

テントウムシ集団の遺伝学的研究

野村哲郎
飯田智
祝前博明
本多健

1. はじめに

テントウムシ科に属する昆虫は、日本では約180種が記録されている（佐々治，1998）。これらのうち、ナミテントウ (*Harmonia axyridis*) は、ナナホシテントウ (*Coccinella septempunctata*) とともに最も普通に見られる種である（写真1，2）。

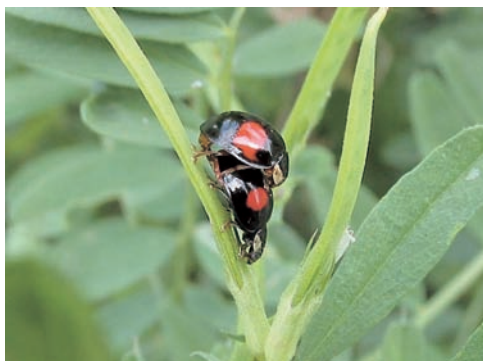


写真1 ナミテントウ
(大阪府高槻市)



写真2 ナナホシテントウ
(大阪府高槻市)

ナミテントウの鞘翅斑紋には、著しい多型が認められる。斑紋は紅型，斑型，四紋型および二紋型の4型に大別され，それらを支配する遺伝様式も明らかにされている（星野，1936）。斑紋の多型は肉眼で識別でき，しかも多数の個体が容易に採集できることから，ナミテントウは集団遺伝学の格好の研究材料となってきた（駒井，1956；木村，1960；Dobzhansky，1951，1970など）。著者らは2002年より上賀茂地域を含むいくつかのナミテントウ集団を対象として，斑紋型遺伝子頻度の地域間変異ならびに経時的変化を調べる目的で調査を行ってきた。

本報告では，まずこれまでに報告されてきたテントウムシ集団の遺伝学的研究について簡単にまとめた上で，著者らが行ってきた2002年以降の調査結果を示す。

2. 鞘翅斑紋の変異と適応的意義

2.1 フタモンテントウ

フタモンテントウ (*Adalia bipunctata*) は、ヨーロッパと北米に広く分布するテントウムシである。このテントウムシには、地色がオレンジ色で黒い斑紋を2つ持つ型（非黒化型）と地色が黒色の型（黒化型）の2つの型がある（図1）。2つの型は、1遺伝子座上の2つの対立遺伝子によって決定され、黒化型遺伝子が非黒化型遺伝子に対して優性であることが明らかにされている（Muggleton, 1978）。本種の斑紋多型については、遺伝子の地理的分布と適応的意義などの観点から多くの集団遺伝学的研究が行われてきた。なお、本種は最近、日本にも侵入・定着しつつあることが報告されている（朝日新聞2005年3月9日付け夕刊）。

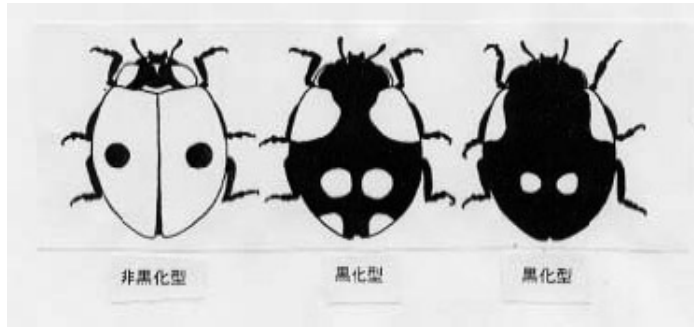


図1 フタモンテントウの非黒化型と黒化型

図2および3は、それぞれ英国（Creed, 1971）およびイタリア中部（Scali and Creed, 1975）における斑紋型遺伝子の分布を示したものである。遺伝子頻度には、地理的に隣接する地域での類似と

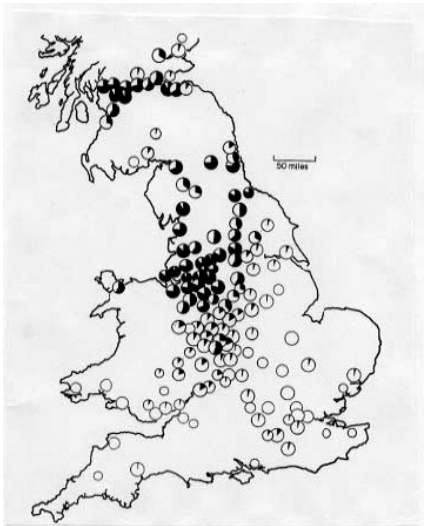


図2 英国における斑紋多型の地理的分布

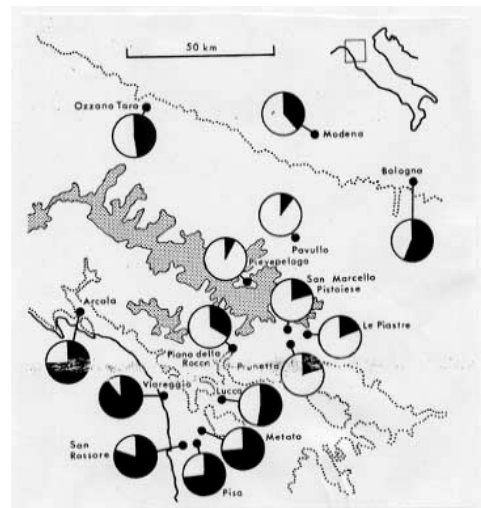


図3 イタリアにおける斑紋多型の地理的分布

距離の移行とともに一定の傾向を持った変化、すなわち地理的勾配 (geographical cline) が認められる。

フタモンテントウに見られる斑紋多型の地理的勾配は、生息地の環境に対する適応の現象と考えられてきた。以下に、これまでに唱えられてきた斑紋型の適応的意義に関する説をまとめておく。

(1) 工業暗化説

英国に生息するガの1種、オオシモフリエダシャク (*Biston betularia*) に認められた工業暗化 (industrial melanism) は、人類が自然選択を目撃できた数少ない例としてしばしば引用される現象である。このガには遺伝的に決定された「明色型」と「暗色型」と呼ばれる2つのタイプがある (写真3)。



写真3 オオシモフリエダシャクの暗色型と明色型

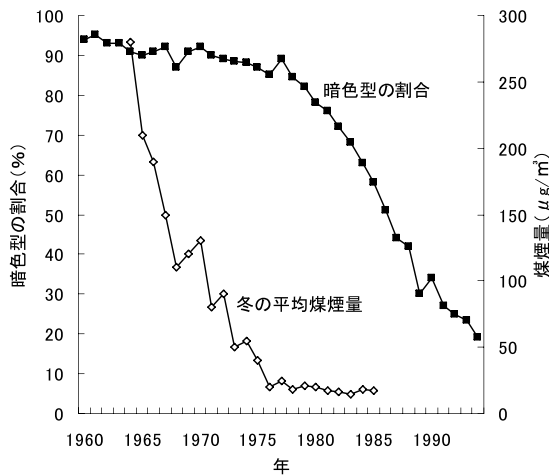


図4 ウェストカービー (リバプールの西方10km) における平均煤煙量と暗色型の割合の年次変化

1850年当時は、このガが昼間にとまる木の幹は白っぽい地衣類で覆われていたため、明色型は鳥からの捕食を逃れるための保護色として働いていた。逆に、暗色型は目立つために不利と考えられていた。ところが、石炭の利用による大気汚染が進んだ50年後には、有利不利の関係が逆転した。大気汚染により地衣類が脱落した木の幹は黒っぽいため、それまでは不利であった暗色型が一転して有利になった。マンチェスターでは1850年には暗色型の割合は1%以下であったが、工業化の進んだ50年後には99%に増加していた。その後、大気汚染の人体への影響が指摘され、汚染された環境が徐々に回復するにつれて、再び暗色型の割合が減少し、明色型の割合が増加している(図4)。

英国において黒化型が高頻度で見られる地域は工業地帯に集中すること(図2)から、フタモンテントウの黒化型の分布もオオシモフリエダシヤクの暗化型と同様に、工業暗化によりもたらされたとする説が提出されている。黒化型が多く見られる地域が工業地帯と一致する傾向は、リガ(ラトビア)およびレニングラード(ロシア)においても報告されている(Creed, 1971参照)。テントウムシは忌避物質を分泌して鳥などの天敵からの被食を回避しているため、黒化型が捕食者から身を守る隠蔽色として働いているとは考えがたい(パターンソン, 2001)。Creed (1971) および Brakefield and Lees (1987) は、大気汚染により日照量が低下した環境においては、熱吸収の効率が高い黒化型が有利になると考えている。黒化型が非黒化型よりも熱吸収の効率が高いことは、タングステンランプを用いた照射実験によって確認されている(Brakefield and Wilmer, 1985)。

図5は、バーミンガムにおける1960年以降の煤煙量とフタモンテントウの黒化型の頻度の変化を示したものである。黒化型は1960-80年の間の煤煙量の低下に呼応して減少している。一方、オオシモフリエダシヤクの暗化型の頻度は、煤煙量の低下より約10年遅れて減少している(図4)。フタモンテントウの場合、煤煙量の低下に伴う日射量の増加が即効性をもって非黒化型の増加(すなわち黒化

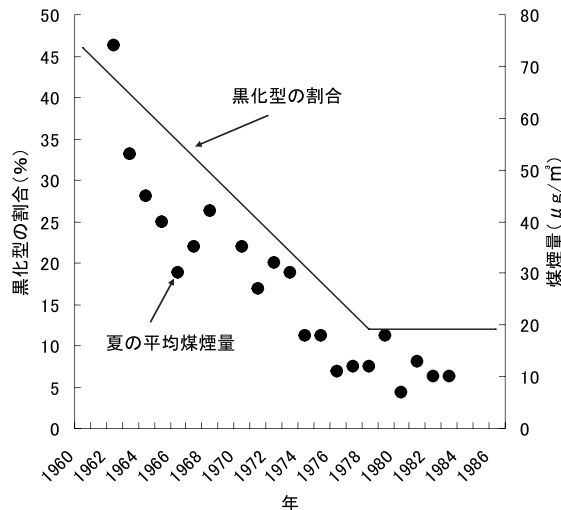


図5 バーミンガムにおける平均煤煙量と黒化型の割合の年次変化

型の減少)をもたらしたものと考えられる。これに対して、地衣類のコロニーの回復に長い年月を要したことが、オオシモリエダシヤクにおける暗化型の低下に遅れを生じたものと考えられている (Brakefield and Lees, 1987, パターソン, 2001)。

以上のように、工業暗化説は魅力的な仮説であるが、フタモンテントウの斑紋型の地理的分布と工業地帯の分布が必ずしも一致しない例が多く報告されている。たとえば、図3に示したイタリア中部における調査結果では、大気汚染の進んでいる工業都市の Bologna では黒化型が高頻度で認められるものの、大気汚染が認められない地中海沿岸の都市において、Bologna よりも高頻度で黒化型が出現している。

(2) 気候適応説

Scali and Creed (1975) は、イタリア中部における調査結果 (図3) から、黒化型の出現頻度は採集地の標高が低くなるにしたがって増加することを見出した。このことから、彼らは黒化型の出現頻度にもっとも大きな影響を及ぼす気候要因として気温を挙げている。図6は、Scali and Creed (1975) が調査した地域における年平均気温と黒化型の頻度の関係を示したものである。両者の間の相関係数は0.88である。

黒化型の頻度と気温の間に関係があるとすれば、黒化型の頻度には季節変動が認められるはずである。Timofeeff-Ressovsky (1940) は、ベルリンにおいては黒化型の頻度は夏季に上昇し、越冬中には低下することを報告している。Lusis (1961) は、このような季節変動は、繁殖季節 (夏季) において熱吸収効率の高い黒化型のほうが性的活性が高いことに起因すると考えている。また彼は、急速に冷却しやすい黒化型は越冬中に死亡率が高まり、その頻度が低下するとしている。なお、気温以外

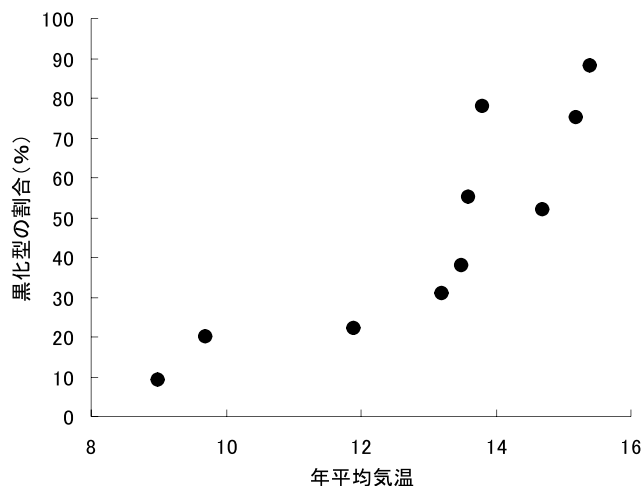


図6 年平均気温と黒化型の割合の関係

にも、黒化型の頻度は湿度と関係があるとする報告もある（たとえば、Bengston and Hagen, 1977）。

以上のように、フタモンテントウの鞘翅斑紋に地理的勾配を生じる決定的要因は現時点では特定されていない。おそらくは、単一の要因にその原因を帰することは間違いであり、Muggleton (1978) が述べるように、地域ごとに重要度の異なる複数の要因が関与していると考えることがもっとも妥当なことであろう。

2.2 ナミテントウ

(1) 鞘翅斑紋の型と遺伝様式

ナミテントウの鞘翅斑紋は、写真4に示すような4つの型に大別される。星野（1936）および佐々治（1998）によれば、その遺伝様式は、以下のようにまとめられる。

(1) 紅型



a

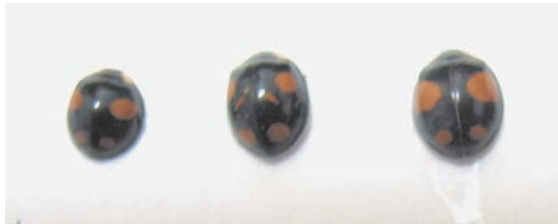
b

c

(2) 斑型



(3) 四紋型



(4) 二紋型



写真4 ナミテントウの斑紋型

紅型 (*succinea*)：遺伝子記号 h 。赤地に黒紋が1 $\frac{1}{2}$ —3—3—1の順に合計19個あるものを原則とする（写真4(1) bおよびc）が、この黒紋は融合したり、消失することもある（写真4(1) a）。なお、斑紋の位置と数は片翅のものを前方より示し、両翅にまたがるものをで示す。

斑型 (*axyridis*)：遺伝子記号 h^A 。黒地に赤紋が1—2—2—1の順に合計12個並ぶ（写真4(2)）。まれに赤紋の一部が融合または消失する。

四紋型 (*spectabilis*)：遺伝子記号 h^{Sp} 。黒地に赤紋が2対縦に並ぶ。

二紋型 (*conspicua*)：遺伝子記号 h^C 。黒地に赤紋が1対ある。

これらの4型は、二紋型 (h^C) > 四紋型 (h^{Sp}) > 斑型 (h^A) > 紅型 (h) の優劣関係をもつ複対立遺伝

表 1 ナミテントウの斑紋型（表現型）と遺伝子型の関係

表現型	遺伝子型
紅型	$h h$
斑型	$h^A h^A$ 、 $h^A h$
四紋型	$h^{Sp} h^{Sp}$ 、 $h^{Sp} h^A$ 、 $h^{Sp} h$
二紋型	$h^C h^C$ 、 $h^C h^{Sp}$ 、 $h^C h^A$ 、 $h^C h$

子の支配を受けている。したがって、表現型と遺伝子型の関係は表1のようになる。

なお、対立遺伝子の優劣関係は完全なものではなく、両方の遺伝子パターンの黒色部を重ね合わせたように発現し、ヘテロ接合が識別できることもある。たとえば、写真4(4)の二紋型個体dの赤紋中の黒紋は、紅型個体に見られる斑紋（写真4(1) bおよびc）が現れたものであり、個体dの遺伝子型は $h^C h$ であることがわかる。

(2) 地理的変異

図7は、ナミテントウの鞘翅斑紋の地理的分布を示したものである（佐々治（1986）より引用）。本種の原因地と考えられているシベリア西端部（分布西限）では、ほとんどが斑型であるが、東に行くにしたがって紅型に入れ替わり、さらに沿海州では二紋型と四紋型が加わる。日本列島北部では沿海州の頻度に類似し、南下するにしたがって紅型が減り二紋型が増加する。また、日本列島と同様に、

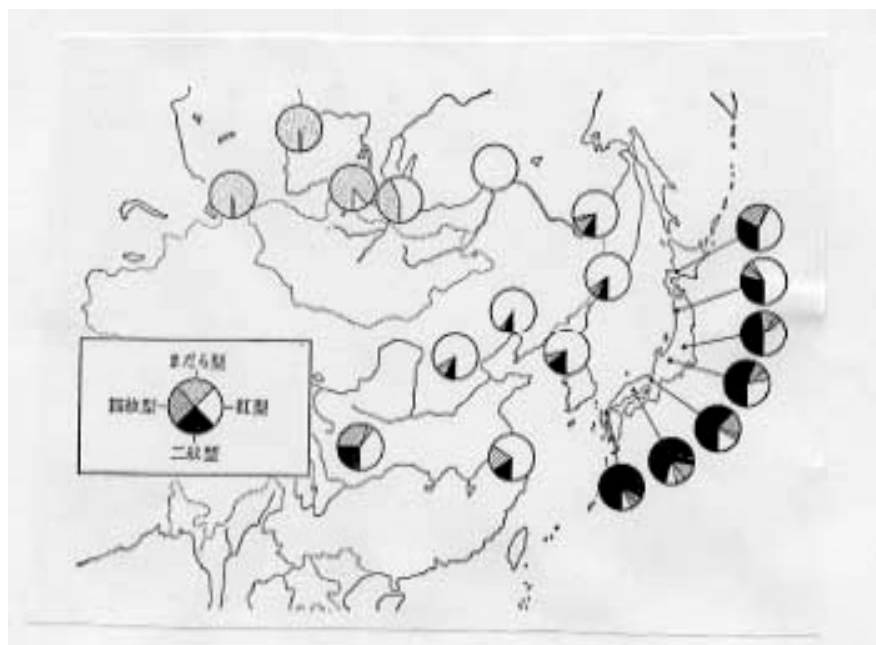


図7 ナミテントウの斑紋多型の地理的分布

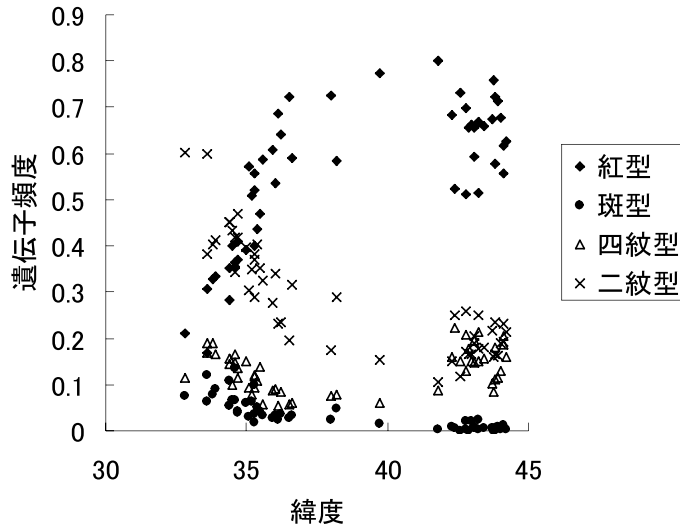


図8 ナミテントウの斑紋遺伝子の頻度と緯度の関係

中国北東部から大陸を南下するにしたがって、二紋型と四紋型が増加するが、朝鮮半島と日本西部の頻度に類似性は認められない。このことから、駒井（1956）は本種の日本列島への侵入は北方からであり、日本の集団は朝鮮半島の集団とは直接に関係を持たないと推論している。

駒井（1956）は、北海道から九州までの日本各地55地点から標本を得て、斑紋の地理的分布を調査した。図8は、彼が調査した地点における斑紋遺伝子の頻度と緯度の関係を示したものである。この図から、高緯度になるにしたがって紅型遺伝子の頻度が高く、逆に二紋型遺伝子の頻度が低くなる地理的勾配が明瞭に見取れる。遺伝子頻度と緯度の関係は、表2に示すように統計的に有意である。

このような地理的勾配は、比較的狭い地域内においても報告されている。たとえば、宮沢と太田（1974）は、長野県伊那谷の4地点において、二紋型と紅型の頻度に大きな差が認められ、北に行くにしたがって二紋型が減り、紅型が増加することを示している。

表2 遺伝子頻度と緯度の間の相関係数

遺伝子	相関係数
紅型	0.711**
斑型	-0.791**
四紋型	0.309*
二紋型	-0.820**

*: $p < 0.05$ **: $p < 0.01$

表3 1912年—1965年間に諏訪地域の集団に見られた鞘翅斑紋遺伝子の頻度の変化

調査年	二紋型	四紋型	斑型	紅型	総個体数
1912, 1913	0.246	0.047	0.034	0.653	2005
1914	0.237	0.075	0.042	0.646	1413
1915, 1917	0.233	0.073	0.035	0.659	2059
1920	0.246	0.057	0.033	0.651	4512
1930	0.282	0.075	0.031	0.612	13157
1942, 1943	0.293	0.098	0.043	0.566	823
1950	0.340	0.090	0.033	0.537	2220
1954	0.341	0.099	0.028	0.532	258
1964, 1965	0.401	0.129	0.052	0.418	911

(3) 年代変化

駒井（1956, 1971）は、長野県上諏訪の集団には年代によって遺伝子頻度が一定方向に変化する傾向があることを示している。表3は、1912年から1965年の間に起こった遺伝子頻度の変化を示したものである。1912年から1920年の間には顕著な変化は認められないが、その後は40年余りの期間、紅型が順次減って、二紋型が増えていることがわかる。宮沢と太田（1974）が1968年から1972年に行った埼玉県秩父における調査においても、同様の傾向が認められる。

(4) 季節変動

庚と談（1983）は、1974年に中国杭州近郊で採集した個体群について季節変動を調査し、フタモンテントウの非黒化型と黒化型に見られた季節変動と同様に、夏季に紅型が減少し、二紋型が増加することを報告している。一方、Osawa and Nishida（1992）は、1985年、1987年および1988年に京都大学理学部付属植物園内で得られた春季と夏季の個体群については、いずれの年にも、春季に比べて夏季でわずかに二紋型が減少し、紅型が増える傾向にあったとしている。彼らは、このような変化には斑紋型間での非ランダム交配（nonrandom mating）が関与していることを示唆している。

(5) 斑紋型の適応的意義

フタモンテントウと同様に、斑紋型の適応的意義について直接的な証拠は得られていないが、駒井（1963）は本種の斑紋型に見られる地理的勾配（図7、8）および季節変動から、紅型が比較的低温に適し、黒の多い二紋型などが高温に適することは疑いのないこととしている。なお、Dobzhansky（1970）は、シベリア西端部から東部沿海州にかけて見られる地理的勾配（図7）には、湿度が関与しているものと考えている。

3. 調査材料と方法

今回の報告で材料としたナミテントウの採集地、採集年月日、採集個体数および採集者は、表4に示すとおりである。

表5は、各採集地における斑紋型別の個体数を示したものである。「その他」に分類された個体は、4つの主要な型のいずれにも属さない型である。この型には、さまざまなタイプがあるが、いずれも

表4 採集地、採集年月日、採集個体数および採集者

採集地	採集年月日	採集個体数	採集者
新潟大学構内	2004年4-11月	1783	飯田 智、野村哲郎
新潟市佐潟	2004年6-9月	446	飯田 智、野村哲郎
新潟県弥彦山	2004年7月	140	飯田 智
新潟県岩室村	2004年5-9月	225	飯田 智
新潟県巻町	2004年5月	81	飯田 智
新潟県佐渡赤泊	2004年8-10月	253	飯田 智、野村哲郎、祝前博明
京都市 ¹⁾	2002年4月-2005年3月	915	野村哲郎
京都府大山崎	2003年4月-2004年4月	113	飯田 智、野村哲郎
高槻市 ²⁾	2002年4月-2004年9月	253	野村哲郎
神戸大学構内	2002年5月-2004年12月	276	本多 健、野村哲郎、山口茂樹
明石市 ³⁾	2005年4月29, 30日	52	野村哲郎
大分県佐伯市宇目	2004年11月23日	54	野村哲郎

1) 京都産業大学構内、上賀茂御園橋周辺

2) 芥川流域、京都大学農場周辺、安満

3) 明石公園

表5 各採集地における斑紋型別の表現型頻度

採集地	二紋型	四紋型	斑型	紅型	その他	計
新潟大学構内	1169	175	34	393	12	1783
新潟市佐潟	294	43	15	91	3	446
新潟県弥彦山	93	15	2	30	0	140
新潟県岩室村	146	24	4	51	0	225
新潟県巻町	58	7	3	13	0	81
新潟県佐渡赤泊	109	57	12	95	3	253
京都市	628	119	40	128	1	915
京都府大山崎	87	15	5	26	0	113
高槻市	174	39	10	30	0	253
神戸大学構内	183	36	16	41	0	276
明石市	40	6	2	4	0	52
大分県佐伯市宇目	44	8	1	1	0	54

稀な遺伝子の作用によるものと考えられている。

遺伝子頻度の推定は、前報で解説したEMアルゴリズムによる最尤法によった。その際、「その他」に属する個体は、出現頻度が極めて低いので計算から除外した。遺伝子頻度の差の検定も、前報で示した方法にしたがった。

4. 結果および考察

4.1 地理的変異

各採集地における遺伝子頻度の推定値を表6に示した。二紋型遺伝子の頻度は、大分県佐伯市宇目で最も高く、新潟県内の採集地では低い傾向が認められる。また、紅型遺伝子の頻度には、逆の傾向が認められ、約60年前に報告された地理的勾配(図8)が依然として維持されていることが示唆される。

新潟県内の各採集地間で比較すると、佐渡赤泊では二紋型遺伝子の頻度が顕著に低く、紅型の遺伝子頻度が高いことがわかる。この結果は、離島の佐渡と本州の間では個体の移動が困難であることから、佐渡赤泊の集団の成立には地理的隔離による遺伝的浮動あるいは創始者効果が強く働いていることを示唆している。

表6 各採集地における遺伝子頻度の推定値

採集地	二紋型	四紋型	斑型	紅型
新潟大学構内	0.417	0.092	0.020	0.471
新潟市佐潟	0.420	0.091	0.036	0.453
新潟県弥彦山	0.421	0.101	0.015	0.463
新潟県岩室村	0.407	0.098	0.018	0.476
新潟県巻町	0.467	0.088	0.044	0.401
新潟県佐渡赤泊	0.257	0.180	0.046	0.517
京都市	0.440	0.132	0.055	0.374
京都府大山崎	0.412	0.105	0.041	0.442
高槻市	0.442	0.161	0.053	0.344
神戸大学構内	0.420	0.126	0.069	0.385
明石市	0.520	0.141	0.068	0.277
大分県佐伯市宇目	0.570	0.238	0.056	0.136

4.2 季節変化

大澤(1992)は、ナミテントウの京都での生活環を次のように述べている。越冬成虫は3月下旬から活動を開始し、各種のアブラムシの発生した植物をおとずれ、摂食・交尾・産卵を行う。5月上旬には越冬成虫の産卵が頻繁に見られ、5月下旬から第1世代成虫が出現する。この第1世代成虫は、6月中旬に産卵を行い、7月中旬には見られなくなる。

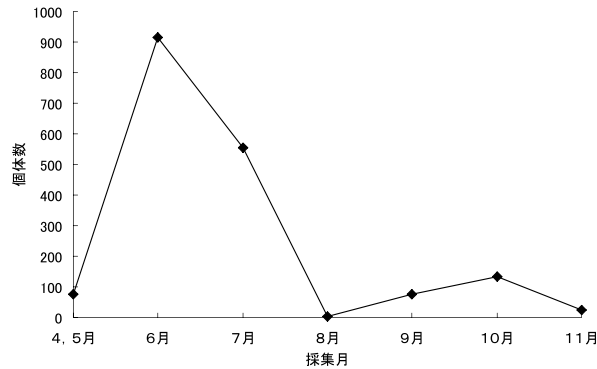


図9 2004年の新潟大学構内での月別採集個体数

ナミテナントウ成虫は気温が 30°C を超えると呼吸量が著しく低下し、夏眠状態になることが知られている（桜井と中条, 1977）。夏眠からめざました第1世代成虫は、9月中旬から活動を始め、第2世代を形成する。その後、第3世代を形成する可能性も否定できないが、大澤（1992）は、京都付近ではおそらく年2化であろうと推測している。

図9は、2004年における新潟大学構内での採集個体数を月別にまとめて示したものである。採集は定期的に行われたため、採集個体数は概ね当地における活動中の成虫数に比例していると考えられる。この図から、新潟大学構内におけるナミテナントウの生活環は、越冬個体の春先からの活動に半月程度の遅れはあるものの、大澤（1992）の述べる京都での生活環とほぼ同様に推移することがうかがわれる。大澤（1992）の考えにしたがえば、4および5月の集団は、前年からの越冬個体から成り、6および7月の集団は、越冬個体の子孫（第1世代成虫）に越冬個体の生き残りが混在しているものと考えられる。9月以降の集団は、夏眠個体と第2世代成虫が混在し、その後、第2世代の占める割合がしだいに増えていくものと考えられる（筆者が2004年9月中旬に集中講義で新潟大学を訪れた際には、採集地で第1世代の子孫と思われる多数の蛹を観察している）。

2004年における新潟大学構内での採集個体について、標本数の多い月別に遺伝子頻度を推定した結果を表7に示す。前年からの越冬個体のみから成ると思われる4—5月の集団に比べて、第1世代が

表7 2004年の新潟大学構内での採集月別遺伝子頻度の推定値

採集月	遺伝子頻度				個体数
	二紋型	四紋型	斑型	紅型	
4—5月	0.454	0.169	0.056	0.322	77
6月	0.408	0.091	0.022	0.480	916
7月	0.403	0.081	0.016	0.500	556
9月	0.513	0.058	0	0.429	76
10月	0.469	0.122	0.094	0.400	132

混在する6および7月の集団では二紋型遺伝子の頻度が低く、逆に紅型遺伝子の頻度が高い。一方、夏眠明けの個体から成る9月以降の集団では、二紋型遺伝子の頻度が上昇し、紅型遺伝子の頻度が低下する傾向が認められる。

Osawa and Nishida (1992) も京都大学附属植物園の集団について、夏季の集団は春季の集団に比べて二紋型遺伝子の頻度が低く、紅型遺伝子の頻度が高い傾向が認められたことを報告している。彼らは、このような遺伝子頻度の変化の原因として、斑紋型間での非ランダム交配の関与を挙げている。彼らは室内実験により、ナミテントウでは交尾が成立するかどうかの主導権は、おもにメスにあること、さらに越冬明けのメスは、交尾相手として紅型のオスを好む傾向があることを示唆する結果を得ている。また、第1世代のメスには、このような交尾に際しての選好性は認められなかったとしている。Osawa and Nishida (1992) の結果にしたがえば、新潟大学構内の集団で認められた遺伝子頻度の季節変化については、春先(4-5月)から夏(6-7月)の変化にはメスの交尾に際しての選好性が関与し、夏から秋(9-10月)の変化には斑紋型間での適応度(繁殖成功率あるいは生存力)の差が原因となっているものと考えられる。なお、Timofeeff-Ressovsky (1940) は、ベルリンにおけるフタモンテントウの集団でも、今回の結果と同様に黒化型の頻度が夏季に上昇することを報告している。Lusis (1961) は、熱吸収効率の高い黒化型のほうが夏季における性的活性が高いものと考えている。

ナミテントウやフタモンテントウは、成虫で越冬する。Timofeeff-Ressovsky (1940) は、フタモンテントウにおいては夏季とは逆に、越冬中には黒化型の頻度が低下し、非黒化型の頻度が上昇することベルリンの集団において観察している。急速に冷却しやすい黒化型は越冬中の死亡率が高まること、その原因と考えられている(Lusis, 1961)。

越冬中のナミテントウ集団における遺伝子頻度の変化について、京都産業大学構内で得られたデータを用いて検討した。ナミテントウは越冬前には、白っぽい壁などに集団で飛来し、その後、適当な場所を見つけて越冬に入ることが知られている。京都産業大学構内においては、2004年11月下旬から12月上旬の晴天の日に、9号館南側の外壁に多数のナミテントウが飛来した(写真5)。その後、ドアの隙間から室内に入り、内壁の隅などで集団越冬に入る個体が見られた(写真6)。翌年(2005

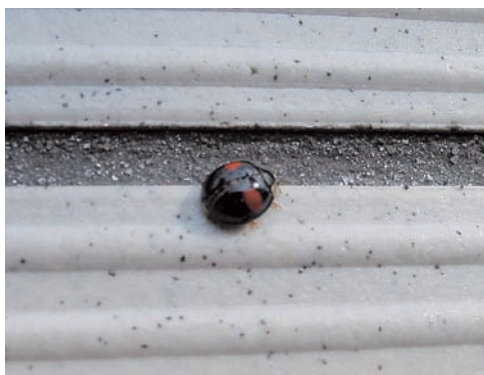


写真5 越冬前飛来個体 (京都産業大学)



写真6 越冬集団 (京都産業大学)

表8 京都産業大学構内における越冬前および後の集団に遺伝子頻度の推定値

集団	遺伝子頻度				個体数
	二紋型	四紋型	斑型	紅型	
越冬前	0.428	0.143	0.068	0.361	223
越冬後	0.425	0.152	0.057	0.366	112

年) 3月に入り晴天で気温が上昇した日には、室内の窓や床で活動を開始した多くの個体が観察された。そこで、2004年11月下旬から12月上旬に外壁に飛来した個体群を越冬前集団、3月に活動を開始した個体群を越冬明け集団とし、遺伝子頻度の変化を調べた。両集団における遺伝子頻度の推定値は、表8に示すとおりであり、越冬の前後で遺伝子頻度に有意な差は認められなかった。

ナミテナントウは越冬場所として、野外の木の皮や外壁などの隙間を選ぶことが多い。このような場合には、越冬環境は室内よりはるかに厳しいものになるはずであり、遺伝子頻度に変化をもたらすような適応度の差が斑紋型間に生じる可能性がある。越冬中の遺伝子頻度の変化については、野外集団を対象とした調査が必要であろう。

4.3 年代変化

過去の採集記録(駒井, 1956)の利用できる2つの採集地(京都市, 明石市および佐渡赤泊)について、今回の調査で得られた遺伝子頻度の推定値と比較することで、遺伝子頻度の年代変化を調べた。結果は、表9に示すとおりである。

これらの結果から、佐渡赤泊においては、黒化型(二紋型, 四紋型, 斑型)遺伝子の頻度に増加, 非黒化型(紅型)遺伝子の頻度に減少が認められる。これらの変化は、すべて統計的に有意である。

表9 佐渡赤泊および京都市における斑紋型遺伝子の年代変化

年代	遺伝子頻度			
	二紋型	四紋型	斑型	紅型
佐渡赤泊				
1951 (A)	0.175	0.074	0.025	0.725
2004 (B)	0.257	0.180	0.046	0.517
差 (B-A)	0.082**	0.106**	0.021*	-0.208**
京都市				
1940-43 (A)	0.401	0.149	0.050	0.391
2002-2005 (B)	0.440	0.132	0.055	0.374
差 (B-A)	0.039**	-0.017 ^{ns}	0.005 ^{ns}	-0.017 ^{ns}
明石市				
1944 (A)	0.419	0.148	0.068	0.365
2005 (B)	0.520	0.141	0.062	0.277
差 (B-A)	0.101 ^{ns}	-0.007 ^{ns}	-0.006 ^{ns}	-0.088 ^{ns}

** : $p < 0.01$, * : $p < 0.05$, ns : 有意差なし

京都市においても、二紋型遺伝子に有意な増加が認められた。また、統計的には有意ではないものの、紅型遺伝子にも佐渡赤泊と同様に減少が認められた。さらに、明石市においても、統計的には有意ではないが、二紋型遺伝子の増加と紅型遺伝子の減少が見られた。過去の記録（駒井、1956）には、残念ながら採集季節が記載されていないために、これらの変化には、季節間の差が交絡している可能性も考えられるが、以下ではこれらの変化を年代変化とみなして考察を行う。

集団遺伝学においては、遺伝子頻度の変化をもたらす要因として、遺伝的浮動、選択（淘汰）、突然変異および移住の4つのものが挙げられている。これらのうち、遺伝的浮動は世代交代に当たり、有限数の配偶子が抽出されることによる抽出誤差が原因となって起こり、遺伝子頻度に変化の方向が予測できない機会的な変動を生じる。これに対して、他の3つの要因は遺伝子頻度に定方向的变化を生じる。

遺伝的浮動の大きさは、集団の有効な大きさ（遺伝学的に有効な個体数）に左右される（Nomura, 2002）。すなわち、集団の有効な大きさが小さい集団ほど遺伝的浮動による遺伝子頻度の変動が大きくなる。それぞれの採集地におけるナミテントウの実際の（見かけの）個体数は数千以上と考えられる。通常、集団の有効な大きさは、見かけの個体数よりもはるかに小さいが、各採集地における集団の有効な大きさは少なく見積もっても数百はあると考えられる。集団の有効な大きさがこのオーダーなら、遺伝的浮動は無視できるはずである。

京都市や明石市で認められた年代変化は、「高温適応の二紋型が南方から移住してきた」ことによっても考えられる。しかし、このような移住が年代変化に関与している可能性は、地理的に隔離されている佐渡赤泊でも同様の変化が起こっていることで否定される。残る要因である選択と突然変異については、つぎのような数量的な考察ができる。

計算には劣性遺伝子の頻度を取り扱うのが便利である。そこで、劣性遺伝子を a 、これに対立する優性遺伝子をまとめて A とし、それぞれの頻度を q および p とする。毎世代、の割合で劣性遺伝子から優性遺伝子への突然変異が生じることで、劣性遺伝子の頻度が減少する場合を考える。世代当たりの変化量は

$$\frac{dq}{dt} = -\mu q$$

であるから、最初の世代から n 世代までの変化量は

$$\int_{q_0}^{q_n} \frac{dq}{q} = -\mu \int_0^n dt$$

によって表される。これより、突然変異率は

$$\mu = \frac{\log q_0 - \log q_n}{n}$$

によって得られる。表10には、年2化あるいは年3化を仮定して、表9に示した遺伝子頻度の変化を生じるのに必要な突然変異率を求めた結果を示す。通常、外部形態に生じる可視的な突然変異の率は、

表 10 表 9 に示した遺伝子頻度の変化を生じるのに必要な突然変異率の推定値

	年 2 化の場合	年 3 化の場合
佐渡赤泊	3.2×10^{-3}	2.1×10^{-3}
京都市	3.6×10^{-4}	2.8×10^{-4}
明石市	2.3×10^{-3}	1.5×10^{-3}

前後と推定されているので (Frankham et al., 2002), 紅型遺伝子に見られる頻度変化を説明するためには数10から数100倍の突然変異率を仮定しなければならない。

最後に選択の効果であるが, 劣性のホモ接合体 (ここでは紅型個体) の相対適応度を $1-s$ とすると, 世代当たりの劣性遺伝子の頻度の変化量は

$$\frac{dq}{dt} = -\frac{sq^2(1-q)}{1-sq^2}$$

となる (Frankham et al., 2002)。突然変異の場合と同様に考えれば, 淘汰係数 s は

$$s = \frac{1}{n} \left[\log \left\{ \frac{(1-q_t)q_0}{(1-q_0)q_t} \right\} + \frac{1}{q_t} - \frac{1}{q_0} \right]$$

によって得られる。突然変異の場合と同様に年 2 化あるいは年 3 化を仮定して, 表 9 に示した紅型遺伝子の年代変化を生じるのに必要な淘汰係数を推定した結果を表11に示す。自然選択による小進化の例として最も有名なイギリスのガ (オオシモフリエダシャク) に見られた工業暗化においては, 劣性遺伝子の淘汰係数は0.32程度であったと推定されている (Frankham et al., 2002)。今回の推定値は, これにははるかに及ばないものの, 駒井 (1956) が諏訪地方のナミテントウ集団において紅型遺伝子について推定した0.006~0.007に近い値である。

以上のように, ナミテントウの斑紋型遺伝子の頻度に見られる変化は, この間に働いた緩やかな選択 (淘汰) が関与している可能性が高い。この選択を起こした原因として, 考えられるのは気候の変化である。過去数10年間に気候が温暖化しつつあることは, マスコミ等でしばしば取り上げられる問題である。図 9 は, 気象庁が公表している気象データ (<http://www.data.kishou.go.jp/>) から, 佐渡相川, 京都市および明石市の年平均気温の変化を示したものである。過去数10年の間に, いずれ

表 11 表 9 に示した遺伝子頻度の変化を生じるのに必要な淘汰係数の推定値

	年 2 化の場合	年 3 化の場合
佐渡赤泊	0.0137	0.0092
京都市	0.0015	0.0010
明石市	0.0194	0.0130

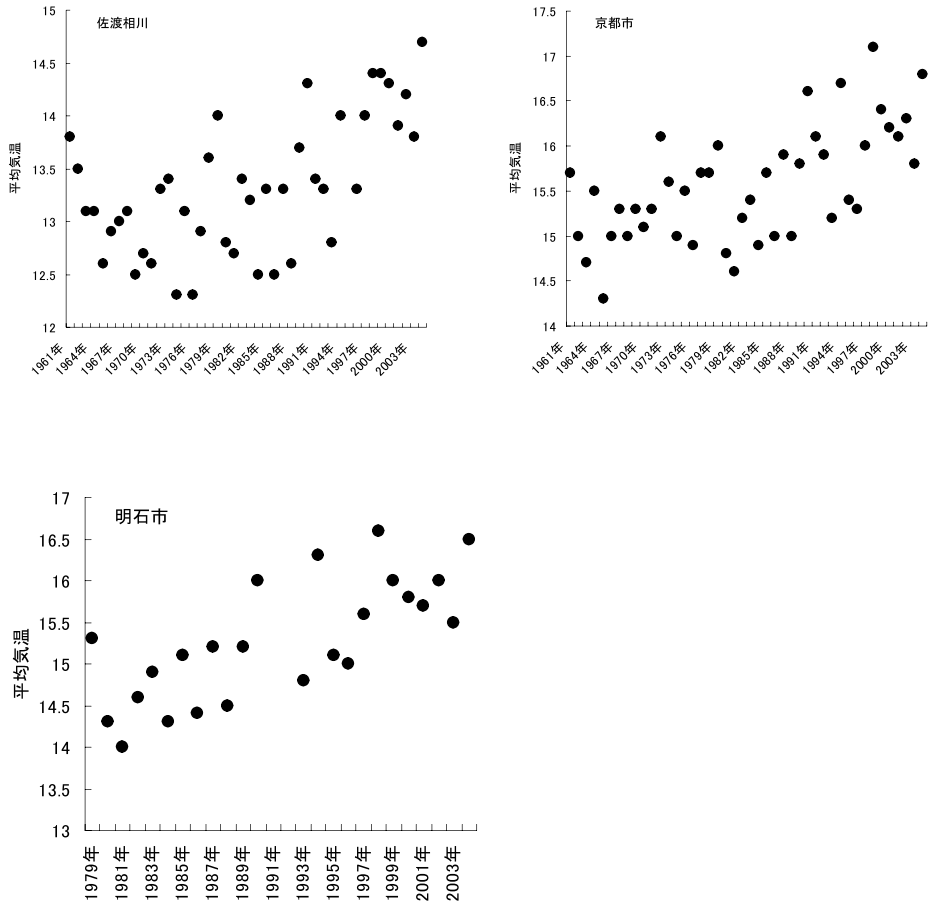


図9 佐渡相川、京都市および明石市の年平均気温の変化

の地域においても平均気温の上昇が見られる。このような気象の温暖化による小進化の結果として、高温適応型の二紋型が漸増し、低温適応型の紅型が漸減したと考えるのが、現時点では最も妥当なことのように思われる。

今後、各採集地での採集個体数を増やして比較の精度を高めるとともに、過去の記録が利用できる他の地域での採集も行い、同様の年代変化が起こっているかどうかについて検討する予定である。

参考文献

Bengston, S-A. and Hagen, R. 1977. Melanism in the two-spot ladybird *Adalia bipunctata* in Western Norway. *Oikos* 28: 16-19.
 Brakefield, P. M. and Lees, D. R. 1987. Melanism in *Adalia* Ladybirds and declining air pollution in Bir-

- mingham. *Heredity* 59: 273-277.
- Brakefield, P. M. and Wilmer, P. G. 1985. The basis of thermal melanism in the ladybird, *Adalia bipunctata*: Differences in reflectance and thermal properties between the morphs. *Heredity* 54: 9-14.
- Creed, R. 1971. Melanism in the Two-Spot Ladybird, *Adalia bipunctata*, in Great Britain. In: *Ecological Genetics and Evolution*. Creed, R. ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Dobzhansky, T. 1951. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky, T. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia University Press, New York.
- Frankham, R., J. D. Ballou and D. A. Briscoe. 2002. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 星野安吾. 1936. テントウムシ, *Harmonia axyridis* PALLAS の遺伝学的研究 (第二報). *遺伝学雑誌*. 12: 307-320.
- 木村資生. 1960. 集団遺伝学概論. 培風館. 東京.
- 庚 鎮城・談 家楨. 1983. テントウムシの遺伝学的問題. *遺伝* 37: 48-53.
- 駒井 卓. 1956. ナミテントウの集団遺伝学. 駒井・酒井編. 集団遺伝学. 45-60. 培風館. 東京.
- 駒井 卓. 1963. 遺伝学に基づく生物の進化. 培風館. 東京.
- 駒井 卓. 1971. 進化学 2, 3 の問題(3)小進化. *遺伝* 25: 54-57.
- Lusis, J. J. 1961. On the biological meaning of colour polymorphism of ladybeetle *Adalia bipunctata* L. *Latv. Ent.* 4: 3-29.
- 宮沢 謙・太田邦昌. 1974. テントウムシの集団遺伝. *インセクトアリウム* 11: 52-55.
- Muggleton, J. 1978. Selection against the melanic morphs of *Adalia bipunctata* (Two-Spot ladybird): A review and some new data. *Heredity* 40: 269-280.
- Nomura, T. 2002. Effective size of populations with heritable variation in fitness. *Heredity* 89: 413-416.
- 大澤直哉. 1992. テントウムシの生物学 [2] 色紋多型. *インセクトアリウム* 29: 18-25.
- Osawa, N. and Nishida, T. 1992. Seasonal variation in elytral colour polymorphism in *Harmonia axyridis* (the ladybird beetle): the role of non-random mating. *Heredity* 69: 297-307.
- バターソン, C. 2001. 現代進化学入門. (馬渡俊輔・上原真澄・磯野直秀 訳) 岩波書店. 東京.
- 桜井宏紀・中条 哲. 1977. 夏眠および越冬にともなうナミテントウの生理的变化. 岐阜大学農学部研究報告 40: 37-42.
- 佐々治寛之. 1986. テントウムシ科の二つの同胞種群. 木元新作 編. 日本の昆虫地理学. 東海大学出版. 東京.
- 佐々治寛之. 1998. テントウムシの自然史. 東京大学出版会. 東京.
- Scali, V. and Creed, R. 1975. The influence of climate on melanism in the Two-Spot ladybird, *Adalia bipunctata*, in central Italy. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 127: 163-169.
- Timofeeff-Ressovsky, N. W. 1940. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. *Biol. Zbl.* 60: 130-137. (Muggleton (1978) より引用)