

不条理なゲノムと種

倉谷 滋
長谷部 光泰

種の定義

「種」という用語はリンネ、いやそれ以前から日常と学問との両方において用いられてきた。そして、長い歴史を背負った用語であるがゆえに、過去、さまざまに定義され議論されてきた。そして、「種」が分類学の聖蹟せいきにあたるような概念であるだけに、多くの研究者は自分の研究手法、あるいは研究対象としている分類群を中心として種を定義しようとした。それがさまざまな種概念乱立の大きな理由であるように思える。

また、種という概念は、純粋に生物学的な意味合いに加え実用的な面もっており、これも混乱に拍車をかけている。しかし、進化過程を考える場合、種（あるいは進化の単位）は「現在、交配によって遺伝子の受け渡しをしている集団」、いわゆる生物学的種概念で充分説明できるし、それ以上の定義は必要ないのである。

しばしば、生物学的種概念では無性生殖種というもの説明できない、といわれる。たとえば、セイ

ヨウタンポポやベニシダは有性生殖をせず無性的に増えていく。しかし、セイヨウタンポポはセイヨウタンポポの、ベニシダはベニシダの共通の形をもっており、それぞれが種を形成しているように見える。しかし、セイヨウタンポポの個体同士が本当に遺伝子交換をしなかったとしよう。突然変異はセイヨウタンポポのゲノムにランダムに起こる。生物はその宿命として細胞分裂せざるをえない。細胞分裂をすれば必ずミスが起こるし、宇宙線などによる外的な要因で突然変異が誘発されることだろう。そして数十億年後には、遺伝子交換を行わない2個体のタンポポはほぼ確実にまったく違った形になっているはずである。つまり、完全な無性生殖を行う生物はすべての個体が別種への道を歩き始めた状態、すなわち、種分化直後の状態にあるのである。実用的には、セイヨウタンポポとベニシダの個々の個体が種であるというのでは困る。しかし、実態はそういうことなのである。「生物学的な実態としての種」と「分類学上必要な種」は明確に区別しておくべきである。

「テングノコヅチとツルリンドウは同種だ、いや別種だ」とか、「ツシマヒラタクワガタはアマミヒラタクワガタと明らかに形が違うから別種だ」とかいった議論がよくなされる。このような問題は、実際に自然集団で、現在、遺伝子交流が起きているかどうかをはっきりと調べる手段がないことによって、特定の遺伝子マーカーを使ってどのくらい遺伝子流動が起こっているかを推定できる場合はよいが、普通は外見だけで同種か別種かの判断を迫られているのである。このような事態は別に「種概念」に問題があるわけではなく、われわれの技術不足から種の実態が明らかにできていないだけなのである。

また、人間は種に対して憧憬どうけいというか畏敬のようなものをもっている場合も多い。1月号の記事に寄せられた読者の感想に以下のようなものがあつた（本誌3月号109～110頁参照）。「これまで人間はいろいろ育種をしてきたけれども種というものを作り

だしたことはなかった。種というのは何か特別なものがあるのではないのでしょうか。この質問は、結構いろいろなところで耳にするから、多くの人が普通にもつ疑問なのだろう。これはどことなく進化生態学で論争となった Greater Goodism という概念、より良きもののために、すなわち種族維持のためにという概念にも通じている。働きバチは種族保存のために自己犠牲をしていると考えられていた。しかし、ウィリアム・ハミルトンは、包括適応度、すなわち、己の遺伝子をどれだけ効率的に残すか、そのために生き物は行動しているのであり、種族維持のために行動しているのではないことを明確化した。

とはいえ、われわれは社会性をもつ動物の宿命としてついつい種というものに思いを込めてしまう。人間が作りだした、あるいは選抜した突然変異体の中にも、種の境界を簡単に越えられる例はたくさんある。すぐに思い浮かぶのが、チワワとセントバーナードである。両者を野外に放したら遺伝子交流が起ころうか。ちょっと無理な気がする。また、ショウジョウバエの *Ubx* 突然変異体は平均根が翅に変化し、いわゆる4枚翅のハエになる。野生型のショウジョウバエと交配能力があるが、たとえば、両者が地理的に隔離されていたとしたら、誰が見ても別種と思うことだろう。そして、数百万年そのままにしておいたら、ほぼ確実に生殖隔離が起こり、正真正銘の別種になるだろう。種の違いというのは、いろいろな理由により遺伝子交流がないことであり、種間の変異も種内の変異も質的には同じものなのである。

種間における隔離機構、あるいは種内突然変異の大きさはそれぞれの種によって異なっており、その多様性を調べることはしばしば思ってもみなかったような自然の妙に出会えて、そこが生物研究の醍醐味の一つでもある。たとえば、さきほどのセイヨウタンポポにしても、従来は完全な無性生殖種だと思われてきたが、花粉を通して有性生殖種と遺伝子交

換をしていることがわかってきた。つまり生物学的種概念からは、同所的に生育しているセイヨウタンポポとカントウタンポポは同種といってもよいのである。しかし、これは種の多様性の問題であって、種の定義あるいは実態についてはすでに議論の余地はない。

種内変異の実態

ヒトの顔が千差万別であるように、種内には遺伝的变化がみられる。では、種内変異というのはどのような機構によって引き起こされているのだろうか。種内変異は、二つの異なった要因によって引き起こされている。一つは遺伝的可塑性であり、もう一つは種内遺伝子多型である。前者は、同じゲノムをもっている生物でも発生段階のさまざまな要因によりできあがった形が異なっている場合、後者は遺伝子型が違う場合である。

遺伝的可塑性の典型的な例は個体サイズである。昆虫の大きさは可塑性に富んでいる例である。カブトムシを飼っていて、同じ親から生まれた幼虫なのに友だちのカブトはみんな大きくなるけど、自分のは小さいものばかりだという経験は誰しもある。そして、小さいカブトができたときにはそれなりの理由（小さい容器で飼ったとか）が思い当たるものである。もちろん、遺伝的要因、つまり親が大きさに関する遺伝子に関してヘテロであり、子どもで分離した影響もあるだろう。しかし、カブトムシのサイズに関する限りは、可塑性による影響のほうが断然大きいのではないだろうか。

植物の場合は、生涯を通じて成長し続ける場合がほとんどなので、大きさの変化は計りしれない。シダ類のカニクサは、乾燥したところでいじめて育てると、10 cm にも満たない葉しか作らないが、上手に育てれば数 m の葉に成長させることもできる。同じ品種のハウレンソウの種子を買ってきて頑張っ

れないことに不満を感じている方は多いのではないだろうか。また、倍数体は二倍体よりも大きくなるのが普通である。

では、どうやって大きくなっているのか。大きくなり方にはおおざっぱに分けて2通りある。一つは細胞サイズそのものを大きくする方法、もう一つは細胞の数を増やす方法である。カニクサの場合には、分裂組織の活性を長く維持することによって細胞数を増やし、葉を大きくしている。シロイヌナズナでは、細胞分裂活性を維持するような遺伝子を過剰に発現させてやると植物体が大きくなる。

いっぽう、細胞が大きくなっている例としては倍数体がある。シロイヌナズナで人工四倍体を作ると、葉は1.5倍、体積にして3倍近く大きくなる。しかし、葉の断面を観察してみると、細胞の数は二倍体とほとんど同じだが、大きさがずっと大きくなっている。倍数体で細胞が大きくなる現象は、センチュウなどの後生動物でもみられる。しかし、いったいどうして倍数体になると細胞が大きくなるのかはまったくわかっていない。核が大きくなるからそれに応じて細胞も大きくなるのだという説明をすることもあるが、そんな単純ではないはずである。もし本当なら、ゲノムサイズの大きな生物の細胞は小さなものよりも大きくなってしまはずだが、そんなことはない。また、アオキの場合、倍数体のほうが二倍体よりも小さくなる。シロイヌナズナは全ゲノム配列がわかっているので、二倍体と四倍体で働いている遺伝子を比較したら何かわかるかもしれない。今後の課題である。

大きさに加え、質的にも可塑性をもつ種がある。シジミチョウの仲間であるクロツバメシジミはベンケイソウ科のツメレンゲ、イワレンゲ、タイトゴメなどを食草としているが、食草の種類によって翅の模様（斑紋）が^{はん}変わってしまうという。また、水中葉と気中葉を形成する水草も多く知られている。ハゴロモモ（フサジュンサイ）は、北米原産の帰化植

物でスイレンの仲間である。しかし、水中にある葉はキンギョモのように細かく裂けている。花期になると水の上に茎が立ちあがり、先端に白い花をつける。この茎につく葉はほとんど切れ込みがなく、スイレンの葉を細長くしたような形をしている。どんな遺伝子系を使って葉の形を変えているのだろうか。

前回（2003年3月号）、倉谷氏は発生過程の中にはエピジェネティック相互作用、すなわち、特定の細胞群が空間的・時間的に特異的に出会うことによって初めて発動する発生現象がきわめて多いと述べている。動物の種内多型はエピジェネティックにできあがる器官、たとえば羽毛・毛・爪などでみられることも多い。同じ遺伝子をもっていても、発生途中の細胞同士の偶然の出会い、あるいは外部環境の影響によって、できあがる形態に変異が生じるのである。

種内のゲノム多型

遺伝子交換をする集団が種である。しかし、集団が大きくなればなるほど地域集団ができやすくなる。たとえば、国際結婚が増えたとはいえ、北米にすんでいるヒト同士、あるいは日本に住んでいるヒト同士の交雑のほうが、北米と日本のヒトの間の交雑よりもずっと頻度が高い。そうになると、生物はたえず突然変異を蓄積しているのであるから、自ずと地域ごとに異なった変異遺伝子がたまってくる。そして、もともと祖先が同じだった日本人とアメリカ人が今では形態的にずいぶん異なっている。集団が大きければ大きいほど、いろいろなところにいるいろいろな個体で突然変異が起こるわけであるから、有利な突然変異の起こる確率は高くなる。したがって、個体数の大きな種ほど適応的な進化をしやすいことになる（注：中立的な突然変異は大きな集団でも小さな集団でも同じ割合で維持される。ここで問題としているのは有利な突然変異である）。したがって、世界中に分布する人間集団のほうが、オオサンショ

ウウオよりもより適応的進化的素養をもっていると言ってもよい。もちろん、可能性の問題であり、これだけの個体がいとも一つも適応的な突然変異が起きないことだって無きにしもあらずである。

種内の遺伝子多型は交雑によって種内に広がる。いっぽう、異なった種の間でときどき遺伝子の移動が起こることもある。さきほどのタンポポの場合、セイヨウタンポポはもともとヨーロッパに原産していた。カントウタンポポは日本だけである。したがって、両者の間に遺伝子を交換するすべはなかった。しかし、セイヨウタンポポが帰化植物として日本に定着し、カントウタンポポとの間で遺伝子を交換するようになるわけである。ここで問題になるのはどのくらいの頻度で遺伝子交換が起こるかということである。同種と同じくらいたやすく交雑するのだとすぐに両種のゲノムは複合してしまうだろう。しかし、10回に1回くらいの割合で交雑が起こるとすると、減数分裂のときに組換えが起こるため、だんだん混じった異種のゲノムは薄められていってしまう。

異なったゲノムが混じり合ったとき、表現型に何が起こるか。マックリントックは、異ゲノムが混じると、ゲノム全体にわたってトランスポゾン*の活性化がみられる現象、すなわち新しい遺伝子が入る以上に何かゲノム全体にわたる大きな変化が引き起こされることに気づいた。現在の視点で考えれば、異ゲノムの融合によってDNAのメチル化（注：DNAの特定の塩基にメチル基を付けることによって遺伝子の発現様式などを変化させることができる。ゲノム内の多くの遺伝子はメチル化の影響を受けていると考えられている）が解除され、多くのトラン

* 動く遺伝子。ゲノム上のある部位から他の部位へ移動可能なDNA。

スポゾンが活性化されたわけである。しかし、このときにトランスポゾン以外にも多くの遺伝子の制御様式が変化するのだろうか。そしてそれが、新しい形態の創成などにつながったりするのだろうか。これもまた今後の課題である。

変わらないもの

種は個体の集合である。個体のゲノムにはたえず突然変異が蓄積しており、言い換えれば、たえず進化を続けている。しかも、時に地域集団や近縁種からのゲノムの流入が起きている。モデル生物を扱っていると、ゲノムという概念は安定なイメージをもちがちであるが、自然界ではゲノムはたえず変動しており、進化とはゲノムの離合集散によって引き起こされているわけである。「生きた化石」という言葉が使われるが、そんな生物はごく少数の例外を除いて本当は存在しえない。シーラカンスもオオサンショウウオもカブトガニも、みんな多かれ少なかれ突然変異を蓄積しており、進化しているのである。生きた化石にみえるのは、ヒトの目からみて化石に似ているだけであって、ゲノムの目でみれば決して化石と同じはずはないのである。考えられる例外は、長期休眠する胞子や種子である。数万年の間、鉛のように宇宙線などを通しにくい物質等に囲まれた安定な環境で、細胞分裂をしないで生きている細胞があるとすれば、それは真の生きた化石である。したがって、普通は何年にもわたってゲノムを変えないことは生物にとって不可能なことなのである。立ち止まることは許されず、気づいたら進化してしまっているのである。人生の不条理さの根元はこんなところにあるのかもしれない。

(はせばみつやす、

基礎生物学研究所 種分化機構第2研究部門)