

エゾアワビの個体群動態モデルの開発

明田 定満* ・ 桑原 久実** ・ 中村 義治***
奥出 壮**** ・ 寺澤 知彦*****

天然漁場や造成漁場の生産力評価を行う場合、対象種や餌料生物（海藻）の資源量動態のみならず、これらの資源量動態に影響する種苗放流、漁獲等の漁業活動の影響も考慮して定量的に検討する必要がある。そこで、岩礁漁場の代表的な栽培漁業種であるアワビ類（エゾアワビ）を対象に、①エネルギー収支（代謝）を考慮した部位別の個体成長、②漁獲死亡や自然死亡による減耗を考慮した個体群動態モデルを開発した。エゾアワビ漁場（禁漁区）における殻長組成データの経時変化と個体群動態モデルによる解析結果を比較した結果、個体群動態モデルは、漁場造成計画の策定、種苗放流の方法検討等漁場管理に幅広く適用出来る可能性を見出した。

1. 緒 言

漁場造成や種苗放流等の影響は、漁場を直接的間接的に利用する全ての動植物に及び、食物連鎖を通じて相互に影響し合い資源量の増減として現れる。そのため、天然漁場や造成漁場の生産力評価を行う場合、水産有用種や餌料生物（海藻）の資源量動態のみならず、これらの資源量動態に影響する種苗放流、移植、禁漁期設定等漁業者が行う漁場管理や漁獲の影響も考慮して定量的に検討する必要がある。

そこで、岩礁海域における沿整事業や栽培事業の主要対象種であるアワビ類（エゾアワビ）を対象に、①種苗放流、移植、漁獲、禁漁期設定、②摂餌に及ぼす水温や波浪等の影響、③個体成長と減耗、④餌料海藻の生長（物質生産）と減耗、⑤摂餌による餌料海藻現存量の減少等、を考慮した個体群動態モデルの開発を試みた。本論では、図-1に示すような個体群動態モデルの開発の第一段階として、アワビ類のエネルギー収支（代謝）を考慮した部位別成長モデルと減耗（漁獲死亡、自然死亡）を考慮

した資源量動態モデルから構成される個体群動態モデルを開発したので、その概要を報告する。

2. 個体群動態モデル

（1）モデルの概要

個体群動態モデルの構築に当たり、代謝（摂餌、同化、呼吸、身肉殻成長、生殖巣成長、産卵放精）を考慮して個体成長を解析した。個体数増減に及ぼす因子は死亡、稚貝加入のみとし、移動（移入移出）による個体数増減は考慮していない。ここで、 I 摂餌量、 E 不消化排出量、 P_g 身肉殻成長量、 P_r 生殖巣成長量、 R 呼吸量とすると、代謝に伴うエネルギー収支は $I = E + P_g + P_r + R$ 、同化量 A は $A = I - E$ と表せる。個体成長は殻長成長 dL/dt で表す。同化量 A 、呼吸量 R 、生殖巣成長量 P_r を求めた後、身肉殻成長量 $P_g = A - P_r - R$ を求め、個体重量の時間変化 dw/dt から殻長-重量換算式（アロメトリー式）を用いて殻長成長 dL/dt を求める。なお、代謝に伴うエネルギー収支の計算は全て炭素量単位（gC/ind.）で行い、必要に応じて乾燥重量、湿重量に換算した。 $N = N(t, L)$ は時刻 t の殻長 L のアワビ類個体密度、 M 、 F は自然死亡係数、漁獲死亡係数とすると、アワビ類個体群の時間変化は次式で表せる。

$$\frac{\partial N}{\partial t} + \frac{\partial (uN)}{\partial L} = -(M + F)N, \quad u = \frac{dL}{dt} \dots\dots (1)$$

（2）日間摂餌量

エゾアワビは大型個体ほど個体重量当たりの基礎代謝量が小さくなるため、日間摂餌率（日間摂餌量/個体重量）は大型個体ほど小さくなり、個体重量（湿重量）が 50 g 以上となる個体では日間摂餌率はほぼ一定となる（酒井, 1962）。アワビ類生活史内の水温依存性は非常に大きく、波浪（振動流）は顕著な影響を及ぼしていない。菊地・浮（1984）によると、エゾアワビのアラメに対する日間摂餌量は水温に比例、殻長 L の二乗に比例する。また、メガイアワビは水温 20℃以下の場合、水温上昇とともに摂餌率が增加するが、20℃を超えると摂餌率は低下する。また、7℃以下では殆ど摂餌しないことから、川崎ら

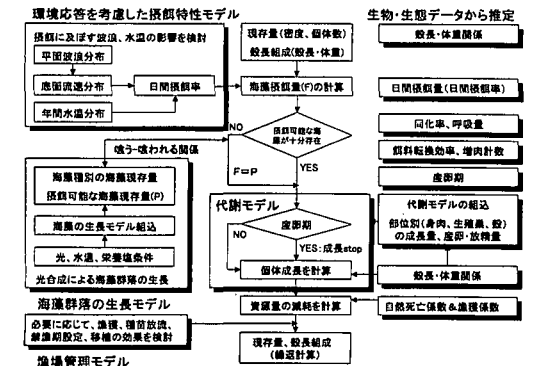


図-1 個体群動態モデルの概要

* 正会員 (独法)水産総合研究センター
** 正会員 農博 (独法)水産総合研究センター
*** 水博 (独法)水産総合研究センター
**** 理博 (株)CTI
***** (株)CTI

(1996)は、カジメを餌料とした場合、メガイアワビの最大日間摂餌量 $I_{\max}$ (g wet wt/day/ind.) を次式で表した。

$$I_{\max}(T, L) = (aT^2 + bT + c) \cdot 10^{-5} \cdot L^2 \quad \cdots \cdots (2)$$

$$a = -0.468, b = 17.4, c = -114$$

T : 水温 (°C)

L : アワビの殻長 (mm)

この推定式をエゾアワビに適用した場合、成員の日間摂餌量を過小に見積もることになる。そこで、水温依存性はメガイアワビに準ずると仮定し、上式を以下のように変形し、殻長依存性を表すパラメータ α, β を回帰分析により求め補正を行った。

$$I_{\max}/(-T^2 + b'T + c') = \alpha \cdot L^\beta \quad \cdots \cdots (3)$$

$$b' = -b/a, c' = -c/a$$

日間摂餌量 I は、最大日間摂餌量 $I_{\max}$ に餌料となる海藻の生物量密度が低い場合の効果を乗じて次式で表した。

$$I(T, L) = I_{\max} \cdot (1 - e^{-f \cdot B_s}) \quad \cdots \cdots (4)$$

$$I_{\max} = (-T^2 + b'T + c') \cdot \alpha \cdot L^\beta$$

f : 海藻摂餌に関する定数 (m²/gC)

B_s : 海藻生物量 (gC/m²)

$$b' = 37.2, c' = -244, \alpha = 1.458 \times 10^{-8}, \beta = 2.734$$

図一2に示すように、温度依存性、殻長依存性を考慮して、エゾアワビの日間摂餌量の推定が可能となった。

(3) 同 化 率

日間同化量は日間摂餌量に同化率を乗じて求める。エゾアワビ稚貝の同化率は68-83%、クロアワビの同化率は75-85%と推定されているが(山崎, 1991)、本論では同化率の水温及び殻長依存性をモデル化にするまでに至らず、同化率を一定値70%として解析を行った。

(4) 呼 吸

浮・菊地 (1975) は、無給餌時におけるエゾアワビ1個体が時間当たり消費する酸素量を、個体重量と水温の関数として次式で表した。

$$R_s^{(2)}(w, T) = Mw^b A^T \text{ (ml-O}_2\text{/h/ind.)} \quad \cdots \cdots (5)$$

ここで、 $M = 0.021, b = 0.8025, A = 1.0963$

呼吸に伴う消費する酸素量と排出する二酸化炭素量の

比 (ml-CO₂/ml-O₂) は呼吸指数と呼ばれる。Peckら (1987) は、オーストラリアトコブシの呼吸指数を0.776と推定している。エゾアワビの呼吸指数として、オーストラリアトコブシの値を準用すると、静止(無給餌)時のエゾアワビ1個体が1日当たり消費する炭素重量(静止時呼吸速度)を次式で表した。

$$\begin{aligned} R_s(w, T) &= Mw^b A^T \text{ (mlO}_2\text{/h/ind.)} \\ &\times 0.776 \times 12 \text{ (gC/mol)} / [22.4 \\ &\times 10^3 \text{ (mlO}_2\text{/mol)}] \times 24 \text{ (h/day)} \\ &= M' w^b A^T \text{ (gC/dax/ind.)} \quad \cdots \cdots (6) \end{aligned}$$

ここで、 $M' = 2.10 \times 10^{-4}, b = 0.8025, A = 1.0963$

摂餌時は無給餌時より大量の酸素を消費する。フクトコブシの場合、摂餌時の酸素消費量は無給餌時の約2倍となる(東京都水試, 1992)。そこで、摂餌時は無給餌時の呼吸量に加え、摂餌量に比例する呼吸量を仮定し、総呼吸量を次式で表した。

$$R(w, T) = R_s(w, T) + R_l(w, T), \quad \cdots \cdots (7)$$

$$R_s(w, T) = M' w^b A^T$$

$$R_l(w, T) = \alpha \cdot I \cdot \exp(\beta T) \cdot L^\gamma$$

ここで、 α, β, γ : 定数 (gC/day, 1/°C, 無次元)

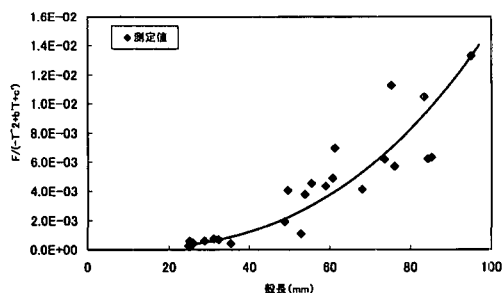
R_s : 静止時呼吸速度 (基礎代謝)

R_l : 摂餌時呼吸速度

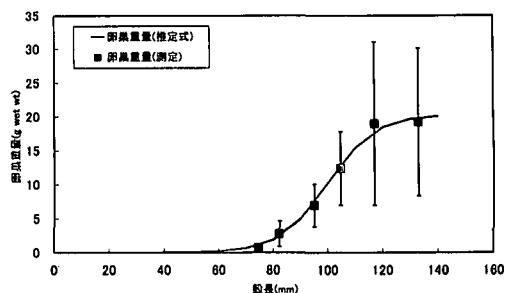
温度係数 β は、無給餌時の温度依存性と同一と仮定し $\beta = \ln(A) = 0.092$ とした。 α, γ は繰返計算で求めた。総呼吸量が同化量より大きくなり、かつ静止時呼吸速度が同化量より小さい場合には、総呼吸量を同化量に等しいとした。また、静止時呼吸速度が同化量よりも大きくなる場合、身肉の減少によりエネルギー(炭素消費)を補うものとした。

(5) 生殖巣成長と産卵

エゾアワビが産卵を開始する生物学的最小形は宮城県中部60 mm(高橋ら, 1987)、岩手45 mm(広瀬, 1953)、青森53 mm(青山, 1966)とされる。高橋ら(1987)は殻長が十分大きい場合($L \rightarrow \infty$)、生殖巣重量が a (g wet wt) より大きくならないように、殻長と生殖巣重量の関係を、



図一2 殻長と日間摂餌量の関係



図一3 殻長と生殖巣重量の関係

$$w_{g(\max)}(L) = \frac{a}{1 + \exp(b - cL)} \dots\dots\dots (8)$$

$$a = 20.3, \quad b = 11.47, \quad c = 0.115$$

で表した。高橋ら (1987) が提案した生殖巣重量推定式は、図-3 に示すように、殻長が生物学的最小形以下の場合、生殖巣が未発達段階に留まり、殻長が生物学的最小形を上回り始めると、生殖巣が急速に発達する生物特性を反映するように設定されている。エゾアワビの生殖巣成長は生殖巣重量に比例すると仮定し、生殖巣重量比 Γ_a を用いて、生殖巣成長を次式で表した。

$$\frac{dw_g}{dt} = r_a \Gamma_a(L)(A - R) \dots\dots\dots (9)$$

$$\Gamma_a(L) = \frac{w_{g(\max)}(L)}{a}$$

w_g : アワビの生殖巣重量 (gC/ind.)

r_a : 生殖巣重量が最大 ($L > 120$ mm) となる時の生殖巣純同化率

Γ_a : 生殖巣重量比。殻長毎の生殖巣重量を標準生殖巣重量 (= a) で割った値

ここで、個体重量 (湿重量) 50 g の *H. kamtschatkana* の生殖巣純同化率は約 33% (Donovan ら, 1998), *H. midae* の生殖巣純同化率は同じく約 24% (Peck ら, 1987), また、エゾアワビ稚貝 (殻長 30-60 mm) の同化量のうち肝臓に配分されるエネルギーは約 29% (♂)-33% (♀) と推定されている (Yamasaki, 1998)。

生殖巣成長と同様に、産卵期も水温に影響を受ける。菊地・浮 (1974) は、成熟有効積算温度 (以下、積算温度) を次式で表した。

$$Y_n = \sum_{i=1}^n (t_i - \theta) \dots\dots\dots (10)$$

t_i : 水温が θ を超えた日から i 日目の水温 (°C),

θ : 成熟に関与する下限水温 (°C), エゾアワビの場合は $\theta = 7.6^\circ\text{C}$ である。

エゾアワビは積算温度が $500^\circ\text{C} \cdot \text{day}$ を越える付近から産卵を始める個体が現れ始め、 $1000^\circ\text{C} \cdot \text{day}$ 付近で雌の産卵誘発率がほぼ 100% となり、雄の産卵誘発率は $1500^\circ\text{C} \cdot \text{day}$ 以上で 100% に達する。自然界における産卵期は海域によって様々であるが、産卵水温は約 $18-20^\circ\text{C}$ 、産卵盛期は 9 月下旬から 10 月下旬である。そこで、エゾアワビ生息域 (北海道、青森、秋田、岩手、宮城) の産卵実態を踏まえて、産卵期を「積算温度が $500^\circ\text{C} \cdot \text{day}$ 以上となり、水温が年最高値を越えて水温低下し始めて、 20°C を下回ると産卵開始、 18°C を下回ると産卵終了」と定義した。岩手県沿岸 (例えば、大船渡湾) では産卵開始 9 月 25 日、産卵終了 10 月 18 日となる。産卵期間中、生殖巣は一定割合で最小生殖巣指数になるまで減少するとして、産卵による生殖巣重量変化を次式で表した。

$$\frac{dw_g}{dt} = - \left[w_{g(T_{lim1})} - \Gamma_a \frac{G_{a(\min)}}{100} \cdot w \right] / (\text{day}(T_{lim1}) - \text{day}(T_{lim2})) \dots\dots\dots (11)$$

$G_{a(\min)}$: アワビの生殖巣指数最小値

w : アワビ 1 個体の個体重量 (gC)

T_{lim1} : 産卵開始水温 (°C)

T_{lim2} : 産卵終了水温 (°C)

$\text{day}(T_{lim1,2})$: 産卵開始 (終了) 日 (day)

$w_{g(T_{lim1})}$: 産卵期直前の生殖巣重量 (gC)

なお、アワビの生殖巣成長は産卵後停滞し、12 月末頃から回復期が始まる (猪野, 1943)。そこで、産卵後 12 月末までは生殖巣は成長させない。また、産卵期には成長が停滞するか、身肉が痩せることから (増殖場造成指針, 1982; 猪野, 1943), 産卵期には摂餌しても身肉・殻は成長しないとした。

(6) 身肉と殻の成長

同化量 A , 呼吸 R が生殖巣成長 dw_g/dt が定まると、エゾアワビの身肉殻成長は次式で表される。

$$\frac{dw_{sf}}{dt} = \frac{dw_s + dw_f}{dt} = A - R - \frac{dw_g}{dt} \dots\dots\dots (12)$$

w_s : アワビの殻重量 (gC/ind.)

w_f : アワビの身肉重量 (gC/ind.)

ここで、身肉重量とは個体重量から殻及び生殖巣の重量を除いた重量と定義した。 dw_s と dw_f は以下の①~③に基づき算定した。①同化量が負の場合、身肉のみが痩せ (重量減少)、殻重量は変化しない。②殻に比べて身肉が痩せている場合、同化量が正ならば身肉のみが成長させる。③殻と身肉が同時に成長する場合、殻重量及び個体重量のアロメトリー式と矛盾しないように、それぞれの成長量を決定する。

(7) アワビの自然死亡率

川崎ら (1996) は、放流アワビの生残率や回収率の調査事例から、アワビの殻長と日間減耗率 (自然死亡率) M_a の関係を検討した。殻長 40 mm 以下の稚貝期に大きな自然減耗が見られるが、成貝の自然減耗率は安定していることから、日間減耗率を次式で表した。

$$M_a(L) = h \cdot L^i \dots\dots\dots (13)$$

h, i : アワビの自然死亡係数

$$i = -1.24, \quad h = 6.4 \cdot 51.2$$

(8) アワビの体成分

個体群動態モデルは基本的に炭素量単位で解析を行うが、解析の目的内容や実測値との比較検討等必要に応じて、湿重量、乾燥重量、カロリー等で表記する場合が出てくる。単位換算を行う場合、部位別に湿重量、乾燥重量、炭素量相互間の換算出来ることが望ましい。

エゾアワビの筋肉部分の乾燥重量/湿重量比が 0.232 (広瀬, 1974), *Haliotis midae* の殻が個体重量に占

める割合は乾燥重量で56% (Barkai ら, 1988), エゾアワビの殻は湿重量で個体重量の73% (広瀬, 1974) 等, 部分的には換算値が得られている。身肉の乾重/湿重比が23.2%であることから, 殻の乾重/湿重比を0.809と推定した。また, *Haliotis midae* のエネルギー/乾重比 (Barkai ら, 1988) とエネルギー/炭素量比 $\approx 10 \text{ kcal/gC}$ という関係を利用して, 身肉及び殻の炭素量/乾重比をそれぞれ0.453, 0.019と設定した。エゾアワビの部位別体成分換算表を表-1に示す。

表-1 エゾアワビの体成分換算設定値

項目	身肉	殻	全体
部位湿重/全体湿重	0.733	0.267	1.000
部位乾重/部位湿重	0.232	0.809	0.386
部位乾重/全体乾重	0.440	0.560	1.000
部位炭素/部位乾重	0.453	0.019	0.210
部位炭素/全体炭素	0.949	0.051	1.000
部位炭素/部位湿重	0.105	0.015	0.081

3. 個体成長に関する試算

代謝を考慮した部位別個体成長の解析について, エゾアワビ (8 齢貝) の日間摂餌量, 日間同化量, 日間呼吸量, 個体重量の解析結果を図-4に示す。冬季は低水温により摂餌しないことから, 代謝(呼吸)量が同化量を上回り個体重量が減少すること, また, 産卵期に産卵放精に伴い個体重量が減少すること等, 概ねエゾアワビの個

体成長に関する既往知見を満足する解析結果が得られた。エゾアワビ個体成長に関する現地調査結果 (広瀬, 1974; 斎藤ら, 1974) と比較を図-5に示す。岩手県沿岸域の海象条件とエゾアワビの生物特性値を用いて, 個体成長解析を行った結果, 成員期の成長が過大に算定される傾向が見られるが, 漁獲サイズに達するまでの殻長, 個体重量の解析値は概ね実測値を再現していることが分かる。

4. 資源動態に関する試算

山形水試実験漁場 (山形県鶴岡市) におけるエゾアワビ放流稚貝の再捕データ (本間・井岡, 1980) を用いて, 資源動態に関する解析を試みた。1977年5月に殻長20-45 mmのエゾアワビ稚貝を放流し, 1978年8月まで計8回再捕された放流貝について殻長組成が測定されている。再捕貝の殻長組成の時系列変化を図-6に示す。1977年5月における放流貝の殻長組成分布を初期値にして, 1978年8月まで資源動態に関する試算を行った。解析結果を図-7に示す。解析結果は実測値よりも成長を過大に評価する傾向が見られるが, 各殻長組成の時系列的な成長過程は概ね実測値を再現していると思われる。成長が過大評価になる理由として, ①前述した通り, 個体成長モデル自体が若干過大評価する傾向を持つこと, ②山形県沿岸域はエゾアワビ生息域の日本海側の南限に当たるため, 山形県沿岸域のエゾアワビ生物特性値が見当たらず, 岩手県沿岸域のエゾアワビ特性値を用いて解析したため, 山形県沿岸域におけるエゾアワビ

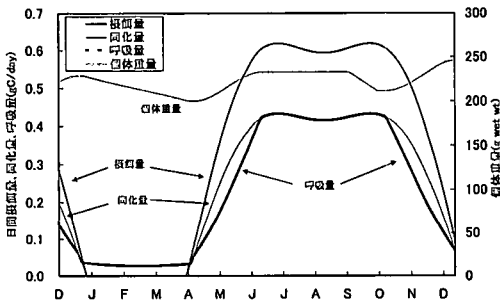


図-4 摂餌量, 同化量, 呼吸量, 個体重量の変化

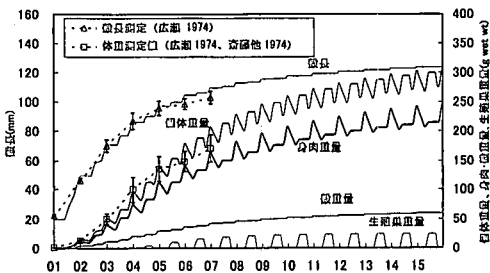


図-5 個体成長の解析値と実測値の比較

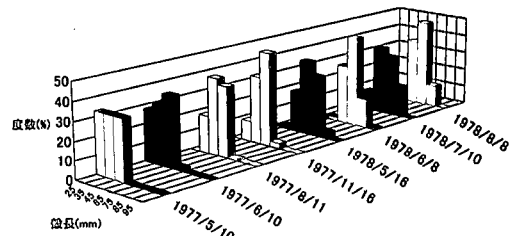


図-6 殻長組成の時系列変化 (実測値)

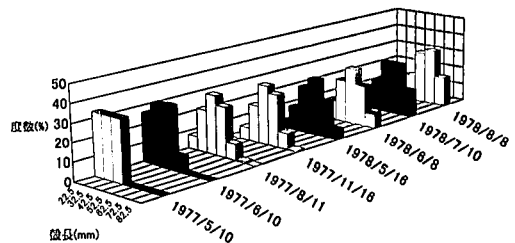


図-7 殻長組成の時系列変化 (解析値)

成長特性を十分表現しきれないためと考えられる。

5. 結 語

代謝を考慮した部位別成長を解析出来るエゾアワビ個体群動態モデルの構築に必要な日間摂餌率, 同化率, 摂餌時呼吸速度, 生殖巣同化率, 産卵期間, 日間減耗率等の算定法を提案した。個体群動態モデルを用いたエゾアワビの殻長や個体重量の季節(経年)変動に関する解析結果は, エゾアワビの生物特性を概ね表現していると思われる。但し, 解析結果の精度を上げるためには, 生物特性値や部位別の湿重量, 乾燥重量, 炭素量等体成分データ等, パラメータの収集整理, 拡充が重要となる。今後, 今回開発した個体群動態モデルに, 餌料海藻群落の物質生産, 摂餌による餌料海藻現存量の減少, 漁業(漁獲)管理のモデル化等, モデルの拡張を図る必要がある。

参 考 文 献

- 青山禎夫(1966): 青森県尻屋地先におけるエゾアワビについて II, 青森県水産試験場, 8 p.
- 猪野 峻(1943): アワビの摂餌と成長, 日本水産学会誌, Vol. 11, No. 5/6, pp. 171-174.
- 浮 永久・菊地省吾(1975): エゾアワビの酸素消費量と体重及び温度の関係, 東北水研研報, No. 35, pp. 73-84.
- 浮 永久(1990): アワビ類の繁殖生理と種苗生産の組立, アワビ類の種苗生産技術, (社)日本栽培漁業協会, pp. 1-92.
- 川崎保夫・本多正樹・太斎彰宏・松梨史郎(1996): アワビの成長と現存量予測モデルの開発, 電中研報告, U 96001, pp. 1-22.
- 菊地省吾・浮 永久(1974): アワビ属の採卵技術に関する研究, 東北水研研報, No. 33, pp. 69-78.
- 菊地省吾・浮 永久(1984): 植食動物密度の管理基準, マリン

ランチング計画昭和 58 年度 I-6 課題研究成果報告書, pp. 1-4.

- 斎藤勝男・元谷 怜・富田恭司・田嶋健一郎・河村一広・宮本建樹・滝 稔・西川信良・門間春博・磯貝辰彦・高野修悦・飯田 収(1974): 天売・焼尻両島のアワビ・ウニ類の生態, 北水試月報, Vol. 31, No. 8, pp. 1-42.
- 酒井誠一(1962): エゾアワビの生態学的研究 I, 日本水産学会誌, Vol. 28, No. 8, pp. 766-779.
- 増殖場造成指針作成委員会(1982): アワビ, 増殖場造成指針, pp. 55-160.
- 高橋清孝・雁部聡明・佐々木良(1987): 宮城県中部沿岸におけるエゾアワビの資源解析, 宮城県水産試験場研究報告, No. 12, pp. 42-60.
- 東京都水試(1992): フクトコブシの事業化試験, 平成 2 年度東京都水試事業報告, pp. 32-34.
- 広瀬敏夫(1953): 岩手県産エゾアワビ *Haliotis kamtschatkana* の生態について, 岩手県産鮑調査報告, No. 1, pp. 1-14.
- 広瀬敏夫(1974): 天然漁場におけるエゾアワビの成長について, 東北水研研報, No. 33, pp. 87-94.
- 本間仁一・井岡 徹(1980): アワビ大型種苗放流試験, 山形水試資料, No. 123, 14 p.
- 山崎 誠(1991): 飼育下におけるアワビ稚貝の摂餌量, 日本水産学会誌, Vol. 57, No. 5, pp. 865-867.
- Barkai R. and C. L. Griffiths (1988): An energy budget for the south african abalone, *Haliotis midae* linnaeus, J. Moll. Stud., No. 54, pp. 43-51.
- Donovan, D. and T. Carefoot (1998): Effect of activity on energy allocation in the northern abalone, *Haliotis kamtschakana*, J. Shellfish Research, Vol. 17, No. 3, pp. 729-736.
- Peck L. S., M. B. Culley and M. M. Helm (1987): A laboratory energy budget for the ormer *Haliotis tuberculata* L., J. exp. Mar. Biol. Ecol., No. 106, pp. 103-123.
- Yamasaki M. (1998): Energy budget of laboratory reared juvenile abalone, *Haliotis discus* and *Haliotis discus han-nai*, Bull. Tohoku natl. Fish. Res. Inst., No. 60, pp. 63-68.