

交雑がもたらす遺伝子汚染の実態

— 雑種に隠された危険性

河村 功一 Kouichi Kawamura

三重大学 生物資源学部 水圏分子生態学分野 教授

外来種との交雑は在来種の絶滅を生じるだけでなく、生態系を脅かす新種ともいえる生物をつくりだす危険性がある。国内外来種との交雑は個体群レベルにおいても問題となっているが、視覚的評価が難しいことから、その実態はよくわかっていない。こうした交雑は単に外来種問題にとどまらず、希少種保護においても問題となっている。

1 交雑とは

交雑というとライオン *Panthera leo* とトラ *Panthera tigris* の交雑（この場合、ライガーという）のような異なる種間での交配をイメージするかもしれないが、交雑は決して種に限った現象ではない。たとえば、家畜や野菜などの品種改良にみられる系統間交配は交雑の一つであるし、集団遺伝学では形態で区別がつかなくとも遺伝子型の異なる個体間の交配は交雑とよばれる。交雑に相当する英語である hybridization においてはその適用範囲はさらに広く、配列パターンが異なる2種類のDNAを結合させることなどもそのカテゴリーに含まれる。生物学事典には交雑の定義として、「異なる遺伝的背景をもつ個体間の交配」とあるが、この異なる遺伝的背景というのも極めて漠然とした表現であり、読者の方には具体的に

は何を指しているのかわからない方も多いと思う。そこで問題となるのは交雑の対象であるが、本稿で述べる交雑とは種から個体群までを指し、要は遺伝子組成の異なるグループの間での交配と考えていただければ結構である。なお、筆者の専門の関係上、淡水魚に偏る話となったがこれについてはご容赦いただきたい。

2 なぜ外来種との交雑が問題なのか？

環境省の外来生物法のHP(ホームページ)を見ると、外来種の問題点として生態系に与える影響が指摘されており、その具体的内容の一つとして、「近縁の在来の種と交雑して雑種をつくってしまい、在来種の遺伝的な独自性がなくなる」と記載されている¹⁾。外来種

は一般に侵入時の個体数は少なく、また異所的に生息する種の間では**生殖前隔離***が不完全な場合が多いことから、外来種は侵入先に近縁種が存在すると容易に雑種を生じる傾向がある²⁾。環境省のHPに書いてあるように外来種と在来種の雑種形成が問題とされるのは、こうした交雑により生じる個体は遺伝子レベルで見ると外来種の遺伝子をもつことからもはや在来種とよべるものではなく、また形態・行動といった表現型においても在来種の特徴が失われていることによる。しかしながら、こ

用語解説 Glossary

【生殖的隔離】

雑種形成を阻止するメカニズムを指し、大きく接合前隔離と接合後隔離に分けられる。前者は配偶行動の違い、交接器の不一致、後者は受精胚の致死、雑種不妊などが含まれる。

うした交雑が引き起こす現象は外来種による食害のように容易に見てわかるものではなく、特に国内外来種においては極めて困難である。その理由は後で述べることとして、ここではまず、外来種と在来種の交雑がもたらす結果について説明する。

3 外来種との交雑がもたらすもの

外来種と在来種の交雑は、人間の社会活動の産物であることから人為発生的なものであるが、その結果は交雑個体の妊性の程度により、Type 4-6の三つに大別される(図1)³⁾。Type 4の交雑の場合、雑種第一代(F₁)は不妊であることから雑種は一代限りであり、在来種との戻し交雑による**遺伝子浸透***はなく、遺伝子汚染は生じない。これは一見、問題がないように見えるが、実はこれは在来種にとっては配偶子の浪費であり、シナイモツゴ*Pseudorasbora pumila pumila*とモツゴ*P. parva*と交雑に見られるようにType 4の交雑が原因で絶滅するものも存在する⁴⁾。これに対し、Type 5と6の交雑の場合、雑種はF₁以降も妊性をもつことから、雑種と在来種の戻し交雑により遺伝子浸透が発生し、遺伝子汚染が生じる。この際、Type 5の交雑の場合、外来種と在来種の分布様式の違いなどにより遺伝子汚染は局所的であるのに対し、Type 6の交雑では遺伝子汚染は在来種の個体群全体にまで及び、最終的には雑種だけの状態となり在来種は必然的に消滅する。Type 5と6の交雑として、カワマス*Salvelinus fontinalis*とイワナ*S. leucomaenis*、タイリクバラタナゴ*Rhodeus ocellatus ocellatus*とニッポ

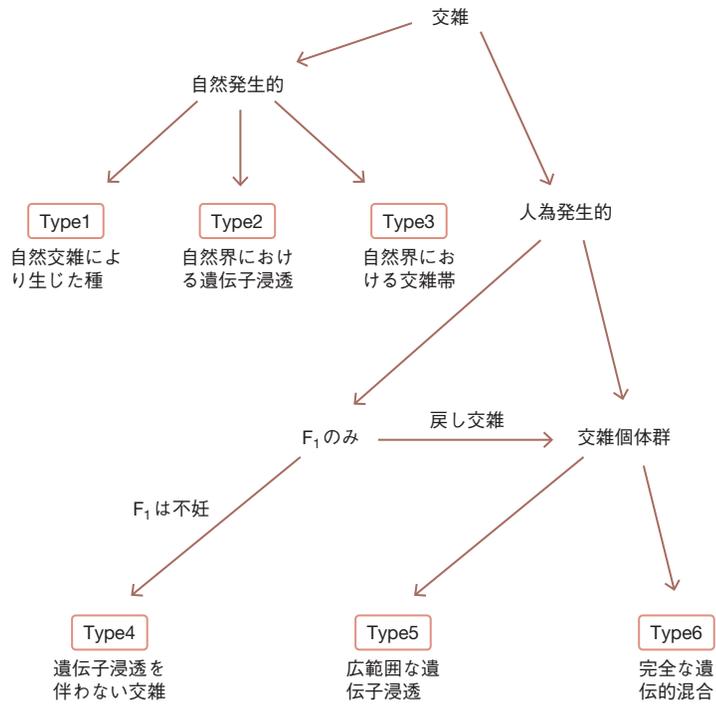


図1 交雑における六つのカテゴリー

[文献3)の図をもとに作成]

ンバラタナゴ*R. o. kurumeus*の例がそれぞれあげられる⁵⁾⁶⁾。これらからいえることは、遺伝子浸透の有無に関わらず外来種との交雑は在来種の存在を脅かす危険性が高いことである。

4 雑種に隠された危険性

雑種は父親種と母親種の両ゲノムを併せもつことから両種の間中型が予想されるが、外来種と在来種の交雑においては繁殖力、分散能力、競争力といった適応形質において両親種を凌ぐ雑種が出現する場合がある⁷⁾。この現象は交雑による侵略性の獲得とよばれ、その要因として、i) 交雑による新たな遺伝子型の創出、ii) 遺伝的多様性の増加による適応度の向上、iii) 雑種強勢ないしは劣勢有害遺伝子の発現抑制が

指摘されているが、具体的なメカニズムはよくわかっていない⁸⁾。有名な例としてイネ科の*Spartina maritima*と*S. alterniflora*の雑種である*S. anglica*があげられるが、この雑種は繁殖力が両親種を上回るだけでなく、親種が生息できない環境においても生育可能性があることが知られている⁹⁾。交雑による侵略性の獲得の報告例はまだ少ないが、タイリクバラタナゴとニッポンバラタナゴの雑種が競争によりニッポンバラタナゴだけでなく他のタナゴ類まで駆逐するといった現象は、この一例と見ることのできる(河村、未発表)。

用語解説 Glossary

【遺伝子浸透】

妊性を伴う交雑において、交雑個体と在来種との間の戻し交配の繰り返しにより、外来種の遺伝子が在来種の個体群内に広がること。

表1 淡水魚における国内外来種^{※1}

国内外来種			導入理由	RDB カテゴリー ^{※2}	在来種との交雑の有無 ^{※3}	
コイ目	コイ科	コイ	<i>Cyprinus carpio</i>	食用		○
		ゲンゴロウブナ	<i>Carassius cuvieri</i>	遊漁	EN	
		ギンブナ	<i>C. sp.</i>	遊漁		
		ニゴロブナ	<i>C. auratus grandoculis</i>	食用	EN	
		ヤリタナゴ	<i>Tanakia lanceolata</i>	非意図的	NT	
		アブラボテ	<i>T. limbata</i>	鑑賞 (?)	NT	○
		ミヤコタナゴ	<i>T. tanago</i>	鑑賞	CR	
		カネヒラ	<i>Acheilognathus rhombeus</i>	非意図的		
		イチモンジタナゴ	<i>A. cyanostigma</i>	非意図的	CR	
		シロヒレタビラ	<i>A. tabira tabira</i>	非意図的	EN	
		アカヒレタビラ	<i>A. t. erythropterus</i>	非意図的	EN	
		ゼニタナゴ	<i>A. typus</i>	非意図的	CR	
		ニッポンバラタナゴ	<i>Rhodeus ocellatus kurumeus</i>	非意図的	CR	○
		カゼトゲタナゴ	<i>R. atremius atremius</i>	鑑賞	EN	○
		スイゲンゼニタナゴ	<i>R. a. suigensis</i>	保全	CR	
		ワタカ	<i>Ischikauia steenackeri</i>	非意図的	CR	
		ハス	<i>Opsariichthys uncirostris uncirostris</i>	非意図的	VU	○
		オイカワ	<i>Zacco platypus</i>	非意図的		○
		カワムツ	<i>Nipponocypris temminckii</i>	非意図的		
		ヌマムツ	<i>N. sieboldii</i>	非意図的		
		ヒナモロコ	<i>Aphyocypris chinensis</i>	鑑賞	CR	
		タカハヤ	<i>Rhynchocypris oxycephalus</i>	保全		○
		アブラハヤ	<i>R. lagowskii</i>	非意図的		
		モツゴ	<i>Pseudorasbora parva</i>	非意図的		○
		シナイモツゴ	<i>P. pumila pumila</i>	非意図的	CR	
		ビワヒガイ	<i>Sarcocheilichthys variegatus microoculus</i>	非意図的		
		ムギツク	<i>Pungtungia herzi</i>	非意図的		
タモロコ	<i>Gnathopogon elongatus elongatus</i>	食用				
ホンモロコ	<i>G. caeruleus</i>	食用	CR			
ゼゼラ	<i>Bivia zezera</i>	非意図的	VU			
カマツカ	<i>Pseudogobio esocinus esocinus</i>	非意図的				
ツチフキ	<i>Abbottina rivularis</i>	非意図的	EN			
ズナガニゴイ	<i>Hemibarbus longirostris</i>	非意図的				
ニゴイ	<i>H. barbuis</i>	非意図的				
イトモロコ	<i>Squalidus gracilis gracilis</i>	非意図的				
スゴモロコ	<i>S. chankaensis biwae</i>	非意図的	VU			
コウライモロコ	<i>S. c. subsp.</i>	非意図的				
デメモロコ	<i>S. j. japonicus</i>	非意図的	VU			
ナマズ目	ギギ科	ドジョウ	<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	食用		
		シマドジョウ種群	<i>Cobitis sp.</i>	非意図的	EN	
		オオガタスジシマドジョウ	<i>Cobitis magnostriata</i>	非意図的		
		フクドジョウ	<i>Noemacheilus barbatulus toni</i>	非意図的	EN	
ナマズ目	アカザ科	エゾホトケドジョウ	<i>Lefua nikkonis</i>	非意図的	EN	
		ナマズ	<i>Silurus asotus</i>	食用		
		アカザ	<i>Liobagrus reini</i>	鑑賞 (?)	VU	
サケ目	キュウリウオ科	ワカサギ	<i>Hypomesus nipponensis</i>	食用		
		アユ	<i>Plecoglossus altivelis altivelis</i>	遊漁, 食用		
		リュウキュウアユ	<i>P. a. ryukyuensis</i>	自然保護	CR	
サケ目	サケ科	イワナ	<i>Salvelinus leucomaenis</i>	遊漁, 食用		○
		ベニザケ (ヒメマス)	<i>Oncorhynchus nerka</i>	遊漁, 食用	CR	
		クニマス	<i>O. kawamurae</i>	遊漁, 食用	EW	
		サケ	<i>O. keta</i>	食用		
		サクラマス (ヤマメ)	<i>O. masou masou</i>	遊漁, 食用	NT	○
		サクラマス (ヤマメ, アマゴ)	<i>O. m. ishikawae</i>	遊漁, 食用	NT	○
ビワマス	<i>O. m. subsp.</i>	遊漁, 食用	NT			
トゲウオ目	トゲウオ科	ハリヨ	<i>Gasterosteus aculeatus microcephalus</i>	鑑賞	CR	
		イトヨ	<i>G. a. aculeatus</i>	鑑賞		○
ダツ目	メダカ科	メダカ	<i>Oryzias latipes</i>	鑑賞	VU	○
スズキ目	ケツギョ科	オヤニラミ	<i>Coreoperca kawamebari</i>	鑑賞		
		ドンコ	<i>Odontobutis obscura</i>	非意図的		
		トウヨシノボリ	<i>Rhinogobius kurodai</i>	非意図的		
	ヌマチチブ	<i>Tridentiger brevispinis</i>	非意図的			

※1 瀬能 (2013) の日本の国内外来魚リストに加筆・修正。

※2 RDBカテゴリーは、環境省レッドリスト (2013) に準拠。EW: 野生絶滅; CR: 絶滅危惧IA; EN: 絶滅危惧IB; VU: 絶滅危惧II; NT: 準絶滅危惧

※3 個体群レベルでの交雑を含む。

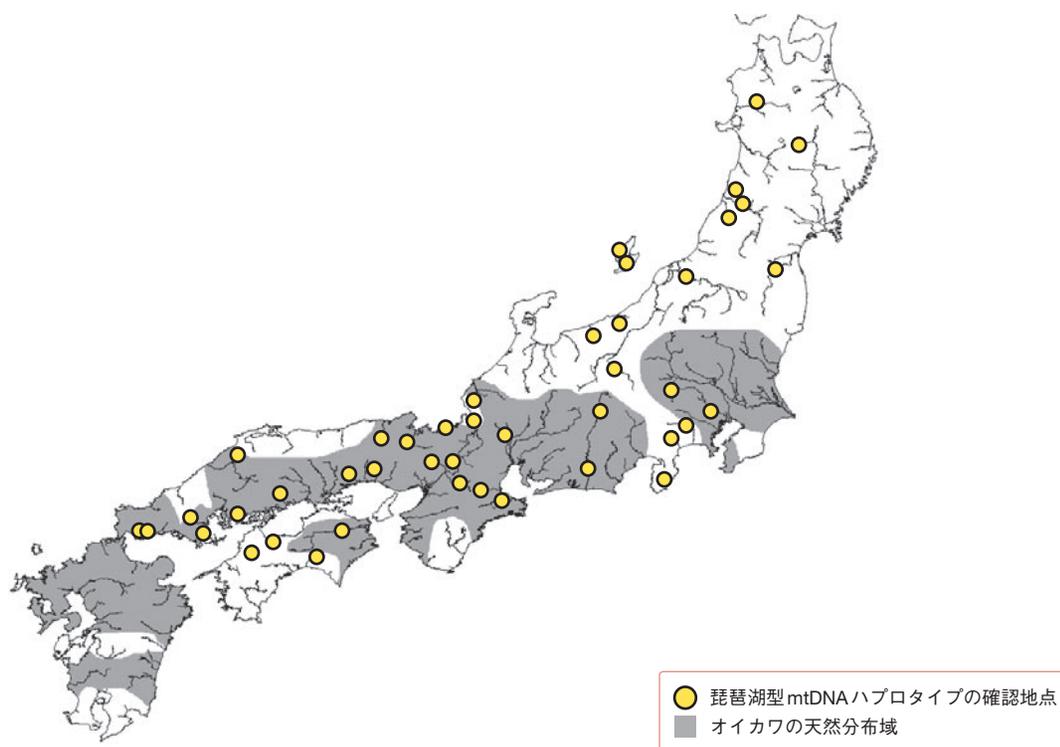


図2 ミトコンドリア DNA (mtDNA) からみた琵琶湖産オイカワの移植の実態

(磯村・河村, 未発表)

外来種の増加に歯止めが掛からない現在、交雑による侵略性の獲得は外来種の潜在的危険性の一つとして十分留意しておく必要がある。特に国内外来種の場合、侵入先で近縁種に遭遇する機会は多く、両者の間の生殖的隔離は不完全な場合が多いことから、国外外来種以上に危険性は高いといえる。

5 淡水魚における国内外来種の実態

国内外来種は近年注目されるようになった在来種の国内移植の問題であるが、これは歴史的に見て決して新しいものではない¹⁰⁾。淡水魚は水産重要種が多いことから移植の歴史は古く、また種数も多いことから外来種の数

は脊椎動物のなかでも群を抜いている¹¹⁾。さらに種数において国内外来種は国外外来種に匹敵し¹²⁾、瀬能¹⁰⁾は日本産淡水魚の約20%が国内外来種であるとしている。ところがこの国内外来種の内訳であるが、表1を見れば明らかのように、水産重要種よりも非重要種のほうが多い結果となっている。また、この非水産重要種の導入理由はほとんどが水産重要種の種苗放流等に付随した非意図的なものであり、特に大正以降、全国におこなわれた琵琶湖産アユ *Plecoglossus altivelis altivelis* の放流の影響は大きいとされている¹²⁾¹³⁾。実際、筆者らの研究において琵琶湖産オイカワ *Zacco platypus* のミトコンドリアDNA (mtDNA) が天然分布域のみならず非天然分布域からも広く検出されたことは、この可能性を強く示唆している(図2:

磯村・河村, 未発表)。移植の際に水という媒体を必要とするため、同所的に生息する生物の非意図的の移植が生じやすいのは海洋生物における外来種の大きな特徴であるとされるが⁷⁾、淡水魚についても同様のことは当てはまるといえる。

6 希少種が引き起こす遺伝子汚染

日本産淡水魚の国内外来種におけるもう一つの特徴は希少種の多さである。表1の約半数が環境省レッドリストの掲載種であり¹⁴⁾、このなかにはミヤコタナゴ *Tanakia tanago* のような天然記念物クラスのものまで含まれる。こうした希少種が国内外来種化している理

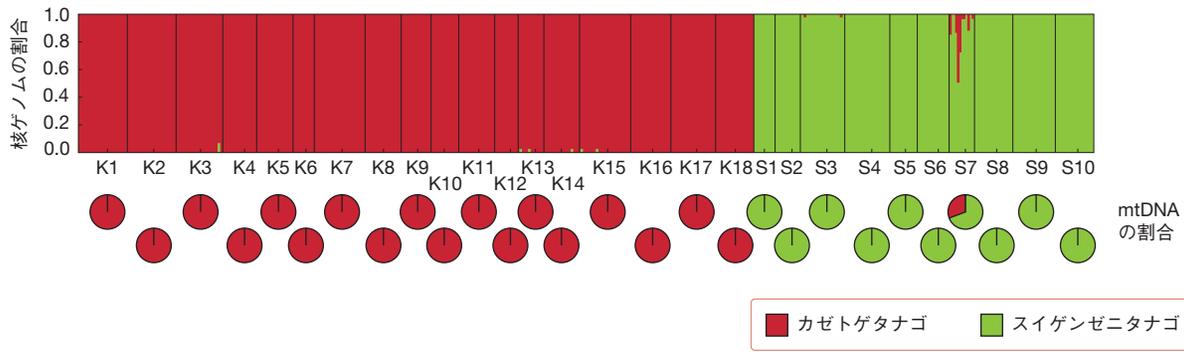


図3 核ゲノムとミトコンドリア DNA (mtDNA) からみたスイゲンゼニタナゴの遺伝的集団構造

K1-18, S1-10はそれぞれカゼトゲタナゴとスイゲンゼニタナゴの各個体群を表す

[文献 18) の Fig.6 を変更]

由は、水産重要種の移植に付随した移植に加え、鑑賞を目的とした移植放流をあげることができ、オヤニラミ *Coreoperca kawamebari* のように西日本に生息する種が、移植により関東地方にまで分布を広げた例も存在する¹⁰⁾。このため種によってはイチモンジタナゴ *Acheilognathus cyanostigma* のように天然分布域では絶滅危惧種であるのに対し、移植先では普通種といった滑稽な状況まで生じており¹⁵⁾、自然保護の現場では保護と駆除のいずれを選択するかといった難しい問題にまでなりつつある。

この希少種という名の国内外来種であるが、実は遺伝子汚染を生じているものも存在する。スイゲンゼニタナゴ *Rhodeus atremius suigensis* は岡山平野に限定的に分布する淡水魚で、絶滅の危険性が高いことから国内希少野生動物種に指定されている¹⁶⁾。本種には九州中北部に生息するカゼトゲタナゴ *R. a. atremius* という亜種が存在し、こちらはスイゲンゼニタナゴよりはランクは低いものの環境省レッドリストでは絶滅危惧IBに指定されている¹⁷⁾。両者は遺伝的に大きく分化しているもの

の形態的相違はわずかであることから、**隠蔽種***に近い特徴を有している。ところが近年、遺伝子分析の結果、岡山県内の1河川においてカゼトゲタナゴとの交雑個体群の存在が明らかとなり、これはカゼトゲタナゴの密放流によるとされている(図3)¹⁸⁾。問題はこうした交雑個体群の扱いであるが、両親が絶滅危惧種であることから同じく絶滅危惧種とする考えもあるが、遺伝子レベルではスイゲンゼニタナゴの特徴を失っていることから、外来種との交雑個体群とみなすべきであり、近隣個体群への遺伝子汚染の拡大を阻止するうえでも駆除が必要と思われる。

7 同種という名の 見えない交雑

ここまでは種ないしは亜種レベルでの交雑の話であったが、亜種以下の個体群レベルでの交雑も存在し、その一例としてアマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* があげられる。アマゴは神奈川県以南に生息するサクラマス *O. m.*

masou の亜種であるが、遊漁の対象としてアユと並び人気が高いことから、全国的に大規模な移植がおこなわれている¹⁹⁾。アマゴは隔離性の高い渓流域に生息するため個体群間で地理的変異といった形態上の違いが存在するが²⁰⁾、現在、こうした地域個体群は移植放流により絶滅の危機に瀕している。筆者らは和歌山県古座川の調査において、移植水域では移植個体と在来個体の間で大規模な交雑が生じているだけでなく、形態的特徴も移植個体の遺伝子浸透に伴い大きく変化していることを明らかにした(図4)²¹⁾。こうした現象は

用語解説 Glossary

【隠蔽種】

外部形態においてはほとんど違いが見られないにも関わらず、遺伝的には異なる種のこと。

【異系交配弱勢】

広域分布種において各個体群は環境適応において固有の遺伝子型をもつとされ、他個体群との交雑はこの遺伝子型の崩壊を生じることから、その適応度が低下するというもの。具体的なメカニズムはよくわかっていない。

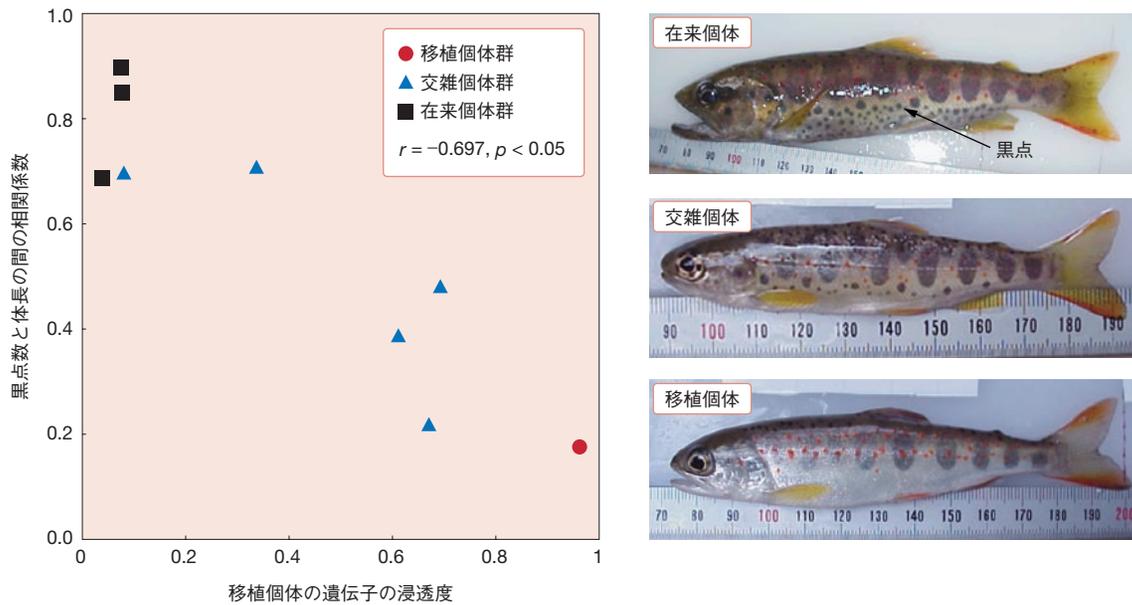


図4 移植個体との交雑に伴うアマゴの形態変化

[文献21)のFig.1とFig.5を改変]

アマゴに限ったことではなく、欧米のサケマス類においては移植個体と在来個体群の交雑による異系交配弱勢*の存在も指摘されており²²⁾、個体群レベルでの交雑は国内外来種問題の一つといえる。

個体群間での交雑の場合、種間の場合と異なり生殖的隔離はほとんど存在しないことから、現在、野外において国内外来種と在来種の交雑が最も進んでいるのは個体群間である可能性は極めて高い。しかしながら、アマゴのような特殊な例を除き、個体群間での交雑は視覚的評価による検出は一般に難しく、分子生物学的手法に頼らざるを得ないことから、現在判明している交雑は氷山の一角といっても過言でない。たとえば九州産ニッポンバラタナゴの場合、タイリクバラタナゴとの交雑は以前から知られていたが、近年、近畿産ニッポンバラタナゴの間でも交雑

が生じていることが筆者らの研究により明らかにされている¹⁵⁾。また、先ほど述べたオイカワにおいては移植個体による大規模な遺伝子汚染の存在の可能性まで示唆されている(中野・河村、未発表)。こうした事実は個体群間での交雑がいかに複雑かつ深刻なものであるかを如実に物語っている。

8 自然保護の抱えるジレンマ

国内外来種と在来種の交雑には、実は必要悪ともいえる側面も存在する。希少種保護における一番の課題は個体数の回復であるが、遺伝的多様性の低下、近況弱勢などにより適応度が著しく低下した個体群の場合、これは容易ではない。この対処法として他個体群からの個体導入による遺伝的改善があ

げられ、これは保全生物学における希少種救済の有効なオプションの一つとされている²³⁾。しかしながら、この移植は見方を変えれば立派な国内外来種の創出であり、果たして問題点はないのかといった疑問が生じる。実際、オーストリアのアイベックス*Capra ibex*に見られるような異系交配弱勢による失敗例もあることから²⁴⁾、こうした移植は自然保護においてはファイナルチョイスであるべきであり、その実践に当たっては対象種だけでなく生態系全体に与える影響についても十分な事前評価が必要である²³⁾。

外来種と在来種の交雑において、一番有効なのは早期発見による外来種と交雑個体の撲滅であるが、これは決して容易ではなく、現実的にはいかにして交雑の拡大を防ぐかといった制御の問題となりつつある²⁾。ところがType 6の交雑の場合、交雑の進行に伴い遺

伝子レベルにおいても雑種と在来種の区別がつかなくなることから、防御も決して容易ではない。北米のカットスロートトラウト *Oncorhynchus clarki* などはそのよい例であり、本種においては現在、亜種間ならびにニジマス *O. mykiss* との交雑により非交雑個体がほとんど存在しない状況にまで至っている。このため、保護の現場においては遺伝子汚染の程度の低い個体は保護対象にすべきといった意見まで出ており、希少種保護のあり方について大きな問題を投げかけている²⁵⁾。こうした問題は日本国内においても十分予想されることであり、今後の議論が必要かと思われる。

9 外来種との交雑が意味するもの

交雑は自然界において一般的に見られる現象であり、動物では比較的希ではあるものの植物の場合、交雑起源の種はごく普通に見られることから、交雑は生物進化における一大原動力である²⁶⁾。このため、外来種と在来種の交雑もこうした自然発生的交雑と同等にみなす考え方があがるが、これは大きく間違っている。近年の人類による大規模な環境改変ならびに地球規模での生物の大移植は、地球がかつて経験したことのないスケールでの生物の交雑を引き起こしており、これは地球における生物相の均一化ならびに在来種の大量絶滅の一大要因ともなっている²³⁾。こうしたことから外来種による交雑の問題は生物多様性維持における重要な問題であり、地球の生態系を守っていく上で無視できない問題であることをよく認識する必要がある。

[文 献]

- 1) 環境省. 外来種について【外来生物法】. 2014年10月20日 閲覧 <<http://www.env.go.jp/nature/intro/1outline/basic.html>> (2014).
- 2) 河村功一, 片山雅人, 三宅琢也, 原田泰志, 加納義彦ほか. 日本生態学会誌, **59**, 131-143 (2009).
- 3) Allendorf, F. W., Leary, R. F., Spruell, P. & Wenburg, J. K. *Trends Ecol. Evol.*, **16**, 613-622 (2001).
- 4) Konishi, M. & Takata, K. *Conserv. Genet.*; **5**, 463-474 (2004).
- 5) Kawamura, K., Ueda, T., Arai, R., Nagata, Y., Saitoh K. *et al. Zool. Sci.*, **18**, 1027-1039 (2001).
- 6) 北野聡. カワマスー放流と雑種形成. 外来種ハンドブック (日本生態学会編) 114 (地人書館, 2002).
- 7) Lockwood, J. L., Hoopes, M. F. & Marchetti, M. P. *Invasion Ecology*. (Blackwell Publishing, Malden, 2007).
- 8) Ellstrand, N.C. & Schierenbeck, K. A. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **97**, 7043-7050 (2000).
- 9) Ayres, D. R. & Strong, D. R. *Am. J. Bot.*, **88**, 1863-1867 (2001).
- 10) 瀬能宏. 国内外来種とは何か. 見えない脅威“国内外来魚” どう守る地域の生物多様性 (日本魚類学会自然保護委員会編) 3-18 (東海大学出版会, 2013).
- 11) 日本生態学会編. 外来種ハンドブック. (地人書館, 2002).
- 12) 松沢陽土, 瀬能宏. 日本の外来魚ガイド. (文一総合出版, 2008).
- 13) 水野信彦. 分布の拡大. 日本の淡水生物—侵略と攪乱の生態学 (川合楨次, 川那部浩哉, 水野信彦編) 172-182 (東海大学出版会, 1980).
- 14) 環境省. 環境省 報道発表資料—平成25年2月1日—第4次レッドリストの公表について (汽水・淡水魚類) (お知らせ). 2014年10月20日 閲覧 <<http://www.env.go.jp/press/press.php?serial=16264>> (2002).
- 15) 三宅琢也, 河村功一. タナゴ類における遺伝子浸透—見えない外来種—. 見えない脅威“国内外来魚” どう守る地域の生物多様性 (日本魚類学会自然保護委員会編) 67-83 (東海大学出版会, 2013).
- 16) 河村功一. スイゲンゼニタナゴ. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—4汽水・淡水魚類 (環境省自然環境局野生生物課編) 46-47 (自然環境研究センター, 2003).
- 17) 河村功一. カゼトゲタナゴ. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—4汽水・淡水魚類 (環境省自然環境局野生生物課編) 152-153 (自然環境研究センター, 2003).
- 18) Miyake, T., Nakajima, J., Onikura, N., Ikemoto, S., Iguchi, K. *et al. Conserv. Genet.*, **12**, 383-400 (2011).
- 19) 中野繁, 田口茂男, 柴田勇治, 古川哲夫, サツキマス・アマゴ. 改訂版 山溪カラー名鑑 日本の淡水魚 (川那部浩哉, 水野信彦, 細谷和海編) 169-179 (山と溪谷社, 2001).
- 20) 木村英造. 淡水魚増刊 ヤマメ・アマゴ特集. (淡水魚保護協会, 1982).
- 21) Kawamura, K., Kubota, M., Furukawa, M. & Harada, Y. *Conserv. Genet.*, **8**, 1163-1176 (2007).
- 22) Hallerman, E. M. *Coadaptation and outbreeding depression*. (Hallerman, E. M. (ed.), *Population Genetics: Principles and Applications for Fisheries Scientists*, 239-259 (American Fisheries Society, 2003).
- 23) Allendorf, F. W. & Luikart, G. *Conservation and the Genetics of Populations*, 2nd edn. (Blackwell Publishing, Malden, 2013).
- 24) Templeton, A. R. *Coadaptation and outbreeding depression*. (Soulé, M. E. (ed.), *Conservation Biology*, 105-116 (Sinauer Associates, 1986).
- 25) Allendorf, F. W. & Leary, R. *Conserv. Biol.*, **2**, 170-184 (1988).
- 26) Arnold, M. L. *Evolution through Genetic Exchange*. (Oxford University Press, New York, 2006).



河村 功一 Kouichi Kawamura

三重大学 生物資源学部 水圏分子生態学分野 教授

略 歴：1986年、京都大学農学部農林生物学科卒業。1990年、京都大学農学部水産学科博士後課程中退（農学博士）。水産庁養殖研究所主任研究官を経て、2004年より現職。

専 門：保全遺伝学

受賞歴：日本生態学会論文賞（2008年、共著）、日本魚類学会論文賞（2014年、共著）

著 書：見えない脅威“国内外来魚”—どう守る地域の生物多様性—（東海大学出版会，2013：共著）、外来生物—生物多様性と人間社会への影響—（裳華房，2011：共著）など