

4. 丹沢山地のニホンジカ地域個体群の遺伝的構造と遺伝子流動について

湯浅 卓¹⁾

Genetic Structure and Gene Flow between the Japanese Sika Deer Populations in Tanzawa Mountains and Mt. Fuji Area

Takashi Yuasa

要 約

丹沢山地から富士山麓にかけて分布するニホンジカについてマイクロサテライト 9 遺伝子座の遺伝子型の情報に基づき遺伝的構造を明らかにした結果、丹沢山地、富士山麓それぞれのニホンジカ地域個体群を異なる任意交配集団として遺伝的に定義することができた。2 つの地域個体群はミトコンドリア DNA のハプロタイプによっても特徴づけられた。丹沢山地のニホンジカ個体群は 1950 年代にボトルネックを経験したと考えられているが、現在、丹沢山地の地域個体群は、富士山麓の地域個体群と同程度の遺伝的多様性を保持しており、遺伝的多様性の明らかな低下は見られなかった。その理由として、ボトルネック（一時的な個体数の激減）からの短期間で個体数が回復したことで富士山麓の地域個体群との間の遺伝子流動が推測された。個体の遺伝子型の情報に基づくアサインメントテスト（ある個体の遺伝子型が最も高い確率で生じる個体群にその個体を当てはめる方法）の結果、分析した 95 個体中 4 個体が移入個体ないし移入個体の子孫と見なされた。この結果は、世代あたり数個体という遺伝的浮動による遺伝的変異の消失を緩和するために必要な遺伝子流動が、実際に丹沢山地のニホンジカ地域個体群と富士山麓のニホンジカ地域個体群との間に生じてきた可能性を示唆している。今後の丹沢山地におけるニホンジカ管理の中で、現在の遺伝子流動の程度を維持していくことが、丹沢山地のニホンジカ個体群の遺伝的多様性の保全にとって重要と考える。

(1) はじめに

一般的に、小さく孤立した個体群では、遺伝的浮動や近親交配による遺伝的変異の消失が生じ (Frankham, 1997)、その結果、免疫機能の低下による病気に対する感染性の増加 (O'Brein *et al.*, 1985; O'Brein & Evermann, 1988) や、精子異常率や流産率の増加による繁殖力の低下 (O'Brein *et al.*, 1987; Barone *et al.*, 1994; Halbert *et al.*, 2004) など、近交弱勢による適応度の低下を引き起こし、進化の潜在性の消失や近交弱勢による絶滅確率の増加を引き起こすことが多くの種で示されている (Frankham *et al.*, 2002 など)。遺伝的浮動による遺伝的変異の消失は、有効個体群サイズに支配されると考えられる。そして有効集団サイズには、過去の個体数の変動が反映され、個体数が少なくなった世代の効果が強く反映される (Wright, 1940; Hedrick, 2000)。

丹沢山地のニホンジカ地域個体群は、現在では 2400 ~ 4200 頭と推定されているが、1950 年代に 50 頭近くまで個体数が減少したとも言われている (神奈川県, 2003)。したがって、丹沢山地のニホンジカ地域個体群は、個体数が回復していても遺伝的多様性が回復していない可能性がある。また、ニホンジカは一夫多妻の繁殖様式をとり、世代が重なるため、生息数に対して有効集団サイズが非常に小さい可能性がある。唯一、ニホンジカで有効集団サイズが推測されている宮城県金華山島のニホンジカ個体群の例では、有効集団サイズは生息数の 40% 程度と推測されている (Tamate *et al.*, 2000)。したがって、ニホンジカの個体数を減少させることは、有効集団サイズを小さくし、遺伝的多様性を低下させる危険を伴う。一方で、遺伝的浮動による遺伝的変異の消失は、世代あたり少数個体による遺伝子流動があることで、緩和されると考えられる (Lacy, 1987;

Mills & Allendorf, 1996)。したがって、丹沢山地のニホンジカ地域個体群と近隣のニホンジカ地域個体群との間の遺伝子流動の程度を明らかにし、遺伝子流動を維持していく必要がある。丹沢山地は富士山麓から連続する山塊の東端に位置するため、富士山麓地域との間の遺伝子流動は、丹沢山地のニホンジカ地域個体群にとって重要な意味を持つと考えられる。

個体群間の遺伝子流動の程度を間接的に明らかにする方法として、個体群間の遺伝的組成を比較する方法がある。これは、個体群間の遺伝子流動が稀であれば、個体群に有意な遺伝的分化をもたらされるという考えに基づき (Slatkin, 1987)。しかしながら、個体群間の遺伝的分化は、現在の遺伝子流動のみならず、過去の遺伝子流動や個体群の人口学的履歴などによっても影響を受けるため、必ずしも現在の遺伝子流動の程度を反映しているとは限らない。また、間接的な方法で遺伝子流動の程度を明らかにするためには、地形や行政界などの主観的な基準によって、事前に個体群を定義する必要があった。この場合、行動圏が広く連続的に分布する大型哺乳類では個体群の境界を明確にできないことや、地形や行政界などによって定義された個体群が必ずしも個体群の空間的構造と一致するとは限らないという問題があった。

しかしながら、個体の複数遺伝子座の遺伝子型の情報に基づくアサインメントテストを用いることで、事前に個体群を定義することなく、遺伝情報に基づき分集団構造を推測することが可能になった (Pritchard *et al.*, 2000)。また、アサインメントテストは、現在の遺伝子流動率を推測する方法としても有効であるとされている (Waser & Strobeck, 1998; Davies *et al.*, 1999; Luikart & England, 1999)。最近では、生息地間のコリドーの有効性を確認する目的で用いられた例もある (Dixon *et al.*, 2006)。個体の遺伝子型に基づくアサインメントテストなどを行なう場合、核 DNA 上に数

1) 東京農工大学大学院連合農学研究所

多く存在し、かつ変異に富む領域であるマイクロサテライト遺伝子座は最適な領域である。マイクロサテライト遺伝子座は主に 2 塩基を基本単位とする短い反復配列で、反復数の違いが対立遺伝子として扱われる。マイクロサテライトの多くは遺伝子をコードしているわけではないため、自然選択に対して中立であると考えられている。

そこで本調査では複数のマイクロサテライト遺伝子座を用い、丹沢山地から富士山麓にかけて分布するニホンジカの遺伝的構造を明らかにし、ミトコンドリア DNA のハプロタイプの分布状況と合わせて、当地域の空間的遺伝構造について考察した。さらに、アサインメントテストを用いて遺伝子流動の程度を明らかにすることを試みた。

(2) 材料および方法

神奈川県丹沢山地、山梨県、静岡県 of 富士山麓から狩猟や有害駆除を通じて、ニホンジカの筋肉や肝臓の組織片を分析試料として収集した。サンプルの位置情報は都道府県発行の鳥獣保護区等位置図に記載されている 5km × 5km メッシュ番号として記録した。サンプルの組織片は DNA 抽出まで 90% エタノールで液浸し、室温で保存した。20 ~ 30mg 組織片から、Sato & Obara (1995) のフェノール・クロロホルム抽出法、あるいは DNA 抽出キット (QIAamp DNA mini Kit, QIAGEN) を用いて、全 DNA を抽出した。

マイクロサテライト遺伝子座は、95 個体 (♂ : ♀ = 76 : 19) について、BL42 (Bishop *et al.* 1994), BOVIRBP (Bancroft *et al.*, 1995), BM6438 (Bishop *et al.*, 1994), ETH225 (Barendes *et al.*, 1994), BMC1009 (Bishop *et al.*, 1994), BM203 (Bishop *et al.*, 1994), BM4107 (Bishop *et al.*, 1994), CSSM019 (Moore *et al.*, 1994), RM095 (Barendes *et al.*, 1994) の 9 遺伝子座の分析を行った。各個体の遺伝子型の決定は玉手ほか (2000) の方法を一部改良して行なった。ミトコンドリア DNA の分析は、198 個体 (♂ : ♀ = 120 : 78) について、D-loop 領域内の 464 bp の塩基配列を PCR ダイレクトシーケンス法により決定する方法で行なった (Yuasa *et al.*, 2007)。

個体の遺伝子型の情報に基づく集団分けは、Prichard *et al.* (2000) の方法に従い、コンピュータープログラム STRUCTURE (version 2.0) を用いて行なった。解析にはマイクロサテライト 9 遺伝子座に関する遺伝子型の情報のみを用いた。この方法は、複数の遺伝子座の対立遺伝子頻度によって特徴付けられる K 個の任意交配集団を仮定し、個体を遺伝子型の情報に基づき確率的に集団に割り当てていったとき、データセットを最も良く説明する集団数 (K) を分集団数として推定する方法である。ある個体の遺伝子型が複数の集団に由来する個体の交雑の結果である場合には、その個体は 2 つ以上の分集団に割り当てられるように設定されている。解析は、まず K = 1-5 のそれぞれの K について、最初の慣らし (burn-in) 50,000 回の後、1,000,000 回のマルコフ連鎖モンテカルロシミュレーションを独立に 5 回試行し、分集団数 K を与えたときの個体の遺伝子型が生じる対数尤度 (Ln Pr (X|K)) を算出した。次に Evanno *et al.* (2005) に従い、連続する K の間での対数尤度の変化率である ΔK 統計量を算出し、 ΔK が最も高い値を示す K を分集団数と推定した。

遺伝的に定義された集団内の遺伝的多様性は、マイクロサテライト 9 遺伝子座の平均ヘテロ接合率と平均のアレ

リックリッチネス (Leberg, 2002) を用いて表した。アレリックリッチネスは対立遺伝子数をサンプルサイズによって標準化した数値であり、El Mousadik & Petit (1996) の方法で、FSTAT ver. 2.9.3 (Goudet, 2001) を用いて算出した。分集団間の平均ヘテロ接合率とアレリックリッチネスの差は、SPSS 11.0J (SPSS Japan Inc.) を用いてマンホイットニーの U 検定を行なった。

分集団間の遺伝的構造の解析に関しては、分集団間、分集団内にそれぞれ遺伝的変異がどのように分配されているかについて、コンピュータープログラム Arlequin ver. 2.001 (Schneider *et al.*, 2000) を用い AMOVA (analysis of molecular variance, Excoffier *et al.* 1992) を行なった。分散成分と F 統計量は 10,100 回のランダム化シミュレーションテストを用いて検定した (Excoffier *et al.*, 1992)。

アサインメントテストは、遺伝的定義した分集団の情報を事前情報として用い、2 つの方法を用いて行なった。1 つ目の方法は、Prichard *et al.* (2000) の方法に従い、コンピュータープログラム STRUCTURE を用い、各個体のマイクロサテライト 9 遺伝子座の遺伝子型がそれぞれの分集団に由来する確率を事後確率 (q) として算出した。個体が分集団に由来する確率 (q) が $q = > 0.9$ の場合は、その個体が 1 つの集団に由来すると見なし、 $q < 0.9$ の場合は複数の分集団に由来する個体の交雑の結果 (移入個体の子孫) と見なした。ある個体がサンプリングを行なった分集団以外の分集団に由来する確率が $q = > 0.9$ の場合は、その個体をサンプリング集団以外からの移入個体と見なした。基準となる $q = 0.9$ は、少なくとも個体のゲノムの 90% が 1 つの分集団に由来することを意味する基準として、任意に定義した (Manel *et al.*, 2002)。アサインメントテストの 2 つ目の方法は、コンピュータープログラム GENECLASS2 (Piry *et al.*, 2004) を用いて行なった。ある個体のマイクロサテライト 9 遺伝子座の遺伝子型があるサンプル集団で生じる尤度を Rannala & Mountain (1997) の方法に従って算出し、これを Paetkau *et al.* (2004) の方法でリサンプリングした 10,000 個体分の遺伝子型の尤度分布と比較することで、各地域個体群での出現確率を求めた。各個体の出現確率が最も高い分集団をその個体の起源とみなしたが、出現確率が 5% 未満の分集団については、その個体の起源候補から排除した (Cornuet *et al.*, 1999)。したがって、いずれの分集団でも出現確率が 5% 以下となった個体は、サンプリングを行なった地域外から移入した可能性のある個体と判断した。

表 1. コンピュータープログラム STRUCTURE を用いた分集団構造の解析

K	Ln Pr(X K)	SD	ΔK
1	-1935.7	0.7	-
2	-1782.3	0.1	1872.7
3	-1785.6	4.8	23.0
4	-1898.7	17.0	6.6
5	-1900.2	38.4	-

K: 分集団数, Ln Pr(X|K): 分集団数 K を仮定したときの遺伝子型 (X) が生じる対数尤度 (5 回の試行の平均値)

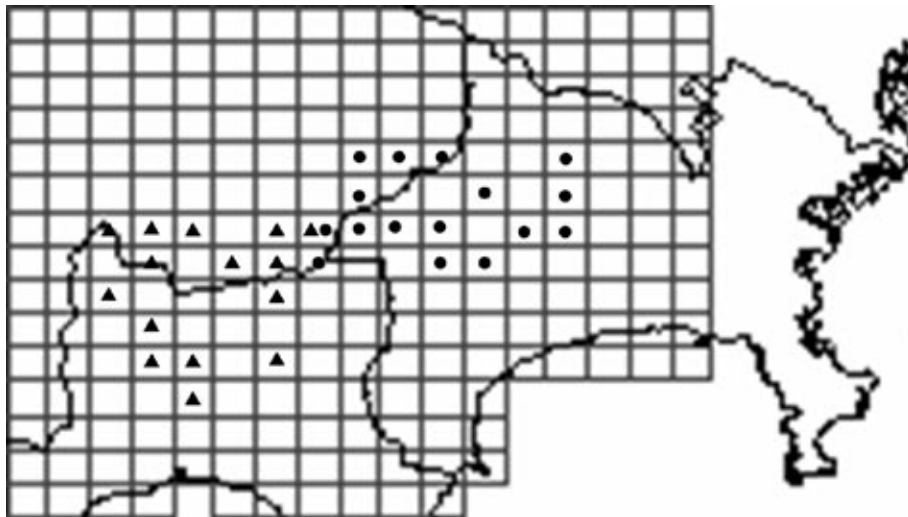


図 1. コンピュータープログラム STRUCTURE によって推測された分集団の地理的構造

●は分集団 1 に属する個体が、▲は分集団 2 に属する個体が 5km × 5km メッシュ内から得られたことを示す。

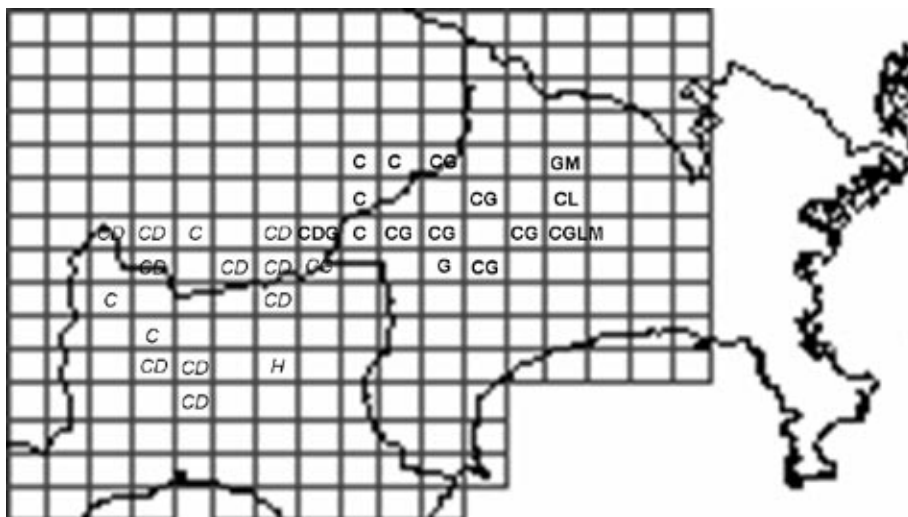


図 2. 分集団構造とミトコンドリア DNA ハプロタイプの分布

アルファベットはミトコンドリア DNA ハプロタイプを示す (Yuasa *et al.* 2006), 太字は分集団 1 (丹沢山地のニホンジカ地域個体群), 細字斜体は分集団 2 (富士山麓のニホンジカ地域個体群) に属することを示す。

(3) 結果

コンピュータープログラム STRUCTURE を用いて、個体の遺伝子型情報だけに基き分集団数を推定した結果、分集団数は $K = 2$ で最も高い ΔK が得られた (表 1). 各個体を事後確率の最も高いクラスターに割り当てたところ、分集団 1 と分集団 2 に属する個体の事後確率の平均値 (q) は、それぞれ $q = 0.943$, $q = 0.942$ となり、各個体が高い確率でどちらかの集団に分配された。また、分集団 1 は神奈川県丹沢山地にて収集したサンプルから、分集団 2 は山梨県・静岡県富士山麓地域にて収集したサンプルから構成されており、遺伝的に定義された分集団が空間的な構造を示すことが明らかになった (図 1). したがって、2つの地域個体群の地理的な広がりそれぞれ、分集団 1 に属する個体の分布範囲と分集団 2 に属する個体の分布範囲と定義し、分集団 1 を丹沢山地の地域個体群、分集団 2 を富士山麓の地域個体群と呼ぶこととした。図 1 の地域個体群の分布に、ミトコンドリア DNA ハプロタイプの情報

を合わせると図 2 のように表され、丹沢山地の地域個体群に特徴的に見られるハプロタイプとして、ハプロタイプ G, L, M, 富士山麓の地域個体群に特徴的に見られるハプロタイプとして、ハプロタイプ D, H の存在が明らかになった。

丹沢山地のニホンジカ地域個体群 ($n = 59$) と富士山麓のニホンジカ地域個体群 ($n = 36$) の遺伝的多様性は表 2 に示した。平均ヘテロ接合率 (H_e) は、それぞれ $H_e = 0.58$, 0.54 で有意差は見られなかった ($P = 0.82$)。また 9 遺伝子座の平均のアレリックリッチネス (R) は、それぞれ $R = 3.41$, $R = 3.71$ で有意差は見られなかった ($P = 0.82$)。しかし、丹沢山地および富士山麓地域全体でみられた遺伝的変異のうち、地域個体群間にみられた遺伝的変異の割合を AMOVA によって求めた結果、8.9% ($F_{ST} = 0.089$, $P < 0.001$) となり、分化の程度は小さいが、地域個体群間には有意な遺伝的分化が見られた。

コンピュータープログラム STRUCTURE を用いて行なったアサインメントテストでは、解析に用いた全 95 個体中のうち

92 個体 (96.8%) はそれぞれサンプリングを行なった地域個体群に属した。一方、残りの 3 個体 (個体 1-3) が、サンプリングした地域個体群で $q < 0.9$ となり、移入個体あるいは移入個体の子孫の可能性を持つと判定された (表 3)。これらの個体のうち、丹沢山地の地域個体群から得られた 1 個体だけが、富士山麓の地域個体群に由来する確率が $q = > 0.9$ となった。GENECLASS を用いたテストでは、STRUCTURE によって移入個体あるいは移入個体の子孫と判定された 3 個体 (個体 1-3) に加え、さらに 1 個体 (個体 4) が丹沢山地の地域個体群にも富士山麓の地域個体群にも起源を持たない可能性がある個体と判定された (表 2)。

(4) 考察

マイクロサテライト 9 遺伝子座の遺伝子型情報に基づき、丹沢山地から富士山麓にかけての分布するニホンジカの集団構造を解析した結果、2 つの任意交配集団の存在が推測された (図 1)。ミトコンドリア DNA ハプロタイプの分布もこの結果を支持し、2 つの地域個体群がそれぞれ異なるハプロタイプによって特徴付けられていた (図 2)。Yuasa *et al.* (2007) ではさらに広域のハプロタイプの分布を明らかにしており、ハプロタイプ G, L, M と、ハプロタイプ D が、それぞれ丹沢山地あるいは富士山麓でのみ見られることを確認した。富士山麓で確認されたハプロタイプ H に関しては、Yuasa *et al.* (2007) で分析した 435 個体中、富士山麓で 1 個体、伊豆半島で 2 個体しか検出されておらず、出現頻度の高い地域は明らかではない。遺伝的に定義された 2 つの地域個体群の境界は山中湖付近にあると推測された。丹沢山地および富士山麓地域のニホンジカの分布情報と人間の活動地域として人口密度分布、遺伝的に定義されたニホンジカ地域個体群を合わせて図示すると、人

間の活動地域によって 2 つの地域個体群の境界が決められている様子が読み取れる (図 3)。

2 つの方法で行なったアサインメントテストでは、全 4 個体が移入個体あるいは移入個体の子孫であると推測された。このうち、個体 1 に関しては、2 つのアサインメントテストの結果が一致していることと、ハプロタイプ D を持つ個体であることを考慮すると、富士山麓の地域個体群から丹沢山地の地域個体群への移入個体と考えられた。

個体 2 に関しては、STRUCTURE による解析では、丹沢山地の地域個体群に由来する個体と富士山麓の地域個体群に由来する個体の交雑個体と推測されたが、GENECLASS による解析では、いずれの地域個体群にも起源を持たない個体と推測された。2 つの解析結果の相違は、STRUCTURE による解析では、個体が 2 つの地域個体群のどちらかに必ず由来することを仮定しているのに対し、GENECLASS による解析では個体が 2 つの地域個体群のどちらかに由来するか、あるいはどちらにも由来しないことを仮定しているため生じたと考えられる。個体 2 がハプロタイプ H を持つ個体であることと、富士山麓の地域個体群が丹沢の地域個体群以外の地域個体群とも遺伝子流動によって結び付けられている可能性があることを合わせて考えると、個体 2 はどちらの地域個体群にも由来しない個体である可能性が高いと考えられた。

個体 3 に関しては、STRUCTURE による解析では、富士山麓の地域個体群に由来する確率の方が高く、GENECLASS による解析では、丹沢山地の地域個体群に由来する確率の方が高くなっているが、いずれにしても両個体群に由来する個体の交雑個体と推測された。ただし、この個体がハプロタイプ D を持つことから、母方の祖先は富士山麓の地域個体群に起源をもつと推測された。

個体 4 に関しては、個体 2 と同様に 2 つの解析結果に相違が見られた。この個体は広域に分布するハプロタイプ C を持つため、個体の由来については明らかではないが、丹沢山地や富士山麓の地域個体群以外の地域個体群からの移入個体である可能性が残された。

アサインメントテストによって、全 95 個体という限られたサンプルの中に、1 頭の移入個体と 1 頭の交雑個体が検出された。この結果は、世代あたり数個体という遺伝的浮動による遺伝的変異の消失を緩和するために必要な遺伝子流動が、実際に丹沢山地のニホンジカ地域個体群と富士山麓のニホンジカ地域個体群との間に生じてきた可能性を示唆している。また、丹沢山地および富士山麓地域全体でみられたニホンジカの遺伝的変異のうち、地域個体群間にみられた遺伝的変異の割合は 8.9% であり、地域個体群間の遺伝的分化は有意であったが、分化の程度は小さかつ

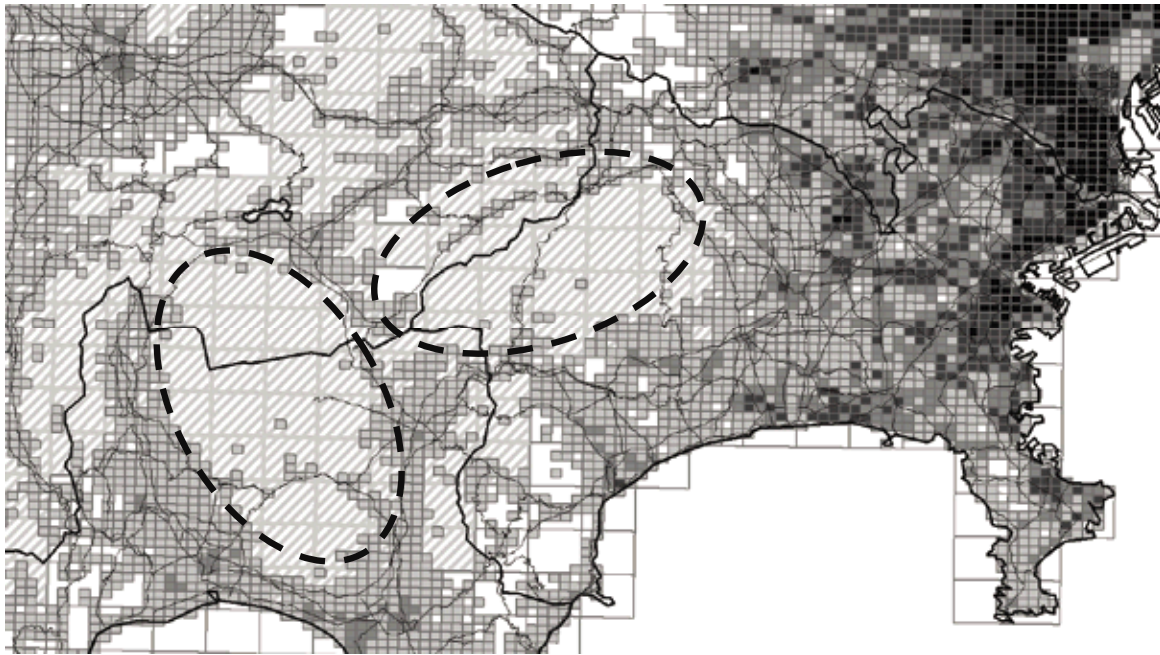
表 2. 丹沢山地・富士山麓のニホンジカ地域個体群の遺伝的多様性

遺伝子座	丹沢山地(n=59)		富士山麓(n=36)	
	R	H _E	R	H _E
BL42	3.00	0.65	2.71	0.54
BOVIRBP	1.93	0.19	2.00	0.32
BM6438	4.11	0.72	3.33	0.67
ETH225	6.42	0.79	7.18	0.82
BMC1009	3.00	0.63	3.56	0.67
BM203	2.60	0.50	2.53	0.27
BM4107	4.25	0.64	4.03	0.44
CSSM019	3.40	0.65	5.26	0.77
RMO095	2.00	0.48	2.81	0.39
平均	3.41	0.58	3.71	0.54

R: アレリックリッチネス, HE: 平均ヘテロ接合率

表 3. アサインメントテストによる移入個体の推測

個体	性別	mtDNA ハプロタイプ	サンプリングし た地域個体群	地域個体群に由来する確率			
				STRUCTURE		GENECLASS	
				丹沢山地	富士山麓	丹沢山地	富士山麓
1	♂	D	丹沢山地	0.001	0.999	0.009	0.842
2	♂	H	富士山麓	0.565	0.435	0.016	0.015
3	♂	D	富士山麓	0.314	0.686	0.754	0.295
4	♀	C	富士山麓	1.000	0.000	0.000	0.022



10km

図3. 丹沢山地および富士山麓のニホンジカの分布と人口密度分布

1 km メッシュの人口密度分布は薄い灰色から黒色の小さい四角で表示し、色が濃いほど密度が高いことを表す。5 km メッシュのニホンジカの分布は薄い灰色の斜線で表示した。黒色の破線で囲われた2つの範囲は、個体の遺伝子型情報に基づき定義されたニホンジカ地域個体群を表す。

た。この結果も、丹沢山地のニホンジカ地域個体群と富士山麓のニホンジカ地域個体群との間に世代あたり数個体の遺伝子流動があったという考えを支持する。低頻度の遺伝子流動は個体群の遺伝的変異の消失を小さくし、かつ個体群間の遺伝的分化を維持するために、個体群全体としてより多くの遺伝的変異を維持することにつながると考えられている (Lacy, 1987; Mills & Allendorf, 1996)。したがって、丹沢山地のニホンジカ個体群の遺伝的多様性を維持するためには、少なくとも現在の遺伝子流動の程度を維持していく必要があるだろう。

Goodman *et al.* (2001) では、ボトルネックを経験したニホンジカ地域個体群や島嶼個体群では、ボトルネックを経験していない地域個体群や個体群サイズの大きな地域個体群と比較して、遺伝的多様性が低下していることが示された。しかしながら、丹沢山地のニホンジカ個体群は、過去にボトルネックを経験した可能性があるにもかかわらず、マイクロサテライト9遺伝子座の平均ヘテロ接合率、アレリックリッチネスともに富士山麓の地域個体群と同程度に保たれていた。一般に、ボトルネックによる遺伝的多様性の消失の程度はボトルネックの程度と期間によって左右される (Hedrick, 2000 など)。丹沢山地のニホンジカ地域個体群は、1950年代に個体数の激減を経験したが、1960年代には森林伐採とニホンジカの保護政策により、個体数を回復し分布を拡大している (古林ほか, 1997)。したがって、丹沢山地のニホンジカ地域個体群で遺伝的多様性の明らかな低下が見られなかったことは、個体数の減少の程度が小さかったか、減少後すぐに個体数が回復したことに起因すると考えられる。さらに、アサインメントテストで示したように、富士山麓の地域個体群との間に遺伝子流動があった

ことも、ボトルネックによる遺伝的変異の消失を緩和することに寄与したと考えられる。

遺伝的多様性を低下させないための遺伝的管理にとって、有効集団サイズをいかに維持するかということは重要なキーである。この50年間に森林伐採や保護政策によって丹沢山地でニホンジカを爆発的に増加させ分布域を拡大させたことは、一方で農林業被害や自然植生への過食圧などさまざまな社会問題を引き起こすことになったが、もう一方では、ニホンジカの有効集団サイズの維持、地域個体群間の遺伝子流動の促進に効果的であったと考えられる。しかしながら、今後はこれまでの経緯を踏まえ、丹沢山地ではニホンジカを爆発的に増加させない森林管理が行なわれることや、農林業被害や自然植生への過食圧の問題解決のための密度を低下させることは必至である。したがって、地域個体群間の遺伝子流動を維持することが有効集団サイズを維持するうえでより重要な意味を持つと考える。

丹沢山地では1950年代後半から1960年代前半にかけてニホンジカの個体数が減少していた時期、ニホンジカの分布の中心は主稜部の高標高域にあったと考えられている。現在でも丹沢山地では高標高域に設けられた鳥獣保護区・鳥獣保護区特別保護地区にニホンジカの分布が集中しやすい分布構造にある (神奈川県, 2003)。こうした分布構造のままニホンジカの密度を下げた場合、高標高域の自然植生の回復が妨げられるばかりか、地域個体群の分断・孤立の傾向が強まり地域個体群間の遺伝子流動が起こり難くなることが懸念される。したがって、低標高域の生息環境を整えニホンジカの分布の中心を低標高域にシフトさせ、地域個体群間の遺伝子流動の可能性を残すことがこれからのニホンジカ管理における課題となるだろう。

本研究では、これまで行なわれていたニホンジカの狩猟や有害駆除個体から収集したサンプルを用いて、ニホンジカ地域個体群の空間的遺伝構造や遺伝子流動について解析が行えることを示した。今後も保護管理の過程でニホンジカを捕殺することが続くはずである。したがって、それらの個体を有効に利用しながら、地域個体群の遺伝的多様性、遺伝子流動についても定期的に把握し、ニホンジカの保護管理にフィードバックしていくことも重要な課題と考える。

文 献

- Bancroft, D. R., J. M. Pemberton & P. King, 1995. Extensive protein and microsatellite variability in an isolated, cyclic ungulate population. *Heredity*, **74**: 326-336.
- Barendse, W., S. M. Armitage, L. M. Kossarek, A. Shalom, B. W. Kirkpatrick, A. M. Ryan, D. Clayton, L. Li, H. L. Neibergs, N. Zhang, W. M. Grosse, J. Weiss, P. Creighton, F. McCarthy, M. Ron, A. J. Teale, R. Fries, R. A. McGraw, S. S. Moore, M. Georges, M. Soller, J. E. Womack & D. J. S. Hetzel, 1994. A genetic linkage map of the bovine genome. *Nature Genetics*, **6**: 227-239.
- Barone, M. A., M. E. Roelke, J. Howard, J. L. Brown, A. E. Anderson & D. E. Wildt, 1994. Reproductive characteristics of male Florida panthers: comparative studies from Florida, Texas, Colorado, Latin America, and North American zoos. *Journal of Mammalogy*, **75**: 150-162.
- Bishop, M. D., S. M. Kappes, J. W. Keele, R. T. Stone, S. L. F. Sunden, G. A. Hawkins, S. S. Toldo, R. Fries, M. D. Grosz, J. Yoo & C. W. Beattie, 1994. A genetic linkage map for Cattle. *Genetics*, **136**: 619-639.
- Cornuet, J-M., S. Piry, G. Luikart, A. Estoup & M. Solignac, 1999. New methods employing multilocus genotypes to select or exclude populations as origins of individuals. *Genetics*, **153**: 1989-2000.
- Davies, N., F. X. Villablanca & G. K. Roderick, 1999. Determining the source of individuals: multilocus genotyping in nonequilibrium population genetics. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**: 17-21.
- Dixon, J. D., M. K. Oli, M. C. Wooten, T. H. Eason, J. W. McCown & D. Paetkau, 2006. Effectiveness of a regional corridor in connecting two Florida black bear populations. *Conservation Biology*, **20**: 155-162.
- El Mousadik, A. & R. J. Petit, 1996. High level of genetic differentiation for allelic richness among populations of the argan tree [*Argania spinosa* (L.) Skeels] endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics*, **92**: 832-839.
- Evanno, G., S. Regnaut & J. Goudet, 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, **14**: 2611-2620.
- Excoffier, L., P. E. Smouse & J. M. Quattro, 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, **131**: 479-491.
- Frankham, R., 1997. Do island populations have less genetic variation than mainland populations? *Heredity*, **78**: 311-327.
- 古林賢恒・山根正伸・羽山伸一・羽太博樹・岩岡理樹・白石利郎・皆川康雄・佐々木美弥子・永田幸志・三谷奈保・ヤコブボルコフスキー・牧野佐絵子・藤上史子・牛沢 理, 1997. ニホンジカの生態と保全生物学的研究. 神奈川県公園協会・丹沢大山自然環境総合調査団調査企画委員会編, 丹沢大山自然環境総合調査報告書, pp.319-421. 神奈川県環境部, 横浜.
- Goodman, S. J., H. B. Tamate, R. Willson, J. Nagata, S. Tatsuzawa, G. M. Swanson, J. M. Pemberton & D. R. McCullough, 2001. Bottlenecks, drift and differentiation: the population structure and demographic history of sika deer (*Cervus nippon*) in the Japanese archipelago. *Molecular Ecology*, **10**: 1357-1370.
- Halbert, N. D., T. Raudsepp, B. P. Chowdhary & J. N. Derr, 2004. Conservation genetic analysis of the texas state bison herd. *Journal of Mammalogy*, **85**: 924-931.
- Hedrick, P. W., 2000. Genetics of Population (2 ed.). 553pp. Jones & Bartlett Publishers, Massachusetts.
- 神奈川県, 2003. 神奈川県ニホンジカ保護管理計画. 35pp. 神奈川県環境農政部緑政課, 横浜.
- Lacy, R. C., 1987. Loss of genetic diversity from managed populations: interacting effects of drift, mutation, immigration, selection, and population subdivision. *Conservation Biology*, **1**: 143-158.
- Leberg, P. L., 2002. Estimating allelic richness: Effects of sample size and bottlenecks. *Molecular Ecology*, **11**: 2445-2449.
- Luikart, G. & P. R. England, 1999. Statistical analysis of microsatellite DNA data. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**: 253-256.
- Manel, S., P. Berthier & G. Luikart, 2002. Detecting wildlife poaching: Identifying the origin of individuals with bayesian assignment tests and multilocus genotypes. *Conservation Biology*, **16**: 650-659.
- Mills, L. S. & F. W. Allendorf, 1996. The one-migrant-per-generation rule in conservation and management. *Conservation Biology*, **10**: 1509-1518.
- Moore, S. S., K. Byrne, K. T. Berger, W. Barendse, F. McCarthy, J. E. Womack & D. J. S. Hetzel, 1994. Characterization of 65 bovine microsatellites. *Mammalian Genome*, **5**: 84-90.
- O'Brien, S. J. & J. F. Evermann, 1988. Interactive influence of infectious disease and genetic diversity in natural populations. *Trends in Ecology and Evolution*, **3**: 254-259.
- O'Brien, S. J., M. E. Roelke, L. Marker, A. Newman, C. A. Winkler, D. Meltzer, L. Colly, J. F. Evermann, M. Bush & D. E. Wildt, 1985. Genetic basis for species vulnerability in the cheetah. *Science*, **227**: 1428-1434.
- O'Brien, S. J., D. E. Wildt, M. Bush, T. M. Caro, C. Fitzgibbon, I. Aggundey & R. E. Leakey, 1987. East african cheetahs: Evidence for two population bottlenecks? *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences of the United States of America*, **84**: 508-511.
- Paetkau, D., R. Slade, M. Burden & A. Estoup, 2004. Genetic assignment methods for the direct, real-time estimation of migration rate: a simulation-based exploration of accuracy and power. *Molecular Ecology*, **13**: 55-65.
- Pirey, S., A. Alapetite, J-M. Cornuet, D. Paetkau, L. Baudouin & A. Estoup, 2004. GENECLASS2: A software for genetic assignment and first-generation migrant detection. *Journal of Heredity*, **95**: 536-539.
- Pritchard, J. K., M. Stephens & P. Donnelly, 2000. Inference population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, **155**: 945-959.
- Schneider, S., D. Roessli & L. Excoffier, 2000. ARLEQUIN, Version 2: Software for Population Genetics Data Analysis. Genetics and Biometry Laboratory University of Geneva, Switzerland.
- Rannala, B. & J. L. Mountain, 1997. Detecting immigration by using multilocus genotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **94**: 9197-9201.
- Slatkin, M., 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*, **236**: 787-792.
- 玉手英利・S. J. Goodman・岡田あゆみ, 2000. DNA 配列自動分析装置を用いたニホンジカの遺伝子分析. 石巻専修大学研究紀要, **11**: 93-104.
- Tamate, H. B., A. Okada, M. Minami, N. Ohnishi, H. Higuchi & S. Takatsuki, 2000. Genetic variations revealed by microsatellite markers in a small population of the sika deer (*Cervus nippon*) on Kinkazan Island, northern Japan. *Zoological Science*, **17**: 47-53.
- Waser, P. M. & C. Strobeck, 1998. Genetic signatures of interpopulation dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**: 43-44.
- Wright, S., 1940. Breeding structure of populations in relation to speciation. *American Naturalist*, **74**: 232-248.
- Yuasa, T., J. Nagata, S. Hamasaki, H. Tsuruga, K. Furubayashi, 2007. The impact of habitat fragmentation on genetic structure of the Japanese sika deer (*Cervus nippon*) in southern Kantoh, revealed by mitochondrial D-loop sequences. *Ecological Research*, **22**: 97-106.

電子文献

- Goudet, J., 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices. Version 2.9.3. Online. Available from internet: <http://www.unil.ch/izea/software/fstat>.