

水田生態系に侵入した外来種スクミリンゴガイの影響と制御

誌名	農業および園芸 = Agriculture and horticulture
ISSN	03695247
著者名	遊佐,陽一
発行元	養賢堂
巻/号	94巻5号
掲載ページ	p. 398-405
発行年月	2019年5月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



水田生態系に侵入した外来種スクミリンゴガイの影響と制御

遊佐陽一*

〔キーワード〕: スクミリンゴガイ, 外来種, 水田生態系, 制御

1. はじめに

スクミリンゴガイ *Pomacea canaliculata* (図1) は、リンゴガイ科に属する南米アルゼンチンなどが原産の淡水巻貝である。主に食用のため 1980 年代に台湾経由で日本国内をはじめアジア各国に導入され、その後各地で養殖場からの逃亡や養殖場の廃業などにより、野生化した (和田 2015)。現在はアジアだけでなく北米やヨーロッパなどにも侵入し、大きな問題となっている。同様に、より大型になるラプラタリンゴガイ *P. maculata* (図1) も野生化し、アジア各地でスクミリンゴガイとの雑種と思われる個体が多く見つかっている (Matsukura et al. 2013; 松倉 2015)。また、これらの種よりもやや角ばった形状の殻をもつ *P. scalaris* や *P. diffusa* も、アップルスネールという名でペットとして世界各地で販売されており、それぞれ台湾やスリランカなどで野生化している (Wu et al. 2011)。さらに、アンモナイトスネールなどという名で、同科に属する平巻きの *Marisa cornuarietis* も販売されている。

これらのうち *P. scalaris* を除く 4 種は国内でも販売されたことがあり (残念なことに一部は今でもされている)、うちスクミリンゴガイとラプラタリンゴガイ、およびその交雑個体が野生化している。スクミリンゴガイは千葉・茨城県あたりから南西諸島

まで最も広範囲に分布しており、主に南日本の個体群の一部にはラプラタリンゴガイとの交雑に由来する個体が混じっている (Matsukura et al. 2013; 松倉 2015)。純粋なラプラタリンゴガイと思われる個体群は、国内では西表島の 1 か所からしか見つかっていない。このような種間の分布の違いは導入の経緯だけでなく、両種の耐寒性の違いにもより、スクミリンゴガイのほうが耐寒性が高い (Yoshida et al. 2014; Matsukura et al. 2016)。ただし交雑個体は静岡県や広島県からも見つかっており、地球温暖化など今後の気象変化を考えると、交雑個体の耐寒性およびその進化過程についてはさらなる研究が待たれる。本稿では、今後特に断らない限り、最も広く分布し、かつ問題が大きいスクミリンゴガイについて述べる。

スクミリンゴガイは、その高い環境耐性や幅広い食性、高い繁殖能力により、侵略的外来種として世界的に大きな問題になっている (Hayes et al. 2015)。水生であるが、水中の酸素が欠乏しても呼吸管を延ばして直接空気を取り込むことができる。また、水が干上がりそうになると潜土し、通常の野外のような湿潤条件であれば 2 年ほどは生き延びることができる (Yusa et al. 2006b)。耐寒性は比較的低いですが、それでも予めやや低温で処理すると耐寒性が高まる (Matsukura et al. 2016)。このようなさまざまな環境に対する耐性は、原産地のアルゼンチン等の、乾燥と湿潤を季節的に繰り返す地域の止水域や小河川に本種が生息していたための適応であると考えられるが、主な侵入先であるアジアモンスーン地域の水田環境にもよく合っている。食性としては、植物が主体の雑食性で、水域でみられる多くの植物は、多寡の違いはあれ何でも食べるが、硬い植物 (例: ヨシ) や化学的防御力 (毒性) の高い植物 (例: オオカナダモ) は好まない (Wong et al. 2010)。雌雄異体で、巻貝としては珍しく雌のほうが雄よりやや大きくなるという性的二型を示す (Cazzaniga 1990)。条件が良ければ、週に数回、数十から数百個程度の卵が含まれるピンク色の卵塊を水上に産む (図 2)。

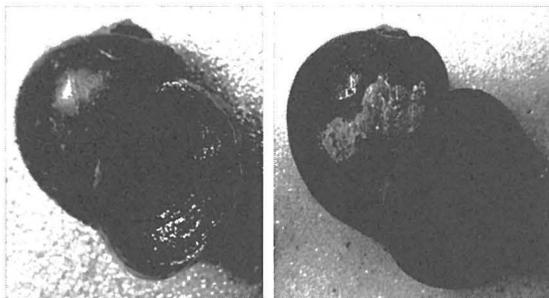


図1 スクミリンゴガイ (左; 殻高 3 cm) とラプラタリンゴガイ (右; 殻高 7 cm)



図2 スクミリンゴガイの卵塊

産卵数は体サイズに依存するが、言い換えると、小さい貝は小さいなりに成熟し、子孫を残すことができる (Tanaka et al. 1999)。以上のことは、高い繁殖力や環境耐性、表現型可塑性といった侵略的外来種によくみられる特徴を、本種ももっていることを示している。

なお、スクミリンゴガイをはじめとするリンゴガイ類の全般的な知見については Hayes et al. (2015) や Joshi & Sebastian (2006) などに詳しい。ウェブサイトとしては Applesnail.net (Ghesquiere 1998) が優れている。国内の総説論文集としては松倉・編 (2015)、研究成果集としては和田・編 (2002)、ウェブサイトとしては九州沖縄農業研究センター (2004) などを参照してほしい。なお、本稿の内容のうち、捕食者の影響については、遊佐 (2015) に詳述している。

2. スクミリンゴガイによる問題

スクミリンゴガイは生態系および人間活動に対する影響の大きさから、淡水無脊椎動物で唯一、世界および国内の侵略的外来種ワースト100リストの両方に名前が挙がっている (Lowe et al. 2000; 日本生態学会 2002)。これらの影響のうち、人間活動にとって最も重大なのは、農業被害である。この貝は、世界人口の半分が主食としている米の生産上、最も重要な有害動物のひとつであると言えよう。やや古いデータであるが、フィリピン1国での1990年の年間被害総額は4-12億ドルとの試算もある (Naylor 1996)。出芽から2-3週間以内の柔らかい苗を盛んに食害するが、ある程度育って硬くなったイネはほ

とんど食べない (Wada et al. 1999)。また被害の程度は、イネのステージだけでなく、貝の量 (個体数とサイズともに関係する)、水深や温度などにも依存する (小澤・牧野 1997)。イネへの食害が国内外ともに農業被害の大部分を占めるが、レンコンやミズイモなどへの被害も若干生じている。なお、国内の水田における発生面積は、近年は10万ha程度で落ち着きを見せつつある (和田 2015)。

農業被害以外の人間への直接的影響として、派手なピンクの卵塊が水上に多数産み付けられるため、水郷などにおける観光業に対する悪影響を懸念する声もある。また、死亡例もある広東住血線虫の宿主となることや、東南アジアでは貝のために用いる農薬や鋭利な貝殻で足に怪我をするなどの健康被害も知られている。ただしいづれも、農業被害や以下に述べる生態系への影響に比べれば、問題はそれほど大きくないと言えるだろう。

生態系への影響として、本種は多くの水生植物を加害するため (Wong et al. 2010)、ただでさえ絶滅が危惧される水辺環境に生育する在来稀少植物の絶滅リスクを高めていると指摘されている (日鷹ほか 2007)。しかし本種の侵入による在来水生植物への影響を十分定量的に評価した研究はまだなく、研究の進展が望まれる。本種の侵入により、競合する在来水生巻貝が影響を受けるという懸念もあるが、実態についてはよくわかっていない。ただし、本種が他の巻貝の卵塊や稚貝を捕食することは実験条件下で知られており (Kwong et al. 2009)、野外においても一定の影響はあるかも知れない。

本種の侵入は水生植物群落を壊滅させるほどの影響をもつため、その効果は間接的に他の生態系構成種や、さらに生態系のもつ機能にまで及ぶ。本種による水生植物を通じた他種に対する間接効果は後述の植物プランクトン以外にまだ知られていないが、本種が侵入した水域では植生が著しく失われるため、植物を利用する水生昆虫や魚類などに対する影響もあると思われる。さらに、本来植物が吸収していた窒素などの栄養分が水中に蓄積され、植物プランクトンが増加して水質が悪化するという研究がカンボジアで行われている (Carlsson et al. 2004)。以上をまとめると、スクミリンゴガイのように比較的大型で高密度に生息し、雑食性も高い種が侵入すると、侵入先の生態系は大きな影響を受け、

構成種の変化だけでなく、水質の維持という生態系機能にまで影響が及ぶのだろう。

なお、本種は雑草もよく食べるため、本種の侵入した地域ではこの貝を水田雑草の防除に積極的に利用しようとする動きもある。実際、適切な水管理を通してイネへの被害を減らしつつ除草するための方法も開発されている(古野 1992)。その効果は高く、本種の発生地では薬剤を利用せずに除草に成功している農家も多い。さらに、韓国では生物的除草資材としてスクミリングガイが広く販売されたこともあった。ただし本種は特に侵略的な外来種であることが判明しているため、新たな場所には導入すべきではない。

3. 制御法

今までに、主として農業被害を軽減させるために、さまざまな本種の制御法が開発されてきた。水田に的を絞ると、先述のように被害の程度は、貝の量だけでなく、イネの発育ステージ、水深や温度、代替餌の存在といったさまざまな要因に依存する。このことから、苗を大きくして移植する成苗移植や苗床の播種密度を下げて大きな苗を作ることでも有効であるが、これらの方法にはコストがかかるというデメリットもある。逆に、イネの種子を直接水田に播く直播栽培の場合、乾田直播以外では被害が非常に大きくなる。このため、稲作のコスト削減のキーとされる直播は、本種が広く分布する九州地方などではあまり広がっていない(和田 2015)。今後、低コスト農業が世界的に広まるにつれ、スクミリングガイ問題はさらに大きくなる可能性がある。水深については、貝の活動が鈍る数 cm 程度の浅水や落水管理が非常に有効な手段であることについては良く知られる(Wada et al. 1999)。このため、できるだけ水田を均平に保ち、貝の食害が生じる田植え後 2 週間程度は水深を浅くすることが被害回避の基本となる。水深を浅くしたり落水したりすると水上に出た場所で雑草の発芽が盛んになるため、これを嫌う農家も多いが、ある程度の貝がいれば雑草を食べしてくれることも期待できる。ただしイネへの被害も雑草の生育も個々の水田の状況で異なるため、現場の状況に応じて適切な水管理を試行錯誤しながら決めてゆくのがよいと思われる。

温度については直接の操作が容易ではないが、被

害が多発する西日本であっても早植え水田では本種の被害が少ないことが経験的に知られている。裏作などさまざまな制約はあるが、可能なら田植え時期を早めるという選択肢も被害回避法としてあり得るだろう。また、寒い冬の翌春には、貝の生存率が低く、発生が少ない傾向がある(菖蒲ら 2001; 松下 2015)。逆に、地球温暖化に伴い本種の分布限界は北上する可能性が高く、今まで被害が問題にならなかった地域においても甚大な被害が生じる恐れがあることも想定しておくべきであろう。

また、転作や休耕によって 1 年程度水田から水を抜くと、根絶には至らないが貝は著しく減少する(Wada et al. 2004)。地域単位での計画的な輪作体系は、実用的な被害回避手段である。丁寧な耕耘によって機械的に防除することや、冬場の耕起で越冬生存率を下げることも密度低減に有効である(高橋・田坂 2015)。

スクミリングガイがイネよりも好む餌を撒くことで被害を回避するという代替餌の利用は、一般的な技術になってはいない。しかし、くず野菜を水田に入れて被害を減らすことは、主に貝を集めて捕獲するために農家が普通に行っているが、これには代替餌としての被害回避という面もあると思われる。本種は水生植物の中でも必ずしもイネを好んでいない訳ではないので、雑草がある程度生えているとイネの被害が少ないという話もある。いまだ研究レベルであるものの、筆者らの実験でも、本種が好む種類の市販の人工飼料を少量散布すると、直播であってもイネ稚苗への加害が軽減した(図 3; 遊佐・和田 未発表)。ただし、現状では嗜好性の高い代替餌は水中では 2-3 日で腐敗してしまい、効果が失われてしまう。より長持ちする代替餌の散布により、農薬を使用せずに水田内で本種を制御することについては、今後さらに検討する価値があるだろう。ただし、代替餌の利用により貝の産卵が増える可能性も考えておく必要がある。

現状では、本種の密度低減や行動抑制に最もよく使われているのは、農薬である。海外では硫酸銅やエンドスルファンといった毒性の高い農薬も利用されているが、国内ではこれらの使用は許可されていない。国内で現在本種に最も有効であると思われるのは、メタアルデヒドのベイト剤であろう。これは高温で特に効果が高く、散布によりほとんどの貝

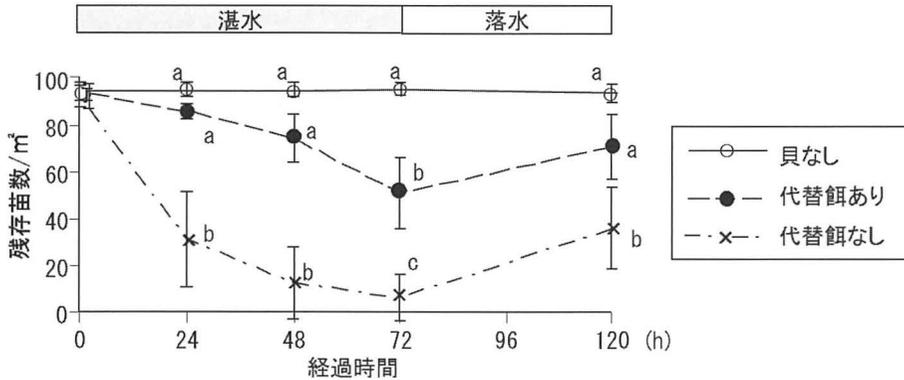


図3 直播水田を模した2 m²屋外ポットにおける代替餌の被害回避効果
スクミリンゴガイおよび代替餌の量は5 g/m², バーは標準偏差を表す. 同一記号は
Tukey-Kramer 多重比較で有意差なし (遊佐・和田 未発表データ).

は死亡するか, かなりのダメージを受け, 食害が著しく減少する (和田ほか 2001). ただし散布後に大雨が降ると効果が低くなることもあり, 万能とはいえない. また, 現状では価格がやや高いため, 被害が生じやすい深水の部分や水口の畦周りなどにスポット的に散布するのが現実的な散布法かも知れない. また, 近年登録されたリン酸第二鉄は特別栽培において農薬とは見なされない薬剤であり, その効果が期待されている (和田 2015).

その他, 貝や卵塊の直接捕獲や破壊も広く行われている. そのために, 先述のように野菜くずで誘引して貝を集めたり, 産卵用の棒を水口付近に立てたりすることも行われている. しかし, 田植え時期の短期間に貝を有効に減らすことは困難であるため, これらはむしろ水田当たりの産卵量を減らして翌年以降の密度低下を目指すという意味合いが強いと思われる. ただし, 本種には密度が低くなると残った個体の成長や産卵量が増加し, 個体群としての産卵量が補償されるという密度効果が知られている (Tanaka et al. 1999). 完全に取尽くすつもりでない限り, 捕獲によって翌年の貝密度を減少させるという効果は限定的である.

国内の水田ではあまり行われていないが, 農薬の散布が認められない水路や池などのスクミリンゴガイ密度を地域ぐるみで減らすためには, 捕食者の利用が有効である. 本種は特に小さいうちは魚類, カメ類, 甲殻類, 昆虫類, ヒル類などさまざまな動物に捕食される (Yusa 2006; Yusa et al. 2006a). そ

のうち, コイなどの魚類やスッポンなどのカメ類, アイガモなどはかなり有効であり, 実際にスクミリンゴガイの防除目的で用いられることがある (Halwart 1995; Dong et al. 2012). しかし, これら大型捕食者は移動性が高く維持が困難であること, 導入のコストが高いことなど問題もあり, 国内での利用場面は限られる. また, これらの導入自体が新たな外来種問題となりうることもあり, 利用には慎重な検討が必要である.

4. 生物的抵抗

上述のように, 捕食者の活用はスクミリンゴガイ個体群を制御する上でかなり有効であるが, 新たな捕食者の導入には問題が付きまとう. このため, その場にいる捕食者を活用し, 本種をコントロールできないかと考えるのは, 自然な流れであろう. しかし, 現状において捕食者相はスクミリンゴガイの個体群を制御できるほど有効に機能しているのだろうか? この疑問に答えるため, 奈良盆地を流れる大和川において, 捕食者相と本種との関係を野外調査により調べた (Yamanishi et al. 2012; 遊佐 2015). 大和川水系の小河川や水路 31 地点において, 現場での捕食者種数とスクミリンゴガイ個体数, さらに上流の最も近い水田における本種個体数を調べた. その結果, 水路の本種個体数は, 捕食者種数と負の関係が, 水田の個体数とは正の関係がみられた. このことは, 水路の個体群は捕食者によって縮小し, その維持は水田からの個体の流入 (和田ほか 2009)

に頼っていることを示唆している。また、実験的に現地に設置した個体への捕食も高い割合で確認された。大和川は国内で最も汚染されている河川のひとつで、生物相もそれほど豊かではないと考えられる。そのような都市河川においても本種に対する捕食効果が確認されたため、他のより健全な水系においても同等以上の捕食効果が期待できるだろう。一般に、生物相が豊かな生態系は、捕食や競争といった生物間相互作用を通して外来種の侵入に対して抵抗力をもつと言われる（生物的抵抗仮説、エルトン 1971；Stachowicz 1999）。この結果は、都市河川であっても生物的抵抗が機能していることを示している。

次に、現場にいる捕食者の有効活用のためには、どのような環境が豊かな捕食者相を維持するのに役立つかということを知る必要がある。調査した範囲では水質や溶存酸素などはスクミリンゴガイの野外個体群密度の変動を説明しないことがすでに明らかになっていた（Yamanishi et al. 2012）。このため、水路の構造、特にコンクリート化の度合いに着目した。農業用水路には、自然のままの素掘り水路、両側面をコンクリートで固めた二面張り水路、両側面に加えて底面もコンクリート化した三面張り水路がある。そこで、これらが混在する佐賀県上峰町において各タイプの水路から 10 地点ほど、計 33 地点を調査対象とし、水路の構造と捕食者相およびスクミリンゴガイの個体数を調べた（Hara et al. 2015）。その結果、水路が人工化すると捕食者種数が減少すること、およびスクミリンゴガイと同じ南米原産の外来水生植物であるオオカナダモが侵入しやすくなることが判明した。また、人工的な水路ほど、スクミリンゴガイ個体数も多かった。これらの関係を統計モデルにより解析したところ、素掘り→二面張り→三面張りというように水路の人工化が進むと、捕食者相が貧しくなる一方で、オオカナダモが繁茂してスクミリンゴガイの隠れ家を提供するため、この貝の個体数が増加するというメカニズムが推測された（図 4）。すなわち、水路の人工化は捕食者相の貧弱化を通して生物的抵抗力を弱め（オオカナダモの侵入も在来水生植物との競争が弱まったためである可能性がある、久保ほか 2012）、他方で外来種が別の外来種の侵入を促進すること（侵入なだれ現象 *invasional meltdown*, Simberloff 2006）により、

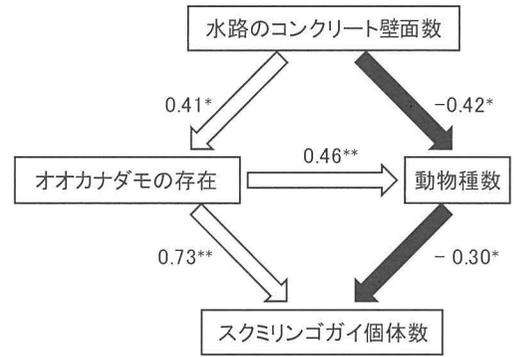


図 4 水路のコンクリート壁面数 (0, 2, 3 面) と生息動物種数、オオカナダモの有無、スクミリンゴガイ個体数の関係
白抜き矢印は正の影響、黒矢印は負の影響、数値は標準化偏回帰係数を表す (Hara et al. 2015 を改変)。

オオカナダモがスクミリンゴガイの侵入を促したと考えられた。

以上のように、水路の構造は捕食圧を通してスクミリンゴガイの個体群抑制に重要であることが判明したが、水路の構造を変えることは、基本的には行政や水利組合などの単位で行うことであり、個人として行うことは容易ではない。より簡易に捕食者相を活性化することができないかと考え、水路の水深を慣行より深くし、それを維持することを検討した。滋賀県琵琶湖周辺では、堰板を立てて水路の水位を高くして水田の水位と合わせている場所がある。こうすることで、河川から水路を通してフナ類やナマズなどの魚が水田に自由に入り、そこで産卵する（魚のゆりかご水田、掘 2009）。水温が高くプランクトンが豊富な水田で稚魚が育ち、落水と共に水路や河川、さらには琵琶湖に戻ってゆく。つまりこれは、昔のように水田から湖までのつながりを復活させようという試みである。そのような魚のゆりかご水路と周辺の通常水路、さらに堰板を通常のゆりかご水路より長期間（貝の産卵・孵化がピークになる 8 月頃まで）維持する水路で、スクミリンゴガイとその捕食者相を調査した。まだ予備的な解析段階であるが、堰板を長期間維持して水位を保つことで、魚類などの捕食者が水路に長くとどまり、そこでスクミリンゴガイの稚貝を捕食するというデータが得られている。つまり、水路における長期間の水位維持は、小さいうちに河川本流や湖まで稚魚が

流されてしまう従来のゆりかご法に比べ、稚魚自体の生存にとっても有利に働き、さらに外来種の制御に役立つ可能性がある。

5. 物質循環への波及効果

前項で述べた一連の研究は、好ましい環境の維持や改善によって、捕食者相を維持・活性化させ、スクミリンゴガイ個体群の制御を行なおうというものであった。一方、2の影響の項で述べたように、本種の影響は水生植物だけでなく、水質や窒素循環といった生態系機能にまで及びうる。すると捕食者の存在によって、スクミリンゴガイによる植物への食害が減少することで、水質の改善といった波及効果は期待できるのだろうか？現在、当研究室で進めている屋外実験で、実際にスクミリンゴガイや水生植物の入った実験区に捕食者（コイ）を入れると水質が改善されるという結果が出てきている。魚を入れることで系全体のバイオマスはもちろん増加するが、窒素やリンといった栄養素が水中に留まる量は、それらが植物や魚など大型生物に取り込まれることによって、魚がおらず貝が植物を大量に食べる場合より減少するようである。この結果はあくまで予備的なものであるが、もしこれが正しいならば、水路の構造といった環境の維持や改善は、捕食者相の活性化を通して、外来種への生物的抵抗だけでなく、水質の改善という別の生態系機能にも貢献することになる。

6. おわりに

以上の結果をまとめると、図5のようになる。稲作の長い歴史を通じてそうであったように、水が十分にあり多様な環境が維持されている好適な水辺環境は、生物多様性を維持し、生物的抵抗という生態系機能を通して外来種の侵入を防ぐ効果がある。それは侵入なだれ現象を阻止し、さらには水質浄化という別の生態系機能をも併せもっていたのであろう。ところが、20世紀後半から顕著になった水路の改変や水田と水路の分断化といった「近代化」は、農薬や肥料の過剰散布とあいまって生物多様性の減少をもたらし、生態系が本来もっていた生物的抵抗や水質浄化といった機能を失わせることになった。生態系機能のうち、人間に有益なものを生態系サービスと呼び（Cardinale et al. 2012）、これは農林水産省などが宣伝している（水田の）多面的機能と同様の概念である。これらの言い方を用いれば、農業の近代化は、生態系サービスや多面的機能の消失を通じて、人間社会に損失を与えている面もあるということになる。よって、環境の改変を通してレジームシフトを起こし、昔のように豊かな生物多様性をもつ水田生態系を復活させる必要がある。

水質浄化についてさらに考えよう。水田やそれにつながる水路や池を含む水田生態系では、イネはもちろん多くの生物が育まれ、そこで窒素やリンなどの栄養素が吸収される（小川・酒井 1985）。それら

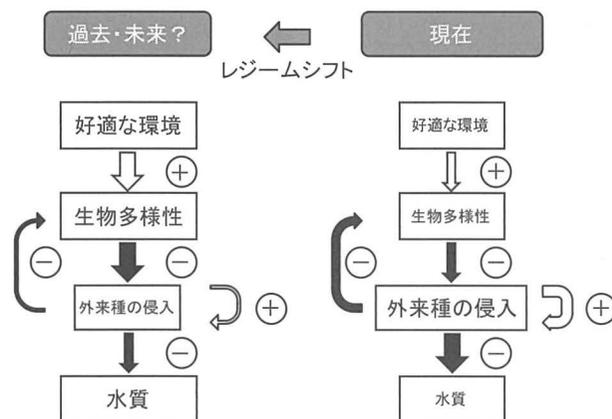


図5 水辺環境と生物多様性、外来種の侵入と水質の関係についての概念図

白抜き矢印は正の影響、黒矢印は負の影響を表し、矢印の太さは影響の強さを表す（遊佐 2015 を改変）。

の生物に吸収された栄養素は、土壌微生物による脱窒や、米の収穫や鳥による魚の捕食、カエルや水生昆虫の変態などによって系外に持ち出され、結果として水質が浄化される。豊かな生物をたたえる稲作地帯を流れるアジアの河川は、水田生態系という優れた浄化槽を流域全体にもつために、適切に管理すれば良好な水質が維持される条件が整っているはずである。ところが残念なことに、肥料や農薬の過剰散布や代掻き水の流出などにより、現状では水田地帯はむしろ汚染源になっている場合も多いと考えられる(長谷部ほか 2002)。河川は国土交通省、水田は農林水産省という行政管轄の違いもあいまって、河川と水田のつながりを意識する風潮は研究者にも一般社会にもほとんどみられない。しかし、ゆりかご水田にみたように、水田から河川は一体としてつながっている。熊本県七城町のある農家の談によると、リンなどの栄養素は河川水から供給されるため、レンゲを植えて空気中から固定した窒素分を補えば、稲作において肥料はほとんど必要ないそうである。もちろん常にこういうことが成り立つとは限らないが、我々は、この意味をよく考えてみるべきであろう。

引用文献

- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., ... Kinzig, A. P. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59-67.
- Carlsson, N. O., Brönmark, C., Hansson, L. A. (2004). Invading herbivory: the golden apple snail alters ecosystem functioning in Asian wetlands. *Ecology* 85: 1575-1580.
- Cazzaniga, N. J. (1990). Sexual dimorphism in *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). *Veliger* 33: 384-388.
- Dong, S., Zheng, G., Yu, X., Fu, C. (2012). Biological control of golden apple snail, *Pomacea canaliculata* by Chinese soft-shelled turtle, *Pelodiscus sinensis* in the wild rice, *Zizania latifolia* field. *Scientia Agricola* 69: 142-146.
- エルトン, C. S. (1971). 侵入の生態学. 思案社, 東京.
- 古野隆雄 (1992). 合鴨はんざい-アイガモ水稲同時作の実際-. 農文協, 東京.
- Ghesquiere, S. (1998). Applesnail.net. <https://www.applesnail.net/>. Accessed on 28 January 2019.
- Halwart, M. (1995). Fish as Biocontrol Agents in Rice. Margraf Verlag, Weikersheim.
- Hara, A., Hamasaki, K., Yoshida, K., Yusa, Y. (2015). Canal type affects invasiveness of the apple snail *Pomacea canaliculata* through its effects on animal species richness and waterweed invasion. *Biological Invasions* 17: 63-71.
- Hayes, K. A., Burks, R. L., Castro-Vazquez, A., Darby, P. C., Heras, H., Martin, P. R., ... Yusa, Y. (2015). Insights from an integrated view of the biology of apple snails (Caenogastropoda: Ampullariidae). *Malacologia* 58: 245-302.
- 長谷部均, 白谷栄作, 吉永育生 (2002). 水田主体の農村地域における水質変動について. *農業上木学会誌* 70: 141-146.
- 日鷹一雅, 額田拓也, 徳岡美樹 (2007). スクミリンゴガイ *Pomacea canaliculata* (Lamarck) の侵入が水田植物相に及ぼす影響評価. *農村計画学会誌* 26: 233-238.
- 堀 明弘 (2009). 魚のゆりかご水田. In: 西野麻知子(編), とりもどせ! 琵琶湖・淀川の原因風景. サンライズ出版, 滋賀.
- Joshi, R. C., Sebastian, L. S. (eds.) (2006). *Global Advances in Ecology and Management of Golden Apple Snails*. PhilRice, Nueva Ecija, Philippines.
- 久保 優, 照井 慧, 西廣 淳, 鷺谷いつみ (2012). 福井県三方湖周辺の水路・小河川における在来沈水植物の分布に対する外来生物の影響. *保全生態学研究* 17: 165-173.
- Kwong, K. L., Chan, R. K., Qiu, J. W. (2009). The potential of the invasive snail *Pomacea canaliculata* as a predator of various life-stages of five species of freshwater snails. *Malacologia* 51: 343-356.
- 九州沖縄研究農業センター・編 (2004). スクミリンゴガイ. <http://www.naro.affrc.go.jp/laboratory/karc/applesnail/index.html>. Accessed on 29 January 2019.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., De Poorter, M. (2000). 100 of the world's worst invasive alien species. The World Conservation Union (IUCN). Auckland. <http://www.issg.org/publications.htm#worst100>. Accessed on 29 January 2019.
- 松倉啓一郎 (2015). リンゴガイ類の分類方法と侵入地への侵入状況. *植物防疫* 69: 175-179.
- 松倉啓一郎・編 (2015). スクミリンゴガイ研究の進展状況と防除技術の展望. *植物防疫* 69: 147-186.
- Matsukura, K., Izumi, Y., Yoshida, K., Wada, T. (2016). Cold tolerance of invasive freshwater snails, *Pomacea canaliculata*, *P. maculata*, and their hybrids helps explain their different distributions. *Freshwater Biology* 61: 80-87.
- Matsukura, K., Okuda, M., Cazzaniga, N. J., Wada, T. (2013). Genetic exchange between two freshwater apple snails, *Pomacea canaliculata* and *Pomacea maculata* invading East and Southeast Asia. *Biological Invasions* 15: 2039-2048.
- 松下みどり (2015). 千葉県におけるスクミリンゴガイの発生状況と防除対策, および予察法の検討について. *植物防疫* 69: 152-154.
- Naylor, R. (1996). Invasions in agriculture: assessing the cost of the golden apple snail in Asia. *Ambio* 25: 443-448.
- 日本生態学会・編 (2002) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京.
- 小川吉雄, 酒井 一 (1985). 水田における窒素浄化機能の解明. *日本土壌肥料学雑誌* 56: 1-9.
- 小澤朗人, 牧野秋雄 (1997). スクミリンゴガイの大きさ, 貝密度及びほ場水深がイネ稚苗の食害に及ぼす影響. *静岡県農業試験場研究報告* 42: 3-29.
- 苜蒭信一郎, 御厨初子, 山口純一郎, 松崎正文, 善正二郎, 和田節. (2001). 気温データを用いたスクミリンゴガイ

- イの水田における越冬死亡率の推定. 日本応用動物昆虫学会誌 45 : 203-207.
- Simberloff, D. (2006). Invasive meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? Ecology Letters 9: 912-919.
- Stachowicz, J. J., Whitlatch, R. B., Osman, R. W. (1999). Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. Science 286: 1577-1579.
- 高橋仁康, 田坂幸平 (2015). スクミリンゴガイの物理的防除と水路における産卵抑制. 植物防疫 69 : 165-168.
- Tanaka, K., Watanabe, T., Higuchi, H., Miyamoto, K., Yusa, Y., Kiyonaga, T., ... Wada, T. (1999). Density-dependent growth and reproduction of the apple snail, *Pomacea canaliculata*: a density manipulation experiment in a paddy field. Researches on Population Ecology 41: 253-262.
- 和田 節・編 2002. 水田生態系におけるスクミリンゴガイの総合的管理技術の開発. 農林水産技術会議事務局, 東京.
- 和田 節 2015. スクミリンゴガイの日本における発生状況と農業による水稻の被害回避における問題点. 植物防疫 69 : 155-159.
- Wada, T., Ichinose, K., Higuchi, H. (1999). Effect of drainage on damage to direct-sown rice by the apple snail *Pomacea canaliculata* (Lamarck)(Gastropoda: Ampullariidae). Applied Entomology and Zoology 34: 365-370.
- Wada, T., Ichinose, K., Yusa, Y., Sugiura, N. (2004). Decrease in density of the apple snail *Pomacea canaliculata* (Lamarck)(Gastropoda: Ampullariidae) in paddy fields after crop rotation with soybean, and its population growth during the crop season. Applied Entomology and Zoology 39: 367-372.
- 和田 節, 松倉啓一郎, 吉田和弘, 川西陽子, 遊佐陽一 (2009). 西南暖地において水田から用水路に流出するスクミリンゴガイの個体数. 九州病害虫研究会報 55 : 93-98.
- 和田 節, 遊佐陽一, 市瀬克也, 菅野紘男, 松村正哉, 有村一弘, 浦野 知 (2001). 殺剤剤施用と落水管理を組み合わせた湛水直播水稻におけるスクミリンゴガイの食害防止. 九州病害虫研究会報 47 : 58-64.
- Wong, P. K., Liang, Y. A. N., Liu, N. Y., Qiu J. W. (2010). Palatability of macrophytes to the invasive freshwater snail *Pomacea canaliculata*: differential effects of multiple plant traits. Freshwater Biology 55: 2023-2031.
- Wu, J. Y., Wu, Y. T., Li, M. C., Chiu, Y. W., Liu, M. Y., Liu, L. L. (2011). Reproduction and juvenile growth of the invasive apple snails *Pomacea canaliculata* and *P. scalaris* (Gastropoda: Ampullariidae) in Taiwan. Zoological Studies 50: 61-68.
- Yamanishi, Y., Yoshida, K., Fujimori, N., Yusa, Y. (2012). Predator-driven biotic resistance and propagule pressure regulate the invasive apple snail *Pomacea canaliculata* in Japan. Biological Invasions 14: 1343-1352.
- Yoshida, K., Matsukura, K., Cazzaniga, N. J., Wada, T. (2014). Tolerance to low temperature and desiccation in two invasive apple snails, *Pomacea canaliculata* and *P. maculata* (Caenogastropoda: Ampullariidae), collected in their original distribution area (northern and central Argentina). Journal of Molluscan Studies 80: 62-66.
- Yusa, Y. (2006). Predators of the introduced apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae): their effectiveness and utilization in biological control. In, Global Advances in Ecology and Management of Golden Apple Snails. PhilRice, Nueva Ecija, p.345-361.
- 遊佐陽一 (2015). 天敵相を活性化して外来種を制御する：スクミリンゴガイに対する新たな管理法の試み. 植物防疫 69 : 160-164.
- Yusa, Y., Sugiura, N., Wada, T. (2006a). Predatory potential of freshwater animals on an invasive agricultural pest, the apple snail *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae), in southern Japan. Biological Invasions 8: 137-147.
- Yusa, Y., Wada, T., Takahashi, S. (2006b). Effects of dormant duration, body size, self-burial and water condition on the long-term survival of the apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae). Applied Entomology and Zoology 41: 627-632.