

平成 12 年度厚岸湖・別寒辺牛湿原学術研究奨励補助研究報告書

厚岸湾岩礁帯藻場における葉上性巻貝の 個体群動態・生活史に関する研究

北海道大学大学院水産科学研究科

金森 誠

はじめに

浅海域において大型の海藻や海草は密生して藻場と呼ばれる海中植物群落を形成する。藻場には植物を生息場所として利用する巻貝や甲殻類、魚類が非常に豊富である (Mukai, 1971)。藻場を構成している海藻、海草は葉上動物にとって捕食者や物理的ストレスから彼らを守ってくれる好適な生息場所と考えられるが、これらの植物は一般的に大きな季節変化を示す動的な生息場所でもある。これに対し、藻場に棲息する葉上動物の密度変化も植物の季節変化に同調することが多く (Mukai, 1971; Marsh, 1973; Edgar, 1990)、特にこれらの葉上動物の中では植物が成長する時期に繁殖を行うという共通の特徴が指摘されている。(Nishihira, 1968; 向井, 1976; 水島・富田, 1984; Kamiya, 1988; Toyohara et al, 1999)。植物の季節変化に同調した生活史は藻場という動的な生息場所を利用する葉上動物にとって適応的であると考えられている。このことは葉上動物の生活史が生息場所と密接に関係していることを示している。

一概に葉上動物といっても植物の利用様式は多様であり、岩礁、植物の区別なく出現する種もあれば、特定の植物にだけ出現する種も存在する (Nagle, 1967; Ockelmann & Nielsen 1981; Hay, 1989, 1990)。これまでの研究では藻場の葉上動物は植物の利用に関して特定の植物を選ばないもの generalist が多いとされてきた (Edgar 1983; Lewis 1987; Hay et al. 1989, 1990)。しかし、近年の研究では植物種ごとに棲息する葉上動物の密度、種組成が大きく異なる研究例もあり (Toyohara et al, 1999)、植物の利用様式が多様であることが示唆されている (Mukai et al, 1999)。これまで植物の利用様式に着目して葉上動物の個体群動態や生活史が研究されたことはほとんどなく、植物の利用様式の違いが葉上動物の生活史にどのように関連しているのかはほとんど分かっていない。

北海道厚岸湾の岩礁帯藻場は主に褐藻ウガノモク *Cystophyllum hakodatensis* と海草スガモ *Phyllospadix iwatensis* によって構成されており、ここにはウチダヘソカドタマキビ (*Lacuna uchidai*) とコウダカチャイロタマキビ (*Lacuna decorata*) の2種類の巻貝が優占している。本研究では複数の植物からなる岩礁帯藻場で葉上性巻貝の植物の利用様式と生活史および植物の季節変化を明らかにし、藻場における葉上性巻貝の植物の利用様式と生活史の関係を調べることを目的とした。

材料・方法

調査は北海道東部、厚岸湾東岸の岩礁帯で行われた。この岩礁帯沿岸では汀線から沖に向かって約 15mほどスガモが藻場を形成している。スガモの生えている場所の底質は砂泥底になり、所々に見られる岩礁にはウガノモクなどの海藻がまばらに生えている。スガモ場でのウガノモクの密度は 2 株 / m² 程度である。その洋側ではスガモが姿を消し、底質は岩礁となりウガノモクの密な群落が約 15 株 / m² の密度で沖に向かって約 15mほど広がり、ウガノモク藻場となっている。植物の採集は潮間帯直下から洋側に約 10m、岸沿いに約 30mの範囲で行われた。採集を行った範囲の洋側の約 5 mはスガモ場であり、洋側の約 5 mはウガノモク藻場となっている。水深はどちらの藻場でもほとんど変わらず M.L.W 時に約 1 m ~ 1.5m である。

2 種類の巻貝の個体群動態、生活史と植物の季節変化を明らかにするために 1999 年 5 月から 2000 年 5 月まで毎月大潮の干潮時にスガモ場とウガノモク藻場で採集を行った。スガモ場では 20cm × 20cm のコドラードを用い、スガモ地上部をハサミで切り取り採集した。ウガノモク藻場では 3 株をランダムに選びハサミで地上部を切り取り、付着した巻貝が落ちないように丁寧に採集した。得られた植物は付着動物ごと実験室に持ち帰り 5 %ホルマリン海水で一晩固定した。その後、固定した試料を 0.5mm のふるいにかけて、肉眼および実体顕微鏡を用いて巻貝を選別した。また植物の季節変化を明らかにするために、十分にホルマリンを取り除いた後に湿重量を電子秤で 0.01 g まで測定した。ウガノモクとスガモは比較できるように株密度から面積あたりに換算した。株密度は 1999 年 6 月と 9 月に 60cm × 60cm のコドラードでそれぞれの月に 8 回測定してその平均値を用いた。

毎月の採集で得られた 2 種類の巻貝の個体数を計数し、単位面積当たりの密度を算出した。ウガノモク藻場の巻貝の密度はウガノモクの平均株密度から底面積あたりに換算して求めた。巻貝の成長、新規加入の時期を知るために実体顕微鏡でマイクロメータを用いて殻長を測定した。巻貝のコホートと年令群は殻長組成のヒストグラムから区別された。巻貝の産卵期および巻貝が産卵場所としてどちらの植物を利用しているかを調べるために、それぞれの植物に付着した卵塊の数を測定し、藻場の底面積あたりの卵塊密度を算出した。また、2 種類の巻貝の卵塊が共通してみられるスガモ葉上での巻貝の卵塊の垂直分布を明らかにするために、2000 年 4 月、5 月に調査地からスガモを採集し、卵塊の位置を記録

した。また、2000年5月に採集した巻貝は室内で飼育し、産卵を行わせた。野外での孵化日数を知るために過去5年間の厚岸湾の5月、6月の1週間ごとの平均水温を計算して1週間ごとに温度設定を変化させて恒温器で卵塊を飼育し、孵化までに要した日数を調べた。

結果

1. 植物の季節変化

2種類の植物は顕著な季節変化を示した (Fig. 1)。スガモは1999年5月から7月にかけて大きく成長し、7月に最大に達した。その後、スガモのバイオマスは緩やかに減少し、2000年1月に最低となり、2月以降は徐々に増加した。ウガノモクのバイオマスは1999年6月が最大であり、7月～8月にかけてその大部分が流出し、急激に減少した。その後2000年1月まで低い状態が続き、2月以降に大きく増加に転じた。2種類の植物の間では1999年5月、6月、8月、10月、11月、12月、2000年5月で有意な差が見られた (Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$)。

2. 巻貝の密度の季節変化

スガモ場とウガノモク藻場で巻貝の密度は大きな季節変化を示した (Fig. 2, 3)。ウチダヘソカドタマキビは年間を通してウガノモクにはほとんど出現しなかった (Fig. 2)。スガモ場におけるウチダヘソカドタマキビの密度は6月、7月に急激に増加して、7月に最大密度に達した。その後8月から9月にかけて急激に減少し、10月以降の減少は緩やかだった。ウガノモク藻場では8月に最も密度が高く、11月から2月にかけては1個体も得られなかった。スガモ場とウガノモク藻場での密度を比較すると全ての月で有意にスガモ場での密度が高かった (Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$)。コウダカチャイロタマキビは両方の植物に出現したが、密度の変化は植物によって異なっていた (Fig. 3)。スガモ場での密度は1999年5月から8月まで低く保たれ、9月に急激に増加してスガモ場の最大密度に達した。その後10月から2000年1月にかけて密度は急激に減少した。それに対しウガノモク藻場での密度は8月に最大密度に達すると9月には減少し、2000年1月以降再び増加に転じた。スガモ場とウガノモク藻場での巻貝密度を比較すると1999年8月、9

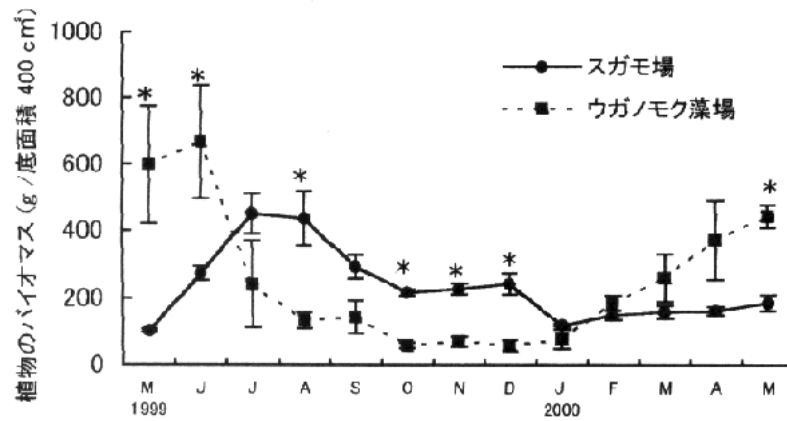


Fig.1 植物のバイオマスの季節変化 縦棒は標準誤差を表し、*は植物間で有意差(Mann-Whitney U -test $P < 0.05$)があることを示す。

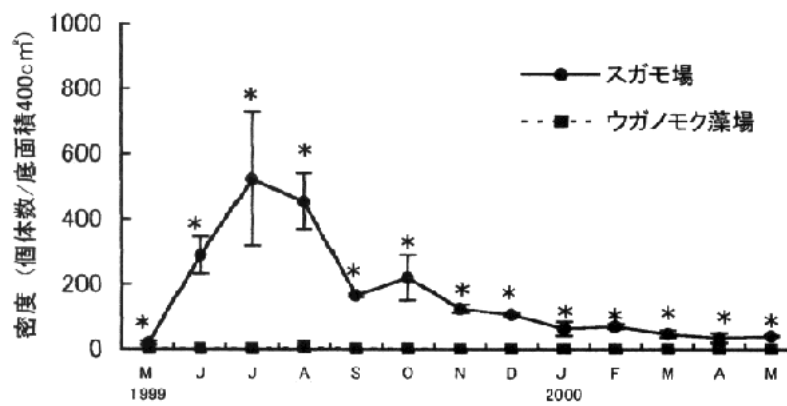


Fig.2 ウチダヘソカドタマキビの密度の季節変化 縦棒は標準誤差を表し、*は植物間で有意差(Mann-Whitney U -test $P < 0.05$)があることを示す。

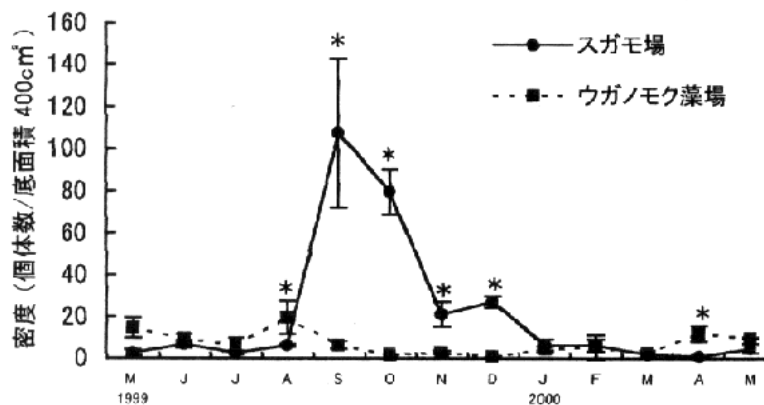


Fig.3 コウダカチャイロタマキビの密度の季節変化 縦棒は標準誤差を表し、*は植物間で有意差(Mann-Whitney U -test $P < 0.05$)があることを示す。

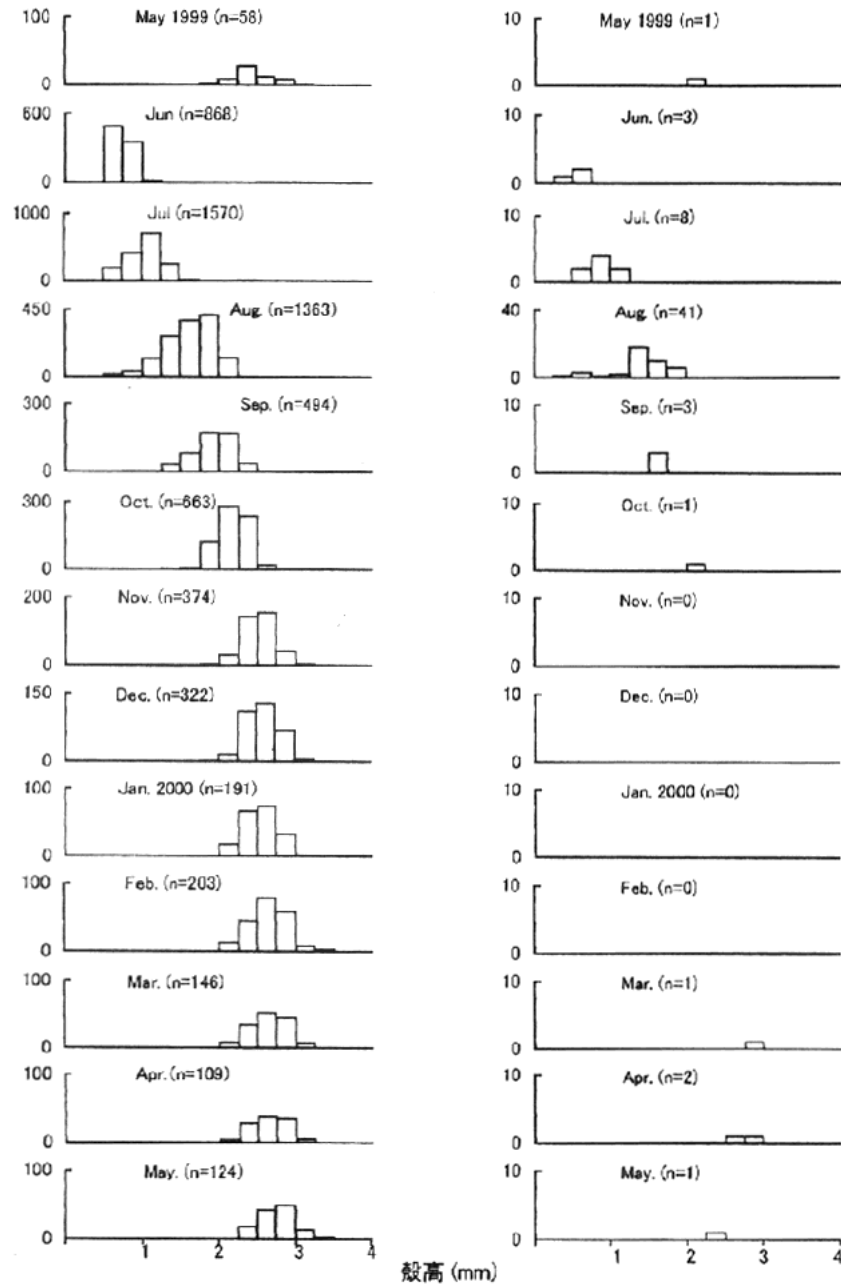


Fig.4 ウチダヘソカドタマキビの殻高組成の季節変化

月、10月、11月、12月、2000年4月で有意な差が検出された。(Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$)。

3. 巻貝の殻高組成の変化

それぞれ植物上の巻貝の殻高組成の季節変化を示した (Fig. 4, 5)。ウチダヘソカドタマキビでは新規加入個体とみられる殻高 1.0mm 以下の幼貝は6月から8月に出現した。こ

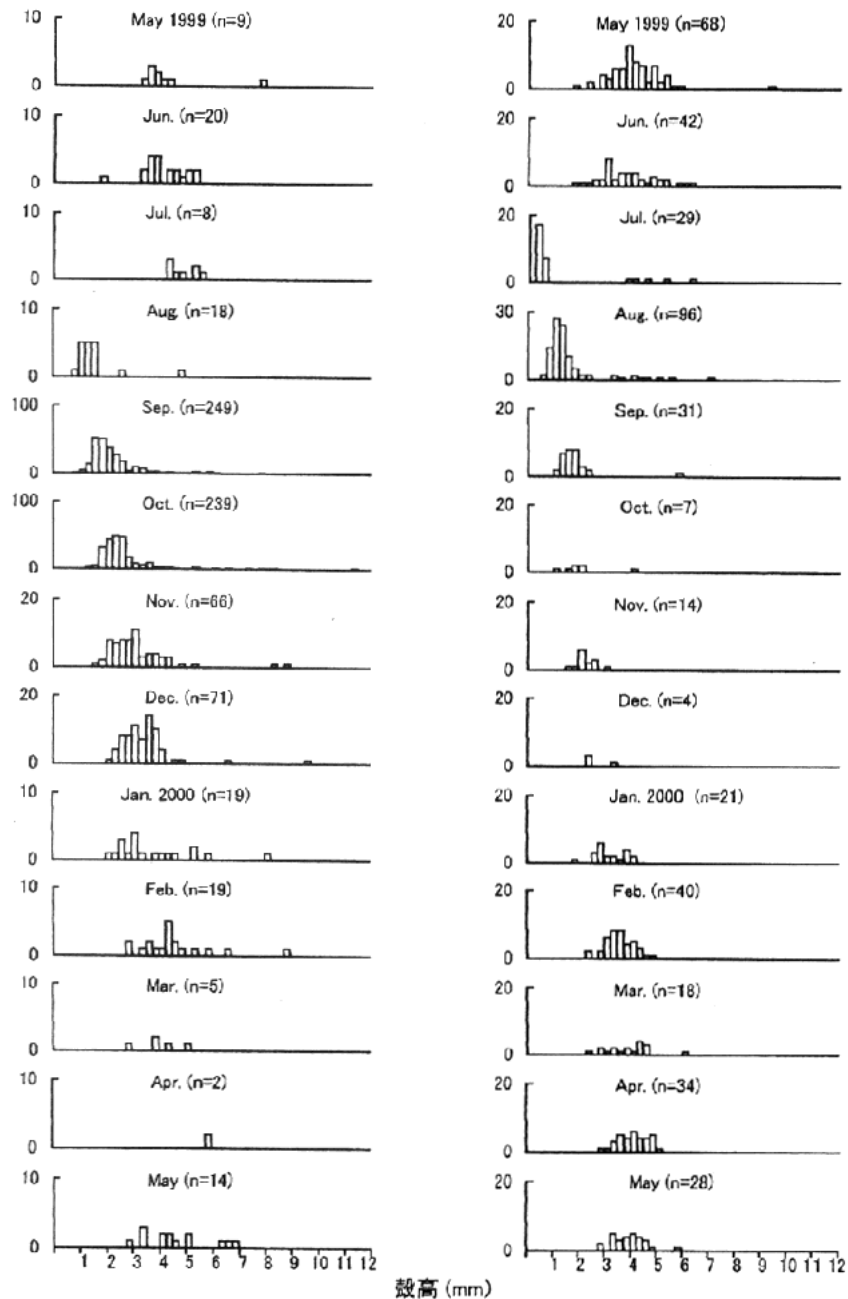


Fig.5 コウダカチャイロタマキビの殻高組成の季節変化

の新規加入個体のコホートに属する個体は 11 月まで急速に成長し、それ以降コホート構造はほとんど変化しなかった。11 月にこのコホートは 2.25~2.5mm にモードを持ち、既に 1999 年 5 月のこの世代の親個体群と同じモードに達していた。1999 年 5 月のコホートは 6 月以降、個体数が減少し 9 月には消滅した (Fig. 4)。コウダカチャイロタマキビでは 7 月から 8 月に新規加入個体と見られる殻高 0.5mm~2.0mm の幼貝によるコホートが出現し、9 月にスガモで 1.5~1.75mm にモードを持つ大量の幼貝によるコホートが現れた。このコホートは 2000 年の 4 月には 4~4.25mm にモードを持つまでに成長した。1999 年 5 月のスガモで 3.25~3.5mm にモードを持つコホートとウガノモクで 3.75~4.0mm にモー

ドを持つコホートは 1998 年加入個体による同一世代と推測され、このコホートに属すると考えられる個体は 1999 年 6 月以降も成長を続け、2000 年 2 月まで観察された。また、1999 年 5 月のサンプルには前年に加入した個体とは考えられない大型個体が見られた (Fig. 5)。

4. 巻貝の卵塊密度

スガモ場とウガノモク藻場の卵塊密度を示した (Fig. 6, 7)。ウチダヘソカドタマキビの卵塊は 1999 年 5 月から 8 月、12 月から 2000 年 5 月に見られた (Fig. 6)。卵塊のほとんどはスガモ葉上に産卵されており、スガモ場での卵塊密度は 2000 年 5 月に最も高かった。卵塊が見られた全ての月においてスガモ場の卵塊密度はウガノモク藻場よりも有意に高かった (Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$)。コウダカチャイロタマキビの卵塊は 1999 年 5 月から 9 月、2000 年 4 月、5 月に見られた (Fig. 7)。卵塊はスガモにもウガノモクにも産卵されており、スガモ場、ウガノモク藻場のどちらにおいても卵塊密度が最も高かったのは

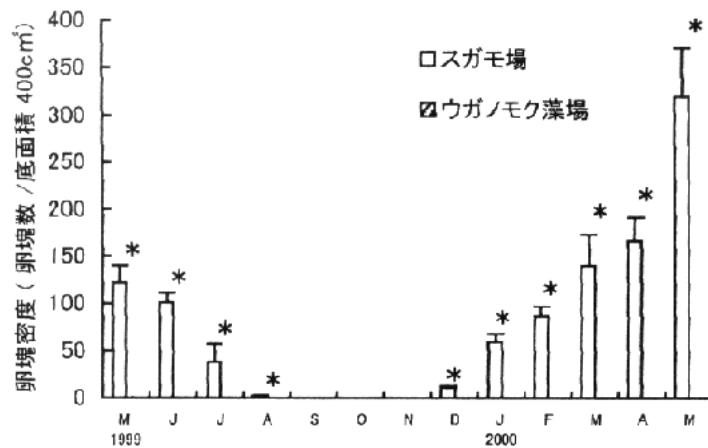


Fig. 6 ウチダヘソカドタマキビの卵塊密度の季節変化
縦棒は標準誤差を表し、*は植物間で有意差 (Mann-Whitney U-test $P < 0.05$) があることを示す。

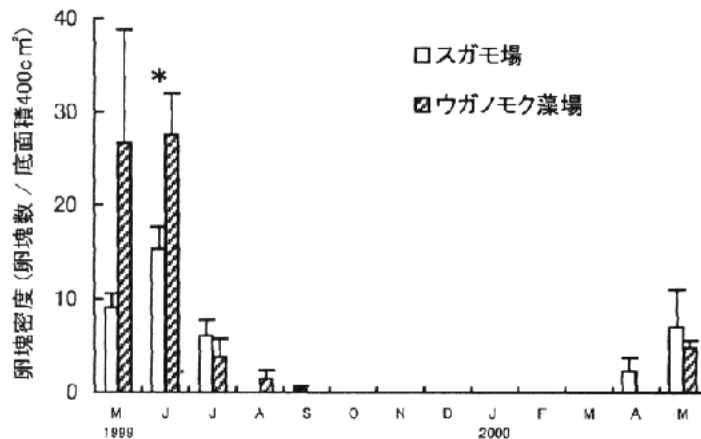


Fig. 7 コウダカチャイロタマキビの卵塊密度の季節変化
縦棒は標準誤差を表し、*は植物間で有意差 (Mann-Whitney U-test $P < 0.05$) があることを示す。

1999年6月だった。2つの植物間で卵塊密度に有意な差が見られたのは1999年6月だけであった(Mann-Whitney U-test, $P < 0.05$)。

5. スガモ葉上における巻貝の卵塊の垂直分布

2000年4月および5月の2種類の巻貝のスガモ葉上の卵塊の垂直分布を示した(Fig. 8, 9)。ウチダヘソカドタマキビの卵塊は4月、5月に20株ずつ得たスガモ葉上の卵塊の合計である。コウダカチャイロタマキビの卵塊は4月にはほとんど得られなかったため5月に採集した40株に付着していた卵塊から得たデータである。ウチダヘソカドタマキビの卵塊数は葉面積から計算される各区画の期待値と有意に異なっていた(χ^2 -test, $P < 0.001$)。ウチダヘソカドタマキビの卵塊は基部から30cmの範囲に限定されており、それ以上の高さからは1つも見つからなかった。それに対し、コウダカチャイロタマキビの卵塊は60cm以上の高さからも得られ、葉面積から計算される各区画の期待値と有意な違いは見られなかった(χ^2 -test, $P = 0.092$)。

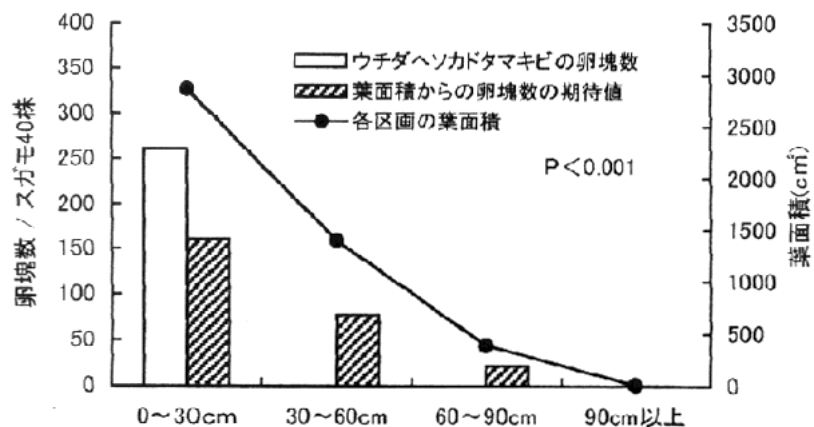


Fig. 8 スガモ葉上のウチダヘソカドタマキビの卵塊の垂直分布
卵塊数とその期待値の間に有意な差(χ^2 -test $P < 0.001$)が見られた。

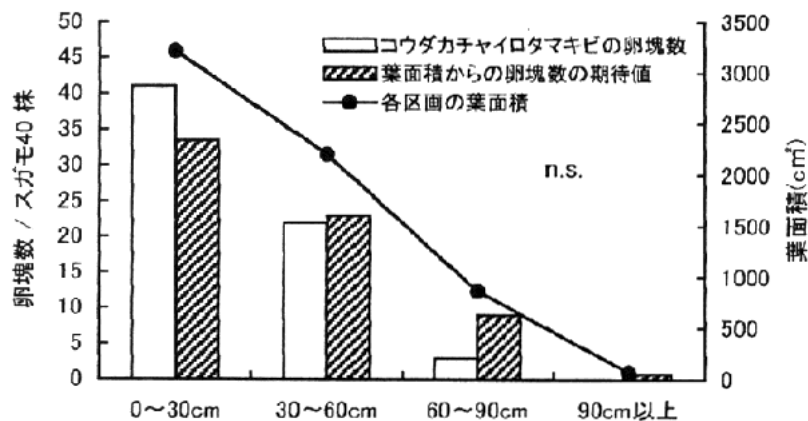


Fig. 9 スガモ葉上のコウダカチャイロタマキビの卵塊の垂直分布
卵塊数と期待値の間に有意な差は見られなかった(χ^2 -test $P = 0.092$)。

6. 卵塊の孵化日数

2種類の巻貝の孵化日数を示した(表1)。2種類の巻貝はどちらも過去5年間における各週の平均水温という同じ条件で飼育されたが、孵化日数には大きな違いが見られた(Student t-test, $P < 0.001$)。ウチダヘソカドタマキビの卵は孵化までにコウダカチャイロタマキビに比べて約2倍の日数を要する。

表1 2種類の巻貝の卵塊の孵化日数

	飼育した卵塊数	産卵日	孵化日数 ± 標準偏差
ウチダヘソカドタマキビ	n=20	5月8～10日	49.85 ± 2.08日
コウダカチャイロタマキビ	n=26	5月8～9日	25.53 ± 2.27日

考察

厚岸湾の岩礁帯藻場においてスガモとウガノモクの季節変化は大きく異なっていた(Fig. 1)。本研究の行われた厚岸湾岩礁湖下帯の藻場の季節変化は、初春から初夏にかけて押寄りのウガノモク藻場を中心とした繁茂期、盛夏から初秋の岸寄りのスガモ場を中心とした繁茂期、晩秋から冬にかけてのスガモのバイオマスの減少による藻場の衰退期、そして冬から初春のウガノモクの成長による藻場の増大期に分けられる。特に6, 7月のウガノモクの流出は藻場の景観を大きく変化させる。

ウチダヘソカドタマキビは冬から春にスガモ葉上に産卵し、初夏頃に卵からは直連発生で稚貝が孵化する。孵化した稚貝は夏から秋によく成長し、冬には成熟サイズに達して産卵が開始される。産卵を終えた親世代は秋までに姿を消すことからこの巻貝は1年生だと考えられる(Fig. 4, 6)。コウダカチャイロタマキビはウチダヘソカドタマキビより産卵の開始が遅く、春から初夏に植物上に産卵する。卵塊からはプランクトン幼生が孵化し、夏から初秋にかけて植物に定着する。その後、翌年の春まで成長を続け、産卵を開始する。親個体は産卵期が過ぎても成長を続けて、わずかながら翌年の産卵期まで生存する個体も存在することが1999年5月の大型個体の存在から読みとれる。このことはコウダカチャイロタマキビの寿命が1年以上であることを示している(Fig. 5, 7)。

ウチダヘソカドタマキビとコウダカチャイロタマキビは系統的に近縁で、同じ岩礁帯藻

場に分布しているが、その植物の利用様式は大きく異なっていた (Fig. 2, 3)。ウチダヘソカドタマキビは1年を通して主にスガモ場を利用していたのに対し、コウダカチャイロタマキビは季節によって変動があるもののスガモ場とウガノモク藻場のどちらも利用していた。それぞれの巻貝の個体群動態も大きく異なっており、生活史はそれぞれの植物の利用様式と密接に関係している。スガモという特定の植物を主に利用するウチダヘソカドタマキビの個体群動態はスガモの消長と同調していた。これはこの巻貝がスガモが伸長する前に産卵を行い、植物が急速に成長する時期に直達発生で稚貝が確実にスガモに定着するためである。このような生活史を持つことはスガモの葉という限定された生息場所を利用するウチダヘソカドタマキビにとって非常に適応的だと考えられる。また、プランクトン幼生期を持たないことは卵塊から孵化する稚貝が親の利用しているスガモに確実に定着できるという点でスガモだけを利用するウチダヘソカドタマキビの生息場所の利用様式と結びついていると考えられる。

様々な植物に分布するコウダカチャイロタマキビの個体群動態は本研究においては植物の季節変化に対する同調性を示さなかった。この巻貝はウガノモクが繁茂している初春から初夏にかけては多くの個体がウガノモク藻場を利用し、ウガノモクの流出後の夏から冬にかけては大部分の個体がスガモ場を利用している。本種のように特定の植物を選択しない葉上動物は特定の植物の季節変化に生活史を同調させるという適応は考えにくい。複数の植物で構成される藻場ではそれぞれの植物が異なった季節変化をした場合、特定の植物のバイオマスが低い時期でも他の植物のバイオマスは高いという状況が生じる。そのため特定の植物を選ばない generalist は複数の植物を利用することにより藻場の季節変化に対応することが可能なのであろう。このように考えたとき問題となるのはバイオマスを減少させる植物からバイオマスを増加させる、もしくはバイオマスが保たれる他の植物への移動である。コウダカチャイロタマキビはウガノモクが流出する前の5、6月に卵塊密度がピークに達し、卵塊からは5月の水温で1ヶ月以内でプランクトン幼生が孵化する。この巻貝の新規加入個体が観察されたのは7月から9月にかけてであり、プランクトン幼生は1ヶ月もしくはそれ以上の浮遊生活を送った後、スガモや残ったウガノモクの盤状根に定着すると考えられる。従ってコウダカチャイロタマキビの生活史は本研究の行われた岩礁帯藻場における最も急激な変化であるウガノモクの流出を世代交代により巧妙に避けて

いることになる。同様の藻体流出後の新規加入は瀬戸内海のノコギリモク葉上の巻貝シマハマツボやノミニナモドキでも報告されており（向井 1976）、巻貝のように移動性の乏しい葉上動物であってもプランクトン幼生期を持つことで、大型海藻の流出という藻場の劇的な季節変化にも対応できることを示している。今回の調査で明らかになった植物のバイオマス変化に同調性を見せず、また比較的長いプランクトン幼生期を持つコウダカチャイロタマキビの生活史は、特定の植物を利用するのではなく藻場全体を利用する彼らの生息場所の利用様式と対応していると言える。

2種類の葉上性巻貝のスガモ葉上における卵塊の垂直分布は大きく異なっていた（Fig. 8, 9）。ウチダヘソカドタマキビの卵塊は基部の 30cm 以内に集中し、卵塊の垂直分布は葉面積から期待される卵塊の分布頻度とは大きく異なっていた。それに対し、コウダカチャイロタマキビの卵塊の垂直分布は葉面積から期待される分布頻度との間に違いは見られず、前者と比較すると明確な傾向は見られなかった。ウチダヘソカドタマキビはスガモで毎世代を繰り返す *specialist* と考えられ、スガモ葉上での卵塊の生存率を高める、もしくは孵化後の稚貝の生存率を高めるために産卵場所に関する強い選択性を示しているのであろう。それに対し、*generalist* であるコウダカチャイロタマキビはプランクトン幼生期を持ち、特定の植物で毎世代を送るとは限らない。その結果、その生活史において特定の植物上での強い産卵場所の選択性は発達しにくいと考えられる。今回、2種類の葉上性巻貝で見られた卵塊分布の違いは植物の利用様式の違いが産卵場所の選択という行動の違いとも密接に関係していることを示唆している。

藻場は古くから水産資源の産卵場や成育場として知られており、葉上動物は様々な水産有用種の餌資源となっている。本研究で扱ったコウダカチャイロタマキビは野付湾、能取湖において水産有用種ホッケイエビの重要な餌の一つとされている（水島, 1981; 千葉, 私信）。また、本研究場所で採集したホッケイエビが室内においてこの2種類の巻貝、およびその卵塊を摂食することを確認している。今後、ホッケイエビにとっての葉上性巻貝、およびその卵塊の餌資源としての重要性についての研究が水産学的見地から求められる。

今回の調査結果は葉上動物の植物の利用様式はその生活史、行動と密接に関係している

ことを示唆している。また、季節変化の大きいウガノモクと季節変化の緩やかなスガモが同所的に藻場を構成していることが、generalist であるコウダカチャイロタマキビの個体群にとっては重要であることが推測される。植物を選ばない葉上動物は異なる消長を示す複数の植物からなる藻場で豊富になるのかもしれない。どのような藻場が水産有用種の餌を含む藻場の葉上動物を豊富にするのかという問題は藻場の保全を考える上で重要である。様々な葉上動物の生活史、個体群動態をその植物の利用様式に着目して明らかにしていくことは、葉上動物の生活史適応に関する理解を深めると同時に水産有用種の資源保護を視野に入れた藻場の保全に役立つことが期待される。

要約

葉上動物の密度の季節変化は植物バイオマスの季節変化に同調することが多い。本研究においてもウチダヘソカドタマキビの密度の季節変化とスガモのバイオマスの季節変化の間には同じ傾向が見られた。しかし、コウダカチャイロタマキビの密度変化はスガモのバイオマスの季節変化ともウガノモクのバイオマスの季節変化とも同調性は見られなかった。ウチダヘソカドタマキビのように特定の植物を利用する specialist にとって植物の成長期における稚貝の新規加入はスガモという制限された生息場所の利用において適応的であろう。しかし、コウダカチャイロタマキビのように季節変化の異なった植物を利用する generalist はそのような特定の植物に対する生活史の同調性を示すとは限らないと考えられる。ウチダヘソカドタマキビは発生段階にプランクトン幼生期を持たず、またスガモ葉上での産卵場所が非常に限定されていた。それに対しコウダカチャイロタマキビは1ヶ月以上に及ぶと推測されるプランクトン幼生期を持ち、前者と比較して、スガモ葉上での産卵場所は制限されていなかった。2種類の巻貝における生活史の違いはそれぞれの巻貝の植物の利用様式と関連した生活史適応の違いであると考えられる。葉上動物の植物の利用様式に着目した個体群動態、生活史の研究は葉上動物の多様な生活史適応を明らかにするだけでなく、水産資源維持を視野に入れた藻場の保全を図る上でも重要な知見をもたらすであろう。

謝辞

本研究を進めるにあたり、北海道大学厚岸臨海実験所の向井宏教授に指導、教示をいただいた。また国立科学博物館の長谷川和範博士には巻貝の分類、同定及び多くの貴重な情報を教示していただいた。また、東京大学海洋研究所の仲岡雅裕博士、高知大学海洋生物教育研究センターの和田哲助教授にも様々な助言をいただいた。最後に北海道大学厚岸臨海実験所の職員と院生の方々には日頃から相談に乗っていただき大変お世話になった。記して感謝を申し上げる。

引用文献

- Edgar, G. J. (1983) The ecology of south-east Tasmanian phytal animal communities. I spatial organization on a local scale. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 70: 129-157
- Edgar, G. J. (1990) Population regulation, population dynamics and competition amongst mobile epifauna associated with seagrass. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 144: 205-234
- Hay, M. E., J. R. Pawlik, J. E. Duffy and W. Fenical (1989) Seaweed-herbivore-predator interactions: host-plant specialization reduces predation on small herbivores. *Oecologia*, 81: 418-427
- Hay, M. E. and J. E. Duffy (1990) Host-plant specialization decreases predation on a marine amphipod: an herbivore in plant's clothing. *Ecology*, 71 (2): 733-743
- Kamiya, T. (1988) Contrasting population ecology of two species of *Loxococoncha* (*Ostradoca*, Crustacea) in recent *Zostera* (eelgrass) beds: adaptive differences between phytal and bottom-dwelling species. *Micropaleontology*, 34: 316-331
- Lewis, F. G. (1987) Crustacean epifauna of seagrass and macroalgae in Apalachee Bay, Florida, USA. *Marine Biology*, 94: 219-229
- Marsh, G. A. (1973) The *Zostera* epifaunal community in the York River, Virginia. *Chesapeake Sci.* 14: 87-97
- 水島敏博・富田恭司 (1984) 野付湾におけるアマモ葉上の貝類 - 分布と出現個体数の季節変化, *VENUS (Jap. Jour. Makac.)* 43: 339-346
- 水島敏博 (1981) アマモ場におけるホッカイエビの生態と生産. *藻場・海中林・水産*

学シリーズ , 38: 57-74 . 恒星社厚生閣.

Mukai, H. (1971) The phytal animals on the thalli of *Sargassum serratifolium* in the Sargassum region, with reference their seasonal fluctuations. *Marine Biology*, 8: 170-182

Mukai, H., T. Suzuki and S. Nojima (1999) Morphological implications of seagrass substratum for mobile epifauna community, Rottnest, Western Australia. *Western Australian Museum, Perth*: 255-273

向井宏(1976)ガラモ葉上の貝類について. *VENUS (Jap. Jour. Malac.)* 35: 119-133

向井宏(1994)藻場(海中植物群落)の生物群集(3) - 葉上生物群集のオーガニゼーション - *海洋と生物* 91 (vol.16 no2) : 99-102

Nagle, J. S. (1968) Distribution of the epibiota of macroepibenthic plants. *Contr. Mar. Sci.*, 13: 105-144

Nishihira, M. (1968) Dynamics of natural population of epifaunal Hydrozoa with special reference to *Sertularella miurensis* Stechow. *Bull. Mar. Biol. Stn Asamushi, Tohoku University*, 13: 103-124

Ockelmann, K. W. and C. Nielsen (1981) On the biology of the porsobranch *lacuna parva* in the Oresund. *OPHELIA*, 20: 1-16

Toyohara, T, M. Nakaoka and K. Aioi (1999) Population dynamics and reproductive traits of phytal gastropods in seagrass bed in Otuchi Bay, north-eastern Japan. *PSZN Marine Ecology*, 20: 273-289