

「海草藻場生態系におけるアミ類の多様性と生態系機能」

千葉大学大学院自然科学研究科地球生命圏科学専攻

山田勝雅

1. 研究の背景と目的

1-1. 海草藻場の重要性

海草藻場は非常に豊富でしかも多様な生物群集を形成し、大型植物（海藻、海草）のみならず、藍藻、珪藻などの微小藻類、原生動物から脊椎動物にいたるまで、海産の殆どすべての動物門に属する動物が出現することが知られる（向井 1993, 相生 2000, 松政と向井 1996, 渡辺と仲岡 2000）。また、わが国においては水産資源の産卵場や育成場、水質浄化としての価値が古くから知られている（向井 1993, 相生 2000）。しかしながら近年の埋め立てをはじめ、陸から流入してくる雑排水による水質汚染などが原因で、草原のようであった大規模な群落は衰退し、現在はパッチ状の小規模な海藻群落になってしまっているものも少なくない（向井 1996b, 仲岡 2000）。ようやく近年になって、保全や修復に向けた気運が高まり、さまざまな取り組みが行われるようになってきたが、基礎的な生態学、特に海草藻場の群集構造と種組成の個体群特性、および種間相互作用に関する知見は十分に集積しているとはいえない。

1-2 生物多様性と生態系機能

生物多様性と生態系機能の関係の一般的解明が生態学の主要課題として認識されている。従来の研究では種多様性を前者の指標とし、生物量、生産量、物質循環への効果、環境ストレスへの耐性、外来種の侵入のしやすさ等を後者の指標とした様々な実験・解析が行われてきた。その結果、多くの場合、種多様性と生態系機能の間には有意な正の相関がある事が示されている。この原因として、種多様性が高い群集ほど生態系への貢献度がより高い種が含まれること（サンプリング効果）、各種が生態系へ相補的に貢献すること（相補的効

果)などが指摘されている (Naeem et al. 1994, Tilman 1997, Tilman et al. 1998)。

しかし、これらの研究のほとんどは生産者の種多様性のみを対象にしたものであり、より高次の栄養段階については研究例が少なく、その一般性は解明できていない。また、同じシステムであっても、生物多様性・生態系機能関係が環境勾配に伴い変化することも予想される。これらの研究課題の解明は人間活動によって生じる環境劣化に伴う生物多様性および生態系機能の変容をより正確に予測すると共に、それに対する有効な保全策を考える上でも非常に重要である。

海草藻場生態系は生物相が多様な生態系として知られる。主要な一次消費者は小型甲殻類や巻貝類などのメソグレーザーであり、海草上の付着藻類を摂餌することにより海草の生育に影響を与える事が知られる。これまで、海草藻場を含む海洋生態系の群集研究では、ひとつの栄養段階に属する消費者各種が有す生態系機能は同等と仮定され単一の機能群として扱う場合が多かった。しかし、海草の生育の変異がメソグレイザー間の機能的な差によって生じている可能性が近年指摘されている (Duffy et al. 2002, Parker et al. 2001, 山田 2004, 長谷川 未発表)。メソグレーザーの生態系機能の種間変異やその相互作用に着目する研究は今後重要になると考えられる。

1-3. 厚岸湖に優占する一次消費者であるアミ類について

厚岸湖において周年にわたり行われた曳網調査によって採集された試料より 20 属 38 種の端脚類 (Amphipoda)、7 属 9 種のアミ類 (Mysidacea)、5 属 5 種のクマ類 (Cumacea)、5 属 5 種の等脚類 (Isopoda)、4 属の十脚類 (Decapoda)、4 属の橈脚類 (Copepoda)をはじめ介形類 (Ostracoda)、毛顎動物 (Chaetognatha)、腹足類 (Gastropoda)、刺胞動物 (Cnidaria)、線形動物 (Nemathelminthes)、貧毛類 (Oligochaeta)、多毛類 (Polychaeta)、魚類 (Pisces) などが同定され、厚岸湖で多様な生物相が形成されていることが示されている (Vallet ら 未発表)。なかでも、採集された総個体数に対しアミ類が 77.2%を占め、その 99%が *Neomysis intermedia*、*N. mirabilis* および *N. czerniawskii* の *Neomysis* 属 3 種によって構成されていた (Vallet ら 未発表, 山田 2003)。これら *Neomysis* 属 3 種の生態学的知見は厚岸湖生態系の機能を評価するうえで必要不可欠である。

1-4. 本研究の目的

これらの背景をもとに、本研究では、厚岸湖の主要なメソグレーザーであるアミ類の種構成および種多様性が海草藻場生態系機能に与える影響を明らかにすることを目標として、厚岸湖に優占するアミ類 3 種を湖内外において採集し、その食性、生物量の季節変化、分布域の変化を解析することでアミ類が海草藻場生態系に与える影響について考察を行うことを目的とする。

本報告書は、特に、上記目的達成のために行った、季節毎における厚岸湖内外複数定点のアミ類とその他の移動性葉上動物群集の定量採集の結果、および優占種であるアミ類 2 種(*N. intermedia* と *N. mirabilis*)の消化管内容物調査の結果について報告する。

2. 方法

2-1. 試料の採集方法

採集は、厚岸湖内のアマモ場 3 定点、底泥場 1 定点、および湖外のアマモ、オオアマモ、混生地 2 定点において、2004 年 4 月～2005 年 3 月に季節毎に行われた (図. 1)。採集は高さ 40 cm、幅 50 cm、網目幅 500 μ m のそりネットを用いた。ネットの曳網距離は 40m とした。濾水量はネット口面積と曳網距離から算出した。ネットの濾水率については、100%を一律の値として濾水量を算出した。このため本研究で得られた個体密度は過小評価の可能性がある。

2-2. 試料の分析

試料は採集後、10%中性ホルマリン海水で固定し実体顕微鏡下で種別に同定を行った。アミ類に関しては、Ii (1964)に従い種レベルに同定した。試料が多いときは、フォルサム分割機器を用いて 1/2～1/128 まで分割した。得られた採集個体数をもとに、多様度および類似度の解析を行った。多様度には Simpson's Diversity index および、Shannon-Wiener index を、類似度の評価には多次元尺度法 (Multidimensional Scaling)を用いた。

春に採集された *N. intermedia* と *N. mirabilis* は、湖内の各定点で 5 個体 (10 個体×4 定点) ずつ消化管内容物を調査した。消化管内容物の査定は実体顕微鏡下でタングステン柄付針をもちい、胃を取り出したあと、スライドグラスに滴下したグリセリン中で内容物を取り出し、カバーグラスをかけて生物顕微鏡 (×200～400) で観察し出現頻度を求めた。珪藻軍の同定については属レベルまで行った。得られた結果から各種・定点における餌料の重複度を計算した。計算には Schoner (1968)の以下の式を用いた。

$$Ro=100 (1 - 1/2 \sum_i |px_i - py_i|)$$

ここで、 Ro は重複度 (%) px_i と py_i はそれぞれ種 x (もしくは定点 x) と種 y における i 番目の餌料の相対的な重要度を示す。アミ類の消化管内容物は定量が困難なため本研究では出現頻度を餌料としての重要度を示す指標とした。

3. 結果と考察

3-1. 一次消費者の多様度と種組成

一次消費者の採集個体数は各季節、定点間で違いを示した。春、底泥場である定点 A がもっとも高い値を示し、海洋環境になるほど、減少する傾向が見られた。一方、夏と秋は定点 A において低く、湖内の藻場において高い値をしめし、海洋環境である定点 E と ANK で低い採集個体数を示した (図 2a)。

また、多様度 (H' と D') については、そこで底泥場である定点 A と海洋環境である定点 E と ANK で季節的に多様度がばらつく傾向が見られた一方で、湖内の海草藻場である定点 B、C、D では年間を通して、高い値を示す傾向が見られた (図 2b と c)。

種数は各季節、定点間でまばらな値を示した。冬季に定点 D において最大値 (17 種) を示した (図 2d)。

各定点での相対優占度曲線は定点間において違いが見られた (図 3)。種の均等度を暗示する傾きは底泥場である定点 A は最も急であり、湖内の海草藻場、海洋環境となるにつれて、だらかになる傾向がみられた。また、種の豊富さを示す順位数の多さ (横への伸び) も同様の傾向がみられた。

これらの結果、および地理的な地形構成、海草の繁茂などを統合すると、一次消費者にとって本調査地は大きく分けて以下の 3 つのサイトに分断して考察することが望ましいと考えられる。

- (1) 河口 (湖内) の底泥場 (定点 B)
- (2) 河口 (湖内) の海草藻場 (定点 C と D)
- (3) 海洋環境の藻場 (定点 E と ANK)

一次消費者の種組成の季節的、地理的变化を示すために、Multidimensional Scaling (多次元尺度法) を行った結果、Group は 4 つに分かれた (図 4)。Group I には、定点では B 以外のすべての定点が、季節は主に春と冬が属していた。Group II には、定点では湖内の定

点すべて、季節は主に春と冬が属した。Group III では、定点は B と C が、季節では主に夏が属した。Group IV は定点 D の夏が属し、他の Group に比べ類似性が著しく異っていた。これらの結果は種組成の類似性は定点間に差異はなく、逆に季節的な変動によって、変化する傾向があることを示している。

以上の結果から、厚岸湖において、種の出現（多様度、出現個体数）定点間で異なり、その種組成は季節変化によって大きく影響を受けることが示唆された。このことは、種の出現は環境要因によって、種組成の変化は、海草や種間競争といった生物的要因によって決定されている可能性を示している。今後、ANOSIM などを用い、統計的にこれらの仮説を検証することで種多様性の変化に対する要因を明らかにすることが望まれる。

3-2. 主要な一次消費者であるアミ類の食性調査

2 種のアミ類の消化管内容物には同定不能物質がもっとも高い頻度で出現した (86%以上, 図 5, 6)。また、同様に付着珪藻群と考えられる属が 7 属出現した (ナビキュラ属、バシラリア属、シドネラ属、コッコネイス属、フラジリア属、ニッチア属、ゴンフォネマ属)。また、浮遊性珪藻類も 1 属出現したが出現頻度は低い値を示した (タラシオシラ属: 0~3.8%)。アミ類は通常、雑食性として知られる (高橋 2004)。しかし、本研究によって得られた結果では同定不能物質に加え付着珪藻類も高い頻度で摂餌することが示された。これまで、海草藻場のアミ類は雑食性であることから、食物網において海草との関係性はあまりみられないと考えられる傾向にあった。しかし、本研究の結果は、海草と付着藻類とアミ類に相互な関係が見られる可能性を示している。またこの関係性は海草の種類の变化 (例えばアマモとオオアマモ) によって変化することも考えられる。今後、海洋環境である定点 E と ANK でのアミ類の食性調査を行うことで、新たな知見が得られることが期待される。

イサザアミの定点間での消化管内容物の重複度は、定点 A と C が 86% と、高い値を示した。底泥場である定点 A は海草藻場である定点 B と C と高い重複度を示した一方で、定点 D では低い重複度を示した (表 1)。エゾイサザアミは定点 C と D の間で 65% と比較的高い値を示した (表 2)。他定点では採集個体が少ないため、内容物同定を行うことができなかった。エゾイサザアミが定点 A、B において採集個体が少ないのは低塩分の影響と考えられる (山田 2003)。また、定点 C における 2 種の消化管内容物の重複度が 45% と比較的低い値を示したのに対し、定点 D では 87% と高い値を示した (表 3)。定点 C と D はアマモの形態や付着藻類の構成、Chl *a* 量が異なることが知られる (長谷川 未発表)。定点 C では食物を違えるなんらかの要因があることが示唆される。また、これらの違いは定点間で種によって、ある種は餌場として、ある種は隠れがとしてといった、海草藻場の利用様式が異なることを示唆している。

山田 (2003)はアミ類が季節によって移動することから、海草藻場の利用様式が種によって異なる可能性を示唆している。Barberá-Cebrián (2000)は地中海の遠浅海岸の海草藻場に生息するアミ類の海草の利用様式が種によって異なることを示している。これらのことから、厚岸湖アミ類が種によって利用様式が異なることは明確である。今後の着眼点としては、①どのように異なるのか（メカニズム）②端脚類や等脚類群では異なるのか、に注目することで、一次消費者の多様性の決定機構が明らかになり、生態系機能に与える影響に関する議論が可能となると考えられる。

4. 総括と今後の展望

本報告書では、厚岸湖内外に生息する一次消費者の多様性が定点間で異なり、多様性の様式は大きく3つの地域に分かれること、さらに種組成は季節によって大きく異なるという可能性を示した。また、主要な一次消費者であるアミ類の消化管内容物の結果から海草の利用様式が種、定点によってことなる可能性を示した。このことは一次消費者が生態系機能に対して、種、定点、季節で果たす役割が大きく異なる可能性を示唆している。今後さらに解析を進め、定点間での一次消費者の果たす機能の違い、多様性の決定機構が明確になると考えられる。これらの基礎データを元に、一次消費者の多様性と生態系機能に関する仮説を立て、野外実験によって証明することが望ましいだろう (Duffy et al. 2002, Parker et al. 2001, 山田 2004)。

7. 謝辞

本研究を遂行するにあたり、渋谷辰生氏をはじめとする厚岸水鳥監察館の皆様、長谷川夏樹氏をはじめとする北海道大学北方生物圏フィールド科学センター水圏ステーション厚岸臨海実験所の皆様に、様々便宜をとり図っていただきました。また、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター水圏ステーション厚岸臨海実験所所長、向井宏教授には実験所の使用に際し便宜を取り計らって頂きました。ここに記してお礼申し上げます。また、調査の機会を与えていただいた厚岸町町長、若狭靖氏をはじめ関係者の皆様に厚く御礼申し上げます。

6. 引用文献

相生啓子 (2000) アマモ場研究の夜明け. 海洋と生物, 22(6): 516-523.

Barberá-Cebrián, C., P. Sánchez-Jerez and A. A. Ramos-Esplá (2002) Fragmented seagrass habitats on the Mediterranean coast, and distribution and abundance of mysid assemblages. *Marine Biology*, 141: 405-413.

Duffy J. E. (2002). Biodiversity and ecosystem function : the consumer connection. *Oikos*. 99: 201-219.

Ii, N. (1964). Mysidae Fauna Japonica (Crustacea). *Biogeographical Society of Japan*, Tokyo, pp. 610.

松政正俊、向井 宏 (1996b) 藻場(海中植物群落群) の生物群集 (9) - 葉上動物の競争と移動性-. 海洋と生物, 18(3):218-222.

向井 宏 (1993) 藻場(海中植物群落群) の生物群集 (1) - 多様性を支える種間関係-. 海洋と生物, 5(6):394-396.

Naeem S., Thompson L. J., Lawler S. P., Lawton J. H. and Woodfin R. M. (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystem. *Nature*. 368: 734-736.

仲岡雅裕 (2000) 海草の保全に向けた世界的な取り組み：地域規模および地球規模のネットワークの構築について. 海洋と生物, 22 (6): 556-569.

Parker J. D., Duffy J. E. and Orth R. J. (2001). Plant species diversity and composition: experimental effects on marine epifaunal assemblages. *Marine Ecology Progress Series*. 224:55-67.

Schoner, T. W. (1968). Nonsynchronous spatial overlap of Lizards in patchy habitats. *Ecology*. 51:408-418.

高橋一生 (2004) 淡水・沿岸域におけるアミ類の摂餌生態 (総説). 日本プランクトン学会報. 51 (1): 46-72.

Tilman D (1997). Community invisibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*. 78:81-92.

Tilman D., Lehman C. and Bristow C. E. (1998) Diversity-stability relationships: statistical inevitability or ecological consequence?. *American Naturalist*. 151: 277-282.

山田勝雅 (2003) 北海道厚岸湖に優占するアミ類 *N. intermedia*、*N. mirabilis* および *N. czerniawskii* の個体群動態と分布. 創価大学生物工学科修士論文. p. 108

山田勝雅 (2004) 海草藻場における一次消費者の多様性が生態系機能に与える効果. 第 51 回日本生態学会大会. 同学会講演要旨. p. 190.

渡辺雅子、仲岡雅裕 (2000) 海草の分布と生産に影響を与える環境要因・生物学的要因. 海洋と生物, 22(6): 533-541.

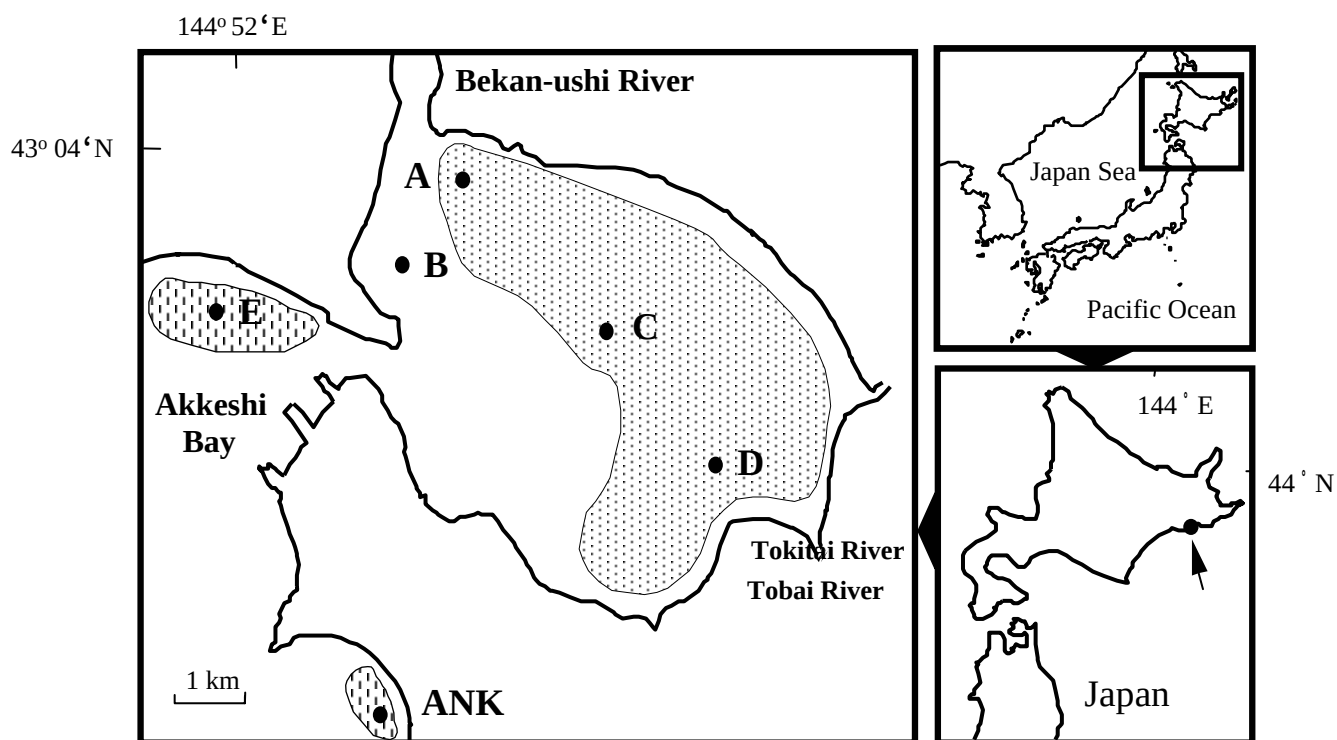


図1. 調査定点 斜線部はアマモ場 (*Zostera marina*: )、アマモとオオアマモ (*Z. asiatica*)の混生場 ()を示す。

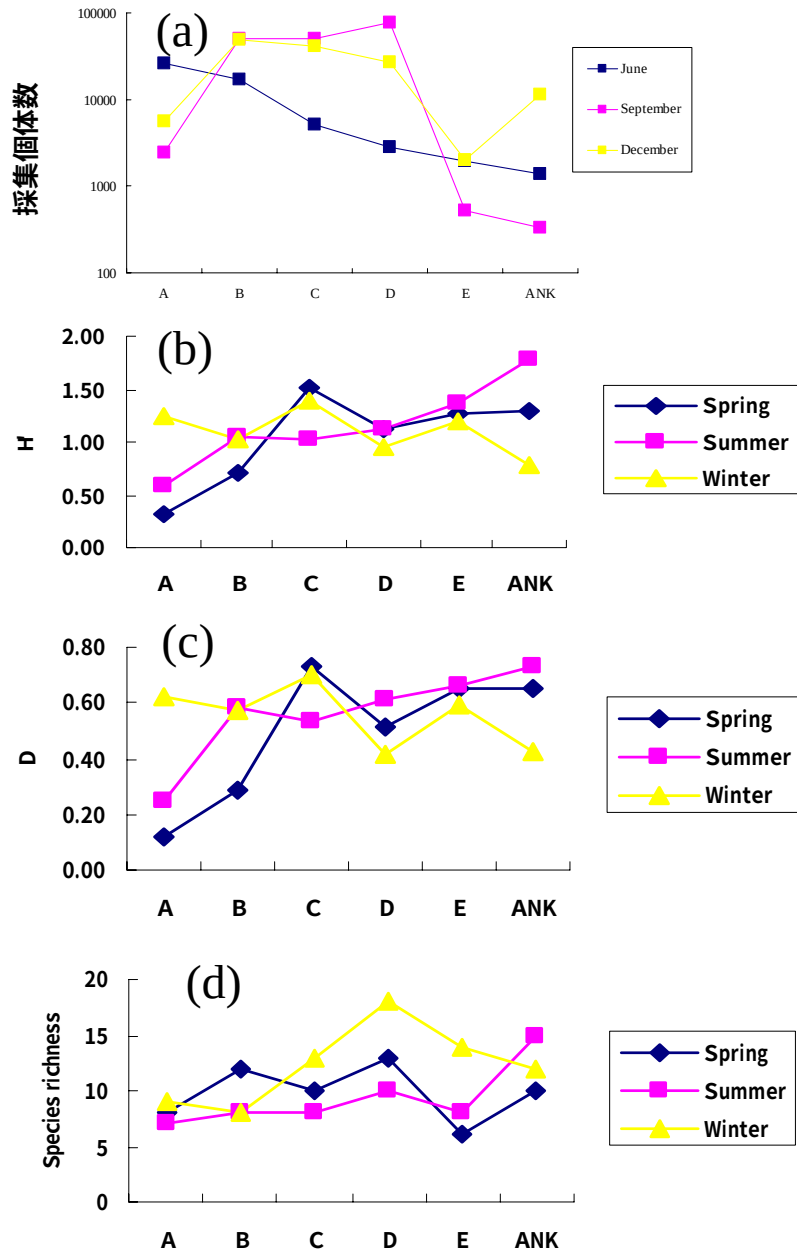


図. 2. 各季節における一次消費者 (アミ類・端脚類・等脚類) の採集個体数 (縦軸は対数変換) (a)および、多様度 (H' , D , 種数、それぞれb, c, d)の地点間変化。

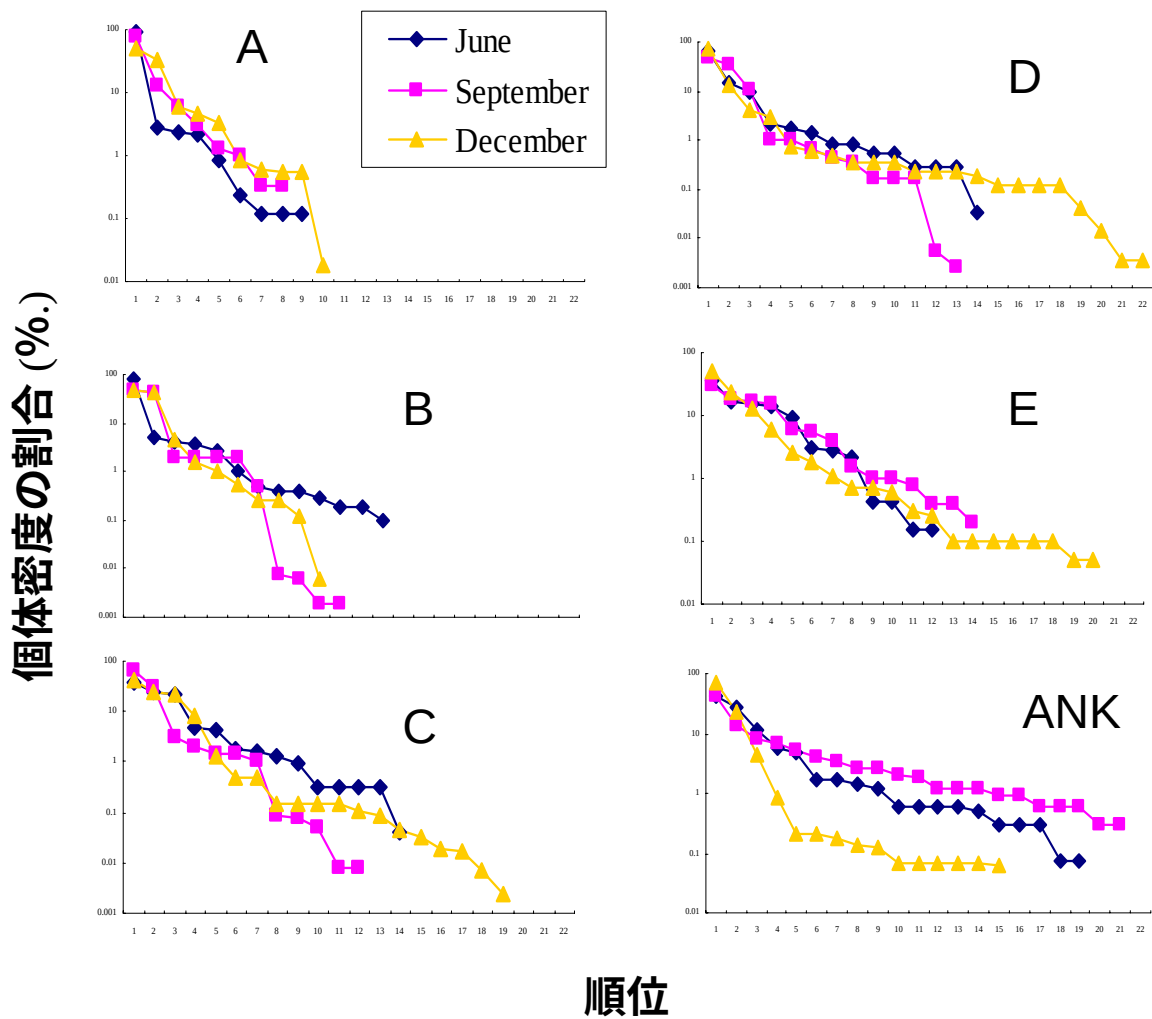
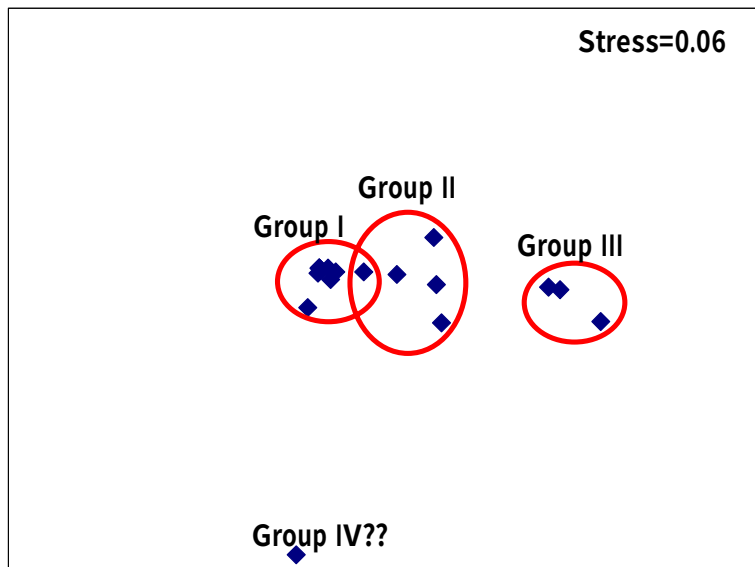


図. 3. 各地点、各季節におけるRank abundance。



Group I	Group II	Group III
Sep. A	June. A	Sep. B
Dec. A	Dec. C	Dec. B
June C	Dec. D	Sep. C
June D		
June E		
Sep. E		
Dec. E		
June ANK		Group IV
Sep. ANK		Sep. D
Dec. ANK		
June B		

図 4. MDS (多次元尺度構成法)。凡例の赤は底泥場、緑は湖内、青は湖外の海洋環境の藻場を示す。

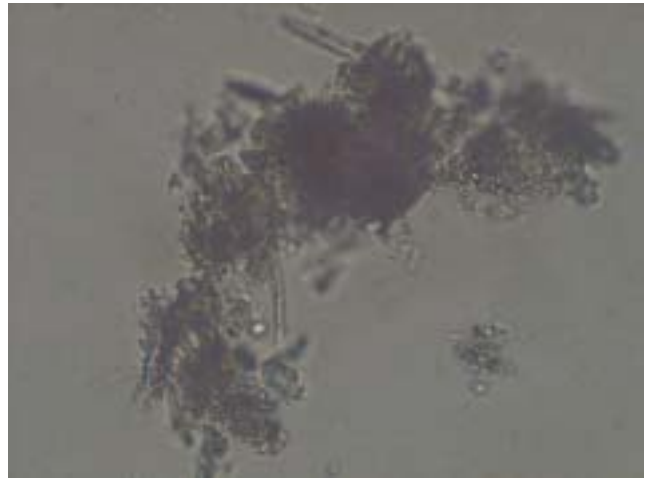
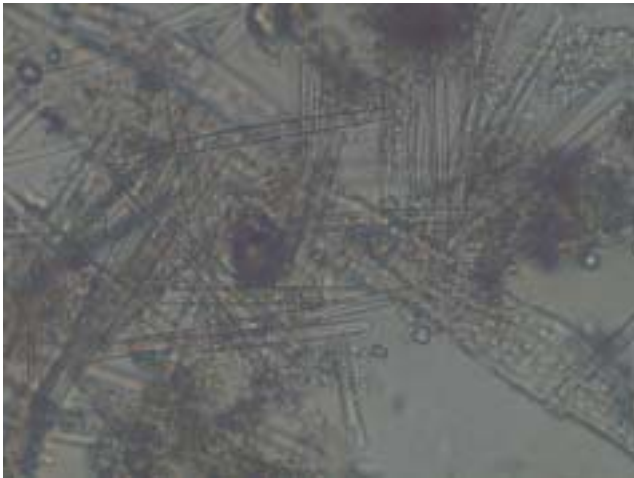


図5. エゾイサザアミ消化管内に見られた珪藻シネドラ属の群体 (左) と、同定不能物質とアクナンス属他 (右)

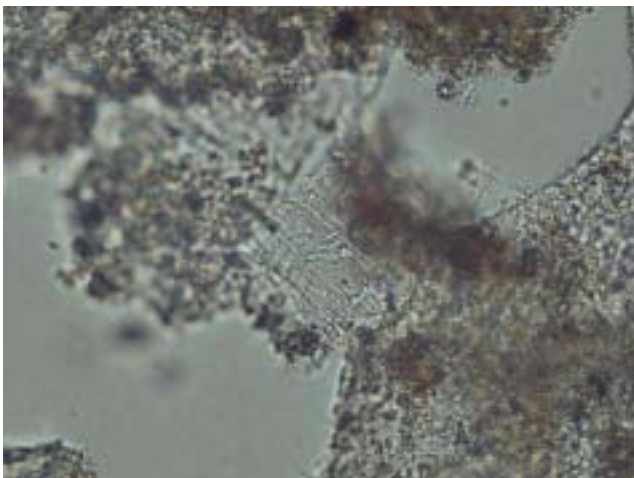


図6. イサザアミ消化管内に見られた珪藻バシラリア属の群体 (左) と、同定不能物質と同定不能物質 (右)

表 1. 春に採集されたイサザアミ (*N. intermedia*)の消化管内容物の重複度 (%)の定点間比較

Station	Station			
	A	B	C	D
A		79	82	59
B	79		86	58
C	82	86		59
D	59	58	59	

表 2. 春に採集されたエゾイサザアミ (*N. mirabilis*)の消化管内容物の重複度 (%)の定点間比較。定点CとDではほとんど個体が採集されなかった (山田2004)。

Station	Station	
	C	D
C		65
D	65	

表 3. 春に採集されたイサザアミとエゾイサザアミの消化管内容物の重複度 (%)の種間比較。

	Station	
	C	D
Overlap index	45	87