転石地潮間帯におけるフジツボパッチ内外の貝類群集組成の比較

大田直友・高田宜武*・森 敬介

九州大学理学部附属天草臨海実験所

Comparison of Molluscan Community Composition Inside and Outside of Barnacle Patches on an Intertidal Boulder Shore

Naotomo Ota, Yoshitake Takada*, and Keisuke Mori

Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University

ABSTRACT

Microhabitat structure, represented by the presence or absence of sessile organisms, may affect the composition of mobile communities. A barnacle, *Chthamalus challengerii*, forms dense patches of different sizes on an intertidal boulder shore in Amakusa, Japan, where mobile, herbivorous gastropods and chitons are the most dominant. To study the effects of the barnacle patches on the density and size structure of several herbivorous molluscs, we carried out quantitative quadrat sampling both inside and outside barnacle patches in July, 1994. Molluscan community composition and the size structure of dominant species inside barnacle patches were apparently different from those outside. The small gastropods *Littorina brevicula* and *Peasiella infracostata* occurred only in the barnacle patches. The mean sizes of *Nipponacmea teramachii*, *Monodonta labio*, *Patelloida pygmaea*, *Nipponacmea nigrans*, and *Lunella coronata* were smaller inside than outside the patches, but *Acanthochiton defilippi* showed the reverse trend. Densities of *A. defilippi*, *L. coronata*, and the predatory gastropod *Thais clavigera* were higher inside the patches than outside, while the densities of *M. labio*, *P. pygmaea*, and *N. nigrans* were lower inside than outside. The influences of barnacles on herbivorous gastropods on the boulder shore are discussed in the context of some hypotheses proposed in recent studies of rocky shore community ecology.

Key words : intertidal zone, boulder shore, molluscan community, barnacle, habitat structure

はじめに

転石地潮間帯における動物群集の研究は、国内外を問わず岩礁海岸のものに比べると非常に少なく、移動性動

物に関しては、各種の分布、生活史、サイズ組成の比較など記載的な段階にとどまっている(矢島 1978; 和田ら 1983; Little *et al.* 1989; Takada & Kikuchi 1990, 1991). 一方、固着性生物については、波による攪乱や転石表面のクレバスなどの微小構造が群集構造に与える影響についての研究(Sousa 1979; McGuinness & Underwood 1986)などがあるが、移動性動物との相互作用については報告例はない。

Received August 5, 1995 : Accepted March 16, 1996

*(Present) Ishigaki Tropical Station, Seikai National Fisheries Institute

天草の西岸に位置する曲崎の転石地潮間帯の群集組成は、移動性の藻食性貝類が優占し、近辺の岩礁潮間帯に比べ固着性動物（フジツボ類、イガイ類）が非常に少ないことが明らかになっている（Takada & Kikuchi 1990, 1991）。Takada & Kikuchi (1990) は、転石潮間帯で藻食性貝類が高密度に存在するのは、転石下の間隙が高温乾燥や捕食からの避難所として活用されているためだと推測している。この曲崎の転石地潮間帯において、明瞭な境界を持つ高密度のイワフジツボ *Chthamalus challenger* のパッチが数カ所みられる。イワフジツボの存在は、藻食性貝類との相互作用を通してフジツボパッチ内の群集組成に変化をもたらす可能性がある。

このようなフジツボ類と藻食性貝類の相互作用は、海藻をも含めた三者間の相互作用として岩礁潮間帯においてよく研究されている（Dungan 1986; Farrell 1991; Iwasaki 1993）。岩礁潮間帯ではフジツボ類は藻食性貝類の密度や個体群動態に次のような影響を与えられている。1. 摂食可能面積の減少、および摂食効率の低下によって成長速度や生残率が低下する（Hawkins & Hartnoll 1982; Underwood *et al.* 1983）。2. 基質からの生物の剥離の増加によって生残率が低下する、または、フジツボ被覆域の生物・物理環境を避けフジツボ被覆域外への移出が増加する（Hawkins & Hartnoll 1982; Underwood *et al.* 1983）。3. 微小生息空間の複雑化や、微環境の変化（干出時の湿度の保持など）によって、小型個体の生残率が増加する（Emson & Faller-Fritsch 1976; Raffaelli & Hughes 1978; Hawkins & Hartnoll 1982）。4. 固着動物に対する捕食者の増加によって、移動性動物に対しての偶発的な捕食の危険性が増加する（Creese 1982; Underwood *et al.* 1983）。5. フジツボの色、形がカサガイのものと類似しているため、フジツボの被覆域内で鳥のカサガイに対する捕食率が低下する（Mercurio *et al.* 1985; Hockey *et al.* 1987）。以上の仮説が、転石地群集にも応用可能かどうか検討すべきであろう（Van Tamelen 1987）。

そこで、これらの仮説を検証する基礎研究として、曲崎のイワフジツボのパッチ内外で移動性貝類群集の組成とサイズ組成・密度の比較を行い、固着動物による移動性貝類群集への影響を考察した。

方 法

群集調査方法

調査は、1994年7月10日–12日の昼間の大潮干潮時に、熊本県天草下島北西部、富岡半島に位置する曲崎（32°

32'N, 130° 02'E）にて行った。曲崎は長さ約1.5km、幅約30–50mの砂嘴であり、巴湾と富岡湾を区切っている。その両側の潮間帯は、粗い砂の基質上に直径10–50cm（平均約20cm）の角のない転石が1–2層覆った状態である。付近の大潮平均潮位差は3.3mで、平均潮位は1.9m（潮位基準面上、以下同じ）である。その他の物理環境はMori & Tanaka (1989) とTakada & Kikuchi (1991) に詳しい。曲崎の外洋側の中潮帯（潮位1.4m）にA–Dの4ヶ所の調査地を潮位をそろえて設定した（Fig. 1a）。調査地BとDの転石上にはパッチ状にイワフジツボの被覆がみられた。イワフジツボの被覆が貝類群集の組成に与える影響をみるため、採集地点をパッチ内（B1, D1地点）と、隣接したパッチ外（B2, D2地点）に設定した（Fig. 1b,c）。調査地AとCにはフジツボパッチは存在しないが、曲崎の基部（調査地A, 外洋側）から先端（調査地D, 内湾側）にかけての群集組成の変化をみるために同時に調査した。これらの計6地点それぞれに2m×2mの大型コドラートを1つ設置した。このコドラートはさらに50cm×50cmの小型コドラート16個に分割されている。各小型コドラート内に出現する移動性貝類を、石を取り除きながらすべて手で採集し、実験室内に持ち帰り10%海水希釈中和ホルマリンで固定したのち、同定、計数し、ノギスで0.05mmまで計測した。計測部位は、カサガイ類は殻長、その他の巻貝類では殻幅もしくは殻長、ヒザラガイ類では第五殻板の幅を用いた。タマキビガイ *Littorina brevicula* とコビトウラウズガイ *Peasiella infracostata* については、小型で（殻幅約3mm以下）高密度に達するため、採集はせずに出現の有無だけを記録した。

また、調査地BとDにおけるイワフジツボの被度とタマキビガイの密度を推定するため、1994年11月17日に各場所にパッチ内外にのびる長さ15mのライン（Line B, Line D）を引き各ラインに沿って、2.5m間隔で6ヶ所に25cm×25cmのコドラートを設定した（Fig. 1b,c）。さらに各コドラートの中に5cm×5cmの小型コドラートを5個ランダムに置きスライド写真撮影を行った。その後、実験室内で方眼紙上に30cm×30cmの枠をとり、その中に2cm間隔に225個の点を書き込み壁に貼り付けた。写真現像後、この方眼紙上の枠いっぱい5cm×5cmのコドラートのスライドを重ねて映写した。イワフジツボと重なっている点を計数してその割合を被度とした。ただし、イワフジツボの被度は、転石を被覆していること自体が重要と考え、死殻も含めて計数した。また、スライド写真に写っている5cm×5cmのコドラート内のタマキビガイの個体数も数えた。

Fig. 1. Location of the study area. a) Four sampling stations (St. A–D) are located on the eastern side of the Magarizaki Spit. b) Size and shape of barnacle patch and arrangement of St. B1, St. B2, and Line B. c) Size and shape of barnacle patch and arrangement of St. D1, St. D2, and Line D.

Fig. 2. Size histograms of a) *Monodonta labio* and b) *Lunella coronata*. Arrows represent the sizes at which snails were divided into a) two size classes; small (shell width < 12mm) and large (≥ 12 mm), or b) three size classes; small (< 8.5mm), middle ($8.5 \leq < 17.5$ mm) and large (≥ 17.5 mm). Data of six sampling stations were pooled.

統計的解析

採集された移動性貝類のうち、個体数の多い上位6種、ホソスジアオガイ *Nipponacmea teramachii*, イシダタミガイ *Monodonta labio*, ヒメコザラガイ *Patelloida pygmaea*, ケハダヒザラガイ *Acanthochiton defilippi*, クモリアオガイ *Nipponacmea nigrans*, スガイ *Lunella coronata* について、イワフジツボパッチ内外 (B1-B2, D1-D2) におけるサイズと密度を、U検定 (Mann-Whitney U-test) を用いて比較した。また、サイズと密度のフジツボパッチ外での場所変異を、4つの場所間 (A-B2-C-D2) でクラスカル-ワーリス検定 (Kruskal-Wallis test) を用いて検討した。なお、6種の中でサイズ分布が多峰型だったイシダタミガイとスガイについてより細かい個体群構造の解析を行うため、イシダタミガイは2つ、スガイは3つのサイズクラスに分け (Fig. 2), それぞれのサイズクラスでパッチ内外 (B1-B2, D1-D2) ではU検定を、場所間 (A-B2-C-D2) ではクラスカル-ワーリス検定を用いてサイズ、密度の比較を行った。また、イシダタミガイは大小個体、スガイは大中小個体のパッチ内外 (B1-B2, D1-D2) および場所間 (A-B2-C-D2) での出現頻度の違いを検出するために χ^2 独立性の検定 (chi-square test of independence) を行った。さらにパッチ内でのイワフジツボ密度、タマキビ密度の地点間 (B2-D2) の差をU検定で比較した。

結 果

イワフジツボパッチ

調査を行ったフジツボパッチの概観をFig. 1b,cに示す。

調査地Bのフジツボパッチ (約1700m²) はイワフジツボ1種のみからなり、調査地Dのパッチ (約910m²) はイワフジツボと低密度のマガキ *Crassostrea gigas* が混在し、両調査地とも潮位2.2mから1.3mにかけて広がっていた。両パッチともに定着後1年以内の個体と前年度の生残個体とが混在し、少なくとも前年から継続して存在している個体群であった。調査地BのLine BではBaとBfがパッチの外側、Bbが境界付近、Bc, Bd, Beが内部であった (Fig. 1b,c)。調査地DのLine DではDaがパッチの外側の地点で、Db-Dfはパッチの内部であった (Fig. 1b,c)。これらLine B, Line Dのフジツボの被度をTable 1に示す。両ラインともパッチの外側の被度は、ほぼゼロだった。また、Line Bのパッチの内側 (Bc, Bd, Be) では60%程度の被覆が見られ、パッチの境界に位置するLine BのBbでの被度は中心部の半分程度であった。このようにパッチの境界は明白であり、遠くからでも肉眼でフジツボパッチの存在を確認できた。パッチ内でのフジツボ被度は、Line Bの方がLine Dより高く ($p = 0.02$, Mann-Whitney U-test), Line Dのフジツボ被度はLine Bと比べばらつきが大きかった。曲崎全体では、調査地B, D以外にも大きさ、潮位の異なるフジツボパッチが数カ所見られた。

タマキビガイ密度

パッチ内のタマキビガイ密度に、Line B (Bc, Bd, Be) とLine D (Db, Dc, Dd, De, Df) 間で有意な差は見られなかった (Table 1; $p > 0.05$, Mann-Whitney U-test)。Line Bでは、パッチの中心部分ほど高密度なタマキビガイの分布が見られた。ほとんどの個体は、殻幅3mm前後

Table 1. Mean percent cover (within 0.25m²) of barnacle *Chthamalus challenger* and mean density (/0.25m²) of *Littorina brevicula* along Line B and Line D with one SD. Six sampling points were selected at each site along the lines (Ba-Bf and Da-Df, Fig. 1b, c).

	line B					
	Ba	Bb	Bc	Bd	Be	Bf
Barnacle % cover	0.7±1.2	31.3±14.1	61.8±37.1	67.5±31.4	6.38±27.7	0.0±0.0
<i>L. brevicula</i> density	0.0±0.0	0.4±0.6	10.6±8.4	15.4±21.9	4.6±10.3	0.0±0.0
	line D					
	Da	Db	Dc	Dd	De	Df
Barnacle % cover	0.0±0.0	21.2±15.3	39.8±22.3	63.1±28.3	48.5±44.3	26.7±31.7
<i>L. brevicula</i> density	0.0±0.0	0.0±0.0	2.6±1.7	4.6±5.9	1.8±2.7	0.0±0.0

の幼貝であった。なお、フジツボパッチの存在しない4地点 (A, B2, C, D2) ではタマキビガイは全く見られなかった。

群集組成

6地点の移動性貝類群集組成及び多様度 (H'), 均等度

(J') などの各種群集指数をTable 2に示す。外洋側 (調査地A) から内湾側 (調査地D) にかけての群集指数の変化を見ると、種数は外洋側ほど多いが、多様度 (H') と均等度 (J') には一定の傾向はなくほとんど差はみられなかった。また、フジツボパッチの内外で比較すると、種数はパッチ内で多いが、他の指数には一定の傾向がな

Table. 2. Community composition of six sampling stations. St. B1 and D1 are in barnacle patches. F. T. =Feeding type (h=herbivore, c=carnivore). H'=Shannon's diversity index. J'=evenness index. +=present.

Species	F. T.	St. A	St. B1	St. B2	St. C	St. D1	St. D2	Total
<i>Nipponacmea teramachii</i>	h	649	309	952	366	558	83	2917
<i>Monodonta labio</i>	h	441	45	230	355	457	744	2272
<i>Patelloida pygmaea</i>	h	144	144	219	765	26	274	1572
<i>Acanthochiton defilippi</i>	h	120	410	143	278	231	35	1217
<i>Nipponacmea nigrans</i>	h	154	19	342	141	203	251	1110
<i>Lunella coronata</i>	h	127	259	79	49	457	63	1034
<i>Japeuthria ferrea</i>	c	76	134	98	16			324
<i>Thais clavigera</i>	c	6	180	4	1	38	5	234
<i>Nipponacmea schrenckii</i>	h	6		9	1	1	61	78
<i>Japeuthria cingulata</i>	c				55		7	62
<i>Chlorostoma xanthostigma</i>	h	4	9	8	2	2		25
<i>Liolophura japonica</i>	h	3			14			17
<i>Chlorostoma lischkei</i>	h	2	5	4				11
<i>Acanthochiton rubrolineatus</i>	h		1	1	5	4		11
<i>Nipponacmea radula</i>	h			4	2	4	1	11
<i>Nipponacmea concinna</i>	h	2			1	4	1	8
<i>Nerita albicilla</i>	h	3	3					6
<i>Nerita japonica</i>	h	4	1					5
<i>Nipponacmea fuscoviridis</i>	h	2				2		4
<i>Cellana nigrolineata</i>	h	1	1					2
<i>Thais luteostoma</i>	c	1	1					2
<i>Lepidozona coreanica</i>	h	1						1
<i>Collisella heroldi</i>	h	1						1
<i>Siphonaria sirius</i>	h		1					1
<i>Thais</i> sp.	c		1					1
<i>Littorina brevicula</i>	h		+			+		
<i>Peasiella infracostata</i>	h		+			+		
Total (/4m ²)		1747	1523	2093	2051	1987	1525	10926
Number of species		20	19	13	15	15	11	27
H'		1.78	1.92	1.67	1.73	1.51	1.70	
J'		0.59	0.68	0.65	0.64	0.63	0.66	

かった。各地点の総個体数は、1500–2100個体/4m²とばらついており、パッチ内外や、内湾から外洋にかけての一定の傾向は見られなかった。全体では総個体数の94%が藻食性貝類であり、肉食性貝類は6%にすぎなかった。個体数の上位6種の藻食性貝類（ホソスジアオガイ、イシダタミガイ、ヒメコザラガイ、ケハダヒザラガイ、クモリアオガイ、スガイ）は、どの地点でも高密度に出現していた。しかし、これら優占種の出現順位は地点ごとに違いがあり、明確な傾向は見られなかった。

優占種以外の特徴として、肉食性のイボニシ *Thais clavigera* がフジツボパッチ地点（B1, D1地点）に多く出現したことがあげられる。同じく肉食性の同属の2種の貝類については、イソニナ *Japeuthria ferrea* は外洋側の地点（A, B1, B2地点）で多く、逆にシマベッコウバイ *Japeuthria cingulata* は内湾側の地点（C, D2地点）でのみ出現した。

タマキビガイとコビトウラウズガイは、他のほとんどの生物が転石下に存在したのとは違ってすべてがイワフジツボの間隙や死殻の中に生息し、フジツボパッチ内（B1, D1地点）だけに存在した。

フジツボパッチ内外での優占種6種の密度とサイズの比較

調査地B, Dそれぞれのフジツボパッチ内外で優占種6種の平均サイズと密度を比較した（Table 3）。フジツボ

パッチ内で平均サイズが増加した種は、ケハダヒザラガイだけであった。逆にフジツボパッチ内で平均サイズが減少した種は、ホソスジアオガイ、イシダタミガイ、ヒメコザラガイ、クモリアオガイ、スガイであった。また、フジツボパッチ内で密度が増加した種は、ケハダヒザラガイ、スガイであった。逆にフジツボパッチ内で密度が低下した種は、イシダタミガイ、ヒメコザラガイ、クモリアオガイであった。なお、ホソスジアオガイの密度はB, D両調査地で逆の傾向を示し、一定の傾向はみられなかった。また、以上のような傾向があったものの、中には統計的な有意差がみられないものもあった。

パッチ内外の密度の違いをサイズクラス別に検討したイシダタミガイは、小型個体（殻幅<12mm）ではパッチ内で密度が低い傾向がみられたが、有意差がみられたのは調査地Bのみであった（Table 4a）。一方、大型個体（≥12mm）の密度は両調査地ともにフジツボパッチ内で有意に低くなっていた（Table 4a）。出現頻度でみると、B, D両調査地ともにフジツボパッチ内ではパッチ外よりも大型個体の頻度が有意に低かった（df = 1, $\chi^2 = 15.8$, $p < 0.0001$, B地点; df = 1, $\chi^2 = 67.3$, $p < 0.0001$, D地点; chi-square test of independence）。同じく、パッチ内外の密度の違いをサイズクラス別に検討したスガイでは、大型（殻幅≥17.5mm）中型（7.5mm ≤ 殻幅 < 17.5mm）、小型（< 7.5mm）個体すべてパッチ内で有意に密度が高

Table 3. a) Mean size ($\pm$ SD) and b) density ($\pm$ SD, /0.25m²) of six herbivorous species inside (St. B1, D1) and outside (St. B2, D2) barnacle patches. Number of replicate quadrats is 16. Total number of individuals of each species is listed in Table 2. *** : $p < 0.001$, ** : $p < 0.01$, * : $p < 0.05$ (Mann-Whitney U-test).

a)

Species	Station B			Station D		
	B1	B2	<i>p</i>	D1	D2	<i>p</i>
<i>Nipponacmea teramachii</i>	6.7 $\pm$ 1.0	7.0 $\pm$ 1.2	***	7.8 $\pm$ 1.0	9.4 $\pm$ 1.8	***
<i>Monodonta labio</i>	6.4 $\pm$ 2.2	10.0 $\pm$ 4.0	***	7.4 $\pm$ 2.7	9.5 $\pm$ 3.7	***
<i>Patelloida pygmaea</i>	8.3 $\pm$ 1.3	10.2 $\pm$ 1.2	***	9.9 $\pm$ 1.8	10.6 $\pm$ 1.5	*
<i>Acanthochiton defilippi</i>	3.3 $\pm$ 0.9	3.0 $\pm$ 1.1	***	3.5 $\pm$ 1.5	2.6 $\pm$ 1.3	***
<i>Nipponacmea nigrans</i>	9.0 $\pm$ 2.0	9.5 $\pm$ 1.5		9.9 $\pm$ 1.5	11.6 $\pm$ 1.9	***
<i>Lunella coronata</i>	13.6 $\pm$ 3.7	14.7 $\pm$ 3.3		16.3 $\pm$ 3.0	17.3 $\pm$ 3.5	*

b)

Species	Station B			Station D		
	B1	B2	<i>p</i>	D1	D2	<i>p</i>
<i>Nipponacmea teramachii</i>	19.3 $\pm$ 21.7	59.5 $\pm$ 47.2	**	34.9 $\pm$ 38.3	5.2 $\pm$ 5.8	*
<i>Monodonta labio</i>	2.8 $\pm$ 3.7	14.4 $\pm$ 11.4	***	28.6 $\pm$ 23.0	46.5 $\pm$ 20.8	*
<i>Patelloida pygmaea</i>	9.0 $\pm$ 7.8	13.7 $\pm$ 8.7		1.6 $\pm$ 1.1	17.1 $\pm$ 9.6	***
<i>Acanthochiton defilippi</i>	25.6 $\pm$ 11.4	8.9 $\pm$ 6.6	***	14.4 $\pm$ 6.2	2.2 $\pm$ 1.7	***
<i>Nipponacmea nigrans</i>	1.2 $\pm$ 1.7	21.4 $\pm$ 14.6	***	12.7 $\pm$ 9.4	15.7 $\pm$ 10.7	
<i>Lunella coronata</i>	16.2 $\pm$ 7.2	4.9 $\pm$ 4.1	***	28.6 $\pm$ 12.3	3.9 $\pm$ 3.0	***

かった (Table 4b). パッチ外ではスガイの小型の個体が全くみられず, 大型, 中型, 小型個体のパッチ内外の出現頻度にB, D両調査地で有意な差があった ($df = 2$, $\chi^2 = 9.8$, $p < 0.01$, B地点; $df = 2$, $\chi^2 = 6.4$, $p < 0.05$, D地点; chi-square test of independence).

外洋から内湾にかけて優占種6種の密度とサイズの変化

フジツボパッチのみられないA, B2, C, D2間で優占種6種について密度とサイズの比較を行った (Table 5). サイズについては, 優占種6種すべてにおいて地点間に有意差が認められたが, 内湾から外洋にかけての増減傾向がみられたのはケハダヒザラガイのみで, この種では外

Table 4. Mean density ($/0.25m^2$, $n=16$) of a) two size classes of *Monodonta labio* and b) three size classes of *Lunella coronata* inside (St. B1, D1) and outside (St. B2, D2) barnacle patches. Frequency occurrence at each site is represented in parentheses. See Fig. 2 for the size classes. *** : $p < 0.001$, ** : $p < 0.01$, * : $p < 0.05$ (Mann-Whitney U-test)

a)

Size class	Sampling stations					
	B1	B2	<i>p</i>	D1	D2	<i>p</i>
Small	43 (95.3%)	152 (66.1%)	**	417 (91.2%)	531 (71.3%)	
Large	2 (4.7%)	78 (33.9%)	***	40 (8.8%)	213 (29.8%)	***

b)

Size class	Sampling stations					
	B1	B2	<i>p</i>	D1	D2	<i>p</i>
Small	26 (10.0%)	0 (0.0%)	***	10 (2.2%)	0 (0.0%)	**
Middle	187 (72.2%)	59 (74.7%)	***	298 (65.2%)	33 (52.4%)	***
Large	46 (17.8%)	20 (25.3%)	*	149 (32.6%)	30 (47.6%)	***

Table 5. a) Mean size ($\pm SD$) and b) density ($\pm SD$, $/0.25m^2$) of six herbivorous species at four sampling stations located outside barnacle patches. *** : $p < 0.001$, ** : $p < 0.01$, * : $p < 0.05$ (Kruskal-Wallis test).

a)

Species	Sampling stations				
	A	B2	C	D2	<i>p</i>
<i>Nipponacmea teramachii</i>	8.4 ± 1.0	7.0 ± 1.2	8.6 ± 1.1	9.4 ± 1.7	***
<i>Monodonta labio</i>	9.4 ± 3.0	10.0 ± 4.0	9.0 ± 3.8	9.5 ± 3.7	**
<i>Patelloida pygmaea</i>	10.7 ± 1.2	10.2 ± 1.2	10.1 ± 1.4	10.6 ± 1.5	***
<i>Acanthochiton defilippi</i>	3.1 ± 1.0	3.0 ± 1.1	2.9 ± 1.2	2.6 ± 1.3	*
<i>Nipponacmea nigrans</i>	10.9 ± 1.1	9.5 ± 1.5	10.0 ± 1.6	11.6 ± 1.9	***
<i>Lunella coronata</i>	14.4 ± 3.8	14.7 ± 3.3	12.4 ± 4.8	17.3 ± 3.5	***

b)

Species	Sampling stations				
	A	B2	C	D2	<i>p</i>
<i>Nipponacmea teramachii</i>	40.6 ± 34.8	59.5 ± 47.2	22.9 ± 19.4	5.2 ± 5.8	***
<i>Monodonta labio</i>	27.6 ± 13.8	14.4 ± 11.4	22.2 ± 8.4	46.5 ± 20.8	***
<i>Patelloida pygmaea</i>	9.0 ± 4.2	13.7 ± 8.7	47.8 ± 9.9	17.1 ± 9.6	***
<i>Acanthochiton defilippi</i>	7.5 ± 4.6	8.9 ± 6.6	17.4 ± 7.5	2.2 ± 1.7	***
<i>Nipponacmea nigrans</i>	9.6 ± 6.8	21.4 ± 14.6	8.8 ± 6.9	15.7 ± 10.7	**
<i>Lunella coronata</i>	7.9 ± 3.9	4.9 ± 4.1	3.1 ± 2.4	3.9 ± 3.0	**

Table 6. Mean density (/0.25m², n=16) of a) two size classes of *Monodonta labio* and b) three size classes of *Lunella coronata* at four sampling stations outside barnacle patches. Frequency occurrence at each site is represented in the parentheses. See Fig. 2 for the size classes. *** : $p < 0.001$, ** : $p < 0.01$, (Kruskal-Wallis test).

a)

Size class	Sampling stations				p
	A	B2	C	D2	
Small	351 (79.6%)	152 (69.1%)	262 (73.8%)	531 (71.3%)	**
Large	90 (20.4%)	78 (33.9%)	93 (26.2%)	213 (29.8%)	***

b)

Size class	Sampling stations				p
	A	B2	C	D2	
Small	7 (5.5%)	0 (0.0%)	14 (28.6%)	0 (0.0%)	**
Middle	88 (69.3%)	59 (74.7%)	25 (51.0%)	33 (52.4%)	***
Large	32 (25.2%)	20 (25.3%)	10 (20.4%)	30 (47.6%)	**

洋側ほどサイズがいくぶん大きくなる傾向がみられた (Table 5a). また、密度も6種すべてにおいて地点間の有意差が認められ、ホソスジアオガイとスガイは外洋側で高密度になり、ヒメコザラガイは内湾側で高密度になる傾向がみられた (Table 5b). さらに、サイズクラス別にパッチ外の密度の違いを比較したイシダタミガイでは、大型個体・小型個体ともに密度の地点差が有意であり、内湾側で大型個体が高密度になる傾向が認められた (Table 6a). イシダタミガイの大型・小型個体の出現頻度にも有意差がみられたが ($df = 3$, $\chi^2 = 16.5$, $p < 0.001$, chi-square test of independence), 内湾から外洋にかけての一定の傾向はみられなかった. 同様にスガイも小型、中型、大型のそれぞれのサイズクラスで密度の地点差が有意であり、中型個体では外洋側で高密度になる傾向がみられた (Table 6b). パッチの隣接地点 (B2, D2) ではスガイの小型の個体が全くみられず、地点間で大型・中型・小型個体の出現頻度に有意差がみられた ($df = 3$, $\chi^2 = 59.8$, $p < 0.0001$, chi-square test of independence).

考 察

曲崎の転石潮間帯では、イワフジツボはパッチ状に分布しておりパッチの境界ではイワフジツボの被度が急変するため、非常に明確な境界となっている. しかし、イワフジツボパッチの内外で移動性貝類群集の群集指数を比較したところ、パッチ内で種数がやや多いものの多様

度 (H') と均等度 (J') では大きな違いは見いだせなかった.

今回の調査においても過去の研究と同じく藻食性貝類が優占した (Takada & Kikuchi 1990, 1991). これらの中でも特に優占した6種 (ホソスジアオガイ、イシダタミガイ、ヒメコザラガイ、ケハダヒザラガイ、クモリアオガイ、スガイ) 全ての藻食性貝類は、冠水時および干出時に捕食や高温乾燥から逃れるため転石下の間隙を利用し、干出前後および夜間の転石表面が湿っている時に転石表面に現れ微細藻類を摂食するという行動パターンを示し、サイズ、種、環境により若干違いがあるものの基本的にはその転石利用様式は差がないと考えられる (高田, 未発表). よって、これら6種において転石利用の仕方の違いによるフジツボ被覆の影響の違いはないと考えられる.

フジツボパッチ内で密度が増加した種として、イボニシ、タマキビガイ、コビトウラウズガイ、ケハダヒザラガイ、スガイが挙げられた. フジツボパッチ内に非常に高密度で存在したイボニシはイワフジツボを好んで捕食することが知られており (阿部 1980; Abe 1989), この分布は餌を捕食するために集まった結果と考えられる. また、小型の (殻幅約3mm以下) タマキビガイとコビトウラウズガイが、フジツボパッチ内のフジツボの間隙や死殻の中にだけに多数生息していたが、これは両種が物理的、生物的障害から身を守るためイワフジツボが創出した微地形を利用していたためと思われる (Emson &

Faller-Fritsch 1976; Raffaelli & Hughes 1978; Creese 1982). ただしタマキビガイは、定着後1年未満だと考えられる小型個体(殻幅約5mm以下)(高田 未発表)しか存在しなかったことから、成長に伴ってイワフジツボパッチ外へ移動すると考えられる。今回の中潮帯の調査ではパッチ外にタマキビガイは存在しなかったが(Table 2), これはタマキビガイが垂直季節移動を行い、高潮帯の限られた場所に密集して存在するためであろう(Takada & Kikuchi 1991). イワフジツボパッチ外の転石潮間帯では、小型個体が少なく大型個体(殻幅約13mm)が多いことが知られている(Takada 1992). ケハダヒザラガイはフジツボパッチ内でサイズが大きく高密度であり、スガイはパッチ内で高密度になる傾向がみられた。フジツボが低密度に被覆していると、藻食性貝類幼貝の加入や生残が良いという報告があるが(Hawkins & Hartnoll 1982; Underwood *et al.* 1983), スガイはパッチ内で小型個体の増加がみられ、大中小個体すべてでパッチ内での密度が高かったことから、パッチ内への加入・移入の促進、パッチ内での高い生残率が推測された。サイズクラスに分けて解析した結果、スガイはパッチの隣接地点(B2, D2)では小型個体が存在しなかった。パッチの隣接地点以外(A, C)では小型個体が存在することを考えると、小型個体はフジツボパッチ近辺ではよりフジツボパッチを好む傾向がありそうだ。さらにスガイは捕食性貝類の攻撃に対して有効な石灰質のしっかりした蓋を持つが(大田 未発表)これによりイボニシなどの捕食から逃れられ、しっかりした蓋を持たないイシダタミガイや笠型の殻を持つアオガイ類と比べてパッチ内での高生残率が十分予想される。一方、ケハダヒザラガイではフジツボパッチ内でサイズが大きかったことから、パッチ内での高成長、高生残が推察されるが、加入についてはサイズ構成が不明瞭なため解析はできなかった。オーストラリアの岩礁潮間帯では、フジツボ被覆の有無によって藻食性貝類間の競争関係の優劣が逆転することが知られている(Creese 1982; Underwood *et al.* 1983). これは、サイズの大きな種は平坦な岩盤上で効率よく摂餌できるが、フジツボの被覆した粗い面上では摂餌効率が低下するのに対し、サイズの小さな種はフジツボの間隙でも効率よく摂食できるためと考えられている。近年の研究で、藻食性貝類の摂食方法は多様であることが知られているので(Hawkins *et al.* 1989), スガイやケハダヒザラガイは他の藻食性貝類に比べて生理的、生態的にパッチ内で効率よく摂食できるのかもしれない。

ところが、イワフジツボパッチ内では、藻食性貝類のサイズや密度が低下する場合もあった。優占種6種のなか

でサイズが低下したものは、ホソスジアオガイ、イシダタミガイ、ヒメコザラガイ、クモリアオガイ、スガイの5種であった。また、密度の低下した種は、イシダタミガイ、ヒメコザラガイ、クモリアオガイの3種であった。また、サイズクラス別にパッチ内外の密度を比較したイシダタミガイは、殻幅12mm以上の大型個体の個体群中に占める割合が、フジツボパッチ外でより大きいことから、成長に伴うパッチ内からパッチ外への移出、もしくはサイズに依存した捕食などによる死亡率増加が推察される。また、パッチ内でのサイズの低下は、大型個体の割合が低下したためであると思われる。同様なサイズクラス分けから、スガイのサイズがパッチ内で低下したのは殻幅8.5mm以下の小型個体の割合がパッチ外に比べて高かったためであった。これら5種のパッチ内でのサイズまたは密度の低下の原因として、プランクトン幼生期からの加入時期の遅れ・加入密度の減少、成長速度の低下、パッチ外への移出、パッチ内でのサイズや季節に依存した死亡率の増加などが考えられる。前述のように密度が増加したイボニシの捕食の影響によりアオガイ類やイシダタミガイの密度が減少することやパッチ内での成長速度低下、パッチ外への移出促進は十分考えられるが、現在のところ直接的な証拠はない。オーストラリアのカサガイ *Cellana tramoserica* では、フジツボ高密度域での成長速度の低下や体重の減少が観察されている(Underwood *et al.* 1983). イギリスの岩礁に住むカサガイ *Patella vulgata* では、フジツボパッチでの成長速度が同潮位の裸地よりも遅いことが知られている(Lewis & Bowman 1975; Hawkins & Hartnoll 1982). これらの研究では、フジツボの被覆があると藻食性貝類の摂食効率が低下すると考えられている。また、フジツボ高密度域からの移出は、*Cellana tramoserica* で観察されている(Underwood *et al.* 1983). *Patella vulgata* で見られる生残率の低下は、フジツボの被覆のために貝の付着力が弱まり、波によって剥離しやすくなったためだと考えられている(Hawkins & Hartnoll 1982). 曲崎のフジツボパッチ内でもこれらと同様のメカニズムが働いている可能性がある。

本調査地近辺の岩礁地では、高潮帯がイワフジツボの主分布域であり、幼生定着並びに生残率が高く、恒常的にイワフジツボがベルト状に維持されている(Mori & Tanaka 1989; Mori 1990; 森 1991). 中低潮帯においては、幼生定着が観察されるものの、その定着密度は年変動が大きく、定着が多い場合も生残率が低潮部ほど低くなっているため、ほとんどの個体が翌年の繁殖期まで生残しない。Mori (1989) は中低潮部の低い生残率の要

因として、定着のごく初期にはヒザラガイ・カサガイ類によるgrazingが影響しているが、定着後数週間でsize refugeに達し、影響を受けなくなることを示した。また、その後の死亡の大部分は捕食性巻貝のイボニシによるものとしている。一方、今回の調査を行った曲崎の転石地では中潮帯にイワフジツボのパッチが見られ、そこでは新規定着個体と前年からの生残個体が混在していた。それらは増減（パッチ範囲の拡大・縮小）をしながら、少なくとも8年は継続して存在しており（高田 個人観察）、前述の岩礁とは異なった様相を呈している。岩礁との相違は、なぜ中潮帯に恒常的に存在できるか、そして中潮帯が適している場合になぜベルト状ではなくパッチ状なのかの2点である。岩礁ではイワフジツボの死亡の大部分を占めているイボニシ（40–250個体/m²）は転石地ではイワフジツボパッチに特異的に出現するが、その密度は岩礁に比べ非常に低くなっているため（Table 2, 10–45個体/m²）、size refugeに達したイワフジツボが高密度に存在する場合は全滅させるほどの影響がないことが予想される。イワフジツボの初期死亡要因として岩礁では藻食性貝類による排除が重要であったが、転石地においては岩礁の数倍から数十倍の密度の藻食性貝類の活動がイワフジツボの定着初期個体の排除にさらに強く影響していることが予想される。大部分の非パッチの場所では、定着が少ないかあっても藻食性貝類の毎日の活動により排除され、パッチの部分では前年度より生残した個体の間に定着したイワフジツボは高確率でsize refugeに達し、恒常的にパッチが維持されることが予想される。フジツボ類の幼生定着が先着個体に誘引されることはよく知られているが、イワフジツボも同種の先住個体に強く誘引される（Mori 1989）。以上より、転石地に何らかの要因でパッチが形成された場合、それが維持される機構は藻食性貝類及びイボニシの活動により説明できる。しかしながら、以上のことを証明するためには、幼生の供給量を明らかにすると共に、転石地における藻食性貝類の活動が実際にどの程度イワフジツボの定着初期個体に影響しているのか、イボニシの捕食圧はどの程度なのかを明らかにする必要がある。転石地においてイワフジツボは、高潮帯ではなくなぜ中潮帯にパッチを形成するのかは全く不明であるが、岩盤に比べて表面構造が立体的であり水の流れがより複雑かつ不安定であることが、幼生定着になんらかの影響を及ぼしているのかもしれない。

フジツボパッチ内でも外部と同様に大型海藻は全く繁茂しておらず、岩礁で研究例の多い、フジツボ–藻食性貝類–大型海藻の三者関係（Dungan 1986; Van

Tamelen 1987; Farrell 1991; Iwasaki 1993）は、曲崎の転石地では見られない。また、調査地の転石はほぼ安定しているので（Takada & Kikuchi 1991）、波による転石の攪乱（Sousa 1979）や、砂の堆積（McQuaid & Dower 1990）による攪乱がイワフジツボパッチ内外の群集組成に影響するとは考えられにくい。

このように、転石表面のフジツボによる被覆は、フジツボを餌とするイボニシの個体数を増やし、フジツボの殻の間隙を生息場所とするコビトウラウズガイやタマキビガイの幼貝には利用可能な空間を提供している可能性が示唆された。また、優占種である藻食性貝類に対し、加入や成長などの生活史の各側面に影響をおよぼしていると思われる。しかし、その作用は種ごとに異なっており、種間関係にも大きく影響を与えていると考えられる。今後は野外実験を含めたより詳細な研究が必要であろう。

謝 辞

本研究は、1994年度九州大学理学部生物学科臨海実習の一部をまとめたもので、異常なほどの猛暑の中採集に励んでくれた学生みなさんに感謝します。また、実習での便宜を図って頂いた九州大学理学部菊池泰二教授と田中雅生助教授、および原稿に貴重なコメントを頂いたレフリーの方々、西海区水産研究所の清本節夫氏に感謝します。九州大学天草臨海実験所邦文業績119号。

引用文献

- 阿部 直哉 1980 肉食性腹足類数種の餌生物と食い方（予報）。ベントス研究会連絡誌, 19/20: 39-47.
- Abe, N. 1989 Interactions between carnivorous gastropods and sessile animal prey at a rocky intertidal shore. *Physiology and Ecology Japan*, 26: 1-38.
- Creese, R. G. 1982 Distribution and abundance of the acmaeid limpet, *Patelloida latistrigata*, and its interaction with barnacles. *Oecologia*, 52: 85-96.
- Dungan, M. L. 1986 Three-way interactions: barnacles, limpets, and algae in a Sonoran desert rocky intertidal. *American Naturalist*, 127: 292-316.
- Emson, R. H. and R. J. Faller-Fritsch 1976 An experimental investigation into the effect of crevice availability on abundance and size-structure in a population of *Littorina rudis* (Manton): Gastropoda: Prosobranchia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 23: 285-297.
- Farrell, T. M. 1991 Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community,

- Ecological Monographs*, 6: 95-113.
- Hawkins, S. J. and R. G. Hartnoll 1982 The influence of barnacle cover on the numbers, growth and behaviour of *Patella vulgata* on a vertical pier. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 62: 855-867.
- Hawkins, S. J., D. C. Watson, A. S. Hill, S. P. Harding, M. A. Kyriakides, S. Hutchinson and T. A. Norton 1989 A comparison of feeding mechanisms in microphagous, herbivorous, intertidal prosobranchs in relation to resource partitioning. *Journal of Molluscan Studies*, 55: 151-165.
- Hockey, P. A. P., A. L. Bosman and P. G. Ryan 1987 The maintenance of polymorphism and cryptic mimesis in the limpet *Scurria variabilis* by two species of *Cinclodes* (Aves: Furnariinae) in central Chile. *The Veliger*, 30: 5-10.
- Iwasaki, K. 1993 Synergistic effects of mixed grazing by intertidal limpets on sessile organisms: Consequences of differences in grazing ability and feeding habit. *Physiology and Ecology Japan*, 30: 1-30.
- Lewis, J. R. and R. S. Bowman 1975 Local habitat-induced variations in the population dynamics of *Patella vulgata* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 17: 165-203.
- Little, C., D. Morritt, D. R. Seaward and G. A. Williams 1989 Distribution of intertidal molluscs in lagoonal shingle (the Fleet, Dorset, U. K.). *Journal of Conchology*, 33: 225-232.
- McGuinness, K. A. and A. J. Underwood 1986 Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 104: 97-123.
- McQuaid, C. D. and K. M. Dower 1990 Enhancement of habitat heterogeneity and species richness on rocky shores inundated by sand. *Oecologia*, 84: 142-144.
- Mercurio, K. S., A. R. Palmer, and R. B. Lowell 1985 Predator-mediated microhabitat partitioning by two species of visually cryptic, intertidal limpets. *Ecology*, 66: 1417-1425.
- Mori, K. 1989 Population system of the intertidal barnacle, *Chthamalus challengerii* Hoek. Doctoral dissertation, Kyushu University, 114pp.
- Mori, K. 1990 Vertical variations of larval release and settlement of the intertidal barnacle, *Chthamalus challengerii* Hoek. *La mer*, 28: 180-187.
- 森 敬介 1991 イワフジツボの幼生定着. 月刊海洋, 23 (10): 623-629.
- Mori, K. and M. Tanaka 1989 Intertidal community structures and environmental conditions of exposed and sheltered rocky shores in Amakusa, Japan. *Publications from the Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University*, 10: 41-64.
- Raffaelli, D. G. and R. N. Hughes 1978 The effect of crevice size and availability on populations of *Littorina rudis* and *Littorina neritoides*. *Journal of Animal Ecology*, 47: 71-83.
- Sousa, W. P. 1979 Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*, 60: 1225-1239.
- Takada, Y. 1992 The migration and growth of *Littorina brevicula* on a boulder shore in Amakusa, Japan. In, *Proceedings of the Third International Symposium on Littorinid Biology*, Grahame, J. P. J. Mill and D. G. Reid (eds.), The Malacological Society of London, pp. 277-279.
- Takada, Y. and T. Kikuchi 1990 Mobile molluscan communities in boulder shores and the comparison with other intertidal habitats in Amakusa. *Publications from the Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University*, 10: 145-168.
- Takada, Y. and T. Kikuchi 1991 Seasonal and vertical variation of the boulder shore fauna in Amakusa. *Publications from the Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University*, 11: 1-17.
- Underwood, A. J., E. J. Denly and M. J. Moran 1983 Experimental analysis of the structure and dynamics of mid-shore rocky intertidal communities in New South Wales. *Oecologia*, 56: 202-219.
- Van Tamelen, P. G. 1987 Early successional mechanisms in the rocky intertidal: the role of direct and indirect interactions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 112: 39-48.
- 和田 恵次・福井 康雄・阿部 直哉 1983 転石海岸における動物分布の一例. 日本ベントス研究会誌, 25: 33-39.
- 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. 石川県における带状分布の概略. 日本海域研究所報告, 10: 1-27.

連絡先

大田直友(別刷請求先)・森 敬介: 九州大学理学部附属天草臨海実験所, 〒863-25 熊本県天草郡苓北町富岡
高田宜武: 西海区水産研究所石垣支所, 〒907-04 石垣市字桴海大田 148-446

Address

Naotomo Ota (reprint request) and Keisuke Mori : Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University, Amakusa, Kumamoto, 863-25, Japan
Yoshitake Takada : Ishigaki Toropical Station, Seikai National Fisheries Institute, Fukai-Ota 148-446, Ishigaki, Okinawa, 907-04, Japan