生態と進化

A. E. マーソン
K. P. シュミット
農業技術研究所
伊藤嘉昭 訳

江苏工业学院图书馆
藏书章

みすず書房

需要全本请访问 www.ertongbook.com

アルフレッド E. エマーソン ; Alfred E. Emerson

1925年コーネル大學において昆蟲學により哲學博士の學位を受く．その後 Guggenheim 大學の研究員としてヨーロッパに滯在．1929年シカゴ大學教授となり，以來今日まで勤續．世界熱帶地域のシロアリの研究に從う．

伊藤嘉昭

1930年東京都に生る．1950年東京農專農學科卒業．現在農林省技術研究所昆蟲科勤務．專攻昆蟲生態學．

生態と進化

昭和30年4月15日　第1刷發行　　¥ 350.

譯者　伊藤嘉昭

東京都文京區春木町1−22

發行者　北野民夫

東京都千代田區神田錦保町1−33

印刷者　山村榮

發行所　東京都文京區春木町1−22　株式會社　みすず書房

同興社印刷・鈴木製本

目　　次

緒　言

第1章　生態學と遺傳學的變異……4

獲得形質の遺傳，環境によりひきおこされる突然變異，個體數，個體群消長および分散と關連した遺伝的變異，摘要

第2章　生態學と隔離……15

まえがき，空間的隔離，地形的隔離，すみ場所による隔離，周期的隔離，機械的隔離，心理的隔離，生理的隔離，遺傳學的隔離，淘汰による雜種の排除，種の雜種起原，生態學と分類學的カテゴリー，摘要

第3章　適　　應……60

一般的考察，セノゲネシスとパリンゲネシス，相對生長と定向進化，摘要

第4章　自　然　淘　汰……78

まえがき，前適應とすみ場所の選擇，淘汰效果，競爭と淘汰，適應放散と收斂的進化，生態學的位置とホメオスタシス，退行性進化，進化の停滯，生命段階と進化，摘要

第5章　統合された種間關係と生態系の進化……170

まえがき，作用，反作用，相互作用，摘要と結論，生態學と進化に關する結論

參考文献……229

譯者のあとがき……243

緒　　言

生命はすべて，時間とともに前進的に變化する．それは內的・外的環境のあいだの，あまり調和のとれてない關係から，もっとよく調和のとれた關係にいたる進化の系列である．それはまた，外的環境の部分的な調節からより一層の調節への進化でもある．こういう進化の生態學的樣相は，內部の生理學的な調和と生體內のコントロールに對應している．

生物の進化が，宇宙の進化史上でどんな位置をしめしているかはあきらかでない．生命は，蛋白質とその誘導體のような高分子化合物を介在として，物質とエネルギーとの動的な平衡（新陳代謝）をたもっている．生命はエントロピーの一般的な增加あるいはエネルギーの減少を阻止し，また一時的に逆轉させるものと考えられている（Breder, 1942 a ; Schrödinger, 1945）一方ニーダム（Needham, 1943）は生命過程が熱力學の第2法則（エントロピーの增加）にしたがうと考えている．熱力學〔的現象〕と生物の社會とはちがうけれども，この物理的なものと生物學的なものとのふたつの存在樣式は，自由エネルギーの減少にともなって複雜な組織化をしめす傾向において一致している．しかしながら，われわれが知っているような複雜な生物の系〔社會〕は，他の天體のつめたい表面のような，エネルギーポテンシャルの低い環境にはあらわれず，ただ，あまり暑くも寒くもない——水を液體にしておく程度の——溫度の中でのみえられるのである．

ロトカ（Lotka, 1944, '45）は，生物の活動と作用のすべては，太陽熱の最大限の利用と，生活における消費過程および死體の分解による自由エネルギーの最大の放出にむかって進化しているとのべた．いいかえれば，全生態系 註）をより高度な物質代謝の率にむかわせる進化の傾向がある．“この意味で純粹の效果は，生物的自然の系を通じてのエネルギー流動を最大にする”．エネルギー流動の進化にともなう增加の限界は，太陽の放出するエネルギーの地球による獲得と，その終局的な消費に支配されている．

註　生態系 ecosystem——嚴密にはタンズレーによりつくられた生態學の基本單位であって，一定のひろがりをもった動植物の複合 ——群落學における formation 級の單位——に立地をもくわえたものである．しかし本書ではもっとひろく，生物社會程度の意味につかわれている．

しかし，本書では生命のあらわれのこういう宇宙的意義をはなれて，進化にともなった變化と，このような變化の直接の履歴を研究しよう．生態學はこの問題の研究，とくに隔離と適應の分析に大きい貢獻をするだろう．他の生物科學とくに遺傳學はいろいろな進化の問題をとりあつかう．生物學のすべての分野が進化の研究に影響し，進化に作用する諸要因の分析のための資料を用意する．生命系の進化の新らしい知識は，次のような多くの本に紹介されている（Fisher, 1930 ; Morgan, 1932 ; Robson および Richards, 1936 ; de Beer, 1938 ; Huxley, 1940, '42 ; Goldschmidt, 1940 ; Dobzhansky, 1941 ; Mayr, 1942 ; Simpson, 1944 ; White, 1945).

生態學は，進化のことを強調した19世紀ナチュラル・ヒストリー〔博物學〕の枝わかれであるにかかわらず，最近の生態學者は發展している進化論の問題について沈默しがちである．これは，進化論のなかで生態的適應の問題が中心的な位置をしめることを考えるならば意外なことである．ラマルクとダーウィンは，かれらの進化學說において主題を適應においたし，ワレースは生物のすべての特徵を適應とみなした．狹い意味での適應は，度合こそことなれ，いろいろな種の起源に關連しているのだが，われわれは進化の要因を適應の增加とむすびつけないで考えている．

進化に影響するおもな要因は遺傳的變異（hereditary variation），繁殖機構に關する隔離（reproductive isolation）および自然淘汰である．われわれは，順次これらについて論議し，次にそれらの相互關係の總括的な說明をしようと思う．また，われわれは種々な證據をもって進化の生態學的な原理を立證したい．この本では，この問題の歷史的發展よりも，むしろ最近の觀察が參考にされている．引用した文獻にはしばしば歷史的なものも含まれるし，本書〔原著〕の2～3章に短い歷史的展望がそえてある．註

註 原著の13~72頁にあたり W. C アリーが "The Histoiy of Ecology" と題し原著のまえがきのような形で生態學の歷史を相當くわしく述べている．出來れば本譯書の附錄のような形でその紹介をしたかつたが，頁數の都合で割愛の止むなきに至つた．原著をよまれる讀者のことを思つてその主要な大筋だけを譯者の解釋も入れ次にのせておく．

I 生態學の背景と1900年以前の發展
前史，反應生理學，個體群と環境との關係，進化：斗爭と共同，ナチュラリスト，共同體概念の成立，應用生物學

II 今世紀における生態學の發展
その主だつた特徵をいくつかあげると

需要全本请访问 www.ertongbook.com

1) 植物生態學における遷移學說の展開にともなつて，とくにアメリカで遷移學說を中心とした動的な體系がきずかれた
2) それと關連して植物・動物をひとまとめにした生物生態學の立場が自覺された
3) 陸水學や底棲生物の研究における食物連鎖の認識が生物經濟學という一分科にまで發展した
4) 生存競爭說の實驗的說明と個體群變動理論の實驗的檢討
5) ナチュラリストのあとをついだ行動學と生物社會學の新發展
6) 生態學における統計學的方法の普及

第1章　生態學と遺傳學的變異〔註〕

獲得形質の遺傳　ラマルクの有名な獲得形質の遺傳說は，19世紀はじめに得られた材料によって，しばしば生物の合目的協同をともなう，環境の想像上の直接的作用で，もっともらしく適應の起源を說明している．古典的なラマルク主義者の考えのひとつの批判は，後で論議される若干の生化學的作用の場合をのぞけば，多細胞生物においてその體細胞により獲得された形質が直接的方法（刺戟に對應した反應）で遺傳子や染色體を變化させるような機構はまだ發見されてない，という點にある．體細胞によって獲得された形質の遺傳には，このような機構の存在を必要とするが，われわれの遺傳子系の生理學の知識は，こういうラマルク主義的機構の存在を支持しない（たくさんのラマルク主義の論爭的な部面が次の人々によって考察された—— Detlefsen, 1925 ; Morgan, 1924, '30 ; Dobzhansky, 1946a ; MacBride, 1936, '36a ; Lysenko, 1946 ; Zirkle, 1946 ; Howells, 1947).

完全な生物體をつくりだすための能力が，體細胞組織の發育のなかで（ハエ *Miastor* の8細胞期のような初期に）しばしば失われる．それは生物體のある組織や部分においては——植物的に〔根によって〕繁殖する植物や，芽生え (budding) によってふえる腔腸動物（*Hydra* と *Planaria*, Hargitt, 1944）などでは成體においてさえも——失われない．

體細胞と生殖質は，ある場合〔群體をつくる動物など〕にはそれらが特殊化した多細胞生物の個體におけるよりも分離している．ダーウィンはラマルク說を反ばくするために中性昆虫 "neuter insects" の例をひいたが，これはラマルク主義の影響なしの適應的な進化の最良の例である．

社會性昆虫の不妊の階級 caste〔働らき蟻や兵隊蟻〕によって，たとえば兵隊シロアリによって獲得された形質——それはかれらの防衛的機能にとって大きな效果をもつのだが——は子孫につたわることができない．遺傳的な構成者である繁殖階級〔女王と雄〕は，この不妊階級の適應した形質を獲得していない．さらに（眞正シロアリ科の兵隊アリのように），不妊階級が異常な條件の

註　原書の第31章にあたる．

もとでさえ絕對繁殖できないような澤山の例がある．ダーウィンが指摘したように不姙階級のこうした適應的進化は，個體よりもむしろ群體に對してはたらく自然淘汰によって說明される（150, 155～6, 164～8 各頁をみよ；Weisman, 1893；Emerson, 1939, '39, '47；對立的な見方としては Eldridge, 1925）．

環境によりひきおこされる突然變異　遺傳子と染色體系（ゲノム）の突然變異の原因はおもに遺傳學者の領域である．そして生態學者は，ただ自然環境がみちびく突然變異のみに，それも部分的に關係をもっている．

實驗室內で，X線，中性子，放射能，宇宙線，紫外線，熱および藥品（コルヒチン，sanarine，硫酸銅，イペリット——Auerbach, Robson および Carr, 1947）は永續的〔註〕な遺傳子やゲノムの突然變異をおこす．放射線の色々な波長はほとんど影響がなく，突然變異の出現頻度〔以後單に頻度とよぶ〕は，ただ作用の量のみに依存する．それは高濃度であろうと低濃度であろうと（早かろうとゆっくりであろうと）あるいは妨害があろうとなかろうとかわりがない（Bodenheimer, 1938—148頁）．カラシ油（allyl isothiocinate）は自然界でふつうのカラシナのような植物（*Brassica nigra*）や他の十字科植物にみいだされるが，キイロショウジョウバエ（*Drosophila melanogaster*）の突然變異の增加（X染色體で，對照區の 0.4%に對し，2.2% におよぶ致死因子の發現がある）に影響することによってそれと知ることができる．

これらの突然變異をおこす働らき手（agent）のどれも，遺傳子の座を淘汰したり，あるいは結果的にえられる突然變異の方向を制限したりはしない（特別な，または適應的な效果については7頁で論議する）．突然變異の效果は生長の加速あるいは抑制のどちらかとしてあらわれる（Glass, 1944）．

突然變異のつよさ〔mutation pressure，突然變異效果，突然變異壓〕は，生態學的な因果關係をほとんどもたない（Timoféeff-Ressovsky, 1940）．トウモロコシ，ショウジョウバエおよび人間では，1世代に1遺傳子あたり 10^{-5}～10^{-6}の率で自然に突然變異がおこっている．いくつかの遺傳子は高い突然變異率をしめすが，大部分のものははるかに低い．たぶん蛋白質の化學的安定性にちがいがあるためであろう．

註　self-perpetuating あるいは autocatalytic：自己接觸反應的・自己觸媒的．この場合には突然變異した遺傳子が染色體分裂に際し，自己とおなじものを生じ，したがって變異がひきつがれること．

プロー（Plough, 1941, '42）は，突然變異の頻度が溫度の增加とともにファントホッフの曲線にしたがってふえることをしめし，このことが，たぶん熱帶地域に屬する〔生物の〕種類數が莫大なことを說明するのだろうと示唆した．ライト（Wright, 1952）は，突然變異の增加の影響を分析し，それはその種のしめる地域の擴張と，種の適應程度の平均的な低下をもたらすであろうと指摘した．淘汰の減少も同樣な效果をあらわす（Herre, 1943）．突然變異の增加は，ときどき適應性の增加をもたらすような，珍奇で有利な突然變異を增加させる．變異性の幅の增加によって，よりおおくの突然變異が適應の方向をかえる．突然變異率の減少は，淘汰效果（selection pressure）が增加したときとおなじような作用をしめすが，それは變異性（valiability〔註〕）を減少させ，また新奇で有利な突然變異の機會を少なくし，適應的進化の方向をかえることができる．けれども，突然變異率のちがいは，現實にみとめられている種の分化の大部分を說明するには不適當である．なぜなら，他の因子がほとんどいつもより强い影響をもっているからである．

高い突然變異率はかならずしも進化の過程で利益とはならない（第1圖）．突然變異は普通すでに存在する適應にとって有害であり，また遺傳的なメカニズムの役割は創造的であるよりもむしろ保守的である．より高いポテンシャルの突然變異率は，突然變異率の低い系統の淘汰〔選拔〕によって釣合っている．突然變異の率が適當であることが，それ自身適應形質であるという證據があり（150頁をみよ），くわうるに，いくつかの他の效果は突然變異率の效果を不明瞭にする．シンプソン（Simpson 1944—62頁）は，"突然變異率が進化の速度におよぼす積極的な結果は，その突然變異のおこる時間の相對的な長さによってのみならず，絕對的な長さによっても影響されるらしく，このことは突然變異がおこりうる個體數の絕對値にも依存している．すなわち（個體群の大きさ×時間の長さ）／世代の長さ　に影響されている"と述べた．シンプソンは化石の記錄が進化の率，變異性および世代の長さのあいだにあまり密接な關係をもたないことから上記の事實を明らかにしたのである．"フクロネズミは短い世代をもち，ゾウはもっと長いが，ゾウの進化はフクロネズミの何倍もはやかった"（100, 112, 143頁を見よ）．

熱帶地域はしばしばより多くの隔離をみちびく要因と生態的地位（ecologi-

註　この場合，變異の內在的能力ではなく，結果としてあらわれた變異性を指す．

cal niche)〔註 とをもっているが，溫度があたたかいためにおこる突然變異の增加よりも，むしろこのことの方が種の非常な分化のよい說明となろう．ダーリントン（Darlington, 1943）は溫度の範圍のちがいがあまり大きくなければ，島嶼のゴミムシ相は，接近した大陸のそれが個體數の少いたくさんの種で形成されているのに反し，非常に個體數の多いわずかの種によってしめられる場合が多いことを見出した．マイルとサーヴェンティー（Mayr と Serventy, 1944）は“より小さい島ほど，またもっとも近い大島や大陸からよけい離れている島ほどわずかの種類しか見出されない”と結論している。ニューギニヤは島嶼性の野鳥509種を有し，ソロモン群島は138，フイジー諸島は54，サモアは33，ソサエティー群島は17，マーキース群島は11，ヘンダーソン島は4種と減少し，イースター島には1種もいない．隔離の度合だけでなく，すみ場所の數〔豐富さ〕もうたがいなくこれらのデータに關與している．

われわれは，ここで環境によりひきおこされた突然變異が，それをひきおこした要因〔働らき手〕に對して適應的に反應する若干の例を考えよう．體細胞組織と生殖細胞組織とのあいだ，あるいは細胞質と核の原形質のあいだにわずかなちがいあるような生物體において，原形質の直接的變化は，もし自己觸媒作用がおこるなら，環境の誘導者に直接に適應した遺傳的變異をもたらすであろう（Sturtevant, 1944）．また，もしひとつの遺傳子がひとつの抗原體（antigen）をつくるならば，この抗原體によってつくられた抗體(antiboby)は，抗原體とおなじように遺傳子に反作用をおよぼす（S. Emerson, 1944）．これも刺戟と機能的に關連した反應をともなって誘起された突然變異のひとつの形である．

誘起因子（inducing agents）への遺傳的反應の例は線虫綱の肺炎菌類(pneumococci)についての實驗で見出されている．もし不適當な物理的，生化學的または榮養的條件のもとにおかれると，有毒の肺炎菌（*Diplococcus pneumoniae*)の30番目に知られた血淸學的な型の反應相は毒性包殼形成能力，免疫學的特徵およびコロニーの形成などの變化をおこす．これらのいくらかは分離あるいは退化した性質を生じ，その結果できた退化型はそのもつ獨特な抗原形

註　生態學的地位とは，それをはじめてつかったエルトンによれば，生物社會の中である特定の場所をしめるべき“生活のモード”であるが，アメリカの生態學者は單に“すみ場所”ぐらいの意味でも使うことがある．

質（polysaccharide haptene）をうしなうが，この種の色々な血清學的な型に共通の抗原作用はうしなわれない．最初の型は，退化した型から感受性の高い動物による繼代培養によって，また退化型の免疫化によりつくられた抗血清（antiserum）をふくむ培養基における群體の生長によって，あるいは退化した型の生育する培養基に高熱殺菌した原型の有毒培養物をくわえることによって，つくられる．もし他の型の殺菌した有毒培養物を退化型のところに入れると，殺菌した培養物の供給源と關連した遺傳的に固い型に更新する（White, 1938-117頁；Morgan, 1944）．

このような型の轉換をひきおこす物質が，type III の肺炎菌の抽出物から分離，同定された（Avery, MacLeod, および McCarty, 1944）．それは炭素，水素，燐の百分率（それぞれ 34～35, 3.7～3.8, 14～15%）が sodium disoxyribonucleate (tetranucleotide)〔註〕として計算されたものとよく一致している．この型の核酸が高等生物の核と染色體に見出される事實は，肺炎菌類において遺傳的な物質が直接に作用しているという說を信じさせる（Morgan, 1944）．

大部分の生物において，生殖質は體細胞質によって緩衝され，核は細胞質によって緩衝される．しかし，細菌やわずかの他の生物では外的環境が生殖遺傳機構と直接物理・化學的に接觸している（Hinshelwood, 1944）．

增殖の早い莫大な數の微生物に對して作用する淘汰は，幾日かの間に增殖のおそい高等動物における何世紀にもおよぶ淘汰の作用とおなじ位に，その作用形態を明らかにすることができる．新らしい培養基に對する細菌の適應の一部は淘汰による〔適應しないものの〕排除（selective elimination）の結果であるが（Lewis, 1934；Braun, 1945；Severens および Tanner, 1945 また 56～58 頁をも見よ），肺炎菌類においては環境の效果は直接的である．ゾンネボーン（Sonneborn, 1943）は，肺炎菌の特殊化していない型への變形あるいは他の型の高熱殺菌した細胞で處理したときの抗原型の轉換が，ある要因を取りのぞいて，他の遺傳子を活性化するところの他の要因に置きかえることと，結果においておなじであると指摘した．アヴェリー等（Avery, McCleod および McCarty, 1944）の生化學的研究によれば，形質をあらわす核物質自體がおきかえられることさえ可能である．

註　よくいわれる DNA のナトリウム鹽．

需要全本请访问 www.ertongbook.com

長い世代を通じて獲得された遺傳的形質の表現にとっては遺傳子と細胞質の兩方が必要である（Sonneborn, 1942）. 細胞質の中の形質が最初に存在するときに，遺傳子はそれをもっと生產することを刺戟するだろうが，細胞質中の諸要因なしに形質をつくることはできない（Sonneborn, 1945a, 1948）. スピーゲルマンとリンデグレン（Spiegelman & Lindegren, 1944）は，數種のイースト（あるものは細胞分裂をへ，あるものはへていない）が，ガラクトーゼを醱酵させるのに必要な酵素の一組を獲得する能力について實驗をおこない，次のことを結論した. これらの適應は，（1）均質でない個體群から，もとめる形質をもった既存の變異個體が自然淘汰されること，（2）個體群の酵素作用の增加をもたらす均質な個體群の全成員におこるところの培基による新らしい酵素の誘發，（3）自然淘汰および淘汰された個體における誘發作用のくみあわせ，の3つのことからもたらされる（Spiegelman, Lindegren および Lindegren, 1945；Spiegelman および Kamen, 1946).

ダーリントン（1944）は遺傳の機構のシステムをいくつかにわけることを提案した. すなわち，（1）核系（染色體上の遺傳子），（2）微粒子系（corpuscular system，綠色植物におけるプラスチドまたはプラストジーン），（3）分子狀の系（molecular system プラズマジーン——細胞質内にあって不可視であり，平衡のたもたれる範圍内で化學的に變化しうる）である. ダーリントンの核系は（a）遺傳子機構（b）染色體機構のふたつにわけられる. 遺傳子の變化とともなわない染色體の異常と倍數化は遺傳的變化（hereditary modification）をつくりだす〔註〕. これらの系はすべて細胞内で相互に關連している（Sonneborn, 1945, 1945a).

プラズマジーンはウイルスと非常に似ており（Altenburg, 1946；Sonneborn, 1948），どちらも構成物質としてデソキシリボ核酸を要する蛋白質である. 突然變異をひきおこす作因に對して適應的に反應するように誘起された突然變異のあるものは，核ジーンよりむしろプラズマジーンによるものであろう（Spiegelman, Lindegren および Lindegren, 1945).

遺傳子の作用，あるいは環境のはたらきによってつくられた細胞質の特徴

註　しばしば mutation＝遺傳的變異，modification＝非遺傳的變異と譯されているが，本書では mutation（いわゆる突然變異）をともなわない變異を modification とよんでいる. このことばには適譯が見出せなかつた.

は，何世代かは持續するが，持續的な自己觸媒的增加がないので漸次に失われる．この現象を連續變異（*Dauermodifikation*）とよぶ（Jollos, 1932；Taliaferro および Huff, 1940；Hoare, 1943；Caspari, 1948）．こうした細胞質による形質の保持 "cytoplasmic lag" は，とくに初期の研究者達によりラマルク遺傳の例として說明されたが，ゾンネボーンは少くとも幾つかの例では遺傳子と細胞質の相互關係を考えにいれたメンデル的遺傳で說明できると說いた．遺傳子は常に自己觸媒的である．自己觸媒作用は細胞質系でもみいだされるから，そういうときはプラストジーンやプラズマジーンによる細胞質的な遺傳が可能である．變化が環境によって誘發された場合でも，それが遺傳して刺戟に對し適應した場合でも，それはラマルク的であるわけではなく，體細胞により獲得された形質の遺傳を是認するラマルク主義の學說を辯護するには役立たない．

個體數，個體群の消長および分散と關連した遺傳的變異　"基本的な進化の過程は……遺傳子（あるいは染色體）の發現頻度の變化である"（Wright, 1945—415頁）．ある種が部分的に隔離された多くの地域的個體群（11～13頁）に分割されており，かつそのそれぞれが獨特の平衡をもった遺傳子の型を固定する傾向をもっているような場合，そういう種は個體群のあいだに起る雜交を通じて莫大な變異性（potencial variability）をもつにいたる．淘汰はグループを單位として作用することができる（149頁）．

外部的な原因から部分的な〔種の分布の〕不連續がもたらされたときには，グループ間の遺傳子の組みかえは，個體群のかさなりあっている狹い地帶に制限されると思われる（Huxley, 1939a）．統計學的に確かめられているように，棲息密度の高いふたつの地域のあいだに，密度のごく低い個體群のあることは，自由な遺傳子の流動〔註〕を妨害する．そしてそれは，兩側の密度の高い地域にことなった遺傳子型をつくりあげるための遺傳子の固定，突然變異および淘汰を可能にする（25頁）．より調和的でより繁殖力のあるこれらの密な個體群がすみ場所をひろげると，中間型のすむ中間地帶はだんだんせまくなってしまう（48頁）．

少數個體のあいだでの近親交配は個體群の均一性をますので，個體數の多い

註　增殖と交配を通じて遺傳子が個體群から個體群へと移ること．

種が，少ない種よりも一般に變異性が大きい（Fisher, 1937, Mather, 1943）個體群の大きさには臨界點があり，それは變異性發現に多少の增加がおこる點より上にある（Simpson, 1944—67頁）．小さな個體群では，〔配偶者の〕選擇が偶然におこり，突然變異と遺傳子頻度の固定は機會的におこなわれる．小さく〔分割されており，しかも相互の間で〕雜交する個體群〔註1〕をもたらす要因は，氣候，捕食者あるいは傳染病による個體數の徹底的な減少や世代交番をする季節的多型種（cyclomorphic species）における實際に雜交する個體群の減少，および，テリトリー制，群體形成，移動（emigration〔註2〕），更には分散（dispersion）などにより新らしく地理的に隔離された個體群の一部の定着によっても，もたらされる。

均一な條件のもとで遺傳子I^Aによっておこされる人間の赤血球內のイソグルチノーゲン——*A*グループとよばれる血液をつくる——は，ペルーのインデアンにはまったく存在しないが，合衆國西部のblack-footインデアンには多い（Strandskov, 1941）．これは小さなグループが移動して，機會的にこの遺傳子の非常にことなった頻度百分率をえたものだと考えられた．この場合の遺傳子は，積極的な淘汰からも，消極的な淘汰からもはなれた，中立的なものとみなされる．もし大きなグループが移動した場合には，そのグループにおける遺傳子頻度はもとの個體群のそれに近くなる確率が多いであろう．たとえば，アメリカと西アフリカの黑人の血液型の出現頻度はおなじである．

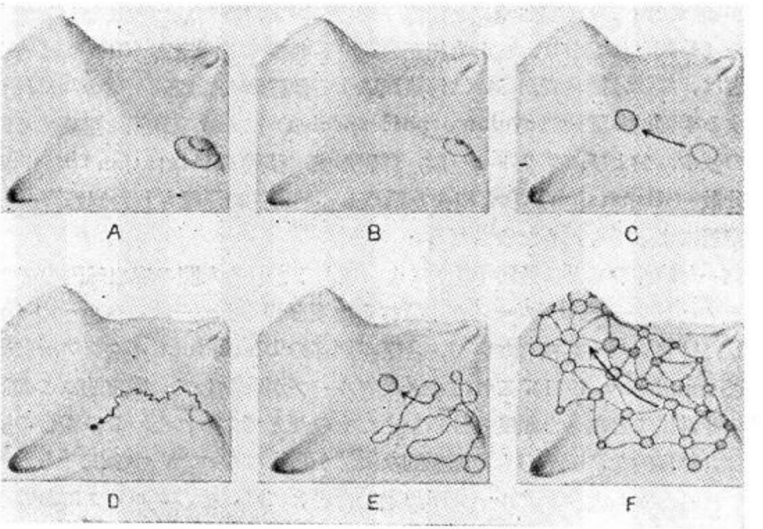
もし小さな個體群が隔離されると，遺傳子の機會的な組合せが固定して非適應的な分化をもたらすことがある（Wright, 1937）．ライト（1941）は〔ふたつ以上の個體群の染色體の間の〕相互の轉位の固定について次のように結論している．“このような固定は，數の極端な減少によって澤山の隔離された個體群をもった種を例外とすれば，有性生殖をのぞいてはめったにおこらない．一番（固定に）有利な場合は，小さく隔離された地域の個體群がしばしば滅亡に頻し，しかもそれが他の地域からまいこんだ移住者の子孫によって回復するような場合である”．

小さな個體群のなかだけで極度に近親交配がつづくと，有害な遺傳子を固定

註1　こういう個體群の存在が變異性も增加させるものとして重視されているのである．

註2　鳥の渡りのような往復移動も通常migrationとよび，ネズミ，飛蝗などの突發的で起點にもどらぬ移動をemigrationとよぶ．

し，隔離された個體群を弱めたり消滅させたりする．機會的な突然變異は適應的であるというよりむしろ退化的である（Wright, 1942）．もし淘汰系數（selecltion coefficient（s）92頁）が0.001であると個體群の臨界的な大きさ



第1圖　大きさを異にし遺傳子組合せの“場”における條件を種々異にする集團の變化を示す模式圖．最初の場（點線でかこまれた部分）と方向（矢）との關係であらわされるすべての可能な組合せ．

A．突然變異が增すか淘汰が減じた場合，4NU，4NS はきわめて大．B．淘汰が增すか突然變異が減じた增合，4NU，4NS はきわめて大．C．環境の質的變化を生じた場合，4NU，4NS はきわめて大．D．强度の近親交配が行われる場合，4NU，4NSはきわめて大．E．同系支配のあまり著しくない場合4NU，4NS は中位．F．地方的品種に分化する場合 4nm 中位．Nは個體數（種），Uは1代當りの遺傳子からの突然變異率，Sは淘汰系數，nは系統の個體數，mは種の安定をともなった個體群の交換（Allee, 1938, Wright, 1932より）(註)

註　說明についてはドブジャンスキー著駒井・高橋譯“遺傳學と種の起源”268—270頁を參照のこと．

500748

は500匹であり，Sが0.01ならば個體數は50匹でよい．中間的な大きさの個體群は，ときに淘汰の方向を轉換させるように作用する機會的〔無方向的〕變異の條件をつくる．"遺傳子頻度の系はその運動において連續的に保たれ，これは同時に直接の淘汰によって達せられない適應的な組合せをつくりだすところの試行錯誤過程をあたえる．" 適應的進化の條件は，機會的に支配する個體群では，あまり小さかったり大きかったりするよりも中位の大きさの方が有利である．もし大きな個體群が小さな——しかし完全には隔離されていない——たくさんのグループにわかれると，遺傳子頻度の機會的な放散とグループ間の淘汰が進化の前進にとって最良の條件をつくる（第1圖，Wright, 1937, 1945—416頁，1948a；Erickson, 1945）．交配のシステムは，全一體であるグループの適應形質であり，淘汰效果を受けやすい（Mather, 1943；Wigan, 1944）．

アブラムシ，マラリヤ病原體，サビ病菌，蘚苔類，シダ類などのような有性相の個體群のあいだに時々おこる交雜をともなう世代交番と，無性生殖とを通じての遺傳的變異の固定は，ときには地理的・生態的要因により部分的に隔離されている有性種の個體群と同樣の進化をなす（Banta, 1939a）．

エルトン（Elton, 1930）は自然界の個體群におけるる遺傳子頻度と個體數の關係をあきらかにするためにホクキョクギツネ（*Alopex lagopus*）をもちいた．本種は極地にちかく分布していて，冬期に特に顯著となる白と青のふたつの色相をもっている．我々の知る限りではこれらの色の相は適應的に分化したものではないが，全體としての種の色は適應的である（Butler 1945によればアカギツネ *Vulpes fulva* は色の相によって生存率がちがう）．一般に白と青の色相はホクキョクギツネの全棲息圈を通じてみいだされるが，ある島には青しかいず，カムチャッカ半島には白のものしかいない．また極端に北の地方では青は300匹に1匹の割合でしかあらわれない．兩色相の動物は，それらが同じ地域にいるときはともに生活し，おなじ習性をもち，たやすく交雜する．白い相が青くなるようにはたらく突然變異效果は低い．

このキツネの個體群は個體數をいちじるしく變動させ，飢饉，傳染病および突然の移動（emigration）によって3年から4年のピークをしめす．3萬年のあいだに約8,000回の飢饉があった．エルトンによれば，もしこのキツネの個體群が最大出現時の個體群のほんの一部分ぐらいの低さまで減少するならば，ごくまれに起る青の突然變異さえ機會によって地域的個體群に確立し，そ

れが個體群の增加の期間に擴張して澤山の青ギツネがあらわれるようになる．次の減少期に，ある場合には青ギツネのみが機會的に生きのこり，こうして青のみで構成された地域的個體群が確立する．このようなわけでエルトンは機會的におこる〔個體群の〕滅亡と定着が進化の重要な要素であると指摘した．

白ギツネと青ギツネの例以外にも，地方的な個體群に外觀上適應的でない變種が確立している澤山の實例をあげうる．アジアでは出現率が高いがアフリカでは低いクロヒョウ，エリー湖における黑化したシマヘビ（garter snake），クロオオカミ，黑いジャコウネズミ，黑ギツネ〔銀狐〕および中部ユーコン峽谷の黑いヒツジ〔カナダからアラスカにかけてのロッキー山中に產する大角羊の1種で black bighorn とよばれる〕などがその例である．もちろん適應の事實——たとえばニューメキシコの黑い溶岩の上にいる黑いケッ齒類——がしめすように，淘汰はすでに確立されている遺傳子の影響範圍を急速に增加させうる（54，93～94，122頁を見よ）．

地方性(regionarity)をもたらすような行動はしばしば遺傳學的基礎をもっているが，それはまだ下しらべの段階にある．歸巢性（個體的な傾向）は個體群を隔離する傾向があるが，何年もかけたバンド標式法による鳥の研究は，ツバメなどの個體がかれらのうまれたところの近くにかえり，それが小さな個體群の中だけの近親支配をもたらすことをあきらかにした（Nice, 1934, 1937, 1941）．このような傾向の進化史上の役割は，個體群の消長の際の極端な減少や大きな個體群の地理的，生態的分割と同樣である（Emerson, 1943；Thorpe, 1945；40～41頁をも見よ）．

條件づけられた行動の結果である一夫一妻制，一夫多妻制，多夫一妻制なども個體群の增殖型式に作用し，進化に參與する．小さな隣りあったサブグループのいろいろな增殖のしかたを通じて，近親交配の度合は個體群の分化に作用をおよぼす（Wright, 1946；19頁をも見よ）．

結論　個體群の增殖型式（breeding structure）は個體數と交尾の樣式によって影響され，交雜する個體の數は要因の變化によって變化し，こうした變化は遺傳子や染色體の頻度と突然變異の固定の確認に影響をあたえる．だから，個體群遺傳學は進化に興味をもつ生態學者にとってふかい關係があるといえよう，

需要全本请访问 www.ertongbook.com