

## 10. Quantitative-genetic models and changing environments

Reinhard Burger & Christoph Krall

総合研究大学院大学 山道真人

### 10.1 Introduction

遺伝的変異が、環境変化が量的形質に選択を引き起こす状況下での個体群維持に対する役割を評価する

環境変動のカテゴリー

- (1) 確率的な変動 (e.g. 熱帯地域の気温)
- (2) 周期的な変動 (e.g. 季節的変動)
- (3) 定向的な変化 (e.g. 地球温暖化)
- (4) 突然の変化 (e.g. 害虫の導入)

さまざまな環境変化のシナリオに対して、以下のことを明らかにする

- ・ 適応への遺伝分散の役割
- ・ 適応的応答の速さ
- ・ 個体群の絶滅リスク (絶滅時間の期待値)

### 10.2 Quantitative genetics and response to selection

量的形質：連続的な変異がある形質 ← 小さな効果の多数の遺伝子

個体群の状態を形質の確率分布で表現 (平均・分散)

Fisher・Wright による量的形質の相加的モデル (**Box 10.1**)

育種家方程式 (breeder's equation) : **Box 10.1** 式 (c)

Lande の選択勾配 (**Box 10.2**)

有限で、有性生殖し、2 倍体、ランダム交配、形質が両性で同等の生物集団  
正規分布する量的形質によって適応度が決定

最適な表現型  $P_t$  が時間によって変化するとき、適応度関数  $W(P)$  は式(10.1)

(3) の定向的な環境変化 : 式(10.2a)

(2) の周期的な環境変化 : 式(10.2b)

安定化選択の強さ  $V_S$ 、選択の強さ  $s_t$  とすると、 $t+1$  世代の平均表現型は式(10.4)

個体あたりの子供の数は  $b$  で有限なため、集団サイズは一定でない : 式(10.6)

形質が正規分布するという仮定を確かめるため、詳細な遺伝モデル (変異のメカニズムは突然変異) でシミュレーション (**Box10.3**)

### **Box 10.1** The classic additive genetic model

表現型値は遺伝子型値と環境からの影響の和：式(a)

表現型分散は（相加的）遺伝分散と環境分散の和：式(b)

世代間の平均表現型の変化は遺伝率（遺伝分散／表現型分散）と選択係数の積：  
式(c)=breeder's equation

### **Box 10.2** Lande's phenotype model of selection

ランダム交配・大集団・形質が両性で同等の生物集団において、 $n$  形質の表現型には Box 10.1 の式(a)と式(b)が当てはまる

集団の平均適応度：式(a)、選択後の平均ベクトル：式(b)

Breeder's equation の一般化：式(c)

表現型と遺伝子の共分散行列が、平均値よりもゆっくりと変化するという仮定

### **Box 10.3** A numerical model for adaptation in changing environments

個体・遺伝子を明示したモンテカルロシミュレーションの詳細

## **10.3 Adaptation and extinction in changing environments**

最適な表現型が変化し続ける時、集団の平均表現型は遅れてついてゆく  
最適値からのずれが大きくなりすぎると、適応度が低下して絶滅する  
遺伝分散と絶滅リスクの関係は？

### (i) Sustained directional change

(3)の定方向的な環境変化：式(10.2a)

小集団：浮動によって遺伝分散が減少、遅れを大きくして絶滅

環境変化が遅ければ、形質も並行して進化

遅れによる荷重：進化的荷重

式(10.7)から、遺伝分散が大きく、環境変化が遅ければ適応度が高い (**Figure 10.1**)

絶滅プロセスは2つのフェイズからなる

フェイズ 1. 式(10.6)の成長率（子の数×平均適応度）が 1 まで減るが、個体数は環境収容量で一定（期間：式(10.9)）

フェイズ 2. フェイズ 1 が終わって絶滅するまで (**Figure 10.2a**)

個体数がじゅうぶん大きければ、変化する最適値に反応して遺伝分散は増加す

る (**Figure 10.2b**)

有性生殖の場合で、完全に連鎖した遺伝子座によってコントロールされている時、ほぼ遺伝分散は増加しない

無性生殖の場合、ゲノム変異率がかなり低くなければ遺伝分散は増加しない  
環境変動が1つの形質にしか影響しないのはかなり粗雑な単純化→多面発現

### (ii) Pleiotropy and changing optima

モンテカルロシミュレーションの結果 (**Box 10.3 · Figure 10.3**)

形質1：定向選択、形質2：安定化選択

形質1のみの時： $\omega_1 = 2$ で絶滅までの時間最大

- ・強い選択：環境変化に応じるための遺伝分散を減少
- ・弱い選択：環境変化への遅れを生じる

形質2に働く安定化選択は絶滅を促進する

1. 荷重の増加
2. 遺伝分散が減って、選択への反応が減少する
3. 環境変動は遺伝分散を増やそうとするが、安定化選択は排除しようとする

### (iii) Periodic change

周期的に変動する環境では遺伝分散の増加は適応的でない (**Figure 10.1b**)

有性生殖集団で組み換えなし・ありの場合と、無性生殖集団でモンテカルロシミュレーションした結果 (**Box 10.3 · Figure 10.4**)

- ・ 中程度の  $T$  で組み換えあり集団が長く存続する←環境変動に適応する必要があるため、遺伝分散が大きい組み換えあり集団が有利
- ・  $T$  大→どの場合でも遺伝分散大
- ・  $T$  小→同じ形質に留まって、環境が戻ってくるのを待つ

### (iv) Stochastic fluctuations

変動の分散が大きいかわ変動プロセスが自己相関していれば遺伝分散が有利

相関していない環境では遺伝分散は不利、高い繁殖率の方が集団の維持期間を伸ばすために効果的 (**Box 10.3**)

定向変化と確率的な変動の組み合わせ：絶滅までの平均時間減少

→別々では絶滅リスクが低い、相乗的な効果により迅速な絶滅を引き起こす

(v) Single abrupt change

突然の変化は集団の平均適応度を減少させる→絶滅 or 迅速な進化  
適応度が減ることで集団サイズが減少し、進化する前に人口動態の確率性により絶滅

**10.4 Concluding comments**

個体群の生存を保証する手段というより、絶滅を説明する仮説を与える？

速い変動環境（と確率的な変動・多面発現など）で個体群は絶滅しやすくなる  
有害変異の蓄積や人口的・環境的確率性とは異なり、個体数を増やせば良いというわけではない

環境の、定向的变化・突然の変化・循環的な変化（振幅が小さすぎず、周期が長い場合）・確率的な変動（分散大・高い自己相関）のもとでは遺伝分散が大きい方が有利。定常環境・短い周期で周期的に変化する環境・分散が小さく、自己相関がない確率的な変動のもとでは遺伝分散が小さく、繁殖率が高い方が有利