有明海のアサリの幼生加入過程と漁場形成

Larval Recruitment of the Clam *Ruditapes philippinarum* in Ariake Sound, Southern Japan

石井 亮・関口秀夫*

三重大学生物資源学部

514-8507 津市上浜町 1515

Ryo ISHII and Hideo SEKIGUCHI*

Faculty of Bioresources, Mie University, Tsu, Mie 514-8507, Japan

Abstract: In 1987, the annual catch yields of the clam *Ruditapes philippinarum* in Japan reached their peak, ca. 140–160 thousand tons. The yields have drastically decreased since then, down to 25% of the peak after that period. This decrease was mainly due to decrease of the yields from Ariake Sound in Kumamoto Prefecture, southern Japan, which reached a peak (ca. 65 thousand tons) in 1977 and then drastically decreased, down to ca. 1% of the peak recently. In order to reveal the factors causing the catch depletion from 1977 onward in Kumamoto and from 1987 onward in Japan, we have studied patterns of larval recruitment of this species on tidal flats in Kumamoto. Frequent sampling was done for the different life stages of the clam (planktonic larvae, new settlers, juveniles, and adults), and cohort analyses were made using size frequency distributions. Our results indicate that larval supply may play critical role in structuring the age distribution and in either maintaining or inducing fluctuations in the benthic populations of the clam in Ariake Sound. This differs greatly from our another study on tidal flats in Ise Bay along the Pacific coast of central Japan. Our studies in Ariake Sound strongly suggest that the drastic decrease in yields in the Sound may have been caused by a shortage of larval supply in addition to a decrease in size of the spawning stock and an increase in larval mortality resulting from environmental deterioration.

Key Words: *Ruditapes philippinarum*, larval recruitment, population dynamics, Ariake Sound

1. 本邦のアサリ漁獲量の激減

1-1. 本邦のアサリ総漁獲量の激減

Fig. 1 は本邦のアサリの年間総漁獲量と主要な数県の年間漁獲量の変遷を示している。この図からも明らかなように、1975 年から 1987 年にかけて、14 万–16 万トンあった総漁獲量が 1987 年を境に激減し、2000 年にはほぼその 25% の 4 万トン前後にまで落ち込んでいる。アサリ漁獲量の多い県は、1980 年代半ばまでは、熊本県、千葉県、福岡県と大分県の 4 県であったが、これ以降では、愛知県、千葉県、三重県と熊本県の 4 県に変わっている。

熊本県や千葉県のアサリの漁獲量の激減が、1970 年代後半にすでに始まっていたにもかかわらず、1980 年代初めの福岡県の漁獲量の突発的な急増とそれに続く激減、1980 年代半ばの大分県の漁獲量の急増があったために、1987 年ま

では本邦のアサリの総漁獲量は 14 万–16 万トンの横ばい状態となっていた (Fig. 1)。しかし、1987 年を境に、これらの主要な県の漁獲量がいずれも減少し、アサリの総漁獲量は激減を始めた。これらの主要な県の中でも、熊本県の漁獲量の減少はとくに顕著であり、1977 年に 6 万 5 千トン近くあった漁獲量が、それは本邦の総漁獲量の約半分を占めたが、2000 年前後にはほぼその 1% の漁獲量にまで落ち込んでいる (Fig. 1)。

本邦の沿岸・内湾水域のいたるところにおいて、そしてそこはアサリの主要な生息域であるが、富栄養化の進行、開発に伴う干拓面積の増大や干潟面積の減少といった人為的な環境破壊が進んでいる。「近年における本邦のアサリの総漁獲量の激減は、このような環境破壊に伴うアサリの生息域の縮小と関係がある」との指摘もある。確かに、環境破壊に伴うアサリの生息域の縮小は主要な沿岸・内湾水域の漁獲量の減少に直接結びついており、それは特に東京湾において顕著である。しかし、Fig. 1 を見る限り、事はそう簡単ではなさそうである。少なくとも Fig. 1 に基づけば、1987 年以降の本邦のアサリの総漁獲量の激減は、熊本

Fig. 1. *Ruditapes philippinarum*: Variations in annual catch yields in Japan. No data available for interrupted parts of lines.

県の漁獲量の減少傾向を反映している。また、アサリ漁獲量の多い各県の漁獲量の年変動の傾向には、一定の類似した傾向を認めがたい。このことは次のことを示唆している。すなわち、上記に言及したように、本邦のアサリの総漁獲量は近年激減しているが、この激減には、本邦の主要な県に共通した要因、本邦のアサリの分布域全体にわたるような空間スケールをもつ環境強制的な要因が関与しているのではなく、もっと小さな空間スケールの、各水域に固有の要因が関与しているであろう。

1-2. 有明海のアサリ漁獲量の激減

1) 有明海の環境

有明海の地形、底質、海況、生物相さらには漁業生産については、日本全国沿岸海洋誌（日本海洋学会沿岸部会 1985）に詳しくまとめられている。主にこの文献に準拠すれば、有明海の特性は以下のようにまとめることができる。

有明海は4県（長崎、佐賀、福岡、熊本）に囲まれ、幅約5kmの早崎瀬戸によって東シナ海と、また幅約200mの本渡瀬戸によって八代海とつながっている（Fig. 2）。その面積は約1700km²、平均水深は約20m、最深部は湯島海釜の165mである。流入河川は主に湾奥の福岡県側と湾東の熊本県側に集中しており、そこでは水深が浅く、広大な干潟が発達している。一方、長崎県側や湾口部においては、海底の傾斜が急であり、水深も深い。有明海の底質は、広大な干潟が発達している湾奥や湾東側では泥質もしくは砂泥質、長崎県側では砂質もしくは砂泥質、湾口部では砂礫質である。有明海では流入河川が湾奥と湾東側に集中しているために、そこでは河川水の影響が強く、湾口部に比べ

Fig. 2. Study areas (Nameishi, Kawaguchi) in Ariake Sound, southern Japan. Areas with horizontal lines: tidal flats. (After Ishii *et al.*, 2001)

Fig. 3. *Ruditapes philippinarum*: Variations in annual catch yields in Kumamoto, Fukuoka, and other Prefectures bounding Ariake Sound, southern Japan.

て常に塩分は低い。また、有明海はその地形効果のために、本邦の他の海域に比べて、潮位差が著しく大きく、大潮時の最大潮位差は湾口部で約 4 m、中央部で 5–6 m、湾奥部で 6–7 m である。このような大きな潮位差のために、有明海と外海の間での海水の移出入が激しく、潮流は上げ潮時には湾口部から湾奥に向かい、下げ潮時にはこの逆となる。

2) 各県の漁獲量とアサリ漁場

有明海の中で、水深が浅く、また広大な干潟が発達している海域が湾奥の福岡県や湾東側の熊本県にあるために (Fig. 2)、有明海のアサリの漁獲量は主としてこの 2 県に集中している。福岡県のアサリ漁獲量の突発的な急増が見られた 1983 年を別にすれば、1987 年までは熊本県の漁獲量が福岡県のそれよりも圧倒的に多いが、これ以降、これら 2 県の漁獲量は激減しており、しかもそれは熊本県の漁獲量に顕著であり、現在では熊本県の漁獲量は福岡県とほぼ同水準かそれよりも低い (Fig. 3)。福岡県と熊本県のアサリ漁獲量の推移を見る限り、1987 年とそれ以前では 2 県の漁獲量の推移には類似した傾向を認めたいが、1987 年以降においてはこれら 2 県の漁獲量の推移には類似した傾向が認められる。これは、1987 年以降の漁獲量の激減に、2 県に共通の、有明海全体の空間スケールの環境強制的な要因が関与していることを示唆している。熊本県の各漁場でのアサリ漁獲量の推移を検討した中原 (1998) は、共通した要因として、各漁場での稚貝密度の著しい低下をあげ、その原因を解明するために幼生加入過程を研究する必要性を強調している。

2. 有明海のアサリの幼生加入過程と漁場形成

2-1. これまでのアサリの研究史—何がわかっていないのか—

本邦におけるアサリについては、ほぼ 90 年間にわたる研究の蓄積があり、数え切れないほど多くの研究がある。その研究成果は、水産庁の沿岸漁場整備事業の一環として出版された「増殖場造成計画指針 ヒラメ・アサリ編」(全国沿岸漁業振興開発協会 1996) にまとめられている。諸外国も含めて、アサリに関するこれまでの研究成果を概観するとき、もっとも強く残る印象は、アサリが他の多くの海産底生無脊椎動物と同様に浮遊期と底生期にまたがった生活史をもつにもかかわらず、底生期のアサリに研究が集中していることである。1980 年代の後半に、三重大学の関口とそのグループがアサリの幼生加入過程の研究を開始するまで、本邦においては類似の研究は皆無であったと言っても過言ではない。つまり、「浮遊幼生の着底以前と着底以降の諸過程のいずれが、あるいは加入以前と加入以降の諸過程のいずれが、漁獲対象となるアサリ資源の形成、規模、維持あるいは変動を決定しているか」という肝心の問題に正面から取り組んだ研究は、これまでほとんどない。もちろん、その理由は、すでに Sekiguchi (1998) や宮脇・関口 (2000) に詳しく言及されているように、調査・研究手法上の多くの困難がつきまとうために、浮遊幼生に関する着底および着底以前の諸過程を扱った研究が少ないためである。

2-2. 幼生加入過程とは何か—なぜ幼生加入過程を研究するのか—

アサリも含めて、多くの海産底生無脊椎動物は、浮遊期と底生期にまたがった生活史をもつ。これまで、底生個体群・群集の構造と機能の主たる維持機構として、底生期における種内・種間関係が主に研究されてきたが、一方において、個体群・群集の形成機構、さらにはその構造と機能を決定している要因としての浮遊幼生の親・底生個体群への加入過程が注目を集めてきた (Underwood & Denley 1984; Connell 1985)。ここでいう幼生加入過程とは、浮遊幼生の分散や滞留、親・底生個体群の生息域への回帰、着底および底生個体群への加入までの一連の過程を含んでおり、この分野の研究は「幼生補給 (供給) の生態学 Supply-side ecology」と呼ばれている (宮脇・関口 2000)。海洋生態学の最近の進展は、底生個体群・群集の構造と機能、あるいはその動態を解く鍵が、浮遊幼生の親・底生個体群への加入過程にあることを示唆している (Roughgarden *et al.* 1988; Underwood & Fairweather 1989)。この側面の生態学は、底生個体群・群集にとってのみ重要なのではなく、ほとんどあらゆる海洋の個体群・群集の研究において、その骨格と動態を決める要因として追求されている (Mapstone & Fowler 1988; Sale 1990)。

浮遊幼生の分散と親・底生個体群の生息域への回帰、浮遊幼生の摂餌、あるいは浮遊幼生の生残過程等の一連の生態は、Sekiguchi (1998) や宮脇・関口 (2000) に問題点が整理されているように、従来の生物海洋学の分野で十分に研究可能であろう。しかし、浮遊幼生の着底過程、さらには親・底生個体群への加入までの過程、もっと言えば、浮遊幼生の生残過程までもが、底生個体群・群集の動態との絡みで種々の異なった結果を招来するであろうから、常に底生個体群・群集の研究と連結させながら、これらの浮遊幼生の諸問題を追求しなければならないという困難さがある。海産底生無脊椎動物の幼生加入過程を扱ったこれまでの乏しい研究例からさえも、個体群・群集の動態の把握における幼生加入過程の重要性は十分にうかがえる (Roughgarden *et al.* 1988; Underwood & Fairweather 1989; Sekiguchi *et al.* 1995; 宮脇・関口 2000; Ishii *et al.* 2001a)。

幸いなことに、ごく最近、海産動物の個体群・群集の動態における幼生加入過程の意義を扱った3編の優れた総説が発表された。ひとつは、軟泥底の底生無脊椎動物の加入過程を扱った論文であり (Olafsson *et al.* 1994)、これに干潟の二枚貝の幼生加入過程を扱った総説論文 (宮脇・関口 2000) を加えてもよいであろう。次は岩礁性・サンゴ礁性の魚類の個体群動態における幼生加入の意義を扱った論文 (Booth & Brosnan 1995) であり、他は開放型の海産動物の個体群・群集の動態と幼生加入の関係を扱った論文 (Caley *et al.* 1996) である。これらの総説論文はこの分野の必読文献であると言えるが、その内容は互いに重複せずに多岐にわたっており、ここに要約することは容易ではないので、

ぜひこれらの文献を参照してほしい。これらの総説論文を踏まえるまでもなく、ここで肝要なことは次のことである。これらの総説論文はいずれも、「幼生加入過程の研究を進める際に重要なことは、幼生加入過程に関する知見を集めることはもちろん大切なことであるが、より重要なことは、個体群・群集の動態に関与している他の要因 (例えば、着底・加入以降における種内・種間関係あるいは密度依存・非密度依存的な死亡など) と比較して、幼生加入過程、特に幼生の供給数の制約がどの程度に個体群・群集の動態に寄与しているかを把握することである」と強調している。単に浮遊幼生の供給数の変動と底生個体群の動態に相関があるという結果から、底生個体群の動態に幼生加入過程が主要な役割を担っていると結論することは、他の幼生加入過程、さらには着底・加入以降の諸要因の寄与を無視しているために、往々にして誤った結論になりやすいので注意を要する。

2-3. アサリの資源動態における幼生加入過程の意義

アサリは体外受精であり、浮遊卵—担輪子幼生 (trochophore)—被面子幼生 (veliger)—変態期幼生 (pediveliger) を経て、底生期の着底稚貝 (new settler) となる。被面子幼生は前期のD型幼生 (D-shaped larvae) と後期の殻頂期幼生 (umbo larvae) に区分される。アサリの浮遊幼生は、飼育実験の結果によれば、水温 20°C では受精後 14–28 日で着底を始める (鳥羽 1992)。本邦の太平洋側では、アサリの産卵盛期は水域によって異なっており、東京湾以北では夏に、これ以南では春と秋に産卵盛期があると言われてきた (相良 1981)。しかし、Miyawaki & Sekiguchi (1999, 2000) や Ishii *et al.* (2001b) によれば、東京湾以南では確かにアサリの産卵盛期は春と秋に認められるが、浮遊幼生は周年観察されている。

有明海のアサリの幼生加入過程を扱った唯一の研究である Ishii *et al.* (2001b) に準拠して、この水域のアサリの幼生加入過程と漁場形成について述べるが、その前に、この研究で採用されている研究手法の特色について、用語の定義も含めて、詳しく述べる。この研究では、アサリの各成長段階 (殻頂期幼生、着底稚貝、小型個体、大型個体) の密度変動を周年にわたって調べ、殻頂期幼生については2週間に1回、水中ポンプで中層の海水 200 リットルを採水し、着底稚貝と小型個体については2週間に1回、底泥を円形コア (直径 34 mm、深さ 2 cm) で採取し、大型個体については2週間に1回、底泥を正方形のコドラート (25×25×10 cm) で採取した。各成長段階の定義は Sekiguchi *et al.* (1995) や Miyawaki & Sekiguchi (1999, 2000) の場合と同じであり、「着底稚貝」は殻長 300 μm 未満の稚貝、「小型個体」は殻長 300 μm 以上から 1000 μm 未満の稚貝、「大型個体」は殻長 1000 μm 以上の個体である。また、「加入 Recruitment」は殻長が 1000 μm 以上に達することと定義している。殻長以上の個体を「大型個体」と呼び、またこの殻長に達

Fig. 4. *Ruditapes philippinarum*: Seasonal and annual fluctuations of densities of new settlers and small to large individuals at Kawaguchi in Ariake Sound, southern Japan. No data available for December 1998. (After Ishii et al., 2001)

することを「加入」と呼ぶのは奇妙に感じられるであろうが、この定義を採用したのは、現在までの私達の研究において、この定義が加入過程の把握に有効なためである。もちろん、この定義は暫定的なものであり、今後の研究の進展に応じて、より適切な定義に変わるであろう。

調査がおこなわれたのは、菊池川の泥質の河口干潟（滑石）と緑川の砂泥質の河口干潟（川口）であり、これらは約 20 km 離れている (Fig. 2)。これらの干潟は熊本県有数のアサリ漁場であったが、先に述べたように、熊本県のアサリ漁獲量の激減に伴って、滑石ではアサリ漁業は壊滅状態であり、一方川口では細々と漁業が継続されているにすぎない。いずれの河口干潟も、かつてのアサリ漁業の盛んな頃と比べれば、泥分が多くなったと指摘されている。

Fig. 4 は川口におけるアサリの各成長段階（浮遊幼生を除く）の密度変動を示し、Fig. 5 は着底稚貝および小型個体と大型個体のコホート解析の結果を示している。浮遊幼生の密度のピークは春—初夏と秋—初冬にあり、着底稚貝および小型個体の密度にもこれに対応したピークが認められている。しかし、Fig. 4 によれば、着底稚貝と小型個体のピーク時の密度は秋—冬のほうが圧倒的に高いが、大型個体ではこれと逆に、初夏のほうが圧倒的に高くなっており、初冬に大型個体の密度のピークは認められない。つま

Fig. 5. *Ruditapes philippinarum*: Seasonal and annual fluctuations of planktonic larval density (upper), and size (middle) and density (lower) of cohorts in the populations at Kawaguchi in Ariake Sound, southern Japan. Solid circles: average shell lengths, vertical bars: standard deviation. No data available for December 1998. (After Ishii et al., 2001)

り、大型個体の底生個体群の形成に寄与しているのは、春—初夏の産卵に由来する浮遊幼生である。ここでは図示しないが、滑石での調査も同様のことを示している。これらの結果は、伊勢湾西岸の河口干潟のアサリの幼生加入過程を扱った Miyawaki & Sekiguchi (1999, 2000) の結果とは異なっており、そこではむしろ、秋—初冬の産卵に由来する浮遊幼生が大型個体の底生個体群の形成に寄与している。

また、川口のアサリの各成長段階の密度は滑石のそれに比べて高く、着底稚貝、小型個体および大型個体の密度が川口において常に高いのは、そこに供給されている浮遊幼生の密度が高いことに起因している。つまり、底生個体群の規模は第一義的にはそこに供給されている浮遊幼生の密度によって決定されている。この結果は、伊勢湾西岸の河口干潟でおこなわれ、この結果と比較できる唯一の研究成果である Miyawaki & Sekiguchi (1999, 2000) とは明らかに異なっている。そこでは、アサリの大型個体の密度は、着底稚貝が加入に成功するかどうかによって左右されており、加入に成功したコホートでは、着底稚貝と大型個体の密度の間には統計的に有意な相関関係があるが、浮遊幼生と着底稚貝の密度の間には有意な関係は認められていない。結局、

有明海のアサリ資源においては、供給される浮遊幼生量によって、着底稚貝以降の各成長段階の密度がほぼ決定されている。同じ調査場所、同じ研究手法を用いて研究されたホトギスガイについても、アサリと同様の結果が得られている (Ishii *et al.* 2001a)。

では、川口に供給されているアサリの浮遊幼生の密度が滑石のそれよりも高いのは、なぜであろうか。Ishii *et al.* (2001b)がたどり着いた結論は、次のようなものであった。産卵予備軍である大型・親個体の密度が滑石よりも川口において高いことも、その理由のひとつであろうが、それを考慮してもなお、「川口周辺とその沖において浮遊幼生を滞留させる海洋物理学的な機構が発達し、それが川口に供給される浮遊幼生の密度を高めている」と想定せざるをえない。同じ調査場所、同じ研究手法を用いて研究されたホトギスガイについても、アサリと同様の結論が得られている (Ishii *et al.* 2001a)。この作業仮説の検証のために、私たちは熊本県水産研究センターと共同で、2000年6月に滑石から川口にかけての浅海水域においてアサリの浮遊幼生の分布調査を実施した。その結果はすでに第15回日本ベントス学会大会において口頭発表されているが、この調査結果は上記の作業仮説を支持している。現在、これについて論文を準備中である。また、「どのような海洋物理学的な機構が川口とその沖での浮遊幼生の滞留に寄与しているか」を解明するための調査計画を、現在、準備中である。

3. 今後の展開—アサリ漁獲量の激減の理由を解明できるか—

有明海でのアサリの幼生加入過程の研究 (Ishii *et al.* 2001b)によれば、有明海の漁獲対象となるアサリ資源の規模は、そこに供給される浮遊幼生量によって規定されている。この研究成果が過去に溯って適用できるとするならば、有明海のアサリ漁獲量の増減は浮遊幼生量の増減を反映していることになる。次に問うべきは、「なぜ浮遊幼生量の増減が生じたのか」であり、これには次の2つの説明が可能であろう。ひとつは、産卵資源量の多寡と生み出される浮遊幼生量の間に相関関係があり、産卵資源量が少ないので、浮遊幼生量が少ないという説明である。他は、産卵量が多いが、生み出された浮遊幼生の死亡率が高いために、供給される浮遊幼生量が少ないという説明である。後者の考えは事実に反するので、ここでは棄却されるであろう。前者の考えに立てば、産卵資源量が少ないのは供給される浮遊幼生量が少ないからであることを考慮すると、「鶏が先か、卵が先か」という循環論に陥る。しかし、海産底生無脊椎動物は一般に莫大な量の浮遊幼生を生み出し、その生残率のごく微妙な変動でさえも、後の成長段階の量に影響を及ぼすことができるとすれば (Underwood & Fairweather 1989)、アサリ漁獲量の激減の原因は、第一義的には浮遊幼生量の低下をもたらす生残率の低下、これに加えて、乱

獲等による産卵資源量の減少、これらを惹起する環境の悪化にあると推察できる。今後のアサリ研究の展開としては、幼生加入過程に焦点を当て、なおかつ全生活史を視野に入れて、浮遊幼生の着底以前と着底以降の諸過程が、あるいは加入以前と加入以降の諸過程が、アサリ底生個体群（資源）の動態に占める相対的な意義を明らかにする必要がある。

さて、これまでは、「農林水産統計に集計されているアサリ漁獲量の変遷は、実際のアサリ漁獲量を、次にこの漁獲量は資源量の変遷を反映している」との前提のもとで、検討を進めてきた。本邦の水産資源の中で年間総漁獲量が数百トン未満のものについては、その漁獲量あるいは資源量の変動をこれらの資料を使って議論することは適当ではないであろう。しかし、統計の整備が進んでいる本邦の場合、年間総漁獲量が数千トンを超えるアサリ漁獲量の大まかな変遷の把握には、問題は少ないと考えられる。

次に問題となるのは、漁獲量と資源量の関係である。すでに言及したように、熊本県のアサリ漁獲量は1950年代から1977年のピーク時までほぼ増加を続け、これ以降、急速に減少し、現在はピーク時のほぼ1%に相当する漁獲量である (中原 1998; Figs. 1, 3)。1977年以降の漁獲量の激減に注目が集まっているが、これ以前の漁獲量の急激な増加傾向と併せ考えると、アサリ漁獲量が1977年以降に激減したのはなぜかという問題は、1950年代から1977年にかけてアサリ漁獲量が急増したのはなぜかという問題と切り離せない。このように言えるのは、漁獲量の変遷が資源量の変遷を反映している場合であるが、本邦の沿岸水域のように漁業活動が盛んなところでは、一般に漁獲量の変遷は資源量の変遷を反映していると考えられている。しかし、正確に言えば、「1977年のピーク時までのアサリ漁獲量の増加が、単に漁獲努力量の増加に起因するのか、それともアサリ資源量そのものの増加を反映しているのか」を解明するには、CPUE（単位努力漁獲量）に基づく漁獲量変動の解析を必要とする。残念ながら今のところ、そのようなデータは公表されていないが、少なくとも、1977年以降のアサリ漁獲量の激減はアサリ資源量の激減を反映していると考えても異論はないであろう。末尾ながら英語部分を校閲していただいた Mark Grygier 博士に深く感謝いたします。

引用文献

- Booth, D. J. and D. M. Brosnan 1995. The role of recruitment dynamics in rocky shore and coral reef fish communities. *Advances in Ecological Research*, 26: 309–385.
- Caley, M. J., M. H. Carr, M. A. Hixon, T. P. Hughes, G. P. Jones and B. A. Menge 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 477–500.
- Connell, J. H. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 83: 11–45.
- Ishii, R., S. Kawakami, H. Sekiguchi, Y. Nakahara and Y. Jinnai 2001a. Larval recruitment of the mytilid *Musculista senhousia* in Ariake

- Sound, southern Japan. *Venus*, 60: 37–55.
- Ishii, R., H. Sekiguchi, Y. Nakahara and Y. Jinnai 2001b. Larval recruitment of the manila clam *Ruditapes philippinarum* in Ariake Sound, southern Japan. *Fisheries Science*, 67: 579–591.
- Mapstone, B. D. and A. J. Fowlers 1988. Recruitment and the structure of assemblages of fish on coral reefs. *Trends in Ecology and Evolution*, 3: 72–77.
- Miyawaki, D. and H. Sekiguchi 1999. Interannual variation of bivalve populations on temperate tidal flats. *Fisheries Science*, 65: 817–829.
- Miyawaki, D. and H. Sekiguchi 2000. Long-term observations of larval recruitment processes of bivalve assemblages on temperate tidal flats. *Benthos Research*, 55: 1–16.
- 宮脇 大・関口秀夫 2000. 河口干潟におけるベントスの個体群動態—幼生の加入過程の視点から. 月刊海洋, 32: 647–653.
- 中原康智 1998. 熊本県のアサリ資源の現状と問題点. 水産海洋研究, 62: 117–120.
- 日本海洋学会沿岸部会 1985. 日本全国沿岸海洋誌, 日本海洋学会沿岸海洋部会 (編), 東海大学出版会, 1106 pp.
- Olafsson, E. B., C. B. Peterson and G. A. Ambrose 1994. Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments?: the relative significance of pre- and post-settlement processes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 32: 65–109.
- Roughgarden, J., S. Gaines and H. Possingham 1988. Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*, 241: 1460–1466.
- 相良順一郎 1981. アサリ・ハマグリ of 生理生態. 海洋と生物, 13: 102–105.
- Sale, P. F. 1990. Recruitment of marine species: Is the bandwagon rolling in the right direction? *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 25–27.
- Sekiguchi, H. 1998. Sampling strategies vital for making clear dispersal and retention mechanisms of planktonic larvae of benthic invertebrates. In the JSPS Joint Seminar on Marine Science “*Marine Conservation and Resource Rehabilitation*”, Chiangrai, Thailand, pp. 140–151.
- Sekiguchi, H., M. Uchida and A. Sakai 1995. Post-settlement processes determining the features of bivalve assemblages in tidal flats. *Benthos Research*, 49: 1–14.
- 鳥羽光晴 1992. アサリ幼生の成長速度と水温の関係. 千葉県水産試験場研究報告, 50: 17–20.
- Underwood, A. J. and E. D. Denley 1984. Paradigms, explanation, and generalizations in models for the structure of intertidal communities on rocky shores. In Strong, D. R., D. Simberloff, L. Abele and A. Thistle (eds.), *Ecological Communities*, Princeton University press, New Jersey, pp. 151–180.
- Underwood, A., J. and P. G. Fairweather 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology and Evolution*, 4: 16–20.
- 全国沿岸漁業振興開発協会 1996. 増殖場造成計画指針ヒラメ・アサリ編, 全国沿岸漁業振興開発協会 (編), 全国沿岸漁業振興開発協会, 東京, 316 pp.