



Title	函館湾におけるキサゴ(Umbonium costatum(Kiener))の個体群構造と分布
Author(s)	野田, 隆史; NODA, Takashi
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 42(4), 126-135
Issue Date	1991-11
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/24084
Type	departmental bulletin paper
File Information	42(4)_P126-135.pdf



函館湾におけるキサゴ *Umbonium costatum* (Kiener)
の個体群構造と分布

野田隆史*

Population Structure and Distribution of the Sand Snail,
Umbonium costatum (Kiener) in Hakodate Bay

Takashi NODA*

Abstract

Population structure and distribution of the sand snail *Umbonium costatum* were studied in September 1988 in Hakodate Bay. The age structure composed of more than 8 age groups was different from stable age distribution. The distribution of each age group was parallel to shore line and depth. However, the 0 age group, less than 1 year, was restricted to the shallower zone and correlated negatively to the distribution of each of the older groups. The distribution of each age group older than one year was almost restricted to 6-7 m depth. Positive correlation was shown among distributions of age groups older than one year. The distribution of the one year old group was observed in the area between the age 0 and the older groups showing a weak negative correlation with the former but a weak positive correlation with the latter. The densities of each age group and the total age groups varied greatly among stations, but spatial distribution pattern of these approximately fitted the Poisson distribution. Within each group older than one year, mean crowding varied greatly. Nonetheless mean crowding on own age group by total age groups was similar, with each individual occupying presumably an area 5 times its basal shell area. Laboratory experiment indicated that each individual older than one year showed repulsive interaction only when their bodies were one above the other. In most cases, however, there was no interaction among individuals. These results indicate the probable presence of: (a) migration of the 0 age group from the shallow zone to the offshore; (b) habitat selection of almost a common area by the older age groups and; (c) high variability in the carrying capacity of the distribution area as factors that influence the distribution of *U. costatum*.

緒 言

浮遊幼生期を持つベントスにおいて個体群構造と分布は着定場所、分散、方向性のある移動および死亡などの過程により決定されると考えられ、その種の生活要求、個体群内の個体間の相互作用、他種間との相互作用などと密接な関係を持つ重要な生態学的課題であり、その種の生活様式および個体群動態を解明するための重要な情報をもたらすものと考えられる。

キサゴ (*Umbonium costatum*) はわが国沿岸の開放性砂浜域に普遍的に見られる腹足類である(秋山・松田, 1979)。本種は同属の *U. moniliferum* (Shimoyama, 1985; Kikuchi and Doi, 1987) および、*U. vestiarium* (Berry and Othman, 1983) と同様、局地的に高密度で生息することが報告

* 北海道大学水産学部鹹水増殖学講座
(Laboratory of Mariculture, Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

されている(秋山・松田, 1979)。この生態学的に興味深い現象について, *U. vestiarium* においては食性(Fretter, 1975)および生息場所選択(Kalyanasundaram et al., 1974)との関連が論じられているものの, *Umbonium* 属に属する腹足類の個体群の分布と内部構造の詳細な報告例はなく, 局地的に高密度で生息することについての明確な生態学的な解釈はなされていない。そこで本研究では本種の個体群動態と生活様式を明らかにするに先立ち, キサゴ個体群の分布と個体群構造について解析した。得られた結果を以下に報告する。

稿を進めるに先立ち, 終始御指導と御助言を戴いた北海道大学水産学部富士昭名誉教授, 中尾繁教授及び五嶋聖治助教に深謝する。また採集および実験に御協力下さった山田好市氏および北海道大学水産学部鹹水増殖学講座の諸氏に厚く御礼申し上げる。

材料と方法

本研究は北海道南部函館湾奥部(41°48'N, 140°43'E)に位置する七重浜から大野川河口域までの4.8 kmの汀線から沖合い約800 mまでをおおう扇形の砂泥底海浜域を対象とした(図1)。調査区域の東端は防波堤により函館港とは海域を別にしてある。1988年9月にこの区域内に汀線にはほぼ垂直に17本のライントランセクトを設定し, その上にそれぞれにほぼ等間隔に5点ずつ計85地点を設定した。各地点においては水深を測定した後, 小型スミス・マッキンタイヤー型採泥器(採集面積0.05 m²)により3回の採集を行った。採泥器により採集されたキサゴは1 mm目の篩でふるい, 底質を分離し, 10%海水ホルマリン溶液にて固定した。採集されたキサゴは殻表面に見られるリング数に基づき年齢査定し(野田, 1991), 年齢群に分離し, 各サンプル毎に各年齢群の個体数を記録した。

また, 2歳以上の個体間の相互作用を室内実験に基づいて検討した。実験は1991年7月に調査区間内にてナチュラルスト・ドレッジ(間口40 cm)および小型スミス・マッキンタイヤー型採泥器(採集面積0.05 m²)により採集された底質とキサゴを用い, 室内に設置したポリカーボネート製の3個の水槽(幅635 mm×長439 mm×高226 mm)内で行った。各水槽内に底質を約2 cmの厚さに敷き, 海水を水槽上縁から約5 cmに達するまで満たしたのち, それぞれに52, 98および196個体のキサゴを入れた。1日後, それぞれの水槽内にて各個体毎に殻頂間の距離を測定しこれ

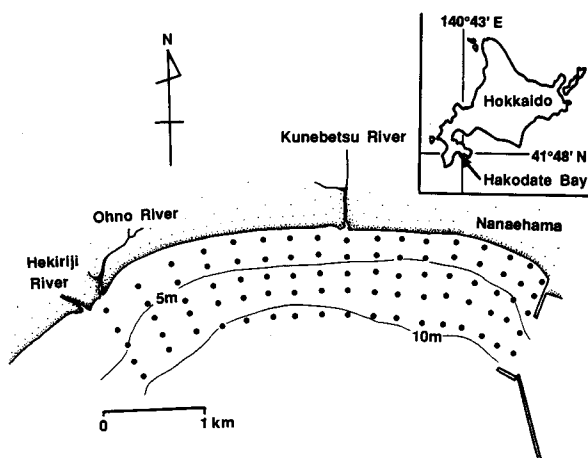


Fig. 1. Location of Hakodate Bay and sampling stations.

を最近接個体間距離とした。なお、障壁による行動への影響を考慮し、水槽壁面から 5 cm 以内の個体は測定から除外した。測定後水槽内の全個体の殻径を測定した。個体間の相互作用の検討には、得られた最近接個体間距離に基づき Ono の反発曲線 (Ono, 1965) を用いた。ポワソン分布の場合の最近接個体間距離が r と r' の区間に入る確率 $P(r' \sim r)$ は以下の式に示される (Morisita, 1954)。

$$P(r' \sim r) = \exp(-mr'^2) - \exp(-mr^2)$$

ここで m は面積 π 内の平均個体数である。この式から得られる期待頻度と観察頻度の比 R を求め、Ono の反発曲線を得て個体間の相互作用について検討した。

結 果

年齢構造

全地点で採集された各年齢群の個体数を全採集個体数に占める頻度として示したのが図 2 である。出現したキサゴは 0 齢群から 9 齢群以上に及び、このうち 0 齢群が最も多く全体の 50% 以上を占め、ついで 4 齢群が 18%、6 齢群が 18% を占め、残りの年齢群はすべて 3% 以下であった。このように本種の年齢構造は卓越年齢群を含み、かなり安定年齢構造からずれたものであった。なお 9 齢以上の個体については殻口部の変形または破損が著しく年齢の確定が不可能であった。

分布域

0-8 齢の各年齢群の分布および全採集個体の分布を地点ごとの密度として示したのが図 3 である。図から明らかなように個体群の分布域は調査区域内に汀線に平行して帯状に存在し、その広がりには汀線に垂直方向に見るとほぼ 4 地点までの地点に、また汀線に平行方向を見ると七重浜から 16 本目までのライトランセクトに限られていた。

各年齢群の分布域を比較してみると全年齢群ともほぼ汀線に平行した分布を示していたが、0 齢群は汀線に近い位置に分布域を占めて 1 齢以上の他の年齢群とは異なる位置に分布すること、1 齢以上の年齢群では各年齢群とも分布域が重複していることが明らかであった。

いずれの年齢群もその分布域が汀線と平行する傾向にあったので、各地点の位置関係を汀線からの距離に区分して各年齢群の採集個体数の距離区分毎の百分率として示したのが表 1 である。この結果、0 齢群では汀線から 160 m までに 68.9% が、320 m までの範囲に 99.2% の個体が出現

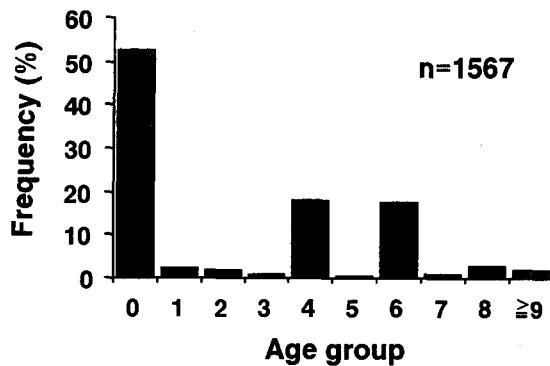


Fig. 2. Age structure of *U. costatum* sampled in September 1988 in Hakodate Bay.

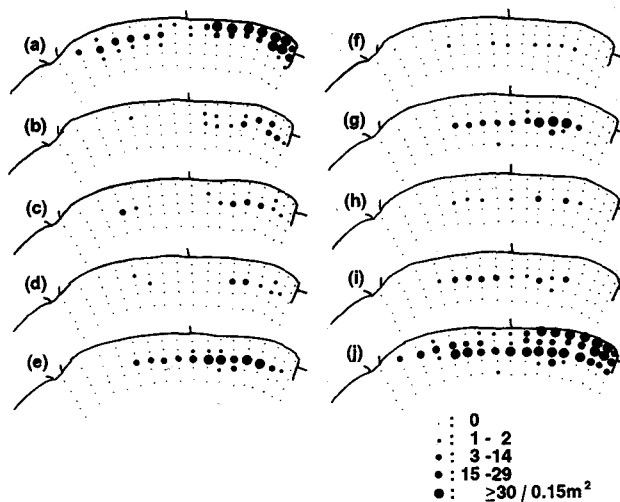


Fig. 3. Spatial distributions of number of individuals (no./0.15 m²) in each age group. (a); 0-year age, (b): 1-year age, (c): 2-year age, (d): 3-year age, (e): 4-year age, (f): 5-year age, (g): 6-year age, (h): 7-year age, (i): 8-year age, (j): total age.

Table 1. Frequency distribution of each age group in each range in distance from shore line.

Age group	Distance from shore line (m)				
	0-160	160-320	320-480	480-640	640-800
0	68.9	30.3	0.8	—	—
1	—	35.3	64.7	—	—
2	—	9.7	90.3	—	—
3	—	9.5	90.5	—	—
4	—	1.0	97.2	1.7	—
5	—	—	100.0	—	—
6	—	0.4	96.4	2.9	0.4
7	—	—	100.0	—	—
8	—	—	97.2	2.2	—
Total	36.9	17.6	44.6	0.9	0.1

したのに対し、1 齢以上の年齢群は汀線から 160 m までの範囲には出現しなかった。1 齢群は 160-320 m までの範囲に 35.3% が、320-480 m の範囲に 64.7% が出現した。また 2 齢以上の各年齢群では 90% 以上の個体が 320-480 m の範囲に集中的に分布するという点で共通していた。

水深と分布の関係を見るために水深順の採集個体数の累積頻度分布を各年齢群毎に示したのが図 4 である。その結果、0 齢の出現範囲は水深 0.9 m から 6.7 m で、その 50% が 2.5 m 以浅に、90% が 3.9 m 以浅に出現したのに対し、1 齢の出現範囲はやや深い水深 3.9-7.2 m で、その 50% が 5.8 m 以浅に、90% が 6.7 m 以浅に出現した。2 齢以上では、さらに深い水深に出現し、各年齢群とも水深 6-7 m でグラフの立ち上がりが急でこの区間に 90% 近くの個体が分布するという共通性が

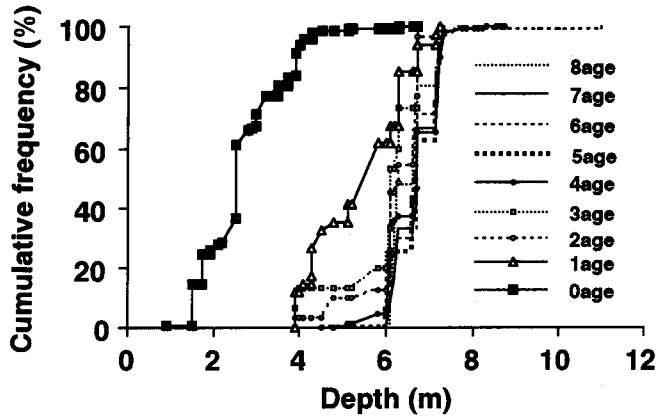


Fig. 4. Cumulative frequency (%) of number of individuals in order of depth in each age group.

あり、ほぼ分布水深は同一であった。

空間分布様式

平均込み合い度 (\bar{m}) は区画内に共存する他個体の当り平均数を表し、以下の式によって示される (Lloyd, 1967)。

$$\bar{m} = \frac{\sum_{j=1}^Q x_j(x_j - 1)}{\sum_{j=1}^Q x_j}$$

ここで、 Q は総区画数、 x_j は j 番目の区画 ($j=1, 2, 3, \dots, Q$) の個体数である。一般に生物の分布型は平均密度 (\bar{m}) と平均込み合い度 (\bar{m}) との間に成立する $\bar{m} = \alpha + \beta \bar{m}$ の式によって表すことができる (Iwao and Kuno, 1971)。ここで α (基本集中度) は種本来の集合性あるいは避け合いの性質を反映する定数で、 β は個体または個体の集まりが個体群密度に応じて生息場所を利用する空間的パターンの指数とみなされる (Iwao and Kuno, 1971)。そこで、それぞれの地点毎

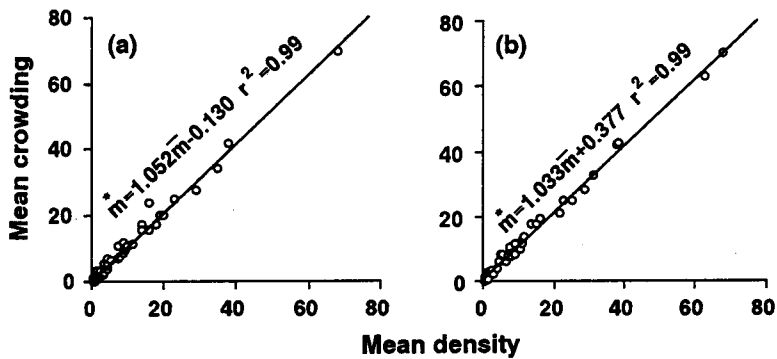


Fig. 5. Regression of mean crowding on mean density in each station. (a): each age group, (b): total individuals.

Table 2. Indices of interspecific correlation: $R\delta$ between each age group. Solid lines indicate negative correlation of $R\delta < -0.5$, broken lines indicate positive correlation of $R\delta > 0.5$. All data are obtained from the number of individuals per station.

Age group	Age group							
	0	1	2	3	4	5	6	7
0	—	—	—	—	—	—	—	—
1	-0.17	—	—	—	—	—	—	—
2	-0.80	0.47	—	—	—	—	—	—
3	-0.69	1.10	1.49	—	—	—	—	—
4	-0.99	0.25	0.73	1.16	—	—	—	—
5	-1.00	0.47	2.03	5.06	1.96	—	—	—
6	-0.99	0.22	0.69	1.14	0.74	1.21	—	—
7	-0.97	0.27	0.44	0.56	0.72	1.40	0.75	—
8	-0.95	0.01	0.37	0.72	0.40	0.64	0.51	0.62

に行った3回のサンプリングによって採集された個体数を用い、各年齢群(a)と全採集個体(b)について各地点の平均密度(\bar{m})と平均込み合い度(\bar{m})を求め回帰分析を行った結果が図5である。それぞれ各地点毎の平均密度には大きな差が認められたにもかかわらず、(a)(b)ともに、ほぼ切片 $\alpha=0$ 、傾き $\beta=1$ であり、空間分布様式はランダム分布であると判定された。

各年齢群の地点間の分布の相関関係

各年齢群の地点間の分布の相関を検討するために地点毎に合計した各年齢群の採集個体数を用い、各年齢群間の地点間の分布の相関を Morisita (1959) の $R\delta$ 示数を用いて検討した結果を示したのが表2である。0 年齢群他のと年齢群との間の $R\delta$ はすべて負で、1 齢との間 (-0.17) を除き、-0.5 以下の負の相関が認められた。1 年齢群と2 齢以上の年齢群間では $R\delta$ が0.5 以上の正の相関が認められたのは1 例のみであったのに対し、2 齢以上では多くの各年齢群間で $R\delta$ が0.5 以上の正の相関が認められた。

平均込み合い度

本種は地点間の採集個体数に大きな差が認められたので、個体群中の平均的な個体が何個体ぐらゐの他個体と同一区画内 (0.05 m²) に共存しているのかを検討してみるため、各年齢群について自らの年齢群内の平均込み合い度 (\bar{m}_x)、自らの年齢群に対する他の年齢群の平均込み合い度 (\bar{m}_{xy})、及びその合計である自らの年齢群に対する全年齢群の平均込み合い度 ($\bar{m}_{x, x+y}$) を用いた。これらの式はそれぞれ以下に示される (Iwao, 1977)。

$$\bar{m}_x = \frac{\sum_{j=1}^Q x_{xj}(x_{xj}-1)}{\sum_{j=1}^Q x_{xj}}$$

$$\bar{m}_{xy} = \frac{\sum_{j=1}^Q x_{xj}x_{yj}}{\sum_{j=1}^Q x_{xj}}$$

$$\bar{m}_{x, x+y} = \frac{\sum_{j=1}^Q x_{xj}(x_{xj}+x_{yj}-1)}{\sum_{j=1}^Q x_{xj}} = \bar{m}_x + \bar{m}_{xy}$$

ここで、 x_{xj} と x_{yj} はそれぞれ j 番目の区画内の年齢群 X と他の年齢群 Y の個体数であり、 Q は総区画数である。以上の方法により求めた結果が図6である。その結果、0 年齢群では自らの年齢群に対する全年齢群の平均込み合い度 ($\bar{m}_{x, x+y}$) はほとんどが自らの年齢群内の平均込み合い度

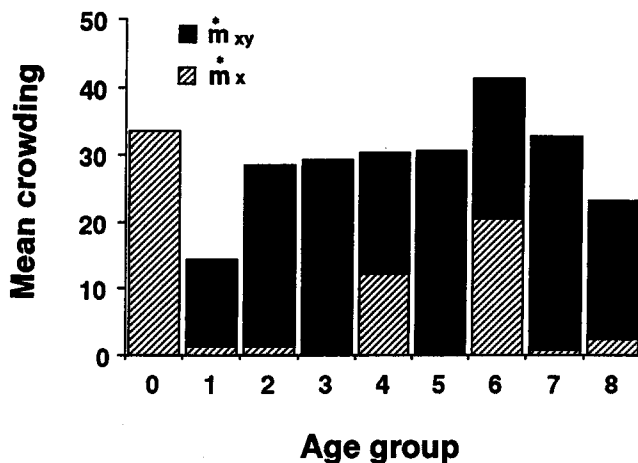


Fig. 6. Mean crowdings within each age group (\dot{m}_x), mean crowdings on each age group by other age groups (\dot{m}_{xy}) and their corresponding sum; mean crowdings on each age group by total age groups ($\dot{m}_{x,x+y}$). All data are obtained from the number of individuals per sample.

(\dot{m}_x) によって占められていた。1 齢群では自らの年齢群に対する他の年齢群の平均込み合い度 (\dot{m}_{xy}) は 0 齢に比較して高く、2 齢以上のいずれの年齢群より低い。2 齢以上の年齢群についてみると自らの年齢群内の平均込み合い度 (\dot{m}_x) には大きな差が認められるのに対し、自らの年齢群に対する他の年齢群の平均込み合い度 (\dot{m}_{xy}) および自らの年齢群に対する全年齢群の平均込み合い度 ($\dot{m}_{x,x+y}$) は差が少なかったことがわかる。このことは 2 齢以上では、自らの年齢群に対する全年齢群の平均込み合い度の差は小さく、どの年齢群も平均的な各個体はかなり近似した密度環境下に生息していることがわかる。また、ここで個体当りの密度とされる平均要求度 ($\dot{m}+1$) (Lloyd, 1967) を 2 齢以上の各個体について求めてみるとその値は 34.5 であった。

2 齢以上の年齢群の分布構造

重複の大きい 2 齢以上の年齢群についてその分布の重複の様式を検討するため、それぞれの地点毎に 2 齢以上の全採集個体数および各年齢群の個体数を用い、平均密度 (\bar{m}) と平均込み合い度 (\dot{m}) を求め回帰分析を行った結果、それぞれ次式に示す関係が求められた。

$$\dot{m} = 1.03\bar{m} + 0.09 \quad (r=0.99) \quad (1)$$

$$\dot{m} = 1.00\bar{m} \quad (r=0.99) \quad (2)$$

両式間に切片、傾きの差はほとんどなく、ともにランダム分布を意味する。このことは全ての区画に同じ確率で各年齢群の個体を追加する“ランダム分布のたたみこみ (convolution of Poisson distribution)”にあたり (Iwao and Kuno, 1971), 地点内での年齢群間の分布は無相関であったことを示す。

2 齢以上の個体間の相互作用

室内実験により得られた水槽当り 52 個体, 98 個体, 196 個体の 3 つの密度条件下におけるキサゴの Ono の反発曲線は図 7 に示される。実験時において各水槽内のキサゴのほとんどは底質内に完全または半ば埋れた状態で定座しており、完全に底質上に出ている個体や移動中の個体は 2

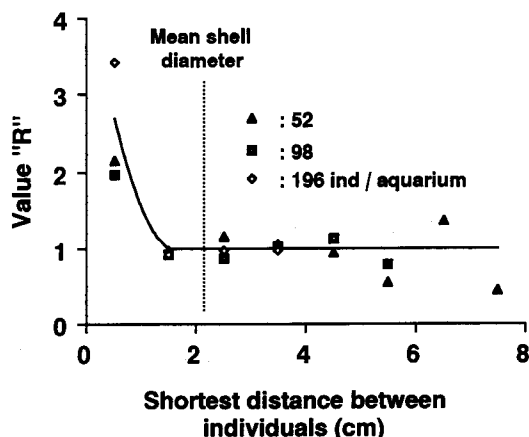


Fig. 7. R -distance curves for three density levels of *U. costatum*. R demonstrates ratio of calculated frequency to observed frequency.

から6個体であった。水槽当り52個体、98個体および196個体の3つの密度は1988年9月における2歳以上の個体当りの密度とされる平均要求度($\bar{m}+1$)のそれぞれの0.4倍、0.8倍および1.6倍にあたる。いずれの密度条件下でも、殻頂間距離で表す最近接個体間距離が1 cm以上では常に期待頻度と観察頻度の比(R)はほぼ1であり、観察頻度はポワソン分布の期待値と一致するのに対し、1 cm以下では R は1より顕著に大きかった。このことから本実験においては殻頂間距離にして約1 cmを境に、それ未満では反発性が認められ、それ以上では反発性、誘引性は共に認められなかったと判定できる。また実験に使用した個体の平均殻径は3つの水槽でそれぞれ21.8 mm、21.9 mmおよび21.9 mmであった。このことは2歳以上の個体間に反発性の見られた1 cmの距離は殻径より明らかに小さい値であり、個体が接触したり、ある程度重なり合うような場合にも個体間には相互作用が認められなかったことを示している。

考 察

函館湾のキサゴの年齢群構造は卓越年齢群を含み、かなり安定年齢構造から外れたものであったが(図2)、このような例は他の海産無脊椎動物でも報告されている(Cameron and Rumrill, 1982; Goshima, 1982; Morin et al., 1985; Kendall and Lewis, 1986)。これらの要因は加入量の大小によるものとされているが、本種においてその決定時期と決定要因を明らかにすることは個体群動態を知る上で重要であり、今後検討すべき課題として提起される。

図3から明らかなように個体群の分布域は調査区域内に汀線に平行して帯状に偏在し、その広がりにはほぼ調査区域内の限られた範囲に納まっており、本研究は個体群の空間的分布特性および個体群構造を把握するのに十分な空間的範囲内で行われたものとみなされる。

0歳群の分布域は汀線から320 mまでの範囲にほぼ含まれ、その中心は岸寄りの水深2.5 m付近であるのに対し、1歳群の分布域は汀線から160-480 mの範囲に含まれ、その中心は水深5 mであった。2歳以上の各年齢群の分布域は汀線から320-480 mにはほぼ含まれ分布の中心はさらに沖寄りの6-7 mのほぼ同じ水深であることが明らかである(表1及び図4)。また各年齢群間の地点間の分布の相関を $R\delta$ 示数を用いて検討した結果(表2)、0歳と2歳以上の年齢群の分布には強い負の相関が、2歳以上の年齢群の分布は互いに正の相関が認められた。これに対し、1歳群と0

年齢群の分布の相関はわずかに負であり、1 年齢群と 2 齢以上の各年齢群との分布の相関は、低い正の相関が認められた。以上から各年齢群間の地点間の分布の相関関係は主として水深に沿った帯状の分布域の相対的な位置関係により決定されていると推論される。一般にこのような齢による分布域の差を引き起こす要因として各年齢群の着底場所の違い、移動、および死亡率の空間的差異が考えられる。本種と同属の潮間帯に生息する *U. vestiarium* では成員の分布に比較して稚貝の分布が沖寄りに見られ、沖寄りに加入した稚貝が成長に伴って成員の分布域に移動することがその要因となると報告されている (Berry and Othman, 1983)。本種の場合、1982 年 10 月から 1988 年 11 月までの期間において 0 年齢群が他の年齢群より岸寄りに分布すること、および加入群が月の推移にともない以前採集されなかった沖寄りの地点で採集されるようになり、その個体数も増加することが普遍的に観察された (野田, 未発表資料)。このことから齢による分布域の差は 0 年齢群の加入場所とそれ以降の成長に伴う生息場所の変化に起因すると考えられる。

キサゴは地点間で大きな密度の差があることが図 3 から明らかであるが、それぞれの地点毎に全採集個体、各年齢群についての平均密度と平均込み合い度を求め回帰分析を行った結果 (図 5)、それぞれ各地点毎の平均密度にはおおきな差が認められるにもかかわらず、空間分布様式はランダム分布であると判定された。この様な場合、地点間の密度の差は分布域内の環境の局地的な異質性が主な原因であるとされている (Iwao and Kuno, 1971)。

2 齢以上の年齢群においては自らの年齢群内の平均込み合い度 (\bar{m}_x) に大きな差が認められるのに対し、自らの年齢群に対する全年齢群の平均込み合い度 ($\bar{m}_{x,x+y}$) の差は小さく、どの年齢群も比較的近似した密度環境下に生息していることがわかる (図 6)。これは年齢群間で採集個体数に大きな差が認められるにもかかわらず、他の年齢群の存在によって年齢群間の自らの年齢群内の平均込み合い度 (\bar{m}_x) の差が相殺されていることによると考えられる。

地点間の分布の重複の大きい 2 齢以上の年齢群についてその分布の重複の様式を検討するため、それぞれの地点毎に全採集個体、各年齢群個体を用い、平均密度と平均込み合い度を求め回帰分析を行った結果、全ての区画に同じ確率で各年齢群の個体を追加する“ランダム分布のたたみこみ (convolution of Poisson distribution)” にあたり (Iwao and Kuno, 1971)、地点内での年齢群間の分布は無相関であることが示された ((1) 式, (2) 式)。また室内実験でも 2 齢以上の個体が大きく重なり合うような場合においてのみ反発性が認められ、基本的には個体間の相互作用は認められなかった (図 7)。これらのことと表 2 の結果をあわせて考えると、2 齢以上の年齢群間の分布の重複は個体間の直接的な相互作用によるものでなく、各年齢群間での生息場所に対する生活要求の類似性および環境の異質に基づく地点間での環境収容力の大きな差によってもたらされているものと示唆される。その場合、以上のような分布パターンの成因は場所間の生存率の差、または生息場所選択に基づく移動による場合が考えられるが、本種の場合 0 年齢群の加齢に伴う沖への移動が強く示唆されたことから、生息場所選択に基づく移動が起こっている可能性が考えられる。この点については同一年齢群の長期間の追跡とともに地点間の環境の差異と本種の生活要求との関係を今後を明らかにすることが必要であろう。

2 齢以上の年齢群の平均的個体は比較的近似した密度環境下に生息していることが判明したので、個体当りの密度とされる平均要求度を 2 齢以上の各個体について求めてみるとその値は 34.5 であった。ここで 2 齢, 3 齢, 4 齢, 6 齢群の 9 月におけるキサゴの平均殻径はそれぞれ 17.7 mm, 20.4 mm, 21.1 mm, 21.8 mm であることが報告されているので (野田, 1991)、仮に 2 齢以上の個体の殻径を一律に 20 mm とし、これに基づきキサゴの基底面積を 3.14 cm^2 と求め、平均要求度 34.5 に基底面積 3.14 cm^2 を乗じたもので採集面積 500 cm^2 を除すると 4.6 となる。この値は 2 齢以上の 1 個体がわずかに 4.6 個体分の基底面積を占めていることを意味する。このような高密度での生息が可能なのは同属の *U. vestiarium* についての報告 (Fretter, 1975) と同様に、本種が堆積物食

とともに懸濁物食を行う特殊な摂餌方法をとること（野田，未発表資料）と密接に関連していると考えられる。これらの関係を明らかにするためには本種の摂餌生態，エネルギー収支および生息場所での利用可能な食物量について今後の精査が必要であろう。

文 献

- 秋山章夫・松田道生 (1979). 干潟の生物観察ハンドブック，干潟の生態学入門，332 p. 東洋館出版社，東京。
- Berry, A.J. and Othman, Z.B. (1983). An annual cycle of recruitment, growth and production in a Malaysian population of the trochacean gastropod *Umbonium vestiarium* (L.). *Estu. Coast. Shelf Sci.* **17**, 357-363.
- Cameron, R.A. and Rumrill, S.S. (1982). Larval abundance and recruitment of the sand dollar *Dendraster excentricus* in Monterey Bay, California, USA. *Mar. Biol.* **71**, 197-202.
- Fretter, V. (1975). *Umbonium vestiarium*, a filter feeding trochid. *J. Zool. Lond.* **177**, 541-552.
- Goshima, S. (1982). Population dynamics of the soft clam, *Mya arenaria* L., with special reference to its life history pattern. *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab.* **6**, 119-165.
- Iwao, S. and Kuno, E. (1971). An approach to the analysis of aggregation pattern in biological populations. p. 461-513. In Paul, G.P., Pielou, E.C. and Waters, W.E. (eds.), *Statistical Ecology, 1. Spatial Patterns and Statistical Distributions*. The Pennsylvania State University Press, University Park and London.
- Iwao, S. (1976). A note on the related concepts 'mean crowding' and 'mean concentration'. *Res. Popul. Ecol.* **17**, 240-242.
- Iwao, S. (1977). Analysis of spatial association between two species based on the interspecies mean crowding. *Ibid.* **18**, 243-260.
- Kalyanasundaram, N., Ganti, S.S. and Karande, A.A. (1974). The habitat and the habitat selection by *Umbonium vestiarium* L. *Ind. Nat. Sci. Acad. Bul.* **47**, 275-287.
- Kendall, M.A. and Lewis, J.R. (1986). Temporal and spatial patterns in the recruitment of *Gibbula umbilicalis*. *J. Moll. Stud.* **53**, 213-222.
- Lloyd, M. (1967). 'Mean crowding'. *J. Anim. Ecol.* **36**, 1-30.
- Morin, J.G., Kastendisk, J.E., Haring, A. and Davis, N. (1985). Organization and patterns of interactions in a subtidal sand community on an exposed coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **27**, 163-185.
- Morisita, M. (1954). Estimation of population density by spacing method. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)*, **1**, 187-197.
- Morisita, M. (1959). Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Ibid.* **3**, 65-80.
- Noda, T. (1991). Shell growth of the sand snail *Umbonium costatum* in Hakodate Bay. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **42**, 115-125.
- Ono, Y. (1965). On the ecological distribution of oecypoid crabs in the estuary. *Mem. Fac. Sci., Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)*, **4**, 1-60.
- Shimoyama, S. (1985). Size-frequency distribution of living populations and dead shell assemblages in a marine intertidal sand snail, *Umbonium (Suchium) moniliferum* (Lamarck), and their palaeoecological significance. *Palaeoogr. Paraeoclimet. Paraeocol.* **49**, 327-353.