

西表島浦内川のマングローブ域におけるシテナシジミ *Geloina coaxans* の分布特性

福岡雅史¹⁾・南條楠土²⁾・佐藤 守³⁾・河野裕美^{3,4)}

Distribution Pattern of the Mud Clam *Geloina coaxans* (Mollusca, Bivalvia)
in the Urauchi River Mangrove Estuary, Iriomote Island, Southern Japan

Masashi Fukuoka¹⁾, Kusuto Nanjo²⁾, Mamoru Sato³⁾ and Hiroyoshi Kohno^{3,4)}

Abstract

The spatial distribution pattern of the mud clam *Geloina coaxans* (a large, suspension-feeding bivalve) in the Urauchi River mangrove estuary, Iriomote Island, southern Japan, was studied in 2004 and 2005, with special emphases on small scale features. At low tide, clam density (ind./m²), shell size (shell length, width and height) and living position (on / under substratum) were investigated on three sediment types (i.e. subtidal creek area, intertidal damp area and intertidal dry area) in the mangrove forests. In addition, the water holding capacity of clam individual specimens was clarified by laboratory experiments. Clam density was greater in the damp area (0.33/m²) than in other areas (the creek area, 0.20/m²; dry area, 0.03/m² respectively). Shell length distribution ranged between 24-133 mm, the 80-90 mm shell length classes being most abundant. Most clams (84% of the total) made shallow burrows into each sediment type, part of the shell often remaining exposed. Laboratory experiments showed significant water reserves were retained by individuals after eight hours desiccation. The results suggested that primary reasons for the greater abundance of *Geloina coaxans* in damp areas included the greater food availability due to a longer period of inundation (i.e. longer feeding time for suspension feeders), a good supply of particulate organic matter. The clams burrowed shallowly even if they are easily detected by predators, since the large, hard rounded shell would provide protection from crushing predators such as mud crabs (e.g. *Scylla* spp.).

-
- 1) 名古屋大学大学院理学研究科附属臨海実験所 〒517-0004 三重県鳥羽市菅島町429-63
Sugashima Marine Biological Laboratory, Graduate School of Science, Nagoya University,
429-63 Sugashima, Toba 517-0004, Japan
 - 2) 東京大学大学院農学生命科学研究科 〒113-8657 東京都文京区弥生1-1-1
Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo,
1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan
 - 3) 東海大学沖縄地域研究センター 〒907-1541 沖縄県八重山郡竹富町上原870-277
Okinawa Regional Research Center, Tokai University, 870-277 Uehara, Taketomi, Yaeyama, Okinawa 907-1541, Japan
 - 4) 東海大学海洋研究所 〒424-8610 静岡県静岡市清水区折戸3-20-1
Institute of Oceanic Research and Development, Tokai University, 3-20-1 Orido, Shimizu-ku, Shizuoka 424-8610, Japan
(2009年12月18日受付 / 2010年1月19日受理)

緒 言

熱帯や亜熱帯の潮間帯に生育する耐塩性植物を総称してマングローブとよぶ。マングローブは主に東南アジアや南アメリカなどにおいて大規模な群落を形成しており、その植生面積は約1,700万~2,000万 haで、熱帯域の海岸線の約65%にみられる(田川, 1982)。マングローブの分布域の北限に位置する日本では、その大部分が琉球列島に生育しており、その構成種はメヒルギ *Kandelia obovata*, オヒルギ *Bruguiera gymnorrhiza*, ヤエヤマヒルギ *Rhizophora stylosa*, ヒルギダマシ *Avicennia marina*, ヒルギモドキ *Lumnitzera racemosa*, マヤブシキ *Sonneratia alba*, ニッパヤシ *Nypa fruticans* の5科7種である。

マングローブ域では、鳥類や魚類のほか、カニ類などの多くの無脊椎動物を含め、多様な生物が生息している(Kathiresan and Bingham, 2001; Nagelkerken *et al.*, 2008)。これらの生物からなる生態系をマングローブ生態系とよぶ。マングローブ生態系は世界で最も高い生産性を誇ると言われ(Kathiresan and Bingham, 2001)、それに伴う豊富な水産資源を供給するなど(Manson *et al.*, 2005)、様々な機能を有することが示唆されている。このようにマングローブ生態系には生態学的に高い関心が寄せられており、その役割や維持機構を解明していくためには、マングローブ域に生息する様々な生物を対象とした生態研究による基礎的知見の集積が必要不可欠である。しかし、マングローブ域における生態研究は他の沿岸環境に比べて大きく立ち遅れており、特に日本国内では、魚類や底生生物などの水生生物を対象とした研究は極めて少ないのが現状である。

マングローブ生態系では、落葉などによるマングローブ由来の有機物から始まるデトリタス食物連鎖が卓越しており、マングローブ由来の有機物が多い生物の主要な餌資源となっていると考えられている(Camilleri, 1989; Camilleri, 1992)。この食物連鎖において、底生生物はマングローブの落葉を直接摂餌するか(Emmerson and Mcgwynne, 1992; Micheli, 1993; Lee, 1998)、あるいは、それらが分解された沈積デトリタスを摂餌する生物が多く(Micheli *et al.*, 1991)、マングローブ生態系において主要な役割を担う動物群である。これには、シオマネキ類などのカニ類や、ウミナ類などの巻貝類が含まれ、両者はともにマング

ローブ域を代表する底生生物であると認識されている。しかし、同所的に分布している二枚貝類については、比較的知見が少ないのが現状である。

シレナシジミ *Geloina coxans* はマングローブ域に生息する大型の二枚貝類であり、本邦産シジミ科のなかでは最大種で、殻長120 mmに達する(Fig. 1)。本種の生態に関しては、過去に成長と移動(玉城・仲本, 1994)や繁殖戦略(Morton, 1985)についての報告がある。しかしながら、シレナシジミがマングローブ域のどのような環境条件の場所に、どの程度の個体数密度で生息しているのかということは、ほとんど明らかになっていない。

そこで本研究では、沖縄県西表島の浦内川河口マングローブ域において、シレナシジミの分布特性を明らかにすることを目的として、本種の個体数密度、殻長組成、生息状態を低潮時の異なる底質環境間で比較し、さらに、本種の乾燥耐性を調べるために室内実験を行った。

材料と方法

調査地の概要

沖縄県西表島(24°20' N, 123°50' E)は、亜熱帯性海洋気候に属する面積約289 km²の島である。本研究で対象とした浦内川は全長約19 km、支流も含めて約39 kmの沖縄県最大規模の河川であり、広さ87 haの国内最大規模のマングローブ林が形成されている。

本研究では、浦内川河口から約2 km上流にある支流のマングローブ林を調査地とした(Fig. 2)。このマングローブ林の主な構成種はヤエヤマヒルギ、オヒルギ、メヒルギなどである。本調査地の潮位差は約1.5 mであり、このため、マングローブ域は高潮時に冠水し、低潮時に干出する。このマングローブ域において、4本のマングローブクリーク(マングローブ林内を流れる細流; 以下、クリークとよぶ)A, B, C, Dで各調査を行った。また、底土の勾配による冠水条件の違いから、低潮時の底質環境を(1)常に水の流れのあるクリーク、(2)水が停滞する含水域、(3)地表が乾燥する乾燥域の3種類に分けて調査を行った。

物理環境

物理環境項目として、温度、および底土の粒度と熱減量を調べた。温度に関しては、冠水と干出を繰り返す潮間帯の特徴を踏まえ、クリークCにおいて、4

種類の高さで測温を行った。プラスチック製のパイプ(長さ3m)を底土に対して垂直に立て、そのパイプ上の異なる高さ、すなわち、1)冠水せず、常に干出している潮上帯地点(気温)、2)冠水と干出を繰り返す潮間帯地点(気温と水温)、3)常に冠水している潮下帯地点(水温)、4)潮下帯の深さ10cmの泥中(泥温)の4地点にデジタル水温計(Stow Away Tidbit Logger, 米国 Onset Computer)を取り付け、2004年12月18日

から2005年12月20日まで1時間毎に測温した。

底土の粒度と強熱減量に関しては、2005年12月の低潮時に、クリーク、含水域、乾燥域の各区で表層と5cm下層から底土を採取し、これを試料とした。試料は10%ホルマリンで固定し、実験室で脱塩乾燥後に乾燥重量を測定し、550℃で6時間強熱して強熱減量を算出した。また、乾燥した試料をふるいわけ法によって粒度を分析した。ふるいわけには、目合い2.0,

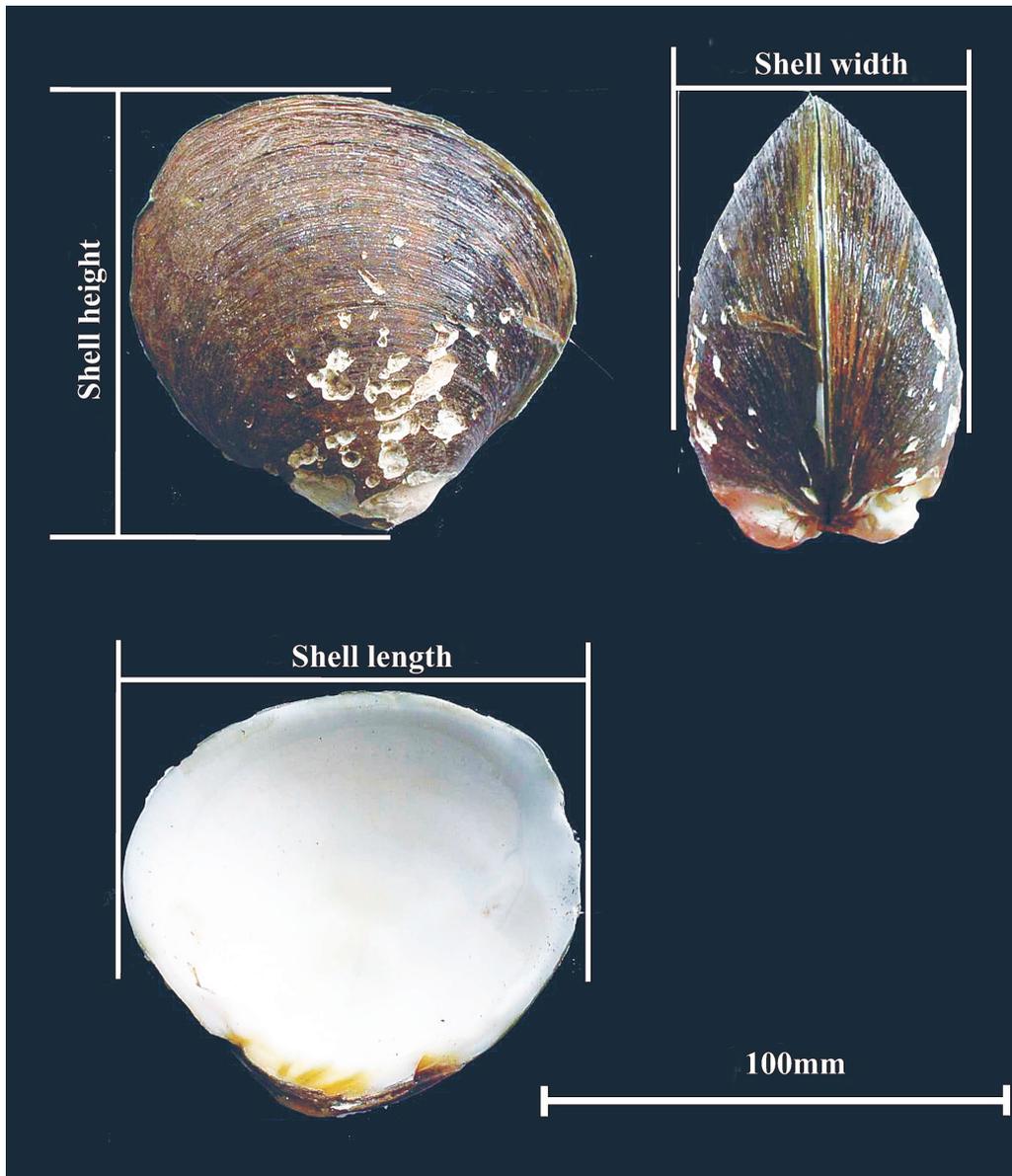


Fig. 1 *Geloina coxans*.

1.0, 0.5, 0.063, 0.038 mm の篩いを用い、20分間篩振盪機で篩った。ふるいわけ後、それぞれの篩に残留した試料の重量を電子天秤にて秤量し、粒度組成を求めた。

シレナシジミの分布調査

シレナシジミの分布調査では、クリーク A, B, C, D において、クリーク、含水域、乾燥域の異なる底質環境を含む 10 × 10 m の調査区を 3 区ずつ設定し

た。これらの合計12区において、2004年7月から9月にかけて、調査区内を約10cm掘り下げ、シレナシジミの個体数、個体サイズ、生息状態を各調査区内の底質環境別に記録した。個体サイズでは、ノギス(精度0.05 mm)を用いて、殻長、殻高、殻幅を計測した。生息状態については、殻全体が底土上に完全に露出した状態をタイプⅠ、殻長の50%未満が底土中に潜っている状態をタイプⅡ、殻長の50%以上が底土中に潜っている状態をタイプⅢ、完全に底土中へ潜ってい

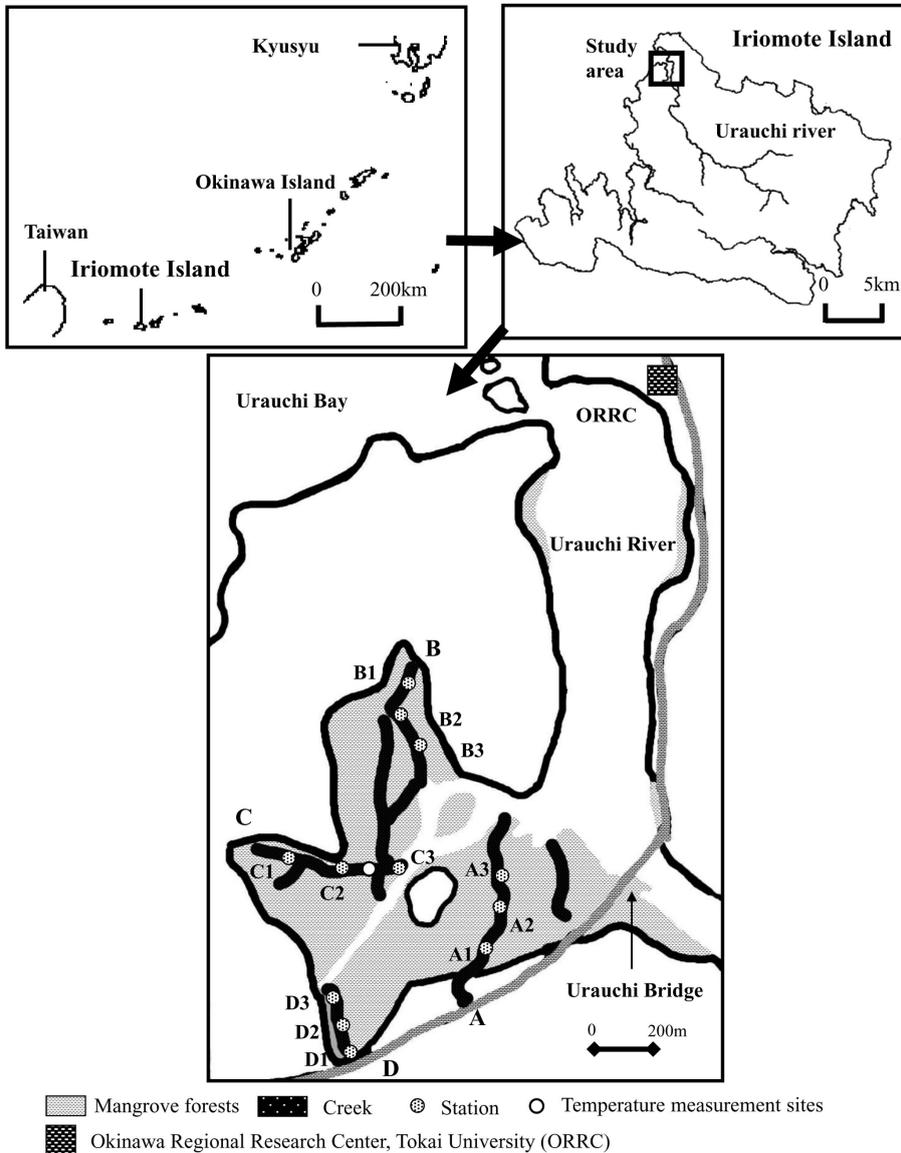


Fig. 2 Location of the Urauchi River mangrove estuary, Iriomote Island, Ryukyu Islands. Numbers on each creek (A1–D3) indicate quadrat stations.

る状態をタイプIVとした。

乾燥耐性実験

シテナジミは冠水と干出を繰り返す潮間帯に生息しているため、本種の乾燥耐性を調べる室内実験を行った。2004年10月22日に、調査区外から殻長80～90mm級の本種を10個体採集し、それらを被験個体とした。水槽で一晩飼育し、翌日に殻の周りの水分を拭き取った後、電子天秤(HF-2000(株)エー・アンド・デイ)を用いて各個体を秤量した。潮汐による干出時間を考慮して、実験時間は6時間に2時間を加算した8時間とし、各個体を乾燥状態で飼育しながら2時間おきに秤量した。実験では、被験個体を殻の後縁部が真上になるように設置した。実験終了後、各個体を解剖し、軟体部湿重量(g)と殻の重量(g)を秤量した。殻内の水量(g)は総重量(g)から軟体部湿重量と殻の重量を減じて求めた。

結 果

温 度

マングローブ域の温度は全体を通して7月から8月に最も高く、9月を過ぎると徐々に低下し、1月から3月にかけて最も低くなり、その後4月以降に上昇するという変動を示した(Fig. 3)。測温した項目別にみると、潮上帯の気温は平均22.7℃(最高35.7℃, 最低8.5℃)であり、気温と水温の両者を含む潮間帯の温度は平均21.6℃(最高36.7℃, 最低6.9℃)、潮下帯の水温は平均21.6℃(最高35.2℃, 最低11.8℃)であり、これらの間では大きな違いはみられなかった。これに対し、泥温では平均温度が24.3℃と最も高く、最高33.6℃, 最低15.2℃で変動幅も最も小さく、比較的安定しているという特徴がみられた。

底土の粒度組成と強熱減量

底土の粒度組成と強熱減量を底質環境別に調べた結

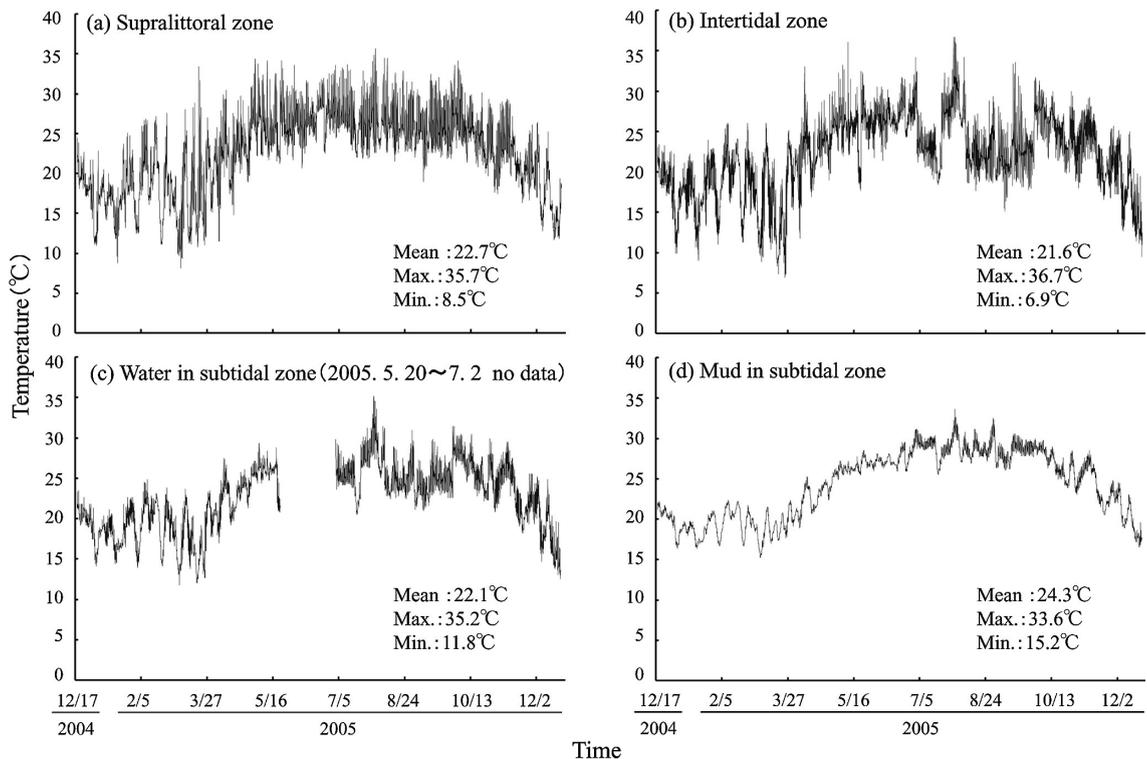
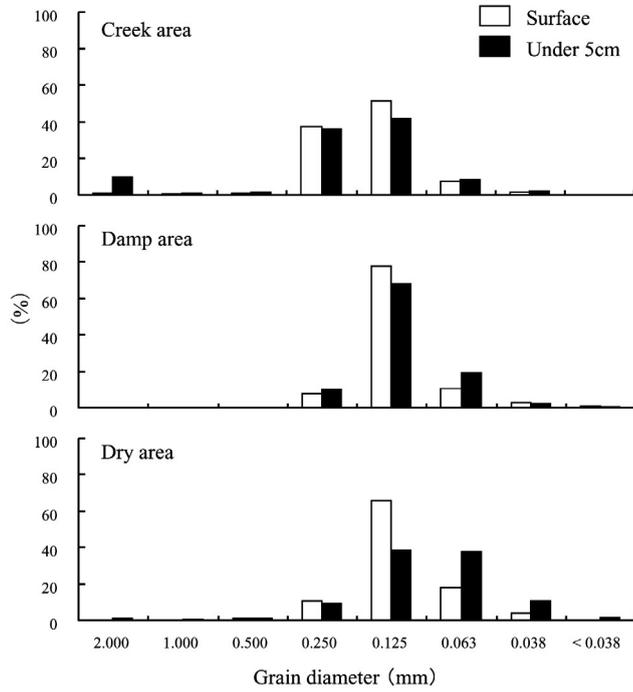


Fig. 3 Temperature changes in (a) supralittoral zone, (b) intertidal zone, (c) water in subtidal zone and (d) mud in subtidal zone in the Urauchi River mangrove estuary, from 18 December 2004 to 20 December 2005.

(a) Grain size distribution



(b) Ignition loss

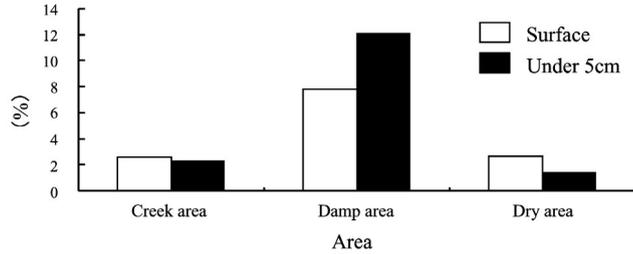


Fig. 4 Grain size distribution (a) and ignition loss (b) of sediments for each area in the Urauchi River mangrove estuary.

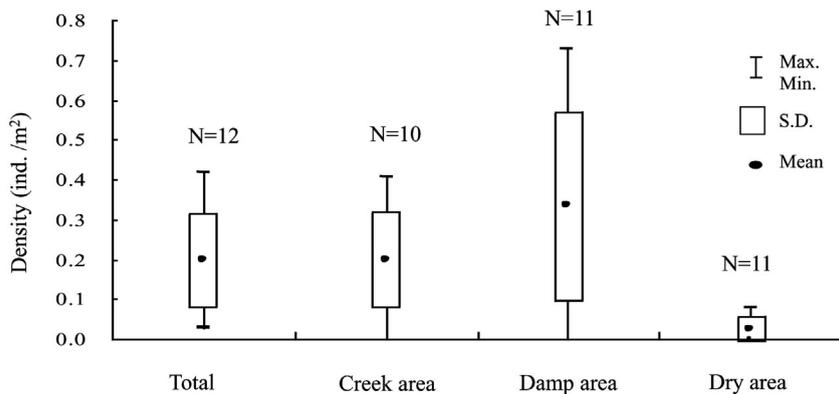


Fig. 5 Densities (number of individuals/m²) of *Geloina coxans* in each area in the Urauchi River mangrove estuary.

果、粒度組成では、各底質環境において表層、5 cm 下層ともに細粒砂(粒径0.125 mm)が最も多かった(38.6~78.0%) (Fig. 4a). 底質環境別にみると、クリークでは細粒砂以上の粒径の割合が比較的多く、含水域と乾燥域よりも粒径が大きいという傾向を示した. 含水域では細粒砂が表層78.0%, 5 cm 下層67.9%で、ともに6割以上を占めていた. 乾燥域では細粒砂以下の粒径の割合が多く、特に5 cm 下層では極細粒砂(0.063 mm)が37.9%, 粗粒シルト(0.038 mm)が10.5%であり、他の底質環境に比べて粒径が小さかった. また、強熱減量に関して、含水域では表層で7.82%, 5 cm 下層で12.08%であり、クリーク(表層2.59%, 5 cm 下層2.30%)と乾燥域(表層2.62%, 5 cm 下層1.40%)の値に比べて最も高かった(Fig. 4b).

個体数密度

全12調査区の総面積1200 m²における各底質環境の面積は、クリークが347 m², 含水域が392 m², 乾燥域が461 m²であった. 2004年7月から9月にかけて行った調査の結果、これらの調査区内では合計238個体のシレナシジミの生息が確認された. 10×10 mの方形区(全12調査区)でみた平均個体数密度は0.20/m²(最高0.42/m², 最低0.03/m²)であった(Fig. 5).

次に、底質環境別の平均個体数密度をみてみると、含水域が0.33/m²と最も高く、出現個体数の約66%が含まれた. 次いで、クリークが0.20/m²(約30%), 乾燥域が最も低く0.03/m²(約4%)であった(Fig. 5).

生息状態

本調査で出現したシレナシジミ238個体の生息状態に関しては、タイプⅢが148個体(約62%)と最も多く、次いで、タイプⅡが51個体(約21%), タイプⅣが37個体(約

16%), タイプⅠはわずか2個体(約1%)であった(Fig. 6b). したがって、全個体(n=238)の約84%が地表に殻の一部を露出させた状態で底土中に潜っていた. また、最も個体数が多かったタイプⅢの割合を底質環境別でみると、クリークに出現した個体(n=72)の約82%, 含水域に出現した個体(n=156)の約53%, 乾燥域に出現した個体(n=10)の約60%を占め、いずれの底質においても最も多かった(Fig. 6b).

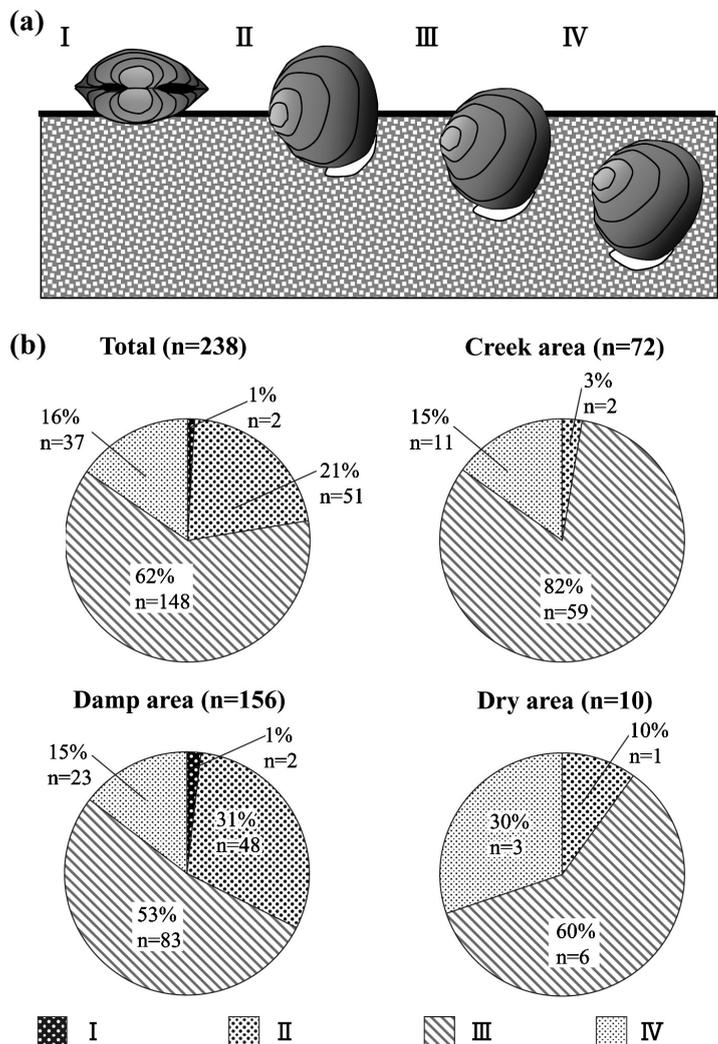


Fig. 6 Living positions (on / under substratum) of *Geloina coxans* (a) and ratio of each living position in each area of the Urauchi River mangrove estuary (b). I, Fully exposed; II, less than 50% of shell length burrowed; III, More than 50% of shell length burrowed; IV, fully burrowed.

殻長組成

出現したシレナシジミ 238 個体中、計測可能な 237 個体の殻長は 24～133 mm であった (Fig. 7)。これらのモードは 80～90 mm 級であり、これらのクラスの個体数は計測個体の約 62% を占めた。なお、このモードの個体の平均殻高は 81.4 mm、平均殻幅は 52.9 mm であり、本種の殻の形態は丸みを帯びて厚みがあるという特徴があった。

乾燥耐性

被験個体 (n=10) の平均殻長は 89 mm、平均総重量は 259.5 g、軟体部湿重量は 19.0 g、殻の重量は 150.5 g、殻内の水量は 90.0 g であった。殻内には総重量の約 35% の水量を蓄えていた。実験開始時 (離水直後) の殻内の水量を 100% とした保水率は、実験開始

から 2 時間後に 96.9%、4 時間後に 95.0%、6 時間後に 93.2%、8 時間後に 92.6% であり、ほとんど変化を示さなかった (Fig. 8)。

論 議

西表島浦内川のマングローブ域に生息するシレナシジミの平均個体数密度は $0.20/\text{m}^2$ であり、これらの殻長モードは 80～90 mm 級であった。底質環境別の個体数密度をみると、低潮時に水の停滞する含水量で $0.33/\text{m}^2$ (全個体数の 66%) と最も高く、乾燥域で $0.03/\text{m}^2$ (4%) と最も低かった。

本種が含水量に多く生息していた理由として、以下の説明が考えられた。まず、含水量の物理環境についてみると、含水量では底土の有機物量が他の底質環境に比べて最も多く、粒度がクリークよりも小さい傾向にあった。これは、本調査地のマングローブ域では、

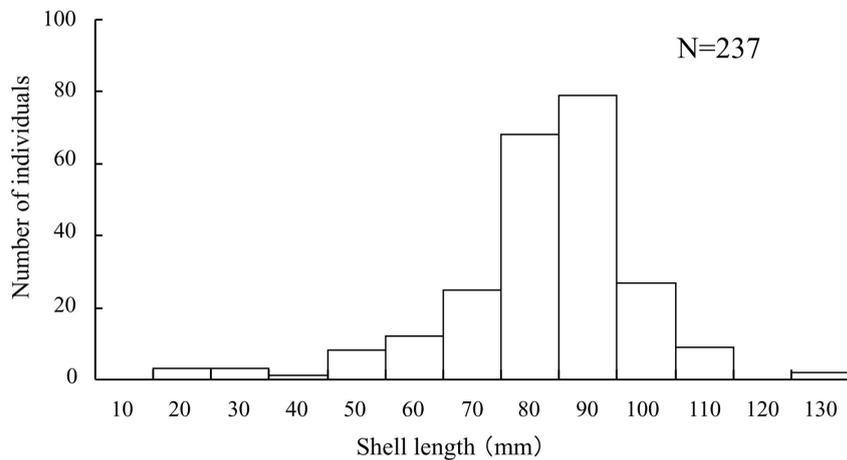


Fig. 7 Shell length distribution of *Geloina coxans* in the Urauchi River mangrove estuary.

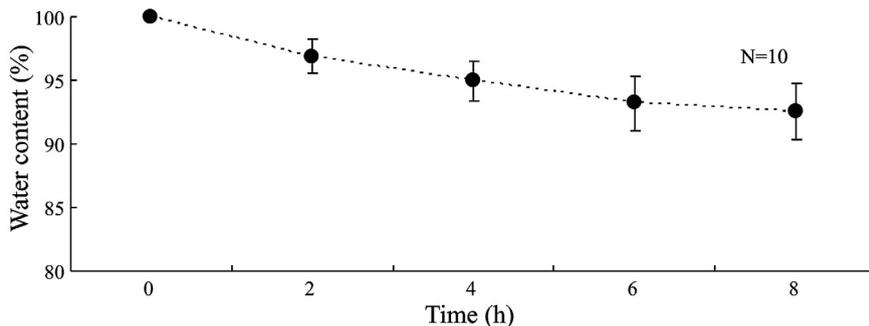


Fig. 8 Changes of mean water content percentage (%) in *Geloina coxans* with time. Bars indicate standard deviation.

クリークに沿って流れる潮汐流が卓越しているため、比較的水流の速いクリークでは有機物を含めた細かな粒子は流されやすく、それらは水流がより穏やかな含水域に堆積、沈降したためであると推察された。これらのことから、含水域は乾燥域よりも冠水時間が長く、さらに、他の底質環境よりも懸濁態、あるいは堆積有機物が豊富な環境であると言える。

一般に、潮間帯に生息する底生生物の分布を決定する物理環境条件として、干出によってもたらされる乾燥が最も大きな影響を及ぼすと言われている (Raffaelli and Hawkins, 1996)。しかし、本種の場合、乾燥耐性を室内実験で調べてみると、非常に高い保水能力をもつことが明らかになった。本種は大型で丸みのある厚い形態の殻を発達させるため、多くの水分を殻のなかに保有することができ、さらに、体の堆積に対する貝殻周囲の長さの比が小さく、貝殻の縁からの水分の損失を防ぐことができるのであろう。一方、二枚貝類は水中の懸濁態有機物を濾過する摂餌様式をもち、その摂餌時間は冠水時に限られるため、潮間帯の範囲内でもより潮下帯付近に多く生息しているとも言われている (Raffaelli and Hawkins, 1996)。これにより、本種が乾燥域よりも含水域に多く生息していたのは、本種の乾燥耐性よりも摂餌様式が関係していると考えられる。

また、本種が摂餌していたのは主にマングローブ由来の懸濁態有機物であると予想される。マングローブ域では、マングローブの生産性が高く、リーフリターとして莫大な有機物が供給され (Clough, 1992)、このリーフリターが分解されてより細かなデトリタスとなり、懸濁態、あるいは底質に堆積した状態で様々な生物に利用される (Camilleri, 1989; Camilleri, 1992)。例えば、タイのマングローブ域では、マングローブ林内に生息する二枚貝類はマングローブ由来の懸濁態有機物を利用してたと報告されており (Kon *et al.* 2007)、実際に、Bachok *et al.* (2003) は沖縄本島のマングローブ域に生息するシレナジミがマングローブ由来の懸濁態有機物を主に利用していたことを示した。これらの結果を踏まえると、本種は含水域では乾燥域よりも長い間摂餌することが可能になり、さらに、マングローブ由来の懸濁態有機物が豊富に供給されるため、それらが少ないクリークよりも効率よく摂餌することができるのであろう。したがって、シレナジミが含水域により多く生息していたのは、このような

好適な餌環境条件が重要な要因のひとつであると考えられた。

本調査地において、シレナジミがどのような状態で生息していたのかを調べた結果、全個体の約84%が地表に殻の一部を露出させて底土中に潜って生息していた。一般に、二枚貝類の潜る行動や潜行深度は、物理環境条件と捕食者に対する防衛戦略に関係していると言われている (Kondo, 1987; Tallqvist, 2001)。

まず、物理環境との関係について、標高の異なる地点での温度変化を調べた結果、底土中の泥温は気温や水温に比べて平均温度が高く、最低でも15℃を下回ることはなかった。これにより、底土中は温度変化が小さく安定しているため、本種が生息するのにより適した環境であると考えられた。また、表層付近に浅く潜る個体が多かった理由のひとつは、冠水時に供給される水中の溶存酸素を利用するためである可能性がある。マングローブ林内のような粒径の細かい砂泥が堆積する場所では、底土の下層は嫌気的環境となり、さらに、本種の水管は極めて短く、殻から数ミリ程度しか突出させることができない (福岡ほか、未発表データ)。これらのことから、本種は好気的環境を求めて底土の表層付近に分布し、殻の一部を底土上に露出させていると推察された。

次に、潜行深度と捕食者に対する防衛戦略との関係について、まず、二枚貝類の殻の形態の特徴として、水底の深いところ (深さ15 cm以上) に主に生息する種は薄くて三角形に近い形態の殻をもち、それとは逆に、深さ10 cm未満の浅いところに生息する種は丸くて厚みのある形態の殻をもつことが多い (Kondo, 1987)。これは捕食者対策の違いによるもので、深く潜る種は捕食者との遭遇率をより低くする対策を取り、一方、浅く潜る種は捕食者との遭遇率は高まるものの、丸く厚みのある殻を発達させて、捕食者から襲われた際に生じる外部からの圧力に対して、高い耐久性をもつことで捕食を避けるという形態面からの対策を取っている (Seitz *et al.*, 2001)。したがって、本種は丸くて厚い殻を発達させる後者の捕食者対策を取り、底土の表層付近に体を定位させていると考えられた。

二枚貝類の主な捕食者としては、魚類や大型十脚甲殻類などがあげられる。しかし、浦内川に出現する魚類の消化官内容物を詳細に調べた最近の研究では、魚類はシレナジミを含めた二枚貝類をほとんど捕食していないことが明らかになっている (Nanjo *et al.*,

2008). したがって、本種の子な捕食者は大型十脚甲殻類であると考えられ、マングローブ域においてそれに該当するのは、ワタリガニ科のノコギリガザミ類 *Scylla* spp. (甲長約 130 mm, 甲幅約 200 mm) であろう。ノコギリガザミ類は強力な鋏脚でシレナシジミの殻を割って捕食すると考えられ、実際に、本種の多くの個体にはこの大きな鋏で襲われたと予想される痕跡が残されていた (Fig. 1 参照)。このような捕食者となりえる大型甲殻類が生息する環境では、浅く潜る二枚貝類は捕食を避けるために厚みのある殻を発達させることが知られている (Boulding, 1984)。

これらを考え合わせると、底土の表層付近に潜って生息するシレナシジミが最も多かったのは、底土中の安定した温度環境、および底土表層の好気的環境が本種の生息に適していたこと、さらに、浅く潜った状態でノコギリガザミ類などの捕食者と遭遇した場合でも、厚く頑強な殻を発達させているので捕食されにくいためであると考えられた。

本研究により、シレナシジミはマングローブ域のなかで特に低潮時に水が停滞する含水域に多く分布し、ほとんどの個体が底土の表層付近に潜って生息していることが明らかになった。これは、含水域の餌環境や底土中の温度条件などが本種の生息により適していたこと、および、大型で厚みのある殻をもつことで捕食者に対して形態面から防衛しているためであることが示唆された。今後は各底質環境間でシレナシジミの成長率や捕食による死亡率などを比較することで、本種の分布パターンがどのような要因で成り立っているのかを実際に検討する必要があるであろう。

謝 辞

本研究の遂行にあたり、調査当時、東海大学大学院海洋学研究科の学生であった著者の福岡と海洋学部の学生であった佐藤の指導にあたられ、2009年2月に急逝された恩師、故・上野信平教授に心より感謝いたします。また、野外調査に多くのご協力をいただいた沖縄地域研究センターの崎原健氏、原稿の校閲と有益な助言をいただいた小菅丈治氏、および、英文校閲をいただいた Graham S. Hardy 氏に深く感謝いたします。また、当時、卒業研究として調査にあられた海洋学部の伊藤成正、岸本太郎、長谷川克昌、黄中信、山田美幸の各氏に厚くお礼申し上げます。

参 考 文 献

- Bachok, Z., P. L. Mfilinge and M. Tsuchiya (2003): The diet of the mud clam *Geloina coaxans* (Mollusca, Bivalvia) as indicated by fatty acid markers in a subtropical mangrove forest of Okinawa, Japan. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **292**, 187-197.
- Boulding, E. G. (1984): Crab-resistant features of shells of burrowing bivalves: decreasing vulnerability by increasing handling time. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **76**, 201-223.
- Camilleri, J. C. (1989): Leaf choice by crustaceans in a mangrove forest in Queensland. *Mar. Biol.*, **102**, 453-459.
- Camilleri, J. C. (1992): Leaf-litter processing by invertebrates in a mangrove forest in Queensland. *Mar. Biol.*, **114**, 139-145.
- Clough, B. F. (1992): Primary productivity and growth of mangrove forests. 225-249. In: Robertson, A. I. and D. M. Alongi eds., *Tropical Mangrove Ecosystems*. American Geophysical Union, Washington, DC.
- Emmerson, W. D. and L. E. Mcgwynne (1992): Feeding and assimilation of mangrove leaves by the crab *Sesarma meinerti* de Man in relation to leaf-litter production in Mgazana, a warm temperate southern African mangrove swamp. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **157**, 41-53.
- Kathiresan K and B. L. Bingham (2001): Biology of mangroves and mangrove ecosystems. *Adv. Mar. Biol.*, **40**, 81-251.
- Kon, K., H. Kurokura and K. Hayashizaki (2007): Role of microhabitats in food webs of benthic communities in a mangrove forest. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **340**, 55-62.
- Kondo, Y. (1987): Burrowing depth of infaunal bivalves - observation of living species and its relation to shell morphology. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan N. S.*, **148**, 306-323.
- Lee, S. Y. (1998): Ecological role of grapsid crabs in mangrove ecosystems: a review. *Mar. Freshwater Res.*, **49**, 335-343.

- Manson, F. J., N. R. Loneragan, G. A. Skilleter and S. R. Phinn (2005): An evaluation of the evidence for linkages between mangroves and fisheries: a synthesis of the literature and identification of research directions. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **43**, 483-513.
- Micheli, F. (1993): Feeding ecology of mangrove crabs in north eastern Australia: mangrove litter consumption by *Sesarma messa* and *Sesarma smithii*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **171**, 165-186.
- Micheli, F., F. Gherardi and M. Vannini (1991): Feeding and burrowing ecology of two east African mangrove crabs. *Mar. Biol.*, **111**, 247-254.
- Morton, B. (1985): The reproductive strategy of the mangrove bivalve *Polymesoda (Geloina) erosa* (Bivalvia: Corbiculoidea) in Hong kong. *Malacol. Rev.*, **18**, 83-89.
- Nagelkerken, I., S. J. M. Blaber, S. Bouillon, P. Green, M. Haywood, L. G. Kirton, J.-O. Meynecke, J. Pawlik, H. M. Penrose, A. Sasekumar and P. J. Somerfield (2008): The habitat function of mangroves for terrestrial and marine fauna: a review. *Aquat. Bot.*, **89**, 155-185.
- Nanjo, K., H. Kohno and M. Sano (2008): Food habits of fishes in the mangrove estuary of Urauchi River, Iriomote Island, southern Japan. *Fish. Sci.*, **74**, 1024-1033.
- Raffaelli, D. G. and S. J. Hawkins (1996): *Intertidal Ecology*. Chapman & Hall, London, 356pp. [朝倉 彰 (訳) (1999). 潮間帯の生態学(上・下). 文一総合出版, 東京, 311pp.・204pp.]
- Seitz, R. D., R. N. Lipcius, A. H. Hines and D. B. Eggleston (2001): Density-dependent predation, habitat variation, and the persistence of marine bivalve prey. *Ecology*, **82**, 2435-2451.
- 田川日出夫(1982): マングロープとマンガルの生態 I . *海洋と生物*, **19**, 82-91.
- Tallqvist, M. (2001): Burrowing behaviour of the Baltic clam *Macoma balthica*: effects of sediment type, hypoxia and predator presence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **212**, 183-191.
- 玉城英信・仲本光男 (1994): シレナシジミの成長と移動分散. 平成6年度沖縄県水産試験場事業報告書, 198-200.