

※この論文は 2013 年 8 月 12 日に BMC Evolutionary Biology に掲載された論文「Hiyama A, Nohara C, Taira W, Kinjo S, Iwata M, Otaki JM: **The Fukushima nuclear accident and the pale grass blue butterfly: Evaluating biological effects of long-term low-dose exposures.** *BMC Evol Biol* 2013, **13**:168.」を和訳したものです。図表については上記論文を参照してください。

Communication Paper for *BMC Evolutionary Biology*

福島第一原子力発電所事故とヤマトシジミ：長期低線量被曝の生物学的影響評価

檜山充樹, 野原千代, 平良渉, 金城聖良, 岩田大生, 大瀧丈二*

〒901-2213

沖縄県西原町千原 1 番地

琉球大学理学部海洋自然科学科生物系 BCPH 分子生理学研究室

The BCPH Unit of Molecular Physiology,
Department of Chemistry, Biology and Marine Science,
Faculty of Science,
University of the Ryukyus,
Nishihara, Okinawa 903-0213,
Japan

Correspondence: otaki@sci.u-ryukyu.ac.jp

概要

背景

2012年8月9日、我々は *Scientific Reports* において福島第一原子力発電所事故により放出された人工放射線核種が福島地方に生息するヤマトシジミにおいて遺伝的かつ生理的に有害な影響を及ぼしたと結論した研究論文を発表した。発表直後より、様々な質問および意見が世界中から寄せられた。そこで、この論文において読者より寄せられた原著*における疑問点や質問等について答え明確化する。

結果

以下の点を明らかにした。(1) ヤマトシジミには指標生物として多くの利点が存在する。(2) 福島地方の個体における翅サイズは、それらより南北の地域の個体より有意に矮小化していることが認められる。(3) 福島地方のヤマトシジミには成長遅延が認められる。(4) 福島地方の個体において観察された色模様異常は、温度ショックや近親交配により生じる色模様とは異なり、人工放射線核種による外部、内部放射線照射実験や、また突然変異誘発剤により生じる色模様異常に類似する。これらの結果より、福島地方の蝶に生じた色模様異常が遺伝子変異によるものである可能性が示唆される。(5) ヤマトシジミは福島地方において少なくとも過去50年間にわたり豊富な個体数を保っている。また、事故以前の福島県産のヤマトシジミの標本を提示した。(6) 2011年5月から同年9月にかけて異常率の上昇が見受けられることから遺伝子変異の蓄積が示唆される。(7) 出現した形態異常は遺伝性を持つ。(8) サンプリング地点のヤマトシジミにおいては津波の影響はない。(9) サンプル数について、用いた個体数は統計的に有意な結果を得るに十分な数である。(10) 飼育は標準的な飼育方法に従って行われ、その結果、対照群では正常な成虫個体を得た。(11) 照射実験により、野外採集実験における結果が再現された。昆虫細胞は一般的に短期間・高線量の放射線照射には高い抵抗性を示すと考えられてきたが、ヤマトシジミにおいては外部、内部からの長期間・低線量放射線照射において高い感受性を示す。この不一致は実験手法の違いにより説明されるものと考えられる。

結論

低線量の長期間放射線被曝における生物への影響の解明はまだ始まったばかりである。福島第一原子力発電所事故の生物への影響の正確な評価にはさらなる研究が必要である。

重要語句

異常率、人工放射線核種、色模様、福島第一原子力発電所事故、長期低線量放射線被曝、ヤマトシジミ

*原著 : Hiyama A, Nohara C, Kinjo S, Taira W, Gima S, Tanahara A, Otaki JM: **The biological impacts of the Fukushima nuclear accident on the pale grass blue butterfly.** *Sci Rep* 2012

背景

2011年3月11日に生じた東日本大震災により、福島第一原子力発電所（NPP）が爆発し、多くの人工放射線核種が環境中へ放出された。この事故は原子力発電所事故の中で1986年のチェルノブイリ事故に次ぐ2番目の規模の環境核汚染事故である。チェルノブイリ事故ではその生物学的影響における研究がいくつか存在しているが、低線量かつ長期間の放射線被曝における生物への影響についてはいまだ議論の余地が多分に残る。我々の知る限りでは、事故直後から特定の生物種や生態系全体について、放射性物質拡散の影響を長期的にモニタリングした研究事例は存在しない。さらに、指標生物を用い、野外調査における結果を実験室内において、交配実験や、外部または内部からの放射線照射実験により人工的に再現した実験例も存在しない。

このような現状を受け、我々はシジミチョウ科の一般的な蝶であるヤマトシジミ（鱗翅目シジミチョウ科）（*Zizeeria maha* (Kollar, 1844)）を指標生物として用い、福島事故において生じた放射性物質拡散の生物学的影響を、その極初期段階より野外調査を行うことで調べるとともに、交配実験および外部・内部放射線照射実験によって、野外調査における実験結果を再現した〔1〕。我々はこれまで10年以上の間ヤマトシジミに関する研究を行ってきた〔1-5〕。さらに、我々はすでにこの蝶の飼育法を確立しており、そのため、この蝶を用い、生理的かつ遺伝的な影響について研究することが十分可能である〔2〕。事故から約2ヶ月および半年が経過した、2011年5月および同年9月において、我々は福島県を中心としてヤマトシジミの野外サンプリングを実施した（Figure 1）。交配、採卵および次世代個体の飼育は沖縄県の琉球大学において実施した。琉球大学は福島第一原子力発電所から約1,763kmの距離にあり、また沖縄は日本国内において最も事故の影響を免れている地域である。また、我々は事故による放射線の影響をほぼ受けていないと考えられる、沖縄産のヤマトシジミを用い、外部および内部からの放射線照射実験を行うことにより、野外調査における結果を再現することに成功した。

我々はこれらの調査結果について2012年8月9日、*Scientific Reports*において報告した〔1〕。発表と同時に世界中より非常に多くの質問および意見が寄せられた。出版社のウェブサイト（www.nature.com/srep/2012/120809/srep00570/metrics）によれば、2013年1月22日時点において、原著〔1〕は例外的なほどに多くの人々に読まれたようである（276,139 views）。その中では、多くの励ましのコメントをいただいたとともに一方で批判的なコメントも存在した。また、批判的な意見の中にはもちろん科学的背景を持ち議論に値するものも多くあったが、中には感情的なものや政治的なものも存在した。我々は、より深い真実の探求のための真摯な科学的背景のある議論については大いに歓迎する。しかし、政治的背景があると思われる疑似科学的、非科学的な議論も多く見受けられたことも事実である。政治的な事柄と科学的な事実とははっきり分けて考えなければならない。この論文では、非科学的な意見に応えることはしない。非科学的な読者に対しては、原著およびその関係論文を注意深く読んで意見していただきたいと助言したい。

この論文では、原著〔1〕の結果の解釈における科学的な混乱を避けるため、寄せられた科学的な質問に答え、体系的にそれらに関する見解を述べる。驚くべきことに、現時点において、福島第一発電所事故の生物学的野外調査を初期段階より試みた実験は少ない。さらに放射線照射による実験的再現については言うまでもない。この論文では、読者から寄せられた質問の中で、特に重要であると判断される内容について解説する。まずはじめに、空間的な位置関係の理解のために、Figure 1において日本、関東東北および福島県の地図およびサンプリング地点を図示した。

研究結果

原著〔1〕における主な研究結果は以下である。

(1) 野外採集個体について翅、色模様、付属肢、触角、パルピ、複眼、腹部、および胸部について調べたところ、形態異常が確認された。これらの個体における異常率は2011年5月の採集地点における地面線量との間には相関を示さなかった。しかし、同年9月に行った野外採集個体では、地面線量と成虫異常率との間に高い相関関係がみられた。さらに¹³⁷Csを用いた外部放射線照射実験および放射性物質の混入した地域より採集した食草を用いた内部被曝実験において、野外採集個体において観察されたものと類似した形態異常が観察された。

(2) 2011年5月の採集個体では、福島地方の雄個体の翅サイズについて、他地域よりも矮小化する傾向が観察された。さらに、その傾向は計測した地面線量と高い相関を示した。加えて、このような放射線被曝を原因とすると考えられる翅サイズの縮小は、外部および内部からの放射線照射実験においても再現された。

(3) 2011年9月の採集個体における成虫異常率は2011年5月における異常率よりも高い値を示した。同様に採集個体より得られたF₁個体についても、5月時点における異常率よりも9月時点における異常率においてより高い割合を示した。

(4) 5月採集の雌個体(P世代)より得られた子世代(F₁世代)においては様々な形態的異常が観察された。その中で、付属肢における異常率は福島第一原子力発電所からサンプリング地点までの距離との間に高い負の相関を示した。

(5) 5月および9月のF₁世代では、福島第一原子力発電所に近接するサンプリング地点の個体において、蛹化および羽化までの生育期間が遅延する傾向が観察された。さらにその傾向は、原子力発電所からサンプリング地点までの距離との間に高い負の相関を示した。

(6) 5月のF₁個体の中から形態異常個体を選出し、つくばの正常個体との交配により得られたF₂世代個体(孫世代)において、形態異常の遺伝が観察された。多くのF₂個体においてF₁世代と同一もしくは相同器官における形態異常が観察された。また一部のF₁個体については不妊化もしくは生殖腺異常の傾向があることが示された。

(7) 放射線源として¹³⁷Csを用いて、沖縄産個体に放射線照射を実施したところ、線量に応じた生存率の低下が認められた。

(8) 沖縄産個体に対し、福島地方より採集した放射性物質の混入した食草を餌として与える内部被曝実験を行ったところ、食草に混入していた¹³⁷Cs量および¹³⁴Cs量に応じた生存率の低下が確認された。

以上の結果より、我々は福島地方より採集したヤマトシジミの採集個体およびその子孫世代において観察された形態的または生理的異常に関して、そのうちいくつかの異常について、福島第一原子力発電所事故により放出された人工放射線核種により、個体の体細胞および生殖細胞に生理的または遺伝的損傷が生じた結果もたらされたものであるだろうと結論付けた。一連の実験の中で、最も重要となるのは内部被曝実験である。福島地方より採集した、放射性物質の混入した食草を与えたことが直接の原因となり、放射線量に応じて幼虫や蛹の死亡が観察された。この結果について放射性物質以外の要因を想定することは、不可能ではないとしても非常に難しいものがあるだろう(Point 11 を参照)。内部被曝実験における実験手法は、福島地方のヤマトシジミが経験したと思われる環境をほぼ反映してたものである。また、内部被曝実験に関しては、否定的な意見は見受けられないようである。むしろ多くの意見が肯定的なものであった。また、我々の知る限りにおいて、我々の用いた実験手法(放射性物質の混入していない地域の生物を放射性物質の混入した地域から採集した餌で飼育する手法)をとる実験はこれまでには他になされていない。

方法

データの再解析

この論文では、*Scientific Reports* の Supplementary Information [1] において示した数多くのデータを再解析し、原著よりも改善した形で図示した。R version 2.1.4.2 (The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria)を用い、一次元散布図、ボックスプロット図、棒グラフおよび散布図を新たに作図した。R および JSTAT (Yokohama, Japan)を用い統計解析を行った。

この論文における追加点

より深い議論のため、この論文では以前の論文では示されていない新たなデータを追加した。以前の論文 [1] において示されていた外部または内部放射線照射実験における異常率について、この論文ではコントロールにおける異常率についても含め議論した。また、過去の研究 [2-5] より得られた結果を参照し、低温処理および近親交配における色模様変化を加えて解説した。一般的な突然変異誘発剤であるメタンスルホン酸エチル (EMS)を人工飼料に加えて餌として幼虫に与え、飼育した結果得られた突然変異による色模様異常や付属肢異常についても加えて図示した。突然変異体生成実験における手法の詳細は別論文を参照されたい。また、我々は福島県の蝶研究者である I. Tsunoda 氏と N. Nagata 氏より、親切にも事故以前のサンプルを提供していただいた。また、気象庁より得られた過去の気温データを用い、ヤマトシジミの生育気温について考察した。

コメントへの回答、11 項目の批判点

多くの批判者により指摘されているように、得られた結果をより正確に理解、解釈するためにはより深い議論が必要であるだろう。そこで我々は、インターネット上や電子メールにおいて直接的に転送された多くの意見や疑問点の中で、科学的な意義のある議題について取り上げ、以下の 11 項目の議論の中に集約させた。[Point 1] ヤマトシジミの環境指標生物および実験動物としての適合性について、[Point 2] 緯度に依存した翅サイズの矮小化の可能性について、[Point 3] 成長遅延の意義について、[Point 4] 気温の変化による色模様異常出現の可能性について、[Point 5] 地域に依存した変異または異常出現の可能性について、[Point 6] 異常率の解釈および遺伝子変異の蓄積の可能性について、[Point 7] 異常が遺伝子変異にもとづくものであるかどうか、[Point 8] サンプリング地点への津波、地震の影響について、[Point 9] サンプルサイズに関して、[Point 10] 飼育条件に関して、および [Point 11] 照射実験の重要性および放射線感受性における相違点の可能性に関する計 11 項目である。

また批判の中では、僅かではあるが、現在の個体と事故以前の個体との比較が行われていないという指摘がある。しかし、幸運なことに日本のアマチュア蝶類研究者の方々の援助により、事故以前の福島地方の個体標本をいくつか入手することができた。この事項に関しては Point 5 において議論する。

ここからは上の 11 項目の議題について、原著 [1] だけでなく昆虫生理学に関する様々な文献を参照し議論を進めていく。より深い議論のためには、多くの読者において残念ながら見落としがちとなっている、近年におけるの昆虫生理学やヤマトシジミの博物学的な知見が必要である。また、より核心に迫る議論のために、未出版の研究における結果についても一部、必要時に適宜提供していく。

結果、考察

【Point 1】 ヤマトシジミの環境指標生物および実験動物としての適合性

おそらくはヤマトシジミが生物学者の間において有名でないためであると思われるが、批評の中にはこの蝶が環境指標生物として適切でないという意見がある。我々はその意見に対し、その他のモデル生物の方がより野外調査に不向きであると主張する。キイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) を例に挙げれば、この生物はもはや、野外においても無数の変異個体の混入の可能性が大きく、さらに人による大量の果実等の輸出入による分散のため、その地域における野生個体を採集することが困難である。これに対して、ヤマトシジミは他の研究においても、環境の指標生物として用いられた経緯がある [6, 7]。ヤマトシジミの指標生物としての適合性の理解のため、以下においてその生態について簡潔に論じる。

ヤマトシジミは日本において、本州、四国、九州および琉球列島（沖縄県および鹿児島県を含む）に広く分布する [8] (Figure 1)。生息域の最北限は、日本海側では 2012 年の調査により青森県深浦町であることが確認されている [3,8,9]。また、太平洋側では、個人的な情報交換およびイカリ消毒株式会社によるホームページ (2008)(http://www.ikari.jp/column/c4/c4_rep24_20081007.html) による情報から、青森県八戸市であるものと推測される。深浦町および八戸市の両都市はともに青森県にあり (Figure 1)、それぞれ福島第一原子力発電所よりはるか北方約 372km と 346km に位置する。ヤマトシジミは日本のシジミチョウという意味の名の蝶であり、その和名が意味するとおり、日本における蝶類の中でも最も個体数の豊富な蝶類のひとつであり、福島第一原子力発電所の存在する福島地方を含め、特に人の生活する環境下において非常に個体数が多い [8,10-12]。

この蝶は幼虫期の餌としてカタバミ (*Oxalis corniculata*) の葉のみを食草とするスペシャリストである (Figure 2)。この単食性の生態はこの蝶を指標生物として用いる際に非常に重要なものとなる。すなわち、この蝶における生態は食草であるカタバミに非常に依存し、そのため、野外採集や人工飼育が非常に容易となり、また、得られる結果の解釈も単純化することができる。カタバミは田畑や草原、庭園において非常に多く、そのため、ヤマトシジミも都市を含め、人為環境に非常に多くみられる。また、ヤマトシジミは多化性であり、約 1 ヶ月で 1 世代が完了する。福島地方を含め、本州においては 4 月後期から 10 月後期において成虫の羽化が観察される。その約 6 ヶ月間の間に 5 回から 6 回の世代交代が繰り返される。沖縄では成虫は一年を通してみられ、この蝶を実験動物として使用する上で非常に有利である。

また、ヤマトシジミは日本産の蝶類の中において最も飛翔能力の低い蝶である。食草であるカタバミの高さがほぼ 10cm 以下であるため、成虫が 1m の高さを越えて飛ぶことは稀である。また成虫の寿命は飼育環境下では 1 週間程度である。ヤマトシジミの 1 個体追跡実験によれば、1 個体が分散する距離は非常に限られ [13]、せいぜい数 km である。このように、日本産の蝶類の中でもヤマトシジミが 1 世代において分散する範囲は非常に狭く、そのため野外採集個体における地域ごとの結果の解釈に際しては、個体の分散について考慮する必要がない。特に、日本産蝶類の中でこの蝶ほど採集が容易な種は他にない。そのため、綿密な統計解析ができるほど多くの個体数を採集することが可能である。

また、幼虫の餌となる食草の背が低く、そのためヤマトシジミはその生涯のほぼ全てを地面と非常に接近した状態で過ごす (Figure 2)。したがって、ヤマトシジミは地面における環境の影響を非常に受けやすい。事故により拡散した放射性物質の多くが地面に蓄積するため、ヤマトシジミにおけるこの生態的特徴は放射性物質混入の生物学的影響を調査する上で非常に有利なものとなる。また、福島第一原子力発電所が爆発し、メルトダウンが生じた 3 月時点では、ヤマトシジミの幼虫は地面や食草上で冬眠状態にあった。そのため、冬眠状態にあった幼虫たちが、まさに事故の当日から人工放射性物質による外部被曝の影響を受けていたことは確実である。さらに、それらの幼虫は蛹になるまでの成長過程にお

いて放射性物質の混入した葉を食べ成長し、その結果、外部および内部からの放射線被曝を受けることとなった。

また、我々は既にヤマトシジミにおいて問題なく累代飼育が可能である標準的な飼育法を確立している (Figure 3) [2]。飼育法の確立は実験動物としての必須事項である。我々の飼育法では手法は簡略化されており、標準飼育環境 (25-27°C, 16L-8D) においては形態的にも行動的にも正常な成虫が得られている [2]。さらに、この蝶は小型であるため、飼育空間の限られた狭い実験室においても多数の個体を飼育することが可能である。

ヤマトシジミの色模様は比較的単純である。背側の色模様は雌雄により性的二型を示すが、腹側は同一である。腹側の翅における色模様は、明灰色の地色に 4 列の黒色斑紋列および 1 点のディスカルスポット (円盤型斑紋) から構成される (Figure 4)。このような色模様のため個体間の差や異常の有無を調べるのが非常に容易である。ヤマトシジミにおける色模様は標準的な飼育環境下においては安定的である [2]。

しかし、環境ストレスに対しては色模様は容易に変容する [3-5]。この性質は環境上の変化を発見する上で非常に有利なものである。Point 6 および Figure 10 において詳しく議論するが、原著 [1] における結果より、ヤマトシジミの成虫個体における平均的なバックグラウンド異常率は 12.2% となる。その結果より、野外採集個体においては 15%、また飼育個体においては 20% を暫定的な平均的なバックグラウンド異常率の値とし、それ以上の異常率が示された場合には何らかの外的要因による説明が必要とされるものとする。また、批判の中には原著 [1] においてヤマトシジミにみられた異常率は、標準的な、この種特有の異常率の範囲内であると考察するものがある。さらに、観察された高い異常率は放射線照射によらずとも生じるものであり、ヤマトシジミはこの手の調査には向かないとの主張がある。この意見には賛同できない。実験において必要とされることは、妥当な対照群を用意し、また一貫して健全なヤマトシジミ個体を得ることができる標準飼育環境を使用して実験を行うことのみである (Point 10 を参照)。

以上の利点から、我々はヤマトシジミは日本において最も適した環境指標生物の一つであると確信する。この蝶は人の生活環境に非常に密接して生息し、また単食性であり、捕獲も容易であり (野外における出現頻度も高く)、飼育法も簡素で、個体も小さく (大量飼育に適し)、色模様も明瞭で評価しやすく、また飛翔能力も低く (分散能力が小さく)、地面と非常に接近して生息し、多化性であり、かつ 1 世代が非常に短い。以上のことを総合的に考慮し、ヤマトシジミは放射性物質汚染の環境評価において、とりわけ適した種であるみなすことができる。さらに、ヤマトシジミは 100 や 1000 の桁の個体数を扱うことができ、かつ統計分析も可能である、実験動物としても十分扱うことが可能なシジミチョウ科初の種である (Point 9 を参照)。しかしながら、他の種においてもこの種と同等、もしくはより適した生物を環境指標として提案できうる可能性も十分あるだろう。

【Point 2】緯度に依存した翅サイズの縮小の可能性

読者の中には観察された翅サイズの縮小について疑問を持つものがある。2011 年 5 月に福島地方より採集された雄個体の翅サイズは、広野や高萩、つくばや東京といった他の地域の雄個体と比較して小型化する傾向がみられた [1]。この傾向は統計的に有意であり、さらに計測した地面線量に応じた矮小化が観察された。さらに、翅サイズの縮小化は、内部または外部からの放射線照射実験においても再現された (Point 11 を参照)。以上より、ヤマトシジミにおいては放射線被曝により翅サイズの矮小化が生じたことは疑いようがないものと考えられる。

しかしながら、原著において我々はボックスプロットを提示したが (原著 Figure 1c [1])、これが結果的に混乱を招いてしまったようである。原著 [1] において示した図では、福島市が調査地域の中で最北の都市として示してあり、そのため、得られた結果はエッジ効果によるものではないかとの誤解を生じた。実際には、蝶のサンプリングを実施した最北都市は白石市であったが、ボックスプロットにはこのデータを含めなかった。Scientific

Reportsにおいて発表した論文では、3人の査読者の方々にそれぞれ非常に深い査読していただいたが（無論、この論文も3人の査読者による査読を受けている）、その内の1人の査読者により白石市におけるデータはサンプル数が小さいため、ボックスプロットを提示しないか白石市のデータを除外した方がよりよいとの助言があったためである。現在の統計の慣例においてはこれは全く妥当であるため、我々は白石市の結果を図に示さなかった。

しかし、この経緯は白石市の結果が無効であることを示すものではない。そこで、この論文では白石市の結果も含めた次元散布図を Figure 5 において示す。Figure 5 では、明らかに福島市（および本宮市）における翅サイズが、それらよりも北方および南方に位置する都市の個体よりも小型化していることがわかる。そのため、翅サイズの矮小化がエッジ効果によるものである可能性は否定される。さらに、原著 [1] の Figure 1d において示したように翅サイズの矮小化は地面線量の上昇に応じて観察されており、この結果については白石市のデータも含まれている。

批判の中には、一見すると福島地方がヤマトシジミの生息北限と非常に近いように思われるため、観察された翅サイズの矮小化は、高緯度や低温によるものであるという考察がある。この考察には2つの誤りがある。まず一つ目に、福島はヤマトシジミの生息北限に近くはない。実際には非常に遠く離れている。生息域の最北限は青森県深浦町であり [3,8,9]、福島第一原子力発電所より 370km 北方に位置する (Figure 1)。また、二つ目に、一般的に、生物において特に体サイズに関して、緯度上昇または生息温度の低下は、小型化ではなく大型化をもたらすことが知られている。たとえ、野外個体群において緯度または温度効果によるサイズの変化が生じるとしても、それはサイズの小型化ではなく、緯度に依存したサイズの大型化という形で現れる。日本のヤマトシジミでは、生息域の最も南にあたる沖縄において最小の個体がみられる。本土個体と比較して沖縄個体は非常に小さく、そのため沖縄個体群は亜種として分類されている。また、同一地域においても第一化（春型）個体は体サイズが一年を通し最大となる [8,11,14]。白石市を含めた結果では、サイズの変化は緯度との間に単純なクラインを示していない ($r = -0.43, p = 0.21$) (Figure 5)。逆に、北方および南方の都市と比較して、福島市（および近隣の本宮市、郡山市）の個体において著しいサイズの矮小化が観察されている。Figure 5 において示すように、これらの都市では誤差範囲も広く、例外的に小さな個体も存在する。以上の事実は、サイズの矮小化を引き起こした原因が、緯度や気温といった、その地域の全ての個体に対し等しく影響するような一般的な要因によるものではなく、むしろ特殊な、例えば広範囲に及ぶ汚染のような、個々の個体の遺伝的な特性（生来の抵抗性や感受性）や汚染が生じた時点の個々の幼虫や蛹が生息していたミクロな環境の違いを反映するような、特別な要因によるものである可能性を示唆している。

また、一般的に昆虫類を含めて生物の体サイズは生息気温が低温になれば大型化することが知られている (Temperature-size rule)。この傾向はキイロショウジョウバエを含め、変温動物の約 80% において当てはまる [15-18]。キイロショウジョウバエにおいても低温環境で飼育した個体は大型化する [19-22]。残念なことに、批判者の中に、ショウジョウバエの一種である *D. subobscura* において観察された、その生息域である北アメリカにおける急速なサイズの適応例 [23,24] を参照し、福島地域において観察された翅サイズの矮小化は単なる高緯度や低気温による自然なサイズ変化であるだろうと考察するものがある。彼らの期待に反するようではあるが、*D. subobscura* において観察された事象は我々の結果を裏付けるものである。なぜなら、これらの研究においても高緯度の低温地域では、個体の小型化ではなく大型化する傾向が確認されているからである [23,24]。

確かに、昆虫の中にはこの温度-サイズ則 (Temperature-size rule) に則らないグループも存在する。キリギリスやコオロギなどの、化性が年に1回または2回の直翅目の昆虫では、体サイズはその年に何度世代交代を繰り返すことができるか、すなわち、季節の長さがその要因となるようである [25,26]。しかしながら、ヤマトシジミは多化性の鱗翅目昆虫であるため、この例外に当てはまることはなく、温度-サイズ則に従う。

定量的には未調査ではあるが、飼育時における観察から、福島地域の個体において観察された翅サイズの縮小は明らかに体サイズの矮小化を反映したものであると考えられる。生育に不十分な栄養素で作成した人工飼料を用いて飼育したヤマトシジミでは、翅サイズとともに体サイズの縮小が観察される〔2〕。幼虫期における飢餓も同じく翅サイズと体サイズの矮小化をもたらす〔2〕。さらに、機構は不明瞭ではあるが、翅サイズの矮小化は、人工放射性物質を用いた内部または外部放射線照射実験においても再現されている〔1〕。ゾウムシの成虫個体を用いた被曝実験において、中腸に対する被曝が栄養の欠乏を引き起こす報告があることを考慮すると〔27〕、同様の影響がヤマトシジミにおいても生じ、翅サイズ（体サイズ）の矮小化を引き起こした可能性があるだろう。

また、5月の採集個体では、被曝は幼虫期および蛹期のみであるため、観察された翅サイズの矮小化は生理的なもの（体細胞の突然変異は生じている可能性があるが）であり、遺伝的なもの（生殖細胞における突然変異）ではないものと考えられる。5月の採集個体である第一化（春型）個体は事故当時、中齢または終齢の幼虫期にあり、越冬状態にあった。そのため、これらの個体では被曝が3月と4月の約2ヶ月間におよんでいる。加えて、事故初期における人工放射性核種は放射性ヨウ素が主であり、セシウムよりも高い放射線量を示していた〔28〕。このような状況が5月の第一化個体におけるサイズ縮小の一因となったものと考えられる。対して、9月の採集個体では翅サイズの縮小は観察されていない。外部照射実験および内部被曝実験の結果を考慮してもこの理由は不明である。野外個体におけるサンプルの不均一性や大型個体の自然選択が関与しているのかもしれない。セシウムに加え、放射性ヨウ素を用いた被曝実験が、この理由の解明につながる可能性がある。しかしながら、幾分皮肉的ではあるが、現在の日本における厳格な放射性物質の取扱規定の下ではそのような実験は難しいものであるだろう。

我々は現在、翅サイズの矮小化に関して、緯度依存の可能性や環境汚染の可能性に対する結論を得るべく、多くのアマチュア蝶類研究家の協力のもと日本各地よりヤマトシジミを採集し、調査、解析しているところである。

〔Point 3〕 成長遅延の意義について

福島地方のF₁個体では、多くの地域の個体において成長遅延の傾向が見受けられた（Figure 6 および原著 Figure 2〔1〕を参照）。Point 2において議論した翅サイズ（体サイズ）の矮小化と、福島地方の幼虫において観察された成長遅延の結果から、これらの個体では、成虫に生育するまでの幼虫期間が延長されるとともに成虫個体自体の体サイズが小型化する可能性がある。一般的に、環境温度の低下は幼虫期間の延長をもたらすとともに成虫個体の大型化を促す。しかし、今回の観察では、全く逆の結果が得られていることから、福島地方の個体は生理的に異常な状態にある可能性が示唆される。

さらに、成長遅延の傾向は福島第一原子力発電所からサンプリング地点までの距離との間に負の相関を示した〔1〕。その傾向は5月のF₁個体の羽化日において最も顕著であった（Figure 6A）。また、地域別に見ても5月では、白石市の個体よりも福島市の個体の方が遅延傾向が強い。この結果はPoint 2においても議論したようなエッジ効果を否定するものである（Figure 6A, B）。また、5月のサンプル（Figure 6A, B）および9月/10月のサンプル（Figure 6C, D）共に、福島第一原子力発電所から約20kmの距離にある広野町の個体において最も羽化遅延、蛹化遅延の傾向が観察されている。我々は再度、緯度と羽化時期（および蛹化時期）の関係性について解析した。その結果、成長遅延の傾向は、福島第一原子力発電所のある緯度付近において最も高いピークを示していた（Figure 7）。これらの結果は、成長遅延や翅サイズの矮小化が、緯度や気温またはエッジ効果によるものではなく、原子力発電所事故による放射性物質拡散の結果である可能性を強く示唆するものである。

〔Point 4〕 気温変化による色模様異常出現の可能性

色模様の異常についての議論に入る前に、ヤマトシジミにおける基本的な色模様構成に

ついて整理しておきたい (Figure 8A)。この種における色模様は単純でありながら、異常を検出できる程度に複雑であるという特徴を備えている。ヤマトシジミの翅裏における色模様は、翅外縁部より、第一斑列、第二斑列、第三斑列、ディスカルスポット (円盤型斑紋)、第四斑列 (基部斑列) と称される (Figures 4 and 8A)。また、これらの斑紋は、幼虫個体の低温飼育により縮小または消滅し、かつ地色の褐色化がみられる [8,11,14]。これらの斑紋は自然環境下においては年間を通し基本的に安定的である。

また、ヤマトシジミは鱗翅目学会誌において、最も色模様異常個体の報告例の多い種の一つである。1987年から2000年の間に、日本の主要な2大鱗翅目学会誌である『蝶研フィールド』および『Butterflies』において、16例の異常型個体の報告がある [3]。これらの報告は日本各地の様々な地域からの報告であり、計算上、平均して年に1例の報告があることになる。この異常型報告例の多さには、この種が蝶類の中で最も出現頻度の高い種であるという背景があるだろう。特筆すべき事は、報告される異常型が全て温度ショック型 (TS-type) であるということである (Figure 8F を参照)。

温度ショック型の色模様異常は、人工的な温度ショックにより再現することが可能である。さらに、温度ショックにより人工的に再現された個体および野外においてこれまで採集された異常型は全て、内向型、外向型および消失型の3つの型に大別されるものである [3-5] (Figure 8F)。内向型は第三、第四斑列紋がディスカルスポットへ向けて伸長する色模様変化を、外向型は同じく第三、第四斑列紋がディスカルスポットより外側へ向けて伸長する色模様変化を示す。また、消失型では斑紋の縮小や消失を生じる。

野外においては、このような温度ショック型の色模様異常個体の捕獲例が散発的に報告されている。しかし、ヤマトシジミの最北限に当たる青森県深浦町では2000年から2005年にかけての夏季に、温度ショック型の色模様変化個体が個体群レベル (15%以上の異常型頻度) で出現した [3-5]。深浦町において観察された低温ショック型は遺伝的に固定されており、そのため温度ショックなしに温度ショック型の表現型が発現したものと考えられる。興味深いことに、この異常発生は生息北限域拡大に伴って生じており、その背景に地球温暖化が関与しているものと考えられる。この現象は、蝶の色模様進化を野外においてリアルタイムで観察した例であると考えられる [3-5]。注目すべき点はこれらの個体が色模様の変化以外はほとんど他の異常を伴わないということである。さらに、異常発生が2000年から2005年にかけての青森県深浦町においてのみ生じた現象であることも特筆に値する。太平洋側において同じく生息域の最北限である八戸市を含め、他のいずれの地域においても異常型の大量発生例は報告されていない。加えて、ヤマトシジミが東北地方において遺伝的に異常であるという報告や、または潜在的に元来異常率が高いなどというような記録は存在しない。

また、このような温度ショック型の色模様異常は蝶類における可塑的な変化であり病的な形質でないことも重要である [3-5,29-34]。これは福島地方の個体において観察された異常型と温度ショック型と区別する上で非常に重要な視点である。福島個体における異常は病的であるが、深浦の事例も含め、温度ショックによる色模様変化は病的なものではない。温度ショック型の色模様変化は表現型可塑性により説明可能であるが、福島における変化は可能でない。加えて、福島個体において観察された多様で予測不能な色模様の変化パターン (Figure 8B) と非常に類似した色模様異常が、内部および外部放射線照射実験においても出現したことは非常に重要である (Figure 8C, D)。

さらに、福島地方の個体の色模様異常において重要な視点となるのはその変化の多様性である (Figure 8B)。このような多様性は、放射線によりランダムな突然変異が生じた場合に予測されるものである。このような福島地方の個体において観察された色模様異常は、突然変異誘発物質であるメタンスルホン酸エチル (EMS) を用いて作出された突然変異体における色模様異常と酷似する (別論文参照) (Figure 8E)。EMSは強力な突然変異誘発物質であり、DNAに直接的に作用し、ランダムに点突然変異を生じる物質である [35,36]。福島地方において採集された個体や外部・内部放射線照射個体、またEMSによる突然変異

個体では、同様な斑紋の融合、増加、不形成といった色模様異常が出現することが確認された。また、色模様異常に加え翅脈の形態異常も観察されている。このような多様な色模様異常の出現は、その主たる原因が DNA レベルにおける損傷の導入にある可能性が示唆される。さらに、福島個体において観察されたこのような色模様異常が遺伝性を示すこと〔1〕は、これらの変異が遺伝子変異によるものであることを強く示唆するものである。

また、ヤマトシジミは近親交配により独特な色模様（便宜的にパンダ型と呼ぶ）を示す〔2〕(Figure 8G)。この表現型は近親交配による遺伝的な質の悪化により生じる色模様変化であると考えられる。パンダ型はその独特な色模様のため、容易にその他の色模様変化と区別することが可能である。しかし、原著〔1〕における、福島地方より採集された個体やまたそれらの F₁、F₂ においてはそのような色模様は観察されなかった。すなわち、福島地方の個体において観察された色模様異常を含めた全ての異常個体に関して、近親交配の影響が及んでいないものと考えられる。

結論として、原著〔1〕において報告した色模様異常の原因として、温度ショックを想定することは非常に困難であり現実的ではない。しかしながら、程度は非常に小さいものではあるが、福島地方の個体において観察されたいくつかの色模様異常の中に、福島原発より放出された放射性物質を原因とした遺伝子変異によって温度ショック型となった個体が、わずかながら存在している可能性を指摘することができる。この議題については Point7 の遺伝子変異についての項目で論じたい。

〔Point 5〕 地域依存的な異常形態の出現の可能性

批評者の議論の中には、異常率や成長期間の違いは事故以前から存在する地域差に由来するものだとする考察がある。しかし、いくつかの地域において非常に高い異常率を示すことを考慮するとこの指摘は現実的でない。Point 4 においても述べたように、1987 年から 2000 年に日本の主要な鱗翅目学会誌において報告されたヤマトシジミの異常型は全て温度ショック型である〔3〕。福島の個体において見られたような斑紋の融合や増加、消失といった色模様異常や、またはそれらに類似するような個体の報告は存在しない。

また、福島地方の F₁ や F₂ において観察された異常形態のうち、特に色模様異常以外の異常は野外においては致命的なものとなる。これらの個体では適応度が低く、おそらく子孫を残せないものと考えられる。福島地方において何十年にもわたり、このような高い異常率とともに個体群が維持されてきたとは考え難い。さらに、F₁ 世代が非常に低い稔性を示すこと（原著 Supplementary Table 5 を参照〔1〕）は、これらの地域において高い異常率や不妊性を長期間維持できないだろうことを示す。

福島地方におけるヤマトシジミについては、実際に、以前より非常に個体数の豊富な種であったという報告が、2004 年と 2005 年にある〔11〕。また、1936 年にも福島第一原子力発電所より 108km 北方に位置する、宮城県の金華山においても数個体採集された記録が存在し〔37,38〕、また、他の記録から鑑みても福島地方においてヤマトシジミは過去少なくとも半世紀あたり非常に一般的な種であったことは明らかである〔10〕。そのため、福島のヤマトシジミにおいて観察された非常に高い異常率や不妊性はごく近年、おそらくは原子力発電所事故の後に生じたと解釈することが妥当であるだろう。福島地方のヤマトシジミは今現在、個体群レベルでの崩壊が起りつつあるものと予想される。

2011 年に実施した野外サンプリングの結果、成虫異常率は 7 つのサンプリングポイントそれぞれにおいて異なっていた〔1〕(Figure 9A)。水戸における異常率は外れ値であると考えられるが、その他の全ての地域における 2011 年 9 月の異常率は、同年の春期（5 月）における割合に比べ、2 倍または 3 倍に跳ね上がっている。9 月における異常率の中で最も高い数値を示したのは福島市の異常率であり、38.5%にのぼる。これは急速な環境変化が生じた可能性を示唆する。さらに 9 月のサンプリングでは、5 月時点においては見られなかった、地面線量と異常率との間に高い相関が示されている（原著 Figure 4b を参照〔1〕）。

成虫異常率（Figure 9A）に加え、5 月および 9 月における F₁ 世代の全体異常率（全体異

常率には成虫の異常に加え、幼虫、前蛹、蛹の死亡も含まれる) (Figure 9B) を比較すると、5つのサンプリング地点において、9月の異常率は5月の異常率よりも上昇している。サンプリングポイントが幾分少ないことに注意を払わなければならないが、これらの異常率について、P世代およびF₁世代ともに緯度との相関は見受けられない (P世代; $r=0.28$, $df=8$, $p=0.44$, F₁世代; $r=-0.0054$, $df=6$, $p=0.99$) (Figure 9C, D)。異常率はむしろ、福島第一原子力発電所に近い緯度において比較的高い値が観察されている。さらに、9月のサンプリングにおいても原子力発電所付近の緯度の地域において高い異常率が観察されている (Figure 9E, F)。しかし、これらのサンプルでは、福島第一原子力発電所以北のサンプリングポイントが少ないため、緯度との間に比較的高い相関が得られている (P世代; $r=0.70$, $df=6$, $p=0.06$, F₁世代; $r=0.79$, $df=4$, $p=0.06$)。福島地方におけるヤマトシジミの個体数が事故以前より豊富であったこと [10,12] (Point 1, 2 および 4 を参照) を考慮すると、ヤマトシジミにおいては緯度上昇と相関した異常率の増加を想定することは難しい。成虫異常率については Point 6 においてさらに詳しく議論する。

また、指摘の中には、我々の研究にはヤマトシジミにおける事故以前の異常率が示されていないため、結果が有効でないと主張するものがある。この指摘は論外である。このような考え方は、現在における進化学的研究を全ての無効なもののみとする考え方である。生物学の中心的テーマであり、ダーウィンを始祖とする進化学は、そのほとんどが現存の生物を用いることにより、過去の生物学的な変化を推論しようとする試みである。現在の生物を用いて過去の事象を推測することは全く正当な科学的手法である。しかしながら、やはり過去のサンプルが利用できる状態にあるのであれば、それらを利用することは有益である。

日本には世界的に見ても非常に多くのアマチュアの蝶学者が存在している。我々は幸運にも、彼らの協力により事故以前のヤマトシジミの標本を9個体入手することができた。得られた個体標本は、事故以前の1979年から2009年の個体で、全て福島県内において採集された個体である (Figure 10 ; 採集地点については Figure 1C を参照)。各部位の異常の有無については、標本自体の物理的な損傷が大きく残念ながら算出できなかったが、色模様については全ての個体において正常であった。この結果は、福島地方におけるヤマトシジミが事故以前より正常であったことの根拠の一つとなるものであり、さらに、チェルノブイリ事故以前に博物館に収められた動植物において、形態異常が見受けられなかった事例 [39] と一致するものである。

【Point 6】異常率の解釈と遺伝子異常の蓄積の可能性について

原著 [1] に記載した様々な異常率の中で、“成虫異常率”について個体群ごとの動的な変化を理解することは非常に重要である。批評の中には我々の示したデータについて、バックグラウンドの数値が高すぎるため放射線の影響を評価できないと指摘するものがある。これについては、原著 [1] において直接的に議論しなかった我々にも落ち度があるが、各異常率の詳細については原著に Supplementary Information として表記されている。また、多くの読者は異常率について、成虫、幼虫、蛹、全体といった様々な異常率を混同して議論している傾向がある。それらの誤解を解くため、Figure 11 として成虫異常率の概観図を示す。注意しておきたいのは、この図は成虫異常率についての図であり、全体異常率や幼虫、蛹の死亡率を表すものではない。また、特に子世代および孫世代に生じた異常率に関して、これらの実験における個体の飼育は人工放射性物質を含まない沖縄において行われたものであり、自然放射線以外の放射線には曝露されていないことは重要な視点である。すなわち、子孫世代において観察されたバックグラウンド値以上の異常率は、親個体 (P世代、被曝世代) から引き継がれた放射線による影響を反映しているものである可能性が考えられる。

ここで、原著 [1] における結果より考察される、人工放射線核種の影響をほぼ受けてないものと考えられる地点の異常率を Figure 11 の最下部に示す。P世代およびF₁世代において観察された成虫異常率は1.4%から19.8%と大きくばらついており、その平均値は12.2%

となった。世代別に見れば、P 世代における異常率は 5.9% から 13.0% であり、平均 8.2% である。また、F₁ 世代では、1.4% から 19.8% の異常率となり、平均が 13.5% となる。総じて、飼育個体における異常率は、野外採集個体における異常率よりも高い数値をとる。これは、人工的な飼育においては幼虫は捕食圧やその他の様々な淘汰圧から逃れることが可能であるからであり、また、たとえ遺伝的に不健全な個体であっても成虫まで生存することが可能なためである。これに対して、野外においては多くの場合、非常に健康な個体しか採集されない。

ここで、成虫異常率の全体的な変動をより理解しやすく議論していくために、便宜上ではあるが、各世代におけるバックグラウンドレベル異常率をそれぞれ P 世代では 15%、F₁ 世代では 20% と定義する。これにより、各異常率についてこれらの暫定値を下回る異常率についてはバックグラウンドレベル以下の異常率であると判断し、また、これらの基準値以上の異常率については何らかの付加的要因があるものと解釈する。ここで留意しなければならない事は、たとえ数値がバックグラウンド値以下であったとしても付加影響が存在していないということを示すわけではないということである。以下において議論するが、例えば 5 月時点における異常率においても、個々の地域やまたは個々の個体について目をやると、生物学的な影響の関与が示唆される個体も存在する。

ここからは P 世代および F₁ 世代における成虫異常率について議論を進めたい。5 月のサンプリングでは、P 世代では平均して 12.4%、また F₁ 世代では 18.3% の成虫異常率を示した。これらの平均異常率はバックグラウンド値以下の値であり、また、P 世代から F₁ 世代において見られる約 1.5 倍の異常率の上昇は、上述のように飼育による影響が大きく関与しているものと考えられる。しかし、それぞれの地域別の異常率においては、いくつかの地点において 20% の基準値を超える値を示した地域がある。9 月のサンプリングでは、P 世代で 28.1%、F₁ 世代で 60.2% の平均異常率が観察されている。これらの異常率はともにバックグラウンド値以上の値であり、両世代とも 5 月時点の異常率よりもはるかに高い。

我々は、5 月と 9 月の成虫異常率の違いを統計的に示すため、まず、5 月のサンプルの P 世代および F₁ 世代の異常率について、これら値をヤマトシジミの個体群において自然に観察される異常率（個体群内の平均異常率）であり、これらの異常率が二項分布に従うものと仮定した。二項分布は、サンプル数が十分であれば、正規分布に近似することができ、期待平均値（ $= n \times p$ ）および標準偏差（分散の平方根より：分散 $= n \times p \times (1 - p)$ ）を得ることができる。我々の統計結果では、5 月のサンプルについてそれぞれ、P 世代では 15 ± 3.62 (mean \pm SD)、F₁ 世代では 207 ± 12.87 の値を得た。P 世代と F₁ 世代について、それぞれ 5 月の異常率と 9 月の異常率とを比較した結果、これらは共に有意に差異があることが認められた（P 世代、F₁ 世代ともに、 $p < 0.0001$ ；1 標本 t 検定）。 χ^2 検定を用いた検定においても同様の結果が得られている（P 世代； $p < 0.0018$ 、F₁ 世代； $p < 0.0001$ 、イエーツの補正後）。そのため、9 月の個体における成虫異常率の上昇は、室内飼育よるもの以外の要因が影響しているものと考えられ、その要因として放射線による生殖細胞への損傷の蓄積を想定することが最も合理的であると考えられる。

5 月における地点別の異常率の中で本宮の数値は注目に値する。原著 [1] においても示したように、2011 年の 5 月に採集された本宮の個体では異常は見受けられず、すなわち、P 世代における成虫異常率は 0% であった。しかし、F₁ 世代では比較的高い 18.3% の異常率を示した。この数値はバックグラウンド値（20%）以下の数値ではあるが、0% から 18% への急激な上昇は F₁ 世代において調査した 8 地点の中で最も高い上昇率を示した（原著 Supplementary Table 2 及び 4 を参照 [1]）ことは非常に重要性が高いものであるだろう。

また、F₁ 世代において観察された異常形態について遺伝性の有無を調べるため、我々は 5 月のサンプルについて F₂ 世代を作出した。これら F₂ 世代では平均して 33.5% の成虫異常率を示した（Figure 11）。F₂ の作出には形態異常を示した F₁ 個体を使用したため、単純に F₂ 世代における異常率を他の世代と比較することはできない。この実験は単純に異常形態が遺伝するものであるかどうかを確認した実験である。F₂ 世代における異常率では、たとえ

ば“*Iwaki*”系統では、23.5%の個体がF₁世代と同一の形態異常を、また43.1%が相同器官における形態異常を示した。F₂世代において調査した系統のうちいくつかのものでは比較的高い異常率を示し、すなわち、F₁世代において観察された形態異常のうちいくつかのものは遺伝性を示すものであることが示唆される。

また、野外採集個体における成虫異常率の平均値は、5月では12.4%であったものが9月では28.1%に上昇している。これは、放射性物質の混入している地域において、生殖細胞への絶え間ない放射線照射のため、世代を重ねるにつれ徐々に変異が蓄積されている可能性がある事を意味する。野外採集個体における5月から9月への異常率の上昇は、世代を通じた放射線照射による生殖細胞ゲノムへの遺伝子変異の蓄積であるものと考えられるが、福島事故の影響を受けていない沖縄の実験室内で飼育された世代(F₁, F₂)において観察された異常率の変化は変異の蓄積によるものではない。

放射線による生物体への影響は大きく2つに大別される。体細胞への影響と生殖細胞への影響である。体細胞に対する放射線の影響は被曝個体において生理的な疾患をもたらす。生殖細胞への影響はその子孫世代において遺伝子疾患をもたらす。すなわち、放射線に曝露された世代(P世代)において生じた異常形態は、これらが体細胞への生理的影響であるため、直接的にはその子孫世代において生じる異常形態と関連性を生じない。逆に、生殖細胞に生じた損傷では、たとえ被曝世代においては病的な異常を生じていないとしても、その子孫世代において異常形質が出現する可能性がある。放射線に曝露された精子や卵子が遺伝的な異常を生じたまま接合し、そこから体細胞が作られた結果、子孫世代において様々な疾患を生じることとなる。結果として、福島地方より得たF₁、F₂世代においてはP世代においては観察されなかった様々な異常が生じた。また、生じた異常はP世代よりも非常に深刻なものであり、実験室内において飼育した正常個体群よりも非常に高頻度であった。

他の昆虫と同様、ヤマトシジミにおいても生殖細胞では体細胞よりも放射線感受性が高いものと考えられる。細胞レベルにおいては放射線の影響はベルゴニー・トリボンドーの法則に従い、分裂頻度と予定分裂数に比例し、細胞の分化の程度に反比例する[40-44]。また、鱗翅目昆虫では精子の成熟は終齢幼虫期に、卵の成熟は受精直前に生じる[45]。事故の当時、ヤマトシジミの精子はまさに成熟期にあった。そのため、事故当時におけるヤマトシジミの生殖細胞は未分化の状態にあり、体細胞よりもはるかに放射線感受性が強かったものと予想され、非常に大きな影響を受けた可能性がある。

【Point 7】異常形質が遺伝子異常にもとづくものであるか

Point 6において我々は遺伝子変異の蓄積の可能性を示唆した。しかし、現時点においては、福島地方の個体において観察された様々な異常形質について、これらの異常が遺伝子変異の結果であるとする論拠はすべて間接的なものである[1]。我々の実験においては、F₁世代において生じた少なくともいくつかの形態異常はF₂世代へと遺伝することが確認された。この事実は、これらの形態異常が遺伝子的背景を持つものであることを意味する(Point 6を参照)。5月から9月にかけての成虫異常率の上昇もこの解釈を裏付けるものであるだろう。上述したように、2011年の5月に採集した第一化個体では生殖細胞における損傷が生じたものと考えられる。

特に、F₁世代及びF₂世代において観察された異常形質が、EMSによる突然変異作出実験により生じた形態異常と酷似することは非常に重要である(未発表)(Point 4およびFigure 8を参照)。EMSは広く使用される遺伝子突然変異誘発剤であり、ランダムな点突然変異を誘発する。このことは、福島地方より採集した個体において出現した異常形質が、遺伝子変異にもとづくものであるという考察を支持するものである。

また、これらの結果と一致するように、異常個体では*Bar*変異体や*Distal-less*変異体に類似した形態異常が出現した。批判の中には、わずかではあるが異常が脚や触覚、翅に偏っており、このように異常が偏ることは放射線によりランダムに突然変異が生じた場合には

起こりえないと指摘するものがある。この考察には大きな見落としがある。ランダムな突然変異作出実験においても、全くランダムな異常形質を得ることは不可能であり、生じる表現型が特定のものに偏ることは一般的である。この理由にはいくつかあるが、特に変異の生じた遺伝子の表現性や染色体位置、また生理的機能といったような遺伝子そのものの性質などによる、つまりは形態異常を発見する実験者側の検出限界などが挙げられる。我々は何も、例えば *Distal-less* 遺伝子が他の遺伝子よりも高頻度で変異を起こしていると結論しているわけではない。むしろ、ランダムな遺伝子突然変異により、*Distal-less* 遺伝子やそれに関連する遺伝子変異が、結果として目に付きやすい形態異常として出現するものと解釈している。

またここで、色模様変異に関して、我々は程度は低いものの温度ショック型と類似した、斑紋の伸長した色模様変異個体がいわきと本宮の子孫世代の個体において出現したことを認める。この色模様変異が F₂ 世代まで遺伝したことは、この色模様異常が遺伝子の変異を背景にもつ可能性を示す。さらに、この色模様変異においては、温度ショックによる色模様変異と同様に、雌個体において出現頻度が偏っていること [3] も注目に値する。ここで、色模様変異について留意すべきことは、Goldschmidt や Waddington、Shapiro、Nijhout といった多くの偉大な科学者によって指摘されているように、温度ショックによって導入される色模様変化は遺伝子突然変異により生じる形質の表現型模写であるということである [46]。すなわち、温度ショック型の色模様変異に関連する遺伝子はあまり多くなく、わずかな遺伝子変異によっても生じる可能性があるため、いわき市や本宮市の個体において観察されたように、放射線照射によるランダムな遺伝子変異を原因として、温度ショック型の色模様変化を示す個体が生じる可能性が存在しているということである。確かに、福島第一原子力発電所由来の放射性物質を原因としない、低温ショックによる温度ショック型の色模様表現型がいわき市や本宮市の個体群において固定されている可能性も存在するが、例えそうであったとしても、この議論は温度ショック型の色模様のみには当てはまる議論であり、F₂ 世代に遺伝した他の異常形質においては全く関係がないものである。

また、チェルノブイリの事例では、事故の影響を受けた地域において、雄の色模様と雌の色模様の両方の色模様を合わせ持つ雌雄モザイクの蝶の異常発生の報告がある [47]。我々の実験においては、野外採集個体においても、また飼育個体においても色模様に関する雌雄モザイク個体は得られていない。しかし、色模様ではなく前脚において雌雄モザイクを示す雌個体が福島市の F₁ 個体および EMS による遺伝子突然変異体作出実験、内部被曝実験において得られている。(Figure 12)。ヤマトシジミは前脚の形態によって容易に雌雄を判別することができる。現時点においては変異の生じた遺伝子の特定や、また雌雄モザイクが遺伝することの確証は得られていないが、福島市の F₁ 個体や EMS 処理個体、また内部被曝個体において雌雄モザイクが出現したことは、これらの個体において遺伝子変異が生じた可能性が大きく示唆される。

無論、福島地域のヤマトシジミの F₁ 世代や F₂ 世代において生じたいくつかの異常形質 [1] にはエピジェネティックな変異 [48-52] に起因するものが含まれる可能性が大いにある。低線量放射線の影響においては、エピジェネティックな機構によりゲノムの不安定性が子孫世代に伝わり、被曝世代から何世代も後の世代において、DNA の変異や染色体異常、またその他の様々な異常が生じることが知られている [53-56]。ゲノム不安定性は細胞や個体レベルにおいてもその影響が認められる現象である [57-65]。ヤマトシジミの F₁ 及び F₂ 世代において観察された異常 [1] の中には、このようなエピジェネティック機構を背景に持つ変異が含まれていることが予想される。今後、異常形態がどのようなメカニズムを通して生じるものであるのか、その分子的な背景について調査することが必要であるだろう。

[Point 8] サンプル地点における津波と地震の影響の可能性について

サンプルの採集に関して、我々は福島第一原子力発電所の南部および北部のいくつかの都市においてサンプリングを実施した。福島市を含め、原子力発電所より北西の都市では

他地域と比べ、高濃度の放射性物質の存在が確認されるとともに、ヤマトシジミでは翅サイズの縮小や異常率の変化が生じているようである〔1〕。最北のサンプリング地点である白石市は福島市よりもはるか北側に位置するが、さらに北側の都市も調査範囲に含めることにより、より確実性のあるデータを得ることができるだろう（Point 2を参照）。

読者の中にはこれらの結果に対し、サンプリング地点の津波の影響を疑う者があるかもしれない。しかし、我々の調査したサンプリング地点は海岸よりもはるかに内陸にあり、津波による影響はない。また、これらのサンプリング地点においては無論、地震の影響も考えられるが、ヤマトシジミについては地震自体による有害な影響はなかったものと考えられる。

〔Point 9〕 サンプルサイズの妥当性について

批評者の中には、サンプルサイズが小さ過ぎるため、結論を導くには不十分であると主張するものがある。確かに、5月に採集したサンプル数は合計144個体であり比較的少ない〔1〕。これは、春に出現する第一化個体群はそもそも個体数が多くなく、しかしながら原子力発電所事故直後の第一世代への被曝の影響を調べるためには不可避であった。さらに、翅サイズの計測においては、雌個体は採卵に使用したため翅が損傷し計測が不可能であったため、採集個体の中から雄のみを使用し、サンプル数が小さくなっている。翅サイズの計測に使用した雄の個体数はそれぞれ、白石=5、福島=9、本宮=9、郡山=3、広野=12、いわき=18、高萩=19、水戸=9、つくば=12、東京=14である（原著 Supplementary Table 1〔1〕）。しかしながら我々は、翅サイズの矮小化に関して統計的に有効な結果を得た（Point 2及びFigure 5を参照）。また、原著における一連の実験では、総計5,942個体のサンプルを用いており、サンプル数としては十分である（Table 1）。このサンプル数は原著〔1〕における結果について、統計的処理に関して十分に有効なサンプル数である。

F₁世代の作出時において、採卵に使用した雌個体数は比較的少ない。そのため、放射線照射以外の理由による病的な遺伝子疾患を持った親個体を、採卵時に偶然的に使用した可能性がある。2011年5月のサンプリングでは8都市、同年9月のサンプリングでは6都市から雌及び雄個体を採集し、採卵に使用した。使用した雌個体〔雄個体〕の個体数はそれぞれ、5月では白石=1〔2〕、福島=5〔3〕、本宮=2〔3〕、広野=4〔3〕、いわき=6〔3〕、高萩=4〔3〕、水戸=5〔3〕、つくば=5〔3〕であり、9月では、福島=5〔4〕、本宮=5〔2〕、広野=3〔2〕、いわき=4〔2〕、高萩=4〔2〕、神戸=5〔2〕である。これらのうちほとんどの地域の個体は多くの子孫を残し、それらの中にはバックグラウンドレベルよりも有意に高い異常率を示す個体群も存在した（Point 5, Figure 8及びPoint 6, Figure 10を参照）。すなわち、採卵に使用した個体数は比較的少数ではあるが、十分に許容できるサンプル数であると考えられる。

批判の中にはサンプリングを実施した地点数が不十分であるという指摘がある。この意見は部分的に正しい。サンプリング地点を増やすことにより、より正確な結果を得ることが可能であるだろう。しかし、現実には複数の地域において短時間に何百ものヤマトシジミを採集することが求められる。2011年5月のサンプリングでは、4人が参加し、10都市を6日間かけて採集を実施し、144個体の成虫個体を得た。また同年9月では、同じく4人が7都市を4日間で巡り、238個体の成虫個体を採集した。さらなる研究のためには、サンプリング地点の増加と同程度に、これまでににおけるサンプリング地点を網羅した継続したモニタリングが重要であるだろう。

〔Point 10〕 飼育環境に関連する事項

昆虫においては、最終的な適応度や表現型に関して、飼育環境が非常に重要となる。飼育環境については、標準環境（26±1℃、16L-8D）を用いた。これまでの研究から、この飼育環境における死亡率および異常率は非常に低い〔2〕。批評者の中には、おそらく我々が原著〔1〕において、特に外部放射線照射実験について飼育環境をとりわけて細筆しなかったため、幼虫が健全に育てられていないと誤解している者がある。これに関しては全く根拠

がなく、かつ検討外れである。全ての実験において、飼育コンテナは毎日または1日置きに清掃され、幼虫には新鮮な葉が与えられている。当然ながらこの過程は、実験群、対照群共に同じであり、同日に処理が行われている。そのため、得られた結果は飼育環境の違いによるものではない。

また、批評の中には福島地方のヤマトシジミは福島の低温環境によりよく適応しているため、沖縄の気温（25-27℃）での飼育が生育に悪影響を与えると考察しているものがある〔66〕。この意見には同意できない。福島地方におけるヤマトシジミは、夏は比較的高い外気温にさらされている。また、この時期には低温になることはない。日本の気象庁（www.data.jma.go.jp）の調査では福島（福島市）、東京都（千代田区）および沖縄（那覇市）の夏季（7月から8月）における月平均気温は、ほぼ同ような値（25℃以上）を示す（Figure 13）。さらに月平均気温が15℃以上となるのは、福島および東京では5月から10月、沖縄では2月から12月である。一般的にこの程度の数ヶ月間の期間が、野外のヤマトシジミにおいて羽化の生じる期間であると思われる。

また、我々はこれまでの研究において、北限個体（青森県深浦町の個体）のみでなく本州の様々な地域のヤマトシジミを沖縄において飼育したが、その過程の中で特定の地域に関して、特別な死亡率や異常率の増加は観察されていない。加えて、沖縄個体に本土産の食草を与えた場合においても、また逆に、本土個体に沖縄産の食草を与えた場合においても、どのような悪影響も観察されていない。

【Point 11】放射線照射実験の重要性および放射線感受性に関する相違点の可能性について

原著〔1〕における最も重要な実験は放射線照射実験である。その中でもとりわけ内部被曝実験における結果が重要である（Figure 14）。読者には、この実験が野外調査および飼育実験における一連の結果を再現したものであるにもかかわらず、この結果をしっかりと考慮していないものが多い。昆虫の中において、特に鱗翅目昆虫（蝶および蛾）では高い放射線抵抗性を持つことが知られている〔40-42〕。そのため、原著〔1〕において得られた、成虫の線量に応じた生存率の低下は（Figure 14）、一見すると全くの誤りであるように感じられるかもしれない。

批判者の議論の主たるものは“昆虫は放射線に高い抵抗性を持つため、これらの実験は荒唐無稽に違いない”というものである。この議論は、完全に放射線照射実験における実験手法を無視したものである。照射実験における手法、すなわちヤマトシジミを用い、長期間かつ低線量を照射するという実験手法は全く新しいものである。従って、従来の実験手法（短時間かつ高線量照射）における結果と照らし合わせて議論することが十分可能であり、また矛盾するものではない。

また、我々の知る限りでは、内部被曝実験における実験手法（非汚染地域の生物に複数の汚染地域産の餌を与えるという手法）は過去にない。この実験では、外部からの放射線被曝は完全には再現されていないが、福島地方のヤマトシジミが経験したであろう被曝過程をほぼ再現している。我々の用いた、低線量かつ長期間照射という実験手法は従来の高線量かつ短期間照射という実験手法とは全く異なるということを認識しておくことが重要である。昆虫におけるこれまでの放射線照射実験は、その多くが農業害虫の不妊化成虫を得る目的で行われており、そのため高線量かつ短期間照射という手法がとられている〔40-42, 67-72〕。これに対して、ヤマトシジミにおける実験手法は、幼虫の極初期、1齢または2齢から蛹になるまで、また外部照射実験においては羽化直前まで連続して放射線照射が行われた。そのため、この意味ではこれらの結果は単純には他の結果と比較することはできない。従って、放射線照射実験に関しては追試験を行うことが必要であるだろう。生物における低線量かつ長期間の放射線照射に関する影響の研究はまだ始まったばかりである。

照射実験では、対照群として非照射群を作成して生存率を比較した結果、線量に応じた統計的に有意な生存率の低下が認められた〔1〕（Figure 14）。外部照射における異常率（31.7%）および内部被曝における異常率（39.6%）はともに対照群における異常率よりも

はるかに高い値を示した (Figure 11)。これは体細胞において生理的な損傷が生じたことを意味する。確かに、福島第一原子力発電所に近接する地域に生息する生物は、外部と内部の両面からの被曝を受けている。そのため、現実の野外環境下においては、我々の実験過程よりもより過酷な被曝状況にさらされており、我々がサンプリングを実施したような比較的低線量の地域においても、比較的高頻度で色模様異常個体が出現したものと考えられる。

また、定量化してはいないが内部被曝実験において観察された幼虫の死亡には独特な特徴が見受けられる。死亡個体の多くは、脱皮や蛹化、または羽化の失敗により死亡している様子が確認できた (Figure 15)。他の様々な昆虫を用いた放射線照射実験においても、脱皮の失敗による幼虫死や蛹死が観察されるとともに、精巣や触覚、翅における形態異常が多く観察されるという報告がある [73,74]。これは我々の実験結果と非常によく一致する。

脱皮や蛹化、羽化といった一連の形態変化は、様々な細胞の働きの調和により成り立ち、外皮を脱ぎさる非常に繊細なプロセスである。そのため、個体死をもたらす際に、必ずしも直接的な放射線被曝による完全な細胞死を必要としない。たとえば、脱皮時に必要な酵素 [45,75] の機能不全といったような、脱皮や蛹化、羽化時における生理的混乱が十分に個体死の原因となりうる。さらに、鱗翅目昆虫では、終齢時に複数回の DNA 複製が起こり、それらが蛹化時に細胞分裂により一気に分配されるという分裂過程を経る [45]。そのため、この期間における細胞ではとりわけて放射線感受性が高まることが考えられる。

完全変態の昆虫では環境ストレスが発生異常の原因となり、羽化異常を引き起こすものと考えられている [76]。我々の実験結果は大いにこの考察と一致する。高ストレス環境は進化を促す [77]。すなわち、福島地方では異常個体への選択圧が促進するものと思われる。

また、今日では特に細胞培養において低線量放射線照射の生物的影響がいくつか報告されている。それらの中には、特に 1 Gy 以下の線量において特異に細胞への影響が認められるものがある。生物細胞への低線量放射線照射の影響の中には超放射線感受性 (HRS) と放射線抵抗性増加 (IRR) と呼ばれるものがある [78-83]。これらは培養細胞において、0.5Gy 以下の線量域で予測よりも生存率が下がる現象 (HRS) と、それ以上の 0.5-1Gy の線量域で再び生存率が回復する減少 (IRR) として知られている。これらの分子的メカニズムは解明されていないが、Matsumoto [81] は HRS は DNA へのダメージが小さすぎ修復機能が働かなため生じ、IRR ではダメージが認識され、修復機能が機能し始めるため生存率が上昇するのではないかと推測している。このような低線量放射線照射における生物への影響はさまざまな生物において観察されており、原生生物から植物まで広くみられ [84-92]、さらに鱗翅目由来の培養細胞である TN-368 においても観察される現象である [93]。

さらに、低線量放射線照射では非被曝細胞においても照射細胞と類似した DNA 損傷や細胞分裂遅延といった影響がみられる非標的効果が存在する。その中には、被曝細胞に隣接する細胞においても被曝影響がみられるバイスタンダー効果 (特に 0.2Gy 以下の線量において顕著に観察される) や、F₁ や F₂ 世代にまで P 世代における被曝の影響が引き継がれるゲノム不安定性といった現象 [27, 93-106] などがある。このような効果が放射線照射を受けたヤマトシジミの幼虫や蛹個体においても生じていた可能性が考えられる。

また、Yagi (2012) [66] は外部照射実験について、ヤマトシジミが外部照射実験における線量に関して、我々の計測した γ 線量である 55mSv、125mSv は過小評価であり、 β 線も考慮すると、実際には 1.4Gy 程度の被曝線量があったのではないかと指摘している。確かに、我々は線量計 (Hitachi Aloka Medical TCS-161scintillation survey meter (Tokyo) は 30 μ Sv/h までにおける計測、それ以上では RAE Systems DoseRAE2 (San Jose, CA USA) による計測、また Hitachi Aloka Medical TCS-121GM survey meter の使用) を用いて線量を計測したが、 β 線は考慮していないため、この指摘は同意できるものである。これらの放射線は幼虫や蛹の外皮より吸収されたはずである。上で議論したような、照射実験において生じた死亡個体の一部は、表皮細胞への被曝により脱皮や蛹化、羽化が困難となり個体死が生じたものである可能性を指摘できる (上述を参照)。Yagi (2012) [66] はまた、カイコガ (*Bombyx mori*)

の卵に対し 1Gy 程度の放射線照射により *black-striped* 遺伝子に変異が生じることを指摘している [107]。このように、ヤマトシジミの放射線照射実験において用いた線量は、DNA への損傷や、またはその他の有害な影響を及ぼすのに十分な線量であるものと考えられる。

また、議論の中には外部照射実験において用いた線量が、実際のサンプリング地点における線量よりも高く、野外環境を再現できていないと指摘するものがある。この批判は正しい。しかし、外部照射実験における線量は、サンプリング地点における線量は再現していないが、より福島第一原子力発電所に近接した地域においては実際に生じていると考えられる線量である。また、外部照射実験における実験意義は、低線量被曝の影響の定量化ではなく、野外個体において観察された異常形質や翅サイズの縮小、または個体死を放射線照射により定性的に再現したことにある。

ここで、照射実験における現時点の問題点を 3 つほど挙げて考察しておきたい。まず 1 つ目として、内部被曝実験および外部照射実験では、生じた形態異常における遺伝性の有無を確認できていない点を挙げるができる。また 2 つ目に、内部被曝実験において、最も線量の高い飯館山間部より採集した食草を与えた場合において、生存率が最低値を示していない点を挙げるができる (Figure 13 および原著 Figure 5d [1] を参照)。この原因には IRR による細胞機構が関与しているのではないかと考えられる。3 つ目に、内部被曝実験の実験結果における別の解釈として、ヤマトシジミへは放射線被曝が有害な影響を及ぼしていないが、食草へは放射線による影響が生じ、ストレス因子等の化学物質の合成の結果、幼虫において死亡個体が生じた可能性があることが考えられる。植物では、何らかのストレスが生じた際に、それに対する防御因子を生成することが知られている。しかし、この解釈は以下の点を考慮すると難しい。まず 1 つ目に、内部被曝実験における結果と同様の生存率の低下が、外部照射実験においても観察されていることである。外部照射実験においては、食草の化学因子の変化はほぼないものと考えられる。2 つ目に、一般的に、食草における化学因子の変化は、幼虫による食害を回避する性質があることである。このような食草を与えた場合、幼虫は葉を食べるのを避け、結果餓死することが多い。しかし、内部被曝実験においてはこのような様子は観察されず、多くの幼虫はしっかりと葉を食べ、しかしながら、脱皮や蛹化、羽化時において不全を起こし死亡した。加えて、3 つ目として、植物における低線量の放射線照射が昆虫に有害な化学物質を生じるという報告が存在しないということも挙げられるだろう。さらに 4 つ目に、間接的な影響による線量に応じた生存率低下という現象の方が、直接的な影響を仮定するよりも想定しにくいという点が挙げられる。とりわけて重要なことは、上の内部被曝実験の結果における代替的な解釈について、仮にいくつか正しいものがあるとしても、ヤマトシジミにおいて放射線による生物学的な影響が間接的にでも存在しているという事実は覆るものではない。いずれにしても、より深い解釈のために更なる研究が必要であることは言うまでもない。

福島地域のヤマトシジミが経験した原子力発電所事故

福島第一原子力発電所の事故において実際にはどのような事が起こったのかという問いかけが非常に多い。そこで、福島地方のヤマトシジミについてどのようなことが起こっていたと言えるのか、以下において、事故当時生じた事象をこれまでの実験結果を総合して推測してみたい。

原子力発電所の事故により、ヤマトシジミの幼虫は外部と内部の両面から放射線被曝を受けた。その結果、成長遅延が生じ、体サイズ (翅サイズ) の矮小化が生じた。第一化世代 (被曝第一世代) では体細胞と生殖細胞がともに損傷を受けたが、この世代における健康被害はそれほど深刻なものではなかった。第二化世代やその後生じた世代では、全ての発育段階において、完全に外部および内部からの電離放射線による被曝を受け、その結果、死亡率や異常率の上昇をもたらした。さらに、生殖細胞における変異がその子孫世代へと受け継がれた。絶え間ない被曝により連続した遺伝子変異が生じ、さらに蓄積し、後の世代における死亡率および異常率の更なる増加を引き起こした。成虫個体では、色模様

などの形態的な異常に加え、不妊化といった形態以外の異常も頻繁に生じるようになった。この時点では、多くの個体が、体細胞への絶え間ない放射線被曝による生理的疾患に加え、遺伝子疾患を生じるようになった。

結果として、個体群を構成する個体数は減少するだろう。とりわけ、福島第一原子力発電所に極近接した地域（発電所より 10km 以内の地域）におけるヤマトシジミは劇的に減少しているようである。また、我々がサンプリングを行った地域においても個体群レベルの減衰は避けられないだろう。その一方で、放射線被曝に対し、より抵抗性を持つ個体は自然選択され、生き残ってくるだろう。放射線被曝は遺伝子変異の直接的な原因となるため、極まれではあるが、生存上有利となる遺伝子変異（例えば、より効果的な DNA 修復機構といったような変異）が、比較的短期間のうちに生じる可能性がある。また、生じた有利な遺伝子型や変異は比較的短時間のうちに個体群内に浸透し、すなわち福島地方の個体群では今後、放射線抵抗性が進化していくものと予想される。しかしながら、この進化に一体どれほどの時間が要求されるのか誰にも予測できない。

おわりに

我々の結果から、福島第一原子力発電所事故により生じた放射性物質の混入が、ヤマトシジミにおいて生理的かつ遺伝的なレベルで有害な影響をもたらしたと帰結できる。我々の実験結果は一見すると、これまでの放射線生物学における知見と矛盾するようには見えないかもしれない。しかし、実験手法を考慮すれば、これらの結果はこれまでの知見と矛盾するものではない。低線量放射線の影響に関する研究は近年になり増加しつつある。しかし、チェルノブイリの例〔108〕を除き、野外調査と実験室内におけるその再現といった、一貫した、かつ長期間・低線量の放射線照射に関しての生体レベルでの研究は全く新しいものである。また、我々の実験結果は、チェルノブイリや福島において行われた他の実験結果とも一致する〔109-111〕。無論、我々の示した結果〔1〕不完全であり、生じたいくつかの問題点について解決し、また再確認していくためには更なる研究が必要である。

我々の研究やその他の福島に関する研究から推測して、福島第一原子力発電所周辺の生態系は大きな変化に直面していると言える。ヤマトシジミへの結果から直接的には人々への影響を評価することはできない。しかしながら、桁外れに大量の放射性物質が環境中に放出された事実を考慮すると、人を含めた生物や生態系への影響についての過小評価は、実験的根拠に基づいていないものは、どの様なものであれ有効性はない。2011年8月26日時点の経済産業省の発表によれば、広島原爆の約 168.5 倍の放射性物質が放出されたと報告されている（これはかなりの過小評価なようであるが）〔28, 112, 113〕。我々は生物体における長期間かつ低線量の放射線被曝の影響について、その理解はまだ始まったばかりであるという事実を真摯に認めなければならない。鱗翅目昆虫細胞は、短時間かつ高線量の放射線被曝に対してはヒトの細胞よりもはるかに抵抗性が高い。しかし、ヤマトシジミの幼虫や蛹では、長期間かつ低線量の放射線照射に対し、生体レベルで非常に脆弱であることが示された。この視点をよく考慮すれば、福島地域における長期間かつ低線量の放射線被曝が、生理的また精神的に感受性の高い人々や、またはこれから生まれてくる次世代の人々にとって安全であるまたは安全でないという判断に関して、科学的に確実な結論を示せる者は存在しない。“No data”と“safe”は同義ではない。

Figure 1. サンプルングにおける重要都市および近年のヤマトシジミの分布域 黒星印は福島第一原子力発電所を示す。(A) 日本地図。薄赤色の地域は近年におけるヤマトシジミの分布可能性域を表す。分布北限は我々の野外調査および気象庁 (www.data.jma.go.jp) より得られた平均気温データ、またその他の利用可能な資料を参考に特定した (Shirôzu, 2006 [8])。 (B) 関東-東北地域図。放射円はそれぞれ福島第一原子力発電所より 20、40、100、300 km の距離を表す。i-x におけるローマ数字は以下の地点を示す。それぞれ、(i) 深浦町、(ii) 八戸市、(iii) 金華山、(iv) 仙台市、(v) 白石市、(vi) 福島市、(vii) 高萩市、(viii) 水戸市、(ix) つくば市および (x) 東京である。(C) 福島県地図 (緑色内)。1-11 のアラビア数字は事故後の 2011 年 5 月および 9 月のサンプルングにおいてヤマトシジミが採集された地点および事故以前の個体標本が採集された地点を表す。それぞれ、(1) 福島市、(2) 飯舘村、(3) 広野町、(4) いわき市、(5) 小野町、(6) 郡山市、(7) 本宮市、(8) 下郷町 (9) 会津坂下町 (10) 高郷町 (喜多方) および (11) 三島町である。

Figure 2. 野外におけるヤマトシジミ個体 (A,B) 地面近くの花を訪れるヤマトシジミ。琉球大学キャンパス内にて M. Iwata が撮影した。(C) 地面の食草の上のヤマトシジミ。沖縄県伊良部島にて W. Taira が撮影した。(D) 食草群。福島県広野町にて W. Taira が撮影した。(E) 食草上において観察された交尾行動。つくば市谷田部において W. Taira が撮影した。(F-I) 交尾行動の様子。草上の大型個体が雌個体である。G-I では交尾中の個体へ別の雄個体が接近する様子が確認できる。G は H の拡大写真である。琉球大学キャンパス内にて M. Iwata が撮影した。

Figure 3. 実験室内におけるヤマトシジミの発達段階 (A) 卵。(B) 孵化直後の初齢幼虫。(C, D) 終齢幼虫。D における鏝は頭部を表す。(E) 蛹。

Figure 4. ヤマトシジミの翅における斑紋の名称 翅は 2011 年 5 月において茨城県つくば市にて採集された雌個体 (春型) のものである。スケールバーは 1.0cm を表す。

Figure 5. 2011 年 5 月に採集されたヤマトシジミの雄個体において観察された翅サイズの相違 (A) 白石市のデータも含めた 1 次元散布図; これらのサンプルは原著 [1] のボックスプロットには含まれていないものである。薄赤色の地域は福島市を表す。福島市とそれ以外の都市とを比較した t 検定における p 値 (ホルム補正後) が示されている。等分散性の検証には F 検定を、正規性の検証にはシャピロ・ウィルク検定およびコルモゴロフ・スミルノフ検定を用いた。(B) 採集地点の緯度と翅サイズの関係。各プロットは平均値 ± 標準偏差を表す。原子力発電所 (NPP) に近い地域では翅サイズの縮小がみられる。

Figure 6. ヤマトシジミにおける地域依存の成長遅延 個体の羽化および蛹化データを得るため、羽化および蛹化した個体は毎日記録した。羽化日および蛹化日は、各個体群について採卵の開始された日より計算して集計された。データをボックスプロット表記した結果、クラスカル・ワリス検定において 4 つ全てで統計的に有意な差が得られた ($p < 2.2 \times 10^{-16}$) (A-D)。スティーラ・ドゥワス検定が事後解析として行われた。つくばまたは神戸における組み合わせは、全ての組み合わせにおいて有意であった。いくつかの組み合わせにおける p 値を示した。また、棒グラフは採卵開始後、21 日目以降に蛹化した個体を蛹化遅延、27 日目以降に羽化した個体を羽化遅延と定義し作成した。これらの日数は、神戸個体の 99% 以上が蛹化または羽化する日数を基準に定義した。羽化個体数は、蛹死亡のため蛹化個体数よりも少ない。(A, B) 5 月採集 F_1 個体における羽化日 (A)、蛹化日 (B) (ボックスプロット) および羽化遅延個体割合 (A)、蛹化遅延個体割合 (B) (棒グラフ)。最も福島第一原子力発電所に近い広野において遅延傾向が最も強い。(C, D) 9 月および 10 月採集 F_1 個体における羽化日 (C)、蛹化日 (D) (ボックスプロット) および羽化遅延個体割合 (C)、

蛹化遅延個体割合 (D) (棒グラフ)。

Figure 7.緯度と羽化時期、蛹化時期の関係 各プロットは平均値±標準偏差を表す。福島第一原子力発電所の緯度は黄色のプロット (NPP) で示されている。(A) 羽化時期 (B) 蛹化時期

Figure 8.ヤマトシジミにおける様々な色模様 スケールバーは D パネルの右個体を除き全ての個体に適用される。色模様に関して異常な部位は B-E において赤矢印にて示されている。(A) 野外において採集された正常な色模様個体。(B) 2011 年 5 月の F₁ および F₂ 個体における色模様異常。赤色で示された矢印およびボックスは異常を表す。(C) 外部放射線照射処理を施した沖縄個体において観察された色模様異常。(D) 飯舘村平野部および福島市から採集した食草を与え、内部被曝処理を施した沖縄個体において観察された色模様異常。(E) 25mM および 50mM の EMS を与えられた沖縄個体において観察された色模様異常。詳細な実験手法および色模様異常解析は他の論文において発表予定である。(F) 温度ショック型の色模様異常。内向型 (左): 4°C、10 日処理沖縄 F₁ 個体、外向型 (中央): -2°C、3 日処理沖縄 F₅ 個体 (色模様選抜系統 [3])、消失型 (右): -2°C、3 日処理沖縄 F₁ 個体である。(G) パンダ型: 沖縄 F₂ 近親交配個体。

Figure 9.地域別異常率 原著 [1] において Supplementary Information 中に示されていたデータを図示した。(A) 2011 年 5 月 (青緑色) および 9 月 (薄赤色) の 7 都市における成虫異常率。外れ値と考えられる水戸を除き、その他全ての地域において 5 月よりも 9 月において異常率の増加が見られる。(B) 5 都市における、5 月および 9 月採集の個体より得られた F₁ 個体総異常率。全ての地域において、9 月では 5 月よりも異常率が増加している様子が見られる。(C) 2011 年 5 月の採集個体 (P 世代) における、採集地点の緯度と成虫異常率の相関についての散布図 ($r=0.34$, $df=8$, $p=0.34$)。(D) 2011 年 5 月の F₁ 世代個体における、採集地点の緯度と総異常率の相関についての散布図 ($r=-0.027$, $df=6$, $p=0.95$)。(E) 2011 年 9 月の採集個体 (P 世代) における、採集地点の緯度と成虫異常率の相関についての散布図 ($r=0.70$, $df=6$, $p=0.056$)。(F) 2011 年 9 月の F₁ 世代個体における、採集地点の緯度と総異常率の相関についての散布図 ($r=0.79$, $df=4$, $p=0.064$)。

Figure 10.事故以前の福島県において採集されたヤマトシジミの個体標本 福島第一原子力発電所からの距離および採集地点がそれぞれ記されている。(A-C) N. Nagata 氏より寄贈された個体標本。(D-I) I. Tsunoda 氏より寄贈された個体標本。

Figure 11.成虫異常率 (Hiyama et al., 2012) [1] の詳細な分析 実験により示された数値は太字で示した。解説における数値はイタリック体の小文字で示した。結論については赤色で強調表記した。内部被曝実験の対照群における異常率以外の数値は、Hiyama et al. (2012) [1] において示されたものである。

Figure 12.ヤマトシジミの正常な前脚および雌雄同体個体 青色の矢印は雄個体における前脚先端部を、赤色の矢印は雌個体における前脚の先端部を表す。(A-C) 雄個体前脚におけるふ節。4 つの節から構成される。B におけるスケールバーは 0.50mm を表し、このスケールは E においても適用される。C において先端部の拡大写真を示す。差し込みは別角度からの前脚先端部を示す。ふ節の 5 番目の節の痕跡と考えられる形態が確認できる (黄矢印)。(D-F) 雌個体におけるふ節。5 つの節から構成される。(G-I) 福島市の F₁ 個体。雄個体特有の前脚と雌個体特有の前脚が同一個体に確認できる。(J-L) 内部被曝実験ににおいて得られた個体。同様に、雄個体特有の前脚と雌個体特有の前脚が同一個体に確認できる。(M-O) EMS 遺伝子突然変異実験において得られた個体。雄個体特有の前脚と雌個体特有

の前脚が同一個体に確認できる。

Figure 13. 2011年1月から2011年12月の福島、東京および沖縄における月平均気温 東京および福島において月平均気温が15°Cを超える月について色調を変えてある（5月から10月）。7月および8月では、福島における月平均気温は25°C以上であり、東京および沖縄と大きな差はない。

Figure 14. 外部および内部被曝実験における生存率 これらのデータは原著 [1] の一部において生存曲線として示されたものである。(A) 外部照射実験における成虫生存率。(B) 照射線量と被曝個体の成虫生存率の関係。照射量0mSvでは、2つのプロットはほぼ100%に近い生存率を示した。(C) 内部被曝実験における成虫生存率。(D) 内部被曝線量と成虫生存率の関係。

Figure 15. 内部被曝実験において観察された脱皮、および羽化不全個体 様々な地域より採集した食草を沖縄産の幼虫個体に与えた。(A) 沖縄産の食草による稀な幼虫期死亡個体（乾燥標本）。外見上の形態は生存時の終齢幼虫個体と大差ない（Figure 2C, Dを参照）。(B-D) 放射性物質を含む本宮産の食草を与えられた幼虫期死亡個体（乾燥標本）。部分的に外皮を脱ぐ様子が観察でき、脱皮時に死亡したことを示す。矢印は部分的に脱がれた外皮を、鏃は幼虫頭部を表す。(E, F) 蛹の殻より羽化できなかった成虫死亡個体。これらの個体は飯舘村平野部産または広野産の食草を与えられた個体である。(G, H) 蛹より殻より脱出できなかったものの羽化に失敗した個体。これらの個体は福島産の食草を与えられた個体である。

日本語訳：檜山充樹