

進化から遺伝を考える

—進化の総合説に対する C・D・ダーリントンの寄与—

中尾 暁

1. はじめに

自然選択 (natural selection), あるいは選択 (selection) という原理は, いまでは進化という現象にとって不可欠なものとして広く理解されている¹. だが 20 世紀前半までの進化論の歴史を振り返ってみると, この考え方が必ずしも共有されていなかったことがわかる. ダーウィンが『種の起源』(1859) で主張したことのなかで広く受け入れられたのは, 進化という現象そのものの存在や, 地球上のすべての生物に共通の祖先の存在であり, 対して自然選択という原理の重要性についてはむしろ否定的な見解が主流であった. 否定的な見解をとった人々のなかには, T・H・ハクスリー (Thomas Henry Huxley, 1825-1895) やド・フリース (Hugo de Vries, 1848-1935), モーガン (Thomas Hunt Morgan, 1866-1945) といった進化論史上の重要人物たちも含まれている². 特に 19 世紀末から 20 世紀初頭にかけては, ラマルク主義や定向進化説, メンデル主義などが進化のメカニズムについての有力な対抗仮説とみなされ, 自然選択説は衰退していた³. 進化学者の J・ハクスリー (Julian Huxley, 1887-1975) はのちに, この時期のことを「ダーウィニズムの失墜」と呼んでいる⁴.

だが様々な対抗仮説がひしめきあうなかであっても, 一つの前提は共有されていた. 何が本当に進化の原理であるかは生物の遺伝のしくみがいかなるものであるかにかかっているという考え方である. 自然選択を原理とみなした論者のうち, たとえばヴァイスマン (August Weisman, 1834-1914) は獲得形質の遺伝を否定して生殖質説を主張することによって, ラマルク主義を却下し自然選択説を擁護した⁵. また, ピアソン (Karl Pearson, 1857-1936) は祖先遺伝の法則を採用し, その仮定のもとで自然選択が永続的効果を生むことを示した⁶. それ

に対して実験生物学者たちの多くは、1900年に「再発見」されたメンデルの遺伝法則を信奉し、自然選択の有効性を否定した。種内の変異はメンデルの遺伝法則に従うため、そこに選択をかけても一定の変異の限界を越えることはできないと考えられたのである。さらにメンデル主義者たちは、ド・フリースが「発見」した突然変異という現象を、自然選択によらずに進化を説明するための鍵だとみなした。突然変異は一度出現すれば新しい繁殖集団をつくってしまうほどの大きな変化であり、進化の経路は自然選択とは関係なく、出現する突然変異によってのみ決まる。このような跳躍的な進化観は、メンデル遺伝学の台頭によって20世紀はじめの頃には広く普及していた⁷。一方、自然選択説を擁護するピアソンらはメンデル遺伝を否定し、メンデル学派と激しく論争した⁸。最終的に自然選択説がメンデル遺伝と矛盾するものではないということを示したのは、フィッシャー (Ronald Aylmer Fisher, 1890–1962)、ライト (Sewall Wright, 1889–1988)、ホールデン (John Burdon Sanderson Haldane, 1892–1964) らによる1930年代の数理論集団遺伝学の業績だった⁹。このように20世紀初頭の進化研究は、進化の様式は遺伝の枠組みに依存するという図式に基づいた形でなされていた。

遺伝が進化を決めるというこのような一方的な考え方に対し、一石を投じたのがフィッシャーであった。フィッシャーは1932年にイサカで開かれた第6回国際遺伝学会のセッション「生物進化の理論に対する遺伝学の貢献」において、「遺伝的現象の進化的修正」と題した発表を行った。フィッシャーは自らの発表を、ホールデンの発表の題目「進化は既知の遺伝的要因で説明できるのか？」と対比して、「遺伝的現象は既知の進化的要因で説明できるのか？」とでもいべきものだと説明している。つまりフィッシャーは、遺伝的現象もそれ自体が進化すると考えることで、図式を逆転させようとしたのである。遺伝によって進化を説明するのではなく、進化によって遺伝を説明するというのだ¹⁰。しかしフィッシャーは、その後結局この方向性の議論を深く探求することはできなかった。遺伝的現象の進化という主題は、彼が専門としていた数学で扱うにはあまりにも複雑すぎたのである¹¹。

フィッシャーに代わって、遺伝を進化によって説明するという方向性を深く追求した人物は、実はこのときフィッシャーの発表を聴いていた聴衆のなかにいた。その人物とは、英国の細胞学者ダーリントン (Cyril Dean Darlington, 1903–1981) である¹²。ダーリントンはフィッシャーの発表を聴いて、自分と同じ問題意識をフィッシャーが共有していると感じていた。というのも、フィッシャーはこのときまだ知らなかったようであるが、ダーリントンはちょうど出版したばかりの『細胞学の最近の進歩』(1932)の最終章において、遺伝的現象の進化という問題を扱っていたのである¹³。ダーリントンはフィッシャーと同じく、「遺伝が進化を決める」という問題設定を認めつつも、それを転倒させた「進が遺伝を決める」という新しい問題設定をつくった人物であった。

ダーリントンは、進化論史的な評価がいまだに定まっていない人物でもある。まず、進化論史において1930年代と40年代は「進化論の総合」の時代とされている。この時代には、自然選択説とメンデル遺伝学を中心として生物学の諸分野の知見が集約され、「進化の総合説 (evolutionary synthesis)」と呼ばれる学説が構築され受容されていった。総合説は、基本的には現在に至るまで進化学の基礎理論として受け入れられている学説である。だが、ダーリントンに代表される染色体研究はこの総合説の構築に対してどのような寄与をしたのか、よくわかっていないとされている¹⁴。50年代や60年代になっても、ダーリントンは染色体の理論で重要な貢献をしたと認められていたにも関わらず、彼の進化理論が議論されることはめったになかった¹⁵。科学史家のハーマンは、ダーリントンの進化観が無視され、総合説に対してもわずかな影響力しか持てなかった理由として、5つの原因を挙げて分析している¹⁶。

本稿は、同時代の科学者には無視されたとこれまでみなされてきたダーリントン独自の進化理論が、実は進化の総合説の形成に対して重要な貢献をしていたと論じる。特に、その貢献は植物学の分野に対して大きかったことを示す。ダーリントンの著作以外で検討対象となる主な史料は、総合説を構築した代表的な著作とされている、ドブジャンスキー (Theodosius Dobzhansky, 1900–1975) の『遺伝学と種の起源』(初版1937年、第二版1941年)、マイア (Ernst Walter

Mayr, 1904–2005) の『体系学と種の起源』(1942), J・ハクスリーの『進化——現代的総合』(1942), ステビンズ (George Ledyard Stebbins, Jr., 1906–2000) の『植物の変異と進化』(1950) の4冊である¹⁷。以上の史料を用いるのは、総合説の代表的著作における議論の変遷過程のなかにダーリントンを位置づけることで、彼による総合説への寄与がいかなるものであったかを明確にすることができるからである。

2. 遺伝が進化を決める——ドブジャンスキーとマイア

初期の総合説は、動物を中心に研究していた学者たちによって、ショウジョウバエ、鳥類、哺乳類、鱗翅目などといった動物の知見に基づいて構築された。なかでも最も重要なモデル生物であったのはショウジョウバエである。モーガンらの主導で20世紀初頭に飛躍的な発展を遂げていたショウジョウバエ遺伝学は、総合説を構築する上での遺伝学的な基盤を提供していた。総合説のフレームワークを築いた著作とされるドブジャンスキーの『遺伝学と種の起源』は、主にショウジョウバエについての遺伝学的知見に依拠することで、進化は漸進的な自然選択によるものであることを説いている¹⁸。実際、この著作は序盤でショウジョウバエ遺伝学の成果を紹介し、生物の変異の源は突然変異であることを示した上で、その変異にかかる自然選択が進化のメカニズムであることを説明していく章構成となっている。

一方、ショウジョウバエ遺伝学をベースにして進化学を構築することで扱にくくなってしまったのは、植物の進化であった。植物には、ショウジョウバエなどの動物にはほとんど見受けられないような多様な遺伝的現象が存在していた。たとえば多倍数性 (polyploidy)、雑種形成 (hybridization)、アポミクスシス (apomixis) などである。遺伝によって進化の様式が決まるという図式に従うのならば、これらの遺伝的現象は植物に特別な進化の様式をもたらすと考えるを得なかった。

例として、多倍数性の場合を検討してみよう。多倍数性とは、生物が染色体

数の増加によって3セット以上のゲノムを持っている性質のことをいう。多倍数体には、同じゲノムが複製されることによって染色体数が倍加した同質多倍数体と、異なる種から受け継いだゲノムを併せ持つ異質多倍数体があるが、いずれの場合でも、ゲノムの数が変わる際に新種が突然生じることがある。総合説で説明される一般的な進化のプロセスは、種内に存在する変異に自然選択が作用し、やがて生殖隔離がなされて新種が生まれるというものであるが、多倍数性はこのようなプロセスを経ずに新種を生じさせてしまうのである。それゆえ多倍数性は、自然選択による漸進的な進化とは異なる進化の様式をもたらす現象とみなされた。『遺伝学と種の起源』の第7章「多倍数性」においてドブジャンスキーは、進化の道筋を大きく二つに区分し、多倍数性による進化を次のように説明している。

このゆっくりした種形成の方法〔i.e. 膨大な時間をかけて突然変異が蓄積する漸進的なプロセス〕と並行して、新種をすばやく、突然に、激変的に生じさせるまったく異なったメカニズムが自然界に存在するということはたいそう注目に値する。さらに、ゆっくりした方法は生物界じゅうに存在するようであり、この意味で一般的な方法と言って差し支えないのに対し、激変的な種の起源は、広いとはいえ一部のグループに限られており、それらのグループは（知られている限りでは）ほとんど植物界に属しているということも、注目に値する。後者の種形成の方法は染色体組の増加と関係しており、多倍数性と呼ばれる¹⁹。

このようにしてドブジャンスキーは多倍数性を、自然選択によって突然変異が漸進的に蓄積していく道筋とはまったく別の進化の道筋として説明した。第7章で説明される多倍数性による進化は、この本の他の部分で説明されてきた進化理論とは断絶したものになっている²⁰。植物は、多倍数性という例外的な進化の道筋を備えた生物として扱われたのである。

雑種形成の場合についても検討してみよう。雑種形成は、ある種の個体が別

の種の個体と交雑して雑種を生む現象であるが、多倍数性と同様、総合説の一般的な新種形成プロセスを経ずに突然新種を生じさせてしまう。それゆえ雑種形成という遺伝的現象もまた、ドブジャンスキーにとって、彼が考える基本的な進化の道筋とは異なる道筋をもたらすものであった。『遺伝学と種の起源』第3章の冒頭で、ドブジャンスキーはオランダの植物学者ロツツイ (Johannes Paulus Lotsy, 1867–1931) の進化理論を紹介し、自説と対比している²¹。ロツツイの理論では、突然変異や自然選択は進化にとって必要ではなく、品種間や種間、属間における雑種形成こそが、新しい遺伝子の組合せを生み出す進化のメカニズムであった²²。ドブジャンスキーは最終的にロツツイの説を退けるものの、ロツツイが雑種形成の重要性を強調したことについては正しかったとして評価した²³。だが雑種形成がもたらす現象、たとえば遺伝子侵入²⁴についての進化的意義は不明として、雑種形成が植物にどのような進化をもたらすのかについては未解明の部分が多く残した²⁵。

アポミクシスは、受精を経ずに種子が形成される現象であり、親の遺伝子型がそのまま受け継がれる点に特徴があった。アポミクシスは、倍数性や雑種形成のように明確に独自の進化の様式をもたらすものとしては捉えられていないが、倍数性や雑種形成とあわせて複雑な進化の様式をもたらすことがあり注目されていた。ドブジャンスキーは、アポミクシスが非常に特殊な進化的状況を生むと述べている²⁶。

マイアの『体系学と種の起源』は、『遺伝学と種の起源』に続く総合説の代表的著作であるが、この本でも植物に特徴的な遺伝的現象が植物に特殊な進化の様式をもたらすということが述べられている。この本は、基本的にはマイアが専門とする鳥類などの動物から得られた知見をもとに進化を論じているが、植物について論じているセクションがわずかにある。それらの箇所でもマイアは、多倍数性、雑種形成、アポミクシスといった植物に特徴的な遺伝的現象の存在に触れ、それらのために植物の進化を動物と同じように説明することは難しいと論じている²⁷。ここにも、遺伝が進化を決めるという図式に従った、異なる遺伝は異なる進化をもたらすという考え方が存在している。

ドブジャンスキーやマイアは、動物の進化と植物の進化の全体に共通の原理を示すことはできなかった。もちろん、植物の進化に例外性を認めていたからといって、彼らが提唱した進化理論が破綻していたということにはならない。しかし、植物の進化は動物の進化と根本的には同じ原理で動いている、ということを示すことはできなかった。この時点での総合説はなお動物の進化理論に留まっており、植物をも包括する生物進化全体の理論にはなっていなかったのである²⁸。

3. 進化が遺伝を決める——ダーリントン

植物学に総合説参加への道を開いたのは、細胞学者ダーリントンが「遺伝的システム (genetic system)」という概念を用いて展開した独自の議論であった。この議論は、ダーリントンの大著『細胞学の最近の進歩』(1932)の最終章「遺伝的システムの進化」において初めて発表された²⁹。さらにその7年後には、この最終章の内容を発展させて一冊の本にした『遺伝的システムの進化』(1939)が出版された³⁰。

『遺伝的システムの進化』におけるダーリントンの議論は、序文で簡潔にまとめられている。

本書において私が試みたのは、遺伝学を遺伝と変異のシステムの研究として示すことである。これらのシステムは染色体という基礎の上に成り立っており、自然選択というプロセスのために相互に関係し合っている。物質的基礎と進化的フレームワークを結合させることによってのみ、生物学というものを全体として理解することができるのだと、私は信じている³¹。

この文章でダーリントンはどういうことを説明しているのだろうか。まず、ここでダーリントンが用いている「遺伝と変異のシステム (systems of heredity and

variation)」というフレーズは、「遺伝的システム」を言い換えたものである。ダーリントンにとってこの言葉は、遺伝や変異といった現象それ自体のあり方のことを指しており、減数分裂、受精、乗換え³²、性、不和合性など、遺伝と変異に関わるあらゆる要素を含む広い概念であった³³。遺伝的システムは一つではなく、たとえば無性生殖のものや有性生殖のもの、半数体のものや二倍体のもの、異系交配を促進するものや抑制するものなど、様々な種類の遺伝的システムがある。それぞれの生物グループは、それぞれに異なる遺伝的システムを持っているのである。そしてこうした遺伝的システムは、その生物グループの進化の様式に対して大きな影響を与えている。

ダーリントンは『遺伝的システムの進化』の前半部で、遺伝的システムは基本的に染色体のメカニズムに基づいて成立していることを説明していく。減数分裂であれ乗換えであれ、多くの遺伝的現象は染色体が一定の仕方で行くことによって発生している。遺伝的現象は、たとえば細胞質などの別の物質によるものではなく、染色体によるものである³⁴。細胞学者であるダーリントンはこのように考えて、遺伝学における染色体のメカニズムの重要性を強調した³⁵。この点は、ショウジョウバエ遺伝学が一般的に染色体を重視しなかったのとは対照的であった³⁶。

続いてダーリントンが強調するのは、そうした染色体のふるまいを規定しているのは遺伝子型だということである。遺伝子は染色体の動作を変化させることができる。つまり究極的には、遺伝的システムをコントロールしているのは遺伝子型だということになる³⁷。さらにダーリントンは、この遺伝子型を構成している遺伝子自身も遺伝したり変異したりするという点を確認する。これはすなわち、遺伝的システムもそれ自体が遺伝や変異をするということである³⁸。

ここまでの議論からダーリントンは、遺伝的システムは生物のほかの形質と同じように選択され適応するという結論を導く。生物進化の歴史のなかで、形態や生理的機能といった形質だけでなく、遺伝的システムも自然選択を受けて適応的な価値の高いシステムに進化してきたのだとダーリントンは考えたので

ある。特に、そのような遺伝的システムは各部分が調和しているようなシステムでなければならないだろう。遺伝的システムは、自然選択による進化の産物として考察できるのである³⁹。ダーリントンが序文で要約していたのは以上のような議論であった。

こうしてダーリントンは、遺伝学、細胞学から進化論の領域にまたがる新たな問題の枠組みを設定した。それは、進化から遺伝を考えるという枠組みである。序文に記していたとおり、ダーリントンが目指していたのは物質的基礎(遺伝学・細胞学の領域)と進化的フレームワークの結合である。この結合を成し遂げたのはドブジャンスキーだとみなされることがあるが、ダーリントンの結合のさせ方はドブジャンスキーのそれとは異なっていた⁴⁰。つまり、ドブジャンスキーが物質的基礎から進化的フレームワークを説明しようとしたのに対し、ダーリントンは進化的フレームワークから物質的基礎を説明しようとしていた⁴¹。

進化から遺伝を考えるダーリントンの枠組みは、進化のメカニズムについてのいくつかの考え方のうち、自然選択説に特別な地位を与えていた。というのも、ダーリントン自身も述べているように、彼は遺伝を進化させるメカニズムは常に自然選択であると想定していたからである⁴²。ダーリントンにとって、あらゆる遺伝的システムは自然選択によって進化してきたものであるはずだった。

ダーリントンが遺伝的システムの重要性を強調することができたのは、組換え(recombination)というプロセスに進化上の大きな意義を認めていたためである。組換えとは、文字通り遺伝子の組合せを変えるプロセスのことであり、このプロセスにおいては乗換えや有性生殖が大きな役割を果たしている。当時、組換えの進化的重要性を認識していた学者はほとんどおらず、組換えが選択の素材となる変異を供給しているという考え方もされていなかった。特に、モーガンやホールデン、ドブジャンスキーといった学者たちの本では、組換えが変異の供給源であるという考え方は、突然変異によって変異が供給されるという考え方と対立するかのようには書かれていた。彼らはこの二者択一の理解の上で、

実際の進化における変異の供給源は組換えではなく突然変異であるという立場をとっていたのである⁴³。それに対してダーリントンの本は、この両者が対立するものではないという立場に基づいて書かれていた。

組換えというプロセスの進化的意義を認めたことで、ダーリントンは多倍数性や雑種形成、アポミクシスといった植物に特徴的な遺伝的現象にも適応性を見出し、進化の産物として理解することができた。つまりダーリントンはこれらの現象も、自然選択によって進化してきた遺伝的システムだとみなしたのである。この議論を、科学史家のスモコヴィティスは『細胞学の最近の進歩』の最終章に依拠して分析している。この分析によるとダーリントンは、組換えによる利益を得られるのは雑種、つまり対合する染色体の遺伝子やその配列が異なっている生物に限られていると考えた。それゆえ、雑種性を安定化させることができる遺伝的システムは自然選択上有利であり、多倍数性や雑種形成、アポミクシスはそのような遺伝的システムなのだという。多倍数性は雑種の変異性を高める遺伝的システムであり、アポミクシスは稔性の低く通常では繁殖できない雑種に繁殖手段を与える遺伝的システムである。この議論に基づいて、ダーリントンは多倍数性、雑種形成、アポミクシスを自然選択に従属する遺伝的システムとして位置づけたのだと、スモコヴィティスは正しく分析している⁴⁴。ダーリントンのこの議論は、『遺伝的システムの進化』でも引き継がれている⁴⁵。

多倍数性や雑種形成、アポミクシスといった遺伝的システム自体が自然選択の産物であるのであれば、多倍数性や雑種形成による進化というものがあるのだとしても、結局は植物の進化も自然選択を原理とするということになる。どのような遺伝のしくみがあり、それがどのような進化の様式をもたらすとしても、その大元には自然選択の原理が働いているということをダーリントンの議論は示していた。ダーリントンの議論は、動物の進化にも植物の進化にも共通する、進化の最も根本的な原理の存在を浮かび上がらせていたのである。

4. 遺伝と進化の全体像——ハクスリーとステビンズ

ダーリントンの議論に対する学界の反応は、全体的に極めて厳しいものであった。フィッシャーの発表もあったイサカの国際遺伝学会において、ダーリントンは5分間だけ自説を擁護する機会を与えられたが、批判の嵐に晒されることになった⁴⁶。また、『細胞学の最近の進歩』や『遺伝的システムの進化』には、辛辣な書評が寄せられた。これらの批判の背景には、ダーリントンの議論が過度に演繹的であり、実証性を欠いているとみなされたことがあった⁴⁷。総合説の代表的著作でも、マイアの『体系学と種の起源』はダーリントンを一回も参照せず、ドブジャンスキーの『遺伝学と種の起源』もダーリントン独自の議論を大きく取り扱うことはしなかった。しかしそのような状況のなかで出版されたJ・ハクスリーの『進化——現代的総合』は、ダーリントンの議論に極めて好意的な著作であった。

この著作においてハクスリーが何よりも強調したのは、進化とは多様な現象の総称だという主張である⁴⁸。ハクスリーは、一口に進化と言ってもその実態は生物によって大きく異なると考えていた。たとえば第7章には様々な種分化の様式とその特徴をまとめた大きな表が載せられている。そこでは同質多倍数性や異質多倍数性による種分化、雑種形成の作用による網状の種分化など、植物に特徴的な種分化の様式がいくつも存在し、それらが漸進的でない突発的な新種の形成をもたらすことがまとめられている⁴⁹。しかしその一方でハクスリーは適応主義者でもあり、進化において自然選択が核心的な原理であることを強調していた。ハクスリーが自然選択の原理を中心に総合説を構築しようとしていたことは、この本が第1章「自然選択の理論」の第1節「自然選択の理論」で始まることから理解できるだろう。

進化の様式の多様性を強調する一方で、同時に自然選択の中心性も強調するということが可能にしたのは、ダーリントンの議論の活用であった。ハクスリーはまず、ダーリントンが強調した組換えというプロセスを、進化理論の基礎的概念として位置づける。ハクスリーは進化を、「突然変異」「組換え」「選択」

という3つのプロセスから成り立つ現象として理解するのである⁵⁰。このうち組換えは、突然変異によって生まれた素材から生物の利益にかなうような形質を形作るプロセスである⁵¹。このような理解の上でハクスリーは、第4章「遺伝的システムと進化」においてダーリントンの『遺伝的システムの進化』の影響を非常に大きく受けた議論を展開する⁵²。

ハクスリーはこの章の冒頭で、進化についての本が10年から20年後にどのように書かれるかについて想像する。その頃には、いまとは違った方法で進化が説明されるだろうとハクスリーは述べる。

彼らは次のような説明から始めるだろう。まず、遺伝の物質的基礎の説明。そして、その物質的基礎が突然変異によっていろいろな速度でいろいろなに変化する様式の説明。その物質的基礎が、注目すべきことにすべての細胞性生物で一般的に共通していることの説明。その物質的基礎の重要な変異に関する詳細な説明。そして彼らは次に、このメカニズムの本質がいかに進化的プロセスを決定し制限しているか、またそのメカニズムの変異がいかにもその持ち主である生物の進化の様式に影響するかを指摘するだろう。高等動物は、節足動物であれ脊椎動物であれ、高等植物と同じように進化することは、それらの染色体のしくみの違いのために不可能なのである⁵³。

ここでハクスリーが論じているのは、まさしく遺伝的システムの進化と、その遺伝的システムが進化に与える影響である。ハクスリーは、やがては遺伝的システムを中心にして進化が説明されるようになると考えていた。そして彼の重要な主張である進化の様式の多様性は、それぞれの生物における遺伝的システムの違いによって説明されるのである。

ハクスリーは続けて、遺伝的システムという言葉を紹介する。

進化の様式に影響するのは遺伝の細胞学的メカニズムだけではない。ダー

リントンの有用なフレーズを用いれば、そこには遺伝的システムの全体が関係しているのである。このフレーズは染色体のしくみだけでなく、生殖様式も含んでいる⁵⁴。

ハクスリーは遺伝的システムのなかでも特に生殖様式を強調しており、この点に染色体のしくみを強調したダーリントンとの微妙な違いがある。しかしそれでも、ハクスリーが遺伝的システムという言葉でダーリントンと概ね同じ意味で用いていることがわかる。

ハクスリーはこのあと、遺伝的システムがいままでどのように進化してきたかを論じていく。ハクスリーによれば、生物は進化の早い段階で減数分裂と二倍性を備えた遺伝的システムを獲得した。減数分裂は、遺伝子の組換えをもたらす。二倍性は、その生物グループが劣性遺伝子の蓄えを保持することで進化的な可塑性を高く保つと同時に、多くの個体においてはその劣性遺伝子を表現型に影響させない、ということを実現する。減数分裂と二倍性は、それぞれに以上のような大きな利益を持ち主である生物に与える遺伝的システムであったために、生物界に広く定着した⁵⁵。だが減数分裂と二倍性を備えた遺伝的システムも、様々な生物グループにおいて、自然選択によって様々な修正される。たとえば、このような修正の一例である同質多倍数性は、劣性突然変異の効果を制限することによって、環境が変化しない限りは適応度を高く保つという利益をもたらすものであった⁵⁶。こうして修正された遺伝的システムは、それぞれの進化的な影響を持つ。たとえば同質多倍数性や異質多倍数性は即座の新種形成をもたらすし、多倍数性が雑種形成やアポミクスとあわせると複雑な網状の進化をもたらされる⁵⁷。異なる遺伝的システムでは、進化の様式も異なってくるのである⁵⁸。

以上のように、ハクスリーがこの第4章で示したのは、自然選択によって多様な遺伝的システムが進化し、それら遺伝的システムに基づいて多様な進化の様式が生まれるという進化像であった。ダーリントンの議論は、進化の様式の多様性と自然選択の原理の中心性というハクスリーの二つの主張を両立させる

役目を果たしていた。

ダーリントン、ハクスリーの両者の議論に影響を受けて書かれたのが、植物学者ステビンズによる総合説最後の著作『植物の変異と進化』である。この本でステビンズは、ダーリントンの理論を受け継ぎつつ、それをさらに自然選択を強調する方向へ独自に発展させている。ステビンズは、「生物のそれぞれのグループにおいて、特定のタイプの遺伝的システムが、そのグループの遺伝的ポテンシャルと自然選択の作用の結果として確立されている、という仮説」⁵⁹を立てた。これは一見、ダーリントンとほぼ同じことを言っているようにみえるかもしれないが、ステビンズが言わんとしていることは大きく異なっている。ステビンズはここで、あらゆる生物グループにおける遺伝的システムはその環境に適応したシステムになっているという、強い適応主義的な主張をしているのである。この仮説のもとにステビンズは、遺伝的システムと他の形質や環境条件とのあいだに存在する相関関係を具体的に示し、それらを自然選択の観点から説明した。もちろん、そこには多倍数性、雑種形成、アポミクシスといった遺伝的システムも含まれていた⁶⁰。こうしてステビンズは、実証性に欠けると批判されてきた遺伝的システムの議論をナチュラルヒストリー的な知見と結びつけると同時に、植物の進化も究極的には自然選択が支配していることをより強力に示したのである。だが本稿では紙幅の都合上、以上のようなステビンズの議論を詳しく紹介することはできない。ステビンズの議論の詳細については、稿を改めて論じることにしたい。

5. 結論

ダーリントンは、遺伝もまた自然選択によって進化すると捉えることによって、「遺伝が進化を決める」とは逆の「進化が遺伝を決める」という問題設定を生み出した。この転換をもたらしたのは、遺伝的現象を司っている物質的なシステムが存在し、そのシステムはそれ自体が変異と遺伝をするものであるという洞察であった。そしてそのような洞察は、ダーリントンが細胞学者として、

ショウジョウバエ遺伝学者とは異なり染色体に注目していたからこそ得られたものだった。

ダーリントンの新しい問題設定は、進化の総合説が自然選択という原理を中心にまとまることを可能にした。ドブジャンスキーの『遺伝学と種の起源』やマイアの『体系学と種の起源』の段階では、ショウジョウバエなどの動物とは異なる遺伝的現象を持つ植物の進化について、動物と共通の原理を示すことができていなかった。しかしダーリントンの議論は、そういった遺伝的現象も自然選択による進化の産物であると主張することによって、動物の進化も植物の進化も究極的には自然選択を原理としていることを示唆していた。ステビンズはダーリントンの議論を適応主義的に発展させることによって、このことを具体的に示した。またハクスリーはダーリントンの議論を活用することによって、進化の様式の多様性という自身の進化観を、自然選択の中心性と両立させた。

科学史家のグールドやプロヴァインの説によれば、1940年代から50年代の総合説は、自然選択をより支配的な進化の原理とみなす方向に「硬直化」した。初期の総合説は多様な進化のメカニズムを認める傾向があったが、徐々に自然選択だけを強調するようになっていったというのである⁶¹。彼らはこの「硬直化」のストーリーのなかにダーリントンを位置づけていないが、本稿の結論から考えると、ダーリントンの議論も総合説の硬直化に大きく寄与していたといえるのではないだろうか。

註

- 1 自然選択と人為選択をあわせて「選択」という。「選択」は「淘汰」と訳すこともある。
- 2 Ernst Mayr, *One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought* (Cambridge, MA: Harvard University Press, 1991), pp. 35–39. (邦訳: E. マイヤー『ダーウィン進化論の現在』養老孟司訳 (岩波書店, 1994年), 56–62頁.)
- 3 Peter J. Bowler, *Evolution: The History of an Idea*, 3rd ed. (Berkeley: California University Press, 2003), pp. 224–273.

- 4 Julian Huxley, *Evolution: The Modern Synthesis* (London: Allen and Unwin, 1942), pp. 22–28.
- 5 Bowler, *Evolution: The History of an Idea*, 3rd ed., pp. 253–256.
- 6 Ibid., p. 259; William B. Provine, *The Origins of Theoretical Population Genetics* (Chicago: University of Chicago Press, 1971; reprint, with a new afterword, 2001), p. 53.
- 7 Bowler, *Evolution: The History of an Idea*, 3rd ed., pp. 260–273.
- 8 Provine, *The Origins of Theoretical Population Genetics*, pp. 56–89.
- 9 松永俊男『近代進化論の成り立ち——ダーウィンから現代まで』(創元社, 1988年) 125–128頁.
- 10 R. A. Fisher, “The Evolutionary Modification of Genetic Phenomena,” in Donald F. Jones, ed., *Proceedings of the Sixth International Congress of Genetics* (Menasha, Wisconsin: Brooklyn Botanical Garden, 1932), pp. 165–172, on p. 165.
- 11 Oren Solomon Harman, “Method as a Function of Disciplinary Landscape: C. D. Darlington and Cytology, Genetics and Evolution, 1932–1950,” *Journal of the History of Biology* 39 (2006): 165–197, on pp. 176–178.
- 12 ダーリントンの伝記として、次の文献がある。Oren Solomon Harman, *The Man Who Invented the Chromosome: A Life of Cyril Darlington* (Cambridge, Harvard University Press, 2004).
- 13 C. D. Darlington, “The Evolution of Genetic Systems: Contributions of Cytology to Evolutionary Theory,” in Ernst Mayr and William B. Provine, eds., *The Evolutionary Synthesis: Perspectives on the Unification of Biology* (Cambridge, MA: Harvard University Press, 1980; reprint, with a new preface by Ernst Mayr, 1998), pp. 70–80, on pp. 74–75; C. D. Darlington, *Recent Advances in Cytology*, 1st ed. (London: Churchill, 1932), pp. 448–485.
- 14 Ernst Mayr, “Cytology,” in Mayr and Provine, eds., *The Evolutionary Synthesis*, pp. 69–70, on p. 69.
- 15 Anonymous, “The Modern Synthesis: Discussion,” in Snait B. Gissis and Eva Jablonka, eds., *Transformations of Lamarckism: From Subtle Fluids to Molecular Biology* (Cambridge, MA: MIT Press, 2011), pp. 133–142, on p. 133.
- 16 Ibid., pp. 133–134.

17 ここで列挙した著作の書誌情報は以下の通り。Theodosius Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 1st ed. (New York: Columbia University Press, 1937; reprint, with an introduction by Stephen Jay Gould, 1982); Theodosius Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 2nd ed. (New York: Columbia University Press, 1941); Ernst Mayr, *Systematics and the Origin of Species* (New York: Columbia University Press, 1942; reprint, with an introduction by Niles Eldredge, 1982); Julian Huxley, *Evolution: The Modern Synthesis*; G. Ledyard Stebbins, Jr., *Variation and Evolution in Plants* (New York: Columbia University Press, 1950)。シンプソン『進化の速度と様式』(1944)は、植物の進化の問題をほとんど論じていないため、本稿では扱わない。George Gaylord Simpson, *Tempo and Mode in Evolution* (New York: Columbia University Press, 1944; reprint, with a new introduction, 1984)。以上で挙げた著作群は、進化の総合説を構築するにあたって中心的な役割を果たしたという評価がほぼ定まっている。

18 Vassiliki Betty Smocovitis, *Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis and Evolutionary Biology* (Princeton: Princeton University Press, 1996), pp. 124–138.

19 Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 1st ed., p. 192。引用文中において、()内はドブジャンスキー自身の記述であり、[]内は本稿著者による注釈である。

20 Ibid., pp. 192–227.

21 Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 1st ed., pp. 39–40.

22 J. P. Lotsy, *Evolution by Means of Hybridization* (The Hague: Nijhoff, 1916); Peter J. Bowler, *The Eclipse of Darwinism: Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades around 1900* (Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1983), pp. 196–197.

23 Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 1st ed., pp. 39–40.

24 「遺伝子侵入」は、ある種の遺伝子が別の種の遺伝子プールに浸透する現象を指す。種間雑種が生じると、その雑種を通して遺伝子侵入が発生することがある。

25 Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 2nd ed., pp. 348–350.

26 Ibid., p. 356.

27 Mayr, *Systematics and the Origin of Species*, pp. 122; 273–274.

28 当時、総合説は動物の進化を説明することはできるが、植物の進化を説明することはできていないという見方があった。たとえば植物学者のアンダーソン (Edgar

Anderson, 1897-1969) は、マイアと共同で行った講義において植物を担当し、講義の成果を出版する予定であったが、結局本を書かなかった。その背景には、動物中心の総合は不完全であって特に植物進化を説明するには不適切だという彼の判断があった。Kim Kleinman, “Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Botanist: Edgar Anderson Prepares the 1941 Jesup Lectures with Ernst Mayr,” *Journal of the History of Biology* 46 (2013): 73–101, on p. 95.

29 Darlington, *Recent Advances in Cytology*, 1st ed., pp. 448–485.

30 C. D. Darlington, *The Evolution of Genetic Systems*, 1st ed. (Cambridge: Cambridge University Press, 1939).

31 Ibid., p. v.

32 「乗換え」とは、減数分裂の際に相同染色体のあいだで一部が交換される現象を指す。交叉、または交差ともいう。

33 Harman, *The Man Who Invented the Chromosome*, p. 78.

34 Darlington, *The Evolution of Genetic Systems*, 1st ed., p. 63.

35 ダーリントンは染色体を「遺伝の物質」や「遺伝学における原子」などと表現することによって、染色体が遺伝現象を司っていることを強調した。Charlotte Connelly, “The Story behind *The Evolution of Genetic Systems*, by Cyril Dean Darlington,” in Joe Cain, ed., *First Class Essays* (London: Department of Science and Technology Studies, University College London, 2006), p. 2.

36 Harman, “Method as a Function of Disciplinary Landscape,” p. 176.

37 ダーリントンによれば遺伝子型は、染色体のメカニズムによらない性質である突然変異率もコントロールしている。Darlington, *The Evolution of Genetic Systems*, 1st ed., p. 70.

38 Ibid., pp. 63–70; 123.

39 Ibid., pp. 123–133.

40 科学史家のスモコヴィティスは、進化論に遺伝子という物質的基礎を与えたことをドブジャンスキーの重要な功績だとみなしている。Smocovitis, *Unifying Biology*, pp. 125–129.

41 ただし、ダーリントンが「遺伝は進化が決める」ことだけでなく「進化は遺伝が決める」ことも強調していたことには注意する必要がある。実際、ダーリントンが自然選択による遺伝的システムの進化を議論できたのは、遺伝的システムが進化の様式に大きな影響を与えると考えていたからこそである。つまり、生物グループにとって利益となるような進化をもたらす遺伝的システムと、そうでない遺伝的システムがあるために、遺伝的システムに対して自然選択が働くのである。この意味でダーリントンの議論は、「進化は遺伝が決める」という考え方を徹底することによって「遺伝は進化が決める」という結論を導いたのだといえる。

42 Darlington, “The Evolution of Genetic Systems: Contributions of Cytology to Evolutionary Theory,” p. 74. ただし、ダーリントンは自然選択という言葉をドブジャンスキーやマイアよりもやや広い意味合いで用いていたかもしれない。というのも、ダーリントンは自然選択の単位を個体よりも大きく捉えることがあったからである。ダーリントンは、遺伝的システムの変化が利益をもたらす対象は、その変化が起きた個体自身ではなくその遠い子孫であると考えていた。 Marion J. Lamb, “Attitudes to Soft Inheritance in Great Britain, 1930s–1970s,” in Gissis and Jablonka, eds., *Transformations of Lamarckism*, pp. 109–120, on p. 112.

43 Harman, “Method as a Function of Disciplinary Landscape,” p. 189; Ernst Mayr, *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance* (Cambridge, MA: Harvard University Press, 1982), p. 538; Ernst Mayr, “Prologue: Some Thoughts on the History of the Evolutionary Synthesis,” in Mayr and Provine, eds., *The Evolutionary Synthesis*, pp. 1–48, on p. 23.

44 Smocovitis, “Botany and the Evolutionary Synthesis: The Life and Work of G. Ledyard Stebbins, Jr.” (Ph.D. diss., Cornell University, 1988), pp. 154–157.

45 Darlington, *The Evolution of Genetic Systems*, 1st ed., pp. 83–86; 108–113.

46 Harman, “Method as a Function of Disciplinary Landscape,” p. 172.

47 Ibid., pp. 179–183.

48 この主張は、第2章「進化の多様性」をはじめとして、この本のいたるところで繰り返し強調されている。

49 Huxley, *Evolution: The Modern Synthesis*, p. 386.

50 Ibid., p. 29.

51 Ibid., p. 124.

52 この章では『遺伝的システムの進化』が極めて頻繁に参照される。ハクスリー自身も、この第4章は主にこの本に基づくものだと述べている。Ibid., p. 130–131.

53 Ibid., p. 126.

54 Ibid.

55 Ibid., pp. 131–135.

56 Ibid., p. 143.

57 Ibid., pp. 146–148.

58 ハクスリーはアポミクシスや自家受精については詳細な考察を行わなかったが、これらも遺伝的システムとして同様に議論できると述べた。Ibid., p. 150.

59 Stebbins, *Variation and Evolution in Plants*, p. 169.

60 Ibid., pp. 165–167; 181–188; 252–253; 300–301; 343; 354–358; 380; 414.

61 Stephen Jay Gould, *The Structure of Evolutionary Theory* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 2002), pp. 518–543; William B. Provine, *Sewall Wright and Evolutionary Biology* (Chicago: University of Chicago Press, 1986), pp. 404–456.