アマモ葉上性モエビ類のかくれがをめぐる 競争と捕食者の役割¹⁾

向 井 宏

(東京大学海洋研究所)

Interspecific Competition on Refuges among the Grass Shrimps
Living on *Zostera* Leaves and a Role of Carnivore on the Competition

HIROSHI MUKAI

Abstract

MUKAI, HIROSHI (Ocean Research Institute, the University of Tokyo). 1990. Interspecific Competition on Refuges among the Grass Shrimps Living on *Zostera* Leaves and a Role of Carnivore on the Competition. Benthos Research (Bull. Jap. Assoc. Benthology), 39: 9-14.

Interspecific interactions between two species of grass shrimps, *Latreutes acicularis* and *Heptacarpus geniculatus* living on *Zostera marina* leaves, were studied in aquaria. These species compete for space on *Zostera* leaves as a refuge. In encountering between individuals of two species, crawling retreat or jumping avoidance was observed frequently. *Latreutes acicularis* was inferior species at the encountering than *H. geniculatus*. Even without refuges, a predatory fish, *Hypodytes rubripinnis*, prefers *L. acicularis* as a food. However, when housed with the predator, encountering among individuals of shrimps reduced significantly by inactive behaviors of both species. The competitive interactions for refuges between two species of shrimps, are remarkably depressed under existence of predators, and thus coexistence of these species could be sustained.

はじめに

群集の中の同位栄養段階の2種が互いに共通の資源を巡って競争している場合、両者の競争能力に差があれば、最終的に劣者はその群集から排除される (GAUZE, 1934)。しかし、2種に共通な捕食者が存在する場合、特に捕食者が競争する2種のうちの優者をその abundance の故に選択的に捕食する場合には、2種間の競争は実質的に低下し、結果として両種は互

いに他を排除し尽くすことなく共存しうる (例えば PAINE, 1966)。ところが、2種の競争する資源が「かくれが refuge」である場合には、結果が異なる。「かくれが」が捕食者に対する「かくれが」である以上、捕食圧は「かくれが」をめぐる個体間干渉型競争の劣者に選択的にかかってくる。その結果、2種の共存は理論的にはおこりえない。

浅海域泥底に生育するアマモの葉上には、アマモの葉を生活場所とするモエビ類と呼ばれる一群のエビがいる。ホソモエビ *Latreutes acicularis* (ORTMANN) とコシマガリモエビ *Heptacarpus geniculatus* (STIMPSON)、ツノモエビ *Heptacarpus panda-*

¹⁾ 第2回ベントス研究大会 (1988年, 京都) で報告したものである。

Table 1 Composition of three dominant grass shrimps in seagrass beds.

Location	<i>Latreutes ascicularis</i>	<i>Heptacarpus geniculatus</i>	<i>Heptacarpus pandaloides</i>	Notes
Amakusa	d	c	r	KIKUCHI (1966)
Seto Inland Sea	d	r	—	YASUDA (1956)
Misaki	d	c	c	*MUKAI (1969)
Mangoku-Ura	—	c	d	KURATA (1963)

**Sargassum* region, d: dominant, c: common, r: rare —: no occurrence

loides (STIMPSON) の 3 種のエビは、日本のアマモ場に優占するモエビ類であり、2 種以上が一つのアマモ場に共存している (Table 1)。特に三崎のアマモ場では、3 種ともに豊富に存在し、共存している。アマモの葉をかくれがとして利用していると考えられるこれら 3 種が共存できるメカニズムを探るのが本研究の目的であり、本論文は、かくれがを巡る種間の関係と、それに及ぼす捕食者の影響を、ホソモエビとコシマガリモエビの 2 種間の関係について実験的に明らかにしようとするものである。本稿は、まだ不十分な実験に基づいており、予報的なものであることを、お断りして置く。本研究を行うに際して、三崎臨海実験所の施設を使用させていただいた。また、小林千万氏 (当時東海大学生) には、採集に協力していただいた。記して感謝する。

材料と方法

実験に使用した 2 種のエビ (ホソモエビとコシマガリモエビ) は、神奈川県三崎町の三浦半島諸磯湾のアマモ場から、間口約 40cm 高さ 40cm 目合い 3 mm もじ網の手曳き網によって採集したもので、実験は採集後直ちに、三崎臨海実験所において行った。ホソモエビは夏の短期世代の成体で抱卵雌が大部分であり、コシマガリモエビは夏期に出現する未成体であった。ホソモエビのサイズは、コシマガリモエビに比べてやや小さめであった。

まず、これら 2 種のエビが、アマモ葉上でどのような分布をし、行動をしているかを知るために 20 リットル水槽中に長さ 20cm に切りそろえたアマモの葉を 10 枚一束として、アルミニウムの針金で小石に固定した実験アマモ株を 10 株設定し、その水槽中に 2 種を同数 (26 個体) ずつ混合して入れ、約 1 時間後に彼らの定位の状態と行動を観察した。

次に、捕食者として、アマモ場の定住生活者 (KIKU-

CHI, 1966) でエビ・カニ類や小型の魚類を食べるハオコゼ *Hypodytes rubripinnis* を選び、かくれがとなるアマモを入れないで、ハオコゼの餌の選択実験を行った。餌のモエビ類は、ツノモエビを加えた 3 種を同数 (20 個体) ずつ用いた。

第三に、再びアマモ場をシミュレートした水槽中において、ホソモエビとコシマガリモエビを同数ずつ混棲させ、2 個体が出会った時の行動を観察し、改めて捕食者ハオコゼを 1—2 個体加えた後の、エビ 2 個体の遭遇と行動を観察した。観察は昼間は窓からの自然採光下で、夜間は蛍光灯照明下で行った。昼と夜の間に質的な行動の違いは観察されなかったものの、量的な行動の差がある可能性は残ったので、観察は昼夜の区別なく、1—2 時間おきに 1 回 30 分または 1 時間行い、各々の結果をプールした。単位時間あたりの値は、各々の結果から単位時間あたりの値を求め、それらの値から平均と分散を求めた。

実験・観察は 1987 年 7 月 8—11 日、1987 年 9 月 2—5 日、1988 年 9 月 1—4 日の 3 回行った。

結果と考察

1. かくれがをめぐる種間競争

ホソモエビ・コシマガリモエビの 2 種とも、アマモの葉にしがみついた強い性質をもっていることが観察によって確認された。体色は美しい緑色をしているが、褐色のもの、透明な体に褐色の斑紋があるものもある。一般に緑色のエビは、緑色をしたアマモの葉上に静止し、褐色をしたものは、枯れたり表面に褐藻が付着した場所に静止していることが多い。体色は捕食から逃れるための適応的な変異であると考えられるが、これら 2 種のモエビが全く同じような多型変異を示すのは、興味深い。研究では体色に関しては考慮しなかったが、実験に使用したモエビ類の個体は、大部分が緑色のものであった。葉上に静止する姿勢は、ホソモエビとコ

Table 2 Microdistribution of two grass shrimps, *Latreutes acicularis* (La) and *Heptacarpus geniculatus* (Hg), on *Zostera* leaves (A) and among shoots (B) in a simulated seagrass bed. Among-shoots distribution (B) is shown by the probability of occurrence of each species in the same shoot.

Microhabitat	La	Hg
Leaf sheath	0	1
blade	24	20
Others	2	5
Total	26	26

	La	Hg
Probability	0.517	0.483
S. D.	0.359	0.359

シマガリモエビは明らかに異なっている。ホソモエビは常に葉上で頭を上方にして静止又は移動するのに対し、コシマガリモエビは、常に頭を下方に向けて静止、移動する。

ホソモエビとコシマガリモエビがかくれがをめぐって競争をしているとすれば、アマモの体上で微細な棲み場所といえども異にしていなことを証明しなければならない。観察の結果 (Table 2A) によると、両種ともに主として葉身部分に分布しており、その分布に有意な差はみられなかった。葉身上においても、基部と先端部の間に種間ですみ場所を異にしている傾向は認められなかった。ただし、どちらの種も、先端部分

よりも葉の重なりのある葉柄に近い基部に多くの個体が集まる傾向はもっているようであった。また、一株のアマモ内でのすみ場所選択でなく、株毎に排他的に分布している可能性も考えられるが、株毎の分布の観察結果 (Table 2B) は、両者が同じ確率で一つの株上に生活していることを示しており、どちらの意味においても両種は棲み分けておらず、全くの混棲群を形成していることが明らかになった。

葉上において2個体のモエビが遭遇する場合、次のような順で反応が導き出される。

葉上を爬行して移動するとき、移動個体は触角で自らの進む方向を常に探りながら移動する。他個体の存在は主としてこの触角による接触刺激で感じ取るようである。進行方向に他個体の存在を感じたときは、進行を一時停止する。移動は前進によるものとは限らない。後退中、他個体と遭遇した場合は、後退を一時停止して、多くの場合、その相手の方に向きをかえて対峙する。お互いに向き合って対峙することが多いが、全てがそうではなく、出会った姿勢のまま (例えば、両者が他方向を向いているまま)、次の反応に移ることもあった。

反応には、次の3つが観察された。

1. 無反応
2. 爬行退却
3. 跳躍逃避

1. 無反応の場合は、遭遇した2個体とも、何事もなかったかのように、そのままの姿勢で互いの移動又は静止を続ける。2. 爬行退却は、暫時の対峙のあとどちらか一方が後ずさりして、相手に道を譲るものである。多くの反発的反応は、この爬行退却であった。3. 跳躍逃避は、対峙のあとジャンプして葉上を離れ、相手に道を譲る場合であり、ジャンプした個体は、その後水中を遊泳したのち、他のアマモの葉上に静止する。つまり、3は2の反応の強いものであると考えられる。爬行退却や跳躍逃避などの反発的反応時においても、威嚇や特別の攻撃行動は観察されなかった。2個体の遭遇時の多数の観察から、2種のモエビ間のかくれがをめぐる競争関係をまとめると、Fig. 1のように表わされる。矢印はかくれがをめぐる個体間干渉型競争における優劣関係を示している。種内においては一般に大型個体が小型個体に対して優位となる。種間においては、これも体の大きさが主要な原因と思われるが、コシマガリモエビが優位にある。ただし、この優劣の

Fig. 1 Interspecific competitive relationships between two species of grass shrimps, *Latreutes acicularis* (La), and *Heptacarpus geniculatus* (Hg). Arrows indicate the interference from superior competitor to inferior one. Intraspecific interference occurred generally from large individual to small one.

関係は種内においても種間においても絶対的なものではない。とくに大きさが接近している場合には、逆転の反応もしばしばみられる。この種間の関係において、コシマガリモエビがかくれがをめぐっての競争で優位に立ち、ホソモエビが劣者となることが明らかになった。しかし、現実には、アマモ葉上において2種は共存し、とくにホソモエビは排除されることもなく、むしろ優占している事が多いのは、なぜであろうか。捕食者の存在が、この疑問を解く鍵となりそうである。

2. 捕食者の役割

かくれがない水槽における捕食者ハオコゼによるモエビ類の選択的捕食実験の結果を Fig. 2 に示した。3種のうち、ホソモエビは捕食による死亡が最も大で、20個体のホソモエビは、2時間以内に食べ尽くされて

しまった。3種のうち、コシマガリモエビはハオコゼになかなか食べられず、この実験では16時間後も全個体が生残した。ツノモエビは中間的であり、ランダムに捕食される時に予測される死亡率に近い。

この結果からすると、捕食者の嗜好、捕らえ易さ等の総合的な結果として、アマモ場におけるモエビ類の捕食者であるハオコゼは、3種のモエビ類の中でホソモエビを潜在的に最も強く餌として選択する、ということができる。

モエビ類が魚に捕食されるのは、モエビ類がかくれがであるアマモの葉から離れて泳ぎだした時が、最も可能性が高いと考えられる。また、観察例はそのことを支持しているが、同時に葉上での捕食も一例観察された。ともあれ、かくれがをめぐる個体間の干渉による結果や、その他不明の理由でアマモの葉上を離れ遊泳する時がモエビ類が捕食される（死亡する）確率の最も高いときと考えられる。これは、かくれがが有効に働いている事を意味しており、同時にかくれがを巡る競争がモエビ類の個体群動態に重要な意味を持っていることをも、意味しているわけである。

実験水槽での観察の結果を Table 3 に示す。ホソモエビとコシマガリモエビの2種を20個体ずつ収容したかくれがを持つ水槽実験では、捕食者の存在する場合と存在しない場合に、泳ぎ出す個体に差が生じた。捕食者のいない水槽では、3.5時間の間にホソモエビは延べ86個体(27.0個体/時間)がアマモの葉上を離れたのに対し、コシマガリモエビは延べ40個体(13.0個体/時間)であり、その変動の標準偏差を考慮にいれても、明らかに両者の間には有意な差があった(t検定)。ところが、捕食者を加えた後の2.5時間の観察では、ホソモエビもコシマガリモエビも延べ28個体(11.2個体/時間)ずつが葉上をはなれ、全く両者の間に差がない結果となった。これは、捕食者の存在する場合と存在しない場合では、その原因がなんであれ、両種の種間の干渉行動に違いが生ずる事を示唆している。

Fig. 2 Survivorship of two species of grass shrimps, *Latreutes acicularis* and *Heptacarpus geniculatus*, exposed to the fish (*Hypodytes rubripinnis*) predation without refuges in the experimental aquarium.

Table 3 Species composition of two grass shrimps, *Latreutes acicularis* and *Heptacarpus geniculatus*, emerged from refuges in a simulated seagrass bed without and with a predator, *Hypodytes rubripinnis*.

Species	Without predator		With predator	
	<i>Latreutes acicularis</i>	<i>Heptacarpus geniculatus</i>	<i>Latreutes acicularis</i>	<i>Heptacarpus geniculatus</i>
No. of shrimps emerged	86	40	28	28
No. / hr $\pm$ S. D.	27.0 $\pm$ 15.4	13.0 $\pm$ 11.6	11.2 $\pm$ 8.3	11.2 $\pm$ 13.7

Table 4 Results of inter- and intraspecific encounterings of two grass shrimps, *Latreutes acicularis* (La) and *Heptacarpus geniculatus* (Hg), in a simulated seagrass bed without and with a predator. The figures are the number of winning encounter when the column species encountered the row species. The figures in parenthesis show the values of jumping response.

Species	Without predator (4.5 hrs)		With predator (2.0 hrs)	
	<i>Latreutes acicularis</i>	<i>Heptacarpus geniculatus</i>	<i>Latreutes acicularis</i>	<i>Heptacarpus geniculatus</i>
No. of encounter				
'La' won	37(12)	9(1)	7(2)	0(0)
No. / h 'La' won $\pm$ S. D.	9.6 $\pm$ 5.9 (3.3 $\pm$ 2.9)	2.6 $\pm$ 2.8 (0.3 $\pm$ 0.8)	3.5 $\pm$ 4.4 (1.0 $\pm$ 1.2)	0(0.0)
No. of encounter				
'Hg' won	97(39)	51(8)	9(2)	15(4)
No. / h 'Hg' won $\pm$ S. D.	24.9 $\pm$ 15.6 (9.4 $\pm$ 7.9)	13.4 $\pm$ 8.8 (2.3 $\pm$ 2.9)	4.5 $\pm$ 3.4 (1.0 $\pm$ 1.5)	7.5 $\pm$ 4.7 (2.0 $\pm$ 1.6)
	Intraspecific encounter : 88(20)		Intraspecific encounter : 22(6)	
	Interspecific encounter : 106(40)		Interspecific encounter : 9(2)	

そこで、実際の2個体間の干渉行動を捕食者のいる場合とない場合で観察をした結果をTable 4に示した。まず、捕食者のいない時には、合計194回の2個体間の反応2または3のあった遭遇があり、その内、種間の遭遇が106回、種内の遭遇が88回であった。種内遭遇のうち、ホソモエビの場合が37回(9.6回/時間)、コシマガリモエビが51回(13.7回/時間)あった。一方、種間の遭遇の106回のうち、コシマガリモエビがホソモエビを排除した結果となったのが97回(24.9回/時間)、その内跳躍逃避によるものが39回(9.4回/時間)であった。逆にホソモエビがコシマガリモエビを排除したのは、わずかに9回(2.6回/時間)、コシマガリモエビがホソモエビの干渉によって跳躍して逃げたのは、わずか1回(0.3回/時間)だけであった。()内の数は、跳躍逃避の内数を示す。

この結果から、種内と種間の間に、個体間干渉の起こる率にあまり差がないことがわかる。そして、その種間干渉の結果は、圧倒的にコシマガリモエビがホソモエビを排除する傾向が大きく、特に一時的にもアマモ葉上を離れて遊泳せざるをえなくなる跳躍逃避が種間干渉と種内干渉を通じてホソモエビに極めて多く起こっていることが明らかになった。

ところが、捕食者のハオコゼをいれると、様相は一変する(Table 4)。2時間の観察時間中、種間、種内を通じて反応を伴った遭遇は31回(15.5回/時間)だけ、そのうち、跳躍が起こったのは、わずか8回(4.0回/時間)にすぎない。これらの出会いのうち、種内が2/3を占めており、種間の遭遇はわずか9回(4.5回/時間)、跳躍は2回(1回/時間)だけであり、そ

れらは全てコシマガリモエビがホソモエビを排除したものである。

捕食者のいる状態はいない場合に比べると、種内、種間を問わず、2個体の遭遇が大幅に減少しているのがわかる。とくに、種内の出会いに比べて、種間のそれが大幅に減少しているのが特徴的である。つまり、これらモエビ類が捕食者の存在下では、大幅な活動の低下をおこし、それによって個体間の遭遇、干渉の頻度が低下していると言うことができる。

この事実は、個体の観察をつづけていても、明らかに認識できる。ハオコゼのいる水槽では、モエビ類は、あまり動かず、特にハオコゼが接近してくるのを察知すると、体を葉上にびったりとくっつけ、ハオコゼと反対の方向にアマモの葉で体を隠すように移動する。その時には、周囲に他の個体がいっても、ほとんどお互いに無視、無反応となる。ホソモエビが捕食者の存在下では、アマモの葉を離れて遊泳する頻度が低下したという結果(Table 3)は、このような行動の結果と思われる。

この実験の結果から、次のような結論が導かれる。

ホソモエビとコシマガリモエビは、潜在的にかくれがめぐる競争関係にあり、劣者ホソモエビはこの観点から見るかぎり、局地的絶滅の運命を背負っている。しかし、その個体間干渉は捕食者の存在下にあっても、かえって抑制され、かくれがめぐる直接的な競争という形では機能しなくなる。これは、潜在的劣者のホソモエビが、コシマガリモエビと競争関係に有りながらも、共存を可能にしているメカニズムの一つと思われる。冒頭に述べたかくれがめぐる競争において捕

食者の果たす役割が、劣者に対する捕食圧を高め、局地的絶滅を促す場合に限らず、今回のごとき競争する筈の餌種同士の個体間干渉の抑制を促して、共存を保証する場合も有り得る事を示唆するのは極めて興味深い。けれども、このような干渉の抑制が、2種相互の適応度を高めるように進化してきたものであるとは、考えにくい。というのは、この抑制によって優者であるはずのコシマガリモエビが得られる利益は今のところ全く分かっていないからである。

文 献

- GAUZE, G. F., 1934. *The struggle for existence*. Hafner Publ. Co., New York, 163 pp.
 KIKUCHI, T., 1966. An ecological study on animal communities of the *Zostera marina* belt in

Tomioka Bay, Amakusa, Kyushu. *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab., Kyushu Univ.*, 1: 1-106.

倉田 博, 1963. 藻場におけるエビ類の生態 I. ホソツノモエビ. 北海道区水研研報, 26: 81-85.

向井 宏, 1969. ガラモ場におけるエビ類の生活史. 広島大生物学会誌, 35: 7-13.

PAINE, R. T., 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, 100: 65-75.

安田治三郎, 1956. 内湾に於ける蝦類の資源生物学的研究 (II) 各論 各種類の生態に関する研究. 内海区水研研報, 9: 1-81.

164 東京都中野区南台1丁目15-1
 東京大学海洋研究所
 向井 宏