

大阪およびその周辺地域に優占する外来巻貝ハブタエモノアラガイ
Lymnaea columella (Say)とその自家受精による繁殖能力

高倉耕一

Dominance of Alien Freshwater Pond Snail, *Lymnaea columella* (Say), in
Osaka and Neighboring Areas and its Ability to Reproduce by Self-Crossing

Koh-Ichi TAKAKURA

Abstract

Pond snails occur in ponds, rice fields, and ditches close to human habitation, but their biology, even fundamental characteristics such as distribution and abundance, remains largely uninvestigated. In the present study, I surveyed the distribution of *Lymnaea* spp. and *Physa acta* in Osaka and the neighboring prefectures, Kyoto, Hyogo, and Nara. This field survey revealed that, in Osaka and Kyoto, indigenous species were rare and alien species were dominant instead. Especially *L. columella* has expanded its distribution range in the past two decades. To find the reason for this fast expansion of range, I measured the intensity of inbreeding depression when snails produced eggs via self-crossing. This experiment showed that *L. columella* suffered little genetic load while other species exhibited significant depression. From these results, I concluded that *L. columella* reproduces constantly via self-crossing even in the presence of con-specific individuals, giving it the ability to establish new sub-populations efficiently, and that this was why it had spread rapidly in Osaka and Kyoto.

Key words: alien species, inbreeding depression, *Lymnaea columella*, pond snail, self-crossing

I 緒言

国土の約7割を山地が占める日本では、農地や都市はわずかな低標高地に作られることが多かった。特に稲作に適した河川下流部の周辺地域では、水田の開発が集中的に行われ、その周辺に居住地や都市が形成されてきたという経緯がある。そのため、それらの地域で集中的に開発が進み、元来の自然環境が損なわれたことが多かったと考えられる。それらの地域を主な生息域としていた生物の中には、水田やその水路など人工的な環境をリフュージ(避難場所)として利用し個体群を存続することに成功した種や、それらの環境をうまく利用して個体数を増加させたり分布域を拡大したりした種もあった。このことは、日本では淡水魚類やその餌生物の多くが水田やその水路に依存した生活を送っている[1]ことから裏付けられている。しかし、そ

れらの生物の中には、近年の大規模な開発や農地利用の変遷によって存続が危惧されるようになったものがある。国の天然記念物に指定されているイタセンパラやアユモドキなどはその典型であろう[2]。現在では環境省レッドデータリストで絶滅の危機がもっとも深刻な絶滅危惧 IA 類(CR)に挙げられている。

また、外来生物もしばしば在来生物相への脅威となることが知られている[3]。外来生物による在来生物相への影響は、捕食[4]や寄生[5]、病原体の持ち込み[6]、雑種形成や遺伝的かく乱[7]など極めて多岐に渡っている。低標高地の水辺は人間の生活圏に近いために、外部から人為的に持ち込まれる生物、すなわち外来生物の侵入リスクもそれ以外の地域に比較して高い。外来生物法で特定外来生物に指定されている水生動物の多く、たとえばオオクチバス・ブルーギル・カダヤシ・ヌートリア・カミツキガメ・ウシガエルなどはすべて止水

大阪市立環境科学研究所

〒543-0026 大阪市天王寺区東上町 8-34

Osaka City Institute of Public Health and Environmental Sciences

8-34 Tojo-cho, Tennoji-ku, Osaka 543-0026, Japan

あるいは流れの緩やかな水域に生息する生物であり、低標高地の水辺に多く侵入・定着している[3]。

これらの開発行為や外来生物の侵入は、生物相にとってしばしば負の効果を与えると考えられるが、それらとは逆に正の効果や及ぼすかもしれない変化も都市部を中心に生じている。その一つが近年親水空間として整備が進んでいる人工的な水辺環境である。この人工的な水辺が都市生活に潤いを与えるだけでなく、水辺の生物相の保全に効果があるなら、親水空間創造の意義はさらに大きなものになるかもしれない。

しかし、開発・外来生物・人工的水辺環境が水辺の生物相に及ぼす影響は多くの生物種にとって十分に明らかになっているとはいえない。前述の淡水魚類のようにこれまでに研究が進み、国指定天然記念物や特定外来生物に指定されるなど社会的な認知が進んでいるものもあるが、その多くは脊椎動物など一般の関心を引きやすいものに限定されている。その他の生物については開発など近年の変化以前以前に、元来の生物相についてさえ十分に把握が進んでいないこともあるのが現状である。

淡水性巻貝類のグループであるモノアラガイ類もその例である。琵琶湖淀川水系からは6種のモノアラガイ科貝類が知られている[8]が、その分布や生態など基礎的な情報さえ十分に把握されているとは言えない。まして、モノアラガイ類が被っている開発や外来生物の影響についてその現状はほとんど知られていない。また、モノアラガイ類は水辺の生き物として人気が高い蛍の1種ヘイケボタル *Luciola lateralis* Motschulsky の餌生物であることが知られており、親水空間におけるモノアラガイ類の生息状況はヘイケボタルの生育可能性にとって重要な要素の一つであると考えられる。

モノアラガイ類を含む有肺類の特徴として、その繁殖様式がある。他の淡水性巻貝の多く、たとえばタニシ類やカワニナ類は雌雄異体であるが、有肺類は雌雄同体である。通常は2個体間で精子を交換することで他家受精による繁殖を行うが、単独で飼育するなど他個体との接触が全くない状況では容易に自家受精による繁殖を行うことが知られている[9]。このような能力が存在する場合、新規生息地にたどり着いた個体がわずか1頭であっても個体群が確立される可能性があり、生息域を拡大する機会が飛躍的に増加することが期待できる[9, 11]。しかし、自家受精はいわば極端な近親交配であり、通常はゲノム中に蓄積した有害遺伝子がホモ接合し近交弱勢が生じやすくなるため、自家受精による繁殖は効率が悪いかもしれない。一方で自家受精の頻度がもともと高い生物種では、有害遺伝子が排除されているために自家受精による繁殖の効率はより高くなると予測される[12]。つまり、通常から自家受精を行っている種は、新規生息地へ進出したり、一旦局所的に個体群が絶滅してしまった生息地へ再進出したり

する能力が高いと考えられる。

本研究では大阪府およびその周辺地域の水辺環境において、モノアラガイ類の生息状況を明らかにするため、野外調査を行った。さらに、それらの種が新規に個体群を確立する潜在的な能力を推定するため、室内実験によって自家受精による繁殖能力の測定を行った。

II 材料と方法

1) 生息状況調査

この調査ではモノアラガイ科に分類される種、モノアラガイ *Lymnaea auricularia japonica* (Jay)、ヒメモノアラガイ *L. ollula* (Gould)、コシダカヒメモノアラガイ(学名不詳)、ハブタエモノアラガイ *L. columella* (Say)、*L. truncatula* (Müller)にサカマキガイ科のサカマキガイ *Physa acta* Draparnaud を加えた6種を対象とした。なお、ここではモノアラガイ科については全て単一の属として扱ったが、モノアラガイを *Radix* 属に、ヒメモノアラガイを *Austropeplea* 属に、コシダカヒメモノアラガイを *Fossaria* 属あるいは *Galba* 属に、ハブタエモノアラガイを *Pseudosuccinea* 属に分類する立場もある。また、これまで日本国内でなされた報告では、コシダカヒメモノアラガイに対してヨーロッパに産する *L. truncatula* の学名が当てられてきたが、標本等の精査によりこれらは別種であると考えられる(福田宏、私信)ためここでは別種として扱った。従来から日本に産しコシダカヒメモノアラガイとされてきた種を和名で、真の *L. truncatula* と同定された種は学名で、それぞれ表記することとした。なお、*L. truncatula* は最近日本に侵入したと考えられる。それ以外ではハブタエモノアラガイとサカマキガイが外来種である[8]。コシダカヒメモノアラガイも外来種の可能性があると考えられるが詳細は不明である。それ以外のモノアラガイとヒメモノアラガイは在来種、あるいは稲作などととも日本にもたらされた史前外来種であるとされている。

以上の種について、大阪府内および京都府・兵庫県・奈良県の一部で生息状況調査を行った。調査を行った場所は表1にあげた52箇所である。各調査地ごとに15分間も網および手による採集を行い、採集された個体は5%ホルムアルデヒド溶液を用い液浸標本とした。また、生息地の大きな特徴を把握するため、生息地のタイプ(水田・水路など)、護岸の種類(コンクリート護岸、自然護岸、石垣)、水生植物相について記録した。水生植物についてはその生活型ごとに沈水植物(植物体全体が水面下に存在する)・浮葉植物(葉が水面に浮く)・抽水植物(葉や茎が水面上に立ち上がる)・浮遊植物(植物体全体が水面上に浮かぶ)のいずれかに分類した。調査地のうち、深泥池についてはその生物群集全体が国の天然記念物に指定されており個体の採集はできないため、現地目視による同定を

行った。

生息状況のデータについては、特に生息地が多かったハブタエモノアラガイとサカマキガイ、そして在来種モノアラガイの生育に及ぼす、護岸タイプと水生植物の効果について解析を行った。護岸のタイプ(コンクリート・自然・石垣)と水生植物の生活型(沈水・浮葉・抽水・浮遊)、それぞれをダミー変数化して説明変数とし、生息の有無を目的変数にし、種ごとにロジスティック回帰分析を行った。

2) 自家受精による繁殖能力の評価

自家受精による近交弱勢の程度を評価するため、もっとも多くの調査地で見られたハブタエモノアラガイを中心に、モノアラガイ、*L. truncatula* を室内で飼育し、自家受精による産卵を行わせた。この実験に用いた個体の由来は、ハブタエモノアラガイについては大阪市東淀川区豊里(表 1 中の#5)、大阪市鶴見緑地(#7)、八尾市大窪(#18, 19)、堺市美木多上(#23)、堺市別所(#26)、京都府立植物園(#38, 40)に由来する 7 つの集団を、モノアラガイについては大阪市鶴見緑地(#6)および愛知県豊橋市大岩町に由来する 2 つの集団を、*L. truncatula* については大阪市鶴見緑地(#11)に由来する 1 つの集団を用いた。なお、愛知県豊橋市大岩町に由来する個体群は 2002 年 2 月に採集された約 30 個体に由来し、大阪教育大学教育学部の個体群生態学研究室で数ヶ月間飼育されていたものである。

まず、野外で採集した個体、豊橋市産集団については分譲を受けた個体の 3 頭以上を 500ml の水と共に透明なスチロール製のカップに入れ、25℃16 時間明期 8 時間暗期に制御された恒温室内で飼育した。有肺類の卵は透明ないしは半透明のゼリー状物質で覆われた卵のうとして産み出される。この卵のうを見つけた場合には 150ml の水とともに透明スチロール製のカップに入れ、同じく恒温室内に置いた。2~3 日おきに卵のうを観察し、ふ化して卵のうから出てきた野外採集個体の子世代にあたる稚貝を最大 5 頭を選び、別の 150ml カップに移して単独飼育した。これらの個体はいずれも産卵を行ったが、ふ化直後を除いて他個体との接触は一切無く、このため他個体との精子交換の機会も無かった。このことから、この卵が受精されていた場合、それは自家受精によるものであると考えられる。産卵開始から最大 6 個目までの卵のうを飼育水と共にシャーレ(直径 110mm×高さ 15mm)に移し、恒温室内に置いた。産卵から 20 日後に各卵のうに含まれる卵を双眼実体顕微鏡で観察し、卵がふ化したかどうかを調べた。ハブタエモノアラガイ以外の種については、対照として自家受精を行わない場合の卵の発生を調べるため、子世代の稚貝を 2 頭ずつペアにして 150ml の水と共にスチロールカップに入れ恒温室内で飼育した。ペアにする 2 頭は、近親交配を避けるため、親が異なる 2 頭を選ん

だ。このペアが生んだ卵を、他家受精に由来するものとみなして対照とした。ただし、自家受精を完全に排除できたかどうかは確認できなかった。

飼育・実験のすべての過程で、飼育水として 24 時間以上エアレーションを行った水道水を用いた。すべての種に対して発育ステージを問わず、熱帯魚用固形飼料(ひかりクレストプレコ、株式会社キョーリン、姫路市)を砕いて与えた。飼育水は適宜交換し、同時に餌の食べ残しや糞などを水と共に捨てた。

ふ化率のデータは、自家受精による卵については産卵を行った親個体ごとに、他家受精による卵については個体のペアごとにプールした。モノアラガイと *L. truncatula* については処理(自家受精あるいは他家受精)によるふ化率の違いを比較するために、処理を要因に、親個体あるいはペアを変量効果としてモデルに組み込み、一般化線形混合モデルによって分析を行った。誤差構造には二項分布を仮定し、リンク関数としてロジット変換を用いた。すなわち、ふ化確率 p のロジットと各要因の線形結合をリンクさせた次式

$$\log \frac{p}{1-p} = \beta_0 + \beta_1 \cdot \text{処理} + \beta_{2i}$$

の係数群($\beta_0, \beta_1, \beta_{2i}$)を最尤推定法により求めた。ここで、 β_0, β_1 はそれぞれ切片と処理効果の係数、 β_{2i} は個体ごとのランダム切片、 i は各個体に割り付けた番号である。処理には自家受精・他家受精の 2 つの水準しかないため、自家受精の係数 β_1 がゼロであるという帰無仮説についての検定は、すなわち自家受精と他家受精でのふ化率を比較することと同義である。そのため、自家受精の係数 β_1 の有意水準を用いて、処理間の検定を行った。分析には R[13] version 2.6.0 と glmmML パッケージを用いた。

III 結果

1) 生息状況調査

野外調査ではモノアラガイ類の 5 種とサカマキガイが確認されたが、その頻度には種間の差が大きかった(表 1a, b)。おおまかな傾向として、外来種では観察頻度が高く、在来種では低かった。

最も多くの地点で生息が確認されたのは外来種のサカマキガイであったが、モノアラガイ類の中で最も多かったのは外来種のハブタエモノアラガイであった。それぞれ 38 地点、22 地点で生息が確認された。外来種のうち *L. truncatula* は 1 地点のみで確認された。これまでハブタエモノアラガイの大阪府やその周辺地域での分布状況の詳細は明らかでなかったが、今回の調査では公園内に造成された水辺・淀川のわんど・山間地のため池・水田地帯の水路など様々な水辺環境から発見された。また、目視による確認であるが、生物群集そのものが天然記念物に指定されている深泥池

表1a モノアラガイ類(*Lymnaea* spp.)およびサカマキガイ(*P. acta*)の生息状況調査を行った地点およびその結果
(大阪府内の調査地)。

#	調査日	調査地の所在地とそのタイプ	種					護岸			水生植物						
			<i>L. a. japonica</i>	<i>L. columella</i>	<i>L. olulata</i>	<i>L. truncatula</i> コシダカヒメモノアラガイ	<i>P. acta</i>	コンクリート	自然護岸	石垣	沈水	抽水	浮葉	浮遊			
大阪府																	
1	2002年 6月 14日	大阪市中央区大阪城公園・庭園内池 34° 40'57" N, 135° 31'33" E				○	○							○			
2	2002年 7月 14日	大阪市旭区赤川・わんど 34° 43'55" N, 135° 31'46" E	○			○		○						○			
3	2002年 7月 14日	大阪市旭区城北公園・庭園内池 34° 43'46" N, 135° 32'14" E				○		○						○			
4	2002年 7月 14日	大阪市旭区城北公園菖蒲園・庭園内池 34° 43'49" N, 135° 32'20" E	○			○		○					○	○			
5	2002年 7月 14日	大阪市東淀川区豊里・わんど 34° 44'05" N, 135° 31'57" E				○		○						○			
6	2007年 5月 14日	大阪市鶴見区鶴見緑地自然体験観察園蓮池・庭園内池 34° 42'42" N, 135° 34'46" E	○	○		○		○						○			
7	2007年 5月 14日	大阪市鶴見区鶴見緑地花の谷・庭園内池 34° 42'41" N, 135° 34'29" E	○			○		○						○			
8	2002年 7月 5日	大阪市鶴見区鶴見緑地オーストラリア庭園・庭園内池 34° 42'44" N, 135° 34'51" E	○			○		○						○			
9	2002年 7月 5日	大阪市鶴見区鶴見緑地オーストラリア庭園・庭園内池 34° 42'44" N, 135° 34'51" E				○		○						○			
10	2002年 7月 5日	大阪市鶴見区鶴見緑地メキシコ庭園・庭園内池 34° 42'44" N, 135° 34'51" E				○		○						○			
11	2002年 5月 10日	大阪市鶴見区鶴見緑地外周水路・水路 34° 42'49" N, 135° 34'53" E				○	○	○	○	○			○	○			
12	2002年 7月 14日	大阪市阿倍野区桃ヶ池・ため池 34° 37'49" N, 135° 31'15" E				○		○	○					○			
13	2002年 7月 14日	大阪市阿倍野区長池北・ため池 34° 37'24" N, 135° 31'10" E	○			○		○	○					○			
14	2002年 6月 19日	大阪市平野区瓜破霊園ひょうたん池・庭園内池 34° 36'19" N, 135° 33'39" E				○		○	○					○			
15	2002年 6月 19日	大阪市平野区瓜破霊園下の池・ため池 34° 36'04" N, 135° 33'30" E	○			○		○					○	○			
16	2002年 6月 19日	大阪市平野区瓜破南・水田 34° 35'47" N, 135° 32'52" E						○	○					○			
17	2002年 10月 2日	八尾市大窪・ため池 34° 37'35" N, 135° 38'53" E						○	○					○			
18	2002年 10月 2日	八尾市大窪・ため池 34° 37'36" N, 135° 38'56" E						○						○			
19	2002年 10月 2日	八尾市大窪・ため池 34° 37'36" N, 135° 38'53" E						○						○			
20	2002年 10月 2日	八尾市神立4・ため池 34° 38'01" N, 135° 38'59" E						○					○	○			
21	2002年 10月 2日	八尾市大窪・ため池 34° 37'36" N, 135° 38'43" E						○						○			
22	2002年 10月 2日	八尾市水越6・ため池 34° 37'57" N, 135° 38'43" E						○	○					○			
23	2002年 10月 17日	堺市美木多上・ため池 34° 27'37" N, 135° 29'46" E	○					○						○			
24	2002年 10月 17日	堺市別所・ため池 34° 27'04" N, 135° 30'11" E	○			○		○						○			
25	2002年 10月 17日	堺市別所・ため池 34° 27'01" N, 135° 30'13" E				○		○						○			
26	2002年 10月 17日	堺市別所・ため池 34° 26'54" N, 135° 30'28" E	○			○		○						○			
27	2002年 10月 17日	堺市別所・ため池 34° 26'59" N, 135° 30'23" E	○			○		○						○			

表1b モノアラガイ類(*Lymnaea* spp.)およびサカマキガイ(*P. acta*)の生息状況調査を行った地点およびその結果
(奈良県・京都府・兵庫県内の調査地)。

#	調査日	調査地の所在地とそのタイプ	種					護岸		水生植物			
			<i>L. a. japonica</i>	<i>L. columella</i>	<i>L. olivata</i>	コシダカヒメモノアラガイ	<i>L. truncatella</i>	<i>P. acta</i>	コンクリート	自然護岸	石垣	沈水	抽水
奈良県													
28	2002年10月8日	大和郡山市田中町・養魚池 34° 37' 51" N, 135° 46' 24" E					○	○					
29	2002年10月8日	大和郡山市柳町・養魚池 34° 38' 22" N, 135° 47' 11" E					○	○					
30	2002年10月8日	大和郡山市小南町・養魚池(放棄) 34° 37' 46" N, 135° 46' 33" E	○					○				○	
31	2002年10月8日	大和郡山市小南町・水田 34° 37' 57" N, 135° 46' 39" E						○	○			○	
32	2002年10月8日	大和郡山市新木町・水田 34° 38' 23" N, 135° 46' 32" E	○					○				○	
33	2002年10月8日	大和郡山市小南町・休耕田 34° 37' 57" N, 135° 46' 41" E					○	○				○	
34	2002年10月8日	大和郡山市小南町・休耕田 34° 37' 35" N, 135° 46' 50" E	○				○	○	○			○	
35	2002年10月8日	大和郡山市箕山町・灌漑水路 34° 38' 31" N, 135° 46' 36" E						○	○			○	
36	2002年10月8日	大和郡山市小南町・灌漑水路 34° 38' 04" N, 135° 46' 33" E						○	○				
京都府													
37	2002年10月29日	京都市左京区京大吉祥ヶ丘キャンパス・庭園内池 35° 01' 22" N, 135° 46' 51" E	○				○	○	○			○	
38	2002年10月10日	府立植物園半木の森の池・庭園内池 35° 02' 59" N, 135° 45' 43" E	○					○				○	
39	2002年10月10日	府立植物園カキツバタ園・庭園内池 35° 02' 51" N, 135° 45' 54" E	○					○	○			○	○
40	2002年10月10日	府立植物園ハナショウブ園・庭園内池 35° 02' 57" N, 135° 45' 51" E	○				○	○					
41	2002年10月10日	府立植物園植物生態園・庭園内池 35° 02' 58" N, 135° 45' 51" E	○					○				○	
42	2002年10月10日	府立植物園有用植物園・庭園内池 35° 03' 00" N, 135° 45' 37" E						○	○			○	○
43	2002年10月10日	府立植物園噴水池・庭園内池 35° 03' 02" N, 135° 45' 52" E						○	○				
44	2002年10月10日	京都市北区深泥池・低層湿地 35° 03' 32" N, 135° 46' 12" E	○					○	○			○	○
45	2002年10月10日	京都市左京区宝ヶ池憩いの森・庭園内池 35° 03' 30" N, 135° 47' 11" E	○					○	○	○		○	
46	2003年4月22日	亀岡市平野沢下池・ため池 35° 03' 55" N, 135° 34' 02" E	○	○				○	○	○		○	○
47	2003年6月3日	相楽郡木津町鹿背山・ため池 34° 44' 37" N, 135° 50' 11" E	○					○	○			○	
48	2003年6月3日	相楽郡木津町大字木津小字内山田・ため池 34° 44' 13" N, 135° 49' 47" E	○					○	○			○	
49	2003年6月30日	亀岡市古世町中山・水田 34° 59' 36" N, 135° 34' 48" E	○					○				○	○
兵庫県													
50	2003年10月2日	加古郡稲美町金守・灌漑水路 34° 45' 32" N, 134° 53' 35" E	○	○				○	○				
51	2003年10月2日	加古川市神野町福留・灌漑水路 34° 45' 38" N, 134° 53' 24" E	○	○				○	○				
52	2003年10月2日	加古川市神野町福留・水田 34° 45' 38" N, 134° 53' 24" E	○					○	○			○	

でも生息が確認された。

その一方で在来種のモノアラガイ類の確認例は全体的に少なかった。モノアラガイについては5地点でのみ確認され、特に大阪府内で確認された例は1例のみであった。この調査地は鶴見緑地公園内に造成された池である。モノアラガイの生息が確認された地点数は、ハブタエモノアラガイに比較すると圧倒的に少なかったが、一部では両種が共存する場所(兵庫県#50 および#51)もあった(図 1)。ヒメモノアラガイ・コシダカヒメモノアラガイについても生息を確認できた調査地は多くなく、それぞれ4地点、1地点で確認された。

モノアラガイ・サカマキガイの生息に及ぼす護岸や水生植物相の影響について解析したロジスティック解析では、護岸のタイプや水生植物の生活型の中には有意な効果を持つ説明変数はなかった(ロジスティック解析, $p > 0.05$)。ハブタエモノアラガイの生息には自然護岸であることだけが有意な効果を持っていた(ロジスティック解析, 係数±標準誤差 = 2.81 ± 1.13 , $Z = -2.49$, $p = 0.013$)。つまり、自然護岸の水域でハブタエモノアラガイの生息が確認されることが多いという統計的に有意な傾向があった。

2) 自家受精による繁殖能力の評価

ハブタエモノアラガイでは単独飼育個体によって産卵された卵は、どの個体群に由来する集団でもふ化率は85%よりも高かった(図 2)。その一方で、モノアラガイや *L. truncatula* でも他家受精に由来する卵のふ化率は80%を超えたが、自家受精由来の卵のふ化率はそれよりも低くなった。特にモノアラガイでその傾向が強く、自家受精由来の卵のふ化率は鶴見緑地由来の集団で約33%、豊橋市由来の集団では約18%であった。また、それぞれの集団における複数個体飼育・単独個体

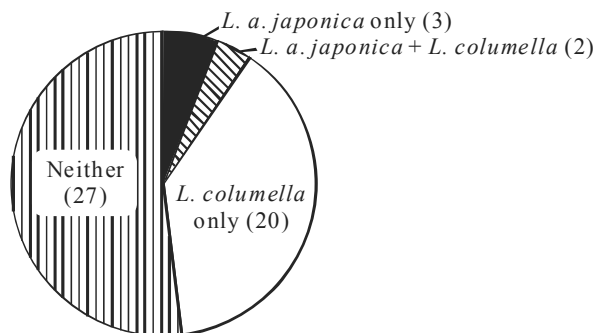


図1 全調査地52箇所における在来種モノアラガイ *L. a. japonica* と外来種ハブタエモノアラガイ *L. columella* の生息状況。全調査地を、在来種だけが確認された場所(塗りつぶし)、在来種と外来種の両方が確認された場所(斜線)、外来種のみが確認された場所(空白)、どちらも確認されなかった場所(縦線)に分類した。括弧内に調査地の数を示す。

飼育の違いによるふ化率の差はいずれも統計的に有意であった(一般化線形混合モデル、鶴見緑地産モノアラガイ#6: 係数±標準誤差 = -2.53 ± 0.487 , $Z = -5.19$, $p < 0.001$, 豊橋市産モノアラガイ: 係数±標準誤差 = -9.05 ± 1.43 , $Z = -6.31$, $p < 0.001$, 鶴見緑地産 *L. truncatula* #11: 係数±標準誤差 = -4.94 ± 1.09 , $Z = -4.55$, $p < 0.001$)。

IV 考察

本研究では大阪とその周辺地域における調査地の多くで外来種ハブタエモノアラガイが確認され、在来種モノアラガイは限られた場所ではしか発見できなかった。いわば在来種から外来種への置き換わりが生じていた。特に、大阪や京都の市街地に造成された水辺(鶴見緑地や京都府立植物園)で見られたモノアラガイ類はほとんどが外来種ハブタエモノアラガイであった。また、この外来種は自然護岸の水域ほど生息しやすいという傾向があった。このため、都市の中の親水空間は、外来種に生息地を提供しているのが現状であった。ただし、今回の調査で大阪府内において唯一モノアラガイが確認された大阪市内鶴見緑地の庭園池は、1980年代に人工的に造成された池である。人工的に造成されたほかの水辺環境でも、現在ではまだ在来種の侵入がないものの、在来種の生息地として適している場合もある

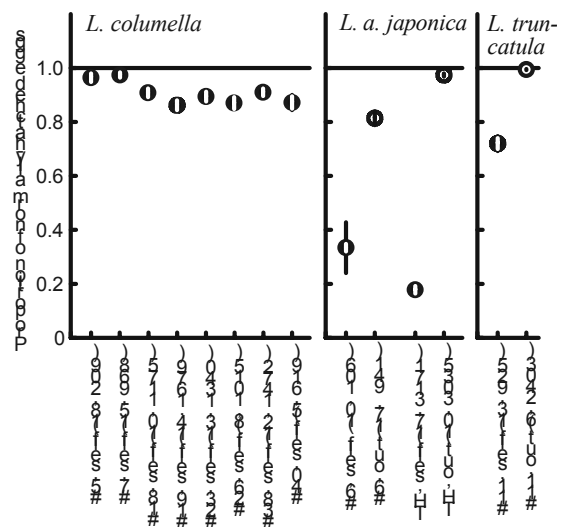


図2 ハブタエモノアラガイ *L. columella* の8地域個体群(表1中の#5, 7, 17, 19, 23, 26, 38, 48)、モノアラガイ *L. a. japonica* の2地域個体群(#6, TH: 愛知県豊橋市)、*L. truncatula* の1地域個体群(#11)に由来する個体が自家受精(self: 黒丸)および他家受精(out: 白丸, モノアラガイと *L. truncatula* のみ)による繁殖で産んだ卵のふ化率。複数個体が産んだ卵を地域個体群ごとにプールしてふ化率を計算した。エラーバーは二項分布を仮定した場合の95%信頼区間を示す。カッコ内の数字は卵を生んだ親個体(自家受精)あるいはペア(他家受精)の数と、卵の総数を示す。

と考えられる。そのような場所ではモノアラガイ類の再移入・保全も成功の可能性が高いと考えられる。モノアラガイやヒメモノアラガイなどの在来種はヘイケボタル幼虫の主要な餌生物であり[8]、併せて保全活動を行うことができれば啓発的な効果も高まることが期待される。なお、ハブタエモノアラガイはヘイケボタルの餌としては不適であることが知られている[14]ので、ハブタエモノアラガイが蔓延している現状では、まず在来種に置き換えることが必要になるだろう。現在、各地で行われている蛍の保護活動の多くではゲンジボタル *Luciola cruciata* Motschulsky を対象としているが、その餌は主に流水に生息するカワニナ *Semisulcospira libertina libertina* (Gould)である。多くの都市のように、低標高地に位置し止水や緩やかな流れのほうが多い地域では、カワニナ-ゲンジボタル系よりもモノアラガイ-ヘイケボタル系の方がより低コストで無理なく保全することができると思われる。

モノアラガイ類はもともと水田の水路やため池など人間の生活圏近くに生息していたが、これまであまり注目されてこなかった生物である。特にハブタエモノアラガイのような日本に新たに侵入した種については同定のための資料さえ十分に普及していたとは言えず、本研究で明らかになった大阪府内での蔓延もこれまでほとんど認識されてこなかった。1990年代の大阪市内で市民参加によって行われた生物相調査では、モノアラガイの記録はいくつもあるものの、ハブタエモノアラガイの記録は無い[15]。残念ながら、その調査では標本が残されていないので、今となっては当時の状況を知る手段はない。その調査から本研究までの10年足らずの短期間に急速に置き換わりが生じた可能性を否定はできないが、当時から置き換わりは生じていてハブタエモノアラガイをモノアラガイとして誤同定していたケースもあったかもしれない。このように、大阪やその周辺においてハブタエモノアラガイがモノアラガイに取って代わった過程は全く認識されないままに進行してしまった。

このように気付かれぬままに置き換わりが生じた要因として、上述の関心の低さや資料の未整備のほかに、置き換わりそのものが極めて迅速に進行したことも考えられる。モノアラガイ類は水への依存性が強く、陸上を移動することはほとんど無いと考えられる。また、釣りや鑑賞の対象にもならないため、オオクチバス類などで問題になったような野放図な放流[4, 16]が行われたとも考えにくい。これらの理由から、モノアラガイ類の移動手段は極めて限られていると推測される。おそらくは水鳥の足に付着するなどして離れた水域に移動することが偶発的に生じるに過ぎないだろう。観賞用に植栽される水草類について運ばれるなど人為による移動の可能性も考えられるが、今回の調査ではその可能性の高い大阪市の鶴見緑地公園や京都市の京都府立植物園だけでなく、八尾市や堺市の調査地のように山腹に

位置しており人が立ち入ることがほとんど無いと思われる場所でもハブタエモノアラガイは高頻度に観察された。ハブタエモノアラガイが西日本で初めて記録されたのは1980年代の滋賀県であるとされている[8]ことから、わずか20年ほどの間に大阪府に侵入し、府全域に生息域を拡大したことになる。つまり、ハブタエモノアラガイは特別に優れた分散能力を持っていないにもかかわらず、急速な分布域の拡大を成し遂げたと考えられる。一方で、同じく外来種である *L. truncatula* も近年日本に侵入したと考えられるが、この種では現在までのところそれほど急速な分布拡大は知られていない。たとえば、今回の調査では大阪市内の鶴見緑地の一部で生息が確認され、その周辺には多数の人工的な水域が存在するにもかかわらず、それらには分布を拡大していなかった。

どのような要因によってハブタエモノアラガイの急速な分布拡大が可能になったのだろうか。その要因の一つとして重要であると考えられるのが、本研究で検証を行った自家受精による繁殖能力である。ハブタエモノアラガイ以外のモノアラガイ類では、自家受精によって産んだ卵のうち正常に発生しふ化するものの割合は高くても70%にとどまった。特に在来種のモノアラガイでは約35%以下しか正常にふ化しなかった。ここで注意すべきなのは、今回の実験ではふ化の段階までしか観察を行っていないので、それ以降に発現する自家受精の影響は考慮に入られていないということである。そのため、本研究で評価している自家受精の影響は過小評価である可能性がある。一方で、ハブタエモノアラガイでは自家受精によって生まれた卵でも85%以上の高いふ化率を示した。また、原産地のアメリカで約一世紀前に行われた研究では自家受精だけで累代飼育が可能であることが確かめられている[17]。つまり、本種だけが高い自家繁殖能力を持っており、在来種や他の外来種 *L. truncatula* はその能力を持っていない。ハブタエモノアラガイはこの高い自家繁殖能力によって、短期間に急速な分布拡大を遂げた可能性がある。日本に侵入し急速に分布域を拡大した外来淡水無脊椎動物としてハブタエモノアラガイのほかにコモチカワツボやタイワンシジミがあるが、これらの種はいずれも自家受精による繁殖を行うとされている[4]。これらもやはり新規生息地に1頭だけ侵入したとしてもそこから新たな個体群を確立できる能力を持っていると考えられる。この事実も、外来生物の分布域拡大にとって単為生殖あるいは自家受精による繁殖が有利であることを示唆している。

さらに、本実験で示されたハブタエモノアラガイの高い自家繁殖能力は、分布域拡大過程においてだけでなく侵入可能性にとっても大きな貢献をした可能性がある。つまり、この種は(1)普段から自家受精によって繁殖を行い、(2)他個体とは配偶過程での相互作用を持

たず、それゆえ繁殖過程で他種からの干渉を受けないので、(3)侵入時の定着可能性が大きくなった可能性がある。これら一連の現象は多少複雑であるので、以下に詳しく解説する。仮に、ハブタエモノアラガイが他個体の存在下では自家受精を行わず他家受精を行っていると考えことにする。すると、その期間に生じた有害遺伝子は多くの場合正常な遺伝子とヘテロ接合するため、個体にとっての有害性は発現せず、それゆえ有害遺伝子はゲノム中に蓄積されてしまう。その後、今回の実験のように再び自家受精に切り替えた場合には蓄積されてきた有害遺伝子がホモ接合となって有害性が発現するために、高いふ化率は実現できないはずである。よって、ハブタエモノアラガイは(1)普段から自家受精による繁殖を行っている結論付けられる。このことは、本種は単独飼育下でも産卵速度が低下しないという報告からも支持される[18,19]。(1)が正しければ、本種では他家受精の機会は全くないので求愛行動を行う理由がない。本実験で飼育した他のモノアラガイ類では、複数の成熟個体を同じ容器内に入れておくと触角で相手に触ったり相手の殻の上に登ったりする求愛行動が頻繁に観察されたが、ハブタエモノアラガイでは観察されなかった。これも求愛行動が自然状態で行われていないことを示唆している。求愛行動を行わなければ、他種モノアラガイに対して求愛や交尾を行って時間を無駄にしたり、種間交尾によって卵を失う機会は少なくなると思われる。種間で求愛や交尾を行うことにより繁殖成功率が低下する現象は繁殖干渉[20]と呼ばれ、外来種の侵略性を決定する重要な要因として近年注目されている[21]。既に定着した外来種についてこれまでに行われた研究の中には、外来種が在来種から繁殖干渉を受けながらも定着している例はない。このことは繁殖干渉の基本的なメカニズムを考えれば当然である。繁殖干渉による影響は頻度依存的に作用するので、わずかにしか干渉を受けない場合でも相対的に他種が多い場合には(たとえば、侵入直後の外来種にとって在来種が相対的に多い)、少数派の種(外来種)が受ける干渉の影響は極めて大きなものとなり、少数派は排除されてしまうだろう。つまり、外来種がわずかにでも干渉を受ける場合には、その外来種が定着することは極めて困難になると考えられる。逆に、ハブタエモノアラガイのように他個体と配偶を行わず干渉を受けない場合には、(3)ごく少数の個体が侵入した場合でも定着しやすくなるだろう。このように繁殖様式の違いは、個体群の増殖速度などその種自身の特性だけでなく、繁殖干渉など種間の相互作用を通じて、外来生物の侵入にとって重要な2つの段階、すなわち侵入初期の定着可能性と分布域拡大の両方に貢献すると考えられる。

しかしその一方で、これまでに行われてきた外来生物の侵入・定着可能性についての予測は、侵入の機

会の大小やもとの生息地と侵入先生息地の環境条件の類似性などに基づいて行われる[22, 23]ことがほとんどで、干渉など繁殖過程における種間相互作用が注目されることは多くなかった。そのため、現在では外来種と近縁在来種間の繁殖干渉作用は実証例が少ない[21, 24]が、今後は外来種-近縁在来種相互作用系で最も注目すべき点の一つになるだろう。このことは外来生物管理など応用面でも重要である。繁殖様式、およびそこから派生する種間相互作用を考慮に入れることにより、どの外来生物をどの程度警戒すべきか判断するための新たな基準が考えられるだろう。たとえば、単為生殖や自家受精を行うものは侵入可能性が高く、侵入後の分布拡大も早くなると考えられるので、特に警戒が必要である。また、近縁な在来種が存在する場合には、その外来種からの繁殖干渉によって在来種が極めて大きな影響を受けることがあるので、更に警戒が必要な外来種として扱われなければならない。逆に、侵入種が在来種から干渉を受ける場合には、定着の可能性は低いと予測できるだろう。現在、外来生物法で特定外来生物に指定されているものの中にはこのような観点から選ばれたものはほとんどないが、今後の指定種選定では考慮されるべき項目となろう。また、外来種が侵入しやすい都市やその周辺地域でも、これらの特に警戒すべき外来生物を早期に発見し拡散を防ぐ対策を行うことにより、都市だけでなく周辺環境、ひいては日本全体への拡散や在来種への悪影響を防止することが期待できると思われる。

V まとめ

モノアラガイ類など淡水性巻貝は身近な水辺の生物であるが、大阪およびその周辺における分布などの現状についてこれまでほとんど知られていなかった。本研究では野外調査を行い、大阪府および京都府で外来種が優占しており、一方で在来種が少ないことを明らかにした。特に、この20年ほどの間に外来種のハブタエモノアラガイがその分布域を急速に広げていた。この分布拡大の要因を明らかにするため、各種が自家受精によって産んだ卵で発現する近交弱勢の程度を測定した。その結果、ハブタエモノアラガイではほとんど近交弱勢がない一方で、他の種では明らかな近交弱勢が見られた。以上の結果から、ハブタエモノアラガイは同種他個体の存在にかかわらず常に自家受精による繁殖を行っており、効率よく新規個体群を確立する能力があり、そのために大阪や京都で分布域を速やかに拡大したと結論付けられた。

謝辞 大阪教育大学教育学部の近藤高貴教授には、豊橋市産モノアラガイ個体を分譲していただいただけでなく、モノアラガイ類の生態についてご教示いただいた。また、採集個体の同定については岡山大学農学

部の福田宏博士に全面的にお世話になった。厚くお礼を申し上げる。

参考文献

- 1) Katano O, Hosoya K, Iguchi K, Yamaguchi M, Aonuma Y, Kitano S. Species diversity and abundance of freshwater fishes in irrigation ditches around rice fields. *Environ Biol Fish* 2003; 66: 107-122.
- 2) 環境庁自然保護局野生生物課. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物7[汽水・淡水魚類]. 東京: 自然環境研究センター: 2003.
- 3) 日本生態学会編. 外来種ハンドブック. 東京: 地人書館: 2002.
- 4) Savidge J A. Extinction of an island forest avifauna by an introduced snake. *Ecology* 1987; 68: 660-668.
- 5) 清原友也, 徳重陽山. マツ生立木に対する線虫 *Bursaphelenchus* sp. の接種試験. *日本林學會誌* 1971; 53: 210-218.
- 6) Goka K, Okabe K, Yoneda M. Worldwide migration of parasitic mites as a result of bumblebee commercialization. *Popul Ecol* 2006; 48: 285-291.
- 7) Daehler C, Carino D A. Hybridization between native and alien plants and its consequences, "Biological homogenization" (Lockwood J L, McKinney M L eds). New York: Plenum Publishers; 2001. p81-102
- 8) 紀平肇, 内山りゆう, 松田征也. 日本産淡水貝類図鑑 (1)琵琶湖・淀川産の淡水貝類. 東京: ピーシーズ: 2003.
- 9) Jarne P, Perdieu M A, Pernot A F, Delay B, and David P. The influence of self-fertilization and grouping on fitness attributes in the freshwater snail *Physa acuta*: population and individual inbreeding depression. *J Evol Biol* 2000; 13: 645-55.
- 10) Shigesada N, and Kawasaki K. Biological invasions: theory and practice. Oxford: Oxford University Press: 1997.
- 11) Wang M H, and Kot M. Speeds of invasion in a model with strong or weak Allee effects. *Math Biosci* 2001; 171: 83-97.
- 12) Jinks J L, and Mather K. Stability in development of heterozygotes and homozygotes. *Proc Roy Soc London B* 1955; 143: 561-78.
- 13) Ihaka R, and Gentleman R. R: a language for data analysis and graphics. *J Comput Graph Stat* 1996; 5: 299-314.
- 14) Petitjean M. Biological control of harmful mollusks. Review of the main results according to recent principal works. *L Année Biologique*. 1966 ; 5: 271-295.
- 15) みどり生き物のマップづくり会議「大阪市の生き物」編集委員会編. *メッシュマップ大阪市の生き物*. 大阪市: 大阪市環境保健局環境計画課: 1998.
- 16) 北川えみ, 北川忠生, 能宗斉正, 吉谷圭介, 細谷和海. オオクチバスフロリダ半島産亜種由来遺伝子の池原貯水池における増加と他湖沼への拡散. *日本水産学会誌* 2005; 71: 146-50.
- 17) Colton H S. Self fertilization in the air-breathing pond snails. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia* 1912; 173: 48-49.
- 18) Gutiérrez A, Perera G, Yong M, and Wong L. The effect of isolation on the life-history traits of *Pseudosuccinea columella* (Pulmonata: Lymnaeidae). *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2001; 96: 577-581.
- 19) Gutiérrez A, Yong M, Wong L, and Sánchez J. The effect of isolation on reproduction and growth of *Pseudosuccinea columella* (Pulmonata: Lymnaeidae): a snail-conditioned water experiment. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 2002; 97: 869-870.
- 20) Kuno E. Competitive exclusion through reproductive interference. *Res Popul Ecol* 1992; 34: 275-84.
- 21) Takakura K I, Nishida T, Matsumoto T, and Nishida S. Alien dandelion reduces the seed-set of a native congener through frequency-dependent and one-sided effects. *Biol Inv* 2008: In press.
- 22) Thuiller W, Richardson D M, Pyšek P, Midgley G F, Hughes G O, and Rouget M. Niche-based modeling as a tool for predicting the risk of alien plant invasions at a global scale. *Glob Chan Biol* 2005; 11: 2234-50.
- 23) Herborg L M, Jerde C L, Lodge D M, Ruiz G M, and Macisaac H J. Predicting invasion risk using measures of introduction effort and environmental niche models. *Ecol Appl* 2007; 17: 663-74.
- 24) Brown B J, and Mitchell R J. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 2001; 129: 43-49.

