

変異の分類

柴田 松太郎

はじめに

前回の勉強会において、井尻正二氏は「変異」について報告した。そのなかで、同氏は変異はいろいろに分類されていて、資料の表1（佐々治（1989）「単一メンデル集団内における主な変異の型（Mayr, 1969改変）」はその一例であると述べ、勉強会の会員に「変異の分類」を勉強してみても、と宿題を出された。この提案をうけて、世話人の方が筆者に、第4回の勉強会でこの宿題の報告をするように求められた。筆者は、自分のテーマとも関連があるので承諾はしたものの、なかなか資料がみつからず、世話人の1人である小寺春人氏にご協力を依頼した。今回の報告はおもに小寺氏から提供された資料によったことをおこわりし、同氏に深甚な謝意を表するものである。

筆者は、変異の分類をつぎのように3つに分けてみた。すなわち、

- I 分類学的立場からの変異の分類
(佐々治, 1989による)
- II 集団遺伝学的立場からの変異の分類
(中尾, 1953による)
- III 個体の体制の階層性にもとづく変異の分類
(井尻, 1968, 1977, 前回の報告などによる)

I 分類学的立場からの変異の分類

前回の井尻氏の報告では、変異という現象は、生物現象のみならず森羅万象にあるとのことであるから、生物分類学の基準となる生物の諸形質には、当然変異が存在するわけである。たとえば、佐々治（1989）の「分類学的諸形質の種類（Mayr, 1969に追補）」のどの項目にも、すべて変異が存在するはずであり、また同氏の「単一メンデル集団内における主な変異の型（Mayr, 1969改変）」は、遺伝学的立場から分類された変異の型である。

ただし、佐々治（前出）のばあいには現生生物学の立場からのものであるから、われわれがこれを古生物学の立場からみるばあい、当然批判的にみていかなければならない。

A 分類学的形質の種類（Mayr, 1969に追補）

1. 形態学的形質

- a 一般外部形態……化石の場合もっとも重要
 - b 交尾器などの特殊形質
 - c 内部形態
 - d 発生学—幼期の比較形態
 - e 核型, その他の細胞形態
- 化石では残りにくいし、残ったとしても数が少なく変異はとらえにくい

2. 生理学的形質

- a 物質代謝機構（広義）
 - b 蛋白質, 核酸などの生化学的体構成物質
 - c フェロモン, 防御物質などの分泌物
 - d 雑種の形成と, その生存能力および妊性
- 化石の場合, この形質にもとづく分類はもちろん, 変異をあつかうことも非常に困難。

3. 生態学的形質

- a 生息場所, ニッチの範囲
 - b 食性, 寄生選択性, 産卵習性, 造巣習性, 発音, 発光など
 - c 生活史, 休眠性を含む気候適応
 - d 行動学的交尾選択性, 配偶行動
 - e 寄生虫
- aを除いては, 分類はもちろん, 変異をあつかうことも非常に困難。

4. 地理的形質

- a 一般的生物地理学的分布パターン
 - b 集団間の同所性・異所性
- 化石でも十分考慮する必要がある。

B 単一メンデル集団内における主な変異の型（Mayr, 1969改変）

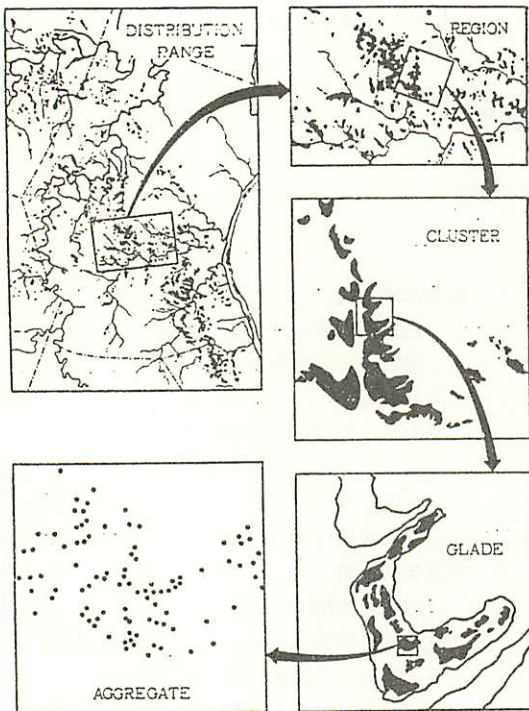
I) 非遺伝的変異

A) 時間における個体変異

- 1) 令期による変異
- 2) 単一個体の季節的変異
- 3) 世代の季節的変異

新しい時代の化石の場合は考慮する必要がある。

B) 社会性変異（社会性昆虫のカースト）



第1図 *Clematis fremontii* var. *riehlii* の分布の順次詳細図 (Erickson 1945)

化石の場合は非常に困難。

C) 生態的変異

- 1) ハビタートによる変異
- 2) 一時的気象条件による変異
- 3) 寄主依存変異
- 4) 密度依存変異
- 5) 相対生長変異
- 6) 神経性色彩変異
 - 1) および 5) は、新しい時代の化石の場合考慮する必要がある。

D) 外傷性または異常成長変異

- 1) 寄生虫起因の変異
- 2) 發育異常および奇形

筆者が成田層産の化石で研究している。

II) 遺伝的変異

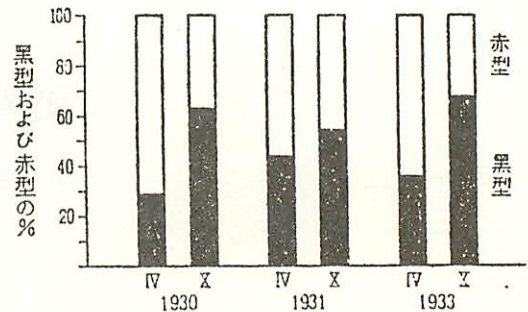
A) 性的変異

- 1) 第一性徴
- 2) 第二性徴
- 3) 世代交代
- 4) ジナンドロモルフおよび間性

化石では、そもそも雌雄の識別が困難であり、この種の変異はあつかいにくい。

B) 非性的変異

- 1) 連続的変異



第2図 *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera) の黒型と赤型変異の春期と秋期に於ける割合を示す。
(Timofeeff-Ressovsky 1940)

2) 非連続的変異—遺伝的多型

化石では取扱いが非常に困難。

II 集団遺伝学的立場からの変異の分類

A) 個体群 (population) の変異

個体群といった場合、具体的にはどのようなものをさすのか、その1例として Erickson のキンボウゲ科センニンソウ *Clematis fremontii* var. *riehlii* の場合を示す。Erickson によると、同種の地理的分布にはいくつかの段階があり、その最小の段階 Aggregate がほぼ個体群に相当する (第1図)。

a) 同一個体群内の変異

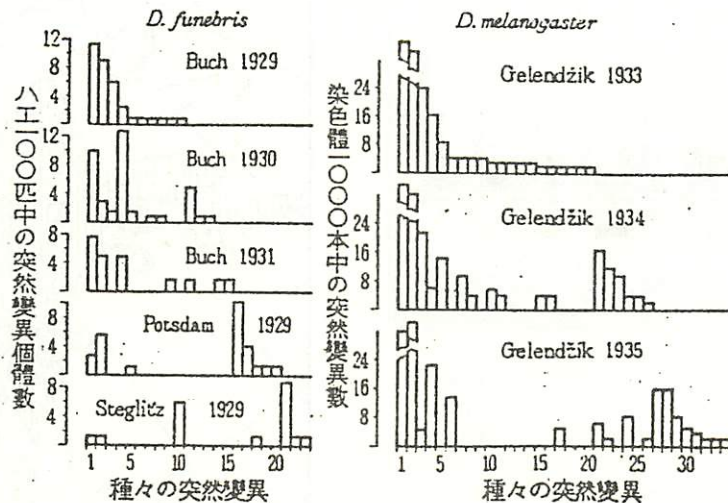
- i) 変異の頻度の振動が季節的に増減して、ほとんど毎年同一の状態を呈するもの。例) フタホシテントウムシ *Adalia bipunctata* の赤色型と黒色型の割合 (第2図)。
- ii) 変異の頻度が年代とともに不規則に変化するショウジョウバエ *Drosophila* の例 (第3図)。

b) 個体群間の変異

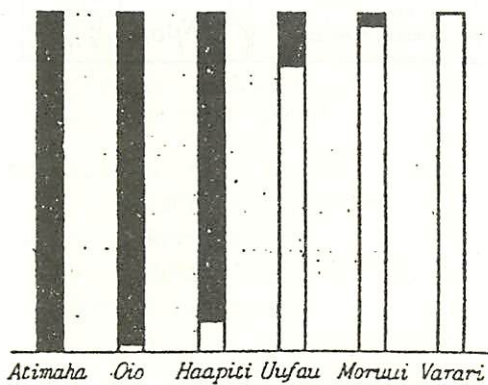
個体群間の変異には、つぎのようなものがみとめられる。

- 1) Random distribution
- 2) Ecotype
- 3) Cline
- 4) Geographical subspeciation

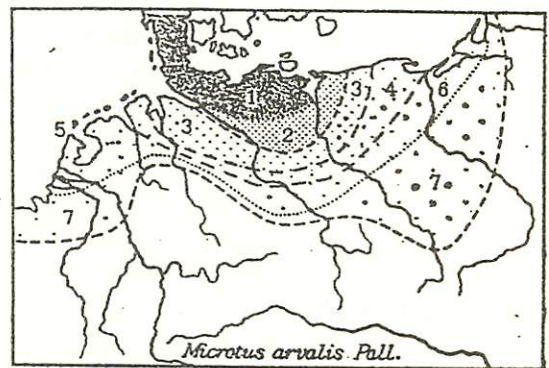
1) は、同一種の生物が多くの個体群に分かれているとき、同一個体群内ではほとんど一定の形質を示すが、個体群が異なると少しずつ異なっていることがある。また、ある時は同一の変異が見出されるが、その頻度だけが異なる。その異なった状態が個体群の存在する地理的關係と無関係の時がこの場合である。これは、近距離にあるよく隔離された個体群内で観察され



第3図 *Drosophila funebris* と *D. melanogaster* に於ける各地の年次により、自然個体群に於ける変異の種類と頻度の変化を示す。横軸番号は夫々異なった因子座を示す。(Timofeeff-Ressovsky 1940)



第4図 陸産巻貝 *Partula suturalis* に於ける右巻き左巻きの頻度、Moorea 島に於ける自然個体群、黒右巻き、白左巻き、地名は地図上の順でなく、頻度の順に並べてある。(Crampton 1916)(原著では第5図。)



第5図 *Microtus arvalis* Pall. (Rodentia) における劣性突然変異 "simplex" の頻度の分布、1=85%以上、2=65~85%、3=50~65%、4=25~50%、5=10~25%、6=5~10%、7=5%以下。(Zimmerman 1935)(原著では第7図。)

ることが多い。南太平洋 Moorea 島の陸産巻貝 *Partula suturalis* の右巻きと左巻きの頻度(第4図)。

2) は、同一種が異なる環境に生育するため環境条件に適応して分化した性質が、遺伝的に固定して生じた型。

3) は、連続変異を示す生物の分類上のカテゴリーとして用いられたものであるが、この語はむしろある傾向を示す連続変異そのものを示す用語として用いられている。

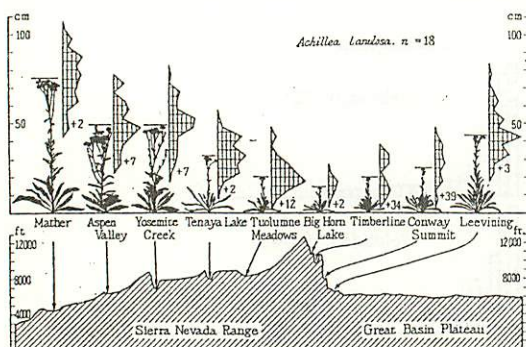
例1) 頻度が一定の傾向をもって変化する場合。齧歯類 *Microtus arvalis* の歯の変化(第5図)。

例2) 変異の程度が順次一定の傾向をもって変化する場合。ノコギリソウ *Achillea lanulosa* (第6図)の草長は、高度に応じて明らかに平行的に変異して一定の傾向をもつ。

4) の例。モルモット *Marmota caligota* の亜種の分布(第7図)。この種は、アラスカ、カナダを中心に分布しているが、南下するにつれて分布が孤立し、個体群が小さくなる。そして、この小さな個体群に多くの亜種が成立している。

B) 種間雑種による変異

Dansereav (1941) による小灌木ゴジアオイ *Cistus*



第6図 アメリカ西海岸付近に於ける地理的位置に
 応ずる *Achillea lanulosa* の ecotype とそ
 の cline. 各産地のものは 1 ヲ所 (Stanford)
 で栽培して比較してある。各株の右のヒス
 トグラムは約60個体の草長の分布。その左
 の小数字は開花しない株の数。(Clausen,
 Keck, and Hiesey 1948)(原著では第8図.)

の例があげられる。すなわち、雑種性の *Cistus flor-
 entinus* (*C. monspeliensis* × *C. salviifolius*) はふつ
 うに見られるもので、イタリーの一部の個体群では10
 %にも達する。その理由は、*C. monspeliensis* は乾燥
 した日照りのよい土地に生じ、*C. salviifolius* は湿度の
 多い土地、とくに松やカシ森林の下生えになっている。
 ところが、人為的にこれらの森林が切られて、従来の
 林下に日光がさしこみ乾燥してくると、*C. mon-
 speliensis* が侵入してきて、多量の雑種を生じたと考え
 られる。

C) 変異集団と繁殖型

植物の1年生草本、多年生草本、樹木の3区分は、
 生活型の相違でもあるが、繁殖型の相違でもある。こ
 の3つの型に変異の出現の差があるか。たとえば倍数
 性をとりあげると、多年生草本は、他の型より多くの
 倍数性の変異をもっている。

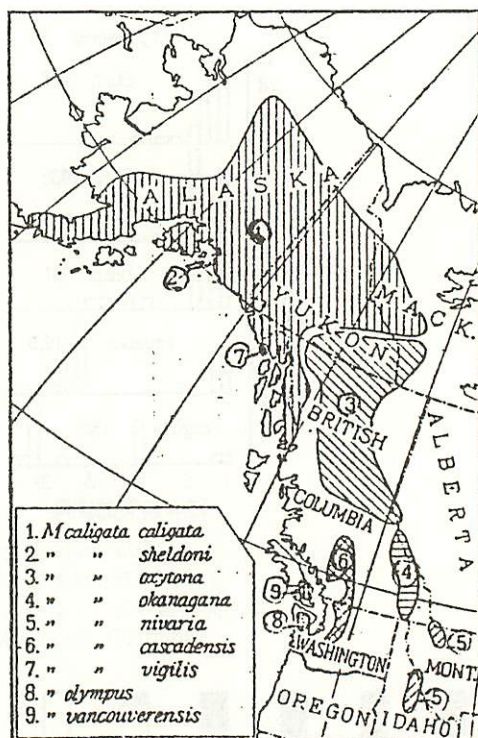
III 個体の体制の階層性にもとづく変異の分類

井尻氏は、前回の勉強会の報告で、「変異は……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」と述べている。すなわち、

- a) 個体レベルの変異
- b) 器官レベルの変異
- c) 組織レベルの変異
- d) 細胞レベルの変異
- e) 染色体レベルの変異
- f) 遺伝子レベルの変異

ようになる。

- a) については、コハクのなかの昆虫、氷づけのマ



第7図 モルモット (*Marmota caligata*) の亜種
 の分布 (Howell 1915)(原著では第9図.)

ンモス象などの変異であるが、多くの場合は、個体の
 一部をしめる器官や組織などの変異である。

b) については、たとえば動物の歯は、消化器官系
 に属する一器官であって、その歯の形態 (肉眼的外部
 形態) には種としての特徴があらわれるので、これを
 手がかりに変異をしらべることができる。

c) については、組織的にながめた歯からは齧歯類
 などの属まで特徴をうかがいしることができる。

d) については、古生物では、ふつう細胞は化石と
 して形を残しているが、細胞質は鉱物質でおきかえら
 れていて原形をとどめない。核は、時たまその形を示
 す程度に保存されているが、その内部構造を知るすべ
 がない。そういった化石の特殊性をわきまえた上で変
 異の問題をとりあつかう必要がある。

e) f) については、一括して分子レベルでの変異
 としてもよいと考えられる。硬組織のなかに残されて
 いる有機物のアミノ酸などがこの例にあげられよう
 (例えば、井尻正二著 化石 岩波書店 1968 の表
 4)。

参考文献

- 井尻正二 1968 人体の矛盾 築地書館 東京
 井尻正二 1977 ヒトの直系 大月書店 東京
 佐々治寛之 1989 動物分類学入門 東京大学出版会
 東京

◆論文紹介◆

四足動物における運動体力の進化:

機構的制約からの跳脱

David R. Carrier (1987):

The evolution of locomotor stamina in tetrapods: circumventing a mechanical constraint

Paleobiology, 13, (4): 326-341.

外温性の動物にくらべると、内温性の動物は持久的活動能力が圧倒的に大きい。原始的な外温性四足動物の爬行は、体幹の両側への屈伸をとまなうが、体幹筋は肺胞の伸縮をもになるので、爬行時には呼吸運動が制約を受けることになる。したがって、爬行する外温性四足動物でも体力的な進化をとげたものでは、無呼吸的な運動状態を補償する循環器を発達させていると思われる。一方、体幹の両側への屈伸をとまなわない起立歩行を確立したグループ・すなわちリコサウルス類や翼竜、恐竜、初期のワニといったものでは、このような機構的制約からぬけだすことができた。現生のワニは内温性の動物の解剖学的特徴をそなえているものの外温性のスタミナに劣る動物であるが、初期のワニはスタミナにまさる内温性動物であったと思われる。体幹の固定化と、それにともなう起立歩行は、起立歩行を可能にするスタミナの増大や、内温性、さらには、呼吸能力（とりわけ運動時の）の改善と共軌していると考えられる。

はやりの『恐竜温血説』を読み解いていくのにあたり、とりわけ留意されなければならない点として評者が指摘しておきたいのは、一連の論説をつらぬく『光の子・闇の子』型の宗教的世界観である。このユダヤ・キリスト教的な『光の子』＝『温血』／『闇の子』＝『冷血』という安易な対置構造からの論旨の展開によって、論説のおおくは虚偽といえるほど単純化され、不毛なものになっている。このような転から、多少、逃れ出たと見られる部分のある論説のひとつとしても本編は意義がある。その部分、つまり現生のワニは二次的に外温性に進化したと筆者は考えている点についていえば、別段、新しい着想ではないものの、本編のように、なんらかの論拠をとまなうて語られたことは稀であるので、評価できよう。だが、体幹の固定化・呼吸メカニズムの改良・歩行能力の増大をスタミナの増強と関連づけた論旨においては、高代謝と大量摂餌（摂餌エ

ネルギーの増大)vs. 低代謝と少量摂餌という、この種の論議では、もっとも本質的な(とはいっても、『避けてはならないが、避けないときりがない』)問題については、敢えて目を瞑っているようであり、その点で凡百である。(青木良輔)

ワニ型歩行の起源

J. Michael Parrish (1987):

The origin of crocodilian locomotion

Paleobiology, 13, (4): 396-414.

長期にわたってアフリカでワニの生態を調査した Cott (1961) によると、現生のワニの歩行には、belly walk (這う・爬行), high walk (歩く), gallop (おおかげ) がある。這ったり、ガニマタのように不完全な起立歩行(Charig, 1972のいう semierect)をおこなうため、系統発生的にも、ワニの歩行様式は原始的な爬虫類のような爬行と恐竜や鳥類のような完全な起立歩行の中間に位置づけられるものと信じられてきた。しかし、初期のワニ類や、それに類縁のある *Hallopus* とスフェノスクス類の後肢や腰帯の形態は、これらの動物が完全な起立姿勢で歩行していたことを示している。このような後肢系の構造は、ワニ型の足根関節(いわゆる CN 型)をもつアルコサウルス類には普遍的で、祖先的な構造だと考えられる。現生のワニ類にみられる不完全な起立歩行は、陸生の祖先から二次的に水陸両生に適應したことによる、より派生的な構造とみなしうる。また、恐竜類における起立歩行では足の構造が趾行性を呈しているが、ワニ類のそれは蹠行性を呈しており、機能的な対応をかんがみても、ワニ類の起立歩行を恐竜の起立歩行にいたる中間段階とみなすことはできない。

『不完全』な起立歩行が、完全な起立歩行から派生するには、いわゆる CN 型の足根関節が前提になるという評者の考えを簡単に披瀝したことがあるが、その辺の基本的な問題にはふれていない。また、この類の動物では型というより相というニュアンスで論じられるべき(それゆえ、かなり複合的な)趾行性と蹠行性を安易に二型的に捉えて論じているという不満はあるが、展開に無理のない健全な論説と思われる。

(青木良輔)