

科学研究費助成事業 研究成果報告書

令和元年5月15日現在

機関番号：14101

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2016～2018

課題番号：16K07514

研究課題名(和文) 特定外来種ヌートリアに見る外来種の定着成功要因の解明

研究課題名(英文) Analysis of factors contributing to invasion success of an invasive alien species of nutria, *Myocastor coypus*, in Japan

研究代表者

河村 功一 (Kawamura, Kouichi)

三重大学・生物資源学研究科・教授

研究者番号：80372035

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,800,000円

研究成果の概要(和文)：特定外来種ヌートリアの日本における定着成功を種としての生物学的特徴と侵入時の創始者集団が持つ遺伝的特徴の2点から探ることを目的とし生理、行動、遺伝の3点から解析を行った。本種は他の齧歯類と比べ視覚は退化的であったが、聴覚と嗅覚は発達していることが明らかとなった。聴覚の発達は個体間での音声コミュニケーションに対応し、視覚の退化と嗅覚の発達は水棲適応との関係が覗かれた。マイクロサテライトDNAにおいて集団間で遺伝的多様性に差は見られたものの主要組織適合遺伝子複合体においてはこうした違いは見られず、定着成功における機能的遺伝子の多様性の重要性と安定化淘汰の存在が考えられた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

本研究によりヌートリアの水棲適応の実体が明らかにされると共に、分子遺伝学的に見て日本におけるヌートリアの定着成功は導入時の遺伝的多様性(特に機能的遺伝子)の高さが大きく関係している事が考えられた。また、ヌートリアは視覚が退化的であるのに対し聴覚・嗅覚は発達し、個体間での音声コミュニケーションを行うといった行動生態的特徴も明らかとなった。こうした知見は現在課題となっている本種の効率的駆除・防除技術の開発において大きく貢献することが期待される。

研究成果の概要(英文)：Invasion success of an invasive alien species of nutria, *Myocastor coypus*, in Japan was analyzed in physiology, behavior and genetics, focusing on the characteristics of species as well as those of founder in invasion. Compared with other rodents, nutria was characterized by the sensual development of hearing and smelling, contrary to the sensual degeneration of vision. The sensual development of hearing corresponds to vocal communication in community, and the sensual degeneration and development of vision and smelling were considered to be related to the aquatic adaptation of nutria. Among Japanese populations of nutria, genetic difference was found in microsatellite DNA (neutral gene), while it was not observed in major histocompatibility complex (functional gene). This suggests the importance of functional genes and the role of stabilizing selection in invasion success.

研究分野：分子生態学

キーワード：定着成功 感覚適応 創始者効果 ゲノム解析 局地適応 侵略的外来種 遺伝的多様性 比較解剖

様式 C-19, F-19-1, Z-19, CK-19 (共通)

1. 研究開始当初の背景

(1)外来種の種数と損害は増加しているにも関わらず、その駆除・防御は殆どの種において立ち遅れているのが現状である。その理由として、その種の定着成功の決定要因が判っていないことが挙げられる。

(2)外来種の定着成功の決定要因として、①競合種や天敵の不在、②摂餌・営巣に適した生息環境の存在、③環境適応能の高さ、④侵入時の創始者集団が持つ遺伝的多様性、⑤侵入回数、⑥移入時の集団サイズの6つが大きく挙げられる。①-③は種として持つ生物学的要因、④-⑥は創始者集団が持つ遺伝的要因である。

(3)外来種の定着成功において種の特徴は比較的調べられているのに対し、創始者集団の遺伝的特徴について注目した研究は少ないのが現状である。

(4)日本産ヌートリアは食性等において原産地の集団との間に生態的相違が見られる事から、外来種における局所適応の可能性も高い。

2. 研究の目的

(1)ヌートリアは潜水して摂餌を行うこともあることから、視覚器における水生適応の有無を調べる。

(2)各種動物が最もよく見る方向は種の摂餌生態を顕著に反映することから、ヌートリアの網膜における視細胞分布を解析し、視軸と視力を調べる。

(3)ヌートリアと齧歯類における近縁種の視覚機能を比較することにより、本種の分布拡大の成功における視覚の寄与を検討する。

(4)草食動物であるヌートリアの定着成功の要因として、新たな食資源の開拓の可能性（肉食化による二枚貝類の摂食）が疑われたため、飼育実験において摂食試験を行う。

(5)ヌートリアの定着成功の要因の一つに行動生態学的特性が上げられるが、その内の音声コミュニケーションについて調査する。

(6)ヌートリアが日本に持ち込んだヌートリア糞線虫の生活史について調査する。

(7)ヌートリア定着の歴史的経緯として国策増殖の消滅が上げられるが、その原因について文献調査を行う。

(8)感覚受容において重要とされる味覚と嗅覚遺伝子にフォーカスを当て、進化的観点から定着成功との関係を調べる。

(9)中立分子マーカーと機能的遺伝子について集団間で比較を行い、創始者効果と定着成功の関係を調べる。

3. 研究の方法

(1)眼球、レンズ及び瞳孔の形態形質を解析して視覚機能を表現する各種パラメータを計算することにより、本種における視覚の環境適応性（水生、昼夜行性等）を検討する。

(2)網膜を細分してパラフィン横断及び縦断組織標本を作製し、部位毎の視細胞数を計測することにより視細胞密度分布を調べ、視軸方向を検討する。また視細胞最高密度とレンズ径から視力を推定する。

(3)ヌートリアの成獣3個体を用いて、これまでの実験で嗜好度が判明している野菜類6品目（レンコン、ニンジン、カボチャ、ダイコン、キュウリ、ピーマン）の中から1品目と、4種の二枚貝類（イシガイ、マシジミ、トンガリササノハガイ、ニセマツカサガイ）のうちから1種を選んで組み合わせ、どちらをどのくらい摂食するかを繰り返し実験する。試験回数は各被験個体について69回、全207回行う。

(4)岡山理科大学で飼育しているヌートリア成獣5個体の行動を継続観察すると共に、録音・録画を行い、そこから鳴き声を抽出し、周波数や鳴声の継続時間、波形などの音声分析を行う。

(5)岡山県産野生ヌートリア亜成獣1個体および成獣1個体、島根県産野生ヌートリア幼獣1個体の腸管を検鏡し、部位ごとにヌートリア糞線虫の虫卵および虫体の検出を行う。

(6) ヌートリア定着の歴史的経緯を探るため、国立国会図書館や公文書館などに所蔵されている文献、公文書類、新聞記事などについて文献調査を行う。

(7) 嗅覚受容体遺伝子(OR)と苦味受容体遺伝子(Tas2R)について近縁種間との間で比較を行い、ヌートリアの進化に伴う感覚適応の実態を明らかにする。

(8) 中立分子マーカーとしてマイクロサテライト DNA (MS)を機能的遺伝子として主要組織適合遺伝子複合体遺伝子(MHC)を用い、ヌートリアの主要生息地である岡山平野と濃尾平野の集団について遺伝的多様性の比較を行い、集団適応における機能的遺伝子の役割を見る。

4. 研究成果

(1) ヌートリアのレンズ直径 (lens diameter, LD) は厚み (lens thickness, LE) より 25~32%大きかった。水生適応した海棲哺乳類や魚類のレンズはほぼ球形であることから、本種の視覚は水生適応していないことが推察された。毛様体は欠落しており、焦点調節は行われていないと考えられた。しかし、マウスにおける LD/LE は 111~119%とされることからレンズの屈折率はマウスより大きく、本種のレンズの集光能は高いと言える。また瞳孔は縦長スリット状であり、収縮した際も焦点調節が可能であると考えられた。レンズの直径 (LD) に対する眼球径 (ED) の比は 0.5-0.6 であり、夜行性動物での範囲 (0.6-0.8) に含まれた。視細胞の局在は認められず明確な視軸は持たないと推察された。最高密度は $50 \times 10^3 \sim 85 \times 10^3$ cells/mm² であり、視力は 0.03~0.05 と低かった。

(2) 比較対象としたデグー (*Octodon degus*) とチンチラ (*Chinchilla lanigera*) の網膜においても視細胞の局在は認められず、視軸は持たないと推察された。視細胞密度はそれぞれ $120 \times 10^3 \sim 152 \times 10^3$ cells/mm² 及び $100 \times 10^3 \sim 143 \times 10^3$ cells/mm² でヌートリアより高密度であり、視力も 0.07~0.08 及び 0.10~0.12 と高かった (図1)。いずれも草食性であるため視力は餌の探索よりも捕食者の視認に影響する可能性が高く、ヌートリアの視力がデグーやチンチラよりも低いことは、本種の透明度の低い陸水環境への適応に伴う退化とも考えられる。

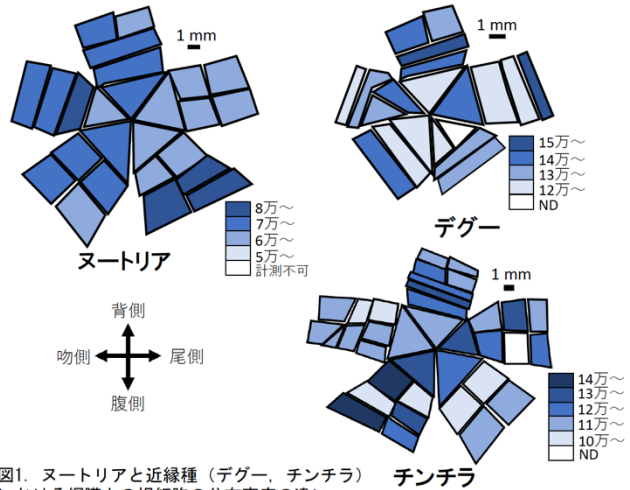


図1. ヌートリアと近縁種 (デグー, チンチラ) における網膜上の視細胞の分布密度の違い

(3) 全試験を通して二枚貝類を摂食したヌートリアは1個体の成獣雄のみで、しかも207試験中僅か2試験であり、全試験の2.9%であった。この個体が摂食した二枚貝類は、イシガイが1個体、トンガリササノハガイが1個体の計2個体のみであり、どちらの場合も軟体部の殆どを食べ残し、部分的な摂食に留まった。他の2個体は138試験中、二枚貝類を全く摂食しなかった。また、試験中にすべての個体が二枚貝類を一旦保持する行動が見られたものの、その直後に放棄し、その後全く興味を示すことがなかった。それどころか、直接二枚貝類を提示した場合には、首を振って嫌がるような動作をする個体や、匂いを嗅いだけで逃げ出す個体もあり、これらのことから、今回試験に使用したヌートリアは、二枚貝類を好適な摂食対象として認識しておらず、むしろ忌避している結果となった。このことは野外における観察 (ヌートリアの二枚貝類の摂餌) と大きく異なり、今後、二枚貝類の摂餌を誘発する条件についての調査が必要と思われる。

(4) ヌートリアの鳴声は計392回確認され、それらはFa型(244回)、Kyu型(123回)、Boo型(21回)、Gaa型(4回)の4パターンに大別された (図2)。Fa型は全実験で確認できた鳴声の

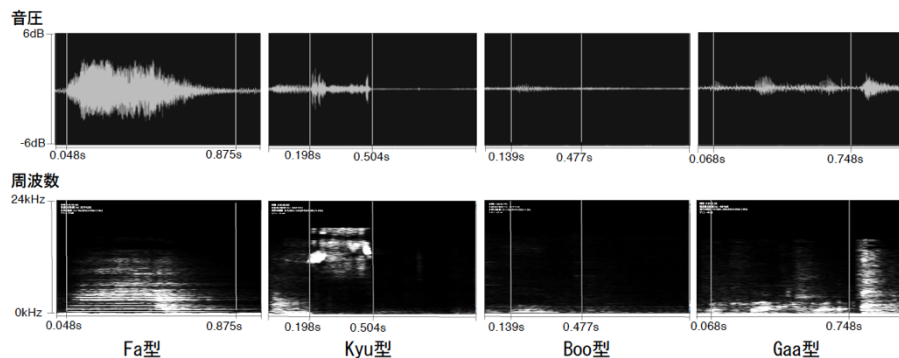


図2. 4つのヌートリアの鳴き声パターン: 音圧と周波数の変化

62.2%を占め、周波数は1.9~13.2kHz、平均継続時間は、0.784秒 (n=243) であった。Kyu型は、全実験で確認できた鳴声の31.4%を占め、周波数は1.4~19.9kHz (n=93) であり、平均継続

続時間は、0.404 秒 (n=91) であった。Boo 型は計 21 回確認され、周波数は 0.4~4.7kHz (n=10)、平均継続時間は、1.007 秒 (n=6) であった。Gaa 型は計 4 回確認され、全実験で確認できた鳴声の 1.0% であり、周波数は 2.8~13.5kHz (n=3)、平均継続時間は、0.726 秒 (n=3) であった。これら 4 つの発声パターンは行動解析の結果、呼びかけや、配偶、不満の表明、威嚇など、異なるコンテキストの中で用いられており、それぞれ全く異なる生態的意味を持つと考えられることから、ヌートリアは多様な音声表現により個体間の複雑なコミュニケーションを図っている可能性が極めて高い。

(5)ヌートリアの腸管から検出されたのはコクシジウム類のシスト、ヌートリア糞線虫卵、ヌートリア糞線虫寄生世代雌成虫、腸結節虫卵、不明虫卵であった。ヌートリア糞線虫の虫卵検出部位は、十二指腸、小腸（前部・中部・後部）、回腸、近位結腸、遠位結腸で、食道や胃からは検出されなかった。ヌートリア糞線虫虫体の検出部位は、十二指腸、小腸（前部・中部）であった。糞線虫属は一般的に雌成虫が十二指腸粘膜に卵を産み付け、孵化したラブジチス型幼虫の多くが腸を下り肛門から排出される。しかし、今回の調査では腸管の広範囲からヌートリア糞線虫卵が検出されたもののラブジチス型幼虫は検出されなかった。したがって、ヌートリア糞線虫は幼虫形成卵が腸内で孵化することなく、糞便と共に排出されている可能性が高いと考えられる。

(6)文献調査によりヌートリア定着の歴史的経緯が明らかとなった。すなわち、ヌートリア養殖を日本全国に敷衍させる契機となった畜産振興五ヶ年計画は、戦争によって著しく不足した食用タンパクの緊急増産と主穀式農業を高度に集約化した日本農業の根本的な欠陥を改革する目的で 1947 年に策定されたものであり、この五ヶ年計画が、翌 1948 年、GHQ の指令によりスタートした経済自立五ヶ年計画という国の全体計画に取り込まれることで、ヌートリアの養殖は、まごうかたなき『国策』の末席を占めることとなった。しかし、1948 年頃から急激に回復した国内の食料生産によりヌートリア養殖の本来の目的である食用タンパクの増産の意義は薄れ、政策としての重要度が著しく低下した結果、ヌートリア養殖に対する政策的モチベーションが極度に低下し、養殖計画の消滅に繋がったと思われる。

(7)ヌートリアにおいて計 84 の OR 遺伝子（機能的遺伝子：76、偽遺伝子：8）を確認し、機能的遺伝子の占める割合（90%）が高かったことからヌートリアは他の齧歯類と同様、嗅覚が発達していることが覗かれた。分子系統樹による遺伝子の系統解析を行った所、ヌートリアの OR 遺伝子は主に Family 5 と 7 から構成され、Family 5 はデグー、チンチラを含むデグー上科 (Octodontidae) において単系統性が認められた (図 3)。また、dN/dS テストにより各サイトにおける自然選択の有無ならびに自然選択の方向性を見たところ、Family 5 の TM2, TM5 ドメインにおいて正の自然選択の存在が示唆された (図 4)。このことから、OR 遺伝子の Family 5 はデグー上科の進化と平行して生じ、ヌートリアの嗅覚適応において重要な役割を果たしている可能性が高い事が考えられた。

ヌートリアの Tas2R Family において計 9 の遺伝子を確認し、レガンドは何れも植物において一般的に見られる苦味成分であった。近縁種 (デグー、チンチラ、モルモット (*Cavia porcellus*)) ならびに他の齧歯類 (ハツカネズミ (*Mus musculus*), ラット (*Rattus norvegicus*)) と比較を行った所、殆どの遺伝子においてこれらの種間での遺伝的分化は低かった。この事から苦味受容は嗅覚とは異なり、進化において保守的であることが判った。ヌートリアの進化適応において嗅覚は重要であることが覗かれると共に、今後の課題として OR Family 5 のレガンドの特定が重要であると考え得られた。

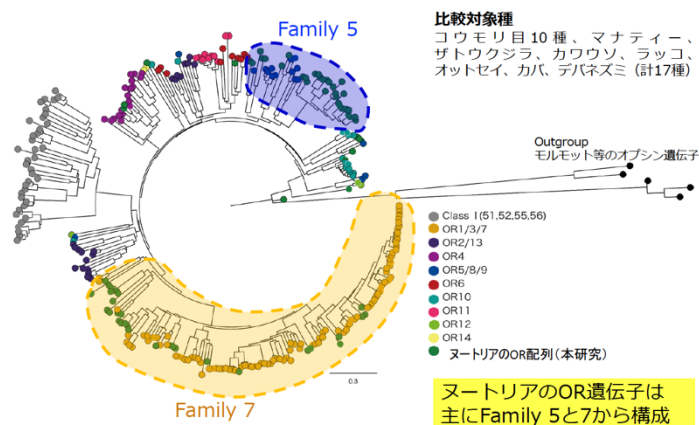


図3. ヌートリアを含む哺乳類のOR遺伝子の分子系統樹 (NJ法)

また、dN/dS テストにより各サイトにおける自然選択の有無ならびに自然選択の方向性を見たところ、Family 5 の TM2, TM5 ドメインにおいて正の自然選択の存在が示唆された (図 4)。このことから、OR 遺伝子の Family 5 はデグー上科の進化と平行して生じ、ヌートリアの嗅覚適応において重要な役割を果たしている可能性が高い事が考えられた。

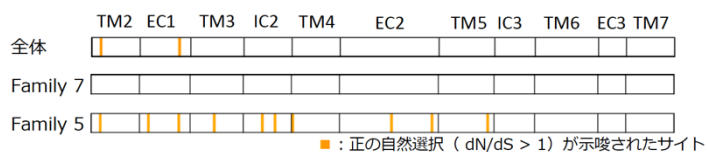


図4. ヌートリアのORの各ドメインにおける自然選択の有無

(8) MS10 座を用いた集団解析を行い、平均アレル数と平均ヘテロ接合度 (期待値) について見ると岡山平野の集団は 4.5 と 0.55、濃尾平野の集団は 2.8 と 0.46 となり。遺伝的多様性において前者は後者と比べ、約 3 割近く高いことが判った。次に MHC ClassII DRBI 遺伝子の多型性について見たところ、ヘテロ接合度 (期待値) において岡山平野の集団 (0.6) は濃尾平野の集団 (0.55) よりも高かったものの、アレル数は何れも 5 となり、遺伝的多様性において両者の間

に有意差は認められなかった。なお、何れの集団においてもヘテロ接合度（観察値）の方が期待値よりも高い傾向が見られたものの（岡山: 0.62; 濃尾: 0.57）、有意なヘテロ過剰は認められなかった。また、MHC ClassII DRBI 遺伝子において dN/dS テストによりサイトレベルで自然選択の有無を見たところ、正の自然選択の存在は認められなかった。

<引用文献>

- ① Babero, B. B. and J. W. Lee (1961) Studies on the helminths of nutria, *Myocastor coypus* (Molina), in Louisiana with check-list of other worm parasites from this host. The Journal of Parasitology, 47: 378-390.
- ② Grove, D. I, Speare R. Identification of species of *Strongyloides*. In: Grove D. I, editor. Strongyloidiasis; A Major Roundworm Infection of Man. London, UK: Taylor and Francis: 11-83.
- ③ Hudson, W. H. 1892. The Naturalist in La Plata. London, Chapman and Hall, Id., 388 pp. illus., 3 pl.
- ④ 石田惣, 木邑聡美, 唐沢恒夫, 岡崎一成, 星野利浩, 長安菜穂子. 2015. 淀川のヌートリアによるイシガイ科類の捕食事例, および死殻から推定されるその特徴. 大阪自然史博物館研究報告, 69: 29-40.
- ⑤ 柏村文朗・山本正信. 1985. 牛における鳴声の分類と音声分析法の検討. 家畜の管理, 21:73-83.
- ⑥ 久米学, 小野田幸生, 根岸淳二郎, 佐川志郎, 永山滋也, 萱場祐一, 2012, 木曾川氾濫水域における特定外来生物ヌートリアによるイシガイ科二枚貝類の食害, 陸水生物学報, 27:41-47.
- ⑦ Little, M. D. 1996. Comparative morphology of six species of *Strongyloides* (Nematoda) and redefinition of the genus. The Journal of Parasitology, 52:69-84.
- ⑧ Martino, P. E., N. R., E. Parrado, E. Bautiata, C. Ciateana, M. P. Silvestrini, S. Corba. 2012. Note on the occurrence of parasites of the wild nutria (*Myocastor coypus*, Molina, 1782). Helminthologia, 49, 3: 164-168.
- ⑨ 三浦慎悟. 1976. 分布から見たヌートリアの帰化・定着, 岡山県の場合. 哺乳動物学雑誌 6: 231-237.
- ⑩ 農林省畜産局. 1957a. 畜産年鑑 1957 年版, 農林協会, 東京.
- ⑪ 沖野哲也・後川潤・的場美子・斎藤峰輝・森生枝, 2013. 岡山県自然保護センターで捕獲された外来齧歯類ヌートリア *Myocastor coypus* の寄生虫調査. 岡山県自然保護センター研究報告, 20:1-6.
- ⑫ 大蔵省印刷局. 1944. 農商省告示第 1244 号 日本軍用沼狸統制組合統制規程. 官報 1944 年 11 月 16 日, pp.166. 大蔵省印刷局, 東京.
- ⑬ 大蔵省印刷局. 1949. 政令/第 156 号/畜産審議会令. 官報 1949 年 05 月 31 日, pp.68. 大蔵省印刷局, 東京.
- ⑭ Rossin, M. A., G. Varela and J. T. Timi, 2009. *Strongyloides myopotami* in ctenomyid rodents: Transition from semi-aquatic to subterranean life cycle. Acta Parasitologica, 54: 257-262.
- ⑮ Shelley, E. L. and D. T. Blumstein. 2004. The evolution of vocal alarm communication in rodents. Behavioral Ecology 16: 169-177.
- ⑯ Takahashi, T. and E. Sakaguchi. 1998. Behaviors and nutritional importance of coprophagy in captive adult and young nutrias (*Myocastor coypus*). Journal of Comparative Physiology B, 168:281-288.
- ⑰ Torchin, M. E., K. D. Lafferty, A. P. Dobson, V. J. McKenzie & A. M. Kuris, 2003. Introduced species and their missing parasites. Nature, 421:628-630.

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 3 件)

- ① Kouichi Kawamura・Satoko Kaieda・Mayumi Kato・Shuji Kobayashi. Invasion genetics of nutria (*Myocastor coypus*) in Okayama, Japan, inferred from mitochondrial and microsatellite markers. European Journal of Wildlife Research, 査読有, 64, 2018, 27. DOI:10.1007/s10344-018-1185-y
- ② 畑瀬淳・小林秀司・郡司芽久・喜安薫・村井仁志. 「動物園」と研究する—2.理想的な連携を考える—. 哺乳類科学, 査読無, 58, 2018, 111-112.
https://www.jstage.jst.go.jp/article/mammalianscience/58/1/58_111/_pdf
- ③ 小林秀司・織田鉄一. ヌートリアと国策: 戦後のヌートリア養殖ブームはなぜ起きたのか. 哺乳類科学, 査読有, 56, 2016, 189-198.
https://www.jstage.jst.go.jp/article/mammalianscience/56/2/56_189/_pdf

[学会発表] (計 13 件)

- ① 河村功一・海江田理子・加藤真友美・宮崎多恵子・小林秀司. 岡山平野におけるヌートリア *Myocastor coypus* の繁殖構造. 日本哺乳類学会 2018 年度大会, 2018.
- ② 佐藤未紗・山本彩加・紺野弘毅・宮崎多恵子・河村功一・小林秀司. 野生ヌートリア *Myocastor coypus* の消化管内容物における寄生虫卵調査. 日本哺乳類学会 2018 年度大会, 2018.
- ③ 湯川梨紗子・里見春奈・紺野弘毅・宮崎多恵子・河村功一・小林秀司. ヌートリアの聴覚特性試験. 日本哺乳類学会 2018 年度大会, 2018.
- ④ 岡田雄介・谷口啓貴・紺野弘毅・宮崎多恵子・河村功一・小林秀司. 学習実験を応用したヌ

- ートリア *Myocastor coypus* の有効視野測定のための予備試験. 日本哺乳類学会 2018 年度大会, 2018.
- ⑤篠原ひなの・松本泉・紺野弘毅・宮崎多恵子・河村功一・小林秀司. ヌートリアの淡水生二枚貝類選好性試験—純粋の草食動物がなぜ肉食するのかの解明を目指して—. 日本哺乳類学会 2018 年度大会, 2018.
- ⑥松本泉・河村功一・宮崎多恵子・小林秀司. ヌートリアの食事選好予備試験—純粋の草食動物がなぜ肉食をするのかの解明を目指して—. 日本哺乳類学会 2017 年度大会, 2017.
- ⑦成塚友佳子・宮崎多恵子・河村功一・清水慶子・曾根啓子・小林秀司. ヌートリアの視覚機能に関する解剖学的研究. 日本哺乳類学会 2017 年度大会, 2017.
- ⑧河村功一・村上理沙子・宮崎多恵子・清水慶子・小林秀司. 嗅覚受容体から見たヌートリア *Myocastor coypus* の遺伝的特徴. 日本哺乳類学会 2017 年度大会, 2017.
- ⑨小林秀司・宮崎多恵子・河村功一. 特定外来種ヌートリア *Myocastor coypus* が日本で野生化・定着した真因 2. 第 29 回日本霊長類学会・日本哺乳類学会. 日本哺乳類学会 2017 年度大会, 2017.
- ⑩河村功一・海江田理子・井上理保子・加藤真友美・貸谷康宏・河東重光・曾根啓子・小林秀司. 日本産ヌートリア *Myocastor coypus* の遺伝的特徴と分布拡大. 日本哺乳類学会 2016 年度大会, 2016.
- ⑪小林秀司・河村功一・織田鉄一. 特定外来種ヌートリア *Myocastor coypus* が日本で野生化・定着した真因. 日本哺乳類学会 2016 年度大会, 2016.
- ⑫山本彩加・河村功一・小林秀司. 頭蓋計測値に基づく岡山県産ヌートリア *Myocastor coypus* の地理的変異について. 日本哺乳類学会 2016 年度大会, 2016.
- ⑬紺野弘毅・齋藤香・室山泰之・香田啓貴・河村功一・小林秀司. 飼育下ヌートリア *Myocastor coypus* の聴覚特性解明に向けた馴致試験. 日本哺乳類学会 2016 年度大会, 2016.

[その他]

ホームページ等

1)<https://www.youtube.com/watch?v=X6aj3NFdO5s>

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

6. 研究組織

(1) 研究分担者

研究分担者氏名：宮崎 多恵子

ローマ字氏名：(MIYAZAKI, taeko)

所属研究機関名：三重大学

部局名：生物資源学研究科

職名：准教授

研究者番号 (8 桁)：60346004

研究分担者氏名：小林 秀司

ローマ字氏名：(KOBAYASHI, shuji)

所属研究機関名：岡山理科大学

部局名：理学部

職名：准教授

研究者番号 (8 桁)：50260154

※科研費による研究は、研究者の自覚と責任において実施するものです。そのため、研究の実施や研究成果の公表等については、国の要請等に基づくものではなく、その研究成果に関する見解や責任は、研究者個人に帰属されます。