



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	地まきホタテガイ漁業における被食減耗軽減に関する研究
Author(s)	三好, 晃治
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(環境科学)
Dissertation Number	甲第13313号
Issue Date	2018-09-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k13313
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/79376
Type	doctoral thesis
File Information	Koji_MIYOSHI.pdf



博士論文

地まきホタテガイ漁業における

被食減耗軽減に関する研究

(Studies on predation risk management
for the mariculture systems of Japanese scallop)

北海道大学大学院環境科学院

三好 晃治

平成 30 年度

目次

第 1 章 序論	1
1 - 1: ホタテガイの生物学特性と地まきホタテガイ漁業	1
1 - 2: 地まきホタテガイ漁業における被食減耗	2
1 - 3: ホタテガイに対するヒトデ類の捕食行動	4
1 - 4: 本研究の目的および本論文の構成	9
第 2 章 ホタテガイに対するヒトデ類の捕食生態	14
目的	14
材料と方法	15
結果	18
2 - 1: ヒトデ類のホタテガイ捕食個体数, 捕食有無, 軟体部捕食重量の変化	18
2 - 2: ヒトデ類 2 種における捕食行動の差異	19
2 - 3: ヒトデ類の摂餌サイズ選好性	20
考察	21
第 3 章 ヒトデ類の分布生態	39
目的	39
3-1 ヒトデ類の空間的分布とその密度	41
材料と方法	41
結果	44
3 - 1 - 1: 地まき漁場におけるヒトデ類の密度	44
3 - 1 - 2: ヒトデ類の分布特性	44
3 - 1 - 3: ヒトデ類の個体群組成	45
考察	45
3-2 ヒトデ類の移動生態	51
材料と方法	51
結果	55
3 - 2 - 1: ヒトデ類における標識技術の確立	55
3 - 2 - 2: 位置情報把握技術を利用したヒトデ類の行動追跡	56
考察	57
第 4 章 放流ホタテガイにおける被食減耗の推定	85
目的	85
材料と方法	86
結果	89
4 - 1: ヒトデ類のホタテガイ捕食個体数の季節変動	89
4 - 2: ヒトデ類による放流ホタテガイの被食減耗の推定	89

4 - 3: ヒトデ類密度および放流方法と生残率の関係	90
考察	90
第 5 章 総合考察	109
5 - 1: ヒトデ類による放流ホタテガイの被食減耗の定量化	109
5 - 2: 放流ホタテガイの被食減耗軽減方策	110
5 - 3: 被食減耗による経済的損失	115
5 - 4: 今後の課題と展望	116
謝辞	122
引用文献	126

第 1 章

序論

1-1 ホタテガイの生物学特性と地まきホタテガイ漁業

ホタテガイ *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) は、イタヤガイ科に属する寒冷性の二枚貝である。本種の分布域はオホーツク海沿岸の千島列島およびサハリンから朝鮮北部までを北限とし、国内では富山湾（日本海側）および千葉県（太平洋側）を南限とする（山本 1976, 蔵田 2003）。本種は春から夏に産卵し、生まれた幼生は約 1 カ月後の浮遊期間を経て、主に砂れきや人工物等の基質に付着後、数カ月を経て海底へ着底する。着底生活をおくる天然貝は約 4 年、垂下される養殖貝は約 2 年で 100 mm 以上に達するため、他の有用二枚貝に比べ成長が早く短期間に大型化する（山本 1976; 西浜 1994; 蔵田 2003）。

北海道東岸（オホーツク海から根室海峡）地域は世界的なホタテガイの好漁場として知られる（西浜 1994; Kosaka 2016）。本地域の 2000 年代以降のホタテガイ生産量は年間 20 万トンを超え（Fig. 1-1）、世界最大のホタテガイ生産地帯となっている。本地域では漁場を 3-5 分割し、1 年ごとに放流漁場を替え、順に漁獲していく一世代全回収型の輪採制が採用されている（伊藤ら 1976; 林ら 1976; 西浜 1994; Kosaka 2016）（Fig. 1-2）。この漁業形態は、本来移動が少なく短期間で大型化するホタテガイの生物学的特性を活かした「地まき」と呼ばれる漁業（以下、「地まき漁業」と記す）であり、大規模かつ圃場的管理が可能なユニークな漁業形態である。地まき漁業では、毎年春から初夏にかけて浮遊幼生を捕獲（採苗）した後、翌年の春まで籠などにより保護した状態で生育させ（中間育成）、誕生から約 1 年後に放流される（伊藤ら 1976; 西浜 1994; Kosaka 2016）。

地まき漁業は、中間育成後のホタテガイを海中に吊り下げることで生育させる垂下養殖（「耳吊り」とも呼ばれる）と比較すると作業量が格段に少なく、広大な漁場と輪採制を活かすことで生産効率を向上させることが可能である。一方で、人為的な管理のもと漁獲まで成長する垂下養殖とは異なり、放流ホタテガイは種苗（稚貝）の放流後から漁獲までの2-4年は自然生態系のもとで成長する。

1-2 地まきホタテガイ漁業における被食減耗

放流ホタテガイの生残や成長は、捕食者による被食減耗や競争者との餌の競合による成長不良など他の生物（以下、「害敵」と記す）によって多大な影響を受ける（西浜 1994; 蔵田 1999）。また、放流ホタテガイは大型低気圧などにより漁場外へ流出することもある（Miyake *et al.* 1995; 蔵田・櫻井 2005）。その結果、放流ホタテガイの最終生残率（放流数当たりの漁獲時の生残数）は10-90%と変動が大きい（小原ら 1967; 桶作 1969; 林ら 1976; Goshima and Fujiwara 1994）。ただし、大規模な漁場外流出を除いた多くの場合、放流から1年間の減耗が最も多いとされる（有馬ら 1973; 林ら 1976）。2000年代頃までは種苗の生産技術および放流技術の向上により、放流直後の初期生残率は増加傾向にあり、近年の最終生残率は50%を超えることが多いとされる（Goshima and Fujiwara 1994; 西浜 1994; 蔵田 1999）。しかし、これら放流前の技術発展は近年停滞傾向にあることから、漁場の効率的な運用や生育環境の適正化を図ることが放流ホタテガイの生残率のさらなる向上に必要不可欠となった（蔵田 1999; 栗原・品田 2004; 栗原 2016）。したがって、生残率向上には害敵の駆除などの放流ホタテガイに対する間接的かつ限られた手段を効果的に改善することが必須となる。

害敵の生態を把握し、放流漁場の生態系構造を理解することは、ホタテガイ種苗の個体群管理を進める上で必要不可欠である（Hatcher *et al.* 1996; Bax *et al.*

2006; Barkhouse *et al.* 2007)。特に捕食者は、放流種苗の生残に直接関わるため、放流時期や種苗サイズの検討だけでなく、駆除などの適切な処置が必要となる（有馬ら 1973; Hardy 1991; Barbeau *et al.* 1996; Barbeau and Caswell 1999）。人為的影響のない自然生態系において成長する放流ホタテガイは、様々な成長段階においてヒトデ類や巻貝類、カレイ類、頭足類、甲殻類などの捕食対象となる（Fukuyama and Oliver 1985; Chiba and Arai 2014; Brand 2016）。本地域ではカレイ類や頭足類、甲殻類は沿岸漁業の主要対象種であることから、漁獲により間引かれる（北海道 2017）。しかしながら、利用価値の低いヒトデ類の漁獲を主とした漁業は現在行われていないため、ヒトデ類の密度は人為的にほとんど減少しない。また、本地域に生息する主なヒトデ類はマヒトデ *Asterias amurensis* (Lutken, 1871)およびニッポンヒトデ *Distolasterias nipon* (Diiderlein, 1902)が挙げられ（Fig. 1-3）、両種ともに腕長 200 mm を越え大型に成長することに加え、他のヒトデ類より高密度に生息することから被食による放流ホタテガイの減耗が懸念される（木下 1938; 富田 1965; Volkov *et al.* 1982; 蔵田 1984; 西浜 1994; Silina 2008）。これらのヒトデ類の駆除は 1960 年代以前の天然ホタテガイを主として漁獲した時代から行われており、漁業者の間では古くから害敵としてのヒトデ類の認知は高い（木下 1934; 1938）。本漁業現場では種苗放流直前に前年の獲り残したホタテガイの漁獲を兼ねたヒトデ類駆除が実施され（「漁場造成」と呼ばれる）、漁獲時にも混獲したヒトデ類は全て駆除される（有馬ら 1973; 西浜 1994; Kosaka 2016）。しかしながら、近年ではヒトデ類の異常発生に伴う被食減耗が度々確認されており（週刊水産新聞 2012 年 12 月 4 日; 12 月 14 日 刊行）、既存漁場を休止するなどの事態を招いている海域もある。さらに、ヒトデ類による被食減耗は漁業者の経験や研究者の推定に基づいて議論されることが多く、科学的根拠に乏しい（蔵田・西浜 1985; 蔵田 1986; Chiba and Arai 2014）。そのため、「いつ、

どのくらい捕食される」などといった基本的な情報が整理されておらず、ホタテガイの生残におけるヒトデ類の影響は明らかでないのが現状である。

一方で、本地域に生息するマヒトデなどの大型ヒトデ類は沿岸生態系のキーストーン種である可能性が高く（Paine 1966; Salon 1980; Menge 1982）、過剰なヒトデ類の駆除は海域における生態系のバランスを崩し、最終的にホタテガイ漁場の生態系に負荷を課すことも想定される。本漁業は 2013 年に Marine Stewardship Council（MSC, [http s ://fisheries. msc. org /en/fisheries/japanese- scallop- ha ngi ng -and-seabed-enhanced - fisheries/](http://fisheries.msc.org/en/fisheries/japanese-scallop-hangi-ng-and-seabed-enhanced-fisheries/), 2018 年 4 月 24 日）の認証を取得したことで、科学的根拠に基づく持続的な漁業であることが強く求められている。そのため、放流ホタテガイの生残向上だけでなく、生態系に配慮した駆除活動を提案する必要がある。これらのことから、ヒトデ類による被食減耗の実態解明は喫緊の課題であり、ヒトデ類密度と放流ホタテガイの生残率の関係を解明し、効率的かつ効果的な駆除手法を提案することが求められている。

1-3 ホタテガイに対するヒトデ類の捕食行動

ヒトデ類は沿岸生態系のトッププレデター（高次捕食者）であることから、ヒトデ類の個体群動態は捕食対象である二枚貝などの生存率に直接的または間接的に影響することが知られている（Paine 1966; Salon 1980; Menge 1982; Bax *et al.* 2005; Byrne *et al.* 2013; Menge and Sanford 2013）。大型に成長するマヒトデの分布は北太平洋であるが、しばしば外来種として移入先の生態系に多大な影響を及ぼしており（Byrne *et al.* 2013）、国際自然保護連合の定めた「侵略的外来種ワースト 100」に選定されている（Lowe *et al.* 2010）。例えば、オーストラリアやタスマニアへ侵入したマヒトデは、水産有用種を含む二枚貝の個体群動態を激変させただけでなく、生態系を根本から変化させる事態を引き起こした（Ross *et*

al. 2002; Ross *et al.* 2003; Dommissie and Hough 2004; Hutson *et al.* 2005; Byrne *et al.* 2013)。マヒトデが在来種として分布する本邦沿岸においても、局所的な異常発生などにより多くの二枚貝資源に影響を及ぼすことが知られている（相良 1975; 菅原 1975）。

本地域では、ヒトデ類とホタテガイの生活史段階の多くの時期が重なることが想定され、地まき漁業においては種苗放流以前の採苗時からヒトデ類の影響を受けるとの報告がある。マヒトデおよびニッポンヒトデは雌雄異体で成熟し、産卵は体外受精である（中西ら 2003; 吉田ら 2004; Byrne 2013; Metaxas 2013）。受精後 2 つの幼生期（ピピンナリア幼生、ブラキオラリア幼生）を経て着底生活に移るが、幼生期間は 1-2 ヶ月とされる。道東海域における本種の産卵期および浮遊幼生期は春から夏とされ、同海域のホタテガイの産卵・浮遊期と同時期となることが知られる（蔵田 1987a; 蔵田 1988）。そのため、採苗時に使用される採苗器（メッシュ状のナイロン袋を束ねた漁具）内におけるヒトデ類による被食減耗の事例も報告され（干川 1988; 宮園 1991）、着底生活以前の生活史段階からホタテガイの生残に深く関わることも知られる。

ヒトデ類による二枚貝の被食減耗が多数報告される一方で、それら知見は単純に逃避能力を有する着底生活後のホタテガイへの影響として取り扱うことはできない。ヒトデ類は他の捕食者に比べ、移動能力やホタテガイに対する捕食能力が低い傾向にあるとされる（Mauzey *et al.* 1968; Barbeau and Scheibling, 1994a, b）。そのため、イガイ類など固着性の二枚貝資源には一方的に捕食被害が及ぶことがあるが、逃避能力を有するホタテガイなどの二枚貝との捕食—被食関係は単純ではない（Menge 1982; Byrne *et al.* 2013; Menge and Sanford 2013; Brand 2016）。なぜなら、水温などの環境条件がヒトデ類の捕食行動だけでなく、被食者側の逃避行動をも変化させるからである（Barbeau and Scheibling 1994a, b）。さらに、二

枚貝は成長にしたがって逃避能力が増大するため、ヒトデ類の捕食戦略も変化する可能性が高く、この捕食戦略の差はヒトデ類の種間差以前に被食者の成長段階によって大きく変化することが想定される (Dadswell and Weihs 1990; Manuel and Dadswell 1993)。そのため、ヒトデ類の被食減耗を低減しホタテガイの生残率の向上させるためには、(1) ホタテガイの成長段階とヒトデ類の捕食率の関係、(2) 水温等の環境要因とヒトデ類の捕食行動の関係、(3) ホタテガイおよびヒトデ類の密度と捕食率の関係など、ヒトデ類とホタテガイの捕食―被食関係を踏まえた上で被食減耗を推定することが必要である。加えて、これらの要因はそれぞれホタテガイの (1) 放流種苗のサイズ、(2) 放流時期、(3) 放流密度の決定要因となることから、種苗放流方策に直接的な影響を与える要因となることが予想される。

まず、(1) 放流種苗のサイズについて検討する。ホタテガイの捕食者に対する直接的な逃避行動には跳躍 (Jumping)、遊泳 (Swimming)、閉殻 (Closing the shell) が知られている (Thomas and Gruffydd 1971; Brand 2016)。ホタテガイの跳躍および遊泳能力は種により異なるものの殻高 30-50 mm 程度まで成長に従って増大するとされ、その後は殻重量の増加によりこれら逃避能力は低下する (Dadswell and Weihs 1990; Manuel and Dadswell 1993; Labrecque and Guderley 2011)。一方で、大型になると閉殻により捕食者から殻内部を守ることができるとされる (Manuel and Dadswell 1993; Arsenault and Himmelman 1996)。また、ヒトデ類は胃を反転させ体外へ放出し被食者を包み込むことで捕食する (Kim 1969)。そのため、抱え込み可能な被食者が捕食されやすくなるため、ホタテガイが成長するに従って捕食効率は低下する。ホタテガイを種苗放流する場合、殻高 20-30 mm 以上が選択されやすく (Morgan *et al.* 1980; Barbeau *et al.* 1996; Hatcher *et al.* 1996; Barbeau and Caswell 1999; Magnesen and Redmond 2012)、道東沿岸の地まき漁業では殻高

35 mm を基準に放流されている（西浜 1994; 水産グラフ 2015）。これらのことから、ヒトデ類による放流ホタテガイの被食減耗は逃避能力が最も低い放流直後の小型の時期に集中することが想定される。そのため、対象地域におけるホタテガイの成長段階とヒトデ類の捕食量の関係を明らかにし、各ヒトデ種存在下における放流時の種苗サイズと初期生残率の関係を明らかにする必要がある。

次に、(2) 放流時期について検討する。ヒトデ類の捕食行動は多くの環境要因の影響を受けるが、水温は捕食行動を決定づける最も重要な近接要因である（Barbeau and Scheibling, 1994b; Byrne *et al.* 2013; Menge and Sanford 2013）。マヒトデやニッポンヒトデを含む Asteriidae 科のヒトデ類は、水温 5-20 °C の範囲では水温上昇とともに捕食行動が活発化し、約 10 °C を上回ると捕食行動が最も活発化することが知られている（Hatanaka and Kosaka 1959; Barbeau and Scheibling 1994b; Barbeau *et al.* 1994）。一方で、水温の低下はヒトデ類の餌料探索の活動量を低下させるとともに移動速度を低下させることが知られ、これらは栄養要求の低下による影響と考えられる（Hatanaka and Kosaka 1959; Barbeau and Scheibling 1994b; Agüera *et al.* 2012）。以上のことから、低水温時のホタテガイの成長を考慮する必要があるが、放流初期の生残率向上を目的とした低水温期（厳冬期など）の種苗放流が推奨される場合が多い（Barbeau *et al.* 1994; 西浜 1994; Barbeau *et al.* 1996; Magnesen and Redmond 2012）。本地域における種苗放流は 3 月から 6 月の数カ月間にわたって行われるため、放流時期により漁場水温が最大 10 °C 以上異なることが想定される（三好ら 2015）。水温はヒトデ類の捕食行動に影響を与えるだけでなく、ホタテガイの生理状態や逃避行動に影響を与えることが示唆されることから（武田ら 2014; 2015）、水温変動に応じたヒトデ類の捕食行動および捕食量の定量化は放流ホタテガイの減耗を推定する上で重要と考えられる。

最後に (3) 放流種苗の密度については、種苗の生残や成長を左右する重要な

要因の一つであるはずであるが、その影響についても不明な点が多い。一般的にヒトデ類の捕食特性はホタテガイの放流密度を決定づける要因とはならないとの報告がある (Barbeau *et al.* 1998; Wong and Barbeau 2005)。ホタテガイ密度の上昇により、ヒトデ類の捕食機会が増加することでヒトデ類 1 個体当たりの捕食成功率が一時的に上昇する可能性がある (Barbeau *et al.* 1998; Wong *et al.* 2005)。その一方で、ヒトデ類は移動能力が低く、被食者に接触してから捕食し終えるまでの時間 (Handling time, 以下、「処理時間」と記す) が長い (Barbeau and Scheibling, 1994a, b)。そのため、ホタテガイ密度が上昇してもホタテガイの処理時間によって制限を受けるため、ホタテガイ 1 個体当たりの被食率は上昇しないとされる。ただし、放流ホタテガイは成長段階によって密度も変化していくことが想定されるため、実際の漁場のホタテガイ生息密度に合わせた被食減耗を定量化する必要がある。

その一方で、ヒトデ類を含む捕食者の密度は放流ホタテガイの生残にとって最も重要な要因と考えられる (Barbeau and Caswell 1999)。特にヒトデ類は二枚貝などの餌生物を探知し同力所に一時的に寄り集まることで大規模な集団を形成する、いわゆる「蛸集 (いしゅう)」現象を起こすことが知られている (Sloan 1984; Volkov *et al.* 1982; Silina 2008)。ヒトデ類は被食対象から発生する DFAA (Dissolved Free Amino Acids: 溶存遊離アミノ酸) を化学受容器により探知することで、餌場へ蛸集するとされ (Castilla 1972a, b; Salon 1980; Drolet and Himmelman 2004; Kamio and Derby 2017)、ホタテガイ種苗の放流直後の蛸集により数日以内に放流ホタテガイが大きく減耗することが報告されている (Volkov *et al.* 1982; Silina 2008)。また、このような短期的な蛸集の他、イガイ群落などに数週間以上長期的に高密度で分布することも確認されている (Gaymer and Himmelman 2002; Inglis and Gust 2003)。さらに、ヒトデ類は産卵適地や餌場の探索のため、季節的

に個体群単位の移動を繰り返すことが指摘されている（Menge and Sanford 2013）。そのため、種苗放流海域のヒトデ類の蛸集や移動条件を把握することも必要である。

これらのことから、ホタテガイの種苗放流に伴うヒトデ類の被食減耗を解明するためには、ホタテガイの成長段階および生息環境要因とヒトデ類の捕食行動の関係を定量化する必要がある。また、実際の漁場におけるヒトデ類の密度や分布特性を把握するとともに、漁場外からの漁場侵入や漁場内における行動を観察することで、効率的かつ効果的な侵入防止策および駆除方策を提案できると考えられる。

1-4 本研究の目的および本論文の構成

本研究の主目的は、北海道東岸の地まき漁場における大型ヒトデ類であるマヒトデおよびニッポンヒトデによる放流ホタテガイの被食減耗プロセスを生態学的観点から解明することである。さらに、ヒトデ類の捕食による放流ホタテガイの被食減耗を定量化することで、ヒトデ類密度と放流ホタテガイの被食減耗の関係を明らかにする。これらにより、適正な漁場環境の維持と被食減耗によるホタテガイ漁業の経済損失を低減する直接、間接的な対策を提案することを可能とする。本論文では、第2章において、本研究の基礎となるヒトデ類によるホタテガイの被食減耗プロセス、特にヒトデ類およびホタテガイのサイズ、水温などの環境要因と捕食—被食行動の関係、およびヒトデ類の摂餌特性について解明する。第3章では、実際の地まき漁場内におけるヒトデ類の分布特性とヒトデ類の移動能力について詳述する。第4章では、前章までの結果を踏まえて地まき漁場内のヒトデ類による放流ホタテガイの被食減耗の定量化を行う。第5章総合考察では被食減耗の低減に向けたヒトデ類の駆除方策ならびに種苗放流法

の改善策について整理した上で、ヒトデ類による被食減耗が地まき漁業に与える影響を経済的側面から言及する。また最後に、本研究の将来展望について総括する。

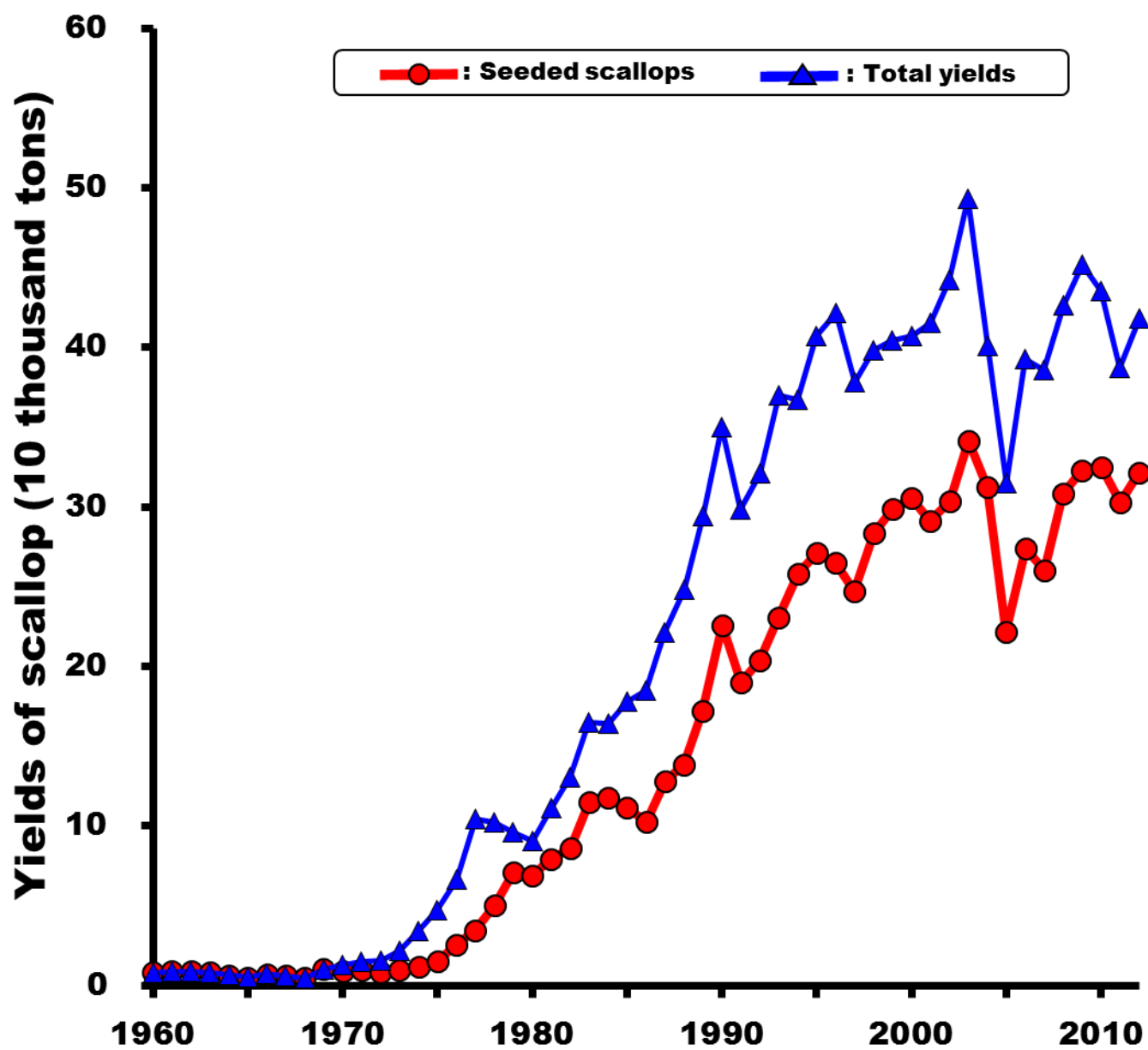


Fig. 1-1. Annual yields of scallops in the Hokkaido. Red circles represent the yields of seeded scallops in the Okhotsk and Nemuro region, and blue triangles represent the total yields in the Hokkaido.

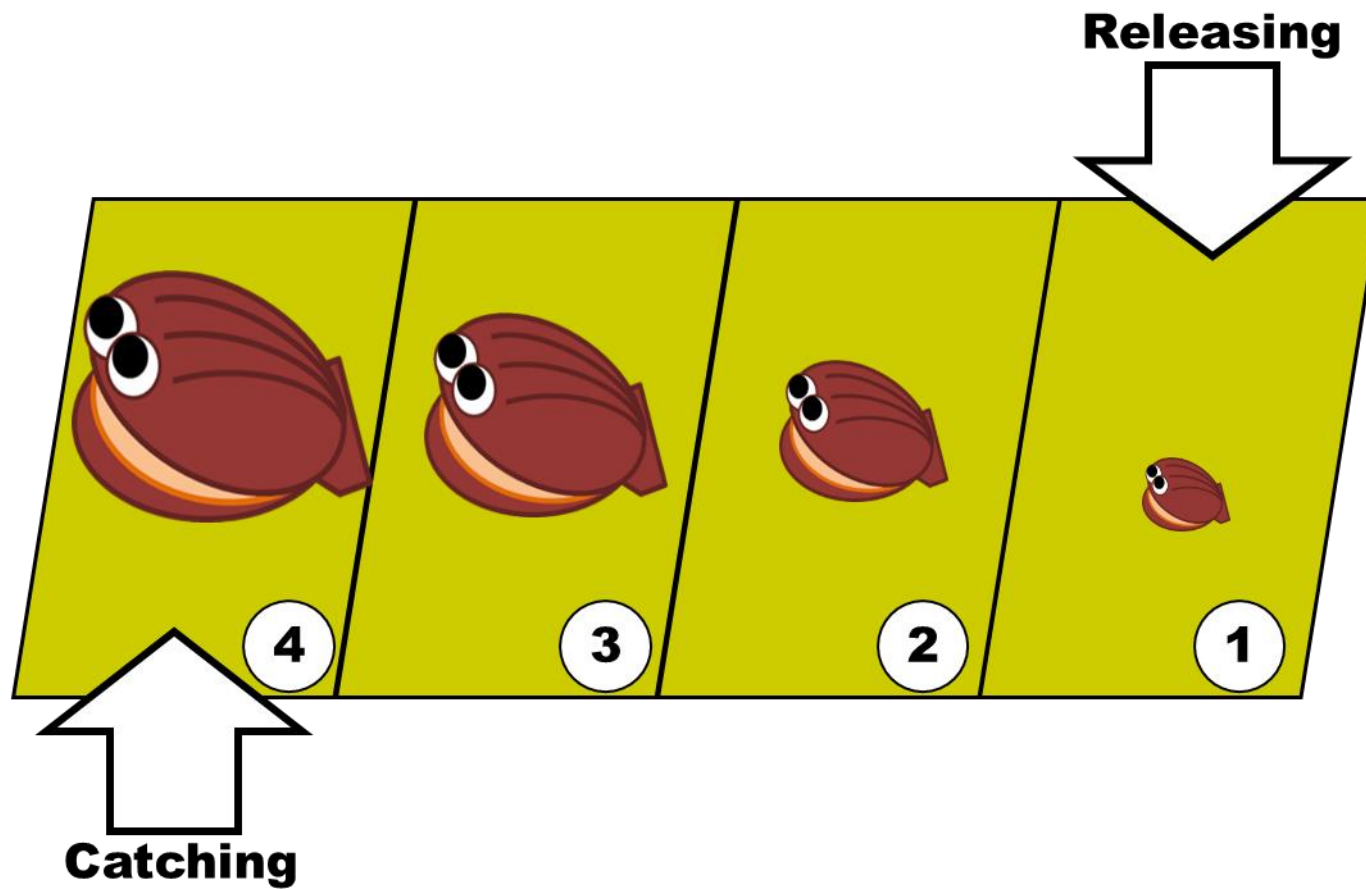


Fig. 1-2. Conceptual diagram of the seeded scallop fishing in the Hokkaido in Japan. The fishing grounds are separated into three to five sections, with young scallops (c.a. 1 year old) being released with a 1-year delay in each section. After 2–4 years, the mature scallops are harvested by a dredge net, after which more young scallops are released in the emptied section again. The number of circles in the fishing grounds are the year classes of scallops.

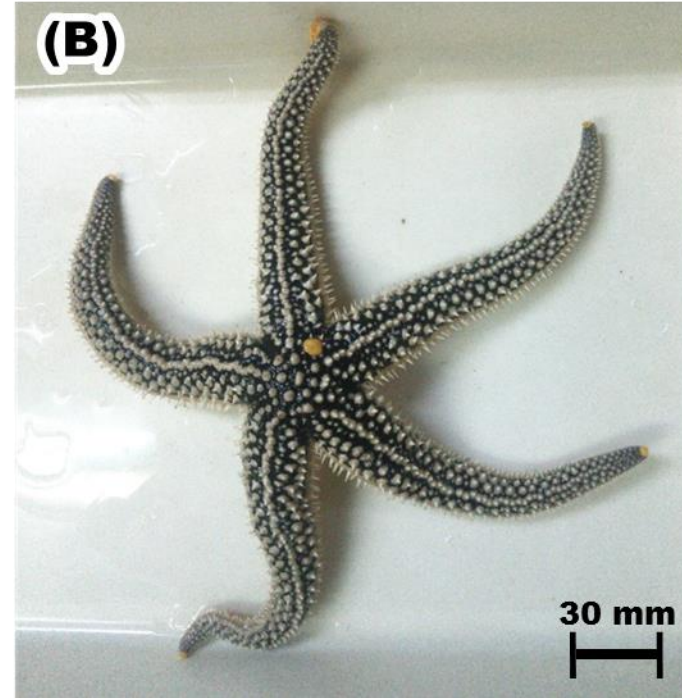
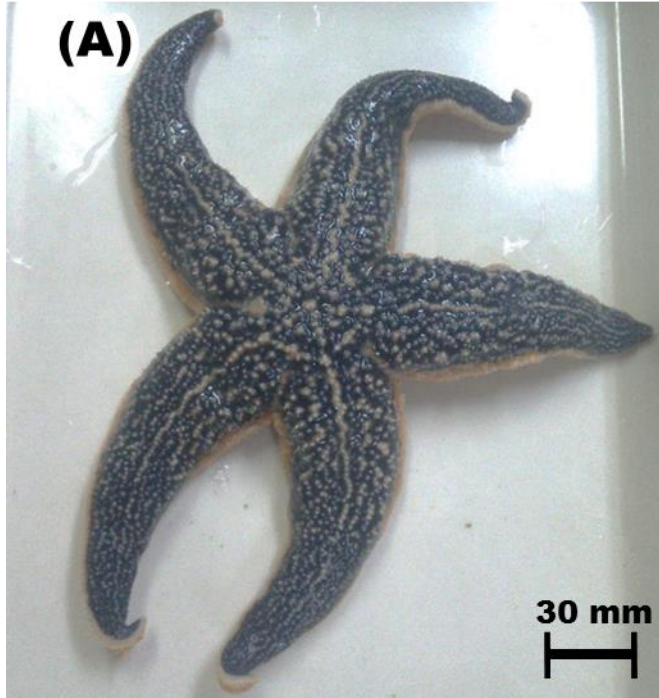


Fig. 1-3. Pictures of *Asterias amurensis* (A) and *Distolasterias nipon* (B).

第 2 章

ホタテガイに対するヒトデ類の捕食生態

目的

ヒトデ類による放流ホタテガイの被食減耗の解明には、ヒトデ類とホタテガイの捕食—被食関係を明らかにすることが前提となる。序論で示したように多くの大型ヒトデ類は沿岸生態系のトッププレデターであり、ホタテガイをはじめとする二枚貝の個体群動態に多大な影響を及ぼす。その一方で、ホタテガイは逃避能力を有する被食者であり、その捕食—被食関係は複雑となることが想定される。蔵田・西浜（1985）および蔵田（1986）は、野外におけるマヒトデによる放流ホタテガイの捕食実験において、放流 2 年目以降の被食減耗は著しく減少することを明らかにした。しかし、ヒトデ類およびホタテガイのサイズ（腕長・殻高）や水温と被食減耗の関係については明らかになっていない。さらに、ニッポンヒトデについてはマヒトデより捕食能力が劣るという報告がある（Volkov *et al.* 1982; 中西ら 2003; 吉田ら 2006; Silina 2008）。しかし、これらの報告の多くは漁場内における限られた行動観察からの推察であり、詳細な捕食行動の観察に基づいたニッポンヒトデの捕食量の定量化はされていない。そこで本章では、ヒトデ類 2 種とホタテガイの捕食—被食関係を明らかにするため、コントロールされた飼育環境下において、（1）様々な水温環境下におけるヒトデ類 2 種とホタテガイそれぞれの体サイズ関係における捕食量を定量化し、（2）ヒトデ類 2 種の捕食行動およびサイズ選好性を比較した。

材料と方法

2-1 ヒトデ類およびホタテガイの採集

飼育環境下における実験は 2014 年-2016 年の 3 月から 12 月にかけて実施した。オホーツク海沿岸の地まき漁場（沙留，常呂および網走海域：水深 35–55 m; Fig. 2-1）において桁網によって捕獲されたヒトデ類（マヒトデおよびニッポンヒトデ），およびホタテガイを捕食実験に供した。

2-2 実験設定

捕獲されたヒトデ類およびホタテガイは網走市水産科学センターへ搬入後，それぞれ角型水槽（ $L \times W \times H$: 1.8 × 0.9 × 0.7 m）において 1-2 週間馴致した。馴致中のヒトデ類およびホタテガイの密度はそれぞれ 6-10 個体/m² であり，馴致中は能取湖の天然海水をかけ流した。なお，ヒトデ類は捕獲までの摂餌状況が不明であるため馴致期間に餌料は与えずに馴致することでヒトデ類の摂餌条件を統一した。

ヒトデ類の捕食量の定量化を目的とした捕食実験ではポリカーボネートタンク（底面積: 1.08 m²，高さ: 0.8 m）を利用した。マヒトデまたはニッポンヒトデは腕長を基準に 3 サイズに分類し（Table 2-1; 2-2），それぞれ 1 個体投入した（密度: 1 個体/m²）。ホタテガイは 5 サイズに分類し（殻高: 30-40, 40-50, 50-60, 60-80, 90-130 mm），サイズに応じて各タンクへの投入数を変化させた。ホタテガイの投入密度はそれぞれ 10 個体/m²（殻高: 30-40, 40-50, 50-60 mm），7 個体/m²（60-80 mm），5 個体/m²（90-130 mm）とした（Table 2-1）。水温はオホーツク海沿岸から根室海峡の地まき漁場における春季から冬季までの典型的な底層水温を再現するため，3 段階に設定した（Low: 2-5 °C, Medium: 7-10 °C, High: 12-16 °C）。

本実験は 1 実験当たり 5 日間とし，1 日に 1 回捕食行動を観察した（1 実験通して同一時刻で観察）。軟体部がなく，殻のみ残ったホタテガイを捕食による死

亡とし、軟体部を残したまま殻を開いたホタテガイは自然死亡とした。実験中、自然死亡した貝を捕食した例はなかった。死亡したホタテガイは取り除き、同サイズ群のホタテガイを追加することで、初期設定密度を維持した。各条件の反復数は 6-12 回実験とした (Table 2-1)。各水槽には能取湖の天然海水をかけ流し (1.1 ± 0.6 L/分)、照度は 30-128 lux の範囲に設定した。

ポリカーボネートタンク上部に設置したビデオカメラ (Everio GZ-VX895, JVC Kenwood 社) により、ヒトデ類の捕食行動を記録した。ビデオカメラによる行動観察は、ID 1 および ID7 の各繰り返し実験のうち 3 回、ID 13 のうち 5 回で行った (Table 2-1)。行動観察記録は、Barbeau and Scheibling (1994a) におけるヒトデ類の捕食行動区分を簡素化させた上で分類した。すなわち、「摂餌行動 (feeding)」はホタテガイに触れ、軟体部を捕食した後、殻を手放すまでの行動とし、「探索行動 (searching)」は、ヒトデ類が移動を開始した時点からホタテガイに触れるまでの行動と定義した。本章ではそれぞれ 1 回の探索行動および摂餌行動をまとめて捕食行動とした。なお、摂餌行動中に別のホタテガイを探索した場合についても、初めにホタテガイを捕獲した時点から別のホタテガイを捕獲するまでの時間を探索行動とした。

次にヒトデ類の摂餌サイズ選好性を解明するため、行動を制限したホタテガイを利用した捕食実験を行った。小型サイズのホタテガイ (平均殻高 $\pm$ SD: 49.6 ± 4.4 mm; 平均軟体部重量 $\pm$ SD: 5.6 ± 2.1 g) および大型サイズ (107.2 ± 13.8 mm; 39.1 ± 29.6 g) をポリカーボネートタンク (底面積: 1.08 m^2 , 高さ: 0.8 m) の底面に各 3 個体、40 cm 間隔で交互に配置した (Fig. 2-2)。ホタテガイの逃避行動を制限するため、ナイロン糸およびエポキシ樹脂接着剤によりそれぞれ水槽底面へ固定した。また、ヒトデ類がタンク壁面に逃避することを避けるため、ナイロンネットにより 6 個体のホタテガイの外周を囲った (半径: 0.5 m , 網目: 5 mm ,

高さ: 0.6 m)。マヒトデ（平均腕長 $\pm$ SD: 149.2 $\pm$ 18.4 mm; 平均重量 $\pm$ SD: 431.5 $\pm$ 78.6 g）またはニッポンヒトデ（153.1 $\pm$ 22.5 mm; 435.1 $\pm$ 58.8 g）をそれぞれ 1 個体タンク底面の中央部に配置した。配置後ホタテガイを 1 個体捕食するまでのヒトデ類の捕食行動をビデオカメラによって記録した。実験期間の水温は 14.6-16.2 °C であり、各ヒトデ種に対して 10 回繰り返した。

2-3 統計解析

ヒトデ類のホタテガイ捕食個体数に与える影響を明らかにするため、1 日当たりの捕食個体数を目的変数として一般化線形モデル（generalized linear model: GLM）を用いて解析を行った。説明変数はヒトデ類およびホタテガイのサイズ（腕長・殻高: 数値型変数）、水温（数値型変数）、ヒトデ種（マヒトデまたはニッポンヒトデ: 因子型変数）とし、分布族はポアソン分布（リンク関数: log）とした。次に、ヒトデ類の捕食有無（捕食成功率）に与える両者のサイズ関係と水温の影響を明らかにするため、捕食の有無（捕食: 1, 捕食なし: 0）を目的変数とし、水温、ヒトデ種を説明変数とした。また、ヒトデ類のホタテガイ捕食成否における両者の体サイズの影響を明確にするため、ヒトデ類とホタテガイの相対サイズ比（ホタテガイの殻高/ヒトデ類の腕長: 数値型変数）についても説明変数に加えた。分布族を二項分布（リンク関数: logit）の GLM を用いて解析を行った。また、ヒトデ類のホタテガイ軟体部捕食量に与える影響を明らかにするため、軟体部捕食重量を目的変数とし、ヒトデ類およびホタテガイのサイズ（腕長・殻高）、水温、ヒトデ種を説明変数として、分布族をガンマ分布（リンク関数: 逆数関数）の GLM を用いて解析を行った。

これらの 3 つのモデル構築にあたり、それぞれ AIC（赤池情報量規準）が最小となるようモデル選択を行った（Burnham and Anderson 2004）。

ビデオカメラにより記録したヒトデ類の捕食行動から、1 回の捕食行動当たり

のホタテガイ捕獲数、探索時間および摂餌時間を算出し、正規性および等分散性を検証し、正規性および等分散性が保証された場合には Student *t* 検定を実施し、保証されなかった場合には Mann–Whitney U 検定によりヒトデ種間差を検証した。

ヒトデ類の摂餌サイズ選好性に関する実験では、ヒトデ類が最初に接触した（腕がホタテガイに触れた）ホタテガイのサイズ（大型または小型）および最初に摂餌したサイズの種間差について χ^2 検定を行った。

結果

2-1 ヒトデ類のホタテガイ捕食個体数、捕食有無、軟体部捕食重量の変化

ヒトデ類両種のホタテガイ捕食個体数は水温の上昇、またヒトデ類のサイズの増大に従って増加したが、同水温帯における捕食個体数は、マヒトデに比べニッポンヒトデの方が多かった。各水温帯におけるマヒトデの 1 日当たり平均捕食個体数は、High 水温帯で 0.43 個体（範囲: 0-6 個体）、Middle 水温帯で 0.28 個体（0-2 個体）、Low 水温帯で 0.01 個体（0-1 個体）であり、ニッポンヒトデは High 水温帯で 1.76 個体（範囲: 0-8 個体）、Middle 水温帯で 0.33 個体（0-3 個体）、Low 水温帯で 0.04 個体（0-1 個体）であった。

ヒトデ類両種が捕食したホタテガイの軟体部重量は水温の上昇に従って増加したが、同水温帯における軟体部重量は、マヒトデに比べニッポンヒトデの方が多かった。各水温帯におけるマヒトデが捕食した 1 日当たり平均軟体部重量は、High 水温帯で 3.89 g（範囲: 0-52.62 g）、Middle 水温帯で 3.14 g（0-44.25 g）、Low 水温帯で 0.11 g（0-8.01 g）であり、ニッポンヒトデは High 水温帯で 13.86 g（範囲: 0-89.38 g）、Middle 水温帯で 10.24 g（0-71.07 g）、Low 水温帯で 0.86 g（0-27.80 g）であった。

ヒトデ類のホタテガイ捕食個体数、捕食有無、軟体部捕食重量におけるモデル選択結果について、採用された説明変数および AIC 等の統計情報をそれぞれ整理した (Table 2-3; 2-4; 2-5)。また、それぞれの AIC 最少モデルの結果を Table 2-6 に整理した。ホタテガイ捕食個体数におけるモデル選択の結果、全ての説明変数が採用された (Table 2-3: Model number 16)。この結果、ヒトデ類によるホタテガイ捕食個体数はヒトデ類のサイズの増大および水温上昇とともに増加し、ホタテガイサイズの増大により減少することが明らかとなった (Table 2-6; Fig. 2-3)。また、ホタテガイ捕食個体数はマヒトデに比べニッポンヒトデの方が多かった。

捕食有無 (捕食成功率) におけるモデル選択の結果、ヒトデ類とホタテガイの相対サイズ比と水温が説明変数として採用された (Table 2-4: Model number 8)。この結果、ヒトデ類によるホタテガイの捕食成功率は水温上昇とともに増加し、相対サイズ比の増大により減少することが明らかとなった (Table 2-6; Fig. 2-4)。また、選択されたモデルからホタテガイの生存率が 50% になる時の相対サイズ (以下、「 M_{50} 」と記す) を推定した。マヒトデの M_{50} の範囲は 0.23-0.62 であり、ニッポンヒトデは -0.99-0.64 と推定された。

ホタテガイ軟体部捕食重量におけるモデル選択の結果、ヒトデ類のサイズおよび水温、ヒトデ種が説明変数として採用された (Table 2-5: Model number 11)。この結果、ヒトデ類によるホタテガイ軟体部捕食重量はヒトデ類のサイズの増大、また水温上昇とともに増加し、マヒトデに比べニッポンヒトデの方が多いことが明らかになった (Table 2-6; Fig. 2-5)。

2-2 ヒトデ類 2 種における捕食行動の差異

ビデオカメラによってヒトデ類の捕食行動を観察した結果、ヒトデ類は両種ともにホタテガイを 1 個体ずつ腕と水槽底面の間に押さえつけることで捕獲し

た。その後、口へ運び軟体部を摂取することが確認された。両種はホタテガイの軟体部を摂取した後、貝殻のみ手放すことで一回の捕食行動を完了した。しかしながら、両種の捕食行動に異なる点が確認された。マヒトデはホタテガイ 1 個体を捕獲した後、その貝殻を手放すまで他のホタテガイを探索および捕獲することはなかった。一方、ニッポンヒトデはホタテガイ 1 個体を捕獲しその貝殻を手放すまでに、周辺のホタテガイを探索する行動を示した。その結果、ニッポンヒトデは初めに捕獲したホタテガイに対する摂餌行動の間に、他のホタテガイを発見した場合、これらを押さえつけ最初のホタテガイの貝殻を手放すまで複数以上のホタテガイを捕獲した状態を保った。そのため、一度の捕食行動で捕獲したホタテガイの枚数はマヒトデが常に 1 個体であったのに対し、ニッポンヒトデは 2 個体以上を同時に捕獲していた (Fig. 2-6, Mann-Whitney U 検定, $P = 0.008$)。また、ヒトデ類のホタテガイの摂餌時間は両種に差が認められなかったが、探索時間はマヒトデに比べニッポンヒトデの方が短かった (Mann-Whitney U 検定, $P = 0.005$)。

2-3 ヒトデ類の摂餌サイズ選好性

ヒトデ類の摂餌サイズ選好性に関する実験では、マヒトデでは大型のホタテガイにまず初めに接触する傾向があったが (10 回のうち 7 回)、最初に摂餌したのは全て小型のホタテガイであった (10 回全て)。一方で、ニッポンヒトデは初めに接触したホタテガイにサイズ差はなかったが (10 回のうち大小各 5 回)、初めに小型を摂餌することが多かった (10 回のうち 7 回)。これら捕食行動 (接触・摂餌) に種間差は認められなかった (χ^2 検定, $P = 0.36, 0.26$)。

考察

2-1 ヒトデ類 2 種におけるホタテガイ捕食量および捕食能力の種間差

本研究では地まき漁場に存在するヒトデ類 2 種のホタテガイに対する捕食行動について明らかにした。ホタテガイ捕食個体数および軟体部捕食重量は、マヒトデに比べニッポンヒトデの方が多かった。両種はホタテガイを捕獲した後 1 個体ずつ口へ運び摂餌するまでの行動は同様であり、摂餌時間に差はなかった。したがって、摂餌行動自体は両種の捕食個体数および軟体部捕食量の差に関わる要因ではないと考えられる。一方で、マヒトデの捕食サイクルはホタテガイ 1 個体ごとであるのに対しニッポンヒトデはホタテガイを 1 個体捕獲している間にも並行して別のホタテガイを探索・捕獲することが明らかとなり、探索時間はマヒトデに比べ短かった。ニッポンヒトデの腕はマヒトデに比べ細いだけでなく、腕の付け根と盤（胴部）の接触面積が小さいことから、マヒトデに比べ腕の可動範囲が広いことが予想される。両種の探索行動の違いはこの形態的差異が起因し、ニッポンヒトデはホタテガイを 1 個体以上捕獲した状態で他のホタテガイを探索することが可能であったと考えられる。マヒトデと同属の *A. vulgaris*, *A. forbesi* および *A. rubens* はホタテガイなど二枚貝の捕食者として知られるが、餌の処理時間が長く、移動速度が遅いことが捕食行動の制限要因とされる (Barbeau and Scheibling 1994a,b)。これらことから、マヒトデの捕食サイクルがホタテガイ 1 個体ごとに独立していることに起因する *Asterias* 属に共通した特有の捕食行動であることが考えられる。一方で、ニッポンヒトデは逃避能力を有するホタテガイを連続的に捕獲することができる *Asterias* 属にはない捕食能力を有することが明らかとなった。ニッポンヒトデの捕食生態に関する報告の多くでニッポンヒトデの捕食能力はマヒトデのそれと比べてそれほど高くないとされるように過少評価される傾向にあった (Volkov *et al.* 1982; 中西ら 2003; 吉田ら 2006;

Silina 2008)。しかし、本研究の結果、ニッポンヒトデの小型のホタテガイに対する捕食能力はマヒトデに比べ特に高い傾向があり、地まき漁業にとって危険な捕食者であることが確認された。

2-2 相対サイズ比がヒトデ類の捕食成功率に及ぼす影響

ヒトデ類—ホタテガイの相対サイズ比と、ヒトデ類の捕食の有無の関係から、両者のサイズ関係がヒトデ類の捕食成功率に影響することが明らかとなった。この結果、相対サイズ比の増大によってホタテガイの生残率は低下した。地まき漁業における資源管理ではホタテガイの生残とともに成長が重要視されるため、放流後に定期的にサイズ組成を追跡調査することは少なくない（西浜 1990; 西浜 1994）。しかし、本研究結果では漁場に存在するヒトデ類のサイズ組成もまた被食減耗に強い影響を与えることを示唆した。さらに、地まき漁場において最も相対サイズ比が増大するのは、最も小型のホタテガイが存在する放流直後であると考えられる。そのため、ヒトデ類密度だけでなく放流直後に存在するヒトデ類のサイズ組成によっても被食減耗が変動する可能性が示唆される。

また、ホタテガイの生存率が 50%になる時の相対サイズ M_{50} の結果から、両ヒトデ種は腕長の 60-70%程度のホタテガイの捕食が可能であると示唆された。マヒトデを含む *Asterias* 属における M_{50} は 0.6-0.8 の範囲であることが知られており、High 水温帯における本研究結果と矛盾しない（Kim 1969; Magnesen and Redmond 2012; 千葉 2018）。さらに、千葉（2018）は、同様の実験においてマヒトデとニッポンヒトデの M_{50} に種間差がないとしたが、本研究においても同様の結果が得られた。これらのことから、小型のホタテガイに対する高い捕食能力を有するニッポンヒトデについてもマヒトデと同様の捕食限界サイズが存在すると考えられる。

一方で、水温が低下するにしたがって両ヒトデ種の M_{50} は低下し、特に Low

水温帯（5℃以下）における低下は著しかった。この結果は低水温期の捕食リスクが著しく低下することを示唆する。しかし、 M_{50} はヒトデ類がホタテガイに対して探索行動をとった上での捕食可否に関わるものであるため、ヒトデ類の栄養欲求と水温の関係について考慮する必要がある。これらの結果は低水温帯で同様に低下した捕食個体数や軟体部捕食重量と合わせて後述する。

2-3 ホタテガイのサイズがヒトデ類の捕食行動に与える影響

本研究では、ヒトデ類 2 種の捕食行動がホタテガイのサイズに応じて変化することも明らかにした。ホタテガイのサイズが増大することにより、ホタテガイ捕食個体数は減少した。また、両種は最初に接触したホタテガイを必ず捕食するわけではなく、大型よりも小型を優先して摂餌した。これらのことから、両ヒトデ種による被食減耗はホタテガイの成長に伴って軽減され、大型のホタテガイを捕食するよりも捕食効率の良い小型のホタテガイを選択的に捕食する可能性を示唆した。北大西洋を中心に広く分布するホタテガイ *P. mugellunicus* の被食減耗に関する研究では、捕食者であるヒトデ類 *A. vulgaris* および *A. forbesi* 存在下においてサイズの大きいホタテガイほど生残率が高まることが報告されており、この要因はホタテの大型化に伴う逃避（回避）能力の向上であると推察されている（Barbeau and Scheibling, 1994a; Barbeau *et al.* 1994）。また、殻高 40 mm 程度のホタテガイ *Argopecten gibbus* は跳躍 1 回当たり 30 cm 以上移動することが可能とされる（Dadswell and Weihs 1990）。さらに、殻高 40-50 mm までは成長とともに跳躍能力は増大することが知られており、捕食者に対する逃避能力が向上することから、ホタテガイの生残率は向上することが指摘されている（Dadswell and Weihs 1990; Manuel and Dadswell 1993）。一方で、ホタテガイは殻高 70 mm を超えると逃避能力は低下し始めるが、重厚な殻を閉じることでヒトデの捕食行動から身を守ることが可能とされている（Manuel and Dadswell 1993; Arsenault and

Himmelman 1996)。本研究結果についても、ホタテガイの逃避能力は成長とともに増大することが示唆された。また、ニッポンヒトデでは 70 mm 以上のホタテガイを同時に複数捕獲する行動は観察されず、捕食行動はマヒトデと同様であった。これらのことから、ホタテガイのサイズが増大することにより、ヒトデの捕食による減耗は軽減されるばかりでなく、ヒトデ類両種間の捕食量の種間差は低下することが推察された。

ヒトデ類の摂餌サイズ選好性に関する実験では、移動を制限されたホタテガイを利用したが、マヒトデは初めに大型のホタテガイを接触する傾向があり、ニッポンヒトデの最初の攻撃対象は大型および小型の間で差異は認められなかった。しかしながら、両種は大型のホタテガイに比べ小型を優先して摂餌したことから、両種は小型を好んで捕食する可能性が示された。捕食個体数に関するモデルでは、説明変数としてホタテガイのサイズが選択されたが、軟体部捕食重量に関するモデルでは選択されなかった。軟体部捕食重量はヒトデ類の獲得したエネルギー量に関わることから、小型のホタテガイを数個体以上捕食することによるエネルギーの獲得と大型のホタテガイを 1 個体捕食することによるエネルギーの獲得は同程度であるのかもしれない。しかしながら、ホタテガイのサイズが増大することにより、消費に必要なエネルギーもまたおそらく増加する可能性がある。このような獲得エネルギー量に対する消費エネルギーとのトレードオフから、ヒトデ類は大型のホタテガイを捕獲するよりも、優先的に小型を選択すると考えられた。*A. vulgaris* および *A. rubens* は、ホタテガイの逃避能力にかかわらず、脆弱なホタテガイを選択的に捕食するとの報告があるが (Barbeau and Scheibling 1994c)、本研究結果ではマヒトデおよびニッポンヒトデはホタテガイのサイズに従って餌生物を選択することを示した。

2-4 水温がヒトデ類の捕食行動に与える影響

ヒトデ類のホタテガイ捕食個体数および軟体部捕食重量は高水温ほど増加することが明らかとなった。Asteriidae 科のヒトデ類では、水温 5-20 °C の範囲では水温上昇とともに捕食行動が活発化し、約 10 °C を上回ると捕食行動が最も活発化することが知られている (Hatanaka and Kosaka 1959; Barbeau and Scheibling 1994b; Barbeau *et al.* 1994)。マヒトデの餌消費率や成長率の最適水温は 9-13 °C で最大となることから (Hatanaka and Kosaka 1959), 本研究の結果と一致する。一方で、最も低い水温環境では、両種ともに捕食個体数および軟体部捕食重量が著しく低下しただけでなく、連続した捕食行動も観察されず、数日に 1 回捕食行動が観察されたのみであった。また、目視観察の結果、10 °C 以下の水温帯では行動そのものがほとんどなくタンクの壁面に留まったままであった。水温の低下は *Asterias* 属の餌の探索行動量を低下させ、移動速度を低下させることが知られており、水温低下によって餌探索行動の鈍化と栄養要求の低下が現れる可能性がある (Hatanaka and Kosaka 1959; Barbeau and Scheibling 1994b; Agüera *et al.* 2012)。前述の相対サイズと捕食成功率の関係から、 M_{50} は低水温帯で著しく低下することを示した。このように栄養欲求の低下がヒトデ類の捕食行動を低下させた結果、ホタテガイの生存率が高まった可能性がある。*A. rubens* では、2 °C 以下であればほとんど捕食しないことが指摘されている (Hancock 1958)。一方で、低水温 (0-5 °C) における捕食行動の発生は最低限の生命維持と産卵に向けたエネルギー蓄積が目的であるという報告がある (Agüera *et al.* 2012; Hancock 1955)。本研究では両種ともに低水温下でも捕食が全くないわけではなかったことから、最低限の栄養要求があったものと考えられる。これらのことから、冬期 (オホーツク海から根室海峡では 12 月から翌 4 月) にはホタテガイに対する捕食リスクは残るものの被食による減耗は大きく減少することが示唆された。

Table 2-1. Parameters of the predation experiments.

Experiment	Shell height	Meat	Number of scallops	Temperature	Ray length classes	Number of
ID	of scallops (mm)	parts of scallops (g)	in a tank	range*	of sea stars**	replicates
1	35.1 ± 2.3	2.7 ± 1.6	10	High	Large	8
2	33.4 ± 1.9	2.9 ± 2.1	10	Middle	Large	6
3	36.1 ± 2.4	3.3 ± 1.9	10	High	Middle	6
4	34.7 ± 3.0	2.8 ± 1.8	10	Middle	Middle	6
5	33.2 ± 4.1	3.2 ± 2.0	10	High	Small	6
6	35.7 ± 3.3	3.6 ± 1.9	10	Middle	Small	6
7	46.0 ± 2.8	4.2 ± 1.1	10	High	Large	7
8	45.0 ± 3.1	4.9 ± 2.6	10	Middle	Large	6
9	46.4 ± 2.1	4.5 ± 1.6	10	High	Middle	6
10	44.6 ± 3.9	4.8 ± 1.5	10	Middle	Middle	6
11	48.6 ± 1.8	4.2 ± 1.3	10	High	Small	6
12	43.8 ± 2.8	4.6 ± 2.1	10	Middle	Small	6
13	55.1 ± 2.2	6.3 ± 1.9	10	High	Large	12
14	55.9 ± 4.4	6.4 ± 2.0	10	Middle	Large	9
15	55.1 ± 4.4	6.4 ± 1.5	10	Low	Large	9
16	58.3 ± 2.9	7.0 ± 1.8	10	High	Middle	6
17	58.6 ± 7.4	7.4 ± 2.5	10	Middle	Middle	6
18	57.9 ± 4.8	7.0 ± 2.9	10	High	Small	6
19	59.4 ± 3.4	6.8 ± 1.8	10	Middle	Small	6
20	77.2 ± 8.3	16.7 ± 5.1	7	High	Large	9

Table 2-1 continued.

21	78.2 ± 7.3	17.9 ± 4.8	7	Middle	Large	9
22	74.5 ± 9.1	17.3 ± 5.7	7	Low	Large	9
23	79.1 ± 8.5	17.4 ± 3.9	7	High	Middle	8
24	76.9 ± 8.4	18.0 ± 5.2	7	Middle	Middle	8
24	121.2 ± 14.1	44.1 ± 11.9	5	High	Large	9
25	121.4 ± 20.3	40.8 ± 10.3	5	Middle	Large	9
26	118.0 ± 19.6	39.9 ± 14.2	5	Low	Large	9
27	125.3 ± 17.6	49.6 ± 14.2	5	High	Middle	8
28	116.9 ± 14.2	45.2 ± 12.3	5	Middle	Middle	8

*Temperatures included: low range (2–5 °C), middle range (7–10 °C), and high range (12–15 °C)

**Ray lengths of sea stars included: small range (47.5–55.3 mm), middle range (78.6–87.6 mm), and large range (117.6–141.7 mm)

Table 2-2. Biological characteristics of sea stars, *A. amurensis* and *D. nipon* in the predation experiments.

Sea stars	Size classes	Ray length (mm)	Body weight (g)
<i>A. amurensis</i>	Small	47.5 – 55.3	78.4 – 114.6
	Middle	67.6 – 87.6	128.5 – 187.9
	Large	117.6 – 141.7	308.2 – 409.6
<i>D. nipon</i>	Small	48.6 – 57.1	64.6 – 88.2
	Middle	70.2 – 84.9	109.4 – 148.1
	Large	111.6 – 144.9	264.1 – 388.9

Table 2-3. Estimated models explaining the number of preyed scallops by sea stars using Akaike information criterion-based model selection.

Model number	Explanatory variables	degrees of freedom	Log likelihood	AIC
16	RL + SH + Temp + SP	5	−1027.0	2064.0
12	RL + SH + Temp	4	−1071.2	2150.4
14	SH + Temp + SP	4	−1142.0	2292.0
8	RL + Temp + SP	4	−1167.0	2342.0
10	SH + Temp	3	−1187.5	2381.0

* AIC, Akaike information criterion; RL, ray length of sea stars; SH, shell height of scallops; Temp, water temperature; SP, sea star species

Table 2-4. Estimated models explaining the probability of predation on scallops using Akaike information criterion-based model selection.

Model number	Explanatory variables	degrees of freedom	Log likelihood	AIC
8	SR + Temp	3	-133.5	275.0
6	SR + Temp + SP	4	-137.3	280.6
4	SR + SP	3	-156.4	318.2
2	SR	2	-160.3	324.5
7	Temp + SP	3	-177.2	368.5

* AIC, Akaike information criterion; SR, relative sea star-scallop size ratio; Temp, water temperature; SP, sea star species

Table 2-5. Estimated models explaining the number of scallops consumed by sea stars using Akaike information criterion-based model selection.

Model number	Explanatory variables	Degrees of freedom	Log likelihood	AIC
11	RL + Temp + SP	5	1537.4	−3066.8
15	RL + Temp	4	1537.9	−3065.0
12	RL + SH + Temp	5	1537.9	−3064.9
7	RL + SP	4	1535.7	−3063.3
16	RL + SH + Temp + SP	6	1537.6	−3063.2

* AIC, Akaike information criterion; RL, ray length of sea stars; SH, shell height of scallops; Temp, water temperature; SP, sea star species

Table 2-6. Results of the generalized linear model produced for the number of preyed scallops by sea stars (model number 16), for the probability of scallops being predated on by sea stars (model number 8), and for the number of scallops consumed by sea stars (model number 11).

Model number	Explanatory variable	Estimate	SE	Z-value or T-value	P-value
16	Intercept	-4.12	0.28	-14.33	<0.01
	Shell height	-4.32	0.02	-18.43	<0.01
	Ray length	0.20	0.02	13.53	<0.01
	Water temperature	0.26	0.02	14.50	<0.01
	Sea star species	0.74	0.08	9.03	0.02
8	Intercept	-0.34	0.59	-0.57	0.05
	Size ratio	6.48	0.82	7.21	<0.01
	Water temperature	-0.32	0.06	-6.04	<0.01
	Sea star species	-0.51	0.33	-2.79	0.07
11	Intercept	1.44	0.21	6.60	<0.01
	Shell height	0.01	0.01	0.83	0.41
	Ray length	-0.05	0.01	-5.33	<0.01
	Water temperature	-0.05	0.01	-3.49	<0.01
	Sea star species	-0.07	0.07	-0.99	0.03

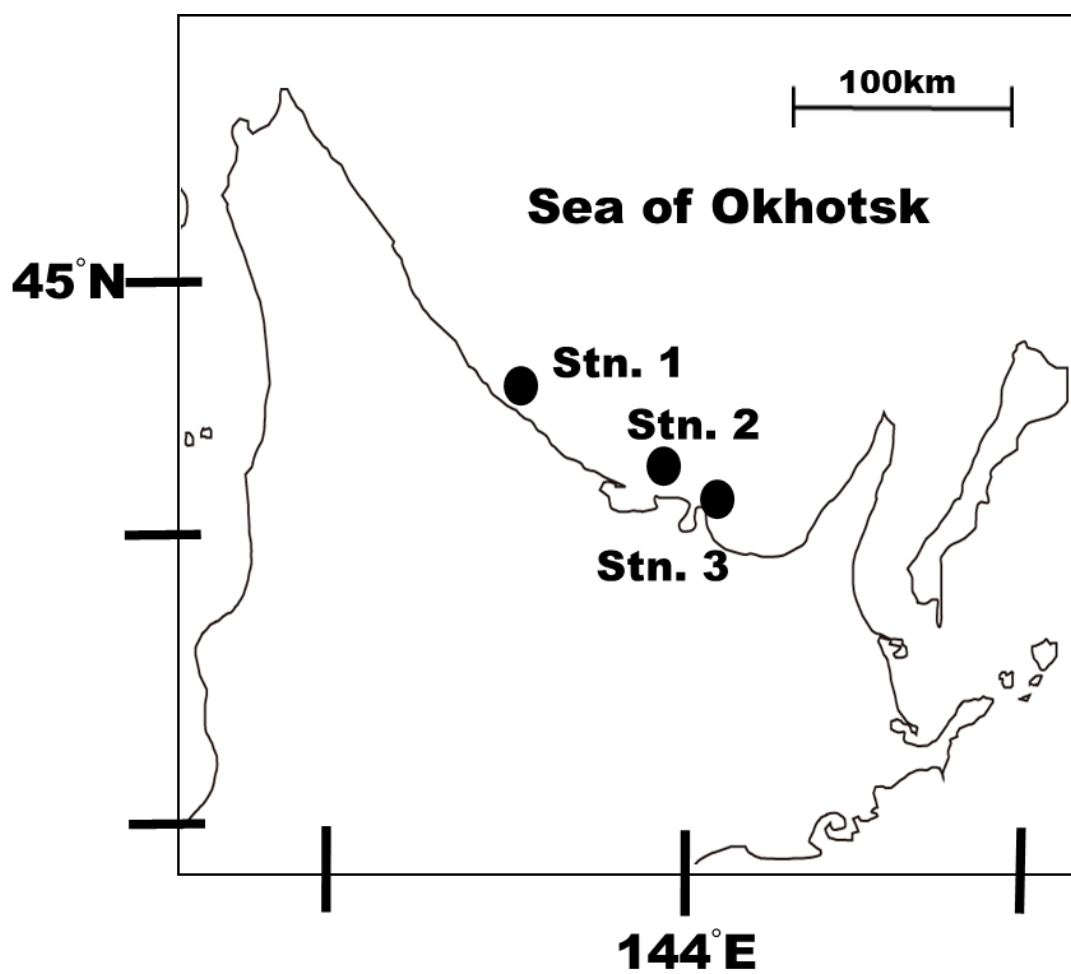


Fig. 2-1. Location of the fishing areas of sea stars and scallops (Stn. 1: Saruru, Stn. 2: Tokoro, and Stn. 3: Abashiri).

Nylon net



Fig. 2-2. Phot (vertical view) of the prey selection and feeding efficiency experiment. S and L represent small and large scallops, respectively.

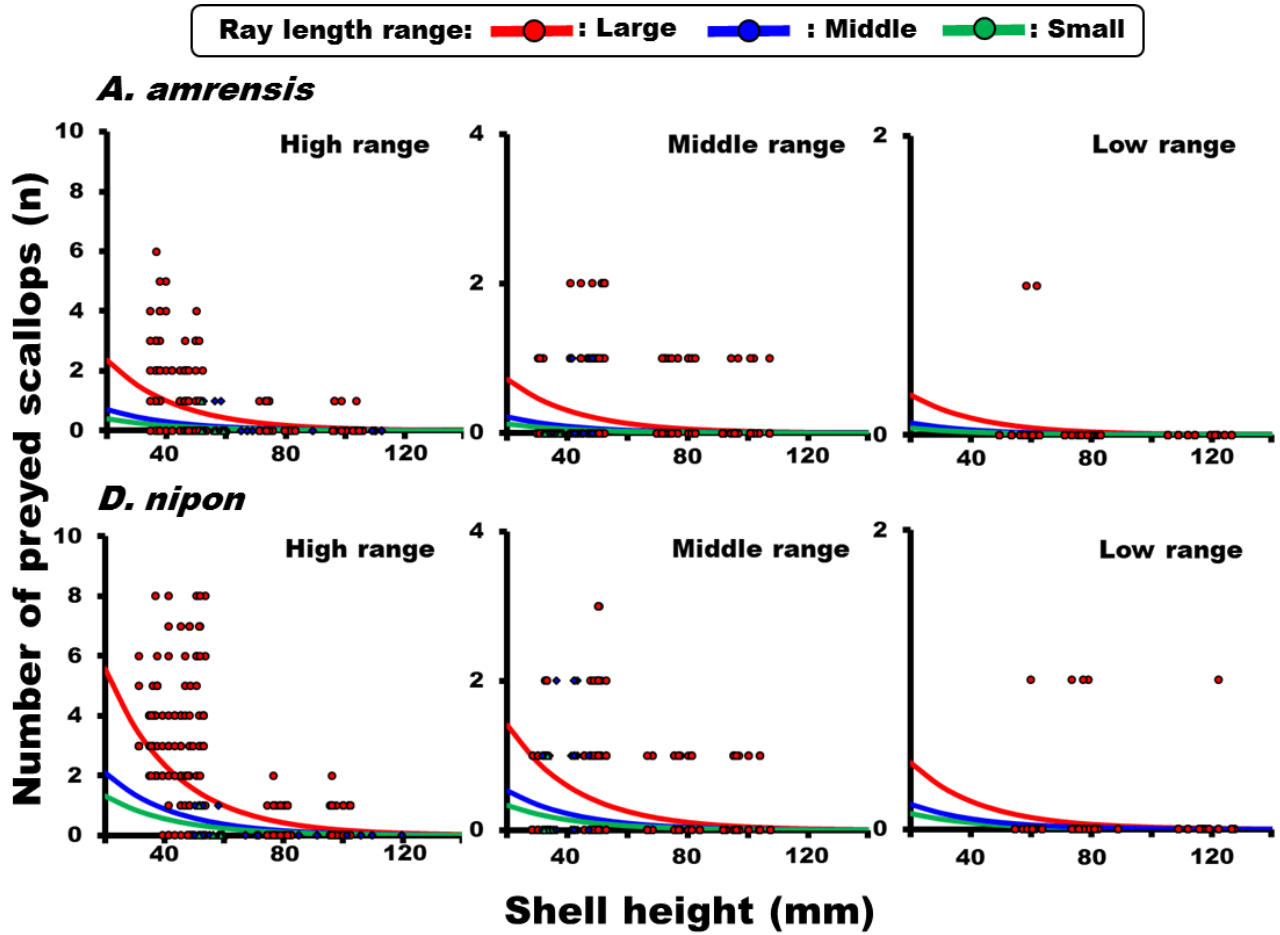


Fig. 2-3. Relationship between the number of preyed scallops preyed by sea stars and shell height, under different ray length ranges of sea stars in three temperature ranges (high and middle, low range), for both sea star species, *Asterias amurensis* and *Distolasterias nipon*. The x-axis is shell height, and the y-axis is the number of scallops. The three curves represent the likelihood of predation during experiments, which was estimated by a generalized linear model. Red, blue, and green lines represent large, middle, and small for the ray length of the sea stars, respectively.

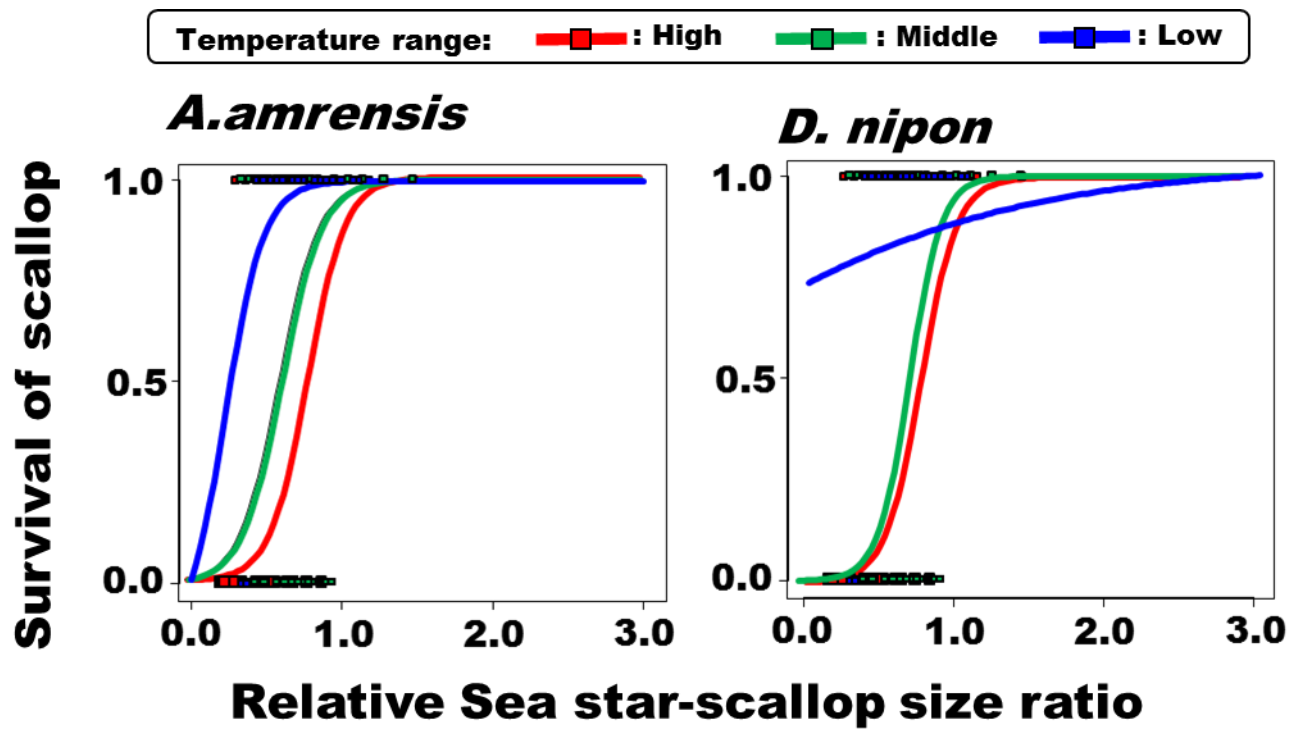


Fig. 2-4. Relationship between the probability of survival of scallops and relative sea star-scallop size ratio, under different temperature ranges, for both sea star species, *Asterias amurensis* and *Distolasterias nipon*. Red, green, and blue square represent values obtained at high, middle, and low temperature ranges, respectively. The three logistic curves represent the likelihood of predation during experiments, which was estimated by a generalized linear model. Red, green, and blue lines represent high, middle, and low temperature ranges, respectively.

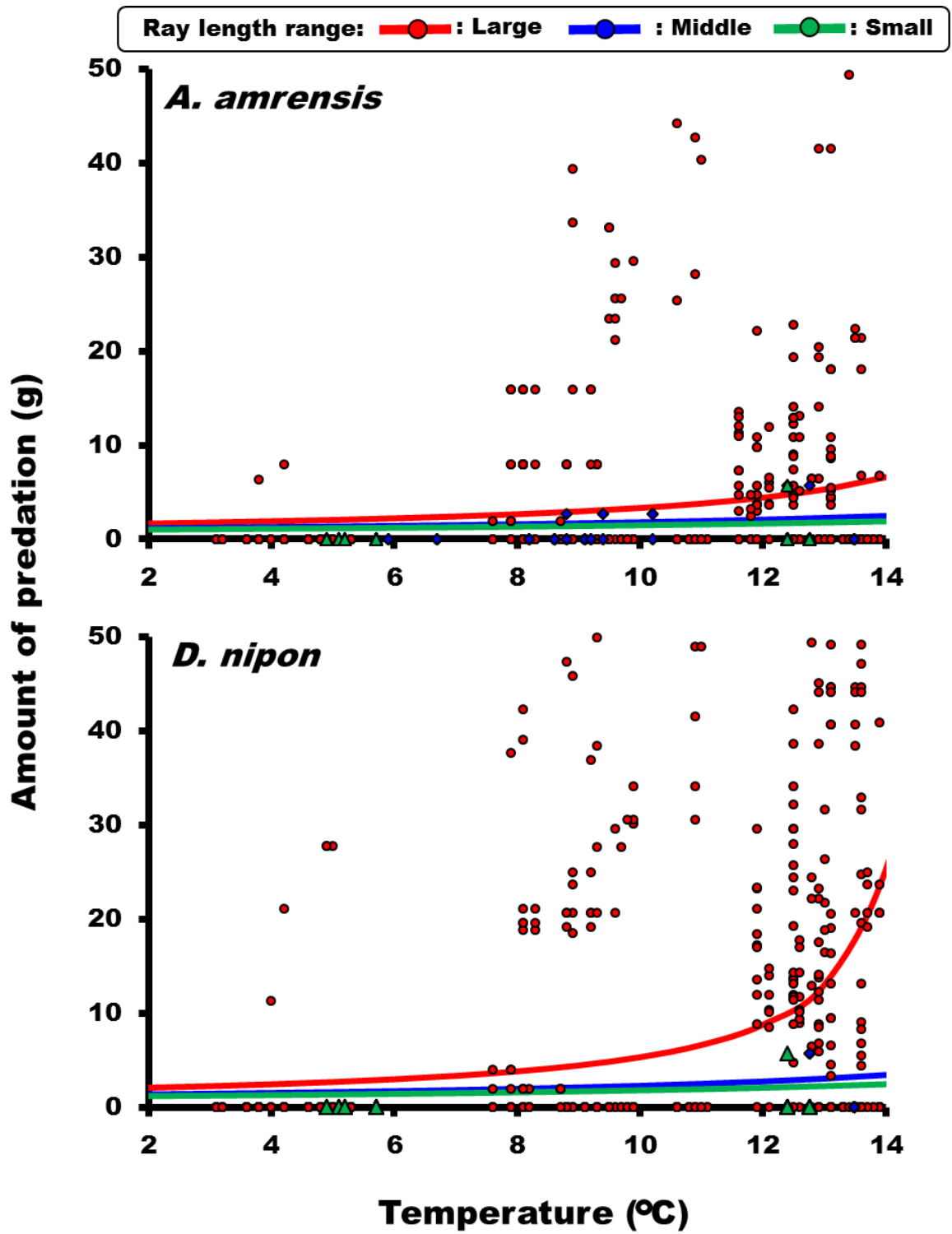


Fig. 2-5. Relationship between the number of scallops consumed and temperature, under different ray length range of sea stars for *Asterias amurensis* and *Distolasterias nipon*. The x-axis is the temperature during the experiments, and the y-axis is the amount of scallops consumed. The three curves represent the likelihood of predation during experiments, which was estimated by a generalized linear model. red, blue, and green lines represent large, middle, and small for the ray length of the sea stars, respectively.

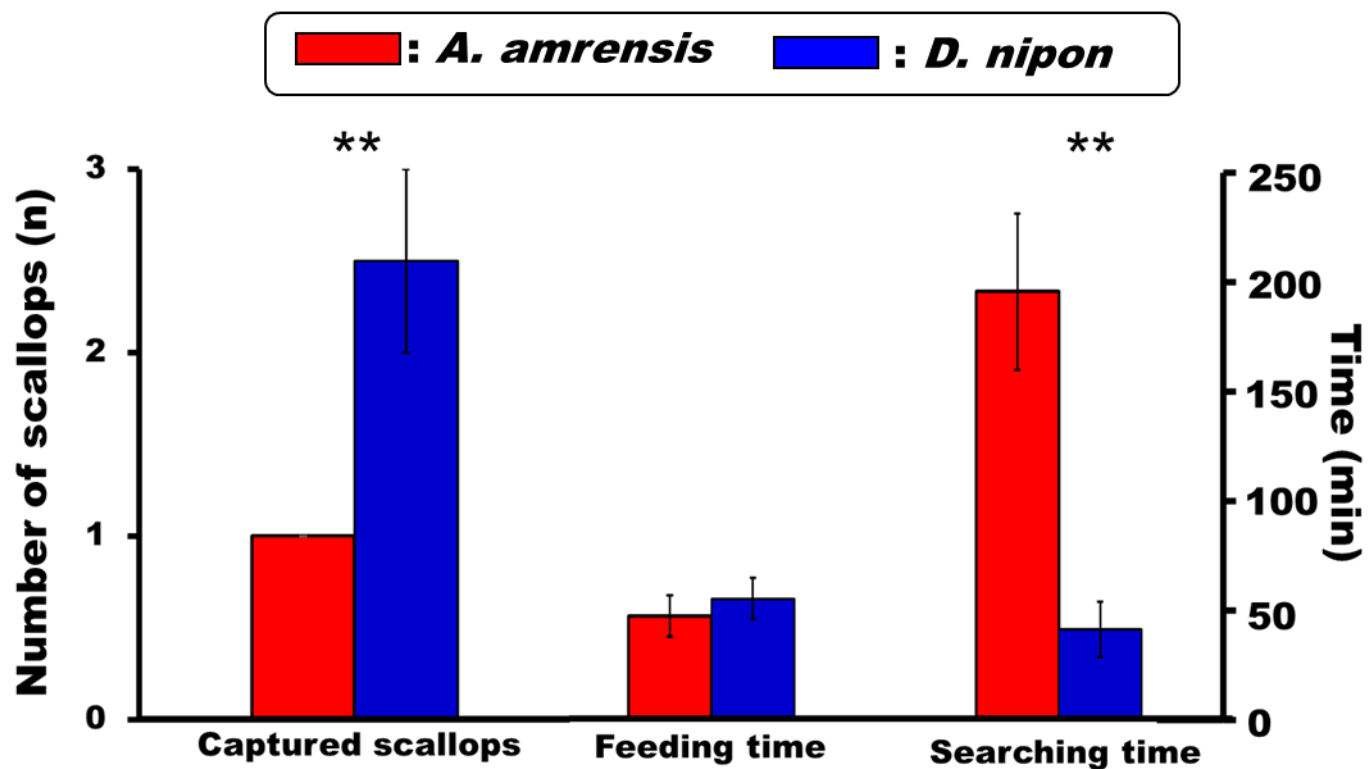


Fig. 2-6. Average number of captured scallops per feeding cycle and average feeding time and searching time for *Asterias amurensis* (red column) and *Distolasterias nipon* (blue column). Error bars represent standard error. The asterisk indicates significant differences found by the Mann–Whitney U test ($P < 0.01$).

第3章

ヒトデ類の分布生態

目的

捕食者密度は放流種苗の生残に強く影響するため (Barbeau and Caswell 1999), 主要な捕食者であるヒトデ類の漁場内の分布特性や漁場侵入に関わる移動能力を明らかにすることは放流ホタテガイの被食減耗の解明に必要不可欠である。地まき漁業では、ホタテガイ種苗を放流する前に漁場造成と呼ばれる放流地域全面にわたるヒトデ類駆除をおこなうため (有馬ら 1973; 西浜 1994; Kosaka 2016), 放流直前の漁場内のヒトデ類密度は漁獲までの期間において最も低いと考えられる。その一方で、2-4年後の漁獲時には多くのヒトデ類も混獲されることから、放流後に漁場外から侵入したことは明らかである。しかし、放流後の地まき漁場内におけるヒトデ類の分布、および漁場外からのヒトデ類の侵入実態については明らかになっていない。

また、ヒトデ類は二枚貝などの餌生物を探知し同力所に一時的に寄り集まる蛸集現象を引き起こすことが知られている (Sloan 1984; Volkov *et al.* 1982; Silina 2008)。このようなヒトデ類の行動特性を利用し、ホタテガイ漁場の外縁に緩衝帯 (通常のホタテガイ漁場と同様に整備するが、種苗は放流せずに漁獲まで管理する領域) を設けた上で、緩衝帯内にイガイ群落などを造成し、ホタテガイ漁場へのヒトデ類の侵入を妨げる方策を提案した例もある (Wong *et al.* 2005; Qi *et al.* 2013)。この方策は漁場外のヒトデ類を緩衝帯へ過剰に蛸集させる要因になることから、必ずしも長期的な漁場侵入防止策になるとは言い切れない。しかし、対象地域のヒトデ類の移動能力や季節的な移動傾向を明らかにすることにより、漁場外縁に緩衝帯を設けることでヒトデ類の直接的な漁場侵入を阻み、漁場侵

入前に駆除できる可能性がある。これらのことから、種苗放流海域のヒトデ類の蛸集や移動条件を把握することは、放流ホタテガイの被食減耗軽減方策を立案する上で重要である。

近年、膨大な海底画像の取得や画像解析技術の技術革新を背景に、新たなホタテガイ密度調査法が確立され、分布密度の推定精度が飛躍的に向上した（栗原ら 2014; 栗原 2016; 北川ら 2017）。この方法では従来調査法の数千倍以上のサンプルが取得でき、ヒトデ類密度についても高精度に推定することが可能となった（栗原ら 2014）。このため、海底画像を利用することで、各年級群における地まき漁場のヒトデ類密度および分布特性を明らかにすることが可能と考えられる。

一方で、ヒトデ類の行動そのものをモニタリングすることができれば、侵入時期や移動速度を明らかにすることができるため、これまでになかった効果的な駆除方策の提案が可能となる。Freeman *et al.* (2001) や Gallagher *et al.* (2008) は、ヒトデ類密度の季節変化に基づいて移動距離を間接的に推定したが、これまで直接的な手法でヒトデ類の移動能力や季節的な移動範囲を明らかにした例はない。電子工学や音響工学の発展に伴い、遠隔探査技術の一つであるテレメトリー手法が近年目覚ましい発展を遂げた。中でも超音波発信機を使用したテレメトリー技術（「バイオテレメトリー手法」と呼ばれる）によって、自然海域を自由に遊泳する魚類など水生生物の鉛直的な移動や移動経路に沿った水温・水深情報等が直接的かつ連続的に得られるようになった（Cooke *et al.* 2004; 上田 2009）。このようにバイオテレメトリー手法では、水生生物の行動に与える人為的影響を最小限に抑え、標識放流などの従来法とは一線を画す生態学的データの取得が可能である。ヒトデ類に関しては、亜熱帯および熱帯地域に広く分布するヒトデ類 *Coscinasterias muricata* およびコブヒトデ *Protoreaster nodosus* について超音

波発信機の装着技術が確立されており (Lamare *et al.* 2009; Chim and Tan 2013), 本研究にも応用可能と考えられる。

本章では, (1) 海底画像を利用して, 地まき漁場内におけるヒトデ類の分布密度および分布特性を検証し, (2) バイオテレメトリー手法を利用して, ヒトデ類の季節的な移動範囲および移動能力の変化を直接的に明らかにした。

3-1 ヒトデ類の空間的分布とその密度

材料と方法

3-1-1 海底画像撮影試験によるヒトデ類の密度調査

地まき漁場内におけるヒトデ類の密度を把握するため, 海底画像撮影装置 (Fig. 3-1-1) による海底の撮影調査を実施した。本装置は前方にデジタルビデオカメラ (HDR-XR500V または AX100, SONY 社) および照明 (Aquavolt 7000 α , Fisheye 社) を配置し, 船で曳航することにより連続的に海底の映像を取得することが可能である (栗原 2016; 北川ら 2017)。調査船と撮影装置はロープで接続されており, 撮影装置の脚部は海底を滑る構造である。撮影装置の脚部が常に海底と接触しているため, 海底に対して垂直方向かつ一定の高さ (本研究では 50-70 cm) から撮影が可能である。また, 撮影装置に設置したデータロガー (W2000-PD3GT, リトルレオナルド社) により深度 (水深 + 50-70 cm) を取得し, 船上の GPS により撮影された海底画像および水深と位置情報を同期した。

海底画像の撮影は, 2014 年から 2015 年の各時期においてオホーツク海沿岸の一般的な地まき漁場 5 漁場および根室海峡 1 漁場で実施した (Fig. 3-1-2, Table 3-1-1)。1 つの輪採区全面から広範囲に海底画像を抽出するため, 海岸線に沿って 2-12 本 (1 本あたり約 500-4,000 m) 撮影した。撮影により得られた動画は, サ

サイズが 1920×1024px, フレームレート 30 fps の 24bit カラーである (Fig. 3-1-3)。撮影された動画を重複がないよう 1 秒間隔で写真 (面積: 0.216-0.552 m²) に切り出し, 写真からヒトデ類 (マヒトデおよびニッポンヒトデ) およびホタテガイの数を全数カウントした後, それぞれ密度 (個体/m²) を算出した。また, 同写真内においてヒトデ類とホタテガイが存在した写真を「遭遇写真」と定義し, ヒトデ類が存在する全写真に占める遭遇写真の割合 (以下, 遭遇率) を算出した。なお, 遭遇率は海域によって写真面積が異なるため単位面積当たりの遭遇率として算出した。

3-1-2 ヒトデ類の分布特性の抽出

漁場内のヒトデ類の分布に影響する要因を検討するため, 各写真内におけるマヒトデおよびニッポンヒトデの有無と個体数を目的変数として設定し GLM による解析を行った。目的変数として以下の 2 つ (分布率および分布数) を定義した。分布率は各写真内のヒトデ類の有無から推定される漁場内のヒトデ類の存在確率と定義した。分布数は各写真内におけるヒトデ類の個体数から推定される漁場内のヒトデ類の生息数と定義した。説明変数は, 水深 (数値型変数), ホタテガイの年級 (数値型変数) および写真内のホタテガイの有無 (因子型変数) とした。本解析は, 漁獲対象輪採区以外の全ての輪採区において海底画像が同時期に撮影されたオホーツク沿岸の雄武海域 (2015 年 7 月: n = 14,515) および根室海峡の野付海域 (2014 年 7 月: n = 12,368) について実施した (Fig. 3-1-2)。

カウントデータを目的変数とする場合には, 分散が大きいだけでなく, 本データのように 0 の個数が非常に大きい場合がある (Fig. 3-1-4)。このようなデータはゼロ過剰と呼ばれ, ゼロ過剰データに適した汎用性の高いモデルの一つにゼロ過剰ポアソン (Zero-Inflated Poisson: ZIP, Hall 2000; 粕谷 2012) モデルがある。ZIP モデルでは, 確率 ω で 0, 確率 $(1-\omega)$ でポアソン分布をとる確率密度関数 P_{ZIP}

(y_{ist})を考える ($0 < \omega < 1$)。

$$P_{ZIP}(y_{ist}) = \begin{cases} \omega + (1 - \omega)P_{poisson}(0), & (y = 0) \\ (1 - \omega)P_{poisson}(y_{ist}), & (y \geq 0) \end{cases} \quad (3-1)$$

ただし、 $P_{zip}(y_{ist})$ は、ポアソン分布の確率密度関数であり、式 (3-1) の分布のもとで、対数尤度を最大化するようにパラメータが推定されることになる。式の上部ではベルヌイ分布による「写真内におけるヒトデの有無（すなわち、分布率）」

(0 または正数) のモデル化、下部ではポアソン分布による「写真内のヒトデの数（すなわち、分布数）」(正数) のモデル化がなされる。したがって、ZIP モデルはベルヌイ分布とポアソン分布の混合分布モデルとなり、ヒトデ類の分布率および分布数を説明する要因をそれぞれ探索することが可能である。モデル構築にあたりステップワイズ変数減少法にて変数選択を行い、AIC が最小となるようモデル選択を行った。

3-1-3 ヒトデ類の個体群組成の推定

写真内のヒトデ類両種の腕長データを基にして 10 mm 間隔の階級値に分けたサイズ組成ヒストグラムを描図した。腕長組成には複数の年級群が混合された状態が想定されるが、ヒトデ類の年齢形質は不明なため、年齢の査定が非常に困難である。そこで、本研究では各漁場のヒトデ類が同時期に発生した個体群と仮定し、それぞれ同一年級群（コホート）のヒストグラムは正規分布に従うと仮定した。ヒストグラムは複数のコホートで構成されることが想定されることから、混合正規分布によりコホートを分離した。相沢・滝口 (1999) および五里江 (2002) の最尤法による分離方法を利用し、AIC が最少となるコホート数を選定した。また、各コホートの腕長組成を示す正規分布の平均値および標準偏差、各コホートの割合を示す混合率をそれぞれ推定した。なお、本研究では腕長の抽出可能な個体数が 100 個体以上確保できた漁場のみ実施した。

結果

3-1-1 地まき漁場におけるヒトデ類の密度

ホタテガイ漁場において撮影した海底写真はオホーツク海沿岸 5 漁場（撮影回数 7 回）、合計 120,486 枚（総撮影面積：合計 36,958 m²）、根室海峡 1 漁場（撮影回数 5 回）、合計 40,984 枚（総撮影面積：合計 13941.4 m²）であった。オホーツク海沿岸におけるマヒトデの平均密度は 0.002-0.042 個体/m²、ニッポンヒトデの平均密度は 0-0.089 個体/m² であった。根室海峡におけるマヒトデの平均密度は 0.631-1.479 個体/m²、ニッポンヒトデの平均密度は 0.001-0.039 個体/m² であった（Table 3-1-2）。両海域の漁場内ではニッポンヒトデに比べマヒトデの方が 30 倍以上多く確認された。一方オホーツク海沿岸に比べ根室海峡の漁場の方がマヒトデで 76 倍以上、ニッポンヒトデで 1.2 倍以上多かった。オホーツク海沿岸におけるマヒトデとホタテガイの遭遇率は 0.20-0.55、ニッポンヒトデとの遭遇率は 0.34-0.71 であり、根室海峡におけるマヒトデとの遭遇率は 0.28-0.42、ニッポンヒトデとの遭遇率は 0.21-0.45 であった（Table 3-1-3）。

3-1-2 ヒトデ類の分布特性

AIC に基づくモデル選択の結果、ヒトデ類の分布率に影響する要因として、雄武漁場におけるマヒトデはホタテガイの年級、ニッポンヒトデは水深およびホタテガイの有無があげられた（Table 3-1-4, 3-1-6; Fig. 3-1-5; $P < 0.01$ ）。分布率は漁場内のヒトデ類の存在確率を示すため、雄武漁場マヒトデはホタテガイの年級が高まることで漁場内に分布する確率が高まり、ニッポンヒトデは水深が深まり、ホタテガイが存在する場所に分布する確率が高まった。野付漁場ではヒトデ類両種ともにホタテガイの有無のみが説明変数として採用されたことから、ヒトデ類両種はホタテガイが存在する場所に分布する確率が高かった。（Table 3-1-5, 3-1-6; Fig. 3-1-6; $P < 0.01$ ）。一方で、ヒトデ分布数に影響する要因は、雄武漁

場におけるマヒトデはホタテガイの年級，ニッポンヒトデは水深とホタテガイの年級，およびホタテガイの有無があげられた ($P < 0.01$)。分布数は漁場内の生息する個体数の推定値を示すため，ホタテガイの年級が高まることで漁場内の生息数が増加する可能性を示した。一方，ニッポンヒトデは水深が深い場所でホタテガイの年級が低く，ホタテガイが存在する程生息数が増加する可能性があった。野付漁場ではヒトデ類両種ともにホタテガイの有無のみ説明変数として採用されたことから，ホタテガイが存在する方が生息数は増加する可能性があった。 ($P < 0.01$)。

3-1-3 ヒトデ類の個体群組成

腕長の抽出可能な個体数が 100 個体以上確認できた漁場は，2015 年 8 月の紋別漁場，2014 年 5 月および 2015 年 9 月の野付漁場であった。海底写真から抽出されたマヒトデの最小腕長は 32 mm であり，最大腕長は 247 mm であった (Fig. 3-1-7)。ニッポンヒトデの最小腕長は 27 mm であり，最大腕長は 256 mm であった。組成解析に供した総標本数はマヒトデ 2,198 個体およびニッポンヒトデ 456 個体であり，様々なコホート数を仮定した結果，両種ともに 3-5 コホートであった (Table 3-1-8, 3-1-9)。

考察

3-1-1 地まき漁場におけるヒトデ類の密度

地まき漁場において撮影した海底画像からオホーツク海沿岸と根室海峡の漁場間のヒトデ類密度の密度差および種間差が明らかとなった。野付漁場（根室海峡）のマヒトデ密度はオホーツク海沿岸の各漁場に比べ少なくとも 15 倍以上，最大で 590 倍以上高く，ニッポンヒトデについても最大 360 倍高かった。根室海峡漁場と同程度の水深帯であるピョートル大帝湾の地まき漁場（水深 5-10 m）

ではマヒトデの密度が最大 3.0 個体/m², ニッポンヒトデが最大 5.0 個体/m² 以上分布し (Volkov *et al.* 1982; Silina 2008), 季節間や漁場間で異なることが想定されるが根室海峡の漁場と同様に高密度である。また, 過去にホタテガイの種苗放流を行った森および八雲漁場 (水深 10-20 m) では少なくとも 0.7 個体/m² 以上のヒトデ類が分布した (有馬ら 1975)。一方で, 水深 20 m 以深の陸奥湾の地まき漁場では, マヒトデは 0.01-0.08 個体/m² であり, ニッポンヒトデは 0.02-0.09 個体/m² であることから (吉田ら 2004), オホーツク海沿岸の地まき漁場の密度の範囲と同程度である。一般に沿岸域では浅所になるに従って一次生産量は増大し, 生物相も豊かになると言われる。根室海峡の漁場はオホーツク海沿岸漁場に比べ一次生産力が高く, ホタテガイの成長も良好であることが知られる (宮園・中野 2000a, b; 三好ら 2012; 2013; 2014)。また, 同海域は遠浅かつ細砂や粗砂を中心とした底質に, 多毛類やシオムシなどをはじめとする小型の底生動物群集やホッキガイなどの二枚貝が帯状に分布するとされる (高丸・河野 1986)。そのため, 根室海峡の漁場は, 豊かな一次生産と単純な底質を背景にヒトデ類が捕食対象とする二枚貝などの多様な底生生物が豊富に生息すると考えられる。一方で, オホーツク海沿岸漁場は水深帯が広範囲 (20-90 m) に及ぶ。また, オホーツク海沿岸漁場は複数の底質により複雑に構成されるため, 底生生物の分布は根室海峡のように一様ではなく, 水深や底質に関連した複雑な分布となる可能性が高い (中川・和久井 1975; 高丸・河野 1986)。これらのことから, オホーツク海沿岸に比べ根室海峡の地まき漁場の周域は肉食性で様々な生物を捕食するヒトデ類にとって好適環境が形成されていると推察される。

一方で, 両漁場におけるヒトデ類の密度を種間で比較するとニッポンヒトデに比べてマヒトデの密度が高い場合が多かった。前述の陸奥湾についても地まき漁場ではマヒトデが優占して生息すると報告されている (吉田ら 2004)。オホ

オーホーク海沿岸の雄武漁場では、マヒトデは全水深帯に広範囲に生息が確認されているが、ニッポンヒトデは水深 39 m 以浅では確認されず、より深い水深帯で確認された。マヒトデは中国からロシア、アラスカまでの北太平洋沿岸域を中心に広く生息する (Byrne *et al.* 2013)。また、マヒトデは外来種としてタスマニア等の南半球にも侵入しており (Ross *et al.* 2002; Ross *et al.* 2003; Dommissie and Hough 2004; Hutson *et al.* 2005)、国際自然保護連合の定めた「侵略的外来種ワースト 100」に選定されている (Lowe *et al.* 2010; Byrne *et al.* 2013)。さらに、*Asterias* 属の 3 種 (*A. rubens*, *A. vulgaris*, *A. fobesi*) を含めると、生息域は北半球のほぼ全域に及ぶ。中でもマヒトデの生息可能な水温は 6-26 °C と広く、南半球にも侵入したことから、その適応能力は高いと示唆される (Salon 1980; Hutson *et al.* 2005; Byrne *et al.* 2013)。一方で、ニッポンヒトデは黄海からオーホーク海沿岸に分布し、国内では銚子沖まで分布が確認されているが、生息範囲についてはマヒトデに比べ限られている (佐波ら 2002)。さらに、野外の付着幼生の発生状況および飼育環境下における稚ヒトデの成長に関する知見から、マヒトデはニッポンヒトデに比べ貧餌環境など過酷な環境下で生育することが可能であることが知られている (吉田ら 2005)。これらのことから、ニッポンヒトデに比べマヒトデは様々な環境に対する適応能力が高く、広範囲に分布ができる可能性がある。さらに、オーホーク海沿岸漁場における両ヒトデ種の分布特性は異なる可能性が示され、特にニッポンヒトデは限られた水深帯で生息していることが示唆された。

3-1-2 ヒトデ類の分布特性

雄武漁場におけるマヒトデの分布率および分布数はホタテガイの年級の高い漁場ほど高まることが明らかとなった。地まき漁場では、稚貝放流前に放流区画内全面でヒトデ類の駆除 (漁場造成) がおこなわれる (西浜 1994, Kosaka 2016)。そのため、漁場造成直後のヒトデ類密度は漁獲までの期間で最も低いと想定さ

れる。このことからマヒトデは漁場造成後から漁場内に侵入し、日を経るごとに密度が高まると示唆された。2 章の通り、ホタテガイは大型に成長し、年級が進めば捕食されにくくなることから、マヒトデに対する放流前の漁場造成は被食減耗の軽減に一定の効果があると考えられる。一方で、ニッポンヒトデは水深が深まることで分布率や分布数が高まり、マヒトデとは反対に年級が若い漁場において分布数が高まる傾向があった。ニッポンヒトデは深い水深帯に限定されるものの年級の低い漁場にも侵入する傾向があることから、被食減耗を増大させる危険な分布特性があると示唆された。さらに、ニッポンヒトデの分布率や分布数はホタテガイの存在に強く影響を受けていた。これまでに放流直後のニッポンヒトデの蛸集が報告されており、特に放流直後のホタテガイに対する蛸集の傾向は強いものと考えられる (Volkov *et al.* 1982; Silina 2008)。

一方で、野付漁場では両種ともに分布率および分布数にホタテガイの存在のみが影響する結果となった。*Asterias* 属 (主に *A. rubes*) は特に水深 30 m 以浅の浅海域における蛸集の報告がある (Sloan 1980; Scheibling and Lauzon-Guay 2007)。これらの報告の多くはそもそもヒトデ類が高密度に生息している海域である (> 0.1 個体/m²)。また、浅海域である野付漁場では、放棄された漁場にもヒトデ類が多く生息している (三好ら 2013)。また、オホーツク海沿岸に比べ根室海峡漁場のヒトデ類密度が高く、ホタテガイ密度は低い傾向にあったため、根室海峡漁場の方がヒトデ類との遭遇率が低くなったと考えられた。さらに、野付漁場の両種の分布率や分布数にホタテガイの年級は関係がなかった。これらの結果から、野付漁場は蛸集に限らず常にヒトデ類が漁場内に高密度に分布するため、ヒトデ類にとって捕食機会が多い好適な漁場と推察された。

ヒトデ類など底生生物の分布特性には、底質などの周辺環境が影響する可能性がある。これまで地まき漁場の底質は粒形サイズにより 3-4 つに分類され、底

質ごとのホタテガイの分布密度および他の底生動物の出現率が検証されている（木下 1949; 北川ら 2017）。前述の通り、オホーツク海沿岸漁場は水深帯が広範囲に及ぶだけでなく、根室海峡漁場に比べ複数の底質により複雑に構成される可能性がある（中川・和久井 1975; 高丸・河野 1986）。Wong and Barbeau (2003) は粒形サイズが小さい底質ほどヒトデ類との遭遇機会が高まり、ホタテガイの被食率が高まることを示唆していることから、ヒトデ類の分布特性も異なることが考えられる。近年、機械学習により底質と生息する生物の関係が簡易に判定できるようになりつつあることから（北川ら 2017）、今後は底質などの複数の漁場条件を考慮したヒトデ類の分布特性を明らかにする必要がある。

また、今回のモデル構築では同時期に複数年級撮影された漁場であることを考慮するため、他の環境要因は説明変数に利用しなかった。このため、撮影された時期に伴う漁場水温や流況、底質の違いによるヒトデ類の密度差が考慮できなかった。ヒトデ類は水温や塩分などの環境要因に影響を受けることによって大幅な密度変化を伴う季節的な移動を繰り返す可能性があるため（Gallagher *et al.* 2008; Menge and Sanford 2013）、漁場ごとの時期的な密度変化を考慮する必要がある。

3-1-3 ヒトデ類の個体群組成

ヒトデ類は年齢形質が特定されていないため、年齢査定が困難である。本研究では画像解析により各海域におけるヒトデ類の腕長組成を推定した。また、各漁場のヒトデ類を複数のコホートに分類したことにより、年齢構造を推定することが可能となった。この結果、腕長を 10 mm 間隔の階級値に分解した場合、オホーツク海沿岸および根室海峡の地まき漁場では 3-5 つの年級群が存在することが示唆された。

マヒトデの発生回数は本邦沿岸域を含む他海域でも多くの場合年 1 回と報告

されている (Byrne *et al.* 1997)。さらに, Byrne *et al.* (1997) によると, マヒトデの配偶子形成および産卵は水温や日長により制限を受けるため, 冬に成熟し春にかけ産卵する場合が多い。仙台湾 (Hatanaka and Kosaka 1958), 陸奥湾 (Kim 1968; 中西ら 2003; 吉田ら 2004; 2005), 留萌 (栗原・清河 1994) における産卵・発生時期はそれぞれ 2-4 月とされる。一方で, 本研究海域近隣のマヒトデの産卵・発生時期は, 根室太平洋側で 5-7 月, 能取湖で 5-6 月, 網走沿岸域では 5 月頃とされている (蔵田 1987a; 1987b; 蔵田 1988; 秦ら 2004)。また, 秦ら (2004) では発生後 1 年で腕長が 55 mm に達すると推定されていることから, 2014 年 5 月の野付漁場の腕長組成の最少のコホートには前年に発生した個体群がすでに加入していたことが想定される。一方で 2015 年 8 月の紋別漁場および 2015 年 9 月の野付漁場では 4-5 コホートが形成されていた。2 章の通りヒトデ類は水温上昇とともに捕食量も増加することから 8-9 月には成長が活発に進むことが予想される。さらに, 5-6 月のマヒトデの移動は活発となることから様々なサイズの個体が漁場内に侵入した可能性がある (三好ら 2013)。これらのことから, 夏以降のヒトデ類の腕長組成は, 本研究結果のように複雑な組成を形成する可能性がある。

一方でニッポンヒトデの発生回数, 発生時期に関する知見は乏しいが, 陸奥湾や網走の報告では年 1 回で 4-6 月とされ, マヒトデよりもやや遅いことが知られる (蔵田 1987a; 中西ら 2003; 吉田ら 2004)。本研究結果から調査が同時期であるマヒトデとニッポンヒトデのコホート数は同数であり, コホートの形成状況もまた類似していた。ただし, ニッポンヒトデはマヒトデに比べ密度が低く, 本研究の腕長計測数は少ないため, 今後更なるデータの補完が必要である。

本研究によって, 海底画像からヒトデ類の腕長を抽出し年齢構造を推定することが可能となった。しかし, 理論的根拠は不明であるが, ピョートル大帝湾に

おけるマヒトデの産卵は年 2 回であるとの報告があり、近隣である本研究海域ではこれまでの知見にない個体群構造が存在する可能性もある (Byrne *et al.* 1997)。個体群構造のより正確な推定には両種の成長や寿命、浮遊幼生の出現時期や成熟度の調査が今後必要と考えられる。

3-2 ヒトデ類の移動生態

材料と方法

3-2-1 ヒトデ類 2 種における標識技術の確立

2013 年および 2016 年 4-7 月にヒトデ類に対する発信機装着試験を実施した。網走沖（水深 35–50 m）においてマヒトデ 47 個体およびニッポンヒトデ 39 個体を桁網により捕獲した (Table 3-2-1-1)。ヒトデ類をすみやかに網走市水産科学センターへ運搬し、FRP 水槽 (L × W × H: 1.8 × 0.9 × 0.7 m, 密度: 3–5 個体/m²) にて飼育した。飼育中は天然海水をかけ流し (0.7 l/h), 飼育期間の水温は 1.6–17.8 °C の範囲であった。ヒトデ類にはホタテガイ（殻長: 4.9 ± 0.6 cm, 重量: 18.2 ± 5.4 g, 密度: 14–22 個体/m²）を与えた。週に 1 回程度死亡したホタテガイを取り除き、新しい個体を投入した。

超音波発信機 (model V9-1H, VEMCO 社, 空中重量: 3.6 g, 直径: 9 mm, 長さ: 24 mm) をマヒトデ 28 個体およびニッポンヒトデ 24 個体に装着した (Table 3-2-1-1)。超音波発信機の装着については Chim and Tan (2013) によるコブヒトデの装着法を利用し、ナイロン糸（直径 0.37 mm）を用いて、腕中央部に固定した (Fig. 3-2-1-1)。ステンレス製針（直径 0.97 mm）を体表面から突き刺し、歩帯溝 (ambulacral groove) の内部を貫通させた後、ナイロン糸を腕の裏面で固定した。その後、ナイロン糸の端を再び体表面へ戻し結んだ後、エポキシ樹脂系接着剤により結び目を完全に固定した。この処置を 1 個体当たり 2 回実施し、超音波発

発信機の両端を体表面に固定した。発信機装着後水槽で再び飼育し、発信機が脱落するまで毎日 1 回観察した。なお、発信機装着による生体的影響を考慮するため、発信機を装着しない個体（非装着個体）も同様の環境下で別水槽において飼育した（マヒトデ: 19 個体, ニッポンヒトデ: 15 個体）。

超音波発信機の装着可能期間の解析は、Kaplan-Meier 法による生存時間解析を行った後、ロングラंक検定により種間の装着可能期間の差を検討した。また、発信機装着試験の前後の腕長および重量を計測し、成長率を算出した。発信機装着個体と非装着個体における成長率の差については、正規性および等分散性を検証した後、正規性および等分散性が保証された場合には Student *t* 検定を実施し、保証されなかった場合には Mann-Whitney U 検定により検証した。

3-2-2 位置情報把握技術を利用したヒトデ類の行動追跡

調査海域

本研究は根室海峡中央部に位置する野付海域において実施した（Fig. 3-2-2-1）。本海域は水深 5-20m 程度の浅瀬が続いており、地まき漁場として広く利用されている（宮園・中野 2000a）。2013 年は 500 m × 500 m, 2014 年は 450 m × 450 m の正方形の調査区画を海岸線から約 2 km の範囲に設定した（水深: 5–12 m）。調査区画の各角には受信機（VR2W, Vemco 社）を設定し、2013 年は 7/23-10/30, 2014 年は 5/21-7/25 まで調査を実施した（Fig. 3-2-2-1, Stns. 1–4）。底層水温および流速はデータロガー（Logger version 2-D electro-magnetic current meter INFINITY-EM AEM-USB, JFE Advantech 社）を Stn. 5 の海底から 1 m 高い深度に設置した。

超音波テレメトリー手法および発信機装着個体

個体別の位置情報の取得は VEMCO 社が提供する超音波テレメトリー手法 VEMCO Positioning System（以下、「VPS」と記す）を利用した（Espinoza *et al.* 2011; Smith 2013）。VPS では、行動追跡の前に動物に付けた発信機の水平位置誤

差（Horizontal Position Errors: HPE）を算出する必要がある。本調査期間における HPE は、2013 年は 6.3 m 以下であり、2014 年は 6.4 m 以下であった。

マヒトデを調査区域付近で桁網にて採集後、尾岱沼港に運び、超音波発信機（model V9-1H, 69 kHz, VEMCO 社、平均発信間隔: 80 秒、電池寿命: 80 日）を 2013 年にマヒトデ 7 個体（腕長 $\pm$ SD: 153.6 ± 37.1 mm, 重量 $\pm$ SD: 530.2 ± 138.9 g）、2014 年に 11 個体（腕長: 129.4 ± 16.4 mm, 重量: 346.7 ± 141.7 g）にそれぞれ装着した。また、海底におけるマヒトデの能動的な行動と受動的な行動を識別するため、同様の発信機を装着した非生物（以下、「ダミー個体」と記す）を兩年各 1 個体放流した。本研究のダミー個体は同時期に実施されたホタテガイの行動追跡調査（三好ら 2014）のダミー個体のデータを利用した。ダミー個体は、軟体部を取り除き、鉛錘を封入することでホタテガイを模したものを利用した（2013 年、殻高: 117.4 mm, 全重量: 249.1 g; 2014 年、殻高: 12.6 cm, 全重量: 236.0 g）。

発信機を装着したマヒトデは 20 時間程度タンクで馴致させた。その後調査区域の中央部（Stn. 5 付近）において、ダイバーが放流箇所（半径 5 m）のヒトデ等の大型底生生物を除去した後、およそ 10 m 間隔で 1 個体ごと放流した。

統計解析

VPS によって得られた受信記録から得られた位置情報を下記に下記に従って集計した後、詳細な解析に供した。受信機から受信記録を回収後、全受信記録から 30 分間隔で位置情報を抽出した。VPS における発信機装着個体の位置検出には、少なくとも 3 つ以上の受信機によって同時に発信機からの信号を受信する必要がある。信号が 3 つ未満の受信機によって受信される場合、位置情報は検出できないことから、発信機装着個体の位置検出の間隔は 30 分を超えることが多くなる。本研究では発信機装着個体を放流した後約 14 日後から、位置検出の

間隔が 30 分以上となった。本研究ではマヒトデの個体別位置情報に従って、詳細な行動生態を解明するものであるため、30 分を超える長い受信間隔は除く必要があった。そこで、ダミー個体の受信間隔において、30 分間隔の受信が全受信間隔の 90%未満になるまでの期間を解析可能期間（programmed period）と定義し、この期間の位置情報のみ詳細な行動解析に利用した。受信開始直後の位置から受信終了直後の位置までの 2 点間の直線移動距離（総移動範囲）を算出した。次に、解析可能期間において、より詳細な発信機装着個体の移動実態、すなわち（1）能動的移動の検出、（2）移動した方角の検出、（3）移動速度の推定について位置情報をもとに検討した。

（1）能動的移動の検出

解析可能期間における X、Y 軸のそれぞれの移動傾向を Mann-Kendall 検定によって解析した。X 軸における正および負の移動は、それぞれ東および西方向への移動を示す。一方で Y 軸における正および負の移動は、それぞれ北および南方向への移動を示す。両軸の移動傾向が Mann-Kendall 検定によって示されなかった個体については、Spearman の順位相関係数により、ダミー個体と移動距離を比較した。ダミー個体と発信機装着個体の間に有意な相関が検出された場合、その個体は能動的移動をしなかった個体（受動的な移動のみの個体）と定義した。

（2）移動した方角の検出

Rayleigh 検定は、個々の位置情報と角度の関係性を検討するための代表的な検定手法である（Zar 1999）。受信開始点からそれぞれの受信点までの角度について偏りを調べ、個体別に特定の方角への移動傾向を検証した。

（3）移動速度の推定

個々の位置情報から、単位時間当たり移動距離として速度を算出した。両年

(各季節)の移動速度の正規性および等分散性を検証した後、正規性および等分散性が保証された場合には Student *t* 検定を実施し、保証されなかった場合には Mann–Whitney U 検定により両年の差を比較した。また、各年の移動速度をブーツストラップ法 (Basic method) により 1000 回リサンプリングした後、95%信頼区間を推定した。

結果

3-2-1 ヒトデ類における標識技術の確立

超音波発信機の装着はマヒトデにおいて最大 71 日間、ニッポンヒトデにおいて最大 19 日間可能であり、発信機の脱落までの期間はマヒトデの方が有意に長かった (ログランク検定, $P = 0.003$)。マヒトデの発信機装着率は、73 日で 20%、90 日で 50%減少した一方で、ニッポンヒトデは 19 日で 20%、22 日で 50%減少した (Fig. 3-2-1-2)。マヒトデの発信機装着個体および非装着個体における腕長と重量の成長率に差は認められなかった (Mann–Whitney U 検定, $P = 0.121, 0.695$; Table 3-2-1-1)。同様にニッポンヒトデについても成長率に差は認められなかった (Mann–Whitney U 検定, $P = 0.211, 0.189$)。

発信機の脱落状況を観察した結果、3 種類の脱落状況が確認された。すなわち、発信機のみ腕から脱落している状況、自身の腕を切断 (自切) し、発信機が装着された部位を含む腕の一部が脱落している状況、そして発信機を装着した個体が死亡した状況である。発信機装着個体の死亡は、同水槽内に飼育していた他の装着個体により捕食されたことによるものと判断された。ただし、腕を自切した個体と共食いにより死亡した個体が同時に確認された場合や、発信機のみ腕から脱落した個体が共食いにより死亡していた場合もあった。両ヒトデ種ともに発信機のみが脱落し、そのまま生存していた状況が最も多く確認されたが (両ヒ

トデ種とも 50%以上), 複数の脱落状況が同時に発生する場合があったため, それ以外の脱落状況の割合は算出できなかった。なお, 共食いによる死亡は, 別水槽で飼育した非装着個体間でも発生した。本研究期間(4-7 月)における水温は 1.8-17.8 °C であったが, 期間後半に当たる 7 月以降(水温 15 °C 以上)に発信機を装着した個体に脱落が多かった(全体の 34%)。

3-2-2 位置情報把握技術を利用したヒトデ類の行動追跡

2013 年および 2014 年における発信機装着個体の全受信数は, それぞれ 789,434, 29,773 であり, 全発信機装着個体が追跡可能であった。また, 調査終了時まで追跡可能だった個体は, 2013 年が 4 個体であり, 2014 年は 5 個体であった。

ダミー個体から一定間隔で受信が可能だった解析可能期間は 2013 年が 7/23 から 7/30 まで, 2014 年が 5/23 から 5/30, それぞれ 8 日間であった。解析可能期間におけるマヒトデの受信数は, 6,226 (2013 年) および 10,645 (2014 年) であった。1 個体当たりの平均受信数は 2013 年が, 160.1 受信(範囲: 153-166)であり, 2014 年が 110.6 受信(範囲: 86-156)であった。

全期間および解析可能期間の平均底層水温($\pm$ SD)は, 2013 年がそれぞれ 16.3 ± 1.7 °C (範囲: 12.3-18.9 °C), 14.2 ± 0.3 °C (13.3-14.8 °C) であった。2014 年はそれぞれ 8.5 ± 2.0 °C (4.7-12.0 °C), 5.8 ± 0.5 °C (4.8-6.8 °C) であった。また, 全期間および解析可能期間の平均底層流速($\pm$ SD)は, 2013 年がそれぞれ 8.8 ± 4.6 cm/s (範囲: 0.6-28.9 cm/s), 17.1 ± 3.5 cm/s (5.2-26.9 cm/s) であった。2014 年はそれぞれ 4.0 ± 3.4 cm/s (4.7-12.0 cm/s), 8.3 ± 3.5 cm/s (3.4-20.7 cm/s) であった。

解析可能期間におけるマヒトデの平均移動距離($\pm$ SE)は, それぞれ 25.1 ± 18.9 m (2013 年), 90.9 ± 49.9 m (2014 年) であった (Table 3-2-2-1; Fig. 3-2-2-2)。また, 両年のマヒトデ全個体に X 軸または Y 軸方向の移動傾向が認められた (Mann-Kendall 検定, $P < 0.05$; Table 3-2-2-2)。このため, 両年の全個体が能動的

に移動したと判断された。2013 年のマヒトデ 6 個体については特定の方角への移動傾向は認められなかったが (Rayleigh 検定, $P > 0.05$), 1 個体のみ (ID 6) 北東の方角へ移動が認められた ($P = 0.03$)。一方で 2014 年の 11 個体のうち 7 個体が特定の方角へ移動した ($P < 0.05$)。このうち 4 個体 (ID 10, 11, 12, 15) は北東の方角へ移動する傾向があり, 他の 3 個体 (ID 16, 17, 18) は北西の方角へ移動する傾向があった ($P < 0.05$)。なお, 両年のダミ一個体に特定の方角へ移動する傾向はなかった。

マヒトデの平均移動速度 (m/h $\pm$ SE) は, それぞれ 1.3 ± 0.1 m/h (2013 年), 2.2 ± 0.1 m/h (2014 年) であり, 両年に有意な差はなかった (Mann–Whitney U 検定, $P = 0.11$; Table 3-2-2-1)。移動速度の範囲はそれぞれ 0.1–16.3 m/h (2013 年), 0.1–45.9 m/h (2014 年) であった。一方, 日間移動速度はそれぞれ 4.3 ± 9.1 m/day (2013 年) および 18.1 ± 15.2 m/day (2014 年) であり, 両年で有意な差が検出された (Mann–Whitney U 検定, $P = 0.003$)。ブートストラップ法による移動速度の 95%信頼区間は, それぞれ 3.2–14.6 m/day (2013 年), 17.2–29.9 m/day (2014 年) と推定された。

考察

3-2-1 ヒトデ類における標識技術の確立

マヒトデおよびニッポンヒトデに対する超音波発信機の装着可能期間 (装着率 100%を維持する期間) は, それぞれ 71 日と 19 日であった。両種ともに発信機装着個体と非装着個体間では成長率に差は認められなかった。したがって, 両種それぞれの装着可能期間まで生体的影響は少なかったと考えられる。本研究と同様の方法を利用してコブヒトデに対する発信機の装着を試みた Chim and Tan (2013) では, 数個体 (全体の 10%以下) を除いて平均 60 日以上装着が可能

であると報告している。これらのことから、歩帯溝の貫通による本装着法は、ヒトデ類に共通して適した標識法であると考えられる。一方で、ヒトデ類は外部刺激に敏感に反応する生物であり、体内に埋め込まれた物体を即座に排出する機構を有することが知られている (Olsen *et al.* 2015)。マヒトデに比べニッポンヒトデの方が装着可能期間は短いため、両種の体内の異物に対する反応が異なる可能性が示唆された。2章で示したようにニッポンヒトデはマヒトデに比べ腕の可動範囲が広く、複雑に各腕を操ることができるため、両種の形態的差異が発信機の脱落に影響を及ぼした可能性もある。本研究内では日に一度の観察であったため詳細に脱落状況を確認することはできなかったが、今後継続した観察によって装着期間の種間差を検出できる可能性があった。

また、両種ともに装着可能期間を経過すると、装着した腕を自身で切断する自切現象や共食いが頻発し、装着率は急激に減少していくことが明らかとなった。コブヒトデに対して同手法の発信機装着を試みた報告では、一部の装着個体に、激しい裂傷とともに脱落が確認されているが、共食いなどは確認されていない (Chim and Tan 2013)。本研究では自切や共食いは同時に発生した場合が多く、死亡原因の特定に至らなかった個体が多い。また、共食いは装着個体同士で発生しており、別水槽で飼育された非装着個体においても同時期から発生した。そのため、共食いは発信機の装着以外の要因による可能性もある。

Olsen *et al.* (2015) によると *A. rubens* の体内へ超小型発信機 (PIT-tag) を挿入した場合、水温 10℃ の環境下では 200 時間以上体内で発信機を保持可能とされる。一方で、水温 16℃ では、挿入した発信機が 3 時間以内に体外へ排出されることも明らかとなっている。そのため、より高温の環境下では変温性の棘皮動物に対する生理的および物理的な影響により、体内の異物の排出が促された可能性がある。本研究期間における水温は 1.8-17.8℃ であったが、15℃ 以上で発信

機の脱落が多かったことから、水温上昇とともに発信機の脱落は容易になる可能性があった。本研究期間では冬季から夏季にかけて水温が上昇したため、実験後半には水温が高い傾向があったが、装着可能期間と高水温の影響は明らかにできなかった。

3-2-2 位置情報把握技術を利用したヒトデ類の行動追跡

本研究はマヒトデの二次元的な移動や移動速度、季節毎の移動（2013：夏、2014年：春）を捉えた世界初の知見であった。夏の2個体および春の10個体の平均移動速度（m/h）は、受信位置情報の推定誤差である HPE（2013 年：6.4 m，2014 年：6.3 m）を上回った。一方で、他個体の移動速度の 80%以上が HPE を下回った（2013 年：91%，2014 年：84%）。一般的に HPE は単位時間あたりに長距離を移動する多くの研究対象種（例えば、魚類）で見過ごされる場合が多い（Smith 2013）。しかしながら、本研究のように多くの底生生物の移動距離は短く、移動自体が魚類などに比べ少ないため、HPE を考慮した解析が必要となる。また、HPE の推定は気象や海洋条件によって影響を受けるため、HPE の範囲内で正確な移動軌跡を記録することは極めて困難である。そのため、VPS による底生生物の行動追跡において HPE の低減は今後の技術的課題と考えられる。

マヒトデにおける平均移動速度は夏に 4.3 m，春に 25.1 m であったが、HPE 内の移動速度であった個体を除いた平均移動速度は、夏に 12.1 m，春に 38.2 m であった。このため、HPE を考慮しても春の移動速度は夏に比べ 3 倍以上の速く、解析可能期間の移動距離についても 3 倍以上長いことが明らかとなった。さらに春におけるマヒトデの移動速度の個体差は大きい、最大移動速度は個体によっては 45 m/h を越えた。このため、1 km 程度離れた地まき漁場にも最速で約 1 日の間に侵入が可能であると考えられる。地まき漁場ではホタテガイ種苗の放流前にヒトデ類の駆除作業（漁場造成）が行われるが、ほとんどの場合漁場内の

みを作業の対象としている（有馬ら 1973; 西浜 1994; Kosaka 2016）。そのため、漁場造成作業の直後から即座にマヒトデの漁場侵入を許す可能性が示唆され、被食減耗の軽減には駆除を漁場外に拡大することが必要と考えられる。さらに、漁場外に緩衝帯を設置するなどヒトデ類の侵入そのものを防止するための方策を講ずる必要がある（5 章にて詳述）。

マヒトデの移動距離は夏に比べ春の方が長く、春の多くの個体が特定の方角へ移動した。春の移動の方角は東西間では多様な方角へ移動したが、南北間では 1 個体（ID14）を除き北方向へ移動する個体が多かった。Gallagher *et al.* (2008) によると、春の水温上昇に伴い *A. rubens* が産卵適地へ向かって移動することが報告されている。また、*Asterias* 属では水温上昇が産卵の引き金となるとの報告がある（Hamel and Mercier 1995）。本研究海域近隣におけるマヒトデの産卵時期は 5-7 月と報告されており（蔵田 1987a; 秦ら 2004）、春の活動量と産卵行動には関連性が示唆される。ただし、マヒトデの移動距離は個体差が大きかった。そのため、産卵行動への参加の有無（産卵に対するモチベーション）や成熟度の違いなどの個体差に起因する移動特性が存在する可能性がある。さらに、本調査地域付近の産卵適地の存在は不明であるが、夏の移動に比べ春は顕著に移動方向が示されたことから、今後は産卵時期の移動傾向をより詳細に明らかにする必要がある。

一方で、夏のマヒトデの移動速度はほぼ 10 m/day 以下であり、春に比べ顕著に移動速度が低かった。しかしながら、この移動速度の差により、春に比べ夏に行動が活発でなかったとは言い切れない。2 章の結果から水温の上昇とともに捕食活動が活発化し、特に 12 °C 以上の水温は最もホタテガイの捕食量が多かった。さらに、*Asterias* 属はホタテガイの密度増加により、捕食成功率が高まるとの報告もある（Barbeau *et al.* 1998; Wong *et al.* 2005）。本研究海域では、春の水温

は 5.8-10.8℃ であり，夏は 14.3-18.1℃ であった。また，事前に行われたホタテガイの密度調査の結果では，春が 0.4 個体/m²，夏が 0.8 個体/m² であった。このため，マヒトデの捕食環境は春よりも夏の方が良く，移動より捕食を優先した可能性がある。さらに，2 章の結果から，ホタテガイの逃避行動が制限される飼育環境下であっても，マヒトデの 1 回当たりの捕食行動（探索および摂餌行動）に平均 4 時間以上必要であった。また，マヒトデは 1 回の捕食行動を終えた後，連続的に捕食行動に及ぶことは稀であり，餌生物が常に存在する環境下でも数時間から数日以上にわたり水槽の縁で行動を休止することが観察された。これらのことから，夏のマヒトデが捕食行動を優先した場合，夏の移動が顕著に示されなかった可能性がある。

本研究では，ニッポンヒトデの行動追跡は実施しなかったが，染色標識法を利用した追跡によって約 1 年で 4 km 以上の移動が確認されていることから（蔵田 1984），マヒトデと同様に漁場間を越えた移動能力を有する可能性が示唆される。

Table 3-1-1. Summary of experimental areas, year, number of photos, total photographed area (m²), range of depth (m), year classes of scallops.

Experimental region	Experimental area	Year (Month)	Number of photos	Total photographed area (m ²)	Range of depth (m)	Year classes of scallops
Okhotsk	Soya	2015 (June)	6,591	2,082	20–45	2–3
	Oumu	2015 (July)	21,792	6,881	32–51	1–3
	Saruru	2014 (July)	12,876	4,074	25–51	3
	Monbetsu	2015 (July)	7,833	2,478	40–54	2–3
		2015 (July)	19,532	6,110	17–32	3
		2015 (Aug.)	41,681	13,161	14–44	3
	Abashiri	2015 (Apr.–May)	10,361	2,172	38–82	3
Nemuro	Notsuke	2014 (May)	19,042	6,025	5–12	1–3
		2014 (July)	16,396	5,188	6–12	1–3
		2015 (May)	3,207	1,578	5–8	2
		2015 (July)	1,186	584	5–8	2
		2015 (Sep.)	1,153	567	5–8	2

Table 3-1-2. Summary of mean density (inds. /m²) of *A. amurensis* and *D. nipon*, scallops (mean ± SE).

Experimental area	Year (Month)	Year class of scallops	<i>A. amurensis</i> (inds. /m ²)	<i>D. nipon</i> (inds. /m ²)	Scallops (inds. /m ²)
Soya	2015 (June)	2	0.0025 ± 0.0020	0.0018 ± 0.0008	1.3223 ± 0.0167
		3	0.0024 ± 0.0005	0.0012 ± 0.0009	4.1454 ± 0.0324
Oumu	2015 (July)	1	0.0044 ± 0.0012	0.0886 ± 0.0005	9.4107 ± 0.0846
		2	0.0101 ± 0.0192	0.0032 ± 0.0004	3.1079 ± 0.0336
		3	0.0135 ± 0.0034	0	1.4415 ± 0.0218
Saruru	2014 (July)	3	0.0422 ± 0.0027	0.0071 ± 0.0011	6.9246 ± 0.0546
	2015 (July)	2	0.0035 ± 0.0015	0.0022 ± 0.0007	4.1486 ± 0.0478
		3	0.0295 ± 0.0022	0.0014 ± 0.0019	0.9426 ± 0.0140
Monbetsu	2015 (July)	3	0.0106 ± 0.0321	0.0010 ± 0.0021	2.5242 ± 0.0321
	2015 (Aug.)	3	0.0083 ± 0.0389	0.0012 ± 0.0079	4.3513 ± 0.0389
Abashiri	2015 (Apr.–May)	3	0.0159 ± 0.0702	0.0015 ± 0.0070	6.4324 ± 0.0702
Notsuke	2014 (May)	1	0.814 ± 0.0154	0.0112 ± 0.0019	8.0880 ± 0.0959
		2	0.631 ± 0.0138	0.0180 ± 0.0009	1.0880 ± 0.0969
		3	1.014 ± 0.0175	0.0014 ± 0.0014	1.5293 ± 0.0227
	2014 (July)	1	0.9705 ± 0.0642	0.0041 ± 0.0002	1.2211 ± 0.0380
		2	1.2128 ± 0.0380	0.0032 ± 0.0005	0.9167 ± 0.0209
		3	1.2015 ± 0.0291	0.0055 ± 0.0005	0.9492 ± 0.0303
	2015 (May)	3	0.8383 ± 0.0323	0.0386 ± 0.0016	1.0695 ± 0.0322
	2015 (July)	3	1.4790 ± 0.0542	0.0163 ± 0.0015	1.1019 ± 0.0432
	2015 (Sep.)	3	0.7710 ± 0.0434	0.0361 ± 0.0019	0.9154 ± 0.0389

Table 3-1-3. Summary of the encounter rates between the sea stars and scallops.

Experimental area	Year (Month)	Year class of scallops	Encounter rate (<i>A. amurensis</i>)	Encounter rate (<i>D. nipon</i>)
Soya	2015 (June)	2	0.52	0.54
		3	0.51	0.54
Oumu	2015 (July)	1	0.48	0.78
		2	0.43	0.61
		3	0.41	0.58
Saruru	2014 (July)	3	0.20	0.34
	2015 (July)	2	0.33	0.41
		3	0.25	0.47
Monbetsu	2015 (July)	3	0.45	0.49
	2015 (Aug.)	3	0.55	0.71
Abashiri	2015 (Apr.–May)	3	0.24	0.47
Notsuke	2014 (May)	1	0.38	0.45
		2	0.28	0.34
		3	0.34	0.36
	2014 (July)	1	0.28	0.41
		2	0.36	0.41
		3	0.28	0.21
	2015 (May)	3	0.42	0.43
	2015 (July)	3	0.42	0.45
	2015 (Sep.)	3	0.36	0.39

Table 3-1-4. Akaike information criterion-based model selection for the Zero-Inflated Poisson model based on the counted number of sea stars (*A. amurensis* and *D. nipon*) on the photographs in the Oumu area in July, 2015.

Sea star species	Model number	Explanatory variables (Poisson model)	Explanatory variables (Binomial model)	Degrees of freedom	Log likelihood	AIC
<i>A. amurensis</i>	64	YC	YC	3	-1770.2	3556.4
	60	YC + ES		3	-1772.1	3558.3
	56	YC + ES	YC+ ES	4	-1773.8	3561.7
	52	Depth + YC	YC	4	-1776.9	3565.9
	64	YC + ES	Depth + YC + ES	5	-1776.1	3566.2
	37	Depth + ES	Depth + YC + ES	7	-1170.3	2354.5
<i>D. nipon</i>	49	Depth	Depth +YC+ ES	6	-1170.4	2354.9
	43	Depth+ ES + YC	Depth + YC+ ES	7	-1175.5	2363.0
	46	Depth + YC	YC+ ES	6	-1176.5	2369.0
	40	Depth+ ES + YC	Depth+ ES	6	-1179.2	2370.5

* AIC, Akaike information criterion; YC, year class of scallops; ES, existence of scallops

Table 3-1-5. Akaike information criterion-based model selection for the Zero-Inflated Poisson model based on the counted number of sea stars (*A. amurensis* and *D. nipon*) on the photographs in the Notsuke area in July, 2014.

Sea star species	Model number	Explanatory variables (Poisson model)	Explanatory variables (Binomial model)	Degrees of freedom	Log likelihood	AIC
<i>A. amurensis</i>	55	ES	ES	3	-24718.9	49449.9
	51	YC+ ES	YC	5	-24720.1	49450.1
	56	Depth + YC + ES	YC+ ES	7	-24718.3	49450.6
	52	Depth + YC	YC+ ES	6	-24719.4	49450.8
	64	Depth + YC + ES	Depth + YC + ES	8	-24717.6	49451.1
<i>D. nipon</i>	51	ES	ES	7	-5095.5	10199.0
	47	Depth +ES	YC+ ES	6	-5095.4	10199.1
	45	ES	Depth + YC+ ES	6	-5094.7	10199.3
	55	Depth + YC	Depth + YC+ ES	7	-5094.8	10199.5
	56	YC+ ES	Depth+ ES	6	-5094.9	10199.6

* AIC, Akaike information criterion; YC, year class of scallops; ES, existence of scallops

Table 3-1-6. Results of the Zero-Inflated Poisson model produced for the counted number of sea stars, *A. amurensis* and *D. nipon* on the photographs in the Oumu area in July, 2015.

Sea stars	Model	Explanatory variable	Estimate	SE	Z-value	P-value
<i>A. amurensis</i>	Zero-inflation model #64 (Binomial with logit link)	Intercept	12.87	1.56	8.07	0.69
		Depth	-0.07	0.02	-2.97	0.41
		YC	-3.34	0.24	-13.72	<0.01
		ES	1.15	0.34	3.36	0.58
	Count model #64 (Poisson with log link)	Intercept	-0.62	0.87	-0.71	<0.01
		Depth	0.02	0.01	1.89	0.08
		YC	-1.21	0.14	-8.35	<0.01
		ES	0.40	0.20	1.97	0.07
<i>D. nipon</i>	Zero-inflation model #37 (Binomial with logit link)	Intercept	-12.98	4.63	-2.80	<0.01
		Depth	0.27	0.08	3.13	<0.01
		YC	0.39	0.49	0.80	0.42
		ES	7.29	0.81	9.02	<0.01
	Count model #37 (Poisson with log link)	Intercept	-23.94	4.63	-2.80	<0.01
		Depth	0.45	0.08	3.12	<0.01
		YC	0.43	0.49	0.80	<0.01
		ES	5.45	0.81	9.02	<0.01

* YC, year class of scallops; ES, existence of scallops

Table 3-1-7. Results of the Zero-Inflated Poisson model produced for the counted number of sea stars (*A. amurensis* and *D. nipon*) on the photographs in the Notsuke area in July, 2014.

Sea star species	Model	Explanatory variable	Estimate	SE	Z-value	P-value
<i>A. amurensis</i>	Zero-inflation model #55 (Binomial with logit link)	Intercept	-0.15	0.66	-0.23	0.82
		Depth	0.09	0.08	1.20	0.23
		YC	-0.36	0.07	-4.68	0.08
		ES	-0.86	0.15	-5.85	<0.01
	Count model #55 (Poisson with log link)	Intercept	-2.09	0.26	-8.18	<0.01
		Depth	0.05	0.03	1.65	0.10
		YC	0.34	0.03	10.17	0.13
		ES	0.06	0.04	1.52	<0.01
<i>D. nipon</i>	Zero-inflation model (Binomial with logit link)	Intercept	0.58	1.96	0.28	0.78
		Depth	0.07	0.24	0.30	0.76
		YC	-0.01	0.14	-0.06	0.08
		ES	-0.86	0.49	-1.04	<0.01
	Count model (Poisson with log link)	Intercept	-2.17	1.41	-1.53	0.77
		Depth	-0.01	0.17	-0.07	0.76
		YC	0.06	0.10	0.55	0.09
		ES	-0.31	0.30	-1.04	<0.01

* YC, year class of scallops; ES, existence of scallops

Table 3-1-8. Akaike information criterion-based model selection for the mixed normal distribution model based on the maximum likelihood method.

Area	Year (Month)	Star star species	The Number of peaks	AIC
Monbetsu	2015 (Aug)	<i>A. amurensis</i>	2	18.3
			3	17.2
			4	15.7
			5	14.9*
			6	16.1
		<i>D. nipon</i>	2	45.9
			3	41.8
			4	39.9
			5	37.6*
			6	38.7
Notsuke	2014 (May)	<i>A. amurensis</i>	2	45.3
			3	42.1*
			4	65.2
			5	66.3
			6	68.6
		<i>D. nipon</i>	2	38.5
			3	33.6*
			4	39.6
			5	40.1
			6	40.6
Notsuke	2015 (Sep)	<i>A. amurensis</i>	2	30.5
			3	30.1
			4	29.6*
			5	30.3
		<i>D. nipon</i>	6	30.5
			2	17.5
			3	17.1
			4	17.0
			5	16.8*
			6	16.9

*The model with minimum AIC values are indicated by an asterisk.

Table 3-1-9. Result of the best model based on the minimum AIC by the maximum likelihood method.

Area	Year (Month)	Sea star species	Peak number	Mean (mm)	SD (mm)	Ratio
Monbetsu	2015 (Aug)	<i>A. amurensis</i>	1	3.8	0.7	0.17
			2	6.5	1.2	0.45
			3	11.0	1.5	0.21
			4	16.1	1.3	0.12
			5	22.2	1.8	0.05
		<i>D. nipon</i>	1	4.2	0.8	0.21
			2	7.1	1.5	0.26
			3	12.8	0.9	0.16
			4	15.9	1.2	0.18
			5	21.4	2.3	0.19
Notsuke	2014 (May)	<i>A. amurensis</i>	1	7.2	3.7	0.60
			2	11.1	4.8	0.30
			3	21.2	4.7	0.10
		<i>D. nipon</i>	1	8.7	2.6	0.89
			2	17.6	1.6	0.03
			3	22.6	1.8	0.08
	2015 (Sep)	<i>A. amurensis</i>	1	5.5	1.1	0.25
			2	9.3	1.5	0.38
			3	15.9	2.1	0.30
			4	22.0	1.4	0.07
		<i>D. nipon</i>	1	7.4	1.7	0.39
			2	10.4	0.8	0.14
			3	14.2	1.8	0.30
			4	21.1	0.9	0.11
			5	24.3	0.7	0.05

Table 3-2-1-1. Summary of experimental sea stars, ray length (cm $\pm$ SD), wet weight (g $\pm$ SD), growth rate (% $\pm$ SD).

Sea stars	with / without tag	timing	n	Ray length (cm)	Growth rate (%)	Wet weight (g)	Growth rate (%)
<i>A. amurensis</i>	with	before	28	12.6 $\pm$ 2.0		700.7 $\pm$ 55.7	
	with	after	25	12.9 $\pm$ 3.8	2.3 $\pm$ 4.2	693.8 $\pm$ 56.2	2.0 $\pm$ 0.7
	without	before	19	11.7 $\pm$ 2.5		716.7 $\pm$ 17.3	
	without	after	19	12.1 $\pm$ 2.7	0.9 $\pm$ 2.1	738.8 $\pm$ 28.5	3.1 $\pm$ 1.2
<i>D. nipon</i>	with	before	24	14.3 $\pm$ 2.6		663.2 $\pm$ 101.5	
	with	after	22	14.9 $\pm$ 5.1	4.9 $\pm$ 1.9	701.6 $\pm$ 80.3	5.7 $\pm$ 2.5
	without	before	15	13.7 $\pm$ 4.2		682.4 $\pm$ 69.6	
	without	after	15	14.1 $\pm$ 5.0	2.9 $\pm$ 3.0	707.6 $\pm$ 57.3	3.6 $\pm$ 1.9

Table 3-2-2-1. Mean moving distance and moving speed during the programmed period in the tracking study.

Organisms	Year	n	Moving distance (m)	Moving speed (m day ⁻¹)
Sea stars	2013	7	25.1 ± 18.9	4.3 ± 9.1
	2014	11	90.9 ± 49.9	18.1 ± 15.2
Dummy	2013	1	13.6	0.7
	2014	1	8.9	0.6

Table 3-2-2-2. Moving distance and the range of speed of *Asterias amrensis*, and results of each statistical analyses each specimen during the programed period in the tracking study.

year	species	ID number of each inds.	Moving distance (m)	Range of speed (m h ⁻¹)	Mann-Kendall test		Direction (°) of movement		
					x axis	y axis	mean	±	SD
2013	Dummies	1	13.6	0.1 - 6.1			88.2	±	121.5
	Sea stars	2	33.2	0.1 - 8.0	+	+	98.5	±	72.5
		3	21.2	0.2 - 6.2	-	+	66.8	±	39.8
		4	14.6	0.1 - 8.7	+	-	79.3	±	74.6
		5	24.6	0.1 - 5.4		-	58.2	±	88.4
		6	40.1	0.1 - 16.3	-	-	91.2	±	29.9*
		7	27.8	0.1 - 5.7	+	+	38.6	±	81.3
		8	16.4	0.1 - 6.1	+	-	97.5	±	66.4
2014	Dummies	9	8.9	0.1 - 4.5			33.2	±	49.6
	Sea stars	10	43.2	0.1 - 17.4	+	+	65.4	±	18.1*
		11	251.1	0.1 - 45.9	-	+	48.4	±	42.5*
		12	56.5	0.1 - 7.7		-	45.4	±	22.6*
		13	98.6	0.1 - 8.3	+	-	15.9	±	39.2
		14	88.4	0.1 - 9.2	+	+	135.8	±	91.5
		15	76.5	0.1 - 18.4	-	+	58.6	±	10.5*
		16	89.4	0.1 - 7.4	+	+	323.5	±	33.2*
		17	77.5	0.1 - 7.9	-	-	317.5	±	42.6*
		18	69.9	0.1 - 6.7	+	+	261.6	±	13.5*
		19	80.1	0.2 - 7.1	+	+	22.4	±	42.1
		20	83.6	0.1 - 5.5	-	-	15.4	±	66.2

The asterisk indicates significant differences by each analysis ($P < 0.05$) during programed period. “+” and “-” indicate that there were positive and negative trend in movement direction by Mann-Kendall test.

Blank cells indicate there was no significant trend statistically.

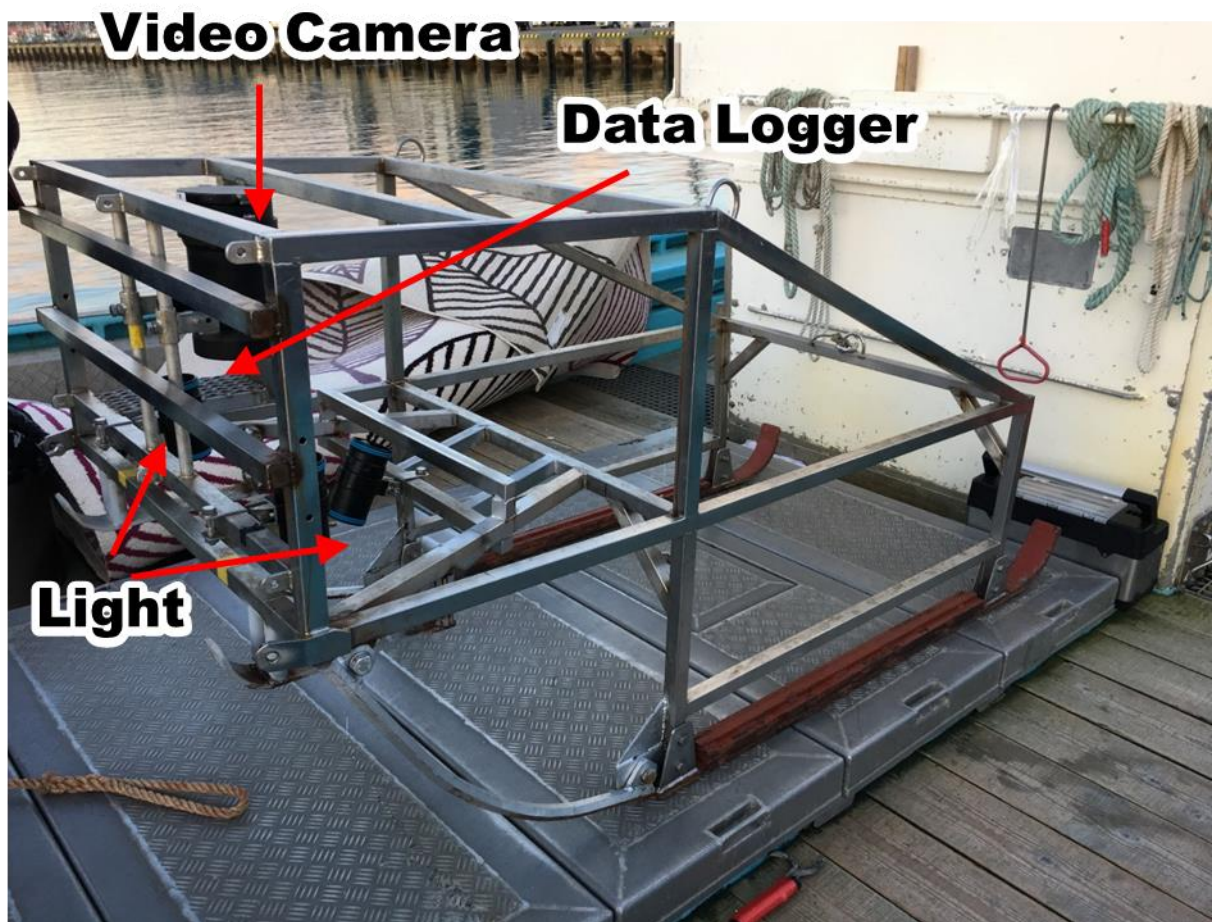


Fig. 3-1-1. The overview apparatus for filming study of the sea bottom.

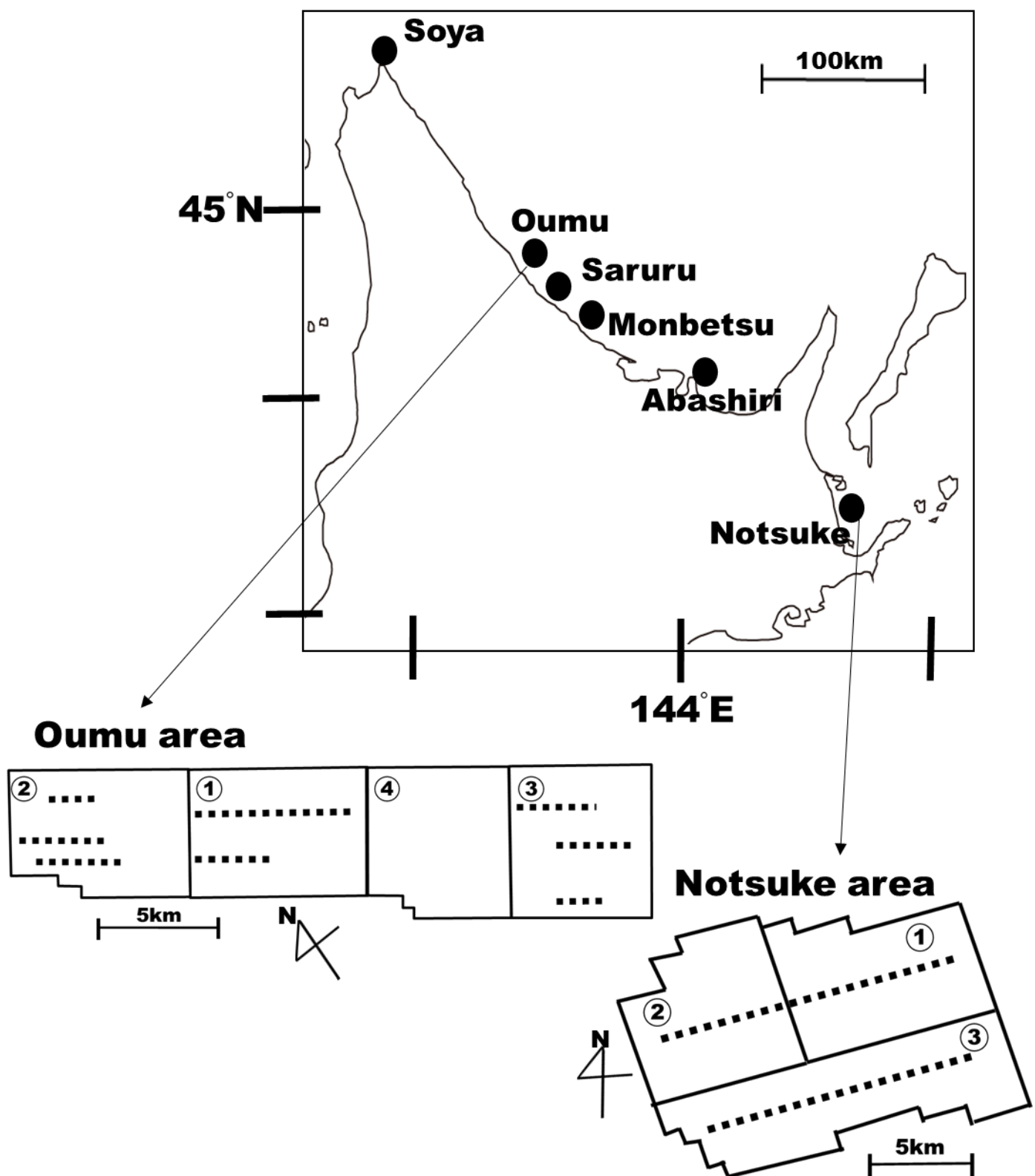


Fig. 3-1-2. Location of the filming study and the overview of fishing grounds in the Oumu in 2015 and Notsuke area in 2014. Dotted line indicated filming area. The number of circles in the fishing grounds are the year classes of scallops.

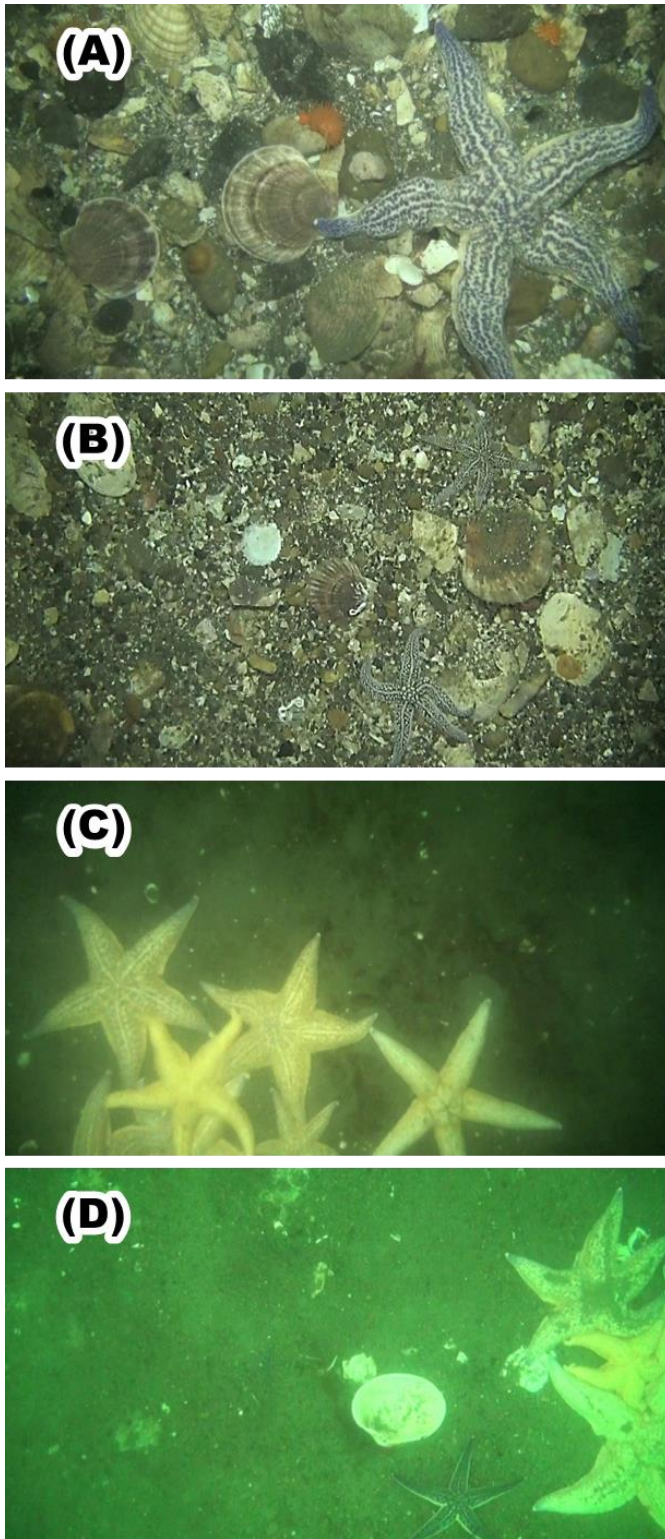


Fig. 3-1-3. Photograph taken on the sea bed of Monbetsu area (A), (B) and the Notsuke area (C), (D).

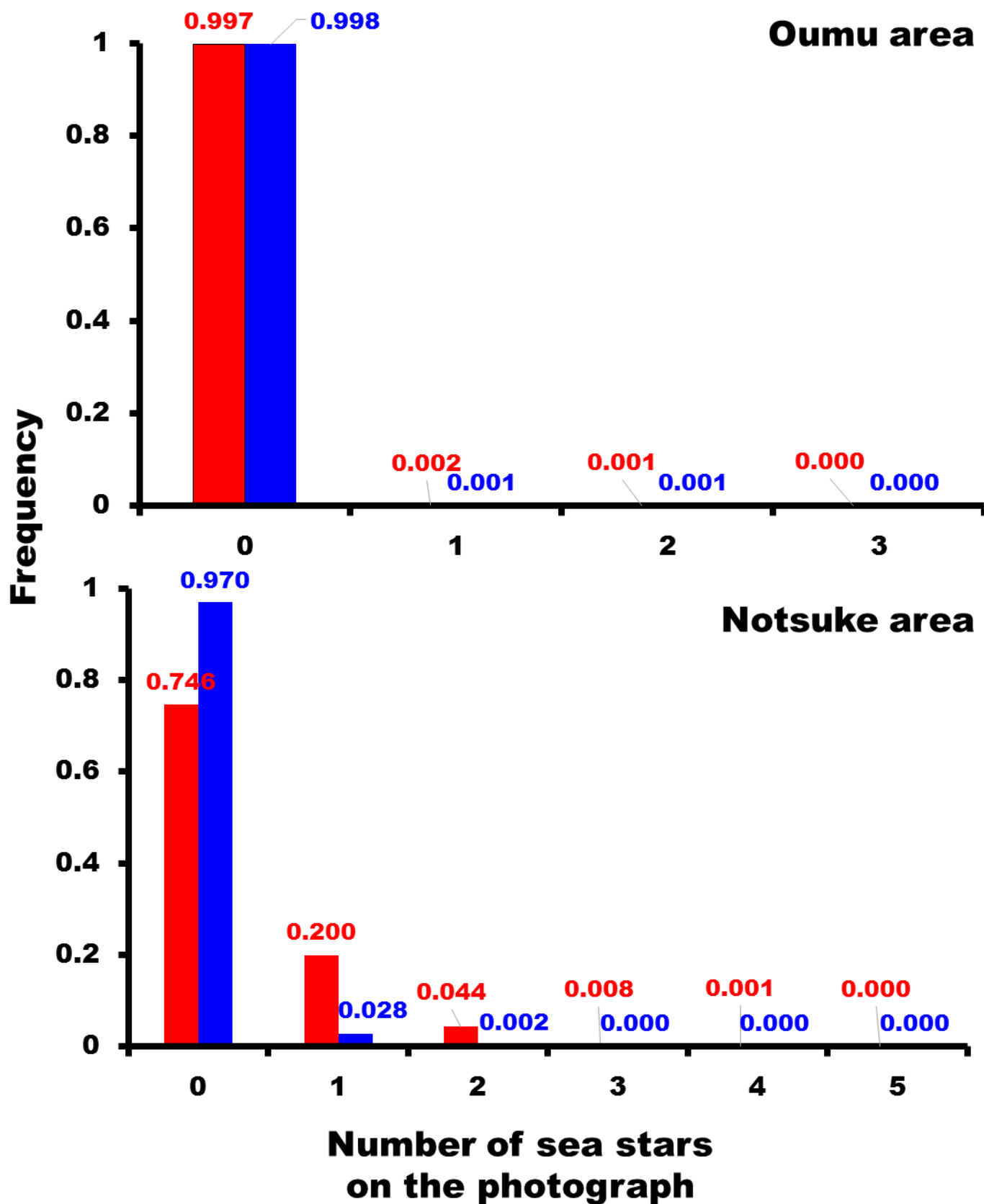


Fig. 3-1-4. Frequency of the number of sea stars on the photograph in the Oumu area in 2015 (upper) and Notsuke area in 2014 (lower).

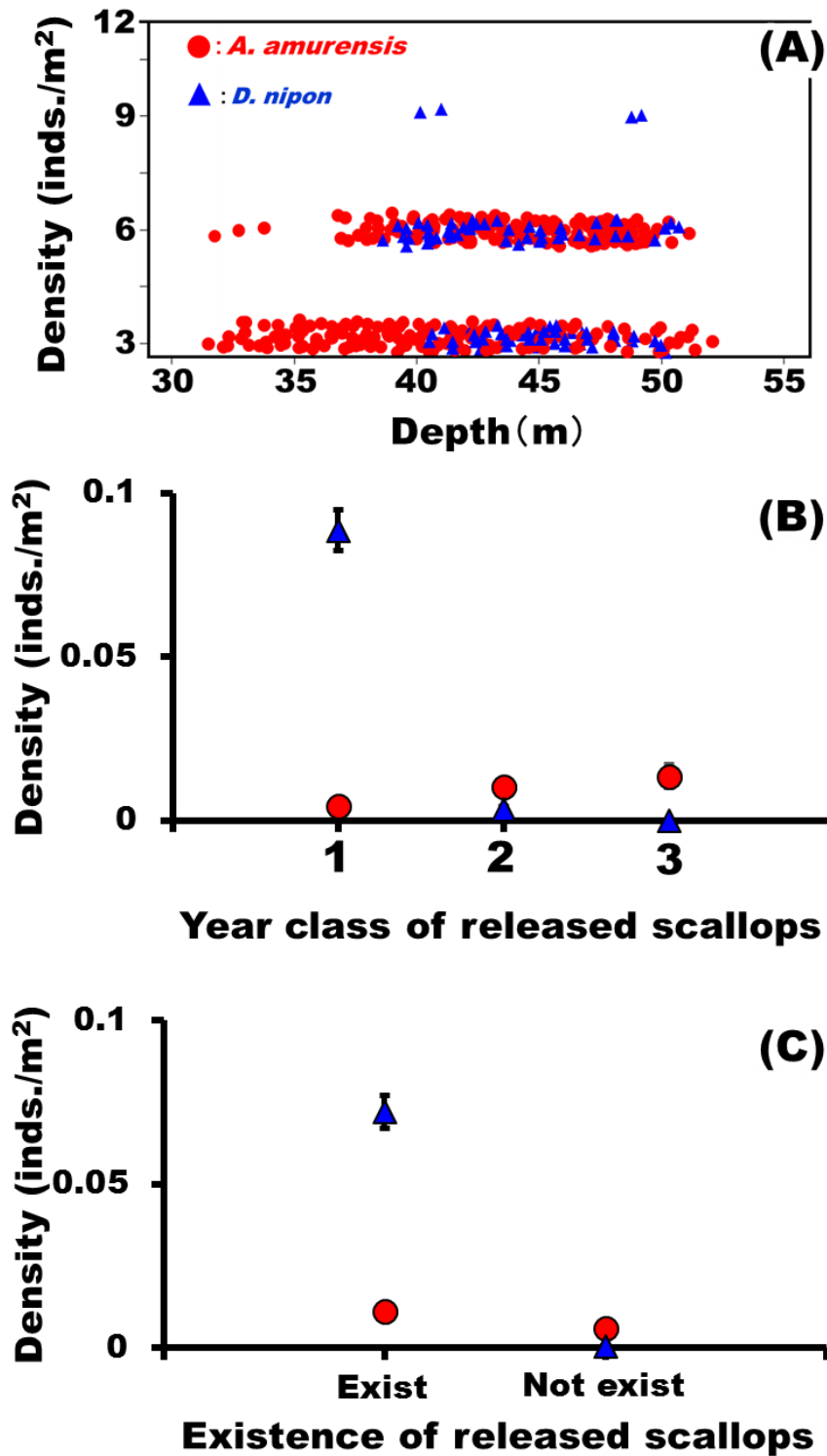


Fig. 3-1-5. Relationship between the density of sea stars and depth (A), density of sea stars and year class of released scallops (B), and density of sea stars and the existence of released scallops (C) in the scallops grounds in the Oumu area in 2015. The red circle represents average density ($\pm$ SE) for *Asterias amurensis*, and the blue triangle represents *Distolasterias nipon*.

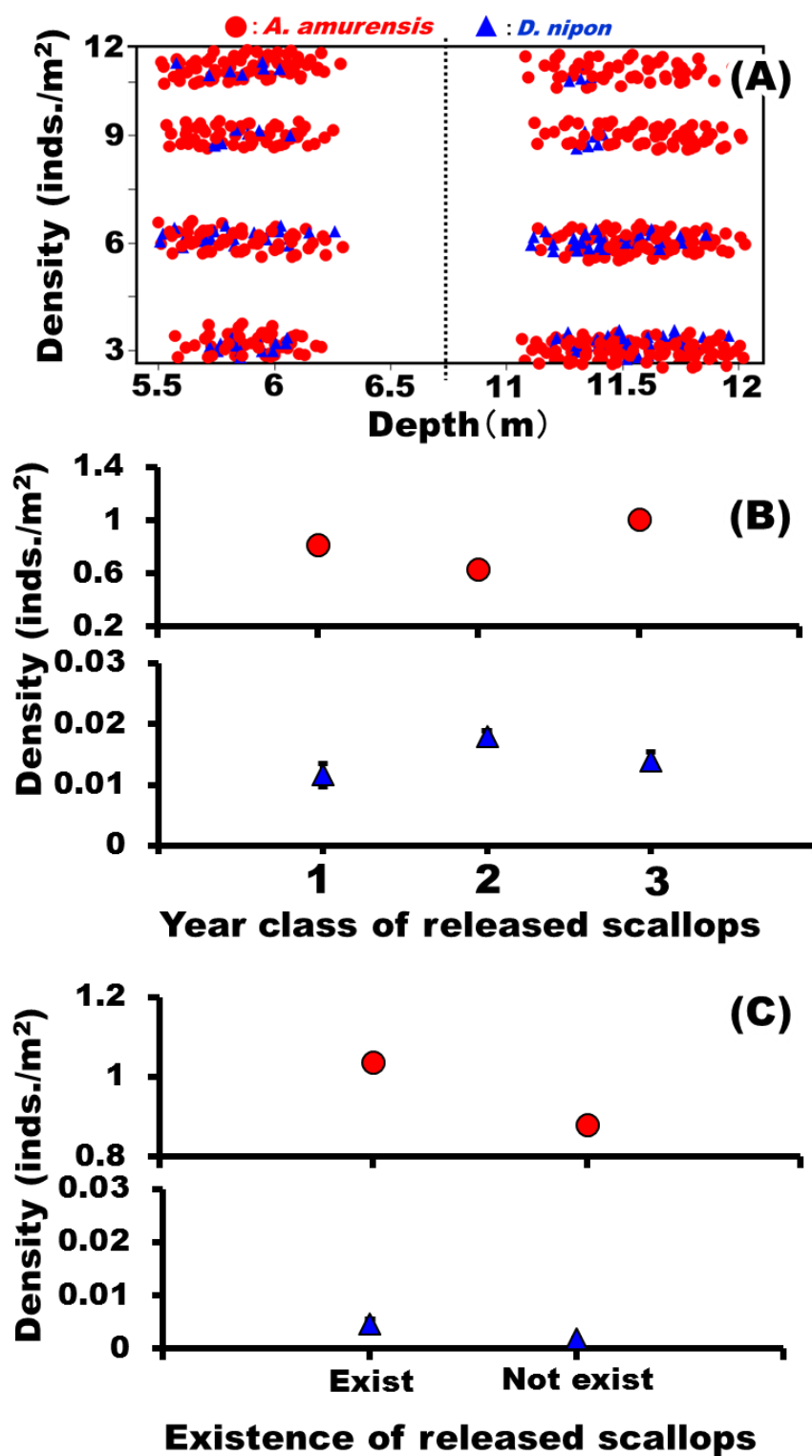


Fig. 3-1-6. Relationship between the density of sea stars and depth (A), density of sea stars and year class of released scallops (B), and density of sea stars and the existence of released scallops (C) in the scallops grounds in the Notuske area in 2014. The red circle represents average density ($\pm$ SE) for *Asterias amurensis*, and the blue triangle represents *Distolasterias nipon*.

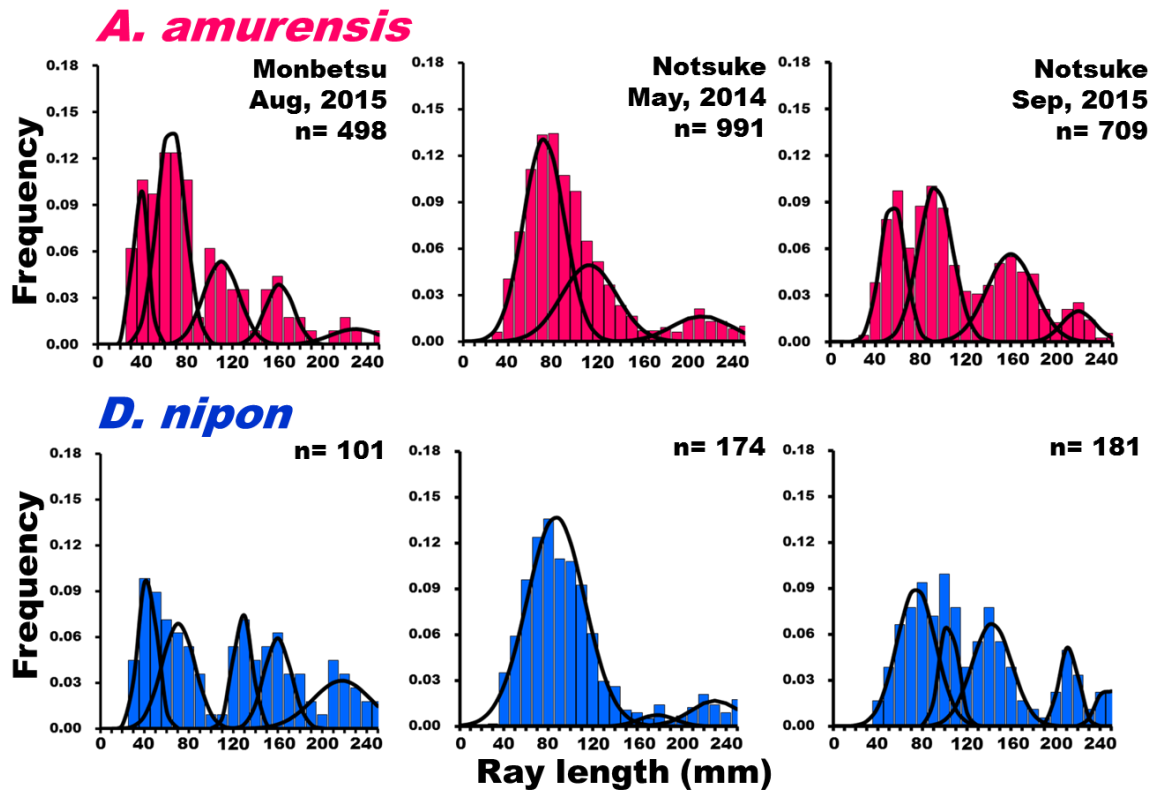


Fig. 3-1-7. Length frequency data sets of sea stars, *Asterias amurensis* and *Distolasterias nipon* in the Monbetsu in 2014 and 2015, applied to the simultaneous analysis. Each column corresponds to the data for *A. amurensis* (upper) and *D. nipon* (lower). The symbol "n" indicates the total number of individuals measured for each month.

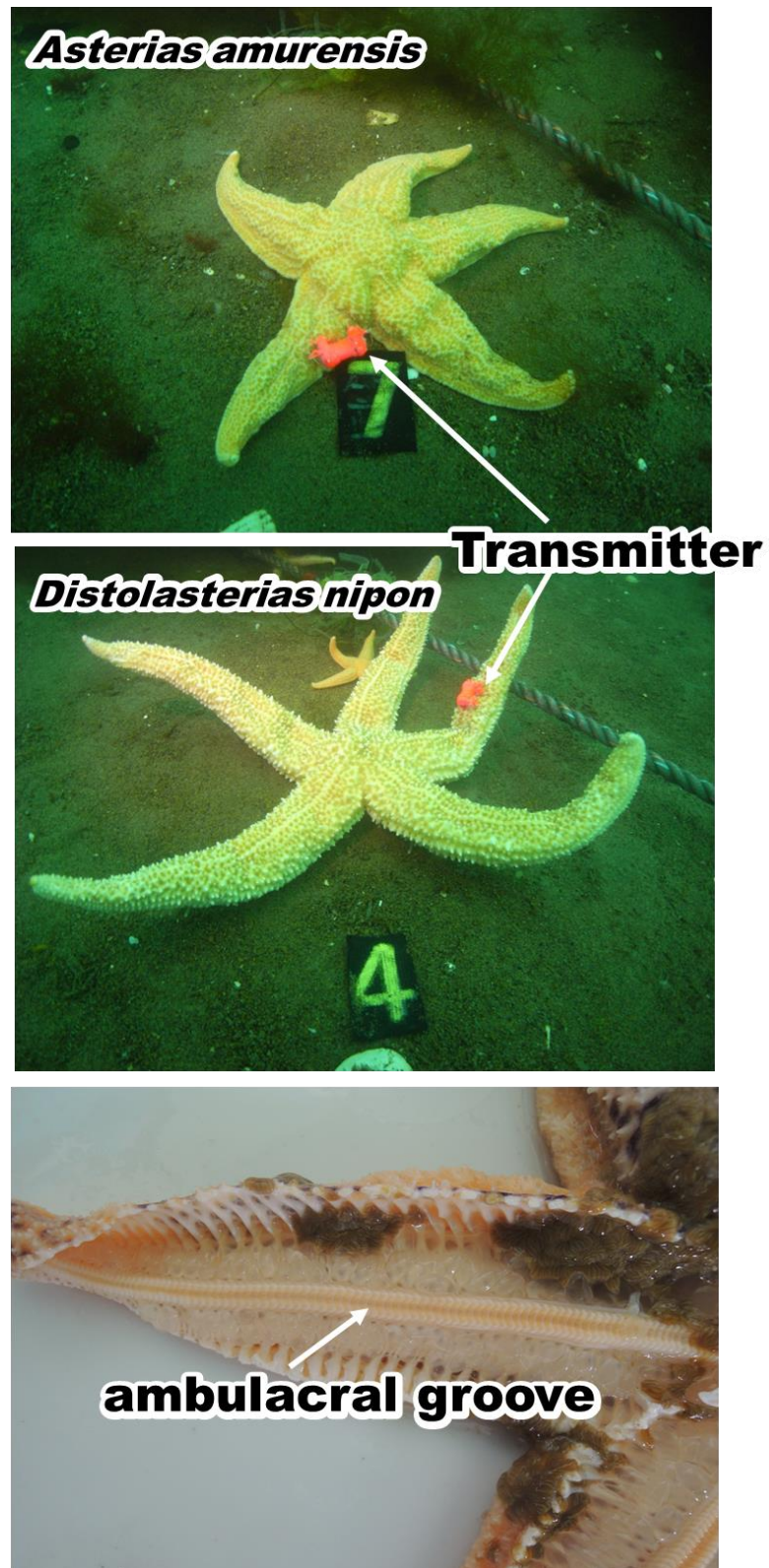


Fig. 3-2-1-1. Attachment of an acoustic transmitter to the ambulacral groove in the arm of *Asterias amurensis* and *Distolasterias nipon*.

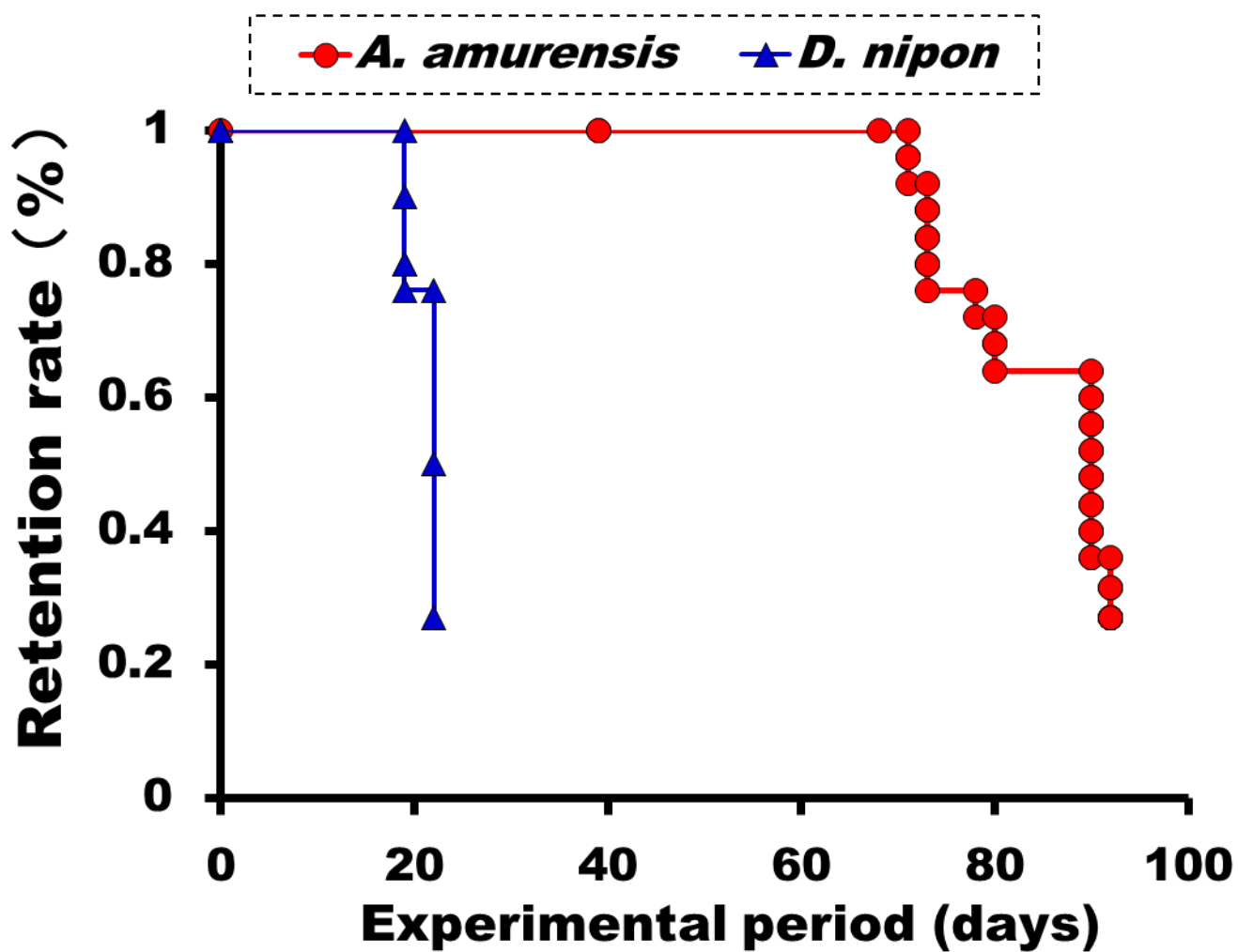


Fig. 3-2-1-2. Retention rate of transmitter for both sea star species, *Asterias amurensis* (AA) and *Distolasterias nipon* (DN) in the tagging experiment. The red line represents AA, and the blue line represents DN.

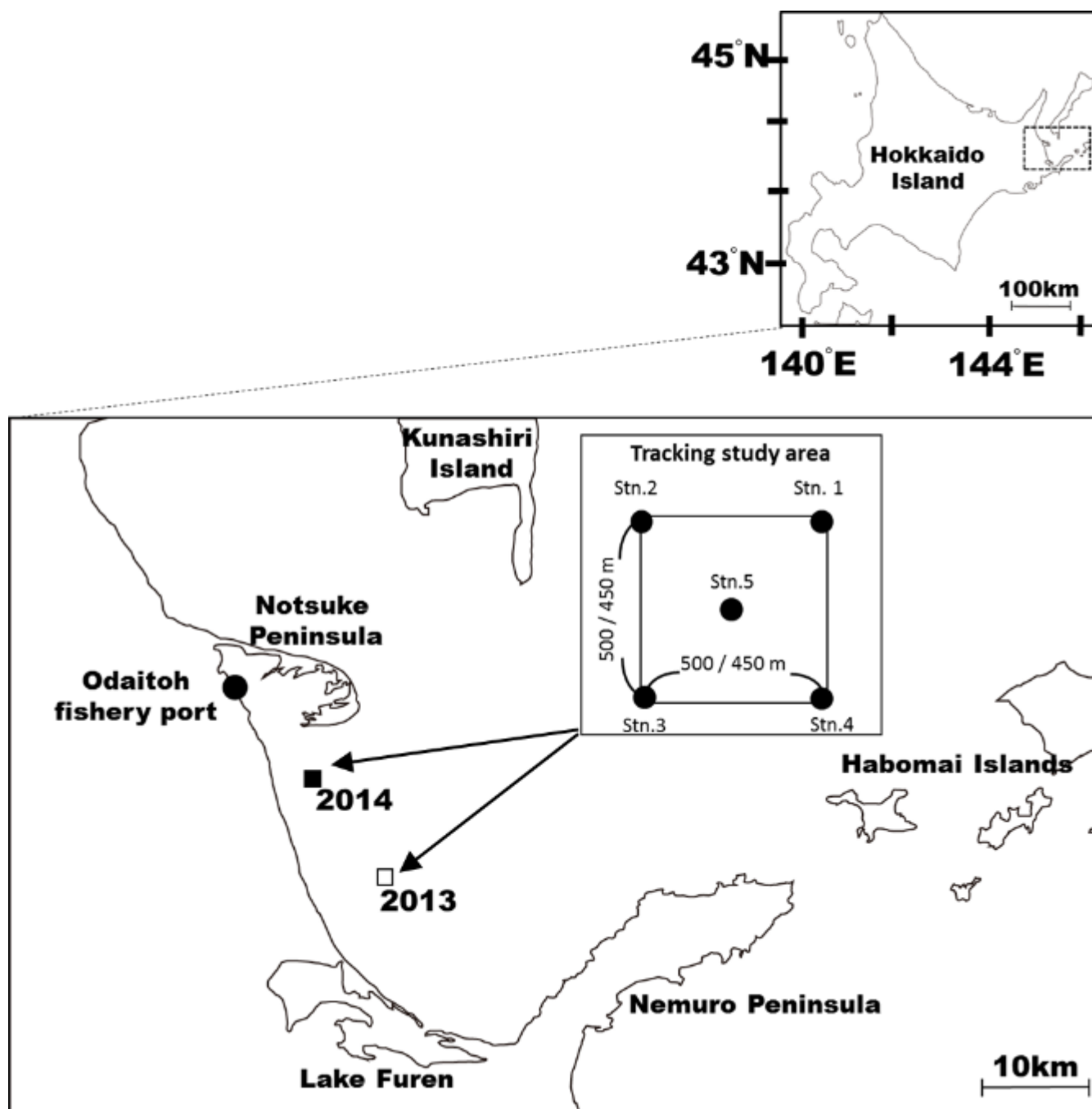


Fig. 3-2-2-1. Location of the tracking study. This area contains a schematic of the receiver settings. Distance between receivers at Stn. 1–5 was set at 500 m in 2013 and 450 m in 2014 in the tracking study area.

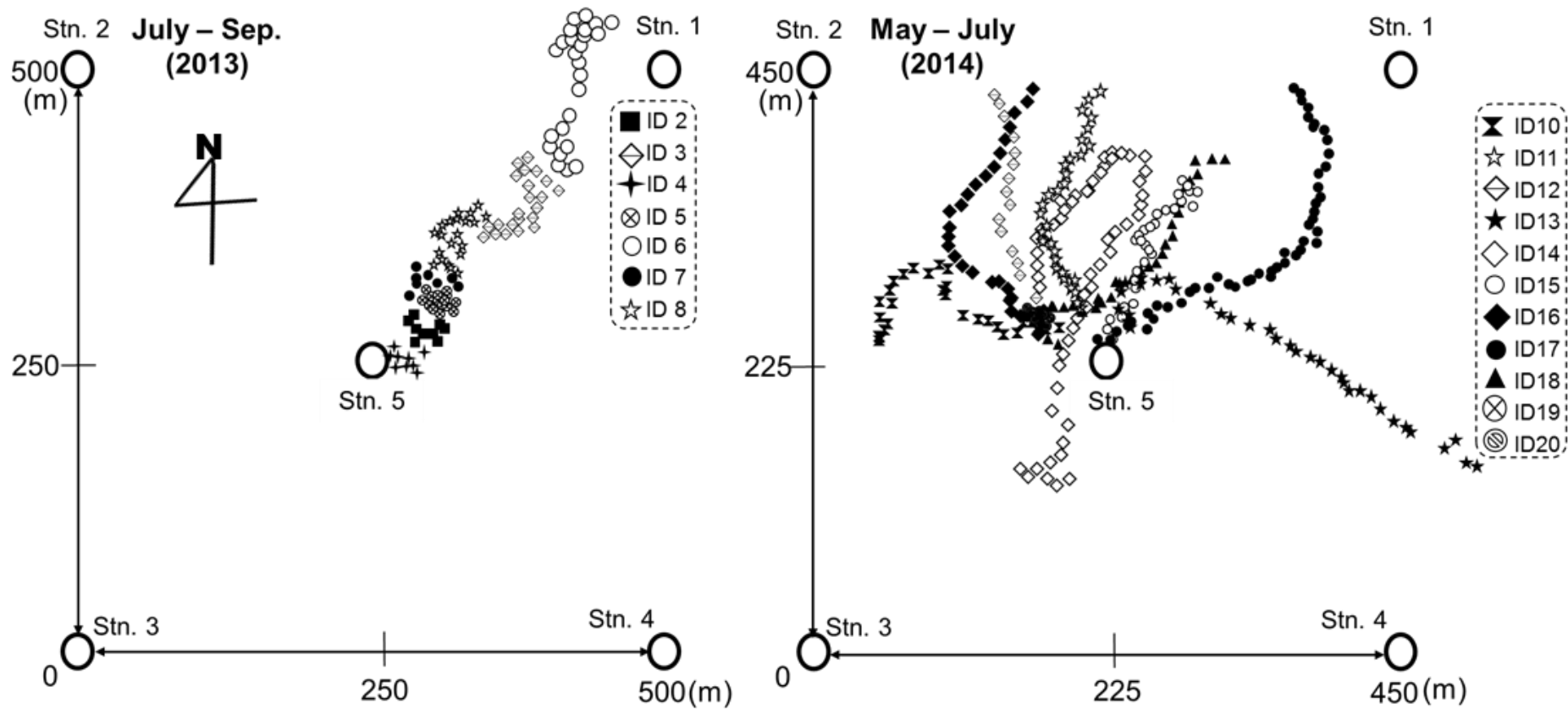


Fig. 3-2-2-2. Trace patterns of sea stars and the location of receivers (Stn. 1–5) in 2013 and 2014. Each symbol indicates the trace trajectory of each individual during the programmed period. Sea stars were released at Stn.5 in 2014.

第 4 章

放流ホタテガイにおける被食減耗の推定

目的

前章までにヒトデ類 2 種の捕食生態を明らかにし、地まき漁場における両種の生息密度および分布特性を明らかにした。ヒトデ類 2 種のホタテガイ捕食個体数は、水温上昇とともに増加する一方で、ホタテガイの成長とともに減少することが明らかとなった。このため、各漁場の水温変動やホタテガイの成長に差がある場合、放流ホタテガイの被食減耗の推移もまた異なることが予測される。また、マヒトデとニッポンヒトデの形態的差異に起因する捕食行動の違いにより、小型のホタテガイに対する捕食個体数はニッポンヒトデの方が多くなる傾向があった。一方で、地まき漁場におけるマヒトデとニッポンヒトデの生息密度には差異が認められた。ヒトデ類 2 種における捕食能力および漁場内の分布密度の差異によって、実際の地まき漁場で発生する放流ホタテガイの被食減耗に種間差があることが想定された。これらのことから、漁場の水温やホタテガイの成長、ヒトデ類の捕食能力や分布密度を考慮した被食減耗の推定が必要である。

ヒトデ類を含む捕食者の密度は放流ホタテガイの生残にとって最も重要な要因とされ、種苗放流時のヒトデ類密度が変化することにより、ホタテガイ生残率も著しく変化する可能性がある（有馬ら 1973; Barbeau and Caswell 1999）。さらに、本地域のホタテガイ種苗の放流は 3 月から 6 月まで数カ月にわたっておこなわれるため、放流時期により漁場の水温は異なる（三好ら 2015）。また、ホタテガイ種苗の放流時の殻高（以下、「放流サイズ」と記す）は 35 mm を基準としているが、中間育成中の生育環境によって種苗は様々なサイズで構成される（小

原ら 1967; 桶作 1969; 西浜 1994; 水産グラフ 2015)。したがって放流時期や放流サイズによって放流直後の被食減耗の程度が異なる可能性がある。

本章では、飼育環境下における捕食生態およびヒトデ類の漁場内の分布生態の結果を利用して、(1) ヒトデ類 2 種における放流ホタテガイの被食減耗の季節変動を明らかにし、(2) 実際の漁場におけるヒトデ類による放流ホタテガイの捕食個体数を定量化することで、放流ホタテガイの生残率を推定した。さらに、これらの結果を利用して (3) ヒトデ類密度および放流方法（放流時期および放流サイズ）とホタテガイの生残率の関係について検討することを目的とした。

材料と方法

4-1 ヒトデ類のホタテガイ捕食個体数の季節変動

本研究 2 章では実際の漁場のホタテガイ密度を想定した捕食実験により、水温、ホタテガイおよびヒトデ類のサイズとホタテガイ捕食個体数の関係を解明した。この結果を利用して、ヒトデ類 2 種それぞれにおける 1 個体当たりのホタテガイ捕食個体数の季節変動を観察した。ヒトデ類 1 個体当たりのホタテガイ捕食個体数（個体/日）はポアソン分布を仮定したモデルによって示されるため、ヒトデ類両種におけるその期待値 λ は式 (4-1) により示された。

$$\lambda_{sea\ star} = \exp(\alpha + \beta * WT + \gamma * SH + \delta * RL) \quad (4-1)$$

ここで、 WT は水温 (°C)、 SH はホタテガイの殻高 (mm)、 RL はヒトデ類の腕長 (mm) を示す。マヒトデおよびニッポンヒトデの 1 個体当たりのホタテガイ捕食個体数の期待値 λ はそれぞれ下記のように示された (Table 4-1)。

$$\lambda_{A.amrensis} = \exp(-1.81 + 0.14WT - 0.053SH + 0.017RL) \quad (4-1.1)$$

$$\lambda_{D.nipon} = \exp(-2.37 + 0.22WT - 0.048SH + 0.018RL) \quad (4-1.2)$$

このように、ヒトデ類 1 個体当たりのホタテガイ捕食個体数は水温とホタテガイの殻高およびヒトデ類の腕長に従った変動を示す。年間の水温変動は各漁場

により異なることが想定されるため、今回はオホーツク海沿岸および根室海峡の代表漁場として、紋別漁場および野付漁場の底層水温を利用した (Table 4-2)。紋別漁場および野付漁場における種苗放流時期は例年 5 月頃であることから、5 月 1 日を種苗放流日とした。また、地まき漁場におけるホタテガイは各漁場環境に従って成長すると仮定した (Table 4-2)。ホタテガイの放流時の殻長は 35 mm とし、成長は各漁場のホタテガイの月別測定結果をもとに放流年数 (年級) ごとに算出した。さらに、ヒトデ類の初期腕長は 50-250 mm とし、成長率は飼育により得られた成長率をもとに算出した (Table 4-2)。ヒトデ類は年齢査定が不確かであり、正確な年齢を把握することができないため、年齢による成長の違いは考慮しなかった。なお、ホタテガイおよびヒトデ類の冬季の成長は休止することから、12 月から 4 月までの成長は考慮しなかった (西浜ら 1990; 秦ら 2004; 吉田ら 2005)。

4-2 ヒトデ類のホタテガイ被食減耗の推定

漁場にホタテガイが放流された後、ある期間までに捕食により死亡したホタテガイの個体数 (総被食ホタテガイ個体数) Pr は、ヒトデ類 1 個体当たりのホタテガイ捕食個体数である式 (4-1) と漁場内のヒトデ類個体数から次式により示される。

$$Pr = \sum_{t=1}^n \sum_{i=1}^n \lambda_{sea\ star} * N_i \quad (4-2)$$

t は放流後経過日数であり、 i はヒトデ類の腕長の階級値である。したがって、 N_i はヒトデ類の腕長の階級値別個体数となり、ヒトデ類の腕長組成の階級値 i およびその割合 P_i 、実際の漁場におけるヒトデ類密度 D と漁場面積 S から各腕長階級の個体数を推定した。すなわち、

$$N_i = P_i * D * S \quad (P_1 + \dots + P_n = 1) \quad (4-3)$$

式 (4-3) より両ヒトデ種における各階級値の個体数が決定されると同時に式 (4-

1) または式 (4-2) の腕長 RL は各階級値 i となる。本研究 3 章において両ヒトデ種の密度および腕長組成を明らかにした 2015 年 8 月の紋別漁場（放流 3 年目 輪採区: マヒトデ密度: 0.008 個体/ m^2 , ニッポンヒトデ密度: 0.001 個体/ m^2 ）と 2015 年 9 月の野付漁場（全輪採区: マヒトデ密度: 0.771 個体/ m^2 , ニッポンヒトデ密度: 0.036 個体/ m^2 ）のデータをもとに Pr を推定した。両ヒトデ種の密度と腕長組成は放流直後の状態と仮定した。また、ヒトデ類の成長に伴って腕長組成が変化することとしたが、漁場内外への移出入は考慮しなかった。

なお、一般的な地まき漁場は小海区（輪採区をさらに分割した管理区画）に区画分けて管理されるため（Goshima and Fujiwara 1994），本研究では漁場 500×500 m（面積: $250,000 m^2$ ）の小海区を想定した。小海区内のホタテガイは、全て同時期に放流された個体と仮定できるため、小海区内のホタテガイ成長は一定とみなし、ホタテガイの年級（放流 1, 2, 3 年）ごとに Pr を算出することとした。また、 Pr に影響する環境要因は水温のみとし、密度効果などの他の影響は考慮しなかった。さらに、 Pr から輪採区内のホタテガイ生残率を算出するため、ホタテガイの放流後の初期密度を 10 個体/ m^2 とし、ホタテガイについても漁場内外への移出入は考慮しないこととした。

4-3 ヒトデ類密度および放流方法と生残率の関係

式 (4-2) および式 (4-3) を利用してヒトデ類の密度と放流ホタテガイの生残率の関係解明を試みた。水温変動およびホタテガイの成長が異なる紋別漁場および野付漁場において、ヒトデ類密度のみを変化させ最終生残率を比較した。次に、放流月（3-6 月）および放流サイズ（殻高: 30-50 mm）を変化させ、各ヒトデ種存在下（平均密度: 0.01 個体/ m^2 ）における放流 1 年目のホタテガイの生残率を比較した。なお、両解析ではヒトデ類の初期腕長は 120 mm で腕長組成は一樣とした。

結果

4-1 ヒトデ類のホタテガイ捕食個体数の季節変動

両漁場におけるヒトデ類 1 個体当たりのホタテガイ捕食個体数は、ヒトデ類の初期腕長が増大する程増加した (Fig. 4-1, 4-2 B and C)。また、両漁場ともに水温上昇に従ってヒトデ類のホタテガイ捕食個体数は増加し、8-10 月に最大値を記録した後、水温低下に伴って減少した。放流から 3 年間のホタテガイに対するマヒトデ 1 個体当たりの腕長別捕食個体数は紋別漁場で 4-2,636 個体であり (Table 4-3; Fig. 4-1, 4-3)、野付漁場では 1-2,574 個体と推定された (Table 4-3; Fig. 4-2, 4-3)。ニッポンヒトデの腕長別捕食個体数は紋別漁場で 12-5,702 個体であり、野付漁場では 4-5,555 個体であった。紋別漁場における放流から 1 年目のホタテガイ捕食個体数は全体の 70%以上 (マヒトデ: 75-76%, ニッポンヒトデ: 70-72%) であり、野付漁場では全体の 80%以上 (マヒトデ: 84-88%, ニッポンヒトデ: 82-84%) であった。両ヒトデ種の放流 2 年目の捕食個体数は、紋別漁場において全体の 16-19%, 放流 3 年目は 9-13%であり、野付漁場における放流 2 年目の捕食個体数は全体の 9-12%, 放流 3 年目は 4-6%であった。両漁場ともに水温が 10 °C を超える 6-11 月の捕食個体数は、年間捕食個体数の 60%以上であり (マヒトデ: 68-82%, ニッポンヒトデ: 83-93%), この期間の捕食個体数は放流 2 年目以降増加する傾向にあった。

4-2 ヒトデ類による放流ホタテガイの被食減耗の推定

紋別漁場における各年級の腕長別 P_r (総被食ホタテガイ個体数) は、マヒトデにおいて 2,065-68,549 個体であり、ニッポンヒトデにおいて 781-19,415 個体であった (Table 4-4; Fig. 4-4, 4-5)。また、放流から 3 年間の放流ホタテガイの生残率はマヒトデ存在下では 88-98%であり、ニッポンヒトデ存在下では 97-99%であった。一方で、野付漁場における各年級の腕長別 P_r は、マヒトデにおいて 476-

96,519,449 個体であり、ニッポンヒトデにおいて 27-11,290,385 個体であった (Table 4-4; Fig. 4-6, 4-7)。また、放流ホタテガイの生残率はマヒトデ存在下では全年級群においても 0%であり、ニッポンヒトデ存在下では 0-57%であった。

4-3 ヒトデ類密度および放流方法と生残率の関係

両漁場ともにヒトデ類の密度が増加するに伴って放流ホタテガイの生残率は低下し、ホタテガイの年級が増加することにより生残率は上昇した (Fig. 4-8)。また、両漁場ともにマヒトデよりもニッポンヒトデ存在下の方が生残率は低下し、マヒトデ存在下における放流 2 年目の生残率よりもニッポンヒトデ存在下における放流 3 年目の生残率の方が低い傾向にあった。

また、ホタテガイの放流サイズが増大するにしたがって放流 1 年目の生残率は上昇した (Fig. 4-9)。放流サイズが 30 mm から 40 mm へ増大することにより、放流月に限らずマヒトデ存在下では 10%以上、ニッポンヒトデ存在下では 25%以上生残率が向上した。また、40 mm から 50 mm へ増大することにより、マヒトデ存在下では 5%程度、ニッポンヒトデ存在下では 10%以上生残率が向上した。両ヒトデ種の存在下における生残率の差は放流サイズが 50 mm 以上であれば 10%以下であったが、30 mm における生残率は 40%以上ニッポンヒトデ存在下の方が低かった。また、放流月が 3 月から 6 月へ移行するにしたがって生残率は低下する傾向にあったが、最大 3%程度の低下であった (Fig. 4-9, March-June)。

考察

4-1 ヒトデ類のホタテガイ捕食個体数の季節変化

ヒトデ類によるホタテガイ捕食個体数の季節変化を観察した結果、放流直後から 1 年間に全捕食個体数の 70%に達することが明らかとなった。ヒトデ類による放流ホタテガイの被食減耗は、放流直後の数カ月以内に集中して発生する

ことがこれまでに明らかとなっており、本研究結果と矛盾しない (Volkov *et al.* 1982; Barbeau *et al.* 1996; Barbeau and Caswell 1999; Wong *et al.* 2005; Silina 2008)。また、年間捕食個体数は 6-11 月の高水温期に全体の 60%に達すると推定された。本研究 2 章や過去の知見から、水温 5 °C 以下ではヒトデ類の捕食行動が低下する一方で、水温が 10 °C を超える頃からヒトデ類の捕食行動が活発化する (Hatanaka and Kosaka 1959; Barbeau and Scheibling 1994b; Agüera *et al.* 2012)。これらのことから、放流直後はホタテガイが最も小型で捕食されやすく、水温上昇とともにヒトデ類の捕食行動が活発化することにより、放流直後から 1 年間でヒトデ類によって最も捕食されやすい環境であることが明らかとなった。さらに、高水温期のホタテガイ捕食個体数は放流 2 年目以降増加する傾向にあった。ホタテガイが大型化することによって、ホタテガイ捕食個体数はヒトデ類の捕食行動が最も活発となる高水温期にのみ制限されていくことが示唆された。野付漁場の方が年間を通してやや高水温であるが、オホーツク海沿岸に比べ餌料環境が良好なためホタテガイは早期に大型化する (宮園・中野 2000a; 三好ら 2015)。そのため、ヒトデ類 1 個体あたりのホタテガイ捕食個体数は紋別漁場の方が多かったと推察される。このように、漁場水温とホタテガイ成長率はヒトデ類の捕食個体数に直接影響を与えることが明らかとなり、漁場毎にヒトデ類の捕食個体数は変動することが示唆された。

4-2 ヒトデ類による放流ホタテガイの被食減耗の推定

P_r (総被食ホタテガイ個体数) は紋別漁場に比べ野付漁場が 3-6 倍多く、野付漁場の放流ホタテガイは全年齢において生残できないと推定された。前述の通り、野付漁場の方がよりホタテガイの大型化が早いため、ヒトデ類 1 個体あたりのホタテガイ捕食個体数は紋別漁場の方が多かった。しかし、野付漁場の方がマヒトデ密度は 96 倍、ニッポンヒトデは 36 倍高い。これらのことからヒトデ

類密度が放流ホタテガイの生残率低下を招く主要因と考えられた。ヒトデ類の密度増加により放流ホタテガイの生残率が急激に低下することが知られる (Volkov *et al.* 1982; Barbeau *et al.* 1996; Hatcher *et al.* 1996)。また, Barbeau and Caswell (1999) の matrix model による解析結果では, 捕食者密度が放流ホタテガイの生残に最も影響を与えると指摘している。さらに, 紋別漁場を管轄する漁協担当者によると, 当該漁場の漁獲直前の最終生残率は 72-84%であった (越野私信)。紋別漁場における放流ホタテガイの被食死亡率は 3 年間合計 16%であるが, これは最終死亡率の 70%以上に相当する。そのため, ヒトデ類による被食減耗は放流ホタテガイの生残に強い影響を与える要因と考えられた。

一方で, 当年の野付漁場の最終生残率は 19-32%であるとの報告があり (蝦名私信), 推定値と実際の最終生残率の乖離がみられた。これらヒトデ類は雑食性の肉食生物であり, 二枚貝類, 端脚類, 甲殻類など様々な生物を捕食する (田村 1954; 田村ら 1956; 有馬ら 1971; Hatanaka and Kosaka 1959; Kim 1969; Fukuyama and Oliver 1985; Byrne *et al.* 2013)。マヒトデを含む *Asterias* 属の捕食行動に関する知見では, 逃避能力を有するホタテガイよりも固着性二枚貝 (例えば, イガイ類) などを好むことが報告されている (Wong and Barbeau 2005; 千葉 2018)。これらはヒトデ類によるホタテガイの捕食は機会的であることが示唆するものであり, より容易に捕食可能な餌生物を好むことを意味する。また, ヒトデ類は餌料生物から発生する DFAA を化学受容器により探知する (Castilla 1972a, b; Salon 1980; Drolet and Himmelman 2004; Kamio and Derby 2017)。ヒトデ類の DFAA への応答は, 潮流の状況 (流向・流速等) によって著しく変化するだけでなく, 餌料生物の傷口や腐肉や流出する高濃度の DFAA に強く反応することが知られている (Gagnon *et al.* 2003; Kamio and Derby 2017)。これらのことから, 無傷のホタテガイに対するヒトデ類の検知能力は低い可能性があり, 捕食行動は機会的で

あることを示唆される。そのため、地まき漁場に分布するヒトデ類はホタテガイのみを捕食する可能性は低く、放流によって他の底生生物に比べ高密度となったホタテガイを機会的に捕食する可能性があった。本研究では、ホタテガイのみを捕食対象とする実験設定から被食減耗を推定したことから、過大評価となったと推察された。さらに、室内の飼育環境下における捕食実験では捕食者および被食者の行動が制約されることが報告されている (Barbeau and Scheibling 1994c)。そのため、ヒトデ類密度は約 1 個体/m² と高密度の捕食者密度に設定された上で、限られた面積の中でホタテガイは逃避行動を繰り返すこととなる。その結果、実際の漁場より過大に捕食個体数が推定された可能性もあった。ただし、3-1 章の結果から野付漁場のヒトデ類密度は実際に 1 個体/m² 以上となる場合もあることから、被害指標としては有用と考えられる。なお、本解析は 3-1 章においてヒトデ類の密度と腕長組成が同時に取得できた漁場データ (2015 年 8 月の紋別漁場: 放流 3 年目輪採区, 2014 年の 5 月の野付漁場: 全輪採区) を利用した。そのため、放流直後のヒトデ類の密度や腕長組成を正確に反映できていない可能性もある。実際に現場で利用する際には、各時期における単位区画当たりのヒトデ類の分布状況を考慮することで、被食減耗の推定精度は向上すると考えられる。

4-3 ヒトデ類密度および放流方法と生残率の関係

ヒトデ類密度とホタテガイ生残率の関係から、放流 1 年目の被食減耗を 10% 以下 (ホタテガイ生残率: 90%以上) に留めるには、両漁場ともにマヒトデ密度は 0.007 個体/m², ニッポンヒトデ密度は 0.003 個体/m² 以下である必要があった。放流 2 年目であればマヒトデは放流 1 年目の 5-9 倍 (0.04-0.07 個体/m²), ニッポンヒトデは 4-7 倍 (0.01-0.02 個体/m²), 放流 3 年目ではマヒトデで 8-25 倍 (0.06-0.18 個体/m²), ニッポンヒトデでは 6-17 倍 (0.02-0.05 個体/m²) に増加しても被食減耗を 10%以下に留めることが可能と推定された。両漁場ともに漁業者は放

流直前までの数カ月間はヒトデ類駆除を実施することで、可能な限り漁場内からヒトデ類を排除する（有馬ら 1973; 西浜 1994; Kosaka 2016）。しかし、明確な駆除目標値を設定することは少ないことから、本研究によって今後は駆除の効率化を図ることが可能になった。その一方で、放流後についてはヒトデ類駆除に対する明確な指針がなく、駆除を行わない海域も多い（5 章にて詳述）。また、3 章の通りヒトデ類の移動能を考慮すると、漁場内への侵入は容易であることから、放流期間中に駆除がない場合、漁場内密度が増加することが想定された。本研究結果では、より早い段階に駆除へ踏み切ることによって効果的に生残率を高めることができると示唆したが、ヒトデ類密度とホタテガイ生残率の関係から駆除目標値を設定することで放流ホタテガイの生残を高めることが可能と考えられる。

加えて、放流サイズの増大にしたがって放流 1 年目の生残率は向上し、両ヒトデ種の存在下における生残率の差は低下することが明らかとなった。特に 30 mm 級から 40 mm 級への放流サイズの増大は生残率を大きく向上させた。また、放流サイズを 20 mm 増大させることにより、ニッポンヒトデ存在下における生残率は 40% 程度向上した。前章までにニッポンヒトデは小型のホタテガイに対する捕食能力が高く放流直後のホタテガイに対して蝸集する可能性を示した。さらに、オホーツク海沿岸漁場におけるニッポンヒトデはマヒトデに比べ深い水深帯に局所的に分布した。これらのことから、ニッポンヒトデが多く分布すると予想される海域に限定した大型種苗の放流によって漁場全体の生残率の向上が期待できる。

放流時期が後半になるにしたがって生残率は低下する傾向にあった。これは水温上昇によりヒトデ類の捕食行動が活発化する春から夏に、より小型のホタテガイ種苗を放流することによって被食減耗が増大することを示唆するもので

ある。しかし、3月放流と6月放流の生残率の差は3%程度であり、放流時期が放流1年目のホタテガイ生残率に与える影響は少ないと考えられた。これまでの事例ではヒトデ類の捕食活動が低下する低水温期の種苗放流が推奨される場合が多かった (Barbeau *et al.* 1994; Barbeau *et al.* 1996; Magnesen and Redmond 2012)。その一方で、Barbeau and Caswell (1999) は捕食者の季節的な密度変化が小さい地域では、放流時期と生残率に明確な関連がないと報告した。放流時期が後半になるにしたがって水温が上昇し、ヒトデ類の捕食活動は活発化する。同時にホタテガイの成長率も高まる時期であることから、ホタテガイの成長状況によっては捕食を回避できる可能性も多く残される。そのため、放流時期を直接考慮するよりもホタテガイの成長要因や放流種苗の衰弱要因を考慮すべきともいわれる (Barbeau *et al.* 1996; Barbeau and Caswell 1999)。例えば、ホタテガイの生理状態の季節変化 (Fleury *et al.* 1996; 蔵田 1996; 武田ら 2014; 2015) や、放流までの人為的影響 (例えば、ハンドリングストレス: 田村ら 1956b, 足糸部異常: 多田ら 2006) については、被食死亡率を高めるだけでなく、ホタテガイの死亡に直接関わる可能性がある。さらに、オホーツク海沿岸漁場では、放流時期の4-6月に沖合の冷水隕が沿岸に侵入し、特に水深30 m以深の漁場では急激な水温低下 (3-10 °C) が起こる (工藤ら 2011; 三好ら 2015)。そのため、ホタテガイの生理状態も急変する可能性がある (武田ら 2014; 2015)。これらのことから、ヒトデ類の密度や種類、またはホタテガイの放流時期やサイズなどの放流方法の改善に加え、放流箇所や人為的影響を考慮することが被食減耗の軽減を検討する上で必要となると考えられた。

Table 4-1. Results of the generalized linear model produced for the number of preyed scallops by sea stars, *A. amurensis* and *D. nipon*, respectively.

Sea stars	Explanatory variable	Estimate	SE	Z-value	P-value
<i>A. amurensis</i>	Intercept	-1.81	0.76	-2.37	<0.05
	Shell height	-0.53	0.05	-10.08	<0.01
	Ray length	0.17	0.03	5.62	<0.01
	Water temperature	0.14	0.03	4.16	<0.01
<i>D. nipon</i>	Intercept	-2.37	0.48	-4.96	<0.01
	Shell height	-0.48	0.03	-15.40	<0.01
	Ray length	0.18	0.02	9.11	<0.01
	Water temperature	0.22	0.02	9.04	<0.01

s

Table 4-2. Parameters of the estimated predation of scallops on seeded scallops.

Parameter	Area	Year class	Value (formula)	Reference
Water Temperature	Monbetsu	-	7.85 ± 6.34 °C (mean $\pm$ SD)	Miyoshi <i>et al.</i> 2014; 2015
	Notsuke	-	8.05 ± 5.89 °C (mean $\pm$ SD)	Miyoshi <i>et al.</i> 2016
Initial size of scallops	-	-	35 mm	The Fishery Graph 2015
Average shell height of scallops	Monbetsu	1	54.81 ± 14.12 mm (mean $\pm$ SD)	Nishihama <i>et al.</i> 1990
		2	83.42 ± 7.21 mm (mean $\pm$ SD)	Nishihama <i>et al.</i> 1990
		3	99.98 ± 4.91 mm (mean $\pm$ SD)	Nishihama <i>et al.</i> 1990
	Notsuke	1	58.87 ± 12.36 mm (mean $\pm$ SD)	Miyoshi <i>et al.</i> 2013
		2	88.97 ± 6.51 mm (mean $\pm$ SD)	Miyoshi <i>et al.</i> 2013; 2014
		3	104.63 ± 3.99 mm (mean $\pm$ SD)	Miyoshi <i>et al.</i> 2014; 2015
Growth rate of <i>A. amurensis</i>	-	-	$y = 25.91\log(t) + \text{Initial ray length (mm)}$ ($R^2 = 0.98, P < 0.01$)	-
Growth rate of <i>D. nipon</i>	-	-	$y = 20.45\log(t) + \text{Initial ray length (mm)}$ ($R^2 = 0.96, P < 0.01$)	-

* *t*, number of the month after simulation starts

Table 4-3. The number of preyed scallop by an *Asterias amurensis* and a *Distolasterias nipon* in the Monbetsu and Notsuke area.

Area	Sea star species	Year class of scallops	Ray length classes of sea stars				
			5 mm	10 mm	15 mm	20 mm	25 mm
Monbetsu	<i>A. amurensis</i>	1	32	96	306	871	2,636
		2	6	19	69	179	551
		3	4	12	42	109	335
	<i>D. nipon</i>	1	76	222	658	1,929	5,702
		2	18	53	157	468	1,395
		3	12	35	105	314	937
Notsuke	<i>A. amurensis</i>	1	33	98	289	860	2,574
		2	3	11	30	91	276
		3	1	4	12	36	112
	<i>D. nipon</i>	1	76	222	651	1,893	5,555
		2	10	29	84	248	732
		3	4	13	38	113	338

Table 4-4. P_r (number of preyed scallop) by *Asterias amurensis* and *Distolasterias nipon* in the Monbetsu and Notsuke area.

Area	Sea star species (density: inds./m ²)	Year class of scallops	Ray length classes of sea stars				
			5 mm	10 mm	15 mm	20 mm	25 mm
Monbetsu	<i>A. amurensis</i> (0.008)	1	19,763	63,321	71,702	70,070	68,549
		2	3,417	12,600	14,991	15,594	17,291
		3	2,065	7,763	9,354	9,632	10,936
	<i>D. nipon</i> (0.001)	1	5,380	18,627	21,421	19,905	19,415
		2	1,187	4,445	5,272	5,031	5,375
		3	781	2,980	3,561	3,383	3,715
Notsuke	<i>A. amurensis</i> (0.771)	1	24,574	5,059,757	12,648,057	24,100,665	96,519,449
		2	1,869	480,848	1,311,866	2,644,897	10,905,617
		3	476	172,974	525,911	1,123,027	4,771,601
	<i>D. nipon</i> (0.036)	1	933	212,169	1,703,189	3,481,695	11,290,385
		2	86	25,010	219,922	459,278	1,537,345
		3	27	9,665	98,775	213,847	745,435

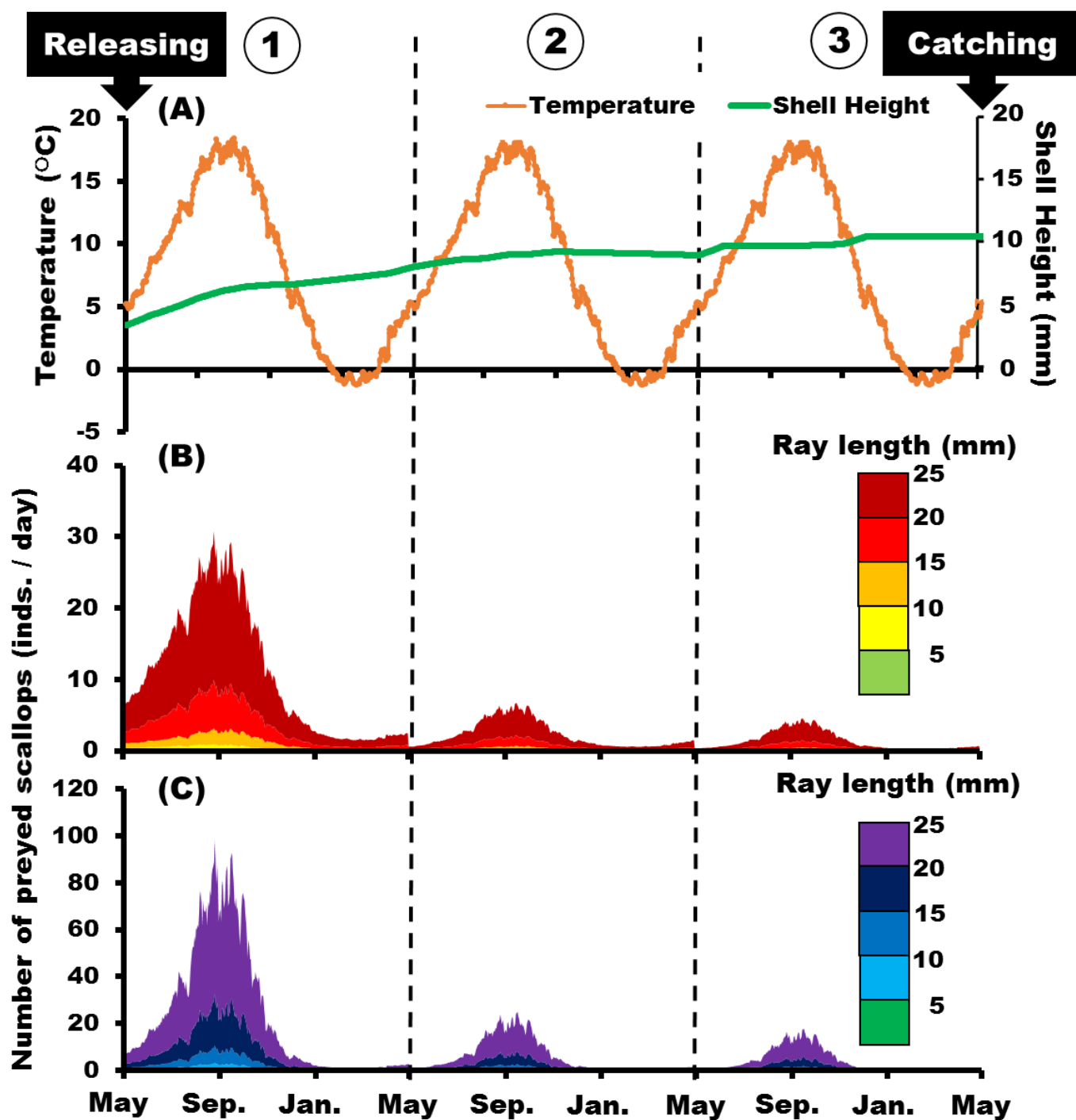


Fig. 4-1. Seasonal change of water temperature and the shell height of scallops (A), the number of preyed scallops by the ray length of a sea star, an *Asterias amurens* (B) and a *Distolasterias nipon* (C) in the Monbetsu area from the releasing of scallops to catching. The numbers of circles upper the graphs indicate the year classes of scallops. Dotted lines indicate breaks of year classes of scallops.

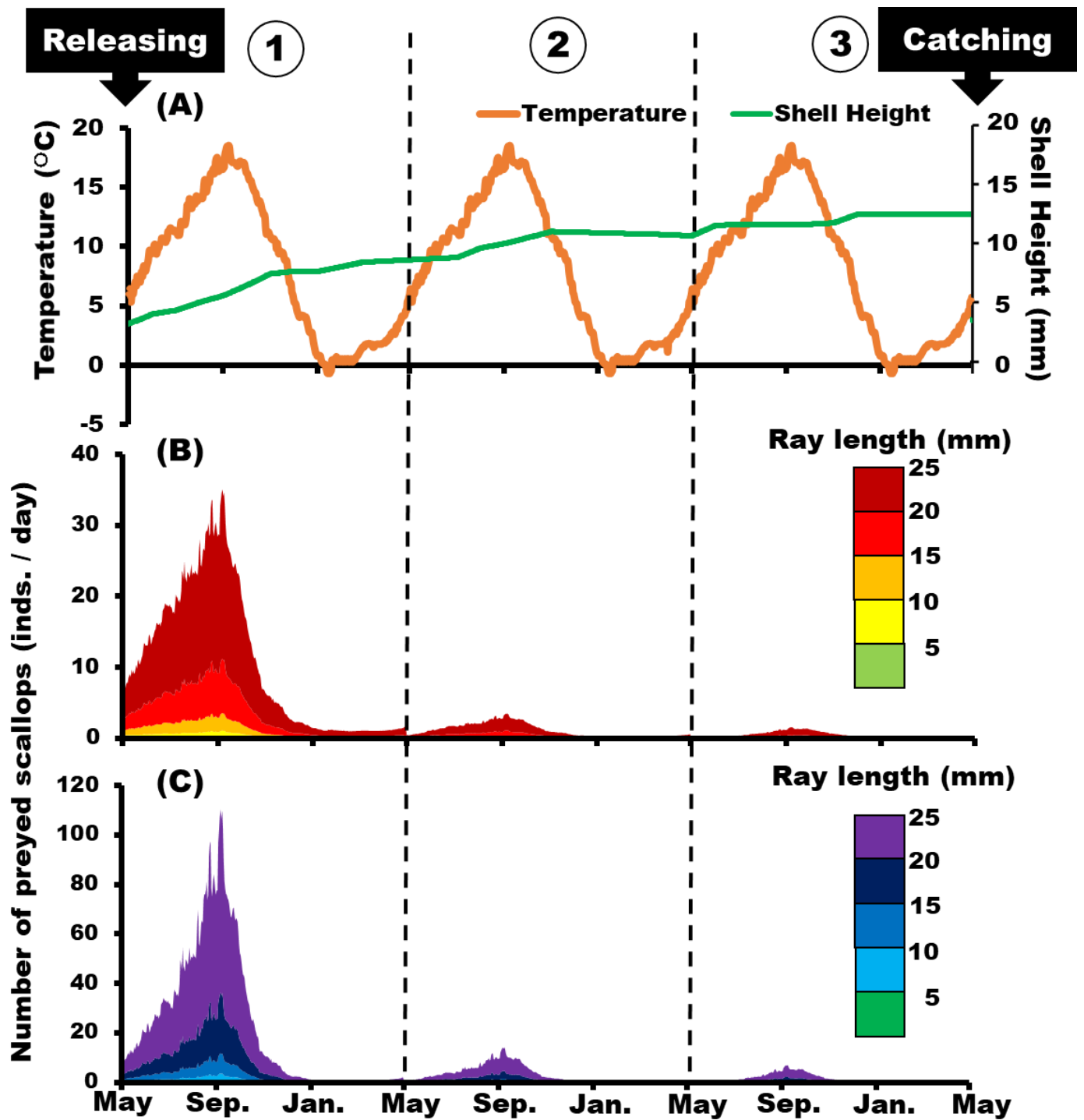


Fig. 4-2. Seasonal change of water temperature and the shell height of scallops (A), the number of preyed scallops by the ray length of a sea star, an *Asterias amurensis* (B) and a *Distolasterias nipon* (C) in the Notsuke area from the releasing of scallops to catching. The numbers of circles upper the graphs indicate the year classes of scallops. Dotted lines indicate breaks of year classes of scallops.

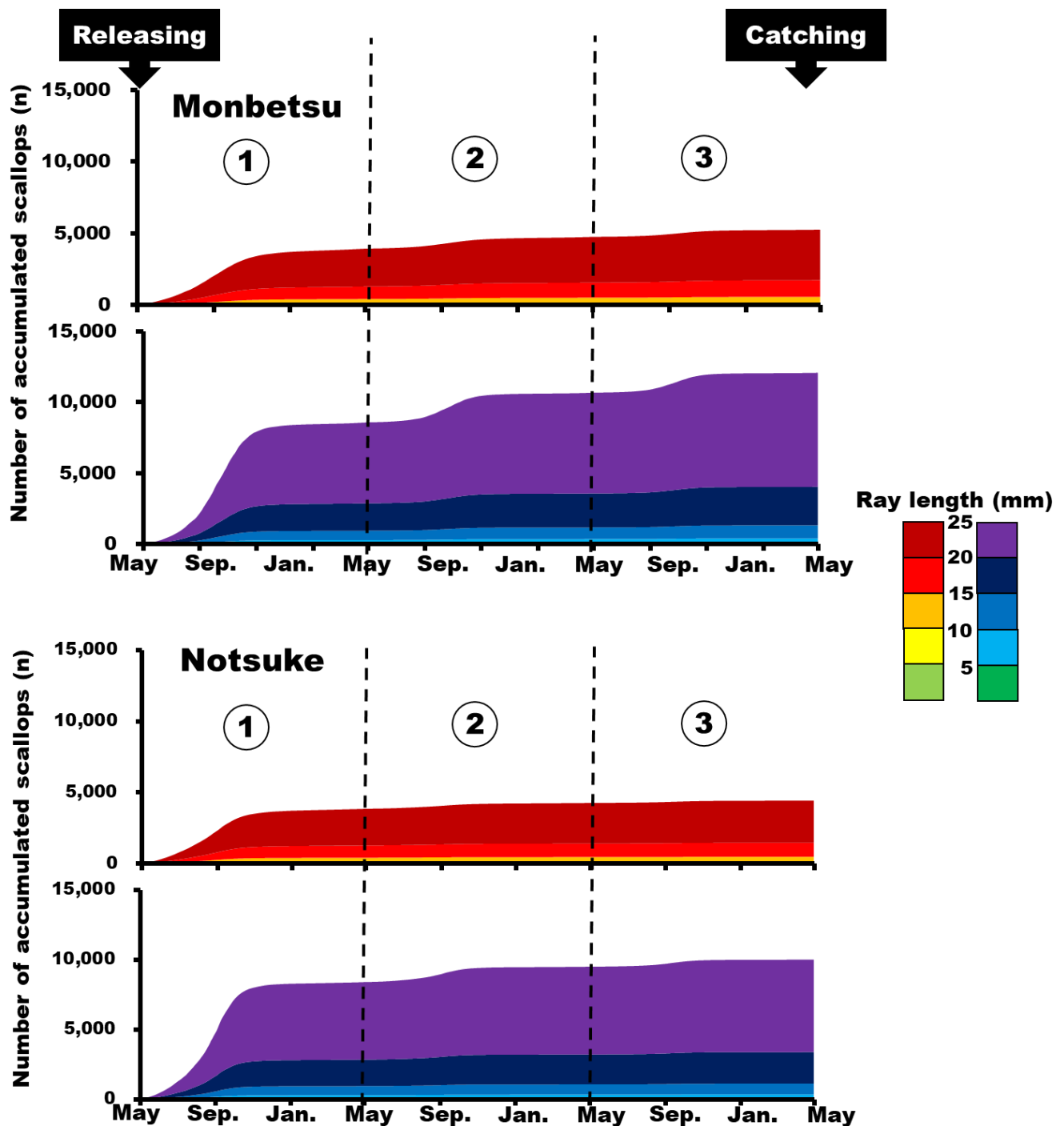


Fig. 4-3. Seasonal change of the number of accumulated preyed scallops by the ray length of a sea star, an *Asterias amurensis* (red gradation) and a *Distolasterias nipon* (blue gradation) in the Monbetsu (upper) and Notsuke (lower) area. The numbers of circles upper the graphs indicate the year classes of scallops. Dotted lines indicate breaks of year classes of scallops.

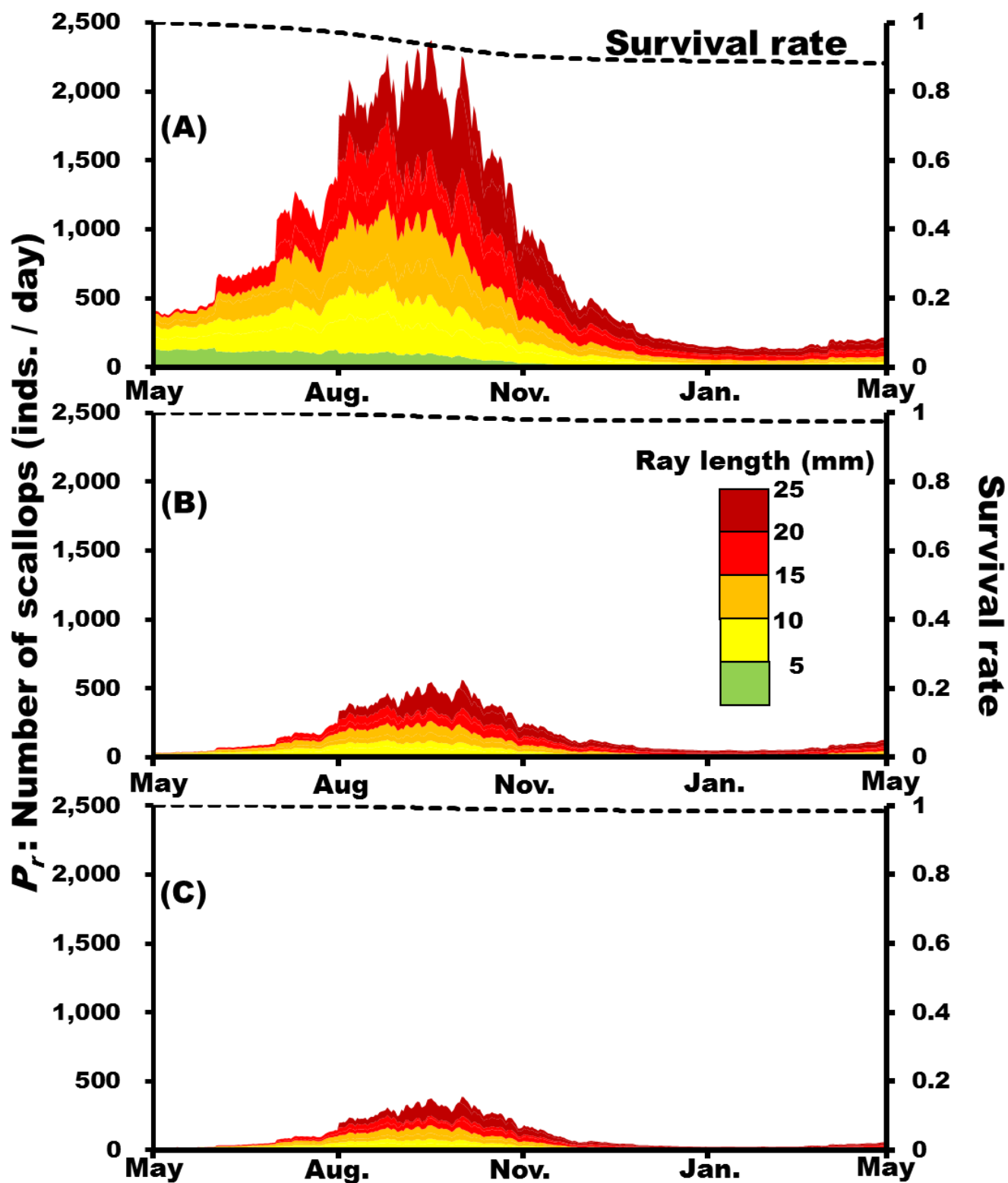


Fig. 4-4. Number of preyed scallops by *Asterias amurensis* and the survival rate of scallops by the year classes of scallops (1 year (A), 2 years (B), and 3 years (C)) in the Monbetsu area. Dotted lines indicate the survival rate of scallops.

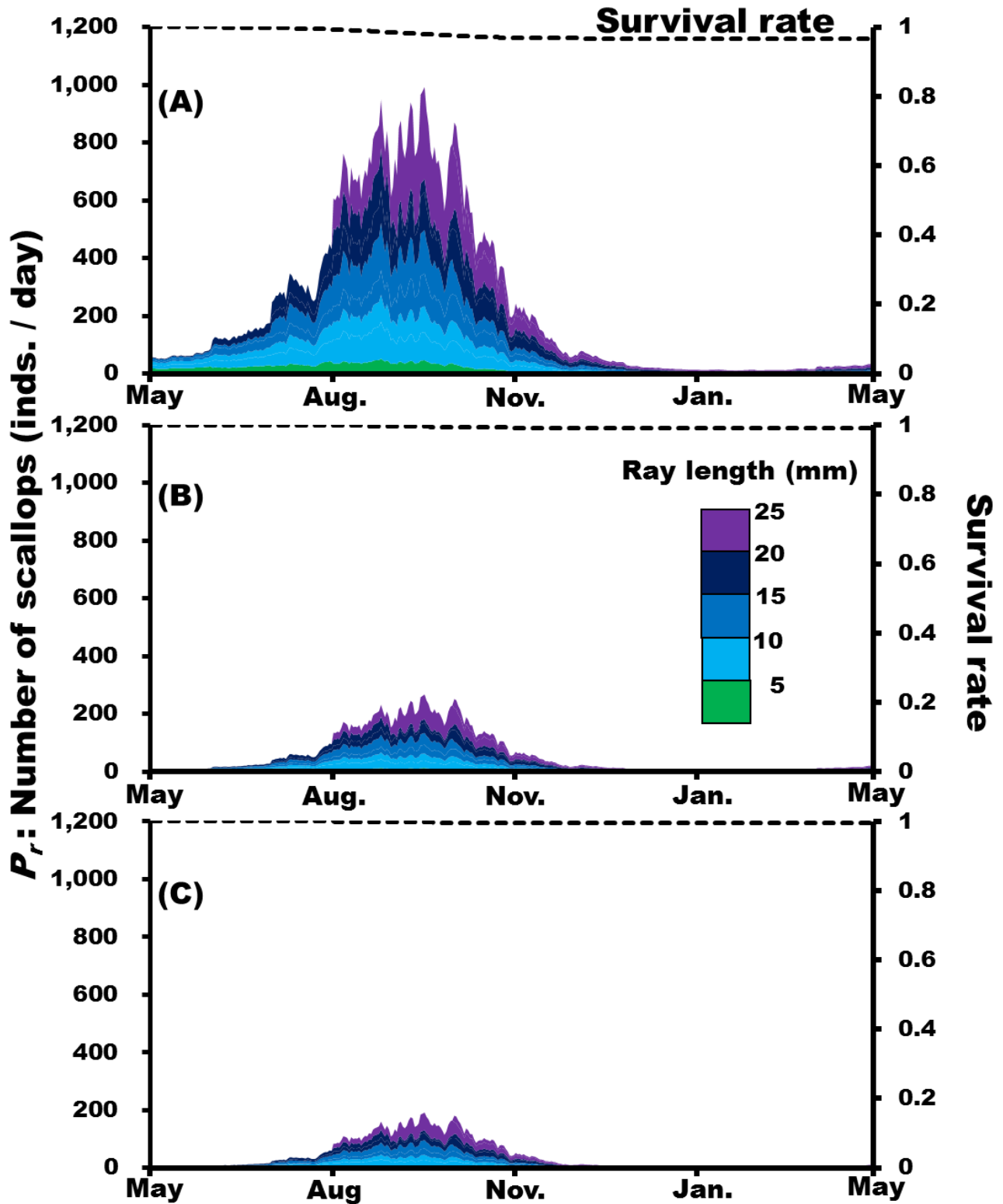


Fig. 4-5. Number of preyed scallops by *Distolasterias nipon* and the survival rate of scallops by the year classes of scallops (1 year (A), 2 years (B), and 3 years (C)) in the Monbetsu area. Dotted lines indicate the survival rate of scallops.

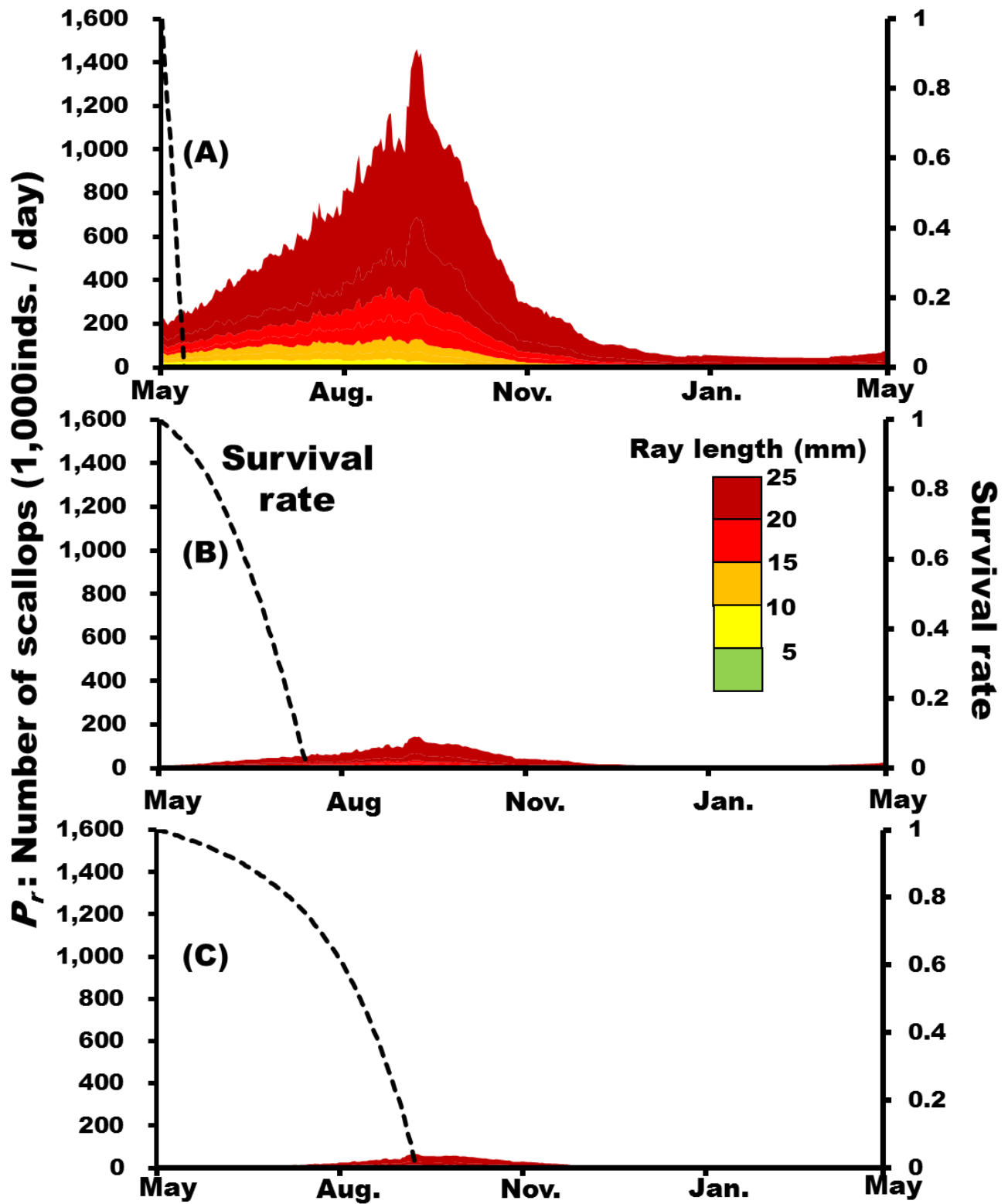


Fig. 4-6. Number of preyed scallops by *Asterias amurensis* and the survival rate of scallops by the year classes of scallops (1 year (A), 2 years (B), and 3 years (C)) in the Notsuke area. Dotted lines indicate the survival rate of scallops.

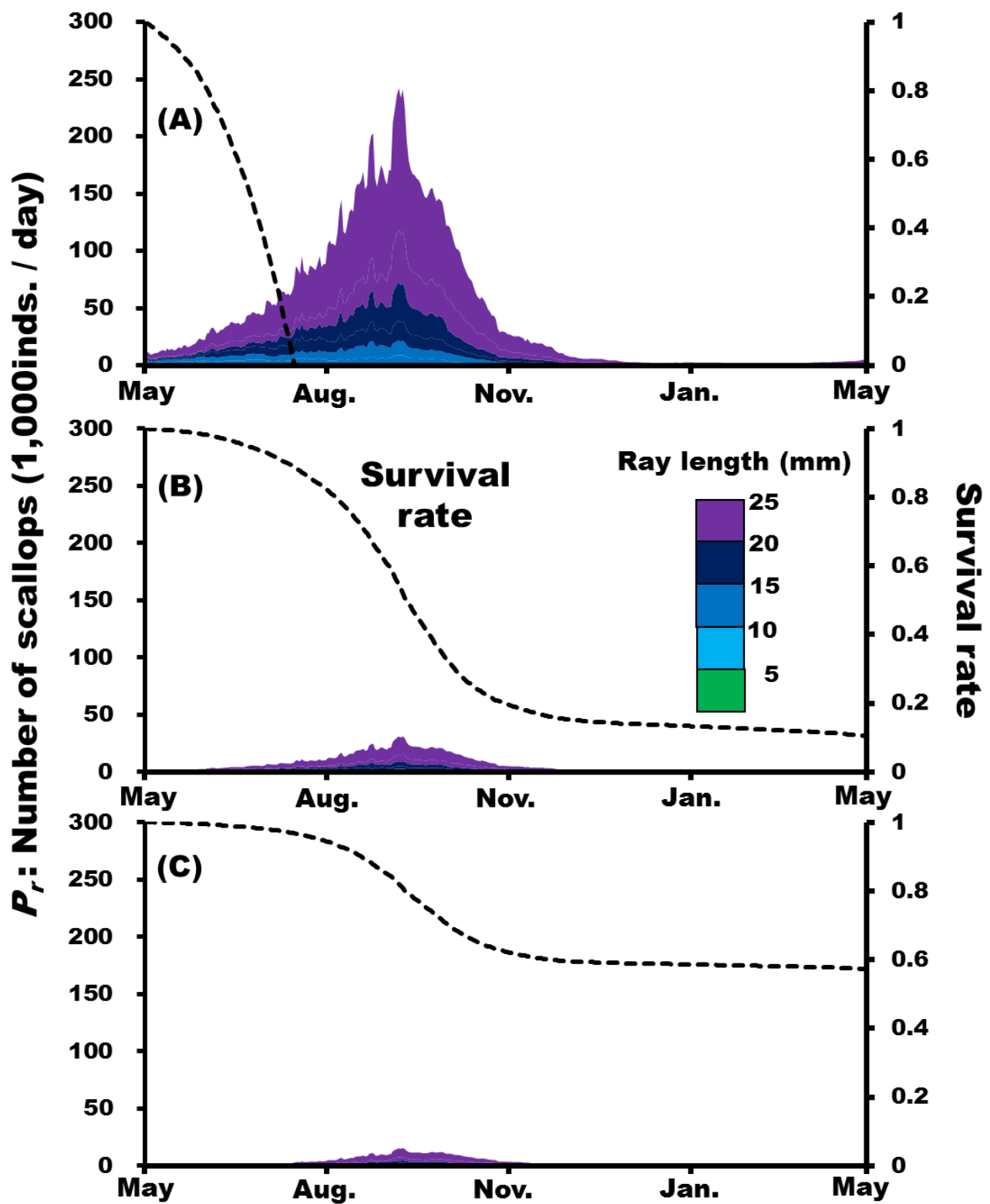


Fig. 4-7. Number of preyed scallops by *Distolasterias nipon* and the survival rate of scallops by the year classes of scallops (1 year (A), 2 years (B), and 3 years (C)) in the Notsuke area. Dotted lines indicate the survival rate of scallops.

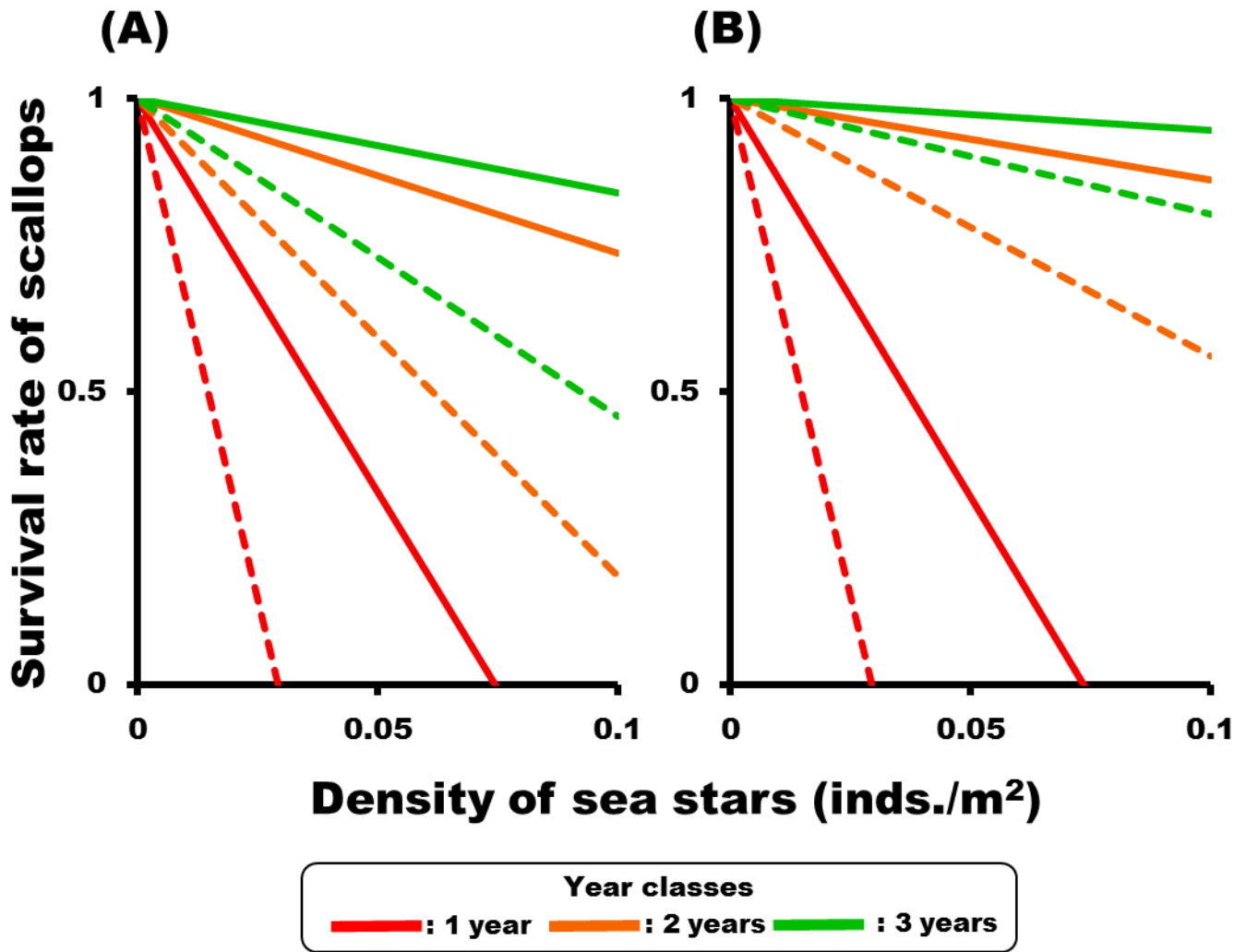


Fig. 4-8. Relationship between the density of sea stars and survival rate of scallops in the Monbetsu area (A) and Notsuke area (B). Sloping lines indicate changes in the survival rate of scallops by the year classes of scallops. Solid lines indicate *Asterias amurensis* and, dotted lines indicate *Distolasterias nipon*.

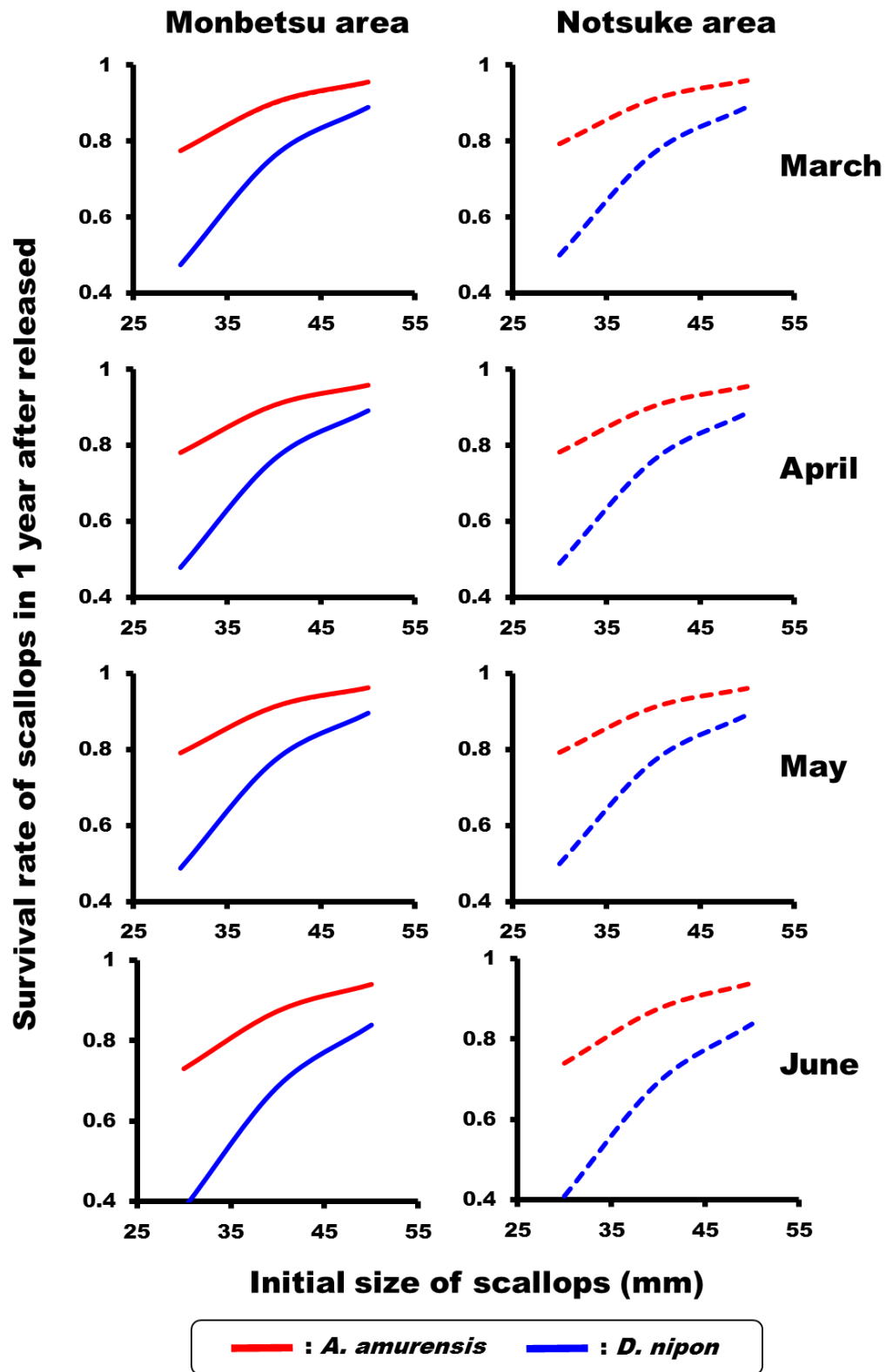


Fig. 4-9. Relationship between the initial size of scallops and survival rate of scallops in 1 year after released in the presence of sea stars (0.01 inds/m^2), *Asterias amurensis* (red lines) and *Distolasterias nipon* (blue lines). Lines indicate changes in the survival rate of scallops calculated in the Monbetsu area (solid lines) and Notsuke area (dotted lines).

第 5 章

総合考察

5-1 ヒトデ類による放流ホタテガイの被食減耗の定量化

本研究によって、地まき漁業におけるヒトデ類による放流ホタテガイの被食減耗が定量化された。まず、ヒトデ類密度とホタテガイ生残率の関係から、マヒトデおよびニッポンヒトデともに 0.001 個体/ m^2 以下であれば全年級のホタテガイにおける生残率は 90%以上可能であると推定された。また、放流 1 年目の被食減耗は漁獲直前までの全被食減耗の 70%に相当し、特に放流 1 年目の 6-11 月は全被食減耗の 40%以上に上ると推定された。これらの結果は、明確なヒトデ類の駆除目標値のなかった本漁業管理において、放流ホタテガイの生残率向上に向けた具体的な方法論を検討する機会を与えるだけでなく、効果的な駆除方策の立案を可能とすると考えられる。

本研究では種苗放流段階におけるヒトデ類密度が放流ホタテガイの生残に大きく影響することが明らかとなった。年級を追って漁場内密度が高まり、ニッポンヒトデよりも高密度に分布するマヒトデの場合、放流時に密度 0.001 個体/ m^2 以下であれば放流 2 年目以降にマヒトデ密度が 10 倍に増加しても、漁獲時までの被食減耗は 10%程度に留まることを示唆した。その一方で、放流時のマヒトデ密度が 0.01 個体/ m^2 である場合、放流 2 年目に $1/10$ に密度低下した場合でも被食減耗は 20%以上に上り、ニッポンヒトデの場合の被食減耗は 35%以上となる。地まき漁業では最終生残率は 1-9 割と変動が大きいことが知られ、特に放流 1 年目の減耗が大きいとされる（小原ら 1967; 桶作 1969; 林ら 1976; Goshima and Fujiwara 1994）。これらのことから、放流ホタテガイの生残率は放流時のヒト

デ類密度に多大に依存し、放流 2 年目以降の被食減耗の回避による生残率の改善は困難であることが明らかとなった。また、駆除時期によって改善可能な生残率は異なることが予想され、本研究では放流時までのヒトデ類密度の改善が効果的であることを示した。

5-2 放流ホタテガイの被食減耗軽減方策

放流ホタテガイに対する被食減耗軽減については、ヒトデ類の駆除に関する方策（駆除時期や既存駆除法の改善）の他、ヒトデ類の漁場内侵入防止策や放流種苗に関する方策（放流種苗の状態やサイズの改善等）などが考えられる。ここから地まき漁業における各被食減耗軽減方策について論じる。

5-2-1 放流前のヒトデ類駆除（漁場造成）

ヒトデ類駆除は種苗放流前の全面駆除である漁場造成と、放流後の限定的な駆除に分けられる（Fig. 5-1）。本研究では種苗放流以前のヒトデ類密度の低減が放流ホタテガイの生残に極めて重要であることを示した。3 月から 6 月にかけて行われる種苗放流前の漁場造成は全漁協において実施されることが確認されている。そのため、本研究結果を利用することで、明確な駆除目標値の設定が可能となり、効果的かつ効率的な駆除が可能となると考えられる。また、4 章までに示した通り、種苗放流直後の約 1 年間（特に春から秋にかけて）の被食減耗が多いことや、ヒトデ類の産卵期が春から夏と想定されることから漁場造成による駆除は極めて合理的な駆除方針であると考えられる。しかしながら、放流漁場内のみの駆除では、ヒトデ類の漁場外からの侵入を許すこととなる。さらに、ヒトデ類は放流直後から種苗に蟄集することが示唆されたため、局所的にはヒトデ類密度が大幅に上昇する可能性がある。そのため、放流前の漁場造成によるヒトデ類密度の低減効果は一時的なものであると考えることが必要である。

5-2-2 ヒトデ類の漁場内侵入防止方策（緩衝帯の設置）

本研究では、ヒトデ類の移動能力や蛸集などの行動特性を明らかにした。その結果、漁場造成によって漁場内のヒトデ類密度を低減しても、種苗放流後に漁場外からヒトデ類が容易に侵入できる可能性があることを示した。そのため、ヒトデ類を容易に漁場内へ侵入させない方策を講じる必要がある。例えば、漁場造成時に漁場外まで駆除域を拡大し、漁場外縁に 500-1,000 m 程度の緩衝帯を設置する海域がある。緩衝帯は漁場内同様に漁場造成を行うが種苗は放流せず、基本的には漁獲まで他漁業で利用せずに一般の地まき漁場と同様に扱う領域を指す。放流直後に種苗が局所的に集中した分布となり、数日から数カ月かけて分散することが報告されている（有馬ら 1973; 山本ら 1999）。本研究の結果では特にニッポンヒトデは小型のホタテガイに対して捕食能力が高く、蛸集傾向も強いことから、高密度に分布した放流直後の種苗の被食減耗を増大させる可能性がある。しかし、ヒトデ類の移動速度（春の平均速度: 約 18 m/day）を考慮すると 1,000 m の緩衝帯では 50 日以上侵入を遅らせることが可能であり、放流種苗が十分に分散する時間的余裕が期待できる。加えて、放流時期の 3-6 月は春季ブルームなどによってホタテガイを取り巻く餌料環境は良好であり、1 カ月程度で放流サイズから 10 mm 以上の成長が見込める（西浜ら 1990; 三好ら 2015）。この期間の成長によってホタテガイの逃避能力が向上することで、被食減耗が軽減できる可能性もある。さらに、漁場造成後の緩衝帯のみの限定的駆除であっても、ヒトデ類の漁場侵入を防ぐことができる。これらのことから、緩衝帯の設置は最も被食減耗の多い放流 1 年目の春から秋の被食減耗軽減に特に有効な方法であり、種苗放流前の積極的な緩衝帯の設置が推奨される。

5-2-3 放流後から漁獲までの駆除

いずれの年級のホタテガイも 6-11 月に被食減耗が増大することから、この時期までにヒトデ類密度を十分に低下させておくことが重要と考えられる。また、

放流後の早い段階で漁場内のヒトデ類密度を把握し、即座に駆除に踏み切ることと被食減耗を最小限にとどめることが期待できる。特にニッポンヒトデは放流直後の蛸集が確認され、オホーツク海沿岸漁場では深い水深帯からの侵入も考えられる。このようなヒトデ類の移動能力や蛸集などの行動特性を考慮すると、特に放流から1年間は漁場内に限らず、漁場外まで広範囲に駆除し、事前に緩衝帯等の侵入防止策を講ずることが望まれる。さらに、放流後段階的に増加するマヒトデ密度や、局所的な異常発生などの特異現象を逐一把握するため、継続的な漁場の監視体制を構築することが重要と考えられる。

5-2-4 既存駆除法の改善

放流ホタテガイの減耗軽減を図るため、現状のヒトデ類の駆除法の改善は極めて重要となる。一般的な漁場造成では桁網と呼ばれる底引き網（Fig. 5-2A）によって放流予定の輪採区内全面を網羅的に駆除する。桁網は、底曳網の一種であり、多くの底生生物を無差別に採捕するだけでなく、金属製の爪が前方に据え付けられることで海底を耕耘する機能を有する（木下 1949; 西浜 1994）。一方で、桁網によるヒトデ類駆除は、ホタテガイも同時に採捕してしまうことから、種苗放流後の漁場内における作業は困難である。そのため、種苗放流後における漁場内のヒトデ類駆除にはスターモップ（Fig. 5-2B）や籠（Fig. 5-2C）を利用した駆除を実施するケースが多い（木下 1949; Kosaka 2016）。スターモップはヒトデ類の管足を繊維に吸着させることによって、ヒトデ類のみを選択的に採捕する（木下 1938; Barkhouse *et al.* 2007; Calderwood *et al.* 2016）。籠は他漁業における混獲物や未利用魚を利用した餌とともに海底に設置することでヒトデ類を捕獲する。スターモップや籠による駆除は、漁場内の底生生物相をほとんど破壊せずにヒトデ類のみを選択的に採捕できる。本研究結果では、漁場によってはヒトデ類の漁場外からの侵入が想定され、種苗放流後についても被食減耗を警戒する必要がある。

あることを示した。そのため、このような非破壊的な駆除は放流後の駆除に優位性があると考えられ、積極的な利用が望まれる。

次にこれら非破壊的駆除法の可能性を検討する。現状の地まき漁業現場の多くではヒトデ類による被食減耗そのものが少ないという考えが多数を占めており、漁場造成時以外に駆除を実施することは少ない。地まき漁業を運営する宗谷から根室地方の 12 漁協の担当者への聞き取りを行ったところ、種苗放流後に駆除を実施する方針の漁協は 4 漁協に留まった（スターモップ利用: 1 漁協、籠利用: 3 漁協）。さらに、多くの漁協担当者がスターモップや籠による駆除法は技術的な側面から問題があることを指摘した。スターモップは岩礁域を含む漁場ではウニ類などの混獲があること、船上において採捕したヒトデ類の取り外しが煩雑であるなどであった。籠駆除ではヒトデ類の採集効率が不明であり、他魚種の混獲や餌の誘引力などが未解明な点が指摘された。その一方で、これら駆除法は技術的問題点を解決し、利用法を改善することによりさらに効果的な駆除法となる。例えば、両駆除法ともに種苗放流後も非破壊的に駆除可能な手法であることから、漁獲までのいずれの時期でも漁場内に侵入したヒトデ類を駆除することが可能である。スターモップは底質などの制限はあるが無選択にヒトデ類のみを駆除できる優位性があり、局所的にヒトデ類が発生した海域の短期間の集中駆除に適している。一方で、籠駆除では籠の設置と回収作業のみであるため駆除作業の効率化を計ることが可能である。また、目合サイズの変更によりサイズ選択的に駆除が可能であることから、他魚種の混獲を防ぐこともできる。さらに、放流 2 年目以降の輪採区ではヒトデ類の捕食可能サイズを基準に捕食の恐れがある大型のヒトデ類のみ駆除することで効率化を図ることも可能である。さらに、漁場内はこれら非破壊的駆除に頼る一方で、緩衝帯においては桁網を使用することも可能であり、既存駆除法を多様に使い分けることで効果的にヒト

デ類を駆除することが可能と考えられる。

5-2-5 種苗放流法の改善

本研究では、放流時期および放流サイズとヒトデ類による被食減耗の関係について解明した。その結果、放流時期やサイズを調整することで、最も被食減耗の多い放流 1 年目の減耗軽減が可能と示唆された。また、ヒトデ類は小型のホタテガイを選好し、捕食個体数も小型ほど増加することが判明した。これらのことから、可能な限り大型の種苗を早い時期に放流することで、放流ホタテガイの生残を高めることができると考えられた。一方で、放流種苗の半数以上は、他地域からの購入で賄うことが多い（水産グラフ 2015; Kosaka 2016）。そのため、放流時期と放流サイズの大幅な調整は現時点では困難である。しかしながら、種苗のサイズ選別が放流前に可能となれば、大幅な経費増を招くことなく生残率を改善できる余地がある。例えば、ヒトデ類が侵入しやすい区画や放流時期が後半になる区画に可能な限り大型の種苗を放流することは有効と考えられる。

5-2-6 放流種苗の状態

最後に、放流される種苗の状態（すなわち、種苗性や健苗性）について検討する。地まき漁業における放流種苗は、放流直前に漁場直近の港に集約された後、放流される（西浜 1994; Kosaka 2016）。これらの種苗は放流直前に数時間空中曝露されることから、衰弱する種苗も少なくない（田村ら 1956b）。ヒトデ類は脆弱なホタテガイを選好することが指摘されていることから、ヒトデ類の捕食成功率を上昇させる可能性がある（Barbeau and Scheibling 1994c）。また、中間育成時や他地域から放流種苗を輸送する過程において発生する外套膜など軟体部への損傷（足糸部異常等）により、放流前のホタテガイが衰弱する場合がある（多田ら 2006）。このような衰弱現象は中間育成や輸送技術の向上により改善されつつあるが、放流時の脆弱性は被食減耗に直接的に関わる要因として引き続き検討すべきである。

5-3 被食減耗による経済的損失

漁協や海域により放流ホタテガイの目標生残率は異なるが、ヒトデ類駆除による生残率向上から得られる漁獲利益は、駆除経費とトレードオフの関係にある。種苗（稚貝）単価は 3.3 円/個体であり（2017 年度現在）、漁獲時の成貝単価は漁獲時期や貝柱歩留、海域による差もあるが 50 円/個体（全重量 200 g, 250 円/kg で計算）程度で取引される（水産グラフ 2015; 週間水産新聞 2018 年 1 月 1 日刊行）。このため、放流したホタテガイの稚貝が漁獲時まで生残できれば 15 倍以上の利益となる。大型マヒトデ 1 個体（腕長 25cm）が種苗放流時から漁獲時まで漁場内に留まった場合、放流ホタテガイの被食減耗は約 3,500 個体であり、被害金額は成貝単価で 175,000 円程度となる。同様にニッポンヒトデの場合は、放流ホタテガイの被食減耗は約 8,000 個体であり、被害金額は成貝単価で 400,000 円程度となる。仮に 1 輪採区（漁場面積: 50 km²）当たり、0.01 個体/m² のヒトデ類が存在する場合、これらの被害金額はマヒトデにおいて 9,000 万円程度、ニッポンヒトデにおいて 2 億円程度にまで達すると想定される。このようにヒトデ類による被食減耗と損害金額の関係が明らかになることで、駆除に踏み切る判断が可能となる。また、ヒトデ類の個体数と放流ホタテガイの生残率の関係を明らかにしたことで、駆除経費とのトレードオフ関係を検討できるため、合理的な駆除活動が可能となると考えられる。

本研究では、放流サイズの増大にしたがってホタテガイ生残率は向上することが明らかとなり、ヒトデ類密度 0.01 個体/m² の環境下では放流サイズの 10 mm の増大によって少なくとも 5%（マヒトデ存在下）から 10%（ニッポンヒトデ存在下）以上生残率が向上することが予想された。これらのことから、放流サイズの増大による生残率の向上と中間育成に関わる経費のトレードオフ関係を検討

することができる。例えば、4章で想定した漁場小海区（面積: 250,000 m², 放流密度: 10 個体/m²）においてニッポンヒトデが 0.01 個体/m² 存在する場合、30 mm 級の種苗が放流された場合と 40 mm 級の種苗が放流された場合の生残率の差は約 30%である。この差は成員の漁獲利益で 1 小海区当たり 3,500 万円以上と推定されることから、放流サイズを 10 mm 当たり改善する経費がこの金額を下回る場合であれば放流サイズを増大させることが得策となる。つまり、放流サイズ向上に関わる中間育成の経費が、予想される被食損失額を下回る場合は、目標とする放流サイズまで成長させた後、放流することが推奨される。また、本地域の地まき漁業は、放流種苗の少なくとも半数を別海域の種苗を購入することで維持されており、現在 30 億個体以上が取引される（多田ら 2006; 水産グラフ 2015; Kosaka 2016）。このため、中間育成段階における放流種苗のサイズ向上は、本地域以外の種苗生産地域にも影響を与えることを考慮する必要がある。放流時までの放流サイズの増大が困難な場合は、前述の緩衝帯の設置によってヒトデ類の漁場内侵入以前にホタテガイを成長させることで、被食減耗軽減が可能である。このことから、中間育成期間と放流後のホタテガイの初期成長を考慮し、放流ホタテガイの生残率向上に向けた様々な検討が望まれる。以上のことから、本研究によってヒトデ類の駆除量および放流サイズと放流ホタテガイの目標生残率の関係を示すことが可能となり、これらは地まき漁業に関わる漁家経営の判断指標として利用されることが期待される。

5-4 今後の課題と展望

本研究では、これまで科学的根拠なくホタテガイの主要捕食者として扱われてきたヒトデ類による被食減耗が定量化され、漁場ごとの被害の推定およびホタテガイの被食減耗軽減方策の具体的提案が可能となった。本研究では特に放

流以前の人為操作の有無が放流ホタテガイの生残率向上に大きく影響する結果となった。しかしながら、放流 1 年目の生残率を改善しても、放流 2 年目以降のホタテガイの生育条件の悪化やヒトデ類密度の大幅な増加により、漁獲までに著しく減耗する場合も想定される。このような減耗を軽減するためにも、ヒトデ類およびホタテガイ密度の監視体制を漁場内に広く構築し、継続的に駆除を実施する必要がある。このように放流前および放流後それぞれの減耗軽減方策を実行することが放流ホタテガイの最終生残率向上には重要となる。また、本漁業は大規模かつ安定した生産基盤を持つ数少ない国内漁業の一つである。漁業収益はプール制により管理されることで漁業者間の意思疎通や合意形成は他漁業に比べ比較的容易と考えられる。そのため、本研究結果を利用することで被食減耗を最小限にするとともに、効果的かつ効率的に生残率の改善がなされることが期待される。

近年、ヒトデ類の駆除は既存駆除法に留まらず、新たな駆除法の開発が進められている。亜熱帯・熱帯海域のサンゴ類を捕食するオニヒトデ *Acanthaster planci* については、海中において酢酸投与することで殺傷する駆除法が確立されており（黒潮生物研究財団 2011）、駆除後の廃棄処理費用の削減が可能となった。さらに、同駆除法を搭載した無線による遠隔操作型無人潜水機（「海中ドローン」と呼ばれる）による駆除も試みられている（Dayoub *et al.* 2015）。マヒトデやニッポンヒトデについても酢酸投与による海中駆除法は確立されており（三好・坂上 2018）、今後これらの技術を利用できれば駆除作業効率が飛躍的に向上する可能性がある。

本研究によって科学的根拠なく議論されてきたホタテガイの減耗要因の一つが明らかとなった。しかしながら、放流ホタテガイの生残率改善には様々な課題が存在する。例えば、近年爆弾低気圧の来襲に伴う大時化によって放流ホタテガ

イが大きく減耗することが知られる (Miyake *et al.* 1995; 蔵田・櫻井 2005)。このような突発する物理的攪乱への直接的な対応は現状困難ではあるが、被食による減耗は本研究のように計画的な人為関与によって軽減が可能である。また、地まき漁場にはヒトデ類以外に頭足類や甲殻類を中心とした大型の底生生物が生息する。特にミズダコやカニ類についてはホタテガイを大量に捕食する可能性が示唆されている (西浜 1994; Brand 2016)。これらの底生生物は漁獲対象種であることから、漁業現場では被食減耗に関して議論されることは少ない。しかし、ヒトデ類以外の減耗要因を考慮する上で、今後これらの底生生物との捕食—被食の関係についても明らかにする必要がある。

地まき漁業の持続的発展には、沿岸生態系に対する理解を深め、ヒトデ類と上手く共存することが重要となる。ヒトデ類は地まき漁業のような人間活動には邪魔な存在として扱われる一方で、沿岸生態系のキーストーン種である可能性が高い。そのため、過剰なヒトデ類の駆除は生態系に負荷を課す可能性がある。例えば、ヒトデ類の激減によってホタテガイの新たな捕食者や競争者が増加する可能性がある。さらに、ヒトデ類は腐肉食者として様々な生物の死骸を捕食することから (Kamio and Derby 2017)、海域の有機物除去に貢献する可能性も高い。このようにヒトデ類の沿岸生態系における役割を理解し、ヒトデ類の駆除により得られる恩恵だけでなく、ヒトデ類の存在により得られる価値についても理解を深めることが今後の地まき漁業の発展に必要と考えられる。

加えて、近年本漁業が取得した MSC 認証では科学的根拠に基づき生態系に配慮した漁業であることを求めている。そのため、人間活動と生態系の微妙なバランスの中に位置する本漁業の責任は大きいことを漁業者自身が自覚する必要がある。このように、本研究はヒトデ類駆除の高度化に寄与するだけでなく、漁業者が本漁業とヒトデ類の関係を見直すきっかけとなることを期待する。その

一方で、MSC などの国際認証は持続的漁業であることを保証するものであり、他漁業とは一線を画す先進的漁業と認められたことを意味する。この強みを生かすことで、更なる生産性向上を目指すことも可能である。そのためには、本漁業が生態系から享受された恩恵の上で成り立つことを忘れずにいる必要がある。

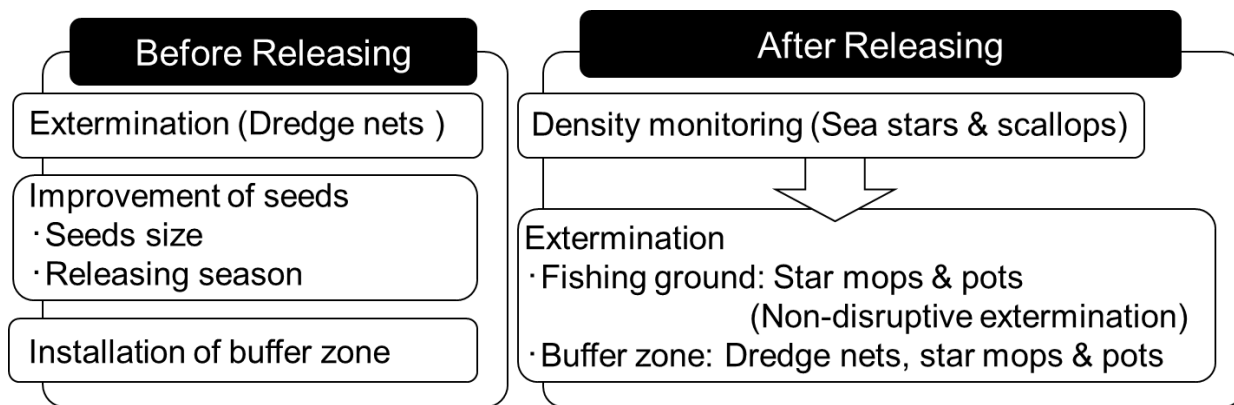


Fig. 5-1. Schematic diagram of predation risk management of sea stars for the mariculture systems of Japanese scallop.



Fig. 5-2. The overview apparatus for exterminating of sea stars, the dredge net (A), star mop (B) and star pot (C).

謝辞

本研究を進めるにあたり、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター生態系変動分野宮下和士教授には研究当初からご指導、ご鞭撻を賜り、さらに本論文の主査をして頂きました。心より厚く御礼申し上げます。北海道大学北方生物圏フィールド科学センター厚岸臨海実験所仲岡雅裕教授、同センター生態系変動分野三谷曜子准教授、白川北斗特任助教には本論文の副査をしていただき、ご指導と貴重なご助言を頂きました。また、東京農業大学生物産業学部海洋水産学科千葉晋教授には本論文の副査をして頂くとともに、研究設計から論文作成に至るまで多大なるご指導・ご助言・ご協力を頂きました。以上の皆様に厚く御礼申し上げます。

北海道立総合研究機構網走水産試験場桑原康裕氏には研究開始以前から地まき漁業関連研究および統計解析など様々な面で熱心にご指導頂くとともに、様々なご助言を頂きました。同栽培水産試験場城幹昌博士には論文作成時から常に有益かつ刺激的なご助言を頂くとともに、骨身を惜しまず拙い英文を幾度もご校閲頂きました。また、土木研究所自然共生研究センター林田寿文博士、海洋生物環境研究所実証試験場山本雄三博士には論文作成に当たり様々な有益な助言と叱咤激励を頂きました。以上のみなさまに深甚の謝意を表します。

宗谷漁業協同組合坂東忠男氏、猿払漁業協同組合清水泰氏、木原智彦氏、志和良徳氏、頓別漁業協同組合松谷佳明氏、菅原礼太氏、枝幸漁業協同組合佐藤敬輔氏、雄武漁業協同組合前田章一氏、四辻裕二氏、片川孝典氏、安田将治氏、大水貴仁氏、鈴木講太氏、面民規幸氏、是川隆之氏、沙留漁業協同組合山口伸吾氏、山前卓也氏、紋別漁業協同組合檜山仁氏、武田静明氏、田村諭氏、安藤晴也氏、越野剛史氏、湧別漁業協同組合大橋崇氏、元職員小倉順氏、常呂漁業協同組合藤原博氏、木村渉氏、平賀良太氏、西網走漁業協同組合川尻敏文氏、末澤海一氏、網走漁業協同組合渡辺公晶氏、吉田裕二氏、西田文彦氏、村上慶吾氏、梨子隆雄氏、新谷峻

締氏，田宮大樹氏，岡安達哉氏，標津漁業協同組合渡部智彦氏，野付漁業協同組合安達浩司氏，道又久人氏，大久保広明氏，小川幸弘氏，蝦名将史氏，根室漁業協同組合山本純也氏，竹内史郎氏，鎌田悠氏，白井睦実氏，および各漁協職員の皆様，各漁協所属の地まきホタテガイ漁業関連部会の皆様にはホタテガイおよびヒトデ類の標本をご提供頂き，海底画像撮影調査をはじめとする様々な海洋調査の面で便宜を図って頂きました。また，地まき漁業とヒトデ類駆除に関わる聞き取り調査にご協力頂き，数々の有益なご助言を頂きました。以上の皆様に心より感謝の意を表します。

網走市役所渡部貴聴氏，飯田匠氏，網走市水産科学センター古田典生氏，元職員坂崎繁樹氏をはじめとする管理人の皆様には，飼育水槽施設をお貸し頂くとともに施設利用に関して様々な便宜を図って頂きました。東京農業大学大学院生物産業学研究科西村洸之氏および水産増殖学研究室の皆様には，飼育実験を遂行する上で様々なご支援を頂きました。以上の皆様に心より感謝の意を表します。

北海道水産林務部水産局水産振興課能登正樹氏，留萌南部地区水産技術普及指導所小梨健一氏，宗谷地区水産技術普及指導所清地卓氏，同利尻支所北山安信氏，同礼文支所本前伸一氏，野間田元氏，同枝幸支所田村亮輔氏，網走西部地区水産技術普及指導所正立彰夫氏，奈良正浩氏，網走東部水産技術普及指導所大西博継氏，山内訓司氏，根室地区水産技術普及指導所野田英敏氏，同標津支所小林基哉氏，釧路地区水産技術普及指導所宮川透氏，三好大介氏，十勝地区水産技術普及指導所船木周平氏，渡島北部地区水産技術普及指導所瀬戸啓介氏，渡島地区水産技術普及指導所伊勢諭至氏，後志地区水産技術普及指導所遠藤圭氏をはじめとする道内各地区の水産業改良普及職員の皆様にはホタテガイおよびヒトデ類に関する貴重なデータをご提供頂き，様々な有益なご助言を頂きました。また，海底画像撮影調査を含む様々な海洋調査を補助して頂きました。以上の皆様に心より感謝の意を表します。

熊本大学総合情報統括センター戸田真志教授，滋賀県立大学工学部電子システム工学科榎本洸一郎助教，新潟大学大学院自然科学研究科北川純氏，北海道立総合研究機構工業試験場飯島俊匡氏，恵比寿システム株式会社千葉兼久氏，木村崇司氏には海底画像撮影調査にご協力いただくとともに，海底画像からの生物抽出に関して有益なご助言を頂きました。日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科牧口祐也専任講師，北海道栽培漁業振興公社新居久也博士，中尾勝哉氏，藤井真氏をはじめとする職員のみなさま，日本海洋株式会社元職員小見山桜楽氏をはじめとする皆様には，超音波テレメトリー手法による行動追跡調査に関して様々な有益なご助言を頂きました。北海道大学北方生物圏フィールド科学センター生態系変動分野鈴木一平博士，富安信博士，および所属学生の皆様には本研究全般に関して様々なご助言を頂きました。以上の皆様に深く感謝します。

北海道立総合研究機構稚内水産試験場鈴木祐太郎氏，同中央水産試験場品田晃良博士には統計モデル解析に関して熱心なご指導と有益なご助言を頂きました。同釧路水産試験場宮園章博士，同さけます内水面試験場蔵田護氏，同栽培水産試験場故多田匡秀氏にはホタテガイの増殖に関わる研究について採用当時から熱心なご指導と様々なご助言を頂きました。また，同中央水産試験場山口浩志博士，園木詩織博士には博士論文執筆に関する様々なご助言を頂きました。同網走水産試験場秦安史氏にはヒトデ類の成長に関するデータ提供とともに有益なご助言を頂きました。最後に，同網走水産試験場赤池章一氏，清水茂雅博士，鬼塚希氏をはじめとする職員の皆様には研究活動の様々な面で多大なるご支援を頂きました。以上の皆様に心より感謝の意を表します。

東海大学海洋学部環境社会学科石川智士教授には学部学生時代に，北海道大学上田宏名誉教授には修士課程時代に，研究活動を熱心にご指導頂き，研究の楽しさと厳しさ，そして研究職の道に進むきっかけを与えて下さいました。ここに深甚の

謝意を表します。

最後に、スムーズにこれまで研究生活を送ることができたのは妻や母の精神的支えの賜物であり、ここに心から感謝の意を表します。

なお、本研究は北海道ほたて漁業振興協会受託研究および北水協会助成事業によって得られたデータの一部を使用しました。

引用文献

- Agüera, A., Trommelen, M., Burrows, F., Jansen, J. M., Schellekens, T., & Smaal, A. (2012). Winter feeding activity of the common starfish (*Asterias rubens* L.): The role of temperature and shading. *Journal of Sea Research*, 72, 106–112.
- Arsenault, D. J., & Himmelman, J. H. (1996). Size-related changes in vulnerability to predators and spatial refuge use by juvenile Iceland scallops *Chlamys islandica*. *Marine Ecology Progress Series*, 140, 115–122.
- Barbeau, M. A., & Scheibling, R. E. (1994a). Behavioural mechanisms of prey size selection by sea stars (*Asterias vulgaris* Verrill) and crabs (*Cancer irroratus* Say) preying on juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus* (Gmelin)). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 180, 103–136.
- Barbeau, M. A., & Scheibling, R. E. (1994b). Temperature effects on predation of juvenile sea scallops [*Placopecten magellanicus* (Gmelin)] by sea stars (*Asterias vulgaris* Verrill) and crabs (*Cancer irroratus* Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 182, 27–47.
- Barbeau, M. A., & Scheibling, R. E. (1994c). Procedural effects of prey tethering experiments: predation of juvenile scallops by crabs and sea stars. *Marine Ecology Progress Series*, 111, 305–311.
- Barbeau, M. A., Scheibling, R. E., Hatcher, B. G., Taylor, L. H., & Hennigar, A. W. (1994). Survival analysis of tethered juvenile sea scallops *Placopecten magellanicus* in field experiments: effects of predators, scallop size and density, site and season. *Marine Ecology Progress Series*, 115, 243–256.
- Barbeau, M. A., Hatcher, B. G., Scheibling, R. E., Hennigar, A. W., Taylor, L. H., & Risk, A. C. (1996). Dynamics of juvenile sea scallop (*Placopecten magellanicus*) and their predators in bottom seeding trials in Lunenburg Bay, Nova Scotia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 53, 2494–2512.
- Barbeau, M. A., Scheibling, R. E., & Hatcher, B. G. (1998). Behavioural responses of

- predatory crabs and sea stars to varying density of juvenile sea scallops. *Aquaculture*, 169(1-2), 87-98.
- Barbeau, M. A., & Caswell, H. (1999). A Matrix Model for Short-Term Dynamics of Seeded Populations of Sea Scallops. *Ecological Applications*, 9(1), 266-287.
- Barkhouse, C., Niles, M., & Davidson, L. A. (2007). A literature review of sea star control methods for bottom and off bottom shellfish cultures. Department of Fisheries and Oceans, Gulf Fisheries Centre, Oceans & Science Branch. 5-13.
- Bax, N. J., Dunstan, P. K., Gunasekera, R., Patil, J., & Sutton, C. (2006). Evaluation of national control plan management options for the North Pacific seastar *Asterias amurensis*. CSIRO Marine Research, 6-12.
- Brand, A. R. (2016). Scallop Ecology: Distributions and Behaviour. In Shumway, S. & Parsons, G. J. (Eds.) *Scallops: Biology, Ecology, Aquaculture, and Fisheries* (3rd Edition). Amsterdam, Elsevier, 469-534.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2004). Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological methods & research*, 33(2), 261-304.
- Byrne, M., Morrice, M. G., & Wolf, B. (1997). Introduction of the northern Pacific asteroid *Asterias amurensis* to Tasmania: reproduction and current distribution. *Marine Biology*, 127(4), 673-685.
- Byrne, M. (2013). Asteroid Evolutionary Developmental Biology and Ecology. In Lawrence, J. M. (Eds.) *Starfish: Biology and ecology of the Asteroidea*. Baltimore, JHU Press, 51-58.
- Byrne, M., O'Hara, T., & Lawrence, J. (2013). *Asterias amurensis*. In Lawrence, J. M. (Eds.) *Starfish: Biology and ecology of the Asteroidea*. Baltimore, JHU Press, 174-180.
- Castilla, J. C. (1972a). Responses of *Asterias rubens* to bivalve prey in a Y-maze. *Marine Biology*, 12(3), 222-228.

- Castilla, J. C. (1972b). Avoidance behaviour of *Asterias rubens* to extracts of *Mytilus edulis*, solutions of bacteriological peptone, and selected amino acids. *Marine Biology*, 15(3), 236-245.
- Calderwood, J., O'Connor, N. E., & Roberts, D. (2016). Efficiency of starfish mopping in reducing predation on cultivated benthic mussels (*Mytilus edulis Linnaeus*). *Aquaculture*, 452, 88-96.
- Chiba, S., & Arai, Y. (2014). Predation impact of small drilling gastropods on the Japanese scallop *Mizuhopecten yessoensis*. *Journal of Shellfish Research*, 33(1), 137-144.
- Chim, C. K., & Tan, K. S. (2013). A method for the external attachment of acoustic tags on sea stars. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(1), 267-272.
- Cooke, S. J., Hinch, S. G., Wikelski, M., Andrews, R. D., Kuchel, L. J., Wolcott, T. G., & Butler, P. J. (2004). Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends in ecology & evolution*, 19(6), 334-343.
- Dadswell, M. J., & Weihs, D. (1990). Size-related hydrodynamic characteristics of the giant scallop, *Placopecten magellanicus* (Bivalvia: Pectinidae). *Canadian Journal of Zoology*, 68, 778-785.
- Dayoub, F., Dunbabin, M., & Corke, P. (2015, September). Robotic detection and tracking of crown-of-thorns starfish. In *Intelligent Robots and Systems (IROS)*, 2015 IEEE/RSJ International Conference on (pp. 1921-1928). IEEE.
- Dommissie, M., & Hough, D. (2004). Controlling the Northern Pacific Seastar (*Asteria amurensis*) in Australia. Final Report, Australian Government Department of the Environment and Heritage. State of Victoria, Department of Sustainability and Environment. 5-41.
- Drolet, D., & Himmelman, J. H. (2004). Role of current and prey odour in the displacement behaviour of the sea star *Asterias vulgaris*. *Canadian journal of zoology*, 82(10), 1547-1553.

- Espinoza, M., Farrugia, T. J., Webber, D. M., Smith, F., & Lowe, C. G. (2011). Testing a new acoustic telemetry technique to quantify long-term, fine-scale movements of aquatic animals. *Fisheries Research*, 108(2-3), 364-371.
- Fleury, P. G., Mingant, C., & Castillo, A. (1996). A preliminary study of the behaviour and vitality of reseeded juvenile great scallops, of three sizes in three seasons. *Aquaculture International*, 4(4), 325-337.
- Freeman, S. M., Richardson, C. A., & Seed, R. (2001). Seasonal abundance, spatial distribution, spawning and growth of *Astropecten irregularis* (Echinodermata: Asteroidea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 53(1), 39-49.
- Fukuyama, A. K., & Oliver, J. S. (1985). Sea star and walrus predation on bivalves in Norton Sound, Bering Sea, Alaska. *Ophelia*, 24(1), 17-36.
- Gagnon, P., Wagner, G., & Himmelman, J. H. (2003). Use of a wave tank to study the effects of water motion and algal movement on the displacement of the sea star *Asterias vulgaris* towards its prey. *Marine Ecology Progress Series*, 258, 125-132.
- Gallagher, T., Richardson, C. A., Seed, R., & Jones, T. (2008). The seasonal movement and abundance of the starfish, *Asterias rubens* in relation to mussel farming practice: a case study from the Menai Strait, UK. *Journal of Shellfish Research*, 27(5), 1209-1215.
- Gaymer, C. F., & Himmelman, J. H. (2002). Mussel beds in deeper water provide an unusual situation for competitive interactions between the seastars *Leptasterias polaris* and *Asterias vulgaris*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 277(1), 13-24.
- Goshima, S., & Fujiwara, H. (1994). Distribution and abundance of cultured scallop *Patinopecten yessoensis* in extensive sea beds as assessed by underwater camera. *Marine Ecology Progress Series*, 151-158.
- Hall, D. B. (2000). Zero-inflated Poisson and binomial regression with random effects: a case study. *Biometrics*, 56(4), 1030-1039.

- Hamel, J. F., & Mercier, A. (1995). Prespawning behavior, spawning, and development of the brooding starfish *Leptasterias polaris*. *The Biological Bulletin*, 188(1), 32-45.
- Hancock, D. A. (1955). The feeding behaviour of starfish on Essex oyster beds. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 34(2), 313-331.
- Hancock, D. A. (1958). Notes on starfish on an Essex oyster bed. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 37(3), 565-589.
- Hatanaka, M., & Kosaka, M. (1959). Biological studies on the population of the starfish, *Asterias amurensis*, in Sendai Bay. Tohoku. *Journal of Agricultural Research* 9, 159-178.
- Hatcher, B. G., Scheibling, R. E., Barbeau, M. A., Hennigar, A. W., Taylor, L. H., & Windust, A. J. (1996). Dispersion and mortality of a population of sea scallop (*Placopecten magellanicus*) seeded in a tidal channel. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(1), 38-54.
- Hardy, D. (1991). 2. About Scallops. *Scallop farming* (1st Edition). Hoboken, John Wiley & Sons, 9-25.
- Hutson, K. S., Ross, D. J., Day, R. W., & Ahern, J. J. (2005). Australian scallops do not recognise the introduced predatory seastar *Asterias amurensis*. *Marine Ecology Progress Series*, 298, 305-309.
- Inglis, G. J., & Gust, N. (2003). Potential indirect effects of shellfish culture on the reproductive success of benthic predators. *Journal of Applied Ecology*, 40(6), 1077-1089.
- Kamio, M., & Derby, C. D. (2017). Finding food: how marine invertebrates use chemical cues to track and select food. *Natural product reports*, 34(5), 514-528.
- Kim, Y. S. (1968). Histological observations of the annual change in the gonad of the starfish, *Asterias amurensis* Lüken. *BULLETIN OF THE FACULTY OF*

FISHERIES HOKKAIDO UNIVERSITY, 19(2), 97-108.

- Kim, Y. S. (1969). Selective feeding on the several bivalve molluscs by starfish, *Asterias amurensis* Lüken. BULLETIN OF THE FACULTY OF FISHERIES HOKKAIDO UNIVERSITY, 19(4), 244-249.
- Kosaka, Y. (2016). 21. Scallop Fisheries and Aquaculture in Japan. In Shumway, S. & Parsons, G. J. (Eds.) *Scallops: Biology, Ecology, Aquaculture, and Fisheries* (3rd Edition). Amsterdam, Elsevier, 891-936.
- Labrecque, A. A., & Guderley, H. (2011). Size, muscle metabolic capacities and escape response behaviour in the giant scallop. *Aquatic Biology*, 13(1), 51-64.
- Lamare, M. D., Channon, T., Cornelisen, C., & Clarke, M. (2009). Archival electronic tagging of a predatory sea star—testing a new technique to study movement at the individual level. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 373(1), 1-10.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000). 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database (Vol. 12). Auckland: Invasive Species Specialist Group. 1-11.
- Miyake, H., Matsuoka, M., & Furuya, K. (1995). Loss of and damage to scallops due to storms in the Sea of Okhotsk. *Fisheries Oceanography*, 4(4), 293-302.
- Magnesen, T., & Redmond, K. J. (2012). Potential predation rates by the sea stars *Asterias rubens* and *Marthasterias glacialis*, on juvenile scallops, *Pecten maximus*, ready for sea ranching. *Aquaculture international*, 20(1), 189-199.
- Manuel, J. L., & Dadswell, M. J. (1993). Swimming of juvenile sea scallops, *Placopecten magellanicus* (Gmelin): a minimum size for effective swimming? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 174, 137–175.
- Mauzey, K. P., Birkeland, C., & Dayton, P. K. (1968). Feeding behavior of asteroids and escape responses of their prey in the Puget Sound region. *Ecology*, 49(4), 603-619.

- Metaxas, A. (2013). 6 Larval Ecology, Settlement, and Recruitment of Asteroids. In Lawrence, J. M. (Eds.) *Starfish: Biology and ecology of the Asteroidea*. Baltimore, JHU Press, 59-66.
- Menge, B.A. (1982). Effects of feeding on the environment: Asteroidea. In Jangoux, M., Lawrence, J.M. (Eds.), *Echinoderm Nutrition*. A.A. Balkema, Rotterdam, 521–551.
- Menge, B.A. & Sanford, E. (2013). 7. Ecological Role of Sea Stars from Populations. In Lawrence, J. M. (Eds.) *Starfish: Biology and ecology of the Asteroidea*. Baltimore, JHU Press, 67-80.
- Morgan, D. E., Goodsell, J., Matthiessen, G. C., Garey, J., & Jacobson, P. (1980). Release of Hatchery-Reared Bay Scallops (*Argopecten irradians*) Onto a Shallow Coastal Bottom in Waterford, Connecticut. *Journal of the World Aquaculture Society*, 11(1-4), 247-261.
- Olsen, T. B., Christensen, F. E. G., Lundgreen, K., Dunn, P. H., & Levitis, D. A. (2015). Coelomic transport and clearance of durable foreign bodies by starfish (*Asterias rubens*). *The Biological Bulletin*, 228(2), 156-162.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100(910), 65-75.
- Qi Z H, Wang J, Mao Y Z, Zhang J H, & Fang J G. (2013). Prey selection and feeding rate of sea stars *Asterias amurensis* and *Asterina pectinifera* on three bivalves. *Acta Ecologica Sinica*, 33(16), 4878-4884.
- Ross, D. J., Johnson, C. R., & Hewitt, C. L. (2002). Impact of introduced seastars *Asterias amurensis* on survivorship of juvenile commercial bivalves *Fulvia tenuicostata*. *Marine Ecology Progress Series*, 241, 99-112.
- Ross, D. J., Johnson, C. R., & Hewitt, C. L. (2003). Assessing the ecological impacts of an introduced seastar: the importance of multiple methods. *Biological Invasions*, 5(1-2), 3-21.

- Scheibling, R. E., & Lauzon-Guay, J. S. (2007). Feeding aggregations of sea stars (*Asterias* spp. and *Henricia sanguinolenta*) associated with sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) grazing fronts in Nova Scotia. *Marine Biology*, 151(3), 1175-1183.
- Silina, A. V. (2008). Long-term changes in intra-and inter-specific relationships in a community of scallops and sea stars under bottom scallop mariculture. *Journal of Shellfish Research*, 27(5), 1189-1194.
- Sloan, N. A. (1980). Aspects of the feeding biology of asteroids. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*, 18, 57-124.
- Smith, F. (2013). Understanding HPE in the VEMCO positioning system (VPS). Available: <http://vemco.com/wp-content/uploads/2013/09/understanding-hpe-vps.pdf>.
- Thomas, G. E., & Gruffydd, L. D. (1971). The types of escape reactions elicited in the scallop *Pecten maximus* by selected sea-star species. *Marine Biology*, 10(1), 87-93.
- Volkov, Y. P., Dadaev, A. A., Levin, V. S., & Murakhveri, A. M. (1983). Changes in the distribution of Yezo scallop and starfishes after mass planting of scallops at the bottom of Vityaz' Bay (Sea of Japan). *Soviet Journal of Marine Biology*, 8, 216-223.
- Wong, M. C., & Barbeau, M. A. (2003). Effects of substrate on interactions between juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus* Gmelin) and predatory sea stars (*Asterias vulgaris* Verrill) and rock crabs (*Cancer irroratus* Say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 287(2), 155-178.
- Wong, M. C., & Barbeau, M. A. (2005). Prey selection and the functional response of sea stars (*Asterias vulgaris* Verrill) and rock crabs (*Cancer irroratus* Say) preying on juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus* (Gmelin)) and blue mussels (*Mytilus edulis* Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 327(1), 1-21.

- Wong, M. C., Barbeau, M. A., Hennigar, A. W., & Robinson, S. M. (2005). Protective refuges for seeded juvenile scallops (*Placopecten magellanicus*) from sea star (*Asterias* spp.) and crab (*Cancer irroratus* and *Carcinus maenas*) predation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(8), 1766-1781.
- Zar J. H. (1999) Circular Distribution: Descriptive Statistics. In: Zar J. H. (Ed.) *Biostatistical analysis*. Pearson Education India. 616-619.
- 相澤 康. 滝口直之. (1999). MS-Excel を用いたサイズ度数分布から年齢組成を推定する方法の検討. *水産海洋研究*, 63, 205-214.
- 有馬健二. 宮川洋一. 浜谷進司. 藤田邦夫. (1971). 有用二枚貝類の減耗について ヒトデ類による食害(予報). *北水試月報*, 28(9), 2-6.
- 有馬健二. 宮川洋一. 工藤優. (1973). ホタテガイの漁場造成について 放流貝の移動とヒトデ類の駆除. *北水試月報*, 30(1), 9-24.
- 有馬健二. 嶋崎英夫. 松井敏夫. 杉谷武政. 鎌田良造. (1975). 森・八雲におけるホタテガイ大量放流結果について. *北水試月報*, 32(10), 1-21.
- 伊藤 進. 西川信良. 富士 昭. 山本 護太郎. 森 勝三. (1976). III ホタテガイ養殖の進歩 第 2 章 ホタテガイ養殖の技術. 改訂版 浅海完全養殖 <浅海養殖の進歩>(今井丈夫 監修). 恒星社厚生閣, 東京, 207-276.
- 上田 宏. (2009). データロガー開発を牽引する日本の技術力. バイオロギング—最新科学で解明する動物生態学(日本バイロギング研究会 編). 京都通信社, 京都, 14-17.
- 桶作博之. (1969). ホタテガイ稚貝の外海放流効果について-2-1 年貝種苗の大量放流経過. *北水試月報*, 26(3), 638-655.
- 小原昭雄. 丸 邦義. 辻 寧昭. 垣内政宏. (1967). ホタテガイ稚貝の外海放流効果について-1 かごによる生き残り観察. *北水試月報*, 24(4), 180-187.
- 粕谷英一. (2012). 第 4 章 離散的データと過分散. 一般化線形モデル(金 明哲

編). 共立出版, 東京, 81-102.

北川 純. 榎本 洸一郎. 戸田真志. 三好晃治. 桑原康裕. (2017). Convolutional Neural Network を用いた海底画像からの底質判別手法. 精密工学会誌, 83(12), 1172-1177.

木下 虎一郎. (1934). ヒトデの駆除法. 北水試旬報, 252, 9.

木下 虎一郎. (1938). 駆除せよ! ヒトデ. 北水試旬報, 394, 12.

木下 虎一郎. (1949). ホタテガイの増殖に関する研究. 北方出版社, 札幌, 58-78.

工藤 勲. フローラン アヤ. 高田兵衛. 小林直人. (2011). オホーツク海沿岸域の海洋構造と生物生産 (シンポジウム: 北海道オホーツク海沿岸域と道東汽水湖群の海洋構造と生物生産過程). 沿岸海洋研究, 49(1), 13-21.

蔵田 護. (1984). ヒトデの移動に関する試験. 昭和 58 年度網走水試事業報告書, 202-203.

蔵田 護. 西浜雄二. (1985). ヒトデによるホタテガイの食害試験. 昭和 59 年度網走水産試験場事業報告書, 210-214.

蔵田 護. (1986). ヒトデによるホタテ 1-3 年貝の食害試験. 昭和 60 年度網走水産試験場事業報告書, 211-214.

蔵田 護. (1987a). 能取湖におけるヒトデの産卵期と浮遊幼生の出現状況. 昭和 61 年度網走水産試験場事業報告書, 235-241.

蔵田 護. (1987b). ヒトデの蛸集に関する調査. 昭和 61 年度網走水産試験場事業報告書, 242-246.

蔵田 護. (1988). 能取湖におけるヒトデ浮遊幼生の出現状況とホタテ採苗器への付着時期. 昭和 62 年度網走水産試験場事業報告書, 196-201.

蔵田 護. (1996). オホ-ツク海における放流ホタテガイの呼吸量. 北海道立水産試験場研究報告, (49), 7-13.

- 蔵田 護. (1999). 北海道オホーツク海沿岸におけるホタテガイの小型化の実態とその原因. 北海道立水産試験場研究報告, (54), 25-32.
- 蔵田 護. (2003). 73. ホタテガイ. 漁業生物図鑑 新 北のさかなたち(水島敏博・鳥澤雅 監修). 北海道新聞社, 札幌, 290-295.
- 蔵田 護. 櫻井 泉. (2005). オホーツク海のホタテガイに被害を与えた 2004 年 1 月の大時化. 北水試だより, 68, 1-4.
- 黒潮生物研究財団. (2011). オニヒトデ駆除マニュアル. 1-24.
- 栗原康裕. 清河 進. (1994). 1. 2 砂泥域の増殖に関する試験研究 1. 2. 1. ヒトデ産卵期調査. 平成 6 年度北海道立稚内水産試験場事業報告書, 186-187.
- 栗原康裕. 品田晃良. (2004). 漁場におけるホタテガイの成長特性と適正利用に関する研究. 平成 15 年度北海道立網走水産試験場事業報告書, 82-100.
- 栗原康裕. 三好晃治. 多田匡秀. (2014). 13.2 ヒトデ分布特性の把握・画像解析を使ったヒトデ自動解析手法の開発. 平成 25 年度道総研網走水産試験場事業報告書, 77-80.
- 栗原康裕. (2016). ホタテガイ漁場可視化技術開発～技術の発展と展望. 北水試だより. 1-4.
- 五利江 重昭. (2002). MS - Excel を用いた混合正規分布のパラメータ推定. 水産増殖, 50(2), 243-249.
- 相良順一郎. (1975). 東京湾におけるヒトデの異常発生 I. 日本ベントス研究会連絡誌, 9-10, 41-45.
- 佐波征機. 入村精一. 楚山 勇. (2002). ニッポンヒトデ. ヒトデガイドブック. CCC メディアハウス, 東京, 77.
- 水産グラフ. (2015). ホタテ稚貝の値上げ問題. 月刊 水産グラフ, 40(11), 10-11.

- 菅原兼男. (1975). 東京湾におけるヒトデの異常発生 II. 日本ベントス研究会連絡誌, 9-10, 46-47.
- 高丸禮好. 河野象威. (1986). 根室湾中部海域におけるホッキガイ漁場環境. 北水試月報, 43(7-9), 118-1125.
- 武田忠明. 櫻井 泉. 前川公彦. 埜澤尚範. (2014). 環境ストレス負荷によるホタテガイ *Mizuhopecten yessoensis* の活力低下と閉殻筋 ATP およびアルギニンリン酸含量の関係. 日本水産学会誌, 80(5), 753-760.
- 武田忠明. 櫻井 泉. 前川公彦. 埜澤尚範. (2015). ホタテガイ *Mizuhopecten yessoensis* の活力回復に必要な閉殻筋アルギニンリン酸含量の閾値推定. 日本水産学会誌, 81(4), 694-700.
- 多田匡秀. 川真田 憲治. 品田晃良. (2006). ホタテガイ足糸部異常防除技術開発試験. 平成 18 年度北海道立網走水産試験場事業報告書, 67-70.
- 田村 正. 田村正午. (1954). ヒトデの食性. 北水試月報, 11(3), 17-21.
- 田村 正. 富士 昭. 田村正午. 小原昭雄. (1956a). ホタテ稚貝の空中露出時間と斃死率との関係. 北水試月報, 13(6), 25-28.
- 田村 正. 富士 昭. 田村正午. 小原昭雄. (1956b). ホタテ稚貝の空中露出時間と斃死率との関係. 北水試月報, 13(8), 27-34.
- 千葉 晋. (2018). ヒトデ類による地まきホタテガイの捕食実態の解明. 平成 29 年度共同研究契約研究成果報告書(北海道ほたて漁業振興協会受託研究), 5-8.
- 富田恭司. (1965). 北海道宗谷管内のホタテガイの資源とホタテガイ漁場における底生生物群集について. 日本水産学会誌, 31(11), 888-895.
- 中川義彦. 和久井 卓哉. (1975). 常呂海域ホタテガイ漁場の底質と大型底生動物について. 北水試月報, 32(3), 16-30.
- 中西廣義. 小坂善信. 吉田 達. 篠原由香. 鹿内満晴. (2003). 地まきホタテガイ漁業回復調査. 平成 14 年度青森県水産増殖センター事業報告書, 173-178.

- 西浜雄二, 蔵田 護, 干川 裕. (1990). 湧別沖における種苗放流ホタテガイの成長. 平成元年度北海道立網走水産試験場事業報告書, 67-70.
- 西浜雄二. (1994). 第 6 章 種苗放流輪採制ホタテ漁業. オホーツクのホタテ漁業(西浜雄二 編). 北海道大学出版会, 札幌, 125-154.
- 秦 安史, 佐々木 正義, 阿部英治. (2004). 5 漁業系廃棄物リサイクル推進事業費 5-1 ヒトデリサイクルシステム確立事業. 5-1-1 ヒトデの生態調査. 平成 15 年度北海道立釧路水産試験場事業報告書, 152-167.
- 林 忠彦, 富田恭司, 和久井 卓哉, 伊藤 博. (1976). 北海道北部オホ-ツク海沿岸におけるホタテガイ種苗移植の現状と問題点. 北水試月報, 33(9), 1-16.
- 北海道. (2017). 北海道水産現勢. 北海道水産林務部, 札幌, 2016 年(平成 28 年)版
- 干川 裕. (1988). 採苗器におけるヒトデ食害試験. 昭和 62 年度北海道立網走水産試験場事業報告書, 202-208.
- 宮園 章. (1991). ヒトデ仔稚によるホタテ稚貝の脱落に関する調査. 平成 2 年度北海道立網走水産試験場事業報告書, 186-194.
- 宮園 章, 中野 広. (2000a). 北海道オホーツク海沿岸域における地まきホタテガイの閉殻筋中のタンパク質量とグリコーゲン量の季節変化. 北海道立水産試験場研究報告, 58, 23-32.
- 宮園 章, 中野 広. (2000b). 北海道オホーツク海沿岸域における地まきホタテガイ閉殻筋中の RNA/DNA 比および酸性プロテアーゼ活性の季節変化. 北海道立水産試験場研究報告, (58), 33-39.
- 三好晃治, 栗原康裕, 多田匡秀. (2013). 11. 根室海峡ホタテガイ生産安定化に向けたモニタリング調査(受託研究費). 11-1 ホタテガイ成長量の把握・餌料環境モニタリング. 平成 24 年度道総研網走水産試験場事業報告書, 74-79.
- 三好晃治, 栗原康裕, 宮下和士. (2014). 8. 地まきホタテ漁業海域におけるホタテガイおよびマヒトデの移動に関する研究(公募型研究費). 平成 25 年度道総研

網走水産試験場事業報告書, 53-54.

三好晃治, 栗原康裕, 多田匡秀. (2014). 13. 根室海峡ホタテガイ生産安定化に向けたモニタリング調査(受託研究費). 13-1 ホタテガイ成長量の把握・餌料環境モニタリング. 平成 25 年度道総研網走水産試験場事業報告書, 72-76.

三好晃治, 栗原康裕, 多田匡秀. (2015). 8. 根室海峡ホタテガイ生産安定化に向けたモニタリング調査(受託研究費). 8.1 ホタテガイ成長量の把握・餌料環境モニタリング. 平成 26 年度道総研網走水産試験場事業報告書, 49-53.

三好晃治, 坂上憲光. (2018). 1. 「海中ヒトデ駆除装置開発」に向けたヒトデ駆除技術の確立(職員奨励研究事業). 平成 28 年度道総研網走水産試験場事業報告書, 3.

三好晃治, 品田晃良, 宮園 章, 栗原康裕, 多田匡秀, 照本昂之, 工藤 勲. (2015). 2013 年北海道オホーツク海沿岸域における地まきホタテガイの高成長と餌料環境. 日本水産学会誌, 81(3), 468-470.

山本 勝太郎, 平石智徳, 小林耕一. (1999). ホタテガイ稚貝放流時の着底位置の推定. 北海道大学水産学部研究彙報, 50(3), 175-192.

山本 護太郎. (1976). III ホタテガイ養殖の進歩 第 1 章 ホタテガイの生物学的研究. 改訂版 浅海完全養殖 <浅海養殖の進歩>(今井丈夫 監修). 恒星社厚生閣, 東京, 191-206.

吉田 達, 小坂善信, 篠原由香, 鹿内満春. (2004). 地まきホタテガイ漁場回復調査事業. 平成 15 年度青森県水産増殖センター事業報告書, 183-192.

吉田 達, 小坂善信, 篠原由香, 鹿内満春. (2005). 地まきホタテガイ漁場回復調査事業. 平成 16 年度青森県水産増殖センター事業報告書, 179-185.

吉田 達, 小坂善信, 山内弘子, 鹿内満春. (2006). 地まきホタテガイ漁場回復調査事業. 平成 17 年度青森県水産増殖センター事業報告書, 221-229.