

F-1 野生生物集団の絶滅プロセスに関する研究
 (4) 数理モデルによる絶滅プロセスの総合的解析
 ①メタ個体群の動態と絶滅確率に関する研究

研究代表者 国立環境研究所生物環境部上席研究官 椿 宜高

環境庁国立環境研究所

生物環境部	上席研究官	椿 宜高
地球環境研究グループ	野生生物保全研究チーム	高村健二・永田尚志
(委託先)	九州大学理学部	巖佐 庸
	東京大学教養学部	嶋田正和
	東北大学理学部	河田雅圭

平成8～10年度合計予算額 21,968千円
 (平成10年度予算額 6,992千円)

〔要旨〕野生生物集団の絶滅リスクを推定する方法を開発した。非常に簡単なカノニカルモデルを用いて絶滅確率を推定する公式を導いた。この公式によって、さまざまな要因、たとえば生息地の縮小と環境劣化による生存率低下とのもたらすリスクを比較することが可能になった。カワラノギク自然個体群とアズキゾウムシ実験個体群を対象に、メタ個体群の動態と絶滅確率に関する調査・実験・シミュレーション解析を行った。カワラノギクでは、河原に調査区を設け、発芽・実生・ロゼット・開花個体のステージ間の生存率から推移率を求めた。それをもとに、空間構造を考慮した格子モデルでシミュレーション解析した。その結果、現在の多摩川の環境条件では将来の絶滅確率がかなり高いことが予測された。弱有害遺伝子の蓄積による絶滅確率の増加が、有害突然変異率、個体数、生息地の形や分断化によってどのように影響されるかについて個体ベースモデルを用いたシミュレーションによる研究を行った。繁殖力の低い生物では、個体数が1000以上でない場合、有害突然変異率が1世代・1ゲノムあたり0.4と低かったとしても、弱有害遺伝子の蓄積が、絶滅を引き起こすことがわかった。

〔キーワード〕絶滅リスク、時系列データ、弱有害遺伝子、メタ個体群、個体群存続可能性解析

1. 序

野生生物集団の絶滅をもたらすプロセスには、さまざまな要因がはたらいっている。たとえば人間活動による環境の劣化、生息地の縮小、生息地の分断化、病原体の蔓延、環境の汚染、遺伝的劣化などである。野生生物が、生息地の破壊・消失など人間活動による直接的な影響による絶滅から免れることができたとしても、分断化し縮小した生息地に残った小集団は、環境変動、少数個体群による偶然性変動、遺伝的劣化、寄生・病気・捕食の侵入等、様々な絶滅の危険にさら

されている。そのため、生態学、遺伝学、生理学、病理学、疫学、数理生物学などの関係する領域を統合し絶滅に至るプロセスを理論的に解明することにより、絶滅率の予測法を開発し、絶滅危惧種の管理に役立てることが必要である。また、生物集団は、自然界では多かれ少なかれ空間的に散在して分布し、メタ個体群を形成している。近年、開発などによる生息地の細分化によって、メタ個体群構造をとらざるを得なくなる生物が増加しており、メタ個体群の研究は生物の保全においても重要になっている。

ここでは、非常に簡単なカノニカルモデルを用いて絶滅確率を推定する公式を導き、絶滅をもたらす要因間のリスクを比べること、実証的なデータに基づいたモデルによるシミュレーションでメタ個体群全体の動態を推定し将来を予測すること、弱有害遺伝子の蓄積による絶滅確率の増加が、有害突然変異率、個体数、生息地の形や分断化によってどのように影響されるかについてシミュレーションし、解析した。

2. 研究内容

(1) 生物集団の絶滅リスク解析リスク管理方法への数理的研究

①序論

野生生物集団の絶滅をもたらすプロセスにはさまざまな要因がはたらいている。これらの要因のうち、いずれの要因がどれだけ他より重要かについて議論をすることが、絶滅危惧種の保全策を立案するときには必要である。また、ある保全管理方法下で生じる絶滅リスクと別の管理方法下での絶滅リスクとを比較すること、もしくは、ある集団（もしくは種）に生じる絶滅リスクと別の集団（種）に生じるものとを比べる方法がなければ、適切な管理計画を評価することは困難である。ここでは、野外データが十分に得られない状況において絶滅のリスクを推定する方法を開発した。具体的には、非常に簡単なモデル（カノニカルモデル）を用いて絶滅確率を推定する公式を導いた。それによって、さまざまな要因、たとえば生息地の縮小と環境劣化による生存率低下とのもたらすリスクを比べるといったことが可能になる。次に、対象の集団に対する生態的知識が限られているときに推定する方法を開発した。さらに、異なる集団に生じるリスクを組み合わせるばあいに生じる問題について論じた。

②研究目的

本研究では、比較的データがない状況において絶滅のリスクを推定することを考えた。そのために非常に簡単なモデル（カノニカルモデル）を用いて絶滅確率を推定する公式を導いた。それによって、さまざまな要因、たとえば生息地の縮小と環境劣化による生存率低下とのもたらすリスクを比べるといったことができるようになる。次に、対象の集団に対する生態的知識が限られているときに推定する方法を開発した。最後に、異なる集団に生じるリスクを組み合わせるばあいに生じる問題について論じた。

③結果と考察

ア. 簡単なモデルにもとづいた公式によって複雑な状況での絶滅を推定する

まず標準となるモデル（カノニカルモデル）についての絶滅待ち時間の公式を求めておく。

$$\frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K} \right) + \sigma_e \xi_e(t) \circ Zx + \xi_d(t) \sqrt{x}$$

（式1）

次に個体数変動の時系列より最尤推定により3つのパラメータを決め、公式により絶滅リスクを推定する。個体数が環境収容力近くからスタートすれば、個体群の絶滅は世代当たり一定の確率で生じ、待ち時間は指数分布をする。この状況では、さまざまな絶滅リスク要因の重要性を世代当たり絶滅確率の上昇、もしくはその逆数である絶滅待ち時間の短縮、という単一の尺度で評価することができる。この方法により、野外集団について、多量の情報がなくても絶滅リスク推定が可能になる。内的自然増加率 r が別の情報源により推定できているときには、環境収容力 K や環境確率性の強さ σ_e^2 は時系列からかなり正確に推定でき、絶滅待ち時間も正確に求められる。

別の情報がない場合には、時系列からすべてのパラメータを求めることは可能だが推定値にはある程度の分散が含まれるが、絶滅時間の対数についてはそれほど悪くない推定がなされる。漁獲データのように個体数の相対値はわかっても絶対値が推定できない場合でも（環境収容力 K が未知）、増殖率 r 、環境確率性 σ_e^2 を推定できる。推定において最尤推定は不偏推定ではないと考えられ、データ数が少ないときには増殖率 r は若干過大評価される。有害化学物質への暴露や生息地の縮小などの要因はこれらのパラメータの変化で表され、それぞれの要因が絶滅確率をどれだけ上昇させるかを計算できる（図1）。実際の生存率や出産率を生態学的な研究から調べることが困難な場合でも、式1のモデルを仮定すると、時系列データの自己相関関数から、 r 、 K 、 σ_e^2 を推定でき、更に絶滅確率を求めることができた。

このようにした理由にはいくつかの理由がある。まず、できるだけ簡単なモデルを基礎として方法をつくりあげたことである。特定の集団の絶滅リスクを測定するには、より複雑な構造を取り込んだモデルが望ましい場合がある。しかしそのようなモデルは長年にわたる生態的研究がなければつくり得ない。1つの化学物質は多くの生物種に影響を与える可能性を考えると、それらのすべてについて詳細な生態情報が得られている場合はとても少ない。そのため最小限の情報で、絶滅リスク解析が可能になるように考えた。簡単なモデルを用いるもう一つの理由は、一般モデルをもちいることで、絶滅リスクの増大に関して、生息地縮小の効果と生存率低下の効果が、安定な大集団と不安定な小集団とで違った効果をもたらすことなど一般的な法則性を導くことができるからである。現実的で詳細なモデルでは一般的傾向を導くことには困難がある。しかしながらリスク評価の部分については、もし十分なデータがあるならば複雑で現実的なモデルに置き換えたとしてもそのまま用いることは可能である。

次に、基本モデルとして、密度制御の含まれたモデルをもちいたことがある。

保全生物学の多くの絶滅時刻推定モデルでは、時系列の外挿という考え方に基づいて密度制御を入れないモデルに基づいて行なわれている。これは保全生物学の目的としては望ましい。しか

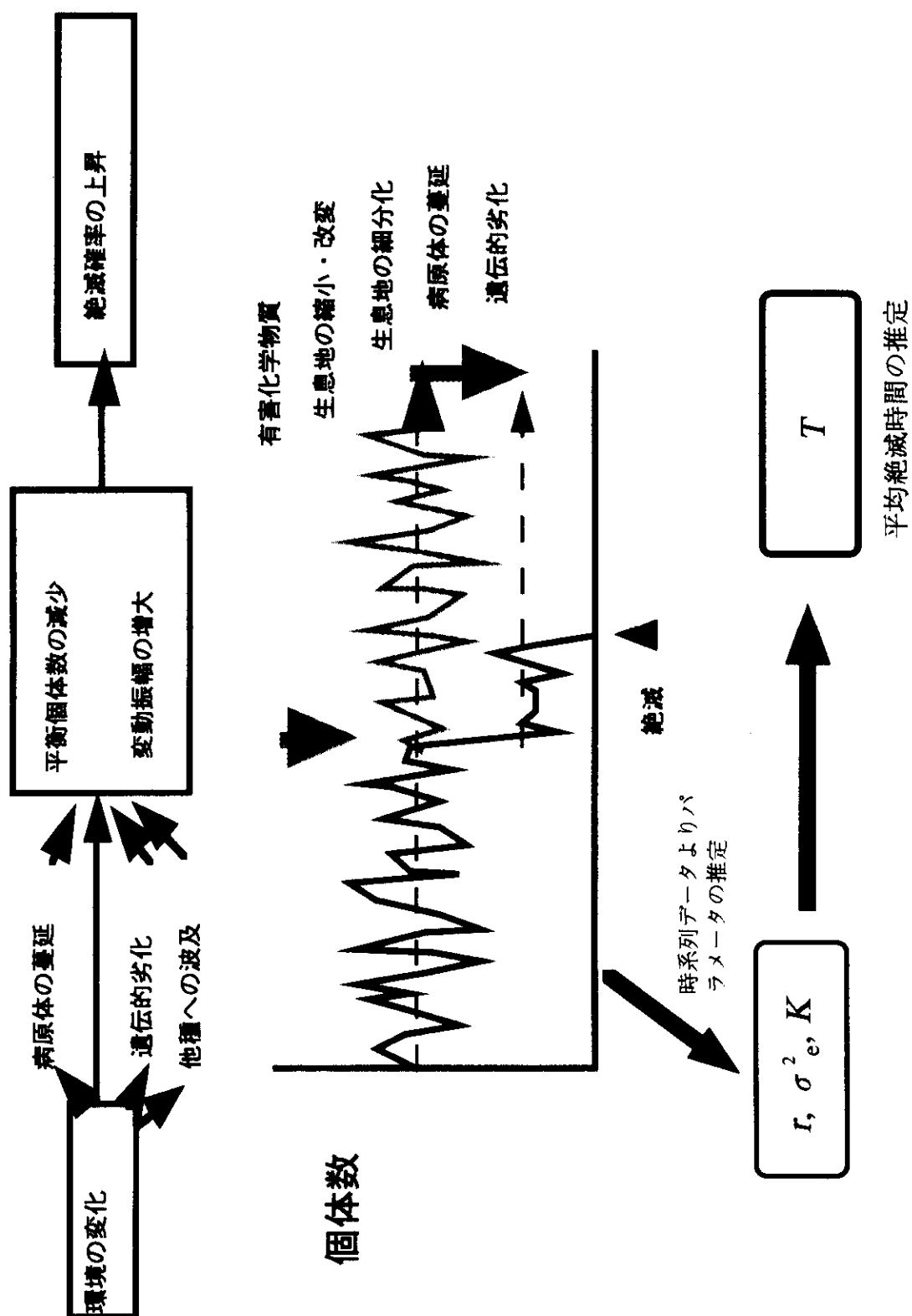


図1. 時系列データからパラメータを推定し、平均絶滅時間を計算する

し、現在考えているような、生息地の縮小や生存率のわずかの低下といった要因で直ぐには絶滅をひきおこさないけれども、長期の絶滅のリスクを上昇するといった状況を取り扱うことはこの方法ではできない。そのため密度制御および環境揺らぎをもちいた絶滅時間推定の新しい方法の開発が必要である。

この方法の成果として、絶滅確率を基準にして異なる絶滅リスク要因の重要性を比較することができる。たとえば、有害化学物質を環境に流失させたときに集団の絶滅リスク増大量を計算し、それと同じだけのリスク増大をもたらす生息地縮小量を計算することができる。それによると、化学物質の量と害の関数関係の非線形性がきわめて大きな役割を果たすことがわかった。たとえばごくわずかな有毒化学物質でも、大幅な生息地縮小と同等の効果をもたらす場合があることが示された。これらの換算を、フナ集団を用いて漁獲データをもとに試算した。

本当の集団はいくつかの部分集団にわかれているとか、齢の構成があるとか、休眠卵・休眠種子がある、競争者や共生者、寄生者、餌などの他種がいるといった構造をもつ。それぞれの場合について、簡単な構造のない集団について求められた公式をあてはめたときにどれだけの誤りをひきおこすのかを明らかにしていくことが必要である。簡単な部分集団構造については行なったが、これをさまざまな他の構造について解析をすすめることが必要である。

具体的な例としてフナ集団を取り上げて、試算した。フナ集団の構造で重要なのは、有性・無性の存在であり、共存において、配偶者選択性・有性集団の雌バイアスの性比・病原体への耐性の差異が重要であると考えられる。実験・野外調査により各要因の存在を明らかにした。モデルによると、配偶者選択性だけ考えた場合、狭いパラメータ範囲でしか共存せず、雌バイアスの性比はさらに共存できる配偶者選択性のパラメータ領域をさらに狭くする。配偶者選択性に加えて病原体への耐性の差異を考慮すると、配偶者選択性の広いパラメータ範囲で共存がおこる。

イ、絶滅リスクを個体数の時系列からどこまで読み取れるのか？

絶滅のリスクを評価するにあたり数学モデルやコンピュータシミュレーションモデルが用いられるが、そのときのもっとも大きな問題は野外生物集団に関するパラメータの値が通常は推定できないことである。ことに環境の揺らぎの強さを知ることは、絶滅リスク推定にもっとも重要でありながら、長年の生態研究データが蓄積していない場合にはきわめて困難である。

この困難を解決するために、個体数の変動の時系列を用いる新しい方法を開発した。個体数変動の時系列より最尤推定により3つのパラメータ（増殖率 r 、環境収容力 K 、環境確率性 σ_e ）を決め、公式により絶滅リスクを推定する。

この方法により、野外集団について、多量の情報がなくても絶滅リスク推定が可能になる。

信頼性を調べたが、内的自然増加率 r が別の情報源により推定できているときには、環境収容力 K や環境確率性の強さは時系列からかなり正確に推定でき、絶滅待ち時間も正確に求められる。別の情報がない場合には、時系列からすべてのパラメータを求めることは可能だが推定値にはある程度の分散が含まれる。しかし絶滅時間の対数についてはそれほど悪くない推定がなされる。

さらに、モデルのパラメータを時系列データを用いて推定するときに、時系列の短いときにも、

バイアスを取り除くことと、信頼区間を求めることがモンテカルロサンプリング法という新しい方法を導入することによって可能になった。

ウ．複数集団もしくは複数種の間でのリスクの比較

保全政策を決定しようとするときに、しばしば複数の集団や種に対して異なる影響を与える政策の中でいずれが望ましいかを評価することが必要になる。すると別々の集団の絶滅リスクをまとめて全体としてのリスクを評価せねばならない。

まず、平均絶滅時間がそれぞれの集団について推定できた場合に、平均絶滅時間の逆数の和を最小にするもの、単純和を最大にするものでは、大きくことなる政策を推奨することを示す。平均絶滅時間の逆数の和を最小にする基準では、多数の集団のうちで一番絶滅しやすい集団のリスクを小さくすることを重視するため、安定で平均絶滅時間の長い集団の保全が手薄になる傾向がある。これに対して、平均絶滅時間の単純和を最大にする場合には、減じかけている集団の保全よりも安定な大集団のリスクを重視する。

これらの基準を統一的に理解するために、より一般的なリスク基準を提唱する。それはたとえば生残集団数の期待値の（重みつき）時間積分を最大化するといった形をしている。複数集団のリスクを総合するためのこの統一的基準が推奨する最適方法は、どのような時間でのどのような条件設定での存続多様性を重視するかによって、違った基準に帰着されることをしめす。具体的には、

（ア）生存した集団の多様性を測定する時間スケールが短いと平均絶滅時間の逆数の和を最小にするものが最適だが、もっと長期間での存続を最大にする場合には、対数の和を最大にするものや単純和を最大にするものになる。

（イ）政策は、一旦決めると変更できない場合に比べてコストなしに変更できる場合には短時間での絶滅リスクを重視する傾向をもつ。

（ウ）1 集団でも残っていればよいとする場合には、生存集団数に比例して価値があるとする場合に比べて、安定した生息地での存続を重視する傾向がある。

また地理的遺伝変異を考慮するために、集団の間での系統樹の枝の長さの合計値を最大にする基準についても議論した。

エ．絶滅リスク評価にもとづくリスク管理の今後の研究課題

簡単なモデルにもとづいて導いた平均絶滅時間の公式は、構造のある生物集団にどのように拡張できるのか、どのように誤りをもたらすのかについてはさまざまな発展が必要である。たとえば、餌の動態を介した時間遅れの効果などさまざまな重要なテーマがある。集団がいくつかの生息地に分かれていて、移住によりつながっているとし、全体のメタ個体群が絶滅するまでの時間をうまく推定できるかどうかを調べる。これによって生息地の分断化や縮小による絶滅率上昇、また保護区の間での回廊のもつ効果を明らかにする。

生息地の間の環境変動の相関（同時絶滅の可能性）や移住にともなうコストを考慮し、生活史や生息地の特性ごとに、保護区域の空間配置やつながりかたの最適化を議論する。

個体の移動分散力や生態相互作用の範囲が集団全域に比べて小さい効果を格子モデルを調べる。個体が集中分布をするために、絶滅しやすくなる。また病原体が近傍に感染しやすくなる効果や病原体の侵入によって宿主が減びる可能性がある。さらに、火事や台風などの攪乱は空間的に集中して生じるために、攪乱を受けたときの絶滅も大きい。この程度を見積もる。

年齢構造・サイズ構造のある集団について時系列から絶滅率を推定する方法を確立する。植物では休眠能力や散布能力のある種子は絶滅の危険を減らすと言われるが、その効果を定量的に見積もる。とくに季節的環境におかれた場合に、年齢およびサイズごとに集団を存続させるための効果に関する測定法を確立する。これは、フィッシャーの繁殖価を拡張することによって可能になる。そのことによって、保全に際してどのような年齢、もしくはサイズや社会的地位にある個体を保護することが集団の保全に効果的なのかを明らかにできる。

次に、1つの種の絶滅は、それと相互作用する多数の他の種に波及し、数種が続いて絶滅するドミノ効果が知られている。この影響をみつめる方法はあるか？これは一般化の難しい問題であるが、まず特定の例を取り上げて調べていくことが必要であろう。

これらのプロジェクトの目的は、野生動物や植物の保全に対しても、リスク管理という考え方を入れることにある。どのような管理システムのもとであっても絶滅のリスクをゼロにはできない。とすれば、あるところで生じる絶滅のリスクと他の状況で生じるリスクとともに考慮しそれらを合理的に管理するという発想である。そのためには環境経済学で発展しているリスク管理という考え方を保全生物学にももちこむことが必要であろう。

(2) メタ個体群の動態と絶滅確率に関する研究

①カワラノギク自然個体群

ア. 序論

生物集団は、自然界では多かれ少なかれ空間的に散在して分布し、メタ個体群を形成している。近年、開発などによる生息域の細分化によって、メタ個体群構造をとらざるを得なくなる生物が増加しており、メタ個体群の研究は生物の保全においても重要になっている。メタ個体群の研究は数理モデルや空間構造化モデルでのシミュレーションによる理論研究が活発に行われているが、現実の野外調査データに基づいてモデルを適用した研究はまだ少ない¹⁾。生物の保全のためには、局所個体群の絶滅と生成に大きな影響を及ぼし、メタ個体群全体の動態を左右する要因を知り、その絶滅に影響を及ぼす要因の効果を定量的に分析することが必要である。メタ個体群全体の動態を長い年月に渡って調査することは困難であるので、局所個体群レベルで野外調査を綿密に行い、実証的なデータに基づいてモデルによるシミュレーションでメタ個体群全体の動態を推定し将来を予測することが、実行可能な現実的方策である。

イ. 研究目的

本研究で対象としたカワラノギクは、関東の限られた河川敷の丸石河原に生息する可変性二年

草であり、鬼怒川・多摩川・相模川で生息が確認されている。種子は 3 月から 5 月に丸石河原の石の間などに発芽する。種子発芽には、苔など生えていない石の下の湿潤な隙間がセーフサイトになっているといわれる²⁾。水質の富栄養化によって藻類が繁茂し、それが枯死して石の間に詰まることで土壌化が早まり、セーフサイトの維持される年数が短くなったことは、カワラノギク衰退の一因とされる²⁾。

実生は乾燥に弱く、夏の乾燥による死亡率が高い。実生は秋にはロゼットとなり、ロゼットの状態で 1～数年すごす。ロゼットは 10 数 cm しか草丈がないため、他の多年草との競争に弱く、他の多年草がまだ侵入していない貧栄養条件で乾燥の厳しい丸石河原にしか生息できない。ロゼットの一部は秋に花茎を伸ばし、10 月～11 月に開花する。ポリネーターはハナアブ類で、これらは豊富に存在し、花粉制限はなく、また自家和合性・不和合性の個体が共に存在するが²⁾、強い近交弱勢は見られない。栄養繁殖は行わず、開花した個体はその後枯死する。種子は 12 月～1 月に、主に風や水流によりに散布される。カワラノギクが持つ栄養繁殖をせず埋土種子群を形成しないという特性は⁴⁾、モデル化を容易にしているといえる。

以上のことから、本研究では、カワラノギクについて、野外調査のデータに基づいてメタ個体群構造を想定した空間モデルを作成して将来予測を行い、カワラノギクの絶滅に強く影響する要因を定量的に分析することを目的とした。

ウ. 野外調査

府中市四谷地区と羽村市草花地区の 2 地域個体群で調査区を設け、発芽期・実生・ロゼット・開花期の個体数とステージ間の生存率の調査を行った。四谷地区はすべての局所個体群が衰退期にり、草花地区には衰退期の局所個体群と最盛期の局所個体群がある。草花地区では最盛期にある局所個体群を調査した。

調査の結果、四谷地区では実生は存在しなかった。衰退期にある四谷ではもはや実生の定着が不可能になっていると考えられる。ロゼットは 0.5-0.6 の年間生存率であった。実生・ロゼットの個体数密度と開花後のロゼットの生存率は草花が四谷より有意に高く、ロゼットから開花個体への遷移確率は四谷が草花より有意に高かった。しかし、開花前のロゼットの生存率については、有意差がなかった。

四谷地区については 1995 年に府中四谷橋の建設工事があったため、東京都建設局(1995)によって環境アセスメント調査が 1993 年～95 年のロゼットと開花個体の個体数について行われている。東京都建設局(1995)のデータについても平均個体数密度と遷移確率を計算した。実生密度について調査されていないので、ロゼット・開花個体・開花個体への遷移確率のみの分析した結果、今回の調査と同じ様な値が得られた。

エ. 1つの地域個体群を対象とした格子モデル解析

初めに、カワラノギクの地域個体群 1 つに相当する規模での格子モデルを構築した。全格子状環境は 5 セル×20 セル、1 つ 1 つのセルは 50m×50m の生息地を想定しており、このセルサイズは局所個体群 1、2 個に相当する。

セル間の種子の移動としては、隣接セルからの短距離散布、地域個体群内の離れたパッチ間の中距離散布、異なる地域個体群からの長距離散布を考えた。長距離の散布は、一定数のランダムな位置のセルに散布され、散布される種子数は、その時の地域個体群全体の個体数に比例すると仮定した。これは、メタ個体群内にある地域個体群の動態は互いに同調している状況を想定していることになる。

地域個体群全体には、洪水による攪乱が加えられ、洪水は大・中・小 3 つの規模があり、それぞれが一定の頻度でランダムに起こる。起こる頻度は規模が大きいほど小さくなるとし、最大の洪水が起こる頻度を「洪水頻度」で呼ぶ。

各セル内の動態は、ステージ構成ベクトルに推移行列をかける方法で時間発展を計算した。ステージ構成ベクトル S_t 、 R_t 、 F_t は世代 t の実生・ロゼット・開花個体の個体数を表し、推移行列にステージ構成ベクトルをかけることで次の世代 $t+1$ での各ステージの個体数が得られる。推移行列の P_{ij} は、ステージ i からステージ j への遷移確率を表す。 cg は散布された種子が発芽して 5 月頃見られる実生となる確率で、 c は種子がセーフサイトにたどり着ける確率を表した定着成功率、 g が潜在的に種子が持っている発芽出来る確率を表す。

P_{ij} 、 c は他の多年草による被陰などの影響を受け、局所個体群が空パッチの丸石河原に新たに生成してから年数 τ にしたがって指数関数的に減衰するとした。さらに、洪水後の空き地に局所個体群が生成してから一定以上の年数が経過すると、他の多年草が侵入して完全に被陰されてしまうために実生は定着できなくなるとし、この年数を以後「多年草侵入年数」と略す。

その年に生産される種子数は、 $F_t \times (1 \text{ 株当たり頭花数}) \times (1 \text{ 頭花当たり平均種子数})$ で表される。

1 株当たり頭花数はロジスティック式に従って開花個体密度から密度効果を受ける。この生産された種子が、空間構造の導入の際に述べた短距離・中距離・長距離散布に従って散布さるとして計算した。

カワラノギクの生態的特徴から、洪水頻度と多年草侵入年数が個体群動態に大きな影響を及ぼすことが予想される。これらのパラメータを変化させて各々の値についてシミュレーションを 500 回ずつ繰り返して行い、100 年後の絶滅確率および平均個体数について感度分析を行った。また、カワラノギクの定着成功率は、野外での播種実験や本研究での野外調査の結果から大きく変動することがわかっているため、定着成功率についても変動させてシミュレーションを行った。

その結果、このシミュレーションモデルの予測と、1993 年～1999 年のステージ別個体数データ（東京都建設局の環境影響評価における調査データ+今回の著査）を比べると、実際の局所個体群の衰退過程（ピークから約 7-10 年で衰退・消滅）をかなり定量的に記述し得ることが分かった。また洪水頻度・多年草侵入年数が共に悪条件となっている場合、それぞれのパラメータが単独で悪化した場合よりも絶滅頻度の増大が急で、相乗効果があることがわかった。

オ. 多階層格子シミュレーションによるメタ個体群全体の解析

以上のような 1 つの地域個体群の格子空間を、さらに上流から下流に複数配置して、多階層格子モデルにした。これは、各々の地域個体群の環境変動に同調が見られる場合から見られない場合まで、環境変動の効果を自由に取り込めるようにするためである。

洪水の発生はどの地域個体群も完全に同調していると想定した場合、メタ個体群全体の個体数動態は大きな振幅を伴って変動し、100 年の間に絶滅に瀕する状態まで低下することがしばしば見られた。それに対して、各地域個体群に起こる洪水は、完全に非同調であると仮定した場合には、1 つ 1 つの地域個体群の個体数密度には大きな変異が生じたものの、メタ個体群全体では、安定した振幅の小さな変動に納まった。このことから、広い地域間での環境変動の同調性が重要であることが示された。

環境変動の同調性がメタ個体群全体の絶滅確率を上げることは、カリフォルニア・マダラフクロウの研究例でも示されたことであり⁴⁾、今後、多摩川では実際にどの程度の同調性があるのかを調べることが重要となる。

②アズキゾウムシ実験個体群

ア. 序論

生物集団は、必ず齢やステージ（発育段階）による齢構成を持ち、齢別の生存率と繁殖力は、いつの時期にどのくらいの数の子を生むかという、生存と繁殖のスケジュールを規定する重要な要因である。これらの生活史パラメタは推移行列にまとめられ、この行列モデルを用いた解析は、生活史の進化の理論的な枠組みを与えるものである⁵⁾。

本研究では、アズキゾウムシ実験個体群を対象に、劣性の有害突然変異を持つ黒化型系統、野生型系統、及びその F1 の 3 系統の齢別生存率と齢別繁殖力を比較することにより、推移行列要素となる生活史パラメタを抽出し、どの要素の差が適応度の違いに最も強く効いているかを感度分析で調べた。さらに、いくつもの小さな局所個体群に分かれて、その間でわずかに個体の行き来がある状況を想定して、個体ベースモデルで各局所個体群の各遺伝子型の交配頻度を計算し、変動環境下でのメタ個体群の絶滅確率をシミュレーションにより予測・評価した。

イ. 実験材料と方法

黒化型系統 (sCbl) は、柏木と内田⁶⁾により修善寺系統から分離されたもので、F1 がすべて野生型の表現型になり、F1 どうしの掛け合わせで F2 では 3:1 で野生型と黒化型が分離することから、1 遺伝子座 - 2 対立遺伝子の単純な遺伝様式に従うと報告されている。これを用いて、sCbl 系統の日齢別の産卵数・その孵化率・成虫生存率・産まれた幼虫の羽化までの生存率を測定し、野生系統 (jC) と比較した。また、sCbl 系統と jC 系統の F1 を作成したが、これは sCbl 系統を母親としたときと父親としたときの 2 交配を調べた。

ウ. 実験結果

sCbl 系統は野生型の jC 系統と比べて、1 雌当たりの総産卵数・孵化率ともに有意に低く、各々約 1/2 の値を示した。SCbl 系統は産卵が早々と終わってしまい、短命であった。また、sCbl × jC で F1 を生産する交配では全個体が表現型上は野生型になったが、P 世代で sCbl が雌であるときには、それが雄であるときよりも有意に子孫生産数が低く、細胞質遺伝因子の効果が示唆された。F1 どうしの交配では、野生型分離比は 3:1 から有意に外れることはなかった。これは柏

木と内田の報告どおりである。しかし、F1 の 1 雌当たりの F2 生産数は、F1 の母親 (P 世代) が sCbl 系統であるか jC 系統であるかによって異なり、P 世代の母親が sCbl 系統である場合には有意に F2 生産数が低かった。よって、ここでも細胞質遺伝因子の効果は見られた。

エ. 個体ベースモデルによる解析

実験結果から、各々の遺伝子型の推移行列が作られた。これをもとに、局所集団が n 個体からなるメタ個体群系を想定し、個体ベースモデルを作成した。各個体のは遺伝子型を持ち、局所的な交配から各遺伝子型の推移行列により子孫を生産する。これにより各遺伝子型ごとに次世代の個体数が決まると、ここからまた局所集団内で個体が交配するとした。黒化型遺伝子は、ホモ接合になると適応度が著しく低下する。また、各個体はその母親・祖母が黒化型か野生型かの属性を有しているとした。局所集団間の移動は、ごく稀に m の頻度で個体が移動するとした。

このシミュレーション解析は、現在進行中であるが、局所集団が頻繁に消滅するような結果が得られており、局所集団サイズ・メタ個体群が抱える局所集団の数・移動率が重要であることが分かった。

③ 引用文献

- 1) 嶋田正和. 攪乱を受けるパッチ状環境での植物と植食性昆虫 科学 Vol.64 No.10 662-671. (1994)
- 2) 倉本 宣. 多摩川におけるカワラノギクの保全生物学的研究, 緑地学研究 第 15 号 120pp. (1995)
- 3) Washitani, I. Takenaka, A. Kuramoto, N. & Inoue, K. *Aster kantoensis* KITAM., an endangered flood plain endemic plant in Japan: its ability to form persistent soil seed banks. Biol.Cons. 82, 67-72. (1997)
- 4) LaHaye, WS, Gutierrez, RJ, & Akcakaya, HR. Spotted owl metapopulation dynamics in southern California. Journal of Animal Ecology 63: 775-785. (1994)
- 5) Caswell, H. Matrix Population Models. Sinauer Ass., 328pp. (1989)
- 6) Kashiwagi, M. & Utida, S. A new mutant in *Callosobruchus chinensis* L. (Coleoptera: Bruchidae). Applied Entomology and Zoology 7: 95-96.

(3) 生息地の構造が有害遺伝子蓄積による絶滅に与える影響

① 序論

弱有害遺伝子の蓄積による絶滅リスクについては、意見が一致していないが、Lynch ら^{1,2,3)}の研究では個体数が数百程度の生物は有害突然変異による個体群の絶滅 (mutation meltdown) の危険性があることを指摘している。そのため、弱有害遺伝子の蓄積による絶滅確率の増加が、有害突然変異率、個体数、生息地の形や分断化によってどのように影響されるかについてシミュレーションによる研究を行った。

② 材料および方法

ア. シミュレーションモデル

有害遺伝子の効果を調べるためにシミュレーションを行った。ゲノムサイズが 1000 である 2 倍体有性生殖個体の集団を想定した。各接合体（個体）には一世代あたり U の率で有害突然変異が生じる。 $s=0.05$ だけ生存率が低下するような突然変異を仮定した。個体の適応度 W は

$$W=(1-s)^n(1-hs)^m$$

で計算した。ここで、 n は有害突然変異がホモ接合体になっている遺伝子座数、 m は有害突然変異がヘテロ接合体になっている遺伝子座数である。

雌個体は半径 50 の中からランダムに雄を選び交配する。雌個体が生む子供の数の上で計算した適応度と近隣の個体数による密度依存効果によって決定される。生まれた子供は、親の生息していた場所から標準偏差 D 、平均 0 の正規乱数でえられた距離だけ分散する（ランダム交配の時は、 $D=250$ ）。

生息地は、 400×400 , 500×500 , 600×600 , 700×700 , 800×800 , 900×900 の正方形の生息地と、 250×1000 , 100×2500 の長方形と面積 250000 の円の生息地を設定した。個体はこの生息地に連続的に分布すると仮定した。

シミュレーションで用いたパラメーターは Lynch ら¹⁾を参考にした。

③ 結果

ア. 突然変異率と絶滅確率

集団内の個体がランダムに交配し、 $s=0.05$ のとき（生存率を 5%下げる突然変異が生じているとき）、2000 世代までに半分の確率で絶滅する一世代あたり一個体あたりの突然変異率を図 1 に示した。一世代あたり一個体あたりの突然変異率が 0.4 を越えると、集団のサイズが 1000 以上あったとしても、その集団は突然変異の蓄積により絶滅することがわかった。個体の分散距離が小さいとき($d=50$)のとき、絶滅する確率は若干高くなった（図 3）。

イ. 生息地の構造と絶滅確率

生息地の大きさを同じにして(250000)にして($D=50$)、生息地の形が絶滅確率にどのように影響するかを調べた。生息地の形が円の時、もっとも絶滅確率は低く、生息地の形が細長くなるほど絶滅確率は高くなることがわかった。さらに生息地を 4 つに分断化し、そのサブポプレーション間の移住率を変化させて絶滅確率の変化を調べた。絶滅確率は集団間の移住率が減少するにつれて急激に上昇した。移住率が 5 でも有意にランダム交配に比べて絶滅確率は増大した。

ウ. 有害遺伝子数と遺伝的近傍サイズ

有害突然変異が突然変異と淘汰の釣り合い (mutation-selection balance) で維持されている状態での個体数と個体の中でホモ接合体の状態になっている有害遺伝子座数との関係を図 2 に示した。ホモ接合体の状態になっている有害遺伝子座数は全体の個体数が小さくなると有意に増加するが、全体の個体数とは独立に個体の分散距離（近傍サイズ）が小さくなると有害遺伝子座数

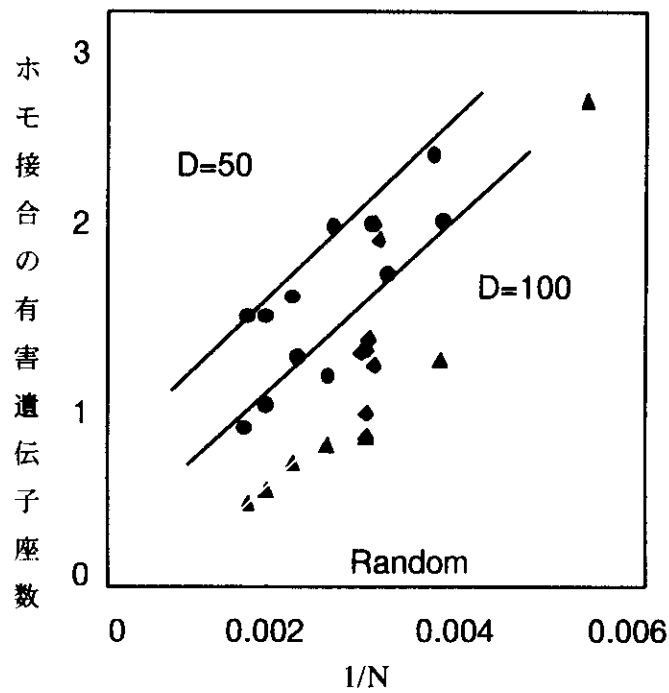


図 2.ホモ接合になっている有害遺伝子座数と個体数 N との関係。 D は個体の分散距離を示し、小さいほど遺伝的的近傍サイズは小さくなる。

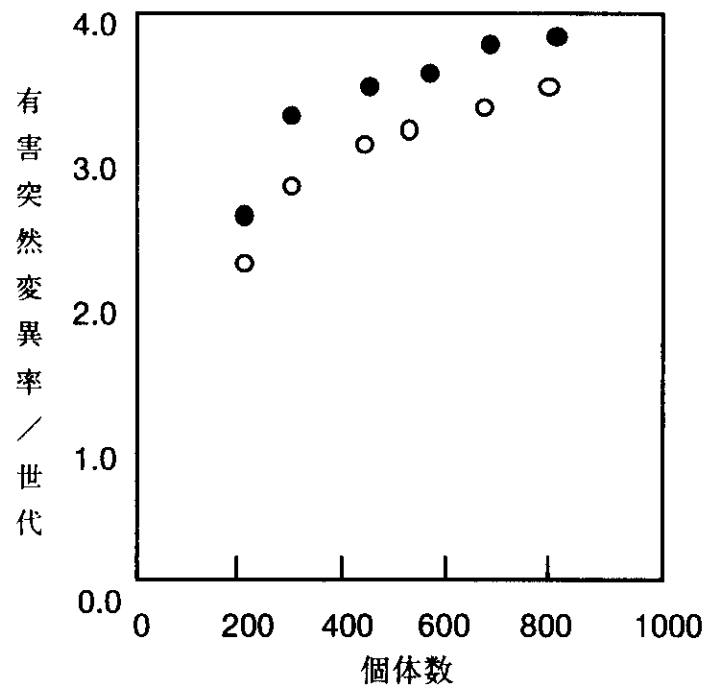


図 3. 2000 世代までに絶滅する確率が 0.5 であるときの突然変異率. 黒丸はランダム交配集団, 白丸は $D=50$.

は増加した。

④ 考察

弱有害遺伝子の蓄積による絶滅リスクについては、意見が一致していないが、Lynch^{1,2,3)}らの研究は、個体数が数百程度の生物は有害突然変異による個体群の絶滅 (mutation meltdown) の危険性があることを指摘している。しかし、彼らの研究では、ショウジョウバエをモデルにしており、一個体あたりの産卵数 (繁殖力) が数百から数千を仮定している。しかし、今回の研究では、たとえば哺乳類のように繁殖力が少ない生物では、突然変異率が 0.4 を超えれば個体数が数千の生物でも絶滅の可能性があることがわかった。しかし、たとえば人では一個体あたり一世代あたりの有害突然変異率が 1 から 3 といわれており、実際の生物では 0.4 を超える場合が普通であると思われる。おそらく、有害遺伝子を除去できるような未知のシステムが存在するのかもしれない。

また、今回の研究では、連続的に分布し、移動距離の大きくない生物では、生息地の形や分断化が急激な有害遺伝子の蓄積の程度を増加させ、絶滅のリスクを増大させることがわかった。特に分断化の効果はこれまで考えられていたよりも大きく、たとえば分集団間での移住率が世代あたり 1 を超えるとすべての集団はランダム交配をしているとこれまでみなされたが、今回の研究では移住が 5 をこえても分断化による有害遺伝子の蓄積の効果がまさがることが指摘された。

また、これまでの研究では、遺伝的近傍サイズと全体の個体数が有害遺伝子の蓄積や遺伝的多様性の減少に与える影響は明瞭ではなかった。しかし、今回の研究で、遺伝的近傍サイズと全体の個体数の両者は同時に独立に影響することがわかった。さらに、全体のサイズが絶滅リスクに与える影響は、生息地の形が細長くなるほど大きくなることが明らかになった。これらのことは、今後、絶滅危惧種の保護区の設定などにおいて大きな示唆を与えるものと思われる。

⑤ 参考文献

- 1)Schultz S.T. & M. Lynch, Mutation and extinction: the role of variable mutational effects, synergistic epistasis, beneficial mutations, and degree of outcrossing. *Evolution* 51: 1363-1371. (1997)
- 2)Lynch M., J. Cnery & R. Burger, Mutation accumulation and the extinction of small populations. *American Naturalist* 146:489-518. (1995)
- 3) Lynch M., J. Cnery & R. Burger, Mutation meltdowns in sexual populations. *Evolution* 49:1069-1080 (1995)

[研究成果の発表状況]

(1) 学会発表

- ①巖佐 庸：保全生物学の数理論。東京大学海洋研究所共同利用シンポジウム「資源管理の数理論的研究の展開」、東京 (1996)
- ②河田雅圭：Semivariogram による遺伝子の空間構造の解析。日本動物行動学会、東京。 (1996)
- ③林珠乃・河田雅圭：生物は環境を有益に変化させるか。第 44 回日本生態学会大会、札幌。 (1997)

(2) 論文発表

- ①Ezoe, H. and Y. Iwasa. Evolution of condition-dependent dispersal: a genetic algorithm search for the ESS reaction norm. *Researches on Population Ecology* 39:127-137. (1997)
- ②Falush, D.P. and Y. Iwasa. Size dependent mutation and microsatellite constraint. *Molecular Biology and Evolution* (in press) (1999)
- ③Fukatsu T. & Shimada M. Molecular characterization of *Rickettsia* sp. in a bruchid beetle *Kytorhinus sharpianus*. *Applied Entomology and Zoology* 34 (in press) (1999)
- ④Godfray H.C.J. & Shimada M. Parasitoids as model organisms for ecologists. *Researches on Population Ecology* 41: 3-10. (1999)
- ⑤Haccou, P. and Y. Iwasa. Establishment probability in fluctuating environments: a branching process model. *Theoretical Population Biology* 50:254-280 (1996)
- ⑥Halley, J. and Y. Iwasa. Extinction rate of a population with both demographic and environmental stochasticity. *Theoretical Population Biology* 53: 1-15. (1998)
- ⑦Haccou, P. and Y. Iwasa. Robustness of optimal mixed strategies. *Journal of Mathematical Biology* 36: 485-496. (1998)
- ⑧箱山 洋・巖佐 庸：絶滅確率による生態リスク評価. *月刊海洋* 30:217-223. (1998)
- ⑨Inoue H. & M. Kawata, The effect of neighborhood densities on reproductive success in a heronry. *Ecoscience* 4 : 465-469. (1997)
- ⑩Ishihara, M. & Shimada, M. Bi- and Trivoltine complex life cycles in a Kanto (Japan) population of a wild bruchid *Kytorhinus sharpianus*. *Entomol. exp. appl.* 79: 247-253. (1996)
- ⑪Ishihara M. & Shimada M. Geographical variation in photoperiodic response for diapause induction between univoltine and multivoltine populations of *Kytorhinus sharpianus* (Coleoptera: Bruchidae). *Environmental Entomology* 28: 195-200. (1999)
- ⑫Kawata M. The effect of dispersal behavior in group selection. *Evolutionary Ecology Research*. (in press) (1999)
- ⑬Kawata M. & H. Agawa, Perceptual Scales of spatial heterogeneity of periphyton for freshwater snails. *Ecology Letters*. (in press) (1999)
- ⑭Kawata M. The role of male dispersal in evolution of altruistic behavior. *Ecological Research* 13:367-375. (1998)
- ⑮Kondo N., Shimada M. & Fukatsu T. High prevalence of *Wolbachia* in the azuki bean beetle *Callosobruchus chinensis* (Coleoptera, Bruchidae) *Zoological Science* 16 (in press) (1999)
- ⑯Ishibashi Y., T. Saitoh & M. Kawata, Social Organization of the Vole *Clethrionomys rufocanus* and Its Demographic and Genetic Consequences: a Review. *Researches on*

- Population Ecology 40:39-50. (1998)
- ⑰Iwasa, Y. Extinction Risk of Natural Populations and Phenotypic Traits Evolution. Researches on Population Ecology 40: 257-258. (1999)
- ⑱巖佐 庸・箱山 洋：保全生物学の数理モデル. 月刊海洋 29:309-314. (1997)
- ⑲巖佐 庸・箱山 洋：個体数変動の確率性と絶滅のリスク評価. 遺伝別冊『生物多様性とその保全』（矢原・巖佐編）pp. 106-114. (1997)
- ⑳Kawata M. The loss of genetic variabilities in a fragmented continuous population. Researches on Population Ecology 39: 227-237. (1997)
- ㉑Kawata M. Exploitative competition and ecologically effective abundance. Ecological Modelling 94:125-137 (1997)
- ㉒Kawata, M. The effect of ecological and genetic neighborhood size on the evolution of two competing species. Evolutionary Ecology 10:609-630. (1996)
- ㉓Shimada, M. & Tuda, M. Delayed density dependence and oscillatory population dynamics in overlapping-generation systems of a seed beetle *Callosobruchus chinensis*. Oecologia 105: 119-125. (1996)
- ㉔嶋田正和：生息地の細分化と個体群の絶滅－空間構造化モデルの活用. 『生物多様性とその保全』 遺伝（裳華房）別冊 9: 132-141. (1997)
- ㉕Shimada M. Population fluctuation and persistence of one-host-two-parasitoid systems depending on resource distribution: from parasitizing behavior to population dynamics. Researches on Population Ecology 41: 69-79. (1999)
- ㉖嶋田正和(1999) あの花はどこへ行ったの？－滅び行く植物の時空間動態. 『生命論パラダイム』（丸善）(1999)
- ㉗Sunouchi N., F. Sasaki, S. Chiba. & M. Kawata, Morphological stasis and phylogenetic relationships in Tadpole shrimps (Triops). Biological Journal of Linnean Society, 61:439-457. (1997)
- ㉘矢原徹一・巖佐 庸：はじめに. 遺伝別冊『生物多様性とその保全』 pp.4-5. (1997)