

確率過程と分子進化

清水 昭 信

名古屋市立大学自然科学研究教育センター

16年前の1月、国立遺伝学研究所の木村資生博士が、名古屋大学理学部で「数学者のための分子進化学入門」という講演をしておられる。私の分子進化に関する知識は、この講演の内容につきると言ってよい。

歴史的に言えば、遺伝学としては、1930年代に R. A. Fisher, J. B. S. Haldane, S. Wright 等の古典的研究があり、1960年代、1970年代に木村資生、太田朋子、丸山毅夫等により古典を基礎としつつ分子レベルのいくつかの遺伝モデルの提案がおこなわれたと理解している。

数学の側でも古くから、遺伝モデルを意識した研究が行われている。1930年代の A. N. Kolmogorov-I. G. Petrovskii-M. Piskounov の非線形放物型偏微分方程式の解の伝播の研究は有名であるが、この仕事は実は集団遺伝学を動機としたものであったことは今日忘れられているように思われる。もっとも、これは遺伝モデルとしては、今日意味をもたないものとなっていて、ただ数学としてのみ生き残っているといえよう。こういう例は他にもある。木村資生先生に直接伺ったところでは、R. A. Fisher の遺伝学上の仕事は今日無意味なものとなっているが、彼の残した遺伝モデルは今日も Wright-Fisher モデルとして残っていて、分子レベルの研究にも基礎的役割をはたしうるものであるということである。

古典的遺伝モデルでは、対立遺伝子の数は有限個であり、遺伝子頻度の変化のメカニズムは、mutation, natural selection, random drift(遺伝的浮動, random mating), migration 等による。もともと、マルコフ連鎖によって記述されるものであり、個体数は各世代一定であるとする。このマルコフ連鎖を 時間、空間がともに連続である有限次元確率過程(拡散過程)で近似する。この近似が数学として厳密に正当化されたのは意外に新しく、1970年代の佐藤健一、S. N. Ethier の仕事である。

新しい遺伝モデルとしては、無限中立アレルモデル、無限サイトモデル、Ohta-Kimura の ladder model, gene conversion model 等があり、これらはいずれも無限次元確率過程(通常 Fleming-Viot 過程、あるいは measure-valued diffusion process と呼ばれる)として

実現される。この方向の厳密な研究の歴史はさらに新しい。部分的には、1970年代の W. J. Ewens, P. A. P. Moran, J. F. C. Kingman や G. A. Watterson の仕事に応用の面で有名であるが、無限次元確率過程としての数学的な研究が行われたのは私は1980年代の中頃からだと思っている。私も2、3の論文を書いているが、主として S. N. Ethier, T. G. Kurtz, D. A. Dawson や志賀徳造の研究に負う。

mutation と random drift のみを考えた無限次元確率過程については、ほぼ解明されたと言って良い。この他に natural selection をとりいれると 数学的には数段難しくなる。まず、このような確率過程がエルゴード的(定常状態がただ一つ存在し、時間平均と空間平均が一致する)かどうか十分に解明されているとは言い難い。何人かの人達はこの問題の解明にとりくんでいる。また、定常状態がただ一つ存在する場合その定常分布はどのようなものか明らかにすることも重要である。一方、E. B. Dynkin 等はより抽象的な無限次元確率過程の数学的研究を進展させている。

私自身は、最近では、mutation, random drift, migration を含む無限サイトモデルを記述する無限次元確率過程の系図学的研究、mutation, random drift, migration を含む無限アレルモデルを記述する無限次元確率過程の定常状態の研究を行ってきた。これらはいずれも一段落したと思われる。最近 P. Donnelly-T. G. Kurtz の提案している無限粒子系の方法を用いて、かつて少し調べたことのある gene conversion を含むモデルを表す確率過程の系図学について今後詳しく研究しようと思っている。

参考文献

1993年以前に出版されたものは、殆ど次の総合報告に収録されている。

S. N. Ethier and T. G. Kurtz. Fleming-Viot processes in population genetics. SIAM J. Control and Optimization **31**, 345-386 (1993).

最近の論文のなかでは、次の仕事が注目される。

P. Donnelly and T. G. Kurtz. A countable representation of the Fleming-Viot measure-valued diffusion. *Annales of Probability* **24**, 698-742 (1996).