バラスト水によるプランクトンの導入

誌名	日本プランクトン学会報
ISSN	03878961
著者名	大塚,攻 堀口,健雄 Lopes,R.M. Choi,K.H. 岩崎,敬二
発行元	日本プランクトン学会
巻/号	51巻2号
掲載ページ	p. 101-118
発行年月	2004年8月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

Bull. Plankton Soc. Japan 51(2): 101–118, 2004

日本プランクトン
学会報
© The Plankton Society of Japan 2004

バラスト水によるプランクトンの導入（総説）

大塚　攻[1)]・掘口健雄[2)]・Rubens M. Lopes[3)]・Keun-Hyung Choi[4)]・岩崎敬二[5)]

[1)] 広島大学大学院生物圏科学研究科附属瀬戸内圏フィールド科学教育研究センター竹原ステーション，〒725-0024 竹原市港町 5-8-1

[2)] 北海道大学大学院理学研究科，〒060-0810 札幌市北区北 10 条西 8

[3)] Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, Praça do Oceanográcfico 191, 05508-900 São Paulo, Brazil

[4)] Romberg Tiburon Center, San Francisco State University, 3152 Paradise Dr. Tiburon, CA 94920, USA

[5)] 奈良大学教養部　〒631-8502 奈良市山陵町 1500

Plankton introduction via ship ballast water: A review

SUSUMU OHTSUKA[1)], TAKEO HORIGUCHI[2)], RUBENS M. LOPES[3)], KEUN-HYUNG CHOI[4)], AND KEIJI IWASAKI[5)]

[1)] *Takehara Marine Science Station, Setouchi Field Science Center, Hiroshima University, 5-8-1 Minato-machi, Takehara, Hiroshima 725-0024, Japan*

[2)] *Division of Biological Sciences, Graduate School of Science, Hokkaido University, Sapporo 060-0810, Japan*

[3)] *Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico, Praça do Oceanográcfico 191, 05508-900 São Paulo, Brazil*

[4)] *Romberg Tiburon Center, San Francisco State University, 3152 Paradise Dr. Tiburon, CA 94920, USA*

[5)] *Liberal Arts, Nara University, 1500 Misasagi-cho, Nara 631-8502, Japan*

Abstract Introduction of marine plankton via ship ballast water and cultured fish and shellfish has hitherto caused serious social problems, and has greatly influenced native ecosystems. The present paper briefly reviews previous data concerning newly introduced plankton. At least 25 marine benthic species have been introduced to Japan since the early 1900's, whereas alien plankters have never been confirmed in Japan. This may be partly due to the relatively a small volume of ballast water discharged into Japanese ports. In contrast, the eastern Pacific coasts of North and South America are one of the main receiver areas for brackish and coastal zooplankters such as copepods from East Asia. Some East Asian copepods are so invasive in the USA that they appear to have highly changed the ecosystems into alien-dependent ones, and eliminated native copepods. These copepods could have been introduced either as (resting) eggs or as post-embryonic stages. When many benthic and planktonic invertebrates are simultaneously introduced, more complex ecological changes have occurred than were expected.

Since introduction is mainly caused by economic activities, distinct patterns can be recognized, considering the intensity of international trade leading to intensive introduction. Fourteen major routes of transoceanic invasion are identified in the Pacific, in which the main receiver areas are Hawaii, the Pacific coasts of North and South America, and Australia, while donor areas are East Asia. In particular the San Francisco estuary has been already dominated by East Asian copepods, the Origin and evolutionary history of alien species also seems to affect their establishment. The major donor area in East Asia is a special area with a remarkably high diversity of brackish organisms that have evolved as the phylogenetically young "East Asian Initial Element"

2004 年 3 月 25 日受付，2004 年 8 月 3 日受理

during the Miocene to Pleistocene. Hence East Asian species may potentially become strong competitors against American indigenous ones.

Abundance and taxon numbers of both zoo- and phytoplankters generally declined sharply in ballast tanks within a few days after departure. However some detritus-feeding, semiplanktonic copepods propagated in the tanks to become approximately 100 times as high as the initial density at the end of the cruise. Ballast tanks can be incubators for some invertebrates rather than coffins. Some phytoplankton groups, such as dinoflagellates, diatoms and raphidophytes, are known to produce resting cysts. They are resistant and can survive during the transportation within the ship's ballast water tanks.

Three main, complementary hypotheses have been proposed concerning introduction: "Propagule Supply Hypothesis", "Invasion Resistance Hypothesis", and "Enemy Release Hypothesis". Introduction is determined by density, frequency and duration of inoculation, by the condition of propagules, and by different donor areas. Establishment of introduced species is facilitated or prevented by physico-chemical and biological factors in the receiver area. Loss of predators and parasites in a newly introduced area is considered to facilitate establishment of the alien species greatly. Recently the release from parasite pressure has arthered in creasing attention to explain why alien species flourish in an introduced area. In fact zooplankters harbor many parasites and parasitoids, some of which greatly influence the host population dynamics.

Many physical and chemical treatments of ballast water are applied to remove plankton in the ballast tanks, all of which are still incomplete in consideration of cost and environmental contamination. Since the rate of invasion is enhanced by increases in size and speed of modern vessels, improvement of effective sterilization methods and the issue of relevant laws is urgent.

In addition the ecology of potentially invasive brackish and coastal invertebrates and algae should be studied prior to introduction in order to minimize their invasion. Long-term monitoring and assessment of ecological niches of introduced species are needed to detect changes in the ecosystem.

Key words: introduction, ballast water, establishment, copepod, resting egg, dinoflagellate, cyst, parasite, evolution

緒　　言

海洋生物の導入 (introduction) は船舶バラスト水（以下，単にバラスト水と呼ぶ），船体付着，水産物の物流などによって起こり，意図的，非意図的を問わず，人間活動が世界規模で行われるようになってから顕在化した社会問題であった．例えば，黒海では北米から導入されたクシクラゲ類が高密度になって現地のプランクトンを食い尽くしたために漁業が壊滅した（国際海事機関 International Maritime Organization (IMO) 2004 のホームページ：http://globallast.imo.org/index.asp?page=problem.htm&menu=true）．また，人命にもかかわる事態も引き起こしている．渦鞭毛藻類によって生産され貝類の体内に蓄積する麻痺性貝毒 (paralytic shellfish poisoning: PSP) は，人がその貝を食した場合，死に至ることがある．この PSP の被害は 1970 年代では日本，ヨーロッパ，北米などに限られていたが，1990 年代以降に渦鞭毛藻類のバラスト水による導入で被害が世界中に爆発的に拡大しつつある (Hallegraeff 1998, Zhang & Dickman 1999, Lilly et al. 2002).

本邦でも欧米原産の貝類，甲殻類など，外来性の大型ベントスが 1900 年代初頭以降に次々と発見され，在来種 (native species) や生態系への影響が深刻になっている（朝倉 1992, 日本生態学会編 2002, 岩崎ほか 2004）．このような外来種 (alien species) による被害は次のように大別できる（日本生態学会 2002, 環境省中央環境審議会野生生物部会移入種対策小委員会 2003）．一つは，外来種が導入されて定着 (establishment) した後の密度増加に起因した様々な現象，すなわち侵略的 (invasive) である場合である．具体例として，1) 外来種が在来種 (native species) の生存を捕食や競争によって脅かしたり，時に駆逐してしまう，2) 在来種へ病気や寄生虫を媒介する，3) 元々あった生態系を撹乱する，4) 有毒な外来種が大量発生して人的被害を出す，あるいは人の財産への影響を及ぼす，などである．二つめは，外来種が近縁な在来種と交雑して雑種を作り，在来個体群の遺伝的組成への浸透を引き起こすことである．本邦でよく知られている外来種としては，1932 年に神戸で初めて発見され（内橋 1939），現在では全国的に広まったムラサキイ

ガイ *Mytilus galloprovincialis* がある．本種は発電所の取水口などに大群落を作って発電に支障をきたす（社団法人火力原子力発電技術協会環境対策技術調査委員会 2003）ほか，養殖カキの餌を奪うことなどが指摘されている（荒川 1974）．また，ムラサキイガイは在来種キタノムラサキイガイ *M. trossulus* との交雑が示唆されている（井上 2001，渡部 2001）．陸上生物では，昆虫類，魚類，哺乳類，被子植物類では遺伝子レベルで遺伝子浸透の実態が詳細に明らかになっているが（例えば，五箇 1998，五箇・小島 2003），海洋生物では上記のイガイ科2種のほかに検証された例を見ない．ムラサキイガイのような外来種は2次的問題も発生させている．ムラサキイガイなどの汚損動物の船底付着を防止するために本邦でも有機スズを含む塗料が使用されていたが，これが内分泌撹乱物質として様々な海洋動物の性の異常や個体群密度の低下などの現象を引き起こしている（堀口 1998，日本生態学会 2002，大嶋ほか 2003）．しかし，有機スズ塗料の規制などが逆にベントスの導入を最近増加させているという皮肉な結果も生まれている（大谷 2002）．

一方，プランクトンに関しては，本邦への外来種の導入は正式な報告がこれまでのところ皆無である．これとは対照的に，アメリカ合衆国オレゴン州，カリフォルニア州およびチリでは，多くの東アジア産のカイアシ類が主にバラスト水によって導入されたと考えられている．これらは1960年代から発見され，導入先で優占種となって生態系の構造を変化させたり，同属の在来種を駆逐してしまったケースもある (Orsi et al. 1983, Hirawaka 1986, Fleminger & Kramer 1988, Orsi & Ohtsuka 1999, Bollens et al. 2002). 有毒渦鞭毛藻類の数種も東アジアからヨーロッパ，オーストラリアにバラスト水で導入されたと推定されている (Hallegraeff 1998, Lilly et al. 2002).

現在，原材料なども含めた商品の流通は専ら船舶を介して行われており，それに伴って世界で年間約100～120億トンの海水がバラスト水として運搬，廃棄されているという．船舶の高速化，大型化に伴い，今後，適切な処置が実施されない場合には，外来種の導入は指数関数的に増加することが予想されている (Cohen & Carlton 1998, Ruiz et al. 2000, Fofonoff et al. 2003). このような現状を鑑みて，本稿では，バラスト水による動植物プランクトン，特にカイアシ類の導入の実態などについてこれまでの知見を総括し，今後の対策のための基礎的情報とすることが目的である．本稿を執筆中に日本の外来種に関する法律「特定外来生物による生態系等に係わる被害の防止に関する法律」が公布された（2004年6月2日）．これに基づき，生態系，人命，身体あるいは農林水産業にかかわる被害をもたらすことが予想される外来生物の選定，防除方法などを含んだ「特定外来生物被害防止基本指針」が策定される．海産外来種についても真摯な政策がとられることが切望される．なお，本稿は2004年1月10日に日本分類学会連合主催（国立科学博物館共催）シンポジウム「移入種と生物多様性の撹乱」での口頭発表を基に論述したものである．

本稿では「導入」という言葉は外来種を意図的に移動，放逐した場合および意図的でない場合も含むこととする（日本生態学会 2002）．

バラストタンクの中の生物

バラストとは，船舶が空荷の時に船体が安定するよう，喫水を確保するための物体のことで，19世紀までは石や砂や鉄などが用いられてきた．しかし，1880年代以降の鋼鉄製の船舶の誕生とともに，扱いやすさから水がバラストとして積み込まれるようになり，バラストを必要とする現代の船舶のほとんどでは，専ら港湾の淡水や海水あるいは注水施設からの淡水が船の側面または船底に設けられたバラストタンクの中に注水されている (Carlton 1985). バラスト水の搭載量は大型船ほど多く，現在では主にバルカーと呼ばれるばら積船 (bulk carrier) とタンカーがバラスト水輸送の中心を担っているとされる（大谷 2004）．

バラストタンクの中には，水だけでなく，かなりの量の堆積物も存在する．タンクの底には，粒径が20 μm以下の細泥が数cmから多い場合には30 cm近くも積もっており，大型船の場合には100トンもの堆積物が存在すると見積もられている (Hamer 2002). バラスト水は，シーチェスト (sea chest) と呼ばれる水線下の船体外板に設けられた箱形の凹みから取水され，シーチェストの外板側には浮遊ゴミや生物の侵入を防ぐための円形の穴（直径15～25 mm）やスリット（幅20～35 mm）が設けられたふたが取り付けられている（大谷 2004）．海水または淡水中の小型の生物は，この開口部をすり抜けて容易にバラストタンクの中に取り込まれる．シーチェストとそこからバラストタンクに至る導水パイプとバラストタンクの内壁には，かなりの量の付着性生物が固着しており（Colautti et al. 2003, 大谷 2004），数カ月から数年もの間生息し続けて繁殖し，バラスト水中に配偶体や幼生・胞子などを放出している可能性も指摘されている (Colautti et al. 2003, Fofonoff et al. 2003). そのため，バラスト水からはバクテリア，原生動物，菌類，

Table 1. Intercontinental introductions of continental, estuarine and coastal copepods and possible vectors. BW: ballast water; FI: fisheries; AP: aquatic plants; RC: rice; ?: unknown (after Reid & Pinto-Coelho 1994; Orsi & Ohtsuka 1999; Bollens et al. 2002; Huys et al. in preparation; Lopes unpublished data).

Species	Introduction	Native range	Vector
CALANOIDA			
Acartia omorii	Southern Chile	East Asia	BW
Acartia tonsa	Europe	Indo-Pacific	BW
Acartiella sinensis	USA west coast	Asia	BW
Boeckella triarticulata	Italy	Australia	FI
Centropages abdominalis	Southern Chile	Asia	BW
Eurytemora affinis	Laurentian Great Lakes	Europe, North America	BW
Pseudodiaptomus forbesi	USA west coast	East Asia	BW
Pseudodiatpomus inopinus	USA west coast	East Asia	BW
Pseudodiatpomus marinus	USA west coast, Hawaii	East Asia	BW/FI
Pseudodiatpomus trihamatus	Brazil	Asia	FI
Sinocalanus doerri	USA west coast	East Asia	BW
Sinodiaptomus sarsi	USA west coast	Asia	AP
Temora turbinata	Brazil	North America or Oceania	
Tortanus dextrilobatus	USA west coast	East Asia	BW
CYCLOPOIDA			
Apocyclops panamensis	Ivory Coast	Western Atlantic	BW
Apocyclops borneoensis	Brazil	Asia	?
Cyclops scutifer	Norway	?	?
Halicyclops venezuelaensis	Brazil	Caribbean	BW
Limnoithona sinensis	USA west coast	China	BW
Limnoithona tetraspina	USA west coast	China	
Mesocyclops kieferi	Brazil	Africa	?
Mesocyclops ogunnus	Brazil	Africa, Asia	?
Mesocyclops oithonoides	Norway	?	?
Mesocyclops ruttneri	Austria, southern USA	East Asia	AP/RC
Oithona davisae	USA west coast	Asia	BW
Paracyclopina longifurca	Brazil	Asia	BW
Thermocyclops crassus	Costa Rica, Northeast USA	Old World	BW
HARPACTICOIDA			
Attheyella aliena	Germany	?	AP
Neotachidius triangularis	North America	East Asia	BW
Nitokra hibernica	Laurentian Great Lake	Europe	BW

クロミスタ，海藻や海草の葉片，刺胞動物（クラゲなど）や線形動物（線虫類）から体長15 cmの魚類までの広範な動物門，種々の卵や遊走胞子・シストなど数多くの分類群にわたるプランクトンやネクトン，「浮遊するベントス」が発見されている (Carlton 1985, Carlton & Geller 1993, Smith et al. 1999, Gollasch et al. 2002, Hülsmann & Galil 2002). さらに，タンクの底に堆積した砂泥の表面またはその中からは，後述するように底生性のカイアシ類 (Gollasch et al. 2000) や渦鞭毛藻類のシスト (Hamer 2002), 環形動物多毛類や甲殻類の等脚類・端脚類・十脚類など多数種のベントスの幼体・成体 (Williams et al. 1988) も発見されている.

このように，バラストタンクとそれに関連したバラスト水の注水・排水システムの中には，幾つものマイクロハビタートがあり，水生生物が取りうるすべての生活型と極めて多様な分類群に属する生物たちが存在している．Gollasch et al. (2002) によれば，ヨーロッパで550隻の船舶から1508サンプル（1219のバラスト水サンプルと289の堆積物サンプル）を採取して調べたところ，バラストタンクの中から発見された生物の分類群数は（ベントスのプランクトン幼生など種レベルの同定が困難な生物も多いため，種から目までのレベルを同格なものとして数えると），合計で990にも及んだという．さらに，その調査ではサンプル数と発見された分類群数との間には正の相関関係が認められたため，バラストタンクの中で発見される生物の数は，今後も調査が行われるほどに増えていくことが予想されるという (Gollasch et al. 2002).

動物プランクトン（カイアシ類）の導入の実態

バラストタンクの中で発見された数多くの動物の中で

も亜綱または目のレベルで見れば，その分類群数（タクサ数）と密度の点で他を圧倒しているのが，カイアシ類である (Williams et al. 1988, Carlton & Geller 1993, Lavoie et al. 1999, Gollasch et al. 2000, 2002, Wonham et al. 2001). カイアシ類は，種レベルでの同定が他のプランクトンに比べて比較的容易なこともあって分類群数が多くなる傾向にあり，Gollasch et al. (2002) はバラストタンクの中で発見された全425タクサの動物の1/4にあたる108タクサがカイアシ類で占められていたことを報じている．密度の点でも，ベントスの幼生をすべて合計した密度の数倍から数十倍以上の値が記録されている場合が多い (Lavoie et al. 1999, Gollasch et al. 2000, Wonham et al. 2001).

Table 1 は，これまでに導入されたと考えられる陸水，汽水，内湾，沿岸性カイアシ類の種名，導入先，導入元およびベクターである．30種のうち17種が東アジアから南北アメリカ大陸へ一方的に導入されている．その他，ヨーロッパなどへの導入が記録されている．汽水，沿岸性種の場合，ベクターのほとんどがバラスト水と考えられている．バラスト水以外では，水産物への混入が導入の原因とされているものもいる．陸水性種の場合には，観賞用の水生動植物とともに導入が起こったとされているものがいる (Reid & Pinto-Coelho 1994).

導入された分類群は多岐に及ぶが，カラヌス目 (Calanoida) に限れば，全種が比較的原始的とされるディアプトムス上科 (Diaptomoidea) に属することが特徴である．この理由として，1) 汽水～内湾に優占する種が多いこと（Ueda 1991, 大塚・上田 1999），2) 耐久卵を産出する種が多いこと (Grice & Marcus 1981, Uye et al. 1984)，3) 近底層性と考えられる種（属）がいること (*Pseudodiaptomus*) (Mauchline 1998)，などが考えられる．汽水性あるいは内湾性種は塩分耐性などが一般的に高く，例えば，同上科に属する汽水性種 *Sinocalanus tenellus* は孵化および孵化後の発生がそれぞれ2.5～35.0‰, 5.0～30.0‰ の広範囲で成功することが報告されている (Kimoto et al. 1986). 内湾性種 *Pseudodiaptomus marinus* は塩分8～48‰で生存可能，増殖は16～25‰で好適であるという（岩崎・神屋 1977）．また，この上科のうち，寒帯～亜熱帯に生息する多くの種で成体が水中で生息できない環境では耐久卵を産出し，堆積物中で休眠する性質を持つ．この耐久卵は還元環境，あるいは成体が生息不能である低温あるいは高温にも耐えることができる（例えば，Uye et al. 1984）．このような耐久卵を産出するのはカラヌス目ではこの上科に限定されており，特に *Acartia, Centropages,* Pontellidae, *Tortanus* などで多く知られる (Grice & Marcus 1981, Madhupratap et al. 1996). 耐久卵であれば，長期間の航海であってもバラストタンク内の劣悪な（特に栄養面で）環境にも耐え，バラスト水の廃棄された水域で定着することは成体が導入されるよりも容易であると推定される．実際，動物の耐久卵のような性質を持つ植物の渦鞭毛藻類は，シストが導入，定着の原因とされている (Hallegraeff 1998). 特に，*Tortanus* のコペポディッド期幼体と成体は純粋な肉食性であり (Ohtsuka 1991)，バラスト水タンク内では餌となる動物プランクトンは急速に密度が低下するため (Gollasch et al. 2000)，長期間は生存できないと考えられる．したがって，このカイアシ類の場合には耐久卵で導入されたと推定される．耐久卵には生理的に異なる2種類の休眠卵，つまり，外因性休眠卵 (quiescent egg) および内因性休眠卵 (diapause egg) が知られており，後者であればいったん休眠に入ると数カ月も生理機能を抑制しているため耐久性も高いと考えられる (Grice & Marcus 1981). 現時点では導入の報告はないものの，ディアプトムス上科に属し汽水～沿岸域に生息するポンテラ科 (Pontellidae) も耐久卵を持つので (Grice & Marcus 1981)，将来的には導入される可能性はある．この科には肉食的傾向の強いものも含まれており，魚の卵，稚仔も捕食することが知られているので (Lillelund & Lasker 1971, Ohtsuka 1991)，その動向に注意をしなければならない．

Pseudodiaptomus の場合には耐久卵の存在が報告されていないので，コペポディッド期幼体あるいは成体が導入されたと推定される．*Pseudodiaptomus* のコペポディッド期幼体および成体は，野外では昼間は底近くに生息し，夜間上層に浮上する性質を持っており，第1触角で基盤やデトリタスに付着する行動も観察されている (Mauchline 1998). 通常，船舶のバラスト水タンクでは時間経過とともにタンク内の動植物プランクトンは死滅していくが，元来底生性のソコミジンコ目 Harpacticoida の1種は逆に増加したことも報告されている (Gollasch et al. 2000). この増加した原因は，タンク内で死滅したプランクトン由来のデトリタスを摂取して増殖したと推察されている．*Pseudodiaptomus* はこのソコミジンコ同様，タンク内の底付近に分布することと沈降してくるデトリタスを餌として利用できる性質が生残に関与していると推定する．

キクロプス目 (Cyclopoida) の場合は，主にキクロプス科 (Cyclopidae) とオイトナ科 (Oithonidae) が導入されている．前者は陸水域で，後者は汽水，沿岸域で優占する種が多い．キクロプス目の場合，耐久卵の存在は知

られていないので，幼生，幼体あるいは成体がバラスト水あるいは水産物，観賞用動植物に混入して導入されたと考えられる．淡水性キクロプス科ではコペポディッド期幼体あるいは成体雌が休眠するものが報告されているので（伴 1998），導入されやすさの一因になっている可能性もある．

東アジアから北米西岸に導入されたオイトナ科に属する *Oithona davisae* は本邦の東京湾，瀬戸内海，中海，有明海などの汽水～内湾域での優占種である（Nishida 1985, Hirota 1990, 大塚ほか 1999a）．本種は生理生態が比較的よく研究されており，以下のような特徴が明らかになっている．主に鞭毛藻類や微細珪藻類を摂食する（Uchima & Hirano 1986, Uchima 1988, 大塚ほか 1999b），集群を作り 100 万個体/m^3 を超える高密度に達する場合がある（Hirota 1990, 大塚ほか 1999a），呼吸速度が温度にほとんど左右されない（Hiromi et al. 1988），水温に無関係に他の優占する種がいない時期に高密度に出現する（大塚ほか 1999a），など撹乱的な環境に適応している点が多く，バラスト水によって導入されやすい性質を持っていると言える．

ハルパクチクス（ソコミジンコ）目の大部分は底生性（一部プランクトン性，寄生性）であり，分類学的研究がプランクトン性種に比較して遅れていることも関係して導入の実態が確認されにくいと考えられる．実際，バラストタンク内で顕著に増加したことが報告された *Tisbe graciloides* は本目に属する（Gollasch et al. 2000）．導入されたものは淡水～汽水性種と考えられる．

北米西岸へ導入されたカイアシ類の生態

北米では 1700 年代から海産の無脊椎動物，藻類の外来種が確認されて以来，外来種数は指数関数的に増加傾向を辿り，これまでに約 300 種が記録されている（Ruiz et al. 2000）．特に，その西岸は東アジアからの外来種が多く，侵略的である種も存在する．これは東アジアを出港した船舶のバラスト水が主要なベクターとなっているためと考えられている．例えば，1976～1990 年の間に北米西岸コロンビア川河口に入港したバラスト水を積載した船舶の総トン数を国別に Fig. 1 に示す．1980～1990 の間に廃棄されるバラスト水が急激に増加したことが推測される．また，サンフランシスコでは，近年，ばら積み貨物船からのバラスト水廃棄量が最も多く，その大半は東アジアからのものであるが，タンカーについては中南米からのものが多い（Choi et al. in preparation）．このように船舶の種類（積荷の種類）によって出港場所が異なり，そのバラスト水タンク内のプランクトン組成も異なる．

Table 2 はサンフランシスコ湾に導入された東アジア産カイアシ類の最初に記録された年，現在の生息状況，最高密度を示した．いったん導入が確認されても，定着する種もいれば，定着しない種もいる．また，定着した場合でも，優占種となる場合もあればそうでない場合もある．これは導入される種の生物学的要因も原因してい

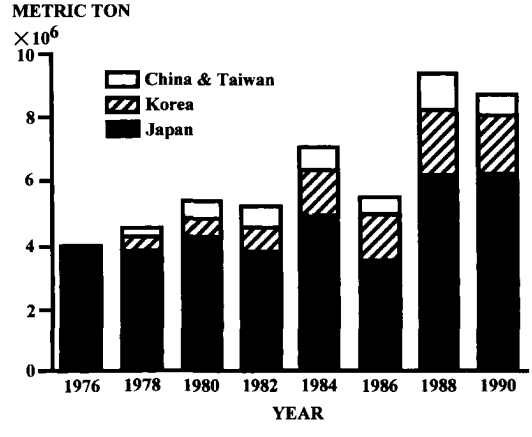

Fig. 1. Net tonnage of ballasted ships entering the Colombia River from Asian ports (modified from Cordell et al. (1992), with permission from the Crustacean Society).

Table 2. First record, present condition and maximum density of introduced copepods in San Francisco (after Orsi & Ohtsuka 1999; Bollens et al. 2002).

Species	First record	Present condition	Maximum density (ind./m^3)
Oithona davisae	1963	Abundant	<1,000
Sinocalanus doerri	1978	Not abundant	
Limnoithona sinensis	1979	No longer caught	
Pseudodiaptomus marinus	1986	Not abundant	
Pseudodiaptomus forbesi	1987	Abundant	
Acartiella sinensis	1993	Abundant	ca.1,000
Tortanus dextrilobatus	1993	Abundant	>1,000
Limnoithona tetraspina	1993	Abundant	>50,000

るだろうが，導入された場所での生物，物理化学的要因も作用していると思われる（「導入に関する仮説」参照）．導入されたカイアシ類は，淡水～汽水性という点のみ共通しており，分類群もカラヌス目あるいはキクロプス目であり，食性，産卵様式などの共通性は見いだせない (Orsi & Ohtsuka 1999).

合衆国ワシントン，オレゴン，カリフォルニア州には多くの東アジア産カイアシ類が導入され，その導入先でその生態が詳しく調査されている6種を紹介する．皮肉なことに，導入先で初めてそれらの生態が詳しく調査され，導入元での生態と比較することができない事態が続いている．多くの外来性カイアシ類が優占するサンフランシスコ汽水域はすでに東アジアの生物群集の様相を呈している (Orsi & Ohtsuka 1999).

Pseudodiaptomus inopinus：元来，日本，中国，韓国などの東アジアの汽水域に生息する種で（Chen & Zhang 1965, Oka et al. 1991, 大谷ほか 1995, Soh et al. 2001），1990年に定着しているのがオレゴン川河口で初めて確認された (Cordell et al. 1992). 導入の時期は，東アジアから入港してくる船舶の増加した1980～1990年の間であると推定されている．現在ではワシントン，オレゴン州の各地に分布を拡大しているが，カリフォルニア州にはまだ出現していない (Cordell & Morrison 1996, Bollens et al. 2002, Choi unpublished data). 短期間に分布を拡大したものの，現時点ではその拡散速度はほとんど停止しているという (Bollens et al. 2002). 導入された場所では主として塩分10 PSU以下，特に2～5 PSUで高密度（最高は700個体/m^3以上）出現する．また，コロラド川河口では，昼間に近底層で高密度状態が記録されている（120,454個体/m^3）(Cordell et al. 1992). 元来の生息場所と考えられる島根県神西湖における本種の出現する塩分は近底層で10～25‰（表層は1～15‰），最高密度は約8,000個体/m^3であった（大谷ほか 1995）．また，エビジャコ類 (*Crangon franciscorum*) やアミ類 (*Neomysis mercedis*) などの底生性無脊椎動物の主要な餌生物となっていることや異体類が同じぐらいの大きさの在来種よりも導入された本種を選択的に摂取するなどの事実が解明されている (Bollens et al. 2002). エビジャコ類やアミ類は底生魚類の重要な餌生物であるので，底生生物群集では本種の導入のインパクトは大きいと言わざるを得ない．しかし，実際のインパクトについては長期的モニタリングが必要であろう．さらに，他の在来性カイアシ類には大きな影響があると予想されている．つまり，本種が生息する水域では，在来性の *Eurytemora affinis, Acartia* sp. などの密度が極端に減少する傾向がある (Bollens et al. 2002). 原因は餌を巡る競争などが考えられるが，詳細は不明である．

Pseudodiaptomus marinus：本種は *P. inopinus* と同様に東アジアの汽水～内湾域に生息するが，後者よりやや高塩分を好む（岩崎・神屋 1977）．ハワイでは，導入によると考えられる出現が1966年に記録されている (Jones 1966). その後，1986年にカリフォルニア州サンフランシスコ Orsi & Walter 1991), 同年に同州サンディエゴから記録された (Fleminger & Kramer 1988). サンフランシスコ汽水域では底層の塩分4～19‰の範囲で出現し，最高密度は約296～838個体/m^3であった (Orsi & Walter 1991). 導入は，バラスト水か水産物への混入かどうかは不明であるが，時期は1970年代後半であり，産卵が確認されているのですでに定着していると考えられる (Fleminger & Kramer 1988). さらに特筆すべきことは，本種の導入前には同属種 *P. eurytemora* が生息していたが，*P. marinus* の導入後，全く出現せず，後者に駆逐された可能性があることである (Fleminger & Kramer 1988). この原因として，やはり餌を巡る競合などが考えられるが，進化的な背景も影響していると推測されている（「導入の方向性」参照）．

Pseudodiaptomus forbesi：本種は元来，中国大陸の淡水～汽水域のみから報告されていたが (Chen & Zhang 1965, Orsi & Walter 1991), 1987年にカリフォルニア州サンホアキン川で初めて発見された (Orsi & Walter 1991). サクラメント-サンホアキンの淡水～汽水域における1988～1989年の調査では最も優占する種であり，塩分0～7.3‰の範囲で3,000～6,000個体/m^3の高密度状態が観察され，1989年6月上旬には，淡水域で最高22,408個体/m^3の高密度を記録した (Orsi & Walter 1991). 1989年3月には淡水～汽水域の全域から全く採集されなかったので休眠卵の存在が指摘された (Orsi & Walter 1991). 本属では休眠卵の存在がこれまで全く報告されていなことから，極端な低密度になったため採集されなかったと推測している．

Tortanus dextrilobatus：東アジアの中国大陸側の汽水域に生息しており，日本からは出現の報告がない (Chen & Zhang 1965, Ohtsuka et al. 1992, Orsi & Ohtsuka 1999). 韓国の汽水域では塩分0.1～3.5‰で出現が確認されている (Ohtsuka et al. 1992). したがって，導入元は中国か韓国の可能性がある．サンフランシスコから1992年に初めて記録され，その後，塩分1.2～13 PSUの範囲で出現して，晩春～夏にかけて高密度状態（>1,000個体/m^3）が記録された (Orsi & Ohtsuka 1999, Bollens et al. 2002). 本属は肉食性であり (Oh-

tsuka 1991, Bollens et al. 2002), 導入されたサンフランシスコでは主に大型のカイアシ類（小型種 *Oithona davisae* より大型種 *Acartia* sp., *Pseudodiaptomus forbesi* を選択する）を捕食する (Bollens et al. 2002). 本種は比較的大型なので，生物量の点からも生態系へのインパクトは大きいと予想されるが，この点については不明である (Bollens et al. 2002).

Oithona davisae: 本種は本邦の汽水～内湾域で優占種として知られていたが，*O. aruensis, O. brevicornis, O. nana* などの種名で報告され，分類学的な混乱があった (Nishida & Ferrari 1983, Ferrari & Orsi 1984). カリフォルニア州サクラメント-サンホアキン汽水域で1979年に初めて確認された導入個体群を基に新種として記載された (Ferrari & Orsi 1984). 1981年1, 2月には塩分11.8‰より高い濃度の広範囲で発見されたが，その後消滅し，8月に，再度，密度が増加した．その際の密度は1,000個体/m^3 以下であった (Ferrari & Orsi 1984). 1993年の時点でも密度の増加はほとんどない (Orsi & Ohtsuka 1999). このことは本邦の汽水域で100万個体/m^3 以上の高密度状態になる（Hirota 1990, 大塚ほか 1999a）のとは対照的である．

Limnoithona sinensis* および *L. tetraspina: この2種は元々，中国大陸の淡水～汽水域に生息していたが，*L. sinensis* が1979年に，*L. tetraspina* が1993年にカリフォルニア州サンホアキン川～サンフランシスコ汽水域から，導入による個体群が初めて確認された (Ferrari & Orsi 1983, Orsi & Ohtsuka 1999). *L. sinensis* は1981年8月には，サンホアキン川の淡水域で71,176個体/m^3 に及ぶ高密度状態が確認されたが (Ferrari & Orsi 1983), 1993年までに個体群は消滅したと考えられる (Orsi & Ohtsuka 1999). 一方，*L. tetraspina* は塩分1.0～3.8 PSUの範囲で出現し，最高密度は50,000個体/m^3 以上に及んだ．淡水性 *L. sinensis* の消滅については，後から導入された汽水性 *L. tetraspina* とは分布域が異なるので，競争によるものではないと考えられる (Orsi & Ohtsuka 1999).

ベントスの導入が在来性カイアシ類の減少を招いたことがサンフランシスコ汽水域で報告されている (Carlton et al. 1990, Nichols et al. 1990, Kimmerer et al. 1994). 1986年に東アジア産の二枚貝ヌマコダキガイ *Potamocorbula amurensis* がサンフランシスコ汽水域において導入が初めて確認された．ベリジャー幼生が貨物船のバラストタンクに混入していたと考えられている．この貝はその後の2年間で汽水域全域に分布を拡大し，最大10,000個体/m^2 以上に及んだ．この導入によって現地ではベントス群集組成が変化したばかりでなく，群集内の食物連鎖構造までが変化した．また，プランクトンに対しても大きな影響を及ぼした．すなわち，逃避反応の遅い在来種 *Eurytemora affinis* のノープリウス幼生が選択的に捕食され，1988年に *E. affinis* は激減したと推定される．一方，逃避反応が速い外来種 *Pseudodiaptomus forbesi* は捕食されにくいと推定され，同時期に導入され増加した外来種 *P. forbesi* との競争の結果に減少したとは考えにくい (Kimmerer et al. 1994, Orsi & Ohtsuka 1999). このような様々な生物が一度に導入された場合には，予想困難な複雑な影響が出ることをとらえた貴重な研究である．

植物プランクトンの導入の実態

動物プランクトンと同様，植物プランクトンも容易にバラスト水に取り込まれて分布を広げている可能性がある．もっとも植物プランクトンの場合，バラストタンク内が暗黒であることや水温変化，水の撹乱の影響などにより，一般には栄養細胞状態でのタンク内生存は厳しいと考えられる (Rigby & Hallegraeff 1994). しかしながら，植物プランクトンの中にはシストを形成するものがあり，それらは栄養細胞に比べて格段に耐性に富んでおり，バラストタンク中でも長期間の航海を生き延びる可能性が高い．Hallegraeff & Bolch (1992) はオーストラリアに入港する貨物船343隻のバラスト水を調査したところ，そのうち65%の船が水だけではなく，海底から巻き上げたと思われるかなりの量の堆積物をバラストタンクの底に含んでいたことを見いだした．このような堆積物中には珪藻類や渦鞭毛藻のシストが含まれる．この調査で見つかった53種類の渦鞭毛藻シストのうち，20種類は発芽実験により生存が確認された．実際には，本当に近年外国から導入されたものであるのか，古くからその場所に存在していたが，ただ単に細胞数が少なくて見逃されていたに過ぎず，環境変化が引き金となって最近増殖するようになったのかを判別するのは困難である．しかしながら，個体群の遺伝子構成や毒の成分組成の比較，シストの記録などから限りなくバラスト水による導入が原因と考えられる以下のような例もある．

渦鞭毛藻類: 植物プランクトンの中でも特に渦鞭毛藻類は，バラスト水による（あるいは養殖用貝類の輸出入に伴う）導入が国際的な問題となっている．それは赤潮を形成したり，貝毒を産生する，いわゆる有毒種がそのような導入により近年急速に世界規模で分布を広げていると考えられているからである (Hallegraeff 1993,

1998).

オーストラリアでは1980年代まではいわゆる麻痺性貝毒の発生は記録されていなかったが，それ以降は各地の港で麻痺性貝毒の原因渦鞭毛藻が大量発生するようになった．そのような麻痺性貝毒種の1種である *Gymnodinium catenatum* は特徴的なシストを形成することが知られているが，オーストラリア全域において化石記録としては本種のシストは知られていなかった．一方，海洋のコアサンプルを調べるとタスマニアのホバート港においては1972年頃（^{210}Pbによる年代測定）から急激に本種のシストが増加していることが示された．この時期は南タスマニアから日本向けのパルプチップの大々的な輸出が始まった時期にほぼ一致するという (Hallegraeff 1998). 一方，同じ研究グループによる地理的起源の異なる本種の培養株の交雑実験の結果では，日本の株とタスマニアの株の和合性が必ずしも高くないことが示されており，この点はタスマニア株の日本起源説を支持しない．とは言え，培養下での和合性の安定性の問題も解決されておらず，この点についてはさらなる検討が必要である (Blackburn et al. 2001).

G. catenatum と並んでよく知られる麻痺性貝毒の原因種に *Alexandrium* 属の種が挙げられる．本群は *G. catenatum* のような耐性のシストを形成しないために，シスト記録からの導入の有無の検討は難しい．一方，本群に関しては世界各地で培養株が確立され，それらの産生する毒の組成や遺伝子の塩基配列などが次々と明らかにされてきた．Lilly et al. (2002) はフランスの Thau Lagoon に出現する有毒種 *Alexandrium catenella* の株の large subunit ribosomal RNA 遺伝子 (LSU rDNA) の部分塩基配列と産生する毒の組成のパターンが近隣のヨーロッパの株よりは，アジア地区からの株のそれに極めて近いことを示した．*Alexandrium tamarense* の場合，日本では，在来の株以外にヨーロッパ株と北アメリカ株も発見されており (Hallegraeff 1998), *Alexandrium catenella* ともども，外国から導入された可能性が指摘されている（小池 2002, Williamson et al. 2002）．当然のことながらこれらも状況証拠に過ぎないが，バラスト水による有毒種の導入が強く疑われる例である．

我が国の西日本沿岸において二枚貝に多大な被害を及ぼす有毒の渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* は，それ以前の記録はなく，1988年からその存在が確認されるようになった (Matsuyama 1999). その至適生長温度が30℃近くにあって他の渦鞭毛藻よりは高いこと，近年になって急速に分布が拡大したことから，南方から（バラスト水または輸入した養殖用の貝に付随して）導入した可能性が指摘されている．実際，日本で出現が確認される以前に本種が香港で赤潮を形成していたことが確認されていることから (Iwataki et al. 2002), その可能性は否定できないが，この問題の解決には，*Alexandrium* 並の広範な地域をカバーした遺伝子レベルの研究が必要である．

珪藻類：珪藻類も休眠胞子を形成することからバラスト水による移送とその後の定着が可能なグループである．Hallegraeff & Bolch (1992) の調査では，*Bacteriastrum, Coscinodiscus, Pleurosigma, Thalassiosira* などのプランクトン性の種や *Paralia, Actinoptychus* などの底生性の種などがバラストタンク中から見つかっている．休眠胞子としては，*Chaetoceros* 属のそれが高頻度で見つかった．また，バラストタンク中の堆積物を培養した結果，*Odontella aurita* と *Chaetoceros socialis* が出現したことから，これらは堆積物中に休眠胞子の形で存在していた可能性が高い．Fobes & Hallegraeff (2002) は日本とタスマニア間をノンストップで結ぶ貨物船のバラスト水を調べ，そのサンプルから31種の珪藻を培養することに成功した．これらにはシスト形成種も含まれるが，シストを形成しない種も含まれており，後者は何らかの耐性の生理的メカニズムを持つことが示唆された．さらに，有毒珪藻として知られる *Pseudo-nitzschia* の種もバラスト水によって導入されていることを明らかにした (Forbes & Hallegraeff 2002). しかも培養下での暗黒耐性の実験では，この *Pseudo-nitzschia* を含め，大部分の珪藻が4週間以上は生存可能であることが示された．日本-タスマニアの航海は通常3週間程度であることから，かなりの珪藻が生き残るものと予想される (Forbes & Hallegraeff 2002). オンタリオ湖における堆積物コアの調査とプランクトンの調査から，この湖では *Thalassiosira baltica* が1988年以降に定着したことが示された．本種の導入もバラスト水が原因であろうと考えられている (Edlund et al. 2000).

ラフィド藻：海産ラフィド藻の多くは赤潮を形成することが知られている．一般にこれらの栄養細胞は環境変化に弱く，簡単に崩壊してしまうが，シストを形成する種も知られている．Kooistra et al. (2001) は世界各地から採集した *Fibrocapsa japonica* 株の ITS 領域の塩基配列を調査した．地理的多型は発見されたが，同時に同一個体群でも ITS の特定の塩基座位に2種類の塩基が混在していた．この現象はもともと異なったハプロタイプを持つ細胞の有性生殖の結果であろうと推定された．つまり，このような異なったハプロタイプの出現こそバラ

スト水による導入である可能性がある．一方，Nehring (1998) は北海において *Chattonella* のブルームが近年見られるようになったことを指摘しているが，バラスト水による導入かどうかは明確ではない．

ベントスのプランクトン幼生の導入の実態

これまでにバラスト水から採集されたベントス（成体・幼体・幼生・卵や胞子と，葉片などの繁殖可能な生物体の一部分も含む）は，植物では紅藻・褐藻・緑藻などの海藻とアマモ類などの海草（被子植物），動物では刺胞動物，扁形動物，紐形動物，腹毛動物，線形動物，軟体動物巻貝類と二枚貝類，星口動物，環形動物多毛類と貧毛類，節足動物の甲殻類・昆虫類・クモ類（ダニ目），外肛動物（コケムシ類），箒虫動物，棘皮動物，半索動物，脊索動物ホヤ類で，門のレベルでは海綿動物を除くほぼ全ての主要なベントスの分類群に及んでいる (Carlton 1985, Carlton & Geller 1993, Smith et al. 1999, Gollasch et al. 2002)．バラスト水によって新たな場所へと運ばれるベントスは海産・汽水産だけでなく，淡水産の種も知られている．例えば，ゼブラガイ *Dreissena polymorpha* という二枚貝が，バラスト水に混入してヨーロッパから北米大陸東部の主要な河川と五大湖へと運ばれ，導入先で爆発的に増殖して，1986年の発見以来2002年までの16年間で推定50億ドルもの損害を与えたことはよく知られている (Flack 1996)．日本と違ってアメリカ合衆国やカナダでは，発電施設や大規模な工場の多くが河川や湖から取水しており，この外来二枚貝の大発生によって数多くの取水施設で深刻な汚損被害が発生したためである．

バラスト水中のプランクトンの密度または出現頻度を分類群ごとに示した研究の結果を見ると，前述したようにベントスの幼生の密度は，門や綱のレベルで見ても，ベントス全体でまとめて比較しても，カイアシ類や植物プランクトンに比べて，かなり少ないことがわかる (Carlton 1985, Williams et al. 1988, Carlton & Geller 1993, Lavoie et al. 1999, Smith et al. 1999, Gollasch et al. 2000, Wonham et al. 2001)．ベントスの幼生だけに限って門または綱のレベルで密度を比較すると，結果はまちまちで，バラスト水が積み込まれる場所と時期や，後述するように航海の長さとその期間中の死亡率の違いなどによって異なっているとされる (Carlton 1985)．しかし，おおまかな傾向を見いだすことは可能で，環形動物多毛類と軟体動物二枚貝類の幼生が多く，巻貝類やフジツボ類がそれに次ぎ，扁形動物，甲殻類の十脚類，棘皮動物，ホヤ類は少なく，それ以外の分類群は希だとするものが多い (Carlton 1985, Williams et al. 1988, Carlton & Geller 1993, Lavoie et al. 1999, Smith et al. 1999, Wonham et al. 2001)．この分類群ごとの密度の違いには，バラスト水の供給地となる場所での成体の密度と群棲の状態が大きくかかわっているものと思われる．バラスト水が取り込まれる大きな港では，水塊の富栄養化と底泥の貧酸素化，海岸線の人工化が進んでいる場合が多く，多毛類や二枚貝類にはそういった環境条件の悪化した場所でも群棲して高密度で棲息できる種が比較的多い (Steneck & Carlton 2001) からだろう．線虫類などプランクトン幼生を放出しない生物群は，野外での成体の密度が高くてもバラストタンクに取り込まれる個体数が少なくなるのは言うまでもない．幼生を放出する分類群で，かつ，港湾でも高密度で棲息することの多い海綿動物やホヤ類がバラスト水中からほとんどまたは希にしか発見されないのは，幼生期間が極めて短いためだと考えられている (Carlton & Geller 1993, Lambert & Lambert 1998)．

日本に導入されたことが確実な海産外来生物は，2003年現在で37種ある（岩崎ほか 2004）．そのうち，養殖・放流目的で意図的に導入されたものが12種おり，その中には，カラチョウザメ *Acipenser sinensis* や大西洋サケ *Salmo salar* などの魚類も含まれている（岩崎ほか 2004）．それ以外の25種はすべてベントスで，外国産のアサリやシジミなどの水産物に混入して非意図的に導入されたと思われるものが2種，鑑賞目的で導入されて野外に逸出したものが1種，船舶によって導入されたと考えられているものが22種（軟体動物8種，環形動物2種，甲殻類蔓脚目6種，甲殻類十脚目3種，ホヤ類2種，海藻1種）ある（岩崎ほか 2004, 大谷 2002, 2004）．

フジツボ類やムラサキイガイなどの固着性二枚貝類は，幼生がバラスト水に混入して運ばれるばかりでなく，船体に付着して導入されることも考えられる．一方，徘徊・匍匐性のカニ類や巻貝類，砂泥埋在性の二枚貝類などは，専らそのプランクトン幼生がバラスト水へ混入して導入されたと推察されてきた．しかし，こういった非固着性の巻貝類・二枚貝類・カニ類・環形動物についても，シーチェストなどの船体の凹みに幼体・成体が数多く棲息していることが明らかになり，船体付着によって運ばれうることも指摘されている（大谷 2004）．それに加えて，バラスト水中のベントスの幼生を種まで同定することは難しい (Carlton 1996) ため，外来ベントスの場合には，導入手段としてバラスト水と船体付着のどち

らがより重要であったのかを確定できない種も多い（Carlton 1985, 大谷 2002, 2004）.

日本の海産外来ベントスのうち，水産目的などで意図的に導入されたことが明らかな12種は省いて，船舶や水産物の移動に付随して日本に導入されたと考えられている25種について導入手段を推定すると，船体付着による導入とされるものが約半数の54%，船体付着とバラスト水の両方による導入の可能性がある種が20%で，バラスト水のみによって導入されたと思われる種はない，との見積もりがある（大谷 2004）. 国際貨物輸送船による日本でのバラスト水排出量は年間約1,700万トン，海外への持ち出し量は3億トンと推定されており，日本で排出されるバラスト水はかなり少ないために，バラスト水によって海産種が導入される可能性はかなり低い，との推定である（大谷 2004）. 海外の同様な調査にはカイアシ類や植物プランクトンなども含まれているが，ニュージーランドの場合，日本と同じように意図的導入種は除外して非意図的な導入種だけを対象とすると，69%が船体付着，3%がバラスト水，21%が両者のどちらかで，残りの7%はその他の手段となるという（Cranfield et al. 1998 より大谷 2004 が試算）. ハワイでは全体の80%が船体付着，7%がバラスト水，残りの13%が水産目的の意図的導入など（Eldredge & Carlton 2002 より大谷 2004 が試算）とされ，サンフランシスコ湾では31%が船体付着，27%がバラスト水で，残りの42%が水産業と関連した意図的・非意図的導入（Cohen & Carlton 1995 より大谷 2004 が試算）と計算されている. こういった割合の違いをもたらす要因には，「導入の方向性」で述べるように，バラスト水の排出が多い国・地域（サンフランシスコ湾）とその積み込みが多い国・地域（日本やニュージーランド，ハワイなど）という貿易構造の違いとバラスト水の移動の方向性が深くかかわっている（大谷 2004）.

バラストタンク内での動植物プランクトンの変化

バラストタンク内ではプランクトンの生残率は一般に低いと考えられている（Gollasch et al. 2000, 日本生態学会 2002）. Carlton (1985) や Lavoire et al. (1999) は，それにかかわる要因として，以下の六つを挙げている. 1) 物理化学的な条件の変化によるストレス，2) 飢餓，3) タンク内での捕食，4)（ベントス幼生の場合）適切な着底場所の欠如，5) バラスト水取水時の体の損傷，6) バラストタンク中の有害物質の存在. どの要因が重要であるかは，もちろん，航海の長さやルートによって変わってくる. 長い航海の場合には 2), 3), 4) が重要な死亡要因となり，短くとも南北方向の航海の場合には，水温や酸素飽和度が大きく変わることがあるために，1) の要因が大きな影響を及ぼす可能性があるためである.

船舶に通常，複数のバラストタンクがあり，タンク内の環境も多少異なる場合がある. バラスト水の特徴は，暗黒である，水温の変化は外界とほぼ同様である，酸素飽和度はタンクごとに多少異なるものの生物の生存には十分である，浮遊物質の沈降速度がタンクごとに多少異なる，などである (Gollasch et al. 2000).

シンガポール（コロンボ経由）からドイツまでの航海中，バラストタンク内の動植物プランクトンの密度，種数の経時的変化を観察した例がある (Gollasch et al. 2000). シンガポールからドイツまでの航海において，動植物とも密度，種数はバラスト水をタンクに入れて数日間で激減した (Fig. 2). 航海終了時（23日後）には個体（細胞）数，種数の生残はそれぞれ，動物の場合，2%, 17%，植物の場合，0.2%, 10%，であった (Fig. 2). タンク内の環境要因，つまり，水温や酸素飽和度では航海開始後数日間の急激な減少は説明できない. 動物プランクトンの場合，バラスト水の汲み上げ時，タンク内への注水時，あるいは航海中の波浪により，体にダメージを受けることが死亡原因と推測される. また，クシクラゲ類，ヤムシ類，尾虫類などのゼラチン質動物プランクトンは出港から数日間で死滅し，甲殻類の一部が航海終了時まで生残できた. 多毛類，二枚貝，棘皮動物の幼生はそれらの中間的状態で，つまり7〜14日間はタンク内で生残できたという. 植物プランクトンの場合には光合成がタンク内できないことが決定的であり，従属あるいは混合栄養性種しか生残できないと推測される.

コロンボで海水を汲み入れた別なタンク内では例外的に，表在ベントス性/半プランクトン性であるハルパクチクス目カイアシ類 *Tisbe graciloides* の密度はバラストタンク内で顕著に増加し，13日間の航海終了時には100倍近い密度に達した. 本種の多産傾向，速い増殖速度に加えて（近縁種では20℃で飼育した場合，約3日間で密度は倍加する：Alongi 1985 in Gollasch et al. 2000），死滅したプランクトンを餌として利用できることが増加要因と推測している.

Gollasch et al. (2000) はプランクトンに比べて，ベントスは長期間の航海でも生残が可能であることを述べている. ヨコエビ類の1種 *Corophium acherusicum* は116日間の航海でもタンク内での生残が確認されている. *T. graciloides* のバラストタンク内での増加や前述した半プランクトン性（近底層性）カイアシ類 *Pseudo-*

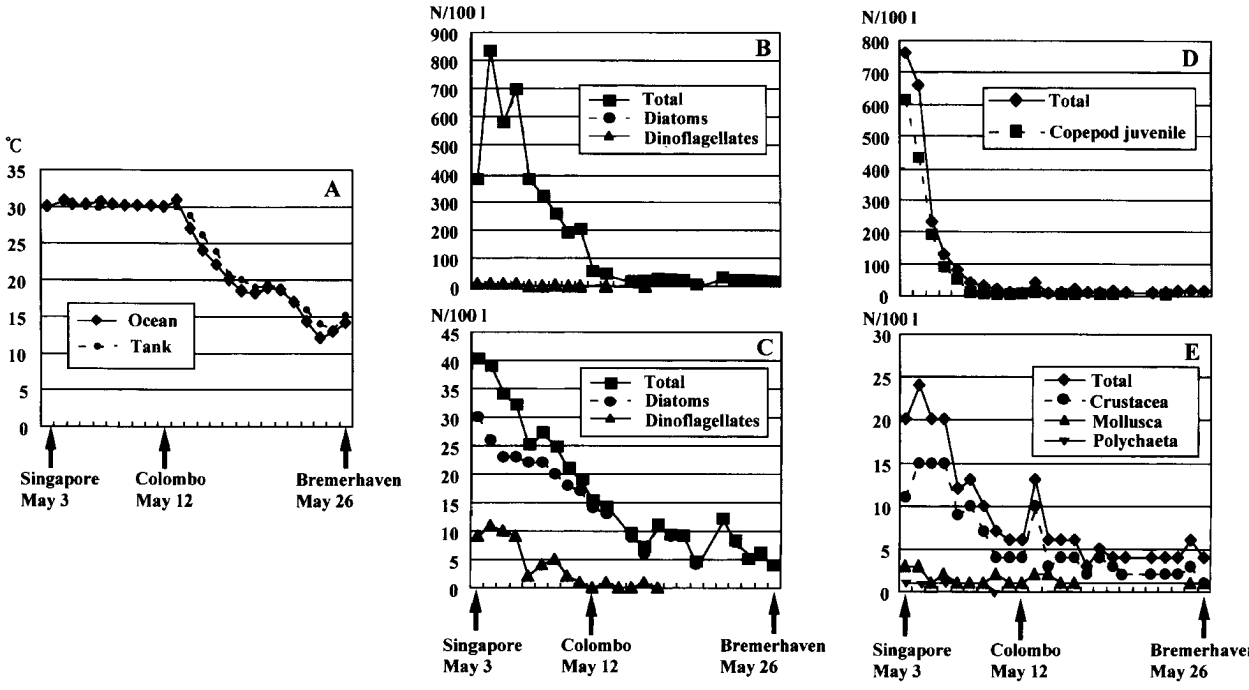

Fig. 2. Change in water temperature and abundance and number of taxa of total phyto- and zooplankton during a cruise from Singapore (May 3, 1995) to Bremerhaven (May 26, 1995). A. Change in water temperature outside (Ocean) and inside ballast tank; B. Change in abundance of phytoplankton cells; C. Change in number of phytoplankton taxa; D. Change in abundance of zooplankton individuals; E. Change in number of zooplankton taxa (modified from Gollasch et al. (2000), with permission from the Oxford University Press).

diaptomus spp. の導入が顕著であることの一因になっているかもしれない．ベントスはプランクトンに比較して，タンク内で死滅した生物起源のデトリタス（利用可能な餌サイズスペクトラムも含めて）を摂取しやすい点があるのであろう．Carlton (1985) は，暗黒下にあるバラストタンクの中では，植物食のプランクトンは食物不足に陥るために死亡率は高く，バクテリア食者やデトリタス食者，栄養を体内に貯蔵したベントスの幼生などの生存率は比較的高いことを示唆した．上の結果は，この仮説を支持するものと言えるだろう．

イスラエルから大西洋を横断してアメリカ合衆国ボルティモアへと航海した船の場合，16日間の航海中の死亡率をベントスの幼生（扁形動物・多毛類・フジツボ類・二枚貝類・巻貝類の合計）とカイアシ類とで比較すると，後者の方がかなり高かったという (Wonham et al. 2001)．航海の終了時には，空腸の *Oithona nana* の割合が，航海開始時よりもかなり多かったため，この種には食物不足が生じていたと考えられている．Wonham et al. (2001) は，この結果も，Carlton (1985) の仮説を支持するものとしている．しかし，アメリカ合衆国国内での36時間の航海中の変化を調べた Lavoie et al. (1999) は，ベントスの幼生の死亡率の方がカイアシ類よりもかなり高かったことを報告している．彼らは，この原因について言及していないが，移動能力の高いカイアシ類の生存率が高かったことから，バラスト水の排出によって新たな場所へと放たれたカイアシ類は配偶者を見つける機会が高いために繁殖集団を確立しやすく，導入成功率は高いだろうと推察している．一方，死亡率の高かったベントスの幼生の場合には，タンクから野外に放出されても，適切な着底場所を見つけて変態することが難しく，さらに繁殖可能サイズに成長するまでにかなりの時間がかかり，密度も低いために配偶者に遭遇する機会も少なく，バラスト水の排出による導入成功率はかなり低いだろうと考えている．

以上のように，バラストタンク内のプランクトンの変化には，まだ，明瞭な傾向が見つかっていないものもある．このテーマに関する研究例がまだまだ少ないためであろう．こういった調査が，長短，様々なルートの航海を対象として今後も数多く行われる必要があるだろう．

導入の方向性

船体付着，バラスト水や水産物への混入による導入は人間の経済活動の副産物であり，経済構造の違いが導入

Table 3. Transoceanic dispersal routes of introduced species in the Pacific (after Carlton 1987).

Route	Donor area	Receiver area
1	French Polynesia	Hawaiian Islands
2	Australia	Northeast Pacific
3	Australasia	New Zealand
4	Southern Asia-Southwest Pacific	Northeast Pacific
5	Southern Asia-Southwest Pacific	Hawaiian Islands
6	Southern Asia-Southwest Pacific	Northwest Pacific
7	Mariana Islands	Hawaiian Islands
8	Philippines	Hawaiian Islands
9	Northwest Pacific	Australasia
10	Northwest Pacific	Chile
11	Northwest Pacific	Hawaiian Islands
12A	Northwest Pacific	Northeast Pacific
12B	Northeast Pacific	Northwest Pacific
13	Northeast Pacific	Hawaiian Islands
14	Chile	Northeast Pacific

の明瞭な方向性になっている．大平洋では 14 の主要な導入ルートが認識されている (Table 3). 東アジア，北東太平洋は，それぞれ最も主要な donor area, receiver area であり，この方向性は，東アジアからこれらの地域への貨物船，コンテナー船の寄港が多く，東アジアで汲んだ膨大なバラスト水を寄港地で排水することによって生じたと考えられる (Carlton 1987, Cordell et al. 1992, Choi et al. in preparation). 最近の船の大型化，高速化に伴い，バラスト水などによる導入は指数関数的増加傾向を示している (Ruiz et al. 2000). しかし，この方向性は今後，国際貿易の質的，量的変化などで変わっていくこともあるだろう．

この方向性には，人間の経済構造の違い以外に，導入される場所での物理化学・生物学的要因が大きく関与している．北米に導入された動物の定着には現地での異常気象（降水量の減少，洪水）や生物種間関係の変化，すなわち，在来種にとって好ましくない環境撹乱が関与していたことも推定されている (Nichols et al. 1990, Cordell et al. 1992, Kimmerer et al. 1994). また，最近，導入を説明するために導入先での捕食者，寄生虫からの解放が注目されている (Clay 2003, Michell & Power 2003, Torchin et al. 2003).

方向性には導入される生物の進化的背景も関与していると考える．特に，サンフランシスコ汽水域は現在，東アジアの生物群集のような様相を呈しているが (Orsi & Ohtsuka 1999), 近縁あるいはニッチェが類似した在来種がいたにもかかわらず定着が起こっている．東アジアは汽水性生物の多様な地域であり，その発祥地は中新世～更新世にかけて存在し，汽水をたたえた古東シナ海，古日本海であった（西村 1980, 1981）．これら汽水性生物は“東アジア初期固有要素”と呼ばれ，系統的に“若い”発展段階で，進化速度も速く，適応能力も高いことが推察される．この“若さ”が導入先での定着，在来種との競争に打ち勝つなどの要因となっているかもしれない (Orsi & Ohtsuka 1999).

導入に関する仮説

海洋のみならず陸上の外来種の導入，定着に関する仮説がいくつかあるが，主要な三つをここで紹介する (Ruiz et al. 2000, Clay 2003). これらの仮説は相互に関連していて排他的ではなく，いずれの仮説も導入に関与している．ここではベクターをバラスト水に限ると，導入先におけるバラスト水の排水の量と頻度，その中の生物の密度と組成，航海期間，導入元の相違，などによって導入，定着が起こるかどうか決まるという仮説がある (Propagule Supply Hypothesis). 海洋生物の導入には明瞭な方向性，例えば，東アジアから北米西岸への方向性があることは先に述べたが，サンフランシスコ汽水域の場合はまさにこの仮説である程度説明でき，東アジアからの膨大なバラスト排水量，汽水性生物の高い多様性，比較的短い航海日数（20 日程度），などが導入，定着に関係している (Choi et al. in preparation).

定着は導入先の生物学的，非生物学的要因が決定しているという仮説がある (Invasion Resistance Hypothesis). サンフランシスコ汽水域では，導入されても定着しないカイアシ類が存在することは先に述べたが，これは導入先での生物学的，非生物学的要因が関与している現象であろう．生物学的要因としては，導入先での競争者，捕食者，寄生者などの種間関係が原因している場合と自

らの行動，摂餌，生殖の特性が原因している場合があろう．非生物学的要因としては，海洋生物の場合，導入先での水温・塩分およびそれらの季節的変化パターン，安定（あるいは撹乱）度が決定的な要因であることはまちがいない．しかし，これらは複雑に絡み合っているので，一つの原因を特定するのは困難であろう．

最近，外来種が定着する現象を説明する“Enemy Release Hypothesis”という仮説が提唱された (Clay 2003)．ある生物が，導入先では寄生虫による個体群増加抑制から解放されるために増加するというものである．この仮説は哺乳類，鳥類，甲殻類および植物など様々な生物群で実証されつつある (Michell & Power 2003, Torchin et al. 2003)．導入先では，宿主の初期密度が低いこと，中間宿主の欠如，などが寄生生物からの束縛を解く原因らしい．動植物プランクトンにも様々な寄生生物が知られており（大塚ほか 2000），特に宿主を殺してしまう，ある種の捕食寄生者 (parasitoid) は捕食圧に匹敵するくらい宿主の個体群動態にインパクトがあるという報告もあり，導入元と導入先で寄生生物の組成，寄生の頻度，寄生個体（細胞）数などを比較する研究が，今後，必要である．

今後への指針

今後も，根本的な対策が取られない限り，バラスト水によるプランクトンの導入速度は指数関数的に増加していくので (Cohen & Carlton 1998, Ruiz et al. 2000, Fofonoff et al. 2003)，早急な対策が必要であろう．現時点でもバラスト水による生物の導入を防ぐために様々な手段が取られている．物理的（電気ショック，熱，脱酸素，ミクロな乱流による破砕，外洋での廃棄・交換）あるいは化学的（塩素，過酸化水素）にバラスト水を処理する方法である（Hallegraeff 1998 参照）．しかしながら，コストや環境汚染の面で問題がある．また，動物プランクトンの耐久卵や植物プランクトンの休眠細胞やシストに対しては全く無効な処理方法もある．外洋でのバラスト水の廃棄あるいは交換がIMOのガイドラインとして設定され，カリフォルニア州ではこれが義務化され

Table 4. Common or dominant planktonic copepods in brackish and coastal waters of East Asia, which, as alien species, are not recorded yet, but may be potentially introduced to other areas (data from Chen & Zhang 1965, Grice & Marcus 1981, Uye et al. 1984, Nishida 1985, Chihara & Murano 1997, Ohtsuka & Ueda 1999, Soh & Suh 2000, Ueda et al. 2001). Resting eggs: + species with resting eggs.

Species	Distribution	Habitat	Resting egg
CALANOIDA			
Acartia erythraea	Indo-West Pacific	Coastal	+
Acartia pacifica	Indo-West Pacific	Coastal	+
Acartia sinjiensis	West Pacific	Brackish	+
Acartia hongi	Yellow Sea	Brackish	+?
Acartia tsuensis	Japan	Brackish	+
Calanopia thompsoni	Indo-West Pacific	Coastal	+
Centropages dorsipinatus	China, Korea	Coastal	+?
Centropages tenuiremis	West Pacific	Coastal	+
Eurytemora pacifica	Northwestern Pacific	Brackish	+
Labidocera rotunda	Indo-West Pacific	Coastal	+
Pontellopsis tenuicauda	West Pacific	Coastal	+
Pseudodiaptomus nihonkaiensis	West Pacific	Coastal	
Pseudodiaptomus poplesia	West Pacific	Brackish	
Sinocalanus sinensis	China, Japan	Brackish	
Sinocalanus tenellus	Northwestern Pacific	Brackish	+
Tortanus derjugini	Northwestern Pacific	Brackish	+?
Tortanus forcipatus	Indo-West Pacific	Coastal	+
Tortanus gracilis	Indo-West Pacific	Coastal	+
HARPACTICOIDA			
Tachidiidae	China, Korea	Brackish	
CYCLOPOIDA			
Cyclopina kiraensis	Japan	Brackish	
Oithona brevicornis	Indo-West Pacific	Brackish-coastal	
Oithona dissimilus	Indo-West Pacific	Brackish-coastal	
Paracyclopina nana	East Asia	Brackish	
POECILOSTOMATOIDA			
Clausidiidae (*Saphirella*-like copepods)	—	Brackish-coastal	

た．この対策が有効であることが実証されつつあるが，完全なものにはなっていない (Choi et al. in preparation)．バラスト水を使用しないで安全航海が可能な船舶の開発が計画されているというが（日本財団図書館のホームページ：http://nippon.zaidan.info/jigyo/2003/0000038901/jigyo_info.html，国土交通白書のホームページ：http://www.mlit.go.jp/hakusyo/mlit/h14/H14/html/E2077030.html など），こうした船が世界的に一般化するにはまだまだ時間がかかる．

東アジアでは優占あるいは普通種でありながら，導入された記録のない種もあるが，これらが将来的に導入される危険性もある (Table 4)．それらの生態，特に生活史，分布，出現時期，鉛直移動，生殖，摂餌，捕食者，寄生虫などを未然に調査しておけば，導入を防ぐこと，あるいは導入されても何らかの対策を講じることもある程度可能かもしれない．例えば，カイアシ類の *Pseudodiaptomus* は一般的に夜間上層へ鉛直移動するが，夜間にバラスト水をバラストタンクに注入することを避けることが効果的かもしれない．また，動物の耐久卵や植物の休眠胞子が水中にないことを確認してバラスト水を積載することや，それらが堆積物中にある時期には海底を撹乱しないようにバラスト水を積み込む工夫をするなどである．定着してしまった移入種の撲滅には宿主特異性が強い捕食寄生者の意図的導入なども有効かもしれないが，天敵の安易な意図的導入が悲劇的な事例を生み出した例も数多くあるので注意を要する．また，導入された後にも長期的なモニタリングと生態系の変化についてチェックを継続調査する必要がある．

現時点では本邦への動植物プランクトンの外来種は正式な報告がないが，今後，本邦に入国する船の種類，出港場所，入港頻度などを調査すれば，導入の予想がある程度可能かもしれない．2003 年に中央環境審議会野生生物部会移入種対策小委員会がまとめた「外来種対策に関する措置の在り方について」では，海産種への対策についてはほとんど考慮されていない．しかし，侵略的外来種の海洋生態系への影響や人的あるいは経済的被害を出す海洋生物の導入は非常に深刻な問題であり，諸外国との連携した早急な対策が必要であろう．

謝　辞

本原稿を執筆する際して，木村妙子博士（三重大学生物資源学部），五箇公一博士（国立環境研究所），大谷道夫博士，花岡皆子氏（(株)海洋生態研究所），大月　利氏（石川播磨重工業），郷秋雄氏，中口和光氏（広島大学生物生産学部附属練習船豊潮丸）よりバラスト水，外来種の導入についての情報を得たので記して感謝する．また，日本分類学会連合シンポジウムにおいて口頭発表の機会を与えてくださった松浦啓一，友国雅章両博士（国立科学博物館）にも深謝したい．本研究の一部は日本学術振興会科学研究補助金（代表者 大塚　攻 No. 14560151；代表者 堀口健雄，No. 16370039）の援助を受けた．

引用文献

朝倉　彰 1992. 東京湾の帰化生物―都市生態系における侵入の過程と定着成功の要因に関する考察．千葉県立中央博物館自然史研究報告 **2**(6): 1–14.

荒川好満 1974. 音戸付近の養殖場で発生したムラサキイガイによるカキの被害．広島県水産試験場研究報告 **5**: 35–37.

伴　修平 1998. 橈脚類の休眠．海の研究 **7**(1): 21–34.

Blackburn, S. I., C. J. S. Bolch, K. A. Haskard & G. M. Hallegraeff 2001. Reproductive compatibility among four global populations of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae). *Phycologia* **40**: 78–87.

Bollens, S. M., J. R. Cordell, S. Avent & R. Hooff 2002. Zooplankton invasions: a brief review, plus two case studies from the northeast Pacific Ocean. *Hydrobiologia* **480**: 87–110.

Carlton, J. T. 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **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. 1996. Biological invasion and cryptogenic species. *Ecology* **77**: 1653–1655.

Carlton, J. T. & J. B. Geller 1993. Ecological roulette: the global transport of non-indigenous marine organisms. *Science* **261**: 78–82.

Carlton, J. T., J. K. Thompson, L. E. Schemel & F. H. Nichols 1990. Remarkable invasion of San Francisco Bay (California, USA) by the Asian clam *Potamocorbula amurensis*. I. Introduction and dispersal. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **66**: 81–94.

Chen, Q.-C. & S.-Z. Zhang 1965. The planktonic copepods of the Yellow Sea and the East China Sea. *Studia Marina Sinica* **7**: 20–131, 53 pls.

千原光雄・村野正昭編 1997. 日本産海洋プランクトン検索図説．東海大学出版会，東京，1574 pp.

Clay, K. 2003. Parasites lost. *Nature* **421**: 585–586.

Cohen, A. N. & 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, Report NTIS no. PB96166925. Available through http://www.anstaskforce.gov/sfinvade.htm

Cohen, A. N. & J. T. Carlton 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* **279**: 555–558.

Colautti, R. I., A. J. Niimi, C. D. A. van Overdijk, E. L. Mills, K. Holeck & H. J. Maclsaac 2003. Spatial and temporal analysis of transoceanic shipping vectors to the Great lakes,

pp. 227–246. In *Invasive Species: Vectors and Management Strategies* (eds. Ruiz, G. M. & J. T. Carlton). Island Press, Washington.

Cordell, J. R., C. A. Morgan & C. A. Simenstad 1992. Occurrence of the Asian calanoid copepod *Pseudodiaptomus inopinus* in the zooplankton of the Columbia River estuary. *J. Crustacean Biol.* **12**: 260–269.

Cordell, J. R. & S. M. Morrison. 1996. The invasive Asian copepod *Pseudodiaptomus inopinus* in Oregon, Washington, and British Columbia estuaries. *Estuaries* **19**: 629–638.

Cranfield, H. J., D. P. Gordon, R. C. Willan, B. A. Marshall, C. N. Battershill, M. P. Francis, W. A. Nelson, C. J. Glasby & G. B. Read 1998. Adventive marine species in New Zealand. *NIWA Tech. Rep.* **31**: 1–48.

Edlund, M. B., C. M. Taylor, C. L. Schelske & E. F. Stoermer 2000. *Thalassiosira baltica* (Grunow) Ostenfeld (Bacillariophyta), a new exotic species in the Great Lakes. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* **57**: 610–615.

Eldredge, L. G. & J. T. Carlton 2002. Hawaiian marine bioinvasions: a preliminary assessment. *Pacific Science* **56**: 211–212.

Ferrari, F. D. & J. Orsi 1984. *Oithona davisae*, new species, and *Limnoithona sinensis* (Burckhardt, 1912) (Copepoda: Oithonidae) from the Sacramento–San Joaquin estuary, California. *J. Crustacean Biol.* **4**: 106–126.

Fleminger, A. & S. H. Kramer 1988. Recent introduction of an Asian estuarine copepod, *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida), into southern California embayments. *Mar. Biol.* **98**: 535–541.

Fofonoff, P. W., G. M. Ruiz, B. Stevens & J. T. Carlton 2003. In ships or on ships ? Mechanisms of transfer and invasion for nonnative species to the coasts of North America, pp. 152–182. In *Invasive Species: Vectors and Management Strategies* (eds. Ruiz, G. M. & J. T. Carlton). Island Press, Washington.

Forbes, E. & G. M. Hallegraef 2002. Transport of potentially toxic *Pseudo-nitzschia* diatom species via ballast water, pp. 509–520. Proceedings of the 15th International diatom Symposium, Perth, Australia 28 September–2 October 1998. Koeltz Scientific Books, Konigstein, Germany.

Flack, S. R. 1996. America's Least Wanted: Alien Species Invasions of U.S. Ecosystems. The Nature Conservancy, Arlington, Virginia. Available through http://www.tnc.org/

五箇公一 1998. 侵入生物の在来生物相への影響—セイヨウオオマルハナバチは日本在来マルハナバチの遺伝組成を汚染するか？—. 日本生物地理学会会報 **53**: 91–101.

五箇公一・小島啓史 2003. クワガタムシ商品化がまねく種間交雑と遺伝的浸食. 昆虫と自然 **38**(2): 6–12.

Gollasch, S., J. Lenz, M. Dammer & H.-G. Andres 2000. Survival of tropical ballast water organisms during a cruise from the Indian Ocean to the North Sea. *J. Plankton Res.* **22**: 923–937.

Gollasch, S., E. Macdonald, S. Belson, H. Bontnen, J. T. Christensen, J. P. Hamer, G. Houvenaghel, A. Jelmert, I. Lucas, D. Masson, T. Mccollin, S. Olenin, A. Persson, I. Wallentinus, L. P. M. J. Wetsteyn & T. Wittling 2002. Life in ballast tank, pp. 217–231. In *Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management* (eds. Leppäkoski, E., S. Gollasch & S. Olenin). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Grice, G. D. & N. H. Marcus 1981. Dormant eggs of marine copepods. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **19**: 125–140.

Hallegraeff, G. M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* **32**: 79–99.

Hallegraeff, G. M. 1998. Transport of toxic dinoflagellates via ship's ballast water: bioecomic risk assessment and efficacy of possible ballast water management strategies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **168**: 297–309.

Hallegraeff, G. M. & C. J. Bolch 1992. Transport of diatom and dinoflagellate resting spores in ship's ballast water: implications for plankton biogeography and aquaculture. *J. Plankton Res.* **14**: 1067–1084.

Hamer, J. P. 2002. Ballast tank sediments, pp. 232–234. In *Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management* (eds. Leppäkoski, E., S. Gollasch & S. Olenin). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Hirakawa, K. 1986. A new record of the planktonic copepods *Centropages abdominalis* (Copepoda, Calanoida) from Patagonian waters, southern Chile. *Crustaceana* **51**: 296–299.

Hiromi, J., T. Nagata & S. Kadota 1988. Respriration of the small planktonic copepod *Oithona davisae* at different temperature. *Bull. Plankton Soc. Japan* **35**: 143–148.

Hirota, R. 1990. Microdistribution of the marine copepod *Oithona davisae* in the shallow waters of Ariake-kai mud flats, Japan. *Mar. Biol.* **105**: 307–312.

堀口敏宏 1998. 有機スズ化合物と海産巻貝類の生殖器異常. 科学 **68**: 546–551.

Hülsmann, N. & B. S. Galil 2002. Protists — a dominant compornent of the ballast-transported biota, pp. 20–26. In *Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management* (eds. Leppäkoski, E., S. Gollasch & S. Olenin). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

井上広滋 2001. 足糸タンパク質の構造から見たムラサキイガイ類の種分化. pp. 87–105. 黒装束の侵入者—外来性付着性二枚貝の最新学（梶原 武・奥谷喬司編）. 恒星社厚生閣, 東京.

International Maritime Organization 2004. Global ballast water management program: the problem. Available through http://globallast.imo.org/index.asp?page=problem.htm&menu=true

岩崎英雄・神屋節夫 1977. 海産橈脚類 *Pseudodiaptomus marinus* Sato の飼育. 日本プランクトン学会報 **24**: 44–54.

岩崎敬二・木村妙子・木下今日子・山口寿之・西川輝昭・西栄二郎・山西良平・林育男・大越健嗣・小菅丈治・鈴木孝男・逸見泰久・風呂田利夫・向井宏 2004. 日本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**: (in press).

Iwataki, M., M. W. Wong & Y. Fukuyo 2002. New record of *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) from Hong Kong. *Fish. Sci.* **68**: 1161–1163.

Jones, E. C. 1966. A new record of *Pseudodiaptomus marinus* Sato (Copepoda, Calanoida) from brackish waters of Hawaii. *Crustaceana* **10**: 316–317.

環境省中央環境審議会野生生物部会移入種対策小委員会 2003. 外来種対策に関する措置の在り方について. 15 pp.

Kimmerer, W. J., E. Gartside & J. J. Orsi 1994. Predation by an introduced clam as the likely cause of substantial declines in zooplankton of San Francisco Bay. *Mar. Ecol.*

Prog. Ser. **113**: 81–93.
Kimoto, K., S. Uye & T. Onbé 1986. Growth characteristics of a brakish-water [sic] calanoid Copepod *Sinocalanus tenellus* in relation to temperature and salinity. *Bull. Plankton Soc. Japan* **33**: 43–57.
小池一彦 2002. 有毒渦鞭毛藻. 堀　照三・大野正夫・堀口建雄(編), 21 世紀初頭の藻学の現況インターネット版, 日本藻類学会, pp. 67–70.
Kooistra, W. H. C. F., M. K. de Boer, E. G. Vrieling, L. B. Connell & W. W. C. Gieskes 2001. Variation along ITS markers across strains of *Fibrocapsa japonica* (Raphidophyceae) suggests hybridization events and recent range expansion. *J. Sea Res.* **46**: 213–222.
Lambert, C. C. & G. Lambert 1998. Non-indigenous ascidians in southern California harbors and marinas. *Mar. Biol.* **130**: 675–688.
Lavoie, D. M., J. D. Smith & G. M. Ruiz 1999. The potential for intracoastal transfer of non-indigenous species in the ballast water of ships. *Estur. Coast. Shelf Sci.* **48**: 551–564.
Lilleland, K. & R. Lasker 1971. Laboratory studies of predation by marine copepods on fish larvae. *Fish. Bull.* **69**: 655–667.
Lilley, E. L., D. M. Kulis, P. Gentien & D. M. Anderson 2002. Paralytic shellfish poisoning toxins in France linked to a human-introduced strain of *Alexandrium catenella* from the Western Pacific: evidence from DNA and toxin analysis. *J. Plankton Res.* **24**: 443–452.
Madhupratap, M., S. Nehring & J. Lenz 1996. Resting eggs of zooplankton (Copepoda and Cladocera) from the Kiel Bay and adjacent waters (southwestern Baltic). *Mar. Biol.* **125**: 77–87.
Matsuyama Y. 1999. Harmful effect of dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama* on shellfish aquaculture in Japan. *JARQ* **33**, 283–293.
Mauchline, J. 1998. The biology of calanoid copepods. *Adv. Mar. Biol.* **33**: 1–710.
Michell, C. E. & A. G. Power 2003. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens. *Nature* **421**: 625–627.
Nehring, S. 1998. Non-indigenous phytoplankton species in the North Sea: supposed region of origin and possible transport vector. *Arch. Fish. Mar. Res.* **46**: 181–194.
Nichols, F. H., J. K. Thompson & L. E. Schemel 1990, Remarkable invasion of San Franscisco Bay (California, USA) by the Asian clam *Potamocorbula amurensis*. II. Displacement of a former community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **66**: 95–101.
日本生態学会編. 2002. 外来種ハンドブック. 地人書館, 東京, 390 pp.
Nishida, S. 1985. Taxonomy and distribution of the family Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida) in the Pacific and Indian Oceans. *Bull. Ocean Res. Inst., Univ. Tokyo* **20**: 1–167.
Nishida, S. & F. D. Ferrari 1983. Redescription of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, and *O. aruensis* Fruchtl, new rank, with notes on the status of *O. spinulosa* Lindberg. *Bull. Plankton Soc. Japan* **30**: 71–80.
西村三郎 1980. 日本海の成立—生物地理からのアプローチ(改訂版). 築地書館, 東京, 228 pp.
西村三郎 1981. 地球の海と生命—海洋生物地理学序説—. 海鳴社, 東京, 284 pp.
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 Organisms* **19**: 69–92.
大谷道夫 2004. 日本の海洋生物とその移入過程. 日本ベントス学会誌, **59**: (in press).
大谷修司・秋山　優・遠部卓・大塚　攻 1995. 動植物プランクトンと着生藻類. pp. 58–80. 神西湖の自然—小さな汽水湖・大きな恵み—(神西湖の自然編集委員会編). たたら書房, 米子.
Ohtsuka, S. 1991. Structure and function of the mouthparts of calanoid copepods of the Seto Inland Sea and its environs, with special reference to their *in-situ* feeding habits. Doctral Thesis, Univ. Tokyo.
大塚　攻・星名照美・清家　泰・大谷修司・國井秀伸 1999a. 中海本庄工区内外における動物プランクトン群集の季節変動. *Lagna* (汽水域研究) **6**: 73–87.
大塚　攻・長澤和也・槻島光次郎 2000. 海洋動物プランクトンの寄生生物(総説). 日本プランクトン学会報 **47**: 1–16.
大塚　攻・大谷修司・清家　泰・國井秀伸・西田周平 1999b. 中海における動物プランクトン, 特にカイアシ類の食性について. *Lagna* (汽水域研究) **6**: 89–105.
大塚　攻・上田拓史 1999. 日本およびその周辺水域における浮遊性カイアシ類の動物地理. 日本プランクトン学会報 **46**: 1–20.
Ohtsuka, S., Y. H. Yoon & Y. Endo 1992. Taxonomic studies on brackish copepods in Korean waters. I. Redescription of *Tortanus dextrilobatus* Chen and Zhang, 1965 from Korean waters, with remarks on zoogeography of the subgenus *Eutortanus*. *J. Oceanol. Soc. Korea* **27**: 112–122.
Oka, S., T. Saisho & R. Hirota 1991. *Pseudodiaptomus* (Crustacea, Copepoda) in the brackish waters of mangrove regions in the Nansei Islands, Southwestern Japan. *Bull. Biogeogr. Soc. Japan* **46**: 83–88.
Orsi, J. J., T. E. Bowman, D. E. Marelli & A. Hutchinson 1983. Recent introduction of the planktonic calanoid copepod *Sinocalanus doerri* (Centropagidae) from mainland China to the Sacramento–San Joaquin Estuary of California. *J. Plankton Res.* **5**: 357–375.
Orsi, J. J. & S. Ohtsuka 1999. Introduction of the Asian copepods *Acartiella sinensis, Tortanus dextrilobatus* (Copepoda: Calanoida), and *Limnoithona tetraspina* (Copepoda: Cyclopoida) to the San Francisco estuary, California, USA. *Plankton Biol. Ecol.* **46**: 128–131.
Orsi, J. J. & T. C. Walter 1991. *Pseudodiaptomus forbesi* and *P. marinus* (Copepoda: Calanoida), the latest copepod immigrants to California's Sacramento–San Joaquin estuary. *Bull. Plankton Soc. Japan* **Spec. Vol.**: 553–562.
大嶋雄治・井上　英・島崎洋平・中山　慶・本城凡夫 2003. 沿岸域におけるトリブチルスズ汚染の現状と魚介類への影響. 海洋と生物 **144**: 11–14.
Reid, J. W. & R. M. Pinto-Coelho 1994. An Afro-Asian continental copepod, *Mesocyclops ogunnus,* found in Brazil; with a new key to the species of *Mesocyclops* in South America and a review of intercontinental introduction of copepods. *Limnologia* **24**: 359–368.
Rigby, G. R. & G. M. Hallegraeff 1994. The transfer and control of harmful marine organisms in shipping ballast water: behaviour of marine plankton and ballast water exchange trials on the MV 'Iron Whyalla'. *J. Mar. Environ. Engineering* **1**: 91–110.
Ruiz, G. M., P. W. Fofonoff, J. T. Carlton, M. J. Wonham & A. H. Hines 2000. Invasion of coastal marine communities

in North America: apparent patterns, processes, and biases. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **31**: 481–531.

Smith, L. D., M. J. Wonham, L. D. McCann, G. M. Riuz, A. H. Hines & J. T. Carlton 1999. Invasion pressure to a ballast-flooded estuary and an asessment of inoculant survival. *Biol. Invasions* **1**: 67–87.

Soh, H. Y. & H.-L. Suh 2000. A new species of *Acartia* (Copepoda, Calanoida) from the Yellow Sea. *J. Plankton Res.* **22**: 321–337.

Soh, H. Y., H.-L. Suh, O. H. Yu & S. Ohtsuka 2001. The first record of two demersal calanoid copepods, *Pseudodiaptomus poplesia* and *P. nihonkaiensis* in Korea, with remarks on morphology of the genital area. *Hydrobiologia* **448**: 203–215.

Steneck, R. S. & J. T. Carlton 2001. Human alterations of marine communities: students beware!, pp. 445–468. In *Marine Community Ecology* (eds. Bertness, M. D., S. D. Gaines & M. E. Hay). Sinauer Associates Inc., New York.

社団法人火力原子力発電技術協会環境対策技術調査委員会 2003. 火力発電所における海生生物対策実態調査報告書. 社団法人火力原子力発電技術協会, 東京, 158 pp.

Torchin, M. E., K. D. Lafferty, A. P. Dobson, V. J. McKenzie & A. M. Kuris 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* **421**: 628–630.

内橋 潔 1939. 日本群島に於けるムラサキイガイ *Mytilus edulis* Linné の新分布. 兵庫県水産試験場試験報告 **1**: 5–8.

Uchima, M. 1988. Gut content analysis of neritic copepods *Acartia omorii* and *Oithona davisae* by a new method. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **48**: 93–97.

Uchima, M. & R. Hirano 1986. Food of *Oithona davisae* (Copepoda: Cyclopoida) and the effect of food concentration at first feeding on the larval growth. *Bull. Plankton Soc. Japan* **33**: 21–28.

Ueda, H. 1991. Horizontal distribution of planktonic copepods in inlet waters. *Bull. Plankton Soc. Japan Spec.* Vol.: 143–160.

Ueda, H., S. Ohtsuka, Y. Seike & S. Ohtani 2001. Second record of *Cyclopind kiraensis*, a small, brackish-water cyclopoid copepod, in Japan. Limonology **2**: 49–50.

Uye, S., M. Yoshiya, K. Ueda & S. Kasahara 1984. The effect of organic sea-bottom pollution on survivability of resting eggs of neritic calanoids. *Crustaceana* Suppl. **7**: 390–403.

渡部終五 2001. ミトコンドリアDNA塩基配列に基づくムラサキイガイ類の系統解析. pp. 107–119. 黒装束の侵入者—外来性付着性二枚貝の最新学 (梶原 武・奥谷喬司編). 恒星社厚生閣, 東京.

Williams, R. J., F. B. Griffiths, E. J. Van der Wal & J. Kelly 1988. Cargo vessel ballast water as a vector for the transport of non-indigenous marine species. *Est. Coast. Shelf Sci.* **26**: 409–420.

Williamson, A. T., N. J. Bax, E. Gonzalez & 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 Report, 1–190. http://crimp.marine.csiro.au/reports/APEC_Report.pdf

Wonham, M. J., W. C. Walton, G. M. Ruiz, A. M. Frese & B. S. Galil 2001. Going to the source: role of the invasion pathway in determining potential invaders. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **215**: 1–12.

Zhang, F. & M. Dickman. 1999. Mid-ocean exchange of container vessel ballast water. 1: seasonal factors affecting the transport of harmful diatoms and dinoflagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **176**: 243–251.

2004年3月25日受付, 2004年8月3日受理