

No. 5640
28
T. OKADA

遺
伝
28

シカゴの文化にみるもの 北川 修

北川 修

北
川
修

1978
「遺 伝」 卷32号 (53年10月)
29頁 ~ 34頁

ショウジョウバエにみられる小進化と種分化

北 川 修

今からおよそ 31 億年前に最初の生物が誕生して以来、生物が驚異的な進化を遂げて来たことを疑う人はあるまい。現在、地球上には 100 万を超える種が存在しており、同じ生物といっても、それらは全く異なった形態と生活様式をもつまでに進化している。進化について述べる時、まず言葉の意味を考えておく必要がある。一般に、「進化」という言葉から「進歩している」とか「改善されている」という意味を思い浮かべる人も多いが、「進化」とは本質的には「変化」である。ただ学問的には、「非可逆的な遺伝的变化」と定義すると扱い易い。

進化の段階を「小進化」と「大進化」に分ける場合が多いが、駒井卓博士は、小進化・中進化・大進化と分けることを提唱されている¹⁾。小進化は、一つまたはいくつかの形質の変化であるが、中進化はもっと多くの形質が関与し、亜種や種の形成を含む変化と見てよいであろう。大進化は、種を超えたレベルでの変化で、その要因について具体的に明らかにされているものは一つもないと言えよう。しかし現在では、大進化の要因が小進化や中進化のそれと異なるという証拠を何ももたないので、同じような要因がただはるかに大規模に長年月続いておきたと推測するほかはない。

小進化や中進化の遺伝的機構については、少しは知られており、場合によっては実験的再現も可能である。進化のもっとも基本的な過程である集団中の遺伝子頻度の変化は、一般に極めてゆるやかに起きるのが普通である。したがって、人間が観察している間に急激な変化を遂げた例はさして多くない。小進化は、方向性をもった自然選択（方向性選択）が働いた場合に見られるものである。自然状態では、生物の生息する環境は長期間にわたり安定していることが多いので、方向性選択よりはむしろ安定性選

択の例を挙げる方がたやすい。

ショウジョウバエ以外の昆虫で小進化の例としてもっともよく知られているのは、ヨーロッパにおけるオオシモフリエダシャク (*Biston betularia*) で、過去 100 年間に見られた暗化型 (carbonaria) の急激な増加である。この工業暗化と呼ばれる現象は、近代工業の発達による公害で、白色まだら型の保護色となっていた樹幹の地衣類がはげ落ち、黒い幹を露出したために、それまで選択的に不利であった暗化型が有利になり、数%から約 95% にまで増加したものである。最近では、英国でも公害論争が盛んとなり、工場煤煙の取り締りが厳しくなった結果、地衣類が復活しはじめるとともに、白色まだら型増加のきざしが見えてきたという。このように、小進化と呼ばれる変化は、環境の変動によっては元の状態に戻る可能性を含んでいる。したがって、小進化は進化の過程にあるものと言えよう。しかしながら、多くの遺伝子座の関与するような小進化が起き、それに生殖的隔離機構が加われば新種の形成に至る。種形成は明らかに進化的現象であるが、単なる遺伝子や染色体の相対頻度の変化とは区別した方が扱いよいと思う。

1. ショウジョウバエに見られる小進化

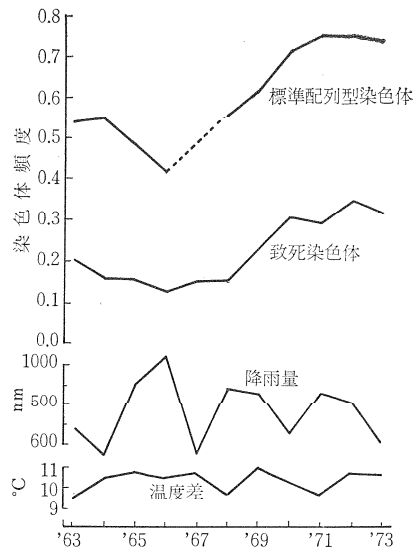
ショウジョウバエでは、オオシモフリエダシャクに見られたような可視的な大きな変化の例はないが、進化遺伝学の好材料であることから細かい点まで調査され、自然界での遺伝子や染色体の頻度変化について報告されている。ここでは、もっともよく研究されているキイロショウジョウバエの劣性致死遺伝子と染色体逆位の急激な頻度変化について述べてみよう。

1) 自然集団における第2染色体劣性致死遺伝子の頻度変化

キイロショウジョウバエの第2染色体劣性致死遺伝子は、集団遺伝学でもっとも多く研究されてきた形質の一つである。第2染色体には約500の致死遺伝子座があると推定されているが、そのどの遺伝子座についてもほぼ一定の率（平均して毎代 10^{-5} くらい）で正常遺伝子から致死遺伝子への突然変異が起きている。このように、くり返し起きる突然変異によって、毎代新しい致死遺伝子が生じているが、多くの劣性致死遺伝子がヘテロ接合の状態ですぐに生存力を低下させるため（平均して約1.5%）、突然変異と自然選択のバランスによって集団中の致死遺伝子頻度は平衡状態にあった（大島・北川, 1961²³, 小須田・北川・森脇, 1969²⁴）。日本の自然集団での頻度は、1960年以降の調査で毎年15%前後であった。

P. T. Ives と H. T. Band は、アメリカ産キイロショウジョウバエ自然集団の致死および半致死第2染色体の頻度を30年以上にわたって調査し、36%を平均として上下にふれていること、そしてその頻度が夏期の降雨量と採集前1週間の1日の温度差と関係のあることを報告している⁴⁾。しかしながら、頻度変化に方向性は見られていない。

山梨県勝沼の集団に含まれる致死第2染色体の頻度は、先に述べた著者らの報告や渡辺隆夫(1969)²⁾に見られるように、長年15%のレベルであったが、1969年より突然増加しはじめ、1970年には30%を越し、以後今日に至るまで多少の増減はあるにしても、そのレベルを維持している。日本における致死染色体の頻度変化には、アメリカで観察されたような降雨量や温度差との相関はない。ただ、致死染色体の倍加に伴い、第2染色体の逆位を含まない標準配列型の頻度が、ほぼ平行して50%から70%以上に増加し、相対的に逆位型染色体の減少が見られた。すなわち、致死遺伝子を含む染色体と逆位型染色体の頻度には負の相関がある。これについて渡辺ら(1976)²⁾は、自然選択(淘汰)の型に変化が生じたとして説明している。もし、自然選択がショウジョウバエの幼虫期生存力に強く働けば、致死染色体は増加し逆位型は減少するし、また、成虫期の生産力に対して強く作用すれば逆の傾向になることを実験室内の調査から示唆している。



第1図 勝沼集団の致死および標準配列型染色体の頻度と勝沼地方の降雨量ならびに1日の温度差

したがって、1969年から1970年にかけて勝沼地方に何らかの環境条件の変化が生じ、その反映として自然選択の型が変わったと見られる。

一般に生物集団では、生息する環境に変化がなく、選択に影響する新しい突然変異が生じなければ、遺伝子の相対頻度はほぼ一定に保たれる。この場合、生物集団に大きな変化はなく進化もほとんどないであろう。一般に自然界で見られる変化は、ここに述べた致死染色体や逆位型の頻度変化のように急激なものではなく、もっともっとゆるやかに長い年月をかけて徐々に変化する場合が多いものと思われる。何事によらず、急激な変化というのは、生物個体にとってもまた集団にとっても好ましいものではないはずである。問題は、そのようなゆるやかな変化が、環境のどのような変動に起因するかを見出すという困難な作業にある。

2) 逆位型染色体の頻度変化

上に述べた自然集団で観察されたような変化は、はたして実験室内でも見られるものであろうか。また、自然集団の染色体多型にも変化が起きるのであろうか。実験室内でショウジョウバエを集団で飼育する方法は比較的簡単で、古くから突然変異遺伝子や染色体逆位の頻度変化についての調査に用いられている。

キイロショウジョウバエの自然集団は、高い頻度で数種類の逆位型第2染色体を含んでいるのが普通である。このような自然集団から多数の個体を採集し、実験室内の集団飼育箱で飼育すると、約40世代の間に逆位型染色体が消失し、標準型染色体ばかりになることがわかった(井上, 1976⁷⁾). このような変化は自然状態と実験室内の環境の相違によると考えざるを得ない。しかしながら、実験室内の一定した環境がどのような機構で逆位型染色体を減少させるかについては、まだ何の手掛りも得られていない。

自然集団に含まれる各種の逆位染色体の頻度を、年ごとに調査するとやはり変化の起きているのがわかる。勝沼地方では、1960年代には2Ltと呼ばれている逆位型染色体がもっとも高頻度であったが、1970年代になると3RP逆位型(第3染色体右腕の逆位)の方が高頻度となり、2Ltは減少した。勝沼以外の地域、例えば北方の札幌、赤湯の各集団は、いずれも勝沼の1960年代の型を示しているが、長野県の塩尻集団は1970年代の型に近い。アメリカの自然集団はすべて1970年代型なので、札幌や赤湯の集団もいずれ1970年代型に変化していくのかも知れない(井上・渡辺, 未発表⁸⁾).

以上のように、致死遺伝子や逆位型染色体の頻度が自然状態でも、また実験室集団でも変化していることは明らかである。このような変化を生じさせる要因を明らかにすることが、小進化の機構を究明することであり、集団・進化遺伝学の今後の重要な目標と言えよう。

2. ショウジョウバエにおける種形成

ダーウィンが、進化の原動力としての自然選択について発表して以来今日まで100年以上を経過したが、種形成(種分化)の機構解明は依然として進化遺伝学の中心的課題の一つである。種形成は、種種の小進化の過程を含む長年月の進化を経て、起原を同じくした分集団の間に大きな遺伝的差異を生じていくものである。たとえ、これらの集団が再び出会っても、お互いの間の遺伝子交換を阻げる何らかの機構、すなわち生殖的隔離機構が生じていれば、これらは異なる種に属すると考えられる。このような種形成の過程は極めて長い年月を要するので、実験室内で新種をつくることは現在の知識と技術を

もってしても不可能である。したがって、実験的には自然集団で現在分化しつつある近縁の集団、または分化して間もないと考えられる同胞種や近縁種を見出し、それらの間の遺伝的差異を調査することによって種形成の機構を究明する方法が用いられている。ここでは、ハワイ諸島におけるショウジョウバエの種形成と、アジア太平洋地域からインド洋地域に分布するテンググショウジョウバエ亜群の種形成について簡単に説明してみよう。

1) ハワイ産ショウジョウバエの場合

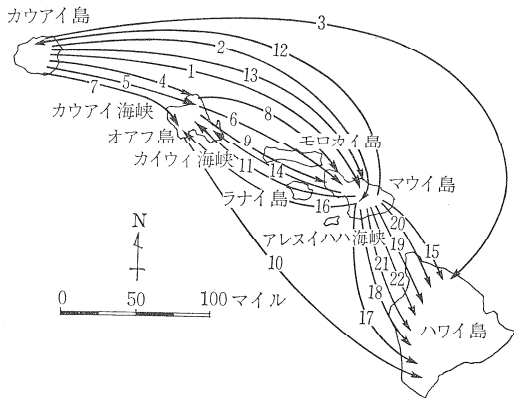
ハワイ諸島に産するショウジョウバエ科のハエは500種以上にのぼるが、そのうち約460種は固有種(endemic species)である。これらのほとんどは翅に模様のあるpicture-winged speciesであるが、すべてハワイ諸島で種分化をとげたものである。ハワイ諸島に属する島々は、地質学的な面からよく研究されている点で特異であり、西端のカウアイ島から東端のハワイ島に至るまで、順に海底火山の噴火によって生じた年代がおおまかではあるが、次のように推定されている。

生じた年代(単位100万年前)

カウアイ島	3.8~5.6
オアフ島	2.2~3.4
モロカイ島	1.3~1.8
マウイ島	0.8~1.3
ハワイ島	0.4~1.0

ハワイ産picture-winged speciesの99%の種は、いずれか一つの島でしか発見されていない。したがって、それぞれの種は、もっとも古いカウアイ島から漸次新しい島に移動し、少数の個体をもとに分化して新種を形成していったものと考えられている。それらの道筋は、22の移住について第2図のように要約されている。

種が形成される第1段階では、少数の個体が地理的に隔離されることが必要とされているが、ハワイ諸島のように群島を形成している場合には、ガラパゴス諸島のヒワの例をもち出すまでもなく、隔離の効果をあげるのに好都合である。種形成の第2段階では、隔離された分集団が異なった環境条件のもとで自然選択を受け、異なった遺伝的内容を持つようになる。ショウジョウバエのほとんどの種では、自然集団が染色体の遺伝子配列型(逆位型)について多型であり、そのうえ近縁の間では共通の逆位型



第2図 ハワイ産ショウジョウバエの島から島への移住による種形成の道筋 (Carson ら, 1970 より)

をもつほか、種によって特有の逆位型のあるのが普通である。

しかしながら、ハワイ産ショウジョウバエでは、一般の例と異なり、同一種群に属する数種が、すべてただ一種の唾腺染色体のバンドのパターンからなっている。例えば、*D. grimshawi* 種群に属する近縁種、*D. bostrycha*, *D. disjuncta*, *D. orphnopeza*, *D. villosipedis* は、それぞれモロカイ、マウイ、マウイ、カウアイ島に生息しているが、いずれも *grimshawi* と同じ染色体をもつ別種である。このような場合を homosequential species (等配列型種) と呼んでいる。ハワイ産 picture-winged species では、このような例が 10 群も見出されている。このような homosequential species では、遺伝子レベルでの分化によって種形成に至ったものであるが、ごく近縁な種であるのに、形態的にははっきりと区別されている。形態的分化は雄でとくに顕著であるが、さらに雄の交配行動に大きな分化が見られているのも特徴である。

ハワイ産ショウジョウバエの近縁種間に見られる生殖的隔離機構はいろいろであるが、他のショウジョウバエの場合と同様に、生息地域の異なる種 (allopatric species) の間では交配は行なうが、雑種の妊性がなく (ハワイ島の *D. silvestris* とマウイ島の *D. planitibia* の場合)、同じ地域に分布する種 (sympatric species) 間では、交配そのものが交尾行動の違いによって阻げられている (ハワイ島の *D. silvestris* と *D. heteroneura* の場合)。いずれにせよ、ハワイ産 picture-winged species は、

種形成の機構を進化遺伝学的に解明する上でもっともよい材料である。

2) テングショウジョウバエ亜群の場合

テングショウジョウバエ (*D. nasuta*) は 1914 年にインド洋に浮ぶ Seychelles 諸島で英国の分類学者 Lamb によってはじめて発見された。以後、同種の近縁種が東南アジア、太平洋の島々などで数多く発見され、その数は 15 種以上にのぼっている。それらの中にはいくつかの synonym があって、この亜群は実際には 12 の種 (3 亜種を含む) からなっている。

D. nasuta 亜群の中で、アカショウジョウバエ (*D. albomicans*) は、*D. nasuta* ととくに近縁である。第3図に示したように両種の核型は異なっていて、*D. nasuta* は $2n=8$, *D. albomicans* は $2n=6$ である¹⁰⁾。しかしながら、両種は外形的にはほとんど区別がつかず、交配は全く自由に行なわれる。分布は 1970 年以降著者らによって採集された結果、第4図のように、*D. albomicans* は奄美大島を北限として南西諸島、台湾全土、タイ全域に生息し、*D. nasuta* はインド洋およびその周辺域からインドの高原地帯に生息している。また B. K. Singh によれば、インドの Shilling では両種が採集されたという。

核型の違いは、*D. nasuta* では別々の染色体である性染色体と第3染色体が、*D. albomicans* では融合して1本になっていることと、前者では粒状の第4染色体が後者では短い棒状となっていることである。両種に、同じ染色体上に共通の眼色突然変異が発見されていることから、遺伝子レベルでも多くの共通点があるに違いない。しかしこれら2種を交配して、雑種 F_1 から F_3 の幼虫期生存力を調べた結果、*D. nasuta* 雌 × *D. albomicans* 雄 では F_1 と F_3 で著しく低下し、その逆交配では F_2 と F_3 で数十%に達する生存力の低下が見られた (井上・北川, 1974¹¹⁾)。雑種 F_2 の雄の多くが不妊であることもわかっているため、たとえ両種が現在の時点で共



第3図 左から *D. nasuta* 雌, 雄, *D. albomicans* 雌, 雄の核型



第4図 *D. albomicans* (▲) と *D. nasuta* (●) の分布図。a: 奄美大島, b: 徳之島, c: 沖縄本島, d: 石垣島, e: 西表島, f: 鳥来, g: 珊瑚潭, h: 壘丁, i: Chiangmai, j: Nakhon Nayok, k: Bangkok, l: Shilling, m: Poona, n: Hyderabad, o: Karwar, p: Mysore, q: Tellicherry, r: Kandy, s: Seychelles, t: Tananarive, u: Mombasa

存したとしても、雑種は数代で淘汰されてしまうであろう。このことは、両種間で性的隔離が発達していなくても、交配後の隔離機構が相当な程度に成立していて、別種と認めてよいことの一つの証拠となっている。雑種の性比については、*D. albomicans* 雌×*D. nasuta* 雄の F_2 で極端に雄が減少することもわかっている。

つぎに *D. albomicans* の種内変異について極めて興味深い事実が明らかにされた。*D. albomicans* の日本、台湾、タイの3地域集団間ですでに何らかの遺伝的分化が進んでいると思われる。たとえば、Chiangmai 産雌と日本産や台湾産の雄を交配すると、 F_2 で生存力が著しく低下する。また、日本産雌にタイまたは台湾産雄を交配すると、 F_1 で生存力が低下する。これらの事実は、*D. albomicans* が三つの異なった地域でそれぞれ異なったタイプの自然選択を受け、遺伝的内容に違いを生じてお互いの間の雑種、および *D. nasuta* との雑種の生存力に種々の段階を生じたものと思われる。

以上の事柄から、ショウジョウバエを含めた動物

における種形成の一般的な経過は次のようなものと考えられる。

(1) 自然集団中には多量の遺伝的変異が内蔵されているが、それらのほとんどは可視的ではなく生理的なものである。それぞれの集団内で、遺伝子や染色体レベルで平衡多型を維持している場合が多いが、平衡多型の内容に差のある集団は遺伝的に区別されるべきものであり、異所性集団であれば、ときに亜種 (subspecies) として認識される。

(2) 種形成には地理的隔離を前提とする場合が極めて一般的で、同所性集団の間で種形成のあった例は、少なくとも動物ではないといってよからう。生息する地域の異なることは、異質の自然選択を受ける場合が多く、その結果、長年の間には異なった遺伝的構成を持つに至るであろう。

(3) 遺伝的構成に差を生じた結果、ある場合には外部形態の違いを見るに至り、生理的にも分化を生じることとなる。分化が進んだ分集団間で、異なった遺伝子の固定・消失が起きれば、両集団は非可逆的に分化する。

(4) 分化の進んだ集団では、たとえ雑種をつく

っても雑種生存力や妊性が低下することによって、分集団間の遺伝子交流を阻げる。このような状態が進むと、自分に近い遺伝的構成を持った個体と交配し易い性質が有利となり、性的隔離が発達してくる。

(5) 交配前および交配後の隔離のうち、いくつかの要因が組み合わさって発達すると、自然選択によってそれがますます強められる方向に進み、遂には遺伝子交流のない完全な生物学的種 (biological species または full species) へと発達していくであろう。

ま と め

ショウジョウバエは、1910年にT.H. Morganによって実験に用いられて以来、遺伝学の基礎をつくる数多くの研究に材料として用いられて来た。近年になって、近縁種や同胞種 (sibling species) に関する研究が進み、進化遺伝学の材料として改めて脚光を浴びる時代となった。現在のわれわれの考えは、たとえ特殊な例であっても、種形成の遺伝的機構を明らかにすることが遺伝学者の義務であり、大きな研究目標をなすものと信じている。

生物の進化は、一つ一つが特殊な機構を含んでいて、生物全般に通じる進化機構はなかなか解明できないのではないかと感じる。もし共通の過程が多いならば、このような生物の多様化は生じないと思えるからである。したがって個々の例について、できる限り物質 (究極的には分子) のレベルで進化機構を解明することが、今後に残された大きな道であろう。

引用文献

- 1) 駒井 卓: 遺伝学に基づく生物の進化. 培風館 (1963).
- 2) Oshima, C. and O. Kitagawa: The persistence of deleterious genes in natural populations of *Dro-*

- sophila melanogaster*. Proc. Japan Academy, 37, 157-162 (1961).
- 3) Kosuda, K., O. Kitagawa and D. Moriwaki: A seasonal survey of the genetic structure in natural populations of *Drosophila melanogaster*. Japan. J. Genetics, 44, 247-258 (1969).
- 4) Band, H.T. and P.T. Ives: Correlated changes in environment and lethal frequency in a natural population of *Drosophila melanogaster*. Proc. Natl. Acad. of Sci., 47, 180-185 (1961).
- 5) Watanabe, T.K.: Frequency of deleterious chromosomes and allelism between lethal genes in Japanese natural populations of *Drosophila melanogaster*. Japan. J. Genetics, 44, 171-187 (1969).
- 6) Watanabe, T.K., T. Watanabe and C. Oshima: Genetic changes in natural populations of *Drosophila melanogaster*. Evolution, 30, 109-118 (1976).
- 7) Inoue, Y.: Elimination of the polymorphic inversion from the cage population of *Drosophila melanogaster*. Japan. J. Genetics, 51, 412-413 (1976).
- 8) Inoue, Y. and T. K. Watanabe: Inversion polymorphisms in Japanese natural populations of *Drosophila melanogaster* (未発表).
- 9) Carson, H.L. et al.: The evolutionary biology of the Hawaiian Drosophilidae. Essays in Evolution and Genetics (1970).
- 10) Wakahama, K.I. and O. Kitagawa: Evolutionary and genetical studies of the *Drosophila nasuta* subgroup. II. Japan. J. Genetics, 47, 129-131 (1970).
- 11) Inoue, Y. and O. Kitagawa: Evolutionary and genetical studies of *Drosophila nasuta* subgroup. V. Japan. J. Genetics, 49, 298-299 (1974).

—東京都立大学理学部・生物学教室—

*

*

*

