

海岸群集と温暖化

大垣俊一

CO₂など温室効果ガスによって地球の温暖化が起こりつつあることは、近年では大方の研究者のコンセンサスとなった。地域差はあるものの、世界の平均気温は全体として上昇傾向にあり、その幅は最近 100 年で 0.74°C と見積もられている。氷河や極圏の氷床、永久凍土の縮小など、実際の影響も表れてきている (IPCC 2007)。現在温暖化は、気象、海洋物理、工学、生態学など様々な分野で重要な研究テーマとなり、関連の論文の数も増加しつつある。2007 年にはイギリスの Nature シリーズに、Nature Climate Change なる雑誌も創刊された。

温暖化関連の研究の活発化は、海洋生物分野も例外ではない。総説類をもとに、その内容を次のように整理することができるだろう (Fields et al. 1993, Easterling et al. 2000, McCarty 2001, Walther et al. 2002, Parmesan & Yohe 2003, Harley et al. 2006, Parmesan 2006)。第 1 は、過去の長期生物変動のデータを示し、温度上昇との関係を分析する。第 2 は、過去の突発的高温条件における変化を調べ、それをもとに将来予測を行う。突発的事象の例としては猛暑・暖冬やエルニーニョなどがあるが、氷期・間氷期の交代など、地質時代スケールのテーマも含まれる。第 3 は、理論的に予測される変化に対し、生物の対応を実験的に明らかにしようとするものである。予測される変化には、高温化の他、CO₂ 増に伴う海洋酸性化などがある。

海洋生物に対する温暖化関連研究は多岐にわたり、分量も膨大になるため、そのすべてを網羅することは現実的でない。エルニーニョや湧昇、サンゴの白化現象についても、温暖化との観点で論じられる例があるが、これらはそれとして独立したテーマであり、深入りすると論点がずれてくるので、今回は扱わない。

以下では過去の長期データをもとに、温暖化に伴う潮間帯種の地理分布と群集構造の変化を論じたものに絞り、地域の具体例として、世界で最も古くから海岸生物の分布、密度が調べられている、イギリス周辺、北西ヨーロッパの事例を取り上げる。しめくりに、近年の温暖化研究の方法論の面で私が注目点する点について、論評を加えることにしたい。

地理分布

温暖化 (climate warming, global warming) に伴う生物の地理分布の変化は、海陸ともに多くの例があり、北半球では北に向けて、温暖種 (南方性種、熱帯種など) が伸展、寒冷種は縮退する現象と捉えられてきた。南半球ではこの逆になり、南北合わせて poleward shift (極方向変移) と表現される。海岸種の例としてたとえば、南半球タスマニアのガンガゼ (熱帯性) では、近年の温暖化に伴って分布が南極方向に伸び、伸展域では若令で密度が低く、新規定着個体群の特徴を示した (Ling et al.

2009). 同じくタスマニアで、1950年代と2000年代の潮間帯の29種の分布を比較したところ、その55%で南方伸展が起こっていた。距離は50年間に平均116 kmで、10年当り水温上昇0.22°Cに対し伸展距離29 kmと見積もられた(Pitt et al. 2010)。日本周辺でも、1970~2000年代に本州から沖縄までの太平洋岸で行われた3回の海岸貝類種組成の調査を総括した結果、分布の加重平均緯度と北限を北に伸ばす種がそれ以外のパターンを示す種を上回った(Kurihara et al. 2011)。

こうした一般的傾向に合致しない例もある。南米チリの潮間帯種10種の過去約50年の分布変化を、標本、文献と最近の調査によって検討したところ、水温の上昇、極方向の分布伸展共に不明瞭だった(Rivadeneira & Fernández 2005)。北米カリフォルニアのムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* とキタノムラサキイガイ *M. trossulus* (日本産と同種) の場合、1990~2000年代にかけてムラサキイガイの北限はむしろ南下しており、両種の交雑域にも南方変移が認められる。一方キタノムラサキイガイの分布域は変化がなく、これらの現象に対しては地球規模の温暖化でなく、地域的气候による説明が妥当としている(Hilbush et al. 2010)。オーストラリア東岸でも、岩礁潮間帯の動物相を1940-50年代と2000年代を比較したところ、水温は上昇傾向だったが、各種の分布に、温度対応の変化は認められなかった。細かな分布状況の検討から、著者らはこれらの種の分布決定要因としては、温度よりもむしろ波浪、海流、地形などが重要であるとしている(Poloczkanska et al. 2011)。以上の議論は、高緯度ほど温度が低い、または高温ストレスは低緯度ほど強いという、温度/緯度勾配を前提としているが、そのように単純ではないという主張もある。北米太平洋岸で、イガイ床の高さに関連して潮間帯上部の気温と干出時間を検討した例では、北ほど高温という単純な傾向は現れず、一方干出時間の年変動は北で大きかった。このため北で温度ストレスの高い地点(hot spot)が発生しやすく、温暖化の影響はむしろ北ほど強いと推測された(Helmuth et al. 2002, 2006)。

群集構造

分布変移と並んでよく調べられているのは、特定地点での、温暖種、寒冷種の比率の変化である。北米カリフォルニアで、同一地点の潮間帯種の組成を1930と1990年代で比較した例がある。地理的分布が南方性、北方性、広域分布の3カテゴリーに分けて各種の増減をみたところ、南方性種は増加、北方性種は減少するものが多く、広域種には特定の傾向はなかった(Barry et al. 1995, Sagarin et al. 1999)。日本でも先の太平洋岸の貝類分布の研究で、各地点の温暖種の比率も調べているが、黒潮流域では15地点中11地点で値が増加していた(Kurihara et al. 2011)。一方紀伊半島の田辺湾でも1960~90年代に、温度条件の上下動に対応した南方性潮間帯種の増減がみられた(Ohgaki et al. 1997, 1999)。

表面的な組成変化に止まらず、温度条件により、群集内の種間関係が変化することを示した例もある。オランダのワデン海は、世界で最も長期にわたり潮間帯(干潟)生物の調査が続けられてきた海域の一つだが、これまでの報告の力点は富栄養化を初めとする人間活動の影響にあり、温暖化の影響を、種の地理分布の点から論じるとい

う方向は（やればできるはずだが）今のところ見当らない．しかし長期データをベースに，温度による種間関係の変化が，操作実験を交えながら調べられている．ワデン海の3種のゴカイ（1種の捕食者と2種の被食者）では，捕食種が寒冬で減少すると被食者が増え，暖冬で増加すると減るという関係があり，温度条件が捕食関係を通じて群集構造に影響するとした（Beukema et al. 2000）．同様の現象は，二枚貝とその捕食者甲殻類の関係でも示されている．ワデン海の食用二枚貝3種は，一般に寒冬時に加入が多くなる傾向がある．これは二枚貝の幼生供給が増加するというよりも，定着後の稚貝を捕食するカニ，エビジャコが寒冬で減少することによるとされた

（Strasser 2002）．さらに，寒冬では捕食者の発生時期が遅れ，二枚貝は変化しないために両者の出現にズレを生じ，二枚貝が捕食を免れるという，*match-mismatch*の要素もある（Strasser & Günther 2001）．長期的に見ると2000年代まで約30年は次第に暖冬傾向が強まっており，捕食性甲殻類が増加する一方，二枚貝の加入量は減少しつつある（Beukema & Dekker 2005）．北米西岸でも，*keystone predator*であるヒトデによるイガイ類2種の捕食を，湧昇による低温化との関係で調べた例がある．野外と室内の実験的研究により，ヒトデの捕食は湧昇時の温度低下（3℃）により顕著に減少し，わずかな温度差が群集構造を左右することが示された．著者はこれをもとに予想される温暖化の影響を論じている（Sanford 1999）．北米東岸の生物地理境界の一つCod岬周辺では，北と南で顕著な水温条件の違いがある．ここでフジツボと大型海藻の関係を調べたところ，北では海藻類の繁茂はフジツボの加入にマイナスだが，岬の南では，逆に高温ストレスからフジツボ加入個体を保護する役割を果たし，その生存率を高める（Leonard 2000）．海藻のこのプラス効果は，高温の年にのみ認められた．つまり群集組成は内部の種間関係を通じ，微妙な温度条件を反映しつつ変化していることになる．

従来の研究方向に，方法論の面から問題提起するものもある（Schiel et al. 2004）．これまで，温度条件と生物現象の平行関係，つまり広い意味での相関を分析するやり方が主流だが，これは方法論としては曖昧さを含む．著者らは，環境影響評価で取り入れられてきたBACI（before, after, control, impact）的手法を採用し，発電所の温排水と周辺の潮間・潮下帯生物の排水開始前後の状態を，コントロール地点と比較する形で調べた．その結果，寒冷種の温暖種への交代という定番のパターンはみられず，むしろ温度に敏感な少数種の大型海藻の変化に引きずられる形で，群集組成が変わったと指摘している．

北西ヨーロッパ潮間帯

イギリスでは，1920年代から英国海峡西部を中心に，プリマス実験所が定期的に無機環境，プランクトン，魚類，海岸生物など様々な項目の調査を行ってきた．このほか潮間帯では，1930年代以降，イギリス全土にわたる特定種の散発的な調査がある．一方大陸側のフランス沿岸でも，1930年代にFischer-Pietteの海岸生物調査があり，これと比較する形で2000年代に再調査が行われるなど，ヨーロッパ北西部は世界で最も長期間，潮間帯生物の分布情報が蓄積されてきた地域である．それらの結

果は 2000 年代に至って総括されるようになった (Southward et al. 2005, Hawkins et al. 2008, 2009).

この地域での古典的業績としては、フジツボの分布研究があげられる (Southward & Crisp 1954, 1956). イギリス周辺では 1930~40 年代の高温期に、南方性の *Chthamalus* が密度を増加しながら分布を北に広げたのに対し、北方性の *Balanus* は減少しつつ北に縮退、しかし 1950 年代に入って気候が寒冷化すると、この逆の変化が起こった. フジツボの研究は現在まで続けられており、現時点での総括としては、1940 年代以降温暖で *Chthamalus* 優勢、1960 年代以降寒冷で *Balanus* 優勢、1980 年代以降は再び温暖で *Chthamalus* 優勢、となっている (Southward 1991, Southward et al. 1995, Southward et al. 2005, Hawkins et al. 2008). 興味深いのは、両種の密度が水温をやや遅れて追跡していることで、水温とフジツボ密度の相関は、年度を 1-2 年ずらした方が高くなる. これは温度が、両種の初期発生に対して制限要因として作用するためと考えられている (Hawkins et al. 2003). これ以外にも、温暖期に南方性種の分布が北に伸びる例が、貝類 (Helmuth et al. 2006, Lima et al. 2006, Mieczkowska et al. 2006, 2007), 海藻類 (Lima et al. 2007), 多毛類 (Berke et al. 2010) で認められている. 北西ヨーロッパの場合、操作実験はほとんど行われていないが、長期データをもとに種間関係を探る試みがある. Poloczanska et al. (2008) は、上記 2 種のフジツボ、*Semibalanus* (*Balanus* から分類変更) と *Chthamalus* について、経年データを使ってモデルシミュレーションとパスアナリシスを行い、2 種の間関係を論じた. それによると温暖化に伴う *Semibalanus* から *Chthamalus* への交代は、温度から *Chthamalus* への直接的影響に加え、高温条件が *Semibalanus* から *Chthamalus* への圧迫を軽減するという、間接的作用によって実現すると推測した. 著者らは表面的な分布変化の陰にある群集内部の関係の重要性を指摘し、いわゆる climate envelope approach (群集内部の関係をブラックボックスとした気候影響の研究) に疑問を投げかけている. 一方大陸側では、長期のデータを利用した、分布変化の生理的背景についてのユニークな研究がある (Wetthey & Woodin 2008, Wetthey et al. 2011). ポルトガルからフランスにかけての海岸部では、1800 年代後半以降、高温化に伴いフジツボ、貝類、多毛類の温暖種の分布が北に伸び、寒冷種が北に縮退しているが、これは各種の成体の死亡限界水温という点からは説明できない. つまり温暖種の生存を可能にする温度が実現したから、直ちにそこに侵入するわけではないし、寒冷種は、高温で死亡する以前に北に縮退している. 著者らは、種の生殖腺発達に関する情報と水温データをもとにシミュレーションを行い、分布変化は、種の生理的過程を通じて実現すると主張した. つまり高温で温暖種の生殖腺成熟が促進され、寒冷種のそれが抑制されると考えることによって、実際の分布変化をうまく説明できるということである.

温暖化研究と方法論

潮間帯生物調査の方法は、その時々この分野の主要な研究テーマと密接に関連して変化してきた (大垣 2011). 簡略化して述べれば、まず 1950 年代まで、世界レベル

の帯状分布構造 (zonation) を定性法 (qualitative method) によって調べる時代があり (Stephenson & Stephenson 1949 など), 次いで地域レベルの波浪強度に対する分布等が, 半定量法 (semi-quantitative method) によって調べられるようになった. これが 1960 年代の Connell (1961), Paine (1966) らの業績を画期として, テーマが種間関係とそれに基づく群集論に移行した. 以後は海岸の限られた範囲に労力を集中し, 定量法 (quantitative method) によって調査の行われる時代が続く. この過程で方法論は精密化し, parametrics 統計の厳密な前提を満たすための複雑なデザインが求められるようになった (Underwood 1997). かつての定性, 半定量的手法は粗雑な手法として退けられるか, せいぜい定量調査の補助的手段と位置づけられるようになった (Murray et al. 2006).

この傾向に変化が現われるのは, 本稿で取り上げた温暖化問題が, 海洋生物分野でも重要なテーマになってからである. たとえば前節で紹介したイギリス, プリマスの定期海洋調査は, 1920 年代以降営々と続けられ, 貴重なデータを蓄積したが, 1980 年代に資金の停止によって一時中断し, 以後しばらくデータを欠くことになった. この理由を Southward et al. (2005) は, 当時盛んだった 'short-term projects involving process studies' に比べて, 環境モニタリングが行政によって 'poor science' とみなされたためとしている. しかし温暖化への社会的注目を背景に, 1990 年代末, プリマスの定期調査の多くは復活した. これは種間関係群集論とモニタリングの間の, テーマ交代の問題だが, これに伴い, 方法論の「アンシャン・レージューム」と言うべき変化が起こった. つまり, 近年の北西ヨーロッパにおける温暖化関連の調査の多くは, かつてこの地域で使われた半定量法によっており, その段階評価のシステムを, イギリスでは ACFOR (abundant, common, frequent, occasional, rare) と呼ぶ (Hawkins et al. 2009). 通常この種の転換 (この場合は定量法から半定量法) は, 相互の比較調査と厳密な議論を経て実現する, と考えるのが常識的だが, これまでのところそれが行われた形跡はない. 温暖化の研究がベースとする過去のデータは半定量法を使っており, 比較するには現在の調査もそれに合わせざるを得ない. 過去のデータは 1 年度しかないことも多く, 前後の年変動や季節変化の混入も気にかかる. しかし問題があるとか, 厳密な検証を経ていない, と批判しても, ではどうするのかと聞き直れば, 他に方法があるわけでもない. 温暖化は重要なテーマであり, 結果も明快であるとなれば, やめてしまえとも言えないであろう. いわば「過去のデータは取り直すことができない」という絶対的な壁が, 精密化の議論をはね返しているのである.

方法論は, その分野の成り行きにまかせると, 次第に精密化・厳密化の一途を辿る. 特に独創性のない, 単なる努力家といったタイプの研究者が主導権を握ると, このことは起こりやすい. それを破る方法論の多様化は, 分野内部の論争ではなく, 時にその分野を取り巻く社会条件の変化といった外部条件によって実現することを, 温暖化をめぐる海岸群集研究の事例が端的に示しているように思われる.

引用文献

Barry JPC, Baxter RD, Sagarin RD, Gilman SE (1995) Climate-related, long-term

- faunal changes in a California rocky intertidal community. *Science* 267, 672–6754
- Berke SK & Others (2010) Range shifts and species diversity in marine ecosystem engineers: patterns and predictions for European sedimentary habitats. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 223–232
- Beukema JJ, Dekker R (2005) Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, 287, 149–167
- 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. *Journal of Animal Ecology*, 69, 31–44
- Connell JH (1961) Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs*, 31, 61–104
- Easterling DR & Others (2000) Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 289, 2068–2074
- Fields PA, Graham JB, Rosenblatt RH, Somero GN (1993) Effects of expected global climate change on marine faunas. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 361–367
- Harley CDG & Others (2006) The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 9, 228–241
- Hawkins SJ & Others (2008) Complex interactions in a rapidly changing world: responses of rocky shore communities of recent climate change. *Marine Ecology Progress Series*, 37, 123–133
- Hawkins SJ & Others (2009) Consequences of climate-driven biodiversity changes for ecosystem functioning of north European rocky shores. *Marine Ecology Progress Series*, 396, 245–259
- Hawkins SJ, Southward AJ, Genner MJ (2003) Detection of environmental change—Evidence from the western English Channel. *Science of the Total Environment*, 310, 245–256
- Helmuth B & Others (2002) Climate change and latitudinal patterns of intertidal thermal stress. *Science*, 298, 1015–1017
- Helmuth B & Others (2006) Mosaic patterns of thermal stress in the rocky intertidal zone: implications for climate change. *Ecological Monographs*, 76, 461–479
- Helmuth B, Mieszkowska N, Morre P, Hawkins S (2006) Living on the edge of two changing worlds: Forecasting the responses of rocky intertidal ecosystems to climate change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 37, 373–404
- Hilbush TJ & Others (2010) Historical changes in the distributions of invasive

- and endemic marine invertebrates are contrary to global warming predictions: the effects of decadal climate oscillations. *Journal of Biogeography*, 37, 423–431
- Kurihara T, Takami H, Kosuge T, Chiba S, Iseda M, Sasaki T (2011) Area specific changes of species composition and species-specific range shifts in rocky-shore mollusks associated with warming Kuroshio Current. *Marine Biology*, 158, 2095–2107
- Leonard GH (2000) Latitudinal variation in species interactions: a test in the New England rocky intertidal zone. *Ecology*, 81, 1015–1030
- Lima FP, Queiroz N, Ribeiro P, Hawkins S, Santos A (2006) Recent changes in the distribution of a marine gastropod, *Patella rustica* Linnaeus, 1758, and their relationship to unusual climatic events. *Journal of Biogeography*, 33, 812–822
- Lima FP & Others (2007) Do distributional shifts of northern and southern species of algae match the warming pattern? *Global Change Biology*, 13, 2592–2604
- Ling SD, Johnson CR, Ridgway K, Hobday AJ, Haddon M (2009) Climate-driven range extension of a sea urchin: inferring future trends by analysis of recent population dynamics. *Global Change Biology*, 15, 719–731
- McCarty JP (2001) Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, 15, 320–331
- Miezkowska M & Others (2006) Changes in the range of some common rocky shore species in Britain-A response to climate change? *Hydrobiologia*, 555, 241–251
- Miezkowska M, Hawkins SJ, Burrows MT, Kendall MA (2007) Long-term changes in the geographic distribution and population structures of *Osilinus lineatus* (Gastropoda: Trochidae) in Britain and Ireland. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 87, 537–545
- Murray SN, Ambrose RE, Dethier MN (2006) *Monitoring Rocky Shores*. University of California Press. Berkeley.
- 大垣俊一 (2011) 半定量調査法と相対値. *日本ベントス学会誌*, 66, 33–39
- Ohgaki S, Yamanishi R, Nabeshima Y, Wada K (1997) Distribution of intertidal macrobenthos in 1993 around Hatakejima Island, central Japan, compared with 1969 and 1983-84. *Benthos Research*, 52, 89–102
- Ohgaki S, Takenouchi K, Hashimoto T, Nakai K (1999) Year-to-year changes the rocky-shore malacofauna of Bansho Cape, central Japan: rising temperature and increasing abundance of southern species.. *Benthos Research*, 54, 47–58
- Paine RT (1966) Food web complexity and diversity. *American Naturalist*, 100, 65–75
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 37, 637–669
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change

- impacts across natural systems. *Nature* 42, 37–42
- Pitt NR, Poloczanska ES, Jobday AJ (2010) Climate-driven range changes in Tasmanian intertidal fauna. *Marine and Freshwater Research*, 61, 963–970
- Poloczanska ES & Others (2011) Little change in the distribution of rocky shore faunal communities on the Australian east coast after 50 years of rapid warming. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400, 145–154
- Poloczanska E, Hawkins SJ, Southward AJ, Burrows MT (2008) Modeling the response of populations of competing species to climate change. *Ecology*, 89, 3138–3149
- Rivadeneira MM, Fernández M (2005) Shifts in southern endpoints of distribution in rocky intertidal species along the south-eastern Pacific coast. *Journal of Biogeography*, 32, 203–209
- Sagarin RD, Barry JP, Gilman SE, Baxter CH (1999) Climate-related change in an intertidal community over short and long time scales. *Ecological Monographs*, 69, 465–490
- Sanford E (1999) Regulation of keystone predation by small changes in ocean temperature. *Science*, 283, 2095–2097
- Schiel DR, Steinbeck JR, Foster MS (2004) Ten years of induced ocean warming causes comprehensive changes in marine benthic communities. *Ecology*, 85, 1833–1839
- Southward AJ (1991) Forty years of changes in species composition and population density of barnacles on a rocky shore near Plymouth. *Journal of marine biological Association of the United Kingdom*, 71, 495–513
- Southward AJ, Crisp DJ (1954) Recent changes in the distribution of the intertidal barnacles *Chthamalus stellatus* Poli and *Balanus balanoides* L. in the British Isles. *Journal of Animal Ecology*, 23, 163–177
- Southward AJ, Crisp DJ (1956) Fluctuations in the distribution and abundance of intertidal barnacles. *Journal of Marine biological Association of the United Kingdom*, 35, 211–229
- Southward AJ, Hawkins SJ, Burrows MT (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. *Journal of thermal Biology*, 20, 127–155
- Southward AJ & Others (2005) Long-term oceanographic and ecological research in the western English Channel. *Advances in Marine Biology*, 47, 1–105
- Stephenson TA, Stephenson A (1949) The universal features of zonation between tide-marks on rocky coasts. *Journal of Ecology* 37, 289–305
- Strasser M (2002) Reduced epibenthic predation on intertidal bivalves after a severe winter in the European Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 241, 113–123

- Strasser M, Günther C-P (2001) Larval supply of predator and prey: temporal mismatch between crabs and bivalves after a severe winter in the Wadden Sea. *Journal of Sea Research*, 46, 57–67
- Walther G-R & Others (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395
- Wethey DS, Woodin SA (2008) Ecological hindcasting of biogeographic responses to climate change in the European intertidal zone. *Hydrobiologia*, 606, 139–151
- Wethey DS & Others (2011) Response of intertidal populations to climate: effects of extreme events versus long term change. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400, 132–144