

景観遺伝学的解析に基づく野生生物集団における遺伝的不連続性の検出手法

立田晴記¹・吉尾政信²・浅田正彦³・落合啓二³・宮下直²

個体が持つ固有の遺伝子型情報に基づく集団遺伝学的解析と個体の地理的分布情報を合わせて解析することで、野生生物の遺伝的不連続性を検出する景観遺伝学という分野が近年誕生した。この解析手法を利用することにより遺伝的に固有な個体の空間上の位置を容易に確認できることから、個体の生息域に存在する景観構造との関係を効果的に探ることができる。ここでは景観遺伝学で取り扱われる遺伝マーカーおよび解析手法について解説すると共に、房総半島において近年急速に個体数および分布を拡大させているニホンジカ個体群に対して景観遺伝学的解析をおこなった実例を紹介する。

キーワード：景観遺伝学，ニホンジカ，ミトコンドリアDNA，D-loop

近年の分子生物学的技術の飛躍的進歩と普及により、親子判定などに利用できる多型性の高い遺伝子の解説が手軽に行なえるようになった。それに伴い遺伝的背景がよくわからなかった野生生物の繁殖や移動に関する情報を分子マーカー情報から間接的に推定するという試みが盛んに行われている。一方計算機科学の分野では、マルコフ連鎖モンテカルロ (Markov Chain Monte Carlo: MCMC) 法^[1]などの膨大な計算量を要する手法が普及型パソコンでも実施可能となり、それに伴って新たな統計解析法が次々に開発されている。「景観遺伝学 (landscape genetics)」もこうした分子生物学の普及と計算機科学の発達から生まれた分野である。

生物の地理的分布と形態形質や遺伝情報から個

体群の生成、移動、消失に関わる出来事を推定する分野に「系統地理学 (phylogeography)」があるが、景観遺伝学では解析の対象となる個体群もしくは個体の空間情報を明示的に解析する点が大きく異なっている。系統地理学では個体群の位置情報は必ずしも必要ではなく、解析対象とする個体群が異なるかどうかを判別できれば良い。一方で景観遺伝学では地域個体群の地理座標上での位置や個体の分布範囲が問われることから、データの取得の際には個体の捕獲地点をある程度正確に押さえておく必要がある。データ採集の際には面倒な手間であるが、解析の単位としての個体もしくは地域個体群の位置情報を知ることによって得られる解析上の利点は大きい。たとえば生物の分布範囲に存在する道路等の人工構造物や森林、畑地、市街地といった景観構造が生物の繁殖・移動に与える影響の解析が可能になる。実際生物の分布情報と景観情報を加味した解析から市街地や交通量の多い道路といった構造物が生物の移動を妨げる障壁となり、連続的に分布する個体群内で遺伝的不連続性を生み出すことが知られている (Keller & Largiader 2003, Millions & Swanson 2007)。また景観遺伝学では個体もしくは個体群の分布を空間明示的に解析するため、遺伝的に異質なメタ個体群や個体を特定することも可能となる (Guillot

Tatsuta Haruki, Yoshio Masanobu, Asada Masahiko, Ochiai Keiji & Miyashita Tadashi: Detection of genetic discontinuity in wildlife animals based on landscape genetic tools.

1 (独) 国立環境研究所環境リスク研究センター

2 東京大学大学院農学生命科学研究科

3 千葉県立中央博物館

連絡先 (立田) :

〒305-8506 茨城県つくば市小野川16-2

国立環境研究所 環境リスク研究センター

E-mail : htatsuta@nies.go.jp

et al. 2005). こうしたアプローチは個体の移動・分散経路の推定に役立つばかりではなく、保全生態学でしばしば問題となる進化的重要単位 (Evolutionary Significant Unit : ESU) や保全単位 (Conservation Unit : CU) を決定する上で必要な遺伝的に固有性の高いクレード^[12]の空間分布を把握する上で有用である (Moritz 1994). さらに不法に導入された野生生物を野外で検出するという応用的側面でも役立っている (Frantz *et al.* 2006).

本誌では景観遺伝学で用いられる分子マーカーの取り扱いに関する注意点、および遺伝的不連続性を検出するための解析手法と事例を紹介する。事例紹介ではここで説明する2つの遺伝的不連続性の検出手法を著者らがこれまで研究に携わってきた千葉県房総半島に生息するニホンジカ *Cervus nippon* 集団に適用した結果を示す。

1. 景観遺伝学で利用される分子マーカー

一塩基多型 (Single Nucleotide Polymorphism : SNP) のように個体識別も可能なほど高解像度の分子マーカーが利用できれば詳細な集団構造の解析が局所的な空間スケールにおいても実施できるという大きなメリットがある。しかしショウジョウバエやマウスといったモデル生物ならいざ知らず、遺伝的基盤が明らかになっていない野生生物となると少々話が厄介になる。集団構造の解析に広く用いられているマイクロサテライト多型についても、核内に分散して存在する遺伝子座を特異的に増幅させるプライマーが必要であり、プライマーが開発されていない生物では作製までにそれなりの時間と資金を必要とする。また解析に用いる遺伝子は数が多いほど望ましいため、高解像な解析結果を得るためには数多くのプライマーを設計しなければならない。こうした“下準備”が終了しないと解析が進まないことから、手早く結果を得るためには必ずしも向かないと言える。DNA指紋法の一つである増幅断片長多型 (Amplified Fragment Length Polymorphism : AFLP) 法 (Vos *et al.* 1995) を用いればこうした問題点が解消され、比較的再現性も良いとされるが、検出されるシグナルの大きさを細かく分類しない限り共優性

マーカー^[13]として利用できず、ヘテロ接合度の算出には近似解を利用せざるを得ないというデメリットがある。またマイクロサテライトDNA多型を巡っては配列長の可逆的変化が生じやすいことから変化系列推定が困難であること、また突然変異率が種間において大きく異なること、そして選択的中立性に関する遺伝的背景が十分判明しておらず (Zhang & Hewitt 2003), これらの疑問がきちんと検証されない限り、集団構造の生成過程を正確に推定することは難しい。これらの問題点はAFLP等のDNA指紋法によるアプローチにも同様に当てはまる。

核内遺伝子のほか、系統地理学や分子系統学で今も盛んに利用されているものとしてミトコンドリアDNA多型がある。とりわけ後生動物ではユニバーサルプライマーを活用して多様な生物種において塩基配列を解読できるため、上述のマイクロサテライト遺伝子よりは手軽に情報を得ることができる。解読する遺伝子によっては同一種内においても比較的多くの遺伝子型 (ハプロタイプ) を検出することが可能であり、こうした情報をもとに種内の遺伝的構造の解析を試みた研究が数多く存在する。しかしながらミトコンドリアはいくつかの例外 (Ujvari *et al.* 2007 など) を除き母型のタイプのみが子孫に伝わっていくため、交配の痕跡をトレースすることができない。またミトコンドリアDNAは環状で、核ゲノムのように乗り換えによる遺伝子組み換えが起こらないため各遺伝子は完全連鎖していると見ることができ、結果としてかなり制約された進化情報を眺めていることになる。その他ミトコンドリアDNAに基づく有効集団サイズが核マーカーと比べると4分の1程度と小さいため、系統ソーティング (lineage sorting)^[14]や遺伝子型の消失が核と比べると速く起こる。したがってミトコンドリアDNA情報に基づいた遺伝的多様性は実際よりも過小推定していることになり、過去から失われてきた情報量も核と比べると多いことから、系統解析や遺伝構造の成立を推定する際には不確実性が増すことに留意すべきである。

また核遺伝子とミトコンドリア遺伝子は独立に進化しているため、両者から推定される個体群

の進化経路は必ずしも一致しない。たとえば種群を形成しているエチオピアのキボシブラシネズミ *Lophuromys flavopunctatus* では種間交雑によるミトコンドリアの浸透が起これ、ミトコンドリア系統樹が核型分析やDNA指紋法による核ゲノムからの系統関係に一致しないという現象が観察される (Lavrenchenko *et al.* 2004)。同じ現象は他の生物でも頻繁に観察され (Rees *et al.* 2003, Leache & McGuire 2006)、いずれもミトコンドリアが母系遺伝し、交雑の痕跡を残さない所以の典型的現象と言える。また先述の系統ソーティングなどによっても不一致となる場合があり (McCracken & Sorenson 2005)、これらの進化的背景を見極めるには多大な労力と慎重さが必要である。このように一口にDNAマーカーと言っても、解析に使用する遺伝子に応じて注意する点は異なる。とくに上記で指摘した短所は、データから推定された個体群構造を解釈する上で十分考慮されなくてはならない。

2. 遺伝的不連続性の検出:

SAMOVAとMonmonierの方法

隣接地域間の遺伝的不連続性の検出法には異なる手法が存在し、さまざまなデータセットに合わせた解析法が提案されている。MCMC法による推定したいパラメータの事後確率密度分布の推定など、手法によっては膨大な計算量に及ぶことから、インターネット上にて無料で利用できる解析パッケージが多数提供されている (Excoffier & Heckel 2006)。ここでは遺伝子情報と空間情報を組み合わせて遺伝的不連続性を検出する2つの方法を紹介する。1つ目は空間的分子分散分析 (Spatial Analysis of Molecular Variance: SAMOVA) (Dupanloup *et al.* 2002) と呼ばれる方法で、遺伝子頻度の不均一性を検定する分子分散分析 (AMOVA) に空間情報を加えた解析法である。この手法は複数のユニットが存在するとき、そのうちの空間的に隣接するユニットをまとめたサブグループ間のハプロタイプ組成の差異が最大となるような組み合わせを最適化アルゴリズムの活用により検出する。ここで用いられるアルゴリズムは「(疑似) 焼きなまし法 (simulated annealing)」

と呼ばれるもので、その名前は加熱した金属を徐々に冷却させて極小エネルギーを持つ結晶を得るプロセスに由来する。この手法は与えられた関数の大域的最適解の探索に向いているとされ (Kirkpatrick *et al.* 1983)、さまざまな問題の最適解探索に利用されている。解析の流れとしてはまず、各ユニットの重心位置を基にボロノイ多角形 (Voronoi 1908) を作成し、空間上で切れ目無く連結している多角形の組を任意に抽出してサブグループを定義する。次に抽出されたサブグループ間のハプロタイプ組成の差の指標 (F_{CT}) を計算する。分割するサブグループの数 (K) は予め設定しておき、組み合わせを変えた際の F_{CT} をその都度計算する。組み合わせを変えた際の F_{CT} が変更前の値より改善されれば無条件で新たな組み合わせを受け入れ、改善が認められなくても冷却速度と探索試行回数で重み付けされた関数値の確率で変更後の組み合わせを受け入れる。このような計算を多数繰り返すことでハプロタイプ組成の差が最大となるような分布の境界を探索する。

2つ目に、Monmonier (1973) が提案した分布の不連続境界を検出する手法を紹介する。ボロノイ多角形を作成するまでは「焼きなまし法」と変わらないが、本手法では隣接するボロノイ多角形の重心を結びあわせたDelaunay連結図を作成する (Okabe *et al.* 1992)。次に連結図を基に、隣り合っているユニット間の遺伝距離を計算する。ここで計算する距離は遺伝距離でなくとも良く、たとえば形態形質のメトリックな計測値を基に計算したEuclid距離やMahalanobis距離なども利用できる (Manni *et al.* 2004)。次に算出した距離のうち最大値を示す連結図上の線分を選び、選ばれた線分に連結する別の線分の内、最大値を示す線分を選ぶ。このような作業を標本が分布するエリアで最も外側の境界に位置する線分が選ばれるまで繰り返していき、大きな距離の隔たりを示す空間上の面を決定する。

これら2つの手法はそれぞれ解析パッケージが用意されており、Windowsマシンがあれば誰でも利用することができる。SAMOVAについては <http://web.unife.it/progetti/genetica/Isabelle/samova.html> を、Monmonierの方法については <http://>

//www.mnhn.fr/mnhn/ecoanthropologie/software/barrier.htmlを参照されたい。

3. 野生生物集団における遺伝構造解析

ここではSAMOVAとMonmonierの方法を用いた事例として、房総半島に分布するシカを対象にした遺伝解析結果を紹介する(吉尾ら 未発表)。ここで房総半島に分布するニホンジカ集団の歴史に簡単に触れておくと、江戸時代の古文書などからはかつて千葉県全域に生息していたとされるが、1940年代以降になると地域開発による生息環境の荒廃や乱獲などで著しい個体数と分布の衰退を示し、1973 - 1974年に実施された生息地調査ではシカの分布は旧天津小湊町を中心とした鴨川市南東部の地域に限られていた(小金沢ら1976, 千葉県・房総のシカ調査会2004)。その後の保護政策などにより個体数は徐々に回復の傾向を示し、理由はよくわからないものの1980年代から個体数が徐々に増え始め、1985年以降増加速度が飛躍的に上昇した。2001年での分布調査では、房総半島の南部に広く分布するに至っている(千葉県・房総のシカ調査会2004)(図1)。また生息域には森林、田畑、市街地、道路などの景観要素が複雑に入り組んで存在して移動分散に影響すると思われる景観構造に着目し、遺伝的多様性が低いと考えられるシカ集団でなお異なる遺伝構造が検出されるか否かを調査した。

これまでに房総のシカを対象にした研究として

はNagata *et al.* (1999) のミトコンドリアDNA多型の調査例がある。その研究では塩基置換が比較的速く生じることで知られる調節領域のD-loopの配列が調べられ、全部で3つのハプロタイプが見つかった。そこで我々も同じD-loopについて2004年2月～2005年10月にかけて房総半島で捕獲されたシカ259個体の血液、毛、組織片(尻尾、耳)の一部からDNAを抽出し、塩基配列の解読をおこなった(表1)。ここでは全部で4つのハプロタイプが見つかり、最も多いタイプが“1a”，ついで“2a”であった。シカのD-loopに見られる変異の特徴として37～40塩基からなる配列が繰り返し現れる領域があり、1a, 1bに6反復, 2a, 2bには7反復がそれぞれ存在していた。2a, 2bにのみ認められた7番目の反復配列(359～397bp)はNagata *et al.* (1999) で報告されている「d8」と一致していた。

次にシカの分布するエリアで遺伝的不連続性が検出されるか否かを調査した。生息域には森林、田畑、市街地、道路などの景観要素が複雑に入り組んで存在していることから、移動分散に影響すると思われる景観構造に着目し、遺伝的距離が大幅に変化する地域を探索した。解析に先立ち、シカの移動分散を妨げる可能性のある地理的障壁の洗い出しをおこなった。シカが分布するエリアに存在する道路、ダムや湖、そしてゴルフ場といったシカの移動分散を妨げる可能性のある構造物の位置を地図上から洗い出し、それらを基

に解析ユニットを決定した(図2)。その上でユニットごとにハプロタイプ頻度を計算した(表2)。ハプロタイプ組成が異なっているかどうかを分子分散分析(Analysis of Molecular Variance : AMO-VA)法により解析したところ、ユニット間でハプロタイプ頻度が有意に

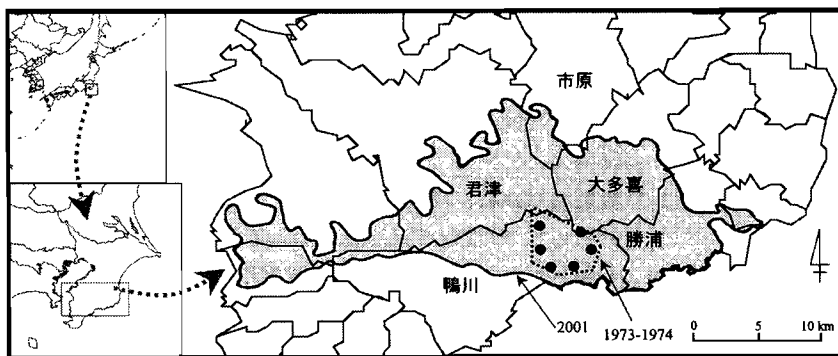


図1. 1973-74年度の調査から推定されたシカの分布(小金沢ら1976)と現在(2001年度)の分布。1973-1974年にシカのフィールドサインが確認された場所(黒丸で示された位置)からシカは現在の千葉県鴨川市付近(破線で囲まれた地域)にのみ生息していたと類推されるが、2001年度には周辺地域(灰色に塗りつぶされた部分)にまで分布を拡大させている。

表 1. ミトコンドリア DNA の D-loop 領域の解析で検出されたハプロタイプとその頻度. ハプロタイプ 1a と同一の塩基を示したものは・で, 挿入/欠失は-でそれぞれ表し, 破線で囲んだ部分は 7 番目の反復配列 (タンデムリピートユニット) が存在した塩基座位を示す (ハプロタイプ 2a および 2b). 7 番目のタンデムリピートユニットの塩基配列 (*) は Nagata *et al.* (1999) が定義した「d8」に一致し, その配列は次の通り: AAATTAATGTATTAGGACATACTATGTATAATAGTACAT

ハプロタイプ	N	塩基座位													
		197	263	292	302	307	359	397	481	759	810	824	857	958	971
1a	193	A	C	C	T	C	-	-	A	A	T	T	T	C	-
1b	1	G	-	-	.	.	C	.	C	.	.
2a	62	.	T	T	C	T	*	*	G	G	.	C	.	.	T
2b	3	.	T	T	C	T	*	*	G	G	.	C	.	-	T

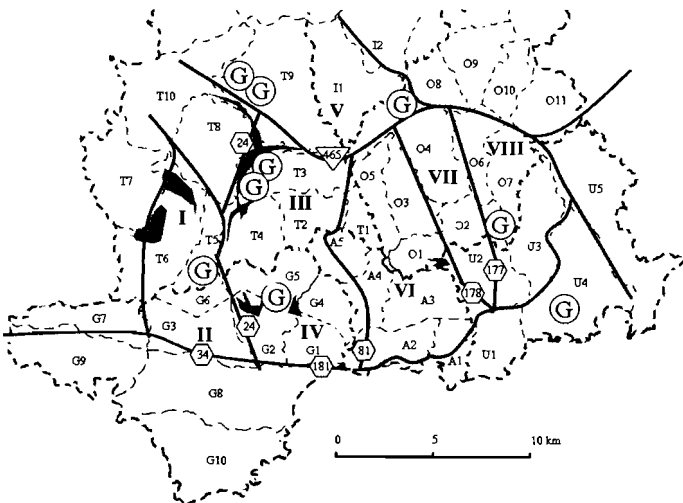


図 2. 解析の単位とした 8 のユニット (I~VIII). 波線は自治体が駆除事業のために策定している管理ユニット境界 (千葉県・房総のシカ調査会 2004) を示し, 解析に用いたユニットの境界はこれらの管理ユニットの境界と一致させた. 実線は主要道路, 影付きの部分はダム・湖を, ⊙はゴルフ場をそれぞれ示す.

個体群は全エリアを 2 つのグループに分割した場合 (K=2) にはユニット II とそれ以外のエリアに, また 3 つのグループに分割した場合にはユニット II, IV とそれ以外にそれぞれ分割された (表 3). また Monmonier (1973) の方法を用いた場合も第 1 の不連続境界はブロック II および IV を囲むように検出されており, SAMOVA の結果とほぼ一致した (図 3). 第 2 の不連続境界はブロック V, VII, VIII とそれ以外のブロック間に存在し, SAMOVA の結果との食い違いを見せているが, これは遺伝的連続性の検出に用いるアルゴリズムの違いによるものと考えられる (Dupanloup *et al.* 2002). 各ハプロタイプの分布を眺めても, “2a” というタイプは南西に偏って存在する傾向があることから, ここで紹介した 2 つの手法はこうした遺伝構成の違いをうまく検出できていると言える. シカの場合, 核 DNA から南西地域の個体の遺伝組成が異なる傾向が示唆されていることから (吉尾ら 未発表), 今回の解析で考慮した道路やダムといった人工構造物による移動の制約だけではなく, 多くの個体をとどめさせる好適ハビタットが存在する可能性がある (Kareiva &

Odell 1987, Dwyer & Morris 2006). 実際, 分布の南西部には農耕地が広がっており (Takada *et al.* 2002), そこで常に供給される食物がシカの不均一な遺伝構造を作り出しているとも見える. また局所個体群内で同じハプロタイプを持つ個体が近接した空間にまとまる傾向は他地域に分布するニホンジカでも観察されており (Yuasa *et al.* 2007), 単に過去に生じた個体群サイズの減少だけでなく, 餌場等の生息環境を詳細に調べる必要

がある. 先に紹介した 2 つの手法を実際にシカのデータに適用してみると, まず SAMOVA によって房総

ばらついていることが示された ($p < 0.001$, 10000 回の無作為による並び替え検定による). 本研究では各ユニットの四方位の端点の緯度と経度を 25000 分の 1 の地図上で求め, 南北, 東西の 10 進法に直した緯度・経度の平均値を通過する 2 本の線分が交差する点を各区画の重心とみなした. 今回は遺伝距離として, Weir & Cockerham (1984) の固定指数 Φ_{ST} を隣接ユニット毎に算出した.

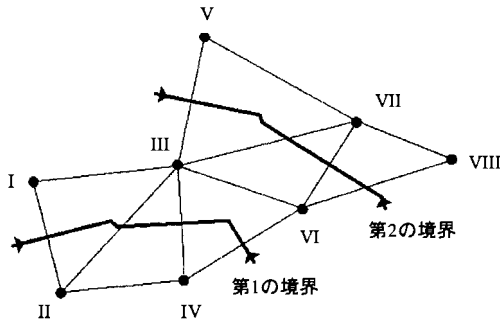


図3. Monmonier (1973)の方法に基づく遺伝的不連続な境界の検出。第1の境界はSAMOVAによる検出結果と一致した。第2の境界についてはSAMOVAのものとは一致していないが、これは検出手法の相違によるものと判断される(Dupanloup *et al.* 2002)。黒丸はユニットの重心、I～VIIIまでの数字はユニット番号を示す。

表2. 解析ユニット(I～VIII)とそれぞれのユニットに含まれるハプロタイプ頻度、そして景観遺伝学的解析で用いられるユニット重心の地理情報(緯度, 経度)を示す。

解析ユニット	ハプロタイプ頻度				ユニット重心の緯度経度
	1a	2a	1b	2b	
I	9	0	1	0	(35°11'36", 140°01'57")
II	6	0	12	0	(35°08'21", 140°02'47")
III	21	0	7	0	(35°12'04", 140°06'12")
IV	19	0	18	1	(35°08'42", 140°06'23")
V	19	0	1	0	(35°15'53", 140°06'59")
VI	76	0	18	2	(35°10'50", 140°09'50")
VII	21	1	1	0	(35°13'22", 140°11'26")
VIII	16	0	0	0	(35°12'14", 140°14'14")

他の野生シカに関する事例としてはノロジカ(roe deer: *Capreolus capreolus*)において、アゴの大きさといった摂食に関係する機能的形質の特徴や植生などの生態的特徴と遺伝的不連続性の関連性を探った研究がある。ここで遺伝データについては11のマイクロサテライト遺伝子座について個体の空間的分類をおこなっており、遺伝子データ、大アゴの大きさに関する分類、そして植生や気候などの環境パラメータに基づく分類結果がおおむね一致していた(Zannèse *et al.* 2006)。これまでは野生生物の保全ユニットの決定に遺伝子解析が有効とされているが(Hampton *et al.* 2004)、ここで得られた結果に基づけば費用と時間がかかる遺伝子情報を得なくとも、形態形質や生息環境データを組み合わせて管理ユニットが策定可能で

あることを示唆している。しかし生物種によっては遺伝子と形態形質に基づく類似性は必ずしも一致しないことから(Hundsdoerfer & Wink 2006)、管理ユニット策定の簡略化より先に、どのような生態的・系統的メカニズムが複数の計測値から推定される変異の特徴を一致させているのかを明らかにする必要があるだろう。

またある時間断面で観察される景観構造は一定不変というわけではなく、とくに農耕地や森林管理の放棄などは景観構造に継時的変化をもたらす(Cousins & Eriksson 2001, Cousins *et al.* 2002, Vellend 2003, Herben *et al.* 2006)。こうした景観変化に加え、道幅や交通量(Forman & Alexander 1998, Millions & Swanson 2007)、そして道路や市街地、自然地形などの複合的な景観要素(Frantz

et al. 2006)が地域個体群の遺伝構造に与える影響を無視することはできない。景観構造の変化をトレースしながら現在の遺伝構造が成立した過程を見るには蓄積された景観データに加え、比較的長期にわたる生物試料の収集が必要であり、これ自体困難であることが多い。このような場合ある程度の仮定は必要だが、遺伝構造が形成されていく過程を異なるシナリオに

基づくモデルで表現し、モデルの相対尤度に基づいて最適なシナリオを採択する手法が考えられる(Estoup *et al.* 2004)。このような手法を景観遺伝学的解析で用いた例はまだ少ないが、たとえば侵入種のように侵入ルートが明らかで比較的短期間に分布を拡大している生物などではシナリオが作成しやすいため、とりわけモデル作成による解析が有効であると思われる。

4. 他の解析手法と今後の展望

先に登場したMCMCを使ってパラメータの同時事後分布を推定できるようになり飛躍的に普及したベイズ統計学に基づく空間クラスタリングは現在さまざまな研究分野で活用されている(Pritchard *et al.* 2000, Dawson & Belkhir 2001,

表 3. SAMOVA による遺伝的不連続性の検出結果. グループ数 (K) が 2 と 3 に設定した場合の結果を示す. グループ数がいずれの場合も F_{ST} は有意な結果 ($p < 0.05$) を示した. ここで F_{SC} はそれぞれのグループ内におけるハプロタイプ組成の相違の大きさを示し, F_{ST} は $F_{ST} = 1 - (1 - F_{SC})(1 - F_{CT})$ の関係式から求められる. F_{SC} , F_{ST} 共に有意に 0 より大きな値を示した ($p < 0.001$).

グループ数 (K)	ユニットの構成	F_{SC}	F_{ST}	F_{CT}
2	I + III + V + VI + VII + VIII	0.033***	0.337***	0.315*
	II + IV			
3	I + III + V + VI + VII + VIII	0.031***	0.326***	0.304*
	II			
	IV			

Guillot *et al.* 2005). しかしながら遺伝子頻度の分布に地理的傾斜が認められる場合, 従来のベイズ的手法では正しいクラスター数を言い当てることに限界があった (Worley *et al.* 2004, Evanno *et al.* 2005). このような欠点を補うため, 距離的に近接する場所からサンプリングされた個体の遺伝的類似性を説明するパラメータを組み込んだベイズモデルによるクラスタリング法が提案されている (François *et al.* 2006).

その他興味深い解析法としては, 遺伝的距離の類似性と個体群の空間的接近性を同時に考慮しながらクラスタリングを行うことで遺伝的に不連続な個体群の組を推定する手法や (Guiller *et al.* 2006), 古典的な空間統計学で利用される解析法を利用してマスノスケ (Chinook salmon: *Oncorhynchus tshawytscha*) の繁殖行動に関する雌雄の相違が詳細に調べられた例が存在する (Neville *et al.* 2006). このように新旧交えた道具の組み合わせや現在の欠点を補う改良は盛んに行われており, 今後フィールド生態学において景観遺伝学的解析が活躍する場面は益々増加すると思われる.

本研究の一部は環境省環境技術等開発推進費 (No. 60029) の援助を受けて実施された. また本研究の実施にあたり, 山中征夫氏 (東京大学附属千葉演習林), 高橋幸廣氏 (鴨川市), 長幡悠自氏 (鴨川市役所), 黒川誠氏 (勝浦市役所), 石原隆史・熊川健の両氏 (房総シカ調査会), 五箇公一博士 (国立環境研究所), 池田恵子氏 (国立環境研究所) にご協力を賜った. また田中嘉成博士 (国立環境研究所) からは本稿に関して貴重なご意見をいただいた. ここに御礼申し上げる.

引用文献

- 千葉県・房総のシカ調査会 2004 『千葉県房総半島におけるニホンジカの保護管理に関する調査報告書 (総合版: 1992~2003 年度)』, 134 pp, 千葉県.
- Cousins, S. A. O. & Eriksson, O. 2001 *Ecography* **24**: 461 - 469.
- Cousins, S. A. O. *et al.* 2002 *Landscape Ecol.* **17**: 517 - 529.
- Dawson, K. & Belkhir, K. 2001 *Genet. Res.* **78**: 59 - 77.
- Dwyer, G. & Morris, W. F. 2006 *Am. Nat.* **167**: 165 - 176.
- Dupanloup, I. *et al.* 2002 *Mol. Ecol.* **11**: 2571 - 2581.
- Estoup, A. *et al.* 2004 *Evolution* **58**: 2021 - 2036.
- Evanno, G. *et al.* 2005 *Mol. Ecol.* **14**: 2611 - 2620.
- Excoffier, L. & Heckel, G. 2006 *Nat. Rev. Genet.* **7**: 745 - 758.
- Forman, R. T. T. & Alexander, L. E. 1998 *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **29**: 207 - 231.
- François, O. *et al.* 2006 *Genetics* **174**: 805 - 816.
- Frantz, A. C. *et al.* 2006 *Mol. Ecol.* **15**: 3191 - 3203.
- Guiller, A. *et al.* 2006 *Genet. Res.* **88**: 27 - 44.
- Guillot, G. *et al.* 2005 *Genetics* **170**: 1261 - 1280.
- Hampton, J. O. *et al.* 2004 *J. Appl. Ecol.* **41**: 735 - 743.
- Herben, T. *et al.* 2006 *J. Ecol.* **94**: 131 - 143.
- Hundsdoerfer, A. K. & Wink, M. 2006 *J. Zool. Syst. Evol. Res.* **44**: 316 - 322.
- Kareiva, P. M. & Odell, G. 1987 *Am. Nat.* **130**: 233 - 270.
- Keller, I. & Largiader, C. R. 2003 *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**: 417 - 423.
- Kirkpatrick *et al.* 1983 *Science* **220**: 671 - 680.
- 小金沢正昭・片井信之・丸山直樹 1976 にほんざる **2**: 115 - 121.
- Lavrenchenko *et al.* 2004 *Biol. J. Linn. Soc.* **83**: 301 - 316.
- Leache, A. D. & McGuire, J. A. 2006 *Mol. Phylogenet. Evol.* **39**: 628 - 644.
- Manni, F. *et al.* 2004 *Hum. Biol.* **76**: 173 - 190.
- McCracken, K. G. & Sorenson, M. D. 2005 *Syst. Biol.* **54**: 35 - 55.
- Millions, D. G. & Swanson, B. J. 2007 *J. Wildlife Manage.* **71**: 96 - 102.
- Monmonier, M. S. 1973 *Geogr. Anal.* **3**: 245 - 261.

- Moritz, C. 1994 *Trends Ecol. Evol.* **9** : 373 - 375.
- Nagata, J. *et al.* 1999 *Mol. Phylogenet. Evol.* **13** : 511 - 519.
- Neville, H. M. *et al.* 2006 *Mol. Ecol.* **15** : 4589 - 4602.
- Okabe, A. *et al.* 1992 *Spatial Tessellations : Concepts and Applications of Voronoi Diagrams*, Wiley, New York.
- Pritchard, J. *et al.* 2000 *Genetics* **155** : 945 - 959.
- Rees *et al.* 2003 *Mol. Phylogenet. Evol.* **27** : 131 - 142.
- Takada, M. *et al.* 2002 *Oecologia* **133** : 389 - 394.
- Ujvari, B. *et al.* 2007 *Biol. Lett.* **3** : 189 - 192.
- Vos, P. *et al.* 1995 *Nucleic Acids Res.* **23** : 4407 - 4414.
- Vellend, M. 2003 *Ecology* **84** : 1158 - 1164.
- Voronoi, M. G. 1908 *J. Reine Angew. Math.* **134** : 198 - 287.
- Weir, B. S. & Cockerham, C. C. 1984 *Evolution* **38** : 1358 - 1370.
- Worley, K. *et al.* 2004 *Mol. Ecol.* **13** : 2545 - 2556.
- Yuasa, T. *et al.* 2007 *Ecol. Res.* **22** : 97 - 106.
- Zannèse, A. *et al.* 2006 *J. Appl. Ecol.* **43** : 1087 - 1097.
- Zhang, D. - X. & Hewitt, G. M. 2003 *Mol. Ecol.* **12** : 563 - 584.

[BOX]

- 【註1】 マルコフ連鎖モンテカルロ (MCMC) 法 :**
通常ベイズ統計学の枠組みにおいて用いられ、解析解を得るのが困難なモデルの分布型を関数値に比例した確率で高次元空間をランダムウォークすることによって推定する手法。単純サンプリングと比べ、高次元の複雑な関数の数値積分を効率的に実施できる。
- 【註2】 クレード (clade) :** 分岐学 (cladistics) でいうところの「単系統群」のこと。単系統群とは一つの (仮想) 共通祖先とその子孫すべてを合わせた群を指し、たとえば種子植物全体、哺乳類全体はそれぞれ一つの単系統群である。また分岐樹 (cladogram) の枝 (branch) を指すこともある。
- 【註3】 共優性マーカー :** ヘテロ型のパターンが両親のいずれのホモ型とも区別可能な遺伝マーカー。優性マーカーではヘテロ型を両親のホモ型と区別できないため、交配などによる後代の遺伝子型分離比を実験結果から正確に計算できない。そこでハーディー・ワインベルグ平衡を仮定して分離比を計算するといった近似的手法が利用される。
- 【註4】 系統ソーティング :** 種分化が生じる以前に遺伝的多型が維持されている場合、異なる対立遺伝子の系統 (lineage) がそれぞれの種でランダムに淘汰されていく (sorting) 現象。それぞれの種に固有の遺伝子の系統が偶然に残って繁栄すれば種の系統と遺伝子の系統は一致するが、同じ遺伝子の系統がそれぞれの種に残されて繁栄した場合、両者の系統は一致しなくなる。