

原始腹足類の性成熟過程 —アワビ類 4 種間の比較—

山川 紘・石川 尚仙・益子 正和・伊東 順一・小池 康之
(東京水産大学資源育成学科)

緒 言

近年、日本におけるアワビ類の漁獲量が減少しているが、これを補う手段の一つとして種苗生産・放流によっている。この方法では前提として資源の管理を第一義としていなければならないことおよび資源の再生産機構を含めた浅海岩礁域の生産構造を勘案して有効性を高めることが求められている。しかし、現状では増殖対象種が決められる際に、浅海環境へ適応できるかどうかの視点からではなく、大量の種苗生産が可能であるかよって対象種を決める事態を招いている。その結果、地域によってはクロアワビと北方系のエゾアワビとが混在する漁場が生じている(ZHAO *et al.* 1993)。他方、再生産機構を配慮した資源管理が行えないとすると、資源の構成群は一代再捕群から成り、放流事業により永久的に漁業者に負担を強いることを意味している。

アワビ類の産卵期に関しては、浅海増殖事業を展開するに当たり事前調査の調査項目中に産卵期を示す必要があるため、従来から多くの情報が集積されている。この結果、対象水域におけるアワビ類の産卵期がすでに解明されていると判断してしまうことが多い。しかし、従来の猪野・原田(1961)の成熟度係数による解析を主とすると、田中ら(1980)が、有効性と限界を示したように産卵期の概括的な傾向が判明するに止まることから、浅海的环境条件下で年級群の動態に繋がる定量的な情報を伴わせる必要がある。この視点による成熟と再生産過程の研究事例では、BOOLOOTIAN *et al.* (1962)、WEBBER and GIESE (1969)以来のアワビ類の生殖巣を組織学的に究明する流れがあり、年度や環境条件による成熟度の変動傾向を解析した HAYASHI (1980)の *Haliotis tuberculata* の事例等に手法の可能性が示されている。分布域の異なる種類の種苗を移植する場合には対象種の生理・生態学的な特質と環境との適応との関係を検討する必要に迫られるが、アワビ類の繁殖生理学的な知見に関しては的を得た研究に乏しい。産卵期の判定は岩礁域の新規加入群との関係に関連させて論じる必要があることから、資源管理の本質に関わる最も解明を急がれる課題となっている。

最近、主にクロアワビ種苗の生産工程で筋萎縮症等に起因する大量斃死が生じることが問題となっている(神奈川県他 1994)。現状ではその疾病の究明や対策が遅れているために、寒冷海域系のエゾアワビを母貝とした代替種苗を放流する傾向が見られる。この問題はクロアワビの種苗の飼育時に生じる筋萎縮症候群に限って生じた問題のように見えるが、VANBLARICOM *et al.* (1993)が岩礁海岸でのアワビ類の大量斃死現象を指摘していることや、STEINBECK *et al.* (1992)が示したように、環境水温が短期的に激しく変動する水域では病変を含めた異常な生理的失調を招くことがある。これらのことは日本沿岸各地に生じている環境変動や環境悪化に伴う磯根資源の変調に関連する問題として捕らえる必

要がある。

本研究の目的はアワビ類の岩礁域における成熟過程を推定する手がかりを得るために各種類を飼育し、種としての特性を成熟の季節的な変遷様式から検討することにある。

材料と方法

1 材料および飼育条件

飼育実験に供した4種の種苗の履歴は、クロアワビ種苗が千葉県水産試験場(安房郡千倉町)で1989年11月に種苗生産されたもの、エゾアワビ種苗が福島県栽培漁業センター(双葉郡大熊町)において1989年9月に生産されたものであり、メガイアワビとマダカアワビの各種苗は1989年11月に千葉県館山市坂田の東京水産大学坂田実験実習場で生産されたものである。それらの種苗を坂田実験実習場で3年間育成し、1992年秋季に生物学的最小形に達したことを確認した上で実験に供した。供試個体には、1993年4月から標識をつけて個体識別を施し、月1~2回の観察を開始した。実験に供した各種の平均殻長および飼育個体数は、表1に示したとおりである。飼育水槽として容量0.8トンのFRP方形水槽を2槽使用した。飼育水には濾過海水を用い、流量を毎分20ℓに調節した。各水槽中に60×60×35(D)cmの角形プラスチックネット籠を2籠ずつ垂下し、供試材料を種別に収容した。シェルターとして建築資材のプラスチック製雨どいを30cm長に切断して使用した。餌料には週2回の間隔で褐藻類(アラメ、ヒジキ、ワカメ)を主とし、紅藻類(オバクサ、イボツノマタ)を適宜加えて、餌料の栄養価の偏重が生じないように努めた。投餌の際には各藻類を細断してシェルターの中に挿入し、各種固有の索餌習性の影響が少なくなることおよび個体間の摂餌の機会が多くなるように留意した。投餌量は次の投餌までに十分な残餌があることを目安とした。水温測定は毎日午前10時に行った。

表1 実験期間中のアワビ類4種の殻長および個体数

	May 23th, 1993			Mar. 1st, 1994		
	No.	Ave.(mm)	S.D.	No.	Ave.(mm)	S.D.
<i>Haliotis discus</i>	125	46.9	7.61	96	52.6	5.29
<i>H. discus hannai</i>	114	47.1	5.54	77	53.4	6.51
<i>H. madaka</i>	119	49.8	10.80	100	55.8	8.91
<i>H. gigantea</i>	109	50.7	2.69	108	60.9	4.98

2 観察方法

アワビ類の生殖細胞は産卵期に肝臓臓上を円筒状に覆う形で発達する。生産巣の色彩によって雌雄の判別が可能で、雌は緑色、雄は黄白色を呈し、その被覆段階は外部から明確に判定できる。被覆段階が成熟の指標として有効かどうかを判定するために、クロアワビで生産巣の被覆過程と卵細胞の卵径分布の変遷を調べ、成熟期の判定方法の有効性を求めた。次に、各種類の飼育群について肝臓臓上

の生殖巣の季節的な消長を詳細に観察することによって判定した。

(1) 生殖細胞の被覆段階と成熟の関係

卵径分布はクロアワビの中から対照個体を選出し、別水槽に同条件で飼育した。卵細胞の肝臓臓状の被覆段階に対応させて、定期的に5個体を標本として10%海水ホルマリン溶液に固定した後、各個体の被覆部中央付近の生殖巣片を摘出し、顕微鏡下で無作為に攪拌後、スライドガラス上の卵細胞を1個体当たり100個ずつ、合計500個を無作為に選出して、その長径部分を計測して、頻度分布を求めた。

(2) 生殖巣の被覆段階と成熟過程の関係

季節的な消長を観察するために、月に1度、被度が急速に進む時期には月に2度の回数で観察した。計測項目としては殻長、総体重、性別、生殖巣熟度段階、筋萎縮的症狀の有無を個体別に調べた。なお、筋萎縮的症狀を示す個体は夏季に肉質部および肝臓臓部の痩せ方が著しくなるため成熟は進まないことから成熟段階の計数には加えなかった。

結 果

1 飼育水温の季節変化

実験開始前の中間育成期(1992年)の水温および実験開始年(1993・1994年)の水温変動を旬別に平均値と標準偏差で示した(図1)。1993年の館山市坂田地先の水温は4月上旬に16℃を越えて上昇し、6月中旬から20℃台に、8月下旬から9月上旬には25℃に達する。10月下旬から11月上旬にかけて20℃を下まわるようになるが、12月下旬までは15℃以上を持続する。1994年2月中旬に最低水温の13℃前後となった。

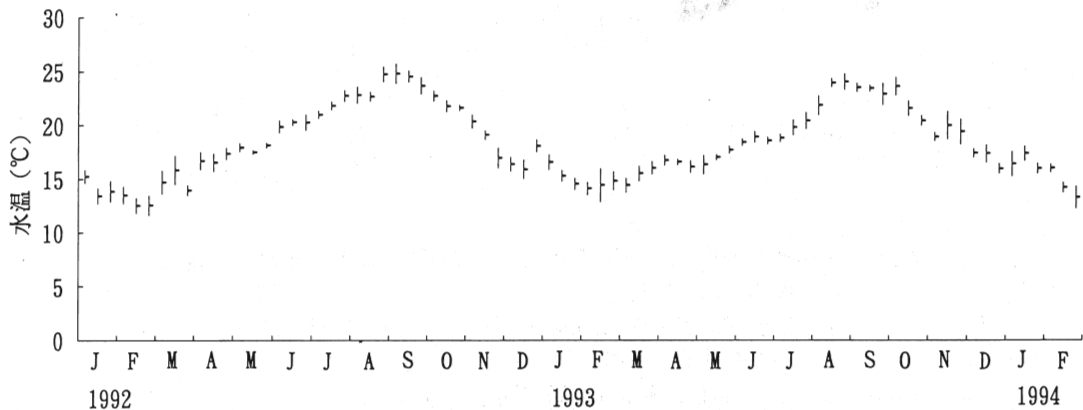


図1 千葉県館山市坂田の東京水産大学実験実習場における飼育水温の変動。
(縦線：標準偏差，中央線：平均値)

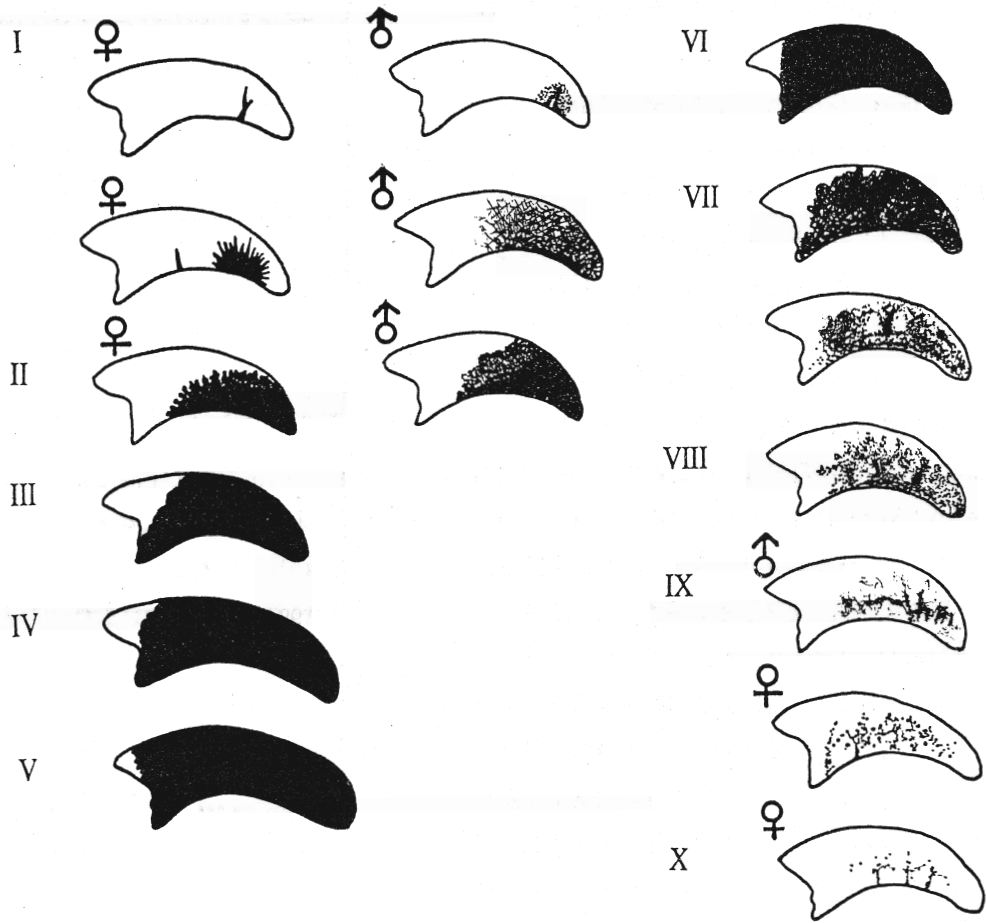


図2 生殖巣の成熟過程（肝臓上の生殖細胞の被度の変化）の変遷.

0：生殖細胞が出現しない段階,

I：生殖細胞が中央部内側の一部分に出現し始める段階,

II-III：生殖巣の被覆範囲が拡大する段階,

IV-V：生殖巣が肥大する段階,

VI-VIII：生殖細胞の放出後の吸収段階,

IX-X：生殖細胞の吸収終了の段階.

2 肝臓上の生殖巣被度の変化

生殖巣は貝殻内の軟体部分の基部の肝臓上にあり、前述したように産卵期に肝臓表面を円筒状に被覆し発達する。このような変遷を模式化することにより産卵期間中の雌雄の判別と生殖細胞の消長が観察でき、被覆段階により未成熟から成熟、放出履歴および吸収の段階等を類型化することができる。この生殖細胞の出現、拡大、放出および消失の過程を0からXの段階に区分した(図2)。

0段階では生殖細胞が出現していない。I段階では夏季から秋期にかけて肝臓中央から先端部の内側付近に出現する。II段階では部分的に被覆始めた段階であり、産卵盛期が近づくと生殖巣が肝臓の全面を覆い、生殖細胞の成熟に伴い生殖巣は肥大していく。III段階では肝臓上全面をほぼ被覆した段階である。IV、V段階では全面的に生殖巣は肥大傾向にあり完熟期と判断できる。VI段階では卵や精子が放出されたために組織上に濃淡が生じ、生殖巣の組織に弛緩が生じ、色彩も鮮やかさを失う段階である。産卵期以後は生殖細胞が再吸収される過程となる。VII、VIII段階ではさらに生殖細胞が吸収されていく過程にある。IX段階では生殖細胞の吸収が最終段階に入る。しかし、色彩的には雌雄の判別がまだ可能である。X段階では生殖巣の一部に生殖細胞が確認できるが、組織内にはほとんど認められない状態となる。

3 生殖細胞の出現段階と卵径組成

クロアワビについて卵細胞の被覆段階と発達過程の消長を調べた(図3)。夏季から秋季にかけてクロアワビの卵径の発達過程は卵細胞の被覆する過程と同調的であり、肝臓上を全体に被覆しない段階(I・II)では成熟卵は生じない。生殖巣が肝臓上を全て覆う段階(III)および肥大し始める段階(IV)では卵径175~225 μm の成熟卵が充満している。産卵期を過ぎると生殖巣組織の吸収が始まる。肥大していた生殖巣がもとの肝臓の大きさに戻っていく段階(VI)では成熟卵は急速に少なくなり、下の肝臓組織が色彩から判別できるようになる。生殖細胞が部分的に残る段階となり、(IX)になると生殖細胞は肝臓への吸収が一層進み、卵原細胞が生じている状態である。

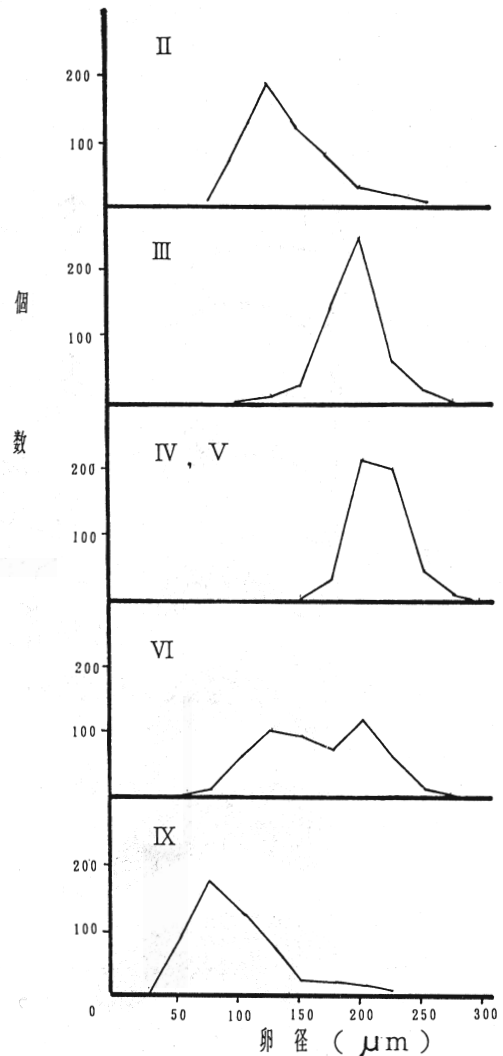


図3 クロアワビの生殖巣の成熟段階(肝臓上の生殖巣の被度の変化)と卵径組成。

4 成熟段階の周年変化

成熟過程の変遷は図2から成熟段階を個別に観察し、種類別、月別の頻度分布によって求めた(図4-1, 2, 3, 4)

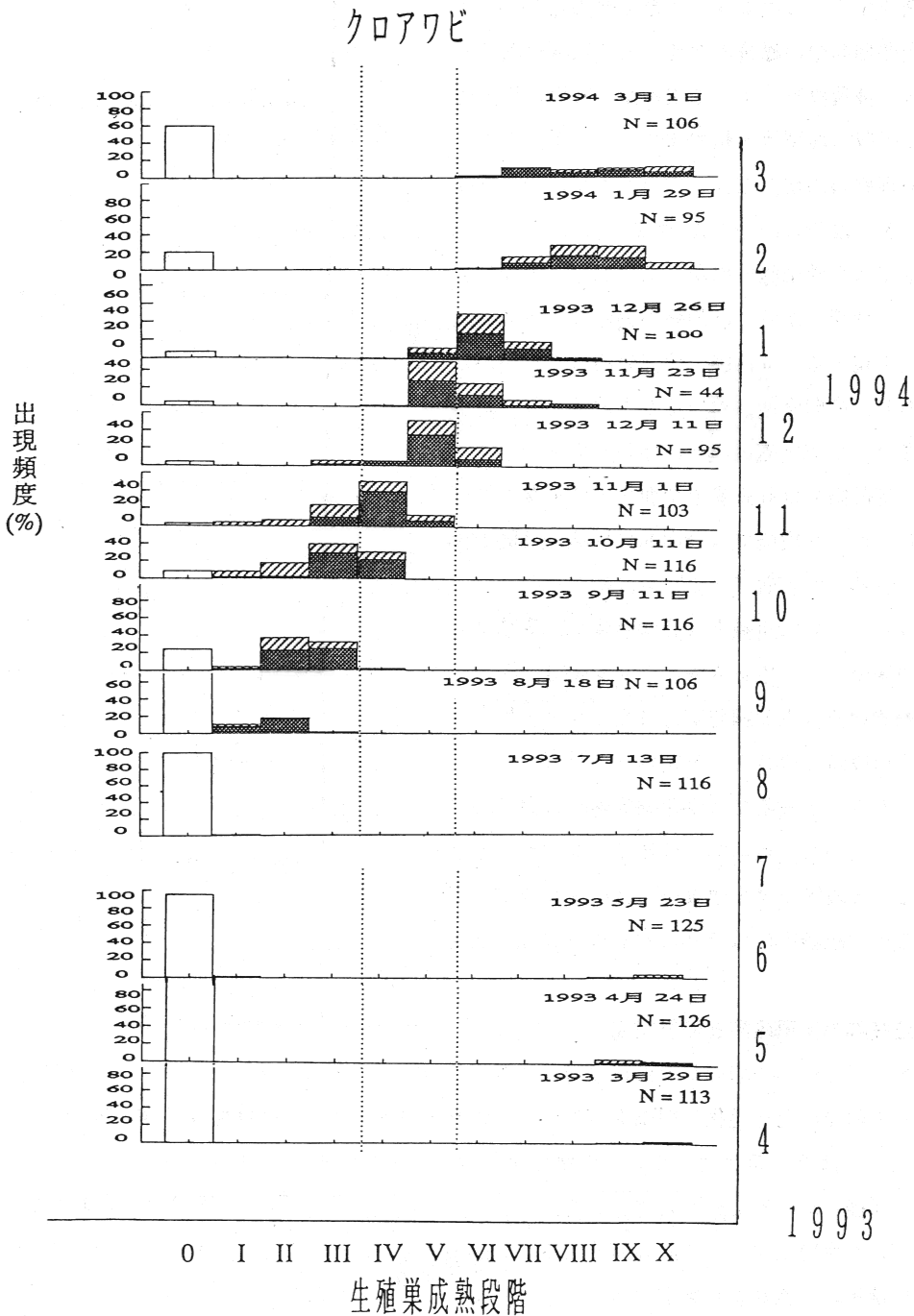


図4-1 クロアワビ *Haliotis discus* の成熟過程の季節的消長。
(白棒枠：非成熟個体, 黒棒枠：雄個体, 斜線棒枠：雌個体)

エゾアワビ

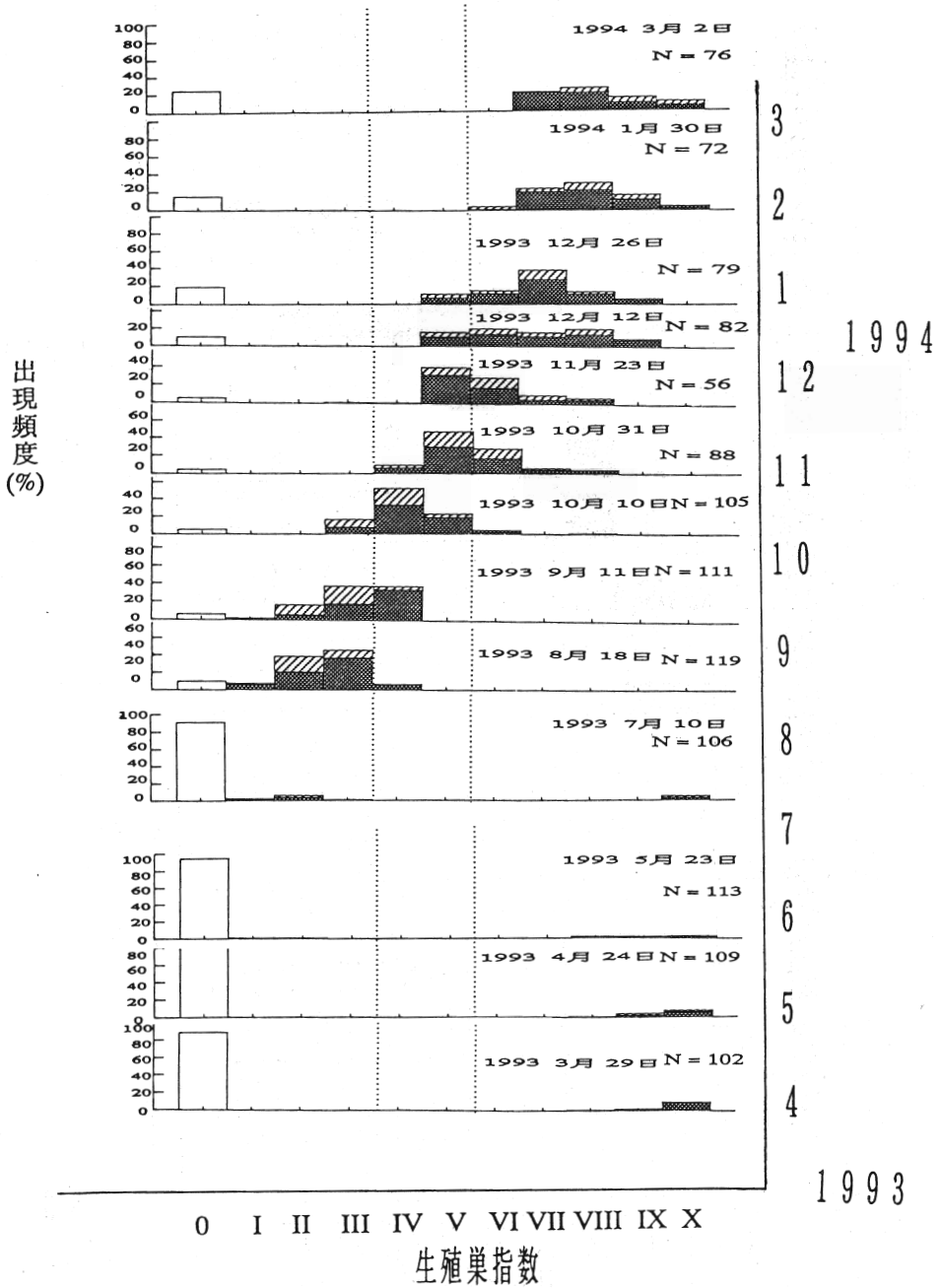


図4-2 エゾアワビ *Haliotis discus hannai* の成熟過程の季節的消長.
 (白棒枠：非成熟個体, 黒棒枠：雄個体, 斜線棒枠：雌個体)

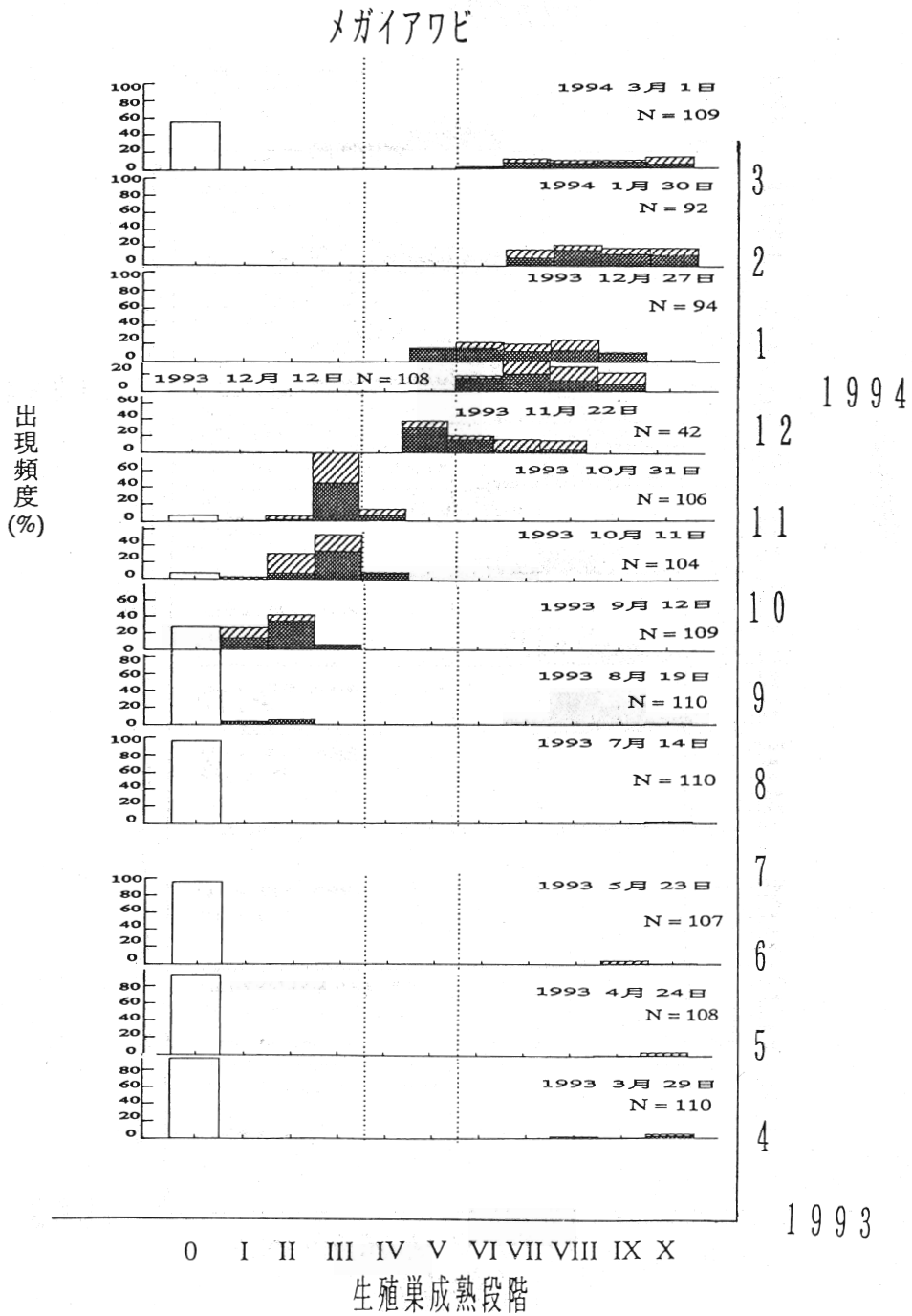


図4-3 メガイアワビ *Haliotis gigantea* の成熟過程の季節的消長。
 (白棒枠：非成熟個体，黒棒枠：雄個体，斜線棒枠：雌個体)

マダカアワビ

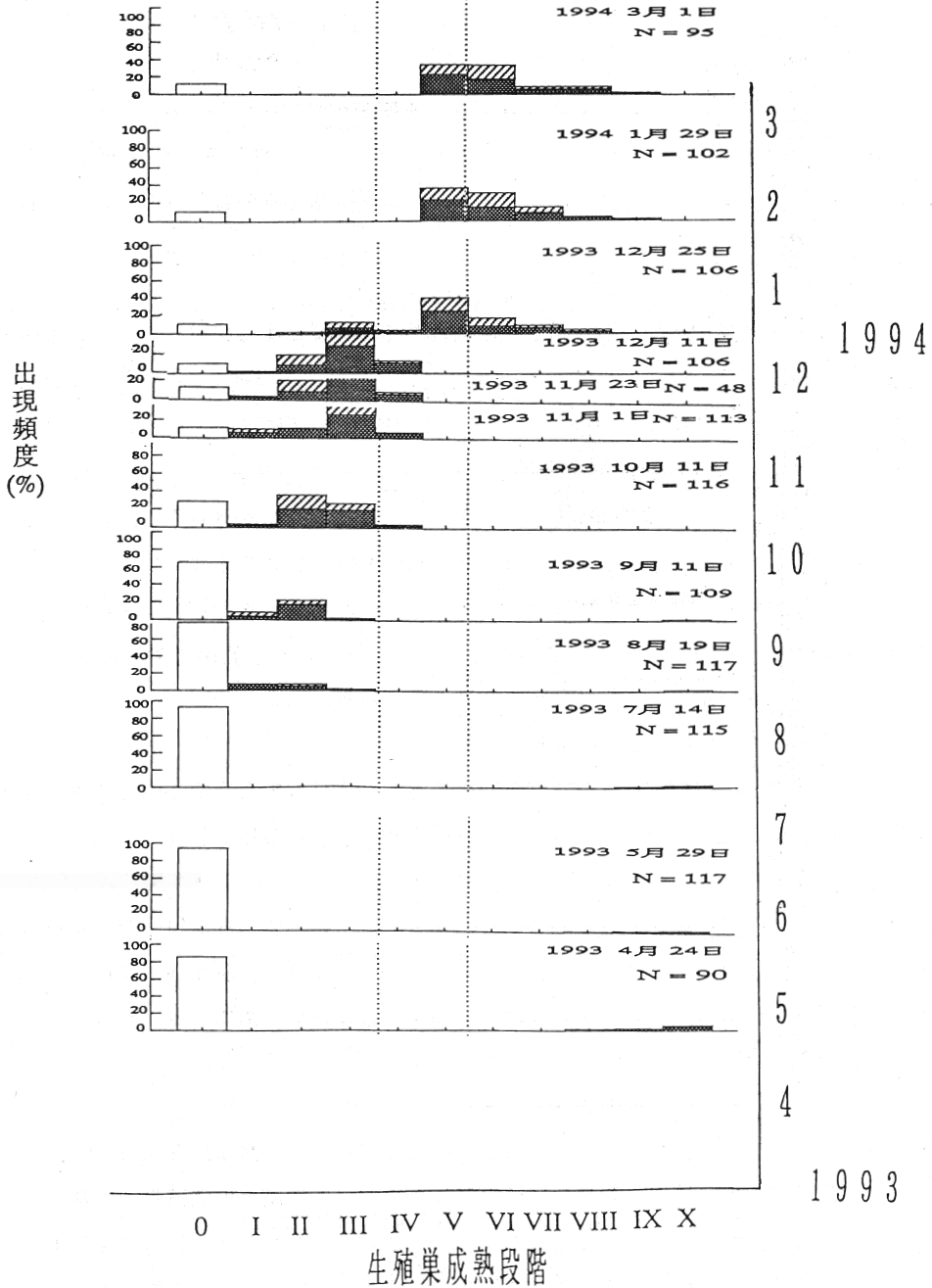


図4-4 マダカアワビ *Haliotis madaka* の成熟過程の季節的消長。
 (白棒枠：非成熟個体，黒棒枠：雄個体，斜線棒枠：雌個体)

(1) クロアワビの生殖細胞の季節的消長 (図4-1)

クロアワビの生殖細胞が肝臓に出現し始めた時期は7月中旬からであり8月中旬には生殖細胞の保有個体が27.4%を占め、9月中旬には74.1%に増加する。それらは10月中旬には92.2%、10月下旬には97.1%になり、そのうち完熟段階を迎えた個体は13.0%である。11月下旬には93.3%が成熟過程にあり、そのうち83.3%が完熟段階に達している。12月中旬には飼育個体の95.8%が成熟し、そのうちの完熟段階の個体が83.2%、生殖細胞を放出したと見られる個体が12.6%となる。12月下旬には95.7%が成熟過程にあり、完熟段階の個体が13.8%、放出個体が79.8%となる。この推移から産卵盛期は11月上旬から11月下旬に亘るものと判断できる。11月下旬には生殖細胞が観察できる個体は78.5%に低下し、そのうちの98.9%が放出個体となる。以後、徐々に卵細胞等の組織は吸収過程に入り、冬季以降から春季の間に再成熟する個体は出現しなかった。

(2) エゾアワビの生殖細胞の季節的消長 (図4-2)

エゾアワビでは、7月上旬に生殖細胞が確認されるようになり、成熟過程に入ったものが14.2%、前年の生殖細胞を有している個体が4.7%である。8月中旬には成熟が進み、89.9%が成熟過程にあり、そのうち7.5%が完熟段階に達している。9月中旬には93.7%が成熟過程にあり50.0%が完熟段階に達した。10月上旬には93.3%の個体が成熟過程にあり、77.6%が完熟段階、5.1%の放出したと見られる個体が出現した。11月下旬には96.6%が成熟過程にあり、58.8%が完熟段階、41.2%が放出段階となる。エゾアワビの産卵盛期は10月上旬から10月下旬にあると判断できる。11月下旬までこの傾向は進み、47.2%が完熟段階、52.8%が放出段階となる。この傾向は12月中旬では完熟段階20.5%、放出段階79.5%となり、産卵期を終えているとみられる。12月下旬から放出後吸収段階にある個体が87.5%となり、以後再成熟を行う個体は出現しなかった。

(3) メガイアワビの生殖細胞の季節的消長 (図4-3)

メガイアワビは7月には生殖細胞を持つ個体が出現せず、8月の中旬に至る飼育個体の10.9%に生殖細胞が形成されていることが判る。9月中旬には成熟過程にある個体が急増し、73.4%となる。10月中旬には93.3%となり、そのうち完熟段階の個体が9.3%を占める。10月下旬では成熟過程にあるものが99.1%、そのうち完熟段階にあるものが13.3%である。さらに11月下旬に完熟段階にあるものが38.1%、放出後の吸収過程にあるものが61.9%となる。この経過から産卵盛期は11月上旬から11月下旬にあると判断した。12月下旬には完熟段階が17.9%、吸収過程の個体が82.1%となり、1月には成熟過程の個体はなく、吸収過程が83.7%となる。

(4) マダカアワビの生殖細胞の季節的消長 (図4-4)

マダカアワビでは7月中旬の観察の結果、前年度の生殖細胞を持つ個体が全体の5.2%を占めたが、新規のものは観察できなかった。8月中旬には飼育貝の17.9%に新規の生殖細胞が成熟し始めていた。9月中旬ではその割合が34.9%に達し、10月中旬では70.7%の高率となり、急速に成熟する過程が認められた。しかしそれ以降の成熟は比較的ゆっくりとしており、11月上旬で成熟過程のものが87.6% (そのうち完熟段階が9.1%)、12月上旬で89.6% (そのうち完熟段階が15.8%)と推移する。12月下旬では成熟過程にあるものが15.8%、完熟段階が47.4%、放出段階が36.8%となる。この経緯から産卵

盛期は12月中旬から下旬にかけてと思われる。1月下旬では成熟過程が0%，完熟段階が40.7%，放出段階が59.3%である。3月上旬の観察では1月の成熟傾向とはほぼ変わらず，完熟段階40.5%，放出段階59.5%である。

考 察

アワビ類の分布に関しては「水産調査予察調査」(明治22-24年)(1892)，田子(1931)によるとクロアワビ・マダカアワビ・メガイアワビは，現在の分布域より北方に分布していたことを記述している。エゾアワビとクロアワビに関しては，猪野(1952)はエゾアワビをクロの亜種として位置づけているが，暖海域においても形質上エゾアワビと見られる水域があることを報告をしている。FUJINO *et al.* (1980) や(社)日本水産資源保護協会(1989)ではアイソザイムによる集団解析を行って，一応の遺伝学的な区分を行っているが，アワビ類では地方品種に関する分析を含めた総合的な検討が必要である。このことは，各種に対する分類学的な関心とは別に，種の行動習性等の生態的な特性が異なること(猪野1952；山川1992)に視点を置く必要がある。

4種の中でクロアワビを用いて生殖巣の被覆段階と卵細胞の発達過程と消長を調べた結果から，生殖巣の雌雄の識別が可能となる時期では卵細胞が発育過程に入り，肝臓上の生殖巣の被覆が最大となるときには成熟卵が充満していること，生殖巣の外観が放卵後の様相を示すものは成熟細胞においても吸収過程にあることが明らかとなった。特に，被覆段階のIV，Vに対して生殖巣内の卵径は加藤・佐藤(1973)が示したように卵径200 μm 以上と良い相関を示すことから，連続的に成熟を観察する方法として有効であると考えられる。

本研究で使用した個体の殻長は，種苗生産後，高密度で飼育しなければならないために，既存の天然域での生物学的最小形以上の殻長で実験することができなかった。PAUL and PAUL (1980)がアワビ類が成熟するためには適切な水温と貝殻の必要最低限の成長が保たれる温度環境に置かれなければならないと述べているが，クロアワビの生殖巣の出現は飼育条件下では種苗生産後2年のより大型個体の方から始まるため，* 本研究では3年目以降の個体を使用した。ゆえに成熟過程を見ることにサイズ的な問題はないと思われる。実験期間中を通じて未成熟個体が出現するのは殻長が小型であるためではなく，成長サイズに関係なく不成熟個体が出現するためである。

1 生殖巣の熟度段階

各種について飼育個体の全体の成熟傾向が同調的に推移していく様子が判明した。1993年の各種の産卵盛期はエゾアワビが10月中旬から11月下旬，クロアワビが11月下旬から12月下旬にかけて，メガイアワビが11月中旬から12月上旬，マダカアワビでは12月下旬以降にあったと見積もることができる。産卵盛期では，種内でも各個体の生理的な差異により卵や精子の放出のタイミングが微妙に異なることや完熟期間内に産卵が多回に行われていると見られるが，環境条件と生殖細胞の成熟の同調性に関しては更に知見が必要である。

人工的な刺激により生殖細胞が放出される時期は，完熟期から吸収過程に入るまでの期間が確率的

* 山川 未発表。

に高かった。この期間中では環境の変化や生理的な活性に応じて多回産卵を行うと推定されるが、秋季から初冬にかけて生殖巣は吸収過程になる。このため、春季から夏季にかけて成熟した個体は観察できなかった。猪野・原田(1961)は茨城県のアワビで成熟度係数の年周期から秋期の産卵盛期の他に4月にも成熟が見られることを述べている。田中ら(1980)もクロアワビの千葉県外房沿岸における主産卵期が7から12月に及ぶとしている。生殖巣内で吸収過程にある性状を考慮しないとこの様な解釈が生じることになる。地域の環境と種の特性ととの係わりについては、環境条件を正確にした事例のものに的確な判断が必要となる。

2 産卵盛期にいたる積算水温

菊池・浮(1973, 1974, 1975)がエゾアワビ、クロアワビおよびマダカアワビについて積算温度を求めており、エゾアワビでは一日あたりの飼育水温値から性成熟可能水温限界値 7.6°C を減じて成熟有効積算温度を算出している。なお、クロアワビでは 5.3°C をその限界値としていることや、マダカアワビでは生殖巣指数の増加速度と飼育水温との関係に相関性がないため積算水温を求めることができないとしていることなどは再検討してみる内容があるように思われる。

本研究ではこの積算水温の概念と異なるが、菊池・浮の値と比較するために、全飼育個体の半数に生殖細胞が確認された期日を成熟開始時期とし、産卵盛期は性成熟段階の平均値が最大となった期日から生殖細胞を放出段階の期日間の水温を乗じて、概算の産卵期までの積算水温を算出した(ただし、この観察では産卵盛期に達した時点での各種の積算水温から逆算して、エゾアワビの成熟に関する生物学的零度を減じた日当たりの成熟有効積算温度を算出した)。従来知見では、エゾアワビが $1500/^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ 、クロアワビでは $3500/^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ であるのに対して、当観察ではエゾアワビが約 $900-1400/^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ 、クロアワビが約 $1700-1900/^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ 、マダカアワビが約 $1600-1700/^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ 、メガイアワビが約 $1100-1400/^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ の値を得た。この値には組織内で成熟が始まり、生殖細胞が外観的に識別できる間の時間を含んでいないことから、本来よりも少ない積算値となる。なお、それぞれの生殖巣指数が最大となる範囲では各種ともUV海水の産卵刺激に反応して卵・精子を放出し、受精卵は正常な発生を示した。

放卵したエゾアワビの積算水温は暖水域の環境下でもクロアワビと比較し、はるかに短い積算水温を示している。仮に水温の上昇期が成熟の契機となるとすると、エゾアワビは寒冷水域の夏期の水温上昇期に急成熟する資質を受け継ぐらしく、クロアワビの成熟期に重複することなく、生殖細胞を放出する傾向があることになる。ただし、エゾアワビが経年後、水温等の環境条件に適応し、クロアワビの産卵期と重複してくる可能性については今後も課題として残る。クロアワビの積算水温は菊池・浮(1974)は $3500/^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ としているが、本観察の生殖細胞の放出にいたる積算温度はかなり少なく計算されたことになる。マダカアワビでは、菊池・浮(1975)はある水温以上の範囲では水温と性成熟との間に相関性がないと見ているが、本研究ではマダカアワビの性成熟は明らかに夏季から開始し、他の種と比較して成熟までに長時間を要して12月後半に至って成熟することが判明した。メガイアワビではクロアワビよりも遅れて成熟が始まりながら、その積算水温値はエゾアワビに似た急速な成熟を示す点に種の特がある。クロアワビとメガイアワビとでは生殖細胞の放出時期が近接しているとみ

られるが、交雑を生じさせない種独自の産卵特性があると見られる。

本研究期間中の各個体の生残率は表1で示したように、クロアワビが76.8%、エゾアワビが67.5%、マダカアワビが84.0%、メガイアワビが85.2%となり、エゾアワビの減耗が著しかった。このように高水温環境の下でクロアワビに限らず、エゾアワビにも致死的な変調が生ずることを示唆していることから、成熟過程に生じる生理学的な障害やストレスとなる条件を検討する必要がある。

産卵盛期中の放卵・放精条件については、クロアワビで猪野(1952)、田中ら(1980)は海域の水温が20℃以下に推移した時を一要因としてあげている。当研究では、概略のところ、種別の放出時期の水温はエゾアワビが19-21℃、クロアワビが18-20℃、メガイアワビが18-20℃、マダカアワビが16-18℃付近にあると見られる。なお、生殖細胞を放出した後、吸収過程に移った個体では成熟有効積算温度に達しても春季に再び成熟する個体は出現しなかった。飼育で得た情報としては、茨城県栽培センター(那珂湊市)のエゾアワビの種苗生産用の母貝に、周年に亘り生殖巣が観察できること、* 千葉県水産試験場(安房郡千倉町)のクロアワビの種苗生産では希に春季に採苗した事例があること、** 静岡県栽培センター(沼津市)のクロアワビの採苗は、秋期の産卵期以後に加温飼育を施し、種苗生産を行っていること等から、実験的に秋季以外でも受精卵を得ることは可能である。しかし、自然海域で成熟と生殖細胞の放出がどの様な条件の時に行われているのかについては、環境条件との関係を丁寧に対応させて考えることが大切である。この課題は全国各地で解明される必要があり、アワビ資源の再生産過程を組み込んだ資源管理の管理事例を作出していきたいものである。

文 献

- BOOLOOTIAN, R. A., FARMANFARMAIAN, A., and GIESE, A. C. (1962) On the reproductive cycle and breeding habits of two western species of *Haliotis*. *Biol. Bull.*, **122**, 183-193.
- FUJINO, K., SASAKI, K., and WILKINS, N. P. (1980) Genetic studies on the Pacific abalone—III. Differences in electrophoretic patterns between *Haliotis discus* Reeve and *H. discus hannai* INO. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **44**, 767-770.
- 猪野 岐 (1952) 邦産アワビ属の増殖に関する生物学的研究. 東海水研報告, (5), 1-102.
- 猪野 岐・原田和民 (1961) 茨城県に於けるアワビ産卵期. 東海水研報告, (31), 275-281.
- HAYASHI, I. (1980) Structure and growth of a shore population of ormer, *Haliotis tuberculata*.—I. *Mar. Biol. Ass. U.K.*, **60**, 431-437.
- 神奈川県・三重県・京都府・島根県・山口県・福岡県 (1994) 平成5年度地域特産種量産放流技術開発事業報告書 (アワビ類種苗大量斃死要因調査), 1-83.
- 加藤淳一・佐藤善男 (1973) 秋田県戸賀湾に於けるアワビ (クロ) の生殖巣の成熟について. 水産増殖, **21**, 85-91.
- 菊地省吾・浮 永久 (1974) アワビ属の採卵技術に関する研究. 第1報エゾアワビ *Haliotis discus*
-
- * 児玉正碩 (茨城県栽培漁業センター所長) 私信.
- ** 佐藤 新 (元千葉県水産試験場長) 私信.

- hannai* INO の性成熟と温度との関係. 東北水研報告, (33), 69-78.
- 菊地省吾・浮 永久 (1974) アワビ属の採卵技術に関する研究. 第5報クロアワビ *Haliotis discus* REEVE の性成熟と温度との関係. 東北水研報告, (34), 77-85.
- 菊地省吾・浮 永久 (1975) アワビ属の採卵技術に関する研究, 第6報 マダカアワビ *Haliotis gigantea* GMELIN の性成熟と温度との関係. 東北水研報告, (35), 85-90.
- 農商務省水産局 (1892) 水産調査予察報告, 3 (1), 1-315
- 日本水産資源保護協会 (1989) アイソザイムによる魚介類の集団解析 (昭和61-63年度海洋生物集団の識別等に関する先導的評価手法の開発事業報告書), 1-555.
- PAUL, A. J. and PAUL, J. M. (1980) Temperature and growth of maturing *Haliotis kamtschatkana* JONAS. *Veliger*, 23, 321-324.
- STEINBECK, J. R. GROFF, J. M., FRIEDMAN, C. S., MCDOWELL, T. and HEDRICK, R. P. (1992) Investigations into a mortality among populations of the California black abalone, *Haliotis cracherodii*, on the central coast of California, USA. In *Abalone of the world: Biology, Fisheries and Culture*. eds. SHEPHERD, S. A. *et al.*, Blackwell Scientific Publications Ltd, London, 203-213.
- 田子勝弥 (1931) 日本産鮑属 Genus *Haliotis* の分布について. 動雑, 43, 352-361.
- 田中邦三・石田 修・坂本 仁・田中種雄 (1980) 房総半島沿岸のクロアワビの産卵期ベントス研連誌, 19/20, 51-58.
- VANBLARICOM, G. R., RUEDIGER, J. L., FRIEDMAN, C. S., WOODARD, D. D. and HEDRICK, R. P. (1993) Discovery of withering syndrome among black abalone *Haliotis cracheroidii* LEACH, 1814 at San Nicolas Island, California. *Shellfish Res.*, 12, 185-188.
- 山川 紘 (1992) アワビ類放流種苗の初期減耗原因解明調査報告書. 日本栽培漁業協会研究資料, (48), 1-58.
- WEBBER, H. H. and GIESE, A. C. (1969) Reproductive cycle and gametogenesis in the black abalone *Haliotis cracheroidii*. *Mar. Biol.*, 4, 152-159.
- ZHAO, B., TANAKA E., YAMADA, J., and HIRAYAMA, N. (1993) Stock assessment of abalone in Kisakata, Akita Prefecture. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59, 1823-1830.