

## Chapter 12

### Genetic Structure in Heterogeneous Environments

Oscar E. Gaggiotti and Denis Couvet

#### 12.1 Introduction

人間活動の増加により、生息地の分断化が進んでいる。そのため、分断化された個体群の生態的・進化的ダイナミクスを理解することがより重要になっている。

個体群内に維持されている遺伝分散は、変動環境への進化的適応に貢献するので、個体群の長期的な存続に影響する。そのため、遺伝分散を測定する事は、野生個体群の管理にとって重要である。遺伝分散のさまざまな尺度については、BOX12.1 で解説する。

#### BOX12.1 Measures of genetic variability から一部抜粋

メタ個体群では、全体の遺伝分散は局所個体群内の分散 ( $H_S$ ) と局所個体群間 ( $D_{ST}$ ) の分散に分けられる。

$$H_T = H_S + D_{ST}$$

$D_{ST}$  は遺伝分散の絶対値であり、相対化した  $F_{ST}$  が個体群間の遺伝的分化を表す指標としてよく使われる。

$$F_{ST} = \frac{D_{ST}}{H_T}$$

個体群の遺伝分散は、突然変異・自然選択・遺伝的浮動に影響を受けて決まる。遺伝的浮動の強さは、個体群サイズ ( $N$ ) そのもので決まるのではなく、その有効サイズ ( $N_e$ ) で決まる (BOX12.2 参照)。有効個体群サイズ ( $N_e$ ) は、さまざまな原因で減少し、実際の個体群サイズ ( $N$ ) よりも一桁少なくなることもある。本章では、メタ個体群動態によって  $N_e$  が決まることに注目する。

#### BOX12.2 Effective population size から一部抜粋

有効個体群サイズ ( $N_e$ ) は、将来の世代にどれだけ多くの個体が遺伝子を残すかの尺度である。次の2つの代表的な尺度がある。

**Variance effective size:** 対立遺伝子頻度の世代あたり変化に関係し、その変化が小さいほど有効サイズは大きい

**Inbreeding effective size:** 集団からランダムに採集した2つの遺伝子が同じ親に由来する確率に関係し、その確率が低いほど有効サイズは大きい

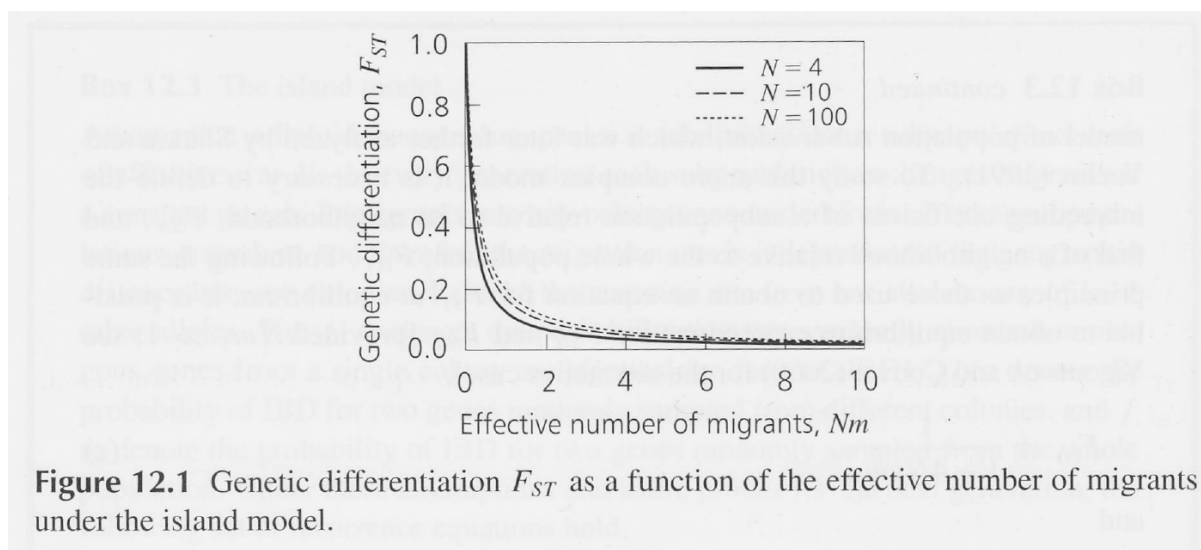
生息地の分断化による個体群サイズの減少は遺伝的浮動を増やし、遺伝的浮動によって個体群内の遺伝的分散は減り、個体群間の遺伝的分化は増える。また、近親交配が増えて、近交弱勢により適応度が影響をうける。第7・9・15章では、近交弱勢が植物や動物の個体群に影響することを議論しているが、それだけでは生息地の分断化が種の遺伝的特性に与える影響を理解したとは言えない。本章では、分断化された個体群間での個体の移動分散が、種の遺伝的特性にどう影響するかを議論する。

#### 12.2 Basic Models of Population Genetic Structure

個体群の分断化が遺伝分散に与える影響を調べる代表的なモデルが、島モデルである (BOX12.3 に一般的な解説)。

島モデルを使って、個体群の分断化が遺伝的浮動を増やし、個体群内の遺伝分散の減少と個体群間の遺伝的分化の増加をもたらすことが示される。しかし、遺伝的浮動の影響は、局所個体群間での移動による遺伝子流動と拮抗する。そのため、分断化の最終的な影響は、

遺伝的浮動と遺伝子流動の相対的強さにより決まる。Figure 12.1 にあるように、個体群の分化は移動個体数 ( $Nm$ ) が増えると急激に減少する。一般的な法則として、1 世代当たり 1 局所個体群あたり 1 個体の移動分散があれば、遺伝的浮動の負の影響は取り除かれると考えられているが、これは非現実的な多くの仮定に基づいている単純な予測である。



**Figure 12.1** Genetic differentiation  $F_{ST}$  as a function of the effective number of migrants under the island model.

個体群内の遺伝分散の減少は、個体群間の遺伝的分化の増加のために、全体の遺伝分散を減らすことには必ずしもつながらない。実際、分断化された個体群の有効個体群サイズは次の式で表され、 $F_{ST}$  が増えると  $N_e$  は増える。

$$N_e = \frac{nN}{1 - F_{ST}} \quad (12.1)$$

島モデルは最初の段階としては良いが、単純すぎる仮定に基づいている。現実では、選択の中立性は成り立たないし、局所個体群サイズは変動したり局所個体群の絶滅も起こり、遺伝的な平衡に落ち着くことはない。これらの問題を克服するようにより複雑な理論が開発されている。

### 12.3 Adding Geography: The Stepping-stone Model

島モデルでは移動分散に制限がないと仮定されているが、実際にはそうでないだろう。隣り合った場所で移動分散が起きる場合を扱う、踏み石モデルがある。もっとも単純な場合だと、一列にならんだ踏み石上に、同じ個体群サイズ ( $N_e$ ) をもった個体群が並んでいる。この場合、 $g$  ステップ離れた 2 つの局所個体群で見られる対立遺伝子頻度の相関は、以下の式となる。

$$\gamma(g) \propto \exp(-g\sqrt{2m_\infty/m_a}) \quad (12.2a)$$

$m_\infty$  は遠く離れた個体群からの移動確率で、 $m_a$  は隣の個体群からの移動確率である ( $m_\infty \ll m_a$ )。12.2a 式は、距離が離れるに従って指数関数的に相関が減少し、個体群間の遺伝的分化がすぐに起こることを意味している。同様の結果は、2次元や3次元の踏み石モデルでも出ており、次元が増えるほどより急速に相関がなくなる事が示されている。

島モデルと踏み石モデルの仮定には大きな違いがあるが、 $Nm < 1$  (where  $m = m_\infty + m_a$ ) のときには個体群間の遺伝的分化が強くなり、 $Nm > 4$  のときには分化がほとんどなくなる。

踏み石モデルの結果は、自然に「距離による隔離 (isolation by distance)」につながる。

### 12.4 Metapopulation Processes and Population Differentiation

分断化により生じた小さな個体群は絶滅するかもしれないが、他の個体群からの移入によっ

て新しい個体群がつくられる。このような絶滅と再移入により、メタ個体群ができる。

### Effects of colonization-extinction processes

メタ個体群における遺伝的なモデルは、Slatkin (1977)によって初めて提示された。ここでは移動分散について2つのパターンを考えている。

- ・ Propagule model: 全ての移動個体は同じ個体群に由来する
  - ・ Migrant model: 移動個体はメタ個体群のどこかにランダムに由来する
- 年齢構成のある個体群において、年齢平均の  $F_{st}$  は、Migrant model では、

$$\overline{F_{st}} = \frac{1 + e_0(N/K - 1)}{2N[1 - L(1 - e_0)]} \quad (12.4)$$

となる。 $e_0$  は絶滅する局所個体群の割合、 $K$  は移入者の数、 $m$  は移動分散速度、 $L$  は

$(1 - \frac{1}{2N})(1 - m)^2$  である。 $K < 2Nm$  の場合、移動分散は個体群間の遺伝的分化を増やすが、

$K > 2Nm$  では、逆に遺伝的分化は減る。

Propagule model では、

$$\overline{F_{st}} = \frac{a + \frac{1-a}{2N}}{1 - L(1-a)}, \quad \text{where } a = e_0/(2K) \quad (12.5)$$

となり、この場合、移動分散はいつも個体群間の遺伝的分化を増やす。

Propagule model と Migrant model は両極端であり、その中間の場合も検討されている。 $\phi$  は新しくできた個体群中の2つの対立遺伝子が同じ元の個体群に由来する確率で、 $\phi = 0$  は migrant model であり、 $\phi = 1$  は propagule model である。そして、

$$K < \frac{2Nm}{1-\phi} + \frac{1}{2} \quad (12.6)$$

が満たされるとき、移動分散は個体群間の遺伝的分化を増加させる。この条件は、新しくできた個体群中の遺伝分散が、平衡時の個体群間の遺伝的分化より大きい事を意味する。すなわち、移入者がグループで移動する傾向が強いと（例えば、果実中の複数の種子など）、移動分散は個体群間の遺伝的分化を引き起こしやすい。

### Effects of local population dynamics

遺伝的分化の程度は、局所個体群の個体群動態にも影響を受ける。ここまで議論してきたモデルでは、新しい個体群は1世代でもとの環境収容量にまで増加すると仮定している。Ingvarsson (1997)は、新しい個体群が指数増殖すると仮定したモデルを提示した。原理的には、個体群増殖の遅れは新しい個体群の個体群サイズが小さい状態を長引かせるので、遺伝的浮動を増やす。一方、遺伝的分化は移動分散率が一定かどうかによって変わる。一定の場合は、小さな個体群への移入者は少ないので遺伝的浮動が重要になり、遺伝的分化が増える。しかし、移入者の数が一定の場合（移動分散率は可変）、小さな個体群は大きな個体群からの数多くの移入者によって攪乱されるので遺伝的分化は減る。

移動分散率と個体群サイズの関係には、さまざまな議論がある。例えば、環境収容量に近いような大きな個体群では、交配や資源をめぐる競争が強いので、有効な移動分散率は小さいだろう。

ここまでの議論では、メタ個体群における絶滅と再移入が個体群間の遺伝的分化を増やす可能性を議論してきたが、同時に、個体群内の遺伝分散は減らすように働く。移動分散が

種全体の遺伝分散にどう影響するかは、まだ議論できていない。

### 12.5 Metapopulation Processes and Effective Population Size

メタ個体群における有効個体群サイズを、関係する全てのパラメーターを考慮に入れて計算することは困難であり、数学的に扱いの難しいモデルになる。例えば、局所個体群間で再生産にばらつき ( $V$ ) のある場合、メタ個体群の有効個体群サイズは、以下の式となる。

$$N_e = \frac{nN}{(1+V)(1-F_{st}) + 2NVF_{st}} \quad (12.7)$$

これは、 $V$  が小さいときだけ、 $F_{st}$  の増加が  $N_e$  を増加させることを意味する。多くの関係するパラメーターを考慮に入れた Whitlock and Barton (1997) は、メタ個体群の動態は  $N_e$  を大幅に減少させると指摘した。一般的に言って、移動分散率が小さいときには遺伝的分化はメタ個体群の  $N_e$  を増やすが、局所個体群サイズが大きくなるときは、たとえ移動分散率が小さくても  $N_e$  は減る。

Hedrick and Gilpin (1997) は、 $N_e$  への局所個体群サイズの影響を調べた。原理的には、局所個体群サイズが増えれば  $N_e$  の増加が期待されるが、彼らの結果では、局所個体群サイズが増えても  $N_e$  はほとんど増えずすぐに上限に達すると示された。局所個体群サイズの環境収容量を無限大に設定すると、遺伝的浮動の影響が小さいときでも、移動分散はメタ個体群全体の遺伝分散を減らした。

以上の議論から、多くの場合は、分断化が有効個体群サイズと遺伝分散を減らすことが明らかである。

### 12.6 The Effect of Selection on Differentiation: The Island Model

ここまでは、個体群の遺伝的構造に対する自然選択の影響は無視してきたが、次の3つの主な理由により、自然選択を考慮に入れることは重要である。

- ・ 一般的に使われる遺伝マーカーの中立性はしばしば疑問視される。
- ・ 遺伝マーカーが中立でも、自然選択の影響を受ける遺伝子と連鎖しているかもしれない。
- ・ ゲノム中で自然選択の影響を受ける遺伝子は多く、それらは近交弱勢・局所適応・他種との相互作用に関わっている。これら遺伝子のゲノム中での位置と、中立な遺伝子の位置との比較によって、雑種強勢や局所適応などの予測が導かれる。

#### Spatial structure of selected genes

自然選択が個体群の遺伝的構造に影響するかどうかは、遺伝的浮動・遺伝子流動・突然変異といった他の要因との相対的強さで決まる。個体群サイズが小さいときには、中立な遺伝子の遺伝分散は選択の影響をうける遺伝子の遺伝分散とよく関係する (Figure 12.2)。

選択の影響をうける遺伝子の  $F_{st}$  は、自然選択の様式に依存する。超優性の場合、期待される  $F_{st}$  は中立遺伝子の  $F_{st}$  より低くなる。一方、局所適応に関わる遺伝子の  $F_{st}$  は、中立遺伝子の  $F_{st}$  より高くなる。

選択の影響を受ける遺伝子の遺伝分散は、個体群の存続に対する移動分散の影響を考える上で重要であり、第15章で事例が紹介されている。

#### Spatial structure of genes linked to selected genes

中立な遺伝子と選択の影響を受ける遺伝子の連鎖は、ゲノムの大きな領域に関係してくる。ゲノム中の位置の近さによって、連鎖の程度が影響をうける。

選択の影響を受ける遺伝子に連鎖している中立な遺伝子の遺伝分散は、個体群サイズが大きいほど強くなる自然選択の影響よりも、組換え率に強く影響を受ける。

中立な遺伝子の遺伝分散に自然選択が間接的に影響することはある程度知られおり、以



下のような現象が関係している。

- ・ゲノム中で組換えの少ない場所にあるマーカーの  $F_{st}$  は、組み換えがよく起こる場所のマーカーの  $F_{st}$  より高い。組換えの少ない場所での高い  $F_{st}$  は、局所適応に関係する遺伝子が存在することを示す可能性がある。
- ・自然選択がかかると、自家受粉による遺伝分散の減少がより大きくなる。これは組み換え率の減少により、自然選択の影響がより長く近縁個体間に残るからである。
- ・小さな個体群の存続に影響するようにならずに有害な突然変異が、近くの遺伝子座の遺伝分散を減らす (**background selection** と呼ばれる)。選択圧の低い突然変異はその周囲の遺伝子に与える影響は小さいが、その分ゲノム中に多く存在する。

## 12.7 Structure and Selection in Source-Sink Metapopulation

自然環境は不均一で、生物はさまざまな環境に遭遇する。このため、地理的に分布が広い個体群は、再生産が死亡率を上回るのに十分でないような場所にも生息しており、そのような **sink population** は再生産が活発におこなえる **source population** からの移動分散によって維持されている。

### Neutral genetic structure

人間活動によって **source-sink** 型のメタ個体群はより多く作られた。例えば森林の分断化の結果、大きなパッチは **source population** として維持され、その周りに数多くの小さなパッチ (**sink population**) が作られている。小さなパッチは独自に個体群を維持することはできないので、管理者にとっては保護の必要のないパッチだと見なされるかもしれない。そのため、**sink population** が全体の遺伝分散を維持あるいは増加させるのにどの程度役立っているかを知る事は重要である。

Gaggiotti and Smouse (1996)と Gaggiotti (1996)は、**source-sink** 型のメタ個体群において、移動分散の異なるタイプ（一定の移動分散・さまざまなタイプの確率的な移動分散）がどう影響するかを調べた。

移動分散は、本来確率的なものであり、移動分散の全くない期間が長期間続く事もある。 そのようなとき、遺伝的浮動の影響は大きくなり、sink population 内の遺伝分散は減って sink population 間の遺伝的分化は増える。 そこには、個体群サイズの減少速度や移動個体数のばらつきが影響する。

また、遺伝的分化の増加は、分断化された個体群に一時的なレフュージアをもたらし、再移入や遺伝子流動を増やすかもしれない。 しかし、それはどのような遺伝的分化が蓄積されるかにより（第9章参照）、何も利益をもたらさないこともある。

### Fixation of beneficial alleles

局所環境への適応進化は、生息に適した遺伝子の自然選択と、そのような遺伝子の頻度を下げようとする遺伝子流動の両方の影響を受ける。周辺にある **sink population** では個体群サイズに比べて移入個体が多いので局所的な自然選択は打ち消されるかもしれない。

このような現象は、**sink population** やメタ個体群の進化可能性を失わせるかもしれない。しかし、この予測は、**sink population** にいつも一定の移動分散があることを仮定しており、非現実的である。実際は、移動分散は有ったり無かったりとはばらつくはずである。移動分散のばらつきは、**sink** と **source** で遺伝的分化をもたらすことがあると指摘されている。また、この予測は中立な遺伝子に基づいているが、有益な突然変異はより早く **sink** に広がる事もわかり始めている。**sink population** の進化可能性が評価されるには、より多くの研究が必要である。

## 12.8 Concluding Comments

もっとも現実的な条件では、生息地の分断化は種レベルでの遺伝分散を減らす。これは、遺伝的浮動が増え、有効個体群サイズが減るからである。

分断化の影響は、元々の個体群が連続的に分布していたか不均一に分布していたかに依存して変わるだろう。連続的に分布していた種では、分断化は元々あった遺伝子流動を減らし、有効個体群サイズを減らす。不均一に分布していた種では、遺伝子流動は大きく影響されなくても、局所個体群の絶滅可能性の増加により有効個体群サイズが減る。いずれの場合でも、種の進化可能性は大幅に減ることになる。

分断化など複雑な状況を単純化して理解しようとすることは、重大な誤解につながる可能性がある。1つの良い例は、遺伝分散を維持するためには、一つの大きな個体群を保護するより、ある数の小さな個体群を保護することが重要であるという議論である。これは島モデルの予測に基づいており、多くの非現実的な仮定に依存している。より複雑なメタ個体群モデルは、この予測には間違いがあることを指摘している。

過去十年の間に、メタ個体群の遺伝構造やその保全生物学への示唆に関わる研究は増えている。大きな進展があったが、まだ重要な問題が残っている。特に、メタ個体群の遺伝構造に対する自然選択の影響はほとんど扱われていない。