

生物の多様性と適応

森 島 啓 子

(国立遺伝学研究所)

自然の生育地に住む生物の社会はいろいろな種の混合です。その多様性の程度は種の多様性 species diversity と呼ばれて、生態学の重要な問題の一つです。さらにこの中の特定の種の個体群をくわしく調べると、多くの場合、遺伝的に違った形質を持つ個体から成っていて、この多様性は集団内多様性 within-populational diversity として扱われてきました。これは多型性 polymorphism とも言われ、遺伝学者が関心を持っている問題です。今日は、これら2つのレベルの多様性の測り方、維持機構、適応的意義などを植物の実例を主にとりあげながらお話しし、そしてもしできればこれら2つの多様性の関係にもふれたいと思います。

1. 集団内の多様性

植物の自然集団は、多くの場合、外観は似ていても遺伝的には違った個体の集まりです。その遺伝的差は、形態や生理的な形質、繁殖体系に関係する生態的形質、あるいは染色体やアイソザイムなどさまざまなレベルの変異としてあらわれます。しかし時には、1個体から無性的に繁殖した遺伝的には全く同じ個体ばかりが集団をつくっている場合もあります。集団内に含まれる変異の量あるいは多様性の程度は集団によって非常に違いますか

ら、それを数的に表すことが必要になってきます。

集団内の遺伝的変異は、不連続な形質変異の場合は変異個体の頻度や多型性指数によって（遺伝子がわかっている場合には遺伝子頻度を基にして）、連続変異を示す量的形質の場合は遺伝的な分散や標準偏差によって、あらわすことができます。また、遺伝変異の総量だけでなく、個体のヘテロ性の程度を知ることも集団の動態を考える上には重要です。

ALLARD と JAIN らのグループは、従来遺伝変異が少ないと考えられていた自殖性植物でもくわしく調べると集団内にかんりの遺伝変異を保存していることを見出しました。表1は、JAIN & MARSHALL (1967) による野生エンバクの調査例です。彼らは、カリフォルニア各地から *Avena fatua* と *A. barbata* を個体別に採集し、次代を系統栽培して、種子色を支配する主働遺伝子についての遺伝子型頻度や、量的形質の系統間（現地個体間）、および系統内分散（現地個体内；ヘテロ性程度）を求めました。そしてこの研究から、*A. fatua* は *A. barbata* よりも多型的で、おそらくヘテロ個体の有利性が変異保有に役立っているらしいと考えました。

表2は、野生イネ *Oryza perennis* と栽培イネ *O. sativa* の種子の大きさの集団内変異を長さとの汎分散

表1 野生エンバクにおける遺伝子頻度と量的形質の遺伝変異の1例
(JAIN and MARSHALL 1967)

| | 場 | | 所 | | | | | |
|-----------------------------------------------------------|-------------------|-----------------------|---------------------|---------------------|---------|---------|---------|---------|
| | | D | H | A | | | | |
| 種子の色 (<i>B/b</i>) の遺 伝子型頻度 (<i>A. fatua</i>) | 遺伝子型 <i>BB</i> | 頻度 .712 | 頻度 .548 | 頻度 .667 | | | | |
| | <i>Bb</i> | .138 ($F^* = .597$) | .071 ($F = .854$) | .060 ($F = .858$) | | | | |
| | <i>bb</i> | .150 | .381 | .273 | | | | |
| 量的形質の 系統間およ び系統内分 散 | 種子の大 きさ | <i>fat.</i> | S_b^{2***} | S_w^{2***} | S_b^2 | S_w^2 | S_b^2 | S_w^2 |
| | | <i>barb.</i> | .0322 | .0160 | .0168 | .0126 | .0061 | .0103 |
| | 穂の長さ | <i>fat.</i> | — | — | .0096 | .0091 | .0090 | .0105 |
| | | <i>barb.</i> | 9.69 | 17.30 | 8.51 | 15.46 | 4.57 | 16.46 |
| | | — | — | 3.24 | 13.71 | 4.22 | 16.86 | |

* $F = 1 - (R/2q(1-q))$, R = ヘテロ個体の頻度, q = 劣性遺伝子の頻度

** S_b^2, S_w^2 はそれぞれ系統間および系統内分散

表2 種子の長さとの幅の汎分散で表した野生イネおよび栽培稲の集団内変異
(MORISHIMA & OKA 1970)

| 種あるいは型 | 汎 分 散 (平方根, mm) | | | | | | | | | | 集団数 |
|--------------------|-----------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | .01 | .02 | .03 | .04 | .05 | .06 | .07 | .08 | .09 | .10 | |
| <i>O. perennis</i> | | | | | | | | | | | |
| 多年生型 | | 2 | 2 | 1 | 1 | | 1 | 2 | 4 | 1 | 14 |
| 一年生型 | | 3 | 2 | 1 | 3 | | | | | | 9 |
| <i>O. sativa</i> | | | | | | | | | | | |
| 在来品種 | 1 | 1 | 4 | 2 | | | 2 | 1 | | | 11 |
| 改良品種 | 1 | 1 | | | | | | | | | 2 |

generalized variance で示したものです (MORISHIMA & OKA 1970). 複数の量的形質の総合的変異性を示すのに用いられる汎分散とは形質の分散共分散行列の行列式の値です. この表から明らかなように, 野生イネは栽培イネより集団内変異が大きく, 野生イネの中でも多年生集団は一年生集団より変異が大きいことがわかりました. また栽培イネでも在来品種にはかなり多量の変異を含むものがありました.

世界各地の熱帯湿地に広く分布している野生イネ *O. perennis* は種内に多年生から一年生にいたる連続的な変異があり, 多年生型は他殖性, 一年生型は自殖性の傾向がみられます (OKA & MORISHIMA 1967). これら繁殖様式の違う多数の集団の調査結果から, 集団内遺伝分散とその全遺伝分散に対する割合を求めたのが第3表です. この分散は, 4つの量的形質の測定値を対数変換してそれぞれ分散を求めてから平均したものです. この表は, 一般に他殖率の高い多年生型は集団間よりもむしろ集団内に多量の変異を保存しているのに対し, 自殖率の高い一年生型は集団間変異は大きいが集団内は比較的均一であることを示しています. 比較のために調査した原始的栽培品種は集団内変異も大きいが集団間でも非常に分化していることがわかりました.

集団内の遺伝的変異の維持にはさまざまな遺伝的および環境的な要因が考えられますが, まず生物側の遺伝的

システムに関する要因をあげてみましょう. 第1に, その植物がどんな繁殖体系を持っているかが重要です. 繁殖体系の主要な軸は生殖と受粉の仕方です. 生殖方法は有性生殖と無性生殖に大きく分けられます. 減数分裂と受精を通じて遺伝子の組換えが起る有性生殖は基本的には変異を増大させるシステムですし, 他方無性生殖は親と遺伝的に全く同じ子どもだけを作りますので変異は少なくなります. 無性生殖をする種でも100%無性的ということはほとんどなく, 多くの場合有性生殖もして, 後に述べますようにその種にとって最適な遺伝的変異を保つような繁殖体系をとっていると考えられています.

同じように有性生殖をする種でも遺伝変異の量は受粉様式によって大きく影響されます. 他殖は他の個体の遺伝変異をとり込む作用をしますが, 自殖は集団中にホモ個体を増加させます. 一般に植物では受粉様式と植物の世代の長さとが結びついていて, 多年生は他殖性, 一年生は自殖性の傾向があります. 多年生他殖型は自然交雑によって得た変異をヘテロの形で潜在的に蓄積し, 時に行なう有性生殖によってそれらの変異を多量に放出しますが一定環境下では急速に淘汰を受けて変異は減少します. 表2および表3に示した野生イネの集団において多年生型が一年生型よりも多型的であるのは繁殖様式の差によるものでしょう.

表3 野生イネ *Oryza perennis* の集団が含む遺伝的変異
(MORISHIMA & OKA 1970 のデータより再計算)

| タ イ プ | 他殖率 (%) | 調 査 集 団 数 | 集 団 内 遺 伝 分 散 * | その全遺伝分散に対する% ** |
|------------------------------|---------|-----------|-----------------|-----------------|
| ア ジ ア 型 多 年 生 | 30-50 | 9 | 114 | 70 |
| 〃 中 間 型 | 10-30 | 7 | 77 | 39 |
| 〃 一 年 生 | 5-30 | 10 | 48 | 21 |
| ア メ リ カ 型 (中 間) | 20-50 | 5 | 83 | 27 |
| ア フ リ カ 型 (多 年 生) | 95-100 | 4 | 68 | 66 |
| 原始的栽培品種 (<i>O. sativa</i>) | 0-5 | 4 | 113 | 24 |

4 形質の測定値から求めた分散の平均による

* $\log X \times 100$

** 集団内分散成分と集団間分散成分の和に対する前者の%

集団内変異の維持機構として第2にあげられるのはヘテロ個体の有利性です。Aa 個体が AA や aa のいずれよりも適応度が高ければ集団中にヘテロ個体が増し A と a が共に保たれるからです。この現象は超優性 overdominance と言われます。表1に1例を示しましたが、ALLARDらは広範な調査を行なった主として自殖をする野生エンバク、大麦、ライマ豆などにおいてヘテロ個体が期待値より多かったことから、このような自殖性植物の変異保有にヘテロ個体の有利性が貢献しているだろうと考えました。

第3に頻度依存選択 frequency-dependent selection の効果が考えられます。これは集団中の頻度の少ない型が有利で増加するが、増加すると逆に不利になり他方の型が増加するという考え方で、この選択が働くと2種類の対立的な型は交互に増減をくり返しながらいずれも集団中に保たれることになります。

以上はいずれも何らかの自然選択が集団に働いた結果多様性が保たれると考えているのですが、特に蛋白多型の維持についてはこのような選択説に対して中立説 (KIMURA 1968) が提唱されています。これは分子レベルの多型に関する遺伝子は自然淘汰に関係なく、突然変異と遺伝的浮動による機会的消失とのつりあいで集団中に保たれているとする説です。近年電気泳動法による酵素レベルの変異分析が盛んになり、これら2つの対立する説を支持する人達の間の議論が続いています。

集団内変異の保存には、今まで述べてきたような生物側の要因ばかりでなく、環境的な要因も非常に重要です。環境条件の時間的・空間的な異質性が多様化選択 diversifying selection として働き遺伝変異を保存すると考えられます。

自然環境は常に変動していますから、その環境条件は時間的に異質であると言えます。変動の中でも季節的变化や作物の耕作体系のように周期的なあるいは予測される環境変動に対しては、生物はその変動パターンに適応した遺伝子型だけが淘汰上有利になり増加します。しかし年次変動のような予測できない不規則な環境変動は、異なる環境にそれぞれ適した多様な遺伝子型を集団内に保存するように働くと考えられます。図1は ALLARD & WORKMAN (1963) がライマ豆の雑種集団を毎年集団栽培して種子の色を支配する遺伝子 (S, s) の頻度調査から求めた各遺伝子型の適応値の年次変動を示したものです。この図から、同じ遺伝子型でも年によって適応値が非常に変わることがわかります。

環境条件の微細地理的な異質性が遺伝変異の多様性に関与するだろうことは多くの研究者が指摘していますが、この事実を実証した例は余り多くありません。図2は MARSHALL & ALLARD (1970) が野生エンバク *A. fatua* の各地の集団を調査した結果で、集団によって著しく多

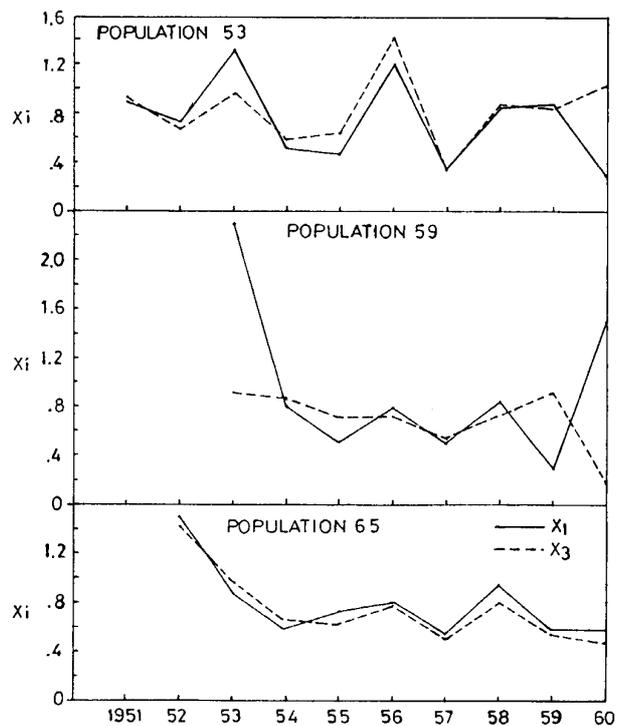


図1 ライマ豆の雑種集団における種皮色遺伝子の適応度の年次変化
 X_1 : SS
 X_2 : Ss (1.0とする)
 X_3 : ss

(ALLARD & WORKMAN 1963)

様性の程度が異なること、形態的形質における多様性とアイソザイムにおける多様性とはよく一致していることを示しています。この研究では生育地の環境条件が変異保存に何らかの役割を果しているだろうと示唆しているにとどまっています。しかし最近 ALLARDら (1978) は *A. barbata* の各地の集団をアイソザイムの多数の座位について調査し、一集団の中でも乾燥した場所と湿った場所にはそれぞれ違った遺伝子型が生育していることから、環境条件の多様性が植物集団の多様性に関係するのだろうと述べています。

集団内に遺伝的な変異を保存していることは適応的にどんな意味があるのでしょうか。遺伝変異を多量に含む集団は、予測できない環境変動に対して絶滅をまぬがれるような緩衝力を持ち、また進化的な可能性も多く持っていると考えられます。しかしこのような多量の変異の中には現在の環境には不適な遺伝子も含まれているわけで、いわゆる遺伝的荷重 genetic load となっています。他方、現在の環境に最適な遺伝子型の個体ばかりで構成されている集団は、現在の環境が続く間は有利ですが、一旦環境が変われば絶滅する可能性が高く長期的な成功者となることは難しいでしょう。これら2つは全く相反する適応の仕方の両極端を代表するもので、生物の種はそれぞれの環境に適した集団内変異を保つような遺伝的な調節機構を進化させてきたと考えられます。こう考える

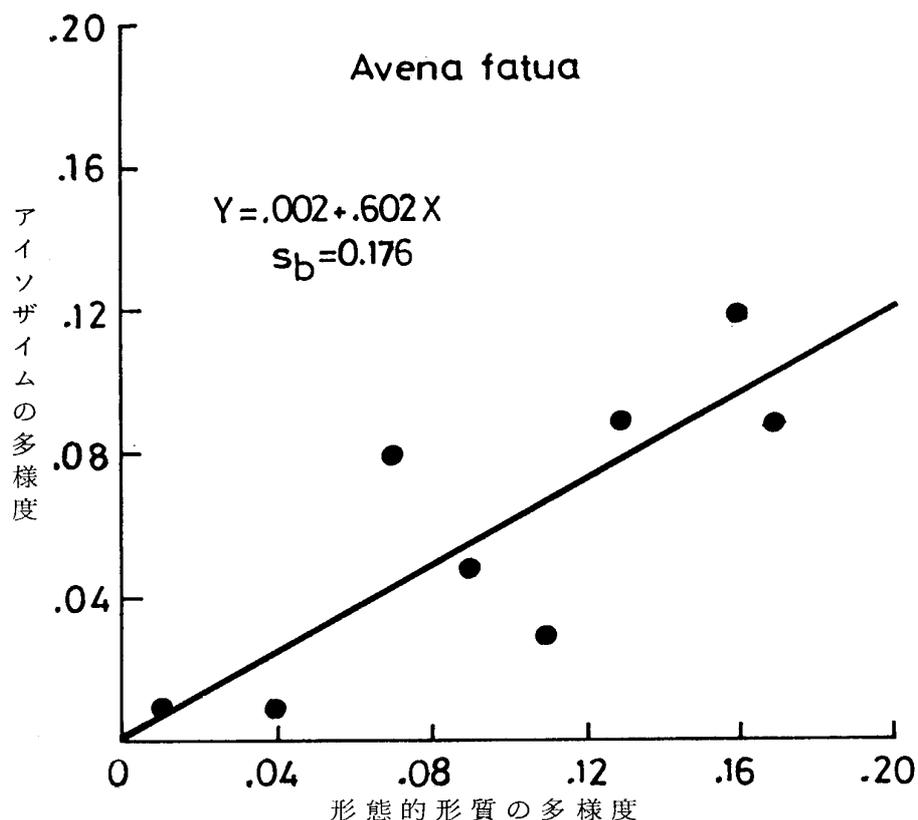


図2 野生エンバク *Avena fatua* における形態の多様性と酵素の多様性の相関
(MARSHALL & ALLARD 1970)

と、集団内多様性も生物の持つ適応戦略 adaptive strategy であると言えます。

野生イネ *O. perennis* では、多年生型が一年生型に比べて集団内変異が大きいことは既に述べました。熱帯アジアの *O. perennis* には多年生から一年生までの連続的変異がありますが、多年生集団は比較的水位が深い安定した場所に、また一年生集団は水位が浅くて環境攪乱の激しい不安定な場所に生育しています。両者は繁殖様式やその他の種々の形質について分化しており、従って集団内変異の量も異なっており、それらの組合せの差がそれぞれの異なる環境条件への適応戦略をかたちづけていると考えられます (OKA & MORISHIMA 1967)。

2. 種の多様性

種の多様性を示す最も簡単な尺度は種の数です。最近では、各種の相対頻度を考慮に入れた多様性の指数がいろいろ考案されています。その中でもよく使われるのは情報量の形で表わした SHANNON (1948) の指数、

$$H = - \sum p_i \log p_i$$

です。ここで p_i は i 番目の種の相対頻度を示します。

現在の生育地の大部分は、そこに住むことができる種の数に関して飽和状態に近いと考えてよいでしょう。それにもかかわらず、種の多様性は場所によって非常に違います。特に、熱帯は多様性が高く高緯度地方に行くに

従って多様性が減少するという緯度的勾配はよく知られている事実です。種の多様性を規定する要因を明らかにするような観察結果や実験的研究はそれほど多くはありません。しかしその要因については種々の仮説が提唱されています。PIANKA (1966) が論評しているように、それらの仮説は、1) 時間説 Time theory, 2) 空間的異質性説 Theory of spatial heterogeneity, 3) 競争仮説 Competition hypothesis, 4) 捕食仮説 Predation hypothesis, 5) 生産力仮説 Productivity hypothesis, 6) 気候的安定説 Theory of climatic stability などに大別することができます。

時間説とは、動植物の社会は時間と共に多様性が増してくるので、進化的あるいは生態的に古い社会ほど種の多様性が高いという仮説に基いています。この仮説を直接的に証明することは難しいことです。

空間的異質性説は、環境条件が複雑で異質な場所ではそこに住む生物の種の多様性も増加すると考えます。この考えは、集団の中の環境の微細な異質性の効果をよく説明できる場合が多いようです。MACARTHUR ら (1966) は森の樹の群葉高の多様度と鳥の種の多様度の相関関係を報告しています (図3)。

競争仮説では、構成種が激しく競争しそれぞれがより小さい生態的地位 niche を持つように分化した社会ではより多くの種が共存できると考えます。PIANKA (1974) は、各地のトカゲの社会を調査し、種数と各種が捕食す

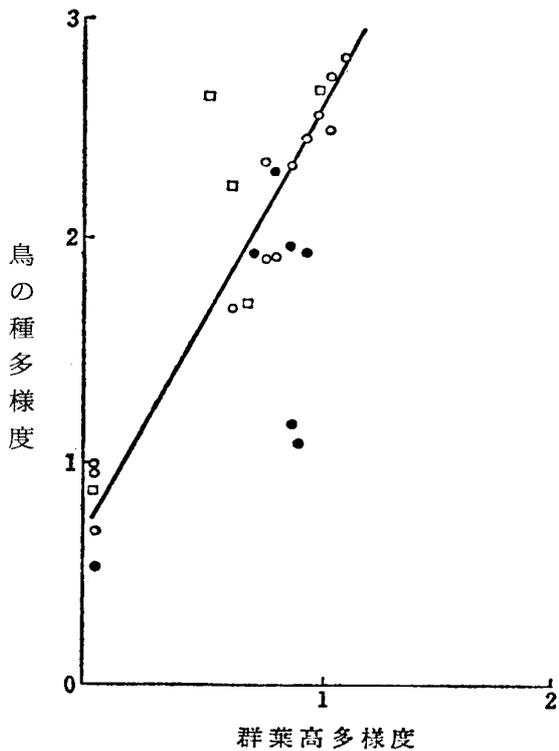


図3 北米温帯, プエルトリコおよびパナマにおける鳥の種多様度と群集高多様度の関係 (MACARTHUR, RECHER, CODY 1966)
 群集は3層に区分
 ○: 北米温帯
 □: パナマ
 ●: プエルトリコ

るえさの大きさから推定したその社会の平均的な niche の重なり程度との間に負の相関関係を見出しました (図4). この事実は住みわけが発達している社会ほど多数の種が共存できることを示唆しています.

生産力仮説は, 他の条件が等しければ生産力が高い場所ほど種の多様性が高いと考えます. McNAUGHTON & WOLF (1970) は環境容量 K : carrying capacity と種数との間の相関を報告しています (図5).

気候的安定説は, 安定な気候条件下では資源が確保されているので生物の適応の仕方がより細分化されるような進化が進み, その結果多くの種が共存できるという仮説によっています.

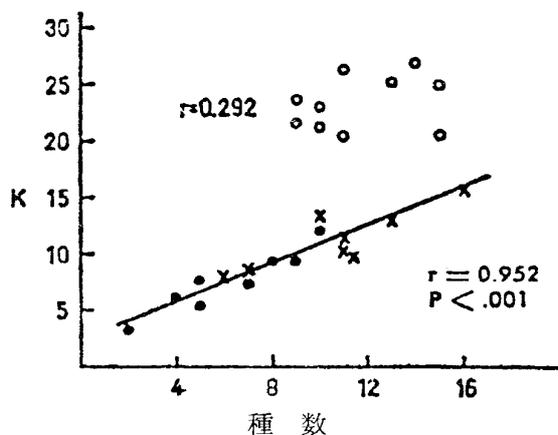


図5 種々の生態系における環境容量 (K) と種数との関係
 ●: 灌木林 ×: 草地 ○: 森林
 (McNAUGHTON & WOLF 1970)

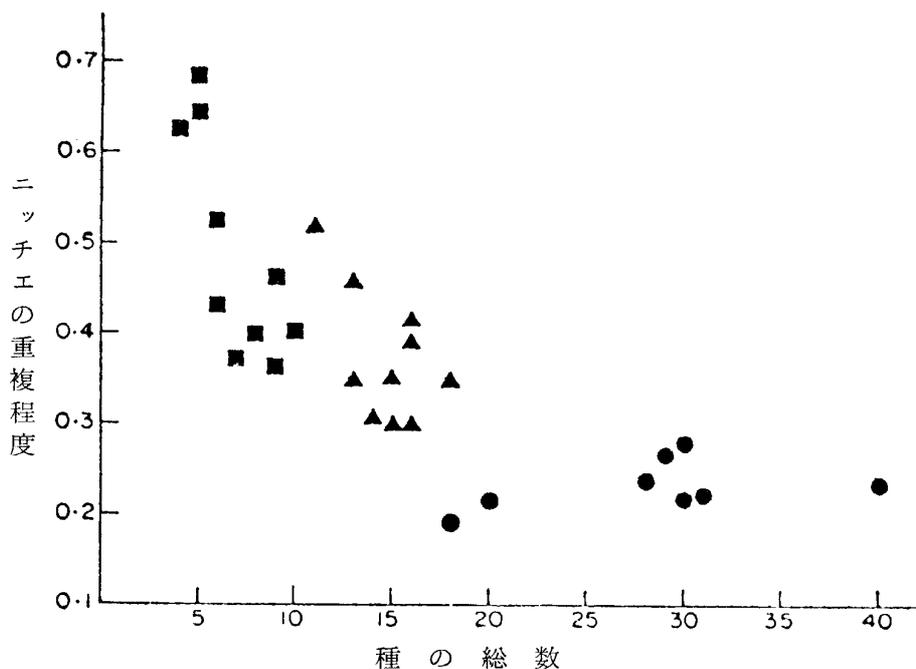


図4 28地域におけるトカゲの種数と niche の重複程度との関係
 $r = -0.73$
 ■: 北アメリカ ▲: 南アフリカ ●: オーストラリア (PIANKA 1974)

以上説明した仮説はいずれも主として種多様性の緯度的勾配を説明するために提案されたものですが、それらは互いに関係しあう面も、また相対立する面もあります。

これまでは自然の環境（生物学的および非生物学的環境を含めて）が種多様性をいかに規定するかについて説明してきましたが、次に人間のさまざまな活動がひき起す人為的な環境が種の多様性にどのような影響を与えるかについて考えてみましょう。

私達は銅山の鉱排水で汚染された河の水を灌漑水として使ってきたために汚染された水田の雑草を調査しました。群馬県太田市（足尾銅山）と山梨県都留市（宝銅山）の汚染田および非汚染田から土壌サンプルを採り、埋土種子からの芽発植物の調査から現地での種多様性を推定しました。図6は、こうして求めた水田雑草の種多様度 H とその場所の土の銅濃度との関係を示します。土壌汚染が進むほど多様性が低下していることがわかりました (MORISHIMA & OKA 1977)。

表4の例は、西アフリカの草原植物における種の多様性です。人間活動の影響をほとんど受けない安定した環境と思われる生育地から、耕地の中あるいはその隣接地のような環境攪乱の激しい生育地にいたるいろいろな場所の植物の多様性を調査しました。この場合の多様性 H は、構成種の相対頻度ではなく被度と草高の積から推定した生体量の相対的割合に基いて計算したものです。表4から明らかなように、乾燥草地においても低湿地においても自然の生育地は多様性が高いのに対し路傍や農耕・家畜の影響を激しく受ける場所では多様性が低いことがわかりました。耕地の中が多様度が高いのは、定期的な耕作は安定環境を作っているだろうこと、栽培されている稲も含めた多様度を求めたことなどが原因と考えられます (OKA et al. 1978)。

一つの社会を構成する多様な種は、相互の種間関係を友好的に保つように適応し進化してきたと考えられます

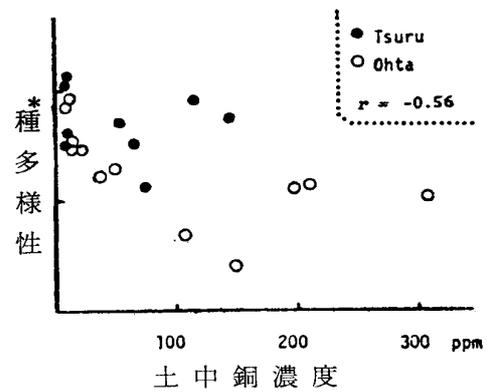


図6 水田雑草の種多様性と土中銅濃度との関係
* ($H = -\sum p_i \log p_i$)
(MORISHIMA & OKA 1977)

ので、多様性の高い社会はそれ自体が安定した生物的環境を作り、環境変動に対して耐性が高いでしょう。これに反して多様度の低い均一な社会は環境変動に対して非常に不安定です。

アフリカや熱帯アジアの一部で現在も行われている作物の混栽は、不安定な自然環境の下で、安定した収穫を得ようとした農民の智恵が生み出した伝統的な技術で、これはまさに人為的に種の多様性をつくりだしているものです。近代的な農業技術の発達は、ともすれば広大な面積に一作物一品種を栽培する方向に向いがちですが、このような耕地生態系の危険性を私達は認識しなければならないと思います。

3. 種多様性と集団内多様性の相互関係

種の多様性とその構成種の集団内多様性とは相互に関係しているのでしょうか。もし関係しているのならば、どのように関係しているのでしょうか。すでに述べたように、これら2つの多様性を規定する要因の中で、環境の異質性は両方に共通に働くと考えられます。しかし環

表4 西アフリカサヴァンナの種多様性におよぼす環境攪乱の影響
(OKA et al. 1978)

| 生育地の攪乱の程度 | 種多様性 (H) | | | | |
|--------------------------|----------|-----|-----|-----|-----|
| | 0 | 0.5 | 1.0 | 1.5 | 2.0 |
| 乾燥草地 | | | | | |
| 0 (自然) | | | 4 | 4 | 1 |
| 1 ~ 2 (動物に喰べられた) | 1 | 2 | 5 | 1 | |
| 3 (耕地内あるいはその近く) | | | 1 | 3 | |
| 低湿地 | | | | | |
| 0 (自然) | | | 3 | | |
| 1 (路傍あるいは動物に少し喰べられた) | 1 | 4 | 2 | | |
| 2 (耕地の近くあるいは動物に激しく喰べられた) | 2 | 7 | 3 | 3 | |
| 3 (イネ生育地) | | 3 | 10 | 5 | 2 |

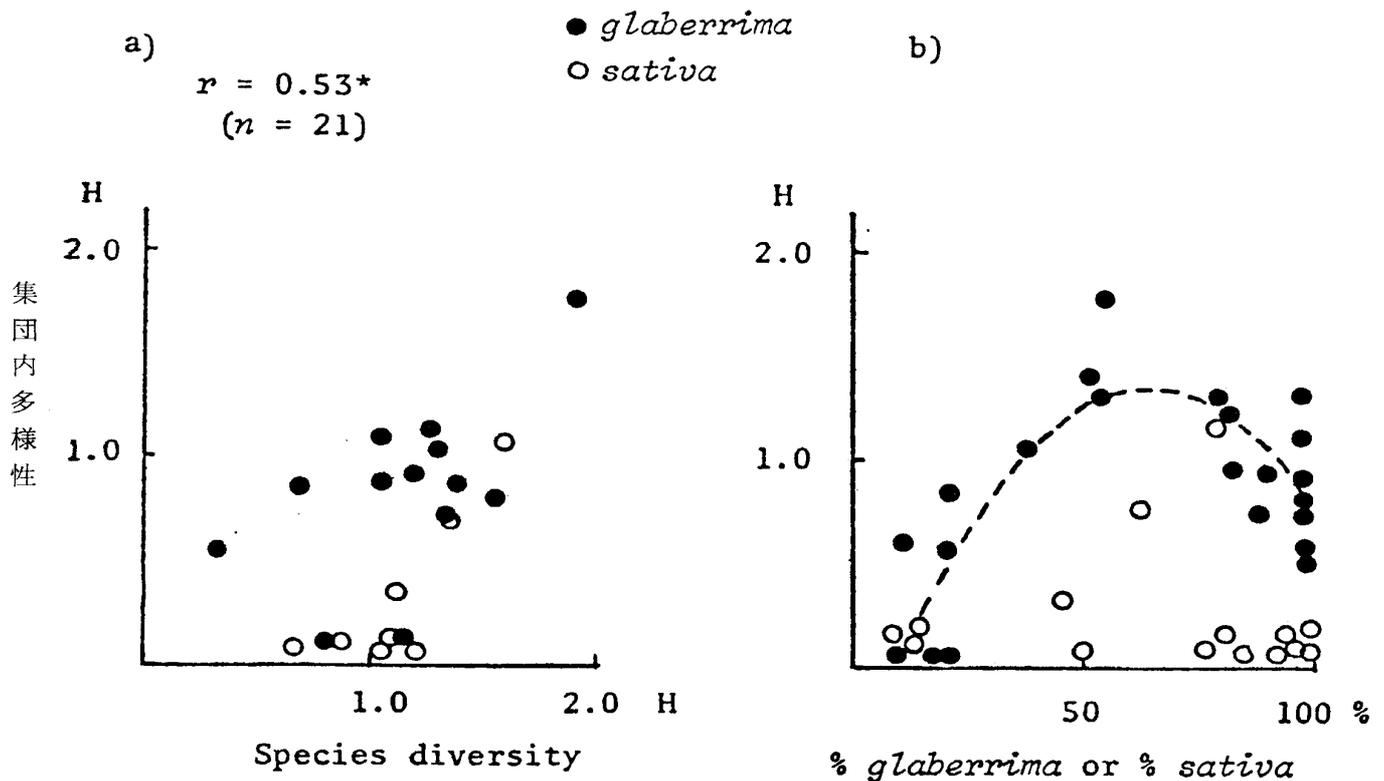


図7 情報量Hで表したイネの集団内多様性

a) 共存草種の種多様性との比較

b) *O. sativa* と *O. glaberrima* の相対頻度との比較

(破線は $H = 0.052 \times -0.040X^2 - 0.004$ を示す. X は *O. glaberrima* の頻度) を表す. この2次回帰は1%レベルで有意.

(MORISHIMA & OKA, 印刷中)

境の複雑化とそれに伴う種間競争は各種の集団の均一化を促進するという反対の考えもあります (McNAUGH-TON & WOLF 1970).

種の多様性と種内の多様性との関係を追求した観察や実験的研究は従来ほとんどないと言えます. 次にあげる例は私共が最近見出した事実の一つで, 両者の相互関係の一面を示唆しています. 西アフリカには2種の栽培イネ *Oryza glaberrima* と *O. sativa* が栽培されていますが, どちらも集団内に多量の変異を含んでいます. 外観的に区別できる種子の形質によって集団の個体を群別し, それらの相対頻度から求めた集団内多様度とそれぞれの生育地のイネおよび雑草を含めた種の多様度との間に有意な正の相関が認められました (図7 a). またこれら2種の栽培イネは多くの場合混合して栽培されているのですが, 2種の混合割合とそれぞれの種の集団内多様性の間には, 図7 bに示すように, 2次曲線が適合しました. これらの結果は, 生育地の種の多様性が高いほど, また2種のイネが等頻度で混っているほど, イネの集団内多様性が高いことを意味します (MORISHIMA & OKA 印刷中). この原因についてはまだわからないことが多いのですが, 生育地の環境異質性が種間においても種内においても共に多様性を維持するように働き, その程度

は場所によって異なるので正の相関が生じたと考えることができます. これらのイネの生育地は決して平坦な耕地ではなく地形的に不均一な場所なので特に水分条件の差が多様な条件を植物に提供していることが予想されます. また種の多様性は生物的環境の重要な要因ですから, 生物的環境の複雑さが多様性を提供し, さらにそれが種内多様性を増すことに貢献した可能性もあります.

種内の遺伝変異と種多様性の相互関係を明らかにすることは, 一つの社会を構成する種がたがいに関わり合いながら共に進化 coevolution してきたその動態をより深く理解するために非常に必要でしょう. そしてこの問題は遺伝学と生態学が共有できる接点の一つでもあらうと思います.

引用文献

- ALLARD, R. W. and P. L. WORKMAN 1963. Population studies in predominantly self-pollinating species. IV. Seasonal fluctuations in estimated values of genetic parameters in lima bean populations. *Evolution* 17: 470-485.
- ALLARD, R. W., R. D. MILLER and A. L. KAHLER 1978. The relationship between degree of environmental heterogeneity and genetic polymorphism. In "Structure and functioning of plant populations"

- Ed. FREYSEN, A. H. J. and J. W. WOLDENDROP, North-Holland Publ. Comp., Amsterdam.
- JAIN, S. K. and D. R. MARSHALL 1967. Population studies in predominantly self-pollinating species. X. Variation in natural populations of *Avena fatua* and *A. barbata*. Amer. Nat. **101**: 19-33.
- KIMURA, M. 1968. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoallels. Genetical Research **11**: 247-269.
- MACARTHUR, R. H., H. REACHER and M. CODY 1966. On the relation between habitat selection and species diversity. Amer. Nat. **100**: 310-332.
- MARSHALL, D. R. and R. W. ALLARD 1970. Isozyme polymorphisms in natural populations of *Avena fatua* and *A. barbata*. Heredity **25**: 373-382.
- MCNAUGHTON, S. J. and L. L. WOLF 1970. Dominance and the niche in ecological systems. Science **167**: 131-139.
- MORISHIMA, H. and H. I. OKA 1970. A survey of genetic variations in the populations of wild *Oryza* species and their cultivated relatives. Jap. J. Genet. **45**: 371-385.
- and ————— 1977. The impact of copper pollution on weed communities in Japanese rice fields. Agro-Ecosystems **3**: 131-145.
- and ————— 1979. Genetic diversity in rice populations of Nigeria: Influence of community structure. Agro-Ecosystems (in press).
- OKA, H. I. and H. MORISHIMA 1967. Variations in the breeding systems of a wild rice, *Oryza perennis*. Evolution **21**: 249-258.
- OKA, H. I., H. MORISHIMA, Y. SANO and T. KOIZUMI 1978. Observations of rice species and accompanying savanna plants on the southern fringe of Sahara desert. Nat. Inst. Genet. No. 1215.
- PIANKA, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. Amer. Nat. **100**: 33-46.
- SHANNON, C. E. 1949. The mathematical theory of communication. In: SHANNON, C. E. and W. WEAVER (ed.), The Mathematical Theory of Communication, pp. 48-53. Univ. Illinois Press.

[討 論]

座長 中村直美 (茨城大学教育学部)

中村 あまり時間が残っていませんが、質問がありましたら……。

山口 表1のもともめ方ですが、データの出しかたはわかるのですが、集団で何個体ぐらい取れば良いのですか。

森島 集団のサンプルをどのように取るかは大事な問題で、材料によってたとえば品種改良の進んだイネの場合であれば1個体でも充分という極端な場合もあります。しかし野生植物の場合は集団の中に色々な変異が保持されています。だから1個体では絶対に駄目で何個体かが必要です。多ければ多いほど良いわけですが、人手も時間もありませんから、集団から何個体サンプリングするかは、集団の変異の大きさと調査する側の労力とのバランスの問題になります。あまりはっきりどれ位とはいえません。少なくとも標準偏差や分散を出そうということであれば、統計の人達にいわせると最低20個が必要だということです。私たちは、いつも最低20個体はサンプリングしようと心がけてはいますが、そうは行かなくて、もっと少ない場合もありますし、もっと多い場合もあります。ですから、多分山口さんは実際に経験があるから御承知と思いますが、その集団を見て、変異が大きければたくさん採集しなければなりませんし、形質のばらつきのない集団でしたら少数の個体でも良い。そのあたりは、実際の経験的なものでしょう。大事なことは、イネならイネ、カラスムギならカラスムギの全体の変異に

対して、現地で見ている集団の変異はどれぐらいか、いいかえれば相対的な変異の巾が重要なわけです。それから、個体の中で変異の小さな形質、たとえば種子の大きさなどは、10粒とか20粒の程度ですましています。

小林 図7は面白いと思います。私も生物的な環境をどのように評価するかということで、考えたこともあるのです。多様性の指数は色々な形で出されていると思います。植物の場合は個体数がきちんとおさえられないのがむづかしい所で、思いきってここで出されているような方法とか、現存量で測るような方法も良いのかも知れません。別の多様性の測度、このように高さを基本にしたり、現存量を取ることによってかえって良かったということは、なにかあるのでしょうか。

森島 数と現存量とは違うことになるかも知れません。私たちは現実には数をかぞえている時間がなかったのがこのようになったのですが、そのことを抜にしても数は1本1本かぞえられない場合もありますし、植物の集団にどれほど適応的な意味があるのかということ自体も問題だと思う。個体数ではなく HARPER などのように茎を単位に考えると、また現存量という考えもありますけれども、今の所は生育量ということで現存量が大事だとは思いますが。それと同時に、遺伝学的考えに立つと個体数が非常に大事ですから、できれば数のデータと、こういう生育量のデータを平行的に取って行きたいと

思っています。

小林 別の多様性を使ってこのような計算を出されたことではないのですか。

森島 まだありません。

質問 種の多様性が時間軸の中で変化していくこともあるのではないか。環境条件の多様性が増していくとともに、集団内の多様性なり、種の多様性が増加して行くということがあるのではないか。

森島 たしかにそうだと思います。同じような多様性の指数になっていても、その中味は非常に違うことがあることを経験しました。その場合、どれぐらいの集団をとるかということも関係するのです。いわゆるサクセッションのある程度進んだ、安定した所では、すみわけが進んでいて、色々な種があるということですし、私の表でも耕地の場合が高くなっているのは、はっきりしたすみわけがなくて、いつも人間による破壊があるものですからごちゃごちゃ同じぐらいにあるということです。だからサクセッションの程度だとか安定性の程度と関係していて、多様性だけで集団の環境条件を位置づけるのは無理です。確かに時間的要因を別の見方で軸に入れると、多様性の中味が浮ぼりにされると思います。

小林 むつかしい話だと思いますが、進化の問題はこのような種の多様性とどう関係しているのでしょうか。

森島 進化というのは遺伝的な変異がなくては起りえな

いことです。集団の中に遺伝的変異を大量に集積しているということは、進化的な可能性を集団内に包含しているということです。進化とまで行かなくても生態的な分化ですら、その集団内に遺伝的な変異がなくては起らないのですから、もし生物に将来を見通す目があって、長く生残ろうとすれば、必ず集団の中に遺伝的変異を蓄積していないと駄目なわけです。現在の環境にだけ適応する、目先のことだけという生物は、今日は良いわけですが、翌日や翌々日はどうなるかわからない。もし環境が変動すれば、それで絶滅してしまうわけです。生物の集団はいつもそのような現在の環境への適応と、遠い将来にどのような変動がやって来てもそれに適応する方向に進化しうる能力をいかに保有するかという、相互に背反する方向の場の中におかれている。適応するためには、いらないものをすてなければなりません。いらないものというのは遺伝的負荷で、そのようなものが多ければ生存には不利なわけです。現在への適応はそのようなものはすてて、有利な遺伝子だけを残す方向、遺伝的な変異を減らす方向です。けれども遠い将来を見ると、そのようなものを保有している方が有利なわけで、遺伝的変異を増大させる方向にむかいます。そのように相反する力のバランスをどのあたりで保有すべきかということが、種の適応戦略の一つだと私は考えています。