

「原著」

深海底生生物群集の生態的特徴 — 高い多様性をめぐって —

佐藤友美

はじめに

ここ20年以前、深海は生物の貧弱な荒涼とした海域と考えられていた。しかし近年、4,000 mを超す深海の物理・化学的環境や生物に関する知見が増えると共に、深海底生生物に対する認識も大きく変化している。深海域の研究はまだ始まったばかりであり、特に、深海生物種に関する生態的研究はほとんどなされていないが、従来の認識からは想像されえなかった海の底の多様な世界が判明しつつある。

深海底生生物群集は、海洋における栄養物質循環の最終介在体として、その重要性が指摘されており、貴重水産資源・バイオテクノロジー分野での未知資源としての有用性も注目されている。今後、深海底生生物への関心が益々高まると予想される中、これまでの報告で明らかになっている深海底生生物群集の生態的特徴をまとめ、貧弱とされていた底生生物群集（主にマクロ・メイオベントス）が高い多様性を持つことについての様々な仮説を紹介する。

深海域の環境特性

深海域は生物の生息環境としては特殊な環境と考えられ、深海生物の生態的特徴に深く関わっている。深海域の物理・化学的環境特性としては、光が届かない、高水圧、低水温、流れが小さい、堆積速度が遅い、軟泥質、上層からの栄養源供給量が少なく貧栄養、貧酸素等が挙げられ、季節的変動がなく、長期にわたって大きな攪乱のない安定した環境という特性を持っている。この特性は深度の深まりと共に顕著となるが、大陸からの傾斜域では、海底地形・流れ・堆積速度・底質等の環境勾配が大きく、上層からの栄養源供給量に二次的なピークがあることが明らかになっている。

底生生物群集の生態的特徴

1. 摂餌様式

深海底生生物の摂食機能群としては、大きく堆積物食者 (Deposit feeder)、懸濁物食者 (Suspension feeder) 及び肉食者 (Carnivore) の3機能群が挙げられている。アメリカ DOME S 海域の調査では、マクロベントスの優占的な出現生

物群である多毛類を摂餌機能群別に区分し、その結果、多毛類については約90%、全出現マクロベントスでは81%が堆積物を餌とする摂餌様式を持ち、残りの生物群が懸濁物食者であることを報告している (Bischoff and Piper 1979)。また、DOME S 海域に近いハワイ沖深海域の調査では、多毛類の約89%が堆積物食者で、残り10%と1%が各々肉食者と懸濁物食者であることを示し (図-1 参照)、全出現マクロベントスの93%が堆積物食者であると報告している (Hessler and Jumars 1974)。

2. 分布様式

空間的な分布様式は、ボックス・コアを用いた調査の発展により徐々に明らかとなり、深海域の底生生物はパッチ状に分布していると考えられている。Jumars

(1976) は、DOME S 海域の調査において、いくつかの分類群にわたる生物種が、100 km程も離れたセンチメートルスケールのパッチ内に分布することを検証した。

底泥での垂直的な分布様式をみると、マクロベントス、メイオベントス共に、底泥深度の浅い部分にほとんどの生物が生息し、マクロベントスでは出現個体数の90%以上が5 cm以浅に出現するという報告がある (Jumars 1978, 図-2 参照)。メイオベントスの出現も4~5 cm以浅の底質に限定されて認められ、個体数・生体量とも約90%が2 cm以浅の底泥に出現する (Snider, Burnett and Hessler 1984, 図-3 参照) という報告もある。

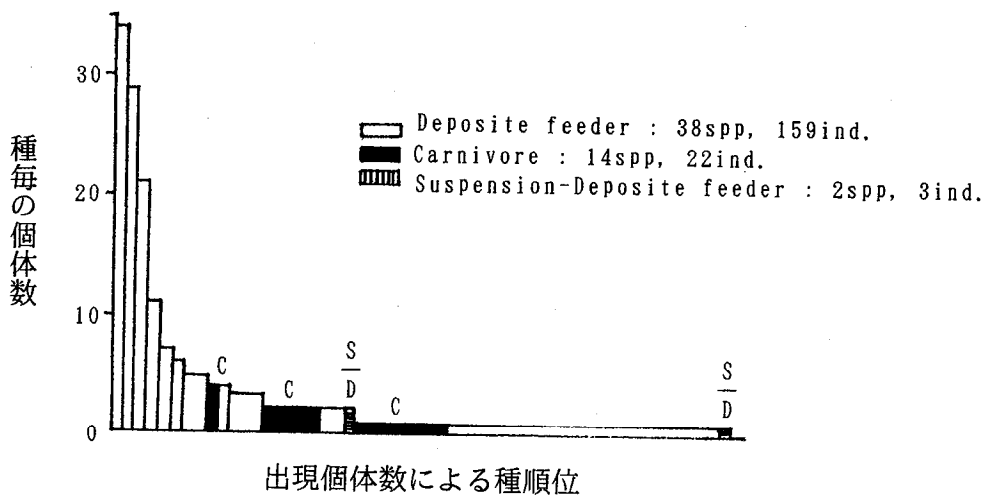


図-1 Histogram of trophic composition of the polychaeta for the total of 12 cores from the CLIMAX II and SEVENTOW cruises. (出典: Hessler & Jumars 1974)

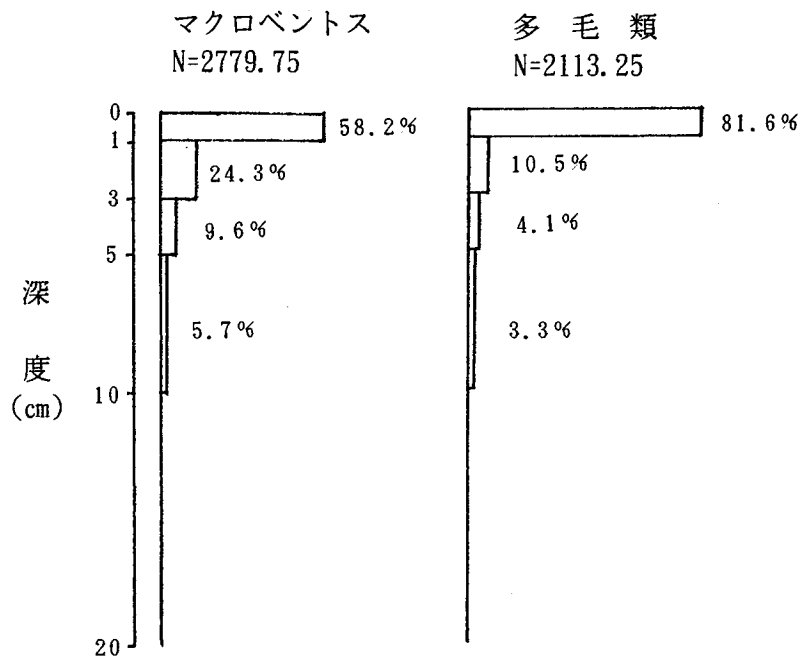


図-2 Depth-frequency distributions of all macrofauna and polychaeta as collected at 1220m in the San Diego Trough during Expedition Quagmire. (出典: Jumars 1978)

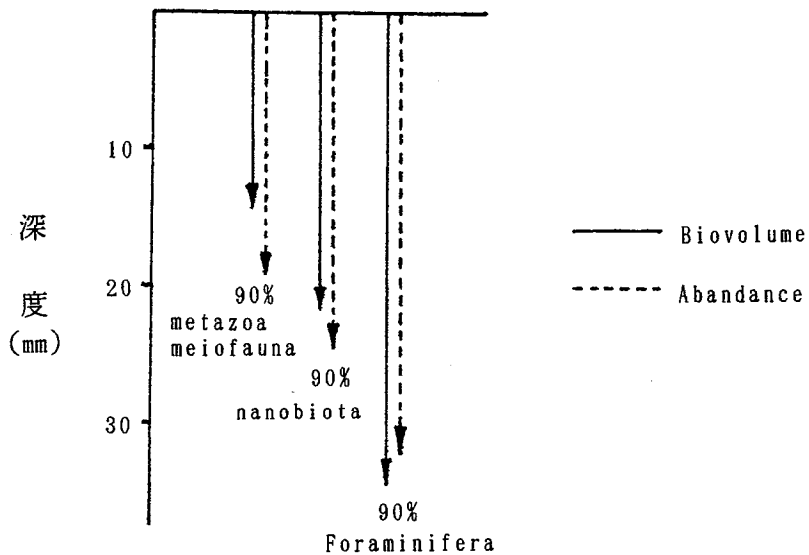


図-3 Infaunal vertical distribution in the central North Pacific. (出典: Snider, Burnett and Hessler 1984)

3. 現存量

現存量 (Standing crop)には、生息密度 (Density)と生体量 (Biomass)の2つの概念が含まれる。生息密度は、深度及び大陸からの距離が増大するにつれ減少することが知られている (Rowe G. T. 1983, 図-4 参照)。DOMES 海域におけるマクロベントスの生息密度は、36~268 個体/m²、平均 8~16 個体/m²と非常に小さな生息密度が報告されている (Bischoff and Piper 1979)。

生体量についても生息密度とほぼ同様な傾向が示され、DOMES 海域での平均生体量は、大型の表在底生生物を加えても 1 g/m²以下と非常に小さい (Bischoff and Piper 1979)。しかし、採集方法の違いや大型底生生物の採集確率によって生体量のデータにはばらつきが大きく、また大陸からの傾斜域 (Continental slope ; 水深 2,000~3,000 m) で

生体量が増加することが知られている (Rowe G. T. 1983)。

この中間深度での二次的ピークは、上層海域からの供給栄養源量の二次的ピークと一致している。

4. 繁殖・生活史

深海底生生物の繁殖・生活史に関する知見はほとんどなく、推定の領域を出ない面が多いが、Grassle and Sanders (1973) は、それまでに分類的研究が進み種の同定と生活史についての知見がある数種のタナイス、等脚類、二枚貝類についての報告をまとめている。その結果として彼らは、個体群の年齢構成で若年齢個体が優占しないこと、成熟個体の割合が多いこと、一腹の子のサイズが小さいことなどから、浅海の群集に比べ深海底生生物の繁殖・成長速度は低く、長い生活史を持っていることを示唆した。

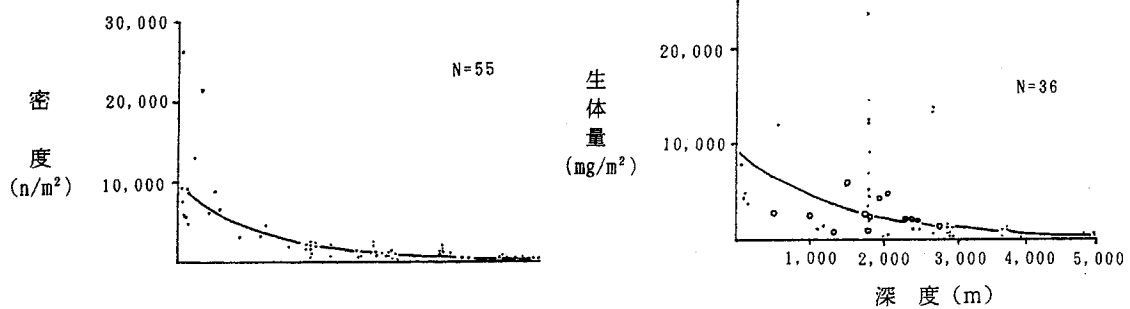


図-4 Upper graph : animal density (number/m²) in the northwestern Atlantic. All values represent the macrofauna fraction. Lower graph : animal biomass (mg/m²) in the northwestern Atlantic. Solid symbols same as above, open circles are biomass estimates for demersal fish of the same region. (出典 : Rowe G. T. 1983)

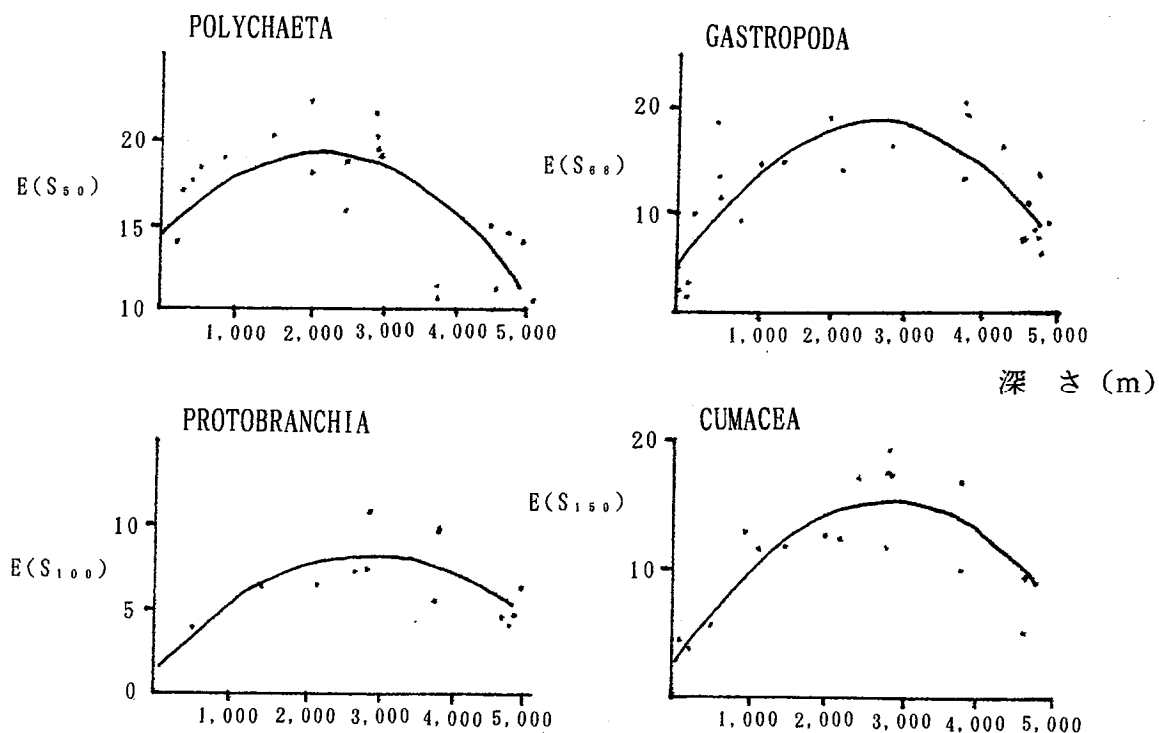


図-5 Pattern of species diversity, using Hurlbert's (1971) expected number of species $E(S_n)$, with depth for four macrofauna taxa in the northwestern Atlantic. (出典: Rowe G. T. 1982)

また、Thorson (1950)や Mullineaux (1988) は、深海生物種では、浮遊生活の幼生期を持つものが少なく、幼生の分散も流れが小さい等の理由で、ほとんど限定されていると報告している。

5. 種多様性

種多様性は群集における種の豊富さ (Richness) と各種個体の均等度 (evenness) を示しているが、深海域では個体数・種数共に貧弱であるという従来の認識に比べて、深海底生生物群集の高い多様性が明らかになっている。DOMES 海域で認識されたマクロベントス 381種のうち、20 m^2 に重複して出現した種は34

%にとどまり、同じボックス・コア内に同種が複数個体出現することはほとんどない。多様性は特に、深海域での中間深度(2,000m~3,000 m)で二次的ピークを示すことが認められている(図-5参照)。多様性を高める要因や中間深度における二次的ピークの説明として、様々な仮説が立てられてきたが、未だ定説は確立されていない。

深海底生生物の多様性に関する諸説

1. THE STABILITY-TIME THEORY

(安定-時間説)

1968年、H. L. Sanders は、それ以

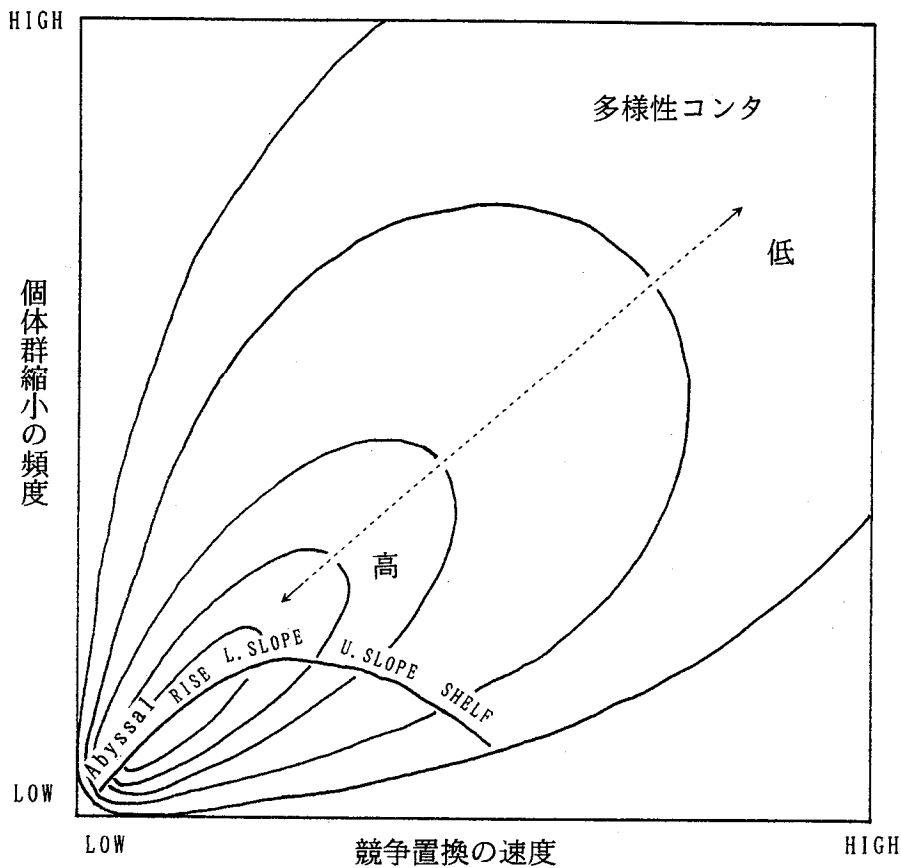


図-6 General predictions of dynamic equilibrium model of species diversity for various combinations of the frequency of population reduction and rate of competitive displacement. Diversity is represented by contour lines with the highest value in the inner ellipsoid at the lower left. (出典: Rowe G.T. 1982)

前の多様性を高める要因・諸説をまとめ、「多様性を高める要因として、地質学的な環境安定の時間が重要である」という安定-時間説 (The Stability-time theory) を提唱した。

彼は1968年の論文の中で、それまでの多様性に関わる要因として考えられてきたものを、次の6つにまとめている。

- ① 群集が形成されてからの時間
(Simpson, 1964: The time-theory)
- ② 空間的に不均一で複雑な物理環境

(Simpson, 1964: The theory of spacial heterogeneity)

- ③ 自然淘汰に影響する物理的環境圧と生物相互作用の競争; 物理的環境圧が小さい環境で生物間の競争が自然淘汰に影響
(Dobzansky, 1950. etc.: The competition theory)
- ④ 餌となる生物種間の競争に影響する捕食圧
(Paine, 1966: The predation hypo-

thesis)

- ⑤ 大量で恒常的な栄養源を供給する安定した気候

(Fisher, 1960. etc.:The theory of climatic stability)

- ⑥ 他の環境条件が等しい場合の高い生産速度

(Connell and Orias, 1964:The productivity theory)

この論文では、深海の生物に限らず、一般的・地球環境レベルで話を進めているが、深海の様に物理的な環境変動が小さな海域では、地質時間での環境の安定性と多様性に正の相関が認められるとした。彼は、多様性を高めるメカニズムを「物理的な環境の予測性が、利用可能な栄養源をめぐる生物相互作用（競争）を招き、各生物種の栄養源への特殊化を許容する。さらに、それに続く環境の安定性は、競合的に形成された生物の多様なニッチを維持し、生物的に調整された群集を発展させる。」と説明し、物理的環境の安定時間が生物の多様性を高め、それを維持する最も重要な要因であるとした。

2. BIOLOGICAL DISTURBANCE (生物攪乱)

競合的ニッチの多様化とそれを維持する物理的環境の安定時間を主張した安定-時間説に対して、Dayton and Hessler (1972) は、Paine によって提唱されていた捕食の影響に注目し、「深海底生生物の高い多様性は、捕食作用による広範な生物的攪乱で維持されている。」とした。彼らは、深海の生物、特に大型で移

動能力の大きな生物では、広範で互いに重なり合った摂餌様式を持つことを示し、これら大型種の攪乱によって餌生物種の競争が緩和され、Sanders (1968)の言うような栄養源をめぐる競合的ニッチの多様化はそれほど起きていないとした。

3. CONTEMPORANEOUS DISEQUILIBRIUM (同時非平衡)

Grassle and Sanders (1973)はDayton and Hessler (1972)に応答し、多くの深海生物種は低い繁殖・成長速度を持ち、低密度で生息していることを指摘し、これらの特性は捕食圧によって多様性を維持している群集の特性ではないと主張した。彼らは、個体群サイズを調整し、多様性を維持する優先的メカニズムが競争であることを再度主張し、ニッチの多様化は、生物的・物理的・時間的相違を加味した多次元要因で考えなくてはならないが、捕食のパラメータは基本的に重要ではないとした。

これ以前の1970年、Richerson 等は、「環境の物理的な安定性が、局所的な攪乱によってモザイク状に形成された遷移段階の異なる微環境を維持し、生物種の異なる遷移段階への適応が、ニッチ分割を発展させる。つまり、環境の部分的な同時非平衡 (Contemporaneous Disequilibrium)によって多様性が維持されている。」とした。

1970年代後半にはボックスコアを利用した研究の発達により、深海の底生生物群集に有意なパッチ状分布が検出されたが (Jumars 1976 他)、そのことが多様

性とどの程度関わっているのかを論じるためには未だにデータが不足している。しかしパッチ状分布に関わる一連の研究により、Jumars (1975, 1976) は、Grassle and Sanders (1973)と同様に、「深海底質の安定性が、0.1 m²以下の範囲で認められる性質 (grain)の異なる環境 (同時非平衡による不均一な微環境) を、生物が活用できる状況に維持している。」と推論した。

4. PREDATION, COMPETITION, and PRODUCTIVITY

(捕食・競争・生産力)

Rex (1976)は、「多様性の維持には競争と捕食の両メカニズムが重要であり、それらの相対的な貢献度は深度によって変化し、生産速度やその安定性に依存している。」とした。Rex はマクロベントスとその捕食者である大型無脊椎動物や魚類の多様性が、中間深度(2,000~3,000 m)で高い(図-5参照)等の報告から、競争・捕食・生産力の関係でその理由を次のように推論し、説明した。

- 大陸傾斜の上域 (Upper Slope)では生産力の季節的変動が大きく、そのことが堆積物食者の個体群変動を導き、捕食者の摂餌様式の特異化 (多様化) を制限している。
- 中間深度では、有機懸濁物の流入は確かに少ないが、高次栄養段階の多様性を支えられない程ではない。季節的変動の影響が緩和され、より安定した栄養源の供給があるなら、個体群は安定し、より高次栄養段階への有用なエネ

ルギーフローが生じる。その結果、捕食者の摂餌に対する多様化が可能となり、そのことが引いては多様なフィードバックとして餌種群集に作用している。

- 深海では栄養源の不安定性というよりは生産力の低さから、高次栄養段階生物の多様性を維持できず、捕食者群集の多様性は低くなる。このことは、深海域での捕食圧は小さく、餌種同士の競争が強調されていることを示唆し、競争置換による多様性の低下が考えられる。

しかしいくつかの研究 (Hessler and Jumars 1974 他) では、深海のメイオベントスの多様性が非常に高いままであることが報告されている。Rex (1973)はこれについて、深海域では非常に小さなサイズの利用可能な栄養源が豊富であり、サイズが小さく構造が単純なメイオベントス群集では、利用可能な栄養源の多様性によって、群集の多様性を維持しているかもしれないと推論している。

5. THE DYNAMIC EQUILIBRIUM MODEL (動的平衡モデル)

1970年、Hustonによって、それまでの相対する説を統合した一般的なモデルが提唱された。このモデルでは、環境変動や生物相互作用の変化による非平衡な状況を自然生物群集において推定し (Osman 1977, Caswell 1978, Connell 1978, Sousa 1979)、捕食や環境の攪乱によって生じる競争置換と個体群縮小 (Reduction) の動的なバランスで、種多様性を

説明している。群集の多様性を高める要因としては、競争置換、高い個体群成長率、低い個体群縮小頻度を挙げている。つまり、群集が平衡に達した時、優位種の置換によって多様性は減少し、高い個体群成長率は群集が平衡に達することを助長するように作用する。一方、多様性を高いレベルに維持する要因として、適度の生物的・物理的攪乱と、低い個体群成長率を挙げている。つまり、捕食や気象状況の変化等の攪乱によって周期的に個体群サイズの縮小が起これば、群集が平衡に達することが阻害され、多様性は維持される。また、低い成長率は、長期間での共存を可能にする。

Huston (1979) はこの動的平衡モデル (The Dynamic Equilibrium Model) を利用し、個体群縮小の頻度を捕食者の多様性と量に関連させて、深度による多様性の変化を次のように説明した。

- 大陸傾斜の上域では生産力が高いため、個体群の成長率が高く競争置換の割合も高くなり、多様性は低くなる。この海域では競争作用が強いため、相対的に捕食が餌群集に与える影響は低くなっていると考えられる。
- 中間深度では、穏やかな競争置換と捕食圧のバランスによって多様性が高まっている (図-6 参照)。
- 深海域では捕食者の多様性・量共に低いため、餌個体群の平衡状況への到達を阻止するような捕食圧は推定できない。しかし深海域では、個体群の成長率や競争置換の割合も全て低くなっているため、平衡群集には達しえないと

考えられる。

しかしこの説明では、栄養源の予測性がどの様に生物の摂餌様式の特異化 (多様性) に関わっているのかは言及されていず、また、仮説 (モデル) を裏づけるための深海の環境及び生物の知見は不足している。

6. 今後の展開

最近の群集生態学の傾向としては、種内・種間での競争排除則が否定的となり、種多様性を説明する観念として、競争-平衡の理論から非平衡への群集観が台頭してきている。群集を、競争等の個々のパラメーターだけでなく、多次元のパラメーターを動的に加味して捕らえようとする研究が進む中、深海という特殊環境における多様性は注目される領域である。しかし何と言っても深海におけるデータは、物理環境・生物群集全てに渡って乏しく、今後の研究に頼るところが大きい。今後深海の研究、特に底生生物の生態的な研究を進める上で、現在問題視されていることをいくつか挙げる。

- 深海の底生生物は生息密度が非常に小さく、個体群・群集どちらのアプローチにおいてもサンプル数を確保することが難しい。
- 個体群の情報が少なく、個体群サイズ・繁殖率・成長率等の基礎データが不足している。
- 個体群の移入・移出を押さえる上でも、深海生物種がコスモポリタンな種かエンデミックな種かその起源を明らかにする必要がある。

・深海マクロベントス種は、浅海域のそれに比べサイズが非常に小さい。そのため環境との相互作用を調べる上で、浅海域と同じ様なレベルではなく、よりミクロな環境を研究対象にする必要がある。また利用可能な栄養源のサイズに関しても、より小さなレベルでの把握が必要である。

今後はこれら抽出されてきた問題点をふまえた深海底生生物の生態的な研究が増えていくことが期待されている。多様性の謎に新たなデータと説明がなされることも。

参考文献

- Bernstein B.B., R.R. Hessler, R. Smith and P.A. Jumars 1978: Spatial dispersion of benthic Foraminifera in the abyssal central North Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, vol.23, No.3; 401-416.
- Bischoff J.L. & D.Z. Piper 1979: *Marine Geology and Oceanography of Pacific Manganese Nodule Province*. Plenum Press, New York and London.
- Dayton P.K. and R.R. Hessler 1972: Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep-sea Research*, vol.19; 199-208.
- Grassle J.F. and H.L. Sanders 1973: Life histories and the role disturbance. *Deep-sea Research*, vol.20; 643-659.
- Hessler R.R. and P.A. Jumars 1974: Abyssal community analysis from replicate box cores in the central North Pacific. *Deep-sea Research*, Vol. 21; 185-209.
- Huston M. 1979: A general hypothesis of species diversity. *Am. Natur.*, vol.113; 81-101. (not directly accessible)
- Jumars P.A. 1975b: Environmental Grain and Polychaete Species' Diversity in a Bathyal Benthic Community. *Mar. Biol.*, vol.30; 253-266.
- Jumars P.A. 1976: Deep-sea species diversity; Does it have a characteristic scale? *J. Mar. Res.*, vol.34; 217-246.
- Jumars P.A. 1978: Spatial autocorrelation with RUM: vertical and horizontal structure of a bathyal benthic community. *Deep-Sea Research*, vol.25; 589-604.
- Mullineaux L.S. 1988: The role of settlement in structuring a hard-substratum community in the deep sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, vol.120; 247-261.
- Rex M.A. 1973: Deep-sea species diversity; Decreased gastropod diversity at abyssal depth. *Science*, vol.191; 1051-1053.
- Rex M.A. 1976a: Biological

- accommodation in the deep-sea benthos; Comparative evidence on the importance of predation and productivity. Deep-sea Research vol. 23; 975-987.
- Richerson P., R. Armstrong and C.R. Goldman 1970: Contemporaneous disequilibrium, a new hypothesis to explain the 'paradox of the plankton.' Proc. Natl. Acad. Sci. (USA), vol. 67; 1710-1714.
(not directly accessible)
- Rowe G.T. 1983: Deep-Sea Biology. Vol. 8. 'The Sea: Ideas and Observation on Progress in the study of the Seas'. New York, N. Y., J. Wiley & Sons.
- Sander H.L. 1968: Marine Benthic Diversity: A Comparative Study. The American Naturalist, vol. 102, No. 925; 243-282.
- Sander H.L., R.R. Hessler and G.R. Hampson 1965: An introduction to the study of deep-sea benthic faunal assemblages along the Gay Head-Bermuda transect. Deep-sea Research, vol. 12; 845-867.
- Slobodkin L.B. 1969: On the Contribution of Environmental Predictability to Species Diversity. Brookjaven Symposia in Biology, vol. 22; 82-93.
- Snider L.J., B.R. Burnett and R.R. Hessler 1984: The composition and distribution of meiofauna and nanobiota in a central North Pacific deep-sea area. Deep-sea Research, vol. 31, No. 10; 1225-1984.
- Wilson G.D.F. and R.R. Hessler 1987: Speciation in the Deep-sea. Ann. Rev. Ecol. syst., vol. 18; 185-207.