

## 第2章 サンゴ群集の生態的特徴

### 2-1 概要

サンゴは刺胞動物門に分類される動物である。体内に渦鞭毛藻の一種である褐虫藻(*Gymnodinium microadriaticum*)を共生させているものを主に造礁サンゴと呼ぶ。したがって、サンゴは動物でありながら太陽光に依存する植物的な生活形態を有する。サンゴ礁とはサンゴを主体とする造礁生物によって形成される地形であり、サンゴ群集とはサンゴの個体が集まったものを示す(小橋川・目崎, 1989; 西平・Veron, 1995)。

サンゴ礁は亜熱帯から熱帯の沿岸域に分布しており、暖流の影響により大陸の東側に広く分布している(Veron, 2000)。その面積は全海洋の約 0.1%に相当する  $25,600 \times 10^3$  ha (Spalding and Grenfell, 1997) から  $61,700 \times 10^3$  ha (Smith, 1978) と推算されている。日本国内のサンゴ礁は、環境庁(1997)により藻場、干潟とならんで沿岸域の貴重な生態系として 1990 年から 1992 年に調査され、調査結果が報告されている。これによると国内のサンゴ礁面積は  $96.0 \times 10^3$  ha で 81%が沖縄県に位置している。

## 2-2 サンゴ群集の成長過程

イシサンゴ目の生活史を図 2-1 に示す。イシサンゴ目の増殖過程には、卵と精子が受精してプラヌラ幼生を経て1個のポリプとなる有性生殖過程と、ポリプが分裂して新たなポリプを形成する無性生殖過程がある(山里, 1991)。有性生殖過程では、成熟したポリプが卵と精子を作り、受精後に分化・発生してプラヌラ幼生になる。プラヌラ幼生は数日から1週間前後の浮遊生活の後、適当な底質に定着して1個のポリプになる。このように、サンゴ群集は幼生を分散させることによって個体群を維持・拡大させている(灘岡ら, 2002)。無性生殖過程では、ポリプが分裂や出芽によって新しいポリプを作る。新しいポリプは分裂したポリプと連結しながら広がるため多数のポリプからなる集合体となってサンゴ群集を形成する。サンゴ群集の遷移過程や成長過程は、有性生殖過程によるサンゴ群集の種類数や群数増加を指標として検討される場合と、無性生殖過程による面積(被度)の増加を指標として検討される場合がある。

サンゴ群集の遷移過程について、Grigg and Maragos (1974)はハワイ島周辺海域における種多様性の違いを溶岩流出の影響がある場所と無い場所の比較によって研究した。ハワイ島は火山島で、1868年以降は火山噴火の記録が残っているため遷移の開始時期を特定することができる。溶岩流出の影響がある場所と無い場所のサンゴ群集を調査し、サンゴ群集の種多様性を指標として遷移状況を比較した。その結果、溶岩流出から45年間経過した地点では溶岩流出の影響がある場所で高い結果となっており、100年間が経過した地点ではほぼ同等となっている。この結果は、サンゴ群集の遷移初期には

遷移の進行に伴い種多様性が上がるが、遷移中期でピークに達し、さらに遷移が進むと種間競争による競争排他が生じ、その結果、種多様性が低下すると考察されている。

また、太平洋の多くのサンゴ礁では1960年代から1970年代にかけてオニヒトデが大量発生し、サンゴ群集が荒らされたが、比較的短期間で回復している。Colgan (1987) は、1968 から 1969 年のオニヒトデの大発生によって造礁サンゴが姿を消したグアム島周辺のサンゴ礁で、サンゴ群集の回復過程を調査した。その結果、攪乱後 12 年間で群集の種類、被度、種類組成ともに攪乱前の状態と同程度に回復したことを示した。

Connel (1978)は、オーストラリアのグレートバリアリーフに位置するヘロン島におけるサンゴ礁の浅瀬の一角にいくつかの永久コドラートを設定し、1962 年からほぼ毎年写真撮影によってサンゴ群集の変化を追跡している。11 年間継続した段階では、強い嵐がない期間には競争によって樹枝状のサンゴが他のサンゴを排除し、時間経過と共に種類数が減少する傾向があることを示している。強い嵐があった場合には樹枝状サンゴが破壊されて減少し、再び裸地化した空間に新たなサンゴ群集が加入する過程で種類数が増えることを示している。

また、Connel ら (1997) は、ヘロン島における 30 年間にわたるサンゴ群集の被度と群集数の変化の状況をまとめている。いくつかの時間空間的条件との関係で被度は 0.1%以下から 80%以上に変化し、サンゴ群集の群集数の密度も同様に大きく変化している。このような変化の多くは、環境因子の変動の大きさや空間的条件に依存している。ヘロン島のサンゴ群集は、主に嵐(サ

イクロン)の規模や通過するコースによって影響を受けることが示されている。サンゴ群集の被度や群体数の回復の時間的スケールは、嵐から守られている場所よりも波にさらされている場所のほうが小さい。また、新たなサンゴ群集の移入は、サンゴ群集や藻類が基盤表面の空間を覆うことによって抑制される。嵐等によって基盤が改変されて裸地化すると新たなサンゴ群集が移入しやすくなる。サンゴ群集の量の動態は、環境変動の生じるタイプや規模によって概要を理解することができることを示しているが、各種環境因子がサンゴ群集の動態に及ぼす影響解析は行なわれていない。

さらに、Connel (1997)は世界中のサンゴ礁を対象として、少なくとも4年間の分散のデータを含むサンゴ群集の量的な調査に関する記述を収集して解析することにより回復過程が異なる原因を考察している。十分なデータを含む65の事例から判断すると、サンゴ群集の被度は29%の事例では減少しておらず、西太平洋に比べてインド-太平洋で減少していない例が少ない。サンゴ群集の被度が減少して回復したのは29%で、すべてがインド-太平洋である。このようにサンゴ群集は生態学的な時間スケールでは事例調査した58%は比較的安定な状態である。減少したが回復しなかった事例は42%で、16%がインド-太平洋で、26%が西大西洋である。西大西洋地域はインド-太平洋と比較して不安定であることを示している。いくつかの地域では回復し、他の地域では回復しない基本的な理由は、減少の原因となる環境変動のタイプに関係しているものと考察されている。サンゴ群集の被度は、激しくても一時的な環境変動の後には69%が回復しているが、緩慢なゆっくりした環境変動の後には27%しか回復していない。回復の速さは、サンゴを単純に殺したり損傷を与え

るような環境変動の後よりも、むしろ物理的環境基盤に変化が生じた場合の後の方が遅い。

ここで、Connel (1997)が収集した 65 事例は自然条件における自然的・人為的外的イベントからの回復過程に関わるものであり、人工構造物のような完全な裸地からのサンゴ群集の成長過程に関する事例はない。また、この 65 事例には日本国内におけるサンゴ群集の遷移に関する研究事例は入っていない。

このように、世界的に見て人工構造物のような完全な裸地からのサンゴ群集の成長過程に関する解析事例はほとんどない。

## 2-3 サンゴ群集の成長と環境条件

造礁サンゴは固着性の生物である。その現存量の指標としては、一定の面積中(例えば1m×1mのコドラート内)に生息するサンゴ群集の投影面積の割合(%)を示す「被度」が一般的に用いられる(Connel, 1978; 山里, 1991)。被度は目視により計測されるが、その精度については同時に撮影した写真を計測して確認することが可能である。

サンゴ群集の被度の変化に影響を及ぼす環境因子は表 2-1 に示す研究例をもとに抽出した。それらは、水深、波浪、流速、光量、基盤の傾度、セディメンテーション(堆積物)、水質(水温、塩分、有機物量・無機物量)、捕食生物、競合生物、サンゴ間の競合である。これらの環境因子は、サンゴ群集の成長過程(被度の変化)に直接的に影響するものと間接的に影響するものに分けることができる。図 2-2 にサンゴ群集の成長過程に影響を及ぼす環境因子の関係を示すとともに、各環境因子とサンゴ群集との関係を以下に示す。

### 2-3-1 水深

水深については、深くなることによってサンゴ群集の着生基盤面上の光量、流速等が変化する。水深変化とサンゴ群集の成長との関係については主に光量の変化との関係で記述されていることが多く(Chalkerら, 1988; Peiranoら, 1999)、本研究では水深を間接的な因子として取り扱う。水深が深くなると、光量と流速が減少し、サンゴ群集の成長にはマイナスに作用する。

### 2-3-2 波浪

波浪については、サンゴ群集の成長は適度な波浪環境下では早く、大きな波浪環境下では遅いことが示されている(Adey, 1978)。固着力の弱いサンゴ群集にとっては成長の制限因子として波浪条件が特に重要であることが指摘されている(Massel and Done, 1993)。しかし、同一の波浪環境でも水深別にみると異なった条件となることから、本研究では以下に示す基盤近傍の流速を直接的な因子とし、波浪の影響は間接的な因子として取り扱う。

### 2-3-3 流速

流速がサンゴ群集の成長に及ぼす影響は、サンゴの種類によって異なり、それぞれの生育している流動場に適應しているが(Jokiel, 1978)、一般的に流速が小さいと栄養塩類の取込量が減少する(Thomas and Atkinson, 1997; Atkinsonら, 2001)。これは、褐虫藻とそれをとりまくポリプの組織の高い代謝活性が、周辺海水との物質交換過程としての拡散機構と結びついてサンゴ組織の動的な微環境を形成しているためである。つまり、流速が小さいとサンゴ個体と周辺海水との栄養塩類、二酸化炭素、酸素等の物質交換系が阻害され、サンゴの光合成量や呼吸量が減少するメカニズムによるものである(Dennison and Barnes, 1988)。このように流速とサンゴ群集の成長過程は密接に関係しているため、本研究では直接的な因子として取り扱う。流速が大きいほどサンゴ群集の成長にはプラスに作用するが、環境因子としての波浪の項目で示したように、ある値よりも大きいと物理的な破壊が生じ、サンゴ群集の成長にはマイナスに作用すると考えられる。流速に関する指標値として実測

値があることが望ましいが、本研究では基盤表面の流速は主に波浪によって生じる流れの影響を受けることを想定し、波浪条件に関する実測値の換算値を指標値として用いる。

#### 2-3-4 光量

光量は、サンゴ群集の成長に影響を与える主因子で(Chappell, 1980; Chalkerら, 1988)、光合成活性光の量だけでなく波長別にみた光の質にも関係があることが指摘されている(Kinzie and Hunter, 1987; Kuhlら, 1995)。本研究では光量を直接的な因子として取り扱う。光量が大きいほどサンゴ群集の成長にはプラスに作用すると考えられるが、透過する紫外線量が増えすぎるとサンゴ群集の成長に悪影響を及ぼすことも指摘されている(Gleason and Wellington, 1993)。光量に関する指標値として実測値があることが望ましいが、本研究では水深ごとの水中日照量換算値、透明度、対面方位、基盤の傾度を用いる。

#### 2-3-5 基盤の傾度

サンゴ群集が成長する基盤面の傾き(基盤の傾度)は、基盤面上の光量や堆積物の量(セディメンテーション)に影響を及ぼすことから、サンゴ群集の成長に影響を及ぼす間接的因子と考えられる。基盤の傾度が小さいほどセディメンテーションの量は増加し、サンゴ群集の成長にはマイナスに作用する。一方、光量の観点からは傾度が大きくなりすぎるとサンゴ群集の成長にはマイナスに作用する。



### 2-3-6 セディメンテーション

セディメンテーションについては、サンゴ幼生の着生に及ぼす堆積物の影響が知られており(Babcock and Davies, 1991)、室内実験では堆積物量が多い場合には変態過程に異常が生じて着生しない場合がある(Te, 1992)。セディメンテーションの量はサンゴ群集の成長に関する直接的な因子と考えられ、その量は流速と基盤の傾きによって変化する。セディメンテーションの量が多いとサンゴ群集の成長にはマイナスに作用する。セディメンテーションの指標値として実測値があることが望ましいが、本研究では基盤の傾度を用いる。

### 2-3-7 水質

水質には、水温、塩分、有機物・無機物の量等がある。水温については、サンゴ群集は亜熱帯から熱帯に分布しており、高水温が生息条件であるが、水温上昇に伴いサンゴ群集から褐虫藻が抜け出す白化現象についても報告されている(Coles and Jokiel, 1978; Harriott, 1985; Brown and Suharsono, 1990)。特に 1998 年の白化現象の影響は地球温暖化の進行と併せて深刻な問題となっている(土屋, 1999)。水温は、サンゴ群集の成長に直接的因子として作用し、水温の上昇はサンゴ群集の成長にプラスに作用する。しかし、共生する褐虫藻の温度耐性を越えると、光合成阻害への感度が上昇し、褐虫藻がサンゴから離脱することでサンゴ群集の成長にマイナスに作用する(Hoegh-Gulberg, 2000)。塩分については、洪水後のサンゴ礁の白化が塩分低下によって引き起こされることや(Coreau, 1964)、低塩分がサンゴの短期間高水温に対する生残率を低下させること(Coles and Jokiel, 1978)などが

指摘されている。河川水の影響等が想定される場所では直接的因子として作用し、塩分が低いとサンゴ群集の成長にマイナスに作用する。有機物や無機物の量については、サンゴ礁は貧栄養海域に分布しており、栄養塩が増加すると藻類が生長しサンゴ群集にマイナスの影響を与える(Bell ら, 1989)。また、富栄養化レベルの異なった海域でのサンゴ着生実験の結果、富栄養化の進んでいない海域の方が富栄養化の進んだ海域よりも着生数が多い結果が得られている(Tomascik, 1991)。競合生物との関係を考慮すると有機物や無機物の量は間接的な因子と考えられ、それらが増加するとサンゴ群集の成長にマイナスに作用する。しかし、動物としてのサンゴは海水中の有機物に依存し、共生している褐虫藻は海水中の無機物に依存すると考え、本研究では直接的な因子として取り扱う。

#### 2-3-8 捕食生物

サンゴ群集に対する捕食生物としてはウニなどによるグレイジングやシャコガイ等の穿孔がある(Hutchings, 1986)。オニヒトデもサンゴ群集の捕食生物で、その行動様式が報告されている(De'sth and Moran, 1998)。捕食生物はサンゴ群集の成長に関わる直接的因子である。

#### 2-3-9 競合生物

サンゴ群集の成長と競合する生物については、海域の富栄養化レベルが高くなると藻類が生長しサンゴ群集の成長を阻害する(Bell ら, 1989)。これらの競合生物はサンゴ群集の成長に関わる直接的因子である。

### 2-3-10 サンゴ同士の競合

サンゴ群集の成長に伴いサンゴ同士が空間をめぐる競合する。サンゴ群集を含む付着生物の着生量が低いほど(裸地であるほど)サンゴ幼生の加入量が多いことが示されている(Connellら, 1997)。また、種類によっては隣接するサンゴを攻撃することが報告されている(Lang, 1973)。このようなサンゴ間の競合はサンゴ群集の成長に関わる直接的因子である。サンゴ群集の被度が一定面積を越えると成長にマイナスに作用するものと考えられる。

### 2-3-11 サンゴ群集の成長過程に直接的に影響を及ぼす環境因子

以上より、サンゴ群集の成長過程に直接的に影響を及ぼす環境因子は、流速、光量、セディメンテーション、水質(水温、塩分、海水中の有機物量・無機物量)、捕食生物、競合生物、サンゴ同士の競合である。

本研究では環境修復技術の開発を目的としていることから、以下の検討において対象とする環境因子の指標は、主に工学的な配慮が可能な物理化学的因子を選定した。

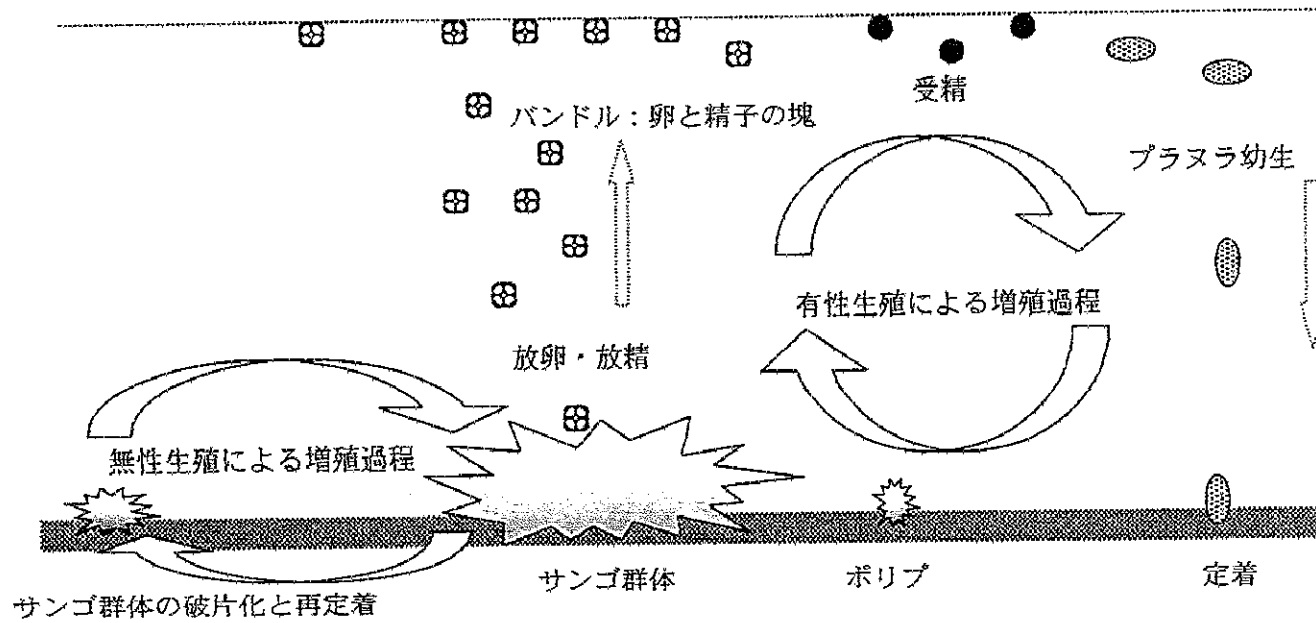


図 2-1 サンゴの生活史

(灘岡ら (2002) を改変)

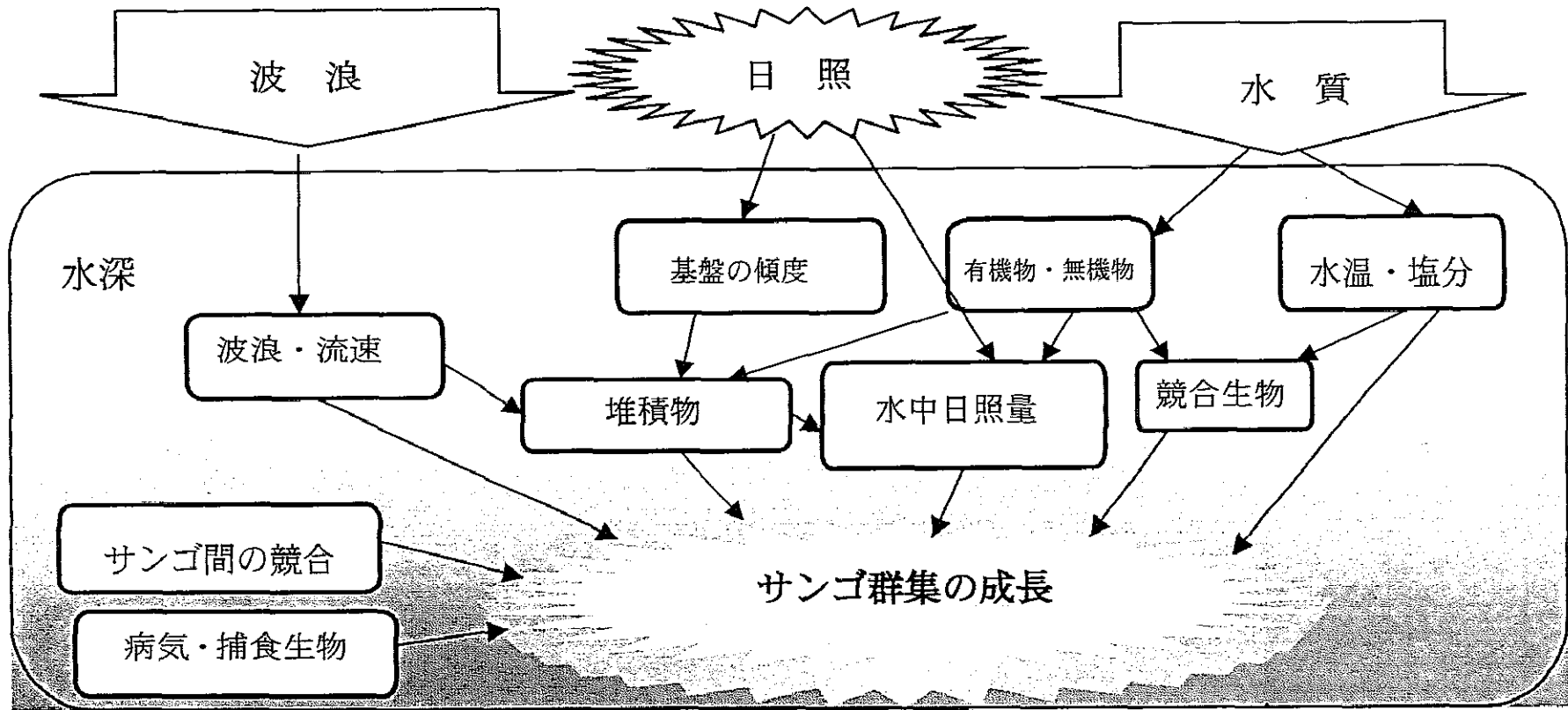


図 2-2 サンゴ群集の成長過程に関与する環境因子

表 2-1 サンゴ群集の成長に影響を及ぼす環境因子と解析に用いた指標値

サンゴ群集の成長に影響を及ぼす環境因子	各環境因子がサンゴ群集の成長に及ぼす影響	主な参考文献	区分	本研究に用いた指標値	
水深	水深が増加することによって流速、光量が減少し、サンゴ群集の成長にはマイナスに作用する。間接的な要因とする。	Chalkerら(1988),Peiranoら(1999)	間接的要因	-	
波浪	波浪条件はサンゴ群集の成長に密接に作用するが、サンゴ群集の着生基盤周辺の流速条件を決定する間接的な要因とする。	Adeyら(1978),Masselら(1993)	間接的要因	-	
流速	流速が速いほどサンゴ群集と周辺海水との物質交換過程が活発になるため、成長にプラスに作用する。しかし、一定以上の流速はサンゴ群集に物理的な破壊が生じるためマイナスに作用する。	Jokiel(1978),Thomasら(1997),Atkinsonら(2001),Dennison(1988)	直接的要因	波浪条件に関する実測値の換算値(最大値、平均値)	
光量	光量はサンゴ群集の成長に影響を及ぼす主要因である。光量が多いほどサンゴ群集の成長にはプラスに作用するが、紫外線量が増えるとマイナスに作用する。	Chappell(1980), Chalkerら(1988), Kinzie and Hunter(1987), Kuhlら(1995), Gleasonら(1993)	直接的要因	水中日照量換算値、透明度、対面方位、基盤の傾度	
基盤の傾度	基盤の傾度は基盤面上の光量や堆積物の量(セディメンテーション量)に影響を及ぼす間接的な要因とする。	-	間接的要因	-	
セディメンテーション	セディメンテーションの量が多いと、サンゴ幼生の着生量や成長にマイナスの影響を及ぼす。	Babcockら(1991),Te(1992)	直接的要因	基盤の傾度	
水質	水温	水温が高いほどサンゴ群集の成長にはプラスに作用するが、最高水温が30℃を越えると褐虫藻が抜け出す白化現象が生じ、マイナスに作用する。	Colesら(1978), Harriott(1985), Brown(1990),Hoegh-Gulberg(2000)	直接的要因	年最高月水温、年平均月水温
	塩分	低塩分はサンゴ群集の成長にマイナスの影響を及ぼす。	Coreau(1964),Coles(1978)	直接的要因	塩分量
	有機物・無機物	有機物・無機物量が多いとサンゴ群集の成長にマイナスの影響を及ぼす。	Bellら(1989),Tomascik(1991)	直接的要因	COD,TN,TP
捕食生物	サンゴを捕食する生物としてはオニヒトデ、シロレイシガイダマシ等が知られており、サンゴ群集の成長にマイナスの影響を及ぼす。	Hutchings(1986),De'sthら(1998)	直接的要因	- (実測値なし)	
競合生物	藻類などの生長による空間の競合はサンゴ群集の成長にマイナスの影響を及ぼす。	Bellら(1989)	直接的要因	- (実測値なし)	
サンゴ同士の競合	サンゴの被度の増大に伴い、サンゴ同士が空間をめぐる競合するため、一定以上の被度はサンゴ群集の成長にマイナスの影響を及ぼす。	Connellら(1997),Lang(1973)	直接的要因	前年の被度	