

「進化生物学 夏の学校」
講義をもっと理解するために
～知っておくと便利な用語集～

【あ行】

1 塩基対多型 (いちえんきついたけい) SNP's
(すにぶす)

遺伝的浮動 (いでんてきふどう)

genetic drift (random genetic drift) (1 限, 2 限)

集団の遺伝的組成 (遺伝子頻度) が偶然によって揺らいで変化すること。集団サイズ (その個体数) が小さいほど、この影響は大きい。自由交配する十分に大きな集団では、**適応度**に差がなければ遺伝子はランダムに選ばれ、前の世代の頻度と等しくなると期待される。もし**適応度**に差があるならば、自然選択に従い選ばれ、**適応度**の差により遺伝子の頻度変化が予測できる。しかし、集団が小さければ、そこから取り出された遺伝子がランダムな確率で偏り、遺伝子頻度が不規則に変化しやすい。これは、統計学的には、標本サイズが小さいときの抽出誤差 (サンプリング・エラー) と呼ばれるものであり、さいころをころがして出た目を記録するとき、数回では偏りが出やすいが、数百回、数千回繰り返すと偏りは小さくなっていくという現象と同じである。小さな集団では、この遺伝的浮動により、偶然の効果によって遺伝的多様性が減少したり、対立遺伝子頻度が変化するなどが起こりやすい。木村資生の中立説は、突然変異で生じた遺伝子が、この遺伝的浮動により頻度を変化させ、その結果、ランダムに置き換わることで進化が生じるとする理論である。

遺伝的変異 (いでんてきへんい)

genetic variation (1 ~ 3 限)

遺伝子の突然変異や染色体異常など、遺伝子構成の変化によって生じる「遺伝する変異」。

【か行】

偽遺伝子 (ぎいでんし) pseudogene (2 限)

ゲノムの中では、ときどき遺伝子がいくつものにコピーされて重複し、連なっている構造をとることがある (「多重遺伝子族」という)。こうしたコピーの中には、その遺伝子の本来の機能を持っているもの (正常遺伝子) のほかに、配列はよく似ていながら遺伝子としての機能を失っているものがあり、これを「偽遺伝子」という。機能が喪失するのは、遺伝子の重要な機能を指定している部位に突然変異による塩基置換が生じた結果である。そうになると、偽遺伝子はタンパク質に発現することがないため、もはや自然淘汰がかからず、中立な遺伝子となる。そのため、突然変異で生じた塩基置換がいつそう蓄積しやすく、塩基置換速度が非常に速い。

共分散 (きょうぶんさん) covariance (1 限)

2 つの変量間の関係を示す尺度。それぞれの変量の平均からのデータのずれの積を平均したもの。2 変量間の相関の強さや回帰の傾きの大きさに関係する統計量である。

共有派生形質 (きょうゆうはせいけいしつ)

synapomorphy (3 限)

いま系統関係を問題にしている生物群の中で、ある形質を、複数の分類群とその共通祖先のみが持っていて、それよりも古い祖先はもっていない形質 (つまり、共通祖先で新たに生じた形質) で括ることを繰り返して、系統関係を定める。そのときの基準となるのが、派生形質の共有であり、その共有する形質を「共有派生形質」と呼ぶ。

近隣結合法 (きんりんけつごうほう)

neighbour-joining method (3 限)

系統樹を作成する方法の一つ。進化の起点 (根) を想定しない星形の樹形と分子情報から作成した距離行列から、実測値が最も小さい枝から結合して枝の分岐を求める。基本的な樹形をあらかじめ想定している近似的な方法だが、計算量が少ないので、処理速度は非常に速い。

系統図 (けいとうず) dendrogram (3 限)

何らかの基準に基づいて、生物の分類群間の関係を枝分かれの形で示した図。何を基準に用いるかで、系統図の意味するものが変わることもある。共有派生形質を用いて推測した分類群間の歴史的つながりを示した「分岐図 cladogram」、総体的類似の推定値をもとにした「表型図 phenogram」などがある。系統樹も系統図の一種。

【さ行】

最節約原理 (さいせつやくげんり)

principle of parsimony (3 限)

できるだけ少ない仮定で説明できる仮説を最良のものとする、という規準。簡明性の原理。この原理に基づいて、できるだけ少ない形質情報の置き換わりで、分類群の系統関係を説明できる系統図を最良のものとする、という規準で系統樹を作成するのが「最大節約法」である。

最尤法 (さいゆうほう)

maximum likelihood procedure (3 限)

系統樹を作成する方法の一つ。A, G, T, C の塩基の相互の置換確率に基づいて、いま問題としている塩基配列が実現される確率 (尤度) を最大化する樹形と枝の長さを求める。可能性のあるすべての樹形で尤度を求めて比較するので計算に時間がかかるが、厳密な分子系統樹を得るときに利用される。最近では、計算の高速化の工夫がなされている。

収斂 (しゅうれん) convergence (3 限)

スズメガとハチドリのように、もともと持っている背景 (系統) はちがっても、似たような環境で似たような生活をしている生物は、類似した形質を持っている。このように、系統の異なる複数の生物が、よく似た形質を個別に進化させることを指す。同形非同因の原因を説明する仮説の一つ。

SNP's (すにぶす) = 1 塩基対多型

single nucleotide polymorphism (1 限)

ゲノム中には、数百 ~ 1 千塩基対に 1 つの割合で、1 つの塩基が置き換わっている変異場所が見つかる。これを SNP と呼ぶ。SNP には 2 つのタイプがあり、1 つは適応度に直接関係するもので、医療疾患ではフェニルケトン尿症のような有害突然変異として知られている。

もう 1 つのタイプは、適応度に関係しない中立な変異で、マイクロサテライトのような遺伝マーカーに変わるものとして利用されている。この場合、ある形質の変化をもたらす原因突然変異のごく近傍に SNP があった場合には、原因突然変異とその近傍 SNP の間では組換えが極めて起きにくく、両者は強く連鎖した関係になる。すなわち、任意の個体を抽出してきて、その特徴的な SNP を持つが否か調べることで、原因変異遺伝子の保有の有無を特定することができる。

このように、医療分野では、今後個人の遺伝的組成に基づく個別の医療を適用することに寄与すると考えられているが、生物進化の研究でも、ある特徴的な形質の遺伝子と連鎖した SNP があれば、同じ技法が適用可能なので、さまざまな分析に貢献すると期待されている。

正の自然選択と負の自然淘汰 (せいのみぜんせんたくとふのみぜんとうた)

(1 限, 2 限)

この理解には、初めに「自然選択」と「自然淘汰」の 2 つの言葉の違いを理解する必要がある。「選択」という言葉は「select for」に対応し、より有利な変異を集団中で増進させるとき

に使われることが多く、正の自然選択と呼ばれることもある。それに対して、「淘汰」は「select against」に対応し、不利な変異を集団中から取り除くときに使われることが多い。ただし、英語表記の差異に比べると日本語表記の区別は厳密ではなく、一般には自然淘汰の方が広く使われる傾向がある。

これを踏まえて、ある環境で生活する上で最適な形質状態に向かって適応が進むような自然選択のかかり方を正の自然選択（方向性選択）という。それに対して、生物がある環境に十分に適応している場合には、そこからどのように形質状態が変化しても**適応度**の減少しかもたらさず、こういう状況で新たに生じた変異を排除するように作用する自然選択を、負の自然淘汰という。負の自然淘汰では、1つの遺伝子座で規定される対立遺伝子間では「純化淘汰」、量的形質では「安定化淘汰」と呼ばれ、使い分けられることが多い。

選択勾配（せんたくこうばい）

selection gradient （1限）

ある形質と**適応度**の回帰で表される傾きのこと。この傾きが急だと、選択勾配が大きく、方向性の自然選択が強く作用していることが分かる。逆に、この傾きが緩いと、選択勾配は小さく、方向性の自然選択はほとんど作用していないことが分かる。この考え方を基に、野外で、集団中の個体別にある形質の量を測定し、その個体の生涯繁殖成功度を測定して、その形質量と**適応度**の回帰を取ると、その形質にかかる「自然選択の強さ」が定量的に推定できる。

【た行】

ダイレクト・シーケンシング

direct sequencing （3限）

DNAの塩基配列を自動決定する今日の代表的な方法。従来用いられていた方法では、目的のDNAをいったん大腸菌を用いたクローニングなどにより精製してから配列決定していたが、この方法では**PCR**法で直接DNA鎖を伸長

して配列決定に用いるので、「ダイレクト」と呼ばれる。

配列決定の方法は、以下のとおりである。**PCR**反応時にダイデオキシ・リボヌクレオチド（ddNTP）を一定の比率で通常のデオキシ・リボヌクレオチド溶液に混ぜておく。すると、DNA鎖の伸長過程で、伸びていくDNA鎖の末端にddNTPが取り込まれた時、そこで伸長反応が停止する。この取り込みはある一定の頻度でランダムに起こるので、その結果として、さまざまな長さのDNA断片が生じる。これらは、電気泳動を利用すると、分子量の小さな順に検出部位に降りて来る。ddNTPの4種類の塩基はあらかじめ異なる蛍光物質で標識してあるので、レーザー光を当てると、ddNTPが取り込まれた末端のA、G、T、Cの違いが蛍光波長の違いで読み取られる。この測定を、順次、検出部位に降りて来る長い断片へと繰り返すことにより、全長の配列が自動的に決定されていく。

PCRを利用するのでプライマーの設計を必要とするが、これには、近縁種などで目的のDNAに類似した塩基配列がわかっているならば、それを手がかりに配列決定ができる。

適応度（てきおうど）fitness （1限、2限）

ある**遺伝的変異**を持った個体が、次世代に残す子の数の期待値のこと。これにより、自然選択上、有利な形質・不利な形質が評価される。「生涯繁殖成功度」と同義で使われる。生活史の各段階での生存率、繁殖成功率、繁殖回数、1回の繁殖あたりで産出する子の数、などの適応度成分によって決まる。繁殖年齢まで生き残ってたくさんの子をつくる遺伝的基盤を持った個体の適応度が高いことになる。

同義置換と非同義置換（どうぎちかんとひどうぎ

ちかん）synonymous substitution / non-synonymous substitution （2限、3限）

DNAの塩基配列がmRNAに転写され、さらにmRNAの情報がタンパク質に翻訳される際、mRNAの塩基配列がアミノ酸配列に読み換えら

れるにあたって、mRNA の3つ組の情報(コドン)が1単位となって、1つのアミノ酸に対応する。ところが、mRNA は1つの位置が4種類の塩基情報(U, G, T, C)を持ち得るので、1つのコドンで $4^3 = 64$ 通りのアミノ酸をコードできる。それに対し、タンパク質で使われるアミノ酸は20種類である。そのため、コドン情報の方が豊富にだぶつき、1種類のアミノ酸に対して複数のコドンが対応することになる(これをコドン情報の「縮退」と言う)。こういう状況では、ある位置で塩基置換が起こっても、指定されるアミノ酸が変化しない場合もある。

そのような状況は、特にコドンの3文字目において生じており(コドン暗号表を参照)、3文字目で塩基置換が起きてもアミノ酸が変化しないことがあり、これを「同義置換」という。コドンの1文字目や2文字目の塩基置換はアミノ酸がほとんどすべて変化するので(特に、2文字目の塩基置換は必ずアミノ酸の変化を引き起こす)、「非同義置換」という。よって、DNAの塩基配列に突然変異が生じたとき、非同義置換はタンパク質の機能に影響を及ぼすことがあ

り、**負の自然淘汰**(純化淘汰)で取り除かれる可能性が高いが、同義置換は機能に影響しないので、中立な変異となってDNA中に残りやすい。

同形非同義(どうけいひそうどう) homoplasy (3限)

構造上よく似ていても、起源が異なったり、異なった生物群に独立に生じた形質のこと。起源が同じ形質のことは、「相同 homologue」とよぶ。見た目や構造がちがっていても、起源が同じであれば相同形質である。

【は行】

分子時計(ぶんしどけい)

molecular clock

(2限, 3限)

進化時計(evolutionary clock)ともいう。異なる2つの生物間で、特定の遺伝子のDNA配列やタンパク質のアミノ酸配列を比べると、その2つの生物が分岐してからの年数に比例する傾向が見られる。これは、分子情報が単位時間当たり一定の速度で置き換わっていることを示唆する。Zuckerlandl と Pauling (1962) はこの現象を

■コドン暗号表■

第2文字(中央の塩基)

		U	C	A	G		
第1文字(5'末端の塩基)	U	UUU } フェニルアラニン UUC } UUA } ロイシン UUG }	UCU } セリン UCC } UCA } UCG }	UAU } チロシン UAC } UAA 終止 UAG 終止	UGU } システイン UGC } UGA 終止 UGG トリプトファン	U	
	C	CUU } ロイシン CUC } CUA } CUG }	CCU } プロリン CCC } CCA } CCG }	CAU } ヒスチジン CAC } CAA } グルタミン CAG }	CGU } アルギニン CGC } CGA } CGG }	C	
	A	AUU } イソロイシン AUC } AUA } AUG } メチオニン, 開始	ACU } トレオニン ACC } ACA } ACG }	AAU } アスパラギン AAC } AAA } リジン AAG }	AGU } セリン AGC } AGA } アルギニン AGG }	A	
	G	GUU } バリン GUC } GUA } GUG }	GCU } アラニン GCC } GCA } GCG }	GAU } アスパラギン酸 GAC } GAA } グルタミン酸 GAG }	GGU } グリシン GGC } GGA } GGG }	G	
						第3文字(3'末端の塩基)	

「分子時計」と呼んだ。木村資生の「中立説」は、この分子時計の速度一定性を説明したものである。

これによると、同じ機能を持つ遺伝子の DNA 配列やタンパク質のアミノ酸配列を比べると、突然変異と**遺伝的浮動**（中立でない場合には、さらにここに純化淘汰がかかる）による塩基配列やアミノ酸配列が置換する速度は単位時間当たり一定であるという予測が成り立つ。よって、その置換率から、生物の進化上での分岐関係を推定する「時計」として利用できる。ただし、同じ種類の分子であっても、進化の途中で別の機能を担うようになっていたりすると、自然選択の強さが変化し、置換速度を一定と仮定することができるなくなるので、利用するうえでは注意が必要。

PCR polymerase chain reaction

(3 限)

ポリメラーゼ連鎖反応（法）。少量の DNA から、目的とする領域の DNA 断片だけを、分析に必要な十分量にまで正確に効率よく増幅させる方法。米国シータス社のマリスによって 1985 年に開発された。

増幅の際には、あらかじめ 4 種類の塩基を持ったヌクレオチドを含んだ溶液を用意する。まず、これを 95 前後の高温に置き鋳型となる DNA 二重鎖を乖離させる（30 秒～1 分）。次に、いったん 45～55 の中程度の温度に下げて、増やしたい DNA 領域に特有のプライマー（約 20 塩基対くらいの DNA 断片で、フォワード側とリバース側のペアで用いる）を鋳型の一本鎖 DNA に結合させる（アニーリングという。約 2 分）。さらに、約 72 に上げて、高温でも DNA 重合活性が失われない Taq ポリメラーゼを利用して、鋳型 DNA に対して相補的な DNA 鎖を伸長させる（約 3 分）。この 3 段階の温度サイクルを自動的に繰り返す機器を用いる。1 サイクルが約 6 分のこの過程を、30 サイクル（約 3 時間）も回せば、数十万コピーもの目的遺伝子が得られることになる。

DNA 合成の出発点となるプライマーを設計しておく必要はあるが、いったん作成すれば、あとの過程は信頼性が高いので、さまざまな解析に利用されている。プライマーの設計には、近縁種の DNA 配列の情報が用いられることが多い。

