

〔第6回〕

進化を観察する

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

進化の結果もたらされたのが生物の多様性だから、私たちの身の周りのどんな生き物を見ても進化の意味は実感できるはずである。とはいっても、進化のおもしろさを理解しやすい教材というものはある。そんな例をいくつか紹介してみたい。

最初は、化石である。ステイブン・J・グールドが古生物学を志したきっかけは5歳のとき博物館で見たティラノサウルスの骨格だった。悠久の昔に絶滅した生物の化石は何よりも進化の不思議を実感させてくれる。恐竜でなくともよい。なにか化石を生徒の身近に置いておきたい。

写真は店で売っている小遣い程度で買える化石で、ストロマトライト、アンモナイト、矢石（ペレムナイト）である。ストロマトライトは先カンブリア代で6億5,000万年前、アンモナイトとペレムナイトは中生代白亜紀でほぼ1億年前、気が遠くなるほど昔の生き物である。化石の観察を通して古生代や中生代といった地質年代と時間に親しませたいものだ。化石の奇妙な形態も魅力に

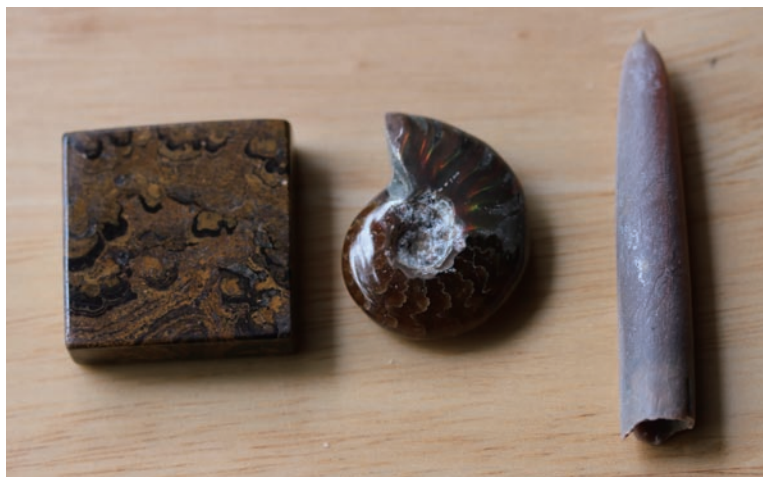


図1 化石

ストロマトライト、アンモナイト、矢石（ペレムナイト）

あふれている。バージェス頁岩（けつがん）のカンブリア紀の動物化石を紹介するのに、グールドは「ワンダフル・ライフ（素晴らしき生命たち）」という表現を使った。

しかし、次の段階の授業では、生徒をもっと驚かすことがある。化石で記録されていたストロマトライトが、オーストラリアでは生きていたということである（1961年の発見）。ストロマトライトを形成するのはシアノバクテリア。これは身近な池に住む原核生物である。アンモナイトの子孫、生きているオウムガイも発見されたのは19世紀後半。生きている化石として著名なシーラカンスが発見されたのは1938年である。

葉の起原 —— イチョウの場合

身近な生きた化石にイチョウがある。イチョウは恐竜が闊歩^{かつぽ}していた中生代に繁栄していた裸子植物の一種である。イチョウの原始的な特徴は葉の二叉状葉脈にある。植物の葉脈は網状脈にしろ平行脈にしろ、葉脈どうしが末端で連絡しあっている。いわば毛細血管が末端でつながっているように連絡しあっているのである。ところが、イチョウの葉は末端で途切れている。葉に水を吸い上げさせると葉の末端から水滴が落ちる。せつかく吸い上げた水を捨ててしまうのである。網状脈などと比較して乾燥地では不利な特徴であろう。温暖湿潤な気候の地域では問題がなかったのだろう。

この二叉状葉脈は葉の進化を想起させる。古生代のシルル紀に上陸した植物リニアは維管束の末端が二叉に分かれ、その先に胞子を付けていた。そんな植



図2 二叉状葉脈（イチョウ葉）と網状葉脈（ケヤキ葉）

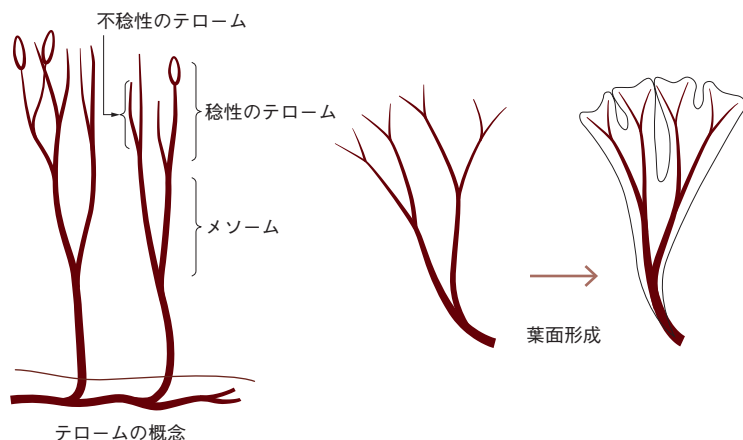


図3 テローム説

テロームの概念と葉面形成の過程

[日本古生物学会(編). 古生物学事典第2版(朝倉書店, 2010)より改変]

物が扁平化して融合して一枚の葉面を形成したとしたら、イチョウの葉のような構造になるはずである。このような葉の起原に関するテローム説(チンメルマンによる。1930年)は概念としてはほぼ受け入れられている[西田治文, 「テローム」, 古生物学事典第2版(朝倉書店, 2010)より]。

ただし、現生の維管束植物の葉にはイチョウの葉から推測されるようなでき方とは考えられない葉もある。ヒカゲノカズラやイワヒバ、ミズニラなどの小葉である。大葉では、維管束が茎から葉に供給される際に、葉の中心柱が柔組織によって分断されて切れ目(葉隙)が生じるが、小葉では葉隙は生じない。小葉は大葉とは発生のしくみが異なると考えられ、茎の側部に生じたウロコ状の突起物に由来し、後に突起物に維管束が供給されるようになったという仮説が有力である。近年の分子的研究の結果は大葉と小葉の起原が独立であることを支持している[山田敏弘, 「小葉」, 古生物学事典第2版(朝倉書店, 2010)より]。

葉から花への進化

植物の器官を機能で分けると養分を吸収する根、養分を運搬する茎、養分を生産する葉となる。葉や維管束をもつが、花を持たないシダ植物と比べると、花はあきらかに葉の進化形である。文豪ゲーテは「花は葉の変容である」と説いていた(最初は1790年)。同一の器官が多様に変化する「変容(あるいは変態。メタモルフォーゼ)」こそが、ゲーテが世界を理解するキーワードであった。ゲーテはリンネを尊敬していたが、リンネのめしべとおしべを使った分類には疑問を持っていた。なぜなら、おしべやめしべは条件によって可変的な器官だからであった。ゲーテが生きていた時代には自然科学者という表現はなかったので、ゲーテ自身文学者であり自然愛好者・自然研究者であった。ゲーテの科学的著



図4 モクレンの花

(a) つぼみ, (b) つぼみを分解したところ, (c) めしべとおしべ, (d) おしべの痕 (らせん状)

作には『植物学』『動物学』『色彩論』などがあり、小説にも『親和力』という化学的な題名の作品がある。

葉が茎の先端に集まって花を作ったことを表すのに良い観察材料がモクレンの花である。花弁やおしべが軸にらせん状に付いている。植物の互生葉序がそのまま茎の先端に集まってきたという説明が納得できる構造である。ただ観察するには不都合な点がある。開花時期が早春だから、4月最初の授業で校内の樹木や花を観察するという実習でもおこなわない限り、観察の時期を失ってしまう。

がく片も花弁も、おしべもめしべも起原は葉であるという観点は進化発生学でも重要である。葉にどのような遺伝子が働くと分化の方向が決まるのかは、ABCモデルで説明できるようになった(1991年)。ABCモデルの各遺伝子は複数のホメオティック遺伝子である。

A単独ではがく片(CはAによって抑制される)が分化、AとBで花弁(CはAによって抑制される)、BとCでおしべ(AはCによって抑制される)、C単独ではめしべ(AはCによって抑制される)の分化が決定される。AとCは相互に抑制しあっていた。ABCすべてを欠くと葉が形成されるという。

花の形態からは、がく片が葉であることは納得しやすい。がく片が葉であると納得できれば、花弁とがく片は識別できない花も多いことから、花弁が元は葉であることも納得できる。しかし、おしべやめしべが葉であることは、腑に

落ちない生徒もいるのではないだろうか。

おしべ(葯・花糸)が花弁に変わることは八重咲きの花で納得できる。ゲーテも『植物変容論』で、「一重咲きの花が八重咲きに変化するの、たいてい花糸と葯のかわりに花弁が発達してくる場合である」と論じていた。普通のサクラと八重咲きの花の花弁数とおしべ数を数えて比較するという実習を提案した研究者もあった。

そして、めしべが葉であるということをお納得させるには進化の観点が有効である。

めしべの心皮は葉である

めしべの心皮が葉であることを示す最も良い例はサヤエンドウの解剖である。まず外形を観察すると、サヤエンドウの若い果実はめしべの形態を保っていることが理解できる。花柱・子房・がく片を識別できる。端を切って開くと全体の形態は葉である。被子植物の子房を作る心皮はシダ植物の孢子葉に相当し、胚珠は大孢子に相当する。サヤエンドウには心皮が1枚しかない。被子植物のめしべはシダの孢子を孢子葉が包み込んだかたちである(図5)。

めしべの心皮数はピーマンやバナナでは3枚で、リンゴは5枚、ミカンでは10枚前後である。ミカンの心皮数には変異があり、房数はへたの白点で分るといわれているが、この白点1個は1枚の心皮(葉)の葉柄だから当然である。めしべを作る心皮数はめしべを横断しても観察できるが、簡単で面白い確認方法は果実を横断することである。



図5 シダの孢子葉からめしべの心皮への進化

模式的に示した。シダの大孢子が胚珠として心皮に被われる。



図6 サヤエンドウと果実の断面

果実はバナナ・リンゴ・みかん。

無限花序と有限花序

葉が集まって花になる。さらにその花が集まって集合花になった。そう考えたとき、原始的な花形や花序は自然に決まる。花卉の形が同じもののほうが原始的である。つまり、放射相称花が左右相称花よりも原始的である。また、離れてバラバラにつく花序は、まとまって付く頭状花序よりも原始的である。花序では花数が増える進化を仮定するのがわかりやすい。こうして、もっとも進化した植物は双子葉植物ではキク科（合弁花・頭状花序）であり、単子葉植物ではラン科（合弁花・左右相称）であるということになった。

〈無限花序〉 花が上に集まっていき、無限花序から進化した頭状花序では周囲の花が先に開花する。

〈有限花序〉 花を次第に増やし、有限花序から進化した頭状花序では中心の花が先に開花する。写真の有限の頭状花序はハナミズキ。

近年の分子系統が示した実際の花の進化は直線的なものではないし、必ずしも左右相称花が単系統というわけでもない。だが、花形や花序を羅列的に覚えるのは苦痛であろう。進化の物語は十分に魅力的である。

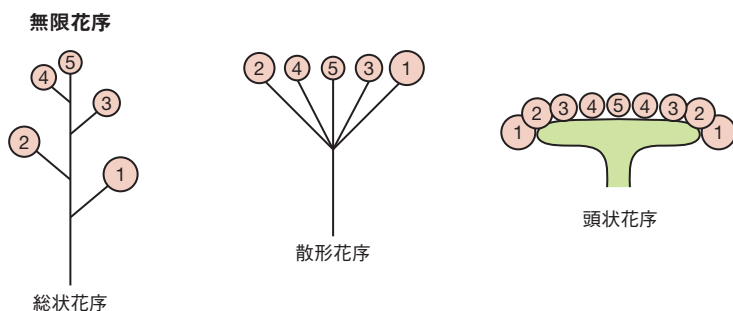


図7 無限花序の進化

総状花序・散形花序・頭状花序を並べた。花は下から上、周辺から中心方向へ開花する。

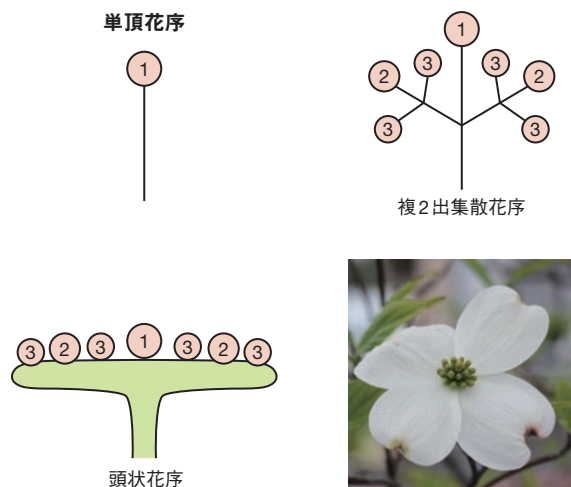


図8 有限花序の進化

単頂花序・集散花序・頭状花序を並べた。写真は有限の頭状花序のハナミズキ。

クモの生活と進化

身近で進化の物語が観察できる動物群はクモである。クモは昆虫と違って翅を持たないため観察者が近づいても逃げない。街中の学校構内でも百種近くが生息しており、肉眼で同定可能なクモが多い。糸の使い方が多様で、形態と網を組み合わせる進化を考察できるといった利点がある。

例をあげていこう。学校内でたやすく発見できるクモとしては地中性のジグモ、円網を張るオニグモの仲間やジョロウグモ、部屋の隅に不規則網を張るオオヒメグモ、垣根の葉上を徘徊するハエトリグモといったところだろう。そして、これらがよく捕獲している虫は主にワラジムシ（ジグモの餌）、甲虫（オニグモの餌）、アリ（オオヒメグモの餌）、ハエ（ハエトリグモの餌）である。（写真は円網上のコガタコガネグモ、アリを捕獲したオオヒメグモ、ガガンボを取っ

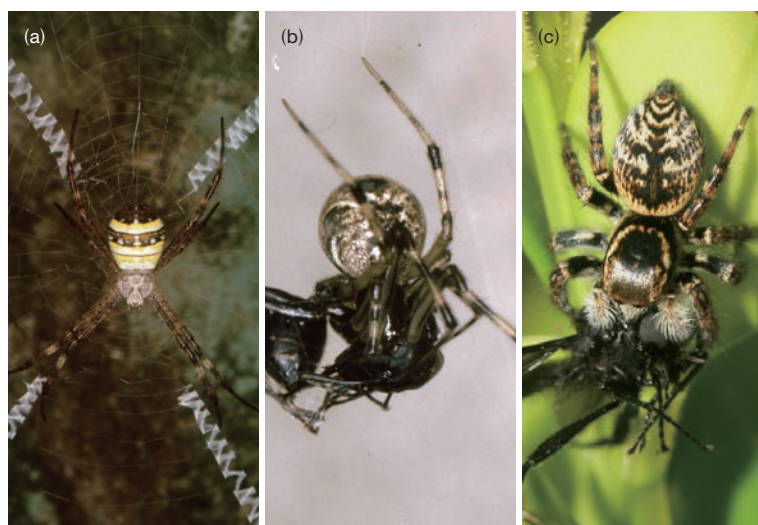


図9 身近なクモ

(a) 円網のコガタコガネグモ, (b) 不規則網のオオヒメグモ, (c) 徘徊性のネコハエトリ

[撮影：(a), (b) は筆者, (c) は石田岳士]

たネコハエトリ)。

比較生物学や分子系統学が明らかにした近年の成果によれば、進化順にクモを並べると、ジグモのような地中性のクモ、空中に適応放散した昆虫を捕獲する円網グモ、生活場所を多様化した徘徊性のクモ、網を節約したヒメグモや体を極端に小さくした小形のクモとなる。身近なクモにこれを当てはめてその祖先が出現した地質年代を推測すると、ジグモ（古生代）、オニグモ類・ハエトリグモ類（中生代）、ヒメグモ類（中生代）となり、各クモが捕獲する虫の進化順のワラジムシ、甲虫、ハエ、アリとも一致するのだった。クモと昆虫は共進化したのである（池田, 2013・2014；クレイグ, 2013；谷川, 2015）。

投げ縄グモの進化

蛾を捕獲するクモについても面白いことがわかってきている。一般にはクモは蝶や蛾を捕獲しているという印象があるが、実際に鱗翅類を捕獲できるクモは多くない。鱗粉が網の捕獲能力を低下させ、鱗粉だけを網に残して逃げおおせる蝶蛾が多いのである。蝶や蛾を捕獲するにはそれなりの捕獲戦術が必要である。

カニグモ類やハエトリグモ類は蝶を取るのに網を使わず待ち伏せつかみ取り方式を取った。トリノフンダマン類は夜間だけに網を張って蛾を取る作戦に加えて、網の横糸に使う粘球を強力な接着力をもつものに切り替えた。粘球の更新のおかげで接着力の保持時間が著しく短くなったので、乾燥に弱い粘球を考

慮して湿度の高い晩だけに造網を限定した。

一方、粘球のつくり方が基本的にトリノフンダマシに似ているクモに投げ縄グモ類がいる。投げ縄グモは大きな粘球を糸で吊り下げて持ち、接近してきた蛾にこの粘球を振り回してぶつけるのである。

形態や生態がこれらのクモと似ているクモには、トリノフンダマシの円網（トリフン型円網とよぶ）の一部を残したような三角網を張るツキジグモ類や、夜間だけ蛾をつかみ取りしているツカミグモ類がいる。

これらのクモの進化については、網が複雑になる仮説と単純になる仮説が考えられた。

ミトコンドリア遺伝子と核遺伝子による分子系統学的な研究の結果は、どちらの仮説とも異なっていた (Tanikawa *et al.* 2014)。

祖先型の網は不明だが、最初に網なし群と網あり群に分岐した。網なし群はその後、ツカミグモと投げ縄グモに分岐し、網あり群はトリフン型円網の途中でツキジグモ類の三角網が分岐した。網の分岐に関連して興味深いことがある。網なし群だけで化学擬態が進化したことである。ツカミグモ類や投げ縄グモ類



図10 同心円状水平円網を張るトリノフンダマシ

(撮影：筆者)



図11 投げ縄捕虫をするムツゲイセキグモ

(撮影：新井浩司)

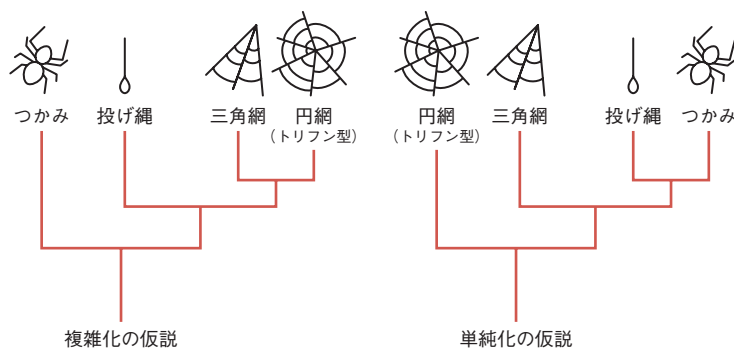


図12 トリノフンダマシ亜科の網型の進化仮説

網型の複雑化仮説と単純化仮説

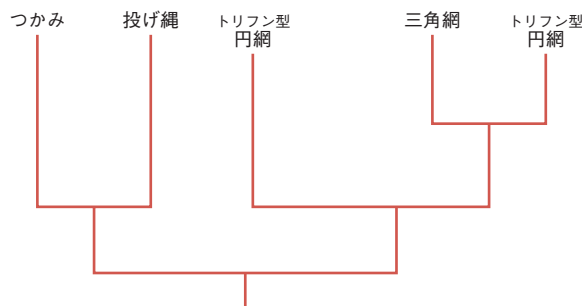


図13 DNAによる網型の進化仮説

(Tanikawa *et al.* 2014 より簡略化)

網あり群では

では体から蛾の性フェロモンに似た物質を出して蛾のオスを誘引するのである。トリフン型円網の網なし群ではそのような化学擬態は進化しなかった。

これらのクモはいずれも幼体の時期には虫をつかみ取りしている。幼形成熟を考慮すると、祖先型はおそらく虫をつかみ取りしていたのではないだろうか。

ハエトリグモの性淘汰

進化説を考察するうえでダーウィンが注目したのが、性淘汰であった(ダーウィン, 1871)。同種なのに雌雄によって形や色彩が異なるのはなぜかという疑問に対する回答である。性淘汰にはオスどうしがメスをめぐって争う同性間淘汰と、メスが好みのオスを選択する異性間淘汰(メスの選択 female choice)がある。理論的にはメス間淘汰もオスの選択もあるはずだが、ほとんど知られていない。オス間淘汰とメスの選択は、オス間闘争の勝者をメスが選ぶという点で相互に関係しあっている。

実際の性淘汰の様子はオスのハエトリグモで容易に観察できる。野外で採集したハエトリグモの同種のオスを2頭見合わせるか、1頭の前に鏡を置いて自身の姿を見せるのである。オスは通常、前脚を上げて振り、相手を威嚇しようと誇示行動(display)をする。ハエトリグモは眼が良いので、鏡に写った自分の姿にも威嚇誇示行動をする。オスどうしではつかみ合いになることもある。しばらくして一方が逃走する。サイズの大きいほうが勝つことが多い。このよ



図14 ネコハエトリのオス間威嚇誇示行動

横浜や房総では、ホンチあそびと呼称されている。

うなオス間威嚇誇示行動はハエトリグモだけでなく造網性クモ類でも観察できる。メスの網にオスを2頭導入すればよいのだ。

見合わせ実験をオス対オスでなく、オス対メスにすると、求愛誇示行動が観察できる。メスの選択行動も示される。ただし、野外で捕獲したメスでは交尾経験が不明であること、多くは交尾済みと考えられるため、条件を一定にすることは困難である。

ハエトリグモの誇示行動は、高校生の研究例の動画を下記で公開しているので参考ができる。

<http://spider.art.coocan.jp/studycenter//display2007ver1.wmv>

ほかにもある進化上の問題

進化説における重要なキーワードとして、今回触れていないものに利他行動（他個体を利する行動）の進化と包括適応度がある。ダーウィンが答えを出せなかった難問のひとつに社会性昆虫の利他行動がある。働きアリは女王アリの

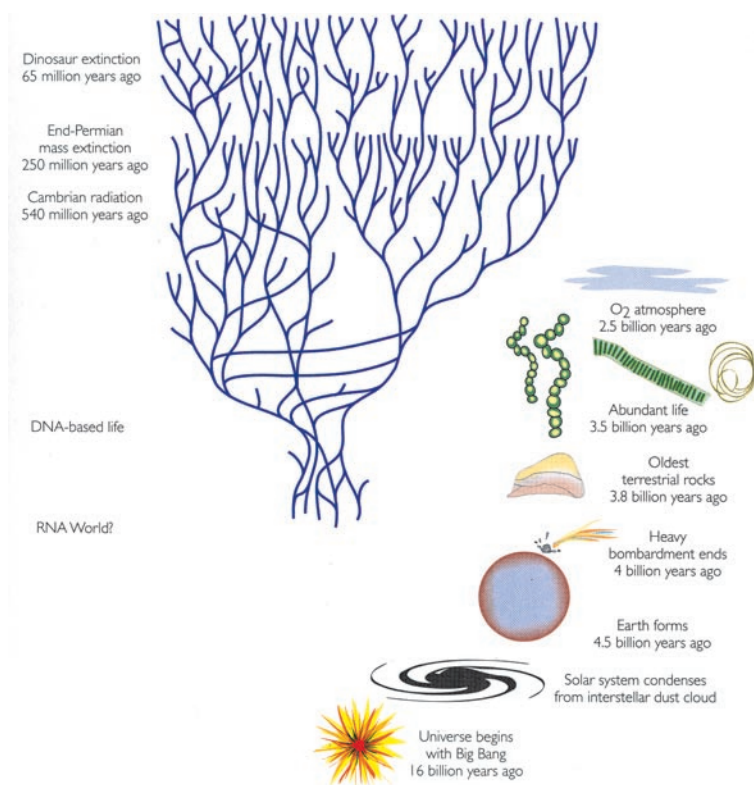


図15 生命の進化概観

出典は Evolutionary Analysis. Figure 17.15 p.661. 原著は Atkins & Gesteland (1998) in Gesteland *et al.* (1999) ; Doolittle (2000) Gesteland *et al.*, 1999. The RNA World, 2nd edition. Cold Spring Harbor. Doolittle, 2000. Uprooting the tree of life. Scientific American, (February), 90–95.

ために働くが、自分は生殖能力を持たないため、子孫を産むことはできない。ある形質が進化するには個体変異があり、過剰生産があり、自然淘汰がはたらくという理論では、子孫を残さない働きアリがどうして利他行動という形質を伝えることができるのか解決できないのだった。

この難問を数学的に解いたのがホールデンとハミルトンである。ホールデンは自分は父親の遺伝子の半分、母親の遺伝子の半분을共有しているというだけではない、祖父母なら4分の1、従兄弟なら8分の1を共有している計算になることに気がついた。「8人の従兄弟のためなら、自分の命を投げ出せるぞ」とホールデンはいったとか。ホールデンの発想を受け継いだのがハミルトンである。彼は包括適応度という概念を提案した(1964年)。自分だけの適応度を計算するのではなく、自分が利他行動で救った他個体の適応度も合わせて計算してみると、社会性アリのような半倍数性の個体群では姉妹を助ける行動は自分の遺伝子を残す利益になるのだった。半倍数性の生物でカーストが未発見だったアブラムシにも兵隊カーストが発見されて包括適応度假説は一挙に広まった。最近では2倍体の生物社会でもヘルパーなど利他行動が発見されて、仮説にはゲーム理論が援用されている。

近年の研究は日進月歩である。カンブリアの大爆発といわれた生物の多様性の出現以前に既に遺伝子の多様化があったらしい。遺伝子の水平伝播も知られてきた。ウィルスや共生細菌の働きが進化に及ぼした影響も無視できないようである。

ダーウィンが『種の起原』で示した進化の概念図の現代版を示した。

今後も身近な生き物の進化の物語は紡がれていくだろう。意外な発見も次々とあることが期待される。研究の動向からは目が離せないのだ。

[文 献]

- 1) 日本古生物学会(編). 古生物学事典第2版. (朝倉書店, 2010).
- 2) クレイグ. クモはなぜ糸を作るのか? (丸善出版, 訳書, 2013).
- 3) ゲーテ. (1790-1831). ゲーテ全集14 自然科学論. (潮出版社, 訳書, 1980).
- 4) 池田博明. クモの進化(前篇). 遊糸. **33**, 8-15 (2013).
- 5) 池田博明. クモの進化(後篇)クレイグのクモの進化説. 遊糸. **34**, 7-11 (2014).
- 6) 谷川明男. クモの系統と多様性. (宮下直・編), クモの科学最前線. 8-29 (北隆館, 2015).
- 7) Tanikawa, A., Shinkai, A. & Miyashita, T. *Zoological Science*, **31**, 716-720 (2014).



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』(文芸社, 夢工房, 2013年復刻)