

## 古生物学的進化論の体系（その3）\*

井 尻 正 二

## II. 変異（進化の内因）

## (1) 変異とは何か

## i) 変異の概念と用語

古生物学的進化論の体系を種、変異、淘汰、獲得性遺伝、系統発生、および実験古生物学という大項目にわけて考えていますが、今回はその2番目にあたる、変異 variation について報告します。この進化の体系は、ダーウィンの体系に準じているつもりですが、ダーウィンの進化論の基本は、変異と自然淘汰、それにいわず語らずの獲得性遺伝から構成されているものと思われまふ。しかも変異は、ダーウィニズムの大前提になっています。そして、変異は進化の内因であって、ダーウィニズムのなかでも、進化の最大の要因というふうに分けられます。

変異が重要だということは、なにも生物現象だけでなく、極端に言えば森羅万象に変異現象があるということだと思ひます。例として花崗岩をあげれば、世界各地の花崗岩で、厳密にいつて同一の花崗岩というものは一つもありません。また、水晶を例にとつてみても、 $\text{SiO}_2$  という化学成分と、六方晶系ということだけが共通で、形態が同一の水晶というのは世界中に一つもないと思ひます。有機界ではいわずもがなで、個人の単位でヒト一人をとつてみても、みな顔形がちがっていて、一卵性双生児以外に、おなじヒトというヒトは一人もおりません。

ところで、前回の種の報告のときには、種の問題を解くには、哲学でいう「形式と内容」というカテゴリーが非常に有効だという話をしました。ところが、変異に関しては、変異に相当する(変異を包括する)哲学のカテゴリーがないのです。しかし、哲学のカテゴリーで変異の問題を考えるさいに参考になるものには「対自」・「向自有」・「類」といったカテゴリーや、「偶然性と必然性」といったカテゴリーがあげられます。しかし、「種の問題」の報告をしたさいに、そのようなカテゴリー論は不要だという意見もあつたので、今回はこれ以上申しあげません。

まず、「変異」とは何かということになります。前回に「種の問題」を報告したときに、進化の基本単位は種だ、と申しました。今回の変異の問題ではその基本は、個体だと思ひます。同一種内の個体の違いから変異の概念が生まれてきたと思ひます。ですから、進化論にとっては、やはり種と個体が大切だと思ひます。同一種というの、生殖という機能を共有する個体のグループです。生殖できる個体の集まり、それが種ですが、そのような同一種内の個体の次元の形態や機能の違いが、変異の概念のはじまりだったわけでは

それがさらに概念が拡張されて、例えば、器官(心臓とか臍臓)や細胞(筋細胞とか神経細胞)の次元、さらに進んでは、遺伝子の段階にまで概念が拡張されて使われているのが実状です。そして変異が遺伝に結びつけられて、変異に表われるような遺伝的性質は「形質(character)」という名で呼ばれるようになりまふ。例えば、色が黒いとか白いかといった変異としてあらわれる遺伝的性質が、「形質」と呼ばれていまふ。そして、黒いとか白いかい、多く目に見えるような性質は「表現型」であるといわれるようになっています。

しかし、表現型は、遺伝的形質はおなじであるが、それが形態や性質としてあらわれるときには、特徴が連続的变化の分布をすることがあります。つまり、背の低い人から背の高い人まで、背の高さが正規曲線であらわされるような連続性の変化を示すことがあります。したがって、表現型は即遺伝形質の表現とはいえないわけでは。また、遺伝する変異は、遺伝的な形質の変異や遺伝子の変異で、これらをおあわせて突然変異とよんでいます。これにたいして遺伝しないほうの変異は彷徨変異とよばれ、2つに峻別されています。

こうして個体の彷徨変異からはじまった変異の概念は、今ではむしろ突然変異のほうに重点が置かれてきて、例えば『理化学辞典』では、変異というの、突然変異だ、というくらいに、極端に突然変異にかたよつて定義されているのが現状です。

Shoji Ijiri: The system of paleontological evolutionary theory (Part III).

\* 本稿は、去る1989年12月9日におこなわれた第3回古生物学的進化論の勉強会における報告を、本会事務局の協力をえて、抄録したものである。

変異はいろいろに分類されていて、資料の表1はその一例です。私はこれに賛成しているわけではありません。この問題は皆さんの協力をえて、宿題として、変異がどのように分類されているか、勉強してもよいのではないかと思います。

## ii) 変異の定義

以上が変異の概念の成立過程ですが、それでは変異をどう定義したらよいかとといいますと、「共通の機能をもつ生物または体部の個体差を変異という」で、よいと思います。これではあまりに簡略だというなら、岩波書店版の『生物学辞典』によりますと、「普通には起源を同一にする個体間に見られる形質の相違をいう。しかし、個体内での器官・細胞などの単位についても適用することができる」と、書かれていて、これでよいのではないかと思います。

## iii) 変異は「何故」存在するか

変異は何故に存在するか、という問いには、今のところ科学の力では答えられないと思います。

しかし、変異が存在する理由はあると思います。まず第1に、変異は進化の大原動力だ、ということはいえると思います。変異なくして進化はないわけですから。

第2に、変異は淘汰を媒介にして生物の生存にすくなくとも有利な要素です。

第3に、種あるいは群集の中で個体を識別するのに、

表1 単一メンデル集団内における変異の型〔佐々治寛之(1989)『動物分類学入門』(東大出版会)より〕

I. 非遺伝的変異
A. 時間における個体変異
1. 齢期による変異 (age variation)
2. 単一個体の季節的変異 (seasonal variation)
3. 世代の季節的変異
B. 社会性変異 (社会性昆虫のカースト castes)
C. 生態的変異
1. ハビタートによる変異 (habitat variation, ecophenotype)
2. 一時的気象条件による変異
3. 寄主依存変異 (host-dependent var.)
4. 密度依存変異 (density-dependent var.)
5. 相対生長変異 (allometric var.)
6. 神経性色彩変異 (neurogenic colour var.)
D. 外傷性または異常成長変異
1. 寄生虫起因の変異
2. 発育異常および奇形
II. 遺伝的変異
A. 性的変異 (sex-associated var.)
1. 第一次性徴 (primary sex differences)
2. 第二次性徴 (secondary sex differences)
3. 世代交代 (alternating generations)
4. ジナンドロモルフ (gynandromorph) および間性 (intersex)
B. 非性的変異 (non-sex-associated var.)
1. 連続的変異
2. 非連続的変異—遺伝的多型 (genetic polymorphism)

変異はひじょうに有効です。例えばオットセイとかセイウチのようなコロニーでは、個体の声などの変異にもとづいて、親子が相互に識別することができます。ですから変異というものは、すくなくとも生物の存在には有利である、ということまではいえるのではないかと思います。

## (2) 変異はいかなる形で存在するか

この問題はむしろ順序が逆で、変異を全部考えた後で、まとめるべき問題かもしれません。つまり変異はどのような形で、われわれの目に触れているか、ということをまずまとめてみたというわけです。

現在では、生物という存在は、環境によく適応している、といった考えをもっている人が多いようです。例えば、マグロは早く泳ぐのに適応して紡錘形をしているとか、ハゲタカは腐肉を食べるために腹腔に頭を突っこむので、頭に毛がなくなっている、といったぐあいです。ところが事実はそれだけではない、と思われれます。例えばヒトだって二足歩行に適応しきっているわけではありません。すなわち、腰痛や痔疾などは、ヒトが完全に直立姿勢に適応しきっていないことによる病変だといわれています。

ですから、人体や生物体は、むしろ矛盾の状態にある、と考えたほうがよい、と私は思います。矛盾があるからこそ進化があるのだ、といってもよいと思います。この矛盾という用語と概念も十分に吟味しなくてはなりませんが、それは拙著\*にゆずって、例をあげるだけにします。例えば人体の骨は、3ヵ月から1年で置きかわっているわけです。つまり骨は骨芽細胞と破骨細胞が共存していて、絶えず片方で骨を作り、片方で骨を壊しています。こういう現象は広義の矛盾になるわけです。例えば自律神経においても、交感神経が刺激興奮させるとすると、副交感神経はそれを押さえるようにペアになって働いています。これも一種の矛盾です。またヒトが生きて、死ぬということ、あるいは種と変種の間、あるいは種間の生存競争といったことも均衡でなくて、広い意味の矛盾ということです。このように生物は広義の矛盾態にある、というふうに見なくてはならないと思います。

1) 変異は生物の矛盾態として存在する。

まず、上述した、このへんのこと話が議論になろうかと思えます。

2) その変異とは何かというと、生物における偶然性だと思えます。この偶然性の問題については、すでに私が書いたものがありますので\*\*、これ以上説明いたしません。

\* 井尻正二『ヘーゲル「大論理学」に学ぶ』1982年、築地書館

### 3) 変異は階層性を示す。

変異は生物界のいろいろな階層に存在します。すなわち、さきほど申しあげた種のなかの個体、個体のなかの器官の単位、器官をつくる細胞の次元、さらには染色体の次元から遺伝子の次元にまで変異がある、と考えられます。このような変異の次元(単位)を混同して考えてはいけませんが、変異も階層性を示していることも事実です。この点は再三述べておりますので、これ以上なにも申しません。

### 4) 変異は複雑な構造をもった物質におおく生じる。

例えば細胞よりは個体に、生体の低分子の物質より、高分子の物質に変異はおおく生じる、ということがあると思います。例えばアミノ酸よりは、タンパク質においてよけい生じる、といったぐあいです。

### 5) 個体発生および系統発生は、ともにその発生段階によって変異のあり方がずいぶんちがいます。

生成—変化—発展—消滅、という発展形式は、弁証法の運動形態ということになります。これを現状にそくして表にすると、次のようになります。

弁証法	生成	変化	発展	消滅
系統発生	出現(種の)	変異	繁栄	衰退
個体発生	発生(個体の)	変異	発達(成長)	死滅

それぞれの段階に応じて変異のあり方がずいぶん違っていることに気づきます。例えば、出現の段階や発生の段階では、大きな変異をもたらすといえます。一方、発展の段階では変異がわりあいすくなくなくなってくると思われまゝ。そして、消滅の段階では、大きな変異はないが、小さい変異がひじょうに多くて、しかも奇形的なものが多くなる、といったことが見られるのではないのでしょうか。この問題を議論すると、一日分のテーマになりますので、今回は、段階によって変異には違いがある、ということだけを指摘しておきたいと思ひます。

### 6) 変異はやがて方向性をもってくる。

この現象は、古生物学では早くから指摘されているところです。例えば生物学では、収斂の法則という法則があります。すなわち、オーストラリアの有袋類には、フクロオオカミとか、フクロクマがいますが、真正哺乳類でも、オオカミやクマがいるのは収斂の例です。すなわち、進化にある方向性があるということです。また、定向進化という現象があります。オオツノシカの角や、ゾウの牙、イッカクの切歯などがその例ですが、これらは一方向に加速されて進化する、といった現象です。

私は変異といっても、彷徨変異や突然変異だけでなく、いろいろな型の変異がある、ということを目指しておきたいと思ひます。そして、これらの研究をすることが、古生物学者の本来の任務の一つだと思ひます。この問題は他日「系統発生」のところで問題にしたいと思ひます。

### (3) 非遺伝的変異

非遺伝的変異は彷徨変異ともいわれることはご承知のとおりです。それは遺伝的形質が環境の影響によって表現型を変えることですから、環境変異ともいわれています。つまり、表現型には遺伝形質に直接するものと、遺伝形質に対応するか否かはべつにして、環境条件によって変化するものがある、ということです。

また、彷徨変異の特徴は連続性をもつということです。つまり、いろいろな表現型が正規曲線で表わされるような変わり方をするとということです。

しかし、彷徨変異が本当に正規曲線であらわされるような連続をしているもののみか、という点には、なお疑問がのこります。

### (4) 遺伝的変異

前記のように、現在では遺伝的変異が突然変異と同義語としてあつかわれています。しかも学問の進歩にともなって、現代では突然変異—遺伝子の突然変異と考えられています。そして、遺伝子よりいま一つ大きな次元の生体の部分、すなわち染色体の突然変異をも含むとされています。私が遺伝学を学んだのは1930年ですから、その当時は突然変異といえば染色体突然変異だけでした。その後60年のあいだに形勢は一変して、遺伝子の変異のほうが主体で、染色体の変異をも含むようになってきたしいです。

遺伝学の問題は古生物学者のいちばんの泣きどころとなっています。つまり戦後、古生物学界には古生態学・古生化学といった分野も開拓され、電顕やX線分析といった技術も導入されました。しかし、古遺伝学といった分野は、今もって成立はおろか、話題にもなっていません。というのは、たとえ不整合の見られない深海の堆積層から、ラミナ単位で化石をとってきてP—F<sub>1</sub>—F<sub>2</sub>といった遺伝を調べようとしても、そこには、堆積の間隙・古生物の運搬と篩別といった現象もあって、現生生物学の手法で遺伝を研究することは、今のところ不可能だからです。

昔は染色体突然変異だけを遺伝的変異といい、その成果を絶対視し、大変な機械論に陥りました。すなわち、染色体の突然変異が進化のすべての原因だ、とい

\*\*\* 井尻正二「偶然性と必然性について」『地球科学』37巻, 6号, 1983年

う機械論がそれです。ところが、染色体を拡大して考えますと、細部は遺伝子が数珠つなぎになっているようなイメージが生まれ、現在ではこの遺伝子の突然変異を遺伝的変異といっているわけです。

私自身も遺伝をみつかった古生物の研究はしたことがありません。一度、故藤田恒太郎先生（東大・医学部・解剖学）のお手伝いをして、顎の長い犬と短い犬、つまりワイヤーヘヤードフォックステリアとチンの交配実験をして、歯の遺伝を調べようとしたのですが、先生が亡くなられて中断したままになっています。それくらいしか手掛けていないので、これからの報告は、消化不良のうえ、間違いだらけのものになると思います。この点をあらかじめご海容くださるようお願いしておきたいと思います。

### i) 染色体変異

遺伝子の変異の側から見ると、染色体変異というのは、多数遺伝子にまたがる突然変異といわれています。すなわち、染色体が遺伝子の変異に包括されているわけです。ところが、染色体変異のうち、分離・組換え・交叉は突然変異ではないということです。これでは突然変異の概念規定がおかしくなると思います。遺伝的変異は突然変異と同義語だといいつながら、染色体変異のなかから、分離・組換え・交叉は除く、というわけです。

#### ①非突然変異

**分離**：有糸分裂のさい相同染色体がメンデルの法則にしたがって分離します。ところがこの法則に反したものが生じることがあります。例えば卵子において減数分裂で、染色体は4つに分かれ、そのうち3つは極体になって1つだけが残ります。しかし、そのうちどれが残るかはまったくの偶然だということです。これは染色体の変異ではありますが、突然変異ではないわけです。

**組換え**：組換えというのは、異なる純系どうしの交雑などによって、2つ以上の形質の異なる遺伝子がもちこまれ、親にはない配偶子の組み合わせができるようなばあいです。

**交叉**：交叉というのは、相同染色体が減数分裂をするさいに、相対した染色体の一部が組みかわる現象です。この現象は、以前には突然変異だといわれていたのですが、現在ではむしろ通則だということです。突然変異だといわれていたものが、今ではただの変異に変わってきているわけです。

以上のうち、組換えは、親にない染色体の組み合わせができるということで、いわゆる親に似ぬ子ができるということです。交叉では、女の子が父親に似て、男の子が母親に似る、といったよくあるばあいです。ですからこれはごく普通に生じている現象です。つま

り、遺伝的変異は突然変異と同義語だといいつながら、しかも染色体変異もこれにふくまれるといいつながら、このなかには、突然変異でないものがいくつもあって、私たちの日常生活は、そういうことによって規定されることが多い、ということになります。

#### ②染色体突然変異

つぎに、染色体突然変異ですが、これは染色体異常と同義語だといわれています。つまり染色体突然変異には異常がひじょうに多い、ということでしょう。いくつか例をあげますと、まず倍数体があります。

**倍数体**：nが倍数になって、2nとか、3nとか、染色体の数の増えるもので、例えばヤマメを今のバイオテクノロジーで3倍体にすると、マスのように大きなものができるといふことです。

**染色体内異常**：このほかに、染色体がいくつかの部分に切れる(断片化)とか、欠損する(欠失)とか、重複するとか、逆位になるとか、転移するとか、の染色体内の異常があるわけです。以上のものは染色体内の異常ですが、今回は直接関係しないので省略させていただきます。

**染色体間異常**：つぎには、違った染色体のあいだの異常についてみますと、転座とか、連鎖とか、挿入とかいう現象があげられています。転座は染色体の一部が、おなじ染色体の他の部分、または他の染色体上に位置をかえる現象です。連鎖は2つ以上の非対立遺伝子が同一染色体にのっているため、「独立の法則」から期待されるよりも高い頻度で行動する現象です。

**性染色体および伴性遺伝**：たとえば、女の人にあらわれるターナー症候群というのは、ふつうはXXの染色体ですが、このばあいはXOなのです。この症状は卵巣ができないことです。またクレインフェルター症候群というものがありまして、これは男に出現するもので、XXYという性染色体をもち、精巣が小型で女形の乳房をもつものです。性染色体にあらわれる突然変異はひじょうにはっきりした異常を示します。つまり、染色体突然変異は染色体異常といふにふさわしいものです。

このように見てきますと、染色体の突然変異というのは、むしろ染色体におけるいろいろな変異であって、さきにふれた分離、組換え、交叉などはけって突然変異ではなく、むしろ彷徨変異だと思われることです。そのほかに染色体間、染色体内の異常、あるいは性に関する染色体の異常は、突然変異といわれる不連続的な変異であるとされています。しかし、交叉などは、かつては突然変異といわれていたものですから、現在突然変異といわれている変異のうち、何らかの形で形質が連続性を示したばあいは、彷徨変異との境をどうするか、といった問題が将来でてくるのではないでし

ようか。

## ii) 遺伝子突然変異

最近、化石のDNAが発見された、というニュースもあります。遺伝学でも遺伝子に関する領域は、われわれにとって一番縁が遠い分野で、いくら勉強しても追いつかない状態にあります。したがって、以下の報告はまったくおぼつかないものになりますことをお許しください。

### ①定義

遺伝子突然変異というのは「1遺伝子内の<sup>・</sup>変化をいう」、といわれ、染色体次元の変異ではなく、染色体を構成する遺伝子の次元の変異をさしています。しかし、遺伝子突然変異といながら、これは遺伝子内の変異をいうのではなく、<sup>・</sup>変化と定義されています。わたしたちは、ここに論理的矛盾を感じます。

そこでまず、いくつかの概念を整理しておきたいと思います。まず、物事が変わることは一般に変化です。変化の中には生物進化という変化もあり、進化のなかに変異現象があります。変異現象のなかに、例えば彷徨変異があります。彷徨変異のなかに遺伝子に関係しない表現型の変異があり、あるいは遺伝子に関係した表現型の変異もあるわけですが、前者が突然変異といわれるわけです。つまり、変化の次元のちがいを、多少図式的になりますが、変化>変異>彷徨変異>突然変異、と配列することができます。

今回は「変異」というテーマですから、彷徨変異と突然変異にわけて、そこから突然変異を染色体の突然変異と遺伝子の突然変異にわけてきました。しかし、<sup>・</sup>遺伝子の突然変異の段階では、<sup>・</sup>遺伝子の<sup>・</sup>変化が<sup>・</sup>遺伝子突然変異だというわけです。つまり、<sup>・</sup>遺伝子の次元になって、<sup>・</sup>変異の次元の概念と、<sup>・</sup>変化の次元の概念が混同してくるように見うけられるのは、<sup>・</sup>遺伝学の素人のせいでしょうか。

アメリカの教科書には、突然変異はDNAのヌクレオチドの並び方の順序に変化をおこすことだ、と書かれていて、ここでも変化という言葉が使われています。これらの点はぜひ面白いことで、問題のあることだと思います。なお、<sup>・</sup>遺伝子の本体は核酸からできていること；そして核酸のうちDNAはアデニン(A)・グアニン(G)・シトシン(C)・チミン(T)の塩基からなるヌクレオチド鎖をなすこと；RNAではチミンにかわってウラシル(U)が入ること；1遺伝子はほぼ1ポリペプチドに相当し；一例では1ポリペプチドは約450ヌクレオチドからなり；それらは3ヌクレオチドでDNAの1遺伝暗号を形成するので；約150のアミノ酸に相当することなどは、ご承知のとおりです。

### ②突然変異の原因

突然変異の原因は、いわゆる突然に変化することで

しょうが、主に栄養の状態のよい時には、DNAの複製の誤りにあるといわれています。栄養状態の悪い時や、DNAの複製がおこなわれない状態では、時間に比例したある確率で、DNAが自然に変化して突然変異が形成されるといわれています。真偽のほどは私には分かりませんが、いずれにせよ、DNAの複製の時に、突然ヌクレオチドの変化がおこる、ということです。

遺伝子突然変異にはいろいろな分類があります。たとえば、量的突然変異、中立突然変異、transition, transversion, frame shift, 挿入などです。もし染色体変異も多数遺伝子にまたがる突然変異だというなら、さきほどあげた、断片化、欠失、重複、逆位、転移などもこのなかに分類されるわけです。

このような性質をもつ遺伝子に「変異」といわれるものがあるかどうか、検討しなくてよいものでしょうか。つまりさきに述べた染色体では、突然変異だといわれているものを検討してみると、実際には突然変異でなく、いわゆる彷徨変異に類するものもあったのとおなじように、<sup>・</sup>遺伝子の突然変異といわれるものも、はたして「変異」の概念にふくまれるかどうか、検討してみる必要があるのではないのでしょうか。

### ③突然変異の分類

さて、DNAから遺伝の暗号がmRNAに翻訳されるわけですが、このmRNAは核外にでて、細胞質の中のリボゾームの上で、さらにtRNAに暗号がうつされ、それに従ってアミノ酸の配列が決められることもご承知のとおりです。

mRNAの暗号は、3ヌクレオチドの文字をもって一つの単位をなしています。これをコドンといっています。これに対応するtRNAのヌクレオチドは、アンチコドンになるわけです。DNAはヌクレオチドが鎖状の二重らせんになっています。これがほどけた一つの鎖から、mRNAが暗号を写しとってゆき、このときに3ヌクレオチドが一つのコドンとなって出ていくわけです。それが核外に出てtRNAの3つのアンチコドンに暗号を写していくわけです。そのtRNAの後ろにはアミノ酸がついていて、そのアミノ酸がさらにくっついて、ポリペプチドになりタンパク質をつくる、という順序が考えられています。

前記のようにRNAのヌクレオチドはU, C, A, Gからできています。この4つの文字の組み合わせは4の3乗で、理論的には表2のように64通りあることになります。しかし、実際の必須アミノ酸は20種類ですからその間に矛盾が生じます。実際には、例えばフェニルアラニンは、UUUでもUUCでもできます。またロイシンは、UUAでもUUGでもできますが、さらにCUU, CUC, CUA, CUGでもできる、といったぐあい、一つのアミノ酸をつくるのに、いくつもの暗号

表2 伝令 RNA の暗号語(コドン)〔『図解生物学』(秀文堂)より〕

① \ ②	U	C	A	G	③
U (ウ)	UUU } フェニルアラニン UUC } UUA } ロイシン UUG }	UCU } UCC } セリン UCA } UCG }	UAU } チロシン UAC } UAA (停止) UAG (停止)	UGU } システイン UGC } UGA (停止) UGG トリプトファン	U C A G
C (シ)	CUU } CUC } ロイシン CUA } CUG }	CCU } CCC } プロリン CCA } CCG }	CAU } ヒスチジン CAC } CAA } グルタミン CAG }	CGU } CGC } アルギニン CGA } CGG }	U C A G
A (ア)	AUU } AUC } イソロイシン AUA } AUG } メチオニン(開始)	ACU } ACC } トレオニン ACA } ACG }	AAU } アスバラギン AAC } AAA } リジン AAG }	AGU } セリン AGC } AGA } アルギニン AGG }	U C A G
G (グ)	GUU } GUC } バリン GUA } GUG }	GCU } GCC } アラニン GCA } GCG }	GAU } アスバラギン酸 GAC } GAA } グルタミン酸 GAG }	GGU } GGC } グリシン GGA } GGG }	U C A G

のダブリがあるわけで、その結果20通りのアミノ酸ができるということになっています。

ここで遺伝子の変異を考えると、まず縮退という現象があります。例えばロイシンの暗号は6通りあるわけで、コドンの第一文字が重要で、第3文字は意味がなく、第3文字は変わってもよいわけです。これは変化なのですが、突然変異といえるでしょうか。変化は変化ですが、これはむしろ彷徨変異に属する変異ではないでしょうか。

そのほかに、浮動(ライト効果)という現象もあります。これは集団の遺伝子頻度が偶然に変動する現象、といわれています。対立遺伝子を A と a, これを確率的にその頻度を p と q で表わすと、 $AA=p^2$ ,  $Aa=2pq$ ,  $aa=q^2$  で、 $p+q=1$  になるそうです。この集団の遺伝子頻度、つまり p と q が、偶然に浮動する現象だということです。しかし、 $p+q=1$  という範囲では、p と q はどうかかわってもよいわけで、そうなる無限に変わりうるということではないでしょうか。p+q が1になればよいのですから。これを突然変異というのか、彷徨変異というのか、私にはよくわかりません。

DNA の変化にも、いろいろな型があるようです。鎖の一番目のアミノ酸だけが変化する現象がよく見られるとか、余分のヌクレオチドが核酸のヌクレオチド鎖の中に挟みこまれていくとか、あるいは splashing といわれる現象、等々です。

とくに面白いのは、時どきコドン列が重複するばあい、-A-G-U-G-A-といった情報の重複があり、これも突然変異だといわれています。このようにみえますと、話はひじょうに論理的にできているようですが、まだ、いろいろと問題がありそうです。

以上のように、遺伝子段階でも、いわゆる突然変異

以外に彷徨変異的な変化もあり、両者の区別はいま一つはっきりしません。しかし、なにしろ遺伝学の素人ですから、結論はさしひかえさせていただきます。

#### (5) 分子段階の変異

いままでは、個体からはじまって、遺伝子の変異までを見てきました。さらにこんどは最近の分子遺伝学に関する変異についてふれておきます。

##### i) 分子進化

分子段階の変異の研究は分子進化という学問の分野であつかうとされています。分子進化は DNA の塩基の配列やその産物であるタンパク質のアミノ酸配列の変化を研究する分野ということになっています。とくに、種の特性としてこれらの分子構造が時とともにどのように変化していくか、つまり進化していくか、を研究する分野である、ということです。

こうした DNA の変化を知るために、逆にアミノ酸からできたポリペプチドの配列順序からはじまって、逆に tRNA, mRNA, DNA 等々の構造を研究するわけです。例えば、DNA を調べるためにヘモグロビンのアミノ酸配列をくらべてゆく、というぐあいです。

一例として、ヒトとウマのヘモグロビンの A 鎖は、相同のヘモグロビンだとみられ、ヒトとウマのアミノ酸の配列が141あるうち、18カ所だけちがっているといわれています。それから先は計算がよくわからないのですが、古生物学的にヒトのウマの分岐点は、8000万年前という数値をとると、この突然変異は10億年に1個、10の9乗分の1の割合で変化した、ということになるそうです。そういうことは、チトクロム C でも、ヘモグロビン D でも、その他のタンパク質でも、かなり証明されているということです。その結果、進化速度という

か、あるいはアミノ酸の突然変異は、ひじょうにすくないというような結果もでてくるわけです。

ここで、われわれにとって困ることは、どういう地質学者が教えたか知りませんが、古生物学的にヒトとウマの分岐は8000万年前だ、というデータに皆さんは承服できますか。8000万年という和白亜紀ですから、まだ真獣類の化石もないわけです。真獣類の化石は、6400万年前、どんなに古くても、7000万年前まではいかなないと思います。

また、8000万年前のウマとヒトをくらべるというセンスがわからないのです。8000万年前には、ウマもヒトもないからです。

古生物学の法則によると、ヒトとウマの系統が分岐したのは、第三紀の初めに、哺乳綱の各目が同時に放散したことによるとされています。そこでヒトとウマとをくらべるのなら、同時にヒトとネズミ、ヒトとブタ、ウマとブタ等々、哺乳綱のすべての目の間で、アミノ酸配列の異同を比較してみなければ結論がだせないわけですが、どうでしょうか。

## ii) 中立変異

近年、中立変異といわれる分子段階の変異が話題になっていますが、これはむずかしい統計遺伝学で、われわれには歯が立ちません。しかし、中立説の要旨は、分子進化にあずかる突然変異の多くは、自然淘汰にほとんど無関係な、いわゆる中立的なものが大半だ、ということのようです。すなわち、突然変異では直接自然淘汰の対象となるようなものはすくなくて、自然淘汰にかからないようなもの、いわゆる中立とみられるような変異が多くて、これが集積して、やがていつの時代にか芽をだすようになる、ということのようです。

なお、中立という用語に関しては、中立という言葉は誤解をうけやすいので、むしろ等価（または等果）といったほうがよい、という見解もあります。つまり、いままであった遺伝子と機能のうえではなんら変わらないけれども、このように遺伝子の構造の変化をもつもののほうが、淘汰にかかるようなものより多く出現する、と主張しているわけです。

このような変異の中立性については、あえて『種の起原』を引きあいだすまでもなく、われわれが日常経験する個体次元の彷徨変異、または連続変異でも、変異の両極のあいだの目だたない変異が、集積している事実があります。

いずれにせよ、中立説は分子の段階における変異の一形式を、数量的に示した、という点で、学ぶべき点があると思います。

しかし、中立説でも遺伝子の変異と表現型の変異は結びついておらず、両者の間に断絶が残されていて、問題は将来にゆだねられています。また、変化と進化

と変異と突然変異をいっただいどう区別して考えるのか、という問題も、あらためて問いなおさなければならないと思います。例えば、ロイシンをつくる mRNA のコドンは6通りあります。そのうちのどのコドンであっても、ロイシンであることには変わりはありません。しかし、本来の DNA の暗号が6通りのうちのどれからできているか、ということは、全然意味がないことではない、と思われれます。そういう情報はここでは見失われてしまうわけです。そのへんの分析がなお必要ではないか、と考えられます。

## (6) 連続変異

1) 連続変異は、ヒトの身長のように連続して変化する形質の変異で、そのなかにはさきの彷徨変異（環境変異）もふくまれます。

2) 同義遺伝子による連続変異は、座の異なる2つあるいはそれ以上の遺伝子が、目の色を赤くするとか、青くするとかいった、ある形質をあらわすのに共同した働きをすることをいいます。これによって分子段階の遺伝学によって連続変異が説明できる、といわれています。

3) ポリジーンによる説明は、2つだけでなく、たくさんと同じ作用をする遺伝子があって、しかもその作用がそれぞれ微弱なばあいには、それがより集まって連続性をあらわすとされています。

4) 中立説によっても、将来は、連続変異や量的変異が説明できる、という見通しが述べられています。

いずれにしろ、これらが彷徨変異と突然変異とを結ぶ一つの重要な環になると、私には考えられます。それどころか、私個人としては獲得性遺伝との結節点も、このへんにあるのではないか、という予感がしているしだいです。

## (7) 変異を柱とする進化の諸説

これは、「変異の分類」とともに宿題ということにさせていただきます。

## (8) まとめ

1) 変異は個体変異にはじまって、生物現象のあらゆる次元(単位)にみられる、生物進化の本質的内因です。

2) 変異は、大きく彷徨変異と突然変異に二分されています。しかし、突然変異といわれるものも、遺伝子の次元以下では、変異の概念と変化の概念が混同されているばあいがあるように思われれます。そのためか、彷徨変異と突然変異の区別も不明瞭になっているばあいもあるように思われれます。

3) 遺伝子説でも、分子生物学でも、いまのところ、いわゆる突然変異と表現型の間には、ギャップが存在

しています。とりわけ、種による染色体数のちがいや、倍数体等の成立の由縁については、なすところがなさそうです。

4) 連続変異の科学的な説明は、中立説とともに、彷徨変異と突然変異、さらには獲得性遺伝との関係に光明をもたらすものと愚考されます。

5) 遺伝子の塩基の変化、さらに分子段階の分子の変化は、化学反応における変化一般と区別することがむずかしく、したがって突然変異の「突然」の意味が明らかでなくなるように思われます。

そのために、遺伝学や分子生物学では、変化・進化・

変異・突然変異等の概念規定が定かでないように思われるが、如何なるものでしょうか。

6) 生物体のあらゆる次元における変異は、生物進化が種を単位（基本）としておこなわれる、という立場に立つならば、最後には個体変異（表現型）に還元されなくてはならないと思います。

7) したがって、古遺伝学が成立していないために、遺伝学にとくになりがちなわれわれも、遺伝学の第一線の成果を吸収することにつとめるとともに、自信をもって古生物（化石）の個体次元の変異にとりくむべきだと思います。

## ◆論文紹介◆

### 脊椎動物進化の諸問題

Henry Gee (1989) :

Four legs to stand on …….

*Nature*, 342, 738-739.

グリーンランドの上部デボン系より発見されたイクチオステガはその部分の骨が発見されていないにもかかわらず5本の指を持つように復元されている。しかし、ソ連で発見された初期の両生類 *Tulerpeton* は6本指、また1987年に東グリーンランドの上部デボン系より発見された *Acanthostega* は5本以上の指を持っているらしい。おそらく、初期の四足動物は初めから5本指ではなく、指の数は変化に富んでいたものと思われる。

似たようなことは肺魚における肺の存在についても言える。ペルム紀前の肺魚が肺を有していたかどうかは疑わしい。また、*Lystrosaurus* と呼ばれる哺乳類型爬虫類も従来考えられていたようなカバに似た水中生活適応型の動物とは考えられなくなってきた。さらに、イクチオサウルスの背中のヒレはクリーニング・復元時の想像物ではなく、本当に存在しているという証拠があるのだろうか。

脊椎動物の起源について、いままで傍系と見られていた Calcichordate が最近注目されてきている。と同時に、コノドントの位置が問題になってきた。歯しか

存在していないこのコノドント動物は示準化石としては十分でも、系統発生の追求のためにはきわめて不十分なのである。スコットランドからコノドントを有しているメクラウナギの仲間と目される動物の化石が発見されたが、これについては多くの議論がある。

異なった門に属する動物のホメオボックス遺伝子が、広く連続的で構造的に相同性を保持しているかどうか、ひとつの議論の中心である。古生物学者は、化石の証拠より分子配列の分析の方が、系統発生の問題をうまく説明できるという主張にあまりいい顔はしないが、化石の記録と遺伝子やタンパク質の分析は関連させて考えなくてはいけない。しかし、ホメオボックス遺伝子は違いより相同性に関するものであって、それぞれの門を特徴づけるような体制の異なった個体発身にその基礎をおいているのだろうが、その分子生物学レベルでの解明はまだなされていない。さまざまな新口動物間でのホメオボックス遺伝子の複製形式がひとつの興味ある知見であるが、比較解剖学的に検討していかなくてはなるまい。

以上は、先に「化石研ニュース No.28」で紹介した英国でおこなわれた 37th Symposium on Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy の発表内容のうち、とくに新しい知見をもとにしたニュースの紹介である。著者の Henry Gee 博士は *Nature* 誌の編集スタッフをつとめている。

(笹川一郎)