

## F-3 希少野生動物の遺伝的多様性とその保存に関する研究

### (1) 希少野生動物の遺伝的多様性に関する研究

#### ③ 遺伝的多様性減少の影響の解明

研究代表者 国立環境研究所地球環境研究グループ 椿 宜高

#### 環境庁国立環境研究所

地球環境研究グループ	野生生物保全研究チーム	椿 宜高・高村健二・永田尚志
	科学技術庁特別研究員	富山清升
(委託先)	信州大学農学部	太田克明・吉田元一・小野珠乙
	大阪市立大学理学部	山岸 哲
	静岡大学教育学部	河田雅圭
	岐阜大学農学部	土田浩治

平成5-7年度合計予算額 23,113千円

(平成7年度予算額 6,659千円)

#### [要旨]

RAPDマーカー法がメダカおよびオナジマイマイ個体群の近親交配の程度を測定するのに有効な手法であるかどうかを検討した。メダカでは2つの室内保存系統のヒメダカと野生系統のメダカの遺伝的多様性をRAPDマーカー法を用いて評価し、ムナビレ長の左右対称性のゆらぎ(FA)との対応を調べた。その結果、遺伝的にはほとんど均一の個体群(HO5)ではFAが大きく、遺伝的変異の大きい野生個体群ではFAが小さいという結果が得られた。また、個体群内のFAの個体差が遺伝的な背景によるものか種内競争の結果生じるものかを区別するために、密度効果の実験を行い個体群密度はFAにほとんど影響しないことを明らかにした。

希急種に指定されているオオセッカ、希少種に指定されているウチヤマシマセンニューと近縁種で今のところ絶滅の心配のないオオヨシキリ、コヨシキリ、セッカのウグイス亜科鳥類、および希少種に指定されているコジュリンとその近縁種のオオジュリン、カシラダカ、ホオジロ、ホオアカ、アオジ、ホオジロ科鳥類を材料として個体群特性と左右対称性のゆらぎの関係を調べた。翼長、ふしよ長のFAの種間の差は少なく、雌雄差はほとんど見られなかった。しかし、FAは、多くの種類で成鳥よりも幼鳥が大きくなる傾向が認められた。有効集団サイズの小さいウチヤマシマセンニュー( $N_e=60.3$ )では、形質間の左右対称性のゆらぎに有意な相関が認められた。オオセッカやコジュリンでは周辺個体群で左右対称性のゆらぎが大きくなる傾向がみられ、オオヨシキリではあし原間で左右対称性のゆらぎに差が見られた。これらのゆらぎは野生鳥類個体群にかかる遺伝的・環境ストレスを反映していると予想された。

[キーワード] 小個体群、遺伝的多様性、適応度、左右対称性のゆらぎ

## 1. 遺伝子マーカーを用いた遺伝的多様性の測定法の開発

〈はじめに〉

遺伝的多様性を直接測定する方法として、RAPDマーカー法を用いた。RAPDマーカー法は10塩基の短いプライマーを用いて、資料DNAを数百万倍に増幅してバンドのパターンを比較する手法である。プライマーが短いため、増幅されるDNA部位はランダムであり、多数のバンドが検出できる。バンドのパターンは個体によって安定しており、野生個体の場合には個体間の多形が存在し、一般に血縁の近い個体ほど共有するバンドが近い傾向がある。したがって、RAPDマーカーのバンドのパターンを比較することによって、特定の野生個体群が近親交配の進んだ集団であるか否かを推定できる可能性がある。そこで今回は、RAPDマーカー法が個体群の近親交配度を測定するのに有効な手法であるかを検討してみた。

〈材料と方法〉

メダカとオナジマイマイを用いて、RAPDマーカー法を試みた。メダカは、小野川産の野生メダカ、飼育ヒメダカ、近親交配を繰り返したヒメダカの系統HO-5の3集団で比較した。この場合、近親交配の程度は、野生<ヒメダカ<HO5の順に高い。オナジマイマイは、小貝川河川敷集団、小貝川堤防の集団、水田の中にある2m四方の緑地に隔離された集団の3集団を比較した。この場合、河川敷集団は川の氾濫によって年に数回は河川に沿った集団と遺伝的な交流がなされているものと推定される。それに比べて、堤防集団は、陸上移動によってのみ集団外との遺伝的交流が行われている。隔離集団は他集団との遺伝的交流がほとんど行われていないと推定される。このため、近親交配の程度は、河川敷集団、堤防集団、隔離集団の順に高いと推定できる。用いたプライマーは、ヒメダカではOPA-02~OPA-10（いずれも塩基10個）の9種類、オナジマイマイでは、OPA-02、OPA-03、OPA-08、OPA-10の4種類を用いた。

〈結果と考察〉

### (1)メダカ

野生メダカ集団では、9種類すべてのプライマーでRAPDマーカーバンドが検出でき、すべての個体間でバンド多形が検出され、個体の識別は明確であった。飼育ヒメダカ集団では、9種類すべてのプライマーでRAPDマーカーバンドが検出できたが、バンドの多形は少なく、個体間で多形のない個体も多かった。HO-5集団では、OPA-08とOPA-09でバンドが検出できなかった。また、バンド多形はまったく検出できず、個体間の識別はできなかった。野生集団、飼育ヒメダカ集団、HO-5集団の順に、各プライマーで検出されるバンド数が減少する傾向が認められた。

表1には、OPA-02をプライマーとして用いた場合の結果を例として掲げた。集団に出現したバンドの種類の総数は、野生メダカ>飼育メダカ>HO-5系統の順に減少している。逆に、個体間のバンド共有率は、野生メダカ<飼育メダカ<HO-5の順に増加している。また、個々の種類のバンドが各個体に出現する比率は、野生メダカ<飼育ヒメダカ<HO-5系統の順に増加している。

## 2. メダカの遺伝的多様性と生存力に関する研究

絶滅に瀕した野生動物の遺伝的多様性（ヘテロ接合対率）が低下していることはいくつかの種で知られている。一方、動物には本来左右対称であると考えられる部位をたくさん持っているが、精確に測定すると僅かではあるが左右の長さが異なっている事が多い。これを左右非対称性のゆらぎ（Fluctuating Asymmetry：略してFA）という。この左右非対称性のゆらぎは遺伝的な現象で、ゆらぎの大きさはヘテロ接合対率と関係があることが最近わかってきた。また、左右対称性のゆらぎは生存力や繁殖力とも関連していて、非対称な個体は繁殖成功度が低いと考えられている。

そこで、近交劣化の生存力への影響を見るために、野生メダカと室内飼育系統メダカ（ヒメダカ）のFAの比較を行った。室内で同系交配を繰り返しているヒメダカよりも野生系統の方が遺伝的多様性は高いと考えられる。また、年齢の異なる野生メダカのFAを比較することによってFAへの自然淘汰の影響を検討した。

FAを測定した形質はムナビレの長さである。室内飼育系統のヒメダカは国立環境研究所水生生物実験棟の飼育水槽からランダムに約60匹採集した。一方、野生系統のメダカはつくば市内を流れる小野川で採集したものである。採集したメダカのムナビレを解剖バサミを用いて切除し、万能投影機で20倍に拡大して第2条の長さを測定した。

図1は室内飼育系統と野生系統における左右の差のヒストグラムである。ムナビレ長のFAにほとんど性差が無かったので、オスメスのデータをこみにしている。室内飼育系統の方が広がりの大きな正規分布をすることから、一見してFAが大きいことが分る。また、年齢の異なる野生メダカ（0歳魚と1歳魚）を比較すると1歳魚の方がFAが小さく、FAの小さい個体の生存率が高いことを示している。これらのことから、メダカのヒレ長に関するFAは生存力の指標として利用できる事を示唆している。

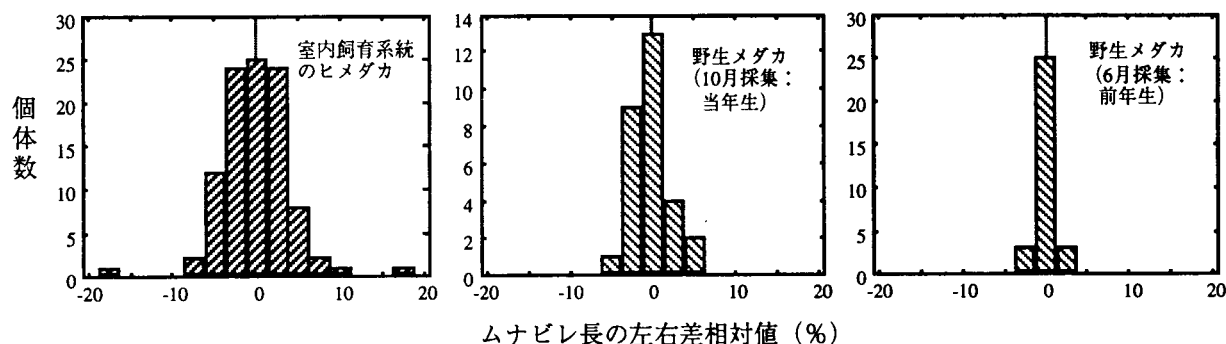


図1. 室内飼育系統および野生メダカの左右非対称性のゆらぎの頻度分布。野生メダカは2つの年齢グループ（0歳と1歳）別に示した。

### 3. 飼育密度環境がメダカのFAに与える影響

ひとつの個体群に属する個体の発育速度には個体差があることは古くから知られている。特に魚類では餌をめぐる競争のために、その個体差は大きくなり、最も大きな個体と小さな個体とでは数十倍の体重差が生じることがしばしばである。メダカの同時出生集団について発育速度の高かった個体と低かった個体のFA（ムナビレ長）を比較すると、発育の速い個体ほどFAが小さいことがわかった（図1）。このことはFAの個体差の原因として2つの可能性があることを意味している。つまり、(1) 個体の競争能力にもともと遺伝的背景を持つ優劣があり、それが原因で発育速度やFAの個体差として発現する、あるいは(2) 出生時には全く遺伝的な優劣の差はないが、遺伝と関係なく偶然生じた差が発育にともなって拡大するという2つの可能性である。どちらの仮説がメダカのFAパターンをよく説明するかを明らかにするために、いくつかの密度区を設けて同時出生個体群を飼育し、発育速度、FAの解析を行った。もし、(1)の仮説が正しければ、密度に関係なくFAは一定、(2)の仮説が正しければ、高密度区ほどFAが大きくなると期待される。実験の結果、体長や体重など体サイズに関係する測定値そのものは密度効果をうけて小さくなるが、ムナビレ長に対する相対値として表現したFAには密度の影響はほとんどなかった。このことから(1)の仮説が支持され、FAの変異のかなりの部分が遺伝的な背景を持つと考えられた。

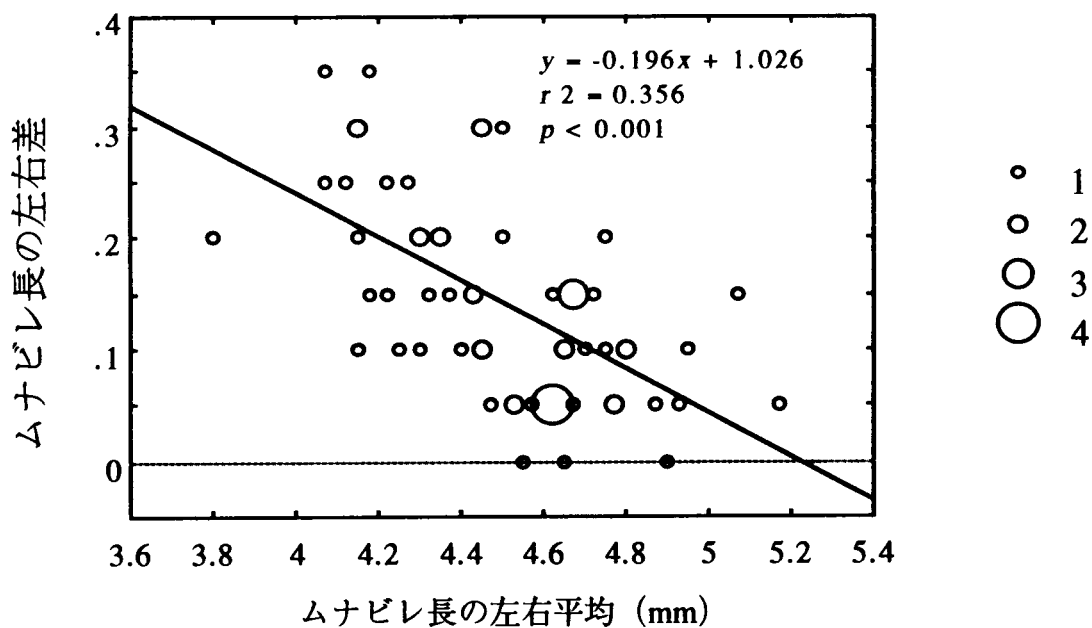


図1. ヒメダカの同時出生集団における体サイズ（ムナビレ長の左右平均）とムナビレ長の左右差（FA）の関係。

#### 4 ギフチョウのFAと交尾成功度

左右対称性のゆらぎ (FA) は個体の発生安定性の指標として用いることができるが、FAの大きさがその個体の繁殖成功度とどのような関係があるかを、ギフチョウのオスについて調べた。この昆虫を用いる利点のひとつは、オスがメスと交尾する際、メスが再交尾できないように交尾プラグをメスにつけることである。メスが一生に何回も交尾するような種類の昆虫では、オスの繁殖成功度は必ずしもオスの交尾回数に比例するとは限らないが、ギフチョウではメスは一回しか交尾できないので、オスが残す子孫の数は交尾したメスの数に比例するとみなしてよい。また、オスがメスの腹部につける交尾プラグはオスの腹部先端の毛を材料につくるので、オスが交尾をするればするほど毛が消耗する。このことを利用して、腹部先端の毛の消耗度からそのオスの過去の交尾回数が推定できる。

ギフチョウ繁殖シーズンのうち初期、中期、後期3回にわたって野外個体群のオスを採集し、その交尾回数を推定、さらに左右の前翅および後翅の中室翅脈の長さを計測した。また、翅の傷み具合からそのオスの日齢を4段階に区分し、年齢の影響も検討した。

繁殖シーズンの時期の影響は顕著で、初期には交尾経験のあるオスはほとんどおらず、しだいに増えて後期にはほとんどのオスが交尾経験をもつというパターンであった。交尾回数はオスの年齢と高い相関があり、としよりのオスほど交尾経験が多かった (図1)。

交尾頻度とオスのサイズ (中室翅脈長の左右平均)、オスの黒い帯の面積、翅の面積などとの相関を調べたが、いずれも無関係であることがわかった。次に、前翅および後翅の中室翅脈の左右差 (FA) と交尾頻度との関係を調べたところ、前翅では有意な負の相関がえられた。後翅については5%レベルでは有意でなかったものの、危険率は9%とかなり低い値を示した。そこで前翅と後翅のFAをそれぞれの1標準偏差を基準に標準化し、合計してその個体のFA値とした。その結果、前翅後翅のいずれの場合よりも高い相関が得られた (図2)。このことは、多くの形質についてFAを測定し基準を設けて総合化するほうが個体の質をよりよく表現できることを示唆している。

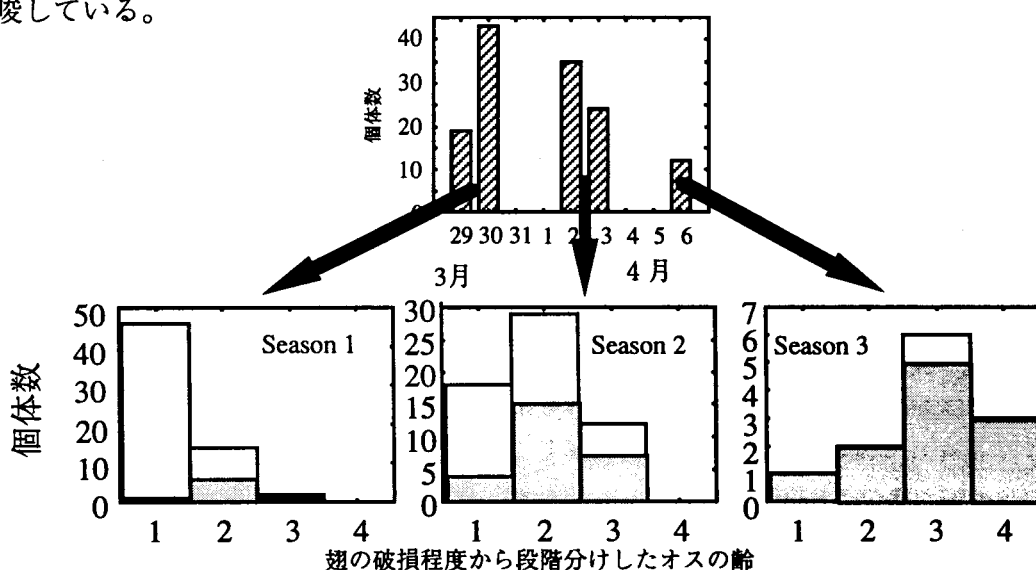


図1. ギフチョウオスの交尾経験と季節、年齢との関係。影の部分は交尾を経験したオス、白は未交尾オスをあらわす。

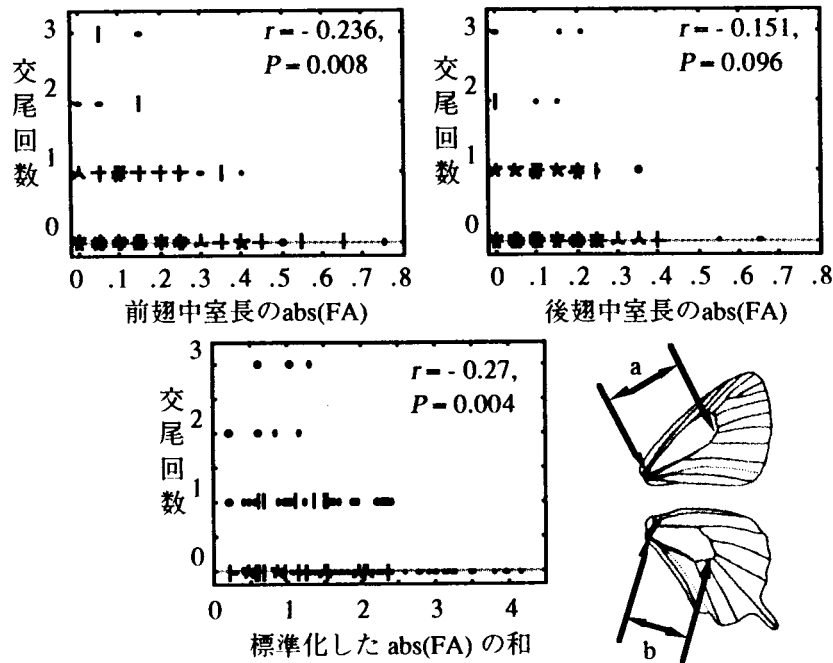


図2. ギフチョウのオスの交尾回数と中室翅脈長のFAとの関係

## 5 鳥類個体群の遺伝的多様性減少と左右対称性のゆらぎの関係

〈はじめに〉

個体の適応度を示す指標として最近、左右対称性のゆらぎ (FA) が注目されてきている

(Leary & Allendorf, 1989, Parsons, 1990)。左右対称性のゆらぎは、ヘテロ接合率の低下やゲノムの遺伝子間の調和が攪乱による遺伝的ストレスや環境ストレスによる発生安定性の低下により生じると考えられている (Clarke, 1992, 1995)。また、左右対称性のゆらぎの程度は形質のさらされている選択圧の種類や大きさにより異なり、強い自然選択が働いている場合には左右対称性のゆらぎの程度は小さくなり、性選択が働いている場合には左右対称性のゆらぎの程度は大きくなる傾向がある (Møller & Pomiankowski, 1993)。また、選択圧のかかり方によって形質値と左右対称性のゆらぎの程度の関係は異なってくる。自然選択がかかっている形質では左右対称性のゆらぎは形質値にたいしてU字型の分布をすると考えられるが、注目する形質に安定化選択がかかっている場合は、左右対称性のゆらぎと形質値の間には相関が認められないか弱いU字型の関係が認められ、方向性選択がかかっている場合には選択の方向によって正または負の相関が現れてくる。また、性選択においては形質にかかる性選択の種類により形質値に対する左右対称性のゆらぎの反応が異なり、フィシャー形質では左右対称性のゆらぎと形質に正の相関があらわれ、ハンディキャップ形質では負の相関が予測される (Møller, 1993a)。

したがって、鳥類の体の各部位を計測し左右対称性のゆらぎの分布を調べることにより、各部位の形質にかかる選択圧の種類を予測することが可能である。Møller (1993b) や Swaddle & Cuthill (1994) は、左右対称性のゆらぎを良質遺伝子の指標として使うことにより性選択理論の実証に応用している。

保全生物学では、次の2つの観点から左右対称性のゆらぎを利用できる。集団遺伝学によると個体群が孤立化し個体数が減少してくるとヘテロ接合率が減少してくるので、遺伝的ストレスが高まり発生安定性が低くなり左右対称性のゆらぎの程度が大きくなると予測される (Clarke, 1992)。また、生息環境が悪化した場合は環境ストレスが大きくなるので、やはり左右対称性のゆらぎは大きくなると予測される (Clarke, 1992)。環境ストレスに対する個体群の左右対称性のゆらぎの反応については、まだ、あまり資料は蓄積されていないが、農業に対する反応 (Clarke, 1992)、チェリノブイリ原発事故による放射能汚染に対する反応 (Møller, 1993c)、シンクハビタットでの左右対称性のゆらぎ (Møller, 1995a) などが報告されている。

#### 〈材料および方法〉

左右対称性のゆらぎが遺伝的ストレスまたは環境ストレスを表す指標として有効かどうかを明らかにするために、第1段階として実際の野外鳥類の各個体群にみられる左右対称性のゆらぎの変異のパターンを調べてた。材料としては、環境庁レッドデータブック (環境庁, 1991) で希急種に指定されているオオセッカ、同じく希少種に指定されているウチヤマシマセンニュウとコジュリン、および、これらの対照グループとなるように、現在のところ絶滅の心配のない近縁種であるオオヨシキリ、コヨシキリ、セッカのウグイス亜科鳥類と、冬鳥としてあし原で越冬するオオジュリン、カシラダカ、ホオジロのホオジロ科鳥類を材料として用いた。オオセッカ、オオヨシキリ、コヨシキリ、オオセッカ、コジュリン、オオジュリン、カシラダカは茨城県鹿島郡神栖町の利根川河川敷および稲敷郡桜川村浮島のスゲ・ヨシ原において、ウチヤマシマセンニュウは博多湾入口の大机島において調査を行った。

各調査地において2~3日間、10~20枚のかすみ網を設置しあし原に生息しているこれらの種を捕獲した。捕獲した鳥類は、左右の翼長とふ蹠長、および尾長、嘴峰長、嘴幅、嘴高をデジタルノギスを用いて1/100mmの精度で2回計測した。計測は恣意的な誤差を減らすため、ノギスから直接データロガーへとデータを記録した。研究室にデータロガーを持ち帰り、左右対称性のゆらぎを計算した。左右対称性のゆらぎをあらわす指標としては、直接比較のために

絶対FA = 右の形質値(R) - 左の形質値(L)

絶対FAの絶対値 = | 右の形質値(R) - 左の形質値(L) |

および、形質値の影響を取り除いて比較するために、

相対FA = (右の形質値 - 左の形質値) / ((右の形質値の平均値 + 左の形質値の平均値) / 2)

相対FAの絶対値 = | 相対FA (上式) |

の4つを使用した。

以上の結果から、明らかに、近親交配の程度が進むほど、DNAの多形(=遺伝的多様性)の程度が減少していることがわかり、メダカの場合、RAPDプライマー法は、特定集団の近親交配の程度を数値化して表す手法として有効であることがわかった。

## (2)オナジマイマイ

河川敷集団、堤防集団、隔離集団ともに4種類すべてのプライマーでRAPDマーカーバンドが検出でき、すべての個体間でバンド多形が検出され、個体の識別は明確であった。

河川敷集団、堤防集団、隔離集団の順に、各プライマーで検出されるバンド数が減少する傾向が認められたが、河川敷集団と堤防集団の間での差は必ずしも明確ではなかった。表2には、OPA-02をプライマーとして用いた場合の結果を例として掲げた。集団に出現したバンドの種類総数は、隔離集団では明らかに少ない。逆に、個体間のバンド共有率は、隔離集団では多い。また、個々の種類のバンドが各個体に出現する比率は、河川敷集団と堤防集団では多く、隔離集団では少ない。以上の結果から、オナジマイマイの場合でも、隔離集団の多形が少ないことから、RAPDプライマー法が、近親交配の程度を測定する手法に使えることがわかった。しかし、他個体群との遺伝的交流の程度に違いがあると推定した、河川敷集団と堤防集団の差は検出できず、遺伝的交流の程度の正確な裏付けによる集団間の比較実験が今後必要である。

表1. OPA-02をプライマーとしたRAPDマーカー法の結果の比較。メダカ3集団の場合

	野生メダカ	飼育ヒメダカ	HO-5系統
個体群の総バンド種類数	39	21	14
個体の持つ平均バンド数	28.9	20.7	14
個体間のバンドの共有率	74.2%	98.6%	100%
個々のバンドの 個体への平均出現率	74.2%	98.7%	100%

表2. OPA-02をプライマーとしたRAPDマーカー法の結果の比較。オナジマイマイ3集団

	河川敷集団	堤防集団	隔離集団
個体群の総バンド種類数	52	50	34
個体の持つ平均バンド数	42.8	43.2	23.5
個体間のバンドの共有率	70.8%	72.2%	83.1%
個々のバンドの 個体への平均出現率	71.0%	71.9%	80.8%



〈結果〉

左右対称性のゆらぎは、形質値の数%という微妙なもののため、計測誤差の影響を受けやすい。計測誤差の影響を推定するために、同じ形質を複数回計測し反復率を計算した。また、複数回捕獲できた個体については再捕時の反復率も計算した(表1)。各形質の、計測間および再捕時の測定値間のばらつきは少なく再現性は高いため形質値自体には計測誤差が少ない。再捕時の反復率は、翼長よりもふ蹠長で高く、翼長は毎年換羽する時の環境ストレスを受けやすいことが示唆された。

表1. 各形質の反復率

翼長 (mm)	平均値	標準偏差	再捕反復率	測定反復率	FAの反復率	絶対FA	相対FA
オオセッカ	52.10	2.76	0.773 (23)	0.954 (74)	0.356 (74)	0.73	1.40
ウチヤマシマセンニュウ	67.16	2.77	0.824 (18)	—	—	0.77	1.15
オオヨシキリ	80.99	8.00	0.882 (8)	0.971 (113)	0.716 (114)	1.10	1.36
コヨシキリ	53.22	1.74	—	0.893 (33)	—	0.69	1.30
セッカ	51.20	2.58	0.854 (9)	0.961 (47)	0.542 (47)	0.80	1.56
コジュリン	59.22	4.09	0.693 (8)	0.922 (24)	—	0.92	1.55
オオジュリン	75.99	3.74	—	0.950 (79)	—	1.15	1.51
ホオジロ	72.21	2.74	—	0.980 (12)	0.728 (12)	1.02	1.41
アオジ	68.76	2.90	—	0.962 (10)	0.440 (10)	0.80	1.16
カシラダカ	76.75	2.91	—	0.968 (6)	0.850 (6)	0.82	1.07
ふ蹠長 (mm)	平均値	標準偏差	再捕反復率	測定反復率	FAの反復率	絶対FA	相対FA
オオセッカ	19.46	0.79	0.941 (23)	0.947 (49)	—	0.45	2.31
ウチヤマシマセンニュウ	24.26	0.73	0.951 (18)	—	—	0.22	0.91
オオヨシキリ	28.86	1.79	0.978 (8)	0.971 (112)	0.420 (113)	0.38	1.32
コヨシキリ	21.24	0.53	—	0.929 (32)	0.415 (32)	0.25	1.18
セッカ	20.86	0.76	0.995 (7)	0.947 (46)	—	0.31	1.49
コジュリン	19.67	0.75	0.980 (7)	0.959 (24)	0.305 (24)	1.01	5.13
オオジュリン	20.58	1.11	—	0.973 (80)	0.456 (79)	0.49	2.38
ホオジロ	19.85	0.50	—	0.928 (11)	—	0.45	2.27
アオジ	20.79	0.60	—	0.959 (10)	—	0.25	1.20
カシラダカ	20.53	2.41	—	0.997 (6)	—	0.34	1.66

左右対称性の狂い(絶対FAの絶対値)は、翼長で平均0.7~1.2mm程度で形質値の2%以下であった。翼長における左右対称性のゆらぎの種間の差は少なかった。種内の差をみても、

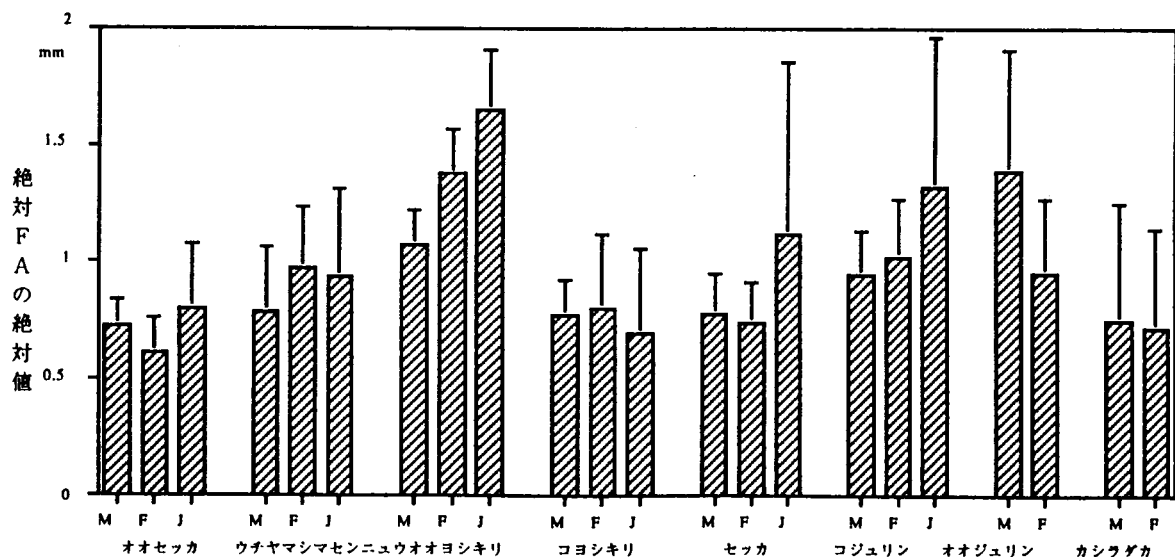


図1. 翼長の左右対称性のゆらぎの種間および種内比較

雌雄差はほとんど見られないが、オオセッカ、オオヨシキリ、セッカ、コジュリン等多くの種において、幼鳥では左右対称性のゆらぎが大きかった。特に、オオヨシキリでは、幼鳥の左右対称性のゆらぎが大きく成鳥の1.5倍程度であった(図1)。これについては後述する。ふ蹠長の絶対FAの絶対値は、各種ともオオヨシキリをのぞき平均0.2~0.4mmの幅に収まっていて、形質値のおよそ1.2~2.4%程度であり、左右対称性のゆらぎの程度は翼長に比べて大きかった。ふ蹠長の左右対称性のゆらぎの雌雄差は見られなかったが、オオセッカ、ウチヤマシマセンニュウ、オオヨシキリ、セッカ等において、成鳥より幼鳥に大きな左右対称性のゆらぎがみられた。オオセッカが年齢の増加に伴い左右対称性のゆらぎが減少していく様子を図2に示した。翼長、ふ蹠長とも左右差が大きな個体、つまり左右対称性が大きく狂っている個体の数が減少していている。成鳥の70%程度の個体が、ふ蹠長では0.2mm以下の左右差しかない(図2)。調査した各種の個体群パラメータ(分散距離、有効個体群サイズ等)の情報は、完全ではない。博多湾のウチヤマシマセンニュウだけは、長期間にわたって研究されているため個体群パラメータはすべてわかっていて、今回、測定した中ではもっとも個体群サイズが小さく、有効個体群サイズはたった60羽であった。危急種のオオセッカと希少種のコジュリンは、分布は限られているが高密度の繁殖個体群を形成しているので、利根川・浮島の両地域を合計すれば、オオセッカで最低200羽、コジュリンで最低1000羽は生息している。オオヨシキリは高密度に広域に分布し、コヨシキリは密度は低いがやはり広域に分布している。オオジュリン、カシラダカ、アオジは冬期に渡ってきて越冬する冬鳥のため繁殖地の個体群構造についての情報はないが、カシラダカは近年減少傾向にあり、アオジは増加しているといわれている。左右対称性のゆらぎとこれらの分布、密度などの個体群パラメータの間の関係のパターンは、まだ、はっきりしないが、有効個体群サイズの限られたウチヤマシマセンニュウでは、ふ蹠長と翼長の左右対称性のゆらぎの間に有意な相関が見られたが(図3： $r^2=0.26$ ,  $P<0.01$ )、同様の傾向

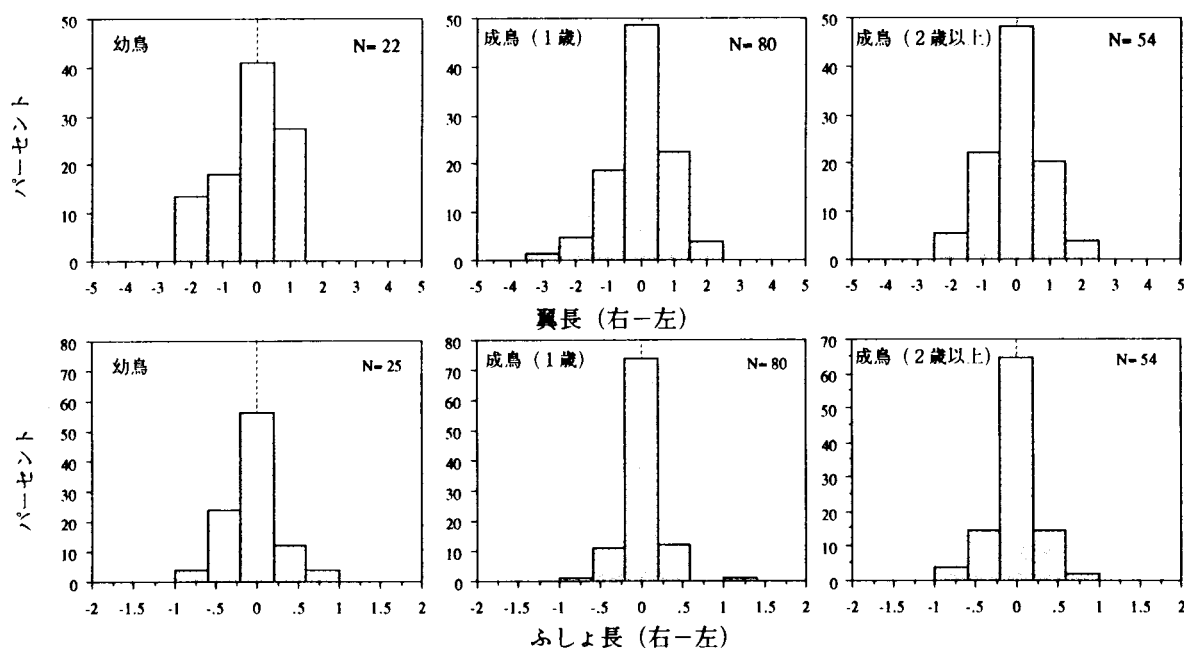


図2. オオセッカの年齢による左右対称性のゆらぎの変化

は他の種では見られなかった。また、コジュリンとオオセッカにおいて分布の中心である神栖と周辺部の浮島を比較すると、周辺部の浮島個体群で左右対称性のゆらぎの程度が大きかった(図4)。霞ヶ浦周辺と利根川河川敷の10箇所のあし原のオオヨシキリ個体群の間で左右対称性のゆらぎの程度は大きくばらついていた(図5)。あし原の面積との相関はないが、孤立した小さいあし原で大きくなる傾向が認められた。

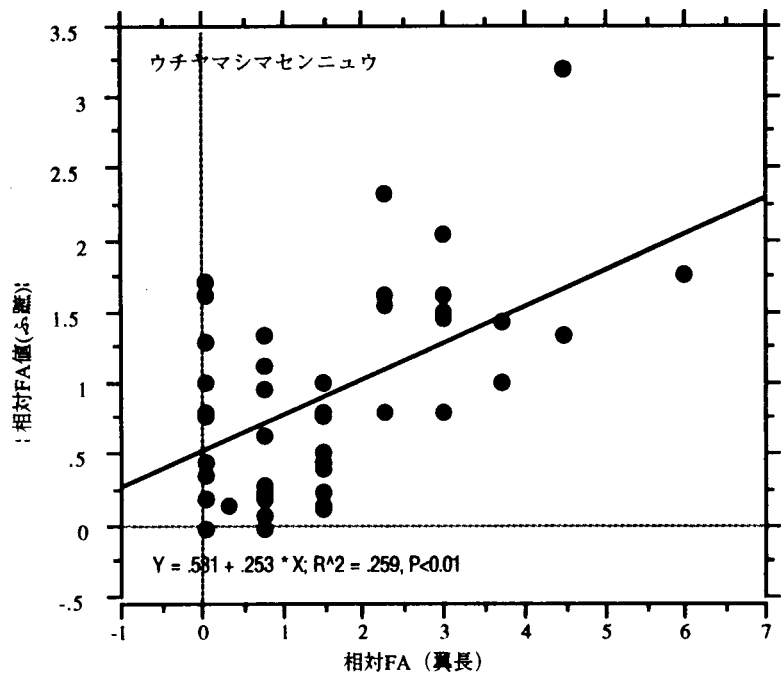


図3 翼長とふ臛長の左右対称性のゆらぎの相関

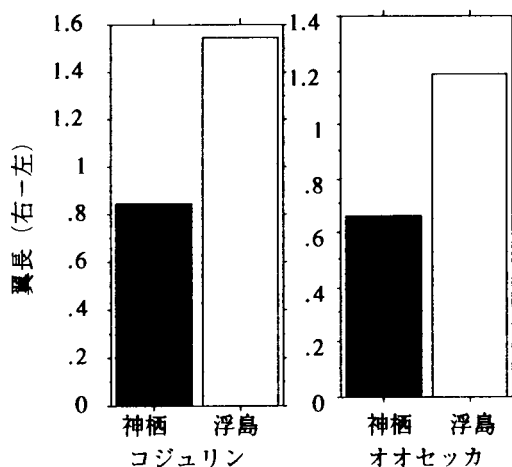


図4. 分布域の中心と周辺の翼長の絶対FAの比較

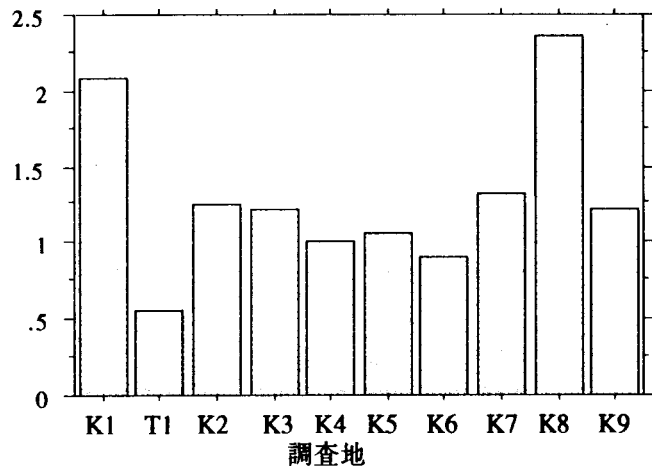


図5 オオヨシキリのパッチ毎の翼長にみられる左右対称性のゆらぎ

〈考察〉

個体群パラメータと左右対称性のゆらぎの関係は、各種について個体群パラメータがすべて明らかになっているわけではないのでまだはっきりしないが、左右対称性のゆらぎは種間、個体群間でばらつきがみられた。左右対称性のゆらぎは、ランダムな発生安定性の狂いによって生じるので、形質間の左右対称性のゆらぎには普通相関が生じないが、形質間で左右対称性のゆらぎに相関が認められるときには形質間に共通の遺伝的なストレスがかかっていることを示唆している (Palmer, 1994)。その意味では、有効個体群サイズの小さい博多湾のウチヤマシマセンニューの個体群では強い遺伝的ストレスがかかっているかもしれない。この個体群では未受精卵が多く孵化率が低い事実も観察されていて、遺伝的劣化が起こっている可能性は十分に

ある。

左右対称性のゆらぎは、一般的に幼鳥の方が成鳥よりも大きい傾向がみられた。左右対称性の整った個体が狂った個体より生き残ることができた結果として左右対称性のゆらぎの程度が減少したのか、餌条件が悪くて左右非対称な羽しか持てなかった幼鳥が換羽により左右対称性のゆらぎの程度を減少させたのかは、現時点ではまだわからない。おそらく前者の可能性が高いと考えられるが、個体識別により左右対称性のゆらぎの程度が年齢とともにどのように変化していくか追跡する必要がある。

また、周辺個体群は中心個体群に比べて遺伝的多様性が低く厳しい環境に曝されているので、遺伝的および環境的ストレスを強く受けた結果、左右対称性のゆらぎが大きくなるといわれている (Møller, 1995b)。コジュリンとオオセッカでは周辺個体群と考えられる浮島において翼長の左右対称性のゆらぎが大きくなっているのが観察され (図4)、この考え方を支持していると考えられた。また、オオヨシキリでは成鳥よりも幼鳥の方がパッチ間の左右対称性のゆらぎのばらつきが大きい傾向があり、質の悪いシンクハビタットで生産された幼鳥で左右対称性のゆらぎが大きくなっているようである。したがって、どちらかといえば遺伝的ストレスより餌条件のような環境ストレスの結果として左右対称性のゆらぎが大きくなっているのではないかと予想される。実際には、遺伝的ストレスと環境ストレスは微妙に絡み合っていて分離するのは容易ではないかもしれないが、まずはDNA解析を行ってみて実際の遺伝的多様性と左右対称性のゆらぎの関係を明らかにする必要がある。

左右対称性のゆらぎは、遺伝的ストレスのみならず環境ストレスにも影響を強く受けるので、遺伝的劣化の指標のみならず環境条件の悪化のが野生個体群に及ぼす影響の指標としても有効であるにちがいない。左右対称性のゆらぎと実際の野外動物個体群の関係の解析はまだ始まったばかりであり、資料の蓄積がまだまだ必要である。

#### 〈引用文献〉

- Clarke, G. M. Fluctuating asymmetry: A technique for measuring development stress of genetic and environmental origin. *Acta Zoologica Fennica* 191: 31-35. (1992).
- Clarke, G. M. Relationships between developmental stability and fitness: Application for conservation biology. *Conservation Biology* 9: 18-24. (1995).
- 環境庁. 日本の絶滅のおそれのある野生生物. 脊椎動物編. 日本野生生物研究センター. 東京. (1991)
- Leary, R.F. and Allendorf, F.W. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: Implications for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 4:214-217. (1989)
- Møller, A. P., Developmental stability, sexual selection and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 6: 493-509. (1993a).
- Møller, A. P. Patterns of fluctuating asymmetry in sexual ornaments predict female choice. *Journal of Evolutionary Biology* 6: 481-491. (1993b).
- Møller, A. P., Morphology and sexual selection in the barn swallow *Hirundo rustica* in Chernobyl, Ukraine. *Proceedings of Royal Society London Series B* 252: 51-57. (1993c).

- Møller, A. P., Developmental Stability and Ideal Despotic Distribution of Blackbirds in a Patchy Environment. *Oikos* 72: 228-234. (1995a).
- Møller, A. P., Patterns of fluctuating asymmetry in sexual ornaments of birds from marginal and central population. *American Naturalist* 145:316-327. (1995b)
- Møller, A.P. & Pomiankowski, A. Punctuated equilibria or gradual evolution: Fluctuating asymmetry and variation in the rate of evolution. *Journal of theoretical Biology*. (1991).
- Palmer, A.R., Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: *Developmental stability: Its origin and evolutionary implications*. Eds. T.A. Markow pp353-364. (1994)
- Swaddle, J. P. and I. C. Cuthill, Preference for symmetric males by female zebra finches. *Nature* 367: 165-166. (1994).

6. 集団の構造や生息地の形が遺伝的変異の減少におよぼす影響  
〈個体ベースモデルによる有効集団サイズの推定〉

生息地の分断化や隔離、また、生物のデモグラフィや行動がどのように集団の遺伝的変異の減少速度に影響するかという問題は、Wrightの研究以来、今日まで多くの研究がなされてきた。しかし、遺伝的変異の減少と野生生物の保全という観点から、この問題は特に近年多くの関心をもたれている。

多くの数理モデル、あるいはシミュレーションでは、ランダム交配をするいくつかの分集団を仮定し、その分集団間の移住の程度を変化させることで、分断化の影響をモデル化してきた。それによると、分集団間の移住が毎世代あたり一頭あれば全体の集団はランダム交配とみなせるという予測を導いている。しかし、多くの生物では、生物は連続的に分布し、その生息地が途中で分断されるという場合がより多いと考えられる。

これまで、Wright(1951)やMaruyama(1972)らによって連続集団での遺伝的減少の速度に関するモデルが開発されてきた。しかし、それらのモデルは、ランダム繁殖、ランダム分散、ランダム分布を仮定して解析されているが、ランダム繁殖とランダム分散という仮定はランダム分布という仮定をくずすことが指摘され、連続集団でのモデルは解析的には困難であるという問題を含んでいる。

そこで、個体ベースモデルにより、個体の分散行動を個々の個体に設定してやることにより、ランダム繁殖、ランダム分散、ランダム分布という仮定の基でのシミュレーションが可能になった。さらに、このモデルでは地理的な障害を自由に設定することができ、連続集団化での分断化の影響を調べることができる。

その結果、15世代目までのシミュレーションで得られたヘテロ接合体頻度の減少スピードから推定した有効集団サイズはWright(1951)の近傍サイズとよく一致したが、200世代までのシミュレーションで得られたヘテロ接合体頻度の減少スピードから推定した有効集団サイズは、Wright(1951)の近傍サイズより大きく、Maruyama(1972)らの予測よりも小さい値になった。

このようなシミュレーションの結果は、これまでの、数学モデルとは、異なる予測がなされ、これまでの方法での有効集団サイズの推定は不適切な場合があることがしめされた。さらに、このモデルは、今後、実際の保護対象生物に即した行動やデモグラフィのパラメータを入

れてやることにより、その生物での遺伝的な減少の予測を行うことが可能になることを示した。

#### 〈分布の形が遺伝的変異の減少におよぼす影響〉

Wright(1951)やMaruyama(1972)らの解析によると分集団間の形が遺伝的変異の減少に影響することが知られている。分集団が四方と交流する2次元上の分布空間では、分集団間の移住が1世代あたり1個体以上のとき、分集団の分化は進まず、遺伝的変異の減少度合いは、全体集団と等しくなる。しかし、1次元空間では、全体集団での遺伝子減少のスピードと等しくなるには、さらに多くの移住を必要とする。

実際の野生動物集団では、集団の形は様々であり、完全な2次元の平面空間と1次元空間の中間の段階を示すと思われる。そこで、様々な分集団の形の変化がどのように遺伝的変異の減少に影響するかを調べるためにシミュレーションを行った。まず格子状に配置した2次元の空間をつくり、各格子の交点に分集団を配置する確率を変化させていった。確率1のとき、完全な2次元の分集団空間となる。

分集団を配置する確率を減少させるほど、遺伝的変異の平衡頻度は上昇したが、その確率が0.5-0.6の間るとき急激に変化した。分集団を配置する確率が0.592のとき、その形はフラクタルになることが知られ、フラクタル地形に遺伝的変異の減少率になんらかの関係があるのかもしれない。

現実の地形の状況はフラクタル地形にあてはまることが多いと思われ、それにともなって、野生生物の分布の形もフラクタルになっていることが少なくないと思われる。従って、現実の生物では、少しの生息状況の変化（人為的な分布の形の変化）によって維持されるヘテロ接合頻度が急激に変化することもありうると考えられ、野生動物保全にあたって、分布の形を考慮して保全を考える必要があると思われる。

#### 〈引用文献〉

Wright, S. The genetical structure of populations. *Ann. Engen.* 15: 323-354 (1951).

Maruyama, T, Rate of decrease of genetic variability in a two-dimensional continuous population of finite size. *Genetics* 70: 639-651. (1972)

研究発表

〈誌上発表〉

- Asami, T., Fukuda, H. and Tomiyama, K. (1993) The inheritance of shell banding in the land snail *Bradybaena pellucida*. *Venus* 52 :155-159.
- Eguchi, K., Takeishi, M. and Nagata, H. (1993) Conservation of wintering hooded cranes in Yashiro, Japan. *J. Yamashina Inst. Ornithol.* 25 :157-165.
- 河田雅圭・千葉聡 (1994) 絶滅のパターンと進化. *科学* 64 :684-690.
- 河田雅圭 (1994) 個体の相互作用が作りだす集団の動態と進化. *遺伝* 48 (9) :22-25.
- Kawata, M. (in press) Exploitative competition and ecologically effective abundance. *Ecol. Model.*
- Kawata, M. (1995) Global and effective properties in ecology and evolution. *Res. Popul. Ecol.* 37 :93-104.
- Kawata, M. and Toquenaga, Y. (1994) From artificial individuals to global pattern. *Trend Ecol. Evolut.* 11 :417-421.
- Kawata, M. (1995) Effective population size in a continuously distributed population. *Evolution* 49 :1046-1054.
- Kawata, M. (in press) The effect of ecological and genetic neighborhood size on the evolution of two competing species. *Evol. Ecol.*
- 幸田正典・山岸哲・原田俊司・堀田昌伸 (1994) 個体数の急増している琵琶湖のカワウ、*Phalacrocorax carbo*の食性に関する報告. *関西自然保護機構会報* 16 (1) :43-48.
- Matsumoto, K., Ito, F. and Tsubaki, Y. (1993) Egg cluster size variation in relation to the larval food abundance in *Luehdorfia puziloi* (Lepidoptera: papilionidae). *Res. Popul. Ecol.* 35 :325-333.
- Nagata, H. (1993) The structure of a local population and dispersal pattern in the Styan's grasshopper warbler, *Locustella pleskei*. *Ecol. Res.* 8 :1-9.
- Nagata, J., Masuda, R. and Yoshida, M. C. (1995) Nucleotide sequences of the cytochrome b and the 12S rRNA genes in the Japanese sika deer. *J. Mamm. Soc. Jap.* 19 :1-8.
- Scriber, J. M., Tsubaki, Y. and Lederhouse, R. C. (1995) Swallowtail Butterflies: their Ecology and Evolutionary Biology, Lederhouse, Sci. Pub., 459p.
- Siva-Jothy, M. T. and Tsubaki, Y. (1994) Sperm competition and sperm precedence in the dragonfly *Nannophya pygmaea*. *Physiol. Entomol.* 19 :363-366.
- Takamura, K. (1995) Chironomids fail to emerge from LAS-contaminated water. *Ecotoxicol.* 4 :245-252.
- Takamura, K. (1996) Changes in sex ratio of chironomid imagines from rice field waters. *Arch. Hydrobiol.* 135 :413-421.
- Takamura, K. (1993) Population changes among chironomid species related to secondary effects of pesticide application in rice fields. *Arch. Hydrobiol.* 127 (2) :205-225.
- Tomiyama, K. (1993) Growth and maturation pattern of giant African snail, *Achatina fulica* (Fersacc) (Stylommatophora; Achatinidae). *Venus* 52 :87-100.
- Tomiyama, K. (1993) Homing behaviour of the giant African snail, *Achatina fulica* (Ferussac) (Gastropoda; Pulmonata). *J. Ethol.* 10 :139-147.

- Tomiyaama, K. (1994) Courtship behaviour of the giant African snail, *Achatina fulica* (Gastropoda; Achatinidae). *J. Mollus. Stud.* 59 :47-54.
- Tomiyaama, K. and Nakane, M. (1993) Dispersal patterns of the giant African snail, *Achatina fulica* (Gastropoda, Pulmonata), equipped with a radio-transmitter. *J. Mollus. Stud.* 59 :315-322.
- Tsubaki, Y. and Siva-Jothy, M. T. (1994) Re-copulation and post-copulatory mate guarding increase immediate female reproductive output in the dragonfly *Nannophya pygmaea*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35 (4) :219-225.
- 椿宜高 (1994) 遺伝的多様性と左右対称性のゆらぎ. *科学* 64 (10) :607-608.
- Tsubaki, Y. and Intachat, J. (1994) Dung beetle community structure in a Malaysian rain forest: gradient from edge to core area. In: *Biodiversity: its complexity and role.* (M. Yasuno & M.W. Watanabe ed., Global Environment Forum, 273p.) p.139-145.
- Tsubaki, Y. and Ono, T. (1995) On the cue for male territorial site selection in the dragonfly, *Nannophya pygmaea*: a field experiment. *J. Ethol.* 13 :105-111.
- 椿宜高 (1995) 生物の”左右対称性のゆらぎ” 保全生物学と性淘汰理論の新しい小道具. *科学* 65 :584-594.
- 椿宜高 (1993) 適応度の指標としての左右対称性. *個体群生態学会会報* 54 (4) :329-330.

<口頭発表>

- 江口和洋・永田尚志・日野輝明・山岸哲 (1995) アカオオハシモズの配偶様式. 第42回日本生態学会大会 (盛岡)
- 河田雅圭 (1995) 血縁選択における雄の分散の役割. 日本動物行動学会大会 (兵庫県人と自然の博物館)
- 河田雅圭 (1993) 個体の行動からグローバルパターンへ. 第12回日本動物行動学会大会 (静岡)
- 河田雅圭 (1994) 生態学的有効サイズと探索型競争. 日本生態学会大会 (福岡)
- 河田雅圭 (1994) 生態学的近傍と遺伝的近傍が共進化に及ぼす影響. 第13回日本動物行動学会大会 (大阪)
- Nagata, H. (1993) Mating systems in the styan's grasshopper warbler (*Locustella pleskei*): Who control a mating system? 2nd Int. Ornithological Semi. (Chichibu)
- 永田尚志 (1995) ウチヤマシマセンニュウの配偶パターン. 第14回日本動物行動学会大会 (三田)
- Nagata, H. (1994) Trade-off between current and future reproductive success in the monogamous Styan's grasshopper warbler, *Locustella pleskei*. 5th Int. Behav. Ecol. Congr. (Viena)
- 永田尚志 (1995) 野外鳥類個体群にみられる左右対称性のゆらぎについて. 第42回日本生態学会大会 (盛岡)
- 永田尚志 (1995) 鳥類個体群にみられる左右対称性のゆらぎをどうとらえるか?. 日本鳥学会大会 (東京)
- 永田尚志 (1994) 利根川氾濫原におけるオオセッカのテリトリー分布. 日本鳥学会大会 (上越)



椿宜高 (1993) 動物行動学と保全生物学. 第12回日本動物行動学会大会 (静岡)

椿宜高・松本和馬 (1994) ギフチョウ雄の交尾成功度と左右対称性のゆらぎ. 第13回日本動物行動学会大会 (大阪)

椿宜高 (1994) 絶滅の中の生態学プロセス. 第41回日本生態学会大会 (福岡)

椿宜高・富山清升 (1995) メダカにおける生長速度の個体変異と左右対称性のゆらぎ. 第42回日本生態学会大会 (盛岡)

Tsubaki, Y., Siva-Jothy, M. T. and Ono, T. (1994) Re-copulation and post-copulatory mate guarding increase immediate female reproductive output in the dragonfly, *Nannophya pygmaea*. 5th Int. Behav. Ecol. Congr. (Nottingham)