

13 章 ダーウィンと進化

13.1 ダーウィンによる地球上の生物の探索

13.3 人為選抜は自然選択を模倣する

13.4 進化のメカニズムとしての自然選択の体系化

ダーウィンはマルサスの人口論、すなわち人口増加は食料供給を上回るため人口増加には限界があるという考え方に影響を受け、この説を全ての生物に適用した。すなわち、生物が利用できる資源は有限であるために、個体群のうちの限られた個体のみが生存・繁殖を可能とするということである。その時生き残り子孫を残すことのできる個体は、それが不可能である個体に比べて生存や繁殖により有利な性質を有するとダーウィンは考えた。ダーウィンの仮説は以下のようにまとめることができる。

1. 集団を構成する個体間に遺伝する変異が存在する
2. 集団は実際に生育する環境が許容する以上の増殖能力を潜在的に有している
3. 集団を構成する個体のうち特定のメンバーのみが生存・繁殖を行うことができる
4. 自然選択により集団は地域環境に適応する

進化とは、遺伝する変異の蓄積による集団の時間的変化として定義される。

13.6 進化は観察可能である

ガラパゴス諸島には多数の種類フィンチが分布している。**ground-dwelling finch** は植物の種子を食するのに適した、硬く短いくちばしを持っている。**warbler-finch** のくちばしは地面の植生の間や空中の昆虫を食べるのに適している。**cactus-finch** の長いくちばしと先端が二裂した舌はサボテンの花の蜜を探り摂取するのに都合がよい。

プリンストン大学の **Grant** 夫妻は自然選択が実際に起こる様子を観察している。ガラパゴスの **Daphne Major** 島において、**ground finch** のくちばしの長さが降水量の年次変動に応じて世代ごとに変化することを彼らは見出した。このフィンチは種子を食べる。乾燥した年にはより大きく乾燥した種子を食べるため、より長いくちばしが必要となり、長いくちばしを持つ個体はそうでない個体に比べてより多くの子孫を形成することになる。

蛾の工業暗化は自然選択の実例として頻繁に引き合いに出される。我々が直接観察できる生物進化の他の例としては、細菌、がん細胞、**HIV** などの薬剤耐性を挙げることができる。また、殺虫剤や除草剤の施与によりそれらに対する抵抗性を獲得した害虫や雑草が出現している。

13.7 化石は過去の記録を提供する

進化の最も良い証拠は化石、すなわち 10000 年前から数十億年前にいたる間に地球上に存在した生物の遺物から得られる。化石は移動痕、足跡、巣穴、虫の雄型、滴下物の跡のような過去の

生命の痕跡である。化石はまた骨のかけら、植物の圧痕、氷中に保存された生物体、琥珀に封じ込められた虫の遺骸などの場合もある。

生物が死亡すると、軟部は清掃動物（死体を食する小型動物）により消費されるか細菌により分解される。すなわち、ほとんどの化石は殻、骨、歯などの硬部に由来する。化石が岩石に被われると、遺物は堆積物に埋包され、硬部は鉱物化と呼ばれる作用により保存される。最終的には周囲の堆積物が硬化し岩石となる。過去の種のうち化石として保存されているものは1%未満であり、その中でも人類が発見しているものの割合はわずかであると考えられている。

岩石の浸食作用により様々な大きさと性質を持つ粒子が地上に堆積する。この堆積作用は地球の形成以降続いている。堆積物は地層を形成する。上部の地層は下層より必ず新しいため、異なる地層から出土した化石の相対的な古さを知ることができる。

化石記録は進化が実際起こったことを示す最も直接的な証拠である。過去の堆積岩石から発見された種は今日我々が目にするものとは異なる。ダーウィンは自身の進化理論を体系化する上で化石による証拠を頼りにしたが、現在ではより完全な化石記録が存在する。化石記録は、生命が単純なものからより複雑なものへと発展してきたことを示している。単細胞の原核生物が化石記録における最初の生命の兆候であり、単細胞真核生物、さらに多細胞真核生物がそれに続く。多細胞生物では、隠花植物が顕花植物より先に生じ、両生類の出現は恐竜を含む爬虫類より早かった。恐竜は鳥類の進化に直接関連しているが、人類を含む哺乳類の進化には間接的にしか関連していない。

13.8 化石は共通の由来の証拠である

ダーウィンは進化を説明するために「変化をとまなう由来」という言葉を用いた。由来のために、あらゆる生物は祖先をさかのぼって起源にたどりつくことができる。中間化石とは、異なる二つの生物群の共通祖先もしくはそれに近縁である生物の化石である。ダーウィンの時代にすでに、爬虫類と鳥類の間である *Archaeopteryx lithographica*（始祖鳥）の化石の存在が知られていた。始祖鳥は恐竜のような骨格を持ち、歯を伴う顎や長い尾などの爬虫類の特徴を示しながら、羽毛と翼を持っていた。近年中国でより多くの鳥の祖先の化石が発見されている。これらは始祖鳥より新しい。*Sinornis* の化石は、現生の鳥類のような折りたためる翼を持ち、互いに向かい合わせられる指が脚に有するが、まだ尾を失っていない。*Confuciusornis* の化石は、歯のない嘴を持つ。3番目の化石、*Iberomesornis* は強力な飛翔筋が付着できる胸骨を持っている。これらの化石は、現生鳥類がどのように進化したかを示している。

クジラは陸生の祖先を持つと以前より考えられていた。現在では、この仮説を支持する化石が発見されている。*Ambulocetus natans* の前後の脚の指の間には、歩行と遊泳のいずれをも可能とする水かきが存在した。*Ambulocetus natans* の脚には蹄があり、初期のクジラと同様の頭部ならびに歯を持っていた。より古い化石である *Pakicetus* は陸生であり、かつ初期のクジラと同様の歯生状態を示した。より後期の化石 *Rodhocetus* では後脚が退化し、歩行にも遊泳にも有効ではないと考えられる。

13.10 生物地理学的証拠による共通の由来の支持

生物地理学は、地球上の様々な場所における生物の分布に関する学問である。そのような分布は、生物がある特定の場所で進化したという仮説との整合性を示す。したがって、分離した大陸、島嶼、海洋では異なる生物相が観察されると予想できる。例えば、南アメリカでは環境条件が整っているにもかかわらずウサギが存在しないことにダーウィンは気付いた。彼は、ウサギが別の場所で進化した、南アメリカに到達することができなかつたために分布が見られないと結論付けた。ウサギに代わり、南アメリカではマーラ（パタゴニアノウサギ）が生息している。マーラは解剖学ならびに行動学的特徴はウサギに類似しているが、顔面はギニアピッグ（モルモット）と同様であり、おそらくギニアピッグから南アメリカで派生したと考えられる。

別の例として、サボテンとユーフォルビア（トウダイグサ科植物）を挙げることができる。これらはいずれも高温乾燥の環境に適応した、多肉性で棘を持つ植物である。サボテンは北アメリカ大陸、ユーフォルビアはアフリカにそれぞれ分布する。いずれも他の大陸でも生育可能であるのになぜそのような限定的な分布を示すのだろうか。これらの植物は現在の生育地で偶然進化したと考えるのが自然であろう。

地球の歴史において、南アメリカ、南極、オーストラリアは元々一つの大陸であった。有袋類はオーストラリアが分裂した直後に生じた。隔離によって有袋類はオーストラリアの多様な環境に適した様々な形態に分化した。

13.11 分子データによる共通の由来の支持

ほぼ全ての生物は DNA、ATP など同じ生化学的分子を利用しており、また多くの酵素が相同である。さらに、全ての生物は同一の DNA のトリプレットコードならびに 20 種類のアミノ酸を用いる。現在多くの生物の DNA 配列が知られており、ヒトとより単純な体制を持つ生物の間で多くの遺伝子が共有されていることが明らかとなっている。興味深いことに、様々な動物間で発生に関与する遺伝子が共有されており、生命の多様性は調節遺伝子のごくわずかな差異によりもたらされているように見える。例えば、節足動物と脊椎動物の背腹軸は類似した遺伝子により決定される。それらの遺伝子の塩基配列は似ているが、効果は反対であり、節足動物では神経索が腹側に位置するのに対し、脊椎動物では背側に位置する。

DNA の塩基配列やタンパク質のアミノ酸配列の類似性を調べると、共通祖先からの進化の由来についての知見と一致するデータが得られる。チトクローム c のアミノ酸配列を比較すると、ヒトの配列はサルの配列との間に 2 個のアミノ酸の違いがあるが、アヒルとは 11 個、酵母とは 51 個の差異が見られる。この結果は解剖学的データからも予測できるものである。

13.12 自然選択の下ではハーディー-ワインベルグ平衡が成立しない

集団遺伝学者が遺伝学の原理を集団に適用し、短い時間スケールでの進化すなわち**小進化**がいかにして生じるかを認識する手法を発展させることができるようになったのは 1930 年代以降のことである。**遺伝子プール**とは、集団を構成する全ての個体を持つ全ての対立遺伝子の集合である。集団中の対立遺伝子頻度が変化する時、小進化は起こる。小進化は必ずしも目に見える変化をもたらさない。

カメの集団において、36%の個体が長い首を持つ優性ホモ接合、48%がヘテロ接合、16%が短い首を持つ劣性ホモ接合であるとしよう。100 個体から成る集団では、遺伝子型頻度は以下のよ

うになる。

36 LL, 48Ll, 16ll

各対立遺伝子の頻度を求めるために、集団中の対立遺伝子の総数から頻度を算出しよう。対優性立遺伝子 L については、 $120L/(200 \text{ 個の対立遺伝子}) = 0.6L$ となる。同様に劣性対立遺伝子の頻度は $80l/(200 \text{ 個の対立遺伝子}) = 0.4l$ である。この集団によって生産される精子と卵細胞はそれぞれこれらの頻度でそれぞれの対立遺伝子を持っている。任意交配を仮定すると、次世代の遺伝子型の比率を求めることができる。

この結果から言えるのは、有性生殖それ自体は対立遺伝子頻度の変化をもたらさないということである。遺伝子プールの頻度の安定性は 1908 年にイギリスの数学者 G. H. Hardy とドイツの物理学者 W. Weinberg により独立に発見された。彼らは二項展開 $p^2+2pq+q^2$ を用いて集団の遺伝子型ならびに対立遺伝子頻度を計算した。彼らの発見はハーディ・ワインベルグの法則として定式化され、以下の 5 つの条件が成立する場合、優性生殖を行う集団における対立遺伝子頻度が世代を通じて平衡状態にあることを示す。

1. 突然変異が起こらない。
2. 遺伝子流動が起こらない。
3. 任意交配。
4. 遺伝的浮動が起こらない。
5. 自然選択が起こらない。

実際の集団においては、これらの条件はほとんど適合せず、世代交代の際対立遺伝子頻度は変化する。したがって、小進化は毎世代起こることが期待される。突然変異と組み換えは小進化の要因となりうる。

13.13 突然変異と組換えの両方により遺伝的変異が生み出される

ハーディ・ワインベルグの法則では、突然変異によって遺伝子プール中の対立遺伝子頻度が変わると認識される。**突然変異**、すなわち恒久的な遺伝的変化は、進化の原動力である。なぜなら、集団内の個体間でみられる遺伝性の表現型変異は突然変異によってのみもたらされるからである。突然変異の生じる率は非常に低い—10000 回の細胞分裂あたり 1 回という桁数である。また、進化は方向性を示さない、すなわち突然変異は生物がそれを必要としているから生じるわけではないということを認識することは重要である。例えば、細菌に抗生物質耐性を付与する突然変異は、抗生物質が生育環境に存在する以前からすでに存在していたのである。

突然変異は、無性生殖をおこなう原核生物の遺伝的変異の主要な供給源である。原核生物では世代時間が短いため突然変異が短時間で生じ、半数性であるため表現型の変化をもたらす突然変異はただちに環境条件にさらされることとなる。二倍性の生物では、劣性突然変異はすぐには表現型として表れず、ホモ接合の遺伝子型が形成された時初めて効果を示す。環境が変化する時、劣性対立遺伝子の重要性は増す、というのも劣性ホモ接合の遺伝子型がその新たな環境において有用である可能性があるのである。

有性生殖を行う生物では、表現型の変化を生みだすうえで組み換えも突然変異同様に重要であ

る。なぜなら、組み換えは異なる遺伝子座における対立遺伝子の新たな組み合わせをもたらすからである。この新たな組み合わせがより適応度の高い表現型を作り出す可能性がある。

13.14 非任意交配と遺伝子流動の小進化への貢献

任意交配は、交配を行う個体の組み合わせが機会的である場合に起こる。それに対して、特定の遺伝子型ないし表現型を持つ個体間のみで交配が起こる場合が非任意交配である。同類交配はある形質について同様の表現型を示す個体間の交配のことであり、非任意交配の一種である。例えば、エンドウマメの花は通常自家受粉を行うため、同じ表現型間での交配が起こっていることになる。同類交配はヒト社会においても行われることがある。同類交配の結果、ある遺伝子座においてはホモ接合の頻度が上昇しヘテロ接合の頻度が減少する。

遺伝子流動ないし遺伝子移入は、集団間の対立遺伝子の移動である。動物が集団間を移動したり花粉が種間で動いたりする時、遺伝子流動が起こる。遺伝子流動によりある集団に新たな、あるいは稀な対立遺伝子が導入された時、次世代の対立遺伝子頻度が変化する。隣接する集団間で遺伝子流動が継続的に起こる時、対立遺伝子頻度は平衡に達するまで変化し続ける。したがって、遺伝子流動は遺伝子プールを同質化し、集団間の対立遺伝子頻度の差異を減少させる。

13.15 遺伝的浮動の効果は予測不可能である

遺伝的浮動は、環境条件による自然選択ではなく偶然の効果による対立遺伝子頻度の変化のことである。したがって、遺伝的浮動は自然選択とは異なり必ずしも環境への適応をもたらさない。例えば、カリフォルニアには多数のイトスギの木立があり、それぞれが独立した集団を形成している。個体の樹幹の形、幹の表面の粗さ、葉の色、球果の大きさについて集団ごとに差異が認められる。全ての木立について環境条件は類似しており、表現型と環境の間の相関は認められない。したがって、木立の間に見られるこれらの変異は遺伝的浮動によるものであるという仮説を立てることができる。遺伝的浮動による表現型の変異の生成のメカニズムとして、びん首効果と創始者効果の2種類のプロセスが知られている。いずれも集団の大きさが小さいこと、すなわち集団を構成する個体数が少ないことが条件となる。

遺伝的浮動はどのような大きさの集団でも起こるが、より小さい集団においてその効果はより大きなものとなる。ある生物集団において自然災害、乱獲、生息地の消失などによる個体数の減少が起こると、集団を構成する個体のうち少数のもののみが次世代に貢献することになる。このような個体数の減少にともなう集団の遺伝的特性の変化を**びん首効果**とよぶ。びん首効果により、集団中に保持されている対立遺伝子の多くのが消失したり、頻度の変化が生じる。チーターの個体間の遺伝的類似性はびん首効果によるものであると考えられている。チーターの集団におけるびん首効果が直接知られているわけではないが、現在チーターの集団では個体数の減少による近親交配に起因する不妊が生じている。人為的な保護により個体数は回復しつつあるが、遺伝的変異が増大しない限りチーターは絶滅へ向かうだろう。

創始者効果は、起源となる集団から隔離された小集団における遺伝的浮動が集団に与える影響である。隔離集団を構成する個体は元の集団の遺伝的要素の一部のみを保持しており、どのような対立遺伝子がそこに含まれるかは機会的である。ペンシルバニア州のアーミッシュ（キリスト教の一派）は、ドイツ人の創始者を起源とする隔離集団である。同集団では現在、短肢症と多指

症をもたらす劣性対立遺伝子を 14 人に 1 人が保有する。一般的なヒト集団では、同対立遺伝子の保有者は 1000 人に 1 人である。

13.16 安定化選択、方向性選択、分断選択

多くの形質は多数の遺伝子に支配されており、連続的に変化する表現型の分布はベル形曲線を示す。表現型がある環境に晒された時、自然選択によって最も適応的な表現型が生き残る。選択のパターンとして安定的選択、方向性選択、分断的选择がある。安定化選択は、中間的な形質が選択される場合に起こる。安定化選択は、変動しない環境条件下での適応を高める。方向性選択は、表現型分布の端部に対する選択である。このような選択は、集団が環境の変化に適応する時に起こるだろう。分断化選択は、中間的な表現型以外の 2 つ以上の表現型が好まれる時に起こる。

13.17 安定化選択による有害対立遺伝子の維持

遺伝的変異の維持機構としては、突然変異による新規の対立遺伝子の創出、組み換え、遺伝子流動などが存在する。ここで、ヘテロ接合体の優位性（超優性）が遺伝的変異の維持に貢献する例をみよう。

鎌形赤血球症患者は貧血、虚弱、循環器系の異常、抵抗力の低下、腎臓および心臓疾患など多くの深刻な病状を呈する。彼らの赤血球は鎌形であり、毛細血管の血流を悪くする。鎌形赤血球症患者 ($Hb^S Hb^S$) は若年期に死亡するため、子孫を残すことはほとんどない。しかし、鎌形赤血球症の分布を調べると、劣性対立遺伝子 Hb^S がマラリアの多発する地域で高頻度で見られることが分かった。マラリア原虫は、正常赤血球 ($Hb^A Hb^A$) に侵入、破壊する。この遺伝子型を持つ個体は、マラリアに感染すると若年期に死亡するため子孫を残すことができない。これらの対立遺伝子のヘテロ接合体 ($Hb^A Hb^S$) は、鎌形赤血球症とマラリアがもたらす死亡のいずれをも回避することができるため、両方のホモ接合体に比べて有利である。このようなヘテロ接合体の優位性は、2 種類の対立遺伝子の両方を集団に維持する。