

匍匐性動物, 特に巻貝類とウニ類の日周行動 実験システムの開発*

林 育夫¹⁾・伊藤 祐子¹⁾・谷口 和也²⁾

Development of an Experimental System to Determine the Diel Behaviour of Creeping Animals, with Special Emphasis on Gastropods and Sea Urchins*

Ikuo HAYASHI¹⁾, Yuko ITO¹⁾ and Kazuya TANIGUCHI²⁾

Abstract

A time-series photographic recording system using a still camera was designed, at first, to conduct behavioural experiments for creeping animals, and then we developed a more informative recording system using time-lapse video through a very high sensitive ICCD television camera. The development included the designs of an experimental tank, control devices of the water supply and light, and a monitoring system of experimental conditions such as water temperature, dissolved oxygen and light intensity, etc. In order to work out the effectiveness of these two systems, trial observations on the diel behaviours using the systems were conducted on the sublittoral topshell, *Omphalius rusticus* and the sea urchin, *Strongylocentrotus nudus*. They showed different diel activities and movement patterns. These behavioural characteristics are discussed in connection with the effectiveness of the developed time-lapse video system and possibility of future study.

Key words : diel behaviour, creeping animals, experimental system, *Strongylocentrotus*, *Omphalius*, television camera, video

はじめに

海産動物の中で巻貝類やウニ類は、浅海岩礁域の磯根漁場で優占し、多くは植食性で第一次消費者として生態的に重要な位置を占めるとともに、産業的にも重要な磯根資源生物となっている。そのため、これらの動物の生態を行動学的側面からとらえ、生態的役割の解明と、さらに積極的にはそれら生物資源の管理や増養殖に必要な基礎的知見を得るために研究が行われている。動物の日周行動様式を調査研究する最も直接的で、簡単な方法は、水槽内あるいは野外

1998年10月5日受理 日本海区水産研究所業績A第524号

¹⁾〒951-8121 新潟市水道町1丁目5939-22 日本海区水産研究所

(Japan Sea National Fisheries Research Institute, Suido-cho, Niigata 951-8121, Japan)

²⁾〒981-0914 仙台市青葉区堤通雨宮町1-1 東北大学農学部

(Faculty of Agriculture, Tohoku University, Aoba-ku, Sendai 981-0914, Japan)

*本研究は農林水産省の特別研究「磯焼けの発生機構の解明と予測技術の開発」および大型別枠研究「農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究(バイオコスモス計画)」の一部として行った。

での人間の視覚による直接観察によるものである。しかし、肉眼観察が困難な夜間や、観察が長期間にわたり連続的に行う必要性から、直接観察を改良したり、他の方法を採用するなどして、従来から様々な方法によって研究が行われてきている。さらに、巻貝類やウニ類は海産動物で、海水という媒体に生息しているので、現場での直接観察や水槽中に対象動物を収容するときには、その試験環境に応じて観察装置や測定機器の耐水性などに独特な工夫がされているものもある。特にこれらの動物では、付着基盤に接触しながら緩慢に移動するという行動的特徴を考慮して観察の工夫が行われてきた。

腹足類やウニ類についての野外や実験室での観察には、夜間での観察者の補助光としての懐中電灯(THAIN 1971)、さらにそれに赤色のフィルターをつける(林 1988; 森川ら 1993)などして対象生物を照らしたり、逆に対象生物上に発光体を装着し、対象動物自体を発光させて(NAKAMURA and SOH 1997)，存在場所を一定期間ごとに直接確認する方法が採用されている。自動記録装置として、底面が透明な水槽上を赤外線の照射をまんべんなく走査することにより断続的に位置を記録(永田ら 1977)、スチールカメラを使用し、野外に設置した水中カメラのストロボの自動発光などを利用して、一定間隔ごとの連続撮影(岡本 1991; 今井ら 1996)、発光ダイオードを装着した対象動物の位置を露光(CHELAZZI *et al.* 1983)などの断続的な記録法が使われている。それに対して、全く光を使わない方法として、動物の移動に伴う容器内の体重移動を計測することにより活動状態を知る工夫もされている(小池ら 1993, 1995)。しかし、これら従来の方法では、動物の日周行動を知る上で必要な、長時間、連続、複数個体といった条件下で実験と観察を行うという目的には、はなはだ不十分であった。

近年の映像機器は、感度、解像力、使用の簡便性などの点で進歩がめざましく、その映像は連続的で、長時間の記録が可能であるので、様々な環境条件を設定して撮影すれば、従来の断片的に得られていた行動の情報の総合した収集が可能となる。本報では、移動速度は緩慢であるが長時間の観察を必要とする匍匐性動物、特に浅海岩礁域に優占して生息する植食動物の巻貝類とウニ類の日周性を中心とした行動を調べるために、新たに開発したスチールカメラの映像記録システムと、テレビカメラに改良したシステムの実験例を示し、従来のシステムと比べての有効性と、開発・改良されたシステムを用いた将来の行動実験への応用の可能性について論議する。

行動実験装置

1 スチールカメラ実験システム

行動実験を行うにあたり、実験動物を収容する水槽の考案と改良を行った。作製上の主な留意点として、水質の維持と実験動物へのストレスを少なくするために流水式とし、さらに行動が水槽の形状や水流の不均一性によって影響されず、かつ撮影が容易であることがあげられた。改良を加えて、水槽の形状は円形(直径30 cm, 深さ15 cm, 水深12.5 cm)とし、海水を水面近くの4つの注水口から水平方向へ注入することで、塩化ビニール製の水槽内を時計周りの方向に流し、水槽の中心部の底近くから排出するようにした(Fig. 1)。

実験動物の行動記録装置は、実験水槽の真上に設置した35mm一眼レフカメラ、フィルム自動巻き上げ用のワインダー、撮影時の瞬間照明用のリングストロボと反射光を防ぐ偏光フィルター、および自動シャッター用のタイマー等で構成した(Fig. 2 : 左)。この装置を用いて、市販の36枚撮り白黒フィルムで一定時間ごとに連続38コマのストロボ発光による撮影記録ができるようにした。この撮影装置と実験水槽を、東北区水産研究所の飼育実験室に作った遮光空間

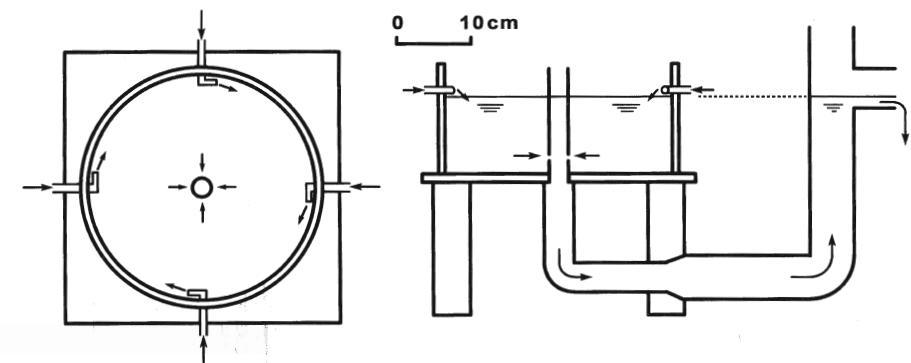


Fig. 1. Design of the experimental tank (Left : upper view, Right : side view, arrows indicate direction of water flow).

に設置した。光条件はタイマーにより人工光のみで明暗周期を調節できるようにし、また水槽への注水には、同研究所の大型調温濾過装置から自動的に送られてくる海水を使用した。明期の照度と水温は、実験時の変動の有無を確認するために、実験の開始時と終了時に測定した。

なお、この実験水槽と、本撮影記録システムは、微小巻貝の1種であるエゾサンショウウガイに対する摂食阻害物質を判定する実験に応用され、その概要はすでに報告されている(林ら 1996)。

2 テレビカメラ実験システム

スチールカメラによる撮影システムでの問題点、特に行動記録が断続的になることを解決す

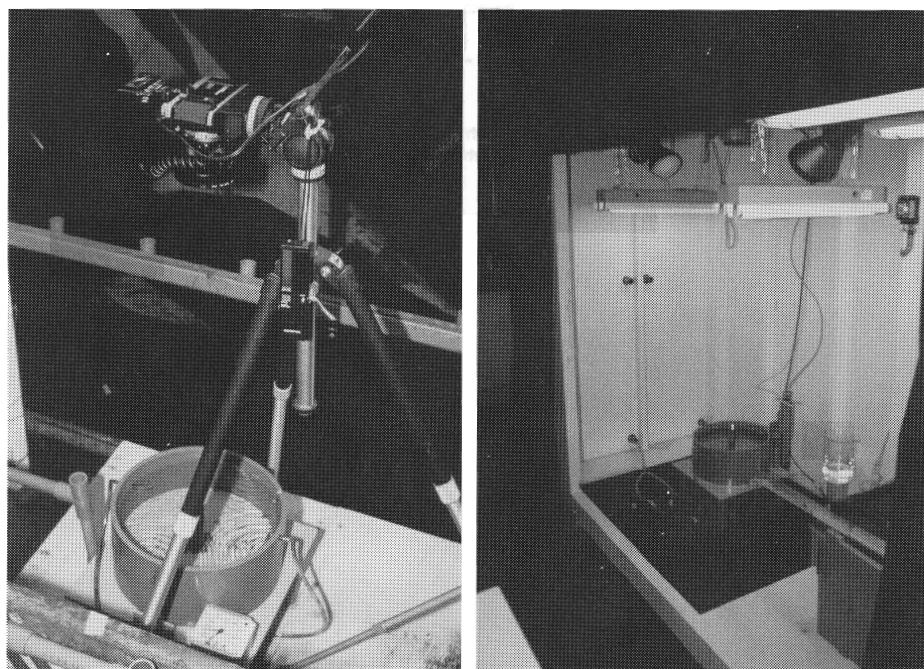


Fig. 2. Recording device using a 35 mm still camera (Left) and television camera (Right), which were installed directly above the experimental tank.

るために、テレビ映像による実験記録システムの開発を行った。実験水槽はスチールカメラのシステムを開発したときに考案したものそのまま用い、本システムでも光条件を人工光のみで調節できるようにするために、日本海区水産研究所の飼育実験室に設けた暗室に実験水槽を収容し、その直上に超高感度テレビカメラ（英國EEV社製）を固定した(Fig. 2 : 右)。超高感度のテレビカメラといえども全く光源がない状態では撮影できないので、暗期には小型白熱電灯の照明により光源を確保した。この明るさは照度0.5 lx以下の月明かり程度であった。テレビカメラで得られる映像は暗室外部のモニターを経由しタイムラプスビデオで録画するシステムとした。さらに、水槽の外側の水面の高さに光量子計、配水管内に水温計と溶存酸素計のセンサーを設置し、暗室外でそれらの値を読みとり隨時監視するとともに、実験期間中のこれらの測定値を連続的にデータロガーに保存し、実験後に飼育環境の変化を確認できるようにした(Fig. 3)。

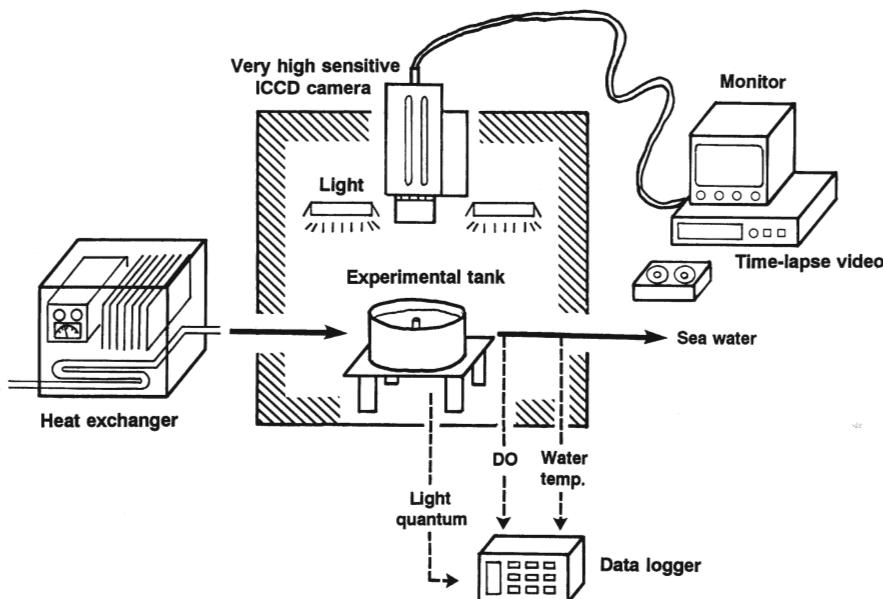


Fig. 3. The experimental system for observing and recording behaviour developed in the laboratory of the Japan Sea National Fisheries Research Institute.

実験装置によるコシダカガンガラとキタムラサキウニの行動解析例

1 実験材料および方法

(1) スチールカメラによる実験

実験には、1992年7月に宮城県船入島で採集したコシダカガンガラ *Omphalius rusticus* と福島県栽培漁業センターで1991年6月に採苗されたキタムラサキウニ *Strongylocentrotus nudus* を用いた。これらは、東北区水産研究所の18°Cの流水式恒温飼育水槽で少なくとも3ヶ月以上飼育してから、大きさを揃えるように留意して各々の実験ごとに5個体を選別し、実験開始数日前に実験水槽に収容し馴致した。全ての実験は1992年の10月下旬に行い、撮影は11:30に開始し、翌々日の0:30まで1時間ごとに行った(Fig. 4)。実験に使用したコシダカ

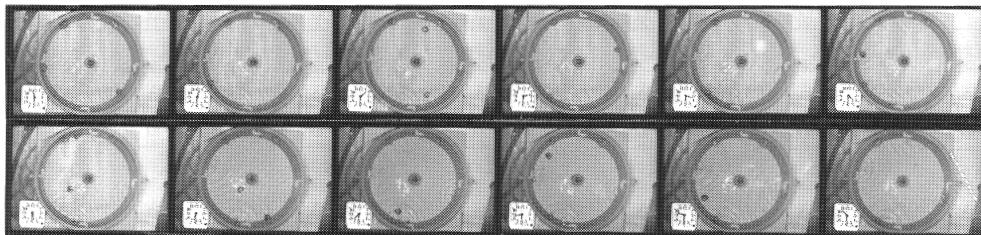
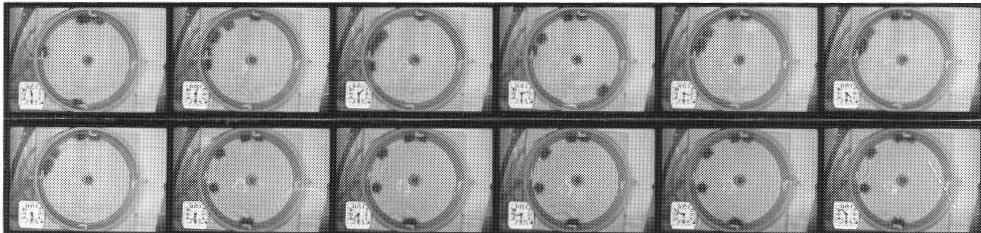
Omphalius rusticus***Strongylocentrotus nudus***

Fig. 4. Examples of time-series photographs taken at hourly intervals from 11:30 to 22:30 on the second day after starting the experiments.

ガンガラは殻径 23.7 ± 1.0 mm, 湿重量(殻を含む) 5.10 ± 0.81 g, キタムラサキウニは殻径 24.9 ± 2.5 mm, 湿重量 7.44 ± 2.12 gであった。馴致および実験期間中は、摂餌行動が日周活動に与える影響を排除するため無給餌とし、光条件を、6:00から18:00までを約2000 lxの明期、18:00から翌日の6:00までを光の全くない暗期とした。なお、飼育水槽での飼育期間中には室内の照明を実験条件の光周期にできるだけ合わせるように調節した。実験海水は、東北区水産研究所の海水取水施設の調温濾過海水を使用し、実験期間中の水温変動は18.2~18.3°Cの範囲内で、流量は毎分約2.0 lであった。

実験後、1時間ごとに撮影されたフィルムは、全て同じ寸法になるように適当な大きさに拡大焼き付けし、前回の撮影から位置を変えた個体を計数し、活動の指標とした。この写真を読みとるときに、水槽底面と側面に定位している個体を識別し、基質の垂直面と水平面の嗜好性を検討する資料とした。

(2) テレビカメラによる実験

スチールカメラの実験に使用した残りのコシダカガンガラとキタムラサキウニを、日本海区水産研究所に運び、実験時と同じ光周期で、餌料として主に塩蔵ワカメを与え、1年間以上現場水温の濾過海水で飼育した。そして1994年の10月から11月にかけて、現場水温が18°Cになったころを見計らって実験を実施した。この実験では、前回と同様に各々の種を5個体ずつ実験水槽に収容するのに加えて、両種を5個体ずつ混合した場合の観察も行った。実験に使用した動物は、実験開始1週間以上前から実験時に使用する暗室内で、同じ水温と光周期の環境下で餌を与えるながら飼育した。その後、実験開始1~2日前には実験動物を選び、実験水槽に収容し、無給餌で管理した。このような馴致期間の後、撮影を11:00に開始し、タイムラプスビデオにより24時間あるいは48時間連続して録画を行った。馴致および実験期間中の明期には蛍光灯と小型白熱電灯の両方を点灯し、光量子量は $28.5 \sim 32.9 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ (経

験則として約2500 lxに相当)とし、暗期には小型白熱電灯の光のみとし、この時の光量子量をセンサー(LI-192SA, LI-COR社製)の検出限界値である $0.01 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ (約0.5 lx)未満になるように調節した。実験に使用したコシダカガニガラは単独の場合には殻径 25.0 ± 1.2 mm, 湿重量 6.52 ± 0.92 gで、混合実験の場合には 25.6 ± 1.3 mmと 7.12 ± 0.71 gであった。また、キタムラサキウニはそれぞれ殻径 34.7 ± 1.9 mm, 16.13 ± 1.44 gおよび 35.0 ± 2.0 mm, 17.67 ± 2.70 gであった。飼育、実験およびその直前の馴致期間中の海水は、濾過した原水を実験水槽に注入する前に熱交換機により調温した。実験期間中の水温は $18.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$ で、流量は毎分 $1.5 \sim 2.0 \text{ l}$ であった。また、溶存酸素は $8.5 \sim 9.5 \text{ ppm}$ で、ほぼ飽和濃度に近い値であった。

このように録画したビデオから各個体ごとに移動を開始および停止した時刻とともに移動軌跡を記録用紙に記入し(記録の一部はFigs.7, 8の移動パターンを参照)、軌跡から求めた移動距離と時間から、移動速度を算出した。この時、壁面を移動している場合は垂直方向(底と水面方向への移動)の移動距離を見ることはできないので、水平方向の移動のみ記録したが、いずれの実験でも両種とも垂直方向の移動は少なく、無視できる程度であった。

2 実験例の結果

スチールカメラによる実験では、コシダカガニガラは昼夜の別なく活動するか、あるいは弱

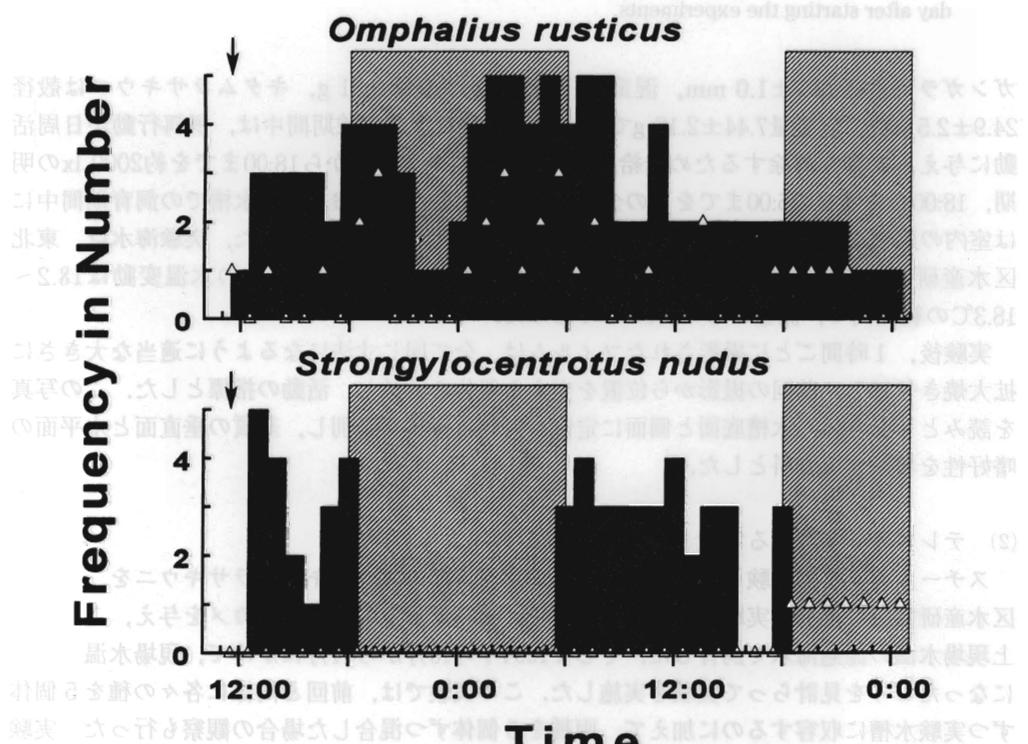


Fig. 5. Diel activities recorded and analyzed using the still camera method for the topshell, *Omphalius rusticus* and the sea urchin, *Strongylocentrotus nudus*. Five individuals of a single species were placed together in the experimental tank and photographs were taken at hourly intervals. See text for detailed explanation. Vertical bars and triangles indicate the number of individuals which changed position from the previous photographs, and those observed on the bottom of the tank, respectively.

い夜行性で、水槽底面、側面を問わず定位する傾向が見られた。キタムラサキウニは昼間には頻繁に場所を変えたが、夜間にはほとんど動かず、ほとんどが水槽側面に定位していた(Fig. 5)。テレビカメラによる方法はこれらの情報に加えてはるかに多い情報を提供した。コシダカガニガラの日周行動パターンはスチールカメラによるものとほぼ同じであった。移動速度は毎分1~2cmでほぼ一定しており、一度移動を開始すると1時間ほど動き続ける傾向を示した。一方、キタムラサキウニでは日周行動が明期に活発であるものの、スチールカメラによる結果と比較して明瞭な傾向が認められなかった。また、本種の移動速度は毎分1~5cmの間で大きく変化し、頻繁に短時間の移動と停止を繰り返すことが観察された(Fig. 6)。

これらの行動パターンの解析に加えて、録画ビデオでは、一日についての移動距離と時間を算出することが可能であった(Table 1)。個体差は大きいものの、同一個体の日毎の移動時間と距離はあまり変化しない、すなわち、録画1日目に長距離移動した個体は2日目も長距離移

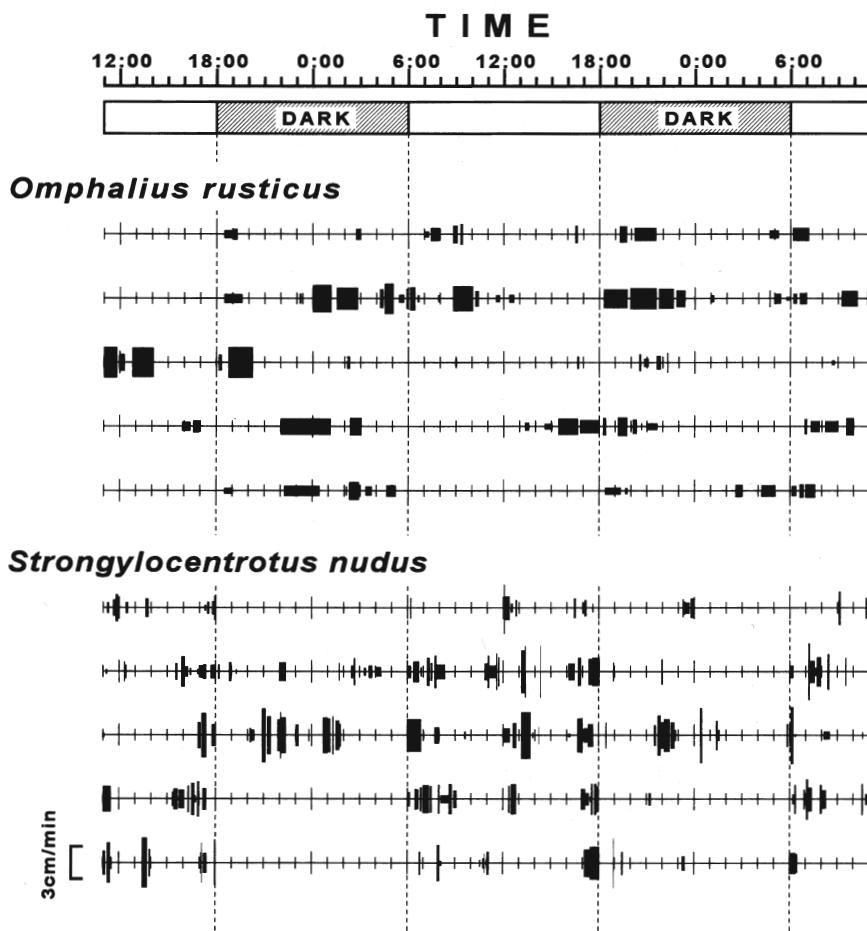


Fig. 6. Diel activities recorded and analyzed using the television camera method for the topshell, *Omphalius rusticus* and the sea urchin, *Strongylocentrotus nudus*. Five individuals of a single species were placed together in the experimental tank and recordings were continuously taken with a time-lapse video. See text for detailed explanation. Thickness of horizontal bars represents the average speed for one consecutive movement.

Table 1. Distance moved and time spent moving by the topshell, *Omphalius rusticus* and the sea urchin, *Strongylocentrotus nudus* when five individuals of a single species were placed together in the experimental tank. The results were obtained by measuring the moving trails recorded with the time-lapse video.

Ind. No.	<i>Omphalius rusticus</i>				<i>Strongylocentrotus nudus</i>			
	Distance travelled per day (cm)		Moving time per day (hour)		Distance travelled per day (cm)		Moving time per day (hour)	
	1st day	2nd day	1st day	2nd day	1st day	2nd day	1st day	2nd day
1	143.6	257.0	2.1917 (2:11:30)	3.4764 (3:28:35)	96.8	146.8	1.0094 (1:00:34)	1.3833 (1:23:00)
2	765.4	671.0	6.6872 (6:41:14)	7.4717 (7:28:18)	375.4	412.2	4.2889 (4:17:20)	2.9383 (2:56:18)
3	673.2	55.6	4.4022 (4:24:08)	0.9164 (0:54:59)	644.0	608.4	3.7894 (3:47:22)	3.9942 (3:59:39)
4	402.0	486.4	4.6319 (4:37:55)	6.5367 (6:32:12)	394.4	287.0	3.1811 (3:10:52)	2.2328 (2:13:58)
5	261.8	203.6	4.2777 (4:16:39)	3.4417 (3:26:30)	257.4	235.0	1.5003 (1:30:01)	1.6144 (1:36:52)
Mean	449.2	334.7	4.4381 (4:26:17)	4.3686 (4:22:07)	353.6	337.9	2.7538 (2:45:14)	2.4326 (2:25:57)
SD	265.0	243.5	1.5945 (1:35:40)	2.6411 (2:38:28)	201.0	179.2	1.4340 (1:26:03)	1.0620 (1:03:40)

動する傾向が見られた。コシダカガニガラは平均して一日につき4～5時間、距離にして3～5m移動し、キタムラサキウニでは2～3時間で3～4mであった。両種の移動の軌跡をみる

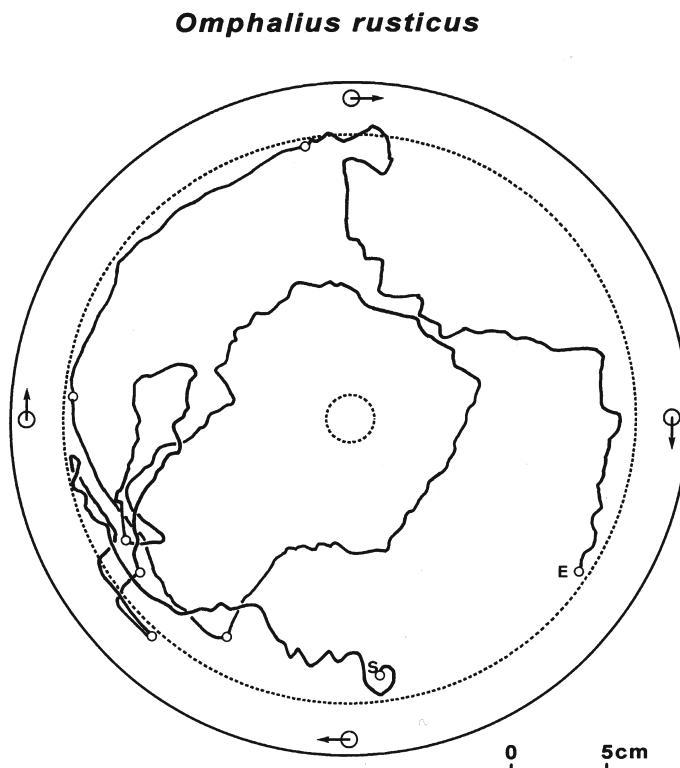


Fig. 7. A part of movement trail drawn from a video record for a topshell, *Omphalius rusticus* (S : start of drawing at 18:23:11, E : end at 7:35:20). Open circles in the trail line indicate the positions at which the animal stopped moving.

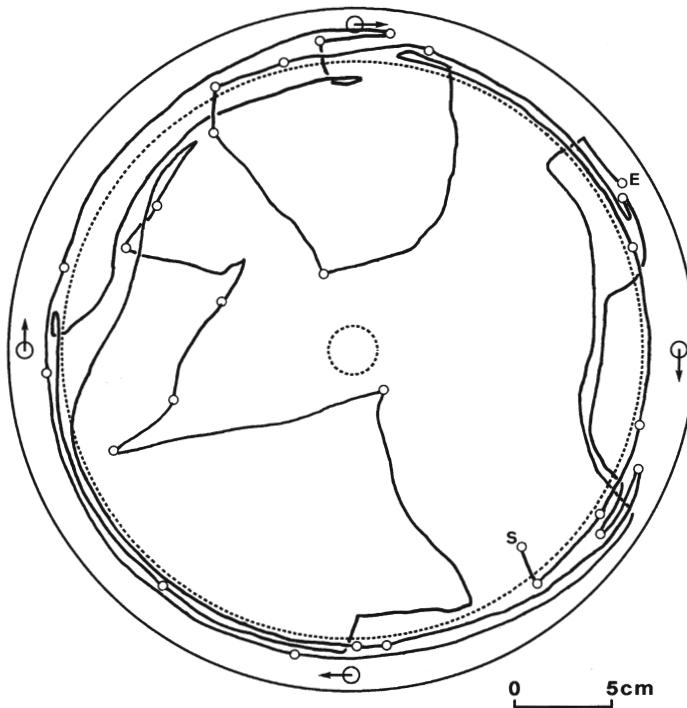
Strongylocentrotus nudus

Fig. 8. A part of movement trail drawn from a video record for an urchin, *Strongylocentrotus nudus* (S : start of drawing at 11:01:52, E : end at 8:21:06). The figure is drawn with the same plan as in Fig. 7.

と、コシダカガニガラでは部分的に波状になっており、極めて複雑であるが(Fig. 7)，キタムラサキウニでは直線的であった(Fig. 8).

両種を混合したときも、單一種のみの場合と比べて、キタムラサキウニでわずかではあるが日中の活動がより活発になる傾向が見られたもの、日周行動のパターン、移動速度および時間に大きな差は認められなかった(Fig. 9). また移動軌跡も單一種と同様なパターンを示した. なお、單一種および両種の混合のいずれの場合においても、実験動物の水流の方向に対して指向性をもった行動は観察されなかった.

3 コシダカガニガラとキタムラサキウニの行動観察解析結果に対する考察

本研究の目的である実験システムの開発については、テレビカメラの採用により行動解析のための正確さと情報量が飛躍的に向上したことは確かである. 本研究の主目的は方法論の確立にあるので、そのシステムの有効性と問題点は後述するとして、ここでは、まず実験例により得られたコシダカガニガラとキタムラサキウニの行動について、それらの生物学的側面について若干の考察を加える.

今回の実験例では、長期間飼育した動物を用いて行った結果を報告した. 実験動物が示した行動は、その長期飼育の影響のために、天然域における実際の行動を正確に示しているかは疑問である. しかしながら、天然での複雑で様々な生育環境をそのまま実験室に持ち込むよりは、

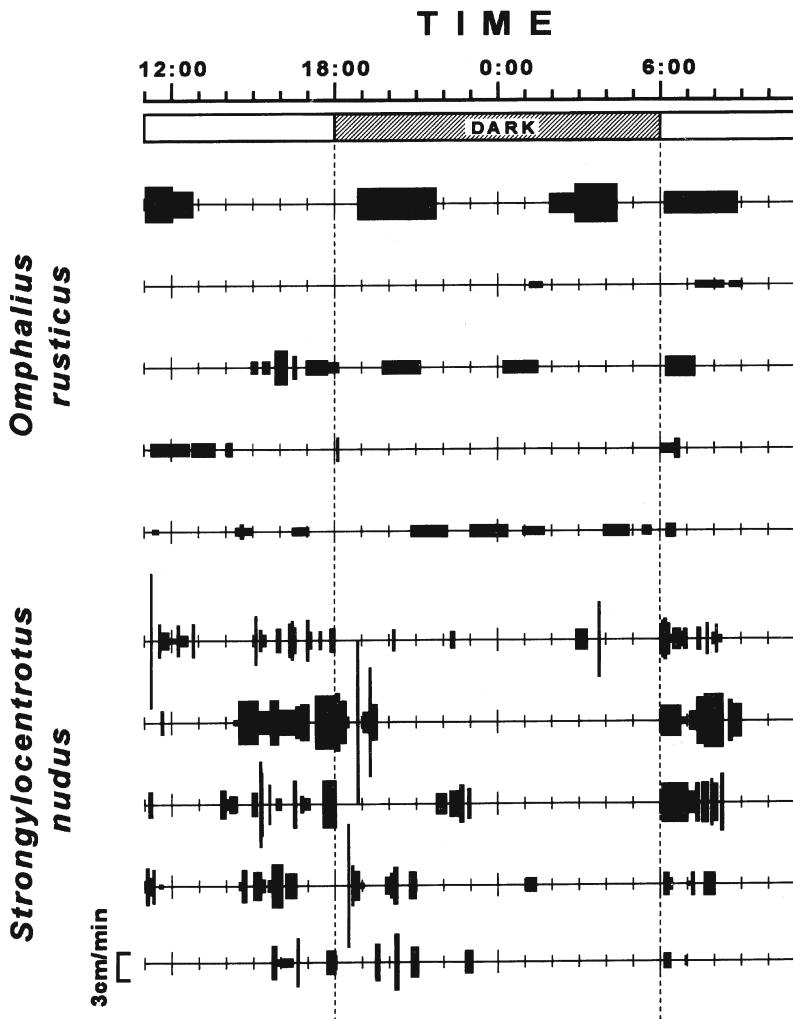


Fig. 9. Diel activities using the television camera when five topshell and five sea urchin were placed together in the tank. The figure is drawn with the same plan as in Fig. 6.

比較的単純な環境条件で人為的にコントロールしながら長期間飼育し、その後に実験水槽で馴致および実験を行った場合には、得られた結果は、対象動物が多くの外的雑音にさらされない動物本来の基本的行動を示していることも確かである。コシダカガニガラの日周行動は規則性がなく、キタムラサキウニでは日中の活動が活発になる傾向があるものの、顕著ではなかった。コシダカガニガラと同じ原始腹足類の巻貝で植食性であるアワビ類の夜行性について宇野(1976)が総述しており、クロアワビの稚貝は生まれてから全ての期間を人工的に飼育されても顕著な夜行性を示している(林 1988)。このように植食性で比較的原始的な巻貝類の中でも日周行動の様式が異なる。

キタムラサキウニでは本実験結果と同じような日周行動のパターンが HAYAKAWA and KITTAKA (1984) に示されている。しかし、近縁種であるエゾバフンウニ *Strongylocentrotus intermedius* では、6000 lx以上であると活動率が低下し、これ以下では照明時と暗黒時で差は認められないことが報告されている(FUJI 1967)。たとえ十分に明るく、人間の目には昼間であるように感じ

る明期であっても、明るさの程度による行動の変化を確認する必要がある。

門間(1980)はアワビの諸行動を類型化したが、その中で頭部を扇形に動かし移動する「クビフリ」をあげ、雷型に移動しながら摂食すると述べている。コシダカガングラが波状に移動する様子は、実験中は無給餌であったにもかかわらず、摂食と密接に関係した行動のように観察された。このことは、日周活動の中には複数の行動様式が密接に関与していることを示唆している。今回の記録データを用いて、行動の軌跡およびその微細な動作の解析までは行わなかつたが、実験を積み重ね、行動パターンを類型化することにより、より生態的な区分を行い、単に日周行動の時間やパターンを見るだけではなく、その行動の意味を知る必要がある。

両種を混合した場合では、單一種のみの実験とほぼ同じ結果が得られ、コシダカガングラとキタムラサキウニとの間に何らかの種間干渉が存在するとしても極めて軽微なものであることが推測された。しかしながら、コシダカガングラに比べてキタムラサキウニでは、單一種のみであるが複数個体を同時収容した場合には、他個体との接触により突然移動を開始あるいは停止する様子が観察され、日周性の程度において個体ごとに大きな差があることから、何らかの種内での個体干渉が存在することが推察された。

実験システムの有効性と問題点

スチールカメラによる方法で、大まかな行動パターンと定位する位置を知ることができた。その後、テレビカメラへのシステムの改良により、個体ごとの移動時間、速度、軌跡、方向、行動パターンなどの解析が可能になり、得られるデータの質と量が飛躍的に向上した。さらに、視覚的に連続した観察結果を記録することができるので、複数個体を同時に収容したときにも個体識別が可能なので、個体干渉、密度効果、競合、捕食・被食などの種間・種内の相互作用をも実験できる可能性がある。テレビカメラに改良した実験システムでは、様々なセンサーにより環境がモニターできるようになっている。明るさによる行動の変化について調べる必要性についてはすでに述べたが、このシステムの照明の明るさを変えることができるようにするのは比較的容易なので、光量子計の測定と行動記録を連動することにより、環境の明るさの変化と特定の行動の発現との関係を詳細に調べる実験に発展させることも可能である。また、水温、溶存酸素量、塩分量などに対しても、有効な給水装置のもとで、行動実験の進展ができるであろう。また他の光条件として、BURDON-JONES and CHARLES (1958)は偏光が潮間帯の腹足類の行動に影響を与えると報告しているので、光源に偏光フィルターを装着するなどして、その影響を調べることも可能であろう。

超高感度テレビカメラといえども暗期の撮影にはわずかではあるが光を必要とする。本システムでは、暗期に光量子量が $0.01 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ 未満であったが、この微弱な光が実験動物の暗期の行動に影響を与えたかどうかは不明である。しかし、明暗周期に伴う日周活動を調べるという実験に関しては、他の巻貝類とウニ類の多くの種類で顕著な夜行性を示している(伊藤・林 未発表)ので、この程度の明るさは暗期として認識されていると考えられる。いずれにしろ、本実験での光周期、特に暗期は天然状態での夜間に存在する明るさであった。森川ら(1993)は、クロアワビがシェルターから出現する明るさを水中の光量子量で $1 \times 10^{-3} \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{sec}$ 以下であると報告しているので、微弱な明るさが暗期における行動に何らかの影響を与えている可能性も否定できない。特に甲殻類のイセエビでは、小池ら(1993)はクロアワビの値よりもはるかに微少な明るさの変化に対し、敏感に反応することを報告している。このことは、動物のグループによってははるかに低照度の暗期を設定する必要があること示唆している。動物の光を感じる閾

値を知ることは、それなりに重要な課題であるが、本実験システムを用いて、単一個体の活動の有無から複数個体における個体間の相互作用といった複雑な研究に発展させるためには、映像記録によって個々の動物を連続して識別し、データを収集することが必要不可欠である。そのためには、さらに高感度のテレビカメラを導入するという手段があるが、感度向上の技術的な問題が解決されなければならない。他の方法として、魚類の行動観察では、テレビカメラでの撮影時に視覚的に影響を与えないとして、赤外線を使用する方法が開発されている(BEACH 1978; BATTY 1983; BLAXTER and BATTY 1985)ので、実験対象動物が明るさとして感知しない波長の補助光を撮影の際に利用する方法の検討も今後必要である。

文 献

- BATTY, R. S. (1983) Observation of fish larvae in the dark with television and infra-red illumination. *Mar. Biol.*, **76**, 105-107.
- BEACH, M. H. (1978) The use of infra-red light and closed circuit TV to validate records from automatic fish counters. *J. Fish Biol.*, **13**, 639-644.
- BLAXTER, J. H. S. and BATTY, R. S. (1985) Herring behaviour in the dark: responses to stationary and continuously vibrating obstacles. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **65**, 1031-1049.
- BURDON-JONES, C. and CHARLES, G. H. (1958) Light reactions of littoral gastropods. *Nature*, **181**, 129-131.
- CHELAZZI, G., INNOCENTI, R. and SANTINA, P. D. (1983) Zonal migration and trail-following of an intertidal gastropod analyzed by LED tracking in the field. *Mar. Behav. Physiol.*, **10**, 121-136.
- FUJI, A. (1967) Ecological studies on the growth and food consumption of Japanese common littoral sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz). *Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **15**, 83-160.
- HAYAKAWA, A. and KITTAKA, J. (1984) Simulation of feeding behavior of sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **50**, 233-240.
- 林 育夫 (1988) 種苗クロアワビ(*Haliotis discus discus*)稚貝の住み場要求、日周活動および捕食動物. 貝雑(*Venus*), **47**, 104-120.
- 林 育夫・谷口和也・藏多一哉 (1996) 海藻より抽出された摂食阻害物質が小型植食性巻貝エゾサンショウガイ *Homalopoma amussitatum* の摂餌活動に与える作用. 貝雑(*Venus*), **55**, 307-316.
- 今井利為・三富龍一・小川数也 (1996) アカウニ *Pseudocentrotus depressus* (A. Agassiz) の日周行動について. 神水研研報, (1), 1-5.
- 小池 隆・森川由隆・前川行幸・森永 勤 (1993) イセエビの夜間行動に及ぼす水中の明るさの影響. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **59**, 1689-1694.
- 門間春博 (1980) アワビの行動様式に及ぼす捕食者の影響について. ミチューリン生物学研究, **16**, 60-69.
- 森川由隆・小池康之・森永 勤 (1993) 自然光下における水中の明るさとクロアワビの夜間行動との関係. *La mer*, **31**, 199-204.
- 森川由隆・小池 隆・森永 勤 (1995) クロアワビの夜間行動を抑制する水中の明るさ. *La mer*, **33**, 215-220.
- 永田 正・宇野 寛・篠田 厚 (1977) 飼育性水産動物の運動経路の自記装置. *La mer*, **15**, 213-218.
- NAKAMURA, K. and SOH, T. (1997) Mechanical memory hypothesized in the homing abalone *Haliotis diversicolor supertexta* under experimental conditions. *Fisheries Science*, **63**, 854-861.
- 岡本峰雄 (1991) 水深30mの人工魚礁におけるマダカアワビ *Haliotis madaka* の行動. 日水誌, **57**, 579-584.
- THAIN, V. M. (1971) Diurnal rhythms in snails and starfish. pp.513-537. In *Fourth European Marine Biology Symposium*, ed. by CRISP, D. J., Cambridge University Press, London.
- 宇野 寛 (1976) アワビの生態と放流の問題点. pp.39-57. 日本水産学会編:種苗の放流効果—アワビ・クルマエビ・マダイ. 水産学シリーズ12, 恒星社厚生閣, 東京.