

波浪による海底地形の変動に対するウバガイの行動特性と減耗に関する実験的研究

Studies on the Behavioral characteristics and the Mortality of the Japanese surf clam,

Pseudocardium sachalinensis, in Relation to Wave action

櫻井 泉*・瀬戸雅文**

Izumi Sakurai and Masabumi Seto

Abstract: This study examined the behavioral characteristics of juvenile Japanese surf clams *Pseudocardium sachalinensis* in relation to bottom disturbance under laboratory conditions, and estimated the fluid conditions necessary to wash the clams out of the sand. The juveniles burrowed in sand when their buried depth decreased to <1.5 times the shell length due to erosion, and more upward when the depth increased to >2.5 times the length by deposition of sand. Burrowing and climbing speeds tended to be about 1.8 times faster than the speed of erosion or deposition of sand. The juveniles were washed out of the sand when the erosion speed rose above 3.5 mm/min.

Keyword: Behavior, Bivalve, Disturbance, *Pseudocardium sachalinensis*

1. はじめに

ウバガイ *Pseudocardium sachalinensis* は、北海道～東北地方沿岸の浅海細砂底に生息する漁獲対象の二枚貝であり、北海道では1986～1995年の間に年間3,641～5,756トンが水揚げされている。

本種は、北海道沿岸では春～初夏に産卵¹⁻⁴⁾、約25日間の浮遊幼生期を経て、親個体群の生息域の沖合部に着底後⁵⁾、底生初期に沿岸部へ移動し、親個体群に加入する^{6, 6)}。ところが、この移動の間に著しい密度の低下が起こり、本種が繁殖に加入する満2齢に達するまでに着底直後の99%以上が死亡すると推定されている^{7, 8)}。このような密度低下を伴う移動は、波浪に伴う海底地盤の変動によって、稚貝が砂中から流出し、物理的に輸送されることが原因と推察されている^{6, 9, 10)}。また、海底地盤の変動による砂中への埋没も、潜砂性二枚貝の死亡原因と考えられている¹¹⁾。このため、ウバガイの増産に向けて、稚貝の密度低下を緩和する方策を検討するため、波浪に伴う稚貝の移動・分散および流出・埋没機構に関する研究が実験的に行われてきた。

ウバガイ稚貝の移動・分散に関しては、渡辺¹²⁾によりホルマリン固定した本種稚貝の移動限界流速が実験的に明らかにされている。また、桑原 & 日向野¹³⁾および桑原ら¹⁴⁾は、流出した稚貝の波浪による移動モデルを提唱し、その妥当性を検証している。一方、本種稚貝の流出・埋没機構に関しては、稚貝が砂中から流出する地盤低下の条件や¹⁵⁾、稚貝の埋没に対する耐性¹⁶⁾が調べられている。しかしながら、潜砂性二枚貝は、砂中を能動的に垂直移動できる能力を持つので¹⁷⁻²⁰⁾、波浪による地盤変動に対しては、流出や埋没の危機を回避するため、可能な限りの対応をしていると考えられるが、このような環境変動に対する本種の行動を定量的に捉えた研究は行われていない。

そこで本論文では、実験水槽内に人工的に地盤変動を起こし、この時に観察されるウバガイ稚貝の砂中における行動の特徴を定量評価するとともに、稚貝が砂中から流出する時の波浪条件を試算した。

2. 材料および方法

2.1. 供試個体の採集および飼育

本実験には、1995年3月に北海道苫小牧沖の水深7m域において採集されたウバガイ稚貝（平均殻長±SD；12.5±2.4mm）を使用した。採集した稚貝については、市販の珪砂（中央粒径値0.3mm）を約10cmの厚さに敷いた水槽中で飼育した。飼育には、北海道余市沖で取水した濾過海水を使用し、人工培養した緑藻の一種 *Tetraselmis tetrahele* を餌料として毎日適量（ 1×10^4 細胞/ml）与えた。なお、後述する実験環境に稚貝を馴致するため、8および20℃に保持した水温下で5か月間の飼育を行った。

2.2. 実験手順

本実験には、図1に示す鉛直循環式振動流水槽（観測部：長さ1.5m、幅0.3m、高さ0.35m）を使用した。この水槽は、下部中央に内蔵されているプロペラをモーターで電気的に駆動することによって流れを起こす仕組みになっており、モーターの回転数および方向をコンピュータ上で制御することによって任意の流速振幅および周

* 北海道立中央水産試験場（046 北海道余市郡余市町浜中町238）

**正会員 北海道立中央水産試験場

期を持つ振動流を発生させることが可能である。
この水槽の観測部に市販の珪砂（中央粒径値 0.3 mm）を約 15 cm の厚さに敷き、砂床が平坦になるように整地した後、前述の濾過海水を満たした。

次に、砂中における稚貝の行動を把握するため、プラスチック製の棒（長さ 40mm、径 0.5mm）を稚貝が潜砂した時に直立するように殻中央部にアクリル樹脂系接着剤（コニシ株式会社製）で取り付け、約 1 分間風乾した後、実験水槽の砂床上に静置した。なお、実験には、1 回当たり 10 個体の稚貝を用いた。

すべての稚貝が潜砂した後、砂床上に流速振幅 20cm/s の振動流を起し、その後 60 分間隔で 5 cm/s ずつ 55cm/s まで上昇させた時に生ずる地盤の上下動と稚貝の運動に伴うプラスチック棒の動きをビデオカメラで録画した。なお、ウバガイの潜砂速度は、10～15℃を境に変化することが明らかにされているので²¹⁾、本実験は、水温 8 および 20℃の 2 条件を設定した。また、本実験では、振動流の振幅周期を 4 および 8 秒に設定した。

一方、プラスチック棒の装着が潜砂中の稚貝の行動に与える影響を明らかにするため、ホルマリン固定した殻長 10.5mm のウバガイに長さ 40mm の棒を上述と同様に取り付け、これらを潜砂深度が殻長の 2 倍になるように砂中に埋めた後、周期 4 および 8 秒において 10～80cm/s の流速振幅に対する棒の動きを観測した。その結果、振動流が棒に作用し、埋在中の稚貝が動き出す流速は、両周期とも 60cm/s 以上であったので、流速 55cm/s 以下では潜砂中の稚貝の行動に棒の装着は影響しないものと考えた。

2.3. 解析方法

録画したビデオ画像をもとに、水槽底面から砂面までの距離 S (mm)、水槽底面からプラスチック棒の先端部までの距離 B (mm) および砂床上に露出した棒の長さ L (mm) を 3 分間隔で計測し、地盤の変動量 S に対する稚貝の潜砂位置 P の時系列変化を求めた（図 2）。 P については、以下に示す関係式（1）により算出した。

$$P = S - (40 - L)(B - S) / L \quad (1)$$

得られた時系列変化において、 $i \sim (i+n)$ 回目の計測中に連続した P の変化が認められた場合を砂中における稚貝の自発的な一連の運動とみなし、 P が低下および上昇した場合をそれぞれ稚貝の潜行および追上行動と定義した。

次に、稚貝が各行動を開始した時の潜砂深度 D_s および終了した時の潜砂深度 D_e を以下の式（2）により算出した。

$$D_{s,e} = (S - P + SL) / SL \quad (2)$$

ただし、ウバガイの潜砂深度は、殻長に比例して増加するので²²⁾、本研究では潜砂深度を稚貝の殻長 SL (mm) で標準化した数値を解析に使用した。

一方、稚貝の潜行速度 V_b および追上速度 V_c (mm/min) については、次式により算出した。

$$V_b = (P_i - P_{i+n}) / 3n \quad (3)$$

$$V_c = (P_{i+n} - P_i) / 3n \quad (4)$$

また、地盤の低下速度 U_e および上昇速度 U_a (mm/min) については、次式により算出した。

$$U_e = (S_i - S_{i+n}) / 3n \quad (5)$$

$$U_a = (S_{i+n} - S_i) / 3n \quad (6)$$

3. 結果

ウバガイ稚貝が潜砂している場所の地盤の高さは、振動流の作用に伴う砂漣の形成および移動により、上昇および低下を繰り返しながら変化した。この時に観測された地盤の上下動に対する本種稚貝の潜砂位置の時系列変化を各実験条件ごとに 1 例ずつ示したのが図 3 である。各条件とも稚貝は、地盤の低下に対しては砂中を潜行し、

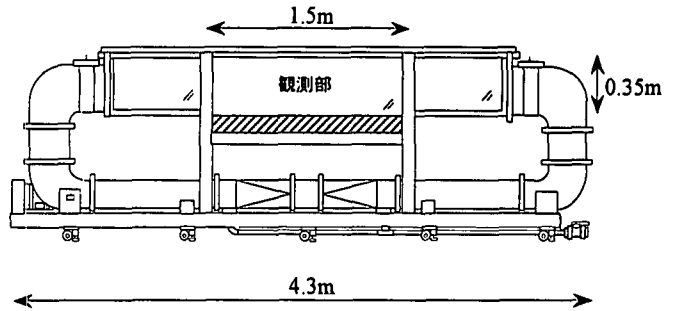


図1 鉛直循環式振動流水槽の概要

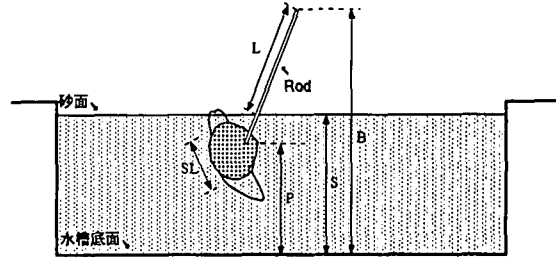


図2 貝の潜砂位置推定の概要

反対に地盤の上昇に対しては砂中を這い上がる傾向が認められた。

地盤変動に対する潜砂位置の時系列変化もとに、ウバガイ稚貝が潜行および這上行動を開始した時の潜砂深度 D_s を読み取り、 D_s の変動に対する水温、周期および移動方向の効果をANOVAにより検討した（表1）。同様に、本種の各行動終了時の潜砂深度 D_e の変動に対する水温、周期および移動方向の効果をANOVAにより検討したのが表2である。 D_s および D_e の変動には、移動方向の違いによる有意差が認められたが（ $P<0.01$ ）、水温および周期の違いによる有意差は検出されなかった（ $P>0.05$ ）。

そこで、各行動時における D_s および D_e の平均値を水温および周期を込みにして整理したのが図4である。潜行時における D_s および D_e の平均は、それぞれ1.51および1.74と算出された。また、這上時における D_s および D_e の平均は、それぞれ2.54および2.10と算出された。得られた平均値をMann-WhitneyのU検定により比較した結果、 D_e は、 D_s に比較して、潜行時には大きく、這上時には小さくなる傾向が認められた（ $P<0.01$ ）。また、 D_s および D_e は、潜行時に比較して這上時に大きくなる傾向が認められた（ $P<0.01$ ）。

ウバガイ稚貝の潜行速度 V_b とその時に観測された地盤の低下速度 U_e の関係を図5に示した。また、 V_b および U_e の相関関係を解析したのが表3である。各水温および周期において、 U_e の増加に伴う V_b の増加が認められたが、 U_e が3.5mm/min以上になると、本種稚貝は地盤の低下に追従できずに砂中から流出した。また、這上速度 V_c とその時に観測された地盤の上昇速度 U_a の関係を検討した結果（図6、表4）、 U_e と V_b の関係と同様、各水温および周期において、 U_a の増加に伴う V_c の増加が認められた。なお、本実験では、稚貝に取り付けたプラスチック棒が砂中へ完全に埋没するほどの地盤上昇は、観測されなかった。

次に、砂中存在時の V_b/U_e 、 V_c/U_a および流出時の V_b/U_e の変動に対する水温および周期の効果をANOVAにより検討した（表5）。その結果、3者の比率の変動には、比率の種類による有意差は認められたが（ $P<0.01$ ）、水温および周期の違いによる有意差は検出されなかった（ $P>0.05$ ）。そこで、各要因を込みにした砂中存在時の U_e/V_b 、 U_a/V_c および流出時の U_e/V_b の平均値を計算した結果、それぞれ1.82、1.79および0.57と算出された。

各流速振幅下において観測された地盤低下速度の発生頻度を図7に示した。ウバガイ稚貝が砂中から流出する3.5mm/min以上の地盤低下は、流速振幅が周期4および8秒において、それぞれ45および55cm/s以上の時に観測された。

4. 考 察

4.1. 地盤変動に対する行動

一般に開放性海岸では、海底面は、波浪による攪乱の影響を受けやすく、このことがより閉鎖的な海岸に比較して底生動物相を制限する大きな要因となっている。このような物理的に不安定な浅海砂泥底に生息する潜砂性

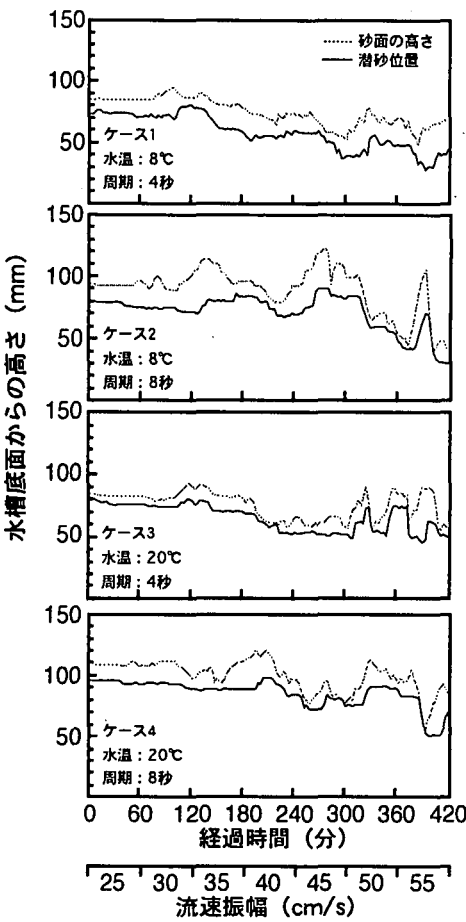


図3 地盤変動に対する稚貝の潜砂位置の時系列変化

表1 行動開始時の潜砂深度の変動に及ぼす各因子の効果

効 果	自由度	平均平方	F値	P値
水 温	1	0.233	3.269	0.072
周 期	1	0.031	0.442	0.507
方 向	1	42.625	598.760	<0.001
水温×周期	1	0.191	2.678	0.103
水温×方向	1	0.054	0.757	0.385
周期×方向	1	0.435	6.108	0.014
誤 差	217	0.071		

表2 行動終了時の潜砂深度の変動に及ぼす各因子の効果

効 果	自由度	平均平方	F値	P値
水 温	1	0.180	1.538	0.215
周 期	1	0.015	0.192	0.662
方 向	1	5.219	68.986	<0.001
水温×周期	1	<0.001	0.004	0.952
水温×方向	1	0.001	0.011	0.915
周期×方向	1	0.011	0.145	0.703
誤 差	217	0.076		

二枚貝には、活発な運動能力を放棄する代償として、砂中深くに潜行することによって表層で起こる物理的攪乱を回避するタイプ、浅く潜りながらも地盤変動に対して自分の潜砂位置を能動的に維持するタイプ、および両者の折衷した性質を有するタイプが存在する^{20, 23)}。本研究の結果、ウバガイ稚貝は、潜砂深度が殻長の1.5倍以下になる地盤の低下を受けた時に砂中を潜行し、潜砂深度が殻長の2.5倍以上になる地盤の上昇を受けた時に砂中を這い上がることが示された。また、これらの行動は、潜砂深度が地盤低下時には殻長の1.7倍以上に、地盤上昇時には殻長の2.1倍以下に回復するまで認められた。このことから、本種稚貝は、常に自分の潜砂位置（殻長の1.5～2.5倍の深度）を積極的に保つことによって、砂中からの流出や砂中への埋没の危機を回避する適応型に位置付けられる。また、DsおよびDeの大小関係を検討した結果、本種稚貝は、潜行時には元の深度よりも深く、這上時には元の深度よりも浅く潜砂することが示唆された。このことは、上述の行動をより特徴付ける性質を捉えた結果と考えられる。

ウバガイ稚貝の潜砂深度は、止水条件下では、水温10～15℃を境に変化することが報告されている²¹⁾。しかしながら、本研究では、地盤変動に伴う本種稚貝の潜砂深度の変動に水温の影響は認められなかった。この原因としては、振動流下のように絶えず地盤変動が生ずる基質中では、止水下のように安定した基質中に比較して、安定した潜砂深度を維持するための稚貝の上下動が頻繁に起こり、その結果、潜砂深度の分散が水温の影響以上に大きくなったことが考えられる。また、地盤変動に伴うウバガイ稚貝の潜砂深度の変動には、振動流の周期による影響も認められなかった。振動流の周期は、単に海底面に形成される砂漣の波長および振幅を規定するに過ぎないので、砂中の稚貝の行動には直接影響しなかったと考えられる。

地盤の変動速度に対してウバガイ稚貝が砂中を移動する速度を検討した結果では、地盤の変動速度の増加に伴って、潜行および這上速度が増加する傾向が認められた。このことは、本種稚貝が地盤変動の程度に応じて砂中を上下する運動速度を調節していることを示唆するものと考えられる。二枚貝が砂中を潜行する機構については、貝が殻を開けた状態で足部を砂中下方へ伸ばし、その先端部を膨張させてアンカーにした後、閉殻筋の収縮して殻を閉じると同時に足部を収縮させることによって体を下方へ動かし、この一連の行動を繰り返すことによって、砂中を潜行することが明らかにされている¹⁹⁾。これに対して、二枚貝が砂中を這い上がる機構については、貝が砂中で殻を開き、足部を横方向へカーブを描くように伸長した後、これを瞬間的に真っ直ぐ伸ばすことによって殻が強制的に上方へ押し上げられ、このような動作を繰り返すことによって、砂中を這い上がることが報告されている²⁰⁾。このように潜行および這上行動には、機構上の相違が認められるが、足部の筋肉運動がその推進力となっている点では共通しており、ウバガイ稚貝で示唆された砂中における移動速度の調節は、各行動過程における足部の筋肉運動の強弱に起因するものと推察される。

一方、砂中存在時のVb/UeおよびVc/Uaを検討した結果、ウバガイ稚貝は、水温および周期によらず、地盤変動速度の1.8倍の速度で砂中を上下することによって、安定した潜砂位置を維持していることが示唆された。地盤変動より大きな速度で砂中を移動する特性は、過剰な運動によるエネルギーロスを伴う反面、急激

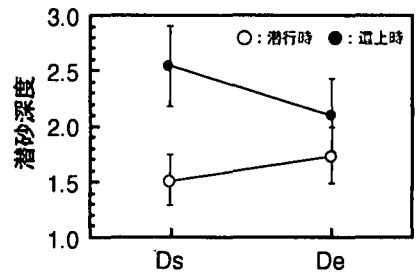


図4 各行動時におけるDsおよびDeの比較
図中の各シンボルおよび縦棒は、それぞれ平均値および標準偏差を表す。

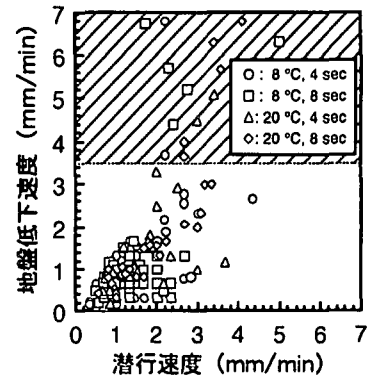


図5 潜行速度と地盤低下速度の関係
斜線部内は、流出個体を表す。

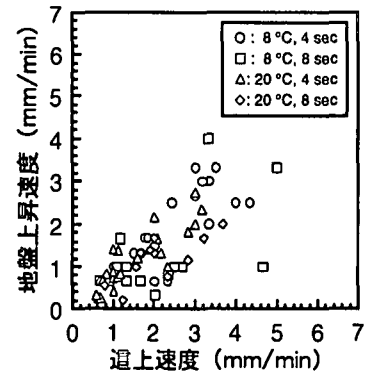


図6 這上速度と地盤上昇速度の関係

表3 潜行速度と地盤低下速度の相関関係

周期	水 温			
	8℃		20℃	
	r	P値	r	P値
4秒	0.761	<0.001	0.573	0.007
8秒	0.676	<0.001	0.810	<0.001

表4 這上速度と地盤上昇速度の相関関係

周期	水 温			
	8℃		20℃	
	r	P値	r	P値
4秒	0.585	0.015	0.871	<0.001
8秒	0.587	0.042	0.740	0.007

な地盤変動に対して流出や埋没の危機を回避しやすい利点をもたらすと考えられる。一般にウバガイは、潮間帯～水深 10m の波浪の影響を強く受ける開放性海岸に広く生息することを考慮すれば¹⁰⁾、上述した本種稚貝の行動特性は、波浪による地盤の変動が顕著な生息環境によく適応していると考えられる。

4.2. 流出および埋没

本研究では、地盤の低下速度が 3.5mm/min 以上になると、ウバガイ稚貝は、砂中から流出することが示された。また、流出時における Vb/Ue は、0.3 ～ 0.8 の範囲（平均 0.57）にあった。この結果は、山下¹⁵⁾が周期 3.0 ～ 3.5 秒下において観測した結果とほぼ一致しており、本種稚貝では、波の周期に関わらず、Ue が Vb の 1.3 倍以上になると、地盤の低下に追従できずに砂中から流出すると考えられる。

一般に波の作用によって岸沖方向に移動する海底の砂は、底面流速が一定以上の大きさに達すると、掃流移動、浮遊移動、砂漣の発生、消滅および層状移動へと進行し、このような一連の砂粒子の運動によって海底地盤の上下動は発生する²⁴⁾。砂の移動様式については、波の周期、波高、水深、砂の比重および粒径によって各々理論的に決定されている²⁶⁻²⁷⁾。しかしながら、砂粒子の移動速度は、砂漣上の位置（即ち、山、谷および斜面）によって異なるため、地盤の低下速度を上述のパラメータによって決定論的に求めることは困難である。しかし、本研究では、実際にウバガイの生息場で観測されている波の周期や砂の中央粒径値に合わせて条件を設定したので、実験で観測された地盤の変動速度と振動流の流速振幅の関係は、実海域の状況を再現しているものと推察される。そこで本研究では、ウバガイ稚貝が砂中から流出する条件を、実験で観測された地盤の低下速度とその時の流速振幅の関係から推定した。その結果、中央粒径値が 0.3mm で波の周期が 4 および 8 秒の海底では、底面流速の振幅がそれぞれ 45 および 55cm/s 以上になると、ウバガイ稚貝が流出する地盤低下が発生しうることが示された。

山下¹⁵⁾は、流速振幅 45cm/s で周期 3 秒の流動条件下では、砂中から流出したウバガイ稚貝に潜砂行動は認められなかったことを報告している。本研究においても、流速振幅 45cm/s 以上（周期 4 秒）の流動下において、砂中から流出した稚貝には再潜砂行動は観察されなかった。一方、渡辺¹²⁾は、ホルマリン固定した殻長 10mm のウバガイ稚貝を用いて、本種稚貝の砂上における移動限界流速を実験的に推定した結果、平坦な砂床上では流速 17cm/s 以上になると、稚貝は転動を伴って流れの方向に輸送されることを報告している。また、著者等が行った実験では、殻長 4 ～ 10mm のウバガイが潜砂できる流動条件は、周期 4 および 8 秒において、それぞれ流速 15 および 20cm/s 以下であった（櫻井ら、印刷中）。これらのことから、ウバガイ稚貝は、砂中から流出した場合には、流速が 15 ～ 20cm/s 以下に低下するまで再潜砂できずに流れの方向に輸送されると推察される。

ウバガイ稚貝が生息する水深 6 ～ 9m の海底において¹⁰⁾、底面の流速振幅が稚貝の流出限界値および潜砂可能値となる海底の水深と波高の関係を微小振幅波理論によって計算すると、周期 4 および 8 秒において、本種稚貝の流出を引き起こす波高は、それぞれ 1.5 ～ 2.5m および 1.1 ～ 1.4m 以上、本種稚貝の潜砂が可能となる波高は、それぞれ 0.5 ～ 1.1m および 0.4 ～ 0.5m 以下となった。ただし、この程度の波高値の変動は、ウバガイの生息する開放性海域では、1 日の間にしばしば観測されている。このことから、ウバガイ稚貝は、実海域においては砂中からの流出とその後の転動を伴う物理的輸送、および再潜砂を頻繁に繰り返していると推察される。一方、多くの海域において、ウバガイ稚貝の分布域は、着底後の底生初期に沿岸部へ移動することが報告されている^{6, 9, 10)}。また、本種は、成長に伴って潜砂深度が増加する²²⁾。このことから、ウバガイ稚貝は、流出、物理的輸送および再潜砂を繰り返しながら、分布域が次第に沿岸部へ移動し、最終的には地盤変動による流出の頻度が

表5 Vb/UeおよびVc/Udの変動に及ぼす各因子の効果

効果	自由度	平均平方	F値	P値
水温	1	0.131	0.100	0.752
周期	1	0.522	0.399	0.528
比率	2	8.054	6.159	0.003
水温×周期	1	0.861	0.659	0.418
水温×比率	2	1.454	1.112	0.331
周期×比率	2	1.000	0.764	0.467
誤差	228	1.308		

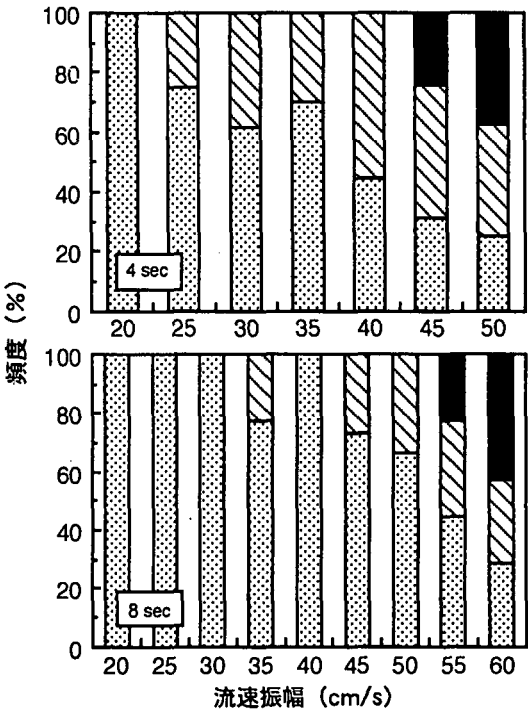


図7 流速振幅と地盤低下速度の関係

■:0-0.5mm/min □:0.5-3.5mm/min ■:>3.5mm/min

低下するサイズに達することによって、安定した個体群の分布域が形成され则认为られる。

本研究では、ウバガイ稚貝の這上行動が地盤の上昇に追従できなくなるほどの砂の堆積は観測されず、埋没が本種稚貝の生息に及ぼすの影響を検討することはできなかった。しかしながら、渡辺¹⁶⁾は、殻長 5.0 ~ 9.5mm のウバガイでは、層厚 45cm の砂の堆積が起こった場合に 1 日で砂面直下まで上昇できることを報告している。このことから、稚貝の流出が起こりうる上述の波浪条件下では、砂中への埋没によるウバガイ稚貝の死亡は起こり得ないと推察される。

謝 辞

本研究は、北海道開発局「環境保全型沿岸域利用調査」の一環として行われたことを付記し、関係者各位に謝意を表します。

参考文献

- 1) 高橋延昭, 高野和則: ウバガイの生殖周期に関する組織学的研究 - I. 精巢の季節的变化, 日水誌, 36, 337-344 (1970) .
- 2) 高橋延昭, 山本喜一郎: ウバガイの生殖周期に関する組織学的研究 - II. 卵巣の季節的变化, 日水誌, 36, 345-352 (1970) .
- 3) 高丸禮好: 十勝におけるホッキガイの産卵期について, 北水試月報, 33, 1-8 (1976) .
- 4) 櫻井 泉, 宮本建樹, 蔵田 護: 苫小牧および静内におけるホッキガイの産卵期について, 北水試研報, 39, 45-52 (1992) .
- 5) 林 忠彦, 寺井勝治, 有馬健二: 八雲沿岸におけるウバガイ *Spisula sachalinensis* (Schrenck) の浮遊稚貝ならびに底生稚貝についての研究, 北水試研報, 7, 8-71 (1967) .
- 6) 高丸禮好: ホッキガイの移動について, 北水試月報, 38, 222-233 (1981a) .
- 7) 有馬健二, 林 忠彦: 北海道八雲沿岸のホッキガイ幼貝について, 北水試研報, 10, 51-68 (1969) .
- 8) 高丸禮好: ホッキガイ稚貝の成長と減耗, 北水試月報, 38, 296-305 (1981b) .
- 9) 高丸禮好: 北海道におけるホッキガイ (ウバガイ) の増殖研究の現状, 水産土木, 21, 43-47 (1984) .
- 10) 林 忠彦: 天然漁場におけるホッキガイ稚貝の発生, 分布, 減耗, 水産土木, 24, 45-52 (1988) .
- 11) 崔相: アサリの移動について, 水産増殖, 11, 13-24 (1963) .
- 12) 渡辺栄一: 波浪によるホッキガイの減耗に関する実験的研究, 開土試月報, 351, 3-15, (1982) .
- 13) 桑原久美, 日向野純也: 波浪による二枚貝の岸沖移動に関する解析手法の開発, 海岸工学論文集, 40, 311-315 (1993) .
- 14) 桑原久美, 日向野純也, 中村義治, 三村信男: 波浪による二枚貝移動予測モデルの妥当性と移動機構に関する研究, 海岸工学論文集, 41, 376-380 (1994) .
- 15) 山下俊彦, 和田 彰, 松岡 学, 谷野賢二, 明田定満: 振動流場での二枚貝の挙動に関する実験的研究, 海岸工学論文集, 42, 57-58 (1995) .
- 16) 渡辺栄一: 波浪および埋没によるホッキガイ稚貝の減耗機構に関する実験的考察, 開土試月報, 359, 24-41 (1983) .
- 17) Trueman, E. R. : Observations on the burrowing of *Arenicola Marina* (L), *J. Exp. Biol.*, 44, 93-118 (1966) .
- 18) Trueman, E. R., A.R. Brand and P. Davis : The dynamics of burrowing of some common littoral bivalvia, *J. Exp. Biol.*, 44, 469-492 (1966) .
- 19) Trueman, E. R. : The burrowing activities of bivalves, *Synp. zool. soc. Lond.*, 22, 167-186 (1968) .
- 20) Ansell, A. D. & A. Trevallion, 1969 : Behavioural adaptations of intertidal molluscs from a tropical sandy beach, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 4, 9-35 (1969) .
- 21) 櫻井 泉, 瀬戸雅文, 中尾 繁: ウバガイ, バカガイおよびアサリの潜砂行動に及ぼす水温, 塩分および底質粒径の影響, 日水誌, 62, 878-885 (1996) .
- 22) 梨本勝昭, 小島隆人, 佐藤 修: ウバガイの潜砂行動について, 北大水産彙報, 37, 171-180 (1986) .
- 23) Kondo, Y. and G. Stace : Burrowing ability and life position of *Toheroa* (*Paphies ventricosa* Mesodesmatidae), an unusually large, deep-burrowing ocean beach bivalve endemic to New Zealand, *Venus*, 54, 67-76 (1995) .
- 24) 堀川清司: 海岸工学, 東京大学出版会, 東京, 245-281 (1991) .
- 25) 石原藤次郎, 樫木 亨: 漂砂の移動限界流速, 限界水深および移動量について, 海岸工学論文集, 7, 47-58 (1960) .
- 26) 佐藤昭二, 田中則男: 水平床における波による砂移動について, 海岸工学論文集, 9, 95-100 (1962) .
- 27) 堀川清司, 渡辺 晃: 波による砂移動に関する一考察, 海岸工学論文集, 13, 126-134 (1966) .