

## 進化学研究者待望の教科書

斎藤 成也

Masatoshi Nei (1987) *Molecular Evolutionary Genetics*

Columbia University Press, New York (512 pages, \$ 55.00)

生物進化の研究は、一筋縄ではいかない。ひとりひとりの研究者が、おのれの膨大な知識の蓄積を要求される。その意味で、生物学の諸分野の中でも、もっとも生物学的な分野のひとつといえるかもしれない。しかしこのために、進化研究全体を見渡した総合的な教科書は、きわめて少ないので現状である。本書は、集団遺伝学・分子進化学の体系づけられた理論と、分子生物学の台頭によってもたらされた新しい知見(特に、第二の革命によるDNAデータ)を背景にして、進化の中核である遺伝子の変化を主題としてあつかった、優れた教科書である。進化学を学んでいる大学院生や研究者のみならず、進化に興味のある生物学者にとっても、有益であろう。

著者の根井正利博士は、これまで種以下のレベルを主にあつかってきた「集団遺伝学」と、種以上のレベルをあつかっていた「分子進化学」の二分野を、この書において融合しよう試みている。『分子進化遺伝学』という新しい研究分野の地平がここに開けつつある。著者が1975年に出版した“Molecular Population Genetics and Evolution”(North-Holland, Amsterdam)においても、すでにこの方向への萌芽がみられるが、今年の3月に出版された本書は、はるかに視野が広い。これは、最近10年間のあいだに急速に展開された分子進化の理論と、爆発的なDNAデータの相互作用がもたらしたものであろう。ちなみに、1983年には木村資生博士の“*The Neutral Theory of Molecular Evolution*”(Cambridge University Press)が出版され、また1985年には、本書と同名の本(MacIntyre編集: Plenum)も出版されている。本書を含めたこれらの著書は、分子進化学の成熟を象徴していると思われる。

さて、本書のもうひとつの特徴は、豊富な数値例が、理論の理解を深めるように配慮されている点である。しかも、それらの例は最近の文献から取られたものが多く、それ自体でも興味深いデータである。もちろん、これらのはかにも、実際のデータが随所に盛りこまれ

てあり、読者は最新の情報を手にいれることができる。以下では、各章ごとの内容を簡単に紹介してみる。

第1章では、分子進化学を概観して、1960年代以降の分子生物学の発展が、進化研究にいかに大きな影響を与えたかを述べている。また、それ自身が、各章の紹介となっている。この章の冒頭で、著者は進化学の二大問題として、生物の進化史を明らかにすることと、進化のメカニズムを理解することをあげているが、これまでにわかっている生物の進化史が、第2章で略述されている。古生物学と形態学研究から推定された従来の進化系統樹に加えて、分子データによる系統樹も紹介されている。また、分子時計の速度を決めるために使われてきた、古生物学や地質学で推定されている年代が表にされていて、便利である。そしてこの章の後半では、大陸移動、氷河期、小惑星の衝突などの地質学的な変化が、いかに生物の進化に甚大な影響をあたえるかを論じている。

つぎの第3章では、遺伝子と突然変異がとりあげられている。遺伝子の基本構造や遺伝暗号表など、基礎的な知識がまとめられているが、この章の主題は突然変異、とりわけ突然変異率の推定法である。実際に突然変異体を数える直接法と、タンパク多型のデータや遺伝子の置換率から推定する間接法が解説されている。特に最終節では、中立説とも関連する、突然変異率が年あたり一定なのか、世代あたり一定なのかという問題を論じている。これは、ごく最近になって次々に新しいデータが発表されている、ホットな話題である。

第4章ではアミノ酸配列の変化がとりあつかわれている。ボアソン過程やアミノ酸置換率行列を用いて、アミノ酸の置換数を推定する方法がまず解説され、つぎに実際のデータが紹介される。後半では、アミノ酸置換率の一定性(いわゆる分子時計)をめぐる論争が、かなり詳しくとりあげられている。また、免疫学的距離と進化時間との関係も論じられている。

第5章では、塩基配列の変化がとりあつかわれている。はじめに、Jukes-Cantorの1変数モデル、木村

の2変数モデル、田嶋と根井の方法など、塩基置換率行列を用いたモデルがいくつか紹介されている。また、アミノ酸を変化させない同義置換と変化させる非同義置換については、それぞれが生じた個数を推定する方法(根井と五條堀の方法、宮田と安永の方法)を解説したあと、多くのデータをあげて、ほとんどの場合に、同義置換が非同義置換よりもひんぱんに起こっていることを示している。また、相同なふたつの塩基配列の整列法(alignment)が、NeedlemanとWunschの方法や後藤の方法を中心に、わかりやすく解説されている。一方、塩基配列の決定法とならんで、制限酵素による解析もさかんに行われているので、制限酵素データの解析法も、著者のグループが開発した方法を中心に、くわしく論じられている。また、ミトコンドリアDNAと葉緑体DNAや、DNA雑種法についても触れている。DNAデータ自分で分析してみようとする読者にとって、この章の内容はとても役立つであろう。

第6章では、塩基の置換だけではとらえきれない、もっとダイナミックなゲノムの変化が説明されている。まず、ゲノムサイズの増加機構一般について述べたあと、遺伝子重複や遺伝子の水平移動についての説明があり、さらに、繰り返しDNAと多重遺伝子族がくわしく紹介される。特に、これらのDNA配列の進化要因に関するいくつかの仮説について、各々の長短が論じられている。さらに、トランスポゾンとレトロウイルスに言及した後、擬(偽)遺伝子の進化が、最近明らかにされつつある`cryptic genes`を含めて、詳説されている。

第7章から第9章までの三章は、主として集団遺伝学的分野の内容である。第7章(集団の中の遺伝子)では、基本的な知識を復習したあと、ハーディー・ワインバーグの平衡からのずれについて、それをひきおこす原因と、ずれの尺度である固定指数(fixation index)の推定法についての解説がある。それに続く節では、Wrightの原定義を拡張した著者の明瞭な再定義づけを中心に、F統計量が論じられている。最後に、連鎖不平衡が、ふたたび実際のデータをもとにした詳しい例をあげて論じられる。

第8章は、これまでに蓄積してきた膨大なタンパク多型のデータを背景に、種内の遺伝的変異を測るための様々な尺度が詳しく説明されている。そして、タンパク多型の維持機構をめぐって、詳細な議論が展開

される。この部分は、中立説論争の中心のひとつである。著者とその研究グループは、木村資生博士が提唱された中立説をテストするための統計手法を次々に開発し、それらの方法をもじいてデータ解析をおこない、中立説によって、実際のデータをほぼ説明できることを示してきた。理論から期待される値とデータとのずれは、おもにびん首効果で説明されている。これは、生物の進化がその生物のたどってきた歴史に大きく左右されているという著者の信念からきている。

第9章は、全体が遺伝距離にあてられている。様々な遺伝距離が論じられた後、著者の提唱した遺伝距離(Nei's genetic distance)が、その推定法とともにくわしく論じられる。電気泳動法を用いてこれまでに得られたデータも、ごく最近のものまで含めて広範囲の種に関して採録されている。この章でも、遺伝距離と進化時間の関係について、詳しい議論がされている。また、電気泳動法によるタンパクデータと制限酵素によるDNAデータの効率の比較が、最終節においてされており、興味深い。すなわち、十分多くの座位を調べれば、タンパクデータもまだDNAデータに引けをとらないことを示している。

第10章は、最近研究がさかんになってきたDNA多型についての総説である。まず、集団内のDNA多型を測る尺度について理論的に検討した後、実際のデータを例にとっている。もちろん、制限酵素を用いたデータを解析するのに必要な理論についても詳しく述べている。また、DNA長の多型や、制限酵素サイト間の連鎖不平衡についても触れられている。つぎに、集団間のDNAの分歧について、特に、最近明確になってきた、集団の分歧と遺伝子の分歧の差を明らかにしつつ、ショウジョウバエヒトのデータを紹介している。このあたりで特に強く、集団遺伝学と分子進化学の融合の雰囲気を味わうことができる。

分子系統樹の作成法は、多くの分子進化研究者が興味をもっている分野であるが、良い概説書がいまだにない。第11章は、この問題の、コンパクトで要を得た解説である。遺伝子系統樹と種系統樹、期待距離系統樹と実現距離系統樹、有根系統樹と無根系統樹といった、多くの読者にはあまりなじみのないであろう概念で、系統樹の種類を明快に分類した後、距離行列を用いる系統樹作成法(UPGMAをはじめとした5種類)が、それぞれかなり詳しく述べられている。また、これらの方の比較には、コンピュータ・シミュレーション

ンを用いるのがもっとも合理的だとして、これに関する著者の研究グループの仕事を紹介している。そのほか、最大節約法と最尤法が、どちらもわかりやすく説明されている。

第12章と第13章は、集団遺伝学の理論をあつかっている。前者が決定論的と/or/つかい(無限大の集団を仮定した場合)を、後者が確率論的と/or/つかい(有限集団を仮定した場合)をうけもっているが、集団が有限なために生ずる効果がきわめて大きいという現在の認識をふまえて、確率論的と/or/つかいに重きがおかかれている。第12章では、突然変異、移住、自然淘汰が遺伝子頻度におよぼす効果を検討し、その後、様々な平衡状態について議論している。第13章は、多岐にわたる問題点をあつかっている。まず、マルコフ過程としての遺伝子頻度変化を論じた後、ヘテロ接合度に関する理論、集団の有効な大きさのさまざまな定義が解説される。さらに、第8章とも関係する、遺伝子頻度分布の理論が、無限対立遺伝子モデル、無限サイトモデル、段階状モデルなどをつかって、くわしく論じられている。そのほかにも、遺伝子置換率、突然変異の固定・消失時間、遺伝子系図学など、もりだくさんの内容である。特に、遺伝子系図学(gene genealogy)の理論に多くのページが割かれている点が、これまでの集団遺伝学の理論をあつかった教科書とはことなる。ここは、今後の展開が期待される研究分野でもある。

本書の最終章である第14章では、進化論全体へと論が進められる。評者は、この章が最も重要だと思われる所以、他の章よりもくわしく紹介することにする。はじめに、Darwin に始まって、進化の総合説(いわゆるネオ・ダーウィニズム)まで、進化論が「進化」していった歴史が概観される。ここで注目されるのは、De Vries, Goldschmidt, Morgan の突然変異説が特に論じられていることである。これは、この章の終わりのほうで著者の提唱する新古典説につながるものである。つぎに、分子進化について、その観察事実と、中立説を中心とする理論面が概観される。それらを踏まえて、分子進化においては突然変異圧が最大の進化要因であると強調される。これは、中立説の当然の帰結であろう。この、突然変異を重視する著者の態度は、分子進化にとどまらず、形態の進化を論ずる際にも貫かれていている。適応進化と非適応進化を論じた次の節では、形態学的形質のような量的形質が、少数の遺伝子座における突然変異によって進化するという、主要遺

伝子仮説が支持されているし、調節遺伝子で生じた突然変異による進化も強調されている。さらに、いまだに多くの信奉者がいると思われる S. Wright の shifting-balance theory を、理論面・観察面の両方から批判する。これによって、一見魅力的なこの説も葬らざるをえない、多くの読者は納得されるであろう。

さて、この章の最終節にはいる直前に、著者はかなり大胆な推論を行っている。それは、形態学的形質の非適応的な変化の可能性である。すでに Robertson が、ショウジョウバエの剛毛数の人為淘汰を行ってこの事を示唆してはいたが、遺伝的浮動が、自然淘汰とともになわない形態学的形質の進化に大きくかかわっているであろうと、著者はど明快にのべた進化学者を、私は知らない。この著者の信念は、まさに、進化における突然変異の重要性を全面にうちだした、「新古典説」からきている。「新古典説」という言葉自身は Lewontin が命名したものだが、彼がこの言葉に、その師 Dobzhansky が古典説という言葉を作ったときと同様に、悲観的な響きを持たせているのに対して、著者は積極的な意味を持たせている。(古典説は、遺伝的変異を突然変異圧と自然淘汰で説明しようとする Muller や Crow らの説であり、Dobzhansky らの平衡説と論争をくりひろげた。) この説は、分子レベルにおいて確立された中立説を形態学的形質にも拡張し、また、進化における創造的な役割を、自然淘汰から突然変異に移している。もちろん、生存に有利な突然変異の存在を否定はしないが、それはごく少数であろうとし、その様な突然変異を持てなかつた種は、絶滅するだろうという。一方、たまたま優れた突然変異の生じた種においては、大きな変化がおこる。これは、Gould らが提唱している区切り平衡説の、遺伝学による解釈となるだろうと、著者は論じている。このように、突然変異という偶然の変化、これも偶然の支配する遺伝的浮動、さらにはさまざまの地質学的偶然が、生物の進化メカニズムの中で中心的な位置を占めるのだと、著者は主張する。評者も、この主張に強い賛意を持つものの一人である。ネオ・ダーウィニズムは、自然淘汰を主動因として進化を機械論的に組み立てたが、それによって、かえって目的論的な議論を誘発するという袋小路に陥ってしまったのではないだろうか。偶然という、一見冷たそうな現象が、実は、進化を通じて生物を生物たらしめているものなのである。

最後に、著者などを少し紹介しておこう。根井正利博士は、1972年から現在まで、米国テキサス大学ヒューストン校の人口学・集団遺伝学センターの教授をされており、彼を中心とするヒューストン・グループは、分子進化研究の理論面を代表する研究群のひとつである。ヒューストンへは、日本からもこれまでに何人かの大学院生や若手研究者が、分子進化学を学びに集まっている。(実をいうと評者も、根井博士のもとでPh.D.を取得したものの一人である。)また、1983年からは、Walter Fitch博士らと協力して、Molecular Biology and Evolutionという、新しい学術雑誌の刊行を始めている。つまり、分子進化遺伝

学は、これからのがんのである。そして、本書はこの分野の格好の道標となるであろう。

この書評を書くにあたって、国立遺伝学研究所の五條堀孝博士から有益な助言を受けたことを、ここで謝る。

追記:D. L. Hartlが最近のScience(vol. 237, p 782)に本書の書評を書いている。興味のある方は、そちらも参照されたい。

(西113 東京都文京区本郷7-3-1 東京大学理学部人類学教室)

### Networks in Evolutionary Biology

#### Information for Contributors

Format: 特別に詳しく定めず、著者が最も内容を伝えやすい様式を採用。

ただし、引用文献、注は原則として下記に示した様式に従う(印刷コスト軽減のため)。

(a) 本文中での引用<sup>a</sup>。「浅田(1983)」、「中曾根・田中(1985)」、「(野坂ほか, 1977)」、「(Krebs et al., 1973)」「(Kuhn and Feyerabend, 1971)」。

(b) 引用文献での様式<sup>b</sup>。(ABC順に並べる)

§草野進・野坂昭如(1982)科学, 52: 559-768.

Nabi, I. (1981) Nature, 110: 32-33.

Bateson, W., T. Bateson and G. Bateson (1933) J. Evol., 3: 55-65.

Kasuya, E. et al. (1999) Net. Evol. Biol., 28: 1-15.

(著者が5名以上)

§森田一義(1989)私にとって進化とはなにか、岩波書店。

Williams, J. J. and G. G. Darwin (1995) How to Evolve: A Method of Human Evolution.

Blackwell, New York.

Dawkins, R. (1981)(1987, 日高・遠藤・遠藤訳)拡張された表現型、紀国屋書店。

§Tanski, F. (1977) In: R. Hanski (ed.) Evolutionary Psychology.

Nagoya Sci. Publ., Nagoya, pp. 56-101.

(c) 注。本文中では、「...した」、「Kimura<sup>a</sup>,<sup>b</sup>」のようにし、本文の最後、引用文献の前に、<注>と示したあとに注釈をつける。

#### 例

#### <注>

1) ここでの文献、出版社は架空のものであり実在する人物、団体とは関係がありません。

2) ... .

◆原稿はB5判400字詰め原稿用紙(横書き)あるいは、横書きワープロ印字(字数は40×30以下)にし、2部提出する。

◆DEBATEでのターゲット論文、REVIEWとFORUMの論文には英文タイトル、著者名をつける。その他すべての原稿には英文著者名をつける。

◆校正は、原則として初校を著者が行う。

