サンゴ群集の大規模攪乱と攪乱後の群集回復

琉球大・熱帯海洋科学センター 酒井一彦

はじめに

サンゴ礁は地球上で、単位面積あたりに生息する生物の種類が最も多い生息場所のひとつであると言われる。造礁サンゴはサンゴ礁形成の材料となる石灰質の骨格をその生育の過程で生産し、サンゴ礁の形成と維持において不可欠の存在である。種多様性の高いサンゴ礁生物群集の形成は、造礁サンゴが創り出した空間を、他の生物が利用することによって実現されていると考えられる(西平¹⁾)。ここではサンゴ礁群集の中核となっている造礁サンゴを主な構成要素とするサンゴ群集について、大規模攪乱の起こり方とその後の群集の回復について、これまでの研究をふりかえりたい。

ここでは大規模攪乱を、サンゴ群集の景観を一変するような影響を及ぼすものとする(図1)。サンゴ群集の大規模攪乱要因としては、台風・ハリケーン、オニヒトデによる捕食、巻貝による捕食、El Niño 現象による水温上昇(東太平洋)、大雨による淡水の流入、異常低潮位(潮間帯および亜潮間帯)などの自然の攪乱(これらのうちいくつかは、人為的に引き起こされている可能性もある;後述)と、埋め立てなどによる生息場所の消失、石油汚染、富栄養化、セディメンテーションなどの人為的な攪乱がある。今回はこれら要因のうち、台風・ハリケーン、大発生したオニヒトデおよび El Niño 現象がサンゴ群集へ及ぼした影響を取り上げる。

1. 造礁サンゴとサンゴ群集

我々が普通サンゴ礁のサンゴという場合は、造礁サンゴをさす。造礁サンゴとは、刺胞動物門のうちで石灰質の骨格を塊としてもち、単細胞で光合成能力のある褐虫藻と共生関係にあるものである。この共生関係のため、造礁サンゴは一般に成長が速く、その結果骨格が大量に造られる。大部分の造礁サンゴは群体性かつ固着性である。つまり基本単位であるポリプ(イソギンチャクと似た形態であることが多い)が複数共肉で連なり、骨格を共有し、サンゴ礁などの硬い基質に固着して生育する。群体性であるため、群体の一部が

図1. 攪乱を受けていないサンゴ群集(A)と同様な群集が大発生したオニヒトデによる大規模攪乱を受け、数カ月経過後したところ(B)

単離されても、生育は可能である。例えば樹状の造礁サンゴの枝が折れて海底に転がっても、条件がよければこのようなサンゴ片は生育を続けることができる。また褐虫藻と共生関係にあり、栄養の多くを褐虫藻に依存しているため、造礁サンゴの生育には十分な光が必要である。ここではサンゴ群集を、造礁サンゴをその構成要素とする群集と定義する。

2. 台風・ハリケーンによる攪乱

台風・ハリケーンは、強い波による物理的な破壊や、大雨によって塩分濃度を低下させることなどで、サンゴ群集に大規模攪乱をもたらすことがある。風の波による物理的な破壊は、Connell²⁾によって Australia の Great Barrier Reef の礁原で10年以上にわたり観察された永久区画内のサンゴ群集の変動において、極めて重要な役割を果たした。Connell²⁾は1967年に彼の調査地を襲った嵐がサンゴ群集の被度を大きく低下させ、また被度の減少は樹状ミドリイシ類で大きかったことを報告している。

Large-scale disturbances of coral communities and the subsequent recoveries

Kazuhiko SAKAI

Sesoko Marine Science Center, University of the Ryukyus

Jamaica 北岸の Discovery Bay は1980年に、1917年以來という強いハリケーンに襲われ、水深10m以浅ではサンゴ群集の被度が51~54%から10~12%に減少した (Porter ら³⁾). 死亡率は種によって異なり、ハリケーン前に被度の最も高かった樹状のミドリイシ類で最高だった。彼らはハリケーン前に被度が高かった樹状種は、多く存在したためにより壊れたのではなく、物理的な力に弱い形であったため影響をより被ったことを強調している。さらにこのハリケーンで生じた樹状ミドリイシ類のサンゴ片が死亡を続け、5カ月後には98%が死亡したことも報告されている (Knowlton ら⁴⁾). これは波の力による物理的破壊のみならず、台風やハリケーンの通過後にも、サンゴ群集が影響を被る可能性を示したもので、興味深い。

一方 Guam のように台風が頻繁に襲来する地域では、強い風があってもサンゴ群集への直接的な被害は極めて軽微であることが報告されている (Ogg & Koslow⁵⁾). このような地域で台風の被害が小さいのは、台風が頻繁に通過するため浅海のサンゴ群集が台風による波の力に耐えられるよう形成されているためだと考えられている。

3. 大発生したオニヒトデによる捕食

太平洋のサンゴ礁では、1960年代終盤から1970年代初頭にかけて、オニヒトデの大発生がさまざまな地域で起こった (Endean & Chesher⁶⁾). ここで言う大発生とは、オニヒトデの密度が1ヘクタール当たり400~200,000匹に達することである。大発生したオニヒトデが造礁サンゴを捕食することによって起こるサンゴ群集の攪乱は、この20年間で最も広範囲に起こり、かつ影響を強く及ぼしたと言えるものである (Glynn⁷⁾).

オニヒトデの大発生時にはオニヒトデの小型個体が加入し、その場所で成長することよりも、大型個体が移動し、サンゴ礁の斜面を這い上がりながら造礁サンゴを捕食するというのが一般的なパターンであった (Endean⁸⁾). オニヒトデが捕食しない造礁サンゴ種もあるが、太平洋で量的に卓越することの多い種 (ミドリイシ属など) は好んで捕食される傾向にあり (Glynn⁷⁾), サンゴ礁の景観は一変する (図1). 例えば Guam では1968~69年に起こったオニヒトデの大発生で、サンゴ群集の被度が50%以上から1%未満に落ち込んだ (Randall^{9), 10)}).

オニヒトデによるサンゴ群集の破壊は、サンゴ礁生物にも大きく影響を及ぼす。例えば、サンゴ群集の破壊にともない、サンゴ礁の魚類群集は種数、個体数ともに減少することが報告されている (Sano ら¹¹⁾).

Great Barrier Reef では1960年代初頭にその北部でオニヒトデの大発生が見られ、以後オニヒトデの高密度域は、大部分の造礁サンゴを捕食しながら、南へと移動して行った (Pearson¹²⁾). 沖縄島でも1969年に西岸中央部でオニヒトデの大発生が認められた後に、高密度分布域は南および北双方に拡がり、1980年代の中盤までにはほぼ島を一周し、サンゴ群集は著しい攪乱を受けた (Yamaguchi¹³⁾).

1970年前後の大発生後、Great Barrier Reef では1980年代に再びオニヒトデの高密度集団が出現し、1970年前後の大規模攪乱から回復をみせたサンゴ群集の被度が95%低下した場所もあった (Moran¹⁴⁾). 沖縄では1980年代中盤に若干のサンゴ群集の被度の回復が見られたものの、オニヒトデは回復を示した多くの場所に出現し (Sakai ら¹⁵⁾), 造礁サンゴを捕食し、再びサンゴ群集を攪乱した。

オニヒトデ大発生の機構についてはさまざまな仮説があり、いまだ決定的な説はない。しかし状況的な証拠はオニヒトデの大発生と人間の活動の相関を示しており (例えば Cameron ら¹⁶⁾), オニヒトデの大発生は人為的に引き起こされている可能性がある。

4. El Niño 現象にともなう水温上昇

Glynn ら^{17), 18)} は東太平洋で、El Niño 現象による水温上昇がサンゴ群集に及ぼす影響を広範囲に調査した。東太平洋のサンゴ礁では1982年~83年の El Niño 現象によって、6~11カ月の間水温が通常よりも1~2℃上昇した。これら地域では水温上昇の程度に対応した造礁サンゴの白化 (造礁サンゴが褐虫藻を失い白色となること) と、それに引続く死亡が起こり、El Niño 現象を経ての死亡率は50~97%に達した (Glynn ら¹⁷⁾). El Niño 後には、この地域で発見されなくなった造礁サンゴ種もあり、地域的な造礁サンゴの絶滅も生じた (Glynn と de Weerd¹⁹⁾). 温度上昇が直接の原因となった El Niño 現象にともなう大規模攪乱は、地球温暖化とサンゴ礁の変化を予測する上でも極めて意義深い (Glynn²⁰⁾).

5. 大規模攪乱後のサンゴ群集の回復

大規模攪乱の後、サンゴ群集の回復はどのように起こるのであろうか? これを問題にする前に、攪乱が環境の改変をともしないかどうかを検討することが必要である。Loya²¹⁾ によれば、Red Sea の礁原では異常低潮位によるサンゴ群集の大規模攪乱の後に、石油による慢性的な汚染のある場所では汚染のない場所に比べ、攪乱後3年を経ての群集回復が有意に悪かったという。これは攪乱が環境の改変をともしない場合、以

降の群集回復が進みにくいことを示すものである。以下では環境の改変がない場合を問題とする。

大規模攪乱後のサンゴ群集の回復は、主に幼生の加入によって起こる (Pearson²²)。このため、幼生を供給するストックとなる集団がなければ群集の回復は起こりにくい。El Niño 現象による攪乱によって造礁サンゴの死亡率が最も高かった Galapagos で、幼生の新規加入が極めて少ないことは、ストック集団が近くにないためだと考えられている (Glynn¹⁸)。またストック集団が近くにあって、造礁サンゴ幼生の加入量には、時間的な変動が大きいことが知られている (Wallace²³)。幼生加入量に年変動が大きいことは、大規模攪乱後のサンゴ群集の回復が直ちに進行しない場合もあることを示している。

幼生の加入が起これば、波当たりの強いサンゴ礁では、サンゴ群集の回復が比較的速く起こることが近年明らかとなってきた。例えば Colgan²⁴ は、Guam の波当たりの強いサンゴ礁では、オニヒトデによる大規模攪乱を受けたサンゴ群集が12年で、種多様度、被度、群体形の多様さなどの点で、攪乱以前の水準にまで回復したことを報告している。

6. おわりに

浅海のサンゴ群集では遷移が進行すると、競争排地によって種多様度が減少し、中規模の攪乱によって群集の種多様性が維持されるという主張がある (Connell²⁵)。筆者はこの説は妥当であると考えながら、著しい攪乱がなくとも、競争排地が生じにくい機構がサンゴ群集に存在する可能性もあるのではないかと予想している (例えばロッタリ-的な多種共存; Chesson & Warner²⁶)。サンゴ群集の大規模攪乱は、群集を遷移の初期段階に戻す自然の実験であると見なすことができる。サンゴ群集における多種共存機構といった群集生態学の伝統的な問にチャレンジするには、大規模攪乱後の群集の回復過程を、同一区域を繰返し、長期間観察することで追跡することが有効であろう。さらに今後は、単に被度や種多様度の変化だけではなく、造礁サンゴ個々の動態をも問題とし、適応戦略論的な視点を取り込むことによって、サンゴ群集の理解は深まるものと思われる。

文 献

- 1) 西平守孝 (1992) シリーズ地球共生系 1, 地球共生系とは何か。(東, 安部編) p. 86-100, 平凡社, 東京.
- 2) Connell, J. H. (1976). *Coelenterate ecology and behavior*. (Mackie, G. O., ed.) p. 51-58, Plenum, New York.
- 3) Porter, J. W., Woodley, J. D., Jason Smith, G., Neigel, J. E., Battey, J. F., Dallmeyer, D. G. (1981). *Nature*, **294**, 249-250.
- 4) Knowlton, N., Lang, J. C., Rooney, M. C., Clifford, P. (1981) *Nature*, **294**, 251-252.
- 5) Ogg, J. G., Koslow, J. A. (1978) *Pacific Science*, **32**, 105-118.
- 6) Endean, R. E., Cheshier, R. H. (1973) *Biol. Conserv.*, **5**, 87-95.
- 7) Glynn, P. W. (1990). *Ecosystems of the World*, **25**. Coral Reefs (Dubinsky, Z., ed.) p. 365-400. Elsevier, Amsterdam.
- 8) Endean, R. (1973) *Biology and Geology of Coral Reefs* (Jones, O. A., Endean, R., eds.) **2**, 389-438. Academic Press, New York.
- 9) Randall, R. H. (1973) *Micronesica*, **9**, 119-158.
- 10) Randall, R. H. (1973) *Micronesica*, **9**, 213-222.
- 11) Sano, M., Snimizu, M., Nose, Y. (1987) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **37**, 191-199.
- 12) Pearson, R. G. (1972) *Nature*, **237**, 175-176.
- 13) Yamaguchi, M. (1986) *Coral Reefs*, **5**, 23-30.
- 14) Moran, P. J., Bradbury, R. H., Reichelt, R. E. (1985) *Proc. Fifth Int. Coral Reef Congr., Tahiti*, **5**, 321-326.
- 15) Sakai, K., Muzik, K., Nakamura, S., Nishihira, M. (1988) *Galaxea*, **7**, 41-51.
- 16) Cameron, A. M., Endean, R., DeVantier, L. M. (1991) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **75**, 251-258.
- 17) Glynn, P. W., Cortes, J., Guzman, H. M., Richmond, R. H. (1988) *Proc. Sixth Int. Coral Reef Symp., Australia*, **3**, 237-243.
- 18) Glynn, P. W. (1990) *Global Ecological Consequences of the 1982-83 El Niño-Southern Oscillation*. (Glynn, P. W., ed.) p. 55-126. Elsevier, Amsterdam.
- 19) Glynn, P. W., de Weerd, W. H. (1991) *Science*, **253**, 69-71.
- 20) Glynn, P. W. (1991) *Trends in Ecology & Evolution*, **6**, 175-179.
- 21) Loya, Y. (1976) *Ecology*, **57**, 278-289.
- 22) Pearson, R. G. (1981) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **4**, 105-122.
- 23) Wallace, C. C. (1985) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **21**, 289-298.
- 24) Colgan, M. W. (1987) *Ecology*, **68**, 1592-1605.
- 25) Connell, J. H. (1978) *Science*, **199**, 1302-1310.
- 26) Chesson, P. L., Warner, R. R. (1981) *Am. Nat.*, **117**, 923-943.

1) 西平守孝 (1992) シリーズ地球共生系 1, 地球共生