

科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 5 月 17 日現在

機関番号：10101

研究種目：基盤研究（A）

研究期間：2009～2012

課題番号：21241055

研究課題名（和文）変動環境下における沿岸生物群集の保全に向けたメタ群集アプローチの
確立

研究課題名（英文）Establishment of metacommunity approach toward conservation of coastal
biological community in varying environment

研究代表者

仲岡 雅裕 (NAKAOKA MASAHIRO)

北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授

研究者番号：90260520

研究成果の概要（和文）：本研究は、日本の温帯と冷温帯の沿岸生物群集を対象に、生産者と消費者の広域分散過程、および温度変化に伴う生産者と消費者の相互作用の変異を調べることで、地球規模での環境変動に伴う沿岸生物群集の変化を理解し、沿岸資源生物および沿岸生態系の保全・管理に資することを目的とする。広域野外調査、リモートセンシング・GISを用いた長期変動解析、メタ群集決定構造の数理的解析、集団遺伝解析、野外操作実験を組み合わせたアプローチにより、沿岸生物群集の構成には、水温等の広域スケールの変動要因と、競争・捕食等の局所スケールの変動要因が複雑に関与していることが判明した。今後の気候変動に伴い、沿岸生物群集の動態は、植物-動物間相互作用の変化を通じて不安定化する可能性が高いことが予測された。

研究成果の概要（英文）：To provide scientific information for the conservation and management of coastal ecosystems and resources, the present study carried out an integrated approach to investigate structure and dynamics of coastal marine community and their changes in relation to global climate change such as temperature rise. We specially targeted on seagrass bed, rocky intertidal and kelp forest communities as model systems. We conducted broad-scale, long-term monitoring of these communities based on periodical census and the use of remote sensing and GIS analyses, statistical analyses on meta-community structure, genetic analyses based on molecular data, and field manipulative experiments. The results demonstrated that structures of coastal communities are affected by multiple factors that operate at different spatial scales, and that their dynamics can be unstable with ongoing climate change through modification of species interaction processes between producers and consumers.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2009年度	9,600,000	2,880,000	12,480,000
2010年度	8,900,000	2,670,000	11,570,000
2011年度	8,700,000	2,610,000	11,310,000
2012年度	8,800,000	2,640,000	11,440,000
年度			
総計	36,000,000	10,800,000	46,800,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学、生態・環境

キーワード：沿岸生態系、広域分散過程、種間相互作用、地球温暖化、長期モニタリング、集団遺伝解析、統合的生態系管理、リモートセンシング・GIS

1. 研究開始当初の背景

沿岸生態系は著しい開放系であり、そこに生息する多くの海洋生物は、幼生や種子・胞子が海流に乗って広く分散することにより、メタ個体群・メタ群集を形成する。したがって、環境変動に伴う個体群や群集の変動を理解するには、特定の限られた狭い範囲のみで野外調査を行う従来型の生態学的手法では不十分であり、広域な空間スケールに着目した研究を、沿岸域で展開することが必要である。

本分野の課題として次の2点が挙げられる。まず、近年の研究により、上記に挙げた沿岸生態系の主要な生産者（例えば、大型藻類やアマモ類など）の変動には、消費者の関与が大きいことがわかってきた。沿岸域の生産者と消費者では、分散スケールが異なる場合が多いため、両者の相互作用およびその結果である広域動態は、従来の狭い空間での捕食被食相互作用のみを考慮した解析結果より、はるかに複雑であることが予想される。第二に、地球温暖化に代表されるグローバルな環境変動が、非常に複雑な過程を経て、沿岸生態系の個体群・群集の変動を引き起こす可能性が指摘されつつある。特に、温暖化に伴う生物相互作用の変化（例えば、消費者の北上や、摂食圧の増加を介した植物群集への影響など）は、温度上昇の直接的効果よりもはるかに複雑な影響を沿岸生態系に与えると考えられる。

このような状況において、沿岸生物群集・生態系を、健全かつ持続可能性を有するように管理・維持するためには、生産者のみ、あるいは消費者のみでなく、生産者と消費者との相互作用を取り入れた広域解析、およびその結果に基づく管理策の提言を行うことが必要である。

2. 研究の目的

本研究は、日本の温帯と冷温帯の沿岸生物群集を対象に、生産者と消費者の広域分散過程、および温度変化に伴う生産者と消費者の相互作用の変異を統合的に調べることにより、地球規模での環境変動に伴う沿岸生物群集の変化を理解し、沿岸資源生物および沿岸生態系の保全・管理に資する情報を提供することを目的とする。具体的には日本温帯域のアマモ場、岩礁潮間帯、潮下帯海藻藻場（コンブ林）を対象として、広域空間における野外調査、リモートセンシング・GIS（地理情報システム）、分子生物学的手法による集団解析、および野外操作実験等を組み合わせた統合的アプローチでこの目標を達成する。

3. 研究の方法

(1) 広域野外調査、およびリモートセンシ

グ・GISによる岩礁潮間帯・アマモ場の長期変動の解析

岩礁潮間帯については、2002年に日本の太平洋沿岸海域の岩礁潮間帯に階層的なデザインで設定した調査区において、被度および加入量の観測を年1~3回継続し、10年間にわたる変動データを入手した。そのうち、生物群集の優占種について、その生物量（被度）および平均分布潮位の変動様式を解析した。

アマモ場については、北海道東部の厚岸湖、および東京湾の複数のアマモ場を対象に、リモートセンシング・GISおよび現地調査により、1960年代以降（厚岸湖）、および1980年代以降（東京湾）の長期変動様式を明らかにした。

コンブ林については、北海道全域を対象に、1970年代から2000年代にかけて行われた環境省による海域自然環境保全基礎調査、および北海道による2回の漁場調査（コンブ生産安定化事業に係る漁場聞き取り調査結果）を元に、コンブ林の面積変動の解析を行った。

(2) メタ群集の決定プロセスの数理的解析

上記で得られた生物群集の広域長期データのうち、岩礁潮間帯およびアマモ場について、生物群集の空間異質性の形成機構について、メタ群集モデルを用いた解析を行った。異なる生態系間の比較のため、両者とも三陸沿岸の生物群集データを利用した。岩礁潮間帯については、岩手県山田町から釜石市にかけての5海岸で得られた海藻、固着性動物、移動性軟体類の3つの分類群の被度・密度データを利用した。一方、アマモ場については、岩手県山田町から宮城県石巻市にかけての6つのアマモ場で採集された無脊椎動物群集を3つの機能群（seagrass-associated [SA], drift-faunal [DF], benthic-faunal [BF] groups）に分けて解析した。得られたデータについて、群集構造決定機構における環境要因と空間要因の相対的重要性を明らかにするため、Variation Partitioningを用いて両要因の説明力を比較した。

(3) 集団遺伝解析によるメタ個体群構造の把握と変動予測

分子生物学的手法による集団遺伝解析については、アマモ場の主要種であるアマモ、スゲアマモ、コアマモ、および海藻藻場の主要種であるマコンブを対象に研究を行った。

アマモ *Zostera marina* は、北半球温帯域に広く分布する汎世界種である。通常は多年生であるが、分布域の南限付近では一年生の個体群が生じやすいことが知られている。ここでは、日本におけるアマモの分布南限である鹿児島湾に生育する一年生アマモのメタ個体群動態を明らかにすることを目的とした

研究を行った。鹿児島湾内の 5 か所の局所個体群を対象に、草体の形態計測と 7 領域のマイクロサテライトマーカーによる DNA 解析を行った。

スゲアマモ *Zostera caespitosa* は、日本の北部、朝鮮半島、中国の北東部の沿岸にのみ生育する。アマモ用に開発されたマイクロサテライト 12 座について有効性を確認したところ、そのうち 4 座が使用できることがわかった。北海道から岩手県にかけての 9 地点 167 個体について、マイクロサテライト 4 座を検出し、集団遺伝学的解析を行った。

コアマモ *Zostera japonica* については、サハリンからベトナムにかけての分布域全体からの 60 集団について、葉緑体 DNA (*psbA-trnH*, *trnL-F*) と核 DNA (*phyB*) の塩基配列を決定し、種内の遺伝的構造を解析した。さらに同集団 1157 個体についてマイクロサテライト 7 座を検出し集団遺伝学的解析を行った。

マコンブ *Saccharina japonica* については、北海道と青森県沿岸の 27 地点から孢子体を採集し、AFLP 解析を行った。

(4) 水温変異に伴う種間相互作用の変異の解析

沿岸生物群集の構成種間の種間相互作用については 2 つのアプローチにより解析を行った。

第一に、アマモ場の栄養塩・一次生産者・植食者の関係について、水温その他の気候条件の異なる 2 地域（北海道東部、瀬戸内海）で同じ操作実験を行うことにより、その変異を検証した。ここでは特に、植物の現存量を決める要因として、栄養塩などの資源の制約（ボトムアップ効果）、および植食者による消費（トップダウン効果）に着目し、栄養塩の添加操作、および忌避剤を用いた植食者の除去操作により、両者の相対的重要性の地域変異の評価を試みた。実験は、北海道東部の厚岸湖 (43.07°N, 144.91°E)、および広島県東部の生野島 (34.30°N, 132.91°E) のアマモ場で実施した。栄養塩添加には窒素、リン、カリウムを重量比でそれぞれ 14% ずつ含む園芸用肥料を使用した。また、消費者（甲殻類）除去には、殺虫剤を混ぜ込んだ石膏ブロックを係留した。栄養塩添加の有無、消費者忌避剤の有無を組み合わせた 4 つの処理区を各 10 反復で設置した。操作実験は 4 週間実施し、アマモの成長量、アマモ葉上の付着藻類の生物量、消費者の種構成と個体数、栄養塩の流出量を求めた。得られた結果については、2way-ANOVA で検定を行った。

第二に、瀬戸内海および鹿児島湾のアマモ場の水温上昇に伴う植物・動物相互作用の変化について、アマモ場の主要な一次消費者であるアイゴ類および付着性無脊椎動物類の時空間変異に関するデータを集積し、アマモ

場の分布、生物量との関連性を解析することにより検討した。

4. 研究成果

(1) 広域野外調査、およびリモートセンシング・GIS による岩礁潮間帯・アマモ場の長期変動の解析

岩礁潮間帯生物群集については、道東、道南、三陸、房総、南紀、大隅の 6 地域・30 海岸・150 調査区で 2002 年から 2012 年に至る固着性生物および移動性動物の被度・密度・種構成の長期変動に関するデータが得られた。長期変動は地域、海岸、調査点により多様なパターンを示した。房総半島では他の地域に比べ岩礁潮間帯生物群集の変動が小さいものの、10 年間で石灰藻が有意に増加していることが示された。これには、温暖化により潮間帯上部のストレスが増加していることが関連している可能性が示唆された。一方、主要種の分布潮位については、10 年間で有意な変化は認められなかった。また、2011 年 3 月の東日本大震災に伴う地盤沈下や津波の影響については、三陸海域において生物群集の著しい変化を引き起こした一方、道東、道南、房総海域では、大きな変化はないことが明らかになった。

アマモ場については、航空写真、衛星画像、および既存の聞き取り調査や現地調査などの空間情報をもとに、各地域における面積の長期変動を推定することができた。北海道東部の厚岸湖では、1970 年代から 1980 年代にかけてアマモ場面積が減少したが、1990 年代から 2000 年代後半にかけては安定して存続していることが明らかになった。

また、東京湾の複数のアマモ場における 1989 年から 2005 年の面積の長期変動のパターンは、アマモ場により異なる傾向を示した。ある時期に急激に面積が拡大するアマモ場では、港湾建設等の人為開発により波浪条件が大きく変化したことが関与していることが示唆された。一方、徐々に面積が減少するアマモ場、さらに面積が不規則に増減するアマモ場など多様であった。アマモ場の面積の長期変動パターンの類似度とアマモ場間の地理的距離の間には有意な相関は認められず、個々のメタ群集の変動には数百メートルから数キロメートルで作用する局所的な要因が大きく関与していることが判明した。

コンブ林については、北海道東部太平洋側、北海道北部において面積が大きかった。1980 年代以降の長期変動について、調査主体者が同一の調査に関して比較を行ったところ、多くの地域でコンブ林の面積が減少しており、特に道南地域においてその減少が著しかったことが判明した。コンブ類の現存量の変動には、初期生活史における水温の変化が影響を与えることが知られているが、本研究にお

いて、コンブ種、および 2000-2009 年の 1, 2, 8, 9 月の各月平均水温と平年の各月水温 (1982-2008) との差を説明変数、各市町村におけるコンブ各種の面積変化率を目的変数とした重回帰分析を行った結果では、面積の変化率に対して、コンブ種や水温では説明力が弱く ($R^2 < 0.1$)、長期変動の要因は複合的であることが示唆された。

(2) メタ群集の決定プロセスの数理的解析

Variation Partitioning を用いたメタ群集構造決定プロセスの解析の結果、岩礁潮間帯では、生息地の環境と空間構造の両方が群集構造の決定に影響を与えていた。生息地の環境および空間構造で群集構造のばらつきの程度の 32% から 55% を説明することができた (海藻: 55%、固着動物: 48%、移動性軟体類: 32%)。海藻では、群集構造のばらつきの程度に対する説明力は生息地の空間構造の方が環境よりも高くなっていた (環境 26%、空間 29%)。一方で、固着性動物と移動性軟体類では、生息地の環境の方が空間構造よりも群集構造のばらつきの程度に対する説明力が高かった (固着性動物: 環境 35%、空間 6%; 移動性軟体類: 環境 14%、空間 9%)。

アマモ場の生物群集については、Seagrass-associated (SA) group では生息地の環境と空間構造の両方が群集構造の決定に影響を与えており、両者の説明力は 46% であった。一方、Drift-faunal (DF) group および Benthic-faunal (BF) group では空間構造のみが有意に生物群集構造の変異を説明しており、両者の説明力はそれぞれ 37%、19% であった。SA group では、環境の方が生息地の空間構造の方がより高い説明力を示した。

環境要因および空間要因で説明された群集構造のばらつきの割合については、先行研究で得られた一般的な値 (30%~60%) に対して、岩礁潮間帯ではこの範囲に含まれており、妥当な値であったが、アマモ場では特に BF group の値が著しく低かった。このことは、環境が岩礁潮間帯におけるパッチスケールの群集構造の決定に重要な役割を果たしている一方、アマモ場では必ずしもそうではないことを示唆している。生物群による環境要因と空間要因の相対的な重要性の変異は、分散能力・移動能力、環境ストレスに対する抵抗性などさまざまな変異が関連していると考えられる。

(3) 集団遺伝解析によるメタ個体群構造の把握と変動予測

① アマモ

鹿児島湾のアマモについては、場所間で形態形質に大きな差異が確認され、環境に応じて形態が変化することが確認された。個体群間の遺伝的分化指数 (F_{st}) は 0.112 から

0.415 であり、10 km 程度しか離れていない近接局所個体群間でも 0.3 以上の値を示した。これは局所個体群間の遺伝的な分化が進んでいることを示している。その原因として、小型無脊椎動物類がアマモの葉上に多く付着し、結果的に草体が成熟する前に傾倒させて枯死させ種子の分散が妨げられている可能性が考えられた (後述)。

② スゲアマモ

スゲアマモについて、 F_{ST} に基づく近隣結合樹を作成したところ、9 地点は湾ごとにクラスターを形成した。その一方で、大槌湾と山田湾内の地点間には、IBD (距離による隔離) は検出されなかった。これらから、地域による遺伝的隔離は起きているが、湾内のような半閉鎖空間では強い遺伝子流動が起きていることが明らかになった。

③ コアマモ

ハプロタイプ解析では、葉緑体と核のいずれにおいても、本州中部地域から主に北に分布するハプロタイプ群と南に分布するハプロタイプ群が存在し、系統的に起源の異なる 2 つの系統群にあたるということが明らかになった。系統的に姉妹種にあたりヨーロッパに分布する *Zostera noltii* は、コアマモの内群となることがわかり、遺伝的な変異も非常に小さいことがわかった。これにより、*Z. noltii* は系統的にも遺伝的多様性の面でもコアマモの一部が長距離分散によってヨーロッパに定着したものである可能性が高いことが明らかになった。アジアのコアマモは、本州中部地域から北方に分布する系統群と南方に分布する系統群に分かれ、お互いの隔離は完全ではないが遺伝子流動は制限されていることがわかった。また、北アメリカ西岸に分布するコアマモは、宮城県の集団から移入したことが強く示され、輸出されたカキとともに移入したとする見解を支持するものとなった。

④ マコンブ

マコンブ *Saccharina japonica* について、AFLP 分析を行ったところ、産地間の平均遺伝子類似度は 0.48 ± 0.14 、遺伝的多様度は 0.04-0.17 であった。マコンブは津軽海峡を隔てた 2 地域間の遺伝的類似度は低く、遺伝的に異なる集団が存在していることが示唆された。

(4) 水温に伴う種間相互作用の変異の解析

① 操作実験による沿岸生態系生物群集の種間相互作用の変異

広島県生野島においては、植食者が多い場合には、付着藻類が少ないという結果が示され、植食者によるトップダウン効果が有意に

認められた。また、アマモの成長率に対しては交互作用が認められ、栄養塩の添加がないときのみに植食者の効果（トップダウン効果）が認められた。一方、北海道厚岸湖においては付着藻類現存量、アマモの成長率両方に対して、栄養塩添加・消費者除去のいずれの処理の効果も認められなかった（図1）。

以上より、アマモ場におけるアマモ場の栄養塩・一次生産者・植食者の関係には、操作の効果に地域間の違いがあることが判明した。

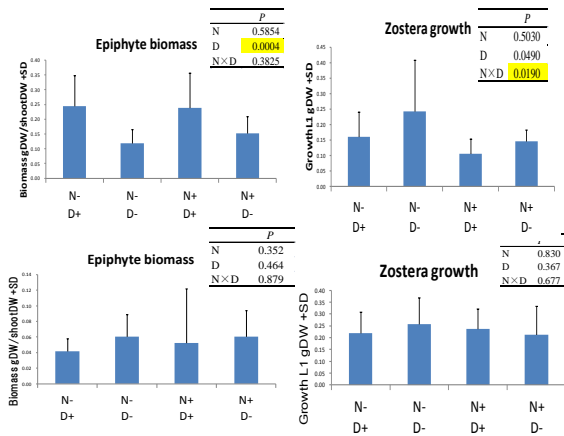


図1. 野外操作実験の結果。広島県生野島における付着藻類の現存量（左上）とアマモの成長量（右上）、および北海道厚岸湖における付着藻類の現存量（左下）とアマモの成長量（右下）の変異を示す。N+は栄養塩添加区、N-は栄養塩未添加区（対照区）、D+は消費者忌避剤設置区、D-は消費者忌避剤未設置区（対照区）を示す。

②水温変動とアマモ場の植物・動物相互作用の関連性解析

瀬戸内海の植食性魚類の出現状況について整理した結果、春先の水温が高くなる年にアイゴ類のアマモに対する植食圧が強くなることが明らかになった。また、鹿児島湾内を対象にアマモ場に同所的に出現する付着性無脊椎動物類の分布状況調査と遺伝子解析を行った結果、アマモ場で小型カキ類など従来生息していなかった南方系の種（*Saccostrea cucullata* など）の存在が複数のアマモ局所個体群内で確認された。このことは、近年の温暖化によって分散距離の長い浮遊幼生を持つ小型無脊椎動物が北上し、分布域を拡大していることによる植物-動物間相互作用に変化が生じていることを示唆する。沿岸域においても、動物-植物相互作用の変化は、温暖化による植物群落の分布域変化をさらに加速させる要因となっている可能性がある。

(5) まとめ

本研究では、広域野外調査、リモートセンシング・GISを用いた長期変動解析、メタ群集決定構造に関する統計学的解析、集団遺伝解析、野外操作実験を組み合わせたアプローチを展開した。その結果、沿岸生物群集の構成には、水温等の広域スケールの変動要因と、競争・捕食等の局所スケールの変動要因が複雑に関連していることが判明した。

主要沿岸生物群集の長期変動パターンには、地理的な距離との間に関連性が検出されなかった。また、メタ群集解析では、岩礁潮間帯およびアマモ場のいずれの生物群においても空間構造の説明力が低かった。これらは、地点間の空間的な距離が群集構造の変異を十分に説明しないことを示している。主要種の遺伝的解析においても、広域な地域スケールでは距離に応じた遺伝的な隔離が認められるものの、地域内の海岸間では距離との相関がみられないケースが多かった。したがって、今後の温暖化に伴う生物群集の変動予測においても、生物群集の構成が変わらないまま北上するような単純な予測は成り立たない可能性が高いと考えられる。

植物と消費者の関連性解析からは、水温の変異は、植物・動物相互作用に多様な変化を与えることが示唆された。特に、操作実験の結果からは、水温が高い海域の方が強い種間相互作用が検出された。強い相互作用は生物群集の不安定化を引き起こすことが知られており、この点からも、今後の気候変動、特に温暖化は、植物-動物間相互作用の変化を通じて沿岸生物群集を不安定化する可能性が高いことが予想される。

以上より、変動環境下における生物多様性保全や生態系管理などを行う際には、対象とする生物群集について、できるだけ長期かつ広域の変動データを入手すると共に、水温など広域で変異する環境要因だけでなく、局所的に変異する多数の非生物学的・生物学的環境要因に関するデータを集積して解析することが重要である。さらに構成種の種間相互作用に関する詳細な観察・観測や、実験的解析を通じた相互作用の強度と様式に関する情報を得ることは、今後の環境変動に伴う沿岸生物群集の多様性および構成の変化の予測の精度を上げるうえで有効な手法である。

5. 主な発表論文等

（研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線）

〔雑誌論文〕（計 36 件）

① Yamakita, T., Wanatabe, K. and Nakaoka, M. (2011) Asynchronous local dynamics

contributes to stability of a seagrass bed in Tokyo Bay. *Ecography* **34**: 519-528 (査読有)
DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06490.x

- ② Tanaka, N., Demise, T., Ishii, M., Shoji, Y. and Nakaoka, M. (2011) Genetic structure and gene flow of eelgrass *Zostera marina* populations in Tokyo Bay, Japan: implications for their restoration. *Marine Biology* **158**: 871-882 (査読有)
DOI: 10.1007/s00227-010-1614-2
- ③ Okuda, T., Noda, T., Yamamoto, T., Hori, M. and Nakaoka, N. (2010) Contribution of environmental and spatial processes to rocky intertidal metacommunity structure. *Acta Oecologica* **36**: 413-422 (査読有)
DOI: 10.1016/j.actao.2010.04.002,

[学会発表] (計 83 件)

- ① Hori, M., Shimabukuro, H., Nakaoka, M., Momota, K., Whalen, M.A., Reynolds, P.L. and Duffy, J.E.: Manipulating top-down effects on ecosystem functioning of seagrass beds in southern Japan: a result from *Zostera* Experimental Network. The First Asian Marine Biology Symposium, 2012 年 12 月 14 日, Cape Panwa Hotel Phuket (Thailand)

[図書] (計 8 件)

- ① 仲岡雅裕 (2010) アマモ場の生物多様性と機能. (日本生態学会編) エコロジイ講座3 なぜ地球の生きものを守るのか. 文一総合出版、東京、pp. 6-17

6. 研究組織

(1) 研究代表者

仲岡 雅裕 (NAKAOKA MASAHIRO)
北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授
研究者番号: 90260520

(2) 研究分担者

田中 法生 (TANAKA NORIO)
独立行政法人国立科学博物館・植物研究部・研究員
研究者番号: 10311143

堀 正和 (HORI MASAKAZU)
独立行政法人水産総合研究センター・瀬戸内海区水産研究所・研究員
研究者番号: 50443370

四ッ倉 典滋 (YOTSUKURA NORISHIGE)
北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・准教授
研究者番号: 60312344

宮下 和士 (MIYASHITA KAZUSHI)
北海道大学・北方生物圏フィールド科学センター・教授
研究者番号: 70301877

(3) 連携研究者

磯田 豊 (ISODA YUTAKA)
北海道大学・大学院水産科学研究院・准教授
研究者番号: 10193393

野田 隆史 (NODA TAKASHI)
北海道大学・地球環境科学研究院・准教授
研究者番号: 90240639

灘岡 和夫 (NADAOKA KAZUO)
東京工業大学・大学院情報理工学研究科・教授
研究者番号: 70164481

山本 智子 (YAMAMOTO TOMOKO)
鹿児島大学・水産学部・准教授
研究者番号: 80305169

浜口 昌巳 (HAMAGUCHI MASAMI)
独立行政法人水産総合研究センター・瀬戸内海区水産研究所・研究員
研究者番号: 60371960