韓国と日本で採集されたオオシャミセンガイ *Lingula adamsi* Dall, 1873 の 形態および遺伝子レベルの比較

Morphological and Genetic Comparisons between *Lingula adamsi* Dall, 1873 from South Korea and Japan

佐藤慎一^{1)*}・遠藤一佳²⁾・山下博由³⁾

¹⁾ 東北大学総合学術博物館. 〒980-8578 仙台市青葉区荒巻字青葉

²⁾ 筑波大学地球科学系. 〒305-8571 つくば市天王台 1-1-1

³⁾ 貝類保全研究会. 〒251-0038 藤沢市鵠沼松が岡 3-1-26-103

Shin'ichi SATO¹⁾, Kazuyoshi ENDO²⁾ and Hiroyoshi YAMASHITA³⁾

¹⁾ The Tohoku University Museum. Aoba, Aramaki, Aoba-ku, Sendai 980-8578, Japan

²⁾ Institute of Geoscience, University of Tsukuba. Tennodai 1-1-1, Tsukuba, 305-8571, Japan

³⁾ Association of Conservation Malacology. Mastugaoka 3-1-26-103, Kugenuma, Fujisawa 251-0038, Japan

Abstract: Morphological and genetic traits of *Lingula adamsi* were compared among individuals from South Korea (Yellow Sea) and Japan (Ariake Sea). The Japanese population is usually identified as *L. shantungensis*, although this nominal species has been placed in synonymy with *L. adamsi*. Some studies have suggested that the Japanese population is a different species or subspecies from *L. adamsi* based on morphological comparisons. In this study, morphological characters of the shell of ten individuals of *L. adamsi* collected from southwestern South Korea, such as shape, color, and surface ornamentation, were compared with those of the Japanese population. Although the width/length ratio of the dorsal shell is significantly different between the South Korean and Japanese samples, this and all other morphological differences can be considered as intraspecific variation. The nucleotide sequences of the mitochondrial *cox1* gene region indicate a very low level of variation between the ten South Korean individuals and an individual from the Ariake Sea, Japan, not greater than that observed within local populations of *Lingula anatina*. The forms from South Korea and Japan, therefore, are best interpreted as conspecific from the viewpoint of both morphological and genetic variation.

Key Words: Ariake Sea, *Lingula adamsi*, *Lingula shantungensis*, mitochondrial *cox1* gene, shell morphology, Yellow Sea.

はじめに

Lingula 属は、「生きた化石」の典型的な例として知られる腕足動物であり、その化石記録は石炭紀までは確実に存在し、オルドビス紀にも *Lingula* 属と思われる化石が見つかっている (Cusack *et al.* 1999). 日本では、中生代三畳紀の山口県美祿層群や岡山県成羽層群などから *Lingula* 属に同定される化石が発見されており (柳田ら 1995), また、北海道達布層群・宮城県須江層・岐阜県瑞浪層群・千葉県下総層群などの第三系・第四系から *Lingula* 属の化石が多産している (Shimakura & Hatai 1939; Hatai 1954; Ohara 1969; 糸魚川ら 1976; Saito 2001).

Emig (1982) によれば、現在 *Lingula* 属は世界中で 7 種

が分布するとされ、その中でもオオシャミセンガイ *Lingula adamsi* Dall, 1873 (学名は Emig & Hammond 1981 に従った; 後述) は最大で殻長 7 cm に達し、*Lingula* 属としては *L. tumidula* と並んで世界最大の種である。日本では、オオシャミセンガイは有明海奥部から諫早湾南岸にかけて (菅野 1980) と、熊本県天草郡松島町の前島と瀬島 (山口 1980) で生息が確認されているほかは、山口県山口市長浜 (秋穂湾) において新鮮な (干涸びた肉のついた) 片殻が確認された (和田ら 1996; 福田宏 私信) のみであり、和田ら (1996) により絶滅寸前と判断されている。

しかし、オオシャミセンガイの分類には多くの問題点が残されている。そのひとつは学名の問題である。日本では内海 (1956) 以来、有明海に分布するオオシャミセンガイの学名には、Hatai (1937) により中国山東省産の標本を基に記載された *L. shantungensis* Hatai, 1937 が一般に使われている。これは、Emig & Hammond (1981) により *L. shantungensis* が *L. adamsi* のシノニムであると指摘された以降

Received 13 Jan. 2004 Accepted 19 May 2004

*: Corresponding author

も、ほとんど検討されることなく *L. shantungensis* が使用されているケースが多い。

第2の問題は、両種の模式標本が紛失していることである。*L. adamsi* は、朝鮮半島（産地：Tsaulian Harbor, Korean Archipelago, 7 fathoms）で得られた標本を、Adams (1863) が *L. tumidula* に同定した後に、Dall (1873) が同じ標本を用いて再検討を行ない新種として記載したものである。しかし、現在では本種の模式標本は紛失しており、Emig & Hammond (1981) により新模式標本（産地：中国福建省福州市）が設定されている。一方、東北大学が所蔵する *L. shantungensis* の模式標本 (IGPS No. 61311) も現在では紛失しており、そのため Emig & Hammond (1981) は両種の模式標本を検討することなく Hatai (1937) の記載だけを基にして本種を *L. adamsi* のシノニムと結論づけた。

さらに、菅野 (1980) と山口 (1981) は Hatai (1937) の記載を根拠にして、有明海産オオシャミセンガイと中国産 *L. shantungensis* とでは形態が若干異なるため、両者は別種か別亜種の可能性があるとして指摘している。しかし、これまで集団レベルで有明海産標本と中国・韓国産標本の形態・遺伝学的解析結果の比較は行われたことがなく、これらの指摘の妥当性を検討することができなかった。

本研究では、韓国西海岸においてオオシャミセンガイ 10 個体を得て、それらを有明海産オオシャミセンガイと形態・遺伝子レベルで比較した。朝鮮半島で得られたオオシャミセンガイ標本を用いた研究例は、Dall (1873) や Davidson (1888) らが *L. adamsi* の模式標本を検討して以来、実に 100 年以上ぶりになる。

調査地点と採集方法

2003 年 9 月 28 日と 29 日に、大韓民国全羅南道務安郡玄慶面龍井里 Wordo (35°04'47.1"N, 126°23'48.9"E) において、オオシャミセンガイ 8 個体 (IGPS No. 109238-1~8) を採集した (Fig. 1A)。この場所は、咸平 (Hampyeong) 湾の湾中央部にあたり、調査当日の干潮時 (9 月 29 日午前 9 時 20 分) における潮間帯下部の表層水塩分は 30~33 psu であった。また、調査日の当地域周辺 (木浦市) における最低潮位は、各々 -16 cm (9 月 28 日) と -22 cm (9 月 29 日) であった。オオシャミセンガイを採集した地点は、満潮時の海岸線から沖へ 100~150 m の中潮帯下部から低潮帯付近の干潟である (Fig. 2A)。オオシャミセンガイは、軟泥底において生息頻度が高かったが、砂泥底にも低密度ながら生息していた。

採集地点には干潮時に徒歩で行き、オオシャミセンガイの殻前縁が干潟表面に見えている個体を探した (Fig. 2C)。干潟表面には、オオシャミセンガイのものと思われるレンズ状の穴が多数 (1 m² あたり 1~10 個程度、最も多い場所では 20 個以上) 見られた (Fig. 2B)。しかし、この状態では個体は堆積物中に深く潜り込んでいるため、穴を掘り起

Fig. 1. Map showing the sampling localities. A: Wordo, Muan-gun, Jeonranamdo, South Korea. B: Jindo Island (market), Jeonranamdo, South Korea.

こしても採集できない。干潟表面に殻先端の見られる個体は、せいぜい 10~100 m² に 1 個体程度の割合である。オオシャミセンガイの採集には小型のスコップを用いた。個体の側面から斜めにスコップを刺して、個体が穴の中に潜れないようにしてから、肉茎がちぎれないように貝殻部分を掴んでゆっくりと引き抜いた (Fig. 2D)。このほか、2003 年 5 月 2 日に同所で、また 2003 年 9 月 29 日に大韓民国全羅南道珍島郡内の市場 (Fig. 1B) において、それぞれ 1 個体 (IGPS No. 109237 および 109239) を得た。これらの個体は、すべて 95% エチルアルコールで固定した。

龍井里 Wordo のオオシャミセンガイの生息地周辺では、ヒロオビヨフバイ *Zeuxis succinctus*、ヒナギヌ *Bullacta exarata*、サルボウ *Scapharca kagoshimaensis*、ヒメエガイ *Nipponarca bistrigata*、ヤミノニシキ *Volachlamys hirasei*、カガミハマグリ *Pitar (Pitarina) sulfureum*、ウラカガミ *Dosinia (Dosinella) angulosa* などの貝類が生息し、チリメンユキガイ *Meropesta capillacea* の新鮮な殻も確認された。ミドリシャミセンガイ *Lingula anatina* は生息していなかった。

また、龍井里 Wordo に生息するオオシャミセンガイには、高い率でウロコガイ科の 1 種 *Galeommatidae* gen. et sp. が寄生していた（ここでのウロコガイ科の定義は Ponder 1998 に従う）。韓国沿岸に生息するミドリシャミセン

Fig. 2. Photographs of the sampling area in Wordo, Muan-gun, Jeonranamdo, South Korea from where *Lingula adamsi* were collected. A: muddy tidal flat of this area. Living individuals of *L. adamsi* were collected from the middle to lower intertidal shore. B: lenticular holes supposedly made by *L. adamsi*. C: living position of *L. adamsi*. D: whole body of *L. adamsi* collected from muddy tidal flat.

ガイには、ウロコガイ科の1種が寄生していることが知られており、韓国の研究者などによって記載準備が進められている（洪在上 私信）。今回確認されたオオシャミセンガイに寄生する種は、ミドリシャミセンガイに寄生する種に近似しているが、殻形態に差異が認められ別種の可能性がある。

形態・遺伝学的比較に用いた有明海産オオシャミセンガイ標本は、1992年8月29日に福岡県柳川市沖ノ端で採集した。得られた2個体のうち1個体を遺伝的解析に用いた（Endo *et al.* 2001）。また、有明海および中国産オオシャミセンガイの殻形態の計測値を、Hatai (1937)、菅野 (1980)、山口 (1980)、および Emig & Hammond (1981) から引用した。

殻形態の比較

韓国で採集した個体 (IGPS No. 109238-1~8, 109239) は、殻形態の観察および湿重量を計測した後に、背殻 (dorsal shell) の殻長と殻幅、および両殻の殻厚を、ノギスを用いて計測した。腹殻 (ventral shell) は、背殻に比べるとわずかに殻長が大きい。殻後端が肉茎に埋もれていることが

多いため、腹殻長の計測を正確に行うことはできなかった。

殻の外形

韓国で得られた個体は、成長段階によって殻外形が異なることが確認された。すなわち、背殻長が 40~50 mm の段階では全体的に小判型で丸みをおび、殻の前後縁に向けて殻幅が狭くなり、前縁も曲線状である。一方、背殻長 50 mm 以上の個体は一般に角張った長方形に近く、殻前縁にむけて殻幅は広くなり、殻前縁も直線に近くなる。これらの個体発生に伴う形態変異の特徴は、Emig and Hammond (1981) による *L. adamsi* の記述と一致する。

L. adamsi の原記載である Dall (1873) には殻形態に関する記述はないが、本種の模式標本を検討した Davidson (1888) が殻の外形について記載している。それによれば、*L. adamsi* の殻は縦に長い長方形で、殻前縁に向けて殻幅がわずかに広くなり、殻前縁は直線に近いと記録されている。Hatai (1937) は、*L. shantungensis* は細長い四辺形で、殻の両側縁は平行、殻前縁は丸みがあると記載し、これら殻外形の特徴を *L. adamsi* との相違点のひとつにあげた。しかし、これら殻外形の相違点は、韓国産標本に見られた

殻外形の個体変異の範囲内に含まれており、Davidson (1888) の記述は韓国産標本のうち背殻長 50 mm 以上の大型個体の特徴に近く、Hatai (1937) の記載は背殻長 50 mm 以下の小型個体の特徴と一致する。

溝 (grooves) の有無

Hatai (1937) は、*L. shantungensis* の腹殻には殻後縁の嘴状部から殻前縁にかけて 2 本の溝 (grooves) があると記載しており、これを *L. adamsi* との殻外形の相違点にあげている。これに対して、菅野 (1980) は有明海産標本にはそのような溝が見られないことから、*L. shantungensis* とは形態的に異なるのではないかと考えた。しかし、Emig & Hammond (1981) も指摘するとおり、シャミセンガイ類の殻表には殻内部にある siphonal ribs の構造を反映した不規則なしわが入ることがあり、*L. shantungensis* の模式標本ではそれが特に顕著に見られた可能性が高い。今回得られた韓国産標本に関して、溝 (grooves) の有無を確認したところ、腹殻表面には顕著な溝は見られず、菅野 (1980) らが記述している有明海産標本の形態的特徴と何ら違いはなかった。

殻の色彩

Davidson (1888) は *L. adamsi* の朝鮮半島産模式標本および台湾産標本 (産地: near the shore, off the Island of Formosa) を検討し、殻表の色は淡黄色 (light yellow) または黄褐色 (brownish yellow) と記載している。Hatai (1937) は、この記載を基に、*L. shantungensis* の殻表の色が暗赤色 (dull-light-red) であることから、*L. adamsi* と異なる点のひとつにあげた。本研究で得られた韓国産標本は、すべてが赤褐色をしており、Davidson (1888) の記述よりもむしろ Hatai (1937) の記載した *L. shantungensis* の殻色に近い。しかし、Emig & Hammond (1981) によれば *L. adamsi* の殻色は黄褐色から暗赤褐色までと変異の幅が広いので、種を識別する形質にはならない。

なお、Dall (1921) は E. S. Morse が日本 (産地: Simabara; Akashi; Higabukanseki, Higo) で採集した標本を検討し、それぞれ *L. adamsi* に同定している。しかし、Emig & Hammond (1981) は、Dall (1921) により検討された日本産の標本はすべて、赤褐色に変色したミドリシャミセンガイであることを確認している。倉持ら (2001) は Dall (1921) の記述を基に、過去にはオオシャミセンガイが瀬戸内海 (明石) にも生息していたとしたが、現在のところ有明海と天草以外にオオシャミセンガイの生息が確認された報告例はない。

背殻の殻幅/殻長比

菅野 (1980) と山口 (1980) は、有明海の個体と Hatai (1937) が計測した中国山東省産標本とは、殻長と殻幅の比率が異なることを指摘している。そこで、韓国産標本に

Fig. 3. Double logarithmic scatter plot for the relationship between dorsal shell length and shell width of *Lingula adamsi* collected from South Korea, Japan (Ariake Sea), and China.

おける背殻の殻幅/殻長比を、菅野 (1980) による長崎県神代海岸標本、山口 (1980) による天草松島標本、および著者の一人 (遠藤) が所有する福岡県柳川標本 2 個体の計測値と比較した (Fig. 3)。その結果、菅野 (1980) らが指摘するとおり、有明海産標本は韓国産標本に比べて同サイズでも背殻の殻幅/殻長比が小さいことが明らかになった。また、Hatai (1937) および Emig & Hammond (1981) による中国産標本の計測値と比較したところ、中国産標本は有明海産標本と韓国産標本の間値的な値を示した (Fig. 3)。殻幅と殻長について平均成長式 (reduced major axis) の傾きと切片の検定を行ったところ、傾きでは有意の差は見られなかったが、切片の差において有明海-韓国 ($K=17.87$)、中国-韓国 ($K=5.27$) 間で統計的に有意の差が見られた (検定方法は速水・松隈 1971 に従った)。

しかし、シャミセンガイ類の殻幅と殻長の関係は同種の地域個体群間でも値が大きく異なること (Emig & Hammond 1981) や、ミドリシャミセンガイでは同一個体群内でも個体によって殻幅/殻長比は正・負・等成長のすべてが見られること (Hammond & Kenchington 1978) などから、オオシャミセンの殻幅/殻長比の差異だけで有明海の集団と韓国の集団が別種であると判断するのは困難である。

遺伝学的比較

韓国と有明海のシャミセンガイ集団間の遺伝的変異を調べるため、韓国産標本 10 個体 (IGPS No. 109238-1~8, 109237, 109239) について、mtDNA の *coxI* 遺伝子の一部 (655 塩基対) の塩基配列を決定し、福岡県柳川産オオシャミセンガイおよびミドリシャミセンガイの解析結果 (Endo

Table 1. Pairwise comparison of *cox1* sequence variation among individuals of *Lingula*. Number of nucleotide (lower triangle) and amino acid (upper triangle) differences in the 655 bp *cox1* region between sequence pairs are shown. IGPS No. 109237, 109238-1 to 8, and 109239 are specimens of *L. adamsi* from South Korea. The specimens of both *L. shantungensis* and *L. anatina* are from the Ariake Sea, Japan. Accession numbers for the DNA sequences stored in the DDBJ/Genbank/EMBL databases are also indicated.

	109238-1	109238-2	109238-3	109238-4	109238-5	109238-6	109238-7	109238-8	109237	109239	<i>L. shantungensis</i>	<i>L. anatina</i>	Accession no.
IGPS 109238-1		0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	40	AB128055
IGPS 109238-2	4		0	0	0	0	0	0	0	0	4	40	AB128056
IGPS 109238-3	3	1		0	0	0	0	0	0	0	4	40	AB128057
IGPS 109238-4	3	1	0		0	0	0	0	0	0	4	40	AB128058
IGPS 109238-5	3	1	0	0		0	0	0	0	0	4	40	AB128059
IGPS 109238-6	4	2	1	1	1		0	0	0	0	4	40	AB128060
IGPS 109238-7	4	2	1	1	1	2		0	0	0	4	40	AB128061
IGPS 109238-8	10	9	8	8	8	9	9		0	0	4	40	AB128062
IGPS 109237	5	3	2	2	2	3	3	10		0	4	40	AB128063
IGPS 109239	4	2	1	1	1	2	2	9	3		4	40	AB128054
<i>L. shantungensis</i>	7	7	6	6	6	6	7	13	6	7		41	AB056459
<i>L. anatina</i>	178	178	178	179	178	178	177	183	177	178	184		AB056460

et al. 2001) と比較した。塩基配列の決定は、エタノール固定された肉茎内部の組織から CTAB 法を用いて抽出した全 DNA を鋳型として、PCR 法で目的断片を増幅した後、ダイレクトシーケンス法によって両ストランドの塩基配列を決定した（プライマーの配列などについては Endo et al. (2001) を参照）。

その結果、韓国産個体群の塩基配列は、柳川産個体の配列と非常によく似ていることが明らかになった。すなわち、アミノ酸レベルでは解析した 218 残基のうち 4 残基（約 1.8%）の相違が見られたのみであった（韓国産オオシャミセンガイと柳川産ミドリシャミセンガイでは同じ領域で 40 残基、約 18% 異なる；Table 1）。なお、ミドリシャミセンガイを含む腕足動物の mtDNA では、他の前口動物と同じ変則遺伝暗号が使われていることが推定されており（Saito et al. 2000）、ここでも前口動物型の変則暗号を翻訳に用いた。また、塩基配列においても、韓国産標本と柳川産標本間で 655 の塩基のうち 6 塩基から 13 塩基（約 0.9～2.0%）のみ異なっていた（柳川産ミドリシャミセンガイと韓国産オオシャミセンガイの違いは 177～183 塩基、約 27～29%；Table 1）。これらの変異はいずれも、ミドリシャミセンガイでは一つの個体群サンプル中の変異の幅におさまる。たとえば柳川産標本群 28 個体間の変異は、アミノ酸およびヌクレオチドレベルでそれぞれ 6.0% と 4.0% である（Endo et al. 2001）。したがって、オオシャミセンガイの集団内変異がミドリシャミセンガイの集団内変異と変わらないと仮定すれば、韓国産標本と柳川産標本を別種とする積極的根拠はないように思われる。

一方、比較に使用した柳川産標本自体が、韓国からのごく最近の移入個体である可能性も否定できない。しかし、今回比較した韓国産 10 個体は、すべて同一のアミノ酸配列を有しており（ヌクレオチドレベルの変異はすべて同義置換）、柳川産個体とは明瞭に区別される（Table 1）。このことは韓国集団と柳川集団がわずかではあるが、ある程度遺伝的に分化していることを示唆する。今後より多くの標本による検証が必要ではあるが、現時点では柳川産標本が

移入個体である可能性は低いと考えられる。

考 察

Emig and Hammond (1981) により、*L. shantungensis* は *L. adamsi* のシノニムと指摘されたが、その後も日本では有明海産オオシャミセンガイの学名として広く *L. shantungensis* が使われてきた。Hatai (1937, 1940) は、殻の外形、殻表面の色、および構造（腹殻表面にある 2 本の溝など）により、*L. shantungensis* は *L. adamsi* と明確に分けられるとした。しかし、本研究では、Hatai により指摘された両種の形態的特徴の差異は、韓国産個体群内の個体変異の幅にとどまることが確認され、Emig & Hammond (1981) の結論を支持した。

また、菅野 (1980) と山口 (1981) は Hatai (1937) を根拠にして、有明海の個体と中国の個体では若干形態が異なるため、両者は別種か別亜種の可能性があるとした。菅野らにより指摘された殻幅/殻長比の差については、確かに中国・韓国・有明海産の標本群間で有意の差が見られたものの、シャミセンガイ類の殻幅/殻長比は個体群内の変異が大きいことが明らかにされており、この差をもって有明海産オオシャミセンを韓国・中国産オオシャミセンと別種と結論づけるのは困難である。さらに、遺伝子の検討において韓国・有明海産標本間の変異の幅は小さく、ミドリシャミセンガイの個体群内の変異の幅におさまることから、両集団を別種とする積極的な根拠は得られなかった。

今回、韓国で採集された検討標本の産地は *L. adamsi* の模式産地に近く、この韓国産標本を地理的な理由からも積極的に *L. adamsi* に同定するならば、遺伝子の解析結果から有明海の個体群も *L. adamsi* に同定される。Emig & Hammond (1981) の結論に従えば、*L. shantungensis* は *L. adamsi* のシノニムとなることから、オオシャミセンガイ *L. adamsi* は有明海～朝鮮半島～中国大陸沿岸に分布する種であると考えられる。

謝 辞: 金敬源氏と金京完氏をはじめとする韓国環境 NGO の方々, および日韓共同干潟調査団の方々には, 韓国での調査において様々な便宜を図っていただいた。福岡県柳川産標本の採集では, 九州大学理学部の故柳田壽一教授, および福岡県水産海洋技術センター有明海研究所の寿崎洋一所長, 秋本恒基氏, 林宗徳氏(いずれも当時)にご助力いただいた。岡山大学農学部の福田宏助教授には, 山口県で採集されたオオシャミセンガイ殻に関する情報を提供していただいた。また, 高知大学理学部の近藤康生教授と匿名の2名の査読者には数多くの有益なご指摘をいただいた。これらの方々に厚くお礼申し上げます。なお本研究費の一部として, 佐藤は文部省科学研究費補助金(若手研究 B: No. 15740308)を, 山下と佐藤はトヨタ財団市民社会プロジェクト助成金および高木仁三郎市民科学基金調査研究助成金を使用させていただいた。記して感謝の意を表します。

引用文献

- Adams, A. 1863. On the genera and species of Recent brachiopods found in the Sea of Japan. *Annals and Magazine of Natural History, Including Zoology, Botany and Geology, Third Series*, 11: 98-101.
- Cusack, M., A. Williams and J. O. Buckman 1999. Chemo-structural evolution of linguloid brachiopod shells. *Palaeontology*, 42: 799-840.
- Dall, W. H. 1873. Catalogue of the recent species of the class Brachiopoda. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1873: 177-204.
- Dall, W. H. 1921. Annotated list of the recent brachiopods in the collection of the United States National Museum, with descriptions of thirty-three new forms. *Proceedings of the United States National Museum*, 57(2314): 264-377.
- Davidson, T. 1888. A monograph of the Recent Brachiopoda. Part III. *The Transactions of the Linnean Society of London, Series 2*, 4: 183-248.
- Emig, C. C. 1982. Taxonomie du genre *Lingula* (Brachiopodes, Inarticulés). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. Série 4, Section A, Zoologie, Biologie et Écologie Animales*, 3-4: 337-367.
- Emig, C. C. and L. S. Hammond 1981. On the status of *Lingula tumidula* Reeve, *L. adamsi* Dall, and *L. shantungensis* Hatai (Brachiopoda, Inarticulata). *Bulletin of Marine Science*, 31: 37-45.
- Endo, K., T. Ozawa and S. Kojima 2001. Nuclear and mitochondrial gene sequences reveal unexpected genetic heterogeneity among northern Pacific populations of the brachiopod *Lingula anatina*. *Marine Biology*, 139: 105-112.
- Hammond, L. S. and R. A. Kenchington 1978. A biometric case for revision of the genus *Lingula* (Brachiopoda: Inarticulata) from Queensland, Australia. *Journal of Zoology, London*, 184: 53-62.
- Hatai, K. 1937. On some recent brachiopods from Eastern Shantung, China. *Bulletin of the Biogeographical Society of Japan*, 7: 317-324.
- Hatai, K. 1940. The Cenozoic Brachiopoda of Japan. *Science Reports of the Tohoku Imperial University, Series 2*, 20: 1-413.
- Hatai, K. 1954. Check list of Japanese Tertiary and Pleistocene Brachiopoda. *Tokyo Kyoiku Daigaku, Science Report, Section C*, 3: 99-139.
- 速水 格・松隈明彦 1971. 化石の計測と統計—アロメトリーと個体変異の解析—。九州大学理学部研究報告(地質学), 10: 135-160.
- 糸魚川淳二・奥村好次・西本博行 1976. 瑞浪層群の腕足動物化石相。瑞浪市化石博物館報告, 3: 41-54.
- 倉持卓司・木村キワ・藤本和恵 2001. 日本周辺海域産シャミセンガイ属の再検討。南紀生物, 43: 112-116.
- Ohara, S. 1969. Discovery of *Lingula* from the Oligocene Shimokine Formation of the Uryu coal-field in central Hokkaido. *Journal of the Geological Society of Japan*, 75: 387-388.
- Ponder, W. F. 1998. Superfamily Galeommatoidea. In *Mollusca, Part A: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. Vol. 5*, Beesley, P. L., G. J. B. Ross and A. Wells (eds.), CSIRO Publishing, Melbourne, pp. 316-318.
- Saito, M. 2001. Cenozoic Brachiopoda. In *The Database of Japanese Fossil Type Specimens Described during the 20th Century*, Ikeya, N., H. Hirano and K. Ogasawara (eds.), Palaeontological Society of Japan, Tokyo, pp. 435-448.
- Saito, M., S. Kojima and K. Endo 2000. Mitochondrial COI sequences of brachiopods: genetic code shared with protostomes and limits of utility for phylogenetic reconstruction. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15: 331-344.
- Shimakura, M. and K. Hatai 1939. On a fossil species of *Lingula* from Hirobuti-mura Miyagi-ken. *Journal of the Geological Society of Japan*, 46: 401-405.
- 菅野 徹 1980. 有明海のオオシャミセンガイ。合津臨海実験所報 *Calanus*, 7: 13-32.
- 内海富士夫 1956. 原色日本海岸動物図鑑, 保育社, 東京, 144 pp.
- 和田恵次・西平守孝・風呂田利夫・野島 哲・山西良平・西川輝昭・五嶋聖治・鈴木孝男・加藤 真・島村賢正・福田 宏 1996. 日本における干潟海岸とそこに生息する底生生物の現状。WWF-Japan サイエンスレポート, 3: 1-182.
- 山口隆男 1980. 天草松島のオオシャミセンガイ。合津臨海実験所報 *Calanus*, 7: 33-38.
- 柳田寿一・黒岩理香・内藤源太郎・土井英治 1995. 三疊系美祿層群より産出した *Lingula* 属腕足類。九州大学理学部研究報告(地球惑星), 19: 1-9.