

アラレタマキビ *Nodilittorina radiata* におけるつま先立ち行動

和田 哲¹・伊藤 篤²

¹ 高知大学海洋生物教育研究センター 781-1164 高知県土佐市宇佐町井尻194

² 北海道大学水産学部多様性生物学講座 041-8611 北海道函館市港町3-1-1

Preliminary Observation on “Tip-lip” Attachment in the Periwinkle *Nodilittorina radiata*

Satoshi WADA¹ and Atsushi ITO²

¹ *Usa Marine Biological Institute, Kochi University, Usa-cho, Tosa, Kochi 781-1164, Japan* (email: wadas@cc.kochi-u.ac.jp)

² *Laboratory of Biodiversity, Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Hakodate 041-8611, Japan*

Abstract: In gastropods, there are two typical attachment manners, namely foot attachment and mucous attachment. Some littorinids are known to minimize heat stress by “tip-lip” attachment, which is the manner to attach with dried mucous thread to minimize contact with the hot substratum. Spatial variation on the frequency of “tip-lip” attachment was examined in the periwinkle, *Nodilittorina radiata* at two rocky coasts in Usa-cho, Kochi, Japan. Shell length, direction of attachment site and height of attachment site might not affect the attachment manners. Height of rocks was negatively correlated with the frequency of “tip-lip” attachment. These results suggest two possibilities: snails acquire lower thermal stress on higher rocks and/or snails exhibit “tip-lip” attachment more frequently on horizontal rocks than on vertical rocks.

Key words: *Nodilittorina radiata*, periwinkle, thermal stress, “tip-lip” attachment

緒 言

アラレタマキビ *Nodilittorina radiata* は北海道南部から九州沿岸、中国沿岸、ベトナムに分布し (土田ら, 2000), 岩礁潮間帯群集の中で最も高潮位に生息する巻貝である。一般に潮間帯に生息する無脊椎動物群集では, 分布の上限を無機的环境要因 (乾燥, 高・低温) が規定し, 一方で捕食や競争といった生物的要因によって分布の下限が決定されると考えられている (Raffaelli and Hawkins, 1996)。本種のように, 潮位が高い場所に生息する生物は, 厳しい無機的环境要因に耐えうる様々な形態的, 生理的, 行動的な適応を遂げていると考えられる (Fraenkel, 1966; Garrity, 1984; McQuaid and Scherman, 1988)。

アラレタマキビをはじめとする数種のタマキビ類では, 真夏の炎天下で貝殻の殻口縁辺部のみでつま先立って付着するという行動が知られている (“tip-lip” attachment) (Fig. 1)。これはおもに, 強い日射しによって熱せられた岩盤との接触を少なくすることによって高温から身を守る行動的適応の一つと考えられており (Garrity, 1984; McQuaid and Scherman, 1988), そのユニークな格好が, しばしば図鑑などで紹介されている (奥谷, 1986; 岩崎, 1999)。アラレタマキビに関する生態学的研究は日本を中心に数多くおこなわれており (宮本ら, 1995; Ito *et al.*, 1998),

例えば大垣は和歌山県白浜において本種の付着様式が粘液付着 (mucous attachment) と足付着 (foot attachment) に大別することができ、各付着様式の観察頻度が天候や波沫の有無によって異なること (Ohgaki, 1988a)、繁殖期が6月中旬から9月上旬であり、その時期には分布域が他の季節よりも下方になること (Ohgaki, 1981, 1988b)、稚貝は本種の分布域の下方から出現し、平均殻長は夏期を除いて高所ほど大きいこと (Ohgaki, 1985a) を報告している。しかし、つま先立ち付着に関する詳細な研究は、著者らの知る限り、これまでほとんどおこなわれていない。

つま先立ち付着は、高温からの逃避という利点を持つが、一方で波や風にさらされたとき岩盤からはがれやすいというコストもある

かもしれない。付着場所が地面から高い場所にあれば、落下したときに遠くまで転がってしまう可能性を考えると、つま先立ち行動は地面に近い場所で頻繁におこなわれているのかもしれない。また、一般に巻貝の温度耐性は、体のサイズで異なっているので (Vermeij, 1972; McQuaid, 1981; Garrity, 1984)、つま先立ち行動もまた体サイズ依存的な行動なのかもしれない。

行動生態学では動物が複数の行動をとりうる状況で、環境条件や生理状態に応じて行動を変えることを指して意志決定 (decision making) という用語を用いる (粕谷, 1990)。この用語は必ずしも哺乳類や鳥類が「意識的に」行動を選択していると考えられる場合のみで用いられるわけではなく (もっとも、どの動物が意識をもつかは定かではない (Humphrey, 1986))、脳が発達した分類群に限定されて用いられるわけでもない。例えば Kasuya (1983a, b) は、アシナガバチを材料として、巣に留まって子を捕食者から守るか、巣を離れて摂餌するかという意志決定を研究している。

本研究では、つま先立ち行動に関わる意志決定に影響を与える要因について考察するため、野外においてどのような個体がどのような状況でつま先立ち行動をしているのかを調査した。野外調査は(1)つま先立ち行動をおこなう頻度は、体サイズによって異なっているのか、(2)つま先立ち行動の頻度は、各個体の付着場所の方角によって異なっているのか、(3)つま先立ち行動の頻度は付着場所の高さによって異なっているのか、の3点に焦点を当てておこなった。

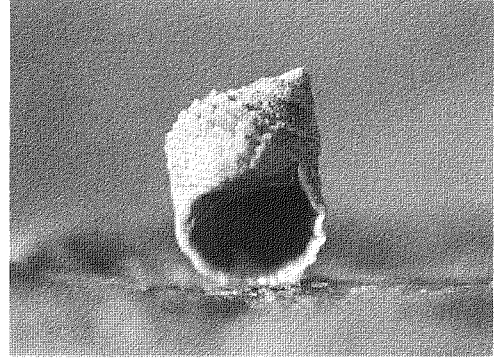


Fig. 1. “Tip-lip” attachment of *Nodilittorina radiata*. To minimize contact with hot substratum, the snail uses tip of its shell lip with mucous to attach to the substrate. The snail orients its apex to the left or upward, and the angle of operculum to the substratum is over 45°.

材料と方法

調査は、高知県土佐市宇佐町五色の浜と井尻の岩礁海岸において、それぞれ2000年8月12日、29日の午前11時から午後2時にかけておこなった。五色の浜は外洋に面し、井尻は内湾開口部の海岸であり、底質はどちらも砂地に大小の転石が散在している (Fig. 2)。アラレタマキビは転石上のみ分布し、転石下と砂上には観察されなかった。また、井尻は道路に面しており、アラレタマキビは道路の護岸壁 (高さ640 cm) にも多数分布していた。調査日は両日共に晴天かつ大潮であり、高知港における干潮時刻はそれぞれ10時35分と11時56分、おおよその干満差

は140 cmと190 cmだった。

五色の浜では、潮位がほぼ等しい場所に並列する3つの大きさの異なる岩 (st. 1, 2, 3) (Table 1) に、15 cm × 15 cm の方形枠を波に対して4方向 (前, 後, 左, 右) に1地点ずつランダムに設置して各個体の付着様式を記録後、採集して研究室内で殻長を測定した。また、井尻では、護岸壁ならびに、ほぼ等しい潮位に位置する4つの異なる大きさの岩に (Table 1), 30 cm × 50 cm の方形枠を波に対して2方向 (前, 後) に1地点ずつ設置して各個体の付着様式を記録後、採集して研究室内で殻長を測定した。高さが50 cmに満たない3つの岩 (st. 4, 5, 6) では方形枠の30 cm 辺を縦として用いた。一方、護岸壁 (PR1, 2) と最も大きな岩 (st. 7) では方形枠の50 cm 辺を縦として、地面から50 cm (Lo) と地面から50 cm 以上100 cm 以下 (Hi) の2地点で同様の調査、採集をおこなった。

晴天の干潮時には、調査地点を設定した岩は全て干出しており、アラレタマキビは乾燥した岩上に付着していた。このとき、足で付着している個体 (foot attachment) はおらず、全ての個体は蓋を閉じ、乾燥した粘液で付着していた (mucous attachment)。この粘液付着の個体をさらに4つの付着様式に分けた。

(1)つま先立ち (“tip-lip” attachment) : 勾配90度以下の斜面に付着する個体を斜面垂直に上部から観察したとき、殻口に対して殻頂部が左側、あるいは殻頂部が殻口の真上となっている個体が殻口の外縁部のみで付着し、殻口内縁部が付着面から離れている。岩の付着面と貝の蓋との角度が45度以上となり、貝を剝離することなく蓋が目視可能 (Fig. 1) ; (2) 通常 (normal attachment) : 上部から観察したとき殻口に対して殻頂部が右側 (Fig. 3a),

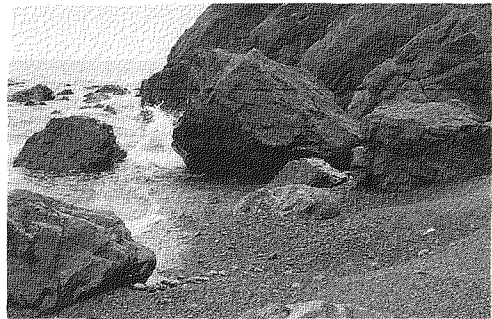


Fig. 2. Study site. Upper and lower photographs are I-no-shiri and Goshiki-no-hama, respectively.

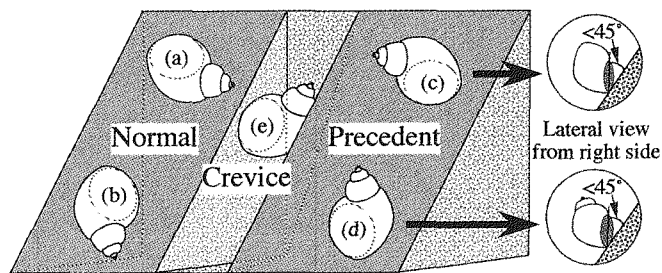


Fig. 3. Three attachment manners of *Nodilittorina radiata*; Normal, the snail orients its apex to the right (a) or downward (b); Precedent, the snail orients its apex to the left (c) or upward (d). This orientation is the same as “tip-lip” attachment although the angle of operculum to substratum is within 45°; Crevice, the snail position within crevice and cannot freely change its posture (e).

Table 1. Characteristics of stones (st.) and protection wall (PR) at study site.

	Height (cm)	Rock	
		Around (cm)	Maximum Length (cm)
Goshikinohama			
st. 1	113	737	245
st. 2	50	881	260
st. 3	38	465	188
Inoshiri			
st. 1	36	143	43
st. 2	33	330	135
st. 3	52	309	103
st. 4	160	890	354
PR	640	—	—

あるいは傾斜した岩に対して殻頂部が殻口の真下となっている個体で (Fig. 3b), 殻口全体で岩に接しているように見える; (3) つま先立ち可能 (以下, つま可能) (precedent): 勾配90度以下の斜面に付着する個体を斜面垂直に上部から観察したとき, 殻口に対して殻頂部が左側 (Fig. 3c), あるいは殻頂部が殻口の真上となっているが (Fig. 3d), 殻口内縁部が付着面に接している個体を含む。一部の個体は明らかに殻口外縁部のみで付着しているが, 付着面と蓋の角度が45度以下となっている; (4) クレビス内 (crevice): 付着方向に関わりなく, 侵入後に付着方向の変更が困難と考えられるような狭いクレビス内の個体 (Fig. 3e). なおクレビス内付着個体に関しては, 本稿では扱わなかった。

結果と考察

付着様式間の関係

つま可能付着が通常付着に類する付着様式なのか, つま先立ち付着と通常付着の中間的な段階なのかを判断するために, 通常個体数に対するつま先立ち個体数とつま可能個体数の関係について解析した。地点ごとの各付着様式の頻度は一定ではなく (後述), 通常個体数に対するつま先立ち個体数とつま可能個体数の比率には正の相関が認められた ($n = 26$, $r = 0.797$, $p < 0.001$) (Fig. 4)。つま先立ち付着とつま可能付着の違いが, 蓋と基質との角度だけであることと, 今回得られた結果を考えあわせると, つま可能付着はつま先立ち付着と通常付着の中間的な段階と考えられる。

つま先立ちとつま可能の違いである蓋と基質の角度の決定機構は明らかではない。各個体が自発的に角度を調節している可能性もあるが, 蓋と基質の角度は気温や湿度, 風などの物理的

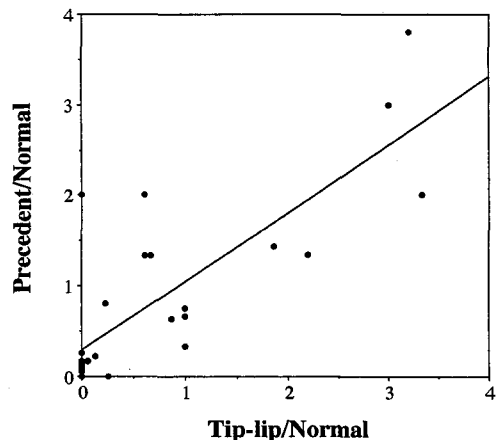


Fig. 4. Relationship between the number of precedent attachments / the number of normal attachments and the number of “tip lip” attachments / the number of normal attachments. The equation of the regression line is $y = 0.29579 + 0.75451x$ ($r^2 = 0.635$, $p < 0.001$).

要因によって決定されている可能性も残されている。角度の決定が粘液が乾燥するときの収縮の程度や重力等を利用して受動的におこなわれるものとするれば、各個体が決定しているのは殻口に対する殻頂の方向のみということになる。つま先立ちとつま可能という2つの付着様式は、同じ意志決定の結果なのかもしれない。

体サイズの比較

五色の浜と井尻海岸で採集された個体の平均サイズ(標準偏差)はそれぞれ5.36(1.48), 5.34(1.10)であり、両地域間で有意差はなかった(Mann-Whitney U -test, $z = -0.91$, $p = 0.36$)。一方、各海岸におけるつま先立ち、つま可能、通常の各付着様式の個体間で体サイズを比較したところ、井尻では有意差がなかったのに対し(Kruskal-Wallis test, $H = 2.69$, $p = 0.26$)、五色の浜では有意差がみられた(Kruskal-Wallis test, $H = 7.27$, $p = 0.03$) (Fig. 5, Table 2)。しかし五色の浜では、岩ごとで各付着様式の個体間で体サイズの有意差は認められず(st. 1; Mann-Whitney U -test, $z = -1.91$, $p = 0.06$, st. 2, 3; Kruskal-Wallis, $H = 3.00, 1.79$, $p = 0.22, 0.41$)、3つ

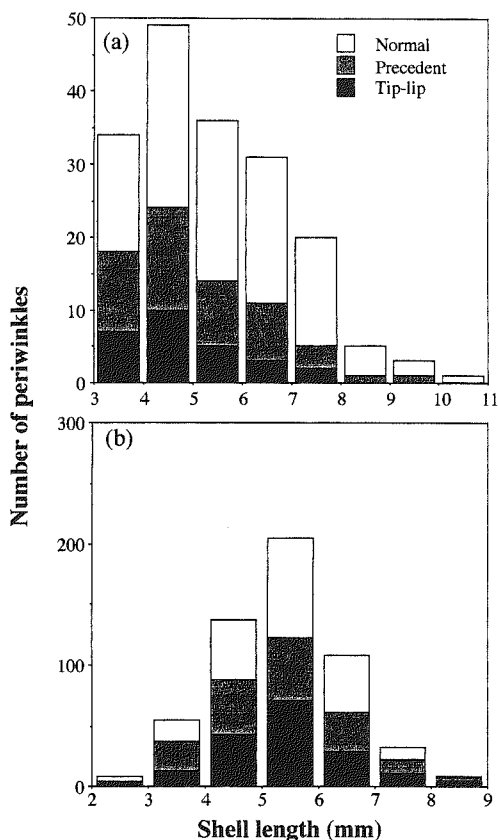


Fig. 5. Shell size frequency distribution of *Nodilittorina radiata* in Goshiki-no-hama (a) and I-no-shiri (b).

Table 2. Mean shell length (mm) of *Nodilittorina radiata* performing each attachment manner. Kruskal-Wallis test was used as statistical analysis except for st. 1. Mann-Whitney's U -test was used in st. 1. * mean significant differences in shell lengths of three attachments on each sample. Numerical value in parenthesis is standard deviation.

	tip-lip	precedent	normal	total	H	P
Goshikinohama						
st. 1	—	7.06(1.01)	6.00(1.62)	6.10(1.60)	($z = -1.91$)	0.06
st. 2	5.80(1.36)	5.53(1.55)	4.91(1.08)	5.17(1.26)	2.99	0.22
st. 3	4.64(1.03)	4.51(0.96)	5.05(1.27)	4.68(1.06)	1.79	0.41
Total	4.81(1.13)	5.13(1.44)	5.60(1.54)	5.36(1.48)	7.27	0.03*
Inoshiri						
st. 1	4.96(0.69)	5.13(1.08)	4.43(1.17)	4.93(0.97)	1.71	0.43
st. 2	5.38(1.09)	4.69(0.97)	4.67(1.12)	4.96(1.11)	17.52	<0.01*
st. 3	5.14(0.72)	5.14(0.75)	5.24(0.76)	5.17(0.74)	0.27	0.87
st. 4	5.86(1.42)	5.57(1.49)	5.33(1.08)	5.56(1.32)	2.54	0.28
PR	6.36(1.10)	6.02(0.88)	5.77(0.84)	5.89(0.88)	4.86	0.09
Total	5.44(1.11)	5.23(1.11)	5.33(1.05)	5.34(1.10)	2.69	0.26

の付着様式の区別なく岩ごとに体サイズを比較すると有意差が認められた (Kruskal-Wallis test, $H = 30.91$, $p < 0.0001$) (Table 2). さらに, 各付着様式の頻度も地点間で有意に異なっていたので (後述), 五色の浜全体での各付着様式個体間での体サイズの有意差は, 岩ごとの体サイズの有意差と地点間の付着様式頻度の有意差を反映したものと考えられる. 一方, 井尻でも岩ごとにみると st. 5 で各付着様式の個体間で体サイズに有意差が認められた. その傾向は, つま先立ち個体が通常個体よりも大きいという傾向であり, つま先立ち個体の方が小さいという五色の浜全体の傾向とは逆だった. 五色の浜と同様に, 他の岩では各付着様式の個体間で体サイズの有意差はみられず, 岩ごとの体サイズに有意な違いがあった (Kruskal Wallis test, $H = 67.96$, $p < 0.0001$).

本種では, 幼貝が分布の下限に分布することやサイズグループごとに分布域が異なるという体サイズの空間変異が報告されており (Ohgaki, 1985a), 今回の結果もこれに一致する. そして全体としては, 付着様式と体サイズの間に一貫した傾向は認められないため, 本調査地においてアラレタマキビの付着様式に体サイズが関与している程度は小さいと考えられる.

付着様式の空間変異

五色の浜と井尻の両地域間の付着様式頻度には有意な差があり, 井尻の方がつま先立ち個体の頻度が高かった (Pearson's χ^2 -test, $\chi^2 = 26.83$, $p < 0.0001$) (Table 3). これは井尻の方が波あたりが弱いために, アラレタマキビにとって, つま先立ち時の波による落下リスクが小さいからかもしれない. しかし, 今回の調査では, 各地域における地点数が3地点と5地点で非常に少なく, さらに, 両地域共に同一地域内の地点間で, 各付着様式を採用していた個体の頻度は有意に異なっていたので (Pearson's χ^2 -test, $\chi^2 = 70.31$ (五色の浜), 73.53 (井尻), $p < 0.0001$), 今回の地域間の差は, サンプル数が少ないために誤って検出された可能性が否定できない. 両地域全体の違いを論じるためには, より多くの地点のデータが必要だろう.

一方, 五色の浜の同一の岩における4方向間で付着様式を比較したところ (Fig. 6a), st. 2 では有意差がみられ, 海に対して右方向の岩面でつま先立ちとつまみ可能個体の頻度が高かった (Pearson's χ^2 -test, $\chi^2 = 19.20$, $p < 0.01$). 統計上の有意差は得られなかったが, 同様の傾向は st. 3 でも認められた (Pearson's χ^2 -test, $\chi^2 = 11.44$, $p = 0.07$). しかし, その傾向は st. 1

Table 3. Number of *Nodilittorina radiata* performing each attachment manner.

	tip-lip	precedent	normal	total
Goshikinohama				
st. 1	0	7	65	72
st. 2	4	11	25	40
st. 3	23	29	15	67
Total	27	47	105	179
Inoshiri				
st. 1	11	13	6	30
st. 2	68	59	44	171
st. 3	49	32	31	112
st. 4	35	31	47	113
PR	11	32	84	127
Total	174	167	212	553

では全く認められなかった。井尻での2方向間の比較では、st. 5, 6では波を正面から受ける岩面に付着していた個体がつま先立ちの頻度が有意に高く (Pearson's χ^2 -test, $\chi^2 = 11.59, 8.39, p < 0.01, = 0.02$), st. 7では、地面からの高さに関わらず、波の反対側の岩面に付着していた個体の方がつま先立ちの頻度が有意に高かった (Pearson's χ^2 -test, $p = 0.001$) (Fig. 6b). 地面からの高さや付着様式の関係については、護岸壁のPR1では高い場所の方がつま先立ちの頻度が有意に高かったもの (Pearson's χ^2 -test, $\chi^2 = 6.89, p = 0.04$), 護岸壁の残り1地点とst. 7ではその傾向は見いだせなかった。

このように、同一の岩におけるつま先立ち付着の頻度でも空間変異があることは明らかであるが、今回調査した方向と高さについては、一貫性のある傾向は見いだすことができなかった。風や波、日当たりに対する付着場所の方向が付着様式に与える影響については、定量的な風力、波力、温度測定も含めた詳細な調査が必要だろう。

岩の高さと付着様式の間には、五色の浜と井尻両海岸において一貫した関係を見いだすことができた。Fig. 7は全地点の岩の高さとつま先立ち付着の頻度の関係である。どちらの海岸でも、つま先立ち付着の頻度が高いのは低い岩であり、井尻では岩の高さとつま先立ち頻度 ($n = 5, r = 0.975, p < 0.001$), そして岩の高さとつま先立ちとつま先立ちとつま先立ちの和の頻度との間に有意な負の相関が認められた ($n = 5, r = 0.967, p < 0.001$). 一方、上述したように、同一

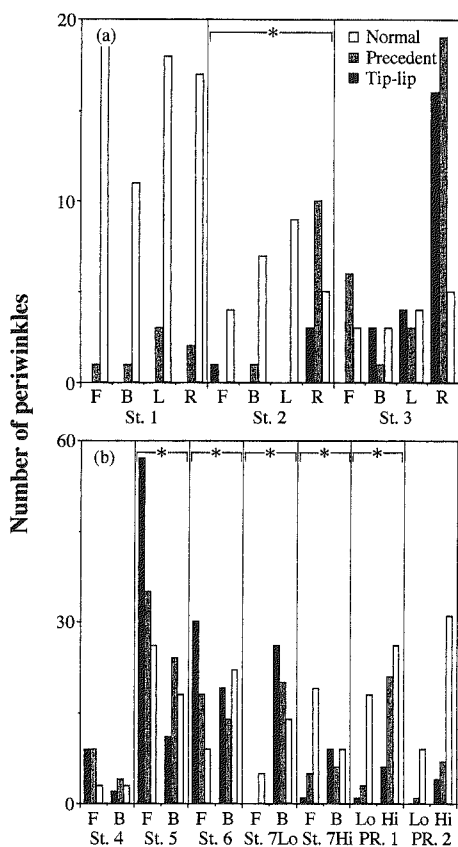


Fig. 6. Number of *Nodilittorina radiata* exhibiting three attachment manners on each survey point. In stone (St) facing seaward, its front (F), back (B), left (L) and right (R) sides respectively were surveyed. In the protection wall (PR) and St. 7, low (Lo, 0-50 cm) and high (Hi, 50-100 cm) sections were surveyed.

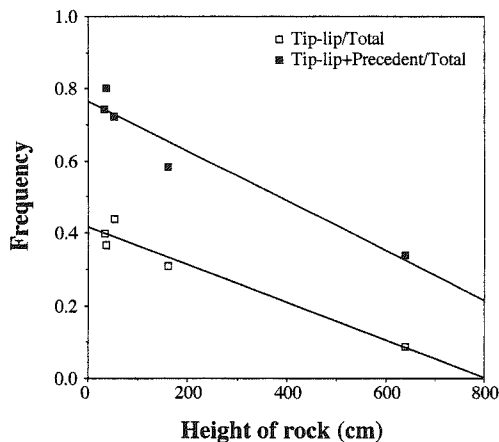


Fig. 7. Relationship between the height of the rock and the frequencies of "tip lip" attachment ($y = 0.41514 - 0.00052x, r^2 = 0.950, p < 0.001$) and "tip lip" attachment + precedent attachment ($y = 0.76449 - 0.00069x, r^2 = 0.936, p < 0.001$) at I-no-shiri.

の岩の異なる高さで付着様式を比較すると、低い場所の方がつま先立ち付着の頻度が高くなるわけではない。すなわち、付着様式と関係があったのは岩自体の高さであって、付着場所の高さではなかった。

つま先立ち行動の意志決定に関わる要因

今回調査した場所では、いづれも砂浜に転石が散在する地域であり、アラレタマキビにとって転石から転石に能動的に移動することは難しいと考えられる。このような場所では、アラレタマキビは特定の転石に長期間滞在することになるだろう。また、本種はいったん岩が熱くなって粘液が乾燥してしまえば、次の満潮や雨等によって岩が湿り気を帯びるまで付着様式を変更することはできない。すなわち岩が湿っていて付着方向を自由に調節できるときに、次の乾燥状態における付着様式を決定しなければならない。

このような条件を考え併せると、まず第一に、本種の各個体が、付着場所となっている岩の温度変動に関する情報に基づいて、つま先立ちに関する意志決定をおこなっている可能性が推察される。行動の意志決定に過去の情報（経験）が影響を与えることは、脊椎動物ではもちろん（Cuthill *et al.*, 1990; Collins, 1995）、無脊椎動物でも広く知られている（Eright and Shanks, 1993; Serra *et al.*, 1997; Rovero *et al.*, 1999）。短期的な経験だけでなく、春から夏、あるいは夏から秋といった長期的な付着場所の温度変動が、本種におけるつま先立ちの意志決定に影響を与えている可能性もあるだろう。もしこの仮説が正しければ、高い岩と低い岩の温度変動は、低い岩の方が激しく、とりわけ最高温度が高いと予想される。また、高い岩に付着していた個体を低い岩に移植するなどの移植実験をするならば、各個体は最初は元の場所の環境条件に合わせた意志決定をおこない、その後、新しい場所に合わせた意志決定をするようになると予想される。温度変化の経験は比較的長期にわたって収集する必要があると考えられるため、この仮説に基づいた付着様式の変化には少なくとも数日を要すると考えられる。

もう一つの可能性として、岩の角度に対する経験が挙げられる。今回の調査では、高い岩の平均的な角度は低い岩よりも垂直に近い（和田、個人的な観察）。アラレタマキビは繁殖や摂餌等のために様々な日周あるいは季節的移動をおこなうが（Ohgaki, 1981, 1985b, 1989）、移動する際に岩の角度を経験し、その平均的な角度がゆるやかなときはつま先立ちをするという単純なルールにしたがっているのかもしれない。Garrity (1984) は、岩の角度が地面に水平に近いほど温度や乾燥などの環境条件が厳しくなり、巻貝やカサガイの死亡率が高くなることを示している。したがって、角度は無機的环境条件の厳しさの指標として有効な手がかりであると考えられる。角度がゆるやかということは、つま先立ち個体にとって安定性が高く剝離の危険自体が小さいことも示唆している。角度の経験は温度変化に比べて短時間で収集されることが考えられるため、この仮説が正しければ、上述した移植実験において、アラレタマキビはすぐに新しい場所に適した意志決定をするようになると予想される。

しかし、岩の角度だけでは本種が夏に限ってつま先立ち行動をする要因とはなりえない。少なくともつま先立ちを開始する時期や終える時期には、気温や岩の温度がつま先立ちの意志決定に影響を及ぼしているだろう。また、波あたりなどの他の環境要因の影響も考えられる。本種の繁殖期は6-8月であり（Ohgaki, 1981; 1988b）、この期間は本種の花つま先立ち行動が観察される期間とほぼ一致する。したがって、つま先立ち行動が産卵等に関与した性特異的な役割も併せ持つ行動である可能性も残っている。本種の花つま先立ち行動を引き起こす要因を解明するには、今回の調査以上の時空間スケールで詳細な調査と野外実験をおこなう必要があるだろう。

引用文献

- COLLINS, S.A., 1995. The effect of recent experience on female choice in zebra finches. *Anim. Behav.*, **49**, 479-486.
- CUTHILL, I.C., A. KACELNIK, J.R. KREBS, P. HACCOU and Y. IWASA, 1990. Starlings exploiting patches: the effects of recent experience on foraging decisions. *Anim. Behav.*, **40**, 625-640.
- ERIGHT, W.G. and A.L. SHANKS, 1993. Previous experience determines territorial behavior in and archaeogastropod limpet. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **166**, 217-229.
- FRAENKEL, G., 1966. The heat resistance of intertidal snails at Shirahama, Wakayama-ken, Japan. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **14**, 185-195.
- GARRITY, S.D., 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology*, **65**, 559-574.
- HUMPHREY, N., 1986. *The Inner Eye*. Faber and Faber, London.
- ITO A., Y. MIYAMOTO and S. NAKAO, 1998. Seasonal migration and activity of the periwinkle, *Nodilittorina radiata* (Gastropoda: Littorinidae). *Benthos Research*, **53**, 27-35.
- 岩崎敬二, 1999. 貝のパラダイス. 東海大学出版会. 東京.
- KASUYA, E., 1983a. Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. 2. Ethogram and internidal relationship in *P. chinensis antennalis* in the founding stage. *Z. Tierpsychol.*, **63**, 303-317.
- KASUYA, E., 1983b. Behavioral ecology of Japanese paper wasps, *Polistes* spp. 3. Decision making by *P. chinensis antennalis* foundresses at the departure from nests. *J. Ethol.*, **1**, 15-21.
- 粕谷英一, 1990. 行動生態学入門. 東海大学出版会. 東京.
- MCQUAID C.D., 1981. The establishment and maintenance of vertical size gradient in populations of *Littorina africana knysnaensis* (Philippi) on an exposed rocky shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **54**, 77-89.
- MCQUAID, C.D. and P.A. SCHERMAN, 1988. Thermal stress in a high shore intertidal environment: morphological and behavioural adaptations of the gastropod *Littorina africana*. In, *Behavioral Adaptation to Intertidal Life*, edited by G. Cherazzi and M. Vannini, Plenum Press, New York, pp.213-224.
- 宮本 康・伊藤 篤・野田隆史・中尾 繁, 1995. 南北海道葛登支におけるアラレタマキビガイ (*Nodilittorina exigua*) の成長の季節性. 貝類学雑誌, **54**, 49-56.
- OHGAKI, S., 1981. Spawning activity in *Nodilittorina exigua* and *Peasiella roepstorffiana* (Littorinidae, Gastropoda). *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.*, **26**, 437-446.
- OHGAKI, S., 1985a. Vertical variation in size structure and density of the Littoral fringe periwinkle, *Nodilittorina exigua*. *Venus*, **44**, 260-269.
- OHGAKI, S., 1985b. Field observations on the rhythmic up-and-down movement of *Nodilittorina exigua* (Gastropoda: Littorinidae). *J. Ethol.*, **3**, 49-58.
- OHGAKI, S., 1988a. Rain and the distribution of *Nodilittorina exigua* (Dunker) (Gastropoda: Littorinidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **122**, 213-223.
- OHGAKI, S., 1988b. Vertical migration and spawning in *Nodilittorina exigua* (Gastropoda: Littorinidae). *J. Ethol.*, **6**, 33-38.
- OHGAKI, S., 1989. Vertical movement of the littoral fringe periwinkle *Nodilittorina exigua* in relation to wave height. *Mar. Biol.*, **100**, 443-448.
- RAFFAELLI, D. and S. HAWKINS, 1996. *Intertidal Ecology*. Chapman & Hall, New York, 356 pp.

- ROVERO, F., R.N. HUGHES and G. CHELAZZI, 1999. Effect of experience on predatory behaviour of dogwhelks. *Anim. Behav.*, **57**, 1241-1249.
- SERRA, G., G. CHELAZZI and J.C. CASTILA, 1997. Effects of experience and risk of predation on the foraging behaviour of the South-eastern Pacific muricid *Concholepas concholepas* (Mollusca: Gastropoda). *J. Anim. Ecol.*, **66**, 876-883.
- 土田英治・黒住耐二・佐々木猛智, 2000. 岩手県大槌湾とその周辺海域の貝類相(9)補遺-1. *Otsuchi Mar. Sci.*, **25**, 7-22.
- VERMEIJ, G.J., 1972. Intraspecific shore-level size gradient in intertidal molluscus. *Ecology*, **53**, 693-700.

(Accepted 6 December, 2000)