

## 第3回 地球史セミナー

# DNA からみた生物の爆発的進化

宮田 隆

担当: 高山 歌織

2001/9/1

## 1 進化とは何か

ある個体の DNA に突然異常が現れることを突然変異と呼ぶ。突然変異は個体の生存力に大なり小なり影響を及ぼすが多くの場合有害であるため、数世代のうちに主を形成している個体の集まりは集団から消えてしまう。しかしまれに変異を持った個体が子孫を増やし、種全体が変異 DNA をもった個体で埋め尽くされること（「変異が集団に固定される」という）があり、このような集団全体で起きた変化を進化と呼ぶ。

## 2 自然選択説と中立説

### ・自然選択説 (自然淘汰説)

ダーウィンによって提唱された説。生存に不利な変異は淘汰されて消滅し、わずかでも有利な変異を持つ個体はより多くの子孫を残し、次第に集団に広がってゆく。つまり環境により良く適応した生物が生き残ってゆくという説。

### ・中立説

1968年に木村資生により提唱された説。集団に固定する大部分の変異は生存に有利でも不利でもない中立な変異で、有利な変異は数において無視できるほど小さい。そしてこれらの偶然に集団に固定する。

自然選択説、中立説ともに、突然変異のうち不利な変異は集団から除去されてしまうと考える。現在では、以下のような考えが一般的である。

1. 不利な変異は自然選択後からで集団から除去される。
2. 残りの大部分の変異は中立な変異で、これらの変異は偶然に集団に広まる。分子レベルで見られる進化の圧倒的多数はこのメカニズムで起こる。(自然選択は働かない。)
3. 残りのごくわずかな変異は有利な変異で、これらが自然選択によって集団に広がる。形態レベルでの進化はこれにより起こる。

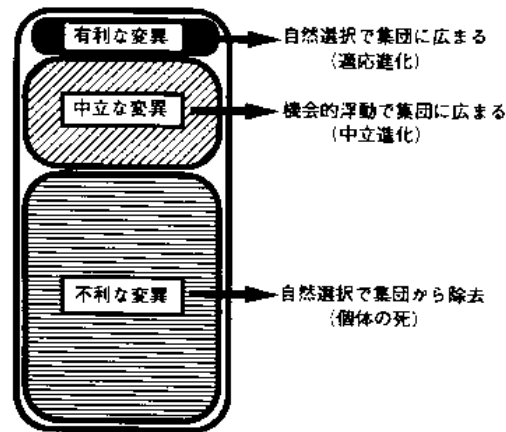


図 1: 異なる突然変異のタイプと集団へ広まる機構, 宮田, 1998, P.17

### 3 動物の多様化 – カンブリア爆発

原生動物の基本的なデザインはおおよそ 5.5 億年前のカンブリア紀と先カンブリア時代の境で急激に多様化したと言われている。この時代に生きた動物の化石が急に見つかるようになるためである。カナダのバージェス頁岩はこの時期の化石の有名な産出地であり、多細胞生物が爆発的な進化を遂げた直後の奇抜な形態をもつ動物化石が多数見つかっている。この多細胞生物の急激な多様化は、それ以前の先カンブリア時代の動物の多様化のスピードに比べてあまりにも急激に起きていることから、カンブリア爆発と呼ばれている。

#### ● トーマス ヘンリーの例え:

空っぽの樽にはりんごをどんどん詰め込むことが出来るが、いっぱいになったら新しいりんごをいれるには古いりんごを出さなくては行けない。りんごがいっぱいに詰まった状態でも小石や水を入れることは出来る。先カンブリア時代の静かな海は空っぽの樽で、カンブリア爆発はその樽にりんごをどんどん入れていった状態に例えることが出来る。

#### ・ なぜカンブリア紀だったのか

カンブリア紀と先カンブリア時代の境には大きな環境変動が起きたと考えられている (第 1 回地球史セミナーレジュメ参照)。

- 酸素レベルが現在とほぼ同じ 20% のレベルに達した。
- オゾン層の出現により気候が温暖化した。
- 一つの大きな大陸が徐々に分裂をはじめ、大陸棚や海の浅瀬が出現した。

等。

このような環境は動物達に新しい生態的環境を提供する結果になった。以上はカンブリア爆発の伝統的な説明だが、万人が納得している説明ではない。

#### ・ カンブリア爆発の規模

第 1 説: カンブリア爆発では側生動物, 二胚葉動物, 三胚葉動物 (appendix 参照) の全てのグループが 6 から 7 億年前に一斉に多様化した。

第 2 説: カンブリア爆発は三胚葉動物に限られ, 二胚葉動物や側生動物はそれより前に分岐していた。

思考錯誤の結果適当な分子時計 (appendix 参照) を見付け, 現在では 10 億年前に側生動物とそれ以外の動物 (真正後生動物) の分岐, 6 - 7 億年前に動物の主要なグループである三胚葉動物の分岐が起こったと思われる。

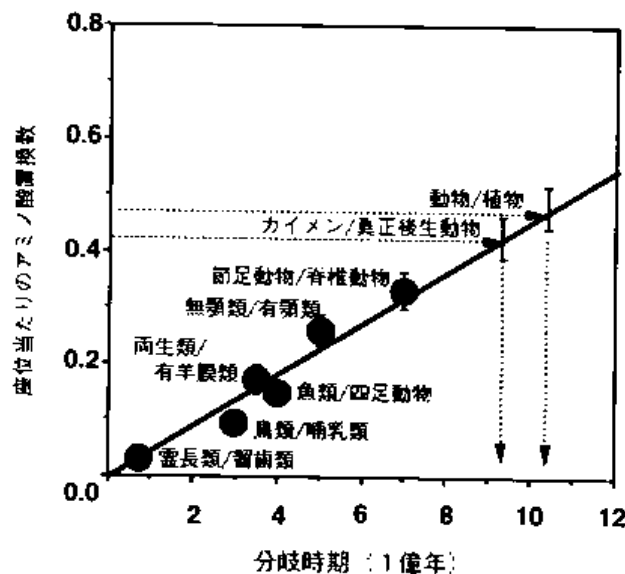


図 2: アルドラゼの分子時計: 黒点は実際に化石から得た分岐年代とアミノ酸置換数をプロットしたもので, それから見積もった分子時計 (直線) によりカイメンの分岐や, 動物の分岐時期を見積もることができる。宮田, 1998, P.106

## 4 遺伝子の多様化の機構

タンパク質の活性中心や機能上重要な部位では, アミノ酸の置換は観察されず, 長い進化の過程で保存される。それ以外の部位でのアミノ酸の置換は起きているが, ほとんどは立体構造を保存するような置換である。いずれの場合も機能が保存される。このような進化に対する保守的な制約 (機能的制約) のなかで遺伝子が多様化するには, 既存の遺伝子の機能を保持したまま機能的革新をもたらすものでなくてはならない。これには機構には以下の 2 つの方法がある。

### ・ 遺伝子重複 (図 3)

すでに存在している遺伝子のコピーを作る。もとの遺伝子は従来機能を果たすので, コピーの方は自由に突然変異を貯めることが出来る。遺伝子重複が繰り返されると, 良く似た配列を持つ遺伝子のファミリー, 遺伝子族が形成される。

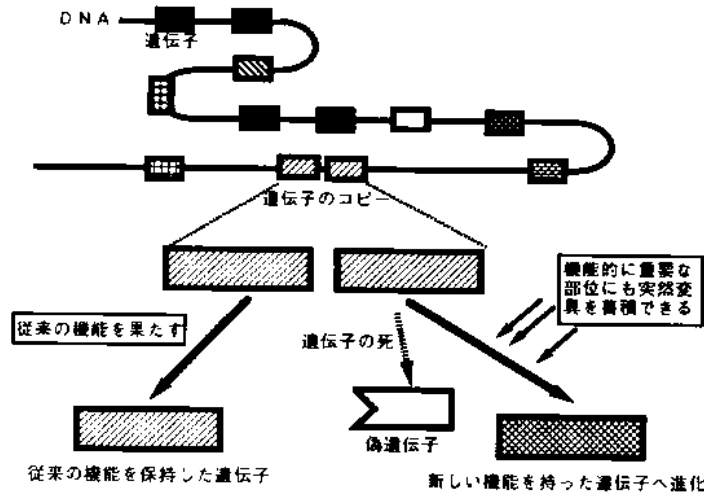


図 3: 遺伝子重複の模式図, 宮田, 1998, P.42

#### ・ 遺伝子混成 (ジーン・シャフリング)

DNA 上で別々の位置にあった小さな遺伝子が転座によって隣接し、一つの遺伝子として統合されること。いくつかの遺伝子を組み合わせることで、一つの大きな遺伝子を作ることで、新しい機能を持った遺伝子を作る。

## 5 動物の爆発的多様化 (カンブリア爆発) と遺伝子の爆発的多様化

カンブリア爆発という動物の爆発的な多様化と、遺伝子の爆発的多様化の間にはどのような関係があるか。

### 1. 遺伝子の多様化はいつおこったのか?

遺伝子重複によるの遺伝子の多様化 → 遺伝子族\* の形成

- ハウスキーピング遺伝子<sup>†</sup>: 真核生物が出現するはるか以前、多くは超生物界がわかれる以前に作られた。(例: GTP 結合ドメイン)
- 真核生物特有の遺伝子: 真核生物になってから新たに作られた遺伝子。(例: キネシン, rab)
- 動物の系統特有の遺伝子: 動物の系統になってから作って遺伝子重複で増えたものと、オリジナルは古くからあったものを重複によって増やしたものがある。

\* 遺伝子重複によりできた、構造的にも機能的にもよく似た遺伝子のグループ

<sup>†</sup> 真核生物、原生生物を問わずどの生物も共通に持っていて細胞の生命維持に必要な遺伝子



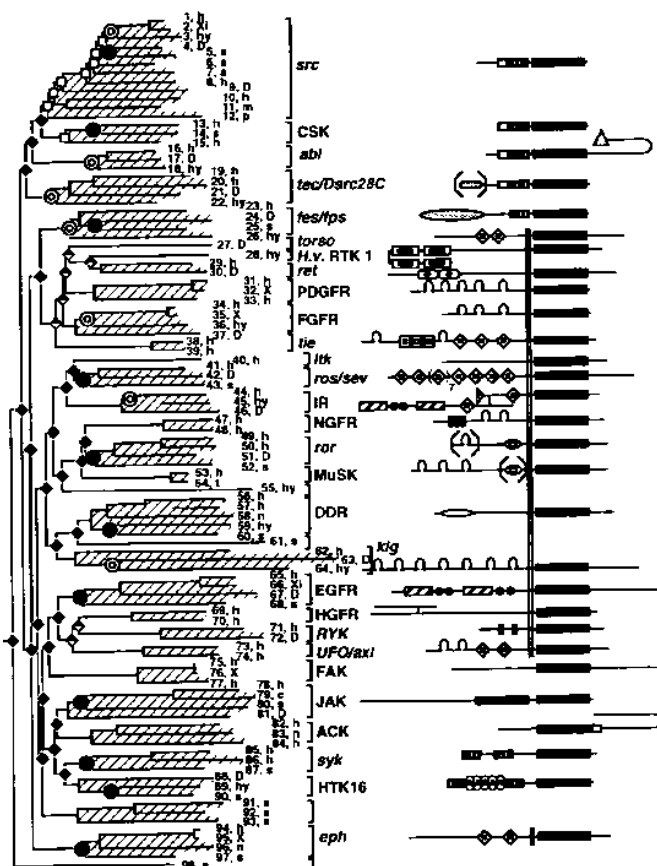


図 5: チロシンキナーゼ族の系統樹, 宮田, 1998, P.128

動物の分岐以前にさかのぼる.

これらをまとめると以下のことがわかる.

- 植物と菌類の祖先から枝わかれ (約 10 億年前) した動物の祖先は, 最初の一億年の間に遺伝子重複とドメインシャフリングにより, 機能的に多様な遺伝子を一挙に作ってしまった. 多細胞生物が進化するには多くの機能の異なる遺伝子が必要であったように見える.
- その後は脊椎動物の系統で組織特異的遺伝子をさかんに作り, 脊椎動物の進化の前半で多様かがほぼ完了している.

### 3. 遺伝子の爆発的多様化とカンブリア爆発

- 遺伝子の爆発的多様化は 3 回起きた

20 億年前 単細胞生物から多細胞生物になるとき

9 億年前 動物進化の初期 1 億年

5 億年前 脊椎動物の遺伝子多様化 (同じ遺伝子だけど発現する場所が異なるもの.)

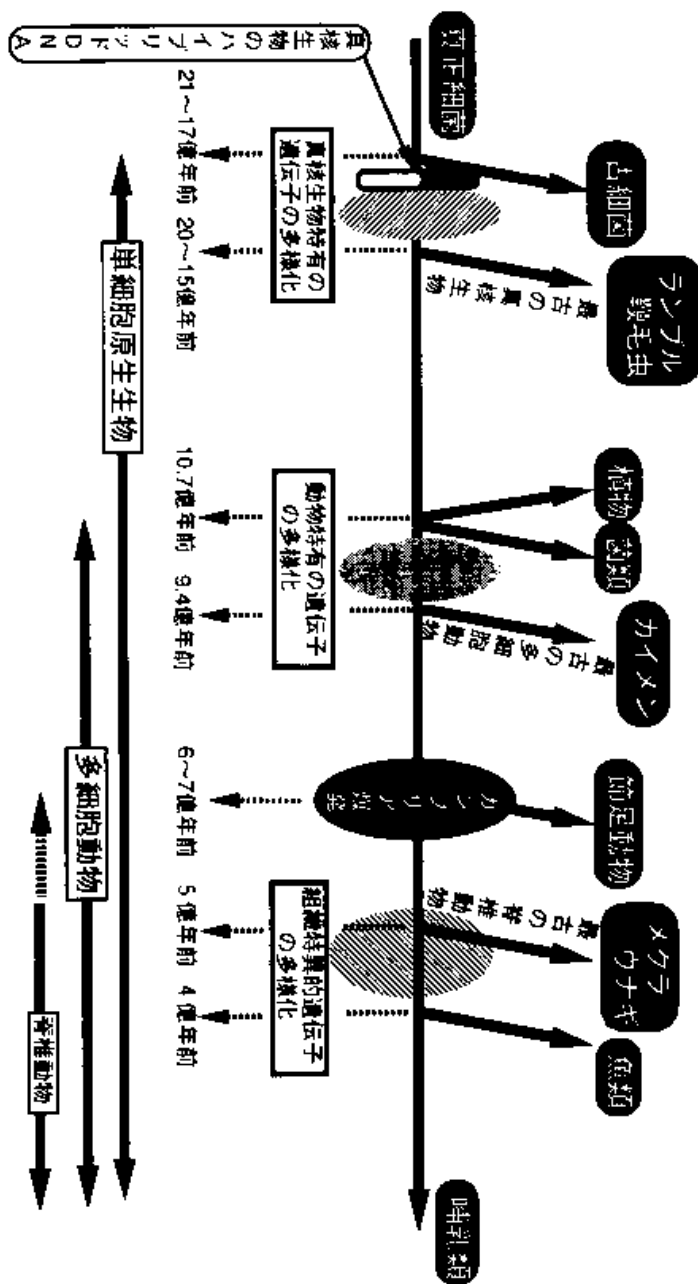


図 6: 真核生物遺伝子の断続的進化, 宮田, 1998, P.151

つまり約 6 億年前におきたと考えられているカンブリア爆発のときには遺伝子事態は多様化していなかったらしい。形態の多様化であるカンブリア爆発は遺伝子の組み合わせや、使い方の応用など、既存の遺伝子をやりくりして起こったと考えられる。

## 6 appendix

### 6.1 進化の基礎的系統樹

全ての生物の祖先 ---- 真正細菌

|-- 古細菌

|-- 真核生物 ---- 原生生物 (単細胞動物)

|-- 後生生物 (多細胞動物) ---- 植物

|-- 菌類

|-- 動物 --- (下図)

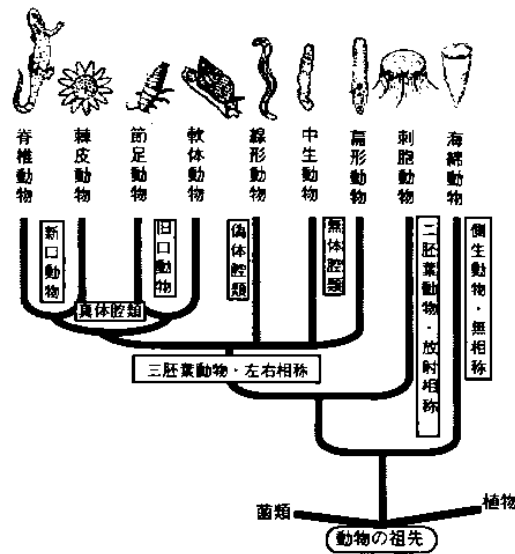


図 7: 動物の分類と系統関係, 宮田, 1998, P.90

側生動物 (無相称動物): 左右の区別もない. 後生動物に進化する過程で横道にそれたと言う意味で側生動物と名付けられた. これ以外の全ての後生動物を真正後生動物と呼ぶ. 海綿動物など.

二胚葉動物 (放射相称動物): 発生時に内胚葉と外胚葉のみ持つ. 体が放射状に伸びている. クラゲなど.

三胚葉動物 (左右相称動物): 発生時に内胚葉, 外胚葉のほかに中胚葉を持つ. 体は左右対称. 側生動物, 二胚葉動物を除くすべての多細胞動物はこれに属する.

無体腔類: 体腔<sup>‡</sup>がない

偽体腔類: 空になっている部分はあるが, 本当の体腔ではない.

真体腔類: 体腔をもつ

旧口動物: 受精卵にできた原口<sup>§</sup>が口になるもの.

新口動物: 受精卵にでき原口が肛門になるもの.

<sup>‡</sup>中胚葉性組織が広がったものでその中に内臓諸器官が納められる

<sup>§</sup>受精卵は発生が進むにつれて, 多数の細胞集団からなる中空のボールのようなものになり, 続いてその一端が陥没する. その穴を原口と呼ぶ



## 6.2 超生物界

1977年 Carl Woese によって、生物界は超生物界と呼ばれる3つの界にわけることが出来るという説が提唱された。これは真正細菌(バクテリア)、古細菌(アーケア)、真核生物(ユーカリア)である。Carl Woese は超生物界の無根系統樹を書いた。

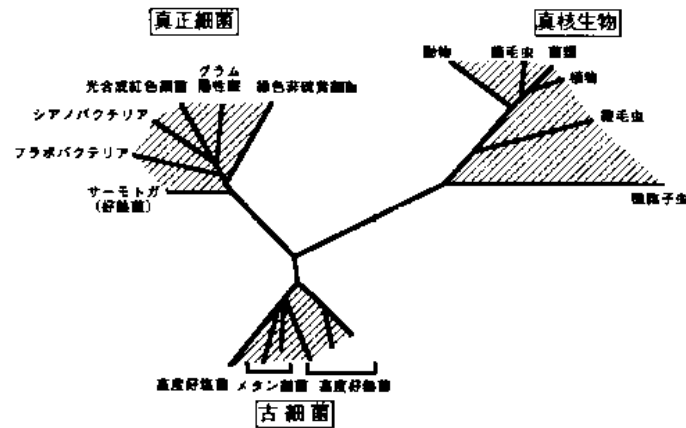


図 8: 16s リボソーム RNA にもとづく無根系統樹, 宮田, 1998, P.61

### 歴史

それ以前は生物界を動物界, 植物界, 真菌界, 原生生物界の5つにわけ「五大生物界」, 細胞構造の違いによって原核生物界と真核生物界にわけた「二大生物界」という考え方が共存していた。しかしこの段階では、真核生物界が複雑な特徴の一致などにより一つの祖先から生じていると見ることが出来るのにくらべ、原核生物界の進化関係は良くわかっていなかった。そのようななかで Carl Woese は 16s リボソーム RNA を使ってバクテリア分類を試みて、原核生物界には細胞の構造に関しては細部にわたってまでほとんど変わらないにも関わらず系統樹上では明らかに異なるグループを見付け、これを古細菌、のこりを真正細菌と名付けた。

### 生物の最初の分岐

この超生物界説には一つの大きな問題があった。もともと、原生生物界という一つの界からわかれたはずの古細菌と真正細菌だが、遺伝学的には古細菌は真正細菌よりも真核生物に近いという説が出され、分岐の順序をめぐる深刻な論争が起きたのである。これを明らかにするために有根系統樹を書く努力が行われた。有根系統樹は、以下のようにして書くことができる。

1. 古細菌, 真正細菌, 真核細菌からそれぞれ選んだ生物のほかに、これらの生物よりも明らかに古い時期に分岐した生物 X (アウトグループと呼ぶ) を比較に加えておく。
2. この4種で無根系統樹を作っておき(図 9(a)) 次に生物 X の分岐が最初になるように系統樹の枝を折り曲げる(図 9(b))。
3. この折り曲げた位置が根となり、そこからの古細菌, 真正細菌, 真核細菌の枝別れの順序が時動的に決まる。

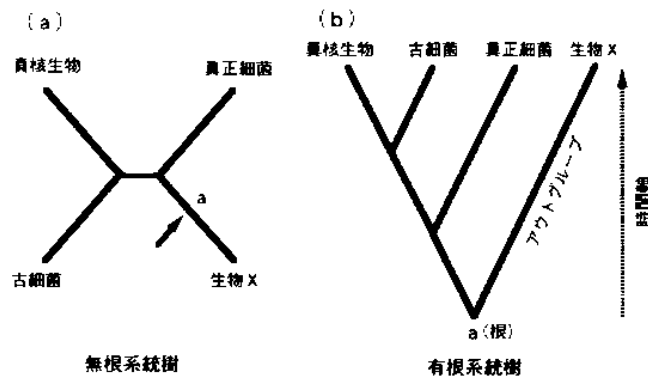


図 9: 無根系統樹 (a) から有根系統樹 (b) を作る方法, 宮田, 1998, P.64

しかし現存している生物は全て、3つのグループのどれかに属しているため、この生物 X は存在しないことになる。

→ そこで遺伝子を使う

EF1 $\alpha$  と遺伝子重複によって作られた EF2 という一対の酵素は全ての生物が持っている。これはこれらの遺伝子を作った遺伝子重複が 3つの超生物界が枝わかれする前に起きたことを意味する。よって EF1 $\alpha$  のアウトグループとして EF2 をとると、有根系統樹を書くことが出来る。このようにして決まった超生物界の有根系統樹から、古細菌は真核生物に近縁で、真正細菌とは遠縁になるということがわかった。

### 6.3 系統樹の書き方

異なった種の DNA を比較すると、2つの DNA で塩基配列が異なる部分が見つかる。この違いは進化の過程でどちらかの系統で起きた突然変異が集団に固定した結果である。比べる種の分岐が古ければ古いほど塩基の置換数は大きくなるため、これが生物の進化の系統を反映していると考えることができる。つまり、いろいろな生物から取り出した遺伝子やタンパク質を比較し、その配列の違いの程度をはかると、系統樹を書くことができる。

ヒト TGC GGCTC **A** CACCT **G** GTGGA  
 サル TGC GGCTC **C** CACCT **A** GTGGA

図 10: インシュリン遺伝子の部分配列の比較, 宮田, 1998, P.22

### 6.4 分子進化時計

比較した生物の間で見られるアミノ酸の置換数と、化石からわかる2つの生物が共通の祖先から分岐した時期には直線関係がある(図 10 参照)。これは時間の経過とともにアミノ酸の置き換わりが一定のペースで起きている、つまり分子進化速度が一定であることを意味する。この性質を分子進化時計と呼ぶ。

しかし分子によっては変動が激しく分岐時間と置換数の間の直線関係が悪いということもあるため分子進化時計を使って生物の分岐時期を推定する場合は注意しなくてはならない。

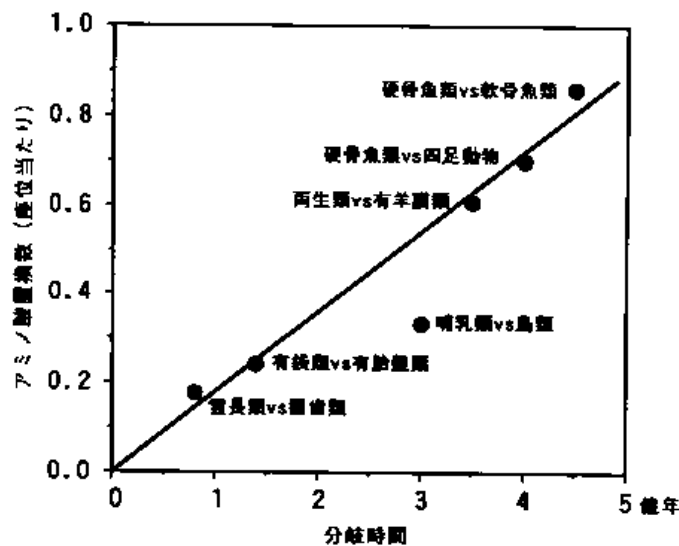


図 11: ヘモグロビンの分子時計, 宮田, 1998, P.26

## 6.5 分子進化速度

中立論によって分子の進化速度を求める。有利な変異は数が少ないので無視し、不利な変異は淘汰されて進化に関与しないとする。

分子進化速度  $v$ : 一定期間内に遺伝子に蓄積される (集団に固定する) 変異の数

中立な変異の割合  $f$ :

有害な変異の割合  $1 - f$ : これは機能的制約の強さを表す

中立突然変異率  $\mu$ : 一定時間内に一つの遺伝子上に起きる中立突然変異の数

全突然変異率  $\mu_T$ : 一定時間内に一つの遺伝子上に起きる突然変異の数

と定義する。集団の個体数が  $N$  のとき集団中にある同じ遺伝子は  $2N$  である。どれか一つの染色体上に中立突然変異が起きたときそれが集団に固定される確立は、中立説に基づけば、どれも等しく  $1/2N$  になる。集団全体では一定時間内に  $2N\mu$  回の中立突然変異が起きるので、 $(2N\mu) \times (1/2N) = \mu$  回中立な突然変異が集団に固定することになる。つまり分子進化速度は中立突然変異率となり、

$$\begin{aligned} v &= \mu \\ &= f \times \mu_T \end{aligned}$$

のように分子進化速度を決めることができる。

この式より次の 3 つのことが言える。

1. 分子進化速度は突然変異率に比例する。系統が同じだと  $f$  の値が同じになるので、進化の速度は同じになる。
2. 遺伝子が違うと  $f$  の値が異なるので、進化の速度は変わってくる。
3. 分子進化速度は  $f = 1$  の時 (突然変異がすべて中立な変異のとき) に最大になる。つまり進化の速度には頭打ちがある。

6.6 遺伝子, DNA, RNA

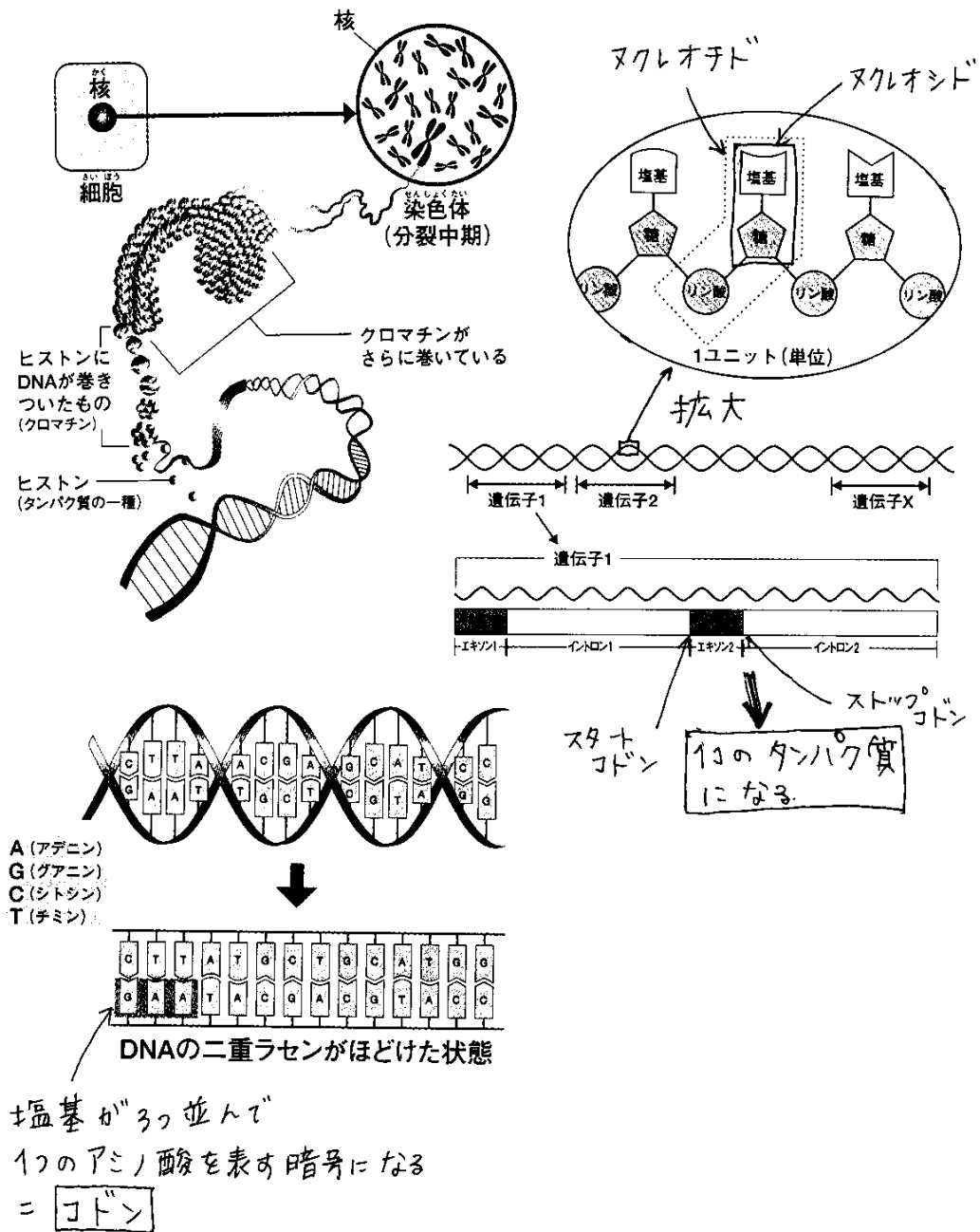


図 12: 遺伝子, DNA, RNA, 池北, 小原, 1998

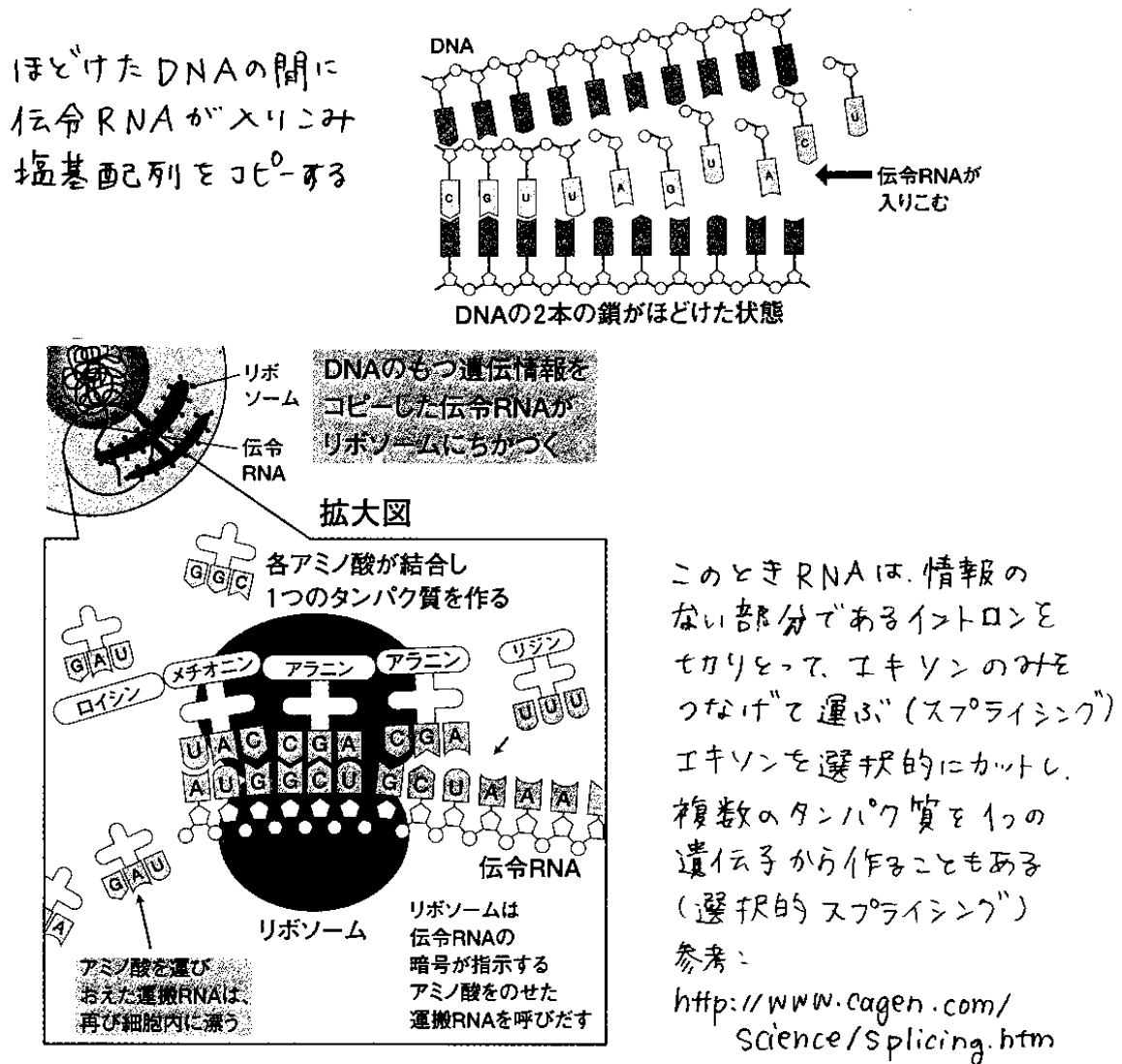


図 13: 伝令 RNA と運搬 RNA, 池北, 小原, 1998

参考文献

宮田 隆, ゲノムから進化を考える 1 DNA から見た生物の爆発的進化, 岩波書店, 1998  
 宮田 隆, 分子進化学への招待, 講談社, 1994  
 Roger Lewin, 別冊日系サイエンス DNA から見た生物進化, 日系サイエンス社, 1998  
 池北 雅彦, 小原康治, 図解雑学 遺伝子のしくみ, ナツメ社, 1998  
 J. ド・ロネイ, 生命とは何だろうか, 岩波書店, 1995