

総説 環境の内湾度と海岸生物

大垣俊一

少し注意して海岸を歩けば、波静かな内湾から、沖合いからの波を直接に受ける湾口、湾外の海岸まで、波浪や底質などの無機的环境のみならず、生物相もまた顕著に移り変わって行くことは容易に気づかれる。こうした分布の違いは、海岸生態学の成立当初から研究者の関心事だった。欧米では 1930 年代にイギリスで生態学の体裁を整えた海岸研究が始まりつつあったころ、すでに開放海岸 (exposed shore) と遮蔽海岸 (sheltered shore) の水平的な生物相の違いは、垂直方向の帯状分布構造 (zonation) と並ぶ主要な研究テーマであったし、その後の海岸生態学の展開を通じて、'exposure to wave action' は、海岸におけるいろいろな生態現象を扱う際に考慮すべき重要な要因であり続けた。一方、日本では、同じく 1930 年代の末ごろ、宮地伝三郎、波部忠重らにより精力的に内湾生物群集の研究が行われ、その過程で海岸生物についてもいくらかの知見が得られた。その後も海岸生物相の湾奥－湾外系列の調査は各地で行われ、中にはパターンの記載を越えて生態現象に踏み込む研究も現れたが、日本の研究は欧米のように湾内外の差を波浪への露出度に限定せず、水質など、他の要因も含めて総合的に捉えようとしたところにその特徴があったとも言われている。

海岸生物の湾奥と湾外の差をめぐる問題とは、両環境間で「何が異なり」「なぜ異なるか」という二点に要約される。この項では、初期海岸生態学以来この問題について行われてきた研究を、日本と欧米に分けて概観し、そこで何が明らかになったかを見る。合わせて手法や業績の比較により、欧米に比した日本の研究の経過について若干の考察を行いたい。環境の内湾度と生物の関係をめぐる研究は膨大なものがあり、今回の場合はそれについての関連文献を集めて総括するというより、海岸生態学そのものを、内湾度という切り口で眺めるといふ様相を呈した。要約した文献の数は当初の予定をはるかに超えて、なおカバーしきれない報告が多くあり、重要な文献の抜け落ちは必至である。それは著者の力量不足と言うしかないが、しかしこの総括により、内湾度をめぐる様々なテーマをより詳しく調べるための、手がかりは得られるのではないかと思っている。

用語論

このテーマについては、実際の review を始める前に、用語について整理しておかねばならない。冒頭で、「波静かな内湾から、沖合いからの波を直接に受ける湾口、湾外の海岸まで」と、回りくどい表現を用いたが、もっと簡潔な表現が望ましい。著者はかつて「内湾外洋系列」という言葉を使ったことがあるが¹⁾、海岸生物に対して「外洋」の用語を用いることは好ましくないであろう。海岸生物が「外洋」

に分布するというのは、沖ノ鳥島のような外洋海面上の小島や、沖合いを流れる漂流物に付着する場合などを除けば、ありえないからである。「外洋に面する海岸」というのも、厳密に言うと実際に海岸が「面し」ているのは沿岸海域であって外洋そのものではないから、不正確な表現ということになる。「開放海岸」「遮蔽海岸」というのは正確だが、内湾とそうでないところの環境を、地形的開放度や波浪への露出度に限定するニュアンスがあり、それ以外の要因を含めて考える場合には使いにくい。従って本稿では、正確であり、かつ様々な要因を含みうる、「湾奥－湾口（湾外）分布系列（差）」という用語を採用する。一方、表題にある「内湾度」という言葉は、波浪、水質、水温、時には生物相までも含めた総合的な意味での内湾的状态の程度、ということの意味している²⁾。このような用語を用いることでどのような研究の展開がありうかという疑問はあるが、言葉の定義としては問題がないので、この語も採用した。表題で「環境の」とつけたのは、生物相を含まないことを明確にするためである。なお本文の記述では、前後関係から明らかな場合は単に「内外系列」「内外差」「内外分布」「内」「外」、また形態的に湾奥（湾外）のタイプには「内型（外型）」という用語を用いる場合もある。

「内湾度」の英訳である 'embayment degree' という言葉は、日本人研究者の論文にしか現れない³⁾。欧米研究者は、もっぱら地形的開放度と波浪への露出度の概念を背景とする用語を用いる。つまり湾外的環境は、exposed, wave-exposed, wave-beaten, wave washed, high wave-energy shore, open-coast など。湾奥的環境は、sheltered, protected, quiet water, lentic などである。exposed という用語は、かつては空気中への暴露 (exposure to air) と紛らわしいという指摘もあったが、現在では、前後関係から明らかな場合は、特に exposure to wave action などとはせず、exposed だけですませている。本文の記述では、英語論文の紹介に当たって原意を正確に伝えるため、'exposed'、'sheltered (protected)' という英語をそのまま使うこともある。

日本における研究

日本における内湾生物相の本格的な研究は、1930年代末から宮地、波部らのグループによって日本全国で精力的に行われ、ほとんどの結果は第二次大戦終了の1945年までに発表された。対象は主に潮下帯 soft bottom の動物であるが、一部潮間帯生物も調査している。例として、瀬戸内海児島湾⁴⁾、高知県浦内湾⁵⁾、和歌山県の浦神湾⁶⁾と大崎湾⁷⁾が挙げられる。宮地らの一連の研究は1944年の論文で総括された²⁾。そこでは内湾的環境の強さを表す「内湾度」という用語が提起され、その構成要素としては、水温、塩分、栄養塩類など無機的環境要因のほか、プランクトン、潮間帯生物、底生生物といった生物的要因を含むとされた。これらの要素をもとに、「総合的内湾様式を樹立すること」が目的であると結ばれている。こうした表現や、それまでの一連の報告の中で、「強（中、弱）内湾性」「内湾様式」というような言葉が用いられていることから、この時期の研究は、当面の目標として群集のタイプ分け (typology) を目指していたとみられる。しかし結局具体的な

タイプ分けのシステムを提起するには至らなかった。内湾度の研究は、その基礎に海域の生産構造があるという認識から、以後、IBP（国際生物学事業計画）プロジェクトの中での生産生態学的研究へと引き継がれてゆく。

一方、こうした流れとは別に、1950年代以降、各地で海岸生物の調査、研究が進むにつれ、生物相全体や特定分類群の、湾奥－湾外分布の記録が数多く行われるようになった。いくつかの例を示せば、函館湾⁸⁾、陸奥湾⁹⁾、松島湾¹⁰⁾、石川県¹¹⁾、大阪湾¹²⁾、田辺湾^{13,14,15)}、有明海¹⁶⁾、沖縄羽地内海¹⁷⁾などがある。この中には、帯状分布構造を扱ったものもあり、そこでは‘外’ほど全体の分布が上昇する傾向が指摘されている。南日本太平洋岸における、この点も含めた内外分布の一般的パターンも示された¹⁸⁾。

日本の研究では、波の強さのみを抽出してその強度を測定したり、生物への影響を分析した報告は多くない。数少ない例として、アメ球の摩滅度を波の作用の指標としギボシイソメ (*Lumbrineris latreilli*) の繁殖行動について調べた例がある¹⁹⁾。この種の放卵放精は、特定の水温、潮汐に同調してホンダワラ属の海藻の上で行われるが、その際、波当りの弱いところで活発だった。また、海岸に簡単な浸水計を設置して波浪強度の時間変化を調べ、アラレタマキビの行動との関係を論じた例^{20,21,22)}では、その垂直移動パターンが、開放的な地点では波の作用、遮蔽的な地点では潮汐の強い影響を受けるとされた。この他、ヤマトオサガニが、内湾的環境ではより大型で成熟するという報告もある²³⁾。個々の種の生態現象に注目して調べ、その中で‘内’と‘外’の差に言及した研究例はまだほかにもあると思われるが、今回は以上の他には見ていない。

同一分類群について、内－外分布系列を異なる地理的位置で調べて比較した例としては、サンゴと巻貝のタマキビ類の報告がある。前者は戦前の内湾度研究を受け継ぐもので、低、中、高の内湾度 (embayment degree) を、種相によって定義し、沖縄とパラオを比較した³⁾。この論文では、「内湾度」は分析的な概念ではなく、「ある地点の群集の構造と機能に影響する、すべての要因の合計」であると述べられている。タマキビ類の研究では、日本周辺各地での調査の結果^{1,24,25,26)}から、いくつかの種の内－外分布パターンに地理的变化があることが示され、これをもとに内外分布差の要因を抽出することが試みられたが^{27,28)}、試論の段階に止まっている。個々の種を対象とした研究例としては、アクキガイ科巻貝イボニシ (*Thais clavigera*) の例がある。本種は殻表の結節の現れ方に変異があり、紀州田辺湾では結節の尖ったタイプと丸みのあるタイプが見られる²⁹⁾。両者はサイズや餌選択性にも変異があり、選択性は飼育下でも変化しないこと³⁰⁾や、また酵素分析の結果からも³¹⁾、遺伝的な差があると考えられている。田辺湾では、この2型のうち、トガリ型が湾奥部で多くなるとされている³¹⁾が、その適応的意味については論じられていない。

欧米における研究

1. パターン認識とその総括

欧米においても、海岸生物の湾奥－湾外系列の研究は、まずそのパターンを記載することから始まった。世界中で多くの研究があるが、イギリス^{32,33,34)}と北欧のフィヨルド^{35,36,37)}では、特に詳しい調査が行われている。1960年代の海岸生態学のテキストでは、イギリスでの内外分布パターンについての総括が成され、約80種について、環境系列に伴う分布パターンが図示されている³⁸⁾。

この時代の、パターン認識からの議論の展開としては、2つの方向性が認められる。ひとつは内外分布差の要因論、もう一つは帯状分布構造(zonation)との関係である。前者については、まず波浪の物理的作用が指摘され、固着力の弱い海藻などが、開放海岸で生育できないことなどが例として挙げられている。また、湾奥ではしばしば水が濁って透明度が低く、海藻類の光合成が妨げられて分布制限要因となる。湾口部の生物の浮遊幼生が、水流システムの関係で湾奥に届かないとか、競争やgrazingなどの生物要因によって分布がコントロールされている可能性も、事例を挙げて推測されている³⁸⁾。これらは後に発展してくる、種間関係を重視する群集論や、supply side ecologyの萌芽とも言える。以上のほか湾奥部では湾外に比べて、夏に水温が高く冬に低くなり、このうち特に冬の低温が、南方性種の分布制限を通じて内外分布差に反映すると指摘されている³³⁾。塩分濃度も、湾奥で低下して内外分布差の一因になる可能性がある。これについては、海岸生物は干潮の降雨時に淡水にさらされるので、湾奥－湾外の差程度は分布制限要因にならないという見解もあるが^{33,38)}、北欧のフィヨルドでは夏に雪解け水が流れ込んで湾奥の塩分濃度が著しく低下し、湾口型生物の分布制限要因になっているという^{35,36)}。

もう一つの議論の展開は、内外分布系列と並び当時の海岸生態学の主要テーマであった、帯状分布構造との関係である。これは簡単にいえば、exposeされたところではshelterされたところより、各種の垂直分布が上に持ち上がってくるというものである。この現象は世界的に見ても強い一般性があり^{37,38,39,40)}、その後の研究でもくり返し確認されている^{41,42)}。

2. 波浪露出度の定量化

湾奥－湾外分布のパターン認識に始まった欧米の研究は、その要因を次第に波浪露出度に絞り込むようになる。こうした研究のために露出度を定量化することが必要となり、様々な方法が考案された(このテーマについては、本号別稿、清田雅史「Exposure to wave action・海岸における生態学的要因としての波浪の作用とその測定法について」も参照)。波力の測定については、直接に機械や道具を用いて測定する方法と、風や地形あるいはその場の生物相から間接的に推定する方法に大別される。直接的な方法としては、クギと板⁴³⁾、石膏ボール⁴⁴⁾、セメントブロック⁴⁵⁾、バネと記録用のツメ⁴⁶⁾、カップとワイヤー⁴⁷⁾などを用いた簡単なものから、電源を備えた複雑なもの^{48,49)}まで、様々なタイプがある。少し変わったところでは、実験に用いたcageの喪失率を波浪強度に読み替えた例⁵⁰⁾もある。

風と地形による間接的方法は、波力推定法としては最も歴史が古い。これは、調査地点が外海に向かって開けている角度そのもの⁵¹⁾や、その方向から風が吹いた頻度^{52,53,54)}を評価する。生物指標による方法は、イギリス⁵⁵⁾、ノルウェー⁵⁶⁾の

海岸に対して定式化された。いずれも海岸生物の種相と分布状態により、*exposure*の度合いを何段階かに分けて判定する。しかしこれについては当初から、1. 種相は地理的に変化するので、限られた地域にしか使えない、2. 生物の情報を用いて生物の状態を論ずるのは循環論法、3. 具体的に何を計っているのかわからない、などの批判があった^{38,55)}。この波浪露出度の *biological scale* は、日本の研究における「内湾度」の生物相によるタイプ分けと、共通の問題を抱えているように思われる。

以上の方法のうち、風と地形、生物指標についてはやがて用いられなくなり、機械的方法については1980年代まで模索が続けられたものの、いまだに広く用いられる標準的な方法を生み出すには至っていない。

3. 波の物理的作用と生物—機能形態

海岸生物に対する波の物理的影響を明らかにすることを目的として、機能形態学的研究が数多く行われている。北米太平洋岸の *Halichondria panicea* (ナミイソカイメン) では、強い波を受けるところの群体は、波の弱いところのものに比べて強く、硬く、岩からはがしにくい。群体は小さくまとまって密度が大きく、骨片の密度も高い⁵⁷⁾。クローンの群体を、同地点で低位と高位(波の作用は低位のほうが大きいと考えられている)に移植すると、低位では死亡率が高く、生残ったものでは群体密度が急速に増加していた。このことから、先の形態変異は遺伝的な差ではなく、環境要因によって決まるらしいことがわかる⁵⁸⁾。北米大西洋岸のソフトコーラル、*Acyonium* (ウミトサカ属) でも、波の強い地点と弱い地点で群体形が異なり、前者では大型で丸みがあり、後者では小型で指状になる。同じ地点でも高位に比べて低位では流速が小さく、コロニーサイズが大きい。こうした現象について、水流と過効率、成長といった面から適応性について議論が行われている⁵⁹⁾。水流と機能形態の研究は、笠貝についてよく調べられている。南アフリカで、11種の *Patella* 属笠貝の形、付着力、分布を調べた例⁶⁰⁾ では、*expose* された地点ないし低位のグループは、*shelter* された地点ないし高位のグループに比べ、殻が全体に細長く、移動力とその反映である粘液分泌力、腹足の柔軟性で劣っている。これは *expose* されたところでは付着力を移動力に優先させ、*shelter* されたところでは移動力を付着力に優先させた結果であると、著者らは考えている。世界中から28種の笠貝の殻を集めて形態を調べ、水流抵抗性の実験を行った研究もある⁶¹⁾。それによると *expose* されたところに分布する種は *shelter* されたところの種より水流に引かれる力が小さく、波に対する抵抗力があると推測された。これらでは殻は細長く、殻頂が前に寄るものが多いが、*shelter* されたところの種にも同様の形態の種があって、殻形と *habitat* との関係は必ずしもはっきりしない。イギリスのコンブ類の葉上に住む笠貝の1種では、水流実験や水流による引張り力の計算から、その流線型の殻が水流抵抗性に優れていると見積もられた。また、強い水流中では流軸に殻の長軸をそろえて定位し、行動的な適応も見られる⁶²⁾。一方、笠貝 *Patella vulgata* の付着力について、'外' と '内'、同一地点の高所と低所から取った個体で比較したが、水流抵抗性に差は見られなかったという報告もある⁶³⁾。300種近い

巻貝を対象に、移動方法、移動速度、足形を比較した研究もある⁶⁴⁾。様々な議論が行われているが、wave exposureに関連した部分としては、殻より少し短く、広い面積の腹足を持ち、'rhythmic pedal wave'のタイプの移動方法を取るもののみがexposeされたところに生息する。また、最適な移動方法は、低コストでの速度増加と、波に抵抗する付着力とのバランスで決まると結論されている。波そのものではなく、波によって運ばれる石が海岸生物に与える影響を、フジツボと笠貝を例として調べた研究もある⁶⁵⁾。海岸に設置したアルミニウムの網のへこみ頻度を石による打撃の指標とすると、ダメージは岩の上面やへりが多いが、こうした位置には老令のフジツボが少なく、また岩表面が露出していることが多い。可動礫の多い転石帯では、岩盤帯に比べて死亡率が高く、殻に傷を持つ笠貝が多いことが示された。様々な分類群の海岸生物のサイズを流体力学的に分析した報告⁶⁶⁾では、水流の破壊力を速度と加速度に分けて考えている。このうち速度は、生物の成長に伴う体構造の強化に比例して増加するため制限要因にならないが、加速度から生じるストレスは体サイズの増加に伴う強度増加を上回るため、加速度の分析が重要であるとする。これに基づき、様々な生物についてサイズ、構造的強さと、速度、加速度との関係を分析した結果、笠貝、ウニ、イガイ類、ヒドロサンゴについては、実際にサイズがある程度大きくなると波の打撃によって破壊される危険が大きく、一方アクキガイ類やタマキビ類、フジツボでは、その危険は小さいと算定された。従って前者では、波の作用によってサイズが制限されている可能性がある。同様に力学的検討を行った報告では⁶⁷⁾、波や水流に対処する方法として、海藻やソフトコーラルのように、柔軟性を備えて負荷力を分散させる、フジツボやハードコーラルのように、体構造の強度を増す、という二つのやり方があるとする。笠貝の殻の形については、流線型は強い水流に対して有利だが、殻高が相対的に高いか低いかわくことは、高ければ引力が揚力に勝り、低いと揚力が引力に勝るので、一概にどちらが有利とも言えないという。

4. 種内形態変異

内外差に伴う同種内の変異としては、前項で一部紹介したものを除けば、腹足類のタマキビ類とアクキガイ科に集中している。これらは形態差、適応的意味、遺伝変異などについて、海岸生物の中で最もよく調べられたグループであると言えるだろう。

タマキビ類：

ヨーロッパのスカンジナビアからスペインにかけて分布する *Littorina saxatilis* は卵胎生の種で、古くから殻形や色彩に著しい変異があることが知られ、'*Littorina saxatilis* species complex' と呼ばれていた。この変異の中に、exposure-shelterの差も含まれる。変異の反映として分類は混乱を極めているが、この問題は以下の記述にも関係してくるので、簡単に触れておく。*Littorina saxatilis* の分類は1960年代に一応の整理がなされ、*Littorina saxatilis* 1種の中に6亜種、12変種が区別された⁶⁸⁾。しかし1970年代になると、*L. saxatilis* は *L. rudis*, *L. patula*, *L. negrolineata*, *L. neglecta* の4種に分割され⁶⁹⁾、さらに *L. patula* が *L. rudis* の

exposed shore 型であるとして *L. rudis* に統合されるとともに、従来の *L. rudis* から、産卵様式の違いにより、*L. arcana* (付着卵性) が分離された⁷⁰⁾。このうち *L. rudis* は *L. saxatilis* のシノニムであるとされ、1980 年代には、この種群を *L. saxatilis*, *L. neglolineata*, *L. neglecta*, *L. arcana* の 4 種とし、*L. saxatilis* の中に exposure 型と shelter 型がある、という認識でほぼ統一された⁷¹⁾。しかしその後、この 4 種のうち *L. neglecta* と *L. saxatilis* には遺伝的な差がなく、両者は同種内の ecotype であるという主張が現れ⁷²⁾、このグループの分類をめぐる議論はまだおさまりそうもない。しかし以下に扱う「*Littorina saxatilis* の種内変異」は、1970-80 年代の情報を中心とするので、上記の経緯からして、70 年代に 4 種に整理されたうちの *L. saxatilis* ないし *L. rudis* 内部の、exposure 型と shelter 型の差と見てよいと思われる。

L. saxatilis の、内外環境差に伴う形態変異については多くの定量的な研究が行われている。要約すると、'外' では '内' に比べ、サイズが小さく、殻口は広く腹足面積は大、殻が薄く肋が発達する⁷³⁻⁷⁹⁾。中間域では中間的形態のものも現れる⁷⁶⁾。*L. saxatilis* は個体群間の遺伝変異もよく調べられており、内型と外型についても遺伝的差を伴うことが、胎殻の形態⁷⁴⁾、幼生の飼育実験⁸⁰⁾、酵素分析^{81,82)} などの情報から確認されている。ただし *L. saxatilis* は数十 m 程度の距離内でも遺伝的な差が検出されることがあり^{72,76)}、上記で「内外差」とされたものも、少数地点の調査の場合には近距離で起こりうる変化が混入している可能性がある。こうした変異の適応的意味については、水流、捕食についての実験や内外地点相互の移植などによって検討され、expose されたところでは波の物理的影響、shelter されたところではカニ等による捕食が殻の形態差に反映していると見る点で、ほぼ一致している^{73,77,80,83)}。つまり、強い水流にさらされる '外' では殻口が広く腹足面積が大きいことが、基盤への付着力を増して有利であり、サイズが小さく肋が発達することは、クレビスに入って体を固定させるのに役立つ。一方 '内' では、口が狭く、殻が厚く、かつサイズも大きいことが、カニの捕食に対抗する上で有利であるという説明である。ただし、汽水域では、カルシウム濃度の低下により、内湾であっても殻が薄くなることがある⁷⁷⁾。

L. saxatilis 以外のタマキビ類の研究としては、イギリスで褐藻 *Fucus* 上に住む *Littorina mariae* の例がある⁸⁴⁾。この種の場合は色彩変異で、expose されたところでは暗色型、shelter されたところでは明色型が多い。*Fucus* は '外' で暗色の柄部がよく発達し、'内' では明色の葉部が広くなり、*L. mariae* は '外' では柄、'内' では葉に多く付着する。本種の捕食者であるギンポを用いた室内実験では、柄上では明色型が、葉上では暗色型がよく食われることから、色彩変異は保護色としての効果をもつと推定された。このほか北米西岸の *L. planaxis* では expose されたところでサイズが小さい傾向があり、室内実験では大型は小型より水流に流されやすいことから、波当りの強さが地点間のサイズ差に反映していると推測されている⁸⁵⁾。

アクキガイ類：

アクキガイ科の巻貝類は潮間帯における重要な捕食者であるが、*Nucella* (チジ

ミボラ属、日本ではこの属のチジミボラ、エゾチジミボラが東北～北海道に分布)、*Thais* (レイシ属) について、内外差に伴う種内変異がよく調べられている。同じ種が *Nucella* とされたり *Thais* とされたりということはあるが、*Littorina saxatilis* の場合のように、対象種が何を指しているかわかりにくいというような問題は少ない。中でもイギリスの *Nucella lapillus* は、種内変異が最もよく研究されている種である。

N. lapillus は、付着卵塊から稚貝が這い出す直達発生型の種で浮遊幼生期を持たない。北ヨーロッパと北米大西洋岸北部に分布し、19 世紀末以来、顕著な殻色と殻形の変異が知られていた。このうち「内外差」については、**expose** されたところでは **shelter** されたところと比べて小型で殻が薄く、殻の巻きは少なく、殻口が広いという特徴がある⁸⁶⁾。この特徴は、先の *Littorina saxatilis* の種内変異と基本的に同じである。殻高と巻き数の差は、全体としての殻のトガリ度(殻幅/殻長)に反映するが、この指標の内外差は、多少の例外を含みつつ、*N. lapillus* の地理分布の広い範囲にわたって成立している^{87,88)}。殻の厚さは強度に反映して内型のほうが破壊に対して強く⁸⁹⁾、殻口の広さは腹足面積の増加をもたらし、外型のほうが基盤への付着力が強い^{90,91)}。内型と外型を野外でカゴに入れてカニに捕食させると、内型がより多く食われる。従って *L. saxatilis* 同様、*N. lapillus* においても、'外' では波、'内' ではカニなどによる捕食が、殻形態の選択要因になっていると推測されている⁹⁰⁾。こうした研究から踏み込んで、*N. lapillus* に対するカニ (*Carcinus maenas*) の捕食戦略を扱った報告⁹²⁾ では、異なるサイズや殻タイプに対し、餌としての価値を軟体重/handling time を指標として分析している。内型は口が狭いのでカニのはさみが入りにくく、かつ殻が厚いので捕食されにくい。捕食への抵抗性は、habitat におけるカニの多さを反映して外型>内型であり、餌としての価値はその逆となる。こうした殻形態の変化は、*N. lapillus* が、カニの存在を感知することによって引き起こされるという報告もある⁹³⁾。*N. lapillus* を捕食させたカニと、魚を与えたカニが入っている水槽の水を、それぞれ *N. lapillus* の入った水槽に流して飼育すると、コントロールに比べて殻が厚くなり、殻口に歯がよく発達するなどの適応的变化が見られた。この点からは、殻形態は環境条件によって支配される ecotype という見方が強まるが、変化の度合いは外型の方がより大きいという差があり、話はそれほど単純ではない。形質そのものではなく、形質値の分散と exposure との関係性を分析した例もある¹²⁴⁾。イギリスの *N. lapillus* の殻長/ $\sqrt[3]{}$ 殻重(殻の細長さの指標)の平均値は成長しても変わらないが、分散は減少する傾向がある。これを著者らは **stabilizing selection** (安定化淘汰?) と呼び、分散減少量が、**expose** された地点ほど大きいことを示した。内湾部が淡水の強い影響を受ける地域ではこの傾向ははっきりしないが、それはこうした所では **population** の消長が激しく、安定した傾向を実現するに至っていないからだとする¹²⁵⁾。一般的に分散が減少する原因については、**exposure** に関連する何らかの要因によるらしいと述べるに止まっている。*N. lapillus* の殻口には歯状突起の列が形成されるが、これに注目した研究もある¹²⁶⁾。室内実験で、この歯列は必ずしも性的成熟を反映せず、餌不足によって形成されることが確かめられた。2列以上の

歯列をもつ個体もあるが、これは飢えでいったん成長を停止した後、再び成長したことを示し、こうした個体の全体に対する割合は、その地点の餌条件の厳しさの指標になると考えた。この割合値は、イギリス西岸において **exposure** が大きいほど高いが、これは強い波浪によって本来の生息場所から離されたり、捕食を妨げられたりして成長が悪くなるためであろうとしている。

以上に示した内外の形態変異の遺伝的背景についても、いくつか研究例がある。移植実験によると⁹¹⁾、内→外へ移植したものは、コントロールに比べて腹足面積が広くなり、環境適応を示したが、外→内へ移植するとコントロールに比べて有意差がなく、環境適応の度合いは、内型と外型で非対象である。このことは、*N. lapillus* の殻形態の変異に、環境、遺伝の両方が関与している可能性を示す。内型と外型で染色体数が異なるという報告もあるが、地点、研究者によって結果が異なり⁹⁴⁾、まだ決着がついていないようである。以上は主として殻形態の内外差についてだが、色彩変異についても報告がある⁹⁵⁾。'外' では '内' よりも黒帯のあるタイプが多くなるというが、例外も多く、その原因や適応的意味については言及されていない。

他のアクキガイ科巻貝についても、世界各地で「内外差」の報告がある。北米西岸の *Thais (=Nucella) lamellosa* も、*Nucella lapillus* 同様、カニの多い静水域で、殻は厚く、殻口に歯が発達するという変異を示す⁹⁶⁾。室内での捕食実験では、殻の厚いタイプは薄いタイプより捕食を受けにくく⁹⁷⁾、また、*T. lamellosa* を捕食させたカニの水槽の水を流して飼育すると、コントロールに比べて殻口の歯の発達がより顕著になる⁹⁶⁾。殻厚タイプと殻薄タイプの変異の遺伝性については直接の証拠はないようだが、殻が太いか細いかという変異もあるらしく、こちらについては飼育実験の結果から、餌条件の差に基づく **ecotype** であると主張されている⁹⁸⁾。オーストラリア・ニュージーランドのアクキガイ科、*Dicathais* 属の4種とされていたものについて、殻形態に基づく多変量解析によって調べた例⁹⁹⁾ では、4種ではなく、1種の4型と結論された。4型の差をもたらす環境要因については、水温、餌、生息基盤の地質の他に、波当りの差も有意と判定された。この差の具体的内容としては、'外' では小型で巻きが少なく、ずんぐりして口が広い、'内' では大型で殻に肋が発達するという、*N. lapillus* などと同様の傾向が指摘されている。ガラパゴスなど熱帯太平洋東部には、*Purpula* 属の近縁2種とされているものが分布する¹⁰⁰⁾。このうち *P. pansa* は殻が薄く、**expose** されたところ、*P. columellaris* は殻が厚く、**shelter** されたところにいる。多変量解析と型間交尾頻度によって調べた結果、これら2種とされたものは、同種内の2型と判定された。両型を糸でつないで野外に置くと、*pansa* 型がより多く破碎、捕食されることから、形態差に対する捕食者（フグと推定されている）の関与が示唆された。ニュージーランドのアクキガイ科、*Lepsiella alboemarginata* では、**shelter** されたところでは **expose** されたところより殻が細長く、かつ厚くなる¹⁰¹⁾。室内実験では、内型は外型に比べてカニによる捕食に強いことが示され、ここでも捕食圧が殻形態に反映する可能性が指摘されている。

5. 種間差

この項では、近縁種間の内外形態差についての研究を概観する。北米太平洋岸のタマキビガイ類では、*expose* されたところに *Littorina scutulata*、*shelter* されたところに *L. sitkana* (日本産クロタマキビに、ほぼ相当) が分布するが、実験によると、*L. scutulata* の方が水流に対する抵抗性が大きく、野外での分布に対応している¹⁰²⁾。著者らはこの差を、*L. scutulata* が平滑な殻、*L. sitkana* が肋のある殻を持つことに帰している。*L. sitkana* と、種名不詳の近似種 *L. sp.* についても、*L. sitkana* が肋が発達した厚い殻を持ち *shelter* されたところに、*L. sp.* は薄く平滑な殻を持って *expose* されたところに分布する¹⁰³⁾。波当りの様々に異なる 8 地点で、密度、死亡率、成長の季節変化を調べたところ、*L. sp.* の死亡率は波の荒い冬に高く、このとき生残るのはほとんど小型個体であった。室内実験では、水流抵抗性は *L. sp.* が *L. sitkana* より大きく、カニの捕食への抵抗性は *L. sitkana* が *L. sp.* より大きい。以上を総合して、*L. sp.* は小サイズと平滑な殻によって *expose* された地点に適応し、*L. sitkana* は厚い殻によって、カニによる捕食圧の高い *shelter* された地点に適応していると説明されている。これらの種が‘外’で平滑、‘内’で肋、となることは、ヨーロッパの *L. saxatilis* の、‘外’で肋、‘内’で平滑というのと、種間、種内の差はあるにしても逆のパターンである。

カナダの太平洋岸には、*Thais* 属の 3 種、*T. canaliculata*, *T. emarginata*, *T. lamellosa* が、後の種ほど *shelter* された地点に現れる¹⁰⁴⁾。この中では、*T. lamellosa* の殻が最も重厚にできており、*T. emarginata* の個体群間でも、より *expose* されたところでは短く開いた殻、より *shelter* されたところでは背高く狭い殻形という変異がある。カニによる捕食実験では、*T. lamellosa* は *T. emarginata* より捕食に対して強い抵抗性を示したが、*T. emarginata* のタイプ間では明瞭な傾向が見られなかった。

種間の形態差とその要因に注目するだけでなく、対象種間の相互関係に言及する研究は、群集論的傾向を帯びてくる。デンマークのフィヨルド汽水域の soft bottom で、*Hydrobia* 属巻貝 4 種の分布差に注目した研究がある¹⁰⁵⁾。4 種は高塩分の湾後部から低塩分の湾奥部まで、多少の重複を含みつつ系列的に分布しているが、それぞれが野外で経験する塩分濃度は、本来の塩分耐性の幅よりも狭く、塩分のみでは分布を説明できない。野外多数地点での分布状態の分析から、4 種の分布には、各種の能動的場所選択、分散、加入、種間競争などが関与していると推定され、McArthur の ‘Island Biogeography’ の理論によく当てはまるとされた。

北米東岸、カリフォルニアでは、イガイ類の 2 種、*Mytilus edulis* と、*M. californianus* が分布し、しばしばマット状コロニーを形成する^{43,106)}。*M. edulis* は *exposed*、*sheltered* どちらにもみられ、*M. californianus* は *exposed* のみに分布する。このため強～中程度に *expose* されたところでは、しばしば分布の重複が見られる。野外実験では、*M. edulis* は移動力が大きく、泥っぽい静水域での野外実験では、*M. californianus* より上に這い出し、*M. californianus* は泥に埋もれて窒息死する。一方、‘外’では波と水流によって泥の沈積は起こらず、成長率の大きい *M. californianus* が *M. edulis* の幼貝を押しつぶして優勢となる。また *M.*

californianus は基盤への付着力が *M. edulis* より強く、こうしたことが相まって、2種の内外分布パターンが成立しているという。

6. 個体群

単に形態だけでなく、成長、死亡、繁殖など、個体群生態的性質の内外差を扱った報告も、ヨーロッパの *Littorina saxatilis* についてのものが多い。本種では、すでに述べた殻特徴を持つ外型は小さい幼貝を多く放出し、内型は大きい幼貝を少なく放出する¹⁰⁷⁾。成熟サイズは外型のほうが小さい。これについては従来同様、'外'では波の影響を避けて crevice に入る結果小型が有利であり、'内'ではカニの捕食圧に対抗する意味で大型が有利と推測されている。exposed, sheltered とその中間の地点で個体群特性を比較した研究では、'外'では成長が遅く、同サイズでの産仔数は多い¹⁰⁸⁾。一方、岩表面の crevice の、habitat としての重要性に着目して内外の個体群を比較した研究もある¹⁰⁹⁾。本種のサイズ上限は、expose されたところでは crevice の幅と正相関し、このことは人工的に crevice を作る実験においても確かめられた。こうした場所では、摂餌活動後に戻るべき crevice を見つけられないことが死亡要因になっていると考えられた。shelter された転石地や塩性湿地では crevice はサイズを制限しておらず、サイズの決定要因としては、転石による破碎、捕食、成長と recruit のパターンなどが重要であるとした。expose されたところの crevice 内と、より shelter されたところの転石の個体群とを比較した研究でも、crevice 型（外型に相当）は、転石型（内型に相当）より小型で、小さいサイズで成熟し、産仔数が多いことが確かめられた¹¹⁰⁾。この説明として、従来 '外'では crevice に入るために小型が有利とされてきたが、そうではなく、外では強い波に対抗するためには大きな殻口と広い腹足が、乾燥に耐えるためには小さい殻口が有利という矛盾があり、その結果死亡率が高くなって小型が多くなると述べている。この他、exposed, sheltered, その中間の3地点で、*L. rudis* (= *saxatilis*)、*L. nigrolineata*、*L. neritoides* 3種のサイズ、密度、死亡率、寿命、繁殖などを調べ、種間、地点間で比較した研究¹¹¹⁾もあるが、特に exposure-shelter の環境差に関連して明確な議論はなされていない。

Nucella lapillus についても、exposed, sheltered、その中間の3地点で、個体群特性を比較した研究がある¹¹²⁾。'外'では成長が遅くかつ小型で成長が止まり、'内'よりサイズが小さい。成熟令に内外の差はないが、'外'ではより小型で成熟する。死亡率は同サイズクラスにおいて '外'のほうが高い。産卵数や這い出す仔貝のサイズから見積もると、外型は内型より繁殖努力が大きく、これで波浪による高い死亡率をバランスして個体群を維持していると推定された。

貝以外の海岸生物では、イギリスでフナムシの1種 *Ligia oceanica* の、expose されたところと shelter されたところの個体群を比較した例がある¹¹³⁾。'外'では '内'に比べて死亡率が高く寿命が短く、産卵数は多くて繁殖へのエネルギー配分が大きい。議論の中心は r-k 淘汰や生活史戦略で、'外'の個体群は r 選択的な特徴を示すと評価されている。北米太平洋岸のヒトデの1種 *Leptasterias hexactis* は、稚ヒトデを保育するために腕を使うが、expose されたところでは体位保持の

ために腕を使わざるを得ず、保育できる稚仔の数が減少する。このため shelter されたところの個体の方が産卵数が多く、かつ産卵のために多くのエネルギーを使っているという¹¹⁴⁾。

7. 群集

1960年代以降、競争や捕食などの種間関係を重視する海岸群集研究が盛んに行われるようになったが、その中でも、wave exposure は、しばしば群集構造に影響を与える要因として注目された。北米東北岸の *Thais lapillus* (ヨーロッパの *Nucella lapillus* と同種だが、北米の群集研究では *Thais* の属名を用いる) では、expose されたところでは波浪の作用による死亡率が高く、*Thais* の捕食活動は、身を潜めることのできる crevice 周辺に限られ、全体的に見てその捕食活動が群集構造を支配する要因になっていない。一方 protect されたところでは乾燥が潜在的に大きな死亡要因だが、調査地点では海藻の被覆によって *Thais* は乾燥死から免れ、その捕食が群集構造に強く影響する。つまり、波の作用は *Thais* の捕食活動を介して、間接的に群集構造をコントロールしていると考えられる¹¹⁵⁾。一方 *Thais* の殻形タイプは捕食率に影響を与え、外型のほうが内型より餌消費率が高い¹¹⁶⁾。北米東北岸の New England では、潮間帯下部に、exposed で *Mytilus*、protected で海藻の *Chondrus* が優占する。'内' ではヒトデ (*Asterias* spp.) と *Thais* が *Mytilus* を捕食することにより、*Mytilus* による *Chondrus* の駆逐を妨げ、結果として *Chondrus* が優占する。'外' では波浪の作用により、これら捕食者が *Mytilus* をコントロールできず、*Mytilus* の優占が維持される¹¹⁷⁾。expose された場所で、波と水流によって運ばれる材木の影響に注目した有名な研究もある¹¹⁸⁾。北米太平洋岸の、*Mytilus* を優占種とする海岸では、流木の打撃によってイガイ床にパッチ状の裸地が出現し、波の作用がそれを広げる。それが *Mytilus* による場所占有を妨げ、全体として様々な種が生息できるようになるという。

以上に紹介した以外にも、群集研究の中で波浪の作用に着目した例はあるが、こうした研究の特徴は、従来のように波の作用を直接に海岸生物の密度や形態に影響する要因と捉えるよりも、生物種間の関係に作用する形で、間接的に群集構造に影響すると考えるところにある。その際しばしば、波の作用は群集の平衡を乱す 'disturbance' (攪乱) と位置づけられた。具体的内容としては、波による引きはがし、流失作用のほか、波力による石の転覆や、波に運ばれた物体 (石、流木など) による打撃が考えられている¹¹⁹⁾。1980年代には、それまで行われたこの分野の膨大な研究成果を総括する形で群集論が提示されるようになった。その中の一つ、Menge-Sutherland モデルと呼ばれるもの¹²⁰⁾によれば、各種の recruitment が順調に行われている条件のもとで、環境ストレスが大きいとき、群集構造は単純でそのあり方は主に disturbance により決定される、ストレスが小さいと構造は複雑化し、その決定要因として predation が支配的になる。中間的環境では同位種間の competition が重要になるというものである。これは生物群集一般を念頭に置いているが、海岸での水平方向の wave exposure の変化は、垂直方向の乾燥と並んで、環境ストレスと disturbance を構成する要素と位置づけられる。この、ストレ

ス小で predation、ストレス大で disturbance という捉え方は、先に見た *Littorina* や *Nucella* の種内形態変異の決定要因 —外で波、内で捕食— という図式とも整合しており、海岸研究者にとっては受け入れやすい考え方だったと言えよう。

以上とはやや色合いの異なる群集研究として、1960年代に盛んに行われた内外群集のパターン比較をより定量的に追及した例もある⁴²⁾。北米カリフォルニアの expose された岩礁と、shelter された転石地で、コドラートサンプリングにより生物相を比較したところ、内では海藻、外ではフジツボや貝類などの無脊椎動物が優占し、全体の種数は '内' のほうが多いものの、各種の個体数を加味した種多様度は '外' のほうが大きい。また、海藻類の生産効率は '内' のほうが '外' より高いという結果が得られた。南アフリカの喜望峰周辺では、異なる波浪強度、水温条件、地質の環境が近接して存在しており、この一帯で、海岸生物相に及ぼすそれら 3 要因の影響を分析した例もある¹²¹⁾。それによれば、wave exposure は、各地点の優占種の biomass に、水温は種組成に影響するが、地質（火成岩と堆積岩の差）は、基盤の不安定性を通じて限定的に作用するに止まるという。この研究は、さらに exposed、sheltered での生物相の相違を、生産生態学的に分析する方向に発展した¹²²⁾。内外間で、ろ過食者、肉食者、雑食者、藻食者など、摂餌方法の違いによって種組成を比較すると、'外' では前3者が内より有意に多く、ろ過食者の生体量の相違により、異なる生産構造になっている。その説明として、'外' では強い水流に支えられてろ過食者が多くなり、それが捕食者の増加をもたらして全生体量が増す一方、'内' では藻類が多く、生産を光合成に依存し、それを摂食する藻食者が増える、というパターンが考えられている。海岸群集研究の中心地の一つ、北米西北岸でも、'内' と '外' の生産構造を比較した例がある¹²³⁾。波当りの異なるいくつかの地点で、主要種の生産量を見積もったところ、expose された場所のほうが一次生産が高かった。その原因として著者らは、波の作用によって藻類が栄養塩や光を取り入れやすくなり、かつ藻食者の活動が妨げられる点を指摘している。

欧米と日本

このグローバル化が進む世の中で、研究における「欧米と日本」とか、「日本と世界」という視点にどれほど意味があるかということは、論じておいてもよいテーマだろう。日本で行われた研究も世界の流れの一部と位置づけ、その中で何らかの段階や単元に含めて論じるという総括の仕方もありうる。しかし今回筆者は、二つの理由から日本と欧米を分けて紹介するというスタイルを取った。第一は、研究の発展過程や内容、視点が、特に初期において両者でかなり異なっているということである。当然、なぜそのような差が生じたのか、研究スタイルの当否まで含めた分析がありうる。第二は、筆者自身の研究観として、異なる文化や風土を持つ各地域には、それぞれある程度、独自の色合いを持った研究が育つことが望ましいという、多様性への志向がある。むしろ大きな意味ではそれらは自然科学の枠組みの中に収まらねばならないが、その範囲内において目的や方法に多少の違いのあることは、全体的な学問の発展に寄与すると考える。

環境の内湾度と海岸生物の生態をめぐる研究は、日本でも欧米でもほぼ同時期、1930年代に開始された。両者ともに、まず環境の内-外系列に伴うパターン記載というところから始まったが、すでに見たように、その後の展開は異なっている。その相違について筆者はかつて、「欧米の研究は、要因を **wave exposure** に絞った分析的なものであり、日本の研究はその他の要因も含めた総合的なものである」という評価を聞いたことがある。そこには、日本のスタイルは欧米流ほど単純ではないのだ、といういささかの自負も感じられた。ある日本の研究者は、その内湾研究の論文の中で、'内湾度 (**embayment degree**)' は「分析的概念ではなく、群集の構造と機能に影響するすべての要因の合計」であるとし、こうした見方が有効であると強調している³⁾。日本の研究が総合的であったことは研究史的に見てもある程度当たっているが、そうなった背景は、日本におけるこの分野の研究に先鞭をつけた、宮地、波部らの研究スタイルということがあったであろう。宮地らの研究は、湖沼のベントスやプランクトンから始まり、1930年代末に内湾域へと移行した。従って調査の中心は潮下帯ベントスやプランクトン、及びそれらに影響する底質や水質の様々な指標ということにあった。海岸生物の情報はこれらに付随して得られたのであり、従って、海岸生物に強い影響を与える波浪強度というものを、他に抜き出して取り上げるという視点はなかったと言える。生物情報の面では、当時「強、中、弱内湾性」のタイプ分けという方向に進みつつあり、分析しないという意味で「総合的」というのは当たっているが、しっかりした理論的背景があったとは言えない。こうした議論の最大の弱点である「循環論法」「地理的変異」についても、突っ込んだ検討が行われた形跡はなく、「生物現象によって生物現象を説明する」たぐいの議論が無批判に行われていた。1950年代に、宮地らは日本全国から得られたデータをもとに、局所的な内外系列を、日本海側と太平洋側と比較し、また、大陸沿岸性種と黒潮系種の湾内配置など、生物地理学的視点から分析した¹²⁷⁾。そこにはいくつかの興味深いアイデアが見られるが、結局は仮説を述べるにとどまり、それらを具体的に発展させるための方針の提示やその実践が伴わなかった。以降の研究は、湾内-外系列の研究にまともに取り組んだというよりも、他のテーマの研究の中で、付随的にこの面での情報も得られたというに近い。

一方、欧米においても、1930年代以降のパターン認識段階の後、日本の内湾度の概念に比すべきタイプ分け、「**wave exposure** の **biological scale**」のシステムが提示された。しかし日本とは異なり、循環論法や地理変異の問題など、この種の論法がかかえる問題点が批判的に検討され、結局は先細りになった。以後欧米における研究は、波浪の物理的衝撃を測定する機器類を工夫しつつ、**wave exposure** と海岸生物の関係についての分析的研究へと進んだ。そこでは機能形態、種内、種間の形態変異とその要因、個体群生態の研究が行われ、摂餌戦略論や、**wave exposure** を **disturbance** の一つと位置づける、種間関係群集論の視点も現れた。確かにその過程で、水温や塩分濃度など、内湾度にかかわる他の要因については軽視された感があるが、**wave exposure** に絞り込んで行われた研究の成果は、その欠損を補って余りあったといえる。

こうして見てくると、この方面における日本と欧米の違いとは、「日本が総合的、

欧米が分析的」といった対比的な関係であるというよりも、単に、日本の研究が記載とアイデアの提示に止まり、情報量としても貧弱であったというにすぎないように思われる。全体としてのデータ量に差があることは研究者人口に差のあることからやむをえないとしても、研究の質に関しては、「総合的」の美名に踊らされることなく、より深く掘り下げた、発展的なものが出てきてもよかっただろう、と、これはこの分野の研究に多少手を染めた私自身の反省でもある。

今回の review で紹介した文献は、ほぼ 1990 年代前半のものまでに限られる。これは筆者の文献のフォロー不足かもしれないが、最近の海岸生態学のテキストを見ても、この方面での目立った業績は紹介されていないところを見ると、原因はそれだけではなさそうである。大体このテーマは、行くべきところまで行ったのかもしれない。また、1990 年代以降、海岸生態学は全体的に衰退期に入り、新しい理論や斬新な考えが出にくくなっていると私は見ているが、その影響もありそうである。しかし日本の場合、立ち遅れたということが、かえってメリットになる。ヨーロッパの *Littorina saxatilis* や *Nucella lapillus* でやるべきことはもうあまりないかもしれないが、日本の種のことはまだほとんどわかっていない。一例をあげると、田辺湾のタマキビ (*Littorina brevicula*) では、湾口と湾奥でサイズに差があり、殻厚や季節移動のパターンも違うようである。カニ類の捕食については、まだ誰も調べたことがないのでわからない。幼生は planktonic なので、遺伝的な差は出にくいかもしれないが、内外を比較したこの種の個体群動態の研究は、有力なテーマである。こんな例が、あちこちにあるのではないだろうか。こうした研究をする場合には、先行する欧米の手法を参考にすることができる。こうすればこんなことがわかるとか、この方法はあまりよくないとか、選択できるのは後行する者の利点である。そこにオリジナルな工夫を加えることもできるだろうし、新たな分野の発展もありうるかもしれない。環境が違い生物相が異なる以上、欧米と全く同じ結果ばかり出てくるといえることはありえない。内外系列の研究はもう終わっているとか、個体群などもう古い、というような、'trend followers' からの批判は、気にする必要はないだろう。自分がおもしろいと思ったら、やればよいのである。

引用文献

- 1) 大垣俊一 1983. 北海道におけるタマキビガイ科の分布—特に厚岸湾における分布の内湾外洋系列について. 南紀生物 25: 173-180.
- 2) 宮地伝三郎・増井哲夫・波部忠重 1944. 内湾度と内湾の生物群衆型に就いて. 京大生理生態 3: 1-20.
- 3) Horikoshi M 1988. So-called “embayment degree” in the coastal regional ecosystem in Ryukyu and Palau Galaxea 7: 197-210.
- 4) 白井邦彦・山根謹爾 1944. 強内湾性の動物群集—児島湾について. 日本海洋学会誌 4: 7-14.
- 5) 宮地伝三郎・波部忠重・今泉正・天野宏・山根謹爾. 1944. 浦内湾における内湾度と潮間帯並びに底生群集との関係. 日本海洋学会誌 3: 207-216.

- 6) 波部忠重. 1944. 浦神湾の底生動物群集並びに潮間帯のタマキビ相について. 日本海洋学会誌 4: 1-6.
- 7) 波部忠重・山根謹爾・加藤鈺郎・山路勇 1945. 大崎湾の底生群集. 京大生理生態. 21: 1-9.
- 8) Atobe S, Saito Y 1974. Phytosociological study of the intertidal marine algae III. Effect of wave action on algal zonation. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 24: 133-138.
- 9) 鳥海衷 1973. 陸奥湾沿岸の生物調査. 青森県.
- 10) Hoshiai T 1961. Synecological study on intertidal communities IV. An ecological investigation on the zonation in Matsushima Bay concerning the so-called covering phenomenon. Bull. Mar. Biol. St. Asamushi 10: 203-211.
- 11) 矢島孝昭 1978. 日本海の潮間帯生物群集に関する基礎的研究 I. 石川県における帯状分布の概況. 金沢大学日本海域研究所報告 10: 1-27.
- 12) 布村昇・宇坪直子・中嶋康裕・福井康雄・井上淑美 1975. 1974年度における大阪湾沿岸岩礁海岸動物相. 自然史研究 1: 81-94.
- 13) Habe T 1958. A study on the productivity of the Tanabe Bay (Part I) VI. Zonal arrangement of intertidal benthic animals in the Tanabe Bay. Rec. Oceanogr. Works Jap. Spec. No. 2: 43-49.
- 14) Utinomi H 1958. A study on the productivity of the Tanabe Bay VII. Horizontal distribution of intertidal communities on rocky shores around the Tanabe Bay (preliminary report). Rec. Oceanogr. Works Jap. Spec. No. 2: 43-49.
- 15) 福井康雄・和田恵次. 1983. 田辺湾南岸の異尾類・短尾類とその分布. 南紀生物. 25: 159-167.
- 16) Tamaki A, Itoh J, Kubo K 1999. Distributions of three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callinassidae) in intertidal habitats along an estuary to open-sea gradient in western Kyushu, Japan. Crustacean Res. 28: 27-51.
- 17) 西平守孝・小菅丈治・黒住耐二. 沖縄北部地域の潮間帯の変革とアマガイ類、タマキビ類およびウミナナ類に及ぼす影響について. In 昭和62年度沖縄北部地域調査報告書. 環境庁自然保護局.
- 18) 時岡隆・原田英司・西村三郎. 1972. 海の生態学. 築地書館.
- 19) Nishihira M, Tsuchiya M, Sato M 1980. Biological aspect of the breeding of the polychaete, *Lumbrineris latreilli* (Audouin et Milne-Edwards) at Asamushi, northern Japan. Bull. Biol. St. Asamushi, Tohoku Univ. 16: 201-212.
- 20) Ohgaki S 1985. Field observations on the rhythmic up-and-down movement of *Nodilittorina exigua* (Gastropoda: Littorinidae). J. Ethol. 3: 49-58.
- 21) Ohgaki, S. 1988. Vertical migration and spawning in *Nodilittorina exigua* (Gastropoda: Littorinidae). J. Ethol. 6: 33-38.

- 22) Ohgaki S 1989. Vertical movement of the littoral fringe periwinkle, *Nodilittorina exigua* in relation to wave height. Mar. Biol. 100: 443-448.
- 23) Wada K 1991. Biogeographical patterns in waving display, and body size and proportions of *Macrophthalmus japonicus* species complex (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). Zool. Sci. 8: 135-146.
- 24) 大垣俊一 1983. 小笠原諸島父島二見湾におけるタマキビガイ科の分布. 南紀生物 25: 59-62.
- 25) Ohgaki S 1985. Distribution of the family Littorinidae (Gastropoda) on Hong Kong rocky shores. Proceedings of the Second International Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong, 1983.
- 26) 大垣俊一 1998. 石垣島川平湾におけるタマキビガイ科の分布. 南紀生物 40: 157-161.
- 27) 大垣俊一 1981. 小笠原のタマキビたち その2. いそこじき 43: 1-5.
- 28) 大垣俊一 1981. タマキビと内湾. いそこじき 45: 1-9.
- 29) Abe N 1985. Two forms of *Thais clavigera* (Küster, 1858). Venus 44: 15-26.
- 30) Abe N 1994. Growth and prey preference of the two forms in *Thais clavigera* (Küster) under rearing. Venus 53: 113-118.
- 31) Hayashi T 1999. Genetic differentiation between the two forms of *Thais clavigera* (Küster, 1858) (Mollusca, Gastropoda) in Tanabe Bay, central Japan. Zool. Sci. 16: 81-86.
- 32) Lewis J R 1953. The ecology of rocky shores around Anglesey. Proc. Zool. Soc. Lond. 123: 481-549.
- 33) Crisp D J, Southward A J 1958 The distribution of intertidal organisms along the coast of the English Channel. J. mar. biol. Ass. UK 37: 157-208.
- 34) Ebling F J, Sleight M A, Sloane J F, Kitching J A 1960. The ecology of Lough Ine VII. Distribution of some common plants and animals of the littoral and shallow subtidal regions. J. Ecol. 48: 29-53.
- 35) Jorde I, Klavestad N 1963. The natural history of the Hardangerfjord 4. The benthic algal vegetation. Sarsia 9: 1-99
- 36) Brattegard T 1966. The natural history of the Hardangerfjord 7. Horizontal distribution of the fauna of rocky shores. Sarsia 22: 1-54.
- 37) Lewis J R 1964. The ecology of rocky shores. English University Press.
- 38) Gurjanova E F 1968. The influence of water movements upon the species composition and distribution of the marine fauna and flora throughout the Arctic and north Pacific intertidal zones. Sarsia 34: 83-94.
- 39) Lewis J R 1961. The littoral zone on rocky shores – A biological or physical entity? Oikos 12: 280-301.
- 40) Lewis J R 1968. Water movements and their role in rocky shore ecology. Sarsia 34: 13-36.
- 41) Jones W E, Demetropoulos A 1968. Exposure to wave action: measurements

- of an important ecological parameter on rocky shores on Anglesey. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 2: 46-63.
- 42) Seapy R R, Litter M M 1979. The distribution, abundance, community structure and primary productivity of macroorganisms from two central California rocky intertidal habitats. *Pacific Sci.* 32: 293-314.
 - 43) Harger J R E 1970. The effect of wave impact on some aspects of the biology of sea mussels. *Veliger* 12: 401-414.
 - 44) Muus B J 1968. A field method for measuring "exposure" by means of plaster balls. A preliminary account. *Sarsia* 34: 61-68.
 - 45) Craik G J S 1980. Simple method for measuring the relative scouring of intertidal areas. *Mar. Biol.* 59: 257-260.
 - 46) Denny M W 1983. A simple device for recording the maximum force exerted on intertidal organisms. *Limn. Oceanogr.* 28: 1269-1274.
 - 47) Palumbi S R 1984. Measuring intertidal wave forces. *J. exp.mar. Biol. Ecol.* 81: 171-179.
 - 48) Field J G 1968. The 'turbulometer'—An apparatus for measuring relative exposure to wave action on shores. *Zool. Afr.* 3: 115-118.
 - 49) Denny M W 1982. Forces on intertidal organisms due to breaking ocean waves: design and application of a telemetry system. *Limn. Oceanogr.* 27: 178-183.
 - 50) Menge B A 1978. Predation intensity in a rocky intertidal community. Relation between predator foraging activity and environmental harshness. *Oecologia* 34: 1-16.
 - 51) Russel G 1977. Vegetation on rocky shores at some north Irish sea sites. *J. Ecol.* 65: 485-495.
 - 52) Moore H B 1935. The biology of *Balanus balanoides*. IV. Relation to environmental factors. *J. mar. boil. Ass. UK* 20: 279-307.
 - 53) Southward A J 1953. The ecology of some rocky shores in the south of the Isle of Man. *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.* 59: 1-71.
 - 54) Southward A J, Orton F R S 1954. The effects of wave-action on the distribution and numbers of the commoner plants and animals living on the Plymouth breakwater. *J. mar. boil. Ass. UK* 33: 1-19.
 - 55) Ballantine W J 1961. A biologically-defined exposure scale for the comparative description of rocky shores. *Field Stud.* 1: 1-19.
 - 56) Dalby D H, Cowell E B, Syratt W J, Crothers J H 1978. An exposure scale for marine shores in western Norway. *J. mar. boil. Ass. UK* 58: 975-996.
 - 57) Palumbi S R 1986. How body plans limit acclimation: responses of a demosponge to wave force. *Ecology* 67: 208-214.
 - 58) Palumbi S R 1984. Tactics of acclimation: Morphological changes of sponges in an unpredictable environment. *Science* 225: 1478-1480.

- 59) Sebens K P 1984. Water flow and coral colony size: interhabitat comparisons of the octocoral *Alcyonium siderium*. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 81: 5473-5477.
- 60) Branch G M, Marsh A C 1978. Tenacity and shell shape in six *Patella* species: adaptive features. J. exp. mar. Biol. Ecol. 34: 111-130.
- 61) Dudley R 1985. Fluid-dynamic drag of limpet shells. Veliger 28: 6-13.
- 62) Warburton K 1976. Shell form, behavior, and tolerance to water movement in the limpet *Patina pellucida* (L.) (Gastropoda: Prosobranchia). J. exp. mar. Biol. Ecol. 23: 307-325.
- 63) Grenon J F, Walker G 1981. The tenacity of the limpet, *Patella vulgata* L.: An experimental approach. J. exp. mar. Biol. Ecol. 54: 277-308.
- 64) Miller S L 1974. Adaptive design of locomotion and foot form in prosobranch gastropods. J. exp. mar. Biol. Ecol. 14: 99-156.
- 65) Shanks A L, Wright W G 1986. Adding teeth to wave action: the destructive effects of wave-borne rocks on intertidal organisms. Oecologia 69: 420-428.
- 66) Denny M W, Daniel T L, Koehl M A R 1985. Mechanical limits to size in wave-swept organisms. Ecol. Monogr. 55: 69-102.
- 67) Denny M W 1987. Life in the maelstrom: the biomechanics of wave-swept rocky shores. Trends Ecol. Evol. 2: 61-66.
- 68) James B L 1968. The characters and distribution of the subspecies and varieties of *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) in Britain. Cah. Biol. Mar. T9: 143-165.
- 69) Heller J 1975. The taxonomy of some British *Littorina* species, with notes on their reproduction (Mollusca: Prosobranchia). Zool. J. Linn. Soc. 56: 131-151.
- 70) Hannaford-Ellis C J 1983. Patterns of reproduction in four *Littorina* species. J. moll. Stud. 49: 98-106.
- 71) Knight A J, Hughes R N, Ward R D 1987. A striking example of the founder effect in the mollusc *Littorina saxatilis*. Biol. J. Linn. Soc. 32: 417-426.
- 72) Johanesson K, Johanesson B, Roran-Alvarez E 1993. Morphological differentiation and genetic cohesiveness over a microenvironmental gradient in the marine snail *Littorina saxatilis*. Evolution 47: 1770-1787.
- 73) Heller J 1976. The effects of exposure and predation on the shell of two British winkles. J. Zool. Lond. 179: 201-213.
- 74) Smith J E 1981. The natural history and taxonomy of shell variation in the periwinkles *Littorina saxatilis* and *Littorina rudis*. J. mar. biol. Ass. UK 61: 215-241.
- 75) Janson K 1982. Phenotypic differentiation in *Littorina saxatilis* Olivi (Mollusca, Prosobranchia) in a small area on the Swedish west coast. J. moll. St. 48: 167-173.

- 76) Janson K, Sunberg P 1983. Multivariate morphometric analysis of two varieties of *Littorina saxatilis* from the Swedish west coast. Mar. Biol. 49:53.
- 77) Brandwood A 1985. The effects of environment upon shell construction and strength in the rough winkle *Littorina rudis* Maton (Mollusca: Gastropoda). J. Zool. Lond. 206: 551-565.
- 78) Grahame J, Mill P J 1986. Relative size of the foot of two species of *Littorina* on a rocky shore in Wales. J. Zool. Lond. 208: 229-236.
- 79) Sunberg P 1988. Microgeographic variation in shell characters of *Littorina saxatilis* Olivi—a question mainly of size? Biol. J. Linn. Soc. 35:169-184.
- 80) Janson K 1982. Genetic and environmental effects on the growth rate of *Littorina saxatilis*. Mar. Biol. 69: 73-78.
- 81) Snyder T P, Gooch J L 1973. Genetic differentiation in *Littorina saxatilis* (Gastropoda). Mar. Biol. 22: 177-182.
- 82) Janson K, Ward R D 1984. Microgeographic variation in allozyme and shell characters in *Littorina saxatilis* Olivi (Prosobranchia: Littorinidae). Biol. J. Linn. Soc. 22: 289-397.
- 83) Johansson B 1986. Shell morphology of *Littorina saxatilis* Olivi: the relative importance of physical factors and predation. J. exp. mar. Biol. Ecol. 102: 183-195.
- 84) Reimchen T E 1979. Substratum heterogeneity, crypsis, and colour polymorphism in an intertidal snail (*Littorina mariae*). Can. J. Zool. 57: 1070-1085.
- 85) North W J 1954. Size distribution, erosive activities, and gross metabolic efficiency of the marine intertidal snails, *Littorina planaxis* and *L. scutulata*. Biol. Bull. 106: 185-197.
- 86) Moore H B 1936. The biology of *Purpula lappilus*. I. Shell variation in relation to environment. J. mar. biol. Ass. UK 21: 61-89.
- 87) Crothers J H 1977. On variation in *Nucella lapillus* (L.): shell shape in populations towards the southern limit of its European range. J. moll. Stud. 43: 181-188
- 88) Crothers J H 1983. Variation in dog-whelk shells in relation to wave action and crab predation. Biol. J. Linn. Soc. 20: 85-102.
- 89) Curry J D, Hughes R N 1982. Strength of the dogwhelk *Nucella lapillus* and the winkle *Littorina littorea* from different habitats. J. Anim. Ecol. 51: 47-56.
- 90) Kitching J A, Muntz L, Ebling F J 1966. The ecology of Lough Ine XI. The ecological significance of shell and body forms in *Nucella*. J. Anim. Ecol. 35: 113-126.
- 91) Etter R J 1988. Asymmetrical developmental plasticity in an intertidal

- snail. *Evolution* 42: 322-334.
- 92) Hughes R N, Elner R W 1979. Tactics of a predator, *Carcinus maenas* and morphological responses of the prey, *Nucella lapillus*. *J. Anim. Ecol.* 48: 65-78.
- 93) Palmer A R 1990. Effect of crab effluent and scent of damaged conspecifics on feeding, growth, and shell morphology of the Atlantic dogwhelk *Nucella lapillus* (L.). *Hydrobiologia* 193: 155-182.
- 94) Fretter V, Grahame A. 1994. British Prosobranch Molluscs. The Ray Society.
- 95) Berry R J, Crothers J H 1974. Visible variation in the dog-whelk, *Nucella lapillus*. *J. Zool. Lond.* 174: 123-148.
- 96) Appleton R D, Palmer A R 1988. Water-borne stimuli released by predatory crabs and damaged prey induce more predator-resistant shells in a marine gastropod. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 85: 4387-4391.
- 97) Palmer A R 1985. Adaptive value of shell variation in *Thais lamellose*: effect of thick shells on vulnerability to and preference by crabs. *Veliger* 27: 349-356.
- 98) Spight T M 1973. Ontogeny, environment, and shape of a marine snail *Thais lamellose* Gmelin. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 13: 215-228.
- 99) Philipps B F, Cambell N A, Wilson B R 1973. Multivariate study of geographic variation in the whelk *Dicathais*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 11: 27-69.
- 100) Wellington G M, Kuris A M 1983. Growth and shell variation in the tropical eastern Pacific intertidal gastropod genus *Purpura*: Ecological and evolutionary implications. *Biol. Bull.* 164: 518-535.
- 101) Kitching J A, Lockwood J 1974. Observations on shell form and its ecological significance in Thaisid gastropods of the genus *Lepsiella* in New Zealand. *Mar. Biol.* 28: 131-144.
- 102) Behrens S 1972. The role of wave impact and desiccation on the distribution of *Littorina sitkana* Philippi 1845. *Veliger* 15: 129-132.
- 103) Boulding E G, Van Alstyne K L 1993. Mechanisms of differential survival and growth of two species of *Littorina* on wave-exposed and on protected shore. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 169: 139-166.
- 104) Kitching J A 1977. Shell form and niche occupation in *Nucella lapillus* (L.) (Gastropoda). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 26: 275-287.
- 105) Fenchel T 1975. Factors determining the distribution patterns of mud snails (Hydrobiidae). *Oecologia* 20: 1-17.
- 106) Harger J R E 1970. Comparisons among growth characteristics of two species of sea mussel, *Mytilus edulis* and *Mytilus californianus*. *Veliger* 13: 44-56.

- 107) Faller-Feisch R J 1976. Reproductive strategies of the winkle *Littorina rudis* in relation to population dynamics and size structure. *In* Biology of Benthic Organisms (11 th European Symposium on Marine Biology).
- 108) Roberts D J, Huges R N 1980. Growth and reproductive rates of *Littorina rudis* from three contrasted shores in North Wales UK. *Mar. Biol.* 58: 47-54.
- 109) Raffaeri D G, Huges R N 1978. The effects of crevice size and availability on populations of *Littorina rudis* and *Littorina neritoides*. *J. Anim. Ecol.* 47: 71-83.
- 110) Atkinson W D, Newbury S F 1984. The adaptations of the rough winkle, *Littorina rudis*, to desiccation and to dislodgement by wind and waves. *J. Anim. Ecol.* 53: 93-105.
- 111) Huges R N, Roberts D J 1981. Comparative demography of *Littorina rudis*, *L. nigrolineata* and *L. neritoides* on three contrasted shores in North Wales. *J. Anim. Ecol.* 50: 251-268.
- 112) Etter R J 1989. Life history variation in the intertidal snail *Nucella lapillus* across a wave-exposure gradient. *Ecology* 70: 1857-1876.
- 113) Willows R I 1987. Population dynamics and life history of two contrasting population of *Ligia oceanica* (Crustacea: Oniscidea) in the rocky supralittoral. *J. Anim. Ecol.* 56: 315-330.
- 114) Menge B A 1974. Effect of wave action and competition on brooding and reproductive effort in the seastar, *Leptasterias hexactis*. *Ecology* 55: 84-93.
- 115) Menge B A 1978. Predation intensity in a rocky intertidal community. Relation between predator foraging activity and environmental harshness *Oecologia* 34: 1-16.
- 116) Menge B A 1978 Predation intensity in a rocky intertidal community. Effect of an algal canopy, wave action and desiccation on predator feeding rates. *Oecologia* 34: 17-35.
- 117) Lubchenco J, Menge B A 1978. Community development and persistence in a low rocky intertidal zone. *Ecol. Monogr.* 59: 67-94.
- 118) Dayton P K 1971. Competition, disturbance, and community organization : the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 41: 351-389.
- 119) Sousa W P 1985. Disturbance and patch dynamics on rocky intertidal shores. *In* The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics (Picket S T A, White P S eds.). Academic Press.
- 120) Menge B A, Sutherland J P 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am. Nat.*: 730-757.
- 121) McQuaid C D, Branch G M 1984. Influence of sea temperature, substratum and wave exposure on rocky intertidal communities: an analysis of faunal

- and floral biomass. Mar. Ecol. Progr. Ser. 19: 145-151.
- 122) McQuaid C D, Branch G M 1985. Trophic structure of rocky intertidal communities: response to wave action and implications for energy flow Mar. Ecol. Progr. Ser. 22: 153-161.
- 123) Leigh E G, Paine R T, Quinn J F, Suchanek T H 1987. Wave energy and intertidal productivity. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 84: 1314-1318.
- 124) Berry R J, Crothers J H 1974. Visible variation in the dog whelk, *Nucella lapillus*. J. Zool. Lond. 174: 123-148.
- 125) Berry R J, Crothers J H 1970. Genotypic stability and physiological tolerance in the dog-whelk (*Nucella lapillus*). J. Zool. Lond. 162: 293-302.
- 126) Cowell E B, Crothers J H 1970. On the occurrence of multiple rows of 'teeth' in the shell of the dog-whelk *Nucella lapillus*. J. mar. biol. Ass. UK 50: 1101-1111.
- 127) 宮地伝三郎・波部忠重 1953. 日本近海の生物地理区について. 生物科学 5: 145-148.