

## ウニ密度変動論

大垣俊一

私の知識不足もあるだろうが、個人的印象からいうとウニというのは得体の知れない生き物で、生態に謎の点が多い。紀州の海岸で主に目にするのはムラサキウニ、タワシウニ、ナガウニの3種だが、これらはいつ見ても大きなものばかりで、貝類の普通種などのように、成体から幼体まで幅広く見られ、毎年ある季節には小さい個体がたくさん出てくる、という印象がない。潜ってみても、潮下帯に小さいウニがよく見られるというわけでもない。加入はどうなっているのだろうか。文献によると、田辺湾では1960年代の大寒波でナガウニがほぼ死滅した翌年、磯に稚ウニが大量に出現したという (Tokioka 1966)。ムラサキウニなど、取ってきて水槽に入れると海藻などをどんどん消費する大食漢だが、一方エサを与えなくても相当長く生きている。食性や摂食パターンについても興味を持たれる。

筆者らは田辺湾で1963年に始められたウニの密度調査を引き継いで年1回の調査を続けてきたが、そろそろまとめの時期に近づいたこの時期に、視野を世界に広げてウニ類の密度変動のレビューを行うことにした。またこのテーマは、潮下帯群集論とのかかわりが深い。コンブ目、ヒバマタ目などの褐藻類を主とする大型海藻群落 (藻場、海中林) は、しばしばウニの食害によって衰退、消滅し、日本ではこれを「磯焼け」と呼んでいる。磯焼けの研究は日本で明治以来の歴史があるが、同様の現象は海外でも、特に北米でよく調べられている。本稿では、ウニに限った密度変動のレビューに続き、北米と日本の、海中林とウニの関係についての研究成果も紹介する。先取りしていうと、この問題についての両者のアプローチには大変興味深い違いがある。同じ現象を扱いながら基本的な姿勢が異なるゆえに、結果として相反する自然観が生み出されるプロセスを、本稿後段において示すことになるだろう。

### ウニ類の個体群変動

ウニ類を含む棘皮動物の長期密度変動については、最近 Uthicke et al.(2009) が包括的な報告を行っている。この論文で、著者らは棘皮動物の密度変動パターンを次の3つに分けた。① *Diadema-Paracentrotus* 型 (ウニ型)、② *Amperima-Amphiura* 型 (ナマコクモヒトデ型)、③ *Acanthaster-Asterias* 型 (ヒトデ型)。これらは世界各地で研究の進んでいる属名を冠したもので、*Diadema* はカリブ海のガンガゼ、*Paracentrotus* はヨーロッパのウニ、*Amperima* は深海ナマコ、*Amphiura* は北海のクモヒトデ、*Acanthaster* はオニヒトデ、*Asterias* はキヒトデの類である。

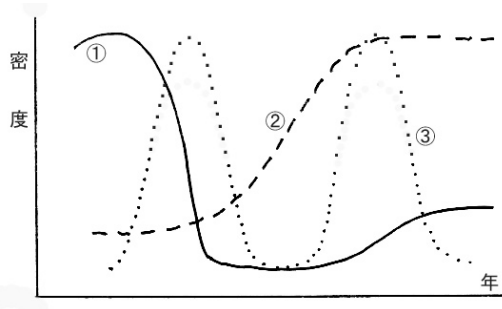


図 1. 棘皮動物密度変動のタイプ分け。Uthicke (2009) をもとに作図。①, ウニ型、②, ナマコークモヒトデ型、③, オニヒトデ型。

変動パターンをグループ別に見ると (図 1)、①のウニ型はある時点で急減し、その後増加傾向を示すが、回復は鈍く、かつての高密度には至らない。急減の原因は病気のことが多い。②のナマコークモヒトデ型は、増加してその後高いレベルで安定する。増加の原因については富栄養化、移入後の大発生、捕食者が過剰に採捕されたことによる捕食圧の低下などが挙げられている。③のヒトデ型は激しい振幅をくり返すタイプで、オニヒトデが代表例だが、ウニでも磯焼け帯に多いキタムラサキウニの類 (*Strongylocentrotus*) はこれに入れられている。増減の原因は富栄養化、病気、捕食者の過剰採捕など。ほとんどの場合に人為的なものがかかわり、気候の影響が加わるといふ。体外受精でプランクトン幼生を出す種に特に激しい変動が見られ、これについては Alee effect に言及している。Alee effect (sperm limitation) は放卵放精型の受精を行う種において、成体がまばらにしかいないと精子密度が下がり、受精率が低下する現象のことである。つまり成体密度が高いときは受精率が高まって結果的に加入量を増やす正のフィードバック、逆に密度が低くなると受精率が低下して加入量が減る負のフィードバックが働き、これが激しい密度変動の原因になるというわけである。以下、世界のウニ個体群の長期的な変動パターンを、地域ごとに見て行くことにする。

## 1. 南アイルランド

南アイルランドに Lough Hyne (または Ine) と呼ばれる入江ないし海跡湖があり、1920 年代から自然史的研究、1940 年代以降は広範な生物群を対象に組織的な生態調査が行われてきた (Kitching & Ebling 1967, Kitching 1987; 大垣 [2004] に紹介記事)。ウニの 1 種 *Paracentrotus lividus* についても 1960 年代から今日までの密度データがある (Barnes et al. 2001, 2002)。それを見ると 1960~70 年代には変動しつつ比較的高いレベルにあったが、1980 年代初めに急減し、その後も減少を続けて 2000 年代に入ると調査域 (湖南半部) から姿を消した。衰退要因としては、1980 年代以降大型のものばかりになったことから、直接には加入の失敗で、背景として低水温が想定されている。その根拠は低温のあとで顕著な密度低下が起こっていること、野外

では水温 17°C を越えると放卵が起こるが、1980 年代以降ほとんどの年で産卵期の水温がこのレベルを下回っていることなどである。さらに低水温とエルニーニョとの関連や、荒天時の波浪によるダメージなども想定されたが、これらについては検討の結果否定的な見解が示されている (Barnes et al. 2002, Verling et al. 2005)。

## 2. カリブ海

長期的な研究は、しばしば何か大きなイベント（寒波大量死、油の流出事故など）をきっかけに始められる。カリブ海では今日まで 20 年以上のウニ個体群のデータがあるが、研究の発端は 1983–84 年に起こったガンガゼの 1 種、*Diadema antillarum* の大量死だった (Lessios et al. 1984, Lessios 1988)。それまでカリブ海では、*Diadema* が広範かつ高密度に ('ubiquitous', 場所により  $> 70 / \text{m}^2$ ) みられたが、1983 年の 1 月にパナマ沿岸で突然大量に死に始めた。死滅域は海流沿いにカリブ海全域に拡大し、バミューダ諸島にも到達、カリブ海全域の個体群を壊滅させて 1984 年初めに収束した。各地の死亡率は 93~98% と見積もられている。原因についてはパナマ運河の入り口から始まったため、船舶由来の毒物も想定されたが、結論的には種特異性の病原体というところに落ち着いている。理由は、他のウニを含む海産種に影響が見られないこと、健全な個体のいる水槽に死にかけた個体を入れると同じ症状の死亡が起こること、他のウニ種でも病気による大量死が報告されていることなどである。大量死後、*Diadema* の密度が追跡調査された (Miller et al. 2003, Lessios 2005)。パナマや St Croix 島では、加入が起こって個体群が回復しつつあるが、いずれも密度は大量死前の 10% 以下に止まっている。

だがそもそも初めの段階で、なぜガンガゼはそれほどたくさんいたのだろうか。ウニが大発生して高密度になったあと病気が蔓延することは、のちに紹介するようにカナダ大西洋岸のノバスコシアにも例がある。この点については Hughes (1994) がジャマイカの事例をもとに、大型肉食魚が漁獲によって減少したためにウニが異常に増殖したと推測している。

## 3. 北米沿岸

北米太平洋岸、カリフォルニアでも、1970 年と 1976 年に、ウニの 1 種 *Strongylocentrotus franciscanus* の、病気によると見られる大量死が起こり (Pearse et al. 1977)、その後褐藻類が分布を拡大した (Pearse & Hines 1979)。一方この属の 2 種、*S. franciscanus* と *S. purpuratus* の個体群変動を 10 年間にわたり調べた結果によると (Pearse & Hines 1987)、前者は一貫して低密度だったが、後者は顕著に増減した。つまり *S. purpuratus* は 1976 年に大量加入が起こって密度が 10 倍以上に増えたがその後急減し、もとの 2 倍程度に落ちついた。減少の要因としてはヒトデによる稚ウニの捕食が最大のもので、病気による死亡も若干みられた。加入した稚ウニは 1 年後までにほとんど死亡している。サイズ組成から見ると 1976 年以外の年の加入はまれで、大量加入は 10 年に 1 度だったことになる。*S. purpuratus* の加入については北米西岸で南北差が知られ、北のオレゴンでは 20 年に 1 回、カリフォルニアでは 1~2 年に 1 回、さらに南では毎年起こるといふ (Ebert 1983)。

北米大西洋岸ノバスコシアでは数多くの海中林群集の研究が行われてきた。特にウニに限って長期的に密度変動を記録したものは見当たらないが、群集調査の報告の中でウニの密度変動についても言及されている (Sheibling & Stephenson 1984, Sheibling 1986)。ノバスコシアでは 1970 年代初め、ウニの 1 種 *Strongylocentrotus droebachiensis* によるコンブ林の食害が起こった。その後石灰藻帯にウニが高密度に分布する状態が続いていたが、1980–1983 年に、毎年場所を変えながら *S. droebachiensis* の大量死が発生した。死亡率は高いところで 60–70% と報告されている。原因はアメーバ状の原生動物による感染と推定され、死亡は経年的にも季節的にも水温が高い時に著しかった。ウニの大量死後、異なる年月を経た岩礁を調べたところ、年数がたつにつれ石灰藻帯からコンブ林へと移り変わる遷移系列が見られ、ウニの除去後に海藻林が回復して行く過程が推測された。

#### 4. 南日本太平洋岸、田辺湾

和歌山県田辺湾の島島におけるウニの密度調査は、1963 年のナガウニの、寒波によるとみられる大量死を契機に始められた (Tokioka 1963)。調査域の種は主にムラサキウニ *Anthocidaris crassispina*、タワシウニ *Echinostrephus moralis*、ナガウニ *Echinometra mathaei* である。3 種はほぼ平行して変動し、1960~1970 年代は高密度、1980 年代に急減、1990~2000 年代にかけて回復傾向にあるが、かつてのレベルには戻っていない (Ohgaki & Tanase 1987, 国立天文台 2006)。変動要因については、熱帯性のナガウニでは冬季の低温による死亡 (Tokioka 1963)、食用種であるムラサキウニの一部の減少事例は採捕の影響と推測されているが (Imafuku & Imaoka 1983)、それ以外の要因についての検討や全体的な評価はまだ行われていない。

以上、世界のウニ類の研究では、アイルランド、カリブ海、ノバスコシア、田辺湾など各地でウニ類の激しい密度変動が記録されている。ここで興味深いのは、変動要因として推測されるものはそれぞれ異なるにもかかわらず、全体として共通性が認められることである。つまりおよそ図 1-①のパターンに従い、1970 年代までは高密度、1980 年代に大量死ないし急減し、その後回復が見られるもののかつてのレベルに至らない。この共通性の評価と考えられる要因については、今後さらに検討が必要だろう。

#### ウニと海藻林

世界中の温帯~寒帯の浅海域には、しばしばヒバマタ目、コンブ目の褐藻類を優占種とする海藻林、海中林と呼ばれる藻場群集が存在している。これは高い生産性を示すと共に、付着生物や魚類の生息場所としても重要であることから注目され、多くの研究がある。国際誌に英文でよく報告されるのは北米の業績だが、和文で出されたものもかなりの量に上る。ここではこれら 2 地域に絞って主要な研究内容を紹介する。

## 1. 北米の海中林研究

北米大陸沿岸の海藻林群集研究は、北太平洋のアリューシャン～アラスカ、大西洋岸のノバスコシア、西海岸のカリフォルニアの3カ所で主に行われてきた。アリューシャンでは、ウニの捕食者としてのラッコの存在が注目された (Estes & Palmisano 1974, Estes et al. 1978)。ラッコはこの海域で1700年代から毛皮用に採捕されて激減し、その結果ラッコに大量に捕食されていたウニ (*Strongylocentrotus*、北日本で磯焼け帯に多いキタムラサキウニの同属種)が増加、これがコンブ (*Laminaria*) 林を食害して石灰藻帯に変えたという図式が描かれた。その根拠の一つはラッコのいる島とない島の比較で、前者では全体にウニが小型で浅いところに無く、コンブはよく繁茂しているのに対し、後者ではウニが大型で浅いところまで現れ、コンブ林はない。また、2500年前に遡る貝塚のデータからも、ラッコが多い時期にはウニが少ないという関係が見られた (Simenstad et al. 1978)。さらにラッコが保護されて分布を回復する過程で、ラッコが進出した地点でウニの密度が減り、コンブ林が拡大することが確認された (Duggins 1980, Estes & Duggins 1995)。ラッコが増えてもコンブの被度にそれほどの変化はないという報告もなされているが (Dean et al. 2000, Konar 2000)、一方アリューシャン～アラスカの153地点の状態を総括した結果によると、ラッコのいるところではないところより、ウニに密度が低く、コンブの存在量が多いという有意差が検出されている (Estes & Duggins 1995)。

ノバスコシアの研究で、当初北太平洋のラッコの位置に想定されていたのはロブスターである。ロブスターは日本のイセエビに形が似ているが分類的にはザリガニの仲間、日本産ではアカザエビに近い。ノバスコシアでは、ロブスター⇒ウニ

(*Strongylocentrotus*) ⇒コンブ (*Laminaria*) の食物関係において、漁業によってロブスターが減った結果、ウニが増え、コンブが食害されて海藻林が衰退したと推測された。その根拠はウニが多いところにコンブが少ないという逆相関、ウニを除去することによって海藻林が回復したという実験結果、ロブスターのウニ捕食、ウニの海藻食害の確認などである (Mann & Breen 1972, Breen & Mann 1976)。しかし一方ロブスター以外の捕食者 (オオカミウオ、カレイ、ヒトデ、カニ) の影響も指摘され (Bernstein et al. 1981)、病気によるウニの大量死とそれに続く海藻林の拡大も報告されるなど (先述, Sheibling & Stephenson 1984, Sheibling 1986)、状況は当初想定されたほど単純ではないことが明らかになってきた。ロブスター仮説は実験的検証を伴わない speculation であるという批判もあり (Chapman & Johnson 1990)、またこの仮説の提示者自ら、ノバスコシアでは北太平洋のような単純な図式は成り立たず、病気や水温、プランクトン量などいくつかの要因が関与すると推測している (Mann 1985)。

カリフォルニアでは、さらに状況は複雑なように見える。ここにもラッコはいるので北太平洋のようなラッコ⇒ウニ (*Strongylocentrotus*) ⇒コンブ (*Macrocystis*) の食物連鎖は意識されている。しかしこの地域の海藻林群集の食物網は複雑かつ環境が多様なため、単純な図式は成り立たないということが、総説類で共通して指摘されている (Mann 1985, Harold & Pearse 1987, Witman & Dayton 2001, Steneck et al. 2002)。カリフォルニアでは採捕制限後の1960年代に、ラッコがコンセプト岬

以北に進出した。ここではラッコ登場後に海藻林が復活した事例もある一方、ラッコがいなくても海藻林が維持されている地点もある (Harrold & Pearse 1987)。一方病気によるウニの大量死とその後の海藻林の拡大 (Pearse & Hines 1979) や、荒天による海藻林の衰退 (Cowen et al. 1982, Tegner & Dayton 1987) も知られ、エル・ニーニョの影響についても詳しい研究がある (Tegner & Dayton 1987)。エル・ニーニョ発生時にはカリフォルニア沿岸を北上する流れが発生し、一方湧昇が停止して沿岸部は高温、低栄養な水塊に覆われる。これが直接海藻林を衰退させる。これらを総括して Harrold & Pearse (1987) は、ラッコのいる北カリフォルニアでは、北太平洋と共通の要因が働いている可能性があるが、南では海藻林は主に他の捕食者、環境条件の影響を受けて変動しているとまとめている。

この他カリブ海のサンゴ礁でも、top predator の影響の指摘がある (先述 Huges 1994)。ジャマイカでは 1950~1970 年代にかけて大型肉食魚が漁獲によって減少し、そのエサであった *Diadema* が異常に増えた。その摂食活動の結果大型藻類の繁茂が抑えられ、サンゴの被度は高いレベルにあった。しかし 1983 年に *Diadema* の大量死がおり、既に漁獲によって藻食魚も減少していた効果が重なって大型藻類が大発生し、サンゴを覆って死滅させたという。ガンガゼの大量死後に藻類が繁茂する現象はカリブ海の他の地域でも確認されている (Carpenter 1990a, b, Miller et al. 2003)。

## 2. 日本の磯焼け研究

日本の海中林研究は、明治期の遠藤 (1903) の先駆的な業績にさかのぼる。遠藤は伊豆、志摩、徳島沿岸で海藻林枯死の実態調査を行い、伊豆東岸住民の用語を採用してこれを「磯焼け」と呼んだ。磯焼けとは、大型海藻が枯死してサンゴモ (紅藻植物サンゴモ科の石灰藻) 帯に変わるとともに、大型海藻に依存するアワビ、磯魚などが減少する現象をさす。遠藤はその原因について、黒潮の接岸による高塩分、細菌による病気などの可能性にもふれつつ、結論的には洪水による川からの淡水流出、その背景としての山林乱伐の影響を指摘した。

その後の日本の藻場研究は理学系と水産系に大別される。前者では藻場をめぐる附着生物や魚類の食物連鎖、棲み込み連鎖などの種間関係が注目されたのに対し (堀越・菊池 1976, 向井 1990-1996)、磯焼けに象徴されるような藻場全体の動態は主に後者で研究された。ここでは水産系の業績を取り上げる。

磯焼けの研究は 1980 年代以降活発化した。この時期の研究は遠藤 (1903) の流れを汲み、環境要因と藻場の衰退事例の対照から始まった。伊豆では黒潮が接岸して高水温になると、海藻林が衰退するとともにアワビの漁獲も減少し、北日本の太平洋岸では親潮の流勢が弱まったときに磯焼けが発生することが示された (谷口ほか 1986, 児玉ほか 1995)。以後、海況と海藻群落の動態について、具体的な生理、生化学的側面を交えた研究が行われ、1990 年代末には磯焼けの発生から収束への過程について、以下のようにまとめられた (川尻ほか 1981, 谷口 1997)。

まず磯焼けの発生については、海況要因が重視される。黒潮は高温、貧栄養、親潮は低温、富栄養であるため、これら海流の流勢変動により海域が高温貧栄養になると、本来北方性である褐藻類は衰退する。具体的なメカニズムとしては、高温による光合

成能の低下（前川 1999）や栄養塩吸収の阻害（成田ら 2008）が実験的に確認されている。栄養塩吸収は流速に正相関するため、磯焼けは一般に流速の小さい深所から進行する。

このようにしていったん磯焼けが発生すると、岩盤を覆うサンゴモ類が生産する化学物質（ジブロモメタン）によりウニ（キタムラサキウニ）の加入、変態が誘発され（Taniguchi et al. 1994）、石灰藻帯にウニが優占するようになる。サンゴモ類は大型海藻類が増殖するとそれらの下になって衰退するため、本来競争的に劣位にあるが、ウニが大型藻類の芽生えを除去する効果により存続することができる（谷口 1997）。一方サンゴモ自体は表層が頻繁に剥離するため、ウニに摂食されてもダメージを受けにくいという（Masaki et al. 1984）。なおこれに関連して、石灰藻はウニの加入を促進して大型海藻の侵入を阻止しているという興味深い仮説も提示されているが（谷口 1997）、この点については行動生態学的な精査が必要だろう。なお、石灰藻帯のウニはサンゴモのほかフジツボなど動物質も摂食するが、栄養価が低く、成長や生殖巣の発達もよくない。これを補うために時に大形海藻帯に移動摂食するが、その食害は海藻林を崩壊させるほどのものではないと評価されている（吾妻 1999, 佐野ほか 2008）。ちなみにウニ類は基本的に藻食性だが、かなり融通が利くらしい（Lawrence 1975）。場合によっては動物質も食べ、下水中の有機物のみ依存して十数年も個体群が存続した例があるばかりか、絶食させると自らの組織を消化して生きながらえるという。

ウニが高密度なサンゴモ帯でも、アミジグサやシワヤハズなどの一部小型褐藻類は、ウニに対する摂食阻害物質（テルペン、フェノール化合物）を持つことにより、ウニの食害を逃れて生育することができる（谷口ほか 1994）。さらに海況変動により低温、高栄養条件が実現すると、コンブ、ワカメなど、高い成長力を持つ大型 1 年生海藻類が侵入し、これらがウニの摂食活動を阻害、吸収してアラメ、カジメなどの大型多年生海藻の生育を助け、海中林が復活する。

アラメ、カジメなどコンブ目の大型褐藻類は、ウニに対する摂食阻害物質（フロロタンニン）を持つ（谷口ほか 1994）とともに、ポリフェノール化合物を分泌して加入してくるウニ幼生を死亡させ（李・吾妻 2008）、ウニの増殖と食害を免れている。ただし、フロロタンニンはコンブ類が基盤から剥離して流れ藻になると速やかに藻体から離脱するため、ウニは流れ藻としてのコンブならば摂食することができる。このように健全な状態のコンブ林はウニに対する抵抗力を持つが、海況変動により高温、貧栄養になると衰退し、初めのステージに戻って磯焼けの発生を見ることになる。

このほか、必ずしもこのような図式に乗らない仮説も示されている。一つは陸域からの栄養塩加入を重視する見方である。森林由来の鉄分と有機酸（フルボ酸）は石灰藻の発芽を抑制すると共に大型海藻類の卵形成を促進する働きがあり、これらが森林伐採により流入しなくなると、大型海藻の衰退と石灰藻の繁茂を招きやすくなるという（Matsunaga et al. 1999）。もう一つは川からの濁水流入の影響を指摘するもので、ダムから流出した濁水で大量のシルトが海底に堆積し、コンブ類の芽生えを枯死させて磯焼けをもたらした事例が報告されている（吾妻 2008）。

## 「アリューシャン・パラダイム」と「磯焼けパラダイム」

北米海中林研究の特色は、何らかの群集理論にのっとり、それを検証するという傾向が色濃いことである。代表的なのはアリューシャン～アラスカの一連の研究で、これはのちに生態学における trophic cascade の典型例の一つと位置づけられた。

trophic cascade は「強い食物網が存在する場合、ある栄養段階の消費者が直下のレベルのエサ種の存在量をコントロールし、それが連続的に下位に波及して影響が一次生産者まで及ぶ現象」(Witman & Dayton 2001) と定義され、1970 年代に優勢になった、食物網を中心とする群集理論 (Paine 1980 など) の重要な部分をなす考え方である。海中林の場合、まず最上位の捕食者としてラッコがあり、ラッコがウニを捕食、さらにウニが海藻を摂食するという食物連鎖のもとで、keystone predator としてのラッコの動態が、最下位の大型海藻群落の存在状態に波及する。それをここでは「アリューシャン・パラダイム」と呼んでおく。

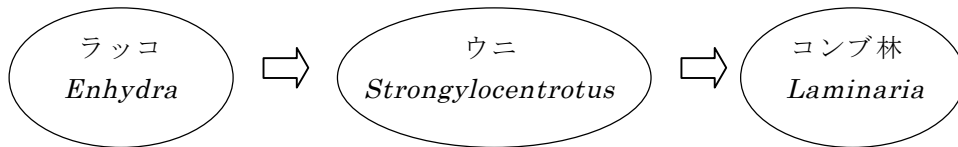


図2. アリューシャン・アラスカで提起された、海中林コントロールの図式。Paine (1980) などにもとづく。

ノバスコシアやカリフォルニアの研究も、Paine 的群集論に強く影響される形で進められた。たとえばノバスコシアでは当初、top predator としてラッコの代わりにロブスターが想定されていた。以後の北米海中林の研究では、trophic cascade や keystone predator の他、top-down & bottom-up、multiple stable state、intermediate disturbance などの群集論のタームがしばしば登場し、示された現象がそれらを支持するうんぬんの議論が行われている。しかし研究の進展につれ、特にノバスコシアとカリフォルニアでは、アリューシャンで提起されたような単純なパターンでは割り切れないことが明らかになり、Tegner & Dayton (1987) のように、種間関係の要因に加えて、環境条件やコンブの生理を重視する見方も現れた。もともと北米の研究にも、幅広い生態現象の観察と大型海藻の生理などから海藻林の衰退要因を考察するという方向性が見られたが (North 1979)、これが Paine らの群集論の登場で変容し、その後さまざまな生態学理論を援用して包括的理解に努めたものの一部を除いてうまく行かず、現在は混乱状態にあるように見える。

一方日本の磯焼け研究は明治以来の伝統にのっとり、幅広い事例の観察から要因を絞り込み、それを軸に生態、生理、生化学的研究を集中するという形で進んだ。その結果、黒潮や親潮の流況変動によって海藻林が衰退し、その後広がったサンゴモ帯がウニの加入を促進して磯焼け状態を継続、再び海況変動をきっかけに大型藻が侵入して海中林が再生するという、一つの包括的理解が示された。日本の磯焼け研究の重要



な部分をなす大型藻の **chemical defense** については海外で 1980 年代までに相当な情報の蓄積があり (Hay & Fenchel 1988 など)、摂食阻害物質を持つ 1 年生海藻による大型藻の芽生えに対するシェルター効果についても 80 年代に報告がある (Dayton 1985)。従って個々の構成部分についてはオリジナルとはいえないが、これらをも取り入れて全体像を組み立てたところに、日本の研究の独自性があつたといえる。磯焼けという用語は日本固有のものであることから、その名をとってこれを「磯焼けパラダイム」と呼ぶこともできるだろう。

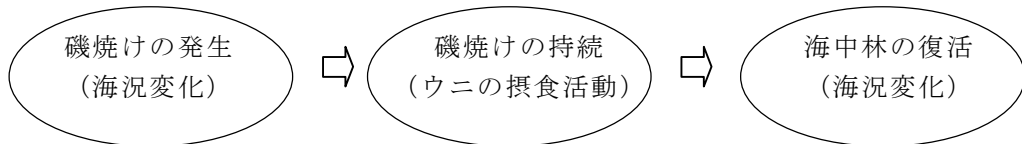


図 3. 日本における磯焼けの考え方。磯焼け進展の各ステージとその主要因(谷口 1994 など)。

日本の磯焼け研究には、北米の海中林研究に比べて際立った違いが 2 点ある。一つは、**trophic cascade** のような群集概念が全く登場しない。もう一つは、上位捕食者の問題がほとんど取り上げられないことである。前者については、そのような概念を軸に進められた北米の研究が、結局包括的理解に至っていないことを見ればたいした問題ではないといえる。しかし上位捕食者については事情が異なる。日本でも北海道にかつてラッコがいたことはアイヌの伝承などからも明らかだし、親潮流域下の東北地方太平洋岸にも生息していた可能性がある。他にもオオカミウオなど、肉食性魚類の役割も気になる。これらを取り上げられないのは、北日本海域ですでに乱獲により絶滅、衰退状態にあり、現実には大きな役割を果たしていないためであると思われる。さらに、日本の磯焼け研究がもっぱら水産学の分野で行われてきたことにも理由がありそうだ。上位捕食者不在の現状の下で、とりあえず「藻場修復」など現実的要請に応えなければならなかったことが、その方向性を特徴づけたと考えられる。しかし日本の海中林研究が水産学の枠を越えて発展するためには、上位捕食者の問題は避けて通れない。保護区を作ってラッコや肉食魚の存在を保証した場合、ウニ個体群や海藻林の動態はどうなるのか。また、アリューシャンでは貝塚の発掘記録から沿岸群集の歴史の変遷を辿る試みも行われているが、北海道や東北の貝塚ではそのような検討はできないであろうか。その結果、これまでとは異なる枠組みの自然理解が生まれてくる可能性もある。

「パラダイム」の科学哲学における用語論はやっかいだが、一般的には「科学上の問題を取り扱う際の共通の思考の枠組み」といった意味で使われている。私が北米と日本の研究に対してこの用語を使ったのは、アリューシャン・パラダイムに代表される欧米の仮説検証的思考パターンと、磯焼けパラダイムに見られる日本の研究者の帰納的方向性が、相容れない思考的枠組みを与えているように見えるからである。具体的に見ると、一つは先に述べた上位捕食者の問題がある。北米ではその影響が疑問の余地ない前提であるのに対し、日本ではたとえば「捕食者の減少によって形成された

ウニの大きな個体群の高い摂食圧によって海中林が崩壊した事実は認められていない」(吾妻 2008)と一蹴され、ほとんど考慮されない。もう一つは、ウニと大型海藻との関係である。北米ではノバスコシアやカリフォルニアで、増殖したウニが集団を成してコンブ林に取り付き、これを食い尽くして石灰藻帯に変える観察事例が示されている(Lawrence 1975, Mann 1985)。表現も"destructive grazing" "voraciously"などと生々しい。一方日本では、ウニは石灰藻帯にあとから増殖し、大型藻の芽生えを除去して石灰藻帯を持続させる要因とみなされる(佐野ほか 1999)。つまり、北米ではウニが石灰藻帯を生み出すと考えるのに対し、日本では石灰藻帯がウニを増殖させるとし、因果の方向が逆転している。このことから、ウニが石灰藻帯に多いという相関や、ウニを除去するとコンブ林が復活するという実験結果が、北米ではウニの大型藻に対する摂食圧を証拠立てるものとして無批判に解釈され、日本では石灰藻のウニ誘引作用と、ウニによる大型藻芽生えの除去作用の支持事例とみなされるという、いわばパラダイムの自己強化が発生している。相互の文献引用の仕方も興味深い。北米研究者の海中林問題の総説では、環境要因や日本の研究は限られた引用に止まり、「海中林の崩壊現象には無機環境の影響もあるが、消費者の活動が主なもの」

(Steneck et al. 2002)と総括される。一方日本の海外文献紹介では、種間関係については、支持を失ったロブスター仮説のみ引用してアリューションに言及せず(富士 1999)、逆に無機環境主導論については海外でも支持があるとして、Tegner & Dayton (1987)のエルニーニョの論文が頻繁に引用されている。つまり自らの主張と異なる部分は無視、軽視し、一致するもののみ評価するという形で、互いに非共約性が増幅しているのである。

このような状態で、たとえば日本の研究者が国際誌に磯焼けの論文を投稿したらどうなるだろうか。当事者に聞いたわけではないので実際のところはわからないが、私の経験から想像すると、まずまちががなくハネられるだろう。「上位捕食者のことが書かれていない」「群集論への言及がない」などが表面的な理由として示されるだろうが、その根本には研究スタイルの違いがある。日本の研究が高いレベルにあり、現象の包括的理解において北米をしのぐ成果を挙げているにもかかわらず、そのほとんどは和文で発表され、欧米学術誌の掲載論文としては生理や生化学的な短い報告が散見される程度であるのは、このような理由によるのかもしれない。

同じ現象を扱いながら全く異なる解釈が並立し、互いの議論も不活発なまま独自に研究が積み重ねられてゆく。ここに絶望を見るか希望を見るかは、立場によって異なるだろう。

## 引用文献

### 英文

Barnes DKA, Crook A, O'Mahoney M, Steele S, Maguire D (2001) Sea temperature variability and *Paracentrotus lividus* (Echinoidea) population fluctuations. J

- Mar Biol Ass UK 81, 359–360
- Barnes DKA, Verling E, Crook A, Davidson I, O'Mahoney M (2002) Local population disappearance follows (20 yr after) cycle collapse in a pivotal ecological species. *Mar Ecol Progr Ser* 226, 311–313
- Bernstein BB, Williams BE, Mann KH (1981) The role of behavioral responses to predators in modifying urchins' destructive grazing and seasonal foraging patterns. *Mar Biol* 63, 39–49
- Breen PA, Mann KH (1976) Destructive grazing of kelp by sea urchins in eastern Canada. *J Fish Res Board Can* 33, 1278–1283
- Carpenter RC (1990a) Mass mortality of *Diadema antillarum* I. Long-term effects on sea urchin population-dynamics and coral reef algal communities. *Mar Biol* 104, 67–77
- Carpenter RC (1990b) Mass mortality of *Diadema antillarum* II. Effects on population densities and grazing intensity of parrotfishes and surgeonfishes. *Mar Biol* 104, 79–86
- Chapman ARO, Johnson CR (1990) Disturbance and organization of macroalgal assemblages in the Northwest Atlantic. *Hydrobiologia* 192, 77–121
- Cowen RK, Agegian CR, Foster MS (1982) The maintenance of community structure in a central California giant kelp forest. *J Exp Mar Biol Ecol* 64, 189–201
- Dayton PK (1985) The structure and regulation of some south American kelp communities. *Ecol Monogr* 55, 447–468
- Dean TA, Bodkin JI, Jewett SC, Monson DH, Jung D (2000) Changes in sea urchins and kelp following a reduction in sea otter density as a result of the Exxon Valdez oil spill. *Mar Ecol Progr Ser* 199, 281–291
- Duggins DO (1980) Kelp beds and sea otters: an experimental approach. *Ecology* 61, 447–453
- Ebert (1983) Recruitment in echinoderms. *Echinoderm Studies*, 1, 169–203
- Estes JA, Duggins DO (1995) Sea otters and kelp forests in Alaska: generality and variation in a community ecological paradigm. *Ecol Monogr* 65, 75–100
- Estes JA, Palmisano JF (1974) Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science* 185, 1058–1060
- Estes JA, Smith NS, Palmisano JF (1978) Sea otter predation and community organization in the west Aleutian Islands, Alaska. *Ecology* 59, 822–833
- Harold C, Pearse JS (1987) The ecological role of echinoderms in kelp forest. *Echinoderm Studies* 2, 137–233
- Hay ME, Fenical W (1988) Marine plant-herbivore interactions: the ecology of chemical defense. *Ann Rev Ecol Syst* 19, 111–145
- Hughes TP (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265, 1547–1551

- Imafuku M, Imaoka T (1983) Composition of the fixed sea urchin colony on Hatakejima Island, 1977 and 1982. *Publ Seto Mar Biol Lab* 28, 445–446
- Kitching JA (1987) Ecological studies at Lough Hyne. *Adv Ecol Res* 17, 115–186
- Kitching JA, Ebling FJ (1967) Ecological studies at Lough Ine. *Adv Ecol Res* 4, 107–291
- Konar B (2000) Limited effects of a keystone species: trends of sea otters and kelp forests at the Semichi Islands, Alaska. *Mar Ecol Progr Ser* 199, 271–280
- Lawrence (1975) On the relationships between marine plants and sea urchins. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 13, 213–286
- Lessios HA (1988) Mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean: what have we learned? *Ann Rev Ecol Syst* 19, 371–393
- Lessios HA (2005) *Diadema antillarum* populations in Panama twenty years following mass mortality. *Coral Reefs* 24, 125–127
- Lessios HA, Robertson DR, Cubit JD (1984) Spread of *Diadema* mass mortality through the Caribbean. *Science* 226, 335–337
- Mann KH (1985) Invertebrate behaviour and the structure of marine benthic communities. In, Behavioral Ecology, Sibly RM & Smith RH eds. Blackwell. 227–246
- Mann KH, Breen PA (1972) The relationship between lobster abundance, sea urchins, and kelp beds. *J Fish Board Can* 29, 603–605
- Masaki T, Fujita D, Hagen NT (1984) The surface ultrastructure and epithallium shedding of crustose coralline algae in an 'Isoyake' area of southwestern Hokkaido, Japan. *Hydrobiologia* 116/117, 218–223
- Matsunaga K, Kawaguchi T, Suzuki Y, Nigi G (1999) The role of terrestrial humic substances on the shift of kelp community to crustose coralline algae community of the southern Hokkaido Island in the Japan Sea. *J Exp Mar Biol Ecol* 241, 193–205
- Miller RJ, Adams AJ, Ogden NB, Ogden JC, Ebersole JP (2003) *Diadema antillarum* 17 years after mass mortality: is recovery beginning on St. Croix? *Coral Reefs* 22, 181–187
- North WJ (1979) Adverse factors affecting giant kelp and associated seaweeds. *Experientia* 35, 445–447
- 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
- Paine RT (1980) Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *J Anim Ecol* 49, 667–685
- Pearse JS, Costa DP, Yellin MB, Agegian CR (1977) Localized mass mortality of red sea urchin, *Strongylocentrotus franciscanus*, near Santa Cruz, California. *Fish Bull* 75, 645–647

- Pearse JS, Hines AH (1979) Expansion of a central California kelp forest following the mass mortality of sea urchins. *Mar Biol* 51, 83–91
- Pearse JS, Hines AH (1987) Long-term population dynamics of sea urchins in a central California kelp forest: rare recruitment and rapid decline. *Mar Ecol Progr Ser* 39, 275–283
- Sheibling R (1986) Increased macroalgal abundance following mass mortalities of sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*) along the Atlantic coast of Nova Scotia. *Oecologia*, 68, 186–198
- Sheibling RE, Stephenson RI (1984) Mass mortality of *Strongylocentrotus droebachiensis* off Nova Scotia, Canada. *Mar Biol* 78, 153–164
- Simenstad CA, Estes JA, Kenyon KW (1978) Aleuts, sea otters, and alternate stable-state communities. *Science* 200, 403–411
- Steneck et al. (2002) Kelp forest ecosystems: biodiversity, stability, resilience and future. *Env Conserv* 29, 436–439
- Taniguchi K, Kurata K, Maruzoi T, Suzuki M (1994) Dibromomethane, a chemical inducer of larval settlement and metamorphosis of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. *Fish Sci* 60, 795–796
- Tegner MJ, Dayton PK (1987) El Niño effects on southern California kelp forest communities. *Adv Ecol Res* 17, 243–279
- Tokioka T (1963) Supposed effects of the cold weather of the winter 1962-63 upon the intertidal fauna in the vicinity of Seto. *Publ Seto Mar Biol Lab* 11, 245–254
- Tokioka T (1966) Recovery of the *Echinometra* population in the intertidal zone in the vicinity of Seto, with a preliminary note on the mass mortality of some sea urchins in the summer season. *Publ Seto Mar Biol Lab* 14, 7–16
- Uthicke S, Schaffelke B, Byrne M (2009) A boom-bust phylum? Ecological and evolutionary consequences of density variations in echinoderms. *Ecol Monogr* 79, 3–24
- Verling E, Barnes DKA, Crook AC (2005) Smashing tests? Patterns and mechanisms of adult mortality in a declining echinoid population. *Mar Biol* 147, 509–515
- Witman JD, Dayton PK (2001) Rocky subtidal communities. In *Marine Community Ecology*. Bertness M, Gaines S, Hay M eds. Sinauer Press. 339–366

## 和文

- 吾妻行雄 (2008) 「ウニの生殖周期と海藻群落への摂食活動」 *in* 磯焼けの科学と修復技術. 水産学シリーズ 160. 恒星社厚生閣. 61–69
- 遠藤吉三郎 (1903) 「海藻磯焼け調査報告」 *水産調査報告* 12 (1), 1–33
- 大垣俊一 (2004) 「文献紹介 Ecological studies at loch Ine, Kitching & Ebling

- (1967) Argonauta, 10, 9–18
- 川尻正博・佐々木正・影山佳之 (1981) 「下田市田牛地先における磯焼け現象とアワビ資源の変動」 静岡県水産試験場研究報告 15, 19–30
- 国立天文台 (2006) 「内湾における底生生物 (ウニ類) の個体数密度」 理科年表環境編第 2 版. 丸善. p166
- 佐野稔・大森袖夫・谷口和也・関哲夫 (1999) 「アラメ海中林とキタムラサキウニの生活史」 *in* 磯焼けの機構と藻場修復. 水産学シリーズ 120. 恒星社厚生閣. 73–83
- 谷口和也 (1997) 「海藻群落の形成に関する生態生化学的研究」 日本水産学会誌 63, 309–312
- 谷口和也・蔵多一哉・鈴木稔 (1994) 「海藻のケミカルシグナル」 化学と生物 32, 434–442
- 谷口和也・佐藤美智男・大和田淳 (1986) 常磐沿岸におけるアラメ群落の変動特性. 東北区水産研究所研究報告 48, 49–57
- 谷口和也・長谷川雅俊 (1999) 「磯焼け対策の課題」 *in* 磯焼けの機構と藻場修復. 水産学シリーズ 120. 恒星社厚生閣. 25–37
- 成田美智子・吾妻行雄・荒川久幸 (2008) 「海中林の形成に及ぼす環境の影響」 *in* 磯焼けの科学と修復技術. 水産学シリーズ 160. 恒星社厚生閣. 34–48
- 富士昭 (1999) 「磯焼け研究の現状」 *in* 磯焼けの機構と藻場修復. 水産学シリーズ 120. 恒星社厚生閣. 9–24
- 堀越増興・菊池泰二 (1976) 「藻場のベントス群集」 *in* 海藻・ベントス. 東海大学出版会. 308–325
- 前川行幸 (1999) 「海中林の維持機構」 *in* 磯焼けの機構と藻場修復. 水産学シリーズ 120. 恒星社厚生閣. 38–49
- 向井宏 (1990–1996) 「藻場 (海中植物群落) の生物群集(1)~(10)」 海洋と生物 Vol 15–Vol 18
- 李景玉・吾妻行雄 (2008) 「植食動物の発生と海藻群落の関係」 *in* 磯焼けの科学と修復技術. 水産学シリーズ 160. 恒星社厚生閣. 49–60