

## 鹿児島県喜入干潟における海産巻貝ウミニナ *Batillaria multiformis* (Lischke, 1869) (腹足綱ウミニナ科) の貝殻内部成長線分析

金田竜祐・中島貴幸・片野田裕亮・富山清升

〒 890-0065 鹿児島市郡元 1-21-35 鹿児島大学大学院理工学研究科

### はじめに

軟体動物の大部分は移動能力が低く、生息地の不適環境に耐えて生活する必要がある。そのため、軟体動物は様々な成長障害（ディスターバンス）を受けることになり、貝類の成長線はこのディスターバンスによって殻に記録される。貝類の成長線として、これまでに年輪、潮汐輪、日輪があるという報告がされている (Nakaoka, 1992; Nakaoka & Matsui, 1994)。海産貝類のディスターバンスは内的因子として生殖活動や疾病などがあり (Hancock, 1973; Goshima, 1982)、外的因子として海水温度、潮汐、塩分濃度などがある (Lammens, 1967; Jones et al., 1989; Beukema et al., 1977; Dauvin & Gentil, 1989)。成長線分析は、成長の時間経過記録を保持し、年齢構成や成長パターンなどの重要な情報をもたらす研究として、過去にも海産二枚貝類学や考古学の観点から研究はなされてきた (小池, 1986; 松井, 2003)。しかし、巻貝類の貝殻内部成長線分析は遅れているのが現状である。近年、橋野(2009)や平田(2012)、吉住(2011)によって、鹿児島湾内産の巻貝類の貝殻内部成長線分析の研究が試みられている。

本研究の目的として、鹿児島県喜入干潟のウミニナを用いて、貝殻内部成長線の分析法の確立を試みた。貝殻内部成長線分析は種によって分析

方法の詳細が異なるため、ウミニナにおいての殻の研磨処理角度や研磨場所、染色方法、ETCHING, SUMP 法などの分析方法確立を試みた。貝殻内部成長線数と殻サイズの相関関係を調査し、喜入干潟におけるウミニナの成長パターンの解明を試みた。1年を通しての、各月の貝殻内部成長線形成パターンを観察・比較することで内部成長線の形成時期と形成要因の解明を試みた。

### 材料と方法

#### 材料 (ウミニナ *Batillaria multiformis*)

ウミニナは前鰓亜綱・盤足目・ウミニナ科に属する腹足類である (奥谷, 2000; 行田, 2003)。分布は北海道南部~九州にかけての日本各地、朝鮮半島、中国大陸。内湾の砂泥質干潟に生息する。本種はデトリタスを食べている。殻は太い塔型でやや厚い。成貝では殻口が張り出し、殻口後端の滑層は白く肥厚し顕著である (伊藤, 1983)。産地によって殻の形態に変異が多い。かつては各地の内湾域に多産していたが、個体数や個体群の減少や生息条件の悪化などから、準絶滅危惧種となっている (安達, 2012)。

#### 調査地 (喜入干潟)

サンプルは鹿児島県鹿児島市喜入町を流れる愛宕川支流河口の喜入干潟 (31°23'N, 130°33'E) で採集された。干潟周辺には、マングローブ林が広がっており太平洋域におけるマングローブ林の北限とされている。本研究の調査区は、マングローブ林の端から 20 m 程離れた場所で、満潮線から支流までの水平距離が約 9 m、高低差が 150 cm で、底質は砂泥質である (Fig. 1)。

Kaneda, T., T. Nakajima, H. Katanoda and K. Tomiyama. 2013. Annual ring analysis of sea snail *Batillaria multiformis* (Lischke, 1869) (Gastropoda: Batillariidae) in a tidal flat of Kiire in Kagoshima, Japan. *Nature of Kagoshima* 39: 127-135.

☑ KT: Graduate School of Science and Engineering (Science), Kagoshima University, Korimoto 1-21-35, Kagoshima 890-0065, Japan (e-mail: tomiyama@sci.kagoshima-u.ac.jp).



Fig. 1. 調査地（鹿児島県鹿児島市喜入町 愛宕川支流河口の喜入干潟）。左図，31°23'N, 130°33'E；右図，喜入干潟に広がるマングロープ林。

### サンプルの採集方法

サンプリングは2006年1月から2006年12月の期間に、片野田と中島によって各月1回行われた。大潮干潮時に50×50cmのコドラートを使用し採集するという方法で行われた。ただし、2006年11月のサンプリングは行われなかった。今回のウミニナの貝殻内部成長線分析研究では採集されたサンプルから、各月12個体をランダムに抽出し研究に使用した。

### サンプルの処理・保存方法

ランダムに抽出された各月のサンプルは、殻高と殻幅をノギスで1/10mmまで測定し、標本は内部成長線数と殻サイズの関係を調査するために、1個体ごとに分けて保存した。

### ウミニナにおける貝殻内部成長線分析方法

ウミニナの貝殻内部成長線分析は5つの段階に分けて行った。

#### 1. 荒削り処理

荒削り処理は殻の切断面を作る作業である。#220のカーボランダムを使用し、グラインダーにかけ殻を削った。貝の種によって成長線が観察しやすい箇所、成長線が顕著に表れる部分は異なるので、成長線観察がしやすい角度で殻を削ることと、成長線が顕著に表れる部分の切断面を作る必要がある。ウミニナの場合は予備実験の中で、

滑層という個所に顕著に成長線が現れたので、滑層が観察しやすい角度で荒削り処理を施した。

#### 2. 鏡面研磨処理

荒削り処理で半分程度になったウミニナの殻体を、#4000のアランダムを使用し、ガラス板状で研磨した。鏡面研磨処理で殻切断面が平滑になり、貝殻内部成長線を双眼実体顕微鏡で直接観察可能な状態になった。

#### 3. 貝殻内部成長線観察

鏡面研磨したウミニナの殻切断面に顕微鏡を用いて、貝殻内部成長線を直接観察することができた。殻切断面に観察された縞状の貝殻内部成長線数を記録した。双眼実体顕微鏡を使用し、10–63倍で貝殻内部成長線の観察を行い、記録のためにMoticam1000を使用し顕微鏡写真を撮影した。またより高倍率で鮮明な写真撮影はデジタル顕微鏡を使用し、25–175倍で撮影した。ウミニナの貝殻内部成長線は成貝の滑層周辺に顕著に観察することができた。

#### 4. エオシン染色

実体顕微鏡やデジタル顕微鏡を使用しての直接観察が困難な個体は、エオシン染色法の応用を試みた。エオシン染色とは細胞質などを赤色に染色するエオシンの特性を利用し、殻の切断面の成長線を染色することでより観察しやすくする処理方法である。染色液は、70%エタノールにエオシン原料を小さじ1杯程度加えて作成した。過去

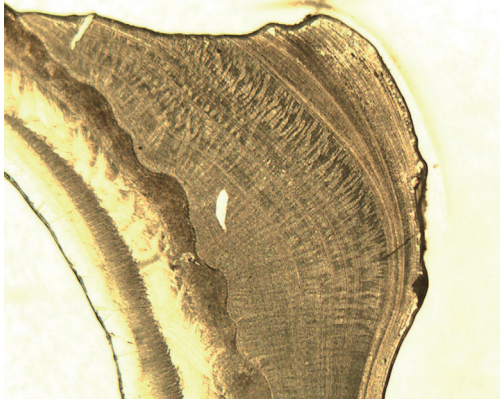


Fig. 2. 成長線レプリカの観察. ウミニナの滑層内部成長線レプリカが観察できた個体 (光学顕微鏡 40 倍).

の研究でフトヘナタリ *Cerithidea rhizophorum* では染色が成功し貝殻内部成長線分析ができていたが (吉住, 2011), ウミニナの殻はエオシンで染色することができなかつた. 染色できなかつた原因として, フトヘナタリに比べてウミニナは, エオシンで染色される殻中の有機質成分が少なかつたからではないかと考えられる.

### 5. ETCHING・SUMP 法

直接観察が困難な個体に関してのもう 1 つの観察方法として, ETCHING・SUMP 法の応用を試みた. 初めに, 殻切断面に ETCHING 処理を施した. ETCHING 処理とは, HCl と  $\text{CH}_3\text{COOH}$  の腐食作用を利用して, 殻切断面に凹凸を作るという処理である. 成長線は細胞が密な強い線とそうでない弱い線があることを利用し, 弱い線を腐食し殻切断面に凹凸を作る. ETCHING 処理は, 殻の強度が貝の種によって異なるため, 腐食する時間も種によって異なる. ウミニナの場合は, 初めに 3% HCl が 20 秒. 後に 3%  $\text{CH}_3\text{COOH}$  が 30 秒という腐食時間が最も適していた. ETCHING 処理の後, SUMP 処理を施し殻切断面の成長線凹凸のレプリカを作成した. ETCHING した殻切断面に SUMP 液を塗り, SUMP PLATE に 30 秒間押し付け殻断面の凹凸のレプリカを作成した. できあがった成長線レプリカを光学顕微鏡で 40–100 倍で観察し内部成長線を観察・記録した (Fig. 2).

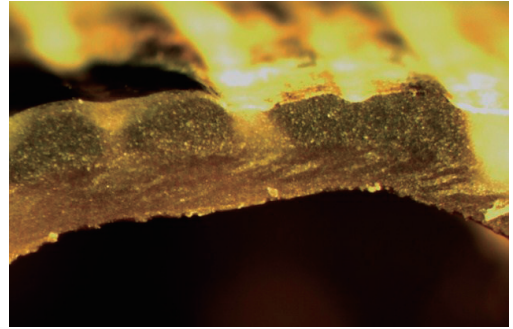


Fig. 3. 滑層以外の内部成長線. 滑層以外の内部成長線は同じ色の成長線が連続するが, 2 本の間には境界のような線が入る.

### ■ 結果

#### ウミニナにおける貝殻内部成長線分析方法の確立

ウミニナでも貝殻内部成長線分析は応用することができた. 研磨処理の角度や, 貝殻内部成長線が顕著に表れる研磨場所, 研磨する技術は種によって異なるため, 予備実験が必要である. 細かい分析方法は異なることが予想されるが, 他の巻貝種でも貝殻内部成長線分析は応用することができ, 成長パターン, 年齢構成, 死亡時期などの重要な情報をもたらしてくれる分析方法だと考えられる.

#### 滑層内部成長線と滑層以外の内部成長線・微細内部成長線

貝殻内部成長線を観察する中で, ウミニナは滑層と滑層以外の殻切断面で内部成長線の形成パターンが違うことが明らかになった. 滑層以外の内部成長線はどの個体もほぼ 2 本で, 稀に 1 本もしくは 3 本の内部成長線が観察された. 滑層以外の内部成長線が 1 本のもものは全て滑層を形成していない殻サイズの小さな幼貝であった. 滑層以外の内部成長線は同じ色の成長線が連続するが, 2 本の間には境界のような線が入る (Fig. 3). しかし, 滑層では色が濃い成長線と色が薄い成長線が交互に現れ, 成長線数は個体によって差があることが観察された (Fig. 4). また滑層内部成長線内にも滑層以外の内部成長線内にも, さらに細かい多数の微細内部成長線が観察された. しかし, ウミニナの微細内部成長線の形成は不規則であり,



Fig. 4. 滑層内部成長線. 滑層では色が濃い成長線と色が薄い成長線が交互に現れた.

形成要因も必ずしも明確ではなかったため、今回の研究では微細内部成長線数などの記録は詳しくは検討しなかった。巻貝では成熟に達すると殻口付近が肥厚し、それ以上の成長を停止するものが多いという研究報告がある(稲葉, 1997)。ウミニナにおいては、性成熟後に殻の成長が停止した成貝が滑層を形成する。また、滑層形成の有無によって、幼貝は成貝と殻口の形態が違うことが観察された。2006年のサンプリングで、滑層を形成していない殻サイズの小さな幼貝が1年を通じて観察され、幼貝は1年でサイズピークに追いつくことはなく、成熟するまでに2年もしくは稀に3年かかる。これらのことからウミニナの内部成長線の形成パターン・殻成長パターンを考察した。

#### 喜入干潟のウミニナにおける殻成長パターン

ウミニナの殻高と殻幅それぞれの殻サイズと年齢からみる、喜入干潟におけるウミニナの殻成長パターンをFig. 5の散布図に示した。殻高サイズと年齢の散布図から、喜入干潟のウミニナは2齢または3齢前後までに殻高を20 mm程までに成長させ、その後、殻成長を停止し、滑層を形成し内部成長線を形成しながら性成熟が起こり年齢を重ねる。殻幅サイズも同様の成長パターンをとり、2齢または3齢前後までに殻幅を8-9 mm程までに殻を成長させ、その後、殻成長を停止させるという成長パターンをとっている。

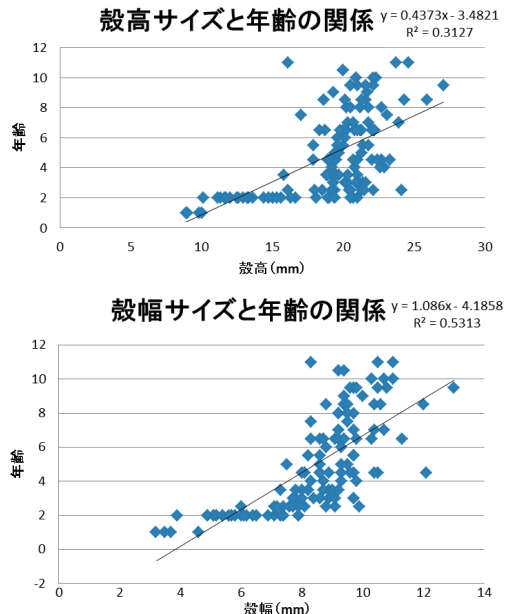


Fig. 5. 喜入干潟のウミニナにおける殻成長パターン.

#### 滑層内部成長線数の季節変化

喜入干潟におけるウミニナの滑層内部成長線の季節変化をFig. 6に示す。1年を通しての各月の内部成長線の形成パターンを観察・比較することで内部成長線の形成時期と形成要因を調査した。サイズ頻度分布の季節変化と、貝殻内部成長線の形成パターン分析とを比較した結果、滑層内部成長線は明確な層が年間2層形成されることが明らかになった。滑層内部成長線が1年に2層できることから、各月の個体数を、滑層内部成長線が奇数個体のものと、偶数個体のものにわけて表した。グラフから3月から10月までは奇数個体が優占し、1月、2月、12月では偶数個体が優先するという結果が得られた。

#### 考察

##### 滑層内部成長線と滑層以外の内部成長線について

巻貝では成熟に達すると殻口付近が肥厚し、それ以上の成長を停止するものが多い。スイショウガイ科の大型種でも外唇が肥厚することが報告されている(波部ほか, 1994, 1999)。ウミニナも同様の殻成長パターンとり、成貝が滑層を形成し、

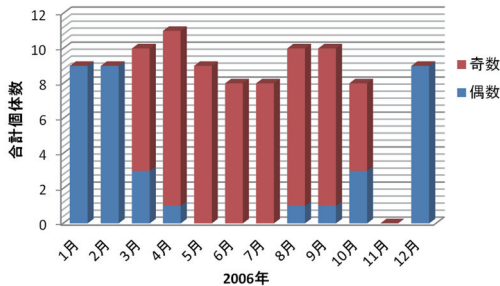


Fig. 6. 喜入干潟におけるウミニナの滑層内部成長線数(奇数本か偶数本か)の個体数の月別の季節変化. 黒 (PDF版では青色)は滑層内部成長線本数が偶数本であった個体の数. 灰色(赤色)は滑層内部成長線本数が奇数本であった個体の数.

滑層は徐々に肥厚する. その結果, 滑層内部成長線と滑層以外の内部成長線に変異が現れたのではないかと考えられる. また貝類の殻を形成する外套膜の形態は種によって異なり, 生活様式に適応した形態となる. さらに外套膜の外套膜縁や縁膜は外套膜の中心部に比べ, 殻形成の分泌活動と密接に関連して, 分泌旺盛な季節によく発達することが報告されている(波部ほか, 1994, 1999). 滑層が軟体部の縁部周辺に形成されるということも, 滑層内部成長線と滑層以外の内部成長線に変異が現れた要因なのではないかと考えられる.

#### 微細内部成長線について

内部成長線よりもさらに細かい微細内部成長線が観察された. 微細内部成長線は, 陸産巻貝の貝殻内部成長線からは観察されなかったことから(金田, 2011), 潮汐に由来する潮汐輪であると考えられる. 今後の貝殻内部成長線分析の研究で, 微細内部成長線数と内部成長線数との関連を調査することなどから, より詳細な微細内部成長線の形成要因や形成時期が明らかになるのではないかと考えられる.

#### 喜入干潟のウミニナにおける貝殻内部成長線形成パターンについて

滑層以外の内部成長線形成と滑層内部成長線形成に差異があること, 喜入干潟のウミニナにおける幼貝と成貝の殻形態の違い, 一般的な巻貝の

殻形成パターン, 喜入干潟におけるウミニナの貝殻内部成長線数と殻サイズの関連から, 喜入干潟のウミニナにおける貝殻内部成長線形成パターンを考察した. 滑層を形成していない幼貝は殻全体に1年で1本の内部成長線を形成し, 幼貝は2年もしくは稀に3年で成貝となり滑層形成を始める. 滑層を形成し始めた成熟した成貝は, 1年で色が濃い層と色が薄い層の2層の内部成長線を滑層に形成する. このような内部成長線形成のパターンは, 滑層を形成していない幼貝では性成熟が起こっておらず, 外的因子(海水温度)の成長停滞のみで1年に1本の滑層以外の内部成長線を形成し, 滑層を形成し始めた成貝が生殖活動を行うことで, 外的因子(海水温度)と内的因子(生殖活動)の2つの成長停滞ディスタースによる1年に2層の滑層内部成長線を形成することが考えられる. もしくは, 内部成長線の形成には外的因子(海水温度)のみが影響するが, 幼貝のサイズが小さいことから, 外的因子の不適環境に対する抵抗力が成貝に比べ低いということが考えられる. このことから幼貝の個体は, 成貝では活動可能な不適環境に耐えられず, 成長停滞ではなく成長停止を引き起こし, 滑層以外の内部成長線が2つの層状という形成パターンをとらないということが考えられる.

#### 喜入干潟のウミニナにおける殻成長パターンについて

喜入干潟のウミニナは, 2才令程(2回冬越し個体)までに殻サイズの成長を終わらせ, その後, 成熟し滑層を形成し年齢を重ねるといった殻成長パターンをとっていることが明らかになった. 過去の研究でも, 軟体動物の若い個体はエネルギーの大部分を体組織の成長にあて, 成熟するとエネルギーの大部分を繁殖に投資するという研究報告がある(Vahl, 1981a-c). 喜入干潟のウミニナも同様の成長パターンをとるようである. この成長パターンは, 不適環境や捕食などの危険から身を守るために, 不適環境に耐えられるサイズや, 捕食されにくくなるサイズまでは成熟せず, 自分の成長だけにエネルギーを投資するという, ライフサ

イクル上の有利な戦略であると考えられる。

### 滑層内部成長線数の季節変化について

滑層内部成長線数の季節変化から、滑層内部成長線は冬期に偶数層を形成し、春から秋にかけて奇数層を形成することが明らかになった。この2種類の成長線として、冬期の偶数層の成長線は冬輪と呼ばれるもので、冬の低温期が原因と考えられる。過去の成長線研究でイガイ科の固着性二枚貝であるクジャクガイ *Septifer bilocularis* では冬輪は観察されず、夏季の高温による成長停滞が考えられることが観察されている（前園，2011）。これはクジャクガイの生息帯が潮間帯の下部にあたり、砂泥質の干潟に比べ海面下にある時間が長くなることから、冬期の低温にさらされる時間が短くなるからであると考えられる。ウミニナの生息する干潟上部は干潮時には完全に海面上にあたり、冬期は海水の保温効果が得られず、低温となる。また春～秋の奇数層の成長線は生殖細胞に使用するエネルギーの備蓄などが原因と考えられる。このような外的因子と内的因子のディスターバランスが、喜入干潟におけるウミニナの2種の滑層内部成長線の形成には影響していると考えられる。

### 喜入干潟のウミニナの生活史の概略

以上の考察、および喜入干潟に生息するウミニナ類の過去の研究例（安東，2003，2005；Andou & Tomiyama，2004；福留早紀，2011，2013；福留宗一郎，2005；春田，2012；平田浩志郎，2012；平田今日子，2006；今村，2004；井上，2008；片野田，2007；前川，2013；真木，2001，2003；中島，2007；大滝，2001；Ohtaki et al.，2001，2002；佐藤，2011；杉原，2002；鈴鹿，2007；Takeuchi et al.，2008；谷口，2011；田上，2004；武内，2005；若松，2000；Wakamatsu & Tomiyama，2000；安永，2008；吉田健一，2003；吉田 騰，2005；吉住，2011）から、本種の生活史の概略は、下記のようにまとめることができる。

鹿児島県喜入干潟におけるウミニナの繁殖時期は7-8月の夏季で、放卵放精型の産卵様式をと

る。受精卵から発生したヴェリジャー幼生は、しばらく海中でプランクトン生活を送った後に、9-10月の秋季に幼貝に変態し干潟に着底する。鹿児島県喜入干潟では、本種の幼貝の着底は1年目（産下された年）の秋季であることがわかっており、幼貝のまま冬季を過ごす。最初の冬季に幼殻の内側には内部成長線（冬輪）が形成されているはずであるが、あまりに殻が小さいために殻の断面観察が非常に難しかった。幼貝は、最初の冬季を過ごした後、翌年の春季～秋季の活動期は幼貝のまま、殻は縦方向にも成長を続け、殻高が大きくなる。その年の秋季に着底した幼貝と、1回目の冬越しを経験した幼貝は、殻の殻高サイズで容易に区別できる。

2年目の春季～秋季を過ごした幼貝は、2回目の冬越しを行う。その間の冬季に、貝殻の中部体層部分の内側の黒い層に貝殻内部成長線（冬輪）が1本形成される。この2回目の冬越しで幼貝に形成される内部成長線の観察は容易である。上部体層部分の内側には1回目冬越し時に形成されたはずの内部成長線と併せて2本の内部成長線が形成されていると予想できるが、幼殻部分は非常に小さく、内部成長線の観察は容易ではなかった。2回目の冬越しをした幼貝の大半は、3年目の6-8月の夏季の繁殖期に性成熟をする。したがって、喜入干潟のウミニナの幼貝が性成熟をする時期は約2才令ということになる。

本種は、2回目の冬越しした後（3年目）の夏季の繁殖シーズンに性成熟し、貝殻が縦方向に伸びる成長が停止し、殻高の成長が止まる。貝殻の殻高成長が停止した後、貝殻内部や滑層部分にカルシウム分が沈着し、内部成長線を形成するようになる。ごく少数の幼貝個体が、この3年目の繁殖シーズンでも性成熟をせずに、3回目の冬越しをする。このように3回冬越しを経験した幼貝は殻の中部体層部分の内側の黒い層に2本の内部成長線（冬輪）を形成する。大半の個体の性成熟は着底の翌々年（3年目）の夏季であり、その後、本種の滑層部分の内部成長線のうち明確なものは、夏季の繁殖時期と冬季に計2本形成される。したがって、（滑層部の内部成長線の本数/2）+

2 ≡ その個体の年齢，という計算式が成り立つ。この計算式から，喜入干潟のウミニナは，最長年齢が 11 才令と推定できた (Fig. 5)。

滑層が形成されていない幼貝の場合は，殻の第一体層部分の内側に内部成長線が観察されない個体は 1 回冬越しの個体，殻の第一体層部分の内側に内部成長線が 1 本観察される個体が 2 回冬越しの個体，殻の第一体層部分の内側に内部成長線が 2 本観察される個体が 3 回冬越しの個体，とみなせる。幼貝同士の場合は，1 回冬越しの個体，2 回冬越しの個体，3 回冬越しの個体は，殻高サイズにほとんど重なりがないため，殻高サイズの大小だけからも年齢を区別することは容易である。しかし，殻の縦方向の成長が停止し，滑層を形成した成熟個体の年齢を，殻高だけから推定することは事実上不可能である。

このように，ウミニナの内部成長線の分析から明確に各個体の年齢査定が可能であることが判った。本研究の手法を用いて，本種の年齢査定に基づいた生命表分析などにより，本種の詳しい個体群動態の研究が今後期待される。現在，各個体の年齢推定に基づいた喜入干潟のウミニナの個体群動態の分析を継続して研究中である。

## ■ 謝辞

本研究を行うにあたり，山根正氣先生（鹿児島大学理工学研究科），山本啓治先生（同）には，実験器具を使用させていただき大変お世話になりました。心から感謝いたします。本研究を進めるに際しご協力していただいた山崎健史氏（同）に深くお礼申しあげます。最後に，ご助言またご協力していただいた，鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻富山研究室の皆様，鈴木研究室の皆様，ご助力いただいた全ての方々への感謝をささげます。

## ■ 引用文献

安東美穂，2003. マングローブ干潟におけるヘナタリ *Cerithidea cingulata* のサイズ分布の季節変化. 2002 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文。

- 安東美穂，2005. マングローブ干潟におけるヘナタリ *Cerithidea cingulata* (Gmelin, 1791) のサイズ分布の季節変化. 2004 年度鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻 富山研究室 修士論文。
- Andou, M. & Tomiyama, K., 2004. Seasonal changes in size distribution of *Cerithidea cingulata* (Gastropoda: Potamididae) on a mangrove tidal flat. *Venus* (The Japanese Journal of Malacology), 63 (3-4): 145-151.
- 安達建夫，2012. 干潟の絶滅危惧動物図鑑—海岸ベントスのレッドデータブック. 日本ベントス学会編. 東海大学出版会。
- Beukema, J. J., Cadee, G. C. & Jansen, J. J. M., 1977. Variability of growth rate of *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea in relation to availability of food. In: *Biology of benthic organisms*, 11th European Symposium of Maine Biology, Galway, ed. Keegan, B.F., O'Ceidigh, O. & Boaden, P.J.S, Pergamon Press, Oxford, pp. 69-77.
- Dauvin, J. C. & Gentil, F., 1989. Long-term changes in populations of subtidal bivalves (*Abra alba* and *A. prismatica*) from the Bay of Morlaix (Western English Channel). *Maine Biology*, 103: 63-73.
- 福留早紀，2011. 喜入干潟におけるフトヘナタリ *Cerithidea rhizophorarum* の繁殖行動. 2011 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文。
- 福留早紀，2013. 喜入干潟におけるフトヘナタリ *Cerithidea rhizophorarum* の繁殖行動. 2012 年度鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻 富山研究室 修士論文。
- 福留宗一郎，2005. ウミニナ集団におけるサイズ頻度分布の季節変動の個体群比較. 2004 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文。
- Goshima, S., 1982. Population dynamics of the soft clam *Mya arenaria* L., with special reference to its life history pattern. *Publications of Amakusa Marine Biological Laboratory*, 6: 119-165.
- 波部忠重・奥谷喬司・西脇三郎，1994. 軟体動物学概説（上巻）. サイエンティスト社. 東京。
- 波部忠重・奥谷喬司・西脇三郎，1999. 軟体動物学概説（下巻）. サイエンティスト社. 東京。
- Hancock, D. A., 1973. The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. *Rapp P-v Reun Cons perm int Explor Mer*, 1964: 113-131.
- 春田拓志，2012. 鹿児島湾喜入干潟での防災道路整備事業における巻貝類の生態. 2011 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文。
- 橋野智子，2009. 鹿児島湾におけるインダタミガイの生活史—殻の年輪分析に基づく年齢推定を含めた考察. 2009 年度鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻 富山研究室 修士論文。
- 平田浩志郎，2012. 鹿児島県喜入干潟における巻貝（ヘナタリ）の内部成長線観察方法の確立. 2006 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文。
- 平田今日子，2006. マングローブ干潟におけるヘナタリ *Cerithidea cingulata* (Gmelin, 1791) のサイズ頻度分布の季節変化. 2005 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文。

- 今村留美子, 2004. マングローブ干潟におけるカワアイ *Cerithideopsisilla djadjariensis* のサイズ分布の季節変化について. 2003 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 井上康介, 2008. フトヘナタリ (*Cerithidea rhizophorarum*) の生態学的研究—マングローブ周辺におけるサイズ頻度分布の季節変化. 2007 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 稲葉正子, 1997. 粟津湖底遺跡のセタシジミの貝殻成長線分析. In: 動物考古学 8. pp. 21–36.
- 伊藤年一, 1983. 学研生物図鑑 貝 II. 学習研究社. 東京.
- Jones, D. S., Quitmyer, I. R., Arnold, W. S. & Marelli, D. C., 1990. Annual shell banding, age, and growth rate of hard clam *Mercentaria* spp. from Florida. *Journal of Shellfish Research*, 9: 215–225.
- 金田竜祐, 2011. 陸産貝類 3 種における貝殻成長線分析方法の確立. 2010 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 小池裕子, 1986. 貝殻成長線. In: 沿岸環境調査マニュアル [底質・生物編] 日本海洋学会. pp. 241–257.
- 松井 章, 2003. 環境考古学マニュアル. 同成社. 東京.
- 片野田裕亮, 2007. マングローブ干潟におけるヘナタリ *Cerithidea rhizophorarum* (Gemelin, 1791) のサイズ分布の季節変化. 2006 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- Lammens, J. J., 1967. Growth and reproduction of a tidal flat population of *Macoma balthica* (L.). *Netherland Journal of Sea Research*, 3: 315–382.
- 前川奈々, 2013. 鹿児島県喜入干潟での防災道路整備事業における巻貝類の生態. 2012 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 前園浩矩, 2011. 桜島潮間帯のクジャクガイ生活史と年齢査定に基づく個体群動態の解析. 2010 年度鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻 富山研究室 修士論文.
- 真木英子, 2001. 北限のマングローブ林周辺干潟におけるカワアイの生活史. 2000 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 真木英子, 2003. 喜入干潟における *Cerithideopsisilla djadjariensis* の生活史. 2002 年度鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学 富山研究室 修士論文.
- 中島貴幸, 2007. フトヘナタリ (*Cerithidea rhizophorarum*) の生態学的研究—異なる環境における同種の比較. 2006 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- Nakaoka, M., 1992. Age determination and growth analysis based on external shell rings of the Protobranch Bivalve *Yoldia notabilis* Yokoyama in Otsuchi Bay, northeastern Japan. *Benthos Research*, 43: 53–66.
- Nakaoka, M. & Matsui, S., 1994. Annual variation in the growth rate of *Yoldia notabilis* (Bivalvia: Nuculanidae) in Otsuchi Bay, northeastern Japan, analyzed using shell microgrowth patterns. *Marine Biology*, 119: 397–404.
- 奥谷喬司, 2000. 日本近海産貝類図鑑. 東海大学出版会.
- 大滝陽美, 2001. 北限のマングローブ林周辺干潟におけるフトヘナタリの生活史. 2000 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- Ohkaki, H., Maki, E. & Tomiyama, K., 2001. Seasonal changes in the distribution and mating behavior of *Cerithidea rhizophorarum* A. Adams, 1855 (Gastropoda: Potamididae). *Venus (The Japanese Journal of Malacology)*, 60 (3): 199–200.
- Ohkaki, H., Maki, E. & Tomiyama, K., 2002. Tree climbing behavior of the snail *Cerithidea rhizophorarum* (Gastropoda: Potamididae). *Venus (The Japanese Journal of Malacology)*, 61 (3): 215–223.
- 佐藤 海, 2011. 鹿児島県内の巻き貝の分布とウミナナの形態比較. 2010 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 杉原祐二, 2002. ウミナナ集団におけるサイズ頻度分布の季節変化. 2001 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 鈴鹿達次郎, 2007. 鹿児島県喜入干潟におけるフトヘナタリ *Cerithidea rhizophorarum* の木登り行動と繁殖行動. 2006 年度鹿児島大学大学院理工学研究科 富山研究室 修士論文.
- 武内麻矢, 2005. 鹿児島県喜入干潟におけるフトヘナタリ *Cerithidea rhizophorarum* の生活史及びウミナナ類の鹿児島県内における分布. 2004 年度鹿児島大学大学院理工学研究科地球環境科学専攻 富山研究室 修士論文.
- Takeuchi, M., Ohtaki, H. & Tomiyama, K., 2008. Reproductive behavior of the dioecious tidal snail, *Cerithidea rhizophorarum* (Gastropoda: Potamididae). *American Malacological Bulletin*, 2008 (23): 81–87.
- 谷口明子, 2011. 喜入干潟におけるフトヘナタリ *Cerithidea rhizophorarum* の木登り行動. 2010 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 田上英憲, 2004. 干潟におけるウミナナ (*Batillaria multiformis*) の生活史. 2003 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- Vahl, O., 1981a. Age specific residual reproductive value and reproductive effort in the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O. F. Muller). *Oecologia*, 51: 53–56.
- Vahl, O., 1981b. Energy transformations by the celand scallop, *Chlamys islandica* (O. F. Muller), from 70°N. I. The age-specific energy budget and net growth efficiency. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 53: 281–296.
- Vahl, O., 1981c. Energy transformations by the celand scallop, *Chlamys islandica* (O. F. Muller), from 70°N. II. The population energy budget. *Journal of Experimental Marine Biology & Ecology*, 53: 297–301.
- 若松あゆみ, 2000. 北限のマングローブ干潟におけるウミナナ類 4 種の分布と生活史. 1999 年度鹿児島大学理学部生物学科 富山研究室 卒業論文.
- Wakamatu, A. & Tomiyama, K., 2000. Seasonal changes in the distribution of Batillariid snail on a tidal flat near the most northern mangrove forest in atago river estuary. *Venus (The Japanese Journal of Malacology)*, 59 (3): 225–243.
- 安永洋子, 2008. 干潟におけるウミナナ (*Batillaria multiformis*) の生活史. 2007 年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.



- 吉田健一, 2003. ウミユナ (*Batillaria multiformis*) 集団におけるサイズ頻度分布季節変動の個体群間比較. 2002年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 吉田 騰, 2005. マングローブ干潟におけるカワアイ *Cerithideopsisilla djadjariensis* のサイズ分布と他の貝との占有度の季節変化. 2004年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 吉住嘉崇, 2011. 鹿児島県喜入干潟における巻貝相の生態学的研究. 2010年度鹿児島大学理学部地球環境科学科 富山研究室 卒業論文.
- 行田義三, 2003. 貝の図鑑 採集と標本の作り方. 南方新社. 鹿児島.