

## ダーウィンフィンチの起源と系統関係

佐藤秋絵\*

## Origin and phylogeny of Darwin's finches

SATO, Akie

## 要旨

種はしばしば、様々な環境条件のもとでそれぞれ形態学的に分化し適応したグループを比較的短期間のうちに一挙に生じる。この現象を適応放散という。最もよく知られている適応放散の例は、ガラパゴス諸島のダーウィンフィンチ類である。ダーウィンフィンチと呼ばれる一群の鳥は、ガラパゴス諸島に14種、ココス島に1種が棲息する。DNA塩基配列の変異を比較した研究により、15種すべてが300万年は越えない過去にただひとつの祖先集団から分岐したことが示された。また、ダーウィンフィンチ類に最も近縁の現存種は南アメリカと中央アメリカに棲息している dull-colored grassquit (*Tiaris obscura*) であると同定された。ダーウィンフィンチ類の祖先はただ1種であり、ガラパゴス諸島へ1000Km以上の距離を飛行して棲み着き、異なった島に棲み分け、主に嘴の大きさや形を変えながらそれぞれ違った食物に適応していった。ダーウィンフィンチ類の主要なグループ内では、種はDNA塩基配列の変異では区別がつかないことから、このグループでは種分化がまだ進行中であることがうかがえる。

キーワード：種分化，ダーウィンフィンチ，ミトコンドリアDNA，Numt

## 1. 種，種分化，適応放散

1859年にチャールズ・ダーウィンの不朽の著作「種の起源」が出版されて以来、種は時とともに変わっていくという概念、すなわちある種はそれ以前の地球の歴史において存在したどの種とも異なる新しい種に進化するという概念が一般に受け入れられている。種は徐々に変化して行くが、ほとんどの変化は気付かないほどのわずかなもので、ある個体が急に新しい種になるということはない。新しい種への進化は、種の歴史の中で特定の時期におこり、種分化期と呼ばれる。この種分化期におこる変化は、変化したある個体群が他の個体群と比較して同種とはとても言えなくなるほどの大きなものである。この変化は、最初一つだった種の中の特定の個体群が別の環境条件へ適応するという形で、しばしば現れてくる。このように、まるでそれぞれ異なった環境へまき散らされるように、一つの祖先種からいくつかの新しい種ができてくる。この種

分化の様式は適応放散と呼ばれ、その結果として近縁種の一群が生まれる。あまりに遙か昔におこった適応放散では、共通の祖先から派生した種間の関係を系統樹に表すことは困難となる。また、最近起こった適応放散では、放散しつつあるグループをそれぞれの種に分類することが分類学者にも極めて困難な作業となる。しかし、現在放散しつつあるグループを研究することは、進行中の種分化を自然がかいま見せてくれているのであるから、たいへん重要なことであると思われる。

「種の起源」以来一世紀半が過ぎても、種分化過程の本質はまだまだ理解されていないし、種分化についての多くの基本的な疑問はまだ答えが見つからず論争的になっている。最近の適応放散の例はいくつか記述されてきたが、太平洋ガラパゴス諸島のダーウィンフィンチが最もよく知られている。

2005年3月22日受付，2005年6月7日受理

\* 〒230-8501 横浜市鶴見区鶴見2-1-3 鶴見大学歯学部解剖学第二講座

本論文は2004年11月7日に鶴見大学歯学部（横浜）で行われた化石研究会第122回例会における講演をまとめたものである。

## 2. ガラパゴス諸島のフィンチ

ガラパゴス諸島は、ナスカプレートがマントル内の一定の位置にあるホットスポット上を通過するとき形成された火山島群である (Fig. 1)。ホットスポットがプレートが脆弱にし、プレートの裂け目からマグマが噴出して海底に蓄積してゆき、最後は海上へと頭を出して島となる。ナスカプレートは東へと移動してゆくので、古い火山は噴火を止めその西側に新しい火

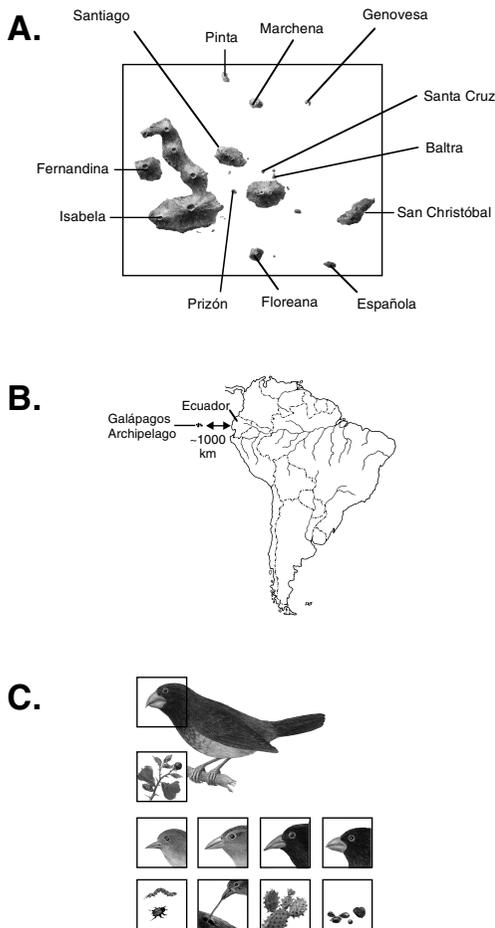


Fig.1 Galápagos Archipelago (A) in the middle of the Pacific Ocean at a distance of almost 1000km from the coast of Ecuador in South America (B). The individual islands of the Archipelago arose as volcanoes soaring up from the ocean floor and were subsequently colonized by plants and animals that reached them from the mainland. Among the most prominent colonists of the Archipelago are banting-like birds known as Darwin's finches (C). These birds originated from a founding flock of a single ancestral species which then diverged into several species distinguished by their adaptation (reflected particularly in the shape of their beaks) to different food resources. (From Klein and Takahata 2002.)

山が出現して、列島を形成することになる。しばらくして、古い島は浸食により削られついには沈んで海面下の海底山塊となる。ガラパゴスのホットスポットができてから推定8000-9000万年だが、一番古い沈んだ島は1100万年前のものにすぎない。現在海面上に存在する島の年齢は、6万年から最も古いもので560万年である (Fig. 1A, Christie *et al.*, 1992)。

この諸島は大陸に直接あるいは列島伝いにすらつながらったことは一度もなく、ガラパゴス諸島に棲息するすべての動植物は、大陸から漂流したり泳いだり飛んできたりした祖先に由来する。ガラパゴス諸島の鳥類の中にはダーウィンフィンチとして知られるグループがある。1835年にチャールズ・ダーウィンがビーグル号で航海中ガラパゴス諸島を訪れ収集したフィンチであるが、本当のフィンチの属 *Fringilla* にはあまり近縁ではない。今のところ分類学者によって15種のダーウィンフィンチ類が確認されている。14種がガラパゴス諸島に棲息し、1種がガラパゴス諸島から北へ720km離れたココス島にいる。ダーウィンはガラパゴス諸島のフィンチ類を見てそれぞれの島に違う種のフィンチが棲息していることに気づき、この鳥は南アメリカからガラパゴス諸島に移ってきた共通の祖先に由来するという考えがひらめいた、とよくいわれるのであるがこれを支持する証拠はない (Suloway, 1982)。いろいろなフィンチが諸島間で分布が異なっていることに気がつかなかったばかりではなく (実際ダーウィンは後になってそれぞれの個体をどの島で収集したかを記載していなかったことを後悔した)、種はロンドンに持ち帰ったあとで初めて種のカテゴリーをこなっており、それもダーウィン本人ではなく鳥類の専門家によってなされたものである。しかしながらこの「ダーウィンの伝説」によって、ダーウィンフィンチが適応放散の最もよく知られる例となったことには違いない。15種のすべてがただ一つの祖先種に由来することを示すはっきりとした証拠は最近まで一つもなかった。事実いくつかの種は形態学的にも行動学的にも他の種とはあまりにも異なっており、単系統であるかどうかについてはかなり深刻に疑問視されてきた (Grant, 1986)。

ダーウィンフィンチ類は大きく二つのグループ、地上性フィンチ類 the ground finches と樹上性フィンチ類 the tree finches に分けられるが、共通の祖先が論じられたことはない (Lack, 1947; Grant, 1986)。最近の分類では地上性フィンチ類は一つの属 *Geospiza* の6種からなり、名前が示すように諸島の乾燥した地域の地面の上で植物の種子を食べている (Fig. 1C)。すべてのダーウィンフィンチ類の中でこのグループが本来のフィンチの外観に一番似ている。このグループ

内での差異は主に体の大きさと、嘴の大きさと形にみられる。6種のうちの3種はそれぞれ大型 large ground finch (*Geospiza magnirostris*)・中型 medium ground finch (*G. fortis*)・小型 small ground finch (*G. fuliginosa*)の地上性フィンチで、しっかりしたフィンチ様の嘴を持っている。残り3種の地上性フィンチ類は鋭嘴型 sharp-beaked ground finch (*G. difficilis*)・サボテン型 small cactus finch (*G. scandens*)・大型サボテン型 large cactus finch (*G. conirostris*)で、長い嘴を持ち、食性は種子およびサボテンの花や髄・他の鳥の卵や血液・爬虫類のダニである。

樹上性フィンチ類は、ほとんどの時間を森や草原で過ごし、3属6種に分類されている。*Camarhynchus* 属は、体と嘴の大きさと大型 large tree finch (*C. psittacula*)・中型 medium tree finch (*C. pauper*)・小型 small tree finch (*C. parvulus*)の3種の樹上性フィンチ類に分類される。残りの3種の樹上性フィンチ類のうち草食性フィンチ vegetarian finch (*Platyspiza crassirostris*)は *Camarhynchus* 属に似て、芽・若葉・花・果実を食べるのに嘴が適応し頑丈になっている。あとの2種は *Cactospiza* 属に入れられ、*Camarhynchus* 属とは小さい体のサイズ・細い嘴・食虫性であることで区別される。このうち有名なほうがキツキフィンチ woodpecker finch (*Cactospiza pallida*)で、サボテンの棘や小枝を道具にを使って樹幹の割れ目から昆虫を狩り出す。もう一つの種はマングローブフィンチ mangrove finch (*Cactospiza heliobates*)でまっすぐな嘴を使ってマングローブで昆虫を捕獲する。

ココスフィンチ Cocos finch (*Pinaroloxias inornata*)のライフスタイルは地上性フィンチと樹上性フィンチの中間で、地上・樹上両方に住み昆虫・果汁・小さな種子を食べている。嘴が細く伸びているので、何人かの専門家はココスフィンチが、ガラパゴス諸島のムシクイフィンチ類 warbler finches (後述)に近縁か、またはダーウィンフィンチの祖先からは独立に進化してきたと考えてきた。

ダーウィンフィンチ類の15種のうちの残りの2つはムシクイフィンチ類 warbler finch (*Certhidea olivacea*と *Certhidea fusca*、何人かの鳥類学者はこのグループを9つの種に分けている)である。この名前は小さな痩せた体(ダーウィンフィンチの中では一番小さい)・ムシクイ様の嘴・飛行中に昆虫を捕獲する習性から来ていて、他のダーウィンフィンチ類よりもムシクイに似ている。ダーウィンがガラパゴスの鳥類コレクションを渡した鳥類学者J. グールドが「これらの鳥はすべて一つのグループに属する」とした分類結果に、ダーウィン自身かなり驚いた。他の鳥類学者達もグールドの分類結果に疑問を持ち、ムシクイフィンチ

類がたまたま小さな樹上性フィンチ類やキツキフィンチ類と交雑するのが観察されるまで、その疑問は続いた。二つの種 *Certhidea olivacea*と *Certhidea fusca*は嘴のサイズと羽毛の色彩が異なる。

形態学的な研究では、ダーウィンフィンチ類の起源と進化に関して多くの疑問が残ってしまった。祖先はどこから来てそれは誰だったのか、このグループの鳥は本当に単系統なのか、あるいは複数の祖先を持っているのか。15種の中での系統関係はどのようになっていて、特にココスフィンチとムシクイフィンチ類は他の種とはどういう関係になっているのか。ダーウィンフィンチの祖先がいつガラパゴス諸島にたどり着いたのか、それは何回おきた出来事なのか。ココスフィンチはガラパゴス諸島のフィンチ類が移住したのか、それとも大陸から直接やって来たのか。分子のレベルまで降りていけば、これらの疑問のうち少なくともいくつかの答えはでるのかもしれないと考えられてきた(佐藤, 2002)。

### 3. ダーウィンフィンチ類の分子生物学的研究

ダーウィンフィンチの系統関係を分子生物学的手法で解こうとする最初の試みは、タンパク質(アロザイム)変異の電気泳動分析によってなされた(Ford *et al.*, 1974; Yang and Patton, 1981)。この研究によって2つの主要なグループ、地上性フィンチ類と樹上性フィンチ類が別系統のものであること、ムシクイフィンチ類はこのグループからはずれた種類であるという結果がでたが、さらに精密に類縁関係を解き明かす事はできなかった。ごく最近になって分析は核DNAとミトコンドリアDNAに焦点が当てられるようになった。核DNAの研究は、主要組織適合抗原複合体(Mhc)(Vincek *et al.*, 1997)・リボゾームRNA(Freeland and Boag, 1999a)・核に存在するミトコンドリア由来のDNA(numt)(Sato *et al.*, 2001)・マイクロサテライトマーカー領域(Petren *et al.*, 1999)を使って行われた。一方、ミトコンドリアDNAの研究はミトコンドリア遺伝子3つの領域、コントロール領域・チトクロームb遺伝子・16S rRNA遺伝子、の3カ所に集中して行われた(Sato *et al.*, 1999; Freeland and Boag, 1999b)。

ダーウィンフィンチ類の分子生物学的系統分析でまず始めなければならない重要なポイントは、現存する種の中の最近縁種を同定することである。なぜなら、ダーウィンフィンチ類が単系統かどうかを決めることはこの2種がわかって初めて可能になるからである。分類学者はいままではダーウィンフィンチ類はスズメ目 Passeriformes アトリ科 Fringillidae に属するとしてきた(Sibley and Ahlquist, 1990)。目下アト

リ科の分類は確定されていないが、アトリ科は一般的には2つの亜科FringillinaeとEmberizinaeに分けられる。ダーウィンフィンチ類はFringillinae(旧世界フィンチ)よりもEmberizinaeに分類されている。Emberizinaeは主として新世界分類群の族Emberizini, Parulini, Thraupini, Cardinalini, Icteriniを含む。これらの族のサンプリングと、ミトコンドリア(コントロール領域, チトクロームb遺伝子)と核のnumt DNAの両方で塩基配列決定が行われた(Sato *et al.*, 2001)。これらの族の系統関係を解きあかすのは難しくはあったが(このDNAが疑う余地なく大昔の適応放散の結果できたものなので), ダーウィンフィンチ類の直近の祖先は間違いなくThraupiniからきていることがわかった(Sato *et al.*, 2001)(Fig. 2)。この族に属するくすんだ色のクビワズメ dull-colored grassquit (*Tiaris obscura*) がダーウィンフィンチ類に最も近縁の現存する種である(Sato *et al.*, 2001)。この種はベネズエラ, コロンビア, 西エクアドル, ペルー南西部, 西ボリビア, アルゼンチン北東部に分布している(Ridgely and Tudor, 1989)。ダーウィンフィンチ類のいくつかの種のように植物の種子を食べ, すべてのダーウィンフィンチ類がそうするように横に出入り

口があるドーム状の巣を作る。

*T. obscura* のミトコンドリア DNA 塩基配列をアウトグループ(ダーウィンフィンチ類の系統外の種)として使うと, すべてのダーウィンフィンチ類(地上性フィンチ類, 樹上性フィンチ類, ココスフィンチ, ムシクイフィンチ類)の塩基配列は, 他の種を全く含むことのない一つのグループにまとまることわかった(Sato *et al.*, 2001)。言い換えればダーウィンフィンチ類は, 南アメリカたぶんエクアドルに住んでいた1種類の祖先種から枝分かれした単系統のグループであることが明らかになった。種々のデータは, ダーウィンフィンチ類と *T. obscura* はごく最近まで祖先を共有していたが, *T. obscura* がダーウィンフィンチ類の祖先であるわけではない, という事を指し示している。実際ダーウィンフィンチ類が放散しだしてからかなり長い時間が立っていることを考慮すると, *T. obscura* 自身が実際の祖先であることはまずない(Sato *et al.*, 2001)。

ミトコンドリア DNA からは, ガラパゴス諸島に初めて移り住んだ個体数に関する情報は何も得られない。こういった情報は *Mhc* の多型から得ることができる(Vincek *et al.*, 1997)。*Mhc* の情報から V.ビンセックらは, ダーウィンフィンチ類の祖先は一般に信じられているような一羽の妊娠した雌でもなければ一組のつがいでもなく, 少なくとも30羽の群れであったと結論をくださった。この一群はエクアドルの海岸からガラパゴス諸島までのほぼ1000kmをノンストップで飛んできたに違いない(ココス島はコスタリカから550kmの距離だが以下に述べる理由によりガラパゴス諸島への移住はココス島を経由したものではない)。チトクローム *b* 遺伝子1塩基対の100万年あたりの置換率を2%とすると, *Tiaris* 属の中での種の分岐が起こったのが200-300万年前であり, それからまもなくしてダーウィンフィンチ類が分岐していったと考えられる(Sato *et al.*, 2001)。エクアドルからガラパゴス諸島へは2回以上の飛行があったと考えるのは可能ではあるが, その場合でも同じ飛行ルートで同じ祖先種の群れでなければならない。飛行距離が非常に長くかつ広大な水面上のほんの小さな一点を目的地とすることを考えると, 2回以上の飛行説の可能性はありそうにない。

ガラパゴス諸島に到達し数を増やした創始者たちは, 付近の島々に入植していき, そこには様々な環境条件が存在していて, この環境条件への適応によってフィンチの集団には多様化と隔離がおり, 新しい種の出現がもたらされたと考えられる。ミトコンドリア DNA(Sato *et al.*, 1999, 2001; Freeland and Boag, 1999 a, b), およびマイクロサテライトマーカー領域の

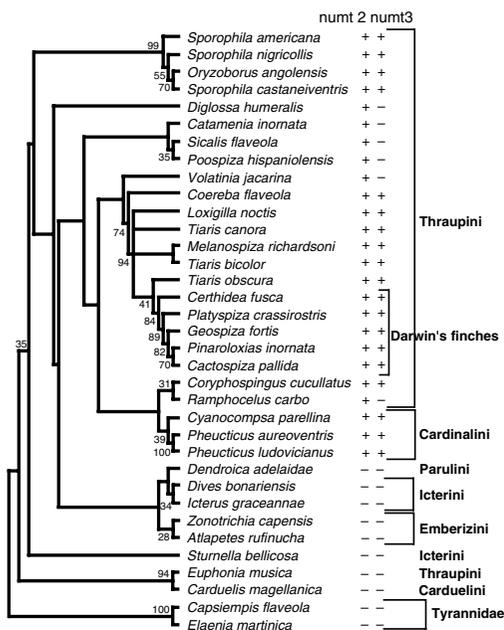


Fig.2 Darwin's finches and their closest relative living in South America. The phylogenetic tree shows the genetic relationships among the depicted species. It was obtained by the neighbor-joining method from mitochondrial DNA sequences of the control region and the cytochrome *b* gene. (From Sato *et al.* 1999, 2001.)

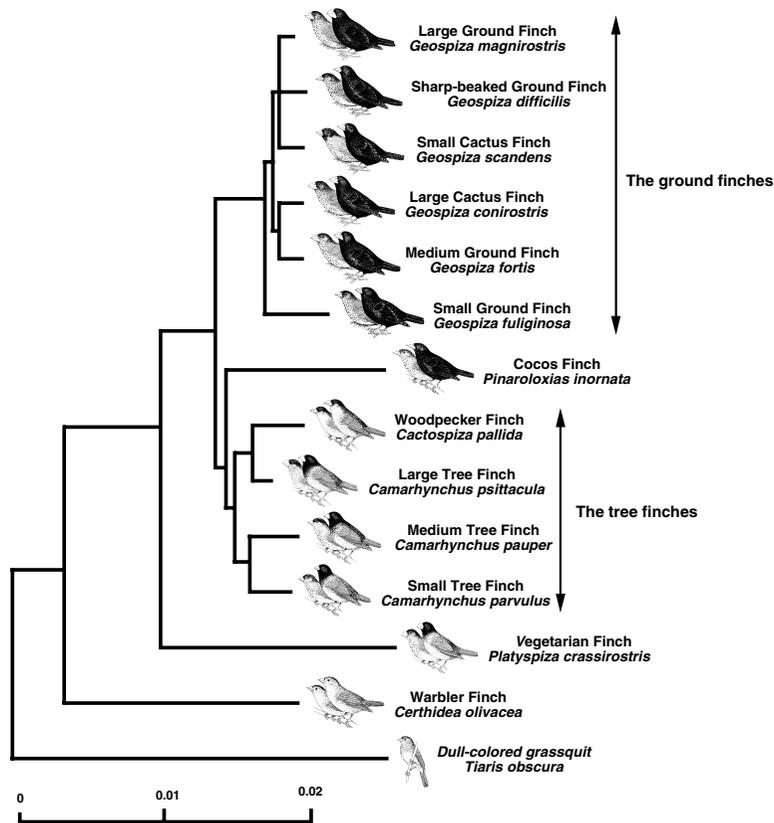


Fig.3 Darwin's finches and Emberizinae in South America. Darwin's finches are assigned to the Emberizinae. The Emberizinae include primarily New World taxa - the tribes Emberizini, Parulini, Thraupini, Cardinalini, and Icterini. The tree was made using heuristic approaches and indicates topological relationships only. Strict consensus of three best maximum-parsimony trees of the cytb gene sequences. Plus signs and minus signs following species names indicate the presence or absence of numt2 (first symbol) and numt3 (second symbol). (From Sato *et al.* 2001.)

データ (Petren *et al.*, 1999) から、幹となる集団から最初に分岐していったのは現在ムシクイフィンチ類になった系統だったことがわかる (Fig. 3). この分岐は155–178万年前に起こり、祖先種からの初期の放散で生じて残ったダーウィンフィンチの中では一番古いグループである。このグループの種内の遺伝的距離は他のダーウィンフィンチの種間遺伝的距離に比べてかなり大きく、種内で分類学的にも分岐が進んでいると考えられる (Sato *et al.*, 1999). そのうち草食性フィンチの分岐がおこった。形態学分析の結果では草食性フィンチは樹上性フィンチ類と同じグループとされていたが、DNA を解析したデータによって草食性フィンチは樹上性フィンチ類には属さず、ムシクイフィンチ類が分岐した後に分岐し、それは樹上性フィンチ類が分岐する以前に起こったことが示された。系統樹上では草食性フィンチは樹上性フィンチ類の外側にくることになる (Sato *et al.*, 1999). 次に38–59万年前に

樹上性フィンチ類が地上性フィンチ類から分岐する。樹上性フィンチ類の中で最初に分岐したのがココスフィンチで、ココスフィンチは系統樹上では樹上性フィンチ類に属し、樹上性フィンチ類の放散の結果として派生したものと考えられる。この分岐はダーウィンフィンチ類がガラパゴス諸島にかなり長い間住んだ後におこったに違いない。それゆえにココスフィンチの祖先はガラパゴス諸島からココス島に到達したのであって、南アメリカ大陸からではない。樹上性フィンチ類の中で分岐した順序ははっきりしない (Sato *et al.*, 1999). 樹上性フィンチ類、地上性フィンチ類は従来の分類ではそれぞれ4種 (草食性フィンチ、ココスフィンチを除く)、6種に分けられていたが、DNA を解析したデータにはそれは反映されていない。地上性フィンチ類が他のダーウィンフィンチ類から分岐したのはミトコンドリア DNA のデータでよく支持されているが、地上性フィンチ類内での種の分岐のありさ

まを知ることはできない。ミトコンドリア DNA のコントロール領域でのわずかな変異は、種の境界を越えてみられる遺伝子の多型であることがわかったからである。すなわち、種が分岐する以前にこのグループ内にあった多型が、まだ時間が足りなくて種間でよく分離がおこっていないのである。地上性フィンチ類の中では同じハプロタイプを、異なる種間で共有している。現時点では地上性フィンチ類に属する種を相互に分別する分子マーカーは存在しない。同じことが樹上性フィンチ類とムシクイフィンチ類にも言える。この3つのそれぞれのグループの中では、形態学的にあるいは行動学的には種を区別することは出来るが、分子生物学的には区別することはできない。ハプロタイプからは、そのハプロタイプがムシクイフィンチ類、草食性フィンチ、地上性フィンチ類、樹上性フィンチ類、ココスフィンチのどれに属するかはわかるけれども、それ以上の区別はつかない。ダーウィンフィンチ類の3つのグループ（ムシクイフィンチ類、地上性フィンチ類、樹上性フィンチ類）の中では適応放散がきわめて最近起こったために、出現してきた種はお互いまだよく分別されていないのである (Sato *et al.*, 1999)。この結論は、一つの島で特定の個体が交配相手を同じ種内で見つけられない時には他の種と交雑をしているという観察からも裏付けられる。

ダーウィンフィンチ類の進化はガラパゴス諸島で最近200万年の間におこった一連の適応放散によるものと解釈できる。それぞれの放散の中で初期にはたくさんの異なった種が出現し、そのうちのいくつかだけが最終的に生き残った。その系統内で新たな放散が起こり亜系統が出現し、このプロセスはさらに続いていく。ムシクイフィンチ類・樹上性フィンチ類・地上性フィンチ類のグループはごく最近に起こった適応放散の結果である。ダーウィンフィンチ類の進化のありさまは、自然という実験室で行われている進行中の実験であり、私たちの目前で新しい種が作り上げられている。

#### 引用文献

Ford, H.A., Ewing, A.W. and Parkin, D.T. (1974) Blood proteins in Darwin's Finches. *Comparative Biochemistry and Physiology* 47B, 369-375.

Freeland, J.R. and Boag, P.T. (1999a) Phylogenetics of Darwin's finches: parapatry in the tree finches, and two divergent lineages in the warbler finch. *Auk* 116, 577-587.

Freeland, J.R. and Boag, P.T. (1999b) The mitochondrial and nuclear genetic homogeneity of the phenotypically diverse Darwin's Ground Finches. *Evolution* 53, 1553-1563.

Christie, D.M., Duncan, R.A., McBirney, A.R., Richards, M.A., White, W.M., Harpp, K.S. and Fox, C.B. (1992) Drowned islands downstream from the Galapagos hotspot imply extended speciation times. *Nature* 355, 246-248.

Grant, P.R. (1986) *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Klein, J. and Takahata, N. (2002) *Where Do We Come From?* Springer-Verlag, Heidelberg.

Lack, D. (1947) *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge.

Petren, K., Grant, B.R. and Grant, P.R. (1999) A phylogeny of Darwin's finches based on microsatellite DNA variation. *Proc. R. Soc. Lond B* 266, 321-329.

Ridgely, R.S. and Tudor, G. (1989) *The Birds of South America. Vol.1. The Oscine Passerines*. Oxford University Press, Oxford.

Sato, A., O'hUigin, C., Figueroa, F., Grant, P.R., Grant, B.R., Tichy, H. and Klein, J. (1999) Phylogeny of Darwin's finches as revealed by mtDNA sequences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 5101-5106.

Sato, A., Tichy, H., O'hUigin, C., Grant, P.R., Grant, B. R. and Klein, J. (2001) On the origin of Darwin's finches. *Mol. Biol. Evol.* 18, 299-311.

Sibley, C.G. and Ahlquist, J.E. (1990) *Phylogeny and Classification of Birds: A Study in Molecular Evolution*. Yale University Press, New Haven, CT.

Sulloway, F.J. (1982) The *Beagle* collections of Darwin's Finches (Geospizinae). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. Ser.* 43, 49-94.

Vincek, V., O'hUigin, C., Satta, Y., Takahata, N., Boag, P.T., Grant, P.R., Grant, B.R. and Klein, J. (1997) How large was the founding population of Darwin's finches? *Proc. R. Soc. Lond. B* 264, 111-118.

Yang, S.Y. and Patton, J.L. (1981) Genetic variability and differentiation in Galapagos finches. *The Auk* 98, 230-242.

佐藤秋絵 (2002) ダーウィンフィンチー適応放散と遺伝子ー, 生物の科学, 遺伝, 別冊15号, 70-79.