Bulletin of Aichi Univ. of Education, 65（Natural Sciences）, pp. 1 − 8, March, 2016

集団遺伝学におけるHardy-Weinbergの法則に関する結果

佐藤 由季* 市延 邦夫**

*卒業生
**数学教育講座

Some Results on Hardy-Weinberg Principle of the Population Genetics

Yuki SATO* and Kunio ICHINOBE**

*Graduate, Aichi University of Education
**Department of Mathematics Education, Aichi University of Education, Kariya 448-8542, Japan

1 はじめに

本研究は参考文献［1］3.7章 集団遺伝学モデルを基にして，1遺伝子座2対立遺伝子モデルに対して条件を変えたとき，対立遺伝子の頻度が時間とともにどのように変化するのかを調べる．具体的には，集団遺伝学における重要な原理であるHardy-Weinberg（以下，H-Wと略す場合がある）の法則の仮定を崩したとき，H-Wの割合が変化する．本論文では，突然変異，交配頻度の仮定をそれぞれ崩した場合の結果を与える．また，応用として集団遺伝学を通して映画「ハリーポッター」の世界を解析する．

本論文は以下の構成からなる．2章では集団遺伝学で使われる基礎的用語の説明を［1］3.7章から抜粋して与える．また，集団遺伝学における基本原理であるHardy-Weinbergの法則を与える．3章では本論文で使われる差分方程式の基本的な定義や表記法，そして，命題を［1］2章を基にして与える．本論文の主結果であるH-Wの法則における突然変異，交配頻度の仮定を崩した場合の結果を4, 5章でそれぞれ与える．特に4章では、本論文で新たに得られた定理を用いて結果を得た．最後に6章で「ハリーポッター」の世界を突然変異と交配頻度に注目して解析する．

2 集団遺伝学モデル

遺伝は世代から世代へと伝えられるもので，染色体に含まれている情報に依存している．ヒトは23本の染色体を2組（2倍体）もっており，合計で46本の染色体をもつ；各組はそれぞれ両親から与えられる．染色体に沿ったある場所には，目の色や髪の色のような，ある特徴に対する命令が含まれている．この染色体に沿ったある場所のことを**遺伝子座**と呼ぶ．染色体上の命令は**遺伝子**という．各遺伝子は（目の色や髪の色などに対する）ただ1つの命令を与えるが，2組の染色体があるので，ヒトは遺伝子座あたり2つの遺伝子をもっている．個人に対してただ1つの物理的な形質（目の色や髪の色）は，その個人の遺伝子によって決められる．各遺伝子は異なった変異形（目の色に対する遺伝子は緑，青，茶など）をもっている．このような遺伝子の変異形は**対立遺伝子**と呼ばれる．

与えられた遺伝子に対して2つの対立遺伝子があると仮定する．2つの対立遺伝子はAとaで表される．2組の染色体をもつヒトは染色体上にAA, Aa, aaという3つの異なる組合せのうちの1つをもっている．AAとaaの組合せは**ホモ接合体**と呼ばれ，Aaの組合せは**ヘテロ接合体**と呼ばれる．3つの組合せAA, Aa, aaは遺伝子座の**遺伝子型**という．

2つの対立遺伝子の一方は優性である．たとえば，もしもAが優性な対立遺伝子であれば，aは劣性な対立遺伝子であるといわれる．このとき，遺伝子型AAとAaは同じ物理的形質に対応しているが，aaとは異なっている．これは，遺伝子型AAとAaは表現型Aをもち，aaは表現型aをもっていると表現される．

さて，集団中の個体が交配し繁殖するとき，集団中の対立遺伝子の頻度と遺伝子型頻度が時間とともに変化するのかどうかという問題を考えてみる．本論文で扱う集団遺伝学モデルは1遺伝子座2対立遺伝子モデルである．

集団遺伝学の重要な原理は**Hardy-Weinbergの法則**として知られている．

命題2.1（**Hardy-Weinbergの法則**）親の集団において，ある遺伝子が2つの対立遺伝子Aとaをもつと仮定する．また，対立遺伝子A, aの頻度をp, q，遺伝子型AA,

Aa, aaの頻度をp_{AA}, p_{Aa}, p_{aa}, 対立遺伝子A, aの初期の頻度をそれぞれp_0, q_0と仮定する．さらに，次の仮定が成り立っているとする．

(i) 交配はランダムである．

(ii) 異なる遺伝子型の親から生まれる子どもの数に違いはない．

(iii) すべての遺伝子型は等しい生存率をもつ．

(iv) 移入も移出もない．

(v) 突然変異はない．

(vi) 世代は重なっていない．

このとき，世代tにおける対立遺伝子A, aの頻度p_t, q_tは変化しない．

$$p_t = p_0,\ q_t = q_0.$$

さらに，遺伝子型頻度は2世代目以降は変化しない．

$$p_{AA} = p_0^2,\ \ p_{Aa} = 2p_0q_0,\ \ p_{aa} = q_0^2.$$

H-Wの法則に従えば，劣性な特徴は絶滅せずに集団中に固定した頻度で残る．命題2.1の仮定が崩れるとH-Wの頻度は変化する．以下，(v) 突然変異と (i) 交配頻度の仮定を崩した場合に，対立遺伝子の頻度が時間とともにどのように変化するのかを見ていく．

3 差分方程式

ここでは，[1] 2章を基に，1遺伝子座2対立遺伝子モデルを解析するために必要な差分方程式に対する基本的な用語，定義，表記法，そして，いくつかの命題を与える（証明は [1] 参照）．

はじめに，差分方程式の平衡点を定義する．

定義3.1 1階差分方程式

$$x_{t+1} = f(x_t)$$

に対して**平衡解**とは，差分方程式に対する定数の解$\bar{x}$のことである．すなわち$\bar{x}$は

$$\bar{x} = f(\bar{x})$$

をみたす．$\bar{x}$は平衡点とも呼ばれる．

次に，局所安定性を定義する．もし平衡から少しだけずれたときにその解が平衡値にもどるならば，平衡は局所漸近安定であるという．

定義3.2 1階差分方程 $x_{t+1} = f(x_t)$ の平衡点$\bar{x}$が**局所安定**であるとは，任意のεの対して $|x_0 - \bar{x}| < \delta$ ならば，すべての $t \geq 0$に対して

$$|x_t - \bar{x}| = |f^t(x_0) - \bar{x}| < \varepsilon$$

となる $\delta > 0$ が存在することをいう．もし$\bar{x}$が安定でない場合を不安定という．平衡点$\bar{x}$が**局所吸引的**であるとは，$\gamma > 0$が存在し $|x_0 - \bar{x}| < \gamma$ をみたすすべてのx_0に対して

$$\lim_{t\to\infty} x_t = \lim_{t\to\infty} f^t(x_0) = \bar{x}$$

が成り立つことをいう．平衡点$\bar{x}$が**局所漸近安定**であるとは，その平衡点が局所安定でかつ局所吸引的である場合をいう．ここで，$x_t = f(f(\cdots f(x_0)\cdots)) = f^t(x_0)$ である．

平衡点が局所漸近安定であるための十分条件を与える命題を述べる．

命題3.3 $\bar{x}$はfの平衡点であり，$\bar{x}$を含むある開区間Iでf'は連続であると仮定する．もし

$$|f'(\bar{x})| < 1,\quad x \in I$$

ならば，$\bar{x}$は$x_{t+1} = f(x_t)$ の局所漸近安定平衡である．もし$|f'(\bar{x})| > 1$, $x \in I$ならば, $\bar{x}$は不安定である．

定義3.4 $\bar{x}$は差分方程式 $x_{t+1} = f(x_t)$の平衡点であると仮定する．ここで，$0 < a \leq \infty$で $f{:}\,[0, a) \to [0, a)$ とする．すべての初期条件$x_0 \in (0, a)$に対して $\lim_{t\to\infty} x_t = \bar{x}$ であるならば, $\bar{x}$は**大域吸引的**という．$\bar{x}$が大域吸引的かつ局所安定ならば，$\bar{x}$は**大域漸近安定**という．

大域漸近安定性は，すべての初期条件に対して解が平衡点に近づくことを意味する．平衡点が大域漸近安定であるための十分条件を与える命題を述べる．はじめに，原点の大域漸近安定性についての命題を与える．

命題3.5 原点のみに平衡点をもつ差分方程式 $x_{t+1} = f(x_t)$ の関数fが以下の (i) と (ii) をみたし，すべての $x \in (0, a)$に対して$0 < f(x) < x$ ならば原点は大域漸近安定である．

(i) f は$[0, a)$で連続関数である．ただし$0 < a \leq \infty$.

(ii) $f : [0, a) \to [0, a)$，$0 < a \leq \infty$.

次に，正の平衡点に対する差分方程式の大域漸近安定性についての命題を与える．

命題3.6 差分方程式 $x_{t+1} = f(x_t)$ の関数fが命題3.5の (i) と (ii) をみたし，$0 < x < \bar{x}$ に対して$x < f(x) < \bar{x}$ となり，かつ，$x > \bar{x}$ に対して $\bar{x} < f(x) < x$となる$\bar{x} \in (0, a)$ が存在するならば，$\bar{x}$はただ一つ存在し，差分方程式 $x_{t+1} = f(x_t)$ は$\bar{x}$で大域漸近安定平衡をもつ．

最後に、1階差分方程式の解の動きを調べるために用いられる重要な手法，**クモの巣図法**と呼ばれる反復法を説明する．1階差分方程式

$$x_{t+1} = f(x_t)$$

に対して，曲線 $y = f(x)$ は**再生産曲線**と呼ばれる．再生産曲線と直線 $y = x$ を同じ x-y 平面に描く．x 軸と y 軸は x_t と x_{t+1} をそれぞれ表している．クモの巣図法では，直線 $y = x$ と $y = f(x)$ を次のように利用する：

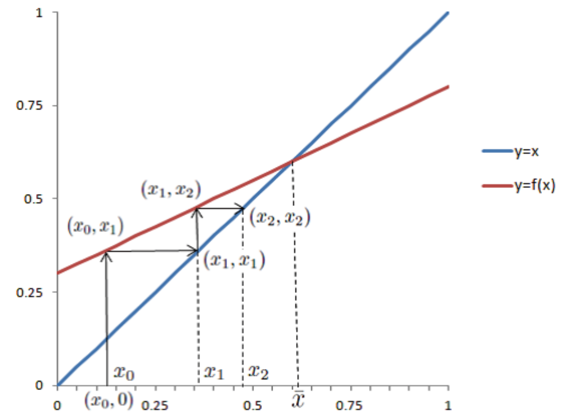

図1：1階差分方程式 $x_{t+1} = f(x_t)$ に対するクモの巣図法

x_0 を与えて，点 $(x_0, 0)$ を x 軸上に置く．次に点 $(x_0, 0)$ から鉛直上方に再生産曲線まで移動し，点（x_0,x_1）に達する．水平に（右または左に）$y = x$ まで移動し，点 (x_1, x_1) に達する．x 軸上の点 x_1 が次の反復の出発点となる．

次に点（x_1,x_1）から鉛直方向（上か下）に再生産曲線上の点（x_1,x_2）に移動し，水平に（右または左に）$y = x$ 上の点 (x_2, x_2) に達する．x 軸上の点 x_2 が次の反復の出発点となる．

このような手順を繰り返して実行する．

図1において，鉛直方向矢印と水平方向矢印の繰り返しは $y = f(x)$ と $y = x$ の交点に収束する．図1の再生産曲線の場合，$\lim_{t\to\infty} x_t = \bar{x}$ となる．ここで，$\bar{x}$ は差分方程式の平衡点 $\bar{x} = f(\bar{x})$ である．

4　突然変異

1遺伝子座2対立遺伝子モデルにおけるH-Wの法則で「仮定（v）突然変異はない」が成り立たないときを考える．対立遺伝子 A から対立遺伝子 a への突然変異率を w_1，対立遺伝子 a から対立遺伝子 A への突然変異率を w_2（$0 \le w_1, w_2 \le 1$）とする．このとき，次のことが得られる．（図2参照）

定理4.1　i）$w_1 = w_2 = 0$ のとき　$p_{t+1} = p_t$.

ii）$w_1 = w_2 = 1$ のとき　$p_{t+1} = 1 - p_t$.

iii）$0 < w_1 < 1,\ w_2 = 0$ のとき　$p_{t+1} \to 0$（大域漸近安定）.

iv）$w_1 = 1,\ w_2 = 0$ のとき　$p_{t+1} = 0$.

v）$0 < w_1 + w_2 < 1,\ 1 < w_1 + w_2 < 2,\ w_1 \neq 0,\ w_2 \neq 0,$（$w_1, w_2$）$\neq$（1, 1）のとき $p_{t+1} \to w_2/(w_1 + w_2)$（大域漸近安定）.

vi）$w_1 = 0,\ 0 < w_2 < 1$ のとき　$p_{t+1} \to 1$（大域漸近安定）.

vii）$w_1 = 0,\ w_2 = 1$ のとき　$p_{t+1} = 1$.

viii）$w_1 + w_2 = 1,\ w_1 \neq 0,\ w_2 \neq 0$ のとき $p_{t+1} = w_2$.

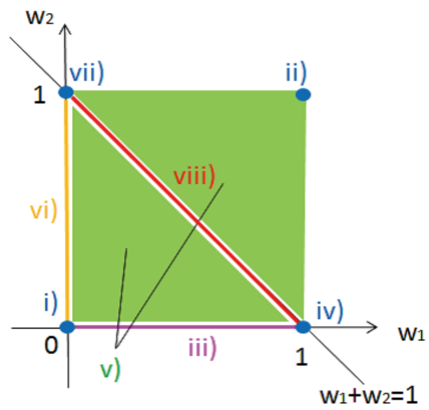

図2

以下，これらの説明を与える．遺伝子型頻度の次の表1から，次世代の対立遺伝子 A の頻度がわかる．

表1　交配と子どもの割合の表

		子どもの割合	子どもの割合	子どもの割合
交配	交配頻度	AA	Aa	aa
$AA\times AA$	p_{AA}^2	$(1-w_1)^2$	$2w_1(1-w_1)$	${w_1}^2$
$AA\times Aa$	$2p_{AA}p_{Aa}$	$\frac{(1-w_1)^2+w_2(1-w_1)}{2}$	$\frac{2w_1(1-w_1)+w_1w_2+(1-w_1)(1-w_2)}{2}$	$\frac{1}{2}\{{w_1}^2+w_1(1-w_2)\}$
$AA\times aa$	$2p_{AA}p_{aa}$	$w_2(1-w_1)$	$w_1w_2+(1-w_1)(1-w_2)$	$w_1(1-w_2)$
$Aa\times Aa$	p_{Aa}^2	$\frac{(1-w_1)^2+2w_2(1-w_1)+{w_2}^2}{4}$	$\frac{w_1(1-w_1)+(1-w_1)(1-w_2)+w_1w_2+w_2(1-w_2)}{2}$	$\frac{1}{2}\{{w_1}^2+2w_1(1-w_2)+(1-w_2)^2\}$
$Aa\times aa$	$2p_{Aa}p_{aa}$	$\frac{w_2(1-w_1)+{w_2}^2}{2}$	$\frac{w_1w_2+2w_2(1-w_2)+(1-w_1)(1-w_2)}{2}$	$\frac{1}{2}\{w_1(1-w_2)+(1-w_2)^2\}$
$aa\times aa$	p_{aa}^2	${w_2}^2$	$2w_2(1-w_2)$	$(1-w_2)^2$

$p'_{AA}, p'_{Aa}, p'_{aa}$を次世代における遺伝子型の頻度とする．このとき，表1の結果を適用すれば

(4.1) $p'_{AA} = \sum_{\text{交配}} (\text{交配頻度}) \times (\text{子どもの割合})$

$$= p_{AA}^2(1-w_1)^2 + p_{AA}p_{Aa}\{(1-w_1)^2 + w_2(1-w_1)\} + 2p_{AA}p_{aa}w_2(1-w_1) + \frac{1}{4}p_{Aa}^2\{(1-w_1)^2 + 2w_2(1-w_1) + {w_2}^2\} + p_{Aa}p_{aa}\{w_2(1-w_1) + {w_2}^2\} + p_{aa}^2{w_2}^2,$$

(4.2) $p'_{Aa} = 2p_{AA}^2 w_1(1-w_1)$

$$+ p_{AA}p_{Aa}\{2w_1(1-w_1) + w_1w_2 + (1-w_1)(1-w_2)\} + p_{AA}p_{aa}\{w_1w_2 + (1-w_1)(1-w_2)\} + \frac{p_{Aa}^2}{2}\{w_1(1-w_1)+(1-w_1)(1-w_2)+w_1w_2+w_2(1-w_2)\} + p_{Aa}p_{aa}\{w_1w_2 + 2w_2(1-w_2) + (1-w_1)(1-w_2)\} + 2p_{aa}^2 w_2(1-w_2),$$

$$p'_{aa} = p_{AA}^2{w_1}^2 + p_{AA}p_{Aa}\{{w_1}^2 + w_1(1-w_2)\} + 2p_{AA}p_{aa}w_1(1-w_2) + \frac{1}{4}p_{Aa}^2\{{w_1}^2 + 2w_1(1-w_2)^2 + (1-w_2)^2\} + p_{Aa}p_{aa}\{w_1(1-w_2) + (1-w_2)^2\} + p_{aa}^2(1-w_2)^2$$

となる．これらの結果を使うと次世代の対立遺伝子頻度を計算することができる：$p = p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa}$であることと，(4.1) と (4.2) を代入し式を整理することにより

$$\begin{aligned}
p' &= p'_{AA} + \frac{1}{2}p'_{Aa} \\
&= p_{AA}^2(1-w_1) + \frac{1}{2}p_{AA}p_{Aa}(3-3w_1+w_2) \\
&\quad + p_{AA}p_{aa}(1-w_1+w_2) + \frac{1}{2}p_{Aa}^2(1-w_1+w_2) \\
&\quad + \frac{1}{2}p_{Aa}p_{aa}(1-w_1+3w_2) + p_{aa}^2w_2 \\
&= p_{AA}(1-w_1)(p_{AA}+p_{Aa}+p_{aa}) \\
&\quad + \frac{1}{2}p_{Aa}(1-w_1+w_2)(p_{AA}+p_{Aa}+p_{aa}) \\
&\quad + p_{aa}w_2(p_{AA}+p_{Aa}+p_{aa})
\end{aligned}$$

を得る。$p_{AA} + p_{Aa} + p_{aa} = 1$より、さらに整理すると

$$\begin{aligned}
p' &= p_{AA}(1-w_1) + \frac{1}{2}p_{Aa}(1-w_1+w_2) + p_{aa}w_2 \\
&= (1-w_1)\left(p_{AA} + \frac{1}{2}p_{Aa}\right) + w_2\left(\frac{1}{2}p_{Aa} + p_{aa}\right) \\
&= (1-w_1)p + w_2q.
\end{aligned}$$

最後の式は$p = p_{AA} + p_{Aa}/2$, $q = p_{Aa}/2 + p_{aa}$を用いた．また，$p + q = 1$より，次を得る．

$$\begin{aligned}
p' &= (1-w_1)p + w_2(1-p) \\
&= (1-w_1-w_2)p + w_2.
\end{aligned}$$

したがって，p_tを世代tにおける対立遺伝子Aの頻度とすると

(4.3) $p_{t+1} = (1-w_1-w_2)p_t + w_2 =: f(p_t)$

である．よって，1階差分方程式（4.3）の平衡点$\bar{p}$は$\bar{p} = f(\bar{p})$より

$$\bar{p} = \frac{w_2}{w_1+w_2}$$

である．また，$f(p) = (1-w_1-w_2)p + w_2$を$p$で微分すると

$$f'(p) = (1-w_1-w_2)$$

である．命題3.3より平衡点$\bar{p}$は$-1 < f'(p) < 1$のとき局所漸近安定である．

$$-1 < 1-w_1-w_2 < 1 \Leftrightarrow 0 < w_1+w_2 < 2$$

したがって，$0 < w_1+w_2 < 2$のとき，すなわちw_1, w_2が同時に0や1にならないとき，$\bar{p} = w_2/(w_1+w_2)$ は局所漸近安定である．w_1, w_2が同時に0や1になるときには，次が成り立つ．

i）$w_1 = w_2 = 0$のとき，$p_{t+1} = p_t$（H-Wの法則に従い，対立遺伝子頻度は初期値から変化しない）．

ii）$w_1 = w_2 = 1$のとき，$p_{t+1} = 1 - p_t$（対立遺伝子aとAの頻度の初期値が交互に現れる）．

さらに，大域漸近安定性について考える．

はじめに，$0 < w_1 < 1$, $w_2 = 0$のとき，命題3.5を用いて$\bar{p} = 0$は大域漸近安定であることを示す．$w_2 = 0$のとき，$f(p) = (1-w_1)p$ なので，$\bar{p} = 0$は平衡点である．さらに，$0 < w_1 < 1$のとき，$f(p) = (1-w_1)p$ は [0,1) で連続であり，f: [0,1) → [0,1) をみたすことは明らかである．また，すべての$p \in (0,1)$ に対して，$f(p) = (1-w_1)p > 0$, $p - f(p) = w_1p > 0$より，$0 < f(p) < p$が成り立つ．したがって，命題3.5より，$0 < w_1 < 1$, $w_2 = 0$のとき，$\bar{p} = 0$は大域漸近安定である．$w_2 = 0$の場合をまとめると次を得る．

iii）$0 < w_1 < 1$, $w_2 = 0$のとき　$p_{t+1} \to 0$（大域漸近安定）．

iv）$w_1 = 1$, $w_2 = 0$のとき　$p_{t+1} = 0$.

すなわち，対立遺伝子aから対立遺伝子Aへ突然変異しない状況では，pの初期値にかかわらず集団中には対立遺伝子aだけが存在するようになる．

次に，命題3.6を用いて$0 < w_1 + w_2 < 1$, $w_2 \neq 0$のとき$\bar{p} = w_2/(w_1+w_2)$ は大域漸近安定であることを示す．

$w_2 \neq 0$のとき，$p_{t+1} = (1-w_1-w_2)p_t + w_2 = f(p_t)$の平衡点は $\bar{p} = w_2/(w_1+w_2)$ である．$0<p<\bar{p}$ に対して，

$$\begin{aligned} f(p)-p &= (1-w_1-w_2)p+w_2-p \\ &= w_2-(w_1+w_2)p \\ &= (w_1+w_2)\left(\frac{w_2}{w_1+w_2}-p\right) \\ &= (w_1+w_2)(\bar{p}-p), \\ \bar{p}-f(p) &= \frac{w_2}{w_1+w_2}-\{(1-w_1-w_2)p+w_2\} \\ &= \frac{w_2}{w_1+w_2}-w_2-\{1-(w_1+w_2)p\} \\ &= \frac{w_2}{w_1+w_2}\{1-(w_1+w_2)\} \\ &\quad -\{1-(w_1+w_2)\}p \\ &= \left(\frac{w_2}{w_1+w_2}-p\right)\{1-(w_1+w_2)\} \\ &= (\bar{p}-p)\{1-(w_1+w_2)\} \end{aligned}$$

となるので，$0<w_1+w_2<1$のとき$p<f(p)<\bar{p}$ が成り立つ．また，$p>\bar{p}$ に対して，同様に$0<w_1+w_2<1$のとき，$\bar{p}<f(p)<p$が成り立つことが分かる．したがって，命題3.6より，v）の一部が示される．すなわち，次が成り立つ．

v）$0<w_1+w_2<1,\ w_2 \neq 0$のとき$p_{t+1} \to w_2/(w_1+w_2)$（大域漸近安定）

となる．すなわち，このとき，pの初期値にかかわらず，次世代の対立遺伝子Aの頻度は $\bar{p} = w_2/(w_1+w_2)$ に収束する．（図3参照）

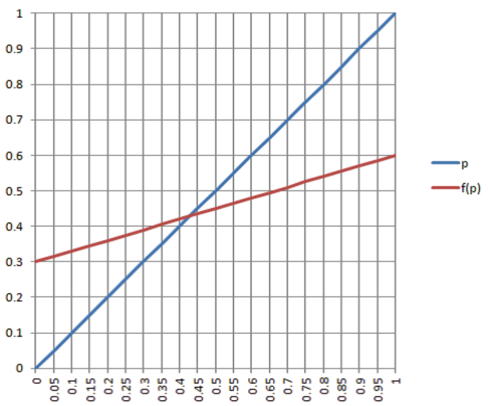

図3：$w_1 = 0.4,\ w_2 = 0.3$のとき

さらに，命題3.6を用いて$w_1 = 0,\ 0<w_2<1$のとき$\bar{p} = 1$は大域漸近安定であることを示す．$w_1 = 0$のとき，$p_{t+1} = (1-w_2)p_t + w_2 = f(p_t)$の平衡点は $\bar{p} = 1$である．$0<p<\bar{p}$ に対して，

$$\begin{aligned} f(p)-p &= (1-w_2)p+w_2-p \\ &= w_2(1-p) = w_2(\bar{p}-p), \\ \bar{p}-f(p) &= 1-\{(1-w_2)p+w_2\} \\ &= (1-p)(1-w_2) = (\bar{p}-w_2)(1-w_2) \end{aligned}$$

となるので，$0<w_2<1$のとき，$p<f(p)<\bar{p}$ が成り立つ．したがって，命題3.6より，$w_1 = 0,\ 0<w_2<1$のとき，$f(p)$は $\bar{p} = 1$で大域漸近安定である．$w_1 = 0$の場合をまとめると次を得る．

vi）$w_1 = 0,\ 0<w_2<1$のとき$p_{t+1} \to 1$（大域漸近安定）．

vii）$w_1 = 0,\ w_2 = 1$のとき$p_{t+1} = 1$.

すなわち，対立遺伝子Aから対立遺伝子aへ突然変異しない状況では，pの初期値にかかわらず集団中には対立遺伝子Aだけが存在するようになる．

最後に定理4.1　v）の残りを示すために，大域漸近安定性を与える定理を与える．

定理4.2　差分方程式$x_{t+1} = f(x_t)$の関数fが以下の(i)，(ii) をみたし，$0<x<\bar{x}$ に対して，$\bar{x}<f(x)$，$x<f(f(x))<\bar{x}$ となり，かつ，$x>\bar{x}$ に対して，$f(x)<\bar{x}$, $\bar{x}<f(f(x))<x$となる $\bar{x}\in(0,a)$ が存在するならば，$\bar{x}$はただ一つ存在し，$\bar{x}$で大域漸近安定平衡をもつ．

(i) fは$[0,a)$で連続関数である．ただし，$0<a\leq\infty$.

(ii) $f:[0,a)\to[0,a)$，$0<a\leq\infty$.

証明　証明は$x_0<\bar{x}$ では$x_t<x_{t+2} = f(f(x_t))<\bar{x}$となり，$x_0>\bar{x}$ では $\bar{x}<x_{t+2} = f(f(x_t))<x_t$となる事実から得られる．$x_0<\bar{x}$の場合，数列 $\{f^{2t}(x_0)\}_{t=0}^{\infty}$は単調増加で上に有界である．このとき，$z_1 = \lim_{t\to\infty} f^{2t}(x_0)$とすると，$z_1 = \bar{x}$ である．なぜなら，もし$z_1<\bar{x}$ とすると仮定より$z_1<f^2(z_1) = \lim_{t\to\infty} f^{2t+2}(x_0) = z_1$となり，矛盾である．$\bar{x}<y_0$の場合，数列 $\{f^{2t}(y_0)\}_{t=0}^{\infty}$ は単調減少で下に有界である．このとき上と同様にして，$\bar{x} = \lim_{t\to\infty} f^{2t}(y_0)$である．

さて，$x_0<\bar{x}$ のとき$y_0 := f(x_0)>\bar{x}$ である．それゆえ，$\lim_{t\to\infty} f^{2t+1}(x_0) = \lim_{t\to\infty} f^{2t}(y_0) = \bar{x}$ なので，

$$\bar{x} = \lim_{t\to\infty} f^{2t+1}(x_0) = f(\lim_{t\to\infty} f^{2t}(x_0)) = f(\bar{x})$$

が成り立つ．すなわち，$\bar{x}$はただ一つの平衡点である．$\bar{x}<x_0$の場合も同様である．　□

次に，定理4.2を用いて$1<w_1+w_2<2$のとき $\bar{p} = w_2/(w_1+w_2)$は大域漸近安定であることを示す．$0<p<\bar{p}$に対して

$\bar{p}-f(p)=(\bar{p}-p)\{1-(w_1+w_2)\}$,

$f(f(p))-p$

$=(1-w_1-w_2)\{(1-w_1-w_2)p+w_2\}+w_2-p$

$=(1-w_1-w_2)^2p+(1-w_1-w_2)w_2+w_2+w_2-p$

$=(w_1+w_2)\{2-(w_1-w_2)\}(\bar{p}-p)$,

$\bar{p}-f(f(p))$

$=\bar{p}-(1-w_1-w_2)\{(1-w_1-w_2)p+w_2\}-w_2$

$=\bar{p}-(1-w_1-w_2)^2p-(1-w_1-w_2)w_2-w_2$

$=(1-w_1-w_2)^2(\bar{p}-p)$

となるので，$1<w_1+w_2<2$のとき，$\bar{p}<f(p)$と$p<f(f(p))<\bar{p}$ が成り立つ．同様に，$p>\bar{p}$ に対して，$1<w_1+w_2<2$のとき $f(p)<\bar{p}$ と $\bar{p}<f(f(p))<p$ が成り立つことも分かる．したがって、定理4.2と先の結果を合わせて

v）$0<w_1+w_2<2$, $w_1+w_2\neq 1$のとき$\bar{p}=w_2/(w_1+w_2)$ は大域漸近安定である．このとき、pの初期値にかかわらず，次世代の対立遺伝子Aの頻度は $\bar{p}=w_2/(w_1+w_2)$ に収束する．（図4参照）

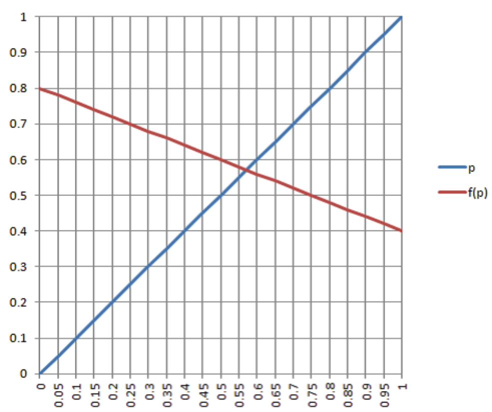

図4：$w_1=0.6$, $w_2=0.8$のとき

viii）$w_1+w_2=1$, $w_1\neq 0$, $w_2\neq 0$のときには，$f(p)=w_2$となり，次世代の対立遺伝子Aの頻度は一定になる．すなわち，集団中には対立遺伝子Aとaの両方が存在する．

5　交配頻度

ここでは、1遺伝子座2対立遺伝子モデルにおけるHardy-Weinbergの法則で，「仮定（i）交配はランダムである」が成り立たないときを考える．$AA\times AA$, $AA\times Aa$, $AA\times aa$, $Aa\times Aa$, $Aa\times aa$, $aa\times aa$の交配のしやすさをそれぞれw_1, w_2, w_3, w_4, w_5, $w_6(>0)$ とする．特に，同じ遺伝子型同士の交配のしやすさを1，異なる遺伝子型同士の交配のしやすさを$s(>0)$，すなわち，$w_1=w_4=w_6=1$, $w_2=w_3=w_5=s(>0)$ とおく．これにより，例えば$AA\times aa$の交配頻度が$2sp_{AA}p_{aa}$に変わる（表1参照）．また，遺伝子型AA, Aa, aaの頻度はそれぞれp^2, $2pq$, q^2の頻度であるとする．このとき，次が得られる．

定理5.1　(i) 異なる遺伝子型同士よりも同じ遺伝子型同士の方が交配しやすいとき

・対立遺伝子Aの頻度の初期値が$\frac{1}{2}$よりも小さければ集団中には対立遺伝子aのみが存在するようになる．

・対立遺伝子Aの頻度の初期値が$\frac{1}{2}$よりも大きければ集団中には対立遺伝子Aのみが存在するようになる．

(ii) 同じ遺伝子型同士よりも異なる遺伝子型同士の方が交配しやすいとき，対立遺伝子Aの頻度の初期値にかかわらず集団中には対立遺伝子Aとaがどちらも存在することになる．

簡単な説明を与える．前の章で考えたように，交配と子どもの割合，次世代の頻度の表を考えることにより，次の差分方程式を得る．

(5.1)　　$p_{t+1}=y(p_t)/w(p_t)=:f(p_t)$.

ただし，$y(p)=3p^4-4p^3+2p^2+\{s/(1-s)\}p$であり，$w(p)$は平均適応度[1]と呼ばれ，$w(p)=6p^4-12p^3+10p^2-4p+1/(1-s)$である．

差分方程式（5.1）の平衡点は $\bar{p}=f(\bar{p})$より

$$\bar{p}(\bar{p}-1)\left(\bar{p}-\frac{1}{2}\right)(3\bar{p}^2-3\bar{p}+1)=0$$

を得るので，$\bar{p}=0,1,\frac{1}{2}$である．命題3.3を用いて平衡点が局所漸近安定であることをいう．

i）$\bar{p}=0$ のとき$f'(0)=s$なので，$s<1$のとき局所漸近安定である．

ii）$\bar{p}=1$ のとき$f'(1)=s$なので，$s<1$のとき局所漸近安定である．

iii）$\bar{p}=1/2$ のとき $f'(1/2)=(4+4s)/(3+5s)$ なので，$s>1$ のとき局所漸近安定である．さらに，この平衡点は大域的漸近安定であることが命題3.6 よりわかる．実際，fは $[0,1]\to[0,1]$ への連続関数であることは，$s<1$のとき$y(p)\geq 0$, $w(p)>0$であり，$s>1$のとき$y(p)\leq 0$, $w(p)<0$であることと，$f(p)\leq 1$であることから分かる．まとめると

(i) $s<1$のとき（図5参照）

　・初期値 $p_0<1/2\Rightarrow p_{t+1}\to 0$.

　・初期値 $p_0>1/2\Rightarrow p_{t+1}\to 1$.

(ii) $1<s$のとき（図6参照）

　・初期値 $\forall p_0\Rightarrow p_{t+1}\to 1/2$

となる．下記の図5, 6 は$y = f(p)$と$y = p$ のグラフである．クモの巣図法により，解の動きがわかる．

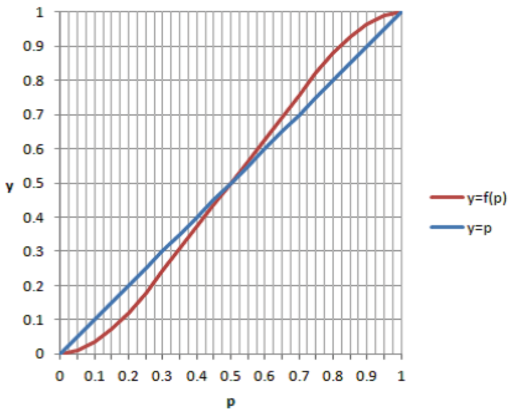

図5：$s = 0.1$のとき

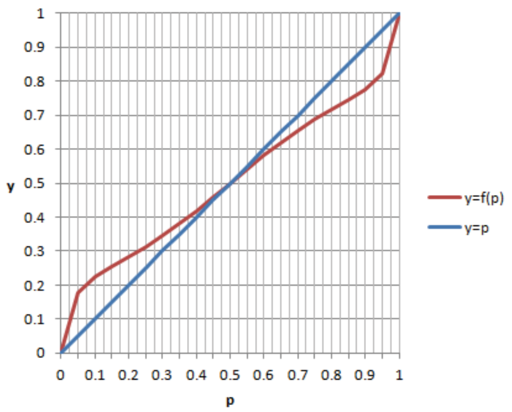

図6：$s = 10$のとき

6　映画『ハリー・ポッター』のモデル

突然変異があり，かつ交配頻度がランダムでない場合を，映画『ハリー・ポッター』の世界を例にして考えてみる．ハリー・ポッターの世界では，突然変異により人間が魔法力をもつようになったことで魔法族が生まれたとされている（[2] 参照）．また，この世界では，魔法族でありながら魔法が使えない者，人間でありながら魔法が使える者がいる．魔法族でありながら魔法が使えないものを「スクイブ」，人間（マグル）でありながら魔法が使える者を「マグル生まれ」という．彼らは突然変異で魔法力をもったり，もたなくなったりすると考えられる．ここで，対立遺伝子Aを魔法力をもつ優性遺伝子，対立遺伝子aを魔法力をもたない劣性遺伝子とする．魔法力をもつ遺伝子型が突然変異により魔法力をもたない遺伝子型へと変わったり，逆に，魔法力をもたない遺伝子型が突然変異により魔法力をもつ遺伝子型へと変わったりする場合を考えるために，$AA \to aa$, $Aa \to aa$, $aa \to AA$となる突然変異率を$x(0 < x < 1, x \ll 1)$ とする．また，魔法力をもつ遺伝子型ともたない遺伝子型は交配しにくいと考えられるので，$AA \times aa$と$Aa \times aa$の交配のしやすさを$s(0 < s < 1, s \ll 1)$，これら以外の交配のしやすさを1とする．

p：対立遺伝子Aの頻度

q：対立遺伝子aの頻度

とすると，$p + q = 1$である．また，

p_{AA}：遺伝子型AAの頻度

p_{Aa}：遺伝子型Aaの頻度

p_{aa}：遺伝子型aaの頻度

とすると，$p_{AA} + p_{Aa} + p_{aa} = 1$である．初めに，遺伝子型$AA$, Aa, aaの頻度はそれぞれp^2, $2pq$, q^2の頻度であるとする．このとき，次のことが得られる．

- 対立遺伝子Aは優性遺伝子であるが，時間が経っても集団中を独占することはなく，対立遺伝子Aの頻度はある値に収束する．
- 魔法族は人間（マグル）に比べれば，時間が経ってもごく少数の集団である．

以下，これらの説明をする．遺伝子型頻度の表2から，次世代の対立遺伝子Aの頻度がわかる．

表2　交配と子ども，次世代の表

交配	交配のしやすさ	交配頻度	子どもの割合			次世代の頻度		
			AA	Aa	aa	AA	Aa	aa
$AA \times AA$	1	p_{AA}^2	$1-x$	0	x	$\frac{(1-x)p_{AA}^2}{w}$	0	$\frac{xp_{AA}^2}{w}$
$AA \times Aa$	1	$2p_{AA}p_{Aa}$	$(1-x)/2$	$(1-x)/2$	x	$\frac{(1-x)p_{AA}p_{Aa}}{w}$	$\frac{(1-x)p_{AA}p_{Aa}}{w}$	$\frac{xp_{AA}p_{Aa}}{w}$
$AA \times aa$	s	$2sp_{AA}p_{aa}$	0	$1-x$	x	0	$\frac{2s(1-x)p_{AA}p_{aa}}{w}$	$\frac{2sxp_{AA}p_{aa}}{w}$
$Aa \times Aa$	1	p_{Aa}^2	$1/4$	$(1-x)/2$	$(2x+1)/4$	$\frac{p_{Aa}^2}{4w}$	$\frac{(1-x)p_{Aa}^2}{2w}$	$\frac{(2x+1)p_{Aa}^2}{4w}$
$Aa \times aa$	s	$2sp_{Aa}p_{aa}$	$x/2$	$(1-x)/2$	$1/2$	$\frac{sxp_{Aa}p_{aa}}{w}$	$\frac{s(1-x)p_{Aa}p_{aa}}{w}$	$\frac{sp_{Aa}p_{aa}}{w}$
$aa \times aa$	1	p_{aa}^2	x	0	$1-x$	$\frac{xp_{aa}^2}{w}$	0	$\frac{(1-x)p_{aa}^2}{w}$

平均適応度wは

$$w=p_{AA}^2+2p_{AA}p_{Aa}+2sp_{AA}p_{aa}+p_{Aa}^2+2sp_{Aa}p_{aa}+p_{aa}^2$$

で与えられる．$p'_{AA}, p'_{Aa}, p'_{aa}$を次世代における遺伝子型の頻度とする．このとき，表2の結果を適用すれば

$$\begin{aligned} p'_{AA} &= (1-x)p_{AA}^2/w+(1-x)p_{AA}p_{Aa}/w+p_{Aa}^2/4w \\ &\qquad + sxp_{Aa}p_{aa}/w+xp_{aa}^2/w, \\ p'_{Aa} &= (1-x)p_{AA}p_{Aa}/w+2s(1-x)p_{AA}p_{aa}/w \\ &\qquad +(1-x)p_{Aa}^2/2w+s(1-x)p_{Aa}p_{aa}/w, \\ p'_{aa} &= xp_{AA}^2/w+xp_{AA}p_{Aa}/w+2sxp_{AA}p_{aa} \\ &\qquad +(2x+1)p_{Aa}^2/4w+sp_{Aa}p_{aa}/w+(1-x)p_{aa}^2/w \end{aligned}$$

となる．これらの結果を使うと次世代の対立遺伝子頻度p'を計算することができる：

$$\begin{aligned} p' &= p'_{AA}+\frac{1}{2}p'_{Aa} \\ &= \frac{1}{w}\left\{(1-x)p_{AA}^2+\frac{3}{2}(1-x)p_{AA}p_{Aa}\right. \\ &\qquad +s(1-x)p_{AA}p_{aa}+\frac{1}{4}(2-x)p_{Aa}^2 \\ &\qquad\qquad \left.+\frac{1}{2}s(x+1)p_{Aa}p_{aa}+xp_{aa}^2\right\}. \end{aligned}$$

ここで，$p_{AA}=p^2, p_{Aa}=2p(1-p), p_{aa}=(1-p)^2$なので

$$\begin{aligned} p' &= \frac{1}{w}\{(1-x)p^4+3(1-x)p^3(1-p) \\ &\quad +\{s(1-x)+2-s\}p^2(1-p)^2+s(x+1)p(1-p)^3 \\ &\qquad +x(1-p)^4\} \\ &=: y(p)/w. \end{aligned}$$

このとき，平均適応度wは

$$\begin{aligned} w &= 2(1-s)p^4-8(1-s)p^3+10(1-s)p^2 \\ &\qquad -4(1-s)p+1 \\ &=: w(p) \end{aligned}$$

である．p_tを世代tにおける対立遺伝子Aの頻度とすると，世代tから$t+1$への対立遺伝子Aの頻度変化モデルが次の差分方程式によって与えられる：

$$p_{t+1}=\frac{y(p_t)}{w(p_t)}=: f(p_t). \tag{6.1}$$

次に，差分方程式(6.1)に対する平衡点とその局所安定性についてグラフを用いて考える．突然変異率x，交配頻度sはともに0に近いとする．図7のように$y=f(p)$と$y=p$との交点のp座標を$\alpha, \beta, \gamma\ (\alpha<\beta<\gamma)$とすると，$\bar{p}=\alpha, \beta, \gamma$は差分方程式（6.1）の平衡点である．

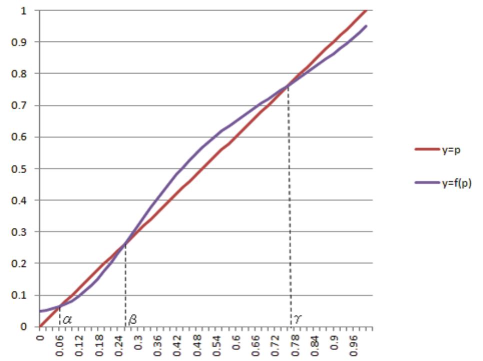

図7：$s=0.1, x=0.05$のとき

また，$\bar{p}=\alpha, \gamma$は局所漸近安定であり，$\bar{p}=\beta$は不安定である．
クモの巣図法により，
・初期値p_0が$0<p_0<\beta$のとき，$p_{t+1}\to\alpha$
・初期値p_0が$\beta<p_0<1$のとき，$p_{t+1}\to\gamma$
となることがわかる．今の場合，もともと魔法族は突然変異によって生まれたものなので少数と考えてよく，すなわち，p_0は小さいと考える．したがって，p_{t+1}はαに収束する．

以上より，魔法力を有する対立遺伝子Aは，優性遺伝子であるにもかかわらず，その遺伝子が世界を支配することはなく，マグルが絶滅することもない．また，ハリーたち魔法族の存在はごく少数であり，かつ，少数のままであり続ける．

注

[1] 母数の変化する集団での遺伝子型の頻度を表すために平均適応度wを導入し，$w=\sum$（交配頻度）で定義する（6章参照）．

参考文献

[1] Linda J.S. Allen，生物数学入門－差分方程式･微分方程式の基礎からのアプローチ，共立出版，2011年．

[2] ハリー･ポッターシリーズの用語一覧，Wikipedia.（2015年8月30日18時）．

（2015年9月1日受理）