

「棲み込み連鎖」への招待*

西平 守孝

沖縄美ら島財団 総合研究センター

Invitation to inhabitation chain hypothesis

M. Nishihira

E-mail: m-nishihira@okichura.jp

生物群集の成り立ちを、群集を構成する種の棲み場所をめぐるかかわりから検討し、「棲み込み連鎖」という考えで説明できると考えた。生物の棲み場所は、通常その大枠は生物が関わることなく作られているにしても、微細な棲み場所は、生物によって形成されたと考え、形成過程を「提供」、「創出」、「条件付け」の3過程に分けた(西平 1992; Nishihira 1993)。それらの3過程を経て作り出された棲み場所に生物が棲み込み、その棲み込み者がまた棲み場所を形成し、そこに次の生物が棲み込んでさらに棲み場所を形成する。この生物による棲み場所の形成と棲み込みが連鎖的に起こるとして「棲み込み連鎖」と呼んだ(西平 1992, 1996, 1998)。その見方は果たして適切なものか? 棲み込み連鎖の考えを概説しつつ棲み込み連鎖の世界に招待して、批判的に検証して頂くことを願いたい。

● 棲み場所の形成と種の詰め込み

ある空間に共存する種の豊富さを考える場合、その地域の生物相の中から、その空間にある微細な棲み場所をうまく利用して生物が棲み込む。あるものはそこに留まってうまく世代を繋ぎ、あるものは移出し、あるものは絶滅する。いかほどの種が残るかという「種の詰め込み」は、どのような過程をたどっていかほどの種数に達するかという問題とみることができる。

多様な棲み場所には豊富な種が棲み込み、そうでない場所では種数が少ないというのは、経験的に感じ取ることができる。何が生物の棲み場所を多様にするのか? 裸地と森林を比べてみるだけで、生物の存在や活動が大きな役割を果たしていることに気づく。生物は程度の差こそあれ、生態系エンジニアとして棲み場所形成に関与しているが、さまざまな群集の観察から、生物による棲み場所形成作用には3つの過程があり、3つしかないと考えた。

生物による棲み場所形成の3過程は、次のように定義される。「提供」とは、生物が他の生物の体を棲み場所として利用する場合に、棲み込まれる方の生物は棲み込み者に棲み場所を提供すると考える。提供者は生時はいうまでもなく、死後でも遺骸が棲み場所を提供する。「創出」とは、生物が生物の体や基盤に働きかけ、加工してその構造を変化させる。創り出された構造が他の生物に棲み場所として利用される場合、棲み場所を創出したと考える。創出された棲み場所は、創出者がいなくなった後でも、崩壊するまでの間そこに残される。「条件付け」とは、生物の存在や活動がその場の状況を変化させ、変化状況を維持する場合で、条件付け者がその場から消失したり活動を停止した場合には、変化した状況が維持されることなく元に復す。このことは、創出との際立った違いである。

そのような視点から群集を見ると、どのような場所でも、どのような群集でも棲み込み連鎖が見られ、それ

* 本稿は、2012年11月日本サンゴ礁学会第15回大会で行った講演を基に記したものである。

は群集構造が決まる道筋として重要であると思えるようになる。いずれにせよ、棲み込み連鎖によって生物群集は形成され、それこそが多種共存の維持と促進の過程に他ならないと考えることができる。また、棲み込み連鎖は、陸域・水域を問わず普遍的に見られ、どのような生物群集にも必ず内包されていると考えた。むしろ棲み込み関係の全体が群集の姿で、棲み込み連鎖の進行が群集の変化であると捉えたほうがよい。この考えは構造的生物の役割を活かして、群集全体の保全策を考えることの有効性の理論的背景となり得る。それは正しいといえるだろうか？

●構造的生物の重要性

群集の安定性を考えた場合、特に固着性の大型生物（構造的生物）が果たす役割が大きい（西平1996）。これは森林群集で樹木の役割がいかに大きいかを考えれば容易に納得できよう。固着性の大型生物は、構造的生物として基盤上に立体構造を構築し、多様な棲み場所の形成に関わり、景観を形成し、自身と棲み込む生物を含めた種の保存（＝多種共存）に大きな役割を果たす。外見的には、構造的生物が良好な状態で存在し続けることが、群集の成立と存続に重要であることになる。さんご礁において、構造的生物である造礁サンゴが重要であることもそのために、白化や高密度のオニヒトデの捕食によって、サンゴが大量に死亡すれば、魚類を含む群集が劇的に変化することからも容易に理解できる。

●棲み込み連鎖の展開

「棲み込み連鎖」のさらなる展開のために、提供・創出・条件付けの事例をさらに増やすことが必要で、特にさんご礁生物群集以外の群集ではそれが求められる。

陸域と水域で、棲み込み連鎖の在り方に差異があるかを考え、地中や洞穴などさまざまな環境に成立する群集の動態と構造化を、棲み込み連鎖の視点から検討することも必要である。水域では、浮遊生物および遊泳生物群集において、棲み込み連鎖の実態を記載し解析する必要がある。底生生物に限定しても、埋性生物の形成する群集はさらに調べることが必要である。提供が中心となる棲み込み連鎖に関しては、棲み込み段階の数（食物連鎖における栄養段階のイメージ）や、低次高次の棲み込み者の体サイズの関係や現存量や生産速度などの検討も求められる。それらのことは、体内への棲み込みについても同様である。

また、生時と死後の棲み場所形成作用の事例を遅れの棲み込み関係から示すことも必要である。棲み込み者と提供者の利害関係はどうなっているか、棲み込み共生系は共進化的に形成されていくのかなども、考えておきたい。群集の遷移と棲み込み連鎖の関わりについて、遷移とともに起こる棲み込み連鎖の実態を記載し解析することも必要である。同時に古くから問題にされてきた攪乱の規模と種多様性の関係などを、棲み込み連鎖から読み解く試みも面白い。群集の機能的側面としての食物関係と、構造的側面としての棲み込み関係との関わりも、研究すべき対象として魅力的である。

1. 陸域と水域の生物群集

陸域や水域の群集を考える際、媒質として空気と水の差異を考えれば、両域における群集の成り立ちの違いが理解できる。密度の低い空気中では、密度の高い水中に普通の浮遊生物と遊泳生物に相当する生活形の生物が欠けている。空気中では体の支持にも採餌にも、水柱とは大きな違いがある。体の支持器官としての骨格の組成（無機物主体か有機物主体か）や生物体の強度と耐久性なども考えなければならな

い。樹木の骨格が有機物で弾力性があり、サンゴの骨格が石灰質で弾力性がないことも重要な違いである。陸域では低次の棲息者(棲み場所の提供者)は高次の棲息者(棲み込み者)より体サイズが大きく、寿命が長い傾向がある。これは、陸域群集では概ね受け入れられるものの、水域群集ではそうとはいえないことが多い。陸域の媒質は密度が低く浮力が小さいため、棲み込み者が提供者より大きく重ければ支えられない。ガジュマルのように生長して提供者を絞め殺す樹木もあるが、棲み込み者は提供者より小さく、多くは寿命も短いことが普通であると考えられる。

一方、水中では水の密度も浮力も大きく、提供者より棲み込み者の体が大きくても浮力がかかり、問題は生じないことも多い。しかし、棲み込み者が提供者より長命の場合は、提供者が死亡・消失すれば棲み場所である足場を失うことになる。

陸域・水域ともに、地下空間の生物群集、すなわち土壌生物や埋生生物の世界における棲み込み連鎖に関しては、知見が乏しい。砂泥底に巣穴を構築する動物と棲み込み動物、埋生動物の体表を棲みかにする動物、体内棲み込み者を挙げることはさほど困難ではないであろう。

土壌形成に落葉落枝などの生物遺骸が強く関わり、表層では生物遺骸がほとんどを占めて棲み場所を形成している。そこは、提供も創出も条件付けも餌の中で行われる、食物連鎖と棲み込み連鎖が並行して進行している場といえよう。巣穴を構築する動物の巣穴に棲み込む動物も少なくない。埋生動物や体表を棲みかにする動物や体内への棲み込み者も見られ、植物の地下部の活動による棲み場所の形成活動も加わって、土壌の形成過程と土壌生物群集の発達過程が進行する。

陸上の洞穴では、光の欠乏によって生産者が欠如しており、生物の移動などを介した洞外との繋がりで維

持される種数の少ない群集がみられる。グアノや朽ちた木片の中や下に棲む生物に関する知見はあるものの、棲み込み連鎖の視点からの研究が望まれる。

水柱は遊泳動物と浮遊生物が占有する環境である。棲み込み連鎖の考えは主にさんご礁における観察を中心にして考えられた。そこでは、対象は主として底生生物で、他にほぼ定住性の魚などを想定して考えられた。これまで、水域特有の生活形である浮遊生物と遊泳生物の群集、それも高い水柱に発達する沖合の群集でどのような形をとっているかはあまり考えられなかった。「どこでも、どの群集でも、いつでも、必ず」存在すると考えた棲み込み連鎖が、果たして水柱の群集でどうなっているかを検証する必要があるが、未だにうまく考えがまとまらない。水柱の浮遊生物や遊泳動物の世界に棲み込み連鎖はあるか？ どのような事例があり、他の水柱に暮らす生物たちが形成する群集にも当てはまるのか？

海底に固着している構造生物がジャイアントケルプのように長大なもので、海底から高さが数十メートル以上に達しても、それに棲み込む生物群集は基本的には底生の群集である。また、漁業目的で設置される大きなパヤオの下部や周辺には魚などが集まり、水没面にはサンゴやフジツボその他の固着動物や海藻が着生し、それらに多くの動物たちが棲み込む。しかし、それらが水柱に浮いているとはいえ、底生生物群集と何ら変わらず、浮遊体上の固着性生物を基盤とした生物群集が浮遊した状態にあるだけである。流木・漂流物の場合も同様で、流れ藻上の葉上生物や下に付いた魚なども同様である。これらの例は、水柱の遊泳動物や浮遊生物群集の議論からははずすことになる。

いささか趣を異にするのは、クラゲの体上・傘下・触手下・周辺にいろいろな動物が棲み込む場合である。クラゲは生時は浮遊しながら提供や条件付けを行っている。流れ藻の場合も同様であろう。また、クジラや

ウミガメなどは、オニフジツボやカメフジツボなどに固着基盤を提供している。コバンザメや他の魚たちに対してはどうか。このように、個々の小規模な棲み込みの例を挙げることはできるが、マグロやカツオや他の魚類や浮遊生物などの群集において、棲み込み連鎖を明確にイメージすることは今のところ難しい。このように、遊泳生物や浮遊生物群集における棲み込み連鎖は全体的には不明瞭で、検討が必要であろう。

2. 死後(遅れ)の関係

ヤドカリと宿貝の棲み込み関係のように、提供者が死亡した後の関係(遅れの関係)が重要な場合が多い。遅れの関係の場合、提供者の生物遺骸の化学的性質によって様相が異なる。石灰質の骨格を持つサンゴは、死後も構造を維持するかサンゴ礫として長期間存続して棲み場所を提供し続けるが、有機物の「骨」をもつ樹木などの場合は、早晚分解されて消失する。その過程に応じて、棲み込み者も変化する。サンゴの遺骸などは生物侵食などによって磨滅する過程で、いろいろな粒度の底質を構成する。

3. 共進化:提供者と棲み込み者の利害関係

共進化によって棲み込み共生が強化されるかどうかについては、棲み込み者が提供者に不利益を与えることが多いと考えられるため、多くの例を挙げることは難しい。塊状ハマサンゴの骨格に埋まって棲息するフタモチヘビガイが群体表面を平坦にして、ブダイなどによる提供者の捕食を回避させるとされる例(西平 1999)や、スツボサンゴやムシノスチョウジガイとホシムシの棲み込み共生(西平 1996, 2011)も共進化の例になるかも知れない。いずれにしても、さらなる事例研究が必要である。

4. 遷移・群集の動態と棲み込み連鎖

遷移と棲み込み連鎖はどう関係するのか? 棲み込み連鎖の進行(変化)は群集の動態そのものである。先住者による条件付けに他の生物が反応して棲み込み、更に条件づけを行って先住者を死亡に至らしめ、後続者の棲み込みを可能にするという連鎖が遷移であると理解することができる。遷移が棲み込み関係を変えるとも、棲み込み関係の変化が遷移を引き起こすとも考えることができよう。棲み込み場所の変化が他の生物の棲み込みを促進し、生存を制限し、変化に耐えられるもののみが生存でき、棲み込み関係の安定点が、極相に当たると考えることもできる。

群集の動態と棲み込み連鎖はどう関係するのか? 破壊的攪乱のない状況下では、生物による棲み込み形成作用が群集の動態を誘起するが、構造的生物が単純な種群で占められることになるかも知れない。それは、提供や条件付けの在り方が、単純であることに繋がる可能性がある。一方で、壊滅的攪乱が起こる状況下では、構造的生物の存続すら危ぶまれ、棲み込み者も安定的に存続することができなくなるであろう。中規模攪乱の下では、構造的生物の種組成も複雑になり、提供や条件付けの在り方も多様になって、棲み込む生物の種数も多いと考えられる。

5. 棲み込み関係と食物関係

食物関係と棲み込み場所をめぐる種間関係は、互いに関連しつつ群集の機能的側面と構造的側面を形作っている。群集の変動は棲み込み連鎖の変化であり、それはまた食物連鎖の変化でもある。白化や高密度のオニヒトデの捕食によって、構造的生物であるサンゴが大量に死亡すれば、魚類を含む群集が劇的に変化するように、食物関係のバランスの崩れが棲み込み場所の状況の変化をもたらす、棲み込み関係を変化させることがある。棲み込み関係の総体が生物群集であることから、それは当然のことである。

寄生物の世界における宿主への棲み込みは、栄養摂取と棲み場所を同時に確保するという棲み込み関係ができ上がっている。他方で、栄養的には互いに独立な労働寄生もあり、棲み場所を借りながら食物を横取りする棲み込み、捕食被食関係のような棲み込み関係の伴わない食物関係もある。

●棲み込み連鎖の検証

棲み込み連鎖の進行が群集の発達過程そのものであるということを検証するための適切な道具(研究対象)は何だろうか? サンゴ群体の成長や樹木の生長過程に伴う棲み込み者の変化など、身近な自然を見渡せば、実験的操作も総合的な解析も比較的容易な対象をいくつも挙げるができる。

陸域の地上部の生物群集における棲み込み連鎖の存在は、森林伐採に伴う群集の激変を観れば明白で、裸地と草原と森林を比較すれば更に分かり易い。時間はかかるが、裸地における二次遷移を動物も含めた全群集として追跡すれば、棲み込み連鎖の変化を動的に把握することができる。

「島」の生物群集の総体的研究は、棲み込み連鎖の検証として有効である。海中から突出する岩や陸地が通常の島である。自然の島は操作性に欠けるため、周りとは異質のまとまりを生態学的島と考えて、そこにおける生物群集をまるごと研究する方がよい。例えば、陸地における高山の頂上、砂漠のオアシス、孤立する1本の樹木・林・森、孤立するサンゴ群体・サンゴのパッチ、イガイ類のパッチ、ブイなどは生態学的島である。それらが生物によって形成されている場合、それらは時とともに構造的生物が成長・死亡・置き換わりを示すいわば変化する島であり、棲み込み連鎖の全体像を検証するための最適の対象であるといえる。操作性

もよく、容量も手ごろなものを選択でき、記載や解析も容易である。研究対象としての「島」は、大きさ・容量、異質性・複雑性、安定性・継続性、経過・存在時間・歴史、孤立性の程度など、多様な側面からの測定や評価と解析が行える。

さんご礁海域においては、マイクロアトール(Nishihira 1993; 西平 1992, 1996, 1998)やサンゴ群集の構造に依存した魚類群集(Nanami and Nishihira 2002, 2003a, b, 2004)、なわばり性のスズメダイによる条件付け(Hata and Nishihira 2002; Hata et al. 2002)、砂礫底における埋性性ブブクによる条件付け(Tsuchiya et al. 1989)などの研究などがあり、温帯の岩礁潮間帯ではイガイ類のパッチ(Tsuchiya and Nishihira 1985, 1986)の研究などがある。

●生物相や群集の保全と棲み込み連鎖

最後に、「棲み込み連鎖」の視点は生物相や群集の保全に活かせるか? 群集の保全においてももっとも重要なことは、底質基盤や媒質をよい状態に保つことであることは当然として、生物では構造的生物を健全な状況に保つことである。構造的生物は、景観形成のみならず、間隙移動性動物の棲み場所形成においても極めて重要で、群集成立の基盤となっている。荒廃したさんご礁生物群集の再生・修復・保全に際して、サンゴ群集を復元・創出・管理しようとする試みも、その考えに基づく。構造生物であるサンゴ群集が復活すれば、放置しておくだけで、間隙移動性生物も小型の固着生物も根つきの魚たちも「自ずと」棲み込んでくることを「棲み込み連鎖」は示している。陸域においても、樹木や林や森ができれば、同様な変化が起こる。「棲み込み連鎖」は、群集保全の理論的背景となり得ているといえるであろう。

さんご礁生物群集の復元を目指して、サンゴの移植活動が活発である。移植後のサンゴのモニタリングはしばしば行われているが、棲み込み連鎖の視点からせめて棲み込む魚類のモニタリングも合わせて行えば、活動の意義も一段と正当に評価できるであろう。

●参考文献

- Hata H, Nishihira M (2002) Territorial damselfish enhances multi-species co-existence of foraminifera mediated by biotic habitat structuring. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 270: 215-240
- Hata H, Nishihira M, Kamura S (2002) Effects of habitat-conditioning by the damselfish *Stegastes nigricans* on community structure of benthic algae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 280: 95-116
- Nanami A, Nishihira M (2002) The structures and dynamics of fish communities in an Okinawan coral reef: effects of coral-based habitat structures at sites with rocky and sandy sea bottoms. *Environmental Biology of Fishes* 63: 353-372
- Nanami A, Nishihira M (2003a) Population dynamics and spatial distribution of coral reef fishes: comparison between continuous and isolated habitats. *Environmental Biology of Fishes* 68: 101-112
- Nanami A, Nishihira M (2003b) Effects of habitat connectivity on the abundance and species richness of coral reef fishes: comparison of an experimental habitat established at a rocky reef flat and at a sandy sea bottom. *Environmental Biology of Fishes* 68: 183-196
- Nanami A, Nishihira M (2004) Microhabitat association and temporal stability in reef fish assemblages on massive *Porites* microatolls. *Ichthyological Research* 51: 165-171
- 西平守孝 (1992) 生物による生息場所の創出と多種共存. 東正彦・安部琢哉(編著) 地球共生系とはなにか. 平凡社, 東京. pp 86-100
- Nishihira M (1993) Habitat structure and biodiversity in the coral reef areas: ecological process in habitat creation and community development on microatolls of the massive coral *Porites*. In: Kawanabe H, Ohgushi T, Higashi M (eds) *Symbiosphere: Ecological Complexity for Promoting Biodiversity*. *Biology International, Special Issue* 29: 26-29
- 西平守孝 (1996) 足場の生態学. 平凡社, 東京. 267pp
- 西平守孝 (1998) サンゴ礁における多種共存機構. 井上民二・和田英太郎(編著) 岩波講座・地球環境学 5. 生物多様性とその保全. 岩波書店, 東京. pp 161-195
- 西平守孝 (1999) 自然への扉「平らなサンゴは嚙られにくい」. *自然保護* (43): 35
- 西平守孝 (2011) サンゴの生態 サンゴと造礁サンゴ—いろいろなサンゴたち. 日本サンゴ礁学会(編) サンゴ礁. 東海大学出版会, 秦野. pp 95-119
- Tsuchiya M, Nishihira M (1985) Islands of *Mytilus* as a habitat for small intertidal animals: effect of island size on community structure. *Marine Ecology Progress Series* 25: 71-81
- Tsuchiya M, Nishihira M (1986) Islands of *Mytilus edulis* as a habitat for small intertidal animals: effect of *Mytilus* age structure on the species composition of the associated fauna and community organization. *Marine Ecology Progress Series* 31: 171-178
- Tsuchiya M, Nishihira M, Choonhabandit S, Pong-In S (1989) Environmental heterogeneity created by the spatangoid urchin *Brissus latecarinatus* and its effect on sandy bottom communities in the Gulf of Thailand. *Galaxea* 8: 241-255