北海道日本海のキタムラサキウニに寄生するクリイロヤドリニナの
宿主サイズ, 寄生率, 繁殖期

**Host Body Size, Prevalence, and Breeding Season of the Microparasitic Snail
Pelseneeria castanea on the Sea Urchin *Strongylocentrotus nudus* in Coastal
Waters of the Sea of Japan off Western Hokkaido, Japan**

川井唯史^{1),*}・長澤和也²⁾

¹⁾ 北海道原子力環境センター, 〒045-0123 北海道共和町宮丘 261-1

²⁾ 広島大学生物圏科学研究科, 〒739-8528 東広島市鏡山 1-4-4

Tadashi KAWAI^{1),*} and Kazuya NAGASAWA²⁾

¹⁾ Hokkaido Nuclear Energy Environmental Research Center, 261-1 Miyaoka, Kyowa, Hokkaido 045-0123, Japan

²⁾ Hiroshima University, Graduate School of Biosphere Science, 1-4-4 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima 739-8528, Japan

Abstract: *Pelseneeria castanea* is a small parasitic snail found on the sea urchin *Strongylocentrotus nudus* in Japan. From 100 to 282 individuals of *S. nudus* were collected at intervals of one to four months from June, 2001, to September, 2003, in coastal waters of the Sea of Japan at Tomari in the Shiribeshi District of western Hokkaido, Japan, in order to determine the body size and age of infected hosts, the breeding season of *P. castanea*, and annual and seasonal changes in infection level. Snails were observed only on small-sized *S. nudus* of less than 50 mm in test diameter. Infected hosts were all one or two years old in 2001 and one to four years old in 2002. No snails were found on urchins aged three to eight years hosts in 2001, nor on those aged five to eight years in 2002. It thus appears that *P. castanea* infects smaller and younger *S. nudus* and induces the mortality of infected hosts. The highest prevalences of infection each year were 94.7% in September, 2001, 16.4% in November, 2002, and 10.6% in June, 2003. Mean intensity of infection sharply increased in spring and summer and reached the highest level in autumn, but declined abruptly in early winter to the lowest level in late winter. Frequency of occurrence of urchins with snail egg capsules showed a similar trend. Egg capsules were most frequently found from August to November, which indicates that this is the breeding season of *P. castanea*.

Key Words: breeding season, Hokkaido, parasitic snail, *Pelseneeria castanea*, prevalence, sea urchin, *Strongylocentrotus nudus*

はじめに

北海道日本海沿岸の岩礁地帯の生物群集において, キタムラサキウニ *Strongylocentrotus nudus* は, 底生動物群集の現存量に占める比率が高く, 本種を除去した後に大型海藻群落が生きて形成された報告がある (吾妻 1997). 当地区における大型海藻群落は, 群落外と比べて海藻と底生動物の種多様性が高い (斉藤ら 2002). そのためキタムラサキウニの生存や生長に影響する要因を解明することは岩礁生態系の理解にとって重要である.

クリイロヤドリニナ *Pelseneeria castanea* は殻長 4 mm ほどで前鰓亜綱翼舌目ハナゴウナ科に属し (堀 2000), 九

州から相模湾に分布しアカウニ *Pseudocentrotus depressus* を宿主にすることが報告されていたが (奥谷 1986), 近年は北海道日本海西南部や岩手県・福島県沿岸での分布とキタムラサキウニとエゾバフンウニ *S. intermedius* での寄生が新しく報告されている (藤田 2004; 川井・吾妻 1994; 武蔵・波部 1991; 渡島西部地区水産技術普及指導所・波部 1992). 本種は主にキタムラサキウニの反口部に寄生し, 宿主の成長に障害を与えている (武蔵ら 1997; 武蔵・波部 1991). しかし, 本種に関する知見の多くは初期発生, 分布, 分類であり (網尾 1959, 1963; Habe 1953), 同属異種に関しても知見は浮遊幼生の行動や寄生貝の付着部位等に限られている (Bingham & Young 1993; Koehler & Vaney 1908). そのためクリイロヤドリニナの寄生率と繁殖期を明らかにした研究は見当たらない. 本研究では北海道日本海西南部で定期的な調査を行い, クリイロヤドリニナの宿主の体サイズ, 年齢別の寄生率と平均寄生数, 寄生率の推

Received 12 Jan. 2006 Accepted 24 May 2006

*: Corresponding author

移、繁殖期の年変動を明らかにした。

材料と方法

調査場所は北海道日本海西南部の岩内湾に位置して、外洋に面した泊村盃興志内地区とした（北緯 42°6'13'', 東経 140°27'34''）。当地区は水深の範囲が 1~6 m で、主な底質は岩盤であり直径 1 m 以上の転石が点在し、7 m 以深は底質が砂となり、キタムラサキウニがほとんど見られない。また植生としては、ホソメコンブ *Laminaria religiosa* が優占する海藻群落が水深 0~0.5 m だけで認められ、それ以深は無節サンゴモが優占した。

調査は 2001 年 6 月 21 日~2003 年 9 月 10 日にかけて、1~4 カ月に 1 回の頻度で行った。キタムラサキウニの分布の予備調査によると、水深 0~6 m における 1 m ごとの各水深帯において、本種の密度は各季節において 3~9 個体/m² と同様であり、水深や季節に伴う大きな変化は見られなかった。同様に、予備調査によるとクリイロヤドリニナの寄生率も水深により大差は見られなかった。そこで各調査では水深 0~6 m において、水深 1 m ごとに 1 m² の方形枠を 3 カ所以上、任意に設置して行った。

武蔵ら (1997) によるとクリイロヤドリニナの寄生は、殻径 50 mm 未満の小型のキタムラサキウニに見られる。そのためクリイロヤドリニナの寄生数、平均寄生数の推移を求めるためには、大型のキタムラサキウニを除外して、クリイロヤドリニナの寄生の対象となる体サイズである殻径 50 mm 未満の個体が 30 個体程度集まるように設定するのが望まれた。そして予備調査により調査海域におけるキタムラサキウニの殻径組成を求めたところ、30~40% の個体が殻径 50 mm 未満であった。そのため小型個体を 30 個体程度採集するためには、少なくとも 100 個体以上のキタ

ムラサキウニを採集することが必要となる。また、荒天時の数日後に行った予備調査では、キタムラサキウニが転石の下や岩盤の亀裂の深い場所に隠れてしまうためか、密度が一時的に低下した。また当調査地区では、殻径 5 cm 以上のキタムラサキウニが 5~8 月に、1~2 回漁獲されるので、漁期後は大型の個体が一時的に減少する。そこで設置する方形枠の個数は 10 地点以上とし、各調査でそれぞれ合計 100 個体以上のキタムラサキウニを採集し、殻径 50 mm 未満の個体を 30 個体程度確保した。

得られたキタムラサキウニの殻径を測定し、クリイロヤドリニナの寄生数を計数し、その卵嚢の付着の有無を記録した後、調査場所外に放流した。卵嚢は過去の知見 (Habe 1953) を参考にし、有無を判別した。また 2001 年 10 月 25 日と 2002 年 11 月 6 日に採集したキタムラサキウニは川村 (1973) と Jensen (1969) の方法に従って年齢を査定し、生殖板の外面にあるイボがなくなるまで砥石で研磨した後、アルコールランプで加熱し、キシロールで透化する方法をとった。また泊村近郊に位置する乙部町では 9 月にキタムラサキウニの発生初期段階の浮遊幼生が採集されている (吾妻 1997)。そこで 9 月を産卵期として満年齢として求めた。

用語は Bush *et al.* (1997) に従い、寄生率 (prevalence) (%) = (被寄生個体総数/採集個体総数) (percentage of infected hosts in a sample) × 100, 平均寄生数 (mean intensity) = 付着していた寄生貝総数/被寄生個体総数 (mean number of parasites per infected host) とした。その他にクリイロヤドリニナの産卵期を求めるため、卵出現頻度 (%) を、(卵嚢の付着が観察された宿主数/被寄生個体数) × 100 で示した。年齢別寄生率 (%) は、(各年齢の被寄生個体総数/各年齢の採集個体総数) × 100 とした。

Table 1. Test diameter (mm) of sea urchins, *Strongylocentrotus nudus*, including those infected with microparasitic snails, *Pelseneeria castanea* (left), all sea urchins (right), and smaller *S. nudus* of less than 50 mm in test diameter (center).

Date	Infected <i>S. nudus</i>				Smaller <i>S. nudus</i>				All <i>S. nudus</i> examined			
	Mean	SD	Range	Number	Mean	SD	Range	Number	Mean	SD	Range	Number
21 June 2001	34.9	4.0	27.8-39.4	6	37.1	4.3	20.7-48.7	196	38.7	6.5	20.7-61.8	223
03 Aug. 2001	33.0	2.6	29.5-36.1	9	35.3	4.4	28.0-49.6	41	56.6	13.0	28.0-75.6	196
28 Sep. 2001	29.5	7.3	18.8-40.2	18	32.0	7.2	18.8-43.0	19	49.7	13.5	18.8-60.0	108
25 Oct. 2001	34.9	5.7	20.1-47.3	32	34.7	7.0	13.4-47.3	68	34.7	7.0	13.4-47.3	100
01 Dec. 2001	30.4	5.9	18.5-41.4	32	35.4	7.4	13.7-49.9	124	36.7	8.6	13.7-58.2	167
26 Jan. 2002	28.4	7.6	21.1-39.7	7	30.3	6.5	21.1-49.1	31	48.5	12.3	21.1-57.5	132
16 Mar. 2002	30.3	4.9	26.1-43.1	13	37.0	7.0	21.3-48.9	110	37.7	7.7	21.3-59.2	129
25 Apr. 2002	40.4	4.1	36.6-45.7	4	37.0	5.8	26.0-49.9	79	41.4	10.1	26.0-71.1	107
13 July 2002	36.3	3.3	31.0-42.6	20	39.0	5.5	15.5-49.3	143	41.3	7.9	15.5-66.1	190
06 Nov. 2002	29.4	8.9	19.0-47.4	31	35.5	10.5	13.4-49.2	189	35.5	10.5	13.4-49.2	220
05 Feb. 2003	40.9	2.5	39.1-42.7	2	40.8	5.4	24.3-49.2	45	49.5	9.4	24.3-66.2	102
08 May 2003	40.5	4.8	37.0-46.0	3	41.5	5.4	30.0-49.8	70	47.1	9.0	30.0-73.5	118
26 June 2003	35.8	5.9	26.8-42.8	11	36.3	5.3	26.2-49.8	104	37.1	6.3	26.2-54.0	121
02 July 2003	37.8	7.5	29.5-49.8	6	38.1	5.3	26.5-49.8	166	44.9	10.4	26.5-79.8	282
10 Sep. 2003	43.5	8.6	37.4-49.5	2	35.6	9.8	10.0-49.6	36	46.9	9.6	10.0-54.0	120

結 果

1回の調査ごとに、採集されたキタムラサキウニ全個体の平均殻径と最大殻径を求めた。各調査において、平均殻径は 34.7~56.6 mm, 最大殻径は 47.3~79.8 mm の範囲で推移した。クリイロヤドリニナの寄生を受けたキタムラサキウニも同様に調査ごとに殻径の平均値と最大値を求めたところ、平均殻径 28.4~43.5 mm, 最大殻径 36.1~49.8 mm で推移した (Table 1)。クリイロヤドリニナの寄生が見られた宿主は比較的殻径が小さく、殻径 50 mm 未満の個体に限られた。そこで、クリイロヤドリニナの寄生が見られるのは殻径 50 mm 未満の個体に限られると仮定し、この殻径の個体を対象に年齢別の寄生率・平均寄生数、寄生率の推移、平均寄生数の推移、産卵時期を求めた。

採集年別、年齢別の寄生率を Fig. 1 に示した。得られた殻径 50 mm 未満の個体の年齢構成は、2001 年が 1~3 歳、2002 年が 1~8 歳であった。しかし寄生を受けたキタムラサキウニは比較的若齢の個体であり、2001 年は 1~2 歳、

Fig. 1. Variation in prevalence of infection of *Pelseneeria castanea* on *Strongylocentrotus nudus* of different ages collected in coastal waters of the Sea of Japan at Tomari, western Hokkaido, Japan, in 2001 and 2002.

Fig. 2. Variation in mean intensity of *Pelseneeria castanea* on *Strongylocentrotus nudus* of different ages collected in coastal waters of the Sea of Japan at Tomari, western Hokkaido, Japan, in 2001 and 2002. Vertical bars represent standard deviations.

Fig. 3. Seasonal changes in prevalence of infection of *Pelseneeria castanea* on *Strongylocentrotus nudus* in coastal waters of the Sea of Japan at Tomari, western Hokkaido, Japan, from June, 2001, to September, 2003.

Fig. 4. Seasonal changes in mean intensity of *Pelseneeria castanea* on *Strongylocentrotus nudus* and in frequency of occurrence of *S. nudus* with egg capsules of *P. castanea* in coastal waters of the Sea of Japan at Tomari, western Hokkaido, Japan, from June, 2001, to September, 2003. Vertical bars represent standard deviations.

2002 年が 1~4 歳に限られた。寄生率を年齢構成、調査年別に比較すると、2001 年は 1 歳が 18.8%, 2 歳が 50.9% に寄生が見られ、3 歳では寄生率は 0% だった。2002 年の寄生率は、1 歳が 41.7%, 2 歳が 55.9%, 3 歳が 30.0%, 4 歳が 5.9%, 5 歳以上では寄生が見られなかった。寄生率が最も高かった年齢は 2001 年、2002 年ともに 2 歳であった。

平均寄生数は、2001 年と 2002 年ともにキタムラサキウニの年齢が増すとともに増加する傾向が見られた (Fig. 2)。

寄生率の月別変動を見ると、2001 年 6 月の 3.1% から急激に上昇し、9 月に 94.7% となった (Fig. 3)。その後、寄生率が低下して 2002 年の 3~7 月にかけて 5.1~14.0% で推移した。同年の 11 月には寄生率が 16.4% となったが、その後、低下して 2003 年 2 月以降は 10.6% 以下で推移した。

一方、平均寄生数は顕著な季節変動を示した (Fig. 4)。2001 年 6 月の 1.2 から急激に上昇し 8 月にピークの 11.4 となり、2002 年 3 月の 2.2 まで低下した。その後、再び上昇し 11 月にピークの 10.2 を示した後、2003 年 2 月の 1.0 まで低下して、9 月の 5.5 まで上昇した。

クリイロヤドリニナの卵出現頻度も同様に大きな季節変動を示し (Fig. 4)、2001 年 6 月の 0% から 8~9 月の

100% まで上昇し、2002 年 3~4 月の 0% まで低下した。その後、上昇して 2002 年 11 月の 100% がピークで、再び低下して 2003 年 2~6 月の 0% となり、また上昇して 9 月には 100% となった。

平均寄生数と卵出現頻度の推移は極めて類似し、年間最低値と最高値を示す月がほぼ同様であり、2001 年の最高値を示す月だけが 1 カ月間ずれた。最高値は 2001 年に 11.4、2002 年に 10.2 で、最低値も 2002 年に 2.2 で 2003 年に 1.0 でと、それぞれ同様であり、平均寄生数の年間最低・最高値は大きな年変動が見られなかった。卵出現頻度の最低・最高値も、調査期間中に年変動を示さなかった。2001 年、2002 年、2003 年ともに、最高値が 100%、年間最低値が 0% であった。

考 察

岩手県沿岸においてクリイロヤドリニナの寄生を受けたキタムラサキウニの殻径は 50 mm 未満の比較的小型の個体为中心であり（武蔵ら 1997）、これは本研究結果と同様である。これまでの研究に基づくと、クリイロヤドリニナの寄生が見られるキタムラサキウニが小型の個体に限られる理由として、いくつかの可能性を提示できる。その一つとして、宿主となった個体の殻径の成長が寄生により抑制され、小型のまま加齢していることが考えられる。しかし本研究により、クリイロヤドリニナの寄生を受けていたキタムラサキウニは、比較的小若の個体に限られることが確かめられた。このため、寄生を受けたキタムラサキウニが小型のまま加齢している可能性は乏しい。

他の可能性として、宿主が加齢する前に死亡している可能性、あるいは寄生を受けた個体が加齢に伴いクリイロヤドリニナが消失している可能性がある。本研究では宿主の加齢に伴い、平均寄生数が増大する傾向が観察された。武蔵ら（1997）は、岩手県沿岸でクリイロヤドリニナの寄生によるキタムラサキウニへの影響を体サイズ別に比較した。その結果、被寄生個体は、殻径が大きくなるに従い、殻高/殻径の割合が低くなり殻の変形の度合いが高くなること、また生殖巣の発達も抑制されること、さらに殻径が大きくなるに従って平均寄生数が増えることが確かめられた。本研究と武蔵ら（1997）の研究の結果を考え合わせると、クリイロヤドリニナに感染した個体は、寄生による悪影響を受けると考えることができる。そしてクリイロヤドリニナの寄生を受けた比較的小型の個体は、加齢に伴い寄生貝が消失するのではなく、寄生を受けてからの時間が経過するに伴って寄生による悪影響が大きくなり、死亡している可能性があると思われる。今後は加齢に伴い、寄生を受けた個体が死亡している可能性に関して室内試験で検証することが望まれる。

2001 年に寄生率の大きなピークが認められたが、2002 年と 2003 年には認められなかった（Fig. 3）。今のところ、

その原因は不明であるが、2001 年 9 月前後はクリイロヤドリニナがキタムラサキウニに広く感染しやすい何らかの条件があったと考えられる。今後は、クリイロヤドリニナが生活環のどの段階で、どのようにキタムラサキウニに感染するかについて明らかにし、感染しやすい環境条件について検討する必要がある。

寄生率と平均寄生数はともに夏季がピークとなり、秋季から冬季にかけて急激に低下する傾向が認められた（Figs. 3, 4）。この理由としては、少なくとも二つの可能性が提示でき、一つはクリイロヤドリニナの平均寄生数が増えた影響でキタムラサキウニが死亡していることが考えられる。もう一つの可能性としては、秋季から冬季にかけて産卵を終えたクリイロヤドリニナが寿命となり死亡していることも考えられる。本研究結果の範囲内では、寄生率と平均寄生数が秋季から冬季にかけて低下する原因は明らかにできない。これを明らかにするために、野外においてクリイロヤドリニナの成長式と寿命を求め、さらに寄生を受けたキタムラサキウニを室内水槽で飼育して死亡の有無を観察することが望まれる。

宿主が死亡したときにおける、付着していたクリイロヤドリニナの動向について、秋季に寄生率が低下したことと関連させて考察する。クリイロヤドリニナがキタムラサキウニに付着した部位には寄生痕が見られ、時には宿主の体腔内に達する孔があるので（武蔵ら 1997）、クリイロヤドリニナの定着性は極めて高いものと思われる。またクリイロヤドリニナの近縁種の多くは、足 foot が退化的であり、移動能力が乏しいことが指摘されている（Koehler & Vane 1908）。そのためクリイロヤドリニナも同様に移動能力が乏しいと思われ、仮に宿主が秋季に死亡しても、遠くに離れた別の宿主まで移動して新しく付着する能力に乏しいと思われる。また網尾（1959）は、成貝のクリイロヤドリニナが水面を浮遊すると記述している。しかし、キタムラサキウニは海底に生息するので、成貝のクリイロヤドリニナが宿主を離れて水面を浮遊し、新しい宿主に付着できる可能性が高いとは考えにくい。以上のことから、宿主が死亡した場合、付着していたクリイロヤドリニナは、容易に新しい宿主へ移動できることはないと考えられ、宿主の死亡が同時期に発生すると、寄生率は低下すると思われる。秋季に寄生率が低下した傾向の説明の一つとして、前述のように宿主が死亡している可能性が指摘されている。クリイロヤドリニナは宿主が死亡しても新しい宿主に移動できる能力が乏しいと思われるので、秋季において死亡が発生しているとの可能性と秋季における寄生率の低下には、整合性がある。

本種の繁殖時期について検討する。網尾（1959, 1963）はクリイロヤドリニナの卵嚢内にあった発生初期である 4 細胞期の受精卵を飼育し、飼育開始から 12~13 日後に被面子幼生が卵嚢から泳ぎ出るのを観察した。このことは卵嚢が生み出されてから比較的短期間で幼生が孵出することを

意味している。本種の被面子幼生は殻高 0.4 mm ほどの殻を有した大型の幼生として卵嚢から放出され、幼生には遊泳器官が観察されないことから (Habe 1953), 本種の浮遊期間は極めて短いものと思われる。またクリイロヤドリニナが属するハナゴウナ科の各種の巻貝類の殻頂部に存在する幼殻の巻き数は、浮遊幼生の期間の長さに対応している (Bouchet & Warén 1979)。本種の幼殻の巻き数は 1 前後であり (Habe 1953), 同科の他種は巻き数が 2 以上であり、これらと比較しても巻き数が少ない (Warén 1983, 1984)。このことは、クリイロヤドリニナの浮遊幼生期間が短いとの考えを補足している。室内水槽での初期発生観察や幼殻の形態観察の結果 (Bouchet & Warén 1979; Habe 1953) に基づくと、クリイロヤドリニナの卵が生み出されてから孵化して浮遊生活を送った後、宿主に付着するまでの期間は極めて短いと考えられる。また本研究において、卵嚢の出現頻度が年間で最高値を示した月と寄生率が年間最高値であった月は、ともに 8~11 月であった。これらのことを考え合わせると、北海道日本海南西部のクリイロヤドリニナにおいて、卵嚢が生み出され幼生が孵化し加入が起こる繁殖期は、晩夏から秋の 8~11 月と思われる。

謝辞: 調査にご理解とご協力いただいた孟漁業協同組合、潜水調査にご協力をいただいた北海道原子力環境センターの各位、研究へ親切なご助言をいただいた神尾道也、波部忠重、長谷川和範、松田春菜、馬渡駿輔、武蔵達也、文珠正哲をはじめとする各氏に感謝します。

引用文献

- 吾妻行雄 1997. キタムラサキウニの個体群動態に関する生態学的研究。北海道立水産試験場研究報告, 51: 1-66.
- 網尾 勝 1959. 海産腹足類の卵仔に関する研究—II. ヒメムシロ他 6 種。農林省水産講習所研究報告, 8: 73-83.
- 網尾 勝 1963. 海産腹足類の比較発生学ならびに生態学的研究。水産大学校研究報告, 12: 229-358.
- Bingham, B. L. and C. M. Young 1993. Larval phototaxis in barnacles and snails associated with bathyal sea urchins. *Deep-Sea Research I*, 40: 1-12.
- Bouchet, P. and A. Warén 1979. Planktotrophic larval development in deep-water gastropods. *Sarsia*, 64: 37-40.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz and A. W. Shostak 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology*, 83: 575-583.
- 藤田恒雄 2004. 福島県いわき沿岸でみられた寄生性巻貝クリイロヤドリニナ。福島県水産試験場研究報告, 12: 27-29.
- Habe, T. 1953. Studies on the eggs and larvae of the Japanese gastropods (4). *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 3: 161-173.
- 堀 成夫 2000. 日本近海産貝類図鑑。東海大学出版会、奥谷喬司編、東京、1173 pp.
- Jensen, M. 1969. Age determination of echinoids. *Sarsia*, 37: 41-44.
- 川井唯史・吾妻行雄 1994. 北海道後志沿岸における寄生貝クリイロヤドリニナの分布と出現状況。栽培漁業技術開発研究, 23: 7-9.
- 川村一廣 1978. エゾバフソウニの漁業生物学的研究。北海道立水産試験場研究報告, 16: 1-54.
- Koehler, R. and C. Vaney 1908. Description d'un nouveau genre de Prosobranches parasite sur certains Échinides. *Bulletin de l'Institut Oceanographique*, 118: 1-16.
- 武蔵達也・波部忠重 1991. クリイロヤドリニナの新分布地と新宿主。ちりぼたん, 22: 69-71.
- 武蔵達也・西洞孝広・内田 務 1997. 岩手県沿岸における寄生貝クリイロヤドリニナがキタムラサキウニに与える影響。岩手県水産技術センター研究報告, (1): 27-35.
- 奥谷喬司(編著) 1986. 生物大図鑑 貝類。世界文化社、東京、399 pp.
- 渡島西部地区水産技術普及指導所・波部忠重 1992. 北海道渡島半島松前町でもキタムラサキウニに寄生貝。ちりぼたん, 22: 93.
- 斎藤暢宏・金子友美・川嶋昭二・角田博義・新井章吾・四ツ倉典滋・川井唯史 2003. 北海道日本海南西部岩内のホソメコンブ群落に出現した海藻類とその葉上動物。日本ベントス学会誌, 57: 43-53.
- Warén, A. 1983. A generic revision of the family Eulimidae. *Journal of Molluscan Studies*, Supplement 13: 1-92.
- Warén, A. 1984. Description of five new species of Hawaiian Eulimidae. *Veliger*, 26: 170-178.