

10 空間構造の形状が個体群に及ぼす影響

1 はじめに

自然界は、岩石の形状や固着性の動植物等の存在によって多種多様な空間構造を形成し、空間構造の形状は生物の相互作用に大きな影響をもたらしている。しかし、人類は河川や湖沼の護岸工事を行うなど、自然界の多種多様で複雑な空間構造を単純化している。現在では、かつておこなわれていたように、コンクリートで側面と底面の全てを覆ってしまう様な工法を取ることはなくなりつつあるが、自然界の持っていた空間構造を変化させてしまうことには変わりはないだろう。自然界に生息する生物は、人為的な空間構造の変化によって、何らかの影響を受けている可能性がある。

例えば、巻き貝の一種であるサカマキガイ (*physa acta*) は、空間構造に変化を与えている水草や瓦礫などの構造物の上を這って移動し、構造物に付着している付着藻をはぎ取って摂食し、餌となる藻類を巡って競争を行っている。巻き貝に関する研究の中で、個体間で見られる直接的相互作用と間接的相互作用を分類し、餌を奪い合うというような直接的な相互作用は個体の成長に対して負の影響を及ぼすが、水環境を通じての間接的な相互作用は個体の成長に正の影響を及ぼすことが知られている。空間構造の形状の変化は、水環境を通じての間接的な相互作用にはさほど影響を及ぼしていないかもしれないが、餌場を巡る競争といった直接的な相互作用を軽減する効果があるかもしれない。また、空間構造の形状によって、大型の個体にとって利用しやすい場所、小型の個体にとって利用しやすい場所、卵を産み付けるのに適した場所というように、個体の成長に応じて異なるニーズを満たしているかもしれない。

以上より、人類の開発によって自然界の持っている空間構造の形状が変化することが、生物に対してどの様な影響を及ぼしているのかを理解する必要があると考えた。そこで、実験的に空間構造の形状に変化を与えた水槽で生物を飼育し、空間構造の形状の違いが生物にどの様な影響を与えるか、実験で明らかにすることにした。

2 実験方法

浜松学芸高校の3階にある生物教室を実験場所とし、そこに水槽として、タッパー容器 (203 × 364 × 175mm) を40個設置した。その水槽の空間構造に変化を与えるために、40個ある水槽のうち、20個は「多・狭」構造物を沈めた「多・狭構造物水槽」、残りの20個は「少・広」構造物を沈めた「少・広構造物水槽」とした。「多・狭」構造物とは、塩化ビニール板 (150 × 20mm) を10mm間隔で10枚つなげたものを1組として、2組で1セットとした。「少・広」構造物とは、塩化ビニール板 (150 × 200mm) を60mm間隔で2枚つなげたものを1組として、1組で1セットとした(図1)。

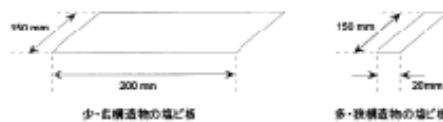


図1-1 底面構造に変化をもたらす構造物の形状。少・広構造物3枚: 300 × 20 [mm]の塩化ビニール板を2枚、多・狭構造物1枚: 150 × 20 [mm]の塩化ビニール板を3枚用いる。

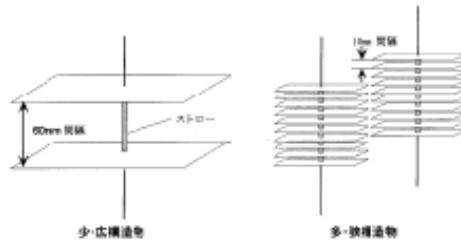


図1-2 底面構造に変化をもたらす構造物の全体図。左: 少・広構造物は、2枚の塩化ビニール板の間にストローを1本挿入、60mmの間隔をとる。右: 多・狭構造物は、10枚の塩化ビニール板の間にストローを2本挿入、60mmの間隔をとった構造物を2枚用いる。

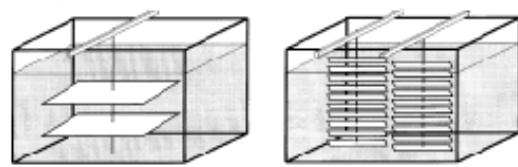


図1-3 少・広構造物水槽と多・狭構造物水槽。2枚構造物をタッパーに沈めて、1種類の空間構造を持たせた。多・狭構造物水槽、2枚構造物をタッパーに沈めて、2種類の空間構造を持たせた。

「多・狭」構造物と「少・広」構造物を作る際に用いた塩化ビニール板の総面積は等しくなっている。また、水槽に異物が混入することを避けるため、タッパー容器のふたを、水槽の上に軽く載せてお

いた。水槽の配置は、同じ生物教室とはいえ、場所により、日照、気温等に多少の違いがあるため、各空間構造の水槽が外部からの影響を均等に受けるよう、交互に窓側となるように配置してある(図2)。

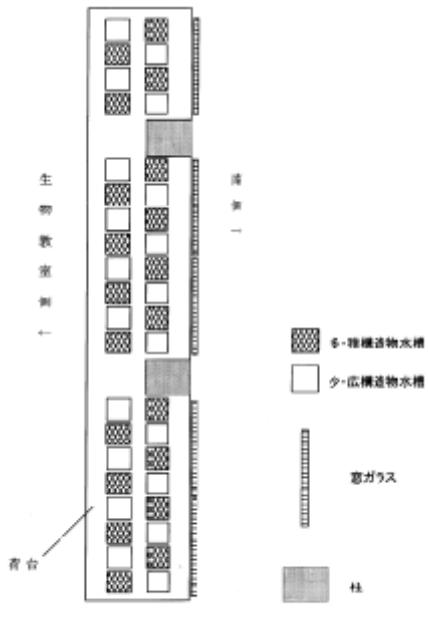


図2: 実験装置の概要図。生物教室の外側に並んである4列目に、次第に本體を移動した。多・狭構造物水槽と、少・広構造物水槽が、外観の差異をもつて並んでるように、交互に配置した。

実験は、2003年4月に開始した。水槽には、水道水を入れ、水深を約15cmとした。栄養塩類はハイポネクストレーントリ液肥 (N:P:K = 1:2:1) を実験開始時に、100倍に希釈し、1mlずつ添加した。水槽に藻類が繁殖するのを促すために、2002年より培養しておいた藻類の懸濁液を4mlずつ添加した。6月には、各水槽に藻類が繁殖した。実験には、2003年6月に、静岡県浜松市の農業用水路で捕獲したサカマキガイ個体を用いた。各水槽には、体長が4.5mm~6mmの、成熟したサカマキガイを5個体ずつ入れた。2003年7月と8月に、水槽で増殖したサカマキガイの個体数、分布位置、そして個体の殻長および、卵塊の数と分布位置を調査した。

また、2003年9月にサカマキガイの水槽内の行動を調査した。行動調査は、サカマキガイの行動が外部から観察しやすい容器を用いる必要があるため、上記のタッパー容器とは異なるガラス製の水槽を用いたが、形状はタッパー容器とよく似た製品を用い、図1の多・狭構造物と少・広構造物を使うことで、できる限り実験条件をそろえるように

配慮した。行動調査には、1.5mm個体、2.5mm個体、3.5mm個体、4.5mm個体をそれぞれ3匹ずつ水槽に入れて観察した。各個体を識別するために、行動に影響がでないように少量のマニキュアを殻に付け識別した。また、調査開始30分前に、構造物に付着している個体が少なかったので、各体長の個体を1個体ずつ構造物のランダムな位置に載せて、行動を調査することにした。

得られたデータをもとに、以下の解析を施した。殻長を1mm未満から5.5mm以上までの個体を、0.5mm間隔の11階級に分類し、「多・狭」構造物水槽で観察された個体数と「少・広」構造物水槽で観察された個体数を比較し、差異があるか解析した。また、7月から8月にかけて、各体長の個体数が何倍に増えたのかを比較して、「多・狭」構造物水槽と「少・広」構造物水槽の間で差異が見られるか解析した。

個体の体長が2.5mm以上となり成熟段階に入った個体と、2.5mm未満の未成熟な個体に分類し、2.5mm以上の個体を「大型」、2.5mm未満の個体を「小型」に分類して、それぞれに分類された個体が、「構造物」に付着しているのか、水槽の側面や底面などの「壁面」に付着しているのかを比較した。また、構造物に付着している場合、構造物の「上面」に付着しているのか、「下面」に付着しているのかを比較して、差異がみられるか解析した。

構造物に付着している卵塊（同時に産卵された卵が卵膜などにより一つの群れとなっているもの）の数と、タッパー容器の壁面に付着している卵塊の数を比較して、空間構造や観察時点で差異が見られるか解析した。また、構造物に付着している卵塊については、構造物の「上面」に付着しているのか、「下面」に付着しているのかについても比較し、解析を行った。

サカマキガイの行動の様子は図に記入することで、個体の体長と移動速度、移動距離、移動範囲が一目で分かるように表した（図は割愛）

解析をする際に、統計処理が必要な場合は、インターネットで無償公開されている、統計処理ソフト「FreeJSTAT」を用いた。

3 結果

図3に7月の多・狭構造物水槽と少・広構造物水槽の、各体長の個体数を示した。縦軸は個体数Nを $\log(N + 1)$ で表示した。体長により、多・狭構造

物水槽の方が個体数が多い場合と、少・広構造物水槽の方が個体数が多い場合があり、個体数と空間構造の形状との間に、明確な関係は見いだせなかつた。

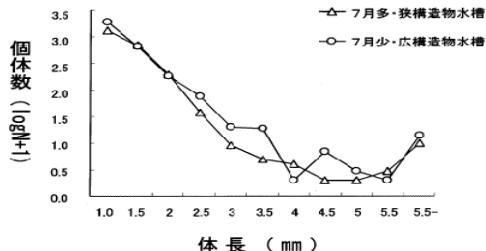


図3 7月の「多・狭」構造物水槽と「少・広」構造物水槽の、各体長の個体数の比較。
空間構造と個体数と体長との間に、明確な関係は見いだせない。

図4に、8月の多・狭構造物水槽と少・広構造物水槽の、各体長の個体数を示した。すると、多・狭構造物水槽の個体数が、少・広構造物水槽の個体数を上回った体長の階級が多かつた(χ^2 検定、 $P < 0.001$)。

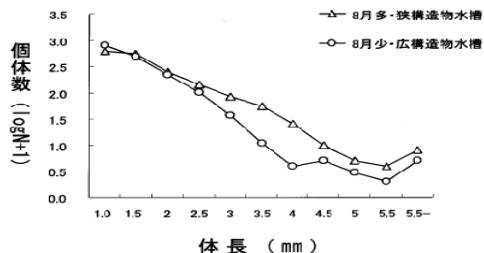


図4 8月の「多・狭」構造物水槽と「少・広」構造物水槽の、各体長の個体数の比較。
「多・狭」構造物水槽は、「少・広」構造物水槽よりも、各体長の個体数が多い。
 χ^2 検定 *** * $P < 0.001$

7月から8月の、各体長の個体数の増加率を図5に示した。各体長の個体数の増加率は多・狭構造物水槽が、少・広構造物水槽を上回った(Mann-WhitneyのU検定 $P < 0.05$)。

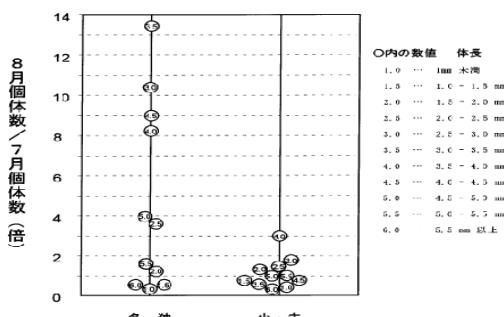


図5 それぞれの空間構造の水槽で観察された、7月個体数に対する8月個体数の増加率を
棒線で示した。「多・狭」構造物水槽の個体数の増加率は明らかに「少・広」構造物
水槽の個体数の増加率を上回った。
Mann-WhitneyのU検定を用いて検定を行った。n = 11 * $P < 0.05$

表1に、各月の各空間構造ごとに、小型個体と大

型個体の、構造物に付着する個体と壁面に付着する個体の頻度を比較した。構造物と壁面に付着する個体の頻度には、特に関連はみられなかつた。

表1 小型個体と大型個体が構造物と壁面に付着している個体数の頻度の比較。2.5mm未満を小型、2.5mm以上を大型と分類した。個体の大きさによって分布位置が異なるか χ^2 検定を用いて検定した。個体の大きさと、構造物と壁面の分布頻度に明確な差異は見出されなかつた。

	多・狭構造物		少・広構造物	
	小型	大型	小型	大型
7月 構造物	672	14	1508	25
	1372	13	1311	32
壁面	252	39	344	10
	953	124	1132	47

表2に、7月と8月の、構造物と壁面に付着する個体の頻度を比較した。小型個体、大型個体とともに、多・狭構造物水槽と少・広構造物水槽で、8月に構造物を利用する頻度が減少していた(χ^2 検定、 $P < 0.01$)。

表2 7月と8月における、構造物と壁面に付着している個体数の比較。2.5mm未満を小型、2.5mm以上を大型と分類した。構造物の違いによって分布位置が異なるか χ^2 検定を用いて検定した。* * $P < 0.01$

	多・狭構造物		少・広構造物	
	小型	大型	小型	大型
7月 構造物	672	14	1508	25
	1372	13	1311	32
壁面	252	39	344	10
	953	124	1132	47

表3に、各空間構造で、構造物に付着する個体と壁面に付着する個体の頻度を比較した。小型個体の7月において、多・狭構造物よりも、少・広構造物の方が、構造物を利用する頻度が高かつた(χ^2 検定、 $P < 0.01$)しかしながら、8月にはそういう傾向は見られなくなり、大型個体は7月8月ともに差異はみられなかつた。

表4に構造物の上面に付着している個体数と下面に付着している個体数を示した。7月では、多・狭構造物、少・広構造物とともに、小型個体と大型個体の間で明確な差異はみられなかつたが、多・狭構造物の大型個体は少・広構造物の大型個体よりも有意に下面に付着していた(χ^2 検定、 $P < 0.01$)。

表3 2種類の空間構造における、構造物と壁面に付着している個体数の頻度の比較。2.5mm未満をハゲ型、2.5mm以上を大型と分類した。構造物の違いによって分布位置が異なるか χ^2 検定を用いて検定した。* * P<0.01

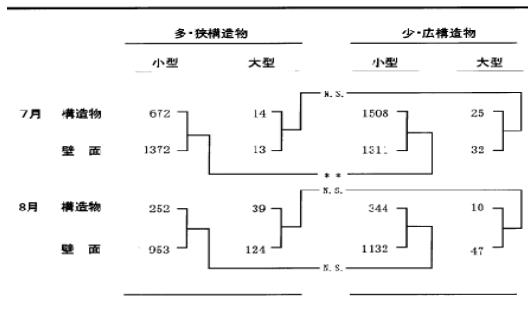
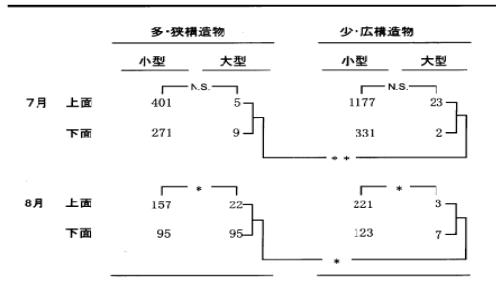


表4 構造物の底面の上面と下面の個体数の頻度の比較。2.5mm未満を小型、2.5mm以上を大型と分類した。個体の大きさによって分布位置が異なるか χ^2 検定を用いて検定した。(期待値が5以下のものがある場合は、Fisherの直接確率計算表を用いた。)

* P<0.05, ** P<0.01



また、8月では、多・狭構造物、少・広構造物とともに、大型個体が下面に付着する頻度が高く (χ^2 検定、 $P<0.05$) 7月同様、多・狭構造物の大型個体は少・広構造物の大型個体よりも有意に下面に付着していた (χ^2 検定、 $P<0.05$)。

図6に、7月と8月の、多・狭構造物と少・広構造物に産み付けられた卵塊数を比較した。7月は少・広構造物の方が多くの卵塊が観察された（比率の検定、 $P<0.05$ ）が、8月は多・狭構造物の方が卵塊が多く観察された（比率の検定、 $P<0.05$ ）。図7に多・狭構造物と少・広構造物に、7月と8月に産み付けられた卵塊数を比較した。多・狭構造物、少・広構造物ともに8月の卵塊数が減少していたが、減少の割合は少・広構造物の方が大きかった (χ^2 検定、 $P<0.001$)。図8に7月と8月に、多・狭構造物と少・広構造物の上面と下面に産み付けられた卵塊数を比較した。全ての条件において、卵塊は有意に下面に産み付けられていることが分かった（比率の検定、 $P<0.05$ ）。

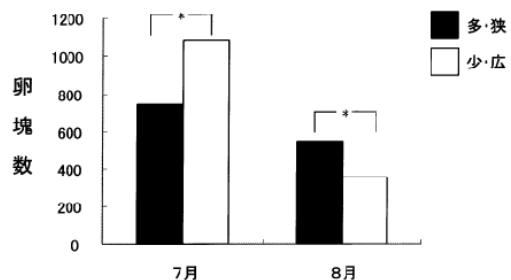


図6 7月と8月における、水槽内の卵塊数の空間構造ごとの比較。

比率の検定を用いて検定を行った。* P<0.05 7月は少・広構造物水槽に多くの卵塊が観察されたが、8月には多・狭構造物水槽に多くの卵塊が観察された。

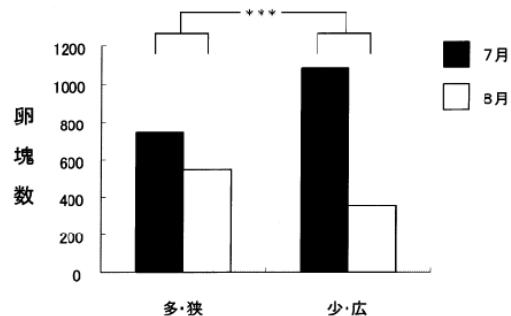


図7 各空間構造における、水槽内の卵塊数の各月ごとの比較。

χ^2 検定を用いて検定を行った。*** P < 0.001。多・狭構造物水槽にみられた卵塊数の7月と8月の頻度よりも、少・広構造物水槽にみられた卵塊数の7月と8月の頻度の方が、統計的に有意に差異が大きかった。

図9から図12に、サカマキガイの行動の軌跡を記入した結果を示した（図は紙面の関係から割愛した）。

4 考察

7月の調査時点は、空間構造の形状と個体群の間に明確な関係は見いだせなかった。しかし、8月の調査時点では各体長の個体数が、多・狭構造物水槽の方が少・広構造物水槽よりも明らかに多く、個体数の増加率も多・狭構造物水槽が少・広構造物水槽を大きく上回った。このことより、多・狭構造物水槽は、少・広構造物水槽よりも多くのサカマキガイ個体を生育させることができる空間構造の形状であることが示された。つまり、空間構造の形状の違いが、個体間の相互作用を変化させ、空間構造が細かく分断され、餌場と餌場の移動が不自由になることにより、餌を奪い合うなどの直接的な個体間の相互作用は減少し、個体の成長に対する負の影響が軽減されたためと考えられる。

さらに、8月に多・狭構造物の空間構造の形状が、多くの個体を生育させることができた理由は、個体間の直接的な相互作用が減少した結果だけではなく、以下の要因も考慮する必要があるだろう。多・狭構造物では、小型個体は構造物の上面に分布し、大型個体は構造物の下面に分布していた。また、卵塊の位置は7月8月ともに、空間構造の形状に関係なく下面に選択的に産み付けられていた。よって、産卵を行わない未成熟な小型個体は、構造物の上面に繁殖する藻類を捕食するために構造物を利用していたと考えられる。このことは、大型個体にとっては、細かく分断された餌場では、効率的に藻類を確保しにくいため、産卵が終わり次第、広く連続した餌場である壁面に移動していくと考えられる。そして、大型の個体が構造物上の藻類に対してさほど捕食圧をかけなかったことが、生まれて間もない個体にも藻類を捕食させる機会を与え、生存率を向上させたと考えられる。

一方、少・広構造物は、7月時点では、小型個体も大型個体も上面に位置しており、構造物上の藻類は大型個体により、強い捕食圧がかけられていたと考えられる。8月になると、小型個体よりも大型個体が裏面に位置する頻度が高くなった。このことは、8月になると、構造物上の藻類が強い捕食圧により減少したため、大型個体は構造物を餌場として利用することをやめ、産卵場所として利用するようになり、小型個体は藻類を求めて壁面に分布する頻度を高めたと考えられる。よって、少・広構造物上の藻類は8月に入り激減しており、卵からかえったばかりの個体は餌を確保できず、死亡率は高くなつたと考えられる。

また、7月の少・広構造物水槽の卵塊数は、多・狭構造物水槽の卵塊数を大きく上回っていた。これは成熟段階に達し、産卵が可能となった大型個体が、壁面の藻類だけではなく、構造物上の藻類も効率よく捕食することができたため、より多くのエネルギーを卵塊を産むことに振り分けることができたと考えられる。一方、多・狭構造物水槽の場合、藻類の捕食効率を考えると、構造物上の藻類を利用しにくい分だけ、卵塊を産むことに振り分けることができるエネルギーは少なくなったのであろう。しかしながら、少ない卵塊しか産めなかつたことは、後に水槽内のサカマキガイ個体が過密となり、餌となる藻類を食べ尽くしてしまう事態を回避することになったと考えられる。こ

うしたことが、8月に多・狭構造物水槽の個体がより多く産卵を行い、多くの個体が成長することを可能にした一因であると考えられる。

サカマキガイは縄張りなどを形成しないことは、サカマキガイの行動軌跡をみれば明らかである。しかし、積極的に他個体を排除しなくても、生育環境が多・狭構造物のようになると、他個体が進入しにくくなるため、結果的に独占的に餌場を確保した状態と近くなり、厳しい餌を巡る競争から逃れることに成功した個体がいた可能性がある。個体の行動の軌道をみると、壁面では多くの個体が同じ場所の藻類を捕食していたが、特に多・狭構造物上では同じ場所の藻類を捕食することは、ほとんど観察されなかったことからも、構造物が個体に対して独占的な餌場の利用を可能にさせたと考えられ、多くの餌を必要としない小型の個体にとっては安定した餌場を確保することにつながつたと考えられる。

以上のことから、空間構造の形状の違いは、個体間の相互作用に重大な影響を及ぼし、個体の成長、生存率、個体群密度の調節にも関与していることが分かった。また、生まれてから成熟して産卵するまでの、それぞれの生活史の中で、空間構造の利用方法は異なつており、自然界の持つ空間構造の形状は、そこに生息する生物にとって非常に重要な意味をもつてゐるということを、本研究では明らかにしていると考えられる。

人が手を加えることで、自然界の持つ空間構造の形状を変化させてしまうと、特定の種や生活史の一時期に、極端に有利または不利に働くことになる。このことは、生態系における生物のバランスを著しく損なうことになるだろう。したがつて、野生生物の生息できる生態系を、人工的に作り出す際には、自然の持つ空間構造の形状をできるだけ忠実に再現するように努めなければならない。しかし、人工的に作り出す生態系である以上、自然環境の持つ多種多様な空間構造を再現することは困難であり、どのような空間構造が良いのかを人が判断することは不可能に近い。よつて、人が環境の空間構造に手を加えることは慎重に行うべきで、自然環境を人間の都合で変えてしまうことは慎まなくてはならないと考える。