

バテイラOmphalius pfeifferi(PHILIPPI)の生態学的研究

誌名	南西海区水産研究所研究報告
ISSN	0388841X
著者	堀川, 博史 山川, 紘
巻/号	14号
掲載ページ	p. 71-81
発行年月	1982年3月

バテイラ *Omphalius pfeifferi* (PHILIPPI) の生態学的研究

堀川 博史・山川 紘*

Ecological Study of *Omphalius pfeifferi* PHILIPPI
(Gastropoda : Prosobranchia)

Hiroshi HORIKAWA and Hiroshi YAMAKAWA*

The present study covers three ecological aspects, growth, reproductive cycle, and changes of habitat of Japanese black turban snail, *Omphalius pfeifferi*. The materials were obtained at Kominato, Lat. 35° 07' N., Long. 140° 11' E., in 1977 and 1978. The relationship between the size and age of snails was estimated by two methods, inclusive of shell height frequency analysis and examination of tagged snails. Both methods coincidentally showed that snails grow to about 10 mm one year after birth. But the height at two years after birth is estimated 20 mm by frequency analysis and 18 mm by tagging. The discrepancy of 2 mm between the estimated averages may be attributed either to the difficulty of frequency analysis due to reduction of the increment or to the underestimate of height by the tagging method based on the limited size range of recaptured snails.

Seasonal change of the gonad index and ovum diameter frequency indicate that snails spawn from early summer to autumn, with two peaks in a spawning season. The minimum size at which snails start to sexually mature was 8 mm in shell height. Almost all individuals are capable of spawning at 14 mm.

Observation by quadrat method reveals expansion of the habitat as snails grow larger. Small individuals, less than 8 mm in shell height, inhabit the bottom of shingles. Large individuals extended the habitat to the surface of boulders and stacks. The habitat changes at the time when sexual maturation takes place at shell heights of 8-14 mm.

バテイラ *Omphalius pfeifferi* (PHILIPPI) は、北海道南岸、本州、四国、九州の潮下帯岩礁域に生息する草食性腹足類である。本種は磯根資源としてかなり重要であるが、成長、産卵といった、その生態に関する基本的研究もほとんど行なわれていない。

生物の各発育段階におけるすみ場所の空間的变化は、多くの動物で広く認められるものであり、

近年潮間帯の腹足類についても成長に伴うすみ場所の変化に関する知見が蓄積されつつあるが、潮下帯種については十分な検討が行なわれていない。

本報告では、同種の成長、産卵といった基本的研究とともに、すみ場所の変化についての検討も行った。

材料と方法

成長、産卵、すみ場所を調べるに当って、いずれも千葉県安房郡天津小湊町にある東京水産大学小湊実験実習場禁漁区で標本を採集した。しかし、調査項目毎に標本の採集場所、採集時期は異っている。

成長 年級群解析を行う目的で1977年7月、1978年1月、1978年7月の6ヵ月毎3回の調査を行

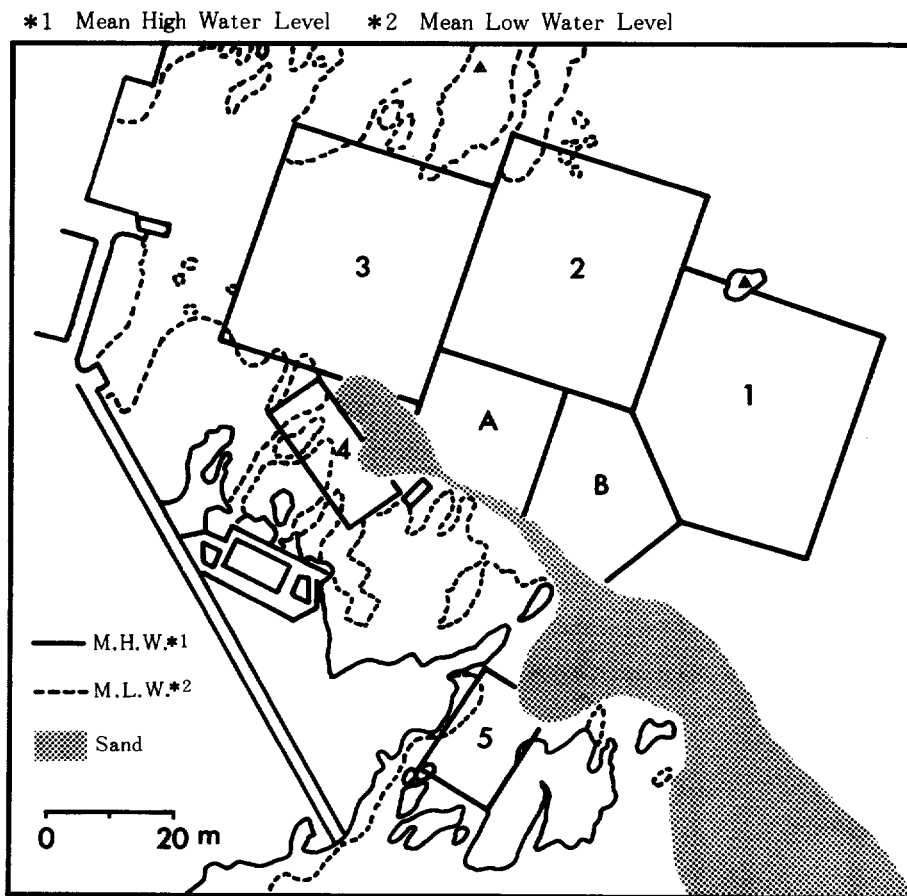


Fig. 1. Division of the place for snail surveys at Kominato, Lat. $35^{\circ} 07' N.$, Long. $140^{\circ} 11' E.$. Numerals 1 to 5 denote sampling division for size frequency examinations. A and B denote sampling division for examination of gonad and distribution, respectively.

った。調査区は Fig. 1 に示すように第1地区から第5地区まで5地区に区分した。調査区の水深は1~12mで、ガラモ場、カジメ場という植生を含む。底質は岩礁と様々な大きさの転石、礫、砂が混在しており、極めて複雑である。当調査区において SCUBA 潜水を行い、50×50cmの方形枠を任意に置き、枠内の個体をすべて採集した。採集した標本は殻高を測定後、もとの地区内に放流した。これらの結果を用い CASSIE (1954) の方法によって年級群解析を行った。

同地域において、1977年9月1日より10月3日まで、潜水によって採集した個体を使用して標識



Plate. Photograph of tagged shell.

放流を行い、年級群解析の結果と比較した。各個体は流水水槽中に収容し、順次水槽中より取り出し、殻高を計測後ワイヤーブラシで殻の側面を研磨し、5分間硬化型のエポキシ系樹脂接着剤で標識番号を接着させて矩形のガラス片で封入した (Plate)。25分間放置した後、流水水槽中で1~2日間飼育し、異常のないことを確認して放流した。1年後の1978年9月22日から26日にかけて再捕し、その間の成長を調べた。

産卵 供試材料は、Fig. 1 に示すA地区において1977年6月から1978年11月にかけて毎月1回採集した。採集地域は水深3~4mのガラモ場である。採集標本は殻高を測定後、肉質部を取り出して Bouin 液で固定し、2日後70%エチルアルコール中に移し保存した。固定標本中殻高22.0~25.0mmの雌雄それぞれ10個体を生殖腺成熟度指数および卵径分布測定に使用した。また各個体の生殖腺の一部を用い、常法に従ってパラフィン切片として、MAYER の acid-hamalum-eosin で染色

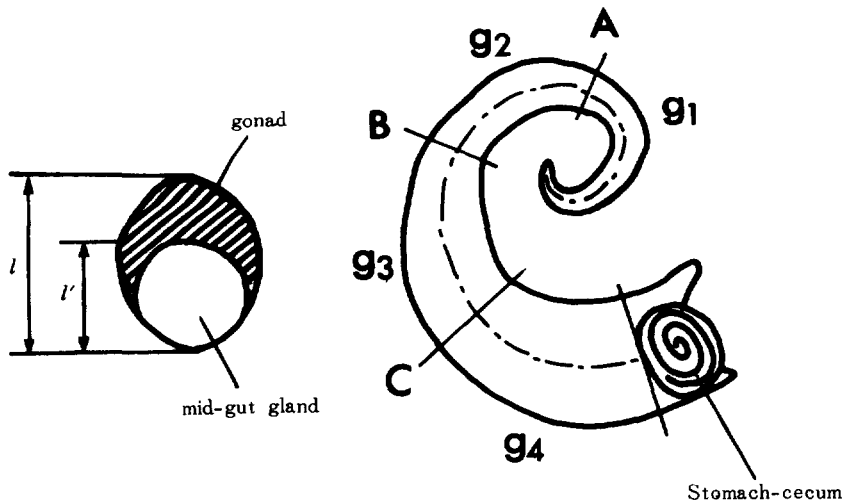


Fig. 2. Schematic presentation of measurement of gonad. Left: a section of body of snail. Shade denotes the gonad covering mid-gut gland. Right: body of a snail to be determined by gonad index. A, B and C denote the sections for measurements. These three sections are spaced equally.

を行った。生殖腺成熟度指数 (Gonad Index) は Fig. 2 に示したように、螺旋に巻いた生殖腺を先端から胃盲嚢まで g_1, g_2, g_3, g_4 に 4 等分し、その 3 断面 A, B, C について、1, 1' の長さを測定し、それぞれの $(1 - 1')/1 \times 100$ の値の平均値をその個体の生殖腺成熟度指数 (GI) とした。この測定方法は猪野、原田 (1961) がクロアワビに用いた方法に準じたものである。ここで同氏等は測定断面を個体の大きさを問わず、生殖腺の先端から後方に 1 cm, 2 cm, 3 cm の位置としているが、これは生殖腺の大きさに従い、比例配分によって測定断面を決定すべきである。従って、今回は生殖腺の長さを測定し、比例配分を行って測定断面の決定を行った。卵径分布は、雌個体の g_3 の部分から卵細胞を採取し、任意に 100 個の卵細胞の長径を測定することにより求めた。また g_2 の部分を用いて卵の組織学的形状を観察するために組織切片を作製した。一方、1980年9月、同地域において殻高 6~14mm の個体を 1 mm 毎に 30~40 個体、殻高 15mm 以上の個体は 2 mm 毎に 40 個体を採集し、生殖腺の外観から雌雄判別可能な個体の割合を求めた。産卵期内においては、精巣は乳白色、卵巣は灰緑色を呈し、成熟個体では雌雄判別は容易である。

すみ場所 Fig. 1 に示す B 地域を調査区として、1978年4月、1978年7月、2回にわたりすみ場所の調査を行った。当地域は水深 3~6 m で、ガラモ場とカジメ場の境界付近に位置しており、岩礁と様々な大きさの転石、礫、砂がモザイク状に配置するといった複雑な様相を呈している。これらを類型化して、パテイラのすみ場所を小転石区、中転石区、大転石区に区分した。小転石区は長径 25mm 以下の転石で構成されている範囲、大転石区は長径 1 m 以上の転石および岩礁露頭で構成されている範囲、中転石区は小転石区と大転石区の間中型の範囲として、小転石区は 25×25cm の方形枠を、中転石区および大転石区は 50×50cm の方形枠を置き、その枠内の転石の状況と植生を調査して枠内のパテイラを採集した。採集した個体は流水水槽中に収容し、殻高計測後、もとの区域に放流した。

結 果

成長 各調査時期毎の殻高組成と CASSIE (1954) の方法によって分離した正規分布曲線を Fig. 3 に示す。1977年7月には 2 群が見出されたが、稚貝の添加は認められない。1978年1月には前記の小型群より小さなモードが含まれ、3 群が認められた。1978年7月には 1977年7月と異り、3 群が分離され、すでに平均殻高 2 mm の稚貝の添加が認められた。

標識放流調査では、総計 2,568 個体を放流し、1 年後にその 1.05% にあたる 27 個体を再捕した。再捕されたもののうち、放流から再捕までの日数が 365 日 ± 15 日の 19 個体を使用し、WALFORD (1946) の定差図 (Fig. 4) を用いて BERTALANFFY (1938) の成長式のパラメーターを求めた。これによると、極限殻高 L_{∞} は 28.9mm、年成長係数 K は 0.46 となった。 $t_0 = 0$ と仮定すると

$$L_t = 28.9 (1 - e^{-0.46t})$$

という成長式となる。この成長式から計算される各令の殻高は、1 令で 10.7mm、2 令で 17.8mm、3 令で 21.9mm となる。

産卵 生殖腺成熟度指数 (GI) の月別平均値は Fig. 5 に示す通り、雌雄の間でも、年の間で

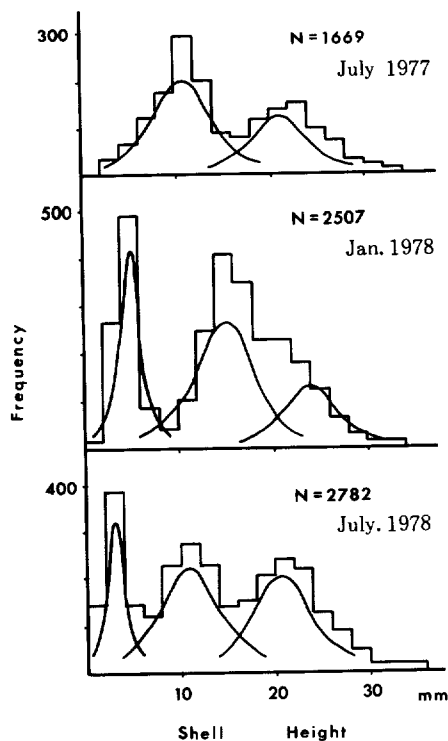


Fig. 3. Size frequency distributions of snails, July 1977, January 1978 and July 1978.

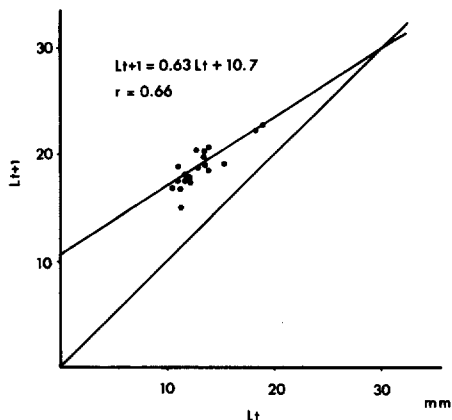


Fig. 4. Walford's plot of growth of snails.

も良く似た季節変化を示している。ただし、年
の間で絶対値及び季節変化に多少の差がある。
1977年ではGI値は6月から7月にかけて上昇
し、約60%に達した。8月に50%に低下した
後、9月以降再び上昇し、10月に約70%を記録
している。1978年夏には6月に約60%となっ
て、前年に比べて1カ月早く1度目のピークを
形成し、7月に値が低下した後、再び増加して

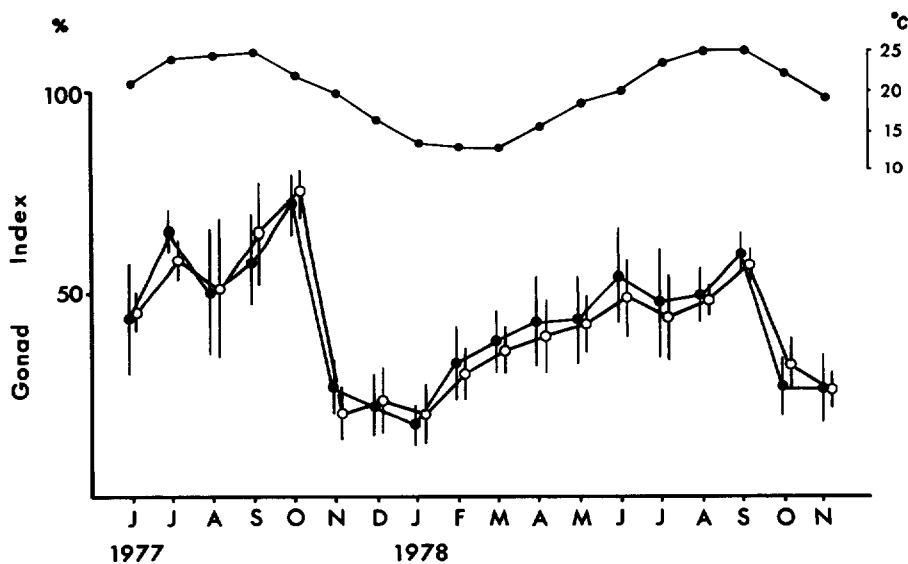


Fig. 5. Monthly means of gonad indices of snails and surface water temperature, June 1977 to November 1978. Open and solid circles denote mean gonad indices of males and females. The vertical bars give standard deviations. Small solid circles denote monthly means of surface water temperature.

9月に最大値60%を示した。

Fig. 6 に示した卵径分布の周年変化を見ると、1977年6月にはすでに150 μ mを中心とする大型卵細胞が認められた。この時期の組織切片の観察からも hematoxyline に濃染する小型の卵細胞に

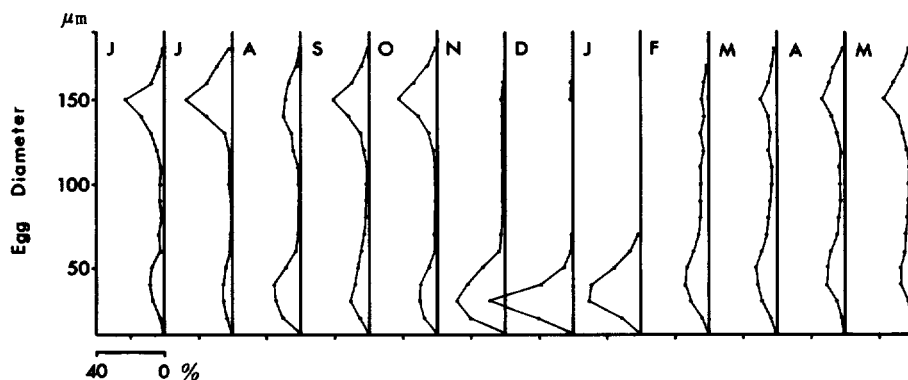


Fig. 6. Monthly diameter frequency of ova of ten female snails, June 1977 to May 1978.

混って、卵黄顆粒と思われる eosin 好染の顆粒状構造をもつような大型卵細胞が多数認められた。7月には更にその割合が増加し、8月に一旦減少した後、GIの増加した9月、10月には再び増加した。大型卵細胞は11月に急激に減少し、12月、1月には50 μ m以下の小型卵細胞のみとなった。そして2月から5月にかけて再び大型卵細胞の増加傾向が認められた。この様に大型卵細胞は11月から1月にかけてほとんど消失するが、50 μ m以下の小型卵細胞は周年観察された。

性判別可能な個体の割合は Fig. 7 に示す通り、殻高8~13mmにかけて急激に増加し、殻高14mm以上になるとすべての個体の雌雄判別が可能となる。

すみ場所 1978年4月、7月における転石の大きさによって区分したすみ場所別の殻高組成を Fig. 8 に示す。4月の小転石区では殻高2~8mmの個体が大部分を占め、8mm以上の個体は少ない。殻高8mm未満の小型個体は転石の側面および下面から採集されることが多く、殻高8mm以上の個体のほとんどは転石上面より採集された。中転石区では殻高7mm付近に大きなモードがあるが、10mm以上の個体も比較的多い。当区においても小型個体は転石の側面や下面に多く、殻高8mm以上の個体は主に転石上に見られる。大転石区では10mm以上の個体が大部分を占めている。

7月には、小転石区では4月に比べて殻高2~3mmの個体の割合が多く、6~9mmの個体が減少している。8mm以上の個体は4月同様に少ない。中転石区では2~3mmの個体の割合が増加し、4

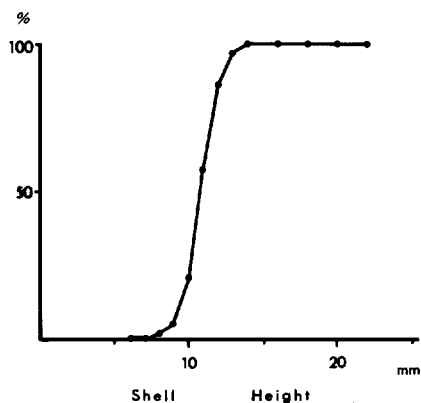


Fig. 7. Ratio of snails identified by sex for different sizes, 6 mm to 22 mm in shell height.

～5mmの個体の割合が減少している。しかしあまり大きな傾向の変化は認められない。大転石区では4月に少なかった8～12mmの個体の割合が著しく増加している。

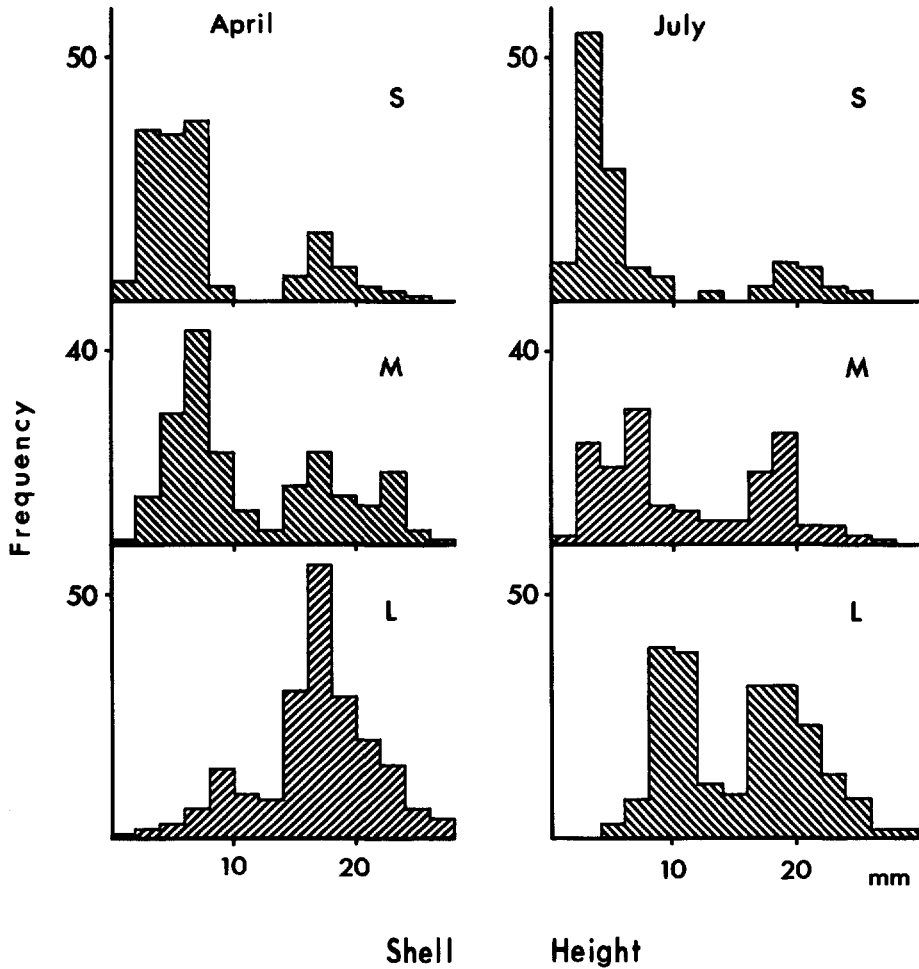


Fig. 8. Size frequency of snails in three habitats differing in size of boulders in there. S, L and M denote size of boulders as small, less than 25cm, large, 100cm or over, and middle, medium of these, in major axis, respectively.

考 察

成長 年級群解析によると、1977年の第1群および1978年7月の第2群 (Fig. 3) の平均殻高は両年ともに10.0mmである。後述するように、7月は初夏から秋にわたるパテイラの産卵期にあたる。また標識放流調査による結果の1令の殻高10.7mmともほぼ一致することから、これらの群は1令群であると考えられる。1978年1月の殻高組成においては3群が分離された。その第2群は1.5令の

群と考えられ、平均殻高は14.4mmである。1977年7月の第2群および1978年7月の第3群 (Fig. 3) の平均殻高はそれぞれ20.2mm, 20.4mmとなり、ほぼ同一であると言って良い。しかし標識放流による2令の殻高は17.8mmとなり、年級群解析の値との間に2.4~2.6mmの差が生じている。その理由として、まず高令群の分離不能が考えられる。久保、吉原(1977)によると、高令群では成長度の低下に起因して各年級群間の混合比が増大するため、年級群の検出が不可能であると言う。1978年1月の殻高組成からは3群が分離され、その第2群は1.5令の群であると考えられる。その群は6カ月間の成長により1978年7月の第3群に移行したものと考えられるが、ここで標識放流の結果より得られた値との間に差が生じている。これは混合比がより高まったため、群の分離が不能となり、殻高の大きい高令群が混入しているためである可能性が考えられる。また、標識放流調査結果による成長解析では Fig. 4 に示すように1年後に再捕された個体の大半が15~20mmという狭い範囲に限られているので (Fig. 4)、推定値の誤差も無視できない。計算された極限殻高 L_{∞} も28.9mmであるのに、実際には30mm以上の個体も少数ながら出現している。これらのことから、平均殻高を過小評価した可能性も考えられる。いずれにしろ、2令の殻高は18~22mmの範囲にあるものと考えられるが、2令以上の成長は今後も検討を要する。

FRANK (1965a) は *Tegula funebris* において殻に現われる休止帯が11月から2月の成長が低下する時期に形成されることから、休止帯が大まかな年令形質として有効であることを示唆した。しかし殻径10mm付近の小さな個体では休止帯が形成されないか、はっきりしないという事もあわせて指摘している。一方、PAINE (1969, 1971) は積極的に休止帯の有効性を認め、それを年輪とした。バテイラにおいても殻の成長線に休止帯と思われる模様をもつ個体もあり、2令以上の個体の成長を解析する上でも、今後は年令形質に関する検討も必要となる。

産卵 1977年においては、G I は7月から10月にかけて高い値を推移し、11月に急激に低下する (Fig. 5)。卵径分布 (Fig. 7) においては、6月にすでに $150\mu\text{m}$ を中心とした大型母細胞が相当数出現している。この時期、組織切片の観察から卵黄蓄積の可能性が示された。それらの卵は質的にも成熟度の高い卵細胞であると考えられる。卵径分布におけるこのような大型卵細胞の多数の出現は8月を除き10月まで維持される。そして11月には大型卵細胞は消失し、 $50\mu\text{m}$ 以下の小型卵細胞のみとなる。G I 値はここに示した卵径分布とほぼ同じ季節変化を示しており、測定が容易な前者によって生殖腺の状態を代表させることができる。Fig. 7 に示した通り、殻高14mm以上の個体は成熟していると考えられ、Fig. 3 の1977年7月の第2群、1978年7月の第3群は産卵可能である。つまり、殻高22.0~25.0mmの標本は産卵の主群に対応している。従って、1977年の産卵期は6、7月から11月、1978年では5、6月から10月の範囲にあると推定される。

アメリカ合衆国ワシントン州におけるバテイラの近縁種 *Tegula funebris* の産卵期は5月から9月であり (PAINE 1969)、やはり初夏から秋にわたる。バテイラと同じニシキウズガイ科 *Trochidae* に属するインダタミガイ *Monodonta labio* (LINNE) について、澄川 (1958, 1963) は、博多湾では9、10月に放卵放精が起ると報告している。アワビ類はバテイラと同じ原始腹足目 *Archaeogastropoda* に属しているが、本研究の調査域と同じ千葉県房総半島付近での産卵期に関して幾つかの報告がある。大場 (1964) は房総半島館山湾産トコブシ *Sulculus diversicolor aquatilis*

(REEVE)* が6月から11月の間に産卵すると報告している。奥野他(1978)は小湊沿岸においてトコブシの産卵期を大場(1964)と同様に6月から11月としているが、配偶子の出現状況から盛期は9月から10月であるとしている。

バテイラもトコブシ同様に産卵期が5, 6カ月間と長期間にまたがっている。しかしバテイラでは Fig. 5 に示した通り上昇したGI値が一旦低下し、再び上昇するという現象が認められた。1977年では、7月から10月、1978年では6月から9月にかけてその変化が現われている。GI値の低下時には標準偏差も増加している。卵径分布の季節変化(Fig. 6)においては、1977年8月に150 μ mを中心とした大型卵細胞の割合が一旦減少し、この変化がGI値の低下を引き起していると考えられる。従ってGI値の一旦低下する時期に個体群の一部において産卵が行なわれた可能性があり、5, 6カ月間にわたる産卵期の範囲内において、盛期が2度存在するのではないかと考えられる。

産卵盛期が2度あるという現象は、他の原始腹足類でも知られている。茨城県産のクロアワビでは、11~12月の主産卵期の他に、4~5月にもある程度産卵があり得る(猪野, 原田1961)と言われている。南アフリカ産の*Haliotis midae* に関しては11~12月と3~4月の年2回産卵することが認められている(NEWMAN 1976)。ニュージーランド産のアワビ類のうち、*Haliotis australis* は春と晩秋の2度産卵する(POORE 1973)。隆島他(1978)が示した伊豆大島産のフトコブシ *Sulculus diversicolor diversicolor* (REEVE) の生殖巣成熟の図表からは、成熟度の高い卵細胞が6月に相当数出現し、7, 8月に消失して再び10月に高い割合で出現したことが読み取れる。同氏等は、この現象に言及していないが、筆者等は、その現象が卵の再吸収だけでなく産卵のための可能性もあると考える。この様にバテイラの属する原始腹足目 *Archaeogastropoda* では、産卵盛期が2回もしくは多回存在するという事は、特異な現象ではない。

すみ場所 Fig. 8 の4月の各転石区の殻高組成から、8mm未満の個体は中小転石区に偏って分布していることが明らかとなった。特に小転石区には、より小さな個体の分布が認められる。しかし大転石区においては8mm未満の個体はほとんど分布せず、14mm以上の個体が大部分である。このような小型個体が欠除している大転石区の殻高組成が維持されるとすれば、他の区域からの移入がなければならない。Fig. 8 の7月の大転石区の殻高組成においては、8~12mmの個体が著しく増加し、ひとつの明瞭な群を形成している。これは他の区域からの移入群であると推定される。これらのことから、バテイラは4月から7月にかけて、殻高8~12mmになる頃、中、小転石区より大転石区へ移入するものと考えられる。しかし中、小転石区においても、少なからず大型個体の分布も認められることから、中、小転石区から大転石区への一方的移動と考えるより、いままで分布していなかった大転石区表面へ生活域を拡大すると解釈すべきである。

海産腹足類中、*Acmaea digitalis* (FRANK 1965b), *Littorina littorea* (SHITH and NEWELL 1955) で成長に伴うすみ場所の変化が報告されている。また、PAINE (1969)によると、バテイラの近縁種 *Tegula funebris* は潮間帯高位から低位への成長によるすみ場所の変化を行うと言う。*Tegula funebris* は比較的捕食者の影響を受けない潮間帯高位で性的成熟年令(6令)まで過し、それから低位へ移動する。Fig. 7 に示すように、バテイラにおいて、すみ場所の変化が起る8~12mmは

*大場(1964)はトコブシに *Haliotis diversicolor supertexta* をあてているが、ここでは奥野他(1978)と同じ学名を用いた。

性的成熟の過渡期に対応している。また成長解析の結果を考え合わせると、生活域の拡大を起すのは Fig. 3 の1977年7月の第1群および1978年1月の第2群といった満1令の群であると考えられる。この様に潮下帯種であるバテイラと潮間帯種である *Tegula funebris* との間には、生息環境を異にしながらも共通の生態学的特性が認められる。バテイラと同じ潮下帯岩礁域に生息するアワビ類のすみ場所の変化に関しては、宇野 (1967)、小島 (1974) が、当歳貝の秋から1歳貝初期にかけての移動は成長に伴う栄養要求の増大を保障する必要性と関係あるとしているが、成熟現象との関係に対しては言及していない。

バテイラと *Tegula funebris* に関しては、分布の維持機構はふたつの過程に分別できる。ひとつは小型個体の分布の維持機構、もうひとつは大型個体の分布の維持機構である。大型個体の分布に関しては、ある一定の大きさの個体が他の場所から移入してくるということで維持されるということが明らかにされた。しかしバテイラにおいては小型個体の中、小転石区に偏って分布すること、*Tegula funebris* においては小型個体が潮間帯高位にのみ分布することが、どのような機構によって維持されているのかは本研究では解明できず、小型個体の分布の維持機構は今後に残された問題である。

摘 要

本研究は千葉県小湊沿岸に生息する海産腹足類バテイラ *Omphalius pfeifferi* (PHILIPPI) の成長、産卵周期、すみ場所の変化といった、最も基本的な生態学的特性を明らかにする目的で行なわれた。

1. 6ヵ月毎3回の枠法による採集標本を用いて、CASSIE (1954) の方法により年級群解析を行うと同時に、標識放流による1年後の成長結果を BERTALANFFY の成長式にあてはめて成長解析を行った。両方法の検討から、1年目には殻高10mm前後、2年目には殻高20mm (18~22mm) 前後になるものと判断した。しかし2年目以降の殻高と年令との関係については、今後も検討を要する。

2. 成熟度指数の周年変化および卵巢中の卵径分布の周年変化から、バテイラの産卵期は初夏から秋にかけてであると推定される。また、産卵期において産卵の盛期が2度存在する可能性が示された。

3. 生殖腺の外観から、殻高別の雌雄判別可能な個体の割合の変化を調査した結果、殻高8~13mmにかけて急激に雌雄判別可能な個体の割合が増加し、14mm以上の個体はすべて雌雄判別可能であった。

4. 転石の大きさと、バテイラの分布との関係について調査を行った結果、長径1m未満の転石よりなる地域に偏って分布していた小型個体は、4月から7月にかけて殻高8~12mmとなる頃、長径1m以上の転石表面や岩礁露頭へ生活域を拡大するものと考えられる。前述の結果から、それらは性的成熟の過渡期にある満1令の個体であると推定される。

謝 辞

本研究の発表の機会を与えていただいた関係各位に感謝すると共に、ご指導、ご校閲をいただいた東京水産大学宇野寛教授に深謝する。また、校閲をわずらわれた南西海区水産研究所尾形哲男外海資源部長、同第2研究室工藤晋二室長、同通山正弘主任研究官に感謝する。本研究の調査地である東京水産大学小湊実験場の職員ならびに学生の方々には、一方ならぬご協力をいただいたことを記し、謝意を表する。

文 献

- Cassie, R. M. 1954 : Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 5, 513-522.
- FRANK, P. W., 1965a : Shell growth in a natural population of the turban snail, *Tegula funebris*. *Growth*, 29, 395-403.
- , 1965b : The biodemography of an intertidal snail population. *Ecology*, 46(6), 831-844.
- 猪野 峻・原田和民, 1961 : 茨城県に於けるアワビ産卵期. *東海水研報*, 31 : 275-281.
- 小島 博, 1974 : 徳島県海部郡におけるクロアワビ稚貝の“すみ場”について. *ミチューリン生物学研究*, 10(6) : 155-160.
- 久保伊津男・吉原友吉, 1977 : 水産資源学, 改訂版, 482pp., 共立出版, 東京.
- NEWMAN, G. G., 1967 : Reproduction of the South African abalone *Haliotis midae*. *Investl Rep. Div. Sea Fish. S. Afr.*, 64, 1-24.
- 大場俊雄, 1964 : トコブシ増殖に関する基礎的研究— I. 産卵習性について. *日本誌*, 30 : 742-748.
- 奥野 勝・隆島史夫・山川 紘, 1978 : トコブシの生殖巣成熟に関する組織学的研究. *東京水産大研報*, 65(1) : 9-14.
- PAINE, R. T., 1969 : The Piaster-Tegula interaction : prey patches, predator food preference and intertidal community structure. *Ecology* 50, 950-961.
- , 1971 : Energy flow in a natural population of the herbivorous gastropoda *Tegula funebris*. *Limnol. Oceanogr.*, 16, 86-98.
- POORE, G. C., 1973 : Ecology of the New Zealand abalones, *Haliotis* species (Mollusca : Gastropoda). 4. Reproduction. *N. Z. J. mar. Freshwat. Res.*, 7, 67-84.
- SMITH, J. E., and G. E. NEWELL, 1955 : The dynamics of the zonation of the common periwinkle (*Littorina littorea*) on a rocky beach. *J. Anim. Ecol.*, 24, 35-56.
- 澄川精吾, 1958 : イシダタミの生殖腺の季節変化, 特に卵巣の変化について. *生活科学*, 4(5) : 1-5.
- , 1963 : 有用貝類数種の比較生理生態学的研究. I. 生殖の季節的变化に関する組織学的研究. *生活科学*, 6(1) : 11-49.
- 隆島史夫・奥野 勝・西村和久・野村 稔, 1978 : フクトコブシの生殖巣成熟に関する組織学的研究. *東京水産大研報*, 65(1) : 1-8.
- 宇野 寛, 1967 : アワビ類の増殖に関する生態学的諸問題. *うみ*, 5(1) : 37-40.
- VON BERTALANFFY, L. 1938 : A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, 10(2), 181-213.
- WALFORD, L. A. 1946 : A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull.* 90(2), 141-147.