

特集：特定外来生物カワヒバリガイの現状と課題1

論文

# 貯水池および導水路におけるカワヒバリガイの生態

## —発生動態・捕食圧・分散とそこから見える対策—

### Biology of *Limnoperna fortunei* in reservoirs and a headrace channel —Perspective for antifouling from larval dynamics, predation pressure and dispersal—

中野大助・小林卓也・坂口 勇

Daisuke NAKANO, Takuya KOBAYASHI and Isamu SAKAGUCHI

#### 要 約

群馬県南西部に位置する<sup>かぶら</sup>鑄川用水では、2005年にカワヒバリガイの侵入が確認され、大量付着による汚損被害が生じている。この鑄川用水の貯水池、大塩湖と竹沼湖および2つを結ぶ導水路においてカワヒバリガイに関する3つの生態解明調査を実施した。

まず、カワヒバリガイ幼生の発生動態を2つの貯水池で調べたところ、大塩湖の幼生密度は竹沼湖に比べて非常に高かった。この原因は、貯水池管理の違いにより2つの貯水池の環境が大きく異なっているためと考えられ、貯水池管理がカワヒバリガイの発生動態に大きな影響を及ぼすことが明らかになった。また、大幅な水位低下が見られた翌年の幼生発生量は減少したため、水位低下による干出はカワヒバリガイの密度低減に有効であると考えられる。次に大塩湖においてカワヒバリガイに対する捕食圧を調査した。その結果、付着初期のカワヒバリガイは、95%を超える高い割合で捕食されていた。現場に応じた手法の検討が必要だが、捕食は密度低減の有効なツールになり得ると考えられる。更に大塩湖で発生したカワヒバリガイ幼生の流下密度が、導水路を流れる距離に応じてどのように変化するかを調査した。流下密度は、流下距離に応じて指数関数的に減少しており、導水路壁面への付着や壁面に生息する成貝集団によるトラップが大きな理由と考えられた。

今後、カワヒバリガイによる生態系への影響の低減や被害拡大の防止にはより広域的スケールにおける密度低減対策や拡散防止対策の研究と開発が不可欠であり、更なる生態的な知見の収集が重要になる。

キーワード：発生動態、捕食圧、分散、汚損対策、広域的対策

#### はじめに

カワヒバリガイ *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) は淡水に生息する外来性二枚貝である。日本では1990年代に淀川水系、揖斐川水系、長良川水系、木曾川水系の4水系で発見され、2000年代に入り矢作川水系、天竜川水系、利根川水系、豊川水系の4水系でも見つかかり、合計8水系においてその侵入が確認されている(中井, 2001; 内田, 2007)。カワヒバリガイは、足糸によって基質に付着する性質を持ち、多数の個体が集まり付着集団を形成する。この性質は、しばしば利水施設に通水阻害等の深刻な汚損被害をもたらすことがある(Morton, 1975; Magara et al., 2001; Darrigran et al., 2007)。また、カワヒバリガイの濾過能力は非常に高く(Sylvester et al., 2005)、プランクトン群集や懸濁物質濃度に大きな

影響を及ぼす(Boltovskoy et al., 2009)。そのため、カワヒバリガイの分布拡大と増殖は、人間の生産活動および生態系に大きな不利益をもたらすことが懸念される。

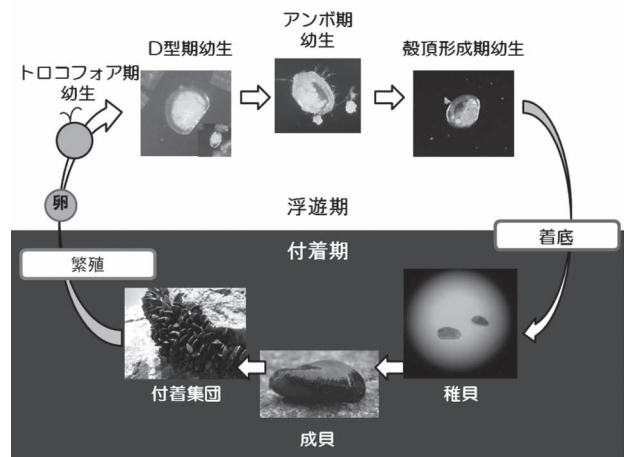


図1 カワヒバリガイの生活史。

カワヒバリガイはその生活史の中に浮遊幼生期を持ち(図1), この時期に水流に乗ってその分布を拡大するのではないかと考えられている。幼生期間は水温に依存するものの, 概ね2~3週間とされている(Cataldo et al., 2005)。海域に到達するとカワヒバリガイ幼生は高い塩分濃度により死滅してしまうため, カワヒバリガイの定着には幼生が付着できるようになるまで成長するための滞留時間の長い淡水域の存在が不可欠である。日本のような急流河川の多い地域では, 湖沼や貯水池といった止水域が, この役割を担っているものと考えられる。カワヒバリガイと同様の生活史と生態的特長を持つ, カワホトトギスガイ *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) でも河川での個体群の維持には貯水池のような止水域からの幼生の供給が不可欠であるとされている(Horvath et al., 1996; Stoeckel et al., 2004)。しかし, 止水域におけるカワヒバリガイの生態を調べた研究例は極めて限られている。

群馬県南西部に位置する鐺川用水は, 2つの貯水池(大塩湖, 竹沼湖)を持つ農業用水である。鐺川用水では, 鐺川の支流南牧川から取水した水を南一号幹線によって大塩湖に入れ, 大塩湖から南二号幹線を通して竹沼湖に

送水している(図2)。大塩湖から送水される水は幹線, 支線を通して田畑に送られている。2005年に大塩湖の取水口直下の導水路においてカワヒバリガイの大量付着が見つかり, 本用水への侵入が確認された。財団法人電力中央研究所では, 2007年より鐺川用水におけるカワヒバリガイの生態調査を行っており, 貯水池におけるカワヒバリガイ幼生の発生動態(中野ほか, 2008; Nakano et al., 2010a) やカワヒバリガイへの捕食圧(Nakano et al., 2010b), 導水路における成貝の付着量(小林ほか, 2010) や幼生流下量などについて明らかにしている。本稿では, 貯水池および導水路におけるカワヒバリガイの生態について当所で実施してきた研究を紹介するとともに, そこから見えてくる被害軽減のための対策について議論したい。

### 貯水池環境とカワヒバリガイ幼生の発生動態

鐺川用水の大塩湖と竹沼湖においてカワヒバリガイ幼生(以下幼生)の密度と貯水池環境の関わりについて調査を行った。2007年の夏(大塩湖では6月18日, 竹沼湖では8月3日から)に調査を開始し, 現在(2010年9月

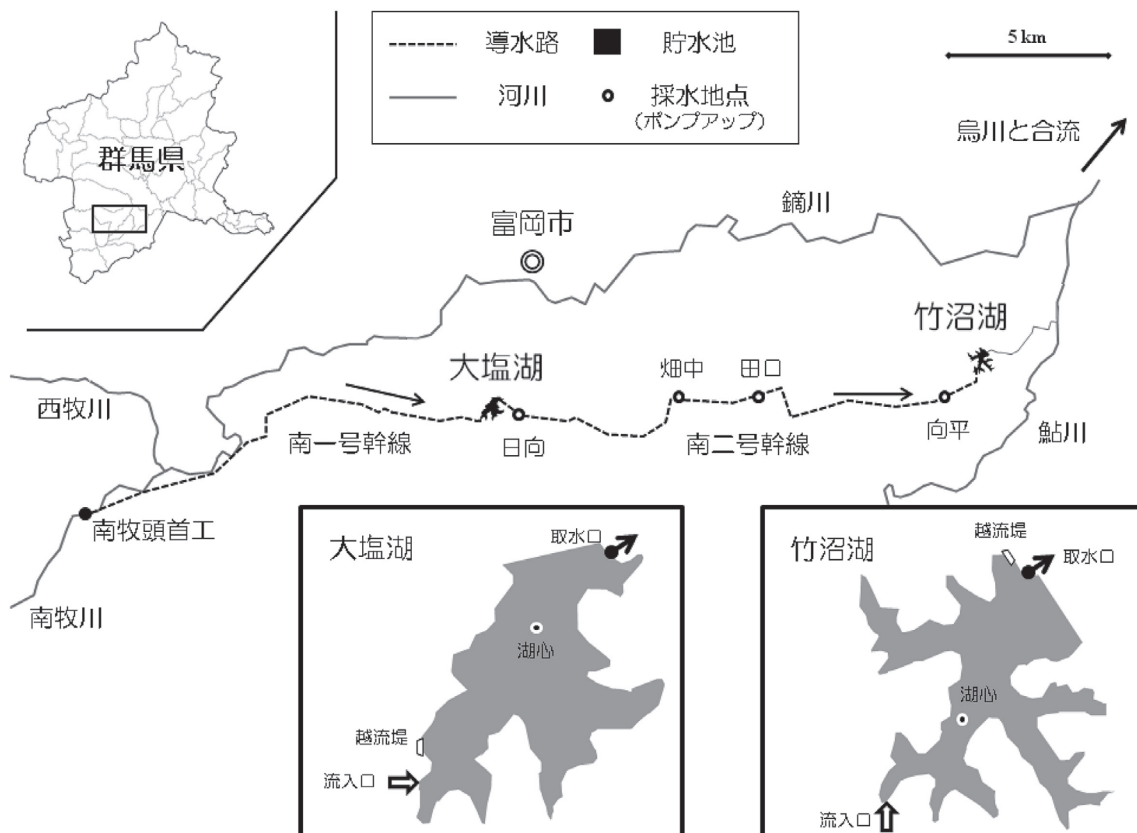


図2 調査地概要(鐺川用水の導水路と大塩湖, 竹沼湖)。

30日)も継続中である。調査の概要は、大塩湖と竹沼湖の中央部(図1)でプランクトンネット(離合社製 NXX13, メッシュサイズ100 μm)を湖底から全層鉛直引きして幼生を採集し生息密度を求めるとともに、水温や溶存酸素濃度の鉛直プロファイルが多項目水質計(Hydrolab社製 DataSonde 5X)によって測定した(詳細はNakano et al. 2010a)。

その結果、導水路によって連結されているにもかかわらず大塩湖と竹沼湖では幼生の生息密度が全く異なっていた(図3)。大塩湖では2007~2009年の3年間で毎年1 m<sup>3</sup>あたり1万個体(最大8万個体)を超える幼生が確認されたのに対し、竹沼湖では最大でも1 m<sup>3</sup>あたり2百個体程度とその差は明らかであった。幼生が高密度で見られた大塩湖の幼生発生期間はおおよそ6月中旬から9月下旬であった。幼生密度が1 m<sup>3</sup>あたり1万個体を超える時は常に水温が20℃を超えており、17℃を下回る期間では幼生の発生は見られなかった(図4)。この結果と同様に、香港のPlover Cove貯水池や南米のParana川でも、約17℃が幼生発生の開始水温になっていると報告されている(Morton, 1977; Cataldo and Boltovskoy, 2000)。

大塩湖と竹沼湖では、何故、幼生密度に大きな違いが見られたのだろうか、それは2つの貯水池の環境の差異によるものと考えられる。図5は、大塩湖と竹沼湖の水温の鉛直プロファイルを示したものであり、横軸は時間軸、縦軸は湖底からの距離を表している。この図から明らかなように大塩湖と竹沼湖では夏期の水温環境が著しく異なる。大塩湖では夏期に最深部まで20℃を超える水温水塊が広がっているのに対し、竹沼湖では夏期でも深部(湖底から水深の約3分の1まで)に15℃未満の冷たい水塊が存在している。そのため、竹沼湖では深部に生息するカワヒバリガイ個体は繁殖に参加することは

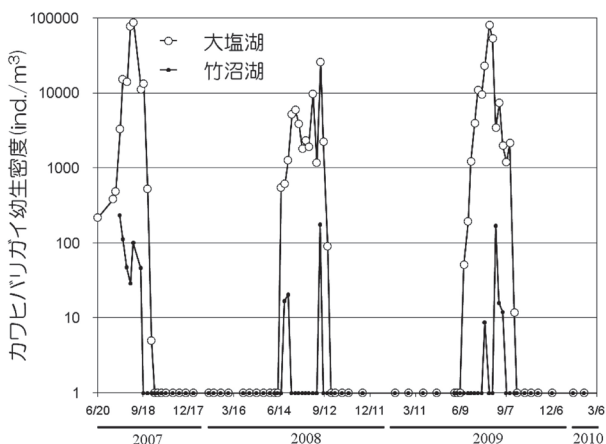


図3 大塩湖と竹沼湖におけるカワヒバリガイ幼生の密度。

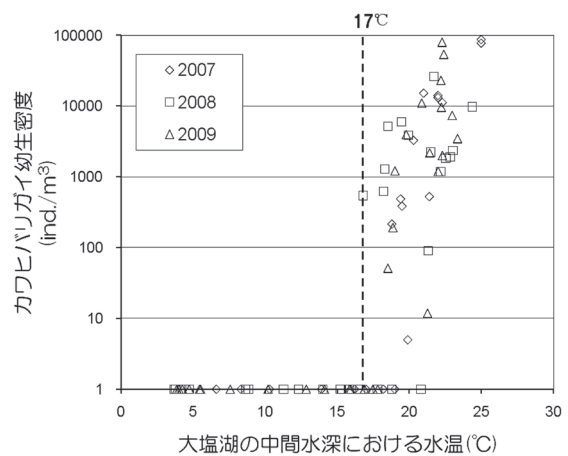


図4 大塩湖の中間水深における水温とカワヒバリガイ幼生密度の関係。

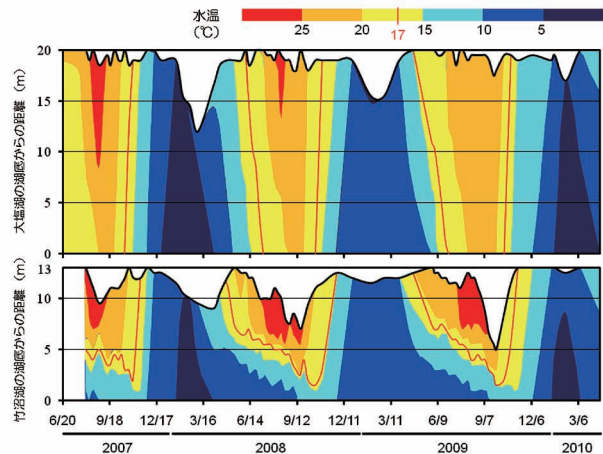


図5 大塩湖と竹沼湖における水温の鉛直プロファイル。

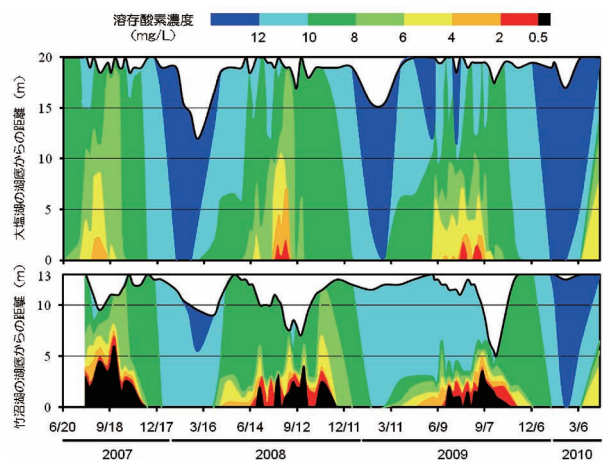


図6 大塩湖と竹沼湖における溶存酸素濃度の鉛直プロファイル。

できないのに対し、大塩湖では最深部に生息する個体でも繁殖に好適な水温環境にある。図6は、水生生物の生存に大きな影響を及ぼす溶存酸素濃度の鉛直プロファイルを示している。先行研究では、カワヒバリガイ成員の生存限界となる溶存酸素濃度は、0.5 mg/Lとされている (Karatayev et al., 2007)。大塩湖では、この生存限界濃度を下回ることほどの水深でもなかったが、竹沼湖では、限界濃度を下回る貧酸素水塊が、湖底から約4~5 m付近まで毎年夏期に生じていた。そのため、大塩湖では湖沼全体にカワヒバリガイが生息できるが、竹沼湖では深部にはカワヒバリガイが生息できないものと考えられる。また、水質環境だけでなく水位変動も大塩湖と竹沼湖では大きな違いがある。図5と6の黒い実線は水位を示しており、色のついていない部分は水位が下がって水がないことを表している。夏期、大塩湖では水位がほとんど変化しないのに対して、竹沼湖では、小さくても4 m、大きい時には8 m近く水位が低下しており、低下している期間も長い。カワヒバリガイは、乾燥に弱く野外で干乾されると5日でほぼ100 %の個体が死亡すると報告されている (Montalto and Drago, 2003)。以上の結果を総合的にみると、竹沼湖では幼生を供給するカワヒバリガイ成員の生息できる場所がほとんどない。このような貯水池環境の違いが、大塩湖と竹沼湖の幼生密度の差に反映したものと考えられる。

大塩湖と竹沼湖に見られる貯水池環境の違いは、貯水池管理に起因するものである。大塩湖では、1996年度から水質の改善と維持を目的として湖水を攪拌する曝気装置が設置されている。温帯域の水深の大きな湖沼では、通常、夏期に成層が形成され、竹沼湖のように表層に水温の高い水塊が生じ、深部には低水温かつ貧酸素な水塊

が生じる。しかし、大塩湖では曝気装置による湖水循環のため湖底まで高い水温と溶存酸素濃度を維持している。また、大塩湖の水は、農業だけでなく水道にも利用されており、上水道の安定供給のため常に水位を確保する努力が行われている。一方、竹沼湖の水は灌漑目的のみに使われているため、農繁期には水位が大きく下がる。カワヒバリガイの生存と繁殖から見た大塩湖と竹沼湖の貯水池環境の模式図が図7である (中野, 2009)。この図を見ると曝気装置により成層がなくなり、水位変動も小さい大塩湖がカワヒバリガイの生存や繁殖に好適な環境になっているのがわかる。夏期の成層は、表層ではアオコの発生、湖底では鉄・マンガンの溶出やメタンガス・硫化水素の発生を生じさせる (道奥, 1998)。大塩湖における曝気装置の導入は、水質環境の改善と維持に大きく寄与したものと考えられる。しかし、この水質改善が残念ながらカワヒバリガイの大量発生を維持している可能性がある。これらの研究結果から、貯水池管理は、カワヒバリガイの生息密度に大きく影響することが明らかになった。そのため、カワヒバリガイの侵入している貯水池等への水質改善措置の導入は、カワヒバリガイの発生活動態に変化をもたらす恐れがあり配慮が必要である。

大塩湖では、2007年から2008年の冬に渇水のため8 m以上水位が低下した。この水位低下により大塩湖の湖底に大量のカワヒバリガイが付着しているのが確認された (図8)。成員集団は、岩盤や石、沈水木などに多く付着していたのに対し、砂礫底ではほとんど付着は見られず、基質の選好性が認められた。この時期の大塩湖ではしばしば最低気温が0 °Cを下回っており、実験的に水面上に出したカワヒバリガイは凍結により1昼夜でほぼ全ての個体 (99 %以上) が死亡していた (中野, 未発表)。2008年の幼生密度 (最大で約26千個体/m<sup>3</sup>) が、2007年 (最大で約86千個体/m<sup>3</sup>) に比べて小さな値であったのは、上述の大きな水位低下により繁殖に参加できる成員数が減少したためと考えられる。これらのことは、水位を下げる操作による干出が、カワヒバリガイの密度低減に効果的であることを示している。また、氷点下まで気温が下がる場所では、冬期の抜水により干出を実施すれば、短期間でカワヒバリガイを減少させることができ、死亡個体による悪臭の発生も極力抑えることができると考えられる。しかし、大塩湖における水位低下の効果は、長続きはせず、2009年の幼生密度 (最大で約79千個体/m<sup>3</sup>) は、2007年と同様の水準まで回復していた。そのため、水位低下による密度低減対策は、現場でモニタリングを行いながら継続的に行う必要があるものと考えら

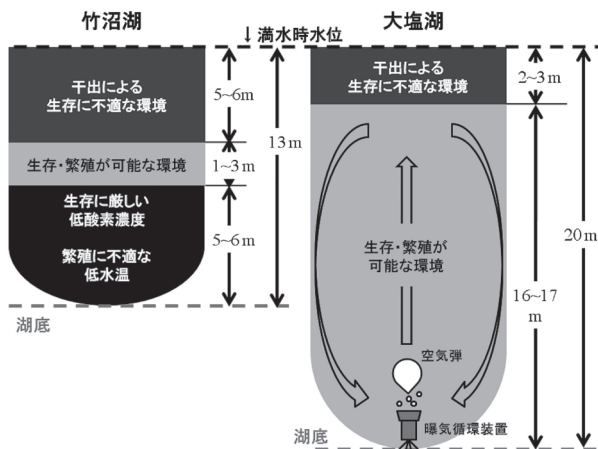


図7 カワヒバリガイの生存と繁殖から見た大塩湖と竹沼湖の環境の違い。

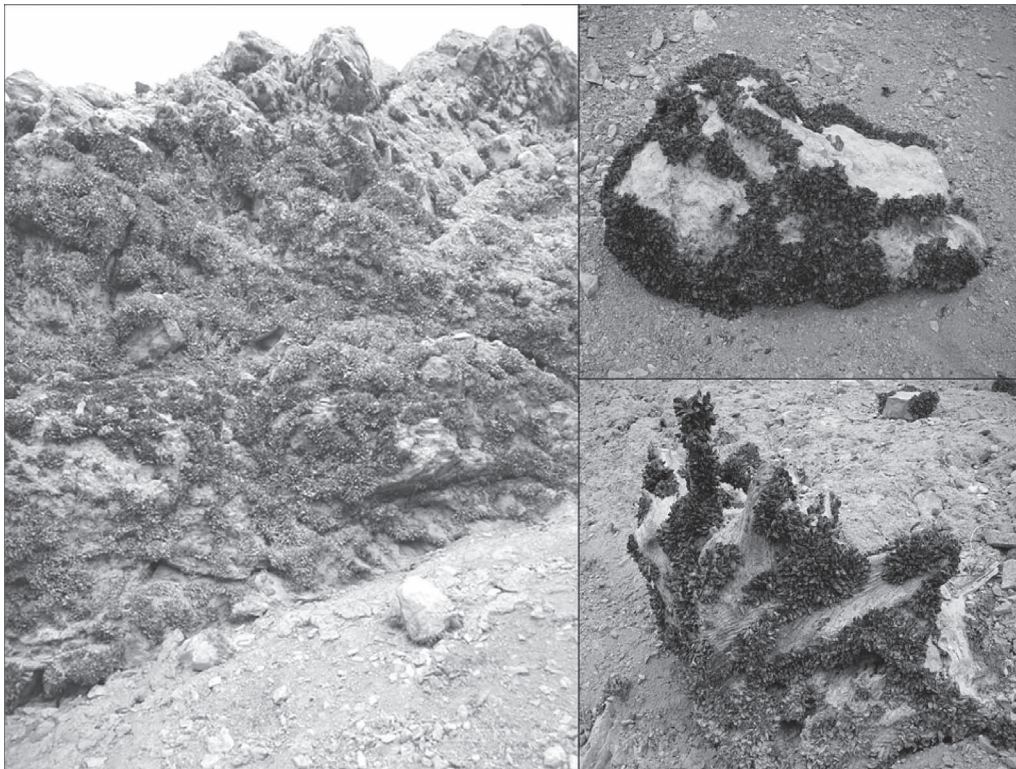


図8 大塩湖の水位低下により水面上に出たカワヒバリガイの付着集団（2008年3月18日）。

れる。

### 貯水池におけるカワヒバリガイへの捕食圧

カワヒバリガイは侵入先の地域において様々な生物から捕食されている。南米の大河川では、魚類の胃内容物から成貝も幼生も確認されており（Penchaszadeh et al., 2000；Paolucci et al., 2007）、捕食はカワヒバリガイの密度を低減する上で有効なツールとなる可能性を有している。しかし、貯水池において捕食圧を定量的に調べた研究はない。そこでメッシュサイズの異なる付着籠を用いて、付着後の捕食圧の定量調査を行った。付着籠は、ポリプロピレン製のコンテナを4つに分割し、その内側をカワヒバリガイの付着面とし、そこを覆うようにメッシュを貼ったものである（図9）。メッシュサイズは、50 mm、25 mm、5 mmの3つとし、捕食者のアクセスを自由とした対照区としてメッシュを貼らないものの4タイプを準備した。これら大塩湖の6 m、12 m、18 m（湖底から1 m）の3つの水深に設置し105日後に回収してカワヒバリガイの付着数を調べた（詳細はNakano et al., 2010b）。

その結果、いずれの水深でも付着数は、5 mmメッ

シュの付着籠で最も多く、対照区で最も少なかった（図10）。仮に5 mmメッシュの付着籠では全く捕食影響を受けなかったと仮定すると、対照区の捕食率は、それぞれ97.3 %（水深6 m）、96.6 %（同12 m）、95.8 %（同18 m）と非常に高かった。この値は、南米の大河川で調べられた79%に比べても高いものであった（Sylvester et al., 2007）。5 mmメッシュの付着籠の付着数が、他のタイプの籠に比べて非常に高かったことを考えると、大塩湖における付着初期のカワヒバリガイの捕食者は、25 mmのメッシュを通過できるサイズの生物だと考えられる。今後は、カワヒバリガイの捕食者となる生物を明らかにしていく必要がある。

残念ながら、この高い捕食率がそのままカワヒバリガイの密度低減に利用できるのは早急である。対照区タイプの付着籠を長期にわたって設置した実験では、初年度こそ付着数が少ないものの、次の年には非常に多くの付着数が確認された（Nakano et al., in press）。これは、捕食を逃れた個体が成長して付着集団を形成すると基質表面に複雑な環境を作るため、次の年にこの付着集団に付着した新規加入個体が捕食の影響を免れるためではないかと考えられる。カワホトトギスガイの付着集団では、そこに入ってくる水生生物の受ける捕食圧が減

少するという報告がある (Stewart et al., 1999). そのため、既にカワヒバリガイが増殖し、多数の付着集団が形成されている湖沼では、付着後の捕食圧によって密度を大きく減少させるのは難しいかもしれない。そこで、大塩湖において動物プランクトン食のワカサギを用いて付着前の浮遊幼生に捕食圧をかける方法を検討している (中野ほか, 2010). 一方、ニゴイの胃内容物から大量のカワヒバリガイ成貝の殻が見つかっており (浦部 私信), 適切な捕食者の選定と導入が行われれば付着後のカワヒ

バリガイ密度の低減できる可能性はある。おそらく、どのような捕食者が密度低減に効果的かは、各現場によって異なるものと思われる。そのため、捕食者による密度低減には、現場環境の綿密な下調べとその環境条件に基づく慎重な検討が必要になる。

### 導水路による幼生の運搬

幼生が水流に乗って分散することは、カワヒバリガイ

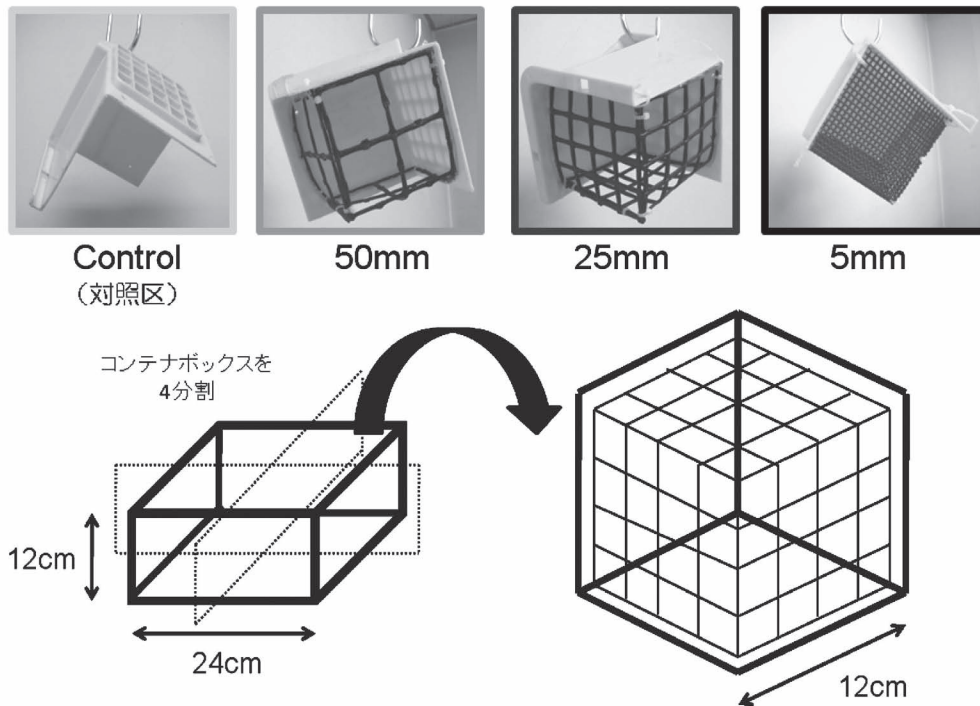


図9 捕食圧実験に用いた付着籠.

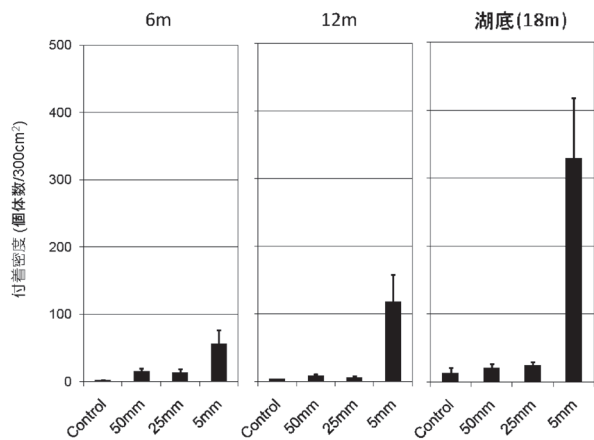


図10 各水深における付着籠タイプごとのカワヒバリガイ付着量.

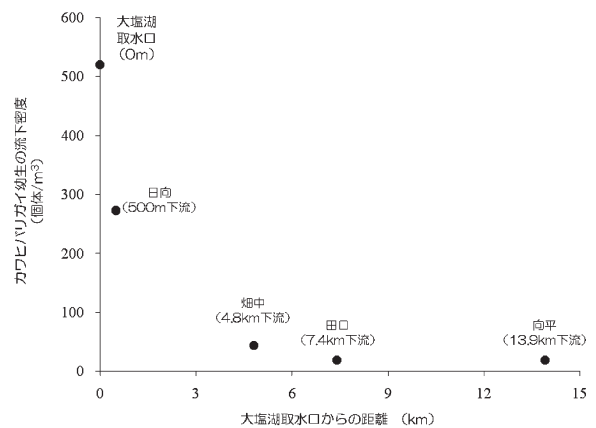


図11 大塩湖取水口からの距離とカワヒバリガイ幼生の流下密度との関係.

の分布拡大様式の一つであると考えられる。利根川下流部では導水路を通したカワヒバリガイの分布拡大の可能性が指摘されている（伊藤，2010）。そのため、流水によってどの程度幼生が移動するのを知ることが、分布拡大を予測する上でも非常に重要である。そこで、大塩湖で発生した幼生の南二号幹線での流下量を調査した。大塩湖取水口（取水口のある水深3m付近）、取水口の下流0.5 kmの日向、同4.8 kmの畑中、同7.4 kmの田口、同13.9 kmの向平の計5地点においてポンプアップによる幼生の採集を行った。採集装置は、ポンプ、バッテリーおよびタイマーを組み合わせて5地点同時に採水が行えるようになっており、ポンプでくみ上げた水は網袋（メッシュサイズ41  $\mu\text{m}$ ）で受けて生物を濾し取る仕組みになっている。調査日は2007年9月14日、採水時間は12時から14時までの2時間であった。

導水路の流下距離に応じて幼生の流下密度は指数関数的に減少した（図11）。大塩湖取水口の幼生密度を基準にすると0.5 km下流の日向では約50%となり、4.8 km下流の畑中では10%弱となり、7.4 kmの田口と13.9 kmの向平では約4%となっていた。この流下密度の減少は、導水路壁面への付着によるものと考えられる。大塩湖の取水口からわずか0.5 km下流の日向において流下密度は半減していた。取水口から日向の間では、非常に多くのカワヒバリガイの付着が認められており（小林ほか，2010）、大塩湖で発生、成長した幼生の多くは、この成員の付着集団によってトラップされているのではないかと考えられる。しかし、導水路の付着集団が下流への分散を総量として抑制しているのかについては、疑問の余地がある。今回の調査では殻を持った幼生のみをカウント対象としている。そのため導水路に生息する個体から供給された受精卵の量は把握できていない。導水路の付着集団が下流への種の拡散にどの程度寄与するのを知るには、受精卵の流下量を調べる必要があり、これは今後の重要な課題である。サンプルからカワヒバリガイの受精卵や殻を持たない幼生を見つけ出すことは極めて困難であるため、この定量化にはDNAを用いたカワヒバリガイの検出方法が有効であると考えられる（遠藤ほか，2008）。また、カワヒバリガイは定着後も活発に移動することが知られている（Iwasaki, 1997）。鑄川用水の導水路では、壁面から剥がれおちたカワヒバリガイ集団の塊が下流へ流れていくのが観察される（中野，未発表）。導水路に大量に付着したカワヒバリガイを放置すると、そこから受精卵が供給されるだけでなく、成員自身が移動したり、剥がれ落ちた塊が下流に運ばれたり

して別の場所に定着し繁殖のための足がかりをつかむ可能性がある。そのため、清掃などの定期的なメンテナンスは不可欠と思われる。

竹沼湖へ流入する幼生量を測定していないが13.9 km地点の流下密度から推定して多少の流入はあるものと考えられる。竹沼湖が大塩湖と同様にカワヒバリガイの生息や繁殖に好適な環境であれば、大塩湖や導水路で発生した幼生が定着して増殖し、更に下流へ幼生の供給を行っていたと考えられる。カワヒバリガイの分布の拡大には、適当な止水環境が適度な間隔で存在し、飛び石的に増殖の場として機能するような状況が必要なかもしれない。現在のところ、竹沼湖より下流でカワヒバリガイの大量付着や被害は確認されておらず、竹沼湖が分布の拡大を止める役割を果たしているようである。ただし、2007年に調査を開始した時点で竹沼湖の下流の水路の一部には、殻長2 cm以上の大きな個体がかなり高い密度で見られていた。しかし、調査開始後は新規加入が見られず、現在はほとんどいなくなってしまった（中野，未発表）。このことは、何か偶発的な原因で竹沼湖でも幼生が多く発生したり、竹沼湖を通過して下流に分散したりする可能性を示唆している。そのため、今後も注意深くモニタリングしていく必要がある。

## 広域的な密度低減対策と拡散防止対策の必要性

カワヒバリガイ対策は、主に忌避物質や防汚塗料といった局所的な付着防止対策に関する研究が行われてきた。すでに銅および銅合金に付着防止効果のあることが確認されており（澤井ほか，2009）、利水施設への活用が進むものと思われる。しかし、生態系の保全や被害拡大の予防にはより広域的スケールにおける密度低減対策や拡散防止対策の研究と開発が不可欠である。そのためには、カワヒバリガイの繁殖や分散、競争関係や捕食—被食関係といった生物間相互作用に関する知見の更なる収集が重要になるとと思われる。

## 謝 辞

鑄川土地改良区の松本寛氏と黒澤直人氏、群馬県自然史博物館の金井英男氏と野村正弘氏、群馬県の長尾由美氏、そして富岡市と藤岡市には当所のカワヒバリガイ生態調査において様々な便宜を図っていただいた。また、大塩湖愛護会の高橋巖氏、原田俊夫氏、齊藤崇文氏、鑄

川土地改良区総代の堀越辰久氏とその家族には調査の度にお世話いただいた。この場を借りて厚くお礼申し上げます。

### 引用文献

- Boltovskoy, D., A. Karatayev, L. Burlakova, D. Cataldo, V. Karatayev, F. Sylvester, and A. Marinelarena (2009) Significant ecosystem-wide effects of the swiftly spreading invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei*. *Hydrobiologia*, 636 : 271–284.
- Cataldo, D. and D. Boltovskoy (2000) Yearly reproductive activity of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) as inferred from the occurrence of its larva in the plankton of the lower Parana River and the Rio de la Plata estuary (Argentina). *Aquatic Ecology*, 34 : 307–317.
- Cataldo, D., D. Boltovskoy, J. Hermosa and C. Canzi (2005) Temperature-dependent rates of larval development in *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857). *Journal of Molluscan Studies*, 71 : 41–46.
- Darrigran, G., C. Damborenea and N. Greco, (2007) An evaluation pattern for antimicrofouling procedures: *Limnoperna fortunei*, larvae study in hydroelectric power plant in South America. *Ambio*, 36 : 575–579.
- 遠藤紀之・野方靖行・中野大助・小林卓也 (2008) 遺伝子情報を用いたカワヒバリガイ幼生の定量的検出法開発. 電力中央研究所報告, V08020.
- Horvath, T.G., G.A. Lamberti, D.M.Lodge and W.L. Perry (1996) Zebra mussel dispersal in lake-stream systems: source-sink dynamics? *Journal of North American Benthological Society*, 15 : 564–575.
- 伊藤健二 (2010) 関東地域における特定外来生物カワヒバリガイの現状と侵入・拡大プロセス. *Sessile Organisms*, 27 : 17–23.
- Iwasaki, K. (1997) Climbing behavior and tolerance to aerial exposure of a freshwater mussel, *Limnoperna fortunei*. *Venus*, 56 : 15–25.
- Karatayev, A.Y., D.K. Padilla, D. Minchin, D. Boltovskoy and L.E. Burlakova (2007) Changes in global economics and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves. *Biological Invasions*, 9 : 161–180.
- 小林卓也・中野大助・野方靖行・坂口勇 (2010) 大塩貯水池および竹沼貯水池におけるカワヒバリガイの生態について. *Sessile Organisms*, 27 : 25–34.
- Magara, Y., Y. Matsui, Y. Goto and A. Yuasa (2001) Invasion of the non-indigenous nuisance mussel, *Limnoperna fortunei*, into water supply facilities in Japan. *Journal of Water Supply: AQUA*, 50 : 113–124.
- 道奥康治 (1998) 湖沼や貯水池の水環境. 水圏の環境, 有田正光 (編) 228–275.東京電機大学出版, 東京.
- Montalto, L. and I.E. Drago (2003) Tolerance to desiccation of an invasive mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae), under experimental condition. *Hydrobiologia*, 498 : 161–167.
- Morton, B. (1975) The colonization of Hong Kong's raw water supply system by *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Bivalvia: Mytilacea) from China. *Malacological Review*, 8 : 91–105.
- Morton, B. (1977) The population dynamics of *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Bivalvia: Mytilacea) in Plover Cove Reservoir, Hong Kong. *Malacologia*, 16 : 165–182.
- 中井克樹 (2001) カワヒバリガイの日本への侵入. 黒装束の侵入者－外来付着性二枚貝の最新学, 日本付着生物学会 (編) 71–85. 恒星社厚生閣, 東京.
- 中野大助・小林卓也・坂口勇 (2008) 貯水池の水温, 溶存酸素濃度および濁度がカワヒバリガイ幼生の発生動態に及ぼす影響. 電力中央研究所報告, V08039.
- 中野大助 (2009) 日本における淡水性二枚貝カワヒバリガイの侵入と汚損被害および生態系影響. 農業電化, 12月号 : 18–21.
- Nakano, D., T. Kobayashi and I. Sakaguchi (2010a) Differences in larval dynamics of golden mussel *Limnoperna fortunei* between dam reservoirs with and without an aeration system. *Landscape and Ecological Engineering*, 6 : 53–60.
- Nakano, D., T. Kobayashi and I. Sakaguchi (2010b) Predation and depth effects on abundance and size distribution of an invasive bivalve, the golden mussel *Limnoperna fortunei*, in a dam reservoir. *Limnology*, 11 : 259–266.
- 中野大助・小林卓也・坂口勇・松本寛 (2010) 捕食圧を用いた特定外来生物カワヒバリガイの密度低減方法の検討. 応用生態工学会第14回研究発表会講演集3–6.
- Nakano, D., T. Kobayashi, N. Endo and S. Sakaguchi (in press) Growth rate and settlement of *Limnoperna fortunei* in a reservoir of a temperate region. *Journal of Molluscan Studies*. Doi: 10.1093/mollus/eyq048.
- Paolucci, E.M., D.H. Cataldo, C.M. Fuentes and D. Boltovskoy (2007) Larvae of the invasive species *Limnoperna fortunei* (Bivalve) in the diet of fish larvae in the Parana River,

- Argentina. *Hydrobiologia*, 589 : 219 – 233.
- Penchaszadeh, P.E., G. Darrigran, C. Angulo, A. Averbuj, M. Brogger, A. Dogliotti and N. Pirez (2000) Predation of the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Mytilidae) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes 1846 (Anostomidae) in the Rio de la Plata, Argentina. *Journal of Shellfish Research*, 19 : 229 – 231.
- 澤井洋介・濱田稔・上原正成・坂口勇 (2009) 矢作川におけるカワヒバリガイの生息環境および防除に関する基礎的検討. *電力土木*, 343 : 70 – 74.
- Stewart, T.W., J.C. Gafford, J.G. Miner and R.L. Lowe (1999) *Dreissena* – shell habitat and antipredator behavior, combined effects on survivorship of snails co – occurring with molluscivorous fish. *Journal of North American Benthological Society*, 18 : 274 – 283.
- Stoeckel, J.A., D.W. Rehmann, D.W. Schneider and D.K. Padilla (2004) Retention and supply of zebra mussel larvae in a large river system: importance of an upstream lake. *Freshwater Biology*, 49 : 919 – 930.
- Sylvester, F., J. Dorado, D. Boltovskoy, A. Juarez and D. Cataldo (2005) Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature. *Hydrobiologia*, 534 : 71 – 80.
- Sylvester, F., D. Boltovskoy and D.H. Cataldo (2005) Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower Parana River, South America. *Austral Ecology*, 32 : 403 – 415.
- 内田臣一・白金晶子・内田朝子・田中良樹・土井幸二・松浦陽介 (2007) 矢作川におけるカワヒバリガイの大量発生後の大量死. *矢作川研究*, 11 : 35 – 46.

〔財団法人電力中央研究所 環境科学研究所 生物環境領域 :  
〒270-1194 千葉県我孫子市我孫子1646〕