

海岸生物と岩礁基盤

大垣俊一

海岸生物の種組成や、その他の存在状態に影響する無機的环境条件としては、温度、乾燥や波浪露出度などがあるが、生息基盤となる底質の状態もその一つである。大きく括れば、岩礁、転石なのか、砂泥底などの軟質底なのかは決定的な要素だが、岩礁に限っても、岩質や表面形状が生態を左右する可能性がある。

私は、海岸生物学の主要なテーマは、大まかな枠組みとしては 1900 年代初めから 50 年代ごろまでの、イギリスを中心とした自然史的研究の時代に、ほぼ出揃ったと考えている。そこで提起された視点の中には、その後、より精確、詳細に検証されたものと、当時の素朴な問題意識のまま、あまり発展させられることなく今に至っているものがある。前者の例としてめざましいものは、帯状分布や種間関係とそれに基づく群集論だろう。後者の中には、海岸の面する方位（南面、北面など）と生物相の関係や、湾外—湾奥分布の系列的变化のうち、波浪露出度以外の原因論、たとえば温度や栄養塩濃度の影響などがある。今回取り上げる基盤の性質は、いわゆるクレビスの効果をのぞくと、初期には気づかれながら、その後あまり注目されて来なかったと言ってよい。

本稿では、海岸生物と基盤の性質の関係についての研究例を初期に遡って紹介し、無機的环境要因の一つとしての岩質や表面形状の重要性について考えてみる。転石や砂泥浜についても、転石サイズや底質粒度について多くの研究があり、また岩礁でも、プールやノッチなどの小地形が海岸種の分布に影響するが、これらは原則として含めない。岩礁と一部転石の、岩質、表面形状の研究に限って紹介する。

1. 初期の研究

1950 年代ごろまで、主としてイギリスで海岸生物の分布、幼生定着などへの基盤の性質の影響が調べられ、その後のこの分野の研究の端緒となった。Moore & Kitching (1939) は、イギリスの 2 種のフジツボ、*Chthamalus* と *Balanus* の包括的な生態研究の中で、海岸の地質が分布に与える影響を論じた。彼らによれば、特に *Chthamalus* の場合、石灰岩やチャートのような硬く、表面が粗い岩質を好み、チョークのように軟質で表面の平滑な基質は好まない。その結果、垂直的に両者が交代する崖面では、硬質層で密度が高く、軟質層で少ないという傾向が出る。

Crisp & Barnes (1954) は、フジツボ幼生の基盤選好について様々な実験を行い、後のこの分野の研究のさきがけとなった。*Balanus balanoides* のキプリス幼生は、定着するとき、触角で表面を探りながら、岩面の溝 (groove) や凹所 (concavity) を選んで付着する。明るい所を好む走光性も示すが、表面形状が優位であるとした。

Lewis (1964) は、岩質の生物への影響を、それまでの研究、観察例から多面的に

論じた。たとえば粘板岩（頁岩）のように柔らかい岩は削られやすく、表面が粗くなるため、干出時に水分を保ちやすい。これに対して花崗岩は硬く、表面が平滑で乾きやすい。これに関連してオランダの海岸では、海藻 *Pelvetia*（ヒバマタ類）の分布上限が、石灰岩上では花崗岩より高くなり、玄武岩では分布しないという例を紹介している。また、地質は海岸地形に反映し、地層が水平な堆積岩相では、海岸にプラットフォームを形成しやすく、生物の分布を左右する。また、チョークや頁岩、ある種の石灰岩や砂岩など、軟質の岩には穿孔性の生物が進入し、その穴がさらに陰性種にすみ場所を与えて特有の群集を構成することがある。タマキビ類は粗い表面では分散し、岩面の起伏によって波浪のダメージから守られる。ただ、一般的には地質や岩質の影響は、他の要因によってマスクされがちで、全体としての海岸生物の分布パターンや帯状分布を支配するほどのものではない。それらについては、海岸の向きやより大きなスケールの地形の方が重要であるとしている。

以下では、1960年代以降行われた研究を、岩質と表面微細形状に分けて紹介する。

2. 岩質

① 幼生定着

Caffey (1982) の論文は、'No effect of...' というタイトルで、要因論としてはめずらしく、差がなかった（この場合はフジツボ幼生の定着に、基盤の性質差は関係がなかった）ことを主張している。著者は野外で、頁岩、砂岩、泥岩、斑レイ岩の4種について、フジツボの着底密度とその後の生残を調べた。結果は両項目とも、岩質による有意差なしと出た。これと逆に、影響するという報告もある。Raimondi (1988) は、フジツボ幼生の、玄武岩と花崗岩への選好を調べた。それぞれが卓越する海岸に、相互に別種の岩を持ち込んで実験すると、どちらの海岸でも玄武岩より花崗岩に多く定着する。ただし自然状態での密度に両海岸の間に差はなく、玄武岩しかなければ玄武岩に付くものらしい。花崗岩を好む理由については、玄武岩の表面温度のほうが高くなり、垂直分布も花崗岩では上に伸びるという状況証拠から、温度条件の関与を推測している。また岩質による差といっても、具体的に何の違いなのか（表面の粗さ、岩の色、崩れやすさ、水分保持、温度など）をはっきりさせるのはむずかしい。James & Underwood (1994) は、それを実験によって特定しようとした数少ない例である。著者らは、ウズマキゴカイが海岸で、暗灰色の頁岩の転石下に多く、黄色の砂岩の石下に少ないことに注目し、加入を支配する要因を調べた。着色実験の結果、ウズマキゴカイは石の下面が黄色であると多く付き、要因は色であって、他の性質にはよらないことが示された。

② 個生態

Segal & Dehnel (1962) は、カリフォルニアの笠貝 (*Acmaea*) の環境耐性を論じた生理学的研究だが、その中で、異なる岩質上の体液濃度を比較している。それによると、火山岩上では砂岩よりも野外干出時の水分喪失率が高い。火山岩は砂岩より表面温度が5度高く、殻を持ち上げる冷却行動も顕著だったことから、著者らは、火山岩は *Acmaea* にとって、より厳しい条件であると考えている。Sagarin et al. (2007)

は、カリフォルニア沿岸で笠貝 *Lottia* のサイズを、人による採捕との関係で論じているが、その中で、基盤の岩質との関係にもふれている。岩質を軟質、硬質、硬軟混合、礫岩の4種に区別し、相互にサイズ差を調べたが、どの2つの組み合わせにも有意差はなかったという。

③ 種組成

Stephen (1961) は、オーストラリア・ヘロン島のサンゴ礁のビーチロック上に、7種の岩（玄武岩、ホルンフェルス、凝灰岩、花崗岩、マグネシウム石灰岩、硬質ビーチロック、軟質ビーチロック、コンクリート）を固定し、その後の変化を見た。その結果、石灰岩質の岩（石灰岩と2種のビーチロック）の上では緑藻が、他の4種類の岩では褐藻の *Ralfsia* (イソガワラ) が優占したという。Vermeij (1971) は、藻食性巻貝類の温度適応を論じた。熱帯太平洋の島々では、その成因から石灰岩と火山岩が多い。巻貝類の中には石灰岩に限られる種と、両方の基盤に見られるものがあり、結果的に石灰岩の方が多様である。石灰岩に限られるのは、高い分布を持つものや、軟体の基盤への付着面積が広い笠貝類など。両方に出るのは分布の低い種や、タマキビ類のように、基盤への接触面積が小さい種という特徴がある。著者は、火山岩は石灰岩より水分喪失率が大きいという、先の Segal & Dehnel (1962) を引用し、火山岩は高温になり、その上での水分喪失率が高まることから、2種の基盤での巻貝相の違いをもたらしていると推測した。一方、McQuaid & Branch (1984) は、南アフリカの喜望峰周辺で、様々な環境条件と海岸生物の種類相の関係を調べ、その中で岩質についても検討した。このあたりの海岸は砂岩、頁岩、花崗岩から成るが、全体の種類相は、海流系の違いに伴う温度条件にもっとも強く影響され、岩質の効果は、基盤の破碎されやすさを通じた限定的なものとして位置づけられている。McGuinness & Underwood (1986) は、砂岩と頁岩上の生物相を比較し、アオノリが砂岩上に、ウズマキゴカイが頁岩上に多いことを示した。砂岩は干潮時に水分保持がよいこと、頁岩は表面が粗く、波による摩滅作用から付着生物を保護する作用のあることが、差の背景にあるとしている。

3. 表面微細形状 (クレビス)

英語で groove, crack, crevice, hole, pit, concavity, heterogeneity, irregularity などと表現される岩面の微細形状が海岸生物の生態に影響することは、初期の研究でも気づかれていたが、この問題に実験的な研究の光が当てられたのは、1970年代のことである。以後、岩面形状は個生態的側面ばかりでなく、種間関係・群集論においても重要視されるようになった。以下では幼生定着、個生態、種間関係・群集の3側面に分けて紹介する。なお、表面の起伏を表す用語は上記のように様々だが、ここでは最も代表的な crevice (クレビス) に統一して記述する。

① 幼生定着

藻類の加入現象については、表面粒度の異なる付着板を用いて調べた例がある (Harlin & Lindberg 1977)。種によって、粗粒の板に付くもの、細粒の板を好むも

の、差がないものなどいろいろだが、最終的にはツノマタ類の紅藻の1種が優占種となった。フジツボ幼生の定着メカニズムはいろいろな側面から調べられているが、クレビスとの関係で2つの例を挙げる。Wetthey (1984)によると、岩の表面の割れ目への *Balanus* 幼生の定着は、選好性がないと仮定した場合に比べて10倍高密だった。ただしその後の死亡率の点では、クレビス内が有利だというわけではない。Chabot & Bourget (1988) は、クレビス選好の地理変異を示している。北米大西洋岸では、*Semibalanus* の成体は、クレビス内外に見られるが、北の氷海域ではクレビス内に限られる。両地点での幼生の選好性を実験的に調べた結果でも、同じ傾向だった。氷海域では氷の磨耗作用によって、オープンな面での死亡率が高くなるのが、この差の背景にあると推測されている。フジツボ以外では、ウズマキゴカイと3種のコケムシの加入パターンを、魚の捕食との関係で比較した例がある (Keough & Downes 1982)。クレビス内とオープン面では、どちらにも付くものと、クレビスを好む種がある。そのそれぞれについて、魚の捕食の影響が大きい場合と小さい場合がある。つまりクレビスを選好することで魚の捕食を免れる場合と、必ずしもそうならない場合がある。

② 個生態

Emson & Faller-Fritsch (1976) は、明快な実験的研究によって、クレビスの海岸生物への影響を示し、その重要性を印象づけた有名な研究である。彼らは海岸の岩に人工的に穴をあけ、タマキビの1種 *Littorina rudis* の密度が飛躍的に増加することを確認した。開ける穴のサイズと、その後の貝のサイズには相関が見られる。以後、クレビスと海岸生物のサイズ、密度の関係は、もっぱらタマキビ類で調べられている。クレビスの幅と貝のサイズの関係については、開放海岸では相関があるが、遮蔽海岸でははっきりせず (Rraffaeri & Huges 1978)、この差の背景には波浪の影響があると考えられた。Chapman (1994a) は、多くの海岸で *L. unifasciata* の密度、サイズと地形の関係を調べ、クレビスの存在がこれらに影響していることを統計的に確かめた。イボタマキビ (*Nodilittorina pyramidalis*) でも、クレビスの存在は密度決定の一要因であり、また、クレビス内ではオープンな面に比べ、サイズが小さい (Chapman 1994b)。クレビス内でタマキビのサイズが小さいという現象を、波浪からの保護作用以外の視点で検討した例もある。Atkinson & Newbury (1984) は、*L. rudis* の成長や死亡を調べ、開放海岸では内湾転石帯よりも死亡率が高いため、小型個体が優占し、それらの個体が結果的にクレビスに入っていると考えた。Menge (1976) は、競争や捕食の視点からの群集論的研究だが、その中で、ムラサキガイ (*Mytilus*) とイボニシ (*Thais*) の分布が、クレビスのある場所では、より上まで伸びることを示している。

クレビスと貝類の行動についてもいくつかの研究例がある。パナマの熱帯岩礁では、アマオブネガイ科と他の多くの巻貝類が、クレビスを行動的に選好し、干潮前にクレビスに入る行動を示す。クレビス内ではオープン面に比べて貝の体温が低く、また死亡率も低い (Garrity & Levings 1984, Garrity 1984)。オーストラリアのタマキビ (*L. unifasciata*) では、岩の表面形状が複雑であるか、平滑であるかによって、個体の移

動距離に差がある。複雑な面では移動距離が小さく方向は不定、平滑面では距離が大きく方向性が顕著。そのため平滑面では個体の移出入が激しい (Underwood & Chapmen 1989)。イボニシ類の 1 種 (*Thais*) も、表面形状が複雑な岩を好み、またそのようなところで死亡率が少なく、成長もよい (Gosselin & Bourget 1989)。以上はすべて貝の話だが、カニのような、より大型の生物にとっても、岩の表面形状は意味を持つ。イワガニ (*Pachygrapsus crassipes*) は、室内の水流実験で、平滑な岩や泥底上では粗い表面の岩より、持去られやすいという (Lau & Martinez 2003)。

③ 種間関係と群集

アクキガイ科がクレビスに入っている場合、捕食活動によってクレビス内や周囲の付着生物相が変わる。イボニシ類の 1 種 (*Thais*) は、開放海岸ではクレビス内のみに見られ、摂食活動はその周囲に限られる。一方遮蔽海岸ではそのような制限はない

(Menge 1978)。同じくイボニシ類の 1 種 (*Morula*) は、昼の干潮時はクレビス内において、潮がかかるとそこから出て付着生物を捕食するが、潮が引くと摂食を中断してクレビスに戻る。その結果クレビスに近い餌がまず食われ、遠いところは食われにくい (Moran 1985)。Fairweather (1988) も *Morula* について同様の事実を確かめ、クレビス周囲の、付着生物を欠く範囲を 'predation halo' と呼んだ。一方、*Morula* のいるクレビスをセメントで埋め、そのあとの周囲の種組成を見た例もある

(Fairweather et al. 1984)。しかし変化は多様で、必ずしも明快に *Morula* の摂食圧が群集構成に影響していることを示すには至っていない。これらとは逆に、外部の捕食者に対して、クレビスがシェルターの役割を果たしているという報告もある。パナマの熱帯岩礁では、ほとんどの海岸種が干潮時にクレビス内に見られ、表面が起伏に富む基質では、平滑な面より 3-6 倍も種数や種多様度が高い。カニの捕食についての実験から、被食種はクレビスに入ることによって、捕食から免れることが示された。一方オープンな面の種多様度は、捕食によって低下する (Menge & Lubchenco 1981, Menge et al. 1985)。氷海域では、氷による侵食が、外部からの捕食と同様の効果を持つ。そこではクレビスがあるなど、起伏の多い岩面で付着生物の密度が高く、またクレビスの幅が大きいと、氷の侵食の影響を受けて、内部の生物分布帯の上限も低くなる (Bergeron & Bourget 1986)。海岸における、様々な尺度の起伏と群集の多様度を調べた研究によると、マイクロなスケール (クレビスレベル) では、平滑から深さ 20cm のクレビスまで、ほとんどの種の密度は次第に高くなる (Archanbault & Bourget 1996)。また、様々なスケールの起伏がベントス群集の個体数を説明する割合は、大 (数キロスケール) が 1% 以下、中 (数十 m) が 11% 以下に対し、小 (数 cm) は 30% と、最も大きかったという (Blanchard & Bourget 1999)。

④ クレビスの定量化

以上の研究例では多くの場合、クレビスの評価は定性的に行われている。たとえば起伏のある岩と平滑な岩、クレビスの中と外、などの区別だが、少数例では、岩面の形状が定量的に定義されている。最も単純なのは、クレビスの幅や深さを測ることだが (Bergeron & Bourget 1986, Archanbault & Bourget 1996)、もっと複雑、詳細

なものもある。Carleton & Sammarco (1987)、Underwood & Chapman (1989) は、上下動自由なピンを枠にセットして岩の上に置き、その高さからいろいろな指数を計算して、表面形状を評価している。まず思いつくのはピンの高さの分散を用いることだが、これは一つの大きな穴のある表面と多数の小さな穴の表面が同じ値になるなどの欠点がある。結局両者とも、隣接する3つのピンの付着点によって作られる小平面の、上にある基準面に対する傾きの分散が、起伏の指数として妥当であるとし、これを用いて基盤と海岸生物との関係を調べている。

引用文献

- Archanbault P, Bourget E 1996. Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 136, 111-121.
- Atkinson WD, Newbury 1984. The adaptations of the rough winkle, *Littorina rudis*, to desiccation and to dislodgement by wind and waves. *J.Anim.Ecol.* 53, 93-105.
- Bergeron P, Bourget E 1986. Shore topography and spatial partitioning of crevice refuges by sessile epibenthos in an ice disturbed environment. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 28, 129-145.
- Blanchard D, Bourget E 1999. Scales of coastal heterogeneity: influence on intertidal community structure. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 179, 163-173.
- Caffey HM 1982. No effect of naturally-occurring rock types on settlement or survival in the intertidal barnacle, *Tesseropora rosea* (Krauss). *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 63, 119-132.
- Carleton JH, Sammarco PW 1987. Effects of substratum irregularity on success of coral settlement: quantification by comparative geomorphological techniques. *Bull.Mar.Sci.* 40, 85-98.
- Chabot R, Bourget E 1988. Influence of substratum heterogeneity and settled barnacle density on the settlement of cypris larvae. *Mar.Biol.* 97, 45-56.
- Chapman MG 1994a. Small scale patterns of distribution and size-structure of the intertidal littorinid *Littorina unifasciata* (Gastropoda: Littorinidae) in New South Wales. *Aust.J.Mar.Freshw.Res.* 45, 635-652.
- Chapman MG 1994b. Small- and broad-scale patterns of distribution of the upper-shore littorinid *Nodilittorina pyramidalis* in New South Wales. *Aust.J.Ecol.* 19, 83-95.
- Crisp DJ, Barnes H 1954. The orientation and distribution of barnacles at settlement with particular reference to surface contour. *J.Anim.Ecol.* 23, 142-162.
- Emson RH, Faller-Fritsch RJ 1976. An experimental investigation into the effect of crevice availability on abundance and size-structure in a population of *Littorina rudis* (Maton): Gastropoda: Prosobranchia. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 23,

285-297.

- Fairweather PG 1988. Predation creates haloes of bare space among prey on rocky seashores in New South Wales. *Aust.J.Mar.Freshw.Res.* 13, 401-409.
- Fairweather PG, Underwood AJ, Moran MJ 1984. Preliminary investigations of predation by the whelk *Morula marginalba*. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 17, 143-156.
- Garrity SD 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology* 65, 559-574.
- Garrity SD, Levings SC 1984. Aggregation in a tropical neritid. *The Veliger*, 27, 1-6.
- Gosselin LA, Bourget E 1989. The performance of an intertidal predator *Thais lapillus*, in relation to structural heterogeneity. *J.Anim.Ecol.* 58, 287-303.
- Harlin MM, Lindbergh JM 1977. Selection of substrata by seaweeds: Optimal surface relief. *Mar.Biol.* 40, 33-40.
- James RJ, Underwood AJ 1994. Influence of colour of substratum on recruitment of spirorbid tubeworms to different types of intertidal boulders. *J.Exp.Mar.Biol. Ecol.* 181, 105-115.
- Keough MJ, Downes BJ 1982. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Mar.Biol.* 54, 348-352.
- Lau WWY, Martinez MM 2003. Getting a grip on the intertidal: flow microhabitat and substratum type determine the dislodgement of the crab *Pachygrapsus crassipes* (Randall) on rocky shores and in estuaries. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 295, 1-21.
- Lewis JR 1964. The ecology of rocky shores. The English University Press.
- McGuinness KA, Underwood, AJ 1986. Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 104, 97-123.
- McQuaid CD, Branch GM 1984. Influence of sea temperature, substratum and wave exposure on rocky intertidal communities: an analysis of faunal and floral biomass. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 19, 145-151.
- Menge BA 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecol.Monogr.* 46, 335-393.
- Menge BA 1978. Predation intensity in a rocky intertidal community. *Oecologia* 34, 1-16.
- Menge BA, Lubchenco J 1981. Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecol.Monogr.* 51, 429-450.
- Menge BA, Lubchenco J, Ashkenas LR 1985. Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia* 65, 394-405.
- Moore HB, Kitching JA 1939. The biology of *Chthamalus stellatus* (Poli). *J.Mar.*

- Biol.Ass. UK 23, 521-541.
- Moran MJ 1985. The timing and significance of sheltering and foraging behaviour of the predatory intertidal gastropod *Morula marginalba* Blainville (Muricidae). J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 93, 103-114.
- Raffaeri DG, Huges RN 1978. The effects of crevice size and availability on populations of *Littorina rudis* and *Littorina neritoides*. J Anim.Ecol. 47, 71-83.
- Raimondi PT 1988. Rock type affects settlement, recruitment, and zonation of the barnacle *Chthamalus anisopoma* Pilsbury. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 123, 253-267.
- Sagarin RD et al. 2007. Ecological impacts on the limpet *Lottia gigantea* populations: human pressure over a broad scale on island and mainland intertidal zones. Mar. Biol. 150: 399-413.
- Segal E, Dehnel P 1962. Osmotic behavior in an intertidal limpet, *Acmaea limatula*. Biol.Bull. 122, 417-430.
- Stephenson W 1961. Experimental studies on the ecology of intertidal environments at Heron Island. Aust.J.Mar.Freshw.Res. 12, 164-176.
- Underwood AJ, Chapman MG 1989. Experimental analyses of the influence of topography of the substratum on movements and density of an intertidal snail, *Littorina unifasciata*. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 134, 175-196.
- Vermeij GJ 1971. Substratum relationship of some tropical Pacific intertidal gastropods. Mar.Biol. 10, 315-320.
- Wethey DS 1984. Spatial pattern in barnacle settlement: day to day changes during the settlement season. J.Mar.Biol.Ass.UK 64, 687-698.