

総 説

タイワンシジミが在来種に与える影響

一般社団法人地域環境資源センター・石川県立大学生物資源環境学部
滋賀県立大学大学院環境科学研究科

中 野 光 議
森 井 清 仁

Effects of an exotic Asian clam (*Corbicula fluminea*) on native species. Mitsunori Nakano*
(The Japan Association of Rural Solutions for Environmental Conservation and Resources
Recycling and Faculty of Bioresources and Environmental Sciences, Ishikawa Prefectural
University) and Kiyohito Morii (Graduate School of Environmental Sciences, The
University of Shiga Prefecture)

The Asian clam, *Corbicula fluminea*, is one of the most destructive invasive species in freshwater systems worldwide, and has also invaded in Japan. However, few studies have explored its effects on native species in Japan. Therefore, appropriate management methods for this species are unclear in Japan. Here, We review studies of the effects of the Asian clam on native species overseas, to advance studies of this species. Numerous studies worldwide have clarified that ecosystem engineering by Asian clams positively affects various native species. However, Asian clams negatively affect the growth and physiological condition of native unionid mussels. Little is known of the indirect effects of Asian clams on native species. The interspecific interactions between Asian clams and native bivalves other than unionids, including other *Corbicula* species, have not been clarified, overseas or in Japan. The positive and negative effects of ecosystem engineering by Asian clams on native species, and the interspecific interactions between Asian clams and native bivalves, should be clarified in Japan to establish a management plan for this species.

Keywords: Economic effect, Ecosystem engineering, Freshwater mussel, Interspecific competition, Non-native species

要旨: タイワンシジミは近年、外来種として世界中で分布を拡大し、侵入先で在来種に様々な影響を与えている。本種は日本にも侵入しているが、日本の在来種に与えている影響は明らかにされておらず、適切な駆除・管理策も不明である。そこで本研究は、国内における本種の研究の発展に資することを目的に、本種が在来種に与える影響を調べた海外の研究例を概説した。海外では本種は生態系エンジニアとして知られ、殻の堆積や濾過摂食、および糞・偽糞の排泄を通して様々な在来種に正の影響を与えることが報告されている。また、本種はイシガイ科二枚貝類の成長や栄養状態に負の影響を与えることが明らかにされている。その一方で、間接相互作用による在来種への影響やイシガイ科以外の在来二枚貝類との相互作用については知見が乏しい。今後は国内において、本種の生態系エンジニアリングが在来種に与える正負両方の影響、および本種と在来二枚貝類との種間関係を明らかにする必要がある。

キーワード: 経済的影響、国外外来種、生態系エンジニアリング、種間競争、淡水性二枚貝

はじめに

現在、世界中の陸水域において外来種の侵入・定着が起きており、在来の生態系の崩壊を引き起こす要因の一つとなっている (Jenkins, 2003)。

外来種の侵入を阻止したり生態系への負の影響を防止したりすることが世界各地で課題になっている。世界中で分布が急速に拡大している分類群の一つとして、淡水性の二枚貝類を挙げることが出来る。外来の二枚貝類についてはカワホトトギス

ガイ *Dreissena polymorpha* 等の固着性 (epibenthic) 種に関する研究が豊富に蓄積されている。その一方で、台湾シジミ *Corbicula fluminea* 等の埋在性 (infaunal) 種については研究が乏しい (Sousa et al., 2009)。

台湾シジミは、シジミ科シジミ属に属する小型の淡水性二枚貝である。本種は中国東南部、韓国、ロシア南東部を起源とし (McMahon, 1982)、現在ではヨーロッパやアメリカ等の世界各地に分布を拡大している (Crespo et al., 2015)。本種が侵入・定着しているのは主に、標高 500m 以下、緯度が 30 ~ 50°, 年平均気温が 5 ~ 20°C の地域である (Crespo et al., 2015)。本種の広域のかつ急速な分布拡大は、バラスト水の運搬や食料としての輸出入等の人間活動によってもたらされている (例えば Rigby et al., 1999 ; Sousa et al., 2008a ; Crespo et al., 2015)。また、侵入先の水域における本種の能動的な移動と稚貝の流下、および鳥類による運搬が、さらなる分布拡大を引き起していると言われている (Prezant & Chalermwat, 1984 ; Voelz et al., 1998 ; McMahon, 2002 ; Mouthon, 2003 ; Hoyer et al., 2015)。

台湾シジミは特にアメリカとヨーロッパで分布拡大が著しく、本種に関する研究の多くはこれらの地域で行われたものである (Sousa et al., 2014)。また近年では、原産地以外のアジア各地においても分布が拡大しつつあることが知られている (Sousa et al., 2014)。本種は日本にも侵入している (例えば石橋・古丸, 2003)。海外の事例と同様に、本種は国内においても在来動植物や生態系に影響を与えている可能性があるが、研究例が乏しく不明な点が多い。そのため、国内において本種の生態に関する知見を蓄積し、適切な管理策を検討・実施する必要がある。

本稿は、外来の台湾シジミが在来種に与える影響を調べた海外の研究を紹介し、国内におけ

る本種の研究の発展に資することを目的とした。まず本種の基礎的な生態を紹介し、次に本種が在来種に与える影響を、生態系エンジニアリングと食物連鎖に着目して解説する。続いて、本種がイシガイ科二枚貝類 unionids (以下、イシガイ類) 等の在来二枚貝類に与える影響について詳しく取り上げる。また、人間に経済的に与える影響についても紹介する。最後に国内における今後の研究の展望を述べる。

日本では台湾シジミについて議論する際に、マシジミ *Corbicula leana* との分類学的関係が問題になる。そこでまず始めに、両者の分類学的関係について筆者達の見解を述べる。

国内に生息しているマシジミは近世期 (江戸時代) 以前の古墳からは出土せず、近世期の資料ではマシジミの可能性が高い個体が認められている (黒住, 2014)。そして明治期には、本州と九州の多くの地域にマシジミが分布していたことが明らかになっている (黒住, 2014)。そのためマシジミは、江戸時代に日本に持ち込まれた国外外来種と考えられる。

マシジミは台湾シジミと形態的に酷似しており、形態に基づいて両種を判別することは不可能である (増田・内山, 2004 ; 山田ほか, 2010)。また、現状では遺伝的にも区別することが出来ない (山田ほか, 2010 ; Komaru et al., 2013)。これらの知見から、マシジミは台湾シジミのシノニムであり、江戸時代に日本に持ち込まれた個体を祖先とする、台湾シジミの地域個体群である可能性が高い。もしそうであれば、日本ではマシジミと台湾シジミはともに国外起源の外来種であり、江戸時代から日本に侵入して分布を拡大していた台湾シジミの集団がマシジミと呼ばれ、最近になって持ち込まれた集団が台湾シジミと呼ばれて区別されていたことになる。1989 年には年間約 1 万トンのシジミ類が輸

入されている（財務省貿易統計 URL : <http://www.customs.go.jp/toukei/srch/index.htm> 2018.8 参照）。国内では 1980 年頃にシジミ類の漁獲量が減少し、単価が高騰したことから（中村, 2011）、この頃からタイワンシジミの本格的な輸入が始まった可能性が高い。この、1980 年頃以降に持ち込まれ、野外に定着した集団がタイワンシジミと呼ばれていると推察される。

本稿では、マシジミはタイワンシジミのシノニムであり、日本ではこれらはすべて国外外来種であるとの仮説に基づいて、既存研究の紹介と議論を行う。

基礎生態

タイワンシジミの生態的特徴を生活史と食性、および生息環境の順に概説する。本種には 2 ～ 4 倍体の個体が存在する（Komaru & Konishi, 1999 ; AnDong et al., 2001）。本種は雄性生殖を行い、精子由来の遺伝子だけが引き継がれる。雌雄同体であり、自家受精を行う。また、精子の放出・取り込みを通じた他家受精を行う個体もいることが報告されている（Komaru & Konishi, 1996, 1999 ; Komaru et al., 1997 ; Strayer, 1999 ; AnDong et al., 2001 ; 増田・内山, 2004 ; Sousa et al., 2008a ; Pigneur et al., 2011, 2012）。繁殖期と繁殖盛期の回数は、場所や年によって異なる（Sousa et al., 2008a ; Cao et al., 2017）。例えば、フランス中部では 3 ～ 10 月に繁殖し、盛期は 6 月と 8 月の 2 回である（Mouthon & Parghentian, 2004）。また、北アメリカでも繁殖盛期は春～初夏、および晩夏～初秋の 2 回である（McMahon, 2002）。

受精卵は親貝の鰓葉内で孵化し、発達した斧足をもち稚貝（殻長 0.25mm）になるまで成長してから放出される（Strayer, 1999 ; Byrne

et al., 2000）。1 個体の親貝から放出される稚貝は、一年間に 1000 ～ 10000 個体である（Strayer, 1999）。放出された稚貝はすぐに底生生活をはじめ（McMahon, 2000）。その後、3 ～ 6 ヶ月ほど経つと殻長 6 ～ 10mm 程度まで大きくなり、その頃に性成熟する（McMahon, 2002）。北アメリカでは、春～初夏に生まれた個体はその年の晩夏～初秋には繁殖する（McMahon, 2002）。寿命は 1 ～ 5 年である（McMahon, 2000）。このように、本種は成長や増殖速度が速い r 戦略種の特徴をもち、それが分布拡大に有利に機能していると指摘されている（Strayer, 1999 ; Sousa et al., 2008a）。

本種は、水中の餌を水管から吸収する濾過摂食（filter feed）と、斧足を使って堆積物中の餌を集める足踏摂食（pedal feed）の両方を行う（Reid et al., 1992 ; Sousa et al., 2008a ; Vaughn & Hakenkamp, 2001 ; Dias et al., 2014 ; 中野, 2013）。濾過摂食によって水中の植物プランクトンと動物プランクトン、およびデトリタスを摂食し（Cohen et al., 1984 ; Lauritsen, 1986 ; Leff et al., 1990 ; Beaver et al., 1991 ; Phelps, 1994 ; Boltovskoy et al., 1995 ; Marroni et al., 2017）、足踏摂食によって底質中の鞭毛虫を摂食する（Hakenkamp et al., 2001）。また、陸域由来の有機物も摂食している（Dias et al., 2014）。

タイワンシジミは流水域（河川や農業水路等）と止水域（湖沼やため池等）のいずれにも生息する（Strayer, 1999）。密度は止水域より流水域の方で高いことが報告されている（Lucy et al., 2012）。

本種の生息・分布を規定している物理的環境要因の一つとして、底質が挙げられる。本種は砂底の場所に好んで生息する（Belanger et al., 1985 ; Leff et al., 1990 ; Blalock & Herod, 1999 ; Karatayev et al., 2003 ; Schmidlin & Baur, 2007 ; Lucy et al., 2012）。一方、泥が厚く堆積している

場所や、礫や石が優占している場所では密度が低い (Lucy et al., 2012)。その他に、水深や流速も本種の分布・生息に影響していることが知られている (Leff et al., 1990 ; Strayer, 1999 ; Hakenkamp et al., 2001 ; Karatayev et al., 2003 ; Vaughn & Spooner, 2006 ; Schmidlin & Baur, 2007)。

本種が生存可能な水質条件は、水温が 0 ~ 2℃ 以上かつ 36 ~ 37℃ 未満, pH5.6 以上, カルシウム濃度 3mg/L 以上, 溶存酸素濃度 1 ~ 3mg/L 以上 (水温が 20℃ の時), 塩分 14 ~ 17‰ 未満である (Karatayev et al., 2007)。また, 繁殖には 16℃ 以上の水温が必要である (Hall, 1984)。その他に, 栄養塩濃度も本種の分布に影響していることが報告されている (Sousa et al., 2006, 2008b)。

生態系エンジニアリングを通じた影響

外来種として定着したタイワンシジミは、在来の動植物に様々なプロセスで正もしくは負の影響を与える (表 1)。本種が在来種に影響を与えるプロセスとして、生態系エンジニアリング physical

ecosystem engineering, もしくは生態系の物理的改変 (宮下・野田, 2003) が特に注目されてきた (Sousa et al., 2009)。生態系エンジニアリングとは、ある生物が物理的環境を改変し、それによって他の生物の資源利用を変化させることである (Jones et al., 1994 ; 宮下・野田, 2003)。タイワンシジミは殻の堆積や濾過摂食、および糞・偽糞の排泄を通して生態系エンジニアリングを引き起こすことが知られている。以下に、各生態系エンジニアリングについて順に紹介する。なお本稿では、タイワンシジミが他の分類群の種数もしくは密度の増加をもたらす場合を正の影響 (positive effect) と定義し、逆にそれらの減少をもたらす場合を負の影響 (negative effect) と定義する。

タイワンシジミの殻は生貝と死貝ともに、それ自体が他の生物の生息場所となる。これは生態系エンジニアリングの一つと考えられている。Werner & Rothhaupt (2007) はヨーロッパの Constance 湖で操作実験を行い、タイワンシジミの殻が堆積するとカゲロウ類 *Caenis* spp. の密度が増加したことを示した。その結果から、軟らか

表 1. 外来のタイワンシジミが在来の動植物、もしくは人間に与える影響。括弧内に主な文献を示す。

現象	正の影響	負の影響
殻の堆積	底生無脊椎動物の生息場所 (Werner & Rothhaupt, 2007), 魚類の生息場所 (Ilarri et al., 2014), 藻類の付着基質 (Ilarri et al., 2012)	軟らかい底質を好む底生無脊椎動物を排除 (Linares et al., 2017), 管等の人工物を詰まらせる (McMahon, 2000)
濾過食	濁度の低下 (Phelps, 1994), 水生植物の成長促進 (Phelps, 1994)	プランクトンの減少 (Marroni et al., 2017), 在来貝類との競争 (Ferreira-Rodríguez et al., 2018)
足踏摂食		在来二枚貝類との競争 (Ferreira-Rodríguez et al., 2018)
糞・偽糞の排泄	底質中の栄養状態の改変 (Ilarri et al., 2012), 菌類の増加 (Novais et al., 2017)	堆積物の増加による通水阻害 (Prokopovich, 1969)
大量死		アンモニア等の放出による水質悪化と在来二枚貝類の死亡 (Cherry et al., 2005)
被食 (高次捕食者の餌)	魚類の餌 (Robinson & Wellborn, 1988), アメリカザリガニの餌 (Pereira et al., 2016), 人間の食料 (中村, 2011)	

い砂底の上に硬い殻が堆積すると、一部の底生動物にとって好適な生息環境が創出されると論じている。Ilarri et al. (2012) はスペインとポルトガルとの間を流れる Minho 川において、甲殻類、水生昆虫類、および腹足類の密度はタイワンシジミの密度との間に正の関係があったことを示し、これらの生物にとってタイワンシジミの殻は速い流れや捕食者からの避難場所、もしくは付着基質となっている可能性を指摘している。また、Ilarri et al. (2014) は Minho 川の河口において、タイワンシジミが高密度で生息する場所は小型底生魚類の密度が高かったことを示した。その結果から、タイワンシジミの殻が密集している場所は、これらの魚類が捕食者や競争者、および物理的・生理的な攪乱から逃れられる避難場所として適していると論じている。

タイワンシジミが行う濾過摂食も、生態系エンジニアリングとして機能することが知られている。濾過によるプランクトン等の摂食自体は生態系エンジニアリングではないが、水中の光透過性を向上させることで間接的に生態系エンジニアリングを引き起こす (Sousa et al., 2009)。タイワンシジミが高密度に生息する場合、大量の水を濾過して水中のプランクトン等の量を著しく減少させる (Cohen et al., 1984 ; Leff et al., 1990 ; Strayer, 1999 ; Sousa et al., 2009)。それによって水中の光透過性が高くなり、水生植物の生育が促進される (Phelps, 1994)。

タイワンシジミが排泄した糞・偽糞は底質中に堆積される。Hakenkamp & Palmer (1999) は、本種の糞・偽糞が堆積することで底質中の有機物の濃度が著しく増加することを示した。またこの結果は、底質中の有機物は足踏摂食による減少量より排泄による増加量の方が多いことを示している (Hakenkamp & Palmer, 1999)。本種による底質中の有機物量の増加は他の生物の摂餌等に正の影響

を与えることがあり、これも生態系エンジニアリングの一つと考えられている。Ilarri et al. (2012) は、Minho 川において甲殻類、水生昆虫類、および腹足類の密度がタイワンシジミの密度との間に正の関係を示した理由の一つとして、タイワンシジミの排泄した糞・偽糞が底質中の栄養状態を改変し、これらの生物に正の影響を与えた可能性を指摘している。ただし、Ilarri et al. (2012) の結果からは、この正の関係が糞・偽糞の堆積によって引き起こされたのか、それとも殻の堆積によって引き起こされたのかを判別することは出来ない。Novais et al. (2015) は Minho 川において操作実験を行い、タイワンシジミがいると環形動物と貝類、および甲殻類の密度が高くなり、それらのバイオマス量と種数も多くなったことを示した。その結果から、タイワンシジミの排泄した糞・偽糞が底質中の有機物量を増加させ、これらの生物の餌が増えた可能性を指摘している。また、Novais et al. (2017) は Minho 川において、タイワンシジミがいると菌類のバイオマス量が多く落ち葉の分解速度が速いことを示した。そして、タイワンシジミの糞・偽糞が堆積することで底質中の栄養塩濃度が高くなり、それが菌類のバイオマス量の増加をもたらした可能性を論じている。

タイワンシジミの生態系エンジニアリングは、他のプロセスによっても生じる可能性がある。一般的に、二枚貝類は足踏摂食や底質中の移動によって底質環境を改変することが知られており、この現象は生物攪乱 (bioturbation) と呼ばれている。イシガイ類では、生物攪乱によって底質中の酸素濃度の上昇や微生物の代謝促進、水分含有量の増加、底質の均質化、硝酸塩と塩化物の放出促進、炭酸カルシウムの放出抑制が起こり、それらが生態系エンジニアリングとして機能する (Vaughn & Hakenkamp, 2001)。タイワンシジミについても、生物攪乱が生態系エンジニアリングとして機能す

ることがあるかもしれない。

タイワンシジミの生態系エンジニアリングが逆に在来種に負の影響を及ぼしたことを示唆する結果も見られる。Linares et al. (2017) は、ブラジルの複数のダムにおいて調査を行い、タイワンシジミまたはカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei* のどちらかの外来二枚貝類が生息する場所は、これらが生息しない場所と比べて、軟らかい底質を好む在来種（ユスリカ類 Chironomidae・貧毛類 Oligochaeta）の種数と密度が少ないことを示した。そして、ダムは全体的に底質が硬いため、底質の軟らかい限られた場所に外来二枚貝類の殻が密集すると、在来種に負の影響を与える可能性がある」と論じている。しかし、Linares et al. (2017) は、これら外来二枚貝類が生息していた場所には外来腹足類のヌノメカワニナ *Melanoides tuberculata* が高密度で生息していたことから、在来種の減少はヌノメカワニナによってもたらされた可能性も指摘している。また、この研究ではタイワンシジミとカワヒバリガイを一まとめにして解析しており、タイワンシジミのみと在来種との関係は明らかにされていない。さらに、外来種が在来種に影響を与えていることは、在否と密度との負の関係だけでは証明できない。そのため今後、同様の環境条件のダムにおいて厳密な操作実験を行って検証することが必要である。

Sousa et al. (2009) は、タイワンシジミを含む外来二枚貝類の生態系エンジニアリングは状況依存的であると論じている。例えば、外来二枚貝類の生態系エンジニアリングが在来種に与える影響は、局所的な環境条件や在来種の種組成に依存して異なる可能性が高い。しかし、これらの生態系エンジニアリングがどのような状況で明瞭に発現するのかが解明されていない。また、Sousa et al. (2009) は、生態系エンジニアリングは貝の定着場所から遠く離れた場所にも影響する可能性が

高いが、広域にわたる影響を調べた研究例が乏しいこと、また、生態系エンジニアリングを通した間接的な相互作用についても研究例がほとんどないことを指摘している。このように、タイワンシジミを含む外来二枚貝類の生態系エンジニアリングには、研究の余地が多く残されている。

食物連鎖を通した捕食者等への影響

タイワンシジミは在来種に餌として利用される。これは在来種に正の影響を与えるプロセスの一つである。タイワンシジミを餌として利用することが知られているのは、魚類 (Isom, 1986 ; Robinson & Wellborn, 1988 ; Phelps, 1994 ; García & Protogino, 2005 ; Cantanhêde et al., 2008 ; Sousa et al., 2008a ; Castro et al., 2018) とアメリカザリガニ *Procambarus clarkii* (Pereira et al., 2016 ; 北野ほか, 2017) である。また、アメリカザリガニ以外の甲殻類や、貝類を餌とするカメ類 Testudines 等もタイワンシジミを捕食しているかもしれない。捕食者を特定してその影響を明らかにすることは、タイワンシジミの生物的防除策を開発する上で重要であり、今後の研究の発展が期待される。

タイワンシジミの摂食・被食によって、様々な栄養段階カスケード (trophic cascade) が起こると予想される。Marroni et al. (2017) は、タイワンシジミは小型の動物プランクトンを選択的に摂食することで動物プランクトン群集の体サイズ組成と種組成を変化させることを示し、それによって動物プランクトンによる植物プランクトンへの捕食圧が強まる可能性を論じている。しかし、栄養段階カスケードについては研究例が乏しく、不明な点が多い。例えば、タイワンシジミが侵入先でプランクトンを著しく減少させるならば、プランクトンを餌とする魚貝類に負の影響を与えるか

もしれない。また、タイワンシジミを餌とする魚類や甲殻類が増加すると、それらを餌とする鳥類や哺乳類等が増加する可能性も考えられる。しかし、これらの可能性を検討した研究例は見当たらず、今後の進展が望まれる。

競争等を通して在来二枚貝類に与える影響

Krumholz et al. (1969) は、アメリカの Wabash 川水系においてイシガイ類が激減した理由の一つとして、外来のタイワンシジミによる競争排除の可能性を指摘した。それ以降、両者の競争関係が注目されてきた。現在では世界各地において、生息環境の破壊や地球温暖化によってイシガイ類が減少しつつある (Bogan, 1993, 2008)。その中で、温暖化の影響でかえって分布を拡大しつつあるタイワンシジミが、イシガイ類にさらなる負の影響を与えることが危惧されている (Gama et al., 2017)。

イシガイ類はいずれの種も K 選択的な生活史をもっており、成長が遅くて寿命が長く、体サイズが大きくなる (McMahon, 2002)。また、イシガイ類はグロキディウム幼生期に魚類に寄生して成長・分散する。これらの点でイシガイ類の生態はタイワンシジミと異なっている。以下で紹介する研究は、このような両者間の生態的な差異を前提に競争関係を議論している。なお、イシガイ類の生態の詳細に関しては、近藤 (2008) や根岸ほか (2008a, b) を参照されたい。

河川と湖沼において、タイワンシジミの密度とイシガイ類の密度との間に負の相関があることが報告され、両者の競争関係が論じられてきた (Sickel, 1986 ; Kraemer, 1979 ; Clarke, 1986, 1988 ; Belanger et al., 1990)。一方、両者の密度の間に明瞭な相関がなかった事例も報告されており (Clarke, 1988 ; Leff et al., 1990 ; Miller & Payne,

1994 ; Strayer, 1999 ; Karatayev et al., 2003), 競争の有無や強弱について一致した見解は得られていない。

この問題に対して Vaughn & Spooner (2006) は、密度を測定する調査区の大きさに着目した。この研究ではアメリカのオクラホマ州の河川においてパッチスケール (0.25m^2 の調査区) とリーチスケール (0.25m^2 の調査区を 10 個含む) の二つの空間スケールで解析を行った。その結果、パッチスケールではタイワンシジミの密度とイシガイ類の密度との間に負の相関が示されたが、リーチスケールでは明瞭な相関が示されなかった。この結果から、両者間の負の相関を検出するには、ある程度小さなスケールの調査区を設定する必要があると論じている。しかし、調査スケールを変化させると密度の相関が変化すること自体は論理的に自明であるため、適切な調査スケールを具体的に明らかにする必要がある。

これまで紹介した通り、タイワンシジミとイシガイ類との種間関係は、密度の相関を根拠に議論が行われてきた。しかし Strayer (1999) は、種間で選好する生息場所が異なっていると競争が起きていなくても負の相関を示すことから、相関だけでは競争を示す根拠として弱いことを指摘した。また、タイワンシジミによるイシガイ類への負の影響は、競争以外のプロセス (生態系エンジニアリングや大量死による水質の変化等) によってもたらされた可能性もある。このような背景から Sousa et al. (2008a) は、競争の有無や強弱を特定するために厳密な操作実験を行うことの必要性を論じている。

Ferreira-Rodríguez et al. (2018) は、イベリア半島の Miño 川で操作実験を行い、タイワンシジミの密度が高いほどイシガイ類の一種 (*Unio delphinus*) の殻長の成長量が小さく、軟体部に含まれる炭水化物の量が少ないことを示した。この

研究は、タイワンシジミがイシガイ類に負の影響を与えることを明瞭に示した最初の研究と考えられる。また、Ferreira-Rodríguez et al. (2018) は室内実験も行い、タイワンシジミの密度が高いと *U. delphinus* が活発に殻を開いたり足を伸長したりしたことを示した。特に、タイワンシジミの密度が 300 個体/m² より高いと *U. delphinus* の行動が顕著に活発になったことから、野外においてタイワンシジミの密度がこれ以上になるとイシガイ類が移動して密度が減少する可能性を論じている。

Ferreira-Rodríguez et al. (2018) はタイワンシジミがイシガイ類に負の影響を与えることを実証したが、そのプロセスは特定されていない。彼らはプロセスの候補として、(1) 餌をめぐる競争、(2) 空間をめぐる競争、(3) 生物攪乱、(4) 糞・偽糞の排泄による底質環境の改変等を挙げている。また、Vaughn & Hakenkamp (2001) はより具体的なプロセス候補として (1) 砂底の場所をめぐる競争、(2) タイワンシジミによるイシガイ類の稚貝の摂食、(3) 餌の植物プランクトンをめぐる競争の三つを挙げている。これらの論文ではプロセス候補が列挙されているだけであり、それらを裏付ける根拠は提示されていない。今後、これらを含む様々なプロセス候補について検討していく必要がある。

タイワンシジミがイシガイ類に負の影響を与えるプロセスを探る上で、他の外来二枚貝類の事例が参考になる。Ricciardi et al. (1998) は北アメリカの湖と河川において、カワホトトギスガイが侵入して高密度に増加するとイシガイ類が 4～8 年以内に絶滅したことを示し、カワホトトギスガイがイシガイ類の殻に付着したり、植物プランクトン等の餌をめぐる競争したりすることでイシガイ類に負の影響を与えると論じている。また、カワホトトギスガイは湖において、イシガイ類以外

の底生無脊椎動物とも餌をめぐる競争し、それらの密度を低下させることが報告されている (Nalepa et al., 1998 ; Lozano et al., 2001)。タイワンシジミについても同様に、濾過摂食によって植物プランクトンを減少させてイシガイ類に負の影響を与えることがあるかもしれない。特に、湖や池等の閉鎖的な水域で高密度に増加した場合は、影響が顕著になることが危惧される。

先に紹介したように、環境条件によっては、タイワンシジミはイシガイ類にも生態系エンジニアリングを通して正の影響を与えるかもしれない。また、イシガイ類も生態系エンジニアリングによって他種の密度を増加させるため (Spooner & Vaughn, 2006)、イシガイ類がタイワンシジミの密度を増加させる可能性も考えられる。今後、両者の関係については、生態系エンジニアリングを通じた相互の正の影響の可能性も視野に入れて解明していく必要がある。

タイワンシジミとイシガイ類との競争や生態系エンジニアリングを通じた相互作用は、状況に依存して有無や強弱が変化すると予想される。Vaughn & Hakenkamp (2001) は、餌が乏しくてイシガイ類の生理的な状態が悪い場所では、イシガイ類とタイワンシジミが餌をめぐる競争し、イシガイ類が強い負の影響を受ける可能性を指摘した。この指摘の通り、水中や堆積物中の餌の状態が、両者間の相互作用を解明する上で重要かもしれない。その他に、生息場所の物理・化学的環境や両者の密度が、両者間の関係に影響する可能性もある。今後、両者の関係について、どのような条件下で正負いずれの影響が顕著になるのかを特定し、それをもたらすプロセスを解明していく必要がある。

タイワンシジミの死貝がイシガイ類に与える影響やプロセスを解明した研究例も見られる。タイワンシジミは、高温や溶存酸素濃度の低下

等によって大量に死亡することがある (Ilarri et al., 2011)。その際に大量のアンモニアを放出する等して在来種のイシガイ類を死亡させる (Cherry et al., 2005 ; Cooper et al., 2005 ; Sousa et al., 2008a ; Ilarri et al., 2011 ; Wittmann et al., 2012)。

タイワンシジミがイシガイ類に与える影響については研究が進展している一方、イシガイ類以外の在来二枚貝類への影響については研究例が見当たらない。ただし、他の外来二枚貝類との種間関係については研究例が報告されている。Darrigran (2002) は、南アメリカの Río de la Plata (ラプラタ) 川において、タイワンシジミの分布拡大に合わせて外来種のシジミ属二枚貝 (*C. largillierii*) の分布域が縮小し、およそ 10 年間で河川の大部分ではタイワンシジミしか見られなくなったことを示した。この結果から、タイワンシジミが種間競争に優れていることを指摘している。

また、Darrigran (2002) は指摘していないが、繁殖をめぐる種間関係が急速な置き換えをもたらした可能性も考えられる。上記 2 種を含むシジミ属の一部の種は、自家受精に加えて、精子の放出・取り込みを通じた他家受精も行ふ。また、雄性生殖を行うため、タイワンシジミの精子を他種のシジミ類が取り込んで受精して正常に発生した場合、子はタイワンシジミになる。もしタイワンシジミの放出する精子量が他種より多かったり、精子の運動・受精能力が優れていたりした場合、侵入した個体数が少数であっても他種の卵を利用して急速に個体数を増加させることが可能と推察される。この仮説が正しい場合、他種への影響力に正のフィードバックがあることから、雄性生殖を介して他種を急速に絶滅させる可能性がある。タイワンシジミと他種のシジミ類との繁殖をめぐる関係は、今後の研究課題の一つである。

人間の経済への影響

タイワンシジミの侵入・増加は、人間に経済的な影響を与えることがある。本種が水処理施設や発電所で高密度に増加した結果、管の詰まり等が発生した事例が報告されている (McMahon, 2000 ; Rosa et al., 2011)。また、本種の糞・偽糞が水路等に大量に堆積すると通水を阻害することがある。その場合、定期的な堆積物の除去作業が必要になり、作業負担の増加をもたらす (Prokopovich & Herbert, 1965 ; Prokopovich, 1969)。これらの事例のように、本種の増加は欧米では人間への経済的影響という観点からも注視すべき現象となっている。Sousa et al. (2009) は、タイワンシジミは養殖池の水質浄化等の様々な取り組みで利用されているが、野外に拡散した場合に在来種に与える負の影響や経済的な被害を考慮すると、本種の導入・活用が可能な場合は少ないと指摘している。

一方、日本や中国等ではタイワンシジミを含むシジミ類は食用に利用される。日本におけるシジミ類の 2017 年の全国漁業生産量は約 1 万トンであり、魚貝類の内水面漁業対象種の中で最も多かった (農林水産省, 2018)。シジミ類の漁獲量の最高値は、1960 年の約 5 万トンである (中村, 2011 ; 安木, 2014)。また、2017 年のシジミ類の輸入量は約 4 千トンであり、毎年 2 千～5 千トン程度を台湾やロシア、中国等から輸入している (安木, 2014)。さらに、水路等の身近な水域において、個人や家庭でシジミ類を採取して食べることがある (嘉田・遊磨, 2000)。このような採取は漁業生産量等の統計データに反映されないため、実際には統計データ以上にシジミ類を採取・消費していると考えられる。日本のようにシジミ類の食用利用が活発な地域では、欧米と違ってタイワンシジミの増加は経済的に正の影響をもたらすと推察

される。

タイワンシジミを食用利用する地域では、本種の管理の際に人間の採取の影響を考慮する必要がある。具体的には、まとまった採取によって本種の密度が顕著に減少したり、定期的な採取によって密度の増加が長期的に抑えられていたりすると、(1) 生態系エンジニアリングを通じた在来種への影響が緩和される、(2) 栄養段階カスケードの効果が不明瞭になる、(3) イシガイ類等の在来二枚貝類への影響が弱くなる、(4) 水路やパイプ等の人工物の詰まりが起こりにくくなって経済的な被害が軽減する、といった可能性が考えられる。日本では市場に出回るシジミ類の大部分が汽水性のヤマトシジミである(中村, 2011)が、生態系への影響軽減の効果も視野に入れ、本種を水産資源として積極的に利用することを推進すべきである。

日本国内における今後の展望

「はじめに」の項で述べた通り、マシジミとタイワンシジミは同種であり、日本では両者はともに国外起源の外来種である可能性が高い。以下の文章では便宜的に、江戸時代から1980年頃までの間に日本に侵入して定着したタイワンシジミの個体・個体群を「マシジミ」集団、1980年代以降に日本に侵入した個体・個体群を「タイワンシジミ」集団と表記する。

「マシジミ」集団と「タイワンシジミ」集団が同種であるならば、両者は基本的には同様の生理・生態的特徴をもっていると予想される。もし両集団間で生理・生態的特徴が異なっている場合、そのような変異をもたらす候補プロセスは主に二つ考えられる。一つ目は、両集団は起源である国や地域が異なっていて、別の地域個体群に属する個体が日本に持ち込まれた可能性である。もう一つは、「マシジミ」集団は江戸時代から今日までの間に

日本の環境に適応して進化しており、それによって、近年持ち込まれた「タイワンシジミ」集団とは生理・生態的特徴が異なっている可能性である。これらの可能性について今後検討すべきである。

林ほか(2004)は、千葉県で採取された「マシジミ」個体と「タイワンシジミ」個体との環境耐性の差異を室内実験で調べた。その結果、「タイワンシジミ」個体の方が広い温度適応性をもち、アルカリ条件と高塩分に強いことを示唆する結果が示された。しかしこの研究では、実験に使用した「マシジミ」個体と「タイワンシジミ」個体を同定した方法や基準が明記されておらず、比較結果を解釈することが出来ない。他にも中野(2013)は、「タイワンシジミ」集団は「マシジミ」集団では見られないほど高密度に増加すると述べている。また増田・内山(2004)は、「タイワンシジミ」集団は「マシジミ」集団より繁殖をめぐる相互作用で優位であり、そのために「マシジミ」集団が駆逐されることを論じている。しかし、これらの文献ではデータや詳細な観察記録が提示・記載されておらず、正当性を判断することが出来ない。これらのことから、両集団間で生理・生態的特徴に差異があるかどうかは依然として不明である。

以上の議論をまとめると、「マシジミ」集団と「タイワンシジミ」集団は生理・生態的特徴についても両者間で異なることを実証した研究は見られない。そのため現時点では、どちらも国外外来種タイワンシジミとしてまとめて扱い、本種の管理策を検討するのが妥当と考えられる。

国内においてタイワンシジミが在来種に与える影響を調べた研究例はほとんど見当たらない。佐藤ほか(2007)は、農業水路に生息するタイワンシジミが濾過摂食によってリンと有害物質(カドミウム、銅、鉛、セレン)を取り込むことを示し、農業排水の浄化に貢献していることを論じている。また、廣谷(2010)は、タイワンシジミが

水中・堆積物中の大腸菌を除去することを示した。しかしこれらの研究では、在来の動植物に与える影響については調査・議論が行われていない。今後は、本稿で紹介した欧米の研究例等を参考にして、国内においてタイワンシジミが在来種にどのような影響を与えているのかを明らかにしていく必要がある。

今後の研究が特に必要な課題の一つとして、タイワンシジミがセタシジミ *Corbicula sandai* に与える影響の解明が挙げられる。セタシジミは日本の在来種であり、琵琶湖等の淡水域に生息する固有種かつ水産上の重要種である（紀平ほか、2009）。タイワンシジミは他種のシジミ類の減少をもたらす可能性があり、セタシジミの生息や分布にも負の影響を与えるかもしれない。今後、両種の個体群動態や両種間の相互作用を解明するとともに、人間による水産利用のあり方も考慮する必要がある。

謝辞

2名の匿名査読者からは、本稿をまとめる上で重要なお指摘を多数頂きました。厚くお礼申し上げます。

引用文献

- AnDong, Q., S. AnJing & A. Komaru. 2001. Yellow and brown shell color morphs of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Co Beaver rbiculidae) from Sichuan Province, China, are triploids and tetraploids. *Journal of Shellfish Research*, 20 : 323-328.
- Beaver, J. R., T. L. Crisman & R. J. Brock. 1991. Grazing effects of an exotic bivalve (*Corbicula fluminea*) on hypereutrophic lake water. *Lake and Reservoir Management*, 7 : 45-51.
- Belanger, T. V., C. G. Annis & D. D. VanEpps. 1990. Growth rates of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in the upper and middle St. Johns River, Florida. *The Nautilus*, 104 : 4-9.
- Belanger, S. E., J. L. Farris, D. S. Cherry & J. Cairns, Jr. 1985. Sediment preference of the freshwater Asiatic clam, *Corbicula fluminea*. *The Nautilus*, 99 : 66-73.
- Blalock, H. N. & J. J. Herod. 1999. A comparative study of stream habitat and substrate utilized by *Corbicula fluminea* in the New River, Florida. *Biological Science*, 62 : 145-151.
- Bogan, A. E. 1993. Freshwater bivalve extinctions (Mollusca: Unionoida): a search for causes. *American Zoologist*, 33 : 599-609.
- . 2008. Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595 : 139-147.
- Boltovskoy, D., I. Izaguirre & N. Correa. 1995. Feeding selectivity of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) on natural phytoplankton. *Hydrobiologia*, 312 : 171-182.
- Byrne, M., H. Phelps, T. Church, V. Adair, P. Selvakumaraswamy & J. Potts. 2000. Reproduction and development of the freshwater clam *Corbicula australis* in southeast Australia. *Hydrobiologia*, 418 : 185-197.
- Cantanhêde, G., N. S. Hahn, É. A. Gubiani & R. Fugl. 2008. Invasive molluscs in the diet of *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1821) (Pisces, Doradidae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Ecology of Freshwater Fish*, 17 : 47-53.
- Cao, L., C. Damborenea, P. E. Penchaszadeh & G. Darrigran. 2017. Gonadal cycle of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) in Pampean streams (Southern Neotropical Region). *PloS one*, 12 : e0186850.

- Castro, P. S., M. I. Ilarri, V. Modesto, C. Antunes & R. Sousa. 2018. Palatability of the Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller 1774) in an invaded system. *Hydrobiologia*, 810 : 97-108.
- Cherry, D. S., J. L. Scheller, N. L. Cooper & J. R. Bidwell. 2005. Potential effects of Asian clam (*Corbicula fluminea*) die-offs on native freshwater mussels (Unionidae) I: water-column ammonia levels and ammonia toxicity. *Journal of the North American Benthological Society*, 24 : 369-380.
- Clarke, A. H. 1986. Competitive exclusion of *Canthyria* (Unionidae) by *Corbicula fluminea* (Müller). *Malacology Data Net*, 1 : 3-10.
- . 1988. Aspects of corbiculid-unionid sympatry in the United States. *Malacology Data Net*, 2 : 57-99.
- Cohen, R. R., P. V. Dresler, E. J. Phillips & R. L. Cory. 1984. The effect of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, on phytoplankton of the Potomac River, Maryland. *Limnology and Oceanography*, 29 : 170-180.
- Cooper, N. L., J. R. Bidwell & D. S. Cherry. 2005. Potential effects of Asian clam (*Corbicula fluminea*) die-offs on native freshwater mussels (Unionidae) II: porewater ammonia. *Journal of the North American Benthological Society*, 24 : 381-394.
- Crespo, D., M. Dolbeth, S. Leston, R. Sousa & M. Â. Pardal. 2015. Distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the invaded range: a geographic approach with notes on species traits variability. *Biological Invasions*, 17 : 2087-2101.
- Darrigran, G. 2002. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions*, 4 : 145-156.
- Dias, E., P. Morais, C. Antunes & J. C. Hoffman. 2014. Linking terrestrial and benthic estuarine ecosystems: organic matter sources supporting the high secondary production of a non-indigenous bivalve. *Biological Invasions*, 16 : 2163-2179.
- Ferreira-Rodríguez, N., R. Sousa & I. Pardo. 2018. Negative effects of *Corbicula fluminea* over native freshwater mussels. *Hydrobiologia*, 810 : 85-95.
- Gama, M., D. Crespo, M. Dolbeth & P. M. Anastácio. 2017. Ensemble forecasting of *Corbicula fluminea* worldwide distribution: Projections of the impact of climate change. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 27 : 675-684.
- García, M. L. & L. C. Protogino. 2005. Invasive freshwater molluscs are consumed by native fishes in South America. *Journal of Applied Ichthyology*, 21 : 34-38.
- Hakenkamp, C. C. & M. A. Palmer. 1999. Introduced bivalves in freshwater ecosystems: the impact of *Corbicula* on organic matter dynamics in a sandy stream. *Oecologia*, 119 : 445-451.
- , S. G. Ribblett, M. A. Palmer, C. M. Swan, J. W. Reid & M. R. Goodison. 2001. The impact of an introduced bivalve (*Corbicula fluminea*) on the benthos of a sandy stream. *Freshwater Biology*, 46 : 491-501.
- Hall, J. J. 1984. Production of immature *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae), in Lake Norman, North Carolina. *Nautilus*, 98: 153-159.
- 林 紀男・松島 眸・古丸 明・稲森悠平. 2004. 外来二枚貝タイワンシジミ生息域拡大の要因. 用水と廃水, 46 : 69 - 75.
- 廣谷博史. 2010. タイワンシジミが生息する河川における大腸菌指標の有効性. 環境技術, 39 : 458 - 463.
- Hoyer, A. B., S. G. Schladow & F. J. Rueda. 2015. Local dispersion of nonmotile invasive bivalve species by wind-driven lake currents. *Limnology and Oceanography*, 60 : 446-462.

- Ilarri, M. I., C. Antunes, L. Guilhermino & R. Sousa. 2011. Massive mortality of the Asian clam *Corbicula fluminea* in a highly invaded area. *Biological Invasions*, 13 : 277-280.
- , F. Freitas, S. Costa-Dias, C. Antunes, L. Guilhermino & R. Sousa. 2012. Associated macrozoobenthos with the invasive Asian clam *Corbicula fluminea*. *Journal of Sea Research*, 72 : 113-120.
- , A. T. Souza, C. Antunes, L. Guilhermino & R. Sousa. 2014. Influence of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) on estuarine epibenthic assemblages. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 143 : 12-19.
- 石橋 亮・古丸 明. 2003. 琵琶湖淀川水系, 大和川水系におけるタイワンシジミの出現状況. *VENUS*, 62 : 65 - 70.
- Isom, B. G. 1986. Historical review of Asiatic clam (*Corbicula*) invasion and biofouling of waters and industries in the Americas. In: *Proceedings of the Second International Corbicula Symposium*. Special edition No. 2 of the American Malacological Bulletin (ed. Britton, J. C.), pp. 1-6. American Malacological Union, N.Y.
- Jenkins, M. 2003. Prospects for biodiversity. *Science*, 302 : 1175-1177.
- Jones, C. G., J. H. Lawton & M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69 : 373-386.
- 嘉田由紀子・遊磨正秀. 2000. 水辺遊びの生態学—琵琶湖地域の三世代の語りから—. 210pp. 農山漁村文化協会, 東京.
- Karatayev, A. Y., L. E. Burlakova, T. Kesterson & D. K. Padilla. 2003. Dominance of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller), in the benthic community of a reservoir. *Journal of Shellfish Research*, 22 : 487-493.
- , D. K. Padilla, D. Minchin, D. Boltovskoy & L. E. Burlakova. 2007. Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves. *Biological Invasions*, 9 : 161-180.
- 紀平 肇・松田征也・内山りゅう. 2009. 日本産淡水貝類図鑑①琵琶湖・淀川産の淡水貝類. 159pp. ピーシーズ, 横浜.
- 北野大輔・鈴木誉士・中川雅博・浅香智也. 2017. 琵琶湖につながる農業水路における淡水シジミの生息状況と絶滅危惧マシジミの保全に係る水路管理手法の検討. *伊豆沼・内沼研究報告*, 11 : 55 - 66.
- Komaru, A. & K. Konishi. 1996. Ultrastructure of biflagellate spermatozoa in the freshwater clam, *Corbicula leana* (Prime). *Invertebrate Reproduction & Development*, 29 : 193-197.
- &——. 1999. Non-reductional spermatozoa in three shell color types of the freshwater clam *Corbicula fluminea* in Taiwan. *Zoological Science*, 16 : 105-108.
- , ——, I. Nakayama, T. Kobayashi, H. Sakai & K. Kawamura. 1997. Hermaphroditic freshwater clams in the genus *Corbicula* produce non-reductional spermatozoa with somatic DNA content. *The Biological Bulletin*, 193 : 320-323.
- , M. Yamada & S. Houki. 2013. Relationship between two androgenetic clam species, *Corbicula leana* and *Corbicula fluminea*, inferred from mitochondrial cytochrome b and nuclear 28S rRNA markers. *Zoological Science*, 30 : 360-365.
- 近藤高貴. 2008. 日本産イシガイ目貝類図譜. 69pp. 日本貝類学会, 東京.
- Kraemer, L. R. 1979. *Corbicula* (Bivalvia: Sphaeriacea) vs. indigenous mussels (Bivalvia: Unionacea) in US rivers: a hard case for interspecific competition?.

- Integrative and Comparative Biology, 19 : 1085-1096.
- Krumholz, L. A., R. L. Bingham & E. R. Meyer. 1969. A survey of the commercially valuable mussels of the Wabash and White Rivers of Indiana. Indiana Academy of Science, 79 : 205-226.
- 黒住耐二. 2014. マシジミは近世期の外来種か? . ちりぼたん, 44 : 85 - 86.
- Lauritsen, D. D. 1986. Filter-feeding in *Corbicula fluminea* and its effect on seston removal. Journal of the North American Benthological Society, 5 : 165-172.
- Leff, L. G., J. L. Burch & J. McArthur. 1990. Spatial distribution, seston removal, and potential competitive interactions of the bivalves *Corbicula fluminea* and *Elliptio complanata*, in a coastal plain stream. Freshwater Biology, 24 : 409-416.
- Linares, M. S., M. Callisto & J. C. Marques. 2017. Invasive bivalves increase benthic communities complexity in neotropical reservoirs. Ecological Indicators, 75 : 279-285.
- Lozano, S. J., J. V. Scharold & T. F. Nalepa. 2001. Recent declines in benthic macroinvertebrate densities in Lake Ontario. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 58 : 518-529.
- Lucy, F., A. Karatayev & L. Burlakova. 2012. Predictions for the spread, population density and impacts of *Corbicula fluminea* in Ireland. Aquatic Invasions, 7 : 465-474.
- Marroni, S., N. Mazzeo, J. P. Pacheco, J. Clemente & C. Iglesias. 2017. Interactions between bivalves and zooplankton: competition or intraguild predation? Implications for biomanipulation in subtropical shallow lakes. Marine and Freshwater Research, 68 : 1036-1043.
- 増田 修・内山りゅう. 2004. 日本産淡水貝類図鑑②汽水域を含む全国の淡水貝類. 240pp. ピーシーズ, 東京.
- Miller, A. C. & B. S. Payne. 1994. Co-occurrence of native freshwater mussels (Unionidae) and the non-indigenous *Corbicula fluminea* at two stable shoals in the Ohio River, USA. Malacological Review, 27 : 87-97.
- McMahon, R. F. 1982. The occurrence and spread of the introduced Asiatic freshwater clam, *Corbicula fluminea* (Müller), in North America 1924-1982. The Nautilus, 96 : 134-141.
- . 2000. Invasive characteristics of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea*. In: Nonindigenous freshwater organisms: Vectors, Bioplogy and Impacts (ed. Russel-Hunter, W. D.), pp. 315-343. Lewis Publishers. Boca Raton, Florida.
- . 2002. Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: r selection versus resistance. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 59 : 1235-1244.
- 宮下 直・野田隆史. 2003. 群集生態学. 187pp. 東京大学出版会, 東京.
- Mouthon, J. 2003. Longitudinal and temporal variations of density and size structure of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) populations in the Saône and Rhône rivers (France). Annales de Limnologie-International Journal of Limnology, 39 : 15-25.
- & T. Parghentanian. 2004. Comparison of the life cycle and population dynamics of two *Corbicula* species, *C. fluminea* and *C. fluminalis* (Bivalvia: Corbiculidae) in two French canals. Archiv für Hydrobiologie, 161 : 267-287.
- 中村幹雄. 2011. わが国の水産業「やまとしじみ」. 19pp. 日本水産資源保護協会, 東京.
- 中野大助. 2013. タイワンシジミ. 「河川生態学」(中村太士編), pp. 295 - 296. 講談社, 東京.

- Nalepa, T. F., D. J. Hartson, D. L. Fanslow, G. A. Lang & S. J. Lozano. 1998. Declines in benthic macroinvertebrate populations in southern Lake Michigan, 1980-1993. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55 : 2402-2413.
- 根岸淳二郎・萱場祐一・塚原幸治・三輪芳明. 2008a. 指標・危急生物としてのイシガイ目二枚貝：生息環境の劣化プロセスと再生へのアプローチ. *応用生態工学*, 11 : 195 - 211.
- ・萱場祐一・塚原幸治・三輪芳明. 2008b. イシガイ目二枚貝の生態学的研究：現状と今後の課題. *日本生態学会誌*, 58 : 37 - 50.
- 農林水産省. 2018. 農林水産統計 平成 29 年漁業・養殖業生産統計. 53pp. 農林水産省, 東京.
- Novais, A., D. Batista, F. Cássio, C. Pascoal & R. Sousa. 2017. Effects of invasive clam (*Corbicula fluminea*) die-offs on the structure and functioning of freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 62 : 1908-1916.
- Novais, A., A. T. Souza, M. Ilarri, C. Pascoal & R. Sousa. 2015. Facilitation in the low intertidal: effects of an invasive species on the structure of an estuarine macrozoobenthic assemblage. *Marine Ecology Progress Series*, 522 : 157-167.
- Pereira, J. L., S. Pinho, A. Ré, P. A. Costa, R. Costa, F. Gonçalves & B. B. Castro. 2016. Biological control of the invasive Asian clam, *Corbicula fluminea*: can predators tame the beast?. *Hydrobiologia*, 779 : 209-226.
- Phelps, H. L. 1994. The Asiatic clam (*Corbicula fluminea*) invasion and system-level ecological change in the Potomac River estuary near Washington, DC. *Estuaries*, 17 : 614-621.
- Pigneur, L. M., S. M. Hedtke, E. Etoundi & K. Van Doninck. 2012. Androgenesis: a review through the study of the selfish shellfish *Corbicula* spp. *Heredity*, 108 : 581-591.
- , J. Marescaux, K. Roland, E. Etoundi, J. P. Descy & K. Van Doninck. 2011. Phylogeny and androgenesis in the invasive *Corbicula* clams (Bivalvia, Corbiculidae) in Western Europe. *BMC Evolutionary Biology*, 11 : 147.
- Prezant, R. S. & K. Chalermwat. 1984. Flotation of the bivalve *Corbicula fluminea* as a means of dispersal. *Science*, 225 : 1491-1494.
- Prokopovich, N. P. 1969. Deposition of clastic sediments by clams. *Journal of Sedimentary Research*, 39 : 891-901.
- Prokopovich, N. & P. J. Herbert. 1965. Sedimentation in the Delta-Mendota Canal. *American Water Works Association*, 57 : 375-382.
- Reid, R. G. B., R. F. McMahon, D. O. Foighil & R. Finnigan. 1992. Anterior inhalant currents and pedal feeding in bivalves. *Veliger*, 35 : 93-104.
- Ricciardi, A., R. J. Neves & J. B. Rasmussen. 1998. Impending extinctions of North American freshwater mussels (Unionoida) following the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion. *Journal of Animal Ecology*, 67 : 613-619.
- Rigby, G. R., G. M. Hallegraeff & C. Sutton. 1999. Novel ballast water heating technique offers cost-effective treatment to reduce the risk of global transport of harmful marine organisms. *Marine Ecology Progress Series*, 191 : 289-293.
- Robinson, J. V. & G. A. Wellborn. 1988. Ecological resistance to the invasion of a freshwater clam, *Corbicula fluminea*: fish predation effects. *Oecologia*, 77 : 445-452.
- Rosa, I. C., J. L. Pereira, J. Gomes, P. M. Saraiva, F. Gonçalves & R. Costa. 2011. The Asian clam *Corbicula fluminea* in the European freshwater-dependent industry: A latent threat or a friendly

- enemy?. *Ecological Economics*, 70 : 1805-1813.
- 佐藤周之・桑原智之・兵頭正浩・伴 道一・野中 資博・佐藤利夫. 2007. 淡水性シジミの面源負荷抑制効果に関する基礎的研究—バイオレメディエーション技術の応用による栄養塩類および各種有害金属の除去—. *日本海水学会誌*, 61 : 325 — 330.
- Schmidlin, S. & B. Baur. 2007. Distribution and substrate preference of the invasive clam *Corbicula fluminea* in the river Rhine in the region of Basel (Switzerland, Germany, France). *Aquatic Science*, 69 : 153-161.
- Sickel, J. B. 1986. *Corbicula* population mortalities: factors influencing population control. *American Malacological Bulletin Special Edition*, 2 : 89-94.
- Sousa, R., C. Antunes & L. Guilhermino. 2006. Factors influencing the occurrence and distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the River Lima estuary. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 42 : 165-171.
- , —— & —— . 2008a. Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 44 : 85-94.
- , J. L. Gutiérrez & D. C. Aldridge. 2009. Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers. *Biological Invasions*, 11 : 2367-2385.
- , A. Novais, R. Costa & D. L. Strayer. 2014. Invasive bivalves in fresh waters: impacts from individuals to ecosystems and possible control strategies. *Hydrobiologia*, 735 : 233-251.
- , M. Rufino, M. Gaspar, C. Antunes & L. Guilhermino. 2008b. Abiotic impacts on spatial and temporal distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the River Minho estuary, Portugal. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18 : 98-110.
- Spooner, D. E. & C. C. Vaughn. 2006. Context-dependent effects of freshwater mussels on stream benthic communities. *Freshwater Biology*, 51 : 1016-1024.
- Strayer, D. L. 1999. Effects of alien species on freshwater mollusks in North America. *Journal of the North American Benthological Society*, 18 : 74-98.
- Vaughn, C. C. & C. C. Hakenkamp. 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, 46 : 1431-1446.
- & D. E. Spooner. 2006. Scale-dependent associations between native freshwater mussels and invasive *Corbicula*. *Hydrobiologia*, 568 : 331-339.
- Voelz, N. J., J. V. McArthur & R. B. Rader. 1998. Upstream mobility of the Asiatic clam *Corbicula fluminea*: identifying potential dispersal agents. *Journal of Freshwater Ecology*, 13 : 39-45.
- Werner, S. & K. O. Rothhaupt. 2007. Effects of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* on settling juveniles and other benthic taxa. *Journal of the North American Benthological Society*, 26 : 673-680.
- Wittmann, M. E., S. Chandra, J. E. Reuter, S. G. Schladow, B. C. Allen & K. J. Webb. 2012. The control of an invasive bivalve, *Corbicula fluminea*, using gas impermeable benthic barriers in a large natural lake. *Environmental Management*, 49 : 1163-1173.
- 山田充哉・石橋 亮・河村功一・古丸 明. 2010. ミトコンドリア DNA のチトクローム b 塩基配列および形態から見た日本に分布するマシジミ, タイワンシジミの類縁関係. *日本水産学会誌*, 76 : 926 — 932.
- 安木新一郎. 2014. ロシア産シジミの輸入状況, 2006 年～2012 年. *国際研究論叢*, 27 : 175 — 179.