

Molecular Ecology (2008) 17, 325-333

Genetic adaptation to captivity in species conservation programs

RICHARD FRANKHAM

Abstract

野生において生存が危うくなった場合、種を絶滅から救うために、飼育繁殖を行わなければならない。飼育されている種は飼育環境へ遺伝的に適応する。集団が野生環境に戻された場合、このような遺伝的な適応は非常に有害なことがある。本論文では、以下の3つについて、経験的な証拠に基づきレビューを行う。

- i) 飼育下での適応変化の遺伝的な根拠
- ii) 飼育への遺伝的適応の大きさに影響を与える要因
- iii) 飼育への遺伝的適応の有害な影響を最小化する方法

飼育への遺伝的適応は、主として野生において有害な対立遺伝子や部分的に劣性の稀な対立遺伝子によるものである。飼育への適応の大きさは、飼育下の淘汰の大きさ・遺伝的多様性・有効集団サイズ・飼育世代数に依存している。飼育への遺伝的適応を最小化する方法としては、飼育世代の最小化が非常に効果的であるが、ほとんどの動物の場合、現実的ではない。集団を分けて飼育し、分集団間で交配させることで、野生に再導入される場合の遺伝的適応の有害な効果を最小化できる。何世代も飼育された種の再導入を行うときに、飼育への遺伝的適応による大きな影響が予想される。この長期飼育された種に関する課題は早急に扱われるべきである。

Introduction

- 多くの種が人為的影響によって絶滅の危機→飼育繁殖が必要
...ハビタットの破壊・過剰利用・汚染・競争者や病原菌など外来生物の導入
- 陸上脊椎動物のうち、約 2000-3000 種が飼育繁殖されている
ex. アダックス(*Addax nasomaculatus*)、クロアシイタチ(*Mustela nigripes*)、カリフォルニアコンドル(*Gymnogyps californianus*)、モウコノウマ(*Equus przewalskii*) etc...
一方で、動物園などの飼育機関のスペースは限られている
- 植物：イギリスのキュー植物園やアメリカの植物保全センターなどが活動
- 飼育繁殖プログラムは、野生へ戻すことが前提である
- 少なくとも、121 種（うち 68 種が絶滅危惧）の鳥と哺乳類で再導入が行われた
ex. クロアシイタチ、モウコノウマ、カリフォルニアコンドル、ガムクイナ(*Gallirallus owstoni*)、マウナケアギンケンソウ(*Argyroxiphium sandwicense*)

- 飼育による有害な遺伝的变化は、野生に戻したときに繁殖や生存を危うくする

- 飼育によって起こりうる 4 タイプの有害な遺伝的变化
 - i) 遺伝的多様性の消失
 - ii) 近交弱勢
 - iii) 新しい弱有害突然変異の蓄積
 - iv) 飼育環境への適応

→ 今回のレビューの中心
- 飼育への適応は自然選択を通しておこる
- 飼育への遺伝的適応は、おそらくかなり大きい
 - ex. 25 世代飼育された野ネズミ (*Rattus norvegicus*) の例...King (1939)
飼育個体の低年齢初産・繁殖期間の増加・産子数の増加、不妊メスの減少
 - ex. ショウジョウバエ (*Drosophila*) の例...Frankham & Loebel (1992) など
84 世代で繁殖適応度が 3 倍、8 世代で 2 倍に増加
 - ex. オオモンシロチョウ (*Pieris brassicae*)
100-150 世代飼育した集団は、野生から導入した新系統よりも生産力が大きい
- 飼育環境で選択された特性は、自然環境では不利である
シチメンチョウ・両生類・植物・魚・昆虫で報告あり
 - ex. サケ科魚類のマスノスケ (*Oncorhynchus tshawytscha*) の例...Heath *et al.* 2003
 - ・孵化系統は小さな卵サイズを進化させていた
 - ・この系統を放流した地域の野生集団の卵サイズが小さくなり、適応度が低下
 - ex. 飼育放流魚の繁殖成功率は野生系統の 5-15% という報告...Leider *et al.* 1990
- 飼育した絶滅危惧種を野生に再導入する際に、かなりの困難が予想される
その理由として、飼育への遺伝的適応は有力な理由の 1 つだろう
- 再導入の成功率に関する様々な見積もり
 - ・ 38% (Griffith *et al.* 1989)、53% (Wolf *et al.* 1996)、26% (Fischer *et al.* 2000)
- 多地域からの移動による再導入は、飼育個体を用いる場合よりも成功しやすい
 - ・ 成功率...多地域から 75% vs. 飼育個体 38% (Griffith *et al.* 1989)
 - ・ 成功率...多地域から 71% vs. 飼育個体 50% (Wolf *et al.* 1996)
- 飼育・再導入における課題として、飼育への遺伝的適応は、今のところ直接的に取り組みられていない
- ここまでで示した証拠から、飼育への遺伝的適応は非常に深刻な問題
→ 再導入の可能性のある集団に関しては、飼育への遺伝的適応を最小化すべき
- 本論文で扱う内容
 - i) 飼育下での適応変化の遺伝的根拠とその意味
 - ii) 飼育への遺伝的適応の広がりや決定する要因
 - iii) 飼育への遺伝的適応の有害効果の最小化の意味
- 絶滅危惧種は実験には不適

キイロショウジョウバエ(*Drosophila melanogaster*)による実験結果が多い
この種は、保全遺伝学・進化遺伝学における信頼できるモデルである

Genetic basis of adaptation to captivity

- 野外において平衡状態にある集団...突然変異-淘汰バランスにある
→繁殖適応度に関わる遺伝的多様性は、低頻度で弱有害の劣性対立遺伝子の影響
- キイロショウジョウバエ幼虫の生存能力の変異
→単に突然変異-淘汰バランス下での対立遺伝子が原因

- 平衡化淘汰...中程度の頻度で維持される対立遺伝子をもたらす
関連した遺伝子座は相対的に少ない
→・ヘテロ接合体が有利な遺伝子座は少ない
 - ・頻度依存的な選択は少ない
 - ・多型的な遺伝子座は選択圧の時空間変異で維持されている

- 飼育集団が野生に戻されたとき、飼育への適応が有害な理由
野生においては稀もしくは有害であるが、飼育下では適応的な対立遺伝子の存在
- 以下の5つの実験的証拠はこのシナリオを支持する
 1. 野生では頻度が低い対立遺伝子が養殖集団で高頻度だった。
 2. ラセンウジバエ (*Cochliomyia hominivorax*) において、低い酵素活性をもたらすグリセロール 3-リン酸に関する対立遺伝子が、飼育下で高頻度であった。その結果、飛翔能力が低下し、野生環境での適応度が低下した。
 3. オリーブバエ (*Dacus oleae*) において、飼育前は頻度が 1%だったアルコール脱水素酵素に関する対立遺伝子が、飼育下で 40%になった。
 4. キイロショウジョウバエにおいて、有効集団サイズ(N_e) = 500 で 50 世代維持した集団を複数用意した。異なる集団をかけ合わせたところ、異系交配弱勢を引き起こした。すなわち、異なる集団は異なるレアアイルをもっていた。
 5. キイロショウジョウバエにおいて、 $N_e = 500$ と $N_e = 250$ の集団を用意し 45 世代飼育した。この二つを掛け合わせた集団は、かけ合わせない集団よりも、野生環境下での適応度が高かった。このことは、野生で有害な劣性のレアアイルが含まれることを示している。
- キイロショウジョウバエにおいて、飼育開始時のレアアイルが飼育環境の適応的だという報告がある

Factors determining genetic adaptation to captivity

- 飼育下で世代を積み重ねた場合の遺伝的变化 (GA_t) の予測式

$$GA_t \sim Sh^2 \sum (1-1/2N_e)^{t-1} \dots \text{式①}$$

S : 淘汰差、 h^2 : 相加的遺伝分散、 N_e : 有効集団サイズ、 t : 飼育世代数

Sh2 は初期世代と次の世代における浮動による遺伝的多様性の消失を考慮した選択への反応である

- 飼育への適応は、選択の強さ・遺伝的多様性・有効集団サイズ・飼育世代数と関係
- 野生集団から飼育集団へ個体を移住させることは、飼育への適応を低下させる
ただし、希少種や絶滅危惧種では、野生からの移住は現実的でない
- これらの予測を支持する実験
 1. キイロショウジョウバエにおける飼育への遺伝的適応...世代とともに増加
ほかのショウジョウバエや魚、植物でも同様の報告がある
 2. 選択の強さに関連した研究も多くある
密度が高い場合、世代あたりの適応度の増加率は大きい (Table 1)
飼育サイズを一定にすると世代あたりの適応度の増加率は小さい (Table 1)
 3. キイロショウジョウバエの飼育への遺伝的適応...遺伝的多様性と関係
異系交配させた集団は、近交係数が 0.59 の集団よりも適応が早かった
 4. 有効集団サイズが大きいほど、飼育への適応が大きかった
ショウジョウバエ、マウス、コクヌストモドキ、トウモロコシなどで報告

Mean for minimizing the deleterious consequences of genetic adaptation to captivity

- 飼育への遺伝的適応は野外での適応度の低下させる
→飼育への遺伝的適応を最小化する工夫が必要
- 式①から予測できる最小化の方法
 - i) 飼育世代の最小化
 - ii) 淘汰の最小化
 - iii) 遺伝的多様性の最小化
 - iv) 有効集団サイズの最小化
- 加えて、野生集団から飼育集団への移住は飼育への遺伝的適応を小さくする
- ただし、これらは常に実行可能なわけではない
→遺伝的多様性の最小化は、近親交配の最小化や進化ポテンシャルの維持と対立

Minimizing generations in captivity

- 飼育世代数の最小化...飼育への遺伝的適応の最小化に最も効果的
- 可能な限り、早く野生に戻すことが最善
- 植物の場合、休眠種子の貯蔵によって、世代数を最小化できる

キュー植物園により、14,000種の種子を保存(Millennium Seed Bank Project)
種子保存は種子休眠の特性を持たない植物では使えない(例えば多くの熱帯の種)

- 小型の動物の中には低温保存が可能なものがある
凍結した受精卵や精液から生きた個体を生み出す技術も有効
- 理論的には、高齢で繁殖させることで飼育世代数を小さくできる
ただし、高齢だと繁殖しない/産子数が低下する場合もあるので注意が必要
- このオプションは多くの動物で現実的でない

Minimizing selection

- 飼育環境を野生環境に似せることで淘汰は最小化できる
しかし、多くの飼育繁殖では捕食者が除去されたり、寄生者・病気を最小化したり
するため現実的ではない
- 動物園など多くの施設でスペースは有限…自然に近い環境をつくるのは難しい
- 飼育サイズを一様にするすることで、飼育への遺伝的適応を遅くできる
ただし、キイロショウジョウバエにおいて、飼育サイズが一様な集団と飼育サイズ
がばらつく集団を、野生に近い環境に戻したときの適応度に有意差なし

Reducing genetic diversity by fragmentation

- 複数の場所に分けて集団を作ることで、飼育への適応を最小化できる
→個々の集団の N_e は小さくても、全体としては遺伝的多様性を大きく保つ
- 絶滅危惧種の飼育集団は、一般的に複数の場所で管理される。
→個々の機関の収容力の問題、カタストロフ(火事や病気)のリスクを最小化
- 近交弱勢回避のため、別の飼育集団から動物を移動させる処置がとられてきた
→コスト大、病気のリスク…最適な戦略でない場合も
- 複数に集団を分ける戦略の評価
・一つの大きな集団と、トータルサイズが同じ複数の集団を50世代飼育して比較
→野生環境に戻した場合の適応度は、複数の集団に分けた方が大きかった (Fig. 1)
- 個体の移動のリスクとコストの減少に力を注ぐべき
→輸送中の事故やストレスは個体への負荷が大きい
→輸送により感染症が広がると飼育集団が絶滅する可能性もある
- 人工授精のような技術があれば、受精卵を動かすという選択肢もできるが、多くの
絶滅危惧種では開発が進んでいないし、開発にはコストがかかる
- 小集団では近親交配のレベルが高くなる
→ときどき、違う集団の個体を交配させる必要がある

- 飼育への遺伝的適応が、野生では弱有害なレアアレルによるなる場合、異なるアレルをもつ異なる飼育集団を活用すべき
- 飼育集団間の交配は、野生における適応度の回復の基礎となる
- 様々な N_e で 45 世代飼育した集団を、 N_e ごとの反復集団を交配させてつくった集団は、野生環境に似せた環境で適応度の回復を示した (Fig. 2)

Immigration from wild into captive population

- 野生集団からの移住によって、飼育への遺伝的適応を小さくできる
 - ・ 飼育初期集団への移住よりも世代が進んだ集団への移住の方が、効果が大きい
 - ・ 低頻度の移住よりも、高頻度の移住の方が、効果が大きい
- 多くの絶滅危惧種では、野生からの移住は現実的ではない
- ニジマスでは、飼育第一世代の野外での適応度は、野生集団と同程度であったが、飼育下で世代交代が進むと、野外での適応度が減少した

What if the wild environment has changed since foundation of captive population?

- 長期間飼育している間に野生での環境は変化しているかもしれない
- そういう場合、飼育集団すべての個体を交配させたものを再導入に使うべき
 - 高いヘテロ接合性と遺伝的多様性をもった新しい野生集団をつくる
 - 野生に定着するための十分な適応度と新しい環境への進化可能性を持ちうる
- この問題を取り扱った研究は今のところ見当たらない

Recovery of wild fitness after reintroduction

- 集団に遺伝的多様性が残されていれば、自然選択を通して適応度は回復できる
- キイロショウジョウバエの例
 - ・ $N_e = 500$ で 50 世代飼育した集団の野外での適応度は、野生系統の 14% だった
 - ・ 野外環境で 12 世代飼育したら、適応度が野生系統の 70% まで回復した
- 遺伝的多様性が大きい集団で回復は早く、小さい集団で遅い

Conclusions

- 飼育への遺伝的適応は淘汰差・遺伝的多様性・有効集団サイズ・飼育世代数と関連
- 飼育への遺伝的適応は野外に再導入した場合に有害である
- 飼育への遺伝的適応は以下のことによって最小化できる
 - ・ 飼育世代数の最小化
 - ・ 飼育サイズを一様にする
 - ・ 飼育集団を複数に分け、ときどき集団間で交配させる