［第4回］

集団遺伝学

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

進化学は遺伝学と関連して発展してきた。なかでも重要な貢献を果たしているのが集団遺伝学である。集団遺伝学は遺伝を集団の遺伝子頻度の変動として理解する。そこで，重要な観点は遺伝的平衡と遺伝的浮動である。

英国のフィッシャーRonald A. Fisherは『自然淘汰の遺伝学的理論』(1930年)で自然淘汰の理論とメンデル遺伝学を統一した。この重要な著作はその難解さの理由もあって，いまだに翻訳されていない。正の自然淘汰万能論であるものの，訳註を付して翻訳してほしいものである。本の後半は当時の時代潮流の影響もあり，優生思想を展開している。

アメリカのライトSewall Wrightは『メンデル集団における進化』(1931年)で確率論を展開し，集団の有効な大きさの概念を提出し，**遺伝的浮動**（ライト効果）を提唱した。しかし，ライトは遺伝的浮動より自然淘汰を重視したという（斎藤，2009）。ライトは確率過程論のモデルによる研究を手がけたのに対し，英国のホールデンJohn B. S. Haldaneは「自然および人為淘汰の数学的理論」(1924～1934年)でさまざまな淘汰を数学的に扱った。ただし，意外にもライトは遺伝的浮動に限定的な価値しか認めず，むしろ自然淘汰を重視した（斎藤，2009）。

これらの動きとは別に，ロシアではチェトヴェリコフ Sergei S. Chetverikovが1919年にモスクワ大学で「理論分類学入門」と題する生物統計学の講義を始めた（当時の彼は39歳だった）。1926年には52ページの長編論文で遺伝学と進化を総合的に考察した。しかし，その後は政治的な事情で地位を追われ，突然変異を重視する先駆的な研究の影響は小さかった。近年は再評価の動きがある。

1960年代後半から集団遺伝学は生態学と融合して集団生物学を形成するようになり，さらに分子遺伝学とも重なって多くの成果をあげるようになった。

1970年代の今西錦司の生態学に基づいた進化論は今西自身が集団遺伝学を理解しておらず，その成果を無視していて，ほとんどファンタジーであった。ただ，そのころの日本では集団遺伝学を理解しようとしても解説書がなかった。木村資生の『集団遺伝学概論』(1960)は品切で入手できなかったし，改訂中という広告だったが，結局出版されなかった。かろうじて読むことのできた集団遺伝学に関する本はクローの『遺伝学概説』(培風館，訳書の最初の出版は1973年の原書第6版)のみだった。1970年代に大学生だった私は，西欧の競争偏重を批判した今西の

講義予定

第5回
「**進化発生学**」

第6回
「**進化を観察する**」

図1　クロー著『遺伝学概説（原書第7版）**』**
［1978, 培風館（木村資生・北川修・太田朋子訳）］

すみわけ理論に魅了されたものの，『主体性の進化論』（中公新書，1980）などの観念的考察は疑問だった。1980年にようやくクローの『遺伝学概説（原書第7版）』（訳書1978）（**図1**）で集団遺伝学を独学して，今西理論にはあきれ果てた。クローの本は練習問題が適切に配置されていて独学可能な理想的な教科書であった。

遺伝的平衡

ハーディ・ワインベルグの法則が成り立つような集団では，遺伝的平衡が保たれている。ハーディとワインベルグは次のような条件が成り立つ集団（メンデル集団という）では，対立遺伝子の遺伝子頻度は一定であることを証明した。

①個体数が十分多いこと，②自由に交配できること（任意交配），③新たな突然変異が生じないこと，④表現型に適応度などの差がないこと，⑤移出や移入がないこと。集団遺伝学では個体の枠を取り払って遺伝子プールの遺伝子頻度の変動を考察する（**図2**）。

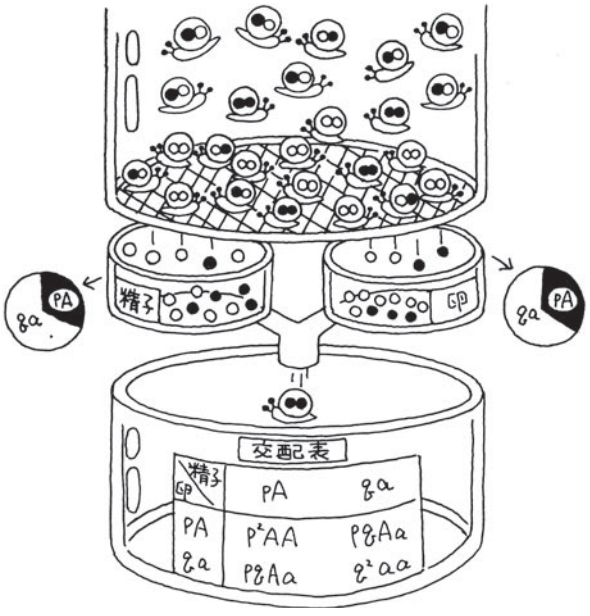

図2　ハーディ・ワインベルグの法則
遺伝子プールから次世代の交配を求める
［高等学校 生物Ⅱ 平成7年度用. 太田次郎, 丸山工作・編, p.81（新興出版社啓林館, 1994年）より。筆者が作成］

このような遺伝的平衡が成り立つ集団では進化は起こらない。裏返していえば進化が起こるのはこれらの条件が成り立たない場合である。

すなわち，①個体数が少ないこと，②同系交配や性選択など交配の際に選択が働くこと，③新たな突然変異が生じること，④表現型に適応度などの差があ

ること，⑤移出や移入が起こること。こういった変化は集団の遺伝子プールの遺伝子頻度に変化をもたらし，特定の遺伝子の増加，あるいは減少を起こす。それが進化につながる。

ドブジャンスキーは『遺伝学と種の起原』第3版 (1951) で，「この法則は集団遺伝学および近代進化学の基礎である」と述べたが，この言明は大げさ過ぎたという。①から⑤のような攪乱(かくらん)要因がなければ遺伝子頻度は不変であるという事実は，相同遺伝子が減数分裂で規則的に分離し，遺伝子が自己増殖する実体であることからすると，計算する必要もなく自明なことである。むしろこの法則が重要なのは，たとえ遺伝子頻度が世代とともに自然淘汰によって変化していくときであっても，受精直後に遺伝子型を数えれば，単純に遺伝子頻度をかけあわせて遺伝子型の頻度を予測できることにあった (木村1986)。

メンデル遺伝を学習した生徒は遺伝子型と表現型を組み合わせて理解するという思考パターンに陥ってしまっており，親の集団が次世代に引き継ぐのが遺伝子であり，オスまたはメスの遺伝子プールに投げ込まれる遺伝子頻度が重要なのだということがわかっていない。カタツムリを模した概念図 (図2) でもっとも重要な考え方は遺伝子が放りこまれたオスまたはメスのシャーレ部分である。そして，生徒はエクセル (Microsoft Excel) などの表計算ソフトに初期条件 (A遺伝子の頻度pや各表現型の適応度) を入力するだけで，計算させていろいろな場合がシミュレートできることの意義を理解していない。2008年からWeb上で池田自作の高校教育用エクセル表genefrequency.xlsを公開しているので，使ってみて，モデルの意義を理解してほしい。http://spider.art.coocan.jp/biology2/genefrequency.xls

たとえば④表現型に適応度の差がある場合を計算してみよう。

p＝0.01，優性形質 (AAまたはAa) の適応度を100，劣性形質 (aa) の適応度を50と仮定して入力し，20世代までA遺伝子の頻度をシミュレートすると**図3**のようなグラフが描けた。最初は1％だけだったA遺伝子も9世代目には50％を越え，20世代目には85％になることがわかる。しかし，ヘテロ個体

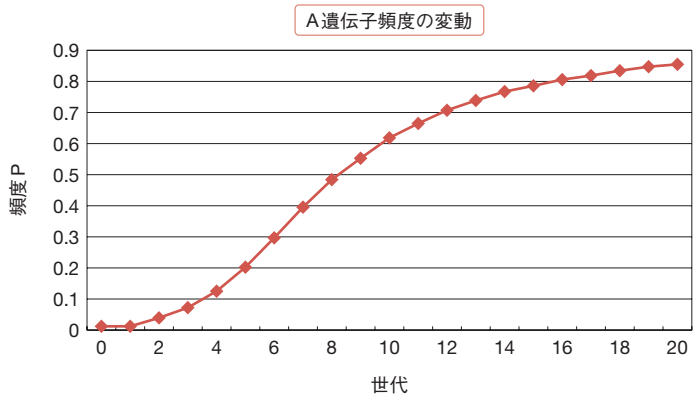

図3　劣性形質の適応度が低い場合のA遺伝子頻度の変化例

P=0.01，優性形質の適応度100，劣性形質の適応度50とした場合

に劣性遺伝子aが潜在するため，この後は変動は緩やかになり，30世代になっても，劣性a遺伝子は9％残っている。劣性遺伝子を人為的に淘汰しようとする優生学が現実的でないことを示しているのではないだろうか。

ヒトの鎌型赤血球症（劣性）の場合にはマラリア感染地域でヘテロ個体の適応度が高かったことが知られている。p＝0.8，優性形質ホモ（AA）の適応度を95，優性形質ヘテロ（Aa）の適応度を119，劣性形質（aa）の適応度を30と仮定して入力し，20世代までA遺伝子の頻度をシミュレートすると**図4**のようなグラフが描ける（この適応度は『生態進化発生学』訳書p.257による）。この条件でも15世代目以降，ほとんど鎌型赤血球遺伝子に淘汰が働かないことが見て取れる。

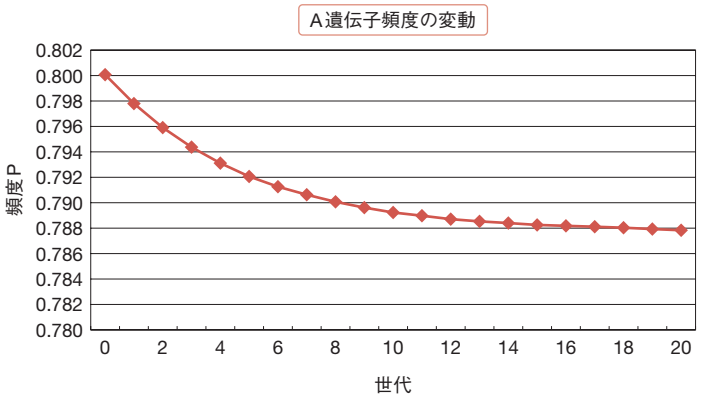

図4　ヘテロ個体の適応度が高い場合のA遺伝子頻度の変化例

p＝0.8，優性形質ホモ（AA）の適応度を95，優性形質ヘテロ（Aa）の適応度を119，劣性形質（aa）の適応度を30とした

優性遺伝子に正の自然淘汰が働く場合には変化は急激である。工業暗化を示したオオシモフリエダシャクの暗色型は優性遺伝子によるものだった。樹肌が煤（すす）けて暗色型が増加したころの状況は正しく再現する資料はないが，おそらく図3のようだったのではないだろうか。この場合には淡色型（aa）の適応度は，暗色型（AAおよびAa）の適応度の半分と仮定しているが，生態的な状況や最近の調査データから類推すると，これは多分低すぎるだろう。類推の方法は次に述べる。

大気汚染が改善されて暗色型が減っていく状況はデータが記録されている。**図5**(b) のグラフでみると，1960年から1980年にかけては煤煙量は急激に低下している。しかし，エダシャクの暗色型の頻度はそれに完全には同調していないから暗色型の減少の原因は図5(a)のフタモンテントウの暗色型に見られるような煤煙による直接的な原因ではなく，おそらく鳥の捕食といった生態的な要因である。1981年から1995年の15年間に煤煙量はそれほど変化していないのに，暗色型は約75％から20％以下に減少している。

この15年間の適応度を推測して遺伝子頻度の変化をシミュレートしてみよう。劣性形質である淡色型の頻度q^2が25％（1981年）から81％（1995年）に増加した場合のqの頻度は0.5（1981年）から0.9（1995年）となり，pの頻度（p＝1

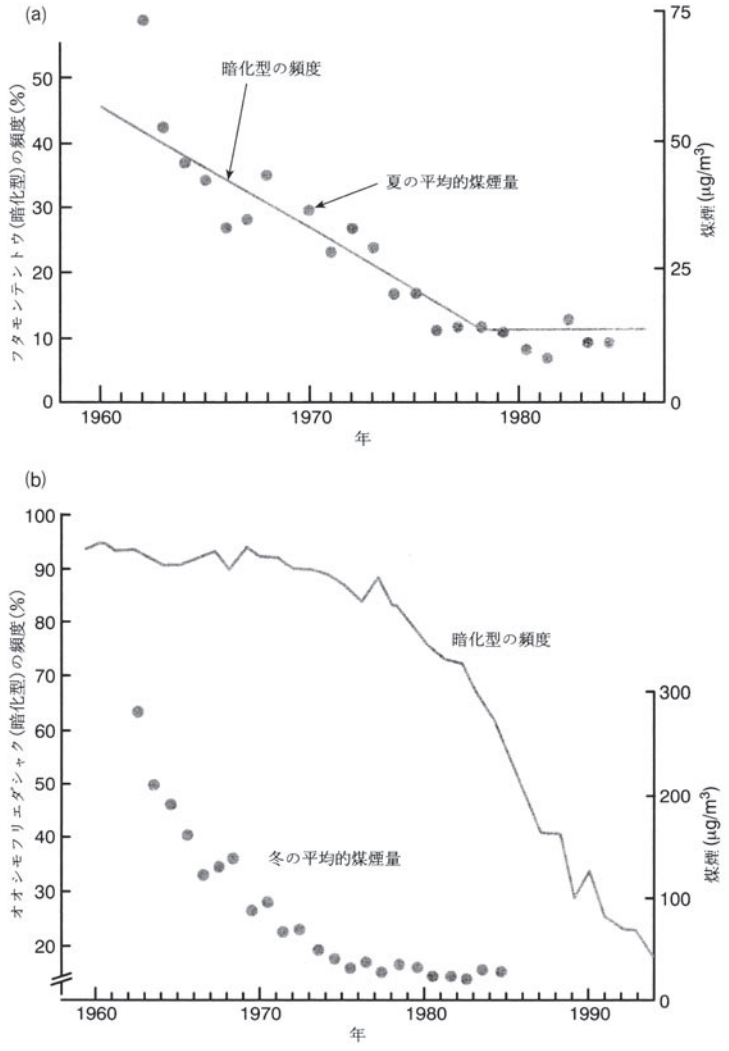

図5　大気汚染と暗化型の頻度との相関

(a)　バーミンガムにおけるフタモンテントウ（暗化型）の頻度は煤煙の量の減少と密に関係している

(b)　ウェストカービーにおけるオオシモフリエダシャク（暗化型）の頻度例。暗化型は汚染の減少からかなり遅れて減少している

［コリンパターソン. 現代進化学入門（岩波書店, 2001）図8.6］

−q) は0.5（1981年）から0.1（1995年）である。15年間でこのような変動をシミュレートできる条件は，劣性形質・淡色型 (aa) の適応度100に対して，暗色型（AAおよびAa）の適応度を82に設定したときであった（**図6**）。

数値で表した適応度は，野外で鳥の捕食によるオオシモフリエダシャクの生残率と対応する可能性がある。自然淘汰の効果を野外で検証できる可能性が開けてくるのである。コンピュータによるシミュレーションがモデルとして強力に意味を持つのはこんなときである。もちろんここでのデータの解析には，モデルゆえの問題も残されている。第一にオオシモフリエダシャクを1年1世代と仮定しているが，そのことは正しいのかどうか，煤煙量の変化がないから適応度に変化がないと判断したが，そのこと自体は真実なのか，鳥の捕食以外の

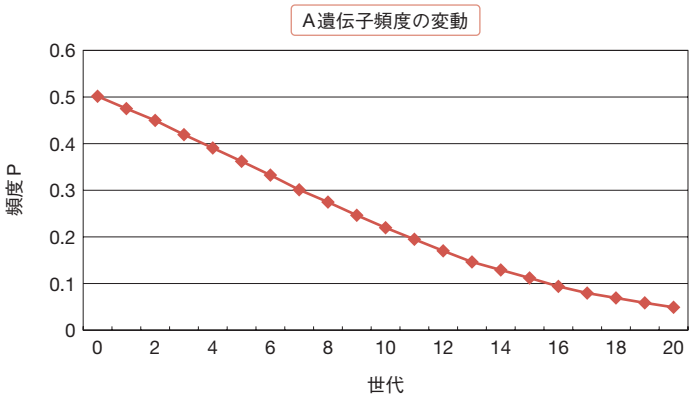

図6　オオシモフリエダシャクの15年間（1981年から1995年）のA遺伝子頻度をシミュレートした例

q^2＝25％（1981年）から81％（1995年）に増加した場合にqの頻度は0.5（1981年）から0.9（1995年）。pの頻度（p＝1－q）は0.5（1981年）から0.1（1995年）と仮定できる。劣性形質・淡色型（aa）の適応度100に対して，暗色型（AAおよびAa）の適応度を82に設定したときに実際のデータに一致

淘汰の原因はないのか等など。単に結論だけを覚えるのではなく，多様な条件を考察させることこそ教育的であろう。

工業暗化に関しては，表現型の変化でしかないから進化ではないという批判があったが，この事象は方向性淘汰の例であり，種分化の第一段階であるということを強調しておく。

遺伝的浮動

集団の個体数が少ない場合，偶然の影響で交配できない個体，または子孫を残せない個体が出てしまう場合がある。表現型の適応度に差がなくとも，偶然の影響は無視できない。特に集団が小さいほど偶然の影響は大きくなる。たとえばサイコロを振って偶数が出たら生存・交配可能，奇数が出たら消失と決めて，遺伝子Ａを５個，遺伝子ａを５個持つ集団の各遺伝子の運命（正確には遺伝子の運命ではなく，個体の運命である。淘汰は個体にかかるのだから）をあなたが決めるというゲームをしてみよう。最初の遺伝子数が少ない小さな集団ほど遺伝子頻度の変動が大きく，数世代後にはどちらかの遺伝子は消えてしまう。このような偶然による遺伝子頻度の変動を遺伝的浮動（英語ではgenetic drift）という。遺伝的浮動で注意すべきことは，優性形質と劣性形質の適応度に差がなくても遺伝子頻度の変化が起こるという点である。冒頭で述べたように進化と遺伝的浮動の関連について一連の研究をおこなったのはアメリカのライトであり，彼は木村資生に，ブラウン運動のようなdriftと同じという誤解を招かないために「drift の前に必ずrandomをつけている」と語ったそうである（木村 1960）。木村は『集団遺伝学概論』(1960) 第７章で「確率過程としての遺伝子頻度の変化」を扱っている。

クローの『遺伝学概説（原書第7版）』には178ページから209ページまでを使って集団遺伝学，近親交配，淘汰（選択）が論じられていた。遺伝的浮動は「近親交配」の章のなかの「小集団における偶然的な遺伝子頻度の浮動」として記述されている。これを読んで私は乱数発生機能を持つコンピュータなら確率を扱え，たやすくシミュレーションが可能だと思った。1980年代に学校のマイクロコンピュータでMS-DOS BASICでプログラムして遺伝的浮動をシミュレートしたときは，達成感を感じたものである。

その後，ロータス（Lotus 1-2-3）やエクセルなどの確率関数を扱える表計算ソフトに条件を入力して簡単に遺伝子頻度の変動を計算・表示させることができるようになった。下記のWeb上で自作の高校教育用エクセル表geneticdrift.xlsを公開している（2008年より）

http://spider.art.coocan.jp/biology2/geneticdrift.xls

エクセルで遺伝的浮動のシミュレーションを作成した例（**図7**）

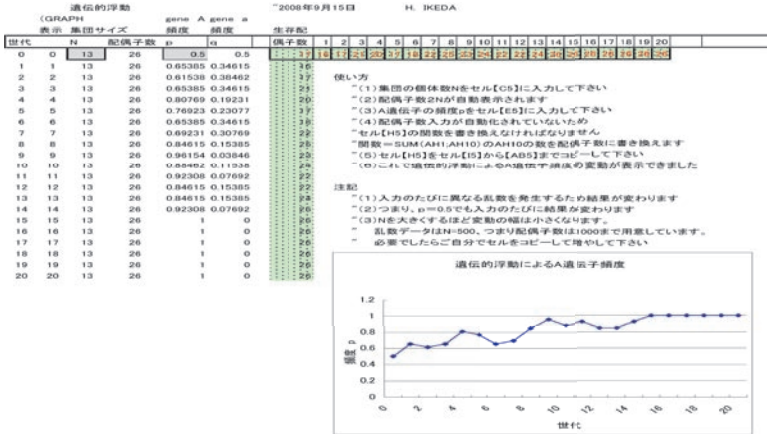

図7　エクセルで遺伝的浮動のシミュレーションをした例

分子進化の中立説

生化学的研究が進み，タンパク質のアミノ酸配列が決定されてくると，アミノ酸の置換速度をDNAの塩基対との関連で論議できるようになった。アミノ酸の置換速度が動物の種類の違いに関わらずほぼ一定であるという**分子時計**の概念を提唱したのは，ズッカーカンドルとポーリングである（1965年）。彼らはヘモグロビンα鎖とチトクロームcのアミノ酸配列を，各種の生物で比較してこの概念を見いだした。1968年，集団遺伝学者・木村資生はこの事実に基づいて，分子進化の中立説を提唱した。木村は，分子レベルの進化的変化の大部分が淘汰に中立な突然変異遺伝子の偶然的な浮動によって起こると主張した。中立説を「突然変異偶然浮動説」と呼び変えてもいいと木村はいったことがある（木村1986）。もともと木村は，遺伝子頻度の確率的変動に関心が強かった。ウィス

コンシン大学に出した彼の博士論文の題名は「Stochastic Process in Population Genetics」(集団遺伝学における確率過程，1956) である。

木村資生の中立説は，分子遺伝学が進み，遺伝子の働き方の実体が明らかになるにつれ，認められるようになった。たとえば**図8**はインフルエンザ・ウイルスの遺伝子（ちなみに遺伝子はRNAである）が1968年から20年間に起こした塩基置換の突然変異の数を表している。アミノ酸の変化を伴う非同義置換に比べてアミノ酸の変化を伴わない同義置換が3.6倍も多く起こっていたのである。同義置換は自然淘汰にとって有利でも不利でもない**中立進化**である。分子レベルでは中立進化が普通であり，一定の速度で起こるのだった。

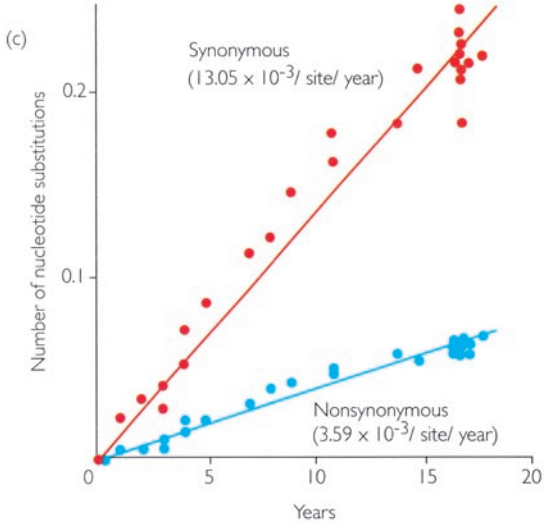

図8　20年間にわたるインフルエンザ・ウィルス遺伝子上の突然変異数

アミノ酸の変化をもたらさない同義置換数が非同義置換数を上回る。中立進化に有利な証拠である。

（出典：『Evolutionary Analysis』Figure 7.21　p.253）（原著：Gojouburi *et al*. 1990.）

木村資生の共同研究者であった太田朋子は弱有害効果をもつ突然変異が多く存在することを仮定して，中立説をやや修正した**ほぼ中立説**を唱えている（**図9**）。弱有害とは自然淘汰に対してわずかに有害なことで，集団の大きさによってこの弱有害突然変異遺伝子は除去されることもあれば中立的に振る舞うこともあると考える。集団が大きいときは遺伝的浮動の力が弱く，淘汰が有効に働いて弱有害突然変異は集団から除去されるのに対し，小さな集団では遺伝的浮動の力が大きくなって，弱有害突然変異が中立化して集団中にある程度広がるというのである。中立説では集団サイズに関わらず突然変異率と進化速度は一定と考えるが，ほぼ中立説では突然変異の多くが弱有害であると考えるので大集団では除去されて進化に寄与できないが，小集団では中立的になり進化に寄与することになる。すなわち，「集団サイズと進化速度の間には負の相関がある」と予想される（太田 2009）。

高等生物は下等生物と比べて集団サイズが小さいと仮定される。ほぼ**中立説**

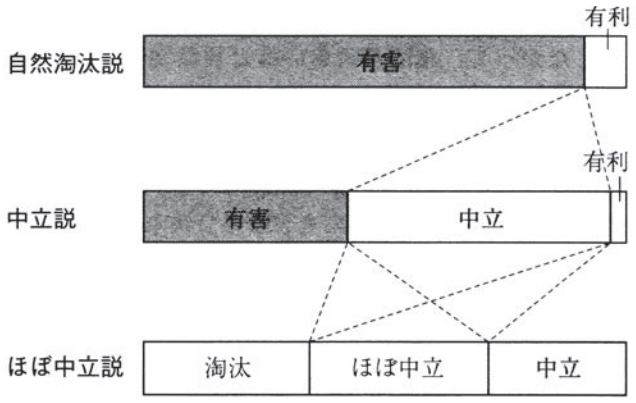

図9　突然変異を自然淘汰説・中立説およびほぼ中立説のもとにどのように部類分けするかを示す模式図

［太田朋子. 分子進化のほぼ中立説（講談社ブルーバックス, 2009）］

が正しいとすれば，高等生物のゲノムには中立的に振る舞った結果，残されている弱有害遺伝子が多いことになる。これは十分に検証に値する仮説といえよう。

「あれかこれか」の進化ではなく「あれもこれも」の進化

中立説にせよ，ほぼ中立説にせよ，適応万能の進化説への影響は大きかった。「あらゆる形質がすべて適応的である」と決めてかかるなら，多くの場合，それらしい適応仮説を見つけることはそれほど難しいことではない。ダーウィン自身は緑色のキツツキを見れば，この緑色は隠蔽色としての自然淘汰による適応と考えがちだと警告している。実際には黒色やまだらのキツツキもいるから，キツツキの体色はむしろ性淘汰によるものである。ダーウィンはどんなふうにも自然淘汰で説明できてしまうことが，適応万能の進化説の欠点であることをよく承知していた（宮田，2014）。

それに対して，中立説では，分子のレベルではとりあえず変異を起こしているのだが，役に立つかどうかはわからない。とりあえずあの突然変異もこの突然変異も，古い変異も新しい変異も蓄積しておこうというのが，進化の本質であるというのである。いわば適応万能の「あれかこれかの進化」ではなく，「**あれもこれもの進化**」である。なんだか進化という現象が，きちんとしたジグソーパズルのようなものではなく，いい加減な，場当り次第のようなものに思えてきたのではないだろうか。それが真実なのである。

スティーブン・J・グールドは「前適応」という事象を重視していた。たとえば魚の顎（あご）の進化である。魚は何もないところから顎を進化させたのではなかった。顎骨は鰓弓（さいきゅう）から進化したのである。つまり呼吸器として働いていた器官が捕食のために機能するように転用されてしまったのである（**図10**）。グールドは

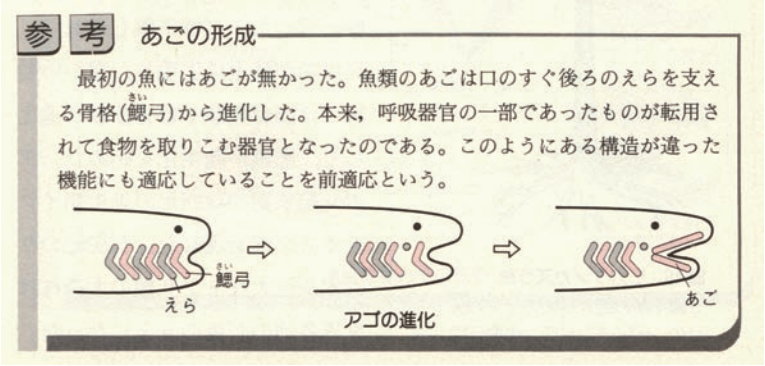

図10　前適応によるあごの形成

［高等学校 生物Ⅱ 平成７年度用. 太田次郎, 丸山工作・編, p.69（新興出版社啓林館, 1994年）より。筆者が作成］

切迫したできごとにあらかじめ適応するという意味を含む「前適応」という用語には不満を述べていた。グールドが強調したかったのは，前適応した器官は新たな適応について「何も知らなかった」という「まさに反対の意味だった」から。

現代の進化説を教える教師キャラクターは，ダーウィンでもグールドでもなく，『ののちゃん』(いしいひさいち作) に登場する藤原ひとみ先生が適役であろう。藤原先生の座右の銘は，「適当（テキトー）」である（**図11**）。

図11　藤原先生の座右の銘は「適当」

（©いしいひさいち『ののちゃん』より）

［文　献］

1) Fisher, R., 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford University Press.
2) Provine, W.B., 1986. Sewall Wright and Evolutionary Biology. The University of Chicago Press.
3) 太田次郎・丸山工作編, 1994. 生物Ⅱ. 啓林館.
4) 太田朋子, 2009. 分子進化のほぼ中立説. 講談社ブルーバックス.
5) 木村資生, 1960. 集団遺伝学概論. 培風館.
6) 木村資生, 1986. 分子進化の中立説. 紀伊國屋書店.
7) グールド, 1977. ダーウィン以来, 早川書房. (訳書1984).
8) クロー, 1976. 遺伝学概説 (原書第7版). 培風館 (訳書, 1978).
9) 斎藤成也, 2009. 自然淘汰論から中立進化論へ. NTT出版.
10) パターソン, 1999. 現代進化学入門. 岩波書店 (訳書, 2001).
11) 宮田隆, 2014. 分子からみた生物進化. 講談社ブルーバックス.
12) 向井輝美, 1978. 集団遺伝学. 講談社.
13) いしいひさいち, 2004.『ののちゃん』全集1. 徳間書店. p.57

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)