

## 多型と進化速度

九大・理・生物 石井一成

分子進化の集団遺伝学的機構については、1968年以來いわゆる中立説・適応説論争が続けられているが、未だに決着していない。<sup>1~5)</sup> 我々が提唱した環境ゆらぎ説は、データの定量的説明が可能な適応説として最初のものであり、現在のところ唯一のものである。<sup>3~5)</sup> しかし、中立説と環境ゆらぎ説の相違については、一般にあまり良く理解されていない。このために、特に日本では、分子進化のデータは中立説でなければ説明できないといった主張が無批判に受け入れられがちである。そこで、この講演では、最初に、環境ゆらぎ説と中立説の相違点を簡単に復習してから、環境ゆらぎ説の下での分子進化速度と多型の理論的關係について報告した。

分子進化の定量的データには、いくつかの経験通則がある。アミノ酸置換率で測った進化速度については、①同じ相同蛋白質ならばどの系統線に沿ってもほぼ同一の年当り速度である。②蛋白質の機能を維持する上でのアミノ酸配列への制約の強さが大きくなるにつれて、置換率は小さくなる。③電気泳動法によって調べた酵素多型については、ショウジョウバエから脊椎動物まで、調べられた生物種の多様さにかかわらず、各生物種毎の平均ヘテロ接合度 $\bar{H}$ の値は割合狭い範囲に見出される(安定多型の通則)。

これらの経験通則を生み出した分子進化の機構については、現在では、突然変異と遺伝子頻度のランダム・ドリフトとが重要な要因であることが広く認められるようになってきた。この点では、中立説と環境ゆらぎ説は一致している。しかし、ランダム・ドリフトには2種類あり、そのいずれを重視するかで、両説は根本的に異なっている。

中立説では、酵素多型で見られるような複数の異なるアレルは、淘汰上はほとんど等価なアレルであるとして、自然淘汰を無視し、その代りに、サイズ効果、すなわち生物種集団の個体数 $N$ が有限であるために生ずるランダム・ドリフトを重視する。

環境ゆらぎ説でも、等価アレルの考えそのものには反対ではない。しかし、適応上の差違 $s$ が微小であるとは、直ちに淘汰が無視できることを意味するのではない。論理的には、むしろ $s$ のゆらぎ、すなわち揺動淘汰が重要であるとの結論になる。この際、ゆらぎの緩和の時間 $\tau$ が適当に大きいことが大切である。さもないと、正負の淘汰が互いに打ち消し合って、淘汰が実質的に働かなくなるからである。このように、持続型揺動淘汰に基づくランダム・ドリフトを重視し、サイズ効果はむしろ無視できるとするのが環境ゆらぎ説である。環境ゆらぎ説は、

石井一成

これまで中立説では説明が困難だとされてきた2つの通則<sup>2)</sup>(上述の通則①と通則③)についても、より良くより自然な説明ができることが分っている<sup>3~5)</sup>。

上述のように、分子進化速度と酵素多型の経験通則は、環境ゆらぎ説によってそれぞれ説明できるが、遺伝子座位を記述単位とした揺動淘汰モデルによる限り、速度と多型の関係は明確ではなかった。そこで、環境ゆらぎ下にある塩基座位での平均進化速度  $v$  と平均ヘテロ接合度  $\langle H \rangle$  の間の関係の原型として、接続型揺動淘汰と突然変異の下にある2アレルモデルの  $v$ 、 $\langle H \rangle$  関係を、最後に報告した。相対進化速度  $v^* \equiv v/\mu$  が与えられたときの  $\langle H \rangle$  の上限  $h(v^*)$  は、 $0 < v^* < 1$  で  $h(1) = 0.5$  に単調増大し、 $v^* > 1$  で緩やかに単調減少する。 $\langle H \rangle$  が与えられたときの  $v^*$  の下限  $m$ 、上限  $M$  は  $m < 1 < M$  であり、 $v^* \sim M$  では  $\langle H \rangle$  はモデルパラメータに余り強く依存しない。通則③からすると、酵素多型に関与する少数の塩基座位では  $v^* > 1$  である可能性が考えられる。中立説の  $v^* = 1$  に鑑み、DNAレベルでのデータ解析が今後の課題である。

尚、この講演は、松田博嗣(九大・理)、荻田直史(理研)との共同研究の報告である。

#### 参考文献

- 1) M. Kimura, ed. Molecular Evolution, Protein Polymorphism and the Neutral Theory. Japan Scientific Societies Press, 1982.
- 2) M. Kimura, Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 76 (1979) 3440.
- 3) 松田博嗣, 石井一成. 生物集団と進化の数理. 岩波, 1980.
- 4) 石井一成, 松田博嗣. 数理科学 No.216 (1981) 54.
- 5) K. Ishii, H. Matsuda and N. Ogita, J. Math. Biol. 14 (1982) 327.

### ランダムな衝突モデルの集団生物学への応用

統計数理研究所 伊藤 栄 明

A, B, C, 3つの箱があるとし、それぞれに  $N_A$ ,  $N_B$ ,  $N_C$  個の粒子が入っているとす。A はBよりも強く、BはCよりも強く、CはAよりも強いというジャンケンと同様な強弱関係を考える。いまランダムに2つの粒子をえらび、一方がA他方がBに入っていたとすれば、Bの1粒子がAに移動するものとする。えらばれた2粒子のうち弱い方の箱に入っている粒子が強い方の箱に移動するものとする。もし2粒子が同じ箱に入っていた場合、変化は起きないものとする。このような操作を繰り返して行くという urn model を考える。このモデルはランダム