

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

清田雅史（鹿児島大学水産学部海洋生物学講座*）

*現在の所属：水産総合研究センター遠洋水産研究所

連絡先：〒424-8633 静岡県静岡市清水折戸 5-7-1

E-mail: kiyo@affrc.go.jp

まえがき

以下に示す文章は 1984 年の秋に鹿児島県長島町で開催された九州地区生態学会・水産学会合同勉強会において筆者が発表したミニレビューの内容を示すものである。今般縁あって京都海洋生物談話会の大垣俊一氏より依頼を受け、約 20 年振りに本誌に掲載することとなった。当時修士課程の学生であった小生は、岩礁潮間帯におけるオウギガニとトガリオウギガニの棲み分けを調べるうちに波浪の作用と高度が分布の制限要因であると考え、波浪露出度の測定法を求めて文献を読みあさった経緯がある。結局自分の研究では一番簡単で安価な鉛玉法を使用したのが、その副産物がこのレジュメであった。その後就職し潮間帯生物の研究からは遠ざかったため、今回の投稿にあたって若干の字句修正を施しただけで、内容は当時のままほとんど変えていない。新しい情報を含まない昔のレジュメを披露するのは恥ずかしい限りだが、大垣氏が意図されたように、海岸生物を研究される諸兄のお役に立つヒントが少しでも含まれていれば幸いである。

ここで言う波浪露出度（**wave exposure, exposure to wave action**）とは、ある地点に働く波の大きさ、頻度とそれに応じた海水の流動の程度を表すものである。本稿では波浪の作用の海岸生物に対する影響と波浪露出度の簡単な測定法について過去の文献から概観する。

ある海岸における波の強さが、そこに住む生物に大きな影響を与えることは以前から知られており、また直観的にも認め得るところであろう。良く知られた現象として、波浪の作用の増大とともに、i) 動植物相が一般に貧弱になる、ii) 帯状構造を保ったまま各帯域が上昇する、iii) 種の入替わりが起こる、iv) 潮間帯生物が潮上帯へ、潮下帯生物が潮間帯へ出現する、などがある（Gurjanova 1968）。このような現象は比較的簡単に認識できるが、因果関係の解明は必ずしも進んでいない。

海岸生物の生存・分布に対する制限要因としての波浪の作用には、破壊損傷（水の動き自体によるもの、懸濁物による摩損、転石の揺動・転覆によるもの、底質の再堆積による窒息）や、基底面からの剥脱による行動・分布の制限などが考えられ

る。一方、必須・好適な環境要因としては、潮上部への水分の供給 (wetting) , 懸濁物食者に対する餌の運搬、泥の沈積の抑制、水の混合による停滞・成層の防止などが挙げられている (Moore 1958, Gomiou 1968, Lewis 1968, Riedl 1971) 。このうち水分の供給と上記 ii) iv) との間にはある程度関係が認められるが、その他の要因に関する具体的な例証は少ない。波浪の作用は他の物理化学要因と密接に関連している上に、その影響は生物相互間の複雑な関係を通じて表れるため、因果関係の解明は容易ではない。さらに、他の環境要因と異なり普遍的な尺度や簡単な測定法がないことも研究の支障になっている。

海水の流動に対して海洋学の分野では様々な方法が考案されているが (Krause & Struck 1969) , 規模やコスト等の面で海岸における生態学研究には適さないものも多い。このため生態学者は自らの目的に合わせて色々な方法を工夫してきた。以下、こうした波浪露出度の測定評価法をいくつか紹介する。

1. 間接的推定法

風によるもの：最も古い方法の一つに、Moore が行った外海からその場所へ向けて風の吹く日の頻度を指標としたものがある (Moore 1935) 。この情報は地図と気象記録から簡単に求められるが、風速、吹送距離、海底地形など多くの要因を無視している。また、Ballantine (1961) も自ら作った生物学的スケールを検証するために、強風の向きと吹送距離に基づく海岸の区分を示した。

波の到達高に関するもの：Southward (1953) は予想潮位面に対する波の高さを波浪の作用と考えた。プリマス湾口の防波堤の調査の際には、防波堤上面を波が洗うことを波浪の作用の一つの閾値と見なし、それをもたらず風速・風向の条件を求め、そうした風の吹く日の割合を波浪露出度の指標とした (Southward & Orton 1954) 。崖の上から岩礁平坦部の写真を撮り、白い波しぶきの幅を比較した単純な例もある (Underwood 1981) 。また、大垣 (私信) はアラレタマキビの垂直分布を調べるにあたり、潮間帯上縁付近の崖に津波記録用の浸水計に似た簡単な装置を設置し、波の到達高を記録した。波の作用のうち wetting に主眼を置く場合には、この方法は直接的であり有効である。

底質の特性によるもの：Eleftheriou & Nicholson (1975) はスコットランド北西部の砂浜で、底質の特性を波浪露出度の指標とすることを試みた結果、中央粒径 230μ が一つの境界値にあたることを示したが、同時に粒径だけでは波浪露出度を区別しきれないとも述べている。Shackley (1981) も同じ基準を用い、また黒色還元層の存在や深さが波浪露出度と関係することも示唆した。

2. 生物学的推定法

波浪の作用を物理的な数量で測定するのが困難であれば、生物相の変化自体を尺度として用いようとする考え方で、潮間帯における潮位面と付着生物の帯状分布との関係にも類似している。Ballantine (1961) はウェールズの岩礁海岸において、主な種の出現頻度に基づく7段階のスケールを作った。このスケールをノルウェーとスペインでテストしたところ、緯度に伴う偏倚が認められたため、波の作用に温

度条件と関連するような性質があり得ることを示した。Dalby et al. (1978) は Ballantine のスケールを修正してノルウェーに適合した 9 段階のスケールを作り、これを地衣類の垂直分布やヨーロッパチヂミボラ (*Nucella lapillus*) の殻高変化と照合した。この他フジツボの一種 (*Balanus balanoides*) の垂直分布にも波浪露出度に応じた変化が見られると言われている (Moore 1935, 1958)。Riedl (1964) は潮下帯のヒドロ虫類に関して 7 つの分布帯を識別し、それが波浪露出度だけでなく水深や洞穴の奥へ向かう変化とも対応していることを示した。しかし、こうした生物学的スケールには問題が少なくない。生物の分布は波浪以外の物理的・生物的要因及び偶然性の影響も受けるが、それらを識別できない；測定方法も得られる結果も定量的でない；その生物が存在するから波浪露出度が定まるのか、その逆なのかという循環論に陥る、などである。このため Lewis は、一旦生物学的スケールを発表したものの後に懐疑的立場をとり、莫大な労力を費やすのであれば生物の分布の決定機構を調べる方が賢明であると述べている (Lewis 1968)。

3. 波の機械的な力を測定するもの

Harger (1970) は 2 種のイガイの生態を比較する際に、釘と金属板と C 字型のクリップを使った簡単な装置を利用して波の衝撃力を測定した。これを用いてイガイの最大サイズの場所による違いが、岩から貝を引き剥がすのに必要な力と関連していることを示し、また *Mytilus californianus* の成長線の密度が波浪露出度の指標となり得ることを示唆した。一方 Jones & Demetropoulos (1968) は、体内に水を満たした海の生物にとって波の動水圧はさほど重要ではないと考え、波が引く力 (drag) に注目した。バネばかりの先に円盤をつけた dynamometer を用いて drag の最大値を記録したところ、動植物の分布パターンとの間に良い関係が認められたという。また、結束バンドとゴムひもを用いてゴムが伸びた最大長を記録する単純な器具もある (Palumbi 1984)。これらの方法を著者も試したことがあるが、器具の設置には意外に苦勞し、砕波帯にしか使えず、微少な作用や微細な空間スケールの測定には適さない、といった問題があった。Denny (1983) はゴムやバネを用いた dynamometer の先にプラスチック樹脂で作った固着生物の模型を取り付けることにより、生物が波浪によって受ける力を測定している。

4. 水の流動を測定するもの

固形物の溶解や摩損を利用するもの：Muus (1968) は比較的波静かな入江で石膏球を一定時間沈め、溶解による重量の減少を水の動きの量的指標とした。Doty (1971) も製氷皿で固めた石膏ブロックを用いて水の流動を測定している。Nishihira et al. (1980) は石膏の代わりに飴玉を用い、ギボシイソメ (*Lumbrineris latreilli*) の繁殖場所の環境評価を行った。チョーク球を金属の籠に入れて岩礁の崖に取り付けたり、可動金具に取り付けたセメント片を海底に固定し、摩損による重量減少を測定する方法も考案されている (Chelazzi & Vannini 1980, Craik 1980)。こうした方法ではある一定期間の水の流動を示す量的なデータが一応得られるものの、標準化が困難で比較を行いにくい。また、潮間帯で利用する場合に

は冠水時間が影響する場合がある。

水の流動を電気信号に変換して記録する方法:サーミスタやストレインゲージなどの変換器(トランスデューサー)を用いることにより,水の流動を電気信号として検出する方法である。サーミスタを用いた装置は,空力学における熱線風速計と同じ原理に基づくもので,小さなサーミスタを用いることにより小型で応答時間が短いセンサーを作ることができ,長時間の連続記録も可能である(Riedl & Forstner 1968, Forstner & Rützler 1969)。このため微小スケールの測定に威力を発揮し,濾過食動物の摂餌活動の記録にも応用できる。Ott (1967)はこれを利用して,褐藻類(*Cystoseira* spp.)の叢生中での流速分布を測定し,線虫類の生息環境を評価した。また,レコードプレーヤーのピックアップなどコイルと磁石を利用して揺動を連続的に記録する方法もある(Forstner and Rützler 1970)。Denny (1982, 1985)はストレインゲージを用いた変換器の先端に生物のダミー模型を取り付けたテレメトリー装置を考案し,波の力によって潮間帯底生動物が受けるリスクを推定している。

以上波浪の作用に関する色々な測定法を列挙したが,各々に欠点や特徴があり,得られるデータの性質も異なっている。全てに通用する万能の方法はないため,研究の目的,条件,対象とする時空間スケールなどに応じて測定法を選択・工夫しなければならない。実際に測定を行うに際しては,いつ,どの場所で,どれだけ(回数・期間)測定するかといった判断自体が生態学的に重要な意味を持っているため,注意が必要である。

引用文献

- Ballantine, W. J. 1961. A biologically-defined exposure scale for the comparative description of rocky shores. *Field Studies*, 1(3): 1-19.
- Chelazzi, G. and M. Vannini. 1980. Zonation of intertidal molluscs on rocky shores of southern Somalia. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 10: 569-583.
- Craik, G. J. S. 1980. Simple method for measuring the relative scouring of intertidal areas. *Marine Biology*, 59: 257-260.
- Dalby, D. H., E. B. Cowell, W. J. Syrratt and J. H. Crothers. 1978. An exposure scale for marine shores in Western Norway. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 58: 975-996.
- Denny, M. W. 1982. Forces on intertidal organisms due to breaking ocean waves: Design and application of a telemetry system. *Limnol. Oceanogr.*, 27(1): 178-183.
- Denny, M. W. 1983. A simple device for recording the maximum force exerted on intertidal organisms. *Limnol. Oceanogr.*, 28(6): 1269-1274.

- Denny, M. W. 1985. Wave forces on intertidal organisms: A case study. *Limnol. Oceanogr.*, 30(6): 1171-1187.
- Doty, M. S. 1971. Measurement of water movement in reference to benthic algal growth. *Botanica Marina*, 16: 32-35.
- Eleftheriou, A. and M. D. Nicholson. 1975. The effects of exposure on beach fauna. *Cahiers de Biologie Marine*, 16: 695-710.
- Forstner, H. and K. Rützler. 1969. Two temperature-compensated thermister current meters for use in marine ecology. *J. mar. Res.*, 27: 263-271.
- Forstner, H. and K. Rützler. 1970. Measurements of the micro-climate in littoral marine habitats. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 8:225-249.
- Gomoiu, M.-T. 1968. On the effects of water motion on marine organisms in the mesolittoral and infralittoral zones of the Rumanian shore of the Black Sea. *Sarsia*, 34: 95-108.
- 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.
- Harger, J. R. E. 1970. The effect of wave impact on some aspects of the biology of sea mussel. *Veliger*, 12(4): 401-414
- Jones, W. E. and A. Demetropoulos. 1968. Exposure to wave action: measurements of an important ecological parameter on rocky shores on Anglesey. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 2: 46-63.
- Krause, G. and B. Struck. 1969. Physicalische Prinzipien zur Messung von Strömungsgeschwindigkeiten in flachen Meeresgebieten. *Kieler Meeresforsch*, 25: 143-165.
- Lewis, J. R. 1968. Water movements and their role in rocky shore ecology. *Sarsia*, 34: 13-36.
- Moore, H. B. 1935. The biology of *Balanus balanoides*. IV. Relation to environmental factors. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 20: 279-307.
- Moore, H. B. 1958. *Marine Ecology*. John Wiley & Sons, London. 493pp.
- Muus, B. J. 1968. A field method for measuring "exposure" by means of plaster balls. A preliminary account. *Sarsia*, 34: 61-68.
- Nishihira, M., T. Tsuchiya and M. Sato. 1980. Ecological aspects of the breeding of the polychaete, *Lumbrineris latreilli* (Audouine et Milne-Edwards) at Asamushi northern Japan. *Bull. Mar. Biol. St. Asamushi, Tohoku Univ.*, 16(4): 201-212.
- Ott, J. 1967. Vertikalveteilung von Nematoden in Beständen nordadriatischer Sargassaceen. *Helgolander wiss. Meeresunters*, 15: 412-428.
- Palumbi, S. R. 1984. Measuring intertidal water forces. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 81:171-179.
- Riedl, R. 1964. Die Erscheinungen der Wasserbewegung und ihre Wirkung auf

- Sedentaries in the Mediterranean rocky littoral. *Helgolander wiss. Meeresunters.*, 10: 155-186.
- Riedl, R. 1971. 5. Water movement. 5.3. Animals. In O. Kinnie (ed.) *Marine Ecology: A Comprehensive, Integrated Treatise on Life in Oceans and Coastal Waters*. Volume I. Environmental Factors Part 2. p.1123-1156. Wiley-interscience, London.
- Riedl, R. and H. Forstner. 1968. Wasserbewegung im Microbereich des Benthos. *Sarsia*, 34: 163-188.
- Shackley, S. E. 1981. The intertidal soft sediments and their macrofauna in the Greater Swansea Bay area (Worm's head to Nash Point), South Wales. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 12: 535-548.
- Southward, A. J. 1953. The ecology of some rocky shores in the south of the Isle of Man. *Proc. Lpool biol. Soc.*, 59: 1-50.
- Southward, A. J. and J. H. Orton. 1954. The effects of wave-action on the distribution and numbers of the commoner plants and animals living on the Plymouth breakwater. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 33: 1-19.
- Underwood, A. J. 1981. Structure of a rocky intertidal community in New South Wales: patterns of vertical distribution and seasonal changes. *J. exp. mar. Biol.*, 51:57-85.