［第2回］

ダーウィンフィンチの自然淘汰

池田 博明 *Hiroyoshi Ikeda*
元・神奈川県立西湘高等学校 教諭／高校 生物教科書（啓林館） 編集委員

本連載で重視していることの一つはドキュメントやエピソードである。初等中等教育では人間の所業という科学史的観点を取り入れることが授業を活性化すると信じている。

ダーウィンフィンチとは

ダーウィンがガラパゴス諸島で収集した鳥の標本を整理した英国の鳥類学者ジョン・グールドは，フィンチがそれぞれ別の種であることを突きとめた。ダーウィン自身は，マネシツグミについては島ごとに亜種か変種とみなされるほどに違っていると判断していたが，フィンチの違いは単なる個体差だと考えていたため，産地を別にしないで標本を混ぜてしまっていた。『ビーグル号航海記』第17章にこんな記述がある（以下，荒俣訳）。

「わたしは当初，自分も含めて艦の数人が射ち落としたマネシツグミの標本をたくさん比較したとき，そのちがいのおもしろさに目をうばわれてしまった。そのときにハッとしたのだが，チャールズ島で採れた標本はぜんぶ同じ種類（ガラパゴスマネシツグミ），アルベマール島で採れた標本はガラパゴスマネシツグミのパウルス亜種，おなじくジェームズ島とチャタム島（このふたつの島のあいだにはもうひとつ別の島があって橋になっている）で採れたものはメラノティス亜種だった。あとの二亜種はきわめて近縁で，学者によっては単に特徴のいちじるしい同種，あるいは変種とみなされるかもしれない。ただ，ガラパゴスマネシツグミはとても変わった鳥だ。

不幸なことに，フィンチの標本はほとんどが産地を別にしないで混ぜてしまったが，わたしはガラパゴスフィンチ属のなかにひとつの島にしかいない種があると推測できるだけの有力な証拠をもっている。もし各島にそれぞれの別のガラパゴスフィンチ固有種がいるとすれば，つぎのような事実を説明するのにとても都合がよくなる。つまり，この小さな諸島にガラパゴスフィンチ属が不思議なくらいたくさんいること，そして数が多い結果としてありがちなことだが，嘴の形が少しずつ変化していくみごとな系列ができあがること」。

講義予定
第3回
「突然変異」
第4回
「集団遺伝学」
第5回
「進化発生学」
第6回
「進化を観察する」

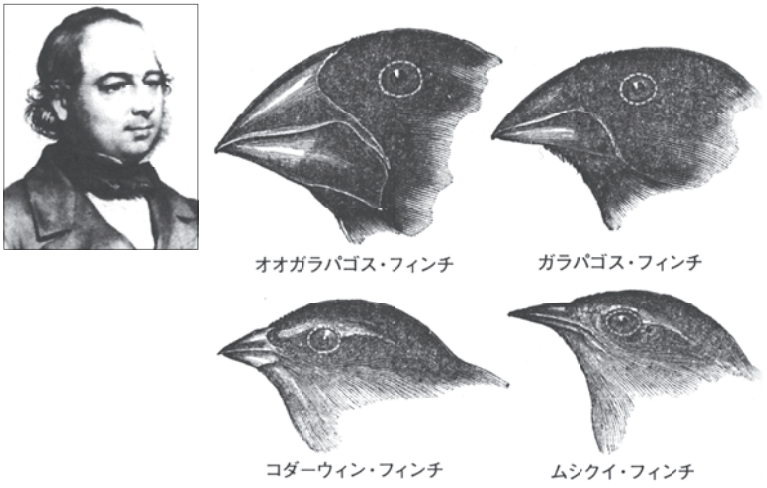

図1　ジョン・グールドと『ビーグル号航海記』に掲載されたフィンチ

フィンチの図はグールドが描いた。ガラパゴス島のフィンチはダーウィンフィンチとよばれるようになった

出典：ホライスほか. 眠れなくなる進化論の話. 図2-15（技術評論社, 2012）.

文中の「有力な証拠」とはビーグル号の乗員たちがつけていた記録である。グールドの報告に驚いたダーウィンはフィッツロイ艦長に連絡を取り，乗員が採集した鳥の標本をグールドに届けてもらったのだ。乗員たちは鳥を採集した島の名前を書き留めていた（ジンマー，2001）。マネシツグミやフィンチが進化したことを思いついたダーウィンはカワラバトの飼育と人為選抜に注目した。飼育された多様なハトは別種と見間違えるほどに違っているが，もとは同じカワラバトから選抜されて飼育されてきたものなのだった。同じことが自然界でも起こったと，ダーウィンは人為選抜のアナロジーで考えたわけである。

ダーウィンフィンチの生態的隔離

グールド以降，ダーウィンフィンチはさまざまに分類されてきたが，分布や生態の違いを調査してラックが14種に整理した（ラック，1947）。ラックが特に重視したのは生態的隔離であり，生息場所（地上か樹上か）と嘴（くちばし）の形態（太いか細いか，短いか長いか）と餌の違い（種子食か植物食か昆虫食か）であった。ラックが本を書いた当時はこれらの違いは適応的な意義をほとんどもたないと信じられていた。しかし，1960年に再版されたとき，ラックは本を書いた当時より研究が進み，「相違のほとんどすべては適応的であることが広く認められている。……したがって，今では適応的でないように見える相違の少なくとも大部分が，もっとよく調べてみれば適応的だということになるとは，十分に考えられる」と記した。このとき，ラックが適応的でないようにみえるとした

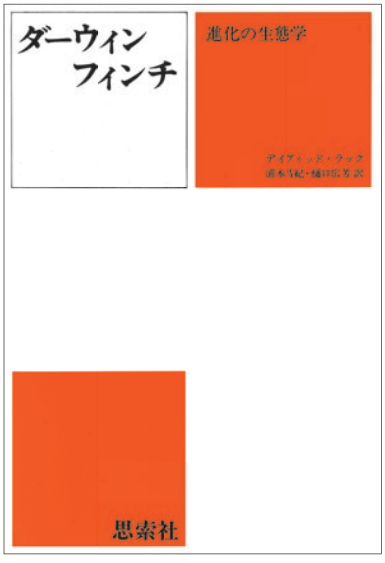

図2　ラックの『ダーウィンフィンチ』訳書

出典：ラック.（浦本昌紀・樋口広芳訳）ダーウィンフィンチ（思索社, 1974）.

形質は羽色，翼長で，島の違いと関連しない。

嘴の形（長さと太さ）が食性と適応的に関連しているとしたら，環境の変化が影響して自然淘汰が起こる可能性がある。1973年以来，ガラパゴス諸島でフィンチの生態を研究していたグラント夫妻はダフネ島のガラパゴスフィンチ *Geospiza fortis* に注目した。

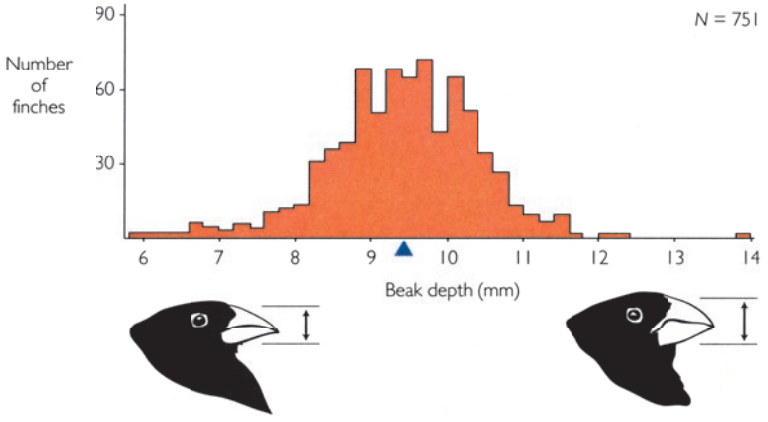

図3　ダフネ島の地上性ガラパゴスフィンチの嘴高の分布（1976年）

出典：Freeman and Heron. *Evolutionary Analysis. 4th edition*, Figure 3.9, p.82 (Pearson Education, 2007).

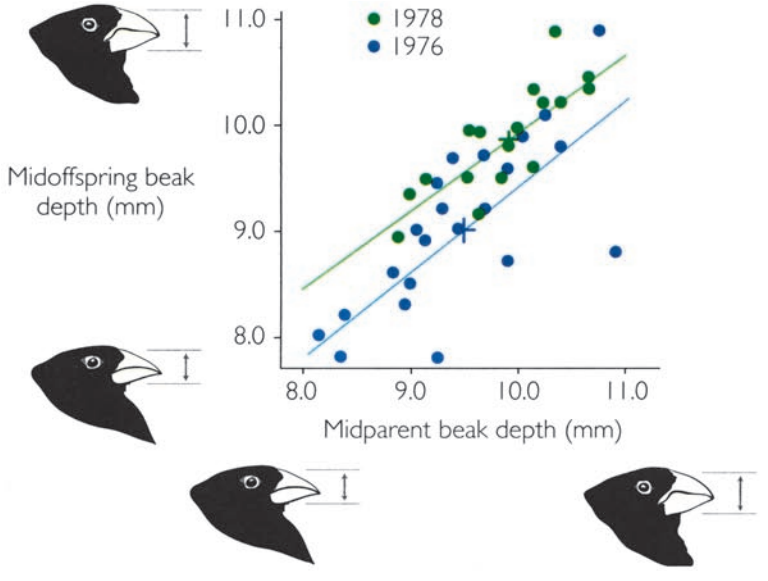

図4　ガラパゴスフィンチの嘴高の遺伝率（1976年と1978年）

親の嘴高と子の嘴高はほぼ相関する

出典：Freeman and Heron. *Evolutionary Analysis. 4th edition*, Figure 3.10, p.83 (Pearson Education, 2007).

このフィンチの嘴の高さには**個体変異**がある。さらに親の数以上のたくさんの子供が産まれる。つまり**過剰生産**である。

親の嘴の高さと子供の嘴の高さには相関関係があり，嘴の高さが遺伝形質であることを示している。1976年も78年も回帰直線の傾き（遺伝率）はおよそ0.8であった。

さらに，アブジャノフら (2004; 2006) は骨形成タンパク質4 (Bone Morphogenic Protein 4，BMP4) の濃度がダーウィンフィンチ類の嘴の高さを決め，カルモジュリンの濃度が嘴の長短を決めていることを発見した。BMP4は指の間の水かき構造にアポトーシス（プログラム細胞死）を起こすタンパク質であり，カルモジュリンは多くの酵素と結合して活性をカルシウム・イオンに依存するようにするタンパク質である（ギルバートら，2009）。

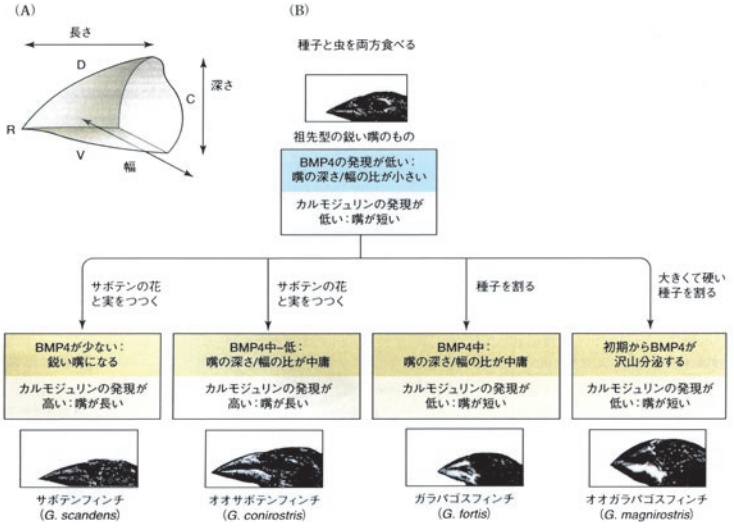

図5　ダーウィンフィンチの嘴の進化とタンパク質

骨形成タンパク質BMP4濃度が嘴高（深さ）と幅を，カルモジュリン濃度が長さを決める

出典：ギルバート＆イーベル.（正木進三ほか訳）生態進化発生学, 図9-15（東海大学出版会, 2012）.

自然淘汰が起こる

このフィンチの個体数が激減する変化が起こった。1977年の干ばつである。例年であれば雨季に130 mmの雨が降るのに，この年はたった24 mmしか降らなかった。植物は花をつけず，実りも少なかった。ガラパゴスフィンチは繁殖できず，その個体数は1,200頭規模から飢えにより84％が消失，200頭規模にまで激減した。個体群に**自然淘汰**が働いたのである。調べてみると，生き残るかどうか，子孫を残せるかどうかは偶然によって決まるものではなく，適応的な個体が生き残り，やや適応に劣る個体が絶えるという正の自然淘汰が強く

働いていた。Natural Selectionを「自然選択」と翻訳すると中立的な意味合いが強くなる。それよりも「自然淘汰」と翻訳するほうがより実態を正しく表すものと判断して，ここでは「自然淘汰」という正の自然選択を感じさせる訳語を用いている。人為選択Artificial Selectionという用語についても同様の理由から，渡辺政隆の訳に従って「人為選抜」を用いている。

ガラパゴスフィンチが食物としていた種子数も同時に激減していた(グラフb)。その種子は大きく硬いものが多かった（グラフc)。

このような干ばつは決して異常事態ではなく，1980年と1982年にも起こった。

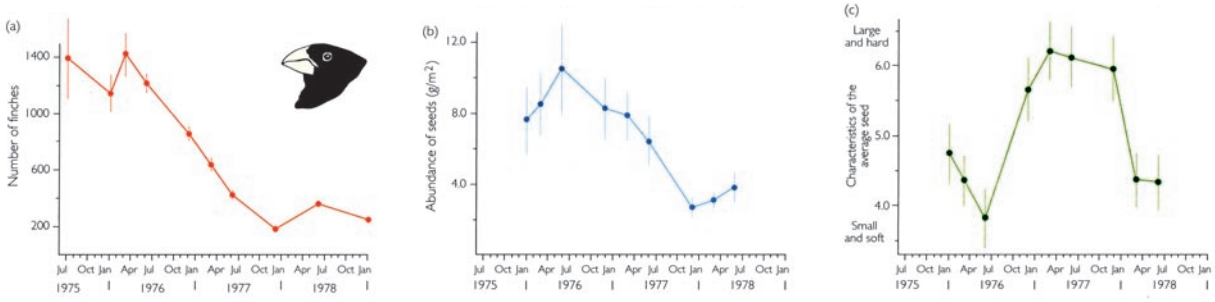

図6　1977年の干ばつでガラパゴスフィンチに起こった自然淘汰

(a) フィンチの個体数は激減，(b) 餌となる種子数も激減した。(c) 干ばつの期間，食べやすい柔らかくて小さい種子は早く消費され，硬くて大きい種子が主になった

出典：Freeman and Heron. *Evolutionary Analysis. 4th edition*, Figure 3.12, p.86 (Pearson Education, 2007).

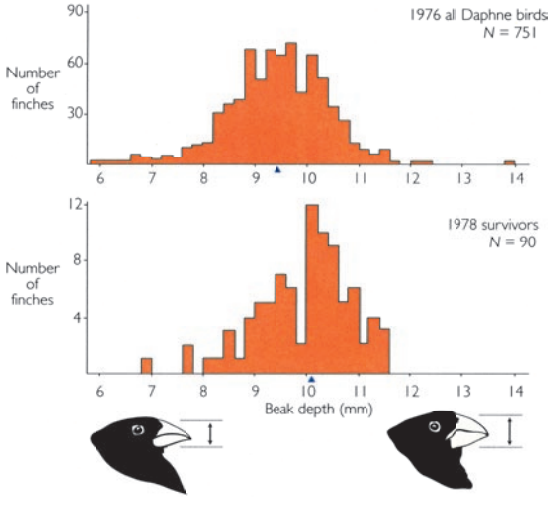

図7　干ばつ前後でのガラパゴスフィンチの嘴高の変化（1976年と1978年）

出典：Freeman and Heron. *Evolutionary Analysis. 4th edition*, Figure 3.13, p.87 (Pearson Education, 2007).

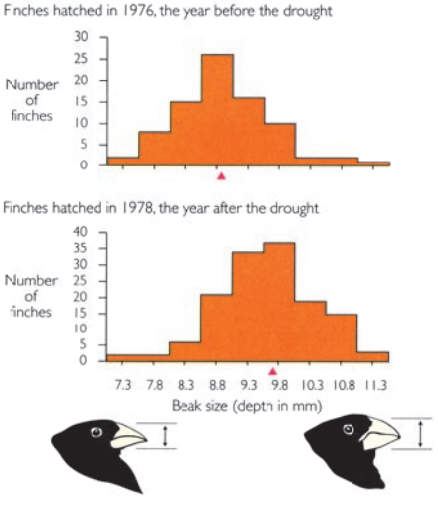

図8　干ばつ前後で孵化個体の嘴高の変化（1976年と1978年）

出典：Freeman and Heron. *Evolutionary Analysis. 4th edition*, Figure 3.14, p.88 (Pearson Education, 2007).

大きくて硬い種子を割るには高さの高い頑丈な嘴を持つ個体のほうがよい。

干ばつの前後でフィンチ個体群の嘴高は変化しただろうか。

干ばつ前の嘴高の平均値は9.4 mmだったが，干ばつ後は10.1 mmと高くなった。かろうじて繁殖できた鳥は嘴の高い個体だったのだ。この生残個体を親として生まれてくる翌年の子供の鳥の嘴高はどうだろうか。

1978年に生まれた子供の嘴高も干ばつ前よりも干ばつ後のほうが高かった(8.9 mm対9.7 mm)。個体群は大きい方に進化したのである。

グラント夫妻は1970年代以降も調査を続け，ダフネ島のガラパゴスフィンチの変化を追跡した。PC1（嘴サイズ＝嘴高・嘴長・嘴幅）は1977年に急激に高まったが，1980年代後半には平均値に戻った。2003年と2004年の大干ばつ期には食事が採れず死亡する個体が多かった。しかも，ガラパゴスフィンチは島で生息し始めたさらに大形の別種のオオガラパゴスフィンチ*Geospiza magnirostris*との競争にさらされた。同じ種子を奪い合うことになったのである。

その結果，嘴サイズの大きい個体の死亡率が高まった。そのため平均値ががくんと低下することになったのである。グラント夫妻の研究結果は短期間では小さな進化であっても，その積み重ねが大きな進化になることを示唆している。

ダフネ島では，干ばつという自然淘汰が働き（1976年），嘴高の低い個体が死亡して個体群全体の嘴高の平均値を高めたことが明らかになった。

嘴高が遺伝する形質ならば嘴高の高い親同士から産まれる子供は嘴高が高くなるはずである。嘴高が遺伝しないのであれば，嘴高の高い親同士から産まれる子供であっても嘴高の低い子供も高い子供も生まれてくる。淘汰は個体群の表現型の頻度を変えたのである。遺伝子が表現型を支えている場合には，次世代に遺伝子頻度の変化は引き継がれる。淘汰が長い間継続する場合には形質はある方向に変わることになる。それが進化である（Freeman & Herron, 2007）。

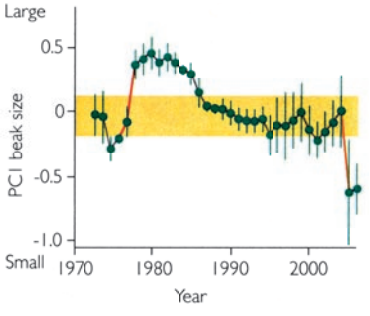

図9　ダフネ島で30年間のガラパゴスフィンチ個体群の嘴サイズの変動

1977年の干ばつでは嘴サイズは高くなったが，2004年の干ばつでは低くなった

出典：Freeman and Heron. *Evolutionary Analysis. 4th edition*, Figure 3.15, p.89 (Pearson Education, 2007).

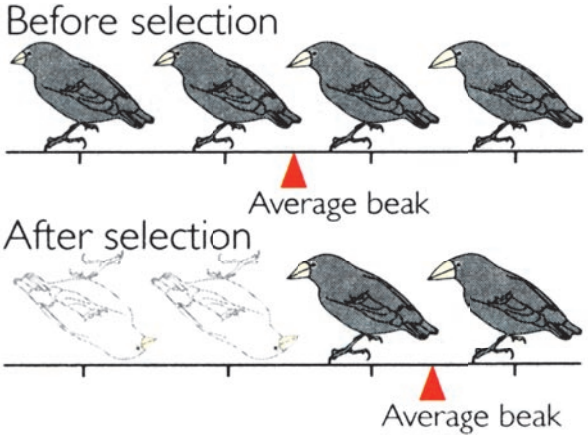

図10　自然淘汰が起これば個体群には変化が起こる

出典：Freeman and Heron. *Evolutionary Analysis. 4th edition*, Figure 3.16, p.90 (Pearson Education, 2007).

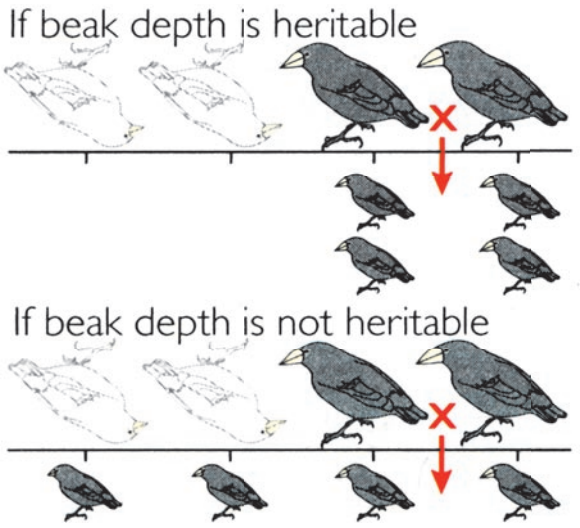

図11　形質が遺伝する場合には進化が起こる

出典：Freeman and Heron. *Evolutionary Analysis. 4th edition*, Figure 3.17, p.88 (Pearson Education, 2007).

ダーウィンフィンチの分子系統

グラント夫妻はドイツの遺伝学者と協力してダーウィンフィンチ類のDNAの塩基配列を調べ，1999年に14種間の系統を明らかにした。

それによると，祖先集団は数百万年前にガラパゴス諸島に到着，そこで四つの異なる系統に分岐した。最初に分かれて独自の道を進んだのは細長い嘴で虫を捕食するムシクイフィンチだった。次に分岐したのは太い嘴で花のつぼみや芽，果実などを食べるハシブトダーウィンフィンチ類である。そして，最後に二つの系統が進化した。樹上で昆虫を捕食することに適応した樹上性フィンチ類と，種子食のガラパゴスフィンチを含む地上性フィンチ類である。

鳥類学者は地上性フィンチを6種に分類してきた。しかし，グラント夫妻らが作成した分岐図によればそれらを種に分けることはできそうになかった。このグループの遺伝子はほかのダーウィンフィンチ類とははっきり区別できるのだが，グループ内での区別はほとんど不可能だった。地上性フィンチ類はそれぞれに外観が異なり，行動も異なるのだが，互いに交雑してヒナを産むことができるのである。つまり，いまはまだ異なる6種に分岐しつつあるということもできる（ジンマー，2001）。ダーウィンフィンチはまさに分岐の途上にある生物群だったといえよう。

淘汰の3パターン

ガラパゴスフィンチに働いた自然淘汰は個体群のなかで嘴高が高い個体が生残するという一定の方向性を示した淘汰であった。このような淘汰を自然淘汰のなかの方向性淘汰とよぶ。

進化の文脈で自然淘汰というと，この方向性淘汰の例があげられることが圧倒的に多いのだが，個体群に働く自然淘汰の例はこれだけではない。ほかに安定化淘汰，分断淘汰といった例がある。ダーウィンフィンチの嘴の形や大きさに関連する遺伝子は複数である。単一の遺伝子では表現型が丸かしわかといった離散的な結果になることがあるだろうが，自然界の多くの形質は複数の遺伝子が関わっていて表現型も連続的になることが多い。量的遺伝の結果，正規分布を示す場合も少なくないと考えられる。連続的な変異を示す個体群に淘汰が働いた場合に，平均値に近い個体の適応度が高い安定化淘汰，平均値に近い個体の適応度が低い分断淘汰，平均値からずれた個体の適応度が高い方向性淘汰を考えることができる。

図のグラフ例の赤線は淘汰前の個体数分布で青線が淘汰後の分布。安定化淘汰はトカゲ個体群で示され，平均より大きい個体は天敵に発見・捕獲・捕食されやすい，一方小さい個体は逃げ足が遅いため，適応度が低下してしまい，個体群の平均値は変わらない。注意すべき点は淘汰は起こっているのだが，平均値が変わらないため，淘汰が起こっていないように勘違いされるということである。方向性淘汰はアリクイの舌の長さで示している。深い巣を作るシロアリ

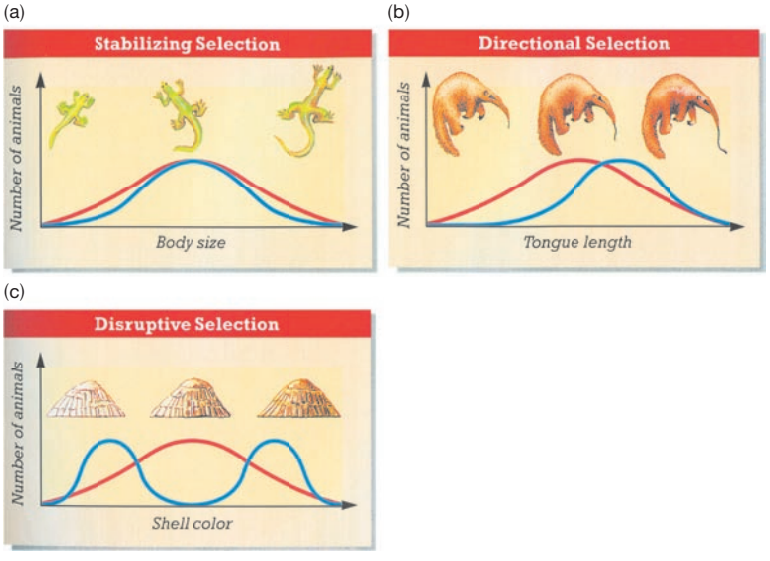

図12　安定化淘汰・方向性淘汰・分断淘汰

出典：A Harcourt Classroom Education Company. *Modern Biology*, Figure 16-7. p.307 (Holt, Rinehart and Winston, 2002).

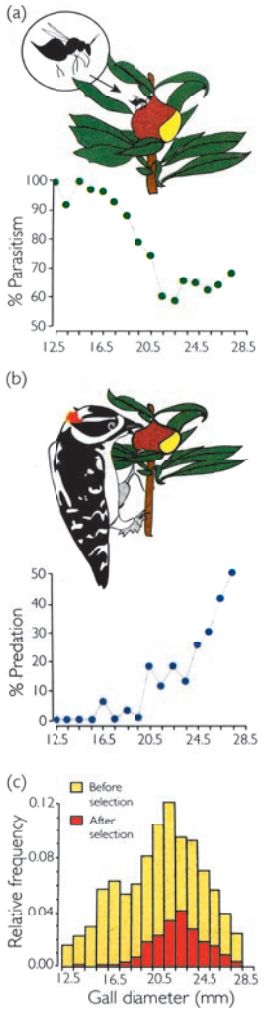

図13　タマバエにはたらく安定化淘汰

(a) 寄生蜂は大きいゴール（虫こぶ）内の幼虫には寄生できないが，(b) 鳥は大きいゴール内の幼虫を好んで捕食する。その結果，虫こぶ内のタマバエには (c) 安定化淘汰が働く

出典：Freeman and Heron. *Evolutionary Analysis. 4th edition*, Figure 9.26, p.348 (Pearson Education, 2007).

が侵入したため長い舌をもつアリクイが有利になったという例である。

分断淘汰はカサガイの殻色の例である。カサガイの殻は白い個体から黒い個体まで生息している。岩場は海鳥の糞で白くなっていて，白色は保護色になる。一方，岩肌がむきだしの場所では黒色が保護色となるため中間的な色の殻の適応度は低くなる。これらの例はいずれも淘汰の要因が単一だが，自然界ではもっと複雑に淘汰要因が働いていることだろう。

安定化淘汰が働いたみごとな例を一つ紹介しておこう。セイタカアワダチソウの茎に産卵するセイタカアワダチソウタマバエの作る虫こぶの大きさである。孵化（ふか）したハエの幼虫の唾液で虫こぶは大きくなる。虫こぶ内の幼虫は2種の天敵に襲われる。一つは寄生バエである。虫コブの外からハエの幼虫に産卵し，やがて幼虫を食い尽くしてしまう。ハチはあまり大きな虫こぶは狙わない。産卵管が届かないのだ。

もう一つの天敵は鳥である。虫こぶを割って中の幼虫を食べる。鳥は大きい虫こぶを狙う。小さな虫こぶに寄生するハチ，大きな虫こぶを捕食する鳥，2種の天敵が作用する結果，虫こぶの大きさの平均値は変わらない。

タマバエの生死に影響するのは天敵だけではない。幼虫は冬に備えて凍結を防ぐ糖を合成し始める。この凍結防止剤の合成の引き金を引くのは虫こぶ組織が乾燥することによって作られる芳香族化合物だという（ギルバートら，2009 p.320–321）。

自然は生き物どうしの関係で成り立っているのである。これらがすべて進化の結果だと考えてみよう。なんと私たちは豊かな世界に息づいていることだろうか。

［文　献］

1) ギルバート＆イーベル，2009. (正木進三ほか・訳) 生態進化発生学. (東海大学出版会, 2012).
2) ダーウィン，1869. (荒俣宏・訳) ダーウィン先生地球航海記4, (平凡社, 1996).
3) Freeman and Herron. *Evolutionary Analysis. 4th edition.* (Pearson Education, 2007).
4) ラック，1947. (浦本昌紀，樋口広芳・訳) ダーウィンフィンチ. (思索社, 1974).
5) ワイナー，1994. (樋口広芳，黒沢令子・訳) フィンチの嘴. (早川書房, 2011).
6) ジンマー，2001. (渡辺政隆・訳) 進化大全. (平凡社, 2004).
7) ジンマー，2010. (長谷川真理子，入江尚子・訳) 進化・生命のたどる道. (岩波書店, 2012).
8) ホライス，矢沢潔，三中信宏，河田雅圭，長野敬. 眠れなくなる進化論の話 (技術評論社, 2012).

第1回に識者の方から誤記・誤認の指摘をいただきました。p.66「的を得た」は「的を射た」。p.66「現生の類人猿には」は「現生の大型類人猿には」（テナガザル科が小型類人猿でした）。p.66「オランウータンはボルネオ島に生息している」は「オランータンはボルネオ島とスマトラ島に生息している」。p.70見出し「非ゲノム領域に差がある」は「非コード領域に差がある」でした。謹んで訂正させていただきます。

池田　博明 *Hiroyoshi Ikeda*

元・神奈川県立西湘高等学校　教諭／高校 生物教科書（啓林館）編集委員

略　歴：北海道大学理学部生物学科動物学専攻卒。神奈川県立高校勤務を経て，ナチュラリスト。インターネットに「IKEDA HOME」「高校生物」「SPIDER DATA」などを公開。
専　門：生物教育，クモの分類・生態学。日本生物教育学会・日本蜘蛛学会会員
受賞歴：日本進化学会より教育啓蒙賞（2003年），神奈川県優秀教員（2004年）
著　書：『クモ生理生態事典』（自刊）・『クモの巣と網の不思議』（文葉社, 夢工房, 2013年復刻）