

## Contemporary evolution meets conservation biology

Stockwell, C.A., Hendry A.P. & Kinnison M. T. (2003) Trends Ecol Evol Vol.18 No.2 p94-101

人間活動は異常に大きな選択圧となっている。進化可能性、進化的に有効な単位など、保全生物学は進化理論に基づいている。ほとんどの研究者は、進化は長期的なタイムスケールで起こると考えているが、同時代的(contemporary)進化の証拠から、短期的にも考慮が必要であることが示唆される。contemporary evolution は外来種の定着、環境変動への応答、絶滅危惧個体群の管理など多くの文脈で保全生物学に関わる。

### What is contemporary evolution?

- ❖ 二、三百年(世代?)以内で起こる進化的変化。
- ❖ 速度の速い遅いはその計測時間に基づいて解釈されなければならない(Fig.1)。同じ世代数でも、進化速度は種によって非常に広い範囲の値となる。
- ❖ Contemporary evolution は稀と考えられてきたが、実際には一般的に見られる可能性。人為的な攪乱がさらにこのような進化を増加させる可能性がある。

### Contemporary evolution の事例

*Poecilia reticulata*(グッピー)では捕食圧の変化で、4-11 年の間に劇的な生活史の変化が生じた。

*Oncorhynchus*(サケの一種)では異なる繁殖環境にある個体群では 13-26 年で適応が生じ、部分的生殖隔離が生じた。

他にも動植物共に多数の例(Table 1)

- ❖ 多くの例が新規個体群の確立(colonization)または現存個体群の環境変動(*in situ* disturbance)に伴うもの。人為的な増殖・遺伝子浸透・選択的開発によるもの。
- ❖ Contemporary evolution の起きる条件: 高い遺伝率(heritability)と方向性選択(directional selection)の強度の増加
- ❖ 自然個体群では方向性選択勾配はの中央値は 0.16。中程度の遺伝率(0.25)を仮定すると、典型的には 1 標準偏差の進化的変化がわずか 25 世代で生じうる(Box 1)。しかし、選択圧一定の仮定は非現実的。
- ❖ 導入は急速な環境変化による適応度地形のピークの移動のようなもの。選択圧は新たなピークから遠いところで強く、ピークに近づくに従って弱まる(Box 1)。
- ❖ 進化が決定論的方程式に従うのも非現実的。空間的・時間的変動の影響を受ける。選択圧が強すぎるときには、個体群が絶滅することも(Box 2)。
- ❖ 他にも多数の進化速度・進化軌道に影響する要因(個体群サイズ・遺伝子流動・遺伝分散・遺伝共分散・複雑な選択のパターンなどの相互作用: Boxes 2,3)

- ❖ これらの複雑さから、経験則は限られた効用しかない。保全生物学者は進化理論に精通する必要がある。

### Box 1. Evolutionary change in quantitative traits

- ☞ 世代当りの平均的形質値の変化  $z$  は  $z=G$  ( $G$ :相加的遺伝分散、 $\beta$ :選択勾配)
- ☞ 形質が複数ある場合にはベクトルと行列で同様に表すことができる。
- ☞ 攪乱によって形質の最適値が変化した場合(Fig. I)、現在の形質値は不適応になり、方向性選択がかかる。その強さは  $\beta$  ( $z$ :平均形質値、 $\theta$ :最適形質値、 $P$ :表現型分散、 $\omega^2$ :安定化選択の強さ)

$$\beta = \frac{-(z - \theta)}{\omega^2 + P}$$

- ☞  $\beta$  の値が小さいほど(適応度関数は急峻) (Fig. II)、現在の平均形質値が新たな最適形質値との差が大きいほど、進化的反応は大きくなる。

### Box 2. Interactions between selection and demography

- ☞ 進化理論を回復プログラムに組み込む際、選択・遺伝子流動・個体数の相互作用の正確な評価が問題。
- ☞ 小個体群は一般に適応進化の潜在能力が限られているとされる。長期的適応には有効集団サイズ 500 ~ 5000 が必要と推定されているが、大雑把なものでしかない。
- ☞ 以下の理由により、集団サイズの増加は必ずしも contemporary evolution を保証しない。
  1. 人為的な過剰な個体数の増加は、適応的遺伝子型にも密度依存的リスクをもたらす。
  2. 個体数の増加は人口学的・遺伝的浮動を減らすが、適応に必要な遺伝的多様性そのものは増やさないかも知れない。
  3. 人為的な繁殖は、自然な交配と選択のパターンを崩壊させる
- ☞ 選択の効果も一般化できない。環境変動の直後には、増加した選択圧によって個体数の初期減少が起こり、適応や密度効果の緩和によって適応度が増加するまで続く(Fig.I A)
- ☞ 選択が強すぎて、初期減少によって個体数が人口学的リスクが高いレベル(Fig.I C)まで低下すれば、個体群は適応に向かっているにも関わらず絶滅する(Fig.I B)。
- ☞ 拮抗的多面発現などの遺伝的制約も個体群の自然選択に対する応答に影響する。遺伝子流動の影響については Box 3 で考慮。

#### Box Glossary

Effective population size( $N_e$ ): 現実の個体群と遺伝的変異の喪失速度が等しい理想集団サイズ

### Box 3. Gene flow and contemporary evolution

- ☞ 遺伝子流動はジキルとハイドのような二面性をもつ。

#### 保全の場合

ジキル: 個体群の遺伝的変異を増加させる。レスキュー効果。

ハイド: 局所的適応を妨げる。その効果は移住個体が多く、局所環境に適応しておらず、定住個体と自由に交配できる場合に、大きくなる。

#### 外来種の管理の場合

ジキル: 不適応な個体を導入すれば、局所的適応を妨げられる。

ハイド: しかし、通常、侵入個体群は遺伝的多様性が制限されているので、継続的な遺伝子流動は更なる適応を後押しする可能性がある。

- ☞ 同じ割合の移入個体でも、その効果は時間的に変化する。たとえば、個体群の分化が進めば、交配後隔離や交配前隔離が進化する。これらによる遺伝子流動の減少は、更なる分化と遺伝子流動の制限を自己強化的に引き起こす。
- ☞ 従って、効果的な保全策は選択・遺伝子流動・回復プログラムの過程によって異なる。たとえば、初期の遺伝子流動や人為的繁殖は人口学的な閾値以上に個体数をするのに効果的だが、更に適応によって繁殖力を増加させるには、これらを止める必要があるかもしれない。
- ☞ *Felis concolour coryi* (Florida panther)のモデルでは、最初は十分な遺伝子流動、その後は遺伝子流動レベルを減少させることによって、局所的に適応的な対立遺伝子の喪失を防いで遺伝的復元をすることができると示した。
- ☞ 遺伝子流動のコストと利益はケースバイケースである。

### Contemporary evolution and the ‘ Evil Quartet ’

‘Evil Quartet’: contemporary evolution を引き起こす最も重要な人為的要因。過剰採集・生息地分断化または劣化・外来種・絶滅の連鎖。

#### Overharvesting

採集は多くの場合、表現型に関して選択的(例: 大きい個体など)。特に捕獲速度が自然死亡率を上回る場合に contemporary evolution を引き起こす。

*Menidia menida* (Atlantic silversides トウゴロイワシ科)の例: 捕獲個体群で様々なパターンの採集をシミュレートすると、2,3 世代でかなりの生活史進化。また、生物量収量も減少。

*Thymallus thymallus* (カワヒメマス)の例: ノルウェイ周辺の個体群では、刺し網漁が行われた後には、繁殖ステージがより若く小さい個体になった。漁獲圧低下後には、繁殖年齢・サイズが再び大きくなった。しかし、常にこのような急速な回復が起こるわけではない。

#### Habitat degradation

- ❖ 多くの contemporary evolution は局所的な生息地劣化に関連。これは、特定の種が生息地劣化に適応できることを示すが、多くの場合は絶滅リスクが増加。
- ❖ 生息地分断化は多くの場合、個体群サイズの減少と孤立をもたらす。分断化された景観は一般に移動を制限し、適応的遺伝子が広まるのを妨げる。小さい個体群サイズは環境変化に対する適応

的反応能力を危うくする(Box 2)。

- ❖ 明期と二酸化炭素の機構の変化に対する適応の最近の報告例？
- ❖ 生息地劣化と分断化の下では、個体群の連結性と遺伝子流動の復元が管理の選択肢となるだろう。しかし、局所的適応が起こっている場合などもあり、十分な考慮が必要(Box3)。

### *Exotic species*

- ❖ 外来種は生物多様性に対する最大の脅威の一つ。多くの contemporary evolution の例には外来種が含まれ、外来種の分布拡大速度に影響しているかも知れない。
- ❖ 移入初期には少数個体で存続し、あるときに突然'爆発'する、というのが典型的。
- ❖ このパターンは(1)急速な分布拡大の前に、局所的条件に適応するための初期期間が必要、または(2)好適な環境条件が生じるまで個体数が抑制されている、ことを反映？
- ❖ 前者の場合、小さい個体群サイズは進化的潜在力を制限する。
- ❖ いずれの場合にも、移入直後の新個体群は脆弱なはずなので、管理者はこの段階での制御に焦点を当てるべきである。
- ❖ 侵入動態にも影響する可能性。例えば、遺伝率が高く、空間的異質性が低いほど外来種は進化的応答が速く、急速に侵入した。空間異質性の低下は、他の外来種の侵入の成功によっても生じ、更なる外来種の侵入を招くかもしれない。
- ❖ 外来種の制御における影響：大量の除草剤と殺虫剤の適用は抵抗性の進化をもたらした。このことが知られてから、進化可能性を低下させるような処置がとられるようになった。  
e.g. 異なる薬品をローテーションで使う、遺伝子流動を増大させて contemporary adaptation を妨げ、個体群の平均適応度を低下させる

### Conserving endangered species

- ❖ 絶滅危惧種の捕獲個体群や野外の避難個体群ではしばしば遺伝的多様性が低下、祖先個体群から分化を遂げる可能性もある。
- ❖ これらの個体群が“遺伝的繰返し”として設けられた場合、分化によって元の個体群への再導入が困難に。元の個体群との遺伝子流動を維持することで過度な分化が防止できる。
- ❖ 他にも、捕獲個体群の環境を自然個体群での環境を模倣したものにする、個体群サイズを小さくすることで適応を減少させる、など。後者では近親交配や遺伝的浮動に注意。
- ❖ contemporary evolution が普遍的であるということは、捕獲個体群の見方自体を変えるべきであることを示唆。特定の形質の静的な予備というよりは、動的な進化可能性の予備。保護個体群の適応を妨げようとする試みは個体群の成長と存続を危うくするかもしれない。

### Future directions

保全生物学者は長期的進化だけでなく、短期的な進化も考慮すべきである。より進化を考慮にいれた将来的な保全戦略を提案する。

### *Adaptation: now or later?*

- ❖ 現在の多くの保全は、個体群内・間の遺伝的変異の特定とその保全、変異喪失の影響の最小化を強調する。
- ❖ 個体数の維持・個体群存続性の促進・遺伝的変異の保存と適応の維持は完全な両立が難しい。ほとんどの適応は遺伝的変異の喪失を伴う。遺伝子流動も同様(Box 3)。
- ❖ 最適な戦略は局所的適応の程度・遺伝子流動の量・近親交配の履歴などの様々な要因に依存。
- ❖ 現在の適応と遺伝的多様性(おそらく将来の適応)とのいずれを優先させるか、目標を決定する必要がある。

### *Quantitative traits and conservation*

- ❖ 中立マーカーの変異と量的形質の変異との関係？浮動・遺伝子流動・選択が非平衡な条件(多くの個体群がそう)では、中立変異と適応変異の関係はさらに希薄だろう。
- ❖ 中立マーカーで構造がないからといって、移植などで個体群間に遺伝子流動を確立することは大きな問題がある(外交配弱勢など)。適応や遺伝子流動が時間的に変化した場合に起こりやすい。
- ❖ 中立変異の研究は、量的形質の遺伝解析によってさらに評価されるべきである。

### *Managing selection (pilot releases)*

- ❖ 保全の目標を達成するためには、進化の操作をどの程度すべきか？捕獲個体群での適応は好ましくないが、野外個体群での環境変化に対する適応は望ましいものかもしれない。
- ❖ 野外での選択は強すぎる可能性がある(Box 2)。中間的な環境で数世代、選択をかけて影響を緩和する、リリースする前に適応できそうな家系をスクリーニングする、など。試験的リリースを行ってモニタリングすることで可能。

### *Research within restoration efforts*

復元生態学や多くの保護種の回復計画は、新たな環境や改変された環境への適応過程の野外実験の大きなチャンスを提供する。

## **Concluding comments**

- ❖ 多くの実際の個体群は、ここで挙げた要因が複数同時に作用しているために、さらに複雑な contemporary evolution に直面しているだろう。
- ❖ contemporary evolution の保全生物学への応用は始まったばかりなので、ここでは確固とした指針を示すことはできない。今後の研究が望まれる。

## Glossary

### **Directional selection**

1 つの極端な形質値の個体がより高い適応度を持ち、その値に向かって個体群の平均形質値の方向的なシフトが生じる

### **Gene flow**

移住個体の繁殖の成功による、個体群間での遺伝子の交換

### **Genetic drift**

サンプリングエラーによる遺伝子頻度の確率的変動、小個体群でよく見られる

### **Hiritability ( $h^2$ )**

特定の形質のうち、相加的遺伝的基盤を持つ表現型変異の割合

### **Selective gradient**

他の形質を一定にした場合の、特定の形質と適応度の相関