

巣穴底生生物の最適住活動モデルによる土砂環境選択行動と パッチ形成の実証

Benthic Habitat Selection induced by Optimal Burrowing and Geoenvironmental Gradients

佐々真志¹・渡部要一¹・梁 順普¹

Shinji SASSA, Yoichi WATABE and Soonbo YANG

The present study aims at examining the processes of benthic habitat selection as induced by optimal burrowing and geoenvironmental gradients. We utilized a newly developed eco-geoenvironment-water tank in order to clarify the response of benthos to a wide variety of geoenvironments involving both optimal and critical conditions, OP and CR, for burrowing of sand-bubbler crab, *Scopimera globosa*. The results indicate that the benthos placed in the OP swiftly started burrowing, by contrast, the benthos placed in the CR migrated toward the OP to burrow there. Furthermore, the predicted patch formation based on our proposed optimal-burrowing-model is found to be well consistent with what has been manifested in the field. These results demonstrate that the burrowing benthos actively selects the suitable geoenvironments for their burrowing, thereby generating patch formation. Hence, the present finding will alter the current perspective of habitat selection based on optimal-foraging-model and will facilitate a new horizon of ecohabitat management in the future.

1. はじめに

大気、海、地盤が出会う場である干潟は、豊かな底生生物を育み高い水質浄化能を有する沿岸自然環境のシンボリック存在である（国土交通省港湾局, 2003）。そのため、生態系や水質・水理環境を対象として、国内外において生態学、海岸工学、水質化学等の分野から活発に研究がなされてきており、主に生物の食活動や水循環過程について数多くの知見が蓄積されている。しかし、底生生物の住環境を担う地盤表層の土砂環境については、従来、研究が実質的に進んでおらず理解が乏しく留まっていた背景があった。

筆者らは、このような隘路を切り開くために、干潟地盤表層の土砂環境場を体系的に捉えうるモニタリング・評価手法を開発し、観測・実験・解析の協働によって、土中水分張力を表すサクションを核とした土砂環境動態が、多様な底生生物の住環境の時空間変化をもたらす本質的な役割を果たしていること、ならびに、生物住活動と土砂物理環境の間に密接な関わりがあることを世界に先駆けて解明し、工学・理学・生態学の学際新領域“生態地盤学”を開拓・推進している（佐々・渡部, 2005, 2006, 2007, Sassa・Watabe, 2007, 2008, 2009; 佐々ら, 2007, 2008, 2009a, 2009b）。特に、砂質干潟の典型的な巣穴底生生物であるコメツキガニを対象として、サクション、間隙、せん断強度等の土砂物理環境が巣穴発達のための臨界・最適・限界条件を支配していることを見出し

た（Sassa・Watabe, 2008）。さらに、巣穴住活動の発現形態ならびにその支配原理を整合的に説明しうる最適住活動モデルを開発・提示した（Sassa・Watabe, 2008）。そして、このような生物住活動の最適・限界場が多様な底生生物において存在しかつ相互に顕著に異なることを明らかにしている（佐々ら, 2009a, 2009b）。本研究は、上述のような生態地盤学を底生生物の生息環境の選択行動と生息分布形成の解明に展開したものである。

生物がいかにして生息場所を選択し個体群（パッチ）を形成するかは、生態保全・管理上の基本的課題である（巖佐ら, 2003; 大串ら, 2008）。一般的には、主に生物の食活動の源である餌の分布や捕食生物の存在によって決まるとされるが、最適採餌モデルによる予測は実際の底生生物の分布と乖離があることが知られている（巖佐ら, 2003）。

また、河口・沿岸域に生息する生物相に対して影響を及ぼす環境とは、主に波・流れなどの水理・水質環境であり、その厳しさに対応して生物が応答していると考えられてきたが（e.g. McLachlanら, 1993）、筆者らは、上述のように、生物住環境を担う地盤表層の土砂環境が多様な生物生態に重要な寄与を成していることを明らかにしてきた。

本研究では、以上を背景として、従来見過ごされてきた住活動場に関する筆者らの近年の知見に基づき、提案する最適住活動モデルと連携した各種の生態地盤実験と現地調査を実施し、巣穴底生生物の土砂環境選択行動とパッチ形成過程を詳しく検証することを目的としている。

2. 巢穴底生生物の土砂環境選択実験と現地調査

Sassa and Watabe (2008) は、砂質干潟の典型的な巢穴底生生物であるコメツキガニを対象として、巢穴住活動の臨界・最適・限界サクシオン条件が存在することを見出すとともに、その発現メカニズムを整合的に説明する最適住活動モデル (図-1) を提示した。ここに、同図のサクシオンは地表レベルのそれを表す。本研究で実施した各種の実験デザイン・分析において、当該モデルは重要な役割を担っており、以下にその要点について説明する。

a) 巢穴底生生物は、地下水位を境にして地下水面上和地下水面下の2つの特徴的な巢穴活動領域を有する。
b) 地下水面上の土砂領域における巢穴活動に対して、サクシオンは2つの対照的な効果を有する。すなわち、サクシオンの存在が生み出す実効粘着力は、巢穴掘削が物理的に可能となる土砂深さを規定する。これとは対照的に、サクシオンの発達によってもたらされる土砂強度の増加は巢穴掘削をより困難にする。これらのサクシオン効果の間のトレードオフの関係が、地下水面上で最も高い巢穴発達度が得られる最適サクシオン状態 OP^A と巢穴発達が困難な限界サクシオン状態 CR をもたらす (図-1 参照)。
c) 地下水面下の土砂領域における巢穴活動に対しては、当該生物はそれ自体と封入した空気を含む閉じた空洞を作り出してこれを活用している。すなわち、巢穴が地下水面に達した後は、サクシオン不在による相対密度のみに依存した土砂強度に応じた一定の巢穴深さが付加される。その結果として、地下水面下において最も深い巢穴深度が得られる最適サクシオン状態 OP^B が表れ

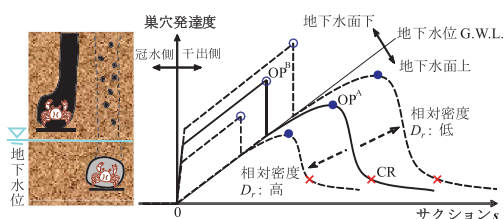


図-1 巢穴底生生物の最適住活動モデル：巢穴発達、サクシオンと関連する土砂環境場のリンクを説明する概念モデル

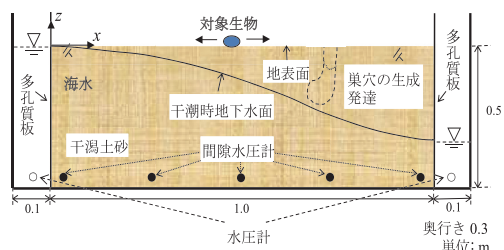


図-2 干潟生態土砂環境再現水槽を用いた実験状況

る (図-1 参照)。d) 巢穴住活動の性能は、これら3つの土砂物理状態 CR , OP^A , OP^B によって特徴づけられる。この際、各住活動の性能は、サクシオンと相対密度に依存した上記状態に固有の土砂強度の下で発現する。

上述の概念モデルによると、現地および実験において観測した生物応答特性、すなわち巢穴住活動を支配する臨界サクシオン条件、地下水位上下の異なる2つの最適サクシオン条件および限界サクシオン条件と関連する土砂物理環境条件の存在を整合的に説明することができる。

本研究では、このような巢穴住活動の最適・限界場が土砂環境の選択行動とパッチ形成に果たす役割を明らかにするために、海水を用いて土砂環境の空間分布をコンパクトに制御しうる干潟生態土砂環境再現水槽 (図-2) を新たに開発し適用した。本水槽は、両側に地下水位変動を独立に負荷することができる遊水室を設け、干潟地盤内部の土砂環境勾配を自在に制御・負荷して底生生物応答を詳しく検証することを可能にした実験装置である。

本研究では、上述の水槽と現地干潟土砂 (野島干潟) を用いて代表相対密度 $D_r = 60\%$ の地盤を作成し、所定の地下水位・サクシオン・ベーンせん断強度の分布を実現した上で、最適・限界サクシオンに対応する地点にコメツキガニを段階的に投入し、その後の土砂環境選択行動とパッチ形成過程を詳しく調べた。この際、生物の初期投入場所として、上述の地下水位上下の異なる2つの最適サクシオン場 (OP^A と OP^B) と限界サクシオン場 (CR) を設定し、計3シリーズの土砂環境選択実験を行った。ここで、以下の考察に資するために、図-1に鑑み、 OP^B の巢穴発達度が OP^A のそれよりも高いことに触れておく。

また、実験において、大気・水環境は、気温 20°C 、水温 18°C 、塩分 2.7% と全て一定に保持した。

上記の土砂環境選択実験を実施した後に、生物の土砂環境探知能力すなわち“生物センサ”の存在を詳しく検証するための実験も合わせて実施した。

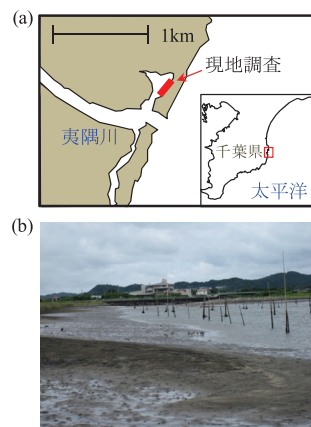


図-3 現地調査を行った千葉県夷隅川河口干潟

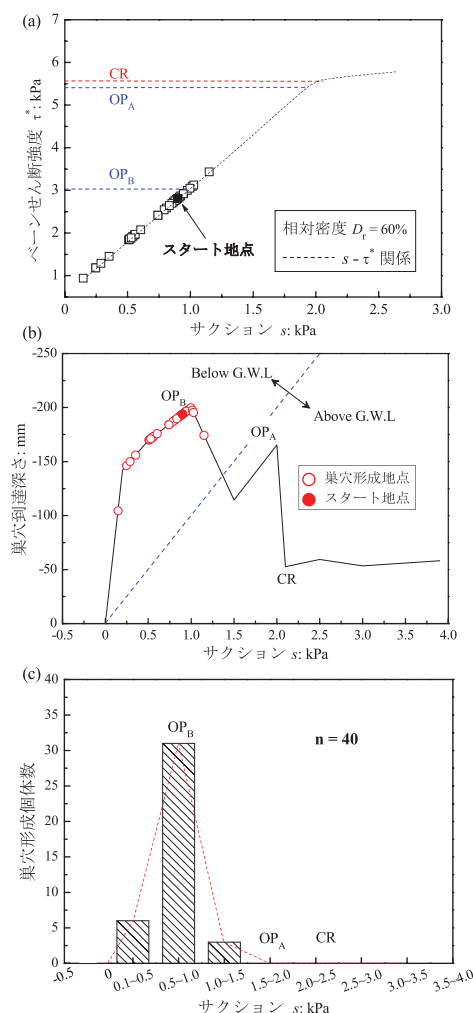


図-4 最適場 OP^B に放たれた巣穴底生生物の土砂環境選択・パッチ形成実験結果のまとめ

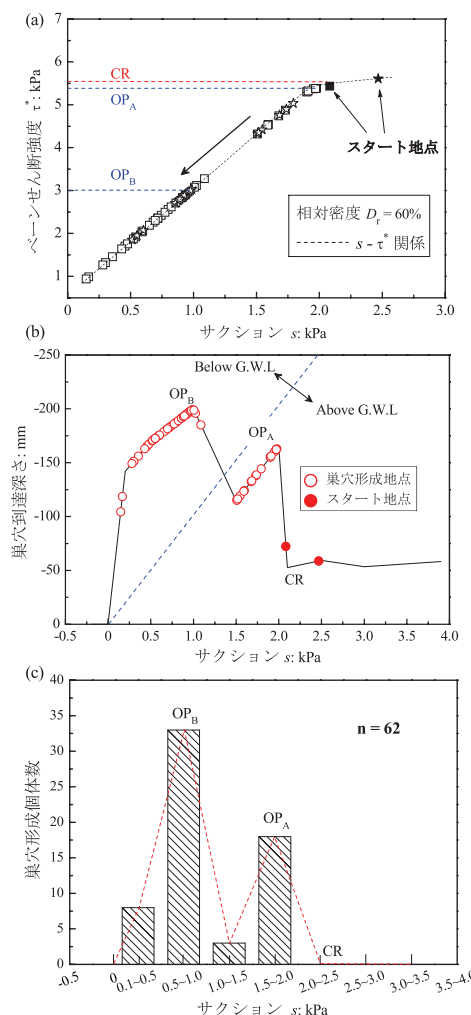


図-5 限界場 CR に放たれた巣穴底生生物の土砂環境選択・パッチ形成実験結果のまとめ

さらに、本研究では、潮汐作用下のサクシオン動態にともなう土砂環境変化の影響を考慮した最適住活動モデルを構築し、上述の実験結果を踏まえた現地個体群の形成予測を行った。そして、コンパクトな砂質干潟でコメツキガニの顕著なパッチ形成がみられる千葉県夷隅川河口干潟 (図-3) において、現地土砂環境／生物分布の一体調査を実施し、現地土砂環境－パッチ形成のリンクに関する調査結果と対応する予測結果を突き合せた。

3. 実験・調査結果と考察

土砂環境選択実験では、まず、最も高い巣穴発達度が得られる最適サクシオン場に放たれた生物は、速やかに巣穴活動に入ったのに対し、巣穴が発達できない限界サクシオン場に放たれた生物は「移動する」ことが明らかとなった。

以下では、実施した3シリーズの実験結果について順に記述・考察する。

図-4は、上述の最適場 OP^B に放たれた巣穴底生生物の土砂環境選択・パッチ形成実験の結果を示している。この際、同図 (b) の巣穴深さは後述する図-8のデータ ($D_r \approx 60\%$, 平均値 $\pm$ 標準誤差) の平均値を表している。本図より、最適場 (OP^B) の生物は、他の適合場 (OP^A) や限界場 (CR) に移動することなく、ほぼ全ての個体が当該最適場の近傍において住活動を行っていることがわかる。一方、限界場 CR に放たれた巣穴生物は全く異なる行動を示した。すなわち、図-5において、限界場 (CR) の生物は、当該場で「試し掘り」をすることなく地下水位上または下で巣穴が十分発達可能な適合サクシオン場 (OP^A と OP^B) へと移動し住活動を行った。そして、地下水位上の適合場 (OP^A) に放たれた生物 (図-6) は、当

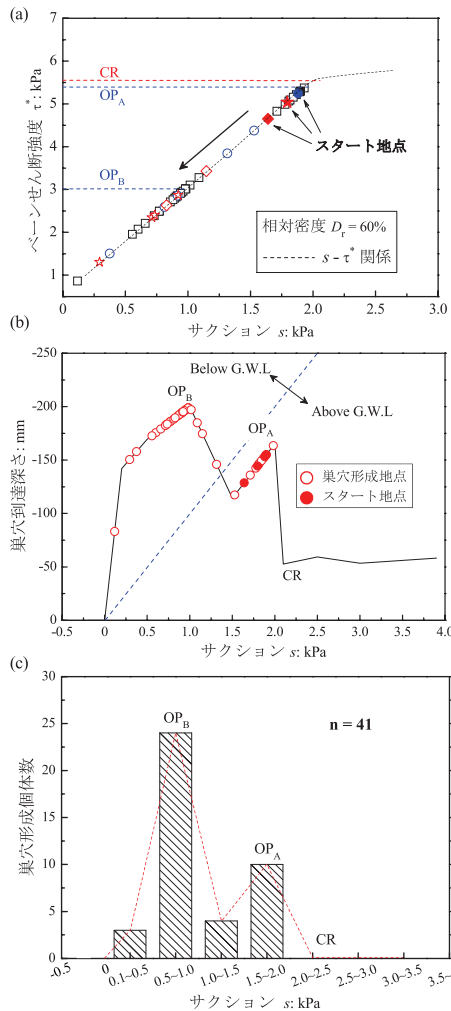


図-6 適合場 OP^A に放たれた巣穴底生生物の土砂環境選択・パッチ形成実験結果のまとめ

該適合場または地下水位下でより高い巣穴発達度が得られる最適場 (OP^B) へと移動し住活動を行った。上述の結果、3シリーズの実験を通じて、巣穴形成不能な限界サクシオン場 ($s = 0$) や限界場 (CR) では住活動は全く行われず、地下水位上下でピーク巣穴深さが得られる適合場 (OP^A と OP^B) に集中するかたちでパッチ分布が形成された。

以上に述べた観測事実は、生物が自らの巣穴住活動に適した土砂環境を感知する能力があることを強く示している。このことを検証した実験結果を図-7に示す。限界場で地表サクシオンの空間勾配がゼロの地点に放たれた生物は、同図 (a) に示すように、全くランダムな方向に移動したのに対し、同様の限界場で地表サクシオンの勾配を与えた地点では、同図 (b) に示すように、95%の生物個体が適合場に向けて移動した。これらの結果は、

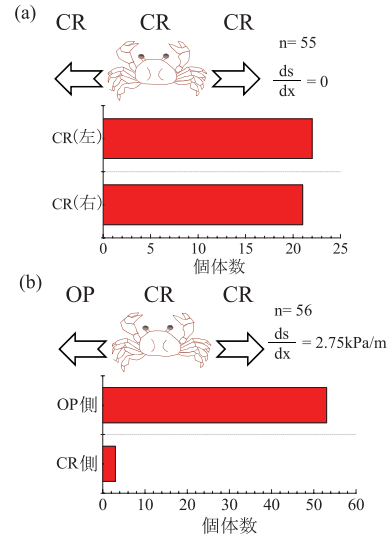


図-7 生物センサ検証実験結果のまとめ：(a) サクシオン勾配無し、(b) サクシオン勾配有り

当該生物が土砂環境 (サクシオン) の空間勾配を“感知”し、自らの住活動に適した場に向かって移動することを明示している。地表レベルのサクシオン勾配は、 2.75 kPa/m であり、これは当該生物スケール (横幅約 20 mm) に換算して約 5 mm の水頭差に対応する。同値は、“生物センサ”の土砂環境感知精度を表しており、きわめて興味深い。

本研究では、潮汐作用下の地下水位変動にともなうサクシオン動態による土砂環境変化を考慮した最適住活動モデルを構築している。当モデルとその土台となった実験結果 (平均値 $\pm$ 標準誤差, Sassa and Watabe, 2008) を図-8に示している。その要点は次のようである。サクシオン動態により地下水位上の土砂が高密度化 ($D_r = 60 \rightarrow 80\%$) すると、当該領域の適合サクシオン値が低下し、最も高い巣穴発達度が得られる最適サクシオン値に漸近・一致する ($s_{OP^B 60} \cong s_{OP^A 80}$)。その結果、巣穴住活動に最適なサクシオン条件は、地下水位の上下を問わず単一の場合 ($s \cong 1 \text{ kPa}$) に集中し、これ以上のサクシオンの発達により巣穴住活動は困難となる。このことは、上述の土砂環境選択実験の結果を踏まえると、当該サクシオン場で顕著なパッチが形成されるとともに、それを上回るサクシオン場の下で個体群密度が大きく低下することを示唆している。このようなパッチ形成の予測結果を以下で検証する。図-9は、千葉県夷隅川河口干潟において実施した現地土砂環境／生物分布の一体調査結果を示している。まず、サクシオンが低い地点から高い地点にかけて相対密度が上昇し、その上昇幅は約 20% と上述のモデルの前提と整合していることがわかる。そして、巣穴住活動ができない限界サクシオン条件 ($s = 0$) では巣穴密度

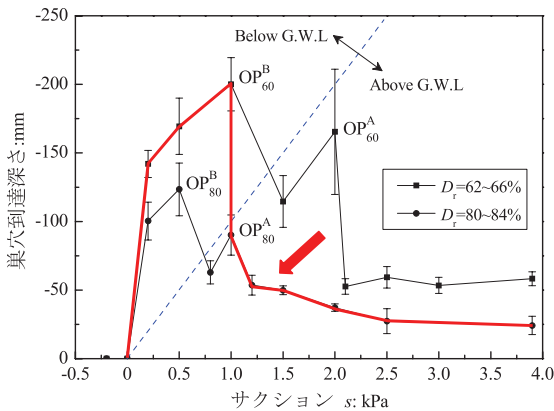


図-8 サクション動態による土砂の高密度化を考慮した最適住活動モデル

がゼロであるのに対し、サクションが発生する地点においては、サクション値の上昇とともに巣穴密度は顕著に増加し、上述の最適サクション場 ($s_{OP60}^B \cong s_{OP80}^A$) に対応する $s \cong 1\text{ kPa}$ において単位平方メートル辺り 600 個体を超える卓越したパッチが形成されていることがわかる。そして、それ以上のサクションの上昇とともに巣穴密度が急激に低下していることがわかる。これらの現地土砂環境-パッチ形成のリンクに関する調査結果は、上述の最適住活動モデルによる予測結果と非常によく整合しているといえる。

4. まとめ

本研究では、巣穴底生生物の住活動の最適・限界場が土砂環境の選択行動とパッチ形成に果たす役割を明らかにするために、新たに開発した干潟生態土砂環境再現水槽を用いたコメツキガニの土砂環境選択・パッチ形成実験および土砂環境探知能力の検証実験、ならびに、現地土砂環境動態を考慮した最適住活動モデルの構築と土砂環境/パッチ形成の実態調査を一体的に行った。

その結果、当該生物は巣穴発達のための最適・限界サクション場を探知する“生物センサ”を有し、地表サクションの空間勾配に基づいて、住活動に適した場を自ら選択して巣穴活動を行うことを世界で初めて明らかにした。

そして、生物個体群(パッチ)の分布が、実験・現地調査結果の双方で、提案する最適住活動モデルによる予測と見事に整合するかたちで現れることを示した。

本結果は、巣穴底生生物が、自らの住活動に適した土砂環境を選択してパッチを形成することを実証するものであり、最適採餌に基づく生息環境選択に関する既存の概念を覆すとともに、将来の生態応答予測にも活用が期待できる。

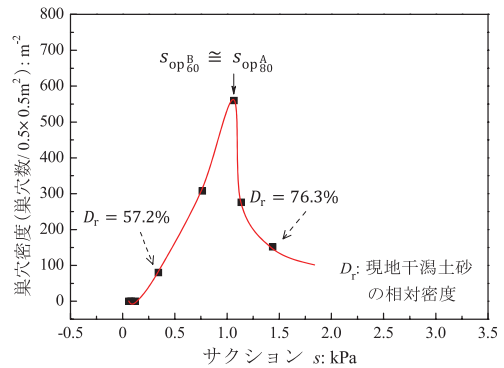


図-9 夷隅川河口干潟における巣穴底生生物のパッチ形成/土砂環境場のリンクに関する現地調査結果

謝辞：本研究は、科学研究費補助金（基盤研究B，代表佐々，課題番号20360216）の助成を受けた。

参考文献

- 巖 佐庸・松本忠夫・菊池喜八郎 編 (2003)：生態学事典，共立出版，日本生態学会，682p.
- 大串隆之・近藤倫生・野田隆史 (2008)：メタ群集と空間スケール，シリーズ群集生態学5，185p.
- 国土交通省港湾局 (2003)：海の自然再生ハンドブック，第2巻，干潟編，138p.
- 佐々真志・渡部要一 (2005)：砂質干潟の土砂環境場におけるサクション動態とその果たす役割，海岸工学論文集，52巻，pp. 981-985.
- 佐々真志・渡部要一 (2006)：干潟底生生物の住活動における臨界現象と適合土砂環境場の解明，海岸工学論文集，53巻，pp. 1061-1065.
- 佐々真志・渡部要一 (2007)：アサリの潜砂限界強度について，海岸工学論文集，54巻，pp. 1196-1200.
- 佐々真志・渡部要一・石井嘉一 (2007)：干潟と砂浜の保水動態機構と許容地下水位の解明，海岸工学論文集，54巻，pp. 1151-1155.
- 佐々真志・渡部要一・桑江朝比呂 (2008)：鳥と地盤と底生生物の関係に果たす水際土砂環境の役割，海岸工学論文集，55巻，pp. 1171-1175.
- 佐々真志・渡部要一・梁 順普 (2009a)：生態地盤学の展開によるアサリの潜砂性能の系統的解明，土木学会論文集，B2-65，No.1，pp. 1116-1120.
- 佐々真志・渡部要一・梁 順普 (2009b)：多種多様な干潟底生生物の住活動性能と適合・限界場の相互関係，土木学会論文集，B2-65，No.1，pp. 1226-1230.
- McLachlan A., Jaramillo E., Donn T. E. and F. Wessels (1993)：Sandy beach macroinfauna communities and their control by the physical environment: a geographical comparison. J. Coast. Res., Vol. 15, pp. 27-38.
- Sassa, S. and Y. Watabe (2007)：Role of suction dynamics in evolution of intertidal sandy flats: Field evidence, experiments, and theoretical model. J. Geophys. Res., Vol. 112, F01003.
- Sassa, S. and Y. Watabe (2008)：Threshold, optimum and critical geoenvironmental conditions for burrowing activity of sand bubbler crab, *Scopimera globosa*. Mar. Ecol. Prog. Ser., Vol. 354, pp. 191-199.
- Sassa, S. and Y. Watabe (2009)：Persistent sand bars explained by geodynamic effects. Geophys. Res. Lett., Vol. 36, L01404.