

## Introduction to Conservation Genetics

### Chapter 15

## Resolving taxonomic uncertainties and defining management units

### Importance of accurate taxonomy in conservation biology

保全策の決定には正確な分類群の判定が必要である。

正確に分類群が認識できなければ、

- ・ 認識されていない種がそのまま絶滅してしまう。
- ・ 本来別々であるはずの二種間で交雑がocこり、それ故に繁殖成功度の低下がocこる。
- ・ 個体数の多い種または交雑種によって、資源が浪費される。

間違って同一グループとして扱っていた例

the tuatara (ムカシトカゲ、Box 15.1)、Kemp's Ridley sea turtle、*Helianthus exilis* (ヒマワリ  
の一種)

間違って異なるグループとして扱った例

chafer beetles、North American pumas、the northern spotted owl (Box 1.1)

動物園などで、交配できるからといって、ちゃんと分けずに交配させてしまっていることがある。

ディクディク (dik-dik)、ヨザル (owl monkey) では異なる染色体の系統が交雑することで不妊を引き起こした。遺伝的な違いが考慮されていなかったボルネオとスマトラのオランウータンで、多くの動物園で交雑個体が産み出された。(Box 15.2)

一方で、Mexican wolfのある個体群は、個体群サイズが小さく近親交配をおこなっているものの、交雑の可能性が考慮されたため、別個体群として個別に維持されている。(Chapetr 19)

(Box 15.1)

Tuatara ニューゼーランドのムカシトカゲは一種類だと考えられてきた。しかし、アロザイム25 遺伝子座および形態測定から、3つのグループ (2亜種を含む2種) に分類され、そのうちの一種は絶滅危機に瀕していた (図)。

North American pumas 形態に基づいて8つの亜種に分類されていたが、そのうち Florida panther は北アメリカの他個体群 (他の亜種) と遺伝的な違いがなかった。そのため、Texasの亜種からの個体導入が検討されている。

(Fig. 15.1) the red wolf

Red wolfは独立した種か、コヨーテとハイイロオオカミ (grey wolf) の混血かが議論されてきた。

(a) マイクロサテライトを用いた二次元クラスター分析では、ハイイロオオカミとコヨーテははっきり異なるクラスターに分類され、red wolfはその間に位置した。

(b) マイクロサテライトを用いたassignment testでは、red wolfは、東カナダに生息する Algonquin wolfと非常に近い分布を示し、ハイイロオオカミとコヨーテからははっきりと区別された。

### What is a species?

普遍的に受け入れられる種の定義は今のところ無い。

生物学的種概念 (biological species concept)、進化学的種概念 (evolutionary species concept) など

### Higher taxonomic categories

属、科、目、綱、門、界などの分類カテゴリーには具体的な基準はない。

**How do species arise?**

種は二種類の方法で生じる。

一つの系統の中で徐々に変化していく場合。長い時間をかけて新しい異なる種になったと考えられる。

一つの種から二つ以上の種に分岐する場合。種分化。

**'Instant' speciation**

植物など染色体の倍数化によって急速に種分化する場合がある。

**Speciation is generally slow**

通常、種分化には長い時間を要する。

Fruit flies 1.5-3.5 million years (Coyne & Orr 1989)

Hawaiian fruit flies 500000 years, Hawaiian honeycreepers 3-5 million years, cichlid fish 4000 years

**Use of genetic markers in delineation of sympatric species**

同所的な個体群（種）の判定を行った例

(Fig 15.3) ネズミカンガルー

**Use of genetic markers in delineation of allopatric species**

異所的な個体群で染色体が異なる場合は通常別種として判断されうる。

しかし、その他の遺伝マーカーについては明確な判断基準はなく、他種と比較からの判断 (calibration) が必要となる場合が多い。

形態、染色体、核DNA、mtDNAなどを用いた分類群の判定は、交配実験に比べると限定される。

rock wallabyの研究では、生殖隔離の判定においてアロザイムよりも染色体からの判定のほうが的確であった (Eldridge & Close 1992)

ミトコンドリアDNAでは、メスの分散が制限されている場合、遺伝的交流が制限されていると判断されることなどから、注意が必要である。

(Box 15.2) オランウータン

ボルネオとスマトラのオランウータン。形態、行動が異なり、亜種として位置づけられてきた。

これらはpericentric chromosomal inversion、タンパクをコードしている核DNA、

DNAfingerprint、mtDNAの塩基配列に違いが見られる。

二つの島が分かれた10000-20000years agoよりもっと古い1.7million years前に分岐したと推測された。これらはチンパンジーとボノボと同程度に異なる。

しかしながら、南西ボルネオの個体は、それ以外のボルネオおよびスマトラと頭蓋骨の形が異なる。

F1やF2に任性のある交雑個体が生まれる。そのため生物学種概念をもとに、異なる種としては扱われてこなかった。しかし他の概念では異なる種と定義される。いずれにせよ異なる進化ユニットとして別々に扱うべきである

**Measuring differences between populations: genetic distance**

遺伝距離の計算方法としては、Nei (1987) の遺伝距離がもっとも一般的。

$$I_N = \quad (15.1)$$

$$D_N = -\ln(I_N) \quad (15.2)$$

(Example 15.1) 実際の値からの計算例

**How large are genetic distances for 'good' species?**

遺伝的距離は通常、生殖隔離の程度と相関して、増加する。しかし、その関係は一定ではない。

生物の分類群によって種間の遺伝距離は様々である。同じ分類階層にあたるものでも、分類群によって遺伝距離が大きく異なっている (Table 15.1, Fig 3.3)

### Constructing phylogenetic trees

遺伝マーカーを用いた系統樹の作成では、進化速度が系統間で一定であること、マーカーが中立であること、創設個体群が単系統であるという条件のもとでのみ正確な系統関係を表すことができる。

(Example 15.2) 系統樹作成の例

(Box 15.3) 系統推定が誤った結論を導く場合

独立した多くのマーカーを用いていることで問題点を解決できる。

Nei & Takezaki (1994) は、約30のアロザイムか、20のマイクロサテライト遺伝子座を用いることを推奨している。

### Outbreeding depression

→ Outbreeding depression (何と訳す? 交雑弱勢?)

植物分野では他殖弱勢と訳されていることが多い。)

オーストラリア東部に生息するvelvet worms (有爪動物 Onychophora カギムシなど) では、二個体群の交雑帯で発生が正常でない(abnormal)子供が生まれている(Sunnucks & Tait 2001)。

オーストラリア南東部の山岳地帯に生息するcorroboree frogs (コロボリーガエル *Pseudophryne corroboree* (カメガエル科)) でも、上記のものよりはシビアでないものの、outbreeding depressionが見られた(Osborne & Norman 1991)。北と南では色のパターンや肌のアルカロイドが異なる。遺伝距離は0.17-0.49。地域内の交配で正常ではないな幼体が4%なのに対し、地域間の交配では17%だった。妊性や子供の生存性はみとめられている。

### Extent of outbreeding depression in animal and plants

outbreeding depressionは動物ではまれだが、植物では多い。

哺乳類や鳥類におけるoutbreeding depressionの例は少ない。(Frankham 1995a)

アイベックス (Ibex) の例・・・チェコスロバキアの個体群が絶滅した後に、オーストラリアからの個体導入によって一旦は復活した。しかし、トルコなどからの個体を導入した際、それらとの交雑個体は繁殖サイクルが異なる(寒い時期に出産してしまうなど)ために生存できなかった。

マウスの例・・・実験的な交配でoutbreeding depressionが見られた。しかしこの場合、交配による利点 (heterosis) と比べると影響は小さかった。

intertidal copepod (カイアシ (類)) の例・・・発生時間や浸透圧に対する反応が異なるため、F2において適応度が減少した (hybrid breakdown) 。

outbreeding depressionはしばしば誤った分類に基づいて引き起こされる。

例えば、owl monkey (ヨザル オマキザル科) とdik-dik (ディクディク レイヨウ類)

異なる地域から、異なる染色体数を持つ二つのタイプに由来していた。本来は種や亜種レベルの違いだったと考えられる。

outbreeding depressionは、地域の環境に適応している、移動が制限されている個体群間に多い。

とうことで、outbreeding depressionの例は植物に多い。

それでもlegume（マメ科植物）ではoutbreeding depressionは2000km以上離れた個体群間でのみ研著だった。

大きく異なる環境からの交雑がoutbreeding depressionを引き起こすのはあたりまえかもしれない。オーストラリアとシナイのアイベックス、またはベンガルとシベリアのトラのように、これらが交雑してもどちらかの環境に適した子供が生まれることは期待できないだろう。

### Genetic basis of outbreeding depression

outbreeding depressionはおそらく二つの異なるメカニズムによって生じる。

一つは、遺伝子型と環境との相互作用である。

それぞれの個体群が異なる環境に適応していれば、交雑個体は環境に対して適応度の低い遺伝子型を保有することになる。適応度の低下は、異なる個体群からの対立遺伝子間の相互作用（additive, dominant, more complex effects）によって生じる。つまり異なる個体群間からの対立遺伝子はadditive interactionなどによってどちらの環境に対しても適応度の低い表現型を産み出してしまふ。

この例としては、おそらくアイベックスがあてはまる。

もう一つは、それぞれの個体群が共適応遺伝子複合体（coadapted gene complex）を作っている場合である。（epistatic interaction）（Fig.15.4）

異なる遺伝子座に存在する、ある対立遺伝子の特定の組み合わせが、好ましい効果を生じさせることがある。しかし、交雑個体内での組み換えは、好ましい組み合わせをこわして、新しい組み合わせを作り出す。つまりoutbreeding depressionは、この共適応遺伝子複合体（coadapted gene complex）の崩壊によって起こる。

copepod, ネズミ（mice）, マメ科植物（legume）などはこれらの例だと考えられている。

後者のタイプの場合、異なる個体群からの交雑個体が、同様の（本来の適した）環境に生息する場合でも起こりうる。

Inbreeding depression s J/o:p>coadapted gene complexの崩壊から起こるoutbreeding depressionはしばしば混同されやすい。

どちらもF2世代において最初の影響が表れる点と同じだから。

これらは、個体群間の交雑実験や、分子マーカーの利用による判別できる。

個体群間の交雑が、outbreeding depressionを引き起こしたとしても、自然選択により素早くリカバーされるだろう。

### Defining management units within species

適応的形質や遺伝的組成が異なる個体群は別々のユニットとして保全する必要がある。

### Evolutionarily significant units (ESU)

遺伝的に異なる個体群は別々のユニットとして扱われるべきだという考え（Moritz 1995）。

遺伝的マーカーがこの選定に有効。

判定方法としては、mtDNAが二つの個体群で有意な分岐を示している、そしてそれらが互いに単系統である場合。核の遺伝子座の対立遺伝子が有意に異なる頻度を示した場合。

遺伝的に定義されるESUは、適応的な違いを考慮していないことが問題視されている。



適応的に異なるものの、遺伝的交流の度合いが高い個体群間では違いが検出されない。  
 反対に、遺伝的浮動などによって遺伝子頻度が異なるものの、適応的には違いがない個体群を別のユニットにしてしまう。しかしそのような個体群の場合、遺伝的交流が個体群の適応度をあげるかもしれない。

相互的な単系統性だけが個体群間の遺伝的な違いを表すわけではない。

### Defining management units on the basis of exchangeability

Crandall et al. (2000)が提案した方法。

### Considering evolutionary processes in conservation biology

Crandall *et al.* (2000), *TREE*, 15, 290-295

遺伝的および生態的な交換可能性の両方を考慮 (Genetic versus Ecological exchangeability)

現在と過去を考慮 (Historical versus Recent exchangeability)

#### Genetic exchangeability

個体群間で遺伝的交流が可能かどうか。遺伝的交流の有無による個体群間の違いに焦点。  
 $Nm < 1$  または 系統的な分岐が地理的な境界に一致していること

#### Ecological exchangeability

個体が、個体群間を移動して、同じ生態的ニッチや社会体系を維持できるかどうか。遺伝的浮動や選択による個体群の違いに焦点。  
 二つの個体群が、生活史の形質、生態的な要求（生息地環境など）、形態、人口学的特徴（個体数変動などの特徴）などを共有しているかどうか。これらは遺伝される形質であること (heritable)

帰無仮説は、生態的なデータが重なるかどうかをテストすることで可能。Templeton & Sing (1993)の手法でテストできる。

#### Historical versus recent exchangeability

過去と現在に分けた評価は、以下の3つの手法で可能。

1. 過去のデータを直接解析する。例えば遺跡や化石のサンプルなどから。
2. 異なる分子マーカーを用いて、異なるタイムスケールの情報を得る。
3. 系統関係を考慮する。Nested clade analysisなどを用いる。

#### Black rhinoceros (クロサイ)

生態的にも遺伝的にも交換可能性は棄却されない。それにも関わらず元論文の著者は異なったユニットとすることを提唱している。

→研究者はしばしば地理的に離れた二つの個体群を、一つのユニットにすることを躊躇する。

#### African elephant (アフリカゾウ)

mtDNAで相互単系統性を示した。この結果をESUの定義で判定すると別個に扱うべき個体群ということになる。

しかし、この遺伝的な結果は、単に遺伝的浮動によってもたらされたと考えられる。生息環境など生態的な違いは見られないため、case8だと判定され、一つのユニットとして扱うべきだと主張されている。

#### Cryan's buckmoth (蛾)

表現型 (phenotypic) および遺伝的 (genetic) データからは、遺伝的交換可能性の帰無仮説を棄却する結果にはならなかった。しかし、生態的な交換可能性は明らかに棄却される証拠があった。つまり最近の生態的交換可能性が欠如していると判断される。そこで、case6と判断され、別々に扱うべき個体群だと判定される。

Puritan tiger beetle (ハンミョウ)

遺传的にも生態的にも交換可能性が棄却されたので、case2となる。個別の個体群。