

## 何が生物学を独自のものにするのか(7)

*What Makes Biology Unique?* Ernst Mayr

### 第6章 ダーウィンの5つの進化理論

ダーウィンは根っからの理論家であり、大きいものから小さいものまで多数の進化理論を打ち立てた。しかし、彼は自らの進化理論をいつも“私の理論”というふうに単数形で呼び、種が不変でないことと共通の由来と自然選択を単一の分割できない理論として論じた。モーリッツ・ワグナーが自然選択を採用しなかったために彼の見事に説得力のある地理的種分化理論(と隔離の重要性)をダーウィンが拒絶したことを発見したとき、私は若い進化論者としていかに衝撃を受けたかをいまだに覚えている。私のヒーローであるチャールズ・ダーウィンは、私がまったく非論理的だと思えることをいかに行うことができたのだろうか？ ダーウィンの進化パラダイムにおけるさまざまな理論の独立性を彼自身が認識しそなかったことが、分岐の原理についての彼の議論に困難をもたらした(Mayr1992)。私は最近、ダーウィンがこのことを認識しえなかったことが1859年以降の進化生物学における果てしない論争の主要な原因の一つになったという結論に達した。しかし、今ではもう、ダーウィンのパラダイムがいくつかの主要な独立した理論から成る、ということはずっかり明確になった(Mayr1985)。驚くほどのことではないが、進化論者たちはそれらの理論の妥当性について意見が一致せず、互いに対立する学派を形成した。1930年代と40年代に進化的総合が成し遂げられるまでほとんど80年間、それらの学派は互いに反目しあったのだ。

ダーウィンの多面的な理論を分析することによって、私はダーウィンのパラダイムが5つの主要な独立した理論から成るという結論に至った。それらの理論が本当に互いに“論理的に独立した”ものであるということは、いく人かの最近の著者によって確認された。ある一人の学者が、このひとまとまりの5つの理論のうちのいくつかを受容し同時にいくつかを拒絶しているということが、これらの理論の独立性をおそらくもっとも良く立証している(表6.1)。

私はここでは、ダーウィンの5つの理論のたいへん詳細な分析(Mayr 1985)を(いくらか修正して)簡単に述べるだけである。それらの5つの理論についてのさらに詳しい情報は、この論文を参照されたい。

表 6.1 進化論者によるダーウィン理論の受容

	共通の由来	漸進性	個体群的種分化	自然選択
ラマルク	否定	肯定	否定	否定
ダーウィン	肯定	肯定	肯定	肯定
ヘッケル	肯定	肯定	?	部分的
新ラマルク主義者	肯定	肯定	肯定	否定
T. H. ハクスレー	肯定	否定	否定	(否定)
ド・フリース	肯定	否定	否定	否定
T. H. モーガン	肯定	(否定)	否定	重要でない

ダーウィン主義は単一の同質の理論ではあり得ないということについての、とりわけ的を射た一つの理由が存在する。それは、生物進化が時間における変遷と(生態的地理的)空間における多様化という2つの本質的に独立なプロセスから成っているということである。この2つのプロセスは、最低限2つのまったく独立したきわめて異なる理論を必要とする。それでもダーウィンに関する著述家たちがほとんど決まってそれらさまざまな理論の組み合わせを単数形の「ダーウィンの理論」というふうに述べたのは、大いにダーウィン自身に原因があった。ダーウィンは、進化説自体を「私の理論」と呼んだだけでなく、自然選択による共通の由來說をも、まるで共通の由来と自然選択が単一の理論であるかのように「私の理論」と呼んだのである。

ダーウィンのさまざまな理論を区分けする試みは、彼が『起原』の第4章で自然選択の下での種分化を論じ、多くの現象とくに地理的分布の現象を本当は共通の由来の帰結であるにもかかわらず自然選択の結果だとした事実によって妨げられた。そういうことなので、私は、ダーウィンの進化の概念枠組みを彼の進化思考の基礎を形成する主要な理論にばらばらに分離することがぜひとも必要であると思う。便宜上、私はダーウィンの進化パラダイムを5つの理論に分割した。もちろん、他の人がちがった分け方を選ぶこともあり得る。ダーウィン以後の著者がダーウィン理論に言及するとき、彼らは下記の5つの理論のうちのいくつかを組み合わせたものをいつも考えていた。ダーウィン自身にとってそれら5つの理論とは、進化それ自体と共通の由来と漸進説と種の増加と自然選択であった。人によっては、これら5つの理論は実際論理的に分離できないひとまとまりのものであり、ダーウィンがそういうものとしてそれを論じたのはまったく正しかった、と主張するかもしれない。しかし、こうした主張は私が他で示したように(Mayr 1982b:505-510)、1859年直後

のほとんどの進化論者、つまり種の可変性の理論を受け入れていた著者たちが進化自体以外のダーウィンの4つの理論のうちの1つあるはいくつかを拒絶したという事実によって論破される。このことが、5つの理論は1つの不可分の全体ではないということを示しているのである。

## 進化それ自体

これは、世界は不変でも永遠に循環するのでもなく、着実にある程度方向性をもって変化していて、生物もそれに合わせて変遷しているという理論である。19世紀の前半、とりわけイギリスにおいて、世界は本質的に不変でありまだあまり時間も経っていないという信念がどれほどなお流布していたかを思い描くことは、現代人にとってはなかなか難しい。チャールズ・ライエルのように、地球の年齢の古さと生物絶滅の絶え間ない進行に十分気づいていた人々さえほとんどが、種が変遷するということを信じるのを拒否した。進化の信念はまた、種の可変説とも呼ばれた。

進化それ自体は、現代の著者にとってはもはや説というものではない。それは、地球が太陽の周りを回っているのであってその逆ではないという事実と同じほどに明確な事実だ。正確に年代を定められた地層に含まれている化石記録によって立証された変化が、われわれが進化と呼ぶ事実である。進化それ自体は、他の4つの進化理論が依拠する事実的基礎である。たとえば、共通の由来によって説明される現象のすべては、もし進化が事実でなかったら意味をなさない。

## 共通の由来

ガラパゴスの3種のマネシツグミの事例が、ダーウィンに重要な新しい洞察をもたらした。その3種が南米大陸の1つの祖先種から由来したのは明確だった。この結論から、すべてのマネシツグミは共通の祖先から派生した—さらに言えば、生物のすべてのグループは1つの祖先種から由来した—と仮定することまでは、ほんの小さな一歩であった。これがダーウィンの共通の由來說である。

「共通の由来」common descent と「枝分れ」branching という2つの用語は、進化論者にとっては正確に同じ現象を表しているということが強調されねばならない。ただ、共通の由来は過去に遡る観点を、枝分れは未来向きの観点を反映している。共通の由来という概念はダーウィンのオリジナルでは決してなかった。ビュフォンはすでにウマとロバのような近縁関係についてその概念を考えていた。しかし、彼は進化を認めていなかったので、この考えを体系的に展開することはなかった。他にもダーウィン以前のかかなりの数の著述家が共通の由来ということをとところどころで示唆していたが、歴史家はこれまで共通の祖先という考えの初期の支持者について詳しく調べてはいない。これはラマルクによっては明らかに支持されなかった理論であり、彼は「塊り」masses (高次分類群)の時折の分裂と

いうことを提案したけれど、種の分裂と規則的な枝分れということは決して考えなかった。ラマルクは、自然発生と、系列ごとのより高次の完全性の段階へ向けての個々のたて方向の変遷ということから、多様性を演繹した。彼にとって、由来とは各系統発生系列内部の直線的なものであって、共通の由来という概念とは無縁なものであった。

ダーウィンの理論のうち、共通の由来ほど熱狂的に受け入れられたものは他になかった。ダーウィンの他の理論は、そのような大きな直接的な説明力をもたなかったというのがおそらく正しい。自然史においてそのときまでは気まぐれであったり無秩序に見えたものすべてが、いまや意味を持ち始めたのだ。オーウェンや比較解剖学者たちの原型というものは、いまや共通の祖先からの遺産として説明することができた。リンネ式階層全体が急にすっかり論理的になった。なぜなら、各高次分類群はもともとずっと遠い祖先の子孫たちから成るということがいまや明白になったからである。それまでは気まぐれに見えた分布パターンが、いまや子孫の分散ということで説明できるようになった。『起原』でダーウィンが列挙した進化の証明のほとんどすべては、実際には共通の由来のための証拠である。孤立していたり逸脱したタイプの由来の系列を確定することが、『起原』以降のもっとも流行った研究プログラムになったが、比較解剖学者と古生物学者の研究プログラムの大部分はほぼ今日まで残されたままである。共通の祖先に光を注ぐために、比較発生学の研究プログラムも流行した。厳密な反復説を信じなかった人たちがさえ、成体では消失してしまった胚の類似性をたびたび発見した。それらの類似性は、たとえば原索動物と脊椎動物の脊索や、魚と陸上四足動物の鰓弓のようなものだが、共通の過去の名残りとして解釈されるまではとても不可解なものだったのだ。

共通の由來說の説明力以上に進化の急速な受容に役立ったものは他になかった。じきに、見たところ互いにたいへん異なる動物と植物さえが共通の単細胞の祖先から派生し得ることが例証された。「すべての植物も動物も、命が最初に吹き込まれたある一つの形態から(由来した)」(『自然選択』 p. 248)とダーウィンが示唆したとき、彼はすでにこのことを予言していた。細胞学(減数分裂、染色体の受け渡し)と生化学の研究は、形態学と分類学における共通の起源に関する証拠を十分に裏付けた。真核生物と原核生物が同一の遺伝暗号を持っていることを立証し、したがってこれらのグループの共通の起源についてもほとんど疑問が残されていないということは、分子生物学の勝利の一つであった。高次分類群間、とくに植物と無脊椎動物の門の間にはなお確認されねばならないつながりが多くあるとしても、今日地球上に見出される全生物が生命の単一の起源から由来したということに疑うような生物学者は、おそらく今や一人もいない。

共通の由來說の適用が強力な抵抗に出会った領域は、ただ一つしかなかった。それは由来の全系列に人間を含めることであった。同時代の風刺漫画から判るように、他の霊長類からの人間の派生ということ以上にビクトリア朝の人々に受け入れられなかったダーウィン理論はなかった。しかし、現代においては、人間の由来は化石記録からきわめて十分に確認されているだけでなく、人間とアフリカの類人猿の生化学的および染色体上の類似性はたいへん大きいことが分っているので、両者の形態と脳の発達がなぜこんなにも異なっているのかがまったく不可解なほどなのである。

## 漸進説対跳躍説

ダーウィンの第3の理論は、進化的変遷はたえず漸進的に進行し決して跳躍することはないということであった。あの時代のほとんど誰もが本質主義者であったということが分かかっていなければ、ダーウィンの進化漸進説の主張は決して理解できないだろうし、この理論への強い反対も理解できないだろう。化石記録によって証拠が提供された新種の出現は、新しい起源つまり跳躍によってのみ起り得たというのだ。しかし、新種は完全に適応していたし、適応していない種がたびたび生まれたという証拠はなかったので、ダーウィンは代替案を2つだけ考えた。完全な新種は全知全能の創造者によって個別に創造されたのか、それとも、こうした超自然的なプロセスを受け入れないなら、新種は既存の種から適応が保持された各段階を経てゆっくりしたプロセスによって漸進的に進化したのか。ダーウィンが採用したのはこの2番目の代替案であった。

この漸進説の理論は伝統からの思い切った飛躍であった。新種の跳躍の起源の理論は、ソクラテス以前の哲学者からモーペルチュイやいわゆる天変地異説の地質学者の中の進歩主義者までに存在した。この跳躍主義者の理論は本質主義と調和していたのだ。

ダーウィンによる進化の完全な漸進主義理論一種だけでなく高次分類群も漸進的変遷によって出現する一は、すぐに強い抵抗に出会った。ダーウィンのもっとも近い友人たちでさえそれには不満であった。T. H. ハクスレーは、『起原』出版の前日に次のようにダーウィンに書き送った。「あなたは、“跳躍なしの自然” *Natura non facit saltum* という考えを無制限に採用することによって無用の困難を背負ってしまった」(Darwin F. 1887:2, 27)と。ハクスレーやゴルトンやケリカーや他の同時代人がダーウィンを説得したにもかかわらず、彼は進化の漸進性を執拗に力説した。ダーウィンはこの概念の革命的な本性に十分気づいていたのだ。ラマルクとジョフロア〔サンチレール〕を除いて、生物の世界の変化について考えたおよそすべての者が本質主義者であったし、跳躍ということに頼っていた。

ダーウィンの漸進説への強い信念の源は、あまりはっきりしていない。問題はいまだに十分分析されていない。もっともありそうなのは、漸進説はライエルの斉一説の地質学から生物世界への拡張だというものである。ライエルがそのような拡張をしなかったことはブロンによって正確に批評された。もちろんダーウィンは、漸進説の主張のための厳密に経験的な根拠を持っていた。家畜の品種についての研究、とくにハトについての研究や動物育種家とのやり取りが、ゆっくりした漸進的な選択が最終産物にどれほど顕著なちがいを生じ得るかを彼に確信させた。このことは、ガラパゴスのマネシツグミとゾウガメの彼の観察とよく一致していた。それらは、漸進的変遷の結果としてもっともうまく説明されたのだ。

最終的に、ダーウィンは、むしろ小さなステップのゆっくりとした累積を強く主張するための教訓的な根拠を持った。彼は、自然選択による進化的変化を「観察する」observe ことができるはずではないかという反対者の議論に対し次のように答えた。「自然選択は、わずかだが継続的な好ましい変異の積み重ねによってもつぱらはたらくので、大きいあるいは急な変化を生み出すことはできない。それは非常に短くゆっくりとしたステップによ

つてのみはたらき得る」(『起原』P. 471)。ダーウィンの中に個体群思考が全面的に出現したということが、彼を漸進説に強く固執させるようになったのだということは、ほとんど疑いがない。進化は個体群において起りそれをゆっくりと変移させるという概念—これはダーウィンがだんだんと信じるようになったことだ—を採用するなら、たちまち自動的に漸進説を採用することも強えられるのである。漸進説と個体群思考はおそらく、ダーウィンの概念枠組みにおいては元来独立した構成要素であったが、しかし結局、それらは互いに強化し合うことになった。

ナチュラリストが漸進的進化の主な支持者であった。彼らはあらゆるところで地理的変異に出会ったのだ。結局、遺伝学者も、ごく小さい突然変異や多元発現と多面発現の発見によって、同じ結論に至った。その結果、ゴールドシュミットとシンデウオルフによる継続的な反対があったにもかかわらず、漸進説は進化的総合の中で完全なる勝利を祝うことができた。

個体群的進化として漸進説を定義することで—これはもともとダーウィンが考えていたことだが—、われわれは次のように言うことができる。あらゆる反対にもかかわらず、ダーウィンは最終的にこの3番目の進化理論に関しても勝利を得た。漸進説の明確な例外には、(異質四倍体のような)異種交配なしに生まれ得る安定的な雑種や細胞内共生(Margulis and Sagan 2002)がある。

漸進説の理論では、変化の起る速さについては何も言わない。ダーウィンは進化がときに非常に急速に進むということに気づいていたが、アンドリュウ・ハクスレー(1981)が最近まさに正しく指摘したように、完全なる停滞の時期もあり得る。「その間はそれら同じ種がどんな変化もこうむることなしに存続している」。『起原』のよく知られた図表で(p. 117の向かい側)、ダーウィンは、1つの種(図中F)を1万4千世代の間あるいは一連の全地層を通してさえ変化させないままにした(p. 124)。漸進性と進化速度が別個のものであることへの理解は、断続平衡理論の評価にとって重要なことである(Mayr 1982C)。

## 種の増加

ダーウィンのこの理論は、生物の莫大な多様性の起源を説明することに関係している。地球上には、500万から1000万種の動物と100万から200万種の植物が存在すると見積もられている。ダーウィンの時代にはこれらの数のほんの一部しか知られていなかったが、なぜこんなにも多くの種が存在し、それらがいかに起源したのかという問題はすでに存在していた。ラマルクは、『動物哲学』(1809)で種の増加の可能性を問題にしなかった。彼にとって、生物の多様性は他と異なる適応によって生み出されるものだった。新しい進化系列は自然発生によって生じると彼は考えた。ライエルの定常状態の世界では、種の数は一定であり、新種は絶滅してしまったものに代わって導入されるものだった。一つの種をいくつかの娘種に分離するといういかなる考えも、こうした初期の著者には存在しなかった。

種の多様化の問題に答えを見い出すにはまったく新しいアプローチが必要であり、ナチュラリストだけがその発見のための適所にいた。カナリア諸島のL.フォン・ブッフ、ガラ

パゴスのダーウィン、北アフリカのワグナー、アマゾンとマレー群島のウォレスがこの試みのパイオニアであった。それまで進化思想を占有していた垂直的次元に水平的(地理)次元を加えることによって、彼らはみな、地理に対応する(異所性の)種や発端の種を発見することができた。しかし、それ以上に、これらのナチュラリストは、種形成の考えるすべての中間段階のたくさんの異所的個体群を見出した。ジョン・レイやカール・リンネ、そのほか無次元の立場の研究者(地方のナチュラリスト)にそうした印象を与えた種間の明確な不連続性はいまや、地理的次元を組み込んだ種間の連続性によって満たされたのである。

もし種を単に形態的に異なる型として定義すると、種の増加という現実の問題を避けることになる。種分化問題のより実際的な定式化は、生物学的種概念(K. ヨルダン, ポールトン, シュトレゼマン, マイアー)が展開されるまでは不可能だった。そのときついに、現実の問題は同時的に存在する種間の生殖隔離の獲得にあるということが分ったのだ。時間次元での一つの系統発生系列の変遷(その後明示されたような漸進的な系統発生進化)は、多様性の起源には何の光も照らさない。では、それをするのは何なのだろうか？

ダーウィンは、生涯にわたって種の増加の問題に取り組んだ。ガラパゴスのそれぞれ異なる島に新しい3種のマネシツグミを発見してはじめて、ダーウィンは完全に首尾一貫した地理的種分化概念を展開した。その時期の彼の考えは、もっぱら動物学の文献から引き出されたもののように見える。

しかし、やがてダーウィンは、とくに友人の植物学者フッカーを通して植物の多様さに精通するようになった(Kottler 1978, Sulloway 1979)。ただ、この新しい情報は事態を複雑にするように見えた。ダーウィンが理解していなかったことは、植物学者は変種という用語を動物学者のように地理的品種(亜種)としては使わず、まったく異なる種類の変異体に使用していたということであった。植物学者にとって変種とはよく、個体群内の個々の変異体(“形” morph)のことであった。そのときまで地理的品種である(動物の)変種は発端の種であったので、ダーウィンは植物を含めてどんな変種もそれが当てはまると考えた。それによって、植物の個々の変種は発端の種になったのである。ダーウィンによる地理的な変種から個々の変種へという用語法の拡張があるまで、種分化は地理的なプロセスであった。しかし、同一地域に共存しているいくつかの個々の変種がもし同時に異なる新種になり得るならば、そのとき種分化は同所的プロセスであることになる。そこでダーウィンは、彼の新たな「分岐の原理」に助けられて同所的種分化の新しいシナリオを展開した(Mayr 1992)。ダーウィンのシナリオは見たところたいへん説得力があったので、1860年代以降、分岐の原理に基づく同所的種分化が、地理的変種(亜種)の隔離に基づく地理的種分化と同じほどに流布することになった。分岐の原理の種分化プロセスへの適用は複雑であり、私はその説明のために特別な分析をしている(Mayr 1992)。『起原』におけるダーウィンの種分化の扱いは、種と種分化についての彼の混乱を明らかにしている。この問題は、1940年代の総合説までは解明されなかった。

ダーウィンはウォレスと共に種の増加の問題をはじめて具体的に述べたという榮譽に値するけれど、彼が提案した解答の多元性が、まさに今日までつづくまったく終わることのない絶え間ない論争をひき起こした。最初、1870年代から1940年代は、同所的種分化が

おそらくより普及した種分化理論であった。とはいえ、いく人かの著者は、とくに鳥類学者と、強い地理的変異を示す他の分類群の専門家は、もっぱら地理的種分化を強く主張していた。しかし、ほとんどの昆虫学者とさらにはほとんどの植物学者は、地理的種分化を認めてはいたけれど、同所的種分化がより一般的でより重要な種分化のあり方であるとみなしていた。1942年以降は、異所的種分化がおよそ25年間多かれ少なかれ勝利を得たが、その後、同所的種分化のよく分析された事例がとくに魚と昆虫で非常に多く見いだされたので、今日、同所的種分化がしばしば起きたことにはや何の疑問も呈されないのである。

古生物学者は概して種の増加の問題をまったくかえりみななかった。たとえば、G. G. シンプソンの著作にはその議論は一つも見いだされない。古生物学者は最終的には種分化を自らの理論に組み入れたが (Eldredge and Gould)、彼らの結論は現生の生物を扱う人たちの種分化研究に基づいていた。

『起原』出版後145年間、種分化がなおもかくのごとく問題である理由は3つある。第1に、進化研究の非常に多くの場合と同様、進化論者は過去の進化プロセスを分析し、推論によって結論に至らざるを得ないことである。その結果、歴史的継起の再構成で出会うよく知られた困難のすべてに遭遇することになる。第2の困難は、遺伝学の進歩にもかかわらず、われわれは種分化の最中に遺伝的に何が起きているのかについてほとんどまったく無知であることだ。第3に、さまざまな種類の生物がさまざまな環境の下で起こす種分化には、かなりちがった遺伝のしくみが伴っているということが明らかになってきたことである。

1970年代のかなり予期せぬ発見が、それ以降の同所的種分化の幅広い受容に役立った。私が1963年に指摘したように、同所的種分化の成功は、2つの新しい要因すなわちニッチ選好と配偶者選好の同時的な協同がある場合にだけ可能である。同所的種分化に対する私のかつての反感は、これら2つの選好が自然選択に対してばらばらにはたらくだろうという私の仮説に基づいていた。しかし、とくにカメルーンのカワズズメ科の魚についての近年の研究によって、2つの選好が結び付けられ得るということが示された。たとえば、もし雌が特定の採食ニッチをもつ雄—底生動物食者—を選好し、しかも雄の表現型によってこの選好を示している雄を選ぶならば、この共同の選好は新しい同所的な種を急速に生み出すことができる。つまり、この2つの選好の分離した遺伝という私の仮定は、妥当ではなかったのだ。私が知る限り、哺乳類や鳥類の同所的種分化の例は一つもない。しかし、昆虫の寄主特異的な集団においてはおそらくたびたび起きている。たとえばカミキリムシ科やタマムシ科などの科内の近縁種の地理的な分布範囲の地図を描くことが、一つの答えを提供するだろう。

## 自然選択

ダーウィンの自然選択説は、彼のもっとも革新的でもっとも斬新な理論であった。それは進化的変化のメカニズム、とりわけこのメカニズムが生物の世界の見かけの調和と適応をいかに説明できるかを論じた。それは、自然神学の超自然的説明の替わりに自然的説明

を提供する試みであった。この自然のメカニズムのためのダーウィンの理論は比類ないものであった。ソクラテス以前の哲学者からデカルト、ライプニッツ、ヒューム、カントまでの哲学文献全体において、それに似たものは何一つなかった。それは自然における目的論を、本質的に機械論的説明によって置き換えた。

わたしは、第5章で自然選択の詳細な分析を提出した。重複を避けるため、この章では選択の2、3の側面だけに話しを限る。ダーウィンにとって、そしてその後のすべてのダーウィン主義者にとって、自然選択は2段階で進行するものであった。変異の産出と、選択と排除によるその変異の仕分けである。

わたしは自然選択説をダーウィンの第5の理論と呼んでいるが、それは本当は諸理論の小さい束である。そこには、生殖上の余剰の絶え間ない存在（過剰多産性）の理論、個体差の遺伝性の理論、遺伝の決定因子の離散性、その他いくつかの理論が含まれている。これらの多くはダーウィンによって明示的には述べられておらず、彼のモデル全体の中に潜在している。しかし、それらはすべて選択の個体群的な本性と適合している。すべての選択は個体群の中で起り、世代から世代へ個体群ごとに遺伝的構成を変化させる。これは、生殖隔離された個体を通しての跳躍進化の不連続的性格とまったく対照的である。しかし、いつも無視されているのは、連続的進化でさえも世代の継続にしたがってやや不連続的であるということだ。世代ごとに、その世代の選択の標的になるよう引き出される個体によって、まったく新しい遺伝子プールが再構成されるのである。

自然選択説はダーウィンの全理論の中でもっともひどい抵抗を受けた。いく人かの社会学者が主張したように、自然選択説が19世紀前半のイギリスの時代精神、産業革命、アダム・スミスやその時代のさまざまなイデオロギーの必然的帰結だということがもし正しいならば、自然選択説はほとんど誰からもすぐに受け入れられたことだろうと思われる。本当のところはまさに逆だ。自然選択説はほとんどあまねく拒絶されたのであった。1860年代においては、ウォレス、ベイツ、フッカー、フリッツ・ミュラーなど少数のナチュラリストだけが一貫した選択主義者と呼ばれ得た。ライエルは決して自然選択説を相手にしなかったし、公然と自然選択説を擁護したT. H. ハクスレーさえそれにはっきりと不快感を示し、おそらくそれを実際信じてはいなかった (Poulton 1896, Kottler 1985)。1900年以前、イギリスでもどこか他所でも実験生物学者でこの説を採用したものはただの一人もいなかった (ワイズマンは基本的にナチュラリストであった)。もちろん、ダーウィンでさえ全面的な選択主義者ではなかった。というのは、彼はいつも用不用のはたらきや環境の偶発的な直接的影響を考慮していたのだ。断固とした抵抗の最たるものは、自然神学のイデオロギーのもとで育った人たちに現れた。彼らは、神によってデザインされた世界という観念を捨て去りその代わりに機械論的プロセスを受け入れるということがまったくできなかった。より重要なことは、自然選択説の首尾一貫した適用はすべての宇宙的目的論の拒絶を意味したことである。セジックとK. E. フォン・ベアは、目的論の排除に対し特に明確な抵抗を示した。

自然選択は、超自然的な起源を持ち得るいかなる目的因の拒絶を意味するだけでなく、生物の世界におけるすべての決定論をも拒絶する。自然選択は、G. G. シンプソンがそう呼んだように徹底的に“ご都合主義的” opportunistic であり、“間に合わせの修繕屋”

tinkerer である (Jacob 1977)。それは上述したように、いわば各世代ごとの引っかけ傷から出発する。19 世紀を通してずっと、物理科学者は決定論的な見地を持ちつづけており、自然選択のような非決定論的なプロセスは容易には受け入れがたかった。物理学者がダーウィンの“めちやくちやな法則”にいかに関心を持って反対したか (F. Darwin 1887:2, 37; Herschel 1861, p. 12) を理解するには、その時代のもっとも良く知られた何人かの物理学者が書いた『起原』についての批評 (Hull 1973) を読みさえすればよい。ギリシャ時代から現代まで、自然の出来事が偶然によるのかあるいは必然によるのかという果てしない議論がつづいている (Monod 1970)。奇妙なことに、自然選択に関する論争においては、そのプロセスはしばしば“純粋な偶然”として (ハーシェルや他の多くの自然選択の反対者) か、あるいは厳密に決定論的な最適化プロセスとして記述されている。しかし、どちらの部類の主張者とも、自然選択が 2 段階の本性を持っているということと、その第 1 段階では偶然的現象が支配し第 2 段階は決定的に反偶然的本性を持っているという事実を見落としている。セウォール・ライトがたいへん正しく述べたように、「ランダムなプロセスと選択的なプロセスが互いに絶え間なく影響し合うダーウィンのプロセスは、純粋な偶然と純粋な決定論の間なのではなく、その帰結においてどちらからも質的にまったく異なっている」 (1967, p. 117)。

進化それ自体は誰もがごく早期に受け入れたけれど、一貫した選択主義者になったのは最初は少数の生物学者とごく少数の非生物学者だけであった。このことは進化的総合の時代まで当てはまった。代わりに、他の人たちは究極目的論や新ラマルク説や跳躍説を採用した。自然選択に関する論争は決して終わったわけではない。進化論の文献では今日でさえ、選択と適応の関係が熱心に議論されており、“適応主義プログラム”を採用すること—つまり生物の種々の形質の適応的な意味を探ること—がはたして妥当かどうか疑問が呈されている (Gould and Lewontin 1979)。しかし、本当にわれわれの前にある問いは、自然選択が今日進化論者によって単に広く採用されているかどうか—この問いに対してためらうことなく肯定的に答えられる—ではなく、むしろ現代の進化論者の自然選択概念がいまだダーウィンの概念のままなのかあるいは著しく修正されたものなのかということである。

ダーウィンが最初に自然選択説を練り上げていたとき、彼にはまだ自然神学の精神の中でほぼ完全な適応を産み出すことが可能であると考えた傾向があった (Ospovat 1981)。しかし、より深い思索と、生物の構造と機能における多数の欠陥についての理解—おそらくとくに、完全性を産み出すメカニズムが絶滅と両立しないこと—が、彼の選択に対する主張を弱めることになった。それゆえ、彼が『起原』で要求したことは、「自然選択は、各々の生物各々の生き物を、生存闘争しなければならぬ同じ土地に棲んでいる他の生物と同じくらい完全かあるいはわずかにより完全にするだけだ」 (p. 201) ということであった。今日われわれは、自然選択にとって完全さを実現すること、あるいはもっと現実に即して言うならばいくらからでも完全さに近づくことを不可能にする多くの制約が存在することを一層良く知っている (Gould and Lewontin 1979, Mayr 1982a)。

## ダーウィンの5つの理論のそれぞれ異なった命運

今では、上で議論したダーウィンの5つの理論それぞれのその後の命運を簡潔に述べることができる。進化それ自体は、共通の由來說と同様にごく早く採用された。『起原』の出版から15年以内に進化論者にならなかった有能な生物学者はほとんどいなかった。それに対して漸進説は関わらねばならなかった。なぜなら、個体群思考は、ナチュラリストでないものが採用するにはとても難しいような概念であったからだ。今日でさえ、断続平衡の議論においては、個体群思考の核心をいまだに理解していないことを示す著述も一部見受けられる。重要なのは個体の突然変異の大きさではなく、進化的に新しいものの導入が、個体群へのそれらの漸進的な取り込みによって進むのか、それとも新種や高次分類群の創始者になる1つの新個体の産出によって進むのかという問題である。

種の増加の理論が、最初にウォレスとダーウィンによって言明されたように進化理論の本質的で実際不可欠な要素であるということは、今日当然とみなされている。しかし、種の増加がいかに進むのかは今だに論争的になっている。異所的種分化、とくにその特殊な型である周縁的種分化(Mayr 1954, 1982c)がもっとも一般的な様式であるということは、多くの人々に想定されている。植物においては、倍数体による種分化が一般的であるということも同様に受け入れられている。同所的種分化や側所的種分化のようなその他のプロセスがどれほど重要なのかは、なお論争がつづいている。

最後に、自然選択についてだが、現代の生物学者がダーウィン主義について語るとき通常それが意味するこの理論の重要性は、今日ほとんど誰もがしっかりと受け入れている。それに対抗する理論—終局目的論、新ラマルク主義、跳躍説—は徹底的に論破されてしまったので、もはや本気で議論されることはない。現代の生物学者がダーウィンとおそらくもっとも異なっているところは、ダーウィンと初期の新ダーウィン主義者がしたよりもはるかに大きな役割を確率論的プロセスに割り当てていることにある。偶然は、自然選択の第1段階、つまりこれまでにない遺伝的に新規の個体の産出に役割を演ずるだけでなく、それらの個体の繁殖成功を決定する蓋然論的プロセスでも役割を演ずる。にもかかわらず、1859年と2004年の間にダーウィン理論になされたすべての修正を見ると、ダーウィンのパラダイムの基本構造に影響を及ぼすような変化は一つもないということが分かる。ダーウィン・パラダイムは誤りが証明され何か新しいものによって置き換えられねばならない、という主張を正当とする理由は何もない。1859年のダーウィンが145年後にもほぼ妥当とみなされるようになったことは、ほとんど奇跡のように私の心を打つ。そして、この並外れた安定性のために、ダーウィン・パラダイムは生物学の哲学の正当な基礎として、またとりわけ人間の倫理の根拠として広く受容されていることが認められるのである。