メタ個体群モデルを用いた霞ヶ浦におけるカワヒバリガイの分布拡大予測 Prediction of Expansion of Golden Mussel, *Limnoperna fortunei*, in Lake Kasumigaura Using a Meta-population Model.

伊藤健二^{1),*}・瀧本 岳²⁾¹⁾ 独立行政法人農業環境技術研究所生物多様性研究領域, 〒305-8604 茨城県つくば市観音台 3-1-3²⁾ 東邦大学理学部生物学科, 〒274-8510 千葉県船橋市三山 2-2-1 東邦大学理学部Kenji ITO^{1),*} and Gaku TAKIMOTO²⁾¹⁾ National Institute for Agro-Environmental Sciences, Biodiversity Division, Kannondai 3-1-3, Tsukuba, Ibaraki 305-8604, Japan²⁾ Department of Biology, Faculty of Science, Toho University, Funabashi, Chiba 274-8510, Japan

Abstract: In order to predict the expansion of the golden mussel (*Limnoperna fortunei*) population in Lake Kasumigaura, Japan, we investigated its spatial distribution in 2012 and compared it to the distribution in 2006. In 2012, mussels were found in 104 (83.2%) of 125 sampling sites evenly spaced around the entire shoreline of the lake. No mussels were found near the mouth of the Koise River at the north end of the lake. On average, the mussel density (the number collected in 10 minutes by a single researcher) at a given site was 3.8 times higher in 2012 than in 2006. Colonization of a vacant site from the nearest inhabited site was explained primarily by distance, whereas habitat classification of a vacant site had no significant effect. There was a 50% probability that golden mussels would colonize a vacant site as distant as 10.96 km from the nearest inhabited site within six years. Given this colonization potential, we predict that golden mussels will spread over the entire shoreline by 2018 at the latest.

Key words: golden mussel, *Limnoperna fortunei*, metapopulation model, spatial distribution

はじめに

カワヒバリガイ *Limnoperna fortunei* は中国・朝鮮半島を原産とする淡水性二枚貝であり、現在はアジア各国と南米に分布を拡大している (Morton 1973, 小島 1982, 松田・上西 1992, 中井 1995, Boltovskoy *et al.* 2006). 本種は繊維状の分泌物である足糸により岩などの基質に固着する性質を持ち、水利施設の配管内部に大量発生して水の流れを妨げるなど施設の運用に悪影響を与えることが知られている (Magara *et al.* 2001). また、近年本種の侵入によって、侵入先の在来生態系に大きな変化 (在来種の群集組成や在来捕食者の餌構成など) が生じることが指摘されるようになった (Darrigran *et al.* 1998, Penchaszadeh *et al.* 2000).

本邦の自然水域におけるカワヒバリガイの最も古い報告は 1990 年の揖斐川で確認されたものである (木村 1994). カワヒバリガイはその後、近畿・東海・関東で相次いで生息が報告され、現在では 11 都県に生息が確認されている。カワヒバリガイは生活史の初期段階に浮遊幼生期を持ち

(Cataldo *et al.* 2005), その分布拡大は河川や水路などの水の流れに沿って生じていることが確認されている (伊藤 2008, 2010). 遺伝子解析の結果から、日本国内のカワヒバリガイは原産地から少なくとも二回、独立に侵入したものであることが明らかになっており (Tominaga *et al.* 2009), 今後も新たな侵入・拡大が生じる可能性は高い。しかし、新たな地域への分布拡大防止を念頭に置いた対策は十分に行われていない。

霞ヶ浦は日本で二番目に大きい湖であり、関東圏の水需要を支える重要な水源である。霞ヶ浦においてカワヒバリガイは 2005 年に養殖生け簀に付着した個体が発見され (須能 2006), 2006 年に初めて行われた分布調査では湖岸全体の約 1/2 に生息がみられていた (伊藤 2007). 霞ヶ浦のカワヒバリガイは最初の発見から 7 年が経過したが、その後の分布の変遷に関する報告は断片的なものしかない (平野 2010). 霞ヶ浦から取水した導水路を経由し別の河川にカワヒバリガイが侵入したことも明らかになっており (伊藤 2008, Tominaga *et al.* 2009, 伊藤 2010), 河川や水利施設を経由した周辺地域への分布拡大の危険性は現実のものとなっている。カワヒバリガイの霞ヶ浦湖内における分布状況を把握し、その将来予測を行う事は、関東圏における本種の被害対策を考える上で重要である。

侵入先でのカワヒバリガイの分布拡大の変遷については

Received 16 August 2013 Accepted 6 October 2013

* Corresponding author

E-mail: itoken@affrc.go.jp

多くの記載がある (Boltovskoy *et al.* 2006, Pareschi *et al.* 2008, 内田ら 2007, 木村ら 2011). 初発記録を元にした拡大速度の推定や (Boltovskoy *et al.* 2006), 未侵入地域の生息可能性 (Brugnoli *et al.* 2005, Oliveira *et al.* 2010) に関する報告がある. しかし, 当該地域の分布拡大データから拡大速度の推定を行い, その地域での将来予測を定量的に行った研究はない.

侵入生物の分布拡大予測にはこれまで様々な方法が用いられてきた. 例えば個体群の増殖パラメーターや拡散方程式を用いた予測や (Lubina & Levin 1988), 生息場所の適性を評価する手法 (Usio *et al.* 2006), 単位区画の在・不在データを元にしたメタ個体群モデルなどである (Facon & David 2006, Koike 2006). このメタ個体群モデルは, 対象生物の在・不在と生息可能な区画間の移住確率を基本的な情報としており, 移住確率の推定は二時点における対象生物の分布マップを基に行うことが出来る. この方法は個体群パラメーターなどの生態情報が不足した外来種の拡大予測に対して有効である.

本研究の目的は, 霞ヶ浦湖岸を対象としてカワヒバリガイの生息状況の現況記載を行うと共に, 霞ヶ浦湖内における分布の将来予測を行うことである. そのために, 2012年に霞ヶ浦湖岸全域を対象に本種の野外調査を行い, 2006年に行われた調査結果 (伊藤 2007) との比較から霞ヶ浦の湖岸線における分布の拡大速度の推定と将来予測をメタ個体群モデルを用いて行った.

材料と方法

調査地

調査は2012年5月から6月にかけて, 茨城県南部に位置する霞ヶ浦 (140°13–30'E, 36°09–29'N) の湖岸で行った (Fig. 1). 霞ヶ浦の湖岸はそのほとんどがコンクリート護岸で覆われており, 一部は砂浜や転石, 葦群落となってい

Fig. 1. Location of the study site, Lake Kasumigaura, Ibaraki Prefecture, Japan. a: Koise River; b: Ono River; c: Suno yawara; d: Takahama iri.

る. 調査に先立ち, 霞ヶ浦の湖岸線を1 kmごとに区分して, これを1つの調査単位 (セグメント) とした. 調査は原則としてこの1 kmセグメントあたり一回おこなうこととした.

本研究の調査時期は, 比較対象とする2006年に行われた調査時期 (6月から9月) とは異なる (伊藤 2007). しかし, カワヒバリガイは付着生物であるため, 2–3ヶ月の調査時期の違いは目視調査を基礎とする分布・密度の比較においては問題にならないと判断した.

調査方法

調査点はアクセスのしやすさと調査のしやすさなどを条件に設定した. カワヒバリガイは主にコンクリートの護岸や消波ブロックの表面, 転石や葦の根などの比較的固い構造物の表面に生息している. これらの生息環境は場所ごとに状態が異なっているため, コドラートなどを用いた採集手法では地点ごとの調査努力量を一定に保つことが困難だった. そこで今回は一人の調査員が1 kmセグメント当たり5 mの湖岸線を目視と手探りで10分間探索し, 得られたカワヒバリガイを全て採集した. 2人で調査を行う場合には5分間の調査を行った. 調査は胴長を着て手の届く範囲, つまり水深70 cm程度までの湖岸で探索を行った. 降雨などの影響で水位が大きく上昇した日は採集効率の低下を避けるために調査を行わなかった. 2006年と2012年では水位の大きな変動は見られなかった. 採集したカワヒバリガイは現地でそのまま10%中性ホルマリンで固定したのち実験室に持ち帰り, 実験室で個体数を計数した.

本研究で用いた調査の手続きは, 調査頻度 (セグメント当たりの調査回数) を除いて2006年の調査で用いられた方法と全く同じである (伊藤 2007). そのため, 本研究の結果は2006年の調査結果と直接比較が可能であると判断した.

密度変動比較

カワヒバリガイの密度の経年変化を調べるために, 2006年の調査結果との密度比較を行った. 2006年の調査結果と今回の調査結果のうち, 同一の1 kmセグメントで行われた調査結果を同一地点として扱った. 同一のセグメントの中に2006年に行った調査地点が複数含まれる場合, 2012年に行った調査地点に近いもののみを残した. 2006年と2012年の採集個体数について対応試料の符号と順位検定を用い, 密度変化を検討した. 解析は (1) 全てのデータセットと (2) 2006年に生息していた調査セグメントのみのデータセットの2つで行った.

分布拡大予測

本研究では2つの時間断面における生息分布図を元にメタ個体群モデルを用いた分布拡大予測を行った (Koike 2006). 分布図として, 今回行った調査による2012年の分

布データと2006年に作成された分布データ(伊藤2007)を元に、新たに湖岸線2kmを1セグメントとして整理した分布図を作成した(Fig. 2)。2012年の調査は1kmセグメント当たり1回ずつ行っているため、2kmセグメント当たりの調査頻度は原則2回となる。2kmセグメントのうち、カワヒバリガイが一個体でも採集されたセグメントを“生息セグメント”、採集されなかったセグメントを“不在セグメント”とした。2012年5月の調査の際にカワヒバリガイが発見できなかったセグメントのうち、後日行われた環境調査でカワヒバリガイが新たに発見されたセグメントが2箇所あったが、このセグメントは“生息セグメント”としてカウントした。

2006年の調査は合計90地点で行われ、2kmセグメント当たりの調査回数は0-4回だった。そこで、2006年のデータでは最低一回調査を行った2kmセグメントに対しカワヒバリガイが1個体でも確認できたセグメントを“生息セグメント”、確認できなかったセグメントを“不在セグメント”とした。調査を行わなかったセグメントは解析から除外した。セグメント間の距離を計測するための位置データは各セグメントの中点で代表した。

霞ヶ浦の湖岸はコンクリート護岸、草原など様々な景観を持っている。カワヒバリガイはコンクリートや岩などの固い基質に付着していることが多く、湖岸の景観とカワヒバリガイの分布には関連性があることが予想された。潜在的な生息場所の質に差が大きければ、その景観毎にパラメータ推定を行う必要がある(Koike 2006)。そこで、現地調査の記録と航空写真を元に2kmセグメントの調査区毎に湖岸形態のカテゴリーを護岸、草群落、砂浜に区分した。多くの調査区にはこれらのカテゴリーが混在しているが、航空写真を元に調査セグメント中で最も優先するカテゴリーをそのセグメントの湖岸形態として採用した。砂浜の卓越するセグメントは少なかった(3地点)、解析は

Fig. 2. Shoreline of Lake Kasumigaura showing locations of 65 2-km shoreline segments.

“コンクリート護岸”と“草群落+砂浜”の比較で行った。2006年の生息データを対象に、2kmセグメントの湖岸形態とカワヒバリガイの生息の有無の関係をフィッシャーの正確確率検定で調べた。

解析では2kmセグメントを潜在的な生息場所パッチとし、“生息セグメント”から“不在セグメント”に侵入・定着が起こると仮定した。本研究では調査出来なかった湖岸以外の生息場所(湖底の基質や沖合に設置してある生け簀など)に生息しているカワヒバリガイの存在は無視している。不在セグメントに新たな定着が起こる確率 $P(x)$ は、最も近い“生息セグメント”からの距離 x が遠くなるに従って減衰する。このような侵入過程は通常、以下のようなロジスティック回帰式で表される(Koike 2006)。

$$P(x) = \frac{e^{kx+l}}{1+e^{kx+l}}$$

k と l はロジスティック回帰式の係数を表している(Fig. 3)。

2006年の不在セグメントから最も近い生息セグメントまでの最短距離をGISソフトウェア(QGIS)の計測ツールを用いて測定した。不在セグメントへの定着の可否は2012年の分布図を元に定着(value=1)か定着失敗(value=0)を判定した。2006年の全ての不在セグメントに対し、2012年時点の定着の可否を従属変数、最も近い生息セグメントとの距離を独立変数とするロジスティック回帰分析を行った(Fig. 3)。セグメント毎の湖岸形態の影響を検討するために、湖岸形態を含むモデルを併せて作成し、赤池の情報量基準(AIC)を用いて比較を行った。

Fig. 3. The colonization kernel was determined using two maps showing mussel distributions in 2006 and 2012 (upper). A segment occupied in 2006 was assumed as a “source segment”. Logistic regression was used to model colonization (lower). Segments were deemed “occupied” if golden mussels were present and “vacant” if absent.

対象生物の系外からの新たな侵入は孤立した局所集団を生じさせ、結果として分布拡大の過大推定の原因となる (Koike 2006). こういった新たな導入の有無をチェックするため、2006 年の分布から得られた定着確率の推定値と、2012 年における実際の定着との関係を調べた. 新たな系外からの侵入は、2006 年の生息セグメントから遠いセグメントへの定着のモードとして識別できる (Koike 2006)

2006 年と 2012 年の比較で得られた生息セグメントからの距離と定着確率の関係から、2012 年における不在セグメント全てについて、2018 年 (2012 年の 6 年後) におけるカワヒバリガイの定着確率の推定を行った. 99% 以上の確率での生息が予想されるセグメントを生息セグメントとして図示した. 全ての解析は統計ソフトウェア R を用いた (R Core Team 2013).

結 果

2012 年の分布・密度

設定した 130 箇所の調査区のうち 125 箇所で調査を行った. 残りの 5 箇所は護岸工事が行われていたため湖岸に接近できなかった. 調査の結果、全体の 83.2% にあたる 104 地点でカワヒバリガイの生息が確認された (Fig. 4). カワヒバリガイは霞ヶ浦のほぼ全域で確認され、採集されなかった調査点は北部の恋瀬川河口周辺に集中していた. Fig. 5B は 2012 年における密度の空間分布を示している. 密度が高かったのは南部の洲の野原 (最大 1498 個体/10 分) と西岸 (最大 348 個体/10 分) だった. 湖岸の半分で 10 分の調査あたり 20 個体以上の個体が採集され、特に高密度の調査地では護岸や湖底に沈んでいる固い基質にカワヒバリガイが大きな固まりとなって付着していた.

2012 年におけるカワヒバリガイの密度は 2006 年よりも高い傾向があった (Fig. 5, 6 (伊藤 2007)). 地点毎の採集

Fig. 4. Distribution of the golden mussel, *Limnoperna fortunei*, around Lake Kasumigaura in May-June 2012.

個体数の平均値は 3.8 倍, 2006 年の生息セグメントのみを比較すると 2.8 倍になっていた. 2006 年における密度は生息の見られた場所の約半分が 10 分間の調査で 5 個体以下しかカワヒバリガイを発見できなかったが, 2012 年の調査では調査点のほとんどで 20 個体以上のカワヒバリガイが見つかるようになっていた. 全てのデータセット ($n=79$) と 2006 年の生息地データのみ ($n=36$) の双方で統計的に有意な増加が見られた (wilcoxon signed-rank test, 全データセット: $V=177, p<0.001$, 2006 年の生息セグメントのみ: $V=88.5, p<0.001$).

分布拡大速度の推定と拡大予測

2006 年のデータを対象として 2 km 調査区の湖岸形態と生息の有無の関係を調べた. その結果, 両者の間には生息の有無に関して有意な傾向が見いだされなかった (Table 1, Fisher's exact test, $p=0.6089$). 生息セグメントからの距離と定着の可否の関係について (1) 生息セグメントからの距離のみ, (2) 生息セグメントからの距離+セグメントの湖岸形態, (3) 生息セグメントからの距離+セグメントの湖岸形態+交互作用, の 3 つのモデルを作成し, AIC を比較した結果, 生息セグメントからの距離のみのモデルの AIC が最も低かった (Table 2). よって, 以後の解析では

Fig. 5. Distribution and abundance of the golden mussel, *Limnoperna fortunei*, around Lake Kasumigaura. Abundance is defined as the number of mussels collected by one researcher in 10 minutes. (A) 2006 (from Ito, 2007); (B) 2012 (this study).

Fig. 6. Box plot distributions of *L. fortunei* abundance in 2006 and 2012 at segments that were occupied in 2006 ($n=36$). Abundance is the number of mussels collected by one researcher in 10 minutes. Abundances in the two years were significantly different (Wilcoxon signed rank test; $V=88.5, P<0.001$).

Table 1. Presence/absence of *L. fortunei* in two habitat categories of shoreline segments around Lake Kasumigaura, Japan in 2006.

Habitat category	Number of segments	
	Present	Absent
Reeds+sandy shore	20	15
Concrete revetment	13	14

^a From Ito (2007).**Table 2.** Candidate models for the presence of *L. fortunei* around Lake Kasumigaura in 2012.

Model parameters	df	AIC ^a
Distance	2	11.01
Distance+habitat category	3	13.01
Distance+habitatcategory+distance×habitat category	4	15.00

^a Akaike information criterion. **Fig. 7.** Relationship between distance from a source segment and colonization probability. Colonization probability decreased to 50% at a distance of 10.96 ± 0.62 (SE) km from a source segment.

カワヒバリガイの定着の有無に湖岸形態の影響はないものとして扱った。

2006年にカワヒバリガイの生息が確認された2 km セグメントは、2012年にも全て生息が確認された。よって、以後の解析では一度定着が起こったセグメントでの絶滅や見落としは無視しうると仮定した。

生息セグメントからの距離と定着の可否の関係を Fig. 7 に示す。生息地から 10 km を越える付近から定着確率は急激に減少し、15 km を越えるとはほとんどゼロになる。2006 年の生息セグメントから 10.96 km 離れたところで定着確率は 50% になった。

Fig. 8 は定着確率の推定値と実際の 2012 年に生じた定着セグメント数の関係を示している。ほとんどの定着セグメントは推定値の高いセグメントに集中し、低い推定値のセグメントにはほとんど定着がみられなかった。よって、本解析では外部からの新たな侵入や放流はないものとして

Fig. 8. Relationships between the colonization probability in 2012 as predicted from the 2006 distribution map, and the actual number of actual colonized segments in 2012. **Fig. 9.** Time-series of *L. fortunei* distribution around Lake Kasumigaura. (A) 2006 (from Ito, 2007); (B) 2012 (this study); (C) predicted distribution in 2018.

扱った。

2012 年に確認された不在セグメントは 7 箇所あり、2006 年の生息セグメントからの再近接距離の最大値は 5.19 km だった。全ての不在セグメントについて生息セグメントからの距離を測定し、2018 年の定着確率を推定したところ、新たな定着確率は最低でも 99.97% となり、不在セグメント全てで 99% を越えた (Fig. 9)。

考 察

今回の調査の結果、2012 年現在霞ヶ浦の湖岸の 8 割以上にカワヒバリガイが定着していることが明らかになった (Fig. 4, 5)。また、拡大速度の推定値から、2018 年には全ての湖岸にカワヒバリガイが定着することが予想された (Fig. 9)。拡大速度の推定値 (10.96 km で半減) は、残された不在セグメントと生息セグメントの距離の最大値 (5.16 km) の約 2 倍あることにも留意する必要がある。おそらく 2018 年よりもかなり早い段階で、霞ヶ浦の湖岸全

Fig. 10. Distribution of *L. fortunei* around the mouth of the Ono River. (A) Location of the Ono River; (B) 2006 distribution (from Ito, 2007); (C) 2012 distribution (this study).

域にカワヒバリガイの定着が起こることが予想される。

2012年の調査で確認された不在セグメントは北部の高浜入りに多く、高浜入りの最奥部には一級河川の恋瀬川が流入している。カワヒバリガイの分布拡大は主に浮遊幼生の拡散・流下に伴って起こると考えられているため、高浜入りへの侵入は流入河川からの水の動きによって抑制される可能性がある。しかし、(1) 霞ヶ浦の湖流は湖上風によって生じる風送流が支配的であること (小松・石井 2008, 小松ら 2009), (2) 2006年から2012年の間に霞ヶ浦の流入河川のひとつである小野川の河口へ新たな定着が確認されたこと (Fig. 10), などを考慮すると、今後高浜入り奥部への侵入・拡大は避けられないと考えられる。

今回のデータからは、湖岸の形態と生息の有無の間に明瞭な傾向が見られなかった (Table 1, 2)。実際の調査では、特に砂浜が卓越する環境ではカワヒバリガイの発見は困難だったが、2 km のセグメント単位で見た場合、固い基盤 (転石や農業水利施設等) がまったく存在しないケースはほとんどなく、周辺が砂浜であってもこれらの基盤上でカワヒバリガイが発見されることが多かった。霞ヶ浦の湖岸はそのほとんどがコンクリート護岸や葦等の群落であり、固い基質の少ない砂浜が卓越する 2 km セグメントはもとも少ない。湖岸線 2 km というスケールを対象にしたこと、発見効率を上げるために固い基質を中心に探索したことが湖岸形態の影響を見えにくくしたものと推察される。護岸形態の及ぼす影響を解析するためには、より細かいスケールでの調査が必要であろう。

琵琶湖に生息するカワヒバリガイは 1992 年の発見から 20 年以上が経過しているが、北湖西岸を中心に生息の確認できない湖岸が残っている (木村ら 2011)。しかし、本研究で得られた分布拡大速度の推定値 (6 年間で 10.96 km) を琵琶湖の 1996 年時の分布データに当てはめると、既に琵琶湖の湖岸全域にカワヒバリガイが侵入・定

着していることが予想される。木村らは、琵琶湖の湖岸におけるカワヒバリガイ密度の空間変動が、水質やクロロフィル a 量といった環境要因の空間変動に起因すると考察している (木村ら 2011)。琵琶湖と霞ヶ浦におけるカワヒバリガイの分布拡大傾向の違いや、霞ヶ浦湖岸における密度の空間変動は (Fig. 5), これらの環境要因の違いに起因するのかもしれない。

今回の結果は、霞ヶ浦湖内全域にカワヒバリガイが急速に拡大・増加しつつあることを示している。霞ヶ浦湖内でカワヒバリガイの拡大を効果的に抑制する有効な手段が明らかになっていない以上、カワヒバリガイの湖岸全域への拡大はほぼ不可避と考えられる。今後は、霞ヶ浦から流れ出る河川や水を取水している水利施設には全てカワヒバリガイが生息しているという前提に立つ必要があるだろう。2013 年 5 月現在、既に霞ヶ浦の水を利用する地域の一部で、水利施設での障害が発生している (霞ヶ浦用水土地改良区, 水資源機構霞ヶ浦用水管理所, 私信)。霞ヶ浦の水を利用する地域は茨城県南部を中心に広い範囲に及んでおり、これらの地域は今後新たな通水障害が発生する可能性は高い。今後は、これらの地域を対象とする侵入のモニタリングを行うと共に、個体数変動データを基礎とした被害の緩和策が必要になるだろう。

謝辞: 東邦大学理論生態学研究室の山田歩氏, 河村陽水氏, 川田尚平氏, 武部佳紘氏, 大西美利氏, 金丸友紀氏, 高橋朋之氏, 土井一馬氏には野外調査で協力を頂いた。農業環境技術研究所の岩崎亘典, 楠本良延両博士には地理情報に関する情報を頂いた。水資源機構霞ヶ浦用水管理所と霞ヶ浦用水土地改良区からはカワヒバリガイによる水利施設における障害に関する情報を頂いた。本論文で用いた図には国土交通省水系調査 (水利現況図) 「利根川地域」を使用させて頂いた。本研究は、文部科学省 (独立行政法人日本学術振興会) の科研費 (23710285) の助成を得た。本論文の校閲を頂いた編集委員会の伊谷行博士, ならびに 2 名の匿名査読者には数多くの有益な助言を頂いた。記して感謝の意を表します。

文 献

- Boltovskoy, D., N. Correa, D. Cataldo, and F. Sylvester. 2006. Dispersal and ecological impact of the invasive freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. *Biological Invasions*, 8: 947–963.
- Brugnoli, E., J. Clemente, L. Boccardi, A. Borthagaray, and F. Scarabino. 2005. Golden mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae) distribution in the main hydrographical basins of Uruguay: update and predictions. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 77: 235–244.
- Cataldo, D., D. Boltovskoy, J. L. Hermosa, and C. Canzi. 2005. Temperature-dependent rates of larval development in *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae). *Journal of Molluscan Studies*, 71: 41–46.
- Darrigran, G., S. M. Martin, B. Gullo, and L. Armendariz. 1998. Macroinvertebrates associated with *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) in Río de la Plata, Argentina. *Hydrobiologia*, 367: 223–230.

- Facon, B. and P. David. 2006. Metapopulation Dynamics and Biological Invasions: A Spatially Explicit Model Applied to a Freshwater Snail. *The American Naturalist*, 168: 769–783.
- 平野健太 2010. 霞ヶ浦における最新のカワヒバリガイ分布. 霞ヶ浦研究会報, 13: 106–107.
- 伊藤健二 2007. 霞ヶ浦におけるカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei* の生息・分布状況. 日本ベントス学会誌, 62: 34–38.
- 伊藤健二 2008. 利根川水系におけるカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei* の分布状況. 日本ベントス学会誌, 63: 30–34.
- 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.
- 木村妙子・井上暁広・木村昭一・佐藤達也 2011. 琵琶湖およびその周辺水域における特定外来生物カワヒバリガイの分布状況. *Sessile Organisms*, 28: 9–18.
- 木村妙子 1994. 日本におけるカワヒバリガイの最も早期の採集記録. ちりばたん, 25: 34–35.
- Koike, F. 2006. Prediction of range expansion and optimum strategy for spatial control of feral raccoon using a metapopulation model. In F. Koike, Clout, M. N., Kawamichi, M., De Poorter, M. and Iwatsuki, K., editor. *Assessment and Control of Biological Invasion Risks*. Shoukadoh Book Sellers, Kyoto, Japan.
- 小島貞男 1982. 淡水イガイ (*Limnoperna fortunei*) による障害とその対策. 日本水処理生物学会誌, 18: 29–33.
- 小松伸行・石井裕一 2008. 多層レベルモデルによる霞ヶ浦の湖流解析. 茨城県霞ヶ浦環境科学センター年報, 4: 89–97.
- 小松伸行・石井裕一・渡邊圭司・本間隆満・北澤大輔 2009. 非成層期の霞ヶ浦 (西浦・北浦) における吹送流の特性. 水工学論文集, 53: 1291–1296.
- Lubina, J. A. and S. A. Levin. 1988. The spread of a reinvading species: range expansion in the California sea otter. *American Naturalist*, 131: 526–543.
- 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 Research and Technology-Aqua*, 50: 113–124.
- 松田征也・上西 実 1992. 琵琶湖に侵入したカワヒバリガイ (Mollusca; Mytilidae). 滋賀県立琵琶湖文化館研究紀要, 10: 45.
- Morton, B. 1973. Some aspects of the biology and functional morphology of the organs of feeding and digestion of *Limnoperna fortunei* (Dunker) (Bivalvia: Mytilacea). *Malacologia*, 12: 265–281.
- 中井克樹 1995. 日本に侵入したカワヒバリガイ, 発見の経緯とその素性. 関西自然保護機構会報, 17: 49–56.
- Oliveira, M. r. D., S. K. Hamilton, and C. M. Jacobi. 2010. Forecasting the expansion of the invasive golden mussel *Limnoperna fortunei* in Brazilian and North American rivers based on its occurrence in the Paraguay River and Pantanal wetland of Brazil. *Aquatic Invasions*, 5: 59–73.
- Pareschi, D., T. Matsumura-Tundisi, G. Medeiros, A. Luzia, and J. Tundisi. 2008. First occurrence of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) in the Rio Tietê watershed (São Paulo State, Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 68: 1107–1114.
- 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.
- R Core Team 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>
- 須能紀之 2006. 霞ヶ浦で生息が確認されたカワヒバリガイ *Limnoperna fortunei* (短報). 茨城内水試研報, 40: 79.
- Tominaga, A., K. Goka, T. Kimura, and K. Ito. 2009. Genetic structure of Japanese introduced populations of the Golden Mussel, *Limnoperna fortunei*, and the estimation of their range expansion process. *Biodiversity*, 10: 61–66.
- 内田臣一・白金晶子・内田朝子・田中良樹・戸井幸二・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.
- Usio, N., H. Nakajima, R. Kamiyama, I. Wakana, S. Hiruta, and N. Takamura. 2006. Predicting the distribution of invasive crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in a Kusiro Moor marsh (Japan) using classification and regression trees. *Ecological Research*, 21: 271–277.