

学 位 論 文 題 名

固着生物の創り出す二次的な生息場所が
岩礁潮間帯の底棲生物群集に与える影響

学位論文内容の要旨

一般に海洋では、一次基質（海底の岩や砂地）上に生息する大型の固着生物（サンゴ類・大型藻類・海草類・イガイ類）が、自らの体構造によって生じる二次的な空間により、その場の物理的環境を大きく改変する。そして、大型の固着生物が創り出した二次的な空間は多くの生物によって利用される。そのため、大型の固着生物は二次的な生息場所を創出することで、生物群集に強い影響を与えていると考えられる。

岩礁潮間帯では、一次基質の大部分が大型の固着生物（フジツボ類・イガイ類・大型藻類）によって占有されていることが多い。過去の多くの研究は、これらの大型固着生物が他種を競争的に一次基質（岩表面）上から排除することで、底棲生物群集に大きな影響を与えていることを明らかにしてきた。一方、大型の固着生物が二次基質（二次的生息場所の1種類）を提供することで底棲生物群集に与える影響については、知見が少ないのが現状である。

一般に岩礁潮間帯では、種間相互作用・加入・物理的攪乱などの複数の要因が互いに影響を及ぼし合いながら、底棲生物群集に影響を与えている。そして、各要因の重要性は対象とする空間スケール（どの程度の範囲を研究対象とするか）に応じて変化する。そのため、大型の固着生物による二次基質の提供が底棲生物群集に与える影響を理解するためには、二次基質が群集に与える影響を、対象とする空間スケールと、二次基質以外の要因の影響を考慮に入れて調べる必要がある。

岩礁潮間帯の底棲生物群集では、モザイク状の空間構造（単一の固着生物の分布パッチが複数組み合わせられた構造）が潮間帯全域における群集の空間構造の特徴であるため、単一のパッチを空間スケールの単位として考えることがで

きる。そこで本研究では、北海道南部日浦海岸の岩礁潮間帯に形成されている底棲生物群集を対象として、大型の固着生物によって提供される二次基質が底棲生物群集に与える影響を、他の要因（種間競争・グレージング・物理的攪乱）の効果とともに、2つの異なる空間スケール（単一種の大型固着生物のパッチスケール（0.1–1.0mオーダー）・潮間帯全域スケール（ ≥ 10 mオーダー））の下で検証することを目的とした。

初めに、底棲生物群集における二次基質の利用様式を明らかにするために、潮間帯全域で野外調査と野外実験を行った。その結果、すべての優占生物の現存量は潮位に応じて変化した。優占生物の中で、大型の固着生物（フジツボ類・イガイ類・有節石灰藻など）の大部分は一次基質上（岩上）に生息していた。また、多くの一年生藻類とグレーザー（藻食性巻貝）は両方の基質上に生息していたが、主に二次基質上で観察された。そして、一年生藻類とグレーザーの分布は、大型の固着生物の帯状分布と一致していた。このような帯状分布の一致は、大型の固着生物が二次基質を提供することで、一年生藻類とグレーザーの分布に大きな影響を与えていた結果であった。

上記の野外調査と野外実験の結果より、イガイの1種であるムラサキインコガイ（*Septifer virgatus*）の優占域（以下、ムラサキインコガイ帯）で、二次基質が底棲生物群集に与える影響が最も大きいことが示唆された。そこで以下の章では、ムラサキインコガイ帯において大型固着生物による二次基質の提供が底棲生物群集に与える影響を、2つの空間スケールで、他の群集形成・維持要因の影響とともに検証した。

パッチスケールのような比較的小さな空間スケールでは、種間相互作用が岩礁潮間帯に生息する底棲生物群集に大きな影響を与えていることが広く知られている。そこで、二次基質と種間相互作用が一年生藻類群集に与える影響を明らかにするために、ムラサキインコガイ帯の一次基質（裸地）上と2種類の二次基質（有節石灰藻・ムラサキインコガイ）上で、一年生藻類の優占種とグレーザーの除去実験を行った。一年生藻類の種数と優占種は3つの基質間で異なっていた。そして、このような基質間での群集構造の違いは、二次基質が直接・間接的に一年生藻類群集に影響を与えていた結果であることが明らかになった。すなわち、二次基質は直接的に一年生藻類の出現種を制限し、同時に、一年生藻類間の種間競争に影響する（優占種を変える）ことで、間接的に一年生藻類群集に影響を与えていた。

一方、潮間帯全域スケールでは、物理的攪乱が岩礁潮間帯の底棲生物群集に大きな影響を与えていることが広く知られている。そこで、物理的攪乱の原因と規模、及び特徴を、ムラサキインコガイ帯で調査した。その結果、物理的攪乱の主要な原因は沖合いで発生する東波であり、東波の発生頻度の増加に応じて攪乱の特徴（新生パッチ数・平均パッチサイズ）と規模（裸地形成率）が増加することが明らかになった。そして、攪乱の特徴と規模は、東波の発生頻度に応じて季節と年によって変化することが明らかになった。

そこで、潮間帯全域スケールで、ムラサキインコガイ帯において二次基質が一年生藻類の種多様度に与える影響を、物理的攪乱の影響を考慮に入れて、数理モデルを用いたシミュレーションによって予測した。その結果、一次基質上では中程度の攪乱の強度で一年生藻類の種多様度が最大になり、二次基質上では攪乱の強度の増加に応じて種多様度が単調減少した。そして、全体の種多様度と攪乱の強度の関係は、攪乱の強度が小さいときと中程度のときに種多様度が極大となる二峰性の曲線で示され、どちらの峰が最大の種多様度になるかは、生息場所の大きさ（ムラサキインコガイ帯の面積）に応じて変化することが示された。これらの結果より、潮間帯全域スケールでは、大型固着生物による二次基質の提供が一年生藻類の種多様度に与える影響は、物理的攪乱の影響の下で、大型固着生物による種間競争の影響と同時に生じていることが強く示唆された。

以上の結果より、日浦海岸の岩礁潮間帯では、大型の固着生物は二次基質の提供によって、2つの空間スケールの下で他の要因と影響を及ぼし合いながら、底棲生物群集に大きな影響を与えていることが明らかになった。すなわち、パッチスケールでは、二次基質は他の種間相互作用と影響を及ぼし合いながら底棲生物群集に影響を与えていた。そして、二次基質が群集に与える影響は、二次基質提供者と利用者の組み合わせに応じて状況依存的に変化することが明らかになった。一方、潮間帯全域スケールでは、物理的攪乱や潮位などの物理的要因の影響下で、二次基質は底棲生物群集に影響を与えていた。そして、二次基質が底棲生物群集に与える影響の度合いは、攪乱の強度に応じて変化することが強く示唆された。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 中 尾 繁
副 査 教 授 池 田 勉
副 査 助教授 五 嶋 聖 治

学 位 論 文 題 名

固着生物の創り出す二次的な生息場所が 岩礁潮間帯の底棲生物群集に与える影響

本論文の構成は以下の通りである。

第一章：研究の目的

第二章：潮間帯における優占種の帯状分布に依存した群集構造

第三章：ムラサキインコガイ群集の動態：2種類の攪乱の効果（岩基質上での競争の解除・二次基質の消失）の分離

第四章：ムラサキインコガイ床における物理的攪乱の時空間的な規則性：複数の空間スケールにおける攪乱の規模の決定機構

第五章：優占種がassociate organismの分布に与える影響：様々な相互作用

第六章：結論

Keystone speciesは生息場所やシステム依存的に異なると考えられる。北米の太平洋岸ではヒトデがKeystone speciesとして群集構造・種多様性に大きな影響を与えていることが知られているが、本論文で扱っているシステムでは強力な捕食者は存在せず、競争的に優位な固着生物がKeystone speciesであると考えられる。

大型の固着生物は競争的排除により一次基質上では多様性を低下させる。しかし、彼らの体構造やそれらが創り出す空間、すなわち二次的な生息場所は多くの生物によって利用されるため、彼らは同時に多様性維持の役割も担っている。このように大型の固着生物は、種間競争以外のプロセスを介しても生物群集に影響を与えていると考えられる。

著者は群集における大型固着生物のKeystone speciesとしての役割に関心を持ち、岩礁潮間帯の表在性生物群集を対象に研究を行っている。本論文の主な成果は次

の三点である。

1) 大型固着生物と associate community の分布構造の関係：潮間帯全域において、大型固着生物が競争的排除と二次的生息場所の提供を介して associate community の群集構造に影響を与えていることが示唆された。

2) イガイ群集における 2 種類の攪乱の効果（競争の解除・二次的生息場所の消失）の評価：攪乱は一次基質上では競争の解除を介して、二次基質上（優占種の体上）では生息場所の消失を介して種多様性に影響を与え、攪乱が種多様性を与える影響は常に中規模攪乱仮説の予測に従うとは限らないことが野外調査と数理モデルの解析の結果から示唆された。

3) イガイ床における競争上の優位種の役割：優占種は associate community 構成種の加入過程・死亡過程（競争・捕食）に影響をあたえることで、一次基質、二次基質依存的な (1) で観察されたような群集構造を構築していることが、野外実験の結果より明らかになった。

以上の点より、大型固着生物が直接的・間接的な正・負の効果 associate community 構成種に与えることで、群集構造の構築に大きな影響を与えていることが明らかになった。

本論文の成果は岩礁潮間帯底生生物群集の形成、維持機構の解明に極めて貴重な生態学上の、また岩礁環境の保全等にも有用な知見を提供している。内容は博士の学位に充分該当すると評価される。