

論文の内容の要旨

論文題目 The effect of migration on the genetic variation
during the divergence of population
(集団の分岐中におこる移住が遺伝的変異に及ぼす効果)

氏名 手島康介

生物はその集団中に多くの遺伝的変異を保有している。集団遺伝学は、その遺伝的変異がどのようなメカニズムによって生成され維持されているのかを知ることにより、生物の進化のメカニズムを解き明かそうとする学問である。

遺伝的変異に影響を与える要素は多数知られている。自然選択、組換え率や突然変異率のばらつき、集団サイズの変化や集団構造などがその例である。これらの中でも集団サイズの変化と集団構造は重要である。なぜならこれらの影響はすべての遺伝子座に影響を与えるからである。一方、自然選択などはそのサイトの近傍にしか影響を与えない。したがって、我々は集団サイズの変化や集団構造の有無をまず把握しておかなければならない。これらを把握することによって、初めて我々は自然選択などの影響を正しく考察することが出来るのである。

本研究では特に集団構造について考える。これまでも集団構造の影響について研究されてきた。しかしそれらの研究の多くは、集団の状態が無限世代前から変わらないという、いわゆる平衡状態を仮定していた。しかし、実際の生物集団では集団構造が不変であるということはない。一方、二集団が共通の祖先集団から由来するというモデルを使っての研究も行なわれている。この種の研究で使われているモデルは、祖先集団がある時を境に突然二集団に分岐するというものである。ところが実際の集団

では、祖先集団は突然別れるのではなく、徐々に二集団に分岐するであろう。したがって、これまでの研究は実際の生物集団の状態を正確にとらえられていない可能性がある。そこで本研究では、祖先集団が二集団に徐々に分岐するという状態を考え、その時に観察される遺伝的変異の平均と分散を求めた。以下のように仮定する。 N_a 個の遺伝子からなる祖先集団が T_1 世代前に二つの集団に分岐を始めたとする。二集団の間には移住率 m_x, m_y で遺伝子の交換が起こっているものとする。 T_2 世代前になり、二集団は完全に隔離される。その後、移住は起こらない。二集団はそれぞれ N_x, N_y 個の遺伝子からなるものとし、その大きさは変わらないものとする。このモデルの下で漸化式をたて、サンプルサイズが 2、 $m_x = m_y = m$ の場合についてその平均と分散を求め、その他の場合については数値計算を行なった。

二つの遺伝子の間に観察される遺伝的変異、 k 、の平均と分散は以下の式で表される。

$$E(k) = 2vE(T_c)$$

$$V(k) = 2vE(T_c) + 4v^2V(T_c).$$

ここで $E(T_c)$ 、 $V(T_c)$ はそれぞれ共通祖先までたどり着く時間の平均と分散であり、 v は突然変異率である。 $E(T_c)$ および $V(T_c)$ は以下の式から求められる。

$$E(T_c) = NQ(0) + NQ(T_2) + (T_2 + 2N + \frac{1}{2m})R(T_2)$$

$$+ (N_a - 2N)Q(T_1) + (N_a - 2N - \frac{1}{2m})R(T_1)$$

$$E(T_c^2) = 2N^2Q(0)$$

$$+ \left(6N^2 + \frac{N}{m} + 2NT_2\right)Q(T_2)$$

$$+ \left(8N^2 + \frac{N}{m} + 4NT_2 + T_2^2 + \frac{T_2 + 2N}{m} + \frac{1}{2m^2}\right)R(T_2)$$

$$+ \left(-8N^2 - \frac{N}{m} - 4NT_1 + 2N_a^2 + 2N_aT_1\right)Q(T_1)$$

$$+ \left(-8N^2 - \frac{N}{m} - 4NT_1 + 2N_a^2 + 2N_aT_1 - \frac{T_1 + 2N}{m} - \frac{1}{2m^2}\right)R(T_1)$$

ここで $Q(0)$ 、 $Q(T_2)$ 、 $Q(T_1)$ 、 $R(0)$ 、 $R(T_2)$ 、 $R(T_1)$ は、以下のように与えられる。

$$Q(0) = P_{2,0}(0) + P_{0,2}(0)$$

$$Q(T_2) = Q(0)e^{-\frac{T_2}{N}}$$

$$Q(T_1) = \frac{1}{\sqrt{A}} \left[\left(- \left(2m + \frac{1}{N} + \rho_- \right) Q(T_2) + 2mR(T_2) \right) e^{\rho_+(T_1-T_2)} \right.$$

$$\left. + \left(\left(2m + \frac{1}{N} + \rho_+ \right) Q(T_2) - 2mR(T_2) \right) e^{\rho_-(T_1-T_2)} \right]$$

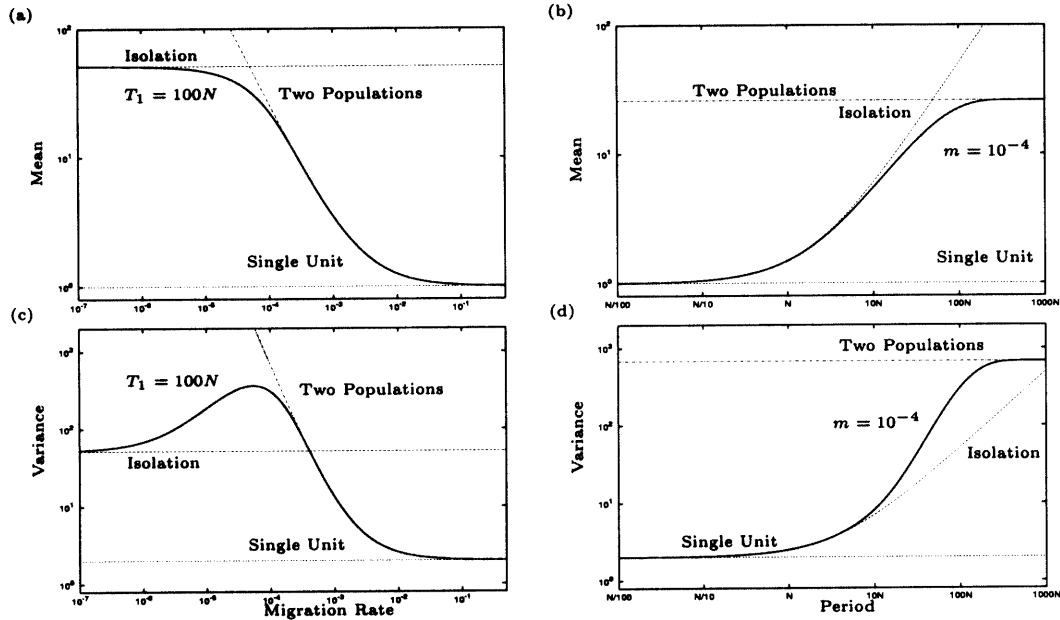


図 1: 遺伝的変異の平均と分散。 $T_1 = 100N$: $T_1 = 100N$ の場合の変異量。 $m = 10^{-4}$: $m = 10^{-4}$ の場合の変異量。 Single Unit: 集団全体が単一の任意交配集団からなるモデルの下での変異量。 Two Populations: 無限世代前に別れた二集団からなるモデルの下での変異量。二集団間には一定の移住が存在する。 Isolation: 祖先集団がある時二集団に別れたとするモデルの下で観察される変異量。 全て $T_2 = 0$, $N = 100$ の時の結果。

$$\begin{aligned}
 R(t) &= P_{1,1}(t) \\
 R(T_2) &= R(0) \\
 R(T_1) &= \frac{1}{\sqrt{A}} \left[(2mQ(T_2) - (2m + \rho_-)R(T_2)) e^{\rho_+(T_1-T_2)} \right. \\
 &\quad \left. + (-2mQ(T_2) + (2m + \rho_+)R(T_2)) e^{\rho_-(T_1-T_2)} \right] \\
 \frac{A}{4} &= \left(2m + \frac{1}{2N} \right)^2 - \frac{2m}{N} \\
 \rho_{\pm} &= - \left(2m + \frac{1}{2N} \right) \pm \frac{\sqrt{A}}{2}
 \end{aligned}$$

これらの結果をこれまで研究されてきた単純なモデルの下での結果とともに示したものが図 1 である。この図から以下のことが明らかとなった。

移住率が非常に大きい場合は集団全体が任意交配集団であるかのように振舞う。移住を起こしている時間が非常に短いと集団全体は任意交配集団であるかのように振舞う。移住率と移住を起こしている時間の積が 1 よりも大きい場合は、2 集団モデルに従う。移住率と移住を起こしている時間の積が 0.1 よりも小さい場合は、集団がある時 2 集団に別れるというモデルに従う。移住率と移住を起こしている時間の積が 1 と

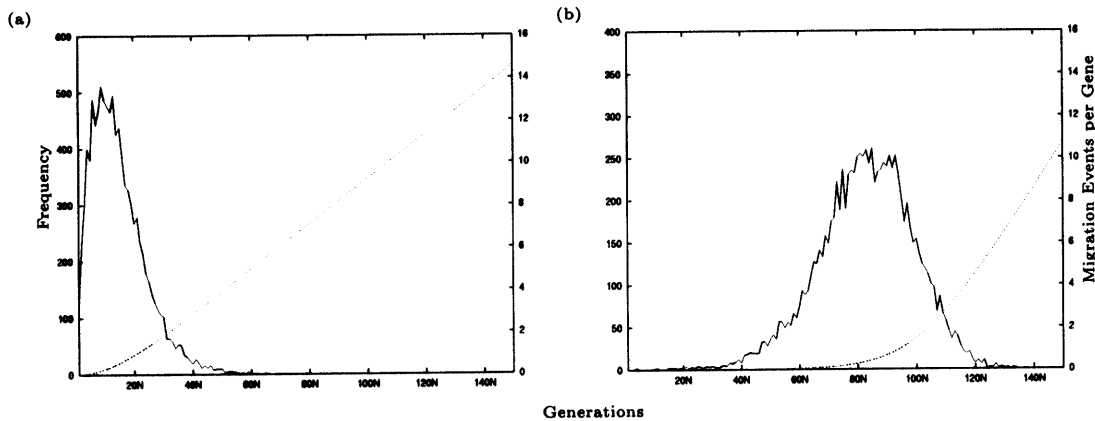


図 2: 集団の分岐時間の推定値の分布。(a): 急激に分岐した場合。(b): 時間をかけて分岐した場合。実線は分岐時間の推定値、破線は遺伝子あたりの平均移住回数。分岐時間の頻度は左、遺伝子あたりの平均移住回数は右に示してある。ともに $T_2 = 0$ 、 $T_1 = 100N$ 、 $N = 100$ の場合の結果。

0.1 の間にある時は、単純なモデルで表されない。この時、大きな分散を持つ。ここで移住率と移住を起こしている時間の積は遺伝子あたりの平均移住回数を表している。そしてこれらの結果は移住率の大きさだけでなく、遺伝子あたりの平均移住回数も大きな影響を持っているということを示している。これらの結果は以下のようにまとめられる。

- 多くの場合、集団はこれまで研究されてきたような単純なモデルで記述することが出来る。
- 遺伝子あたりの平均移住回数が 0.1 回から 1 回の時は単純なモデルで表すことは出来ない。

本研究で注目している、祖先集団が分岐する過程は、とくに集団の分岐時間を推定する時に注意しなければならない。そこで、コンピューターシミュレーションを行ない、集団の分岐時間の推定値の分布と集団が分岐する過程の関係について考察した。図 2 がコンピューターシミュレーションによって求められた分布の一例である。この図から以下のことがわかる。祖先集団が短い時間で二集団に分岐する場合は、分岐時間の推定値はせまい範囲に分布する。一方、祖先集団が長い時間をかけて分岐した場合は、分岐時間の推定値も広い範囲に分布する。そして、それらの推定値の多くは遺伝子あたりの移住回数が一回以下のところに分布している。すなわち、推定された分岐時間は遺伝子あたりの移住回数によって理解することが出来る。