

博士論文

船体付着によって日本へ導入される海産・汽水産外来種の侵入と定着
に及ぼす条件に関する研究

平成25年6月

大谷道夫

目次

緒言.....	1
第1章 日本の海域へ非意図的に侵入した海産・汽水産外来種とその導入手段 ...	17
第2章 大阪湾へ入港した外航船舶の船体に付着したフジツボ類と大阪湾への侵入可能性評価.....	41
第3章 大阪湾におけるナデシコカンザシゴカイ <i>Hydroides dianthus</i> (Verrill, 1873) (多毛綱 カンザシゴカイ科) の分布とその侵入制限要因.....	59
第4章 総合考察.....	78
要約.....	85
謝辞.....	89
引用文献.....	90

緒 言

外来種はなぜ問題か？

外来種とは、過去あるいは現在の自然分布域外に導入（人為によって直接的・間接的に自然分布域外に移動させること）された種、亜種、あるいはそれ以下の分類群を指し、生存し繁殖することが出来るあらゆる器官、配偶子、種子、卵、無性的繁殖子を含むものを言う（村上・鷲谷，2002）。外来種は様々な手段で新天地へと運ばれる。外来種を新天地へ運ぶ手段を導入手段と呼ぶが、それが導入手段として機能するためには、1) 活動の範囲が広く、その活用頻度が高いこと、2) それによって運ばれる生物の種類や量が多く、生存率が高いことという条件を満たす必要がある（Davidson *et al.*, 2009）。海産・汽水産外来種の導入にあたって、これらの条件を最もよく満たす手段は船舶である。船舶は、それへ乗り込む人が使用する道具のほか、航海先で利用する家畜や植物の種、また航海途上で食料とするための生物を船内に積み込んで運ぶが、船舶の外側、船体にも多くの生物を付着または穿孔させたまま移動する（Carlton, 1999）。このようにして運ばれた生物の一部が新たな地で外来種となってきたが、船舶以外の導入手段で、外来種候補を含むこれほど多くの海洋生物を地球規模で輸送した例は過去も現在も存在しない（Davidson *et al.*, 2009）。船舶を介した生物の移動は数千年に渡って行われてきたが、15世紀以前の古い時代、生物の海上輸送は隣接した狭い地域に限られ、その量や頻度も少なかった。しかし、大航海時代を迎えた1500年代以後は、帆走技術や航海技術の発達で、隣接した狭い地域だけでなく、さらに遠く離れた地域へも船舶の行動範囲を広げ、経済発展による交易の量的拡大と相まって、より多くの生物がより広い世界へと運ばれるようになった（e. g., Davidson *et al.*, 2009; Hewitt and Capmpbell, 2010）。これが外来種の種類や量の飛躍的増加とそれが侵入する地域の拡大をもたらした（Davidson *et al.*, 2009）。

このように、外来種の種類や量が増加し侵入地域が拡大すると、エルトン（1958）が最初に体系的に示したように、外来種と呼ばれる生物たちのあるものが人の健康や経済、生態系へ何らかの影響を及ぼすことが明らかになり、それが問題視されるようになった。また、エルトン（1958）は「人類の働きによる生物種の移動」、いわゆる外来種の発生について「最近百年間には、この動きがとくに激しくなっているのです」と述べ、この時期「一連の“生態的混乱”が巻き起こった」として近年の外来種の増加に警告を発した。世界貿易の規模が1950年代と比べて14倍にも増え

た現在 (Fofonoff *et al.*, 2003), 経済活動の一層の活発化に伴って増える外来種の数はエルトンの時代をはるかに超えていると想像され, それをもたらす影響のさらなる拡大が懸念されている (Hayes, 2003)。事実, Carlton (2001) は, アメリカ合衆国の沿岸で記録された海産・汽水産外来種374種のうち, 約40%にあたる150種が1970年から1999年の30年間に間に記録されたと述べ, 近年外来種の種数が飛躍的に増加している現状に言及した。さらにCarlton (2001) は, 近年のこのような外来種数の増加が全米の水産資源や産業, 人の健康, 生態系などへ経済的な損失も含めてこれまで以上に大きな影響を及ぼしていると指摘し, その影響を避けるため, 外来種の侵入規制や侵入後の制御を行うことの重要性に言及した。

外来種がもたらす影響

外来種が人の健康や産業, 生態系へ大きな影響を引き起こしてしまう可能性について, エルトン (1958) は, 外来種が「侵入するほこ先は, 人間が変え, 単純化させた群集でいわば“とぎすまされて”きた」と述べ, 人為的な干渉の大きい新しいタイプの生息・生育場所に外来種は侵入しやすいことを示唆した。そのような場所では生物多様性が失われ, 在来種による捕食や寄生, また住み場所や食物を巡る競争も少ない場合が多く, 外来種はその数を増大させる機会に恵まれる (Stachowicz *et al.*, 1999) が, その結果, 外来種が人の健康や産業, 生態系へ大きな影響をおよぼす可能性が生まれる。在来種が外来種から不利益を被る生態的影響について, 鷲谷・村上 (2002) は, 在来種同士ならばみられる適応進化による生物相互間の「調整」が, 外来種と在来種との間にはまだ働く歴史がないために起こるとした。実際に海産・汽水産外来種が人の健康や経済, 生態系へ与えた影響について, アメリカ合衆国では撲滅危惧種を含む多くの魚類の撲滅 (Wilcove *et al.*, 1998) や, 20世紀初頭にサンフランシスコ湾の港湾施設を崩壊させ6億ドルを超える損害を出したフナクイムシ *Teredo navalis* Linnaeus, 1758 (Cohen and Carlton, 1995) などいくつもの例があり, その影響の深刻さが報告されている。なお, 外来種が及ぼす経済的影響には, 施設への直接的影響のほか, その影響を抑制するために投じられる経済的負担も生んでおり, 全米ではこれらも含めた経済的損失は年間約1,370億ドルに上ると試算されている (Pimentel *et al.*, 2000)。アメリカ合衆国以外でも, 例えばオーストラリアからは同国へ侵入したマヒトデ *Asterias amurensis* Lutken, 1871 やワカメ *Undaria pinnatifida* (Harvwy) Suringar, 1873, フサゴカイ科の1種 *Sabella spallanzanii* (Gmelin,

1791) などが経済や生態系へ及ぼした影響や、今後起こすと予測される影響に関する報告がいくつもある (e. g., Byrne *et al.*, 1997; Australian Government, 2008a, b; Talman *et al.*, 1999)。日本でも岩崎ら (2004b) や岩崎 (2007) は、日本国内で記録されている外来種のうち、カラムシロ *Nassarius sinarus* (Philippi, 1851) やムラサキイガイ *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, カニヤドリカンザシ *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923), カサネカンザシ *Hydroides elegans* (Haswell, 1883) などが実際に経済や生態系へ及ぼした影響について整理し、今後外来種が及ぼす新たな影響を避けるため、さらなる外来種の侵入を防ぐ必要性に言及した。外来種が及ぼす影響への懸念は、いまあげたような国や地域単位だけでなく、さらに広い経済圏の中でも議論され、例えば DINRAC (Data and Information Network Regional Activity Center) (2010) もその報告書の中で北西太平洋での外来種の現状と影響について明らかにした。アジア地域では APEC (Asia Pacific Economic Cooperation) が、外来種が及ぼす影響を避けるため、その侵入防止対策に係る議論を行っている (Williamson *et al.*, 2002)。このような、国やそれを超える広い地域から発せられた多くの情報を元に、国連の機関である IMO (International Maritime Organization=世界海事機関) は特に重大な影響を引き起こした 10 種を「Aquatic Invasive Species」として公表し (Table 1), それらのさらなる分布と被害の拡大を防ぐことを世界に向けて提案した。これら 10 種の外来種が及ぼす影響の多くは人の経済や生態系へのものであるが、中にはコレラ菌や有毒渦鞭毛藻類など人の健康へ直接悪影響をもたらすものもあり、外来種問題は、国や地域を越えた世界的問題である。このような外来種が及ぼす影響を脅威と受け止める国際世論の盛り上がりは、世界規模での外来種問題への取り組みを促し、外来種の越境移動を防ぐための施策として 2004 年の「バラスト水管理国際条約」(International Convention for the control and management of Ships' Ballast Water and Sediments) の採択へ道を開いた。この動きは、現在 IMO 内部で進行している船体付着による生物の越境移動を防ぐためのガイドライン作成へと向かっている。今後も続く予想される経済活動の活発化は外来種数もそれに伴って増え続けるであろうとの予測を生み (e. g., State of California Resources Agency Department of Fish and Game, 2008), 世界的に外来種を規制しようという動きの中にあって、海の外来種問題への注目度は今後さらに増加するものと考えられる。しかし、外来種が引き起こすさまざまな問題を解決する上では、後述するように克服しなければならない課題も多く、

外来種問題は、われわれも含めて世界が真剣に取り組まなければならない大きな問題である。

外来種侵入防止への取り組み

外来種の問題に取り組む際、われわれがまず考えなければならないことは、いままですでに外来種となってしまった種にどう向き合うかを考えることはもちろんであるが、今後ますます増加するであろう外来種の侵入をいかに制御するかということである。それは、換言すれば外来種の侵入を水際で食い止めることであり、そこに注意を注ぐ理由は、すでに侵入し定着してしまった種を撲滅することは極めて困難で多くの労力と費用を要することが知られるからである (Carlton, 2000a, 2001)。しかし、外来種を水際で食い止めることにはいくつもの困難が伴う。その困難のひとつは以下にみるように、外来種を発見することの難しさにある。例えば普段余り人目につかないような小型種はみ過ごされがちである (Carlton, 2000a)。また、外来種を在来種から見極めるのが難しい場合もある。この困難に、多くの外来種候補でその分布や導入手段に関する情報が少ないなどにより起源不明種 (岩崎ら, 2004b) に分類される種の存在が加わる。このうち、外来種を在来種から見極めることの難しさについては、分類学的生物地理学的な情報が多くの種で不足しているため、対象とする種が在来種なのか外来種なのかを明確に判断できないことに由来する (Geller *et al.*, 2010)。オーストラリアへ侵入したマヒトデが現地の在来のヒトデ *Uniophora granifera* (Lamarck, 1816) と混同され、長い間その侵入に気づかれなかった (Turner, 1992) などはその一例である。侵入に気づかれないうち、マヒトデはタスマニア東部から南東部にかけて広範囲に分布するようになり (Byrne *et al.*, 1997)、さらにはヴィクトリア州のポートフィリップ湾へと分布の範囲を広げてしまった (Hewitt *et al.*, 2004)。このような分類に関する問題を克服するにあたって障害となるのは、分類に携わる研究者が世界的に少ない現状 (Geller *et al.*, 2010) である。現在、世界の海では毎週 15,000 種以上の海洋生物が、船舶が搭載するバラスト水に含まれて移動していると言われている (Carlton, 1999) が、海洋生物を運ぶ船体付着など他の手段を含めると運ばれる海洋生物の種数は膨大になり、予測もつかない。人の活動に伴って世界を移動する、このように膨大な種の中から少ない分類研究者の手によって外来種を見つけ出すことは、いまでは非常に困難な作業になっている。この問題を解決する一つの方法は、すべての種に注目するのではなく外来種となる可能性

がある候補種を絞り込んで、その侵入に注意を払うことである。その方法は、1) 一度外来種になったことがある種は、別の場所でも外来種になりやすいので、すでに外来種として世界のどこかで記録されている種を明らかにすること、2) そのような外来種の生息環境と侵入候補地の生息環境の類似性を明らかにすること、3) そのような外来種が現存の導入手段とどのように結びついて侵入を果たしたかを明らかにすることである。海洋政策研究財団（2009）はこの三つの手順に従って、船体付着によって侵入すると考えられる外来種候補の侵入リスクを評価するリスクアセスメント手法を開発した。このリスクアセスメントでは、まず世界の国や地域ごとに作成された既存の外来種リストから船体付着を導入手段とする外来種を選び出し、それらを、リスクアセスメントを行う対象国の外来種候補としてリストアップした。次にそれら外来種候補の対象国への侵入リスクや定着リスク、影響リスクなどを、起源地と侵入候補地間の環境類似性、侵入時期と産卵・定着期の関係、過去の影響事例などの項目を設けてそれぞれ点数化し、それらの総合点によって外来種候補の防除重要度を評価して重要度の高い種の侵入に注意を払うこととした。このリスクアセスメント手法は他の導入手段、例えばバラスト水についても、バラスト水を導入手段とする外来種候補を選びなおすだけで適用が可能であり、比較的容易に外来種候補を絞り込むことが可能である。ただ、このアセスメントに欠けているのは、外来種候補と考えられる種の導入の歴史や頻度の問題に触れていないことである。導入の歴史が長ければそれだけ導入は繰り返し何度も行われている可能性があり、以前は侵入が不可能な環境条件であっても、長い時間の中では環境変動によってその種の侵入に有利に働く場合が出てくる場合もある（Carlton, 2000b）。さらに、短期間であっても外来種の起源地と侵入地間の交流が活発になれば外来種候補種の供給機会は増加し、供給量も増える。そのことが、外来種候補が侵入に必要な条件に恵まれる機会を増やし、侵入に成功する可能性は高くなる（e.g., Hayes *et al.*, 2005）。このように歴史の長さや頻度は、最終的にどの種を防除するかの判断に大きな影響を与える要因のひとつであり評価に加えるべき条件である。もちろん、ただ一度の導入が侵入を成功に導く可能性を否定出来ないが、多くの場合、侵入の成功には導入の繰り返しが必要であると考えられる。事実、歴史的に頻繁に繰り返して導入が行われている例や、複数の地域から頻繁に導入が行われている例は、ロングアイランドサウンドやチェサピーク湾からサンフランシスコ湾への養殖カキの導入に伴ってもたらされたマンハッタンボヤ *Molgula manhattensis* (De Kay, 1843) (Haydar, 2010) や、

外航船の船体付着によって複数の国（例えば北米東岸やオーストラリア，ヨーロッパなど）から日本の太平洋岸各地へもたらされたと考えられるココポーアカフジツボ *Megabalanus coccopoma* (Darwin, 1854) にみることができ (山口ら, 2011)，また，ヨーロッパザラボヤ *Asciidiella aspersa* (Müller, 1776) の場合はヨーロッパ大陸から北米東岸へ数百年にわたる長い繰り返しの導入が行われた結果，侵入が起こった可能性が指摘されている (Carlton, 2000a)。

海洋政策研究財団 (2009) のリスクアセスメントは船体付着による導入の評価と言う前提条件があったため，バラスト水を含めて他の導入手段は評価対象とはしていない。しかし，実際にはいくつもの導入手段があることが知られているため (e. g., Williamson *et al.*, 2002)，外来種候補を絞り込む際には複数の導入手段を理解し，このようなリスクアセスメントの手法を用いて必要に応じてそれらの導入手段による侵入を考慮することも大切である。

では，これまでどのような導入手段が歴史的に存在し，いまだどのような導入手段に注目しなければならないのか，次にこの問題について触れてみたい。

外来種の導入手段の変遷とその現代的意義

すでにみたように，これまで長い期間に渡って人は意識的にまたは無意識に海洋生物を運んできたが，大航海時代を迎えた 1500 年代以後は，隣接した地域だけでなく遠く離れた地域へも人の移動に伴って多くの生物が船によって頻繁に運ばれるようになり，外来種は一気に世界へ拡散することとなった (e. g., Hewitt and Campbell, 2010)。大航海時代が外来種の分布拡大に寄与した事実は，外来種導入手段としての船舶の役割の重要性を示唆する。船舶が外来種の導入手段として機能する場合，船舶の構造や運航方法などから理解されるように，木造船の時代であった 19 世紀以前は船体付着（穿孔を含む）とドライバラスト（後述）が多くの外来種を運んだ。当時，船舶以外の外来種導入手段としてあったのは，食用のために船舶に持ち込まれた水産物の投棄や，養殖目的で 16 世紀にヨーロッパへ導入されたカキ (*Crassostrea angulata* (Lamarck, 1819)) くらいであった (Carlton, 1999)。

19 世紀に入ると，この世紀半ばに水をバラストとして用いる方法が考案されたため，ドライバラストに加えてバラスト水も外来種を運ぶ手段となった。そのほか 1869 年にはスエズ運河の開通があり，紅海起源の種やインドー西太平洋起源の多くの種がここを通過して地中海へ侵入した (Boudouresque, 1999)。このため運河も新たな

な外来種導入手段として加えられるようになった。また、水産養殖を行うためのカキの移動もこの世紀には北米で活発に行われるようになり、カキの移動に伴って何種もの大西洋岸の海洋生物が太平洋岸へ外来種として侵入した (Carlton, 1999)。

20 世紀に入ると、急速な経済発展に伴う海面利用の多様化がみられ、それに伴う外来種導入手段の増加があつて、その数は20を超えるに至った (Hayes *et al.*, 2005)。Hewitt and Campbell (2010) は Hayes *et al.* (2005) が提唱した 22 の導入手段を改めて六つにまとめなおし (Table 2), それぞれの導入手段が外来種導入に果たす役割について評価した。評価にあたって IUCN (世界自然保護連合) が提唱する生物海区分 (Kelleher *et al.*, 1995) を用いた。IUCN では世界の海域を 18 の生物海区分に分けたが、ここでは日本へ外来種をもたらすことがない北極海区分と南極海区分を除き、16 の生物海区分について六つの導入手段がそれぞれの生物海区分へもたらす外来種数をその生物海区分全体の外来種数に占める割合で示した (Fig. 1)。外来種の導入手段として世界の多くの生物海区分で最も大きな役割を果たすものは船体付着であつたが、世界全体でみてもその傾向は変わらず、船体付着によって導入されたと推定される外来種が 38.6% と最も多くを占めた。船体付着に次いで外来種導入に大きな役割を果たす手段はバラスト水で、世界全体では 28.5% を占めた。これら二つの導入手段はいずれも船舶が備える属性に由来するもので、両者の合計では 67.1% になり、導入手段が多様化した現在でも船舶が外来種導入手段として大きな役割を果たしていることが明らかになった。外来種の導入手段として重要なこれら二つの手段について以下に概要を示し、それが外来種の導入に重要な役割を果たす理由についてまとめた。

船体付着：船体付着は船舶の出現と同時に始まった現象であり、外来種の導入手段として最も長い歴史を持つ (e. g., Davidson *et al.*, 2009)。とりわけ船舶の停泊期間が長く速度も遅かった 19 世紀以前の木造船の時代、有効な防汚塗料の開発もなく、船舶は「浮かぶ海洋生物の島」と Carlton (1999) が形容するほど多くの生物が船体に付着していたと考えられ、多くの外来種が運ばれていたと想像されている (Carlton and Hodder, 1995)。しかし、この古い時代に多くの外来種が世界各地にもたらされたことを示す資料は少なく、確かなことはわかっていない (Carlton, 1979)。船体付着による外来種の侵入が明らかにされたのはカリフォルニア州でゴールドラッシュが起こった 19 世紀半ばのことである (Carlton, 1979)。従って、現在知られる外来種

のうち、船体付着によるものの侵入はこの時期以後に起こったものであり、それは100年以上に渡って途切れることなく連綿と続いて来た (Lewis, 2001)。しかし、船体付着による外来種の侵入はいつも変わらず起こって来たわけではなく、減少した時代もあったとの指摘がある。例えば、第二次大戦後は1) 効果的な防汚塗料の普及、2) かつてよりも港での停泊期間が短くなった、3) 船の速度が速くなったなどの理由によって船体付着は減り、それに伴って船体付着を介した外来種の侵入は減ったと言われた (Allen, 1953; Carlton, 1985; Fofonoff *et al.*, 2003)。それでも Lewis (2001) が指摘するように、現代の船舶でも、1) プロペラや電気防食に用いられる犠牲陽極のように防汚塗料を用いることが出来ない場所がある、2) 次のドックへ入るまでの期間が延びているので、防汚が不十分な箇所での汚損を促進する、3) TBT を成分とした効果的な防汚塗料に代わる有効な塗料開発がまだ進んでいない、4) たとえ船速が速くなっても、凹部への付着は起こる、5) 船速増加による航海時間の短縮が、ある特定の付着生物に有利に働く場合がある、6) ある種の船舶はいまでも長期間つながれたままの状況下に置かれているなどが原因で、船体付着を介した外来種の侵入は遠い過去だけではなくいまでも十分に起こりうる事象である。実際、外来種候補を含む生物に船体をひどく汚損されたトロール船やバージなどの存在が知られ、しかもその汚損量は1船あたりそれぞれ90トン以上および25トンにも達していた (Hay and Dodgshun, 1997; Coutts, 2004)。これらの例は、現在でも生物に激しく汚損された船舶が航行していることを示し、そのような船舶の船体付着を介した外来種の導入がいまでも起こっていることを示唆する。このほかにも外来種の導入手段として船体付着を重要と考える研究はあって (e. g., Rainer, 1995; Carlton, 2001; Lewis, 2001; Gollasch, 2002; Coutts *et al.*, 2003; Godwin, 2003; Minchin and Gollasch, 2003; 大谷, 2004; Coutts and Dodgshun, 2007), Hewitt and Campbell (2010) が指摘したように、船体付着は現在でも最も重要な外来種導入手段となっている。

バラスト水: 船舶の用途は、人や物を輸送することにある (Carlton, 1999)。しかし、船舶は常にそれらを満載状態で輸送出来るとは限らず、時に軽荷状態または空船で航行することもある (Carlton, 1999)。その際起こる航行の不安定さを補うため、重石代わりにバラストと呼ばれる物質が用いられる (Carlton, 2007) ことがある。バラストに用いられる物質は時代と共に変遷し、鋼鉄製の動力船が出現する以前の帆船時代は海岸の岩や石、砂などであった。これをドライバラストと呼ぶ。19世紀半ば、

鋼鉄船が出現すると、水をバラストして用いる方法が開発され、ロンドン付近の河川を行き来する石炭運搬船がこの方式を採用した (Carlton, 1985)。水をバラストとして用いる方法は、その積み込みや積み下ろしがドライバラストに比べて容易であったため、1880年代には多くの商船に用いられるようになった (Carlton, 1985)。しかし、ほとんどの船舶へ普及するにはそれから約70年を要し、ようやく第二次大戦後の1950年代になってからである (Carlton *et al.*, 1995; Campbell and Hewitt, 1999)。バラスト水の普及とともにドライバラストは用いられなくなり、現代ではわずかに練習帆船やヨットにその名残を残すのみである。現代のバラスト水の用途は、1) 積荷の状態によって船体へ部分的にかかる力の補正とその軽減による船体強度の確保、2) 適正重心を保つことや傾きの調整による船体の安全確保と、揺れの軽減による乗組員の居住快適性の確保、3) 船体を沈めることによる推進効率と操縦の安定性の確保、4) 燃料消費の効率化、5) 適正な喫水確保による荷役の効率化を図ることなどである (Carlton *et al.*, 1995)。多くの場合バラスト水は汽水ないし海水であり、それゆえ多くの生きた海洋生物と一緒にバラストタンクへ取り込まれる (Carlton, 1985; Carlton and Geller, 1993; Wonham *et al.*, 2000)。バラスト水に含まれて世界の海を移動する海洋生物の種類数はすでにみたように1週間で15,000種類以上と考えられているが、それらのあるものは確実に外来種として定着していることが知られ、その数は貿易の拡大によるバラスト水増加に伴ってここ数十年間で確実に増え続けている (Carlton, 1999)。バラスト水経由で侵入した外来種の際立った影響例としてはすでにみたIMOによる10種 (Table 1) があるように、バラスト水経由の外来種が引き起こす問題はいまでも起こり続けており、その解決には世界をあげた取り組みが必要である。

日本の海産・汽水産外来種研究小史と外来種種数の変遷

日本への外来種の導入手段ならびに経路について検討するため、日本の外来種の現状について、その研究小史とともに概観した。日本の外来種に関する最初の総説が出たのは1980年である。この総説の中で、荒川 (1980) は全国の海域には13種の外来種が侵入していることを示した (Table 3)。その後はしばらく外来種を全国規模で総説的に扱った研究は行われなかったが、荒川 (1980) の総説から20年経って、大谷 (2002) は荒川 (1980) に新たに5種の外来種を加え、18種の外来種の侵入を報告した (Table 3)。しかし、その後、両者の論文に記録された外来種の中には過去

の不十分な発見記録に頼ったものや分類的に混乱しているものが含まれていることが明らかになり、その見直しをする必要があった。それに加えて外来種の判断基準が明確でなかったため、これまで外来種とされて来た種の中には外来種と判断するには疑わしいものが含まれていることも明らかになった。そこで岩崎ら(2004b)は、全国規模で専門家への外来種に関するアンケート調査と文献調査を行って情報を収集し、その結果をもとに従来言われてきた問題点を整理した。この中で、外来種から区別するために起源不明種 (Cryptogenic species) という区分が設けられ、従来外来種と考えられてきたものの幾種かはこの区分に移された。起源不明種に移されたそれらを除外すると日本の海域へ非意図的に侵入した外来種は26種となり、岩崎ら(2004b)はそれを日本の新たな外来種数として報告した (Table 3)。

その後、岩崎(2007)は、新たな知見に基づいて外来種導入過程の再検討を行ってイチイヅタ *Caulepra taxifolia* (M. Vahl) C. Agardh, 1817 を意図的外来種と位置づけ、非意図的に侵入した外来種から除外したが、新たに発見または外来種として認知されなおしたものの2種を加え、あわせて27種の非意図的外来種を報告した。外来種の発見は岩崎(2007)後も続き、2010年には非意図的外来種の種数は32種 (Furota and Nakayama, 2010) に増加した (Table 3)。

Furota and Nakayama (2010) では岩崎(2007)で「未定着」と判断されたトライミズゴマツボ *Stenothyra* sp., ミノウミウシの1種 *Trichesia perca* (Er. Marcus, 1958), アカシマフジツボ *Amphibalanus venustus* (Darwin, 1854), アオガニ *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896 の4種を外来種から除外したが、Otani (2012)はこの判断にはさらなる検討の必要があると考え、それらを再び外来種に加えなおした。また、Otani (2012)は、これまで外来種と考えられてきたヒラムチモ *Cutleria multifida* (Turner) Greville, 1830 がわが国の在来種であることがわかったため (川井ら, 2009) 外来種から除外し、2011年に愛知県で発見された被子植物門のヒガタアシ *Spartina alterniflora* Loisel. を新たに外来種に加えて非意図的海産・汽水産外来種39種を報告した (Table 3)。これらの中で、ミノウミウシの1種 *Trichesia perca* はこれまで *Cuthona perca* (Er. Marcus, 1958) とされていたが、Miller (2004) が属名 *Cuthona* を *Trichesia* に変更したため、それに従い *T. perca* とした。また、タテジマフジツボほか6種の *Balanus* 属フジツボは、Pitombo (2004) によって属名 *Balanus* が *Amphibalanus* に変更されたため、それらの属名をすべて *Amphibalanus* に変更した。

大阪湾の海産・汽水産外来種の現状

第2章と第3章で取り上げる大阪湾の海産・汽水産外来種への理解を助けるため、大阪湾の外来種の現状を概観した。これまで大阪湾の海産・汽水産外来種について総説的に触れた論文はなく、わずかに、大谷（2002）や岩崎ら（2004b）が日本の海産・汽水産外来種を取り上げた総説の中で大阪湾に言及したものや、イガイダマシ *Mytilopsis sallei* (Récluz, 1849) (山西ら, 1992; 鍋島, 1995) チチュウカイミドリガニ *Carcinus aestuarii* Nardo, 1847 (鍋島, 1997), ツノオウミセミ *Paracerceis sculpta* (Holmes, 1904) (Ariyama and Otani, 2004), ナデシコカンザシゴカイ *Hydroïdes dianthus* (Verrill, 1873) (大谷・山西, 2007) など限られた種について述べたものなどがあるに過ぎなかった。そうした中、鍋島（2007）はそれらの論文を取りまとめ、初めて大阪湾および瀬戸内海における海産・汽水産外来種（動物）の現状を総説的に明らかにした。ここでは、大阪湾における海産・汽水産外来種（動物）の最初のレビューである鍋島（2007）を基に、若干の新たな情報を加えながらその現状を概観した。

鍋島（2007）は、大阪湾における海産・汽水産外来種 32 種をあげたが、中にはチギレイソギンチャク類 *Aiptasimorpha* sp. のように外来種かどうかははっきりしない起源不明種と考えられるものや、アメリカイガイダマシ *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) のように、イガイダマシとのさらなる分類的検討が必要なもの、シナハマグリ *Meretrix petechialis* (Lamarck, 1818), ヒラタヌマコダキガイ *Potamocorbula laevis* (Hinds, 1843), カラムシロ, キタアメリカフジツボ *Balanus glandula* Darwin, 1854, ヨーロッパミドリガニ *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758), チュウゴクモクズガニ *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853 のように、これまで大阪湾で確認されていないもの、アメリカカブトガニ *Limulus polyphemus* (Linnaeus, 1758), タイリクスズキ *Lateolabrax* sp., アリゲーターガー *Atractosteus spatula* (Lacepède, 1803), カワスズメ *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852) のように意図的に導入されたものなどが含まれていた。そこで、これらを除外して改めて大阪湾の外来種を整理しなおすと非意図的に導入された大阪湾の外来種数は 20 種となる。しかし、鍋島（2007）では 2000 年から 2001 年にかけて岸和田の人工干潟で発見されたツノオウミセミ (Ariyama and Otani, 2004) や、発見年は明らかでないが大阪湾での発見記録があるココポーマアカフジツボ (山口ら, 2011) が含まれていなかったため、これを含めると、第 1 章 Table 4 にみるように大阪湾の外来種は現在 22 種となる。

本研究の目的

筆者はこれまで日本に侵入した外来種の種数と分布について明らかにし、それらが過去にどのようにして日本へ侵入したのか、どのような条件で侵入が促され、その後の定着と分布拡大が起こるのかなど、そのメカニズムについて研究を進めてきた (e. g., 大谷, 2002 ; 大谷, 2004 ; Otani, 2006; Otani *et al.*, 2007; Otani and Yamanishi, 2010; Otani, 2012) 。それらを総合的に考えることによってさらなる外来種の侵入を水際で食い止め、その定着を阻む対策を考える方法を予見できると期待したからである。そこで、本研究は筆者がこれまで行ってきた研究を基に、新たな外来種導入を防ぎその定着を防ぐ方法について考察し、世界の外来種を防ぐ動きの中で日本が行うべき外来種の侵入や拡散防止への取り組みを明らかにすることを目的に実施した。第1章ではわが国の外来種の現状と導入手段、外来種の起源について明らかにし、導入手段としての船体付着の重要性と、類似した環境条件が外来種候補の侵入・定着に果たす役割について言及した。第2章では外来種の導入メカニズムを解明する目的で、第1章で外来種導入手段として重要とされた船体付着に着目し、実際に船体に付着して運ばれているフジツボ類を例に取って、個々の種が外来種となって日本へ侵入する可能性について検討した。第3章ではわが国への侵入後あまり時間が経っていないと推定される北米東岸を原産とする外来種ナデシコカンザシゴカイを例に取り、その侵入過程における無機環境の影響や他種との競合関係を明らかにして、ナデシコカンザシゴカイの定着条件と今後の分布拡大の可能性について検討した。第4章は総合考察とし、バラスト水と船体付着を取り上げて、この二つの導入手段による外来種の侵入を防ぐために世界で検討されている対策を紹介した。あわせて、多くの外来種を世界へ運び出す高い潜在性を持った日本が取るべき姿勢について考察し、さらには侵入してしまった外来種の分布拡大を防ぐ方法について検討した。

Table 1. Impacts caused by aquatic invasive species covered in IMO home page.

(made from [http://www.imo.org/OurWork/EnvironmentBallstWaterManagement/Pages/AquaticInvasiveSpecies\(AIS\)](http://www.imo.org/OurWork/EnvironmentBallstWaterManagement/Pages/AquaticInvasiveSpecies(AIS)))

Species	impact	Human health	Economy	Environment	Invaded area	Remarks	References
(Ctenophora; Tentaculata) <i>Mnemiopsis leidyi</i>			x	x	Black Sea, Azov Sea	Invaded from N. America in 1982 and caused the collapse of fisheries through the depletion of zooplankton for the food of the main catch fish	Shiganova and Bulgakova (2000) Ivanov <i>et al.</i> (2000)
(Mollusca; Bivalvia) <i>Dreissena polymorpha</i>			x	x	US	Invaded from Europe in approximately 1988 and caused the change of ecosystem and fouling problems on infrastructure and vessels	Morton (1997)
(Arthropoda; Malacostraca) <i>Eriocheir sinensis</i>			x	x	Western Europe, Black Sea, US	Invaded from Far East to Germany in 1912 and to US in 1992 and caused river bank erosion and several damages to fishing activities	Ingle (1986) Cohen and Carlton (1996) Herborg <i>et al.</i> (2003)
<i>Carcinus maenas</i>			x	x	US, Australia	Invaded from West Europe to US and Australia in 19C and caused damages to the native crab population and to the clam fishery	Glude(1955) Ruiz and Rodriguez (1996)
(Arthropoda; Insecta) <i>Cercopagis pengoi</i>			x	x	Baltic Sea, US	Invaded from Black and Caspian Seas to Baltic Sea in 1991 and US in 1996 and caused the competition with fish for food and clogging fishing net and trawls	MacIsaac <i>et al.</i> (1999) Leppäkoski and Olenin (2000) Güher (2004)
(Echinodermata; Asteroidea) <i>Asterias amurensis</i>			x	x	Australia	Invaded from northern Pacific in 1986 and caused damages to the bivalve population and to shell fish culture industry	Byrne <i>et al.</i> (1997) Australian Government (2008a)
(Chordata; Actinopterygii) <i>Neogobius melanostomus</i>			?	?	Bltic Sea, US	Invaded from Black, Azov or Caspian Seas to Baltic Sea and US simultaneously in 1990 and may has potential impacts on the economy and the environment	Jude <i>et al.</i> (1992) Vanderploeg <i>et al.</i> (2002) Sapota and Skóra (2005)
(Proteobacteria; Gammaproteobacteria) <i>Vibrio cholerae</i>		x			South America	Invaded from Asia to Peru in 1991 and caused the death of over 10,000 people in several countries	Kumate <i>et al.</i> (1998)
(Myzozoa; Dinoflagellata) Toxic Algae		x	x		Dispersed widely in the world	Caused severe illness and death to human through the contaminated edible shellfish and the damage to the aquacultural operations	Hallegraeff <i>et al.</i> (1995)
(Ochrophyta; Phaeophyceae) <i>Undaria pinnatifida</i>			?	?	France, Italy, Australia, New Zealand, Argentina and US	Invaded from Northern Asia to several countries since the first invasion into France in 1971 and may has potential impacts on the economy and the environment	Sinner <i>et al.</i> (2000) Silva <i>et al.</i> (2002)

Table 2. Responsible vectors for the marine unintentional introduction (modified from Hewitt and Campbell (2010) and Hayes *et al.* (2005)).

		Broad category		
		Ships	Fisheries	Others
Specific vector	<ul style="list-style-type: none"> • Biofouling • Dry ballast • Ballast water 	<ul style="list-style-type: none"> • Aquaculture or fisheries bifouling • Aquaculture or fisheries release 	<ul style="list-style-type: none"> • Accidental with recreation equipment • Canals • Accidental biocontrol release • Accidental individual release (e. g., aquarium discards) • Accidental scientific release • Human generated debris • Navigation buoys and marine floats • Accidental plant translocation (e.g., for erosion control) 	

Table 3. Marine and brackish organisms unintentionally introduced to Japanese waters.

Phylum	Species	Arakawa (1980)	Otani (2002)	Iwasaki <i>et al.</i> (2004b)	Iwasaki (2007)	Furota and Nakayama (2010)	Otani (2012)
Platyhelminthes	<i>Neobenedeniagirellae</i>					X	X
	<i>Neoheterobothrium hirame</i>					X	X
Annelida	<i>Ficopomatus enigmaticus</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Hydroides elegans</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Hydroides dianthus</i>					X	X
Mollusca	<i>Crepidula onyx</i>		X	X	X	X	X
	<i>Euspira fortunei</i>					X	X
	<i>Stenothyra</i> sp.			X	X		X
	<i>Nassarius sinarus</i>			X	X	X	X
	<i>Trinchesia perca</i>			X	X		X
	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Perna viridis</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Xenostrobus securis</i>		X	X	X	X	X
	<i>Mytilopsis sallei</i>		X	X	X	X	X
	<i>Petricola</i> cf. <i>lithophaga</i>			X	X	X	X
	<i>Mercenaria mercenaria</i>			X	X	X	X
	<i>Phacosoma gibba</i>			X	X		X
Arthropoda	<i>Amphibalanus amphitrite</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Amphibalanus eburneus</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Amphibalanus improvisus</i>	X	X	X	X	X	X
	<i>Amphibalanus variegatus</i>	X	X	X	X		
	<i>Amphibalanus venustus</i>	X	X	X	X		X
	<i>Amphibalanus zhujangensis</i>					X	X
	<i>Balanus glandula</i>		X	X	X	X	X
	<i>Megabalanus coccopoma</i>					X	X
	<i>Paracerceis sculpta</i>				X	X	X
	<i>Pyromaia tuberculata</i>			X	X	X	X
	<i>Calcinus aestuarii</i>			X	X	X	X
	<i>Callinectes sapidus</i>			X	X		X
	<i>Rhithropanopeus harrisi</i>				X	X	X
Bryozoa	<i>Zoobotryon pellucidum*</i>	X	X				
	<i>Bugula californica*</i>	X	X				
	<i>Bugula stolonifera</i>						X
Chordata	<i>Ciona intestinalis*</i>	X	X				
	<i>Asciidiella aspersa</i>						X
	<i>Polyandrocarpa zorritensis</i>		X	X	X	X	X
	<i>Molgula manhattensis</i>	X	X	X	X	X	X
Dinophyta	<i>Heterocapsa circularisquama</i>					X	X
Chlorophyta	<i>Ulva fasciata</i>					X	X
	<i>Ulva californica</i>					X	X
	<i>Ulva armoricana</i>					X	X
	<i>Ulva scandinavica</i>					X	X
Phaeophyta	<i>Cutleria multifida</i>			X	X	X	
Chrolophyta	<i>Caulepra taxifolida**</i>			X			
Magnoliophyta	<i>Spartina alterniflora</i>						X
Total		13	18	26	27	32	39

*: categorized as cryptogenic species by Iwasaki *et al.* (2004b)

** : intentionally introduced species by Iwasaki (2007)

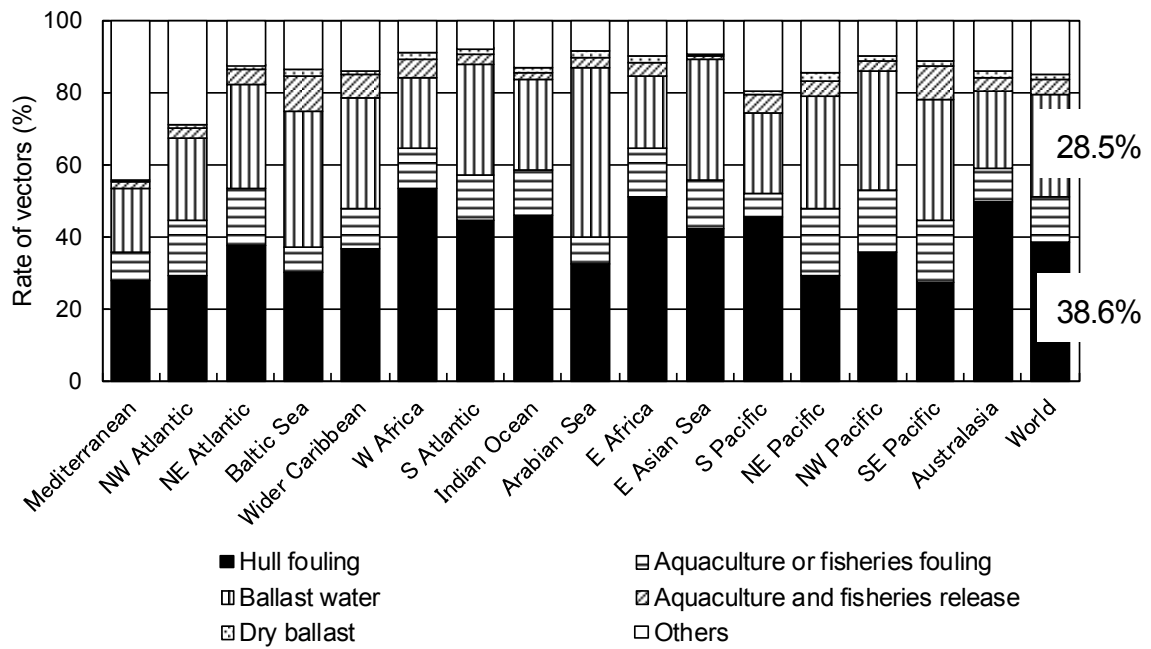


Fig. 1. Rate of vectors for marine introduction in the 16 large-scale IUCN marine bioregions (excluding Antarctic and Arctic region), according to contribution of specified transport mechanisms (modified from Hewitt and Campbell, 2010).

第1章 日本の海域へ非意図的に侵入した海産・汽水産外来種とその導入手段

緒言で述べたように、外来種がわれわれ人間社会や生態系へ引き起こすさまざまな問題を回避するためには、外来種の侵入を水際で防ぐことが最も効率的な方法である (Carlton, 2000a, 2001)。そのためには、Fofonoff *et al.* (2003) が、北アメリカ (アメリカ合衆国とカナダ) に侵入した外来種の現状に触れながら指摘したように、外来種がいつどのような手段でどこからやって来るか、その侵入過程を予測することが大切である。日本の場合も同様であるが、日本国内では種ごとに導入手段や経路を取り上げた研究はあっても (cf. 岩崎ら, 2004b), それらを包括的に取り上げ、外来種の侵入過程である時期や手段、経路について日本における特徴を明らかにしたものはなかった。そのような研究なしには日本への外来種侵入予測は不可能であり、予測に基づく外来種侵入防止策を講ずることは出来ない。そこで本章では、外来種侵入を予測するうえで必要なその侵入過程の特徴を明らかにすることを目的に、緒言で取り上げた日本の外来種に関する複数の総説的研究を参考にして、日本の外来種の現状とそれらの導入手段、導入経路の取りまとめを行った。あわせて、日本の外来種侵入過程が持つ特徴が生まれる理由について考察した。

材料と方法

現在日本で知られている海産・汽水産外来種の種類については、荒川 (1980), 大谷 (2002), 岩崎 (2007), Furota and Nakayama (2010) および Otani (2012) を参考にしたが、岩崎 (2007) は意図的外来種を含むためここから意図的外来種は除外し、非意図的外来種のみを選んで取り上げた。

個々の外来種の起源地と導入手段についてはすでに公表された文献によった。起源地の評価に当たっては世界の海域を 18 の生物海区に分ける Kelleher *et al.* (1995) の方法を用いたが、本研究ではここから日本に外来種をもたらすことがない北極と南極をのぞいた 16 の生物海区を用いた。それらの海区は緒言で掲げた Fig. 1 に示すとおりである。導入手段は Cranfield *et al.* (1998) を参考に五つの区分に分けた。それらは、船体付着、バラスト水、水産、その他、不明である。日本へ外来種をもたらすこれら導入手段のなかで何が大きな役割を果たすか、そしてその役割の大きさは日本固有の条件から生じたものであるか否かを検討するため、他の国や地域の導

入手段との比較を行った。比較した国や地域はサンフランシスコ湾、オーストラリア、ニュージーランドとハワイである。これらの国や地域の導入手段に関するデータはCohen and Carlton (1995), Hewitt and Marchin (1996), Cranfield *et al.* (1998), Eldridge and Carlton (2002) に拠った。

ニュージーランドを除き、参照した地域ごとに意図的外来種を除外し、非意図的外来種の何種がそれぞれの導入手段によって導入されたかを調べなおした。次いで導入手段ごとの外来種の種数が外来種全体の種数の何割にあたるかを計算した。ニュージーランドは、Cranfield *et al.* (1998) の数字をそのまま用いた。オーストラリアの場合には、一つの種がいくつもの導入手段によって侵入したことになっていたため、導入手段ごとの種類数を合計するとオーストラリアに侵入した外来種の種数を超えてしまう。そこでHewitt *et al.* (2004) に従い、ひとつの種の導入手段の合計が1になるように調整して導入手段ごとの種数を求め、オーストラリアの全外来種数に占める割合を導入手段ごとに計算しなおした。

次に、国や地域によってバラスト水の持ち込み量が多いか持ち出し量が多いかをみるため、それぞれの国や地域によるばら積乾貨物や液体貨物の輸出と輸入の割合を調べた。ばら積み乾貨物や液体貨物の輸出が多い場合は、寄港する船舶が空船でやって来るため、貨物の代わりに大量のバラスト水を積んでおり、これを貨物を積み込む前に全部排出するので、バラスト水の持ち込み量が多くなる。反対にそれら貨物の輸入が多い場合は寄港する船舶は貨物を満載しているので多くのバラスト水を積み込む必要はなく、従ってバラスト水の持ち込み量は少ない。しかし、その船舶が出港する際には空船なので大量のバラスト水を積まなければならない、結果として持ち出し量が多くなる。これらを解明するために用いた資料は、United Nations (2000), U. S. Army Corps of Engineer (2001), (財)日本海事広報協会 (2002), BTRE (Bureau of Transport and Regional Economics) (2003) である。

ばら積乾貨物の定義は、(財)日本海事広報協会 (2002) と Lloyd's Register Fairplay (2004) によった。ここで言うばら積乾貨物とは、鉄鉱石、石炭、燐鉱石、銅鉱、ニッケル鉱、ボーキサイト、材木、チップと穀物類である。

なお、外来種数の生物海区間の差異については Tukey の方法による多重比較によって、また生物海区グループ間の貿易額の差異については Steel-Dwass の方法による多重比較によって検討した。それぞれの統計手法は統計解析ソフト R (A language and environment for statistical computing and graphics: <http://www.r-project.org/>) に拠った。

結 果

日本の海産・汽水産外来種の導入手段と起源地

日本に侵入した海産・汽水産外来種39種の導入手段とその起源地について Table 4 に示した。「船体付着」、「バラスト水」、「水産」、「その他」、「不明」の五つの導入手段ごとに、それによって侵入した外来種の種数の全体に占める割合を求めた。その結果、日本では船体付着による侵入が最も多く 60.9%と半数以上を占め、バラスト水の 15.2%がこれに次いだ。これら二つはいずれも船舶に備わった属性に起因するもので、二つを合わせると、船舶を介した外来種の侵入が全体の 3/4 以上を占めることになる。船舶以外の導入手段では水産が多く、13.0%であった (Fig. 2)。

日本の外来種導入手段の中で、最も多くの外来種を導入した船体付着によって運ばれた生物群を、目ないし亜目でまとめると、フジツボ亜目 *Balanomorpha* と「その他」が最も多く、それぞれ 21.4%を占めた (Fig. 3)。このうち「その他」は、唇口目 *Cheilostomatida*, 新生腹足目 *Littorinimorpha*, 後鰓目 *Littorinimorpha*, マボヤ目 *Stoliobranchia* およびイネ目 *Poales* の五つの目からなるため、単独の分類群としてはフジツボ亜目が最も多くを占める生物群であった。

一方、日本へ侵入した外来種の起源地は、広く世界のさまざまな生物海区に広がっているが (Table 4), これらの生物海区を地理的な近さをもとに三つのグループに分けて整理した (Fig. 4)。それらは北西太平洋, 東アジア海, 豪州からなるアジアグループ, 北米大陸, カリブ海の北アメリカグループ, 地中海, 北東大西洋 (北西ヨーロッパ), その他からなるヨーロッパグループの三つである。これらのグループ間でそれぞれを起源地とする外来種数の差をみると、外来種が多い前二者の間には互いに有意な差は認められないが、もうひとつのグループであるヨーロッパグループからの侵入種数は前二者よりも有意に少ないことが明らかになった。

外来種導入手段の地域による重要性の違い

日本を例に、外来種の導入手段ごとにそれによって侵入したと推定される外来種数が外来種の全体種数に占める割合を求めたが (Fig. 2), ここではこの割合が日本固有のものであるか世界一般でみられるものであるかを確認するため、いくつかの国や地域を対象に導入手段ごとの種数の割合を日本と比較した (Fig. 5)。比較に用いた地域は、サンフランシスコ湾, オーストラリア, ニュージーランドとハワイであ

る。導入手段の中では、日本を含めて船体付着が全ての地域で最も重要な導入手段であり、少なくとも30%を超える外来種がこの手段によって侵入していると推定された。とりわけニュージーランド、ハワイ、日本ではこの割合は60%を超え、他の導入手段を引き離していた。他方、外来種導入手段として注目を集めてきたバラスト水による外来種の侵入割合は地域によって船体付着と拮抗する場合と、それよりも圧倒的に少ない場合があった。例えば、サンフランシスコ湾やオーストラリアではバラスト水によって侵入した種の割合は20%かそれ以上で、とりわけサンフランシスコ湾では船体付着に拮抗した。反対に、他の三つの地域でのこの比率はわずかに10%以下と低かった。特に日本では、バラスト水単独で侵入したと推定される種は少なく、渦鞭毛藻類のバラスト水による輸送に言及した Hallegraeff *et al.* (1995) を参考にすると、渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* Horiguchi, 1995 ただ1種があるに過ぎなかった (Table 4)。このように地域によってバラスト水の影響度合いが異なるのは、それぞれの地域で排出されるバラスト水の量と質に左右されている可能性がある。それを確かめるため、まず、一隻の船によって排出されるバラスト水の量を国や地域間で比べた (Fig. 6)。バラスト水の排出量は、サンフランシスコ湾、オーストラリア、ニュージーランドが日本やハワイに比べて多かった。この結果を導入手段ごとに示された種数の割合 (Fig. 5) と比べると、ニュージーランドを除いてバラスト水の排出量が多い国や地域では明らかにバラスト水経由の外来種の割合が高かった。これは、バラスト水経由の外来種の割合の多寡がバラスト水の排出量に関係することを暗示している。バラスト水の排出量が地域によって異なる理由については、その国や地域の貿易の型が関係する。貿易の型によってその地域の港へ出入りする船舶のバラスト水運用方法が異なり、バラスト水排出量も異なるのである。Otani (2006) は、貿易の型を液体貨物やばら積み貨物の輸出入割合で定義した。これらの貨物の輸出が輸入を上回る国や地域を輸出者、輸入が輸出を上回る国や地域が輸入者である。今回対象とした国や地域では、タンカーが担う液体貨物貿易ではオーストラリアを除くとすべてが輸入者 (Fig. 7 (a))、バルカーが担うばら積乾貨物貿易では、サンフランシスコ湾、オーストラリア、ニュージーランドは輸出者、ハワイと日本は輸入者となる (Fig. 7 (b))。

考 察

貿易の型と外来種導入手段としてのバラスト水の役割

貨物船は、普通バラスト水を搭載して航行する。貨物船がバラスト水を搭載する理由はすでに緒言でみたとおりである。しかし、搭載したバラスト水の使い方は船の種類によって異なる。最も多くのバラスト水を頻繁に積み下ろしするのはばら積み乾貨物を運ぶバルクキャリアー（以下バルカー）と液体貨物を運ぶタンカーである。これらの種類の船舶は、貨物の積地へ向かう航海では貨物を積まずに空船で航行する。しかし、貨物を積まずに航行する空船航海では船舶の安全や効率的な運航にさまざまな障害が起こる（緒言参照）。それを避けるためには大量のバラスト水を積み込んで船を沈め、ある程度の喫水を確保しなければならない。従って、バラスト水の多くはばら積み乾貨物ないし液体貨物の揚げ地で積み込まれ、それらの貨物の積み地でそのほとんどが排出されることになる（国土交通省総合政策局環境・海洋課海洋室・（社）日本海難防止協会，2005）。バルカーやタンカーに取り込まれ、また排出されるバラスト水の量は、貨物船が積み込みことができる貨物の重量にほぼ匹敵する載貨重量トン数の30～40数%に達することが知られている（Kerr, 1994）。バルカーやタンカーの船腹量は、2003年には世界の総船腹量（重量トン換算）の74.0%を占め（Lloyd's Register Fairplay, 2004）、他の商船が一度にあまり多くのバラスト水を排出しないので（Hay *et al.*, 1997; 国土交通省総合政策局環境・海洋課海洋室・（社）日本海難防止協会，2005）、世界で年間に排出されるバラスト水はほとんどがこれらの船舶によるものである。すなわち、本研究で対象とした国や地域でのバラスト水排出量の差は、バラスト水を満載したこれらのバルカーやタンカーの寄港に大いに影響されている。バルカーやタンカーがバラスト水を満載するのは、すでにみたように、貨物の積地へ行く航海においてであり、排出するのは貨物の積地で貨物を積むためである。すなわち、バラスト水はばら積み貨物や液体貨物を輸出する輸出者の港で多く排出され、それらを輸入する輸入者の港での排出は少ない。輸出者のなかで、オーストラリアは液体貨物貿易、ばら積み乾貨物貿易とも輸出者であるが、バルカーによる後者の輸出トン数はタンカーによる前者の14倍ほどあるので（BTRE, 2003）、オーストラリアのバラスト水はバルカー依存型と言える。すなわち、輸出者はいずれもバルカーによるバラスト水の排出が多く、多くの外来種がそれとともに侵入する可能性が高い。サンフランシスコ湾やオーストラリアでバラ

スト水による侵入の割合がハワイや日本よりも高いのは、このことを裏付ける。ただ、ニュージーランドの場合は事情が少し異なっている。この国はばら積み乾貨物の輸出者と考えられるにもかかわらずバラスト水によって侵入したとされる外来種数は少なく、全体の3%に過ぎない (Cranfield *et al.* 1998)。これはニュージーランドが輸出するばら積み乾貨物の91%が木材である (United Nations, 2000) ことと関係する。ニュージーランドの木材輸出は、1990年代前半にそれまでの10倍以上に急増する (FAOSTAT: <http://faostat.fao.org/site/626/DesktopDefault.aspx?PageID=626#ancor>) が、これに伴い木材を運ぶために寄港したバルカーから排出されるバラスト水の量も急増したと推定される。その結果、1996~1997年のニュージーランドのバラスト水排出量が1船当たり1,000トンを超え、バラスト水による外来種の侵入が多いサンフランシスコ湾のそれと肩をならべるようになった (Fig. 6) のものと推察される。バラスト水排出量のこの急激な増加によって、ニュージーランドへもたらされる外来種候補は1990年代に急増したと考えられるが、Cranfield *et al.* (1998) が外来種リストを示した時期はバラスト水の急増から10年も経っていないころであり、バラスト水と共に排出された外来種候補がまだ外来種として侵入を果たしていなかったか、外来種と認識されていなかったかなどの事情によりリストにあげられなかった可能性がある。これが、ニュージーランドはばら積み乾貨物の輸出者であってバラスト水が多いにも関わらず、バラスト水による侵入が少ない理由である。一方で、ニュージーランドでは、この40年間に船体付着で侵入したと考えられる外来種の数、それを遡る50年以前に船体付着で侵入したと考えられる種数と変わらず、船体付着が近年も過去と変わらず主要な導入手段となっていることが示唆されている

(Cranfield *et al.*, 1998)。しかし、ニュージーランドが輸出者であり、木材輸出の増加に伴うバラスト水持ち込みがサンフランシスコ湾に匹敵するくらい多いという事情を考えると、たとえ、Biosecurity Act 1993のような国内法や国際的な「バラスト水管理国際条約」(IMO, 2005)によるバラスト水による侵入を規制する制度が出来たとしても、同国へのバラスト水経由の侵入への注意は必要である。

サンフランシスコ湾とオーストラリアでは船体付着による侵入が最も多いが (Fig. 5), ここ10~20年はサンフランシスコ湾を含むアメリカやオーストラリアではバラスト水による侵入が急増しているといわれ (Fofonoff *et al.*, 2003; Hewitt *et al.*, 2004; Wonham and Carlton, 2005), その結果、例えば北アメリカでは20%を超えるバラスト水経由の外来種が記録されるようになった (Fofonoff *et al.*, 2003) のと思われる。

これらの国では、例えばアメリカでは1996年に、IMOガイドラインに先立って National Invasive Species Act を修正した独自のガイドラインを設け (California Department of Fish & Game Habitat Conservation Branch, 2008), またオーストラリアでは1991年に Australian Ballast Water Management Requirements を設けて (Williamson *et al.*, 2002), それぞれバラスト水による外来種侵入を防ぐ努力が行われた。しかし、1980年から2000年にかけての20年間のバルカーによるばら積み乾貨物輸送の世界的規模での急激な伸び (UNCTAD Secretariat, 2003) (Fig. 8) が、世界のばら積み乾貨物の主たる輸出港があるこれらの国や地域 (小川, 1997) でバラスト水排出量の急増を招き、バラスト水規制が強制力を伴わないガイドラインであったこともあって、規制以前はともかく、それ以後もバラスト水による外来種導入に歯止めがかからず、外来種数が急速に増えた可能性がある。現在、アメリカのカリフォルニア州やオーストラリアのように、バラスト水洋上交換を義務付け、バラスト水による外来種の侵入を防ぐ努力をしているところもあるが (Williamson *et al.*, 2002; California Department of Fish & Game Habitat Conservation Branch, 2008), バラスト水洋上交換ではバラストタンクに取り込まれた生物のうち50~90%が除去出来るに過ぎないと報告もあり (State of California Resources Agency Department of Fish and Game, 2008), これだけで外来種の侵入を完全に食い止めることは出来ない。このため、多くの専門家はバラスト水の洋上交換はあくまで過度的な方法であり、最終的には船舶へのバラスト水処理装置搭載や真水の利用、バラスト水の船内保持などいくつかの手法を組み合わせることがバラスト水による外来種侵入防止には必要と考えている

(Falkner *et al.*, 2006)。このうち、バラスト水処理装置の船舶への搭載は、バラスト水管理国際条約で義務付けられていることもあって (IMO, 2005), 同条約の発効はバラスト水による外来種侵入を世界的規模で減らす手段の一つとして有効である。しかし、同条約が発効していない現状では、バラスト水による外来種侵入対策はまだ十分とは言えず、バラスト水を介した外来種侵入には今後とも注意して行く必要がある。

一方、輸入者ではバラスト水による外来種数の割合は輸出者に比べて少ないが、輸入者にも排出されるバラスト水がないわけではない。それにもかかわらずバラスト水による侵入が少ないのは以下の理由によるものである。輸入者である日本の場合を例にとると、わが国が運行する商船の6割近くの外航船はバルカーやタンカーである ((社) 日本船主協会, 2012) (Fig. 9)。これらの船舶は貨物を満載して日本

にやって来るため大量のバラスト水を積み込むことも、それを排出することもない。排出したとしてもせいぜい船の前後の喫水を等しくするための傾き調整のために、少量積み込んだバラスト水の一部を入港前後に排出するくらいである。残りの3割ほどを占める一般貨物船やコンテナ船、PCC（自動車専用船）のバラスト水排出率をNBIC（National Ballast Information Clearinghouse）の資料（Table 5）を基に示すと、寄港船舶数の10%ほどがバラスト水を排出し、その量は持ち込んだバラスト水量の5%ほどに過ぎないと考えられる。すなわち、90%ほどの船舶のバラスト水は排出されることなく再び国外へ持ち出されることになり、寄港時に何らかの理由で排出されるバラスト水は、かなり長期間船内に保持されたものである可能性が高い。バラスト水中のプランクトンの種類や量は、バラスト水の船内保持期間の長期化とともに減少する一般的な傾向があるといわれる（Chu *et al.*, 1997; Gollasch *et al.*, 2000; Wonham *et al.*, 2001）。確かに、中には橈脚類の1種 *Tisbe graciloides* (Sars G.O., 1920) のようにバラスト水取水後の時間経過とともにむしろ個体数が増加するものもいるが（e. g., Gollasch *et al.*, 2000）、バラスト水に含まれるプランクトンや無脊椎動物幼生の多くはそれが排出される時にはすでに死滅している可能性が高い

（Wonham *et al.*, 2001）。日本に寄港する一般貨物船やコンテナ船、PCCのバラスト水運用もNBICの資料で示されたものと同様で、それらの船舶のバラストタンク内の生物は本来少ない上に、多くは死亡していると考えて良いであろう。日本でバラスト水由来の侵入が少ない理由は、船舶のこのようなバラスト水運用の仕方にあるのである。

船体付着による侵入過程

バラスト水を介した侵入は、ばら積乾貨物の輸入国よりも輸出国で多いことが明らかになった。事実、わが国のようなばら積乾貨物の輸入国ではバラスト水単独での侵入は少なく、船体付着による侵入の方がはるかに多い。船体付着による侵入の起こり方について、Minchin and Gollasch（2003）は、六つの大きな侵入過程を想定した。それらは、(1) 船体に付着した個体からの産卵や幼生の放出、(2) 移動性動物の船体からの離脱、(3) 付着生物の船体からの離脱、(4) 船体洗浄による汚損生物の海中への分散、(5) 設備不十分なマリーナなどでの船体洗浄後の海水や除去物の未処理投棄、(6) 海難などで沈んだ船舶からの分散である。これらのなかでは、(1) が侵入のための最も重要な手段と考えられているが（Minchin and Gollasch,

2003), これについて Lewis (2001) は, 船体に付着した 1 個体の海洋生物が停泊中に何万もの卵や幼生などを放出すれば, 新しい個体群を形成するに十分な量の卵や幼生が供給され, それが外来種となる可能性は高いとした。実際, タスマニア島のデボンポートとメルボルン間に就航する 1 隻のカーフェリーのシーチェストを調査したところ, その凹み空間から, 20 個体以上のナナテイスメ科 *Onuhipidae* の多毛類や 50 個体以上の二枚貝 *Corbula gibba* (Olivi, 1792) に加えて抱卵したヨーロッパミドリガニの雌 2 個体も発見された (Coutts *et al.*, 2003)。もし, これらの種がシーチェスト内で産卵や幼生の放出を行えば, かなりの数の幼生が海中に分散することになる。例えば, 甲巾 46mm のヨーロッパミドリガニの抱卵数は 185,000 であるが, 幼生の放出は一斉に行われることが知られているので (Yamada, 2001), 2 個体が同時に幼生を放出したとすると 370,000 もの幼生が海中に分散することになる。このような幼生の分散は, 港内では停泊中も運転している発電機の冷却水の取水とそれの船外への排出を通して行われると考えられる。ここで問題となるのは, 発電機の冷却に用いられた冷却水の昇温による幼生や卵の死亡と, 取水の際のポンプによるそれらの損傷である。船内に取り込まれた冷却水は発電機を冷却する際に暖められ 10°C 程度昇温して排出される。しかし, 発電所の冷却水取水に伴って取り込まれる橈脚類の 1 種 *Acartia tonsa* Dana, 1849 やイワガニ科の 1 種 *Sesarma cinereum* Bosc, 1802 のゾエア, ハマグリ *Meretrix lusoria* (Röding, 1798) の受精卵の昇温影響について調べた結果は, 船舶用発電機の排水温度が 40°C 近くになる夏季を除けば昇温が原因で幼生や卵が大量に死亡する可能性は低いことを示している (水産生物と温排水研究協議会, 1973 ; 道津・木下, 1988), ほとんどの幼生や卵は生きたまま海中に放出されると推定される。一方で, 幼生や卵が受ける機械的な損傷については, 冷却水取水ポンプによる損傷を示した例がないのでそれと同じ構造のバラストポンプを例にとると, その羽車を通過する際, 幼生や卵は機械的な損傷を受け, 数日以内に死亡すると言われる (Gollasch *et al.*, 2000)。しかし, バラスト水が外来種の侵入に重要な役割を果たしていることをみると, バラストポンプの羽車による機械的損傷を受けないものも存在すると考えるのが自然で, バラストポンプと同じ構造の冷却水取水ポンプを通過した生物も, 生存したまま船体回りの海中へ放出されると考えることは可能である。ヨーロッパミドリガニの例から推定されるように, シーチェストのような構造物から冷却系を通して排出される幼生数は膨大である。例えば, ヨーロッパミドリガニ 1 個体から放出される幼生数はすでにみたように 185,000 個

体であるが、わが国のように1船当たりのバラスト水排出量が400トンに満たない (Fig. 6) と推定される国においては、バラスト水取水から約2週間後のバラストタンク内無脊椎動物幼生の生存数を約20個体/トンとすると (Wonham *et al.*, 2001), ここから計算される8,000個体未満を1個体のヨーロッパミドリガニだけで優に超えてしまう。従ってバラスト水の保持期間が2週間以上におよぶと推定されるわが国の場合、入港船舶の船体に付着した親から放出される幼生数は、生きてバラスト水と共に排出される幼生数を大きく上回ると推定され、船体付着による外来種の侵入はバラスト水による侵入以上に、わが国では重要な侵入過程である。船体付着による外来種の侵入過程のなかでは、このような産卵や幼生分散が侵入のメカニズムとして極めて重要であるが、それは必ずしも Minchin and Gollasch (2003) があげた他の五つのメカニズムの影響が小さいことを意味しない。場合によってはそれらのほうが重要となることもありうるのであり、船体に付着した生物が Minchin and Gollasch (2003) があげた六つのメカニズムのうちどのような過程を通して侵入するのか、それを明らかにする調査も今後必要となろう。

外来種の侵入を可能にする条件

緒言ですでに述べたように、バラスト水に混じって、毎週15,000を越える種が世界中を移動していると言われている (Carlton, 1999)。船体付着によって世界を移動している種がこれに加わるならば、その数は膨大な数に上るであろう。もし、それらすべてが外来種となるならば、事態は極めて深刻である。しかし、幸いなことに、侵入に成功するのはその一部の種に過ぎない。新天地の環境に適応したものだけが生き残り、外来種となる (Steneck and Carlton, 2001)。侵入を可能にするにはいくつかの条件がある (e. g., Gollasch, 2002; Clarke *et al.*, 2003)。そのひとつは気候の類似性である。これに船舶交通量の多さや地理的な近さが加わる。例えば、気候条件について言えば、太平洋を挟んで位置するアジア地域と北アメリカ西海岸や、大西洋を挟んで位置する北アメリカ東岸と北欧のように同一半球の中で海を挟んだ両サイドは気候が類似するため侵入は起こりやすいとされる (Carlton, 1987; Carlton and Geller, 1993)。Gollasch (2002) も北海の例を引きながら、同一気候帯からの侵入の可能性が最も高く、気候帯が異なるほどその可能性は低下するとして、気候の類似性が重要との認識を示した。日本の外来種からもこのような気候の類似が侵入を可能にした様子が伺われる。すでにみたように、日本の外来種は北西太平洋、北東太平洋、

北西大西洋と東アジア海からの侵入が多い (Fig. 4)。北西太平洋は日本が属する生物海区であり、亜熱帯から寒帯にいたる気候帯を持つ (西村, 1981)。また北東太平洋と北西大西洋も同様に亜熱帯から寒帯にいたる気候帯で (Clarence, 1964) 日本のそれと共通な部分が多い。このような生物海区間の気候の共通性が多くの外来種の侵入を可能にしたものと思われる。

日本への侵入にとって重要なもうひとつの地域である東アジア海は、西村 (1981) が定義するインド-西太平洋区に含まれ、亜熱帯から熱帯に属すると考えられる。日本の気候帯は、亜熱帯に属する地域は少なく、犬吠埼の南から九州までの広い範囲は暖温帯に属するので (朝倉, 2003)、東アジア海の北に隣接する気候帯にある。Gollasch (2002) は同一の気候帯の中だけでなく隣接した気候帯からも侵入が起こる場合もあるとしたが、これは比較的広い水温耐性を持った種の存在が前提である。そのような種にとっては若干不利な水温条件下であっても、多くの幼生供給があればやがて侵入に成功する場合もあると考えられ、事実、東アジアと日本を結ぶ船舶交通の多さが主に船体付着を介したそのような種の侵入に有利に働いた可能性がある。これを確かめるため、幼生供給量は貿易量に依存するとする Hayes (2003) を参考に、船舶交通量を貿易量に、さらに貿易量を貿易額に置き換えて、わが国と貿易を行う国々を三つのグループに分けて互いの貿易額を比べた。三つのグループとはアジア、北アメリカ、ヨーロッパの各グループで、それぞれのグループに含まれる国々の貿易額の合計を 1980 年から 5 年ごとに 2010 年まで取り、グループごとの平均値と標準偏差を求めた (Fig. 10)。Fig. 4 に示した外来種数と同様、北西太平洋、東アジア、豪州からなるアジアグループと北米大陸とカリブ海からなる北アメリカグループに有意な差はないが、地中海、北東大西洋とその他からなるヨーロッパグループに比べて有意に多い結果となって、貿易額と外来種数との間には一定の関係があることが示唆された。

外来種の侵入を可能にする別の条件である地理的な近さに関しては、Clarke *et al.* (2003) が中国の大連で行ったバラスト水リスクアセスメントの中で示した例がある。このリスクアセスメントでは、大連へ外来種の侵入をもたらす危険性が最も高い港は地理的に近い中国国内の港であるとしたが、それ以外にも韓国のいくつかの港や日本の岩国など比較的近隣にある港も侵入リスクが高い港の上位にランクした。それは、これらの地域と大連間の盛んな貿易による船舶交通量の多さだけでなく、地理的に近いことが高塩分海域航行時間を短縮し、またバラスト水保持期間も短く

なるなど外来種候補の生存に有利な条件を生むからである。日本の場合に戻って考えると、船舶交通量が多く距離も近い韓国や中国からの侵入リスクは本来高いはずである。しかし、船舶を介したこれらの地域からの外来種の侵入はいまのところ多くはない (Table 4 参照)。その理由は明らかではないが、日本の近年の貿易量は対中国、対韓国とも増大しており (Fig. 11)、それに伴う船舶を介した外来種の侵入も今後は増えるものと予想されるため、その動向には注意を払う必要がある。近隣地域内ではこのほかに二次的侵入の問題がある。例えばイギリスでは近隣のヨーロッパからの外来種が最も多いが、それらはすべて一旦ヨーロッパのどこかへ侵入したのちにイギリスへやってきた二次的外来種であると推定されている (Eno *et al.*, 1997)。日本を含む近隣諸国間の侵入も、それぞれの地域の固有種が他の地域へ侵入するケースよりも二次的侵入の方が多い可能性がある。大連の外来種の半分以上が日本との共通種である事実は (Clarke *et al.*, 2003)、いったんどこかの地域に侵入した種が、これらの地域間を相互に行き来している様を連想させる。従って、近隣諸国間の二次的侵入に対しても今後は注意を払わなければならないであろう。

Table 4. Marine and brackish organisms unintentionally introduced to Japanese waters, their vectors and their source regions. Source bioregions follow Kelleher *et al.* (1995).

Abbreviations: B, Ballast water; C, Cargo fouling; H, Hull fouling; F, Fisheries. *: Recorded in Osaka Bay (Nabeshima, 2007; Ariyama and Otani, 2004; Yamaguchi *et al.*, 2011).

Phylum	Species	Presumed primary vector**	Presumed alternative vector	Presumed source bioregion**
Platyhelminthes	<i>Neobenedenia girellae</i>	F ¹⁾		NW Pacific ¹⁾
	<i>Neoheterobothrium hirame</i>	F ¹⁾		NW Atlantic ¹⁾
Annelida	<i>Ficopomatus enigmaticus*</i>	H	B	E Asian Sea, Australasia
	<i>Hydroides elegans*</i>	H	B	E Asian Sea, Australasia
	<i>Hydroides dianthus*</i>	H		NW Atlantic, Caribbean
Mollusca	<i>Crepidula onyx*</i>	H		NE Pacific
	<i>Euspira fortunei*</i>	F ⁵⁾		NW Pacific ⁵⁾
	<i>Stenothyra</i> sp.	F		NW Pacific
	<i>Nassarius sinarus</i>	F		NW Pacific
	<i>Trinchesia perca</i>	H		S Atlantic, Caribbean
	<i>Mytilus galloprovincialis*</i>	H		NE Pacific, Mediterranean
	<i>Perna viridis*</i>	H		E Asian Sea, Indian Ocean
	<i>Xenostrobus securis*</i>	H		Australasia
	<i>Mytilopsis sallei*</i>	H	C	E Asian Sea
	<i>Petricola</i> cf. <i>lithophaga*</i>	H		Unknown
	<i>Mercenaria mercenaria*</i>	U		NE Pacific, NW Atlantic, Caribbean
	<i>Phacosoma gibba</i>	F ⁵⁾		NW Pacific ⁵⁾
Arthropoda	<i>Amphibalanus amphitrite*</i>	H	B	Unknown
	<i>Amphibalanus eburneus*</i>	H		NW Atlantic
	<i>Amphibalanus improvisus*</i>	H		Unknown
	<i>Amphibalanus venustus</i>	U		E Asian Sea
	<i>Amphibalanus zhujangensis</i>	H ⁶⁾		E Asian Sea ⁶⁾
	<i>Balanus glandula</i>	H		NE Pacific
	<i>Megabalanus coccopoma*</i>	H ⁷⁾		Unknown
	<i>Paracerceis sculpta*</i>	U		Unknown
	<i>Pyromaia tuberculata*</i>	H	B	NE Pacific
	<i>Calcinus aestuarii*</i>	H	B	Mediterranean
	<i>Callinectes sapidus*</i>	H	B	NW Atlantic
	<i>Rhithropanopeus harrisi*</i>	H ⁴⁾		NW Atlantic, Caribbean ⁴⁾
Bryozoa	<i>Bugula californica</i>	H		Unknown
Chordata	<i>Ascidella aspersa</i>	U		Unknown
	<i>Polyandrocarpa zorriventris*</i>	H		Australasia?
	<i>Molgula manhattensis*</i>	H		NE Pacific, NW Atlantic, Caribbean
Dinophyta	<i>Heterocapsa circularisquama</i>	B ²⁾		NW Pacific ²⁾
Chlorophyta	<i>Ulva fasciata</i>	H ⁸⁾		East Asian Sea ³⁾
	<i>Ulva californica</i>	H ⁸⁾		NE Pacific ³⁾
	<i>Ulva armoricana</i>	H ⁸⁾		NE Atlantic ³⁾
	<i>Ulva scandinavica</i>	H ⁸⁾		NE Atlantic ³⁾
Magnoliophyta	<i>Spartina alterniflora</i>	H ⁸⁾		Unknown

** References: 1) Ogawa, 2009; 2) Iwataki and Matsuoka, 2009; 3) Kawai *et al.*, 2007; 4) Iseda *et al.*, 2007;

5) Okoshi, 2004; 6) Puspasari *et al.*, 2002; 7) Yamaguchi *et al.*, 2011; 8) Present study; unordered: Otani (2004).

Table 5. The number of ships discharged and not discharged ballast water and the amount of ballast water carried and discharged at six US ports by three types of ships in 2002.

(based on data of National Ballast Water Information Clearinghouse, <http://invasions.si.edu/cgi-bin/search=nbic?do=query&state=FL&t0=1997&tend=1998&type=&format=html&submit=Display+arrivals+by+port>) (after Otani, 2006)

	General cargoship	Container-ship	PCC (Pure Car Carrier)	
A	Number of ships entering with ballast water	282	2,218	126
B	Number of ships discharging ballast water	18	316	12
	B/A (%)	6.4	14.2	9.5
C	Amount of carried ballast water (metric ton)	908,090	16,933,567	67,505
D	Amount of discharged ballast water (metric ton)	56,327	864,355	25,757
	D/C (%)	6.2	5.1	3.8

Selected ports were Long beach, Los Angeles, New York, Oakland, San Francisco, and Seattle.

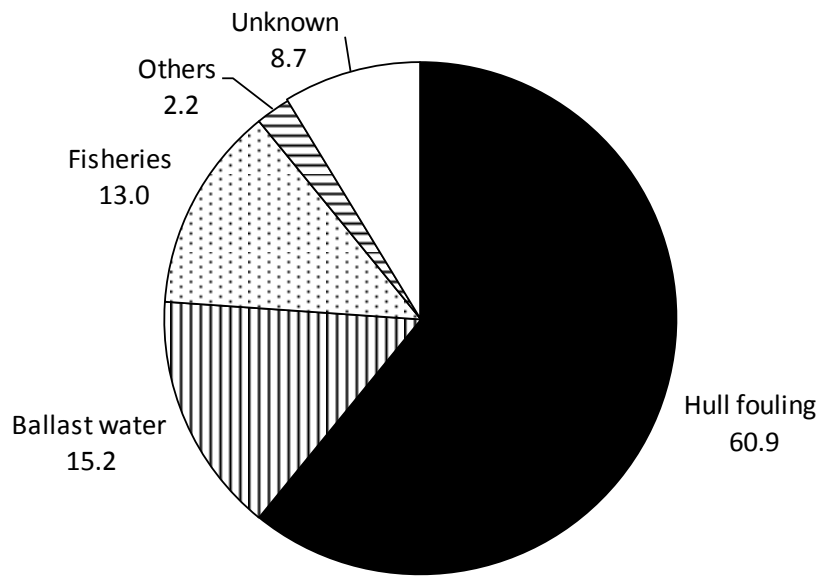


Fig. 2. Rate (%) of various vectors responsible for the introduction of marine and brackish organisms in Japanese waters.

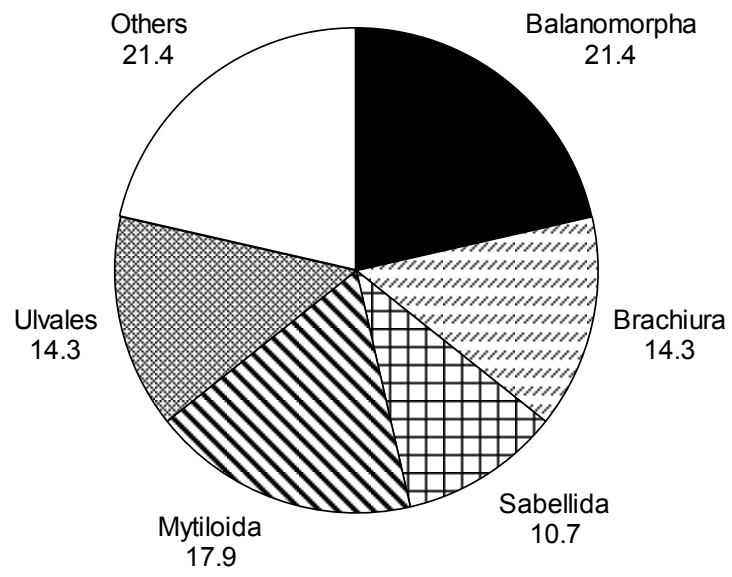


Fig. 3. Rate (%) of marine and brackish taxa introduced into Japanese waters by hull fouling.

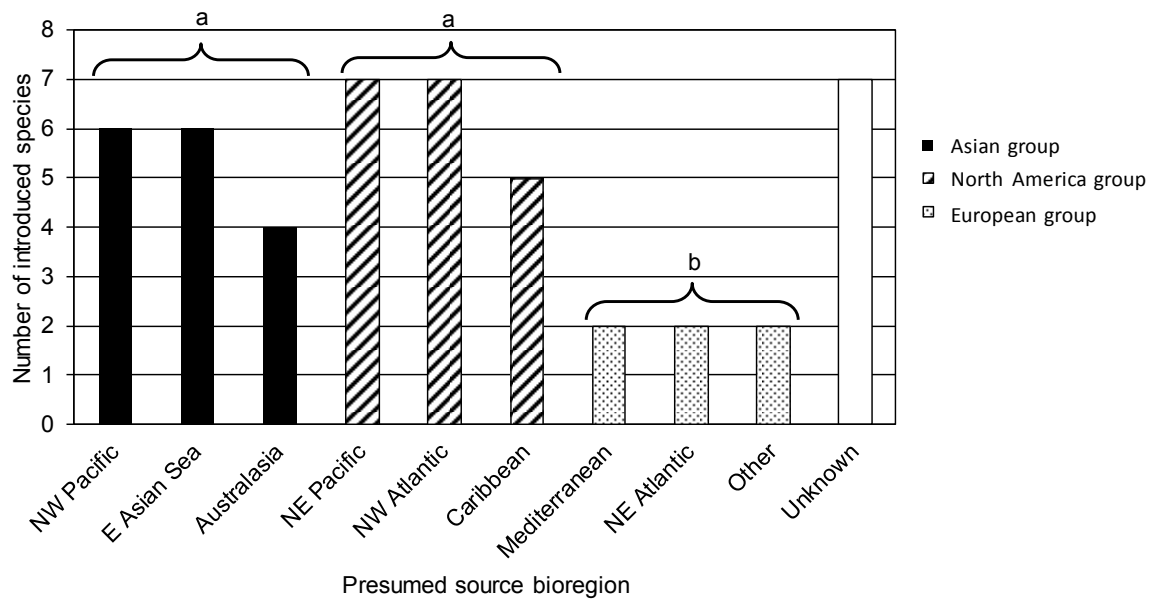


Fig. 4. Presumed source bioregion for introduced species in Japanese waters (in many cases more than one possible source regions is considered for a species, so that the total for all bioregions exceeds 39). For each group treatments sharing the same letters are not significantly different at the $p = 0.05$ level (from Tukey's multiple comparison analysis).

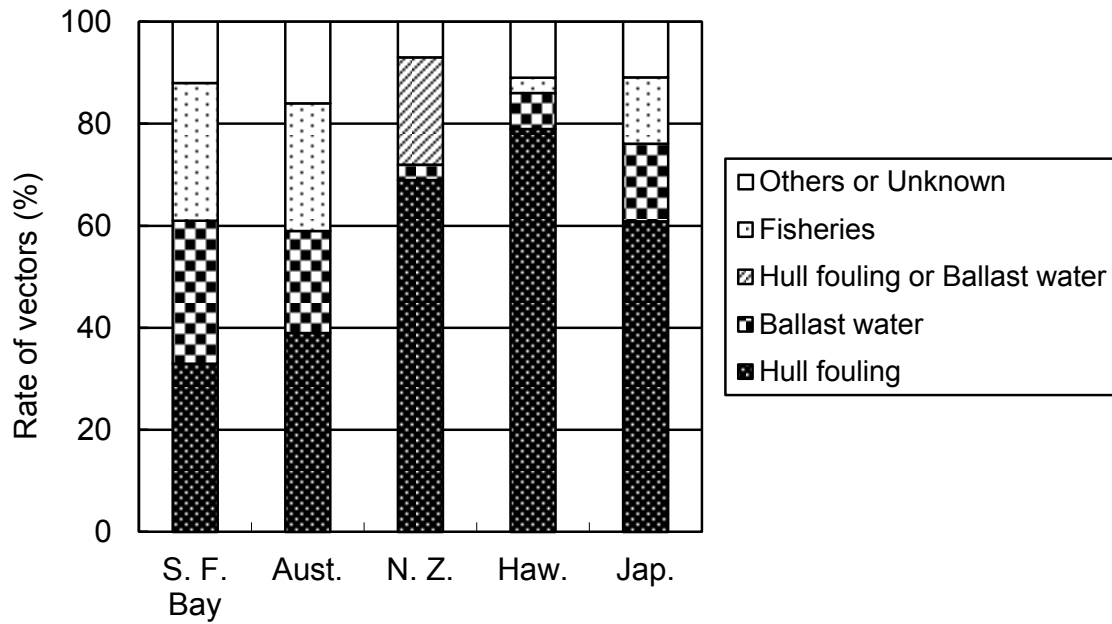


Fig. 5. Rate of various vectors responsible for the introduction of marine organisms among different regions. (S. F. Bay: San Francisco Bay in 1995; Aust.: Australia in 1995; N. Z.: New Zealand in 1998; Haw.: Hawaii in 1999; Jap.: Japan in 2011) (made from the data of Cohen and Carlton, 1995; Hewitt and Martin, 1996; Cranfield *et al.*, 1998; Eldredge and Carlton, 2002; Otani, 2012). After removing intentionally introduced species from the results from S. F. Bay, Aust. and Haw., the number of introduced species for each vector was recalculated for these regions (modified after Otani, 2006).

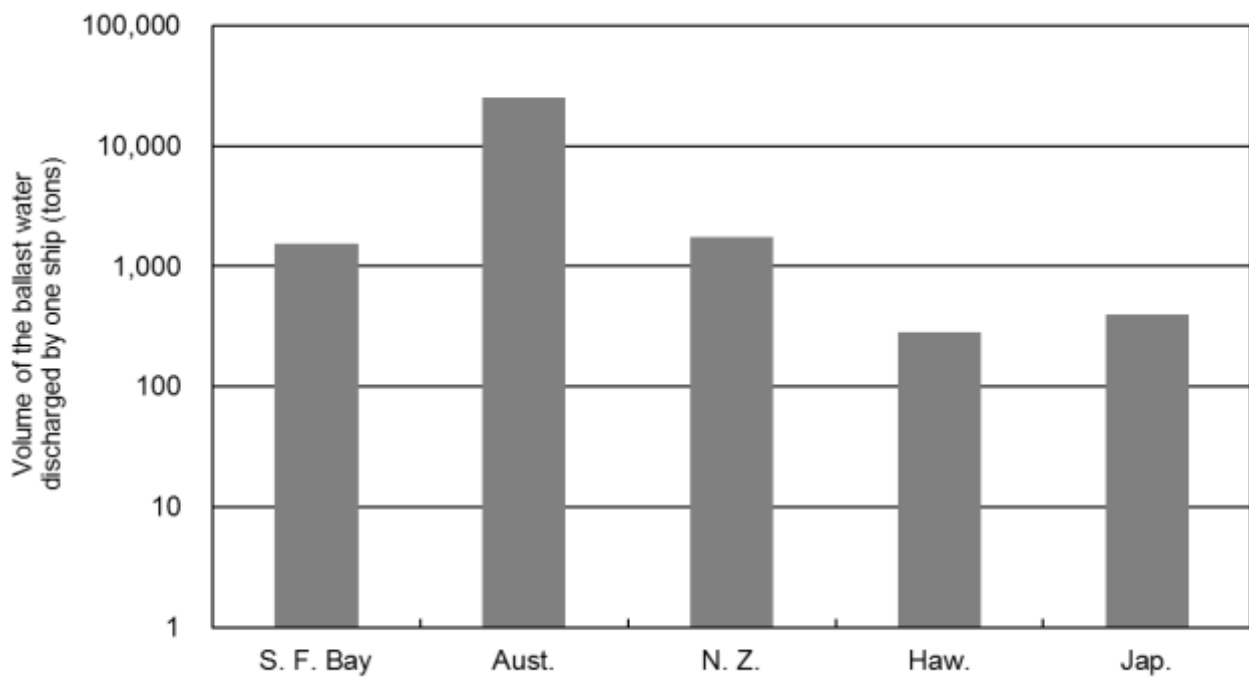
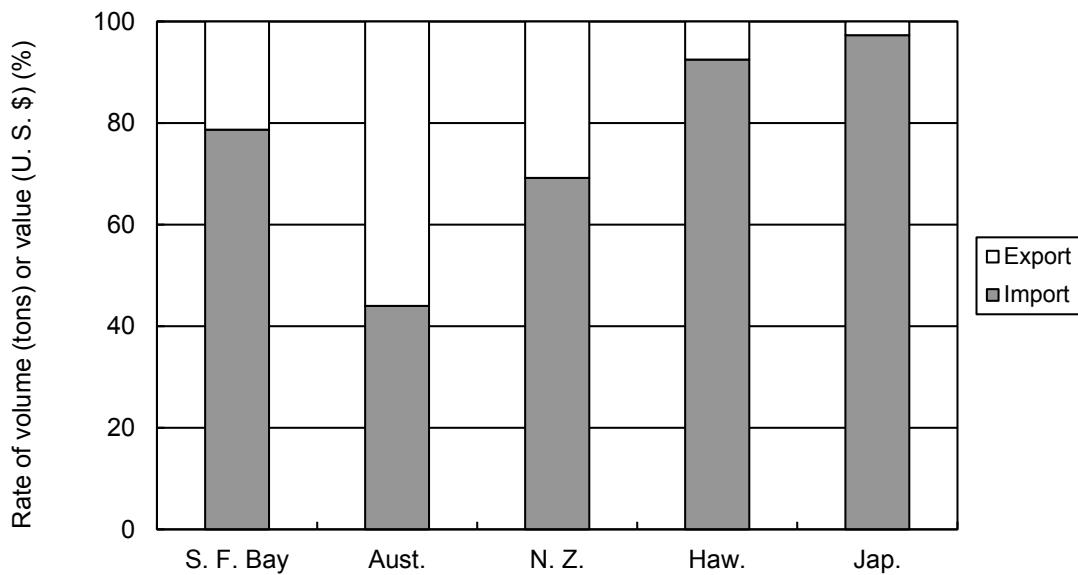


Fig. 6. Volume of the ballast water discharged by one ship among different regions. Covered all the ship entered the port of the region except for Australia. Australia's case covered only bulkers and tankers. (S. F. Bay: San Francisco Bay from 1999 to 2001; Aust.: Australia in 1991; N. Z.: New Zealand from 1996 to 1997; Haw.: Hawaii from 1999 to 2001; Jap.: Japan in 1997) (made from the data of Kerr, 1994; Hay *et al.*, 1997; Ruiz *et al.*, 2001; Raaymakers and Gregory, 2002) (modified after Otani, 2006).

(a) Liquid trade by tanker



(b) Dry bulk trade by bulker

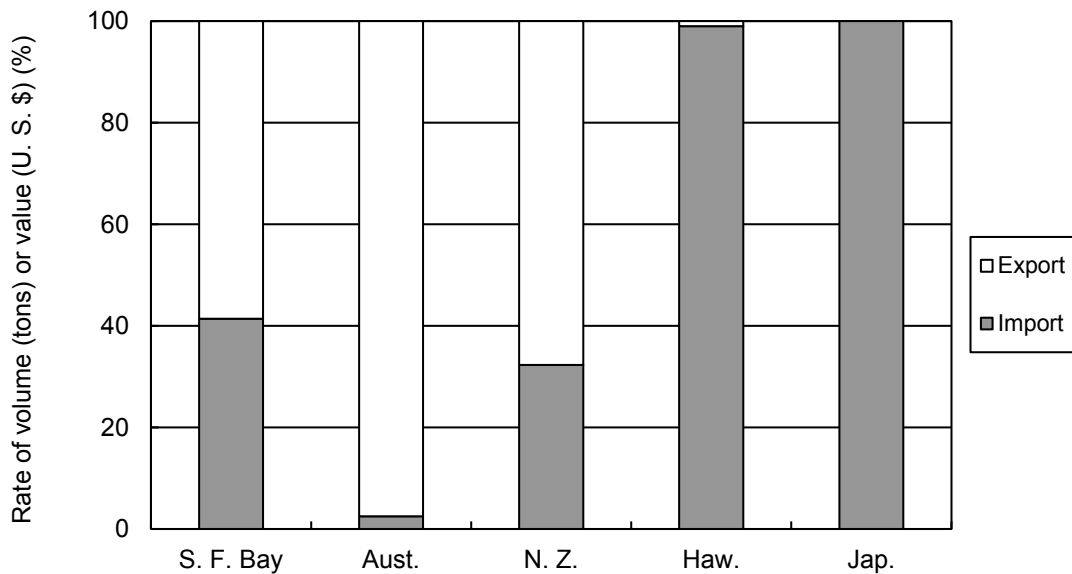


Fig. 7. Rate (%) of export and import volume (tons) transported in each region by tankers (a) and dry bulk carriers (bulkers) (b) except for New Zealand. New Zealand represented by value (U. S. \$). (S. F. Bay: San Francisco Bay in 2000; Aust.: Australia from 2000 to 2001; N. Z.: New Zealand in 1999; Haw.: Hawaii in 2000; Jap.: Japan in 1997) (made from the data of United Nations, 2000; U. S. Army Corps of Engineer, 2001; The Japanese Shipowners' Association, 1999; BTRE, 2003) (modified after Otani, 2006).

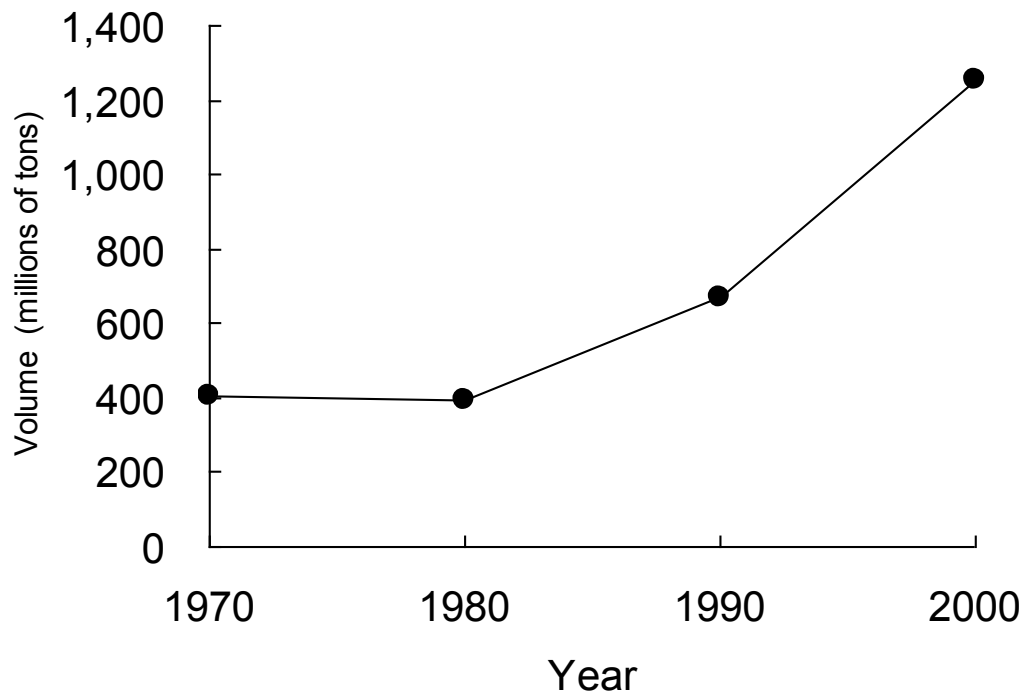


Fig. 8. The transition of dry commodities carried by bulker of over 18,000 DWT (dead weight tons) worldwide. (made from the data of UNCTAD Secretariat, 2003) (after Otani, 2006).

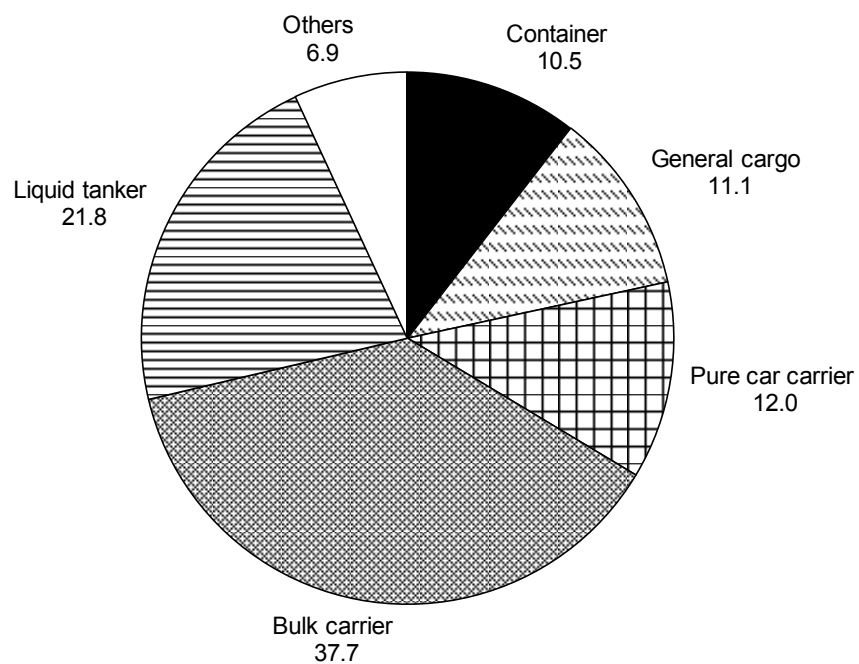


Fig. 9. Rate (%) of types of ships calling at Japanese ports in 2010. (made from the data of the statistics manual of the seaborne shipping, The Japanese Shipowners' Association, 2012).

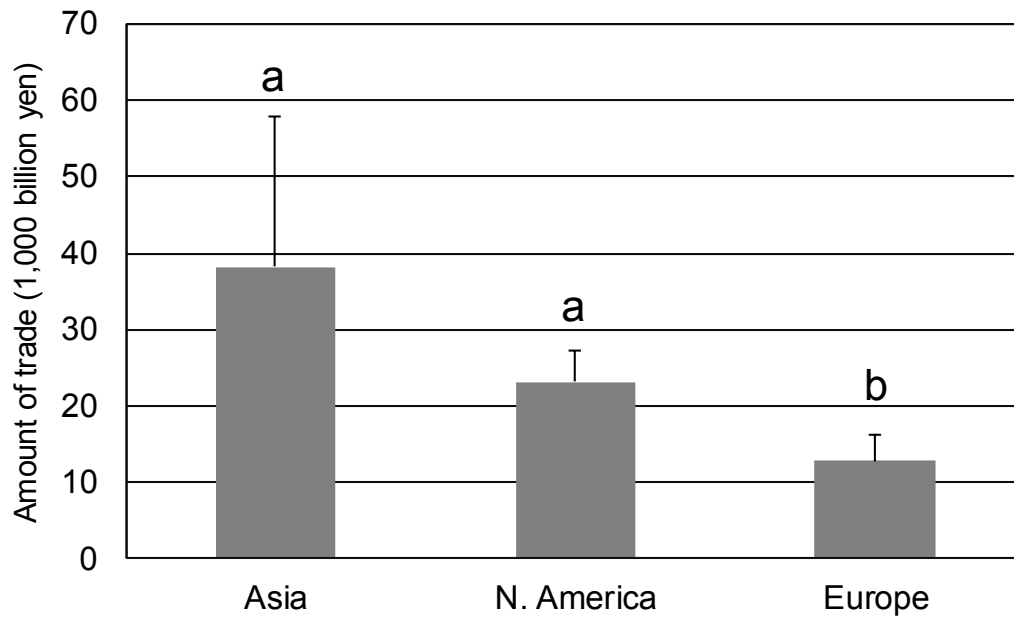


Fig. 10. Mean annual amount of Japanese trade with three regions between 1980 and 2010. Regions are Asia: the North West Pacific, the East Asian Seas and Australasia, N. America: The North East Pacific, the North West Atlantic and the Wider Caribbean Sea, Europe: the Mediterranean and the North East Atlantic. For each area treatments sharing same letters are not significantly different at the $p = 0.05$ level (from Steel-Dwass multiple comparison analysis) (made from the data of the Trade Statistics of Japan by Ministry Finance Japan: <http://www.customs.go.jp/toukei/suii/html/time.htm>).

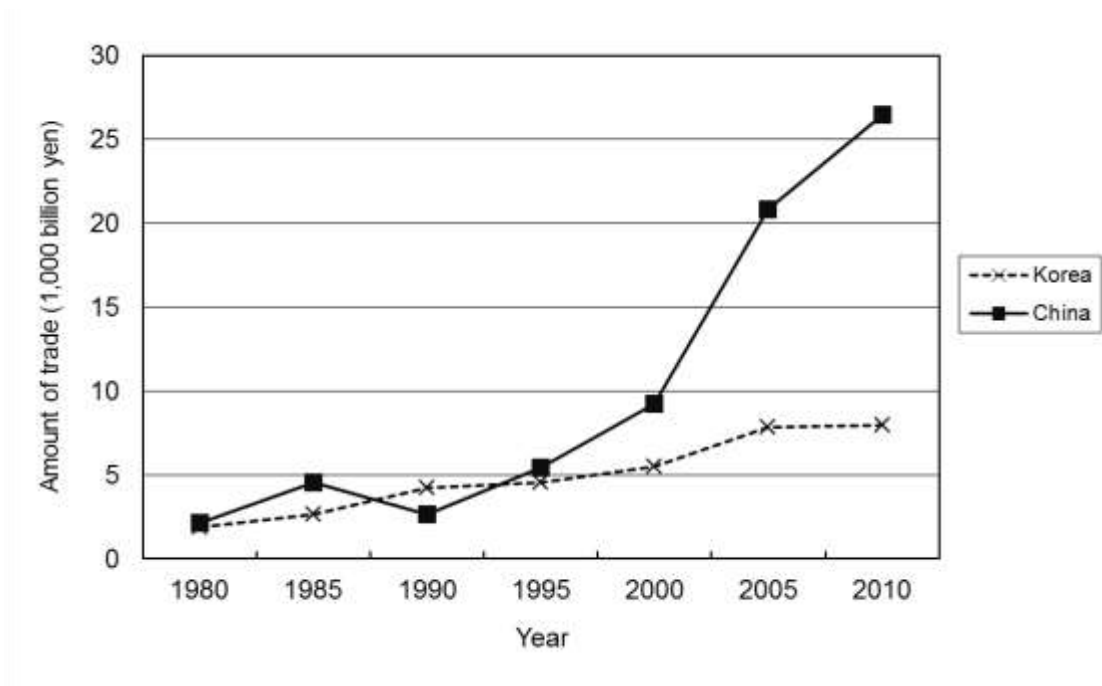


Fig. 11. Amount of Japanese trade with China and Korea every five years. (made from the data of the Trade Statistics of Japan by Ministry Finance Japan: <http://www.customs.go.jp/suii/html/time.htm>).

第2章 大阪湾へ入港した外航船舶の船体に付着したフジツボ類と大阪湾への侵入可能性評価

第1章において日本への外来種の導入手段として船体付着の重要性を明らかにした。しかし、生物は船体に付着して運ばれるだけで日本の海域で外来種となるわけではない。外来種候補が侵入し、定着に成功するためには、侵入地の気候や塩分などの環境、餌資源、競合種、捕食者、寄生者、病原菌など外来種候補の侵入と定着を制限する要素の克服が必要である (e. g., Hunt and Yamada, 2003; 大谷, 2009)。従って、船体に付着して日本へ運ばれる生物が外来種となる可能性評価は、これらの制限要素の外来種候補への影響を評価することが基礎となる。ただ、これらの制限要素の中で、生物が侵入する際大きな制限要素となるのは気候などの環境である

(Hayes *et al.*, 2005)。これは、他の制限要素はむしろ侵入に成功した外来種がその後の定着過程へ進む際に働く要素であることを示唆する。そこで、第2章では、生物が侵入する際に受ける制限要素である環境に的を絞り、生物の侵入可能性評価を行うこととした。これまで行われた侵入可能性評価の中で、Gollasch (2002) は、ドイツの造船所へ入渠した186隻の船舶の船体付着生物調査を行い、船体付着生物の個々の種が北海へ侵入する可能性について、それらの侵入地であるドイツとその起源地の気候帯の一致を条件として評価した。Hayes *et al.* (2005) も緯度差を気候帯の差に置き換え、環境要素としては気候帯のみを取り上げた評価を行った。しかし、船舶を介した外来種の場合、外来種候補が侵入出来る条件は気候帯の一致だけではない。IMO (2003) が取り上げたように、気候帯に加えて海域の塩分も重要な要素である。ただ、IMO (2003) や Hayes *et al.* (2005) の評価は外来種の侵入地からみた複数の起源地が持つ侵入可能性の相対評価であり、しかもバラスト水がもたらす外来種侵入評価であることもあって、船体付着を評価しようとする本研究とは目的を異にする部分がある。そこで第2章では、Gollasch (2002) の評価手法を参考に、そこで取り上げられなかった塩分と波当たりを新たな要素として加え、船体に付着した種の侵入可能性をさらに多角的に評価することとした。波当たりを条件に加えたのは、生物種の分布に波当たりの強さが影響することが知られるからである (Endean *et al.*, 1956)。第2章で行った侵入可能性評価で対象とした生物は、第1章で明らかにしたように、日本の外来種の主たる導入手段は船体付着であり、それがもたらした主要な生物群がフジツボ類であったことから、フジツボ類とした。

材料と方法

調査は、大阪湾奥部の港に寄港したオーストラリアおよびインドネシアと日本間を結ぶ航路 (Fig. 12) に定期的に就航する大型のバルクキャリアー (以下バルカーとする) (約 50,000DWT クラス) 2 隻を対象に行った。これらを Ship A, Ship B とする。調査日は Ship A が 2004 年 9 月 4 日, Ship B が 2004 年 11 月 5 日である。

試料の採取は港の岸壁に着岸したそれぞれの船舶の船体沖側を対象に、ここに付着したフジツボ類を潜水士による素潜りによって採取した。フジツボ類は船体上に広範囲に分布するのではなく局所的に塊状に分布しており、分布域には隙間部など定量採取が困難な場所もあったため、各採取場所では採取面積にこだわることなく塊ごとなるべく多数個体が得られるように採取した。採取したフジツボ類は、直ちに 10%ホルマリンで固定して実験室へ持ち帰り、それぞれの採取場所ごとに種別を選び分け、ひとつの採取場所の中で 100 個体以上みられる場合を「多い」、100~10 個体を「普通」、10 個体未満を「少ない」として三つのランクを設け、種別にこれらのランクのいずれかに割り当てた。フジツボ類を種ごとに選り分ける際、必要に応じて解剖を伴う同定を行ったが、同定に用いた主な文献資料は Table 6 に示した。

また、同定を行う際、個々の個体に軟体部が存在するか否かによって生死を判別した。船体上でのフジツボ類の分布は、両船ともバルバスバウ付近、船体中央部にある喫水標付近およびプロペラポストとラダー付近に偏在する様子がみられたため、これらの部位を調査位置とした (Fig. 13)。Ship B ではこれらの部位に加えてプロペラポストの前方 (F.P.と表示) (Fig. 13) にも多くのフジツボ類の付着がみられたため、この部位を調査位置に追加した。

さらに、大阪湾奥部の港の海域環境がフジツボ類の生息に適したものであるかを検討するため、大阪府立水産試験場が行った浅海定線調査の結果を用いた。浅海定線調査は、年 4 回、四季に渡って大阪湾内に 20 の調査地点を設けて行われており、調査項目は水温、塩分、COD、栄養塩類など 12 の水質項目である。本研究ではこれらの中から、バルカー寄港地に近いポートアイランド沖に設けた Stn. 16 (34° 38' 11" N, 135° 14' 01" E) を対象に、調査項目の中から表層塩分の値を選び用いた。また、用いた結果の対象期間は 1999 から 2003 年とした (大阪府立水産試験場, 2001-2005)。

結 果

船体上のフジツボ類の種と付着場所

2隻のバルカーをあわせてエボシガイ類を含む22種のフジツボ類が記録された。船ごとのフジツボ類の種数はShip Aが19種、Ship Bが16種で、Ship Aの方がShip Bに比べ種数はやや多い結果となった。船体各部での付着種数は両船とも船体中央部喫水標付近で少なく、ここでの種数はShip Aでは6種、Ship Bでは2種であった。バルバスバウ（船首部）とプロペラポスト-ラダー（船尾部）での種数は両船とも船体中央部喫水標付近に比べて多く、バルバスバウでは両船とも13種、プロペラポスト-ラダーではShip Aで14種、Ship Bでは11種であった。バルバスバウでは2船の間に種数の差はないが、船尾部では船体中央部同様、Ship AがShip Bを上回る種数となった（Fig. 14）。

Fig. 15に示すように、付着個体数が「多い」や「普通」のランクであった種の出現は両船ともバルバスバウとF.P.部分、プロペラポスト-ラダーに限られたが、プロペラポスト-ラダーの方がバルバスバウやF.P.部分に比べて多くのフジツボ類が付着する傾向がみられた。船体中央部喫水標付近ではすべての種が「少ない」で、バルバスバウやプロペラポスト-ラダーに比べてフジツボ類の付着は明らかに少なかった。2船の間では、「多い」および「普通」のランクの出現種数はShip Bの方がShip Aに比べて多く、全出現種数とは逆に汚損はShip Aに比べてShip Bでの船体付着が多くなる様子を示した。

調査を行った2隻のうちのどちらか一方、または両方の船体で「普通」または「多い」のランクで出現した種は、エボシガイ *Lepas anatifera* Linnaeus, 1758, リトウイワフジツボ *Chthamalus moro* Pilsbry, 1916, *Austrobalanus imperator* (Darwin, 1854), *Tesseropora rosea* (Krauss, 1848), タテジマフジツボ *Amphibalanus amphitrite* (Darwin, 1854), ズージャンフジツボ *Amphibalanus zhujiangensis* Ren, 1989, サンカクフジツボ *Balanus trigonus* Darwin, 1854, *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1758), アカフジツボ *Megabalanus rosa* (Choi, Anderson & Kim, 1992) の9種であった。中でも *M. tintinnabulum* とアカフジツボは「普通」よりも上の「多い」のランクで両方またはどちらか一方のバルカーで記録され、この2種が調査した船のフジツボ相を代表する種であった。

出現した全ての種について2隻のバルカーを合わせて船体部位による出現傾向をみると、バルバスバウに限って出現する種、バルバスバウにも出現するがプロペラポスト-ラダーに多く出現する種、バルバスバウとプロペラポスト-ラダーにほぼ均等に出現する種、バルバスバウ、船体中央、プロペラポスト-ラダーの全ての場所に出現する種に分かれた。バルバスバウに限って出現する種は、リトウイワフジツボ、ミナミクロフジツボ *Tetraclita squamosa* Darwin, 1854, クロフジツボ *Tetraclita japonica* (Pilsbry, 1916) の3種であり、バルバスバウにも出現するがプロペラポスト-ラダーないしF.P部分の両方でより多く出現する種は、エボシガイ、*A. imperator*, ズージャンフジツボであった。また、バルバスバウとプロペラポスト-ラダーどちらにも「普通」以上で均等に出現する種は *T. rosea* とアカフジツボであり、出現のランクは一樣ではないがバルバスバウ、船体中央部、プロペラポスト-ラダー全ての場所に出現する種は、Ship A ではイワフジツボ *Chthamalus challengenri* Hoek, 1883 ヨーロッパフジツボ *Amphibalanus improvisus* (Darwin, 1854), Ship B ではサンカフジツボ、*M. tintinnabulum* であった。このほかに「少ない」とランクは低いがバルバスバウと船体中央部のみに出現する *Austrominius modestus* (Darwin, 1854) ような種、船体後部にのみ出現する *Lepas anserifera* Linnaeus, 1767, オオアカフジツボ *Megabalanus volcano* (Pilsbry, 1916), ミナミアカフジツボ *Megabalanus occator* (Darwin, 1854) のような種も存在した。

考 察

船体部位によるフジツボ類付着状態の違い

船体の生物付着は船尾に向かうほど増加する傾向があり、とりわけ舵やロープガード、プロペラポストなどがある船体後部が他の部位に比べて生物付着の影響を受け易いとされる (Zvyagintsev and Mikhailov, 1978; Rainer, 1995; Zvyagintsev, 2000; 大谷, 2004)。30隻のさまざまな種類の商船 (コンテナ船17隻, ばら積船7隻, タンカー2隻, ローロー船2隻, 補給船1隻, 旅客船1隻) の船体付着状況を調べた Coutts and Tayler (2004) は、フジツボ類の付着は船体各部に広く及ぶものの、シーチェストの覆い蓋やドックで盤木が当たる船底の部位、船体後部のロープガード付近で特に多く起こるとした。

今回調査を行った2隻は潜水士による素潜りでの調査であったため船体下部や船底にあるビルジキール付近まで目視観察することはできなかったが、目視観察された範囲では、両船とも同じようなフジツボ類の付着傾向を示し、フジツボ類の付着は船体中央部で少なくプロペラポスト-ラダーがある船尾部で多くなっていた。船尾部でのフジツボ類の付着は他の部位に比べて特に多く、これまでに指摘された船体付着の傾向と一致していた。このほかバルバスバウでも、船尾部ほどではないものの、船体中央部に比べるとはるかに多くのフジツボ類の付着がみられた。

フジツボ類による汚損が船体の後部で多かった理由については、船体後部は船体中央部など他の部位に比べると構造が複雑で、そのために生ずる乱流によって防汚塗料が早期に剥離してしまうことが理由のひとつと考えられている (Coutts and Tayler, 2004)。バルバスバウなどの船首部での汚損原因としては、アンカーチェーンで擦られたことによる船体表面からの防汚塗料の剥離が生物の付着を促すとされ、停泊期間が長いほどここで付着が起こる可能性が高まるとされる。しかし、バルバスバウでは船舶が航行する際に生ずる強い流れが生み出すせん断力のため、そこで個体を維持できる生物はフジツボ類や管棲多毛類、コケムシ類など流れに対する抵抗性のあるものに限定されるとみられている (Coutts and Tayler, 2004)。今回明らかになったバルバスバウでのフジツボ類の付着が船尾に比べて少なかったのは、停泊期間中に付着したフジツボ類が、船舶航行時に生ずるこの強いせん断力によってその一部が剥離した結果とみることができる。

また、今回の調査では、本来は付着が少ないとされる平板な船体中央部においてもフジツボ類の付着がみられたが、それは船体からやや盛り上がり取り付けられた喫水標の後ろに限られた。ここで付着が起こるのは、喫水標の後ろが流れの陰になり船体後部でみられると同様の防汚塗料の早期剥離があることに加えて、水のせん断力が幾分弱まるためと思われる。事実、船体中央部でみられるフジツボ類は、タテジマフジツボやヨーロッパフジツボ、*A. modestus* など水の抵抗を受けにくい小型の種ばかりであることがそのことを示唆する。

フジツボ類の付着が起こる地域的偏り

今回記録されたエボシガイ類を含む22種のフジツボ類はいずれも船舶が停泊中に付着したと考えるほかなく、フジツボ類は明らかに2隻のバルカーの寄港地で付着したものである。バルカーの寄港地は大阪湾の港以外はインドネシアとオースト

ラリアの港であり、これらのいずれかが主たるフジツボ類の付着場所であり、外来種の場合はその起源地である。Carlton (1985) は、戦後、船体付着を介した海洋生物の分散が減った理由のひとつに停泊期間の短縮をあげたが、これは、逆に言えば停泊期間が長いほどフジツボ類などの海洋生物の船体への付着が増加することを意味している。今回調査を行った2隻のバルカーの停泊期間は、石炭の積み地であるオーストラリアのニューカッスルでは、2003年から2004年にかけての停泊期間は沖待ち日数だけで平均10日から15日であった(ADSTEM Agency PTY limited, 2003, 2004)。これに対して貨物の揚地である大阪湾の場合、例えば、神戸港ではその停泊期間は1.1日と短く(神戸市みなと総局, 2005)、両港の停泊期間には明らかに差がある。この差が船体に付着するフジツボ類の種数や個体数に影響を及ぼしていると考えられ、2隻のバルカー船体にみられるフジツボ類の多くは大阪湾以外で付着したものである可能性が高い。22種のフジツボ類のうち2種のエボシガイ類を除く12種がこれまで大阪湾からの出現記録がない種で占められた事実は、船体への付着の多くが大阪湾以外で起こった可能性が高いことを示している。

船体上から得られたフジツボ類の地理的分布

今回出現した22種のうち、81.8%にあたる18種はこれまで日本国内からの出現記録があるものであった。しかし、大阪湾で出現記録があるものはそのうちの8種で全出現種の36.4%であった(Table 7)。このうち、タテジマフジツボとヨーロッパフジツボの2種はすでに日本で外来種として知られている種であり(岩崎ら, 2004b)、その分布は沖縄を除くほぼ日本全域に広がっている(大谷, 2002)。残りの6種(27.3%)はイワフジツボ、クロフジツボ、ドロフジツボ *Fistulobalanus kondakovi* (Tarasov & Zevina, 1957)、サンカクフジツボ、アカフジツボ、オオアカフジツボで、いずれも日本では多くの地域から出現記録があり、国内に広く分布する種である(e.g., 山口・久恒, 2006)。先に掲げた外来種2種を含め、大阪湾でこれまで出現記録のある8種の地理的分布は、種によって多少の違いはあるものの、西村(1981)の気候帯区分に従うと熱帯から中間温帯ないし冷温帯にかけての広範な気候帯に及んでいる(Table 7, Fig. 12)。

日本でこれまでに出現記録があるが大阪湾での出現記録がない種は10種(45.4%)あり、世界の大洋に広く分布するエボシガイ、*L. anserifera*の2種のエボシガイ類と8種の無柄目 *Sessilia* からなる。8種の無柄目はアミメフジツボ *Amphibalanus*

variegatus (Darwin, 1854) のように東京湾や西日本の海岸から知られる種 (堀越・岡本, 2005) や, *M. tintinnabulum* のように日本では相模湾以南に分布し, しかも起源不明種 (Cryptogenic species) と考えられている種 (岩崎ら, 2004b; Newman and Ross, 1976), ミナミクロフジツボのように房総半島の野島埼以南に分布する種

(Yamaguchi, 1987) など暖温帯から熱帯に分布域を持つもの, リトウイワフジツボ, ブージャンフジツボ, *Yamaguchiella coerulescens* (Spengler, 1790), ミナミアカフジツボなど日本での分布記録がトカラ列島ないし沖縄以南にあって (Newman and Ross, 1976; Puspasari *et al.*, 2002; Southward and Newman, 2003; 山口・久恒, 2006), 亜熱帯から熱帯に分布域を持つものなどを含んでいる。

これまで日本から出現が記録されたことがない種は4種 (18.2%) で, このうち *A. imperator*, *Tetraclitella purpurascens* (Wood, 1815), *Austromegabalanus nigrescens* (Lamarck, 1818) の3種はオーストラレーシア固有種とされるものである (Lewis, 1981; Jones, 1990; Australian museum business service, 2002)。これらのフジツボ類の分布気候帯は *A. imperator* が亜熱帯から暖温帯であるが, 残りの2種は亜熱帯から冷温帯まで広く分布することが知られている (Jones *et al.*, 1990)。さらに, これらの3種は, これまで他の国や地域で出現が記録されたことがなく, 分布は原産地であるオーストラレーシアに限られている (Lewis, 1981; Jones, 1990)。残る *A. modestus* はニュージーランドではもっとも普通の汚損生物のひとつとして知られる種で (Jones, 1990), 以前はニュージーランドからオーストラリアへ船で侵入したとの見解もあったが (Foster, 1982), 現在はもともとオーストラリアにも生息していた可能性が指摘され, オーストラレーシア固有種であると定義されなおした

(Jones, 1990)。本種の分布域は暖温帯から冷温帯にかけてである (Jones *et al.*, 1990)。また, 本種はヨーロッパではオーストラリアからの外来種として知られ, 1944年にイギリスで発見されたのを皮切りに (Bishop, 1947), 数年のうちにオランダからフランス西岸までの広い地域で分布が確認されるようになった (Allen, 1953)。現在では, ドイツからジブラルタルまでの西ヨーロッパ沿岸を始め, 南アフリカにも分布するとされる (Sandison, 1950)。

今後, 大阪湾へ侵入する可能性がある種

今回発見されたフジツボ類のうちエボシガイ類を含む14種は大阪湾から出現記録がない種であり, しかも, すでにみたように, それらのどの種も船体上に生存個

体があることが確認されている。従って、これらの種はいずれも今後、大阪湾へ侵入し、外来種となる可能性を持つ。ただ、14種のうち2種のエボシガイ類は一般に外洋的環境の中で生息する種であるため (Foster and Willan, 1979), 外洋的とはいえない環境である大阪湾奥部の港で外来種となる可能性は低い。残る12種の無柄目に属するフジツボ類はいずれも沿岸に住む種類であり、どの種も大阪湾へ侵入して外来種になる可能性はある。しかし、そのどれもが外来種となるわけではない。外来種となるには起源地と侵入地の間の環境が一致することがひとつの条件である。

IMO (2003) は、気候帯、水温、塩分及び波当たりなどを環境要素とし、それらの一致の程度を基にして総合的に個々の種の侵入可能性を判断する方法を提唱した。本研究ではIMO (2003) を参考に、気候帯、塩分、波当たりの三つの環境要素について12種のフジツボ種それぞれの生息地と大阪湾奥部の港 (侵入地) との間の一一致の程度を調べ、それを基に個々のフジツボ種が外来種となる可能性について検討した。まず、気候帯について、Gollasch (2002) は起源地と侵入地が同一の気候帯に属する場合が最も外来種となる可能性が高く、気候帯が隔たるほどその可能性が低下するとした。今回出現したフジツボ類をそれらが分布する気候帯を基に三つのグループに分け (Fig. 16), Gollasch (2002) に従って外来種になる可能性を推定すると、大阪湾が位置する中間温帯を分布域の一部に含む第一グループの5種 (*A. modestus*, *T. purpurascens*, *A. nigrescens*, アミメフジツボ, *T. rosea*) でその可能性が最も高いことになる。これに次いで外来種となる可能性が高いのは、中間温帯に隣接する暖温帯までを分布帯とする第二グループに属する *A. imperator*, ミナミクロフジツボ, *M. tintinnabulum* の3種で、気候帯がさらに隔たった亜熱帯から熱帯ないし熱帯のみを分布域とする第三グループのミナミアカフジツボ, リトウイワフジツボ, *Y. coerulescens*, ズー ज्याンフジツボ, の4種が外来種になる可能性が最も低い。

分布する気候帯の一致のほか、塩分や波あたりなど他の条件の一致もフジツボ類が外来種となるためには必要である。そこで、気候帯の要素にこれらの要素を加えてフジツボ類が大阪湾で外来種となる可能性を考えた。気候帯の一致がみられる第一グループ5種のなかでは、分布に最適な塩分が30psu (Foster, 1970) の *A. modestus* と、東京湾の塩分 28.7 ± 2.25 psu (国土交通省, 2006) に生息するアミメフジツボが大阪湾の塩分 29.34 ± 1.37 psu (大阪府立水産試験場, 2001-2005) でも生息可能と考えられ、とりわけ前者は遮蔽域に分布するため (Barnes and Barnes, 1966), 大阪湾奥部で外来種となる可能性が高い。さらに言えば、*A. modestus* はオーストラレーシア

では普通の汚損生物であり (Pope, 1945), 船体の付着生物として海を渡る可能性が大きいこと, ヨーロッパや南アフリカですでに外来種となっている (Bishop, 1947; Sandison, 1950; Bishop, 1957) ことなどの事実があつて, 日本でも外来種となる可能性が高く, 注意を要する種である。アミメフジツボについては, この種はすでに日本国内に分布する種であり, 大阪湾へ侵入した場合は国内外来種 (岩崎ら, 2004b) に分類される。第一グループに属する他の3種のフジツボ類では, *A. nigrescens* と *T. rosea* の2種は塩分が高く, 波あたりが強い外洋的環境の海岸に生息することが知られるため (Pope, 1945; Endean *et al.*, 1956), それと異なった生息環境の大阪湾奥部で外来種となるのは難しいと思われる。残りの *T. purpurascens* については, 外洋海岸の遮蔽域のみならず波あたりの強くない河口域にも生息する種であるが, 生息条件として海水流動が必要で (Pope, 1945), 海水流動が少ない港の奥への侵入は容易でない。このことは, この種が大阪湾奥部で外来種となる可能性は低いことを示している。

分布気候帯が隣接する第二グループでは, *A. imperator* とミナミクロフジツボが外洋に面した海岸に分布し, とりわけ後者は波あたりが強い海岸に生息するため (Pope, 1945; Endean *et al.*, 1956), 塩分が低く波あたりも強くはない大阪湾奥部で外来種となる可能性は低い。ただ, 第二グループの中で外洋海岸から河口域まで分布する広塩性の種でもある *M. tintinnabulum* (Stubbing, 1967) だけは大阪湾奥部の低い塩分環境にも耐えることが出来ると考えられるため, 外来種となる可能性を残している。もし, 湾内での温排水の増加や地球温暖化による水温上昇があれば, 隣接する気候帯は同一の気候帯になる可能性もあり, *M. tintinnabulum* のような隣接する気候帯に分布し, 塩分や波あたりの条件を満たすこのような種の侵入はより容易になると考えられる。さらに本種は, 中型で高さ 50mm, 殻底径 65mm に達するフジツボ種であつて, ブイや船体など人工構造物の汚損生物として知られることを考慮すると (Stubbing, 1967; Hayes *et al.*, 2005), それらの場所では有害生物となる可能性も否定できない。

分布気候帯がさらに隔たった第三グループに属する種が大阪湾奥部で外来種となる可能性は低い。

気候帯や塩分などの環境要素の一致のほかにも外来種となる条件として, Hayes *et al.* (2005) が指摘したように, 候補種の幼生供給頻度と幼生供給数がある。幼生を供給する頻度が多ければ幼生が着底・変態できる時期に恵まれる機会が増す。適切な

時期に多くの幼生供給が起これば、環境要素が一致した種にとってはそれだけ外来種となる可能性が高くなる。本研究で船体付着生物の調査を行ったのはわずか2隻のバルカーで、しかも調査時期も限られていたため、抱卵期に差し掛かったフジツボ類を確認することは出来ず、外来種になる可能性が高い種に対して、適切な時期に幼生が供給される機会があったかを確認することは出来なかった。しかし、船体上のフジツボ類の多くは明らかに生存しており、2ヶ月に1往復ほどの頻度で日本とオーストラリアの間を往復するこれらのバルカーは、1年のどれかの時期に抱卵したフジツボ類を付着させたまま入港する可能性は十分ある。オーストラリアと日本は季節が逆転しているが、日本への入港時期が幼生の着底・変態に適した時期であれば、これらの船舶を介した外来種の侵入は十分可能である。

大阪湾奥部の港へ入港する船舶は今回調査を行ったバルカーだけでなく、現在はコンテナ船、自動車運搬船、タンカーなど多彩であり、それらの仕出港も世界中に及ぶ。このため外来種となる可能性があるフジツボ類は *A. modestus* やアミメフジツボ、*M. tintinnabulum* に留まらない。今後はどのような船舶がどのような外来種の侵入リスクをもたらすかを、多くの船舶を対象とした調査を行って明らかにし、フジツボ類だけでなく他の生物群も含めた広範な外来種候補リストの作成を行う必要がある。そのような資料の準備と活用が外来種の侵入を水際で食い止める対策を確立する上で重要である。

Table 6. References for the identification of barnacles occurring in the present study.

Species	References
<i>Lepas anatifera</i> , <i>Lepas anserifera</i>	Darwin (1851)
<i>Austrobalanus imperator</i> ; <i>Yamaguchiella coerulea</i>	Darwin (1854)
<i>Amphibalanus amphitrite</i> , <i>Amphibalanus improvisus</i>	
<i>Balanus trigonus</i> , <i>Austromegabalanus nigrescens</i>	
<i>Austrominius modestus</i>	
<i>Tetraclita squamosa</i> , <i>Tetraclita japonica</i>	Pilsbry (1916)
<i>Tesseropora rosea</i> , <i>Tetraclitella purpurea</i>	Pope (1945)
<i>Amphibalanus variegatus</i> , <i>Fistulobalanus kondakovi</i>	Henry and MCLAughlin (1975)
<i>Megabalanus tintinnabulum</i> , <i>Megabalanus occator</i> ;	Henry and MCLAughlin (1986)
<i>Megabalanus rosa</i> , <i>Megabalanus volcano</i>	
<i>Amphibalanus zhujangensis</i>	Puspasari <i>et al.</i> (2002)
<i>Chthamalus challenger</i> , <i>Chthamalus moro</i>	Southward and Newman (2003)

Table 7. Status, native range and geographic distribution of barnacles occurring in the present study (after Otani, M., Oumi, T., Uwai, S., Hanyuda, T., Prabowo, R. E., Yamaguchi, T. and H. Kawai, 2007: Occurrence and diversity of barnacles on international ships visiting Osaka Bay, Japan, and the risk of their introduction. *Biofouling*, **23**, 277-286, doi: 10.1080/08927010701315089, with permission from Taylor & Francis)..

Status			Species	Native range	Geographic distribution	
Previously recorded from Japan (81.8%)	Previously recorded from Osaka Bay (36.4%)	Introduced species in Japan (9.1%)	<i>Amphibalanus amphitrite</i>	Indo-West Pacific ¹⁾	Cosmopolitan in tropical and warm temperate seas ²⁾	
			<i>Amphibalanus improvisus</i>	West Atlantic ¹⁾	East and West Atlantic, Wider Caribbean, NE and NW Pacific ³⁾	
Not previously recorded from Osaka Bay (45.4%)	-	Native to Japan or adjacent waters (27.3%)	<i>Chthamalus challengeri</i>	East Asia	East Asia ⁴⁾	
			<i>Tetraclita japonica</i>	East Asia	East Asia ³⁾	
			<i>Fistulobalanus kondakovi</i>	East Asia	East Asia ³⁾	
			<i>Balanus trigonus</i>	Indo-West Pacific ¹⁾	Cosmopolitan, in tropical and warm temperate seas ²⁾	
			<i>Megabalanus rosa</i>	East Asia	East Asia ³⁾ , Australia ⁵⁾	
			<i>Megabalanus volcano</i>	East Asia	East Asia ³⁾ , Australia ⁵⁾	
			<i>Amphibalanus variegatus</i>	Indo-West Pacific?	SE Asia, Australia and New Zealand ²⁾	
		Cryptogenic species in Japan (4.5%)	Unknown (36.4%)	<i>Megabalanus tintinnabulum</i>	Tropical seas: West Africa, Indo-Pacific ⁷⁾	West Africa, from Mediterranean to South Africa, Arabian Sea, Thailand, Formosa, Australia, New Zealand, Brazil, Peru ³⁾
				<i>Lepas anatifera</i>	Unknown	Cosmopolitan in tropical and temperate seas ⁶⁾
				<i>Lepas anserifera</i>	Unknown	Cosmopolitan in tropical and temperate seas ⁶⁾
				<i>Chthamalus moro</i>	West Pacific	West Pacific ⁴⁾
				<i>Tesseropora rosea</i>	Australia ⁸⁾	Australia, New Zealand, South Africa ³⁾ , Nansei Archipelago ¹²⁾
				<i>Tetraclita squamosa</i>	Indo-West Pacific	Indo-West Pacific ⁹⁾
<i>Yamaguchiella coerulescens</i>	West Pacific	West Pacific, Australia ³⁾				
<i>Amphibalanus zhujangensis</i>	West Pacific?	Hongkong, Okinawa (Japan) ¹⁰⁾				
<i>Megabalanus occator</i>	Indo-West Pacific	Indo-West Pacific ³⁾				

Table 7. *Continued.*

Status			Species	Native range	Geographic distribution
Not previously recorded from Japan (18.2%)	-	-	<i>Austrobalanus imperator</i>	Australia ¹¹⁾	Australia (from NE to SE Australia) ⁵⁾
			<i>Tetraclitella purpurascens</i>	Australia ⁶⁾	Australia (from NE to South Australia, Tasmania), New Zealand, Indonesia, India, Madagascar, East Africa ^{3), 5)}
			<i>Austromegabalanus nigrescens</i>	Australia ⁶⁾	Australia (from NE to South Australia) ⁵⁾
			<i>Austrominius modestus</i>	Australia, New Zealand ⁶⁾	Australia (From SE to South Australia, Tasmania), New Zealand, South Africa, Black Sea, North Europe ^{3), 5)}

1. % = the relative number of species of each status for all of barnacle species occurring in the present study.

2. Numerals in the column correspond to the following references: ¹⁾ Ruiz *et al.*, 2000; ²⁾ Foster, 1978; ³⁾ Newman and Ross, 1976; ⁴⁾ Southward and Newman, 2003; ⁵⁾ Johns *et al.*, 1990; ⁶⁾ Johns, 1990; ⁷⁾ Wolf, 2005; ⁸⁾ Anderson and Anderson, 1985; ⁹⁾ Yamaguchi, 1986; ¹⁰⁾ Puspasari *et al.* 2002; ¹¹⁾ Lewis, 1981; ¹²⁾ Yamaguchi and Hisatsune, 2006.

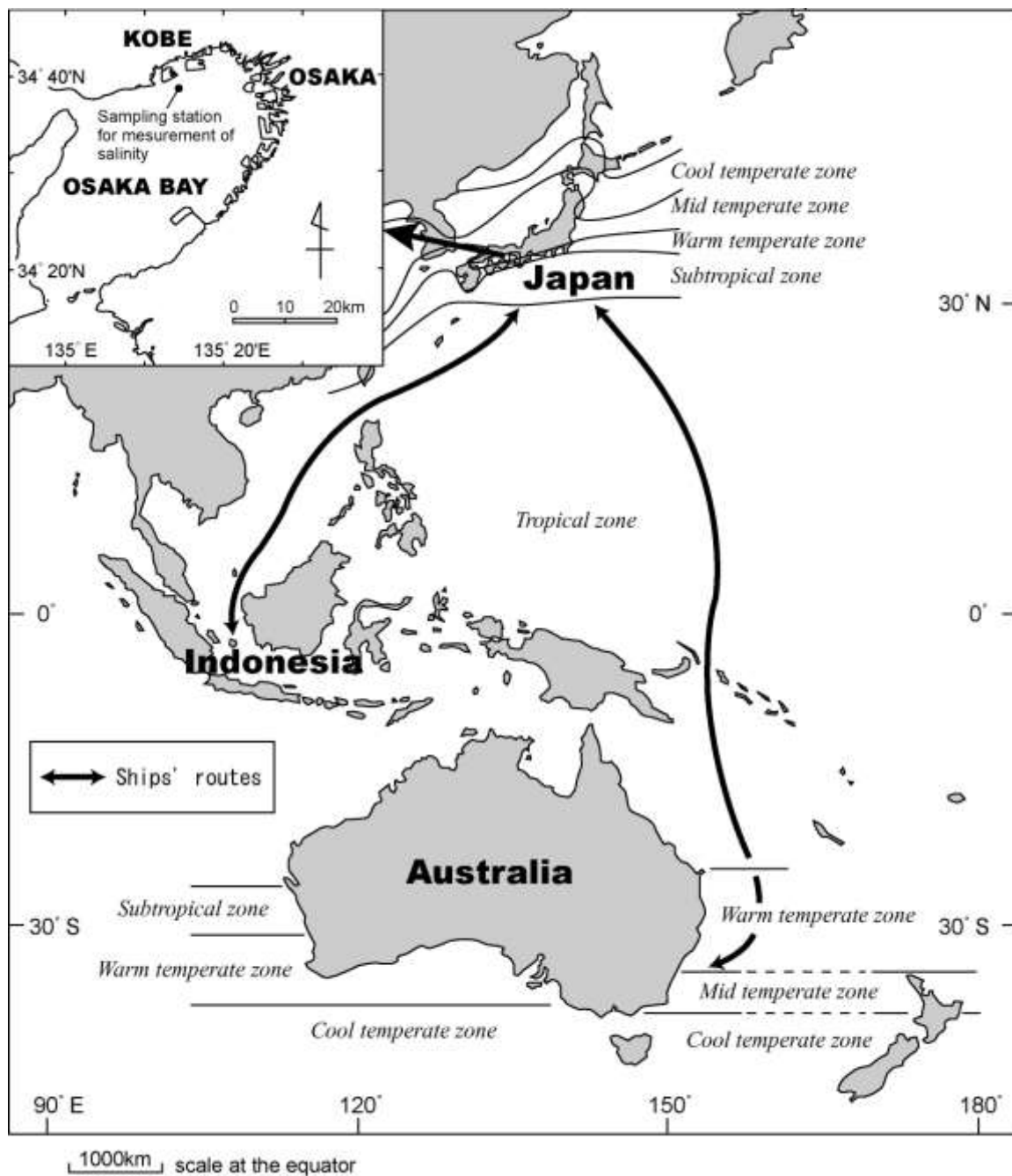


Fig. 12. The location of Osaka Bay, the sampling station for measurement of salinity by the Osaka Prefectural Fisheries Experimental Station and marine climatic zones in the West Pacific (modified from Nishimura, 1981), Australia and New Zealand (modified from Knox, 1963 and Anonymous, 2006) with ships' routes (modified after Otani, M., Oumi, T., Uwai, S., Hanyuda, T., Prabowo, R. E., Yamaguchi, T. and H. Kawai, 2007: Occurrence and diversity of barnacles on international ships visiting Osaka Bay, Japan, and the risk of their introduction. *Biofouling*, **23**, 277-286, doi: 10.1080/08927010701315089, with permission from Taylor & Francis).

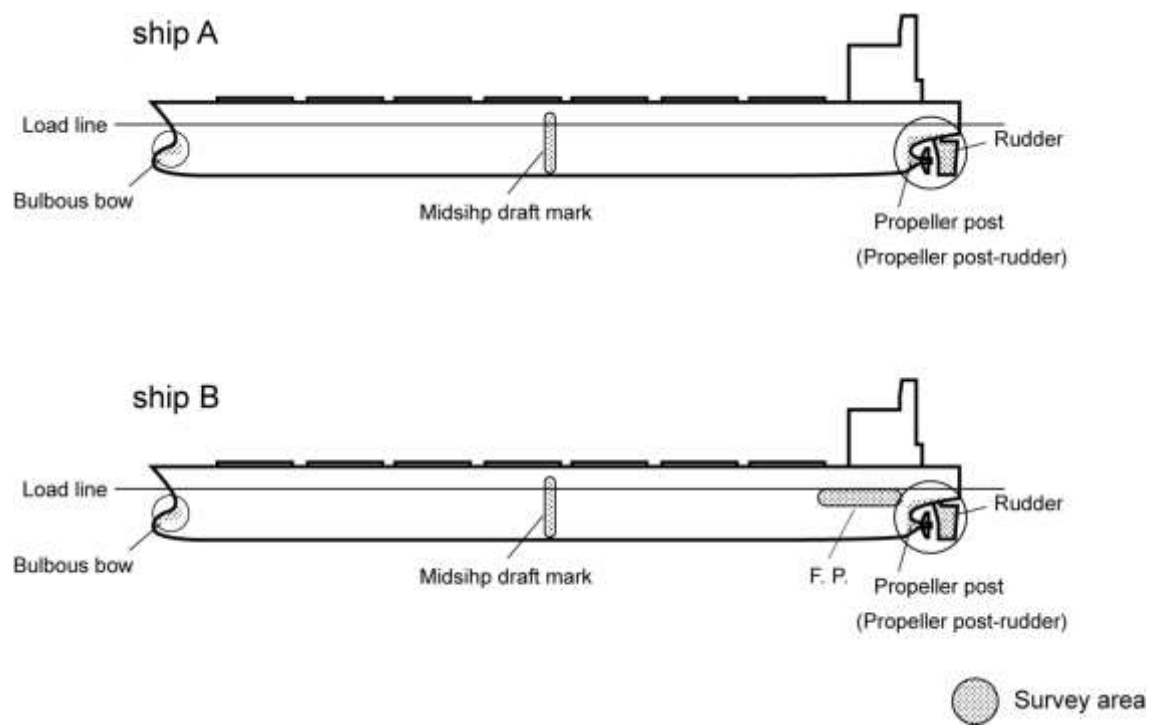


Fig. 13. Positions of various hull locations sampled on the bulk carriers. F. P. = area forward of the propeller post (after Otani, M., Oumi, T., Uwai, S., Hanyuda, T., Prabowo, R. E., Yamaguchi, T. and H. Kawai, 2007: Occurrence and diversity of barnacles on international ships visiting Osaka Bay, Japan, and the risk of their introduction. *Biofouling*, **23**, 277-286, doi: 10.1080/08927010701315089, with permission from Taylor & Francis).

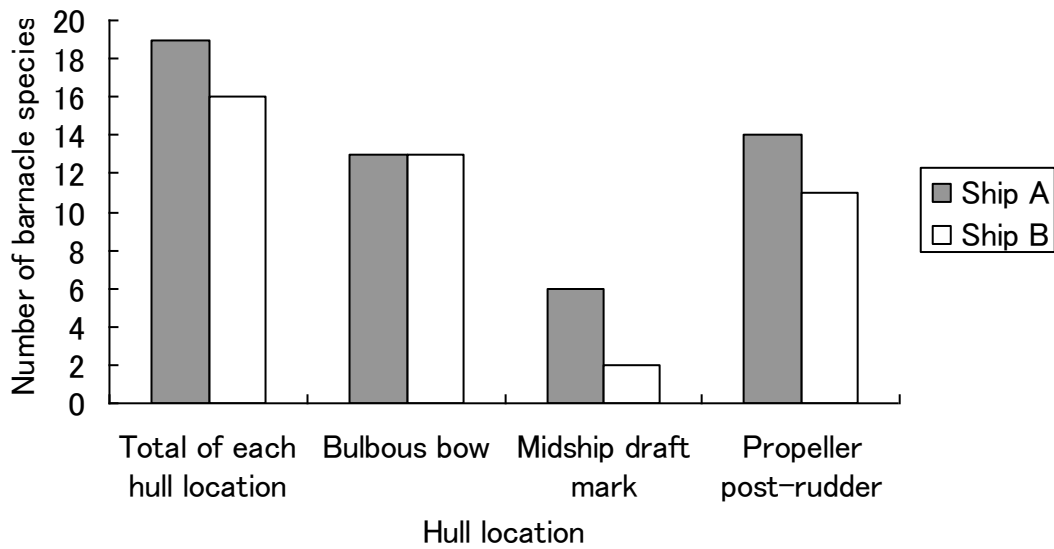


Fig. 14. Abundance of barnacle species at each hull location (after Otani, M., Oumi, T., Uwai, S., Hanyuda, T., Prabowo, R. E., Yamaguchi, T. and H. Kawai, 2007: Occurrence and diversity of barnacles on international ships visiting Osaka Bay, Japan, and the risk of their introduction. *Biofouling*, **23**, 277-286, doi: 10.1080/08927010701315089, with permission from Taylor & Francis).

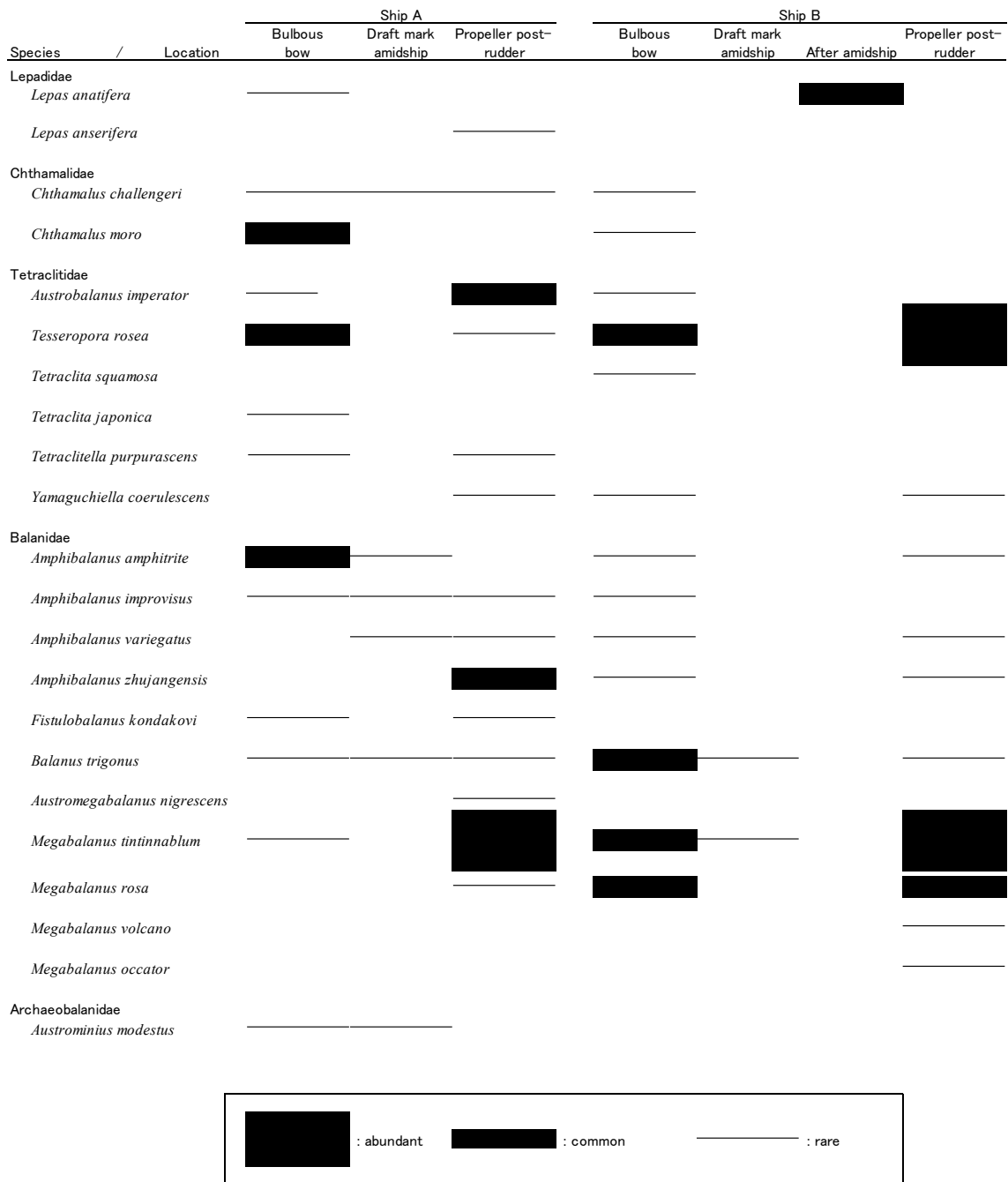


Fig. 15. The rank distribution based on individual numbers of each barnacle species at various locations on ships' hulls (after Otani, M., Oumi, T., Uwai, S., Hanyuda, T., Prabowo, R. E., Yamaguchi, T. and H. Kawai, 2007: Occurrence and diversity of barnacles on international ships visiting Osaka Bay, Japan, and the risk of their introduction. *Biofouling*, **23**, 277-286, doi: 10.1080/08927010701315089, with permission from Taylor & Francis).

Group	Species / Climatic zone	TR	STR	WT	MT	CT
First group	<i>Austrominius modestus</i>			←		→
	<i>Tetracletella purpurascens</i>		←			→
	<i>Austromegabalanus nigrescens</i>		←			→
	<i>Amphibalanus variegatus</i>	←				→
	<i>Tesseropora rosea</i>	←				→
Second group	<i>Austrobalanus imperator</i>		←			→
	<i>Tetraclita squamosa</i>	←				→
	<i>Megabalanus tintinnabulum</i>	←				→
Third group	<i>Megabalanus occator</i>	←				→
	<i>Chthamalus moro</i>	←				→
	<i>Yamaguchiella coerulescens</i>	←				→
	<i>Amphibalanus zhujangensis</i>	←				→

Fig. 16. Distributional range of candidate invasive barnacles in Osaka Bay found on two bulk carriers in the present survey. Gray zone = the climatic zone of Osaka Bay. Abbreviations for climatic zone are: CT = cool temperate zone; MT = mid-temperate zone; STR = subtropical zone; TR = tropical zone; WT = warm temperate zone (after Otani, M., Oumi, T., Uwai, S., Hanyuda, T., Prabowo, R. E., Yamaguchi, T. and H. Kawai, 2007: Occurrence and diversity of barnacles on international ships visiting Osaka Bay, Japan, and the risk of their introduction. *Biofouling*, **23**, 277-286, doi: 10.1080/08927010701315089, with permission from Taylor & Francis).

第3章 大阪湾におけるナデシコカンザシゴカイ *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (多毛綱 カンザシゴカイ科) の分布とその侵入制限要因

前2章でわが国への海産・汽水産外来種の重要な導入手段を明らかにし、その導入手段によってもたらされる外来種候補の侵入を予測する方法について検討した。このような方法を用いて外来種の侵入を事前に予測し、その侵入を防ぐ体制を作り上げることは外来種による被害を軽減するためには最も重要なことである (e. g., Carlton, 2000a, 2001; McEnnulty *et al.*, 2001)。しかし、すべての外来種の侵入を食い止めることは本来、不可能なため (State of California Resources Agency Department of Fish and Game, 2008)、すでに侵入してしまった外来種に対する対策も必要である

(McEnnulty *et al.*, 2001)。そのような対策を講ずることによって、将来その外来種がもたらすであろう人の生活や健康、周囲の生物への影響を最小化する努力が求められる。そのためには早急な外来種の発見とそれに続く撲滅を視野に入れた外来種への対応が必要となるが、撲滅が可能であるのは、外来種が侵入してからあまり時間が経っていないか、他の要因によってその分布が狭い範囲に限られているなど特別な条件の場合である (State of California Resources Agency Department of Fish and Game, 2008)。しかし、そのような段階で外来種の発見が早期になされることはあまり多くはない。外来種の発見はその分布がある程度広がって人目に付くようになるか、あるいは何らかの影響が生じてからというのが普通である。そのため、外来種を撲滅に導いた成功例は世界的にみても少なく、わずかにオーストラリアでのイガイダマシの例や (Bax, 1999)、イガイ科の二枚貝 *Perna canaliculus* (Gmelin, 1791) の例 (McEnnulty *et al.*, 2001)、カリフォルニア州のケヤリ科多毛類 *Terebrasabella heterouncinata* Fitzhugh & Rouse, 1999 の例 (Culver and Kuris, 2000) が知られるのみである。従って、一旦侵入に成功した外来種撲滅の難しさを考慮するとき、侵入してしまった外来種に対しては、撲滅ではなくその分布拡大を防ぐ対策を研究することも必要である。そのためには外来種の物理・化学環境への適応状態や他の生物たちとの競合について個々の外来種ごとに明らかにし、その定着に成功する条件とそれ以後の分布拡大の可能性について予測しなければならない。外来種が定着に成功する条件として Sakai *et al.* (2001) や Kolar and Lodge (2001) は、外来種が在来種よりも高い生産能力や幼生分散能力、幅広い食物選択性、侵入地の資源を利用する能力の高さなどを持つ必要性があるとした。しかし、これらの文献では、外来種が持

つこのような能力が在来種との関係でどのように発揮されるかや、外来種の無機環境への適合能力に関する具体的な例示や言及はされなかった。また、分布拡大については、Koike and Iwasaki (2011) が外来種であるチチュウカイミドリガニの日本国内での拡散を予測したが、その方法は貨物輸送量を幼生供給量とみなした、貨物輸送量と距離のみの関数で構築したモデルを用いた予測方法であった。このため、侵入地における無機環境や競合種などを含む生物的制限要因への評価は行われていない。そこで、第3章では、このような先行研究に欠けている条件をみなおし、外来種一般の将来的な定着や分布拡大を制限する要因を明らかにしようと、日本国内で初めて大阪湾から発見され、発見から16年ほどが経過した外来種ナデシコカンザシゴカイを例に取って、大阪湾でナデシコカンザシゴカイが分布できる条件やそれを制限する無機的ないし生物的要因について広く検討した。

ナデシコカンザシゴカイについて

大谷ら (2004) は1997年に大阪湾北岸から東岸に至る人工護岸潮下帯で付着生物調査を行い、数種の *Hydroides* 属 (多毛綱 カンザシゴカイ科) を報告した。その中に種名未確定の *Hydroides* 属1種が含まれていたが、それは *Hydroides* sp.として大阪市立自然史博物館に保管された。2007年になって、筆者がそれを再精査した結果、標本はナデシコカンザシゴカイの可能性が高いことが明らかになった。そこで標本を、シウダード大学 (メキシコ) のカンザシゴカイ科多毛類研究者である Bastida-Zavala 博士へ鑑定のため送付し、博士によってナデシコカンザシゴカイであることが確認された。大谷・山西 (2007) はその同定の経緯と大阪湾での分布の概要を報告し、あわせて和名ナデシコカンザシゴカイを提唱した。ナデシコカンザシゴカイは日本産の標本に基づく記載がなかったため、Otani and Yamanishi (2010) は改めて記載を行い、Bastida-Zavala and ten Hove (2002) との比較を行って、大阪湾産標本は原産地である大西洋西岸産の標本と形態的な差異がないことを確認した。

ナデシコカンザシゴカイは、石灰質の棲管を分泌し、それによって基質に固着して生活するカンザシゴカイ科の多毛類である (Fig. 17a, b)。寿命はほぼ1年で (Grave, 1933) 産卵は年1回、夏季に行われる (Dean and Hurd, 1980)。受精卵は変態後トロコファア幼生となって約9日間の浮遊幼生期を過ごしたのち着底し (Hill, 1967)、固着生活へ移行する。ナデシコカンザシゴカイの原産地はアメリカ合衆国メーン州からメキシコ湾までの北米東岸である (Zibrowius and Thorp, 1989)。原産地以外では、

1865年, Verill の新種記載に先立って *Serpula uncinata* Philippi, 1844 (ナデシコカンザシゴカイの新参異名) としてトルコのイズミールで記録された (Zibrowius, 1970) が, これが外来種としての世界最初の記録である。その後は1960年代にかけて地中海沿岸の各地をはじめ, ヨーロッパ大西洋岸や西アフリカのセネガルで発見されるようになったが (Zibrowius, 1970), 1970年にはイギリスのサウサンプトンでも発見され (Zibrowius, 1978), 本種の分布がイギリス海峡へも及ぶことが明らかになった。このように, 本種はヨーロッパ各地やアフリカでは100年以上前から外来種として知られていたが, 太平洋岸も含めそれ以外の場所での記録はなかった。ところが最近になって, 本種が船舶によって運ばれ東京湾に侵入していることが明らかになった (Link *et al.*, 2009)。東京湾以外の分布については, 東京湾の記録に10年以上先立つ大阪湾での記録 (大谷・山西, 2007) のほか, 2008年, 浜名湖に設置した人工付着基質からの記録がある (Aoki, 2009)。

材料と方法

調査場所と調査方法

潮下帯付着生物試料の採取は大阪湾北岸および東岸に設けた5地点で行った (Fig. 18)。それらは, 明石 (34° 38' 20" N, 134° 59' 56" E), 西宮 (34° 41' 17" N, 135° 21' 46" E), 舞洲 (34° 39' 45" N, 135° 23' 24" E), 岸和田 (34° 30' 06" N, 135° 22' 30" E), 淡輪 (34° 20' 05" N, 135° 11' 24" E) の5地点である。西宮と舞洲が最も湾奥にあって淀川河口に近く, 淡輪と明石はそれぞれ大阪湾湾口および明石海峡に近く位置する。岸和田は舞洲と淡輪の間にある。試料採取はこれらの地点に設置された消波ブロック上で行った。

試料の採取は1997年2月18~20日, 5月16日および28日, 8月7日および8日, 11月13日および14日の年4回行った。試料採取に際しては, 潜水士が25cm×25cmの大きさの方形枠を基質に直接あてがい枠内の生物すべてを採取する方法に拠った。採取した水深は各調査地点とも基本水準面 (以下0mとする), 基本水準面-2m (以下2m), 基本水準面-4m (以下4m) の3層とし, 方形枠の上面をそれぞれの水深にあわせた。各水深における試料数はそれぞれ3試料ずつとした。試料は採取後直ちに10%ホルマリンで固定し, 実験室へ持ち帰った。持ち帰った試料は1mm目のふるいでこし, ふるい上に残った生物は実体顕微鏡下で同定を行って, ナ

ナデシコカンザシゴカイを含む動物については種別出現密度の計数、藻類については電子秤を用いて種別湿重量の計測を 0.01g 単位で行った。

なお、表層の水温、塩分、溶存酸素などの水質データは、大阪府水産試験場が行った浅海定線調査結果に拠った。データ対象期間は 1993 年から 1997 年に至る 5 年である（大阪府立水産試験場，1995-1997）。その際、本研究においては 20 地点ある沿岸定線調査の調査地点の中から人工護岸生物調査の調査地点に近い 4 地点を選び用いた（Fig. 18）。

統計解析

ナデシコカンザシゴカイ出現密度の地点間、水深間の差および季節間の差の有意性を検討するため、Steel-Dwass の多重比較法を用いて中央値の差の検定を行った。次いで、ナデシコカンザシゴカイの分布に影響を及ぼす要因を検討するため、水温、塩分、溶存酸素の三つを環境要素として、さらに、ナデシコカンザシゴカイと生息場所を巡って競合関係にある固着性生物、定座性生物を生物要素として取り上げた。検討に当たって、それらの要素とナデシコカンザシゴカイ出現密度との間の相関を求めたが、相関の算定には Spearman の順位相関を用いた。また、二元配置の分散分析法を用いてナデシコカンザシゴカイと他の生物の水深による競合関係を調べた。統計解析に用いたデータはすべて何らの変換も行っていない。

それぞれの統計計算は統計解析ソフト R（A language and environment for statistical computing and graphics: <http://www.r-project.org/>）に拠った。

結 果

ナデシコカンザシゴカイ出現密度の水平垂直分布と季節変動

四季にわたって層別に採取した試料を季節、層を問わず調査地点ごとに平均し、その値をナデシコカンザシゴカイの各地点の出現密度として示した（Fig. 19）。ナデシコカンザシゴカイは、まったく出現しなかった明石を除くと岸和田、西宮で多く、舞州、淡輪で少ない傾向を示した。これらの地点間における出現密度の差について有意性の検定を行うと、西宮と舞州、西宮と淡輪の間には 5%水準で有意差が認められるものの他の地点間では 5%水準で有意差は認められなかった（Fig. 19）。

四季にわたって得られた試料から地点ごとに層別平均を求め、それぞれの地点の垂直分布を示した (Fig. 20)。淡輪を除く西宮、舞州、岸和田ではいずれも 0m での出現密度は少なく、分布の中心は西宮と舞洲では 2m と 4m に、岸和田では 2m にあった。これらの地点での 2m ないし 4m と 0m との間には 5% 水準で有意な差が存在した。これとは別に淡輪では 2m と 4m にはまったく出現せず、分布は 0m に限られた (Fig. 20)。

次に各地点、各層ごとに得られた出現密度を地点、層をまとめて季節別平均値を求め、その値を各季節の出現密度として示した (Fig. 21)。出現密度の季節間の差異については、いずれの季節間においても 5% 水準で有意ではなかったが、傾向としては冬季から春季、続いて夏季、秋季と次第に増加する様子を示した。

ナデシコカンザシゴカイ以外の固着性ないし定座性生物優占種の分布

ナデシコカンザシゴカイの分布は他の生物の存在によって影響を受ける可能性がある。中でも固着性ないし定座性生物は付着基質を巡る競争を通して本種の分布に影響をおよぼすと考えられる。そこで、それらの固着性ないし定座性生物の優占種を取り上げ、その出現密度を Table 8 に示した。海藻 Macro algae は明石、淡輪で多く、西宮、舞州、岸和田で少ないが、西宮ではとりわけ少ない傾向を示した。その他の優占種は、明石以外の地点にまんべんなく出現するエゾカサネカンザシ *Hydroïdes ezoensis* Okuda, 1934 を除くと、西宮や舞州で多く、明石、岸和田、淡輪ではいずれもまったく出現しないか出現しても少ない傾向にあった。

ナデシコカンザシゴカイ採取地点付近の水質

浅海定線調査 (大阪府立水産試験場, 1995-1999) 結果から選んだ 4 地点の表層 (水深 0m) における水温、塩分、溶存酸素について、1993 年から 1997 年の 5 年間の最小値、最大値ならびに平均値、標準偏差を求めた (Table 9)。水温は、4 地点を合わせると 7.1 °C ~ 31.4 °C の範囲にあり、平均値と標準偏差は地点によって 17.7 ± 6.2 °C ~ 19.1 ± 7.5 °C であった。同様に、塩分は 16.8psu ~ 33.8psu の範囲にあり、平均値と標準偏差は 26.5 ± 4.2 psu ~ 32.3 ± 0.6 psu であった。平均値で 30 psu を超える高い塩分は明石と淡輪近傍の地点でそれぞれ観測されたが、湾奥部の西宮と舞洲や岸和田近傍では低く、いずれも平均値で 30 psu を下回る値であった。溶存酸素は 5.5 mg/l ~ 18.5 mg/l の範囲にあり、平均値と標準偏差は 7.8 ± 1.2 mg/l ~ 11.5 ± 3.1 mg/l で

あった。平均値でみると、湾奥部の西宮と舞洲、岸和田近傍で高く、湾口部に近い明石や淡輪で低くなる傾向を示した。

ナデシコカンザシゴカイの分布と環境要素および生物要素との関係

大阪湾におけるナデシコカンザシゴカイの分布に影響をおよぼす要因として水温や塩分、溶存酸素などを環境要素として、ナデシコカンザシゴカイと生息場所を巡って競合する固着性生物や定座性生物、それに基質表面の藻類を捕食する表在性食者などを生物要素として取り上げた。これら二つの要素とナデシコカンザシゴカイの分布の関係を明らかにするため、ナデシコカンザシゴカイの出現密度と各要素間の相関を Spearman の順位相関によって求めた (Table 10)。生物要素のうち、生息場所を巡る競合種として Table 8 で取り上げた優占種を対象とした。

ナデシコカンザシゴカイの出現密度と環境要素の関係については、水温や溶存酸素と出現密度の間に有意な相関はみられなかったが、塩分との間には有意な負の相関がみられた (Table 10)。

ナデシコカンザシゴカイの出現密度と生物要素の関係については、ナデシコカンザシゴカイと海藻、ナデシコカンザシゴカイとコウロエンカワヒバリガイ *Xenostrobus securis* (Lamarck, 1819) との間に有意な負の相関が認められた。一方でムラサキイガイを除く残りの種との間には有意な正の相関があった。ムラサキイガイとナデシコカンザシゴカイの間には何らの有意な相関は認められなかった (Table 10)。

ナデシコカンザシゴカイと負の相関を持つ海藻やコウロエンカワヒバリガイの鉛直分布とナデシコカンザシゴカイの鉛直分布から、互いの競合関係をみるため二元配置の分散分析を行った。ナデシコカンザシゴカイと海藻は種間、水深間に有意差はあるものの種と水深の間に交互作用はなく、水深が変わることで片方がもう一方の分布に影響をおよぼす様子はみられなかった (Table 11, Fig. 22 (a))。ナデシコカンザシゴカイとコウロエンカワヒバリガイは、種間に有意差はないが水深間には有意差があり、さらに種と水深の間には交互作用が認められて、水深が変わることによって片方がもう一方の種の分布へ影響をおよぼす様子が示された (Table 11, Fig. 22 (b))。この両者の関係は、ナデシコカンザシゴカイは 0m で少なく、他の水深で多いが、それとは逆にコウロエンカワヒバリガイは 0m で最も多く、他の水深で少ないという互いの垂直分布の違いとして現われた。

考 察

大阪湾におけるナデシコカンザシゴカイ出現密度の分布は、調査地点間や水深間で明らかな差異を示した。この空間的差異は環境要素と生物的要素の相互作用によってもたらされたものと推定されるため、本研究ではナデシコカンザシゴカイ分布に及ぼすそれら各要素の影響について検討した。環境要素のうち、水温はナデシコカンザシゴカイの分布との間に有意な相関を示さなかった。その理由をナデシコカンザシゴカイが分布する気候帯と大阪湾の気候帯の関係に求めた。ナデシコカンザシゴカイは西村（1981）の気候帯区分に従うと、熱帯から亜寒帯と広い水温帯に生息する種である（Zibrowius, 1970; Zibrowius and Thorp, 1989; Bastida-Zavala and ten Hove, 2002）。一方、大阪湾の気候帯は中間温帯であり、ナデシコカンザシゴカイが分布する熱帯から亜寒帯の範囲にある。従って、地点間でみられる水温差は分布の障害となることはない。これが大阪湾のナデシコカンザシゴカイの分布と水温の間に有意な相関を示さなかった理由である。溶存酸素についても同様で、本種は、実験下で $0.5\text{mgO}_2/\ell$ の貧酸素状態にも 5 日間耐えることが知られているため（Sagasti *et al.*, 2001）、各地点表層の周年高い溶存酸素濃度は直接本種の出現密度へ影響を及ぼすことはなく、そのために有意な相関を示さなかったものと考えられる。一方、塩分については、Zibrowis（1970）は、28～50psu をナデシコカンザシゴカイの生息可能な塩分範囲としたが、Hill（1967）は本種の新参異名である *Hydroides uncinata*（Philippi, 1844）について、その分布を制限する塩分の下限値は 20psu にあり、高い方では 30～33psu で成長に影響が出るとして最適塩分を 20～30psu とした。本調査地点の塩分は本種の分布がみられない明石や出現密度が低い淡輪では 30psu を超えており、塩分が負の相関を示したことを考えると Hill（1967）が指摘するように、30psu を超える高い塩分がこれらの地点で本種の分布を制限する要因となった可能性がある。

ナデシコカンザシゴカイの分布を制限する要因としては環境要素のほかに、生物要素がある。今回取り上げた固着性ないし定座性生物のなかでは、ナデシコカンザシゴカイと海藻、ナデシコカンザシゴカイとコウロエンカワヒバリガイとの間に有意な負の相関が認められた（Table 10）。このことは、海藻やコウロエンカワヒバリガイがナデシコカンザシゴカイと棲み場所を巡って競合する可能性を示唆する。すなわち、明石や淡輪でナデシコカンザシゴカイがまったく出現しないか出現しても密度が極めて低いのは、これらの場所では塩分が高いことに加えて海藻の現存量が多く（Table 8）、それが幼生着底の物理的な障害となったり（Jenkins and Hawkins,

2003), 波で動揺する海藻の鞭打ち作用が幼生の着底を妨げた (Lewis, 1964; Seed, 1969; Russele *et al.*, 2008) 可能性がある。これに加えて, Jenkins and Hawkins (2003) がフジツボ幼生の着底阻害要因としてカサガイ類 Limpet shells による着底幼生の捕食を上げたように, 明石や淡輪では小数ながら出現したヒザラガイ類 Chitons やカサガイ類による捕食が, ナデシコカンザシゴカイ着底幼生の定着を阻害している可能性もある。舞州もナデシコカンザシゴカイの出現密度は低い, 舞州の塩分はナデシコカンザシゴカイが生息可能な濃度であるため (Table 9), 塩分は分布の制限要因ではなく, 他の要因である生物要素が働いたものと考えられる。生物要素の中では生息場所を巡るナデシコカンザシゴカイとコウロエンカワヒバリガイとの競合があり (Table 11, Fig. 22 (b)), コウロエンカワヒバリガイが出現密度でナデシコカンザシゴカイを凌ぐ場合は, 両者の繁殖戦略が影響した可能性がある。すなわち, コウロエンカワヒバリガイの寿命はほぼ1~2年でナデシコカンザシゴカイのそれと変わらないが (Grave, 1933; 小濱ら, 2001), 年間の幼生加入回数に差があり, 夏季と秋季の年2回 (小濱ら, 2001) の幼生加入時期を持つコウロエンカワヒバリガイが夏季1回の幼生加入時期しか持たないナデシコカンザシゴカイ (Dean and Hurd, 1980) の分布を制限した可能性がある。このほかにナデシコカンザシゴカイの分布を制限するものとして, 基質表面の藻類を捕食するヒザラガイ類やカサガイ類による捕食が考えられるが, Table 8 に示すように西宮, 舞州, 岸和田にはこれらが分布しないため, これら地点ではヒザラガイ類やカサガイ類によるナデシコカンザシゴカイの分布阻害はない。

以上のことから, これまでナデシコカンザシゴカイの分布記録がない日本国内各地の内湾の中で, 塩分が30psuを下回る場所では, 今後ナデシコカンザシゴカイが侵入し分布を広げる可能性は十分ある。しかし, すでにみたように塩分がその分布制限要因とならない場合でも必ずしもナデシコカンザシゴカイが多く分布するわけではなく, 他の要素である生物要素が分布制限要因として働く場合がある。今回のケースでは, ナデシコカンザシゴカイとすみ場所を巡って競合する海藻やコウロエンカワヒバリガイがその役割を担ったと推定される。したがって, ナデシコカンザシゴカイの侵入予測に当たっては塩分などの環境要素だけでなく, これら競合種の存在の有無といった生物要素にも注意を払う必要がある。

大阪湾でナデシコカンザシゴカイの分布を制限する要因となった可能性があるコウロエンカワヒバリガイは, 1970年代に日本に侵入したと推定される外来種であ

る（木村,2001）。この種はすでに東京湾や浜名湖など日本のいくつかの内湾に広く分布することが知られている（大谷,2002; 岩崎ら,2004b）ので、ナデシコカンザシゴカイが分布するこれらの場所では大阪湾でみると同様な種間の競合が起こっている可能性がある。しかし、ナデシコカンザシゴカイの分布とそれを制限する環境要素や生物要素との関係については、本研究で明らかにした大阪湾を除いてわかっていない。今後は大阪湾以外のナデシコカンザシゴカイが分布する場所でその分布を制限する要因を明らかにし、外来種の侵入と分布拡大が起こるメカニズムを解明することが必要である。

Table 8. Density of dominant sessile or sedentary organisms and grazers (mean \pm S.D.), and number of species at each site. Numerals of macroalgae represent wet weight (g/0.1m²) and that of other dominant organisms and grazers represent density (indiv./0.1m²). Left column at the 'Number of species' represents that of macroalgae and right column represents that of animals (after Otani and Yamanishi, 2010 with permission from Japanese Association of Benthology).

Site	Akashi		Nishinomiya		Maishima		Kishiwada		Tannowa	
Species / Item	mean \pm S.D.		mean \pm S.D.		mean \pm S.D.		mean \pm S.D.		mean \pm S.D.	
(Dominant sessile or sedentary organisms)										
Macroalgae	254.1 \pm 268.6		1.3 \pm 4.4		6.1 \pm 17.5		5.4 \pm 7.1		187.0 \pm 270.0	
<i>Aiptasimorpha</i> sp.	ND		334.2 \pm 539.4		287.0 \pm 449.5		213.4 \pm 425.4		0.1 \pm 0.5	
<i>Dodecaceria</i> sp.	ND		501.3 \pm 1,417.0		1,036.7 \pm 5,748.3		0.4 \pm 2.4		58.6 \pm 173.0	
<i>Hydroides ezoensis</i>	2.3 \pm 5.0		134.8 \pm 174.3		68.0 \pm 112.8		111.1 \pm 246.2		137.9 \pm 286.3	
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	5.5 \pm 10.3		5,130.0 \pm 14,041.8		9,130.1 \pm 22,002.1		2,579.3 \pm 5,412.7		57.5 \pm 134.1	
<i>Xenostrobus securis</i>	ND		66.0 \pm 240.8		420.4 \pm 1,542.7		ND		ND	
(Grazers)										
Chitons	0.4 \pm 0.8		ND		ND		ND		2.4 \pm 2.8	
Limpet shells	0.5 \pm 1.7		ND		ND		ND		ND	
Number of species	56	318	20	180	18	199	24	176	67	392

Table 9. Water temperature, salinity and dissolved oxygen (range (mean \pm S.D.)) at four sites for assessment of water quality in Osaka Bay from 1993 to 1997 (modified from Osaka Prefectural Fisheries Station, 1995-1999) (modified after Otani and Yamanishi, 2010 with permission from Japanese Association of Benthology).

Site / item	Water temperature (°C)	Salinity (psu)	Dissolved oxygen (mg L ⁻¹)
	range (mean \pm S.D.)	range (mean \pm S.D.)	range (mean \pm S.D.)
1 (near to Tannowa)	7.6-29.5 (18.7 \pm 6.7)	29.8-33.8 (32.0 \pm 1.1)	6.2-11.1 (8.6 \pm 1.5)
6 (near to Akashi)	7.8-27.1 (17.7 \pm 6.2)	31.0-33.1 (32.3 \pm 0.6)	5.5-9.5 (7.8 \pm 1.2)
13 (near to Kishiwada)	7.6-31.2 (19.1 \pm 7.5)	23.8-32.6 (29.9 \pm 2.3)	6.0-18.5 (10.7 \pm 3.4)
18 (near to Nishinomiya and Maishima)	7.1-31.4 (18.7 \pm 7.6)	16.8-31.1 (26.5 \pm 4.2)	6.1-16.3 (11.5 \pm 3.1)

Table 10. Spearman's rank correlation of the densities of individuals of *Hydroides dianthus* with the data of water qualities and the densities of macroalgae (wet weight) and dominant sessile or sedentary animals (individuals) (after Otani and Yamanishi, 2010 with permission from Japanese Association of Benthology).

Item	rho	p
Water temperature	0.25	0.2977
Salinity	-0.59	0.0065**
Dissolved oxygen	0.19	0.4298
Macroalgae	-0.50	<0.0001***
<i>Aiptasimorpha</i> sp.	0.41	<0.0001***
<i>Dodecaceria</i> sp.	0.43	<0.0001***
<i>Hydroides ezoensis</i>	0.73	<0.0001***
<i>Xenostrobus securis</i>	-0.24	0.003**
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	0.14	0.064

** : $p < 0.01$, *** : $p < 0.001$

Table 11. Results of a two-way ANOVA on the density of *Hydroides dianthus* and Macroalgae (a) and *H. dianthus* and *Xenostrobus securis* (b) (after Otani and Yamanishi, 2010 with permission from Japanese Association of Benthology).

(a)

	d.f.	MS	F value	P value
Species	1	39,843.4	8.163	0.0046**
Depth	2	15,984.0	3.275	0.0393*
Species × Depth	2	4,990.1	1.022	0.3611
Error	282	4,881.0	NA	NA

(b)

	d.f.	MS	F value	P value
Species	1	452,376.0	2.913	0.0893
Depth	2	502,045.7	3.233	0.0414*
Species × Depth	2	607,111.0	3.910	0.0215*
Error	210	155,286.9	NA	NA

**.: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$

(df, degree of freedom; MS, mean squares)



Fig. 17. *Hydroides dianthus* collected in Osaka Bay: a, tube ; b, whole body (after Otani and Yamanishi, 2010 with permission from Japanese Association of Benthology).

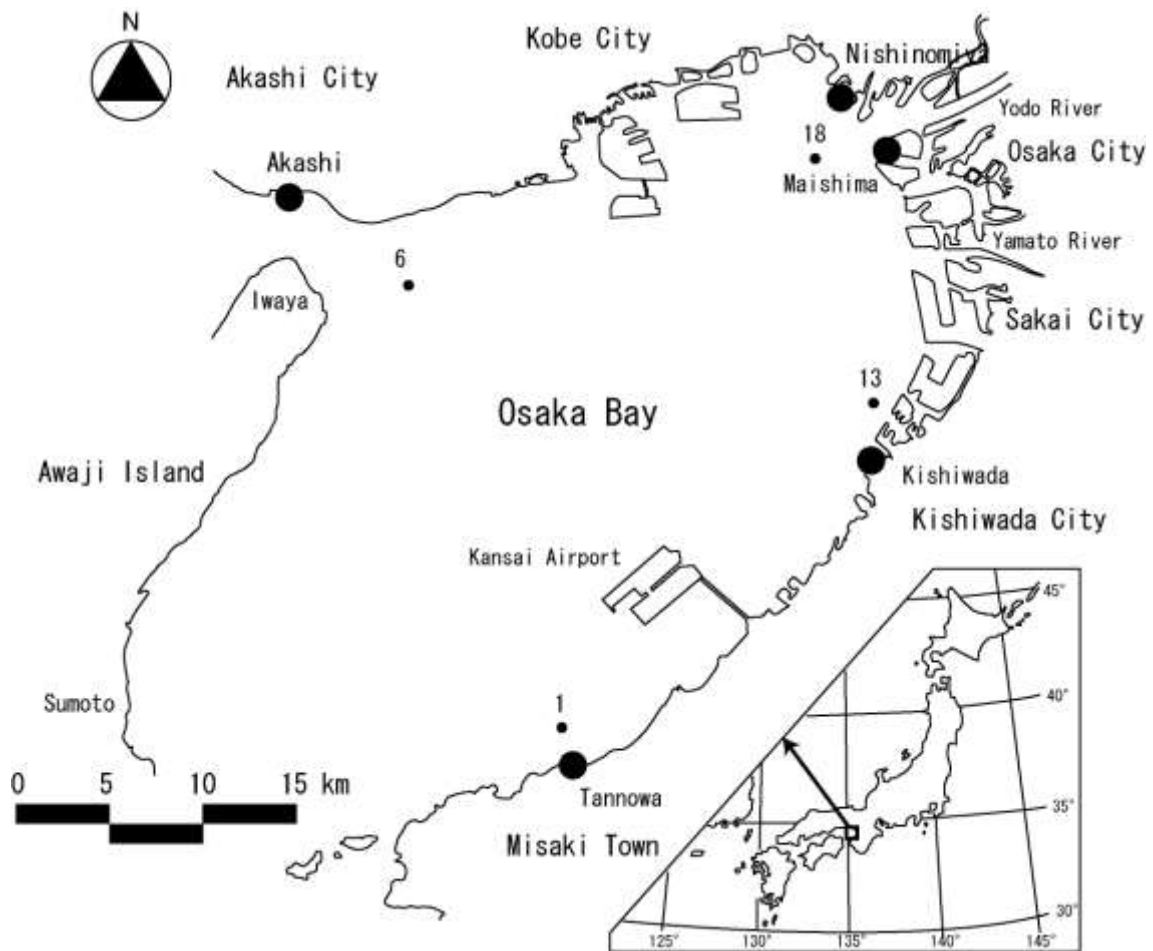


Fig. 18. Map showing sampling sites in Osaka Bay. Large solid circles show sampling sites for *Hydroides dianthus* and other marine organisms. Small solid circles with numerals show sampling sites for seasonal assessment of water quality by the Osaka Prefectural Fisheries Experimental Station (after Otani and Yamanishi, 2010 with permission from Japanese Association of Benthology).

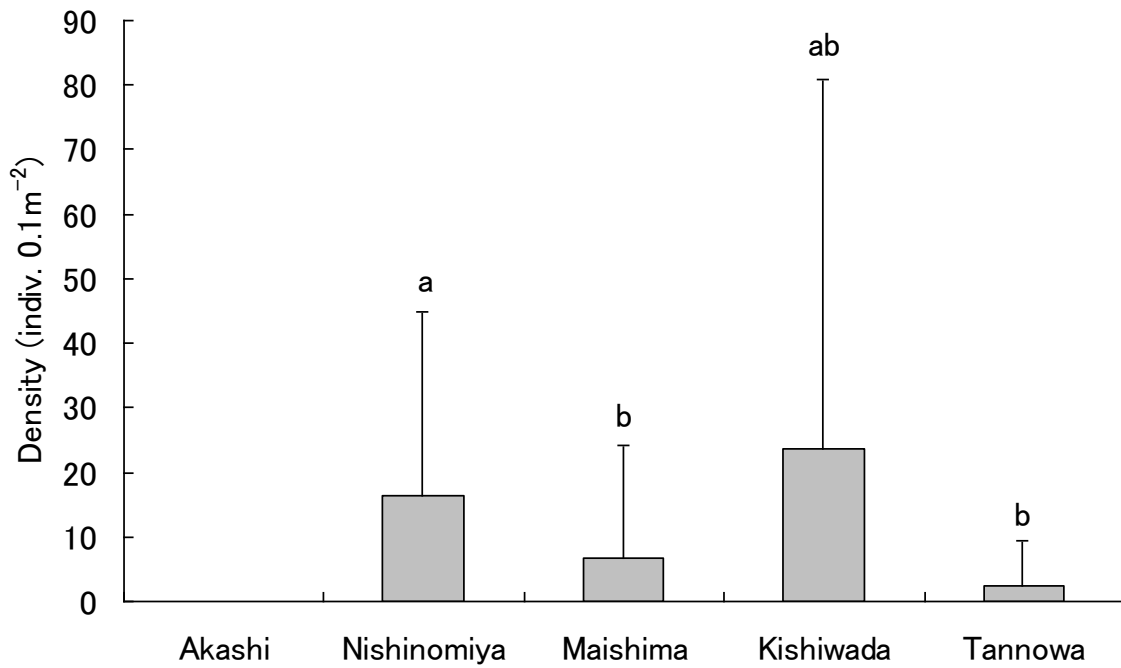


Fig.19. Comparison of the density of *Hydroides dianthus* in Osaka Bay. Different characters indicate significant differences at the $p = 0.05$ level (from a Steel-Dwass multiple comparison analysis). Vertical bars indicate standard deviations (after Otani and Yamanishi, 2010 with permission from Japanese Association of Benthology).

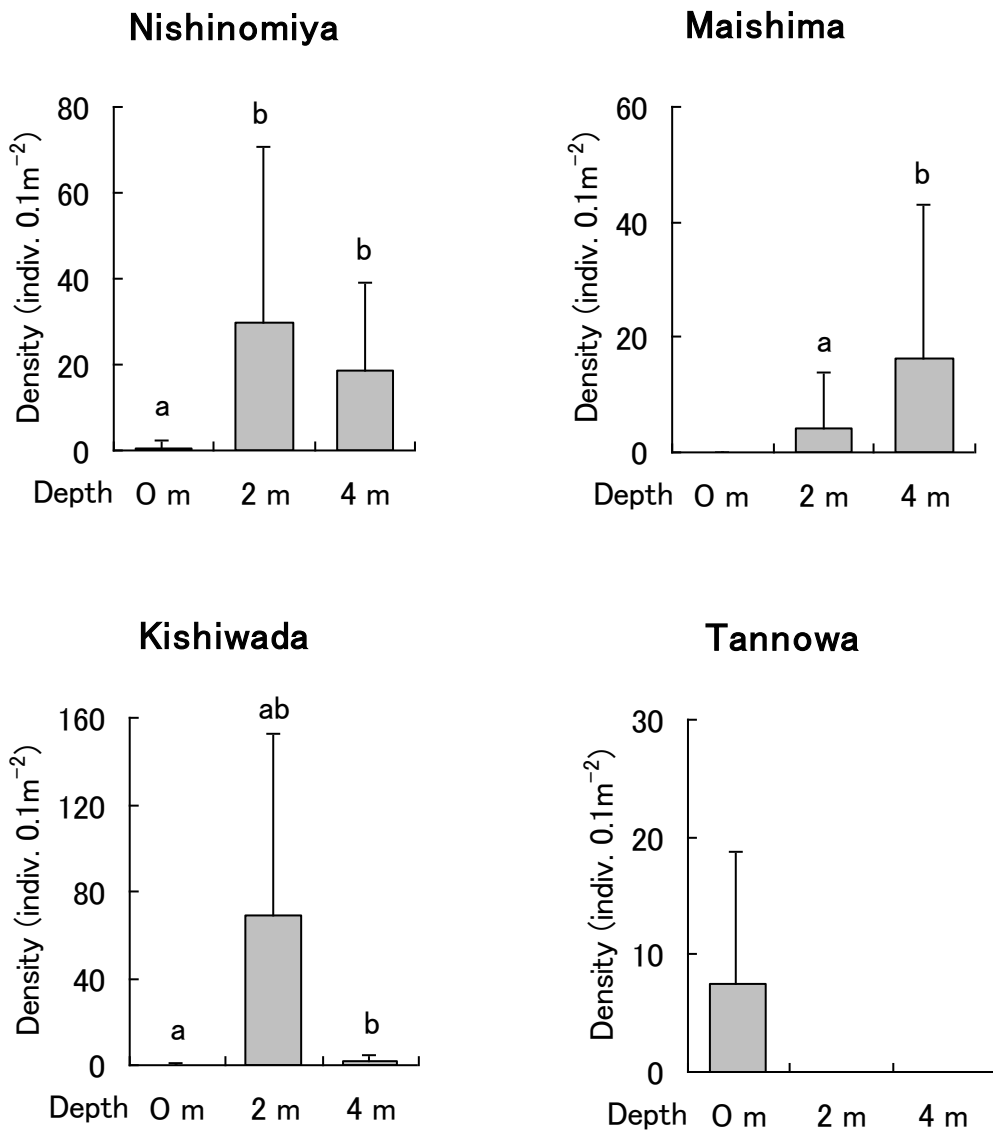


Fig. 20. Vertical distribution of *Hydroides dianthus* at each site in Osaka Bay. Different characters indicate significant differences at the $p = 0.05$ level (from a Steel-Dwass multiple comparison analysis). Vertical bars indicate standard deviations (after Otani and Yamanishi, 2010 with permission from Japanese Association of Benthology).

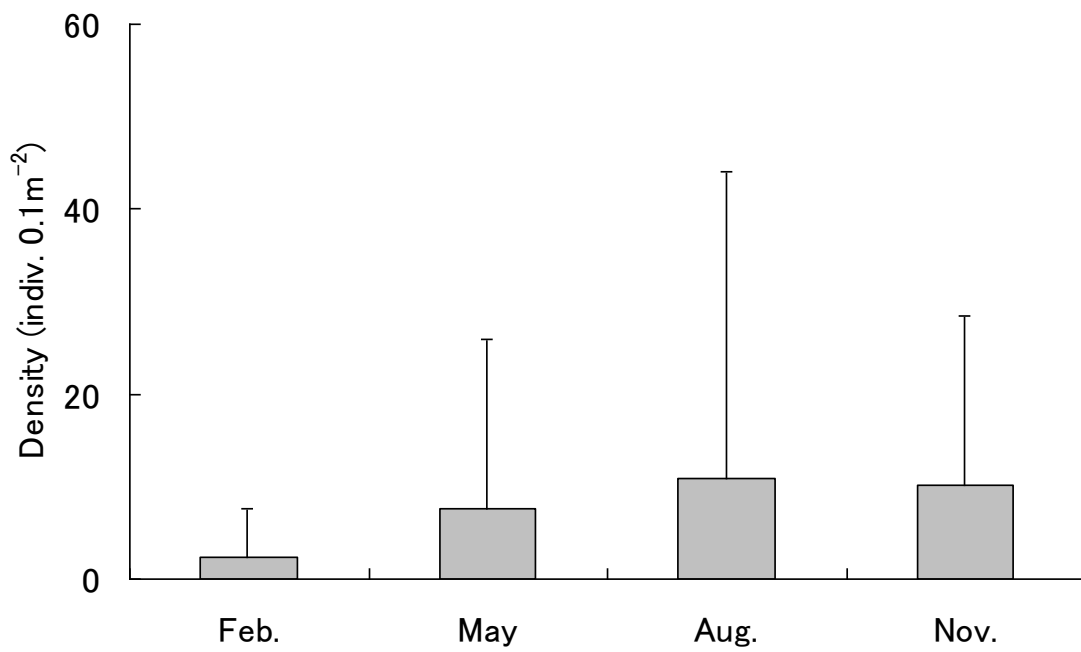
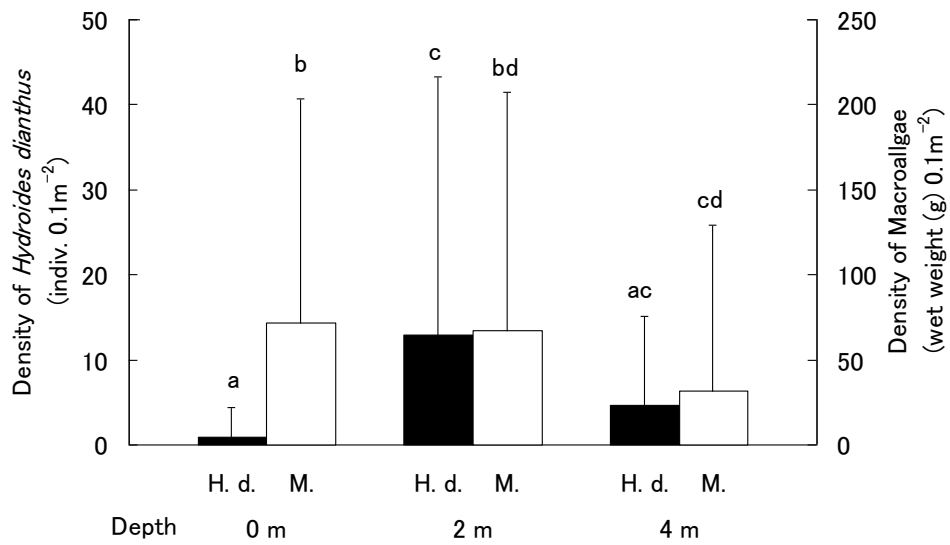


Fig. 21. Seasonal change of the density of *Hydroides dianthus* in Osaka Bay. Vertical bars indicate standard deviations (after Otani and Yamanishi, 2010 with permission from Japanese Association of Benthology).

(a) *Hydroides dianthus* and macroalgae



(b) *Hydroides dianthus* and *Xenostrobus securis*

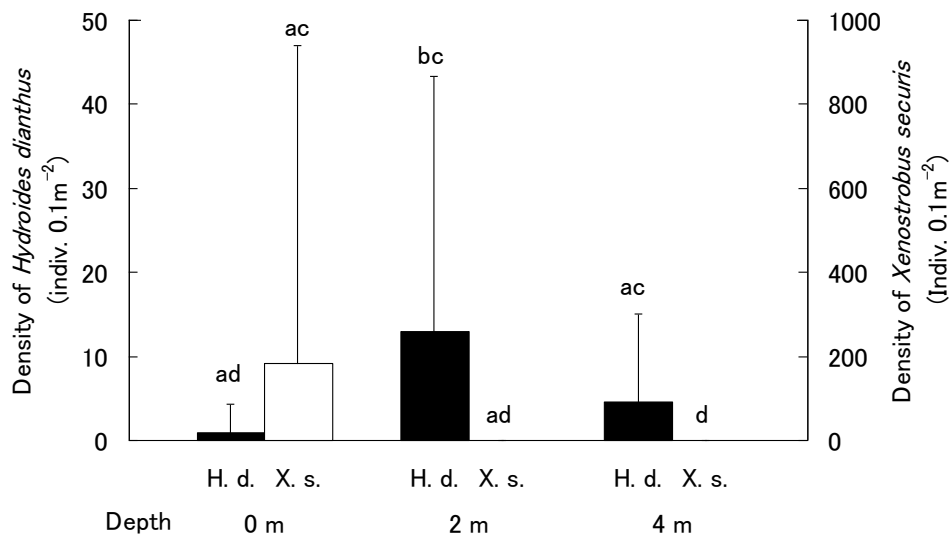


Fig. 22. Vertical distribution of (a) *Hydroides dianthus* and Algae and (b) *H. dianthus* and *Xenostrobus securis*. H.d., *Hydroides dianthus*; M., Macro algae; X. s., *Xenostrobus securis*. Different characters indicate significant differences at the $p = 0.05$ level (from a Steel-Dwass multiple comparison analysis). Vertical bars indicate standard deviations (after Otani and Yamanishi, 2010 with permission from Japanese Association of Benthology).

第4章 総合考察

緒言で明らかにしたように、世界的にみた外来種の導入手段として最も重要なものは船体付着である。従って多くの国では今後、船体付着による外来種侵入対策を模索することが急務と考える。第1章でもみたように、外来種のかなり多くの種が船体付着によって侵入していると推定される日本の場合は、さらにその対策を急ぐ必要がある。しかし一方で、世界の生物海区の中には Fig. 1 にみるように、アラビア海やバルチック海、北東太平洋、南東太平洋などバラスト水が最も重要な外来種導入手段となっている場合もある。こういった生物海区ではバラスト水による侵入を防ぐ方法も考えなければならない。バラスト水が重要な外来種導入手段となっている生物海区内にある多くの国は、石油や天然ガス、石炭、鉄鉱石など鉱物資源の輸出国である場合が多い。それらの国々へ多量のバラスト水をもたらすのはその輸入国である。日本もそのひとつで、Raaymaker and Gregory (2002) は、日本から持ち出されるバラスト水の量は1997年の推計値で年に3億2000万トンあり、毎年世界の海に排出されるバラスト水約30億トンの1割以上を占めていると推計した。しかも、このバラスト水の中には大量の外来種候補が含まれているのである。すなわち、世界の中でも多くのバラスト水を持ち出す日本は、船体付着による自国への外来種の侵入を防ぐだけでなく、バラスト水による外来種の「輸出」にも留意しなければならない国である。ここではバラスト水や船体付着によって侵入する種を防ぐ国際的な取り組みを紹介し、それが持つ問題点やこれからさらに議論が活発になると予想される船体への生物付着防止対策への提言を行い、さらに、侵入してしまった外来種の早期発見とその後の対策について検討する。

バラスト水による侵入を防ぐ対策

バラスト水による生物越境移動問題が国際的に取り上げられた最初は、1973年のMARPOL条約(International Convention for the Prevention of Pollution from Ships)(船舶による海洋の汚染防止のための国際条約)締約国会議の場である。伝染病バクテリアを含むバラスト水の排出が及ぼす影響を調査するよう求める決議(決議18)が海洋汚染国際会議の場で採択された。その後バ

ラスト水が運んだ外来種が引き起こしたさまざまな被害（緒言参照）は、バラスト水による生物越境移動対策の策定を促し、その実現のため 1988 年の IMO 第 26 回海洋環境保護委員会（以下 MEPC）以来、数次にわたる議論が重ねられた。この議論は 1993 年の IMO 総会決議（A 774（18））を経て 1997 年の総会決議（A 868（20））へと続き、外洋におけるバラスト水交換や代替処理法の採用ないしはそれらの併用を促す暫定的なガイドライン「有害生物・病原体の移動を最小化する船舶バラスト水制御・管理のためのガイドライン」の採択へ道を開いた。しかし、ガイドラインは何らの強制力を持たないことからその実効性が疑問視され、また、第 42 回 MEPC で、太平洋諸島やバハマ、カリブ諸国が外洋でのバラスト水交換がこれらの島々の沿岸域への外来種侵入をもたらす懸念を表明したこともあって、2000 年以後それへの対策も盛り込んだ条約案の検討が始まった。この結果 2004 年、「バラスト水管理国際条約」（緒言参照）が IMO 総会で採択された。また、2008 年 10 月には条約実施のための 14 種のガイドラインも成文化され、条約は批准とその後の発効を待つ状態になっている。条約の発効には IMO 加盟国 30 カ国以上の批准が必要で、かつそれらの保有する商船船腹量が世界の商船船腹量の 35%以上に達することが要件とされる（IMO, 2005）が、2013 年 4 月 30 日現在、批准国数は 36 カ国と必要数は上回っているものの、船腹量は 29.06%で、まだ批准には至っていない（Summary of status of conventions: <http://www.imo.org/About/Conventions/StatusOfConventions/Pages/Default.aspx>）。また、この条約が発効するに当たってはクリアしなければならない技術的問題もある。この条約が発効すると新造船既存船を問わず 2019 年以後はすべての国際航海に従事する船舶はバラスト水処理装置を搭載しなければならないが、条約発効年によってはバラスト水処理装置の搭載猶予期間がなくなったり、2017 年から 2019 年の間に搭載を希望する船舶が急増し、造船所の容量を考えると工事が間に合わなくなる恐れも指摘されている。また、船舶が寄港する際に港湾管理者から受けるバラスト水のチェック（Port state control）の統一的な方法も確立していないなどのこともあって、これから解決しなければならない問題がいくつもあることが指摘されている。しかし、多くのバラスト水を他国で排出し、それによる外来種の侵入に対して大きな責任を負うわが国は、未だ批准していない同条約を早期に批准するため、国内利害関係者

の合意形成と船舶へのバラスト水処理装置の速やかな設置へ向けた最大限の努力をして行く義務がある。

船体付着による侵入を防ぐ対策

第2章でも触れたように、船体付着によってわが国へ運ばれてくる外来種候補は必ず存在する。この事実は20世紀半ばから知られていたが(e. g., Allen, 1956), にわかに注目を集めだしたのは1990年代の後半になってからである。この時期から外来種の導入手段として船体付着が重要であるとする多くの論文が発表されるようになった(緒言参照)。このような時代の要請もあって、豪州は2006年、第54回MEPCへ商船のニッチェリアに付着する生物のリスクと、その管理に係る政府と海運業界共同のプロジェクトを紹介する文書を提出した。この文書に基づき、同年、MEPCは船舶の船体への有害な生物付着を防止する方法に関する文書の提出を各国に要請した。これが船体付着問題への国際的な取り組みの始まりである。その後、船体付着対策についての議論は、MEPCの小委員会である「ばら積液体およびガス小委員会」(以下BLG)で検討することが2007年の第56回MEPCで提案され、2008年2月の第12回BLGで合意された。この合意を受けて2009年3月の第13回BLGから検討が開始され、2011年2月の第15回BLGで「外来水生生物の越境移動を最小化するための船舶の生物付着および制御のためのガイドライン」として承認された。このガイドラインはBLGを組織する委員会であるMEPCの第62回会合で2012年7月に採択された。その後2013年2月の第17回BLGでこのガイドラインを評価するためのガイダンス案が議論され最終化された。このガイダンス案ではガイドラインの有効性を評価するための指標として、以下の五つの項目を提案しその実施が推奨された。

- ・ ガイドラインの認知及び普及(ガイドラインは関係者に周知されているか?)
- ・ ガイドライン実施の障害(ガイドラインは関係者において実施可能か?)
- ・ ガイドラインの適用(船舶における生物付着管理計画の作成及び設置と生物付着記録簿の保持がなされているか?)
- ・ 生物付着の度合いの変化(ガイドラインに従った管理は生物付着を防ぐ上で有効か?)

- ・ ガイドラインに関連する研究開発状況

このガイダンス案は4~5年かけてレビューすることになっており、最終年度の5年目に総括を行って、ガイドラインが船体付着生物の管理に十分寄与しているかを判断することになっている。その結果寄与が十分でないと判断される場合には一部義務化を行う可能性も指摘されている。

このガイドラインではスライムから大型付着生物までを船体付着生物として定義し、そのすべてを除去対象としている。しかし、スライムを構成するミクロな汚損生物であるバクテリア被膜まで完全に防ぐ技術はいまのところなく、付着したスライムの除去をすべての船舶が義務付けられた場合技術的に困難な問題を生ずる恐れがある。例えばこの除去にはドック入り時は別として、船体水中クリーニングの実施が必要であるが、2010年現在10.3万隻にものぼる世界中の船舶（(社)日本船主協会, 2012）に対してクリーニングを行うには洗浄用機材とダイバーなどの人材が圧倒的に不足している。バラスト水処理装置を搭載する際に生ずる技術的問題がここでも起こる可能性がある。

このような問題解決の難しさは船体付着を制御しようとする本ガイドラインが、すべての船舶が等しく外来生物導入のリスクを有すると考えることから生ずるものである。この考えに立てばすべての船舶に対して同時に同レベルの対策を施さなければならなくなる。ガイドラインが中心に据える生物除去技術を含む防汚システムの開発はもちろん有効で有益なものであるが、問題は適用方法にある。船舶の行動範囲、停泊期間、寄港時期などの運航形態は船舶ごとに異なっている。従って船体に付着する生物種も船舶ごとに異なる。しかし、本ガイドラインはそれらを考慮する内容にはなっていない。それらを考慮することなくすべての船舶を同一に扱って、基準化された防汚システムの一括採用によって船体付着を防ごうとする。そのような方法が効率的な対策を生むか疑問である。ここでは本ガイドラインとは別の角度から、船体には生物が付着するのは避けられないという前提に立ち、船体付着による外来種導入を防ぐ方法についての提言を行いたい。

船体付着による外来種の侵入を防止するための提言

船体にはさまざまな生物が付着し、海洋を運ばれている。しかし、そのような生物のどれもが侵入に成功して外来種となるわけではない。第2章でみたように、起源地と侵入地間の気候帯や塩分などの環境要素が違えば外来種となる可能性が低いものも船体上には存在する。このため船舶が外来種をもたらすリスクは、その船舶がどのような航路に就航し、どれくらいの停泊期間を持つか、運行速度はどれくらいかなどの条件によって異なる。また、船舶が外来種の起源地の港へ寄港する時期によっても船体に付着する生物種は異なり、船舶はいつも同じように外来種をもたらすリスクを持つわけではない。侵入地への寄港時期によっても同様で、外来種が産卵期に当たっている場合とそうでない場合では侵入リスクは異なる。さらに、第2章では触れていないが、すべての外来種が同じような影響を及ぼすわけではない。コレラ菌の例のように深刻な人の健康被害を引き起こすものから、ニュージーランドへ1972年に侵入・定着したフクレユキミノ *Limaria orientalis* Kilburn, 1998のようにすぐに個体群減少が起こり、現在は現地の生態系に何ら影響をおよぼさないと考えられている種 (Grange, 1974) までさまざまである。このような条件を考慮しながら寄港する船舶ごとに船体に付着した外来種を予測し、その侵入リスクを判断した上で必要に応じて船体の水中クリーニングなどの措置を取る方が、より効率的な外来種の侵入を防ぐ方法であると考えている。

このためにはリスクアセスメントを行って、船舶ごとの外来種導入のリスクを評価する方法を確立することが重要である。バラスト水を含めて船舶がもたらす外来種の侵入を防ぐためのリスクアセスメントの方法は近年いくつか提案されているが (e. g., Gollasch and Leppäkoski, 2007; 海洋政策研究財団, 2009; Hewitt *et al.*, 2011), いずれも研究段階にあり、実際にそれらを用いた対策が取られたことはない。いまは一刻も早く簡便に実施できるリスクアセスメント手法を確立し、MEPCガイドラインが求める船体付着制御のための防汚システム構築とあわせて適用する方法を探ることが重要である。

外来種の早期発見とその後の対策

外来種の侵入を防ぐ方法が確立したとしても、すべての外来種の侵入を妨げるのは極めて困難なことである。外来種の侵入防止策をすり抜けて侵入する外来種は必ず存在すると考えたほうが良い。それらのいくつかは侵入後あ

る一定期間が経過した後には分布を広げ、目立った外来種となる。その期間は数週間から数年ないしそれ以上に及ぶとされる。それは見方を変えると外来種として広く定着する前に発見し撲滅させる可能性があることを示唆する。しかし、実際には外来種の侵入初期にそれを発見することは難しい。しかも運ばれてくる膨大な数の生物種の中から侵入種を選び出すのは、すでに緒言で触れたように分類の専門家が少ない現在では、きわめて困難な作業と言えよう。従って緒言でも述べたように、過去に外来種として問題を引き起こした種をリストアップし、それが引き起こした被害の程度に応じてランクわけをした上で対象種を絞り込み、その発見に努めることが有効な方法である。これはブラックリスト的な考えであるが、例えばオーストラリアとニュージーランドでは外来種候補やすでに外来種となっている種の中からとりわけ大きな被害を及ぼすと考えられる要注意種をリストアップして冊子にまとめ、その情報を広く公開してそれらの侵入に注意を呼びかけている (Australian Government, 2008c; Ministry for Primary Industries, 2012)。このリストでオーストラリアは 31 種、ニュージーランドは 11 種の侵入と分布拡大を防ぐよう注意を呼び掛けていて、種の形態的特徴や在来の近縁種との違い、生息場所、予想される被害、すでに侵入している場合はその国内分布などの情報を掲げている。

外来種を早期に発見した場合には直ちに今後の分布拡大や被害発生の予測を行い、必要に応じて撲滅や分布拡大を制限するなどの対策を取る必要がある。分布の拡大を予測するには、第 3 章で述べたような分布制限要因を明らかにすることで将来の分布可能域推定を行うことが出来るが、それに Thibaut (2000) や岩崎ら (2004a), Koike and Iwasaki (2011) がイチイヅタや数種の外来種、チチュウカイミドリガニで用いた数学的な分布拡大推定手法をあわせることで国内への二次的侵入時期の予測をすることも可能となり、未侵入地では事前の監視を強めて対象種の侵入に注意するとともに前もってその侵入への対策を講ずることが可能になると考える。

侵入した外来種に対しては撲滅ないし勢力拡大を制御するために物理的、化学的な手法が取られることがあるが、これらはいずれも外来種の侵入初期段階でまだ分布が狭く、とりわけ閉鎖的な環境にある場合でのみ有効である (State of California Resources Agency Department of Fish and Game, 2008)。生物

学的に外来種を制御する方法についても、在来種や水産業への影響などに留意する必要があり有効な方法はみつかっていない (e. g., McEnnulty *et al.*, 2001)。生息場所を外来種が入ってくる以前の時代に戻す方法も長期的に外来種を減少させる方法として提唱されているが (McEnnulty *et al.*, 2001), 効果のほどは明らかでない。一旦侵入し、定着してしまった外来種を撲滅することや、その分布を制御することはこのように大変難しく、その実現には多くの費用と解決しなければならない幾多の技術的困難が伴う。そのような費用負担と困難を避けるためには外来種の侵入を水際で食い止め、侵入してしまった種は早期に発見する手法の開発が必要であり、その一日も早い確立が求められている。

要 約

外来種の発生は、古来、人が歩みをはじめたときに始まったと推察される。それが注目され問題視されるようになったのは、エルトン（1958）がその著書「侵略の生態学」の中で明らかにしたように、外来種が人の健康や社会・経済、さらには自然の生態系に対して大きな影響を及ぼすことが知られるようになったからである。近年の経済活動の活発化は世界的規模で急速な外来種数の増加を招き、それが人や生態系へ及ぼす影響もますます大きなものになっている。このような外来種の影響を回避する最善の方法はその侵入を未然に防ぐことである。そのためにはまずその導入手段を明らかにすることから始めなければならない。これまでに知られる海産・汽水産外来種の導入手段の中では、船舶、とりわけ船体付着が古くから重要とされて来たが、海面利用が多様化した現在でもその重要性に変わりはない。いまでは、これにバラスト水が加わって世界の外来種の半数以上が、船舶に由来するこの二つの手段によって各国へ侵入したと推定されている。そのような手段で持ち込まれる外来種の侵入を水際で食い止め、その侵入を未然に防ぐために重要なことは、船舶が運ぶ海洋生物を減らす対策を講ずることである。これに次いで重要なことは侵入した外来種の分布拡大を阻む対策である。そのためには侵入した外来種がどのような条件で分布を拡大して行くのか、そのメカニズムを明らかにしなければならない。本研究は筆者が行った日本の外来種に関するそれらに関連した個々の研究を取りまとめ、外来種の侵入とその分布拡大を防ぐ方法について考察することを目的とした。本論文の内容は以下のように要約される

日本の海域へ非意図的に侵入した海産・汽水産外来種とその導入手段について（第1章）

現在日本では非意図的に導入された39種の海産・汽水産外来種が記録されているが、そのうちの60.9%は船体付着によると推定され、バラスト水は15.2%であった。すなわち、日本へ侵入した外来種の導入手段として際立っているのは船体付着で、もっとも注目すべき導入手段である。一方で、日本の場合は近年世界で注目を集めている導入手段であるバラスト水によって侵

入したと推定される種は少なく、バラスト水単独で侵入したと考えられる種は渦鞭毛藻類の *Heterocapsa circularisquama* Horiguchi, 1995 ただ 1 種に過ぎない。バラスト水の中の生物はその保持期間が長くなるほど死滅個体が増えることが知られているが、日本においてバラスト水による外来種の侵入が少ないのは、日本へ入港する外航船舶内に保持されるバラスト水の保持期間が長いためである。日本の港へ排出されるバラスト水中の生物の多くはそれがバラスト水と一緒に排出される前にすでに死滅してしまっているのである。日本の港へ寄港する船舶のバラスト水保持期間が長いのは日本が鉱物資源や穀物の輸入国であることと関係しており、寄港する船舶の種類とその運用に依存した結果である。日本へ侵入した外来種の起源地として重要な生物海区は、北西太平洋および北東太平洋、北西大西洋、東アジア海であるが、中でも距離的に近く近年貿易が増えている北西太平洋は、今後ここを起源地とする外来種が増える可能性があるため特に注意すべき所である。さらにこの海区内には日本と共通の外来種も多くみられ、イギリスで見られるような二次的な外来種の侵入も多くあると考えられることから、そのような外来種の動向にも注意をしなければならない。

大阪湾へ入港した外航船舶の船体に付着したフジツボ類と大阪湾への侵入可能性評価（第 2 章）

船舶が船体に付着したまま運ぶフジツボ類が外来種となる可能性を評価するため、大阪湾奥部の港へ寄港した 2 隻の外航船舶を調査した。調査はフジツボの付着が見られた船首部、船体中央部、船尾部の 3 か所で行ったが、それぞれの場所でフジツボ種を記録するとともに、量的な指標として、付着したフジツボ類をおおよその個体数でランク分けし、種ごとにランクで記録した。調査の結果、2 隻の船体から 22 種のフジツボ種が記録されたが、出現種数、個体数とも船首と船尾で多く、船体中央部で少ない結果となって、船体の位置によってフジツボ類の付着には差がある様子が明らかになった。また、22 種のうち大阪湾でこれまで記録がなかったものは 14 種に上り、それらは大阪湾への外来種候補とみなされた。それらの 14 種について環境類似性に基づく侵入リスクアセスメントを行った結果、大阪湾と同一の気候帯に分布し、大阪湾に近い塩分や波あたりの海域に生息する *Austrominius modestus* (Darwin,

1854) とアミメフジツボ *Amphibalanus variegatus* (Darwin, 1854) が大阪湾奥部で外来種となる可能性がもっとも高い種であることが明らかになった。これに次いで、隣接する気候帯に分布し何らかの理由で水温上昇が起これば外来種となる危険性を有する *Megabalanus tintinnabulum* (Linnaeus, 1758) も侵入可能性がある外来種候補としてあげられた。この種は成長すると殻底径が65mmにも達する中型種であるため、人工構造物上で害生物となる恐れがある。ここで用いられた外来種の侵入を予測するリスクアセスメント手法は他の生物への応用も可能であり、このような手法を用いてフジツボ類に限らず広範な外来種候補リストを作り上げることが、外来種の侵入を水際で食い止めるための対策を考える上で重要な資料となる。

大阪湾におけるナデシコカンザシゴカイ *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (多毛綱：カンザシゴカイ科) の分布とその侵入制限要因について (第3章)

1997年、大阪湾岸の人工護岸で付着生物調査を行って5種類の *Hydroides* 属 (多毛綱：カンザシゴカイ科) を発見した。そのうちの1種は種名未確定であったが、再精査の結果北米大西洋岸を原産地とするナデシコカンザシゴカイ *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) であることが明らかになった。本種の大阪湾での分布は場所ごとに、また水深ごとに変化しており、場所では湾奥部で、水深では0mよりも深いところで多くなる傾向を示した。このような分布傾向が生ずる原因を調べるため、水温や塩分、溶存酸素などを環境要素として、また生息場所を巡り競合する種の存在を生物要素として取り上げ、それらとナデシコカンザシゴカイ分布との関係を調べた。その結果、環境要素の中では塩分が、また生物要素の中では海藻 Macro algae 現存量とコウロエンカワヒバリガイ *Xenostrobus securis* (Lamarck, 1819) 出現密度がナデシコカンザシゴカイ出現密度との間に有意な負の相関を示し、これらがナデシコカンザシゴカイの分布に影響を及ぼす様子が明らかになった。中でも30psuを超える塩分はナデシコカンザシゴカイの成長に悪い影響を及ぼすためその分布を制限する要因となり、塩分がそれ以下で分布制限要因とならないところでは、海藻やコウロエンカワヒバリガイの存在がその繁殖戦略を通してナデシコカンザシゴカイの分布を制限する要因になっている様子が示された。今

後はナデシコカンザシゴカイの例を参考にしながら、侵入した外来種の分布拡大が起こるメカニズム解明へ繋げて行くことが必要である。

総合考察（第4章）

日本の外来種は主に船体付着を介して侵入し、バラスト水によるものは少ないと推定されたが、世界の中にはバラスト水による侵入が多くを占める国々もある。このような国々の要請を受けて、世界ではいち早くバラスト水による外来種の侵入を防ごうとバラスト水管理国際条約が2004年にIMOで採択された。この条約は2013年4月現在、まだ発効に至っていないが、日本のようなバラスト水輸出国は、この条約の一日も早い条約発効へ向けた努力をする必要がある。さらに現在は船体付着による外来種の侵入を防ぐための議論がIMOの場で行われており、やがてガイドラインとして適用される可能性が高い段階になっている。このガイドラインはすべての船舶に新たな生物除去技術を含む防汚システムを導入して船体付着を防ごうというものであり、効果的な防汚システムの開発とその適用が議論の中心となっている。もちろん、ここで議論されているように、船体付着を防ぐ効果的な防汚システムの開発は必要なことであるが、ここでもバラスト水管理国際条約が抱えると同様の技術的課題がいくつもあってその克服は容易でない。船体付着による外来種の侵入を防ぐためには、効果的な防汚システムの開発とあわせて、緒言や第1章で言及した船舶の運航形態など船舶が持つさまざまな事情を考慮したリスクアセスメント手法の確立も必要である。リスクアセスメントによって外来種をもたらすリスクの高い船舶を絞り込むことができるならば、すべての船舶に一律に防汚システムを適用する必要はなく経済的で効率的な外来種侵入リスクの低減を行うことができると考える。

このような侵入対策を用いても、さまざまな手段で侵入する外来種のすべてを水際で防ぐことは不可能である。従って、侵入した種に対しては第3章で述べたように、外来種の分布制限要因を明らかにすることが大切である。それによって新たな分布可能域の推定ができ、そこでの事前監視を強めるとともに外来種の侵入に備えた対策を講ずることが可能となるのである。

謝 辞

本研究の遂行に当たり、終始懇切なご指導とご鞭撻を賜り、かつ本論文のご校閲をいただいた広島大学大学院生物圏科学研究科 大塚 攻教授に、衷心より深謝の意を表す。また、本稿をご校閲いただいた広島大学大学院生物圏科学研究科 長澤和也教授、河合幸一郎教授、斉藤英俊准教授、富山 毅准教授ならびに三重大学大学院生物資源学研究所 木村妙子准教授に謹んで感謝の意を表す。

引用文献

- ADSTEM Agency PTY limited, 2003: Newcastle-coal loading queues. ADSTEAM Agency News letter, **9**, pp. 1-4.
- ADSTEM Agency PTY limited, 2004: Newcastle-Port Waratah coal service. ADSTEAM Agency News letter, **21**, pp. 1-7.
- Allen, F. E., 1953: Distribution of marine invertebrates by ships. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, **4**, 307-316.
- Anderson., D. F. and J. T. Anderson, 1985: Functional morphology of the balanomorph barnacles *Tesseropora rosea* (Krauss) and *Tetraclitella purpurascens* (Wood) (Tetraclitidae) . *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, **36**, 87-113.
- Anonymous, 2006: A guide to the integrated marine and coastal regionalisation of Australia. Australian Government Department of the Environment and Heritage IMCRA ver. 4. Australian Government Department of the Environment and Heritage, p.12.
- Aoki, S., 2009: Studies on the transfer character of the electric furnace slag by the wave action and the current and its applicability for practical use. Rep. Coast. Eng. Lab. Toyohashi Univ. Tech., p.46.
- 荒川好満, 1980: 日本近海における海産付着動物の移入について. 付着生物研究, **2**, 29-37.
- Ariyama, H. and M. Otani, 2004: *Paracerceis sculpta* (Crustacea: Isopoda: Sphaeromatidae), newly introduced species into Osaka Bay, central Japan. *Benthos Res.*, **59**, 53-59.
- 朝倉 彰, 2003: 生物地理. In 海洋ベントスの生態学 (日本ベントス学会編), pp. 303-367. 東海大学出版会, 秦野市, 神奈川県.
- Australian Government, 2008a: National Control Plan for the Northern Pacific seastar *Asterias amurensis*. Aquenal Pty Ltd., Hobart, Tasmania.
- Australian Government, 2008b: National control plan for the Japanese seaweed or wakame *Undaria pinnatifida*. Aquenal Pty Ltd, Hobert, Tasmania.
- Australian Government, 2008c: Marine pest identification guide. Australian Government.

- Australian museum business service, 2002: Port survey for introduced marine species-Sydney Harbor. Final Rep. Australian museum business service, pp. 1-61.
- Barnes, H. and T. B. Barnes, 1966: Ecological and zoogeographical observations on some of the common intertidal cirripedes of the coasts of the western European mainland in June-September, 1963. In: *Some contemporary studies in marine science* (ed. by Barnes, H.) , pp. 83-105. George Allen & Unwin Ltd., London.
- Bastida-Zavala, J. R. and H. A. ten Hove, 2002: Revision of *Hydroides gunnerus* (Polychaeta; Serpulidae) from the western Atlantic region. *Beaufortia* **52**, 103-178.
- Bax, N. J., 1999: Eradicating a dreissenid from Australia. *Dreissena!*, **10**, 1-5.
- Bishop, M. W. H., 1947: Establishment of an immigrant barnacle in British coastal waters. *Nature*, **159**, 501-502.
- Bishop, M. W. H., 1957: The Australasian barnacles, *Eliminus modestus*, in France. *Nature*, **179**, 482-483.
- Boudouresque, C. F., 1999: The Red Sea-Mediterranean link: unwanted effects of canals. In: *Invasive species and biodiversity management* (ed. by Sandlund, O. T., Schei, P. J. and V. Åslaug) , pp. 213-228. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherland.
- BTRE (Bureau of Transport and Regional Economics) , 2003: Australian sea freight, 2000-2001. Information paper 48. Bureau of Transport and Regional Economics, Canberra.
- Byrne, M., Morrice, G and B. Wolf, 1997: Introduction of the northern Pacific asteroid *Asterias amurensis* in Tasmania: reproduction and current distribution. *Mar. Biol.*, **127**, 673-685.
- California Department of Fish & Game Habitat Conservation Branch, 2008: California aquatic invasive species management plan. Appendices. California Department of Fish & Game Habitat Conservation Branch, pp. 1-78.
- Campbell, M. L. and C. L. Hewitt, 1999: Vectors, shipping and trade. In: *Marine biological invasions of Port Philip Bay, Victoria* (ed. by Hewitt, C. L., Campbell, M. L., Thresher, R. E. and R. B. Martin) , CRIMP, Tech. Rep., **20**, pp. 45-60.

- Carlton, J. T., 1979: Introduced invertebrates of San Francisco Bay. In: *San Francisco Bay: the urbanized estuary* (ed. by Conomo, T. J.), pp. 427-444. American Association for the Advancement of Science, Pacific Division, San Francisco, CA.
- Carlton, J. T., 1985: Transoceanic and interocenic dispersal of coastal marine organisms: The biology of ballast water. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Re.*, **23**, 313-371.
- Carlton, J. T., 1987: Patterns of transoceanic marine biological invasions in the Pacific Ocean. *Bull. Mar. Sci.*, **41**, 452-465.
- Carlton, J. T., 1999: The scale and ecological consequences of biological invasions in the World's oceans. In: *Invasive species and biodiversity management* (ed. by Sandlund, O. T., Schei, P. J. and V. Åslaug) , pp. 195-212. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherland.
- Carlton, J. T., 2000a: Quo Vadimus Exsotica Oceanica? Marine bioinvasion ecology in the twenty-first century. In: *Marine Bioinvasions: Proceedings of the First National Conference* (ed. by Pederson, J.) , Massachusetts Institute of Technology, MIT Sea Grant College Program, MITSG 00-2, Cambridge, Massachusetts, pp. 6-23.
- Carlton, J. T., 2000b: Global changes and biological invasions in the oceans. In: *Invasive species in a changing world* (ed. by Mooney, H. A. and R. J. Hobbs), pp. 31-53. Island Press, Washington.
- Carlton, J. T., 2001: Introduced Species in U.S. Coastal Waters. Pew Oceans Commission, Arlington, Virginia.
- Carlton, J. T., 2007: Ballast. In: *The Oxford Encyclopedia of Maritime History* (ed. by J. B. Hattendorf), pp. 249-251. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Carlton, J. T. and J. B. Geller, 1993: Ecological roulette: the global transport of nonindigeneous marine organisms. *Science*, **26**, 78-82.
- Carlton, J. T. and J. Hodder, 1995: Biogeography and dispersal of coastal marine organisms: experimental studies on a replica of a 16th-century sailing vessel. *Mar. Biol.*, **121**, 721-730.

- Carlton, J. T., Reid, D. M. and H. van Leeuwin, 1995: The role of shipping in the introduction of nonindigenous aquatic organisms to the coastal waters of the United States (other than the Great Lakes) and an analysis of control options. Rep. No. CG-D-11-95. National Technical Information Service; Springfield, Virginia, 22161.
- Chu, K. H., Tam, P. F., Fung, C. H. and Q. C. Chen, 1997: A biological survey of ballast water in container ships entering Hong Kong. *Hydrobiologia*, **352**, 201-206.
- Clarence, A. H. Jr., 1964: Shallow-water marine climate and molluscan provinces. *Ecology*, **45**, 226-234.
- Clarke, C., Hayes, T., Hilliard, R., Kayvanrad, N., Parhizi, A., Taymourtash, H., Yavari, V. and S. Raaymakers, 2003: Ballast water risk assesment. Port of Dalian, People's Republic of China. Globallast monogr., Ser., **12**, pp. 1-63.
- Cohen A. N. and J. T. Carlton, 1995: Nonindigenous aquatic species in a United States estuary: A case study of the biological invasions of the San Francisco Bay and delta. U.S. Fish and Wildlife Service and the National Sea Grant College Program, Rep. NTIS no. PB96166925, pp. 1-245.
- Coutts, A.D.M., 2004: Slow-moving barge introduces biosecurity risk to the Marlborough Sounds, New Zealand. In: *Hull fouling as a mechanism for marine invasive species introductions. Proceedings of a workshop on current issues and potential management strategies* (ed. by Godwin, L. S.) , Honolulu, HI, pp. 29-35.
- Coutts, A. D. M. and T. J. Dodgshun, 2007: The nature and extent of organisms in vessel sea-chests: a protected mechanism for marine bioinvasions. *Mar. Pollut. Biol.*, **54**, 875-886.
- Coutts, A. D. M. and M. D. Taylor, 2004: A preliminary investigation of biosecurity risks associated with biofouling on merchant vessels in New Zealand. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.*, **38**, 1-15.
- Coutts, A. D. M., Moore, K. M. and C. H. Hewitt, 2003: Ships' sea-chest: an overlooked transfer mechanism for non-indigenous marine species? *Mar. Pollut. Bull.*, **46**, 1510-1513.

- Cranfield, H. J., Gordon, D. P., Willan, R. C., Marshall, B. A., Battershill, C. N., Francis, M. P., Nelson, W. A., Glasby, C.J. and G. B. Read, 1998: Adventive marine species in New Zealand. NIWA Tech. Rep., **34**, pp. 1-48.
- Culver, C. S. and A. M. Kuris, 2000: The apparent eradication of a locally established introduced marine pest. *Biol. Invas.*, **2**, 245-253.
- Darwin, C., 1851: A monograph on the subclass Cirripedia with figures of all the species. The Lepadidae; or, pedunculated cirripedes. Ray Soc. London.
- Darwin, C., 1854: A monograph on the subclass Cirripedia with figures of all the species. The Balanidae, the Verrucidae, etc. Ray Soc. London.
- Davidson, I., Sytsma, M. and G. Ruiz, 2009: Ship fouling: a review of an enduring worldwide vector of nonindigenous species. Final Rep., Prepared for the California State Lands Commission Marine Invasive Species Program, pp. 1-47.
- Dean, T.A. and L. E. Hurd, 1980: Development in an estuarine fouling community: The influence of early colonists on later arrivals. *Oecologia*, **46**, 295-301.
- DINRAC, 2010: The regional overview and national reports on the marine invasive species in the NOWPAP region. UNEP/NOWPAP /DINRAC /Publication, **10**, pp. 1-149.
- 道津光生・木下秀明, 1988: ハマグリ卵・幼生および稚貝の高温耐性. 海洋生物環境研究所研究報告, 88201, pp. 1-23.
- Eldredge, L. G. and J. T. Carlton, 2002: Hawaiian marine bioinvasions: A preliminary assessment. *Pac. Sci.*, **56**, 211-212.
- エルトン, S. C., 1958: 侵略の生態学. 川那部浩哉, 大沢秀行, 安倍琢哉共訳, 思索社, 東京.
- Endean, R., Kenny, R. and W. Stephenson, 1956: The ecology and distribution of intertidal organisms on the rocky shores of the Queensland mainland. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, **7**, 88-146.
- Eno, N. C., Clark, R. A. and W. G. Sanderson (eds) , 1997: Non-native marine species in British waters: a review and directory. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, pp. 1-136.

- Falkner, M., Takata, L. and S. Gilmore, 2006: Performance standards for ballast water discharges in California waters. California State Lands Commission, Marine Faculty Division, pp. 1-48.
- Fofonoff, P. W., Ruiz, G. M., Steves, B. and J. T. Carlton, 2003: In ships or on ships? Mechanism of transfer and invasion for nonnative species to the coasts of North America. In: *Invasive species: vectors and management strategies* (ed. by Ruiz, G. M. and J. T. Carlton) , pp. 152-182. Island Press, Washington.
- Foster, B. A., 1970: Responses and acclimation to salinity in the adults of some balanomorph barnacles. *Philos. Trans. R. Soc. Lond*, **256**, 377-400.
- Foster, B. A., 1978: The marine fauna of New Zealand: Barnacles (Cirripedia: Thoracica) . *N. Z. Oceanogr. Inst., Mem.*, **69**, 1-160.
- Foster, B. A., 1982: Two new intertidal balanoid barnacles from eastern Australia. *Proc. Linn. Soc. N. S. Wales*, **106**, 21-32.
- Foster, B. A. and R. C. Willan, 1979: Foreign barnacles transported to New Zealand on an oil platform. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.*, **13**, 143-149.
- Furota, T. and S. Nakayama, 2010: The national report of Japan on marine invasive species in the NOWPAP region. In: *The regional overview and national reports on the marine invasive species in the NOWPAP region*, NEP/NOWPAP/DINRAC Publication, **10**, pp. 54-78.
- Geller, J. B., Darling, J. A. and J. T. Carlton, 2010: Genetic perspectives on marine biological invasions. *Annul. Rev. Mar. Sci.*, **2**, 367-393.
- Glude, J. B., 1955: The effect of temperature and predators on the abundance of the soft-shell clam, *Mya arenaria*, in New England. *Trans. A. Fish. Soc.*, **84**, 13-26.
- Godwin, L. S., 2003: Hull fouling of maritime vessels as a pathway for marine species invasions to the Hawaiian Islands. *Biofouling*, **19**, Suppl. **1**, 123-131.
- Gollasch, S., 2002: The importance of ship hull fouling as a vector of species introduction into North Sea. *Biofouling*, **18**, 105-121.
- Gollasch, S. and E. Leppäkoski, 2007: Risk assessment and management scenarios for ballast water mediated species introduction into the Baltic Sea. *Aquat. Invas.*, **2**, 313-340.

- Gollasch, S., Lenz, J., Dammar, M. and H. Andres, 2000: Survival of tropical ballast water organisms during a cruise from the Indian Ocean to the North Sea. *J. Plankotnn Res.*, **22**, 923-937.
- Grange, K. R., 1974: The occurrence of *Limaria orientalis* (Bivalvia: Limidae) in New Zealand. *Veliger*, **17**, 13-18.
- Grave, B. H., 1933: Rate of growth, age at sexual maturity, and duration of life of certain sessile organisms, at Woods Hole, Massachusetts. *Biol. Bull.*, **65**, 375-386.
- Güher, H., 2004: A study on morphological characters, spatial and seasonal densities, and co-existence of two predatory Cladocera, *Ceratopagis pengoni* (Ostroumov, 1891) and *Cornigerius maeoticus* (Pengo, 1879) in Lake Terkos, Turkey. *Crustaceana*, **77**, 669-681.
- Hallegraeff, G. M., McCausland, M. A. and R. K. Brown, 1995: Early warning of toxic dinoflagellate blooms on *Gymnodinium catenatum* in southern Tasmanian waters. *J. Plankotn Res.*, **17**, 1163-1176.
- Hay, C. H. and T. Dodgshun, 1997: Ecosystem transplant? The case of the Yefim Gorbenko. *Seaf. N. Z.*, **5**, 13-14.
- Hay, C. H., Handley, S., Dodgshun, T., Taylor, M. and W. Gibbs, 1997: Cawthron's ballast water research programme final report 1996-1997. Cawthron Rep., **417**, pp. 1-144.
- Haydar, D., 2010: What is natural? The scale and consequences of marine bioinvasions in the North Atlantic Ocean. Doctoral thesis of Groningen University, pp. 1-181.
- Hayes, K. H., Sliwa, C., Migus, S., McEnulty, F. and P. Dunstan, 2005: National priority pests: Part II. Ranking of Australian marine pests. An independent report undertaken for the Department of Environment and Heritage by CSIRO Marine Research, pp. 1-94.
- Hayes, K. R., 2003: Biosecurity and the role of risk assessment. In: *Invasive species, vectors and management strategies* (ed. by Ruiz, G. M. and J. T. Carlton) , pp. 382-414. Island Press, Wshington.
- Henry, D. P. and P. A. MCLAughlin, 1975: The barnacles of the *Balanus Amphitrite* complex (Cirripedia, Thoracica). *Zool. Verh.*, **141**, 1-254.

- Henry, D. P. and P. A. MCLAughlin, 1986: The recent species of *Megabalanus* (Cirripedia: Balanomorpha) with special emphasis on *Balanus tintinnabulum* (Linnaeus) sensu lato. *Zool. Verh.*, **235**, 1-69.
- Herborg, L. M., Rushton, S. P., Clare, A. S. and M. G. Bentley, 2003: Spread of the Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards) in continental Europe: analysis of a historical data set. *Hydrobiologia*, **503**, 21-28.
- Hewitt, C. L. and M. L. Campbell, 2010: The relative contribution of vectors to the introduction of invasive marine species. Report for the Department of Agriculture, Fisheries and Forestry, National Center for Marine Conservation and Resources Sustainability Australian Maritime College, Univ. Tasmania, Australia, pp. 1-55.
- Hewitt C. L. and R. B. Martin, 1996: Port surveys for introduced marine species - background considerations and sampling protocols. CRIMP Tech. Rep., **4**, pp. 1-40.
- Hewitt, C. L., Campbell, M. L., Coutts, A. M., Dahlstrom, A., Shields, D. and J. Valentine, 2011: Species biofouling risk assessment. Report for the Department of Agriculture, Fisheries and Forestry, National Center for Marine Conservation and Resources Sustainability Australian Maritime College, Univ. Tasmania, Australia, pp. 1-172.
- Hewitt, C. L., Campbell, M. L., Thresher, R. E., Martin, R. B., Boyd, S., Cohen, B. F., Currie, D. R., Gomon, M. F., Keough, M. J., Lewis, J. A., Lockett, M. M., Mays, N., Mearns, M. A., O'hara, T. D., Poore, G. C. B., Ross, D. J., Storey, M. J., Watson, J. E. and R. S. Wilson, 2004: Introduced and cryptogenic species in Port Phillip Bay, Victoria, Australia. *Mari. Biol.*, **144**, 183-202.
- Hill, M. B., 1967: The life cycles and salinity tolerance of the serpulids *Mercierella enigmatica* Fauvel and *Hydroides uncinata* (Philippi) at Lagos, Nigeria. *J. Anim. Ecol.*, **36**, 303-321.
- 堀越彩香・岡本研, 2005: アミメフジツボ, 東京湾で初確認. *Sessile Org.*, **22**, 47-50.
- Hunt, C. E. and S. B. Yamada, 2003: Biotic resistance experienced by an invasive crustacean in a temperate estuary. *Biol. Invas.*, **5**, 33-43.

- IMO (International Maritime Organization) , 2003: Ballast water risk assessment (Activity 3.1) user guide (v. 1.4) for the BWRA database/GIS system. IMO, London.
- IMO (International Maritime Organization) , 2005: Ballast water management convention. IMO, London.
- Ingle, R. W., 1986: The Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* a continuous immigrant. *Lond. Nat.*, **65**, 101-105.
- 伊勢田真嗣・大谷道夫・木村妙子, 2007: 移入種 *Rhithropanopeus harrisi* ミナトオウギガニ (和名新称) (甲殻亜門: カニ下目: Panopeidae 科) の日本における新記録. 日本ベントス学会誌, **62**, 39-44.
- Ivanov, V. P., Kamakin, A. M., Ushivtev, V. B., Shiganova, T., Zhukova, O., Aladin, N., Wilson, S. I., Harbison, G. and H. J. Dumont, 2000: Invasion of Caspian Sea by the comb jelly-fish *Mnemiopsis leidyi* (Ctenophora) . *Biol. Invas.*, **2**, 255-258.
- 岩崎敬二, 2007: 日本に移入された外来海洋生物と在来生態系や産業に対する被害について. 日本水産学会誌, **73**, 1121-1124.
- 岩崎敬二・木下今日子・日本ベントス学会自然環境保全委員会, 2004a: 日本に人為的に移入された非在来海産ベントスの分布拡大について. 日本プランクトン学会報, **51**, 132-144.
- 岩崎敬二・木村妙子・木下今日子・山口寿之・西川輝昭・西英二郎・山西良平・林育夫・大越健嗣・小菅丈治・鈴木孝男・逸見泰久・風呂田利夫・向井宏, 2004b: 日本における海産生物の人為的移入と分散: 日本ベントス学会自然環境保全委員会によるアンケート調査の結果から. 日本ベントス学会誌, **59**, 22-44.
- 岩滝光儀・松岡數充, 2009: 移動する有害渦鞭毛藻類. In 海の外来生物, 人間によって攪乱された地球の海 (日本プランクトン学会・日本ベントス学会編), pp. 107-119. 東海大学出版会, 秦野市, 神奈川県.
- Jenkins, S. R. and S. J. Hawkins, 2003: Barnacle larval supply to sheltered rocky shores: a limiting factor? *Hydrobiologia*, **503**, 143-151.
- Jones, D. A., 1990: The shallow-water barnacles (Cirripedia: Lepadomorpha, Balanomorpha) of southern Western Australia. In: *Proceedings of the third international marine biology workshop: The flora and fauna of Albany, Western*

- Australia* (ed. by Wells F. E., Walker, D. I., Kirkman, H. and R. Lethbridge) , pp. 333-435.
- Jones, D. A., Anderson, J. T. and D. T. Anderson, 1990: Checklist of the Australian Cirripedia. Tech. Rep. Aust. Mus., **3**, pp. 1-38.
- Jude, D. J., Reider, R. H. and G. R. Smith, 1992: Establishment of Gobiidae in the Great Lakes basin. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 416-421.
- 海洋政策研究財団, 2009: 平成 20 年度 外来生物の船体付着総合管理に関する調査報告書. 海洋政策研究財団, pp. 1-143.
- 川井浩史・羽生田岳昭・岡村秀雄, 2009: 海藻類の移入・定着の現況把握と起源・拡散経路の推定, 船体付着防止策の検討と環境に及ぼす影響評価. In 大型船舶のバラスト水・船体付着で越境移動する海洋生物の動態把握と定着の早期検出, 環境省地球環境研究総合推進費終了研究成果報告書, 環境省地球環境局総務課研究調査室, pp. 10-32.
- Kawai, H., Shimada, S., Hanyuda, T., Suzuki, T. and Gamagori City Office, 2007: Species diversity and seasonal changes of dominant *Ulva* species (Ulvales, Ulvophyceae) in Mikawa Bay, Japan, deduced from ITS2 rDNA region sequences. *Algae*, **22**, 222-230.
- Kelleher, G., Bleakeley, C. and S. Wells, 1995: A global representative system of marine protected areas I-IV. The Great Barrier Reef Marine Park Authority; the World Bank; and the World Conservation Union (IUCN) . Washington, DC.
- Kerr, S., 1994: Ballast water ports and shipping study. AQIS Ballast Water Res. Ser., Rep. **5**, pp. 1-123.
- 木村妙子, 2001: コウロエンカワヒバリガイはどこから来たか?ーその正体と移入経路ー. In 黒装束の侵入者, 外来付着性二枚貝の最新学 (梶原武・奥谷喬司監修), pp. 47-69. 恒星社厚生閣, 東京.
- Knox, GA., 1963: The biogeography and intertidal ecology of the Australasian coasts. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **1**, 341-404.
- 神戸市みなと総局, 2005: 神戸港大観. 平成 16 年度統計年報, 神戸市みなと総局.

- 小濱剛・門谷茂・梶原葉子・山田真知子, 2001: ムラサキイガイおよびコウロエンカワヒバリガイの個体群変動と過栄養海域における環境との関係. 日本水産学会誌, **67**, 664-671.
- Koike, F. and K. Iwakaki, 2011: A simple range expansion model of multiple pathways: the case of nonindigenous green crab *Carcinus aestuarii* in Japanese waters. *Biol. Invas.*, **13**, 459-470.
- 国土交通省, 2006: Port environmental data, <http://www.nilim.go.jp>
- 国土交通省総合政策局環境・海洋課海洋室・(社)日本海難防止協会, 2005: 船舶バラスト水問題に係る重点課題の検討に資するための調査研究. 国土交通省総合政策局環境・海洋課海洋室・(社)日本海難防止協会, pp. 1-159.
- Kolar, C. S. and D. M. Lodge, 2001: Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends Ecol. Evol.*, **16**, 199-204.
- Kumate, J., Sepulveda, J. and G. Gutierrez, 1998: Cholera epidemiology in Latin America and perspectives for eradication. *Bull. Inst. Pasteur*, **96**, 217-226.
- Leppäkoski, E. and S. Olenin, 2000: Non-native species and rates of spread: Lessons from the brackish Baltic Sea. *Biol. Invas.*, **2**, 151-163.
- Lewis, J., 1981: Records of Australian fouling organisms: sessile barnacles (Crustacea, Cirripedia) , Rep. MRL-R-809. Melbourne: Department of defence, Materials research laboratories, pp. 1-13.
- Lewis, J., 2001: Hull fouling as a vector for the translocation of marine organisms. Phase 1 study - hull fouling research. AQIS Ballast water Res. Ser., Rep., **14**, pp. 1-129.
- Lewis, J. R., 1964: The Ecology of rocky shores. English University Press, London.
- Link, H., Nishi, E., Tanaka, K., Bastida-Zavala, R., Kupriyanova, E. K. and T. Yamakita, 2009: *Hydroides dianthus* (Polychaeta: Serpulidae) , an alien species introduced into Tokyo Bay, Japan. *Mar. Biodiversity Rec.*, **2**, 1-5.
- Lloyd's Register Fairplay, 2004: World fleet statistics 2003. Lloyd's Register Fairplay, London, U. K.
- MacIsaac, H. J., Grigorovich, I. A., Hoyle, J. A., Yan, N. D. and V. Panov, 1999: Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **56**, 1-5.

- McEnnulty, F. R., Bax, M. N., Schaffelke, B. and M. L. Campbell, 2001: A review of rapid response options for the control of ABWMAC listed introduced marine pest species and related taxa in Australian waters. CSIRO Tech. Rep., **23**, pp. 1-101.
- Miller, M.C., 2004: An appraisal of the identity of the New Zealand species of the aeolid nudibranch family Tergipedidae (Gastropoda: Opisthobranchia) . *J. Nat. Hist.*, **38**, 1183-1192.
- Minchin , D. and S. Gollasch, 2003: Fouling and ships' hulls: how changing circumstances and spawning events may result in the spread of exotic species. *Biofouling*, **19** (Suppl.), 111-122.
- Ministry for Primary Industries, 2012: New Zealand's marine pest identification guide. Ministry for Primary Industries, New Zealand Government.
- Morton, B., 1997: The aquatic nuisance species problem: a global perspective and review. In: *Zebra mussels and aquatic nuisance species* (ed. by D'Itri, F. M.) , pp. 11-55. Ann Arbor Press, Inc., Chelsea, Michigan.
- 村上興正・鷺谷いづみ, 2002: 外来種と外来種問題. In 外来種ハンドブック, 日本生態学会編, 村上興正・鷺谷いづみ監修, PP. 3-4. 地人書館, 東京.
- 鍋島靖信, 1995: 大阪府沿岸に分布を広めるイガイダマシ. *Nat. Study*, 41, 3-6.
- 鍋島靖信, 1997: 大阪湾で見つかったチチュウカイミドリガニ. *Nat. Study*, 43, 3-6.
- 鍋島靖信, 2007: 大阪湾と瀬戸内海における移入海洋生物（動物）とその現状. *海洋と生物*, **29**, 236-247.
- Newman, W. A. and A. Ross, 1976: Revision of the balanomorph barnacles; including a catalog of the species. *S. Diego Soc. Nat. Hist., Mem.*, **9**, 1-108.
- 社) 日本船主協会, 1999: 海運統計要覧. 社) 日本船主協会, 東京.
- 社) 日本船主協会, 2012: 海運統計要覧. 社) 日本船主協会, 東京.
- 財) 日本海事広報協会, 2002: 数字でみる日本の海運・造船. 財) 日本海事広報協会, 東京.
- 西村三郎, 1981: 地球の海と生命. 海鳴社, 東京.
- 小川和夫, 2009: 魚類寄生生物: 生きた魚介類の輸入に伴って侵入する寄生虫. In 海の外来生物, 人間によって攪乱された地球の海 (日本プランクトン

- 学会・日本ベントス学会編), pp. 157-175. 東海大学出版会, 秦野市, 神奈川県.
- 小川武, 1997: 不定期船と専用船—大量輸送の主役たち—. 成山堂書店, 東京.
- 大越健嗣, 2004: 輸入アサリに混入して移入する生物—食害生物サキグロタマツメタと非意図的移入種. 日本ベントス学会誌, **59**, 74-82.
- 大阪府立水産試験場, 1995-1999: 浅海定線調査. 大阪府立水産試験場事業報告, 平成7年度~11年度.
- 大阪府立水産試験場, 2001-2005: 浅海定線調査. 大阪府立水産試験場事業報告, 平成13年度~17年度.
- 大谷道夫, 2002: 日本における移入付着動物の出現状況, 最近の動向. *Sessile Org.*, **19**, 69-92
- 大谷道夫, 2004: 日本の海洋移入生物とその移入過程について. 日本ベントス学会誌, **59**, 45-57.
- Otani, M., 2006: Important vectors for marine organisms unintentionally introduced to Japanese waters. In *Assessment and control of biological invasion risks* (ed. by Koike, F., Clout, M. N., Kawamichi, M., De Poorter, M. and K. Iwatsuki) , pp. 92-103. Shoukadoh Book Sellers, Kyoto, Japan and IUCN, Gland, Switzerland.
- 大谷道夫, 2009: 船体付着による導入の検討. In 海の外来生物, 人間によって攪乱された地球の海 (日本プランクトン学会・日本ベントス学会編), pp. 205-216. 東海大学出版会, 秦野市, 神奈川県.
- Otani, M., 2012: Introduced marine and brackish organisms in Japanese coastal water, and the processes underlying their introduction. Presentation for the regional workshop on marine invasive species problems in the Northwest Pacific, DINRAC, Quingdao.
- 大谷道夫・山西良平, 2007: 大阪湾で発見された移入種 *Rhithropanopeus harrisi* (甲殻綱: Panopeidae) と *Hydroides dianthus* (多毛綱: カンザシゴカイ科) について. *Sessile Org.*, **24**, 161
- Otani, M. and R. Yamanishi, 2010: Distribution of the alien species *Hydroides dianthus* (Verrill, 1873) (Polychaeta: Serpulidae) in Osaka Bay, Japan, with comments on the factors limiting its invasion. *Plankton Benthos Res.*, **5**, 62-68.

- 大谷道夫・宮本奈保・花岡皆子・山西良平, 2004: 大阪湾における人工護岸の潮下帯付着生物相について (予報). 自然史研究, **3**, 37-47.
- Otani, M., Oumi, T., Uwai, S., Hanyuda, T., Prabowo, R. E., Yamaguchi, T. and H. Kawai, 2007: Occurrence and diversity of barnacles on international ships visiting Osaka Bay, Japan, and the risk of their introduction. *Biofouling*, **23**, 277-286, doi: 10.1080/08927010701315089.
- Pilsbry, H. A., 1916: The sessile barnacles (Cirripedia) contained in the collection of the U. S. National Museum; including a monograph of the American species. *Bull. U. S. Nat. Mus.*, **93**, 1-366.
- Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. and D. Morrison, 2000: Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, **50**, 53-65.
- Pitombo, F. B., 2004: Phylogenetic analysis of the Balanidae (Cirripedia, Balanomorpha) . *Zool. Scripta*, **33**, 261-276.
- Pope, E. C., 1945: A simplified key to the sessile barnacles found on the rocks, boats, wharf piles and other installations in Port Jackson and adjacent waters. *Rec. Aust. Mus.*, **21**, 351-372.
- Puspasari, I. A., Yamaguchi, T. and A. Ross, 2002: New record of *Balanus zhujiangensis* (Cirripedia, Balanidae) from Okinawa, Japan. *J. Crustacean Biol.*, **22**, 235-240.
- Raaymakers, E. S. and C. Gregory (eds) , 2002: 1st East Asia regional workshop on ballast water control and management, Beijing, China, 31 Oct. - 2 Nov. 2002: Workshop Rep. Globallast Monogr., Ser., **6**, pp. 1-67.
- Rainer, S. F., 1995: Potential for the introduction and translocation of exotic species by hull fouling: a preliminary assessment. CRIMP Tech. Rep., **1**, pp. 1-19.
- Ruiz, G. M. and L. Rodriguez, 1996: Preliminary evaluation and prediction of impacts of *Carcinus maenas* on native crab in Tasmania. In: *Proceedings of the first international workshop of the demography, impacts and management of introduced populations of the European crab, Carcinus maenas* (ed. by Thresher R. E.) , CRIMP Tech. Rep., **11**, pp. 51-55.

- Ruiz, G.M., Fofonoff, P.W., Carlton, J.T., Wonham, M.J. and A.H. Hines, 2000: Invasion of coastal marine communities in North America: Apparent patterns, processes, and biases. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **31**, 481-531.
- Ruiz, G. M., Miller, A. W., Lions, K., Steves, B., Arnwine, A., Collinetti, E., and E. Wells, 2001: Status and Trends of Ballast Water Management in the United States. First Biennial Report of the National Ballast Information Clearinghouse. Submitted to United States Coast Guard 16 November 2001. Smithsonian Environmental Research Center, Edgewater, Maryland, pp. 1-45.
- Russell, L. K., Hepburn, C. D., Hurd, C. L. and M. D. Stuart, 2008: The expanding range of *Undaria pinnatifida* in southern New Zealand: distribution, dispersal mechanisms and the invasion of wave-exposed environments. *Biol. Invas.*, **10**, 103-115.
- Sagasti, A. L., Schaffner, C. and J. E. Duffy, 2001: Effects of periodic hypoxia on mortality, feeding and predation in an estuarine epifaunal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **258**, 257-283.
- Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O'Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N. and S. G. Weller, 2001: The population biology of invasive species. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **32**, 305-332.
- Sandison, E. E., 1950: Appearance of *Eliminius modestus* Darwin in South Africa. *Nature*, **165**, 79-80.
- Sapota, M. R. and K. E. Skóra, 2005: Spread of alien (non-indigenous) fish species *Neogobius melanostomus* in the Gulf of Gdansk (south Baltic) . *Biol. Invas.* **7**, 157-164.
- Seed, R., 1969: The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores I. Breeding and settlement. *Oecologia*, **3**, 277-316.
- Shiganova, T. and Y. V. Bulgakova, 2000: Effects of gelatinous plankton on Black Sea and Sea of Azov fish and their food resources. *ICES J. Mar. Sci.*, **57**, 641-648.
- Silva P. C., Woodfield, R. A., Cohen, A. N., Harris, N. H. and J. H. R. Goddar, 2002: First report of the Asian kelp *Undaria pinnatifida* in the northeastern Pacific Ocean. *Biol. Invas.*, **4**, 333-338.

- Sinner, J., Forrest, B.M., and M. Taylor, 2000: A strategy for managing the Asian kelp *Undaria*: Final Rep. Cawthron Rep., **578**, pp. 1-130 pp.
- Sowthward, A. J. and W. A. Newman, 2003: A review of some common Indo-Malayan and western Pacific species of *Chthamalus* barnacles (Crustacea: Cirripedia) . *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **83**, 797-812.
- Stachowicz, J. J., Whitlatch, R. B. and R. W. Osman, 1999: Species diversity and invasion resistance in a marine ecosystem. *Science*, **19**, 1577-1579.
- State of California Resources Agency Department of Fish and Game, 2008: California aquatic invasive species management plan. State of California Resources Agency Department of Fish and Game, pp. 1-136
- Steneck R.S. and J.T. Carlton, 2001: Human alterations of marine communities students beware! In: *Marine community ecology* (ed. by Bertness, M.D., Gaines, S.D. and M.E. Hay) , pp. 445-468. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Stubbing, H., 1967: The cirriped fauna of tropical west Africa. *Bull. British Mus. Nat. Hist. Zool.*, **15**, 229-319.
- 水産生物と温排水研究協議会, 1973: 水産生物と温排水. 水産研究叢書, (社) 日本水産資源保護協会, 東京.
- Talman, S., Bité, J. S., Campbell, S. J., Holloway, M., McArthur, M., Ross, D. J. and M. Storey, 1999: Impacts of some introduced marine species found in Port Philip Bay. In: *Marine biological invasions of Port Philip Bay, Victoria* (ed. by Hewitt, C. L., Campbell, M. L., Thresher, R. E. and R. B. Martin) , CRIMP, Tech. Rep., **20**, pp. 261-274.
- Thibaut, T., 2000: Need for modeling in the management of an invasive species: the case of *Caulepra taxifolia* in Mediterranean Sea. *Abstract of poster at summer meeting of the American Society for Limnology and Oceanography*, Copenhagen, June 2000.
- Turner, E., 1992: A northern Pacific seastar, *Asterias amurensis* in Tasmania. *AMSA Bull.* **120**, 18-19.
- UNCTAD Secretariat, 2003: Review of maritime transport, 2003. United Nations, New York.

- United Nations, 2000: International trades statistics yearbook 1999. Vol.1 Trade by country. United Nations, New York.
- U. S. Army Corps of Engineer, 2001: Waterborne commerce of the United States. Calendar year 2000. Part 4-waterways and harbors Pacific coast, Alaska and Hawaii. U. S. Army Engineer District, New Orleans.
- Vanderploeg, H. A., Nalepa, T. F., Jude, D. J., Mills, E. L., Holeck, K. T., Liebig, J. R., Grigorovich, I. A. and H. Ojaveer, 2002: Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **59**, 1209-1228.
- 鷺谷いづみ・村上興正, 2002: 外来種問題はなぜ生じるのか. In 外来種ハンドブック (日本生態学会編, 村上興正・鷺谷いづみ監修), PP. 4-5. 地人書館, 東京.
- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Bubow, D. and J. Philips, 1998: Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, **48**, 607-615.
- Williamson, A. T., Bax, N. J., Gonzalez, E. and W. Geeves, 2002: Development of a regional risk management framework for APEC economies for use in the control and prevention of introduced marine pests. APEC MRC-WG Final Rep., pp. 1-190.
- Wolf, W. J., 2005: Non-indigenous marine and estuarine species in the Netherlands. *Zool. Med.*, **79**, 1-116.
- Wonham, M. J. and J. T. Carlton, 2005: Trends in marine biological invasions at local regional scales: The Northeast Pacific Ocean as a model system. *Biol. Invas.*, **7**, 369-392.
- Wonham, M. J., Carlton, J. T., Ruiz, G. M. and L. D. Smith, 2000: Fish and ships: relating dispersal frequency to success in biological invasions. *Mar. Biol.*, **136**, 1111-1121.
- Wonham, M. J., Walton, W. C., Ruiz, G. M., Frese, A. M. and B. S. Galil, 2001: Going to the source: role of the invasion pathway in determining potential invaders. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **215**, 1-12.
- Yamada, S. B., 2001: Global Invader: The European Green Crab. Oregon Sea Grant, Oregon State University, Corvallis, Oregon.

- 山口寿之, 1986: 日本のクロフジツボ類の地理的分布および種間関係. 日本ベントス研究会誌, **29**, 25-36.
- Yamaguchi, T., 1987: Changes in the Barnacle fauna since the Miocene and the infraspecific structure of *Tetraclita* in Japan (Cirripedia; Balanomorpha) . *Bull. Mar. Sci.*, **41**, 337-350.
- 山口寿之・久恒義之, 2006: フジツボ類鑑定の手引き. *Sessile Org.*, **23**, 1-15.
- 山口寿之・大越祐・稲川奨・藤本顕・木内将史・大谷道夫・植田育男・浦吉徳・野方靖行・川井浩史, 2011: 外来種ココポーマアカフジツボの越境と遺伝的特性. 遺伝, **65**, 90-97.
- 山西良平・内川隆一・大谷道夫・横山寿, 1992: 道頓堀川で見つかったイガイダマシ. *Nat. Study*, **38**, 8-10.
- Zibrowius, H., 1970: Les espèces Méditerranéennes du genre *Hydroides* (Polychaeta Serpulidae) . Remarques sur le prétendu polymorphisme de *Hydroides uncinata*. *Tethys*, **2**, 691-745.
- Zibrowius, H., 1978: Introduction du polychète Serpulidae japonais *Hydroides ezonesis* sur la côte atlantique française et remarques sur la répartition d'autres espèces de Serpulidae. *Tethys* **8**, 141-150.
- Zibrowius, H. and C. H. Thorp, 1989: A review of the alien serpulid and spirorbid polychaetes in the British Isles. *Cah. Biol. Mar.*, **30**, 271-285.
- Zvyagintsev, A. Y., 2000: Fouling of ocean-going shipping and its role in the spread of exotic species in the seas of the Far East. *Sessile Org.*, **17**, 31-43.
- Zvyagintsev, A. Y. and S. R. Mikhailov, 1978: Fouling of ships docked in ports of the Sea of Japan. *Soviet J. Mar. Biol.*, **4**, 854-860.