

平成 22 年 4 月 1 日現在

研究種目：基盤研究（C）  
 研究期間：2007～2009  
 課題番号：19570018  
 研究課題名（和文）特定外来種ブルーギルの日本定着成功要因についての進化生物学的研究

研究課題名（英文）Analysis of factors crucial to the invasion success of an alien sunfish, *Lepomis macrochirus*, in Japan by evolutionary approaches

研究代表者  
 河村 功一（KOUICHI KAWAMURA）  
 三重大学・大学院生物資源学研究科・准教授  
 研究者番号：80372035

研究成果の概要（和文）：ブルーギルの定着成功における遺伝的要因の役割を形態・遺伝子解析と飼育実験に基づく Qst-Fst 解析により推定した。集団解析において日本における多くの集団の定着成功の理由として、母集団とされる琵琶湖集団の遺伝的多様性の高さが挙げられた。Qst-Fst 解析の結果から適応形質における集団間の相違は遺伝的浮動よりも自然選択の影響を強く受けており、ブルーギルの定着成功において適応形質における遺伝的多様性の高さが重要である事が明らかとなった。

研究成果の概要（英文）：To elucidate the role of genetic factors crucial to the invasion success of bluegill sunfish in Japan, morphological and genetic analyses were performed, together with Qst-Fst analysis in rearing experiments. Population analysis suggested that invasion success in many populations of Japan was mainly due to high genetic diversity of their founder population in Lake Biwa. Qst-Fst analysis revealed that difference in adaptive characters among populations was caused by natural selection, rather than genetic drift. Sustenance of high genetic diversity in adaptive characters was considered to be important in the invasion success of bluegill in Japan.

交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2007 年度	1,900,000	570,000	2,470,000
2008 年度	900,000	270,000	1,170,000
2009 年度	600,000	180,000	780,000
年度			
年度			
総計	3,400,000	1,020,000	4,420,000

研究分野：分子生態学、保全遺伝学

科研費の分科・細目：基礎生物学・生態・環境

キーワード：外来種の定着成功、遺伝的分化と形態分化、Fst-Qst 解析、適応放散、ブルーギル、分子進化、自然選択、遺伝的多様性

## 1. 研究開始当初の背景

(1) 外来種の分布拡大・定着能力を規定する遺伝学的要因の解明は、外来種の拡散防止対策だけでなく駆除技術の開発においても重要であるものの、国内での研究例は皆無に等しい。また、外来種の分布拡大・定着において見られる急速な環境適応は、従来の進化理論の検証ならびに再構築を可能とする貴重な機会でもある。

(2) ブルーギルは日本においては特定外来種に指定され、その駆除は陸水環境の保全における重要課題である。日本産ブルーギルについてはこれまでの研究により、以下の事が明らかとなっている。

- ①日本に生息する個体は全て 1960 年に導入された 15 個体に由来する可能性が高い。
- ②短期間で大規模に分布を拡大した。
- ③琵琶湖においては特定の餌生物に特化した形態の異なる生態型が存在する。

これらの結果は外来種の進化適応能の解明においてブルーギルが優れた研究対象種である事を意味しており、本研究が単に 1 外来種の生物学的知見の収集に留まらず、進化生物学的にも重要であることを裏付けるものである。

## 2. 研究の目的

(1) 北米の原産地ならびに日本各地の集団について中立分子マーカーを用いた集団解析を行い、1960 年のブルーギルの導入から 2000 年の日本全土における定着までの過程を推定する。

(2) ブルーギルの分布拡大と遺伝的多様性の関係を明らかにする。

(3) 集団間の形態分化における遺伝的要因の役割を明らかにする。

(4) 遺伝的多様性の異なる複数の野外集団を用いた飼育実験を行い、適応形質の発現における環境と遺伝の相互作用の程度を推定する

(5) 飼育実験により、ブルーギルの適応放散における進化の役割を明らかにする。

## 3. 研究の方法

(1) 北米の原産地ならびに日本国内の各都道府県における代表的な集団についてブルーギルのサンプリングを行う。

(2) 採集したサンプルについてマイクロサテライト DNA (MS) 10 座を用いた多型解析を行い、遺伝的多様性を始めとする各集団の遺伝的特徴ならびに集団間の遺伝的差異の程度を明らかにする。

(3) 各集団について複数の計数形質における遺伝的分化指数 ( $P_{st}$ ) を求め、MS から求めた遺伝的分化指数 ( $F_{st}$ ) との間関係を調べる。

(4) 遺伝子情報を基にブルーギルの分布拡大過程の推定ならびに各集団における遺伝的ボトルネックの有無を統計的に推定する。

(5) 遺伝子分析の結果を基に遺伝的多様性の異なる 9 集団を選び、common garden experiment を行う事により、遺伝的要因が適応形質 (孵化率、生存率) における集団分化に与える影響を評価する。また適応形質の発現における遺伝的要因と環境要因の相互作用の有無を見るため、各集団の子供について reciprocal transplant experiment を行う。

(6) ブルーギルの環境適応能を生じる要因を明らかにするため、飼育実験によりもとめた適応形質の遺伝的分化指数 ( $Q_{st}$ ) と  $F_{st}$  を用い、 $Q_{st}$ - $F_{st}$  解析を行う。

#### 4. 研究成果

(1) ブルーギルの分布拡大プロセス：日本集団の起源とされる北米 Guttenberg 集団と日本各地の集団について MS の多型解析を行ったところ (図 1)、1960 年代に侵入した集団は遺伝的多様性が高く、侵入年度の遅れと共に遺伝的多様性が低下した。また、MS 情報を基に主成分分析を行った所、遺伝的多様性の高い集団ほど Guttenberg 集団の近傍に位置する事が判った (図 2)。この事から、日本に生息する全ブルーギル集団が Guttenberg 集団由来であると共に、分布の拡大に伴い遺伝的多様性が低下している可能性が示された。

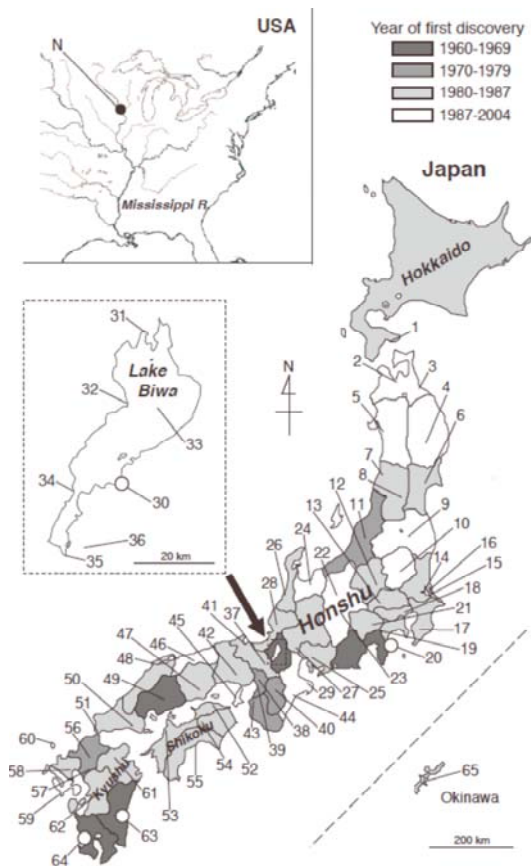


図 1 ブルーギルの採集地点. 各都道府県の色はブルーギルの確認年代を表す.

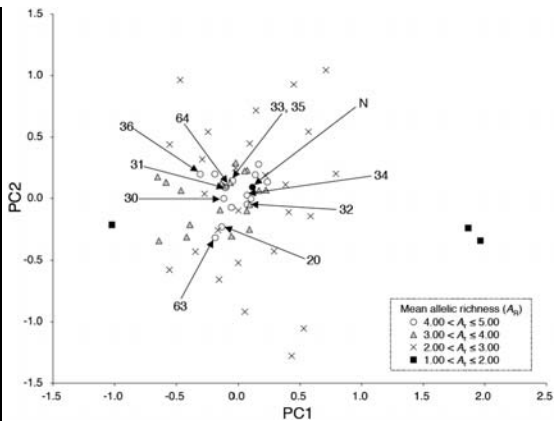


図 2 MS 情報に基づくブルーギル集団の主成分分析 (数字は図 1 の集団のコードに対応).

(2) ブルーギルの定着成功のメカニズム： $F_{ST}$  と地理的距離についてみると、1960 年代に侵入が確認された集団の中で、琵琶湖と一碧湖において高い相関が認められた (図 3)。地理的距離と遺伝的多様性の指標の一つである集団における平均対立遺伝子数 ( $A_r$ ) の関係について見たところ、琵琶湖は一碧湖よりも高い相関が見られた (図 4)。また、ボトルネックは琵琶湖から 100km 以内の集団では認められなかった。これらの結果は日本集団の多くが琵琶湖集団由来であるだけでなく、日本集団の遺伝的多様性が琵琶湖集団により支えられている可能性を示している。即ち、日本におけるブルーギルの定着は、侵入早期に琵琶湖という巨大環境において遺伝的多様性の維持を可能とする個体数の爆発的増加により可能となったと考えられる。

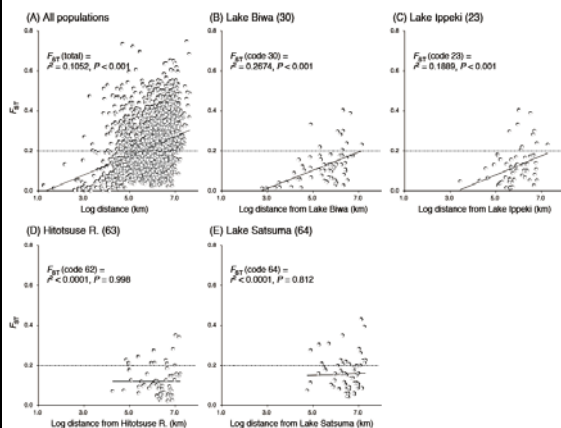


図 3 ブルーギルの集団間における遺伝的分化の程度 ( $F_{ST}$ ) と地理的距離の関係

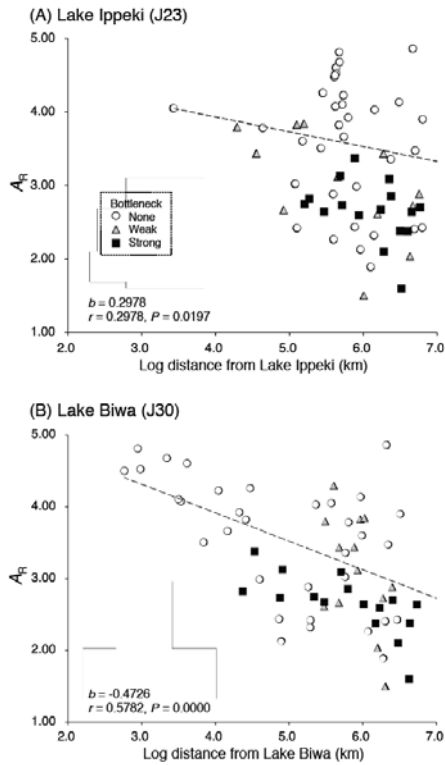


図4 地理的距離と $A_r$ の関係

(3) ブルーギルの形態分化と遺伝的分化の関係：計数形質と $A_r$ の関係において見たところ、何れの計数形質においても遺伝的多様性の低下に伴い、計数形質における集団間の分散は増加した(図5)。各計数形質において $P_{ST}$ と $F_{ST}$ の間に相関は全く見られず、多くの場合、 $P_{ST}$ は $F_{ST}$ よりも小さかったが、一部において $P_{ST}$ は $F_{ST}$ より大きな値を示し、ブルーギルの形態分化が遺伝的浮動によるものではない事が示された。

(4) 水温に対する稚仔魚の耐性能：9集団からのブルーギル親魚を用い、全父半兄弟デザイン(各集団につき、オス5個体×メス4個体=計20家系)により受精卵を作出し、産卵期に経験する高水温(30°C)および低水温(20°C)での稚仔魚の生残率(受精卵から孵化仔魚まで、および、受精卵から浮上仔魚まで)に違いがあるかを比較した。その結果、集団ごとに、高水温および低水温での生残率は異なっていた(図7)。

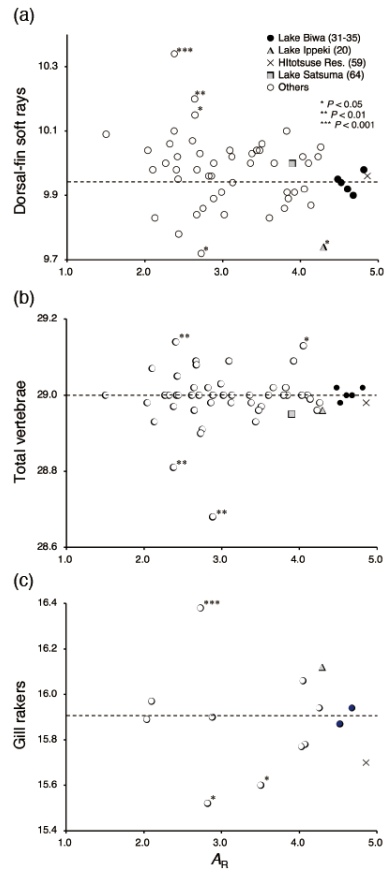


図5 計数形質における平均値と $A_r$ の関係

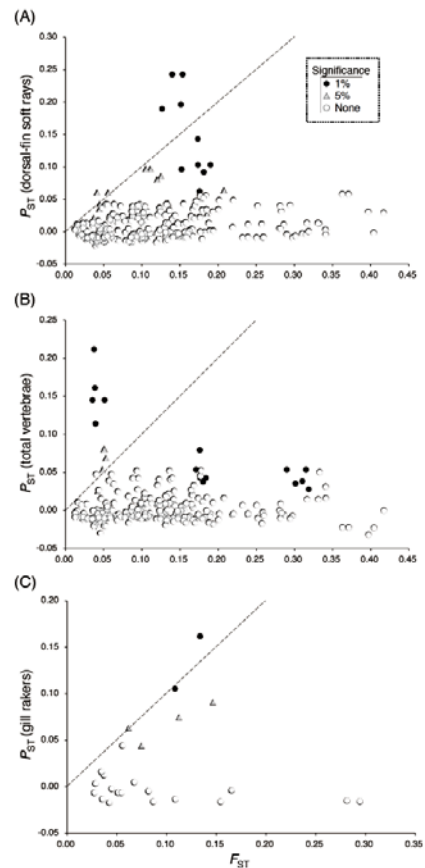


図6 各計数形質における $P_{ST}$ と $F_{ST}$ の関係

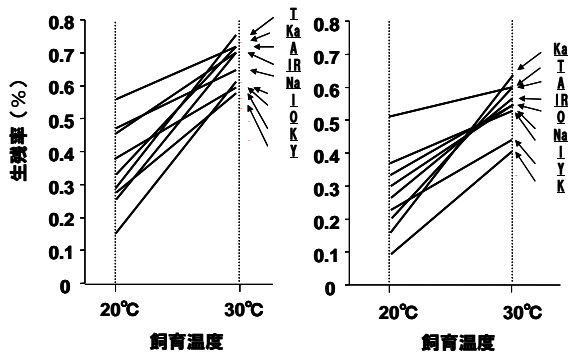


図7 高水温 (30°C) および低水温 (20°C) における 9 集団の稚仔魚の平均生残率の違い。受精卵から孵化仔魚まで (左図)、および受精卵から浮上仔魚まで (右図) の生残率を記す。

集団のリアクションノルム (高水温と低水温における生残率の差) の違いをみると、高水温と低水温の双方で生残率が高いジェネラリスト的な集団がある一方、高水温でのみ生残率が高く低水温では生残率の低いスペシャリスト的な集団があることがわかった。

集団によるこのようなリアクションノルムの違いは、定着した湖沼の大きさと関連があることがわかった (図8)。定着した環境が大きな湖沼から小さな湖沼になるにつれ、高水温と低水温の双方で生残率が高いジェネラリスト的な性質から高水温でのみ生残率が高く低水温では生残率の低いスペシャリスト的な性質へと集団が進化していることがわかった。ただし、(少なくとも、扱った9つの集団では) 大きな湖沼は小さな集団よりも侵入年代が古い可能性があるため、侵入年代の違いがこのような水温耐性の進化に与えた影響についても今後、検討が必要である。

日本のブルーギルは 1960 年に導入されたわずか 15 個体に由来するものの、導入環境への急速な水温耐性能の進化が起こっていることが確認された。生残率や個体群増減に影響を及ぼす集団の水温耐性能の違いは、ブ

ルーギルの侵略性をみる指標の一つである。この研究では、特に、大きな湖沼の集団は、高水温と低水温の双方で生残率が高く水温環境の変化に対してより柔軟に対応できることが予測された。そのため、ブルーギルの管理 (防除、封じ込めなど) を考えるうえでは、大きな湖沼でより優先的な対応が求められることが示唆された。

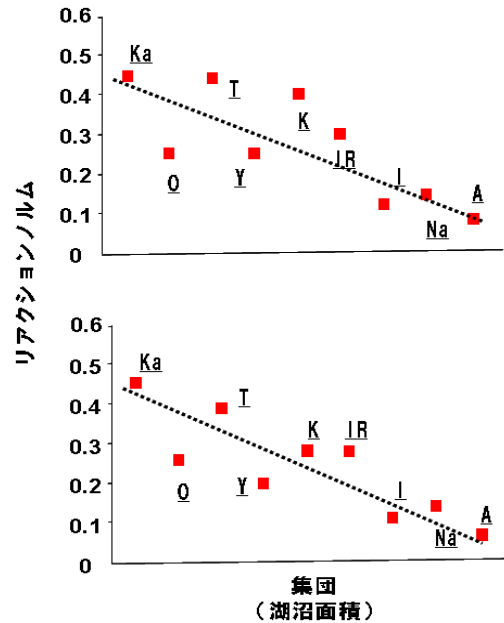


図8 集団のリアクションノルムの違い。受精卵から孵化仔魚まで (左図)、および受精卵から浮上仔魚まで (右図) の生残率。各集団が定着した湖沼面積は順位で示してある。

### 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計 18 件)

- 1) 米倉竜次. 特定外来種ブルーギルの日本定着成功要因についての進化生物学的研究. 岐阜県河川環境研究所研究報告 (査読なし) 55, 29-30 (2010).
- 2) 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. 日本生態学会誌 (査読有) 59, 129-130 (2009).
- 3) 河村功一・片山雅人・三宅琢也 (他 4 名). 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 (査読有) 59, 131-143 (2009).
- 4) 米倉竜次・河村功一・片山雅人・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. 日本生態学会誌 (査読有) 59, 153-158 (2009).

5) 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索: 生態系管理への適用可能性. 日本生態学会誌 (査読有) 59, 161-166 (2009).

6) Yonekura R, Yamanaka H, Ushimaru A, Matsui K, Uchii K, Maruyama A. Allochthonous prey subsidies provide an asymmetric growth benefit to invasive bluegills over native cyprinids under the competitive conditions in a pond. *Biological Invasions* (査読有) 11, 1347-1355 (2009).

7) Kawamura K, Yonekura R, Katao O, Taniguchi Y, Saitoh K. Phylogeography of the bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*, in the Mississippi River Basin. *Zoological Science* (査読有) 26, 24-34 (2009).

8) 米倉竜次. 在来生物に対するブルーギルの影響緩和対策に向けた生態および進化的研究. 岐阜県河川環境研究所研究報告 (査読なし) 54, 18 (2008).

9) 米倉竜次. 進化により変化する外来種の影響. 機関誌「河川」(査読無), 2008年2月号, 103-105 (2008).

10) 鬼倉徳雄・中島淳・河村功一 (他7名). 九州北西部, 有明海・八代海沿岸域のクリークにおける外来種類の分布の現状. 水環境学会誌 (査読有) 31, 395-401 (2008).

11) Yonekura R, Kawamura K, Uchii K. A peculiar relationship between genetic diversity and adaptability in invasive exotic species: bluegill sunfish as a model species. *Ecological Research* (査読有) 22, 911-919 (2007).

[学会発表] (計8件)

1) 米倉竜次・河村功一. 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索. 第55回日本生態学会. 2008年3月16日. 福岡国際会議場.

2) 河村功一・片山雅人・三宅琢也 (他4名). 近縁外来種との交雑による在来種絶滅のメカニズム. 第55回日本生態学会. 2008年3月16日. 福岡国際会議場.

3) 河村功一・米倉竜次. 琵琶湖のブルーギルの由来と分布拡大. 第3回湖岸生態系保全・修復研究会-侵略的外来生物の脅威-. 2008年1月25日. 滋賀県立県民交流センター.

4) 米倉竜次・河村功一・内井喜美子. Paradox between genetic diversity and adaptability in invasive exotic species: bluegill sunfish as a model species.

International Symposium on the Origin and Evolution of Natural History. 2007年10月5日. 北海道大学.

[図書] (計1件)

1) 河村功一 (分担). 朝倉書店. 野生動物保護の辞典. 2010. pp628-633.

[その他]

ホームページ等

1) <http://www.bio.mie-u.ac.jp/~kawa-k/MiedaiX09.pdf>

2) <http://www.bio.mie-u.ac.jp/renkei/see ds/kawamura.htm>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

河村 功一 (KOUICHI KAWAMURA)

三重大学・大学院生物資源学研究所  
准教授

研究者番号: 80372035

### (2) 研究分担者

古丸 明 (AKIRA KOMARU)

三重大学・大学院生物資源学研究所・教授  
研究者番号: 10293804

米倉 竜次 (RYUJI YONEKURA)

岐阜県河川環境研究所・主任研究員  
研究者番号: 40455514