

Plant ecotypes: genetic differentiation in the age of ecological restoration

Hufford K M & Mazer S J (2003) *Trends in Ecology & Evolution* 18:147-155

Introduction

- ・ 外部からの個体（種子）の導入による絶滅危惧植物の個体群復元
- ・ 植物は分散能力が限られているため、同種内においてもそれぞれの生育環境に適応的な生態型（ecotype）を示す
 - そのため外部からの個体の導入は、異系交配（outbreeding）による遺伝的な悪影響を及ぼす可能性

Population genetic effects of translocation

A. Founder Effect

- ・ 復元先の個体群が既に消滅し、導入する個体が少数である場合にはボトルネック効果による悪影響が顕著
- ・ 具体的な2つの事例
 - ◇ アマモ（*Zostera marina*）の復元個体群の事例
 - 復元された個体群では対照個体群より遺伝的多様性が低いほか、適応的形質（種子発芽率・有性繁殖シュート数）も低い
 - ◇ マウナケアの銀剣草（*Argyrophium sandwicense ssp. sandwicense*）の復元個体群の事例
 - 1500個体からなる復元個体群はわずかに数個体の導入個体に由来し、厳しい遺伝的ボトルネックが存在。今後適応度への影響が懸念される

B. Genetic Swamping

- ・ 復元先の遺伝子型が次第に導入された個体群の遺伝子型へ置き換わる“cryptic invasion”
- ・ 交雑による遺伝子浸透がなくても、導入個体群の数や適応度がlocalな個体群に勝っていれば生じる
- ・ 具体的な事例
 - ◇ ユーラシアから北アメリカに導入されたヨシ（*Phragmites australis*）の事例
 - クロロプラストDNAの解析の結果、ユーラシア型のヨシが（交雑なしに）優占しつつある
- ・ 同種内において、「交雑」により導入個体群のgenetic swampingを報告した事例はない。ただし同属内での導入種による遺伝的浸透が生じた事例は存在する

C. Heterosis and Outbreeding

- ・ 種内交雑が生じる場合、子孫のlocalな環境への適応度は親個体群間の遺伝的分化の状態に依存し、雑種強勢“heterosis”や外交配弱勢“outbreeding depression”が生じる

個体群の分岐が遺伝的浮動に起因する場合 F1における雑種強勢の発現

- ・ 劣性有害遺伝子のマスクキングや超優性、親個体群ごとに固定している遺伝子座間の相互作用

遺伝的に異なる個体群が交雑する場合 外交配弱勢の発現：Box 1

dilution：自然選択により個々の局所環境に適応的な対立遺伝子が選択・固定した個体群どうしの交配で生じる。F1世代では元の環境へ適応的な対立遺伝子の頻度は50%に希釈される

hybrid breakdown：共通適応な**遺伝子複合体** (co-adapted gene complexes) の効果が崩壊することで生じる。個体群ごとに遺伝的な履歴がことなり、エピスタシスのある遺伝子座のセットが個体群間で異なる場合に生じる (**Epitype**)

遺伝子複合体がlocal adaptiveでなくても発現。同環境に適応していても発現。

F1世代では適応度に変化はないが、2世代目以降からは組換えが生じてエピスタシスが崩壊することで交配個体の適応度が低下

Experimental studies of intraspecific hybridization

- ・ これまでの多くの研究が交配親とF1の適応度を比較 (Table1)
- ・ 近年ではF2世代以降の適応度を検証した研究も増加
- ・ 交配相手との距離によりF1の適応度が変化、中程度の距離で最も適応度が高い場合が多い
近交弱勢と外交配弱勢の両方の効果

交雑子孫の適応度は・・・研究で扱われた世代数、個体群間の距離、環境の空間不均一性、個体群の近親交配の程度、外交配弱勢のメカニズムの違い、共通適応な遺伝子座間の連鎖の強さ・・・などで変化 (Box 2)

Box2：交雑が適応度に及ぼす影響を実際に観察した例

- (a) **Heterosisのみ**：F1での適応度増加。2世代からはホモ接合が生まれるため低下。
- (b) **Dilution**：local adaptiveな遺伝子の発現がF1で半減。F2以降ではホモ接合の再現や選択により回復。
- (c) **Hybrid breakdownのみ**：F1では変化ないがF2ではco-adaptive gene complexesの崩壊で適応度減少。
- (d) **Heterosis & hybrid breakdown**：F1で増加するもののF2で減少。

Detecting local adaptation and risks of translocation

A. Common garden studies

- ・ 均一な環境で生育させることで、表現型の差異から個体群間の遺伝的差異を推定
ただしそれが自然選択(ecotype)によるものか遺伝的浮動によるものかは検出不可能

B. Reciprocal transplants of parental genotypes

各個体群由来の個体をそれぞれの局所環境で栽培し、適応度を比較 個体群間の変異が自然選択による適応的な反応によるものかを検証 (Homesite Advantage)

ただし、局所環境に適応的な遺伝子複合体が存在するときは、2世代目以降に組換えが生じない限りは両親と同じ適応度

C. Relative performance of hybrids and parents

- ・ 以上の方法を使用し、F1世代以降の適応度も検討することで、雑種強勢やDilution, Hybrid Breakdown

の効果を検証することも可能 (Box 2)

D. Molecular marker assay

遺伝子マーカー…多くの場合中立であるため適応的な変異 (生態型) を評価することが困難
創始者効果、genetic swamping、個体群間の遺伝的分化の度合いを検出するには有効

例) 創始者効果による遺伝的変異の喪失：銀剣草やシロツメクサの仲間 (*T. Amoenum*)

Delineation of seed zone

【Seed transfer zone】…nativeな個体を導入しても適応度への悪影響がない地理的範囲

個体群の復元において留意すべき点

1. 配弱勢を防ぐため可能な限り再生サイトから近い場所から個体を導入する
地理的な「距離」は常に指標となるとは限らない。遺伝的変異は環境不均一性を反映しているため、標高、土壌、気候、病原体や捕食者などの生物・非生物的環境を一致させる努力をすべき
2. 生活史特性の考慮
交配システム 遺伝子流動や個体群間の遺伝的分化の程度に寄与
(例) 自殖常習ではecotype/epitypeを形成しやすく、他殖常習ではSeed transfer zoneは広い範囲をとる
3. 個体群の変異幅が十分包含され、ボトルネック効果が回避できるほどの、十分な数を導入する

Conclusions

今後必要な研究 (Box 3)

- ・ 外交配弱勢が個体群の長期的な存続に与える影響
 - 交雑により生じた適応的でない遺伝子型は自然選択により効率的に除外されるのか？
 - ◇ 導入の際にいくつかの遺伝子型を混ぜるのか？ localな遺伝子型のみを使用するのか？
 - 繁殖に失敗する雑種の存在により有効集団サイズが減少し、個体群の長期的な存続に影響を及ぼさないのか
- ・ 外交配弱勢が生じる時期
 - F2世代以降で影響が顕著となる可能性があり、多世代にわたる研究が必要
- ・ 種内交雑と外交配弱勢の影響予測
 - 多くの種における研究から普遍的な知見を得る必要
 - ◇ (例) 自殖優勢種は個体群間の差異が生じやすいため外交配弱勢の影響を受けやすい、など
- ・ 対象となる種の局所環境への適応の強さ
 - Seed transfer zoneを描くためには対象種がecotypeかepitypeかを持つかを検証可能な研究が必要