

Title	(研究ノート)非ダーウィン主義的進化説の可能性
Author(s)	中村, 雅之
Citation	年報人間科学. 9 P.177-P.190
Issue Date	1988
Text Version	publisher
URL	https://doi.org/10.18910/5866
DOI	10.18910/5866
rights	
Note	

Osaka University Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

Osaka University

大阪大学人間科学部（一九八八年三月）

『年報人間科学』第九号一七七頁—一九〇頁

〔研究ノート〕

非ダーウィン主義的進化説の可能性

中
村
雅
之

非ダーウィン主義的進化説の可能性

ダーウィンが「種の起源」の初版を世に出してから、すでに一世紀以上の時が経過した。発表以来、さまざまな反論にさらさられた自然選択説も、今世紀に入って急速に発展した集団遺伝学の支持を受けて、総合説として確立し、一九四、五十年代にはこれ以外の進化仮説は考えられないかのような勢いをえた。ところがその後二十年以上を経て一九八二年にダーウィン没後百年を迎えたとき、事情は一変していたのである。断続平衡説（後述）、中立進化説など非ダーウィン主義的進化説が無視できない勢力となり、とくにシカゴで行われた進化学会ではこうした新勢力と正当派との間に、ときに激しい応酬がなされた。

本稿は、総合説を批判するこのような進化論者の論点を整理し、その可能性を探ることを目的とする。本稿でとりあげる非ダーウィン主義的進化論者は、グールド、スタンレーらの「断続平衡論 *The theory of punctuated equilibrium*」の唱道者が中心となる。断続平衡論は、化石記録をもとに、種は総合説が唱えるように漸進的に進化してきたのではなく、形態にほとんど変化のない長期の平衡期間と、短期の急速な新種の形成期間との繰り返しによって進化してきた、と主張する。従来、化石記録の中に、自然選択説の漸進観にしたがえば当然存在するはずの、例えば属と属を結ぶような中間化石が見つからないのは、化石記録自体の不十分さのせいによって

きた。これを断続平衡論は、もともとそのような中間化石は存在せず、新種の形成は中間種を介さない不連続な過程によって起こるとしたのである。本稿は断続平衡論そのものを検討するのではなく、その唱道者たちの提唱する非ダーウィン主義的進化説の検討を主眼とする。断続説自体は、化石記録に見られる進化の様相についてのひとつの解釈である、と言えよう。この解釈を支持するために断続論者は、さまざまな非ダーウィン主義的進化機構を案出してきている。本稿の検討対象となるのはこうした機構のほうである。以下、総合説の主張を四点にまとめ（一）、それに対する反論を検討し（二）、最後に正統派の再反論を含めて論議の成果を見定めたい（三）。

総合説（この名称はJ・ハクスリーの手になる）は、ダーウィンの提唱した自然選択説とメンデル以降の集団遺伝学とを二本の柱として今世紀初頭に確立した。まず一方の柱であるダーウィンの自然選択説は、次のダーウィン自身の言にきわめて簡潔に要約されている。

「どの種でも生存していられるよりずっと多くの個体がうまれ、したがって頻繁に生存闘争がおこるので、なんらかの点でたとえわずかでも有利な変異をする生物は、複雑でまたときに

変化する生活条件のもとで生存の機会によりめぐまれ、こうして、自然に選択される。遺伝の確個たる原理にもとづき、選択された変種はどれもその新しい変化した形態をふやしていくことになる。」

(ダーウィン、p.13)

この引用から分かるように、自然選択説自体は、生物集団内である変異をもった個体の増減に関する考え方であり、必ずしも新種の形成についての仮説ではない。ただダーウィンは、そして総合説の支持者も、こうした集団内の個体の有利な変異が自然選択によって蓄積され、それがいつかは種の限界を越えて(すなわち相互交配が不可能になって)新種が形成される、と考えたのである。ダーウィンは、遺伝の仕組みを知らずに自然選択説を提唱したのだが、メンデル以降の集団遺伝学の発展は結局、期せずして彼の立場を支持するものとみなされるに至った。右の引用の「たとえわずかでも有利な変異」という表現から分るように、ダーウィニズムは生物集団内にごくふつうに見られる変異が自然選択によって徐々に蓄積され、ついには種の枠を越えたと考えるために、ごく微小な変異が進化の素材であるとする。そして、大突然変異がほとんど致死的であるという、フィッシャーの見解は、ごく小さな有利さであっても、それが遺伝しうる性質であれば、自然選択によって蓄積され集団内に広まってゆく、とするダーウィニズムの立場に対する格好の補強となった。(後述のように、こうした立場が断続論者によって「漸進主義」と呼ばれ、批判されることになるのである。)

以上のような総合説の特徴は、次の四点にまとめることができ

る。

(1) 自然選択の作用の性質…自然選択の作用は、新種を生み出すような革新的なものである。

(2) 選択の理由…相対的な有利さをもつ個体、すなわち環境に適応した個体を選択される。

(3) 還元主義…種間変異は個体間変異に還元される。

(4) 変異の規模…変異は遺伝子型に関しても表現型に関しても、つねに微小である。

非ダーウィン主義的進化説は、以上のような四つの仮説それぞれについて、対抗仮説を提出している。すなわち、(1)に関しては、自然選択の進化における中心的役割を認めず、(2)に関しては、非適応的な要因(外適応、構造的束縛)を、以下(3)創始者原理、(4)大変異説が対置されるのである。以下、順を追ってこれらの仮説を概観することにしたいが、その前に用語上の注釈を加えておかなければならない。

断続論者は総合説に全面的に反対するわけではなく、その中でも彼らが「漸進主義」と呼ぶ側面に反対する(Gould, 1982)。漸進主義とは彼らの性格づけによれば、種内の微小な変異の蓄積によって新種が形成される、とする立場である。後述のように断続論者は、こうした漸進的過程によっては種形成は起こらない、と考える。進化の平衡期には、まさに総合説が述べるのとおり過程が起こっていることを認めるのである。(ただ、これは種の分化・形成にはかかわらないのだから、進化の主要な過程ではない、と

考えるのである。)そこで、以後は断統説の反対する立場を指す場合には「総合説」の語を使わずに「漸進主義」という呼称を用いることにする。(グールド、スタンレーらは、もうひとつ、総合説の「適応主義」と彼らが呼ぶ側面にも反対するが、これについては「適応に対する反論」の項で扱う。)

二

(1) 自然選択に対する反論

(a) 事例の評価

自然選択の確実な証拠として、繰り返し引用されてきた観察がある。それはケトルウエルが観察した、蛾の一種であるオオシモフリダシヤクの工業暗化の例である(ケトルウエル)。かいつまんで言うと、大気汚染によって木の幹が黒くなり、明色型のオオシモフリエダシヤクが鳥に見つかりやすくなった結果、数が減ってゆき、それまで少数派だった同種内の暗色型が逆に見つかりにくくなって集団の大半を占めるようになった(一%から九八%になった)、という観察である。これは、進化に関する多少ともまとまった文献には必ずと言ってよいほど言及されている有名な事例である。しかし、それだけに批判も数多く提出されている。まず、これは確かに自然選択の例ではあるが、種全体が進化した例ではない、という反論がある。汚染地域の蛾がすべて黒化したわけではない(スタンレー、

p.168)。また、この程度の変化を進化の例として扱うのは不当であり、「黒化型と野生型は、まだ種どころか変種の差ですらなく、単に異なる品種間の存在比率が変わったというだけである」という指摘もある(長野敬、p.62。またヒッチング、p.63、八形、p.175も参照)。

以上の二つは、工業暗化が自然選択の例であることは認めている。しかしさらに、自然選択の例としても疑問である、という批判もなされている。工業地帯でない田舎でも黒い蛾と白い蛾の消長が観察されているのだから、環境因だけでは暗化を説明できないというのである(今西・柴谷 p.163)。この問題の最終的な決着はもちろん個々の事例研究に委ねるべきだが、工業暗化は自然選択の例としても疑問があり、まして種の枠を越えるような「進化」の例としては扱えない、というのが現段階での妥当な態度であろう。

(b) 自然選択の役割

さらに自然選択の作用の性質に対する見解も、断統説と漸進主義とは大きく異なる。自然選択は、漸進主義の言うところでは、有利な形質をもつ個体を集団内に抜ける働きである。ところが自然選択は実際にはほとんどの場合、集団全体の形質を徐々に変化させるようには働かず、まったく反対に、集団の平均からはずれた形質をもつ個体を排除し、集団全体の変化に抵抗する機構であることが分ってきている。この型の自然選択は、とくに「正常

化選択」と呼ばれる（松永、p. 209）。木村資生は「安定化淘汰」という呼称を用いている。（松永によると一九五〇年代から自然選択のこうした側面が重視されるようになり、「現在では、自然選択は通常、生物集団の安定化をもたらすということが、ごく当然のようにいわれるようになった。」（同、p. 209））

後述のように、断続論者は進化の平衡期にこうした正常化選択が働き、種形成には自然選択とは別の機構が働くと考ええる。従って、断続論者にとっては、自然選択は種を安定化させる力はあるが、新種を生み出す力はないのである。

(2) 適応にたいする反論

適応とはどのような概念なのだろうか。自然選択説によると、選択の素材となる個体の微小変異は突然変異によるものであり、したがってどのような変異が現れるかは偶然によって決まる。言い換えれば、変異は無方向的である。しかし現れた変異のうちどれが残るかは、偶然によって決まるのではない。先の引用から分るように、他の個体よりも「有利な」変異をもつ個体が生き残るのである。そしてそのような相対的に有利な変異をもつ個体が、環境に適応しているとと言われる。このように、あらかじめ定められた目的や計画によらないで生物の合目的体制を説明した点が、自然選択説の最大の貢献である、とはしばしば言及される論点である（例えば、Ruse, p. 685）。

このように適応観で中心になるのは、「（相対的な）有利さ」という考え方である。しかし、この有利さという概念は問題をはらんで

いる。

(a) 有利さに対する批判

有利さに対する批判には、強いものと弱いものがある。弱いものの批判は、漸進主義の仮定する個体間の微小な差異では、自然選択に有意なほどの有利さの差が出てこない、とするものである。これは有利さそのものというものよりも、漸進主義のもとの有利さの有意性に向けられた批判であると言える。木村資生はこの点に関して断定的に次のように述べている。

「淘汰論者の説明、すなわちフィッシャーによって示されたように表現効果の小さな突然変異の変化ほど有利となる機会が多く、したがって進化においてより頻繁に取り込まれると言うのは明らかに間違いである。そんな説明は、もし突然変異の効果が非常に小さければ淘汰に対する有利さも非常に小さくなるだろうから、種内に固定する確率もしたがって小さいという重大な点を見過している。」（木村、p. 330）

このように、漸進主義が想定するような微小変異によっては、選択の理由になるほどの有意な差が個体間に生じてこないのである。

強い方の批判は、有利さそのものに向けられている。種分化の過程はそもそも有利さに基づく自然選択が動因となっているのではない、とするのである。これについては「創始者原理」の項で扱うことにする。

(b) 適応主義批判

さて有利さそのものに向けられた以上のような批判とは別に、ゴールドとルウィントンは、右のような適応観の偏重から生まれる「適応主義」を批判している(Gould & Lewontin)。彼らの言う「適応主義」は、最も極端な形では、あらゆる器官が適応によって形成されたと考える。ゴールドらの論点はいくつかあるが、中でも最も重要なものは、ある器官の現在の直接的有用性から、その器官の由来を自然選択によって説明してしまう傾向に対する批判であると思われる。ある器官に、現在これこれの有用性が認められる、したがってこの器官はその有用性のゆえに、すなわち環境に適応していたがゆえに自然選択によって形成されてきたのである——このような推論はこれだけでは根拠を欠いている。器官は、形成当初は現在とはまったく異なる有用性をもっていたのかもしれない、それどころかそもそもいかなる有用性ももっていなかったかもしれないからである(この論点が以下に検討する「外適応」の基礎になっている)。器官の現在見られる有用性と、その由来とは独立に考える必要があるのだ(もちろん両者が一致する場合もあることは否定されない)。「適応の」うまい物語が見つかりさえすれば正しい説明がえられるにちがいないという基本的(かつ、通常は述べられず自覚もされない)前提こそ問題とされなければならないだろう(ゴールド, 1984a, p. 90' []内は引用者)

この論点をさらに補強するのが、適応に関する物語は、しばしば検証もされずに、自然選択説との整合性だけを目標して作

り出されるといふ事実である。これは適応物語の流行の変遷に端的に示されている。ペリコサウルスの背中の帆状構造は、かつては体温調節機構として機械論的に説明されていたのに、今では性的な誇示の道具だったという行動的説明が流行している(ibid., p. 186)。そのときどきの流行が機械論的説明か、行動に重きをおく社会生物学的説明であるかによって、適応の要因が決められてしまっているのである。こうした点からも適応物語は、多くの場合疑わしいものであると言える。

以上のようなゴールドとルウィントンの適応主義批判に対して、ペータースの反論がある。彼の反論は、私の見るところ誤解に基づいていると思われるが、ゴールドらの立場を一層鮮明にする上で役に立つので取り上げることにする(ゴールドらが直接反論した形跡はわたしの調べたかぎりではない)。

ペータースは、有機体がことごとく適応の蓄積によって成り立っているという想定を批判する点、および器官の直接的有用性に基づいて、それが適応によって形成されたとする検証されていない思弁を非難する点ではゴールドらに賛成する。しかしその一方で彼は、なぜ進化の本来の要因を非適応的であると想定しなければならぬのか、と問いかけている。そして、ゴールドらが試みたテイラノサウルスの前肢の縮小に関する適応によらない説明に對して、前肢の縮小はエネルギー消費を最小にするという条件に適応したものだ、という説明を提出している(Peters, p. 32)。

個別的な事例に関して、適応による説明と適応によらない説明

のどちらが正しいかは、生物学者が事実の検証に基づいて決めるべき問題であろう。しかし一般的な戦略としてのグールドらの立場は、問題としては、ペーターズに誤解が見られる。グールドらの立場は、問題の論文にも明言されており、「多元的」(Gould & Lewontin, p. 581)なものであり、適応による説明を全面的に排除するものでは決してない。この点は、以下に紹介する「外適応」の考え方を参照すれば、一層はつきりするだろう。そこには、環境に適応した形質が自然選択によって保存される場合も含まれているのである。この点ではグールドらの立場は折衷的であり、穏健であるとさえ言える。彼らはすべてを適応によって説明しようとする、総合説の陥りがちな傾向に警鐘を鳴らしているが(この点で彼らとペーターズは一致している)、すべてを適応以外の要因によって説明しようとしているわけではない(この点でペーターズは誤解している)。ただしこれも以下で見るように、グールドは進化の中心となる事象、すなわち種形成 speciation (あるいは種分化)は非適応的過程であるとしている。それゆえ、説明の力点はまぎれもなく非適応的過程の方にあるが、適応か非適応かといった二者択一的主張を提示しているわけではないことは繰り返すまでもない。

ではすべての器官が適応によって形成されたのではないとすれば、いったいどのような過程で形成されてきたのであろうか。次に適応にかわる器官形成機構の提案を見よう。

「外適応」

非適応的進化説として最初に挙げられるのは、「外適応 exaptation」である(3)。ただし、この考え方は、適応概念を全面的に排除するものではない。適応という概念にとらわれると、ある器官の現在の有用性がとりもなおさずその器官が発生した当初の有用性であった、と暗黙のうちに想定してしまいがちである。これに対して、器官の現在の有用性と、その歴史的起源を独立に考えるのが、外適応の考え方の基本である。外適応は、(1)現在の有用性とは異なる有用性をもっていた器官を、ある時点で現在の使用目的に転用したか、あるいは、(2)当初は何の有用性をもたなかった器官を、現在の使用目的に転用したか、のいずれかの場合を指す術語である。(1)の場合、器官が当初から何らかの適応をもっていったことは否定されない。この点で上のペーターズの批判はあたらないのである。(適応主義では、適応と自然選択に導かれて器官が形成された、と考える。これに対して外適応では、器官の形成が先にあり、その器官から(ex)適応(aptus)が導かれるのである。従って、外適応の考え方では、少なくとも一部の器官の起源は非適応的なのである。例としては、哺乳類の頭蓋の縫い目に見られる隙間が挙げられている。これは産道を安全に通過するには不可欠ののだが、哺乳類の繁殖のための適応として説明することはできない。鳥や爬虫類の頭蓋にもみられるからだ。そこで、この縫い目は形成当初は現在見られる有用性をもたず、ある時点で転用された、と見ることができるのである。他にもマダラハイ

エナの雌の疑似生殖器、余分なDNAが、例として挙げられている。グループらはさらに、このような外適応に利用しうる形質のプールを想定している。これは集団遺伝学における、集団内に潜在する遺伝子プールに対応するものであって、彼らは、進化の道筋はこのプールの大きさと性質によっておおむね設定される、と仮定するのである。

(3) 還元主義に対する反論

すでに述べたように、漸新主義の立場からすれば、自然選択の働く単位はつねに個々の有機体である。たとえわずかでも有利な性質をもつ有機体が集団内に広まるという過程の繰り返しによって、有利な変異が蓄積されてゆき、ついには新しい種が形成されるとする。これは種間の変異を個々の有機体間の変異によって説明しようとする考え方であり、この点で漸進主義は還元主義でもある。逆の言い方をすれば、漸進主義は、種内の変異の機構からの外挿によって新種の形成を説明しようとするのである。

これに対して断続平衡説は、新種の形成は個々の有機体レベルの変異に還元されない、とする反還元主義的立場をとる。種以上のレベルの進化を大進化、それ以下の種内進化を小進化とする呼び方（この命名を最初に提案したのはゴールドシュミットである）にしたがえば、この主張を、大進化の過程は小進化の過程には還元されない、と言い換えることができるだろう。

大進化が小進化に還元しえないという主張は、断続平衡説と集団

遺伝学とが両立できない、ということの意味するものではない（両者はもちろん両立しうる）。そうではなくて、古生物学資料から得られる大進化の様相を説明するには集団遺伝学では不十分だ、ということなのである（Stuart, p. 103）。つまり、断続説の主張の要点はひとつには、大進化の速度と様相は小進化の過程からは導きえない、という点にあるのだ。

その根拠としてスタンレーの議論を紹介しよう。彼は現在ふつうに見られる哺乳類が生じた際の並はずれた速度を引き合いに出す。哺乳類の祖先からコウモリ、クジラ、ライオン、オオカミ、ウマ、ブタなどを含む二十の新しい目が出現するのに要した時間は、化石の記録から見ると、わずか一二〇〇万年である。一方、哺乳類の時種の寿命は平均一〇〇万年である。したがって、哺乳類の祖先からコウモリないしクジラまでの間にはさまる時種の数は、十から十五でしかない。漸進主義の立場からすれば、時種間の変異はごくわずかなはずである。それゆえ、この立場が正しいとすると、十から十五の時種では哺乳類の祖先からせいぜい新属くらいにまでしか行きつけず、クジラやコウモリにははるかに届かないのである。漸進主義がこの難点を逃れるには、時種が想定されるよりずっと多かつたとするしかないが、これは化石の記録に反し、かつそのような多量の時種が出現したとする因果的根拠もない。こうして漸進主義では哺乳類の急速な進化を説明できない、とスタンレーは結論するのである（スタンレー）。

断続論者はこうした化石記録を説明するために、個体変異の蓄

積に還元されないような種形成の機構を提案している。その中でも代表的なのが、エルンスト・マイヤーによる「創始者原理 (under principle) (異所的種形成 allopatric speciationとも呼ばれる) である。この説の概要は以下のとおりである。まず種の分布域の周辺で、小個体群 (創始者) が何らかの原因で地域的に隔離される。その結果、もとの種との遺伝的差異が急速に広まり、のちに障壁が取り除かれても、もとの種と交配できなくなる。このようにして新種が形成されるというのである。隔離された小個体群と、もとの集団との遺伝的差異が急速に広まるのは、小個体群では特定の遺伝的性質が偶然に固定される確率がきわめて高いからである。(このような現象は遺伝子浮動 genetic drift と呼ばれている。)

異所的種形成のこうした偶然的性格から、マイヤーは種形成を種内進化における突然変異になぞらえている (Stanley, p. 638)。

このような本質的にランダムな種形成の機構の提唱から導かれる帰結は重要である。なぜなら、総合説では進化を導く機構であるとされてきた自然選択が、種形成に際して働いていないことになるからである。自然選択の役割はすでに述べたように、革新的なものではなく、安定化を促すものであり、種の形成期ではなく平衡期に働くことになる。別の表現をすれば、自然選択は小進化の機構ではあっても大進化の機構ではない。このような論点を要約したものとしてスタンレーの言を引いておこう。「自然選択のもたらすものは、大規模な進化の素材と細かい調整でしかないように思える」 (Stanley, p. 650)。

ところでこのような創始者原理もやはり、総合説の中での一仮説である、という主張がしばしばなされる。「それは総合説において認められている」と言うのが、総合説に対抗すると称する進化説に対する総合説の典型的な態度である。しかし、創始者原理が総合説に含まれると主張するのは、問題の所在を曖昧にしてしまうのではないだろうか。この主張の真意は、総合説は遺伝子浮動も隔離による種形成も、例外的な、あるいは周縁的な進化現象としては認めているということにすぎないと思われる。現在多少とも蓋然性のある進化説で、総合説に含まれない仮説を見出すのは非常に困難である。確実に総合説に含まれないものは、獲得形質の遺伝と大突然変異くらいなものではないだろうか。しかしある仮説が総合説に含まれている、あるいは総合説も認めているということは、総合説がその仮説を進化の中心原理として認め、それによつて進化の主要な道筋を説明しようとしている、ということではない。遺伝子浮動や隔離による進化は、総合説にあっては傍系的な現象にすぎず、進化機構の中心はあくまでも自然選択にある。断続論者はこれと反対に、創始者原理によるランダムな進化を種形成の中心にすえる。創始者原理はなるほど総合説にも含まれていられるかもしれないが、それが理論の中で占める位置は総合説と断続説とはまったく異なるのである。

(4) 微小変異に対する反論

残る漸進主義の仮定は、変異は常に微小でなければならない、

というものである。自然選択の性質を検討した際に見たように、この仮定にたつ限り、種の枠を越え出るような進化は説明されそうもない。そこで断続論者は大規模な変異の生じる可能性を示唆している。

「大変異説」

ここで大変異説と呼ばれるものは、しばしば総合説の側から、「跳躍進化」の名で批判されるような、好運にもただ一回の大規模な突然変異によって新種の個体が形成される、という考え方ではない。以下の仮説は、漸進主義とは相容れないが、跳躍進化説よりはるかに洗練されたものである。すなわち、大変異説は遺伝子型の大規模な変化は想定せず（漸進主義においても許容されるような）小規模な遺伝的变化が、大規模な表現型の変異を生む、と考えるのである。このように、大変異説は大突然変異説ではない。

(a) 胚発生への影響

胚発生初期に起こる変化は、たとえ小さなものであっても有機体の体制づくりに重大な影響を与えると考えられる。ここから、たとえ遺伝子レベルでの変異が微小であっても、それが胚発生の初期段階に影響を与えるなら、自然選択に有意な表現型の変異を生み出すことができるのではないかと推測される。この考えを最初に提唱したのは、ゴールドシュミットである。彼は、具体的には胚発生の開始時期、速度などへの影響を考えていた。また実際に、胚に

おける着色時期のわずかなずれが鱗翅目幼虫の体色に大きな違いをもたらすことを明らかにしている（Gold, 1977, ヒッチング、p. 166-168）

こうした過程によって生み出された突然変異体を、ゴールドシュミットは「前途有望な怪物 hopeful monster」と呼んだ。この考え方は、総合説が確立するに従って抹殺されたはずであった。典型的な批判は、こうした怪物が種の枠を越えるほど大きな変異体であるなら、種の定義によりもとの種の成員とは交配できないはずだから、たとえ成長しても配偶者を見つけれないだろう、というものであった。しかし、スタンレーによると、この批判はまず第一に古生物学上の年代の大きさを考慮に入れていない。彼の計算によると、こうした怪物が配偶者を見つける可能性は十分考えられるのである。第二に、上の批判は近親交配の重要性を見落としている。極端な場合には、ある一個体の雌の子供に大きな突然変異がおこり、これらの兄弟姉妹間で近親交配が行われた結果、この変異が固定されるということが十分考えられるのである（スタンレー、p. 174）。このような変異に、地理上その他の隔離が重なれば、相当な速度で新種が形成される可能性が十分考えられるだろう。

(b) 調節遺伝子

胚発生とは別に、調節遺伝子の役割も注目されてきている。遺伝子には、大きく分けて調節遺伝子と構造遺伝子と呼ばれる二種類

のものがあることがわかってきた。構造遺伝子とはいわば労働者であり、蛋白質をつくる鑄型の役割を果たしている。これに対して調節遺伝子は、どの構造遺伝子が働くかを決める。ところで、調節遺伝子はひとつで多数の構造遺伝子を支配しているため、構造遺伝子に起こる突然変異はたとえひとつでも多くの構造遺伝子に影響を与え、その結果大きな遺伝的効果を与えうるのである。スタンレーは例として、アホロートルのホルモンによる成体化を挙げている。アホロートルは下垂体ホルモンが欠けているために、幼生状態のまま繁殖する。ホルモンを活性化してやれば成体になるのだが、そのため要する遺伝子はたったの一個なのである（スタンレー、p. 160）。

三

以上で、漸進主義および適応主義に対する断統論者の反論をひととおり検討した。次に右の反論に対する反批判を検討し、今後の展望を探りたい。

まず木村資生は断統論者と同様、進化の平衡期には自然選択が種の安定化を促すように働くとする。しかし、その一方で種の形成期にはこれとは別種の自然選択、すなわち彼が環境の変化についてゆかための「定向性淘汰」とよぶものが働いているとする。したがって木村は、断統論者が主張するような自然選択以外の種形成機構は必要ない、と云うのである（木村、p. 344）。

もし木村の言うような「定向性淘汰」が自然界に広くみられるも

のであるならば、彼の主張も蓋然性が高いと言えるだろう。しかし木村が「定向性淘汰」の例として持ち出してくるのは、またしてもあの工業暗化の例である（同、p. 157）。すでに二の(1)で見たように、これは自然選択の例ではあっても種形成の例としては認めがたいとする理由がいくつもある。それゆえ現段階では木村の提案は見込みが薄い、あるいは少なくとも事実による補強を欠いている、と言えるのではないだろうか。（断るまでもないが、これは木村の中立説に対する批判では毛頭ない。）

次にペータースの別の反論を取り上げたい。彼は、テイラノサウルスの縮小した前肢に関するグールドらの説明は、「記述的」であるにすぎない、と言う。グールドらは、この縮小を体比成長によつて「説明」したのだが、ペータースはこれはせいぜい事実を記述したにすぎず、依然として説明を要すると言うのである。そして先に触れたように、エネルギー消費による自身の説明を示唆しているのである（Peters, p. 321）。

グールドら断統論者の言が、多くの場合記述的にすぎず、そうでない場合もせいぜい類比の域に止まっている、という印象は否めないと思われる。彼らは適応主義の批判という否定面では雄弁であるが、反面それに対する彼ら自身の代替案はまだ形成途上だというところが実情であろう。例えば、本稿では取り上げられなかったが、スタンレーは個体の選択に還元されない「種選択」を提唱している。しかし種選択はいまのところ個体選択の類比の域に止まっているようである⁵⁾。

最後に、外適応についても問題はある。外適応は、既述の(2)の場合、すなわち当初適応にかかわりなく形成された器官が後にある用途に利用された、という場合には強力な非適応的仮説として機能すると思われる。しかし(1)の場合、すなわち以前は別の用途に使用されていた器官が後に現在の用途に転用された場合、外適応の提唱者の意図に反して、かえって適応主義の乱用を招く危険性がある。漸進主義に対する批判のひとつは、形成途上の器官が何の役にたつのか説明できない、という点にあった。例えば四分の一の羽、二分の一の眼がどんな有利さをもつというのか。しかし、外適応の(1)の場合の考え方を言えば、こうした形成途上の器官は現在とは別の用途に役立ったのだ、と説明してしまえるのである。ゲールド自身も適応主義を批判する際に指摘したように、過去の適応物語はいくらでも作り出せる。それゆえ外適応の考え方を個々の事例に適用する場合には、確実な根拠がえられるまでは、ある器官の現在の有用性は必ずしもその器官の形成過程を説明するものではない、という消極的な警告に止められるべきであろう。

以上のような点は認められねばならないが、断続論者の論点をくつがえすものではない。逆に、彼らの提案にそった研究が要請される。すなわち(1)（自然選択は進化において周縁的な役割しか果たさない、つまり種の安定を促すにすぎないとすれば）自然選択以外の種分化あるいは絶滅の機構、(2)適応以外の器官形成要因、(3)大変異の可能性が探られねばならない。ダーウィン自身はもともと進化に多元的な要因を認めていた。彼は獲得形質の遺伝さえも

定したのである。このことを思い起こせば、総合説のあまりにも限定された進化要因論の方こそ異端であると言えるかもしれない。断続説の歴史はたかだか十年あまりにしかすぎない。その主張の多くが形成途上であることは当然である。しかし、もはや自然選択だけに進化の中心的要因を認め、選択の理由を適応に限り、種の差異を個体の差異に還元し、大規模な変異を認めない総合説は維持しがない、とする彼らの主張を退ける理由はわれわれには見当たらないのである。

注

- (1) この会議のもようは次に報告されている。
R. Lewin, "Evolutionary theory under fire," *Science*, 210(21 November, 1980), pp. 883-7.
- (2) 「中立進化説」については、今だその分子レヴェルでの主張と、有機体の形質に関する表現型レヴェルでの主張との関係が定まっていな思われるので、ここでは取り上げない。
- (3) この用語は、ゲールドとウルバが次の論文ではじめて提案したものである。
S. J. Gould, E. S. Vrba: "Exaptation: a missing term in the science of form," *Paleobiology* (8)1982, pp. 4-15.
ただし本稿の記述は、これを紹介した次の論文によった。
R. Lewin: "Adaptation Can Be a Problem for Evolutionists," *Science*, Vol. 216, 11 June, 1982, pp. 1212-1213.
- (4) 「時種は種の系統の一部で、その間にほとんど進化が見られないため、同一の種名で呼んでもよい個体群である。」(スタンレー, p. 14)
- (5) この類比に関しては、速水がスタンレーの表をもとにして作った、次の表が参考になる。

大進化

小進化

系統的浮動

遺伝的浮動

種分化

突然変異

種選択

自然選択

(選択の単位：種)

(選択の単位：個体)

速水(1982)より転載

参考文献

チャーファス・J編『生物の進化 最近の話題』(松永俊男・野田春彦・岸田二共訳、培風館、一九八四年)

ダーウマン『種の起源』(上)(八杉龍一訳、岩波文庫、一九六三年)

Gould, S. J., 1977, "The Return of Hopeful Monsters," *Natural History*, 86, pp. 22-30.

—1982, "Darwinism and the Expansion of Evolutionary Theory,"

Science, vol. 216, 23 April, pp. 380-387. (邦訳「ダーウィニズムと進化論

の発展」、『科学』一九八二年四号、二八一頁—二八六頁、五号、三二七頁—三三二頁)。

グールド「断続平衡——もう一つのものの見方」(チャーファスに所収、

八一頁—九七頁。)

Gould & Lewontin, "The Spandrel of San Marco and the Panglossian Paradigm: a critique of the adaptationist program," *Pro. R. Soc. Lond. B205*, pp. 581-598 (1979).

ケトルウェル「進化と環境」(チャーファスに所収、六四頁—六九頁。)

速水 格「進化の過程」(『科学』一九八二年、四号、二七四頁—二八〇頁)

ヒッチング『キリンの首』(樋口広芳・渡辺政隆訳、平凡社、一九八三年)

今西錦司・柴谷篤弘(対談)「進化論も進化する」(リプロ・ポート、一九八四年)

木村資生「分子進化の中立説」(紀伊國屋書店、一九八六年)

松永俊男「自然選択概念の変遷」(『科学』一九八二年、四号、二〇六頁—二

一一頁)

長野 敏「正統派は合格点を得ているか」(『科学朝日』、一九七八年四月号、五七頁—六二頁。)

Peters, D. S., "Evolutionary theory and its consequences for the concept of adaptation," in *Dimensions of Darwinism*, Grene, M. ed.,

Cambridge U. P., 1983, pp. 315-327.

Ruse, M., "Karl Popper's Philosophy of Biology," *Philosophy of Science*, 44(1977) pp. 638-661.

スタンレー・S・M.「進化の新しいタイムテーブル」(養老孟司訳、岩波書店、一九八三年)

Stanley, S. M., "A Theory of Evolution Above the Species Level," *Pro. Nat. Acad. Sci., USA*, Vol. 72, No. 2, pp. 646-650, Feb. 1975.

Stidd, B. M., "Are Punctationists Wrong About the Modern Synthesis?" *Philosophy of Science*, 52(1984), pp. 98-109.

八杉龍一「生命論と進化思想」(岩波書店、一九八四年)