

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 28 年 6 月 12 日現在

機関番号：12605

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2014～2015

課題番号：26650157

研究課題名(和文)生態・形態・遺伝情報に基づくニホンジカの島嶼化プロセスとメカニズムの解明

研究課題名(英文) Determine the insular process and mechanism of sika deer based on ecology, morphology and genetic information

研究代表者

梶 光一(Kaji, Koichi)

東京農工大学・(連合)農学研究科(研究院)・教授

研究者番号：70436674

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,000,000円

研究成果の概要(和文)：ニホンジカの島嶼化プロセスとメカニズムを解明するために、島に導入されたニホンジカの生態・形態・遺伝の年代的变化を調べた。餌資源化で体の小型化が生じ初産年齢が上昇したが、間引きによって体重の増加と初産年齢の低下が生じた。餌の変化に対応して第一大臼歯の摩耗速度は初回の崩壊後に早まった。一方、臼歯列サイズは、減少から増加に転じた。有効個体群サイズおよび遺伝的多様性も一度減少したが、その後それぞれ安定および増加に転じた。以上は、餌資源制限下で形態・遺伝に対して正の自然選択が働いた可能性を示唆している。

研究成果の概要(英文)：To clarify the processes and mechanisms behind insular evolution of sika deer, we surveyed chronological change in life history, morphology and genetics of an introduced island population. Under resource limitation, the female sika deer exhibited delayed sexual maturity from yearlings to 3 years old and lower body mass when population density increased. After population reduction, the first age of pregnancy was advanced from 3 years old to 2 years old and body mass of adult female increased. Corresponding to changes in food, molar wear rate became faster after the first population crash. The size of molar dentition once decreased, however, increased thereafter. Effective population size as well as genetic diversity had once decreased, however, thereafter stabilized and increased, respectively. These results suggest the possibility of positive natural selection for morphology and genetics in the insular sika deer under resource limitation.

研究分野：生物学

キーワード：個体群 島嶼化 生活史特性 形態 遺伝

1. 研究開始当初の背景

島嶼環境における生物の適応進化については、進化学の黎明期より大きな関心が寄せられてきた。島嶼環境で大型哺乳類は小型化し、小型哺乳類は大型化するという「島のルール」が有名だが、島嶼集団は体サイズに限らず様々な形質が大きく変化することが知られている。こうした島嶼化の研究は、化石を対象とした古生物学でも進められてきたが、化石のみを対象とした研究では仮説検証が不可能な状況にあった。

2. 研究の目的

島嶼化を解明するうえで、洞爺湖中島に導入されたニホンジカ個体群は最適な対象である。1950年代に導入された後、爆発的増加と崩壊を繰り返し、体サイズの小型化および初産年齢の上昇という、島嶼集団に典型的な形質変化が生じている。30年以上にわたる生態学的調査と、遺伝情報ならびに自然死亡個体と間引き個体の試料収集(700個体)の蓄積があり、これらの情報を統合して分析することで、生息密度の時代変化に対応して、どのようなプロセスで生活史や形態および遺伝的多様性の変化が生じたのかを明らかにすることができる。さらに密度操作実験により、生活史特性と形質変化についての密度依存性も検証可能である。

本研究では次の3点の課題に取り組む。

(1) コホート解析により、個体数変動に最も寄与する個体群パラメータ・性・年齢の決定および密度が生活史特性に与える影響を明らかにする。

(2) 標本の形態学的分析を行い、生息密度の変化に伴う詳細な形態ならびに成長パターンの変化を明らかにする。

(3) 導入以来、3度のボトルネックがもたらす遺伝的多様性の影響を明らかにする。

3. 研究の方法

(1) コホート解析による爆発的増加と崩壊プロセスおよび生活史特性の変化の解明: コホート解析により、個体数変動に最も寄与する個体群パラメータ・性・年齢を特定する。さらに密度変化に伴う生活史特性(繁殖と体重)の変化を明らかにする。

(2) 形態分析による、成長パターンおよび形態特徴の時代変化の解明: 密度変化に伴う、骨格(特に頭骨)の成長パターンおよび成長後の形態的特徴の変化を明らかにする。さらに密度操作実験により低密度下で変化する形態的特徴(=後天的)ならびに高密度下で自然選択により獲得された形態特徴(=遺伝的)を明らかにする。

(3) ボトルネックが遺伝的多様性と有効集団サイズに与える影響: 1957-1965年に3頭のシカ導入された以来、3度にわたる個体群崩壊が生じている。マイクロサテライト DNA 解析により、そのボトルネックによる遺伝的多様性の変化ならびに有効集団サイズへの

影響を評価する。

4. 研究成果

(1) コホート解析による爆発的増加と崩壊プロセスおよび生活史特性の変化の解明

個体群動態

洞爺湖中島で1979~2012年に収集された標本から性・年齢構成の復元を行い key-factor/key-stage analysis によって、個体数変動にはオスの影響が卓越していること、2回目の個体数のピークは初回を上回っていること、餌資源が変わることによって密度効果が弱くなったことなどが示唆された。本件成果をとりまとめて投稿準備中である。

生活史特性

洞爺湖中島のシカは長期的な餌資源制限下で、体サイズや体重の減少が生じることによって、初産年齢が2歳から4歳へと上昇していた。約10頭/km²まで密度を低減させたところ、2016年3月の捕獲個体(n=10)の栄養状態は良好であり、2歳以上のメス(n=7)は全て妊娠しており、低密度下によって体重の回復と初産年齢の低下が確認された。

(2) 形態分析

大臼歯の磨耗

洞爺湖中島のニホンジカ個体群では、個体数の増加に伴い密度依存的に餌資源の制約が生じた。具体的には、シカの採食物は1980年代初頭までは草本類に加えササや落葉広葉樹の樹皮・枝などが主体であったのが、採食圧の増加により草本類とササが消滅し、1985年以降は落葉とハイヌガヤが主体となった。2004年以降は年間を通じて落葉が中心となる。こうした餌資源の変化は、大臼歯の磨耗に影響を及ぼすことが指摘されてきた。今回、出生年を1983年以前(Phase 1)、1984~2003年(Phase 2)、2004年以降(Phase 3)の3時代に分け比較を行ったところ、第一大臼歯(M1)の磨耗はPhase 1と比較しPhase 2・3で有意に速かった。一方、磨耗速度に性差は見られなかった。Phase 2・3で磨耗が早くなった理由のひとつとして、落葉を採食する際に副次的に取り込まれる土壌の影響が考えられた。この研究成果は、国際誌に発表した(Takeshita et al. 2015)。

臼歯列サイズ

磨耗速度の違いは、大臼歯にかかる選択圧の違いとして捉えることが可能であり、選択圧の違いに応じた形態変化が生じているかを検討した。下顎の臼歯列サイズに直接に関連しない部位は、体サイズをよく反映する頭蓋基底長と同調的に、時代とともに減少していた。一方で、臼歯列のサイズに関連する部位は、最初は時代とともに減少するが、1995~1998年頃を底にして、増加パターンに転じていた。この臼歯のサイズ増加は栄養状態依存的な可塑性だけでは説明することができず、磨耗促進環境下で臼歯に関連する部位に正の自然選択が働いた可能性を示唆してい

る。

サバイバーと死亡個体の形態比較

1984年と2004年に生じた大量死イベントにおいて、サバイバーと死亡個体の間に有意な形態差がないかどうかを検討した。1984年においては、メスについては体サイズと下顎骨の各部位ともに死亡した個体の方が大きかった。しかしながら、死亡個体の年齢は6歳以上に限られており、体サイズの大きいものが選択的に死亡したのか、あるいは年齢効果かを分別することはできなかった。いずれにしても、結果として体の小さい個体が大量死イベントを乗り越え、次世代の形態的特徴に影響を与えた可能性が指摘される。オスについては、サバイバーと死亡個体の形態差は、主に大臼歯列のサイズに見られ、サバイバーのほうが小さかった。しかしながら、オスにおいても、死亡個体の年齢分布がサバイバーの年齢分布と重ならないため、特定の形態特徴を持つ個体が選択的に死亡したのか、年齢効果によるものなのかを分別することはできなかった。

一方、2004年においては、サバイバーと死亡個体間で体サイズには有意な差は認められず、メスでは下顎骨の高さ、オスでは大臼歯の大きさに関連する部位において、サバイバーのほうが有意に大きいという結果が得られた。下顎骨の高さは大臼歯の高さの初期値に関連することから、雌雄いずれにおいても大臼歯のサイズに関連して、選択が生じた可能性を示唆している。これは磨耗速度の時代変化から得られた知見とも整合的である。上記の内容については、現在投稿論文を執筆中である。

(3) ボトルネックが遺伝的多様性と有効集団サイズに与える影響

有効個体群サイズ

有効個体群サイズ (N_e) は実際に繁殖にかかわった個体数を示し、繁殖様式や環境変化の大きさの変化に影響を受けることが知られている。 N_e 分析からは、1984年から1997年の間で約35%減少したが、近年では大きな変化は見られず、 $N_e=25$ 前後で安定していることが明らかになった。特に1984年の個体群崩壊は、個体群の繁殖生態の変化に関連がある可能性が示唆された。

遺伝的多様性

F_{is} (近交係数) は近親交配の程度 (F_{is} 値が高いほど近親交配の程度が高い) をとることが可能であり、個体群崩壊による個体数変動により遺伝的变化が生じたかを検討した。その結果、1984年捕獲個体では F_{is} が非常に高いことが示され、2004年の生存個体と死亡個体の比較からは、死亡個体で高い値が見られた。さらに、個体に見られる遺伝的多様性の経年変化の有無を検討した。個体の遺伝的多様性は1984年で最小値を示し、1984年から2004年にかけて増加する傾向を示し、2004年の生存個体で最大値を得た。2004年の生存個体と死亡個体では、生存個体

で遺伝的多様性に高い値が見られることが明らかになり、正の自然選択が働いた可能性が示唆された。

昨年度の結果も合わせて考えると、1983年の繁殖期の際に近親交配の程度が増加したことを受け、1984年の個体群崩壊時には個体の遺伝的多様性が著しく低い状態になっていたことが示唆された。1984年分析個体の死亡時期分別が未完了なため、当該年個体群崩壊時の生存個体がどのような遺伝的特性を持っていたか、現時点では明らかにはできないが、2004年個体群崩壊と同様に、遺伝的多様性が高い個体に正の自然選択が働いた可能性が考えられる。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計 2 件)

Takeshita K, Ishizaki M, Mitsuya R, Takahashi H, Yoshida T, Igota H, Ikeda T, Kubo MO, Kaji K. 2015 Temporal changes in molar wear speeds rate of a sika deer population under the density-dependent food limitation. *Journal of Zoology* 297: 139-145, doi:10.1111/jzo.12258 査読有

Kubo MO, Takatsuki S. 2015 Geographical body size clines in sika deer: path analysis to discern amongst environmental influences. *Evolutionary Biology* 42:115-127, doi:10.1007/s11692-015-9303-1 査読有

[学会発表](計 6 件)

Takeshita K, Ishizaki M, Mitsuya R, Takahashi H, Yoshida T, Igota H, Ikeda T, Kubo MO, Kaji K. Temporal changes in molar wear rate and survival pattern of sika deer population under the density dependent food limitation. Vth International Wildlife Management Congress 2015年7月26~30日. 札幌コンベンションセンター (札幌市)

Takuma A, Seto T, Maruyama T, Kaji K. Comparison of tooth wear in contrasting sika deer populations. Vth International Wildlife Management Congress 2015年7月26~30日. 札幌コンベンションセンター (札幌市)

竹下和貴・石崎真理・高橋裕史・吉田剛司・伊吾田宏正・池田敬・三ツ矢綾子・久保麦野・梶光一. 密度依存的な餌資源制限下における二ホンジカの歯の磨滅速度と平均寿命の時間的な変化. 第62回日本生態学会大会. 2015年3月19日 鹿児島大学(鹿児島市)

梶光一・高橋裕史・吉田剛司・伊吾田宏正・松浦友紀子・池田敬・日野貴文・東谷宗光. 洞爺湖中島におけるエゾシカの体サイズと生活史特性の密度依存的な変化. 日本哺乳類

学会 2014 年度大会 .2014 年 9 月 6 日 .京都大学 (京都市)

久保麦野・吉田剛司・伊吾田宏正・高橋裕史・石崎真理・三ツ矢綾子・竹下和貴・池田敬・梶光一. 洞爺湖中島のニホンジカでみられた歯の磨耗速度と歯牙形態の時代変化. 日本哺乳類学会 2014 年度大会 .2014 年 9 月 6 日 . 京都大学 (京都市)

永田純子・高橋裕史・梶光一. ニホンジカ個体群導入後の個体群動態と遺伝的多様性の経年変化. 日本哺乳類学会 2014 年度大会 .2014 年 9 月 6 日 . 京都大学 (京都市)

6 . 研究組織

(1)研究代表者

梶 光一 (KAJI KOICHI)

東京農工大学・大学院農学研究院・教授
研究者番号：70436674

(2)研究分担者

吉田 剛司 (YOSHIDA TSUYOSHI)

酪農学園大学・農食環境学群・教授
研究者番号：00458134

久保 麦野 (KUBO MUGINO)

東京大学・新領域創成科学研究科・助教
研究者番号：10582760

(3)連携研究者

伊吾田 宏正 (IGOTA HIROMASA)

酪農学園大学・農食環境学群・准教授
研究者番号：60515857

永田 純子 (NAGATA JUNCO)

独立行政法人森林総合研究所・鳥獣生態研究室・主任研究員
研究者番号：10391179

上野 真由美 (UENO MAYUMI)

地方独立行政法人北海道立総合研究機構・環境科学研究センター 自然環境部保護管理グループ (道東地区野生生物室)・研究主任
研究者番号：00543753

(4)研究協力者

山村 光司 (農研機構 農業環境変動研究センター)

竹下 和貴 (東京農工大学博士課程)