

ホールデンの法則に関する生殖的隔離の数理モデル

坂本 大季 (筑波大学 生物学類) 指導教員: 澤村 京一 (筑波大学 生命環境系)

【背景】

「ホールデンの法則」とは、同型配偶子を持つ性 (XX や ZZ) に比べて異型配偶子を持つ性 (XY や ZW) において雑種の生存力や妊性の低下がよく見られるという法則である (Haldane, 1922)。この法則の背後にある数理モデルとして様々な説明がなされてきた (Presgraves, 2018) が、その中で有力な説の一つが「dominance 仮説」である。これは雑種における有害遺伝子の優性度合い (h) に注目することにより、ホールデンの法則を説明するものである (ただし、 $0 \leq h \leq 1$)。先行研究では、ホールデンの法則が成り立つならば、少なくとも

$$h < 1/2 \quad (1)$$

が成り立つことが示されている (Turelli and Orr, 1995)。

【定義】

雑種における生存力や妊性の低下は異種に由来する遺伝子間の不和合によって引き起こされる。本研究では 2 座位間の不和合のみを考慮し、その総数を I とする。ここでは、不和合の各効果はすべて等しく相加的であると仮定する。また、種分化の過程で生じた不和合遺伝子の数を K とし、それが X 染色体 (X) に生じる確率を p 、常染色体 (A) に生じる確率を q とする (ただし、 $p + q = 1$)。Fig. 1 に不和合の種類を示す。

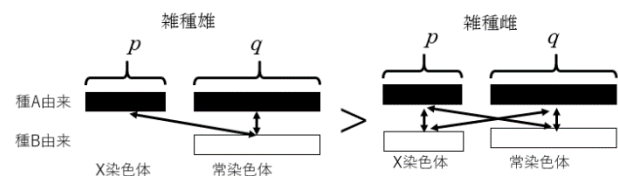


Fig.1: 雑種雄と雑種雌の不和合の種類 棒は染色体 (黒と白は異種由来) を意味し、矢印は不和合の種類を示している。

【結果と考察】

ホールデンの法則は (雄の不和合) > (雌の不和合) を意味し、
 (左辺) = (X-A 不和合) + (A-A 不和合)
 (右辺) = (X-X 不和合) + 2 (X-A 不和合) + (A-A 不和合)
 なので、

$$I p q h + I q^2 h^2 > I p^2 h^2 + 2 I p q h^2 + I q^2 h^2 \quad (2)$$

である。これを变形すると、

$$h < q / (q + 1) < 1/2 \quad (3)$$

となる。ここで重要な点は、先行研究 (Turelli and Orr, 1995) で無視された X-X 不和合を(2)式では考慮していることである。すなわち、ホールデンの法則が成り立つとき、(1)式ではなく、少なくとも(3)式が成り立つことが示された。また、先行研究 (Turelli and Orr, 1995) のように X-X 不和合を無視する ($I p^2 h^2 = 0$) と、(1)式が得られる。(3)式は生物種ごとの q によって満たすべき h は変化することを意味し、常染色体に比べて X 染色体で不和合遺伝子が蓄積されやすいとする「fast X evolution 仮説」にも拡張することが可能である。

次に雄と雌の不和合の比 (α) について考える。

$$\alpha = (I p q h + I q^2 h^2) / (I p^2 h^2 + 2 I p q h^2 + I q^2 h^2) = (1 - q) q / (h + q^2) \quad (4)$$

となり、 α は I の大きさに関わらず、 h と q の値が分かれば一意に決まることが示された。

最後に本モデルの誤差について考察する。上記では不和合の総数を I と置いたが、 I は K に対して雪だるま式に増える。Fig. 2 で示されているように、

$$I = K(K - 1) / 2 \quad (5)$$

であり、これは Orr (1995) で使用された式と矛盾しない。(2)式に(5)式を代入することによって、本モデルの誤差を正確に評価することができる。2 種間の変異が十分に多ければ、本モデルの誤差は無視できる程度になることが分かった。

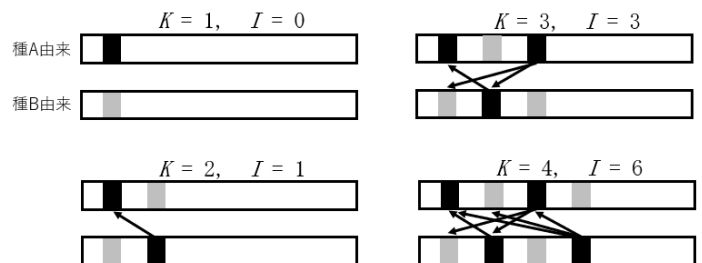


Fig.2: 2 種間における変異の総数 (K) と雑種における不和合の総数 (I) の関係 2 本の棒は雑種の染色体を表し、矢印は不和合を表す。黒は不和合を引き起こす派生型アレル (新規変異)、グレーはそれに対する祖先型アレルを表す。

ここまでの結果は、全ての遺伝子座の h が等しいと仮定しているが、 h にばらつきがあった場合でも同様の結果が得られた。ただし、2 座位間の h のばらつきに相関があった場合は異なる結果が得られたが、これについては発表で触れる。

【展望】

今後は、本モデルを実際のデータと照らし合わせ、どの程度ホールデンの法則を説明できるのかを検証する。現在のところ、一部の先行研究 (Turelli and Begun, 1997) とはそれほど矛盾しないことが分かっている。また、先行研究 (Turelli and Orr, 1995) で示されたモデルとも整合性があることが分かっており、ホールデンの法則を説明するための統一的なモデルを模索する。

【引用文献】

- Haldane JBS (1922) J Genet 12: 101-109.
- Orr HA (1995) Genetics 139: 1805-1813.
- Presgraves DC (2018) Mol Ecol 27: 3822-3830.
- Turelli M, Begun DJ (1997) Genetics 147: 1799-1815.
- Turelli M, Orr HA (1995) Genetics 140: 389-402.