

藻場に生息する ヨコエビ類の群集動態

Dynamics of gammarid assemblage associated with macroalgal beds

鹿児島大学水産学部 小玉 将史 (Kodama, Masafumi)

藻場のヨコエビ類

うみうし通信の読者の皆さまは、「藻場」という言葉をご存知のことだろう。藻場とは、海藻や海草が繁茂する場所を指す言葉だ。藻場には、魚類や甲殻類、貝類、多毛類など、実に多種多様な生物たちが生息している。その中でも筆者が研究対象としているのは、ヨコエビ類という甲殻類の一群だ。ヨコエビ類とは、軟甲綱フクロエビ上目端脚目に属する動物群であり、その多くは成体でも体長10 mm以下と小型である。名前にエビと付いているが、十脚目のいわゆるエビ類とは上目レベルで異なり、どちらかというダンゴムシ類やアミ類などに近縁な動物群だ。ヨコエビ類の分類や生態、体制などの概略については、過去に本誌においても紹介されているのでぜひ参照されたい(有山, 2011)。

藻場の生物の中でもヨコエビ類の現存量はとりわけ膨大であり、しばしば藻場の葉上動物群集において個体数、生物量共に優占する。その高い生息密度から、海藻類や微細藻類などを食べ、魚類などに食べられることによって、低次生産者と高次捕食者を食物網においてつなぐ役割を担っている。ヨコエビ類は、藻場の食物網を支える極めて重要な分類群であり、藻場生態系のことを理解するためには、ヨコエビ類の知見が不可欠と言っても過言ではない。

また、ヨコエビ類は、ただ現存量が多いだけでなく、種数も非常に多い分類群だ。一つの海藻群落を調べただけでも数十種が出現することがある。その一方、日本において海産ヨコエビ類の分類学的研究は遅れている。未記載種や再検討が必要な種が多数存在しており、また、種同定のための初学者向けの資料も充実しているとは言い難い。そのため、ある程度習熟した者でなければ、ヨコエビ類の種同定はしばしば難しい(筆者も常に難儀している)。そのせいもあってか、国内においては、藻場のヨコエビ類の生態学的研究は、その重要性に比して必ずしも多くはない。

筆者は、ヨコエビ類が藻場生態系に果たす役割をより具体的に明らかにしたいと考え、岩手県大槌湾の藻場において研究をスタートさせた。研究を行うにあたっては、まず、その藻場にどのようなヨコエビ類が出現するのか把握する必要がある。そこで、まずは複数の海藻・海草類の群落を対象に、ヨコエビ類の出現動態やそのメカニズムを調べることにした。本稿では、特に、多年生ホンダワラ類のエゾノネジモクからなる海藻群落において行った研究について紹介したい。

海藻群落という生息場

海藻群落におけるヨコエビ類の出現動態を調べる上では、生息場としての海藻群落の特性を考慮することが重要だ。例えば、海藻群落を構成するのは生きた海藻なので、当然、季節的に生長したり枯れたりする(図1)。生息基質である海藻類の季節消長は、ヨコエビ類を含む葉上動物の生息環境を劇的に変化させ得る。このような海藻類の季節消長の影響を受けて葉上動物

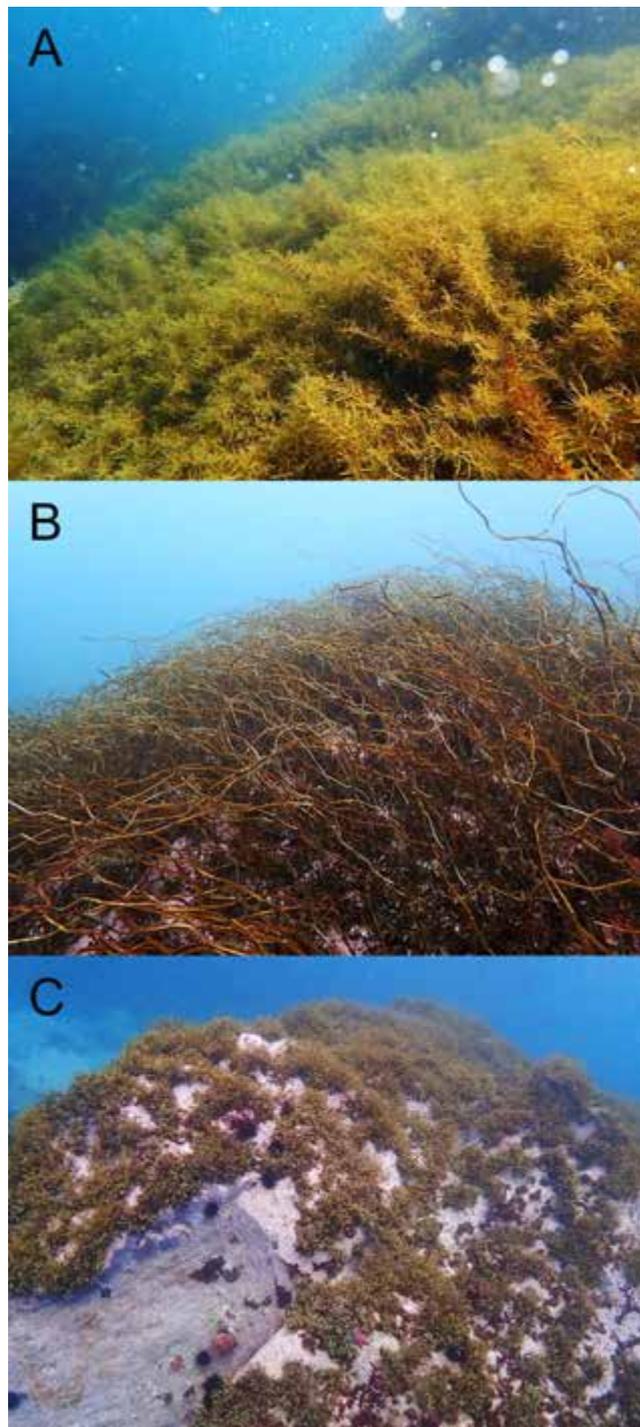


図1 エゾノネジモク群落の季節消長。A, 7月:最も繁茂する季節であり、藻体は多くの葉を備える。B, 9月:葉状部は枯死しつつあり、落葉した主枝と仮根部のみが残る。C, 12月:枯死した葉状部は全て流出し、新たに生じた新芽が伸びつつある。Kodama et al. (in press) より出版社の許可を得て引用。

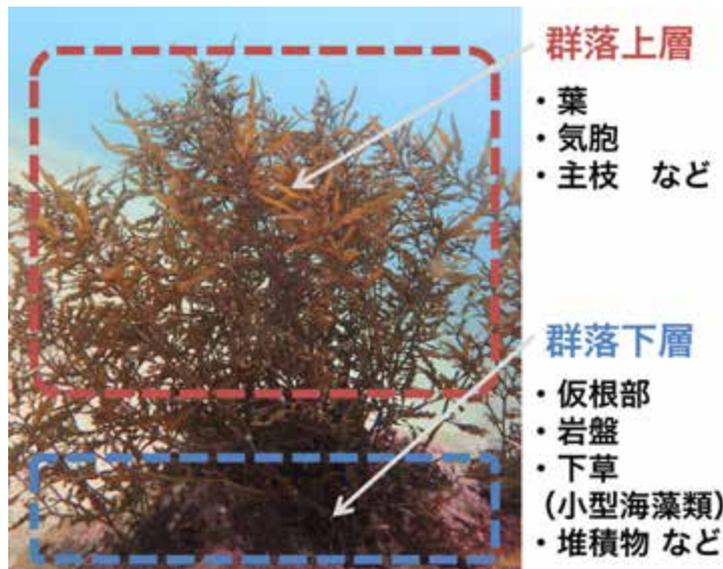


図2 エゾノネジモク群落内における上層と下層の環境の違い。

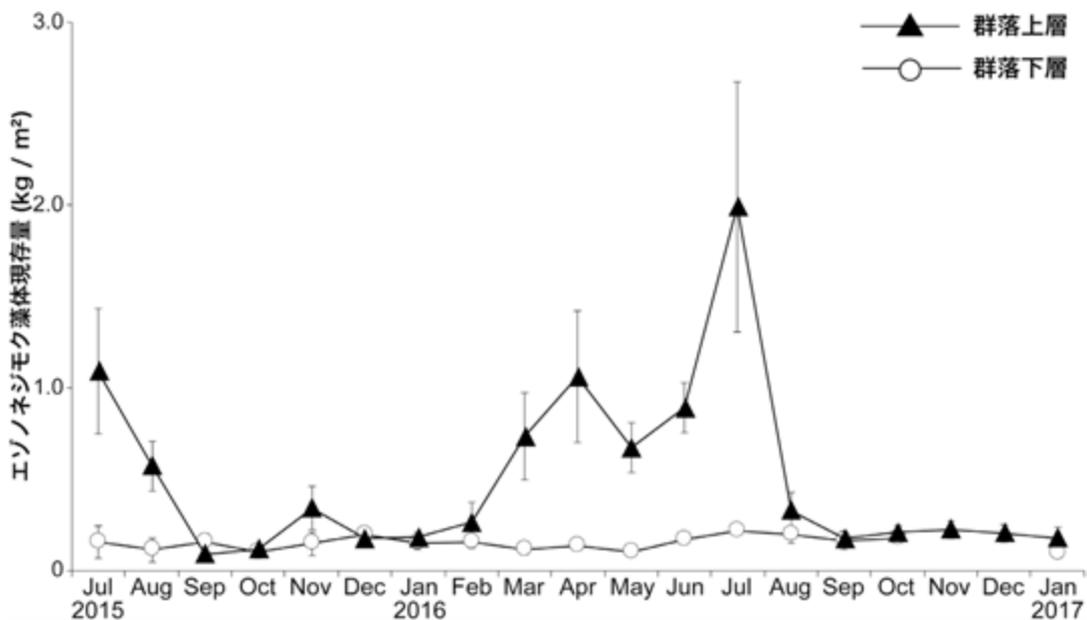


図3 エゾノネジモク藻体現存量の季節変化。誤差棒は標準偏差を示す。Kodama et al. (2020) より出版社の許可を得て改変引用。

の群集構造も大きく季節変化することが知られている (Taylor, 1998など)。

考慮すべき点は他にもある。海藻類の藻体は、ヨコエビ類のような小型葉上動物よりも遥かに大きいうえ、様々な器官に分化している。そのため、体サイズの小さなヨコエビ類にとって、海藻群落内部の環境は均質とは言い難い。例えば、同じ群落であっても、群落上層には葉や気胞などからなる葉状部が発達し、下層には付着器である仮根部のほか、下草となる小型海藻類、堆積物などが存在している (図2)。このような環境の違いを受けて、同じ海藻群落の中でも、群落上層と下層で全く異なる底生動物群集が形成されることがある (Hirst, 2007など)。

このように、ひとくちに海藻群落と言っても、体サイズの小さなヨコエビ類から見ると、群落内部の生息環境は空間的に不

均質であり、しかもその生息環境は季節的にも大きく変化する。本研究では、これらの点を踏まえ、エゾノネジモク群落を上層と下層に区別して、ヨコエビ類とエゾノネジモク藻体を毎月定量採集することとした。これにより、エゾノネジモク藻体の季節消長を明らかにするとともに、藻体の季節消長に伴って群落上層・下層のヨコエビ類の群集構造がどのように変化していくかを調べた (Kodama et al., 2020)。

エゾノネジモクの季節消長とそれに対するヨコエビ類群集の応答

エゾノネジモク藻体の結果からみていこう (図1, 3)。群落上層では、エゾノネジモク葉状部の生長・枯死に伴って、藻体現存量が大きく季節変化した。秋に新芽が出て、翌年初夏ごろ



図4 エゾネジモク群落に出現したヨコエビ類の一部の種. A, モリノカマキリヨコエビ *Jassa morinoi*. B, イソホソヨコエビ *Ericthonius pugnax*. C, *Monocorophium* 属の1種, D, ニホンソコエビ *Gammaropsis japonica*. E, ニセヒゲナガヨコエビ属 *Sunaphitoe* の1種. F, ドロノミ属 *Podocerus* の1種. スケールバーは1.0 mm. Kodama *et al.* (2020) より出版社の許可を得て改変引用.

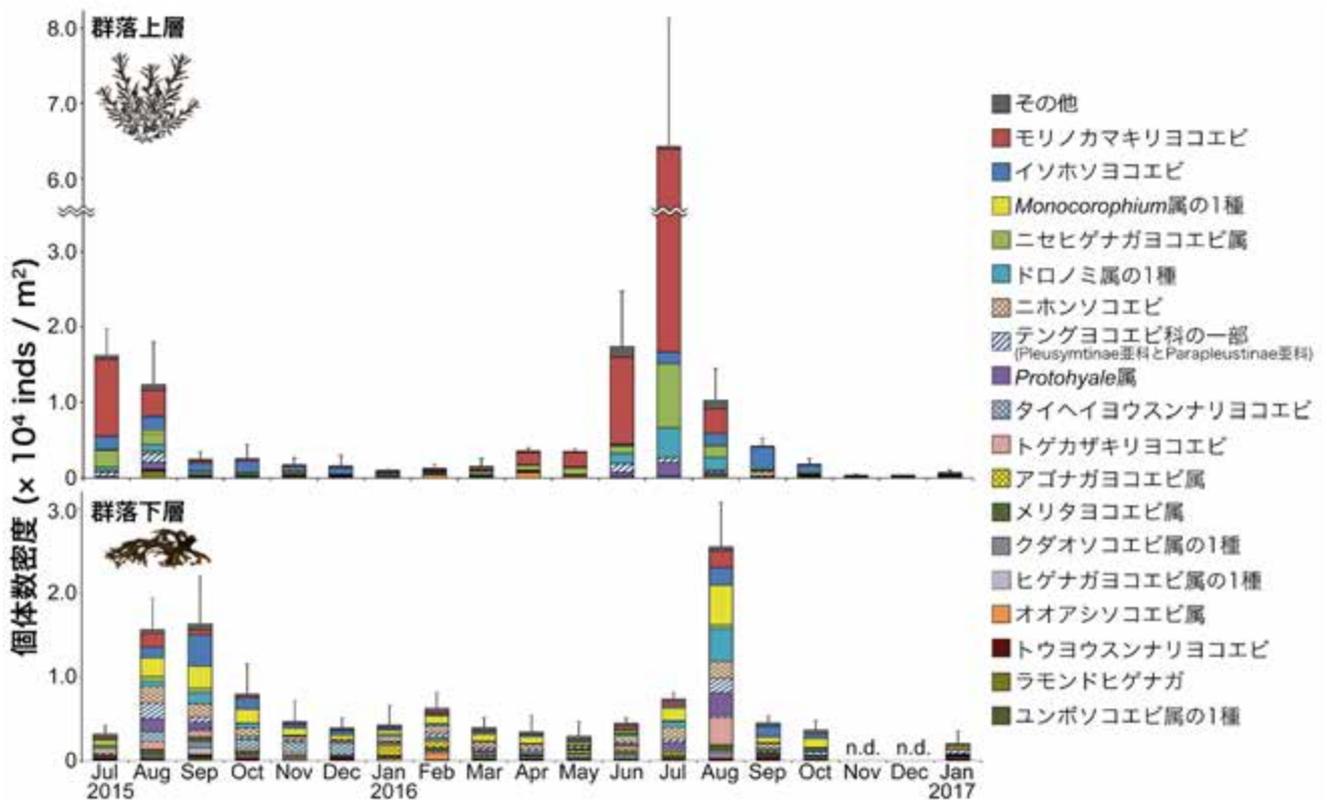


図5 エゾネジモク群落におけるヨコエビ類の群集構造の季節変化. 誤差棒は標準偏差を示す. Kodama *et al.* (2020) より出版社の許可を得て改変引用.

まで大きく生長したのち、晩夏から秋にかけて枯死脱落する、という季節消長パターンを確認することができた。一方、群落下層では、エゾノネジモクの現存量は一年を通して低水準で安定していた。これは、群落下層には主に仮根が存在し、仮根は季節的にあまり生長・枯死しないためと考えられる。

それでは、エゾノネジモクの季節消長に対して、ヨコエビ類はどのように応答していたのだろうか(図4, 5)。ヨコエビ類の群集構造やその季節変動のパターンは、群落上層と下層とで大きく異なった。群落上層では、ヨコエビ類の個体数密度と藻体現存量の季節変動パターンはよく合致しており、藻体が繁茂する春から夏にかけて個体数密度が増加し、藻体が枯死する晩夏から秋には個体数密度も激減した。この合致は、藻体現存量の増減がヨコエビ類の生息可能空間の増減に直結するためと考えられる。個体数密度が高い時期には、優占種モリノカマキリヨコエビが全体の7割程度を占めた。群落上層におけるヨコエビ類全体の急激な増減は、主に本種の増減によるものであったと言えよう。

群落下層では、上層とは全く異なるヨコエビ類群集が形成され、総じて上層よりも多様な種が出現した。仮根部の現存量が周年安定していた群落下層においても、ヨコエビ類の群集構造は季節変化し、特に、上層の藻体が枯死する晩夏において、下層のヨコエビ類の個体数密度が急激に増加していた。これはおそらく、上層で枯死した藻体やそれに由来するデトリタスの一部が沈降・堆積し、群落下層のヨコエビ類に餌料や一時的な生息場を供給したためではないかと考えているが、今後さらなる検証が必要である。

消えたヨコエビ達はどこへ?

エゾノネジモク藻体が枯れると、群落上層においてヨコエビ類は減少し、逆に群落下層においてヨコエビ類は増加することが分かってきた。この結果を色々な方にお見せして議論を交わすと、決まってお質問いただいた事柄がある。それは「海藻が枯れた際、群落上層で減少したヨコエビたちはどこに行ったのか?」という点だ。友人や先生方との議論、学会発表での質疑、学位論文審査会の質疑、あらゆる場でこのご質問をいただいた。もっともな疑問だ。私も答えを知りたい。

既往研究においては、葉上動物が季節的に減少するメカニズムは、主に死亡(特に魚類などによる捕食)と群落外への移動によって説明されている。つまり、食べられて死んでしまったか、あるいは、どこか別の場所に移動してしまったから葉上動物は減ったのだ、という説明だ。このうち、捕食による死亡が葉上動物を減少させるかについては、捕食者を排除する実験を行うことである程度検証されてきた(Edgar & Aoki, 1993など)。その一方、群落外への移動については、ほとんど実験的に確かめられていない。

そこで、エゾノネジモクが枯れる際にヨコエビ類が群落の外に移動しているかを明らかにしようと考え、群落外に移動していくヨコエビ類をトラップする野外実験を実施した。詳細はKodama *et al.*, (in press) をご参照いただきたいが、結論だけ書くと、少なくとも一部のヨコエビ類は、エゾノネジモクが枯れると群落の外に移動していることが明らかとなった。また、藻体の枯死に伴って群落外に移動する種がいる一方で、あまり枯死の影響を受けず、枯死後も群落内に高密度で出現し続ける種も確認された。どうやらヨコエビ類各種の生態の違いに応じて、枯死によって受ける影響が異なるようだ。まだまだ更なる調査が必要だが、捕食による死亡と群落外への移動はどちらも生じているらしい。これらのうち、どちらがより大きく影響するのかについては、今後明らかにしていきたいと考えている。

今後の展望

研究をスタートさせたのは、ヨコエビ類が藻場生態系に果たす役割をもっと具体的に明らかにしたいと考えたからだったが、ヨコエビ類の群集動態を調べるだけでかなりの時間を費やしてしまった。最近では、出現したヨコエビ類の生態系内での役割を明らかにするべく、彼らが具体的に何を食べ、何に食べられているのかについても研究を進めている。調査中の内容が多いため詳細には触れないが、これらの点においてもやはり群落上層と下層で違いがありそうだ。例えば、ヨコエビ類とその捕食者である魚類との被食-捕食関係を調べたところ、大変興味深いことに、どうやら群落上層と下層に出現するヨコエビ類は、それぞれ別の魚種に捕食されているらしいことが明らかとなりつつある(小玉ほか, 2021)。これらの結果については、いずれ学術論文として公表したいと考えているので、それまで楽しみにお待ちいただきたい。

謝辞

本研究を実施するにあたり、東京大学大気海洋研究所の河村知彦教授、早川淳助教、大土直哉助教、中本健太博士には、研究のご指導を頂くとともに野外調査にご助力いただいた。また、野外調査においては、東京大学国際沿岸海洋研究センターの技術職員の方々にお力添えをいただいた。本稿に用いた図の一部は、Inter-Research Science Publisher の許可を得て、学術論文上の図から一部改変の上で掲載した。本研究の一部は、公益財団法人水産無脊椎研究所2016年度個別研究助成によって行われた。ここに深く感謝を申し上げる。

引用文献

- 有山啓之(2011)日本におけるヨコエビ類の多様性—スベヨコエビ科を例にして—。うみうし通信 75: 5-7.
- Edgar G. J. and Aoki M. (1993) Resource limitation and fish predation: their importance to mobile epifauna associated with Japanese *Sargassum*. *Oecologia* 95: 122-133.
- Hirst A. J. (2007) Vertical stratification of mobile epiphytal arthropod assemblages between the canopy and understory of subtidal macroalgae. *Mar. Biol.* 150: 427-441.
- Kodama M., Hayakawa J., Oba S. and Kawamura T. (in press) Seasonal dispersal of gammaridean amphipods away from *Sargassum* beds in relation to macroalgal host defoliation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* DOI: 10.3354/meps13903.
- Kodama M., Kawamura T., Nakamoto K., Ohtsuchi N., Hayakawa J., Kanki T., Kitagawa T. and Watanabe Y. (2020) Effect of algal phenology on seasonal dynamics of gammarid assemblages: differences between canopy and understory strata in a *Sargassum yezeense* bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 634: 63-76.
- 小玉将史, 中本健太, 大土直哉, 早川淳, 河村知彦 (2021) エゾノネジモク群落に生息するヨコエビ類と魚類の被食-捕食関係。日本甲殻類学会第59回大会, オンライン開催。
- Taylor R. B. (1998) Seasonal variation in assemblages of mobile epifauna inhabiting three subtidal brown seaweeds in northeastern New Zealand. *Hydrobiologia* 361: 25-35.