綜 述

海藻の生活形と遷移

片 田 実

(1963 年 3 月 6 日受理)

LIFE FORMS OF SEA-WEEDS AND SUCCESSION OF
THEIR VEGETATION (REVIEW)

Minoru KATADA*

陸上における植物群落学の目覚ましい発展に対して、海洋におけるそれは著しく立ち遅れている。海藻群落に関する研究は一概に少ないとはいえないが、その大部分は潮間帯の带状分布に関する問題に集中され、それ以外の課題をあつかった研究は非常に少ない。特に有用海藻の増殖事業が盛んな本邦で、これまで群落に対する関心がはなはだ薄かったことは意外である。今後は陸上における研究方法をとり入れて海藻を主体とする定着性群落について研究を進めると共に、その成果を水産の技術面にも活用しなければならない。この方面の分野は群落の形態・分類・環境・機能・遷移・分布・生産など広範囲にわたるのであるが、今回は特に海藻増殖技術の重要な理論的基礎になると考えられる succession (遷移) の問題について綜述したい。ところでこれは life-form (生活形) と密接な関係があるので、それについて略述した後本論に入ることにする。

生活形の概念

life-form なる語に統一的な定義を与えることは困難である。HUMBOLDT (1806)¹⁷⁾ の Hauptformen 以来その概念は幾多の論争を経る間に変遷し、また分派して現在でも学者の専攻分野、学派などによつてかなり喰い違っている。その大要を述べれば、HUMBOLDT から GRISEBACH (1872)¹⁵⁾ を経て、DU RIEZ (1921, '31)⁶⁾ などの北欧の学者は「群落を相観によつて分類するに当つて拠りどころとする植物の形」として生活形をとりあげてきた。この派は相観による群落の単位として formation (群系) を設定しているが、その基準として生活形 (= 相観形) をおくのであつて、環境適応という「主観」を強く排除している点で中欧学派と対立するのである。

これに対して KERNER (1863)²⁴⁾ の Grundformen にその源を発したところの生活形を形態適応とみる流れは DRUDE (1890)⁷⁾, WARMING (1895)⁴²⁾ を経て RAUNKIAER (1908)³³⁾ の分類で一応の完成をみ、多少修正を受けはしたものの BRAUN-BLANQUET (1928)²⁾ など中欧の学者の支持するところとなつた。この派の見方では、集団して社会生活を営んでいる群落構成植物は環境と密接に関係しているはずであつて、上記北欧派の formation も総合環境の表現でなければならないのである。RAUNKIAER の生活形は不適期の耐芽 (越冬芽) に着眼するもので、群落形態の表現の面では批判もあるが、育地気候をよく反映している点に大きな価値が認められた。そこである形態上あるいは機能上の特性に基準をおいて群落生態を究明しようとする biological form ともしうべき生活形が盛んに提出されるようになってきた。沼田 (1947)^{29), 30)} の migrule type (繁殖型) や GIMINGHAM (1951)¹³⁾ の growth form もその例である。他方 CLEMENT (1906)⁵⁾ などの遷移学説の発生に伴つて、英米の群落学者は優占種の生活形を特に重視するようになった。それは植物群

* 東京水産大学 (Tokyo Univ. Fish., Tokyo, Japan).

落が育地の環境（闘争を含む）に応じて変化する場合、その群落の優占種は当然育地環境に適応した生活形のものであるはずだからである。非北欧派全般に通ずる生活形の普遍的な定義は「生存競争を含めて環境に適合して生活している植物の外形に現われた生活様式」ということになるのではないだろうか。さらに近年実験生態学の発達に伴ない、LUNDEGARDH (1925)²⁷⁾などは形態上の適応より機能上の適応を重視すべきであると主張し、生活形は生理的性質で表示するのが本筋であるとしているが、その理論を押し進めるためにはなお今後の実験生態学の発展が必要であらうと思われる。

海藻に関する既往の生活形分類

海藻の分野に生活形的な概念を始めてもちこんだのは OLTMANN (1905)³¹⁾であつたらしい。彼は生活形とはいっていないが、幾つかの適応形態群を設定した。しかしそれは、例えば *Strauch- und Baumform*, *Peitschenformen*, *Sackformen* といったようなもので、準拠があいまいで相観形としてはとるところがなく、彼の目的である環境適応形としても主観的であり、少なくとも生活形の主区分として認めることはできない。次に GISLEN (1930)¹⁴⁾は海洋動植物全般について生活形を設定した。その中から植物だけをとり出してその主区分を掲げると次の通りになる。

- I. Crustida (Crustaceous thallus): (1)~(2)
- II. Corallida (Lime skelton more or less developed): (1)~(3)
- II. Silvica (No lime skelton):
 - (a) Magnosilvica (Forms more than 1 dm. high and with branches more than 1 mm. thick): (1)~(9)
 - (b) Parvosilvica (Small delicate forms less than 10 dcm. high)

これは主区分にはみるべきものがあるが、下位の区分にはこれといった準拠を認め難い。分類の拠りどころについて FELDMANN (1951)¹¹⁾が「陸上種子植物は全部根茎葉で比較できるが、例えば *Ulothrix*, *Lithophyllum*, *Macrocystis* の間に共通要素を見出すことははなはだしく困難である」と述べたのはもつともである。しかしこれらの研究者が体形・体質にとらわれすぎて、「体の高さ」と「生長方向」を問題にしなかったのは誤っている。これらは相観を支配し、直接に、もしくは外圍条件を変革させることによつて生存競争に大きな役割を果たすからである。FUNK (1927)¹²⁾が Napoli 湾の海藻だけについて設けた生活形は第一にそれらに着眼し、以下の細分で体形をかなり明確な基準によつてとりあげている。

- I. Tange
 - a) Grosstange (Grösse über 1 m)
 - 1. Macrocystis-Typus (Grösse über 5 m)
 - 2. Laminaria-Typus (Grösse 1~5 m)
 - b) Mitteltange (Grösse 1/2~1 m)
 - 1. Fucus-Typus
 - 2. Cystoseira Sargassum-Typus
 - c) Kleintange (Grösse 1~50 cm)
 - 1. Schnur-Thallus unverzweigt
 - 2. Schnur-Thallus verzweigt
 - 3. Busch-Thallus
 - 4. Blatt- oder Blattbusch-Thallus
 - 5. Kriech-Thallus
 - 6. Krusten-Thallus
 - 7. Hohlkugel-Thallus
- II. Kalkalgen

- a) Busch-Thallus
- b) Bätter-Thallus
- c) Freirollender Knollen-Thallus
- d) Krustenthallus

III. Feinalgen

- a)~e)

IV. Kleinalgen

- a)~g)

この分類では 1 m とか 50 cm とかいう数的な境界が設けられているが、これはかえって普遍性を失わせることになると思われる。瀬川 (1952)* が提議した System は FUNK のそれにやや近いものであるが、群落の立体的構造の表現を目的として相親的性格に徹したもので、巨形・大形・小形・矮形・着生海藻の 5 区分だけである (第 1 図参照)。筆者が直接教示を受けたところでは、海藻群落にも陸上群落と同様にはぼ明らかな階層が認められるから、数的な境界を設けなくても分類することができるという見解のようであった。

以上の生活形が形態的基準によつた相親形であるのに対して、FELDMANN (1937, '51)^{10) 11)} は RAUNKIAER の原理にならい、まず KNIGHT and PARKE (1931)²⁶⁾ の提案に従つて一年生と多年生に分け、それを不適期を過す状態によつて細分するという system を提議した。和訳して次に掲げる。

I. 一年生海藻 (Annual algae)

- A) 一年中見られる海藻。一年に 1 ~ 数世代、孢子または接合子は直ぐ発芽する。

短命海藻 (Ephemerophyceae) 例えば *Cladophora*, *Enteromorpha*, 或種の *Polysiphonia*。

- B) 一年のある時期に 1 回見られる海藻。

- a) 休止期を顕微鏡的生長形で過す。

陰蔽海藻 (Eclipsiophyceae) 顕微鏡的形態が前葉体である例としては *Nereia*, *Sporochneus*, 同じく糸状体の例として *Asperococcus*, 多くの褐藻類。

- b) 不利な季節を休眠する。

休眠海藻 (Hypnophyceae) 例えば *Spongomorpha lanosa*, *Vaucheria*, *Rivularia bullata*, *Ulothrix pseudoflacca*, *Porphyra*, *Dudresnaya*。

II. 多年生海藻 (Perennial algae)

- A) 体全体が多年生の海藻。

- a) 体は直立する。

直立多年生海藻 (Phanerophyceae) 例えば *Codium*, *Fucus vesiculosus*, *Phyllophora nervosa*。

- b) 体は皮殻状である。

殻状多年生海藻 (Chamaephyceae) 例えば *Peyssonnelia*, *Lithophyllum*, *Hildenbrandtia*。

- B) 体の一部のみ数年間持続する海藻。

- a) 直立体の一部だけ残る。

下部多年生海藻 (Hemiphanerophyceae) 例えば *Cladophora pellucida*, *Cystoseira*, *Sargassum*, *Laminaria hyperborea*。

- b) 体の基部の匍匐部だけ残る。

基部多年生海藻 (Hemicryptophyceae) 盤状根が残存する例として *Cladostephus*, *Rissoella*, *Griffithsia*, 匍匐枝が残る例として *Udotea petiolata*, *Acetabularia*。

この分類では相親表示はできないが、遷移や季節周期性のような動的な諸問題に対して大きな役割を演ずるであろう。ただし Ephemerophyceae に 1 世代で継続して 1 年を過すものと数世代を繰り返して、そのたびに着生場所が変るものとを一括している点、Chamaephyceae の例がほとんど短命なものである点など

* 瀬川宗吉「海藻群落研究の現況」植物生態学会第 3 回大会特別講演 (昭和 27 年 10 月 12 日 於東京)。

疑問も少なくない。さらに FELDMANN (1951)¹¹⁾ は「外形や寿命、休止期の状態から生態的必要条件を確実に推察することはできないから、上の諸型は光線、水の動揺などの生態的諸要因に関係して細分されなければならない」といい、SETCHELL (1924, '26)^{36) 37)} が Samoa 群島と Tahiti 島のさんご礁の海藻に対して設けた生活形を挙げているが、それには全く賛成できない。SETCHELL の生活形はここでは省略するが、それをみると分類の基準として生態的要因と形態的特性が不統一に組み合わせられている。不統一であることはおくとしても、光とか波浪とかの外因条件やそれらの総合である棲所によつて分類することは生活形というものの本質を理解しないものである。ある群落における生活形の組成はその環境の特徴を反映しているが、棲所の側から生活形を設定するのはそれ自体主観であり、主客転倒であるといわなければならない。

海藻の生活形の新修正案

筆者は FELDMANN の system と FUNK-瀬川の system はどちらも修正を要すると考えるが、基本的には価値が認められるので、この両者を併用することによつて、環境生態学あるいは群落学の分野で、多くの課題の追究が可能になると思う。そこで次に両者の修正案を考えてみる。なおここに掲げる system はともに温帯部、亜寒帯部の海藻について立てたものであることを断わしておく。

System 1 FELDMANN (1937) を修正したもので、寿命、越年部、出現度合に基準をのいた system で示る。

I. 一年生海藻

1) 多季節海藻 一年に2回以上出現の機会をもっている海藻：一年に2～数世代を繰り返す、生長が迅速で著しく短命である。直立するものでは、たとえば *Enteromorpha*, *Ulva*, *Cladophora*, *Ec'ocarpus*, *Sphacelaria*, *Polysiphonia* に属する全部もしくは大部の種があり、非直立性の例としては *Melobesioideae* の大部分が挙げられよう。

2) 一季節海藻 一年に1度の出現期があり、不適な季節を微小体で過ごす海藻：生長はかなり速く、寿命も概して短い。(a) 不適期を(石灰質)せん孔世代として過ごすもの、たとえば *Bangiales*, 一部の *Monostroma*, (b) 不適期を顕微鏡的世代として過ごすもの、たとえば *Petrospongium*, *Nemacystus*, *Endarachne*, *Undaria* などの一年生の *Heterogeneratae*, (c) 不適期を微小な発芽体で過ごすもので、*Nemalion vermiculare*, *N. multifidum* があげられる。ただし(c)は3)の一部とみる方がよいかも知れない。

3) 真一年生海藻 一年に1度の繁殖期があり、出現期間がかなり長い海藻：生殖細胞は直ぐ発芽するが生長速度はあまり速くない。例として緑藻類では *Codium* の大部、*Boodlea coacta* が挙げられ、褐藻類では *Dictyotaceae* は一部を除けばこの仲間であろうし、*Sargassum* の中でも *S. horneri*, *S. fulvellum* は真一年生である。

II. 多年生海藻

4) 根部越年海藻 直立部は毎年脱落するが、根部だけ残つて新芽を出す海藻：座状根、盤状根が多年生である例は紅藻類に非常に多く、*Chondrus*, *Gloiopeltis*, *Gigartina*, *Rhodomela*, *Gracilaria* などに属する多くの種がこの仲間である。褐藻類では *Hizikia fusiforme*, *Sargassum hemiphyllum*, *Dictyopteris divaricata* (時田・正置・藪 1953)³⁸⁾ が匍匐枝、糸状根などで越年する例である。

5) 基部越年海藻 直立部の下部が2～数年残存して、新葉、新条を発出する海藻：大型褐藻類の大半、たとえば *Eisenia*, *Laminaria*, *Arthrothamnus* および大部分の *Sargassum* がこれに当る。

6) 真多年生海藻 直立部の大部分が多年にわたつて残り、かつ生長していく海藻：*Gelidium*, *Ahnfeltia* にこの例が多い。*Cladophora wrightiana* はこの属として珍らしく多年生である。*Melobesioideae* のうち皮殻状のものは大抵1)の仲間だが、塊状、ひだ状のものでは6)が多いらしく、*Corallinoideae* には4)が多いが、6)もあろう。

7) 地下茎越年海藻 ここには *Zostera*, *Phyllospadix* などの多年生海産顕花植物を一括する。

System 2 FUNK (1927), 瀬川 (1952)の修正で、まず階層を決める「体の高さ」と植物体の垂直・水平方向への勢力拡大様式を示す「生長方向」との2点によつて大別した。次に「潮流・波浪に耐え、あるいはそれを利用して、必要量の光線に浴しようとする海産植物として第一義的と考えられる生活上の要求の外形えの現われ」に着眼したが、これは主観に陥りやすい基準であるから最小限度に止めた。この場合大型のものほど水の動きの影響を受けやすいが、小型のものでは形態自体はさして影響されないであろう。この system の概略を模式的に示すと第1図となる。

第1図 海藻の生活形 (System 2) の模式図。

I 巨形, II 大形, III 小形直立, IV 小形塊状, V 基面被覆, VI 着生海藻。

I. 巨形海藻

(例)

1) マクロシスチス型巨形海藻	<i>Macrocystis</i> .
2) 浮標状巨形海藻	<i>Nereocystis</i> , <i>Pelagophycus</i> .
3) 樹状巨形海藻	<i>Lessonia</i> , <i>Postelsia</i> .
4) 带状巨形海藻	<i>Laminaria japonica</i> , <i>Alaria fistulosa</i> .
5) 紐状巨形海藻	長大なる <i>Codium cylindricum</i> や <i>Gracilaria gigas</i> .

II. 大形海藻

1) 禾本状大形海藻	<i>Zostera mirina</i> , <i>Phyllospadix iwatensis</i> .
2) 灌木状大形海藻	<i>Cystophyllum</i> , <i>Sargassum</i> , <i>Hijikia</i> .
3) 掌状大形海藻	<i>Eisenia</i> , <i>Ecklonia cava</i> , <i>Laminaria yezoensis</i> .
4) 葉・带状大形海藻	<i>Undaria</i> , <i>Codium latum</i> , <i>Ecklonia stolonifera</i> .
5) 紐・管状大形海藻	<i>Chorda filum</i> , <i>Gracilaria chorda</i> .

III. 小形直立海藻

1) 固定小形直立海藻	Corallinoideae.
2) 遊動小形直立海藻	多種

IV. 小形塊状海藻

1) 固定小形塊状海藻	<i>Lithothamnion erbesens</i> , <i>Lithophyllum okamurai</i> .
2) 柔軟小形塊状海藻	<i>Hydroclathrus clathratus</i> , <i>Codium coarctatum</i> .

V. 基面被覆海藻

1) 匍匐矮形海藻	<i>Gelidium divaricatum</i> , <i>Caulacanthus okamurai</i> .
2) 殻状海藻	<i>Fosliella</i> , <i>Lithophyllum yendoi</i> , <i>Ralfsia</i> , <i>Peyssonnelia</i> , <i>Hildenbrandtia</i> .

V. 着生海藻

VI. 内生海藻

着生海藻は植物体だけに選択的に着生するものと外の基物にも付着できるものとに区別することもできるが、一面 I ~ V に対応する体の高さによる区分が必要なものもあり得るであろう。なお system 1 をそのまま実際に適用することは現段階では困難と思われるが、目的と状況に応じてある範囲にまとめれば用いることができよう。

海藻群落の遷移に関する既往の研究

前項までに生活形についてかなり立ち入って記述したのは、それが群落なかんずく遷移について根本的な意義をもつからである。このことは陸の群落では既に常識であるが、海藻群落においても遷移の研究は種単位の見方から生活形的な群を単位とする見方に変ってきている。

海藻および固着動物からなる群落の遷移に関する研究は数こそ少ないが、今世紀当初に始まっている (TRANSEAU 1909, '13)^{39) 40)}。それを始めて実験的に観察したのは WILSON (1925)⁴³⁾ であつたらしい。陸上における遷移は極めて長期にわたることが多いので、実験の方法は多くの場合補助手段であるが、海藻群落は極めて短期で極相に達するので、すべて実験によることができ、その点では非常に有利である。WILSON (1925) は California の La Jolla において、CLEMENTS (1905)⁴⁾ の denuded quadrates 使用にならつて 4 型の新基物を設置した。すなわちさん橋からつり下げた木材、同じくガラス板、清掃した露岩、tidepool に入れた丸石である。期間は 1~3 月に過ぎないが、その間にみられた遷移初期の優占的移住者の交代は Colonial diatoms → (Hydroid) → *Ectocarpus* であつた。*Ectocarpus* の早期優占については SCHEERS (1945)³⁵⁾ の報告もある。その頃動物の方でも PIERRON and HUANG (1926)³²⁾ が Puget Sound において高潮線より上にあつた岩石を潮間帯に移して、フジツボ類と固着性ではないが *Littorina* (タマキビ) の迅速な入植を観察している。HATTON (1932)¹⁶⁾ は Brittany の潮間帯の小部分を削除し、*Enteromorpha compressa* は *Fucus vesiculosus* の入植を主として保湿の点で援助することを暗示した。これらの短期間の小実験から得られたことといえば、新しい面への入植の順序が孢子や幼生の到着の順序によつてほとんど決まるらしいことの外には、ある生物の占領が後から来るものの発芽・生長を妨げたり、あるいは逆に助けたりすることを示唆するわずかな証拠が得られたに過ぎない。

KITCHING (1937)²⁵⁾ は South Devon においてかなり長期にわたつて本格的な実験を始めて行なつた。彼は漸深帯上際部の元来 *Corallina squamata* が密生していた上向き岩面を削除し、4 カ月後、8 カ月後、2 年後に採取して、対応する天然岩面と比較した。その結果、再入植して優占したのは第 1 年度に *Pterosiphonia thuyoides*, *Polysiphonia brodiae*, *Ceramium rubrum*, *Callithamnion granulatum* および *Himanthalia lorea* の栄養部であり、第 2 年度に *H. lorea* の繁殖期のものと *Corallina squamata* であつたという。なお同水位の *Distomus variolosus* (ホヤの 1 種) と海綿に占領されていた懸崖面の削除では最初の半年に 2 種の *Balanus* (フジツボ)、1 年以内に *Lomentaria articulata*、2 年以降 *Distomus variolosus* であつたと述べ、結論として (1) 入植者の出現順序に影響する主な要因はその環境に適した種の孢子、幼生の到着のときとその条件下での生長度合であり、(2) 早く侵入した者は彼らが基盤になる場合の外には、遅く入ってくる者の占領をどんな方法にせよ援助するようにはみえない。(3) 終局的に地位を確保する定着性生物はよい場所を全部占拠することによつて先住者を排除する。生長は鈍いが、しつように占領域を拡大する多年生海藻が最後の勝利を得るとした。

REES (1940)³⁴⁾ の報告は早期入植者は後から移住してくるものを援助しないという KITCHING の見解に真向から対立するものである。REES は Swansea 湾の Mumbles Head において下水道幹線工事によつて設けられた潮間帯のコンクリート、木材、鉄材における入植を観察した結果、以下の結論に到達した。(1) pioneer の群落の組成は季節と水位に関係があるが、*Enteromorpha*, *Ulva*, *Ulothrix*, *Urospora*, *Porphyra*, *Bangia* の諸種および *Balanus*, *Campanularia* (ヒドロ虫類), *Pomatoceros* (環虫類) で、基物を選ばず、傾斜の方向・角度もさして関係しなかつた。(2) しかし続く stage は外圍の影響を受け、次の諸要因は削除後 2, 3 週のうちに群落の発達に影響し始める。それらの要因とは基盤、潮位、方向、傾斜角度および生物間競争である。(3) *Fucaceae* が 2~3 年後に出現して終局的に優占した。この報告で特に注目されるのは次の事項である。「*Fucaceae* (この場合 5 種) は全体として生殖活動を休止する季節がないにもかかわらず、この類の 90% 以上は 2~3 年後まで定着しなかつた。それはあたかも *Fucaceae* が定着するまでに何らかの準備が必要であるかのようである。これらの大型の孢子は先行して繁茂している群落の中

で、波浪や乾燥から保護されて定着発芽する。その後の付着部の生長と大きくなった葉状体が投げかける影は彼等をして先行者との競争を可能にするだろう。そして短命な先行者が減んで、Fucaceae の優占が確立され、彼等の密に被覆する葉状体は次の新植生を妨げるであろう」。先行した植生が続く植生の成立を導くことについては NORTHCRAFT (1948)²⁸⁾ も同じ意見で、*Ulva* や *Porphyra* の先行群落は消失するとき削除区の縁辺から退いて行くのに、かえって真中から *Rhodoglossum* や *Iridophycus* が出現してきて次の植生になることを報じている。なお筆者 (1955)²¹⁾ はテングサの胞子の付着位置と水流との関係を実験し、水流を妨害する物体の存在によつて生ずる滞流部の周辺に胞子が集まることから、早期の移住者が続くものの胞子の付着を助ける可能性を示唆した。

海藻の入植 (algal colonization) を生活形的な群に分けて考えたのは BOKENHAM (1938)¹⁾ が最初のものである。彼は Cape Peninsula での実験で、新基面に入植する海藻を3群にわけた。第1群は比較的早く生長するが、往々ちよつとしか出現しないもの、第2群はより生長の鈍い多年生のもの、そして第3群は偶然種であるとした。NORTHCRAFT (1948)²⁸⁾ は Monterey Peninsula における削除研究で、BOKENHAM の3群を一応認めたが、多年生海藻を速く生長するものと比較的にのろいものとして4群にする方がよいだろうと述べている。すなわち第1群は生長迅速でまたたく間に現われる群、たとえば *Ulva lobata*, *Enteromorpha* sp., *Porphyra perforata*, *Rhodoglossum roseum* のようなもの、第2群は生長速く比較的早目に優占する多年生海藻で、*Rhodoglossum affine*, *Iridophycus flaccidum*, *I. leterocarpum*, *Gigartina cristata*, *G. leptorhynchus* が例であり、第3群はゆつくり生長する多年生海藻で、*Gigartina spinosa*, *G. papillata*, *Iridophycus splendens* が入る。第4群は BOKENHAM の最後の群 “occasional algae” に当り、外の群の中に大して侵入できないものであるという。FAHEY and DOTY (1949)⁹⁾ は Woods Hole で次の3群の交代を認めた。(1) は pioneer organisms すなわち *Enteromorpha*, *Polysiphonia* のような短命で生長の速いものによる初期の入植、これは削除の季節によっては *Balanus* のような生長も速いが、持続性もあるもののこともある。(2) はより生長の鈍い季節的なものによる第2次入植、(3) は長命でゆつくり生長するものによる極相入植である。筆者ら (1953, '54)^{19) 20)} は山口県日本海岸の削除実験で FAHEY and DOTY とほぼ同じ見解をもつたが、始めて FELDMANN および瀬川的生活形の簡略および変更 system を実際に適用し、新事実として比較的早期に殻状一年生海藻が優占的に入植することなどを明らかにした。氏家 (1956)⁴¹⁾ は高松海岸において地盤の沈下によつて起こった潮間帯の第二次遷移を調べ、一年生海藻では地盤沈下に伴つて帯序の上位構成種の消失と下位構成種の上昇、新生が直ぐ表われるが、多年生海藻では相応帯位へ極めて緩慢に侵入し、既存の部分は下位群落の位置まで低下しても直ちに消失することはないことを報告している。

氏家の報告は潮間帯における極めて狭い垂分布帯すなわち zonation の成立と遷移との関係についても示唆を与えるものであるが、この問題についても意見が対立している。これは CHAPMAN (1943)³⁾ が zonation の成立原因を決定する最も有効な方法の一つとして “denudation studies” を示唆したことから始まった。NORTHCRAFT (1948)²⁸⁾ は *Ulva lobata* が削除面に直ぐ侵入する際、始めは広い巾になるが、間もなく “its normal vertical range” に局限されてくることから、「最終的な zonation はある海藻や動物が生活維持に不適な水位から排除された結果である」という COLMANN (1933)⁶⁾ の見解に賛成し、「藻類の遊走子や胞子はその種の “normal range” の上にも下にも一応付着するが、上の範囲外についた胞子に由来する葉状体は遅かれ早かれ消失する。……つまり zonation の臨界要因は遊走子や胞子がついた後に最も効果的に働くのであり、入植の研究によつて zonation の臨界要因の知識を得ることはできそうもない。むしろ個々の種の環境要因に対する “comparative tolerances” を研究する方がよい」と述べた。しかし彼は「遷移初期の侵入種が最好適帯に繁茂したからといって、遷移がより進んでもその帯位を維持できる証拠にはならないこと」「植生自体がその場の環境特にな乾燥度合を変えてくること」に留意していないと思われる。NORTHCRAFT (1948)²⁸⁾ と同じ頃、全く相反する見解が神田 (1947)¹⁸⁾ によつて示された。彼は北海道の海崖における削除実験で以下のように報告した。「そこではフロフノリが飛沫帯に密生帯を作っているが、削除面では上部

潮間帯に顕著な密生群落形成され、そこが好適着生帯であることを示し、その上下には僅かしか出現しない。ところが直立部が脱落している時期にイガイ、フジツボが座を被い、また下方からマツモ、クロバギンナンソウが上つてきて、フクロフノリの生育に残されるのは飛沫帯だけとなる。この結果からみて、自然状態における着生帯は必ずしも常に最好適帯を示すとは限らない。むしろその環境に生育する数多くの種の群落更行の最後の平衡状態を示すものとみなされる。筆者ら (1953)¹⁹⁾ の実験では第1年度までしか報告していないが、これは第2年度の調査前に海岸工事のため中止の止むなきに至つたため、その直前までの観察によつて殻状などの一年生海藻だけでなく、大形多年生海藻のウミトラノオまでが、下位から遅れて侵入してきたビロヒバによつて好適とみられる高さから排除されて、両者が上下に着生帯を形成することなどをみており、神田同様 NORTHCRAFT (1948)²⁰⁾ などの所論には同意できない。

海藻の遷移にみられる法則性

植生の遷移は一般にはなほ複雑であり、一方海藻群落の遷移に関する研究は上述のように低段階にある。それでもこれらの報告と筆者の投石事業などにおける調査・経験からある程度の法則性を認めることができる。未完成ではあるが、大局からみた遷移の序列についてまとめてみた。

海況がほぼ安定しているという前提の下では、海藻群落の遷移は大局的に次の優占的生活形群の発展的交代とみてよいだろう。

第1群: 直立*する多季節海藻および一部の一季節海藻の群である。いずれも寿命が短かく、爆発的な繁殖力をもつのが特徴である。

第2群の a: 一年生の殻状海藻の群である。基物表面に迅速に広がるもので、多季節海藻が主であるが、一季節性も少なくはない。

第2群の b: 直立する一季節海藻と真一年生海藻の群である。第1群より生長がやや鈍く、繁殖期間も長い。大抵小形だが、ワカメ、アカモクのような大形のものも少しはある。

第3群: 多年生の直立海藻の群である。繁殖力、生長速度はともに低いが、同じ場所に1年以上持続することができる。これは NORTHCRAFT (1948)²⁰⁾ の意見のように多分さらに細分できるものであろうが、現段階では一応1群にまとめておく外はない。

一般に処女面が与えられれば、当初硅藻類、藍藻類などの顕微鏡的生物で多少とも覆われるものである。それを別にすると、第1群→第2群→第3群の順で優占する。第2群の a 群と b 群は何れが先ともいえず、一方が特に優占することが多い。安定した環境においては第3群に属する種が最終的に優占して極相を呈し、環境にとり立てて異変がない限り大体変らない。すなわち安定期である。始相 (主として第1群)、中間相 (主として第2群) で一時的に極相状態を呈することが多いが、必ずしも常にそうではない。また途中の何処かがほとんど脱落することもあるが、環境に異変がない限り逆行はしない。なお第1, 2 群特に前者の中には第3群によつて岩面から排除された後には着生海藻として現われるものが多い (片田・松井 1953)¹⁹⁾。海の群落の遷移速度は陸のそれに比べると極めて迅速であり、基盤の性質などによつてかなり違ふが、大体のところ以下のである。第1群の最盛期は処女面が与えられてから半月乃至3カ月位の間に、第2群のそれは数カ月乃至1年位の間に現われ、さらに第3群が優占してくるのは早ければ1年位であるが、極相に達するには多くの場合2年乃至5年を要する。次に当然のことであるが、変動の大きい環境においては第3群が優占するに至らない中に極相になつてそれ以上進まない。それは河口域、内湾奥部を経て外海に至る海岸において、地域的な群落組成の変化として現われている。すなわち転石、護岸、捨石、岩礁などに形成されている天然群落は、内湾奥部では第1群の優占する群落であるのに、外海に近よるほど第2群や第3群の混生する割合が高まり、それらの優占群落に変わつて行つていくことがわかる。とわいえ多年生のすべての種が安定した環境でなければ持続し得ないというのではなく、一般傾向としてそうだというのである。例外を挙げれば、内湾の砂泥地にいわゆる“藻場”をつくるアマモ、コアマモは特殊な環境に適合した地下

* 以下各群とも直立といつた場合には塊状を含む。

茎越年の顕花植物であり、また不安定な低塩分水域で介殻、小石などの小基物に着生して散在群落を作るオゴノリは根部越年生海藻であるが、実際にはその基物の不安定さのために多年にわたって持続することは少ないらしく、むしろ旺盛な繁殖力と迅速な生長および著しい広かん性の保持というような一年生的な性質によつて特殊な環境に適応している。

以上少ない資料によつて遷移法則の大綱を述べたが、なお誤解されやすい諸点について少しく補足しておく。その第一は定着性の動物を、それが群落の重要な構成員であることが少なくないのに、あえて触れなかつた点である。それは筆者の浅学にもよるのであるが、現段階では法則性を捕えるには資料が不足であると思う。ただ投石事業における調査報告などからみて、フジツボ類、カンザシゴカイ類、カキ類などの基面被覆動物は上の第2群のaとともに比較的早期に入植し、それ自体の寿命はかなり長いものであるにもかかわらず、多年生海藻の繁茂に伴なつて衰退していくのが普通のようなものである。しかし潮間帯のフジツボ類やカキ類の大群集など永続する場合も多いし、動物の生活様式は雑多であるから全般について論ずることは目下のところではできないと思う。その第二は階層 (stratum) と遷移との関連である。陸上の群落でも遷移は寿命と密接な関係があるが、それは同時に階層とも連なり、層の少ない低い群落から層の多い高い群落に進み、特殊な立地でなければ森林になつて安定する。それは生活形を分類するに当つて、寿命、越年状態に着眼しても、高さに着眼しても海藻におけるようなかけ離れた体系にはならないような形態のあり方に原因している。ところが海藻では全く趣きが違う。前記の生活形修正 system において、system 1 と 2 とに共通する筋を見出すことは全くできない。そこに海藻の生活形の特徴があるのだが、上述のように海藻では寿命、越年状態、生長速度が第一に遷移を支配し、したがつて system 1 の方が遷移に関する限り重要である。しかし大きな海藻がその下層の環境をなかならず受光の点において大きく変えることは陸上の場合と大差ないはずであるから、今後研究がより細微におよんでくれば、遷移における体の高さの役割もより大きく評価されてくるのではないだろうか。なお巨形および大形の多年生海藻は陸でいえば樹木に当るものであるが、それが陸の森林のように普遍的に分布せず、小形多年生の極相群落も多いのは「水の激しい動揺」「栄養要素の不足」など大型のものが存続し難い要因が広く存在するからであろうか。その第三は周期的変動、特に季節周期性 (seasonal periodicity) が海藻学者によつて往々遷移の名で呼ばれる誤りについてである。遷移は community の完成に向つての植生の歩みであつて、community の季節に伴なう律動とは全く異質の概念である。ただし短かい年月で安定期に至る海洋の定着群落では、特に削除や投石による遷移実験の初期において、この両者が混じりあつて現われるため混同しやすいということはある。しかしそれとて各年度の季節に伴なう変動を比較すれば、そこにおのずから遷移の進行為浮彫りされてくる。しかも普通には第1群は初期だけしか栄えないで、第2、3群に場所を譲つてしまうものであり、もし第1群の季節的交代が長く続くなら、それはそれでその環境下では極相なのである。ここでつけ加えておくと、極相とか安定期とかいつても海では陸の極相のように確固としたものとは限らない。海藻が陸上植物と比べてはなはだ短命であることおよび海況が年による変動やより長期の大きな波動的変化をもつことによつて、安定群落とはいつてもその組成は年によつて多少とも量的な変化をもちやすいのである。特に一年生と多年海藻が相半ばしている天然群落では年によつて何れかが優占したり、その逆になつたりすることが多い。ワカメとテンダサが量的に交代したりする漁場はそうした例であろう。それについて細かく見ればいろいろな解釈がつけられるであろうが、大局的には多年生と一年生海藻がきつ抗している群落としておいてよいと思う。

水産増殖における遷移の意義

遷移や生活形に関する知識が水産増殖に対して如何なる理論的基盤を提供するか、幾つかの例を挙げておこう。

投石事業 外海の有用海藻の増殖事業の主体となつてゐる投石は新しい石面上に遷移を起こさせ、最終的に目的種が優占する極相群落を成立させようとする事業である。投石場を漁場内 (A) と漁場外 (B) に類別し、さらにBを他の海藻のあるところ (a) と何もないところ (b) にわけて考えよう。AとB-aにおい

ては、投石によつて環境条件にさして変化がなければ、前記諸報告において削除岩面には必ず旧群落は復活したように周囲の群落とはほぼ同様になつてしまふはずである。したがつてAでは成功率が高いのに対して、B—aでは成功の見込みが非常にうすいことになる。B—bは新漁場開拓で、今までのところでは成功率は高いとはいえないが、その環境をその地方の諸群落の環境と比較検討して実施すれば、成功の公算が高まるであろう（片田・斎藤 1962）²³⁾。この所論はややもすると、投石すれば必ず最寄りの群落と同じになるといつているように誤解されるがそうではない。投石には着生面の拡大の外に環境改善という大きな要素があり、石の大小、配置などによつて環境は多少とも異なるのであり、そこに群落生態学的研究が必要となる。

磯掃除、除藻 投石が第一次遷移を起こさせるのに対して、磯掃除なり、除藻作業なりを行なつた面には旧群落の一部が残るから第二次遷移が起こることになる。しかし経過こそ違いはするが、結局旧群落に復帰することは削除面と変りはない。したがつて雑藻の多い場所を掃除した場合、やり方によつて多少の差はあつてもどの道一時的な効果でしかない。それ故これらは年中行事として連年実施するのが建前となり、時期や採苗に対する配慮が特に重要な意義をもつことになる。こうした作業は古くからフノリ類などで行なわれてきたが、近時テングサ、ワカメなどに対して爆薬を用いる除草が行なわれるようになった。しかし効果が一時的であることに変わりはないと思われ、採算の点で疑問を抱かせる。爆破はむしろ環境改革の手段として活用するのが本筋であると思う。

磯焼けとその対策 天然水産植物群落の大規模な突然の凋落すなわち「磯焼け」は、それを遷移という見地からみれば、極相群落が異常な外因条件に遭遇して、出発点に近い位置まで一挙に転落する現象であるといえる。したがつて海況が復旧すれば、再び遷移の坂を登り始めるわけで、そのききは大規模な投石、磯掃除と根本的には同じである。そうすると対策としてその地域内に投石することは多くの場合無意味である。磯焼けは一般にその区域が広いから全面的回復には長期を要するので、早期回復を計つて種まきを大規模に実施するのがよいであろう。

磯焼け対策や投石事業における遷移学的知識のもう一つの効果は、遷移の進行状態を調査して将来を予見し、その後の事業計画を再検討できることである。遷移の水産上の意義はなお大小、広範にわたるが今回は以上にとどめておく。

文 献

- 1) BOKENHAM, N. A. H.: *Ann. Natal Mus.*, **9**, 47~81 (1938).
- 2) BRAUN-BLANQUET, J.: *Pflanzensoziologie*, Berlin (1928).
- 3) CHAPMAN, V. J.: *Trans. Linne. Soc. London*, **1941**, 239~253 (1943).
- 4) CLEMENTS, F.: *Research methods in ecology*, Lincoln (1905).
- 5) ———: *Plant succession*, Publ. Carnegie-Inst. (1906).
- 6) COLMAN, J.: *J. Mar. Biol. Ass. N. S.*, **18**, 435~476 (1933).
- 7) DRUDE, O.: *Handbuch der Pflanzengeographie*, Stuttgart (1890).
- 8) DU RIEZ, G. E.: *Life forms of terrestrial flowering plants*, Upsala (1931).
- 9) FAHEY, E. M. and M. S. DOTY: *Biol. Bull.*, **97**, 238~239 (1949).
- 10) FELDMANN, J.: *Rev. algol.* **10**, 1~339 (1937).
- 11) ———: *Ecology of marine algae. Manual of Phycology*, 313~334 (1951).
- 12) FUNK, G.: *Publ. della Staz. Zool. Napoli*, **7**, 1~507 (1927).
- 13) GIMINGHAM, C. H.: *J. Ecol.*, **39**, 396~406 (1951).
- 14) GISLEN, T.: *Skr. K. svensk. Vetensk.*, no. 3, 1~123, no. 4 1~380 (1930).
- 15) GRISEBACH, A.: *Die Vegetation der Erde nach ihrer Klimatischen Anordnung*, Leipzig (1872).
- 16) HATTON, H.: *Bull. Lab. Mar. Saint-Servan*, **9**, 1~6 (1932).
- 17) HUMBOLDT, A.: *Ideen zu einer Physiognomik der Gerwächse*, Tübingen (1806).
- 18) 神田千代一: *生態学研究*, **10**, 22~26 (1947).
- 19) 片田 実・松井敏夫: *植物生態学会報*, **3**, 17~23 (1953).
- 20) ———: ———, **3**, 153~157 (1954).
- 21) 片田 実: *農水講研報*, **5**, 1~87 (1955).

- 22) 片田 実: 水産増殖, 5, 30~39 (1958).
- 23) 片田 実・斎藤雄之助: ———, 10, 19~25 (1962).
- 24) KERNER, A.: Das Pflanzenleben der Donauländer, Innsbruck (1863).
- 25) KITCHING, J. A.: *J. Ecol.*, 25, 482~495 (1937).
- 26) KNIGHT, M. and M. W. PARKE: *Mem. Liverpool Ma. Biol. Comm.*, 30, 1~147 (1931).
- 27) LUNDEGARDH, H.: Klima und Boden in ihrer Wirkung auf des Pflanzenleben, Jena (1925).
- 28) NORTHCRAFT, R. D.: *Amer. J. Bot.*, 35, 396~404 (1948).
- 29) 沼田 真: 生物, 2, 121~123 (1947).
- 30) ———: 医と生, 17, 258~261 (1950).
- 31) OLTMANN, F.: Morphologie und Biologie der Algen, Jena (1905).
- 32) PIERRON, R. P. and Y. C. HUANG: *Publ. Puget Sd. Mar. biol. St.*, 5, 149~157 (1926).
- 33) RAUNKIAER, C.: *Bot. Tidskr.*, 29 (1908).
- 34) REES, T.: *J. Ecol.*, 28, 403~437 (1940).
- 35) SCHEER, B. T.: *Biol. Bull.*, 89, 103~121 (1945).
- 36) SETCHELL, W. A.: American Samoa. Publ. Carnegie-Inst. (1924).
- 37) ———: *Univ. Cal. Publ. Bot.*, 12, 29 (1926).
- 38) 時田 郁・正置富太郎・藪 潤: 北大水産学部研究彙報, 4, 149~156 (1953)
- 39) TRANSEAU, E. N.: *Plant World*, 12, 271~281 (1909).
- 40) ———: ———, 16, 189~209 (1913).
- 41) 氏家由三: 日本生態学会誌, 6, 79~82 (1956).
- 42) WARMING, E.: *Pflantesamfund*, Kjobenhavn (1895).
- 43) WILSON, O. T.: *Ecology*, 6, 303~311 (1925).