

外来シジミ類の分類と生態(1)

誌名	陸水学雑誌
ISSN	00215104
著者名	横山,寿
発行元	日本陸水學會
巻/号	80巻3号
掲載ページ	p. 125-144
発行年月	2019年9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



総説 [Review]

外来シジミ類の分類と生態－ I
日本と世界における侵入・拡散

横山 寿^{1,*}

**Taxonomy and ecology of alien *Corbicula* species - I
Invasion and dispersal in Japan and the world**

Hisashi YOKOYAMA^{1,*}

Abstract

Invasive alien bivalve species of the genus *Corbicula*, originally from Asia, were first introduced into North America in the 1920s and have spread around the world, including South America and Europe. In the 1980s, these species also entered Japan. The worldwide expansion of *Corbicula* species has resulted in negative ecological and economic impacts. To raise public awareness about this issue, I have written two review papers addressing questions such as "What are the scientific names and origins of *Corbicula* species?", "How and why have they been successfully introduced into new habitats?", "Why have they expanded their distribution areas?", "How have they influenced native ecosystems and local economies?", and "What types of measures should we take against the *Corbicula* issues?" The present paper is the first review, and it describes the taxonomic problems of *Corbicula* species and summarizes the information currently available on phylogenetic systematics using morphological and molecular data, which indicate sources, dispersion pathways, and introduction and dispersion mechanisms. Recent results of the phylogenetic systematics can be summarized as follows: 1) species and lineages cannot be identified based solely on morphology; 2) alien *Corbicula* species are composed of a few freshwater lineages, characterized by hermaphroditic and androgenetic reproduction; 3) considering the very subtle differences in shell morphology and the low genetic distance between the Japanese native species *C. leana* and the invasive *C. fluminea*, *C. leana* is estimated to be closely related to *C. fluminea* or a lineage within *C. fluminea*. The origin, introduction routes, and dispersion pathways of alien *Corbicula* species are being partly revealed by analyzing habitat preference, morphology, karyotype, sperm morphology, mode of reproduction, and genetic mitochondrial and nuclear DNA markers.

Keywords: *Corbicula*, genetic marker, invasion history, morphological variability, phylogenetic classification

¹⁾ 〒673-0531 兵庫県三木市緑が丘町西4丁目9番2 4-9-2 Midorigaoka-nishi, Miki, Hyogo 673-0531, Japan

^{*}連絡先: 横山 寿 Corresponding author: Hisashi YOKOYAMA, E-mail: patiens07@gmail.com

摘 要

アジア原産のシジミ属二枚貝が1920年代に北アメリカに侵入し、その後、南アメリカ、ヨーロッパに拡散した。1980年代には日本国内にも侵入し、世界各地の生態系や経済に負の影響を及ぼしてきた。この問題への関心を喚起するため、どこを原産地とする何というシジミが、どのように、なぜ新地への侵入に成功し、分布を拡大させ、在来生態系や地域経済にいかなる影響を及ぼしてきたのか、いかなる対策が必要かを2報に分けて解説する。第1報の本報では分類の問題点、外来シジミの起源、侵入・拡散経路の推定に寄与した形態と遺伝子分析による系統分類および侵入・拡散のメカニズムを概説した。最近の系統分類研究の成果は次のとおり:1) 形態のみでは種、系統を同定できない;2) 雄性発生する雌雄同体、淡水性の数系統が外来種となっている;3) 在来のマシジミと外来のタイワンシジミ間の形態・分子遺伝学的差異は微小であり、両種はごく近い近縁種か、前者は後者の一系統と推定される。生息場所、形態、核型、精子形態、生殖様式、ミトコンドリア・核の遺伝子マーカーの分析により、外来シジミの系統、起源と侵入・拡散経路の一端が明らかになりつつある。

キーワード：シジミ、遺伝子マーカー、侵入の歴史、形態変異、系統分類

(2018年10月30日受付：2019年3月11日受理)

はじめに

20世紀初頭までシジミ科シジミ属 (*Cyrenidae*, *Corbicula*) の二枚貝が分布する地域はアジア、オーストラリア、中東、アフリカおよびマダガスカルに限られていた (Morton, 1977; Glaubrecht et al., 2007 など)。しかし、1920年代に外国産のシジミ類の殻が北アメリカで発見された後、生貝もその後、北アメリカ、南アメリカ、ヨーロッパなどから続々と発見されるようになった。これらの二枚貝は時に異常な高密度で生息し、その結果、各地で生態系と経済に大きな影響を及ぼす侵略的外来種と捉えられるようになった。現在、そのようなシジミ類、とくにタイワンシジミ *C. fluminea* (Müller, 1774) はヨーロッパにおいて「最悪侵略100種」の1種に数えられ (DAISIE, 2019)、生物多様性と経済に脅威をもたらす重要な外来種と認識されるようになった。

一方、日本では在来種として、ヤマトシジミ *C. japonica* Prime, 1864、マシジミ *C. leana* (Prime, 1864) およびセタシジミ *C. sandai* Reinhardt, 1878 が分布している (紀平, 1990 など)。これらのシジミ類の中でヤマトシジミとセタシジミは漁獲対象種となっているが、近年、漁獲量が大きく減少した。国内におけるシジミ資源の減少に伴い、安価な外国産シジミが輸入されるとともに、1980年代からマシジミとは殻色が異なるシジミ類の生息が報告されるようになった。これらのシジミは、中国、台湾を中心に分布するタイワンシジミと同定されてきた (増田・内田, 2004; 川崎ら, 2016 など)。タイワンシジミ

の出現後、マシジミがタイワンシジミに置き換わる現象が全国的にみられるようになり (石橋・古丸, 2003 など)、2012年に環境省が行ったレッドリストの見直しでは、マシジミは前回の準絶滅危惧 (NT) から、絶滅危惧II類 (VU) として絶滅の危険度が高まっていると位置づけられている。その一方で、タイワンシジミにはマシジミとの識別が困難な個体が含まれる (増田・内山, 2004) ことから、タイワンシジミの国内への侵入状況の評価に支障が生じている。他方、石橋ら (2006) は、利根川汽水域より韓国産のウスシジミ *C. papyracea* Heude, 1887 を報告している。また、川瀬 (2016) は、名古屋市の公園内の竜巻池において採集したシジミを He and Zhuang (2013) に基づいて中国産のタイリクシジミ *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) と同定した。ただし、これら2種が国内の他の場所に定着している確かな証拠は得られていない。

侵略的外来種が水域に定着すると、一般に、生態系に不可逆的な変化が生じる。細谷 (2001) は、外来魚が水圏生態系に及ぼす負の効果として、生態的影響 (種間競争、在来魚の食害など)、遺伝的影響 (在来種との交雑による遺伝的汚染、雑種不稔、在来種の適応価の減退、繁殖量の低下など)、病原的影響 (寄生虫や病原菌の持ち込み) および移出先における予測不可能な未知の影響の4点をあげている。

シジミ類が分布していなかった南北アメリカおよびヨーロッパの国々では、外来シジミによる生態系と経済への大きな影響のために外来種問題に大きな関心が集まった。その結果、侵入したシジミ類に関する多くの分

類学的、生態学的研究が行われ、英文の総説も数編、出版されている (McMahon, 1983, 2002; Sousa et al., 2008; Pigneur et al., 2012 など)。Mackie and Claudi (2010) は、利水施設に汚損生物として被害を与える外来性軟体動物の生物学的特徴や分散のメカニズム、被害への対策などについて包括的な総説を執筆し、その中でシジミ類についても多くのページを割いている。一方、マシジミやセタシジミが在来種として分布している日本では台湾シジミの侵入後も生態系、経済への影響が著しいとは認識されず、人々の関心が欧米ほど強くなかった。しかし、2013年頃より台湾シジミの大量発生により三重県宮川用水の農業用パイプラインが詰まる例が報告され、被害事例は年々増加している (岡島ら, 2018)。

日本国内では観賞用に淡水シジミが販売されている。マシジミが台湾シジミに置き換わりつつある現状からみて、この中に外来シジミ類が含まれている可能性が高い。また、台湾シジミを水質浄化に利用する試みもある (佐藤ら, 2007; Liu et al., 2009; 廣谷, 2010; Rosa et al., 2014a)。シジミ類を利用しようとする人間活動の中で、外来シジミが国内外に拡散する危険性は高い。

筆者は、50年来シジミを独学で研究されている方より、「ネパールで行われているニジマス養殖から出る廃水を日本のマシジミを使って浄化したい、育ったシジミは食料あるいはニジマスの餌として現地の人々に利用してもらいたい」との相談を受けた。このことが本総説執筆の動機となった。筆者にはシジミの研究経歴はないものの、このシジミ研究家に計画中止をお願いする中で、多くのシジミ類に関する論文に接する機会を得た。シジミの移出先における予測不可能な未知の悪影響を防ぐためにも、外来シジミ類に関する研究の現状とこれらのシジミ類による環境への懸念を日本の多くの人々に知ってもらう必要性を感じた。

今までの和文総説は、台湾シジミの生物学的特徴と在来生態系への影響を短くまとめた中野 (2013) のみであったが、ごく最近、中野・森井 (2018) は海外の研究事例をもとに台湾シジミの在来生態系への影響を詳説した。しかし、外来シジミ類の分類、原産地、侵入・拡散の経路とメカニズム、生物学的特徴と生態系・地域経済への影響、外来種対策などに渡る詳細、包括的な和文の総説はまだみられない。そこで、1) どのシジミが、どこから、どのようなルートで、なぜ新しい場所への侵入に成功し、分布を拡大させたのか (本報)、2) 外来シジミ類はどのような生物学的特徴を有し、生態系や経済にどのような影響を及ぼしているのか、また、どのよう

な対策や研究が必要か (横山, 2019) を2報にわけて解説することにした。

シジミ類は殻形態・色彩の変異が大きく、主としてこれらの形質に基づいて100種以上の *Corbicula* 属に属する種が記載されたものの、これらを種として認めるかどうかは研究者により意見が大きく異なっている。近年、分子遺伝学的手法が普及し、シジミ類についても2000年前後よりこの手法による系統解析から外来シジミ類の原産地、侵入から拡散経路の推定について多くの情報が提供されるようになった。本報では、外来シジミ類を中心に、形態や遺伝情報に基づく分類、系統解析を通して侵入・拡散経路を推定した研究を紹介するとともに、新地への侵入・拡散を成功させたメカニズムを考える。

日本における外来シジミ類の出現状況

在来シジミ類の分布と利用

日本在来3種のうち、ヤマトシジミは汽水性であり、塩分0.3未満では永く生存できない (朝比奈, 1941; 田中, 1984)。本種の分布域は北海道から九州、樺太、朝鮮半島に及ぶ。マシジミは汽水域にも出現する (藤原, 1982) が、主な生息場所は湖沼、河川の淡水域で、沖縄、北海道を除く日本全国に分布するが、韓国 (Park et al., 2002)、中国 (Wang et al., 2014) からも報告されている。セタシジミはかつて琵琶湖淀川水系に広く分布していたが、現在では琵琶湖内に分布が限られる (紀平, 1990)。これらのシジミ類の中でヤマトシジミは主要漁獲対象種となり、1960～80年代には全国で年間5～6万トンの漁獲があったが、近年は1万トン前後まで減少した (中村, 2011)。一方、セタシジミの漁獲量は1950年代には5,000トン前後と琵琶湖の水産重要種であったが、2014年には43トンにまで減少した (滋賀県, 2019)。マシジミについては各家庭での総菜として自家消費ないし地産地消型の漁獲が行われてきた。

外来シジミ類の報告例

増田・波部 (1988) はカネツケシジミ (台湾シジミ黄色型) が岡山県倉敷市の高梁川水系に生息していることを記録した。これが、日本における台湾シジミの最初の報告例である。その後、殻表面が褐色、内面が紫色の濃色型を含む本種は九州各県 (Konishi et al., 1998; 池上, 2009; Okawa et al., 2016)、愛媛県重信川水系 (石井ら, 2017)、京都府 (安木, 2014)、琵琶湖淀川水系 (石橋・古丸, 2003)、福井県 (川崎ら, 2016)、神奈川県

(西, 2005; 園原・吉田, 2005) 埼玉県 (元木ら, 2007), 千葉県 (石橋ら, 2006) など, 北海道を除く全国から報告されるようになった。これらの多くの地域では, タイワンシジミの侵入前はマシジミが分布しており, タイワンシジミの侵入とともにマシジミが減少し, タイワンシジミに置き換わったとみられている (増田・内山, 2004; 石橋, 2005)。利根川河口域のヤマトシジミ漁場では, 2種の外国産シジミ (タイワンシジミおよびウスシジミ) が混在しており, これらの外国産シジミがヤマトシジミと交雑し雑種が生じる危険性が指摘されている (石橋ら, 2006)。

国内におけるタイワンシジミの生息密度については, 多摩川中流部における 350~480 個体 m^{-2} (西, 2005), 高知県中央部香長平野の灌漑水路における黄色型幼若個体群の 4,200~6,500 個体 m^{-2} (桑原ら, 2008), 京都府相楽郡精華町の農用水路における 1,300 個体 m^{-2} (安木, 2014) が記録されている。海外の侵入先においてみられたような 10,000 個体 m^{-2} を超える高密度での出現例は知られていない。

マシジミとタイワンシジミの形質と遺伝情報

両種の殻の色彩: 沿海州から朝鮮半島, 中国, 台湾を経て東南アジアにかけて分布するタイワンシジミ *C. fluminea* は日本産のマシジミ *C. leana* と形態的に酷似しており, 両種は同種であるとの見方もされている (Morton, 1986) が, これまで主として殻の色彩により両種が識別されてきた (増田・内山, 2004)。マシジミは, 殻表面が稚貝では黄緑色, 老成すると黒色を帯び, 光沢は鈍く, 頭頂部は剥落して灰白色が露出する。殻内面は紫色である。一方, タイワンシジミには, 殻形態により区別できる 2 タイプ, すなわち殻表面が黄褐色, 殻内面が白色で側歯部分のみが紫色のタイプ (黄色型) と殻表面が緑がかった黄褐色, 殻内面が紫色, その腹縁部が黄褐色のタイプ (緑色型/褐色型/濃色型) がある (増田・内山, 2004; 園原・吉田, 2005)。前者のタイプは「おはぐる」を意味するカネツケシジミ *C. insularis* Prime, 1867 として別種とされた (増田・波部, 1988) が, 後にタイワンシジミの色班型 *C. fluminea* form. *insularis* として報告された (増田ら, 1998)。後者のタイプには個体による色彩の変異が大きく, マシジミと区別しがたい場合があるが, 増田・内山 (2004) は殻内面の腹縁部に黄褐色帯があるものをタイワンシジミ, ないものをマシジミとした。山口 (2015) は, 1) 二枚貝の色素 (カロチノイド, ビリベルディンなど) の生産と沈着は遺伝的に決まっ

ていることが多いが, 突然変異により変化しうること, 2) タイワンシジミ (カネツケ型) はこの色素欠損型であり, 日本に分布するこの型はマシジミから突然変異によって生じた可能性があること, 3) マシジミの殻外面の黄緑色は, 内面の濃い紫色の層で反射され, 石灰層を透過して干渉が起こった結果の色であり, 殻表面の殻皮はタイワンシジミと同じベージュ色であること, したがって, 4) シジミ類の殻の色彩は種の同定形質とはならないことを指摘した。なお, ヤマトシジミの殻色が幼貝期の黄褐色から成長とともに黒くなる現象は泥底に多い硫化鉄の沈着に起因する (中村, 2011) ことから, マシジミとタイワンシジミの殻色も環境により変化することが推察される。山口 (2015) は, マシジミとタイワンシジミを種として区別するのは無理であるとし, 両者を含む種名としてカワシジミ *C. fluminea* を提唱している。

両種間の殻形態の相違: 増田・内山 (2004) はマシジミとタイワンシジミの分類形質として主に殻の色彩をあげているが, 熊本県緑川水系で採集した標本の殻の形態を詳細に検討した池上 (2009) は殻の形により両種の識別が可能であることを指摘した。彼らは両種を識別する形質として, 1) マシジミの殻高/殻幅比の中央値は 0.89 であるのに対し, タイワンシジミの値は 0.82~0.83 と異なること, 2) マシジミ右殻の 3 主歯のうち中央部の主歯の幅が後側歯よりの主歯の幅とほぼ同じであるが, タイワンシジミでは中央部主歯の幅が 1.5~2.0 倍, 幅広いこと, 3) マシジミの後側歯よりの主歯は後側歯を延長した線より前方に位置するが, タイワンシジミでは主歯と後側歯がほぼ同一線上に並ぶことをあげている。

遺伝子マーカーに基づく種間の相違: 2000 年代に入ると, 従来の方法に分子遺伝学的手法を加えて, マシジミとタイワンシジミの判別, 系統関係が検討されるようになった。これらの研究は, 遺伝子マーカーに基づいて両種の区別が可能とするものと, 遺伝的距離が極めて小さいことを主張するものに二分される。まず, 前者の研究例を紹介したい。Park et al. (2002) は, 韓国のマシジミ (殻内面, 紫) とタイワンシジミ (白) について, COI 塩基配列に違いがないものの, アロザイム遺伝子座 20 中 6 が異なることを見出した。水戸・荒西 (2010) も岡山県高梁川水系で採集したタイワンシジミの 16S rDNA 塩基配列を韓国在来種のタイワンシジミや米国に移入したタイワンシジミの塩基配列, および古丸 (2003) が示したマシジミ, セタシジミの塩基配列と比較し, 1) 高梁川のシジミは殻の形態は多様であったにもかかわらず, 1 塩基のみが異なる 2 種のハプロタイプしか認めら

れず、その内、優占ハプロタイプは、韓国およびアメリカのハプロタイプと完全に一致したこと、2) マシジミとは転換1塩基、欠失2塩基、セタシジミとは転位1塩基、欠失3塩基と高い頻度で塩基変異があったことを認めた。これらの結果より、彼らは16S rDNA 遺伝子をマーカーにタイワンシジミとマシジミを識別することが可能であるとした。Okawa et al. (2016)は、九州全土の21地点で採集したシジミ類のmtDNA チトクロームb領域をPCR-RFLP法（PCRでDNAを増幅し、その反応生成物を制限酵素で切断する手法）で分析し、すべてマシジミであった地点は1地点のみで、11地点ではタイワンシジミの比率がマシジミを上回ったとの結果を得た。ただし彼らは、タイワンシジミの精子がマシジミの卵に侵入した場合、精子の遺伝子のみで発生が進み、mtDNAはマシジミに由来する可能性があるため、算出したタイワンシジミ比率を過小評価している可能性を指摘している。一方、Wang et al. (2014)は、中国の洞庭湖から埋立により生じた大通(Datong)湖で採集したシジミ類のCOI分析により、Park and Kim (2003)のFW1, 3, 4, 5に相当する4ハプロタイプを見出し、タイワンシジミ (FW1, 3, 4) とマシジミ (FW5) が同所的に出現すること、両種とも殻内面が紫色と白色の両型を有していることを明らかにした。

マシジミとタイワンシジミ等との遺伝的距離： マシジミは遺伝子マーカーによりタイワンシジミと区別可能とする意見がある一方で、両種間の遺伝的距離が小さく、別種とすることへの疑問も出されている。山田ら(2010)は、国内と台湾で採集されたマシジミ、タイワンシジミ（緑色型、黄色型）について、殻の形質、倍数性とmtDNAのチトクロームb遺伝子を分析し、mtDNAの系統と殻色および倍数性（二倍体、三倍体）との間には対応がみられなかったことを示した。また彼らは、外部からシジミが人為的に持ち込まれる可能性が小さい国内島嶼域のシジミの分析から、外来シジミ定着以前の日本では三倍体で褐色の殻を有するmtDNAの1系統に属する型のみが生息しており、それをマシジミとして認識していたと推測し、このマシジミはタイワンシジミとは別の系統に属しているものの、その遺伝的距離は0.016と非常に小さいことを指摘した。一方、古丸ら(2010)は国内外のシジミ類の16S rDNA塩基配列を分析し、マシジミと揖斐川で採集したタイワンシジミ間の塩基の置換は1個のみ（置換率、0.23%）で、両者はきわめて近縁であることを指摘した。彼らは、日本産ヤマトシジミ中の個体間で塩素置換率の最大は0.92%、中国、韓国産の中の最大は1.14%、日本産と中国・韓国産との遺伝的差

異は0.75%であったことを示した。このことは、マシジミとタイワンシジミ間の塩素置換率はヤマトシジミ内の塩素置換率より小さいことを意味している。飯田ら(2012)が九州福岡県朝倉市で採集したマシジミおよび中国、韓国産（太湖、福建省、北漢江）シジミ類のCOI分析を行ったところ、これらの淡水シジミ類は1～8塩基の違いでほぼ連続的につながったハプロタイプ群を保有していた。この中にはマシジミと太湖産の*C. largillierii* (Philippi, 1844)が含まれており、福建省のサンプルがタイワンシジミにあたるかすると、これら3種は互いに遺伝的に近いとみなされる。ただし、*C. largillierii*は殻長にくらべ殻高が高い特徴的な殻の形態を有している点、雌雄異体である点で他2種とは種のレベルで異なることが示唆されている（古丸ら, 2010）。GenBankに登録されている日本産のマシジミと中国産のタイワンシジミのCOI遺伝子型を比較したBespalaya et al. (2018)も両者が同じハプログループに属することを確認している。

フィールド調査における両種の区別： マシジミとタイワンシジミ間の遺伝的距離が非常に近いことから、フィールド調査においても両種を明確に区別できないことがある。石井ら(2017)は、2004年に初めてタイワンシジミの生息が報告された重信川水系におけるその後のタイワンシジミ分布状況を確認するために、2016年時の同水系におけるシジミ類の殻形質と核ゲノムの変異および各タイプの分布状況を調べた。彼らは、殻の形質として、殻表面と殻内面の色彩、側歯基部殻内側と側歯基部殻縁側の着色の有無、殻頂の磨滅域の色をあげ、これらの組み合わせによりA～Eの5タイプを区別した。さらに、これら5タイプについて、18S rDNAと5.8S rDNAの間のITS領域のバンドパターンを比較し、Aタイプを日本在来のマシジミ、Eタイプをタイワンシジミと同定したが、C～Dタイプについては両種が混合していると推定した。要するに、彼らが提案した殻の形質およびゲノムの情報のみではマシジミとタイワンシジミを明確に判別することは困難であった。

タイワンシジミの侵入状況： 殻の色彩型とアロザイム変異より、タイワンシジミの侵入状況を推定した報告もある。例えば、酒井ら(2014)は日本国内22か所よりマシジミとタイワンシジミを採集し、1) マシジミは殻の内側が紫色でアロザイム遺伝子型がホモ接合体の単型であり、変異がきわめて小さいこと、2) タイワンシジミは殻の色彩に4型あり、型間でアロザイム遺伝子型の変異が大きかったこと、3) 殻の色彩とアロザイム遺伝子型からマシジミとタイワンシジミを区別できない例

があったことを示した。彼らは、台湾シジミの殻色が異なるアロザイム遺伝子型に固定されていると考え、それぞれが別の雄性発生クローンに由来しており、新たなクローン系の侵入が継続していると推察した。

雄型マシジミの発見とその系統： Houki et al. (2011) は野洲川水系において非減数、双鞭毛の精子のみを生産する二倍体のマシジミ雄個体を発見した。Komaru et al. (2012, 2013) は、マシジミ両型に同所的に出現する台湾シジミ（黄色型、褐色型=山田ら, 2010の緑色型）を加えてmtDNAのチトクロームbと核の28S rRNA遺伝子を解析した。その結果、1) mtDNAの解析によりマシジミの雄型と雌雄同体型はきわめて近縁であること、2) 28S rDNAの解析では両型はハプロタイプを共有しておらず、遺伝的に異なる系統であること、3) 台湾シジミ黄色型と雄型マシジミは同じ28S rRNAのハプロタイプを共有し、台湾シジミ褐色型は雄型、雌雄同体マシジミと同じハプロタイプを共有していることが明らかになった。これらの結果より、彼らは雄型マシジミは在来種ではなく、侵入した台湾シジミの一系統である可能性が高いこと、およびマシジミと台湾シジミはごく近縁で、分子遺伝学的に境界線を引くことが難しいことを指摘した。

以上で述べたように、台湾シジミの中には、殻の色彩などでマシジミと容易に区別できる系統がある一方、外見的に見分けがつかない系統も存在する。分子遺伝学的にも両者を明確に区別できないか、違いがあってもごくわずかである。最近の分子遺伝学的研究では、マシジミを遺伝的変異性が高い雌雄同体の東アジア産シジミ類の中の一系統とし、日本の風土に適応した地域集団として捉えている（山田ら, 2010; 酒井ら, 2014）。マシジミが中国大陸にも分布している（Wang et al., 2014）ならば、本種は日本において淡水シジミより分岐した種ではなく、大陸において、台湾シジミより分岐したか、台湾シジミの一系統として維持されてきたと解釈できる。黒住（2014）は、マシジミが十数万年前の国内の地層から発見されているものの、縄文期の貝塚から確認できなかったことから、完新世までに絶滅し、縄文期後おそらく江戸時代に海外から移入した可能性を指摘している。マシジミが中国大陸にも分布しているとする、江戸時代に大陸より日本に移入したとする彼の説に根拠を与えることにもなる。我が国におけるマシジミと台湾シジミの生息状況を把握するには、マシジミを台湾シジミと同種か他種か、あるいは台湾シジミの亜種とするか、早期に分類学的な位置を確定させ、同定法を定

める必要がある。

世界でのシジミ類の侵入、拡散状況

シジミ属の分類と原産地

シジミ属の分類はMüller (1774)による*Tellina*属に属する3種、*T. fluminalis*、台湾シジミ*T. fluminea*および*T. fluviatilis*の記載に始まる。その後、3種は*Corbicula*属に移されるとともに、貝殻の形態や色彩に基づいて、100種を超える種がアジア、インド、中東およびアフリカより記載された(McMahon, 1983)。その多くは、アジア、アフリカに分布している。例えば、フンボルト大学自然史博物館には*Corbicula*属34種/変種のタイプ標本が保管されているが、このうち15種が東南アジア、10種が日本を含む東アジア、6種/変種がアフリカを模式産地としている（Glaubrecht et al., 2007）。

Morton (1986)は、殻の形質、生殖様式および生態学的特徴より、*Corbicula*属の種の多くがシノニムであると指摘し、本属を淡水性雌雄同体種*C. fluminea*と汽水性雌雄異体種*C. fluminalis*の2種に整理した。ただし、この分類法は単純化が過ぎるとして多くの支持は得られなかった。例えば、日本、韓国、中国産シジミ類のミトコンドリアmtDNA中16S rDNA遺伝子を分析した古丸ら（2010）は、1) 日本では淡水域に生息する雌雄同体のマシジミ*C. leana*、雌雄異体種として琵琶湖固有種のセタシジミ*C. sandai*、汽水産ヤマトシジミ*C. japonica*の計3種が生息し、これら3種は生殖様式や分布域、染色体数が異なっていることから、それぞれ独立した種とみなされること、2) 韓国の汽水域に生息するウスシジミ*C. papyracea*、中国長江沿いの淡水湖に生息する*C. largillierti*もそれぞれ独立した種としてみなされることを述べている。なお、*C. fluminalis*は北アフリカから中央アジアの淡水域を中心に生息する雌雄同体でクローン生殖する種であり（Korniushin, 2004）、Morton (1986)が対象とした中国汽水域の種とは異なる可能性が高い。

Park and Kim (2003)は、アジア8か国のシジミ類がmtDNAのCOIチトクロームc領域のシーケンス分析により大きく淡水性と汽水性のクレードに分かれることを示した。このことは、同法を用いてシジミ属の系統関係を解析した他の研究者も確認し（Glaubrecht et al., 2006; Hedtke et al., 2008; Pigneur et al., 2011, 2014; 飯田ら, 2012; Gomes et al., 2016）、東アジア産シジミ類の16S rDNA分析を行った古丸ら（2010）も同様の結論を得た。

日本産3種を含む*Corbicula*属内の系統関係について

も研究が進められてきた。Okamoto and Arimoto (1986) は、染色体数及び核型の比較より、ヤマトシジミ (二倍体, $n=38$) の祖先種よりセタシジミ (二倍体, $n=36$) の祖先種が分化し、さらにそこからマシジミ (三倍体, $n=54$) など雌雄同体種のグループの祖先種が分化したと推定した。Hatsumi et al. (1995) もアイソザイム多型の分析により同様の系統樹を示し、Nei (1987) の遺伝的距離を基に、祖先種よりヤマトシジミは800万年前に、セタシジミとマシジミは90万年前に分岐したと見積もった。Komaru et al. (2012) は、マシジミとセタシジミの系統関係について、mtDNAチトクロームb遺伝子では両者は異なるハプロタイプに属するが、核の28S rDNAでは同じハプロタイプを共有することから、共通の祖先より派生した近縁種と推定している。

一方、Morton (1986) により *C. fluminea* あるいは *C. fluminalis* とシノニムとされた種の分類研究は進展していない。例えば、インドネシア、セレベス島を模式産地とする *C. subplanata* とジャワ島を模式産地とする *C. javanica* は *C. fluminea* とシノニムである可能性が高いことが指摘されている (Rintelen and Glaubrecht, 2006) が、多くの種について結論はだされていない。また、Morton (1982) は、雌雄異体の個体が大部分を占め卵生する中国広州市朱江 (Pearl River) 汽水域のシジミを *C. cf. fluminalis* とした。しかし、*C. fluminalis* の模式産地はユーフラテス川 (詳細な場所は不明) であり (Müller, 1774)、両地域のシジミが同種であるかは疑わしい。すなわち、Korniushin (2004) は *C. fluminalis* のレクトタイプと世界各地のシジミ標本を検討し、1) 中央アジア、中東および北アフリカの淡水産の標本はタイプ標本と一致し、*C. fluminalis* (「狭義」の意で *s. str.* と付記) と同定されること、2) 中国産 *C. cf. fluminalis* は出入管の形態 (断面が幅広く、乳頭様突起が多い) と生殖様式 (雌雄異体で精子の鞭毛が1本) が *C. fluminalis s. str.* と異なることを指摘した。この結果は、中東を中心に分布する *C. fluminalis s. str.* と中国汽水域を中心に分布する *C. cf. fluminalis* がそれぞれ別種であることを示唆している。その後、Morton (1986) が世界の *Corbicula* 属を *C. fluminalis* と *C. fluminea* の2種に整理したことから、*C. fluminalis* の原産地が中東、中央アジアから東アジアに及ぶとされるようになった。このように、*C. fluminalis* の分類の混乱が侵入種の分布の特定を困難にしている。

既往の文献 (Araujo et al., 1993; Park et al., 2002; Korniushin, 2004; Glaubrecht et al., 2007; 酒井ら 2014; Crespo et al., 2015; Gama et al., 2016, 2017) より、世界に

おける *Corbicula* 属の種全体、および外来種として報告された *C. fluminea*, *C. fluminalis* と *C. leana* の本来の分布域を Fig. 1 に示した。20世紀初頭まで *Corbicula* 属の二枚貝が分布する地域はアジア、オーストラリア、中東、アフリカおよびマダガスカルに限られていた。*C. fluminea* の模式産地は中国の広東 (詳細な場所は不明) であり、本種の原産地は沿海州から朝鮮半島、中国、台湾から東南アジアにかけて、*C. fluminalis* の原産地は中央アジアから中東、北アフリカにかけて、*C. leana* の原産地は中国の一部、朝鮮半島南部と本州から九州にかけてである。

世界各地での外来シジミ類の出現

シジミ類は、1920年代以降、それまで生息していなかった南北アメリカ、ヨーロッパ各地から外来種として報告されるようになった (Fig. 1)。北アメリカでは、カナダ、バンクーバー島のナナイモにおいて1924年に採集された死殻が *C. fluminea* のものであることが Counts (1981) により同定されている。本種の生貝は、Burch (1944) により1938年に米国ワシントン州のコロンビア川より初めて発見され、その後1960年代には、米国東海岸まで分布が確認されるようになった (McMahon and Bogan, 2001)。この間、全米各地より *C. fluminea* のほか *C. manilensis* (Philippi, 1844)、*C. leana* といった種名のもとで記録された (McMahon, 1983) が、Foster et al. (2008) は北アメリカに侵入したこれらシジミ類を *C. fluminea* の単一種とした。

北アメリカにおける外来シジミ (*Corbicula* sp.) の北限として北緯46度のミシガン州マーケット (Marquette) にある発電所温排水池 (Ward and Hodgson, 1997) およびカナダケベック州の原子力発電所温排水が流入するセントローレンス (St. Lawrence) 川 (Simard et al., 2012) が報告されている。一方、Colwell et al. (2017) は、米国の北緯40度以北の自然水域にも2001年以降、*C. fluminea* の分布が拡大しつつあることを報告し、この現象が近年の冬期水温の上昇に起因すると推測している。北アメリカにおける外来シジミ類の分布拡大は近年も続いており、今後も生理的な低温への耐性限界 ($0\sim 2^{\circ}\text{C}$: Britton and Morton, 1979; Müller and Baur, 2011) となる地域に達するまで、分布拡大は続くと考えられる。一方、*C. fluminea* は南方へも分布を拡げ、1958年にはテキサス (Howells et al., 2004) より、2000年にはプエルトリコ (Williams et al., 2001) より報告され、2011年から2015年にかけて採集された標本によりメキシコに分布している (Barba-Macías and Trinidad-Ocaña, 2017) ことが確認

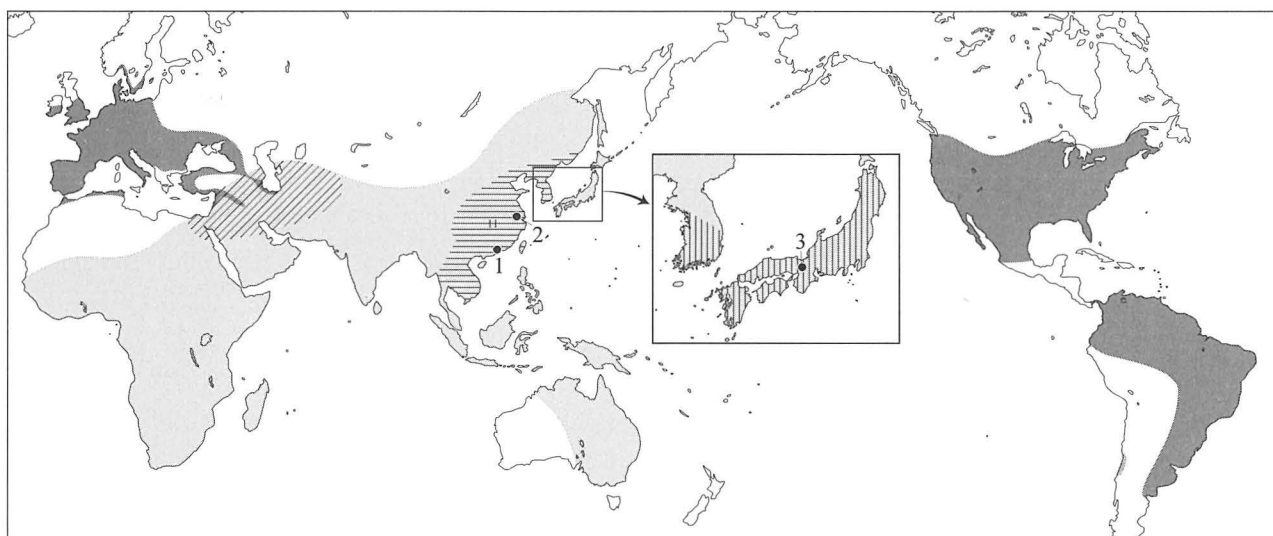


Fig. 1. Native (light grey) and introduced (dark grey) ranges of the species of the genus *Corbicula*. Native ranges of *C. fluminea*, *C. fluminalis*, and *C. leana* (horizontal-line, hatched-line, and vertical line areas, respectively) and type localities of *C. fluminea*, *C. largillierti*, and *C. sandai* (filled circles 1, 2, and 3, respectively) are also shown. Data source of: the native range of *Corbicula* species (Glaubrecht et al., 2007); the introduced range of the alien species (Glaubrecht et al., 2007; Crespo et al., 2015; Gama et al., 2016, 2017); the native range of *C. fluminea* (Gama et al., 2016, 2017); the native range of *C. fluminalis* (Korniushin, 2004); the native range of *C. leana* (Park et al., 2002; Sakai et al., 2014); the type locality of *C. fluminea* (Araujo et al., 1993); type localities of *C. largillierti* and *C. sandai* (Glaubrecht et al., 2007).

図1. 世界における *Corbicula* 属の原産地 (薄灰色) と侵入域 (濃灰色). *C. fluminea*, *C. fluminalis* および *C. leana* の本来の分布域 (それぞれ、横線部、斜線部、縦線部), *C. fluminea*, *C. largillierti* および *C. sandai* の模式産地 (それぞれ、黒丸1, 2, 3) をあわせて示す. 情報源: *Corbicula* 属の原産地 (Glaubrecht et al., 2007); 外来シジミ類の侵入域 (Glaubrecht et al., 2007; Crespo et al., 2015; Gama et al., 2016, 2017); *C. fluminea* の原産地 (Gama et al., 2016, 2017); *C. fluminalis* の原産地 (Korniushin, 2004); *C. leana* の原産地 (Park et al., 2002; 酒井ら 2014); *C. fluminea* の模式産地 (Araujo et al., 1993); *C. largillierti* および *C. sandai* の模式産地 (Glaubrecht et al., 2007).

されている。

南アメリカでは、Ituarte (1981)によりアルゼンチンのラプラタ川において *Corbicula* 属2種 (暫定的な同定として、*C. fluminea*, *C. leana*) が初めて記録された。これらのシジミ類は1960年代終盤に南アメリカに侵入し、1970年代初頭にはブラジルに拡散したと考えられている (Darrigran, 2002)。その後、1988年にブラジル、アマゾン川で記録され (Beasley et al., 2003)、現在では北緯10度のベネズエラ (Martínez, 1987) から南緯39度のアルゼンチン、コロラド川・ネグロ川 (Cazzaniga, 1997; Molina et al., 2015) まで広がっている。南アメリカに侵入したシジミ類として、*C. fluminea* のほか *C. largillierti* (Philippi, 1844), *C. fluminalis* (Müller, 1774) および *Corbicula* sp. があげられている。これらの種は同所的に出現することがある (Santos et al., 2012) が、*C. fluminea* が他のシジミ類を駆逐し (Darrigran, 2002)、優占することが多い (Cao et al., 2017)。この場合、*C. fluminea* は環境を改変することで、他の生物の餌料や生息環境を変える生態系エンジニ

ア (ecosystem engineer) としての機能を有していると考えられている。

ヨーロッパでは、1980年以降、*C. fluminea*, *C. fluminalis*, *Corbicula* sp. といった種名の下、外来シジミ類の出現が記録されるようになった。*C. fluminea* については、ポルトガルのテージョ (Tagus) 川およびフランスのドルドーニュ (Dordogne) 川において1980年に本種の生息が初めて記録され (Mouthon, 1981)、その後、ヨーロッパ各地より本種が次々と報告されるようになった。*C. fluminea* が初めて確認された年を国別にみると、1983年にドイツ (Kinzelbach, 1991)、1985年にオランダ (Glöer and Meier-Brook, 1998)、1989年にスペイン (Araujo et al., 1993)、1991年にドイツ (Schmidlin and Baur, 2007)、1995年にスイス (Rey and Ortlepp, 2002)、1997年にルーマニア (Skolka and Gomoiu, 2001)、1998年にイギリス (Baker et al., 1999)、イタリア (Nardi and Braccia, 2004) とセルビア (Paunović et al., 2007)、1999年にハンガリー (Csányi, 1998–1999)、チェコ (Beran,

2000) とルーマニア (Bij de Vaate and Hulea, 2000), 2002年にスロバキア (Vrabec et al., 2003), 2003年にポーランド (Domagała et al., 2004), 2009年にモルドバ (Manjiu and Shubernetski, 2010), 2010年にアイルランド (Caffrey et al., 2011), 2017年にロシアのドン川 (Zhivoglyadova and Revkov, 2018) となる。アフリカ大陸では、2008年にモロッコの河川で初めて *C. fluminea* が見付き、2011年には同国の別の水系にも本種が生息していることが確認された (Clavero et al., 2012)。これらの事実は外来シジミが北アフリカ西部にも侵入しつつあることを示している。

C. fluminalis は *C. fluminea* 侵入と同時期の1980年前後にヨーロッパに侵入したとされ、ハンガリー (Csányi, 1998–1999), イタリア (Lori et al., 2005), ポーランド (Domagała et al., 2004), セルビア (Paunović et al., 2007) などから報告されている。本種は更新世間氷期に北西ヨーロッパに分布していたが、完新世にはこれらの地より消滅した (Miller et al., 1979)。ただし、Meijer and Preece (2000) は、ヨーロッパ産の化石標本に殻形態の大きな変異があることを指摘し、これらと現今の *C. fluminalis* が同種ではない可能性を述べている。Skuzza et al. (2009) は、ポーランドの淡水水路より採集された '*C. fluminalis*' の染色体数およびセントロメアの位置による染型が韓国内陸にある衣岩 (Uiam) 湖産の *C. papyracea* および *C. fluminea* と一致することを指摘した。Gomes et al. (2016) によるCOI分析では、オランダ産の '*C. fluminalis*' は淡水性クレードにおかれ、汽水性中国産の '*C. fluminalis*' とは異なることが示された。ヨーロッパから外来種として報告された *C. fluminalis* がユーフラテス川を模式産地とする *C. fluminalis* s. str. か、中国産の *C. cf. fluminalis* にあたるのか、あるいは他の系統や種に属するのか、検証が必要である。

外来シジミ類は、イペリア半島、フランスに侵入した後、ライン川、ローヌ川水系に広がり、1992年に完成したライン・マイン・ドナウ運河を通じて東ヨーロッパに分布が拡大したと考えられている (Bódis et al., 2011)。なお、オランダのライン川河口に侵入してから約10年でライン川水系全域に分布が広がった (Bij de Vaate, 1991)。Bespalaya et al. (2018) は北緯64度にあるロシアの発電所人工水路より殻形質、mtDNAのCOIと16S rRNA遺伝子型により区別可能な *Corbicula* 属の2型を見出した。1月の平均水温が12.8°Cで示されるように、人為的な加温が北極圏近くでの生存を可能としたと思われる。

外来シジミ類の形質・遺伝子型と侵入経路

移入先のアメリカ大陸やヨーロッパに出現するシジミ類についても単一種の *C. fluminea* ではなく、複数の種あるいは形態や遺伝情報に基づいていくつかの型が存在しているとの意見がある (Foster et al., 2008)。後者の型(形態・遺伝子型)について、研究者や侵入地により異なる名称が与えられ (Fig. 2), 既存種との関係や侵入経路が議論されている。

外来シジミ形態・遺伝子型の分布: Hillis and Patton (1982) は、米国テキサスのブラズ (Brazos) 川から採集したシジミを殻の形態と電気泳動法による遺伝的解析により2型に分け、殻内面が白色の型を 'white form', 紫色の型を 'purple form' と呼んだ。その後、殻内面が白色の型が 'form A', 紫色の型が 'form B' として記述され (Britton and Morton, 1986; Siripattawan et al., 2000), 南アメリカよりそれまで *Corbicula largillierii* として報告された (Ituarte, 1994) 'form C' (Lee et al., 2005), 米国イリノイ川およびオハイオ川より採集され殻の形態(殻表面に赤褐色の放射彩と殻内面が白色、側歯の部分が紫)に特徴がある 'form D' が加わった (Tiemann et al., 2017, 2018)。これら4型は雌雄同体で雄性発生する (McMahon 1991; Ituarte, 1994; Tiemann et al., 2017) が、殻の形態や遺伝子組成 (COI-mDNA, 28S-rDNA) に違いがある (Tiemann et al., 2017)。一方ヨーロッパでは、殻の形態が異なる *Corbicula* 属の2型、殻の形が丸い (round) 'form R' とサドル形の 'form S' (Mouthon, 2000; Pfenninger et al., 2002), および form R と殻の形はよく似ているものの殻の表面が薄色 (light color) で、殻内面が黄白色の form Rlc が存在する (Marescaux et al., 2010)。

形態・遺伝子型と既存種との関係: 南北アメリカにおける形態・遺伝子型間の違いを種内の変異とするか、種間の相違とするかは研究者により異なっている。例えば、Hillis and Patton (1982) は white form と purple form をそれぞれ別種として *C. fluminea*, *C. fluminalis* に近いと考えたが、Britton and Morton (1986) は両型を *C. fluminea* における種内変異とした。ヨーロッパの form R と form S についても、それぞれ *C. fluminea*, *C. fluminalis* の種名が当てられることが多かったが、この同定を疑問視する意見もある (Marescaux et al., 2010など)。Renard et al. (2000) は、フランスとオランダにおけるシジミ類について、貝殻の形態計測と遺伝子分析 (アロザイム, COI) により *C. fluminea* (ハプロタイプ I) と *C. fluminalis* (ハプロタイプ V) の存在を確認するとともに、形態では *C. fluminea*

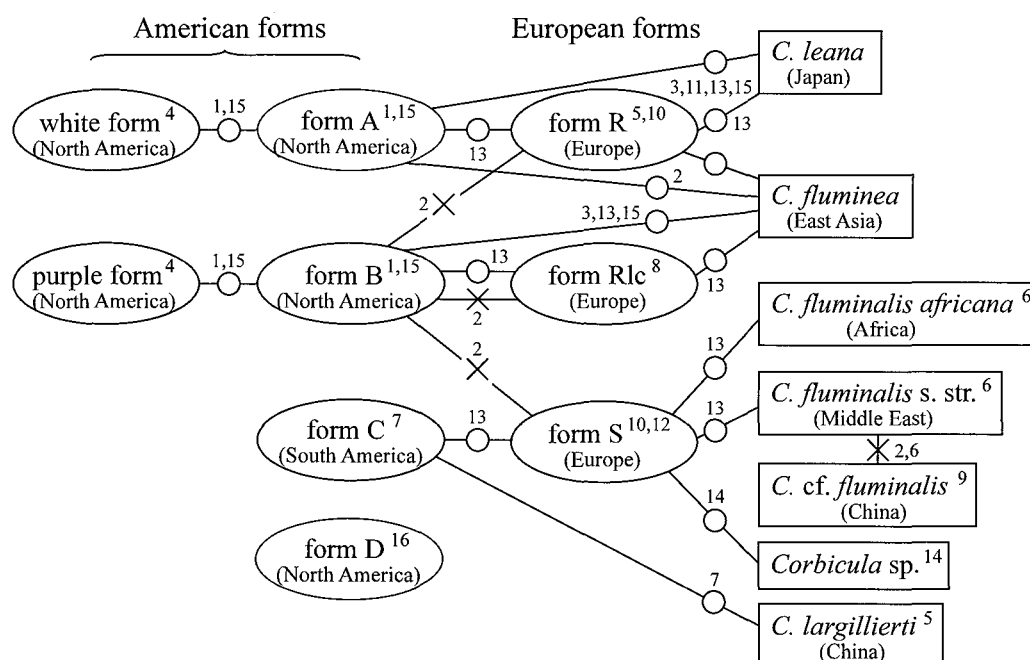


Fig. 2. Relationships between American and European forms and described *Corbicula* species. Conspecific or taxonomic close relationships are shown by lines and open circles and the no relationships are shown by lines and crosses. References for the taxonomic status of each species/lineage are as follows: 1 Britton and Morton (1986), 2 Gomes et al. (2016), 3 Hedtke et al. (2008), 4 Hillis and Patton (1982), 5 Ituarte (1994), 6 Korniusshin (2004), 7 Lee et al. (2005), 8 Marescaux et al. (2010), 9 Morton (1982), 10 Mouthon (2000), 11 Park and Kim (2003), 12 Pfenninger et al. (2002), 13 Pigneur et al. (2011), 14 Renard et al. (2000), 15 Siripattawan et al. (2000), 16 Tiemann et al. (2017).

図2. 南北アメリカおよびヨーロッパより報告された外来シジミ類の形質・遺伝子型とシジミ既報告種との関係。同種あるいは分類学的に非常に近いと考えられる関係を線と白丸で、分類学的に異なると考えられる関係を線とクロスで示す。数字は各種/系統の分類学的情報を得た文献：1 Britton and Morton (1986), 2 Gomes et al. (2016), 3 Hedtke et al. (2008), 4 Hillis and Patton (1982), 5 Ituarte (1994), 6 Korniusshin (2004), 7 Lee et al. (2005), 8 Marescaux et al. (2010), 9 Morton (1982), 10 Mouthon (2000), 11 Park and Kim (2003), 12 Pfenninger et al. (2002), 13 Pigneur et al. (2011), 14 Renard et al. (2000), 15 Siripattawan et al. (2000), 16 Tiemann et al. (2017)。

との区別が困難であるものの、遺伝子により区別可能な *Corbicula* sp. (ハプロタイプIV) がフランス、ローヌ川に存在することを明らかにした。Pfenninger et al. (2002) は、このうち *C. fluminalis* を除く2型、すなわち form R (米国の form A とフランスの *C. fluminea* を含むハプロタイプクレード3-1) と form S (Renard et al., 2000 の *Corbicula* sp. に相当するハプロタイプクレード3-2) がドイツのライン川にも出現することを殻の形態と遺伝子 (COI, DNA 増幅フィンガープリントによる複数遺伝子座の遺伝子型, ITS1 領域の RFLP パターン) の分析により明らかにした。

形態・遺伝子型分化の要因： 外来種となったシジミ類に複数の形態・遺伝子型が生じるのは、また、形態・遺伝子型と既存種と間に必ずしも明確な対応関係

がみられないのは、なぜだろうか。Sousa et al. (2007) は、COI 塩基配列に違いがないものの形態に相違がある *C. fluminea* 2型がポルトガル汽水域に出現する要因として、1) 異なる環境あるいは生態学的条件に基づく表現型の可変性、2) 個体群の出自あるいは侵入経路の相違、3) 侵入後の個体群間に生じた遺伝的変化、といった可能性を指摘している。なお、環境に起因する形態変化の例として、粗砂底では殻が厚くなる傾向がある (Meijer and Preece, 2000) ことが指摘されている。Pfenninger et al. (2002) は、ライン川のほか世界各地で採集された *C. fluminea* および GenBank に登録された世界各地の *Corbicula* 属各種の COI 解析の結果、日本の *C. japonica* とアフリカ産の *C. africana* (Krauss, 1848) を独立した種として認める一方、*C. fluminea*, *C. leana*, *C. sandai*, *C.*

fluminalis (フランス産), *C. australis*などを種分化の初期段階にあるとみなしている。遺伝的相違が非常に小さいこれら複数種が外来種となった場合、これらを異種としてみるか、同種としてみるか、研究者間で意見の相違が生じることもありうる。この他、既存種の分類の混乱が外来シジミの同定を困難にさせている現実もある。この例を次に紹介する。

外来シジミ類の侵入・拡散のルート：北アメリカの外来シジミ類に*Corbicula*属の他12種/型を加えたCOI分析を行ったSiripattawan et al. (2000)は、殻内面の色彩が異なるものの、北アメリカへの外来シジミのform Aは遺伝子型が日本産の*C. leana*と一致し、form Bは韓国産の*C. fluminea*に近いと判断した (Fig. 2)。Hedtke et al. (2008)は、アロザイム、制限部位、ミトコンドリア・核遺伝子シーケンス分析により、form A, B間でmtDNAの交換はあっても、核遺伝子の交換がないことを指摘し、Siripattawan et al. (2000)と同様の結論に達した。Park and Kim (2003)は、アジア8か国から採集したシジミ類のCOI分析結果に既知のデータを加えて解析し、1) 淡水性クレードは19のハプロタイプを含む7つのサブクレードからなること、2) 南北アメリカ、ヨーロッパの大多数のシジミ類は東アジア、東南アジアを原産地とする3ハプロタイプ (FW1, FW4, FW5) に属することを明らかにした。この成果を基礎として、Pigneur et al. (2011, 2014)は世界各地に分布する在来、殻と精子の形態、COIとマイクロサテライトの解析により、外来シジミ類の由来と拡散についてつぎのように推察した。1) 雌雄同体で、雄性発生によりクローン生殖するシジミ類が外来種となっている；2) ヨーロッパのform Rはアメリカのform Aとすべてのマーカーにおいて一致し、マシジミ*C. leana*のハプロタイプFW5 (Park and Kim, 2003)を共有していることから、form Aは日本のマシジミが起源であり、移入先の北アメリカから直接、あるいは南アメリカを経てヨーロッパに渡った；3) ヨーロッパのform Sは南アメリカに分布するform CのハプロタイプFW17と一致しており、中東・中央アジアの*C. fluminalis* s. str., あるいは南アフリカの*C. fluminalis africana*に由来する；4) ヨーロッパのform Rlcは北アメリカに分布するform BのハプロタイプFW4とごく近縁であり、東アジアの*C. fluminea*に由来する；5) 外来シジミ類の遺伝子の多様性が原産地より小さく、少数の個体あるいは限られた系統が侵入し、繁殖した。一方、Gomes et al. (2016)も、ポルトガルに分布するシジミ類のCOI分析と*Corbicula*属のGenBankシーケンスデータにより、外

来シジミ類の系統と拡散経路について、同様の結果を得たが、Pigneur et al. (2011, 2014)とは以下の点で若干異なる。1) form A/Rの原産地を東アジアとし、日本産の*C. leana*とは特定していない；2) 北アメリカform BのハプロタイプはFW1であり、この型はヨーロッパでは出現が確認されていない；3) form Rlcに相当する型はアメリカでは確認されていない。なお、ハプロタイプFW5の*C. leana*は中国にも出現すること、このシジミはwhite formとpurple formの両型を含むことが報告されている (Wang et al., 2014)。

以上で紹介した遺伝子分析を加えたシジミ類の系統に関する成果はつぎのようにまとめられる。1) 殻の形態のみでは系統を評価できない；2) *Corbicula*属は汽水域に分布の中心がある*C. japonica*と中国産の‘*C. fluminalis*’ (ユーフラテス川を模式産地とする*C. fluminalis*とは異なる)を含むクレードと淡水域に分布の中心がある*C. fluminea*を含むクレードに分けられる；3) 汽水性シジミは雌雄異体で両性生殖を行うが、淡水性シジミには雌雄異体、両性生殖を行うタイプ (*C. sandai*など)とともに雌雄同体、双鞭毛を有する非減数精子、雄性発生によりクローン生殖を行うタイプ (*C. fluminea*, *C. leana*, *C. australis*, *C. fluminalis* s. str.)が含まれる；4) 雄性発生するタイプのシジミ類が外来種となって世界に拡散している；5) 生息場所、殻形質、核型、精子形態、生殖様式などにミトコンドリア・核の遺伝子マーカーの情報を加えた解析により、外来シジミ類の起源、系統、侵入・拡散経路の一端が明らかになりつつある。このように、遺伝子情報を加えた系統解析により*Corbicula*属の種全体の分類の進展が期待されるとともに、外来種の原産地と侵入地域より収集した分子遺伝学的な知見は外来シジミ類の侵入や拡散のルートを推定する有効な情報となっている。

侵入と分布拡大のメカニズム

日本における外国産シジミの侵入経路としては、国内におけるシジミ漁獲量の減少を補償するために中国や朝鮮半島よりシジミ類が生きたまま輸入されてきたことが背景にある。日本ではヤマトシジミが内水面漁業の対象種となってきたが、近年、河口堰の建設や潟・河口域の埋め立てなどにより、本種の生息に適した漁場が消失し、漁獲量が激減した。これら外国産シジミ類の畜養や不要となったシジミの河川・湖沼への投棄など流通過程における流出が指摘されている (中井・松田, 2000; 玉井ら, 2008)。その他、家庭におけるシジミの砂出し時に殻内

に保育していた仔貝の吐き出し（増田・内山, 2004）、増殖事業としてのシジミの放流時における外来シジミの混入、アユやコイ等の魚類放流時における混入、サギ類等の水鳥を媒体とした拡散、ホタル幼虫の餌としてのカワナナの放流時における混入等（中井・松田, 2000; 園原・吉田, 2005）があげられている。マシジミ放流の際に、タイワンシジミをマシジミと誤同定するケースや、カワナナ放流時に殻長1 mm前後のタイワンシジミ稚仔貝を排除することが困難であることも指摘されている（園原・吉田, 2005）。これらのカワナナが中国より輸入されることもある（安木, 2015）。ペットショップなどで熱帯魚飼育用水槽の水質安定・浄化に役立つとしてマシジミと称してタイワンシジミが販売されており、水槽の水に含まれるタイワンシジミの稚貝や受精卵が流失する可能性も指摘されている（安木, 2015）。

海外におけるシジミ類の侵入経路として、食用として搬入された個体の自然環境水への流出のほか、釣餌や観賞飼育した個体の投棄・流出、旅行時の採集・運搬、足糸による稚貝の船体、漁具や浮水植物への付着などが推察されている（Hanna, 1966; Fox, 1971; Morton, 1973; Prezant and Chalermwat, 1984; Johnson and McMahon, 1998; McMahon, 2000, 2002; Brancotte and Vincent, 2002; Darrigran, 2002; Lee et al., 2005; Kirkendale and Clare, 2009; Lois, 2010）。Lois (2010) は、移入先の住民がシジミ類が外来種であることを知らず、無意識のうちに拡散させてしまう危険性を指摘している。

シジミ類はいずれの河川においても侵入後、急速に分布域が拡大した。ポルトガルにおける *C. fluminea* の分布拡大は河川上流から下流の方向が卓越している（Pereira et al., 2017）。下流方向への *C. fluminea* の分布拡大には、有足ベリジャー期幼生や稚貝（殻長, <2 mm）だけでなく、成貝であっても水流に乗って受動的に流れ下ることが寄与している（Prezant and Chalermwat, 1984; McMahon, 2000, 2002）。この際に、*C. fluminea*（殻長, <14 mm）の鰓の細胞が分泌する粘液糸と出水管が水中への浮遊に貢献している（Prezant and Chalermwat, 1984）。水温変化が粘液の生産と水中への浮遊の引き金になること（Rosa et al., 2012）、流下が出水時（Boltovskoy et al., 1997）や、栄養状態が悪い時（Williams and McMahon, 1989）に高まることが知られている。フランスのソーヌ（Saône）川、ローヌ（Rhône）川の *C. fluminea* 個体群が上流部や支流より流下した個体より形成されている例（Mouthon, 2003）やポルトガルの河川上流部から流れ下った稚貝が下流の感潮域で $10,000$ 個体 m^{-1} に達する個体群を形成

した例（Franco et al., 2012）が報告されている。ただし、ポルトガル、ミラ（Mira）近くの個体群では粘液の生産や浮遊行動は年間を通して確認されなかった（Rosa et al., 2014b）。粘液糸による拡散が一般的な現象であるかどうか、検証の必要がある。一方、上流方向への分布拡大は、水鳥など動物や船舶・プレジャーボートなど人間を介した二次的な搬入によるもの（Britton and Murphy, 1977; Rodgers et al., 1977; McMahon, 1983; Schmidlin and Baur, 2007）が主であろうが、上潮時の河川水の遡上（Caffrey et al., 2011）やシジミ自身が有する移動能力（Voelz et al., 1998）が寄与しているとの指摘もある。なお、魚類に被食された *C. fluminea* が生きたまま排出され、分布が広がる可能性が指摘されている（Cantanhêde et al., 2008; Gatlin et al., 2013）。静水域では、Forrest et al. (2017) が、吹送流による水平方向、垂直方向の流れがそれぞれ 25 cm s^{-1} 、 5 cm s^{-1} に達する米国西部のタホ湖において、殻長5～20 mmの *C. fluminea* 成貝であっても受動的な拡散がありうることを述べている。ヨーロッパへの *C. fluminea* の侵入は、北アメリカからの船のバラスト水の投棄であると推定されている（Kinzelbach, 1991）。バラスト水投棄は遠隔地への移動に大きな役割を果たすと考えられているが、同じ水系での分布の拡散には船底のビルジの投棄もあげられている（Caffrey et al., 2011）。

C. fluminea の分布拡大の要因として、本種が有する環境適応能力の高さと移入先での環境の適性が考えられる。林ら（2004）は、貧酸素など環境攪乱に対する耐性が強く、他種の生息密度が減少、消滅しても生残すると述べている。園原・吉田（2005）は、水路のコンクリート化や河川水質の悪化により水生動物が減少した生態学的空白域に、水質の改善とともに *C. fluminea* が侵入した例を報告している。海外の研究者も本種が人為的干渉を受ける排水路や農業、工業からの汚染の影響を受ける不安定で予測できない環境によく適応した種であるとみなしている（McMahon, 1983, 1991）。Fuller and Imlay (1976) は、米国のワカマー（Waccamaw）川水系において人為的な攪乱の有無が *Corbicula* と在来イシガイ類との優占域を分けていることを報告している。他方、北アメリカでは、*C. fluminea* は酸化的水域に出現することがほとんどであり、本種の貧酸素に対する耐性は強くないと考えられている（Johnson and McMahon, 1998 など）。McMahon (2002) も、本種の環境因子（水温、塩分、大気への暴露、pH、カルシウム、貧酸素）に関する耐性は北アメリカ在来のイシガイ類より弱いことを指摘している。一方、本種の堆積物粒径に対する選択性は低く、シルトでは生

息密度は小さいものの、細砂から礫まで広い範囲の堆積物に分布することが知られている (Belanger et al., 1985; Karatayev et al., 2003)。Ferreira-Rodríguez et al. (2017) は水中のカルシウムイオン(Ca²⁺)濃度を指摘した。彼らは、1) スペインの数河川に生息する *C. fluminea* 軟体部の Ca²⁺ 濃度は河川水中の Ca²⁺ 濃度に依存しており、2) 軟体部の Ca²⁺ がシジミの酸化ストレスを低減し、成長に寄与している可能性があることから、環境水中の Ca²⁺ 濃度が侵入の成功を左右していると推察した。

移入後の外来種の分布拡大には、その種が有する生活史特性が寄与している。*C. fluminea* の *r* 選択的な生活史特性、例えば、短い成熟年齢 (最短3か月)、多い生産仔貝数 (1年に69,000個体) と高い分散能力が新しい生息地に本種が侵入し、急速に生息密度を上昇させる主要な要素となっていると考えられている (McMahon, 2002)。

このような生活史特性に加えて、*C. fluminea* は雌雄同体で自家受精が可能であり、雄性発生によりクローン生殖するという特殊な繁殖生態を有しており、このような特性が爆発的な分布拡大に大きく貢献していると考えられている (Pigneur et al., 2012, 2014; 園原・吉田, 2005)。したがって、水系に1個体でも侵入すれば、繁殖可能となる。また、*C. fluminea* の精子数は *C. leana* マシジミより多い (古丸, 2003)。したがって、*C. fluminea* は *C. leana* の卵を借りて自らの遺伝子を有する個体を増やすことができる。*C. leana* の生息地に *C. fluminea* が侵入すると、数年で *C. leana* が消滅し、*C. fluminea* に置き換わってしまう (増田ら, 1998) のもこのようなメカニズムによると考えられている。Siripattawan et al. (2000) も *C. fluminea* がクローニングにより個体数を増加させることができる特性が侵入地における繁栄につながっていることを指摘している。

さらに、*C. fluminea* は懸濁物食による高い濾過効率および同化効率を有するとともに pedal feeding と呼ばれる堆積物食も行い、多様な餌料を利用できる (Hakenkamp and Palmer, 1999; Hakenkamp et al., 2001)。その結果として速い成長率 (ターンオーバー時間, 73~91日) を有していること、および、他の淡水域二枚貝と比較して、獲得したエネルギーを呼吸 (代謝≡個体の維持) にあてる割合 (エネルギーの11~42%) は低く、成長 (同58~71%) と生殖 (同5~15%) にあてる割合が高いことが指摘されている (McMahon, 2002)。したがって、新しい生殖場所に着くや、速やかに成長し、短期間で成熟する。Ortmann and Grieshaber (2003) は、ライン川に侵

入した *C. fluminea* には1日に10~12時間、殻を閉じる日周的な行動があることに気づいた。この間、代謝を標準代謝速度の10%まで減少させて、餌の欠乏などに耐えることができ、この地での繁栄に結びついていると考えられている。

種間関係あるいは種内関係より *C. fluminea* の分布拡大を説明する試みもある。本種が移入先での個体群の形成に寄与する要因として、Iarri et al. (2015) は在来の二枚貝より殻が硬く捕食されにくいことを、Dias et al. (2014) は本種が懸濁物食と堆積物食を併せもち、多様な餌料を効率的に利用できることをあげている。一方、Werner and Rothhaupt (2007) は、中央ヨーロッパのコンスタンツ湖 (ボーデン湖) における現場実験より、*C. fluminea* 成貝の分布が仔貝の加入を阻害することを見出し、成貝の分布しない場所を選んで仔貝が個体群を形成することが本種の分布拡大に寄与していると推察した。

以上で述べたように、外来シジミの新地への侵入、拡散には人間活動が深くかかわっており、その中には正しい知識の獲得やわずかな注意により侵入を防止できるケースが多く含まれている。外来シジミが侵入後、急速に分布域を拡大させる要因として、水流による受動的な流下、それを可能にさせるシジミの生理的特性や行動、侵入先における環境への適合性、雄性発生や *r* 選択的な生活史特性、食性、獲得エネルギーを成長と生殖に当てる効率の高さなどをあげることができる。第2報 (横山, 2019) では、これら外来シジミ類の生物学特性や侵入先での生態系への影響を中心に解説する。

文 献

- Araujo, R., D. Moreno and M. A. Ramos (1993): The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Europe. American Malacological Bulletin, 10: 39-49.
- 朝比奈英三 (1941): 北海道に於ける蜆の生態学的研究. 日本水産学会誌, 10: 143-152.
- Baker, R., K. Clarke and D. Howlett (1999): The Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller) new to the U.K. Transactions of the Norfolk and Norwich Naturalist's Society, 32: 70-76.
- Barba-Macías, E. and C. Trinidad-Ocaña (2017): New records of the exotic Asian clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Veneroidea: Cyrenidae) in wetlands of Papaloapan, Grijalva and Usumacinta basins. Revista Mexicana de Biodiversidad, 88: 450-453.

- Beasley, C. R., C. H. Tagliaro and W. B. Figueiredo (2003): The occurrence of the Asian clam *Corbicula fluminea* in the lower Amazon Basin. *Acta Amazonica*, 33: 317–324.
- Belanger, S. E., J. L. Farris, D. S. Cherry and J. Cairns, Jr. (1985): Sediment preference of the freshwater Asiatic clam, *Corbicula fluminea*. *The Nautilus*, 99: 66–73.
- Beran, L. (2000): First record of *Corbicula fluminea* (Mollusca: Bivalvia) in the Czech Republic. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 64: 1–2.
- Bespalaya, Y. V., I. N. Bolotov, O. V. Aksenova, A. V. Kondakov, M. Y. Gofarov, S. E. Sokolova, A. R. Shevchenko and O. V. Travina (2018): Aliens are moving to the Arctic frontiers: an integrative approach reveals selective expansion of androgenic hybrid *Corbicula* lineages towards the North of Russia. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1698-z>.
- Bij de Vaate, A. (1991): Colonization of the German parts of the River Rhine by the Asiatic clam *Corbicula fluminea* Muller, 1774 (Pelecypoda, Corbiculidae). *Bulletin of the Zoological Museum, Amsterdam*, 13: 13–16.
- Bij de Vaate, A. and O. Hulea (2000): Range extension of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller 1774) in the River Danube: first record from Romania. *Lauterbornia*, 38: 23–26.
- Bódis, E., J. Nosek, N. Oertel, B. Tóth and Z. Fehér (2011): A comparative study of two *Corbicula* morphs (Bivalvia, Corbiculidae) inhabiting River Danube. *International Review of Hydrobiology*, 96: 257–273.
- Boltovskoy, D., N. Correa, D. Cataldo, J. Stripeikis and M. Tudino (1997) Environmental stress on *Corbicula fluminea* (Bivalvia) in the Paran River delta (Argentina): complex pollution-related disruption of population structures. *Archiv für Hydrobiologie*, 138: 483–507.
- Brancotte, V., T. Vincent (2002) L' invasion du réseau hydrographique Français par les mollusques *Corbicula* spp. modalité de colonisation et rôle prépondérant des canaux de navigation. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 365/366: 325–337.
- Britton, J. C. and B. Morton (1979): *Corbicula* in North America: The evidence reviewed and evaluated. In *Proceedings, first international Corbicula symposium*, J. C. Britton, J. S. Mattice, C. E. Murphy and L. W. Newland (eds): 249–287. Christian University Research Foundation Publication.
- Britton, J. C. and B. Morton (1986): Polymorphism in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) from North America. *Malacological Review*, 19: 1–43.
- Britton, J. C. and C. E. Murphy (1977): New records and ecological notes for *Corbicula manilensis* in Texas. *The Nautilus*, 91: 20–22.
- Burch, J. Q. (1944): Checklist of west American mollusks. Family Corbiculidae. Minutes of the Conchological Club of Southern California, 36: 18.
- Caffrey, J. M., S. Evers, M. Millane and H. Moran (2011): Current status of Ireland's newest invasive species –the Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774). *Aquatic Invasions*, 6: 291–299.
- Cantanhêde, G., N. S. Hahn, É. A. Gubiani and R. Fugi (2008): Invasive molluscs in the diet of *Pterodoras granulatus* (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 and G. Darrigran (2017): Gonadal cycle of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) in Pampean streams (Southern Neotropical Region). *PLOS ONE*. doi.org/10.1371/journal.pone.0186850.
- Cazzaniga, N. J. (1997): Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, reaching Patagonia (Argentina). *Journal of Freshwater Ecology*, 12: 629–630.
- Clavero, M., R. Arau, J. Calzada, M. Delibes, N. Fernández, C. Gutiérrez-Expósito, E. Revilla and J. Román (2012): The first invasive bivalve in African fresh waters: invasion portrait and management options. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*, 22: 277–280.
- Colwell, H., J. Ryder, R. Nuzzo, M. Reardon, R. Holland and W. H. Wong (2017): Invasive Asian clams (*Corbicula fluminea*) recorded from 2001 to 2016 in Massachusetts, USA. *Management of Biological Invasions*, 8: 507–515.
- Counts, C. L. (1981): *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) in British Columbia. *The Nautilus*, 95: 12–13.
- Crespo, D., M. Dolbeth, S. Leston, R. Sousa and 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.
- Csányi, B. (1998–1999): Spreading invaders along the Danubian highway: first record of *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) and *C. fluminalis* (O. F. Müller, 1774) in Hungary (Mollusca: Bivalvia). *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis*, 23: 343–345.

- DAISIE (2019): Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe. URL: <http://www.europe-aliens.org/speciesTheWorst.do> (2019年1月1日時点)
- 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 and 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.
- Domagała, J., A. M. Łabęcka, M. Pilecka-Rapacz and B. Migdalska (2004): *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) a species new to the Polish malacofauna. *Folia Malacologia*, 12: 145–148.
- Ferreira-Rodríguez, N., I. Fernández, S. Varandas, R. Cortes, M. L. Cancela and I. Pardo (2017): The role of calcium concentration in the invasive capacity of *Corbicula fluminea* in crystalline basins. *Science of the Total Environment*, 580: 1363–1370.
- Forrest, A. L., H. Ó. Andradóttir, T. J. Mathis, M. E. Wittmann, J. E. Reuter and S. G. Schladow (2017): Passive transport of a benthic bivalve (*Corbicula fluminea*) in large lakes: implications for deepwater establishment of invasive species. *Hydrobiologia*, 797: 87–102.
- Foster, A. M., P. Fuller, A. Benson, S. Constant and D. Raikow (2008): *Corbicula fluminea*. USGS Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL. URL: <http://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.asp?speciesID=92> (2018年7月13日)
- Fox, R. O. (1971): Have you met *Corbicula* - the freshwater invader? *Tabulata*, 1: 3–5.
- Fuller, S. L. and M. J. Imlay (1976): Spatial competition between *Corbicula manilensis* (Philippi), the Chinese clam (Corbiculidae), and fresh-water mussels (Unionidae) in the Waccamaw River basin of the Carolinas (Mollusca: Bivalvia). *Association of Southeastern Biologists Bulletin*, 23: 60.
- Franco, J. N., F. R. Ceia, J. Patrício, V. Modesto, J. Thompson, J.C. Marques and J. M. Neto (2012): Population dynamics of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in mesohaline and oligohaline habitats: Invasion success in a Southern Europe estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 112: 31–39.
- 藤原次男 (1982) : 汽水域で採集されたマシジミ. 日本水産学会誌, 40: 121.
- Gama, M., D. Crespo, M. Dolbeth and P. Anastácio (2016): Predicting global habitat suitability for *Corbicula fluminea* using species distribution models: The importance of different environmental datasets. *Ecological Modelling*, 319: 163–169.
- Gama, M., D. Crespo, M. Dolbeth and 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.
- Gatlin, M. R., D. E. Shoup and J. M. Long (2013): Invasive zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian clams (*Corbicula fluminea*) survive gut passage of migratory fish species: implications for dispersal. *Biological Invasions*, 15: 1195–1200.
- Glaubrecht, M., Z. Feher and T. V. Rintelen (2006): Brooding in *Corbicula madagascariensis* (Bivalvia, Corbiculidae) and the repeated evolution of viviparity in corbiculids. *Zoologica Scripta*, 35: 641–654.
- Glaubrecht, M., Z. Fehér and F. Köhler (2007): Inventorizing an invader: Annotated type catalogue of the freshwater clams Corbiculidae Gray, 1847 (Bivalvia, Heterodonta, Veneroidea), including old world limnic *Corbicula* in the Natural History Museum Berlin. *Malacologia*, 49: 243–272.
- Glöer, P. and C. Meier-Brook (1998): Süßwassermollusken (12. Auflage). Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtungen DJN, Hamburg, 136 pp.
- Gomes, C., R. Sousa, T. Mendes, R. Borges, P. Vilares, V. Vasconcelos, L. Guilhermino and A. Antunes (2016): Low genetic diversity and high invasion success of *Corbicula fluminea* (Bivalvia, Corbiculidae) (Müller, 1774) in Portugal. *PLOS ONE*, Doi:10.1371/journal.pone.0158108.
- Hakenkamp, C. C. and 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.
- Hakenkamp, C. C., S. G. Ribblett, M. A. Palmer, C. M. Swan, J. W. Reid and M. R. Goodison (2001): The impact of an introduced bivalve (*Corbicula fluminea*) on the benthos of a sandy stream. *Freshwater Biology*, 46: 491–501.
- Hanna, G. D. (1966): Introduced mollusks of western North America. *California Academy of Sciences Occasional Papers*, 48: 1–108.
- Hatsumi, M., M. Nakamura, M. Hosokawa and S. Nakao (1995): Phylogeny of three *Corbicula* species and isozyme polymorphism in the *Corbicula japonica* populations. *Venus*,

- 54: 185–193.
- 林紀夫・松島眸・古丸明・稲盛雄平 (2004): 外来二枚貝タイワンシジミ生息域拡大の要因. 用水と排水, 46: 69–75.
- He, J. and Z. Zhuang (2013): The Freshwater Bivalves of China. ConchBooks, Germany.
- Hedtke, S. M., K. Stanger-Hall, R. J. Baker and D. M. Hillis (2008): All-male asexuality: Origin and maintenance of androgenesis in the Asian clam *Corbicula*. *Evolution*, 62: 1119–1136.
- Hillis, D. M. and J. C. Patton (1982): Morphological and electrophoretic evidence for two species of *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in North America. *American Midland Naturalist*, 108: 74–80.
- 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, 394: 58–463.
- 細谷和海 (2001): 日本産淡水魚の保護と外来魚. 水環境学会誌, 24: 273–278.
- Houki S, M. Yamada, T. Honda and A. Komaru (2011): Origin and possible role of males in hermaphroditic androgenetic *Corbicula* clams. *Zoological Science*, 28: 526–531.
- Howells, R. G., J. B. Wise, A. Y. Karatayev and L. E. Burlakova (2004): New “old records” of Asian clam *Corbicula fluminea* in Texas. *Ellipsaria*, 6: 11.
- 飯田雅絵・菅野愛美・木島明博 (2012): mtDNA-COI領域のシーケンス分析によるヤマトシジミの地域集団構造. 日本水産学会誌, 78: 934–944.
- 池上直樹 (2009): 熊本県緑川水系で採集された淡水産シジミ: タイワンシジミとマシジミの貝殻形態. 熊本地学会誌, 151: 2–8.
- Ilari, M. I., A. T. Souza and R. Sousa (2015): Contrasting decay rates of freshwater bivalves’ shells: aquatic versus terrestrial habitats. *Limnologica*, 51: 8–14.
- 石橋亮 (2005): シジミ類の分布と特殊な発生過程 —大和川水系には日本産シジミが残っていた—. 自然誌研究, 3: 60–63.
- 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.
- 石橋亮・熊本敦子・加藤武・根本隆夫・古丸明 (2006): 利根川河口域に分布するウスシジミ・タイワンシジミの減数分裂過程. 水産増殖, 54: 125–134.
- 石井隆志・中村依子・冢山博史 (2017): 松山市重信川水系における淡水産シジミ類の生態遺伝学的研究. 愛媛大学教育学部紀要, 64: 207–219.
- Ituarte, C. F. (1981): Primera noticia de la introducción de pelecipodos asiáticos en el área Rioplatense (Mollusca, Corbiculidae). *Neotropica*, 27: 79–82.
- Ituarte, C. F. (1994): *Corbicula* and *Neocorbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Paraná, Uruguay, and Río de la Plata Basins. *The Nautilus*, 107: 129–135.
- Johnson, P. D. and R. F. McMahon (1998): Effects of temperature and chronic hypoxia on survivorship of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and Asian clam (*Corbicula fluminea*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55: 1564–1572.
- Karatayev, A. Y., L. Burlakova, T. Kesterson and 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.
- 川崎隆徳・川内一憲・田中幸枝・小鍛冶優・木元久・藤井豊 (2016): 福井県におけるシジミ (*Corbicula*) の生息状況の中間報告 (2008–2014) —タイワンシジミ (*Corbicula fluminea*) の侵入の脅威—. 福井大学医学部研究雑誌, 16: 51–60.
- 川瀬基弘 (2016): 名古屋市守山区で発見されたタイリクシジミ. なごやの生物多様性, 3: 65–67.
- 紀平肇 (1990): 琵琶湖・淀川淡水貝類. たたら書房, 米子.
- Kinzelbach, R. (1991): Die Körbchenmuscheln *Corbicula fluminalis*, *Corbicula fluminea* und *Corbicula fluviatilis* in Europa (Bivalvia: Corbiculidae). *Meinzer Naturwissenschaftliches Archiv*, 29: 215–228.
- Kirkendale, L. and J. Clare (2009): The Asiatic clam (*Corbicula fluminea*) ‘rediscovered’ on Vancouver Island. *The Dredgings*, 49: 6–8.
- 古丸明 (2003): 日本産ヤマトシジミと大陸産シジミ等のミトコンドリアDNA分析結果. 平成15年度島根県内水面水産試験場事業報告, 100–101.
- 古丸明・堀久子・柳瀬泰宏・尾之内健次・加藤武・石橋亮・河村功一・小林正裕・西田睦 (2010): 日本, 韓国, 中国産シジミ類のmtDNA 16S rDNA塩基配列分析による判別. 日本水産学会誌, 76: 621–629.
- Komaru, A., S. Houki, M. Yamada, T. Miyake, M. Obata and K. Kawamura (2012): 28S rDNA haplotypes of males are distinct from those of androgenetic hermaphrodites in the clam *Corbicula leana*. *Development Genes and Evolution*, 222: 181–187.
- Komaru, A., M. Yamada and 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.
- Konishi, K., K. Kawamura, H. Furuita and A. Komaru A (1998): Spermatogenesis of the freshwater clam *Corbicula aff. fluminea* Müller (Bivalvia: Corbiculidae). Journal of Shellfish Research, 17: 185–189.
- Korniuschin, A. V. (2004): A revision of some Asian and African freshwater clams assigned to *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae), with a review of anatomical characters and reproductive features based on museum collections. Hydrobiologia, 529: 251–270.
- 黒住耐二 (2014): 淡水二枚貝マシジミは近世期の外来種か—遺跡出土貝類からの証明. 高梨学術奨励基金年報 (平成25年度), 67–73.
- 桑原智之・佐藤周之・兵頭正浩 (2008): 休耕田を利用した淡水シジミ栽培漁業の可能性の検討. 農業農村工学会誌, 76: 917–919.
- Lee, T., S. Siripatrawan, C. F. Ituarte and D. ÓFoighil (2005): Invasion of the clonal clams: *Corbicula* lineages in the New World. American Malacological Bulletin, 20: 113–122.
- Liu, Y., P. Xie and X. P. Wu (2009): Grazing on toxic and non-toxic *Microcystis aeruginosa* by *Unio douglasiae* and *Corbicula fluminea*. Limnology, 10: 1–5.
- Lois, S. (2010): New records of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in Galicia (Northwest of the Iberian Peninsula): Mero, Sil and Deva rivers. Aquatic Invasions, 5 (Suppl. 1): S17–S20.
- Lori, E., M. Bodon and S. Cianfanelli (2005): Molluschi continentali alieni in Italia: presenza e distribuzione. Notiziario S.I.M. 23, 71. Available at <http://www.sim-online.it/>.
- Mackie, G. L. and R. Claudi (2010): Monitoring and Control of Macrofouling Mollusks in Fresh Water Systems, 2nd edition. CRC Press, Boca Raton.
- Manjiu, O. and I. Shubernetski (2010): First record of Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the Republic of Moldova. Aquatic Invasions, 5 (Suppl. 1): S67–S70.
- Marescaux, J., L. M. Pigneur and K. Van Doninck (2010): New records of *Corbicula* clams in French rivers. Aquatic Invasions, 5 (Suppl. 1): S35–S39.
- Martínez, R. E. (1987): *Corbicula manilensis* molusco introducido en Venezuela. Acta Científica Venezolana, 38: 384–385.
- 増田修・波部忠重 (1988): 岡山県倉敷市にすみついたカネツケシジミ. ちりぼたん, 19: 39–40.
- 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. ピーシーズ, 東京.
- 増田修・河野圭典・片山久 (1998): 西日本におけるタイワンシジミ種群とシジミ属不明2種の産出状況. 兵庫陸水生物, 49: 22–35.
- McMahon, R. F. (1983): Ecology of an invasive pest bivalve, *Corbicula*. In The Mollusca, Vol. 6, Ecology. W.D. Russell-Hunter (ed.): 505–561. Academic Press.
- McMahon, R. F. (1991): Mollusca: Bivalvia, In Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates, J. H. Thorp and A. P. Covich (eds): 315–399. Academic Press.
- McMahon, R. F. (2000): Invasive characteristics of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea*. In Nonindigenous Freshwater Organisms: Vectors, Biology and Impacts. R. Claudi and J. Leach (eds): 315–343. Lewis Publishers, Boca Raton.
- McMahon, R. F. (2002): Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: *r* selection versus resistance. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 59: 1235–1244.
- McMahon, R. F. and A. E. Bogan (2001): Mollusca: Bivalvia. In Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates, 2nd edition, H. Thorp, A. P. Covich (eds): 331–428. Academic Press.
- Meijer, T. and R. C. Preece (2000): A review of the occurrence of *Corbicula* in the Pleistocene of North-West Europe. Geologie en Mijnbouw/Netherlands Journal of Geosciences, 79: 241–255.
- Miller, G. H., J. T. Hollin and J. T. Andrews (1979): Aminostratigraphy of UK Pleistocene deposits. Nature, 281: 539–543.
- 水戸鼓・荒西太士 (2010): 高梁川水系における *Corbicula* シジミの分子分類解析. 陸水学雑誌, 71: 193–199.
- Molina, L. M., P. J. Pereyra, N. G. Molina Carrizo and M. A. Abrameto (2015): Here come the clam: Southernmost record worldwide of the Asian clam *Corbicula fluminea* (Patagonia, Argentina). Russian Journal of Biological Invasions, 6: 129–134.
- Morton, B. (1973): Analysis of a sample of *Corbicula manilensis* Philippi from the Pearl River, China. Malacology Review, 6: 35–37.
- Morton, B. (1977): The population dynamics of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculaceae) in Plover Cove Reservoir,

- Hong Kong. Journal of Zoology, London, 181: 21–42.
- Morton, B. (1982): Some aspects of the population structure and sexual strategy of *Corbicula cf. fluminalis* (Bivalvia: Corbiculacea) from the Pearl River, People's Republic of China. Journal Molluscan Studies, 48: 1–23.
- Morton, B. (1986): *Corbicula* in Asia – an updated synthesis. American Malacological Bulletin, 2: 113–124.
- 元木理寿・中島功雄・久米健太郎・渡辺泰徳 (2007) : 熊谷市用水路に生息する水生植物および二枚貝シジミの分布. 地球環境研究, 9: 51–56
- Mouthon, J. (1981): Sur la présence en France et au Portugal de *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidae) originaire d'Asie. Basteria, 45: 109–116.
- Mouthon, J. (2000): Répartition du genre *Corbicula* Megerle von Mühlfeld (Bivalvia : Corbiculidae) en France à l'aube du XXI siècle. Hydroécologie Appliquée, 12: 135–146.
- 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.
- Müller, O. F. (1774): Vermium terrestrium et fluviatilium, sen animalium infusoriorum, helminthicorum, et testaceorum, non marinorum, succincta historia, Vol. 2, Testacea. Havnie et Lipsiae. 214 pp.
- Müller, O. and B. Baur (2011) Survival of the invasive clam *Corbicula fluminea* (Müller) in response to winter water temperature. Malacologia, 53: 367–371.
- 中井克樹・松田征也 (2000) : 日本における淡水貝類の外来種. 月刊海洋号外, 20: 57–65.
- 中村幹雄 (2011) : わが国の水産業 やまとしじみ. 日本水産資源保護協会, 東京.
- 中野大助 (2013) : 外来種問題 タイワンシジミ. 河川生態学, 中村太士 (編著) : 295–296. 講談社, 東京.
- 中野光議・森井清仁 (2018) : タイワンシジミが在来種に与える影響. 地域自然史と保全, 40: 93–108.
- Nardi, G. and A. Braccia. (2004): Prima segnalazione di *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) per il Lago di Garda (Provincia di Brescia) (Mollusca Bivalvia, Corbiculidae). Bollettino Malacologico, 39: 181–184.
- Nei, M. (1987): Molecular Evolutionary Genetics. Columbia University Press, New York.
- 西榮二郎 (2005) : 多摩川中流域におけるタイワンシジミの分布. 神奈川県自然史資料, 26: 1090–110.
- 岡島賢治・西村元輝・長岡誠也・伊藤良栄・近藤雅秋 (2018) : 宮川用水国営1号幹線水路内のタイワンシジミの生息状況. 農業農村工学会論文集, 306: I_71–I_78.
- Okamoto, A. and B. Arimoto (1986): Chromosomes of *Corbicula japonica*, *C. sandai* and *C. (Corbiculina) leana* (Bivalvia: Corbiculidae). Venus, 45: 194–202.
- Okawa, T., Y. Kurita, K. Kanno, A. Koyama and N. Onikura (2016): Molecular analysis of the distributions of the invasive Asian clam, *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774), and threatened native clam, *C. leana* Prime, 1867, on Kyushu Island, Japan. BioInvasions Records, 5: 25–29.
- Ortmann, C. and M. K. Grieshaber (2003): Energy metabolism and valve closure behaviour in the Asian clam *Corbicula fluminea*. The Journal of Experimental Biology, 206: 4167–4178.
- Park, J. and W. Kim (2003): Two *Corbicula* (Corbiculidae: Bivalvia) mitochondrial lineages are widely distributed in Asian freshwater environment. Molecular Phylogenetics and Evolution, 29: 529–539.
- Park, J. K., J. S. Lee and W. Kim (2002): A single mitochondrial lineage is shared by morphologically and allozymatically distinct freshwater *Corbicula* clones. Molecules and Cell, 14: 318–322.
- Paunović, M., B. Csányi, S. Knežević, V. Simić, D. Nenadić, D. Jakovčev-Todorović, B. Stojanović and P. Cakić (2007): Distribution of Asian clams *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and *C. fluminalis* (Müller, 1774) in Serbia. Aquatic Invasions, 2: 99–106.
- Pereira, J. L., T. Vidal, C. Mendes, A. Ré, J. I. Santos, F. Gonçalves and B. B. Castro (2017): Invasive Asian clam distribution pattern reveals minimal constraints to downstream dispersal and imperceptible ecological impacts. Aquatic Conservation, 27: 953–964.
- Pfenninger, M., F. Reinhardt and B. Streit (2002): Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula* (Veneroidea, Bivalvia). Journal of Evolutionary Biology, 15: 818–829.
- Pigneur, L. M., J. Marescaux, K. Roland, E. Etoundi, J. P. Descy and K. Van Doninck (2011): Phylogeny and androgenesis in the invasive *Corbicula* clams (Bivalvia, Corbiculidae) in Western Europe. BMC Evolutionary Biology, 11: 147.
- Pigneur, L. M., S. M. Hedtke, E. Etoundi and K. Van Doninck (2012): Androgenesis: a review through the study of the

- selfish shellfish *Corbicula* spp. *Heredity*, 108: 581–591.
- Pigneur, L. M., E. Etoundi, D. C. Aldridge, J. Marescaux, N. Yasuda and K. Van Doninck (2014): Genetic uniformity and long-distance clonal dispersal in the invasive androgenetic *Corbicula* clams. *Molecular Ecology*, 23: 5102–5116.
- Prezant, R. S. and K. Chalermwat (1984): Flotation of the bivalve *Corbicula fluminea* as a means of dispersal. *Science*, 225: 1491–1493.
- Renard, E., V. Bachmann, M. L. Cariou and J. C. Moreteau (2000): Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (Bivalvia, Corbiculidea) suggest the presence of three taxa in French rivers. *Molecular Ecology*, 9: 2009–2016.
- Rey, P. and J. Ortlepp (2002): Koordinierte biologische Untersuchungen am Hochrhein 2000; Makroinvertebraten. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Bern. Schriftenreihe Umwelt, 345: 1–98.
- Rintelen, T. V. and M. Glaubrecht (2006): Rapid evolution of sessility in an endemic species flock of the freshwater bivalve *Corbicula* from ancient lakes on Sulawesi, Indonesia. *Biology Letters*, 2: 73–77.
- Rodgers, J. H., D. S. Cherry, J. R. Clark, K. L. Dickson and J. J. Cairns (1977): The invasion of the Asiatic clam, *Corbicula manilensis*, in the New River. *The Nautilus*, 91: 43–46.
- Rosa, I. C., J. L. Pereira, R. Costa, F. Gonçalves and R. Prezant (2012): Effects of upper-limit water temperatures on the dispersal of the Asian clam *Corbicula fluminea*. *PLOS ONE*, 7: e46635. doi:10.1371/journal.pone.0046635
- Rosa, I. C., R. Costa, F. Gonçalves and J. L. Pereira (2014a): Bioremediation of metal-rich effluents: Could the invasive bivalve *Corbicula fluminea* work as a biofilter? *Journal of Environmental Quality*, 43:1536–1545.
- Rosa, I. C., J. L. Pereira, R. Costa, J. Gomes, M. L. Pereira and F. Gonçalves (2014b): Dispersal of *Corbicula fluminea*: factors influencing the invasive clam's drifting behavior. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 50: 37–47.
- 酒井治己・高橋俊雄・古丸明 (2014) : 日本産マシジミおよび外来タイワンシジミ類のアロザイム変異と淡水シジミ類の多様性. *Venus*, 72: 109–121.
- Santos, S. B., S. C. Thiengo, M. A. Fernandez, I. C. Miyahira, I. C. B. Gonçalves, R. F. Ximenes, M. C. D. Mansur and D. Pereira (2012): Espécies demoluscos límnicos invasores no Brasil. In *Moluscos límnicos invasores no Brasil: Biologia, Prevenção e Controle*, Edition: 1, M. C. D. Mansur et al. (eds): 25–49. Redes Editora, Porto Alegre.
- 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. and 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 Sciences*, 69: 153–161.
- 滋賀県 (2019) : 琵琶湖の漁業および魚介類・生き物の変化. URL: <https://www.pref.shiga.lg.jp/file/attachment/38802.pdf> (2019年1月1日時点)
- Simard, M. A., A. Paquet, C. Jutras, Y. Robitaille, P. U. Blier, R. Courtois and A. L. Martel (2012) North American range extension of the invasive Asian clam in a St. Lawrence River power station thermal plume. *Aquatic Invasions*, 7: 81–89.
- Siripattawan, S., J. K. Park and D. Ó. Foighil (2000): Two lineages of the introduced Asian freshwater clam *Corbicula* occur in North America. *Journal of Molluscan Studies*, 66: 423–429.
- Skolka, M. and M. T. Gomoiu (2001): Alien invertebrates species in Romanian waters. *Ovidius University, Annals of Natural Sciences, Biology - Ecology Series*, 5: 51–55.
- Skuza, L., A. M. Łabęcka and J. Domagała (2009): Cytogenetic and morphological characterization of *Corbicula fluminalis* (O. F. Müller, 1774) (Bivalvia: Veneroidea: Corbiculidae): taxonomic status assessment of a freshwater clam *Folia biologica (Krakow)*, 57: 177–185.
- 園原哲司・吉田直史 (2005) : 相模川水系におけるタイワンシジミの出現状況の出現状況と神奈川県内のマシジミの生息状況. *神奈川県自然史資料*, 26: 103–108.
- Sousa, R., C. Antunes and L. Guilhermino (2008): 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.
- Sousa, R., R. Freire, M. Rufino, J. Méndez, M. Gaspar, C. Antunes and L. Guilhermino (2007): Genetic and shell morphological variability of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in two Portuguese estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74: 166–174.
- 玉井直樹・新井範子・稲本安恵・柴部佳子・柴田洋・家山博史 (2008) : 淡水産二枚貝マシジミ属 *Corbicula* の教材化. *愛媛大学教育学部紀要*, 55: 97–102.

- 田中彌太郎 (1984) : ヤマトシジミの塩分耐性について. 養殖研究所研究報告, 6: 29–32.
- Tiemann, J, A. E. Haponski, S. A. Douglass, T. Lee, K. S. Cummings, M. A. Davis and D. Ó Foighil (2017): First record of a putative novel invasive *Corbicula* lineage discovered in the Illinois River, Illinois, USA. *BioInvasions Records*, 6: 159–166.
- Tiemann, J., C. Lawlis and S. Douglass (2018): First occurrence of a novel *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) Form D lineage in the Ohio River, USA. *The Nautilus*, 132: 30–32.
- Voelz, N. J., J. V. McArthur and R. B. Rader (1998): Upstream mobility of the Asiatic clam *Corbicula fluminea*: identifying potential dispersal agents. *Journal of Freshwater Ecology*, 13: 39–45.
- Vrabec, C., T. Čejka, F. Šporka, L. Hamperlík and D. Král (2003): First records of *Corbicula fluminea* (Mollusca, Bivalvia) from Slovakia with a note about its dispersion in Central Europe. *Biologia, Bratislava*, 58: 942, 952.
- Wang G. P., T. Zhang, J. Zhang, D. L. Li and T. Y. Xiao (2014): Morphological and molecular differentiation of genus *Corbicula* suggests that two species are sympatrically distributed in Datong Lake in the Central Yangtze River Basin. *Zoological Studies*, 53: 64. <http://www.zoologicalstudies.com/content/53/1/64>
- Ward, J. L. and J. R. Hodgson (1997): The presence of the Asiatic clam, *Corbicula* sp., from Lake Superior. *Journal of Freshwater Ecology*, 12: 167–169.
- Werner, S. and 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.
- Williams C. J. and R. F. McMahon (1989): Annual variation of tissue biomass and carbon and nitrogen content in the freshwater bivalve *Corbicula fluminea* relative to downstream dispersal. *Canadian Journal of Zoology*, 67: 82–90.
- Williams, E. J., L. Bunkley-Williams, C. G. Lilyestrom, E. A. R. Ortiz-Corps (2001) A review of recent introductions of aquatic invertebrates in Puerto Rico and implications for the management of nonindigenous species. *Caribbean Journal of Science*, 37: 246–251.
- 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.
- 山口正士 (2015) : 淡水シジミの分布状況と保全上の課題—いわゆるタイワンシジミとマシジミに係わる考察. 侵入初期の要注意外来生物タイワンシジミの順応的管理手法による個体数抑制に関する研究. 平成26年度(第29回) タカラ・ハーモニストファンド研究助成報告(中川雅博編著) : 11–15. https://www.takarashuzo.co.jp/environment/fund/pdfs/h26report_02.pdf (2019年2月3日時点)
- 安木新一郎 (2014) : 京都府精華緒におけるタイワンシジミの侵入状況. *国際研究論叢*, 27: 71–74.
- 安木新一郎 (2015) : タイワンシジミの侵入要因について. *国際研究論叢*, 28: 191–194.
- 横山寿 (2019) : 外来シジミ類の分類と生態—II 生物学的特徴と生態系への影響. *陸水学雑誌*, 80: 145–163.
- Zhivoglyadova, L. A. and N. K. Revkov (2018): First records of *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia) from the Lower Don. *Ecologica Montenegrina*, 17: 46–52.