

特集 Feature

生物学的侵入の分子生態学

Molecular approaches to the study of biological invasions



左：ワカメ *Undaria pinnatifida*

右：アナアオサ *Ulva pertusa*

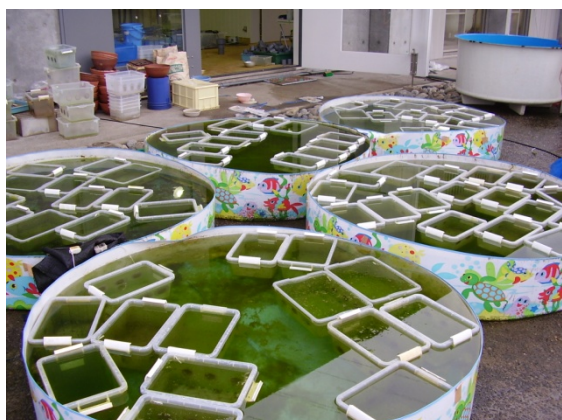
(撮影：川井浩史)



ニッポンバラタナゴ (上、下)

Rhodeus ocellatus kurumeus

(撮影：河村功一)



半兄弟解析のための、ブルーギル

(*Lepomis macrochirus*) 稚魚の飼育風景

(撮影：米倉竜次)



アメリカザリガニ

Procambarus clarkii

(撮影：西川潮)

特集1 生物学的侵入の分子生態学

分子遺伝マーカーを用いて外来生物の侵入生態を探る：企画趣旨

西川 潮*・米倉 竜次**

*国立環境研究所環境リスク研究センター

**岐阜県河川環境研究所

Introduction to the special feature: Molecular approaches to the study of biological invasions. N Usio (Research Center for Environmental Risk, National Institute for Environmental Studies), Ryuji Yonekura (Gifu Prefectural Research Institute for Freshwater Fish and Aquatic Environments)

キーワード：侵入種、中立マーカー、量的形質、水域

19世紀以降の人間の移動の増加に伴い、様々な生物が意図的もしくは非意図的に、本来の生息域以外の場所に運ばれている (Jeschke and Strayer 2005)。意図的導入の例としてはアライグマなどのペットの放逐が、非意図的導入の例としては船のバラスト水とともに運ばれるワカメや貝類などが挙げられる。このように本来の生息域から持ち出された生物は外来生物(または外来種)と呼ばれ、開発や乱獲とともに、生物多様性(遺伝子から生態系にいたる生命体の多様性ならびに固有性)の低下をもたらす主要因の一つに数えられている。

生物学的侵入は、導入の意図の有無に関わらず、水面下で進むことが多いため、外来生物の侵入実態の把握には、人間社会で犯罪捜査などに使われる遺伝解析が効果的である。分子遺伝マーカーを用いた遺伝解析を通じてどのようなことが明らかとなるだろうか。第一に、侵入集団と在来集団の遺伝的構造を比較することで、侵入集団の由来が分かり、時には侵入経路の特定につながることもある(川井ほか 2009)。第二に、隠蔽種の侵入(cryptic invasion)や侵入の回数を明らかにすることが可能となる(川井ほか 2009)。第三に、外部形態だけでは判定不能な交雑や遺伝子浸透の進行度を明らかにすることができる(河村ほか 2009)。第四に、中立遺伝マーカーと量的形質に基づく解析ならびに交配実験(common garden experiment)を通じて、外来生物の小進化に及ぼす遺伝的浮動と自然選択の相対的役割を明らかにすることができる(米倉ほか 2009)。これらは、生態学的かつ進化的

*e-mail: usio@nies.go.jp

現象の解明にとどまらず、外来種のリスク評価においても有効である。外来種の侵入段階ごとのリスクが明らかになれば、これらの知見をもとに、外来種の管理(生態系管理)を行うための研究に発展させていくことが可能となる。

本特集は、2008年3月16日に福岡市で開催された、日本生態学会企画集会「生物学的侵入の分子生態学：分子遺伝マーカーを用いて外来生物の侵入生態を探る」に基づくものである(表1)。企画式シンポジウムの開催趣旨は、分子生態学の手法がどのように保全生態学に活かせるかを外来種の侵入生態の解明を通じて議論すること、そして、遺伝的変異と侵入成功の関係を考察することであった。総合討論の場では、第一の問いである「分子生態学の手法はどのように保全生態学に活かせるか」に議論が集中した。外来生物の対策を考えるためには、最初にリスク評価を行い、侵入段階ごとのリスクを明らかにする必要がある。演者らの発表はリスク評価に関する発表が中心であったために、外来種の管理とは直接結びつかないのではないか、という批判(小泉 2009)もいただいた。しかし、外来種の侵入段階ごとのリスクが明らかにされてはじめて管理対策を考えることができるので、最初に行うべきステップを示したという意味では目標は達成されたと言える。一方、第二の問いとして掲げた、「遺伝的変異と侵入成功の間に関係はあるか」については、ほとんど議論されることがなかった。このトピックに関しては、企画集会の開催に先立ち、「Genetic paradox lost」というタイトルで水域を対象とした総説が Roman and Darling (2007) によって発表され、外来生物の定着

表1. 第55回日本生態学会企画集会「生物学的侵入の分子生態学：分子遺伝マーカーを用いて外来生物の侵入生態を調べる」のプログラム構成（2008年3月16日、福岡市）。

趣旨説明

西川潮（国立環境研究所）、米倉竜次（岐阜県河川環境研究所）

- 1) タイリクバラタナゴとニッポンバラタナゴの関係に見る外来種の遺伝子浸透
片山雅人、* 河村功一（三重大学）
- 2) ミトコンドリア DNA 解析に基づく外来ザリガニ類の遺伝的変異と分散様式
* 西川潮（国立環境研究所）、東典子（北海道大学）、高村典子、高村健二（国立環境研究所）
- 3) AFLP法に基づく日本に定着したニジマスとテラピアの集団構造分析
高橋洋（水産大学校）
- 4) 遺伝子マーカーを用いた褐藻ワカメ、緑藻アオサ類移入集団の起源と動態の解析
* 川井浩史（神戸大学）、上井進也（新潟大学）、羽生田岳昭（神戸大学）、Judie Broom（University of Otago, NZ）、Wendy Nelson（National Institute of Water & Atmospheric Research, NZ）
- 5) 中立遺伝マーカーと量的遺伝解析から外来魚ブルーギルの定着成功を探る
* 米倉竜次（岐阜県河川環境研究所）、河村功一（三重大学）

コメント1：西田睦（東京大学）

コメント2：岩崎敬二（奈良大学）

総合討論

* 登壇者

成功は、必ずしも中立マーカーに基づく遺伝的多様性の高さだけからは説明されないことが指摘されている。その理由は3つある：1) メタ解析からは F_{st} （中立マーカーに基づく集団間の遺伝的分化の指標）と Q_{st} （量的形質に基づく集団間の遺伝的分化の指標）の間に高い相関が得られている（例：Leinonen et al. 2008）ものの、 F_{st} の値が低い時には Q_{st} は非常に幅広い値をとりうる（中立マーカーの遺伝的変異は少ないが、量的形質に強い選択圧がかかっている例：ヨーロッパ産のサケ科魚類グレイリング；Koskinen et al. 2002）、2) クローン繁殖する生物には当てはまらない（例、アフリカに侵入したダフニア属ミジンコ；Mergeay et al. 2006）、3) 表現型の可塑性がある（例：ナガエツルノゲイトウ；Wang et al. 2005）。ただし、この総説では、中立マーカーに基づく遺伝的多様性が高い場合、その侵入集団は様々な適応形質を持っている可能性が高いことが示唆されているため、中立マーカーに基づく遺伝的多様性の評価は必ずしも無意味ではないと考えられる。

本特集では、水域生態系を対象として、DNA シークエンス、PCR-RFLP、マイクロサテライトなどの分子遺伝マーカーを用いた侵入起源（川井ほか 2009）や遺伝子浸透の解明（河村ほか 2009）、ならびに分子遺伝マーカーと量的解析の併用に基づくリスク評価の事例（総説）（米倉ほか 2009）を紹介し、西川ほか（2009）の総説では、総括に代えて、未だ開発途上にあるトピックである、集団遺伝学的手法の外来種の管理（生態系管理）への適用可能性について述べる。

引用文献

- Jeschke JM, Strayer DL (2005) Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proc Natl Acad Sci USA* 102:7198-7202
- 川井浩史・上井進也・羽生田岳昭・寫田 智・Broom J・Nelson W・Viard F (2009) 遺伝子マーカーを用いた褐藻ワカメ移入集団の起源・動態解析と緑藻アオサ類移入集団の検出. *日本生態学会誌* 59:145-152
- 河村功一・片山雅人・三宅琢也・原田泰志・加納義彦・井口恵一郎 (2009) 近縁外来種との交雑による在来種絶滅のメカニズム. *日本生態学会誌* 59:131-143
- 小泉逸郎 (2009) 分子生態は外来種管理の“現場”にどれほど役立つのか？：企画集会「生物学的侵入の分子生態学」参加レポート. *日本生態学会誌* 59:159-160
- Koskinen MT, Haugen TO, Primmer CR (2002) Contemporary fisherian life-history evolution in small salmonid populations. *Nature* 419:826-830
- Leinonen T, O'Hara RB, Cano JM, Merila J (2008) Comparative studies of quantitative trait and neutral marker divergence: a meta-analysis. *J Evol Biol* 21:1-17
- Mergeay J, Verschuren D, De Meester L (2006) Invasion of an asexual American water flea clone throughout Africa and rapid displacement of a native sibling species. *Proc R Soc B-Biol Sci* 273:2839-2844
- 西川 潮・米倉竜次・岩崎敬二・西田 睦・河村功一・川井浩史 (2009) 分子遺伝マーカーを用いて外来生物の侵入生態を調べる：生態系管理への適用可能性. *日本生態学会誌* 59:161-166
- Roman J, Darling JA (2007) Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends Ecol Evol* 22:454-464
- Wang BR, Li WG, Wang JB (2005) Genetic diversity of *Alternanthera philoxeroides* in China. *Aquat Bot* 81:277-283
- 米倉竜次・河村功一・西川潮 (2009) 外来生物の小進化：遺伝的浮動と自然選択の相対的役割. *日本生態学会誌* 59:153-158

特集1 生物学的侵入の分子生態学

近縁外来種との交雑による在来種絶滅のメカニズム

河村 功一^{*1)}・片山 雅人*・三宅 琢也*・大前 吉広*・原田 泰志*
加納 義彦**・井口 恵一郎***

*三重大学大学院生物資源学研究所

**NPO法人ニッポンバラタナゴ高安研究会

***水産総合研究センター中央水産研究所

Mechanisms of extinction of native species caused by exotic-related species. Kouichi Kawamura, Masato Katayama, Takuya Miyake, Yoshihiro Ohmae, Yasushi Harada (Graduate School of Bioresources, Mie University), Yoshihiko Kanoh (NPO Takayasu Study Group of Japanese Rose bitterling) and Kei'ichiroh Iguchi (National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency)

要旨：近縁外来種と在来種の交雑は外来種問題の一つであるだけでなく、希少種問題の一つでもある。この問題は決して異種間に限られたものではなく、在来個体群の絶滅という観点から見れば、近縁種から同種の地域個体群にまで渡る幅広い分類学的カテゴリーに該当するものである。近縁外来種と在来種の交雑は遺伝子浸透の程度と在来種の絶滅の有無により、I) 遺伝子浸透を伴わない在来種の絶滅、II) 遺伝子浸透はあるものの在来種は存続、III) 遺伝子浸透により在来種は絶滅の3つに分類される。この中で在来種の絶滅を生じるのはIとIIIの交雑であるが、いずれも交雑の方向性の存在が重要視されている。

本稿ではタイリクバラタナゴとニッポンバラタナゴの交雑を材料に、IIIの交雑における在来亜種の絶滅と遺伝子浸透のメカニズムについて調べた研究を紹介する。野外調査と飼育実験により、交雑による個体群の遺伝的特徴の変化、配偶行動における交雑の方向性の有無、遺伝子型の違いによる適応度の違いの3点について調べたところ、1) 交雑個体の適応度は在来亜種より高いが雑種強勢は存在しない、2) 繁殖行動において亜種間である程度の交配前隔離が存在、3) 在来亜種の絶滅は交雑だけでなく、適応度において交雑個体と外来亜種に劣る事により生じる、4) 遺伝子浸透は在来亜種の絶滅後も継続する、の4点が明らかとなった。これらの事から外来亜種の侵入による在来亜種の絶滅は、外来亜種の繁殖率の高さに加え、交雑個体における妊性の存在と適応度の高さが主な要因である事がわかった。ここで特記すべき点として、交雑の方向性の決定様式と遺伝子浸透の持続性が挙げられる。すなわち、バラタナゴ2亜種における交雑は個体数の偏りによる外来亜種における同系交配の障害により生じるが、交雑の方向性は従来言われてきた様な亜種間での雌雄の交配頻度の違いではなく、雑種と外来亜種の間に戻し交雑により生じ、この戻し交雑が遺伝子浸透を持続させる可能性が高い事である。今後の課題としては、野外個体群におけるミトコンドリアDNAの完全な置換といった遺伝子間での浸透様式の違いの解明が挙げられる。この問題の解明に当たっては進化モデルをベースとしたシミュレーションと飼育実験により、ゲノムレベルで適応度が遺伝子浸透に与える影響を考察する必要がある。

キーワード：遺伝子浸透、希少種、近縁外来種、交雑、適応度

はじめに

生殖的隔離は種分化の要因であると同時に種の体制維持の要因でもある (Dobzhansky 1951; Mayr 1963)。これに対し、例外はあるものの (Dowling and Secor 1997;

Arnold 2006)、交雑 (hybridization) は一般に種分化に逆行するものであり、分類群によっては種の絶滅を生じる事もある (Levin et al. 1996; Allendorf et al. 2001)。交雑は自然に生じる場合と人為的要因により生じる場合の2通りがあり (Allendorf et al. 2001)、かつては人為的要因により生じる交雑は主に生息地の改変によるものであった (Wiegand 1935)。しかしながら近年、輸送手段の進歩に

2008年10月1日受付、2009年3月4日受理

1) e-mail: kawa-k@bio.mie-u.ac.jp

より動植物の移送が大規模かつ頻繁に行われる様になった結果、外来種の移植という新たな人為的要因による交雑が年々増えつつある (Rhymer and Simberloff 1996)。外来種侵入の際、生殖的隔離が不完全な近縁種 (在来種) が存在する場合、こうした状況は両者の交雑を生じやすく (Coyne and Orr 2004)、場合によっては在来種の絶滅につながる場合もある (Levin et al. 1996; Allendorf et al. 2001)。本稿は外来種との交雑による在来種の絶滅のメカニズムについて論じたものであり、本論に入る前にまずキーワードである交雑と近縁外来種について説明する。

交雑の意味するもの

交雑は特定の分類群に限定されるものではなく、自然界では動植物の多くの分類群においてしばしば見られる現象であり、その適応的意味並びに進化的意義についてはこれまで多くの議論がなされてきた (Arnold 1997; Dowling and Secor 1997; Grant and Grant 2002)。交雑の産物が雑種であり、かつては種の識別は専ら形態情報に限られていたことから、雑種判定の唯一の手掛かりは異なる2種の形態形質の共有であった (Smith 1992)。この事は“間の子”という言葉によく象徴されている。しかしながら、20世紀後半におけるアロザイムの発見からDNA配列の決定に至る遺伝学的分析手法の劇的な進歩により、遺伝的差違の把握の精度は種間から個体間へと著しく向上し、これに伴い雑種の定義も大きく変化した (Avice 2004)。そのため今日では雑種は“遺伝的構成の異なる2種類の配偶子の合体によって生じた異型接合体”と定義され (古川 2001)、交雑はかつての様に種 (species) に限定されたものではなく、“分類学上の位置に関係なく遺伝的に異なる表現型間における交配”として種から個体群 (population) までの幅広いカテゴリーを含むものとなっている (Avice 2004)。本稿のタイトルは一見、種間交雑をイメージさせるものであるが、本稿の対象は現在の交雑の定義と同様、種に限定されるものではない事を記しておく。

近縁外来種とは

外来種という言葉は、かつては専ら外国起源の生物に対して用いられていた (宮下 1977; 川合ほか 1980)。しかしながら近年、外国起源の生物だけでなく国内種の移植も大きな問題となっており、現在では外来種という言葉は外国産でなく国内産に対しても用いられ、それぞれ起源の違いにより国外外来種、国内外来種と区別した呼称が提案されている (村上・鷺谷 2002)。この事は外来

種の判定が国境と言った行政的基準ではなく、天然分布であるか否かと言った生物地理学的情報に基づき行われる様になった事を意味する。外来種は競争、捕食、病害、環境の改変等により在来種の絶滅確率を高める事から、生物多様性に深刻な影響を与える要因の一つとされているが (鷺谷・村上 2002a)、国内外来種の問題は世間一般から見た場合、一部の種においては極めて不可解な状況を産み出している。一例を挙げると、セマルハコガメ (*Cistoclemmys flavomarginata*) (太田 2000)、イチモンジタナゴ (*Acheilognathus cyanostigma*) (河村 2003b) はいずれも国指定の絶滅危惧種であるが、これらは同時に国内外来種でもある (安川 2002; 日本生態学会 2002)。これは自然保護の現場において種の待遇で相矛盾する二つの肩書を持つ種がいる事を意味する。ちなみに淡水魚の場合、こうした“両刀使い”は年々増加しており、今日では20種近くにまで達している (日本生態学会 2002; 松沢・瀬能 2008)。本稿で扱う外来種は国外外来種と国内外来種の双方を含むものとする。

外来種が分類学的にどの階級に属するかであるが、これは在来種との遺伝的類縁関係によって決定される。一律に種であれば話は簡単なのであるが、今日の外来種は在来種から見た場合、近縁種から遺伝的に識別可能な同種の他の地域個体群まで多岐に渡っており、分類学的には必ずしも種であるとは限らない (日本生態学会 2002)。例えば後で述べるタイリクバラタナゴ (*Rhodeus ocellatus ocellatus*) はニッポンバラタナゴ (*Rhodeus ocellatus kurumeus*) の亜種であり (中村 1969)、同じくチュウゴクスッポン (*Pelodiscus sinensis sinensis*) はニホンスッポン (*Pelodiscus sinensis japonicus*) と亜種の関係にある (財団法人自然環境研究センター 2008)。クローン生殖を行うシジミ類において、外来種であるタイワンシジミ (*Corbicula fluminea*) は分類学的には在来のマシジミ (*Corbicula leana*) とは別種にされているものの、ミトコンドリアDNA (mtDNA) の配列においてほとんど違いが見られず、両者の遺伝的類縁関係は実際には亜種以下の可能性もある (Park and Kim 2003)。外来種と在来種の遺伝的類縁関係を考える上で重要なものとして異系交配弱勢 (outbreeding depression) (Templeton 1987) が挙げられる。異系交配弱勢は近年の分子生態学研究的進歩により明らかになったもので、種内における他の地域個体群との交雑が在来個体群の適応度の低下を生じ、場合によっては絶滅を引き起こす現象である (Rhymer and Simberloff 1996; Allendorf et al. 2001)。この場合、他の地域個体群から移植された個体は交雑により在来個体群の

存続に悪影響を及ぼす事から立派な外来種であると言える (Allendorf and Luikart 2007)。

こうして見て行くと、外来種の分類学的カテゴリーは決して種に限定されたものではなく、在来種との関係において相対的に定義されるものである事がわかる。本稿で述べる近縁外来種とは自然界において在来種と交雑の可能性を持つ非在来の個体群を指すものであり、分類学的には種から地域個体群までの幅広いカテゴリーに相当する。なお、本稿は著者らの研究対象が魚類である事から必然的に魚類を中心とする話となったが、近縁外来種と在来種の交雑は決して魚類に限った現象ではなく、他の分類群においても早急の対応が迫られている問題でもある (Rhymer and Simberloff 1996; Allendorf et al. 2001; 鷲谷・村上 2002b)。

近縁外来種と在来種の交雑パターン

近縁外来種との交雑が在来種に与える影響は F_1 雑種における妊性の有無により遺伝子浸透を伴わない交雑 (nonintrogressive hybridization) と遺伝子浸透を伴う交雑 (introgressive hybridization) に大別される (Rhymer and Simberloff 1996)。前者の場合、 F_1 雑種に妊性がないため在来種と雑種の識別は可能であるのに対し、後者の場合、時間の経過に伴い両者の境界は不明瞭になる事から、形態と遺伝子のいずれにおいても両者の識別は困難である。このため遺伝子浸透を伴う交雑は、遺伝的攪乱 (genetic disturbance) ないしは遺伝的汚染 (genetic pollution) とも呼ばれ、交雑により在来種が持つ進化的背景とも言える遺伝的特徴が失われるという特徴がある (Rhymer and Simberloff 1996; Poteaux et al. 1998)。

Allendorf et al. (2001) は人為的影響による交雑においても自然交雑と同様、遺伝子浸透を伴わない場合 (Type 4) と伴う場合の二つが存在し、遺伝子浸透を伴う交雑は在来種の存続の有無により、(1) 在来種が存続する場合—広範囲な遺伝子浸透 (widespread introgression) (Type 5) と (2) 在来種が消滅する場合—完全な遺伝的混合 (complete admixture) (Type 6) の二つに分けられるとした。Allendorf et al. (2001) はこれら 3 タイプの交雑を自然交雑における 3 タイプ (Type 1-3) と併せ、交雑の 6 タイプとした。ここでは人為的影響による交雑である Type 4-6 について、在来種の絶滅の有無とそのメカニズムに焦点を当てて説明する。

遺伝子浸透を伴わない場合 (Type 4 hybridization)

モツゴ (*Pseudorasbora parva*) とシナイモツゴ (*Pseudorasbora pumila pumila*) はコイ目コイ科の小型淡水魚でいずれも日本在来種である。天然分布はモツゴが西日本、シナイモツゴは東日本と両種の天然分布はほぼフォッサマグナを境として分かれている (Watanabe et al. 2000)。しかしながら、20 世紀後半における人為的移植によりモツゴは分布を全国的に拡大し、逆にシナイモツゴの分布は著しく縮小した (細谷 2003)。シナイモツゴ減少の最大の理由は生息地であるため池におけるモツゴの侵入である (高橋 1997)。シナイモツゴとモツゴは実験的に正逆交雑 (reciprocal crossing) が可能であるものの、野外においては専らシナイモツゴの雌とモツゴの雄の交雑により生じた F_1 雑種が優占的に見られるという特徴がある (Konishi and Takata 2004a)。この理由として、飼育実験における繁殖行動の観察においてモツゴの雄はシナイモツゴの雄に対し優位である事と F_1 雑種が不妊である事が挙げられている (Konishi and Takata 2004b; 小西・高田 2005)。この場合の交雑における特徴はモツゴ雄→シナイモツゴ雌という交雑の方向性であるが、 F_1 雑種が妊性を持たない事からシナイモツゴの種としての遺伝的特徴は絶滅まで維持される。種の存続という観点から見た場合、雑種形成は双方の種にとって繁殖資源の浪費である。しかしながら配偶子の生産において卵は精子よりエネルギーを要する事から非対称型交雑 (asymmetric hybridization) においては雌種の方が雄種よりも個体群動態学的影響を受けやすいという特徴がある (Allendorf and Luikart 2007)。モツゴの侵入により最終的にシナイモツゴが絶滅する理由としては、交雑による個体群動態学的影響に加え、成長並びに繁殖率におけるモツゴの優位性が指摘されている (小西・高田 2005)。なお、シナイモツゴとモツゴの交雑においては F_2 以降の世代の存在が報告されている個体群もあり (Koga and Goto 2005)、 F_1 における交雑不適合性 (cross-incompatibility) の程度に地域個体群間で差が存在する可能性も考えられる。Type 4 の交雑による在来種の絶滅の例としては他にカワマス (*Salvelinus fontinalis*) の侵入によるブルトラウト (*Salvelinus confluentus*) の絶滅 (Leary et al. 1993)、北米産ミンク (*Neovison vison*) の導入によるヨーロッパミンク (*Mustela lutreola*) の絶滅を挙げる事ができ、後者においてはモツゴ 2 種の場合と同様、交雑に方向性があり非対称型交雑である事が知られている (Rozhnov 1993)。

遺伝子浸透を伴う場合—在来種は存続 (Type 5 hybridization)

カワマスはサケ目サケ科に属する北米原産の淡水魚で、日本には1902年に導入された。本種は在来種であるイワナ (*Salvelinus leucomaenis*) と自然交雑する事から、長野県大正池等において問題となっている (上高地イワナ問題研究会 1982)。カワマスとイワナの F_1 雑種においては雑種強勢が存在し、野外においてはカワマスと雑種の雄が頻繁にイワナの繁殖活動に参加する事が知られている (北野 2002)。このためカワマスとイワナの交雑には方向性並びに在来のイワナ個体群に対する遺伝子浸透が存在する。しかしながら、戻し交雑 (backcross) を含む F_2 以降においては生存率と妊性の低下といった雑種崩壊 (hybrid breakdown) が存在し (Suzuki and Fukuda 1971)、またカワマスはイワナと比べ生息域がより上流域に限定される事から、イワナ個体群は絶滅までには至らないとされている (北野 2002)。この場合の交雑においてはある程度の遺伝子浸透は存在するものの、 F_2 以降における雑種崩壊の存在、マイクロハビタットにおける近縁外来種と在来種の分布様式の違いにより在来種は存続するものと考えられる。

遺伝子浸透を伴う場合—在来種は絶滅 (Type 6 hybridization)

タイリクバラタナゴは1940年代に中国からソウギョ (*Ctenopharyngodon idellus*) 等の四大家魚に混じり偶然日本に持ち込まれたものであり (中村 1955)、本種は戦後、沖縄県を除く日本全土に分布を拡大した。タイリクバラタナゴの分布の拡大と平行して在来垂種であるニッポンバラタナゴは激滅し、本州と四国ではごく一部の池を除き絶滅したとされている (河村 2003a)。タイリクバラタナゴの侵入によるニッポンバラタナゴ絶滅の最大の理由は両者の交雑とされ (長田 1980)、実際、タイリクバラタナゴの侵入によりニッポンバラタナゴが絶滅した生息地の多くは交雑個体が優占する状態となっている (Kawamura et al. 2001)。Type 6 の交雑の最大の特徴は、在来種が絶滅した後、交雑個体が優占する雑種群 (hybrid swarm) になる事である (Allendorf and Luikart 2007)。このタイプの交雑の成立条件としては先程の Type 5 の交雑と同じく、交雑の方向性と F_1 における妊性の存在が挙げられており、交雑個体の適応度が両親種より低い場合でも生じうるとされている (Allendorf et al. 2001)。Type 6 の交雑の例としては他にマガモ (*Anas platyrhynchos*) とニュージーランド産マミジロカルガモ (*Anas superciliosa*)

の交雑 (Rhymer et al. 1994)、ニジマス (*Oncorhynchus mykiss*) とカットスロートトラウト (*Oncorhynchus clarkii*) の交雑 (Allendorf and Leary 1988) を挙げる事ができる。前者の場合、在来種であるマミジロカルガモは交雑により既に全滅し、在来種に代わり交雑種の保護を検討する段階にまで達している (Allendorf et al. 2001)。

遺伝子浸透を伴う交雑における 在来種絶滅のメカニズム

Allendorf et al. (2001) が挙げている3タイプの交雑において在来種の絶滅を生じるのは Type 4 と 6 であるが、両者は絶滅のプロセスにおいて大きく異なる。Type 4 の場合には不妊雑種の形成における繁殖資源の浪費といった個体群動態学的影響により在来種は次第に減少して行くのに対し、Type 6 の場合は遺伝子浸透の進行に伴い在来種の遺伝的特徴が失われ、必然的に消滅して行く (Allendorf and Luikart 2007)。著者らは Type 6 の交雑における在来種絶滅のプロセスとそのメカニズムを明らかにするため、タイリクバラタナゴとニッポンバラタナゴを材料に研究を行っている。本稿では、(1) 交雑による個体群の遺伝的特徴の変化、(2) 配偶行動における交雑の方向性の有無、(3) 遺伝子型の違いによる適応度の違いの3点について調査分析を行い、これまで明らかになった事について紹介する。

野外個体群の遺伝的特徴

交雑個体群における遺伝子分析 (mtDNA の PCR-RFLP 分析と RAPD-PCR 分析) と形態分析の結果から、タイリクバラタナゴの侵入が古い交雑個体群はタイリクバラタナゴの遺伝子の浸透度が高いだけでなく、タイリクバラタナゴの形態的特徴を強く持つ事がわかった (Kawamura et al. 2001)。また奈良県内の交雑個体群においてマイクロサテライトによる集団解析を行ったところ、タイリクバラタナゴの侵入から20年以上経過した個体群においてはいずれもハーディ・ワインベルグ平衡 (Hardy-Weinberg equilibrium) が成立しているだけでなく (三宅ほか 2007)、連鎖平衡 (gametic linkage equilibrium) (Allendorf and Luikart 2007) の状態に達している事も明らかとなった (三宅・河村 未発表)。

遺伝子浸透と配偶様式

タイリクバラタナゴの侵入によるニッポンバラタナゴの絶滅様式並びに個体群の遺伝的特徴の変化を見るため、ニ

近縁外来種との交雑による在来種の絶滅

表 1. 野外実験池のバラタナゴ集団の遺伝子分析において用いた仔魚の個体数 (n) (実験開始は放流に用いたニッポンバラタナゴとタイリクバラタナゴの成魚を分析)。遺伝子型の推定は、mtDNA のハプロタイプ分析 (Kawamura et al. 2001) とマイクロサテライト 7 座 (*Rser01*, *Rser02*, *Rser03*, *Rser05*, *Rser07*, *Rser09*, *Rser10*) (Dawson et al. 2003) の分析により行った。K: ニッポンバラタナゴ; O: タイリクバラタナゴ。

経過年数	n
実験開始	40 (K:30; O:10)
1年目	110
2年目	15
3年目	96
4年目	60
5年目	41

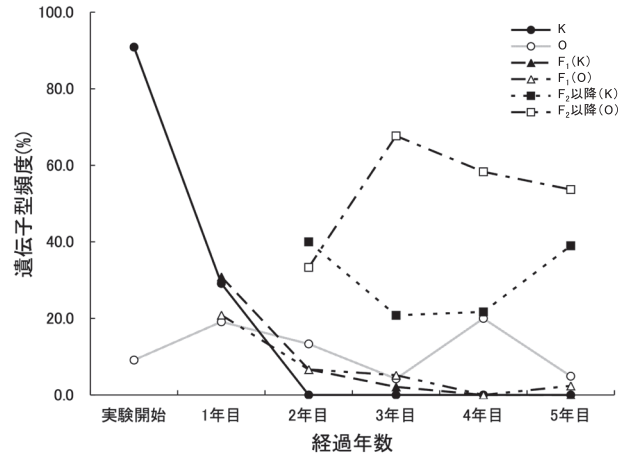


図 1. 野外実験池におけるバラタナゴの遺伝子型頻度の経年変化。遺伝子型の判定において、すべての座において交雑が認められない個体をニッポンバラタナゴないしはタイリクバラタナゴ、すべての座において両亜種の対立遺伝子がヘテロで見られる個体を F₁ とした。K: ニッポンバラタナゴ; O: タイリクバラタナゴ; F₁: F₁ 交雑個体; F₂: F₂ 以降の交雑個体 (戻し交雑を含む)。括弧は mtDNA のハプロタイプを表す。

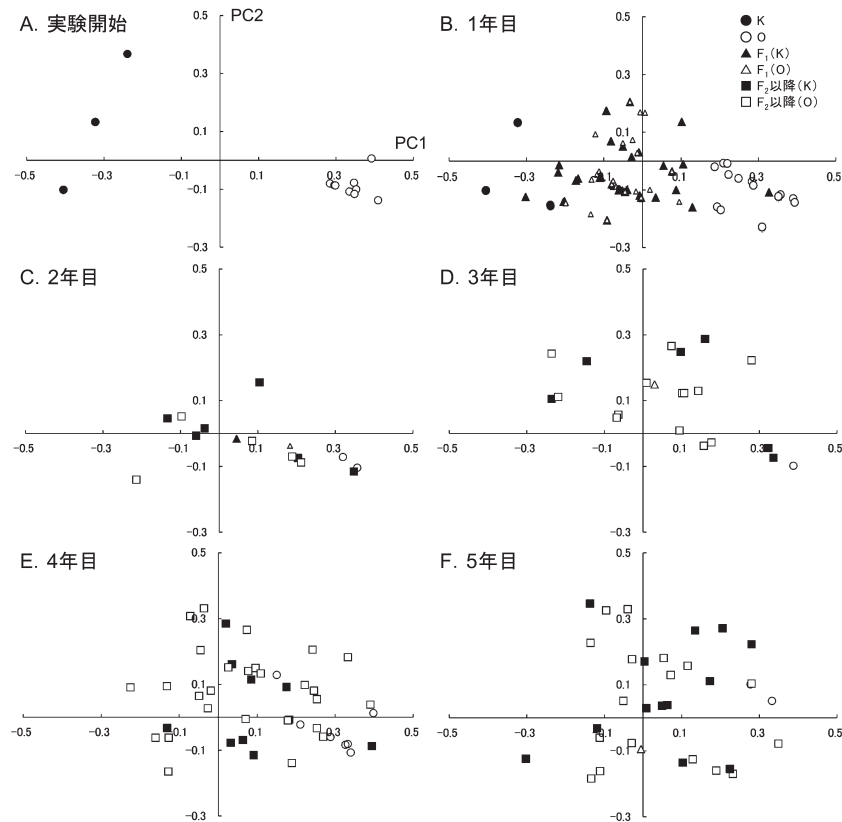


図 2. 野外実験池におけるバラタナゴ仔魚の主成分分析の結果。ニッポンバラタナゴ雌雄各 50 個体、タイリクバラタナゴ雌雄各 5 個体を放流した人工池において、マイクロサテライト 7 座の遺伝子情報を基に GeneALEx 6.1 (Peakall and Smouse 2006) により主成分分析を行ったもの (実験開始は放流した成魚を分析)。K: ニッポンバラタナゴ; O: タイリクバラタナゴ; F₁: F₁ 交雑個体; F₂: F₂ 以降の交雑個体 (戻し交雑を含む)。括弧は mtDNA のハプロタイプを表す。

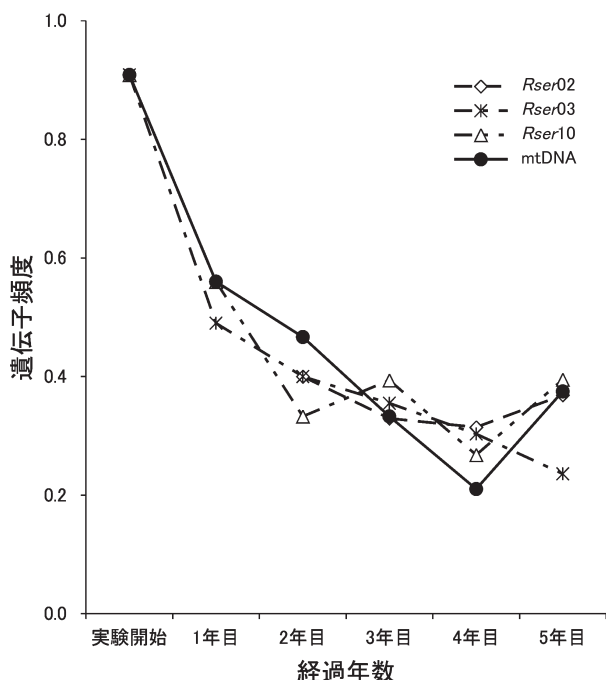


図3. 野外実験池のバラタナゴ個体群におけるニッポンバラタナゴの固有対立遺伝子の頻度変化。MtDNAはmtDNAのハプロタイプを、Rser02、Rser03、Rser10はマイクロサテライトの各座を表す。

ニッポンバラタナゴ（大阪産）雌雄各50個体とタイリクバラタナゴ（栃木産）雌雄各5個体を放流した人工池において、仔魚の遺伝子型並びに遺伝子頻度の変化を5年間追跡した。遺伝子型の推定はmtDNAのハプロタイプ分析とマイクロサテライト7座の分析により行った（表1）。その結果、(1) 交雑個体の頻度は年々増加しニッポンバラタナゴは実験開始から2年後に全滅したが、タイリクバラタナゴは5年目においても低頻度で認められた（図1）、(2) 交雑個体の遺伝子型は年の経過と共にタイリクバラタナゴに近づく傾向が見られた（図2）、(3) ニッポンバラタナゴの固有対立遺伝子頻度は年々減少し、mtDNAのハプロタイプ並びにマイクロサテライトの各座において5年間で40%以下となった（図3）の3点が確認された。

次に個体群全体における配偶様式を見るため、近交係数 (inbreeding coefficient) と連鎖不平衡指数について見たところ、(1) 最初の2年間はホモ過剰が認められたが、3年目以降はハーディ・ワインベルグ平衡が継続して成立（図4）、(2) 連鎖不平衡は1年目においてはタイリクバラタナゴの頻度増加により、いったん上昇したが2年目以降は下降が続き、最終的にはほぼゼロとなった（図5）。

タイリクバラタナゴとニッポンバラタナゴの間におけ

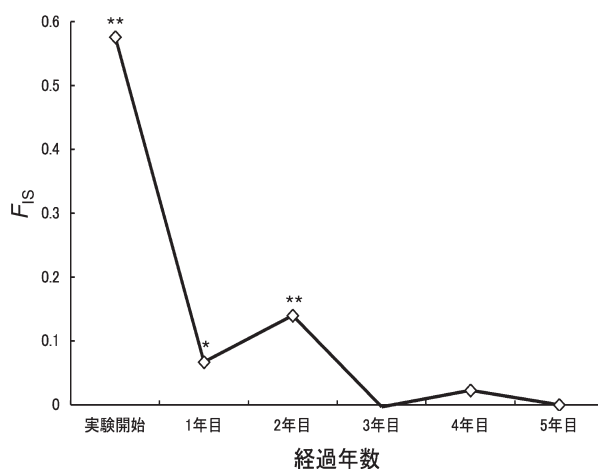


図4. 野外実験池のバラタナゴ個体群における近交係数 (F_{IS}) の変化。 F_{IS} はマイクロサテライト7座の情報を基に Genepop 3.4 (Raymond and Rousset 1995) により推定。* はハーディ・ワインベルグ平衡からの有意差の程度を表す (** $P < 0.01$, * $P < 0.05$)。

る配偶様式を見るため、実験1年目の F_1 について任意交配の有無について検定を行ったところ、交雑個体の出現頻度が期待値よりも有意に高い事がわかった (Fisher's exact test, $P < 0.001$)。しかしながら、 F_1 のmtDNAのハプロタイプ頻度において亜種間で有意差は見られず、交雑の方向性は認められなかった (Fisher's exact test, $P > 0.05$) (図1)。

配偶行動における交雑の方向性の有無

配偶行動におけるバラタナゴ2亜種間の交配前隔離の程度を見るため、水槽内における繁殖行動の観察を行った。バラタナゴのペア産卵は他のタナゴ類と同様、雌に対する雄の誘導から雌雄の放卵放精に至る一連の連鎖した行動から成る事が知られており (Wiepkema 1961; Kanoh 1996) (図6)、亜種間での各組合せについて、雌に対する誘導のうち放卵放精に至ったものの割合をペア産卵における繁殖成功率として調べた。その結果、亜種間での組合せにおける繁殖成功率は正逆いずれの組合せにおいても同亜種を用いた場合の1/3 ~ 1/2となり、バラタナゴ2亜種間ではある程度の交配前隔離が存在する可能性が示唆された (one-way ANOVA, $P < 0.05$) (表2)。なお、雌に対する雄の誘因行動の回数についてみると、亜種(雌)の違いによる有意差はいずれの亜種(雄)においても認められなかった (one-way ANOVA, $P > 0.05$)。繁殖行動における失敗は主に雄の求愛行動 (display) から頭下行動 (head-down) の間における雌の離脱であり、その理由

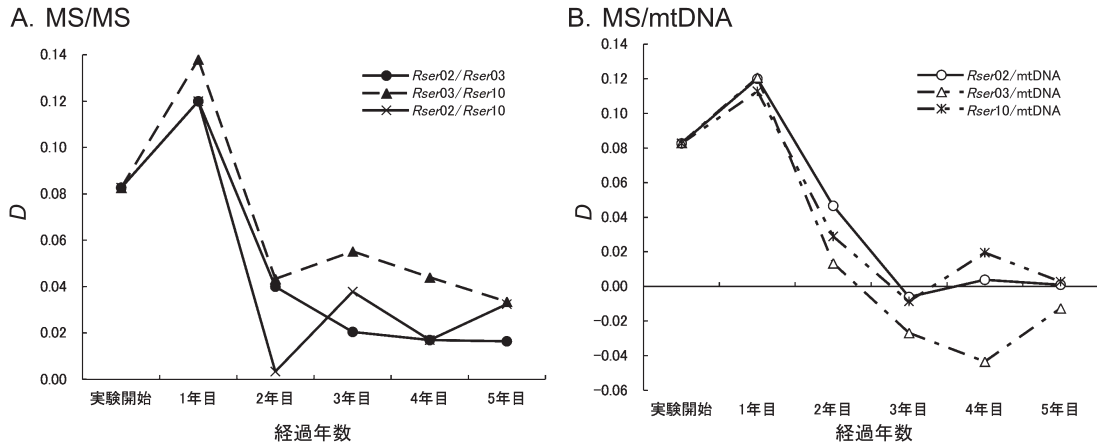


図5. 野外実験池のバラタナゴ個体群における連鎖不平衡指数(D)の変化。DはArlequin 3.01(Excoffier et al. 2005)により推定。すべての組合せにおいて実験開始と1年目には連鎖平衡からの有意差が認められたのに対し ($P < 0.001$)、2年目以降は認められなかった ($P > 0.05$)。A. マイクロサテライト間、B. マイクロサテライトと mtDNA。

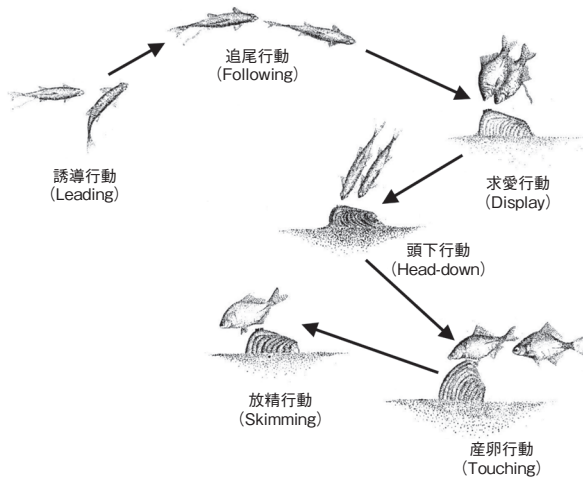


図6. バラタナゴの産卵行動 (ペア産卵)。

として求愛行動における雄の背鰭の fanning 回数とその回数に対する雌の選好性 (preference) が亜種間で異なる事が考えられた (加納 未発表)。

次に配偶行動における交雑の方向性の有無を見るため、バラタナゴ2亜種の雌雄を混在させた状態で各組合せにおけるペア産卵の頻度 (放精行動の頻度) を調べた。その結果、表2のペア産卵における成功率と同様、亜種間でのペア産卵の頻度は正逆共に亜種内の1/3~1/2となり、バラタナゴ2亜種間においては配偶行動における亜種認識の存在が示唆され、交雑の方向性は全く認められなかった (Fisher's exact test, $P > 0.05$) (表3)。なお、配偶行動における亜種間での雄間競争の有無について調べてみたところ、放精行動の回数において亜種間並びにサイズ

表2. ペア産卵におけるバラタナゴ2亜種の間での繁殖成功率の違い (繁殖成功率 = 放卵放精行動の回数 / 雄の誘導行動の回数)。40ℓ水槽に成熟した雌雄各1個体とドブガイ (産卵基質) 1個体を加え、VTRによる1時間の行動観察を4回行った (実験は毎回、異なる個体を使用)。K: ニッポンバラタナゴ (大阪産); O: タイリクバラタナゴ (栃木産)。

♂	×	♀	繁殖成功率 (平均 ± 標準偏差) (%)
K		K	31.3 ± 3.2
O		O	35.3 ± 4.5
K		O	11.1 ± 2.8
O		K	13.6 ± 3.0

表3. バラタナゴ2亜種の混在状態における亜種間での産卵行動 (放卵放精行動) の頻度 (%)。0.5t水槽にバラタナゴ2亜種 (各2ペア)、ドブガイ (産卵基質) 2個体を加え、VTRによる6時間の行動観察を2回行った (実験には毎回、異なる個体を使用)。K: ニッポンバラタナゴ (大阪産); O: タイリクバラタナゴ (栃木産)。

♂	×	♀	1回目 (n)	2回目 (n)	平均
K		K	31.3 (20)	33.3 (22)	32.3
O		O	43.8 (28)	33.3 (22)	38.5
K		O	12.5 (8)	12.1 (8)	12.3
O		K	12.5 (8)	21.2 (14)	16.9

の違いによる有意差は見られなかった (Friedman test, $P > 0.05$) (図7)。

遺伝子型の違いによる適応度の違い

バラタナゴ2亜種間における交雑後の生殖的隔離の程度を見るため、雌の繁殖特性、孵化率、生存率の3項目について飼育実験による適応度の調査を行った。その結

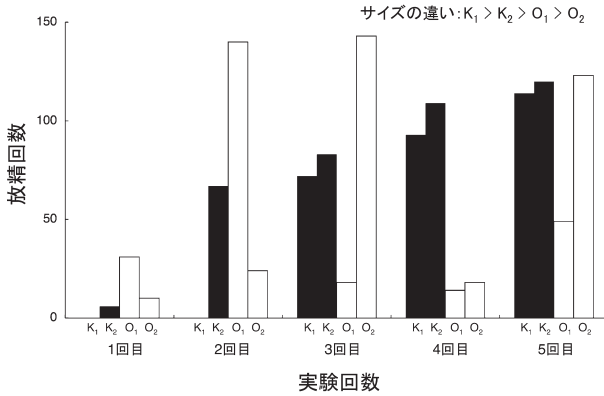


図7. 亜種間並びにサイズの違いによる配偶行動（放精行動の回数）の違い。60 ℓ水槽にバラタナゴ2亜種の雄各2個体、ニッポンバラタナゴの雌2個体、ドブガイ（産卵基質）2個体を加えた状態で、VTRによる3時間の行動観察を5回行った（実験は毎回、異なる個体を使用）。棒グラフ上の不等式はサイズの順位を表す。K：ニッポンバラタナゴ；O：タイリクバラタナゴ。

果、タイリクバラタナゴは雌の繁殖率（一回の産卵における産卵数×繁殖期における産卵回数）においてニッポンバラタナゴに勝るだけでなく、適応度（繁殖率×孵化率×生存率）も高い事が明らかとなった（表4、5）（*t*検定, $P < 0.05$ ）。また、人工授精により作出したF₁交雑個体（タイリクバラタナゴ [♀] × ニッポンバラタナゴ [♂]）の適応度はニッポンバラタナゴをかなり上回ったが（*t*検定, $P < 0.01$ ）、タイリクバラタナゴを超える事はなかった（*t*検定, $P > 0.05$ ）（表5）。したがって、バラタナゴ2亜種の交雑においては雑種崩壊と雑種強勢のいずれも存在しない可能性が示唆された。

バラタナゴ2亜種の交雑のメカニズム

野外実験池におけるバラタナゴ2亜種の混合飼育実験の結果（図1～3）を中心にバラタナゴ2亜種間における交雑のメカニズムについて考察する。

実験1年目において交雑個体（F₁）の出現率が任意交配の期待値よりも高く、F₁においてmtDNAのハプロタ

表4. バラタナゴの亜種間における雌の繁殖特性の違い。0.5 t水槽にバラタナゴ2亜種（各4ペア）、ドブガイ（産卵基質）4個体を加え、2ヶ月間（2003/5/1～7/31）各雌個体について産卵管の計測を行った。産卵管の長さが最長の日を排卵日とし、1回目の排卵から最後の排卵までの間を産卵期間とした。K：ニッポンバラタナゴ；O：タイリクバラタナゴ。

亜種	産地	排卵周期 (日)	産卵期の長さ (日)	産卵期における排卵回数
K (a)	大阪	11.0 ± 3.6	27.0 ± 12.0	3.7 ± 1.4
O (b)	栃木	5.9 ± 0.5	85.0 ± 6.7	15.0 ± 1.3
比 (b/a)		0.54	3.15	4.05

イブ頻度に有意差が見られなかった事はバラタナゴ2亜種間における交雑率は高いものの、この時点においては交雑の方向性は存在しない可能性を示唆している（図1）。この結果は配偶行動において亜種間である程度の生殖的隔離が見られた事（表2、3）と矛盾するが、この理由として亜種間での個体数の違いが亜種間での配偶を促した可能性が考えられる。同所的に存在する近縁種間において個体数が著しく異なる場合、個体数の少ない種（亜種、地域個体群を含む）は同種との配偶確率が低いため、配偶行動において他種を選択する様になり、交雑率が上昇する事は多くの種において報告されている（Rhymer and Simberloff 1996）。バラタナゴの場合、実験開始時におけるタイリクバラタナゴの割合は9%と低く、同様の理由により交雑率が上昇した可能性は高いと考えられる。（図1）。また、タイリクバラタナゴの雌における繁殖率の高さも交雑個体の頻度増加に寄与している可能性は極めて高い（表4、5）。しかしながら、ここで注目すべき点は実験1年目においてはハーディ・ワインベルグ平衡からの逸脱だけでなく連鎖不平衡の上昇も認められた事である（図4、5）。連鎖不平衡の上昇は同系交配の頻度上昇により生じる事が知られており（Templeton 2006）、バラタナゴ2亜種において見られた上昇は、実験1年目にタイリクバラタナゴの頻度が上昇した事によると考えられる（図1）。この結果はバラタナゴ2亜種間で交雑は生じるものの必ずしも任意交配ではない事を示している（図5）。

表5. バラタナゴ2亜種の間における孵化率（%）と生存率（%）の違い（生存率：孵化個体数に対する生存個体の割合）。実験は人工授精により行った（Kawamura 2005）。K：ニッポンバラタナゴ；O：タイリクバラタナゴ。

亜種	産地	n	親魚のサイズ (TL, mm)	バッチ サイズ	産卵数	孵化率 (%)	孵化後の生存率 (%)	
							30日	120日
K	大阪	97	42.5 ± 5.9	69	8.8 ± 6.7	33.5 ± 33.6	14.8 ± 24.0	0.9 ± 0.3
O	栃木	216	48.9 ± 6.0	32	14.0 ± 7.5	60.7 ± 40.1	36.1 ± 39.5	7.1 ± 1.9
交雑個体 (O[♀] × K[♂])	K：大阪 O：栃木	76	46.2 ± 9.5	38	13.4 ± 8.4	61.5 ± 28.0	35.0 ± 19.7	7.5 ± 0.6

実験2年目以降、ニッポンバラタナゴはほぼ絶滅し、交雑個体が寡占的な状態となったが(図1)、ニッポンバラタナゴの早期絶滅の理由としてタイリクバラタナゴにおける繁殖率の高さに加え、雑種における妊性の存在と適応度の高さが大きく挙げられる(表5)。また実験3年目以降における連鎖平衡とハーディ・ワインベルグ平衡の成立についてはニッポンバラタナゴの絶滅に伴う交雑個体の増加により配偶行動における交配前隔離が消失し、任意交配の状態に達した可能性が高い(図4)。なお、交雑個体が寡占的になった実験3年目以降においてもmtDNAとマイクロサテライトの各座においてタイリクバラタナゴの遺伝子浸透が継続して見られた事は(図2,3)、雑種強勢が存在しない状況下でのタイリクバラタナゴとの戻し交雑によるものと考えられる(表5)。

以上の事からタイリクバラタナゴの侵入によるニッポンバラタナゴの絶滅は、タイリクバラタナゴの繁殖率の高さに加え、交雑個体における妊性の存在と適応度の高さの3つが主な要因であると考えられる。また、ニッポンバラタナゴ絶滅後の交雑個体群におけるタイリクバラタナゴの遺伝子浸透の継続は、雑種強勢が存在せず、雑種とタイリクバラタナゴの戻し交雑によるものと推測される。実際、交雑年代の古い野外集団において見られるタイリクバラタナゴの対立遺伝子頻度の高さは、バラタナゴ2亜種の交雑における方向性並びに遺伝子浸透の存在を強く裏付けている(Kawamura et al. 2001)。

Type 6の交雑において必ずしも雑種強勢を必要としない事はAllendorf and Luikart (2007)により指摘されているが、バラタナゴ2亜種の交雑の特徴として挙げられるのは交雑の方向性の決定様式である。交雑の方向性の決定要因としては、モツゴとシナイモツゴの交雑に見られる様な雄における異種間競争(小西・高田 2005)や配偶者選択における雌の優位性(Wirtz 1999)が挙げられており、これらの多くは種間での個体数の偏り、すなわち密度効果(density effect)によるものとされている(Avise and Saunders 1984)。バラタナゴの場合、配偶行動における不完全な交配前隔離にもかかわらず交雑個体が高頻度で出現する事はこれらと同様、密度効果によるものと考えられる。しかしながら、バラタナゴ2亜種の交雑の特徴は交雑の方向性が交雑の開始時点では存在しないのに対し、ニッポンバラタナゴ絶滅後の雑種世代において出現する事である。この事は交雑の方向性が従来指摘されてきた様な近縁外来種と在来種の間における雌雄の交配様式の違いではなく(Wirtz 1999)、遺伝子型における適応度の違いにより生じる事を意味している。

Type 6の交雑の最大の特徴は最終的に個体群がhybrid swarmの状態となり、在来種は個々の遺伝子だけでなくゲノムレベルにおいて絶滅するというgenomic extinction(Epifanio and Philipp 2001)が生じる事である。野外におけるバラタナゴの交雑個体群はいずれもhybrid swarmの状態を強く示しているが、バラタナゴの場合、特徴的とされるのは野外における交雑個体群が形態と遺伝子組成のいずれにおいてもタイリクバラタナゴの特徴を強く持つ傾向が認められる事である(Kawamura et al. 2001)。この理由として先程述べた雑種強勢が存在しない事が挙げられるが、ここで謎とされるのは遺伝子によって浸透度が大きく異なる事である。例えばmtDNAは遺伝子の中でも浸透度が高く、交雑の進行に伴い完全にタイリクバラタナゴのハプロタイプに置換される傾向が強い事が知られている(Kawamura et al. 2001; 三宅ほか 2007)。この現象がmtDNAの中立性を前提とした場合、核ゲノムと比べた有効集団サイズの違いによるmtDNAの遺伝的浮動の受けやすさ(Takahata and Slatkin 1984)だけによるのか、あるいは対立遺伝子間での適応度の違い(Ballard and Kreitman 1995; Dowling et al. 2008)により生じるのかは興味を持たれる問題である。Type 6の交雑に限らず、交雑における遺伝子間での浸透様式の違いは近年多くの分類群において明らかとなっている(Avise 2004)。この現象の解明においては進化モデルをベースとした飼育実験と交雑個体群の動態シミュレーションにより、遺伝子レベルで適応度が遺伝子浸透に与える影響を考察する必要があると思われる。

外来種問題と希少種問題

近縁外来種と在来種の交雑が遺伝子浸透の有無にかかわらず在来種の大幅な減少ないしは絶滅を生じる問題は、これまで動植物の多くの分類群において報告されている(Rhymer and Simberloff 1996)。この事から近縁外来種の問題は外来種問題であると同時に希少種問題の一つであると言う事ができる。Type 4の交雑の場合、形態と分子マーカーの併用により交雑個体ないしは近縁外来種の判定が可能である事から、交雑個体の除去による在来種の保護は可能である(Spruell et al. 2001)。しかしながらType 5と6の交雑の場合、戻し交雑により個体の表現型が在来種と近縁外来種の間で連続的になるだけでなく、近縁外来種の遺伝子浸透の程度も個体により大きく異なる事から、遺伝子浸透が進んだ個体群においては形態と遺伝子のいずれにおいても在来種の識別は難しく、保護

はほぼ不可能である (Beaumont et al. 2001)。この事から近縁外来種による遺伝子浸透は在来種の保護における最も困難な障害となっている (Allendorf and Luikart 2007)。

ニッポンバラタナゴの場合、比較的健全な状態で残っているのは九州中北部の個体群であるとされている (河村 2003a; Kawamura 2005)。しかしながらアロザイム分析等により九州におけるタイリクバラタナゴの存在は1990年代前半に確認されており (Nagata et al. 1996)、ニッポンバラタナゴの九州個体群はタイリクバラタナゴの侵入に脅かされた状況にある (鬼倉ほか 2007)。バラタナゴ2亜種は形態が酷似するものの側線有孔鱗数のモードが大きく異なり (中村 1969)、交雑個体の側線有孔鱗数は両者の間に位置する事が知られている (長田・立脇 1987)。三宅ほか (2008) は九州地方におけるタイリクバラタナゴの侵入の実態を明らかにするため、側線有孔鱗数と mtDNA のハプロタイプについて調査を行ったところ、全体の約4割の個体群においてタイリクバラタナゴの mtDNA を確認し、各個体群におけるタイリクバラタナゴの mtDNA のハプロタイプ頻度と側線有孔鱗数の平均値の間に極めて高い正の相関がある事を明らかにした。

魚類において側線有孔鱗数は複数の量的形質遺伝子座 (quantitative trait locus: QTL) により支配された形質である事が知られている (Nichols et al. 2004)。バラタナゴの個体群において外来亜種の遺伝子の浸透度と側線有孔鱗数の間に高い相関が見られた事は、(1) 量的形質を指標とする事により個体群内における遺伝子浸透の有無だけでなく浸透度も推定可能、(2) 小数の量的形質の調査により間接的に複数の遺伝子座の調査が可能、(3) 遺伝子分析と比べ簡便かつ安価な方法で近縁外来種の侵入を高い確率で判定できる事を示している。

遺伝子浸透を伴う近縁外来種の侵入において、遺伝子浸透が進んだ個体群における近縁外来種と交雑個体の完全除去はほぼ不可能である事から (Beaumont et al. 2001)、こうした個体の早期発見は在来種の保護において極めて重要である。量的形質を用いた三宅ほか (2008) の判定手法は統計的に遺伝子浸透の有無を検討するものであり、個体レベルでの判定には若干精度に欠くものの、近縁外来種の侵入のモニタリングにおいては即戦力のある優れた手法である。本手法による近縁外来種と交雑個体の早期発見は在来種の保護における水際作戦とも言うべきものであり、こうした判定技術による近縁外来種の侵入防御は今後、他の生物においても検討していく必要があると思われる。

おわりに

外来種駆除は大きく撲滅と制御に分ける事ができ、撲滅は外来種を防除対策地域から完全に排除する事であるのに対し、制御は撲滅が困難な場合、環境への影響が許容できる程度にまで個体数を減らす事である (松沢・瀬能 2008)。しかしながら外来種の駆除は後者においても決して容易な事ではなく、その理由として生物学的要因、技術的要因、経済的要因、政治的要因の大きく4つが挙げられる。生物学的要因はその種の持つ分散能力、繁殖力と言った生物学的特性による駆除の難しさであり、技術的要因は生物学的要因とも大きく関係する駆除技術の開発の難しさである (日本生態学会 2002)。経済的要因とは駆除に要するコストの問題であり (山田 2006)、政治的要因とは駆除の実践に当たって行政と地域住民の間でコンセンサスを得られるかどうかと言った社会的な問題である (渡邊 2007)。

交雑を伴う近縁外来種の駆除においては、近縁外来種だけでなく交雑個体も駆除の対象となり、撲滅の成否はこれらの早期発見に掛かっていると言っても過言ではない。例えば和歌山におけるタイワンザル (*Macaca cyclopsis*) とニホンザル (*Macaca fuscata*) の交雑個体の駆除に見られる様に、個体の繁殖力がさほど高くなく形態で在来種と非在来種 (近縁外来種 + 交雑個体) の識別が容易な場合は早期発見により撲滅は比較的可能である (仲谷・前川 2002; 渡邊 2007)。しかしながら、タイリクバラタナゴ (長田 1980) の様に繁殖力が高いだけでなく遺伝子浸透も早い種においては非在来種の撲滅は極めて困難である。この場合、駆除の方法には二つあり、一つはその個体群全体を交雑個体群と見なし撲滅の対象とするもの、もう一つは形態ないしは遺伝子の分析により、非在来種である事が確実な個体のみを選択的にその個体群から除去して行き、最終的に個体群を在来種のみ状態に戻すというものである。どちらの方法が適切であるかは状況により異なる。非在来種の拡散防止を目的にするのであれば前者の方が優れているが、カットスロートトラウト (Allendorf et al. 2004) のように在来種が絶滅に近い状況下では、後者を選択せざるを得ない場合もありうる。しかしながら、後者の方法は前者に比べコストと労力を要し、成功例はほとんど存在しない。また、撲滅が困難な非在来種の駆除において、近隣に在来種が生息する場合には、非在来種の個体数抑制と拡散防止だけでなく、在来種を非在来種の侵入から守るための方法も検討する必要がある (松沢・瀬能 2008)。

このように外来種対策の立案においては対象種の生物学的特性だけでなく対象種を取り巻く状況についても考慮する必要がある事がわかる。また、駆除の実施においてはかなりの人手と費用を要するため、駆除対策について一般の理解を得る事は対策の立案と並び重要な作業であり、対策事業の成否を決する大きな要因でもある(山田 2006; 渡邊 2007)。アライグマ (*Procyon coyus*) (池田 2002) やアフリカマイマイ (*Achatina fulica*) (富山 2002) の様に食害と言った形で人間の経済活動に対し損害を与える種においては、駆除の意義は自明であり一般大衆に比較的理解されやすい。これに対し、近縁外来種と在来種の交雑が人間の社会活動に与える影響については、アカイエカ (*Culex pipens*) の種間交雑 (Couzin 2004) の様な一部の例を除き、まだよくわかっていないのが現状であり、交雑ザルの駆除に見られる様に駆除についての一般理解を得るのは中々容易でないのが現実である (村上・大井 2007)。

近縁外来種と在来種の交雑は決して一在来種の絶滅に留まるものではない。近年、動植物における交雑による侵略性加速の可能性が指摘されており (Ellstrand and Schierenbeck 2000; Arnold 2006)、この問題は人間への影響を含めた在来の生態系を激変させる危険性を孕んでいる。この事から交雑を伴う近縁外来種の問題は、今日地球的規模で問題になっている biotic homogenization の阻止、生物多様性の保全の点からも極めて重要であると言う事ができる (Chapin et al. 2000; McKinney and Lockwood 1999)。近縁外来種研究の今後の課題としては、入念な野外調査と分析による交雑の実態解明と平行して、この問題への社会的理解の促進と防除に向けた万全な対策の立案が重要かと思われる。

謝 辞

本特集の企画者である西川潮氏と米倉竜次氏には本稿の発表の機会を与えて頂き、厚く感謝申し上げます。また編集委員並びに2人の校閲者の方々には、本稿に関し非常に有益なコメントを頂き、ここに深く御礼申し上げます。著者らの調査及び研究に対し、いろいろとご協力頂いた九州大学農学部鬼倉徳雄助教、中島淳博士並びにNPO法人高安ニッポンバラタナゴ研究会の皆様に対しては、この場を借りて御礼申し上げます。なお本稿で紹介した著者らの調査研究は文部科学省科学研究費補助金(基盤研究C(課題番号17570018))の助成を受けて行われた事をここに記しておく。

引用文献

- Allendorf FW, Leary RF (1988) Conservation and distribution of genetic variation in a polytypic species, the cutthroat trout. *Conserv Biol* 2:170-184
- Allendorf FW, Leary RF, Hitt NP, Knudsen KL, Lundquist LL, Spruell P (2004) Intercrosses and the U.S. endangered species act: should hybridized populations be included as westslope cutthroat trout? *Conserv Biol* 18:1203-1213
- Allendorf FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends Ecol Evol* 16:613-622
- Allendorf FW, Luikart G (2007) Conservation and the genetics of populations. Blackwell Publishing, Malden, MA
- Arnold ML (1997) Natural hybridization and evolution. Oxford University Press, Oxford
- Arnold ML (2006) Evolution through genetic exchange. Oxford University Press, Oxford
- Avise JC (2004) Molecular markers, natural history, and evolution, 2nd edition. Sinauer Associates, Sunderland
- Avise JC, Saunders NC (1984) Hybridization and introgression among species of sunfish (*Lepomis*): analysis of mitochondrial DNA and allozyme markers. *Genetics* 108:237-255
- Ballard JWO, Kreitman M (1995) In mitochondrial DNA a strictly neutral marker? *Trends Ecol Evol* 12:485-488
- Beaumont M, Barratt EM, Gottelli D, Kirchner AC, Daniels MJ, Pritchard JK, Bruford MW (2001) Genetic diversity and introgression in the Scottish wildcat. *Mol Ecol* 10:319-336
- Chapin FS III, Zavaleta ES, Eviner VT, Naylor RL, Vitousek PM, Reynolds HL, Hooper DU, Lavorel S, Sala OE, Hobbie SE, Mack MC, Diaz S (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242
- Couzin J (2004) Hybrid mosquitoes suspected in West Nile virus spread. *Science* 303:1451
- Coyne JA, Orr HA (2004) Speciation. Sinauer Associates, Sunderland, MA
- Dawson DA, Burland TM, Douglas A, Comber SCL, Bradshaw M (2003) Isolation of microsatellite loci in the freshwater fish, the bitterling *Rhodeus sericeus* (Teleostei: Cyprinidae). *Mol Ecol Notes* 3:199-202
- Dobzhansky T (1951) Genetics and the origin of species (3rd ed.). Columbia University Press, New York
- Dowling DK, Friberg U, Lindell J (2008) Evolutionary implications of non-neutral mitochondrial genetic variation. *Trends Ecol Evol* 21:546-554
- Dowling TE, Secor CL (1997) The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. *Ann Rev Ecol Syst* 28:593-619
- Ellstrand NC, Schierenbeck KA (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc Natl Acad Sci USA* 97:7043-7050
- Epifanio J, Philipp D (2001) Simulating the extinction of parental lineages from introgressive hybridization: the effects

- of fitness, initial proportions of parental taxa, and mate choice. *Rev Fish Biol Fish* 10:339-354
- Excoffier L, Laval G, Schneider S (2005) Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1:47-50
- 古川 力 (2001) 交雑. (動物遺伝育種学辞典編集委員会編) 動物遺伝育種学辞典. 朝倉書店, 東京, pp 206-208
- Grant BR, Grant PR (2002) Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science* 296:707-711
- 細谷和海 (2003) シナイモツゴ. (環境省編) 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—4 汽水・淡水魚類2003. 財団法人自然環境研究センター, 東京, pp 96-97
- 上高地イワナ問題研究会 (1982) 上高地・梓川上流域におけるイワナに関する検討会報告抄 (総合考察). *淡水魚* 8:84-90
- 池田 透 (2002) アライグマ—ペットが引き起こした惨状. (日本生態学会編) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京, p 70
- Kanoh Y (1996) Pre-oviposition ejaculation in externally fertilizing fish: how sneaker male rose bitterlings contrive to mate. *Ethology* 102:883-899
- 川合禎次・川那部浩哉・水野信彦 (編) (1980) 日本の淡水生物—侵略と攪乱の生態学. 東海大学出版会, 東京
- 河村功一 (2003a) ニッポンバラタナゴ. (環境省編) 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—4 汽水・淡水魚類2003. 財団法人自然環境研究センター, 東京, pp 44-45
- 河村功一 (2003b) イチモンジタナゴ. (環境省編) 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—4 汽水・淡水魚類2003. 財団法人自然環境研究センター, 東京, pp 98-99
- Kawamura K (2005) Low genetic variation and inbreeding depression in small isolated populations in the Japanese rosy bitterling, *Rhodeus ocellatus kurumeus*. *Zool Sci* 22:517-524
- Kawamura K, Ueda T, Arai R, Nagata Y, Saitoh K, Ohtaka H, Kaoh Y (2001) Genetic introgression by the rose bitterling, *Rhodeus ocellatus ocellatus* into the Japanese rose bitterling *R. o. kurumeus* (Teleostei: Cyprinidae). *Zool Sci* 18:1027-1039
- 北野 聡 (2002) カワマス—放流と雑種形成. (日本生態学会編) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京, p 114
- Koga K, Goto A (2005) Genetic structures of allopatric and sympatric populations in *Pseudorasbora pumila pumila* and *Pseudorasbora parva*. *Ichthyol Res* 52:243-250
- Konishi M, Takata K (2004a) Impact of asymmetric hybridization followed by sterile F₁ hybrids on species replacement in *Pseudorasbora*. *Conserv Genet* 5:463-474
- Konishi M, Takata K (2004b) Size-dependent male-male competition for a spawning substrate between *Pseudorasbora parva* and *P. pumila*. *Ichthyol Res* 51:184-187
- 小西 蘭・高田啓介 (2005) シナイモツゴからモツゴへ—交雑をとおした種の置き換わり—. (森 誠一・片野修編) 希少淡水魚の現在と未来. 信山社, 東京, pp 99-110
- Leary RF, Allendorf FW, Forbes SH (1993) Conservation genetics of bull trout in the Colombia and Klamath River Drainages. *Conserv Biol* 7:856-865
- Levin DA, Franciscoortega J, Jansen RK (1996) Hybridization and the extinction of rare plant species. *Conserv Biol* 10:10-16
- 松沢陽志・瀬能 宏 (2008) 日本の外来魚ガイド. 文一総合出版, 東京
- Mayr E (1963) Animal species and evolution. Harvard University Press, Cambridge, MA
- McKinney ML, Lockwood JL (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends Ecol Evol* 14:450-453
- 三宅琢也・河村功一・細谷和海・北川忠生 (2007) ニッポンバラタナゴの奈良県内からの初記録. *魚類学雑誌* 54:139-148
- 三宅琢也・中島 淳・鬼倉徳雄・古丸 明・河村功一 (2008) ミトコンドリアDNAと形態から見た九州地方におけるニッポンバラタナゴの分布の現状. *日本水産学会誌* 74:1060-1067
- 宮下和喜 (1977) 帰化動物の生態学—侵略と適応の歴史. 講談社, 東京
- 村上興正・大井 徹 (2007) 特定鳥獣保護管理計画の現状と課題. *哺乳類科学* 47:127-130
- 村上興正・鷲谷いづみ (2002) 外来種と外来種問題. (日本生態学会編) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京, pp 3-4
- 長田芳和 (1980) タイリクバラタナゴ—純血の危機. (川合禎次・川那部浩哉・水野信彦編) 日本の淡水生物—侵略と攪乱の生態学—. 東海大学出版会, 東京, pp 147-153
- 長田芳和・立脇康嗣 (1987) ニッポンバラタナゴとタイリクバラタナゴの形態の比較—連続するその変異. 採集と飼育 49:286-290
- Nagata Y, Tetsukawa T, Kobayashi T, Numachi K (1996) Genetic markers distinguishing between the two subspecies of the rosy bitterling, *Rhodeus ocellatus* (Cyprinidae). *Ichthyol Res* 43:117-124
- 中村守純 (1955) 関東地方に繁殖した移植魚. *日本生物地理学会誌* 16-19:333-337
- 中村守純 (1969) 日本のコイ科魚類. 資源科学研究所, 東京
- 仲谷 淳・前川慎吾 (2002) タイワンザル—在来種ニホンザルを脅かす交雑問題. (日本生態学会編) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京, p 64
- Nichols KM, Wheeler PA, Thorgaard GH (2004) Qualitative trait loci analysis for meristic traits in *Oncorhynchus mykiss*. *Env Biol Fish* 69:317-331
- 日本生態学会 (編) (2002) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京
- 太田英利 (2000) セマルハコガメ. (環境省編) 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—3 爬虫類・両生類2000. 財団法人自然環境研究センター, 東京, pp 40-41
- 鬼倉徳雄・中島 淳・江口勝久・三宅琢也・西田高志・乾 隆帝・剣持 剛・杉本芳子・河村功一・及川 信

- (2007) 有明海沿岸域のクリークにおける淡水魚類の出現・個体数とクリークの護岸形状との関係. 水環境学会誌 5:277-283
- Park J-K, Kim W (2003) Two *Corbicula* (Corbiculidae: Bivalvia) mitochondrial lineages are widely distributed in Asian freshwater environment. *Mol Phylogenet Evol* 29:529-539
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol Ecol Notes* 6:288-295
- Poteaux C, Bonhomme F, Berrebi P (1998) Differences between nuclear and mitochondrial introgressions of brown trout populations from a restocked main river and its unstocked tributary. *Biol J Linn Soc* 63:379-392
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP (Version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J Hered* 86:248-249
- Rhymer JM, Simberloff D (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annu Rev Ecol Syst* 27:83-109
- Rhymer JM, Williams MJ, Braun MJ (1994) Mitochondrial analysis of gene flow between New Zealand mallards (*Anas platyrhynchos*) and grey ducks (*A. superciliosa*). *Auk* 111:970-978
- Rozhnov VV (1993) Extinction of the European mink: ecological catastrophe or a natural process? *Lutroloa* 1:10-16
- Smith GR (1992) Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates. *Syst Biol* 41:41-57
- Spruell P, Bartron ML, Kanda N, Allendorf FW (2001) Detection of hybrids between bull trout (*Salvelinus confluentus*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) using PCR primers complementary to interspersed nuclear elements. *Copeia* 2001:1093-1099
- Suzuki R, Fukuda Y (1971) Survival potential of F1 hybrids among salmonid fishes. *Bull Freshwater Fish Res Lab* 21:68-83
- 高橋清孝 (1997) シナイモツゴ. (長田芳和・細谷和海編) 日本の希少淡水魚の現状と系統保存—よみがえれ日本産淡水魚. 緑書房, 東京, pp 104-113
- Takahata N, Slatkin M (1984) Mitochondrial gene flow. *Proc Natl Acad Sci USA* 81:1764-1767
- Templeton AR (1987) Outbreeding depression and coadaptation. In: Soulé ME (ed) *Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA
- Templeton AR (2006) *Population genetics and microevolutionary theory*. Wiley & Sons, New York
- 富山清升 (2002) アフリカマイマイ—薬用・食用として人為的に移入. (日本生態学会編) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京, p 70
- 鷺谷いづみ・村上興正 (2002a) 外来種問題はなぜ生じるのか—外来種問題の生物学的根拠—. (日本生態学会編) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京, pp 4-5
- 鷺谷いづみ・村上興正 (2002b) 日本における外来種問題. (日本生態学会編) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京, pp 6-9
- 渡邊邦夫 (2007) ニホンザル: 山積する課題と個体群コントロール. *哺乳類科学* 47:147-151
- Watanabe K, Iguchi K, Hosoya K, Nishida M (2000) Phylogenetic relationships of the Japanese minnows, *Pseudorasbora* (Cyprinidae), as inferred from mitochondrial 16S rRNA gene sequences. *Ichthyol Res* 47:43-50
- Wiegand KM (1935) A taxonomist's experience with hybrids in the wild. *Science* 81:161-166
- Wiepkema PR (1961) An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling (*Rhodeus amarus* Bloch). *Arch Neerl Zool* 14:103-199
- Wirtz P (1999) Mother species-father species: Unidirectional hybridization in animals with female choice. *Anim Behav* 58:1-12
- 山田文雄 (2006) マンゲース根絶への課題. *哺乳類科学* 46:99-102
- 安川雄一郎 (2002) セマルハコガメ—懸念される“のらガメ”の在来種への影響. (日本生態学会編) 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京, p 95
- 財団法人自然環境研究センター (編), 多紀保彦 (監修) (2008) 決定版 日本の外来生物. 平凡社, 東京

特集1 生物学的侵入の分子生態学

遺伝子マーカーを用いた褐藻ワカメ移入集団の起源・動態解析と 緑藻アオサ類移入集団の検出

川井 浩史^{*1)}・上井 進也^{**}・羽生田 岳昭^{*}・中村 規代典^{*}・鳶田 智^{***}
Judie Broom^{****}・Wendy Nelson^{*****}・Frederique Viard^{*****}

*神戸大学内海域環境教育研究センター

**新潟大学理学部

***お茶の水女子大学人間文化創成科学研究科

****University of Otago, New Zealand

*****National Institute of Water and Atmospheric Research, New Zealand

*****Roscoff Marine Station, France

Origin and dynamics of the introduced populations of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae) and detection of introduced populations of *Ulva* spp. (Ulvophyceae) by the analyses using molecular markers. Hiroshi Kawai (Kobe University Research Center for Inland Seas), Shinya Uwai (Faculty of Science, Niigata University), Takeaki Hanyuda and Kiyonori Nakamura (Kobe University Research Center for Inland Seas), Satoshi Shimada (Graduate School of Humanity and Sciences), Judie Broom (University of Otago, New Zealand), Wendy Nelson (National Institute of Water and Atmospheric Research, New Zealand), Frederique Viard (Roscoff Marine Station, France)

要旨：海運などによる大陸間移入が問題となっている大型海藻ワカメ、アオサ類を対象に、日本を含む東アジア、オセアニア、北米太平洋沿岸などの集団を中心に遺伝的多様性の解析を行い、その起源と動態につき考察した。その結果、代表的な食用海藻であるワカメ（褐藻コンブ目）は、ミトコンドリア *cox3+tatC-tLeu* 遺伝子を用いたハプロタイプ解析から、原産地北東アジアの集団は大きく1) 大陸タイプ；2) 北日本タイプ；3) 本州太平洋岸タイプ；4) 日本海タイプの4つの系統群に区分され、これらとの比較に基づき欧州、北米、オセアニア、南米などの海外移入集団の起源を推定した。またニュージーランドについては古い乾燥標本の解析を含む、より詳細な比較を行った結果、侵入後現在までに優占集団が変化してきた経過が明らかになった。一方、港湾を含む浅い沿岸域の代表的な海藻であるアオサ類（緑藻アオサ目）について、三河湾と大阪湾において優占する個体群を対象に核 rDNA ITS 領域による分類を行った。その結果、これらの海域では優占集団が季節的に変化していることや、これまで日本で報告されていない種が定着・繁茂していることが確認された。

キーワード：移入海藻、ハプロタイプ解析、マイクロサテライト、外来種、遺伝的多様性

はじめに

人間の経済活動の活発化とグローバル化により、海の生態系においても微細藻類や大型の海藻類が大洋を越えて移入・定着し、これらが生態系や漁業に深刻な影響を与える例が報告されている (Critchley et al. 1990; Meinesz 1999; Ruiz et al. 2000; Grosholz 2002; Casas et al. 2004 ;

2008年10月1日受付、2009年2月2日受理

1) email: kawai@kobe-u.ac.jp

Schaffelke et al. 2005)。例えば地中海に侵入した緑藻イチズタは、在来の海草類を駆逐することでこれらの海草が基礎となって成立していた藻場生態系を激変させたほか (Meinesz 1999)、アメリカ北西部、ヨーロッパなどに侵入したタマハハキモクは、港湾部などで大繁茂し沿岸生態系のみならず船舶輸送や漁業にも影響を与えている (Fletcher and Manfredi 1995)。

これらの海藻類の人為的な移入・定着については、船体付着やバラスト水などの船舶を介した移動と、水産活

動に伴う意図的な導入や他の生物に混じって運ばれる非意図的な移入が代表的なものとされている (Williams and Smith 2007)。このうち、船体付着による移入に関しては、シオミドロ類などのような微小な海藻や成長の速いアオサ類 (アオノリ類を含む) は頻繁に船体付着 (汚損) 生物となることから、人類の航海活動の拡大に伴って様々な海域で古くから引き起こされてきたと考えられる。船舶が小型でまた遠距離の移動に時間がかかっていた時代には、大洋を越える航海、特に熱帯域を通過する航路を生き延びて拡散した大型の海藻類は比較的少なかったと考えられるが、近年の船舶の大型化・高速化や、鉄鋼船の建造に伴う海水をバラストとして利用するシステムの導入で、大型の海藻類も船舶によって生きたまま運ばれる可能性が高まった。この際、大陸間航路の大型船舶が頻繁に入出港する国際港湾は、水質汚濁の進んだ閉鎖性海域に設置されることが多く、在来種の生物相が貧弱であることから、大型船舶に付着する生物群が持ち込まれ、あるいは持ち出される、いわば海洋生物の移入・移出のホットスポットとなる可能性が高い。また、これらの港湾は、様々なタイプの運搬船、フェリー、漁船などが頻繁に入港・停泊するため、移入生物の周辺海域への二次拡散源となることも危惧される (Hay 1990; Mineur et al. 2008)。

この様な状況の中で、大型の海藻類の大陸間越境移入がしばしば問題となるようになったが、船舶を介して移入したと考えられる場合、移入集団の起源や移動経路を推定することは困難な場合が多い。また、海藻類の多くはその形態が単純であるにもかかわらず形態的な可塑性が非常に大きいため、外部形態だけでは正確な種の同定が困難な場合が多く、そもそも、ある集団が外来種であるのか、在来種であるのかが議論になる場合もある (Olsen et al. 1998; Meinesz 1999)。そこで、現在世界的に沿岸域の環境問題を引き起こしている褐藻ワカメと緑藻アオサ類を対象に、遺伝子マーカーを用いてそれぞれの地域集団を比較することにより、これらの大型海藻類の移入集団の起源や移入経路を推定することをめざして研究を行った。

褐藻ワカメ

ミトコンドリア遺伝子ハプロタイプ解析

大型海藻ワカメ *Undaria pinnatifida* (褐藻コンブ目) は、日本を代表する食用海藻の一つであり、日本以外に韓国や中国でも広い範囲で養殖されている。ワカメは陸

上植物や多くの動物とは異なり、形態が著しく異なる単相 (n) の配偶体と複相 (2n) の孢子体 2 つの世代が季節的に交代する、いわゆる異形世代交代をするが、我々が食用とする大型の藻体は孢子体世代である。ワカメの本来の分布域 (原産地) は日本および韓国周辺であると考えられるが、1970 年代初めに養殖目的で地中海に導入されたカキ稚貝に、おそらく小型の世代である配偶体が付着しており、非意図的にヨーロッパへ侵入・定着した (Perez et al. 1981; Fletcher and Manfredi 1995)。また、1980 年代後半以降はおそらく大型船舶 (船体付着またはバラスト水) を介した移入でオーストラリア (タスマニア州、ビクトリア州)、ニュージーランド、北米太平洋岸 (米国・カリフォルニア州、メキシコ・バハカリフォルニア州)、アルゼンチンなどへ分布を広げ、現在も拡大が危惧されていることから国際海事機関 (IMO) による「10 の最も沿岸生態系攪乱のリスクの大きい海洋生物」のリストにも含まれている (Lowe et al. 2000)。これに関連してオーストラリア・タスマニア州の集団が日本のバラ積み運搬船によって移入したとの批判が現地の研究者によりなされたこともあるが (Sanderson 1990)、これら海外におけるワカメ集団の実際の起源については、ほとんどの場合、不明であった (Casas and Piriz 1996; Campbell and BurrIDGE 1998; Silva et al. 2004)。そこで、原産地である日本周辺各地のワカメ集団の遺伝的多様性を、比較的進化速度が速く、褐藻類では種や集団レベルの解析にしばしば用いられる遺伝子マーカーであるミトコンドリア *cox3* と *tatC-tLeu* 遺伝子の塩基配列情報により解析し、その結果を世界各地の集団と比較することで、移入集団の起源と拡散経路の推定を行った (Uwai et al. 2006)。

具体的には、日本各地、韓国、中国、フランス、オーストラリア、ニュージーランドにおいてワカメ藻体の採集を行うとともに、アルゼンチン、米国、メキシコのワカメ孢子体の乾燥標本を各地の研究協力者から入手した。ワカメ藻体から植物組織用 DNA 抽出キットにより全 DNA を抽出し、ミトコンドリア *cox3* 遺伝子の一部 (以後 *cox3*、470 塩基)、および *tatC* 遺伝子末端から *tLeu* 遺伝子までの領域 (以後 *tatC-tLeu*、438 塩基) を PCR 法により増幅し、ダイレクトシーケンス法により塩基配列を決定した。

その結果、北東アジア産の 97 個体から 25 のハプロタイプ (遺伝子型) が確認され、これらをその地理的分布、塩基置換数および Minimum Spanning Network 系統樹による解析結果から、大きく以下の 4 つのグループに分類した (図 1): (I) 北日本タイプ; (II) 大陸タイプ; (III)

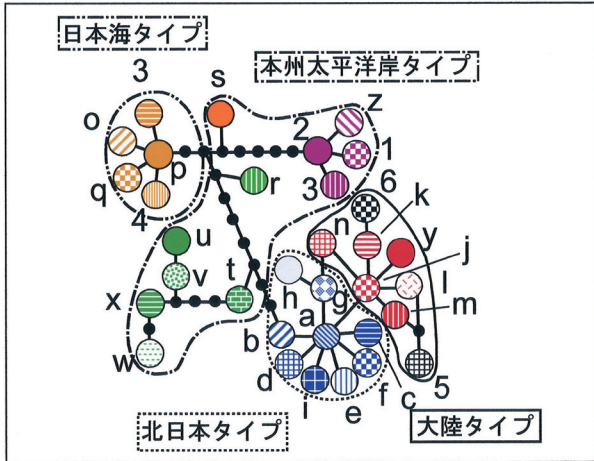


図1. 北東アジア沿岸（原産地）におけるワカメ集団遺伝的型の地理的変異。ミトコンドリア遺伝子の *cox3* と *tatC-tLeu* 領域塩基配列の比較による Minimum Spanning Network 系統樹。網掛けパターンをつけた○は各地で採集されたハプロタイプ（遺伝子型）を示し、それらをつなぐ線の上の横棒は遺伝子の塩基置換を示す。全体で 33 のハプロタイプが検出され、そのうち日本周辺の原産地では 25 が見いだされ、残りはこれまでのところ移入先でのみ発見されている。

本州太平洋岸タイプ；(IV) 日本海タイプ。

このうち、(I) 北日本タイプは日本では北海道と東北地方の太平洋岸に分布し、(II) 大陸タイプと近縁である。(II) 大陸タイプは韓国及び中国に分布するが、これらの沿岸では一部に (I) のハプロタイプも見られる。(III) 本州太平洋岸タイプは黒潮の影響のある九州から房総半島へかけての太平洋沿岸に分布し、東部と西部で地理的な変異が認められる。(IV) 日本海タイプは遺伝的には(III)と近縁だが、日本海の広い範囲において同じハプロタイプが見られることに特徴がある (図2)。

大陸タイプと北日本タイプは遺伝的には近縁だが、地理的には日本海によって分布が分断されており、また対馬海峡などの海峡を越えた大陸タイプと日本海タイプの間での交流は見られなかった。このため海流などにより比較的容易に拡散すると考えられる海藻類でも、各地域に特徴的な遺伝子型が存在すること、人為的な移入が起らなければ地域集団の遺伝的多様性は良く保持されることが確認された。しかし、その一方、日本国内においても、ワカメの養殖が盛んで、また各地から種苗が持ち込まれている大阪湾周辺ではこれら全てのタイプに含まれるハプロタイプが見られ、遺伝的な攪乱が引き起こされている実態が明らかになった。

海外のワカメ集団では、図3に示すように、ヨーロッ

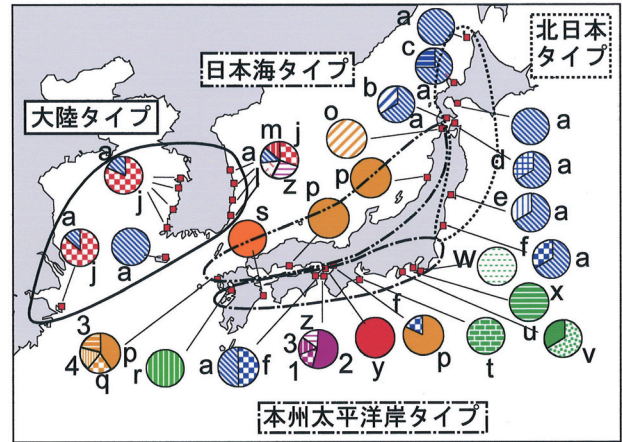


図2. 北東アジア（原産地）におけるワカメ *cox3+tatC-tLeu* ハプロタイプ（遺伝子型）の分布。

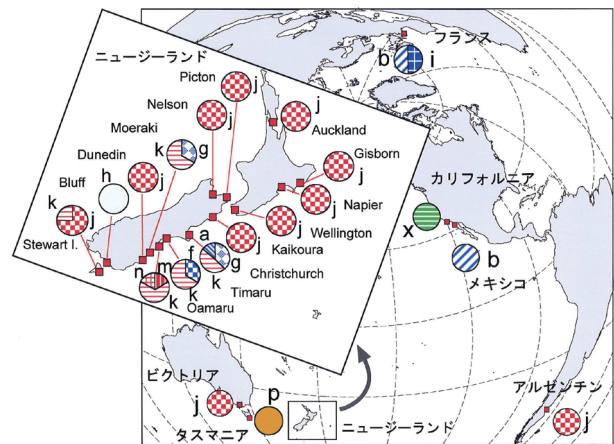


図3. ワカメの海外における分布域における *cox3+tatC-tLeu* ハプロタイプ（遺伝子型）の分布。

パおよびメキシコの集団は (I) 北日本タイプを示した。このうち、ヨーロッパの集団ではこれまでに北東アジアでは確認されていないハプロタイプが見いだされたが、塩基配列からは北日本タイプと近縁である。オーストラリア南東部（ビクトリア州）とアルゼンチンの集団は (II) 大陸タイプを示した。

一方、カリフォルニアの集団は北東アジアからは見つかっていないハプロタイプに属したが、その塩基配列からは (III) 本州太平洋岸タイプのうち、東部沿岸のものに近縁であると考えられた。ニュージーランドでは複数のタイプが見いだされたが、北島では (II) 大陸タイプが優占していたのに対し、南島では (II) 大陸タイプと (IV) 日本海タイプなどが混在していた。

またニュージーランド沿岸において 1980 年代後半か

ら 90 年代に採集され、乾燥標本として保存されていたワカメ藻体について DNA を抽出しそのハプロタイプを調べた結果、北島の Wellington では現在優占しているものと同じハプロタイプ（大陸タイプ）であったが、南島の Timaru や Oamaru の標本は現在優占的な大陸タイプではなく、現在はかなり希な北日本タイプであることが示された。即ち、1980 年代に初めてワカメが侵入した当時から現在にかけて優占集団が変化してきたことになる。また、ニュージーランド（北島 Wellington と南島 Timaru）で初めてワカメの定着が確認された年である 1987 年に採集されたワカメ標本には、寄港していた韓国籍のトロール漁船の船体表面から採取されたもの（大陸タイプ）も含まれており、比較的小型の漁船の船体に付着したものが移入した可能性が示唆される。

核遺伝子マイクロサテライト解析

今回詳細な調査を実施することができたニュージーランドのワカメ集団は、主として韓国に由来することが明らかになったが、南島に定着した集団のうち北日本タイプの由来については、日本と韓国の何れの可能性も残されている。また、ミトコンドリア遺伝子は基本的に母性遺伝であるため、現地での交配状況については限られた情報しか得られない。そこでこれらの遺伝子に比べより高い解像度を持つと考えられる 5 つの核遺伝子マイクロサテライトマーカー (Daguin et al. 2005) を用いてニュージーランドの移入集団における北日本と韓国集団の遺伝的貢献度を比較した。

解析には韓国 10 地点から採集した 12 個体、日本の室蘭・大間・福島 の 3 地点から採集した 55 個体、ニュージーランド 13 地点から採集した 72 個体を用いた。この結果に基づき STRUCTURE v.2 プログラム (Pritchard et al. 2000) を用いたグルーピング解析を行った。この方法は解析に供したサンプルが複数の仮想的祖先集団の混合の結果生じたという仮定の下、サンプルをグループ化する方法であり、いずれの祖先集団の遺伝的影響をどの程度受けているかを推定することができる。その結果、解析した 5 つのマイクロサテライト遺伝子座においては 4-8 個の対立遺伝子が確認された。自生集団と移入集団の比較では、それぞれの集団のもつ対立遺伝子の数は多くの場合、自生集団の方が多かった。最も多様性の高かった遺伝子座 1h5 における対立遺伝子の数は自生集団が 2-6、移入集団が 1-4 であった。しかし FSTAT (Goudet 2001 <http://www2.unil.ch/popgen/softwares/fstat.htm>, 2009 年 6 月 19 日確認) を用いた解析では遺伝子座 1h5 における Gene diversity (一

つの集団から抽出した対立遺伝子の異なる確率) では自生集団が 0.271-0.723、移入集団が 0.00-0.767 (5 遺伝子座の平均は自生集団が 0.434、移入集団が 0.331)、同じく最小サンプル数 (3 個体) 当たりの対立遺伝子数 (Allele Richness) では自生集団が 1.673-3.24、移入集団が 1.00-3.34 (5 遺伝子座の平均は自生集団が 2.114、移入集団が 1.803) となりいずれも遺伝的多様度の高い移入集団 (ニュージーランド南島の Timaru と Oamaru) では自生集団に近い多様度が示された。

解析の結果得られたグループ化では日本の 3 地点から得たサンプルがほぼ全て単一の遺伝的グループに属していたのに対し、韓国のサンプルでは日本と同じ遺伝的グループと、日本の集団にはほとんど見られないもう一つの遺伝的グループに属する個体が各々約半分を占め、個体レベルでも両方のグループから遺伝的影響を受けている個体が見られた (図 4)。このように韓国の集団と日本の集団と明確に区別することはできなかった。ニュージーランドの集団をみると 13 地点のほとんどで韓国にしか見られない遺伝的グループに属する個体ばかりが見られた。特にニュージーランド北部においてこの傾向が顕著で、南島北部に位置する Kaikoura 以北の 6 集団では韓国特有の遺伝的グループに属する個体のみが見られた。日本にも見られたもう一つの遺伝的グループの影響は Christchurch、Timaru、Oamaru の 3 地点と Dunedin、Bluff の 2 地点にわずかに見られたにすぎなかった。またこれら南部の集団でみられた日本グループの遺伝的要素を受け継いでいる個体の全てが、程度の違いこそあれ韓国グループの遺伝的要素も併せ持っていた。

今回のマイクロサテライトマーカーを用いた解析ではニュージーランド北部をはじめとする多くの移入集団で韓国の自生集団の影響のみがみられ、日本の自生集団で優占的にみられる、韓国特有の遺伝的グループとは異なる遺伝的グループの影響はニュージーランド中部から北部にかけてのみわずかに見られた (図 4)。残念ながら韓国の自生集団にも日本でみられる遺伝的グループが混在しているため、ニュージーランドの移入集団でみられた両グループの混在が二つの地域からの移入であると結論づけることはできないが、いずれにせよこれらの結果はニュージーランドの移入集団における韓国の自生集団の影響の大きさを示している。今回の核ゲノムに基づく解析の結果はミトコンドリアハプロタイプに基づく解析の結果と矛盾しておらず (図 5)、特に今回日本で優占的な遺伝的グループが見つかった Christchurch、Timaru、Oamaru では、現在あるいは過去において日本 (東北・北

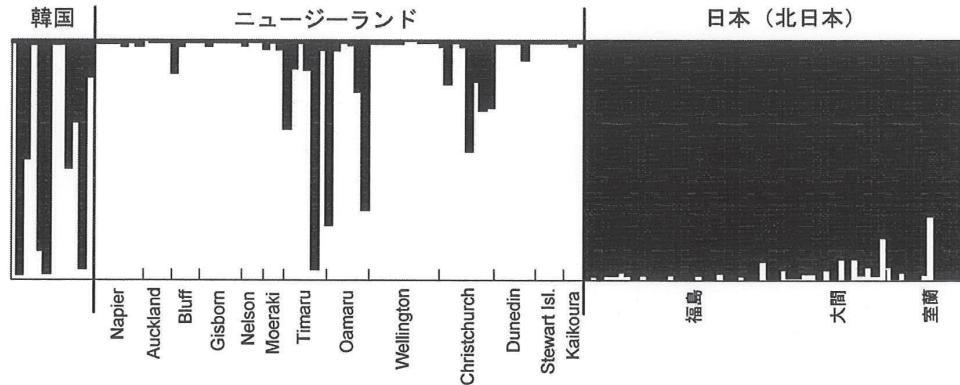


図4. マイクロサテライトによる移入集団の地理的起源の推定 (STRUCTURE プログラムによるグルーピング)。韓国
のサンプルの中には日本の集団で優占的な遺伝的要素 (黒い領域) をもつサンプルもあり、韓国と日本を完全に区
別できなかった。一方、ニュージーランドのサンプルのほとんどは韓国の集団でふつうに見られるが、日本ではほ
とんど見られない遺伝的要素 (白い領域) をもっていた。

海道) に多いミトコンドリアハプロタイプが見つかることを考えると非常に興味深く、やはりニュージーランド南島においては北日本と韓国の両方からの移入が起きており、両地域に由来する移入集団が混在していることが強く示唆された。また日本集団の遺伝的要素を受け継いでいる個体のほとんどが韓国集団特有の遺伝的要素も併せ持っていることから、両地域由来の移入集団がこの沿岸で交雑を起している可能性が高い。

以上の結果は、文献などにおいて報告されている以下の歴史的な事情と一致する。ヨーロッパへ導入されたカキ種苗は東北地方太平洋沿岸産のものとされており、これに伴って移入したワカメも東北地方のタイプと一致する。一方、カリフォルニアおよびメキシコの集団は、移入集団の成立が比較的新しいが、歴史的にヨーロッパ同様カキ種苗の導入が行われたワシントン州ではワカメの報告はないことから水産活動に伴う移入とは考えにくく、比較的最近、本州から大型船舶などによって一次移入された可能性が示唆される。ワカメは本来冷温帯から温帯に分布する種類であり、水温が 30℃ を超える熱帯域を通過するのに数日間を要する国際航路の船舶を介して移動するよりは、同緯度域を航行する船舶による移動の方が可能性は高いことから、比較的最近になって成立したアルゼンチンの集団は同緯度域のオーストラリア、ニュージーランドなどからの海運に伴う 2 次的な拡散の可能性も考えられる。本研究で得られた結果に基づき、世界のワカメ移入集団の起源と拡散過程を推定すると図 6 のようにまとめられる。

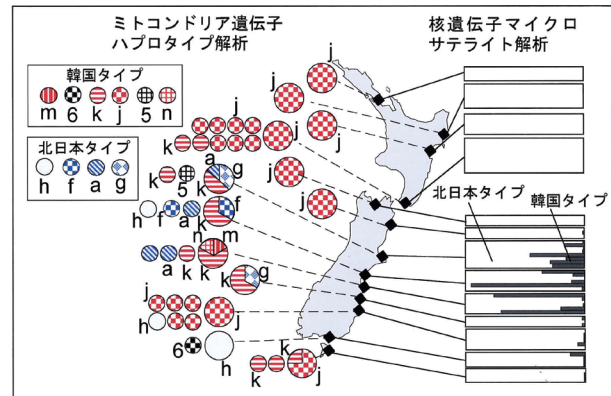


図5. マイクロサテライトによる移入集団の地理的起源の推定(ミトコンドリア遺伝子ハプロタイプと、核遺伝子マイクロサテライトによる解析結果の比較)。左図の小さな丸は過去の標本で、大きなパイ図の丸は現在の標本で見られたハプロタイプを示す。現在あるいは過去に北日本グループのハプロタイプが見られた地点では、核ゲノムでも北日本集団の遺伝的要素が検出された：それぞれの場所で北日本と大陸に起源をもつ移入集団が混ざり合って現在の移入集団が形成されている。Oamaru では 2004 年のサンプル 6 個体からは北日本グループは見つからず、1988 年、1991 年のサンプルでのみ見つかった。

アオサ類

緑藻アオサ類 (緑藻アオサ目) は、沿岸域の浅場で最も普通に見られる大型海藻だが、閉鎖性海域の富栄養化により大量に発生し、沿岸生態系に悪影響を与えたり、浜辺に打ち上げられて腐敗することでグリーンタイドと呼ばれる沿岸環境問題を引き起こしたりしている。また大型船舶の船体汚損 (付着) 生物としても代表的なもの

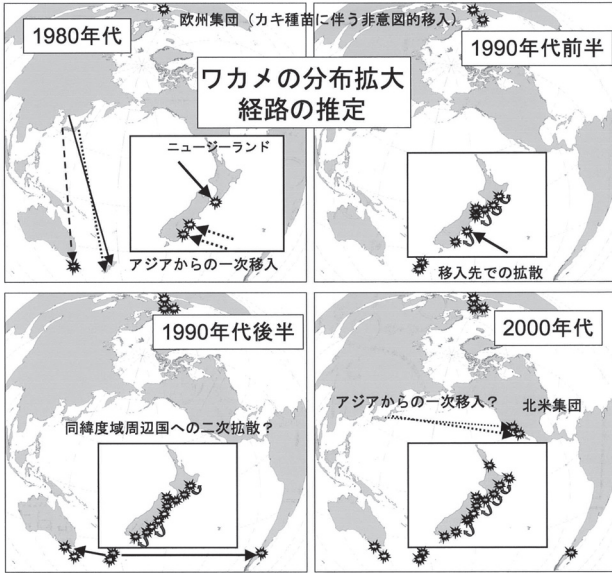


図6. 遺伝子解析に基づくワカメ移入集団の起源と分布拡大経路の推定。

の一つであり、船舶を介した移入リスクが高いと考えられる。しかし、アオサ類はその形態が単純でかつ可塑性が大きいにもかかわらず、成長が速く寿命が比較的に短いため、同一地点においても一年を通して同じ種類が生育しているかどうかは明らかではなく、種レベルの同定が非常に困難なグループである。このため、実際にどの程度のアオサ類が日本に持ち込まれ、また日本から他大陸に移入し定着しているかは明らかではない。そこで、代表的な富栄養化した閉鎖性海域であるとともに、国際港湾を含む三河湾と大阪湾において、各地で優占するアオサ類を季節的に採集し、分子系統学的手法により種同定することで、日本へ移入・定着したアオサ類の実態を明らかにすることを旨として調査を行った (Kawai et al. 2007)。

調査は三河湾においては、図7に示す7地点において、2003年11月、2004年3月、6月、11月、2005年4月、6月、9月に各地点で優占するアオサ類の集団から無作為に数個体を採集し、実験室においてそのうち可能な限り形態の異なる2-3個体を選び、さく葉標本とするとともにそれぞれの一部をシリカゲルで急速に乾燥させた。本解析には全体で96個体を用いた。また、大阪湾においては、図7に示す7地点において、2006年2月(1)、5月(1)、7月(3)、8月(2)、9月(2)、11月(3)、12月(3)、2007年2月(5)、3月(2)に調査を行い(括弧内はそれぞれの月に調査した地点数を示す)、出現したアオサ類を各地点で無作為に1-10個体採集し、それぞれの一部をシ

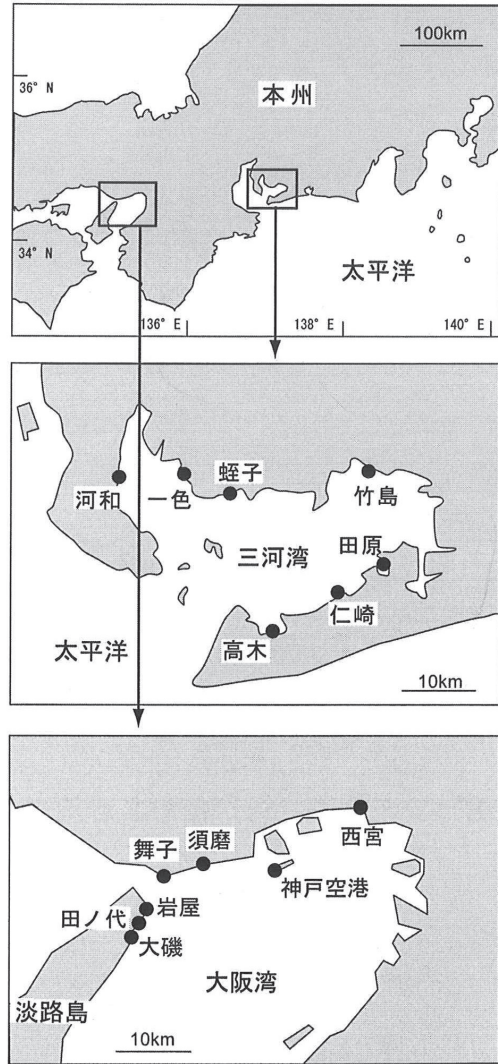


図7. アオサ類の採集地点(三河湾および大阪湾)。

リカゲルで乾燥させた。解析には計202個体を用いた。

遺伝子解析には、藻体から植物組織用DNA抽出キット(DNeasy Plant Mini kit、キアゲン)を用いて全DNAを抽出し、PCR法によりアオサ類の分類に広く用いられている核リボソームDNAのITS領域(ITS-1かITS-2領域、あるいは両方)を増幅し、ダイレクトシーケンスにより塩基配列を決定するかあるいはPCR-RFLP法を行い、これまでに報告されているアオサ類の塩基配列または予想されるPCR-RFLPのパターンとの比較および形態学的観察の結果に基づき、種の同定を行った(Shimada et al. 2003)。ITS領域の増幅および塩基配列の決定については、Shimada et al. (2003) および Kawai et al. (2007) に従った。また、PCR-RFLPについては、6種類の制限酵素(BamH I、BssH II、BstE II、EcoO109 I、Sal I、Sma I)を用い、

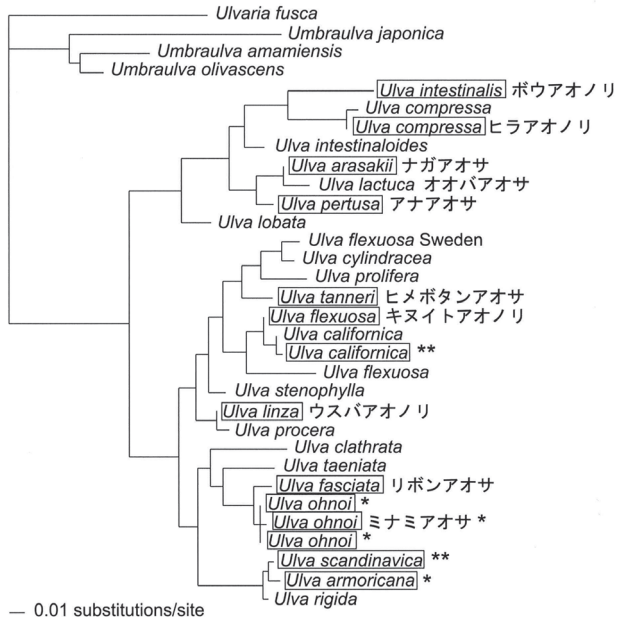


図 8. アオサ類核 rDNA ITS 領域 DNA 塩基配列による最尤分子系統樹。本研究で採集した三河湾と大阪湾で優占したアオサ類はその種名を枠で囲んで示す。* は最近移入したと考えられる種を、** は今回の調査で初めて日本での分布が確認された種を示す。

それぞれの酵素の至適条件下で反応を行った。

核 rDNA ITS 領域塩基配列解析から得られた三河湾および大阪湾のアオサ類は以下の種類に分類された：アナアオサ *Ulva pertusa*；ミナミアオサ *U. ohnoi*；リボンアオサ *U. fasciata*；ウスバアオノリ *U. linza* (= *Enteromorpha linza*)；ヒラアオノリ *U. compressa* (= *E. compressa*)；*U. flexuosa*；*U. californica*；*U. scandinavica*；*U. armoricana* (図 8)。これらのうち、特に大型で大量に発生するアオサ類はアナアオサとミナミアオサの 2 種であったが、春から夏にはアナアオサが、秋から冬にはミナミアオサが優占した。即ち、三河湾で大量発生しているアオサは季節的に種類が異なることになる。ミナミアオサは移入種であるとの考え方があるが (Ohno 1988)、起源 (原産地) は不明である。また、*Ulva armoricana*、*U. californica*、*U. scandinavica* についても比較的最近日本に移入した可能性がある (ただし *U. armoricana* と *U. scandinavica* についてはどちらも *U. rigida* と同種であるとする意見もある)。中でも、本研究において初めて日本での分布が明らかになった後二者については、既に三河湾と大阪湾の両方で確認されたことから、その分布はこれら 2 つの湾にとどまらないものと考えられる (その後の調査により、*U.*

californica については東北～関東の太平洋沿岸でもその分布が確認された)。このことは形態による区別が難しい種については、移入・定着が一般に認識される前にすでに広範囲に拡大している可能性があることを示しており、これらの移入生物を早期に検出するシステムを構築する必要があると考える。

謝 辞

本研究の一部は環境省地球環境研究総合推進費 (D-04, D-072) により行った。また、アオサ類に関する研究の一部は三河湾アオサチャレンジ事業として蒲郡市役所との連携のもとで実施した。

引用文献

- Campbell SJ, Burrige TR (1998) Occurrence of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyta: Laminariales) in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Mar Freshw Res* 49:379-381
- Casas, GN, Piriz ML (1996) Surveys of *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyta) in Golfo Nuevo, Argentina. *Hydrobiologia* 326/327:213-215
- Casas G, Scrosati R, Piriz ML (2004) The invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) reduces native seaweed diversity in Nuevo Gulf (Patagonia, Argentina). *Biol Invas* 6:411-416
- Critchley AT, Farnham WF, Yoshida T, Norton TA (1990) A bibliography of the Invasive alga *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Fucales; Sargassaceae). *Bot Mar* 33:551-562
- Daguin C, Voisin M, Engel C, Viard F (2005) Microsatellites isolation and polymorphism in introduced populations of the cultivated seaweed *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales). *Cons Genet* 6:647-650
- Fletcher RL, Manfredi C (1995) The occurrence of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) on the South Coast of England. *Bot Mar* 38:355-358
- Grosholz E (2002) Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends Ecol Evol* 17:22-27
- Hay CH (1990) The dispersal of sporophytes of *Undaria pinnatifida* by coastal shipping in New Zealand, and implications for further dispersal of *Undaria* in France. *Br Phycol J* 25:301-313
- Kawai H, Shimada S, Hanyuda T, Suzuki T, Gamagori City Office (2007) Species diversity and seasonal changes of dominant *Ulva* species (Ulvales, Ulvophyceae) in Mikawa Bay, Japan, deduced from ITS2 rDNA region sequences. *Algae* 22:222-230
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) *100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from*

- the Global Invasive Species Database*. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), 12pp. First published as special lift-out in *Aliens* 12, December 2000. Updated and reprinted version: November 2004.
- Meinesz A (1999) Killer Algae: The True Tale of a Biological Invasion; Univ. of Chicago Press (IL), USA
- Mineur F, Johnson MP, Maggs CA (2008) Macroalgal introductions by hull fouling on recreational vessels: seaweed and sailors. *Env Manag* 42:667-676
- Ohno M (1988) Seasonal changes of the growth of green algae, *Ulva* sp. in Tosa Bay, southern Japan. *Mar Foul* 7:13-17 (in Japanese)
- Olsen JL, Valero M, Meusnier I, Boele-Bos S, Stam WT (1998) Mediterranean *Caulerpa taxifolia* and *C. mexicana* (Chlorophyta) are not conspecific. *J Phycol* 34:850-856
- Perez R, Lee JY, Juge C (1981) Observations sur la biologie de l'algue japonaise *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar introduite accidentellement dans l'Etang de Thau. *Sci Peche* 325:1-12
- Pritchard JK, Stephans M, Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959
- Ruiz GM, Rawlings TK, Dobbs FC, Drake LA, Mullady T, Huq A, Colwell RR (2000) Global spread of microorganisms by ships: ballast water discharged from vessels harbours a cocktail of potential pathogens. *Nature* 408:49-50
- Sanderson JC (1990) A preliminary survey of the distribution of the introduced macroalga, *Undaria pinnatifida* (Harvey) Suringar on the east coast of Tasmania, Australia. *Bot Mar* 33:153-157
- Schaffelke B, Campbell ML, Hewitt CL (2005) Reproductive phenology of the introduced kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) in Tasmania, Australia. *Phycologia* 44:84-94
- Shimada S, Hiraoka M, Nabata S, Ima M, Masuda M (2003) Molecular phylogenetic analyses of the Japanese *Ulva* and *Enteromorpha* (Ulvales, Ulvophyceae), with special reference to the free-floating *Ulva*. *Phycol Res* 51:99-108
- Silva PC, Woodfield RA, Cohen AN, Harris LH, Goddard JHR (2004) First report of the Asian kelp *Undaria pinnatifida* in the northeastern Pacific Ocean. *Biol Invas* 4:333-338
- Uwai S, Nelson W, Neill K, Wang WD, Aguilar-Rosas LE, Boo SM, Kitayama T, Kawai H (2006) Genetic diversity in *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyceae) deduced from mitochondria genes: origins and succession of introduced populations. *Phycologia* 45:687-695
- Williams SL, Smith JE (2007) A global review of the distribution, taxonomy and impacts of introduced seaweeds. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 38:327-359

外来生物の小進化：遺伝的浮動と自然選択の相対的役割

米倉 竜次*・河村 功一**・西川 潮***

*岐阜県河川環境研究所

**三重大学生物資源学研究所

***国立環境研究所環境リスク研究センター

Microevolution in invasive species: relative importance of genetic drift and natural selection. Ryuji Yonekura (Gifu Prefectural Research Institute for Freshwater Fish and Aquatic Environments), Kouichi Kawamura (Faculty of Bioresources, Mie University), N Usio (Research Center for Environmental Risk, National Institute for Environmental Studies)

要旨：外来種の小進化に関する研究は分子遺伝レベルでの解析と表現型レベルでの解析を中心に発展してきた。しかし、分子遺伝マーカーでみられる遺伝変異はおもに遺伝的浮動による影響のみを反映しているのに対し、表現型レベルでの変異には遺伝的浮動に加え自然選択による影響も大きく関与していると考えられる。したがって、分子遺伝レベル、もしくは、表現型レベルのみの解析では、定着成功や侵略性に影響する外来種の性質が遺伝的浮動により影響されているのか、もしくは、自然選択により影響されるのかを区別することは難しい。しかし、外来種の表現型の小進化に対して遺伝的浮動と自然選択のどちらが相対的に重要であるのかを把握しなければ、導入された局所環境への外来種の定着成功や侵略性が小進化によりどう変化（増加、それとも減少）するのかを議論することは困難であろう。この総説では、この問題を解決する方法として F_{ST} - Q_{ST} 法を概観するとともに、外来種の管理対策へのその適用についても考えた。

キーワード： F_{ST} 、 Q_{ST} 、中立進化、適応進化、外来種

はじめに

集団遺伝学や保全生態学の一般理論と照らし合わせると、人為的に新たな環境へと持ち込まれた外来種は、侵入地で成功者となるまでの間、様々な困難を経験している可能性がある。第一に、外来種の集団は、通常、創始者と呼ばれる少数の個体から始まり、爆発的に個体数を増やすまでに一定の潜伏時間を必要とする (Mack 1981; Crooks and Soule 1999; Rilov et al. 2004)。この理由として、人の目に触れる程度にまで個体数を増加させるためには、ある程度の時間（世代）が必要であるという人口学的要因と、新たな環境への適応進化を遂げた後に急速に個体数を増加させるという進化的要因が示唆されている (Kolbe et al. 2004)。こういった状況下では、有効集団サイズの低下 (Ellstrand and Elam 1993) やアリー効果 (Berec et al. 2006) などにより、集団の絶滅リスクは通常、

高くなる。第二に、外来種が原産地と侵入地で経験する生息環境（温度、日照、降水量など）にはしばしばかなりの相違がある。特に、単一集団の少数の創始者から侵入集団が始まる場合、環境変動に対抗する遺伝的変異には限りがあるかもしれない。そのため、原産地と異なる環境で集団を維持し、さらに、様々な環境へと分布域を広げることはそれほど容易ではない。第三に、侵入先にはしばしば競争種や捕食者が待ち受けている。彼らが外来種よりもはるかに局所環境に適応した“強敵”であるならば、外来種は侵入地で劣勢な種間競争や大きな被食にさらされる可能性がある。

このように検討してみると、なぜ、外来種（の一部）が定着に成功し分布拡大を遂げることができたのかという疑問が生じてくる。仮に、上述した条件が正しいとすると、定着・分布拡大に成功した外来種は一般理論では説明できないほど例外的な存在であるのかもしれない。反対に、定着に成功している外来種の多くでは、上述したような困難な条件が当てはまらないのかもしれない。

2008年10月1日受付、2009年4月16日受理

*e-mail:yonekura-ryuji@pref.gifu.lg.jp

実際、人間により持ち込まれた外来種の定着要因が上記のような一般理論により説明できるかどうかを進化的に検証していく必要がある。

最近、外来種の小進化を扱った研究にはめざましい発展がある。メカニズムの解明には、大きく分けて二つの方法がとられている。ひとつは、分子遺伝レベルでの遺伝的構造の解明である。集団遺伝学の見地から、侵入集団の遺伝的構造を原産地の在来集団の遺伝的構造と照合することで、遺伝的浮動により侵入集団の遺伝的構造（多様性や類似性）がどの程度、変化しているのかがわかってきている（例えば、Kolbe et al. 2004；Grapputo et al. 2005；Kawamura et al. 2006；Golani et al. 2007）。しかし、侵入先で、外来種の遺伝的構造がどう変化しているのかについてはあまり一般的な傾向はないようだ。例えば、外来の水生物の遺伝的多様性をまとめたレビューでは、複数回にわたる人為的な導入などにより従来考えられてきたよりも侵入集団の遺伝的多様性は減少していないことが報告されている（Roman and Darling 2007）。一方、動物、植物、菌類など、様々な外来種をとりまとめたレビューでは、侵入集団の遺伝的多様性は、原産地の在来集団と比べて低くなっていると報告されている（Dlugosch and Parker 2008）。

もうひとつは、外来種の表現型レベルでの適応進化に関する研究である。適応形質の収斂パターンや侵入後の急速な形質変化など、原産地と侵入地での表現型レベルでの違いを追跡することにより外来種の適応進化がしばしば迅速におこることが判明してきている（Reznick et al. 1997；Losos et al. 1997；Hendry et al. 2000；Huey et al. 2000）。初期生活史や外部形態などといった表現型レベルでの研究では、外来種の急速な適応進化がしばしば観察されている。しかし、情報がまだ限られており、この傾向が定着に成功した多くの外来種に対しても普遍的な現象であるかどうかまでは不明である。

このように、分子遺伝レベルならびに表現型レベル双方で外来種の進化的研究は進んでいる。しかし、その多くは、分子遺伝レベルもしくは表現型レベルのどちらかのみを評価した研究が多い。そのため、分子遺伝マーカーでみる集団間の（中立的な）遺伝的な変異が、定着や侵略性に関連する表現型レベルでの違いにどのように関連しているのかといった疑問や、遺伝的多様性の喪失を回避し、いかにして局所環境に“適応的”な遺伝子の頻度を高める自然選択が作用しているのかといった問題は、まだはっきりとは解決されていない。

この総説では、今後、外来種の小進化に関する研究を

さらに深めるために、最近注目されつつある F_{ST} - Q_{ST} 法を紹介したい。 F_{ST} - Q_{ST} 法とは、集団間の遺伝的分化を評価するために今まで別々に使用されてきた量的遺伝解析（表現型レベルでの遺伝的変異）と分子遺伝解析（分子遺伝レベルでの遺伝的変異）を併用することにより、生物の小進化に果たす遺伝的浮動と自然選択の相対的な役割を検証する方法である（Merilä and Crnokrak 2001；McKay and Latta 2002；Leinonen et al. 2008）。この方法は、これまで主に基礎科学の興味として発展してきたものであり、扱われてきた生物種のほとんどは在来生物である（Leinonen et al. 2008）。しかし、遺伝的浮動と自然選択は外来種の定着成功や侵略性の程度に対し重要な鍵を握っているため、両者の相対的役割を解明することは今後の外来種対策にも重要な情報を提供してくれるであろう。そこで、この総説では、 F_{ST} - Q_{ST} 法を概観するとともに、外来種の管理対策へのその適用について考えてみる。

遺伝的浮動と自然選択

生物の小進化を駆動する代表的なメカニズムとして、遺伝的浮動と自然選択がある。遺伝的浮動とは、個体の生存や繁殖に有利であるか不利であるかにかかわらず、ある遺伝子の頻度が集団内で確率的に増加または減少する現象である。祖先集団に含まれる遺伝子変異の一部が無作為に抽出される結果、派生集団が祖先集団とは異なった遺伝子頻度になる創始者効果や、著しく個体数が減少した集団で遺伝子頻度が変化するボトルネックも確率的に遺伝子頻度を大きく変化させる現象である。以降、この総説では、創始者効果やボトルネックも遺伝的浮動として扱う。一般に、このような進化は中立進化と呼ばれ、集団中の個体数が少ない場合、特に小進化に対して重要な役割を果たすと考えられている。中立進化は遺伝子頻度の確率的变化を生じるため、地域集団の生物学的特性に対して直接、影響を与えない場合と“有用”な遺伝子の確率的な増減により、間接的に影響を与える場合の2つがある。

一方、自然選択とは、地域集団がさらされる局所環境に応じて、個体の生存や繁殖などに有利となる遺伝子の頻度が集団内で増加し、集団の進化に適応的な方向性を与える現象である。このような進化は適応進化と呼ばれている。ただし、適応進化はあらゆる環境に対して、無条件に個体の生存率や繁殖力を高める訳ではない。ある局所環境への適応が、別の局所環境への適応を低下させる場合がある（Yonekura et al. 2007a）。その場合、ある環

境に適応した集団は、異なる環境に対する適応能を失うというリスクを負っているともいえる。したがって、侵入先の局所環境が多様である場合、外来種が定着に成功し分布拡大を遂げるためには、局所環境それぞれに対する適応的応答が必要な場合がある。

分子遺伝マーカー（マイクロサテライト、ミトコンドリア DNA、アロザイムなど）により推定される集団間の遺伝的多様性や遺伝的相違は中立進化の影響を強く反映しており（Nei and Graur 1984；Skibinski et al. 1993）、厳密に言えば、遺伝的浮動と自然選択の双方により影響をうけ、さらには、複数の遺伝子が複雑に作用する表現型レベルでの多様性や相違を必ずしも反映している保証はない。そのため、たとえ生存や繁殖に関わる遺伝子が多様である場合でも、中立的な分子遺伝マーカーではその多様性を検出できない可能性がある（Leinonen et al. 2008）。反対に、分子遺伝マーカーでは遺伝的多様性が高いのに、生存や繁殖に関わる遺伝子には多様性がみられない場合もあるだろう（Leinonen et al. 2008）。実際に、外来種では、マイクロサテライトやミトコンドリア DNA で検出される遺伝的変異が少ないにもかかわらず、表現型レベルでは相当の変異がみられる場合がある（Koskinen et al. 2002；Yonekura et al. 2007b）。

これには、まず、留意するべき点がある。野外で観察される個体間の表現型分散には環境分散（育ちの違い）と遺伝分散（生まれの違い）の双方が含まれることに留意しなければならない。極端な場合、遺伝分散に比べ環境分散が相当大きな役割をもつ場合には、集団間で遺伝的変異がないのに表現型の分化がみられても不思議ではない。例えば、外来種の一部でも、同じ遺伝子型を持つ個体が周囲の環境により表現型を変化させる能力、すなわち、表現型の可塑性（phenotypic plasticity）があることが知られている。この表現型の可塑性は、外来種でも局所環境に対する集団の定着成功に重要な役割を果たしている（例えば、Hendry et al. 2008）。

表現型の可塑性を排除し、遺伝的変異をとまなう進化のみを検証するためには、表現型分散から環境分散を排除し遺伝分散のみを抽出する作業が必要となる。通常、野外から採集した親から作出した子孫を同じ環境条件で飼育して環境分散による影響を極力、排除させる。このやり方は、一般に、common garden 実験と呼ばれている。ふつう、表現型の進化とは、common garden 実験で飼育した場合に表現型の違いが見られる場合を指す。

F_{ST} - Q_{ST} 法

では、いったい外来種の集団間でみられる表現型の違いは、遺伝的浮動による中立進化によるものなのか、それとも、自然選択による適応的進化によるものなのであろうか。このような問題を解決する方法として最近、注目されているのが F_{ST} - Q_{ST} 法である。 F_{ST} - Q_{ST} 法は、分子遺伝解析（分子遺伝レベルでの遺伝的変異）と量的遺伝解析（表現型レベルでの遺伝的変異）を併用して、集団間の表現型分化に果たす遺伝的浮動と自然選択による影響を分離・評価する手法である（Merilä and Crnokrak 2001；McKay and Latta 2002；Leinonen et al. 2008）。分子遺伝解析ならびに量的遺伝解析とともに、全遺伝分散を集団間分散と集団内分散とに分割し、全遺伝分散に占める集団間分散もしくは集団内分散の割合を評価することで地域集団の分集団構造を把握する。まず、中立的な分子遺伝マーカーに基づく集団間の遺伝的分化（ F_{ST} ）は以下の計算式で算出される。

$$F_{ST} = \frac{v_b}{v_b + v_w}$$

ここで、 v_b は分集団間の遺伝分散を、 v_w は分集団内の遺伝分散を示している。一方、量的遺伝解析による表現型レベルでの集団間の遺伝的分化（ Q_{ST} ）は以下の計算式で算出される。

$$Q_{ST} = \frac{\delta^2_{GB}}{2\delta^2_{GW} + \delta^2_{GB}}$$

ここで、 δ^2_{GB} は分集団間の遺伝分散を、 δ^2_{GW} は集団内の遺伝分散を示している。上記の数式から明らかなように、 F_{ST} 、 Q_{ST} の値はともに 0 - 1 の範囲をとり、集団内の遺伝分散と比較して集団間の遺伝分散が低くなるにつれ、値は 0 に近づく。反対に、集団内の遺伝分散が集団間の遺伝分散と比べて低くなるにつれ、1 の値に近づいていく。また、対象とする量的遺伝形質が選択的に中立である場合（すなわち、中立進化の影響のみを受けている場合）、 F_{ST} と Q_{ST} は理論上、等しい値をとる。通常、量的遺伝解析には、野外から採集した親から産出させ common garden により飼育した子孫をもちいる。一部、野外集団から採集された個体を直接、用いた研究事例もあるが、先に述べたとおり、野外集団からの個体の表現型分散には遺伝分散のほかに環境分散も含んでいるため、こういった場合には P_{ST} と記述し Q_{ST} からは区別される（Leinonen et al. 2006；Raeymaekers et al. 2007 を参照）。

次に結果の解釈である。分子遺伝マーカーにより算出された集団間の遺伝的差異 (F_{ST}) は、遺伝的浮動による効果とみなされる。一方、量的遺伝解析により算出された集団間の遺伝的差異 (Q_{ST}) は、遺伝的浮動ならびに自然選択による相対的効果とみなされる。分子遺伝マーカーと量的遺伝解析それぞれから算出された集団間の遺伝的差異の差分をみることにより、自然選択による効果のみが抽出できる。また、その差分の大きさや符号の向きにより、遺伝的浮動と自然選択の相対的重要性がわかる。 F_{ST} 、 Q_{ST} の値の大小関係にしたがい、遺伝的浮動と自然選択による相対的役割は以下のように分類される。最初に、 $Q_{ST} > F_{ST}$ の場合、集団間における量的形質の違いは遺伝的浮動のみでは説明できず、各集団は別々の局所環境に対する方向性選択 (directional selection) により進化したと解釈される。 $Q_{ST} \approx F_{ST}$ である場合、集団間の表現型の違いは、遺伝的浮動の影響による結果であると解釈される。ただし、より正しい解釈は、集団間で観察された表現型の違いが、遺伝的浮動と自然選択のどちらの影響によるものであるかを区別できないということである。最後に、 $Q_{ST} < F_{ST}$ の場合、安定化選択 (stabilizing selection) により、地域集団間で同じような表現型が進化したと解釈される。ただし、この場合、表現型の適応進化に必要な遺伝的変異が少なかったためであるとも解釈できる。

実証研究は少ないものの、外来種を扱った例がある。例えば、欧州から北米へと侵入したクサヨシ属の一種であるカナリーグラスでは、発芽率や生産量などの表現型レベルでの集団間分化は分子遺伝マーカーで推定された集団間分化を上回っている (Lavergne and Molofsky 2007)。また、人為的に新たな湖沼へと導入されたサケ科の一種であるグレーリングの集団では、分子遺伝マーカーから推定される F_{ST} は小さいにもかかわらず、初期生活史に関わる表現型 (卵黄嚢の大きさ、生残率など) では、導入された湖沼それぞれでの水温環境に応じた集団間の分化がみられる (Koskinen et al. 2002)。今後、より多くの外来種の研究事例が必要ではあるが、両者ともに、 $Q_{ST} > F_{ST}$ の傾向がみられることから、外来種でも遺伝的浮動よりも自然選択が相対的に重要であるかもしれない。

外来種管理への応用例

この章では、外来種を効果的に管理するうえで、どのように F_{ST} - Q_{ST} 法が適用可能であるかについて考えたい。ここでは、すでに国内で分布拡大を遂げている外来種 (例

えば、ブルーギル、アメリカザリガニ、セイタカアワダチソウ) を想定する。そして、各地域に点在している侵入集団の局所環境への適応能力を、他の侵入集団からの移動分散 (遺伝子流動) を人為的にコントロールすることで、管理することを考えてみる (実際にできるかどうかはわからないが)。なぜ、遺伝子流動に注目するのかと言えば、外来種の集団間の遺伝子流動には自力拡散による影響のみではなく人間による意図的・非意図的な個体の移動分散による影響が多かれ少なかれ関わっているためである。見方を換えれば、遺伝子流動の人為的な抑制あるいは促進がある程度可能なためである。

では、実際には、人為的な遺伝子流動はどの程度、起こっているのだろうか。遺伝子流動は外来種でも想像以上に頻繁に起きていることが報告されている (Saltonstall 2002; Kolbe et al. 2004; Roman 2006; Roman and Darling 2007; Lavergne and Molofsky 2007)。例えば、原産地から侵入地への場合、遺伝構成の異なる複数の集団からの遺伝子流動が多いことが特徴的である。その結果、分子遺伝マーカーでみた場合、原産地よりも侵入地のほうが、集団あたりの遺伝的多様性が高い場合さえある (Kolbe et al. 2004; Lavergne and Molofsky 2007)。また、原産地の異なる地域集団から供給された遺伝子が組み合わせることにより、侵入集団が原産地にはない固有の遺伝的構造をもつようになる場合もある (Kolbe et al. 2004; Lavergne and Molofsky 2007)。川井ほか (2009) でも紹介されているように、外来種の大規模な輸送運搬や繰り返しの導入などは、いわば、原産地と侵入地での遺伝子流動を加速させる“生態回廊 (ecological corridor)” を人為的に形成させている。似たような現象は、侵入集団どうしの遺伝子流動でもみられるであろう。例えば、水産業や観光資源などの目的で放流される外来種 (国内外来種を含む) や国内の流通に付随して拡散する外来種である。

中立的な分子遺伝マーカーに基づく集団間の遺伝的分化 (F_{ST}) は、遺伝子浮動と遺伝子流動の長期的な平衡状態を仮定している (Kimura 1983)。しかし、外来種では、このような仮定はあまり現実的でないかもしれない。通常、数少ない創始個体から始まる外来種の集団では、創始者効果やボトルネックなどの遺伝的浮動の影響をうけ、急速に分集団化が進む傾向があるかもしれない。この場合、遺伝的浮動と遺伝子流動のみに影響をうける F_{ST} の値は高くなる。しかし、人為的な個体の移動分散が盛んになり集団間の遺伝子流動が大きくなるにつれ、 F_{ST} は低くなると予想される。分子遺伝マーカーで測られる集団間の遺伝変異は遺伝子流動の増加により、減少するのだ。

次に、遺伝子流動が表現型に与える影響を考えてみる。少なくとも、2通りのパターンが考えられそうだ。まず、遺伝子流動は、侵入集団が持ち合わせていない、局所環境により適応的な遺伝子を供給することにより、侵入集団の局所的適応を促進する可能性がある (Garant et al. 2005)。また、遺伝的多様性の消失が甚だしい侵入集団では、新たな遺伝子が供給されることで、近交弱勢 (inbreeding depression) が回避されるかもしれない。このような場合、仮に、集団間で異なる方向性選択が働くとなると、遺伝子流動により集団間の Q_{ST} は増加していくと考えられる。いっぽう、遺伝子流動の増加により F_{ST} は減少していくので、遺伝子流動がない場合と比較して、 $Q_{ST} > F_{ST}$ の傾向が強まるであろう。ただし、その程度の大きさは、中立進化と適応進化との相対的な進化速度にもよると思われる。

一方で、遺伝子流動は、局所環境に必ずしも“有利”な遺伝子ばかりを供給する訳ではなく、いわば遺伝子の“希釈効果”により侵入集団の局所的適応を妨げる可能性もある (Lenormand 2002; Postma and van Noordwijk 2005)。例えば、すでに局所適応した侵入集団にとって、局所環境に有用ではない遺伝子の供給は異系交配弱勢 (outbreeding depression) を生じさせる可能性がある。この場合、集団間で異なる方向性選択が働いているとすると、遺伝子流動により集団間の Q_{ST} は減少していくと考えられる。同様に、遺伝子流動の増加により F_{ST} は減少していくので、遺伝子流動がない場合と比較して、 $Q_{ST} < F_{ST}$ の傾向が強まるであろう。ただし、その程度の大きさは、中立進化と適応進化との相対的な進化速度にもよると思われる。

このように、人為的な影響による遺伝子流動の増減が、すでに定着している外来種の侵略性や増殖能力に対して、どのような影響を与えるかを考えるにあたり、分子遺伝レベルと表現型レベルの双方を加味した F_{ST} - Q_{ST} 法は有効なツールである。しかし、現在までのところ、筆者の知る限り、人為的な影響による遺伝子流動の増減が、外来種の定着成功や侵略性の増減に対して、どのように関連しているのかを調べた事例はない。外来種の人為的移動に関する法的整備 (例えば、特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律) や外来種の問題に対する普及啓蒙の高まりなどにより、外来種の一部では今後、人為的な移動や分散が制限されられると思われる。そもそも、これらの努力は、未侵入地への分布拡大を防ぐことを目的としているが、結果として、すでに定着している侵入集団の間での遺伝子流動にも結果として影響を与

えるかもしれない。人為的な遺伝子流動の抑制は、遺伝的浮動を加速させ、侵入集団の適応進化を抑制するのであるか。それとも、期待を裏切り、局所適応を促進してしまう結果となるのか。ほとんどの外来種で有効な駆除対策がない現状において、少しでも、外来種の影響をコントロールする努力が必要である。 F_{ST} - Q_{ST} 法による今後の検証が期待される。

謝 辞

日本生態学会誌において、今回の特集の機会を提供していただいた編集委員の方々に深く御礼申し上げます。また、2名の校閲者の方々には、本稿の改訂にあたり有益なご助言を頂いた。深く御礼申し上げます。

引用文献

- Berec L, Angulo E, Courchamp F (2006) Multiple allele effects and population management. *Trends Ecol Evol* 22:185-191
- Crooks JA, Soule ME (1999) Lag times in population explosions of invasive species: causes and implications. In: Sandlund OT, Schei PJ, Viken A (eds) *Invasive species and Biodiversity management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp 103-125
- Dlugosch KM, Parker IM (2008) Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Mol Ecol* 17:431-449
- Ellstrand NC, Elam DR (1993) Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annu Rev Ecol Syst* 24:217-242
- Garant D, Kruuk LEB, Wilkin TA, McCleery RH, Sheldon BC (2005) Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population. *Nature* 433:60-65
- Golani D, Azzurro E, Corsini-Foka M, Falautano M, Andaloro F, Bernardi G (2007) Genetic bottleneck and successful biological invasions: the case of a recent Lessepsian migrant. *Biol Letters* 3:541-545
- Grapputo A, Boman S, Lindström L, Lyytinen A, Mappes J (2005) The voyage of an invasive species across continents: genetic diversity of North American and European Colorado potato beetle populations. *Mol Ecol* 14:4207-4219
- Hendry AP, Wenburg JK, Bentzen P, Volk EC, Quinn TP (2000) Rapid evolution of reproductive isolation in the wild: evidence from introduced salmon. *Science* 290:516-518
- Hendry AP, Farrugia T, Kinnison MT (2008) Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. *Mol Ecol* 17:20-29
- Huey RB, Gilchrist GW, Carlson ML, Berrigan D, Serra L (2000) Rapid evolution of a geographic cline in an introduced fly. *Science* 287:308-309

- 川井浩史・上井進也・羽生田岳昭・鳶田 智・Broom J・Nelson W・Viard F (2009) 遺伝子マーカーを用いた褐藻ワカメ移入集団の起源・動態解析と緑藻アオサ類移入集団の検出. 日本生態学会誌 59:145-152
- Kawamura K, Yonekura R, Katano O, Taniguchi Y, Saitoh K (2006) Origin and dispersal of bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*, in Japan and Korea. *Mol Ecol* 15:613-621
- Kimura M (1983) The neutral theory of molecular evolution. In: Nei M, Koehn K (eds) *Evolution of genes and proteins*. Sinauer Assoc., Sunderland, MA, pp 208-233
- Kolbe JJ, Glor RE, Schettino LR, Lata AC, Larson A, Losos JB (2004) Genetic variation increases during biological invasion by a Cuban lizard. *Nature* 431:177-181
- Koskinen MT, Haugen TO, Primmer CR (2002) Contemporary fisherian life-history evolution in small salmonid populations. *Nature* 419:826-830
- Lavergne S, Molofsky J (2007) Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:3883-3888
- Leinonen T, Cano JM, Merilä J (2006) Contrasting patterns of body shape and neutral genetic divergence in marine and lake populations of threespine sticklebacks. *J Evol Biol* 19:1803-1812
- Leinonen T, O'hara RB, Cano JM, Merilä J (2008) Comparative studies of quantitative trait and neutral marker divergence: a meta-analysis. *J Evol Biol* 21:1-17
- Lenormand T (2002) Gene flow and the limits to natural selection. *Trends Ecol Evol* 17:183-189
- Losos JB, Warheit KI, Schoener TW (1997) Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards. *Nature* 387:70-73
- Mack RN (1981) Invasion of *Bromus tectorum* L. into Western North America: an ecological chronicle. *Argo-Ecosystems* 7:145-165
- McKay JK, Latta RG (2002) Adaptive population divergence: markers, QTL and traits. *Trends Ecol Evol* 17:285-291
- Merilä J, Crnospak P (2001) Comparison of genetic differentiation at marker loci and quantitative traits. *J Evol Biol* 14:892-903
- Nei M, Graur D (1984) Extent of protein polymorphism and the neutral mutation theory. *Evol Biol* 17:73-118
- Postma E, van Noordwijk AJ (2005) Gene flow maintains a large genetic difference in clutch size at a small spatial scale. *Nature* 433:65-68
- Raeymaekers JAM, van Houdt JKJ, Larmuseau MHD, Geldof S, Volckaert FAM (2007) Divergent selection as revealed by P_{ST} and QTL-based F_{ST} in three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) populations along a coastal-inland gradient. *Mol Ecol* 16:891-905
- Reznick DN, Shaw FH, Rodd FH, Shaw RG (1997) Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*). *Science* 275:1934-1937
- Rilov G, Benayahu Y, Gasith A (2004) Prolonged lag in population outbreak of an invasive mussel: a shifting-habitat model. *Biol Invasions* 6:347-364
- Roman J (2006) Diluting the founder effect: cryptic invasions expand a marine invader's range. *Proc R Soc B* 273:2453-2459
- Roman J, Darling JA (2007) Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends Ecol Evol* 22:454-464
- Saltonstall K (2002) Cryptic invasion by a non-native genotype of the common reed, *Phragmites australis*, into North America. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:2445-2449
- Skibinski DOT, Woodwark M, Ward RD (1993) A quantitative test of neutral theory using pooled allozyme data. *Genetics* 135:233-240
- Yonekura R, Kohmatsu Y, Yuma M (2007a) Difference in the predation impact enhanced by morphological divergence between introduced fish populations. *Biol J Linn Soc* 91:601-610
- Yonekura R, Kawamura K, Uchii K (2007b) A peculiar relationship between genetic diversity and adaptability in invasive exotic species: bluegill sunfish as a model species. *Ecol Res* 22:911-919

特集1 生物学的侵入の分子生態学

参加レポート

分子生態は外来種管理の“現場”にどれほど役立つのか

小泉 逸郎

北海道大学地球環境科学研究院

本企画集会は学会3日目の夕方6時から夜8時まで。ぎっしり詰まった連日の講演スケジュールに連夜の懇親会、さらに同時時間帯に複数のシンポジウムが企画されていたため『参加者が少ないのでは?』というのが私の予想であった。幸い、結果は予想を裏切るものであり、大きな会場がほどよく埋まっていた。200人近くの参加者がいたのではないだろうか。今や生態学会でも主要テーマとして確立した『外来種』と『分子生態』の繋がりに惹き付けられた人が多かったのだろう。本集会は水域の外来種に限定していたが、分子ツールは全ての生物種に活かされるものであり、参加者も水域、陸域問わず出席していたようであった。

発表を聴きにきた人は大きく二つのタイプに分かれると思う。ひとつはこれまで外来種問題に取り組んできて、最近流行の分子ツールがどのように現場に活かせるのかを聞きにきた人。もうひとつは分子生態を専門にしている、外来種でどんな面白いことができるのかを探りにきた人。外来種といえば、駆除や管理などと応用的な響きが強いが、学術的視点からは適応・小進化などの新たなモデル生物として注目されている。自分はどちらかというところの立場だったが、参加者の多くは現場で外来種問題に取り組んでいる人達であり、企画意図も応用を考えていたものと思われる。私は外来種問題にそれほど詳しくなかったため、分子ツールがどれほど“実際の現場”に活かされているのか非常に興味があった。

しかし、実際の発表は応用というよりは分子よりに偏っていた感がある。個々の発表では、分子ツールを用いて外来種の起源や侵入経路、遺伝的特徴、在来種との置換過程など外来種の侵入生態を明らかにしていた。この点においては目標は達成されていた。しかし、そういった結果がどのように具体的に外来種管理に活かされるのかについては、ほとんど議論がなされなかった。分子生態に興味のある私としては一つ一つの講演は興味深かったが、分子の知識がなく外来種の応用問題に取り組んでいる人にとってこの企画集会はどのように受け止められ

ただろうか(もちろん『非常に有意義だった』と答える人も多いかもしれない)。

私見に過ぎないかもしれないが、多くの聴衆は分子ツールを使って外来種問題に上手く適用している実例をもっと聞きたかったのではないだろうか。例えば、分子生態学的手法を使って外来種の侵入経路やプロセスが明らかになった後、どのようにして更なる侵入や拡散を防ぐことができるのか、あるいは、外来種の遺伝的組成・特徴が明らかになれば、それをどのように防除に役立てられるのか、などである。

例を挙げると、本講演では外来種との交雑による在来種の絶滅過程が紹介された。それを逆手にとって外来種の遺伝子操作個体を作り出し外来種の駆逐に応用できるかもしれない。例えば、妊性はないが大型になる三倍体の個体を作り出し、それを外来個体群に放逐する。すると彼等は大型であるため個体群中のメスを独占するが、その子供は孵らない。これが数世代続けば、外来個体群は絶滅する可能性がある。また、別の発表では外来個体群の遺伝的特徴と適応可能性についての関係が紹介された。この一方、最近では希少種の衰退要因として外交弱勢(outbreeding depression)による不適応の存在も知られてきている。これを外来種に応用して、定着(適応)している外来個体群に遺伝的にかけ離れた個体を放逐し、外交弱勢を引き起こさせることにより外来個体群の成長を抑制できるかもしれない。こういった分子生態学的知見の応用が、理論的にあるいは現実的に、どれほど可能で、どれくらい行われているのか、知りたい人はとても多いと思う。

外来種問題は応用科学の側面が強いため、侵入過程や要因を明らかにするだけでなく、それらが分かればどのように応用に活かされるのかを示す必要があると思う。それは本企画集会の目的を超えたものかもしれないし、あるいは、今後の企画として考えているのかもしれない。できればこのあたりの企画意図をもう少し具体的に示してもらえると有難かった。もしかしたら、企画者の意図

としては、多様な参加者を見越して、今回、分子ツールを使って得られた研究結果をどうやったら実際に応用できるか、をもっと議論したかったのかもしれない。実際、企画者自身が外来種の規制問題に詳しい参加者に『種レベルではなく（分子生態から明らかになる）個体群レベルで生物の移出入を規制することができるか?』という実用的な質問を投げかけていた（回答は『現在の法律では無理』とのこと）。外来種の生態研究を趣味的なもので終わらせないために、このような現場に携わる人とのコミュニケーションは非常に大切である。

そういう意味でも本集会で総合討論の時間が十分に確保されていた点は高く評価できる。ふたりのコメンテーターが分子生態学者と実証研究者という異なる視点からの見方があってよかった。特に、後者の方から『外来種といえば、現在はびこっている生物だけに着目されがちだが、昔、猛威を振るったが現在は下火になった外来種はどうか? 彼等の衰退には遺伝的要素が関係しているのか? そういった生物は今後の外来種問題に重要な知見をもたらすのではないか?』といった議題が提案された。これは、それまで分子生態に偏りがちだった会場に新鮮な空気をもたらした。

その一方で参加者のわりに質問者が限られていた事実

も否めない。おそらく、多様なバックグラウンドを持つ人達が参加しているのだから、ひとつの議題についてもっと周りから様々な意見が飛び交っても良かった。もちろん会場が広く参加者が多いと質問するのも気が引けるのは十分に理解できる。本集会に限らず学会で気楽に質問できる雰囲気をつくり、本人の凶太さ(?)を確立するのが日本の大きな課題であろう。これらは日頃の研究室のセミナーで十分に鍛えることができる。

総括すると、本集会は分子ツールから得られる外来種の基礎的知見を超えて実際の応用に発展するまでには至らなかった。しかし、分子ツールを外来種問題に活かせる可能性を伝え、分子生態学者と外来種問題に関わっている人達を引き合わせるという点において、本集会は新しい出発点として十分に価値があったと思う。企画趣旨にもあるように、わが国では、外来種、分子生態、それぞれを研究している人は多いが、分子ツールを外来種問題に上手く取り入れている成功例は決して多いとは言えない。本集会の聴衆やこの特集号を読んだ人達がこの問題に興味を持って、分子生態学が外来種問題の中核を担う分野に発展すれば素晴らしいと思う。

(e-mail: itsuro@ees.hokudai.ac.jp)

特集1 生物学的侵入の分子生態学

分子遺伝マーカーを用いて外来生物の侵入生態を探る：
生態系管理への適用可能性

西川 潮*・米倉 竜次**・岩崎 敬二***・西田 睦****
河村 功一*****・川井 浩史*****

*国立環境研究所 環境リスク研究センター

**岐阜県河川環境研究所

***奈良大学教養部

****東京大学海洋研究所

*****三重大学生物資源学研究科

*****神戸大学内海域環境教育研究センター

Molecular approaches to the study of biological invasions: applicability to ecosystem management. N Usio (Research Center for Environmental Risk, National Institute for Environmental Studies), Ryuji Yonekura (Gifu Prefectural Research Institute for Freshwater Fish and Aquatic Environments), Keiji Iwasaki (Institute for Natural Science, Nara University), Mutsumi Nishida (Ocean Research Institute, The University of Tokyo), Kouichi Kawamura (Faculty of Bioresources, Mie University) and Hiroshi Kawai (Kobe University Research Center for Inland Seas)

要旨：分子遺伝マーカーに基づく集団遺伝解析は、外来生物の起源推定、分散様式の解明、さらには遺伝的多様性の評価において有効である。また、外部形態だけで判定不能隠蔽種の探索、侵入回数の推定、ならびに在来種との交雑の有無や遺伝子浸透の程度の把握が可能となる。これらの知見は、外来生物のリスク評価のみならず管理（生態系管理）に活用することも可能と思われる。一般に、外来生物の管理は、意図的導入の抑制、新たな侵入や分布拡大の防止などの「予防策」と定着した外来生物を間引いたり根絶したりするための「駆除策」の2つに分けられる。外来生物の起源や拡散様式、遺伝的多様性などの情報は、予防策を立案する上で有用な情報を提供すると考えられる。しかし、当面の大きな課題は、これらの学術的知見を直に反映させることができる外来生物管理体制を産・官・学やNPOが一体となって早急に作り上げることができるかどうかである。一方、駆除策への適用可能性としては、これまでに希少種の保全遺伝学的研究で得られた知見に基づき、隔離性の高い小集団を駆除単位として策定するとともに、駆除の効果を遺伝的ボトルネックの有無から判定する方法が有効であると考えられる。

キーワード：侵入種、管理対策、予防、駆除

はじめに

外来生物の侵入は、在来生態系の生物多様性を減少させる主要な環境リスク要因である。一般に、外来生物は、導入、定着、分布拡大という三つの段階を経て侵略的外来種となるため、侵入段階に応じてリスク評価や管理対策を考案していく必要がある。

近年の分子生態学の発展により、侵入生態の研究にもさまざまな分子遺伝学的手法が適用され、外来生物の侵入リスクや生態リスクの評価に活かされている。さらに、それをもとにした外来生物の管理策への適用可能性も示されつつある。これらの研究には、アロザイム、マイクロサテライトといった共優性マーカー (co-dominant marker)、RAPD、AFLPといった優性マーカー (dominant marker) に加え、PCR-RFLP やシーケンス解析によるハプロタイプ分析が用いられ、多くの場合、中立進化を担

2008年10月15日受付、2009年1月6日受理

*e-mail: usio@nies.go.jp

うゲノム領域が分子遺伝マーカーとして用いられている (Avisé 2004)。分子遺伝マーカーを用いた集団遺伝解析は、外来生物の、1) 遺伝的多様性の評価 (Miura 2007 の総説; Roman and Darling 2007 の総説)、2) 侵入経路の把握 (Miller et al. 2005; Uwai et al. 2006; 川井ほか 2009)、3) 在来生物との交雑・遺伝子浸透リスク (河村ほか 2009)、4) 拡散リスク (Estoup et al. 2004)、5) F_{ST} - Q_{ST} テストを用いた適応形質の解明 (米倉ほか 2009)、などに効果的であることが様々な分類群で実証されている。外来生物にどのようなリスクがあるかが明らかにされてはじめて、これらの効果的な管理策の立案が可能となるため、リスク評価は最初のステップとして欠かせない。ただし、集団遺伝解析に基づく外来生物のリスク評価は、企画集会の演者らを含め、国内外の多くの研究者によって、確立された手法で実施されているため、ここでは、集団遺伝解析が外来生物の管理にどのように活かせるか、という未だ解明の途上にある最新の課題を取り上げる。また、それを実現させるためにはどのような問題点を克服しなければならないかについて述べる。

外来生物の管理対策

外来生物の管理対策は、生物の新たな侵入や分布拡大を未然に防ぐための対策 (以下、予防策) と、すでに定着している外来生物を間引いたり、根絶したりするための対策 (以下、駆除策) の二つに分けられる。日本では、2005 年 6 月より施行された「特定外来生物による生態系等に係る被害の防止に関する法律 (外来生物法)」に基づいて、生態系もしくは人体への影響が甚大な海外由来の外来生物が特定外来生物 (平成 20 年 9 月現在、101 分類群) に指定され、これらの飼育や栽培、生きたままでの移動、輸入などが厳しく制限されている。さらに、一部の特定外来生物では、環境省や地方自治体、民間団体などによって、日本各地で駆除 (防除) が実施されはじめてきている (例えば、オオハンゴンソウ、ジャワマングース、ブルーギル、シグナルザリガニ (ウチダザリガニ/タンカイザリガニ)) (<http://www.env.go.jp/nature/intro/3control/kakunin.html>; Usio ほか 2007)。外来生物法は、その規制対象を特定外来生物の意図的な扱い (飼養、輸入、移動など) に限定しており、意図的導入を減らすという面では効果的な法律であると考えられる。しかしながら、外来生物は意図的導入だけでなく、非意図的導入や自力拡散によっても分布を拡大する。そのため、今後、外来生物の予防策を講じる上では、非意図的導入や自力拡散を

含め、総合的にこれらの拡散様式を把握する必要がある。また、特定外来生物の指定に先立って効果的な駆除法が確立されているケースは極めて稀であり、今後、生態系管理を行っていく上で、多くの特定外来生物で効果的な駆除策を立案することが中心的課題となっている。

予防策への適用可能性

外来生物の起源や拡散様式、遺伝的多様性などの情報は、予防策を立案する上で有用な情報を提供すると考えられる。この章では、これらを推定・解明する集団遺伝解析法を紹介するとともに、研究成果を予防策に活用する上で克服しなければならない点について述べる。

外来生物の分散様式を把握する際には、標識採捕 (衛星を利用したラジオ・テレメトリーなどを含む) に基づく直接法、ならびに集団遺伝解析に基づく間接法 (F_{ST} に基づく方法) や帰属性検定 (assignment test) が用いられる (Lowe et al. 2004)。直接法は文字通り、移動を直接追跡できる利点はあるが、労力のもしくは金銭的な事情からサンプル数が少なくなったり、それ故、個体差が顕著に現れたり、追跡できる期間が限られたりするといった欠点がある。集団レベルで見た場合、直接法は (間接法と比べて)、個体の移動を過小評価する傾向にある。それに対して、集団遺伝解析に基づく手法は、個体の動きを直接追うことはできないものの、多くのサンプル数を扱うことができるため、より大きい時空間スケールでの生物の分散を扱うことが可能となる。ただし、間接法は従来、在来生物の歴史的な移動・分散を調べる目的で開発された手法であることから、侵入先での移動・分散の把握の際には過大評価につながる可能性も否定できない。

近年、多くの外来生物で、核 DNA や細胞質 DNA (ミトコンドリア DNA、葉緑体 DNA)、タンパク質複合体などの分子遺伝マーカーを用いて、侵入集団の遺伝的構造を在来集団の遺伝的構造と比較することにより、侵入集団の起源、分散様式、ならびに侵入に伴う遺伝的構造の変化が明らかにされている (Miura 2007 の総説; Roman and Darling 2007 の総説; 川井ほか 2009)。外部形態からは判別することができない、隠蔽種の存在や複数回の侵入、在来種との交雑・浸透交雑などが明らかになることもある (Miura 2007 の総説; Roman and Darling 2007 の総説; 川井ほか 2009; 河村ほか 2009)。なお、外来生物の起源を推定する際には、従来から用いられている塩基配列決定 (DNA sequencing) による分子系統地理解析の他に、近年、マイクロサテライトなどによる多遺伝子座

(multilocus genotype) の多型解析をもとに、ベイズ推定を行う方法が主流になりつつある (帰属性検定; Manel et al. 2005)。

これらの手法が外来生物の予防策に活用できる可能性は高い。例えば、ある外来生物の導入段階ごとのリスクが評価でき、分散様式や分散速度も分かると新たな侵入先が予測できた場合、行政や地方自治体と連携を図り、侵入に対する警戒態勢を強化することによって、外来生物の早期発見・駆除につなげることも可能となる。実際、分子遺伝マーカーに基づく集団遺伝解析から、侵入経路や手段を突き止めた例もある (Miller et al. 2005; 川井ほか 2009)。集団遺伝解析そのものからは侵入手段を明らかにすることはできないが、状況証拠の裏づけや社会調査など他の手法と組み合わせることによって、侵入手段を突き止めることは可能であろう。侵入経路や手段が特定できれば、その手段への法的規制を強めたり経路を遮断したりすることにより新たな侵入を未然に防ぐことが可能となる。

しかしながら、仮に、侵入経路や手段を明らかにしたり、隠蔽種の侵入や新たな遺伝子型の侵入を発見したりできた場合でも、実際に、これらの知見を外来生物の予防策に活用するためには、克服しなければならない問題がある。第一に、外来生物の新たな侵入を発見したところで、発見したことを持ち込む窓口がないことが挙げられる。生態学会では、自然保護委員会に外来種部会が設置されており、そこに情報を提供することで、学会員への啓蒙や環境省・自治体の関係部署などへの働きかけは可能となるかもしれない。しかし、特定外来生物でなければ行政は対応しきれず、予防には役立たない事がほとんどだろう。ただし、企画集会参加者からは、マスコミに情報提供することでニュースとして取り上げられ、行政が何らかの対策を検討する可能性も出てくる、という意見が出された。研究成果を将来の施策として反映させるためには、さまざまな情報媒体を活用し、研究者からの情報を広く普及・共有させる努力が必要であろう。また、生態学会だけでなく、分類群ごとにある学会なども外来生物対策に積極的に取り組み、上記のような情報の窓口となって、マスコミ、行政、自然保護関連の NGO などへの積極的な情報提供と対策の実施の要請ができるような体制を築きあげることが強く望まれる。

第二に、外来生物法違反として検挙されるのは、あくまで、特定外来生物の、飼育・栽培や、生きたままでの放流、流通といった意図的イベントに限られるため、例えば、分子遺伝マーカーを用いて特定外来生物が随伴導

入 (非意図的導入) によって分布を拡大していることを突き止めたとしても、これを阻止できる法的手段は存在しない。

第三に、外来生物法では、形態的に同定可能なものだけが特定外来生物に指定されることから、同様に目に見えるイベントだけが法規制の対象となるであろう、と企画集会参加者から指摘を受けた。すなわち、ある年に侵入集団の遺伝子型構成が変化して新たな侵入経路の存在が示唆されたとしても、先住集団と同種である以上、少なくとも、外来生物法に基づいて対策が検討される可能性は低いと思われる。

一般的に見れば、すでに外来生物が定着しているところに同じ種が入ってきて騒ぐことではないと思われるかもしれない。しかし、異なる起源からの複数回の侵入は、侵入集団の遺伝的多様性を増加させる (Roman and Darling 2007)。植物では、遺伝的多様性が高くなると定着成功率や分散能力が高くなること (Weltzin et al. 2003; Crutsinger et al. 2008) や、遺伝的混合 (genetic admixture) を通じてより侵略的な遺伝的タイプが出現すること (Ellstrand and Schierenbeck 2000) などが報告されている (Hughes et al. 2008 の総説参照)。また、トカゲ (*brown anole; Anolis sagrei*) では、原産地の供給元が多いほど侵入集団の平均体サイズが増加傾向を示すという報告がある (Kolbe et al. 2007)。今後、外来生物の遺伝的多様性が侵入集団の行動、生活史、ならびに生涯繁殖成功度に与える影響や、これらが生態系の構造や機能に及ぼす影響についての知見が増えれば、複数回の侵入や隠蔽種の侵入に対する危機感が増し、対策を検討する必要性が出てくるであろう。

駆除策への適用可能性

この章では、集団遺伝解析の駆除策への適用可能性として、希少種の保全遺伝学的研究で得られた知見に基づき、隔離性の高い小集団を駆除単位として策定する方法、ならびに駆除の効果を遺伝的ボトルネックの有無から判定する方法を紹介する。また、実際に外来生物の駆除管理に適用できる場面は限られると思われるが、動物の行動にリンクしている機能遺伝子の配列をもとに分散様式を推定し、駆除の範囲を設定する方法、ならびに不妊個体の放逐に基づく駆除法の可能性についても述べる。

従来、保全遺伝学の分野では、主に希少種を対象として、ミトコンドリア DNA のハプロタイプ解析による分子系統地理解析やマイクロサテライト DNA の対立遺伝子

情報に基づく集団解析を通じて、管理単位 (Management unit; MU) や進化的に重要な単位 (Evolutionary significant unit; ESU) が設定されてきた (Avice 2000)。MU は、集団内外の移住率が極端に少ない遺伝的に固有な集団、と定義される。多くの場合、MU は、自然選択に対して中立的な進化を担う複数の遺伝子座の対立遺伝子頻度をもとに設定される。一方、ESU とは、進化的に長い期間生殖的に隔離され、その間、各々が独自の進化を遂げた集団、と定義される。ESU は、ミトコンドリア DNA (部分配列) の単系統性、かつ中立進化を担う核 DNA の対立遺伝子頻度の有意差によって設定される (Moritz 1994)。ESU と MU の大きな違いは、ESU がミトコンドリア DNA 等の配列情報に基づく進化的背景を考慮に入れるのに対し、MU はあくまでも核 DNA もしくはミトコンドリア DNA の対立遺伝子頻度の有意差のみに基づいて設定される点にある[†] (Moritz 1994)。

進化的歴史が浅い外来生物の集団遺伝学的単位としては、MU の原理を適用する試みがなされている (Rollins et al. 2006 の総説; Palsbøll et al. 2007 の総説)。例えば、南半球にあるイギリス領サウスジョージアに定着しているドブネズミ (*Rattus norvegicus*) では、マイクロサテライトに基づく集団解析から、氷河を隔てて分布している 2 つの集団は互いに遺伝的交流がないことが分かり、それぞれの小集団が駆除単位 (Eradication unit) に設定されている (Robertson and Gemmell 2004)。同様に、オーストラリアに導入されたイノシシ (*Sus scrofa*) についても、マイクロサテライト解析によって、他からの移住率が低い集団を駆除単位とすることが提案されている (Hampton et al. 2004)。さらに、Hampton et al. (2004) は、駆除が実施されている集団で遺伝的ボトルネックの有無を調べることによって、駆除の効果を評価している。

駆除単位の学術的な適用事例は、これまで、ドブネズミ (Robertson and Gemmell 2004; Abdelkrim et al. 2005)、イノシシ (Hampton et al. 2004)、イエネコ *Felis catus* (Hansen et al. 2007) など、一部の哺乳類に限られてはいるものの、他の外来生物にもこの手法が適用できる可能性は十分にある。その際、マイクロサテライトなどの多遺伝子座解析に基づく帰属性検定が有効であろう。帰属性検定は、各集団の起源を推定するだけでなく、繁殖

集団の境界を推定する際にも威力を発揮する (Hampton et al. 2004; Robertson and Gemmell 2004; Abdelkrim et al. 2005; Hansen et al. 2007)。ただし、十分な多型が認められる、無効対立遺伝子 (null allele) のないマーカーを使うことが前提条件となる。

また、多遺伝子座解析では遺伝子流動が推定できるため、以下の数式を用いて、世代あたりの (繁殖可能な) 移住個体数 N_m を算出することが可能である; $N_m = (1/F_{ST}-1)/4$ (N は有効集団サイズ、 m は移住率、 F_{ST} は集団間の遺伝的分化係数; Slatkin 1995)。しかし、従来の N_m を用いた移住率の計算は、実際の野外集団においては現実的ではない仮定がおかれているため (Pearse and Crandall 2004)、特に外来生物など進化的歴史の新しい集団ではその仮定 (特に、遺伝的浮動と遺伝子流動が平衡状態にある点) はまず満たされない。移住率の計算に関しては、近年、 F_{ST} に基づく計算法と比べて、より前提条件が緩やかである Shannon's Information Index を用いた方法が提案されている (Sherwin et al. 2006)。

しかし、駆除単位の設定に際しては問題点がある。地域間で遺伝的分化が明瞭ではない場合には、集団の境界を示すことが困難となるため、駆除単位の設定も現実的ではなくなる。また、時間を追って集団構造が変化する可能性も十分に考えられる。たとえ、最初の解析で侵入集団間に明瞭な遺伝的分化が認められた場合でも、一回の解析にとどまらず、遺伝的構造の時間的変化を追跡し、駆除単位に大きな変化がないかどうかを確認する必要がある。その際、駆除の効果を遺伝的ボトルネックの有無で調べる (Hampton et al. 2004) ことが望ましい。駆除単位は、特に集団サイズを過小評価した際に問題となる。すなわち、誤って、繁殖集団のごく一部を駆除単位 (独自の繁殖集団) とみなしてしまうと、常に他からの再移住が起こるために、労力的・金銭的な無駄が非常に大きくなることが想定される。実際に駆除単位を設定するには、これらを踏まえて、慎重に判断を下す必要がある。

また、動物の行動 (特に、飛翔や歩行、遊泳など) にリンクしているマーカーが明らかにされていれば、それをもとに分散様式を推定し、駆除の範囲を設定することも可能となるのではないだろうか。例えば、ヒアリ (*Solenopsis invicta*) では、単女王制コロニーと多女王制コロニーが知られ、これらは分散様式が異なるが、このコロニー属性はハタラクシアなどの Gp-9 遺伝子の塩基配列を調べることによって予測できる (Krieger and Ross 2002; 東ほか 2008)。しかし、ヒアリの例のように、侵入集団の生態特性が簡易に診断でき、かつ分散様式が予

[†]Moritz (1994) は、ESU と MU を分子遺伝学的特性のみに基づいて区別している。しかしながら、この方法では集団の適応的特性が無視されるという批判もあり (Crandall et al. 2000)、近年では分子遺伝学的特性と適応的形質の双方に基づき MU を設定する方法が提案されている (Crandall et al. 2000; フランカムほか 2007 参照)。

測できる遺伝マーカーが見つかることは極めて稀である。

分子遺伝学的手法ではないが、放射線照射によって不妊化した個体を用いて外来生物の根絶に成功した、世界的に注目を集めた成功事例がある。沖縄県では、ウリミバエ (*Dacus (Zeugodacus) cucurbita*) の根絶のために大量の不妊虫が放飼され、これまで久米島 (1978 年)、宮古群島 (1987 年)、奄美群島 (1989 年)、沖縄群島 (1990 年)、八重山群島 (1993 年) において根絶に成功している (小山 1994)。同様に、バイテク技術を併用して 3 倍体不妊オスを作り、それを野外集団に放逐して雑種個体を絶滅させること (小泉 2009) が可能かもしれない。ただし、この方法は、ハエ類など、世帯時間が短く、かつ個体レベルでの生態影響が比較的小さい生物では有効な方法となるかもしれないが、生態影響の強い、長寿の大型動物には不向きであると思われる。例えば、ザリガニなど、生態系の (外来) キーストーン種となる生物は、たとえ低密度であっても、捕食や水草の切断、環境改変などを通じて生態系に甚大な影響を与える (Matsuzaki et al. 2009)。そのため、不妊個体を放逐すると、その個体が死亡するまでに絶大な数の在来生物が影響を被ることになる。生物学的防除 (Biocontrol) は、駆除対象以外の生物にも壊滅的な影響を与える事例が多いこと (Hoddle 2004 の総説)、外来生物が急速に進化する可能性もあること (Whitney and Gabler 2008 の総説)、などを念頭において慎重に判断を下す必要がある。

おわりに

この総説では、分子遺伝マーカーに基づく集団遺伝解析の外来生物の管理への適用可能性を中心として取り上げた。最初に述べたように、外来生物のリスク評価が実施されてはじめて、効果的な管理策を立てることが可能となるため、リスク評価が未実施である分類群については、リスク評価を行うことが先決である。また、遺伝的多様性の増加が個体、個体群、群集・生態系にもたらす影響の評価についてはほとんど植物でしか研究が進んでいない (Hughes et al. 2008 の総説) ため、今後、様々な分類群で研究が進められていく必要がある。

最後に、筆者らが知る限り、侵略的外来種と非侵略的外来種 (もしくは衰退した外来種) の遺伝的特徴の比較、ならびに衰退した侵略的外来種の遺伝的構造の変化についての研究は未だ例を見ない。侵略的外来種は非侵略的外来種と比べて特別な遺伝的構造を有するのか、また、衰退した外来種はなぜ衰退したのか等に関しての遺伝的

メカニズムが明らかにされれば、これらは外来種のリスク評価や管理を行う上でたいへん有用な情報を提供するであろう。今後の研究の進展を期待したい。

謝辞

本特集をまとめるにあたって、数々の有意義なコメントを下された東典子氏、小泉逸郎氏、二名の査読者ならびに企画集會参加者の皆様、そして執筆の機会を与えてくださった堀良通氏にお礼を申し上げる。

引用文献

- Abdelkrim J, Pascal M, Calmet C, Samadi S (2005) Importance of assessing population genetic structure before eradication of invasive species: Examples from insular Norway rat populations. *Conserv Biol* 19:1509-1518
- Avise JC (2000) *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, USA
- Avise JC (2004) *Molecular Markers, Natural History, and Evolution*. Sinauer Associates Inc, Sunderland, USA
- Crandall KA, Bininda-Emonds ORP, Mace GM, Wayne RK (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol Evol* 15:290-295
- Crutsinger GM, Souza L, Sanders NJ (2008) Intraspecific diversity and dominant genotypes resist plant invasions. *Ecol Lett* 11:16-23
- Ellstrand NC, Schierenbeck KA (2000) Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc Natl Acad Sci USA* 97:7043-7050
- Estoup A, Beaumont M, Sennedot F, Moritz C, Cornuet JM (2004) Genetic analysis of complex demographic scenarios: spatially expanding populations of the cane toad, *Bufo marinus*. *Evolution* 58:2021-2036
- フランカム R・バロウ JD・ブリスコー DA (2007) 保全遺伝学入門 (西田 睦・高橋 洋・山崎裕治・渡辺勝敏訳). 文一総合出版, 東京
- Hampton JO, Spencer PBS, Alpers DL, Twigg LE, Woolnough AP, Doust J, Higgs T, Pluske J (2004) Molecular techniques, wildlife management and the importance of genetic population structure and dispersal: a case study with feral pigs. *J Appl Ecol* 41:735-743
- Hansen H, Hess SC, Cole D, Banko PC (2007) Using population genetic tools to develop a control strategy for feral cats (*Felis catus*) in Hawai'i. *Wildl Res* 34:587-596
- 東 正剛・緒方一夫・ポーター SD (2008) ヒアリの生物学—行動生態と分子基盤. 海游舎, 東京
- Hoddle MS (2004) Restoring balance: using exotic species to control invasive exotic species. *Conserv Biol* 18:38-49
- Hughes AR, Inouye BD, Johnson MTJ, Underwood N, Vellend M (2008) Ecological consequences of genetic diversity. *Ecol*

- Lett 11:609-623
- 川井浩史, 上井進也, 羽生田岳昭, 嵩田 智, Broom J, Nelson W, Viard F (2009) 遺伝子マーカーを用いた褐藻ワカメ移入集団の起源・動態解析と緑藻アオサ類移入集団の検出. 日本生態学会誌 59:145-152
- 河村功一・片山雅人・三宅琢也・大前吉広・原田泰志・加納義彦・井口恵一朗 (2009) 近縁外来種との交雑による在来種絶滅のメカニズム. 日本生態学会誌 59:131-143
- 小泉逸郎 (2009) 分子生態は外来種管理の“現場”にどれほど役立つのか? : 企画集会「生物学的侵入の分子生態学」参加レポート. 日本生態学会誌 59:159-160
- Kolbe JJ, Larson A, Losos JB (2007) Differential admixture shapes morphological variation among invasive populations of the lizard *Anolis sagrei*. Mol Ecol 16:1579-1591
- 小山重郎 (1994) 日本におけるウリミバエの根絶. 日本応用動物昆虫学会誌 38:219-229
- Krieger MJB, Ross KG (2002) Identification of a major gene regulating complex social behavior. Science 295:328-332
- Lowe A, Harris S, Ashton P (2004) Ecological Genetics: Design, Analysis, and Application. Blackwell Publishing, Malden, MA, USA
- Manel S, Gaggiotti OE, Waples RS (2005) Assignment methods: matching biological questions techniques with appropriate. Trends Ecol Evol 20:136-142
- Matsuzaki SS, Usio N, Takamura N, Washitani I (2009) Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: an experiment and meta-analysis. Oecologia 158:673-686
- Miller N, Estoup A, Toepfer S, Bourguet D, Lapchin L, Derridj S, Kim KS, Reynaud P, Furlan L, Guillemaud T (2005) Multiple transatlantic introductions of the western corn rootworm. Science 310:992-992
- Miura O (2007) Molecular genetic approaches to elucidate the ecological and evolutionary issues associated with biological invasions. Ecol Res 22:876-883
- Moritz C (1994) Defining 'Evolutionarily Significant Units' for conservation. Trends Ecol Evol 9:373-375
- Palsbøll PJ, Bérubé M, Allendorf FW (2007) Identification of management units using population genetic data. Trends Ecol Evol 22:11-16
- Pearse DE, Crandall KA (2004) Beyond F_{ST} : Analysis of population genetic data for conservation. Conserv Genet 5:585-602
- Robertson BC, Gemmill NJ (2004) Defining eradication units to control invasive pests. J Appl Ecol 41:1042-1048
- Rollins LA, Woolnough AP, Sherwin WB (2006) Population genetic tools for pest management: a review. Wildl Res 33:251-261
- Roman J, Darling JA (2007) Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. Trends Ecol Evol 22:454-464
- Sherwin WB, Jabot F, Rush R, Rossetto M (2006) Measurement of biological information with applications from genes to landscapes. Mol Ecol 15:2857-2869
- Slatkin M (1995) A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. Genetics 139:457-462
- Usio N・中田和義・川井唯史・北野聡 (2007) 特定外来生物シグナルザリガニ (*Pacifastacus leniusculus*) の分布状況と防除の現状. 陸水学雑誌 68:471-482
- Uwai S, Nelson W, Neill K, Wang WD, Aguilar-Rosas LE, Boo SM, Kitayama T, Kawai H (2006) Genetic diversity in *Undaria pinnatifida* (Laminariales, Phaeophyceae) deduced from mitochondria genes — origins and succession of introduced populations. Phycologia 45:687-695
- Weltzin JF, Muth NZ, Von Holle B, Cole PG (2003) Genetic diversity and invasibility: a test using a model system with a novel experimental design. Oikos 103:505-518
- Whitney KD, Gabler CA (2008) Rapid evolution in introduced species, 'invasive traits' and recipient communities: challenges for predicting invasive potential. Divers Distrib 14:569-580
- 米倉竜次・河村功一・西川 潮 (2009) 外来生物の小進化: 遺伝的浮動と自然選択の相対的役割. 日本生態学会誌 59:153-158

目 次 CONTENTS

特集 1 生物学的侵入の分子生態学

西川 潮・米倉 竜次・分子遺伝マーカーを用いて外来生物の侵入生態を探る：企画趣旨	129
河村 功一・片山 雅人・三宅 琢也・大前 吉広・原田 泰志・加納 義彦・井口 恵一郎・近縁外来種との交雑による在来種絶滅のメカニズム	131
川井 浩史・上井 進也・羽生田 岳昭・髙田 智・Judie Broom・Wendy Nelson・Frederique Viard・遺伝子マーカーを用いた褐藻ワカメ移入集団の起源・動態解析と緑藻アオサ類移入集団の検出	145
米倉 竜次・河村 功一・西川 潮・外来生物の小進化：遺伝的浮動と自然選択の相対的役割	153
小泉 逸郎・分子生態は外来種管理の“現場”にどれほど役立つのか	159
西川 潮・米倉 竜次・岩崎 敬二・西田 睦・河村 功一・川井 浩史・分子遺伝マーカーを用いて外来生物の侵入生態を探る：生態系管理への適用可能性	161

Feature 1 Molecular approaches to the study of biological invasions

Usio N., Yonekura R.

Introduction to the special feature: Molecular approaches to the study of biological invasions	129
--	-----

Kawamura K., Katayama M., Ohmae Y., Miyake T., Harada Y., Kanoh Y., Iguchi K.

Mechanisms of extinction of native species caused by exotic-related species	131
---	-----

Kawai H., Uwai S., Hanyuda T., Shimada S., Broom J., Nelson W., Viard F.

Origin and dynamics of the introduced populations of <i>Undaria pinnatifida</i> (Phaeophyceae) and detection of introduced populations of <i>Ulva</i> spp. (Ulvophyceae) by the analyses using molecular markers	145
--	-----

Yonekura R., Kawamura K., Usio N.

Microevolution in invasive species: relative importance of genetic drift and natural selection	153
--	-----

Koizumi I.

How useful are molecular tools for the management of alien species?	159
---	-----

Usio N., Yonekura R., Iwasaki K., Nishida M., Kawamura K., Kawai H.

Molecular approaches to the study of biological invasions: applicability to ecosystem management.	161
--	-----