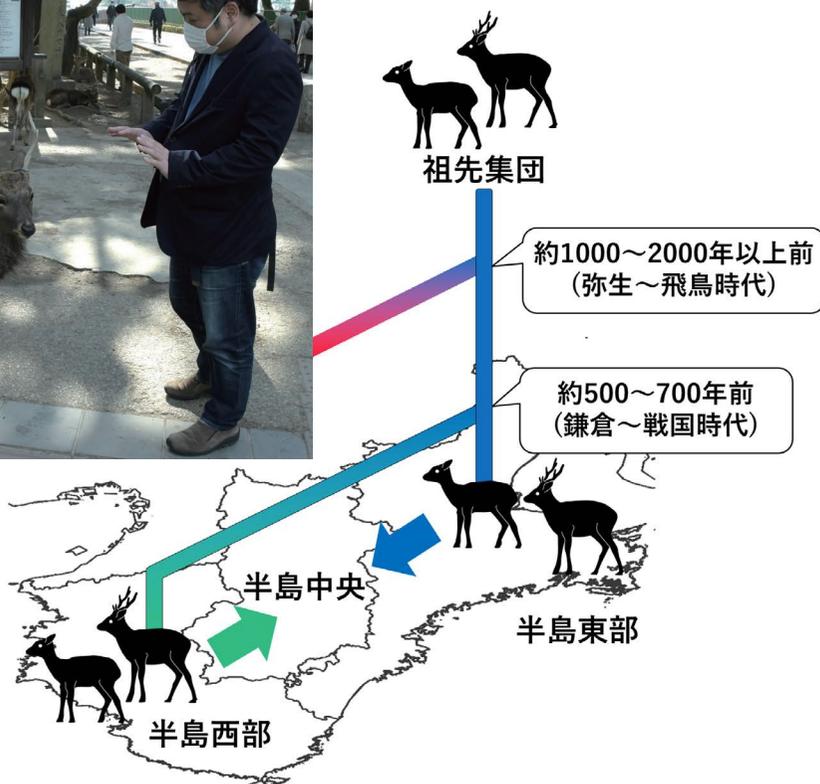


- ▶ 特集1(生物) / 高木俊人 ... 2
- ▶ 【数研出版100周年】
- ▶ リードシリーズ 解説動画コンテンツのご紹介... 6
- ▶ 理科のチャート式新シリーズのはじまり... 8

## 奈良公園集団



紀伊半島のニホンジカの個体群動態史の概要図

福島大学共生システム理工学類 高木俊人

奈良公園に生息するニホンジカは、1000年以上も前から人間によって保護されていた野生動物といわれています。私たちの研究チームでは、奈良公園のシカを含む紀伊半島のシカの遺伝解析を行い、奈良公園、半島東部、半島西部の大きく3つの遺伝的集団があること、半島中央部では西部と東部の集団が混合していることを明らかにしました。さらに、集団ごとの分岐年代推定から、奈良公園の集団は1000年以上前から周辺のシカ集団と交流がないと推定されました。このことは歴史的な人間活動が、野生生物の集団構造の成立に影響を及ぼしたことを示唆しています。(→特集1 p.2~5)

## 歴史的な人間活動がもたらした紀伊半島のシカの集団構造

福島大学 共生システム理工学類 高木俊人

### 1. はじめに

野外に生息・生育している多くの動植物は、昔からずっと同じ場所で生き、世代を重ねてきたと思われるがちです。しかし、これまでの人間の活動が地質や気候などの地球環境や、生態系に大きな影響を与えたとする事例も多数報告されています。このことは、野生生物といえども、過去に人間活動の影響を色濃く受けている可能性を示唆しています。そのため、近年では完新世(Holocene)に続く新たな地質年代区分として、「人新世(Anthropocene)」を設定することが議論されています。

こうした野生生物の集団構造や分布の変遷、個体数の変動に対する人間活動の影響の有無を調査する際には、対象となる野生生物のDNAを調べる遺伝解析という手法が用いられます。例えば、身近に生育する竹の一種であるモウソウチク(*Phyllostachys edulis*)は、日本列島から中国の個体までを対象とした遺伝解析の結果、日本列島に生息するほぼすべての個体が同一のクローンであり、人間が中国から株分けして持ち込んだものが広がったことが明らかとなっています<sup>1)</sup>。また、鹿児島県の徳之島に生息する国の特別天然記念物であるアマミノクロウサギ(*Pentalagus furnessi*)は、徳之島の南北で異なる遺伝的集団を形成しており、これらの南北の集団は、少なくとも数千年以上前から分断されていたことがシミュレーションから明らかとなっています<sup>2)</sup>。さらに、最近では1万7千年前～1万6千年前の徳之島の先史人がアマミノクロウサギを食用としていたとされる遺跡の発掘結果も公表されており、狩猟のような歴史的な人間活動がアマミノクロウサギの集団構造に影響を及ぼしたことが示唆されています。

このほかにも国内外の野生生物において、意図的・非意図的を問わず、歴史的な人間活動が分布や集団構造に影響をもたらした事例が多数報告されており、こうした知見は野生生物の保全活動や管理の方針を決定するための基礎的な情報として役立てられています。

### 2. ニホンジカ

ニホンジカ(*Cervus nippon*)は、北海道から鹿児島県の大隅諸島まで広く生息するシカの一種で、日本を代表する大型野生哺乳類です。日本列島以外では、ロシア沿海州から中国、台湾、ベトナムといったように東アジアに広く分布しています。ニホンジカは14亜種に分類され、日本列島には、エゾシカ、ホンシュウジカ、キュウシュウジカ、ヤクシカ、マゲシカ、ケラマジカの6亜種が生息しています。

これらの日本列島のニホンジカは、明治時代の乱獲や豪雪により大きく個体数が減少し、多くの地域で絶滅の危機に瀕していた時期もありました。そのため、第二次世界大戦後はメスジカの狩猟が禁止されるなど、保護を基本とした政策が進められました。そうした保護政策の影響もあり、1980～90年代ごろからニホンジカの個体数が増加し、分布域の再拡大が進んでいます。過去40年間で日本列島のニホンジカの生息域は約2.7倍に拡大し、日本列島の約7割の面積にシカが生息するまでに至っています<sup>3)</sup>。これらの増えたシカは、年間数十億円にも上る農業被害や、交通事故のような人的被害を引き起こすだけでなく、マダニ感染症の拡大にも関与していると考えられており、現在では10年間で個体数を半減にするといった大規模な個体数調整を主軸とした保護管理政策が進められています。



図1 奈良公園のニホンジカ

このように「害獣」として扱われることの多い現在のニホンジカですが、歴史的にはさまざまな目的で利用される重要な存在でした。食料としての利用はもちろんのこと、角(鹿茸)や胎仔(鹿胎)は漢方薬として重宝され、中世以降は鹿革が、甲冑などの武器の材料や印伝のような工芸品の原材料として活用されていました。さらに、宮城県の金華山黄金山神社や茨城県の鹿島神宮、奈良県の春日大社などでは、ニホンジカが神の使いとして信仰の対象とされてきました。中でも、奈良では1000年以上も前から野生のシカを保護しているといわれています。奈良のシカは国の天然記念物にも登録され、非常に人馴れた姿を都市部で見せることから観光資源として多くの人に親しまれています<sup>4)</sup>(図1)。私の所属する研究チームでは、「この奈良のシカは、他の地域のシカと違うのか?」「もし1000年以上も前からシカの保護が行われているのであれば、シカ集団にも何かしらの影響があり、歴史的な人間活動が野生生物にもたらした影響を評価できるのではないかと」という着想を持ち、遺伝解析を進めてきました。

本稿では、私たちが2023年1月に発表した遺伝解析により明らかにした奈良公園のシカの起源に関する論文<sup>5)</sup>について紹介し、野生生物に対する歴史的な人間活動の影響について考えていきたいと思います。

### 3. 調査方法

奈良公園のニホンジカの歴史を遺伝学的な手法によって調べるためには、まずニホンジカの筋肉や血液のサンプルを集める必要があります。研究チームでは2001～2016年にかけて、紀伊半島全域の4府県30地域から294個体分のサンプルを収集しました。奈良公園のシカは国の天然記念物であることから捕獲が禁止されているため、交通事故死した個体などからサンプルを収集しました。紀伊半島のその他の地域では、狩猟や有害鳥獣捕獲によって捕獲された個体から筋肉や血液をサンプルとして提供していただきました。こうしたサンプルはDNAの劣化を避けるために、冷凍もしくは高濃度のエタノールに浸かった状態で研究室まで送付されます。それらの筋肉や血液に含まれるDNAを専用の試薬を使って取り出し、PCR法(Polymerase Chain Reaction)を用いてDNA中の特定の領域を増幅しま

す。今回の研究では、読み取る領域として①ミトコンドリアDNAの調節領域と、②核DNA中のマイクロサテライト領域を対象としています。①ミトコンドリアは細胞中に含まれる小器官の一つで、ミトコンドリアDNAは母から子にのみ引き継がれる母系遺伝という特性をもっています。そのためミトコンドリアDNAは、次世代で父母の要素が入り混じる核DNAとは異なり、系統関係を復元するのに適しています。本研究では、ミトコンドリアDNAの全配列の中でも、タンパク質をコードせず突然変異の速度が速い領域である「調節領域」を対象としています。A(アデニン)、T(チミン)、G(グアニン)、C(シトシン)で構成される塩基配列をサンガーシーケンス法によって読み取り、個体ごとの塩基の違いを評価しました。こちらは一般に、「シーケンス解析」と呼ばれています。

②核DNA中のマイクロサテライト領域は、細胞の核DNA中にみられる1～数塩基の短い配列の繰り返し数の違い(例:ATATATATなど)を評価する遺伝マーカーです。こちらはDNA断片の長さを評価するため、「フラグメント解析」と呼ばれています。核DNAは、子が両親の要素を引き継ぐ両性遺伝という遺伝様式であり、多型性が高く複数の遺伝子座を用いることで個体を特定できるため、親子判定などにも使用されます。本研究では14種類のマイクロサテライトマーカーを使用して、各個体の遺伝子型を決定しました。これらの遺伝子型データを基に集団間の遺伝的交流の程度を評価し、遺伝学的な集団単位を明らかにすると同時に、突然変異率を組み合わせたシミュレーションから集団間の分岐年代推定を行いました。

### 4. 研究結果 紀伊半島のニホンジカの集団動態

ミトコンドリアDNA調節領域を対象としたシーケンス解析では、紀伊半島全域から18種類のハプロタイプ(遺伝子型)が確認されました(図2)。これらの18種類のうち、6種類(M1～M6)は複数の地域で確認されるものでしたが、残りの12種類(S1～S12)は特定の一つの地域のみで確認されるものでした。中でもS4というハプロタイプは、奈良県北部の奈良公園の集団のみで確認されるものでした。ミトコンドリアDNAハプロタイプ間の系統関係を示したハプロタイプネットワーク上では、S4とい

うハプロタイプは、紀伊半島全域で広く確認された M1 というハプロタイプと 683 塩基中 1 塩基の違いしかありませんでした。このことから、奈良公園で確認されたタイプは紀伊半島優占タイプと非常に近縁であり、日本列島の他の地域から持ち込まれたのではなく紀伊半島に在来の系統であることが明らかとなりました。この S4 という独自のハプロタイプは、奈良公園の中で独自に変異したわけではなく、もともと紀伊半島の他の地域にも広く分布していたものと考えています。過去に個体群が縮小した際に、ほかの地域ではこの S4 というハプロタイプが失われたものの、ある程度の個体数が維持されてきて、現在の奈良公園の周辺のみで生き残ったという予想です。これは、偶然によって特定の遺伝子型のみが残ったり広がったりする「遺伝的浮動 (genetic drift)」と呼ばれる現象です。

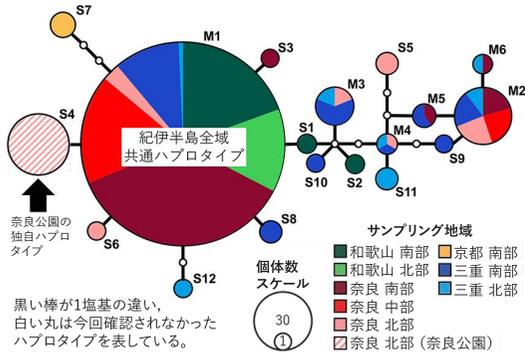


図2 ミトコンドリア DNA 調節領域の部分配列 (683 塩基) の系統関係を示すハプロタイプネットワーク [Takagi et al. 2023, J. Mammal<sup>5)</sup> より改変]

続いて、核 DNA 中のマイクロサテライト領域の遺伝子型データを基にした集団構造解析を行いました。この解析では各個体の遺伝子型から、遺伝的に類似したグループを仮定し、各個体がそれぞれのグループに帰属する確率を計算しました。その結果、紀伊半島に生息するニホンジカは大きく 3 つの遺伝的集団 (奈良公園、半島東部、半島西部) に分けられることが明らかとなりました。図 3 は、各個体の遺伝的組成を示す棒グラフ集合体です。グラフの 1 本が 1 個体を示し、各個体が遺伝的に類似したグループ 1~3 に属する確率を塗り分けています。奈良公園ではグループ 1 に、半島東部ではグループ 2 に、半島西部ではグループ 3 に帰属する確率が高い個体が多いことがわかります。また、現在の奈良県が位置する半島中央部では、グループ 2 とグループ 3 が

混じりあっていることが見てとれます。これは一度分断化し、独自の遺伝的組成を構成するようになった半島東部と半島西部の集団が、中央部で交配し、両者が混ざった集団を形成したことを示しています。

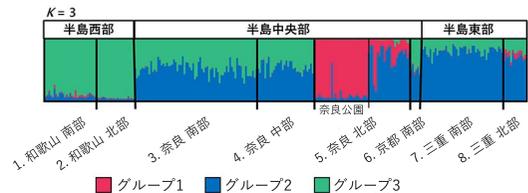


図3 核 DNA マイクロサテライト領域を使用した集団構造解析の結果 [Takagi et al. 2023, J. Mammal<sup>5)</sup> より改変]

最後に紀伊半島のニホンジカの 3 つの遺伝的集団である奈良公園集団、半島東部集団、半島西部集団がいつ頃形成されたのかを、核 DNA 中のマイクロサテライト領域の遺伝子型情報から推定しました。この推定には、コアレセント理論 (Coalescent theory) と呼ばれる理論が用いられ、得られた DNA 配列の合着が何世代前にさかのぼるかを推定することができます。今回は 3 集団の分岐パターンについて 6 つのシナリオを作成し、その中から観察された遺伝子型に最も当てはまりのよいシナリオをシミュレーションによって選択し、1 世代を 4 年として年代の推定を行いました。その結果、約 1000~2000 年前 (推定最頻値で約 1400 年前) に祖先集団から奈良公園集団が分岐し、約 500~700 年前 (推定最頻値で約 520 年前) に現在の半島東部集団と半島西部集団が分岐したことが推定されました。これらの分岐年代は、紀伊半島で人間活動が活発化した時期と一致していました。1 回目の分岐時期と推定された約 1000~2000 年前は、弥生~飛鳥時代にあたり、紀伊半島の北部では大規模な集落や都市が構築された時期になります。こうした建築物を作るためには材木が必要であり、多くの森林が切り開かれました<sup>6)</sup>。また、人口増加に伴う田畑の開拓なども行われ、ニホンジカの生息域は縮小や分断化したと考えられます。続いて、2 度目の半島東部と西部の集団が分岐した約 500~700 年前は、鎌倉~戦国時代にあたります。この時期には戦乱によって多くの野山が焼かれるだけでなく、食料や武器の材料として利用されていたニホンジカの狩猟が積極的に行われていたと推測できます。そうした環境変化や乱獲の結果、ニホンジカは生息域を縮小させられ、集団間の

交流が絶たれたのではないかと考えられます。

以上の結果から考察された紀伊半島のニホンジカの歴史は以下の通りです(図4)。まず、紀伊半島のニホンジカの祖先集団は紀伊半島に広く分布していました。しかし、1000～2000年前の都市化に伴う開拓や狩猟によって、紀伊半島の各地で地域集団の孤立や絶滅が起きました。その中で、現在の奈良公園の周辺に孤立したニホンジカは宗教的な理由などから、狩猟が禁じられ保護されるようになりました。続いて、約500～700年前には戦乱などによってニホンジカの生息域は再び縮小することとなり、半島東部と西部の2つの集団に分断されました。その後奈良公園のシカ集団は、周辺地域のシカとの交流がほとんどない状態で現在までに独自の遺伝的集団として維持されてきました。一方で、半島の中央部ではシカの分布拡大により、半島東部と西部の集団が出会い混合するようになったと考えられます。このように、紀伊半島のニホンジカの集団構造は歴史的な人間活動が強く影響しており、その中でも奈良公園集団は孤立後、宗教的な保護により成立・維持してきた非常に稀有な集団であることが明らかとなりました。

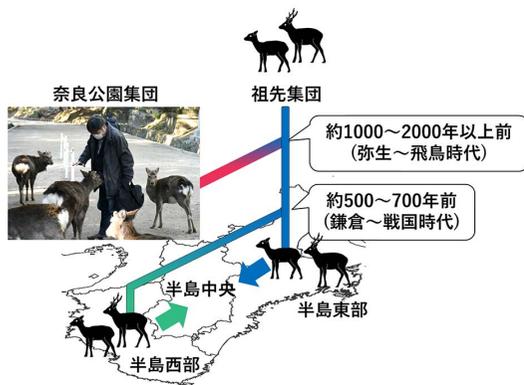


図4 紀伊半島のニホンジカの個体群動態史の概要図

## 5. 今後の展望 次の1000年に向けて

本研究によって奈良公園のニホンジカは、まさに「生ける文化財」とも呼べる稀有な存在であることが明らかとなりました。さらに興味深いことに、これらの紀伊半島の歴史的な人間活動はニホンジカ以外にも影響を与えていました。ニホンジカの糞を餌とするオオセンチコガネ(*Phelotrupes auratus*)の近畿地方の集団を対象とした全ゲノム解析では、地域

集団の分岐年代が、約2000年前と約600年前であるということが明らかとなっています<sup>7)</sup>。このことは紀伊半島における歴史的な人間活動が、ニホンジカのみならず、多様な生物の分布や集団構造にも影響を及ぼすほど甚大なものであったことを示唆しています。

こうした野生生物に対する歴史的な人間活動の影響を明らかにすることは、その生物の今後の保全や管理を考える上で非常に重要です。近年のニホンジカの分布域拡大や個体数増加の影響は奈良のシカでも例外ではなく、1000年間保たれてきた人間とシカの関係のバランスが崩れつつあります。さらに奈良公園では、海外からの観光客の増加や植生の衰退、交通事故や不適切な餌やりなど、これまでの1000年間にはなかったさまざまな問題に直面しています。奈良のシカの1000年の歴史の経緯が明らかとなった今、その歴史にふさわしい存在として次の時代へどのようにして残すべきなのかを、より多くの人に考えていただければ幸いです。

本研究では紀伊半島のニホンジカのDNAの一部を対象とした遺伝解析でしたが、今後はより広範囲のシカを対象とし、大規模なゲノムデータを活用した研究を展開していく予定です。具体的には、ミトコンドリアDNAの全塩基配列を対象としたミトゲノム解析や、核DNAの縮約ゲノム解析などを進め、紀伊半島のみならず日本列島全体のニホンジカの集団構造やその進化の過程、分布拡大の要因をより正確かつ詳細に解明していきたいと考えています。

### 参考文献

- 1) Isagi et al. (2016) *Journal of Plant Research*, 129, 21-27.
- 2) Ando et al. (2018) *The Journal of Wildlife Management*, 82: 1658-1667.
- 3) 環境省 (2021) 全国のニホンジカ及びビノシシの個体数推定及び生息分布調査の結果について(令和2年度)
- 4) Torii & Tatsuzawa (2009) Sika deer in Nara Park: unique human-wildlife relations. In *Sika deer: biology and management of native and introduced populations* (pp. 347-363). Tokyo: Springer Japan.
- 5) Takagi et al. (2023) *Journal of Mammalogy*, 104: 303-315.
- 6) Totman (1989) *The green Archipelago: forestry in preindustrial Japan*. Ohio University Press, Athens, Ohio, USA.
- 7) Araki & Sota (2023) *Ecology and Evolution*, 13: e9765.