

## 科学研究費助成事業（科学研究費補助金）研究成果報告書

平成25年 5月17日現在

機関番号：34304

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2010～2012

課題番号：22657010

研究課題名（和文） 群集動態を左右する集団遺伝的な要因を探る

研究課題名（英文） Population genetic factors affecting the coevolutionary dynamics in an ecological community

研究代表者

高橋 亮 (TAKAHASHI RYOU)

京都産業大学・総合生命科学部・助教

研究者番号：50342811

研究成果の概要（和文）：群集進化理論を集団遺伝学の側面から補完することを目的に、種内変異存在下の確率的な群集動態を記述する進化モデルの開発と比較解析を進めた。まず、二種系の確率的な進化動態を近似的に記述する確率微分方程式モデル（1）を構築し、次に、世代時間の異なる二種の同時進化を旧来的な離散世代モデル（2）で近似した。引き続き、出生-死亡過程を基礎とする分枝過程モデル（3）の開発および解析を進めた。最終的には、群集進化のシミュレーションモデルと適応進化のポリジーンモデルとを統合し、種間相互作用を伴う進化モデルの構築を進めた。

研究成果の概要（英文）：To study population genetic factors affecting community evolution, a series of stochastic simulations was performed that follows the coevolutionary dynamics in an ecological community. Specifically, we developed simulation models based either on (1) stochastic differential equations, (2) traditional Fisher-Wright processes, or (3) birth-death processes. These coevolutionary models were then integrated into a multilocus population genetic framework to describe polygenic selection and adaptation in a two-species interacting system.

交付決定額

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
2010年度	900,000	0	900,000
2011年度	500,000	150,000	650,000
2012年度	500,000	150,000	650,000
年度			
年度			
総計	1,900,000	300,000	2,200,000

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：基礎生物学，生態・環境

キーワード：集団遺伝，生態群集，生物進化，遺伝変異，種間相互作用，確率モデル，遺伝浮動

## 1. 研究開始当初の背景

集団遺伝学を群集生態学に統合し、群集を構成する種内に保持される遺伝的な変異から群集の進化動態を考える群集遺伝学が注目

を集めている。20世紀後半の分子集団遺伝学の発展により、膨大な種内変異の存在が明らかになると、群集研究においても種間相互作用の変異と群集動態との関連に目が向けら

れ始めた。21世紀に入るとこの動きは本格化し、2003年にはアメリカ生態学会が発行する *Ecology* 誌 84 巻 3 号で群集遺伝学の特集が生まれ、集団遺伝学を群集生態学に統合する機運は最高潮に達した。2010年初頭、イギリス生態学会の共催で群集遺伝学を主題とする最初の国際会議が開催されるに至り、群集遺伝学は確固たる一研究分野としてその基礎を確立しつつある。

## 2. 研究の目的

本課題は、集団遺伝学の側面から群集遺伝学理論を補強することを目的に、種内変異存在下の確率的な群集動態を記述する数理モデルの開発と解析を進める。具体的には、研究代表者がこれまで開発に取り組んできた遺伝子間相互作用（エピスタシス）を伴う確率モデルを土台に、相互作用する種の有効個体数（有効集団サイズ）や世代時間等、これまで看過されがちであった要素をモデルに組み込み、有限集団における遺伝組成の確率的な変動（遺伝浮動）が群集全体の挙動に及ぼす影響の解明を目指す。

## 3. 研究の方法

種間相互作用と遺伝子間相互作用との形式的な対応関係（等価性）を利用し、研究代表者自身による遺伝子間相互作用モデルを種間相互作用系に拡張する。遺伝浮動の確率的な取扱いを可能にする拡散理論を基盤に、相互作用する種の有効集団サイズや世代時間等、これまで看過されがちであった要素をモデルに組み込み、遺伝浮動の確率的な効果を正しく表現する群集進化の数理モデルを構築する。これを土台とするシミュレーションモデルを開発し、その広範な解析から群集動態を左右する集団遺伝的な要因を突き止め、実践研究に向けた理論基盤を整備する。

### (1) 群集進化の確率モデルの構築

遺伝モデリングにおいて種間相互作用が（同一種内、同一ゲノム内の）遺伝子間相互作用と形式的に等価であることは以前より指摘されている。この等価性にに基づき、これまで研究代表者が定式化を進めてきた遺伝子間相互作用を伴う確率モデルを種間相互作用系に拡張し、遺伝浮動の効果を正しく組み込んだ群集進化モデルを構築する。

### (2) シミュレーション解析の効率化

種間相互作用を伴う確率モデルの解析的な取扱いはほぼ不可能であり、数値的な解析手法に頼る他ない。但し、相互作用する二種が遺伝的に近縁で、ほぼ同じ大きさの有効集団サイズを維持し ( $N_1 \approx N_2$ )、世代時間もほぼ等しい ( $g_1 \approx g_2$ ) 場合には、種間相互作用のモデルは単一種のエピスタシスモデルに帰

着させることができる。問題となるのは、例えば宿主となる哺乳類と共生微生物の間の相互作用のように、二種間で世代時間も有効集団サイズも大きく異なる場合である（例えば  $g_1, g_2, N_1 \ll N_2$ ）。連続時間モデルを数値的に解析するには時間を微小単位  $\Delta t$  で区切って離散化し、離散時間モデルに置き換える必要がある。このとき、 $\Delta t$  が小さいほど解析の精度は高まるが、計算時間は長くなる。特に、世代時間の短い微生物に合わせて  $\Delta t$  を小さくすると、世代時間の長い生物（ここでは哺乳類）の計算機上での進化が遅くなり、効率的なシミュレーション解析は不可能になってしまう。世代時間の種間差を考慮に入れつつ、さまざまな種間相互作用の下で効率的な解析を実現する手法を開発する。

拡散モデルの離散化、或いは旧来的な Wright-Fisher 理論にもとづく離散時間モデルを土台にシミュレーション解析を進め、さまざまな種間相互作用の下で効率的な解析を実現する手法の開発に取り組む。特に、相互作用する二種間で集団遺伝的な性質が大きく異なる（前出の例では世代時間や有効集団サイズの種間差が顕著な場合）等、効率的なシミュレーション解析が困難な状況を重点的に調べ、高いシミュレーションの精度を保ちつつ、計算時間を短縮する解析手法を検討する。

また、シミュレーション解析の効率化と並行して、群集の進化動態が集団遺伝パラメータ（世代時間や集団サイズに加え、突然変異率や分集団間の移住率、種間相互作用によって引起こされる自然選択の強さ、等々）に依存する度合いを網羅的に解析し、群集進化の速さや方向性を大きく左右する集団遺伝的な要因を突き止める。解析結果を基に優先的に明らかにすべき集団遺伝パラメータを浮彫りにし、実践研究に向けた指針とする。

## 4. 研究成果

(1) 確率微分モデル：対立遺伝子頻度変化の拡散理論を基に、二種系の確率的な進化動態を近似的に記述する確率微分方程式モデルを構築し、数値解析を進めた。種1と種2の間の双利的な関係を成立させる突然変異対立遺伝子に着目すると、種間相互作用が集団内でランダムに生じる場合、種1における突然変異頻度  $x$  の微小時間  $\Delta t$  における変化量  $\Delta x$  は

$$s_1 y x(1-x) \frac{\Delta t}{g_1} + \sqrt{\frac{x(1-x)}{2N_1} \frac{\Delta t}{g_1}} \zeta_1$$

で与えられる。ここで、 $s_i$ ：選択係数（双利的な相互作用による適応度の上昇分）、 $y$ ：種

2における突然変異頻度,  $g_i$ : 世代時間,  $N_i$ : 有効集団サイズ,  $\zeta_i$ : 白色ノイズ ( $i \in \{1, 2\}$ ) である。(種2における変化量  $\Delta y$  についても同等の量が求まる.)

ここから,  $s_1 / g_1 = s_2 / g_2$  且つ  $N_1 g_1 = N_2 g_2$  が成り立つ二種は進化的に互いに等価であると言える(例えば, 集団サイズが小さく世代時間の長い種は, 集団サイズが大きく世代時間の短い種に変換可能である). この性質を利用し, 離散時間モデルを用いて世代時間が異なる種間の相互作用を計算する際には, パラメータ変換により世代時間の等しい二種間の相互作用と捉え直し, 解析を進めた.

(2) 離散時間モデル: 二種系の確率的な進化動態を記述する離散世代モデルの数値解析を進めた. 更に, 確率微分モデルの解析結果と対比し, 計算時間や解析精度を指標に, 各モデルが近似的に有効なパラメータ領域の検討を進めた.

初めに, 相互作用する種1と種2の間で世代時間 ( $g_1, g_2$ ), 有効集団サイズ ( $N_1, N_2$ ), 選択係数 ( $s_1, s_2$ ), 一方向的な再起突然変異率 ( $v_1, v_2$ ) が不変である場合に着目し, 各パラメータが双利的な相互作用を可能にする突然変異対立遺伝子の固定速度に及ぼす影響を検討した. ここで, 相互作用する二種において突然変異が固定するまでの待ち時間を固定速度の指標とした. 全集団は同じ大きさの  $L$  個の分集団から成る地理構造を持ち, 各分集団間の移住は島モデルに従う(移住率  $m_1, m_2$ ).

このとき, 移住率を段階的に変化させると, 中程度の移住率の下で突然変異の固定が最も促進され, 種間の双利的な関係が最も成立しやすいたことが示された(図1). ある程度隔離された分集団内で双利的な相互作用は最も維持されやすく, 頻繁な移住の存在下で有利な突然変異の地理的な拡散が促進されることから, 以上の結果は, 両方の効果を最もバランスよく実現する中間的な移住率が存在することを示唆する.

分集団構造による双利的な相互作用の促進は, 二種間で移住率が異なる場合 ( $m_1 \neq m_2$ ) により顕著になる(図2). この傾向は, 移住率が低い種が双利的な相互作用を安定して維持する役割を担い, 双利的な効果を持つ突然変異の分集団内での固定を促進する一方, 移住率が高い種が分集団中に固定した突然変異を効率的に拡散する役割を分担するため, 種間相互作用を通して二種各々において突然変異の固定が促進されることに起因すると解釈される.

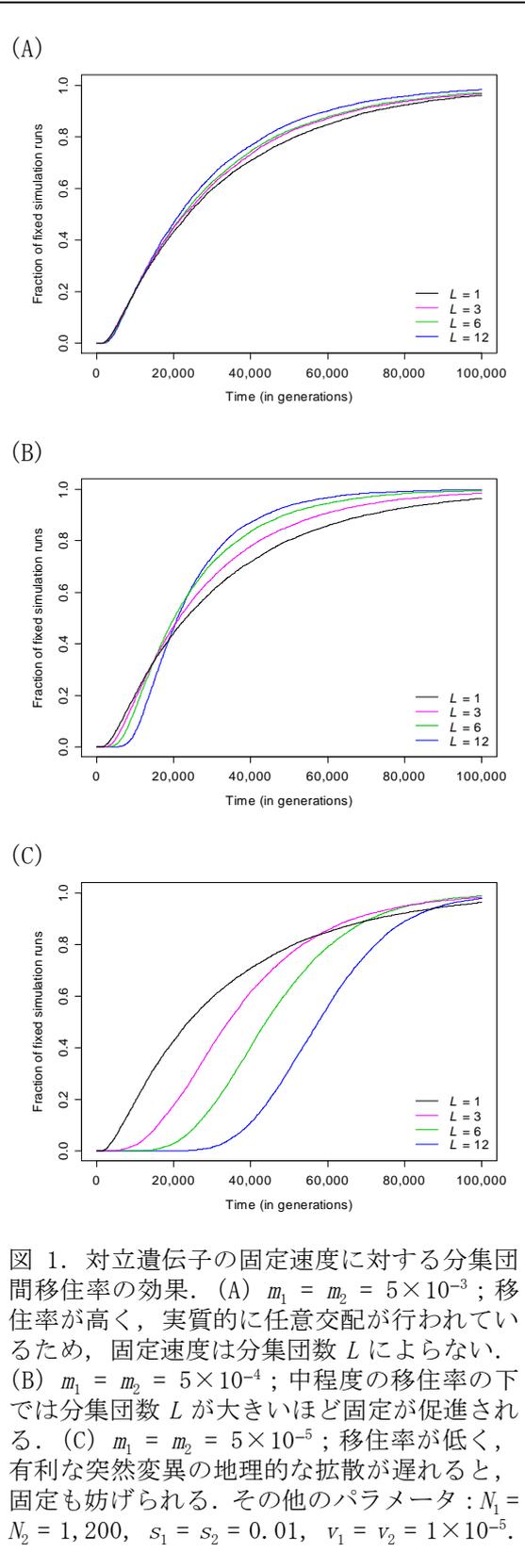


図1. 対立遺伝子の固定速度に対する分集団間移住率の効果. (A)  $m_1 = m_2 = 5 \times 10^{-3}$ ; 移住率が高く, 実質的に任意交配が行われているため, 固定速度は分集団数  $L$  によらない. (B)  $m_1 = m_2 = 5 \times 10^{-4}$ ; 中程度の移住率の下では分集団数  $L$  が大きいほど固定が促進される. (C)  $m_1 = m_2 = 5 \times 10^{-5}$ ; 移住率が低く, 有利な突然変異の地理的な拡散が遅れると, 固定も妨げられる. その他のパラメータ:  $N_1 = N_2 = 1, 200$ ,  $s_1 = s_2 = 0.01$ ,  $v_1 = v_2 = 1 \times 10^{-5}$ .

また, どちらか片方の種の突然変異率が低くだけで固定までの待ち時間は大きく長引き, 突然変異率が固定速度を最も大きく制限する律速要因であることが伺われる.

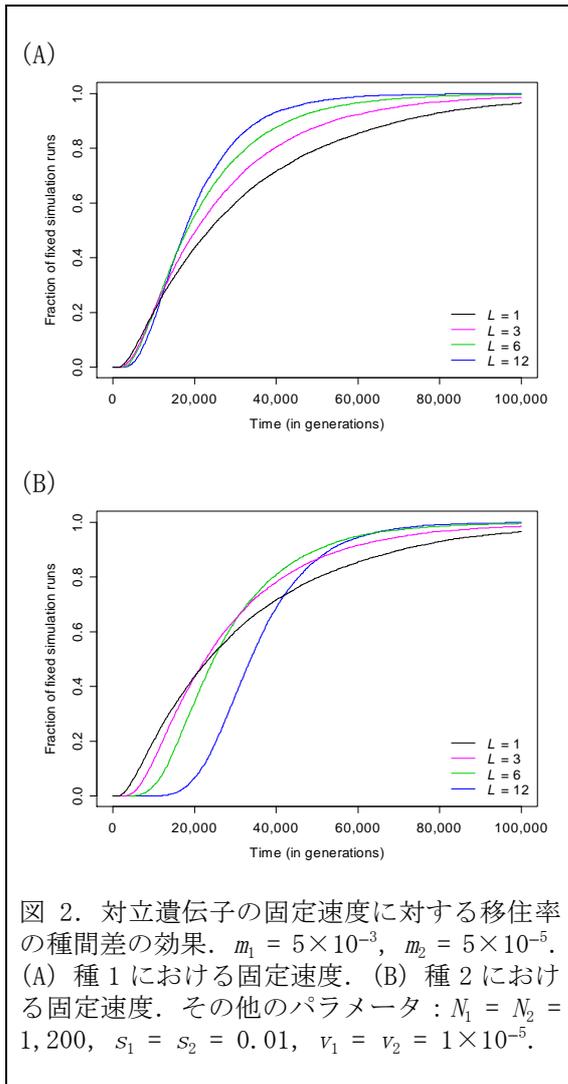


図 2. 対立遺伝子の固定速度に対する移住率の種間差の効果.  $m_1 = 5 \times 10^{-3}$ ,  $m_2 = 5 \times 10^{-5}$ . (A) 種 1 における固定速度. (B) 種 2 における固定速度. その他のパラメータ:  $N_1 = N_2 = 1, 200$ ,  $s_1 = s_2 = 0.01$ ,  $v_1 = v_2 = 1 \times 10^{-5}$ .

以上の結果を基に、二種間で世代時間が異なる場合 ( $g_1 \neq g_2$ ) に拡張し、確率微分モデルとの対比から、パラメータ変換による離散時間モデルの近似計算効率を検討した。

(3) 出生-死亡モデル：出生-死亡過程を基礎とする分枝過程モデルの開発および解析を進めた。解析の精度，計算速度の両面において，出生-死亡モデルが広範囲に及ぶパラメータ領域において確率微分モデル，離散時間モデルを上回ることが確認され，出生-死亡モデルが優れた成績を収めるパラメータ領域を詳細に吟味すると共に，当該領域において出生-死亡モデルの成績が上回る要因を検討した。

(4) ほぼ中立説に関する多面発現モデルを改変することで，これまで開発を進めてきた群集進化のシミュレーションモデルと適応進化のポリジーンモデルとを統合し，種間相互作用を伴う進化モデルの構築を進めた。

## 5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[学会発表] (計 1 件)

① 高橋亮, Selection & evolution in a polygenic setting, 日本遺伝学会第 84 回大会, 2012 年 9 月 24 日, 福岡

## 6. 研究組織

(1) 研究代表者

高橋 亮 (TAKAHASHI RYOU)

京都産業大学・総合生命科学部・助教

研究者番号：50342811