

## 統計物理学として見た集団生物学

九大・理 松田博嗣

集団生物学は集団遺伝学、個体群生態学、疫学を3本の柱として発展してきた生物学の分野であって、生物集団の遺伝的構成や、生物種の個体数の変動、病気の伝播など、何れも自己複製能をもつ要素である遺伝子、DNA、個体、病原菌などの集団の時間的空間的变化の実態と、それを支配する法則を追求することにより、生物のあり方や進化を深く理解しようとする学問である。これは統計物理学が物質を多数の粒子を要素とする集団として捉え、物質の性質を要素の性質に基いて追求する考え方と規を一にしている。従って、統計物理学の要素が粒子と総称されるように、集団生物学の要素は複製子（レプリコン、replicon）と総称されてよいであろう。

集団生物学の対象は複雑多岐な環境がそのあり方に影響し得るから、理論と現実との密着度が統計物理学に比して弱いように思われる。しかし、物性を物質の粒子組成から理論的に予測し得るのは特に簡単な場合に限られていることを思えば、密着度の差は五十歩百歩、むしろ研究の発展段階の差が理論研究のあり方に差をもたらしていると思われる。集団生物学ではオ一近似的に自然を大づかみに理解するには複雑な現実をどう捨象すればよいのか、現実に利くパラメタと利かないパラメタは何かと言うことについて基本的な合意が得られていない問題が少なくない。ここでは、その例として分子進化の機構を巡る論争を略述し、集団生物学への統計物理学者の関心を喚起したい。

分子生物学の発展に伴って、1960年頃から生物進化を分子レベルで捉えようとする分子進化の研究が活発になった。すなわち、種々の生物種の個体のもつタンパク質のアミノ酸配列や核酸の塩基配列が続々と実測され、対応する配列を種間や種内で比較することにより、それらの分子が祖先よりどう変化してきたか、また同一種内にはどの程度の分子の遺伝的変異があるのかが次々に明らかになってきた。現存する分子に至る系図上で起ったアミノ酸や塩基の置換率は分子進化速度 $v$ と呼ばれる。種内変異は（遺伝的）多型と呼ばれ、その大きさは、種集団から任意抽出した対応分子が異なる確率 $H$ （heterozygosity）で測られる。 $v$ や $H$ はレプリコンが受ける突然変意率 $\mu$ 、自然選択の強さ $s$ や、集団の個体数 $N$ などにどう依存するであろうか。現実の $v$ や $H$ の大きさを主に決めるのはこれらのパラメタのどれどれか、これ以外に大事なパラメタはないのかなどは、分子進化の集団遺伝学機構論の基本問題である。

1968年、木村資生は分子進化では正の自然選択の効果は概ね無視されるとする中立説を

提唱した。これは現存形質は環境への適応の産物であるとするネオダーウィニズムとは相容れず、ネオダーウィニズムの限界に対する挑戦として、賛否こもごも大きな論争を巻き立てた。

中立説において  $s=0$  とすると、タンパク多型において  $H$  が  $N$  に余り依存しない現実の説明がしにくい。これを避けるために  $s$  は小さいが 0 でないとし環境の時間変動は無視することにする（弱有害説）と、今度は現実の  $v$  が  $N$  に余り依存しないことが説明しにくくなる。

そこでわれわれは自然選択の向きの時間継続を表わすパラメタとして、環境持続時間  $\tau$  を導入し、定常状態で  $v$  と  $H$  とが、 $\mu$ ,  $s$ ,  $\tau$ ,  $N$  にどう依存するかを包括的に調べた。レプリコンは等価な 2 状態のみをもつとする parity model では、適当な付加条件下で、

- (i)  $N\mu > 1$ ,  $s/\mu > 1$ ,  $s\tau < 1$  ならば、 $H$  のパラメタ依存性は弱い。
- (ii)  $\mu$  の大きさが適応的に定まっており、現実の生物で  $\mu$  を下げるにはコストを要するとすると、一般に  $v/\mu \leq 1$  となる。
- (iii)  $s/\mu > 1$ ,  $v/\mu < 1$  なるときは、 $\mu\tau > 1$  であって、この場合近似的に、

$$v \simeq \begin{cases} 1/\tau & (s/\mu > \mu\tau) \\ 2 \left\{ \frac{N\mu se^{-2Ns}}{1-e^{-Ns}} + (\mu/s)\mu \right\} & (s/\mu < \mu\tau) \end{cases}$$

$$H \simeq \begin{cases} \mu/s & (2Ns > 1) \\ 2N\mu & (2Ns < 1) \end{cases}$$

となることが判った。

現実ではタンパク当り  $\mu \simeq 10^{-6}$  とすると、 $N > 10^6$  なる種集団で (i) の前提はほぼ成立つと考えられ、 $H$  がパラメタに余り依存しないことが説明される。(ii) は正の自然選択が働くとしても、大部分の塩基座位で、 $v/\mu \leq 1$  が成り立つことを示す。塩基座位当りでは  $\mu \simeq 10^{-9}$  と小さいので、(i) の前提は成立ちにくいだが、多くの塩基座位について (iii) の前提は成立つであろう。そのような座位では、(iii) より  $s/\tau$  の大小により  $v$  の律速者が  $\tau$  である場合と  $\mu$  である場合とに分れる。また  $Ns$  の大小により、 $H$  が  $N$  に依るときと依らぬときとに分れる。

今後座位ごとの実測データが蓄積すれば、上のようなモデル理論との比較により、各座位が受ける自然選択のあり方や中立説、選択説の適用限界に対する知見が増すであろう。

上記のような研究に関心を持たれる方は下記の解説を参照されることをおすすめする。

石井一成：分子進化の環境揺らぎ説，数理科学 No. 308, 58-64 (1989)。

松田博嗣：集団生物学研究のすすめ，日本物理学会誌 37, 368-375 (1982)。