

# 博士論文

磯焼け海域においてガンガゼの摂食圧が  
海藻群集に及ぼす影響に関する研究

(Studies on grazing effects of *Diadema setosum* on  
algal community in barren grounds)

平成 30 年 3 月

三重大学大学院生物資源学研究科

石川 達也

## 目次

序論	1
第一章 ガンガゼ類除去による磯焼けからの回復	
緒言	7
材料と方法	9
結果	14
考察	26
第二章 ガンガゼ個体密度が海藻群落に与える影響	
緒言	35
材料と方法	37
結果	40
考察	47
第三章 磯焼け海域におけるガンガゼ個体群の摂食圧の推定	
緒言	52
材料と方法	54
結果	59
考察	65
総合考察	70
要約	74
謝辞	76
参考文献	77

## 序論

藻場とは浅海域の岩礁・転石域において大型の海藻・海草が密に繁茂している場所、あるいはそれらの群落や群落内の動物を含めた群集のことをいう (Fig. 1)。藻場は沿岸域の一次生産の場、環境保全の場、有用魚介類などの生息場であり、海中景観や環境学習を提供する場でもある (水産庁 2015)。藻場はコンブ類からなる海中林やホンダワラ属 *Sargassum* 藻類からなるガラモ場、アマモ *Zostera marina* などの海産顕花植物で構成される海草藻場に代表される。藻場は高い一次生産力を有することが知られており、その生産力は熱帯雨林よりも高いとされる (谷口 1998)。そして、吉田ら (2010) は瀬戸内海において、藻場の面積とサザエ *Turbo sazae* やアワビ類、有用魚類などの漁獲量の間には正の相関があることを報告している。加えて、イセエビ *Panulirus japonicus* の稚エビや葉上動物などの生息場所や餌場としての機能を持つなど (山本ら 1999, 吉村ら 2015)、藻場は水産的にも生態系的にも重要である。



Fig. 1 Seaweed beds in Haidaura Bay.

近年、藻場は磯焼けにより、全国的に減少している (水産庁 2015)。磯焼けとは藻場が季節的消長や多少の経年変化の範囲を越えて著しく衰退または消失

して貧植生状態となる現象である(藤田 2002)。磯焼けが発生すると磯根資源の減少や枯渇を招き、沿岸漁業に大きな影響を及ぼすことが知られている(水産庁 2015)。磯焼けが発生する要因は様々で、高水温・貧栄養化などの環境変化、台風による攪乱、ウニ類や魚類などの植食性動物による食害、生活・産業排水の流入・養殖・河川改修・護岸整備による海域の汚濁や富栄養化、植食性動物の捕食者の乱獲、火山灰の堆積などといった要因が藻場を衰退させる(藤田 2002, 中山・新井 1999など)。国内では高水温(川尻ら 1981, Serisawa et al. 2004)や植食性魚類の食害(桐山ら 1999, 長谷川ら 2003)によってアラメ*Ecklonia bicyclis*やカジメ*E. cava*などによって形成される海中林が衰退した例などが報告されている。磯焼けは2015年頃までにほぼ全都道府県で報告されており、拡大傾向を示している(Fujita 2010, 水産庁 2015)。

磯焼けは一度、発生すると一般的に長期にわたり継続する特徴がある。磯焼けが持続する主な要因として高水温・低栄養などの海藻の生育に不適な環境条件に加え、ウニ類や魚類などの植食性動物による摂食圧などが挙げられる(富士 1999)。その中でもウニ類による摂食圧は磯焼けの持続要因として強く作用するとされる(Lawrence 1975)。ウニ類は岩礁生態系において重要な生態学的役割を持ち、海中林などの藻場を衰退させることが世界中で報告されている(藤田ら 2008, Filbee-Dexter and Scheibling 2014, Ling et al. 2015)。ウニ類の摂食圧が主要因となった磯焼けは、温帯域から熱帯域に至る広い海域で確認されており(Sammacco 1982, Fujita 2010, Sangil et al. 2014)、大規模なものは沿岸2900 kmに及ぶとされている(Moore and Miller 1983)。アメリカのアラスカ州西部においては、ウニ類の捕食者であるラッコ*Enhydra lutris*がシャチ*Orcinus orca*の捕食により減少し、ウニ類が増加し海中林が衰退した(Estes et al. 1998)。カナダのNova scotia沿岸においては、ウニ類の主な捕食者であったアメリカンロブスター

*Homarus americanus*が減少した結果、*Strongylocentrotus droebachiensis*が増加し、海中林が崩壊した (Breen and Mann 1976)。日本北部の日本海沿岸においては、キタムラサキウニ*Mesocentrotus nudus*やエゾバフンウニ*S. intermedius*の摂食圧により磯焼けが発生すると、水産的価値がある海藻・魚類・貝類が減少することが知られている (Fujita 1998)。

ウニ類が優占する磯焼け海域においてはウニ類を除去することで、海藻の被度や現存量が増加し藻場が回復することが知られており、吾妻ら (1997) は北海道日本海沿岸においてキタムラサキウニを継続的に除去することでサンゴモ平原から大型多年生海藻が優占する安定群落へと変化することを報告した。北日本ではキタムラサキウニ (吾妻ら 1997) , 東・南日本では、ムラサキウニ*Heliocidaris crassispina* (四井・前迫 1993, 田井野・細木 2011) , ガンガゼ類 (秋元ら 2008) などのウニ類を対象として、それらの除去による藻場再生が行われている。このように、ウニ類の摂食圧が主な持続要因となった海域では、ウニ類を除去することで藻場の再生が可能となる場合がある。

暖海性ウニ類である*Diadema*属には*D. antillarum*, *D. mexicanum*, *D. paucispinum*, アオスジガンガゼ*D. savignyi*, ガンガゼ*D. setosum*, *D. palmeri*, *D. africanum*, *D. clarki*の8種が含まれる (Mortensen 1940, Barker 1967, Rodriguez et al. 2013, Chow et al. 2016)。 *Diadema*属はLong-spined sea urchinと呼ばれ、ウニ類の中でも際立って長い棘を持つことが特徴であり、熱帯海域全域に広く分布している (Muthiga and McClanahan 2013)。日本国内ではガンガゼ, アオスジガンガゼ, *D. clarki*, *D. paucispinum*の4種が分布している (Chow et al. 2014)。 *Diadema*属ウニ類は大型藻類・海草等を食べる植食性とされているが (Lewis 1964), 雑食性のスカベンジャー, デトリタス食者でもあり (Randall et al. 1964, Rahman et al. 2012), 幅広い食性を示すことが知られている。

*Diadema*属による摂食圧はサンゴ礁生態系や藻場生態系に大きな影響を与えることが報告されている (Edmunds and Carpenter 2001, Muthiga and McClanahan 2013)。カリブ海では*D. antillarum*が造礁サンゴ類の競合相手となる海藻の被度を低く保つことで、造礁サンゴ類の生長や生残を促進するとされており (Idjadi et al. 2010), 1983–1984年に*D. antillarum*が大量死により減少した結果、海藻が増加し造礁サンゴ類と無節サンゴモ類が減少した (Carpenter 1990)。また、東大西洋のカナリア諸島において*D. africanum*は浅海植物性ベントスの群集構造に強い影響を持つとされ、その摂食圧によって海藻被度を低く維持しており (Tuya et al. 2004), *D. africanum*の密度が高くなると小型海藻の被度が低くなる負の相関関係が報告されている (Hernández et al. 2008)。

日本国内においては、エゾバフンウニ、キタムラサキウニ、バフンウニ *Hemicentrotus pulcherrimus*, アカウニ *Pseudocentrotus depressus*, ムラサキウニ, シラヒゲウニ *Tripneustes gratilla*の6種がウニ類における主要な漁獲対象とされている (Andrew et al. 2002)。磯焼け海域に生息するキタムラサキウニは身入りが悪いとされているが (吾妻ら 1996), 天然藻場への移植や肥育により、ウニ類の身入りを改善した研究結果も報告されている (町口ら 2012)。しかしながら、ガンガゼは他のウニ類と比較して可食部の遊離アミノ酸組成の苦味成分が多く、食用には一般的に不適であり、水産的な価値が低い (金子ら 2009, 高木ら 2014)。そのため、水産的に重要なキタムラサキウニなどと異なり、ガンガゼ類を継続的に漁獲・除去した例は少なく、知見も乏しい。また、日本においてはガンガゼ類が海藻群落に与える影響についての知見はほとんど報告されていない (道津ら 2002)。

三重県では*Diadema*属としてガンガゼと*D. clarki*が主に確認されている。ガンガゼは長く黒い棘と反口側の5つの白い点が特徴であり、紅海やアフリカ東海岸

から日本やオーストラリアまでのインド西太平洋に広く分布している (Lessios et al. 2001)。 *D. clarki* はこれまでガンガゼのシノニムとされ、日本国内ではアオスジガンガゼと混同されてきた。このため、形態的にアオスジガンガゼに酷似するが、間歩帯の青いY字模様の形などで区別でき、日本本州周辺海域で主に分布が確認されている (Chow et al. 2016)。これらガンガゼ類は三重県内では、伊勢湾口部以南の低潮線下の岩礁に生息している。近年、熊野灘沿岸ではガンガゼ類が増加したとされている (沖ら 2004)。ガンガゼ類は水産的価値が低いため、漁業対象種とされず、恒常的な磯焼けを継続させる要因の1つであると指摘されている (道津ら 2002)。

磯焼けによる藻場の消失は三重県内でも認められている。三重県 (2011) や環境庁 (1994) の調査によると、三重県内における藻場の面積は 1990 年には 8,279ha とされているが、2009, 2010 年度には 5,619ha まで減少したとされている。これは、1990 年と比べ、20 年間で 32.1% 減少したことを意味している。三重県尾鷲市は熊野灘に面し、急峻なリアス式海岸を持ち、尾鷲湾、賀田湾、九木浦、早田浦などの入り江が存在する (尾鷲市 2017)。このうち、尾鷲湾ではサガラメ *E. arborea* からなる海中林が見られる。サガラメは 1957–1962 年には尾鷲湾の中央部から湾口部にかけて群落を形成していたが、分布域が減少し 1976 年には湾口部のみとなった。尾鷲湾におけるサガラメ群落の衰退要因としては、魚類養殖による水質汚濁や火力発電所からの温排水等が挙げられている (前川・栗藤 1996)。一方、尾鷲湾須賀利地先、九木浦、早田浦、賀田湾ではホンダワラ科の褐藻が優占しているが、これらの湾の多くでは磯焼け (Fig. 2) が確認されている (倉島ら 1999, 阿部ら 2001, 倉島ら 2001)。早田浦において、磯焼けの発生要因の 1 つは魚類養殖による水質汚濁と考えられている (倉島ら 2001)。2002 年には魚類養殖が無くなったが、その後も磯焼けは持続していることから、早田

浦における磯焼けの主な持続要因として海域に優占するガンガゼと *D. clarki* の摂食圧が考えられている (尾鷲市 2004)。



Fig. 2 *Diadema*-dominated barren grounds in Kata Bay.

本研究は尾鷲市早田浦を主な研究海域とし、野外におけるガンガゼ類除去試験およびガンガゼ個体群の殻径組成および個体密度の調査、ケージを用いた野外実験に加え、ガンガゼの水槽飼育実験を行った。第一章では早田浦のガンガゼ類が優占する磯焼け海域において、継続的なガンガゼ類除去による磯焼けからの回復と除去効果を評価した。第二章では、ケージを用いてガンガゼの個体密度を人為的にコントロールした野外実験を行い、異なるガンガゼ密度が海藻群集に与える影響を明らかにすることを試みた。第三章では水槽飼育実験で異なる水温条件やガンガゼの殻径がガンガゼの摂食量に与える影響を評価し、野外におけるガンガゼ個体群の殻径組成および個体密度と組み合わせることで、磯焼け海域におけるガンガゼ個体群の摂食圧を推定した。これらの結果から、ガンガゼ類が海藻群集に与える影響を多面的に明らかにし、ガンガゼ類除去による藻場再生が可能かを検証することを目的とした。

## 第一章：ガンガゼ類除去による磯焼けからの回復

### 緒言

磯焼けが持続する大きな要因の一つとしてウニ類による摂食圧が挙げられる。ウニ類の摂食圧により海藻が減少することは古くから海外で知られており、ウニ類が優占する磯焼け海域においてはウニ類の除去により海藻の被度および現存量が増加することが報告されている (Sammarco 1982, McClanahan et al. 1996, Idjadi et al. 2010 など)。

日本国内においても、ウニ類が優占する磯焼け海域から、ウニ類を除去することで磯焼けから回復した例が報告されている (吾妻ら 1997, 川井ら 2002, 田井野ら 2007, 秋元ら 2008 など)。田井野ら (2007) は磯焼け海域からタワシウニ *Echinostrephus aciculatus*, ナガウニ類, ムラサキウニを短期的に除去し, 秋元ら (2008) はガンガゼ類を 1 回のみ除去した。これらの研究では, 対象区域内のほぼ全てのウニ類を短期的にのみ除去することで, 一時的に海藻は増加したが, 再加入・侵入したウニ類により再び海藻が減少した (田井野ら 2007, 秋元ら 2008)。これに対し, 吾妻ら (1997) はキタムラサキウニを継続的に除去することにより, サンゴモ平原から大型多年生海藻が優占する安定群落へ移行することを報告している。これらの報告から, 磯焼けの持続要因となるウニ類を継続的に除去することで藻場の再生が可能と考えられる。しかしながら, ガンガゼ類については継続的に除去した例は少ない。

三重県尾鷲市の早田浦では魚類養殖による海水汚濁が主な要因とされる磯焼けが発生し (倉島ら 2001), 2002 年に魚類養殖が無くなったことで, 発生要因である海水汚濁は取り除かれた。しかし, その後も磯焼けは持続したことから, 磯焼け海域に優占していたガンガゼや *D. clarki* といったガンガゼ類の摂食圧が

磯焼けの主な持続要因であると考えられている（尾鷲市 2004）。そのため、尾鷲漁業協同組合早田支所や地域住民、三重大学ダイビングサークル等が早田地区再生協議会を組織し、2010年よりガンガゼ類除去による藻場再生事業を開始した。

*Diadema* 属ウニ類の摂食圧は海藻植生に大きな影響を与え（Lessios 1988, Tuya et al. 2005, Muthiga and McClanahan 2013）、海藻の被度や現存量だけでなく、種数も減少させることが実験的に報告されている（道津ら 2002）。従って、*Diadema* 属ウニ類が優占する磯焼け海域においては、除去により摂食圧が減少すると海藻の被度と種数が増加すると考えられる。しかしながら、ガンガゼ類などのウニ類除去による磯焼け対策の研究では、主に水産的な価値が高い大型の樹冠構成種であるホンダワラ類やコンブ類を調査対象としていることから（四井・前迫 1993, 吾妻ら 1997, 田井野ら 2011）、小型海藻も含めた種組成がどのように変化するかはほとんど知られていない。しかし、小型海藻もイセエビの稚エビやヨコエビ類やワレカラ類といった葉上動物の生息場所や餌場としての機能を持つことが知られており（山本ら 1999, 吉村ら 2015）、藻場の回復をより正確に評価するためには樹冠構成種だけでなく小型海藻も含めた総出現種を対象とした調査を行うことが必要である。

本章では早田浦の磯焼けの持続要因をガンガゼ類による摂食圧と考え、ガンガゼ類が優占する磯焼け海域において、継続的なガンガゼ類除去による藻場の再生過程を調査し、ガンガゼ除去の効果を評価することを目的とした。同時に、早田浦内 10 地点において 2014 年に海藻植生の調査を行い、1999 年（倉島ら 2001）と 2004 年（石川ら 2017）の調査結果と比較することにより、ガンガゼ類除去による磯焼け状態からの藻場の回復過程を検証し、その前後にわたる海藻植生の長期変化を明らかにすることを試みた。

## 材料と方法

### 1. 研究海域

本研究は三重県南部尾鷲市の早田浦で行った (Fig. 3)。早田浦 (北緯33°59', 東経136°15') は、湾口部が太平洋に開き、湾奥部に向けて湾曲し狭まった形状を有している。湾口部ではホンダワラ科の海藻を中心とした藻場が存在するのに対し、湾奥部は植生が貧弱であった (倉島ら 2014)。磯焼けが認められた湾奥部の転石地帯 (倉島ら 2014) に実験区 A区 (約50 m×200 m), B区 (約50 m×120 m), C区 (約50 m×140 m) を設け、各実験区に40–45 mの調査ライン1本を設定した (Fig. 3)。A区とB区の間にはウニ防除網 (高さ1 m, 長さ50 m, 目合い1.5 cm) を設置し、実験区間でガンガゼ類が移動しないようにした。C区と他の2区間の基質は砂礫であることから、岩の隙間などを好むガンガゼ類は移動しないと考え、防除網は設置しなかった。

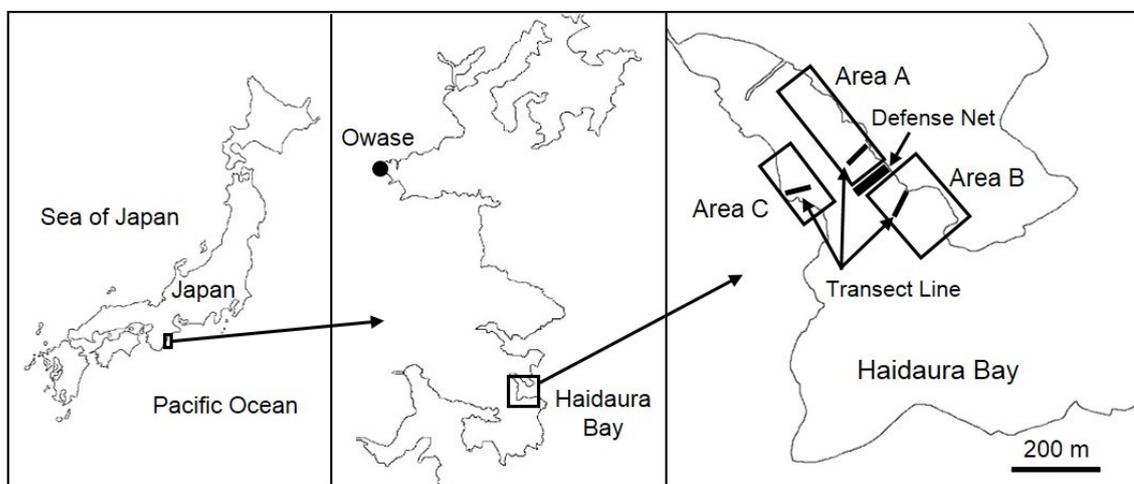


Fig. 3 Map of the study area and sample transects in Haidaura Bay.

### 2. 水温・水中光量子量の測定

自記記録温度計 (Onset 社, UTBI-001) を A 区の調査ラインの岸から 20 m 地点に設置し、2011 年 3 月から 2017 年 6 月までの水温を 10 分間隔で連続記録

し、一日の平均水温を求めた。しかしながら、2012年3月から2012年12月および2016年12月から2017年6月の間は温度計の不調により、水温の記録が行えなかったことから、2016年12月から2017年6月については、A区内に設置した別の自記記録温度計により15分間隔で連続記録された水温データを用いた。また、2012年6月にデータロガー（LI-COR社、LI-1000）と光量子センサー（LI-COR社、LI192SA）を用い、湾の中央部で水深1mごとに光量子束密度を測定して海水の吸光係数を求めた。吸光係数は統計ソフトR Ver. 3.1.0により Lambert-Beer の法則から計算した。

### 3. ガンガゼ類の除去

早田浦では、ガンガゼと*D. clarki*の2種の*Diadema*属ウニ類が混生していた。両種は外見が酷似し、水中での識別は困難であるため、ガンガゼ類として扱った。早田浦ではガンガゼ類以外にムラサキウニやナガウニ類などが生息していたが、これらウニ類については除去を行わなかった。A区は2010年3月から2012年12月の期間に3ヶ月に1回程度、2012年12月以降は1年に1回程度の頻度で計18回、ガンガゼ類を除去した（Table 1）。B区は同期間中に計11回除去を行った。C区は実験開始から2012年3月までの間はガンガゼ類を除去せず、2012年3月から2017年3月の間に計11回、ガンガゼ類を除去した。除去は潜水と船上からの採捕により行い、視認できた個体を除去した。潜水ではステンレス製の除去棒（Fig. 4）でガンガゼ類の殻を破壊し、船上からはタモやヤスを用いて除去した。B区については潜水による除去のみを行い、A区とC区は潜水と船上からの除去を行った。除去1回あたりの平均人数と隻数はスクーバ潜水が7.5人、素潜りが2.4人、漁船が15.9隻であった。スクーバ潜水と素潜りによる除去数は各自が記録し、除去終了後に集計した。船上からの採捕による除去数は、全漁船の合計採捕重量を無作為

抽出したガンガゼ300個体の平均重量で除することにより推定した。

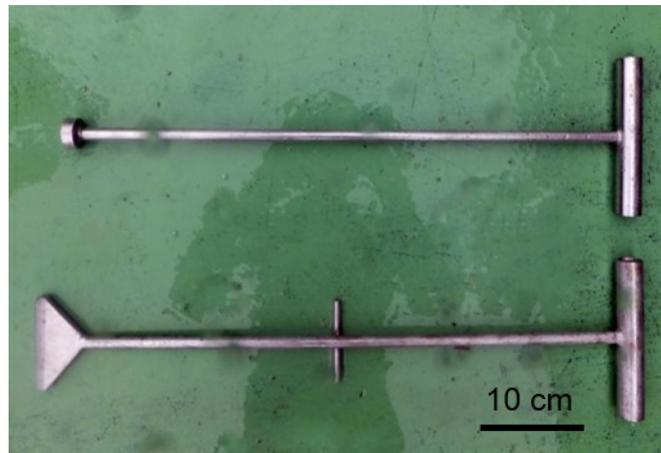


Fig. 4 Two types of *Diadema* crusting rod made from stainless steel.

除去効率は除去作業ごとにガンガゼ類の除去数を所要時間×人数で除することで求めた。また、2010年2月から2012年2月のスクーバ潜水による除去効率とガンガゼ類密度の関係を以下の式により近似した。

$$V=V_{max} \cdot \tanh(\rho/\rho_{sat})$$

ここでは、 $V$ =除去効率、 $V_{max}$ =最大除去効率、 $\rho$ =ガンガゼ類密度、 $\rho_{sat}$ =除去効率が飽和に達するガンガゼ類密度である。統計ソフト R Ver. 3.1.0 を用いた非線形最小二乗法により、この近似式から最大除去効率および飽和ガンガゼ類密度を求めた。

#### 4. 除去区内の海藻の種組成・被度とウニ類の密度の調査

2009年12月から2017年6月の期間に計25回、スクーバ潜水で海藻とウニ類の調査を行った。調査ライン上にメジャーを引き、5m間隔で1m×1mのコドラートを設置した。コドラート内の海藻の種ならびにその被度とガンガゼ類およびその他ウニ類の個体数を目視によって測定した。各調査ライン上の全コドラ

ート内の海藻の被度，ガンガゼ類・ウニ類の個体数を平均し，各実験区の海藻被度，ガンガゼ類・ウニ類の密度とした。早田浦で主な藻場であるガラモ場を構成するホンダワラ類については，各調査ライン上の全コドラートについてホンダワラ類が出現したコドラートの割合を出現頻度として評価した。なお，無節サンゴモ類は海藻の被度には含めなかった。

## 5. 海藻植生調査

倉島ら（2001）によって定められた調査地点 10 地点において，2014 年 5 月 21，22 日に海藻植生調査を行った（Fig. 5）。各調査地点をボートで周り，潮間帯から水深約 3 m の範囲に存在する海藻を素潜りで採集した。各調査地点における調査範囲は，約 50 m×50 m とした。無節サンゴモ類は採集ならびに野外での種同定が困難であったため，無節サンゴモ類として有無を記録した。採集した海藻は研究室に持ち帰り種を同定し，押し葉標本を作製した。同時に湾全体の磯焼け域と藻場の分布域についても目視調査を行った。藻場は樹冠構成種に応じて，ヤツマタモク *S. patens*，ヨレモクモドキ *S. yamamotoi* などのホンダワラ類によるガラモ場とアントクメ *E. radicata* などの一年生コンブ目藻場に区分した。海藻の生育状況から判断して大型褐藻や小型海藻が著しく少なく，無節サンゴモ類が優占する海域を磯焼け域とした。過去に同様の調査が行われている 1999 年（倉島ら 2001）と 2004 年（石川ら 2017）のデータを比較分析に用いた。

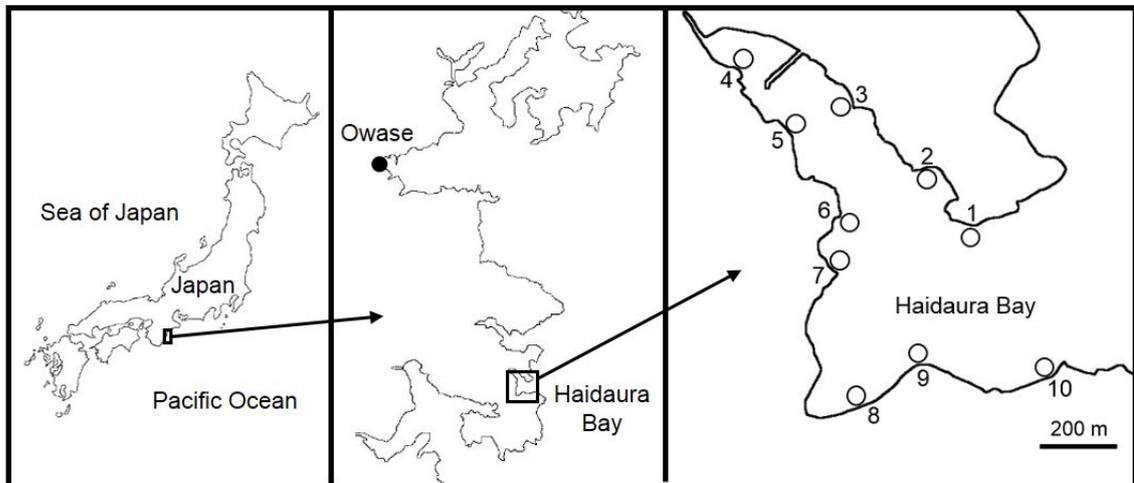


Fig. 5 Maps of the study sites in Haidaura Bay.

1999 年，2004 年，2014 年の各調査地点間の海藻の種組成の類似度を示す Jaccard 指数を算出し，NMDS（非計量多次元尺度法）により調査地点を二次元平面上にプロットし，グルーピングを行った。これらの解析には統計ソフト R Ver. 3.1.0, Package vegan (vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0–10. 2013; <http://CARN.R-project.org/package=vegan>) を用いた。

調査年ごとに，海藻相の寒暖指数を表す LFD 指数を求めた。LFD 指数は値が高いほど海藻相が暖海性であることを示す。出現した褐藻のコンブ目 Laminariales, ヒバマタ目 Fucales, アミジグサ目 Dictyotales を対象として，LFD 指数の算出方法や海藻の区分けは田中（1997）に従い，下記の式で求めた。

$$LFD = (W \times 1 + H \times 2) / (C + W + H) \quad (0 \leq LFD \leq 2)$$

C : 寒帯性種数, W : 温帯性種数, H : 熱帯性種数

## 結果

### 1. 水温・相対光強度

早田浦の2011年3月から2017年6月の日平均水温の変化を Fig. 6 に示した。最低日平均水温は2013年3月11日の13.8°C、最高日平均水温は2013年8月18日の28.8°Cであった。また、湾中央部の2012年6月の海水の吸光係数は0.28であった。

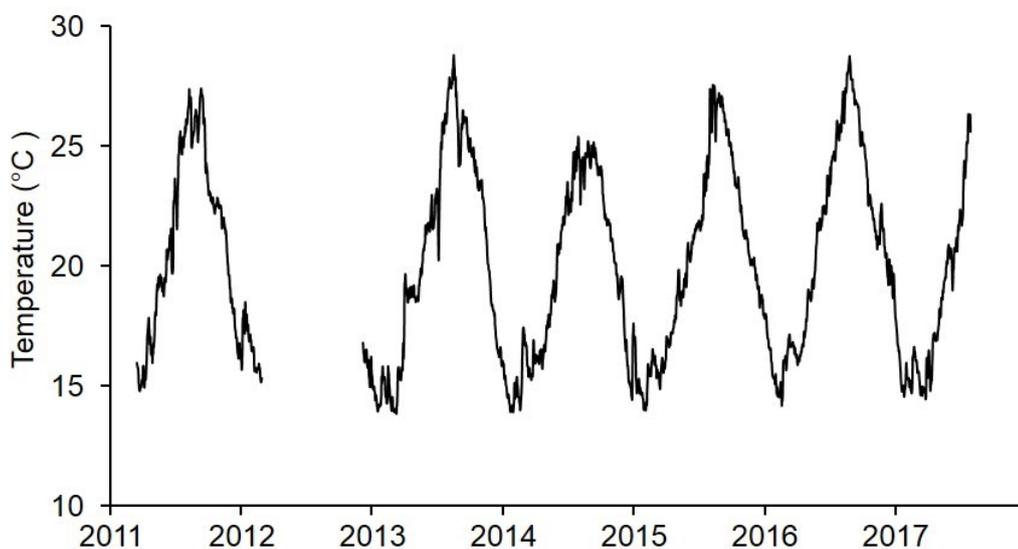


Fig. 6 Change in the average daily water temperature in Haidaura Bay.

### 2. ガンガゼ類除去

実験区別・方法別のガンガゼ類の除去数と除去効率を Table 1 に示した。A 区は計 18 回の除去により計 84,955 個体、B 区は 11 回の除去により計 32,760 個体のガンガゼ類を除去した。C 区は 2012 年 3 月から計 11 回の除去により計 16,586 個体のガンガゼを除去した。A 区の平均除去効率はスクーバ潜水で 8.7 ind./min, 素潜りで 5.1 ind./min, 船上採捕で 0.9 ind./min となり、スクーバ潜水による除去効率が最も高かった。他の実験区でも、スクーバ潜水、素潜り、船上採捕の順で除去効率が高かった。A 区における 2010 年 2 月から 2012 年 3 月までのスクー

バ潜水の平均除去効率は 7.1–27.3 ind./min であり，2012 年 6 月–2017 年 3 月の平均除去効率は 0.7–7.3 ind./min であった。期間の後半で平均除去効率が低くなる傾向がみられた。

2010 年 2 月から 2012 年 2 月のスクーバ潜水によるガンガゼ類の除去効率とガンガゼ類密度の関係を Fig. 7 に示した。除去効率が飽和に達するガンガゼ類密度 1.9 ind./m<sup>2</sup> 以下では，ガンガゼ類密度の増加に伴い除去効率が上昇した。最大除去効率は 18.3 ind./min であった。

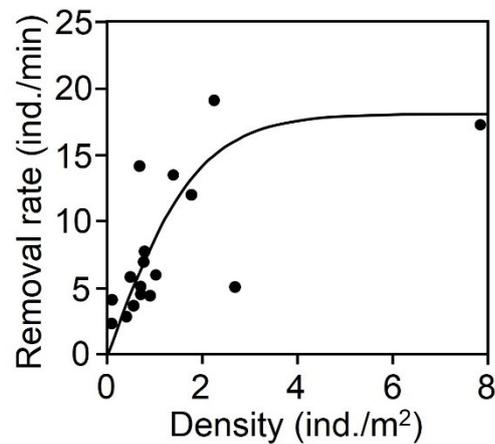


Fig. 7 Non-linear regression between mean *Diadema* density and mean *Diadema* removal rate.

### 3. 海藻の種組成ならびに被度とウニ類の密度

各実験区のガンガゼ類・ウニ類の密度，海藻被度を Fig. 8 に示した。A 区のガンガゼ類密度は調査開始時の 2009 年 12 月が 8.8 ind./m<sup>2</sup>，2010 年 3 月に最大の 9.8 ind./m<sup>2</sup> となり，2010 年 8 月から A 区のガンガゼ類密度は低下し，0–2.7 ind./m<sup>2</sup> の間を推移した。B 区のガンガゼ類密度は 2009 年 12 月に最大の 4.0 ind./m<sup>2</sup> となり，その後は 0–2.0 ind./m<sup>2</sup> の間を推移した。C 区のガンガゼ類密度は 2009 年 12 月に 2.0 ind./m<sup>2</sup> となり，その後は 0–3.6 ind./m<sup>2</sup> の間を推移した。また，2009 年 12 月に A 区と B 区で確認されたウニ類は全てガンガゼ類であった。A 区では

2011年12月までの間、B区では2011年3月までの間に、確認されたウニ類はほぼ全てガンガゼ類であったが、その後、ムラサキウニやナガウニ類などのガンガゼ類以外のウニ類の割合が増加した。ウニ類全体に占めるガンガゼ類の割合は、A区では2009年12月では100%であったが、2017年6月には17.9%まで低下した。B区ではガンガゼ類の割合は、2009年12月では100%であったが、2017年6月には14.3%まで低下した。C区では2017年6月にコシダカウニ *Mespilia*

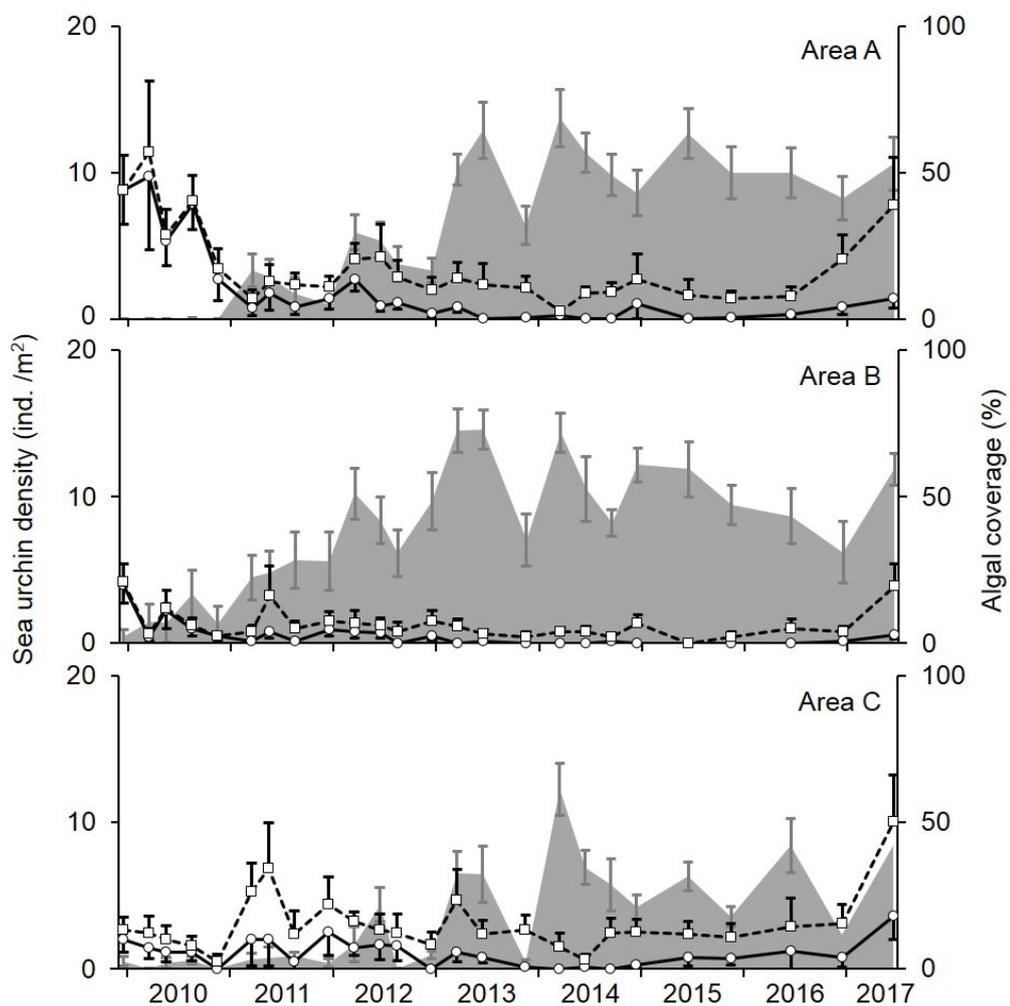


Fig. 8 Changes in mean sea urchin density (including *Diadema* spp., open squares), mean *Diadema* spp. density (open circles), mean algal coverage (shaded areas) in each experimental area. Error bars show SE.

*globulus* が 5.8 ind./m<sup>2</sup> 確認され、ウニ類密度は 10.0 ind./m<sup>2</sup> に増加した。A 区では 2009 年 12 月から 2010 年 12 月までの期間、直立海藻は見られなかったが、2010 年 12 月以降は海藻被度が増加し、2014 年 3 月に最大の 68.6% となった。B 区の海藻被度は 2009 年 12 月に 2.3% であり、その後増加する傾向がみられ 2013 年 6 月に最大の 73.0% になった。C 区の海藻被度は、2009 年 12 月で 2.6% となり、2014 年 3 月に最大被度の 61.4% となった。

ガンガゼ類除去の効果による藻場の再生状況を Fig. 9 に示した。Fig. 9 は B 区調査ラインの岸から 5 m 地点の同じ地点を同じ角度で撮影し比較したものである。2010 年 3 月では直立海藻がほとんど見られず、岩肌を無節サンゴモが優占していた。それに対して、2012 年 12 月では、ヒラネジモク *S. okamurae* やヨレモクモドキなどのホンダワラ類やウミウチワ *Padina arborescens* などの直立海藻が繁茂しており、ほとんど岩肌を確認することができない状態であった。さらに約 1 年が経過した 2013 年 11 月ではホンダワラ類が伸長し、密な藻場が再生された。

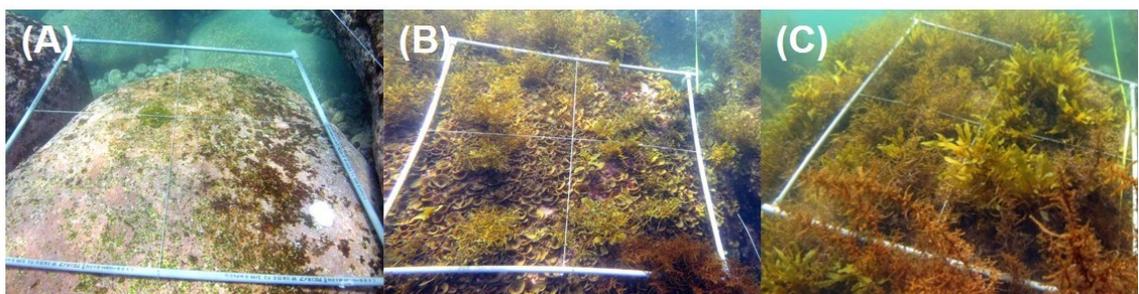


Fig. 9 Recovery of seaweed beds in Area B. (A) March 2013 (B) December 2012 (C) November 2013

#### 4. ホンダワラ類の出現頻度

各実験区のホンダワラ類の出現頻度の変化を Fig. 10 に示した。A 区ではキレバモク *S. alternato-pinnatum*, マジリモク *S. carpophyllum*, コブクロモク *S.*

*crispifolium*, アカモク *S. horneri*, トゲモク *S. micracanthum*, タマナシモク *S. nipponicum*, ヒラネジモク, ヤツマタモク, マメタワラ *S. piluliferum*, ヨレモクモドキ, エンドウモク *S. yendoi* の 11 種が, B 区ではキレバモク, マジリモク, イソモク *S. hemiphyllum*, トゲモク, ヒラネジモク, ヤツマタモク, フクレミモク *S. salicifolioides*, ヨレモクモドキの 8 種が, C 区ではキレバモク, イソモク, トゲモク, フクレミモク, タマナシモク, ヒラネジモクの 6 種がホンダワラ類として出現した。A 区では 2011 年 3 月までホンダワラ類は全く確認できなかったが, 2011 年 5 月から確認されるようになった。A 区のホンダワラ類の出現頻度は 2011 年 11 月から 2012 年 12 月の間に著しく増加し, 2012 年 8 月以降は 30.0–81.8%の間で推移した。B 区では調査開始の 2009 年 12 月時点でホンダワラ類が確認され, 2012 年 12 月に 100 %となり, それ以降は 66.7–100.0%の間で推移した。C 区では当初, ホンダワラ類は見られなかったが, 2011 年 8 月から見られるようになり, 出現頻度は 2012 年 9 月まで 0–10%の間を推移したが, 2012 年 12 月に 44.4%となり, それ以降は 0–44.4%で推移した。

## 5. 海藻植生調査

早田浦における磯焼け域, ガラモ場, および 1 年生コンブ目群落の分布範囲を Fig. 11 に示した。1999 年から 2014 年の間を通してサガラメやカジメなどの多年生コンブ目は確認されなかった。1999 年では湾口部に位置する St. 1, 6–10 周辺ではガラモ場やアントクメによる 1 年生コンブ目群落がみられ, 湾奥部の St. 2–5 周辺でガンガゼ類が優占する磯焼け海域が確認された (倉島ら 2001)。魚類養殖が無くなった 2004 年では 1999 年と比較して藻場や磯焼け域の分布に大きな変化は見られず, 湾奥部の磯焼けは持続していた (石川ら 2017)。ガンガ

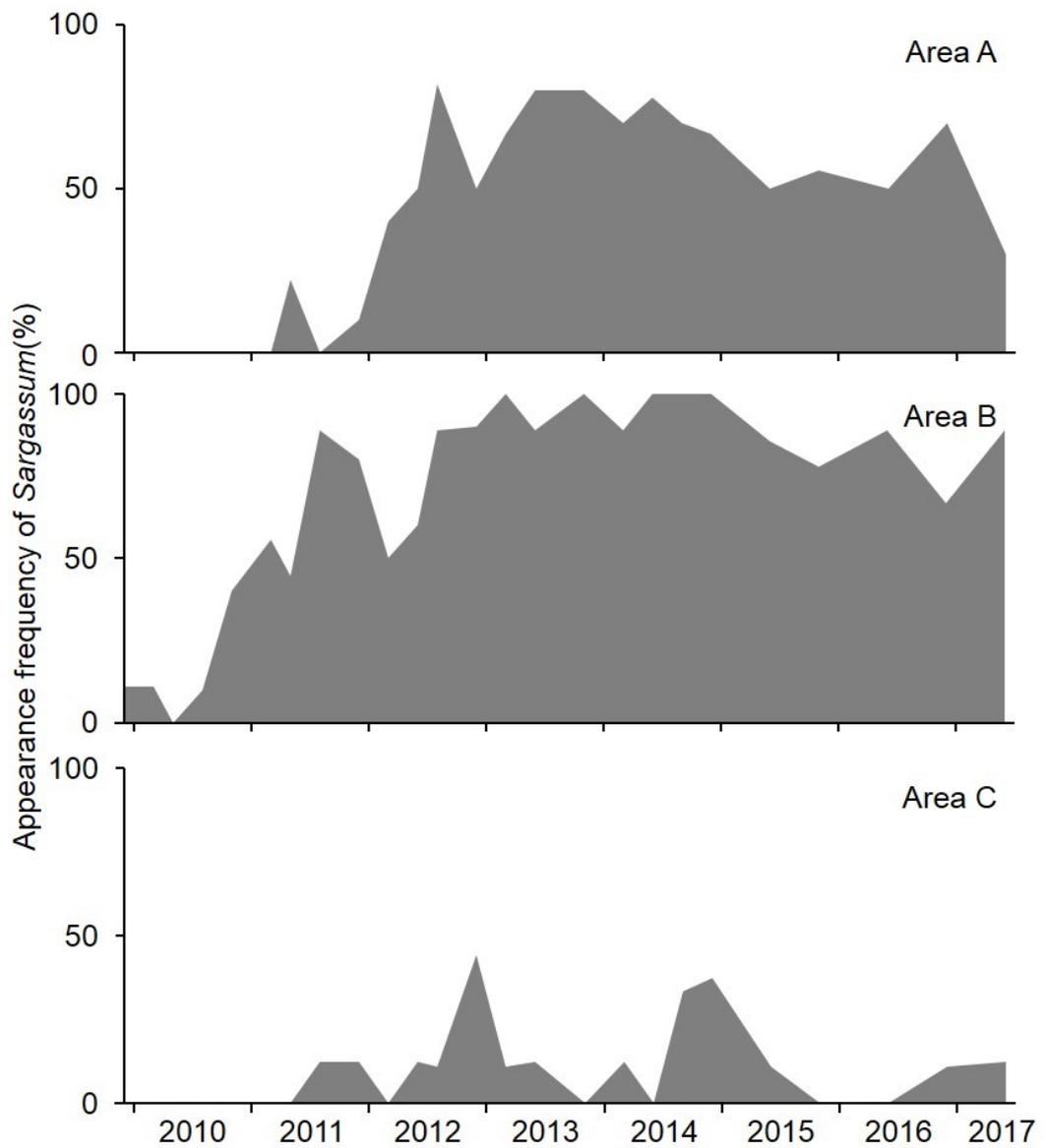


Fig. 10 Change in appearance frequency of *Sargassum* in each experimental area.

ゼ類除去後の 2014 年の St.1, 6-10 周辺では 1999 年および 2004 年と同じく藻場が確認された。しかし、湾奥部の St. 2, 3, 5 周辺では磯焼け海域がガラモ場に変化していた。

各調査年の調査地点ごとの緑藻，褐藻，紅藻の種数を Fig. 12 に示した。いず

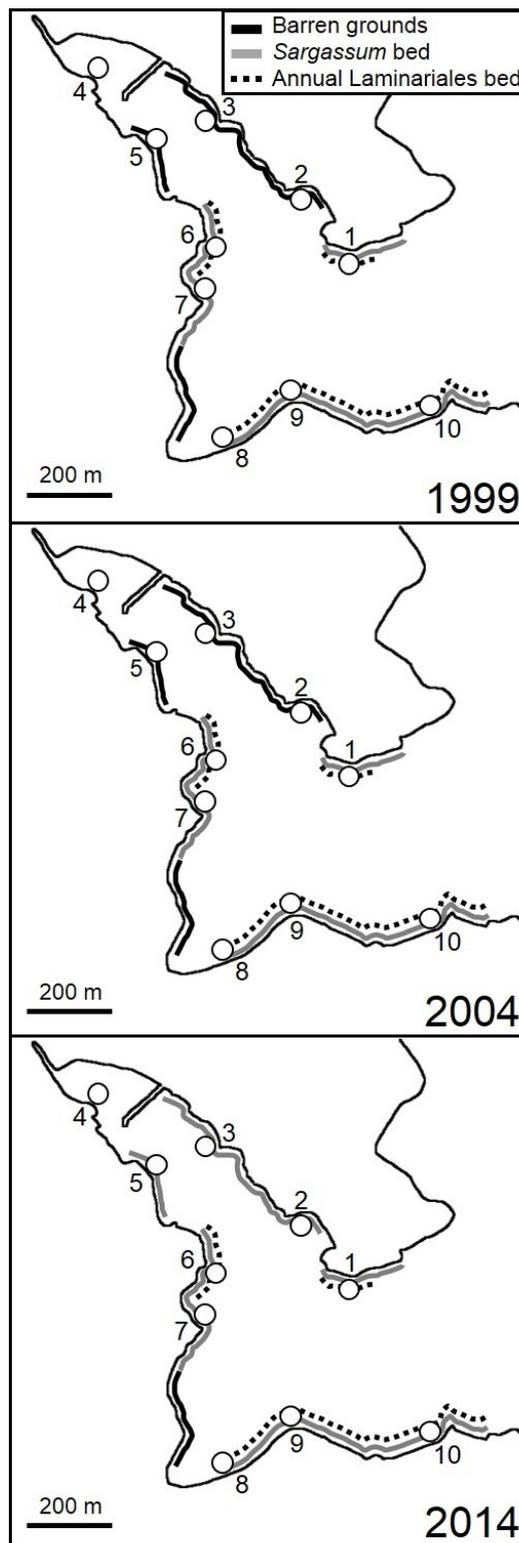


Fig. 11 Distributions of seaweed beds and barren grounds in Haidaura Bay in 1999 (Kurashima et al. 2001), 2004 (Ishikawa et al. 2017) and 2014.

れの調査年においても、海藻種数は湾口部に位置する St.1, 6-10 で多く、湾奥部の St. 2-5 で少ない傾向が見られた。2014 年の St. 3 を除き、いずれの調査地点でも紅藻の種数が最も多かった。St. 8 で 1999 年から 2004 年にかけて紅藻が 19 種増加したことを除き、1999 年から 2014 年の間を通して St. 1, 6-10 では、種数の変化はあまり見られなかった。1999 年から 2004 年にかけて湾口部 St. 1, 6-10 に出現した 81 種のうち 70.4%の 57 種が両年で共通し、2004 年から 2014 年に出現した 91 種のうち 70.3%の 64 種が両年で共通して認められた。St. 2, 4, 5 の海藻種数は、1999 年はそれぞれ 6 種, 9 種, 7 種, 魚類養殖廃業後の 2004 年は 14 種, 10 種, 8 種で変化は小さかったが、ガンガゼ類除去後の 2014 年では 36 種, 23 種, 28 種と大きく増加していた。1999 年と 2004 年では無節サンゴモ類のみが確認された St.3 においては 2014 年では 27 種に増加していた。湾奥部の St. 2-5 においては、スギノリ目 Gigartinales が 1999 年で 8 種, 2004 年で 6 種確認されたが、2014 年では 31 種に、アミジグサ目は 1999 年で確認されず、2004 年では 1 種であったが、2014 年では 6 種に増加していた。

年ごとに全調査地点で確認された総種数を Fig. 13, 種リストを Table 2 に示した。1999 年から 2014 年の間を通して確認された総種数は 110 種で、緑藻は 5 目 13 種, 褐藻は 4 目 30 種, 紅藻は 8 目 67 種であった。全ての年で紅藻, 褐藻, 緑藻の順で種数が多かった。1999 年では緑藻 7 種, 褐藻 14 種, 紅藻 48 種, 2004 年では緑藻 9 種, 褐藻 17 種, 紅藻 47 種であり、1999 年と 2004 年では総種数及び、緑藻, 褐藻, 紅藻の割合に大きな変化はみられなかった。St. 2, 3, 5 周辺でガンガゼ類が除去された後の 2014 年では緑藻 12 種, 褐藻 29 種, 紅藻 59 種と総種数および緑藻, 褐藻, 紅藻の全てで種数が増加した。全調査年で共通して確認された種数は緑藻 7 種, 褐藻 12 種, 紅藻 38 種であった。1999 年と 2004 年で共通して確認された種は緑藻 7 種, 褐藻 12 種, 紅藻 40 種, 1999 年と 2014 年では

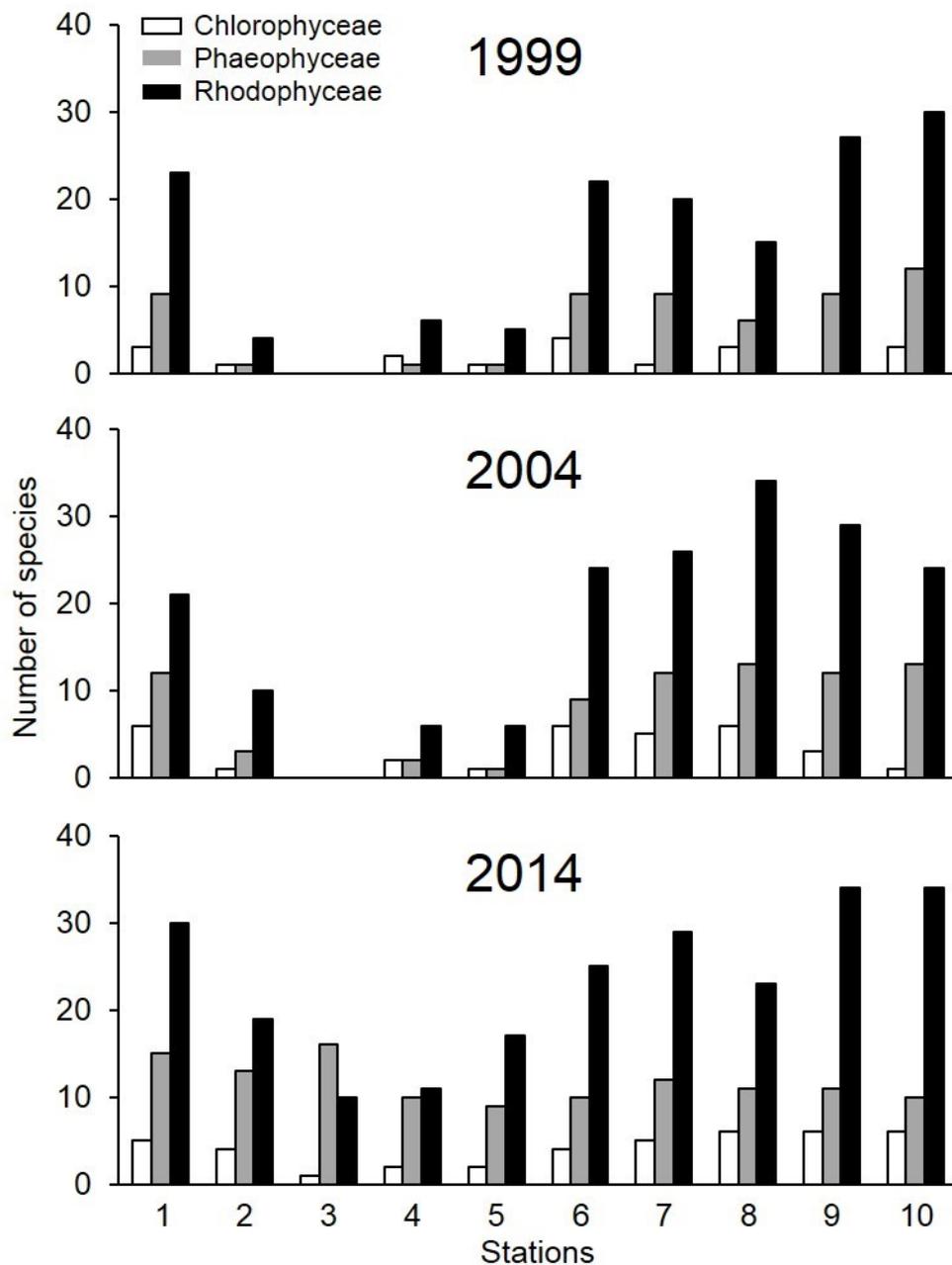


Fig. 12 The number of algal species of Ulvophyceae, Phaeophyceae and Rhodophyceae collected at each station in 1999 (Kurashima et al. 2001), 2004 (Ishikawa et al. 2017) and 2014.

緑藻 7 種, 褐藻 14 種, 紅藻 42 種, 2004 年と 2014 年では緑藻 8 種, 褐藻 16 種, 紅藻 43 種であった。また, 早田浦で主要な藻場であるガラモ場を構成するホン

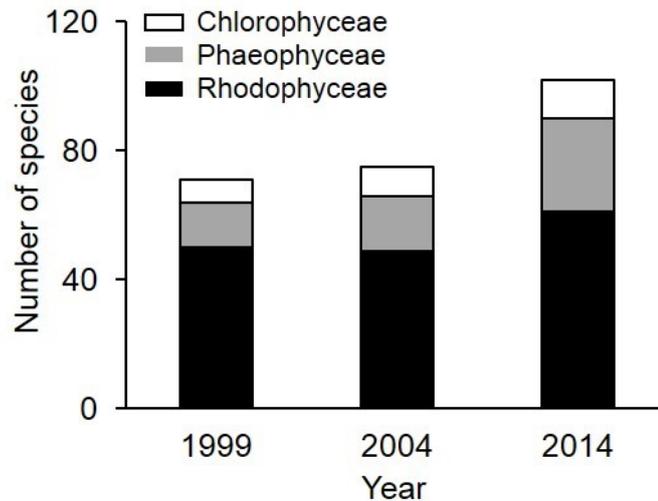


Fig. 13 Number of total algal species observed in 1999 (Kurashima et al. 2001), 2004 (Ishikawa et al. 2017) and 2014.

ダワラ属の出現種は 1999 年ではヒジキ *S. fusiforme*, トゲモク, ヒラネジモクの 3 種のみであったが, 2004 年では 5 種, 2014 年では 14 種であった。2014 年にはキレバモクやマジリモクなどの亜熱帯性ホンダワラ類が湾奥部で認められた。

LFD 指数の算出に用いたコンブ目, ヒバマタ目, アミジグサ目海藻の各調査年における出現総種数を Table 3 に示した。コンブ目の寒帯性種は研究期間を通して, 生育が確認されなかった。コンブ目の温帯性種では, カジメ科のアントクメが全調査年を通して見られ, チガイソ科のヒロメ *Undaria undarioides* が 2014 年にのみ確認された。尾鷲市沿岸には, ヒバマタ目ではキレバモクやマジリモクといった熱帯性の *Sargassum* 亜属の種とトゲモクやヨレモクモドキといった温帯性の *Sargassum* 亜属以外の種が生息している。早田浦では両亜属とも 1999 年から 2014 年にかけて種数が増加した。特に *Sargassum* 亜属については 1999 年には確認されなかったが, 2004 年に 1 種, 2014 年に 6 種が確認された。増加した *Sargassum* 亜属はヒイラギモク *S. ilicifolium* が St. 7 で確認されたのを除き, 湾

奥部の St. 2-5 にのみ生育していた。アミジグサ *Dictyota dichotoma* やウミウチワなどのアミジグサ目については温帯性種、熱帯性種ともに種数に大きな変化はみられなかった。これらの種から算出した LFD 指数は 1999 年と 2004 年は 1.31 で同じ値であった。しかし、2014 年の LFD 指数は 1.41 と増加し、過去と比較して熱帯性種の増加を示唆する値を示した。

各年の各調査地点間の種組成の Jaccard 指数によるグルーピングを Fig. 14 に示した。本研究の調査地点は、無節サンゴモ類以外が確認されなかった 1999 年と 2004 年の St. 3 が含まれる「磯焼けグループ」、無節サンゴモ類が優占し、目視調査で磯焼け海域と判断されたが、それ以外の海藻も確認された 1999 年と 2004 年の St. 2, 4, 5 が含まれる「貧植生グループ」、その他が含まれる「藻場グループ」の 3 つにグルーピングされた。St. 2, 4, 5 は 1999 年と 2004 年は貧植生グループに分類されていたが、除去後の 2014 年には藻場グループに含まれていた。同様に 1999 年と 2004 年に磯焼けグループであった St. 3 は 2014 年に藻場グループに含まれた。湾口部の St. 1, 6-10 については全年で藻場グループに含まれ、2014 年の調査地点は全て藻場グループに含まれた。

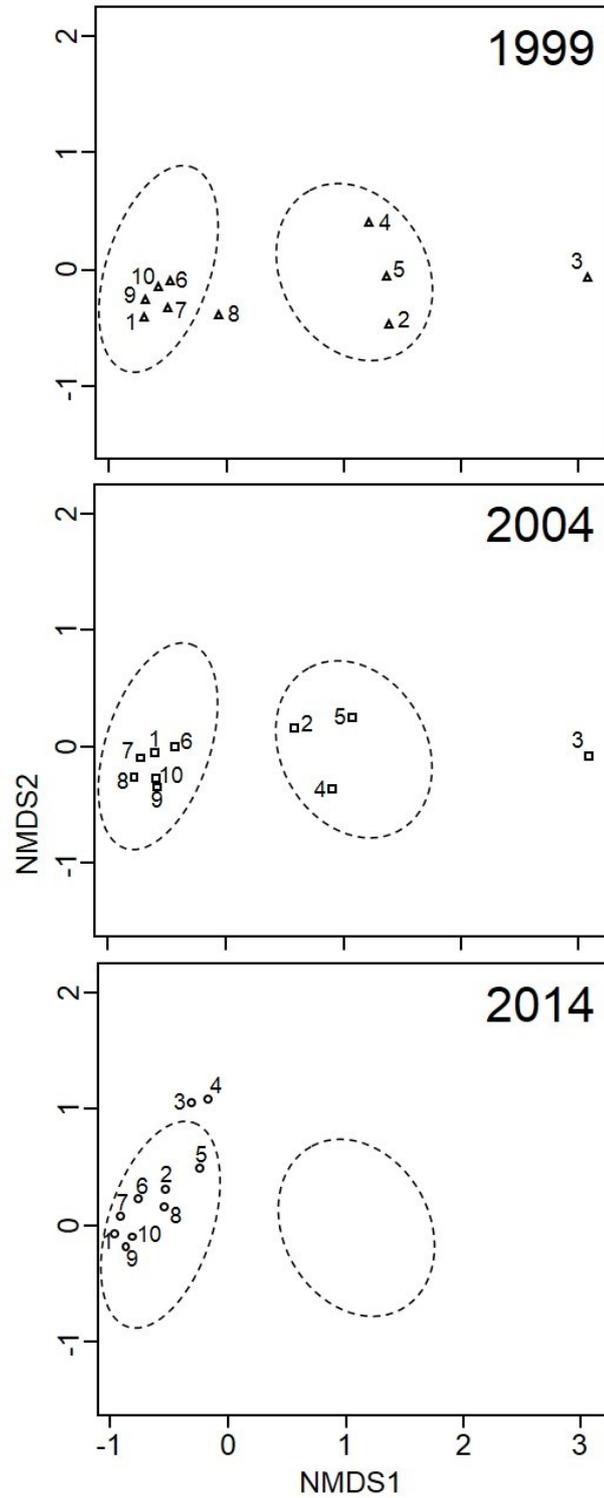


Fig. 14 Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination, using Jaccard index of species compositions of seaweeds at each study sites in 1999, 2004 and 2014.

## 考察

磯焼けには発生要因と持続要因があるとされている(水産庁 2015)。発生要因としては魚類による食害(桐山ら 1999, 増田ら 2000), 高水温(川尻ら 1981, Serisawa et al. 2004) や水質の汚濁, それらの複合的な作用(Lessios et al. 2001, 藤田 2002) などがあり, 持続要因としては発生要因が継続的に作用することに加えてウニ類による食害などが挙げられている(四井・前迫 1993, 吾妻ら 1997, 田井野・細木 2011 など)。早田浦では, 湾奥部の磯焼けの発生要因の1つとして魚類養殖による水質汚濁があげられている(倉島ら 2001)。しかしながら, 磯焼け域と判断された調査地点においては, 湾内の魚類養殖廃業後の2004年以降も磯焼けと貧植生の状況が変わらなかったことから, 水質汚濁は磯焼けの持続要因ではないと考えられた。カリブ海において *D. antillarum* は最も重要な植食動物とされ(Lessios et al. 2001), その摂食圧によって藻類やサンゴの被度が制御されている(Lessios 1988, Levitan 1988, Carpenter 1990, Idjadi et al. 2010)。カナリア諸島においては *D. africanum* が直立海藻の生育を制限し, 同諸島沿岸域の広大な磯焼けの主要因と報告されている(Tuya et al. 2004, Hernández et al. 2008, Sangil et al. 2012)。本研究を行った早田浦の湾央から湾奥部では1999年と2004年に磯焼けが確認されていたが, 湾口部にはホンダワラ科の海藻を中心とした藻場が広がり, 海藻植生は豊かであった(倉島ら 2001)。早田浦の吸光係数は0.28で一般的な沿岸水の吸光係数の範囲内であった(有賀 1973)。また, ホンダワラ類が生息する海域の夏季最高水温は27–28°Cと報告されており(須藤 1992, 原口ら 2005), 早田浦の最高日平均水温が28.8°Cであり, 水温についてもホンダワラ類の生育に支障は無いと考えられる。これらのことから, 早田浦の磯焼けの持続要因は水温や光・基質などの環境条件でなく, ガンガゼ類による摂食圧が主要因と予想された。本研究の結果, 早田浦ではガンガゼ類除去後の2014年の調査で藻

場の再生が確認されたことから、早田浦の磯焼けの主な持続要因はガンガゼによる摂食圧と考えられる。

磯焼けから藻場が再生するための条件の1つとして、磯焼け海域に高密度に生息するウニ類の大量死 (Lessios 1988, Levitan 1988) ないしは、人為的除去 (吾妻ら 1977, 秋元ら 2008 など) によるウニ類の摂食圧の低下が挙げられる。これまでに、ウニ類の摂食圧が主な持続要因である磯焼け海域で、ウニ類を除去した研究はいくつか報告されている (田井野ら 2007, 秋元ら 2008 など)。これらの研究では、短期間に対象区域内のほぼ全てのウニ類を除去することにより、一時的に海藻は増加したものの、ウニ類の再加入・侵入により再び海藻は減少した。一方、本研究では8年間にわたり対象区域内のガンガゼ類を継続的に除去することで、ガンガゼ類の密度が低下し、海藻が安定的に増加した。また、本研究ではガンガゼ類密度が約  $2 \text{ ind./m}^2$  以下になると海藻の被度が増加した。海藻植生調査においてもガンガゼ類除去が行われた St. 2, 3, 5 周辺においては2014年にガラモ場の回復が確認された。これらのことから、対象区域内のウニ類を完全に除去する必要はなく、継続的な除去でその密度を低く維持することが重要であると考えられる。

A区では除去開始から10ヶ月の間は直立海藻が全く見られず、ホンダワラ類は2011年11月までの23ヶ月間、ほとんど見られなかった。一方、B区では除去前からホンダワラ類が見られ、直立海藻の被度の増加もA区と比べ早かった。A区は除去開始時におけるガンガゼ類密度が  $8.8 \text{ ind./m}^2$  と高く、2010年12月までガンガゼ類密度が高かった。それに対して、B区は除去開始時におけるガンガゼ類密度が  $4.0 \text{ ind./m}^2$  であったが、2010年3月には  $0.7 \text{ ind./m}^2$  まで下がり、A区と比較してガンガゼ類密度の低下は早かった。このことから、初期のガンガゼ類密度の違いが、海藻被度の増加速度に影響を与えたと考えられる。このように、

初期のウニ類密度・海藻の植生や藻場のタイプ（海中林・ガラモ場）により、ウニ類の除去を継続すべき期間が異なる可能性がある。ウニ類除去による磯焼け海域を回復させる場合、1年という短い期間では効果が出ない場合も考えられ、長期的に除去を行う必要があると思われる。

一般的に行われているウニ類除去は大きく分けて、タモやヤスを用いた船上からの採捕、カゴによる捕獲、潜水による採捕の3種類があげられる（道津ら 2012, 水産庁 2015）。本研究ではガンガゼ類の除去効率はスクーバ潜水による除去が最も高かった。夜行性であるガンガゼ類は昼間、岩の隙間にいることが多い（Muthiga and McClanahan 2013）。そのため、船上からの採捕による完全な視認・除去が困難である。それに対して、スクーバ潜水では岩の隙間にいるガンガゼ類の視認・除去が容易であるため、除去効率が高かったと考えられる。従って、ガンガゼ類の除去にはスクーバ潜水による除去が効率的といえる。しかし、船上からの採捕は漁業者が簡単に行えるというメリットがある。また、除去期間の後半になるほど除去方法に関わらず除去効率は低くなった。これは、ガンガゼ類が減少するとガンガゼ類を探す時間が長くなるためと考えられた。本研究ではライン調査によりガンガゼ類密度を調査したが、除去効率からもガンガゼ類密度の推定は可能と考えられる。

湾奥部の St.2-5 では、1999年と2004年の海藻種数は少なく、磯焼けもしくは貧植生グループとされたが、2014年には藻場グループになった。これは、1999年以前に湾奥部で発生し2004年まで持続していた早田浦の磯焼け海域が、ガンガゼ類の密度低下に伴う摂食圧の減少により藻場に変化したことを示している。湾口部の St. 1, 6-10 については1999年、2004年、2014年における海藻の出現種数や種組成の変化が小さく、Jaccard 指数によるグルーピングでも藻場グループに分類された。これらの地点では、磯焼けは見られず藻場が維持されている。そ

の理由としては、養殖場から離れているため水質汚濁の影響を受けにくかったことに加え、湾口部に位置することから、外海からの波浪の影響でガンガゼ類の個体密度が低く抑えられたこと（Hernández et al. 2008）が推察される。これらのことから、ガンガゼ類除去は除去が行われた湾奥部の海藻種数を大きく増加させたが、除去前から藻場であった湾口部の種数には大きな影響を与えなかったと考えられた。

Hernández et al. (2008) は *D. africanum* の個体密度が 2 ind./m<sup>2</sup> より高くなれば直立海藻が劇的に減少し、6.5 ind./m<sup>2</sup> 以上で直立海藻が生育できないことを報告している。St. 3 周辺の除去区ではガンガゼ除去前の 2010 年 12 月でガンガゼ類個体密度が 8.8 ind./m<sup>2</sup>、St. 2 付近の除去区では 4.0 ind./m<sup>2</sup> であった。1999 年と 2004 年には、ガンガゼ類の密度は調査されていないが、両年とも St. 3 では無節サンゴモ類しか確認されなかったのは、他の調査地点と比較してガンガゼ類の密度が高かったためと考えられる。このように、ガンガゼ類の摂食圧が持続要因となった磯焼け海域においては、ガンガゼ類の個体密度によって生育する海藻の多様性が異なると推察される。

高密度に生息するガンガゼの摂食圧が海藻の種数を減少させることは実験的に報告されており（道津 2002）、ガンガゼ類を除去することで海藻の被度だけでなく種数も増加すると考えられる。早田浦におけるガンガゼ類除去では、実験区内のライン調査で海藻の種数の増加が認められた。海藻植生調査においても、ガンガゼ類除去が行われた St. 2, 3, 5 においては、1999 年、2004 年と比較して、除去後の 2014 年では藻場構成する大型褐藻や小型海藻の種数が大きく増加した。

ガンガゼ類除去後の 2014 年では 1999 年、2004 年と比較して緑藻、褐藻、紅藻の全てで種数が増加した。その中でも褐藻のホンダワラ属藻類が 1999 年で 3 種、2004 年で 5 種、2014 年で 14 種と大きく増加した。2014 年には、温帯性の

ヨレモクモドキ、マメタワラ、アカモク、エンドウモクに加えて、キレバモクやマジリモク、フクレミモクなどの亜熱帯性ホンダワラ類は確認された。八谷ら(2012)は亜熱帯性ホンダワラ類は温帯性種と比較して付着器からの再生能力が高いことから、ウニ類の摂食圧が高い環境下での生育に適応している可能性を示唆している。そのため、除去開始直後では、食害に比較的強い亜熱帯性ホンダワラ類の種数が増加しやすいと推察される。一方で早田浦では、温帯性、亜熱帯性に関わらずホンダワラ類が、1999年と2004年に見られなかった湾奥部で2014年に確認された。この理由として、ガンガゼ類の除去によりガンガゼ類の摂食圧が低下し、ホンダワラ類が生育できる環境が確保されたことが、ホンダワラ類の種数の増加に大きく寄与したと考えられる。

早田浦では亜熱帯性ホンダワラ類が出現したことで種数だけでなく、LFD指数も1999年と2004年の1.31から2014年の1.41まで増加した。Haraguchi and Sekida (2008)は高知県沿岸において、水温の上昇が温帯性ホンダワラ類の減少と亜熱帯性ホンダワラ類の増加に寄与したことを報告し、水温上昇による磯焼けは亜熱帯性種の移入を容易にすることを示唆している。早田浦においては1999年から2014年にかけて連続的な水温の記録がないため、亜熱帯性ホンダワラ類の増加に水温の上昇がどれほど寄与したかは不明であるが、LFD指数をみる限りでは早田浦の海藻相は暖海的にシフトしたと考えられる。

本章では、ガンガゼ類の摂食圧が主要因の磯焼け海域において、ガンガゼ類を除去することで藻場を再生できることが実証された。加えて、同一地点の海藻植生を長期的に調査・比較することで、ガンガゼ類除去による藻場が回復過程を明らかにした。ガンガゼ類の摂食圧が主な持続要因である磯焼け海域において、ガンガゼ類除去を行うことで藻場構成種のホンダワラ類だけでなく多様な小型海藻が増加することが本研究の結果により明らかとなった。

第一章のFig. 11–14, Table 2, 3および本文の一部は公益社団法人日本水産学会が出版した下記論文より転載したものである。

石川達也・戸瀬太貴・阿部真比古・岩尾豊紀・森田晃央・前川行幸・倉島彰

2017. 三重県早田浦におけるガンガゼ除去に伴う海藻植生の変化. 日本水産学会誌 83: 599–606.

Table 1 Number of removed *Diadema* spp. and operating time (minute) in the experimental areas of Haidaura Bay

Date	Area A (removed number/operating time)			Area B (removed number/operating time)		Area C (removed number/operating time)		
	SCUBA	Skin Diving	Boat	SCUBA	Skin Diving	SCUBA	Skin Diving	Boat
2010	Feb. 27	—	—	7200/2880	12754/500	—	—	—
	May 22	—	—	14100/3990	2864/150	1877/210	—	—
	Aug. 29	5150/270	1900/300	4200/3780	2482/420	343/120	—	—
	Nov. 27	9482/450	—	—	2073/360	—	—	—
2011	Mar. 19	7267/550	830/100	3000/3000	468/200	—	—	—
	July 23	7473/625	—	—	—	—	—	—
	Aug. 30	1820/240	600/120	1200/3990	—	—	—	—
2012	Mar. 10	3802/360	—	1800/2268	—	—	—	1200/1512
	June 02	2770/550	—	1500/2400	2861/560	150/200	—	900/400
	July 20	2506/540	—	—	3223/720	—	—	—
	Sep. 01	1807/480	250/180	525/1560	—	—	2466/240	20/30
	Dec. 08	1265/450	—	655/2490	1734/480	—	—	635/2040
2013	Nov. 30	624/300	—	1080/3780	—	—	2010/500	—
2014	Mar. 20	—	—	—	—	—	2126/560	—
	Sep. 03	193/270	—	252/3080	—	—	—	42/210
2015	Mar. 14	—	—	133/1680	890/200	—	—	67/840
	Sep. 03	—	—	67/1800	261/80	—	—	100/540
2016	Mar. 12	—	—	39/3780	—	—	—	—
	Sep. 2	580/80	—	525/2040	—	—	110/40	530/360
2017	Mar. 9	—	—	—	780/100	—	770/100	—
	Total	45099/5165	3580/700	36276/42518	30390/4370	2370/530	7482/1440	1592/1540
								7512/12892

Table 2 List of seaweeds collected in Haidaura Bay

	1999	2004	2014		1999	2004	2014
Ulvophyceae				<i>Corallina</i> sp.			○
Phaeophilales				<i>Jania</i> sp.			○
<i>Ulva conglobata</i>	○	○	○	<i>Lithophyllum okamurae</i>	○	○	○
<i>Ulva pertusa</i>	○	○	○	Non-articulated coralline algae	○	○	○
<i>Ulva</i> sp.			○	Gelidiales			
<i>Umbraulva japonica</i>		○	○	<i>Gelidiophycus freshwateri</i>		○	○
Cladophorales				<i>Gelidium crinale</i>	○	○	
<i>Microdictyon japonicum</i>			○	<i>Gelidium elegans</i>	○	○	○
<i>Chaetomorpha crassa</i>	○	○	○	<i>Gelidium japonicum</i>			○
<i>Cladophora</i> sp.			○	<i>Pterocladia tenuis</i>	○	○	○
Siphonocladales				Bonnemaisoniales			
<i>Boodlea coacta</i>			○	<i>Asparagopsis taxiformis</i>	○	○	○
<i>Valonica macrophysa</i>			○	<i>Delisea japonica</i>	○	○	○
Caulerpales				Gigartinales			
<i>Caulerpa brachypus</i>	○	○	○	<i>Tylotus lichenoides</i>	○	○	○
<i>Caulerpa chemnitzia</i>	○	○	○	<i>Dudresnaya japonica</i>			○
<i>Caulerpa okamurae</i>	○	○	○	<i>Gloiopeltis furcata</i>	○		○
Codiales				<i>Gloiopeltis tenax</i>			○
<i>Codium cylindricum</i>			○	<i>Chondracanthus intermedius</i>	○	○	○
<i>Codium fragile</i>		○		<i>Chondracanthus tenellus</i>	○	○	○
<i>Codium intricatum</i>	○	○	○	<i>Chondrus ocellatus</i>	○	○	○
<i>Codium</i> sp.			○	<i>Chondrus verrucosus</i>	○	○	○
Phaeophyceae				<i>Grateloupia angusta</i>	○	○	○
Dictyotales				<i>Grateloupia asiatica</i>	○	○	○
<i>Dictyopteris pacifica</i>	○		○	<i>Grateloupia chiangii</i>	○		○
<i>Dictyopteris prolifera</i>	○	○	○	<i>Grateloupia elliptica</i>	○	○	○
<i>Dictyopteris nudulata</i>	○	○	○	<i>Grateloupia lanceolata</i>	○	○	○
<i>Dictyota dichotoma</i>	○	○	○	<i>Grateloupia livida</i>	○		○
<i>Dictyota divaricata</i>	○	○	○	<i>Glateloupia sparsa</i>			○
<i>Distromium decumbens</i>			○	<i>Glateloupia</i> sp.			○
<i>Pachydictyon coriaceum</i>		○		<i>Polyopes polyideoides</i>			○
<i>Padina arborescens</i>	○	○	○	<i>Polyopes prolifer</i>	○	○	○
<i>Rugulopteryx okamurae</i>	○	○	○	<i>Prionitis crispata</i>	○	○	○
<i>Spatoglossum crassum</i>	○	○	○	<i>Hypnea japonica</i>	○	○	○
<i>Spatoglossum latum</i>		○	○	<i>Hypnea variabilis</i>	○	○	○
<i>Zonaria diesingiana</i>	○	○	○	<i>Hypnea</i> spp.	○	○	○
Scytosiphonales				<i>Callophyllis adhaerens</i>	○	○	○
<i>Colpomenia sinuosa</i>	○	○	○	<i>Callophyllis japonica</i>			○
<i>Hydroclathrus clathratus</i>			○	<i>Kallymenia perforata</i>		○	○
Laminariales				<i>Ahnfeltiopsis concinna</i>	○		○
<i>Undaria undarioides</i>			○	<i>Ahnfeltiopsis flabelliformis</i>	○	○	○
<i>Ecklonia radicata</i>	○	○	○	<i>Ahnfeltiopsis okamurae</i>	○	○	○
Fucales				<i>Plocamium telfairiae</i>	○	○	○
<i>Sargassum alternato-pinnatum</i>			○	<i>Portieria hornemannii</i>	○	○	○
<i>Sargassum carpophyllum</i>			○	<i>Portieria japonica</i>	○		○
<i>Sargassum fusiforme</i>	○		○	<i>Schizymenia dubyi</i>		○	○
<i>Sargassum hemiphyllum</i>		○	○	<i>Meristotheca papulosa</i>	○	○	○
<i>Sargassum hornei</i>			○	Gracilariales			
<i>Sargassum ilicifolium</i>		○	○	<i>Gracilaria incurvata</i>	○		○
<i>Sargassum micracanthum</i>	○	○	○	<i>Gracilaria parvispora</i>			○
<i>Sargassum nipponicum</i>			○	<i>Gracilaria textorii</i>	○	○	○
<i>Sargassum okamurae</i>	○	○	○	Rhodymeniales			
<i>Sargassum patens</i>		○	○	<i>Champia bifida</i>			○
<i>Sargassum piluliferum</i>			○	<i>Champia parvula</i>	○	○	○
<i>Sargassum salicifolioides</i>			○	<i>Lomentaria catenata</i>	○	○	○
<i>Sargassum yamamotoi</i>			○	Ceramiales			
<i>Sargassum yendoi</i>			○	<i>Ceramium paniculatum</i>	○		
Rhodophyceae				<i>Ceramium</i> sp.			○
Nemaliales				<i>Acrosorium venulosum</i>			○
<i>Actinotrichia fragilis</i>			○	<i>Acrosorium</i> sp.			○
<i>Dichotomaria falcata</i>		○		<i>Martensia jejuensis</i>	○	○	○
<i>Tricleocarpa jejuensis</i>	○	○	○	<i>Chondria crassicaulis</i>	○	○	○
<i>Scinaia japonica</i>	○	○	○	<i>Chondrophycus undulatus</i>	○	○	○
Corallinales				<i>Laurencia brongniartii</i>		○	○
<i>Amphiroa anceps</i>	○	○	○	<i>Laurencia okamurae</i>	○	○	○
<i>Amphiroa zonata</i>	○	○	○	<i>Laurencia pinnata</i>			○
<i>Amphiroa misakiensis</i>		○		<i>Laurencia</i> spp.	○	○	○
<i>Corallina aberrans</i>	○	○	○	<i>Neosiphonia savatieri</i>			○
<i>Corallina crassissima</i>	○	○	○	<i>Palisada intermedia</i>	○	○	○
<i>Corallina officinalis</i>	○	○		<i>Polysiphonia fragilis</i>	○		
<i>Corallina pilulifera</i>		○	○	Number of species	69	73	100

Table 3 Number of species classified according to distribution of taxonomical groups in cold, warm and hot sea waters of Laminariales, Fucales and Dictyotales in each year

	Laminariales	1999	2004	2014	Fucales	1999	2004	2014	Dictyotales	1999	2004	2014
Cold												
Warm	Alariaceae				Fuaceae				Dictyotaceae			
	<i>Undaria</i>	0	0	1	<i>Sargassum</i>	3	4	8	<i>Dictyopteris</i>	3	2	3
	Lessoniaceae				(except subgenus				<i>Pachydictyon</i>	0	1	0
	<i>Ecklonia</i>	1	1	1	<i>Sargassum</i> )				<i>Rugulopteryx</i>	1	1	1
									<i>Spatoglossum</i>	1	2	2
Hot												
					Fuaceae				Dictyotaceae			
					<i>Sargassum</i>	0	1	6	Other than above	4	4	5
					(subgenus							
					<i>Sargassum</i> )							

## 第二章：ガンガゼの個体密度が海藻群集に与える影響

### 緒言

第一章のガンガゼ類除去試験ではガンガゼ類の個体密度が約 2 ind./m<sup>2</sup> 以下になると海藻群落が回復し、ガンガゼ類の摂食圧が主要因となった磯焼け海域ではガンガゼ類を除去するだけで藻場が再生できることが実証された。しかし、長期的な除去において、ガンガゼ類の密度低下により除去効率も低下したことから、磯焼け海域から全てのガンガゼ類を除去することは困難と考えられる。加えて、ガンガゼヤドリニナ *Echineulima robusta* やガンガゼカクレエビ *Tuleariocaris zanzibarica*, *Pulicicochlea fusca* などガンガゼ類に特異的に寄生する生物も確認されていることから (Ponder and Gooding 1978, Warén 1980, 毎原・鈴木 1993), 生態系への影響を最小限にするためにもガンガゼ類の除去は最低限に抑えることが求められる。しかしながら、第一章では野外において継続的な除去を行ったためガンガゼ類の密度は一定ではなく、海藻が生育可能なガンガゼ類密度の閾値を明らかにすることはできなかった。この閾値を明らかにすることで、ガンガゼ類除去による藻場再生の際、どの密度まで除去を行えば良いかの指標が得られると考えられる。

藻場とウニ類が優占する磯焼け域は対極的な安定状態であり、それぞれの状態の維持においては様々な生態学的機構が働くとされる (Filbee-Dexter and Scheibling 2014)。ウニ類が優占する磯焼けは長期間にわたって継続することが多く、優占するウニ類の大量死ないしは人為的除去・漁獲により個体密度が大きく低下する際に藻場へのシフトが生じることが報告されている (吾妻ら 1997, Lessios 1988, Levitan 1988 など)。海中林とウニ類が優占する磯焼けは安定的であるが、ウニ類密度が一定の閾値に達すると劇的に対極状態へのシフトが起こる

とされている (Filbee-Dexter and Scheibling 2014)。つまり、藻場とウニ類が優占する磯焼けの間では、互いのシフトにおいて、ウニ類密度の明確な閾値が存在することが考えられる。

ウニ類が優占する磯焼けから藻場にシフトするガンガゼ個体密度、つまり海藻が生育可能なガンガゼ個体密度の閾値を明らかにするには、ガンガゼの密度を一定に保つ必要がある。そこで、野外に設置したケージを用いることでガンガゼの密度を一定に保つことを考えた。ケージを用いた野外実験は複雑な生態系における種間の相互作用を評価する際によく用いられており (Castro and Huber 2000)、ウニ類と海藻の間の生物相間相互作用についても実験例が報告されている (Carpenter 1981, 道津ら 2002, Alves et al. 2003, Jessen and Wild 2013)。これまでに、Alves et al. (2003) が大西洋北東に位置する Madeira Island の *D. antillarum* が優占する岩礁域で、ケージを用いて *D. antillarum* を排除した実験を行っており、道津ら (2002) は日本の長崎県においてホンダワラ類が着生した転石を敷き詰めたケージを設置し、ガンガゼの有無による海藻植生を比較した実験を行っている。これらの実験ではウニ類がないケージで海藻被度などの増加が報告されている (Alves et al. 2003, 道津ら 2002)。しかし、ガンガゼの密度を段階的に変化させた条件で、海藻植生や被度がどのように変化するかを調べた例は存在しない。

そこで、本研究ではケージを用いてガンガゼの個体密度を段階的にコントロールし、実験区内で海藻群集がどのように変化するかを調べた。これにより、ガンガゼ個体密度が海藻被度・現存量だけでなく、藻場の主要な構成種であるホンダワラ類に与える生態的影響と、海藻が生育可能なガンガゼの個体密度の閾値を解明することを試みた。そして、藻場の再生が可能なガンガゼ個体密度の指標を求めることで、効率的なガンガゼ類除去による藻場再生の確立を目的とした。

## 材料と方法

### 1. 研究海域

本研究は Fig. 15 で示した三重県南部尾鷲市の早田浦(北緯 33°59', 東経 136°15')で行った。早田浦は湾中央から湾口のやや広い部分と湾奥の細い部分からなる湾である。先行研究により, 早田浦では湾口部がホンダワラ類やアントクメからなる藻場, 湾奥部が磯焼け域であることが明らかにされている(倉島ら 2001)。その中でも磯焼け域であった湾奥部北岸では, 2010 年からのガンガゼ類除去による藻場再生活動により, 磯焼けから回復しつつある。早田浦の湾奥部北岸の実験地点は岸から約 20 m までは転石地帯であり, それ以降の砂泥底にはウニ類が蟻集しない。そのため, 岸から 20 m 以上離れた地点で本研究を行った。

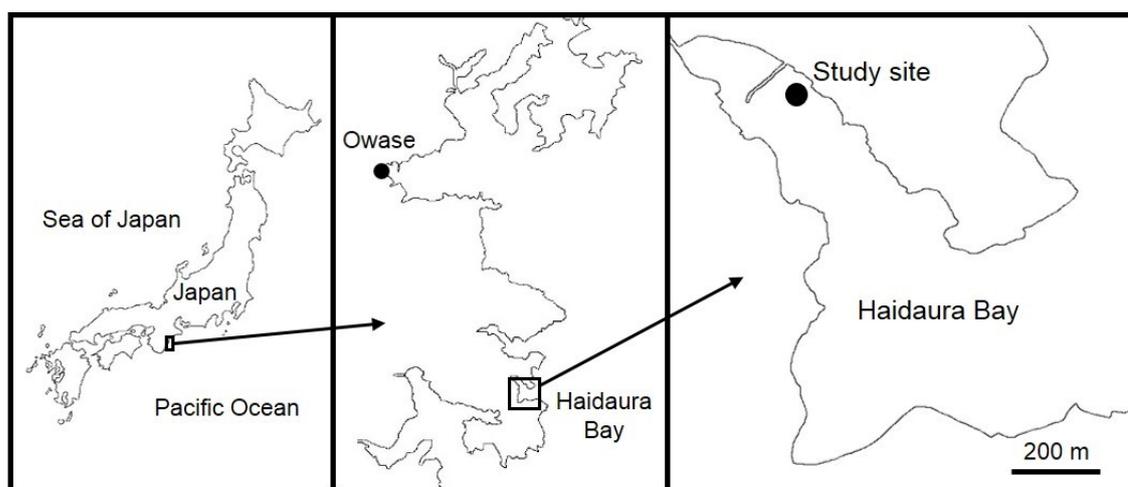


Fig. 15 Map of the study site in Haidaura Bay.

### 2. 水温の測定

実験地点の水深約 5m の地点に自動記録温度計 (Onset 社, UTBI-001) を設置し, 2013 年 9 月から 2014 年 6 月までの水温を 30 分間隔で連続記録し, 一日の平均水温, 最高水温, 最低水温を求めた。

### 3. ケージ実験

本実験は2013年9月23日から2014年6月8日にかけて行った。実験に先立ち、2013年8月21日に実験地点の水深約5mの砂泥底にコンクリートブロック(0.39×0.19×0.10 m)を組み合わせた実験区を5区設置 (Fig. 16A) し、2013年9月23日まであく抜きを行った。実験開始時の2013年9月23日に各実験区のガンガゼ個体密度を0, 1, 2, 4, 8 ind./m<sup>2</sup>とした。早田浦ではガンガゼ類の中でガンガゼが優占していたため、本実験にはガンガゼを用いた。用いたガンガゼの殻径は46.9±0.8 mmであった。各実験区に塩ビパイプ(直径18 mm)とポリエチレン製ネット(目合い16 mm)で作成したケージ(1×1 m)を被せ、ガンガゼの逸出を防いだ (Fig. 16B)。4 ind./m<sup>2</sup>の実験区では2013年10月に2個体、2013年11月に1個体の逸出、8 ind./m<sup>2</sup>の実験区では2013年11月と2014年3月にそれぞれ1個体の逸出が確認された。ガンガゼ個体密度0, 1, 2 ind./m<sup>2</sup>の実験区では実験期間を通してガンガゼの逸出はみられなかった。逸出が確認された実験区にはガンガゼを新規に追加し、密度を維持した。

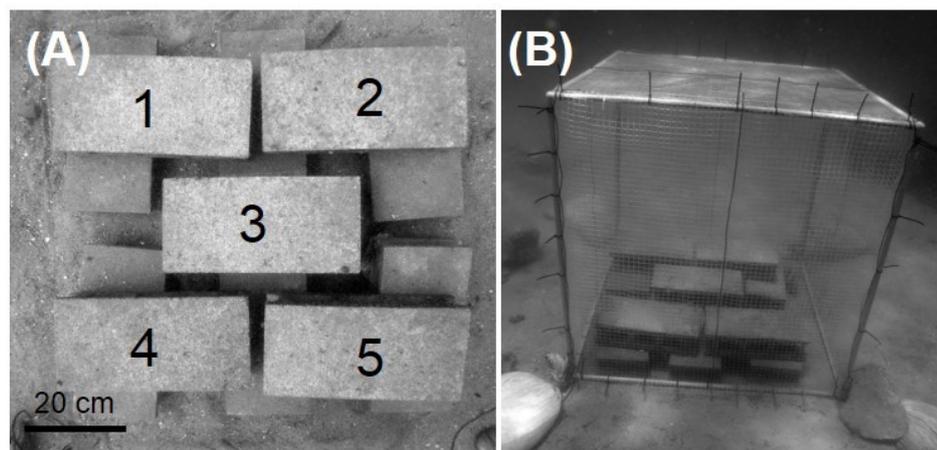


Fig. 16 (A) Arrangement of concrete blocks in each of the experimental cages. Algal coverage, species, and densities and lengths of *Sargassum* spp. were determined per each of the numbered blocks (1–5). (B) Experimental cage covering the blocks.

#### 4. 測定項目

ブロック上面に出現した海藻の被度、種、ホンダワラ類の個体数と全長を1か月に1度の頻度で測定した。測定はスクーバ潜水により Fig. 16A に示した 1-5 の各ブロックについて行った。海藻の被度・種ならびにホンダワラ類の個体数は目視によって測定し、ホンダワラ類の全長は定規を用いて測定した。測定したホンダワラ類の個体数をコンクリートブロックの面積で除することで  $1\text{ m}^2$  あたりの個体密度に換算した。海藻被度、ホンダワラ類の個体密度については 5 つのブロックの平均値を各実験区の値とした。ケージのポリエチレン製ネットは 1 か月に 1 回の頻度で交換した。

#### 5. 海藻の現存量

実験終了後、各ブロック上面に生育した海藻の刈取りを行った。刈り取った海藻は研究室に持ち帰り、淡水で洗浄後に種ごとに分けて  $60^{\circ}\text{C}$ 、48 時間で乾燥し乾重量を測定した。測定した乾重量をコンクリートブロックの面積で除することで  $1\text{ m}^2$  あたりの現存量とし、5 つのブロックの平均値を各実験区の値とした。

## 結果

### 1. 水温

早田浦の2013年9月から2014年6月までの日平均水温，日最高水温ならびに日最低水温をFig. 17に示した。期間中の最高水温は2013年9月23日の26.3°C，最低水温は2014年1月27日の13.4°C，平均水温は18.2°Cであった。日平均水温の最高は26.2°C，最低は13.9°Cであった。

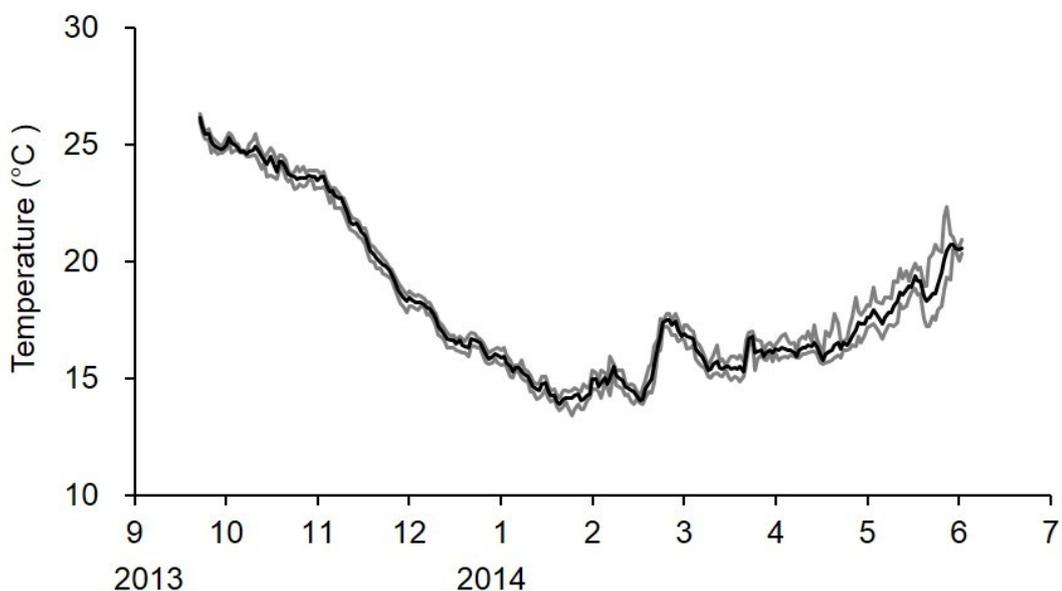


Fig. 17 Changes in water temperature at the study site in Haidaura Bay. The black line represents the average daily temperature and the gray lines represent the upper and lower bounds of the daily temperature range.

### 2. 海藻被度推移

各実験区の海藻被度の推移をFig. 18に示した。ガンガゼ個体密度0 ind./m<sup>2</sup>の実験区では海藻の被度は実験開始時から増加し2014年4月に最大の95.2%となり，密な海藻群集が形成された。1 ind./m<sup>2</sup>の実験区では海藻被度は実験終了時に



0, 1, 2 ind./m<sup>2</sup>の実験区では2014年1月から4月の期間、フクロノリの繁茂により他の海藻の被度は低下した。2014年4月以降、フクロノリの流出に伴って、フクロノリに覆われていた海藻が露出したため、他の海藻の被度が高くなった。

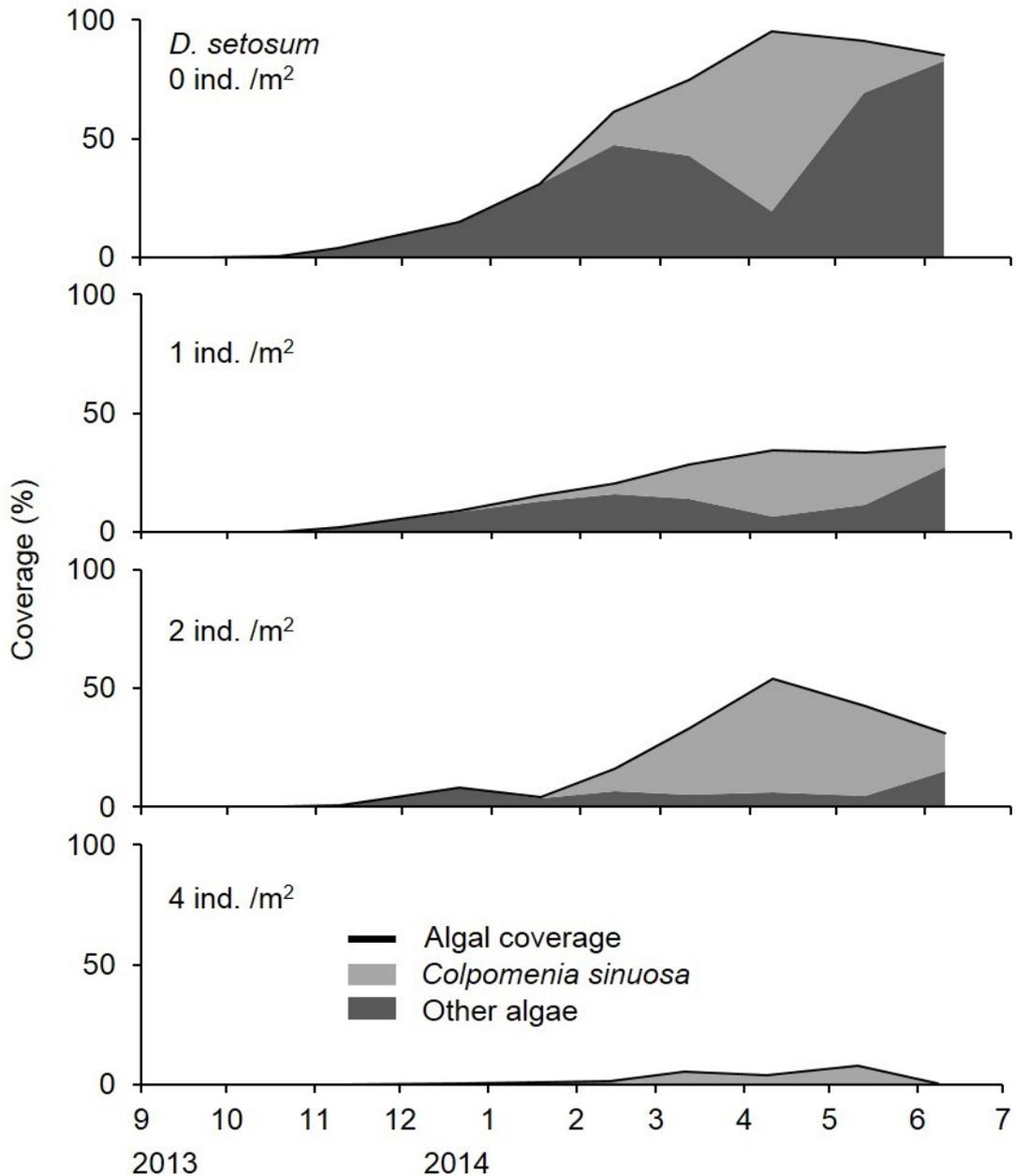


Fig. 19 Change in mean algal coverage (solid line), mean *Colpomenia sinuosa* coverage (light gray area) and other algal coverage (dark gray area) on blocks in each density level.

### 3. 海藻現存量

実験終了時の各実験区の海藻現存量を Fig. 20, ガンガゼ密度 0–4 ind./m<sup>2</sup> の実験区のブロックを Fig. 21 に示した。ガンガゼ個体密度 0 ind./m<sup>2</sup> の実験区では現存量は 437.5±78.9 g dw/m<sup>2</sup> (mean±SE) であり, ウミウチワが 89.6% (392.2±74.0 g dw/m<sup>2</sup>) とキレバモクが 6.9% (30.1±14.0 g dw/m<sup>2</sup>) により占められていた。1 ind./m<sup>2</sup> の実験区では海藻現存量は 42.9±7.2 g dw/m<sup>2</sup> であり, ウミウチワが 51.5% (22.1±7.3 g dw/m<sup>2</sup>) とフクロノリが 20.3% (8.7±2.9 g dw/m<sup>2</sup>) と大半を占めていた。2 ind./m<sup>2</sup> の実験区では 34.6±8.2 g dw/m<sup>2</sup> であり, 1 ind./m<sup>2</sup> の実験区と同じくウミウチワが 48.6% (16.8±8.8 g dw/m<sup>2</sup>) とフクロノリが 48.3% (16.7±10.7 g dw/m<sup>2</sup>) と大半を占めていた。4 ind./m<sup>2</sup> の実験区では 0.9±0.4 g dw/m<sup>2</sup> でありフクロノリのみが確認された。8 ind./m<sup>2</sup> の実験区では海藻はみられなかった。実験終了時, 0 ind./m<sup>2</sup> の実験区は他の実験区と比べて海藻現存量が高く, 1 ind./m<sup>2</sup> と 2 ind./m<sup>2</sup> の実験区では海藻現存量に大きな差は見られなかった。

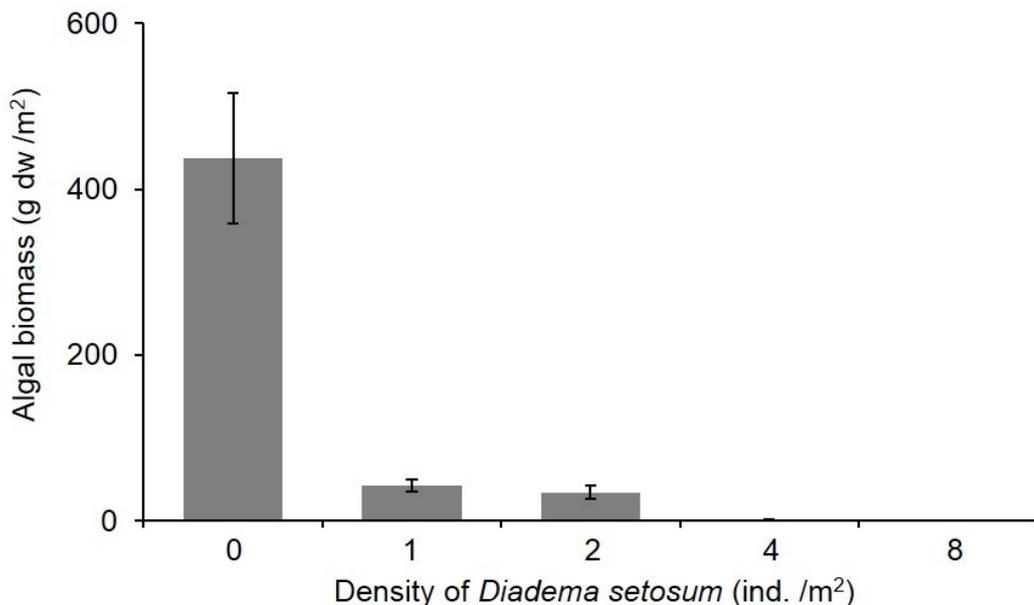


Fig. 20 Mean algal biomass on blocks in each cage at the end of the experiment. Error bars show SE.

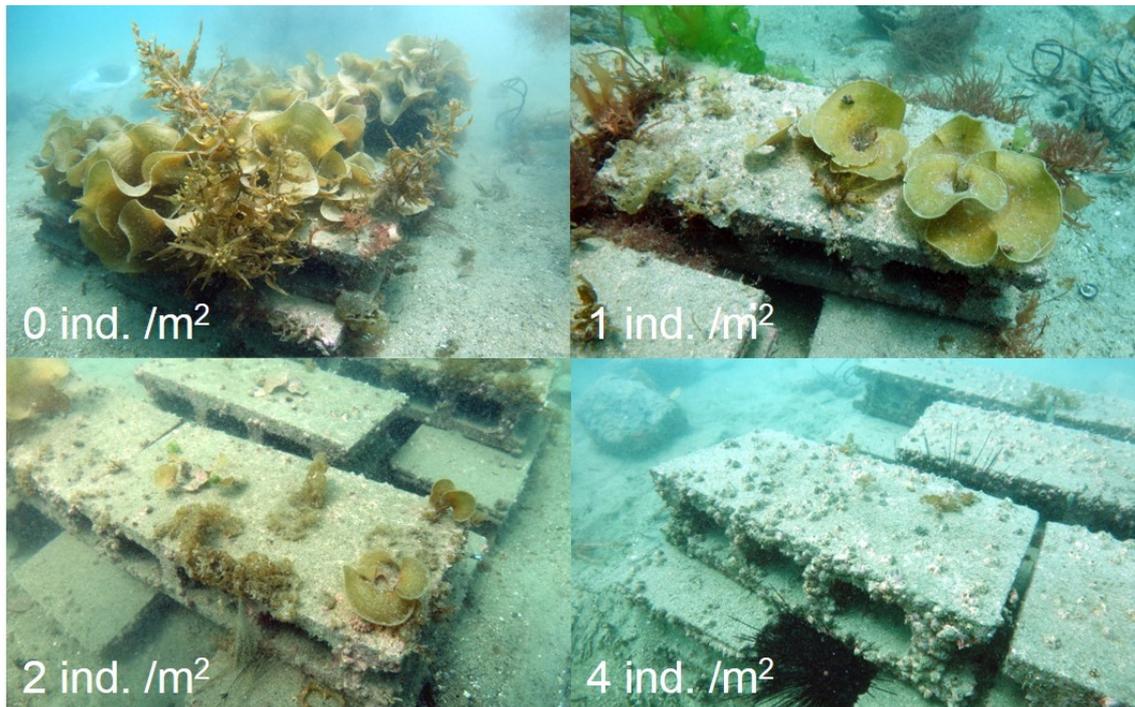


Fig. 21 Concrete blocks in each of the experimental cages (Density of *Diadema setosum* 0–4 ind./m<sup>2</sup>) at the end of the experiment.

#### 4. 海藻の種数

実験終了時、各実験区で確認された海藻リストを Table 4 に示した。ガンガゼ個体密度 0 ind./m<sup>2</sup> の実験区では緑藻 1 種、褐藻 5 種、紅藻 6 種の計 12 種の海藻が確認された。1 ind./m<sup>2</sup> の実験区では緑藻 2 種、褐藻 5 種、紅藻 7 種の計 14 種の海藻が確認された。2 ind./m<sup>2</sup> の実験区では緑藻 2 種、褐藻 4 種、紅藻 5 種の計 11 種の海藻が確認された。4 ind./m<sup>2</sup> の実験区ではフクロノリのみが確認された。0-2 ind./m<sup>2</sup> の実験区では海藻の種数に大きな差は認められなかった。

#### 5. ホンダワラ類の個体密度と全長

各実験区のホンダワラ類の個体密度の推移を Fig. 22, 実験終了時のホンダワラ類密度と全長を Fig. 23 に示した。ガンガゼ個体密度 0–4 ind./m<sup>2</sup> の実験区で

は 2013 年 10 月以降にホンダワラ類が確認され、キレバモクが優占した。0 ind./m<sup>2</sup> の実験区ではホンダワラ類の個体密度は 99.9±22.8 から 423.8±68.0 ind./m<sup>2</sup> の間で推移し、実験終了時には 124.2±23.1 ind./m<sup>2</sup> であった。0 ind./m<sup>2</sup> の実験区では、実験終了時に全長 10 cm 以上のホンダワラ類が確認され、キレバモクとトゲモクが生育していた。1 ind./m<sup>2</sup> の実験区ではホンダワラ類の個体密度は 2.7±2.7 から 83.7±7.9 ind./m<sup>2</sup> の間で推移し、実験終了時には 21.6±6.9 ind./m<sup>2</sup> であった。1 ind./m<sup>2</sup> の実験区ではキレバモクとトゲモクが確認された。2 ind./m<sup>2</sup> の実験区ではホンダワラ類の密度は 8.1±5.5 から 64.8±9.9 ind./m<sup>2</sup> の間で推移し、実験終了時には 10.8±2.7 ind./m<sup>2</sup> であり、キレバモクのみが確認された。4 ind./m<sup>2</sup> の実験区では、ホンダワラ類の密度は 0 から 2.7±2.7 ind./m<sup>2</sup> で推移し、実験終了時にはホンダワラ類は確認できなかった。8 ind./m<sup>2</sup> の実験区では、実験期間を通してホンダワラ類は確認できなかった。実験終了時、0 ind./m<sup>2</sup> の実験区は他実験区と比べてホンダワラ類密度が高く、1 ind./m<sup>2</sup> と 2 ind./m<sup>2</sup> の実験区でホンダワラ類密度に大きな差は見られなかった。

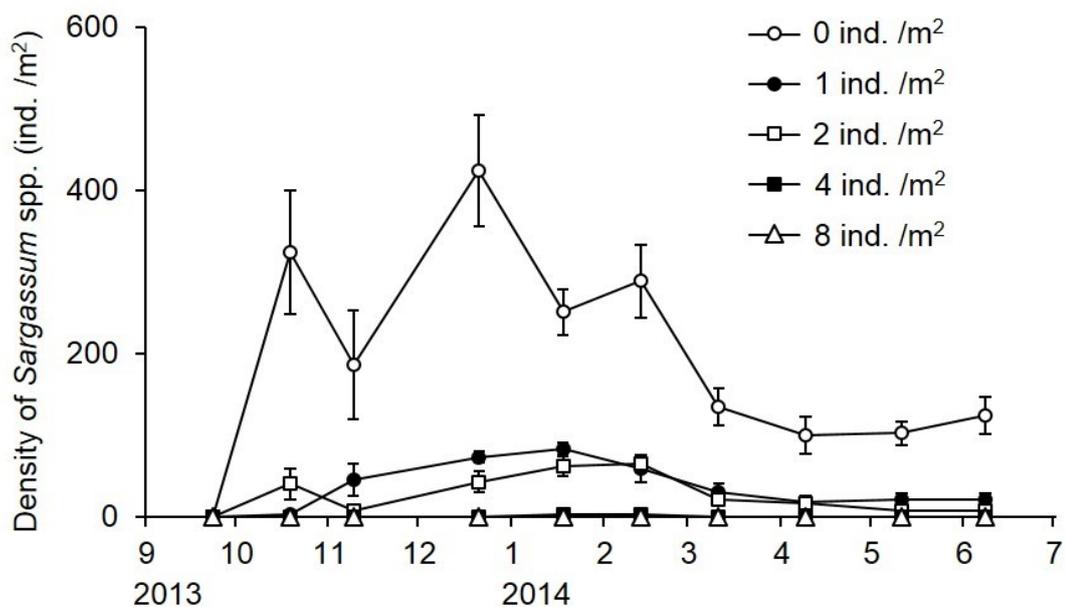


Fig. 22 Change in *Sargassum* spp. densities on blocks in each cage. Error bars show SE.

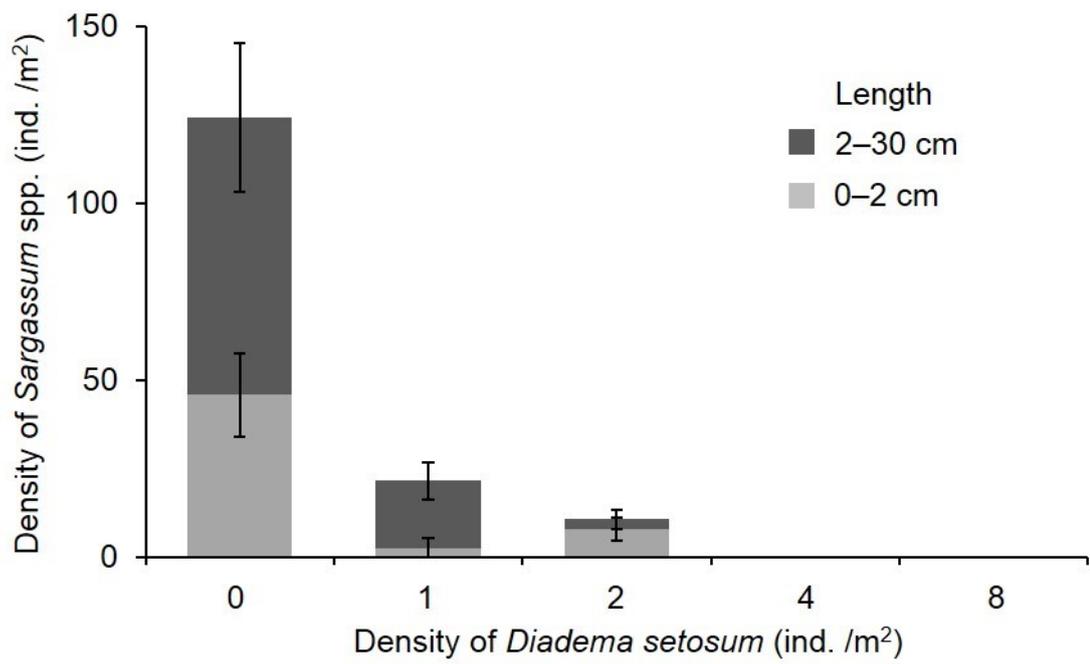


Fig. 23 Densities and lengths of *Sargassum* spp. on blocks in each cage at the end of the experiment. Error bars show SE.

## 考察

道津ら (2002) は上面が開いたケージにガンガゼを収容したところ、実験区からのガンガゼの逸出がしばしば認められた。本研究ではガンガゼの逸出はほとんど見られず、ケージの上面をネットで囲うことでガンガゼの逸出をほぼ防ぐことができたと考えられる。しかしながら、ケージ上面をネットで覆うことによる光量の低下が考えられた。そこで、白く細いポリエチレン製ネットを用いることで光量の低下を最小限に抑えた。また、本研究では殻径が同サイズの個体を用いた。しかし、ウニ類の摂食圧は殻径に依存することが知られていることから (Barker et al. 1998)、ウニ類の密度だけでなく、殻径も考慮した評価が必要と考えられる。

Alves et al. (2003) は大西洋北東に位置する Madeira Island の *D. antillarum* が 5.11 ind./m<sup>2</sup> で優占する岩礁域で上面が開いたケージを用い、*D. antillarum* を排除した実験区の海藻被度が、排除していない実験区よりも高い値を示すことを報告している。また、Benayahu and Loya (1977) は紅海における野外調査において、一年生芝状海藻の被度とガンガゼの個体密度には負の相関関係があることを報告している。これらの結果は、0 ind./m<sup>2</sup> の実験区で被度が最も高くなった本研究の結果と一致する。各実験区の海藻の被度は 2014 年 3 月以降に変化が無かったかもしくは減少した。これは、フクロノリの被度が 2014 年 1 月から増加し 2014 年 4 月をピークとしてその後、大きく減少したためである。また、海藻が複数種みられた 0, 1, 2 ind./m<sup>2</sup> の実験区では、実験終了時に小型一年生海藻であるウミウチワやフクロノリが現存量の大きな割合を占めていた。このウミウチワやフクロノリは実験地点近くの転石で生育が確認されており、早田浦では一般的な海藻である。磯焼けからの回復時には小型一年生海藻が現存量の多くを占めることで、海藻全体の現存量を増加させる可能性が考えられる。

0-2 ind./m<sup>2</sup> の実験区では実験終了時に 11-14 種の海藻が確認されたが、4 ind./m<sup>2</sup> の実験区ではフクロノリの 1 種のみで、8 ind./m<sup>2</sup> の実験区では海藻が確認されなかった。道津ら (2002) はホンダワラ類が着生した転石を敷き詰めた実験区にガンガゼを個体密度 5 ind./m<sup>2</sup> で収容したところ、実験開始時に 12 種であった海藻の種数が、2 か月後には 2 種となったことを報告している。これらのことから、ガンガゼは 4 ind./m<sup>2</sup> 以上の高密度になると、海藻の種数を大きく減少させると考えられる。また、ガンガゼ個体密度 0-2 ind./m<sup>2</sup> の実験区の間では種数にほとんど差が見られなかったことから、ガンガゼは 2 ind./m<sup>2</sup> 以下の低い密度では海藻の種数には大きな影響を与えない可能性が示唆された。

本研究ではホンダワラ類が確認された全ての実験区でキレバモクが確認された。キレバモクは第 1 章で述べたように、1999 年と 2004 年の植生調査においては生息が確認されていないが、本研究の実験地点の近くには群落が形成されていたことから、この群落由来の幼体が加入したと考えられる。実験の初期段階から、ホンダワラ類の密度はガンガゼがいる実験区では低く、ガンガゼの摂食圧は短期間でホンダワラ類の密度を減少させると考えられた。実験終了時には、ホンダワラ類は 0-2 ind./m<sup>2</sup> の実験区で確認されたことから、ガンガゼ類密度が 2 ind./m<sup>2</sup> 以下であればホンダワラ類は生育可能であることが示唆された。

第一章のガンガゼ類除去試験ではガンガゼ類密度が約 2 ind./m<sup>2</sup> 以下になると海藻が増加し、本章の結果からもガンガゼ密度が 2 ind./m<sup>2</sup> 以下で海藻が生育可能と考えられた。カナリア諸島の *D. antillarum* が優占する磯焼け海域では、*D. antillarum* の密度が 2 ind./m<sup>2</sup> より高くなれば直立海藻が劇的に減少することが報告されており、本研究の結果とよく一致する (Hernández et al. 2008)。一方、同じカナリア諸島において Tuya et al. (2004) は、*D. antillarum* の個体密度と海藻被度の関係、および摂食速度と海藻被度の実測値から、摂食速度と海藻の生産力

が釣り合う *D. antillarum* 密度を 10 ind./m<sup>2</sup> と推定している。これは, Tuya et al. (2004) が, 磯焼け海域ではなく生産力の高い藻場において推定をしたためと考えられる。これらの結果から、磯焼け域から藻場へシフトする *Diadema* 属ウニ類の個体密度は約 2 ind./m<sup>2</sup>, 藻場から磯焼け域へのシフトでは約 10 ind./m<sup>2</sup> と異なることが考えられる。ウニ類が優占する磯焼け海域と藻場の間では不連続フェイズシフトが報告されている。不連続フェイズシフトにおいては, 藻場から磯焼けにシフトする際のウニ類のバイオマスと密度は, 磯焼けから藻場が回復する際よりも高くなるとされている (Filbee-Dexter and Scheibling 2014, Ling et al. 2015)。

ガンガゼの摂食量は水温変化に伴い, 変化することが報告されている (道津ら 2002)。本研究において, ガンガゼが生息する実験区の海藻被度やホンダワラ類密度は, 摂食圧が高いと考えられる夏だけでなく, 水温が低い冬も低く保たれていた。従って, ガンガゼによる摂食は年間を通して, 海藻被度やホンダワラ類密度を制御していると考えられる。

本研究の結果は海藻被度と種組成はガンガゼの個体密度によって強く影響を受けることを示した。ガンガゼの摂食圧が主要因の磯焼け海域においては, ガンガゼ類除去によってガンガゼの個体密度を 2 ind./m<sup>2</sup> 以下に保つことで磯焼けから回復可能と考えられる。この個体密度の閾値は早田浦におけるものであり, 他の海域においてはその海域に応じた閾値を求めることが必要である。しかし, 早田浦のように磯焼けの主な持続要因がガンガゼ類の摂食圧である海域では, 有効な指標として使用可能と考えられる。

本研究の結果から, ガンガゼは 1 ind./m<sup>2</sup> という低い密度でも海藻の被度・現存量, ホンダワラ類の個体密度を減少させ海藻群集に大きな影響を与えることが明らかになった。一方で, ガンガゼ個体密度が 2 ind./m<sup>2</sup> 以下ならば, 海藻の

種数には大きな影響を与えず、海藻は生育可能であった。本章では実験的に磯焼けから藻場が再生するガンガゼ個体密度の閾値を明らかにすると共に、ガンガゼの摂食圧は藻場生態系において大きな影響を持つことが示された。

第二章のFig. 16–20, 22, 23およびTable 4は日本ベントス学会が出版した下記論文より転載したものである。

Ishikawa, T., Maegawa, M., Kurashima, A. 2016. Effect of sea urchin (*Diadema setosum*) density on algal composition and biomass in cage experiments. *Plankton and Benthos Research* 11: 112–119.

Table 4. Algal species present at the end of each *Diadema setosum* density cage experiment

Species	Density of <i>D. setosum</i> (ind./m <sup>2</sup> )				
	0	1	2	4	8
<b>Chlorophyceae</b>					
<i>Ulva intestinalis</i>			○		
<i>Ulva lactuca</i>		○			
<i>Ulva</i> sp.	○	○	○		
<b>Phaeophyceae</b>					
<i>Padina arborescens</i>	○	○	○		
<i>Colpomenia sinuosa</i>	○	○	○	○	
<i>Sargassum alternato-pinnatum</i>	○	○	○		
<i>Sargassum micracanthum</i>	○	○			
<i>Sargassum</i> sp.	○	○	○		
<b>Rhodophyceae</b>					
<i>Amphiroa zonata</i>	○				
<i>Gelidium elegans</i>		○	○		
<i>Grateloupia</i> sp.	○				
<i>Hypnea saidana</i>	○	○	○		
<i>Gracilaria incurvata</i>	○	○			
<i>Gracilaria parvispora</i>	○	○			
<i>Gracilaria textorii</i>	○	○			
<i>Champia parvula</i>			○		
<i>Ceramium</i> sp.		○	○		
<i>Laurensia</i> sp.		○	○		
Number of species	12	14	11	1	0

### 第三章：磯焼け海域におけるガンガゼ個体群の摂食圧推定

#### 緒言

第二章のケージを用いた野外実験ではガンガゼの個体密度が 1-2 ind./m<sup>2</sup> という低い密度でも海藻群集に大きな影響を与えることが明らかとなり、ガンガゼは高い摂食圧を海藻群集に与えると考えられた。Kuempel and Altieri (2017) は海藻の移植実験によって、植食性動物の摂食圧が海藻群集の動態を制御する主要な要因であることを明らかにした。三陸沿岸域では高密度に生息するエゾサンショウ *Homalopoma amussitatum* などの植食性小型巻貝の摂食圧が、磯焼けの持続要因であることが推察されている(河村 1997)。加えて、アイゴ *Siganus fuscens*, ブダイ *Colotomus japonicus*, イスズミ類などの植食性魚類の摂食圧による藻場の衰退や消失も報告されている(桐山ら 1999, 野田ら 2014, 2016)。このように、植食性生物による摂食圧は磯焼けの直接的な持続要因として強く働くと考えられている(Steneck et al. 2002)。これらのことから、植食性動物は海藻群集を制御する高い摂食圧を持つと考えられる。

植食性動物の摂食圧が海藻群集に与える影響を評価するためには、その摂食圧を定量することが必要である。しかしながら、ウニ類などの植食性動物の摂食圧に関する知見は少なく、サイズが異なる個体が分布する天然海域において、その摂食圧を推定することは困難とされている(金丸ら 2007)。

植食性動物の摂食量は水温に影響され(浅野ら 1990, 野田ら 2016)、ウニ類の摂食量も水温の変化に伴い季節的な変動を示すことが知られている(Miller and Mann 1973, Scheibling and Anthony 2001)。日本の天然海域においては、水温が季節に伴い変動することから、ガンガゼの摂食量も季節によって変化すると考えられる。また、ウニ類の摂食量は個体の殻径に大きく依存することが報告されて

いる (Barker et al. 1998)。そのため、異なる殻径の個体から構成されるガンガゼ個体群の摂食圧を推定するためには、ガンガゼの殻径と摂食量の関係の解明が重要と考えられる。過去の知見として、殻径 40 mm 以上のガンガゼを 1 つの水槽に複数個体入れ、摂食量を測定した結果が報告されている (金丸ら 2007, 海洋生物環境研究所 2011)。しかし、ガンガゼ 1 個体の摂食量、殻径の違いによる摂食量の変化や水温が摂食量に与える影響についての知見は乏しい状況にある。

*Diadema* 属ウニ類の殻径と個体群密度の間には負の相関がある事がよく知られていることから (Carpenter 1981, Levitan 1989), ガンガゼ類が優占する磯焼け海域とガンガゼ類が低密度である藻場の間では、ガンガゼ個体群の殻径組成が異なると考えられる。そのため、天然海域においてガンガゼ類を含むウニ類個体群の摂食圧を推定する際には個体群密度だけでなく殻径組成についても考慮することが必要である。しかしながら、これまで多くのウニ類の研究は主に個体密度に注目して行われており、殻径やバイオマスについての知見は乏しい (Alvarado et al. 2016)。

本章ではガンガゼ個体レベルの摂食量を求めるため、他生物の摂食量の影響を排除し、水温などの環境要因を一定に保つことができる室内水槽を用いて飼育実験を行った。飼育実験では、小型から大型までの殻径が異なるガンガゼを用いて、異なる水温下において、ガンガゼの摂食量と水温・殻径の関係を明らかにすることを目的とした。加えて、ガンガゼ類が優占する磯焼け海域において、ガンガゼ個体群の殻径組成の季節変化や個体密度について野外調査を行った。そして、飼育実験下での個体レベルの摂食量と野外調査より得られた個体群の殻径組成や個体密度を組み合わせることで、磯焼け海域におけるガンガゼ個体群の摂食圧を推定することを目的とした。

## 材料と方法

### 1. 水温別摂食量実験

三重県尾鷲市早田浦で殻径約 45 mm のガンガゼを採集し、海水を満たしたクーラーボックスに入れて、速やかに研究室に持ち帰った。ガラス水槽 (60×30×36 cm) の中央を仕切ることによって 30×30×36 cm の 2 空間に分割し、各空間に採集したガンガゼを 1 個体入れ、実験水温下で 2 週間以上馴致させた (Fig. 24)。実験水温は 10–35°C の 5 段階とした。海水には人工海水 (富田製薬株式会社, マリンアート SF-1) を用い、15, 20, 25, 30°C の条件では水槽用クーラー (Rei-sea, LX-110gx) を用いて水温を一定に保った。水温 10, 35°C の条件では温度調節機 (TAITEC, CL-150R) を用いた。水槽内の水は外部式フィルター (EHEIM, 2215) を用いて循環ろ過させた。光源は 20W 蛍光灯 1 本を用いて、光周期 12L12D とした。餌料には早田浦で採集したヒラネジモクを -20°C で冷凍保存したものを用いた。実験開始前に 1.01–4.28 g ww のヒラネジモクを室温約 20°C で解凍し 24 時間以上人工海水に浸した後、基部をスライドグラスに結束バンドで固定し、23–26 時間ガンガゼに摂食させた。ヒラネジモクは実験開始時と終了時に水分を拭き取り湿重量を測定し、その差を摂食量とした。実験終了時には、藻体から脱落した藻体片も回収し湿重量に含めた。なお、予備実験において摂食量が少なかった水温 15, 20°C の条件については 71–73 時間ガンガゼに摂食させた。水温条件ごとに 3 個体のガンガゼを用い、同一個体で 3 回実験を繰り返した。実験終了後、実験に用いたガンガゼの殻径と湿重量を測定した。なお、ヒラネジモクの湿重量から乾重量を求めるために、前述の方法と同様に解凍したヒラネジモク 10 藻体の湿重量を測定後、60°C, 48 時間で乾燥させ、乾重量を測定した。この乾重量を湿重量で除することで、湿重量から乾重量への換算値を求めた。求めた換算値を摂食量の湿重量に乗ずることで、摂食量の乾重量を求めた。



Fig. 24 *Diadema setosuma* in the experimental tank.

## 2. 殻径別摂食量実験

三重県尾鷲市早田浦および賀田湾でガンガゼを採集し、海水を満たしたクーラーボックスに入れて、速やかに研究室に持ち帰った。用いたガンガゼのうち殻径約 20 mm の小型個体と約 45 mm の中型個体は早田浦で、約 65 mm の大型個体は三重県尾鷲市賀田湾で採集した。小型、中型個体についてはガラス水槽（60×30×36 cm）の中央を仕切ることで 30×30×36 cm の 2 空間に分割し、各空間に採集した 1 個体入れ、実験水温下で 2 週間以上馴致させた。大型個体については、ガラス水槽（60×30×36 cm）に 1 個体を入れ、同様に馴致させた。海水には人工海水（富田製薬株式会社，マリンアート SF-1）を用い、水温は水槽用クーラー（Rei-sea, LX-110gx）を用いて 25°C に保った。水槽内の水は外部式フィルター（EHEIM, 2215）を用いて循環ろ過させた。光源は 20W 蛍光灯 1 本を用いて、光周期 12L12D とした。餌料には早田浦で採集したヒラネジモクを -20°C で冷凍保存したものをを用いた。実験開始前に 1.45–6.1 g ww のヒラネジモクを室温約 20°C で解凍し 24 時間以上人工海水に浸した後、基部をスライドガラスに結束バンドで固定し、23–26 時間ガンガゼに摂食させた。ヒラネジモクは実験開始時と終了時に水分を拭き取り湿重量を測定し、その差を摂食量とした。実験終了

時には、藻体から脱落した藻体片も回収し湿重量に含めた。予備実験において摂食量が少なかった小型個体については 94–97 時間ガンガゼに摂食させ、実験を行った。小型・中型・大型の各 3 個体のガンガゼを用い、同一個体で 3 回実験を繰り返した。実験終了後、ガンガゼの殻径と湿重量を測定した。なお、摂食量の乾重量は水温別摂食量実験で求めた換算値を湿重量に乗することにより求めた。

### 3. 磯焼け海域におけるガンガゼの個体群調査

磯焼け海域におけるガンガゼ個体群の調査を三重県尾鷲市賀田湾の Fig. 25 に示した調査地点で行った。賀田湾は南方に開いた湾口部と東、西、北方に広がる 3 つの枝湾を持つ湾である（尾鷲市 2004）。

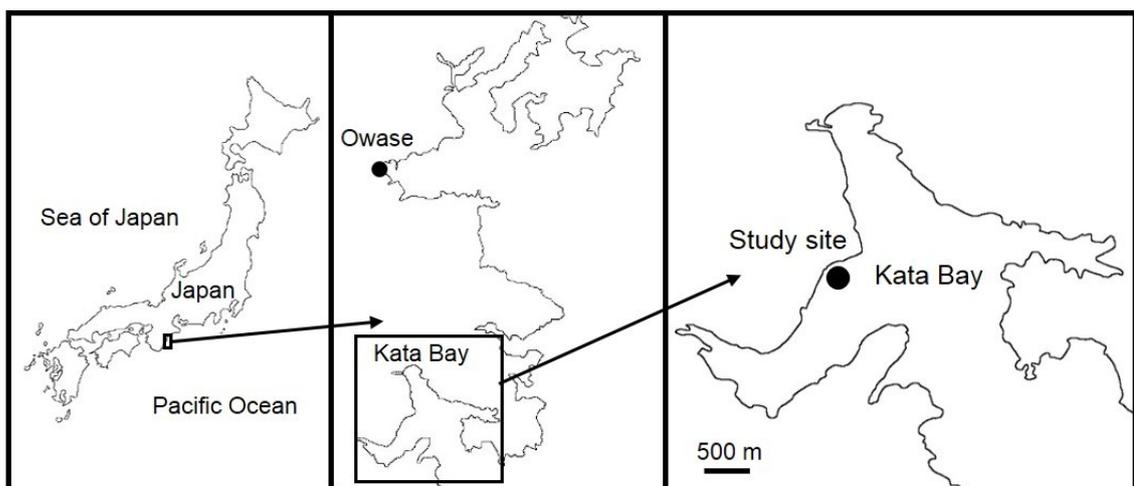


Fig. 25 Map of the study site in Kata Bay.

2014 年 6 月から 2015 年 5 月までの期間、月に 1 度の頻度でガンガゼ個体群の殻径組成を測定した。個体群内からガンガゼをランダムに約 100 個体選択した。選択した個体を水中で白色板の上に乗せ、スケールと同時に真上から撮影した。撮影した個体は、個体群へ戻すことで非破壊的に測定を行った。撮影した画像を画像加工ソフト（Adobe, Photoshop CS5）により処理し、スケールと殻径を比較

することで殻径を求めた。なお、2014年12月に水中で撮影した10個体を識別して研究室に持ち帰り、ノギスによって殻径を測定した。ノギスを用いて測定した殻径と画像処理による殻径を比較すると、画像解析で得られた殻径は平均3.48 mm 過大評価されていた。そこで、この3.48 mm を補正值として、画像解析で得られた殻径から引き補正を行った。

2015年5月にガンガゼ個体群の密度調査を行った。個体群内に61枠の1m<sup>2</sup>コドラートをランダムに設置しコドラート内のガンガゼ個体数を計数した。また、2015年4月7日にガンガゼ個体群が広がる海域の周縁部を目視で判別しながら、SCUBA潜水で遊泳し、遊泳経路の緯度・経度をGPSロガー(GARMIN, eTrex20xJ)によって記録した。得られた緯度・経度からガンガゼ個体群が広がる面積を地図ソフト(DAN 杉本, カシミール3D)によって算出した。

#### 4. ガンガゼ個体群の摂食圧の推定

飼育実験より得られた水温・殻径とガンガゼ摂食量の関係および野外調査から得られたガンガゼ個体群の殻径組成や個体密度から、磯焼け海域におけるガンガゼ個体群の摂食圧を推定した。

賀田湾の磯焼け海域におけるガンガゼ個体群調査より得られたガンガゼ個体数を月別の殻径組成に基づき  $10 < \text{Test Diameter} \leq 15$ ,  $15 < \text{TD} \leq 20$  と5 mm 刻みでサイズ別殻径分布を求めた。各クラスの間値(例:  $10 < \text{TD} \leq 15$  では12.5 mm,  $15 < \text{TD} \leq 20$  では17.5 mm)を摂食圧推定時の殻径に用いた。飼育実験より得られた摂食量を基に殻径クラスごとに、下記の関係式で1個体1日あたりの摂食量を求め、殻径クラスの個体数を乗ずることで、殻径クラスごとの摂食圧を求めた。

水温 25°Cにおける殻径  $x$  mm のガンガゼ1個体の摂食量 (g) =  $0.00003x^{2.4298}$

求められた殻径クラスごとの摂食圧を合計することで、賀田湾古江の磯焼け

海域におけるガンガゼ個体群の摂食圧を推定した。これを個体群の生息面積 6230m<sup>2</sup> で除することで、1m<sup>2</sup> あたりの摂食圧に換算した。その後、1m<sup>2</sup> あたりの摂食圧を、飼育実験より得られた摂食量と水温の下記の関係式を用いて水温補正を行った。

$$\text{水温 } t^{\circ}\text{C} \text{ における補正值} = 0.0066t^2 - 0.1638t + 0.9934$$

水温の補正には、調査地点の水深約 3m に設置した自記記録温度計 (Onset 社, UTBI-001) によって、2014 年 6 月から 2015 年 5 月まで水温を 30 分間隔で連続記録したものをを用いた。一日の平均水温を計算し、その水温における補正値を算出し、1m<sup>2</sup> あたりの摂食圧に乗ずることで補正を行った。この推定を日ごとに 1 年間分を行った。また、賀田湾古江において 2014 年 6 月から 2015 年 5 月までの平均水温が本研究で用いた水温データより上昇した場合のガンガゼ個体群の摂食圧を推定した。

## 5. データ解析

水温別飼育実験の異なる水温条件における摂食量は統計ソフト R Ver. 3.1.0 を用い ANOVA と Tukey HSD 法によって解析を行った。殻径別飼育実験についても同様の解析を行った。ガンガゼの摂食量と殻径および水温の関係については Excel 2013 を用い、最小二乗法によって累乗近似式を求めた。

## 結果

### 1. 水温別摂食量実験

各水温におけるガンガゼ 1 個体あたりの摂食量を Fig. 26, ガンガゼの湿重量 (g) あたりの摂食量を Fig. 27 に示した。水温別実験に用いたガンガゼの平均殻径は  $46.6 \pm 0.5$  mm, 平均湿重量は  $55.5 \pm 2.2$  g であった。水温  $10^\circ\text{C}$  では馴致飼育の 14 日間以内にガンガゼ 3 個体全てが死亡し,  $35^\circ\text{C}$  では馴致飼育中にガンガゼの表皮に異常がみられたため実験を行わなかった。水温  $15\text{--}30^\circ\text{C}$  では水温の上昇に伴いガンガゼ 1 個体あたりならびに, ガンガゼ湿重量あたりの摂食量は共に増加し, 水温  $30^\circ\text{C}$  で  $0.48 \pm 0.4$  g dw/ind./day,  $9.28 \pm 0.5$  mg dw/g ww/day の最大値を示した。15, 20, 25,  $30^\circ\text{C}$  でのガンガゼの摂食量は各水温間で有意な差が見られた ( $p < 0.01$ )。水温  $25^\circ\text{C}$  における摂食量を 1 とした際, 最小二乗法によって求めたガンガゼの摂食量と水温の累乗近似式は  $y = 0.0066x^2 - 0.1638x + 0.9934$  となった。

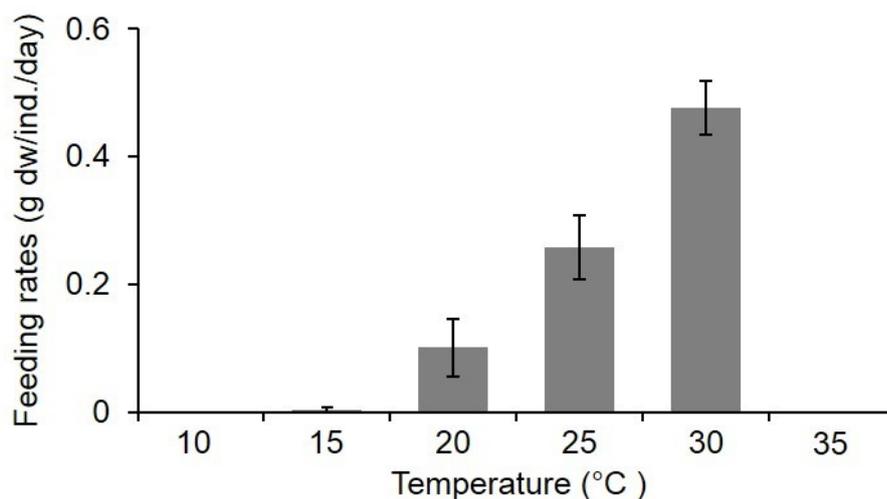


Fig. 26 Mean feeding rates (g dw/ind./day) of *Diadema setosum* for different water temperature.

Error bars show SE.

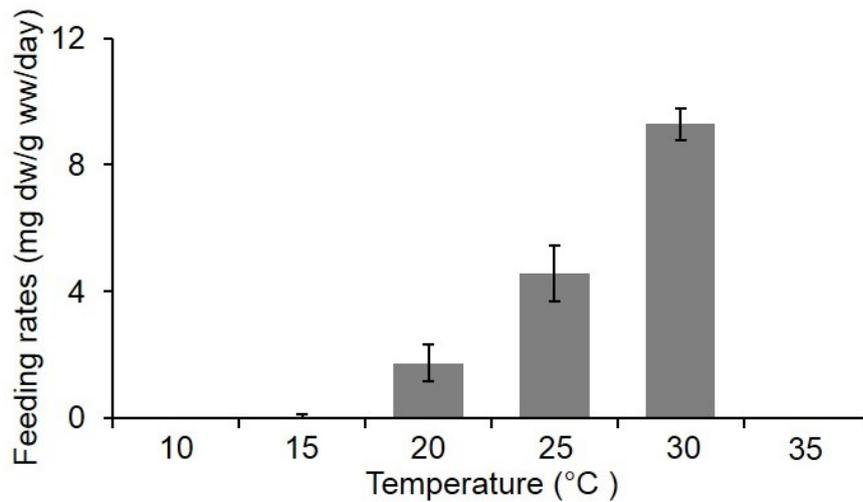


Fig. 27 Mean feeding rates (mg dw/g ww/day) of *Diadema setosum* for different water temperature. Error bars show SE.

## 2. 殻径別摂食量実験

ガンガゼ殻径別の1個体あたりの摂食量を Fig. 28, ガンガゼの湿重量 (g) あたりの摂食量を Fig. 29 に示した。大型個体として用いたガンガゼは平均殻径  $65.0 \pm 0.4$  mm, 平均湿重量  $147.0 \pm 3.6$  g, 中型個体は殻径  $46.5 \pm 0.4$  mm, 湿重量  $56.2 \pm 1.2$  g, 小型個体は殻径  $20.5 \pm 1.0$  mm, 湿重量  $5.9 \pm 0.8$  g であった。25°Cにおける大型個体の摂食量は  $0.77 \pm 0.05$  g dw/ind./day, 中型個体は  $0.26 \pm 0.05$  g dw/ind./day, 小型個体は  $0.05 \pm 0.01$  g dw/ind./day となり, 大・中・小型個体間で摂食量は有意な差が見られた ( $p < 0.05$ )。ガンガゼ湿重量あたりの摂食量は大型個体で  $5.25 \pm 0.42$  mg dw/g ww/day, 中型個体は  $4.58 \pm 0.88$  mg dw/g ww/day, 小型個体は  $7.61 \pm 0.65$  mg dw/g ww/day であり, 小型個体は中型個体より有意に高く ( $p < 0.05$ ), 小型と大型間 ( $p = 0.106$ ), 中型と大型個体間 ( $p = 0.771$ ) で有意な差は認められなかった。水温 25°Cにおけるガンガゼの殻径と摂食量の関係を Fig. 30 に示した。ガンガゼの殻径が大きいほど摂食量は増加し, 最小二乗法によって求めたガンガゼの殻径と摂食量の累乗近似式は  $y = 0.00003x^{2.4298}$  であった。

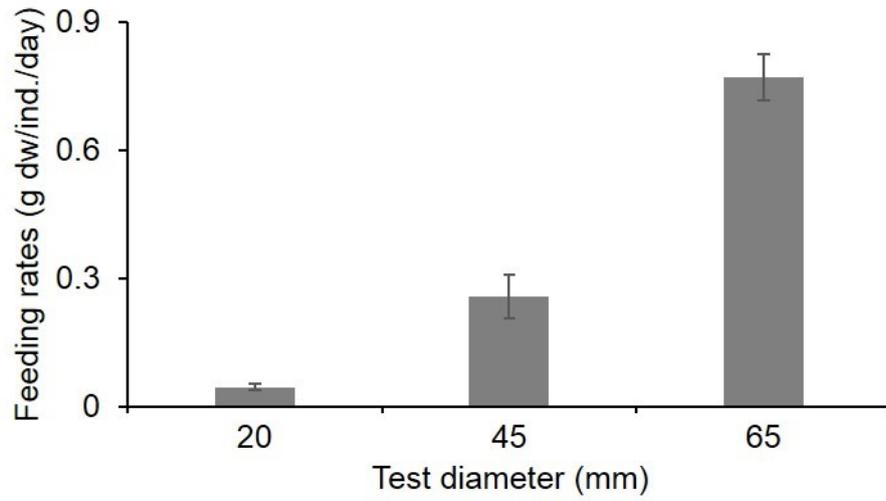


Fig. 28 Mean feeding rates (g dw/ind./day) of *Diadema setosum* in different test diameter. Error bars show SE.

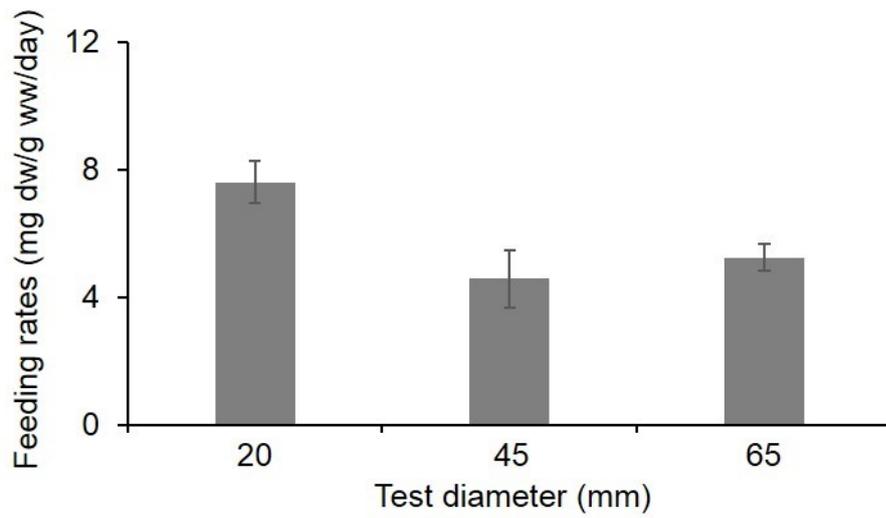


Fig. 29 Mean feeding rates (mg dw/g ww/day) of *Diadema setosum* in different test diameter. Error bars show SE.

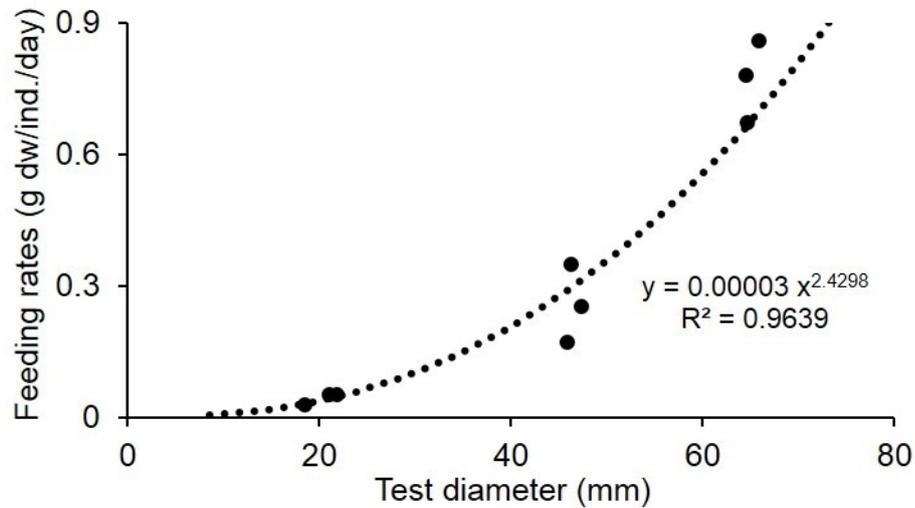


Fig. 30 Relationship between mean feeding rates and test diameter of *Diadema setosum* under 25°C.

### 3. 賀田湾古江におけるガンガゼ個体群の殻径組成および個体密度

賀田湾古江におけるガンガゼ個体群の殻径組成を Fig. 31 に示す。ガンガゼ個体群の平均殻径は 2014 年 6 月では  $44.2 \pm 0.9$  mm, 7 月  $44.5 \pm 0.9$  mm, 8 月  $47.3 \pm 0.8$  mm, 9 月  $44.9 \pm 0.8$  mm, 10 月  $47.0 \pm 0.8$  mm, 11 月  $46.9 \pm 1.0$  mm, 12 月  $49.6 \pm 0.9$  mm, 2015 年 1 月  $45.7 \pm 0.8$  mm, 2 月  $47.4 \pm 0.9$  mm, 3 月  $49.0 \pm 0.7$  mm, 4 月  $49.1 \pm 0.5$  mm, 5 月  $47.8 \pm 0.7$  mm であった。月ごとの平均殻径は 6 月が最小の  $44.2 \pm 0.9$  mm, 12 月が最大の  $49.6 \pm 0.9$  mm となったが, 年間を通して大きな変動はみられなかった。また, 殻径 40–55 mm の個体が年間を通して優占していた。2014 年 6 月では 2013 年に新規加入したと推定される小型個体が確認され, 7 月から 9 月にかけて成長し, 10 月には中型個体と識別できなくなった。また, 2015 年 1 月には小型の新規加入個体が確認された。

2016 年 5 月の賀田湾古江の磯焼け海域におけるガンガゼ個体密度は  $10.1$  ind./m<sup>2</sup> であった。

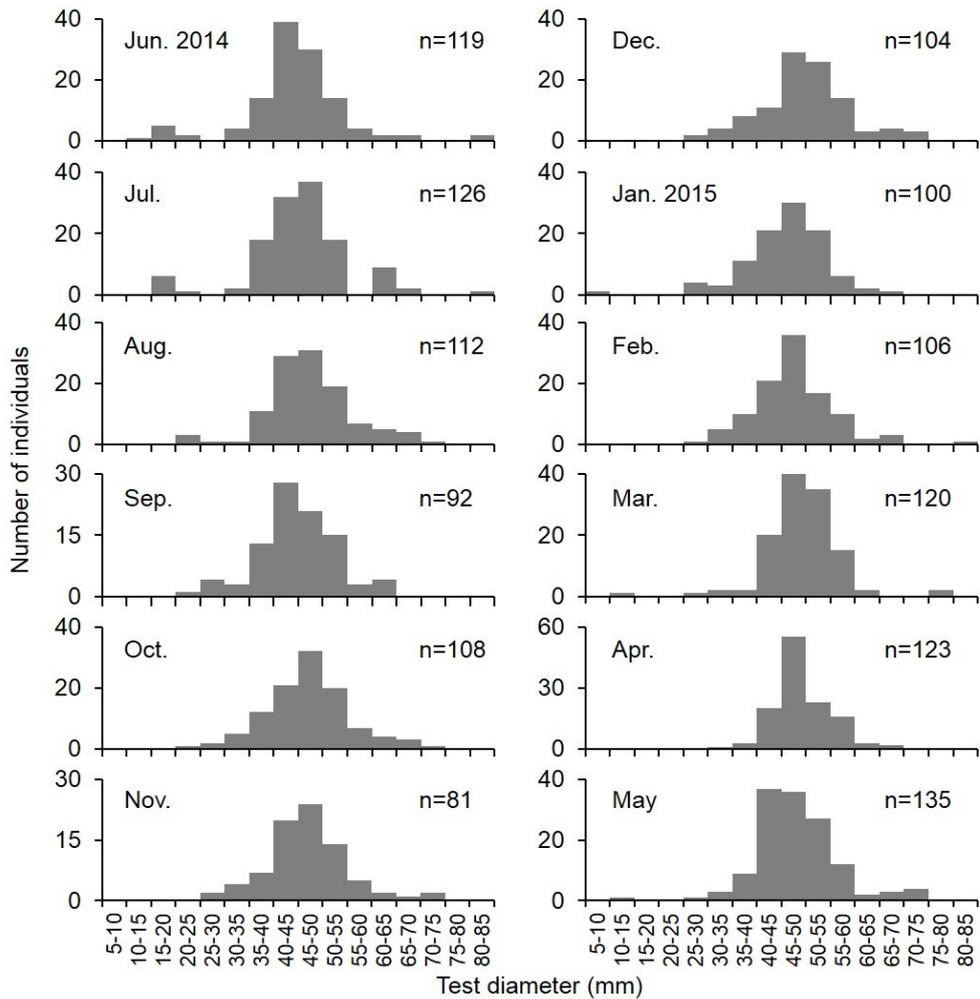


Fig. 31 Monthly changes in test diameter of *Diadema setosum* in Kata Bay.

#### 4. ガンガゼ個体群の摂食圧の推定

賀田湾古江におけるガンガゼ個体群の日別の摂食圧を Fig. 32 に、月別の摂食圧を Fig. 33 に示した。日別のガンガゼ個体群の摂食圧は季節によって大きく変動を示し、夏に高く冬に低い値となった。月別のガンガゼ個体群の摂食圧は 8 月に最大の  $111.1 \text{ g dw/m}^2/\text{month}$ 、1 月に最小の  $4.6 \text{ g dw/m}^2/\text{month}$  であった。調査期間中の賀田湾古江におけるガンガゼ個体群の年間摂食圧は  $561.5 \text{ g dw/m}^2/\text{year}$  と推定された。賀田湾古江における 2014 年 6 月から 2015 年 5 月までの平均水温

は 19.9°Cであった。この期間の平均水温が上昇した場合のガンガゼ個体群の摂食圧を推定した結果、平均水温が+0.5°Cの場合では 629.4 g dw/m<sup>2</sup>/year, +1.0°Cでは 701.7 g dw/m<sup>2</sup>/year, +1.5°Cでは 778.4 g dw/m<sup>2</sup>/year, +2.0°Cでは 859.5 g dw/m<sup>2</sup>/year と推定され、水温が上昇しない場合と比較すると+0.5°Cでは 12.1%, +1.0°Cでは 25.0%, +1.5°Cでは 38.6%, +2.0°Cでは 53.1%増加した。

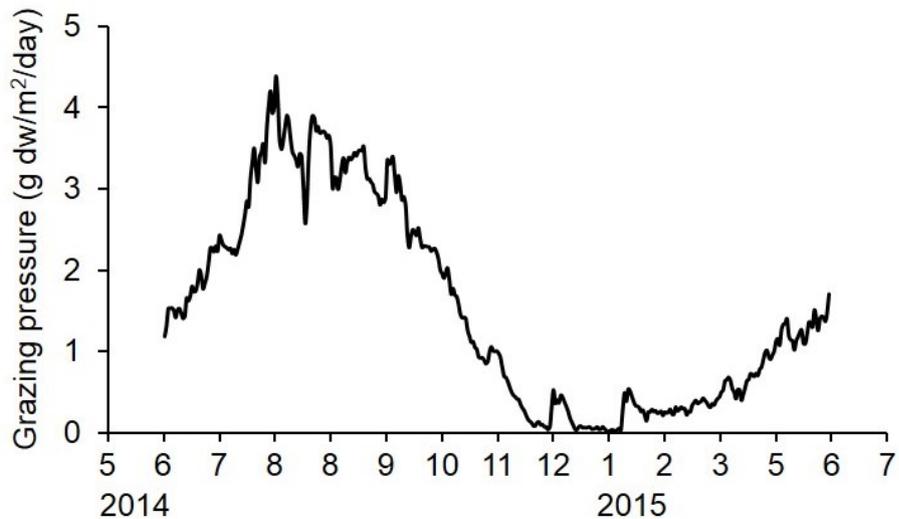


Fig. 32 Daily change in grazing pressure of *Diadema setosum* population in Kata Bay.

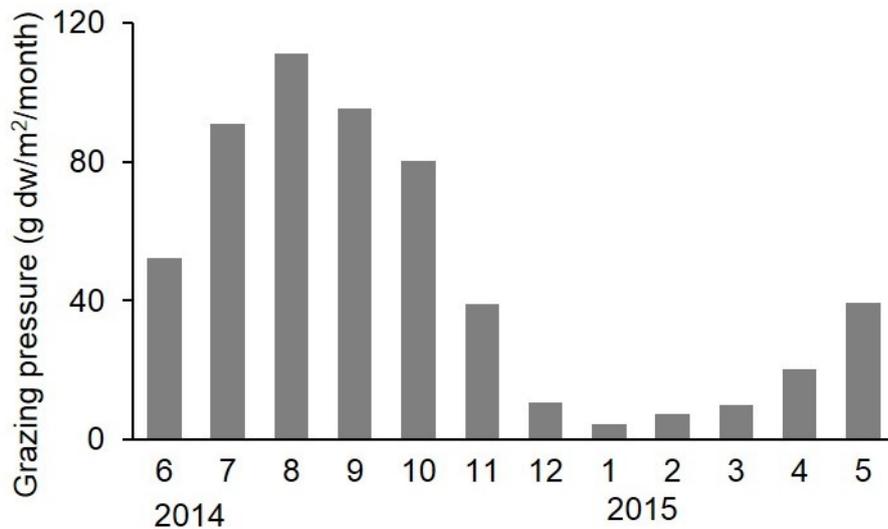


Fig. 33 Monthly change in grazing pressure of *Diadema setosum* population in Kata Bay.

## 考察

水温はウニ類の活性に強く作用するとされており，キタムラサキウニやガンガゼ類などでは摂食量と水温の間には正の相関がある事が報告されている（町口 1993，道津ら 2002，金丸ら 2007）。ノコギリモク *S. macrocarpum* を用いた野外実験において，水温16.5°Cの条件でガンガゼ類の摂食量は12.7 mg ww/g ww/day, 水温26.9°Cで76.1 mg ww/g ww/dayと水温上昇による摂食量の増加が認められている（道津ら 2002）。陸上水槽試験においても，高水温条件でガンガゼの摂食量が増加することが報告されており（金丸ら 2007），水温と摂食量の間には正の相関が認められた本研究の結果と一致する。しかし，水温がウニ類の摂食量に与える影響は不明瞭とされており（Lauzon-Guay and Scheibling 2007），*S. droebachiensis* においては水温上昇が摂食量に正の影響（Scheibling and Anthony 2001）と負の影響（Larson et al. 1980）の両方を与えることが確認されている。この負の影響は *S. intermedius* についても報告されている（Zhao et al. 2016）。しかし，本研究や先行研究の結果から，ガンガゼの生存に支障が無い範囲においては，水温はガンガゼの摂食量に正の影響を与えると考えられた。また，ガンガゼの低温側最終致死温度は9.3°Cと報告されており（海洋生物環境研究所 2011），水温10°Cでガンガゼが死亡した本研究の結果とほぼ一致する。

Barker et al. (1998) は *Evechinus chloroticus* の摂食量は殻径に依存するとし，インド太平洋のサンゴ礁においては，アオスジガンガゼなどのウニ類の摂食量は殻径に依存することが報告されている（Bak 1990）。本研究においても，ガンガゼの殻径と摂食量の間には正の相関関係が認められ，大型のガンガゼほど大きな摂食圧を海藻群集に与えると考えられた。

*S. droebachiensis* の摂食量は 0.2–0.5 g dw/ind./day であるとされ，（Scheibling and Anthony 2001），本研究のガンガゼの摂食量と似た値を示した。一方で，ガンガ

ゼの摂食量は同程度の殻径のアカウニの 1.2–1.9 倍、ムラサキウニの 1.8 倍であるとされており (金丸ら 2007), ガンガゼの摂食圧は暖海域に生息する他のウニ類よりも高く、磯焼けの持続要因として強く働くと考えられる。

本研究の飼育実験では早田浦の湾奥部に生育が確認されたヒラネジモクのみを餌料として与え、ガンガゼの摂食量を評価した。Kuempel and Altieri (2017) は植食性動物の摂食圧が海藻バイオマスに負の影響を与え、海藻の種によって選択性が異なることを示した。*S. droebachiensis* やキタムラサキウニはコンブ類に強い選択制を示し、ウニ類においては海藻の種によって摂食量が異なることが知られている (Himmelman and Nédélec 1990, 町口ら 1994, Scheibling and Anthony 2001)。この選択性については Solandt and Campbell (2001) が *D. antillarum* についても報告している。そのため、ウニ類の摂食圧を推定する際には単一の種を用いた評価だけでなく、海藻の種も考慮した推定が求められる。

*Diadema* 属ウニ類の個体群密度については世界中で広く調べられている。カリフォルニア湾のサンゴ礁域における *D. mexicanum* の個体密度は  $0.47 \pm 0.15$  ind./m<sup>2</sup> (Alvarado et al. 2016), キューバの Jardines de la reina 諸島のサンゴ礁域においては *D. antillarum* で  $0.013$ – $1.553$  ind./m<sup>2</sup> (Blanco et al. 2011), Virgin 諸島においては *D. antillarum* で  $14.38$  ind./m<sup>2</sup> (Levitan 1988) であり, *Diadema* 属の個体密度は海域によって大きく異なる。また、磯焼け海域の個体密度が藻場よりも高いことは, *Centrostephanus rogersii* (Ling and Johnson 2009) と *D. antillarum* (Edmunds and Carpenter 2001) において報告されている。これらのことから、磯焼け海域では藻場と比較してウニ類の個体密度が高いと考えられる。本研究においても調査が行われた磯焼け海域のガンガゼ個体群密度は  $10.1$  ind./m<sup>2</sup> であり、前述の密度と比べ比較的高い値を示している。

カナリア諸島において, *D. africanum* の殻径は個体密度と負の相関があり, ウ

ニ類が高密度に生息する環境では食物の制限により、小型の殻径個体が増加することが報告されている (Levitan 1991)。三重県内においても、ガンガゼ個体群の平均殻径は宿浦では 46.3 mm, 贅浦では 54.3 mm と海域によって異なり, その要因として餌となる海藻量の違いが指摘されている (沖 2004)。カリブ海サンゴ礁では *D. antillarum* の平均殻径は礁斜面で 57.0±3.6 mm, 礁縁部で 56.9±0.7 mm (Blanco et al. 2010), カリフォルニア湾のサンゴ礁域において *D. mexicanum* で 43.8 mm±15.0 mm (Alvarado et al. 2016), マレーシアのパンコール島においてガンガゼで 58.73 mm±5.08 mm (Rahman et al. 2012) と報告されている。このように, 海域や種によって殻径に差が認められるが, *Diadema* 属ウニ類個体群の平均殻径は約 40–60 mm とされ, 月別の平均殻径が最小 44.2±0.9 mm から最大 49.6±0.9 mm であった本研究もこの範囲に含まれる。

賀田湾におけるガンガゼ個体群の殻径組成は季節的な変動は小さく, 安定していた。本研究は 1 年間の調査であるが, Rodríguez-Barreas (2015) はウニ類個体群の殻径組成の周年変化をみるためには 1 年で十分であるとしている。本研究では殻径 40–55 mm の個体が年間を通して優占しており, 小型個体の割合は少なかった。カリブ海サンゴ礁の *D. antillarum* 個体群では殻径 51–70 mm の中大型個体が全体の 48% を占め, 殻径 40 mm 以下の小型個体は 16% と稀であった (Blanco et al. 2010)。また, 東京湾口部に位置する沖ノ島のガンガゼ個体群においても, 中型個体が優占することが報告されている (Fujita et al. 2013)。これらのことから, *Diadema* 属ウニ類の安定した個体群内では中型個体が優占し, 殻径組成の季節的な変動は小さいと考えられる。本研究で 2013 年と 2014 年に新規加入したと思われるガンガゼ小型個体は急速に成長した。*Diadema* 属ウニ類の成長は新規加入後の 1 歳は非常に早い, 3, 4 歳以降は遅いとされている (Lewis 1966)。このことから, 新規加入したガンガゼ小型個体は早く成長し, 中型個体

になると考えられる。加えて、*Diadema* 属の小型個体は殻径 40 mm に達するまではサイズに依存した死亡率を示すことが報告されている (Clemete et al. 2007)。小型個体の死亡率の高さと成長の早さにより、磯焼け海域のガンガゼ個体群内では小型個体が少なく中型個体が優占すると考えられる。

本研究では 2015 年 1 月に新規加入したと思われる殻径 10 mm 以下の小型個体が確認された。しかし、東京湾口部の沖ノ島においては、ガンガゼ類の新規加入は 11 月から認められており (Fujita et al. 2013)、本研究を行った賀田湾に隣接する早田浦においても 2014 年 11 月に新規加入した小型個体が見つまっている (石川 未発表)。これらのことから、本研究では新規加入の時期に小型個体を検出できなかったことが考えられる。野外調査においてウニ類の小型個体 (約 5 mm 以下) が確認されることは稀とされている (Fujita et al. 2013)。しかし、前述のように *Diadema* 属ウニ類の個体群では中大型個体が優占することに加え、殻径別摂食実験の結果から小型個体の摂食量は極めて少量であった。これらのことから、小型個体が検出できなかったことは、ガンガゼ個体群の摂食圧の推定には大きな影響は無いと考えられる。

ウニ類の摂食活性は一般的に水温が高い時期にピークがあるとされている (Vadas 1977, Larson et al. 1980, 吾妻ら 1996)。大久保ら (2003) は砂底に設置したケージを用いて、ガンガゼのヒメエダミドリイシ *Acropora pruinosa* に対する摂食量を月別に測定した。その結果、ガンガゼの摂食量には季節変化が認められ、冬季に低く、夏季に高かったことを報告している。吾妻ら (1996) は冬季にキタムラサキウニの摂食活動が低下することを報告しており、波浪・水温特性から推定されたキタムラサキウニの摂食圧は流速が低下し水温が高まる夏季に高いと推定されている (佐藤ら 2012, 山下ら 2012)。本研究においてもガンガゼ個体群の摂食圧は水温に大きく依存し、夏に高く冬に低くなる明瞭な季節変動

が確認された。このように、ウニ類の個体群の摂食圧は水温に依存することから、発電所の温排水などにより水温が上昇した場合、摂食圧は大きく増加することが予想される。

アイゴやノトイヌズミ *Kyphosus bigibbus* などの植食性魚類の摂食量は水温に影響されるとされ (桐山ら 2001, 野田ら 2016), その摂食圧は季節変動を示すことが報告されている (野田ら 2014)。このように、植食性魚類の摂食活動は水温が高くなる夏季に高いことから、ガンガゼ類の摂食圧が高まる時期とほぼ一致する。植食性魚類とガンガゼ類の摂食圧が夏季に同時に高まることで、海藻群集により大きな影響を与えることが考えられる。

本研究は飼育実験により水温と殻径がガンガゼの摂食量に与える影響を明らかにし、野外調査によって得られたガンガゼ個体群の殻径組成や個体密度と組み合わせることで、磯焼け海域におけるガンガゼ個体群の摂食圧を推定した。その結果、磯焼け海域におけるガンガゼ個体群の摂食圧は明瞭な季節変動を示すことが明らかとなった。また、推定の際、殻径組成や水温データを変えることにより、ガンガゼ除去や大量死によって密度が減少した際の摂食圧の変化も推定可能となり、本研究の手法は他のウニ類を含むベントス個体群の摂食圧の推定においても有用と考えられる。

## 総合考察

磯焼けには発生要因と持続要因があり（富士 1999, 藤田 2002), 磯焼けからの再生を試みる場合には各要因を明らかにする必要がある。本研究を行った早田浦では, 磯焼けの主な発生要因であった魚類養殖による水質汚濁が無くなった後も磯焼けが持続しており, 優占したガンガゼ類の摂食圧が主な持続要因であると考えられた。そこで, 継続的なガンガゼ類除去によって, その個体密度を低下させることで, 藻場が再生された。このように, 発生要因が取り除かれた磯焼け海域では, 持続要因を取り除くことで磯焼けから藻場が再生できることが本研究により示された。

ウニ類が優占する磯焼け海域と藻場はいずれも安定状態であり, それぞれの状態を維持するフィードバック機構が働くとされている (Filbee-Dexter and Scheibling 2014)。藻場から磯焼けにシフトする際のウニ類のバイオマスと密度は, 磯焼けから藻場が回復する際よりも高いことが認められており, 不連続フェイズシフトと呼ばれている (Filbee-Dexter and Scheibling 2014, Ling et al. 2015)。不連続フェイズシフトでは, シフト後にシフト前の状態へ戻るにはより大きな変化が必要となる (Baskett and Salomon 2010)。高密度の*H. erythrogramma*の摂食により引き起こされた藻場から磯焼け状態へのシフトは130日以内と素早く, 海藻被度は65.8%から5.9%に減少した (Konar and Estes 2003, Wright et al. 2005)。これに対し, 本研究の第一章では除去開始から10か月の間は直立海藻が全く見られず, 藻場を構成するホンダワラ類については約2年の間ほとんど確認されなかった除去区も見られた。前述のように, ウニ類による磯焼けは安定期な状態であるため, その状態を崩すには大きな労力と時間を要すると考えられる。ウニ類除去によって藻場を回復させる場合, 事前調査により持続要因がウニ類による摂食圧であるかを確かめた上で, 長期的な計画を立てることが必要とされる。

植食性動物の摂食圧は海藻群集を制御する主要因であり (Kuempel and Altieri 2017), 特に, 植食性魚類とウニ類は重要な植食性動物とされる (Hughes et al. 2007)。カリブ海のサンゴ礁においては, ウニ類とブダイ類などの植食性魚類の摂食圧が藻類現存量に大きく影響を与えるとされる (Steneck 1988)。ウニ類による摂食圧は磯焼けの持続要因として強く作用するとされ (Lawrence 1975), ウニ類が高密度となった時に広大な磯焼け海域が生じる (Wright et al. 2005)。アイゴなどの植食性魚類の摂食圧による磯焼けの発生・持続も報告されているが (桐山ら 1999, 野田ら 2014), こうした遊泳魚類の除去はウニ類と比較して困難である。網による防除や刺網での捕獲が植食性魚類への対策として報告されているが, 有効な事例は乏しい。一方で, ベントスであるウニ類は除去が容易であり, 植食性動物の摂食圧を低下させる手段としてウニ類除去は有効であると考えられる。

一般的に動物個体群が高密度の際は資源の制限, 低密度の際は捕食者が個体群を制限するとされている (Ricklefs 2008)。*S. droebachiensis* の捕食者としてはロブスター類, カニ類, ヒトデ類, 魚類, 鳥類など (Himmelman and Steele 1971), *D. antillarum* の捕食者としてはケショウモンガラ *Balistes vetula* や *Calamus bajonado* などの魚類, ロブスター類の *P. guttatus* や *P. argus* などが報告されている (Carpenter 1984, Kintzing and Butler 2014)。このように多くの動物がウニ類を捕食するが, *Diadema* 属ウニ類は天然海域において他の動物に捕食されることは稀であるとされており (Muthiga and McClanahan 2013), 一度 *Diadema* 属ウニ類が優占すると自然と密度が低下することは少なく, 長年に渡り磯焼けの持続要因となる。また, ウニ類は飢餓耐性が高いため (Lawrence 1975), 磯焼け海域において高密度に生息した場合でも, 餓死することなく生残すると考えられる。大西洋沿岸の Nova scotia においては, ウニ類の大量死のみが海中林再生のため

の唯一の自然要因とされている (Scheibling et al. 1999)。 *Diadema* 属ウニ類では、カリブ海の *D. antillarum*, 東部大西洋の *D. africanum* において、病原体による大量死が報告されている (Carpenter 1988, Clemente et al. 2014)。しかしながら、日本国内において、 *Diadema* 属ウニ類でこうした大量死は報告されておらず、一度増加した *Diadema* 属ウニ類が自然に減少することは稀であると考えられる。

集中的・継続的なウニ類の漁獲は大量死と同じくウニ類の密度を低下させることが報告されている (Steneck et al. 2002)。しかしながら、ガンガゼは他のウニ類と比較して可食部である生殖巣の遊離アミノ酸組成において苦味成分が多く、食用には一般的に不適であり、水産的価値が低いとされている (金子ら 2009, 高木ら 2014)。加えて、磯焼け海域の高密度環境に生育する *D. africanum* は小さな生殖巣しか持たず、大型の生殖巣を持つ個体は低密度環境にいることから、漁獲効率が低く産業規模での漁獲には適さないとされている (Hernández et al. 2011)。このことは、他のウニ類でも知られており (Byrne et al. 1998), Hernández et al. (2011) は漁業に用いる場合、地方レベルでの飲食店や市場での小規模な消費を提案している。これらのことから、 *Diadema* 属ウニ類の密度を低下させるには人為的除去が必要と考えられる。

Mann and Breen (1972) は磯焼け域の形成がウニ類個体群の爆発的な増加を促進するとしている。磯焼けはウニ類の個体レベルでは食物の制限など負の影響を持つが (Levitan 1991), 新規加入の促進 (Fagerli et al. 2013), 着底後の生残率の向上 (Rowely 1989) などにより、個体群レベルでは正の影響を与えるとされている。そのため、磯焼け海域ではウニ類の新規加入量が藻場と比べ高くなることが考えられ、一度、藻場を再生すればウニ類の密度が低く維持されやすいと推察される。

第 2 章ではガンガゼ個体密度  $0 \text{ ind./m}^2$  の条件下で最も海藻の被度ならびに現

存量が高くなったことから、ガンガゼ類除去による藻場再生を行う際にはガンガゼ類を全て除去することが効果的と考えられた。Hernández et al. (2008) は *D. africanum* の現存量と大型藻類の種多様性の間に負の相関が見られることを報告している。しかし、鹿児島県内の磯焼け海域におけるウニ類のほぼ全てを除去した結果、海藻ではなくソフトコーラル類が繁茂し（鹿児島県水産技術開発センター 2011）、高知県の磯焼け海域におけるナガウニ類などの除去においては、ウニ類の密度が低下し海藻被度は増加したものの、その大部分がヒメモサズキ *Jania adhaerens* やピリヒバ *Corallina pilulifera* などの有節サンゴモ類であった例が報告されている（田中 2006）。また、ウニ類が海藻群落に与える摂食圧は、海藻の生産量や多様性を向上させる正の影響を与える場合もあるとされている（Sammarco 1982, 米田ら 2008）。このように、ガンガゼ類を含めたウニ類の摂食圧は海藻群落に負の影響のみを与えるとは限らない。また、第二章ではガンガゼ個体密度が 2 ind./m<sup>2</sup> 以下であれば、海藻の多様性は大きく変化せず海藻が生育できることが明らかとなっている。これらのことから、ウニ類を除去する場合は事前調査により、磯焼けの主な持続要因がウニ類の摂食圧であるかを明らかにする必要がある。加えて、完全に除去するのではなく、海藻が生育可能なウニ類密度の閾値を求め、必要最低限のウニ類を除去することが重要である。

本研究の結果から、ガンガゼは 1-2 ind./m<sup>2</sup> という低い密度の場合も海藻の被度・現存量とホンダワラ類の個体密度を低下させ、海藻群集に大きな影響を与えることが示された。一方で、2 ind./m<sup>2</sup> 以下であれば海藻は生育可能であり、海藻の多様性も維持されることが明らかになった。本研究の成果は、ガンガゼ類の摂食圧が海藻群集に与える影響を多面的に明らかにし、ガンガゼ類除去による藻場造成手法の確立に寄与できるものである。

## 要約

磯焼けとは、大型の海藻・海草が繁茂する藻場が衰退もしくは消失する現象である。磯焼けが持続する大きな要因の 1 つとしてウニ類による摂食圧が挙げられる。ウニ類が優占する磯焼け海域においては、ウニ類を除去すれば海藻の被度や現存量が増加することが報告されている。ウニ類は岩礁生態系において重要な生態学的役割を持つ。しかし、日本においては暖海性のウニ類であるガンガゼが海藻群落に与える影響についての知見は乏しい。本研究では、三重県尾鷲市早田浦および賀田湾を研究海域とし、野外におけるガンガゼ類除去試験およびガンガゼ個体群の殻径組成および個体密度の調査、ケージを用いた野外実験、室内水槽実験とスケールの異なった手法を用いた。これにより、ガンガゼが海藻群集に与える影響を多面的に明らかにし、ガンガゼ類除去による藻場再生が可能かを検証することを目的とした。

ガンガゼ類除去試験では、三重県尾鷲市早田浦のガンガゼ類が優占する磯焼け海域において、継続的なガンガゼ類除去による磯焼けからの回復と除去効果を評価した。加えて、早田浦全域において海藻植生の調査を行い、過去の調査結果と比較することで、ガンガゼ類除去による磯焼け状態からの藻場の回復過程を分析し、その前後にわたる海藻植生の長期変化を明らかにすることを試みた。野外実験では、ケージ内のガンガゼ個体密度を人為的にコントロールすることで、異なるガンガゼ密度が海藻群集に与える影響を評価した。室内水槽実験では、水温やガンガゼの殻径とガンガゼの摂食量との関係を測定し、野外におけるガンガゼ個体群の殻径組成および個体密度と組み合わせることで、磯焼け海域におけるガンガゼ個体群の摂食圧を推定した。

ガンガゼ類除去試験では、8年間にわたり対象区域内のガンガゼ類を継続的に除去することで、ガンガゼ類個体密度が低下し、ホンダワラ類をはじめとする大

型海藻が安定的に増加した。ガンガゼ除去後の海藻植生を過去の調査と比較した結果、磯焼けの主な持続要因がガンガゼ類の摂食圧である磯焼け海域においては、ガンガゼ類除去を行うことで、藻場構成種だけでなく多様な小型海藻が増加することが示された。

野外実験では、ガンガゼは  $1 \text{ ind./m}^2$  という低い密度の場合でも海藻の被度・現存量やホンダワラ類の個体密度を減少させた。一方で、ガンガゼ個体密度が  $2 \text{ ind./m}^2$  以下ならば、海藻の種数には大きな影響を与えず、海藻が生育できることが示された。これらの結果から、磯焼けから藻場が再生するガンガゼ個体密度の閾値が実験的に明らかにされ、ガンガゼの摂食圧は藻場生態系において大きな影響を持つことが示された。

室内水槽実験からはガンガゼの摂食量は水温と殻径に大きく依存することが明らかとなった。野外調査からは磯焼け海域におけるガンガゼ個体群の殻径組成の季節変化や個体密度が明らかとなり、個体群の殻径は年間を通して安定的であった。これらの結果から推定されたガンガゼ個体群の摂食圧は夏季に高く、冬に低い明瞭な季節変動を示すことが明らかになった。

本研究はガンガゼ類が優占する磯焼け海域において、継続的な除去によりガンガゼ密度を低く保つことで、磯焼けから藻場再生が可能であることを実証した。加えて、ガンガゼ個体密度が海藻群集に与える影響を解明し、ガンガゼ個体密度が  $2 \text{ ind./m}^2$  以下で海藻が生育可能であるという除去時の密度指標を明らかにした。また、ガンガゼ個体群摂食圧の推定に用いる殻径組成や水温データを変えることで、多様な環境下での摂食圧の推定が可能となり、この手法は他のウニ類を含むベントス個体群の摂食圧の評価にも応用できると考えられた。本研究の成果は、ガンガゼ類の摂食圧が海藻群集に与える影響を多面的に明らかにし、ガンガゼ類除去による藻場造成手法の確立に寄与できるものである。

## 謝辞

本研究を行うにあたり，ご指導とご教示を賜った三重大学生物資源学研究科の前川行幸名誉教授，倉島彰准教授に深く感謝いたします。本論文を審査して頂きました三重大学大学院生物資源学研究科 生物海洋学教育研究分野の石川輝教授，浅海増殖学教育研究分野の吉松隆夫教授，水圏資源生物学教育研究分野の河村功一教授に心から御礼申し上げます。

本研究の実施に多大なご協力いただいた尾鷲市役所の竹内大介氏に深謝いたします。また，ガンガゼ類の除去を行うにあたり，ご協力をいただいた早田浦の漁師の皆様，尾鷲市役所 水産商工食のまち課の皆様，三重大学ダイビングサークルの皆様に御礼申し上げます。

調査や野外実験を行うにあたり，快く漁場の使用を許可して頂いた尾鷲漁業協同組合早田支所および古江小型漁船組合に深謝いたします。

本研究の実施にご協力いただいた尾鷲市役所（当時）の栗藤和治氏，調査・実験を行うに当たって協力と助言を頂いた三重大学生物資源学部 藻類学研究室の学生諸氏に感謝いたします。

最後に，これまで私を暖かく応援してくれた両親，生活・研究の両方を支えてくれた妻に心から感謝いたします。

## 参考文献

- 阿部真比古・森田晃央・橋本奈央子・倉島彰・栗藤和治・前川行幸 2001. 三重県須賀利地先の海藻植生. 三重大学生物資源学部紀要 27: 51-59.
- 吾妻行雄・松山恵二・中田章文 1996. 北海道忍路湾におけるキタムラサキウニの摂食活動の季節変化. 日本水産学会誌 62: 592-597.
- 吾妻行雄・松山恵二・中田章文・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. 日本水産学会誌 63: 672-680.
- 秋元恒基・清本節夫・鈴木健吾・前野幸男・後川龍男 2008. 宗像市大島におけるガンガゼ類の分布と駆除. 福岡県水産海洋技術センター研究報告 18: 77-83.
- Alvarado, J. J., Cortés, J., Guzman, H., Reyes-Bonilla, H. 2016. Density, size, and *Didadema mexicanum* (Echinoidea) in Eastern Tropical Pacific coral reefs. *Aquatic Biology* 24: 151-161.
- Alves, F. M. A., Chicharo, L. M., Serrão, E., Abreu, A. D. 2003. Grazing by *Diadema antillarum* (Philippi) upon algal communities on rocky substrates. *Scientia Marina* 67: 307-311.
- Andrew, N. L., Agatsuma, Y., Ballesteros, E., Bazhin, A. G., Creaser, E. P., Barnes, D. K. A., Botsford, L. W., Bradbury, A., Campbell, A., Dixon J. D., Einarsson, S., Gerring, P. K., Hebert, K., Hunter, M., Hur, S. B., Jhonson, C. R., Junio-Meñez, M. A., Kalvass, P., Miller, R. J., Moreno, C. A., Palleiro, J. S., Rivas, D., Robinson, S. M. L., Schroeter, S. C., Steneck, R. S., Vadas, R. L., Woodby, D. A., Xiaoqi, Z. 2002. Status and management of world sea urchin fisheries. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review* 40: 343-425.

- 有賀祐勝 1973. 水界植物群落の物質生産Ⅱ植物プランクトン. 共立出版, 東京.
- 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. 東北区水産研究所研究報告 52: 65–71.
- Bak, R. P. M. 1990. Patterns of echinoid bioerosion in two Pacific coral reef lagoons. *Marine Ecology Progress Series* 66: 267–272.
- Barker, A. N. 1967. Two new echinoids from northern New Zealand, including new species of *Diadema*. *Transactions of the Royal Society of New Zealand (Zoology)* 8: 239–245.
- Barker, M. F., Keogh, J. A., Lawrence, J. M., Lawrence, A. L. 1998. Feeding rate, absorption efficiencies, growth, and enhancement of gonad production in the New Zealand sea urchin *Evechinus chloroticus* Valenciennes (Echinoidea: Echinometridae) fed prepared and natural diets. *Journal of Shellfish Research* 17: 1583–1590.
- Bskett, M. L., Salomon, A. K. 2010. Recruitment facilitation can drive alternative sates on temperate reefs. *Ecology* 91: 1763–1773.
- Benayahu, Y., Loya, Y. 1977. Seasonal occurrence of benthic-algae communities and grazing regulation by sea urchins at the coral reefs of Eilat, Red Sea. In: Taylor, D. L. (eds.), *Proceedings, Third International Coral Reef Symposium*. pp. 383–390. Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, Miami.
- Blanco, F. M., Sansón, G. G., Amargós, F. P., Alonso, L. C. 2010. Abundance, distribution and size structure of *Diadema antillarum* (Echinodermata: Diadematidae) in South Eastern Cuban coral reefs. *Revista de Biología Tropical* 58: 663–676.

- Blanco, F. M., Alonso, L. C., Sansón, G. G., Amargós, F. P. 2011. Influence of *Diadema antillarum* populations (Echinodermata: Diadematidae) on algal community structure in Jardines de la Reina, Cuba. *Revista de Biología Tropical* 59: 1149–1163.
- Breen, P. A., Mann, K. H. 1976. Changing lobster abundance and the destruction of kelp beds by sea urchins. *Marine Biology* 34: 137–142.
- Byrne, M., Andrew, N. L., Worthington, D. G., Brett, P. A. 1998. Reproduction in the diadematoid sea urchin *Centrostephanus rodgersii* in contrasting habitats along the coast of New South Wales, Australia. *Marine Biology* 132: 305–318.
- Carpenter, R. C. 1981. Grazing by *Diadema atillarum* (Philippi) and its effects on the benthic algal community. *Journal of Marine Research* 39: 749–765.
- Carpenter, R. C. 1984. Predator and population density control of homing behavior in the Caribbean echinoid *Diadema antillarum*. *Marine Biology* 82: 101–108.
- Carpenter, R. C. 1988. Mass mortality of a Caribbean sea urchin: Immediate effects on community metabolism and other herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85: 511–514.
- Carpenter, R. C. 1990. Long-term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. *Marine Biology* 104: 67–77.
- Castro, P., Huber, M. E. 2000. *Marine Biology*, third ed. McGraw-Hill, Boston.
- Chow, S., Kajigaya, Y., Kurogi, H., Niwa, K., Shibuno, T., Nanami, A., Kiyomoto, S. 2014. On the fourth *Diadema* species (*Diadema*-sp) from Japan. *PLoS ONE* 9: e102376. doi: 10.1371/journal.pone.0102376.
- Chow, S., Konishi, K., Mekuchi, M., Tamaki, Y., Nohara, K., Takagi, M., Niwa, K., Teramoto, W., Manabe, H., Kurogi, H., Suzuki, S., Ando, D., Jinbo, T., Kiyomoto,

- M., Hirose, M., Shimomura, M., Kurashima, A., Ishikawa, T., Kiyomoto, S. 2016. DNA barcoding and morphological analyses revealed validity of *Diadema clarki* Ikeda, 1939 (Echinodermata, Echinoidea, Diadematidae). *Zookeys* 585:1–16.
- Clemente, S., Hernández, J.C., Toledo, K., Brito, A. 2007. Predation upon *Diadema* aff. *antillarum* in barren grounds in the Canary Islands. *Scientia Marina* 71:745–754.
- Clemente, S., Lorenzo-Morales, J., Mendoza, J. C., López, C., Sangil, C., Alves, F., Kaufmann, M., Hernández, J. C. 2014. Sea urchin *Diadema africanum* mass mortality in the subtropical eastern Atlantic: role of waterborne bacteria in warming ocean. *Marine Ecology Progress Series* 506:1–14.
- 道津光生・太田雅隆・益原寛文 2002. 長崎県松島周辺の海藻植生に及ぼすガンガゼ類の食圧の影響について. 海洋生物環境研究所研究報告 4: 1–10.
- 道津光生・野村浩貴・太田雅隆・斉藤二郎 2012. ダイバーとウニ籠によるウニ除去作業について. 海洋生物環境研究所研究報告 15: 63–69.
- Edmunds, P., Carpenter, R. C. 2001. Recovery of *Diadema antillarum* reduces macroalgal cover and increases abundance of juvenile corals on a Caribbean reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 5067–5071.
- Estes, J. A., Tinker, M. T., Williams, T. M., Doak, D. F. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 283: 473–475.
- Fagerli, C. W., Norderhaug, K. M., Christie, H. C. 2013. Lack of sea urchin settlement may explain kelp forest recovery in overgrazing areas in Norway. *Marine Ecology Progress Series* 488: 119–132.
- Filbee-Dexter, K., Scheibling, R. 2014. Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 409: 1–25.

- 富士昭 1999. 磯焼けの研究の現状. 谷口和也 (編) 磯焼けの機構と藻場修復. pp. 9–24. 恒星社厚生閣. 東京.
- Fujita, D. 1998. Stroglyocentrotid sea urchin-dominated barren grounds on the Sea-of-Japan coast of northern Japan. In: Mooi, R. and Telford, M. (eds.) Echinoderms: San Francisco pp. 659–664. Balkema Publishers, Rotterdam.
- 藤田大介 2002. 磯焼け. 堀輝三・大野正夫・堀口健雄 (編) 21 世紀初頭の藻学の現況. pp. 102–105. 日本藻類学会. 山形.
- 藤田大介・町口裕二・桑原久美 2008. 磯焼けを起こすウニー生態・利用から藻場回復まで一. 成山堂書店, 東京.
- Fujita, D. 2010. Current status and problems of isoyake in Japan. Bulletin of Fisheries Research Agency 32: 33–42.
- Fujita, D., Ishii, R., Kanayama, T., Abe, M., Hasegawa, M. 2013. Patchy and zoned *Diadema* barrens on central Pacific coasts of Honshu, Japan. In: Johnson, C. (eds.) Echinoderms in a Changing World. pp. 187–193. Taylor & Francis Group, London.
- 原口展子・村瀬昇・水上譲・野田幹雄・吉田吾郎・寺脇利信 2005. 山口県沿岸のホンダワラ類の生育適温と上限温度. 藻類 53: 7–13.
- Haraguchi, H., Sekida, S. 2008. Recent changes in the distribution of *Sargassum* species in Kochi, Japan. Kuroshio Science 2: 41–46.
- 長谷川雅俊・小泉康二・長谷川輝夫・野田幹雄 2003. 静岡県榛南海域における磯焼けの持続要因としての魚類の食害. 静岡県水産試験場報告 38: 19–25.
- Hernández, J. C., Clemente, S., Sangil, C., Brito, A. 2008. The key role of the sea urchin *Diadema* aff. *antillarum* in controlling macroalgae assemblages throughout the Canary Islands (eastern subtropical Atlantic): An spatio-temporal approach. Marine

Environmental Research 66: 259–270.

Hernández, J. C., Clemente, S., Brito, A. 2011. Effects of seasonality on the reproductive cycle of *Diadema* aff. *antillarum* in two contrasting habitats: implications for the establishment of a sea urchin fishery. *Marine Biology* 158: 2603–2615.

Himmelman, J. H., Steele, D. H. 1971. Foods and predators of the green sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in Newfoundland wates. *Marine Biology* 9: 315–322.

Himmelman, J. H., Nédélec, H. 1990. Urchin foraging and algal survival strategies in intensely grazed communities in eastern Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1011–1026.

Hughes, T. P., Bellwood, D. R., Folke, C. S., McCook, L. J., Pandolfi, J. M. 2007. No-take areas, herbivory and coral reef resilience. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 1–3.

Idjadi, J. A., Haring, R. N., Precht, W. F. 2010. Recovery of the sea urchin *Diadema antillarum* promotes scleractinian coral growth and survivorship on shallow Jamaican reefs. *Marine Ecology Progress Series* 403: 91–100.

石川達也・戸瀬太貴・阿部真比古・岩尾豊紀・森田晃央・前川行幸・倉島彰  
2017. 三重県早田浦におけるガンガゼ除去に伴う海藻植生の変化. *日本水産学会誌* 83: 599–606.

Jessen, C., Wild, C. 2013. Herbivory effects on benthic algal composition and growth on a coral reef flat in the Egyptian Red Sea. *Marine Ecology Progress Series* 476: 9–21.

鹿児島県水産技術開発センター 2011. ウニの管理で海藻の森を. 第58回鹿児島

- 島県青年・助成漁業者活動実績発表大会資料 12-17.
- 海洋生物環境研究所 2011. 平成22年度火力・原子力関係環境審査調査（大規模発電所取放水影響調査）温排水生物群集影響調査報告書. 東京.
- 環境庁 1994. 第4回自然環境保全基礎調査, 海域生物環境調査報告書(干潟・藻場・サンゴ礁調査) 第2巻, 藻場. 東京.
- 金丸彦一郎・荒巻裕・普川泰久 2007. 陸上水槽における植食性ベントス5種の海藻摂餌量の比較とその標準化による天然海域における摂食圧推定の試み. 佐賀県玄海水産振興センター研究報告 4: 15-20.
- 金子浩大・白井隆明・田中宗彦・亀井正志・松本仁・大迫一史 2009. ガンガゼ *Diadema setosum* 生殖腺の呈味特性. 日本水産学会誌 75: 689-694.
- 川井唯史・金田友紀・新井章吾・桑原久実 2002. 磯焼け地帯におけるウニ侵入防止フェンスによるホソメコンブ群落の造成とキタムラサキウニ生殖巣の発達. 水産工学 39: 15-20.
- 河村知彦. 1997. 磯焼けに及ぼす小型巻貝の摂餌選択性と摂食圧の影響. 磯焼けの発生機構の解明と予測技術の開発. pp. 60-70. 農林水産技術会議事務局. 東京.
- 川尻正博・佐々木正・景山佳之 1981. 下田市田牛地先における磯焼け現象とアワビ資源の変動. 静岡県水産試験場研究報告 15: 19-30.
- Kintzing, M. D., Butlaer, IV. M. J. 2014. Effects of predation upon the long-spined sea urchin *Diadema antillarum* by the spotted spiny lobster *Panulirus guttatus*. Marine Ecology Progress Series 495: 185-191.
- 桐山隆哉・藤井明彦・吉村拓・清本節夫・四井敏雄 1999. 長崎県下で1998年秋に発生したアラメ類の葉状部欠損現象. 水産増殖 47: 319-323.
- 桐山隆哉・野田幹雄・藤井明彦 2001. 藻食性魚類数種によるクロメの摂食と

- 摂食痕. 水産増殖 49: 431–438.
- Konar, B., Estes, J. A. 2003. The stability of boundary regions between kelp beds and deforested areas. *Ecology* 84: 174–185.
- Kuempel, C. D., Altieri, A. H. 2017. The emergent role of small-bodied herbivores in pre-empting phase shifts on degraded coral reefs. *Scientific Reports*. doi: 10.1038/srep39670.
- 倉島彰・栗藤和治・前川行幸 1999. 三重県賀田湾の海藻植生. 三重大学生物資源学部紀要 21: 55–65.
- 倉島彰・森田晃央・栗藤和治・前川行幸 2001. 三重県早田浦の海藻植生. 三重大学生物資源学部紀要 27: 41–49.
- 倉島彰・石川達也・竹内大介・岩尾豊紀・前川行幸 2014. 三重県早田浦の磯焼け海域におけるガンガゼ除去の影響. *日本水産学会誌* 80: 561–571.
- Larson, B. R., Vadas, R. L., Keser, M. 1980. Feeding and nutritional ecology of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in Marine, USA. *Marine Biology* 59: 49–62.
- Lauzon-Guay, J., Scheibling, R. E. 2007. Seasonal variation in movement, aggregation and destructive grazing of the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) in relation to wave action and sea temperature. *Marine Biology* 151: 2109–2118.
- Lawrence, J. M. 1975. On the relationships between marine plants and sea urchins. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 13: 213–286.
- Lessios, H. A. 1988. Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: What have we learned? *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 371–393.
- Lessios, H.A., Garrido, M.J., Kessing B.D. 2001. Demographic history of *Diadema antillarum*, a keystone herbivore on Caribbean reefs. *Proceedings of the Royal*

- Society of London. Series B, Biological Sciences 268: 2347–2353.
- Levitan, D.R. 1988. Algal-urchin biomass responses following mass mortality of *Diadema antillarum* Philippi at Saint John, U. S. Virgin Islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 199: 167–178.
- Levitan, D. R. 1989. Density-dependent size regulation in *Diadema antillarum*: effects on fecundity and survivorship. *Ecology* 70: 1414–1424.
- Levitan, D. R. 1991. Influence of body size and population density on fertilization success and reproductive output in free-spawning invertebrate. *Biological Bulletin* 181: 261–268.
- Lewis, J. B. 1964. Feeding and digestion in the tropical sea urchin *Diadema antillarum* Philippi. *Canadian Journal of Zoology* 42: 549–557.
- Lewis, J. B. 1966. Growth and breeding in the tropical echinoid *Diadema antillarum* Philippi. *Bulletin of Marine Science* 16: 151–158.
- Ling, S. D., Johnson, C. R. 2009. Population dynamics of an ecologically important range extender: kelp beds versus sea urchin barrens. *Marine Ecology Progress Series* 374: 113–125.
- Ling, S. D., Scheibling, R. E., Rassweiler, A., Johnson, C. R., Shears, N., Connell, S. D., Salomon, A. K., Norderhaug, K. M., Pérez-Matus, A., Hernández, J. C., Clemente, S., Blamey, L. K., Hereu, B., Ballesteros, E., Sala, E., Garrabou, J., Cebrian, E., Zabala, M., Fujita, D., Johnson, L. E. 2015. Global regime shift of catastrophic sea urchin overgrazing. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 370: 20130269.
- 前川行幸・栗藤和治 1996. 三重県尾鷲湾におけるアラメ群落の生育環境と消長. *藻類* 44: 95–102.

- Mann, K. H., Breen, P. A. 1972. The relation between lobster abundance, sea urchins, and kelp beds. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 29: 603–605.
- 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. 北海道区水産研究所研究報告 57: 81–86.
- 町口裕二・水島純雄・三本菅義昭 1994. キタムラサキウニ*Strongylocentrotus nudus*の飼育下における摂餌選択性. 北海道区水産研究所研究報告 58: 35–43.
- 町口裕二・高島国男・林浩之・北村等 2012. エゾバフンウニの生殖巣の発達に及ぼす北海道東部海域に産する海藻（草）と給餌期間の影響. *水産増殖* 60: 323–331.
- 毎原泰彦・鈴木克美 1993. 駿河湾沿岸のガンガゼ類に着生するガンガゼカクレエビの生態. 東海大学海洋研究所研究報告 14: 71–81.
- 増田博幸・角田利晴・林義次・西尾四良・水井悠・堀内俊助・中山恭彦 2000. 藻食性魚類アイゴの食害による造成藻場の衰退. *水産工学* 37: 135–142.
- McClanahan, T. R., Kamukuru, A. T., Muthiga, N. A., Yebio, M. G., Obura, D. 1996. Effect of sea urchin reduction on algae, coral, and fish populations. *Conservation Biology* 10: 136–154.
- 三重県 2011. 平成22年度藻場・干潟等分布状況マップ作製委託業務報告書. 三重.
- Miller, R. J., Mann, K. H. 1973. Ecological energetics of the seaweed zone in a Marine Bay on the Atlantic coast of Canada. III. Energy transformations by sea urchins. *Marine Biology* 18: 99–114.
- Moore, D. S., Miller, R. J. 1983. Recovery of macroalgae following widespread sea

- urchin mortality with a description of the nearshore hard-bottom habitat on the Atlantic coast of Nova Scotia. Canadian Technical Report of Fisheries Aquatic Sciences 1230: 1–94.
- Mortensen, T. 1940. A monograph of the Echinoidea, Volume 3: Aulodonta 1. CA Reitzel, Copenhagen, 370 pp.
- Muthiga, N. A., McClanahan T. R. 2013. *Diadema*. In: Lawrence, J. M. (eds.), Sea urchins: Biology and Ecology. pp. 257–274. Elsevier, London.
- 中山恭彦・新井章吾 1999. 南伊豆・中木における藻食性魚類3種によるカジメの採食. 藻類 47: 105–112.
- 野田幹雄・大原啓史・村瀬昇・池田至・山元憲一 2014. アイゴによるアラメおよび数種のホンダワラ類の被食過程と群落構造の関係. 日本水産学会誌 80: 201–213.
- 野田幹雄・川野正弘・岡本訓明・村瀬昇 2016. 飼育下におけるノトイスズミの日間採餌量の見積と採餌日周性の検討. 水産大学校研究報告 64: 219–225.
- 沖大樹・山本祥輝・奥村宏征 2004. 三重県熊野灘北部沿岸に生息するガンガゼを食材料として利用するための予備的調査. 三重県科学技術振興センター水産研究部研究報告 11: 15–21.
- 大久保明彦・船越義隆・跡邊隆行・上野信平 2003. 駿河湾のエダミドリイシ個体群の成長とガンガゼによる摂食の影響. 東海大学海洋研究所研究報告 24: 51–58.
- 尾鷲市 2004. 平成16年度早田浦の海藻植生調査報告書. 三重.
- 尾鷲市 2017. 尾鷲の漁業平成27年版. 三重.
- Ponder, W. F., Gooding, R. U. 1978. Four new Eulimid gastropods associated with shallow-water Diadematid echinoids in the western pacific. Pacific Science 32: 157–

181.

- Rahman, M. A., Amin, S.M. N., Yusoff, F. M., Arshad, A., Kuppan, P., Shamsudin, M. N. 2012. Length weight relationships and fecundity estimates of long-spined sea urchin, *Diadema setosum*, from the Pulau Pangkor, Peninsular Malaysia. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 15: 311–315.
- Randall, J. E., Schroeder, R. E., Starck, W. A. 1964. Notes on the biology of the echinoid *Diadema antillarum*. *Caribbean Journal of Science* 4: 421–433.
- Ricklefs, R. E. 2008. *Ecology. The economy of nature* 6<sup>th</sup> ed. W. H. Freeman and Company, London.
- Rodríguez, A., Hernández, J. C., Clemente, S., Coppard, S. E. 2013. A new species of *Diadema* (Echinodermata: Echinoidea: Diadematidae) from the eastern Atlantic Ocean and a neotype designation of *Diadema antillarum* (Philippi, 1845). *Zootaxa* 1: 144–170.
- Rodríguez-Barreas, R. 2015. Current status of the sea urchin *Diadema antillarum* in Puerto Rico. PhD Thesis, University of Puerto Rico, Puerto Rico.
- Rowley, R. J. 1989. Settlement and recruitment of sea urchins (*Strongylocentrotus* spp.) in a sea-urchin barren ground and a kelp bed: are populations regulated by settlement or post-settlement process? *Marine Biology* 100: 485–494.
- Sammarco, P. W. 1982. Echinoid grazing as a structuring force in coral communities: Whole reef manipulations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 61: 31–55.
- Sangil, C., Clemente, S., Martín-García, L., Hernández, J. C. 2012. No-take areas as an effective tool to restore urchin barrens on subtropical rocky reefs. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81: 207–215.

- Sangil, C., Sansón M., Díaz-Villa T., Hernández J. C., Clemente J., Afonso-Carrillo, J. 2014. Spatial variability, structure and composition of crustose algal communities in *Diadema africanum* barrens. *Helgoland Marine Research* 68: 451–464.
- 佐藤旬・佐藤仁・山下俊彦 2012. 北海道美谷周辺海域でのウニの食圧と藻場分布 平成23年度土木学会北海道支部論文集 68: B-61.
- Scheibling, R. E., Hennigar, A. W., Balch, T. 1999. Destructive grazing, epiphytism, and disease: the dynamics of sea urchin – kelp interactions in Nova Scotia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 2300–2314.
- Scheibling, R. E., Anthony, S. X. 2001. Feeding, growth and reproduction of sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) on single and mixed diets of kelp (*Laminaria* spp.) and the invasive alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*. *Marine Biology* 139: 139–146.
- Serisawa, Y., Imoto, Z., Ishikawa, T., Ohno, M. 2004. Decline of the *Ecklonia cava* population associated with increased seawater temperatures in Tosa Bay, southern Japan. *Fisheries Science* 70: 189–191.
- Solandt, J., Campbell, A. 2001. Macroalgal feeding characteristics of the sea urchin *Diadema antillarum* Philippi at Discovery Bay, Jamaica. *Caribbean Journal of Science* 37: 227–238.
- Steneck, R. S. 1988. Herbivory on coral reefs: Synthesis. *Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium* 1: 37–49.
- Steneck, R., Graham, M. H., Bourque, B. J., Corbett, D., Erlandson, J. M., Estes, J. A., Tegner, M. J. 2002. Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Environmental Conservation* 29: 436–459.
- 須藤俊造 1992. 海藻・海草相とその環境条件との関連をより詰めて求める試

- み. 藻類 40: 289–305.
- 水産庁 2015. 磯焼け対策ガイドライン. 水産庁. 東京.
- 田井野清也・細木光夫 2011. 植食動物の除去による藻場回復の実践, 高知県での試み. 水産工学 48: 47–50.
- 田井野清也・林芳弘・上野幸徳 2007. 土佐湾の環境変動に対応した藻場の維持回復に関する研究. 高知県水産試験場事業報告書 70–81.
- 高木康次・大園竜也・藤田大介・白井隆明 2014. 静岡県内内浦湾産ガンガゼの生殖巣における遊離アミノ酸組成. 静岡県水産技術研究所研究報告 46: 23–31.
- 田中幸記 2006. ウニ除去による海藻植生の変化. CURRENT 7: 2–4.
- 田中次郎 1997. 褐藻 (コンブ目, ヒバマタ目, アミジグサ目) の分布にもとづく海藻相解析. 藻類 45: 5–13.
- 谷口和也 1998. 磯焼けを海中林へ 岩礁生態系の世界. 裳華房. 東京.
- Tuya, F., Boyra, A., Sanchez-Jerez, P., Barbera, C., Haroun R. 2004. Can one species determine the structure of the benthic community on a temperate rocky reef? The case of the long-spined sea-urchin *Diadema antillarum* (Echinodermata: Echinoidea) in the eastern Atlantic. *Hydrobiologia* 519: 211–214.
- Tuya, F., Sanchez-Jerez, P., Haroun, R. J. 2005. Influence of fishing and functional group of algal on sea urchin control of algal communities in the eastern Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* 287: 255–260.
- Vadas, R. L. 1977. Preferential feeding: an optimization strategy in sea urchins. *Ecological Monographs* 47: 337–371.
- Warén, A. 1980. Revision of the genera *Thyca*, *Stilifer*, *Scalenostoma*, *Mucronalia* and *Echineulima* (Mollusca, Prosobranchia, Eulimidae). *Zoologica Scripta* 9: 187–210.

- Wright, J. T., Dworjanyn, S. A., Rogers, C. N., Steinberg, P. D., Williamson, J. E., Poore, A. G. B. 2005. Density-dependent sea urchin grazing: differential removal of species, changes in community composition and alternative community states. *Marine Ecology Progress Series* 298: 143–156.
- 山本智子・濱口昌巳・吉川浩二・寺脇利信 1999. 植生の異なる実験藻場における生物群集の決定要因. *水産工学* 36: 1–10.
- 山下俊彦・佐藤旬・佐藤仁 2012. ウニ摂餌と海藻成長を考慮した海藻繁茂深度の推定法. *土木学会論文集B2(海岸工学)* 68: 1101–1105.
- 八谷光介, 清本節夫, 吉田吾郎, 吉村拓 2012. 九州西岸に生息するホンダワラ属13種の付着器からの再生能力. *藻類* 60: 41–45.
- 米田佳弘・藤田種美・中原紘之・金子健司・豊原哲彦 2008. 大阪湾の人工護岸における高密度に生息するウニ類の摂食による海藻群落の生産量の増大. *日本水産学会誌* 74: 45–54.
- 吉田吾郎・堀正和・崎山一孝・濱口昌巳・梶田淳・西村和雄・小路淳 2010. 瀬戸内海の各灘における藻場・干潟分布特性と主要魚種漁獲量との関係. *水産工学* 47: 19–29.
- 吉村拓・八谷光介・清本節夫 2015. 小型海藻藻場の重要性と磯焼け域におけるその回復の試み. *水産工学* 51: 239–245.
- 四井敏雄・前迫信彦 1993. 対馬東岸の磯焼け帯における藻場回復実験. *水産増殖* 41: 67–70.
- Zhao, C., Feng, W., Wei, J., Zhang, L., Sun, P., Chang, T. 2016. Effects of temperature and feeding regime on food consumption, growth, gonad production and quality of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 95: 185–195.