

総説 海岸生物群集の長期変動

大垣俊一

海岸生物の種数や密度が、季節的なサイクルで変動するという事は古くから知られていたし、研究テーマにもなってきた。しかしそれに加えて年間変動もあるということは、研究者個々には実感として把握するところがあったであろうが、まともな研究テーマとして取り組まれるようになったのは、世界的に見てもそれほど古いことではない。ただし視点を海洋生物全体に広げると、水産部門における資源変動の問題などは、その経済的意味合いもあって古くから長期の変動データが蓄積されてきたし、潮下帯ベントスについても北ヨーロッパに Petersen 以来の伝統があり、北海、バルト海の soft-bottom の情報が群を抜いている。

一般に長期変動 (long term) という場合、大体 10 年以上というコンセンサスがあるようだ^{1,2)}。そこで今回はフィールドを潮間帯に限定した上、私がこの 20 年間に収集した文献の中から、10 年以上の期間にわたる研究のみを取り上げて紹介する。長期研究の中には群集全体、ないし生物相を対象としたもののほか、個別種の個体群動態や recruit の変動に着目したものもあるが、ここではある程度の大きさの分類群以上を対象とするものに絞った。この種の review の成否はどこまで文献を幅広く集められるかにかかっており、その面での協力者なしにはまとめることができない。このテーマについては、これまで多くの方から文献の提供と教示を頂いているが、今回この総説をまとめるにあたり、特に以下の方々、小菅丈治、玉置昭夫、西川輝明、山西良平、J.J.Beukema、A.J.Southward の各氏にお世話になった。感謝を申し上げたい。

I. 海外の研究例

1. 岩礁潮間帯

イギリス：

イギリスでは、イングランド南西部にあるプリマス研究所の研究者が、長期にわたり海洋生物関係の定期観測、調査を行ってきた。潮下帯ベントス (1895～)、プランクトン (1903～)、底生魚類 (1913～)、浮遊稚魚類 (1924～) などであるが、海岸生物についても、フジツボ類 (1949～)、その他の海岸生物 (1954～) のデータがある^{3,4)}。このうち海岸生物について、プリマスの研究の特色はまず、方法が対象種やテーマによってまちまちで統一されておらず、あまり具体的に記述されていないこともある。処理は比較的単純で、複雑な統計計算などは行わない。しかし結果は明快で生物学的にも興味深い、という印象である。未発表のデータもかなりあるようだが、その理由

の一つとして、方法が変化するなどして統一した処理が困難になっているのではないかと、断片的に発表されている報告類を見ていると感ぜられる。

海岸生物の中で、フジツボ類はプリマスの研究者が最も力を入れて取り組んできた分類群で、1950年代以降分布記録の報告が出され、変動要因が論じられている^{5,6,7,8})。方法は、コドラート、トランゼクト、地域を限定しての相対密度評価などを併用し、プリマス周辺を中心として場合によってはイギリス全土に調査を広げ、過去のデータとの比較も行うという総合的なものである。対象はイギリス周辺に普通に分布する4種で、このうち *Balanus* (のち *Semibalanus*) は地理的分布が北方性 (Arctic-Boreal)、*Chthamalus* は南方性 (Tropical-Lusitanian ; Lusitania はポルトガルのこと) であり、この二つの属の変動傾向がメインテーマとなっている。1930年代から1950年代初頭にかけては水、気温が上昇傾向にあったが、この間 *Balanus* は減少、*Chthamalus* は増加し、この傾向は前者の分布南端に当たるイングランド南西部で最も顕著だった。しかしその後、1950年代前半の低温傾向に連動して *Balanus* が分布を回復し、一方この間 *Chthamalus* には顕著な変化がなかった。1963年の世界的寒波の時はイギリスの海岸生物も大きな影響を受けたが、このあとイギリス南西部で *Balanus* は分布を拡大、*Chthamalus* は急減した。ここまでのところ、*Balanus*/*Chthamalus* 比は、当年水温よりも2年前の年平均水温とよく相関し、温度の影響は直接的な死亡などではなく、ある程度のタイム・ラグを伴って実現していると推測された。1940-1990年のプリマス付近の密度調査 (年1回、トランゼクト上コドラート内での計数と測定) によれば、*Balanus* は1950年代から1970年代にかけて減少、それ以後90年代まで増加傾向にあり、*Chthamalus* はそれと逆の変動を示した。水温は前半上昇、後半下降でフジツボの変化に対応し、水温変動は、両者の密度分散の40%を説明する。先に示された2年前水温との相関について、このタイム・ラグは recruit に要する時間差であろうと推測されている。一方、1950年代にイギリスに現れた移入種フジツボ *Elminius* は50年代に増加、その後やや減少したが密度変動が大きく、温度条件との明確な関係は示さない。

その他の海岸生物については、カメノテ、ウニ類、貝類、海藻類など30種近いデータがあるようだが、笠貝の *Patella* 以外は、データが切れ切れで未整理であるという⁴⁾。南方性種 *Patella depressa* の1950年以降の密度変動が8地点について示されており、全体としてはフジツボ同様の温度対応の変化を示すが、フジツボの場合ほど顕著ではないとされている。

南イングランドの海岸で、1930年代以来の再調査について述べた報告もあるが⁹⁾、具体的なデータは示されていない。1930年の4ラインのうち3ライン上の海藻、貝類、蔓脚類を、写真撮影、トランゼクト上のコドラート内定量調査によって記録した。30年代の調査は定性的であり、比較は困難としながらも、褐藻の被度が変化したことや、訪問者の増加による踏みつけ、岩の破壊の影響を推測している。モニタリングプログラムの一環として永久コドラートを設置したとも書かれているので、そのあとさらに調査が行われた可能性もあるが、その報告は見えない。

南アフリカ :

南アフリカでは、University of Transkei のグループが、延長約200kmのTranskei海

岸（南アフリカ東南部）十数ヵ所に定点を設け、1970年代から設置され始めた保護区の効果や、人による採捕、はぎ取りの影響などを検証するという視点から調査を行ってきた。方法はかなり標準化されており、処理も国際誌に発表されているものでは、多変量解析など複雑な統計処理が見られる。1980年代以降のデータをもとに、当初はイガイやカキなど、採捕対象種の個体群動態の報告が出始め、最近では1983年以降の長期データを元に、群集レベルの変動が論じられている。

群集レベルの研究^{1,10)}は、はぎ取りの影響を分析したものだが、コントロールの方のデータに自然変動のパターンを読み取ることができる。方法は、百数十キロの海岸線にわたる3ヶ所の保護区内で、複数のはぎ取り区とコントロール区（50×50cm）を設け、それらを永久コドラートとして1982年以降年4回、写真記録で追跡している。その結果主要な十数種の13-4年のデータから、コントロール区における各種の密度にははっきりした年間差が認められた。その一つのパターンは2年周期の変動であり、これはrecruitの変動であろうと推定されている。また、1989-1990年に、多くの種で不連続的な密度増加が生じ、それまでの低密度安定状態から高密度安定状態に移行した。この理由については述べられていないが、異なる'underlying mechanism'の介入を、著者は推測している。はぎ取り区においてはその後3年間密度増加のphaseが見られた後、変動がコントロール区より大きく群集は不安定で、13年たっても、コントロール区や元の状態への収斂は見られなかった。このことからはぎ取りによって、基本的なdynamicsが変化すると論じられている¹⁾。同じデータに対し、多様性指数、フーリエ解析（周期分析）、MDS（nonparametricsの群集類別分析）などを用いて分析した結果によれば¹⁰⁾、14年間で多様性指数は、はぎ取り区、コントロール区とも安定しているが、同時に季節変化と2年周期の変動が見られた。MDSによれば、コントロール区には2つ以上の安定状態があり、地点間の変動パターンは類似していて、大スケールの変動要因の関与を推測させる。はぎ取り区では種多様度が低く個体群変動が大きいという、前報と同様の結果が出ている。

その他の地域：

イギリスと南アフリカ以外からの報告としては、アフリカのガーナと北米太平洋岸のものを見ることができた（日本については後述）。ガーナでは、大西洋岸約300kmにわたる12地点で、1950年代以来の再調査が1992年に行われ、生物相が比較された¹¹⁾。手法は相対評価で、貝類と海藻の出現各種を0（absent）～5（abundant）の6段階で記録し、年度間で比較するとともに、1992年単独で、定性段階評価に基づく地点間の群集組成のMDS分析を行っている。定性評価にした理由は書かれていないが、1950年代のデータが定性的ないし半定量的とされているので、それに合わせたものと思われる。各地点を、砂への埋もれ方で3区分して評価したところ、砂の少ないところは40年間で群集組成にあまり変化がなく、多いところで変化が大きかった。1992年のデータではガーナの東西岸でも差を検出したが、その理由について明確な説明は与えられていない。

北米カリフォルニア沿岸でも、1930年代の再調査が1993年に行われている¹²⁾。30年代と同じ位置に引いた約100mのライン沿い35コドラート（1ヤード平方、0.84×

0.84m) 内のすべての無脊椎動物を同定、計数し、分類上の問題などで比較が不適当と思われるものを除いた 45 種について、1930 年代と 1990 年代の比較を行った。42 種のうち 32 種が両年間で有意な変化をしていたが、地理分布的に southern、northern、cosmopolitan に三分すると、southern に属する種に増加したものが多く、northern では減少したものが多く、差は有意であった。変化の理由としては、predation など生物要因、採捕、エルニーニョによる海況変化の他、調査が 2 回なので、偶然によって差を検出した可能性などにも言及されているが、結論的には、海岸水温が 1920 年代～90 年代まで上昇傾向だったことが主因と推定している。

2. 砂泥底 (干潟)

ワデン海 (オランダ) :

潮間帯砂泥底の長期変動の報告としては、オランダ、ワデン海のものが多い。ワデン海はオランダ沿岸の沖を縁取るフリージア諸島の内側の浅海域で、広大な干潟が発達する。一連の研究は 1967 年に始まって現在も継続中であり、既に 30 年余のデータがある。初期の研究は生産生態学的な色合いが強く、数年程度のスパンの結果をもとに、biomass の季節変動を中心とした議論が行われていたが^{13,14)}、長期に及ぶにつれ、群集組成の年間変動に議論の重点が移行した。変動要因の分析に当っては、個々の要因についてのメカニズム的研究は行わず、膨大なベントスの変動データに環境条件の情報を対照するという方針を採用している。

ワデン海の長期調査は、主としてその南西端、Balgzand と呼ばれる一帯の干潟で行われている。方法は、約 50km² の範囲に 30×30m の永久コドラートを 3 つ設置し、各コドラート内で 16 のコアサンプル採集を行う一方、Balgzand 全域に引かれた 1km 長の 12 本の定置ライン沿い、各 25 地点でもコアサンプルを取る。得られた砂泥をメッシュでふるって、その中のすべてのマクロベントスを採集、種を同定、計数し、ash-free dry weight (貝殻を除いた軟体部の乾重量) を測定する。これを基本として、時に底質の粒度分析や、オランダ沿岸全域に広げた一時的調査が加えられている。

以上の方法で明らかになった、干潟ベントス相の長期変動のパターンは、次のようなものである。1970-79 年の 10 年間では、暖冬が 8 年続いたあと 79 年に寒冬となったが、とくに潮間帯下部で、二枚貝とゴカイのいくつかの種に顕著な密度減少が見られた。10 年通しての評価では、冬季水温が高いほど早春のベントス生残率は高くなる傾向が見られた¹⁵⁾。1970-84 年のデータをもとに biomass (乾重) と production (密度、体長などからの推定) を分析した結果によると¹⁶⁾、両指標共この 15 年間に増え続けて後者は 2 倍となり、個々の種についても半数以上に biomass の増加が見られた。この間、海域の栄養濃度と一次生産も増加しており、示された二次生産の増加はそれによって引き起こされたと推定されている。より長期、1969-1988 年まで 20 年間の Balgzand のデータを種別に検討すると、マクロベントス 12 種は寒冬で減少、暖冬で増加するという温度対応の変動を示し、別の 11 種は長期的増加傾向で、こちらは富栄養化対応の変化と考えられた¹⁷⁾。後者の変化は、全底生動物の biomass や production

の経年増加傾向の主因と見られる。この傾向は西部ワデン海約 500km² に拡大設置した 26 ラインでも見出され、広域的な傾向と判断された。種組成的にも 1970-90 年の間に多毛類が増加して軟体動物と甲殻類が減少、deposit feeder が増加して肉食者が減少するという、富栄養化に対応する変化が認められる¹⁸⁾。ただし今のところ、有機負荷の影響は温和であって、無酸素化によるベントスの大量死などは起こっていない。1988-90 年にかけて、オランダ周辺は今世紀最大の暖冬だったらしいが、この影響を過去のデータを参照しつつ検討した例もある¹⁹⁾。1969-1991 年の 22 年間に、水温の面で 3 回の暖冬があったが、前 2 回については既に報告されているように、総じて種数と存在量の増加をもたらす、プラスの影響が見られた。しかし 1988-90 については、漁獲対象貝類の一部に recruit と abundance の減少が見られた。ただし他の種類には増加したものもある。定期調査が始まる以前の 1869-1936 年と、約 80 年後の 1974-1981 年におけるワデン海全域のベントス分布を、潮間帯と潮下帯を総合して比較した報告²⁰⁾では、普通種 101 種のうち 28 種が減少、30 種が増加したと認められ、減少は潮下帯の海綿、イソギンチャク、貝類、増加は潮間帯の多毛類で目立っていた。減少の原因としては、工事等によるカキ礁、ゴカイ礁の破壊や水草帯の消滅、増加の要因としては富栄養化が示唆され、変化の半分は人間活動の影響によると見積られている。

以上のように、ワデン海干潟のベントス群集にははっきりした年変動が見られ、その要因としては、冬季温度条件と、栄養塩負荷や一次生産の増加など富栄養化、の 2 つが主なものとして挙げられている。その他の要因についても検討されているが、変化を説明するものとしては不十分なものと位置づけられている。ワデン海の研究は 1980 年代以降、変動実態の把握と要因論という枠を越え、長期データをもとに環境影響把握の方法論²¹⁾、鳥の捕食のベントスへの影響²²⁾や温度変化とゴカイの種間関係²³⁾といった群集論的研究、貝殻を使用する石灰産業と貝類生産の問題²⁴⁾や温暖化と海面上昇の影響予測²⁵⁾のような社会的側面を含めた研究などへと広がりつつある。

その他の地域：

ドイツの北海沿岸で、1976-85 年にかけて、潮下帯と潮間帯のベントスの変動を比較した研究例がある²⁶⁾。潮下帯は 8 点 8 年、潮間帯は 4 点 10 年、2-3 ヶ月おきに各点 7 つのコアサンプルを取り、種ごとに個体数と biomass (ash-free dry weight) を調べている。その結果、これらの値の変動要因として、冬季水温、波によるかく乱を認め、その程度は潮間帯よりも潮下帯で大きいとした。同じくドイツの北海沿岸で、潮間帯、潮下帯を含めて 1920-30 年代と 1980 年代のベントス相を、分布図と一部定量的データの検討により比較した研究²⁷⁾もある。この場合は潮間帯での緑藻の大量増殖、潮下帯での紅藻の減少、イガイ床の拡大、多毛類の増加など、富栄養化による変化の兆候が認められた。他の可能な要因としては、海岸侵食による潮間帯 habitat の減少や潮下帯でのトロール漁業があげられている。一方アマモ類藻場の変動パターンは複雑で、説明困難であるとした。

デンマークの北海沿岸でも、1930、40、80 年代の 3 回のデータが比較されている²⁸⁾。いずれも 4-500m のトランゼクト上、各 3-4 レベルにおけるコアサンプルで、種ごとの個体数を調べたものだが、各時期のトランゼクトは数 km~10km 程度離れており、

ラインの数も 1-2 本と少ない。結果、主要種についてはこの間 2 種が消失し、2 種が加わったが、全体的に見ると種ごとの abundance の変化は顕著ではない。主要種の変動は recruit のパターンによるらしく、*Mytilus* の増加を除いては、富栄養化の兆候は見出されなかった。上記ドイツ沿岸と異なるこれらの結果について、著者は調査方法上の問題で変化を検出し得なかった可能性を認めている。

イギリスでの研究例としては、河口汽水域の干潟で産業排水の影響を調べた 2 報を見ることのできた。イングランド南西部 Severn Estuary の潮間帯～潮下帯で 1930～70 年代のマクロベントス種の存在記録を総括した報告²⁹⁾では、記録種を「消失」「新発見」「再発見」に 3 分して評価している。その結果、種数に顕著な差は認められず、期間中に周辺で工業化が進み人口が増加したものの、汚濁指標種の変動傾向もはっきりしなかった。少数種については変動が見られたが、そのパターンから、これらの変化も長期的な人為要因の関与というより、寒波、多雨、干ばつ、高塩分など、自然条件の変動によるらしいと推測している。一方、スコットランドの Forth Estuary でも 1976～86 年、年 1 回 89 地点のコアサンプリングによって潮間帯のマクロベントスの密度が調べられた³⁰⁾。この期間中、汚染域に住まない種が増加し、他の種には顕著な変化が見られなかった。多様性指数は増加傾向にあり、全体に汚染の改善を示唆するデータが得られた一方で、1 種を除き温度による変化は検出されなかった。多変量解析の結果から、排水口の位置が変わった後に群集構造が不安定化したことが示され、この面からは産業排水の影響が示唆された。

極北のアイスランドの干潟でも、ベントス相の長期的変化が調べられている²⁾。アイスランド西岸の内湾干潟では、1971 年以降大学の実習でマクロベントスの採集が行われており、その 97 年まで 16 回のサンプリングの総括がなされた。実習記録とあって人数やサンプル数は一定していないが、原則として 50-100m のラインを数本～十数本引き、ライン沿いに数～数十のコアサンプリングを行ってその中の種ごとの個体数を数えている。この地点は周辺に人為汚染源がほとんどなく、自然度が高いため、著者は汚染の影響を免れた地点での長期変動という視点から議論している。いくつかの種は、ワデン海における富栄養化期の変化と同様の変動パターンを示したが、状況からして汚染の影響とは考えにくい。こうしたことをもとに、著者は数種の指標種の使用や、離れた 2 時点のみの比較はリスクが大きいと結論している。

アメリカについては、かろうじて 1 報のみを見ることができた³¹⁾。この報告では北米西岸、サンフランシスコ湾の干潟とシアトル付近の潮下帯で調べているが、このうち干潟の方は 1974-83 年のデータがある。そこでは年 2 回、上、中、下 3 レベルで各 1 つのコアサンプルを取り、主要 4 種の個体数を数えた。この地域は都市化が進んで下水の影響を受け、'opportunistic species' が大きな変動を示したものの、長期的傾向ではなく、自然条件によるものと推測された。富栄養化を含めた人為的要因の影響は不明瞭であるとしている。

II. 国内の研究例

日本国内での海岸生物群集の長期的調査として、現在のところ筆者が把握しているのは、瀬戸内海（広島）、大阪湾、三河湾、紀州田辺湾、九州天草の5件である。このうち前4者のフィールドは一部砂泥底を含みつつも全体として岩礁域、天草のみが砂質干潟となっている。これらの調査の方法は、標準的なコドラートサンプリングによるものから、種の存、不存を記録する定性的なものまでまちまちである。しかし完全に定量的に行われているものはなく、世界の趨勢に比べれば、全体に定性的ないし半定量的な色合いが強い。調査の開始時期は瀬戸内と田辺湾は1960年代、天草は1970年代、大阪湾、三河湾は1980年代で、いずれも現在継続中とみられる。

瀬戸内海（広島）：

広島県呉市周辺の瀬戸内海海岸では、1960年から毎年海岸生物の観察が行われており、1999年までの結果がまとめられている^{32,33}。場所は呉市周辺の6地点の海岸、各点幅約500mの潮間帯～水深約10-15mまでの範囲で、目視により発見したマクロベントスの個体数を5段階評価で記録している。対象種は1960年に記録された棘皮動物、甲殻類、原索動物、海綿類の4群101種に限定されている。その結果、1960年代から90年代初めまで、全地点で発見種数の減少と、残存種の個体数減少が示された。減少傾向は特に棘皮動物と甲殻類で著しい。瀬戸内海のCOD負荷は1973年の瀬戸内法制定以来半減したとされるが、それにもかかわらず生物相の衰退傾向が続いていることに対し、著者らは埋立てによる干潟、藻場の減少や、COD以外の水質の悪化が関与した可能性を指摘している。その後1990年代半ば以降、種数はやや回復傾向にある。

大阪湾：

大阪湾では、1950年代と1970年代における南東部を中心とする海岸生物の記録が残されている。前者については定性的な観察記録³⁴、後者は1974-75年に湾岸29点でマクロベントス種を記録するという方法で、ここでは50年代と比較して議論が行われた³⁵。その結果、両年代間で後鰓類、甲殻類の顕著な減少が認められ、著者らは調査方法上の問題を指摘しつつ、水質汚染の影響を示唆している。大阪湾での、一定の枠組みによる海岸生物調査は1980年に始まった。湾口部（紀伊水道より）に範囲を絞り、当初8点、のち6点で各回1～十数名が、大潮干潮時に魚類、海藻を含む、原則として発見されたすべての海岸生物種を記録し、それを5年ごとにまとめたリストが報告されている^{36,37,38,39,40}。1990年代初めには、10年間の調査の総括も行われた⁴¹。著者らは、調査精度の不安定性を考慮しつつ、外洋性種の分布が湾口部に偏ること、外洋性、暖海性の種の出現が不安定であること、個々の種では80年代後半にケガキが消滅しヌメハダヒトデが調査域に進出したことなどを指摘している。

三河湾：

三河湾では、湾のほぼ中央に位置する佐久島で、1984年に海岸生物相の調査が行われて1960年代の情報と比較されたあと⁴²、1990年にも同体裁の調査が実施され⁴³、以後ほぼ毎年継続されている。佐久島での調査は周囲約10kmの島の全周調査と、特定6区域内の調査に分かれ、前者では区画ごとに優占種中心にマクロベントスを記録、

後者では出現全種について、存在量を5段階の定性的基準で評価する方法を取っている。その結果、1960～80年代までで、いくつかの貝類、ウニ類、イソギンチャク類、フジツボ類の減少または消滅と、シロスジフジツボの増加、ムラサキガイの激しい密度変動などが示唆された。84年と90年の比較でも、ケガキの減少など、いくつかの種の変動傾向が論じられている。

田辺湾：

紀州田辺湾での長期調査は、主として湾中央の畠島で行われてきた。畠島は延長500mほどの小島で、ここでの調査は全周調査と南岸調査の2種がある。前者は島の全周43区の中における特定80-90種の最大密度を記録するもので、これまで1983、93、98年の3回行われた。後者は島の南岸に限定し、岩礁16区内で発見したすべてのマクロベントス種を記録し、1969、84、93、98年の4回のデータがある^{44,45,46,47}。このほか島の西岸で、永久コドラート内のウニ類の密度が毎年記録されており⁴⁸、補足的なデータとしては、島での大学実習記録の1949-1983のまとめがある⁴⁹。これらを総合的に評価した報告によれば^{50,51,52}、畠島では1960年代から1980年代までに多くの種の減少、消滅が指摘され、動物群では節足動物に比べて棘皮動物、軟体動物においてその傾向が顕著であるとした。また、同期間には南方性種のabundanceの割合が減少、富栄養性指標種が増加したのに対し、80年代から90年代にかけてはこれと逆の変化が起こった。これらは田辺湾における水温、栄養塩濃度の変動傾向とも符合している。湾口部の番所崎でも1985年以来毎年、貝類相の調査が行われている⁵³。ここでは約4400 m²の岩盤を69のコドラートに分割し、各区内のすべての種をリストアップする方法で各種の分布域の変動を調べ、94年まで10年の結果がまとめられた。その結果、高さや波当りに対する各種の帯状分布パターンに経年変化は見られない一方、南方性種の累積分布区数の割合は期間を通じて上昇したことが示された。同時期に冬季水温は上昇、黒潮は岸に接近し、南方性種の増加はこれらの変化と有意な相関がある。田辺湾の内湾部、内之浦干潟では1970-80年代に大学実習が行われ、その結果と2001年の調査結果との比較により、いくつかの種の分布変化が議論され、干潟の閉鎖水域化の影響が指摘された⁵⁴。田辺湾全域を対象に、1940年代以降の特定貝類数十種の変遷を、文献情報の総括により辿った報告もある⁵⁵。それにより内湾性種の、それ以外の種に比べた顕著な衰退、消滅傾向が示され、同湾における内湾域の埋め立てや内湾水域の水質悪化の、生物相への影響が示唆された。

天草：

九州天草における干潟生物の長期研究は、種間関係を重視した群集生態学的視点から行われているという点において、日本のみならず世界的に見ても独特のものである。天草富岡湾の砂質干潟では、1979年以来、ハルマンスナモグリと、イボキサゴ等関連種群の調査が続けられている^{56,57,58,59}。方法は、スナモグリとイボキサゴについて、海に向けて引いた約300mのライン沿いでコアサンプリング、スナモグリについては調査区全面(300×300m)の分布調査を併用している。その他の種類については、調査区内の定性観察によるようである。98年まで20年間の結果が報告されているが、それによればこの干潟では1977-83年の間にハルマンスナモグリが急激に分布を広げ、

1986年までにイボキサゴが、また1992年までにイボキサゴの寄生貝、捕食者のカニ、殻利用のヤドカリなど、イボキサゴと密接なかかわりを持つ9種が消失した。これに対して、スナモグリ分布の拡大とそれに伴う生物攪拌によって、イボキサゴの幼生が定着後に死亡し、recruitを絶たれたイボキサゴが消滅、ついでイボキサゴに依存する種群も消失したと推定された。この干潟では1995年以降ハルマンズスナモグリ密度の低下が見られ、平行してイボキサゴの一部に回復するなど、1980年代初期と逆の変化が起こりつつある。この変化の原因としては、エイの捕食活動によるスナモグリ密度の低下が考えられている。90年代以降、スナモグリとイボキサゴの調査は有明海全域に広げられ、幼生の分布や水塊構造も視野に入れた広域的な調査へと発展している^{60,61)}。

III. 研究傾向と問題点

1. 変動研究の総括

これまで見てきたように、1980年代以降、海岸生物の長期的研究の成果が出始めて分かったことは、やはり「年間変動は存在する」ということだったといえる。ただし変動パターンは多くの場合、季節変動と違って周期的なものではなく、ここで見てきた中では南アフリカの岩礁でのみ、2年周期の変動が認められている。年間変動の要因としては、温度（特に冬季）と、富栄養化などの水質変化の影響を指摘したものが最も多い。そのほか砂の移動埋積効果など、全体に無機環境要因による説明が目立つが、一方、recruitや種間関係など生物要因を重視しているものもある。この違いは、主に研究の視点の置き方の違いによると考えられる。生物相を丸ごと捉え、種数や存在量で評価すれば、群集内部の関係は捨象され、群集を取り巻く環境条件がクローズアップされてくる。逆に内部の关系到注目して調査を行えば、key speciesの変動に伴う関連種群の変化などが前面に出て来るということである。この場合、前者において群集内部の種間関係が変化していないはずはなく、後者においても、key speciesの変動の根底には、何らかの形で無機環境条件が関与しているであろう。研究の発展性という面から言えば、個別種の存在量の把握のみならず、種間関係の情報まで含めて長期調査を行う方が情報も多く、発展性があることは言うまでもない。生物相を丸ごととらえるアプローチの場合、変動パターンと環境条件をつき合わせて要因を推定する、という段階で一応の区切りを迎える。しかし種間関係のデータがあれば、群集論的に展開する道が開けている。ただ、種間関係まで含めた年変動の調査というのは、当然多大な労力を要し、調査面積が限られて一般性が限定されるか、対象種を絞らざるを得ないという宿命がある。これまで群集論的視点から行われた数少ない長期研究の例においても、主要種以外は定性観察による出現、消滅の記述に止まっている。

ワデン海の研究に見られるように、種間関係に踏み込まない生物相的アプローチの場合も、要因論に一応の結論が出たあと、長期データを生かしてテーマが広がって行く例もある。どのようなアプローチをとるにせよ、これまで未知であった長期変動の

実態把握は、潮間帯生態学の、様々な面での議論に有意義なインパクトを与えるだろう。

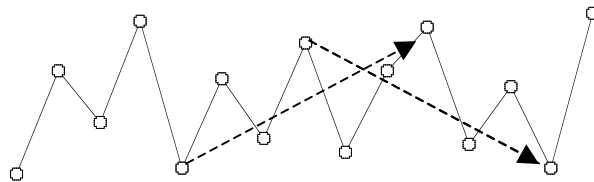
2. 調査手法

長期変動調査の方法に決まったスタイルというものはなく、これまで海岸研究で使われてきたいろいろな手法が適用されている。加えてテーマの性質上、処理するデータは古いものから新しいものまで広い時間間隔に及び、今はあまり使われない方法も含まれてくる。そのため、問題の多い方法や処理というものの中には見受けられる。研究事例から、そのいくつかを指摘してみる。

長期研究を始めるにあたり、すべての種を記録するのが労力的に無理である場合、開始時に記録された種に限定して、それらのその後の変化を追跡する、というやり方がとられがちである。しかしこの場合、個々の種の変動傾向は信用できるとしても、全体的に見れば新たな種が加わることはあり得ず、種数の減少傾向が強調されやすい。記録種数の経年減少が示されてもそれは群集としての多様度の減少を示すのではなく、ある組成から別の組成にシフトしているのではないかといった疑問も生まれてくる。

そこで、発見した全種類を記録するという方法が行われている。この場合は、理論的には全種数の年度間比較も可能だが、実際には問題がある。発見種数は調査努力によって変動しがちであり、調査の人数や、特定の分類群に詳しい調査者の参加、不参加に左右されたり、経験を積むにつれて記録種が増えるなどの要素もある。その結果、種数に関する議論がほとんど意味を持たなくなることも多い。

毎年の調査が困難である場合、間隔を置いて同じ体裁の調査を行って結果を比較するというやり方も、国内外を問わず広く行われている。この方法の問題点の一つは、もともとの変化が不規則、無方向的であっても、特定の2時点と比較すれば方向的な変化が起こったように見えるということだろう。これを概念的に示すと下図のようになる。検討する指標によっては2時点で方向的变化を検出する可能性もあるが、一般的には議論に注意が必要である。



これら時間変動調査にかかわる問題点を、方法を標準化することによって解消し、信頼度の高いデータを得ようとする立場がある^{62,63}。具体的には、小面積（岩礁では50×50cm）のコドラートを調査範囲にランダムに設置して中の種を数え上げ、信頼限界つきで表示してその年度の推定値とする。その結果が、ある一時点の状態を反映するにすぎないという批判に対応するための方法も考えられている。soft-bottomを対象

に、時間変動研究の方法論を検討した例⁶⁴⁾では、生物相は、潮汐、日、週、月、季節の各時間スケールで変動するので、これらすべてのタイムスケールで複数のサンプリングを行い、それを階層的に配列して nested-anova で分析するべきことが主張されている。しかし小面積のコドラートを用いて、広い範囲を対象に、異なる時点で意味のある比較をしようと思えば、コドラート数が相当多くなければならない。そのような調査を何段階もの時間的階層で実施して年変動まで辿りつくのは労力的に無理で、ほとんど非現実的である。実際、この文献が長期変動関係の論文で引用されているのを見たことはないし、推奨者や著者を含めて、こうしたやり方を適用して成果を挙げたという例も承知していない。

徹底して標準的な方法で長期変動を調べた例はないが、南アフリカの研究のように、ある程度標準的な方法というのは見受けられる。こうした研究では、得られたデータの信頼度は高く、複雑な統計処理も可能であるが、その一方、より標準化されていない研究に比べて、生物学的に興味深い成果が得られているかといえば、必ずしもそうではない。これは、厳密な方法を用いたがゆえに調査面積が限定されていることと無関係ではないと思われる。反面、イギリスの研究に代表されるようなより標準化の少ないタイプでは、柔軟な手法の適用によって、広域的なパターンや生物学的に興味深い現象を扱い、一定の成果を挙げているように見える。ただし、こちらの場合は、明快なパターンの検出によって方法論上の問題を事実上不問としたり、要因分析に当たっても、指標種概念なども使用しつつ、群集変動のパターンを環境条件との対比において分析するという間接的論証を行う。こうした手法や概念に、どこまで信頼性があるかということは、研究者によって意見の分かれるところだろう（本号別稿、「結果の明快さは方法の正しさを保証するか」も参照）。

いずれにせよ、平面的な一般性と同時に、時間軸における一般性をも確保しなければならない長期変動研究は、標準化の難しい分野であることはまちがいない。ある程度の精度とデータの信頼度を確保しながら、しかも現実的で生物学的に有意な結果を引き出しうる方法論が求められており、またそこに各研究者が独創性を発揮する余地があると言えよう。

1970年代に発表されたある海岸長期研究の review の中で、著者は短期的データに対して長期のデータが少ないことを指摘し、その理由として次の3つを挙げている⁶⁵⁾。第一にこの分野の研究に投入される予算の少なさ。第二に研究手法の時間的変化。第三に研究評価の成果主義である。予算は少ないだけでなく途中で絶たれることも多く、調査の継続が困難になる。ヨーロッパの海洋生物の長期調査プログラムは1940年代以降急増したが、半分以上は1980年代までに終了し、その主な理由は資金の途絶であるという⁶⁶⁾。イギリスにおいては、1900年代初頭以降続けられてきたプリマス研究所の定期調査が、予算停止を主な理由に1980年代までに打ち切られた³⁾。北西ヨーロッパのベントス研究者を結集して1979年に開始された長期研究プロジェクト、'COST647'⁶⁷⁾の消滅もまた、資金不足によるものだったと総括されている⁶⁸⁾。第二の、研究手法の問題は既に論じたが、方法が変化することで比較が困難になり、テーマと

して扱いにくい。第三の、研究者の成果の問題は、長期調査は結果が出るまで時間がかかり、しかもどのような結果が出るか見通しが立てにくいということに関係している。短期では十分な成果があがらないため評価が低く、特に若手研究者にとっては魅力の乏しい分野であろう。金は出ず、出ても続かず、方法は確立せず、短期に成果も上がらない。研究者がメインの仕事にするにはあまりにもリスクが大きいということが、この方面の業績が少ないことの理由になっているのは確かだろう。長期変動研究は有望な成果が見込めるが、同時に access 困難でもあるという意味において、生態学の一つのフロンティアと言えるかもしれない。

引用文献

- 1) Dye AH 1998a. Dynamics of rocky intertidal communities: analyses of long time series from South African shores. Bull. Coast..Shelf Sci.46: 287-305
- 2) Ingólfsson A 1999. The macrofauna of the tidal flats at Blikasta_ir, south-western Iceland, during a 27-year period. Rit Fiskideildar16: 141-154
- 3) Southward AJ 1995. The importance of long time-series in understanding the variability of natural systems. Helgoländer Meeresunters.49: 329-333
- 4) Southward AJ 1995. Seventy year's observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature. J. therm. Biol. 20: 127-155
- 5) Southward AJ & Crisp DJ 1954. Recent changes in the distributions of the intertidal barnacles *Chthamalus stellatus* Poli and *Balanus balanoides* L. in the British Isles. J. Anim. Ecol. 23:163-177
- 6) Southward AJ & Crisp DJ 1956. Fluctuations in the distribution and abundance of intertidal barnacles. J. mar. biol. Ass. UK 35: 211-229
- 7) Southward AJ 1967. Recent changes in abundance of intertidal barnacles in south-west England: a possible effect of climatic deterioration. J. mar. biol. Ass. UK 47: 81-95
- 8) Southward AJ 1991. Forty years of changes in species composition and population density of barnacles on a rocky shore near Plymouth. J. mar. biol. Ass. UK 71: 495-513
- 9) Boalch GT, Holme NA, Jephson NA & Sidwell JMC 1974. A resurvey of Colman's traverses at Wembury, south Devon. J. mar. biol. Ass. UK 54:551-553
- 10) Dye AH 1998b. Community-level analyses of long-term changes in rocky littoral fauna from South Africa. Mar. Ecol. Prog. Ser. 164: 47-57
- 11) Evans SM, Gill ME, Hardy FG & Seku FOK 1993. Evidence of change in some rocky shore communities on the coast of Ghana. Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol. 172: 129-141
- 12) Barry JP, Baxter CH, Sagarin RD & Gilman SE 1995. Climate-related, long-term faunal changes in a California rocky intertidal community. Science 267: 672-675
- 13) Beukema JJ 1974. Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat

- area in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 8: 94-107
- 14) Beukema JJ 1976. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 10: 236-261
 - 15) Beukema JJ 1979. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter. *Neth. J. Sea Res.* 13: 203-223
 - 16) Beukema JJ & Cadée GC 1986. Zoobenthos responses to eutrophication of the Dutch Wadden Sea. *Ophelia* 26: 55-64
 - 17) Beukema JJ 1989. Long-term changes in macrozoobenthic abundance on the tidal flats of the western part of the Dutch Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunters.* 43: 405-415
 - 18) Beukema JJ 1991. Changes in composition of bottom fauna of a tidal-flat area during a period of eutrophication. *Mar. Biol.* 111: 293-301.
 - 19) Beukema JJ 1992. Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world: lessons from periods with mild winters. *Neth. J. Sea Res.* 30: 73-79
 - 20) Reise K 1982. Long-term changes in the macrobenthic invertebrate fauna of the Wadden Sea: Are polychaetes about to take over? *Neth. J. Sea Res.* 16: 29-36
 - 21) Beukema JJ 1988. An evaluation of the ABC-method (abundance / biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Mar. Biol.* 99: 425-433
 - 22) Beukema JJ, Essink K, Michaels H & Zwarts L 1993. Year-to-year variability in the biomass of macrobenthic animals on tidal flats of the Wadden Sea: How predictable is the food source for birds. *Neth. J. Sea Res.* 31: 319-330
 - 23) Beukema JJ, Essink K & Dekker R 2000. Long-term observations on the dynamics of three species of polychaetes living on tidal flats of the Wadden Sea: the role of weather and predator-prey interactions. *J. Anim. Ecol.* 69: 31-44
 - 24) Beukema JJ & Cadée GC 1999 An estimate of a sustainable rate of shell extraction from the Dutch Wadden Sea. *J. Appl. Ecol.* 36: 49-58
 - 25) Beukema JJ 2002. Expected changes in the benthic fauna of Wadden Sea tidal flats as a result of sea-level rise or bottom subsidence. *J. Sea Res.* 47: 25-39
 - 26) Dörjes J, Michaels H & Rhode B 1986. Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany). *Hydrobiologia* 142: 217-232
 - 27) Reise K, Herre E & Sturm M 1989. Historical changes in the benthos of the Wadden Sea around the island of Sylt in the North Sea. *Helgoländer Meeresunters.* 43: 417-433
 - 28) Jensen KT 1992. Macrozoobenthos on an intertidal mudflat in the Danish Wadden Sea: comparisons of surveys made in the 1930s, 1940s and 1980s. *Helgoländer Meeresunters.* 46: 363-376
 - 29) Mettam C 1979. Faunal changes in the Severn Estuary over several decades. *Marine Pollution Bulletin* 10: 133-136

- 30) McLusky D & McCrory M 1989. A long-term study of an estuarine mudflat subject to industrial pollution. *Scient. Mar.* 53: 717-724
- 31) Nichols FH 1985. Abundance fluctuations among benthic invertebrates in two Pacific Estuaries. *Estuaries* 24: 136-144
- 32) 湯浅一郎 1995. 瀬戸内海の生態系変化からの警鐘. *人間と環境* 21: 73-79
- 33) 藤岡義隆 2000. 広島沿岸の生態系の変遷. *in* 環瀬戸内海会議 (編). 住民が見た瀬戸内海. 技術と人間社
- 34) 浜谷巖 1984. 1950年代の大阪湾南東部沿岸における潮間帯動物の生態と分類に関する研究. *自然史研究* 1: 160-177
- 35) 布村昇・宇坪直子・中嶋康裕・福井康雄・井上淑美 1975. 1974年度における大阪湾沿岸岩礁海岸動物相. *自然史研究* 1: 81-94
- 36) 大阪湾海岸生物研究会 1981. 大阪湾南東部の岩礁海岸生物相とその特徴—1980年の調査結果 *Bull. Osaka Mus. Nat. Hist.* 35: 55-72
- 37) 大阪湾海岸生物研究会 1986. 大阪湾南東部の岩礁海岸動物相—1981～1985年の調査結果. *自然史研究* 2: 35-49
- 38) 大阪湾海岸生物研究会 1993. 大阪湾南東部の岩礁海岸動物相—1986～1990年の調査結果. *自然史研究* 2: 130-141
- 39) 大阪湾海岸生物研究会 1996. 大阪湾南東部の岩礁海岸動物相—1991～1995年の調査結果. *自然史研究* 2: 168-179
- 40) 大阪湾海岸生物研究会 2002. 大阪湾南東部の岩礁海岸動物相—1996～2000年の調査結果. *自然史研究* 3: 1-14
- 41) 山西良平 1993. 大阪湾の岩礁海岸生物相調査. *Nature Study* 39: 87-90
- 42) 西川輝昭 1985. 三河湾佐久島岩礁海岸の潮間帯生物. *in* 東海研究Ⅱ. 名古屋大学教養部, 227-237
- 43) 西川輝昭・前田邦夫 1991. 三河湾佐久島の潮間帯生物—1990年調査の報告. 名古屋大学教養部紀要B 35: 17-27
- 44) 大垣俊一 1984. 島島本島西岸の海岸動物相、1969年と1984年. *南紀生物* 26: 77-85
- 45) Ohgaki S, Abe N, Takegami T & Wada K 1985. Spatial occurrence of 91 intertidal animal species on Hatakejima Island, 1983. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 30: 325-332
- 46) Ohgaki S 2001. Distribution of intertidal macrobenthos around Hatakejima Island, 1993. *Argonauta* 5: 32-47
- 47) Ohgaki S 2002. Distribution of intertidal macrobenthos around Hatakejima Island, 1998. *Argonauta* 6: 15-31
- 48) Ohgaki S & Tanase H 1987. Composition of the fixed sea urchin colony on Hatakejima Island, 1983-1987, with review of the past 25-years data. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* 32: 335-337
- 49) 大垣俊一・田名瀬英朋 1984. 島島磯観察記録. *南紀生物* 26: 56-61, 105-111
- 50) 大垣俊一 1987. 近年における島島無脊椎動物相の変化について. 関西自然保護機

構会報. 14: 3-5

- 51) 大垣俊一 1989. 畠島海岸生物相の長期的変化とその要因. 日本生態学会誌 39: 27-36
- 52) Ohgaki S, Yamanishi R, Nabeshima Y & Wada K 1997. Distribution of intertidal macrobenthos in 1993 around Hatakejima Island, central Japan, compared with 1969 and 1983-4. *Benthos Res.* 52: 89-102
- 53) Ohgaki S, Takenouchi K, Hashimoto T & Nakai K 1999. Year-to-year changes in the rocky shore malacofauna of Bansho Cape, central Japan: rising temperature and increasing abundance of southern species. *Benthos Res.* 54: 47-58
- 54) 大垣俊一・田名瀬英朋・和田恵次 2001. 和歌山県田辺湾内之浦の海岸生物記録種, 1976-2001. *南紀生物* 43: 102-108
- 55) 大垣俊一 2002. 1940年代以降の田辺湾海岸貝類記録. *ちりぼたん* 33: 59-71
- 56) Tamaki A 1994. Extinction of the trochid gastropod, *Umbonium (Suchium) moniliferum* (Lamarck), and associated species on an intertidal sandflat. *Res. Popul. Ecol.* 36: 225-236
- 57) 玉置昭夫 1995. スナモグリ類による棲み場所の性状改変とベントス群集への影響. in *棲み場所の生態学*. 平凡社
- 58) 玉置昭夫 2001. メタ群集の構築過程と時空間スケールの重要性—砂質干潟ベントス群集. in 佐藤宏明・山本智子・安田弘法 (編). *群集生態学の現在*. 京都大学出版会
- 59) Flach E & Tamaki A 2001. Competitive bioturbators on intertidal sand flats in the European Wadden Sea and Ariake Sound in Japan. in Reise K (ed). *Ecological Comparisons of Sedimentary Shores*. Ecological Studies 151. Springer
- 60) Tamaki A, Itoh J & Kubo K. 1999. Distributions of three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) in intertidal habitats along an estuary to open-sea gradient in western Kyushu, Japan. *Crust. Res.* 28: 37-51
- 61) Tamaki A & Miyabe S 2000. Larval abundance patterns for three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) along an estuary-to-open-sea gradient in western Kyushu, Japan. *J. Crust. Biol* 20, Spec.No. 2: 182-191
- 62) Underwood AJ 1997. *Experiments in Ecology*. Cambridge Univ. Press
- 63) Raffaelli D & Hawkins S 1999. *Intertidal Ecology* (2nd ed.) Kluwer Academic Publishers
- 64) Morrissey DJ, Underwood AJ, Howitt I & Stark J 1992. Temporal variation in soft-sediment benthos. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 164: 233-245
- 65) Lewis JR 1976. Long-term ecological surveillance: practical realities in the rocky littoral. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 14: 371-390
- 66) Duarte C, Cebrián J & Warbà N 1992. Uncertainty of detecting sea change. *Nature* 356: 190
- 67) Keegan B 1986. The COST647 project on coastal benthic ecology — a perspective. *Hydrobiologia* 142: IX-XII
- 68) Lewis JR 1996. Coastal benthos and global warming: strategies and problems. *Mar. Poll.*

Bull. 32: 698-700