

《書評》

倉谷 滋『進化する形 進化発生学入門』2019年(講談社現代新書)

「系統発生(進化)」と「個体発生(発達)」との関係については、いわゆる『『ハッケルの反復説(発生は進化を繰り返す)』と解釈される内容(下線は山崎)』が、さまざまに「引用」されたり「主張」されたりしています。「反復」という表現自体の妥当性や「どの系統のどの段階から適用するのか」という問題も含めて論議は尽きないようです。

実は、第2次世界大戦後の自然科学的研究においては、「ドイツに対するアンチテーゼ」として様々なドイツ起源の理論(ハッケルの反復説も?)を否定する“バイアス”が存在していたようです(倉谷滋、形態学 形づくりにみる動物進化のシナリオ、丸善出版、2015年)。日本では生物学教育に関わる関係者が「反復説」を完全には否定してこなかった(高等学校の教材にもあった)ようですが、ハッケルの描いた個体発生の図には、思い込みのような「誇張」や「ディフォルメ」があったことも指摘されています。欧米では20世紀中盤以降比較発生学や形態学が凋落していたものが、21世紀に分子遺伝学が発生学と進化形態学を融合させるなかで「分節説」や「反復説」も再び舞台に引きずり出されてきたことを指摘しています。人類遺伝学的研究では「アーリア人的遺伝子」などは存在せずヨーロッパ人は遺伝子レベルでの個人差はあるものの「人種」は存在しない…これはユダヤ人の大量虐殺への真摯な反省を背景とする…というトレンド(集団間に実質的には厳然たる差があるが「系統」という曖昧な用語を使わざるを得ない事情もある?)もあるようです(D.ライク:日向やよい訳、交雑する人類、NHK出版、2018年)。

著者の倉谷滋氏は1958年生まれ、理化学研究所主任研究員で、京都大学出身の進化形態学・発生学者で、岩波:生物学辞典の編集者でもあります。

本書の構成は、1章:原型論的形態学の限界、2章:形態学的相同性、3章:分類体系をなぞる胚、4章:進化を繰り返す胚、5章:反復を越えて、6章:進化するボディプラン:アロモルフォーゼ、終章:試論と展望、となっています。

1章の項目『原型論と進化論』では、すべての生物は一つの原型から発生したものであるとするゲーテの原型論がダーウィンの進化論を認めていないことが原型論を支持するドイツのジョフロアやイギリスのオーエン(ダーウィンの仇敵とされた)らに引き継がれたこと。一方『原型と祖先』では、原型は純粋に認識論的産物であり、生物多様性と共通性は進化のプロセスでの「発生拘束」によるとするイギリスのハックスレーの見解を紹介しています。

『階層性と系統進化』では“比較的大型の動物の初期胚が変化するような進化“を経て進化は成立するとして「仮想的ウルバイラテリア」のシナリオを支持しています。これは『原型論の問題点とボディプランの階層的構造』の項目でも、脊椎動物のボディプランの下に、哺乳類のボディ

プランがあり、我々を含む霊長類のボディプランは、さらにそのサブカテゴリー(サブサブカテゴリーほど満たさなくてはならない要件は増える)に過ぎないと指摘します。

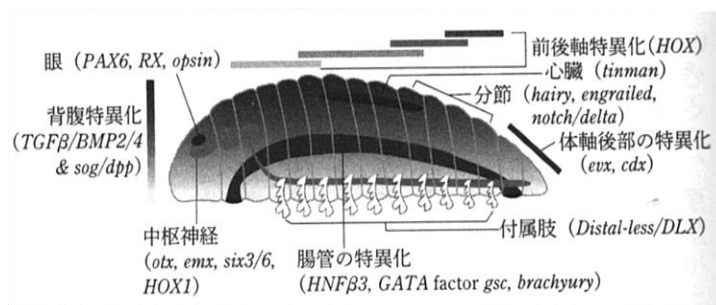


図1
仮想的ウルバイラテリア
HOX は椎式を決定する遺伝子

2 章の『進化的相同性と深層の相同性』『原型と相同性の認識』では、形態学的相同性における相同と相似、Homology と Analogy の定義を示し”原型と観念的相同性は、互いに表裏一体なのである“との原型論に対する見解を示してしています。

3 章の『ベア』では後成説(エピジェネシス)に言及し、『原型と胚発生』では、魚のエラに相当する咽頭弓がヒトにも表れることから「ヒトは発生中に魚の段階を経る」といった表現について、咽頭弓はエラの原基だけではなく中胚葉ブロックの「体節」の並びとしても存在することから、発生における “漏斗モデル(変異が減少する)“ に対する”砂時計モデル(変異が復活する)“の優位性と発生過程における「類似性」の発生に関わるロジックを示しています。

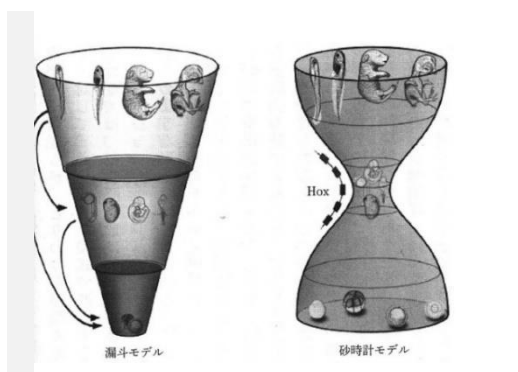


図2
発生における 2 つのモデル
砂時計型では、発生のバリエーションの最初と最後が大きくなるが、発生中期での胚は類似している(Hox 遺伝子が関与している?)

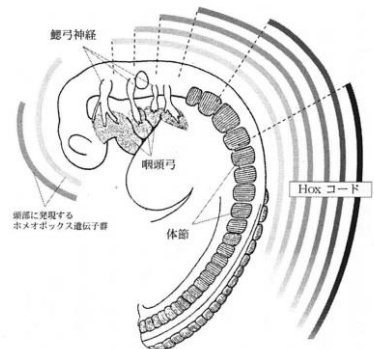


図 3
咽頭胚の前後軸に沿って入れ子状に発現するホックス遺伝子群
それぞれの胚レベルが異なった組み合わせの遺伝子を発現することによって各領域の番地が指定される(発生後期の形態が異なるメカニズム?)

『ホメオボックス遺伝子』では脊椎の椎式を決定している有名な”ホックス遺伝子群(1980年代に確定)“について動物門に共通する段階(ファイロティビック)の存在を指摘し、1994 年

からの”進化発生学成立“の意義(形態学的相同性と遺伝子の相同性とがリンクしていること)を指摘します。

4 章の『思想が先か、形態が先か』ではゲーテ的原型論とハッケルの反復説に共通する”一般から特殊へ、単純から複雑へ“という誤った前提について指摘しています。

『ハッケルとベアの相違点』では、ベアは変化することのない多様性が入れ子状の階層性をもって分布し、この入れ子状の分類体系が個体発生における形質の出現順序となっている(図3に象徴的)としたのに対し、ハッケルは発生過程が系統発生に沿って進み新しい形質が最終段階に付加され「圧縮」されると要約したこと(この考え方ではダイナミックな進化は発生しないこと)。そして、結論として動物門に共通する「(初期?)発生負荷」の重要性を指摘します。

『発生的モジュールと発生負荷』では、脊索に代表されるある時点での発生モジュールがその後の発生段階においても「拘束性」を持ちいわば「使い回される可能性」を指摘しています。つまり発生過程も進化するのであって、階層的に変更しやすい部分としにくい部分とがメリハリのついたボディプランの違いやまとまり(モジュール)が発生拘束として働いていることを指摘します(注:ヒトの遺伝子研究では、直接タンパク質を生成する2%のエクソンとそれに何らかの影響を与える28%のイントロン、そして残り70%のプロモーターとエンハンサー…どちらも“ガラクタ”と表現された…も何らかの過去の情報を保持していることもあって廃棄されていないと指摘されている)。

5 章の『ゼヴェルツウオッフと原型』が本書での重要な論点で、1930年代のロシアのゼヴェルツウオッフの「アルシャラクス(「最初の変更」の意)理論」がハッケルとベアを越えるものとして「ボディプランの進化は、発生のタイムテーブル全体にわたる大規模な書き換えなしには生じない」と紹介しています(終章で脊索動物の進化の過程でゲノムが丸ごと2度ほど重複していることが指摘されている)。

ハッケルが終末付加を新規形質の主たる要因と捉えていたこと(それが新しくより高等とした上位-下位概念の過ち)に対して、「祖先の初期胚と同じパターンを起点としても、そこから別方向への形作りが模索され、その結果として全く新しいパターンができる」としています。6 章の『アルモルフォーゼ』では、大きな分類群を定義するボディプランそれ自体が変化すること(構造そのものが変化する)、従来の発生拘束がキャンセルされ、新しいパターンを創生するような不連続なイベントが起こらなければ進化的新規形質が得られないことを指摘します。

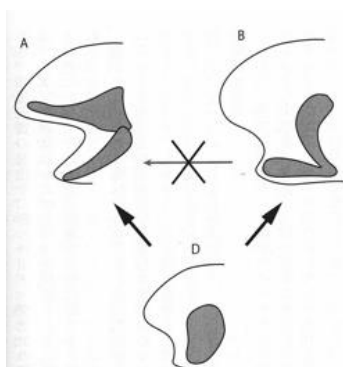


図4
パターンAとパターンBの共通のパターンCは存在せず、両者の未熟な形質を持ったパターンDがそれぞれに進化する

『ボディプランの進化の実際－進化する原型』では、「パターンA」と「パターンB」を考えたときAとBと同じ複雑さを持った「パターンC」は存在せず、両者を作り出すことのできる未熟な「パターンD」の存在があって初めて可能となると指摘します(注:これはヒトとチンパンジーの両形質を持った祖先は存在せず共通の祖先からそれぞれが「特殊化という進化」をしたという最新の知見とも符合します。人の進化を考えてもホモ・ハビリスやホモ・エレクトス、ホモ・ハイデルベルゲンシスやホモ・ネアンデルターレンシスなどもそれぞれが個別に特殊化したものであって、ホモ・サピエンスが必ずしも『それぞれの段階を繰り返す』訳ではなくある程度『共通する段階』を経て進化し、発生発達をしてきたように思うのです:図5に象徴的?)。

『相同性と進化』では、祖先の後期発生過程に進行する発生機構がまだ子孫にも保存されていることが(太字は原文)系統樹上での自由な多様化を実現できたことを示唆しています。

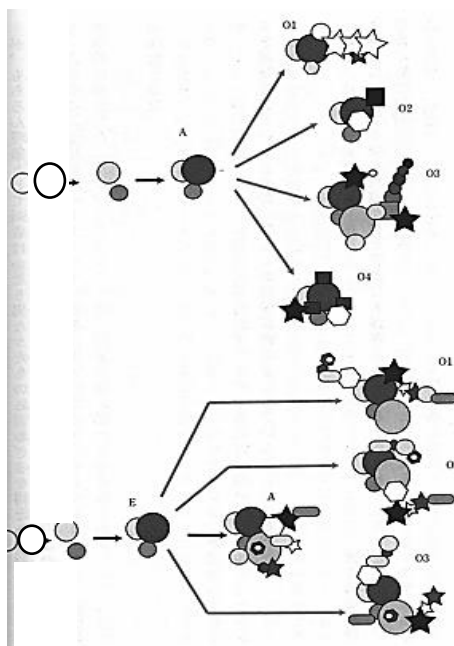


図5

新たなボディプランが創出する2つの仮想的過程
上はハッケルの過形成、Aから01~04が進化するシナリオ

下はアルシャラクス過程によるシナリオで、Eはそれ自体単純だがAを生み出す要素ももち01~03にも進化する

このEとAの発生学的前後関係が最も重要なものとされている

終章では、『反復の問題』での進化を認めるか否かの問題、『相同性の新しい概念:アルシャラクスと相同性』ではボディプランとゲノムに保持されている発生拘束の発現時期の問題、『細胞型の相同性とボディプラン進化:ベアの遺産』では進化的起源を同じくする相同遺伝子の役割と初期発生過程の重要性(胚葉説)が指摘されています。

『コ・オプション』では既存の発生プログラムが新しい場所で発現する(別の部域でいきなり使い回される)ことを、『コ・オプションと発生拘束にまつわる謎』では、やはり自然界では発生拘束が残ることを指摘(実験的に可能でも自然環境下では起らないこと)し、『細胞型と深層の相同性』では、「細胞分化のために用いられる遺伝子制御ネットワークモジュール」の存在が単なるコ・オプション(終期付与)ではなくアルシャラクス(初期変異)に起因して真の相同性を生み出すことを指摘しています。

『ボディプランの進化可能性』では、「最初から高度な体制を持った動物において、その初期発生過程が変更されることにより、新しいボディプランがもたらされた」との非ハッケルの過程

と「ボディプランを共有しない相同性」の存在も示唆しています。『どうすればボディプラン進化は可能かー試論』では、多くの動物門を通じて保存されている「出来合いの部品-規格品」が遺伝発生的モジュールというべき「保存された単位」であることを指摘します(注: 遺伝子を構成するエクソンとイントロン、そしてプロモーターとエンハンサーの存在とも関連する?)。

『可能性を巡る問題』では「何かのきっかけがあれば(偶然)、自然にことが進んでしまう(必然)」に言及します。『相同性とボディプラン』では下部構造が進化的に変化する「発生システム浮動」や遺伝子モジュールが新たな場所に発現するコ・オプションも含め初期発生プロセスの意義を示します。

そして『エピジェネティック・ランドスケープ』と『キャナリゼーション、遺伝的同化と相同性』では様々な重みづけの異なる発生の複数の経路について「進化とは、エピジェネティック地形が変形してゆく過程」であり遺伝子機能や胚の環境によって様々な経路が生ずることを指摘します。『ボディプランの創出』と『ボディプラン進化の実際』の可能性において、ある程度の大きさを持った動物がアルシラクスの進化を可能としたことを示唆し『結語』へと展開してゆきます。

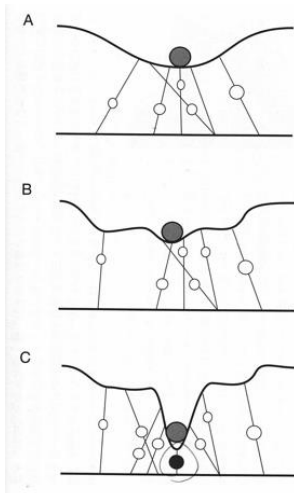
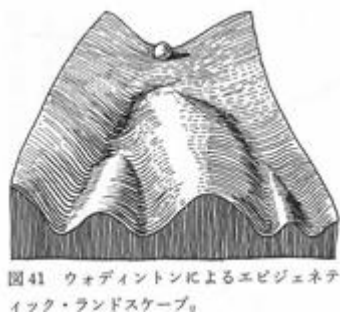


図6
エピジェネティック・ランドスケープとその「深さ」を決定する因子(キャナリゼーション)

『結語』では、「ツールキット遺伝子群」とかわり脊椎動物の進化でゲノムが丸ごと二度ほど重複したことや倍加したゲノム重複が脊椎動物に新しい細胞系譜の獲得や間葉系を積極的に用いた大型の杯発生様式の背景であることを指摘します。

「あとがき」にも書かれているのですが、本書は比較形態学の一般的入門書(新書版で構想されたこともあり)として執筆する構想であったものが、執筆を進めるうちに形態学的知見を越えた理論的整合性にもこだわったものとなったようで非常に「難解」な内容となっています。私も数回読み直しているのですがまだまだよく理解できない(進化発生学や進化形態学は門外漢なので..)のが正直なところです。ただ、系統発生と個体発生の関係の論議について「個体発生は系統発生を繰り返すという反復説」に対して「イエス」か「ノー」かと単純には答えられない問題であることは十分理解ができました。そして、こういった問答自体が、学術的厳密性を考慮せず、それぞれの主張を正当化する意味での問いかけ(いわば“踏み絵”?)とならないことを願っています。

(山崎 健)