



(a) ウミニナが高密度に分布する干潟と上部のヨシ原 (1, 2, 8, 9, 10章)。コメツギガニと砂団子も見える。(b) 干潟での定量調査の採集物 (8章)。(c) 干潟の表層で堆積物食を行うミナミコメツギガニ (撮影：遠藤雅大氏) (1, 9章)。(d) ウミニナは堆積物食とともに懸濁物食も行う (1, 8, 10章)。珪藻を含む茶色い海水が数時間で透明に (撮影協力：成田正司氏, 久保園遙氏)。



(e)



(f)



(h)



(e) 岩礁とタイドプール (1, 8章)。カモメ類は海岸生態系における重要な上位捕食者である。(f) イガイ類が優占する岩礁潮間帯 (7, 9章)。右端に野外実験の区画が見える。(g) ひしめくムラサキインコガイ (7章)。(h) ひたすら連なるアメフラシの連鎖交尾 (4章)。(i) 大小の子を体壁に付着させて保育するコモチイソギンチャク (撮影：篠原沙和子氏) (4章)。(j) ホンヤドカリの交尾前ガードペア (3章)。





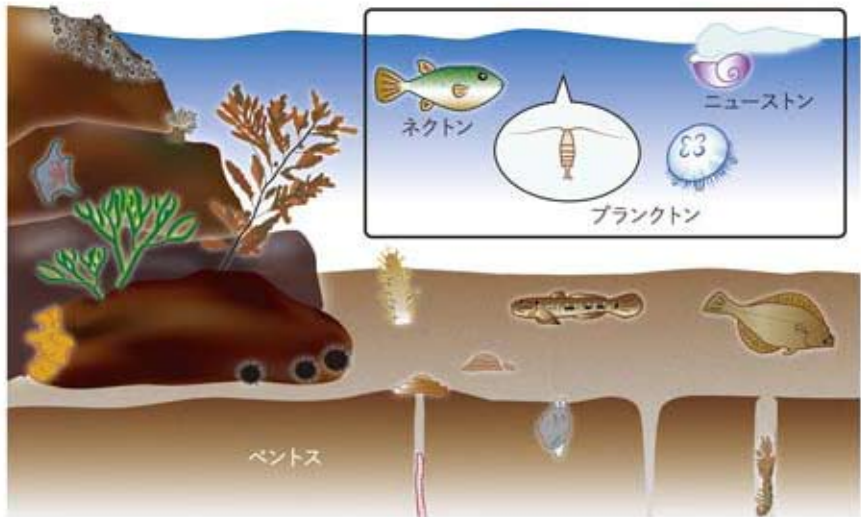


図1.5 海洋生物の生活様式の類型 水柱に浮かぶプランクトン(クラゲやカイアシ類)、遊泳するネクトン(フグ)、水面に位置するニューストン(アサガオガイ)を除く、海底にすむ多様な動植物がベントスである。(イラスト: 邊見由美氏)

などの海藻のような底生植物も含まれている。さらに、サンゴの茂みの片隅でうたた寝しているウミガメのことをベントスと言っても、誰かに怒られることはない。また、プランクトンとベントスの両方の性質を持つもの、ネクトンとベントスの両方の性質を持つものもあるため、ある生物を4つの類型区分のどれか1つに収める必要はない。底生魚類やウミガメはベントスでもありネクトンでもある。本書では主に底生無脊椎動物に焦点を当てて、海岸動物の生態学を解説する。そのため、とくに断りのないときには、ベントスを底生無脊椎動物の意味で用いる。

### 1.3 ベントスの多様性

**分類群の多様性** ベントスという言葉はあまり聞き慣れないかもしれないが、海洋生物のなかで、ベントスがありふれた生活形であることは、ほとんどの動物門がベントス性の種を含むことからわかる(表1.1)。これだけの多様な動物門のなかで、底生性の種を含まないのは、寄生・共生性の種のみを含むグループである。たとえばタコの腎臓内で生活するニハイチュウ類(菱形動



CHAPTER  
02

## 進化と種の多様性

南の島に行く。波打ち際に貝殻が落ちている。巻貝の殻だけを集めてみても、大きな貝、小さな貝、丸いもの、尖ったもの、突起の生えたもの、つやつやと光沢の美しいもの、色とりどり、あるいは地味なもの、実に多様だ（図



図 2.1 南の島のさまざまな巻貝



なっていて、右向きの個体は相手の左側から鱗を狙い、左向きの魚は右側から襲う (Hori 1993)。鱗を食われる魚は、よく襲われるほうを警戒するので、個体群中で頻度の高い利き口のほうが適応度が低い。その結果として、利き口の頻度は50%を中心として周期的な年変動を繰り返している (図3.9)。

**条件付き戦略** 1つの個体群で複数の戦術がつねに存在していても、進化的に安定な状態とは限らない。とくに優劣関係にある個体間では、劣位個体が優位個体とは異なる戦術を用いる場合がある。その戦術は、優位個体と同じ戦術を用いることと比べれば適応度の増加が期待できる戦術である。このように、自らの条件に応じて戦術を切り替える戦略を条件付き戦略という。

アメリカカブトガニのオスは2つの戦術を使い分ける条件付き戦略を示す (Brockmann 2002)。まず、一部のオスは自ら泳いで配偶相手となるメスを探索する。メスが産卵のために沖合から浜辺へ泳いでくるので、メスを発見したオスは水中でメスを背後から、鉤爪状の把握器となった歩脚でつかんで、メスと一緒に浜辺へと泳ぎ、そしてメスの産卵に同調して放精する (ガード戦術)。一方、浜辺でメスを待ち受けて、メスが産卵する際に周囲で放精して受精を試みるオスもいる (サテライト戦術)。メ

スはほぼ必ずガードされているので、ガード戦術に比べると、サテライト戦術のオスによる受精率は低い。このようなオスの戦術は遺伝的に決まっているわけではなく、自分の健康状態 (遊泳力や、把握器の破損など) によって決まると考えられている (図3.10)。

アオリイカのオスでも条件付き戦略が知られている (Wada et al. 2005)。オスはメスをめぐって闘争し、この闘争で優位な大型オスはメスとペアとなり、輸卵管の開口部に精子を渡すガード戦術を示す。小型オスは、メスとペアになることはできないが、代わりにメスの口の周りに精子を渡すスニーキング戦術を示す。

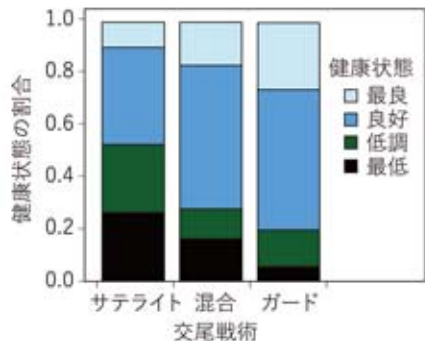


図 3.10 カブトガニの交尾戦術と健康状態の関係 サテライト戦術をする個体には健康状態の悪い個体が多く、ガード戦術をする個体には健康状態が良い個体が多い。(Brockman 2002 を基に作成)



幼生が気に入った場所にたどり着けない場合は、浮遊期間を延長することもある。延長できる期間は多くの種では数日から数週間の範囲であるが、一部の種では数か月を超える (Scheltema 1971)。ただし、延長による選り好みの程度も条件によって変わることがある。浮遊中に餌を食べない卵黄栄養型の幼生の例では、同種でも栄養分を多く持つ大きな幼生は選り好みを続けるが、小さな幼生は妥協しやすくなる (Marshall & Keough 2003)。幼生は単純に刺激に応答して着底するわけではなく、さまざまな制約のなかで適応度を最大化する行動を選択している可能性が高い (Heyland et al. 2011)。

## 4.6 性システム

**同時的雌雄同体** 性の決まりかたや雌雄性の現れかたといったベントスの性システムは、おそらく一般に認識されているよりもはるかに多様である。1つの繁殖期のなかで、1個体が成熟した卵と精子を同時に生産することを同時的雌雄同体と呼ぶ。これはサンゴや貝類、甲殻類など、さまざまな分類群で知られている。本州の磯でよく見かけるアメフラシもその一種である。アメフラシの交尾は前後に連なって行われるが、このとき、前の個体はメス役、後ろの個体はオス役として機能する (Yusa 1993) (図 4.9)。同時的雌雄同体なら自家受精すればよさそうなのだが、そのような種は少数派で、多くは他個体と生殖する。有性生殖の項 (4.2 節) で説明したように、やはり異なる他個体との生殖にメリットが大きいのだろう。



図 4.9 アメフラシの交尾 (イラスト:今井絵美氏)

CHAPTER  
05

## ベントスを取り巻く種間関係

北太平洋で起きたケルプの森（大型褐藻類の群落）の消失は漁業に原因があるという。と言っても、それはコンブの採取によるものではなく、魚の獲りすぎによる。どういことだろうか？

まず、過度の漁獲圧により魚類が減少して、その捕食者であるアシカやオットセイが減少した。すると、それらアシカやオットセイを捕食していたシャチはラッコをも捕食するようになり、ラッコが減少してしまった。その結果、ケルプの森でウニが増えた。ウニはラッコの大好物であるためだ。増えすぎたウ





が見えてくる。その条件とは、 $y$  軸と  $x$  軸の切片に注目すると

$$K_1 < \frac{K_2}{\alpha_{21}} \quad \text{かつ} \quad K_2 < \frac{K_1}{\alpha_{12}}$$

である。この式の生物学的な意味は、以下のように変形するとわかりやすい。

$$\frac{1}{K_1} > \frac{\alpha_{21}}{K_2} \quad \text{かつ} \quad \frac{1}{K_2} > \frac{\alpha_{12}}{K_1}$$

つまり、2種の共存に必要な条件とは、①種1の1個体が同種の個体群に与える密度効果 ( $\frac{1}{K_1}$ ) が、その個体が種2に与える影響 ( $\frac{\alpha_{21}}{K_2}$ ) よりも大きく、同時に、②種2の1個体が同種の個体群に与える影響 ( $\frac{1}{K_2}$ ) が、その個体が種1に与える影響 ( $\frac{\alpha_{12}}{K_1}$ ) よりも大きいときである。もっと短く言うと、2種ともに同種に対する影響が他種に対する影響よりも強い場合に、2種は共存するのである。

ヤドカリを例として考えてみよう。日本の海岸には、たいてい複数種のヤドカリが共存している。どの種のヤドカリも、各個体が1個の貝殻を利用するので、競争係数は1であるように思われる。しかし、彼らの分布や貝殻資源に対する選好性が部分的に異なっていて、それらの結果として貝殻利用状況にも違いがあれば、競争係数は1より小さいことになる。北海道東部にある厚岸湾の岩礁海岸にはテナガホンヤドカリとツマベニホンヤドカリが共存しているが、これら2種の貝殻資源に対する選好性や利用状況は明確に異なる (Oba et al. 2008)。このような資源分割によって、ヤドカリたちは共存条件を満たしているのかもしれない。

**捕食・被食関係** ロトカとヴォルテラは、種間競争モデルと同じく、捕食・被食モデルも発表している。しかし2人は共同で研究していたわけではない。ロトカは化学物質濃度の周期的変動を示そうと試みて、ヴォルテラはアドリア海で漁獲されるある種の魚の周期的変動を説明するために、それぞれ独自に以下のようなモデルを導き出したのである (マレー 2014)。現在では、これはロトカ・ヴォルテラの捕食・被食モデルとして広く知られている。

$$\frac{dN}{dt} = rN - aNP \quad (6.10)$$

$$\frac{dP}{dt} = faNP - qP \quad (6.11)$$

中規模攪乱仮説 攪乱による空間資源の開放は、種組成だけではなく、種多様性にも影響する。ただし、攪乱が種多様性に与える影響は、その強さに応じて変化する。攪乱が強すぎると、ほとんどの種が排除されるため多様性は低下する。反対に、攪乱が弱すぎると、大部分の種が排除されないため、競争に強い種がはびこり多様性は低いまま。結果的に、強すぎず弱すぎない攪乱、つまり中規模の攪乱の下で多様性が最大となる。こうした中規模の攪乱の下で種多様性が最大になる傾向は中規模攪乱仮説として提唱され、空間資源をめぐる競争が生じやすい固着生物群集、たとえばサンゴ群集や海藻群集などに当てはまると考えられている (Connell 1978)。

# ちゅう き ほ かく らん か せつ 中規模攪乱仮説

…ってなに？



攪乱の強さは  
種多様性に影響  
します





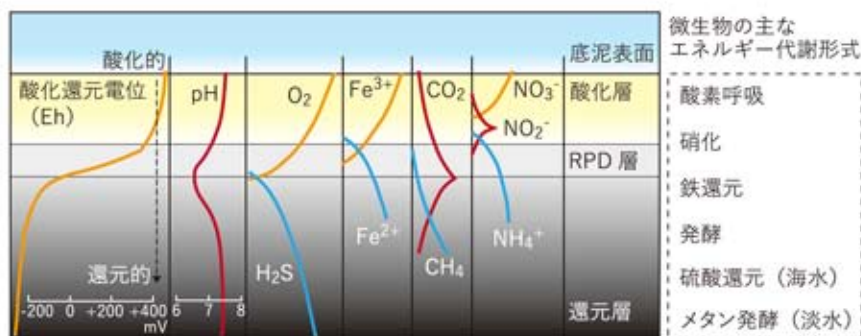


図 8.6 底泥中における酸化還元電位、pH および酸化還元態物質濃度 ( $O_2$ ,  $H_2S$ ,  $Fe^{2+}$ ,  $Fe^{3+}$ ,  $CO_2$ ,  $CH_4$ ,  $NO_3^-$ ,  $NO_2^-$ ,  $NH_4^+$ ) の鉛直分布 (Fenchel & Riedl 1970 より)



ニホンスナモグリの巣穴 (内径約 1cm) ヒメヤマトカワゴカイの巣穴 (内径約 5mm)

図 8.7 ベントスの巣穴構築による酸化層の形成 十脚目のニホンスナモグリ (左) と環形動物のヒメヤマトカワゴカイ (右)。上が底質表面。

活性は鉛直方向に変化している。

底質の酸化還元状態を示す指標として酸化還元電位 (Eh) がある。一般に、微生物群の代謝様式が表層から深部に向けて変化するにつれ、酸化態・還元態物質の濃度や存在比率が大きく変化し、これを反映して底質の Eh は段階的に下がっていく (Capone & Kiene 1988)。好気呼吸や硝化が卓越する酸化層では Eh は正の値 ( $0 \sim +400$  mV 以上) を示すが、強い硫化水素臭を放つ還元的な底質

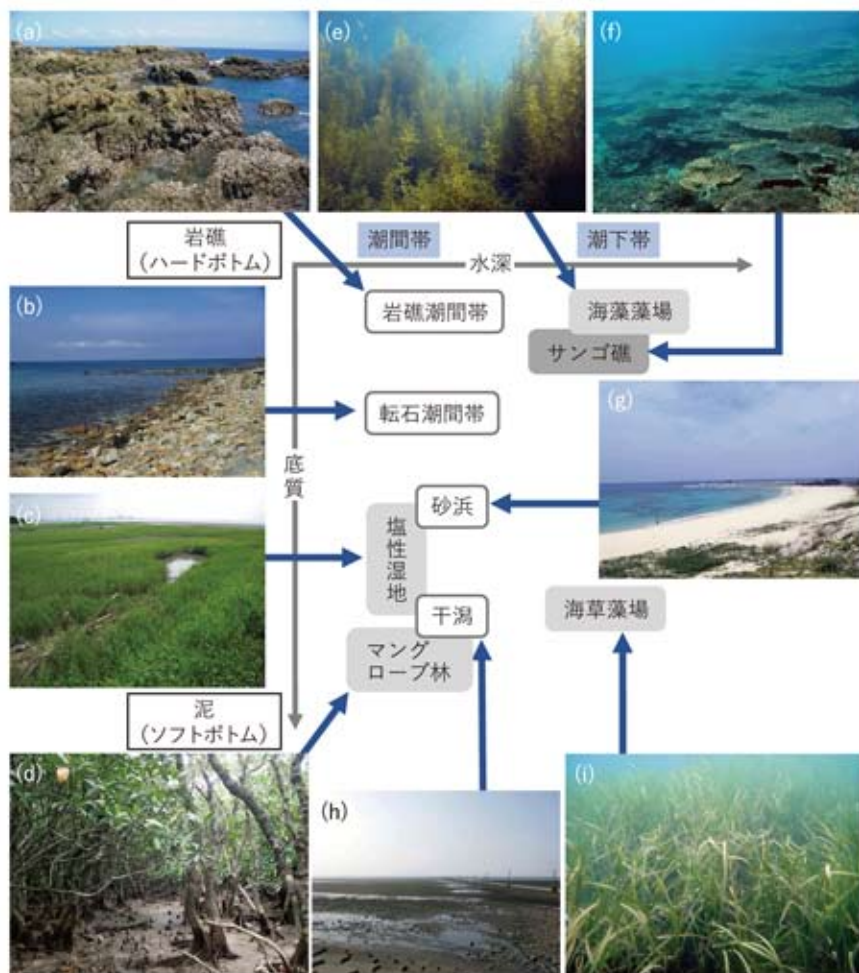


図 9.1 沿岸域に見られるベントスの棲息場所 (a) 鹿児島県佐多岬, (b) 静岡県下田市, (c) 千葉県木更津市, (d) 鹿児島県奄美大島, (e) 鹿児島県桜島, (f) 熊本県牛深市, (g) 鹿児島県奄美大島, (h) 熊本県宇土市, (i) 鹿児島県下飯島。(撮影: (b) (c) 多留聖典氏, (e) (f) (h) (i) 寺田竜太氏)

ここにすむベントスには、フジツボ類やカキ類、イガイ類など固着性の種が多い。移動して餌を得ることはできないが、水中の有機物を食べる懸濁物食が可能である。岩礁潮間帯では、固着生物の隙間に植食性や肉食性の動物が活動する姿が見られる。移動力に乏しいベントスの場合、潮汐にともなって上下す





どのように運び込まれるのか？ 外来生物は人間の活動とともにさまざまな手段で運び込まれる。そのうち何らかの利用目的があって外来生物が運び込まれることを意図的導入という。人間は食料や観賞に利用するために、数多くの海の生物たちを船や飛行機に乗せて運び込んでいる。運ばれた動植物のなかには野生化して定着拡散し、さらに分布を広げる生物がいる。その代表が食材とするためのアサリやシナハマグリなどの水産生物の運搬である。

海洋の外来生物では、このような人間の意図的な導入よりも、人間が運ぶ物資に混ざったり付着したりして、人間の意図とは関係なく導入されてしまう非意図的導入による種が多くを占めるのが特徴である。その代表的な導入手段が大型船舶のバラスト水への混入である。大型の貨物船は荷物を陸揚げして船が軽くなると安定が保てなくなり、強い波を受けると沈没する可能性が出てくる。そこで、その港で海水を積み込んで重しにして、次の港へまた航海していく。その水をバラスト水と呼ぶ。海水には、細菌やウイルスなどの微小な生物だけでなく、海の生物の卵や胞子、プランクトンなどがたくさん含まれている。こういった生物たちがバラスト水とともに船に取り込まれ、海を越えて運搬されて、荷物の積み入れ港で海中に放出される。このような生物のなかにはベントスのプランクトン幼生も含まれており、このようにして運ばれてきた幼