

野外におけるイシガメ科カメ類の交雑

—新潟のとある池におけるクサガメとミナミイシガメの例から—

戸田 守

903-0213 沖縄県中頭郡西原町千原1 琉球大学 熱帯生物圏研究センター

本稿は、Chelonian Conservation and Biology誌で公表された下記論文の解説文である。

「亀楽」の編集者より、この論文の内容を紹介して欲しいとの依頼を受けたので、本誌誌面をお借りして解説させていただく。ただし、解説文といっても、多くの部分は元論文の和訳に過ぎない。そのため、内容的なプライオリティはすべて原著論文にあることを断っておきたい。

Fujii, R., H. Ota, and M. Toda (2014) Genetic and morphological assessments of hybridization between two non-native geoemydid turtles, *Mauremys reevesii* and *Mauremys mutica*, in northcentral Japan. Chelonian Conservation and Biology 13 (2): 191. 201.

新潟県で見つかった外来種クサガメとミナミイシガメの交雑集団に関する遺伝学的、形態学的研究(藤井亮・太田英利・戸田守)

はじめに

イシガメ科のカメ類はしばしば種間交雑をすることが知られており、それは系統的に離れた種の間でも起こる。本科カメ類ではこれまでに少なくとも18の種の組み合わせで雑種が報告されている(Buskirk et al., 2005; Stuart and Parham, 2007)。こういった状況から、Stuart and Parham(2007)は、本科カメ類では種間の生殖隔離機構が概して未発達だとしている。とはいえ、これまでに報じられている種間交雑の多くは人手によってつくられたもの、あるいは飼育下で生じたものであり、明らかに自然環境下で生じた雑種は5つの種の組み合わせに限定される(大谷, 1995; Shi et al., 2005; Fritz et al., 2008; Haramura et al., 2008; Fong and Chen, 2010)。

交雑は当該種に様々な影響をもたらす。生物多様性の観点からみたとときにプラスになる側面として、交雑によって当該種集団のなかに遺伝子の新たな組み合わせが生じ、時として適応的な形質の獲得や種の創出につながることもある(Barton and Hewitt, 1985, 1989; Harrison, 1993; Seehausen, 2004; Noor and Feder, 2006)。一方、マイナスの側面としては、遺伝子の混合による個体の生存価の低下や、親種の集団が持つ地域適応の崩壊といったことがある(Rhymer and Simberloff, 1996; Mooney and Cleland, 2001)。また、交雑個体の存在が分類的混乱・すなわち、本来の種多様性の実態把握の阻害・を招く点もマイナスの側面といえることができ、特にカメ類では実際にそのような混乱が問題になっている(Parham et al. 2001; Stuart and Parham 2007)。

プラスの側面にせよマイナスの側面にせよ、交雑が当該集団に与える影響を評価するためには、雑種第一代(以下、F1と呼ぶ)より後の世代がどの程度の頻度で出現するのかを知ることが重要である。なぜなら、F1は種の組み合わせによっては不稔であり、仮に常にそうであるなら、交雑を介して片方の種の遺伝子が他方の種に浸透することはなく、したがって新たな遺伝子の組み合わせを持つ個体の創出や遺伝的汚染の問題は生じ得ないからである。ただし、たとえF1止まりであったとしても、親種にとってはF1を生み出す交配にコストがかかるため、異種と交配をした個体、とりわけ配偶子の生産に大きな栄養投資が必

要なメスは適応度を大きく減じることになる。もし、そのような交配が頻繁に起こるとすれば、それは集団全体の存続にとって大きな負荷になり、ひいては多様性保全のうえでも問題になるので、その点は見落としはならない。

さて、我々の研究チームは、新潟県のとある池に、形態的な特徴からクサガメとミナミイシガメの雑種と疑われる個体が複数いることに気が付いた。この池は面積が0.03 km²程で、周囲を雑木林のある丘陵地と水田に囲まれている。雑種と目される個体の多くはクサガメとミナミイシガメの特徴をともに併せ持つが、その程度は個体によって様々であり、多くの形質にわたって2種の特徴がモザイク状に出る個体から、ほとんどクサガメに近い個体までが含まれていた。つまり、この池では単にF1が何個体か生じたというのではなく、複数世代にわたって交雑が進行している可能性がある。もしそうであるなら、種間交雑が親種の集団に与え得る影響を進化的見地から評価するのに役立つことができそうだ。そこで本研究では、1) まず、これらの推定雑種が本当にクサガメとミナミイシガメの交雑に由来するかどうかを確認し、2)次いで、交雑の頻度やF1以降の個体の生残などを推定することを目的に、各個体の雑種ステータス(F1, 戻し交雑の1世代目, 同2代目などの状態)を調べた。

ここで、2種の推定親種について、分布などの基礎情報を記しておく。クサガメは国内の広い範囲に生息し、日本以外では中国、朝鮮半島、台湾などに分布する(Iverson, 1992; 安川, 1996)。国内の集団については、近年の研究によってその在来性が疑わしいことが示されたが(Suzuki et al., 2011)、その場合でも、本種の日本への導入は18世紀以前に遡り、特に平地では普通に見られる種となっている(Lovich et al. 2011)。一方のミナミイシガメは中国、台湾、琉球列島の南部に分布し、このうち琉球の集団は別亜種ヤマイシガメとされている(Yasukawa et al., 1996)。ミナミイシガメが新潟を含む日本本土に在来分布しないことは間違いないが、20世紀初頭以来、近畿地方に野生化した集団が存在するうえ、おそらくはペット愛好家などにより幾つかの地域に持ち運ばれている(小林・長谷川, 2005)。

材料および分析法の概要

カメの採集は2003年と2004年に、上記の池で、餌を使ったファンネル・トラップを用いて行った。その結果、40個体のイシガメ科カメ類が得られた。以降、これら40個体を新潟サンプルと呼ぶ。また、任意交配に近い状態であることが確認されない限り、親種と交雑個体を併せた集合体を「集団」と呼ぶのは生物学的に適當でないが、ここでは便宜的に、40個体の標本が抽出されたイシガメ科カメ類の集合体を「新潟集団」と呼ぶ。

一般に、個体の雑種ステータスを決めるためには3つの研究ステップが必要である。それは、1)親種の特長、2)2つの親種の間での識別形質の洗い出し、3)識別形質における各個体の形質状態の決定である。このうちステップ2と3については両性遺伝する形質が望ましい(Rhymer and Simberloff, 1996)。本研究においては、ステップ1としてミトコンドリアDNA(mtDNA)の配列変異分析を、ステップ2および3として形態形質、アロザイム、SINE法による分析を用いた。

ここで、アロザイム法とSINE法を用いた分析の原理について解説しておく。アロザイム法は酵素タンパク質の分子構造変異を手がかりに、それをコードする核DNAの塩基配列の違いを簡便に検出する方法である。同じ酵素タンパク質をコードする相同な遺伝子でも、多くの場合、アミノ酸配列に多少の変異がある。そのような変異型は1つの遺伝子座に乗っている対立遺伝子の塩基配列の違いによって生じる。その

ため、タンパク質の型を特定することにより、個体が持つ対立遺伝子、ひいてはその個体の遺伝子型が決定できる。

対象とする動物は2倍体なので、ある個体のある遺伝子座における遺伝子型は、同じ対立遺伝子を2つ持つホモ接合の状態か、あるいは異なる2つの対立遺伝子を持つヘテロ接合の状態のいずれかである。A種とB種の交雑によって生じた個体は、片方の遺伝子をA種から、もう片方の遺伝子をB種から受け継いでいるはずなので、もし、2つの親種の間で遺伝子が異なっているなら交雑個体(F1)は必ずヘテロ接合になる。つまり、遺伝子型をみれば、その個体が雑種個体かどうか判別できる。ただし、A種とB種の間で遺伝子が常に異なっているわけではなく、遺伝子座によっては遺伝子が同じであったり、種内に多型があって、その一部が他方の種の遺伝子と同一であることもある。その場合は、交雑個体は必ずしもヘテロにならない。これでは個体の雑種ステータスを決めるのに不都合なため、分析の目的のためには2つの親種間で遺伝子が異なっている遺伝子座をあらかじめ選定しておく必要がある。その選定作業こそがステップ2であり、形態形質分析でもベースになる考え方は同じである。

SINE法でも考え方は同じである。SINE法は、ゲノム中に多数あるSINE(Short Interspersed Element)と呼ばれる数百塩基対ほどのモチーフ配列を手掛かりにする。SINEは逆転写によってゲノム中のある場所に入り込み、一度入り込むと、その状態が系統学的な意味で子孫に受け継がれる。一方、それと同一の箇所にSINEの挿入がなかった系統では、当然のことながら、その箇所にSINEは存在しない。そのため、ゲノム中のある箇所(=遺伝子座)にSINEの挿入があるか無いかはしばしば種間で異なっており、その違いは実験的に比較的簡単に検出できる。A種で挿入があり、B種で挿入が無ければ、交雑個体は「挿入あり/挿入なし」のヘテロになる。アロザイムにおいてもSINEにおいても、独立した遺伝子座をたくさん分析し、そのうちの何割でヘテロになっているかを調べれば、雑種1代目なのか、戻し交雑個体の1世代目なのか、2世代目なのかなどが確率論的に判別できる。

推定親種の確認(ステップ1)

上でも述べたように、mtDNAの部分配列を調べた。分析したのは、新潟サンプル40個体と、比較のため、他地域から得られたクサガメ4個体、近畿地方のミナミイシガメ2個体、琉球列島のヤエヤマイシガメ1個体である。また、DNAデータベースに情報がある11の同属種の配列を得て比較に用いた(詳細は元論文を参照)。

得られた配列の一致、不一致などを視覚的に分かり易く示すため、最尤法による配列間の系統樹構築を行った。その際、ヤエヤマセマルハコガメの配列を外群とした。なお、DNAの抽出から塩基配列決定までは、一般的に使われている方法に沿って行った。

分析の結果、新潟サンプル40個体から3つのハプロタイプが得られた。そのうち2つはクサガメから得られたハプロタイプと、残る一つは近畿地方産のミナミイシガメのものと完全に一致した。最尤系統樹から、これら3つのハプロタイプが他のいずれの種のものとも異なることは明らかである(図1)。これにより、新潟集団は確かにクサガメとミナミイシガメの混合群であり、交雑が起こっているとすれば、その親種はこの2種であることが確認できた。

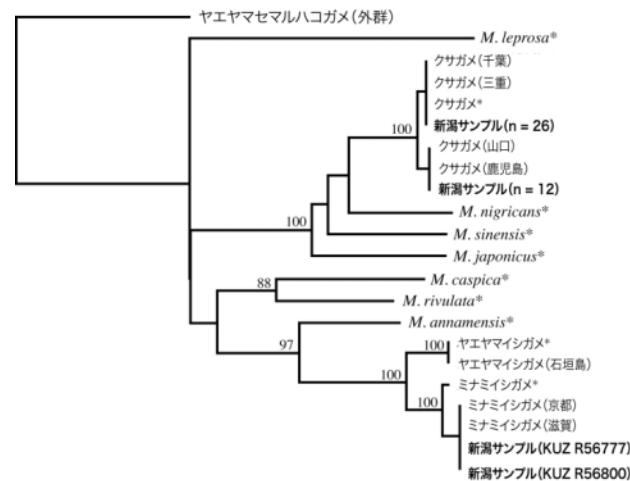


図1. ミトコンドリアアトクロームb遺伝子の部分配列に基づく最尤系統樹. 原著論文を一部改編.

識別形質の特定(ステップ2)

上記の結果を受け、ステップ2ではクサガメとミナミイシガメの識別に使える形質を探索した。形態形質の比較には、いずれも他地域のクサガメ53個体(オス35, メス18)とミナミイシガメ43個体(オス25, メス18)を用いた。予備的な観察と文献情報(Ernst et al. 2000)に基づき、9つの定性形質と17の測定形質を選定し、標本の比較を行った(検討した形質については元論文を参照)。なお、形態形質については、多くのカメ類で性差があることが知られているため(Gibbons and Lovich, 1990; Yabe, 1994), ここでも雌雄を別々に扱った。

アロザイム法による2種の識別形質の探索には、クサガメ34個体、ミナミイシガメ20個体を使用した。肝臓片と筋肉片からの粗抽出液を準備し、一般的な水平式澱粉ゲル電気泳動法(Murphy et al., 1996)により、酵素タンパク質を分離した。予備実験では44の酵素を試したが、多くのものは酵素活性が不十分であったり、電気泳動像が不明瞭であったため解析から除外した。最終的に、16の酵素タンパク質を支配する19遺伝子座を候補とし、分析を行った。

SINE法では、クサガメ36個体とミナミイシガメ14個体、ヤエヤマイシガメ18個体を用いた。SINE法を用いた分析に関しては、先行研究(Sasaki et al., 2004, 2006)によって、イシガメ科カメ類に適用できる49のSINEマーカー(=遺伝子座)が単離されている。彼らのデータによれば、このうち7遺伝子座においてクサガメとミナミイシガメの間に「挿入/非挿入」の違いがある。また、これら2種の間には、別の2つの遺伝子座において、SINEモチーフとは異なるおよそ300塩基対からなる断片の「挿入/非挿入」変異がある。このように、これら9つの遺伝子座が2種の識別形質の候補となるが、先行研究では、クサガメとミナミイシガメそれぞれ1個体が分析されたに過ぎないので、この違いが2種間に安定したものであるかどうか確認の必要がある。そのため多数の個体の遺伝子型を調べ、この点を検討した。各遺伝子座のPCR増幅に用いるプライマーや実験条件などはSasaki et al.(2006)に準じた。

ステップ2の結果、形態形質10形質(定性形質9, 測定形質1)、遺伝子形質10遺伝子座(アロザイム4, SINE6)において2種の間安定した違いがあることが確かめられた。そのうち形態形質における識別点を表1にまとめた。なお、2つの形態識別形質はオスにのみ適用可能な形質である。さて、これでようやく準備が整ったので、次は、主目的である新潟サンプルの雑種ステータスの評価である。

新潟サンプルにおける各個体の雑種ステータスの推定(ステップ3)

ステップ2で特定された20形質について、新潟サンプル40個体の形質状態を評価した。得られた結果に基づいて各個体の雑種ステータスを量的に示すため、解析として、形態形質と遺伝形質のそれぞれについて各個体の雑種スコア(Jiggins and Mallet, 2000)を算出した。形態形質における雑種スコア(以下、形態的雑種スコア)の算出にあたっては、クサガメに典型的な形質状態をスコア0、ミナミシガメに典型的な状態をスコア2、両者の中間的な状態をスコア1と定義し、識別形質全体にわたる合計点をその個体の雑種スコアとした。なお、上述したように、2つの形態形質ではオスしか対象にならないので、この解析から除外した。すなわち、形態的雑種スコアは8形質を基に求め、その値は、全ての形質でクサガメの形質状態を示す個体で0、ミナミシガメの形質状態を示す個体で16となる。

遺伝子形質に基づく雑種スコア(以下、遺伝子雑種スコア)では、クサガメの遺伝子をスコア0、ミナミシガメの遺伝子を1とし、10遺伝子座にわたる合計をその個体のスコアとした。対象動物は2倍体なので、10遺伝子座の分析により、対立遺伝子20本分の情報が得られる。そのため、遺伝子雑種スコアは完全なクサガメで0、完全なミナミシガメでは20となり、交雑に由来する個体はその間のいずれかの値をとる。

新潟サンプル40個体の分析の結果、形態形質においては、21個体が様々な組み合わせで2種の形質状態(または中間的な状態)を持ち合わせていた。特に、メスの1個体(標本番号:KUZ R56777)は高度にモザイクな状態であり、4形質(肋甲板の隆起、第二椎甲板の形状、側頭部の模様、下顎咬合部の幅)でクサガメの形質状態、別の2形質(背甲の色と背甲表面の状態)でミナミシガメの形質状態、さらに別の2形質(腹甲の模様と側頭部の皮膚の状態)で両者の中間的な形質状態を示した。その一部を具体的に示すと、この個体の腹甲の模様の状態は、クサガメ、ミナミシガメのいずれとも明らかに異なり、全体的に黒い点でクサガメの状態に似るが、縫合に沿った淡色部が幅広である点でクサガメとは異なっていた(図2c)。

別のメス(KUZ R56778)は5形質でクサガメの状態、2形質でミナミシガメの状態、1形質で中間的な状態を示した。その他、ほとんどの形質においてクサガメの状態を呈するが、2形質でミナミシガメの状態または中間的な状態を示すものが6個体、2形質で中間的な状態を示すものが1個体あった。後者の1個体(KUZ R56812)の腹甲の模様は、地色はクサガメのそれに似るが、多数の明色の線が放射状に入る点でクサガメとは明らかに異なっていた(図2d)。別の13個体は1形質でミナミシガメの状態もしくは中間的な状態を示した。なお、10の形態形質のうち、ミナミシガメの状態あるいは中間的な状態が見られたのは4形質(背甲の色、背甲表面の状態、腹甲の模様、側頭部の皮膚の状態)であり、残りの6形質においては全ての個体がクサガメの状態を示した。

アロザイム法とSINE法における合計10の遺伝子座の分析では、新潟サンプル40個体のうち38個体がクサガメに特異的な対立遺伝子をホモ接合で持っていた。残る2個体のうち1個体(KUZ R56777)はアロザイム2遺伝子座とSINE3遺伝子座においてクサガメとミナミシガメの対立遺伝子をヘテロ接合で保持していた。もう一個体(KUZ R56800)はアロザイム1遺伝子座とSINE1遺伝子座で2種の遺伝子をヘテロ接合で持っていた。このうちKUZ R56777は、形態形質においても2つの親種の形質状態が高度に入り組んだ個体であった。

雑種スコアのヒストグラムを描いたところ、形態的雑種スコアで多くの個体が0よりも大きな値(1.6)をとり、その分布は大きくクサガメ側(スコア0の側)に寄った単峰型を示した(図3)。一方、遺伝子雑種スコアは

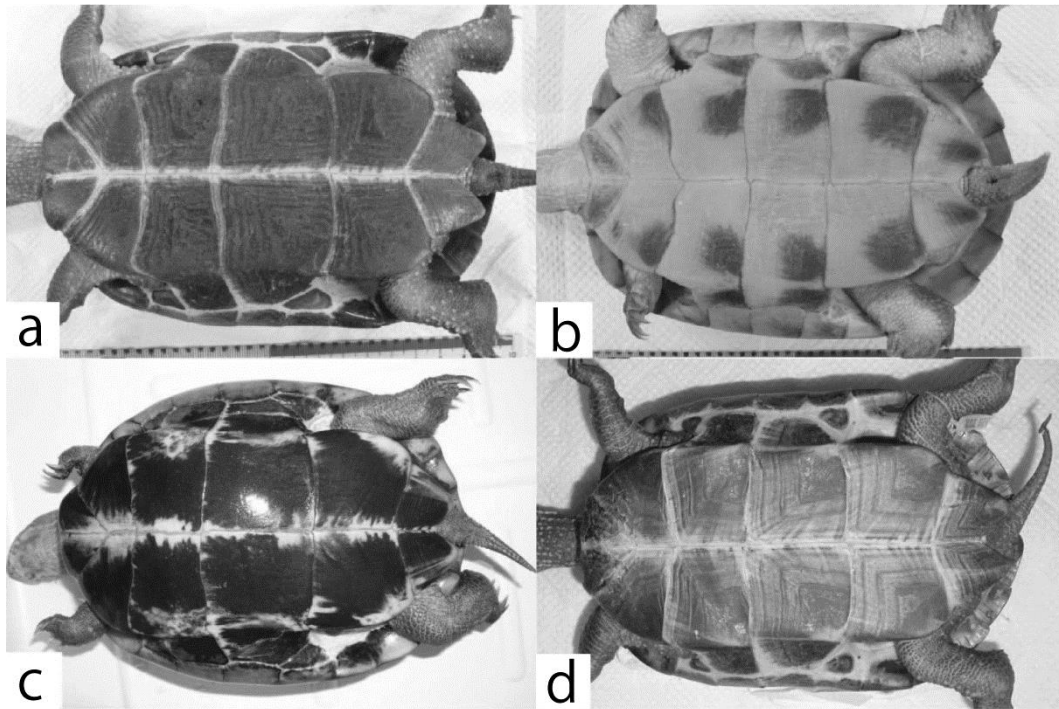


図2. クサガメ, ミナミシガメ, および中間的な状態を示す個体の腹甲の模様と比較. a = クサガメ(メス), b = ミナミシガメ, c = 中間型(KUZ R56777:メス), d = 中間型(KUZ R56812:メス). 原著論文を一部改編.

表1. 本研究で確認されたクサガメとミナミシガメの形態的識別形質

形質	クサガメ	ミナミシガメ
肋甲板の隆起(KCS)	あり	なし
第二椎甲板の形状(S2V)	六角形	キノコ型
背甲の色(CC)	こげ茶ないし黒	黄褐色ないし茶色
背甲表面の状態(SCC)	甲板表面は粗くリングがある	甲板は滑らか
腹甲の模様(PP)	こげ茶ないし黒. 縫合はメスおよび非黒化型のオスで明色. 黒化したオスで黒い	黄褐色で個々の腹甲板の後内側にスポットがあり斜めの線が入る
腹甲の形状(PS)*	平ら	湾曲する
側頭部の模様(PH)	メスおよび非黒化型のオスでは概ね3本の黄色い線が入る. 黒化したオスでは無地	目の後ろに黄色い線が1本入る
側頭部の皮膚の状態(SCT)	細かい鱗に覆われる	鱗はない
下顎咬合部の幅(WOF)	広い	狭い
間肩甲板長/背甲長(IH/CL)*	0.02-0.09	0.09-0.14

*オスのみに適用

2個体だけが0と異なり、その値は5と2であった。KUZ R56777は、形態的雑種スコアと遺伝子雑種スコアの双方で最も大きな値(それぞれ6と5)を示した。加えて、この個体と、遺伝子雑種スコアが2であった個体(R56800)はmtDNAの分析でもミナミイシガメに一致する配列を持っていた。

論議

形態形質においては、新潟サンプルの約半数がクサガメの状態とミナミイシガメの状態を併せ持ち、特に8個体では2つ以上の形質で矛盾する形質状態が認められた。この結果は、少なくともこれらの個体が2種の交雑に由来することを強く示唆している。さらに、このうちの2個体が遺伝子形質においても2種の対立遺伝子をヘテロ接合で保持していたことは、この池で確かに2種の交雑が起こっていることを端的に示している。既存の報告では、野外で見つかったイシガメ科の推定交雑個体の数は5以下であり(大谷, 1995; Shi et al. 2005; Fritz et al. 2008; Haramura et al. 2008; Fong and Chen 2010)、ここで扱った新潟の池のケースは、知られているイシガメ科の交雑としては最も規模が大きいといえる。

とはいえ、雑種スコアの値は形態形質と遺伝子形質の間で大きく食い違っている(図3)。形態形質で雑種であることが示唆された21個体のうち19個体は、遺伝子形質で見ると純系のクサガメと区別できない。このことはどのように解釈したらよいのであろうか。それはおそらく、クサガメとの戻し交雑によってミナミイシガメの血が「薄まった」ためではないかと考えられる。

交雑個体が片方の親種と繰り返し戻し交雑をする系を仮定した場合、もう片方の種由来の対立遺伝子がヘテロの状態に保持される遺伝子座の数は世代ごとに半減していき(Goodman et al. 1999)、その期待値は「調べた遺伝子座数 $\times (1/2)^x$ 」(x は戻しの世代数)である。ここでは遺伝子座数は10なので、例えば純系クサガメとの戻し交雑が5世代にわたって繰り返された場合、ミナミイシガメの遺伝子がヘテロの状態に保持されている遺伝子座数の期待値は $0.3(=10 \times (1/2)^5)$ となる。個々の遺伝子座についてみればヘテロである確率は $0.03(=(1/2)^5)$ 、クサガメ遺伝子のホモである確率は $0.97(=1 - 0.03)$ なので、ある個体が10の遺伝子座全てでミナミイシガメの遺伝子を失っている確率を計算すると、それは $0.7(=0.97^{10})$ を超える。このように、新潟の池ではクサガメとの戻し交雑が少なくとも数世代にわたって繰り返され、集団中におけるミナミイシガメの遺伝子の割合が非常に低くなったと推定される。

ここで重要なのは、一部の形態形質(背甲の色、背甲表面の状態、腹甲の模様、側頭部の皮膚の状態)では、それだけ遺伝子が薄まってもなおミナミイシガメの形質状態が発現されるということである。近年では、交雑を扱う研究では遺伝子が調べられることが圧倒的に多いが、この例は、遺伝子マーカーよりも形態形質のほうが交雑の存在を鋭敏に検知できる場合があることを示している。

さて、得られた結果についてもう少し考えてみよう。遺伝子形質においては、F1個体は調べた全ての遺伝子座でヘテロになっているはずであり、遺伝子雑種スコアは必ず10になる。そのため、今回調べた40個体のなかにF1がないことは明らかである。また、40個体中19個体は形態形質と遺伝子形質の双方で雑種スコア0であったことから、これらの個体は純系のクサガメであるか、さもなければ、もはやミナミイシガメの形質状態が全く発現しないぐらい何世代もクサガメと戻し交雑を繰り返した個体である。一方、純系のミナミイシガメがこのサンプルに含まれないことも明らかである。この結果と、本州における2種の分布の情報を併せて考えると、この交雑は、もともとクサガメが占めていた池にミナミイシガメが持ち込まれたことによって起こり、その後しばらくの時間が経過しているものと考えられる。

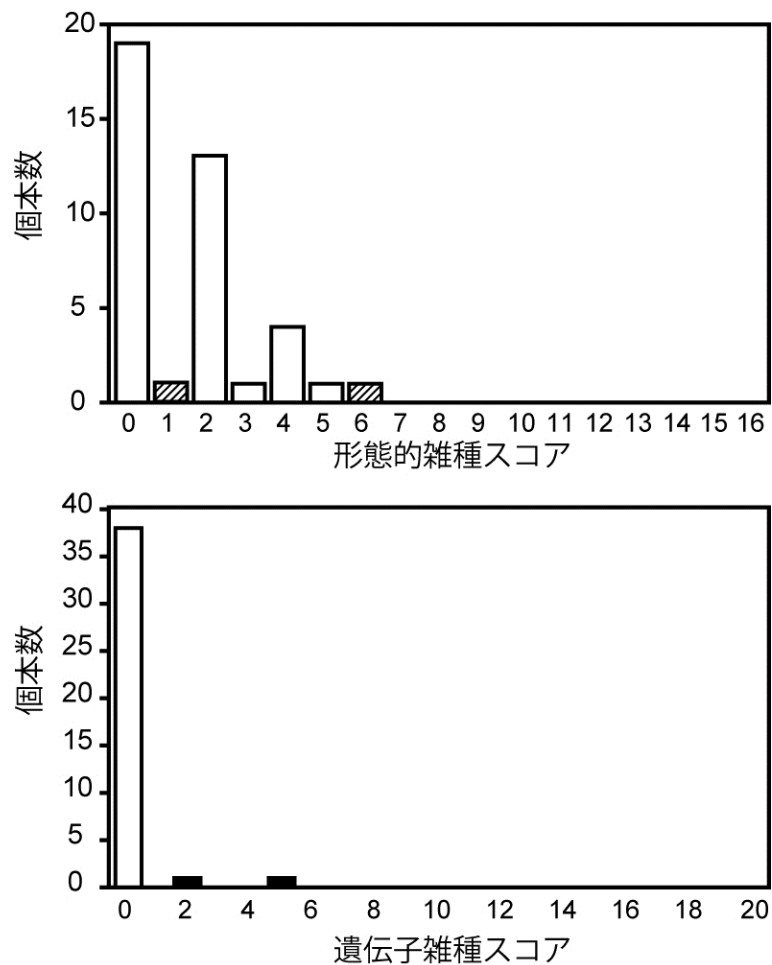


図3. 新潟サンプル40個体における形態的雑種スコアと遺伝子雑種スコアの分布. 上の図の網掛けしたバーは mtDNAでミナミシガメのハプロタイプを持っていた個体. 原著論文を一部改編.

遺伝子雑種スコアをみると、0以外の2個体の値は5と2である(図3). 新潟の池において交雑個体を含む全ての個体が任意交配をしていると仮定すると、遺伝子雑種スコアのヒストグラム(正確には確率密度分布)は2項分布に沿う(Barton and Gale, 1993). この仮定の下では、スコア1, 3, 4の個体がない状態でスコア5の個体が生じる確率はたいへん小さい. 試しに、形態形質で交雑のシグナルを示した21個体だけが任意交配集団のメンバーと仮定した場合、その集団中におけるミナミシガメ遺伝子の頻度は $7/420(21\text{個体} \times 2\text{倍体}) = 0.017$ (分子の“7”は実際に特定されたミナミシガメ遺伝子の数の総和)である. ここで、雑種スコア5の個体が生じる確率は $1.55^{-5} (= {}_{20}C_5 \times 0.017^5 \times 0.983^{15})$ である. それはスコア1の個体の生起確率の $1/15,000$ に相当する. 仮に調べた40個体全てが任意交配集団の構成員だと仮定した場合は、スコア5の個体の生起確率はさらに小さくなる. このように、スコア5を示したKUZ R56777が任意交配集団の一員であるという仮説は棄却してよく、少なくとも、その他の推定交雑個体とは別の機会に生じたものと推測できる. 遺伝子雑種スコア2のKUZ R56800についても同じ議論が成り立つ. これら2個体が、他の多くの推定交雑個体ほどにはクサガメとの戻し交雑を繰り返していないことは明らかであるため、この2個体を生み出した交雑イベントはより最近におこったものと考えてよからう.

このように、新潟の池の交雑個体のなかに、少なくとも起源の異なる2群が認められることはどのよう

に解釈したよいのであろうか？ Coyne and Orr(2004)は、交雑を抑制する種の隔離機構は、交雑の初期の段階でより良く機能すると論じている。なぜなら、このフェーズの個体は表現型において中間的(あるいは高度にモザイクな状態)であり、どちらの種の異性にとってもあまり魅力的でない可能性が高いからである。これに対し、一度戻し交雑が進んでしまえばその表現型は戻した側の種のそれと似てくるため、配偶者選択のうえでさほど不利ではなくなる。そのため、一度薄まった他種の遺伝子は簡単には集団から排除されない。この考えは、今回のケースに当てはまりそうである。すなわち、交雑が起きてても、交雑個体は集団中でなかなか優性にはなれない。しかし、あるとき片方の種(ここではクサガメ)との戻し交雑が進行し、他方(ミナミイシガメ)の遺伝子が薄まってしまうと、それは何世代にもわたって集団中に残り、一部の形質で発現し続ける。

このように、本研究は、自然環境下でイシガメ科カメ類が交雑を通して遺伝的浸透を被ることを示している。ただし、この例では、2種に親種がともに外来集団であることに留意する必要がある。Fritz et al.(2008)は、部分的に分布が重なる2種のイシガメ類、*M. caspica*と*M. rivulata*の集団構造を調べ、種間交雑が、接触帯のなかでも限られた地域でしか起こっていないことを示している。これは、生殖隔離機構がしばしば地域や環境によって異なった振る舞いをする(Jiggins and Mallet, 2000)ことによるのであろう。そうであるなら、クサガメとミナミイシガメの交雑についても他の多くの地域で調査・研究を進め、2種の交雑の実態について検討しなおす必要があろう。

引用文献

- BARTON, N.H. AND GALE, K.S. 1993. Genetic analysis of hybrid zones. In: Harrison, R. (Ed.). Hybridizations and the Evolutionary Process. New York: Oxford University Press, pp. 13. 45.
- BARTON, N.H. AND HEWITT, G.M. 1985. Analysis of hybrid zones. Annual Review of Ecology and Systematics 16:113. 148.
- BARTON, N.H. AND HEWITT, G.M. 1989. Adaptation, speciation and hybrid zones. Nature 341:497. 503.
- BUSKIRK, J.R., PARHAM, J.F., AND FELDMAN, C.R. 2005. On the hybridization between two distantly related Asian turtles (Testudines: Sacalia: Mauremys). Salamandra 41:21. 26.
- COYNE, J.A. AND ORR, H.A. 2004. Speciation. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 545 pp.
- ERNST, C.H., ALTENBURG, R.G.M., AND BARBOUR, R.W. 2000. Turtles of the World. CD-ROM edition version 1.2. Amsterdam: ETI.
- FONG, J.J. AND CHEN, T.-H. 2010. DNA evidence for the hybridization of wild turtles in Taiwan: possible genetic pollution from trade animals. Conservation Genetics 11: 2061. 2066.
- FRITZ, U., AYAZ, D., BUSCHBOM, J., KAMI, H.G., MAZANAIEVA, L.F., ALOUFI, A.A., AUER, M., RIFAL, L., ILIC, T.S., AND HUNSDORFER, A.K. 2008. Go east: phylogeographies of *Mauremys caspica* and *M. rivulata*- discordance of morphology, mitochondrial and nuclear genomic markers and rare hybridization. Journal of Evolutionary Biology 21:527. 540.
- GIBBONS, J.W. AND LOVICH, J.E. 1990. Sexual dimorphism in turtles with emphasis on the slider turtle (*Trachemys scripta*). Herpetological Monographs 4:1. 29.
- GOODMAN, S.J., BARTON, N.H., SWANSON, G., ABERNETHY, K., AND PEMBERTON, J.M. 1999. Introgression through rare hybridization: a genetic study of a hybrid zone between red and sika deer (genus *Cervus*) in Argyll, Scotland. Genetics 152:355. 371.
- HARAMURA, T., YAMANE, M., AND MORI, A. 2008. Preliminary survey on the turtle community in a lotic environment of the Kizu River. Current Herpetology 27:101. 108.
- HARRISON, R.G. 1993. Hybrid Zones and the Evolutionary Process. New York: Oxford University Press, 364 pp.

- IVERSON, J.B. 1992. A Revised Checklist with Distribution Maps of the Turtles of the World. Richmond, IN: Privately Printed, 374 pp.
- JIGGINS, C.D. AND MALLET, J. 2000. Bimodal hybrid zones and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 15:250-255.
- 小林頼太・長谷川雅美. 2005. 千葉県印旛沼流域における外来種ミナミインシガメの定着について. *爬虫両棲類学会報* 2005:150-154.
- LOVICH, J.E., YASUKAWA, Y., AND OTA, H. 2011. *Mauremys reevesii* (Gray 1831). Reevesqturtle, Chinese three-keeled pond turtle. In: Rhodin, A.G.J., Pritchard, P.C.H., van Dijk, P.P., Saumure, R.A., Buhlmann, K.A., Iverson, J.B., and Mittermeier, R.A. (Eds.). *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. Chelonian Research Monographs 5:050.1. 050.10.
- MOONEY, H.A. AND CLELAND, E.E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98:5446-5451.
- MURPHY, R.W., SITES, J.W., JR., BUTH, D.G., AND HAUFLE, C.H. 1996. Proteins: isozyme electrophoresis. In: Hills, D.M., Moritz, C., and Mable, B.K. (Eds.). *Molecular Systematics*. Second edition. Sunderland, MA: Sinauer Associates, pp. 51-120.
- NOOR, M.A.F. AND FEDER, J.L. 2006. Speciation genetics: evolving approaches. *Nature Reviews Genetics* 7:851-861.
- 大谷勉. 1995. 沖縄島で保護されたリュウキュウヤマガメとセマルハコガメの異属間雑種と思われる個体について. *Akamata* 11:25-26.
- PARHAM, J.F., SIMISON, W.B., KOZAK, K.H., FELDMAN, C.R., AND SHI, H. 2001. New Chinese turtles: endangered or invalid? A reassessment of two species using mitochondrial DNA, allozyme electrophoresis and known-locality specimens. *Animal Conservation* 4:357-367.
- RHYMER, J.M. AND SIMBERLOFF, D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27:83-109.
- SASAKI, T., TAKAHASHI, K., NIKAIDO, M., MIURA, S., YASUKAWA, Y., AND OKADA, N. 2004. First application of the SINE (short interspersed repetitive element) method to infer phylogenetic relationships in reptiles: an example from the turtle superfamily Testudinoidea. *Molecular Biology and Evolution* 21:705-715.
- SASAKI, T., YASUKAWA, Y., TAKAHASHI, K., MIURA, S., SHEDLOCK, A.M., AND OKADA, N. 2006. Extensive morphological convergence and rapid radiation in the evolutionary history of the family Geoemydidae (Old World pond turtles) revealed by SINE insertion analysis. *Systematic Biology* 55:912-927.
- SEEHAUSEN, O. 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends in Ecology and Evolution* 19:198-207.
- SHI, H., PHAHAM, J.F., SIMISON, W.B., WANG, J., GONG, S., AND FU, B. 2005. A report on the hybridization between two species of threatened Asian box turtles (Testudines: Cuora) in the wild on Hainan island (China) with comments on the origin of serrataqlike turtles. *Amphibia-Reptilia* 26:377-381.
- STUART, B.L. AND PARHAM, J.F. 2007. Recent hybrid origin of three rare Chinese turtles. *Conservation Genetics* 8:169-175.
- SUZUKI, D., OTA, H., OH, H.-S., AND HIKIDA, T. 2011. Origin of Japanese populations of Reevesqpond turtle, *Mauremys reevesii* (Reptilia: Geomydidae), as inferred by a molecular approach. *Chelonian Conservation and Biology* 10:237-249.
- YABE, T. 1994. Population structure and male melanism in the Reevesqturtle, *Chinemys reevesii*. *Japanese Journal of Herpetology* 15:131-137.
- 安川雄一郎. 1996. 陸生・淡水性カメ類. pp. 59-61. 千石正一・疋田努・松井正文・仲谷一宏(編)日本動物大百科 5両生類・爬虫類・軟骨魚類. 平凡社. 東京.
- YASUKAWA, Y., OTA, H., AND IVERSON, J.B. 1996. Geographic variation and sexual size dimorphism in *Mauremys mutica* (Cantor, 1842) (Reptilia: Bataguridae), with description of a new subspecies from the southern Ryukyus, Japan. *Zoological Science* 13:303-317.