

半倍数性生物における近交最大回避交配

平成 29 年 5 月 19 日受付

野村 哲郎^{1,2)}

高橋 純一^{1,2)}

¹⁾ 京都産業大学総合生命科学部

²⁾ 京都産業大学ミツバチ産業科学研究センター

要 旨

近交最大回避交配 (maximum avoidance of inbreeding: MAI) の半倍数性生物への拡張を考えた。雌数がフィボナッチ数の半倍数性生物の集団では、1 サイクルの実施で近親交配を最大に回避する交配様式群として MAI が設定できる。しかし、その繰り返しは全世代にわたる MAI にはならないことを示した。

キーワード：近交最大回避交配、半倍数性生物、近親交配、フィボナッチ数、2 倍体生物

はじめに

近交最大回避交配 (maximum avoidance of inbreeding: MAI) は、可能な限り血縁関係が遠い個体間で組織的に交配を行う交配様式である¹⁾。この交配様式は、小集団における近親交配の有害な影響を軽減する上で有効であり、希少種の繁殖において重要である²⁾。2 倍体生物における MAI は個体数が 2 のべき乗 (2^m) の集団について定義され、MAI の下では集団中のすべての個体は m 世代前に異なる 2^m 個体の祖先を持つ¹⁾。

MAI の性質は 2 倍体生物について多くの研究がなされてきたが³⁻⁶⁾、ミツバチやマルハナバチなどの半倍数性生物については、これまでに全く研究がなされてこなかった。そこで、半倍数性生物の MAI に関して理論的な研究を行った。その結果、半倍数性生物の MAI は雌の個体数がフィボナッチ数の集団について複数の交配様式を 1 セットとした巡回交配として定義できるが、このセットの繰り返しは全世代にわたる MAI にはならないことを数学的に証明した。本報告では、証明は省略して結果の概要を示す。

モデル

雌雄異体生物の集団を考える。集団は g 個の飼育ケージに分けられ、各飼育ケージは雌雄各 1 個体からなる。したがって、集団の大きさ（各世代の総個体数）は $2g$ である。飼育ケージ当たりの後代数は、毎世代、各飼育ケージから雌雄各 1 個体を選ぶことによって均等化されているものとする。雌は生まれた飼育ケージにとどまるが、雄は他の飼育ケージに組織的に移され、移された先の飼育ケージの雌と交配する。

各交配様式が異なる雄の交換パターンを持つ n 個の交配様式を考え、これらの交配様式を 1 セット（交配様式群）として連続した n 世代で実施する。世代 k ($k = 1, 2, \dots, n$) における交配様式は、 g 個の飼育ケージを円環状に配置し、各飼育ケージは左側の d_k ステップ（飼育ケージ）離れた飼育ケージから雄を受け入れることをイメージするとわかりやすい。世代 k における交配様式を $\{d_k\}$ とし、交配様式群は $\mathbf{m} = \{d_1, d_2, \dots, d_n\}$ で表す。また、 \mathbf{m} の並べ替えを $\text{perm}(\mathbf{m})$ で表す。 \mathbf{m} の繰り返しは、サイクルの長さが n 世代の巡回交配となる。

2 倍体生物における MAI

2 倍体生物の集団において、上で仮定したモデルでは同一の飼育ケージの産子は同じ血統を持つ。したがって、世代間の個体を結ぶ径路を考える代わりに、飼育ケージを結ぶ径路を考えることによって問題を単純化できる。

巡回交配の考え方に基づいて 2 倍体生物の MAI (MAI-d) に次の 2 つの定義を与える。

定義 1. 2^m 個の飼育ケージ (2^{m+1} 個体) の集団において、交配様式群 $\mathbf{m} = \{d_1, d_2, \dots, d_m\}$ を 1 サイクル実施した最後の世代で、各飼育ケージが最初の世代に 2^m 個の異なる祖先飼育ケージを持つとき、 \mathbf{m} は“1 サイクル MAI-d”である。

定義 2. 2^m 個の飼育ケージの集団において、交配様式群 \mathbf{m} を繰り返して実施したとき、すべての世代にわたって各飼育ケージが m 世代前に異なる 2^m 個の祖先飼育ケージを持つとき、 \mathbf{m} は“全域的 MAI-d”である。

まず、交配様式群

$$\mathbf{m} = \{d_1, d_2, \dots, d_m \mid d_i < d_{i+1} \text{ for } i = 1, 2, \dots, m-1\} \quad (1)$$

を考える。この交配様式群について、以下の 2 点が導かれる。

- ・交配様式群 $\mathbf{m} = \{1, 2, \dots, 2^{m-1}\}$ が、(1) を満たす唯一の 1 サイクル MAI-d である。 $\mathbf{m} = \{1, 2, \dots, 2^{m-1}\}$ によって生じる世代間の飼育ケージを結ぶ径路を図 1 に示す。

・交配様式群 $\mathbf{m} = \{1, 2, \dots, 2^{m-1}\}$ の並べ替え perm(\mathbf{m}) は、常に 1 サイクル MAI-d である。たとえば、図 2 に、 $\mathbf{m} = \{1, 2, 2^2\}$ の並べ替えの 1 つ perm(\mathbf{m}) = $\{1, 2, 2^2\}$ の 1 サイクルによって生じる径路を示した。この図から、最終世代の飼育ケージは最初の世代に 8 個の異なる祖先飼育ケージを持つことがわかる。

以上より、2 倍体生物における MAI について、次の定理が導かれる。

定理 1. 2^m 個の飼育ケージからなる集団では、すべての 1 サイクル MAI-d は全域的 MAI-d である。

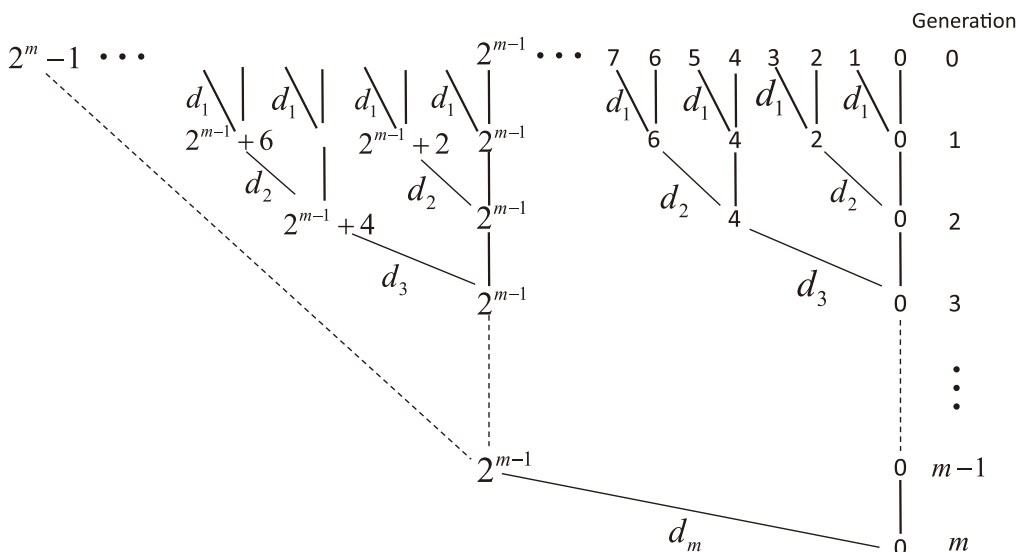


図 1 (1) を満たす 1 サイクル MAI_d の下での最終世代の飼育ケージ 0 から最初の世代の飼育ケージを結ぶ径路

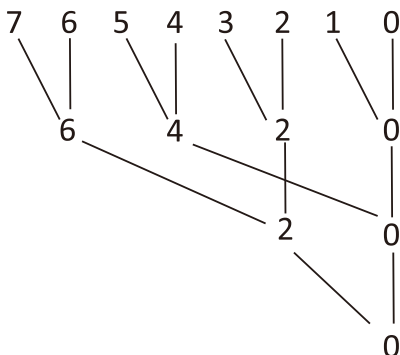


図 2 交配様式群 $\mathbf{m} = \{1, 2^2, 2\}$ の下での最終世代の飼育ケージ 0 から最初の世代の飼育ケージを結ぶ径路

半倍数性生物における MAI

半倍数性生物では、雄（半数体）は母親の単為生殖によって生じるので、同一の飼育ケージ内の雄産子と雌産子は異なる血統を持つ。したがって、2倍体生物のときに用いた飼育ケージを単位とした考察を半倍数性生物に適用することはできない。しかし、半倍数性生物では雄を母親から生じた配偶子と見なすことができる。したがって、本研究のように雄が複数の雌の父とならない場合には、半倍数性生物の血統は雄を省略して雌だけを考えることで単純化できる⁷⁾。以下では、この単純化を適用する。

半倍数性生物の集団における MAI (MAI-hd) を導くための手掛かりは、1 個体の雌の t 世代前の祖先雌の数 (F_t) を見つけることである。 F_t はフィボナッチ数列にしたがって増加することが容易に確認できる。すなわち、

$$F_t = F_{t-1} + F_{t-2}$$

である。ここで、 $F_0 = F_1 = 1$ である。

2倍体生物のときと同様に、1 サイクル MAI-hd を次のように定義する。

定義 3. 1 サイクル MAI-hd は F_m 個体の雌からなる集団について定義でき、1 サイクル MAI-hd の下では実施の最終世代の各雌産子が F_m 個体の異なる雌祖先を持つ。

まず、

$$\mathbf{m} = \{d_1, d_2, \dots, d_{m-1} | d_i < d_{i+1} \text{ for } i = 1, 2, \dots, m-2\} \tag{2}$$

を満たす 1 サイクル MAI-hd を考える。(2) を満たす唯一の交配様式群は図 3 に示すように、

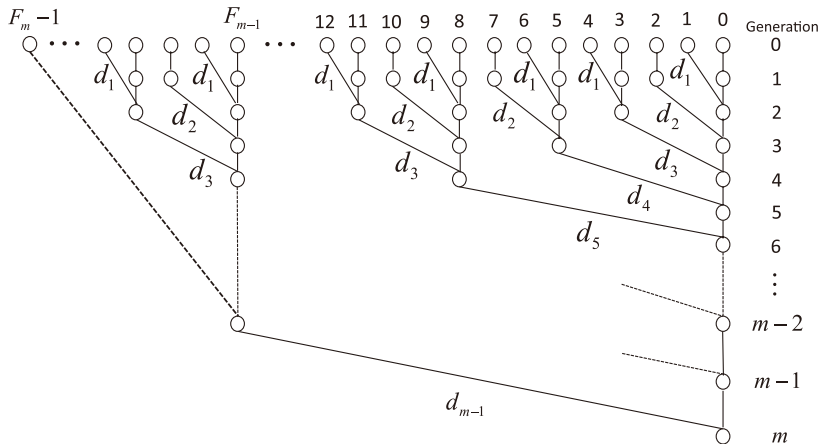


図 3 (2) を満たす 1 サイクル MAI-hd の下での最終世代の雌 0 から最初の世代の雌祖先を結ぶ径路

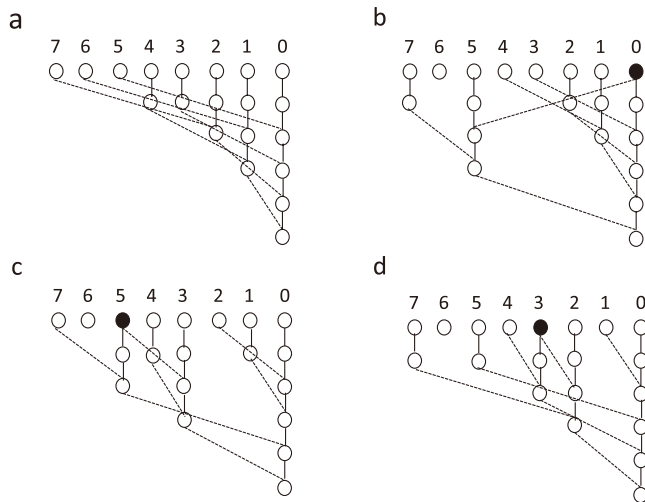


図4 MAI-hd 交配様式群 a. $\{5, 3, 2, 1\}$ およびその繰り返しの過程で発生する交配様式群 b. $\{3, 2, 1, 5\}$ 、c. $\{2, 1, 5, 3\}$ 、d. $\{1, 5, 3, 2\}$ の下で生じる経路

$\mathbf{m} = \{F_1, F_2, \dots, F_{m-1}\}$ である。すなわち、

- ・交配様式群 $\mathbf{m} = \{F_1, F_2, \dots, F_{m-1}\}$ が、 F_m 個体の雌からなる半倍数性生物の集団において (2) を満たす唯一の 1 サイクル MAI-hd である。

さらに、交配様式群 (2) の並べ替え $\text{perm}(\mathbf{m})$ について考えると以下が導かれる。

- ・交配様式群 $\mathbf{m} = \{F_1, F_2, \dots, F_{m-1}\}$ あるいは $\mathbf{m} = \{F_{m-1}, F_{m-2}, \dots, F_1\}$ のみが、 F_m 個体の雌からなる半倍数性生物の集団における MAI-hd である。

このことから、以下の定理が導かれる。

定理 2. 一般に、1 サイクル MAI-hd の繰り返しが全域的 MAI-hd にはならない。唯一の例外は、雌の個体数が $F_m = 3$ の集団である。この集団では、1 サイクル MAI-hd の繰り返しが全域的 MAI-hd となる。

たとえば、図 4 には交配様式群 $\mathbf{m} = \{F_4, F_3, F_2, F_1\} = \{5, 3, 2, 1\}$ およびその繰り返しの過程で発生する 3 つの交配様式群の 1 サイクルで生じる血統を示した。図から明らかなように $\mathbf{m} = \{F_4, F_3, F_2, F_1\}$ は 1 サイクル MAI-hd であるが、その繰り返しの過程で発生する交配様式群は MAI-hd ではない。したがって、 $\mathbf{m} = \{F_4, F_3, F_2, F_1\}$ は広域的 MAI-hd ではない。

結 論

MAI は、可能な限り血縁関係が遠い個体間で組織的に交配を行う交配様式と定義される。

個体数が2のべき乗 (2^m) の2倍体生物の集団では、MAIは集団中のすべての個体が m 世代前に異なる 2^m 個体の祖先を持つ交配としても定義される。しかしながら、半倍数性生物の集団では2つの定義は同値ではない。雌数がフィボナッチ数の2倍体生物の集団において、最初の定義を満たす交配様式群を見出すことはできるが、その交配様式群は2番目の定義を満たさない。唯一の例外は雌数が3の集団であり、その場合には2番目の定義を満たす交配様式群を見出すことができる。

謝 辞

本研究は京都産業大学先端科学技術研究所の研究活動によるものである。また、本研究の一部は、平成28年度農林水産業・食品産業科学技術研究推進事業【発展融合ステージ】27013Bの支援を受けて行った。

参考文献

- 1) Wright S (1921) Systems of mating. *Genetics* **6**, 111–178.
- 2) Frankham R, Ballou JD, Briscoe DA (2002) *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 3) Cockerham CC (1970) Avoidance and rate of inbreeding. In: Kojima K (ed) *Mathematical Topics in Population Genetics*. Springer, New York, pp. 104–127.
- 4) Kimura M, Crow JF (1963) On the maximum avoidance of inbreeding. *Genet. Res.* **4**, 399–415.
- 5) Nagylaki T (1992) *Introduction to Theoretical Population Genetics*. Springer-Verlag, Berlin.
- 6) Robertson A (1964) The effect of non-random mating within inbred lines on the rate of inbreeding. *Genet. Res.* **5**, 164–167.
- 7) Crow JF, Roberts WC (1950) Inbreeding and homozygosity in bee. *Genetics* **35**, 612–621.

Maximum avoidance of inbreeding in haplodiploid populations

Tetsuro NOMURA
Jun-ichi TAKAHASHI

Abstract

Extension of maximum avoidance of inbreeding (MAI) to haplodiploid populations was considered. For a haplodiploid population with size of a Fibonacci number of females, a set of mating systems to avoid inbreeding to the maximum after the practice of one cycle can be defined. But unlike MAI in diploid populations, repetition of the practice cannot be MAI in the global range of generations.

Keywords: Maximum avoidance of inbreeding, haplodiploids, inbreeding, Fibonacci number, diploids