

Chapter 10

Loss of genetic diversity in small population

Changes in genetic diversity over time

<Section I のまとめ>

- ・ 遺伝的多様性は適応進化(evolutionary adaptive change)にとつての raw material である。
- ・ 突然変異は遺伝的変異すべての根本的な源である。
- ・ 突然変異と、同種個体群か近縁種からの移住が、失った多様性を蘇らせる唯一のメカニズムである。
- ・ 遺伝的多様性は様々な実験技術で評価できる
- ・ いくつかの適応的な遺伝的多様性は、平衡淘汰(balancing selection)により維持される。
- ・ 自然選択の決定要因の影響は個体群サイズと関連がある。小個体群では、対立遺伝子の運命は偶然に影響される。
- ・ 適応度の損失をとまなう近親交配は小さい個体群では避けられない。
- ・ 有効個体群サイズ(N_e)は遺伝的多様性の損失と近親交配に影響を与える。

Relationship between loss of genetic diversity and reduced fitness

自家不和合成(self-incompatibility)をコントロールする遺伝子座の多様性が失われると、繁殖適応度が下がる関係が存在する。

(配偶体自家不和合成(Gametophytic self-incompatibility)について-Box 9.3)

- ・ 交配の融合性は一つの locus の S alleles によって決まる。
- ・ 同じ SI 遺伝子型をもつ植物同士では交配が不可能 ($S_1S_2 \times S_1S_2$)
- ・ 一つの S allele を共有する植物同士では 50%で交配が可能 ($S_1S_2 \times S_1S_3$)
- ・ 異なる SI 遺伝子型をもつ植物同士では交配が可能 ($S_1S_2 \times S_3S_4$)
- ・ 頻度依存的選択(Frequency-dependent selection)が自家不和合成対立遺伝子の多型を維持している

Fig. 10.1—交配に成功する花粉の割合は、S alleles の数とともに増加する

大きい任意交配をする個体群(large random mating populations)では個体のヘテロ接合度と繁殖適応度の間には、ほとんど関係がない。しかし、小さい個体群では時間とともに近親交配が進行し、近親交配は繁殖適応度を低下させるため、結果的に小さい個体群において遺伝的多様性の損失は、繁殖適応度の減少と関連があると考えられる。実際に近年の研究でもその関係が認められている。

Effects of sustained population size restrictions on genetic diversity

遺伝的多様性が失われる五つの機構

- ・ 種、個体群の絶滅
- ・ 淘汰によって有利な対立遺伝子のみ固定
- ・ 有害な対立遺伝子の選択的排除
- ・ 小個体群における世代間の選抜(sampling)による対立遺伝子のランダムな損失
- ・ ヘテロ接合度の減少している個体群における近親交配(例えば自家受粉)

個体群サイズの急激な減少(ボトルネック)が、わずか数世代で遺伝的多様性を減少させるが、穏やかな個体群サイズの制限(modest population restriction)による、遺伝的多様性の損失も同様に深刻である。ボトルネックは頻繁に起こるものではないため、絶滅危惧種にとっては世代をかけて多様性が失われる個体群サイズの制限が脅威となる。

Box 10.2

イリノイ州の the greater prairie chicken は 130 年かけて、数百万個体から 50 個体以下まで遺伝的多様性の損失を伴いながら次第に減少した。

継続した個体群サイズの限定(sustained population size restriction)がヘテロ接合度に及ぼす影響を表す式

$$8.2 \quad H_t/H_0 = 1 - (1/2N)$$

$$H_t = [1 - 1 / (2N_e)]^t H_0 \rightarrow H_t/H_0 = [1 - 1/(2N_e)]^t \sim e^{-t/2N_e} \quad 10.1$$

H: ヘテロ接合度	$*H_t/H_0 = (1 - 1/2N_e)^t$
t: 世代	$= [1 + (-1/2N_e)]^t$
N_e : 有効個体群サイズ	$= [1 + (-t/2N_e) / t]^t$
	$t \rightarrow \infty$ より
	$\sim e^{-t/2N_e}$

Fig. 10.2—異なる N_e における、時間の経過に伴う予想されるヘテロ接合度の減少

この関係の重要なポイント

- 遺伝的多様性の損失は census size よりむしろ有効個体群サイズ(N_e)に依存する
- ヘテロ接合度は小さい個体群でより速く失われる
- 損失は年(years)ではなく世代(generation)ごとにおこる→世代時間が短いほど、損失はより速い
- ヘテロ接合度の損失は世代とともに進み急激な減少をとまなう
- 最初のヘテロ接合度の半分を、約 1.4 世代後に失う

Example 10.1

N_e -500 で t -50 の場合、最初のヘテロ接合度の 5%を失う。

N_e -25 で t -50 の場合、最初のヘテロ接合度の 64%を失う。

→ N_e が小さいほど、世代とともに失うヘテロ接合度の割合は大きい

中立(neutral)で相互に関連のない対立遺伝子を仮定しているこの理論が、実際の個体群のヘテロ接合度の損失に一致するのだろうか? Fruit flies のアロザイム多様性を調べた研究では、10.1 式にほぼ従う結果を得た。

(Fig. 10.3)

Fig. 10.3—異なる有効個体群サイズにおける 49 世代後のヘテロ接合度(H_{49}/H_0)の観測値と予測値の比較

小さい個体群では偶然性(stochastic properties)に左右されやすいため、大きい個体群に比べて変動の幅が大きい。

小さい個体群では遺伝的浮動などの偶然性による影響を受けるため、進化的潜在能力(evolutionary potential*)が失われる。Fruit flies を用いた研究では、進化的潜在能力が個体群サイズと関連することを示した。(Fig. 10.4)

*evolutionary potential-the ability of populations to evolve in the face of a changing environment

Fig. 10.4—Fruit flies における個体群サイズと進化的潜在能力の関係

異なる N_e で 50 世代後の個体群を作成し、それぞれを NaCl にさらしてどの NaCl 濃度で絶滅したかを調べた。(NaCl の濃度変化は、環境の変化を意味する)

N_e が大きいほど、絶滅時の NaCl の濃度は高い。

これまでは、一定したサイズの個体群(constant size)を扱ってきたが、実際たいていの個体群は、世代を経るごとにサイズが変動する (例えばバッタやネズミ)。そのような変動はヘテロ接合度に大きな影響を与える (10.2)。

ヘテロ接合度の減少は、個体群が最も小さい時の世代に最も影響を受ける。例えば、10、100、1000、10000 と 4 世代にわたって N_e が変化した場合、5.5%のヘテロ接合度を失うが、そのうちの 5%は N_e が 10 の世代で失われる(Example 10.2)。

Relationship between population size and genetic diversity in wild populations

Fig. 10.5—遺伝的多様性と個体群サイズの間関係：(a)種間、(b)個体群間(New Zealand conifer(針葉樹))

全ての研究が、個体群サイズと遺伝的多様性との間に有意な相関があるとはしていないが、これには 3 つの原因がある。

1. 多くの研究が小規模なため、有意な関係を示すのに十分ではない
2. 現在の個体群サイズが必ずしも、過去の N_e (historic N_e)を反映しているわけではない
3. その関係に変動(noisy)があるため

絶滅に瀕する種は一般的に、小さな、減少傾向にある個体群をもち、低い遺伝的多様性を持つといわれている。その例が Box 10.3。

Box 10.3—絶滅に瀕するオーストラリアの Northern hairy-nosed wombat は現在わずか 75 頭が生息している。絶滅に瀕していない近縁種の Southern hairy-wombat と遺伝子座あたりの平均対立遺伝子数(A)、ヘテロ接合度(H_e)を比較すると、いずれも、Northern の値が低い。

Loss of genetic diversity for haploid, sex-linked and polyploidy loci

ヘテロ接合度の損失は選抜(sampling)過程にあるため、損失の率は個体あたりの遺伝子コピー数(number of gene copies)に影響される。

Table 10.1—染色体セット数の違いによりヘテロ接合度の損失(世代毎)の割合異なる

haploid—半数体 (n)

sex-linked(or haplo-diploid)—半数性単為生殖(雄は染色体が半数の無精卵から、雌は受精卵から生まれる単為生殖の一種：アリ、ハチにみられる) ($1.5n$)

diploid—二倍体 ($2n$)

Autotetraploid—同質四倍体、すべての染色体が同じ種に由来する ($4n$)

Allotetraploid—異質四倍体(複二倍体)、染色体が異なる二種に由来する ($4n$)

Chloroplast DNA—葉緑体 DNA、母系遺伝 (n)

mtDNA—ミトコンドリア DNA、母系遺伝 (n)

→ヘテロ接合度の世代毎の損失は、mtDNA と葉緑体 DNA で最も速く 4 倍体(tetraploid)でもっとも遅い。

小個体群における遺伝的多様性の損失は、二倍体(diploid)よりも、倍数体(polyploids)の方がおそい(Example 10.3)。

Example 10.4

二倍体では固定(fixation : ある個体群の全ての個体が、ある遺伝子座ですべてホモになること)の時ヘテロはゼロになるが、異質四倍体(Allotetraploid)では二重にある 2 つの遺伝子座が同じか、もしくは異なる対立遺伝子座で固定される可能性がある。異なる遺伝子座の場合は、完全に固定された場合でも $2pq$ の頻度でヘテロを生じる

Effective population size

N_e とは? (Chapter 8)

→毎世代任意交配を行う個体群において、ヘテロ接合度の損失、近親交配、対立遺伝子頻度の変動を算出する基となる個体の数

主に性比の偏り、family sizes*の変動(variance)、個体群サイズの変動によって、 N_e は census size とイコールではなく、 $N_e < N$ となる。

*family size—lifetime production of offspring per individual(個体あたりの生涯産子数)

N_e/N ratios

Fig. 10.6— N_e/N の分布。様々な研究結果をまとめると、 N_e/N はたった 11%となる。

N_e/N を下げる最も重要な要因は個体群サイズの変動(fluctuation in population size)である。他に family size の変動(variation in family size)、性比の変動(variation in sex-ratio)がある。

Measuring effective population size

性比の偏り、family size の変動、世代毎の個体群サイズの変動、世代の重なりなどの N_e に対する影響を測定する。

Unequal sex-ratio

$$N_e = 4N_{ef} \cdot N_{em} / (N_{ef} + N_{em}) \quad 10.3$$

性比のみに基づいた一世代の有効個体群サイズを示す。

N_{ef} は繁殖雌の有効数 (the effective number of breeding female)

N_{em} は繁殖雄の有効数 (the effective number of breeding male)

Fig. 10.7— N_e/N に対する性比の偏りの影響

性比がどちらかにずれると、 N_e/N は小さくなる

Example 10.5

ゾウアザラシでは雄がハーレムを形成するため性比の偏りが生じる。ハーレムが雄 1 頭、雌 100 頭の計 101 頭からなる場合、 N_e は 10.3 より 3.96 となる (101 頭のわずか 4%)。

しかし、重要なのは一世代の生涯性比(lifetime sex-ratio)であり、ハーレムを支配する雄は、支配期間に限度があるために、一世代の平均性比は、一つの繁殖シーズンで起こる性比よりもかなり偏りは小さい。遺伝的なデータより、一世代の性比は雌 5 : 雄 1 になる(Slade et al. 1998)。

性比は交配システム(the mating system)、性決定機構、小個体群(偶然性により)、human actions などによって、偏りが生じている。例えば、アジアゾウは密猟により雌 605 頭、雄 6 等になってしまった。地球温暖化は、カメ、ワニやその他の爬虫類の性比を乱すかもしれない。

Variation in family size

野生個体群での family size は、理想的な個体群(idealized population)において予想されるもの(ポアソン分布)よりも変動がかなり大きい。

任意交配する一夫一婦制の種の安定した個体群では、family size の平均 (k) は 2 (an average of one male and one female to replace each parent)となり、分散 (variance: V_k) も 2 となる。ポアソン分布では分散と平均は等しい ($V_k / k = 1$)。

Table 10.2—様々な絶滅危惧種の family size の分散

全て V_k / k が、理想的な個体群と仮定した場合の値 1 よりも大きい。野生個体群での family size の大きい変動は、次世代に子を残さない個体の存在が原因の一つである。また、極端に大きい family size、極端に小さい family size も影響を与える。

$$N_e = (4N - 2) / (V_k + 2) \quad 10.4$$

Family size のみに基づいた一世代の有効個体群サイズを示す。

任意交配する個体群では、 $V_k = 2$ となり、 $N_e (= N - 1/2)$ は N とほぼ等しい値をとる。family size の分散が高ければ高いほど、 N_e が小さくなる。

Example 10.6

Darwin's cactus finch の family size の分散値は 6.74 をとり、10.4 式を N_e/N にした式*に入れると、0.46 になる (現存する個体数の 46% が N_e であるという意味)。高い分散値が N_e の減少を招いている。

$$\begin{aligned} *N_e/N &= [(4N - 2) / (V_k + 2)] \times 1/N \\ &= (4 - 2/N) / (V_k + 2) \\ &\text{(2/N は無視できるので)} \\ &\sim 4 / (V_k + 2) \end{aligned}$$

もし、個体群サイズが変動した場合 10.4 は以下のようになる

$$N_e = (Nk - 1) / [k - 1 + (V_k/k)] \quad 10.5$$

N は前の世代の成体の数(the number of adults in the previous generation)。

k は family size の平均。その他の要因は理想的な個体群に従う。

$k=2$ の時、この式は 10.4 になる。

Example 10.7

飼育個体のアジアライオンは、 $k=1.65$ 、 $V_k=32.65$ となり、
 10.5 を N_e/N にした式*に入れると 0.081 という値を得る。
 前の世代の成体の数の 8% が N_e であることを示す。

$$\begin{aligned}
 *N_e/N &= [(Nk-1)/(k-1+(V_k/k))] \times 1/N \\
 &= (k-1/N)/[k-1+(V_k/k)] \\
 &\quad (1/N \text{ は無視できるので}) \\
 &\sim k/[k-1+(V_k/k)]
 \end{aligned}$$

仮に、family size を均質化(are equalized)した場合、 $V_k=0$ となる。10.4 式に $V_k=0$ を加えると、
 $N_e=2N-1$ になり、ほぼ $2N$ となる。言い換えると、もし全ての個体が次世代に等しく貢献した場合、 N_e は
 親の個体数の約 2 倍になる。またこの場合、対立遺伝子頻度ではそのゆがみ (distortion) が最小値になり、
 次世代に伝わる遺伝的多様性の割合は最高値になる。Family size の均質化(EFS: Equalization of family size)は
 また、近親交配を最小にする(Chapter 11)。

これは、飼育個体の交配管理においては極めて重要なことである。遺伝的多様性の損失、近親交配を最小限
 にする EFS の効果は、fruit flies を用いた研究で明らかになっている(Box 10.4)。

Box 10.4—EFS で処理した場合と、VFS (Variable family size) で処理した場合とを、近親交配、ヘテロ接合
 度、適応度の三つで比較している。EFS で処理した方が、VFS で処理した物に比べ、遺伝的多様性の損失、
 近親交配、繁殖適応度の減少と、いずれにおいても少ない。

Fluctuations in population size

野生個体群は、様々な要因(食料、気候変動、病気、災害、捕食等)により、個体数が変動する。例えば Fig. 10.8。

変動する個体群の N_e は平均ではなく、 t 世代後の N_e の調和平均(the harmonic mean)である。

$$N_e = t / \sum (1/N_{ei}) \text{ (approx.)} \quad 10.6$$

N_{ei} は t 世代時の N_e である。これは、長期間の総合的(overall)な N_e である。長期間の N_e は、最小の
 N_e を持つ世代のものに最も近い。

Example 10.8

キタゾウアザラシはハンティングによって 20–30 頭に減少したが、その後 100000 に回復した。100000 から
 20 に減少し 100000 に 3 世代かけて戻ったとし、またこれらがそれぞれの世代の N_e を表していると仮定
 する。この場合 10.6 より N_e は 60 となる。

→60 という値は、三世代の N_e の平均 $66673=(100000+20+100000)/3$ よりも、最小時の N_e の値に近い。

Exclusion of matings between close relatives

理想的な個体群から、自家受精(selfing)や兄弟間の交配(sib-mating)の影響を取り除いた場合、 N_e は以下のよ
 うになる。

(自家受精を除いた場合)

$$N_e = N + 1/2 \text{ (approx)} \quad 10.7$$

(兄弟間の交配を除いた場合)

$$N_e = N + 2 \text{ (approx)} \quad 10.8$$

近親間の交配を除外しても、遺伝的多様性の損失や近親交配を防ぐことはできない(Chapter 11)。小個体群では、全ての個体がすぐに、近い関係になってしまう。

Inbred population

近親交配は N_e を減少させる(Li 1976)。

$$N_e = N / (1 + F) \quad 10.9$$

F—Inbreeding coefficient(近交係数):個体が持っているある遺伝子(遺伝子座)の 2 つの対立遺伝子が共通の(最近の)祖先の同じ対立遺伝子に由来する確率。(遺伝学キートン・シュプリンガーより)

例として、完全に近親交配している個体群($F = 1$)では、 N_e は実際のサイズ(N)の半分になり、個体群は様々なホモ遺伝子型をとる。

The rare North American Pacific yew tree(イチイ)では、Inbreeding coefficient (F) が 0.47 をしめす(El-Kassaby & Yanchuk 1994)。よって、10.9 より、 $N_e/N=1/(1+0.47)=0.68$ となる。つまり、近親交配は N_e を 32%減少させた。

Overlapping generations

理想個体群では、世代がそれぞれ分かれていることを仮定しているが、実際の自然個体群は重なっている。世代が重なることの N_e に対する影響は、はっきりしていないが、 N_e を減少させると考えられる。これにはコンピューターモデルがよく使われる(Allendorf et al. 1991)。

Combination of factors

最終的には、これら全ての要因をまとめて、 N_e をもとめたい。Example 10.9 は golden lion tamarins のオス、メスの個体数と family size (k)とその分散(V_k)のデータから N_e をもとめた例。まず、10.5($N_e=(Nk-1)/[k-1+(V_k/k)]$)から N_{ef} と N_{em} をもとめ、その値を性比の式 10.3($N_e=4N_{ef} \cdot N_{em}/(N_{ef} + N_{em})$)にいれると、 N_e がもとまる。 N_e は 106 となり、実際の個体群サイズが 544 であることから N_e/N は 0.2 となる。

さらに多くの要因を考慮に入れた場合、遺伝的多様性の損失や近親交配に対する要因の純影響(net impact)を決めることができる(コンピューターモデルを用いる場合もある)。

Inbreeding and variance effective sizes

これまで、 N_e を一つのパラメーターとして扱ってきたが、実際は 3 つ存在する—近親交配の N_e 、固有値(eigenvalue)、variance effective sizes(個体群サイズの分散)。

遺伝的多様性の損失を決定する N_e は eigenvalue effective size である。近親交配の N_e (inbreeding effective size) は近親交配の割合を決定し、variance effective sizes はその名の通り、個体群間の多様性を決定する。

この三つの N_e は、たいてい似た値をとるが、世代を経るに連れて個体群サイズが大きく変化する場合には、値が大きく異なることがある。

Estimating N_e

N_e を求めるには、様々な方法が実際に使われている。

- Demographic method (個体群統計的手法)

これらは、10.3—10.9 の式に基づく。たいてい入手困難なほどのデータを必要とする。

• Genetic methods

実際的な方法が多く開発されている。

- 世代毎のヘテロ接合度の損失 (10.1)
- 遺伝的浮動による対立遺伝子の頻度変化 (Chapter 13)
- 遺伝子座間の連鎖不均衡の減少率
- 近交係数 (F 値) の増加率 (11.3)
- 対立遺伝子多様性の損失

Example 10.10

The northern hairy-nosed wombat の時間経過とともに減少した遺伝的多様性から N_e を推測した例。
実際のサイズ 75 に対して N_e は約 7 となる。

Summary

1. 個体群サイズの減少は、遺伝的多様性の損失、近親交配、絶滅のリスクを高める。
2. 小個体群では、遺伝的多様性は、 N_e に依存した割合で世代毎に減少してゆく。
3. N_e は理想的な個体群の場合に、観察されるヘテロ接合度の損失、計算された F 値のもととなる個体数のことを N_e という
4. N_e は一般に成体のサイズよりもはるかに小さい。長期間の N_e 値(long-term N_e values)は census size の約 10% である。
5. N_e は、性比の偏り、family size の大きな変動、特に世代毎の個体群サイズの変動により、減少する。
6. N_e は、5 で述べた要因を考慮に入れた一連の個体群統計の式や、時間ごとの遺伝的多様性損失率の式から求めることができる。