

## 浅海域の群集構造と機能 —砂浜潮間帯と藻場との比較を通して—

金子健司・豊原哲彦

### 1. はじめに

大きな系から部分的な系を取り出して、その内部における群集構造や生物と環境との相互作用について調べる。これが従来の群集研究における一般的なスタンスである。例えば、同じ潮間帯であっても岩礁潮間帯と砂浜潮間帯というように場の特性に応じて区別する。岩礁域には、フジツボやイガイなどが付着し、そこにヨコエビや多毛類などが潜り込む複雑な群集が形成される。一方、砂浜域では付着動物がほとんど見あたらず、移動性あるいは潜砂性の甲殻類や二枚貝などが主に生息している。このように、固くて安定な基質（岩礁帯）と流動的で不安定な基質（砂浜域）とでは、当然のことながら、そこに生活する生物や群集形態も異なる。これが潮間帯生物と潮下帯の藻場生物との比較となれば、その違いは一層大きい。しかしながら、一見閉鎖的に見えるこれらの生態系も、海水を媒体として互いに影響し合っているというのが実態である。学問が進歩した現在でも、生態系どうしのつながりに関する研究はようやく着手されたところである。区分されたある一つの生態系について詳細な研究を進めていくことも重要であるが、システム間の比較を通してより大きな系について理解することもまた今後の群集研究における重要な課題と言えよう。

本稿では、砂浜域と藻場という2つの異なる生態系とその成り立ちについて、ベントス群集を中心とした食物連鎖、種間関係、エネルギー転移の観点から具体的な研究成果とともに紹介する。特に、潮の干満や波浪などの影響を常時受けている砂浜域と潮下帯に形成される藻場との間にどのよ

うな生物相あるいは群集構造の違いが見られるのかを解説し、さらに生態系のつながりについても述べることにする。

### 2. 調査地の概要

ここでは、著者らが研究を行った仙台湾の砂浜域と大槌湾のアマモ場について取り上げる。両湾は距離的には離れるが、同じ東北地方の太平洋側に位置する(図-1)。仙台湾は外洋性の湾であるが、北部は内湾的性格が強く、藻場も形成されている。大槌湾は仙台湾よりも北部に位置し、リアス式として知られる三陸海岸に属する小規模な湾

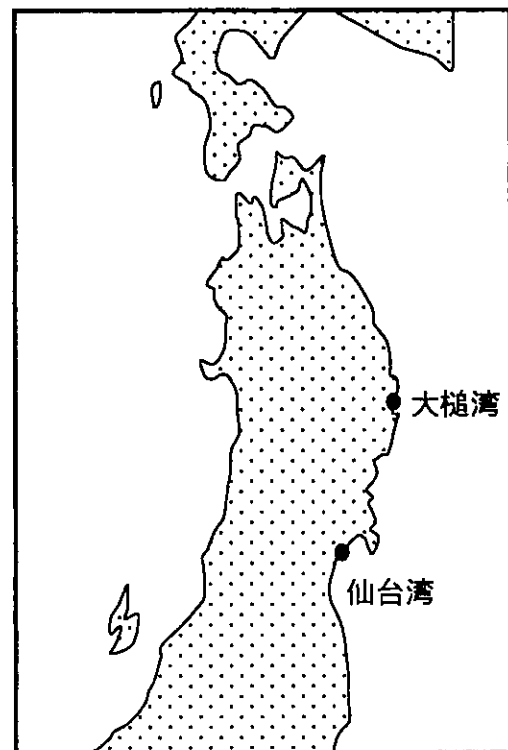


図-1. 調査位置

である。埋め立てや護岸工事により日本沿岸の藻場の面積が減少するさなか、大槌湾とその周辺海域には比較的大きなアマモ場が残されている。

### 3. 生物相

砂浜潮間帯は基質となる砂が流動しやすく不安定なため、固着性の生物は生息できない。したがって同じ潮間帯であっても、岩礁域と比較してマクロベントスの種数は非常に少ない。仙台湾では潮上帯にハマトビムシ科の数種、潮間帯上部にヒメスナホリムシ、波打ち際 (swash zone) にナミノリソコエビと *Archaeomysis* 属のアミ類 2 種 (*A. kokuboi*, *A. vulgaris*) が分布していることが多い。これらはすべて潜砂性であるため、波に流されることなく最適な生息場所を維持している。アミ類やナミノリソコエビの密度は高く、夏期には  $1 \text{ m}^2$  に数千個体以上の密度を示すことも珍しくない (金子 1996)。生物の個体数を陸から海に向かって鉛直的にみると、海藻などの打ち上げ物が堆積する満潮時の汀線から波打ち際にかけて多いが、徐々に減少し、波が碎ける場所ではほとんど生物はみられない。さらに波が碎ける場所を越えて沖に行くと再び増加し始める。このことは砂浜潮間帯の生物にとって波が大きな影響を及ぼしていることを示している。

潮の干満や波浪の影響が比較的穏やかな潮下帯の砂地には、しばしばアマモなどの海草による藻場が成立する。大槌湾の海草藻場では主にアマモとタチアマモの 2 種が生育し、それらが創り出す竹林のような群落の中には多種多様な動物が見られる。魚類では、ギンポ類やヨウジウオなどの定住性のものから、春から夏にここを訪れ、餌場や産卵場として利用するものまでいる。海底にはヒトデ類やトゲクリガニなどの大型ベントスが見られ、海草上には多くのマクロベントスが付着している。一般に、アマモ場では隣接する砂地よりもベントスの種多様性が高いが (野島 1996)、これはベントス群集が底表性と葉上性の 2 つの要素か

ら成る所以であると考えられる。大槌湾における葉上性ベントスにはコケムシやヒドロ虫などの固着性動物、端脚類や巻貝などの移動性動物が含まれる。移動性動物の中では巻貝が圧倒的に多く、全体の 90% 以上の重量を占め、夏期には海底面積  $1 \text{ m}^2$  あたり 1 万個体以上にまでのぼる (Toyohara 1997)。葉上性巻貝は全部で 11 種類が出現し、優占種はニシキウズガイ科のアコヤシタダミヤコムラサキバイなどである (豊原ら 2000)。

### 4. 群集の制限要因

砂浜潮間帯のベントス群集に最も大きな影響を与えているのは物理的な要因である。潮汐で絶えず汀線が移動し、冠水と干出を繰り返す。海が荒れたならば大波が砂浜の形状を変えるほどに打ち寄せ、夏には砂の表面温度は  $40^\circ\text{C}$  以上にもなり、冬には  $0^\circ\text{C}$  以下になることもある。砂浜潮間帯の生物はこのような厳しい環境に生息するため、その環境に合わせて巧みに移動しながら、最適な分布場所を確保しなければならない。例えば、ヒゲナガハマトビムシは温度変化や乾燥から逃れるため、季節的に潜砂深度を変化させる (Tsubokura et al. 1997)。潮間帯の生物では海が荒れ、波の高いときには沖に流出し、潮間帯での密度が減少することも観察されるが (De Ruyck et al. 1991)、ハマダンゴムシのように流されないよう潜砂深度を深くする生物もいる (Hamner 1968)。金子 (1999) は、仙台湾の砂浜域におけるマクロベントスの分布の季節変化を調べ、ヒメスナホリムシが冬季に潮間帯上部から下部に移動していることを観察した。本種が通常生息している潮間帯上部は冬季に温度が大きく下がるため、温度が比較的高く、変化の小さい波打ち際方向に移動したものと考えられる。このように、砂浜潮間帯は厳しい生息環境にあるため、生物の個体数を決めているのは空間や食物などの資源をめぐる種間競争以上に環境の変動に伴う生物の移動によるものが大きい。

一方、アマモ場のベントス群集は物理的な要因ばかりでなく、捕食や競争といった要因にも影響される。アマモ場はもともと波が穏やかで砂粒の細かい安定した海底に成立するが、アマモの伸張がさらに波を緩和し底質を安定化する役目を果たしている。このように潮間帯に比べて波や水温の変動が少なく閉鎖的なアマモ場では、しばしば物理的要因よりも生物的要因がベントス群集に大きく作用する。前節でも述べたように、大槌湾のアマモ葉上には多数の巻貝類が生息し、その数は日本沿岸の他地域と比べてみても極端に多い。巻貝が高密度になり餌の供給が追いつかなくなると、巻貝間に餌をめぐる競争が生じる。Toyohara (1997) はアコヤシタダミの密度を操作した室内実験を行い、種内での餌をめぐる競争を検証した。この実験は2週間という短期間であったが、最高密度区の巻貝の成長量は最低密度区のそれを5倍近く上回り、餌が相当に不足している区ではマイナスの成長も見られた。調査地では、新規加入群が集中する春から夏にかけて巻貝が高密度になり、どの種も好む餌が類似しているため(図-2)、野外でも限られた食物をめぐる巻貝どうしの熾烈な競争があるものと推察される。これに関連して、タマキビガイの一種 *Littorina neglecta* では成貝と幼貝との間に種内競争が存在するという興味深い報告がある。餌の多いアマモ上部を成貝が占有し、若齢個体はアマモの下部に追われて十分に餌を取得できず、このことが高い初期死亡率の原因となるらしい (Robertson and Mann 1982)。

5. 捕食—被食の関係

砂浜潮間帯で生物の日周分布を調査すると、潮汐の変化に対する種特異的な分布の変化が観察される (金子 1999)。干潮時の砂浜斜面には潮上帯から沖方向に向かって、ハマトビムシ科、ヒメスナホリムシ、ナミノリソコエビ、*Archaeomysis*属という帯状分布が観察され、干潮時には互いの分布域はほとんど重ならない (図-3)。上げ潮で

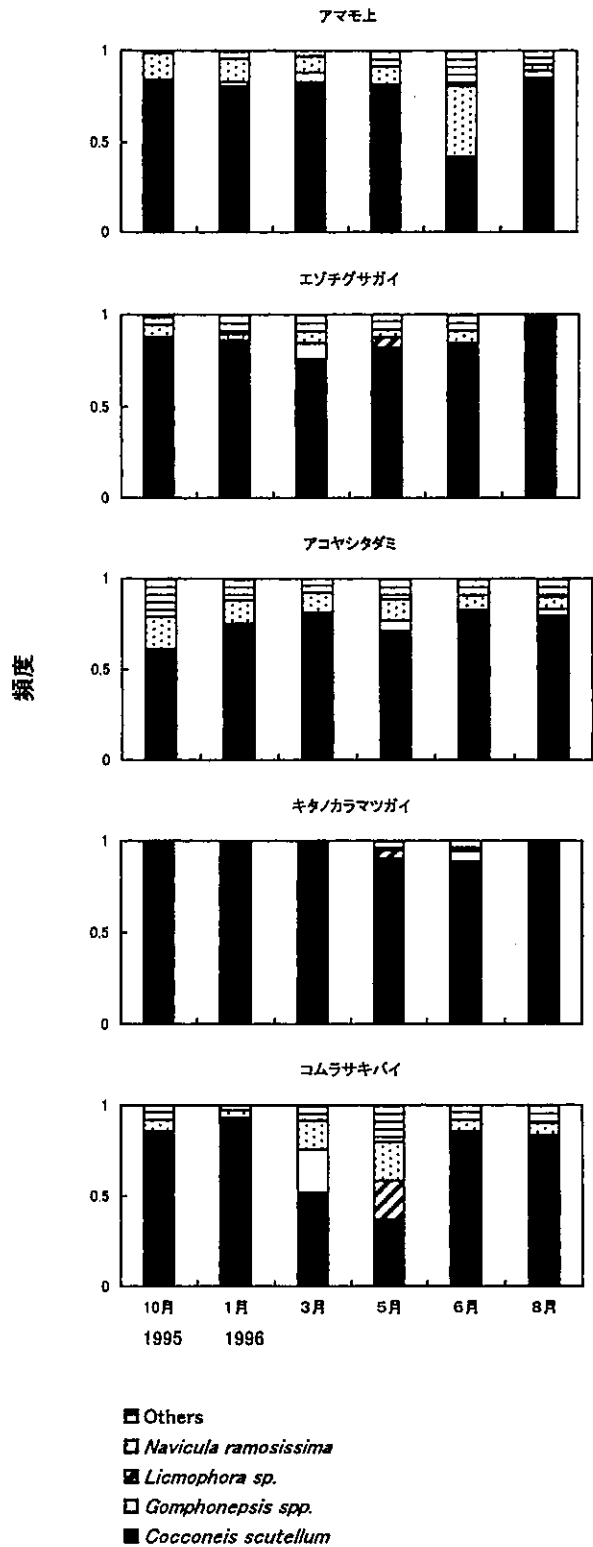


図-2. 大槌湾アマモ場の巻貝の消化管内容物に含まれる珪藻の種組成

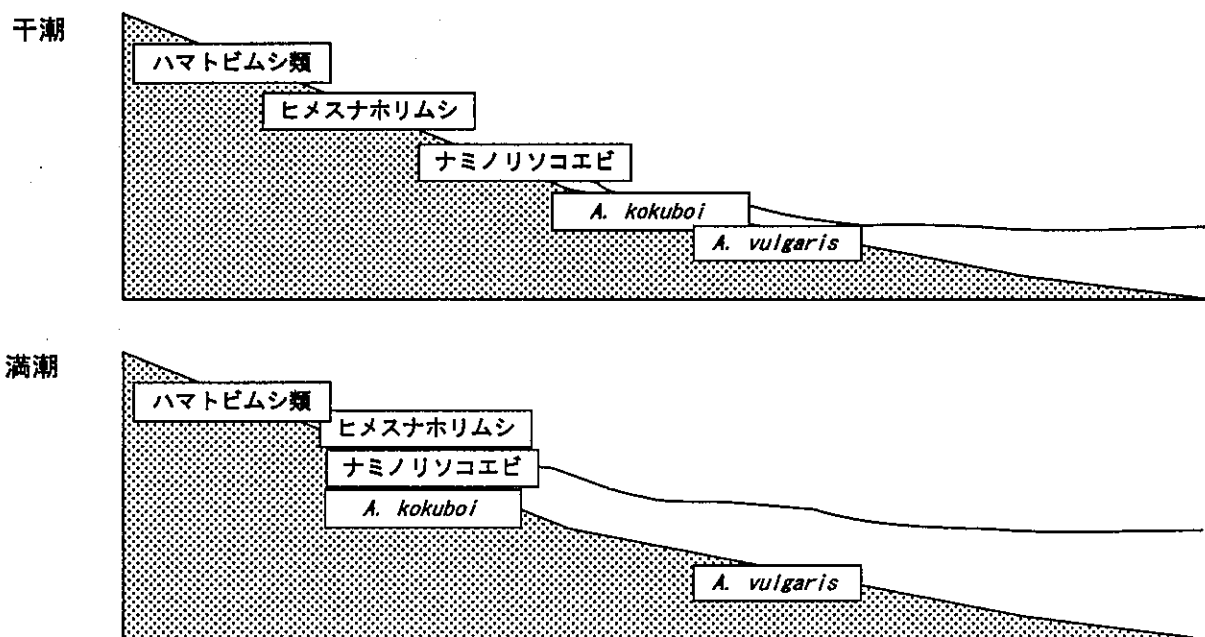


図-3. 仙台湾の砂浜潮間帯におけるマクロベントスの分布変化の模式図 (金子 1999, 改変)

潮位が上がってきても、ヒメスナホリムシと *A. vulgaris* は分布をほとんど変えないのに対して、波打ち際に分布する *A. kokuboi* とナミノリソコエビは潮汐に敏感に反応し波打ち際を移動するため、これらの生物は満潮時に潮間帯上部に生息するヒメスナホリムシと分布が重なる。干潮時には各生物の分布はずれているので捕食—被食の関係は無いが、満潮時に分布が重なったときにヒメスナホリムシが他の2種を捕食する、捕食—被食関係が形成される。このように捕食—被食関係が潮汐に対応した生物の分布の移動によって形成されているのも砂浜潮間帯における生物群集の特徴の一つと言える。

アマモ場は潮下帯に形成されるので、潮汐の変化に対する生物の分布変化についてはあまり例を見ない。しかし、日中はアマモの根元付近で生活し、夜間になると葉上部に移動し摂食活動を行うという昼夜移動がしばしば見られる (Howard 1987)。摂餌の最中は捕食者に狙われやすいため、

見通しの良い日中は避け、夜間になると付着藻などの餌が豊富な草体上部に移動するものと考えられている。大槌湾における葉上性ベントスの日周移動については調査されていないが、目視観察によると少なくともアコヤシタダミやコムラサキバイは日中でも葉上部で生活していることが多い。これらの巻貝がアマモの下部に密集している様子も時々見受けられるが、波の荒いときに限られるため、捕食回避ではなく波浪による流出を避けるための行動と考えるべきである。豊原 (未発表) が行った魚類の胃内容物調査によれば、ヨコエビなどの甲殻類に比べ巻貝類は魚類にはあまり捕食されないことが示唆されている。また、底表性のカニ類は試験的に巻貝を与えると貝殻を破壊して食べるが、野外では互いに生息場所が異なるので、本種が利用できる葉上性巻貝は主にアマモから落下したものに限定される。このように、大槌湾のアマモ場に巻貝を捕食する動物の少ないことが、巻貝が優占する一つの理由として考えられる。

6. 食物網とエネルギー転移

仙台湾の砂浜潮間帯付近における生物の胃内容を調べた結果、砂浜潮間帯の生物群集では図-4に示すようなエネルギーの流れになっていることが示唆された。ハマトビムシ科は食物のほとんどを打ち上げ物、ヒメスナホリムシは動物性の打ち上げ物と *A. kokuboi* とナミノリソコエビ、ナミノリソコエビはデトリタスや動物プランクトン、そしてアミ類はカイアシ類などの動物プランクトンと大型珪藻に依存している。このように砂

浜潮間帯の生物はその食物のほとんどを他水域で生産された物に依存しており、生物の種数は少ないものの、海水によって運ばれてくるほとんどすべての有機物はいずれかの生物に利用されている。さらに潮間帯のマクロベントスの糞は砂の間隙に生息する線虫などのメイオベントスに利用されたり、バクテリアによって分解され、再び海水中に戻っていくと考えられる。

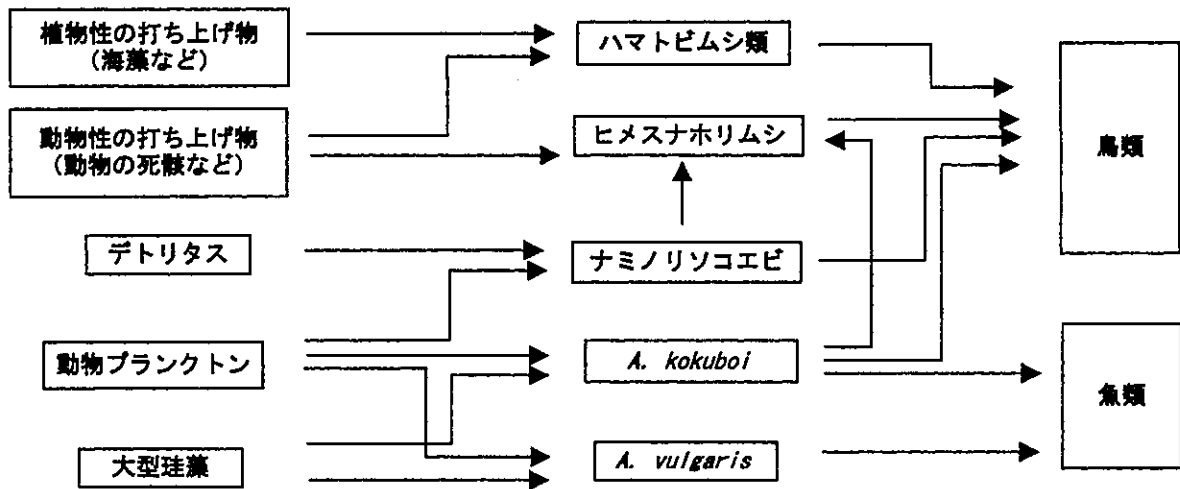


図-4. 仙台湾の砂浜潮間帯におけるエネルギーの流れ

大槌湾アマモ場における栄養構造を模式的に表した(図-5)。アマモ場では植物プランクトンに加え、海草と付着藻が生きている状態もしくはデトリタスとして生物生産に大きく寄与している。基礎生産者の多様性に呼応して、これらの植物を利用する小型ベントスも多様化している。また植食者からその捕食者への流れを見てみると、同じ葉上性の植食者でもヨコエビと巻貝とでは高次栄養段階への貢献度は異なっている。捕食者が

巻貝に依存しない食物構造は他地域の藻場においても見られる(Robertson and Mann 1982)。このように、生産者→植食者→小型肉食者→大型肉食者という単純な食物連鎖ではなく、より入り組んだ「食物網」を形成しているのがアマモ場の特徴である。ただし、大槌湾のアマモ場における食物関係やエネルギー循環については十分に解明されておらず、今後は野外調査や実験により詳しく調査する必要があるだろう。

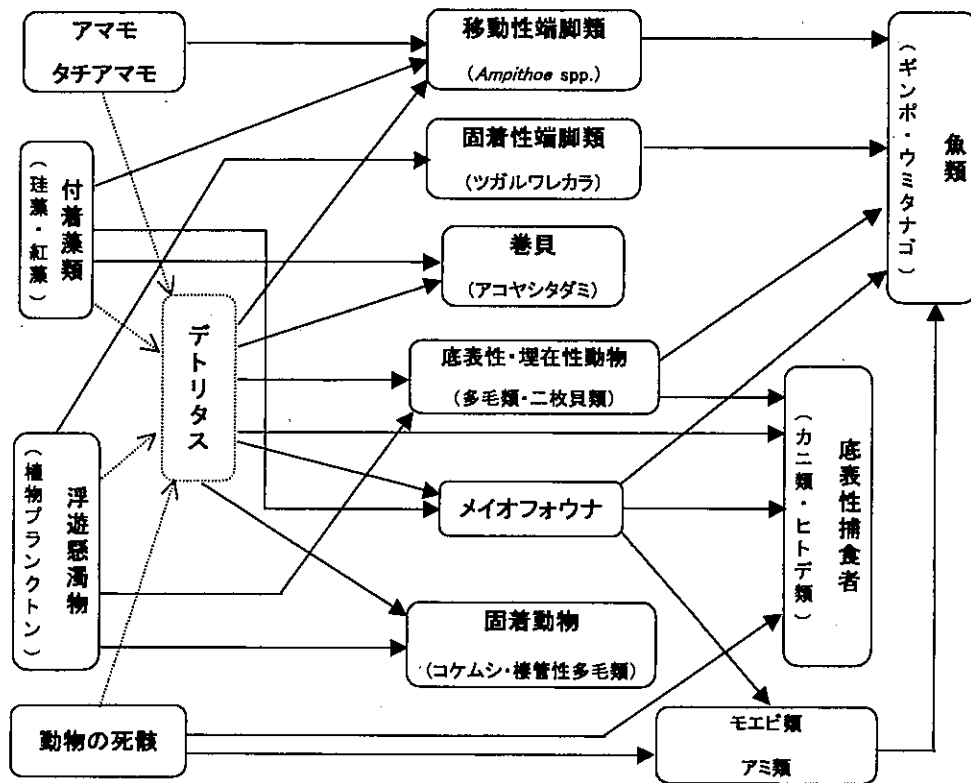


図-5. 大槌湾のアマモ場における主なエネルギーの流れ。  
括弧内は代表的な種または分類群を示す。

### 7. おわりに

以上のように、砂浜潮間帯とアマモ場は同じく砂を基盤としているが、生物相や群集構造も明らかに異なっている。砂浜潮間帯では数種が優占する比較的単純な群集構造であるが、藻場では出現種が多く群集構造も複雑である。潮間帯は波の影響が強く、干出と冠水を繰り返すという生物にとって厳しい環境であるのに対し、波穏やかなアマモ場は生物にとって住みやすい環境であるばかりでなく、アマモ場の成立を始めとし、生物が他の生物に住み場所を提供するという住み込み構造(向井 1994)が見られるが故に豊かな生物相を呈するのである。

大槌湾アマモ場の葉上性マクロベントスに強い影響を与えているのは、先にも述べてきたように種内または種間競争といった要因であると考えら

れる。これは、様々なベントスが葉上という狭い空間に集結する上に、互いの餌が非常に似通っているため、利用できる資源が不足しやすいからである。一方、砂浜潮間帯では海水が常に流動しており、食物は欠乏することなく次々と海水を通じて供給されている。さらに、極めて穏やかな場合を除き、波浪で常に生息場所が攪乱されている状態であるので、密度が飽和に達することも少ないだろう。このような食物や空間などの資源に余裕があるということが、砂浜潮間帯において種内および種間競争が認識されない一つの要因であろう。

砂浜には冬から春にかけて打ち上げられた大量のアマモやホンダワラがしばしば観察される。上述のように、これらの打ち上げ物は砂浜域のマクロベントスの摂食あるいはバクテリアにより分解

され、栄養塩となって再び海水中に戻っていく。一方、アマモや葉上の付着藻類は海水によって運ばれてきた栄養塩を利用して生育している。一見独立した系と見られる砂浜潮間帯やアマモ場が、実際には自己完結するのではなく、他系から物質を取り入れ、別の形で排出する系として機能することを示している（図-6）。その機能は生物間のつながりの中で生まれ、各生物が一つの歯車となることによって維持されている。このように、浅海域生態系は個々の系に属する群集間の機能的

なつながりによって支えられていると言える。

一つ一つの小さな生態系をそれぞれ独立したものと考え、その内部の構造を研究するのも確かに必要なことであるが、これらをリンクさせて大きな系を築き上げていく試みも同時に必要である。個々の生態系が次第に明らかになりつつある現在、人為的に区分されたある一つの系を一つの生物体とみなす程の大きな視野に立って、浅海域生態系あるいは海洋生態系という大規模なシステムについて認識を深めていくときであろう。

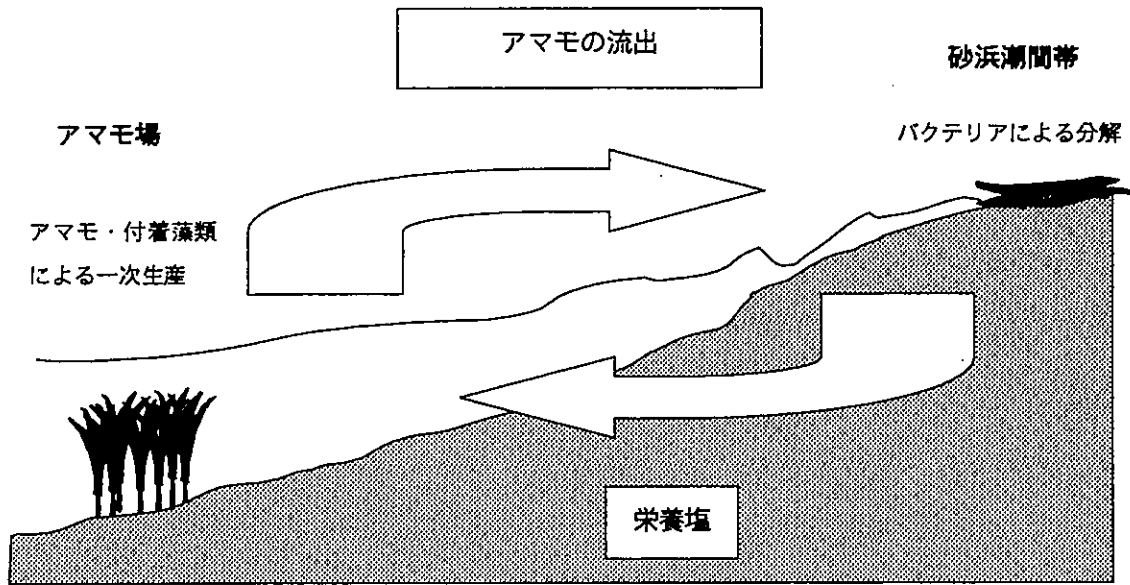


図-6. 砂浜潮間帯とアマモ場のつながり

## 8. 引用文献

- 1) De Ruyck MC, Donn TE, McLachlan A (1991) Life histories and breeding patterns of three intertidal sand beach isopods. *Marine Ecology* 12: 105-121
- 2) Hamner WM, Smyth M, Mulford ED (1969) The behavior and life history of a sand-beach isopod, *Tylos punctatus*. *Ecology* 50: 442-453.
- 3) Howard RK (1987) Diel variation in the abundance of epifauna associated with seagrasses of the Indian River, Florida, USA. *Marine Biology* 96: 137-142.
- 4) 金子健司 (1996) 砂浜波打ち際斜面に生息するアミ *Archeomysis kokuboi* の生産生態学的研究. 東北大学大学院修士論文 56pp.
- 5) 金子健司 (1999) 仙台湾の砂浜潮間帯におけるマクロベントスの生活史と砂浜斜面利用に関する研究. 東北大学大学院博士論文 105pp.
- 6) Robertson AI, Mann KH (1982) Population dynamics and life history adaptations of *Littorina neglecta* Bean in an eelgrass meadow (*Zostera marina* L.) in Nova Scotia. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 63: 151-171.
- 7) Toyohara T (1997) Population dynamics and reproductive traits of phytal gastropods, *Lirularia iridescens* and *Hilota trinitis*, inhabiting subtidal seagrass bed in Otsuchi Bay, northeastern Japan. *Master thesis, The University of Tokyo* 61 pp.
- 8) 豊原哲彦、河内直子、仲岡雅裕 (2000) 海草藻場における葉上動物の生態. *海洋と生物* 22 (6) : 557-565.
- 9) Tsubokura T, Goshima S, Nakao S (1997) Seasonal horizontal and vertical distribution patterns of the supralittoral amphipod *Trinorchestia trinitatis* in relation to environmental variables. *J. Crus. Biol.* 17: 674-686.
- 10) 野島 哲 (1996) 海草藻場群集の多様性と安定化機構. *日本生態学会誌 (Jap. J.Ecol.)* 46: 327-337.
- 11) 向井 宏 (1994) 藻場 (海中植物群落) の生物群集 (3). *海洋と生物* 16 (2) : 99-102.