

複合要因による固有種個体群の存続評価

石井勲一郎¹⁾、谷内茂雄²⁾

1) 海洋研究開発機構地球環境フロンティア研究センター

2) 総合地球環境学研究所

はじめに

近代化による人間活動の増大は水域生態系に対して非常に大きな影響を与え、その劣化や破壊は大きな問題となっている。そのもっとも顕在化した現象のひとつが水棲生物の絶滅であるが、これを引き起こす人為的要因の内、もっともインパクトの大きいものとして、生息地破壊、水質汚染(化学物質汚染・富栄養化)、乱獲、外来種侵入、気候変動が認識されている¹⁻⁴⁾。これらの人為的要因については、生態系保全の見地からそれぞれ規制の設定など対策がとられるようになりつつあるが、その実効性はまだ十分とはいえない。その理由のひとつは、これらの対策が要因発生源側に立つ「環境科学的視点」に基づいており、それぞれの人為的要因が個別に扱われている点にある(図1参照)。環境中である人間活動がなされると、そこには複数のベネフィット、コスト、リスクなどの「影響」がもたらされる。農業、漁業、工業などの人間活動の評価は、人間社会に対する有益性と害悪性から判断されていたが、その影響

規模が増大し、生態系に対する悪影響が認識されるようになるとこれも判断材料に加えられ、より総合的な害悪性に関する評価基準をもとに規制が作られてきた(図1上 化学物質汚染の例)。しかし現実の生態系の中に生息する生物が当該作用のみの影響を受けているとは限らず、とくに人口の多い都市の周辺水域では複数の人為的作用を受けていると考えられる(図1下)。多くの人間活動の影響が増大し、また新規に加わっていく中で、各要因についての規制を他の要因と独立に扱いながら、生態系の保全を達成することが困難であることは自明である。しかし、複合要因間の相互作用がどのようなもの(相加的、相乗的、拮抗的、飽和…)でその程度はどれくらいかを統一的に評価することは、要因の局所性や、膨大な組み合わせから実証研究が行えず不確実性が大きいいため、規制を作る場合にも事実上考慮されえていない。

琵琶湖生態系も状況は同じであるといえる。第二次世界大戦以降、琵琶湖およびその集水域では国家政策である食糧増産計画(50年代～)と琵琶

環境科学的視点



生態学的視点

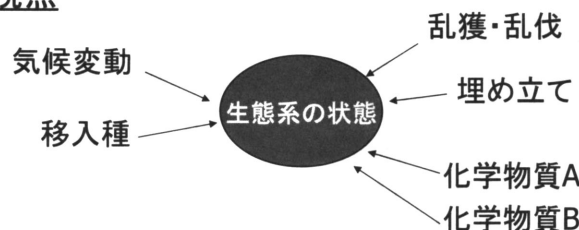


図1 生態系への人為的影響を考えるときの2つの視点：環境科学的視点(上)と生態学的視点(下)

湖総合計画（60年代～）に主導され、内湖干拓、湖岸堤構築、水位操作による大規模な湖内生息地破壊とともに、水田・用排路、農業形態の改変にともなう肥料、農薬の使用量とこれらを含む農業排水の増加がもたらされた。またこの時期に並行して起こった集水域の人口増加や工業発展は、生活排水、工業排水の琵琶湖への流入の増大などを引き起こし、この50年間の琵琶湖生態系に対する人為的負荷はその種類も規模も非常に大きく増加した。一方、湖内の生態系も同期間に非常に大きな変化（劣化）が見られるようになった。もっとも顕著な現象として一般的に知られているのは、植物プランクトンの異常発生（赤潮・アオコ）や固有種の絶滅傾向である⁵⁾が、これらの現象も生態系構成種がさまざまな人的作用の直接的、間接的効果として示す個体群動態の応答の内、「とくにその変動が大きい」、あるいは「人間社会に対して大きな影響がある」という理由で顕在化しているにすぎない。そしてそれぞれの現象に対して複数の原因が存在することは認識されながら⁶⁾、しかし、上述のように複数要因を相対的、定量的に考察できる枠組みが現在存在しないため行政によって取られる対策は、単一の主要原因を個別に評価し規制する⁷⁾以外にないのが現状である。

このように、琵琶湖に限らず人間が利用する水域生態系では、一般に空間的・時間的に不均質な人間活動の作用を受けており、ある要因の影響を他の要因の変動を考慮せずに評価し画一的な規制基準をもうけることは、多大な絶滅リスクか生態系利用の不効率のいずれかを選ばざるをえなくなる要因となる。すなわち、時空間的に不均質な環境にある実際の生態系において、より種個体群の絶滅を安全で効率的に防ぐための保全策を講じるためには、本質的に複数要因をとりこんだ個体群モデルによる、複数要因の相対的評価の枠組み構築が不可欠となる。

本研究は、このように複数の作用機序により個体群存続に負の影響を与える人為的要因をひとつの個体群モデルに取り込むことで現状の打破の基礎を構築することを目的とする。琵琶湖生態系を念頭に置きながら、一般的な水域生態系の固有種絶滅問題に対して懸案となっている主要人為的影響を具体的に扱う提案できる基礎モデルを開発・解析し、上記に挙げた主要な人為的インパクトの量的関係を示す。個体群モデルの基本構造は生息場所・生活史に依存するため、ここではとくに貝

類個体群を対象としたモデルを用いる。

貝類は、能動的な移動能力が小さく、フィルターフィーディングという採餌様式から、一般に魚類に比べ局所的、短期的な人為的攪乱に対する感受性が高く、そのため長期的な環境変化に対する応答を検出しにくい。また漁業対象種であるセタシジミ (*Corbicula sandai*) は1960年ごろより著しい漁獲の現象が見られ⁷⁾、その湖内の資源量＝個体群サイズの減少が大きな問題として認識されるようになってきていることから、対象として重要な分類群である。琵琶湖に生息する貝類の内、セタシジミの資源量減少の原因として淀川流域委員会⁶⁾は「砂利採取や埋立てによる生息環境の喪失、富栄養化、土砂供給の変化による沿岸域の泥質化など」をあげている。しかし滋賀県の対策は生息地回復に対する目標は設定しておらず、漁獲の影響についてのみ独立してとらえ、精緻な数値実験にもとづく漁獲制限と種苗放流量の数値目標を立てた対策を行っている^{7,8)}のが現状である。

1. 個体群モデル

1.1 一般ベントス個体群モデルの構築

本研究では、貝類を含むベントスの生活史に対応する個体群動態を以下のようにモデル化する。ここでは、短い幼生分散の期間および着底後の底性段階から成る典型的なライフサイクルをもつベントス種の個体群を考える^{9,10)}。個体群は底性生活段階に適した生息地（干潟、岩礁など）を持つ閉鎖（または半閉鎖）水系にある。孵化後幼生は水中を受動的に分散し、希釈され、そして水流により混合されるものとする。生息地への着底に成功した幼生は1年の未成熟期の後で繁殖可能な成熟個体となる。 t 年における成熟個体密度を n_t として表すと、その離散時間のダイナミクスは次のように表現することができる：

$$n_{t+1} = F(n_t) = n_t(1 + fR - m)$$

ただし R 、 m および f はそれぞれ、1年間の加入率、成熟個体の死亡率、加入に関する密度依存性を表す¹¹⁾。

これらの各要素は、1) 化学物質濃度 (c)、2) 生息地利用可能性 (A)、および3) 漁獲圧 (Y) により影響をうける。これらはいずれも人為的に変化する量であり、その悪化がそれぞれ「化学物質汚染」「生息地破壊」「乱獲」という、もっとも重大な人為攪乱 (Human-impact) として知られているものである。 R は、幼生生産 (r) および

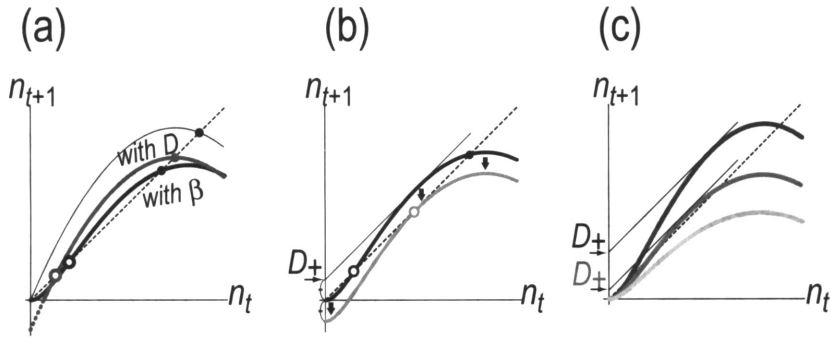


図2 離散時間個体群ダイナミクス $n_{t+1}=F(n_t)$ における不動点と最大許容収奪量 D_+

不動点 ($n_{t+1}=n_t$ をみたす増殖曲線と対角線の交点)の内、安定なもの●、不安定なもの○で示す。(a) 基本となるロジスティック増殖曲線(細い曲線)は唯一の不動点(不安定)をもつが、Allee効果(黒曲線)、定収奪(灰色曲線)はいずれも系に不安定不動点をあたえる。(b) $F_0(n_t) \equiv n_t(1+fR - (m+Q))$ とするとEq.1は $F(n_t) = \text{Max}[F_0(n_t) - D, 0]$ と表すことができる。任意の R, m and Q をもつ F_0 (黒)に対して D_+ は $n_{t+1}=F_0(n_t)$ の傾き1の接線とy軸との正の切片として求めることができる。 $D=D_+$ のとき基本の増殖曲線は不動点を不安定なもの1つ存在する位置まで下げられる(灰色)。 D_+ より大きい収奪が起こると系内には不動点は存在しなくなり、これはすなわち絶滅を意味する。(c)異なる値の $\lambda \equiv R/(m+Q)$ をもつ増殖曲線を例示している(大きい方から、黒、濃い灰色、薄い灰色)。より大きい●はより大きい D_+ をあたえる(証明はBox参照)

着底率 (α) という2つの独立した過程に分解できる。ここで、 α はAの増加関数であり¹²⁾、 r と m はそれぞれ、 c の増加関数と減少関数である^{13, 14)}。したがってそれぞれの人間影響は以下のように個体群ダイナミクスに組み込むことができる：

$$n_{t+1} = F(n_t) = \text{Max}[1 + \alpha(A) \gamma(c) f(n_t, \beta) - m(c) - Y, 0] \quad (1)$$

ただし β はAllee効果の強度である¹⁵⁻¹⁸⁾。本研究の定性的な結果は f の形状には左右されないが、一般性を損なわずにAllee効果の重要性を明瞭にするために、私達はここで $f(n_t, \beta) = (1 - (n_t/K)) (n_t/\beta)$ ¹⁹⁾と仮定する。ただし、 K は単位の生息地面積あたりの最大成熟個体密度である。漁獲圧は個体群密度に比例²⁰⁾ または一定した量として表現される²¹⁾ が、ここでは一般的な形態として $Y = Q n_t + D$ (Q, D は定数)とおいた。これらのパラメーターが個体群動態に与える効果を図形の上で考えると、再生産曲線： $n_{t+1} = F$ は、最も簡単なロジスティックモデル(Allee効果、人為的な影響ともなし、図2a)と比較すると、 $[\beta$ によって非線形性を加えられる]、 $[D$ によって上下の位置を下げられる]ことになる。これらの効果は、いずれもシステムに1つの不安定な定常点を含む最大2つの正の定常点がありうる状態をもたらす。これはすなわち、ヒステリシスを伴うカタストロフィ的な個体群絶滅(レジームシフト²²⁾)の可能性を与える。本研究ではこのレジームシフトによる不連続な絶滅の起こりやすさに着目

する。漁獲圧が個体群密度に完全に比例(すなわち、 $D=0$)するとき、正の値を持つ定常点が存在するための必要条件は、

$$\frac{r(c)}{m(c) + Q} > \frac{1}{\alpha(A)} (1 + 2(\beta + \sqrt{\beta} \sqrt{\beta + K})/K)$$

である。これは化学物質濃度の増加だけでも左辺を減少させカタストロフィ的な絶滅を引き起こしうることを意味し、その可能性は生息地(A)が小さいほど、またAllee効果(β)、漁獲圧係数(Q)が大きいほど満たされやすくなる。この場合、レジームシフトによる不連続な絶滅が起こる定性的な条件は、Allee効果にだけ依存し、Allee効果を示さない個体群では化学物質濃度変化に対して可逆な応答を表わすことを意味する。但し、より現実的には、漁業者は漁獲目標を持ち、個体群密度についての精緻な情報が不十分であるので、 $D > 0$ を仮定しなければならない。この場合、個体群持続のためには次の2つが必要条件となる：I) D が、システムが正値をもつ定常点が存在するための最大許容収奪量 D の値 (D_+)より小さいこと。II) 最初の個体群密度が閾値密度より大きいこと。 D_+ の値は図2bで示されている方法によって得ることができる。個体群の生殖潜在性の指数として $\lambda \equiv R/(m+Q) = \alpha(A) r(c)/(m(c) + Q)$ を定義すると、 D_+ は λ と正の相関関係を示すので、 λ が他の人間活動の影響によってより小さくなると D_+ はより抑制されなければならない(図2c、証明はBOX)。したがって、個体群

の持続性の観点からは、化学物質汚染は、より開発された水域の、より収穫される、より大きいAllee効果をもつ種に対して、より厳しく制御されなければならない。

1.2 アサリを用いた定量的個体群モデルでの例

次に、もっとも定量的なデータが豊富に揃っている日本の商業漁業対象種であるアサリ (*Ruditapes philippinarum*) の例を用いて、実行可能な関数 $r(c)$ 、 $m(c)$ および $\alpha(c)$ を導入した場合を例示する。私達はこれらの人為的影響の量的な関係を示す。 $r(c)$ 、 $m(c)$ には、個体レベルの用量応答のHill関数を仮定する：

$$r(c) = r_0(1 - 1/(1 + 10 \exp(\log EC50_r - c) H_r)) ; \\ m(c) = m_0(1 - 1/(1 + 10 \exp(\log EC50_m - c) H_m))$$

ここで H_r 、 H_m 、 $EC50_r$ および $EC50_m$ は、それぞれ r 、 m のHill勾配とEC50である²³⁾。添字ゼロは化学濃度がゼロの状態での値を示す。

これらの化学物質に固有の値は個体レベルの毒性試験から得ることができる (例：ECOTOX)。着底成功率 α は、 $\alpha(A) = A(1-w)/(w+A(1-w))$ と仮定した。ここで w は着底の困難さをあらわすパラメーターで、潮汐、海流などで水流が大きい環境で大きくなる¹²⁾。Eq.1へこれらの関数を代入しそれを解くことによって、定常点 (n^*) は計算することができる。図3では A 、 c (水平軸) および D (離散値) に対する定常点の値を垂直軸に示している。ある特定の D ($< D_+$) に対する正の値の n^* の集合はパラメーター空間中に曲面を形成する (図3a、 D の離散値に対して1/4の「タマネギ構造」をつくる)。

上部のカーブの表面 (実線) と $c-A$ 平面 ($n^*=0$ 、灰色) の n^* は安定した定常点の集合であり、曲面の下側表面のそれら (破線) は不安定である。環境の変動に対する個体群の安定性を評価するために、私達は個体群密度が安定定常点のまわりで変動すると仮定し²²⁾、2つの正の値の定常点間の間隔をレジリアンス指数 (ρ) と定義する。図3aにおいて、 D が大きい場合ほどより内側の層に対応し、これから ρ が小さくなるのがわかる。従って D の増加に伴い、個体群持続のための生息地および化学物質濃度の条件は限られるようになる。図2bは、アサリ個体群が実際にここで挙げたすべての脅威にさらされている湾域の例について ρ の等高線を図示したものである。 $\rho=0$ の曲線 (図3aの最も外側の曲面の外周) は、個体群存在のための臨界条件となる (c, A) の組合せを示しており、ここからも $R=r(c)\alpha(A)$ を反映した化学物質汚染と生息地の破壊間の明確なトレードオフ関係が読み取れる。

上にあげた環境パラメーターについての情報があれば関心のある水域の種個体群と化学物質について個体群安定性指標 ρ の等高線を引くことができ、私達はその上に現在の生息地の状態を点として落とすことができる。これにより3つの人為的影響をひとつの個体群安定性の基準に落とし込んで相対化することを可能にするとともに、たとえば次のような管理計画に応用することができる：1) 国などの広域ターゲットである ρ の等高線に乗るように各湾など水域の化学物質濃度のローカルターゲットを調節する；2) 与えられた地点において、 $\partial \rho / \partial c$ 、 $\partial \rho / \partial D$ (各人為的影響に対

Box

λ と D_+ が正の相関を持つことの証明。

正の定数 R 、 m と非負の定数 Q ($\lambda \equiv R/(m+Q)$) で決まる $F_0(n) = n(1+f(n)R - (m+Q))$ に対して n_1 を $\{F_0'(n)=1 \text{ かつ } F_0''(n)<0\}$ を満たす n とし、 $D_+ \equiv F_0(n_1) - n_1$ (Fig. 1B) と定義する。

$F_0'(n_1) = (1 - (m+Q)) + Rf(n_1) + n_1 R f'(n_1) = 1$, より

$$f(n_1) + n_1 f'(n_1) = (m+Q)/R = 1/\lambda$$

今 $[(f(n) + n f'(n))]' = 2f'(n) + n f''(n) = F_0''(n) < 0$ なので

$1/(f(n) + n f'(n))$ は n の増加関数である。

したがって n_1 は λ の増加関数である (i.e., $n_1'(\lambda) = dn_1(\lambda)/d\lambda > 0$)。

$D_+(\lambda) = F_0(n_1(\lambda)) - n_1(\lambda)$ であるので

$$dD_+(\lambda)/d\lambda = -R n_1 n_1' \{2f'(n_1) + n_1 f''(n_1)\} = -R n_1 n_1' F_0''(n_1) > 0.$$

すなわち D_+ は λ の増加関数である。

(証明終わり)・

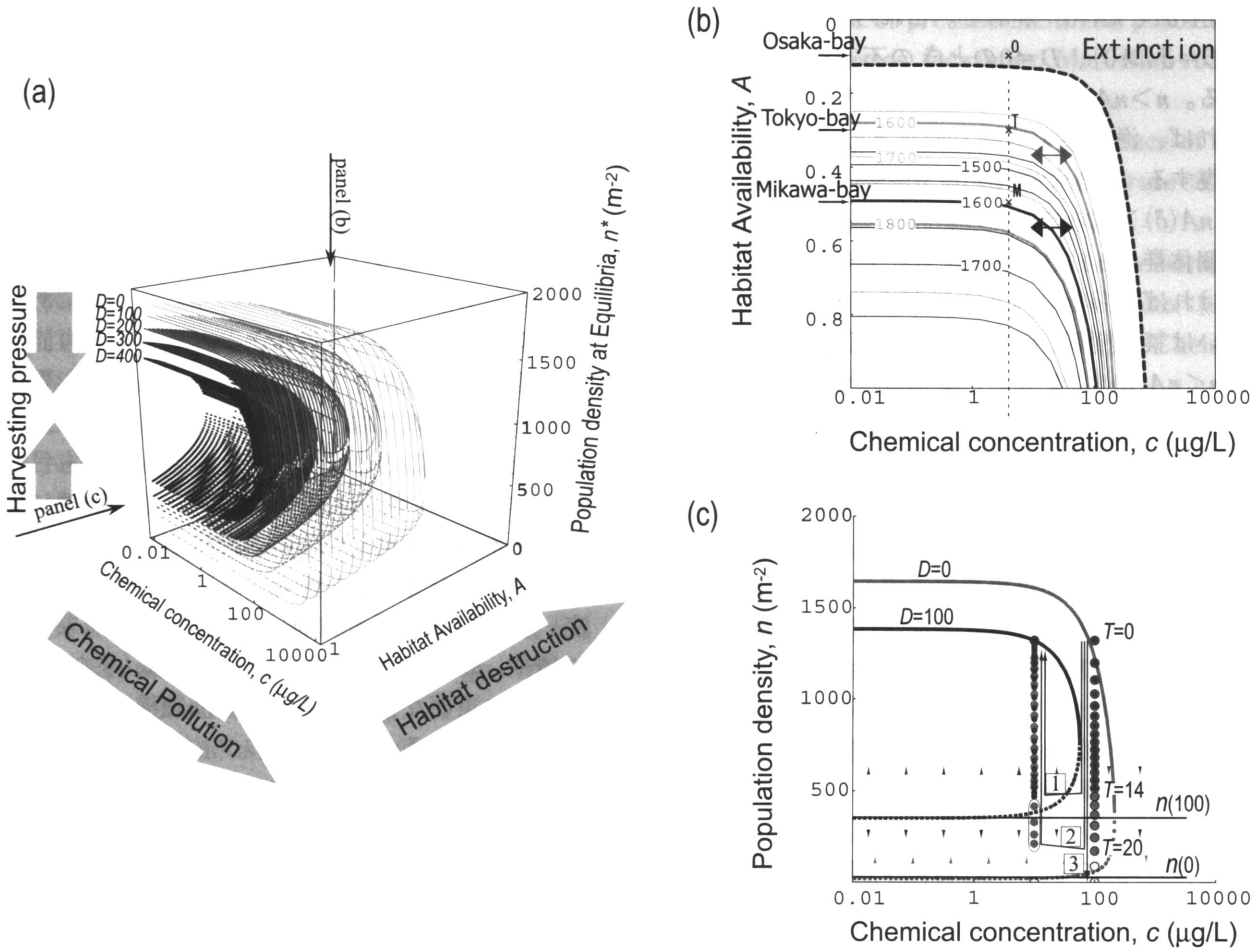


図3 3つの環境傾度 c, A, D に対する不動点の個体群密度 n^* とそのレジリアンス ρ

浅瀬に生息するアサリ個体群と仮定の化学物質をモデル化している； $K=2000, m_0=0.1, r_0=20, \beta=100, w=0.9, H_r=H_m=1, EC50_r=200 (\mu\text{g/L}), EC50_m=2000 (\mu\text{g/L})$. (a) 連続量 c, A (水平軸) と離散量の漁獲圧 ($Q=0.1, D=0, 100, 200, 300, 400$) に対する n^* (vertical axis) を $3-D$ で表示している。曲面の上面 (実線) と $c-A$ 平面 (灰色) は安定不動点。曲面下面 (破線) は不安定不動点である。灰色の幅広矢印は人為的インパクトの方向を示している。(b) パラメーター空間内のレジリアンスの図 (i.e., (a) を上から見た図)。 $D=0$ (grey), 50 (black) のときの ρ -等高線 (間隔100)。太い破線は漁獲なしの条件での個体群存在のための $c-A$ の臨界条件を示す。 A の値として、日本の典型的な都市域湾部である東京湾 (0.31), 三河湾 (0.50) 大阪湾 (0.10) [$<10\text{m}$ 浅水域面積] / [湾内水域面積] (国土交通省, 2005)。2本の両矢印は異なる A 値を持つ2水域での同じ範囲での化学物質濃度変化 [$20, 50$] ($\mu\text{g/L}$) を示している。東京湾 (灰色) では ρ がほとんど変化していないが三河湾 (黒) では大きく変化することが示唆される。(c) カタストロフィックな個体群の減少が始まったあとの回復シナリオを示す。 $A=0.3$ で固定している。曲線は n^* の値、 Δ は個体群の増減の方向を示す。 $D=0$ (灰色), 100 (黒) (i.e., (a) を横から見た図)。 T : 高濃度 ($c=100$) 汚染が起こってから経過年。各矢印は異なるシナリオを表している (詳細は本文参照)。(1) 黒丸印: 早期 ($T=14$) の化学物質削減措置をとった場合, (2) 灰色丸印: 遅れた ($T=20$) 化学物質削減の後に必要な禁漁 (漁獲制限) の期間 (囲い) を設けた場合, (3) 空き丸印: 有効期間内に削減措置がなされず絶滅過程を進む場合。

する感受性) を比較することによって、より効率的に大きな ρ を得る方法を見つけることを可能にする。生息地の少ない水域の個体群にとっては、化学物質の減少はわずかな ρ の上昇しかもたらないが (図2b. 灰色両頭矢)、生息地の豊富な水域のそれらにとっては同じ処置はかなり有効となる (図2b. 黒両頭矢)。この方法は、主要な人為影響に対して海洋の保護区域で定着性の成熟期を持つ種が高いレジリアンスを保つ効果的な方法を見つけることにも有効である²⁴⁾。

次に、仮に個体群が過剰な人為的影響を受けたために絶滅に向かってカタストロフィックな減少を始めた後でも、遅すぎさえしなければ、制御可能なインパクトの十分な改善によって個体群を救うことができることを示す。今、 D および c が制御可能であり、 A が一定している (すなわち、生息地の改善は短期的には絶望的である場合) と仮定する。そして臨界濃度 (cc) を超過する化学物質 c がカタストロフィックな個体群の減少を引き起こす過程に着目すべき2つの重要な個体群レベ

ル $nA(\delta)$ と $nA(0)$ がある。これらはそれぞれ $c=0$ の $D=\delta(>0)$ 、 $D=0$ のときの不安定な定常点である。 $n>nA(\delta)$ の間に化学物質が $c(<cc)$ に減少すれば、漁業圧を維持したまま安定した n^* まで回復する(図3c中矢印1)。化学物質減の減少が遅れ $nA(\delta)>n>nA(0)$ の範囲になると、漁業圧力は個体群が $nA(\delta)$ を超過するまで一時的に下げなければならない(または禁止される)(矢印2, 囲いは禁漁期間);さらに化学物質削減対策が遅れ $n<nA(0)$ になってしまうと、化学物質および漁獲圧して完全に取除かれても安定絶滅の状態に達し、決して回復できない(矢印3)。したがって $nA(0)$ は個体群回復のための最後のセーフティネットの値とみなすことができる。一度この値を下回れば、この境界を超過するために十分な数の個体が外部から再導入されなければならない。個体群密度が $n=n_0$ である $T=0$ において、レジームシフトを引き起こす高化学物質濃度 $c_+(>cc)$ が起こったとすると、化学物質削減が有効となるタイムリミットは

$$T_m = \text{Max}[T | F_c T(n_0) > nA(0)]$$

となる。写像 $F_c(n)$ が c の減少関数であるので、 T_m は c_+ が増加するとともに減少する。従って、個体群のカタストロフィックな絶滅を水際で防ぐためには、継続的な個体群動態のモニタリングが非常に重要となる。ここに示したデモンストレーションはすべて、従来は個別に管理されてきたが同時に起こりうる人間影響について、今後統合された管理を行うことの重要性を強調するものである。

2. 議論と結論

個体群安定性指数 ρ の導入によって、環境の変動を考慮しないでも起こりうる人間影響に起因するカタストロフィックな個体群絶滅の可能性が同一基準で評価できる道筋が開かれた。本研究のモデリング手法は、実験、実証データの集積(対象種の生活史:FISHIBASE、毒性学:ECOTOX)が進むにつれより多くの種に適用できるようになるであろう。最近の研究からは、広い範囲の分類群において最大増殖率 R の値が個体群密度の凸型関数となることが明らかになった。従って、低密度の個体群でのデータから推定される r_0 および K の値に線形関係を仮定すれば高密度域で R の過大評価となる危険があることに注意しなければならない²⁵⁾。本研究の確定論的モデルフレームワーク

は、環境変動・人口学的変動による絶滅確率を化学物質のリスクの指標として用いる確率論的モデル^{26,27,28)}にも、組み込むことができる。

これまで見てきたように、個体群密度の減少において化学物質汚染、生息地破壊、乱獲は他要因との複合効果を示すため、他の要因によってすでに臨界レベルにまで個体群密度が低下していれば、たとえ短時間の低レベルのインパクトであっても個体群にとっては最後のとどめとなる可能性がある。多岐にわたる利用法とその人為的影響を受ける都市水域では、種の絶滅に対して唯一の要因を決定することは不合理である。もっとも目に付きやすい、とくに乱獲および生息地の破壊に隠れて、水質汚染やその他の要因はその影響が見逃されがちになり、過少評価されてしまう可能性が高い。特に体外受精に伴う大きいAllee効果を持つ種や、または常時漁獲圧を受ける種(すなわち、商業的に重要な種やその副次的漁獲種)の個体群に関しては、そのカタストロフィックな絶滅を防ぐことについて極めて慎重にならなければならない。

限られた分布を持つ種にとってはそれは種としての絶滅を意味し、また広範な分布をもつ種であっても地域個体群の回復には非常に多くの個体の移植が必要となるからである。後者の場合は当該地域の生態系に「外来種の侵入」という別の新たな脅威をもたらす可能性がある^{1,2,3)}。日本の都市近郊湾域では、大規模な埋め立て、水質汚染、乱獲が続いた十年後の1980年代にアサリ(*Ruditapes philippinarum*)の収穫の低下し、それを補うべく膨大な数のアサリが外国から移植された。そして今日そのプロセスで導入されたと考えられる外来の肉食性の巻貝サキグロタマツメタ(*Euspira fortunei*)が、アサリへ新たな深刻な脅威となっている²⁹⁾。

ここでは、複合要因の相対評価についての考察のための基礎モデルの提示を主目的としているため、より多くのパラメーターが揃っている都市湾域のアサリ個体群を例に用いて、複合要因による個体群絶滅の危険性について論じた。これを琵琶湖に於ける底性生物に応用する場合、1)成体の生息地の特徴づけ(A)と2)その単位面積当たりの最大密度(K)、3)幼生の浮遊期間と着底成功率(w)が推定されれば応用することが可能となる。琵琶湖集水域では1970年ごろまで多量のダイオキシン系農薬が使用され現在も湖底に蓄積さ

れている³⁰⁾ことから、とくに漁獲対象である固有種で、その個体群の激減がセタジミの個体群持続を考える場合には、上記の生物学的知見を収集し、要因分析を行い早急に保全の具体策をたてる必要がある。

参考文献

- 1) Norse, E.A., Global Marine Biological Diversity: A Strategy for Building Conservation into Decision Making. (1993) Washington, D.C.: Island Press.
- 2) National Research Council, Understanding Marine Biodiversity. (1995) Washington, DC: The National Academies Press.
- 3) Millennium Project, Task Force on Environmental Sustainability: Environment and human well-being: a practical strategy. (2005) www.unmillenniumproject.org
- 4) Hughes, J.M.R. and B. Goodall, Marine pollution. In: A.M. Mannion and S.R. Bowlby [eds.] Environmental Issues in the 1990s. (1992) New York: John Wiley and Sons.
- 5) 中西正己・野崎健太郎・鏡味麻衣子・神松幸弘 「琵琶湖の近況-植物プランクトン群集」『海洋化学研究』14, 104-111 (2001)
- 6) 淀川水系流域委員会 「琵琶湖環境保全について課題の整理」『第2回ダムWG資料』(2004) 琵琶湖河川事務所
- 7) 滋賀県『琵琶湖セタジミ資源回復計画』(2006)
- 8) Matsuda, H. & Nishimori, K., A size-structured model for a stock-recovery program for an exploited endemic fisheries resource, Fisheries Research. 1468 (2002) 1-14.
- 9) Gaines, S.D. & Bertness, M.D., Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. Nature. 360 (1992) 579-580.
- 10) Gaines, S.D. & Roughgarden, J., Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the rocky intertidal zone. Proc. Natl. Acad. Sci., 82 (1985) 3707-3711.
- 11) Olafsson, E. B., Peterson, C. H. & Ambrose, W. G., Does recruitment limitation structure populations and communities of macroinvertebrates in marine softsediments—the relative significance of presettlement and postsettlement processes. Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev., 32 (1994) 65-109.
- 12) Pineda, J. & Caswell, H., Dependence of settlement rate on suitable substrate area. Marine Biol., 129 (1997) 541-548.
- 13) Barnthouse, L., Effects assessment: Population-level effects. In: G.W. Suter [ed.] Ecological risk assessment. (1993) Chelsea, MI: Lewis Publishers.
- 14) Pastorok, R. A., Bartell, S. M., Ferson, S. & Ginzburg, L. R.[eds.]. Ecological Modeling in Risk Assessment: Chemical Effects on Populations, Ecosystems, and Landscapes. (2001) Boca Raton, FL: CRC Press.
- 15) Allee. W. C., Animal aggregations. A Study in general sociobiology. (1931) Chicago: Univ. Chicago Press.
- 16) Knowlton, N., Thresholds and multiple stable states in coral reef community dynamics., Am. Zool. 32 (1992) 674-682.
- 17) Levitan D. R., Sewell M. A., & Chia F. S., How distribution and abundance influence fertilization success in the sea urchin *Strongylocentrotus franciscanus*. Ecology, 73 (1992) 248-254.
- 18) Courchamp, F., Clutton-Brock, T. & Grenfell, B., Inverse density dependence and the Allee effect. Trends Ecol. Evol., 14 (1999) 405-410.
- 19) McCarthy, M. A., The Allee effect, finding mates and theoretical models. Ecol. Model., 103 (1997) 99-102.
- 20) Schaefer, M.B., Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Commun., 1 (1954) 27-56.
- 21) Brauer, F. & Sanchez, D. A., Constant rate population harvesting: equilibrium and stability. Theor. Popul. Biol., 8 (1975) 12-30.
- 22) Carpenter, S.R., Regime Shifts in Lake Ecosystems: Pattern and Variation. Oldendorf/Luhe: International Ecology institute. (2003)
- 23) Kooijman, S. A. L. M., Bedaux, J. J. M, Péry, A. R. R. & Jager, T., In: H. Magaud [ed.]

- Guidance document on the statistical interpretation of ecotoxicity tests. (2004) Paris: ISO and OECD.
- 24) Hastings, A. & Botsford, L.W., Equivalence in Yield from Marine Reserves and Traditional Fisheries Management. *Science*. 284 (1999) 1537-1538.
- 25) Sibly, R. M., Barker, D., Denham, M. C., Hone, J. & Pagel, M., On the regulation of populations of Mammals, Birds, Fish and Insects. *Science*. 309 (2005) 607-610.
- 26) Lande, R., Risks of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *Am. Nat.*, 142 (1993) 911-927.
- 27) Iwasa, Y., Hakoyama, H., Nakamaru, M. & Nakanishi, J., Estimate of Population Extinction Risk and its Application to Ecological Risk Management. *Pop. Ecol.*, 42 (2000) 73-80.
- 28) Tanaka, Y., Nakanishi, J., Mean Extinction Time of Populations Under Toxicant Stress and Ecological Risk Assessment. *Env. Tox. Chem.*, 19 (2000) 2856-2862.
- 29) Okoshi, K., Alien Species Introduced with Imported Clams: the Clam-eating Moon Snail *Euspira fortunei* and Other Unintentionally Introduced Species. *Jap J. Benth.*, 59 (2004) 74-82.
- 30) Sakai, S-I., Deguchi, S., Urano, S., Takatsuki, H., Megumi, K., Sato, T & Weber, R., Time trends of PCDDs/DFs in sediments from Osaka Bay and Lake Biwa Organohalogen Compounds. 39 (1998) 359-362
- 31) Dulvy, N.K., Sadovy, Y., & Reynolds, J.D., Extinction vulnerability in marine populations. *Fish Fisheries*. 4 (2003) 25-64.
- 32) ECOTOX database, U.S. Environmental Protection Agency. (www.epa.gov/ecotox/)
- 33) FISHBASE (www.fishbase.org/)
- 34) Mie prefecture, WebPage of Ise-Bay (www.pref.mie.jp/souki/gyousei/isewan/home/data/pdf/p3.pdf)
- 35) Mitchell, E. J.A.K., Burgess, J. E. & Stuetz, R. M., Developments in ecotoxicity testing. *Re/Views Environ. Sci. & Bio/Tech.*, 1 (2002) 169-198.
- 36) OECD., OECD Guidelines for the Testing of Chemicals (2002) Paris: OECD Publication.
- 37) Roberts, C.M. & Hawkins, J.P., Extinction risk in the sea. *Trends Ecol. Evol.*, 14 (1999) 241-246.
- 38) United States Environmental Agency, Ecological Effects Test Guidelines. (1996) Washington DC: U.S. Government Printing Office.