

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成 25 年 3 月 1 日現在

機関番号： 14101  
 研究種目： 基盤研究（C）  
 研究期間： 2010 ～ 2012  
 課題番号： 22570018  
 研究課題名（和文） 移入種の定着のための遺伝的、生態的要因の解明  
 研究課題名（英文） Analysis of genetic and ecological factors crucial to the settlement of introduced species  
 研究代表者  
 河村 功一（KAWAMURA KOUICHI）  
 三重大学・大学院生物資源学研究所・准教授  
 研究者番号： 80372035

研究成果の概要（和文）：移入種の定着成功要因を明らかにするため、オイカワを材料に生態調査を行った所、移入集団の定着成功率はアユの存在により低下するだけでなく、摂餌生態においても大きく負の影響を受けている事が明らかとなった。遺伝子分析の結果、ほぼ全ての集団が琵琶湖由来であり、有効集団サイズと定着成功率の間に正の相関が認められ、定着成功に伴う摂餌形質の形態分化においては極少数の遺伝子が関与している可能性が示唆された。

研究成果の概要（英文）： The factors related to the invasion success of introduced *Zacco platypus* was examined from the viewpoints of genetics, ecology and morphology. Not only was the degree of invasion success decreased, but also feeding ecology was negatively impacted by the presence of *Plecoglossus altivelis*. In DNA analyses, it was found that most of the introduced populations are of Lake Biwa origin and their effective population sizes are positively correlated to the degree of invasion success. In addition, a few loci seem to contribute to the differentiation in morphological characters related to feeding in the invasion success of *Z. platypus*.

## 交付決定額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2010 年度	1,900,000	570,000	2,470,000
2011 年度	1,000,000	300,000	1,300,000
2012 年度	700,000	210,000	910,000
年度			
年度			
総計	3,600,000	1,080,000	4,680,000

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：移入種、コイ科魚類、遺伝的多様性、栄養カスケード、定着成功、環境適応、FA、自然選択

## 1. 研究開始当初の背景

(1) 移入種問題は単に生態系の攪乱という生物学的問題であるだけでなく、農林水産業における経済的損失、人間文化の破壊、公衆衛生の問題といった幅広い分野にまで及んでいる。近年、生物の人為的移動機会の増大により、海外からの移入だけでなく、在来種

の移入も増大し、移入種問題は現在、人間社会において無視出来ない問題となっている。

(2) 移入種の定着成功においては環境要因の他に、1) 競合種ないしは外敵の不在、2) 餌ならびに生息場所等におけるニッチの存在、3) 移入時の集団サイズ、4) 移入時にお

ける遺伝的多様性の大きさ、5) 侵入回数、6) 環境適応能の6つを挙げることが出来、1-3) は生態的要因、4-6) は遺伝的要因である。しかしながら、これまでの移入種の定着成功に関する研究は専ら外来種を対象としたものであり、在来種を対象としたものは殆ど存在しない。

(3) 日本国内においては琵琶湖産コアユの移植に付随した淡水魚の大規模な移動が生じているとされているが、その実体はよく判っていない。

(4) オイカワはコアユの移植に付随して分布を拡大したとされる日本産淡水魚における移入種の代表種であり、在来の生態系に与える影響が危惧されている。しかしながら、定着状況は水域により大きく異なり、その理由についてはよく判っていない。

## 2. 研究の目的

(1) DNA 分析により、オイカワ移入集団の起源ならびに遺伝的特徴を明らかにする。

(2) 群集構造の観点から、移入されたオイカワの定着成功率を推定する。

(3) 共存種が移入されたオイカワの食性に及ぼす影響を明らかにする。

(4) 遺伝情報と定着成功の関係を明らかにする。

(5) 摂餌適応の有無について調べると共にその要因を推定する。

(6) 遺伝・生態・形態的情報を総合する事により、移入されたオイカワの定着成功を決定する要因について考察する。

## 3. 研究の方法

(1) 日本各地でオイカワの採集を行い、採集した標本についてミトコンドリアDNA(mtDNA)分析を行い、移入集団の起源を推定する。

(2) 移入集団を中心とする野外調査において魚類群集の構造を調べる事により、オイカワの定着成功率(浮き魚群集における優先度)とそれに影響を及ぼす要因を推定する。

(3) 移入されたオイカワと共存する魚種について食性調査を行い、他魚種の存在がオイカワの食性に与える影響を明らかにする。

(4) マイクロサテライト(MS)分析により、各移入集団の遺伝的特徴(遺伝的多様性、遺伝

的ボトルネックの有無、起源とされる集団からの遺伝的分化の度合い[ $F_{st}$ ])を明らかにすると共に、定着成功との関係を見る。

(5) 移入集団とその起源とされる集団について、摂餌適応において重要形質とされる鰓耙数(第一鰓弓の鰓耙の総数)を調査する。この情報を基に移入集団については起源とされる集団からの形態的分化の程度( $F_{st}$ )を求め、MS情報から推定した $F_{st}$ と比較する事により、自然選択が摂餌適応において果たす役割を明らかにする。また、摂餌適応を生じる生態的要因についても検討する。

## 4. 研究成果

(1) mtDNA から見た移入集団の起源: 日本国内89地点において得られた495個体についてmtDNAのND1領域(975bp)のシーケンス解析を行ったところ、計157のハプロタイプが確認され、配列の類似性から日本集団は大きく3系統(東日本系統、西日本系統、九州系統)に分かれることが判った(図1)。非天然分布域においては関東の一部の水系を除き、琵琶湖集団を中心とした西日本系統に属するmtDNAハプロタイプが優占的に見られた。特に上信越・東北地方においてはほぼ全ての移入集団が琵琶湖集団由来である可能性が高い事が明らかとなった(図2)。

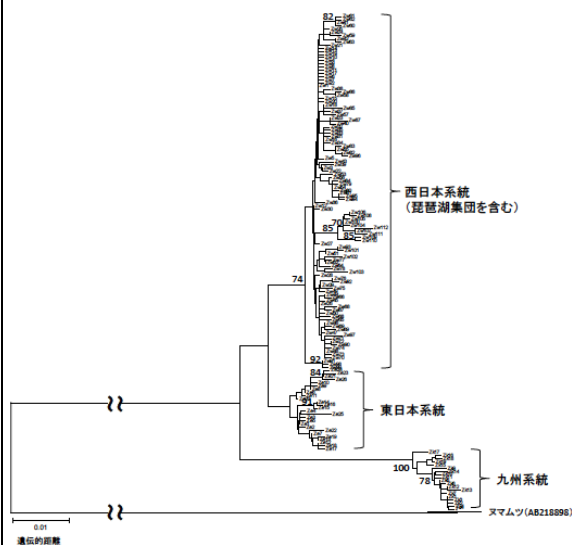
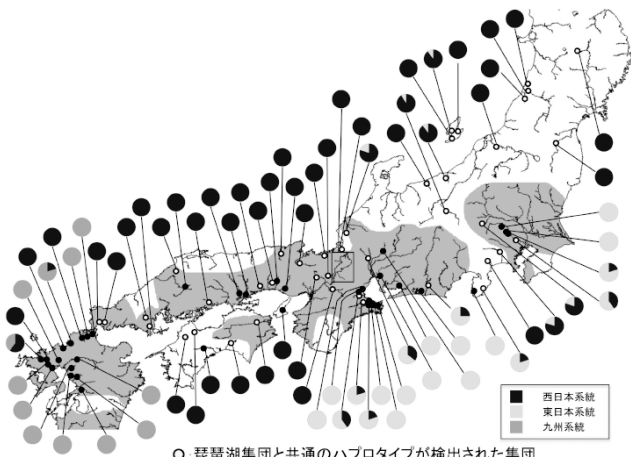


図1 近隣結合法によるオイカワのmtDNAハプロタイプ間の遺伝的類縁関係(ノード上の値はブートストラップ値を表す)



○ 琵琶湖集団と共通のハプロタイプが検出された集団  
 図 2 mtDNA から見たオイカワ 3 系統の分布 (地図上のグレー表示は天然分布域を表す)

(2) 魚類群集から見たオイカワの定着成功率：東北・上信越地方の移入集団において浮き魚全体に占めるオイカワの個体数の割合を説明変数、共存するアユ、ウグイ、アブラハヤ、ニゴイ、カワムツが占める割合を説明変数にして重回帰分析を行ったところ、アユ、アブラハヤ、ニゴイの順に負の影響を持つことが明らかとなった。次にアユの有無がオイカワの定着成功に与える影響を見るため、アユの有無とオイカワの優先度の関係について調べた所、オイカワの優先度はアユの存在により有意に低下することが明らかとなり ( $P < 0.05$ ) (図 3)、アユの存在がオイカワの定着成功に大きく関係している事が明らかとなった。

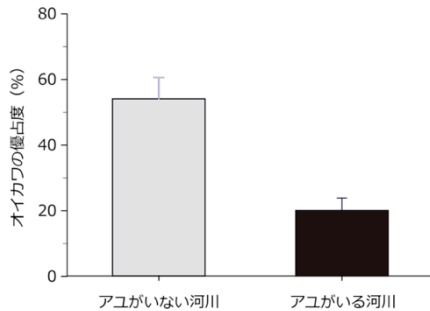
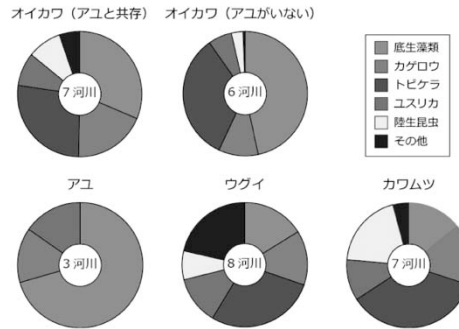


図 3 河川におけるアユの有無とオイカワの優占度 ( $P < 0.05$ )

(3) 食性から見たオイカワと他魚種の関係：移入されたオイカワと共存する他魚種の食性について調べたところ、オイカワ、カワムツ、アユ、ウグイは何れも藻類と昆虫類を摂食する雑食性であったが、特にアユとオイカワは藻類を摂食する割合が高かった (図 4)。アユは藻類のうち藍藻を多く摂食していたが、オイカワを含めて他魚種はもっぱら珪藻と緑藻を摂食し、藍藻を摂食する事は希であった。アユの存在は藻類群集を珪藻と緑藻中心のものから藍藻中心のものに変え、その藍

藻をオイカワが利用できないことから、オイカワの定着成功はアユにより低下させられることが明らかとなった。

図 4 移入されたオイカワと共存する他魚種

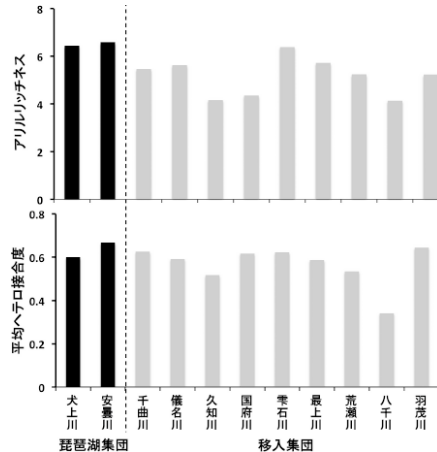


の食性

(4) MS から見た移入集団の遺伝的特徴：遺伝的多様性の指標として、アリルリッチネス (座当たりの平均対立遺伝子数) と平均ヘテロ接合度の 2 つについて見ると全ての移入集団は何れのパラメーターにおいても起源と考えられる琵琶湖集団よりも低い値を示したが、集団間で値は大きく異なった (図 5)。Wilcoxon test によるヘテロ過剰検定と mode shift test により、遺伝的ボトルネックの有無について調べた所、何れの移入集団においても比較的新しい時期における遺伝的ボトルネックの存在が示唆された。

MS 情報を用いた主成分分析において各移入集団の遺伝的特徴は大きく異なったが (図 6)、 $F_{st}$  (起源と考えられる琵琶湖集団からの遺伝的分化の程度) と定着成功率 (浮き魚群集に占めるオイカワの割合) の間に全く相関は見られなかった ( $P = 0.802$ ) (図 7)。同様に遺伝的多様性と定着成功率の間にも全く相関は見られなかった ( $P > 0.05$ ) (図 8)。しかしながら MS 情報より推定した有効集団サイズ ( $N_e$ ) と定着成功率の間には高い相関が見られたことから ( $P = 0.001$ ) (図 9)、オイカワの定着成功において程度は低いものの、遺伝的要因がある程度、関与している可能性が考えられた。

図 5 MS からみたオイカワの遺伝的多様性



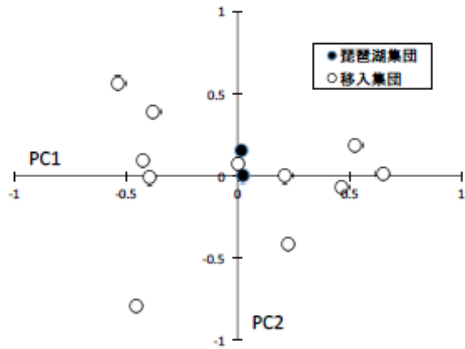


図 6 MS 情報を用いた主成分分析の結果

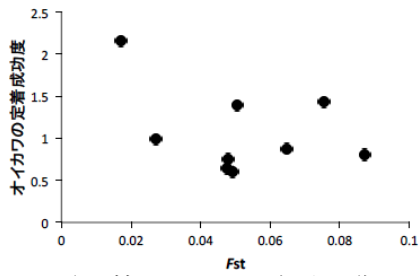


図 7  $F_{st}$  (MS 情報から見た各移入集団と琵琶湖集団の間の遺伝的分化の程度) と移入集団における定着成功率の関係 ( $P = 0.802$ )

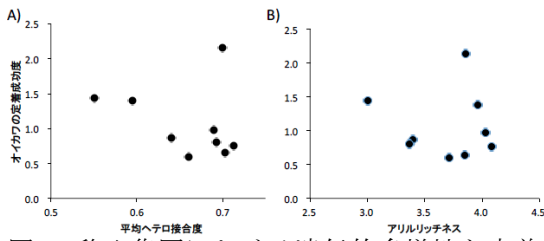


図 8 移入集団における遺伝的多様性と定着成功率の関係 (何れも  $P > 0.05$ )

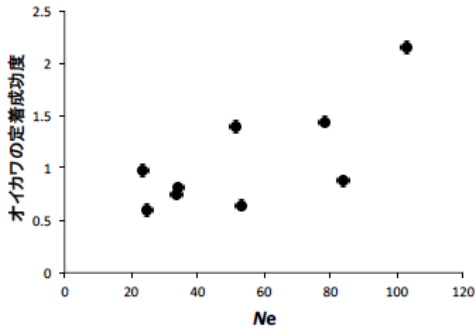


図 9 各移入集団の有効集団サイズ ( $N_e$ ) と定着成功率の関係 ( $P = 0.001$ )

(5) 摂餌形質における形態変化と定着成功の関係：移入集団と起源とされる琵琶湖集団について第 1 鰓弓左側の鰓耙数を調べたところ、集団間で有意な違いが認められた ( $P < 0.01$ ) (図 10)。鰓耙数の表現分散を元に移入集団と琵琶湖集団の間で  $P_{st}$  を推定し MS 情報から求めた  $F_{st}$  と比較したところ、両者の間に全く相関は見られず、移入集団は  $P_{st} > F_{st}$  と  $P_{st} < F_{st}$  の 2 パターンに大きく分かれた。このことから、移入集団の摂餌形質に働く自然選択として、方向性淘汰 ( $P_{st} > F_{st}$ ) と

安定化淘汰 ( $P_{st} < F_{st}$ ) といった全く異なる 2 つの選択圧が存在することが考えられた (図 11)。

鰓耙数に影響を与える生態的要因として、各集団 (琵琶湖集団を含む) におけるアユの有無と鰓耙数の関係について調べたところ、鰓耙数はアユの有無により大きく異なり ( $P = 0.000$ )、アユの存在が摂餌形質における主要選択圧である可能性が示唆された (図 12)。

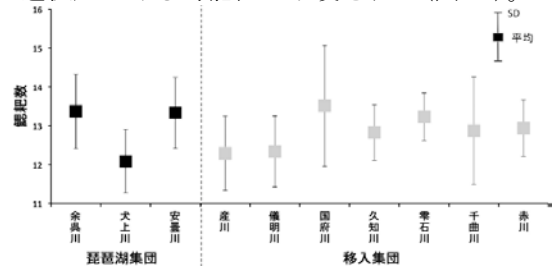


図 10 各移入集団における鰓耙数の違い ( $P < 0.01$ )

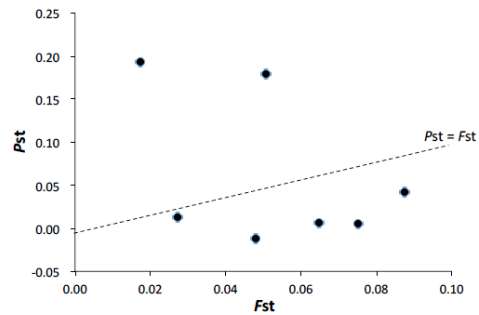


図 11 移入集団における  $F_{st}$  (MS 情報から見た遺伝的分化の程度) と  $P_{st}$  (鰓耙数から見た形態分化の程度) の比較。  $F_{st}$  と  $P_{st}$  は移入集団と琵琶湖集団の比較により推定

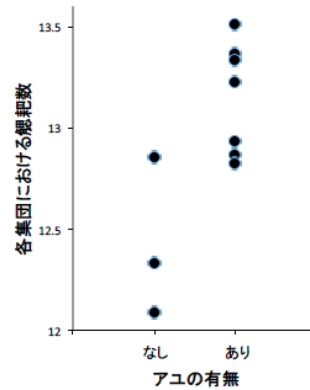


図 12 各集団におけるアユの有無と鰓耙数の違い ( $P = 0.000$ )

(6) 移入されたオイカワの定着成功のメカニズム：野外調査の結果において、移入されたオイカワの生息密度とアユの有無の間には強い相関が見られた (図 3)。また、食性においてもアユの有無が大きく影響を与えている可能性が示唆されたことから (図 4)、生態学的に見た場合、アユの有無はオイカワの定着成功を大きく左右する主要要因と考えら



れる。また、この事は、主要摂餌形質である鯰肥数においてアユの有無により大きな違いが見られた事からも明らかと言える(図12)。

オイカワは食性においてアユと競合し、アユより不利であることから(図4)、アユが存在する場合、移入されたオイカワは必然的に食性の変更を余儀なくされ、この変更の成否がオイカワの定着成功を大きく左右するものと考えられる。また、移入先においてアユが不在の場合、鯰肥数の減少が見られた理由としては、藻類食を中心とした食性へのシフトに伴い、鯰肥の生態的意義が低下したことが挙げられ、同様の現象は北米のトゲウオ、コレゴヌスの仲間においても報告されている。

中立遺伝子であるMSから見た琵琶湖集団からの遺伝的分化の程度( $F_{st}$ )と鯰肥数の間に全く相関が見られなかった事から(図13)、移入集団における鯰肥数の変化は極少数の遺伝子に支配されている可能性が考えられる。

定着成功と遺伝的多様性の間には相関は見られなかったものの(図8)、有効集団サイズとの間には高い相関が見られた事から、移入氏の定着成功の決定においては、移入時の創始者数の重要性が考えられる。外来種の定着成功において創始者数[ $\Sigma$ (毎回の移入個体数)]の重要性はこれまで多くの生物において指摘されており、オイカワにおいても例外でないことが予想されるが、今後の課題として candidate gene approach の様な手法により適応に関係した具体的な遺伝子の探索が必要と考えられる。

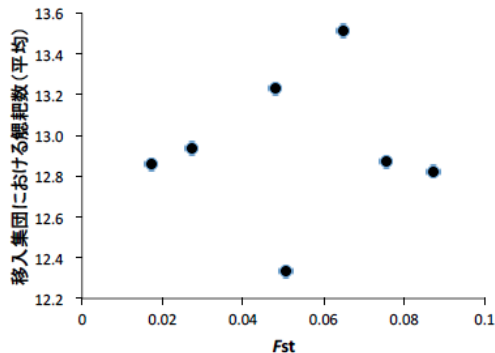


図13 図11 移入集団における  $F_{st}$  (MS 情報から見た琵琶湖集団からの遺伝的分化の程度) と鯰肥数 ( $P=0.802$ )。

## 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3件)

1) Katano O. The trophic cascade from fish to benthic algae: manipulation of habitat heterogeneity and disturbance in experimental flow-through pools.

Fisheries Science (査読有) 79, 221-230 (2013).

2) Katano O. Effects of individual differences in foraging of pale chub on algal biomass through trophic cascade. Environmental Biology of Fishes (査読有) 92, 101-112 (2011).

3) 片野修, 黒川マリア, 北野聡, 東城幸治. 小川におけるワンド・タマリの魚類群集. 陸水学雑誌 (査読有) 72, 181-192 (2011).

[学会発表] (計2件)

1) 中野哲規・磯村順樹・酒見幹太・河村功一・片野修. オイカワ移入集団の遺伝的特徴. 平成24年度日本水産学会中部支部大会. 2012年12月8日. アスト津.

2) 磯村順樹・三宅琢也・石橋亮・河村功一・片野修・金尾滋史. mtDNA から見たカワムツ・オイカワの移植の実態. 平成23年度日本水産学会秋季大会. 2011年10月1日. 長崎大学.

[図書] (計5件)

1) 三宅琢也・河村功一(分担). 東海大学出版会. 国内外来種問題の現状と課題. 2013. pp. 67-83.

2) 米倉竜次・河村功一(分担). 共立出版. 淡水生態学のフロンティア. 2012. pp. 73-84.

3) Katano O., Matsuzaki S (分担). Springer. The biodiversity observation network in the Asia-Pacific region. 2012, pp. 431-444.

4) 片野修, 海野徹也, 谷口順彦(編). 学報社, アユの科学と釣り. 2011, 275.

5) 河村功一(分担). 裳華房. 外来生物 - 生物多様性と人間社会への影響 -. 2011. pp. 2-22.

[その他]

ホームページ等

1) <http://www.crc.mie-u.ac.jp/seeds/contents/detail.php?mid=20091224-105838&t=c>

2) <http://www.bio.mie-u.ac.jp/seimei/suiken/sigsei/suiken-sigen/content/Kawamura.htm>

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

河村 功一 (KAWAMURA KOUICHI)

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

片野 修 (KATANO OSAMU)

独立行政法人水産総合研究センター・内水

面研究部・研究室長  
研究者番号： 6021184