

学 位 論 文 題 名

Identification of conservation units in animal populations
based on phenotypic variation and neutral genetic variation:
the gray-sided vole (*Clethrionomys rufocanus*) in
Hokkaido, Japan, as a model species

（動物個体群における表現型変異と遺伝的に中立的な変異に基づいた
保全単位の設定：エゾヤチネズミをモデル動物として）

学位論文内容の要旨

1. 野生動物の保全・管理にあたっては、具体的な対象となる個体群の特定が欠かせない。しかし、生態学における個体群という概念は任意性が高く、明瞭に定義づけることは容易ではない。このため、保全生物学において生物を保全する単位として Evolutionarily Significant Unit（進化的に意義のある単位：ESUと呼ぶ）という概念が提出された。この概念は、保全すべき個体群を進化的な時間スケールで存続できる変異を保持している集団と認識しており、多くの研究者に受け入れられている。しかし、単位の具体的な定義に関しては一致した見解はなく、概念、あるいは定義の適用に混乱がみられる。その原因は、保全単位を定義づける生物学的な情報に偏りがみられるからであり、情報不足が「利用可能な情報に基づいて単位を定める」といった便宜的な扱いを許してきた。そこで、本研究では、豊富な生物学的情報を得ることが可能なエゾヤチネズミをモデル動物として、ESUの適切な定義と適用について研究を行った。具体的な研究項目は、以下の4点である。1) ESUの概念とこれまで提出された定義、またその適用について評価し、概念や定義を巡る混乱の原因を分析し、この概念を十分に反映した保全単位の定義とその現実的な適用方法について議論した（2章）。2) ESUは「種」以下の単位に適用すべき概念なので、エゾヤチネズミにこの概念を適用する前に本種の種レベルの問題を解決した（3章）。3) 個体群の内部構造を知り、保全単位を認識するために不可欠な情報を得るために、北海道本島と属島に生息するエゾヤチネズミの遺伝学的、形態学的変異を測定し、エゾヤチネズミ個体群の空間的な構造を分析した（4章）。4) 2章で提出した定義と適用方法に基づき、4章で明らかにされた個体群の空間構造を検討し、エゾヤチネズミにおけるESUを議論した（5章）。
2. ESUは、保全の対象とする個体群を進化的に意義のある変異を保持している集団ととらえる概念で、多くの研究者に受け入れられているが、保全単位の実際の定義には混乱が見られる。近年は、自然選択上中立な遺伝的変異に基づいて集団を定義し、保全上の単位とする例が多く見られる。しかし、この定義は進化的に意義のある変異を重視する本来の概念を十分に反映しておらず、概念と定義が乖離した状況となっている。その原因は、生物学的な情報不足が「利用可能な情報に基づいて単位を定める」といった便宜的な扱いを許してきたためであり、この概念に忠実な保全単位の定義

とその現実的な適用方法が求められている。第2章では、利用可能な情報に基づいて単位を定める便宜的定義は ESU 本来の概念の一部しか反映していないので、Partial ESU として区別すること、Partial ESU によって保全計画を進めることはやむを得ないが、本来の概念を十分に生かした Full ESU を認識できるように調査努力を続けるべきことを提言した。

3. エゾヤチネズミはユーラシア大陸北部一帯分布する小型の齧歯類で我が国では北海道とその周辺の小島に分布している。森林を主な生息地にし、しばしば大発生して、造林地などに食害を与えてきたことから研究が進み、豊富な生物学的情報が蓄積されてきたが、解決すべき問題も少なくない。その一つが大黒島に生息しているヤチネズミの分類学的問題である。大黒島のヤチネズミは大型で頭骨の幅が広いことから、エゾヤチネズミの別種、あるいは亜種とされることがあったが、これまで遺伝学的情報が十分ではなく、分類学的位置づけは不明確であった。第3章では43個体のヤチネズミを大黒島から採取し、195個体の博物館標本と形態学的な比較を行うとともに mtDNA 分析を行って、大黒島産ヤチネズミの分類学的位置づけを検討した。その結果、大黒島産ヤチネズミは大型で頭骨の幅が広いことなどこれまで指摘されてきた形態学的特徴を確認できたが、大黒島に近接する北海道本島の個体（厚岸、標茶産）と比較すると形態学的差は小さく、分類学的に独立した単位と考えることができないことが明らかになった。また、大黒島産ヤチネズミの mtDNA は本島にはみられない固有のハプロタイプであったが、配列の違いは小さく、種内に見られる変異の中に収まるものと考えられた。以上の結果から、大黒島産ヤチネズミの形態学的、遺伝学的特徴は、本島のエゾヤチネズミと判別できる特徴を持つものの、エゾヤチネズミ内に見られる変異の中に収まり、エゾヤチネズミのローカルフォームであると結論づけられた。
4. エゾヤチネズミ個体群の内部構造を明らかにするために北海道本島と属島（利尻、礼文、天売、焼尻、大黒、国後）に生息するエゾヤチネズミの遺伝学的、形態学的変異を分析した。44地点から採取した353個体のエゾヤチネズミから mtDNA の146ハプロタイプが確認された。系統学的分析によってこの146ハプロタイプは5つのクラスターに大別されたが、地理情報とよく対応するクラスターと関連が見られないクラスターがあった。属島で観察されたハプロタイプは固有性が高く、地理的にも識別可能なまとまりを見せた。一方、本島の個体群では、遺伝情報と地理情報の対応は不明確だった。形態学的分析は16地点から採取した87個体の成体を用いて行った。頭骨形態は5つのクラスターに大別され、地理情報とよく対応するクラスターと地理情報と関連が見られないクラスターがみられた。頭骨の幅が短いタイプのクラスターは地理情報とよく一致し、大黒島と道東で確認された。祖先的な特徴をもつハプロタイプ (PB2) は特定の形態 (タイプ A) と結びついており、タイプ A の形態学的特徴も祖先的であると見なされた。この祖先的な形質を示す個体は本島中央部一帯に多く、北海道のエゾヤチネズミ個体群の基盤をなすものと考えられた。
5. 進化的に意義のある変異を保持している集団を Evolutionarily Significant Unit (ESU) と認識し、自然選択上中立な遺伝的変異や形態学、生態学的変異など多面的変異に基づいて判別された集団を Full ESU、一形質の変異に基づいて判別された集団を Partial ESU と定義すると、北海道のエゾヤチネズミにおいて Full ESU と見なすことができるのは大黒島の個体群だけであり、他の属島の個体群は Partial ESU と見なされた。また、標茶、厚岸個体群も形態的に明確に判別できるため、Partial ESU といえる。一方、遺伝的にも形態的にも祖先的な特徴をもつ個体（ハプロタイプが PB2 で形態がタイプ A の個体）は、進化的に重要な位置を占めると考えられるが、分布域の輪郭が明瞭でないため現時点では ESU とはいえない。本研究において、遺伝学的特徴と形態学的特徴を組み合わせることによって、一つの特徴では認識できなかった集団を見いだすことができたことは、さらに多くの生物学的情報を総合化することによってより明瞭な集団を認識できる可能性を示しており、保全すべき単位の特定には多面的な研究が不可欠であることが明らかになった。

学位論文審査の要旨

主 査	助教授	齊 藤	隆
副 査	教 授	前 川	光 司
副 査	教 授	齋 藤	裕
副 査	助教授	鈴 木	仁

学 位 論 文 題 名

Identification of conservation units in animal populations
based on phenotypic variation and neutral genetic variation:
the gray-sided vole (*Clethrionomys rufocanus*) in
Hokkaido, Japan, as a model species

(動物個体群における表現型変異と遺伝的に中立的な変異に基づいた
保全単位の特定：エゾヤチネズミをモデル動物として)

本研究は 131 ページの英文論文で、引用文献 269 を含み、5 章で構成されている。他に参考論文 3 編が添えられている。

野生動物の保全・管理にあたっては、対象とする具体的な個体群の特定が欠かせない。しかし、個体群という概念は任意性が高く、明瞭に定義づけることが難しいため、保全の単位として Evolutionary Significant Unit (進化的に意義のある単位：ESUと呼ぶ) という概念が提出された。この概念は、進化的な時間スケールで考えて十分な変異を保持している集団を保全すべき単位と認識しており、多くの研究者に受け入れられているが、保全単位の具体的な定義に関しては一致した見解がなく、混乱がみられている。

本研究では、保全単位の適切な定義と適用をはかるために、豊富な生物学的情報を得ることができるエゾヤチネズミをモデル動物として、1) ESU概念とこれまで提出された定義の再評価、2) 前提となる本種の種レベルの問題の検討、3) 遺伝学的、形態学的変異に基づいた個体群の空間的な構造の分析、を行った。

保全単位の定義には複数あるが、自然選択上中立な遺伝的変異に基づいた定義が近年よく採用されている。しかし、この定義は進化的に意義のある変異を重視する本来の概念を十分に反映しておらず、概念と定義が乖離した状況となっている。本研究によって、その原因は、生物学的な情報不足が「利用可能な情報に基づいて単位を定める」

といった便宜的な扱いを許してきたためであることが明らかになった。概念に忠実な保全単位の定義と適切な適用のために、便宜的定義は ESU 本来の概念の一部しか反映していないので、Partial ESU として区別すること、Partial ESU によって保全計画を進めることはやむを得ないが、本来の概念を十分に生かした Full ESU を認識できるように調査努力を続けるべきことを提言した。

大黒島のヤチネズミは形態学的特徴から、エゾヤチネズミの別種、亜種とされるなど、分類学的位置づけは不明確であった。本研究では、43個体のヤチネズミを大黒島から採取し、195個体の博物館標本と形態学的な比較を行うとともに mtDNA 分析を行って、分類学的位置づけを検討した。その結果、大黒島産ヤチネズミは大型で頭骨の幅が広いことなどこれまで指摘されてきた形態学的特徴を確認できたが、大黒島に近接する北海道本島の個体（厚岸、標茶産）と形態学的差は小さいことがわかった。また、大黒島産ヤチネズミの mtDNA は本島にはみられない固有のハプロタイプであったが、配列の違いは小さく、種内に見られる変異の中に収まった。以上の結果から、大黒島産ヤチネズミは、本島の個体と判別できる特徴を持つものの、本島で見られる変異の中に収まり、エゾヤチネズミのローカルフォームであると結論づけられた。

エゾヤチネズミ個体群の内部構造を明らかにするために北海道本島と属島（利尻、礼文、天売、焼尻、大黒、国後）に生息する個体の遺伝学的、形態学的変異を分析した。44地点から採取した353個体のエゾヤチネズミから mtDNA の146ハプロタイプが確認された。属島で観察されたハプロタイプは固有性が高く、地理的にも識別可能なまとまりを見せたが、本島の個体群では、遺伝情報と地理情報の対応は不明瞭だった。形態学的分析は16地点から採取した87個体の成体を用いて行った。頭骨形態は5つのタイプに大別され、頭骨の幅が短いタイプCとEは地理情報とよく一致し、大黒島と道東で確認された。祖先的な特徴をもつハプロタイプ（PB2）は特定の形態（タイプA）と結びついており、タイプAの形態学的特徴も祖先的であった。この祖先的な形質を持つ個体は本島中央部一帯に多くみられたが、分布域の輪郭は不明瞭だった。

自然選択上中立な遺伝的変異や形態学的変異など多面的変異に基づいて判別された集団を Full ESU、一形質の変異に基づいて判別された集団を Partial ESU と定義すると、北海道のエゾヤチネズミにおいて Full ESU と見なすことができるのは大黒島の個体群だけであり、他の属島の個体群は Partial ESU と見なされた。また、標茶、厚岸個体群も形態的に明確に判別できるため、Partial ESU といえる。一方、祖先的な特徴をもつ個体は、進化的に重要な位置を占めると考えられるが、分布域の輪郭が明瞭でないため現時点では ESU とはいえない、と結論づけられた。

以上のように本研究は、遺伝学的、形態学的分析を組み合わせることによって、保全すべき単位の特定には多面的な分析が不可欠であることを明らかにした。得られた成果は学術的に貴重なものであり、生物保全のための基礎資料としても高く評価される。よって審査員一同は、Anna Pauline Orig de Guia が博士（農学）の学位を受けるに十分な資格を有するものと認めた。