

何が生物学を独自のものにするのか(11)

What Makes Biology Unique? Ernst Mayr

第10章 種問題再考

種は、遺伝子、細胞、個体、地域個体群とともに、生物学のもっとも重要な単位である。進化生物学や生態学、行動生物学、その他おおかたどんな生物学の分野の研究もほとんど種というものを扱っている。もし種とは何かが分からないなら、さらに悪いことには、さまざまな著者がさまざまな現象を語る時それらに同じ種という言葉を使用するなら、その研究はどうして意味ある結論に到達し得るだろうか？ しかし、こうしたことはいつでも起こっているようであり、これが種問題と呼ばれることなのである。おそらく、生物学で種問題ほど激しい意見の相違がある問題は他にない。毎年、数編の論文と全部そっくりこの問題を論じている本が出版されている。

実際、種は魅力的な難題である。ダーウィン主義の成熟にもかかわらず、われわれはいまだに、新種の起源やその生物学的意味や種分類群の境界画定について一向に合意に達していない。いまだ残るその混迷の大きさが、系統発生的種概念に関する最近の著書(Wheeler and Meier 2000) から明白に浮かび上がって来る。そこに書いている幾人かの著者の議論を見ると、彼らが新しい文献の多くを知らないということがよく分かる。その結論は大きな混乱に陥っている。私がごく最近この問題を論じたにもかかわらず (Mayr 1987, 1988, 1996, 2000)、初めの意に反してここでもう一度種問題について書くのはそのためである。種問題についての最近の論文の著者の何人かは、残念ながら、種に関する実践経験がかなり限定されていた。彼らは、自然個体群の階級(種か否か?) が関係している具体的な分類学的局面をまるで扱ったことがなかった。つまり、彼らは、自然界に現実に存在する種を相手にした実践経験を持っていなかったのだ。彼らの理論活動は、現に研究している分類学者に解答を提供することができない。私はといえば、おそらくこの問題を論ずるに十分な資格を有しており、1927年から2000年までに出版した64編の著作と科学

論文で種問題を議論してきた。また私は、鳥類の26の新種と473の新亜種を記載するとき、種の地位に決定を下さねばならなかった。さらに、私は、属レベルの改定と動物相に関する25の総説において、種レベルの分類群の階級に決定を下さねばならなかった。それ故、私の実践的分類学者としての資格には何も問題はない。

種に関するいくつかの最近の論文を読むことは、私にとってかなり厄介な経験だった。それらの著者の一部に相応しい用語が一つだけある。それは「安楽椅子の分類学者」armchair taxonomists というものだ。彼らは自らどんな種個体群も分析したことはなかったし、自然界の種を研究したこともなかったので、種とは実際どんなものかという感覚に欠ける。ダーウィンはかねてよりこのことを知っており、1845年9月にジョセフ・フッカーに「多くを詳細に記述しない人に種の問題を検討する権利はほとんどない、というあなたの見解は何とあまりに当たっていることでしょう」(Darwin 1887:253)と書き送った。彼ら安楽椅子の分類学者は、同様の過ちを犯しがちであり、それは最近の文献でも繰り返し指摘されている。明らかに、当を得た文献はまったく散在していて、そのうちのいくつかは分類学者以外の人にはかなり入手困難だろう。とはいえ、種概念は科学哲学で重要な概念なのだから、それを明確にするためにはあらゆる努力がなされるべきである。私はここで実践的分類学者の視点から、“種問題”のもっとも重要な側面を簡潔に概観しようと思う。

種は進化の主要な単位である。種の生物学的本性をしっかりと理解することが、進化について、そして実際、生物学の哲学のほとんどすべての局面について記述するための基本である。種問題の歴史の研究は、誤解のいくつかを払しょくするのに役立つ(Mayr 1957, Grant 1994)。

何が問題の本質か？

この問いには可能な答えがいくつかある。異なった種類の生物は実際異なった種類の種を持つのだろうか？これは明確に事実である。なぜなら、無性生殖生物（無配種）で種と呼ばれるものは、実に有性生殖生物の種とはまったく異なるからだ（以下を見よ）。しかし、有性生殖生物の種でさえ単一の種類であるのか、ということも問うことができるのである。

さまざまな種類の種分類群があるのか？

個体群構造が徹底的に異なる種分類群を比較した優れた比較分析は、いまだにない。私は鳥類学者として鳥の種にもっとも精通しているが、それらは地理的品種（亜種）の産出を通して局所的条件に適応していく傾向がある (Mayr and Diamond 2001)。そこで、地理的に変異している種というこの種類は、種分化が新しい宿主種の移住によって（通常、多

かれ少なかれ同所的な種分化プロセスによって) もたらされるような厳密に宿主特異的な草食昆虫の種と同じなのかどうか、という問いが提起される。かなりの割合の鳥の種が地理的変異を示し、亜種を形成し、それゆえ多型種になっているのに対して、ほとんどの宿主特異的な植食者は単型のままであるように見える。

新しい宿主の移住による種分化はいつも、親種が変化しないままの出芽によるものである。どれほど多くの動物、植物、菌類、原生生物の分類群が、いろいろな種類の種分類群を生み出す種分化様式をもっているのかはまったく分かっていない。例えば、倍数体は二倍体とはちがう種類の種なのだろうか? いまもなお、なさねばならない多くの研究が存在している。

種問題の主要な源泉は、種という語が2つのまったく異なる存在、つまり種概念と種分類群という2つのものに対して使用されてきたというところにある。

「種概念」 species concept とは、その語が示すように、ナチュラリストや分類学者が種が自然界で演ずる役割に関して持つ概念である。種という語を使うとき、彼らはどんな種類の現象を考えているのだろうか?

「種分類群」 species taxon とは、特定の種概念に従って種分類群と認知される資格のある生物個体群のことである。

種概念と種分類群は、その定義から明らかなように2つのまったく異なる現象である。著述家がこの2つの現象を混同するとき、種問題というものが生み出される。したがって、種という語のいくつかの使用法をもっと詳細に分析してみたい。

種概念

類型的種概念

プラトン、アリストテレスからリンネや19世紀初期までの著述家は、種というものをその相違に基づいて(「イデア」 eide(プラトン)とか種類(ミル)と)認識していた。種という語は事物の類の観念を担っていたのであって、その成員は一定の特徴となる属性を共有する。その記述は、所与の種をその他のすべての種から弁別した。このような類は不変であり、時間的に変わることがなく、その類の記述からの逸脱はすべて単なる偶発事—すなわち、その本質(イデア)の不完全な発現にすぎない。ミルは1843年に種に対して“種類”という言葉を導入し、それ以来哲学者たちは折々、特にB. ラッセルとクワインがそれを採用した以降は、(上で定義されたような)種に対して「自然種」 natural kind という用語を使うようになった。

今日の、例えば核種とか鉱物種という無生物に対する種という用語の使用は、この古典的な類型的概念を反映している。19世紀まではこれが生物学におけるもっとも実践的な種概念でもあった。ナチュラリストたちは自然界の種の在庫目録作りに余念がなく、彼らが種の識別に使用した方法は、下向きの分類という同定手順であった(Mayr 1982, 1992a,

1992b)。種はその差異によって認知された。それは種類であり、類型であった。この概念の種にはいくつかのちがった呼び方があった。リンネ種とか、類型種とか、形態種とか言われた。限られた変異がこの類型概念においても受容され、近年では、非形態的特徴、例えば行動やフェロモンによって認知された動物種が次第に増加している。例えば、同胞種と言われたものはおおかた形態的種概念の用語法にはかなっていなかった。こういう訳で、おそらくここではむしろ、表現型の差異の度合いによって識別可能な表現型的種概念という用語を使用すべきなのである。

リンネの時代には、この概念は3つの種類の観察あるいは考察によって支持された。第一に、変異は種内に隔離すべきという論理の原則によって。第二に、生物のばらつきは種から成り立っているというナチュラルリストの観察によって。人が自分の庭で見出す鳥の種が何であるかについては、議論の余地はなかった。第三に、生物的自然の多様さは、初め神によって創造されたそれぞれの種類のひと番いの子孫で構成されているというキリスト教の教義によって。だから、リンネとその同時代人は、生物個体を種に区分けすることにはほとんど困難がなかったのである。実際、彼らは、この原則を生物的自然に対してだけでなく、例えば鉱物のような無生物的存在にも適用した。類型種とは、不変的特徴的差異によって他種と異なる存在であるが、何を特徴的な差異と見なすかは主観的なものである。いわゆる類型的種概念は、種分類群の境界画定のための生物学的に恣意的な手段にすぎない。このやり方は、必ずしも生物学的種の属性を伴わない類（自然種）に帰着する。

形態的（類型的）種概念の場合での種の地位の規準は、表現型の差異の度合いである。この概念に従えば、種は形態に反映した固有の差異によって識別可能であり、これによって一つの種が他のすべての種から明確に区別される。この概念の下での種とは、特徴となる形質によって識別可能な類なのである。博物館や植物標本室の分類学者は、時間的空間的に多量の収集物を区分けし、それらを個々のなるべく明確に境界画定された分類群に割り当てねばならないため、そのカタログ作成作業では厳密に表形的種を識別するのがもっともやり易いことが分かるだろう。しかし、わたしはここで、この方法によって引き起こされる困難を指摘したい。

時が経つにつれて、類型的概念の弱点が現れた。種内に明白に異なる表形—つまり、性、年齢、季節、あるいは通常の変異によって生じた差異—をたくさん持った種が、ますます頻繁に自然界に見出されるようになったのだ。それらは大きくちがっていたので、同じ個体群の成員が通常良種と認められているものよりも互いに顕著に異なっていた。

逆に、動植物の多くの集団において、極めて似ていて事実上区別できない隠蔽種なるものが発見された。それらは、自然界で共存しているところでも互いに交雑することなく、それぞれの遺伝子プールを元のままの状態で保持していた。このような隠蔽種あるいは「同胞種」 sibling species は、差異の度合いに基づいた種概念を確実に無効にしてしまう。それらは生物のほとんどすべての集団に出現するが (Mayr 1948)、原生動物に特に広く見られるようだ。ソンボーン (1975) は、最初単一種のゾウリムシ *Paramecium aurelia* と見なしていたものに結局 14 の同胞種を認めた。多くの同胞種は、形態が異なる種と同じ程度に互いに遺伝的に異なっている。

おそらく、類型的種概念の最大の弱点は、ダーウィンのな“なぜ？”という問いに答えられないところにある。それは、はっきり区別され生殖隔離された種が自然界に存在している理由に光を当てることがない。それは種の生物学的意義について何も語らない。いわゆる形態種の定義は、種分類群の境界設定に関する人為的な操作的指示以外の何ものでもないのだ。

生物学的種概念

ナチュラリストによるある観察が、種の認識の基礎となるまったく異なる規準を示唆した。それは、種の個体は繁殖共同体をつくるということに気付いたことであった。異なる種の成員は、同じ土地に共存しているときでさえ普通互いに交配しない。それらは、目に見えない障壁によって繁殖共同体に分かれているのだ。生殖隔離されたそれぞれの共同体は、「生物学的種」biological species と呼ばれる。種の認識を生殖に根拠を置く概念は、「生物学的種概念」biological species concept (BSC) と呼ばれる。

私は、生物学的種を「他の類似の集団から生殖的（遺伝的）に隔離された互いに交配する自然個体群の集団」と定義している。この定義の強調点は、もはや形態的差異の度合いにあるのではなく、遺伝的な関係性にある。初期の定義には、私は、地理的に分離した同種個体群の潜在的交配ということを含めた。今では、私は潜在的という言葉は余計だと思っている。というのは、“交配”ということには、外的障壁によって交配が妨げられている個体群の相互の交配を許すような隔離機構の保持ということが含意しているからだ。要するに、交配という概念には交配を起こす性向が含意されている。交配という言葉は一つの性向を示している。もちろん空間的あるいは年代的に隔離された個体群は他の個体群と交配しないが、外因性の隔離が終われば交配する性向を持っていてもよい。種の地位は個体群の属性であり、個体の属性ではない。ときにある種に属する個体がまちがいを犯し、他の種と雑種をつくる時、その個体群は種の地位を失う。

概念という語が種という語と結びついたとき何を意味することになるのかを理解するのは、たいへん重要である。それは自然の中での種の意味を担う。個体群あるいは個体群の集団は、もしそれが繁殖共同体を形成し他の類似した共同体の成員と生殖しないなら、BSC に従って一つの種である。BSC はこのように定義され、自然界で実際的な役割を演じ、この点で、人間の判断すなわち種分類群をいかに境界画定するかということに基づいた指示以外の何物でもないその他のいわゆる種概念とは異なる。提案されたいわゆる新しい種概念は、自然界での種の新しい意味を実際に具現しているのか、それとも特定の種概念に基づいた種分類群の境界画定のための指示の単なる新しい一組にすぎないのかを調べるために、それぞれテストされねばならない。

生物の種についてのこの新しい解釈は、生物学的種は無生物的自然の自然種とはたいへん異なるということを強調した。このことは、ダーウィンが生物学では“なぜ？”という問いを問うのは真つ当なことなのだとするまで、十分理解されなかった。種の意味の真の

理解に到達するためには、なぜ種は存在するのか？を問うことが必要であった。なぜわれわれは、類似したあるいはより広く分岐している個体の途切れることのない単なる連続体を自然界に見出すことができないのか？ (Mayr 1988b)。もちろんその理由は、それぞれの生物学的種がバランスのとれた調和的な遺伝子型の集まりであるということにある。自然界の個体すべてが無差別に交配することは、これらの調和的な遺伝子型を即座に崩壊させることになるだろう。生存能力（少なくとも雑種第二代における）や繁殖能力が減少する雑種の研究は、このことを十分に例証している。したがって、今日「隔離機構」isolating mechanisms と呼ばれる仕組みの獲得には、高い選択上の褒賞が存在する。それは同種個体間の生殖に有利に働くだろうし、異種個体間の交配を抑制するだろう。この結論は種の真の意味をもたらす。種は、調和的でよく統合された遺伝子型の防護を可能にする。BSC が基盤にしているのはこの洞察である。

BSC は、繁殖の様態がさまざまに異なる個体群が互いに接触している局所的な場所においてもっとも意味をなす。それら個体群のどれを種と見なすかは、それらの差異の度合いに基づいて決定されるのではない。それらは、純粋に経験を基盤にして、つまり交配のあるなしという観察された規準において種の地位をあてがわれる。局所的な場所での観察は、交配に基づく規準が差異の度合いによる規準よりも信頼性が高いことを明確に示している。この結論は、地域生物相の多数の詳細な分析から支持される。たとえば、コンコードタウンシップの植物 (Mayr 1992a) や北米の鳥類 (Mayr and Short 1970) や北部メラネシアの鳥類 (Mayr and Diamond 2001) などである。とりわけ、個体群に連続性があるときは問題なく、遺伝子流動により個体群の集まりの遺伝子型の凝集が生じる。生物学的種の分類群に内的な凝集を与えるのは、この交配と遺伝子流動の組み合わせである。

BSC には長い歴史がある。それは、1749 年のビュフォン (Sloan 1987) に始まり、K. ヨルダン、E. プールトン、E. シュトレーゼマン、B. レンシュへと続いた。ドブジャンスキーが BSC の創始者である、という幾人かの遺伝学者によってなされた主張はまったくのまちがいである。最近の歴史学者の何人かが、BSC の出所は私にあるということを認めている。しかし、これもまた正確ではない。私の功績は、BSC を論じた論文で、今日ほとんど常に使用されている分かりやすく簡潔な定義を提示したことにあつたのだ。しかし、この定義は、他のいかなるものよりも大きく BSC の受容を促進した。

BSC への批判 BSC は、そんなに広く採用されたにもかかわらず、なぜいまだにこれほど頻繁に攻撃されるのだろうか？ BSC に批判的な多くの論文を分析すると、その批判はほとんどいつも批判者が種のカテゴリー（種概念）と種分類群の明確な区別をしそこなっていることに起因する、という結論に至る。BSC（と種の定義）は、種のカテゴリーの定義とそれに基づく概念を扱う。調和的な遺伝子プールの防護というこの概念は、厳密に生物学的であり、もちろんある遺伝子プールが他種の遺伝子プールと接触する所においてのみつまり、一定の土地と一定の時間（無次元状況）においてのみ一意味を持つ。2つの自然個体群が空間的・時間的に出会う所でのみ、何が完全性を維持する原因であるかが決定される。有性生殖の種では、何が生殖の障壁になっているのかにいかなる疑問もない。2つ

の近縁な同所性の種がちがいを保持するのは、いくつかの分類上の形質にちがいがあるからではなく、生殖上の不和合性を持つためである。シンプソン（1961）が正しく指摘したように、一卵性の双生児の定義が同等の根拠となるものを提供する。2人の似た兄弟は、似ているから一卵性双生児であるのではなく、一卵性双生児だから似ているのである。種分類群の境界画定の物差しを提供するのは生殖隔離の概念であり、これは無次元状況でのみ厳密な研究を可能にする。しかし、種分類群は空間的・時間的に広がりを持つので、接触していない個体群の種の地位は推論によって決定しなければならない（以下を見よ）。

私は近年 BSC に対する多数の批判を詳細に分析したので、それを繰り返すことなくその文献（Mayr 1992a: 222-231）を示しておくだけにする。ここでは、その後なされた二、三の批判だけに答える。

BSC が無次元状況を反映していることを学んで、キンベルとラック（1993: 466）は、「生物学的種概念は個であることの時間的永続性の規準を説明することに失敗している」という結論を下した。この異論は、種概念を種分類群の境界画定と混同している。種概念の定義は無次元性という条件の下で到達できるのだが、種分類群はもちろん空間的・時間的に広がりを持っている。それは世代ごとに新たに生み出されるのではない。BSC には、空間的・時間的に存在するどの個体群を生殖的にまとまりのある一つの個体群の集まりに統合し、その他どれを排除すべきか、を推論するのを可能にする尺度を提供するという大きな利点がある。すぐに見るように、競合する他の種概念にはこうした規準を持つものはない。

私は、多くの近ごろの著者が主張しているように「進化すること」evolving が種の規準ではないということを特に強調したい。この点で、種は他の生命あるものと異なるわけではない。もちろん、すべての種は進化の産物であるが、すべての個体群、すべての隔離集団、すべての種の集団、すべての単系統の高次分類群も進化の産物である。

個体群あるいは個体群の集団は、BSC の下では繁殖共同体であり、他の類似の種と生殖をしないがゆえに種である。かように定義された生物学的種は自然の中で具体的な役割を演じ、この点でこの種概念は、種分類群の境界画定の仕方についての人間の判断に基づいた指示にすぎない他のすべてのいわゆる種概念とはちがうのだ。新たに提案されたいわゆる新しい種概念はすべて、それが実際自然界での種の新しい意味を具現しているのか、それとも種分類群の境界画定のための新しい一組の指示にすぎないのかがテストされねばならない。

BSC の適用における難題 生物的自然のあらゆるものが進化するように、種も進化する。亜種は時が経つにしたがって発端の種になるかもしれず、いつかは完全な種になる可能性がある。生物のどの集団においても、個体群が“いまだ種でない”と“すでに完全な種”の間の中間的段階にある状況が存在する。鳥類の生物学的種に関する限り、このことは地理的隔離個体群に特によく当てはまる（Mayr and Diamond 2001）。こうした個体群の地位は推論によってのみ決定できる。そのような個体群の表現型はその個体群が種レベルに達していることを指し示すか？を問わねばならない。やむを得ないことだが、この問いに対する答えは主観的なものになるだろう。しかし幸いにも、議論の余地がある事例はあまり

多くはない。しかし、どんな種概念の適用においてもこうした境界的事例に出くわすという事実は、進化にその根拠がある。より詳細な議論はマイアー (1988a, 1992, 1996) を見られたし。

より難しい状況の分析へ進む前に、BSC は無性生物には適用できないということを再度言っておこう。それはクローンを形成するのであって個体群ではない。無性生物は、他の個体と交配しないことによって世代から世代へと遺伝子型を保持しているのだから、遺伝子型の完全性や調和を守るいかなる仕組み (隔離機構) も必要としない。この点で、私はギゼリン (1974) に完全に同意する。

BSC への批判のほとんどは、種分類群の境界画定に BSC を適用するときになされる決定に対してである。互いに交配している隣接個体群を整理する物差しとして BSC を使用することは、何の困難もない。しかし、空間的あるいは時間的に隔離された個体群が関係するときはいつも、交配の規準を種の境界画定に適用できないように見える。私は、こうした個体群を生物学的種と定めるときに BSC の擁護者が使用した論証を、細部にわたって述べた (最も最近では、Mayr 1988a, 1988b, 1992a で)。ここでは、私の議論を要約するが、詳細はそれら文献を参照されたい。

基本的な困難は、どの隔離個体群も独立した遺伝子プールであり、それが属する種の本体で起こっていることとは独立に進化するという点にある。このため、すべての周縁的な隔離個体群は潜在的に発端の種である。その遺伝的特徴と隔離機構の本性的な分析により、あるものは新種になる途中にあり、あるものは実際にこの敷居をすでに越えているかもしれない、ということが確かに示された。こうした分布パターンに合致する地域では、とりわけ島嶼地帯においては、主要な種は通常どれも、異所種になる段階に達したいくつかの個体群によって取り囲まれている。しかし、そのすべてに関して、われわれは、その個体群が別個の種になる途上でどこまで進んだかを、手元にあるすべてのデータと規準に基づいて推論しなければならない。この推論を行う際には、われわれは現に何をしているのかを明確に意識していなければならない。われわれは、各個体群が種概念 (概念の定義) を満たしているかどうかを決定するために、手元にある証拠 (種個体群の属性) を研究しているのである。シンプソン (1961: 69; Mayr (1992a: 230) も見よ) がこの手続きの論理をうまく述べている。これは、それらが同じ種に属するのでよく似ていると主張するのではなく、むしろそれらがよく似ているので同じ種に属すると推定するのだということの意味しているのだ。分子生物学はもちろん、以前は分類学者が使える唯一の証拠だった純粋に形態学的な証拠よりもずっと多くの、この結論の基礎になる証拠を出してくれた。

調査者が遭遇したもっとも大きな実際の困難は、モザイク進化の出現である。ほんの少しの形態的差異しかないのに生殖隔離を獲得している個体群があり得る一方、隔離機構がないのに顕著に異なる形態を獲得している個体群もあり得る。同じように、分子的な分岐速度とニッチ分化の獲得は、生殖隔離の獲得と独立に変化する。

こうした難題をすべて認めてさえ、まちがいのない決定に到達するために使える証拠はすべて使うという試みが、形態的差異の度合いに基づいただけの恣意的な決定よりも生物学的にはるかに意味のある分類を提供し得るということは明らかです。もちろんマイアー

(1969: 181-187) が論じた一組の規準に基づいて個体群を生物学的種と定めるときでも、たまに起こるまちがいの可能性を取り除くことはできないだろう。しかし、生物学者に使える他のもっとよい方法はないのだ。

時種 系統発生の系列は時が経つにつれて、あるものはごくゆっくりと、またあるものは急速に変化する。いずれ、系統を代表する種分類群が、親種とは異なる新しい種分類群と見なされるほどに変化することがある。これは正しく定義された種分化ではなく、単なる系統進化にすぎない。それは一つの系列内の遺伝的变化であり、種の数は同じままである。古生物学者が直面する問題は、連続的な系統発生系列内で種分類群をいかに区切るかということである。これは、シンプソン(1961)とヘニッヒ(1966)とワイリーとメイデム(2000)が試みたが、まったく不首尾に終わった。私は前にこの問題についての分析を提供した(Mayr 1988b)。シンプソンは実のところ答えを出すことなく、ヘニッヒの答えはまったく独断的で満足のいくものではなかった。もっと良い規準がない限り、古生物学者は化石記録上のギャップにやむを得ず頼ることになる。

BSCの変形版はあるか? この50年間にいくつかの種概念が提案され、それらはBSCのいくつかの欠陥を直した改良版であると主張された。率直なところ私には、その主張はどれも妥当であるとは思えなかった。

シンプソン(1961)による進化的種概念の提案は、種が隔離された繁殖共同体であるというBSCの根本は受け入れている。「進化種とは、他とは別個に、それ自身の単一の進化上の役割と傾向をもって進化する、一つの系列(個体群の一つの祖先子孫の連続)である」(1961: 153)という。しかし、この定義では、すべての地理的年代的に隔離された個体群が進化種としての資格を得てしまう。その上、個体群が「それ自身の独立した進化上の役割[未来に]と歴史上の傾向」を持つかどうかを、決定することはまったく不可能である。シンプソンの定義の最近の書き換え(Wiley and Maydem 2000: 73)でも、これらの欠陥はいずれも直されていない。ヘニッヒ(1966)の種概念もBSCに基づいており、彼もまた生物学的種が繁殖共同体であるという規定を受け入れている。しかし、ヘニッヒの定義は、古い種は新しい種が起源するといつも消えるという神話を欠点として持っている。このことは実際、新種が親種の分裂によって起源するとき(“二所的種分化” dichopatric speciation)には当てはまるが、親種が新種を(出芽によって)生じた後もほとんど変化しない周縁的種分化に対しては当てはまらない(Mayr 2000: 94-95)。親の系列には断絶がないのだ。

パターソン(1985)は「認知的種概念」を提案したが、それはBSCを別の言葉で表現したものに過ぎない(Mayr 1996, 2000: 20-22, Raubenheimer and Crowe 1987)。それはBSCの理解に何も付け加えない。

生態的種概念

種のニッチ占有に基づいたいわゆる生態的種概念 (Van Valen 1976) は、2つの理由で使いものにならない。より一層広範囲に分布した種の地域個体群ほど、そのニッチ占有にそれぞれちがいがあがる。生態的種の定義は、たとえ別の規準では異種ではないことが明白な場合でも、それらの個体群を異種と呼ぶことを要求するだろう。また、生態的種概念にとってより致命的なのはカワスズメの栄養種の例であり (Meyer 1990)、それらは同じ親からの一組の子供が分化したものなのだ。つまるところ、ガウゼの定理とは反対に、2つの同所的な種が同じニッチを占めているように見える例が (余すところなく分析されているものは一つとしてないが) 多々ある。こうした証拠はすべて、生態的種概念がいかに多くの困難に直面しているかを示しているだけでなく、生態種の存在に対してダーウィンのな “なぜ?” という問いに答えることがどれほど可能性がないかをも示している。

種の階級はどれほど重要か? ウィリアムズとメイアー (2000: 115-116) は、それは非常に重要だと考えている。私はこれは状況次第だと思う。ほとんどの実践的状況において、とりわけ特定の地域で取り組んでいる生態学者や行動研究者にとっては、個体群の階級はとても重要である。これらの研究者は、共存しているかあるいは互いに接触している2つの個体群の地位を知らねばならない。これは、BSC が他のどんないわゆる種概念よりも具体的な結論に到達するのに役立つ場合なのである。

合衆国の生物保全法が、完種のときだけ絶滅危惧種を特別に保護するようになったのは、そう何年も前のことではない。私はこの法律の解釈に異議を申し立て、特に貴重な個体群はたとえそれが完種の地位を持っていなくとも保護されるべきであることを強く主張した。私は、アメリカライオン (フロリダパンサー) のフロリダの個体群にこの論法を適用した。なぜなら、それは、たとえ完種ではなくともたいへん興味深い地域個体群だったからである (Mayr and O' Brien 1991)。この解釈は結局、フロリダの有権者の多大な圧力のおかげで連邦政府に受け入れられた。サンフランシスコ湾地域でウタスズメの個体群の生息地選択を研究する生態学者にとって、アリューシャン列島のウタスズメが別の種か否かは問題ではない。種の地位を強調し過ぎると、状況によっては実際、保全の最良の利益と衝突することになるかもしれない。

種分類群 種分類群と種概念は種問題の議論でよく混同される。しかし、それらは著しく異なる意味を持っている。種概念とは前に説明したように、自然のはたらきの中での種の意味のことを言っている。一方、分類群という語は、生物の分類可能な個体群 (あるいは個体群の集団) から成る具体的な動物学や植物学の対象を指す。イエスズメ (*Passer domesticus*) やジャガイモ (*Solanum tuberosum*) は種分類群である。種分類群は特称すなわち生物個体群である。特称であるので、それらは他の種分類群と対照させて記述され境界画定され得るが、定義することはできない (Ghiselin 1997)。言い換えれば、種分類群は、種概念の定義に合っている個体群の集団から成る。

不思議なことだが、分類群という語はつい最近 1950 年頃に分類学に導入されたのだ。そ

れ以前は、今日なら分類群という語を使う場面でカテゴリーとか概念とかいう語を使わねばならなかった。1942年当時、分類群という語がまだなかったので、私がしたような多型種というカテゴリーについて述べることは馬鹿げたことであった。分類群の階級は、それが位置するリンネ式階層中のカテゴリーによってもたらされる。

個体群から成る種分類群は、多次的である。それは異所的な個体群からなっている。空間的・時間的に周縁的な個体群は、進化上中間的段階にある可能性がある。これは、事務的な目録作成者からは厄介な困りものと見なされるが、進化論者からは進化のはたらきの証拠として歓迎される。

進化記録の不完全さのために種の境界面定が不可能な切れ目のない祖先-子孫系列は、比較的少数しか見出されない。とはいえ、幾人かの古生物学者が、“垂直的な”種の区分けを可能にするような種の定義を明確に表現する試みをした。もっともよく名をあげられたそうした定義は、前に議論したシンプソンのいわゆる進化的種概念である。しかし、それは基本的な目的を果たせなかった。

種分類群の存在論的身分 種分類群の存在論的身分に関しては、哲学者の間で長い論争があった。伝統的に、20世紀までずっと、種は哲学者によってプラトンの類であると見なされてきた。しかし、ナチュラリストは類とは言えない生物学的種の本性を久しく認識していた。種の類的本性が妥当でないことをより見えやすくするために、ギゼリン (1974) とハル (1976) は、種は個であるとする提案をした。そこでは、種の時空的局在性、有界性、内的凝集性、変化 (進化) 能力といった、類でないいくつかの属性に注意が喚起された。しかし、種がプラトンの類ではないことに同意するとしても、ほとんどの生物学者といくらかの哲学者は、それが実際は何百万何千万という生物個体からなり、一つの個体よりはるかにまとまりに欠けていることを思えば、種を個と言うことにも同様に不満であった。

その結果、百年以上のあいだ種に対して適用されていた個体群という用語を、自然の現象すなわち生物学的種を指示するために科学哲学の語彙に付け加えることが、類 (集合) という用語も個という用語も適切とは思えなかった幾人かのナチュラリストによって提案された。(Mayr 1988a, Bock 1995)。生物学的種の分類群は生物個体群であって、類ではない。用語上の多元論がこの相違への解答である。

亜種 BSC の受容は、リンネの (類型的) 種概念の支持者と BSC の間に緊張状態を生み出した。互いに最小限 (“亜種的に”) 異なるだけのいくつかの個体群が、地理的変異のある生物学的種の中に見い出されれば、それらは亜種と位置づけられた。情報伝達という観点からすれば、これは大いに有用な方法であった。第一に、それは種カテゴリーに異質なものが混在し過ぎるのを防いだ。そこには、非常に明白に識別できる良い生物学的種とあまり明白でない局所的な地理的品種がともに含まれていたのだから。第二の利点は、それが、地理的変異体のもっとも近い近縁者とその異所性を同時に提供したことである。このような個体群を完種として扱うならば、このような情報は得られない。こうした情報はより大

きな属においてこそ価値がある (Mayr and Ashlock 1991: 105)。亜種という専門用語は純粹に分類学上の便利な道具であり、進化的意義は持たない、ということが強調されねばならない。確かに、いくつかの亜種は、とくに地理的に隔離されたものはいつか完種になるかもしれないが、ほとんどの亜種は決してその地位には達しない。

BSCは1942年に私が提案したものだが、おおむね鳥類 (E. Stresemann, B. Rensch, E. Mayr) と昆虫 (K. Jordan, E. Poulton) に基づいていた。ウニの種分化は鳥類ととてもよく似て進行するよう見え (Mayr 1954)、またコケムシともよく似ているように見える。地理的変異の存在する海生生物における種の研究が、大いに必要である。

偽りの種概念 近年、いくつかのいわゆる新しい種概念が導入されたが、それらは実際どう見ても新しい概念ではなく、むしろ種分類群の境界画定のための新しい手順と規準であった。それらの著者は、種概念と種分類群の基本的なちがいを顧みない。ボック (1995) は、概念カテゴリーと分類群という用語の意味についての鋭い分析を提供した。

系統発生的種概念に関する最近の論文において (Wheeler and Meier 2000)、2つの異なる系統発生的“種概念”が支持されている。それら2つのいわゆる系統発生的種概念の著者たちは、それが特定の種分類群の記述を提供するものであることを実に率直に認める。ミシュラーとセリオット (2000) は、「種とは、正規の系統発生的分類で認知された包括性のもっとも小さい分類群である」…「生物は、単系統という根拠によって種にグループ化される」…「それらは正規に認知するに値する最小の単系統集団である」と明言する。同様に、ホイーラーとプラトニック (2000) も系統発生的種について述べる。それは、「形質の独自の組み合わせによって識別できる個体群 (有性的) あるいは系列 (無性的) の最小の集まり」である。したがって、形態的差異がそれらの主要な種の規準である。これはまたプラトニックの「明確に定義され識別可能な‘亜種’が存在する場合は、単に種と呼ぶべきである」(2000: 174) という言明からもはっきりしている。その他いくつかのくぐりで、ほんの少しでも明確な差異によって識別可能な個体群は、どれも種であるということが繰り返し述べられている。しかしこれは概念の定義ではないし十分な定義でさえない。なぜなら、何が“識別可能”かについて分類学者は互いにややもすれば意見が異なるからだ。それは、自然における種の役割、その“意味”とは何の関係もない。ゆえに、それは概念ではない。

ホイーラーとプラトニックは、彼らの種概念を受容すれば「種数の劇的な増加」が引き起こされるだろうということを認める。このことは、彼らが言うには、「どれほど多くの種類の生物が存在するのかを見出すというすべての種概念の基本的目標」と矛盾しない。しかし彼らは、「種の種類のたいへん異なる定義に基づいた種の異なる数え方」はたいへん異なる結果をもたらすだろう、ということを理解しているようには見えない。種の総数が最大となるような種の定義を、なぜ受容すべきなのか？ これらいわゆる系統発生的種概念の基礎となる概念は、明確に表現型の差異の度合いである。それはどう見ても、伝統的なリンネの種概念への回帰である。

無性生殖生物（無配種） BSCは、個体群間の交配という事実に依存している。このため、その概念は有性生殖をしない生物には適用できない。無性生殖（単為生殖の）生物の種は、表現型の特徴に基づいてかなり恣意的に区分けされる。遺伝子の水平伝達により、多くの無配種細菌の相互の境界画定が相当に恣意的なものになってしまう。それらの無配種は、真核生物の伝統的な種とはほとんど共通するところがない。明らかに「無配種」 agamospecies は、BSC の定義と合致しない。

有性生殖の個体群と無性的な個体群の両方に同じように適用可能な種の定義を提案するどんな試みも、生物学的種の定義の基本的な特徴（調和のとれた遺伝子プール）を見落としている。したがって、それらの企てはすべて不満足なものであった。無配種は表現型の差異の度合いによって相互に異なる。それらは種カテゴリーのリンネ式階層に位置づけられるのである。