれば、新規加入した藻類は群落を形成できる可能性が高いと考えられる。

動物の接近を完全に阻止するために必要な流速振幅は、本研究の室内実験によってキタムラサキウニの場合、水温13℃以下では約0.4m/sであることが示された。キタムラサキウニは水温の低下に伴い摂食量と共に移動量も低下させる（Agatsuma et al., 2000）が、本研究の室内実験結果は、キタムラサキウニの移動分布範囲が流速振幅0.4m/s程の流動がなければ低水温だけでは制限されないことを強く示唆した。従って、キタムラサキウニの摂食が群落形成を阻害する主因となっている多くの岩礁地帯では、胞子の着底時期から藻体の成長期まで流速振幅が常に0.4m/s以上であれば群落が形成されると考えられる。

しかし、そのような流動条件を自然岩礁における群落形成の要件とするには少し厳し過ぎるようである。第4章で述べた、コンブが遊走子の着底からキタムラサキウニに摂食され難くなる大きさに成長するまでの期間（平年で概ね、北海道南西部日本海沿岸で11～3月、三陸沿岸で12～4月）に、有義波動流速振幅が常に0.4m/s以上になる水深帯は沖波が直接当たる岩礁でも、北海道南西部日本海側（Fig. 39）には恐らく全くないかあったとしても低潮線近くの極浅所のみであり、三陸沿岸（Fig. 40）では水深2m以浅にしかない。

このように、キタムラサキウニの侵入が物理的に常に阻害される領域は非常に狭いが、実際には流動がそれより弱い領域でも群落が形成されることが、忍路湾における調査によって確かめられた。その理由として、ホソメコンブの幼体期の成長は5℃の低水温でも20℃の場合とあまり変わらない（金子, 1985）のに対して、キタムラサキウニの摂食活動は低水温によって顕著に低下するためと考えられる。このことは、北海道日本海沿岸と三陸沿岸において冬に水温が4～5℃以下に低下した年に海藻が異常繁茂する事実（松山, 1991；川俣, 1994）によって強く示唆されている。また流動はキタムラサキウニの摂食を阻害するだけでなく、海藻の成長を促進したり（船野, 1983；北原ら, 1998）、そのウニの分布密度は流動だけでなく

淡水（松井，1966），砂礫の堆積（松井，1966；山下ら，1999）などの要因によっても減少したりする。このように自然岩礁における海藻とキタムラサキウニの分布と量を規定する機構は非常に複雑であり，その解明は今後の課題であるが，冬季の水温が高めに推移し，しかもキタムラサキウニが高密度に生息していた，第2章で述べた忍路湾における調査事例はその極端な例として非常に有益な情報を与える。

忍路湾の調査では，キタムラサキウニが優占する磯焼け海域においてホソメコンブの胞子着底～群落形成までの期間における海藻－ウニ分布境界での流速を実測することに初めて成功した。本調査で記録された冬季の最低水温は，海藻の大量繁茂をもたらすと考えられている閾値4～5℃より1～2℃程高い6℃であり，調査地区の一部の深所にはキタムラサキウニが20個/m²を超える高い密度で恒常的に分布していた。このように摂食されやすい条件下で形成された海藻生育帯の下限における流動は，キタムラサキウニ優占域における群落形成条件として一つの判断基準を与える。本研究ではその条件の目安として式(11)を提案した。

一方，エゾバフンウニは水温7℃で流速振幅0.6m/sの強い流速場へも移動し定位できることが示され，キタムラサキウニに比べて低水温に加えて流動に対しても強い耐性を有することが明らかにされた。しかしそれにもかかわらず，エゾバフンウニは流速振幅0.4m/s以上の領域へ移動しても，形態的に摂食しやすい小型の海藻を摂食することはほとんどなかった。胞子着底～群落形成期に調査を実施した忍路湾の調査地区ではエゾバフンウニはキタムラサキウニに比べて量的に遙かに少なく，海藻生育の重要な阻害要因とは考えられなかった。しかしエゾバフンウニの摂食が海藻消失の主因になっている岩礁もあり（阿部，多田，1996），室内実験で観察された上記の不可解なエゾバフンウニの摂食行動が実際の海藻初期生残にどのように関与するかは今後の課題として残された。

本研究では，コンブが成長して成体となった後に成立した群落に対するウニ・アワビの摂食行動と流動との関係についてもいくつかの重要な知見を得た。北海道南西部日本海・三陸沿岸ではこの時期の水温は10℃以上に達し，キタムラサキウニは活発に摂食行動するようになるが，波によって揺動する藻体の鞭打ち効果の影響を強く受け，波動下では群落に接近することが困難となり，できたとしても群落の内部には侵入せずにその縁辺部の藻体しか摂食しないことが明らかにされた。室内実験の結果，キタムラサキウニがコンブ群落から完全に排除される限界流速は0.2m/s程であることが示された。この限界流速は，孤立する葉状の海藻に対するウニ類の摂食限界0.4m/sよりかなり小さ

い。従って，群落から離れた場にある藻体は比較的に早く摂食されて消失してしまうため，キタムラサキウニが多数生息する岩礁では，浅所の群落が忽然として深所の不毛地帯へと移行するような海藻の垂直分布様式となる。

春から夏に向かって波の静穏な日が多くなる北海道日本海沿岸では，キタムラサキウニは群落の下部に摂食前線を形成して，なぎの時に群落の縁辺から垂れ下がる藻体を押さえ込んで群がって摂食したり，立ち上がった茎状部を嚙り摂って藻体を脱落，流出させ，群落の下方に蟄集するウニに流れ藻を供給したりする。波による海水の動揺が激しくなると，キタムラサキウニは群落から離れた不毛地帯に戻る。室内模擬実験により，キタムラサキウニはこのような深淺移動を波動流速の時間的变化に素早く追従して繰り返し，群落を後退させていくことが示された。

この時期のエゾアワビは，忍路湾ではコンブ群落の内部に分布し，群落の外側にみられなかったキタムラサキウニと際立った相異を示した。エゾアワビは，水温が10℃以上になると，キタムラサキウニが摂食できない流速条件の $>0.4\text{m/s}$ でも海藻を活発に摂食することができ，殻長9cm以上の大型個体では流速振幅が恐らく1m/sを超える流速条件下でも大型の藻体を摂食する能力をもつことから，浅所であっても波動流による制約をあまり強く受けないと考えられた。

またエゾバフンウニは，キタムラサキウニと同様に藻体による鞭打ち効果の影響を受けて群落から排除されるが，その影響の程度は比較的小さく，静穏時には群落の内部に侵入して藻体を摂食することがわかった。

以上の結果は，従来曖昧にしか分からなかったウニ・アワビの分布と摂餌生態およびその影響を強く受ける海藻の分布について，いくつかの特徴を明確に説明していると思われる。今後，ここで得られた知見は，現場では環境条件が複雑過ぎて明確にすることができない様々な現象の理解と解明に大いに役立つことが期待される。また，本研究で示した生物の環境要因としての流速の評価方法は，実用的な手段として現場への応用が期待される。石膏による流速測定法は安価で簡便に利用することができ，しかも充分な精度の期間平均流速を得ることができることが示された。この石膏から得られる期間平均流速は，第2章で述べたように，流動がウニ類の摂食抑制に及ぼす平均的な効果に一致しないことに注意しなければならないが，今まで磯根生物に影響を及ぼす流動環境要因についてはほとんど定量的な知見が得られていない実情を考えると，十分に価値ある情報になり得ると思われる。

岩礁漁場における水産的課題と流動環境の重要性

波動流による藻食動物の摂食抑制を定量的に評価することは様々な応用に役立つ。水産資源・漁場管理面では、磯焼け地帯における海藻の分布やウニ・アワビの餌料海藻の利用実態を流動から予測したり、ウニ・アワビの種苗放流または移殖の適地を流動環境から決定したりする場合に、また漁場造成では持続的な海藻群落を造成するための流速を増加させる土木工法の設計手法として、さらに今日的課題である沿岸浅所の機能を定量的に評価する際に極めて重要な情報が得られると期待される。以下には特に水産的に重要な事項として、アワビ・ウニの種苗放流または移殖放流の場所と時期について流動環境からその適正な条件を考察すると共に、磯焼け海域における藻場造成について本研究から予想される新しい視点を述べる。

流動環境からみた種苗放流・移殖の時期と場所

エゾアワビは水温が高いほど活発に摂食行動し、特に水温13℃以上では流動に対する非常に強い耐性と摂餌能力をもつ。藻類が著しく衰退する夏～秋にはエゾアワビが僅かに残った大型海藻の近くに蛸集していることがしばしば観察される（川俣，未発表）。このような所では波による海水の動揺が激しく、キタムラサキウニはみられない。十分なデータが得られなかったために本論文には記載しなかったが、放流サイズのエゾアワビを用いた振動流水槽実験では、水温17℃で殻長31～35mmの茨城県産人工種苗は、流速0.225m/sでも仮根付きのホソメコンブ成体に登って揺動する厚い藻体を摂食し、ある程度強い流動の中でも十分に摂食できることが示唆された。流動が強いほどアワビ稚貝がカニなどの肉食動物に捕食される危険性は低くなることが予想されるので、このことも考え合わせると、アワビ種苗の放流は水温が少なくとも10℃を超え、餌料海藻が豊富になる春に流動の強い所に行くことによって良い結果が得られると考えられる。種苗放流の適正な時期と場所については、現場でも様々な試験が行われてきたが、十分な回収率が得られない上、場所、年、食害生物の分布状況も様々であるために結論が得られていない（青森県ほか，1990；青森県，1994；岩手県，1994）。ここで述べた結果はそのための有益な示唆になろう。

キタムラサキウニとエゾバフンウニについては、人工種苗の放流のほかに餌料海藻の少ない深所から豊富な浅所への移殖も行われている。両種、特にキタムラサキウニが藻体の鞭打ち効果の影響を受けて密な群落から排除されることは、放流の際に留意すべき事項で

ある。自然岩礁ではエゾアワビの分布の中心が浅所の海藻生育帯にあるのに対して、キタムラサキウニとエゾバフンウニが水深などの場に対する選択性がなく、広範囲に分布する事例（青森県，1994）がある。この場合のウニ類の分布域は本研究の実験結果から、恐らく不毛地帯かもしくは海藻が疎らにしか生育していなかった場所であると考えられる。またウニ類は流動耐性が低いので、波によって強い流動が発生する所にウニを放流しても早晚排除される。例えば、浅所のコンブ場にキタムラサキウニを放流しても、流速振幅が恒常的に0.2m/s程を超えると、ウニは藻体の鞭打ち効果によって摂餌することなく、逸散すると予想される。ウニの放流は海藻植生に及ぼす影響が大きいため、その是非は検討を要するが、本来流動の強い所に形成される海藻生育帯にウニ類を放流して十分な効果を得るためには波の静穏な時期をねらって行うことが肝要である。本研究成果はその時期と場所を決める際の有益な知見となり得る。

流速増加工法による藻場造成の新しい展開

藻食動物の不断の摂食によって磯焼け状態になっている海域で海藻を育成させるためには食害防除は必須である。本研究によって得られた知見は、その対策として土木的に流速を増加させる工法の有効性を示すと共にその設計の重要な基礎を与える。しかし、これまでに採られてきた食害防除対策は、そのような土木的手段ではなく、専ら食害防除柵と浮体を用いた海中造林施設の開発に向けられてきた。

食害防除柵は従来、動物が這い上がり難いと考えられるプラスチックフリル（中久，1980）、漁網（全国沿岸漁業振興協会，1995）などの材料から成る障害物が一般的に用いられてきた。しかしウニ類などの移動能力は予想外に高く、オーバーハングした障害（伊藤ら，1995）でも細い棒やロープ（川俣，2000b）でも容易に乗り越えたり這い上がったりするため、その侵入を防止することは容易ではない。またそのような材料は脆弱で耐波性と耐久性に問題があるだけでなく、障害物自体が早晚付着生物に被われるため、ウニなどを蛸集させたり硬くなってウニを這い上がり易くさせたりして、効果が持続しないことが容易に予想される。実際に、障害物で動物の侵入防止に長期間成功した例はない。最近、従来にない効果があるものとして刺し網を丸めたフェンスが考案された（川井ら，1999）。当フェンスは比重が海水より軽く、チェーンで海底に固定されて海中で浮動するため、ウニは容易には接近したり乗り越えたりすることができない（川井ら，1999）。しかし上述した問題は依然として残るだけでなく、チェーンと凹凸のある自然海底との間にできる隙

間からウニが徐々に侵入してきたり、フェンスが波によって時々破損したりするため、定期的なウニ駆除と補修作業を欠かすことができない(桑原, 川井, 私信)。

また以上とは別方式の食害動物の侵入防止技術として、空気溜め方式と電気バリアの適用が検討されている。空気溜め方式とはウニ・アワビなどの匍匐性底生動物が空気層を通過しないことから菊地, 浮(公開特許広報, 昭62-166826)が考案した装置で、空気を溜めた逆U字溝を有する障壁を海底に構築するものである。この技術は岩手県種市町潮間帯に造成されたアワビ養殖場のアワビ逃散防止工として実際に利用されている(岩手県林業水産部漁業振興課, 1991)ほか、最近ではキタムラサキウニでもその利用が検討されている(伊藤ら, 1999)。しかし、この装置には、海中にある逆U字溝内の空気が波によって動揺して抜けてしまうという問題があり、現状では給気装置の付設を余儀なくされている(岩手県林業水産部漁業振興課, 1991)。一方、電気バリアは囲いに電極板(陽極)を張り巡らせて直流電流を流し、電極板表面に塩素系酸性皮膜を形成して動物の侵入を防止するもので、北海道日本海側後志支庁泊沿岸で行われた実証試験では、その有効性が確認されている(Dotsu et al., 1999)。しかしこの方法も空気溜め方式と同様に、凹凸のある自然岩礁に間断なく障壁を構築しなければならない上に陸上からの送電システムの付設と維持管理を要するため、適地とコスト面の制約が大きく、実用化の見通しは立っていない。

一方、浮体を用いた海中造林技術は、磯焼け地帯でも浮体や係留索にコンブなどの大型海藻がよく生育するという経験的事実に基いたもので、立縄式と延縄式が主に用いられてきた。しかし、立縄式は耐波性に優れているが着生する海藻の量が少なく効果的でなく、また一方の延縄式施設は大量のコンブを養成できるが、施設の耐波性が低く、外海域では流失の問題がある(内田, 1982; 足助, 1983; 菅野, 1983)ため、現在ではその利用は波浪の影響が小さい水深30m程の沖合または静穏な湾内に限られている(川俣, 2000a)。

このように磯焼け地帯では海藻の育成を目指して様々な試みがなされてきたが、未だに広範囲に適用できる実用的技術が開発されていないのが現状である。こうした状況の中で、本研究が行った流動による摂食抑制効果の定量的解明は一つの技術的展開を提示する。すなわち、先に述べたウニ類が多数生息する岩礁でその摂食を阻止して海藻群落を形成させる流動条件は、流速増加を可能にする土木技術を藻場造成に応用する際の設計の目安となる。流速を増加させる最も簡単な方法は海底の嵩上げである。これには従来、漁場

施設や海岸保全施設として用いられてきた異形ブロックで石材を囲んだ施設(囲い礁)、離岸潜堤、および人工リーフまたは幅広潜堤と称される施設が該当する。

囲い礁と離岸潜堤は、以前からアワビ・ウニ類の増殖施設として利用されてきた。しかし、それらの施設は渦流の発生によるアワビや餌料海藻の稚仔の沈着促進を目的として造成され、ウニ類の摂食抑制による海藻育成機能は従来全く考えられていなかった。このことは、北海道日本海の磯焼け地帯に造成された寿都地区増殖場の例に端的にみられる。

寿都地区増殖場は1982~1983年にエゾアワビを対象として造成され、エゾアワビの浮遊幼生の沈着を目的とした潜堤と稚貝の保護育成を目的とした囲い礁から構成された(水産庁, 1983)。また計画では不足する餌料海藻をマコンブの母藻投入により藻場造成を図るとされた(水産庁, 1983)。しかし、これらの施設には何ら人為的管理を施すことなく、毎年ホソメコンブ群落の特異的に形成されている所がある(桑原, 川井, 1999)。桑原, 川井(1999)はそのことに注目して、川俣ら(1994)が本研究の初期に予報的に発表した、式(6)とほぼ同じ実験式に基づき、流動によって抑制されるウニの摂食速度比(彼らはこれをウニ摂食圧と呼んだ)の場所的分布が月毎にどのように変化するかを数値計算によって推定した。その結果、毎年コンブが繁茂する施設におけるウニ個体群の摂食速度比が群落形成期(3~5月)にコンブの着生がみられない施設におけるそれよりも明らかに低くなることを見出し、既存の水産増殖施設にも流動の増加を通じて磯焼け地帯に藻場造成を可能にする機能があることを初めて定量的に示した。彼らの結果は、波高の月平均に基づいて推定されたため、多少修正を要すると考えられる。第2章で述べた群落形成の必要条件式(11)からは、波高の中央値に基づいて波動流速を計算した方が現実により近い結果が得られると予想される。しかしながら、桑原, 川井(1999)の研究は、従来、海底の嵩上げによる流速増加効果の大きい潜堤ですら「渦流を発生させて稚仔沈着を促進する」構造物としてしかみられていなかった状況を考えると、極めて重要な発見である。

潜堤は稚仔の沈着促進を目的として1980年代から増殖場造成で全国的に設置されてきたが、その背景は1977~1980年度に実施された岩手県田老地区大規模増殖場造成事業の成功(内田, 1982)に拠るところが大きい。田老地区は、それまで水深1~2m以浅にワカメを中心とした海藻が繁茂するが、4~5m以深ではアワビ、ウニ等の藻食動物の生息密度が高い不毛地帯になっており、慢性的な餌料海藻不足により非生産漁

場とされてきた(内田, 1982)。しかし, 事業実施により異形ブロックから成る離岸潜堤とその岸沖両側に囲い礁やコンクリートブロックなどの構造物が設置されると, それまでほとんどなかったコンブ類が優占的に生育するようになり, 一躍アワビ・ウニの優良漁場となった(内田, 1982)。ところが, その原因については様々な説明がなされ, 判然としなかった。

杜多(1989)はその仮説を整理し, ①事業完成後に投入した養殖ワカメおよびコンブにより摂食圧が低減したとする説, ②潜堤による消波効果によりワカメより波浪の穏やかな所に生育するコンブが生育したとする説, ③潜堤自体が水深の浅い光合成に適した付着基質になったとする説, ④潜堤により流れ藻, コンブの遊走子, アワビ・ウニ浮遊幼生の拡散が抑止されたとする説を挙げている。調査データが充分にないため検証することはできないが, しかし少なくともアワビとウニは事業以前にも成長は悪かったが高い個体密度で生息し, また事業後には個体数が減少して大型化したことから, 事業の成功が「アワビ浮遊幼生の沈着促進」という潜堤設置目的の達成にないことは明らかである。

田老地区では事業後, 離岸潜堤の上面にワカメ, コンブが密生すると共に, 離岸潜堤の背後にワカメのほかにコンブ類が濃密に生育したことが報告されている(土田, 1983)。この事実は, 本研究から以下のように解釈される。すなわち, 離岸潜堤の上面で流速が増加して海藻がウニ・アワビによる被食を免れて生育し, その結果形成された群落は沖の磯焼け地帯から岸へのウニの侵入を防止して, 潜堤岸側にもコンブなどの海藻が生育し易くなったと推察される。ここで離岸潜堤は, 背後の流動を穏やかにして藻食動物の摂食を助長するように思われるかもしれない。しかし, 最初に述べたように波動流に対するウニの摂餌能力は低く, 適度な波があればその摂食は抑制されること, および潜堤の消波効果は主として天端における碎波に起因し, 碎波が起こらない波高の低い波はほとんど減衰せずに潜堤を通過する(中村ら, 1966)ことから, そのような消波による負の効果は小さく, むしろ上記の正の効果の方が大きく現れると考えられる。

潜堤, 囲い礁などの人工構造物が日本沿岸の多くの岩礁漁場に, 様々な機能をもつ水産増殖施設として設置されてきたが, その効果の発現機構はこれまで曖昧のままにされてきた。こうした状況の中で流動による藻食動物の摂食抑制という新しい視点から既存の施設の機能を再検討することは, 施設の効果を分析的に捉えることを可能にし, 構造物の計画・設計の適正化につながると期待される。

要 約

ウニ, アワビなどの藻食動物による摂食圧が高いために磯焼け状態になっている岩礁域では, 波による海水の動揺が浅所の海藻を動物の食害から保護し, 海藻と藻食動物のバランスを調整する重要な役割を果たしている。しかし, 動物の摂食に及ぼす流動の影響に関する研究はこれまでほとんどなく, 種苗放流や漁場造成の実施に際して流動が環境要因として考慮されることもほとんどなかった。

本研究では, 慢性的に餌料海藻が不足している北海道日本海・三陸沿岸に出現するウニ・アワビ類を対象として, その摂食活動に及ぼす流動の影響を定量的に解明することにより, 海藻とウニ・アワビ類の分布と生物生産における流動の重要性を明示すると共に, 特に摂食圧の高い岩礁域で持続的な海藻群落の形成を可能とする流動条件を解明するため, 室内実験と現地調査を実施した。室内実験では現場と同じような波浪による流動を発生できる実験水槽を用いて延べ実験時間約250日に及ぶ室内生態実験を実施し, ウニ・アワビ類の摂食活動に及ぼす流動の影響を定量的に詳しく調べた。また現地調査では, キタムラサキウニが優占する磯焼け海域に位置する北海道日本海側忍路湾において, コンブなどの大型海藻の胞子着底に始まる群落形成過程と繁茂期に流速計と石膏を用いた流速測定と生物の分布調査を行い, ウニ・アワビおよび海藻の分布と流動との関係を検討した。その結果, 以下の知見が得られた。

波動流による摂食抑制効果は, 海藻の形と大きさ, 動物の体サイズ, 水温などの要因に依存する。しかしウニ類が波動下で揺動する葉状の海藻を摂食する場合, その摂食時の力学的不安定さによって規定されるある限界流速が存在する。この摂食限界流速は移動に関する限界流速よりもはるかに低く, キタムラサキウニ, エゾバフンウニ, バフンウニのウニ類の場合, 適水温下でも0.4 m/s 程であることが示された。これに対して, エゾアワビではウニ類の摂食限界流速をはるかに超える(恐らく1 m/s 以上の)流速振幅でも大型の藻体を摂食できることが明らかにされた。

海藻の加入する冬季にはウニ・アワビの摂食活動は流動と共に低水温によって抑制されるが, それらの影響には種によって顕著な差異が認められた。キタムラサキウニは4℃の低い水温でも0.3 m/s 以下の流速振幅では自由に移動して摂餌できる。その活動範囲は水温の上昇に伴って高流速域へ拡大し, 水温16℃では一時的な移動であるが0.6 m/s の領域に及んだ。しかしキタムラサキウニが海藻幼体に接近して摂食できる領

域は、水温 $7 \sim 13^{\circ}\text{C}$ では流速振幅約 0.4m/s 以下に限られた。エゾバフンウニの摂食活動については、キタムラサキウニと明らかに異なり、低水温と流動に対する高い耐性を有する。波動下におけるエゾバフンウニは $4 \sim 16^{\circ}\text{C}$ の広い水温域にわたり水温に影響されない移動分布を示し、流速振幅 0.6m/s の高流速域にも侵入して定位した。しかし、その摂餌はほぼ 0.4m/s 以下の流速域に限られ、またその領域でもキタムラサキウニに比べて活発でなかった。エゾアワビについては、より高い流動耐性が示されたが、エゾバフンウニと異なり顕著な水温依存性が認められた。エゾアワビは水温が 13°C 以上になると、活発に索餌活動し、キタムラサキウニやエゾバフンウニがほとんど摂食できない 0.4m/s を超える領域にも移動して盛んに摂食した。しかし 10°C 以下ではその摂食活動は緩慢で、摂食は流速の最も遅い場に限られた。

キタムラサキウニが高密度に生息する磯焼け海域に位置する忍路湾では、深所の不毛地帯への海藻の入植は、冬季の水温低下によってもたらされた。水温低下は、キタムラサキウニの摂食速度を低下させると共に、コンブなどの大型海藻の成長に有利に働くため、加入した海藻は急速に成長して濃密な生育帯を形成することができる。その結果として強まる藻体の鞭打ち効果によってキタムラサキウニが海藻生育帯から排除され、海藻群落はキタムラサキウニの優占する不毛地帯と明瞭な境界を成して形成されるようになる。この海藻の入植下限を制限する摂食強度は、流速だけでなく、深所のキタムラサキウニの分布量と深所から海藻生育帯へ接近する地形的容易さにも依存する。しかし、水温が例年ほど低下しない ($> 6^{\circ}\text{C}$) 年で、しかも近くにキタムラサキウニが高密度に生息していても、有義波動流速振幅が 0.4m/s より小さくなる頻度が約 0.5 以下になれば海藻は入植して群落を形成できることが示された。

繁茂期のコンブ群落の周辺におけるキタムラサキウニは、海藻の「鞭打ち」の影響を強く受けて、流速振幅約 0.2m/s のあまり強くない波動流で完全に群落から排除される。またキタムラサキウニは、密な群落の内部へ侵入することではなく、波が穏やかになると素早く群落に接近して縁辺部の藻体から摂食し、荒れてくると群落から逃避することを繰り返す。このため、群落に対するキタムラサキウニの摂餌様式には、静穏時に群落から垂れ下がった藻体を群がった多数のウニが押さえ込んで摂食する場合と、群落の縁辺にある藻体の茎状部をかじり、それによって脱落した藻体を群落の下方に群がるウニが摂食する場合がある。エゾバフンウニもキタムラサキウニと類似した波動流速の時間変化に伴う群落の周辺での垂直移動を行う。しかしエ

ゾバフンウニは濃密な海藻群落の内部にも侵入する点でキタムラサキウニと異なり、また流速振幅 $0.25 \sim 0.30\text{m/s}$ で大部分の個体がコンブ群落から排除されるが、完全には排除されなかった。エゾアワビはウニ類と異なり、忍路湾ではコンブ群落の奥深くに入り込み、コンブ群落がエゾアワビの餌場および隠れ場として好適な生息場所になっていることが示された。

以上の知見に基づき、キタムラサキウニなどの摂食圧が高く磯焼け状態になっている北海道南西部日本海沿岸と三陸沿岸における流動環境について、19～20年間の長期にわたる波浪観測データを用いて浅所に発生する波動流速を推定し、摂食抑制効果としてその海域特性を定量的に評価し、ウニ・アワビ漁場の生産機構と漁場造成を行う際の方針について考察した。

最後に従来、定量的にはほとんど研究されてこなかった流動環境要因がウニ・アワビの摂食抑制要因としてとらえることにより、現場にみられる海藻・ウニ垂直分布構造などのように重要な現象を説明したり予測したりすることが可能になり、そのことが種苗放流や漁場造成の適正化に寄与することを述べた。

謝 辞

本論文の作成するにあたり、終始暖かいご指導とご教示を賜った北海道大学水産学部教授 梨本勝昭博士に深甚の謝意を表す。またご校閲いただいた同学部教授の山本勝太郎博士、山本弘敏博士および同学部教授平石智徳博士、並びに水産工学研究所長 萩野静也博士と同所水産土木工学部長 高木伸雄博士には懇切丁寧なご助言をいただいた。

本研究の室内実験を行った水産工学研究所では、多くの職員の方々に便宜とご協力をいただいた。特に振動流水槽の製作に際しては様々なご配慮をいただいた山本正昭博士（現 北海道区水産研究所）と、協力的にビデオ解析や実験の補助をしていただいた塚本まり子氏には厚くお礼申し上げる。また実験の実施に当たり足立久美子、日向野純也両氏にもご協力をいただいた。

実験生物の入手は、地理的に難く実験の遂行に度々支障を来したが、(有)フクダ海洋企画 福田民治氏および北海道立中央水産試験場 川井唯史博士には協力的に何度も動物をお送りいただいた。また北海道のホソメコンブは工藤敬吾、小山和恭両氏より、青森産キタムラサキウニは植村 康氏より、茨城産キタムラサキウニは茨城県水産試験場浅海増殖部の諸氏よりご提供いただいた。これらの方々に感謝の意を表す。

忍路湾での調査は、北海道立中央水産試験場の桑原久実、川井唯史両博士、金田友紀研究員との共同研究

として実施した。特に川井、桑原両博士からは北海道での調査の機会を与えられ、本研究が大いに進展した。

最後に第4章の研究に用いた波浪観測データは気象庁から提供を受けた沿岸波浪観測データ(1998年版)であり、また作成した潮位推算プログラムは山本正昭博士からご提供いただいたフォートランプログラムを一部修正したものであることを付記する。

付 録 A

石膏を用いた流動測定法(Muus, 1968; Doty, 1971)は、簡便で実用的な方法として古くから沿岸生態研究でよく用いられてきた。石膏塊 $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ は水に緩やかに溶解する単斜晶系で、その溶解速度は流速と共に増加する。この特性を利用して、従来、石膏塊を多点同時に設置して、その減少量から流動の相対的な強さを調べることが行われてきた。近年になると、石膏の溶解速度に関するより正確な研究(川俣, 1992; Komatsu and Kawai, 1992; Thompson and Glenn, 1994)が行われ、流速と溶解速度とはほぼ比例関係にあることが見出され、石膏により流速の積算値または絶対流速の時間平均を測定できる可能性が出てきた。しかし岩礁域での流動調査にその方法を適用する際には、以下の二つの問題があった。

一つは、石膏塊の溶解速度が比較的大きく、充分な期間の観測に耐えられないことである。石膏塊の持続時間はその大きさに比例、すなわち重量の1/3乗に比例してしか増えないが、製作と設置上の便宜を考慮した実用的な大きさは直径10cmほどが限界である。このため、適度に流動がある岩礁では、石膏は1週間ほどの観測にも耐えることができず、道津ら(1997)の調査事例にみられるように通常は1~3日ほどの調査しか行えなかった。もう一つの問題は、石膏の溶解速度は流れの状態によって異なることである。従来の研究では、石膏の流速検定は定常流で行われてきたが、最近の研究により石膏の溶解速度は振動流と定常流で、また乱れの有無によっても異なり、現地での流速検定が不可欠であることが指摘されている(Porter et al., 2000)。

このような状況の中で、本研究で採用したKawamata(2001)の石膏半球は、自然岩礁において高周波数で計測できる超音波流速計を用いて検定が行われ、直径5cmの小形にもかかわらず、1週間にわたる絶対流速の平均を十分な精度で測定することに成功した。

採用した石膏半球は、通常の $\text{CaSO}_4 \cdot \frac{1}{2}\text{H}_2\text{O}$ を主成分とする焼石膏(吉野石膏^(株), A級)とプラスチック樹脂を混合した焼石膏(吉野石膏, ハイストーン

HLP-Y)から作られる。前者のA級焼石膏のみから作った石膏塊は海水に浸漬しても硬く形が崩れることはないが、溶解速度が大きく長期間の使用には耐えない。一方、後者のハイストーン HLP-Yのみから作った石膏塊は海水に浸けても全く溶けないが、柔らかくなって崩れ易くなるという別の問題がある。様々な混合比で製作した石膏の溶解試験の結果、形が崩れることなく溶けにくい最適な石膏は、質量比28:7:15のA級焼石膏、ハイストーン HLP-Y および純水から製作できることがわかった。その製作手順は以下とおりである。

①容器の中でよく混ぜ合わせた上記2種類の焼石膏に、純水を所定の量加える。②容器をたたいたり振ったりして1分以内に気泡を完全に取り除いた泥漿(ペースト)を得る。③アルミまたはプラスチック製円柱の上面に直径 d_0 ($=50, 80, 100\text{mm}$) の半球状の凹みを設けた型枠に、石膏泥漿を気泡が混入しないように流し込む。④石膏の硬化後、ステンレス定規の角で型枠からはみ出した部分を削ぎ落とし、型枠の角を床面に繰返し軽くぶつけるようにして叩いて石膏を脱型する。⑤脱型した石膏をさらに温風で5日以上乾燥させる。このようにして形成した石膏半球を、重量を測定した後、塩ビ板にシリコンシーラントで貼り付けて現地調査に用いた。

この石膏半球を流れの方向分散性が大きい水深の浅い岩礁に設置すると、その塊はほぼ半球形を保ちながら溶解、縮小していく。このことから一定の流動条件下では、石膏厚さの減少速度として定義される溶解速度 R は時間と石膏の表面にわたり一定であると仮定され、次式が成り立つ。

$$\frac{dm}{dt} \propto -m^{2/3}R \quad (\text{A } 1)$$

ここに、 m は石膏の残質量、 t は浸漬時間である。また、流速と石膏の溶解速度との間には次式で表される線形関係がほぼ成り立つ(Thompson and Glenn, 1994)。

$$U_{\text{abs}} = C(R - R_0) \quad (\text{A } 2)$$

ここに、 C は係数、 R_0 は静水中の R である。 C と R_0 は水温と塩分に依存する(川俣, 1992; Thompson and Glenn, 1994)が、それらの要因が浸漬期間中にあまり大きく変化しない限り、式(A2)がほぼ成り立つ。その場合、式(A1)に式(A2)を代入して積分を行えば、測定期間にわたる絶対流速の総平均

$$\bar{U}_{\text{abs}} = C(\bar{R} - R_0) \quad (\text{A } 3 \text{ a})$$

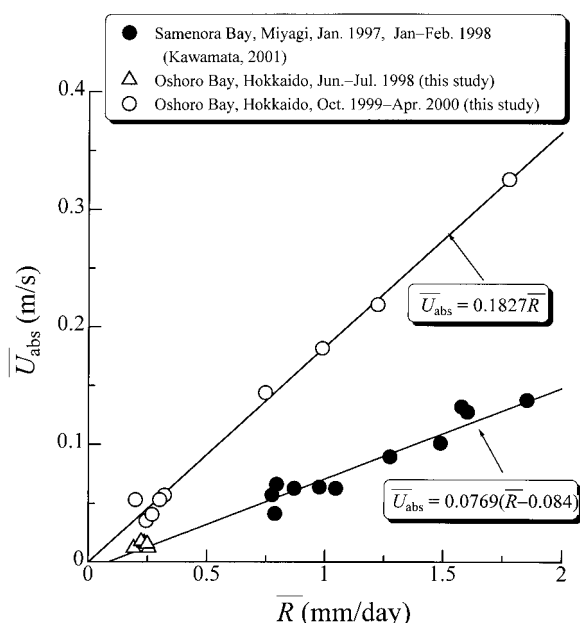


Fig. A1. Relationship between the period-averaged water speed ($\bar{U}_{abs}$) and the mean dissolution rate ($\bar{R}$) of gypsum blocks. Lines indicate linear regressions.

$$\bar{R} = \frac{d_0}{2\tau} \left[1 - \left(\frac{m_\tau}{m_0} \right)^{1/3} \right] \quad (\text{A } 3 \text{ b})$$

が得られる。ここに、 d_0 は石膏半球の初期直径、 τ は測定（浸漬）時間、 m_0 と m と τ はそれぞれ石膏の初期質量と残質量である。

Kawamata (2001) と本研究で行われた現地キャリブレーションの結果をまとめて、Fig. A1に示す。1999～2000年に用いた石膏の溶解速度がそれ以前の結果より小さくなっている原因は、今のところ明確にはわかっていないが、水との攪拌前に A 級焼石膏を 40℃ の温風で乾燥させた影響（硬化後の石膏結晶や石膏泥漿の含水比の差異など）によると思われる。またこれらの石膏塊の場合、 C と R_0 の水温依存性は小さいようで、○で示す調査期間で水温が 5～17℃ の広い範囲にわたっていたにもかかわらず、1本の直線で近似され、また●と○で示す調査時では塩分は両者とも約 34‰ でほぼ等しかったが、水温は各々 7～10℃ と 12～17℃ と明らかに異なっていたにもかかわらず、1本の直線で近似されている。いずれにしても、 $\bar{U}_{abs}$ と $\bar{R}$ との間には密接な直線関係があり、Fig. A1に示される回帰式を用いることにより $\bar{U}_{abs}$ の妥当な推定値を得ることができる。

付 録 B

付録 A では、石膏の溶解速度から浸漬期間におけ

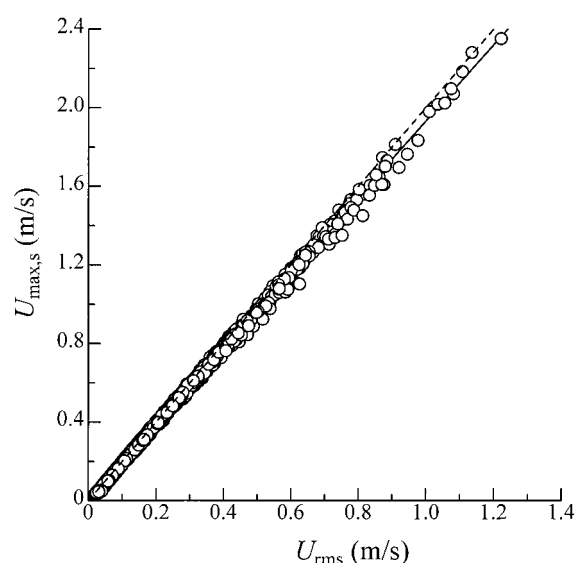


Fig. B1. Relationship between $U_{max,s}$ and U_{rms} , which were observed at Station R2 in Oshoro Bay from Oct. 1999 to Apr. 2000. Solid line indicates the empirical regression equation: $U_{max,s} = 1.933 U_{rms}$ (SE = 0.136 m/s, $r^2 = 0.999$, $n = 1779$). Broken line indicates a theoretical relationship: $U_{max,s} = 2 U_{rms}$.

る平均絶対流速 $\bar{U}_{abs}$ が得られることを示した。ここでは、さらに $\bar{U}_{abs}$ から底面における有義波動流速振幅 $U_{max,s}$ の期間平均を推定する方法について述べる。

実海域における底面波動流速は、方向分散性を有し、時間的に複雑に変動する二次元ベクトル量であり、ほとんどの場合にピーク時の流速ベクトルはある向き（主変動方向）を中心に分散する。また、この流速ベクトルを東方、北方成分に分けて考えると、両成分の流速が極値となる時間はほぼ一致する。従って、今、絶対流速のピーク値から平均流速ベクトルの大きさを差し引いた値を波動流速振幅と定義すると、波動流速振幅の大きい方から 1/3 の平均、すなわち有義波動流速振幅 $U_{max,s}$ は、東方成分と北方成分毎にゼロクロス法で得られる有義流速全振幅の 1/2 ($U_{E,max,s}$, $U_{N,max,s}$ で表す) のベクトル合成、すなわち、

$$U_{max,s} = \sqrt{U_{E,max,s}^2 + U_{N,max,s}^2} \quad (\text{B } 1)$$

となる。

波動流速振幅の確率分布は沖合から岸の近くまで Rayleigh 密度分布関数によって近似される (Thornton and Guza, 1983) ので、 $U_{max,s}$ は式(25)より

$$U_{max,s} \approx 2 U_{rms} \quad (\text{B } 2)$$

$$U_{rms} \equiv \sqrt{U_{E,rms}^2 + U_{N,rms}^2} \quad (\text{B } 3)$$

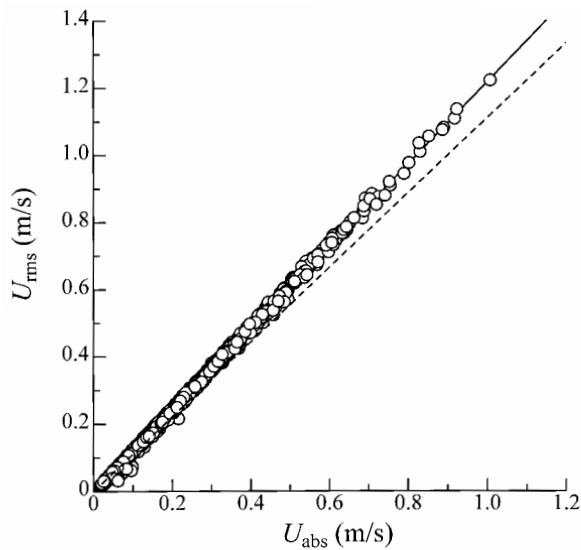


Fig. B2. Relationship between U_{rms} and U_{abs} , which were observed at Station R2 in Oshoro Bay from Oct. 1999 to Apr. 2000. Solid line indicates the empirical regression equation: $U_{rms} = 1.217 U_{abs}$ (SE = 0.0667 m/s, $r^2 = 0.999$, $n = 1779$). Broken line indicates a theoretical relationship: $U_{rms} = 1.11 U_{abs}$.

となる。ここに、 $U_{E, rms}$ 、 $U_{N, rms}$ は東方、北方成分の変動流速の二乗平均平方根である。

Fig. B1に1999年10月～2000年4月に忍路湾調査地区の岸近くの浅い水深（測点 R2）に設置した波向波高計によって実測された $U_{max, s}$ と U_{rms} の関係を示す。式（B2）の関係が、波が非常に荒れたときから静穏な時までほぼ満足されることがわかる。

$U_{max, s}$ と密接な関係にある U_{rms} は、さらに平均絶対流速 U_{abs} と密接な関係にあることが経験的に見出される（Fig. B2）。この U_{rms} と U_{abs} の関係について、方向分散性のある不規則波下で理論的に導出することはかなり難しいので、簡単に一方向の単一波で、平均流速成分が0となる場合について考えてみる。この場合、正弦関数の積分により容易に

$$U_{rms} = U_{max} / \sqrt{2} \quad (B4)$$

$$U_{abs} = 2U_{max} / \pi \quad (B5)$$

を得る。従って、 U_{rms} と U_{abs} の比は

$$U_{rms} / U_{abs} = \frac{\pi}{2\sqrt{2}} \approx 1.11 \quad (B6)$$

U_{rms} / U_{abs} となる。波動エネルギーの方向集中度が低い場合には、 U_{rms} / U_{abs} は式（B6）の理論値より若干高くなるが、経験的に

$$U_{rms} / U_{abs} \approx 1.1 \sim 1.2 \quad (B7)$$

の範囲にある（Kawamata, 2001）。

以上のことから、石膏の溶解速度から推定される U_{abs} を用いて、底面における有義波動流速振幅 $U_{max, s}$ の期間平均 $\bar{U}_{max, s}$ は

$$\bar{U}_{max, s} = 2(U_{rms} / U_{abs}) \cdot \bar{U}_{abs} \quad (B8)$$

として求められる。

文 献

- 阿部英治, 名畑進一, 垣内政宏, 1990: ホソメコンブの群落形成が阻害される原因についての一考察. 北水試研報, 35, 37 - 60.
- 阿部英治, 多田匡秀, 1996: 北海道オホーツク海沿岸のエゾパフウニの生態. 北水試研報, 45, 45 - 56.
- 吾妻行雄, 松山恵二, 中多章文, 川井唯史, 西川信良, 1997: 北海道日本海沿岸のサンゴモ平原におけるウニ除去後の海藻群落の遷移. 日水誌, 63, 672 - 680.
- Agatsuma Y., Nakata A., and Matsuyama K., 2000: Seasonal foraging activity of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* on coralline flats in Oshoro Bay in southwestern Hokkaido, Japan. *Fish. Sci.*, 66, 198 - 203.
- 青森県, 1994: 平成5年度放流技術開発事業報告書（放流漁場高度利用技術開発事業あわび・うに類）, 64pp.
- 青森県, 岩手県, 秋田県, 神奈川県, 福岡県, 1990: アワビ種苗放流マニュアル, 118pp.
- 浅野昌充, 菊地省吾, 河村知彦, 1990: コンブ類繁茂に対する小型植食巻貝の影響. 東北水研研報, 52, 65 - 71.
- 足助光久, 1983: コンブ藻場の造成とその効果. 水産土木, 20(1), 37 - 44.
- 足助光久, 沢田 満, 三木文興, 鹿内満春, 1974: 尻屋地先の潮間帯におけるエゾアワビ資源調査. 青水増資料, S49(2), 1 - 11.
- Breen P. A. and Mann K. H., 1976a: Changing lobster abundance and the destruction of kelp beds by sea urchins. *Mar. Biol.*, 34, 137 - 142.
- Breen P. A. and Mann K. H., 1976b: Destructive grazing of kelp by sea urchins in eastern Canada. *J. Fish. Res. Board Can.*, 33, 1278 - 1283.
- Dayton P. K., 1985: The structure and regulation of some south American kelp communities. *Ecol. Monogr.*, 55, 447 - 468.
- Dean T. A., Schroeter S. C., and Dixon J. D., 1984: Effects of grazing by two species of sea urchins (*Strongylocentrotus franciscanus* and *Lytechinus anamesus*) on recruitment and survival of two species of kelp (*Macrocystis pyrifera* and *Pterygophora californica*). *Mar. Biol.*, 78, 301 - 313.

- Denny M. W., 1988 : Biology and the mechanics of the wave-swept environment. Princeton University Press, Princeton, 329pp.
- Denny M. W., Daniel T. L., and Koehl M. A. R., 1985 : Mechanical limits to size in wave-swept organisms. *Ecol. Monogr.*, 55, 69 - 102 .
- Denny M. and Gaylord B., 1996 : Why the urchin lost its spines : hydrodynamic forces and survivorship in three echinoids. *J. Exp. Biol.*, 199, 717 - 729 .
- 道津光生, 太田雅隆, 齋藤二郎, 山下和則, 1997 : 海岸構造物上におけるキタムラサキウニの分布密度と波浪との関係. 水産増殖, 45, 445 - 450 .
- Dotsu K., Nomura H., and Ohta M., 1999 : Coastal structure design based on sea urchin ecology, in "Proc. 2nd Joint Meeting", the Coastal Environmental Science and Technology Panel of the United States-Japan Cooperative Program in Natural Resources, Silver Spring, South Carolina, pp.185 - 193 .
- Doty M. S., 1971 : Measurement of water movement in reference to benthic algal growth. *Botanica Marina*, 14, 32 - 35 .
- Eldeberky Y. and Battjes J. A., 1996 : Spectral modeling of wave breaking : application to Boussinesq equations. *J. Geophys. Res.*, 101(C1), 1253 - 1264 .
- 遠藤良徳, 阿部 聡, 川尻泰久, 1994 : 久慈湾における沿岸水温, 岩手県北部栽培漁業センター事業報告書, 平成5年度, pp.118 - 119 .
- 藤田大介, 1987 : 北海道大成町の磯焼けに関する聴取り調査. 水産増殖, 35, 135 - 138 .
- 船野 隆, 1983 : ホソメコンブの生態, 第1報 生活史と核相交番, および配偶体と幼胚体の生理生態. 北水試報, 25, 61 - 109 .
- Gerard V. A., 1976 : Some aspects of material dynamics and energy flow in a kelp forest in Monterey Bay, California. Ph. D. dissertation, University of California, Santa Cruz, 173pp .
- Glenn E. and Doty M. S., 1992 : Water motion affects the growth rates of *Kappaphycus alvarezii* and related red seaweeds. *Aquaculture*, 108, 233 - 246 .
- Goda Y., 1979 : A review on statistical interpretation of wave data. *Rep. Port and Harbour Res. Inst.*, 18 (1), 5 - 32 .
- Harris L. G., Ebeling A. W., Laur D. R., and Rawley R. J., 1984 : Community recovery following storm damage : a case of facilitation in primary succession. *Science*, 224, 1336 - 1338 .
- Harrold C. and Reed D. C., 1985 : Food availability, sea urchin grazing, and kelp forest community structure. *Ecology*, 66, 1160 - 1169 .
- Himmelman J. H., 1980 : The role of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*, in the rocky subtidal region of Newfoundland. *Can. Tech. Rep. Fish Aquat. Sci.*, 954, 92 - 119 .
- Himmelman J. H., Cardinal A., and Bourget E., 1983 : Community development following removal of urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*, from the rocky subtidal zone of the St. Lawrence Estuary, eastern Canada. *Oecologia* (Berlin), 59, 27 - 39 .
- 今井利為, 新井章吾, 1986 : アカウニの食性と摂食量について. 水産増殖, 34, 157 - 166 .
- 伊藤敏晃, 高木 力, 平石智徳, 鈴木健吾, 山本勝太郎, 梨本勝昭, 1995 : ウニの付着基質の違いによる移動特性および水平・垂直壁面に対する行動能力. 水産工学, 32, 39 - 43 .
- 伊藤敏晃, 高木 力, 平石智徳, 山本勝太郎, 梨本勝昭, 1999 : ウニの逃避防止用エアポケットフェンスの効果について. 水産工学, 36, 71 - 74 .
- 岩手県, 1994 : 平成5年度放流技術開発事業報告書(放流漁場高度利用技術開発事業あわび・うに類), 35pp.
- 岩手県南部栽培漁業センター, 1994 : 広田湾の水温, 岩手県南部栽培漁業センター事業報告書, 平成5年度, pp.80 - 81 .
- 岩手県林業水産部漁業振興課, 1991 : 岩手県宿戸地区養殖場造成事業, 沿整講座28. 水産の研究, 10(4), 108 - 113 .
- 岩手県水産試験場, 1978 : 岩礁海底における藻場造成条件に関する研究, 昭和50~52年度総合報告書, 指定調査研究総合助成事業報告書, 岩手県水産試験場, 15pp.
- Jones N. S. and Kain J. M., 1967 : Subtidal algal colonization following the removal of *Echinus*. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 15, 460 - 466 .
- 金子 孝, 1985 : コンブ類の生態と増養殖. 月刊海洋科学, 17, 725 - 733 .
- 菅野 尚, 1983 : 幼期(稚仔・芽胞)の保全, 「最新版つくる漁業」(資源保護協会編), 農林統計協会, 東京, pp.164 - 174 .
- 川井唯史, 金田友紀, 桑原久実, 1999 : 北海道南西部日本海の磯焼け地帯でホソメコンブ群落が持続するための条件. 平成11年度日本水産工学会学術講演会講演論文集, pp.9 - 10 .
- 川井唯史, 桑原久実, 金田友紀, 2000 : ウニフェンスを用いた実証試験. 平成11年度北海道立中央水産試験場事業報告書, 北海道立中央水産試験場, pp.220 - 225 .
- 川俣 茂, 1992 : 生物の生息環境としての流動とその調査方法. 月刊海洋, 24, 492 - 497 .
- 川俣 茂, 1994 : 三陸沿岸磯根漁場の底生生物群集の構造とその成因. 水工研研報, 15, 1 - 24 .
- 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, 1997 : マコンブの波浪環境に対する順化と移植による流失. 平成9年度日本水産工学会学術講演会講演論文集, pp.61 - 64 .
- 川俣 茂, 2000a : 流動環境に適応して発達する養殖マコンブの流失に対する耐性. 日水誌, 66, 651 - 657 .
- 川俣 茂, 2000b : 波によって“動く”海藻着生基質の効果に関する予備実験. 平成12年度日本水産工学会学術講演会論文集, pp.59 - 62 .

- Kawamata S., 2001: Adaptive mechanical tolerance and dislodgement velocity of the kelp *Laminaria japonica* in wave-induced water motion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 211, 89 - 104.
- 川俣 茂, 足立久美子, 山本正昭, 1994: キタムラサキウニに及ぼす波浪の影響. 平成6年度日本水産工学会学術講演会講演論文集, pp.85 - 88.
- 川俣 茂, 植村 康, 1996: 青森県野牛地区における梯形藻留め装置の配置計画と効果に関する現地調査. 水工研技報, 18, 29 - 44.
- 川村一広, 1967: 余市沿岸のエゾバフンウニとキタムラサキウニの生活に関する2, 3の知見. 北水試月報, 24, 126 - 135.
- 川村一広, 林 忠彦, 1965: エゾバフンウニの摂餌と成長について. 北水試月報, 22(3), 11 - 21.
- 菊地省吾, 1978: 海中造林とその理論, 「増殖技術の基礎と理論, その発展の糸口として, 水産学シリーズ23」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.68 - 77.
- 菊地省吾, 浮 永久, 1981: アワビ・ウニ類とコンブ類藻場との関係, 「藻場・海中林, 水産学シリーズ38」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.9 - 23.
- 菊地省吾, 浮 永久, 1984: 植食動物密度の管理基準. 近海漁業資源の家魚化システムの開発に関する総合研究(マリーナランディング計画), 昭和58年度研究成績報告書, 水産庁東北水産研究所, pp.1 - 4.
- 北原繁志, 佐々木秀郎, 竹田義則, 伊藤公人, 1998: コンブの成長に及ぼす流れの影響. 開発土木研究所月報, 543, 16 - 22.
- Koehl M. A. R. and Wainwright S. A., 1977: Mechanical adaptations of a giant kelp. *Limnol Oceanogr.*, 22, 1067 - 1071.
- Komatsu K. and Kawai H., 1992: Measurements of time-averaged intensity of water motion with plaster balls. *J. Oceanogr.*, 48, 353 - 365.
- 河野時廣, 1995: 北海道日本海沿岸における海洋環境と磯焼けの関係. 北水研ニュース, 50, 5 - 7.
- 桑原久実, 川井唯史: 北海道寿都町美谷海域の沿整施設におけるホソメコンブ群落の形成機構. 海岸工学論文集, 46, 1166 - 1170.
- Lawrence J. M., 1975: On the relationships between marine plants and sea urchins. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 13, 213 - 286.
- Lissner A. L., 1980: Some effects of turbulence on the activity of the sea urchin *Centrostephanus coronatus* Verrill. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 48, 185 - 193.
- Lissner A. L., 1983: Relationship of water motion to the shallow water distribution and morphology of two species of sea urchins. *J. Mar. Res.*, 41, 691 - 709.
- Longuet-Higgins M. S., 1952: On the statistical distribution of the heights of sea waves. *J. Mar. Res.*, 11, 245 - 266.
- 町口裕二, 1993: キタムラサキウニ *Strongylocentrotus nudus* 天然種苗の成長と摂餌について. 北水研研報, 57, 81 - 86.
- 松山恵二, 1991: 北海道の磯焼け対策. 作り育てる漁業, 217, 2 - 12.
- Mann K. H., 1982: Ecology of coastal waters a system approach, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 322pp.
- Mann K. H. and Breen P. A., 1972: The relation between lobster abundance, sea urchins, and kelp beds. *J. Fish. Res. Board Can.*, 29, 603 - 605.
- 松井 魁, 1966: ウニの増殖, 水産増養殖叢書12, 日本水産資源保護協会, 東京, 104pp.
- 武蔵達也, 伊藤正明, 中井一広, 井ノ口伸幸, 西洞孝広, 内田 務, 1993: コンブの生活様式と生産量に関する研究. 平成4年度岩手県南部栽培漁業センター事業報告書, pp.85 - 90.
- Muus B. J., 1968: A field method for measuring "exposure" by means of plaster balls. *Sarsia*, 34, 61 - 68.
- 永井紀彦, 清水勝義, 菅原一晃, 橋本典明, 久高将信, 1996: 長期観測データによる日本沿岸の波高特性の検討. 海岸工学論文集, 43, 221 - 225.
- 中川 徹, 小柳義夫, 1982: 最小二乗法による実験データ解析, プログラム SALS. 東京大学出版会, 東京, 206 pp.
- 中久義昭, 1980: 磯焼け漁場の海中林造成試験, 栽培技研, 9(1), 25 - 30.
- 中井一広, 伊藤正明, 武蔵達也, 1991: 天然ワカメの生活様式と生産量に関する研究. 平成2年度岩手県南部栽培漁業センター事業報告書, pp.91 - 93.
- 中井一広, 坂下 薫, 武蔵達也, 1991: 天然ワカメの生活様式と生産量に関する研究. 平成4年度岩手県南部栽培漁業センター事業報告書, pp.80 - 84.
- 中村 充, 白石英彦, 佐々木泰雄, 1966: 潜堤による消波について. 海岸工学講演会講演集, 13, 76 - 79.
- 西田秀紀, 多田彰秀, 水野 晋, 西平福宏, 1992: 半球型底設魚礁に作用する波力に関する実験的研究, 群体魚礁相互の干渉効果について. 海岸工学論文集, 39, 746 - 759.
- 農林水産省統計情報部, 1995: 平成6年漁業・養殖業生産統計年報, pp.92 - 93.
- 農林水産省統計情報部, 1996: 平成7年漁業・養殖業生産統計年報, pp.90 - 91.
- 農林水産省統計情報部, 1997: 平成8年漁業・養殖業生産統計年報, pp.90 - 93.
- 農林水産省統計情報部, 1998: 平成9年漁業・養殖業生産統計年報, pp.92 - 95.
- 農林水産省統計情報部, 1999: 平成10年漁業・養殖業生産統計年報, pp.92 - 95.
- Noro T., Masaki T., and Akioka H., 1983: Sublittoral distribution and reproductive periodicity of crustose algae (Rhodophyta, Cryptonemiales) in southern Hokkaido, Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 34, 1 - 10.
- 小河久朗, 1988a: 藻場, 「河口・沿岸域の生態学とエコテクノロジー」(栗原 康編), 東海大学出版会, 東京, pp.161 - 172.

- 小河久朗, 1988b: 藻場の保全と造成, 「河口・沿岸域の生態学とエコテクノロジー」(栗原 康編), 東海大学出版会, 東京, pp.238 - 248.
- Parker H. S., 1981: Influence of relative water motion on the growth, ammonium uptake and carbon and nitrogen composition of *Ulva lactuca* (Chlorophyta). *Mar. Biol.*, 63, 309 - 318.
- Pearse J. S., Clark M. E., Leighton D. L., Mitchell C. T., and North W. J., 1970: Marine waste-disposal and sea urchin ecology, in "Kelp Habitat Improvement Project, Annual Report 1969 - 1970" (ed. by North W. J.) Calif. Inst. Tech., Pasadena, Calif., appendix, pp.1 - 93.
- Pearse J. S. and Hines A. H., 1979: Expansion of a central California kelp forest following the mass mortality of sea urchins. *Mar. Biol.*, 51, 83 - 91.
- Porter E. T., Sanford L. P., and Suttles S. E., 2000: Gypsum dissolution is not a universal integrator of 'water motion'. *Limnol. Oceanogr.*, 45, 145 - 158.
- Russo A. R., 1977: Water flow and the distribution and abundance of echinoids (genus *Echinometra*) on an Hawaiian reef. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 28, 693 - 702.
- 酒井誠一, 1962: エゾアワビの生態学的研究 - IV, 成長に関する研究. 日水誌, 28, 899 - 904.
- Sarpkaya T. and Storm M., 1985: In-line force on a cylinder translating in oscillatory flow. *Applied Ocean Res.*, 7, 188 - 196.
- 沢田 満, 三木文興, 足助光久, 1981: コンブ藻場, 「藻場・海中林, 水産学シリーズ38」(日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.130 - 141.
- 渋井 正, 1984: 岩手県におけるエゾアワビの生産変動と諸環境要因との関係. 栽培技研, 13, 1 - 20.
- 水産庁, 1983: 昭和57年度版大規模増殖場造成事業調査総合報告書(寿都地区), 63pp.
- Soulsby R. L., 1987: Calculating bottom orbital velocity beneath waves. *Coastal Engineering*, 11, 371 - 380.
- 谷口和也, 1996: 海藻・植食動物間のケミカルシグナル. 水産海洋研究, 60, 409 - 411.
- 谷口和也, 秋元義正, 蔵多一哉, 鈴木 稔, 1992: 褐藻アラメの植食動物に対する化学的防除機構. 日水誌, 58, 571 - 575.
- Thompson T. L. and Glenn E. P., 1994: Plaster standards to measure water motion. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 1768 - 1779.
- Thornton E. B. and Guza R. T., 1983: Transformation of wave height distribution. *J. Geophys. Res.*, 88 (C10), 5925 - 5938.
- 杜多 哲, 1989: 浮遊幼生の分散におよぼす流動環境の影響とその制御. 養殖研報, 16, 1 - 82.
- 土田健治, 1983: 岩手県沿岸におけるエゾアワビの増殖, 「最新版つくる漁業」(資源保護協会編), 農林統計協会, 東京, pp.432 - 445.
- 内田 務, 1982: 田老地区大規模増殖場効果調査. 第4回増養殖場造成事業報告会, 水産庁振興部開発課, pp.291 - 302.
- 浮 永久, 1987: アワビ類の増養殖に関する基礎的研究. 博士学位論文, 東京大学, 428pp.
- 宇野 寛, 1973: アワビ類に関する生態学的諸問題. 海洋科学, 5, 185 - 191.
- Velimirov B. and Griffiths C. L., 1979: Wave-induced kelp movement and its importance for community structure. *Botanica Marina*, 22, 169 - 172.
- Witman J. D., 1987: Subtidal coexistence: storms, grazing, mutualism, and the zonation of kelps and mussels. *Ecol. Monogr.*, 57, 167 - 187.
- 山本正昭, 1971: 潮位推算. 農土試技報, F6, 85 - 96.
- 山崎慎太郎, 梨本勝昭, 山本勝太郎, 平石智徳, 1993: エゾバフンウニとキタムラサキウニに作用する流体力. 日水誌, 59, 1139 - 1146.
- 山下俊彦, 近藤正隆, 高橋和寛, 桑原久実, 1999: ウニの挙動への砂礫の影響に関する実験的研究. 平成11年度日本水産工学会学術講演会講演論文集, pp.3 - 34.
- 四井敏雄, 前追信彦, 1993: 対馬東岸の磯焼け地帯における藻場回復実験. 水産増殖, 41, 67 - 70.
- 全国沿岸漁業振興開発協会, 1995: 平成6年度特定地域沿岸漁場開発調査, 青森県太平洋南部地域調査報告書, 414pp.
- 全国沿岸漁業振興開発協会, 1998: 平成9年度磯焼け診断指針作成事業報告書, pp.6 - 17.
- 増殖場造成指針作成委員会, 1982: 増殖場造成指針, 昭和58年版, 地球社, 東京, 252pp.