The Japanese Geotechnical Society

底生生物—概観

Benthos—An Overview

奥　谷　喬　司（おくたに　たかし）
東京水産大学教授　資源育成学科

1.　底生生物とは何か

海洋・湖沼・河川など地球上の水圏内に生活する生物のうち，生活の基盤を海底（湖底・河川底）におくものを底生生物（benthos）という。本稿では，主として海洋底生生物をその代表として述べることにする。

底生生物すなわちベントスは一定の底質，深度，面積内においては通常複数の種が互いに有機的な関係をもって存在しており，平衡的な状態を静的にみた場合，これを群集（community）と称している。しかしベントス群集は，海洋中においてはそれのみ単独に存在するわけではなく，生活基盤を海底に頼っていないほかの生物や，海水・光などの非生物要因あるいは海面上の生物などとも一体となって海洋生態系（ecosystem）を形作っている。

ベントスに対応する生態的な区分は浮遊生物（plankton）と遊泳生物（nekton）である。しかし波のまにまに漂うように見えるプランクトンも小スケールでは流れに抗して遊泳することができ，遊泳生物すなわちネクトンとの境界は微妙で，それら２者の間にマイクロネクトン（micronekton）というカテゴリーも置かれる。

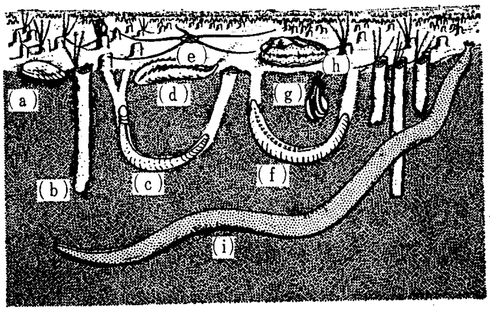
同時にベントスとプランクトンあるいはネクトンとの境界も極めて明確というものではない。典型的なベントスである貝類やフジツボ類などは，通常幼生期（larvae）は海中を漂うプランクトンで，海水中を網目100～300 μm のプランクトンネットで引きまわすと，ベントスの幼生が多数採集される。

また，通常海底に接して生活をしているカレイ類やエイなどはベントスに入れられるが，このような魚類やタコ類などは臨時的に遊泳するのでネクトンともいえる。このように移動性（mobile）のベントスをネクトベントス（nektobenthos）と称し別扱いとする場合も多い。

移動という点においては規模，速度，常時性においてほとんど無視されてはいるが，貝類にせよ，ウニ・ヒトデなどの棘皮動物にせよ小型甲殻類にせよ行うことで，カキやフジツボあるいは植物のように一たん海底に固着したら二度と移動することの無い固着性（sessile）生物とは生活様式も環境要求も異なる。しかし，一般的には微移動性の動物はすべてベントスに入れられる。

ベントスの調査方法は多岐である。定性的には潜水による観察や，深海カメラ，ROV（リモートコントロールのカメラまたはテレビ付き自走器）などでベントスの観察が行われる。しかし，これらによる観察は海底上に露出して生活をする表棲性（epibiotic）ベントスの実態しか把握できない。

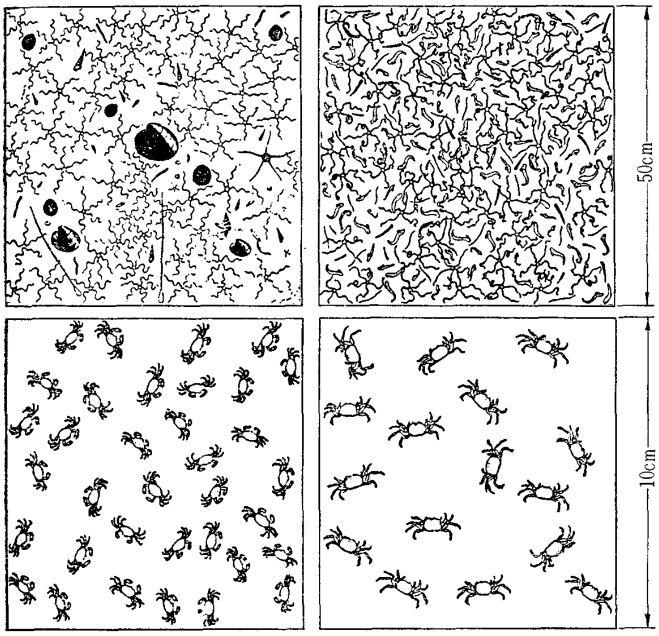
岩礁やサンゴ礁のような硬底（hard bottom）には上記のような表棲性ベントスが多く，植物もそうで，



図—１　表棲性ベントス（a, d, e, h）と内棲性ベントス（b, c, f, g, i）の例[1]
ａ．ミノガイ類（二枚貝），ｂ．垂直な棲管にすむハプループス（端脚類），ｃ．泥中に潜るハリマリア（腸鰓類），ｄ．コガネウロコムシ類（環形多毛類），ｅ．クシノハクモヒトデ類（蛇尾類），ｆ．ユーメニア（環形多毛類），ｇ．シワロウバイ類（二枚貝），ｈ．ニシキガイ類（二枚貝）ｉ．メクラウナギ類（円口類）

NII-Electronic Library Service

The Japanese Geotechnical Society



図—2 "平行群集" の2例[2)]

(上)は平行的なクモヒトデ群集

(左)はデンマークのカテガッドにおけるチョウセンクモヒトデ類2種，キリガイダマシ類，アイスランドガイ，オカメブンブク，多毛類など。(右)は英虞湾のチョウセンクモヒトデを主体とする群集。

(下)は平行的なカニ群集

(左)は伊勢湾のラスバンマメガニ群集。(右)はペルシャ湾のゼノフタルムス(カニ)の群集。

石サンゴやコケムシ類などは海底上をおおうパーセンテージ（被度）を生物量の一つの尺度にする。しかし，砂や泥質の軟底（soft bottom）には，海底底質内に潜入埋生生活をする内棲性(endobiotic)ベントスの生物量のほうがはるかに大きい（図—1）。

そのような表棲・内棲ベントスを定量的に採集するのは曳航用採集具（ドレッジ，トロール）と，採泥器（グラブ）である。曳航型の採集器は海底において跳躍したり引っ掛かったりするため，プランクトンネットにおける沪水量のような定量的測定は困難である。このため採集器具に矢車のような歩行器(bottom walker; trawlograph）を装着したりするが，信頼性の高い数値は得難い。定量的採集器具は採泥器であるが，素早い大型動物は採集されにくいかわりに，内棲性の小型の動物は生息状態のまま攪乱されずに採集され，また動物と底質の粒度組成などとの関連が把握できる。現在我が国で最も頻繁に用いられているのは，Smith-McIntyre（スミス・マッキンタイヤー）型グラブで，浅海から深海に至るまで応用されている。

潮間帯ないしスキューバで潜水作業可能な水深においては30cm～1m程度の方型枠（quadrate）を用いた「坪苅り」方式による定量採集を行うのが普通で，軟底ではシャベル等による内棲動物群の採集を行う。

底生生物の研究調査はその目的により採集物処理が異なるが，種ごとの個体数組成のほかに生物量(biomass）の定量を行う。プランクトンの場合は，直接海水を網でこすのであるから，網目によって採集物の大きさは画然と分かれる。通常100µmの網目にかかるものをミクロプランクトン(microplankton),ぬけてしまうものをナノプランクトン(nannoplankton)，300µmの網目をぬけないものをマクロプランクトン(macroplankton)など，網地の目合で呼びわけている。ベントスの場合，採集具には大抵海底の底質が混入するため，直接網地の目合による選択は行われないので，採集された生物をふるいでこすことによってサイズの範疇を定めている。

通常1mmメッシュのふるいを基準とし，沪されないものをマクロベントス（macrobenthos）と称し，ふるい目をぬけてしまうものをミクロベントス(microbenthos）という。しかし中でも大型のヒトデやウニ，底棲魚類のようなふるいを要しないようなものは大型ベントス(megabenthos; megalobenthos）といい，これらは直接採集しなくても水中カメラやビデオによる観察定量も可能である。またいっぽうミクロベントスの中をみると細菌，珪藻，原生動物のような単細胞の微生物と，線虫類，橈脚（かいあし）類，環形動物など微小な多細胞動物を区別して後者をメイオベントス(meiobenthos)という。メイオベントスは元来小型で，成体でも1mm目を通り抜けるのが主体であるが，成体になると大型になる動物の幼稚体も多数混在しているのが普通である。

プランクトン同様，ベントスも上記のようなサイズに適合した採集器具，採集方法，標本処理の方法が多様に存在する。

2. 底生生物群集

生物は単一種，単一個体では生活せず，有機的なつながりを持った集合体，すなわち群集を形成している。群集の呼び方としては群集内に恒常的に出現し，かつ大量の個体数で単位面積を占める優占種

NII-Electronic Library Service

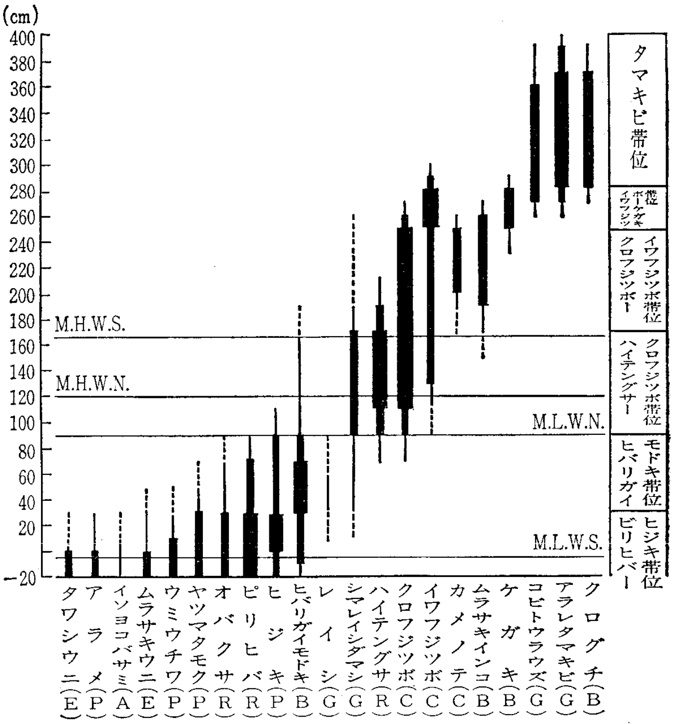
(dominant species) の名を付して，例えば *Venus* (ハマグリに似た二枚貝) 群集と呼ぶ方法と，群集の生息場所を示す，例えば外洋砂底群集のように呼ぶ方法がある。経験的にみると後者のような深度・底質による分類は海洋条件や海底地形などで画一的とはいい難く，その中に優占種を異にするいくつかの群集がモザイク状に存在するのが普通である。

そのような群集は定量的処理の場合，統計的に認め得る単位であるばかりでなく，生態学的単位でもなければならない。すなわち，ベントス群集は見かけ上の構造が似ているだけではなく，その再生産，捕食被食関係など機能上も共通でないと世界的なレベルでは標準化した検討はできない。そのような概念から Thorson (トルソン) (1957)[2] は世界中のベントス群集を総観し10型に分類したが，その各々に含まれる各地の群集は構造的にも機能的にも生態学的には同一と見なされるので，それを平行群集(parallel community) と呼んだ (図—2)。

それが提唱された時は浅海の群集本位であったが，近年知見の増した深海底や湧水生物群集(後述)などにおいても平行群集という概念があてはまることが明らかとなった。

群集内の機能的なつながりの最も大きい要因はすみ場所の好みと競争および捕食被食関係に集約される。プランクトンやネクトンに比べるとベントスは海底という二次元空間を主要なすみ場所とし，内棲動物の一部が底質内の三次元空間を利用しているにすぎない。特にカキやフジツボのような固着動物は付着場所の競合が起こる。最近の研究では，浮遊時代を終え着生期に入った幼生に対してその着底を促進する物質をもつ生物のみならず，着底を阻害忌避する物質を含有している海藻類の存在も明らかにされている。

群集内は複雑な食物網 (food web) を形成していて，各種においてもその発育期によって食物段階 (trophic level) が異なってくる。端的な例では魚類にしても微小な幼生期には被食いっぽうであるが，成長すると強力な捕食者となる。また幼生期は一般に微小なナノプランクトンなどを食べている第一次捕食者であるが，成長と共に二次，三次捕食者になるものもあるかと思えば，成体になると腐肉食者 (scavenger) に転換するなどその実体は多様である。



図—3 和歌山県畠島の潮間帯生物の帯状分布[3)]
A：ヤドカリ類，B：二枚貝類，C：フジツボ類，
E：ウニ類，G：巻貝類，P：褐藻類，R：紅藻類

2.1 内湾のベントス群集

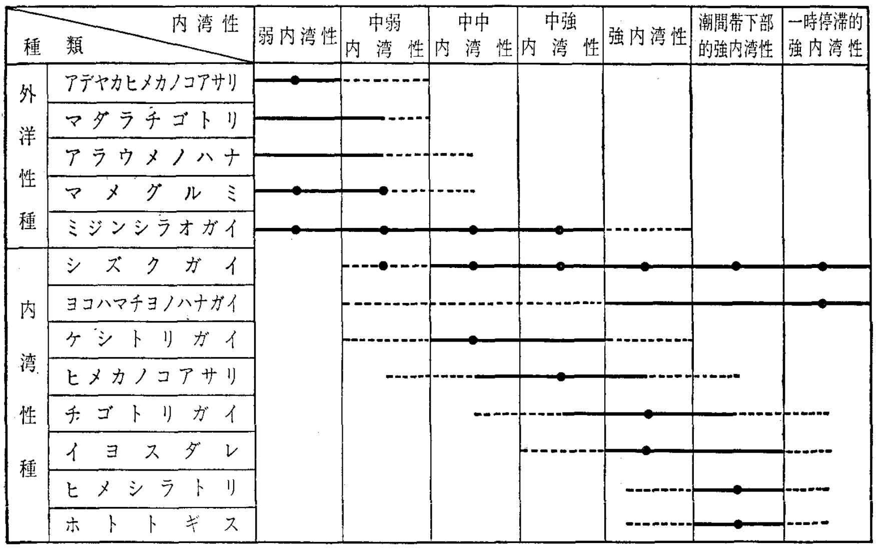
東京湾や伊勢・三河湾のように湾口が狭く，外洋水の流入量が限られ，また反対に陸からの淡水流入量が多く，かつ水深が浅い内湾は，海底はへどろと呼ばれる陸由来の堆積物で被われ，還元層が海底表面近くまで達しているのが常である。特に夏期の成層期には海底の溶存酸素は極端に減少する。

貝類の研究[4)] から内湾のベントス群集はそのような非生物学的 (abiotic) 要因からだけではなく，日本列島の地史にかかわる大陸遺存種 (relict species) が存在するのも一つの特徴としてあげられる。それら両方の要因を加味して「内湾度」と表現され，湾奥から入口に向かって強・中・弱内湾度を示すのが普通であるが (表—1)，火山性の異常に深い非調和型の湾や外洋水の流入する水道の存在するところでは典型的な傾向は乱れている。

内湾における潮間帯 (intertidal zone) のベントス群集は干潟とアマモ場である。

干潟は一般に泥の堆積した河口から続く軟底を指し，最近は内陸の湿地同様，人間社会にかかわる生態系の一部として関心が高い。「干潟」は低潮時干出した状態を指す言葉で高潮時 (満潮時) は冠水するので適切ではないかもしれないが，いずれにして

表—1　貝類遺骸群集構成種の内湾度による分布[4)]



もそのような泥の堆積はとりもなおさず陸上あるいは淡水で生産された有機物が大量に供給されることを意味する。このため環形動物，二枚貝類などのデトリタス食性 (detritus feeder) や懸濁物食性 (suspension feeder) が多く，これを捕食する海鳥も多く集まる。

しかし波浪による撹乱が少なく，水が停滞しやすいため硫化水素の発生する嫌気的分解が行われやすい。ここの硫化還元菌の働きによって生じた還元層には真性細菌や藍藻，あるいは原生生物などからなる特殊な硫化物群集 (sulfide community) が存在し，いわゆる干潟群集の根幹はこのような生物群であると思われる。

アマモ場はそこにすむ魚類の胃内容物の研究から表生性の端脚類や橈脚類，多毛類，苔虫類等によって複雑な生態系を形作っていて，そこを生活領域にしている魚類に捕食されていることが明らかにされている。

2.2　岩礁のベントス群集

外洋に面した岩礁は波浪の影響を強く受ける。一般的にみると内湾で干潟の形成されるような所より地形的に傾斜が大きい。そのため底質粒度の選別が極めて活発に行われる。岩礁あるいは磯は微地形に富んでいて，生物の着生場所，避難場所，産卵・哺育場所，索餌場所は多様である。

岩礁海岸における著しい特徴は帯状分布 (zonation) が明らかなことである。それは潮汐作用によって作られる冠水・干出のリズムに対応して形成されるもので，各帯を優占する生物種によって名付けられ，例えば高潮帯から低潮帯へ向かってタマキビ帯 (Littorina zone)，フジツボ帯 (Baianoid zone)，コンブ帯 (Laminaria zone) などと呼ぶ (図—3)。それらも世界の似たような緯度においては平行的にみられ，時岡ら[3)]による田辺湾の露出度（波浪に対して）のやや大きい場所では大潮時平均高潮面 (MHWS＝mean high water of spring tides) より上においてはタマキビ帯（アラレタマキビ，コビトウラウズほか）およびイワフジツボ・クロフジツボ帯がみられ，小潮時平均高潮面 (MHWN＝mean high water of neap tide) を中心にハイテングサ・クロフジツボ帯，小潮時平均低潮面 (MLWN＝mean low water of neap tides) 以下，大潮時平均低潮面 (MLWS＝mean low water of spring tides) までの間にヒバリガイモドキ帯，さらにピリヒバ・ヒジキ帯が形成されているとしている。

岩礁が必ずしも外洋的環境に位置せず，内湾の露出度の少ない所にあると，種の交替はみられるものの平行的な帯状分布がみられる。

しかし熱帯太平洋のように石サンゴ類が卓越したサンゴ礁を形成するような所では上記のような帯状分布は見られないが，サンゴの種組成や，群体の形状等に変化がみられる。

岩礁性海岸の低潮線以下のいわゆる亜潮間帯 (sub-intertidal zone) は硬い基質の上に海藻が生い茂るいわゆる海中林を形成し，とくに冷温海域から亜寒帯にかけてはコンブ類やジャイアント・ケルプ (*Macrocystis*) などが代表的である。それらは大型のベントスにも魚類にもかくれ場所と産卵・哺育の場所を提供し，海底のみならず葉上動物 (epiphytic fauna) と呼ばれる特殊なベントス群集を作る。しかしこれらは海藻が短寿命のため夏場には著しく凋落する。

2.3　陸棚のベントス

水深およそ150m付近までの傾斜のゆるい棚状の部分を陸棚と呼び，急に水深を増す陸棚崖から下は陸棚斜面である。陸棚上でも大きくみると上部は硬底が見られるが，下部は砂や泥の堆積物底であるこ

NII-Electronic Library Service

The Japanese Geotechnical Society

とが多い。このような海底は底曳網漁業などの漁場となっている。

陸棚上部は前節に述べた亜潮間と連続している。しかし太陽光線の量は少なく，第一次生産者である藻類はほとんど見られず，表層から供給される沈降してくる有機粒子やプランクトンの死骸を沪過食している海綿動物や小型のポリプを多数持つ八放サンゴ類に属する腔腸動物が林立する間に固着性の二枚貝類も見られる。“生きている化石”として有名なオキナエビスガイ類（*Pleurotmaria*）もこの深度帯（50～200m）のもので，主食は海綿類である。

相模湾の貝類群に例をとると，上記のオキナエビスガイに伴う岩礫底の種のうち主要なものはホンクマサカガイとヒヨクガイである。しかし同一水深帯でも泥底であるとクマサカガイ・ビノスガイモドキ・ベニグリガイを主体とする貝類群である。そのような大きな相違は当然のことながら底質の相違に起因していて水深が同じでも群集の組成のみならず現存量も著しく異なる。

またベントス現存量変動の要因は季節によって異なる表層域の生産サイクルと第一次捕食者レベルの餌料となる生物の現存量とに支配される。陸棚ベントス群集の構造の１例については大森・畑中の行った仙台湾の底魚（demersal fish）群集をみると10数種の魚類のうち最も個体群量の多いのはマコガレイであるが，それは多毛環虫類，甲殻類（主にラスバンマメガニ）のほか，内棲性二枚貝が海底表面上にわずかに出している水管を食いちぎって主食としている。しかし夏の終り頃からラスバンマメガニの依存度は低くなるばかりか更に大型のキアンコウのような魚類に被食さえ受けるようにすらなるという[5]。

2.4 深海のベントス

かつて Ekman（エクマン）[6] は“深海”を１000m線以下とした。しかし現在では深海系は大陸棚斜面以下およそ２000～３000mまでを上部深海帯または漸深海帯（bathyal zone）とし，それ以下大洋底の平均水深である６000mまでを下部深海帯あるいは大深海帯（abyssal zone）と呼び，それ以深地球上の最深部までを超深海帯（hadal zone）とする。超深海帯はとりもなおさず海溝（trench）の中である。

陸棚斜面以深は一般には軟底が多いが，湧水域など硬底がまれに見られる。我が国の近海でいえば水深１000m付近では水温は４℃前後となり，亜寒帯ないし極域の表面水温とほぼ等しい。またこの深度の中層水は我が国の太平洋側では亜寒帯水（親潮）の潜流で，黒潮系の表層水とは大きな躍層で境されている。このため表層や亜表層では全く亜寒帯水の影響を受けない場所（例えば相模湾以西）でも，その中層冷水中にすむベントスには北方由来のものが多く混ざる。例えば相模湾の水深700～１600mぐらいの水深帯にはキチジ，サメガレイ，エゾイバラガニ，ケショウシラトリガイなどの亜寒帯ベントスが少なくない。日本海側では中層冷水は亜寒帯水由来よりも表層水が冷却されて沈降した日本海固有水である。

上部深海帯では大型の板足類を主体としたナマコやフクロウニ，大型のヒトデなどメガロベントスが目につくが，下部深海帯になると生物現存量は著しく減少する。それは大深海ベントスもエネルギー源は表層の生産に頼っており，活力を失ったプランクトンやその分解途中の懸濁有機細片（suspended organic particle）などを主栄養源としている。事実，深海性ナマコの胃中にはまだ葉緑素の残る珪藻の細胞も見つかる。それらが海表面から雪のように降って来る途中で多くの遊泳生物によって摂餌され，深海ベントスに到達するまでに多くの部分が消費されてしまう。

通常えらによる沪過食性を示す二枚貝類や，原鰓目に属するクルミガイ科やソデガイ科などは唇弁を殻外に出して積極的にデトリタスを吸引摂食する性質をもつのも深海の餌の供給が少ないことに適応した形態機能と解釈される。

軟底を主体としているので，深海には埋棲性のベントスが多い。大型のものは深海カメラでその摂餌痕やはい跡などが撮影されているが，採集量は多くない。また軟泥中の深海メイオベントスには胴甲動物のように動物系統上重要な新門の発見も含まれている。

2.5 深海における化学合成群集

近年の有人潜水調査船の発達は深海における全く予想されなかったベントス群集を発見した。最初のそれは1977年アルビン号によるガラパゴス沖水深約２500mから噴出する熱水孔付近に発見された巨大ハオリムシ（*Riftia*）とシロウリガイ類（*Calyptogena*）

NII-Electronic Library Service

The Japanese Geotechnical Society

からなる大群集である。日本近海では1985年「しんかい2000」によって相模湾の水深約1200mからシロウリガイの大群集が見つかったが，これは熱水噴出孔(hydrothermal vent)ではなく，環境水と水温はほぼ変わりない冷水湧出（cold seepage）の群集である。

同様の熱水ないし冷水湧出にかかわる特異なベントス群集は，我が国近海では沖縄・奄美の西方，小笠原などで見つかり，海外では東太平洋，北フィジー等でも知られる。これらの湧出水は海底にしみ込んだ海水が海底を覆うプレートの移動による，その拡大軸かまたは沈込み帯のいずれかの裂け目から出てくる場所でマグマの熱で温められれば熱水となり，また水のほかに炭酸ガスや硫黄を含む黒煙も出る。

硫黄は元来生物体にとって最も危険なものとされていたが，ここに群集を形成するシロウリガイ類等はえらなどの体中に硫黄酸化細菌を共生させていて，その作用によって固定された炭素を栄養としている。同時に血色素が硫黄と結び付かない生理機構をそなえており，従来地球上のすべての動物が太陽エネルギーと水による光合成による第一次生産者を基幹とする生命活動を営んでいる—すなわちすべて光合成生物ないしは群集（photosynthetic community）と思われていたが，この発見は太陽エネルギーによらない，つまり化学合成生物ないしは群集(chemosynthetic community）と見なされ，海洋生物学の常識をいっぺんに覆したものである。

それゆえ前節で述べたように，光合成群集の深海群集は極めて生物量が少なく，太平洋の中央では1 m^2 あたり0.5g以下とさえ計算されているのに，このような化学合成群集は1 m^2 あたり20kgを超える。

多くの化学合成群集で，その優占種はシロウリガイ(*Calyptogena*)の1種または2種であるが，マリアナやフィジィーの化学合成群集にはシロウリガイ類は不在であるが，巻貝のアルビンガイ（*Alvinichoncha*）が優占し，えらの中にはやはり硫黄酸化細菌を共生させている。

化学合成群集の構成種中にはごく少数の死肉食性(scavenger）のゲスト種を除いて，非湧水域の通常深海底にすむ種との共通種は皆無である。これから見るとそれらの群集は湧水の環境を離れて生活はできない種の集団であるとみてよい。それにもかかわらず湧水の寿命はわずか数十年といわれ，かつそのような湧水現象は地理的にも不連続の場所で起こっているから，それらの種の種族維持，遺伝子の交流，生活史など生物学的に基本的な機構は全く解明されていないといってよい。

3. まとめ

ベントスはその生活を海底に基盤をおいているから，その生活様式や群集の組成などは強く海底の底質，深度その他の非生物的要因に支配されている。とくに潮間帯のように元来気象・気候変化を強く受ける所には本来環境耐性の強い種からなる群集が，軟底・硬底を問わず存在していて，独自の生活戦略，例えば帯状構造とか潮汐移動などによって永く種族・群集維持をして来たところであるが，近年の人為的な環境改変にはひとたまりも無く変質・破壊を免れ得ない。

陸棚ベントスは人間の漁業活動によって鍵種(key species）や頂上種（terminal species）の間引きが起こることはあるが，潮間帯に比べればなお人間の影響を受ける強さが大きくないであろう。さらに深海のベントスはなお研究される余地が残っている。しかし，ここも人間による各種の廃棄物による破壊が全く無いとはいえない。湧水生物群集の発見とその研究は奇しくも生物学的な研究が地球のプレートテクトニクスの研究と同調していくこととなり，学際的な研究が進展しつつあり，地球の歴史の謎がベントスの研究を緒口に解明される可能性も含んでいる。

参考文献

1) Thorson, G.: Life in the Sea, 1971. 堀越増興・堀越トシ訳：海の生物—その環境生態，平凡社，1975.
2) Thorson, G. : Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In : Hedgpeth, J.W.: Treatise on marine ecology and paleorcology, Geological Society of America, Memoir, Ecology, Vol. 1, pp. 461～534, 1971.
3) 時岡　隆・原田英司・西村三郎：海の生態学，築地書館，1972.
4) 波部忠重：内湾の貝類遺骸の研究，京大生理生態研究業績77，1956.
5) 山本太郎：海洋生態学，東京大学出版会，1973.
6) Ekman, S.: Zoogeography of the sea, Sidwick and Jackson, London, 1953.

（原稿受理　1993.12.28）

NII-Electronic Library Service