— 総 説 —

危急種アホウドリ *Phoebastria albatrus* は 2 種からなる !?

江田真毅^{1,*,**}・樋口広芳^{2,***}

¹ 鳥取大学医学部 〒 683–8503 鳥取県米子市西町 86

² 東京大学大学院農学生命科学研究科 〒 113–8657 東京都文京区弥生 1–1–1

(2012 年 3 月 31 日受付；2012 年 5 月 27 日受理)

キーワード： *Phoebastria albatrus*, アホウドリ, 古代 DNA, 種分類, ミトコンドリア DNA.

日本鳥学会誌

Japanese Journal of
Ornithology

© The Ornithological Society
of Japan 2012

Masaki EDA^{1,*,**}, Hiroyoshi HIGUCHI^{2,***}. 2012. Does the Short-tailed Albatross *Phoebastria albatrus* consist of two species!? Jpn J Ornithol 61: 263–272.

Abstract. The Short-tailed Albatross *Phoebastria albatrus* is a vulnerable seabird species that breeds in two island groups in the western part of the North Pacific Ocean. In the 2006/07 breeding season, the world population was estimated at around 2,360 individuals: 80% of them breeding on Torishima, and 20% on two islets of the Senkaku Islands. The species is tacitly regarded as a single management unit and international conservation efforts consider its population structure to be of low concern. However, our previous study showed that two populations of the Short-tailed Albatross existed about 1,000 years ago. During the late 19th and early 20th centuries the species was exterminated at most breeding colonies, with descendents of each population surviving only on Torishima and the Senkaku Islands. Recently, descendents of the two populations are breeding sympatrically on Torishima. However, it is not known whether they mix or not. Because the mitochondrial DNA haplotype frequencies clearly differ between the Torishima and Senkaku Island birds, each population meets different Management Unit (MU) criteria. These two MUs should be managed as different entities, since the emigration rate from the Senkaku Islands to Torishima may have been reinforced by extensive fowling in the late 19th and early 20th centuries. The sequence divergence between the two clades of the Short-tailed Albatross is greater than that recognized between other sister species of albatrosses. Furthermore, ecological and morphological differences between the Torishima and Senkaku Island albatrosses are indicated. A taxonomic re-examination of the Torishima and Senkaku Island albatross taxa is required through comparative studies of ecological and ethological traits.

Key words: *Phoebastria albatrus*, Short-tailed Albatross, Ancient DNA, Taxonomy, Mitochondrial DNA.

¹ Faculty of Medicine, Tottori University. Nishi-cho 86, Yonago, Tottori 683–8503, Japan.

² School of Agriculture and Life Sciences, University of Tokyo, Yayoi 1–1–1, Bunkyo-ku, Tokyo 113–8657, Japan.

* E-mail: edamsk@museum.hokudai.ac.jp

** 現所属：北海道大学総合博物館

〒 060–0810 札幌市北区北 10 条西 8 丁目

*** 現所属：慶應義塾大学大学院政策・メディア研究科

〒 252–0882 神奈川県藤沢市遠藤 5322

doi:10.3838/jjo.61.263

JOI:JST.JSTAGE/jjo/61.263

この論文は 2011 年度鳥学会大会 (2011 年 9 月 19 日大阪) で行われたシンポジウム「鳥の種分化と種分類—日本列島の鳥の系統学からの発展」(企画者：西海 功・高木昌興) で発表された。

はじめに

アホウドリ *Phoebastria albatrus* は、北太平洋西部の約 1,700 km 離れた 2 つの島嶼域で繁殖する危急種の海鳥である (Tickell 2000；長谷川 2003；BirdLife International 2010)。2006–2007 年度の繁殖期の個体数は約 2,360 羽で、そのうち約 80% の個体が伊豆諸島の鳥島で、残りの約 20% が尖閣諸島の南小島と北小島で繁殖する (BirdLife Interna-

tional 2010). 次節で詳述するように、繁殖地が一度1つになったと推定されていることなどから、本種は暗黙のうちに1つの保全・管理ユニットとみなされており、国際的な保護管理プロジェクトでもその集団構造には関心が払われてこなかった (U.S. Fish and Wildlife Service 2008; BirdLife International 2010). 一方、私たちは最近の研究を通じて、アホウドリを1つの保全・管理ユニットととらえることに懐疑的な見解を示してきた (Eda et al. 2011; Eda et al. 2012). 本稿では、文献や観察記録からみたアホウドリの歴史と、現生試料および遺跡から出土した試料の遺伝的解析について総説し、今後求められる本種の研究や保全の方向性について、私たちの見解を示したい。

なお、日本鳥類目録・改訂第6版 (日本鳥類目録編集委員会 2000) ではアホウドリの学名は *Diomedea albatrus* である。しかし、本稿では Nunn et al. (1996) 以降、主流となっているアホウドリ科の分類体系 (第5節に詳述) に従ってアホウドリの学名を *Phoebastria albatrus* とした (Tickell 2000; 小城ら 2004; Chambers et al. 2009; IUCN 2011). また、和名は小城ら (2004) に従った。

文献や観察記録からみたアホウドリの歴史

アホウドリの個体数はもともと少なかったわけではない。19世紀末の個体数は約600万羽、繁殖地数は13ヶ所ほど (伊豆諸島の鳥島、小笠原諸島 聳島列島の北ノ島、聳島、嫁島、西ノ島、尖閣諸島の魚釣島、黄尾嶼、大東諸島の北大東島、沖大東島、台湾東北沖の澎湖諸島の猫嶼、白沙嶼) であったと推定されている (図1) (長谷川 1979a, 1979b; Hasegawa & DeGange 1982; BirdLife International 2010)。

19世紀末から20世紀初頭にかけて、アホウドリの個体数と繁殖地数は急激に減少した。ほぼすべての繁殖地で、羽毛採取を目的とした狩猟がおこなわれたためである。1933年には鳥島が、1936年には聳島列島が禁猟区となったものの、個体数の減少は続き、1930年代半ばには最大の繁殖地であった鳥島でもアホウドリの繁殖はほとんど観察されなくなった。そして、1949年4月の近距離の洋上からの調査では、島にもその周辺海域にもアホウドリは観察されず、この種の絶滅が宣言された (Austin 1949; Hasegawa & DeGange 1982)。

しかし、1951年に鳥島の燕崎で約10羽が再発見され、本種が絶滅してはいなかったことが明らかになった。その後、鳥島の燕崎で繁殖する個体

図1. アホウドリの現在の繁殖地 (鳥島と尖閣諸島) と過去の繁殖地 (x), および試料を採集した遺跡 (浜中2遺跡) の位置。

Fig. 1. Distribution of the past (x) and modern breeding sites of the Short-tailed Albatross (Torishima and Senkaku Islands) and of the sampled archaeological site (Hamanaka 2 site).

は年約7%の割合で増加してきている (長谷川 2003)。また、1992年からデコイと音響装置を用いた誘致活動がおこなわれた結果、1995年以降、アホウドリは初寝崎の緩斜面でも繁殖するようになった。

アホウドリのもう1つの繁殖地である尖閣諸島は、近年、中国、台湾との領土問題で話題を集めている島でもある。5つの小島からなる諸島で、八重山諸島の北約170 kmに位置する。尖閣諸島の島々のうち、魚釣島と黄尾嶼では以前アホウドリが繁殖しており、19世紀末から20世紀初頭に大規模な羽毛採取がおこなわれた記録がある (長谷川 1979b, 1997)。長谷川 (1997) は、開拓民の記録から、この地域で約100万羽のアホウドリが狩猟されたと推定している。

南小島と北小島では、1939年以降、アホウドリの繁殖期にあたる冬季から春季に4回 (1950年、1952年、1963年、1970年) の生物相調査がおこなわれている (長谷川 1979a, 1979b)。しかし、1971年に成鳥12羽が発見されるまでアホウドリは観察されていない。また、1971年の調査とその後の1979年、1980年の調査でも雛は観察されておらず、確実な繁殖の記録は南小島では1988年、

北小島では2001年が最初である(長谷川 2003)。つまり、尖閣諸島全体でみても繁殖は49年間、個体も32年間観察されていなかったことになる。

アホウドリの集団構造の歴史

1) 現在のアホウドリの遺伝的構造

主に遺伝的多様性の評価を目的に、これまで私たちは現生のアホウドリ計46個体について、ミトコンドリアDNA・制御領域2を調べてきた(Kuro-o et al. 2010; Eda et al. 2011; Eda et al. 2012) (表1)。制御領域は、一般に鳥類のミトコンドリアDNAの中でもっとも進化速度が速く、希少種の遺伝的多様性などの解析によく用いられる。ここで制御領域“2”としている理由は、アホウドリを含むアホウドリ科では、この領域が重複しているためである(Abbott et al. 2005; Eda et al. 2010)。

1992年に鳥島で生まれた雛41個体(この年に生まれた雛の78.8%)、尖閣諸島の南小島と北小島で1996年と2002年に採集された計4試料、および鳥島の初寝崎コロニーで採取された足環のない成鳥「デコちゃん」—1979年以降、鳥島で生まれたほぼすべての個体が標識されていることから、尖閣諸島で生まれたと推定される—の羽毛の分析から、1) アホウドリには大きく離れた2つのクレードに属する個体がいること、2) 尖閣諸島にはこのうちの1つのクレードに属する個体のみが認められること、3) 鳥島では2つのクレードに属する雛が生まれていることが明らかになった(Kuro-o et al. 2010; Eda et al. 2012)。また、4) 尖閣諸島で生まれた個体も鳥島で繁殖していることが示唆された(Eda et al. 2011)。鳥島では2つのクレードに属する個体が同所的に繁殖していることになる。

この遺伝的構造は、系統地理学(Avise et al. 1987; Avise 2000)の観点から2つの仮説で説明されうる。1) 長期間分岐していた2つの集団が二次的に同居した結果、および2) 長期間存続したひとつの大きな集団で偶然離れた系統が残っている結果である。とくに後者については、アホウドリの個体数と繁殖地数が歴史的に著しく減少した結果、遺伝的多様性も減少し、ひとつの集団内に遺伝的に離れた2つのクレードが存在するよう見えているだけ(Crandall et al. 2000)という可能性も考えられた。

アホウドリの集団構造の歴史についての2つの仮説は、今後のアホウドリの保全対策に大きくかわる。前者の場合には、アホウドリを2つの進化上の重要な単位(Evolutionary Significant Unit=ESU, 相互に単系統な個体群と定義される(Moritz 1994))として保全するかどうかを考える必要がある。反対に、後者の場合にはアホウドリのESUは1つとみなされる。そのため、現在母系統的にごく近縁な個体しか観察されていない尖閣諸島の個体群に鳥島で生まれた個体を輸送して、尖閣諸島の個体群の遺伝的多様性の回復を図るなどの保全対策も検討する余地が生まれる。したがって、個体数や繁殖地数の減少する以前のアホウドリの集団構造が、この2つの仮説を検証するための鍵になると考えられた。

2) 約1,000年前のアホウドリの集団構造

アホウドリを含むアホウドリ科の鳥は、約8,000年前から日本各地で捕獲されていた(Eda & Higuchi 2004)。特に北海道北部にはたくさんのアホウドリ科の骨が出土する遺跡がある。礼文島にある浜中2遺跡もそのような遺跡の1つであり(Eda et al.

表1. 現生アホウドリ試料の採集地。

Table 1. Sampling locality, year, and number of samples for the modern Short-tailed Albatross.

採集地 Sampling locality	採集年 Year	個体数 No. of samples	備考 Note	文献 References
伊豆諸島・鳥島・燕崎コロニー Tsubamezaki colony, Torishima, Izu Is.	1996	41	雛から採取 Sampled from chicks	Kuro-o et al. (2010)
伊豆諸島・鳥島・初寝崎コロニー Hatsunezaki colony, Torishima, Izu Is.	2000	1	足環のない成鳥の巣で採取 Sampled from a nest, a non-ringed individual	Eda et al. (2011)
尖閣諸島・南小島 Minami-kojima, Senkaku Is.	1996	3	死体の羽毛と白骨から採取 Sampled from dead bodies	Kuro-o et al. (2010), Eda et al. (2012)
尖閣諸島・北小島 Kita-kojima, Senkaku Is.	2002	1	雛から採取 Sampled from a chick	Kuro-o et al. (2010)

2005), 私たちは, 約 1,000 年前の文化層から出土したアホウドリ科の左手根中手骨 58 点について, 現生のアホウドリと同様, ミトコンドリア DNA の制御領域 2 を調査した (Eda et al. 2012). 遺跡から出土する骨の DNA は断片化していることが多い. そこで, 現生のアホウドリの制御領域 2 の中でもっとも多型性の高い 139 塩基対を分析した.

その結果, 分析した試料のうち 46 点 (約 79%) で塩基配列が決定され, すべての骨がアホウドリの骨と同定された. また, 現生のアホウドリの同領域の配列とともにネットワーク図を描くと, 2 つのクレード (クレード 1 とクレード 2) が認められた (図 2). クレード 1 は鳥島の燕崎で生まれた雛 38 個体と遺跡試料 15 点から, クレード 2 は尖閣諸島に由来すると考えられる 5 個体と鳥島の燕崎で生まれた雛 3 個体, それに遺跡試料 31 点からなっていた. DNA 解析に成功した試料について, 窒素と炭素の安定同位体比と手根中手骨の全長を 2 つのクレード間で比較すると, 窒素の安定同位体比と骨の全長で有意な差が認められた. こ

の結果は, 別のクレードに属する個体はそれぞれ別の集団を形成していたことを示唆している. なぜなら, 2 つのクレードに属する個体が 1 つの大きな集団を形成していたのであれば, 進化上中立と考えられる制御領域 2 の配列で 2 つのグループに分けた場合, 2 つのグループの間で形態や生態に大きな差は生じないはずだからである (Eda et al. 2012).

遺跡資料の分析から, 約 1,000 年前にアホウドリの種内に 2 つの集団があったことが示唆された. このことから, 鳥島で認められた 2 つのクレードに属する個体が同所的に繁殖している現在の遺伝的構造は, 2 つの集団の個体が鳥島で二次的に同居するようになった結果と考えられた.

アホウドリのクレードと繁殖地の関係

現在, 尖閣諸島ではクレード 2 の個体のみが認められている一方, 鳥島ではクレード 1 を主体にクレード 2 の個体も約 7% 認められている (Kuro-o et al. 2010; Eda et al. 2012). この分布パターンから, クレード 1 の個体は鳥島とその周辺地域で, クレード 2 の個体は尖閣諸島とその周辺地域で主に繁殖していたと考えられる. クレード 2 の個体が主に繁殖していたと考えられる尖閣諸島では, アホウドリは 1939 年以降 1971 年まで観察されていない. このため, 全個体数が 50~60 羽まで減少したと推定される鳥島と比べても, 尖閣諸島のアホウドリの個体数は, かなり少なくなったと予想される (Eda et al. 2012). 尖閣諸島の個体数は, 近年, 鳥島から約 20 年遅れで, 年約 7.5% の割合で増加していると推定される (長谷川 2006; US Fish and Wildlife Service 2008). 鳥島と同様に 1950 年がもっとも個体数が少なく, その後増加率が一定であること (年 7.5%), さらに 1950 年の鳥島の個体数を 60 羽と仮定すると, 1950 年の尖閣諸島の個体数は約 14 羽と推定される.

尖閣諸島に生息するアホウドリの個体数が極めて少なくなったことは, 鳥島と比べて分析された尖閣諸島で繁殖する個体のハプロタイプ多様度が著しく低いことから支持されている (鳥島: $0.937 (\pm 0.021)$, 尖閣諸島: 0.00 , 図 3). また, クレードを単位にみても, 鳥島で主体的なクレード 1 では約 1,000 年前と現在でハプロタイプ多様度に有意な差は認められない (約 1,000 年前: $0.857 (\pm 0.090)$, 現在: $0.925 (\pm 0.025)$) (Eda et al. 2012). これに対して, クレード 2 では約 1,000 年前は $0.933 (\pm 0.030)$, 現在は $0.750 (\pm 0.139)$

図 2. ミトコンドリア DNA・制御領域 2 に基づくアホウドリの最節約ネットワーク図. 現生 (鳥島と尖閣諸島) および遺跡出土 (浜中 2 遺跡) の試料を含む. 各円の大きさはそのハプロタイプをもつ個体数に比例している.

Fig. 2. The statistical parsimony network of the mitochondrial DNA control region 2 haplotypes from living (Torishima and Senkaku Islands) and archaeological (Hamanaka 2 site) Short-tailed Albatrosses. The size of each circle is proportional to the number of birds sharing that haplotype.

図3. アホウドリのハプロタイプ多様度の比較。現代の生息地、および2つのクレードに分けた現代と約1,000年前の値を示す。エラーバーは標準偏差を示す。

Fig. 3. Haplotype diversities for the two modern island groups (Torishima and Senkaku Islands) and ancient and modern samples from clade 1 and 2 birds. Error bars indicate standard deviations.

「デコちゃん」のデータを加えて再計算したため、Eda et al. (2012) の値とは異なる）であり、標準偏差は重複しておらず、多様性の減少傾向が認められる。

数百万羽いたアホウドリが、一時、約50~60羽まで減少したことを考えると、クレード1で遺伝的多様性が減少していないことは不思議に思われるかもしれない。しかし、数学モデルによると、一時的な個体数減少によるハプロタイプ多様度の減少は比較的小さく、個体数の少ない世代が長く続くことによってハプロタイプ多様度は大きく減少する (Frankham et al. 2002)。鳥島における1950年から現在までのハプロタイプ多様度の減少は、数学モデルから約10%と推定されている (Kuro-o et al. 2010)。一方、尖閣諸島における1950年から現在までのハプロタイプ多様度の減少は、前述の仮定のもと同様の数学モデルから約31%と推定できる。この推定は、クレード2のハプロタイプ多様度が約1,000年前に比べ、現在、減少していることとよく一致している。尖閣諸島に生息する個体の遺伝的多様性は、この数字以上に減少している可能性がある。その理由は、クレード2に属する個体の一部は現在、鳥島で繁殖しており、また鳥島から尖閣諸島への個体の移動は確認されていないことから (長谷川 2006)、尖閣諸島の集団に寄与しないためである。

クレード2の個体がいつごろから鳥島で繁殖するようになったかはよく分かっていない。一般にアホウドリ科やミズナギドリ科などの海鳥は生まれ育ったコロニーに戻って繁殖する習性がある (Tickell 2000)。一方で、ワタリアホウドリ *Diome-*

dea exulans では、約1,500 km離れたコロニーにも若鳥が分散したことや、コロニーの個体群サイズとそこに戻って繁殖する若鳥の割合に正の相関があることが知られている (Inchausti & Weimerskirch 2002)。2001年と2002年の調査では個体群サイズの大きい鳥島から個体群サイズの小さい尖閣諸島への個体の移動は認められていない一方で、尖閣諸島から鳥島への移動は認められていること (長谷川 2006)、さらに2008年に開始されたデコイと音声を用いた小笠原諸島・聳島へのアホウドリの誘致事業でも、尖閣諸島で生まれた可能性が高い未標識の若鳥が聳島で観察されていること (Deguchi et al. 2012) も、ワタリアホウドリと同様、アホウドリでも個体群サイズの小さいコロニーでは個体の分散がおりやすい傾向があることを支持するといえるだろう。前述のように、20世紀の半ばごろ、尖閣諸島では鳥島に比べても個体群サイズが非常に小さくなったと推定される。クレード2の個体が鳥島で繁殖するようになった時期は、尖閣諸島と鳥島の両方に百万羽単位のアホウドリが生息していた19世紀末以前ではなく、繁殖地での乱獲によってとくに尖閣諸島の個体数が減少した20世紀以降であったのかもしれない。

異なるクレードに属する個体間の関係

両クレードに属する個体が同所的に繁殖する鳥島では、別のクレードに属する個体間はどうにかかっているのだろうか。残念ながら、遺伝的解析でクレードが明らかになった個体が、同じクレードに属する個体とつがい形成しているかどうかは現在のところ分かっていない。現在鳥島で繁殖している尖閣諸島生まれと考えられる「デコちゃん」の他個体とのかかわりや、同所的に繁殖するアホウドリ科の姉妹種間のかかわりが、この疑問に答える鍵となるだろう。

1) 「デコちゃん」と他個体とのかかわり

「デコちゃん」は、1996年の繁殖期後半以降、鳥島の初寝崎コロニーで確認されている未標識個体である (佐藤 1999; 平岡 2006)。1979年以降、鳥島で生まれたほぼ全ての個体が両脚に標識されていることから、初認時に若鳥羽であったこの未標識個体は尖閣諸島で生まれたと推定されている。この個体の制御領域2の配列は、尖閣諸島の個体で主に見られ、鳥島では稀なクレード2に含まれるものであり、この個体が尖閣諸島で生まれた可能性は遺伝的にも支持される (Eda et al. 2011)。

「デコちゃん」は、1997年の秋以降、2006年に初寝崎コロニーへのデコイの設置が中止されるまで、デコイをつがい相手とみなすような行動をとっていた（佐藤 1999；平岡 2006）。また行動が他の個体と異なり、他の個体とのダンスがうまく成立しない様子が複数の研究者によって観察されている（長谷川博氏 私信；佐藤文男氏 私信）。近年では「デコちゃん」以外にも未標識の個体が複数鳥島に飛来しており、「デコちゃん」と同様、これらの個体も周囲の標識されたアホウドリとのダンスがうまく成立しない様子が観察されている（『朝日新聞』2011年12月7日夕刊）。このことから、ダンスの動きの違いは生まれた島あるいは集団の違いに起因している可能性がある。

「デコちゃん」は2007年度の繁殖期以降、鳥島で生まれたことが明らかな若い標識個体とつがいになり、2009年度の繁殖期までに2羽の雛を巣立たせている（『朝日新聞』2011年12月7日夕刊）。一方で、他のつがいと異なり、オスとメスで鳴き交わしたり、羽づくろいをしたりすることはなく、さらに「デコちゃん」が雛の傍にいとつがい相手が雛に給餌しない、「デコちゃん」が雛に給餌にくるとつがい相手が雛から離れるなど、つがい相手が「デコちゃん」を避けているようにみえる行動も観察されている（『朝日新聞』2011年12月7日夕刊、佐藤文男 私信）。

デコちゃんとその他の未標識個体の観察記録は、尖閣諸島で生まれた個体と鳥島で生まれた個体の間にはつがい形成を妨げる交尾前隔離が生じているもののその程度は不完全であること、そして雛の生まれない交尾後隔離は生じていないことを示唆しているようにみえる。しかし、このことを結論づけるには、「デコちゃん」のつがい相手とその子の遺伝的解析が必要である。なぜなら、鳥島でもクレード2に属する個体は約7%認められている（Kuro-o et al. 2010）ことから、「デコちゃん」のつがい相手もクレード2に属する個体である可能性があるからである。また、アホウドリ科の鳥は一夫一妻でありながら婚外子も多く、ガラバゴスアホウドリ *Phoebastria irrorata* では約25%（Huyvaert et al. 2000）、ワタリアホウドリでは約11%（Jouventin et al. 2007）の雛が婚外子であった。このことから、「デコちゃん」とつがい相手がこれまでに巣立たせた子も婚外子であった可能性も否定できないためである。

2) 同所的に繁殖するアホウドリ科の姉妹種間のかかわり

マユグロアホウドリ *Thalassarche melanophrys* とキャンベルアホウドリ *T. impavida* は、形態では眉斑の太さや虹彩の色、繁殖生態ではディスプレイや鳴き声が異なる姉妹種である（Tickell 2000）。両種は近年ニュージーランドのキャンベル島で同所的に繁殖するようになった（Moore et al. 1997）。両種間の制御領域の遺伝的距離（約7.2%）は、アホウドリの遺跡試料に基づいて算出した2つのクレード間の遺伝的距離（約11.2%）より短い（Burg & Croxall 2001）。この島にもともと生息していたキャンベルアホウドリの個体数はマユグロアホウドリに比べてかなり多い。それにもかかわらず、キャンベルアホウドリとマユグロアホウドリのつがいだけでなく、マユグロアホウドリ同士のつがいが見つかることから、マユグロアホウドリはつがい相手として同種を選択していることが示されている（Moore et al. 1997）。Moore et al. (1997) は、性比の偏りからつがい相手がみつからないことで、両種の交雑が生じる可能性を指摘している。また繁殖成功率は、キャンベルアホウドリどうしのつがいに比べて、キャンベルアホウドリとマユグロアホウドリのつがいで低い。これらの状況は、キャンベルアホウドリとマユグロアホウドリの間にはつがいの形成を妨げる不完全な交尾前隔離があることと、生まれた雛の巣立ち率が下がる外交弱勢がある可能性を示唆している。また、両種間の遺伝的距離はアホウドリの2つのクレード間の遺伝的距離より短いことから、アホウドリの2つのクレードは、このような種分化のプロセスが進行するのに十分な程度に離れていることを示唆している。

アホウドリは2種からなる!?

1965年～1990年の間に出版されたほとんどの著作では、アホウドリを含むアホウドリ科は2属（アホウドリ属 *Diomedea* とモリモーク属 *Phoebastria*）13種からなり、ワタリアホウドリやハジロアホウドリ *D. cauta* などの6種で亜種が認められている（Marchant & Higgins 1990）。近年、ミトコンドリアDNA・チトクロームb領域による種間の系統解析の結果（Nunn et al. 1996; Nunn & Stanley 1998）、アホウドリ属をキタアホウドリ属 *Phoebastria*、ワタリアホウドリ属 *Diomedea*、ハイイロアホウドリ属 *Thalassarche* の3つに細分し、モリモーク

図4. アホウドリ科の異種または同種の個体間のチトクローム b 領域における遺伝的距離 (p-distance) 図中の英字は、a: マユグロアホウドリとキャンベルアホウドリ、b: ワタリアホウドリとアムステルダムアホウドリ、c: クロアシアホウドリの鳥島・小笠原諸島とハワイ諸島の集団間の遺伝的距離を示す。

Fig. 4. Pairwise p-distance of cytochrome b region sequence between individuals from different or same species of Diomedidae. Lowercase letters show the pairwise p-distances between: Black-browed and Campbell albatrosses (a), Wandering and Amsterdam albatrosses (b), and Japanese (Torisima Island and Ogasawara Islands) and Hawaiian populations of Black-footed Albatross (c).

ク属とあわせて4属とする見解が受け入れられつつある (Tickell 2000; 小城ら 2004; Chambers et al. 2009; IUCN 2011)。また、種数についても、従来の13種を支持する見解がある一方 (Penhallurick & Wink 2004)、繁殖生態や形態の詳細な比較検討による知見とあわせて、亜種とされていた分類群の一部あるいは全部を独立種とみなし、同科の種数を21種 (Brooke 2001)、22種 (IUCN 2011)、24種 (Robertson & Nunn 1998) とする見解が提案または採用されている。

図4は、DNA データベース (DDBJ/EMBL/GenBank) 上にあるアホウドリ科のチトクローム b 領域の配列のうち、1,000塩基対以上を決定したものについて、MEGA5.1 (Tamura et al. 2011) で総当りの遺伝的距離を算出し、属ごとにまとめて示したものである。アホウドリの2つのクレード間の遺伝的距離は0.0061~0.0087であった。これに対して、同属内の遺伝的距離は、1990年以前から別種とされてきた13種の間では0.0152~0.0481、近年独立種として認定されつつある姉妹種間では0.0000~0.0107であった。アホウドリのクレード間の遺伝的距離は、前述のマユグロアホウドリとキャンベルアホウドリ (0.0026~0.0079; a) や、ワタリアホウドリとアムステルダムアホウドリ *Diomedea amsterdamensis* (0.0053; b) など、形態形質からの識別も比較的容易な姉妹種間と同程度といえる。アホウドリの2つのクレード間にもこれらの姉妹種と同様、形態上・生態上の違いが生じている可能性がある。また蛇足ながらクロアシアホウドリ *Phoebastria nigripes* の鳥島・小笠原諸

島とハワイ諸島の集団間の遺伝的距離 (0.0096; c) も他の姉妹種間の遺伝的距離に比べて大きいことが指摘できる。

断片的な観察ながら、鳥島と尖閣諸島のアホウドリには形態上・生態上のいくつかの違いが指摘されている。第一に、尖閣諸島生まれと考えられる未標識個体は、鳥島生まれの個体と比べ、体サイズが小さく、細身であることが挙げられる (『朝日新聞』2011年12月7日夕刊)。約1,000年前の遺跡試料でも、主に尖閣諸島とその周辺に生息していたと考えられるクレード2の個体は、鳥島とその周辺に生息していたと考えられるクレード1の個体に比べて手根中手骨が短かったことが示されており (Eda et al. 2012)、翼長が短かったと考えられる。第二に、尖閣諸島では、巣立ちの時期が鳥島より約2週間早いことが指摘されている (長谷川 2006)。この傾向は100年ほど前に多数のアホウドリが繁殖していたところでも同様で、黄尾嶼や魚釣島では5月10日過ぎにはアホウドリの数が少なくなっていたことが知られている (長谷川 2006)。また、遺跡試料の分析では、主に尖閣諸島とその周辺に生息していたと考えられるクレード2の個体は、鳥島とその周辺に生息していたと考えられるクレード1の個体と窒素の安定同位体比が有意に異なっており、採食海域が違っていたことが示唆されている (Eda et al. 2012)。「デコちゃん」の行動観察から指摘されているダンスの違いなどとともに、これらの形態上・生態上の違いは、今後詳細に検討する必要がある。

まとめと今後の課題

これまでの研究から、約 1,000 年前のアホウドリに遺伝的に大きく離れた 2 つの集団があったことがわかった。19 世紀後半から 20 世紀初頭の繁殖地での乱獲によって個体数と繁殖地数が大きく減少した一方、2 つの集団の子孫はそれぞれ主に鳥島と尖閣諸島で繁殖していることが示唆された。鳥島で両集団が交雑しているのかはまだよくわかっていないものの、現在鳥島では両集団に由来する個体が同所的に繁殖している。このため、鳥島と尖閣諸島に生息する個体群は異なる ESU ではない。マイクロサテライト DNA など、両性遺伝する遺伝子マーカーによる鳥島における両集団の交雑の有無の解析が急務である。

一方で、鳥島と尖閣諸島に生息する個体群はミトコンドリア DNA のハプロタイプを共有しておらず、そのハプロタイプ頻度は明らかに異なっている。このことから、それぞれの個体群は異なる管理の単位 (Management Unit=MU) と言える (Moritz 1994)。つまり、遺伝的な構成の違う個体群とみなされる。長期間にわたって遺伝子流動が乏しく、機能的に独立であった個体群を示す MU は、個体群のモニタリングや個体群動態の調査のための単位として短期的な管理の基盤になるものとされる (Moritz 1994)。アホウドリの場合、尖閣諸島から鳥島への分散傾向は、乱獲という人為的要因によって進んだ可能性も考えられる。近年の個体数の増加によって絶滅危惧種から危急種へと絶滅リスクが低下したアホウドリでは、それぞれの MU の独自性の保持を念頭に置いた保護・管理がなされるべきであろう。具体的には、鳥島と尖閣諸島に由来する個体が人為的影響のもとに交雑することを極力避けるとともに、約 1,000 年前と現在で遺伝的多様性の減少が認められた尖閣諸島で繁殖する個体を重点的に調査し、保護・管理のあり方を提言することが挙げられる。

アホウドリの 2 つのクレード間の遺伝的距離はアホウドリ科の姉妹種間より大きく、また断片的ながら鳥島と尖閣諸島に由来する個体では形態・生態・行動上の違いがあることが明らかになりつつある。今後、尖閣諸島と鳥島で繁殖する個体の生態や行動を詳細に観察し、比較するとともに、両地域の個体群から十分な数の試料を採集して遺伝的解析をおこない、この種の分類を再検討する必要がある。

高木昌興氏と西海 功氏にはシンポジウムで発表し、本総説をまとめる機会をいただいた。出口智広氏、植田陸之氏および 1 名の匿名の査読者からのコメントは、本稿の改善に大いに役立った。これまでの私たちのアホウドリに関する一連の研究は、小池裕子、長谷川 博、黒尾正樹、佐藤文男、三原正三の諸氏らとの共同研究である。

摘 要

アホウドリ *Phoebastria albatrus* は北太平洋西部の 2 つの島嶼域で繁殖する危急種の海鳥である。2006~2007 年度の繁殖期の個体数は約 2,360 羽で、約 80% の個体が伊豆諸島の鳥島で、残りの約 20% が尖閣諸島の南小島と北小島で繁殖する。本種は暗黙のうちに 1 つの保全・管理ユニットとみなされており、国際的な保護管理プロジェクトでもその集団構造には関心が払われてこなかった。しかし、これまでの研究から、約 1,000 年前のアホウドリに遺伝的に大きく離れた 2 つの集団があったことが明らかになった。19 世紀後半以降の繁殖地での乱獲によって個体数と繁殖地数が大きく減少した一方、2 つの集団の子孫はそれぞれ主に鳥島と尖閣諸島で繁殖していることが示唆された。現在鳥島では両集団に由来する個体が同所的に繁殖しているものの、鳥島で両集団が交雑しているのかはよくわかっていない。鳥島と尖閣諸島に生息する個体群はミトコンドリア DNA のハプロタイプ頻度が明らかに異なっていることから、それぞれの個体群は異なる管理の単位 (MU) とみなしうる。尖閣諸島から鳥島への分散傾向は繁殖地での過狩猟によって強まった可能性も考えられるため、それぞれの MU の独自性の保持を念頭に置いた保護・管理が望まれる。アホウドリの 2 つのクレード間の遺伝的距離はアホウドリ科の姉妹種間より大きく、また断片的ながら鳥島と尖閣諸島に由来する個体では形態上・生態上の違いが指摘されている。今後、尖閣諸島と鳥島で繁殖する個体の生態や行動の詳細な比較観察と遺伝的解析から、この種の分類を再検討する必要がある。

引用文献

- Abbott CL, Double MC, Trueman JWH, Robinson A & Cockburn A (2005) An unusual source of apparent mitochondrial heteroplasmy: duplicate mitochondrial control regions in *Thalassarche* albatrosses. *Mol Ecol* 14: 3605–3613.
- Austin O (1949) The status of Steller's Albatross. *Pacific Sci* 3: 283–295.
- Avice JC (2000) *Phylogeography: the history and formation*

- of species. Harvard University Press, Cambridge.
- Awise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA & Saunders NC (1987) Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population-genetics and systematics. *Ann Rev Ecol System* 18: 489–522.
- BirdLife International (2010) *Phoebastria albatrus*. In: IUCN (ed) *Red list of threatened species Version 2011.2*. (online) <http://www.iucnredlist.org>, accessed 2012-03-30.
- Brooke M de L (2001) Seabird systematics and distribution: a review of current knowledge. In: Schreiber EA & Burger J (eds) *Biology of Marine Birds*: 57–85. CRC Press, Florida.
- Burg TM & Croxall JP (2001) Global relationships amongst black-browed and grey-headed albatrosses: analysis of population structure using mitochondrial DNA and microsatellites. *Mol Ecol* 10: 2647–2660.
- Chambers GK, Moeke C, Steel R & Trueman JWH (2009) Phylogenetic analysis of the 24 named albatross taxa based on full mitochondrial cytochrome b DNA sequences. *Notornis* 56: 82–94.
- Crandall KA, Bininda-Emonds ORP, Mace GM & Wayne RK (2000) Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol Evol* 15: 290–295.
- Deguchi T, Jacobs J, Harada T, Perriman L, Watanabe Y, Sato F, Nakamura N, Ozaki K & Balogh G (2012) Translocation and hand-rearing techniques for establishing a colony of threatened albatross. *Bird Conserv Int* 22: 66–81.
- Eda M & Higuchi H (2004) Distribution of albatross remains in the Far East regions during the holocene, based on zooarchaeological remains. *Zoolog Sci* 21: 771–783.
- Eda M, Koike H, Kuro-o M, Mihara S, Hasegawa H & Higuchi H (2012) Inferring the ancient population structure of the vulnerable albatross *Phoebastria albatrus*, combining ancient DNA, stable isotope, and morphometric analyses of archaeological samples. *Conserv Genet* 13: 143–151.
- Eda M, Koike H, Sato F & Higuchi H (2005) Why were so many albatross remains found in northern Japan? In: Grupe G & Peters J (eds) *Feathers, grit and symbolism: birds and humans in the Old and New Worlds*: 131–140. Verlag Marie Leidorf GmbH, Rahden/Westfalen.
- Eda M, Kuro-o M, Higuchi H, Hasegawa H & Koike H (2010) Mosaic gene conversion after a tandem duplication of mtDNA sequence in Diomedidae (albatrosses). *Genes Genet Syst* 85: 129–139.
- Eda M, Sato F, Koike H & Higuchi H (2011) Genetic profile of Deko-chan, an un-ringed Short-tailed Albatross in Torishima Island, and the implication for the species' population structure. *J Yamashina Inst Ornithol* 43: 57–64.
- Frankham R, Ballou JD & Briscoe DA (2002) *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 長谷川博 (1979a) アホウドリ—その歴史と現状 (I). *海洋と生物* 1: 18–22.
- 長谷川博 (1979b) アホウドリ—その歴史と現状 (II). *海洋と生物* 1: 27–35.
- 長谷川博 (1997) アホウドリはよみがえるか. *科学* 67: 211–218.
- 長谷川博 (2003) 50 羽から 5000 羽へ. どうぶつ社, 東京.
- 長谷川博 (2006) アホウドリに夢中. 新日本出版社, 東京.
- Hasegawa H & DeGange AR (1982) The short-tailed albatross, *Diomedea albatrus*, its status, distribution and natural history. *American Birds* 36: 806–814.
- 平岡 孝 (2006) 鳥島レポート: 夢に見た 2 桁番いの繁殖. 山階鳥研 NEWS (2006.05.01).
- Huyvaert KP, Anderson DJ, Jones TC, Duan WR & Parker PG (2000) Extra-pair paternity in Waved Albatrosses. *Mol Ecol* 9: 1415–1419.
- Inchausti P & Weimerskirch H (2002) Dispersal and meta-population dynamics of an oceanic seabird, the Wandering Albatross, and its consequences for its response to long-line fisheries. *J Anim Ecol* 71: 765–770.
- IUCN (2011) IUCN red list of threatened species. Version 2011.2. (online) www.iucnredlist.org, accessed 2012-03-12.
- Jouventin P, Charmantier A, Dubois MP, Jarne P & Bried J (2007) Extra-pair paternity in the strongly monogamous Wandering Albatross *Diomedea exulans* has no apparent benefits for females. *Ibis* 149: 67–78.
- Kuro-o M, Yonekawa H, Saito S, Eda M, Higuchi H, Koike H & Hasegawa H (2010) Unexpectedly high genetic diversity of mtDNA control region through severe bottleneck in vulnerable albatross *Phoebastria albatrus*. *Conserv Genet* 11: 127–137.
- Marchant S & Higgins P (1990) *Handbook of New Zealand, and Antarctic Birds. Vol. 1*. Oxford University Press, Melbourne.
- Moore PJ, Taylor GA & Amey JM (1997) Interbreeding of Black-browed Albatross *Diomedea m. melanophris* and New Zealand Black-browed Albatross *D. m. impavida* on Campbell Island. *Emu* 97: 322–324.
- Moritz C (1994) Defining evolutionarily-significant-units for conservation. *Trends Ecol Evol* 9: 373–375.
- 日本鳥類目録編集委員会 (2000) 日本鳥類目録改訂第 6 版. 日本鳥学会, 帯広.
- Nunn GB, Cooper J, Jouventin P, Robertson CJR & Robertson GG (1996) Evolutionary relationships among extant albatrosses (Procellariiformes: Diomedidae) established from complete cytochrome-b gene sequences. *Auk* 113: 784–801.
- Nunn GB & Stanley SE (1998) Body size effects and rates of cytochrome b evolution in tube-nosed seabirds. *Mol Biol Evol* 15: 1360–1371.
- 小城春雄・清田雅史・南 浩史・中野秀樹 (2004) アホウドリ類の和名に関する試案. *山階鳥学誌* 35: 220–226.
- Penhallurick J & Wink M (2004) Analysis of the taxonomy and nomenclature of the Procellariiformes based on complete nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. *Emu* 104: 125–147.
- Robertson CJR & Nunn GB (1998) Towards a new taxonomy for albatrosses. In: Robertson G & Gales R (eds) *Albatross biology and conservation*: 13–19. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.
- 佐藤文男 (1999) 悲恋のデコちゃん. 山階鳥研 NEWS (1999.02.01).

-
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M & Kumar S (2011) MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol Biol Evol* 28: 2731–2739.
- Tickell WLN (2000) *Albatrosses*. Yale University Press, New Haven.
- US Fish and Wildlife Service (2008) Short-tailed Albatross recovery plan. (online) http://alaska.fws.gov/fisheries/endangered/pdf/stal_recovery_plan.pdf, accessed 2012-03-12.