同所的に生息するウミニナ *Batillaria multiformis* とホソウミニナ *B. attramentaria* の個体群構造と潮位分布における経年変化—陸奥湾芦崎干潟での事例

Interannual changes in population structure and tidal zonation of sympatric batillariid snails *Batillaria multiformis* and *B. attramentaria*: A case study in the Ashizaki tidal flat, Mutsu Bay

金谷 弦^{1),*}・上村了美²⁾・鈴木孝男³⁾・五十嵐健志⁴⁾

¹⁾ 国立環境研究所, 〒305–8506 茨城県つくば市小野川 16–2, +81–29–850–2590

²⁾ 大阪市立大学大学院工学研究科, 〒558–8585 大阪府大阪市住吉区杉本 3–3–138

³⁾ 東北大学大学院生命科学研究科, 〒980–8578 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 6–3

⁴⁾ むつ市海と森ふれあい体験館, 〒039–5201 青森県むつ市川内町川内 477

Gen KANAYA^{1),*}, Satomi KAMIMURA²⁾, Takao SUZUKI³⁾ and Takeshi IGARASHI⁴⁾

¹⁾ National Institute for Environmental Studies (NIES), 16–2 Onogawa, Tsukuba 305–8506, Japan

²⁾ Graduate School of Engineering, Osaka City University, 3–3–138 Sugimoto, Sumiyoshi-ku, Osaka, Osaka 558–8585, Japan

³⁾ Graduate School of Life Sciences, Tohoku University, 6–3 Aramaki aza Aoba, Sendai, Miyagi 980–8578, Japan

⁴⁾ Mutsu City Nature Center, 477 Kawauchi, Kawauchi-machi, Mutsu, Aomori 039–5201, Japan

Abstract: The Ashizaki tidal flat in inner Mutsu Bay, northern Japan, represents the northern limit of the range of the endangered mud snail *Batillaria multiformis* in Japan. In this study, the population structure and tidal zonation of sympatric *B. multiformis* and *B. attramentaria* were examined at stations on the Ashizaki tidal flat from 2010 to 2015. A cohort of smaller individuals (shell length [SL]: 10.0–17.1 mm) of *B. multiformis* was formed in 2010; however, few cohorts formed during the following years, leading to a decrease in the population density. *Batillaria multiformis* recruited in the summer and fall, with SL growth of 5–6 and 10–17 mm in June–July and September, respectively, of the second year, and of 20 mm in May–July of the third year. By contrast, *B. attramentaria* recruited every year (SL growth: 5–6 and 10–17 mm in May and summer, respectively, of the second year, and 15–20 mm in the third summer) and maintained a high population density throughout the study period. The two species recruited in low- to mid-intertidal zones in most cases. Subsequently, a proportion of *B. attramentaria* moved to the high-intertidal zone, while *B. multiformis* remained in the low-intertidal zone. Our data suggest that the populations of the two batillariid species studied herein exhibited slower growth rates and attained larger adult sizes compared with other populations in Japan. Less frequent recruitment of *B. multiformis* in our study site implies that this population of *B. multiformis* may be vulnerable.

Key Words: Batillariid snail, Mutsu Bay, PCR-RFLP, population structure, tidal flat, tidal zonation

はじめに

ウミニナ *Batillaria multiformis* は汽水域・内湾域の干潟に生息する腹足類である。ウミニナはかつて本州から九州の干潟に広く分布していたが、干潟の消失や生息環境の悪化に伴い東京湾や相模湾では急激に個体数が減少し (Furota et al. 2002, 環境省 2007), 環境省の準絶滅危惧種に指定されている (環境省 2019)。健全な個体群が維持されていた東北地方の仙台湾周辺でも、東日本大震災の津波で多くの

ウミニナ個体群が絶滅に近い状態となった (Kanaya et al. 2016)。一方、ホソウミニナ *B. attramentaria* は東京湾や相模湾でも安定して個体群を維持している (Furota et al. 2002, 環境省 2007)。仙台湾周辺に生息するホソウミニナは津波による著しい攪乱を受けたが、震災後の数年間で個体群が急激に回復している場所も多い (Miura et al. 2017, 金谷ら 2019, 鈴木ら 2019)。このように、種間で対照的な個体群の消長をもたらしている要因の1つとして、両種における繁殖様式の違いが指摘されている (Furota et al. 2002)。浮遊幼生期を持つウミニナでは、貧酸素による減耗など、何らかの要因で干潟への幼生回帰が無い状態が長期間継続すると残存個体の高齢化が進み、個体群絶滅の危険性が高まる。一方、直達発生のホソウミニナでは、親個体群による同所的再生産により個体群は比較的容易に継続・拡大され

Received 13 May 2020 Accepted 18 July 2020

* Corresponding author

E-mail: gen@nies.go.jp

ると推察されている (Furota et al. 2002)。

青森県の陸奥湾北東部に位置する芦崎干潟には、ウミナとホソウミナがいずれも高密度で生息している (鈴木ら 2008)。太平洋岸でのウミナとホソウミナの分布は仙台湾周辺以南に限られ、三陸沿岸には分布しない (環境省 2007)。また、干潟の発達しない日本海沿岸では能登半島が現時点での北限となっている (環境省 2007)。日本国内でのウミナとホソウミナの分布域は北海道南部以南とされているが (奥谷 2000)、北海道南部には干潟がほとんど無いため、ウミナとホソウミナがまどまって生息する場所としては芦崎干潟が国内最北である。一方、ホソウミナは沖縄を除く日本全域に分布し、秋田以南の日本海沿岸、三陸沿岸および北海道にも生息しており、サハリンや沿海州にも分布する (奥谷 2000, Kojima et al. 2004)。一般に、海産無脊椎動物の生産性や成長速度は温度環境によって変化し、繁殖時期などの生活史特性も緯度間で異なるケースがある (Tumbiolo & Downing 1994, Kanazawa & Sato 2008)。しかし、ウミナとホソウミナ類の個体群特性について、寒冷な環境である東北地方における知見は乏しい (Miura et al. 2017, 金谷ら 2019)。

ウミナとホソウミナ類の個体群特性について、国内では和歌山県沿岸や鹿児島湾で幾つかの研究が行われている。和歌山県田辺湾内の干潟でホソウミナ類の個体群動態を調べた事例では、1年目の個体は殻長7 mmほどで、2年目に同15~25 mmとなり (Adachi & Wada 1999)、最大殻長は17.5~27.5 mmの範囲にあった (足立・和田 1997)。鹿児島県喜入町の愛宕川河口に生息するウミナでは、浮遊幼生が夏から秋頃に着底し、翌春に殻長6~8 mm、秋までに同18~20 mmに達し、最大殻長は33 mm前後であった (杉原・富山 2016)。Kamimura & Tsuchiya (2008) は沖縄島南部の与根干潟でイボウミナ *B. zonalis* の個体群動態を2年間調べ、殻長は1年目に21.0 mmに達し、9年間のうちに最高で殻長31.5 mmまで達すると推定した。海外の研究では、カナダのブリティッシュ・コロンビア州にあるGaliano島での事例がある (Yamada 1982)。夏涼しく冬暖かい西岸海洋性気候のGaliano島において、ホソウミナ類の最大殻長は25 mm前後であり、推定された寿命は6~10年であった。

ウミナとホソウミナ類の生息場所選択については、潮位によるすみ分けに関する報告がある。両種が共存する和歌山県ゆかし湾で彼らの空間分布を調べたところ、ウミナが主に高潮位で出現したのに対し、ホソウミナは低潮線付近で高密度となっていた (Adachi & Wada 1998)。同様の空間分布パターンは、愛知県の汐川干潟でも確認されている (山本・和田 1999)。一方、ウミナにおいて、成員の分布中心は潮間帯上部にあったが、新規加入個体は潮間帯下部に限定して出現したという報告もある (若松・富山 2000)。

本研究では、青森県陸奥湾に生息するウミナ類の個体群動態と潮位分布に関する基礎的知見を得ることを目的とし、2010~2015年までの期間に毎年1回 (2012年には調

査を実施していない)、芦崎干潟内の調査定点でウミナとホソウミナを定量的に採取し、(1) 潮位分布と生息密度の経年変動、(2) 個体群動態、(3) 体サイズと殻口の張り出し・滑層瘤形成との関係に注目した解析を行った。2010年にはウミナ類の個体群構造を湾内の他の干潟と比較するため、陸奥湾南部の小湊浅所干潟でも調査を行った。両種の若齢個体は外観が酷似し、形態に基づく種判別が困難である (山本・和田 1999)。そこで本研究では、PCR-RFLP法 (Yamamoto et al. 2018) によって若齢個体を同定した。得られた結果を先行研究と比較し、陸奥湾におけるウミナ類の個体群特性について考察した。

材料と方法

調査地

ウミナ類の調査は、青森県むつ市にある芦崎干潟 (Fig. 1) のAエリア (北緯41.2506°, 東経141.1542°; St. H, M, L) で2010年、2011年、2013年、2014年および2015年の春~夏に年に1回実施した。2010年の8月には、芦崎湾奥の宇曾利川河口部の干潟 (Bエリア; 北緯41.2412°, 東経141.1352°, St. R) と陸奥湾南部の平内町にある小湊浅所干潟 (北緯40.9368°, 東経140.9726°, St. K) でも調査を行った。陸奥湾の潮位変動幅は最大70~80 cmであり、芦崎湾と小湊浅所海岸では干潮時に広い干潟が出現する。

芦崎湾は閉鎖的な入江であり、北東方向に延びた砂嘴に囲まれている。同湾は古くから軍港として利用され、全域が海上自衛隊大湊地方隊の管轄下にある。干潟への立ち入りが制限されているため、調査はむつ市教育委員会が年に4~5回実施している自然調査の一環として行った。芦崎干潟は数cm径の礫混じりの砂泥底が多く、潮下帯にはアマモ *Zostera marina* が広く分布し、コアマモ *Z. japonica* のパッチもみられる。小湊浅所干潟は、汐立川河口に発達した河口干潟と前浜干潟からなり、底質は大部分が砂質で所々に礫が混じる (環境省 2007)。同干潟では小面積のヨシ原 (*Phragmites australis*) を除けば植生はほとんどみられない。

Aエリアでの調査は、潮間帯上部 St. H、中部 St. M、下部 St. L の3地点で実施した。Aエリアは比較的勾配が大きい礫混じりの干潟で、潮間帯上部から低潮線付近までウミナとホソウミナが生息し、混生している。潮上帯にはヨシを主体とする後背湿地が発達し、後背林へと続いている。St. Hの底質は礫混じりの砂で、周辺にはコメツキガニ *Scopimera globosa* が生息している。St. Hから約4 m沖合に St. M、さらに約4 m沖合に St. L を設定した。3地点とも底質は礫混じりの砂泥であり、潮間帯下部は泥質であった。St. Lは大潮低潮線に近く、水深数10 cmの潮下帯にはアマモ群落が広がり、コアマモのパッチもみられる。調査時の水深と下北検潮所の実測潮位から算出した相対高度 (標高換算) は、St. Hで-13 cm、St. Mで-36 cm、St. Lで

Fig. 1. Locations of the sampling sites for the batillariid snails *Batillaria multififormis* and *B. attramentaria* on the Ashizaki tidal flat (area A: St. H, M, and L; area B: St. R) and Kominato tidal flat (St. K), Mutsu Bay, northern Japan. St. H, M, and L were located along an 8-m-long land-sea transect and showed different tidal levels (high-, mid-, and low-intertidal zones, respectively).

ー60 cmであった。サンプリングは潮間帯上部 (St. H) と下部 (St. L) での実施を基本とし、2011 年と 2013 年には St. M でも実施した。B エリア (St. R) の底質は礫混じりの砂泥で、主にウミナが生息し、相対高度は−48 cm であった。B エリアは河川水の影響が大きく、植生は無い。小湊浅所干潟の調査地点 (St. K; 北緯 40.936814°, 東経 140.972664°) は汐立川の河口北側の干潟で、岸から延びた遊歩道の橋を渡った中州に位置している。St. K は礫混じりの砂泥底でウミナと大型のホソウミナが生息し、相対高度は−31 cm であった。

環境測定

調査時に、St. H, St. M, St. R と St. K で底土浸出水の塩分、St. L では近傍の表層水塩分を電気伝導率計 (CM-21P または CM-31P, TOA-DKK) で測定した。スコップで干潟を深さ 20 cm まで掘り、溜まった水を底土浸出水とした。各調査地点で ORP メーター (RM-20P または RM-30P, TOA-DKK) を用いて底土の酸化還元電位 (Eh; 深さ 5 cm) を測定した。2013 年の調査時には、浸出水塩分と Eh の測定は行わなかった。芦崎干潟では、A エリアの栈橋近傍 (Fig. 1) に 2014 年 6 月から 2015 年 5 月まで水温ロガー (HOBO UA-002-64, Onset Inc.) を設置した。ロガーは大潮低潮線から 10 cm 下部に設置し、データは 2 時間おきに取得した。

ウミナ類の個体群構造

各調査地点で方形枠を用いてウミナ類の定量採集を行った。調査は、2010 年 8 月 29 日、2011 年 6 月 19 日、2013 年 7 月 7 日、2014 年 6 月 29 日および 2015 年 5 月 9 日の干潮時に実施した。採取面積とくり返し数は、2010 年は 25 cm 四方枠を St. H で 4 回と St. L で 3 回、2011 年は各地

点 (St. H, St. M および St. L) で 25 cm 四方枠を 5 回、2013 年が各地点で 25 cm 四方枠を 4 回、2014 年は 50 cm 四方枠を St. H と St. L で各 4 回、2015 年は 50 cm 四方枠を St. H と St. L で各 8 回である。また、2010 年 8 月 29 日に St. R で 25 cm 四方枠を 4 回、同 8 月 30 日に St. K で 25 cm 四方枠を 8 回のサンプリングを実施した。繰返し数は 4 回を基本とし、ウミナ類の生息密度が低い場合には追加で設定したが、場所・年によっては十分な個体数を得られなかった場合があった。2014 年と 2015 年については、調査地でウミナ類の密度が低下したため、大型の方形区を設定した。調査地点にランダムに配置した方形枠内を深さ 5 cm まで掘り、2 mm 目のふるい上で大型底生動物を選別してポリ袋に入れて持ち帰った。研究室でウミナ類を選別し、デジタルノギスで殻長と殻幅を測定した。殻幅は、成長に伴う殻口 (shell aperture) の張り出し (Fig. 2) を評価するために測定した。2010 年と 2011 年のウミナについては個体毎に滑層瘤 (callus knob; Fig. 2) の有無を記録した。ウミナはホソウミナと比べて殻がずんぐりとし、ある程度まで成長すると殻口が張り出し、殻口上部に白色の滑層瘤が形成される。滑層瘤が形成されると、殻長の成長は停止する (金谷未発表データ)。ウミナ類は 99% エタノールで固定し、−20℃で保存した。A エリアの 2010 年、2013 年および 2014 年、B エリアの 2010 年のサンプルについては、試料中に出現したウミナ類以外の底生動物についても参考データとして同定・計数した。

PCR-RFLP 法による種同定

小型のウミナとホソウミナでは、形態による識別は困難である (Fig. 2)。そこで本研究では、ミトコンドリア遺伝子の COI 領域を対象とした制限酵素断片長多型 (PCR-

Fig. 2. Photos of small (left) and large (right) individuals of *Batillaria multiformis* (a) and *B. attramentaria* (b). A callus knob forms at the top of the shell aperture of *B. multiformis* when it becomes large (shell length >30 mm; see text). In both species, shell aperture growth occurs with general growth.

RFLP 法) により, 種判別を行った (Yamamoto et al. 2018). 解凍した筋肉を約 2 mm 角に切り出して 99% エタノールで固定した後, キレックス法 (Li et al. 2003) で DNA を抽出し, COI 領域をプライマーセット LCO1490 と HCO2198 (Folmer et al. 1994) を用いて増幅した. PCR は初期変性を 95°C で 3 分行った後, 熱変成 (95°C 40 秒), アニール (45°C 40 秒), 伸長反応 (68°C 2 分) を 35 回繰り返す, 最後に 68°C 7 分間の伸長反応を行った. PCR 産物を制限酵素 *Nla* III (New England Biolabs) で 37°C 90 分処理した後, GelGreen (Biotium) を添加した 3% アガロースゲルで電気泳動を行い, バンドの位置で種を判別した.

統計解析

地点間および調査年間でのウミナガ類の体サイズおよび生息密度の違いについて, *t* 検定, 一元配置分散分析 (1-way ANOVA), Tukey の多重比較, もしくは *U* 検定の多重比較 (Holm の方法で全体の有意水準 α を 5% に調整した) を行った. ウミナガ類の個体群構造について, R 言語 (R Core Team 2018) で作成した混合正規分布の解析プログラムを用いてコホート解析を行った. ウミナガ類の殻長-殻幅の関係について, 対数関数による回帰を行った.

結 果

調査地の塩分と Eh

A エリアの表層水塩分は 26.2~31.3 の範囲にあったが, St. H または St. M で測定した底土浸出水は 7.2~24.2 と表層水と比較して低い値を示し, 後背湿地からの淡水流入が示唆された (Table 1). 河川水の影響を受ける芦崎干潟の St. R

Table 1. Environmental parameters (Eh and salinity) recorded at stations on the Ashizaki tidal flat (St. H, M, L, and R) and Kominato Asadokoro tidal flat (St. K).

	Station				
	H	M	L	R	K
Relative height (cm T.P.)	-13	-36	-60	-48	-31
Salinity ^a					
29-30 Aug. 10	21	—	26.2	18.9	20.9
19 Jun. '11	21.9	24.2	30.2		
7 Jul. '13	—	—	29.6		
29 Jun. '14	7.2	—	28.6		
10 May '15	21.9	—	31.3		
Eh (mV)					
29-30 Aug. 10	+245	—	+226	+144	+118
19 Jun. '11	+138	-15	+86		
7 Jul. '13			not measured		
29 Jun. '14	+54	—	-207		
9 May '15	+233	—	+271		

^a Salinity of interstitial water (St. H and M) and overlying water (St. L, R, and K).

と小湊浅所干潟の St. K では, 底土浸出水の塩分は 18.9~20.9 であった. 底質の Eh はほとんどが正の値であったが, 2011 年の St. M で -15 mV, 2014 年の St. L で -207 mV と負の値を示した. 2014 年の St. L 近傍では軟泥が堆積して底質が還元状態となり, 硫化水素臭を発する場所も見られたが, 2015 年の調査時には回復していた.

芦崎干潟の表層水温

水温ロガーによる測定値を用いて, A エリアにおける 2014 年 6 月から 2015 年 5 月までの月平均水温, 月最低・最高水温を Table 2 に示した (元データ; Table ES1). 月平

均水温は2014年6月が24.8℃と最高であり、2015年1月の最低値2.4℃まで徐々に低下した。2015年2月以降月平均水温は上昇に転じ、2015年5月には16.0℃に達した。月最低水温は12月～2月に氷点下まで低下し（-1.3～-0.7℃）、月最高水温は6月～8月に30℃前後に達した。

ウミニナ類の生息密度と潮位

Aエリアの各潮位におけるウミニナの生息密度は、2010年が56～75個体 m⁻²、2011年が38～179個体 m⁻²、2013年

が8～72個体 m⁻²、2014年が5～13個体 m⁻²、2015年が0～10個体 m⁻²と経年的に大きく変動し、2011年をピークに低下した（Table 3）。潮位間で比較すると、2011年、2013年と2015年には潮間帯下部で有意に高密度となったが（t検定, Tukeyの多重比較またはU検定の多重比較, p<0.05）、潮間帯下部で底質が還元化した2014年には潮間帯上部で有意に高密度となった。ホソウミニナについては潮位間での変動はあるが、期間を通じて100～200個体 m⁻²の密度で生息し、ウミニナと同様に2014年には潮間帯上部で有意に高密度となった。有意差は検出されなかったが、2011年も潮間帯上部で高密度となる傾向がみられ、その他の年には潮位間ではほぼ同様であった。宇曽利川河口部のSt. Rでは、ホソウミニナはほとんどみられず（8個体 m⁻²）、ウミニナが高密度（188個体 m⁻²）で生息していた。小湊浅所干潟のSt. Kでは、ウミニナが68個体 m⁻²、ホソウミニナが118個体 m⁻²であった。

ウミニナ類以外の底生動物の生息密度は参考データとして電子付表（Table ES2）にまとめた。Aエリアではホソウミニナとウミニナ、Bエリアではヒラドカワザンショウ *Assiminea hiradoensis* とウミニナが数的優占種だった。

ウミニナ類の体サイズと潮位間変動

Aエリアの各調査地点におけるウミニナの平均殻長は17.1～37.7 mmの範囲にあり、2010年と2011年には潮間帯上部で有意に大きかった（U検定の多重比較, p<0.05; Table 3）。2010年のSt. Lで最も平均殻長が小さく（17.1 mm）、潮間帯上部では大型の個体が多かった（平均殻長

Table 2. Mean monthly water temperature measured by a data logger. Data were obtained at 2-hour intervals from 25 June 2014 to 15 May 2015. Monthly minimum and maximum values are also shown.

Month	Water temperature (°C)			n
	mean (SD)	min.	max.	
Jun. 2014	24.8 (2.8)	20.7	31.1	66
Jul.	23.7 (1.7)	18.5	29.8	372
Aug.	23.9 (1.7)	19.8	29.2	372
Sep.	21.8 (1.8)	17.3	26.6	360
Oct.	15.9 (2.2)	9.6	20.9	372
Nov.	10.2 (2.1)	5.3	15.6	360
Dec.	4.0 (1.9)	-0.7	10.3	372
Jan. 2015	2.4 (1.2)	-1.3	5.2	372
Feb.	2.7 (1.6)	-0.8	7.0	336
Mar.	5.7 (2.0)	1.8	13.2	372
Apr.	10.2 (2.4)	4.7	17.8	360
May	16.0 (3.2)	11.1	27.4	113

Whole data sets are shown in Table ES1.

Table 3. Density and shell length of the batillariid snails *Batillaria multiformis* and *B. attramentaria* at three tidal heights (St. H, M, and L) on the Ashizaki tidal flat. Values are mean and SD (n). Different letters indicate significant differences among the tidal levels (H, M, and L). Tukey's s multiple comparison, t-test, or the Mann-Whitney U test with Holm-Bonferroni correction was used; $\alpha < 0.05$ was considered significant.

St.		Year				
		2010	2011	2013	2014	2015
Density (ind. m ⁻²)						
<i>B. mul.</i>	All	64±39 (7)	118±66 (15)	31±39 (12)	9±6 (8)	5±11 (16)
	H	56±28 (4)	38±14 a (5)	12±15 a (4)	13±4 a (4)	0 a (8)
	M	n/a	138±21 b (5)	8±16 a (4)	n/a	n/a
	L	75±56 (3)	179±36 b (5)	72±42 b (4)	5±5 b (5)	10±14 b (8)
<i>B. att.</i>	All	281±100 (7)	171±149 (15)	172±112 (12)	173±99 (8)	96±101 (16)
	H	244±44 (4)	266±211 (5)	208±54 (4)	254±60 a (4)	91±111 (8)
	M	n/a	154±74 (5)	172±170 (4)	n/a	n/a
	L	331±144 (3)	93±91 (5)	184±111 (4)	92±45 b (4)	100±98 (8)
Shell length (mm)						
<i>B. mul.</i>	All	27.0±12.4 (28)	34.3±5.9 (132)	29.4±10.0 (23)	34.7±10.7 (18)	37.2±5.7 (20)
	H	36.9±3.4 a (14)	36.7±2.5 a (12)	36.4±4.6 (3)	37.7±3.2 (13)	not occurred
	M	n/a	36.3±4.5 a (43)	21.7 (2)	n/a	n/a
	L	17.1±9.8 b (14)	30.8±5.8 b (57)	29.1±9.3 (18)	26.9±18.8 (5)	37.2±5.7 (20)
<i>B. att.</i>	All	22.6±4.3 (124)	21.4±8.3 (164)	24.9±5.0 (138)	26.7±4.0 (346)	18.2±10.4 (382)
	H	24.3±2.0 a (61)	26.2±2.1 a (83)	26.5±1.8 a (43)	27.3±1.8 (254)	16.4±10.7 a (182)
	M	n/a	13.5±8.8 b (48)	25.0±5.0 ab (52)	n/a	n/a
	L	21.0±5.2 b (63)	20.2±9.1 c (28)	23.0±6.5 b (43)	25.2±6.9 (92)	19.8±9.8 b (200)

Data at St. R: 188±54 (4) ind. m⁻² and 37.0±3.3 (47) mm for *B. mul.*, and 8±9 (4) ind. m⁻² and 26.0 (2) mm for *B. att.* Data at St. K: 68±51 (8) ind. m⁻² and 36.8±3.3 (34) mm for *B. mul.*, and 118±75 (8) ind. m⁻² and 29.7±4.4 (59) mm for *B. att.* n/a; sampling was not conducted.

Fig. 3. Size histograms of the batillariid snails *Batillaria multiformis* (a) and *B. attramentaria* (b) at St. H, M, and L (high-, mid-, and low-intertidal zones, respectively) from 2010 to 2015. n/a, sampling not conducted. Broken lines indicate shell lengths of 30 mm in (a) and 20 mm in (b).

36~37 mm)。宇曽利川河口の St. R と小湊浅所干潟の St. K でも大型のウミナが多かった（平均殻長 37 mm 付近）。A エリアの各調査地点におけるホソウミナの平均殻長は 13.5~27.3 mm の範囲にあり、2010 年、2011 年および 2013 年には潮間帯上部で有意に大きかった ($p < 0.05$)。2011 年の St. M で最も平均殻長が小さく (13.5 mm)、2015 の St. H でも小さかった (16.4 mm)。St. R と St. K のホソウミナは平均殻長が 26.0 mm (値の範囲: 25.9~26.2 mm) と 29.7 mm (同: 20.5~39.8 mm) であり、殻長 20 mm の個体は出現しなかった。

個体群構造の潮位間比較

A エリアにおいて、ウミナ類の殻長組成は潮位間で異なった (Fig. 3)。ウミナでは、潮間帯上部 (St. H) の個体群は調査期間を通じて殻長 30 mm 以上の大型個体のみからなり、小型個体の生息は潮間帯下部 (St. L) や中部 (St. M) に限定された。また、2015 年には潮間帯上部でウミナが採取されなかった。ホソウミナでは、潮間帯上部ではほ

とんどが殻長 20 mm を超える大型個体から構成され、殻長 20 mm 以下の小型個体は主に潮間帯下部 (2010~2015 年) や中部 (2011 年および 2013 年) でみられた。2015 年のみ、殻長 12 mm 以下の小型個体が潮間帯上部でも多数確認された。

ウミナ類の殻長頻度分布

A エリアにおけるウミナ類の殻長頻度分布をみると、ウミナでは 2010 年に小型個体のコホート (平均殻長 13.3 mm) がみられたが、2011 年以降はまとまったコホートがみられなかった (Fig. 4)。2011 年は単一のコホート (平均殻長 34.3 mm) と解析されたが、2013 年の個体群構造と比べると、殻長 20 mm 台の個体は大型個体とは別コホートの可能性がある。2013 年にも殻長 38~40 mm をピークとするコホートの他に、殻長 24~26 mm をピークとするコホートが認められた。大型個体からなるコホートの平均殻長は、2010 年が 37.3 mm、2014 年は 38.2 mm、2015 年は 38.1 mm とほぼ一定であった。

Fig. 4. Size histograms of the batillariid snails *Batillaria multiformis* (a) and *B. attramentaria* (b) in area A (encompassing St. H, M and L) in 2010–2015, and at St. R and K in 2010. In each panel, the mean ± SD (minimum–maximum) shell length for each cohort is indicated.

ホソウミナでは2011年、2014年と2015年に小型個体のコホート（殻長10 mm以下にピーク）が認められ、2010年と2013年にも殻長10–15 mmをピークとするコホートが認められた。大型個体からなるコホートの平均殻長は、調査期間中に24.5 mm～27.7 mmまで、わずかながら増加した。

芦崎のBエリア（St. R）と小湊浅所干潟（St. K）のウミミナ個体群は小型個体がみられず、殻長頻度分布は一山であり、平均殻長は37.0 mmおよび36.8 mmとほぼ同一であっ

た。St. Rのホソウミナは2個体（殻長25.9～26.2 mm）のみであったが、St. Kでは大型個体が多くみられたが（平均殻長29.7 mm）、少なくとも3つのコホートを含むと推定された。

成長にともなう殻口の張り出しと滑層瘤の形成

AエリアとBエリアにおける2010年と2011年のサンプルと、St. Kにおける2010年のサンプルについて、殻長と殻幅の関係を「ホソウミナ」、「滑層瘤が未発達のウミ

Fig. 5. Relationship between shell length and shell width in *Batillaria multiformis* (with or without a callus knob) and *B. attramentaria* at the Ashizaki tidal flat in 2010 and 2011 (upper), and at the Kominato tidal flat (St. K) in 2010 (lower). Broken lines indicate the minimum shell size needed for shell aperture formation in *B. attramentaria* (shell length: 21 mm) and *B. multiformis* (28 mm) at the Ashizaki tidal flat.

Table 4. Mean shell length of individuals of *Batillaria multiformis* that had a callus knob on the shell aperture. Changes in shell length were analyzed by one-way ANOVA. n.s., not significant ($p > 0.05$).

Sample	Shell length (mm)			n
	mean (SD)	min.	max.	
Area A				
2010	37.2 (3.5)	31.8	42.2	15
2011	36.8 (3.6)	30.2	44.5	60
Area B				
2010	37.4 (3.0)	29.5	45.5	43
St. K				
2010	36.7 (3.3)	30.3	45.5	34
$F_{3,148}$	0.380 ^{n.s.}			

ニナ」および「滑層瘤が形成されたウミニナ」についてプロットした (Fig. 5)。ホソウミニナでは、殻長が 21 mm を超えると同じ殻長でも殻幅の大きい個体、すなわち殻口部分が肥厚して殻口が張り出した個体が出現しはじめることがわかる。ウミニナでは、殻長が 28 mm を超えると殻口が

Fig. 6. Proportions (%) of individuals with and without a callus knob in each shell length class of *Batillaria multiformis* at the Ashizaki tidal flat (St. H, M, L, and R) in 2010 and 2011. White numerals in black columns indicate the proportion of individuals with a callus knob.

張り出しはじめ、殻長 30 mm 前後で滑層瘤が形成されはじめる。滑層瘤が形成されたウミニナでは殻口が張り出し、滑層瘤が未発達な個体とプロット上で明瞭に区別された。St. K では小型のウミニナ類が出現しなかったが、殻長と殻幅の関係は芦崎とほぼ同じ範囲にあった。St. K のホソウミニナでは殻長 20 mm 以下の小型個体が採取されなかったため、殻口が形成（殻口の張り出しに伴って同じ殻幅が大きくなる）される体サイズについて、今回の結果から推定することはできなかった。

滑層瘤が発達したウミニナの体サイズをエリア間・調査年間で比較したところ (Table 4)、平均殻長 (36.8~37.4 mm)、最小殻長 (29.5~31.8 mm)、最大殻長 (42.5~45.5 mm) はほぼ同じ値を示し、平均殻長に有意な違いは検出されなかった (1-way ANOVA, $p > 0.05$)。芦崎干潟で 2010 年と 2011 年に採取したウミニナについて、殻長のサイズクラス毎に滑層瘤がない個体と滑層瘤がある個体の比率を算出したところ、殻長 28 mm では全個体で滑層瘤がみられなかったが、殻長 28~34 mm で滑層瘤をもつ個体が出現し (7~73%)、その割合は殻長 34~38 mm で 81~83%、殻長 38~42 mm で 95~96% に達し、殻長 42 mm 以上では全個体が滑層瘤を有していた (Fig. 6)。

考 察

ウミニナ類の生息密度と個体群構造の潮位間変動

ウミニナとホソウミニナでは、分布する潮位が異なることが知られている。和歌山県ゆかし潟での研究では、ウミニナが高潮位、ホソウミニナが低潮線近くに高密度で分布した (Adachi & Wada 1998)。愛知県の汐川干潟でも、分布域には重なりがあるものの、ウミニナは比較的高い潮位に、ホソウミニナは中潮位から低潮位に分布していた (山本・和田 1999)。室内実験においても、ホソウミニナでは水中

にとどまる個体が多いが、ウミニナでは水上へと移動する傾向が強い (Adachi & Wada 1998, 山本・和田 1999). 鹿児島県の愛宕川河口干潟での研究では、大型のウミニナは潮間帯上部に分布するが、新規加入個体は潮間帯下部に限定して出現したことが報告されている (若松・富山 2000). 以上の結果は、ウミニナは成長にともなって潮間帯上部へと移動していくことを示唆している。

芦崎干潟において、ウミニナとホソウミニナの新規加入は潮間帯下部に集中していた。潮間帯下部に 2010 年に加入したウミニナの多くは、翌年以降も同潮位にとどまっており、その結果、2011 年、2013 年、2015 年には潮間帯下部で有意に高密度であった。芦崎干潟では潮間帯下部から上部へのウミニナの移動はほとんど起こっていないと考えられた。2014 年のみ、潮間帯上部でウミニナが有意に高密度となったが、これは、以下で述べるように潮間帯下部の生息環境悪化がその要因であった可能性がある。一方、ホソウミニナの生息密度は潮間帯の上下で同程度 (2010 年、2013 年、2015 年) もしくは潮間帯上部で高い傾向 (2011 年と 2014 年) を示した。潮間帯上部への新規加入がほぼ無かったにも関わらず、ホソウミニナは潮間帯上部でも高密度を維持していたことから、ウミニナとは異なり、本種は潮間帯下部から上部へ活発に移動していたことが示唆された。なお、2014 年には両種ともに潮間帯下部での生息密度が大きく低下したが、これは軟泥の堆積により潮間帯下部の底質が強還元状態になり、生息環境の悪化による潮間帯上部への移動、もしくは斃死が生じたためと思われる。

ここで、2 種の空間分布形成に対し、潮位以外の要因が関わっていた可能性を検討する。先行研究において、ウミニナとホソウミニナはいずれも泥よりも砂を好む傾向がみられている (山本・和田 1999). また、鹿児島湾のウミニナは、底質が礫の場所で最も高密度となっていた (真木ら 2002). A エリアの底質は潮間帯下部が礫混じりの砂泥で、上部が礫混じりの砂であることから、底質選好性を考慮すると潮間帯上部のウミニナがより高密度となってもおかしくない。また、A エリアでは潮間帯上部へ淡水が浸みだしているため、ホソウミニナよりも低塩分耐性が高いウミニナの方が (山本・和田 1999), より高潮位に生息していてもおかしくはない。しかし、芦崎干潟ではそのような傾向はみられなかった。

芦崎干潟の特徴として、勾配が急な礫混じりの干潟で潮間帯上部と下部の調査地点が近接 (8 m) していること、潮位変動幅 (70~80 cm) が小さいこと、北限の生息地であるため水温が低く冬期には氷点下になること、などが挙げられる。青森県むつ市川内町の潮間帯に生息するウミニナでは、冬になると干潟から隣接する潮下帯へと移動・集合し、底質中に潜って越冬することが知られている (五十嵐未発表)。芦崎のウミニナ類が示した、南方の個体群と

は異なる潮位分布は、陸奥湾の冷涼な気候がもたらす低水温環境と関係しているのかもしれない。

今回ウミニナ類の潮位分布を調べたのは芦崎干潟の 1 地点だけであるため、より一般化した議論を行うためには、陸奥湾内や東北地方の異なる調査地点での検証が必要と考えられる。

陸奥湾におけるウミニナの個体群構造と成長

芦崎干潟のウミニナ個体群では、2010 年の A エリアでのみ小型個体 (平均殻長 13.3 mm) からなる明瞭なコホートが認められた (Fig. 3). 同年の B エリア (St. R) と小湊浅所干潟 (St. K) では小型個体がまったく見られないなど、個体群のサイズ組成には地点間でばらつきがあった。また、2011 年~2015 年はウミニナの小型個体ごく少数しか確認できず、芦崎干潟の調査地点ではまとまった新規加入が 6 年に 1 度しかおこらなかったことが示唆された。東京湾のウミニナでは、貧酸素による浮遊幼生の減耗が個体群衰退の要因の一つに挙げられている (Furota et al. 2002). しかし、芦崎湾内や周辺海域では夏期でも貧酸素水塊は認められず (公共用水域水質調査; <https://www.pref.aomori.lg.jp/nature/kankyo/kousui.html>), 貧酸素による浮遊幼生の減耗は起こっていないと考えられる。

陸奥湾におけるウミニナの成長については、青森県むつ市川内町において現場での個体群動態調査と標置放流・再捕獲を組み合わせた知見が得られている (五十嵐未発表)。川内町のウミニナ個体群では、10 月頃に新規加入が生じ、翌年 5 月までの 7 ヶ月間で殻長 4~6 mm, 秋 (加入後 12 ヶ月) に同 12 mm ほどとなり、3 年目の秋 (加入後 24 ヶ月) には同 20 mm ほどまで成長した。以上の知見に基づく、2010 年 8 月に A エリアでみられたコホート (平均殻長 13.3 mm) は前年秋に加入した個体であり (2009 年加入群), 2011 年の夏には殻長 20 mm 前後まで成長していたと考えられる。2011 年に A エリアで出現したウミニナのうち、殻長 20 mm 前後の個体は 2009 年加入群、殻長 20~30 mm の個体は 2008 年以前の加入群であった可能性が高い。なお、2010 年には 2008 年加入群 (殻長 20 mm 前後) は採取されていないため、2011 年にみられた殻長 20~30 mm の個体は、近傍の場所から移動してきた可能性が考えられる。2011 年 6 月、2013 年 7 月、2014 年 6 月に A エリアでごく少数出現した小型個体 (殻長 4~8 mm) は前年秋の加入群、2013 年 7 月の殻長 18~20 mm の個体は 2012 年加入群、2015 年 5 月の殻長 19.5 mm の個体は 2013 年加入群と推定される。以上をまとめると、芦崎干潟のウミニナは夏から秋に新規加入し、翌年 (2 年目) 6~7 月に殻長 6~8 mm, 9 月に同 10~17 mm, 3 年目の 5~7 月に殻長 20 mm 前後まで成長すると考えられた。

A エリアの 2010 年、2014 年と 2015 年、2010 年の B エリ

アと St. K におけるウミニナの個体群は、いずれも平均殻長が 37 mm 付近で、殻長範囲は 30~46 mm にあった。これらの値は、滑層瘤が形成された個体の殻長分布 (Table 4) と良く合致した。陸奥湾のウミニナでは殻長 30~45 mm で滑層瘤が形成されて殻長成長が停止するため、数年間新規加入の無かった個体群では、同様のサイズ分布に収束するものと推定される。

陸奥湾で得られた知見について、文献情報を基に他地域との比較を試みる。鹿児島県の愛宕川河口では、ウミニナの着底は夏から秋に生じ、翌春 (2 年目) に殻長 6~8 mm、同年秋に殻長 18~20 mm に達すると推測されている (杉原・富山 2016)。これは、陸奥湾の個体群 (翌秋までに殻長 13.3 ± 2.0 mm, 3 年目の秋に殻長 20 mm) よりかなり早い。鹿児島県での大型個体の体サイズは殻長 12~34 mm の範囲にあったが、これらのコホートでは季節を通じて成長が認められなかったため (杉原・富山 2016)、既に滑層瘤が形成されて殻長成長が止まっていると推測される。すなわち、鹿児島湾では陸奥湾の個体 (殻長 30~45 mm の範囲で成長停止) と比較して、殻長成長の停止が小さい体サイズ (殻長 12~34 mm) で生じている。大阪湾奥の 11 干潟では、ウミニナの平均殻長は 19.4~36.5 mm の範囲にあり、最大殻長は 38.8 mm であった (大谷ら 2018)。また、東京湾の谷津干潟で採取されたウミニナ老齢個体の殻長は 26~38 mm の範囲にあった (Furota et al. 2002)。筆者らが 2019 年 8 月に宮城県松島湾の榎ヶ浦で行った定量採集で得られたウミニナのうち、滑層瘤が形成された個体の平均殻長は 29.1 ± 1.9 mm (殻長の範囲; 25.3~33.4 mm, $n=40$) であった (金谷未発表)。以上から、陸奥湾のウミニナは、仙台湾、東京湾や大阪湾の個体群と比較しても、より大型に成長する (大型にならないと滑層瘤が形成されない) ことがわかる。

陸奥湾におけるホソウミニナの個体群構造と成長

A エリアでは、ホソウミニナの新規加入が毎年起こっていたことが示唆された。B エリア (St. R) ではホソウミニナがほとんど生息していなかったが、低塩分への耐性が低いホソウミニナ (山本・和田 1999) にとって、宇曽利川からの淡水流入が生息環境として不適であった可能性がある。小湊浅所干潟 (St. K) では、殻長 20 mm 以下の個体はみられなかった。しかし、殻長 20~40 mm の個体にも、少なくとも 3 つのピークが認められ、個体群が複数のコホートから構成されていたことが示唆された。

和歌山県田辺湾の干潟では、夏から秋に加入したホソウミニナは翌年 (2 年目) 6 月に殻長 3~6 mm, 7 月に同 5~10 mm に達し、3 年目の 7 月に同 15~25 mm となり大型個体のコホートに合流した (Adachi & Wada 1999)。これをもとに考えると、A エリアで 2010 年 8 月末にみられた小型個体のコホート (平均殻長 14.3 mm) は前年の夏から秋に加入した個体であり (2009 年加入群)、翌 2011 年 6 月

(3 年目) には殻長 16 mm 前後まで成長してコホートを形成していたと考えられる。2011 年 6 月の平均殻長 7.4 mm のコホート、2013 年 7 月の同 11.4 mm のコホート、2014 年 6 月の同 9.6 mm のコホート、2015 年 5 月の殻長最頻値 5~6 mm のコホートは、いずれも前年の加入個体と考えられた。これらをまとめると、芦崎干潟に夏~秋に加入したホソウミニナは、翌年 5 月に殻長 5~6 mm 前後となり、6 月に同 5~12 mm, 8 月に同 10~17 mm まで成長して冬を越し、3 年目の 7 月に同 15~20 mm まで成長して大型個体のコホートに合流すると推定された。殻長の成長速度は、田辺湾の事例 (Adachi & Wada 1999) よりも遅いようである。

芦崎干潟において、大型個体から成るコホート (例えば 2014 年 6 月と 2015 年 5 月) では平均殻長が 27~28 mm で殻長範囲は 21~36 mm にあった。小湊浅所干潟ではさらに大きく、殻長範囲は 20~40 mm にあった。これらのコホートにおける殻長下限値 (20 mm) は、ホソウミニナの殻口が張り出しはじめる殻長 (>21 mm; Fig. 5) とよく合致している。ホソウミニナでは滑層瘤は形成されないものの、殻口が張り出すと、ウミニナと同様に殻の伸長成長が停止すると考えられた。

田辺湾内の 14 地点において、ホソウミニナの最大殻長は 17.5~27.5 mm の範囲にあった (足立・和田 1997)。東京湾奥の谷津干潟におけるホソウミニナの体サイズは二山の分布を示し、大型個体は殻長 24~25 mm に頻度分布のピークを示した (Furota et al. 2002)。2019 年の 8 月に松島湾榎ヶ浦で定量採取されたホソウミニナの平均殻長は 20.0 ± 4.4 mm ($n=94$) であり、殻長の範囲は 6.9~27.9 mm にあった (金谷未発表)。これらの事例と比較すると、ウミニナと同様に陸奥湾のホソウミニナ (大型個体コホートの平均殻長 25~28 mm, 最大殻長 32~40 mm) は、仙台湾、東京湾や田辺湾といった南方の個体群と比較してより大型に成長することがわかる。

ま と め

本研究では、陸奥湾の芦崎干潟でウミニナ類の個体群構造と潮位分布の経年変動を 2010 年から 2015 年まで調べた。まとまった規模でのウミニナの新規加入は 2009 年だけであった。芦崎干潟のウミニナは夏から秋に新規加入し、翌 (2 年目) 6~7 月に殻長 6~8 mm, 9 月に同 10~17 mm, 3 年目の 5~7 月に殻長 20 mm 前後まで成長した。一方、直達発生のホソウミニナではまとまった規模の加入が毎年あり、夏から秋に加入した個体は翌 5 月に殻長 5~6 mm, 6 月に同 5~12 mm, 8 月に同 10~17 mm まで成長して冬を越し、3 年目の 7 月に同 15~20 mm に達すると推定された。芦崎干潟のウミニナ類は和歌山県や鹿児島県の個体群と比べて殻長成長は遅く、最大サイズは大きかった。両種の加入はいずれも潮間帯下部に集中し、ウミニナの多くは潮間帯下

部にとどまるが、ホソウミナナでは多くが潮間帯上部に移動することが示唆された。この潮位分布は先行研究とは異なり、陸奥湾の冷涼な気候がもたらす低水温の影響が示唆された。しかし、より一般化した議論を行うためには、陸奥湾内や東北地方の異なる場所での検証が必要と考えられた。本研究期間中において、まとまった規模でのウミナナの加入は6年に1度だけであった。このことは、準絶滅危惧種（環境省2019）であるウミナナにおける“個体群存続の脆弱性”を示唆しているのかもしれない。

謝 辞：本研究はむつ市教育委員会生涯学習課による芦崎自然調査の一環として実施されたものであり、海上自衛隊大湊地方総監部のご協力の下で行いました。芦崎自然調査グループの関係各位および分析作業をサポート頂いた大石亜希子氏と金谷奏氏に感謝申し上げます。Rによるコホート解析プログラムについては、西海区水産研究所の中野善氏にご教示頂きました。改訂にあたっては2名の査読者より有益なコメントを頂きました。感謝申し上げます。本研究は科研費（21770013, 17K07580, 20K06819）による援助を受けました。

Electronic supplementary material: The online version of this article (doi: 10.5179/benthos.75.43) contains supplementary material:

Table ES1

Table ES2

引用文献

- 足立尚子・和田恵次（1997）田辺湾におけるホソウミナナの分布。南紀生物 39: 33–38.
- Adachi N, Wada K（1998）Distribution of two intertidal gastropods, *Batillaria multiformis* and *B. cumingi* (Batillariidae) at a co-occurring area. *Venus* 57: 115–120.
- Adachi N, Wada K（1999）Distribution in relation to life history in the direct-developing gastropod *Batillaria cumingi* (Batillariidae) on two shores of contrasting substrata. *Journal of Molluscan Studies* 65: 275–288.
- Folmer O, Black M, Hoeh W, Lutz RA, Vrijenhoek CR（1994）DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3: 294–299.
- Furota T, Sunobe T, Arita S（2002）Contrasting population status between the planktonic and direct developing batillariid snails *Batillaria multiformis* (Lischke) and *B. cumingi* (Crosse) on an isolated tidal flat in Tokyo Bay. *Venus* 61: 15–23.
- Kamimura S, Tsuchiya M（2008）Seasonal variation in the population size and food sources of *Batillaria zonalis* (Gastropoda: Batillariidae) on Okinawa Island, Japan. *Venus* 66: 191–204.
- Kanaya G, Taru M, Miura O, Yuhara T, Unagami T, Tanaka M, Mori K, Aoki M, Nakai S, Itoh H, Inoue T, Suzuki T.（2016）Impacts of the 2011 tsunami on tidal flat ecosystems: future perspectives for conservation of macrozoobenthic biodiversity. IAIA16 Conference Proceedings. pp. 1–5. <http://conferences.iaia.org/2016/final-papers.php>
- 金谷 弦・多留聖典・柚原 剛・海上智央・三浦 収・中井静子・伊藤 萌・鈴木孝男（2019）福島県いわき市鮫川干潟における大型底生動物の多様性—東日本大震災後の状況と復旧工事による影響—. 日本ベントス学会誌 73: 84–101.
- Kanazawa T, Sato S（2008）Environmental and physiological controls on shell microgrowth pattern of *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia: Veneridae) from Japan. *Journal of Molluscan Studies* 74: 89–95.
- 環境省（2007）第7回自然環境保全基礎調査浅海域生態系調査（干潟調査）報告書。環境省自然環境局生物多様性センター, 236 pp.
- 環境省（2019）環境省レッドリスト 2019. 環境省自然環境局生物多様性センター. <http://www.env.go.jp/press/106383.html> (accessed on 28 April 2020)
- Kojima S, Hayashi I, Kim D, Iijima A, Furota T（2004）Phylogeography of an intertidal direct-developing gastropod *Batillaria cumingi* around the Japanese Islands. *Marine Ecology Progress Series* 276: 161–172
- Li Q, Park C, Kijima A（2003）Allelic transmission of microsatellite and application to kinship analysis in newly hatched Pacific abalone larvae. *Fisheries Science* 69: 881–887.
- 真木英子・大滝陽美・富山清升（2002）ウミナナ科1種とフトヘナタリ科3種の分布と底質選好性：特にカワイイを中心にして。 *Venus* 61: 61–76.
- Miura O, Kanaya G, Nakai S, Itoh H, Chiba S, Makino W, Nishimura T, Kojima S, Urabe J（2017）Ecological and genetic impact of the 2011 Tohoku Earthquake Tsunami on intertidal mud snails. *Scientific Reports* 7: 44375.
- 奥谷喬司（2000）日本近海産貝類図鑑。東海大学出版, 東京, 1173 pp.
- 大谷壮介・野元あい・上村了美・東 和之・上月康則（2018）大阪湾湾奥で再確認されたウミナナの生息環境に関する考察。土木学会論文集 B3（海洋開発）74: I_504–I_509.
- R Core Team（2018）R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/> (accessed on 3 May 2020)
- 杉原祐二・富山清升（2016）ウミナナ *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。 *Nature of Kago-shima* 42: 429–436.
- 鈴木孝男・内野 敬・金谷 弦・安野 翔・佐藤正典・柳 研介・風呂田利夫（2008）芦崎干潟に生息する底生動物の群集組成について。平成19年度むつ市文化財調査報告第36集：71–85.
- 鈴木孝男・木村妙子・古賀庸憲・多留聖典・浜口昌巳・逸見泰久・金谷 弦・岸本和雄・仲岡雅裕（2019）2. 干潟生態系。モニタリングサイト1000沿岸域調査（磯・干潟・アマモ場・藻場）2008–2016年度とりまとめ報告書。環境省自然環境局生物多様性センター, pp. 59–136.
- Tumbiolo ML, Downing JA（1994）An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate populations. *Marine Ecology Progress Series* 114: 165–174.
- 若松あゆみ・富山清升（2000）北限のマングローブ林周辺干潟におけるウミナナ類分布の季節変化。貝類学雑誌 59: 225–243.
- Yamada SB（1982）Growth and longevity of the mud snail *Batillaria attramentaria*. *Marine Biology* 67: 187–192.
- Yamamoto T, Kagohara T, Yamamoto K, Kamimura S, Hamaguchi M（2018）Distribution of *Batillaria multiformis* and *B. attramentaria* (Batillariidae) in Southern Kyushu. *Plankton and Benthos Research* 13: 10–16.
- 山本百合亜・和田恵次（1999）干潟に生息するウミナナ科貝類4種の分布とその要因。南紀生物 41: 15–22.