

Chapter 6

Evolution in large populations: Natural selection and adaptation

1. 進化の必要性とは？
 2. 個体群での進化をコントロールする要因とは？
 3. 数理モデルの役割
 4. 選択とは？
 5. 劣性致死遺伝子の存在
 6. 適応進化とは？
 7. その他の進化モデル
 8. 対立遺伝子頻度の変化に必要な世代数は？
 9. 選択係数
 10. 量的形質に対する選択
 11. directional selection (方向性選択力)
 12. stabilizing selection (安定性選択力)
 13. disruptive selection (分裂性選択力)
- 4~9 は選択に対する対立遺伝子頻度の変化
10~13 は選択に対する表現型平均・表現型分散の変化

1. 進化の必要性

絶滅を避けるために、種は連続的な環境の変化に適応しつづけなくてはならない → 赤の女王仮説

赤の女王仮説とは？

ルイス・キャロルの『鏡の国のアリス』(高山宏訳)のなかに、赤の女王がアリスに向かって、「ここではのう、同じ場所にいようと思うたら、あたう限りの速さで走ることが必要なのじゃ」と言います。同じところにいようと思ったら、全速力で走れ、というわけです。

つまり、進化ゲームというのは、それに参加しているプレイヤーたちすべてが、

全速力で自らを変化させている過程なのだ、という仮説です。(例) 共進化

変化する環境には・・・

- 1) 人間活動による変化、2) 害虫、3) 寄生虫、4) 競争者、
- 5) 雨期 (洪水)・乾期 (火事)、6) エルニーニョ・ラニーニョ、
- 7) 氷期・暖期 などがある

特に、化石燃料の燃焼の結果、地球の温暖化が進んでいる

→そのため、種は環境の変化に適応 or 移動が必要。

(例) 鳥、蝶、植物の分布域の拡大。珊瑚礁の白色化・死亡量の増加。 など。

これらより、環境変化の結果として起こる適応進化は既に観察されている。

病原体の変化は特に知られている→種内のみならず、種間でも影響。さらに、人間活動が引き起こした例もある。

(例) 牛痘 (ヌー、ケープバッファロー)、インフルエンザ (人間)、ペスト (人間)、

(例：人間活動による) トキソプラズマ症 (真獣類→有袋類)、鳥類 (ヨーロッパ種→ハワイの固有種)

これらの変化にたいして、新しい選択圧がかかる→ 適応しなきや絶滅

適応には、

- 1) 変化したコンディションに対応する生理的 or 行動的な適応
→しかし、1) は生理的制限があるため、環境の変化が大きい場合絶滅。
- 2) 個体群の遺伝構成を変化させている自然選択を通じた遺伝的適応
→適応選択と呼ばれる。

適応進化は、大きな遺伝的変異を持つ個体群が生物学的・物理的環境の変化をうけたときに見られる。

保全には以下の5つが重要

- 1) 新しい環境に定着して進化する能力の保存
- 2) 小個体群において適応進化の可能性の欠損
- 3) ほとんどの絶滅危惧種は現在、分布の角にのみ存在している。そのため、絶滅危惧種は以前の限界環境に適応しなくてはならない。
- 4) 再導入の結果に対する閉鎖的な遺伝的多様性とその有害な効果
- 5) 新しい環境に移動した個体群の適応

本章では、1) 適応進化の偏在の証拠、2) 個体群の進化を調節する要因、3) 個体群に対する選択の強さ について、論じる。

自然選択による適応進化には遺伝的多様性が必要

動物：形態、行動、色、宿主植物耐性、補食サイズ、体サイズ、アルコール耐性、生活史特性、病気耐性、被食回避、汚染耐性、殺虫剤耐性、など。

(例)・カタツムリの殻の色と模様→カモフラージュ

・マラリア、麻疹、天然痘などの病気耐性

植物：土の状態、乾燥ストレス、洪水、光環境、風、被食、大気汚染、除草剤

(例)・ミヤコグサ→草食動物をさけるためにシアレン化グルコシドを生産

生息地

(例) エベレストなどの高地から深海、北極の潮だまりから温泉、海洋から砂漠の淡水

これらの、微細環境への適応は保全に重要→異なる環境よりも似た環境に移動した方が成功しやすい

生態的に同じ生息地環境の場合、収斂進化が起こることがある。

「収斂進化」：=相近

系統の異なる複数の生物が、類似する形質を個別に進化させること。核酸の塩基配列形質から表現型形質までさまざまなレベルで収斂と推定される類似形質がある。系統学的には、収斂はホモプラシー(非相因)に含まれる。つまり、収斂は、系統解析の過程で、共通祖先から伝わった相因形質としては説明できない派生的形質状態の共有を説明するために想定される形質進化上の仮説の一つである。収斂と並行進化(parallelism)とのちがいは、後者が共通祖先から受け継

がれた共通の遺伝的基盤を前提とする個別進化であるのに対し、前者が共通の遺伝的基盤を前提としない個別進化であるという点にある。

測定でされた適応進化

- (例)・ダーウィンフィンチのくちばしとボディプロポーション
- ・ズグロムシクイの越冬場所の変化
 - ・植物の生息地と種子分散能力

人間活動によって環境が変化し、引き起こされた適応進化

- (例)・オーストラリアのウサギと粘液腫ウイルス
- ・植物の重金属耐性
 - ・富栄養化した湖の赤潮によってミジンコのシアノバクテリア耐性の増加
 - ・ヒョウモンモドキの宿主選択性
 - ・殺虫剤、農薬、抗生物質耐性
 - ・ハチドリのくちばしの長さを選択する花の花冠長

保全生態学は環境の変化に対応して進化する能力の保存と関係＝遺伝的多様性の保存

これらより、大規模個体群の進化について考察する。

2. 個体群内での進化に影響を与える要因

- 1) 突然変異、2) 個体の移出入、3) 選択、4) chance

これらは個体群内の繁殖に影響を与える

しかし、これらの相互作用の理解は複雑で難しい

そのため、

- 1) 影響を与える要因のないモデル
- 2) 同時に1つ要因のあるモデル
- 3) 引き続いて起こる同時に2つ要因があるモデル

・・・などから個体群内の進化の構成を理解することで、それぞれの要因をもつ効果がどの程度の大きさを、何の役割を果たしやすいかを見ることが可能。さらに、どの要因を無視できるかを固定することも可能。例えば、突然変

異は短期間で起こることはまれであることから無視できる。

4章では突然変異・移出入・選択・chanceのない個体群で、ランダム交配をおこなった1世代後には、対立遺伝子頻度・遺伝子型頻度は常染色体上で平衡をとる。

本章では、突然変異・移出入・選択の独立作用、選択と突然変異、選択と移出入の共同作用について考える

Chance効果は大規模個体群では一般的に影響が少ないので、その詳細については後の8章で議論する。

進化とは「個体群の遺伝構成の変化」＝「突然変異・移出入・選択 or chanceの影響による、対立遺伝子頻度の変化」

要約すると

- 1) 突然変異は全ての遺伝的多様性の出所であるが短期間では弱い進化圧。
- 2) 選択圧のみ適応進化を引き起こす
- 3) 移出入は個体群間の変異を減少
- 4) 小規模個体群でのChance効果は遺伝的多様性の喪失し、適応進化を減少
- 5) 断片化と移出入の減少は同一母集団から得られた副次集団間にランダムな分化を導く

3. 数理モデルの役割

突然変異・移出入・選択・chanceの進化的影響力を調査するための数理モデルは

- 1) 基本的なプロセスを記述するための量的法則を確立が可能
- 2) 分析できる予測の準備が可能
- 3) 別の方法で推定できない、もしくは難しい推定パラメーターの表現が可能
- 4) まだ未発見の現象の存在、現象中の予測できない関係の予想が可能

モデルは現実世界では単純化されている。

モデルで説明できるかを決定するには、実験・観察データと対照して数値化できる量的予測が必要

(例) 劣性致死遺伝子頻度の変化を予測する式とカリフォルニアコンドルの軟骨発生不全の頻度の変化 (本章)

モデルに使用される推定パラメーターには・・・

- 1) 人間における突然変異の割合 ← 選択と突然変異間のバランス
- 2) 蛾における工業黒化に対する選択の強度 ← 頻度変化にかかった時間のモデル
- 3) 人間における移出入の割合 ← 移入個体群、出所、現在の対立遺伝子頻度
- 4) 種内や個体群内の遺伝子拡散の大きさ ← 異なる個体群の対立遺伝子頻度
- 5) 絶滅危機種の個体群内における有害対立遺伝子の数と効果 ← 死亡率に対する近親交配の効果

進化プロセスの数理モデルには新しい洞察を生み出す

(例) 利他行動の Cost-benefit 分析より、利他行動は血縁が近い個体や膜翅目のような半数倍数性種で一般的

4. 選択

選択は生存率・繁殖率の異なる遺伝子型で起こる = 対立遺伝子頻度の変化

すなわち、繁殖年齢まで多くの繁殖個体を残した対立遺伝子は増加し、少ないものは減少

動物における選択：雌雄の繁殖・交尾能力、精子の受精能力、雌ごとの子供数、繁殖年齢までの子供の生存率、寿命

植物における選択：花粉生産、柱頭に達する花粉能力、発芽、花柱の大きさと受精能力、胚珠数、受精した接合子の生育力、分散能力、成熟するまで成長す

る個体数、その植物の生殖能力

これらより、接合子から成体までに異なる生存率を持つ個体でモデルをつくる

5. 劣性致死遺伝子

(例) カリフォルニアコンドルの軟骨発生不全 (表 6.1) ←1 世代の場合

これが連続した世代の対立遺伝子頻度になると・・・

式 6.1 1 世代の q の対立遺伝子頻度

式 6.2 0 世代から 1 世代の間の q の増加幅

したがって、致死遺伝子の頻度は減少する。(図 6.3 より)

実際に計算したのが Example 6.1

しかし、図 6.3 より、世代を重ねるにつれ、減少幅が緩やかになる。

6. 適応進化

保全遺伝学では有害な突然変異に対する選択と好まれる選択に関わっている。

(例) オオシモフリエダシヤクの工業黒化→汚染地域は黒、非汚染地域はノーマルの頻度が高い→保護色の変化が原因 (図 6.4)

黒化対立遺伝子 (M)、ノーマル (T) ノーマルの相対適応度 ($\Delta =$ 選択係数)

この黒化個体は次第に減少→リバプールでは 90%→10%

なぜなら、黒化は 1 つの優占対立遺伝子による。

移出入、突然変異がなく、ランダム交配をする大規模個体群で対立遺伝子頻度を計算 (図 6.4)。

7. その他の進化モデル

図 6.5 表 6.2

これらより

- 1) 有害な $A2$ 対立遺伝子は完全に除去されるまで減少する
- 2) 変化の割合は選択の強さに依存
- 3) 変化の割合は p と q の頻度に依存

つまり、もっとも低い適応度の対立遺伝子にたいして変化する方向をとる
(例) 表 6.2 の c と d

図 6.6

条件：同じ選択係数、同じ頻度

相加的・優占的・劣性の対立遺伝子頻度の変化傾向を世代で比較

結果 1) 初めは優占が急激に増加、2) 高頻度になると変化が遅くなる、3) 劣性の増加はかなり緩やか、しかし 10% に到達すると急速に増加しホモ接合体で固定する (fixation)、4) 相加的はこれらの中間をとる。初めは優占より緩やかな増加であるが、これが固定するまで増加を続ける。

fixation：生物の系統やメンデル集団で、一つの遺伝子座の特定の対立遺伝子の割合が 100% になること。そのため、新しく突然変異が生じないかぎり、この遺伝子座に関しては形質の分離が生じない。固定は近親交配や遺伝的浮動によって起る。

同じ強さの選択であれば、haploid locus : additive autosomal diploid locus : additive sex-linked locus = 1 : 1/2 : 2/3

また、劣性に対する選択は常染色体より性染色体でより効果的である。

8. 対立遺伝子頻度の変化に必要な世代数は？

劣性遺伝子頻度の世代別変化

式 6.4 (t 世代のときの q の割合)

式 6.5 (q₀ から q_t まで対立遺伝子頻度に変化するのに必要な世代数)

(例) カリフォルニアコンドルで軟骨発生不全の遺伝子が 17% → 1% まで減少するのに必要な世代数を式 6.5 より求めると 94 世代と予測 (Example 6.2)

17% → 1% : 94 世代、10% → 1% : 90 世代、1% → 0.1% : 900 世代

9. 選択係数

Haldane (1924) オオシモフリエダシヤクの黒化個体とノーマル個体の選択圧の差を比較 Box6.2

つまり、DNA やタンパクの多型より、形態的多型が選択係数に強くはたらく。

10. 量的形質に対する選択

1 遺伝子座における対立遺伝子頻度に対する選択の効果

→表現型平均と表現型分散に対する選択の効果

量的形質を操作する選択 (図 6.7) :

- 1) directional selection (方向性選択力) : 1 方向にかかる選択圧、この方向に平均が移動→一定・一様な環境でかかる
- 2) stabilizing selection (安定性選択力) : 中間にかかる選択圧、平均は変化しないが将来分散は減少する可能性→安定な環境でかかる
- 3) disruptive selection (分裂性選択力) : 両側にかかる選択圧、平均は変化しないが変異は増加する可能性→異なる環境

11. directional selection (方向性選択力)

(例) シルバーフォックス (Box6.3)

30%→ひどく攻撃的、20%→臆病、40%→攻撃的で臆病、10%→おとなしい
飼育の結果・・・17 世代でおとなしい方向に移動

このように、遺伝的変異を前もって持っていなければ、耐性などを進化することはできない→突然変異は短・中期ではまれだから。

一方、長期ではどうか？

(例) 図 6.8

長期になると、非常に大きな遺伝的変化が起こる

12. stabilizing selection (安定性選択力)

特徴：1) 安定な環境でみられる、2) 中間形質を好む、3) 単純化されたモデルでは遺伝的多様性が減少、4) しかしヘテロ接合子を好む選択も安定性選択力を起こすし、遺伝的多様性の保持する

(例) 産まれた子供のサイズと死亡率 (図 6.9)

13. disruptive selection (分裂性選択力)

(例) 重金属で汚染された地域では耐性を持つ表現型が選択されるが、近隣の非汚染地域では反対の選択がおこる

→つまり、断片化された地域では全体よりむしろそれぞれの環境で適応がおこる→長期にわたると種分化を起こす。

要約

- 1) 変化は種が直面する環境の特徴である。
- 2) 個体が行動的 or 生理的に対応するよりより分断された環境の変化から生き残るために種は進化しなくてはならない。
- 3) 適応進化は個体群内における遺伝的多様性にもとづいた自然選択をとおして起こる。もっとも単純なものとして、有益な対立遺伝子頻度の変化として表せる。
- 4) 1 遺伝子座における選択圧は選択係数、対立遺伝子頻度、優占度、遺伝形質のモデルに依存している。
- 5) 量的形質に対する選択圧は選択の形質、強度、遺伝率に依存している。