

何が生物学を独自のものにするのか(8)

What Makes Biology Unique? Ernst Mayr

第7章 ダーウィン主義の成熟

ダーウィンは、1859年に『種の起原』でダーウィン主義の基本原則を細部にわたって提示したが、生物学者がダーウィン主義を受け入れるのにはその後80年を要した。なぜかとも長い間、進化生物学に大きな不協和が存在したのかについてはあまたの理由がある。おそらく主要な理由は、ダーウィン主義の概念そのものが時とともに変化し続けたことであり、さらに、さまざまなダーウィン主義者がダーウィンの5つの理論(第6章を見よ)のさまざまな組み合わせを支持したことだ。『一つの長い議論』(1991)において私は、さまざまな時期に多少とも流行したダーウィン主義という言葉の9つの異なった用法を記述した。そのような年代順の扱っただけが、ダーウィン主義の概念の歴史を正当に評価することが可能である。

ダーウィン主義の成熟の諸段階

進化生物学の最初の80年間になぜこうした不協和が存在したのかは、いまや明らかである。はじめは、ダーウィン主義とは単に反創造説を意味した。進化論者が、進化的変化は自然的原因によるのであって神のはたらきによるものではないという説を採用したならば、それだけで彼はダーウィン主義者と呼ばれた(Mayr 1991, 1997)。科学を非宗教的な試みと見なしたなら、その人はダーウィン主義者ということになった。したがって、T. H. ハクスレーやチャールズ・ライエルのような自然選択の反対者でも、ダーウィン主義者と呼ばれた。19世紀にはダーウィン主義という用語に多くの意味があったということは、驚くにあたらない。

1859-1882

1859年以降のはじめの何年かは、進化生物学にとってかなり混乱した時期であった。確かに、ダーウィンの5つの進化学理論のうち、「進化する世界」と「共通の由来」という2つの説は、ほとんど至るところですぐに受け入れられた。しかし、残りの3つの説は世に普及しなかった。とりわけ「自然選択」はきわめて少数派の見方であった。

転成説と2つの変遷説がダーウィンの変異的進化学説よりもずっと普及していた (Mayr 2001)。ダーウィンは種分化の研究に見切りをつけてしまい、変異の本性と起源を解明する彼の膨大な努力は不首尾に終わった。獲得形質の遺伝がほとんど至るところで受容されていた。ダーウィンは自然選択と同時に獲得形質の遺伝を採用した。それは新しい変異が広く存在することを説明するのに役立ったし、自然選択の優位性を妨げるものでもなかった。大部分のナチュラリストは、こうした自然選択と獲得形質の遺伝の組み合わせを受け入れた (Plate 1913)。

1883-1899

1883年にオーギュスト・ワイズマンが—彼はダーウィン以後のもっとも偉大な進化学者であったのだが—獲得形質の遺伝への反論を刊行し、アルフレッド・ラッセル・ウォレスや他のダーウィン主義者がそれに追随した。コレンスが適切に指摘したように、ワイズマンは一般理論化によってメンデルの発見への道を準備したのだ。ロマネス(1894)は、獲得形質の遺伝を含まないこの新しいダーウィン主義に対して「新ダーウィン主義」neo-Darwinism という用語を創りだした。近頃の何人かの歴史家は進化的総合から生まれた理論の合成物に新ダーウィン主義という用語を使っているが、これは正しくない。新ダーウィン主義とは、ワイズマンによって修正された(獲得性質の遺伝にいかなる余地も与えない)ダーウィン主義の呼称である。

1900-1909

グレゴール・メンデルの研究が1900年に再発見されたとき、遺伝の法則を含む遺伝学という新しい科学がダーウィンの時代以来激しく続いた進化上の大論争に解答を提供するだろうと、多くの人が期待した。

しかし、進化にもっとも関心のあった指導的なメンデル遺伝学者たち—ユーゴ・ド・フリース(メンデルの“再発見者”の一人)とウィリアム・ベイトソンとウィリヘルム・ヨハンセン—は残念ながら、ダーウィンの考えのかなめである自然選択を否認した。ド・フリースはまちがいなく代わりに跳躍説を採用した。彼によれば、新しい種は大きな遺伝子突然変異によって1回のジャンプ(跳躍)で生じるという。この跳躍説は、1900年からおよそ1915年まで進化遺伝学を支配した。不幸にも、進化的変化のこのメンデル的突然変異説は遺伝学者によって広く受け入れられたため、いく人かの“メンデル主義者”には支持されなかったとはいえ、ほとんどのナチュラリストによってメンデル主義の名のもとにそれは

進化の遺伝理論とみなされた。しかし、ナチュラリストは概して漸進的進化と個体群の変異を信じていたので、跳躍説的なメンデル主義はまったく受け入れられず、このことが進化論者たちの間に橋渡しができそうにない溝を創りだした。

ダーウィンの時代以来あるいはその前からさえ、生物の個体群を観察したことのある人たちは、新種の起源はたいてい漸進的なプロセスであることを理解していた。そうしたナチュラリストは突然変異説とは何の関わりも持たず、その代わりにジャン・バティスト・ラマルクが19世紀の初期にはじめて明確に表現した漸進的進化の概念をしっかりと保持していた。漸進説はラマルクの変遷説で説明されるので、これらのナチュラリストはラマルクの信奉者になったのである。

ただ、メンデル主義者が唯一の同時代の遺伝学者ということではなかった。ニルソン＝エーレやバウアー、キャッスル、イースト、またロシアのチェトヴェリコフのようなメンデル主義ではない人たちもいて、彼らは小さな突然変異と自然選択の起きることを受け入れていた。しかし、当時ナチュラリストたちはド・フリースと彼の追従者たちの跳躍説に対する攻撃にもっぱら集中しており、これら漸進主義的な遺伝学者のことを無視した。全体的に見て、自然選択の役割を強調したダーウィン説の解釈は、遺伝学の初期のこの時期(1900年代初期)には人気がどん底にあり、しばしばその死を宣告された。

1910-1932

遺伝学という新しい科学は、新しい方法論と新しい理論枠組みを発展させ、メンデル主義者の転成説から脱却した。それはニューヨークのコロンビア大学のT. H. モーガンの実験室で1910年頃に始まったもので、新世代の遺伝学者たちは初期のメンデル主義者の見地を否定する発見に至った。ショウジョウバエ(*Drosophila*)を使った実験でそれらの研究者は、ほとんどの突然変異は個体群の漸進的变化を可能にするほどに十分小さく、突然の跳躍は必要ではないということを見出した。じきに、メンデル主義者の跳躍説は時代遅れだとみなされるようになった。1915年から1932年にかけて、数理集団遺伝学者のフィッシャー(1930)とライト(1931)とホールデン(1932)は、ほんの小さな選択上の利点をもった遺伝子がやがて集団の遺伝子型に組み入れられるのが可能であることを示した。系統発生的進化が今や新しい遺伝学の用語で説明することが可能になった。残念ながら、ほとんどのナチュラリストはこうした発展に疎く、なおも初期メンデル主義者の反漸進主義と闘っていた。

フィッシャーと彼の同僚たちによっておおよそ統合された理論によれば、進化とは集団内の遺伝子頻度の変化と定義され、その変化は小さくランダムな突然変異の漸次的自然選択によってもたらされるとされた。1932年までに、遺伝学者の反目しあうさまざまな学派の知見に一つの合意が達成された。それは、数理集団遺伝学者とダーウィン主義選択論者との総合であった。もっとも偉大な代表者にちなんでフィッシャー的総合と呼ばれるこの総合は、進化生物学の2つの主要な問題の1つ、適応性の問題を解決した。適応性は、実際ダーウィンが信じていたように一あり余るほどの変異にはたらく自然選択の結果である。不幸にも、1920年代末のこのフィッシャー的総合は、多くの歴史家によって生物多様

性に関連する第二の総合と混同されてしまった。

生物多様性の起原の説明

適応は進化の物語の半分に過ぎない。進化生物学は2つの別個のプロセスに関わっているのだ。1つは一定の個体群内における継時的な系統発生的進化であり、もう1つは種の起原とその増加である。フィッシャーとライトとホールデンは主に、一つの集団が環境の変化につれていかに進化するのかを明らかにすることに興味を持った。進化生物学のこの部門は「向上進化」*anagenesis*の研究と呼ばれてきた。一方、ナチュラリストは、生物の多様性と、新種が親種からいかに枝分れするのかを明らかにすることにより強い興味を持った。生物多様性の起原というこの研究は、よく「分岐進化」*cladogenesis*と呼ばれる。言い換えれば、数理集団遺伝学者は進化の垂直的すなわち“時間”的次元(一定の集団の継時的な変化)に関わり、ナチュラリストは進化の水平的すなわち地理的次元(ある時間での新種の産出)におおむね関わった。

1937-1947

この第二の大きな進化上の問題—種の増加あるいは生物多様性の起原—は、フィッシャー的総合では未解決なままであった。遺伝学者の方法はいつも1つの集団、1つの遺伝子プールの研究に限られていたため、彼らには種分化を説明するができなかったのだ。フィッシャー的総合は、メンデル遺伝学と自然選択の対立を解決したが、数理遺伝学と生物多様性の対立には取り組むことができなかった。フィッシャーとライトとホールデンは生物多様性の起原の問題に気付き、とくにライトは明確ではなかったとはいえそれに言及したが、彼らは個体群の地理的位置と隔離が演じる役割を理解しているようには見えなかった。ドブジャンスキーの『遺伝学と種の起原』によって1937年に始まった第二の総合が達成したことは、生物が一方では一つのものがたえず継時的に変化するのに対し、他方ではいかに一定の時間でかくも多くの多様な種類に増殖するのかの説明を提供したことであった。

実のところ、ヨーロッパのナチュラリストは分類学と自然誌の研究によって、1920年代にはすでに生物多様性の起原の説明をしていた。それらのナチュラリスト—分類学者によれば、一つの種の2つの個体群が互いに物理的に分離し、この空間的隔離の間に不妊の障壁か行動上の不和合性(隔離機構)の進展によって生殖的に隔離されるようになるとき、種分化が起る。地理的隔離は、ときには物理的な障害物(新しい山脈や海の入り江)によって起り(二所的種分化)、ときには創始者個体群が種の以前の分布範囲を超えて確立されることによって起る(周縁的種分化)。もし地理的に隔離された個体群が大きな分岐能力を持っているなら、新種が親種から枝分れするだろう。二所的種分化も周縁的種分化もともに地理的種分化と呼ばれている。

種分化についてのこれらの考えは、実験遺伝学者には知られないままであった。一方、ナチュラリストも同じように、遺伝学の新しい発展に対する無知のため進化の十分な理解

に到達できないでいた。彼らは、フィッシャーと彼の同僚たちがずっと以前に論破した初期メンデル主義者の跳躍モデルに依然反対していたのだ。シュトレゼマンやレンシュやフランスの動物学者のようなナチュラリストは、ド・フリースによる巨大な遺伝的飛躍を受け入れることができず、その後の遺伝学によって発見された小さな突然変異も知らなかったのだ。漸進的進化を説明するためにラマルク主義に回帰してしまった。ナチュラリストは(私自身も含めて)、変異は現在の身体の各部の用不用によって起こり、それらの獲得“形質”は子孫に伝達され得るというラマルクの考えを受け入れた。ほとんどのナチュラリストは跳躍論者の誤りに対して選択説をしっかりと擁護しながら、変異についての時代遅れのラマルク的説明も保持したのだ。かように、遺伝学と分類学とともに大きな進歩があったにもかかわらず、実験遺伝学者とナチュラリスト-分類学者の間には誤解による深い亀裂が存在した。いく人かの数理遺伝学者はライトの“風景モデル”が地理的種分化説の解明に寄与したと考えているが、関連する理論の批判的分析からはこの主張は支持されていない。

この亀裂は、最終的に1940年代の“進化的総合”によって橋渡しされた。先に述べたように、それ以前に初期の総合、すなわち遺伝学とダーウィン主義の総合が存在した。私はそれをフィッシャー的総合(数理集団遺伝学の起源)と呼んだ。これは、遺伝学者の書いた歴史では後期のドブジャンスキーの総合(生物多様性の起源)とたびたび混同されてしまった。この初期の(“フィッシャー的”)総合は、単一の遺伝子プール、単一の集団、遺伝的変異、適応の起源を扱っている。これは生物多様性の問題の解決には何ら貢献しなかった。変異と適応にとりわけ興味があった遺伝学者と、生物多様性の起源に興味があった分類学者の間の亀裂は、相変わらず存続していたのだ。

実際には(今日、遺伝学者が抱いているような)進化の微小突然変異的解釈とナチュラリストの進化の考え方の間には、もはや何らの対立も存在していなかった。しかし、遺伝学者は特定の個体群のみを扱っていて、生物多様性の起源の領野は彼らの方法論では歯が立たなかった。そのために、遺伝学者とナチュラリスト(分類学者)との間にはまだ少なからぬギャップが存在していたのだ。1937年にドブジャンスキーが『遺伝学と種の起原』を出版してこのギャップの橋渡しが始まった。ドブジャンスキーは経歴を考えれば申し分なくこの仕事に適任であった。少年時代からずっとナチュラリストであった彼は、ロシアで生物学の教育を受け、そこで個体と地理的変異に興味を持ち、甲虫(テントウムシ科Coccinellidae)の集団における種分化に関心を抱いた。27歳のときアメリカに来て、T. H. モーガンの研究室に入り、そこで現代の進化遺伝学に十分精通するようになった。これら2つのたいへん異なる影響の幸運な成果が、1937年に出版された『遺伝学と種の起原』という著作であった。この本は遺伝学者とナチュラリストに、彼らの進化的理論は完全に両立できるものであり、個体群における系統発生的進化(向上進化)と生物多様性(種、種分化、大進化)の起源(分岐進化)の研究という進化生物学における2つの主要な分野の総合は可能であるということを示した。2つの領野のこの総合は、マイアーの『分類学と種の起原』(1942)、ハクスリーの『進化・その現代的総合』(1942)、シンプソンの『進化の速度と様式』(1944)、さらにステビンズの『植物の変異と進化』(1950)、ヨーロッパ大陸でのB. レンシュ(1947)において仕上げられた。

1940年代のこの総合は、主に生物多様性の起源と意義を扱った。いかに、なぜ新種が生じるのか、というわけだ。すべての個体群はいつでも十分に適応していなければならない、このことが種の継時的変化というものを説明する。しかし、一つの個体群が適応を維持するために新種の産出を必要とすることはない。新種が生れるメカニズムは、遺伝学者が研究した適応性を維持するメカニズムとはとても異なるメカニズムを要請する。

進化的総合のもう一つの重要な達成は、1930年ごろはまだ広く保持されていた3つの非ダーウィンの進化説に対して本物のダーウィン主義者の共同戦線を打ち立てたことであった。その3つとは、ラマルク主義(いまだに多くのナチュラリストに受け入れられていた)と跳躍説〔シンデウルフ(1950)や、ゴールドシュミット(1940)と彼の“有望な怪物”によって奨励された〕と定向進化説(進化におけるいくつかの種類の目標指向的・目的論的構成部分への信念)である。総合説以後、これらの3つの理論は、本格的な進化論の議論ではもはや役割を果たすことはなくなった(Mayr 2001)。

1947年に進化論者たちが総合説を祝うためのシンポジウムでプリンストンに集まったとき、彼らは、本当に合意が広く達成され、それに先立つ50年間の激しい論争がいまや歴史の問題になったのだということに気付いた。ただ、2つの陣営の間には一つだけ深刻な不一致が残されていて、それは選択の対象に関することであった。ナチュラリストにとってはダーウィンにとってそうであったようにこれは個体であったが、遺伝学者にとっては、計算を簡単にするのが一つの理由だったがそれは遺伝子であった。実のところ、これはかなり重要なちがいである。というのは、それが集団遺伝学者の還元主義的な傾向を示しているからだ、総合の主要な立役者、とくにナチュラリストは強く全体論的な見方をしていた。総合以前でさえ私は、ほとんどのナチュラリストと同じように全体論者であったのだ。私にとって進化とは丸ごとの生物個体に関係しており、全体としての生物が選択の標的であった。もちろんこれはダーウィン主義の伝統であった。総合の間、私の全体論的思考とは実は折り合いが悪かったが、私自身「進化とは遺伝子頻度の変化である」という遺伝学者の標準公式を使用したことを認める。しかし、私はその後多年にわたってこの矛盾を十分意識しなかった(Mayr 1977)。実際、総合であるにもかかわらず、(還元主義者であれ全体論者であれ)進化の定義が、遺伝学者とナチュラリストの間の不一致の重大な要点であり続けた。ナチュラリストにとって進化は遺伝子頻度の変化以上のものであり、それは適応性の獲得・維持であり、新しい生物多様性の起源なのである。

1950-2000

総合の後すぐに分子革命が到来したが、それは生物学の歴史における真に革命的な出来事であった。まずアベリーが1944年に、遺伝物質はタンパク質ではなく核酸から成ることを示した。次にワトソンとクリックが1953年にDNAの構造を発見し、それがDNAのはたらきを説明することを可能にした。彼らの発見は遺伝的な分析に決定的な新しい次元をもたらし、いままで未解決な非常に多くの問題を解決した。最後にジャコブとモノーが1960年に、DNAにはさまざまな種類があり、とくに構造遺伝子のはたらきをコントロールする特定の調節DNAなるものがあることを示した。これらの発見は当時の支配的な見

方を激変させたので、当然、ダーウィン主義にも激烈な影響がもたらされるものと考えられた。

実に分子生物学は、われわれの進化の理解に数え切れないほどの重要な貢献をなした。それは遺伝暗号が、原始的なバクテリアから多細胞の高等生物まで基本的に同じであることを示した。このことは、現在地球上に存在する生き物すべてが一つの起源から由来したことを証明する。分子生物学はまた、情報はもっぱら核酸からタンパク質へ伝達され、タンパク質から核酸へは伝達されないことを示した。これが、いかなる獲得形質の遺伝もありえない根拠である。

ゲノミクス

分子革命の進化生物学への最大の衝撃は、遺伝子配列の比較研究であるゲノミクスから到来した。それは、多くの遺伝子が非常に古いものだということを示した。たとえば、いくつかの哺乳類の遺伝子が脊索動物以外の動物の遺伝子に認められるし、原核生物の遺伝子にさえ認められる。ゲノミクスは、単一塩基対の置換の影響や非コード化DNAの挿入の影響、水平伝達による遺伝子の移動、遺伝子とその染色体上の位置の多数の変化すべての影響についての研究を可能にする。ヅッカーカンドルとポーリングによる分子時計の考案は、進化研究の方法への巨大な貢献であった。ゲノミクスは進化遺伝学の主要な分科に発展しつつある過程にある。それは少しの言葉では論じることができないので、関連する文献を紹介する(Campbell and Heyer 2002)。

分子革命は2つの理由でとりわけ重要である。それは、20世紀の初期には無視されていた古典的生物学のいくつかの部門、たとえば発生生物学や、遺伝子生理学のさまざまな側面を復活させた。分子的な方法と理論を採用することによって、それらの領域は蘇生し現代的な生物学に近づいた。さらに、おそらくもっとも興味深いもう一つの展開は、分子生物学を通して多くの物理学者と生化学者が進化に興味を持つようになったことであった。このことは、以前はほとんど互いに理解し合っていなかった生物学の分科の間に非常に活発な橋渡しをもたらした。かように、分子生物学は20世紀に起った生物学の統合に重要な貢献をなした。「エヴォリューション」や「アメリカン・ナチュラリスト」あるいは他の進化学雑誌のほとんどどんな最新号を見ても、進化論の問題の解決に分子的な方法がいかに大きな貢献をしたかが分かる。

しかし、大部分の分子生物学者の遺伝子中心的なアプローチは、いくつかの不一致を引き起こした。たとえばいわゆる中立進化は、多くの分子生物学者は進化の重要な様式とみなしているが、ナチュラリストは無視している。というのは、中立な遺伝子は表現型では見ることができないからである。

ゲノムにおける塩基対の配列は、生物の類縁関係や系統発生に莫大な情報を提供する。基準になる形態学的形質は系統発生研究のはじめから使われているが、信頼できる系統史を提供するにはときに不十分であった。分子生物学の方法は、生物の多くのグループの系統史の革命的な再構成を可能にする豊富な情報を供給したのである。

今日のダーウィン・パラダイムの強靭さ

1940年代(進化的総合)から現在までの期間は、生物学に大きな進歩があった時期であり、そこには分子生物学の起源と華々しい興隆が含まれている。人はきっと、分子生物学がダーウィン主義の徹底的な修正を余儀なくするだろうと予想したかもしれない。しかし予期に反して、そのようなことは起きなかった。1940年代に進化的総合の間に産み出されたダーウィン・パラダイムは、いかなる重大な修正もなしに、その後の50年間、自らに反対するすべての攻撃を食い止めることができた。このことは、進化的総合の間に採用されたダーウィン・パラダイムが本質的に妥当なものであると注意深く信じてよいことを示唆している。基本的なダーウィンの公式—進化は遺伝的変異と、排除と選択によるその規制である—は、十分包括的に自然に起り得るすべての事に対処し得る。新しい進化理論(パラダイム)の探索は、いまや無駄な企てのように思える。この50年以上ほとんど毎年、ダーウィン主義に深刻な誤りや手落ちがあると主張する新しい論文や書物さえが出版された。著者は新しい理論あるいは諸理論を提供し、それが誤りを正し欠落を埋めるだろうと主張した。哀れなるかな、それらの提案で建設的であったようなものは一つとしてなかった。今日の古典的ダーウィン主義はいつもその正しさが裏付けられ、考えられた改善や修正に反論することが可能であった。このことは、ダーウィン主義が十分な完成に近づいていることを私に暗示する。もちろん、多数の非コード化DNAの機能のようにいまだに未解決の多くの難題が存在しているが、残っている難題の解決が基本的なダーウィン・パラダイムにどの程度顕著な影響を及ぼし得るのかは疑問である。

近年の進化生物学における主要な論争、たとえば適応の重要性、偶然の役割、個体群思考、進化の漸進性、進化速度の安定性などは、遺伝子ではなく個体と個体群に関係している。異なる種類の遺伝子つまり構造遺伝子と調節遺伝子が存在するというジャコブとモノーの発見でさえ、ダーウィン理論に影響を与えなかった。ダーウィン・パラダイムの強靭さの主要な2つの理由は、おそらく還元主義の失敗と基礎的なダーウィン主義の単純さにある。

現在のダーウィン主義

この記述は、1859年以来、とりわけ1920年代以来のダーウィン主義の歴史をきわめて簡潔に要約したものである。私は最近、総合説の歴史についていくつかのより詳細な物語を出版し、その中でいく人かの遺伝学者と歴史家の記述に含まれているいろいろな誤りや不正確な点について論じた(1992, 1993, 1997, 1999a, 1999b, 2001)。とくに、何人かの歴史家が1920年代のフィッシャー的総合を1940年代の総合と混同していることを私は指摘した。

1940年代に展開されたダーウィン主義説に、われわれは何という名称を当てたらよいだろうか？ まちがってそれはよく「新ダーウィン主義」neo-Darwinism と呼ばれた。しか

し、この用語選定は明確に誤りである。新ダーウィン主義とは、1894年にロマネスによってソフトな遺伝なしの(すなわち獲得形質の遺伝という信念なしの)ダーウィン・パラダイムに与えられた用語であるが、これは1920年代以降のすべてのダーウィン主義に当てはまる。新しい進化理論、すなわち向上進化と分岐進化の理論の総合の産物は、進化の総合学説と呼ばれた。本当のところ、最良の解答はそれを再び単にダーウィン主義と呼ぶことだろう。実際、それは本質的にダーウィンのオリジナルな理論であり、種分化の適切な理論を持ち、ソフトな遺伝は含んでいない。ソフトな遺伝は100年以上前に論破されているので、もし単なるダーウィン主義という用語に戻るとしても誤解は生じ得ない。なぜならそこにはダーウィンのオリジナルな概念の本質的要素が包含されているのだから。とくに、それはダーウィン・パラダイムの要点である変異と選択の相互関係を含んでいる。長い成熟の時期の後に現代進化論者によって採用された進化論パラダイムが、もっとも単純にただ「ダーウィン主義」と呼ばれるべきことをそれは保証している。