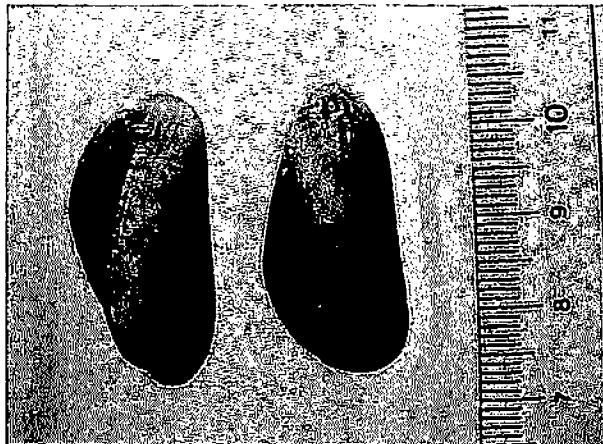


# 日本生態学会関東地区会会報

2002. March 第50号

特集「外来生物の侵入・定着における生態学的プロセス」



日本生態学会関東地区会

# 日本生態学会関東地区会 会報50号

## 目 次

生態学的プロセスからみた外来種問題	
宮下 直	1
生物間相互作用と外来種の侵入可能性	
難波利幸	4
難波さんの講演についての質疑応答	11
「生物間相互作用と外来種の侵入可能性」(難波利幸氏)へのコメント	
嶋田正和	12
難波さんの講演に対する嶋田さんのコメントについての質疑応答	14
The process of biological invasion:	
The arrival, establishment, and integration of exotic species into ecosystems.	
Jeffrey A. Crooks	15
Crooksさんの講演についての質疑応答	23
海産二枚貝ホトトギスガイの研究から明らかになった外来種の一般的特性： Crooks氏の講演の解説とコメント	
仲岡雅裕	24
外来昆虫の侵入と分布拡大のプロセス	
石井 実	28
外来種の侵入に伴う「意図せざる人為選択」	
—石井さんの講演に関連して—	
大塚公雄	32
総合討論	35
「外来生物の侵入・定着における生態学的プロセス」に関するコメント	
桐谷圭治	38
日本生態学会50周年記念出版『外来種ハンドブック』のご紹介	
鷲谷いづみ	41
2001年度活動報告・2000年度会計報告	44

---

### 表 紙

ホトトギスガイ *Musculista senhousia* (左上 撮影: 木村妙子氏) とホトトギスガイが形成したマット  
(右下 撮影: Jeffrey A. Crooks氏). 解説: p23

### 裏表紙

Lotka-Volterraモデルに見る侵入の成功と失敗の例 (難波利幸氏). 解説: p11

## 生態学的プロセスからみた外来種問題

宮下 直

東京大学大学院農学生命研究科 tmiya@uf.a.u-tokyo.ac.jp

外来種問題は20世紀半ば頃から世界各地で重要視されはじめたが、最近は人間活動のグローバル化にともない事態がより深刻化し、一種の社会問題となっている。外来種のシンポジウムや講演会は、年に何度も開かれているし、新聞やテレビなどのマスメディアでも頻繁に取り上げられている。社会的関心の高まりの大きな理由のひとつは、外来種が引き起こす問題が非常に多岐にわたるためであろう。主なものとして、農林水産業への被害、病気の伝搬、在来生物への影響、生態系機能の劣化、人間への直接的危険の可能性などが挙げられる。当然のことながら、これらの問題は生物学者だけで解決できる事柄ではなく、さまざまな分野の人たちとの連携が不可欠である。しかし、一方で外来種が引き起こす問題のプロセス自体は、基本的にこれまでの生物学が扱ってきた内容の応用問題と考えてよい。そのため、生物学的根拠をもとにした冷静な議論をベースにして解決策を模索していく必要があるのは疑いいないところである。こうした問題に対して最も大きな貢献ができる生物学の分野は、おそらく生態学であると思われる。生態学における外来種についての初期の議論は、風聞伝聞の類のものが少なくなかったが、最近では欧米を中心に定量的、理論的研究が飛躍的に進み、予測可能な科学を目指した「侵入生態学 (invasion ecology)」というチャレンジングな分野が築かれつつある。もちろん、この分野はまだ未熟であり、実際面でどれほど有効な指針を与えることのできる科学になり得るかは未知な部分もあるが、生態学者が社会に貢献できる重要な分野のひとつであると思われる。先述の通り、我が国では昨今、外来種関連の話題が取り上げられる機会が多いが、その割に侵入生態学についての理論的、実証的側面についての話題を正面から取り上げた企画は少ないようである。こうした背景から、今回の日本生態学会関東地区会のシンポジウムでは、外来生物の侵入、定着、および侵害

の影響をもたらすまでのプロセスを生態学的視点から捉え、こうした知見が外来種問題に対してどのように貢献できるかについて考察することを目的としている。

### 1. 侵入・定着のプロセス

まずははじめに、外来種が外来種たりえ、また在来の生態系に影響を及ぼすまでのプロセスについて整理してみよう。WILLIAMSON (1993)によれば、このプロセスは基本的に以下の4段階に区別することができる。1) 輸入 (imported), 2) 導入 (introduced), 3) 定着 (established), 4) 侵害 (pest)。「輸入」は、海外から持ち込まれているが野外には逃げ出していない状態、「導入」は野外に存在はするが自ら増殖して個体群を維持することができない状態、「定着」は既に自然状態で個体群維持ができている状態、「侵害」は生態系や人間活動に何らかの負の影響を与えていたりする。なお、最近ではpestはinvasive alienとされることが多く、これには「外来侵入」という訳語が当てられることが多いが、これには本来の「害をなす」という意味が含まれていないので、「侵害」のほうが訳語として当を得ていると思われる。WILLIAMSON (1993)は、これまでのさまざまなデータをまとめた結果、上記の各段階の移行には一定の規則性があることを見いだし、これを「10の規則 (tens rule)」と名づけた。つまり、移入から導入、導入から定着、定着から侵害、へ移行する確率は、いずれも5%から20%の範囲内にあることが多く、平均して10%であるとしたのである。もちろんこれは純粹に経験的なものであり、メカニズムはいっさい不明である。こうしたマジックナンバーは、個別のケースの予測には概して使い物にならないと考えられるが、この規則から外れたものがどのような事情でそうなったかを探ることで、侵入・定着の生物学的メカニズムを探るうえでの手がかりにはなりうる。

## 2. リスク評価

外来種の防除対策も上記の段階にほぼ対応したかたちでとられることが多い。高橋（2001）は、以下の3つの段階に分類している。1) 国内に持ち込ませない水際対策、2) 野外への放出規制、3) 野外に定着したものの管理と駆除。ここで重要なのが、どのような生物が侵入可能で侵害的になりうるかを見極めるリスク評価である。この作業は決して容易ではないが、生態学の知見が役立つのはまさにこの場面であると言える。外来生物が定着し、侵害種になる可能性は、大きく分けて侵入する側の種の特性と、侵入される側の群集や生態系の特性に大別できる。前者はおもに個々の種がもつ生活史戦略が重要となる。REJMANEK and RICHARDSON (1996) は、マツ属を対象にさまざまな生活史形質を用いて判別分析を行い、侵害種の特徴を明らかにした。その結果、種子が小さく、成長が早く、種子の豊凶の間隔が短い種ほど侵害的になり、判別式による判別率は100%となつた。この結果はごく常識的なもので、発見的価値はあまりないが、リスク評価の見通しが決して暗くないことを暗示している。またKOIKE (2001) は、さまざまな樹種について極相林への侵入可能性や優占度に与える生活史形質を一般線形モデルで評価した。その結果、群集の中で相対的に耐陰性が高く、相対的に樹高が高い種が侵入可能性、優占度ともに高くなることがわかった。ここで面白いのは、種の形質値そのものではなく、群集の他のメンバーの中での相対的位置が重要なことである。つまり、侵入可能性には、個々の種特性と群集の特性が同時に関わっているということである。

次にどのような群集や生態系が一般的に侵入されやすいかについてであるが、これはELTON (1958) 以来、主として理論面からさまざまな提示がされており、それについては難波さんの論説を参考いただきたい。ロトカ・ボルテラ系の数理モデルをもとにした一連の解析は、最近の多様性と生態系機能に関する生態学におけるホットな話題とも関係が深く、今後どのような展開を見せるか興味が持たれる。しかし一方で、これらのモデルが現実の外来種の問題にどの程度の提言が行える

かについては現段階では必ずしも明確ではない。食う食われる関係だけでなく、外来生物が引き起こす生息場所の物理的改变 (ecosystem engineering, CROOKSさん、仲岡さんの論説参照) や腐食連鎖、土壌微生物と植物との共生といった事柄をどう理論に取り入れるかが一つの大きな課題であろう。そのためには嶋田さんが指摘するような実験生態学的アプローチも有効であろう。

少し違う観点からリスク評価の際に考慮すべき事柄として、侵入種の進化的変化が挙げられる。この点については仲岡さん、石井さん、大塚さん、桐谷さんの論説に触れられているが、要するに侵入後に生じる気候適応や殺虫剤抵抗性の獲得などの形質の進化的変化によって、時間の遅れをともなって影響が顕在化する可能性もあるということである。こうした点は、とりあえずは世代時間が短く増殖率の高い昆虫などで注目すべきであるが、世代時間の長い生物でも長期的には考慮する必要があるかも知れない。

## 3. おわりに

外来種による影響は、直接的な場合だけではなく、しばしば間接効果を通した予想外な結果をもたらすこともある。そのため、どのような形質をもった種が、どのような群集や生態系に侵入しやすく、また侵害的になりやすいかについて的一般的予測には、まだ道のりが遠いと思われる。しかし、生活史戦略や生物間相互作用から得られたこれまでの生態学の知見がリスク評価を行ううえで有用なことは間違いない。またこれとは別に、今回のシンポジウムでは話題にならなかつたが、外来種駆除の場合にも生態学的知見は重要な場合がある。特に外来種が複数種いる場合には、相互が食う食われるの関係にあることが多い (SIMBERLOFF & HOLLE 1999)，そのため、ある種の除去が残りの外来種の影響を顕在化させ予期せぬ結果を招くおそれがある (ZAVALETA et al. 2001, 前園・宮下 2002)。正しい生態学的な洞察があれば、こうした問題にも十分対処できるはずである。いずれにせよ、外来種問題に対して生態学が貢献できる要素は非常に大きい。本稿に続く論説が、我が国ではこれまであまり注目度の高くなかった

侵入生態学に対する関心を喚起する機会になれば幸いである。

#### 引用文献

- ELTON C.S. (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants.* University of Chicago Press, Chicago.
- KOIKE F. (2001) Plant traits as predictors of woody species dominance in climax forest communities. *Journal of Vegetation Science* 12: 327-336.
- 前園泰徳, 宮下 直 (2002) ブラックバス, アメリカザリガニ, 水草の相互関係. 第49回日本生態学会大会講演要旨集
- REJMANEK M. & RICHARDSON D.M. (1996) What

attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655-1661.

SIMBERLOFF D. & HOLLE B.V. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasion* 1: 21-32.

高橋満彦 (2001) 法律による移入種からの防衛, 「移入・外来・侵入種」川道美枝子・岩槻邦男・堂本暁子 (編) 築地書館.

WILLIAMSON M. (1993) Invaders, weeds and the risk from genetically modified organisms. *Experientia* 49: 219-224.

ZAVALETA E.S., HOBBS R.J. & MOONEY H.A. (2001) Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 454-459.

## 生物間相互作用と外来種の侵入可能性

難波利幸

大阪女子大学理学部環境理学科 tnamba@center.osaka-wu.ac.jp

### はじめに

生物多様性の減少が深刻な問題となっている今、生物群集や生態系に大きな影響を及ぼし、在来種の存続を脅かす要因として、外来生物 (alien, non-native, non-indigenous, or exotic organisms) の侵入に注目が集まっている (鷲谷・森本 1993; 鷲谷・矢原 1996; 川道ほか 2001)。外来生物の侵入には、(1)初期移入、(2)分布拡大、(3)定着などいくつかの過程がある。これらの過程に外来種と在来種の間の生物間相互作用がかかわっていることは言うまでもないが、最近では、外来種の悪影響を取り除くための管理や根絶(eradication)においてさえ、在来種との、そして外来種同士の相互作用が重要であるという指摘がある (ZAVALETA et al. 2001)。したがって、侵入のあらゆる側面に生物間相互作用がかかわるわけであるが、ここでは在来群集への外来種の侵入可能性と生物間相互作用の関係について理論的な面から考えてみることにする。なお、外来生物の分布拡大など空間的要素が重要な問題もあるが、ここではこれは扱わないことにする。本会報のJeff Crooks氏と石井実氏の解説や、SHIGESADA and KAWASAKI (1997)などを参考にされたい。

### エルトンの仮説

外来生物の侵入に関する生態学的な研究は、チャールズ・エルトンに始まるといってよいだろう。ELTON (1958)は、著書「侵略の生態学 (*The Ecology of Invasions by Animals and Plants*)」において、外来種の侵入の多くの事例を紹介した上で、種多様性が高い群集は種数の少ない群集よりも外来種の侵入に対する抵抗性が高いという見解を表明した。エルトンは、この仮説の根拠として、(1)食うものと食われるものからなる単純な2種系の数理モデルは不安定であり、(2)少数種の個体群からなる実験系のバランスを保つことは難しく、(3)小さな島の生息地は侵入されやすく、(4)侵入

は単純な栽培植物系で最も起こりやすく、(5)熱帯雨林は生態学的に安定で、(6)果樹園での薬剤散布は害虫の大発生を招くことが多い、という6つの要因をあげている (伊藤ほか 1992, p.345)。

しかし、エルトンのこの仮説は、その後の研究において、必ずしも支持されてきたわけではない。エルトンの著書 *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* は、北米の五大湖の生態系を大きく変えてしまった外来生物カワホトギスガイ (zebra mussel) の写真を表紙として、2000年にシカゴ大学出版局から再刊されている。皮肉にも、その序文で Daniel Simberloff は、この本の中で科学的批判を招く唯一のテーマとして、エルトンが人為的な搅乱を受けた生息地は過分の侵入者を受け入れると感じ、その性質は「少數の種からなる群集の生得的な侵入されやすさの結果」であるとみなしたことを見出している。この考えは、失敗した侵入の鍵として「生態学的抵抗 (ecological resistance)」を強調することと符合するが、エルトン自身が認めるように、実証されていない理論であると述べている。

### 侵入成功と生物間相互作用

それでは、人為的、あるいは偶然に移入した外来生物が侵入に成功するか否かはどのようにして決まるのであろうか。侵入成功には、移入種自身の性質とともに、生物間相互作用を通じて在来群集の性質が影響する。在来群集が侵入を受け入れやすいかどうかは、種数、群集構造、相互作用の強さや、非生物的条件、搅乱頻度などに依存し、群集あるいは生息地の「侵入されやすさ (invasibility)」と呼ばれる概念で表わされる。一方、移入種の侵入能力は、物理的環境のストレスへの耐性、資源要求、食物連鎖での位置や競争能力などに依存する「侵入しやすさ (invasivenessあるいはinvasion potential)」で決まる。もちろん、移入種と標的となる群集を独立に研究することはで

きず、両者の相互作用が侵入の成功に大きく影響する (LODGE 1993).

### 外来種の侵入と群集の組み立て

外来種の移入の結果とその後の群集構造は、3通りに分類することができる (CASE 1990, 1991). 第一に、移入種が侵入に失敗し在来群集は移入前の状態に戻る「拒絶による失敗 (rejection failure)」、第二に、移入種が侵入に成功して群集の種数が増える「群集の拡大 (community augmentation)」、第三に、外来種は侵入に成功するが、その代わりに1種または複数の在来種が絶滅する「置換 (replacement)」がある。外来種の侵入は1回限りの出来事ではなく、同種または他種による移入が繰り返し起こることがある。したがって、外来種の侵入可能性に関する理論的研究は、空き地、あるいは少数の種群だけが生息する状態から出発し、地域種群 (regional pool) からの移入が繰り返し起こることによって局所群集が成立すると考える「群集の組み立て (community assembly)」理論の枠組みで研究してきた。主に、ロトカーボルテラ型の群集動態モデルを使い、まず、ある制限のもとで乱数を引くことによってモデルのパラメータを決め、核となる群集を構成する。その後、この群集への移入種を地域種群からランダムに取り出し、移入後の群集構造を決定する。この決定にあたっては、群集動態を記述する微分方程式系を数値的に積分する方法や、「少數個体での初期成長」、「平衡状態の正値性」、「平衡状態の局所安定性」などを基準として移入後の群集構造を決める簡便法が使われる。

これらの研究の主要なものは、同じ栄養段階に属する種間の水平リンクだけを考え、他の栄養段階を無視する「競争モデル」と、食うものと食われるものの関係で種を定義し、垂直リンクだけを考え同じ栄養段階内の相互作用や種内競争を無視する「食物網モデル」に大別することができる。以下では、それぞれの型のモデルの代表的研究を紹介する。

### 競争モデル

Case (1990, 1991) は、競争モデル

$$\frac{dx_i}{dt} = r_i x_i \left( 1 - \sum_{j=1}^n \frac{a_{ij}}{K_j} x_j \right), \quad i=1, 2, \dots, n,$$

において  $r_i = 0.5$ ,  $a_{ii} = 1$  を仮定し、 $a_{ij}$  と  $K_j$  をランダムに選んで、在来群集を決定した。ただし、 $K_j$  は群集が正の平衡状態を持つように選び、 $a_{ij}$  は一様乱数から選ぶか、乱数を使って M 種類の資源に対する各生物種の利用パターンを決めて資源利用行列を構成し、それを変換して求めている。

侵入過程については、移入が起こるたびに、移入種の相互作用項を在来種の相互作用と同じ分布から選び、環境収容力は在来種の平均値とする。移入種の初期個体数は環境収容力の 1000 分の 1 として、微分方程式系を数値的に解いて移入後の群集構造を決める。

結果を要約すると、以下のようになる。(1)核となる群集のサイズが増加すると「群集の拡大」の頻度は急激に減り、「拒絶による失敗」や「置換」の頻度が増す。(2)相互作用の平均強度とともに侵入の失敗率が増え、成功と置換の割合は減る。(3)置換が起こる時、絶滅する在来種の平均種数は、群集のサイズや相互作用の強さとともに増加する。(4)群集サイズの増加とともに、在来種の絶滅確率は増え、移入の成功率は減るので、平衡群集サイズは両者のバランスで決まる。(5)侵入の成功率の群集間分散は侵入種間の差よりもずっと大きい。

種数が多い群集では、いくつかの平衡状態が同時に安定な場合がある。このとき、群集がどの平衡状態に落ち着くかは初期状態に依存し、初期状態の集合はそれぞれの平衡状態の「吸引領域」に分割される。そして、移入種が在来群集全体、あるいはその一部と共に存する平衡状態が安定であっても、移入種が絶滅して在来群集のみが存続する状態も安定なときには、少數個体での移入は、初期状態が後者の吸引領域に含まれるために、失敗することが多い。(6)種数が多い群集が移入種を撃退する能力は、このような多重吸引領域の出現による「優先効果 (priority effect)」から生じる。

以上の結果は、種数が多い群集は侵入に対する抵抗性が強いことを示しており、エルトンの仮説を支持する。

### 食物網モデル

続いて、POST and PIMM (1983)やDRAKE (1990)によって研究された食物網モデルについて説明する。

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \left[ b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j \right], \quad i=1, 2, \dots, n,$$

彼らは、上のロトカーボルテラ型の群集動態モデルで、内的自然増加率と種内競争係数は、生産者で  $0 < b_i < 1$ ,  $-1 < a_{ii} < 0$ 、消費者については  $-1 < b_i < 0$ ,  $a_{ii}=0$  を満たし、相互作用の係数  $a_{ij}$  は、捕食者に対する被食者の効果は正、被食者に対する捕食者の効果は負になるように、一様乱数から選んだ。

侵入過程については、POST and PIMM (1983)は、移入の試みのたびに新しい種を選んで相互作用の強さを決めたが、DRAKE (1990)は、有限の数の生産者、植食者、捕食者、上位の捕食者、雑食者からなる地域種群をあらかじめ固定し、その中から局所群集への移入種を選んでいる。侵入の試みの後の群集構造は、後にMorton et al. (1990)がPPDアルゴリズムと呼んだ、初期成長が可能で、局所安定性を持つ正の平衡状態があるかどうかという判定基準を使って決められた。

POST and PIMM (1983)やDRAKE (1990)の主要な結果 (Morton et al. 1996) は、(1)種数が少ない群集は相対的に侵入されやすく、(2)新しく確立した種数が多い群集は種数が少ない群集よりも侵入が難しいが、より成熟した種数の多い群集よりは侵入しやすく、(3)群集の組み立ては、地域種群に残っている他のどの種にも侵入されない終点 (endpoint) で終わり、(4)与えられた地域種群に対して、そのような群集の終点は一つまたは複数あり、どの終点が実現されるかは種が到着する順序に依存する、というものであり、これもエルトンの仮説を支持する。

### 野外研究との乖離と理論的批判

以上のように、群集の組み立て理論など、多くの理論研究はエルトンの仮説を支持する結論を出している (LEVINE and D' ANTONIO 1999)。一方、LEVINE and D' ANTONIO (1999)は、「エルトン再訪」

と銘打つミニ総説の中で、過去の野外研究の結果の再計算を含む詳細な文献調査によって、(1)多様性を直接操作した群集研究では、侵入可能性に対する多様性の効果は正になることも負になることもあります、(2)空間パターンの研究と種の追加実験は多様な群集はより侵入されやすい傾向を示す、など理論の結論とは相反する結論を得ている。

また、「たとえ失敗に終わっても侵入の試みが蓄積すると群集はより侵入され易くなり、定着した侵入種が増えるにつれその後の侵入はより成功しやすくなりより強い打撃を与える」という「侵入溶融 (invasion meltdown)」仮説 (Simberloff and Von Holle 1999) も提案され、船舶のバラスト水によって運ばれる黒海やカスピ海の耐塩性をもつ水生生物の侵入が問題になっている北米の五大湖で実際に起こっていることが示唆されている (RICCIARDI and MACLSAAC 2000)。

これまでの侵入可能性についての理論研究は、実証研究との乖離があるだけではなく、理論的立場からも解析手法をめぐる批判にさらされている。上述のように、POST and PIMM (1983) や DRAKE (1990) は、食物網モデルの研究にあたって、計算時間の節約のため、モデル方程式を直接数値積分するという方法をとらず、移入の成功または失敗後の群集の平衡状態をPPDアルゴリズムで求めるという手法をとっている。これに対して、この手法によって群集を組み立てることには重大な欠陥があり、以下の5種類の誤りが起こり得るという批判がMORTON et al. (1996)によってなされた。(1)移入種を追加した群集が平衡点を持たなくとも種が侵入し定着できることがある。(2)移入種を追加した群集の平衡状態での移入種の密度が負でも侵入し定着できることがある。(3)拡大された系の平衡点が不安定でも種は共存することがある。(4)負の平衡密度をもつ種を除去することによって侵入後の群集を誤って選ぶことがある。(5)拡大された群集が局所的に安定な平衡点をもっていても種は共存できない場合がある。

そして、DRAKE (1990) の結果を、系を数値積分する方法と、MORTONやLAWが採用している「永続性 (permanence)」にもとづいた方法とを使って再検討した。その結果、数値積分によって得ら

れる群集の系列とPPDアルゴリズムによって得られる系列とは移入の試みが増えるとともに離れていき、いくつかの群集組み立ての系列を調べた結果、系列が終点に達するまでの繰り返しにおいて、(1)から(5)の誤りの頻度の合計は20%前後にも達した。そして、誤った理由でPPDアルゴリズムがそれ以上進まなくなるために群集の組み立てが止まることがあり、実際には群集の組み立ての終点の多重性は稀であるという結果も得ている。

POST and PIMM (1983)やDRAKE (1990)は、計算機の能力の乏しかった時代の工夫を凝らした研究であるが、数理モデルの解析における簡便法のもつ危険性をえぐり出されてしまった。実は、MORTON et al. (1996)には、Stuart PIMMとJames DRAKEも名を連ねている。彼らの研究の問題点を指摘した草稿を送ったMORTONとLAWの呼びかけに応じた共同研究だが、特にDRAKEの協力なしには過去の研究の再点検はできなかつたであろう。MORTONとLAWの功績はさておき、自らの過去の結果の否定につながることを承知で協力したJames DRAKEに敬意を表したい。

### 永続性と侵入可能性

一方、Richard LAWとDaniel MORTONは、永続性 (permanence) の概念を使って群集構造の解析を進めている。ある系が永続的 (permanent) であるとは、すべての種の密度が正である点から出発した任意の解が  $n$  次元空間の内部の正の有限領域にとどまることであり、永続的な群集では構成種のうちのいくつかが絶滅することに相当する境界面は反発的となる (HOFBAUER and SIGMUND 1998)。永続的な系の漸近的状態は、安定平衡点とは限らず、安定なりミットサイクルやカオス的なアトラクタになることもあるが、いずれの場合も構成種が絶滅することはない。LAW and MORTON (1993, 1996) は、ロトカーボルテラ系が永続的となる必要条件を使って、系を解析している。

彼らの群集の組み立て過程の結果は、他の種が侵入できない永続的な群集に終わるか、どの群集もいくつかの種の侵入を許す巡回的な群集系列 (数学的にはヘテロクリニックサイクルと呼ばれ

る) に陥るかのいずれかである。そして、(1)稀なときには侵入に成功する種は必ず群集に存続する。一方、CASE (1995)は、競争モデルで、個体数が少ないときには増加するものの、在来群集の構成種の増減によって群集構造が変わるために、結果的にはいくつかの在来種とともに絶滅してしまう一時的滞在種の例を示し、このような侵入の失敗を「間接的失敗 (indirect failure)」と呼んでいる (CASE 1991)。また、(2)永続的な終点の数は少なく、(3)組み立てが終わった群集は、その構成種からだけでは再構成できないことがある。この効果を、PIMM (1991)はHumpty-Dumpty (童謡集『マザーグース』やLewis Carrollの『鏡の国のアリス』に登場する、壇の上から落ちて割れてしまう擬人化された卵) と呼んでいる。(4)侵入に対する抵抗性は3段階を経て確立し、(5)大きな地域種群から組み立てられた群集は、小さな種群から組み立てられた群集よりも侵入に対する抵抗性が高い (局所群集の種数ではなく、それを組み立てる地域種群の種数を問題にしている)。

このように、POST and PIMM (1983)やDRAKE (1990)を痛烈に批判したものの、LAW and MORTON (1993, 1996) の結果も、多様な群集ほど侵入に対する抵抗性が高いというエルトンの仮説を否定するものではなかった。

### 理論から何が言えるのか？

計算機を使ったモデルや永続性の概念の限界を目の当たりにして、それでは侵入について理論からどんな結論を引き出すことができるのだろうか？ WILLIAMSON (1996)は、生物学的侵入に関するモノグラフの中で、以下の5点を挙げている。(1)すべてのシミュレーションが少数種で終わってしまっている。(2)平衡状態が不安定でも、系は永続的であることがあり、群集は変動しているかもしれない。(3)群集を破碎して1種または複数の在来種を道連れに絶滅する一時的滞在種がいるかもしれない。(4)複数の永続的状態があり、群集はいずれかの侵入不可能な状態に落ち着くかもしれない。(5)侵入抵抗性が時間とともに増加し、最終結果は永続的で侵入不可能か、ヘテロクリニックサイクルかのいずれかである。また、相互作用が強

いほど侵入抵抗性は顕著である (CASE 1990, 1991) が、実際の群集はいつでも侵入可能なようなので、相互作用の強さは重要な論点である。

そして、WILLIAMSON (1996) は、上記の(4)と(5)は、侵入種が他の侵入種を受け入れやすいように群集を変化させ、一連の侵入にともない、数回の個別の侵入の後には、群集構成とバランスを変える効果のカスケードが生じることを示唆している。

### 今後の理論研究について

理論と実証の乖離がはっきりしてきた今、従来のモデルには欠けている点があることは明らかである。以下に、今後の理論研究が考慮すべき要素をいくつか示唆する。

- (1) 食物連鎖で結ばれる関係と競争関係を統合した群集モデルの研究が切に望まれる。代表的な群集組み立てモデルである競争モデルと食物網モデルは実際の群集の両極端であり、現実性を増すためには双方に欠けている相互作用をそれぞれ補うべきである。
- (2) 生産者だけではなく、消費者にも種内競争の影響、あるいは密度効果を考慮すべきである。自己調節のかからない消費者は資源に強い圧力を及ぼし、巻き添え競争 (apparent competition, 松田 1992) や資源利用競争 (exploitative competition) を強める。その結果、組み立ての終点や侵入可能性に大きな影響を及ぼす可能性がある。
- (3) 既存のモデルで組み立てられた群集の種数は少なすぎる。物理の世界で大自由度系を研究している人たちとのアイディアの交換が必要であり、巖佐・嶋田による、日本生態学会第49回大会の公募式シンポジウム「大自由度系の生態学」の企画は時宜を得たものである。
- (4) 群集内の種間相互作用は固定されたものではないし、必ずしも強い相互作用ばかりではない。相互作用強度については、いくつかの分布を試してみるべきである。LAW and MORTON (1996) は、相互作用の強さを決めるための指標として体の大きさを用いたが、このような決め方は寄主と寄生者の相互作用を含む食物網を排除するかもしれない。また、LAW and

BLACKFORD (1992) は、弱い相互作用を記述するために負の指數分布を用いたが、極端に強い相互作用が選ばれる可能性も増すので、これは群集をより不安定化するかもしれない。いずれにしても、食物網モデルでは、競争モデルで CASE (1990, 1991) が調べたような相互作用の平均強度を変えることの影響は明らかになつてない。

- (5) 群集の組み立てモデルで、相利的な相互作用や促進 (facilitation) を考慮すべきである。菌根菌や送粉者、種子分散者などは、多様な群集で侵入可能性を増加させるかもしれない。

### 理論と実証の協調的発展のために

多様性と侵入可能性の問題に明確な結論を得るためにには、理論研究と実証研究の相互協力が不可欠である。以下に、鍵となると思われるところをいくつか指摘する。

- (1) 侵入可能性は、侵入が起こる状況や背景に依存する。「生息地の改変 (habitat modification)」や「生態系の物理的改変 (ecosystem engineering)」は、次々とやってくる移入種の侵入を促進する可能性がある。カワホトトギスガイ (zebra mussel) やホトトギスガイ (Asian mussel) は、このような例を提供するかもしれない。ホトトギスガイの米国西海岸への侵入については、本会報の Jeff Crooks 氏による解説を参考にされたい。
- (2) 侵入可能性は、群集の種多様性だけではなく、群集を構成する機能群とその間の相互作用にも依存する。例えば、顯花植物と送粉者、植物と草食哺乳動物、植物と植食性昆虫、寄主と寄生者などの関係に注目すべきである。
- (3) 外来種と在来種の間の相互作用の性質と強度は、在来群集内のものとは異なっているかもしれない。移入する外来種がどんな性質をもてば、特定の（一定の規則にしたがって組み立てられた）局所群集に侵入できるかという観点からの研究が、理論的にも実証的にも必要である。
- (4) 野外研究者と理論研究者の共同研究が重要である。モデルに組み入れられるべき重要な視

点を野外研究者が示唆し、理論研究者が実証研究を導くモデルをつくる努力をすることが望まれる。

### おわりに

本稿では、移入種と在来群集との相互作用に焦点をあてたが、SIMBERLOFF and VON HOLLE (1999)は移入種同士の相互作用の重要性を指摘し、7つの雑誌に5年間に載った254の文献を調べた結果、一方が利益を、他方が害を受ける関係が最も多いものの、相利的な相互作用は少なくとも競争的な相互作用と同程度の頻度で見られることを発見した。しかし、侵入の文献は逸話の記載に終わって定量的な分析ができないことが多いので、外来種同士の個体群レベルの「打撃 (impact)」を定量化することが緊急の課題であると主張する。また、外来種の侵入は、生態学における問題にとどまらず、社会的・経済的にも大きな問題になることがある。今後の研究においては、在来群集や生態系への打撃を定量的に測定し、どんな生物種のどんな生態系への侵入に管理の優先順位 (priority) をおくかを提言するための研究も、理論と実証の双方に求められるだろう (PARKER et al. 1999)。

最後に、コメントーターの嶋田正和さん、本稿の草稿にコメントをいただいた宮下直さん、当日の議論に参加してくださった皆さん、そして講演と本稿の執筆の機会を与えていただいた日本生態学会関東地区会の皆さんに心からお礼を申し上げます。

### 引用文献

- CASE T. J. (1990) Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87: 9610-9614.
- CASE T. J. (1991) Invasion resistance, species build up and community collapse in metapopulation models with interspecies competition. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 239-266.
- CASE T. J. (1995) Surprising behavior from a famil-

- iar model and implications for competition theory. *American Naturalist* 146: 961-966.
- DRAKE J. A. (1990) The mechanics of community assembly and succession. *Journal of Theoretical Biology* 147: 213-233.
- ELTON C. S. (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London (2000年にUniversity of Chicago Pressから再刊されている)。川那部浩哉・大沢秀行・安部琢哉訳 (1971) 侵略の生態学。思索社、東京。
- HOFBAUER J & SIGMUND K. (1998) *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge. 竹内康博・佐藤一憲・宮崎倫子訳 (2001) 進化ゲームと微分方程式。現代数学社、京都。
- 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和 (1992) 動物生態学。蒼樹書房、東京。
- 川道美枝子・岩槻邦男・堂本暁子 (編) (2001) 移入・外来・侵入種一生物多様性を脅かすもの。筑地書館、東京。
- LAW R. & BLACKFORD J. C. (1992) Self-assembling food webs: A global viewpoint of coexistence of species in the Lotka-Volterra communities. *Ecology* 73: 567-578.
- LAW R. & MORTON R. D. (1993) Alternative permanent states of ecological communities. *Ecology* 74: 1347-1361.
- LAW R. & MORTON R. D. (1996) Permanence and the assembly of ecological communities. *Ecology* 77: 762-775.
- LEVINE J. M. & D'ANTONIO C. M. (1999) Elton revisited: A review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos* 87: 15-26.
- LOGUE D. M. (1993) Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 133-137.
- 松田裕之 (1992) 種間相互作用と共進化、「さまざまな共生：生物種間の多様な相互作用」(大串隆之編), pp.159-182. 平凡社、東京。
- MORTON R. D., LAW R., PIMM S. L. & DRAKE J. A. (1996) On models for assembling ecological communities. *Oikos* 75: 493-499.

- PARKER I. M., SIMBERLOFF D., LONSDALE W. M., GOODELL K., WONHAM M., KAREIVA P. M., WILLIAMSON M. H., VON HOLLE B., Moyle P. B., BYERS J. E. & GOLDWASSER L. (1999) Impact: Toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1: 3-19.
- PIMM S. L. (1991) *The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- POST W. M. & PIMM S. L. (1983) Community assembly and food web stability. *Mathematical Biosciences* 64: 169-192.
- RICCIARDI A. & MACLSAAC H. J. (2000) Recent mass invasion of the North American Great Lake by Ponto-Caspian species. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 62-65.
- SHIGESADA N. & KAWASAKI K. (1997) *Biological Invasions: Theory and Practice*. Oxford University Press, Oxford.
- SIMBERLOFF D. & VON HOLLE B. (1999) Positive interactions of nonindigenous species: Invasion meltdown? *Biological Invasions* 1: 21-32.
- 鷲谷いづみ・森本信生 (1993) 日本の帰化生物. 保育社, 大阪.
- 鷲谷いづみ・矢原徹一 (1996) 保全生態学入門：遺伝子から景観まで. 文一総合出版, 東京.
- WILLIAMSON M. (1996) *Biological Invasions*. Chapman & Hall, London.
- ZAVALETA E. S., HOBBS R. J. & MOONEY H. A. (2001) Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 454-459.

## 難波さんの講演についての質疑応答

(嶋田さん)

permanenceを導入したモデルの解析について、次の点について質問したい。

初期の頃の数値計算では、群集行列の構成を変えて、構成が複雑になるほど安定性は増すのか、という問題を考える際に、local stabilityが主な基準とされてきた。これに対して、permanenceのようにlocal equilibriumでは収束しない、もう少しglobalなattractorを持つようなものを用いる場合、困難があるのではないだろうか。実際に、permanenceを導入してクリアな結果を得ることはどの程度可能なのか、いつもうまくいくとは思えないが。

(難波さん)

assembly ruleの関係でpermanenceを考えているのは、ほとんどRichard LAWだけで、permanenceには数学的な難しさがあるという点で、解析可能な系は限られる。まず、Lotka-Volterra系でなければならない。しかも、3種を越えると、猶予条件しかわからない。なぜLotka-Volterraモデルではうまくいかないか、というと、limit cycle等があっても、Lotka-Volterraモデルの場合は平均値は必ず平衡状態に達するからである。従って、今回紹介したケースの場合では、permanenceを導入することで誤りのない結果を得ることができる。

### 裏表紙の解説 Lotka-Volterraモデルに見る侵入の成功と失敗の例

左上：3種競争系。 $x, y, z$ の3種系には共存平衡状態はないが、 $z$ は $x$ と $y$ の2種からなる平衡状態に侵入できる例。 $z$ の侵入の結果、 $x$ が絶滅して、 $y$ と $z$ の2種からなる平衡状態に到達する。この例では、 $x$ と $y$ 、 $y$ と $z$ 、 $z$ と $x$ の2種系は、それぞれ、2種共存、2種共存、 $z$ 優占になっている。

右上：3種ギルド内捕食系。 $x, y, z$ の3種系の共存平衡状態は不安定であっても、資源 $x$ （緑）と消費者 $y$ （青）の2種からなる平衡状態に、両者を食う雑食者 $z$ （赤）が侵入できる例。 $z$ が侵入すると3種の個体群密度は振動を始め、相空間では軌道はリミットサイクルに漸近する。

左下：多重安定状態がある3種競争系。 $x, y, z$ の3種系では、共存平衡状態の他に、 $x$ と $y$ が絶滅し $z$ だけが存続する平衡状態も安定になっている。 $x$ と $y$ の2種からなる平衡状態に $z$ が侵入すると、3種が共存する平衡状態に到達する。偶然 $y$ が非常に少ないと $z$ が侵入すると、 $y$ だけではなく $x$ も絶滅し、侵入した $z$ だけが存続する。この例では、 $x$ と $y$ 、 $y$ と $z$ 、 $z$ と $x$ の2種系は、それぞれ、2種共存、双安定、 $z$ 優占になっている。

右下：4種競争系。CASE (1995)による間接的失敗の例。安定共存平衡状態にある $x, y, z$ の3種系に $w$ が侵入すると、 $w$ （黒）の初期増加とともに、 $x$ （緑）と $y$ （青）が減少する。競争種の減少によって $z$ （赤）が増加し始め、 $x$ と $y$ だけではなく、侵入した $w$ も減少して絶滅してしまう。 $w$ は、 $x$ と $y$ を道連れに絶滅する一時的滞在種である。

(難波利幸)

## 「生物間相互作用と外来種の侵入可能性」(難波利幸氏)へのコメント

鳴田正和

東京大学大学院総合文化研究科 mshimada@balmer.c.u-tokyo.ac.jp

Elton (1958) の提唱した「種の多様な群集ほど、外来種の侵入を受けにくい」という仮説をめぐつては、生態学ではさまざまな議論がなされてきた。

まず、これと関係する文脈として「多様性-安定性問題」がある。これは、ELTON (1958)以来、漠然と信じられていた「多様性-侵入耐性の相関」に対して、群集構成種の動態の理論的解析から、GARDNER and ASHBY (1970) がそれに反する傾向を主張したため生じた論争である。彼らは、多種からなるLotka-Volterra系の群集行列で、ランダムに群集行列に種間相互作用を導入し（ゼロでない行列要素を与える）、そのモデルの局所安定性（すべての固有値が負となる条件）を調べた。その結果、種間の相互作用が複雑になるほど（即ち、種間結合度が高くなるほど）、また種数が多くなるほど、局所安定性で見たとき不安定と判定される頻度が高くなった。つまり、「多様な群集ほど不安定」という解析結果である。MAY (1972, 1973)も同じ傾向を報告しているが、同時に、群集内で相互作用する種の組み合わせをブロック化してやると、安定性が増すことを見出し、彼は自然群集はランダムな構成ではないのだろうと示唆した。

では、自然群集のどんな要素が、多様な群集ほど安定性が高い性質〔または、外来種の侵入を受けにくい性質〕をもたらすのか？これに関しては、さまざまな議論がなされたが、LEVINE and D'ANTONIO (1999) の総説では、以下のようにまとめられている：(1)多様な群集ほど資源が利用し尽くされており、空いたニッチがなくなるため、侵入がより困難になる。(2)多様な群集には、侵入種に対して多大なインパクトを与える種を含む率が高くなるため。しかし、多様性に影響する要因（環境搅乱の程度、ニッチの利用度、競争種の存否、物理的ストレス）は、同時に侵入可能性そのものにも影響する。そのため、「多様性-侵入耐

性」には、本来、相関が生じて当然である、という予測が成り立つ。つまり、自然群集を比較しただけでは、多様性と侵入耐性の間に正の相関があるとは結論できない。

そのために起こった混乱として、LEVINE and D'ANTONIO (1999)は、FOX and FOX (1986) の研究を紹介している。草原の調査区で、在来種の種数に対して外来種の割合をプロットすると、そこに負の相関が現われたことから、FOXらは多様な群集ほど侵入耐性が高いと結論した。しかし、同じデータを用いてLEVINE and D'ANTONIO が在来種の種数に対して外来種の種数そのものをプロットすると、見事に正の相関が現われたのだ（多様な群集ほど侵入種も多い）。つまり、多様性に影響する要因は同時に侵入可能性にも影響するために、どういう解析をするかで、結論は正反対になるという見本である。このように、自然群集だけ見ていると、多様性が変わった効果なのか、あるいは侵入可能性が変わった影響が現われているのか、区別しづらい。

よって、難波さんが主張したように、モデル解析・実験生態系・野外調査など、多方面の総合的な連携が必要になる。その中でも、ここでは実験生態系のアプローチの重要性を指摘しておきたい。これには、多様性をコントロールし侵入可能性を調べる、という実験の他に、総種数を一定にし、群集構造の「形」を変えて侵入可能性を調べる、という実験も成り立つ。後者の例を上げると、リンク数の多い群集と少ない群集、栄養段階の多い群集と少ない群集、ある種に偏った群集と構成種が均等に組み合わさった群集、等である。特に、総種数が同じでも、スペシャリストどおしの食う一食われるのリンクで結ばれた「より強固に詰め込まれた群集」(MACARTHUR 1970の「種の詰め込み理論」を参照)は、ジェネラリストどおしがランダムに結ばれた「緩くしか詰め込まれていない群集」と比べて、はたして理論が予測するよう

に外来種侵入への耐性は高いだろうか？興味もたれるところである。

実験生態系の研究は、簡単な実験個体群ならまだしも、多くの種からなる群集ではなかなか実験系に持ち込めないと、一見思われるかもしれない。しかし、例えば英國インペリアルカレッジ集団生物学研究センターのエコトロン施設のように、バスタブ状の容器に土を入れて、植物－植物食者－肉食者／分解者の構成を組み合わせて作り上げた、多数の繰り返しを持つ実験生態系は、大きな成果を出している。また、植物と土壤分解者に限るならば、圃場実験区を用いた野外実験も有効だろう。そのような実験的アプローチの有効性を、日本でも視野に入れておくべきであろう。

#### 引用文献

- ELTON, C. (1958) *The ecology of invasion by animals and plants.* Methuen, London.  
GARDNER R.M. & ASHBY W.R. (1970) Connectance

- of large dynamic (cybernetic) systems: Critical values for stability. *Nature* 228: 784  
MAY R.M. (1972) Will a large complex system be stable? *Nature* 238: 413-414.  
MAY R.M. (1973) Stability and complexity in model ecosystems (2nd ed.) Princeton Univ. Press, Princeton.  
LEVINE J.M. & D'ANTONIO C.M. (1999) Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invisibility. *Oikos* 87: 15-26.  
Fox M.D. & Fox B.J. (1986) The susceptibility of natural communities to invasion. In *Ecology of biological invasions : an Australian perspectives* (eds. R.H. GROVERS & BURDON), pp. 57-66. *Australian Academy of Science*, Camberra.  
MACARTHUR R.H. (1970) Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology* 1: 1-11.

## 難波さんの講演に対する嶋田さんのコメントについての質疑応答

(鷲谷さん)

実験的なアプローチはとても重要で、多様性や群集の構造が、侵入性にどう影響を与えるかを知ることができると思うが、同時に、侵入性を考える場合には、優占種がダメージを受けるといった生態系プロセスも重要であると思われる。これを実験系に組み込むことは可能だろうか。

(嶋田さん)

これは重要な指摘である。ラボの実験では、物理環境は一定であることが多い。系に対する搅乱は、物理環境、温度や降水量を変える以外の方法、例えば実験区にある草を特定の区画で定期的に除去するなどの方法で与えることができる。Imperial Collegeのエコトロンのようなものでは、そういうことを実際にやることが可能だろうと思われる。

(難波さん)

実験的に群集の形を変えて調べていくというのは、重要な発想だと思うが、関連して一つ指摘をしておきたい。先ほど数学的な研究の話の中ででてきたRichard LAWなどは、原生動物を使ったそうした研究を始めている。また、MACARTHURの話で、specialistとgeneralistという話が出てきたが、非常にspecialist的な構造ができた後では侵

入者が入りにくい、というのは、資源利用競争に負けてしまうからだ、ということであって、generalist系の場合には、apparent competitionが効いてくるのではないかと思われる。今までの理論の結果では、種数が少ない場合には、exploitative competitionとかapparent competitionが非常に強く働いてくる可能性がある。というのは、種内競争が一番下のproducerの層にしか考えられておらず、consumerの方には種内競争が入っていないため、消費者の資源に対する圧力が非常に強くなっている可能性があるからである。実験的にもそのあたりのことを意識した研究がなされることを希望したい。

(嶋田さん)

その通りであり、今回のコメントではapparent competitionやその逆のapparent mutualismといったindirect interactionについては述べなかったが、実際には、自然界でもgeneralist的な相互作用により成り立っている群集の場合には、といったindirect interactionが強くかかっている可能性は大きい。特に、diffuse apparent competitionといった広く薄くかかるようなものまでfood webの構造に依存して考えられているぐらいなので、これもあわせて考えるべき。

## The process of biological invasion: The arrival, establishment, and integration of exotic species into ecosystems.

Jeffrey A. Crooks

Smithsonian Environmental Research Center

and

Romberg Tiburon Center, San Francisco State University

3152 Paradise Drive Tiburon, California 94920 USA

### Abstract

A successful biological invasion is a complicated process involving the characteristics of the invader, the nature of the transport mechanism, and the biological and physical attributes of the source and recipient environments. Despite these complexities, an invasion can be conveniently broken down into three phases: arrival, establishment, and ecological integration. Although somewhat artificial, this scheme aids the study of invasions by highlighting broad sets of interrelated factors that influence invasion success or failure. Although for many invaders there is simply not enough available information to begin to piece this puzzle together, the mussel *Musculista senhousia* has received enough attention to make it possible to use it as a model to investigate the process of biological invasion. This analysis reveals that although the traits that allow a species to successfully arrive, establish, and integrate may differ, *M. senhousia* is accomplished at each. The examination of *M. senhousia* also highlights two broad issues that merit increased attention in invasion biology: 1) the existence of prolonged lags between the initial invasion and subsequent population explosion of exotics, and 2) the ability of exotics to profoundly affect invaded ecosystems by altering the physical nature of habitats through ecosystem engineering.

### Introduction

Biological invasions are fundamentally natu-

ral events, although the massive anthropogenic mixing of biotas is having profound consequences on the structure and function of ecosystems worldwide. Thus, while the study of invasions is necessitated because of the extraordinary conservation implications of exotic species, invasion biology also can lend insight into basic biological principles. One way to approach the study of invaders is to consider the process of invasion itself. This can be accomplished by breaking an invasion into three phases, arrival, establishment, and ecological integration, and considering the factors operating within each (VERMEIJ 1996).

Some of the most conspicuous invaders in aquatic new paragraph systems are mussels in the families Dreissenidae (e.g. zebra and quagga mussels) and Mytilidae (bay and sea mussels). Among these, one of the most successful is the small mytilid *Musculista senhousia* (hereafter called *Musculista*). *Musculista* is native to Asia, and has a quite broad geographic range. It is found in intertidal and shallow subtidal habitats from the cold waters of southern Siberia, through Japan, China, Thailand, India, and into the warm waters of the Red Sea. Owing to human-aided transport, *Musculista* is now found on three additional continents. Like most other mussels, *Musculista* is a filter feeder, has free-living planktonic larvae, and produces sticky byssal threads from a gland in the foot. However, whereas most mussels typically use their byssus to attach to hard surfaces such as rocks and pier

pilings, *Musculista* typically lives in soft sediments (i.e. sand and mud) and creates a bag or cocoon. This structure stabilizes the mussel in the sediment and serves as protection for the thin-shelled species (MORTON 1974). When the mussel occurs in high densities, the byssal cocoons become woven together to create a mat or carpet on the surface of the sediment.

Because *Musculista* has become one of the better-studied marine invaders, it provides a useful model to investigate the three phases of biological invasion and highlight some important features operating within each. In particular, I will emphasize two issues which merit increased attention in the field of invasion biology: 1) the presence of lag times between the initial introduction and subsequent population explosion of invasive species, and 2) the system-altering effects of exotic ecosystem engineers.

### Arrival

The arrival phase of invasion consists of the movement of an invasive species from source to recipient regions. Important factors operating during this initial phase of invasion include the likelihood that an organism can utilize a vector of invasion and subsequently tolerate abiotic and biotic environmental conditions encountered en route and immediately upon release. The broad geographic range, habitat preferences, and local abundance of *Musculista* suggest that it is an environmentally tolerant species that may become associated with several invasion vectors operating in marine ecosystems.

When assessing the arrival of foreign species into new locales, it is often difficult to precisely define a mode of introduction to a specific location. However, it is clear that *Musculista* has taken advantage of several of the means by which invasive aquatic species traverse the globe (CROOKS 1992, 1996). *Musculista* has successfully crossed the Suez Canal (known as Lessepsian

migration) and invaded the Eastern Mediterranean. In addition, it has invaded Australia and New Zealand, most likely arriving via ballast water of ocean-going ships. *Musculista* is also found on the west coast of North America, ranging from southern British Columbia to northern Mexico (CARLTON 1979). The mussel was first found on the west coast in Puget Sound in the 1920's, where it was actually observed in seed of Japanese oysters being transplanted into Washington. It thus appears that it was initially a "tag-along" with an intentionally introduced species (a common mode of introduction). *Musculista* appeared in San Francisco in the 40's, and in Southern California in the 1960's. The secondary spread on the west coast has likely occurred through ballast water, ship fouling, and natural dispersal through the water column, although it is possible (if not likely) that there have been repeated inoculations from Asia.

### Establishment

Once a species has physically arrived at a location, it must survive and reproduce to become a successful invader. When examining this establishment phase of invasion, it is useful to consider both the characteristics of the species as well as the biological and physical characteristics of receiving ecosystem.

*Musculista* has been found to possess many of the traits often considered characteristic of opportunistic, weedy species (CROOKS 1992, 1996). It is small, with a maximum length of around 3.5 cm, has a thin shell, and puts most of its energy into rapid growth and reproduction. *Musculista* has a short life span of approximately two years, although most individuals in the population appear to live a year or less. Thus, annual mortality rates for the species are typically high, and it is notorious for existing in very high densities and then suddenly disappearing. When the mussel is abundant, it can be overwhelmingly so

(CROOKS 1998b). Typical densities of the mussel on soft sediments are five to ten thousand per square meter, although maximum densities of over 150,000 mussels per square meter have been found in San Diego, California (CROOKS & SOULÉ 1999). Such densities are among the highest ever reported for a marine bivalve. *Musculista* is also known to be pollution tolerant, and was one of the last bivalves to disappear after the onset of severe organic enrichment from fish farming in a Japanese bay (TSUTSUMI et al. 1991).

*Musculista* has successfully established itself at the sites where most other marine invaders have become established as well - coastal bays, estuaries, and lagoons (CARLTON 1979; RUIZ et al. 1997). There are typically far more invaders in such systems than in open coastal areas, and even within estuaries, the number of invaders decreases from the back of the system towards the mouth. Estuaries are naturally variable systems prone to a variety of disturbances. When compared to the large, well-mixed ocean, they are characterized by low species richness and wide fluctuations in salinity and temperature. In addition, they are often the sites of large human populations that can deteriorate environmental quality through habitat destruction, pollution, and over-harvesting. Given the often-observed relationship between disturbance and the success of invaders (e.g., foreign weeds in vacant lots and roadsides), it is tempting to attribute the extent of invasion in estuaries solely to these environmental factors. However, the human-induced dispersal modes of species may also play an important role. Most of the major vectors of introduction, such as shipping (with invaders in ballast or fouling) tend to operate between estuaries (such as San Francisco Bay, Tokyo Bay, and Chesapeake Bay). Characterizing the relative importance of vector strength versus the characteristics of the receiving environment remains one of the major chal-

lenges in invasion biology.

Although *Musculista* appears to have the traits that facilitate its arrival and establishment, it does not always rapidly dominate invaded systems. For example, there was a period of at least twenty years between its first report in San Diego (we cannot be sure when it first was actually introduced) and the time at which *Musculista* came to dominate the system (DEXTER & CROOKS 2000). Thus, there was a lag between its initial introduction and its subsequent population explosion. This phenomenon is probably fairly common in the invasion history of exotics, although it is difficult to accurately assess its prevalence because of the strong bias for noticing invasions only after they become remarkable (in most cases, adequate early detection systems are not in place). For *Musculista*, part of the observed lag can be explained by the intrinsic growth characteristics of newly arrived populations, although some external factors also were likely in causing its ecological release.

In general, population dynamics suggests that some lags are intrinsic in the early history of any invasion (HENGEVELD 1989; SHIGESADA & KAWASAKI 1997; CROOKS & SOULE' 1999) (Table 1). Thus, in order for a lag to be considered prolonged no paragraph, it must be longer than the inherent lag built into local population growth and range expansion. Although it is often difficult to assess the cause of prolonged lags in any

Cause of Lag	Examples
Intrinsic	
Population growth	Exponential growth early in invasion
Range expansion	Area occupied increases as squared function of time
Prolonged	
Intraspecific interactions	Easier to find mates at higher population densities
Interspecific interactions	Release from predators, competitors
Food resources	Appearance of new food supply
Habitat	Increased urbanization
Climate	Local or global climate change
Dispersal vectors	Building of new roads, opening new shipping lanes
Genetics	Time needed to overcome founder effects

Table 1. Examples of why invasive populations may explode after lags.

given invasion, prolonged lags do exist and can be caused by a variety of ecological and genetic factors (Table 1). The implications of these lags, whether intrinsic or prolonged, are clearer. Recognition of lags suggests that invasive species can exist in low numbers for long periods of time before suddenly and unpredictably exploding. Also, and unfortunately, lag times suggest that if even if the arrival of new species stops immediately, problems with exotics already present will arise (CROOKS & SOULÉ 1999).

### Ecological Integration

During and after establishment, exotic species will begin to integrate themselves into the invaded ecosystem. This integration can have effects that ramify throughout the ecosystem, as the invader interacts with many other organisms and the physical environment. Such effects may be relatively minor, or they may have major consequences for resident biota. A wide variety of potential effects of invaders are now

#### Genetics and Evolution

- Hybridization of natives and exotics

- Altered gene flow of natives

- Altered selection pressures

#### Disease / Parasitism

- Exotics as parasites / pathogens

- Exotics as carriers of parasites / pathogens

#### Interspecific Interactions

- Competition

- Exotics as predators / consumers

- Exotics as prey

- Facilitation

#### Community Structure

- Altered diversity / dominance patterns (in space or time)

#### Ecosystems

- Altered flow of nutrients through biogeochemical cycles

- Altered flow of energy through food webs

- Changes in physical resources

Table 2. Major effects of exotic species.

recognized, and a complete list not surprisingly resembles the known roles of any species in an ecosystem (Table 2). For invasive populations of *Musculista*, we can recognize many of these effects, and many more certainly remain to be characterized.

In San Diego, *Musculista* is an intermediate host in the life cycle of an unidentified species of flatworm parasite (CROOKS pers obs.; P. PERKINS pers. comm.). Although the final host is unknown, it is likely a fish or shorebird. Although the identity of the parasite remains unresolved, there are important implications of this parasitic infestation. If the parasite arrived with *Musculista*, it is yet another species introduced into the local ecosystem, and it has found another species (probably native) to serve as a final host to complete its life cycle. If the parasite is a native, then it has made the switch from a native to an exotic host, and that exotic is many times more abundant than any native bivalve. Such interactions could have important but yet unknown implications for *Musculista* and other hosts.

One commonly described interaction between exotics and natives is competition for space and/or food. Because *Musculista* is a densely-living suspension feeder, the mussel can successfully outcompete natives. For example, in both California and New Zealand it has been found that large bivalves are typically in much lower densities within *Musculista* beds compared to mussel-free sediments (CREESE et al. 1997; CROOKS 2001). Field experiments in San Diego demonstrate that the mussel can significantly decrease the growth and survivorship of surface-dwelling, suspension-feeding bivalves. This is most likely due to both competition for living space and a water-borne food supply, and may have accounted for long-term declines observed in some native clams (CROOKS 2001). The creation of dense byssal mats by the mussel also can pre-

empt eelgrass from occupying space on the seafloor, although it has also been found that at lower densities the mussel can actually benefit eelgrass by providing nutrients (REUSCH & WILLIAMS 1998, 1999). The mussel's interaction with eelgrass is especially important in that meadows of this rooted plant form important and often-threatened underwater habitats (ALLEN 1999).

Another commonly described effect of invaders is their alteration of food chains. Typically this is viewed with the invader as a predator or consumer. For *Musculista*, it has been shown that the mussel can deplete food supplies a few centimeters above the sediment surface (REUSCH & WILLIAMS 1999), although it is unclear whether it has system-altering effects related to its ability to filter water. There is no doubt, however, that populations of other exotic, suspension-feeding bivalves can have dramatic impacts on the physical and biological characteristics of the water column, as demonstrated by the prodigious filtering ability of zebra mussels (VANDER ZANDEN et al. 1999). A similar phenomenon has been witnessed with an exotic clam in San Francisco Bay, *Potamocorbula amurensis*. This small species can filter so much bay water that it has suppressed normal plankton blooms (KIMMERER et al. 1994).

The role of the mussel as a food source for other species is more clear. Birds, fish, snails, and crabs have all been observed to eat mussels, and given the high abundance of this invader, *Musculista* has the potential to act as a major food source (CROOKS 2002). This predation pressure also may limit the success of *Musculista*, as experimental studies on snails and birds in San Diego demonstrate that predation by native species limit the success of *Musculista*. (REUSCH 1999; CROOKS 2002). In addition, in Asia *Musculista* has acted as a food source for humans, and people also gather the bivalve for

use as animal feed.

Among the largest impacts of *Musculista* is its ability to modify the physical nature of habitats (CROOKS 1998a; CROOKS & KHM 1999). *Musculista* is able to dramatically alter the seafloor by the creation of structurally complex mussel mats, which incorporate mussel shells, byssal bags, sediment, detritus, and mussel biodeposits. These byssal mats can range in size from small patches of dozens of mussels to large beds occupying many square meters of intertidal and subtidal seafloor and containing millions of individuals. These mats fundamentally change the nature of the habitat, and can turn sandflats into mudflats (MORTON 1974).

This creation of mats and alteration of the seafloor habitat can have dramatic consequences for resident species, including the negative effects on clams and eelgrass discussed above. However, while larger organisms are inhibited by the dense byssal carpets, smaller organisms able to live within the mat matrix appear to benefit from mat construction. Species that are found in higher abundances within mussel mats include worms, small crustaceans, insect larvae, and small snails. These invertebrate species are likely responding to a variety of proximate factors that result from the modification of habitats, including a refuge from predation, an amelioration of environmental factors (such as desiccation and temperature), and an increase in food supplies for deposit-feeders. Although it is tempting to call this a general positive effect, it is important to realize that such effects may come at a cost. For example, it is likely that the predation refuge afforded by the mussel mats may make it more difficult for some species to get at their typical food supply (although this is further complicated by the fact that the mussel itself serves as food for some species).

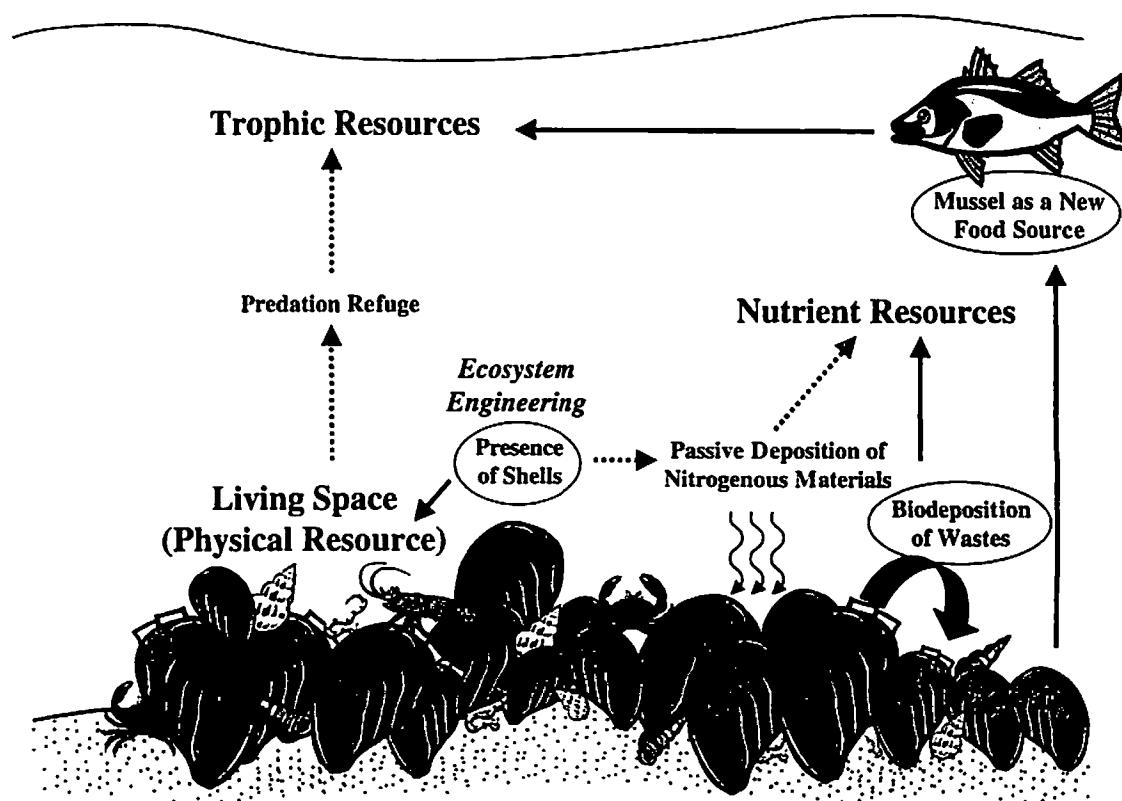
Although at first it may appear surprising that a suite of species should benefit from the

presence of an invader, this appears to be a typical response to invaders that increase the structural complexity of habitats (CROOKS in press). Examples of such facilitation can be found for animal and plant habitat modifiers in both aquatic and terrestrial systems. For example, zebra mussels have effects quite similar to *Musculista*, and despite their well-deserved reputation as killers of unionid clams, beds of mussels also harbor a variety of small invertebrates (STEWART and HAYNES 1996; RICCIARDI et al. 1997).

Effects such as these represent an extreme form of ecological integration, where the invader actually changes the nature of the invaded ecosystem, thereby fundamentally altering the rules of existence for other species. However, despite the importance of this effect, habitat alteration remains a poorly-characterized invader

impact. This reflects a pattern in general ecology as well, and only recently has the concept of ecosystem engineering been developed to account for species that transform habitats (JONES 1994, 1997). Ecosystem engineering is defined as the control of resource availability mediated by an organism's ability to cause physical state changes in abiotic or biotic materials. The physical resources directly affected by engineers include living space or "habitat," physical materials (e.g., for nests), sediment, and water. Ecosystem engineers, by transforming the physical nature of habitats, also can indirectly affect other ecosystem-level resources, which include nutrients (thereby affecting biogeochemical cycling) and trophic resources (thereby affecting the flow of energy through food webs)(Fig. 1).

These indirect and direct effects of engineers



**Figure 1.** Effects of a hypothetical invasive mussel on ecosystem-level resources. The presence of shells, which represents ecosystem engineering, directly affects living space, a physical resource. The presence of mussel shells also indirectly affects trophic and nutrient resources, without the mussel itself biologically participating in the food web or biogeochemical cycle. Also shown are potential direct effects of the mussel on trophic and nutrient resources. Solid lines = direct effects; dashed lines = indirect effects.

suggest a useful framework for considering the potential ecosystem-level effects of exotics. Invaders can indirectly or directly alter the flow, availability, or quality of nutrient, trophic, and physical resources. These alterations can occur via almost any interaction between one organism and another organism or the physical environment (e.g., ecosystem engineering). In general terms, this framework also should prove useful in considering the role of any species in exerting biotic control over ecosystems.

### Conclusions

Although the traits that allow a species to successfully arrive, establish, and integrate may be different, *Musculista* is accomplished at each and thus is well-suited in its role as a global invader. It is able to take advantage of a variety of transport mechanisms and has the ecological characteristics that allow it to successfully entrench itself into invaded ecosystems. Once there, it can have a wide variety of consequences, and is an excellent example of how a single species can have widespread, cascading effects on other species and the ecosystem itself.

### Acknowledgments

I would like to thank Tadashi Miyashita, Kimio Otsuka and Masahiro Nakaoka for the invitation to the symposium and assistance in the preparation.

### Literature Cited

- ALLEN B.J. (1999) Native eelgrass, *Zostera marina*, mediates growth and reproduction of an introduced marine bivalve through food limitation. *M.S. Thesis, San Diego State University*. San Diego, California.
- CARLTON J.T. (1979) History, biogeography, and ecology of the introduced marine and estuarine invertebrates of the Pacific coast of North

- America. *Ph.D. Dissertation, University of California, Davis*. Davis, California.
- CREESE R., HOOKER S., DELUCA S. & WHARTON W. (1997) Ecology and environmental impact of *Musculista senhousia* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae) in Tamaki Estuary, Auckland, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 31: 225-236.
- CROOKS J.A. (1992) The ecology of the introduced mussel, *Musculista senhousia*, in Mission Bay, San Diego. *M.S. Thesis. San Diego State University*. San Diego, California.
- CROOKS J.A. (1996) The population ecology of an exotic mussel, *Musculista senhousia*, in a southern California bay. *Estuaries* 19 (1): 42-50.
- CROOKS J.A. (1998a) Habitat alteration and community-level effects of an exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Marine Ecology Progress Series* 162: 137-152.
- CROOKS J.A. (1998b). The effects of an introduced mussel, *Musculista senhousia*, and other anthropogenic agents on benthic ecosystems of Mission Bay, San Diego. *Ph.D. Dissertation, Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego*. San Diego, California.
- CROOKS J.A. (2001) Assessing invader effects within changing ecosystems: Historical and experimental perspectives on the role of an exotic mussel in an urbanized lagoon. *Biological Invasions* 3: 23-36.
- CROOKS J.A. (2002) Predators of the invasive mussel *Musculista senhousia* (Mollusca: Mytilidae). *Pacific Science* 56: 49-56.
- CROOKS J.A. (in press) Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: The role of ecosystem engineers. *Oikos*.
- CROOKS J.A. & KHIM H.S. (1999) Architectural vs. biological effects of a habitat-altering, exotic mussel, *Musculista senhousia*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 240: 53-75.

- CROOKS J.A. & SOULÉ M.E. (1999) Lag times in population explosions of invasive species: causes and implications. In: *Invasive Species and Biodiversity Management* (eds. O.T. SANDLUND, P.J. SCHEI & A. VIKEN) pp. 103-125. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- DEXTER D.M. & CROOKS J.A. (2000) Subtidal benthic communities and the invasion of an exotic mussel in an urbanized southern California bay: A long-term history. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 99: 128-146.
- HENGELVELD, R. (1989) *Dynamics of Biological Invasions*. Chapman and Hall. London.
- JONES C. G., LAWTON J. H. & SHACHAK M (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 689: 373-386.
- JONES C. G., LAWTON J. H. & SHACHAK M. (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- KIMMERER W.J., GARSTIDE E. & ORSI, J.J. (1994) Predation by an introduced clam as the likely cause of substantial declines in zooplankton of San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series* 113: 81-93.
- MORTON B. (1974) Some aspects of the biology, population dynamics, and functional morphology of *Musculista senhousia* (Benson) (Bivalvia, Mytilidae). *Pacific Science* 28: 19-33.
- REUSCH T.B.H. (1999) Native predators contribute invasion resistance to the non-indigenous bivalve *Musculista senhousia* in southern California, USA. *Marine Ecology Progress Series* 170: 159-168.
- REUSCH T.B.H. & WILLIAMS S. (1998) Variable response of native *Zostera marina* to a non-indigenous bivalve, *Musculista senhousia*. *Oecologia*, 113: 428-441.
- REUSCH T.B.H. & WILLIAMS S. (1999) Macrophyte community structure and the success of an invasive marine bivalve. *Oikos* 84: 398-416.
- RICCIARDI A., WHORISKEY F.G. & RASMUSSEN J.B. (1997) The role of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2596-2608.
- RUIZ G.M., CARLTON J.T., GROSHOLZ E.D. & HINES A.H. (1997) Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *American Zoologist* 37: 621-632.
- SHIGESADA N. & KAWASAKI K. (1997) *Biological Invasions. Theory and Practice*. Oxford University Press, Oxford.
- STEWART T.W. & HAYNES J.M. (1994) Benthic macroinvertebrate communities of southwestern Lake Ontario following invasion of *Dreissena*. *Journal of Great Lakes Research* 20: 479-493.
- TSUTSUMI H., KIKUCHI T., TANAKA M., HIGASHI T., IMASAKA K. & MIYAZAKI M. (1991) Benthic faunal succession in a cove organically polluted by fish farming. *Marine Pollution Bulletin* 23: 233-238.
- VANDER ZANDEN M. J., CASSELMAN J. M. & RASMUSSEN J. B. (1999) Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* 401: 464-467.
- VERMEIJ G.J. (1996) An agenda for invasion biology. *Biological Conservation* 78: 3-9.

## Crooksさんの講演についての質疑応答

・嶋田正和さん

岩礁域のイガイ群集においては、その定着のためにフジツボなどの遷移初期種が必要と聞いていた。ホトトギスガイの干潟への侵入の成否に際しても、そのような種の存在および分布状態が、重要な鍵になるのではないか？

・Crooksさん

ホトトギスガイの場合は、砂泥底に加入するにあたって他の種の存在は特に必要ではない。しかし、加入後の群集構成を考えるときに、遷移に着目することは重要な視点であると考えている。

### 表紙写真の解説

ホトトギスガイ *Musculista senhousia* は殻長 3 cm 程度の海産二枚貝（左上の写真）で、日本を含む東アジアの砂泥底に生息する。生息密度が高い状態では、足糸をお互いに絡めさせることにより、マット状の構造物を干潟に形成する（右下の写真）。このように生息場所の改変を通じて群集構造および生態系全体に大きな影響を与える生物を ecosystem engineer と呼ぶ。ホトトギスガイは、人為活動に伴い北アメリカ西海岸に侵入し、1980年代以降、爆発的に増加した。侵入地には、ホトトギスガイのようにマット状の構造物を構築する在来生物がいなかったため、その侵入・定着はさまざまな予想外の生態系改変を引き起こした。

左上写真は木村妙子氏、右下写真は Jeffrey A. Crooks 氏の提供。

(仲岡雅裕)

## 海産二枚貝ホトトギスガイの研究から明らかになった外来種の一般的特性： Crooks氏の講演の解説とコメント

仲岡雅裕

千葉大学大学院自然科学研究科 nakaoka@life.s.chiba-u.ac.jp

### はじめに

Crooks氏の講演は、日本から北アメリカ西海岸に侵入した海産二枚貝ホトトギスガイ *Musculista senhousia*を対象に、外来種の定着・拡大過程および在来生物群集・生態系への影響を検討するものであった。人間活動に伴う外来海洋生物の侵入・定着の問題は、海洋生態系、特に沿岸生態系において深刻である。その中には、船舶のバラスト水を介した海産生物の幼生の分散など(近年の試算によれば、一週間あたり15,000種もの海産生物が船により世界中を移動している!), 海洋生物特有の問題点も多い(STENECK & CARLTON 2001)。しかし、本講演は、海洋生物の特異性や陸上生物との相違点を強調するのではなく、むしろ生物群集や生態系の違いに関わらず重要なと考えられる共通特性に焦点が当てられた。同様な立場で私も解説およびコメントを試みる。

### Time lagの問題

Crooks氏は、外来種の定着・拡大過程を(1) arrival (到来), (2) establishment (定着), (3) ecological integration (在来生態系への統合) の3つのプロセスに分け、議論を行った。まず、一般的な問題点として挙げられるのは、多くの侵入に成功した外来種において、(1)から(3)に至る間に時間的な遅れ(time lag)が存在することである。この点について、Crooks氏は、(A) 個体群の増加・分布拡大の特性に依存する内的要因、(B) 環境要因、(C) 遺伝的要因に分けて解析を行っている(CROOKS & SOULÉ 1999)。本会報の論文では、(A)を内的要因、(B)と(C)を遅延要因とまとめている(Crooks氏の報文のTable 1)。

内的要因は、個体群の増殖については指數成長式、分布域拡大については拡散方程式で表される個体群の基礎的な特性に依存する効果である。例えば前者では個体数は時間の指數関数で増加し、

後者では分布域は時間の二次関数で増加するので、侵入初期の個体数や分布域は急速には増加しない。このような簡単なモデルから予測されるものより遅れて外来種の増加や分布拡大が生じる時は、その原因として環境要因や遺伝的要因が関与していることが考えられる。

環境要因としてもっともよく知られているものは、到来から個体群拡大の間に生態系に変化が生じる場合である。例えば、生息地の環境条件や餌条件の変化、気候の変化、外来種の移動手段(Vector)の発達、群集における種内・種間関係の変化などが挙げられる。外来種の勢力拡大が、都市化、温暖化、交通網の整備、在来捕食者の減少などと同時に生じている例は数多く知られており、これらが外来種に見られるtime lagの主要因になっている可能性は高い。

一方、遺伝的要因とは、侵入地の環境に適応した遺伝子型の個体が出現するまでに時間がかかるため、増加に時間的な遅れが生ずると説明するものである。具体的なメカニズムとしては、遺伝子の組換え、突然変異、在来種との交雑などが想定されている。しかし、野外における実際の確認例はほとんどない。数少ない例の1つとして知られているのが、北アメリカ東海岸の塩性湿地からイギリスに侵入した草本類 *Spartina alterniflora* のケースである。この種は1800年代初頭に船舶のバラスト水を通じてイギリスに侵入した。その後70年後にヨーロッパの在来種 *S. maritima*との交雫が確認された。この交雫種 *S. townsendii*には稔性がなかったが、その後倍数化して稔性を獲得し、1890年代から分布域を拡大した。この種(*S. anglica*)は、現在ではイギリスの塩性湿地の代表的な植物になっている(CROOKS & SOULÉ 1999)。

以上のように侵入種のtime lagの問題は興味深いものであるが、実際の研究にあたっては大きな問題点がある。それは、外来種の初確認は大抵の

場合、実際に侵入が生じた時点よりずっと後に行われることである。特に海産無脊椎動物のような注目する人が少ない外来種は、個体群サイズがある程度大きくなつてから確認されるケースが多い。つまり、多くの外来種では、到来からの経過時間が過小評価になっている可能性が高く、これを後から検証することは非常に困難な場合が多い。

北アメリカ西海岸のサンディエゴ周辺に侵入したホトトギスガイの研究は、比較的少ない歴史的データが利用できた貴重な例である。当地でCrooks氏が調査を始めたのは1990年代半ばからであるが、同じ調査地では、1965-1966年にかけて、および1977年以降にペントス群集の調査記録があった。これを用いることにより、30年間にわたるホトトギスガイ個体群の動態を再現することができた(CROOKS 2001)。ホトトギスガイは、1960年代半ばには侵入が確認されているものの、1980年代初めまでは低密度で推移し、その後密度が爆発的に増加した(CROOKS & SOULÉ 1999; CROOKS 2001)。1980年代におけるホトトギスガイの急激な増加には、生息地である干潟および浅海域の環境劣化の進行が関連していると思われる。

外来種の定着・拡大過程におけるtime lagの存在は、外来種の管理や在来種の保全などの応用的な取り組みにも重要な影響を与える。到来後すぐに増加せず、しばらくして突然増加するような外来種については、過去の動態から将来の分布域や現存量を予測することは極めて困難である。このような状況に対処するためには、問題となる外来種の個体群動態を制御する要因・機構について、原産地や他の侵入地域での情報に基づき理解することが重要であろう。また、外来種の到来時期の正確な把握も必要である。人為的に導入される種など一部を除いては、外来種の到来時期は前もって予測できない場合が多い。その場合、各地で定期的に行われる動物相・植物相などの基礎的調査の資料が貴重な情報源となる。環境省が行っている自然環境保全基礎調査(緑の国勢調査)に代表されるような、広域および長期にわたる生物調査の組織化・整備を進めるのが、地道ながらも有効な対策ではないかと思われる。

### 生息場所の物理的特性の改変を通じた生態系への影響

侵入地に定着した外来種はさまざまな方法で在来生物に影響を与える(Crooks氏の報文のTable 2)。この中で従来特に着目されてきたのは、競争種あるいは捕食者としての側面であろう。特に外来捕食者は、食物網の構造を変化させることにより、捕食・被食関係にない生物にまで大きな影響を与える例が多数報告されている(TOWNSEND 1996; NYSTROM et al. 2001)。

Crooks氏が研究したホトトギスガイは、干潟や潮下帯の砂泥底の上に足糸を伸ばしてマット状の構造物を作り、生息環境を改変する(表紙の図参照)。このように外来種が生息環境の改変を通じて在来生物群集に影響を与える例は、野生化した家畜による土壌の搅乱など、ケーススタディとしては報告はあるものの(鶴谷・矢原1996), その一般性については、これまであまり検討されてこなかった。Crooks氏の研究例は、この問題について海産生物に限らない一般的な観点を提起している。

基礎的な群集生態学の分野では、群集構造とその変動を規定する要因として、捕食・被食関係、餌を巡る競争、食物網の構造と動態などに代表される栄養的な生物間相互作用(trophic interaction)が重視されてきた。しかし最近では、栄養関係を介さない相互作用(non-trophic interaction)がtrophic interactionと同様に重要であるという認識が広まっている。Non-trophic interactionには、(1)行動学的反応、(2)化学物質のやりとり、(3)生息環境の物理的改変などが含まれる。特に(3)については、1990年以降、ecosystem engineeringやhabitat modificationなどの用語と共に、生物群集の構造や動態に対する重要性が繰り返し指摘されている(BELL et al. 1991; JONES et al. 1994, 1997; BERTNESS et al. 1999)。日本においても「生息場所の提供・創出・条件付け」、「住み込み連鎖」などの用語と共に、同様の問題が以前より議論されている(西平1992; 向井1994)。

Ecosystem engineeringは、生態系に大きな影響を与えるような、生物による生息場所の物理的状態の改変作用を指し、その作用をもつ生物を

*ecosystem engineer*と呼ぶ(JONES et al. 1994, 1997)。代表的な例は、ダムの構築により周辺環境を陸上生態系から湖水生態系に変化させるビーバーである(この場合、ダム構築が*ecosystem engineering*で、ビーバーが*ecosystem engineer*)。Crooks氏の講演は、このテーマが外来種問題を考える上でも重要であることを示している。外来種が*ecosystem engineer*の役割を担う場合(Crooks氏は本報の報文でこれをExotic Ecosystem Engineerと呼んでいるので、以下EEEと略す)、その種が在来群集・生態系に与える効果は、単に現存量や餌消費量などの指標から予測されるものよりもはるかに大きいと思われる。EEEとしての外来種の影響を考えるアプローチは、在来稀少種の保全のような種レベルの影響だけでなく、群集レベル(多様性や安定性など)や生態系レベル(物質循環やエネルギー循環など)での影響を理解する上で、今後の研究の発展性が高いと期待される。Crooks氏はさまざまなタイプのEEE(陸上、河川、海洋生態系の植物、動物および菌類)のレビューを通じて、生息場所の複雑性・異質性を増加させるEEEは在来群集の多様性と現存量を増加させる効果を、生息場所の複雑性を減少させるEEEは反対の効果を持つという一般的な予測を示している(CROOKS, in press)。

外来種の効果を群集レベルで評価するにあたっては、non-trophic effectsとtrophic effectsの両者について、その相対的重要性や相互作用、および間接効果の影響を含めた総合的な検討をする必要があろう。ホトトギスガイは、砂泥底の生息環境を改変するだけでなく、餌を巡る競争種である他の二枚貝類や、餌である植物プランクトン、捕食者である鳥類や魚類などに直接影響を与える。さらに、これらの効果は空間スケールによってその重要性と方向性が変わる。小さい空間スケールでは、干潟に物理的な構造物を構築することにより、小型無脊椎動物の種多様性や密度を上げる正の効果が顕著である。一方、より大きい空間スケールでは、場所や食物を巡る競争を通じた中型サイズのペントスに対する負の効果が卓越する(CROOKS 2001)。このように、複数の効果が異なる空間ス

ケールで作用する場合、外来種の影響の評価は非常に複雑になる。これは、外来種に限らず、一般的な群集生態学で広く認識されている問題である。

今後、外来種が在来群集および生態系に与える影響をより深く理解し、正確に予測できるようになるためには、群集生態学の最先端の知見を取り入れたアプローチが必要であろう。具体的には、(1)群集の主要構成種および生態系の主要構成要素をできるだけ考慮に入れた調査計画、(2)外来種と栄養的につながりがある種(競争種や捕食者・餌種)だけではなく、非栄養的なつながりを持つ種との相互作用も対象にした研究、(3)種間の相互作用の大きさ(interaction strength)、およびそのネットワーク(interaction web)を定量的、実証的に評価できる比較調査・操作実験などが有効であると考えられる。

#### 外来種を対象とした研究による基礎生態学へのアプローチ

上記で挙げたtime lagやEEEの問題は、外来種の管理、在来種・在来生物群集の保全を有効に進める上で着目する価値が高いだけでなく、基礎的な生態学の理解を深めるよい機会ともなりうる。

例えば、在来種の*ecosystem engineer*とEEEがどのように違うかを考えてみよう。前者の場合は、*ecosystem engineer*とその影響を受ける生物は長い期間共存しているので、お互いの相互作用を選択圧とした共進化的な過程にあることが予想される。一方、EEEは在来種とは進化的に全く無関係である。そのため、その侵入・定着は、似た機能を持つ在来種とは全く異なった効果を在来群集中に与える可能性がある。

ホトトギスガイの場合、侵入地である北アメリカ西海岸には、同様に泥の上にマットを張る動物はそもそも存在していなかった。従ってその侵入・定着は予想外の生態系改変を引き起こすかもしれない(例えば、これまで岩礁域のみに生息できた生物の砂泥底への進出を引き起こすなど)。一方、原産地である日本では、ホトトギスガイにより改変された環境を利用することで、長期にわたり個体群を存続させてきた生物がいることが推察される。このような状況では、ホトトギスガイ

が群集構造や動態に与える影響は、在来環境と侵入環境で大きく異なることが起こりうる。この相違点を定量的・実験的に解析することにより、それぞれの群集の成り立ちに関する重要な知見を得ることが期待できる。

また在来種については、EEEの侵入に伴い、個体群サイズや分布だけでなく、個体の形質および個体群の遺伝的構造にも急速な変化が生ずることが予測される。例えば、ホトトギスガイの侵入は、在来種の生息場所の変化（例えば、砂泥中から足糸マットの中への移動）などのニッチシフトを通じて、形質置換（小型化、およびそれに伴う繁殖開始令の早期化など）を引き起こすかもしれない。これは、通常では困難な生物の進化過程を直接観察する絶好の機会となり、進化生態学的に重要な発見をもたらすかもしれない。同様のケースは、*Spartina*の例で示したような、外来種の定着・勢力拡大に関するtime lagの問題でも考えられるであろう。

以上のように、外来種が在来生物に与える影響について、対象種や群集・生態系のタイプの違いを超えた一般的特性を検討することは、基礎的な群集生態学や進化生態学の理解を発展させるためにも有効であると期待される。

### 引用文献

- BELL S. S., MCCOY E. D. & MUSHINSKI, H. R. (1991) *Habitat Structure: the Physical Arrangement of Objects in Space*. Chapman and Hall, London.
- BERTNESS M. D., LEONARD G. H., LEVINE J. M., SCHMIDT P. R. & INGRAHAM A. O. (1999) Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology* 80: 2711-2776.
- CROOKS J. A. (2001) Assessing invader effects within changing ecosystems: historical and experimental perspectives on the role of an exotic mussel in an urbanized lagoon. *Biological Invasions* 3: 23-36.
- CROOKS J. A. (in press) Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*.
- CROOKS J. A. & SOULÉ M. E. (1999) Lag times in population explosions of invasive species: causes and implications. In: *Invasive Species and Biodiversity Management* (eds. O. T. SANDLUND, P. J. SCHEI & A. VIKEN), pp. 103-125. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- JONES C. G., LAWTON J. H. & SHACHAK M. (1994) Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 689: 373-386.
- JONES C. G., LAWTON J. H. & SHACHAK M. (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- 向井宏 (1994) 藻場（海中植物群落）の生物群集(3): 葉上生物群集のオーガニゼーション. 海洋と生物 16: 99-102.
- 西平守孝 (1992) 生物による生息場所の創出と多種共存. 地球共生系とは何か (東正彦・安部琢哉編), pp. 86-100. 平凡社, 東京.
- NYSTRÖM M. P., SVENSSON O., LARDNER B., BRÖNMARK C. & GRANÉLI W. (2001) The influence of multiple introduced predators on a littoral pond community. *Ecology* 82: 1023-1039.
- STENECK R. S. & CARLTON, J. T. (2001) Human alterations of marine communities: students beware! In: *Marine Community Ecology* (eds. M. D. BERTNESS, S. D. GAINES & M. E. HAY), pp. 445-468. Sinauer Associates, Sunderland.
- TOWNSEND, C. R. (1996) Invasion biology and ecological impacts of brown trout *Salmo trutta* in New Zealand. *Biological Conservation* 78: 13-22.
- 鷲谷いづみ・矢原徹一 (1996) 保全生態学入門：遺伝子から景観まで. 文一総合出版, 東京.

## 外来昆虫の侵入と分布拡大のプロセス

石井 実

大阪府立大学大学院農学生命科学研究科 ishii@plant.osakafu-u.ac.jp

日本に侵入した外来昆虫は多く、江戸末期以降の記録の明らかなものに限っても約300種にのぼる（森本・桐谷（未発表）の暫定リストによる）。侵入のプロセスとしては、輸入貨物に紛れた非意図的な導入のほか、農作物の害虫防除や花粉媒介の資材あるいは愛玩用昆虫として意図的に持ち込まれ、放たれたケースも少なくない。昆虫類の場合、侵入後の分布拡大が急速に進むことが多いが、その背景には小型で増殖力や移動能力が高いなどのこの生物群の特性が関与していると考えられる（大竹 1988；桐谷・森本 1993；中村 1993；MORIMOTO & KIRITANI 1995；石井 1996；桐谷 2000など）。ここでは、いくつかの典型的な事例を紹介し、昆虫類における外来種の侵入と分布拡大のプロセス、在来種に与える影響などについて話題提供したい。

### 非意図的に導入された外来昆虫とその分布拡大

MORIMOTO and KIRITANI (1995)によると、外来昆虫のうちで最も種数の多いのは同翅類、甲虫類、アザミウマ類などの農作物や果樹、観賞植物、貯穀類などを加害する植食性の小型昆虫である。明治期にはカイガラムシ類の侵入が多いとされるが、これは植物検疫のない時代に果樹や園芸樹の苗木について輸入されたものと考えられる。1898年（明治31年）に東京都心で発見され、その後関東以西の街路樹や果樹園に分布を拡大したアオマツムシ *Calyptotrypus hibinonis* も中国あたりから輸入樹木とともに持ち込まれたと考えられている（中村 1993）。そのため、1914年（大正3年）に輸出入植物取締法が制定され、輸出入検疫が始まったが、外来昆虫の侵入は続いている。

カイガラムシ類は外来昆虫の4分の1ほどを占める同翅類の中でも、とくに種数が多い。これは、この仲間にはルビーロウムシ *Ceroplates rubens*、イセリアカイガラムシ *Icerya purchasi* など処女生殖するものが多く、繁殖面で分布拡大が容易な

ことも一因と考えられる（河合 1986；桐谷 1986）。同様のことは外来甲虫類（外来昆虫の4分の1以上を占める）の中でも種数の多いゾウムシ類についてもいえるが、加えてこのグループでは成虫の寿命が長いという性質も分布拡大に有利にはたらいている（森本 1986）。また、地理的な観点からは、少なからぬ外来昆虫が最初に沖縄や八重山で発見されているということが指摘できる（東 1986）。

昆虫類における非意図的導入とその後の急激な分布拡大の例として、第2次大戦中に中国からクリ苗とともに持ち込まれたとされるクリタマバチ *Dryocosmus kuriphilus* と終戦直後におそらく進駐軍の貨物に付いて北米から侵入したアメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* などがよく知られている。

クリタマバチは1940年以前に岡山県中部あるいは北部で発生していたと考えられるが、1944年頃から同県内でクリに対する加害が顕著になった（大竹 1986；村上 1997など）。その後、1946年から分布が徐々に拡大し始め、1947年には隣接する兵庫・広島・鳥取各県でも被害が見られるなど分布の拡大が加速し、1965年には北海道にまで到達している。このようにクリタマバチは25年程度で全国のクリ栽培地に広がったが、本種の分布拡大には、風に乗って分散する性質や産雌単為生殖という繁殖様式が有利に働いたと考えられる（大竹 1986；村上 1997など）。

分布拡大の速さで群を抜いているのは、1976年に愛知県知多半島の水田地帯で最初に発見されたイネミズゾウムシ *Lissorhoptrus oryzophilus* である（森本 1986；大竹 1988など）。発見後3年間で隣接する3県（三重・岐阜・静岡）に広がり、10年間でほぼ全国に分布を拡大した。本種の原産地は北米であるが、日本に侵入したのは3倍体の単為生殖系統であるという。また、本種の生活史には越冬場所と繁殖場所との間の成虫の移動が組み

込まれており、このような性質が分布拡大の速さに関係しているとみられる。

アメリカシロヒトリは北米原産で、第二次世界大戦の終戦直後（1945年11月）に東京の大森で最初に発見された（伊藤 1972）。本種は幼虫がさまざまな樹木の葉を食害するが、蛹化時は樹下に降りて隠れた場所に繭を造ることから、進駐軍の輸入資材で繭が運ばれた可能性が高い。本種は1948年には東京都内全域の街路樹等で見られるようになり、1950年代には東北から中国地方まで分布を拡大した。このように、本種は発見後、数十年で全国に分布を拡大したが、半世紀を経た現在も北海道と南西諸島には侵入できないでいる。この原因として越冬のための蛹休眠に入るタイミングの問題が指摘されている。また、本種の生息場所は市街地や果樹園で、現在でも森林には侵入していない。

#### 意図的に導入された外来昆虫の定着と分布拡大

意図的に導入された外来昆虫では、クリタマバチの生物的防除のために1980年に中国から導入されたチュウゴクオナガコバチ *Torymus sinensis* の事例が興味深い（大竹 1986；村上 1997など）。クリタマバチはクリの新梢に寄生してゴール（虫こぶ）を形成し、結実を阻害するばかりか、木そのものを枯死させることもある。本種は天敵をともなわず侵入したが、やがてクヌギなどにゴールをつくる別種のタマバチにつく10種ほどの在来の寄生バチが寄生するようになった。それらのうちクリマモリオナガコバチ *Torymus beneficus* は、よくに生活史がクリタマバチとよく同調していた。しかし、在来寄生バチはクリタマバチの発生を抑制するのには十分でなかったため、起源地と思われる中国で主要な天敵となっているチュウゴクオナガコバチの導入が行われた。

1980～1981年に福岡県においてチュウゴクオナガコバチの増殖と小規模放飼が行われたが、その場所での定着は認められなかった。しかし、8年後に放飼地点から15km東のクリ園で本種が発見され、9年後には北東へ19km、12年後には東へ83km、南西へ61kmまで分布が拡大した。茨城県つくば市では1982年に本種の本格的な放飼が行わ

れ、3年後に2km、6年後に10km、11年後には250km離れた場所で本種が確認された。この時の本種の分布拡大は、初めの数年は緩やかに進行したが、その後は指数関数的になり、8年後以降は1年間に約64kmの一定のペースで進んだと推定されている（守屋 1989, 1992；SHIGA 1996；村上 1997）。

つくば市においては、クリタマバチのゴール100個当たりの本種雌の羽化個体数は、野外放飼翌年には約3個体であったが、5年後には約40個体、8年目には90個体を超えた。一方、クリタマバチのゴールのある芽の割合は最初は80%以上であったが、チュウゴクオナガコバチの放飼4年目には約30%，6年目には約3%にまで減少し、顕著な抑制効果が認められた（MORIYA et al., 1989；守屋 1992；村上 1997）。これに対して、熊本県大津町におけるチュウゴクオナガコバチの増加は、ゴール100個当たりの雌の羽化個体数が放飼11年目でようやく、つくば市の1年目の水準（3個体）を超える程度の緩やかなものであった（村上 1997）。

このような熊本におけるチュウゴクオナガコバチ放飼個体群の増加遅延の原因として、随意的高次寄生者のはたらきが指摘されている。これらの寄生者は、基本的に第1世代はクリタマバチ、第2世代以降は他の寄生者に寄生する。チュウゴクオナガコバチに対しては、密度が低い時には密度依存的に、高密度になると密度逆依存的にはたらくと仮定すると、事実をうまく説明できるという（MURAKAMI & GYOTOKU 1995；村上 1997）。

チュウゴクオナガコバチのクリタマバチをめぐる在来種との種間競争は、近縁のクリマモリオナガコマユバチとの間ではとくに顕著であった。すなわち、茨城県つくば市ではチュウゴクオナガコバチの放飼後3年で、熊本県松橋では5年後にクリマモリオナガコバチの発生密度を上回り、つくば市では13年後、松橋では8年後には後者はまったく羽化しなくなった（MORIYA et al. 1989；村上 1997）。このような在来種の導入種による競争置換のメカニズムについては不明な点が多いが、この現象に他の在来寄生バチが関与したという証拠はないという（村上 1997）。

### 益虫・愛玩昆虫の逸出・放飼

導入された外来昆虫が在来生物に影響を与える可能性は、1991年から施設栽培トマトのポリネーターとしてヨーロッパから輸入され始めたセイヨウオオマルハナバチなどでも指摘されている（松香 1996）。すなわち、1996年以降、このハチとその自然巣が各地で確認され、在来の近縁種オオマルハナバチとの交雑も起っているようだ（鶴谷・松村 1998）。また、最近ではチョウやクワガタムシなどの導入・放飼の事例も増加している。例えば、1978年に東京都内で発見されたホソオチョウは、その後すぐに神奈川、山梨両県でも発生し、近年は近畿地方や中国地方などからも記録されている（小路 1997）。本種の分布拡大は「飛び火的」であり、人為的な持ち運びが行われていると考えざるをえない。また、外国産のカブトムシ・クワガタムシの輸入が1999年末から解禁になり、各地で放飼あるいは逸出個体が確認されている。オオクワガタなどでは中国産と日本産との交雑が懸念される（荒谷 私信）。

### 補足

話題提供の中で、アメリカシロヒトリの侵入後の生活史形質の変化について説明するのを忘れた。本種は侵入後半世紀以上を経た現在、北は青森県から南は鹿児島県までの範囲に定着し、当初2化性であったものが、西南部では年3化するよう生理的な性質が変化している（五味 1993）。この点に関して、本種の異なる系統が再侵入した可能性も考えられるが、ミトコンドリアDNAによる研究により、日本産のものは同一の起源をもつか、侵入は一度だけであることが指摘されている（OZAKI & OHBAYASHI 2001）。

### 引用文献

- 東 清二（1986）沖縄の移入昆虫－南からの侵入者たち。「日本の昆虫－侵略と搅乱の生態学」（桐谷圭治編），pp.115-121。東海大学出版会，東京。
- 五味正志（1983）アメリカシロヒトリにおける分布の拡大と化性の変化。「昆虫の季節適応と休眠」（竹田・田中編），pp.44-53，文一総合出版，

東京。

- 石井 実（1996）導入された小動物、特に昆虫類の引き起こす問題。関西自然保護機構会報 18(2):79-86。
- 伊藤嘉昭編（1972）「アメリカシロヒトリ」，186pp. 中央公論社、東京。
- 河合省三（1986）カイガラムシ－天敵の導入による制圧。「日本の昆虫－侵略と搅乱の生態学」（桐谷圭治編），pp.61-70. 東海大学出版会，東京。
- 桐谷圭治（1986）群集の搅乱と再安定..「日本の昆虫－侵略と搅乱の生態学」，（桐谷圭治編），pp.157-179. 東海大学出版会，東京。
- 桐谷圭治（2000）世界を席捲する侵入昆虫. インセクタリウム 37:224-235.
- 桐谷圭治・森本信生（1993）日本の外来昆虫. インセクタリウム 30:120-129.
- 松香光夫（1996）「ポリネーターの利用」，153pp. サイエンスハウス、東京。
- 森本 桂（1986）ゾウムシ類－世界各地への侵入者。「日本の昆虫－侵略と搅乱の生態学」（桐谷圭治編），pp.132-139. 東海大学出版会，東京。
- MORIMOTO N. & KIRITANI K. (1995) Fauna of exotic insects in Japan. *Bulletin of National Institute of Agro-Environmental Sciences* 12:87-120.
- 村上陽三（1997）「クリタマバチの天敵－生物的防除へのアプローチ」，308pp. 九州大学出版会，福岡。
- 守屋成一（1989）チュウゴクオナガコバチによるクリタマバチの生物的防除と効果. 農業および園芸 64:731-736.
- 守屋成一（1992）天敵利用によるクリタマバチの防除. 農耕と園芸 47(5):210-212.
- MORIYA S., INOUE K., OTAKE M., SHIGA M. & MABUCHI M. (1989) Decline of the chestnut gall wasp population, *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu (Hymenoptera: Cynipidae) after the establishment of *Torymus sinensis* Kamijo (Hymenoptera: Torymidae). *Applied Entomology and Zoology* 24: 231-233.
- MORIYA S., INOUE K., SHIGA M. & MABUCHI M.

- (1992) Interspecific relationship between an introduced parasitoid, *Torymus sinensis* Kamijo, as a biological control agent of the chestnut gall wasp, *Dryocosmus kuriphilus* Yasumatsu, and an endemic parasitoid, *T. beneficus* Yasumatsu et Kamijo. *Acta Phytopathology et Entomology Hungaria* 27: 479-483.
- MURAKAMI, Y. and GYOUTOKU, Y. (1995) A delayed increase in the population of an imported parasitoid, *Torymus (Syntomaspis) sinensis* (Hymenoptera: Torymidae) in Kumamoto, southwestern Japan. *Applied Entomology and Zoology* 30: 215-224.
- 中村一恵 (1993) 「スズメモモンシロチョウも外国からやって来た—帰化動物と日本の自然」, 241pp, PHP研究所, 東京。
- 大竹昭郎 (1986) クリタマバチとチュウゴクオナガコバチ—輸入天敵と土着近縁種のゆくえ。 「日本の昆虫—侵略と搅乱の生態学」(桐谷圭治編), pp.80-87. 東海大学出版会, 東京。
- 大竹昭郎 (1988) 「日本にきた虫・くる虫—その生態を探るー」, 171pp. 裳華房, 東京。
- OZAKI K. & OHBAYASHI T. (2001) DNA comparison of Japanese populations of *Hyphantria cunea* with divergent life cycle. *Entomological Science* 4: 47-52.
- SHIGA, M. (1996) Management of exotic insect pests in Japan. In: *Proceedings of the International Workshop on the Pest Management Strategies in Asian Monsoon Agroecosystems* (Kumamoto, 1995) (eds. N. HOKYO & G. NORTON), pp.3-19. Kyushu National Agricultural Experiment Station, Nishigoshi, Kumamoto, Japan.
- 小路嘉明 (1997) 持ち込まれたホソオチョウ。 「日本動物大百科 9 昆虫Ⅱ」(石井・大谷・常喜編), p.33. 平凡社, 東京。
- 鶴谷いづみ・松村千鶴 (1998) セイヨウオオマルハナバチの目撃・標本採集についての情報。 保全生態学研究 3(2): 176-177.

## 外来種の侵入に伴う「意図せざる人為選択」 — 石井さんの講演に関する—

大塚公雄

東京医科歯科大学生体材料工学研究所 otsuka@inst.i-mde.tmd.ac.jp

私は移入昆虫を研究しているわけではないし、主に個体群レベルの研究を行っているので、このようなテーマでのコメントの任に耐えられるか疑問である。ここでは、日頃進化生態学に関わっている者からの視点から述べてみたい。

「士別三日、即更刮目相待」(三国志)は性差別的背景を除けばヒトの表現型の可塑性の大きさを表している。昆虫にも表現型可塑性がかなりあり、また、その世代時間の短さから短時間で進化を起こす可能性も持つ。これらから移入昆虫が故郷とは違った振る舞いを見せることは大いに考えられることである。私は1996年の生態学会大会の際に成城大の櫻井さんと共同で「意図せざる人為選択」という自由集会を企画し、人類の活動が生物の進化的な変化を促している事への注目を呼びかけたことがある。移入生物についても同様の事が言えるであろう。以下、1) 進化しない変化、2) 進化、3) ボトルネックの効果の3点について触れてていきたい。

### 1) 進化しない変化

外来の生物は、新しい環境に来たわけであるから、進化的には全く変わらなくても異なった振る舞いが観察されることが考えられる。移入昆虫でしばしば指摘されるのは石井さんの講演でも紹介された移入者に対する捕食者の数が在来種である。移入先に捕食者、特に捕食寄生者が少ないために個体数が増加しやすくなり、移入先では害虫化することが考えられる。これはトップダウン効果の違いによる変化と言える。

移入昆虫ではないが、似たようなシチュエーションで、ボトムアップ効果の違いによる変化の例もある。白井(1987)は野外でハシリドコロ *Scopolia japonica* とルイヨウボタン *Caulophyllum robustum* を食草としていたルイヨウマダラテントウ *Henosepilachna yasutomii*

について、この2種の寄主植物およびジャガイモの生存率、成長速度、産卵数などへの影響を調べた。その結果、ジャガイモでの世代時間増殖率は他の食草と比べて約2倍に增加了。この例では、外来の植物によって在来の昆虫の生活史特性が進化なしに変化したわけであるが、同様の変化が新天地で好適な食物に遭遇した移入昆虫で起こる可能性も考えられる。

### 2) 移入後の進化

石井さんの講演で触れられたアメリカシロヒトリ *Hyphantria cunea* は現在、北緯36度を境に北で年2世代、南では年3世代の生活史を示す。これらの間では、臨界日長や幼虫の成長速度も異なるので遺伝的な違いがあると見られる(GOMI & TAKEDA 1991, 1996)。これには、日本で新たに生じた変異をもとに独自に進化した結果か、外部からの新たな移入による変異の供給の2つの可能性が考えられる。五味らは既にミトコンドリアDNAの解析によりその検証をしている(応用動物昆虫学会1998年大会: 講演要旨には結果が出ていない。OZAKI & OHBAYASHI (2001)の結果は前者の仮説を否定しない)。

後述のボトルネックがあるので、移入種が当初持っている遺伝的な変異は小さく、したがって進化が起こりにくいと考えられるが、量的な形質であれば少数の個体であってもある程度の変異は存在するであろうし、定着できた場合には最初にある程度の個体数が入ってきた場合も多いであろう。調べればこのような例はもっとあるのではないかだろうか。

### 3) ボトルネック

移入種は多かれ少なかれボトルネックを経ていると考えられる。元の個体群からは異なった構成のジーンプールを持つことになるわけであるか

ら、移入そのものが進化であるとも言えよう。

ボトルネックと言えば、チーター *Acinonyx jubatus* が有名である。チーターの遺伝的変異は小さく、血縁がない個体間での皮膚移植が成功してしまうほど MHC（主要組織適合性抗原複合体：移植免疫において、最も強い移植片拒絶反応を引き起す細胞表面の同種抗原群およびそれらを支配する遺伝子群）の多型が失われており、過去にボトルネックを経たためであると考えられている (O'BRIEN et al. 1983, 1985)。この遺伝的な多様性の消失は個体群に様々な負の影響を与えており、野生のチーターが臓器移植をするわけではないので、MHC の多型の消失による免疫上の自他の識別の欠如がチーターの生活に直接の影響を与えることはないだろう。しかし、これと似た機能で遺伝的な多様性の消失が社会構造の変化に結びついたと思われる例もある。

それは、社会性昆虫におけるコロニー メンバーの識別である。一般に社会性昆虫では他コロニーのメンバーは攻撃され、排斥される。一つのコロニーを個体に見立てるならば、他コロニーの個体の排除は移植された組織に対する拒絶反応に相当する。何か種内に大きな多型を持つ指標一例えば体表のワックスの組成かもしれないーが哺乳類の MHC に相当する、自他の識別の手がかりとなっているのだろう。この多型が移入に伴うボトルネックのために失われてしまったとしよう。チーターの皮膚移植と同様、2つのコロニーのメンバーは互いに区別が付かないだろう。そうなれば、コロニーの独立を保つことができず、それらは融合してしまうだろう。TSUTSUI ら (TSUTSUI et al. 2000; TSUTSUI & CASE 2001) によって示された、アルゼンチンアリ (*Linepithema humile*: 南米から北米に移入) はこの例であろう。北米西部の *L. humile* は多女王の巨大なコロニーを形成し、最大のコロニーはカリフォルニア州の沿海～中部地域の大半を覆っている。一方、アルゼンチンでは、コロニーの大きさは直径数十から数百メートルで、種内での攻撃行動が頻繁に見られる。さらに北米ではアルゼンチンのものと比べて遺伝的な多様性が低い。攻撃性は遺伝的な近さと相関があり、遺伝的に遠いコロニー間で攻撃が激しくなる。そ

のこと自体は北米とアルゼンチンの間に違いは無かったことから、2つの地域での社会構造の違いは遺伝的な多様性の違いが産んだと考えられている。これは巣間の個体の移動を臓器移植ととらえればチーターと同じ現象である。コロニー間の攻撃行動が無いことは、それだけ資源を繁殖に振り向けることができるるので、侵入を助けていると考えられる (TSUTSUI et al. 2000)。

ボトルネックを経た移入という現象は、個体数が少ない間に特定の遺伝子が固定しやすくなるという効果を持つ。このことは、害虫の薬剤抵抗性の進化に影響するかも知れない。抵抗性を持つにはコストがかかることもあり、何らかのトレードオフが生じて、薬剤が使われていない期間には進化的に不利になる事もある (GUILLEMAUD et al. 1998)。実際、薬剤散布の時期を限定することによって抵抗性の進化を遅らせる試みもなされている。ボトルネックを経る過程で薬剤抵抗性が固定してしまっては、このような試みは無駄になる。輸入食料では収穫後の農薬散布が安全性の上から問題視されることがあるが、ボトルネック時に抵抗性の遺伝子を固定してしまうという効果もあるかもしれない。また、抵抗性が固定した後で、トレードオフが改善されることもある (GUILLEMAUD et al. 1998) ので、移入種は薬剤抵抗性を持つ害虫となりやすいかもしれない。

仲岡さんのコメントにもあったが、研究の困難さもあって移入生物の進化に関する実証的な例はまだ少ない。ここでも「かもしれない」という話が多い。しかし、関連の強い事柄も含め実証例もぽつぽつ出していることからも、移入した昆虫が故郷とは異なった振る舞いをし、それが定着の成功にも貢献する例は他にあると思われる。外来種についてのリスクアセスメントにおいても、元々の生息地での特性から予測を立てるだけではなく、上記のような仕組みでの変化も考慮する必要があるだろう。

#### 謝辞

東京大学の宮下直さんには草稿を読んでいただき、有意義なコメントをいただいた。このシンポ

ジウムの実質的なマネージメントも宮下さんに負うところが大きい。あわせて感謝いたします。

## 文献

- GOMI T. & TAKEDA M. (1991) Geographic-variation in photoperiodic responses in an introduced insect, *Hyphantria cunea* Drury (Lepidoptera, Arctiidae) in Japan. *Applied Entomology and Zoology* 26: 357-363.
- GOMI T. & TAKEDA M. (1996) Changes in life-history traits in the fall webworm within half a century of introduction to Japan. *Functional Ecology* 10: 384-389.
- GUILLEMAUD T., LENORMAND T., BOURGUET D., CHEVILLON C., PASTEUR N., RAYMOND M, (1998) Evolution of resistance in *Culex pipiens*: Allele replacement and changing environment. *Evolution* 52: 443-453.
- O'BRIEN S.J., WILDT, D.E. GOLDMAN, D., MERRIL, C.R. & BUSH M. (1983) The cheetah is depauperate in genetic variation. *Science* 221:459-462.
- O'BRIEN S.J., ROELKE M.E., MARKER L., NEWMAN A., WINKLER C.A., MELTZER D., COLLY L., EVERMANN J.F., BUSH M. & WILDT, D.E. (1985) Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science* 227: 1428-1434.
- OZAKI K. & OHBAYASHI T. (2001) DNA comparison of Japanese populations of *Hyphantria cunea* with divergent life cycle. *Entomological Science* 4: 47-52.
- 白井洋一 (1987) 長野県伊那地方におけるオオニジユウヤホシテントウ群の生態 I. 野生植物を寄主とする3種個体群のジヤガイモに対する受容性の比較 日本応用動物昆虫学会誌 31: 213-219.
- TSUTSUI N.D., SUAREZ A.V., HOLWAY D.A. & CASE T. J. (2000) Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 99:5948-5953.
- TSUTSUI N.D. & CASE T. J. (2001) Population genetics and colony structure of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in its native and introduced ranges. *Evolution* 55: 976-985.

\*MHC の定義は岩波生物学辞典第 4 版CD-ROM から引用した。

## 総合討論

東大・鷲谷さんの司会進行で討論が進められた。

討論を始めるにあたり、司会の鷲谷さんは、今回のシンポジウムのテーマとして外来生物の侵入・定着を取り上げたことについて、まさに時宜にかなった問題であること、また、講演、コメントのいずれも、示唆に富むものであったことを強調した。その上で、これらの講演、コメントで取り上げられなかった内容についての紹介をかねて、この問題についてコメントし、討論の出発点としたい、として、以下の話題提供を行った。

まず、外来生物に対する社会的な関心も高まっていることが指摘され、それについては、生態学会の様々な場でこの問題が取り上げられるなど、生態学会の貢献が大きかったとの見解が示された。さらに、外来種の規制、対策に向けた法制度の整備もなされる見通しが立ちつつあることが紹介され、今後、生態学者がこの問題に対して積極的に貢献すべきであるという意見が示された。貢献すべき課題としては、とりわけ生態学的な知見が必要であるリスク評価（入れてよいもの、いけないものの区別や、どこにどういうものならよいのか、という基準）や、外来生物の駆除、管理が、例として挙げられ、またこういう課題に取り組むことは、生態学にとっては、（嶋田さんのコメントにあったようなきれいな実験系ではないにしても）規模の大きな実験の機会でもある、という考え方も示された。

リスク評価については、宮下さんがシンポジウムの冒頭で紹介した10's ruleについて再度触れ、侵入した生物のうち野生化して定着するのはその一部、地域によって（定着までの各段階につき）概ね5~20%程度、丸めて10%ということであろう、とした上で、こうした経験的な数字ではなく、研究によって根拠を与えられた基準がこれからは必要であるとした。すなわち、個々の種の生態を踏まえて、どんな種が侵入、定着しやすいのか、

研究の成果に基づいて予測できるようになることが望ましいし、そうなることが期待される、という見解が示された。

また、外来生物の侵入に密接に関係のある人間活動についても、種が定着し有害化するか否かに（外来生物がどんな使われかたをするか、また、侵入のチャンスがどれくらいあるかにも）密接に関わっているため、リスク評価の際の検討の対象にすべきであるという意見が表明された。人間活動の関わりかたの例として、法面緑化や砂防用の牧草は、植物の生育にとって条件の悪いところに繰り返し大量に導入されるが、こうした行為の結果、外来生物である牧草が定着するのは当たり前であること、および、こうした意図的な導入のほかに、非意図的な導入として、多量に輸入される穀物に確実に混入している穀物畑の雑草の種子のように、侵入の機会を多く与えてしまう人間活動もあることが、紹介された。

外来生物の侵入・定着の問題に取り組むための生態学的研究のアプローチとして、シンポジウムでの講演やコメントで示された数理モデルや実験系を用いた研究に加えて、侵入と定着の歴史を明らかにするアプローチも必要ではないかという問題提起がなされた。昆虫では三百、植物では千数百という侵入種が記録されているが、こうした生物について、関連する過去の記録を整理した上で、侵入し定着していく過程を、人間のどのような活動が侵入、定着に関与したのかを踏まえつつ明らかにすることが必要である、とした。こうしたアプローチは、従来の生態学的研究では重視されてこなかったが、生物や生態系の保全、社会的な問題に関する生態学的な取り組みといったことを考えると、今後はこうしたアプローチも重要なのではなかろうか、と述べて、問題提起を締めくくった。

鷲谷さんの問題提起のうち、歴史性に関するこ

とに対して、嶋田さんは、侵入生物は大きく2つの種類に分けられるのではないか、として、この2つを分けて考えるべきではないか、と指摘した。すなわち、外来生物としてよく引き合いに出されるのは、広範囲の資源を利用できる生物、例えばブラックバスやカムルチーのように広範な魚種を捕食する肉食魚や、セイタカアワダチソウ、アメリカで問題になっているクズ、イギリスで急速に広がったオオイタドリといった様々な場所に生育できる植物などであるが、こうした種ばかりに着目すると、従来の群集理論に基づき考えられていたこと、例えば、多様な群集ほど侵入に対して頑健で侵入を排除しやすい、といった命題は、無力なのではないか、というように思えてしまうかもしれない、とした。そのうえで、ここに例示したような種は、いわばalmightyな性格を持っているが、従来の群集理論が想定しているのは、こうしたalmightyの種ではなく、むしろ在来種とある程度共通の性質を持った種であり、almightyな種はそもそも対象にしていない、従って、現在問題になっている程度の激しい侵入の状況と、従来からの群集モデルを同列には議論できない、とした。

その上で、ここで言うところのalmightyな種ではない侵入生物はどのくらいいるのか、という問題を提示し、植物では、在来種に混じって、それを押しのけることなくひっそりと生育しているような侵入種も、明治以降、少なからずいるのではないか、とした。

嶋田さんはさらに、侵入生物が侵入先の風土や在来の群集になじむ、あるいは在来の種類を押しのけて定着するまでの時間や増加率に注目してはどうか、という意見を述べた。すなわち、ここで言うところのalmightyな種は短時間で増え、急速に拡散して大きなインパクトを与え、在来の種を押しのけていくが、一方で在来種に混じてひっそりと定着するような種類は、ゆっくりと時間をかけて定着、拡散してインパクトも小さい、というように模式化できるのでは、とした。

以上の論点を踏まえて、侵入生物を2種類に分けて捉えるのがよいのでは、と総括して発言を終えた。

これに対して鷲谷さんは、最初に述べた意見は、侵入生物についての歴史的な事実を整理すると、生態学の理論で侵入・定着の過程が理解できるもの、人間活動を考慮して始めて理解できるもの、それでもなお疑問点があるもの、に大別できるであろうし、その過程で得られる知見が生態学の発展につながるかもしれないという意図であったとした上で、嶋田さんの提示した考え方もまたもともなものである、と応じた。

仲岡さんは、ここまで二人の議論を受けて、侵入という現象をひとくくりにすると、それぞれ対象や目的が異なることから、理解しにくいことは確かだろうという意見を述べた。その上で、難波さんの講演に触れ、侵入種がどれだけ侵入しやすいかを、数理モデルを用いて侵入先の群集の側から整理した話であろうとした上で、侵入した種の特性に着目して、どのような種が侵入しやすいか数理モデルにより研究することはできないだろうか、場合分けするとよいのではないか、と提案し、既にそうした観点からの研究はあるのか、またあるとしたらどの程度のことまで行われているのか、質問した。

難波さんがこれに答え、従来の群集モデルでは、侵入種を考える場合、まずassembly ruleで群集をくみ上げ、その構成種と同じような挙動をする侵入種を仮定しているため、嶋田さんの話にあつたようなalmightyな種の問題は現状では扱えない、従って、多様な群集ほど侵入に対して頑健である、という結果がでてきてしまう、とした。続けて、モデル群集をくみ上げておいて、そこにおよそ性質の異なる種を侵入させてどのようなものなら侵入できるかを検討することはこれからの課題である、とした。さらに、数理モデルを用いた研究における課題として、食物網モデルと競争モデルのように性格の異なったモデルが完全に別個に取り扱われていることや、Crooksさんの講演にあった生息場所の変更やlimitation、あるいはmutualismやfacilitationといった側面は従来のモデルでは取り扱っていないこと、を挙げた。

鷲谷さんは、種の生活史を分類することで、侵入しやすいものとしにくいものを理解できるのではないか、と提案した。

この発言を受けて、宮下さんは、種の諸属性を用いて侵入の成功、失敗を説明するための判別分析などにより、侵入の成功、失敗に関わる要因を統計的に整理した研究はかなりあるのではないか、と発言した。これに対し、鷲谷さんが、単為生殖、allee効果があまりないような生活史の特性、あるいは分散能力などが関係するのではないか、と尋ねたところ、そうした研究では、いわば当たり前の結果しか得られておらず、現実的な予測の場面で使えるような成果は得られていないということであった。そこで、鷲谷さんは、宮下さんの話にでてきた内容であれば従来の生態学的な手法で予測できる範囲であるとした上で、そうした予測に収まらないことが数多く残っていることが問題だ、として、桐谷さんに、昆虫の侵入について長年研究をしてこられた立場からの発言を求めた。

桐谷さんは、人間活動が侵入という現象において重要であることはその通りであろう、として、その例として、侵入が起こりやすいとされる島では、もともと貿易により物質の移入が頻繁に起こっていることが背景にあることを挙げた。また、穀物に混じって入ってくる雑草の場合は日本全国一斉に広がっていくが、昆虫の場合は、例えば渥美半島から侵入していく、といったように、侵入のパターンも一様ではないとした上で、これは、人間活動の違いと、侵入生物の違いの両方の結果であろう、と述べた。

その上で、結果論は導きやすいのだけれども、いざそれを予測に応用しようとすると、何が本当に重要な要因であるかわからないというという現実的なギャップがある、という懸念を示した。また、経験的な10%ルールにしても根拠が曖昧であ

り、直ちに予測に応用するのは難しい、とした。しかし付け加えて、ある場所に侵入して増加した種は、その近傍の同様な条件の場所に侵入すればやはり増加する、ということ、数の増加と分布域の拡大は概ねパラレルに起こっているということを挙げ、予測できる部分もあることを示唆した。

これを受けて鷲谷さんは、予測はまだまだ難しいというのが現実であり、予測可能な部分は今後の研究によって増加するであろうけれども、不確実性が残ってしまうことは避けられないとして、リスク評価においては予防原理を重視する必要があるという意見を述べた。また、入ってきたものがすぐには増えない、lagがあるということも確かであろうとして、モニタリングをすぐにやめてしまっては意味がない、長期に渡って継続して行うことが重要である、と指摘した。

lag timeについて桐谷さんは、昆虫の侵入と拡散においても重要なものであると論じ、昆虫の場合、平均して十数年程度で日本全国に広がってしまう、と指摘した。その際、石井さんの講演で分布拡大が最も速かった侵入昆虫の例とされたイネミズゾウムシ以上に、ビニルハウスの小型昆虫は短時間で分布を拡大したこと、もっともその場合は侵入が複数箇所で同時に起こった可能性が高く、速度としてはイネミズゾウムシの場合と同等であること、を紹介した。

ここで予定の時間を超過したため、鷲谷さんが司会として一連の議論を総括した。まず、これまでの事実を整理するだけでも、具体的な提案ができるような素材が得られるであろうと述べたうえで、今後も侵入生物の問題は継続して取り上げられるべきであるという認識を示した。最後に、学会の50周年記念出版として、外来種ハンドブックの出版が予定されている旨アナウンスして、総合討論を終了した。

## 「外来生物の侵入・定着における生態学的プロセス」に関するコメント

桐谷圭治

伊東市 kiritani@abeam.ocn.ne.jp

コメントを座長から求められたので、2, 3の気づいたことを申し上げる。以下は編集者から個々の講演に付いてもコメントがあればふれて欲しいという依頼を受けたので、ややコメントとしては長文になったが、この機会を利用して日頃の私の疑問を述べさせて頂きたい。また論議も昆虫に限っていることもご了承願いたい。

難波氏は講演要旨で「理論と実際の乖離を意識し……」と外来生物の侵入問題を扱う場合に見られる両者のギャップを指摘されている。Crooks氏が述べているように侵入問題は単に侵入者の性質ばかりでなく、移入のプロセス、起源地と侵入地の生物、非生物的条件に左右される複雑な現象である。したがって、われわれは侵入現象（ここでは侵入、定着、分布拡大を含む）を扱う場合に、純粹に生態学的問題と人間活動に基づく問題を可能な限り分離することを試みる必要がある。例えば島嶼は生態学的に外来種の侵入を受けやすいといわれているが、同時に島嶼には農産物を含む多くの物資が外部から一方的に流入する。外来生物の侵入に貿易が果たす役割は次のような事例でも明らかである。昆虫についてみると、日本本土では1950-60年代、沖縄では1970年代、小笠原では1980年代に外来種数が急増はじめているが、これは外部との交易がそれぞれ大幅に拡大した時期に当っている。

外来昆虫のわが国への最初の定着地は国際貿易などが行われる地方や島であり、奄美大島や四国の外来昆虫はすべて国内の他地域からの侵入と考えられる。米国から日本に侵入した種は51種、逆に日本から米国へは58種に及ぶ。一見均衡しているように見えるが、1970年以降に限ると、日本への侵入は28種にたいし、逆に米国へは5種にすぎない。これは米国からの農産物の輸入量がその逆の2万倍に及ぶためである。沖縄県は本土に対し

て電照菊以外はすべて入超を示す。侵入源が特定できた沖縄の外来昆虫87種のうち26種は本土からの侵入にたいし、沖縄から本土へはわずか3種のみである(KIRITANI 2001)。これは島嶼の固有の生物相を守るためにには、本土からの移入を阻止する何らかの規制の必要性をしめしている。しかしどこまでが沖縄が生態学的な島嶼としての侵入され易さに基づくのか、純粹な島嶼的条件で検討する必要に迫られている。同じことは小笠原についてもいえる。

侵入生物の生活史特性は生態学上からは興味のある問題であるが、基本的にはこれは結果論に過ぎない。多くの例外があるうえ、これだけでは殆ど将来の侵入種についての具体的な予測ができない。ここにも理論と実際の乖離が見られる。生活史特性は重要な指標の一つであっても、それだけでは無力である。侵入の回数や個体数、運搬媒体など人の活動に依存する要素も無視できない。家畜飼料に混入してくる雑草の種子は何百種以上といわれているが、その侵入後の発生は昆虫などと違って、飼料の流通機構の特長から全国一斉に発生する。テントウムシ類は樹皮下で集団越冬するものが多い。そのため輸入木材と共に集団で侵入する機会が多いと考えられる。このように一般化した生活史特性からはみ出した習性がしばしば重要な場合がある。

Ecological Islandとしての施設は研究対象としてもっと注目されて良い。侵入に対するCommunity Resistanceが語られる時、そのコミュニティの構成メンバーのランダム性が問題の焦点の一つになる。施設は短日・高温という昆虫の進化史上経験しなかった環境条件である。そのため侵入種は露地栽培の害虫とは異なり殆どすべての施設害虫は休眠を持たない、亜熱帯もしくは熱帯産の種である。その害虫相は30年ほどの間に世

表1 施設の外来昆虫・ダニと在来種

外来種名	発見年/導入年	在来種名
イチココナジラミ	1974	ワタアブラムシ
オンシツコナジラミ	1974	モモアカアブラムシ
ミナミキイロアザミウマ	1978	ハスモンヨトウ
キンケチブソウムシ	1980	オオバコガ
トマトサビダニ	1986	ヒラズハナアザミウマ
シルバーリーフコナジラミ	1989	ナスハモグリバエ
ミカンキイロアザミウマ	1990	ナミハダニ
セイヨウオオマルハナバチ	1991	ニセナミハダニ
マメハモグリバエ	1990	カンザワハダニ
トマトハモグリバエ	1996	チャノホコリダニ

註1:セイヨウオオマルハナバチは道端昆虫

註2:キンケチブソウムシとオオタコガ以外はすべて休眠が無いか、系統により無い

註3:ナスマイトマハモグリ、(エコロジー)種が発生するハウスでは、1~2年でトマトハモグリが優占種となる

註4:ミナミキイロとミカンキイロアザミウマが混生している時、ミカンキイロをアプロードで選択的に殺す

とミナミキイロが増える。

界共通になっており、日本の主な施設害虫20種の半数はこの期間に侵入した害虫である（表1）。これは貿易に基づく相互侵入によるもので、害虫相の均質化は近い将来の地球温暖化のもたらす状況を暗示している。また施設は生態学的島嶼であるがMACARTHUR and WILSON (1967) の島の生物地理学は通用しない。種の供給源が特定出来ないうえに、供給源と島との距離感もなくなっている。嶋田氏はコメントーターとして、Community Resistance の研究のための実験デザインを提案されたが、「理論と実際の乖離」を埋める研究が施設を対象に出来ないものであろうか。

侵入昆虫が侵入してからその定着が確認されるまでの期間を潜伏期間（Latency period）とする。米国で実験室から逃亡したマイマイガが、20年後に突然大発生して人々を驚かした事件は、潜伏期間をしめす古典的事例である。ウリミバエは1929年に宮古島で発見された後、1970年久米島でその発生が確認されるまでに40年を経過している。重定(1992)は、潜伏期間の問題を生物学的に拡散と増殖、目立ち易さ、環境の異質性を基礎に観測限界密度の概念を用いて理論的考察を行っている。

KIRITANI (1998) は施設害虫と露地害虫の侵入種について、発見後5年間の分布拡大を県を単位に見たところ、拡大率は両グループで変わらず、ただ発見時の既発生県数が施設害虫では7.2県にも及ぶのに、露地では1.4県であった。この違いは施設害虫は微小な種類が多いための発見容易度の差と考えられた。また回帰直線の外挿より侵入後、発見されるまでに施設では6年、露地では1年経過していると推定された。他方、外来昆虫が発見されてから、それが他県で（本土の場合）、あるいは

は他の島に（南西諸島）発生が報告されるまでの期間を調べたところ、地続きでは4.3±2.3年、島では海という環境の異質性のため9.5±9.7年を得た。これより本土では外来昆虫は侵入後発見までに約5-10年経過していると推定される。第3の方法として侵入昆虫についての報告の内、その侵入時期を推定している35例について推定潜伏期間を見てみると、0.5年から80年の幅があり、単純平均で11.8年となる。しかし35例中25例は10年以内でその平均は3.8±2.4年であった。10年以上の場合は多回侵入の可能性を排除できない。以上から外来昆虫は、通常発見された時点からさかのぼって最低5年程度経過していると結論できる。施設の侵入害虫が発見時から各種の殺虫剤に高度の抵抗性を示す場合が多いが、これは侵入害虫の特性というよりも侵入後に淘汰された可能性が大きい。

外来生物の侵入を阻止したり、侵入定着後の根絶や防除対策を立てるために、理論とは別に経験則が有効な場合が多い。侵入昆虫では日本全国(47都道府県)に分布が拡大するのは、気候条件や物理的障害がなければ、施設害虫では発見後約6年、露地害虫では約11年と推定された。同様に宮下氏によって紹介されたWILLIAMSON (1996) の「The ten rule」、すなわち、輸入/導入、導入/定着、定着/侵害の各ステップは10分の1の確率で例えば定着から侵害に移行するという経験則であるが、これを毎年3000万トン輸入される飼料に混入する雑草種子に例をとっても、輸入/導入/定着の過程を具体的にイメージすることが困難である。しかしこのような経験則が対象を限って作成されたら、侵入危険度の予測に大いに役立つであろう。

最後に温帯アジアにおける侵入昆虫の周辺地域への分布拡大は、貿易の流れからまず日本本土に最初の足がかりを作り、本土での増殖による分布拡大がある程度起こった後、沖縄や小笠原諸島に侵入が起こっている。このようなタイムラグは近隣の台湾、韓国、中国と日本の関係にも見られる（表2）。石井実氏の講演要旨には、アメリカシロヒトリ（1945に本土で発見）は「半世紀を経た現在も北

表2 日本および近隣地域における侵入害虫の発生  
(Kiritani 2002を改変)

	マツノザイ センチュウ	アメリカ シロヒトリ	オンシツ コナジラミ	イネミズ ゾウムシ	マメハモグリ バエ
日本本州・四国・九州	1905	1945	1974	1976	1990
北海道	未発生	2000	1975	1986	未発生
沖縄	1973	未発生	1976	1985	1983
小笠原	1974	1994	未発生	未発生	1994
韓国	1988	1958	1977	1988	1994
台湾	1976	未発生	1988	1990	1988
中国	1982	1979	不詳	1988	不詳

海道、南西諸島には侵入できないでいる。」とされているが、表2に示したように最近になって、北海道、小笠原父島に侵入定着している。これは日本本土に侵入後、光周期反応を変えることによって分布制限要因を打ち破る適応的变化に基づいていると思われる。このことは近い将来にはアメリカシロヒトリも南西諸島、台湾にまで分布を拡大する可能性をしめしている。日本本土で本種が大発生するような事態が起これば、これは直ぐ現実のものとなろう。侵入予測にはこのような現実的なアプローチも必要である。

KIRITANI K. (1998) Exotic insects in Japan. *Entomological Science* 1: 291-298.

KIRITANI K. (2001) Invasive insect pests and plant quarantine in Japan. *Food & Fertilizer Technology Center Extension Bulletin* 498:1-12.

MACARTHUR R.H. & WILSON E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. USA.

MORIMOTO N. & KIRITANI K. (1995) Fauna of exotic insects in Japan. *Bulletin of the National Institute of Agro-Environmental Sciences* 12: 87-120.

重定南奈子 (1992) 侵入と伝播の数理生態学 東京大学出版会、東京。

WILLIAMSON, M. (1996) *Biological invasions*. Chapman & Hall, London, UK.

## 日本生態学会50周年記念出版『外来種ハンドブック』のご紹介

鷲谷いづみ

東京大学大学院農学生命科学研究科保全生態学研究室 awashi@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp

最近では、外来種による生態系への影響に関する社会的な関心がかつてなく高まっています。日本生態学会自然保護専門委員会の外来種部会では、これまで5年以上にわたる検討の成果を踏まえて、「外来種ハンドブック」を編集し、2002年6月に日本生態学会50周年記念出版物としての出版を予定しています。外来種に係わる研究・実務・諸活動を精力的に進めている研究者をはじめとする150名にもものぼる執筆陣を生態学会内外から広く募って作成した「ハンドブック」は、わが国における外来種に関する情報を科学的な視点から広く網羅したものとなっています。外来種にかかる研究者の総力を結集して最新の情報をまとめた「ハンドブック」は、研究や実務に携わる方々だけでなく、外来種の問題に关心を持つすべての人々にとっての必携の書ともいえます。以下にその具体的な内容を紹介いたします。

なお、定価や割引価格での購入等に関する情報は、保全生態学研究会のHPをご参照ください。

日本生態学会50周年記念出版

書名：『外来種ハンドブック』

編集：日本生態学会、監修：村上興正・鷲谷いづみ

編集委員：池田透、江口和洋、石田健、太田英利、中井克樹、岩崎敬二、桐谷圭治、角野康郎、五箇公一

体裁：B5判、横二段組、並製本、400ページ（予定）

制作・発行：地人書館

価格：未定

刊行予定：2002年6月

本書の特徴：

①前半に総論として外来種の基本的事項から現状や管理のあり方、国や地方行政などを取り組み、法整備に向けての提案をまとめ、後半に各論として、さまざまな生物種や地域、問題を具体的に取

り上げた事例集をまとめた、日本初の外来種資料集。

②事例集では、アライグマやオオクチバスなどお馴染みの外来種はもちろん、最近問題視されている外来ペット昆虫や、バラスト水によって運ばれてくる海洋生物、人畜共通感染症をもたらすペット動物の寄生生物などまで150近い生物種と、琵琶湖や霞ヶ浦、深泥池など外来種によって大きく変わった湖沼環境、遺伝子汚染が危惧される琉球列島の両生・は虫類の現状といった地域別事例について、1項目1ページで解説（写真・図入り）。わが国で現在報告が可能な外来種のほとんどすべての事例を網羅した。

③執筆者は生態学会員を中心に、研究者および現場で対策にかかるその道のエキスパート150名余。外来種の生態や侵入経路、生態系への影響、経済的被害状況、侵入防止・駆除対策までを、最新の情報をもとに紹介する。

④専門外の人にも理解できる平易な記述を心がけた。研究者だけでなく、行政や教育関係者、環境アセスメント関係者必携の書。

### 目次：

#### A. 外来種問題の現状と課題

1. 外来種とは
2. 外来種問題は何故生じるのか
3. 外来種問題に対する国際的認識の高まり
4. 日本における外来種の問題
  - 1) 生物間相互作用を通じて在来種を脅かす
    - ①食べる-食べられるの関係を通じた影響／②競争によって在来種を抑圧する／③寄生生物を持ち込んで在来種を脅かす／④1種の侵入で多様な影響
  - 2) 在来種と交雑して雑種をつくることにより在来種の純系を失わせる
  - 3) 生態系の物理的な基盤を変化させる

4) 人に病気や危害を加える

- ①伝染病を持ち込む／②花粉症を引き起こす／③人に直接の危害を加える

5) 産業への影響

- ①農業への影響／②林業への影響／③漁業への影響／④利水障害

5. 日本における外来種対策の現状と課題

1) 現行の規制

- ①輸入規制／②遺棄・放逐の規制

2) 国の取り組み

- ①環境省の取り組み／②国土交通省河川局の取り組み／③国土交通省総合政策局環境・海洋課海洋室の取り組み／④農林水産省の取り組み（④-1 植物防疫法に基づく病害虫の侵入防止, ④-2 わが国が侵入を警戒している害虫）

3) 地方自治体の取り組み

- ①沖縄県におけるマングース対策の現状と課題／②奄美大島のマングース対策／③小笠原のノヤギ対策／④滋賀県の外来魚（ブラックバス・ブルーギル）駆除事業／⑤北海道のアライグマ対策－経緯と課題

4) NGO・NPOのとりくみ

5) 海外の法的規制

6) 生物利用に伴う侵入の「無法地帯」ともいえる日本：求められる法制度の整備

- ①外来種導入に関するリスク評価／②導入された外来種の管理を適正に行うための対策／③問題を起こした外来種の駆除や制御に関する対策／④在来種利用への切り替え

B. 外来種対策・管理はどのようにおこなうべきか。

1. 外来種対策に関する基本的な考え方－生態系管理と外来種管理

2. 外来種対策・管理のガイドライン

1) 予防的措置

- ①天敵導入の管理／非意図的導入の阻止

2) 野生化を含む外来種の管理

3) 侵入経路別対策

- ①飼料穀物輸入がもたらす強害雑草／②牧草地からの帰化植物～導入牧草のエスケープ／③緑化による外来雑草の侵入／④外国産緑化樹木の里山等への侵入／⑤ペット（飼育動物）の管理／⑥養殖業の管理、ウナギやアユ、ホタルなどの放流問題／⑦害虫の侵入経路と運搬者－自由貿易と植物検疫の確執／⑧バラスト水・稚貝の放流・釣り餌の輸入による外来海洋生物の侵入

C. 事例集

1. 種別事例集

ほ乳類：タイワンザル、カイウサギ、タイワンリス、外来リス類、ヌートリア、アライグマ、ニホンイタチ（三宅島）、テン、チヨウセンイタチ、ハクビシン、マンガース、ノネコ、イノシシ・イノブタ、ニホンジカ（養鹿）、キヨン、ヤギ、クマネズミ、屋久島のタヌキ、尖閣諸島のヤギ

鳥類：ソウシチョウ、ヤマドリ・キジ、ペツト鳥類、シロガシラ、ガビチョウ、メジロ、小笠原の固有鳥類と外来鳥類、三宅島の固有鳥類とイタチ、奄美大島の固有鳥類

爬虫・両生類：カミツキガメ、セマルハコガメ、ミナミイシガメ、ミシシッピアカミミガメ、スッポン、タイワンスジオ、サキシマハブ、タイワンハブ、アノールトカゲ、ニホンヒキガエル、ミヤコヒキガエル、ウシガエル、シロアゴガエル、オオヒキガエル、北海道の移入ガエル、琉球列島の移入は虫類

魚類：ニジマス、ブラウントラウト、ソウギョ、タイリクバラタナゴ、カダヤシ、オオクチバス、コクチバス、ブルーギル、カムルチー、ソードテール・ティラピア・プレコ、タイリクスズキ

昆虫：クリタマバチ、ブタクサハムシ、イネミズゾウムシ、アメリカシロヒトリ、アリモドキゾウムシ、ミバエ、インゲンテントウ、コナジラミ類、アザミウマ類、カイガラムシ類、ジャガイモシストセンチュウ、

ギンネムノキジラミ，オオモンシロチョウ，外来アブラムシ，外来テントウムシ類，沖縄の外来昆虫，小笠原の外来昆虫，アルファルファタコゾウムシ，イモゾウムシ，キンケクチブトゾウムシ，ヤサイゾウムシ，ハモグリバエ類，施設の侵入害虫，外来貯穀害虫，外来マメゾウムシ類，アルゼンチンアリ，マツノザイセンチュウ，セジロウンカ，セイヨウミツバチ，サンカマイガ，ネッタイシマカ，外来ハダニ類，ゴケグモ類，セイヨウオオマルハナバチ，外来ベットカブトムシ・クワガタムシ，ホソオチョウ，アオマツムシ，小笠原で激減する昆虫類

昆虫以外の無脊椎動物：陸生プラナリア，チャコウラナメクジ，アフリカマイマイ，オカヒタチオビガイ，スクミリンゴガイ（通称ジャンボタニシ），カワヒバリガイ，タイワンシジミ，サカマキガイ，ウチダザリガニ，アメリカザリガニ，カブトエビ類

海洋生物：ムラサキイガイ，ミドリイガイ，コウロエンカワヒバリガイ，シマメノウフネガイ，シナハマグリ，イガイダマシ，イッカククモガニ，チチュウカイミドリガニ，ヨーロッパフジツボ・アメリカフジツボ，マンハッタンボヤ，クロマメイタボヤ，カ

サネカンザシ，カニヤドリカンザシ

寄生生物：昆虫の寄生生物，ペット動物の寄生生物，ネコエイズウイルス，エキノコックス，移入貝類とともに持ち込まれた寄生虫

植物：ハルジオン，飼料穀物輸入による雑草，河原に侵入した外来種，ケナフ，法面緑化外来種，緑化とキク科植物，セイタカアワダチソウ，ニセアカシア，外来タンボボ，アカギ，ヒメムカシヨモギとオオアレチノギク，オオブタクサ，オオマツヨイグサ，ギンネム，リュウキュウマツ，コカナダモとオオカナダモ，ボタンウキクサ，公事業と移入水草，琵琶湖の外来水草

## 2. 地域別事例集

湖沼：北海道の湖沼，霞ヶ浦，河口湖，信州の湖，琵琶湖，深泥ヶ池

海洋：東京湾，大阪湾

## D. 付録資料

日本におけるワースト外来種50

日本の外来種リスト

種名学名対照表

外来種に関する図鑑，資料，本など

**2001年度活動報告(2001年4月～)****1. 地区会委員会**

2001年10月2日、東京大学農学部  
今年度の活動計画の検討

The process of biological invasion:

The arrival, establishment, and integration  
of exotic species into ecosystems

Jeffrey A. Crooks

**2. 地区会総会**

2002年1月12日、東京大学農学部  
2001年度活動（予定）報告  
会計報告  
50周年記念大会（2003年、つくば）準備状況  
の報告  
その他

(Smithsonian Environmental Research Center)

コメンテーター：仲岡雅裕（千葉大）

「外来昆虫の侵入と分布拡大のプロセス」

石井 実（大阪府大）

コメンテーター：大塚公雄

（東京医科歯科大）

「総合討論」

司会：鷲谷いづみ（東大）

**3. 公開シンポジウム**

2002年1月12日、東京大学農学部  
タイトル「外来生物の侵入・定着における生  
態学的プロセス」  
「はじめに」 宮下 直（東大）  
「生物間相互作用と外来種の侵入可能性」  
 難波利幸（大阪女子大）  
コメンテーター：嶋田正和（東大）

**4. 修論発表会**

2002年3月2日、東京大学教養学部

**5. 地区会報**

シンポジウム要旨などを掲載。

**2000年度会計報告****2000年度決算**

自2000年4月1日 至2001年3月31日

A. 収 入-----	2,272,039円
地区会会費還元金	1,082,900
還元金銀行利子	123
繰 越 金	1,189,016
B. 支 出-----	855,519円
シンポジウム-----	221,414円
講師旅費及謝金	105,380
通 信 費	37,440
ポ ス タ ー 費	7,630
懇 親 会 費	18,964
アルバイト代	52,000
会 報-----	594,105円
印 刷 費	378,000
発 送 費	216,105
修論発表会補助費-----	40,000円
会計収支（次年度繰越金）	1,416,520円

---

日本生態学会関東地区会会報 第50号

2002年3月31日 発行

日本生態学会関東地区会

会長 樋口広芳

事務局：〒113-8657 文京区弥生1-1-1

東京大学大学院農学生命科学研究所

生物多様性科学研究所

宮下 直（庶務），藤田 剛（会計）

加賀谷 隆（庶務，東大森林動物研）

大塚公雄（編集，東京医科歯科大学）

加藤和弘（編集，東大緑地植物実験所）

---

