

形態学の方法

(その1)

— 真骨魚類の系統学的研究方法 (ヴァスネツォフ, 1936^{*}) の紹介 —友田 淑郎^{**}

はじめに

生物世界の研究には、今日広汎な人々の関心を集めている生態学や医学の研究をはじめ、生化学や生物物理学、発生学や遺伝学、生物地理学、さらに、古い歴史をもった形態学、生理学、分類学などの分野がある。しかし、分野が専門的に分れているにせよ、生物を研究するのであるから、生物が進化するという共通の認識から出発することが大切である。

人が生物界で研究対象とする対象——実体とその運動を選ぶとき、彼はその興味に従って、「鳥が飛ぶ」「馬が走る」といった、個体の「運動」にひきつけられて研究をはじめることが多い。こうした博物学的認識から出発して、個体の生理学や、さらには個体間の動き合いを研究する個体群生態学も展開する。

あるいはまた、生物間の物質的受授のダイナミックスの認識から出発した、動物(生物)社会学のような、機能的、包括的な生物世界像に傾倒する研究方向もある。

しかし、生物世界の「運動」の認識としては、「不思議な仕掛けをもった物体」としての動物の運動や、有機的統一世界の物質循環といった運動よりも、「進化」という運動の方が、ずっとストレートに生物の特異性を現わしている。これこそが、生命の起源以来、人類の出現と発展、さらには未来を見通す社会の進化へと続く、物質世界のもっとも興味深い認識ではないだろうか。

ところで、一概に進化の研究といっても、それには研究対象である実体——生物自体——の着実な認識を欠いては、ロマンス・ストーリーに

終わってしまう。生物学史は「生物の進化」の思想が、けっしていちどきにできたのではないことを教えてくれる。

ヨーロッパの生物学の歴史は、科学の他の分野の場合と同様に、ジグザグのコースを辿り、多様な体験を積み重ね、18~19世紀の素朴唯物論の交叉する流れの中で、比較解剖学(形態学)、地質学、発生学を着実に踏まえて、ようやく科学的進化論に到達したのである。この間に彼等は自然の認識を自ら変えねばならなかった。たまたまこの成功の時期にヨーロッパの近代の洗礼を受けた日本の生物学は、ヨーロッパで一世紀を費したこの過程をほとんど体験することがなかった。日本の生物学の現状には、わが国のこの特殊な経緯が端的に現われている。そこで、われわれが進化の研究にまっとうに取り組むためには、この一世紀の体験の空白を急速に満たさねばならない。それは何よりもまず比較形態学の体験を指すのであって、このシリーズはこの問題を取り上げたのである。

今回、編集係の後藤氏の賛同を得て、現代における形態学研究の意義について、数回にわたって連載させて頂くことになった。このような地味な問題へのアプローチを了解されたことは、地団研によって戦後30年にわたってすすめられてきた、全く同様な体験を氏が深く理解されているからだと思う。それは「明治以来の主流であった、外国の成果の直輸入に代って、自国の土壌に根ざした研究方法を創りだす」ために、避けて通ることのできない基礎課程だからである。

ただし、第1回の投稿は締切りのわずか数日前に決まった、突然のできごとだったため、著者は全く準備を整えるゆとりがなかった。そこで今回は、たまたまゼミナールのために準備していた、ヴァスネツォフ(1936)の系統学研究の方法論についての論文を紹介することとした。この論文は進

* Vasnetsov, V.V. (1936): Puti filogeneticheskikh issledovaniy kostistyykh ryb. Izv. A.N.SSSR. ser. biol., vol. 5, 999-1014 (in Russian).

** 国立科学博物館動物研究部

化的形態学・古生物学研究所の「進化的形態学部」の研究方法を紹介したものであるが、実は若いソ連邦において、自国に根ざした系統学の研究方法を確立するための提案であって、いま我々にとって、大いに参考になると考えられるからである。なお、以下の文はできるだけ原文の順に従って内容を紹介したものであり、記述は筆者が大巾に加筆し抄略を行なっていて、訳文ではないことをお断りしておく。

ヴァスネツォフ(1936)の内容紹介

諸動物の構造の研究は進化学説の出現と確立よりはるか前に、多くの異なった分類群の間で、類縁関係の設定に役立った。ただしここでいう類縁関係とは真の遺伝的な関係という意味ではなく、構造の類似と理解されていた。

19世紀の前半のはじめから形態学の研究はとくべつに重要な意義をもつようになった。それまでに古生物学が発達し、その渾大な資料の蓄積と関連して、キュビエは独立した科学——比較形態学——を創りだした。古生物学と比較形態学という二つの形態学の分野は、動物群相互間の関係の設立に主導的な役割りを演じはじめた。

この論文では広汎な動物界の研究でなしに、魚類だけに集中する。19世紀後半における、魚類群間の関係を打ち立てる研究では、魚類の今日の分類の基礎をなす、解剖学的研究にもとづくキュビエの研究(1817, キュビエ・ヴァレンシエンヌ, 1828)を、次いで、解剖学と古生物学の資料によって魚類を二重呼吸類と硬鱗魚類に分け、円口類を魚とは別の綱に分けた、ヨハネス・ミュラーの研究(1843, 1844)を指摘せねばならない。

19世紀後半にかけて動物発生学が発達しはじめたが、少なくとも最初は、魚類の亜群間の関係の設立には役割を演じていない。19世紀後半のはじめに、ダーウィンのため、進化学説が確立して、この時以来、諸グループ間の関係の見方は変わった。動物の分類群の間の関係は、いまや真の類縁関係として理解された。研究者の関心は真の類縁関係を認識し、設立しようということへ向けられた。

この方向ではヘッケルの研究(1895)を第1位に置かねばならない。彼は自ら推進した三者平行の方法、すなわち——解剖学的、古生物学および発生学的の三つの発達過程を系統樹の形に表わしたもの——によって、魚も含めて異なるグループ

の発達過程を樹立することを自分の課題に据えた。ヘッケルが動物群の史的発達過程を設立しようとした方法というのは、異なる生物群の進化的変化は、出発にあたり原始性の強いものや弱いものから成っているにせよ、三者平行に基づいて、最初は共通の方向をもつ——と彼が考えたものである。そこで、このことに基づいて、種々の生物の進化は現生および化石生物の構造についての知識を使って、動物群からなる樹の形に配分されよう。ただし、ヘッケル以降、この二つの方向——生物の系統の解明と、動物群をその構造によって体系に配分すること——それらを単一の統一体にまとめたものは分岐するに到った。その一つの側面は史的発達過程の研究となって、本質的には進化学説の確信をなお保っている、動物群の間の関係の確立を課題とするものである。積極的に利用されるようになった系統樹自身は、ここでは動物群間の関係を反映するだけのものとなった。もう一つの側からは、異なる生物の進化の共通の方向の解明と、その分類の研究が発達していった。後者の方の研究では、三つの過程のすべてが、さらに比較発生学の大きな段階が利用されたのである。

これに対して、前者の方向では、まさに過去の全期間にわたって、比較解剖学と古生物学に依存して、発生学はとくにわずかしき役割を演じなかった。実際、異なる生物の発生についてのいくらかの資料が、グループ間の類縁関係の確立に役割を果たした。ヘッケル自身の前にあった史的発達過程確立の課題は研究者の前にはなくて、万事は普通通りに——分類上の位置の決定に——とどまっていた。

魚類の研究についても同様に云うことができる。19世紀末～20世紀のはじめに、魚類の構造の研究では個々のグループ間の分類的な関係について全面的な研究が続けられた。それは第1にグッドリッチ(1900-1909)、ギンター(1886)、ブーランジュ(1904, 1901-2)のような現生魚類分類の創造者である。古生物学者も同時にこの種の研究に貢献していて、コーブ(1892)、ウッドワード(1889-1901)ら、最近ではグレゴリー(1933)、ステンシェ(1921-1925)らは化石と現生の魚類の系統についての知識を更新した。

同時に古生物学者は、この時代に高等脊椎動物に関して多数の資料を蓄積した。これらの資料は哺乳類、一部は爬虫類についてグループ相互関係

の解明ばかりでなく、最初の形態に到る系列の決定に貢献し、それはまさに、史的発達過程の復元の可能性をもたらすのである。ここにウマの系列、サイの系列などを示すことができよう。

魚類では、こうした道程の復元はまだ成功しておらず、研究はグループ間の関係に限られ、さらに何よりも亜綱、目といった大きなグループだけである。

古生物学はそれ自身では、与えられた生物の具体的な過程を復元することができないということを一般的に注意しておく必要がある。それは第一に、系列を確立する場合、それらが直接に遺伝的關係にあるかどうか疑問となりそうなことがいつも起るということ、第二に、古生物学者は骨格だけに關係しているという理由による。いま、ある軟体部が類推により復元された場合、他の、腸、生殖器官などは、たちまち視野からこぼれ落ちてしまう。しかし、これら諸器官の変化の知識なしには、グループの史的発達にはまず復元することも、理解する見通しもない。歴史的発達の具体的な過程を確信をもって復元する可能性はヘッケルの三つの方法である。

このような考察に基づいて、ア・エヌ・セベルツォフは、動物の史的発達の段階を研究するという課題を提出した。比較発生学の方法を主とする器官の進化に関する大量の資料により、彼は下等脊椎動物群——魚類の史的発達過程の問題を研究した。そこでは、彼は形態の変化という見方だけではなしに、主として異なる群の生態的個別化、すなわち、進化的発達過程において形成される、その特殊性の出現という面から接近していった。彼は各段階の基本特徴の確立に成功したが、それは脊椎動物に於て、二つの基本的な枝である円口類と顎口類へ発達する際の第一歩として現われるものである。

ここで彼が、たんに形態学的資料ばかりではなく、機能という要素を取り入れたことに注目せねばならない。これらの群の史的発達の各段階において、それぞれの段階ではじまる特徴の変化を、彼は生活の上での意義という側面から理解しようとした。このことと、上に挙げた、史的発達の段階的系列の確立などの認識から、セベルツォフは一連の進化的発達法則の解明へ接近することができた。

そのうち、もっとも重要なのは、異なった条件

下での分布と浸透について大きな可能性をもったグループに共通した前進的变化としての、アロモルフーズ（全適応）現象である。これは、はるかに狭い条件への適応であるイディオアダプタチア（特殊適応）現象とは逆の方向をもつ^{＊＊}。まさに、ここに生態的な、また、形態・生理的な前進と後退の分界があり、これは生物の史的発達に當って一致することのできないものである。

古生物学者は、全面的に正確だとは云えないにせよ、漠大な数の進化系列を確立していて、それは具体的な発達過程の研究へだけではなくて、法則性の研究へ移すことができる。この面から進化の問題に達し、その法則をあばこうという試みが、コープ（1887）、オズボーン（1902）らによって、哺乳類、爬虫類でなされた。また、カヴァレフスキー（1874）以来、古生物学者は生態的要因から進化的発達を理解しようとしていて、19世紀には、ドロー、アベルらがこの方向を辿った。

ただし、古生物学だけでは、この問題は解決できない。実際、ドロー（1902）もアベル（1929）も現生動物の比較解剖と生態的資料を用いたのである。

すでに述べたセベルツォフの研究は、たんに大きな分類単位の史的発達過程の設定についてであった。すでに見てきたように、進化過程の法則を確立することができるのは、具体的な進化過程をグループの変化の段階について確立できるときに限るのであり、大きなグループについては、この要因を確立しようとするれば困難が現われる。基本的な困難は次のようなものである：グループ間の質的差異が大きく、現生動物も化石も、明かになった段階間のすべての間隙を満す可能性はもっていない。

そこで、進化過程の法則性を明かにするためには、系統学的研究を、大きな系統グループばかりでなくて、ずっと小さいグループについても行うことが不可欠である。このことは、一面で我々の研究に於ては、大きな群に限らず、小さい系統単

＊第二次大戦後、キンメダイ類、肺魚類、管椎類や甲皮類、板皮類など、広汎にわたる分類群の化石が世界各地から知られ、系統的研究が進んだ。

＊＊ アロモルフーズ、イディオアダプタチアなどについては、レベデフ「ダーウィニズム」（渋谷寿夫訳、1966）にくわしい。訳語はこれに従った。

位の復元という課題にぶつかるとし、他の面では、小さい系統単位は、相互に割合小さい振幅で変化し、それにいちじるしい明快さと公算をもって相互の類縁関係を定め、その発達過程で彼等が経た全段階を検討できる可能性があるからである。

そこで、小単位のグループの史的発達の研究は、まさに進化的発達の法則性を研究する基礎である筈である。この法則性の研究から、我々は進化要因に関係した問題へ到達することができる。事実、進化の要因は、一方の側では直接に実験手段で研究することができる変異性と遺伝性であり、他方では史的発達の流れに作用し、変化を方向づける自然淘汰である。自然淘汰の働きの研究には有機体の史的变化過程で現われる法則性の認識によるしかない。

科学アカデミー進化的形態学・古生物学研究所の進化形態学部門は、要約的判断を下す基礎として、小さい分類単位の系統の研究に着手することが不可欠だとみなしている。

このような研究として真骨魚類のグループが選ばれたのであった。真骨魚類の目は全脊椎動物のうち最大多数を占め、約11000種もあり、全く変化に富んだ条件下で生活し、可能な限りの大きな巾で適応しているのである。真骨魚類は、けっきょく、比較的若く、栄えているグループであって、そのため、近接した諸形がよく保存されていると期待できよう。これに対して古いグループでは、かって豊かだった進化の樹の、ばらばらに取り残された古いかけらを見つけるだけである。

ところで、従来は真骨魚類では分類の面から研究されてただけであり、そこでは小さい分類単位に基礎が置かれたし、あれやこれやの小グループの分類的地位の決定に役立つような、外面的特徴に依存してきたことを指摘せねばならない^{*}。しかし、真骨魚類の小分類単位を分つ解剖学的な研究は、グループ間の関係の確立を推進した(リーガンのニシン類の分類、1916；ホーラのホマロプテルス科の分類、1932；レンダールのドジョウ

類の分類、1933など)。

しかし、史的発達過程の古生物学的研究となるとアランプール(1927)のカレイの研究、ウッドワード(1989-1901)の注釈を除けば、個別的な発見記録と、それについての分類的位置の設定の域を出ない。

他方、比較発生学の資料は、はるかに小さい段階で役立てることができる、動物の歴史の復元でもっとも重要な方法の一つである。真骨魚類の異なる属、異なる種の、種々の器官の発生の研究はあり余るほど数えることができるが、そうした研究は、たんに器官の形態的意味の解明、その特異性、一般的進化の方向などに置いていて、そのグループの具体的歴史の全面的な解明、すなわち、それらを総合的に取扱うといったことはしない。

進化的形態学部門では、上に指摘した課題へのアプローチに当っては、諸々の異なる器官の発生と進化についての多くの研究が行われていたにもかかわらず、個別器官の研究から始めたのである。ただし、その際に諸器官の具体的な発達の過程を、グループの与えられた進化段階について明らかにするという課題が我々の前に立ちだかった——我々には、第一に真骨魚類の起源(型)を祖先という観点から確立すること、第二、もろもろの器官の共通の進化の方向という観点では、それらはまだ、それぞれの目の中ではしっかりした研究がなされていない——という現状である。

そこで最大の、緊急を要する課題としては、頭蓋骨と四肢の系統の解明であった。ア・エヌ・セベルツォフ(1926, 1916-7)とヴァスネツォフ(1927, 1928, 1929)が行った四肢骨の研究で最終的に確立したことは、真骨魚類の四肢の構造をもたらし基本過程は基本的肩帯から胸鰭へ向う簡素化と、鰭自身の骨の胸鰭へ、および腹鰭へのため簡素化にあったといえる。すでに独立している真骨魚類の諸群のうちで、この簡素化の過程が一般に同一方向へ向って続けられた。肩帯では運動および腹鰭の位置の変化に伴って肩甲骨部分全体が消失した。さらに問題をすっきりさせるため、エ・エフ・エレメーヴァは後期のバレオニスクス科の対鰭の構造を吟味した。この群は真骨類を含めてすべてのグループが由来する集団と推定される。この研究から、原始的な硬骨魚と真骨魚類との胸鰭の構造では、中空を通して完全な移行を示した。

* この論文が書かれた時代と現在とは大きく事情が変わっている。とくにGreenwood他(1966)による真骨魚類全般にわたる研究は従来の分類主義的傾向を一変させた。また骨格に基づく比較形態学も大巾に前進したが、ここで指摘されたような観点からすれば必ずしも成功していない。

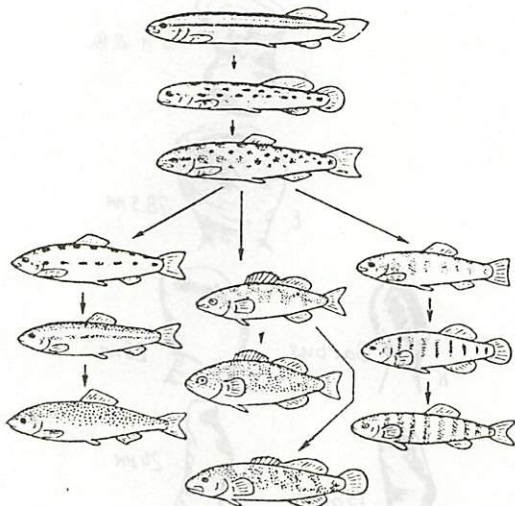


図1 真骨魚類の濃い色調の斑紋の進化的発達過程の図。上の二枚の絵は原始的な顎口類の画で、その近くの第三の図から真骨魚類が始まる。与えられた発達過程の資料は系統的な群を表わすものではなくて、色調の異なった斑紋を示したのである。

このように骨格の研究は成果を挙げたが、他方、我々は魚の色彩についての情報を与えないことだろう。我々には形態の出現で、共通の発達の方向を確立することが必要なのである。魚の色彩の進化は、他の研究に付随した注釈を別とすれば、今日まで全く研究されていなかった。発生学に基礎を置いて、また、成魚の色彩の比較研究によって、真骨魚類の共通の起源の確立に成功するには、皮膚のずっと深い層の色素斑に依存するしかない。

グループ内で交代する斑紋シリーズから成る規則的な斑紋型によって、これらの起源となる色素斑を示すことができる(図1)。

真骨魚類に現れる異なった模様の型をすべて挙げると：横斑一条斑、不規則斑、明斑、その他となり、最初の色彩の起源に考え及ぶことができよう。ここで最も広く分布している型は、いわゆる遊泳動物模様、すなわち、上面が黒っぽく、下面は明色のもので、研究からわかっているように、最終段階で斑紋が消滅するという現れ方をする。

このように、この研究ではユニークな、起源的な模様を、またそれに次ぐ共通の変化の方向を確立できそうだ。動物の模様をその生態とまっとうに関係していて、そのために進化の研究では、あ

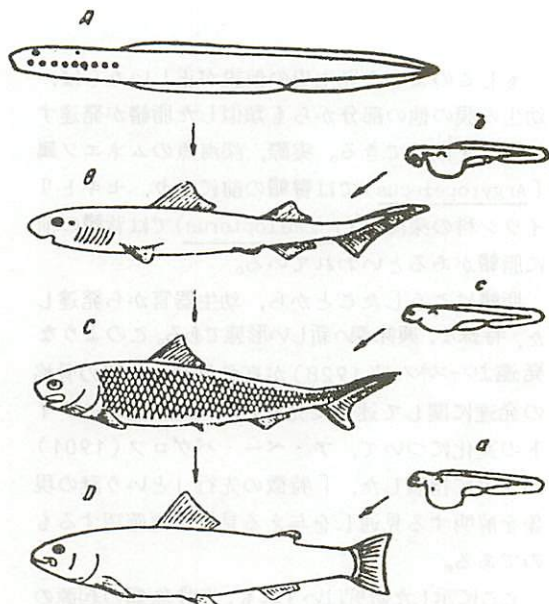


図2 脂鰭の遺伝の図。A—魚の祖先—初期の有頭動物、連続的な鰭襞；B—初期の軟骨魚類、連続的鰭襞は種々の鰭になっている。背鰭は2基；C—初期の硬骨魚類、背鰭1基、第2背鰭は退縮；D—初期の真骨魚類、背鰭後方に新規に脂鰭を形成；b, c, d—胚、連続的な鰭襞を保存している。

る群の生態の変化に光を投じるにちがいない。さらに、今後は小さい分類単位の史的発達段階を、いっそう正確に確立するにちがいない。

最後に真骨魚類の謎の器官——原始的真骨魚類に特有の脂鰭——の進化を追求しよう(ヴァスネツォフ, 1935)。脂鰭は背鰭の後に位置し、真の骨をもたず、ここにはサメの鰭にある角質の条からできている。これは一般に、全ての硬骨魚類の遠い祖先にあった第二背鰭の痕跡だと考えられている^{*}。しかし、我々がすすめている研究では、脂鰭は真骨魚類の基本的な祖先に幼生器官として存在する膜鰭からの新生物として生じるものであって、膜鰭自体は、おそらくいっそう古代の連続した不對鰭と遺伝的に関係したものだとは私は考えている。脂鰭は痕跡的なものとしてではなくて、幼生器官から発達する新しい形態である(図2)。個体発生における脂鰭の発達は、体の全体的な膜の発達と切離すことができない。不對鰭がやがて発達するとき、幼生の連続した膜の残部は3部分に分れ、後部の背鰭部分から脂鰭が発達する。

^{*} Gosline(1971)は種々の群に存在することから、機能的な面を重視した説明を与えている。

もしこのような発生史の仮説が正しいならば、幼生の膜の他の部分からも類似した脂鰭が発達することを期待できる。実際、深海魚のムネエソ属 (*Argyropelecus*) では腎鰭の前にあり、セキトリイワシ科の深海魚 (*Anomalopterus*) では背鰭の前に脂鰭があるといわれている。

脂鰭はこうしたことから、幼生器官から発達した、特殊な、興味深い新しい形態である。このような発達にはヴァスネツォフ (1928) が真骨魚類の胸鰭の骨格の発達に関して述べた見解、すなわち、アンモナイトの進化について、ア・ペー・バヴロフ (1901) がすでに指摘した、「特徴の先行」という謎の現象を解明する見通しを与える見解を再確認するものである。

ここに示した研究はいずれも、真骨魚類の起源の型の何らかの特徴を与えることを可能にしたが、それは実際にはまだ完全なものからは程遠いものである。それはおそらく小さな淡水魚で、さらに小川の魚らしく、脂鰭と、対鰭の骨格が縮小した特徴をもち、現生の魚のうちではニシン類に近く、しかし、いっそう原始的な構造をもっていたことは疑いない。この魚がどんなものだったかを最終的に結論するには、今後さらにあらゆる研究を必要とする。

それと同時に、小さい分類単位——例えば真骨魚類のうちの一つのグループについて、亜科、属の史的発達についての研究がとり上げられている。小分類単位の系統学のくわしい研究として、コイ科が選ばれた。この選択は、コイ科がいちじるしい多数からなり、200属に達すると結論されているためである。

これらの属は多種多様な環境下にすみ、山間の流れからカスピ海のような広い、やや塩辛い水域に、また、赤道から北極圏までの、多様な型の水域に分布しているのである。ソ連邦では、知られているものは51属に及び、かつ漁獲高では真骨魚類の科のうちで第一位を占めている。

しかし、真骨魚類の多くの科と同様に、コイ科の属の類縁関係は全く明らかになっていない——実際、それらをグループ、あるいは亜科に細分することを除けば、それらの関係について、いくらかでも説得性のある図式さえ存在しない。科の領域に於てもまた、何れかの個別器官の進化についても研究はされていない*。

そこで、ここに個々の器官の史的発達の研究が

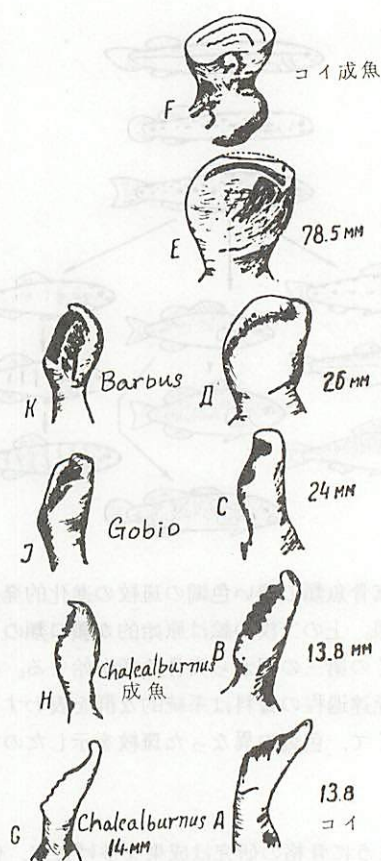


図3. コイ科の咽頭歯の発達

らはじめよう。そこでは基本的に、生態特徴を示すことができるようにしたい。

対象としてコイ科で特徴的な咽頭歯が選ばれた。咽頭歯は変形した後部の鰓弓に位置し、属により形態と列数が異なる。この、歯の形と歯列数の二つがこの研究の対象に関連する。咽頭歯は一生の間に順次発達していくのではなくて、毎年交代し、第一年目には2回交代すること**から、胚発生において、そこに過去の歴史を示す何らかの資料を発見できるのではないかという疑いがあった。しかし、早期に発達する第1代歯は成魚の歯には似ておらず、真骨魚類の大半の歯にふつうにある、たんに円錐型を現わしている。

* 過去10年余の間に大きなグループについてはやや研究がすすんだ。ヴァスネツォフ以後の研究の発展については、友田が近く解説を与える予定。

** T. Nakajima (1978, 投稿中) によれば、第1年目の稚魚期までにすでにいく回も交代し、その後もかなり交換するようである。

次いで第1年目の第2期には、歯の付加——あるいはアナボリア*と呼ぶ様式により発達する好例を示している。そのもっとも明瞭な例はコイの歯の発達でみられる(図3)。第2代の歯は順次的な一連の変化で次々に現われる段階を経過する。最初、歯は曲った錐状で、辺縁に2列の小歯をもち、先端には鉤状物はほとんどない。次に小歯は消滅し、一方の縁が非対称的に発達して歯はGobio(カマツカ亜科の魚)に似た形となる(図3のCとJ)。次いで縁が高くトサカ状に成長し、錐形を保ったまま順次太くなり、Barbus(バルブス亜科の魚)の歯に似たものとなる(図3のDとK)。ついに錐状の基部まで肥大し、歯はシャンペン杯状を示し、咬合面に溝が生じる(図3のE)。次の世代の歯は、さらに一連の変化を受けて、いくつかの溝をもった成魚の歯の形となる(図3, E)**。

ここですすめられた研究は、魚の類縁関係ばかりでなくて、進化の段階の追求をも可能にした(図4)。Abramis(以下2属とともにウグイ亜科)とRutilusの二属はLeuciscus型の基本グループと直接の類縁関係をもち、コイやフナなどといった基本グループからもっとも遠いものとは対極関係にあることを示している。これはつまり、コイやフナがGobioやBarbusの段階を経てきたことを示している。

Leuciscusの歯から一側にAbramisやRutilusの歯が発達し、従っておそらくChondrostomaの歯となった。他側にはGobio型の歯が発達した。Gobioはこの段階にとどまっている。ここからさ

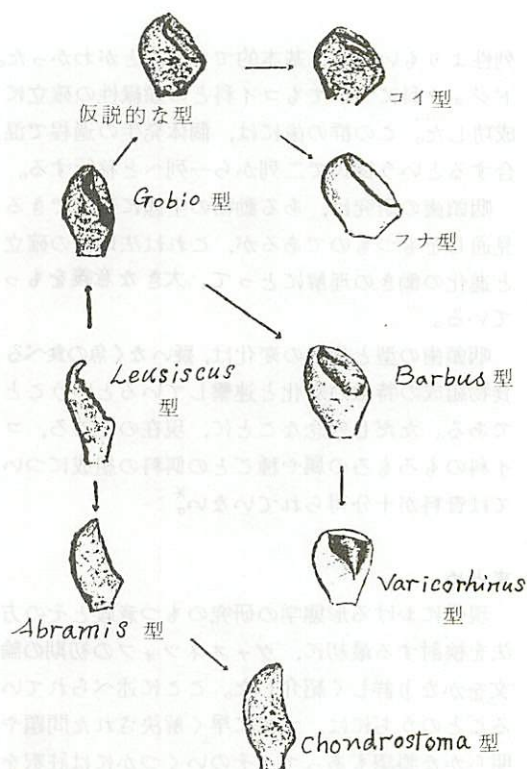


図4. 個体発生の資料に基づくコイ科の咽頭歯の進化

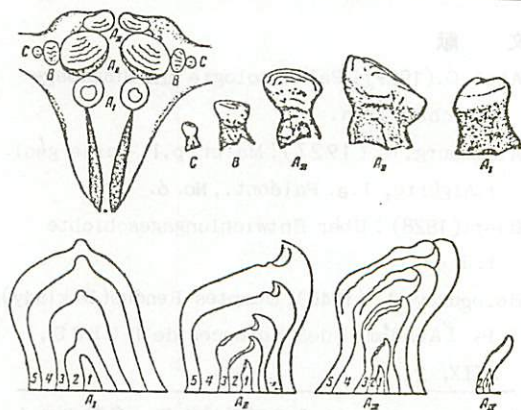
らに一方にBarbusが、他方にフナとコイが発達した。Barbusの歯からVaricorhinusの歯がたぶん現われたのである。

1列の歯をもったAbramisとRutilusに於て、胚発生の早い段階に第2列歯があることを我々は確認することに成功したのは、歯列数に関係したことである。歯列に関する研究で、多歯列性が一歯

*セベルツォフ(1931)は、個体発生の過程で器官の形態が漸次付加的に変化していく様式をアナボリア、発育の初期に近いグループと異なる急激な変化を生じる様式をアルハラキンスと呼んだ。

**小寺春人・中村喬(1975)によれば、溝はその後の交換ごとに数を増大するという。なお、第1年目に歯が数回交代することが、ベログロフによって観察されている。彼によると、歯の交代は同じ歯が一對一に対応して行われるのではなくて、いく代かの歯の一連の交代の流れの中で進行するという(図5)。

図5. ベログロフ(1940)によるコイの第1年目の歯の交換(下図に示した歯は上図と対応している。下図で交換歯に付した番号は歯の世代を表わし、第1世代の歯は魚の体長が9mm前後で現れ、第5世代の歯が最終的に脱落するのは魚の体長が約60mm付近である)



列性よりもいっそう基本的であることがわかった。ドジョウ科についてもコイ科との類縁性の確立に成功した。この群の歯には、個体発生の過程で混合するという様式で二列から一列へと移行する。

咽頭歯の研究は、ある動物の生態に到達できる見通しをもつものであるが、これは法則性の確立と進化の働きの理解にとって、大きな意義をもっている。

咽頭歯の型と歯数の変化は、疑いなく魚の食べる食物組成の特徴の変化と連繫しているということである。ただし残念なことに、現在のところ、コイ科のまろまろの属や種ごとの餌料の組成については資料が十分得られていない。^{*}

まとめ

現代における形態学の研究のもつ意義とその方法を検討する最初に、ヴァスネツォフの初期の論文をかなり詳しく紹介した。ここに述べられていることのうちには、すでに早く解決された問題や、明らかな誤認もあって、そのいくつかには註釈を加えておいた。しかし、それにも拘らず私が引用した理由は、彼の主張の中心をしっかりと受けとめてもらいたいからである。とくに冒頭の提案は重要なものではなからうか。なお、ヴァスネツォフがその後、それぞれの種について形態と生活を結合し、独得の自然観を展開してダーウィニズムの発展に貢献するに到ったが、その基礎となった研究方式が、この文中にすでに萌芽的に現われている。形態学はそれ自身まじめにすすめれば、必ず進化学説に貢献すると、筆者は固く信じている。

文 献

- Abel, O. (1929): *Paläontologie und Stammesgeschichte*, Jena.
- Arambourg, C. (1927): *Mater. p. l. carte géol. d. Algérie*, 1. s. *Paléont.*, No. 6.
- Baert (1828): *Über Entwicklungsgeschichte d. Tiere*.
- Belogurov, A. (1940): *Comptes Rendus (Doklady) de l'Académie des Sciences de l'URSS*, XXIX, 2.
- * ヴァスネツォフとその学派は後年、多数のコイ科魚類について餌料組成を調べ、発育にともなう餌料組成の特徴が変化する様子を研究した。この問題については、今後再び触れる予定である。
- Boulenger, G. (1904): *The Cambridge Nat. Hist.*, vol. VII.
- (1901-1902): *Ann. Mag. Nat. Hist.*
- Cope, D. (1892): *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 30.
- Cuvier, G. (1817): *Le règne animal*, Paris.
- & A. Valenciennes (1828): *Histoire naturelle des poissons*, Paris.
- Dollo, L. (1902): *Bull. Soc. Belge Géol. Paleont. Hyar.*, XXIII.
- Goodrich, E. S. (1900-1909): *Lanvaster Treatise on Zoology*, vol. IX.
- Gregory, W. K. (1933): *Trans. Amer. Phil. Soc.*, XXIII.
- Günther, A. (1886): *Handbuch der Ichthyologie*, Wien.
- Haeckel, E. (1895): *Systematische Phylogenie*.
- 小寺春人・中村喬 (1975): *地質学雑誌*, 81.
- Kowalewsky, W. (1874): *Paleontographica*, XXII.
- レベデフ (1962): *ダーウィニズム* (渋谷寿夫訳, 1966), 明治図書, 東京.
- Müller, J. (1843): *Abhand. Akad. Wiss. Berlin*.
- (1844): *ibid.*
- Nakajima, T. (1978): (in printing)
- Osborn, G. F. (1902): *Amer. Nat.*
- Pavlov, A. P. (1901): *Mem. Soc. Nat. Moscou*, N. S. XVI, E. 3.
- Regan, T. (1916): *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 18.
- Rendahl, H. (1933): *Ark. f. Zool.*, Bd. 25.
- Schimenz, P. (1905): *Deutsch. Fischerei Zeit.*
- Severtzoff, A. N. (1931): *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution*, Jena.
- (1926): *Jen. Zeitsch.*, 62.
- (1916-1917): *Russk. Arh. Anat. Gist. Emdr.*, t. 1, 1, 3 (in Russian).
- Stensiö (1921-1925): *Triassic Fishes of Spitzbergen*.
- Holmgren & Stensiö (1936): *Handb. vergl. Anat. Bolck-Lubosch*, IV.
- Vasnetsov, V. V. (1927): *R. Zool. jurn.*, VII, 3 (in Russian).
- (1928): *ibid.*, VIII, 1.
- (1928): *Anat. Anz.*, 66.
- (1934): *Trud. Pad. Evol. Morph.*, II, 1 (in Russian).
- (1935): *ibid.*, II, 3 (in Russian).

Walter, E. (1913): Unsere Süsswasserfische, Leipzig.
Woodward, S. (1889-1901): Catalogue of the

Fossil Fishes in the Brit. Museum Nat. Hist.

(1978年3月3日受理)

(論文紹介)

L. Radinsky (1977):

Brains of early carnivores.

Paleobiology, vol. 3, 333-349.

著者はシカゴ大学の解剖学教室にあって、脳の進化について多くの業績をあげている。この論文では、食肉動物の脳の進化に関して、従来信じられていた miacids が creodonts や mesonychids よりすぐれた脳をもつ(脊椎動物の進化下, P.110 参照)という点を、化石の記録にもとずいてくつがえしている。

材料として、3目4科(Mesonychidae, Oxyaenidae, Hyaenodontidae, Miacidae)各数属の内頭蓋型ないし頭蓋の内形雛型化石を用い、新皮質の発達、相対的な脳の大きさ、皮質の褶襞パターンを比較している。

新皮質の発達は嗅脳溝の高さ、背側からの中脳の見え具合、新皮質溝の数、大脳と小脳の接触、大脳の前極と嗅球との接触、等から判断した。それによると、middle Eocene, Hyaenodontidae の Thiniocyon や Tritemnodon, late Eocene の Oxyaenodon, early Eocene, Oxyaenidae の Oxyaena, late Paleocene, Miacidae の Didymictis では、新皮質の発達が悪く、一方、Oligocene, Hyaenodontidae の Apterodon や Hyaenodon, middle Eocene, Mesonychidae の Mesonyx, 等では発達がよい。また、Hyaenodontidae でも Miacidae でも時代が下るほど新皮質の領域が拡大する。

相対的な脳の大きさについては、従来の方法では、脳の大きさが体の大きさに対して、allometry を示さない点と食肉類の相対的な頭の大き

さがまちまちな点に問題があるので、脳係数(EQ)をもちいた。

$$EQ = Ei / 0.12 Pi^{0.67} \quad \begin{cases} E: \text{脳重量} \\ Q: \text{体重} \end{cases}$$

体重は現生食肉類で得られた相関を用いて体長から求め、頭骨しかない時は近縁種で得られた相関を用いて体長を推定した。

その結果、creodonts は同時代の miacids に比べて小さい脳ではなかった。ほとんどの miacids や creodonts の相対的な脳の大きさは現代型食肉類の範囲内におさまる。

初期の食肉類の脳は相対的な大きさの増加と新皮質の拡大という大きな進化傾向を示し、現生と比較すると、2つの傾向は相関しているようである。ただし、こうした一般傾向からはずれるのは、ここで記載した属のほとんどが異なる系統で、脳も異なる比率で進化したためである。脳にみられる主な違いは皮質の拡大のしかたで、late Eocene までの miacids の特徴は溝の屈曲である。

外側溝とシルヴィウス上溝の出現を、視覚と聴覚野の拡大に帰する説と一般的な皮質の拡大に帰する説とがある。また、外側溝やシルヴィウス上溝の屈曲を、聴覚野の拡大に帰する説と一般的な皮質の拡大で生じるたたみこみの必要から説明する説とがある。このような皮質の褶襞パターンの違いが特定の皮質野の拡大によるものか否かは今後の問題として残されている。

(犬塚則久)