

# 植物学における進化論の総合と「遺伝的システム」 —C・D・ダーリントンからG・L・ステビンズへ—

中尾 暁

## 1. はじめに

ダーウィンの『種の起源』(1859)の出版から数十年のうちに、生物の進化という現象の存在は大部分の生物学者に認められるようになった。しかし、進化のメカニズムについては自然選択説、突然変異説、ラマルク主義、定向進化説などの理論が対立するようになり、20世紀初頭の生物進化研究は深い分裂状態にあった<sup>1</sup>。これを統合する動きが進んだのは1930年頃から1950年頃までのことで、遺伝学者ドブジャンスキー(Theodosius Dobzhansky, 1900-1975)の著作『遺伝学と種の起源』(1937)が土台となり、遺伝学、分類学、古生物学、生物地理学などといった生物学諸分野の知見を取り入れた「進化の総合説」と呼ばれる学説が構築された<sup>2</sup>。この歴史的出来事は「進化論の総合(the Evolutionary Synthesis)」と呼ばれている。進化の総合説では、進化は小さな遺伝的変異に対する自然選択の作用の蓄積による漸進的な過程として説明された<sup>3</sup>。総合説は1950年代までに広く受容され、近年では若干の異説もあるものの、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。

進化の総合説はいくつかの本を中心に構築されたといわれており、ドブジャンスキーの『遺伝学と種の起源』、マイア(Ernst Walter Mayr, 1904-2005)の『体系学と種の起源』(1942)、ハクスリー(Julian Huxley, 1887-1975)の『進化——現代的総合』(1942)、シンプソン(George Gaylord Simpson, 1902-1984)の『進化の速度と様式』(1944)、レンシュ(Bernhard Rensch, 1900-1990)の『進化論の新しい諸問題』(1947)、ステビンズ(George Ledyard Stebbins, Jr., 1906-2000)の『植物の変異と進化』(1950)などがよく名前を挙げられる代表的な著作である<sup>4</sup>。この中で、ショウジョウバエが専門のドブジャンスキー、鳥類が専門のマイア、

哺乳類が専門のシンプソンなど、ステビンズ以外の人物はみな動物を中心に研究を行っており、その著作の内容も動物を中心に記述されていることから、総合説ははじめ動物を主なモデルとして構築されていたといえる。

それに対して植物学は、総合説の構築にそれほど重要な貢献をしなかったとみなされている。マイアの考えでは、「1930年代と1940年代に、ドブジャンスキー、ハクスリー、マイア、レンシュ、シンプソン、あるいは総合説の他の構築者たちの本に匹敵する影響力を持った本を出版した植物学者はいなかった」<sup>5</sup>。ステビンズも、「1930年代と1940年代に、シンプソンやレンシュが動物学に対してしたことを植物学に対してした植物学者はいなかった」<sup>6</sup>と認めている。マイアによれば、「植物学を総合説に参加させたのは、何よりもステビンズの本『植物の変異と進化』(1950)であった」<sup>7</sup>。総合説成立の歴史を研究してきた科学史家のスモコヴィティスも同様に、『植物の変異と進化』が植物学を総合に参加させたのだと考えている<sup>8</sup>。

しかし、それ以前にそのような本を書く機会には他の植物学者にもあった。たとえば、米国の植物学者アンダーソン(Edgar Anderson, 1897-1969)はその代表例である。アンダーソンは1941年にコロンビア大学のジェサップ講義に招待され、マイアと共同で「体系学と種の起源」というテーマの講義を行った<sup>9</sup>。講義の中でマイアは動物を、アンダーソンは植物を担当し、それぞれが講義の内容を本にまとめる予定であったが、マイアが『体系学と種の起源』を著したのに対して、アンダーソンは本を完成させることができなかった。アンダーソンについて研究した科学史家のクラインマンによると、アンダーソンが本を出版しなかった(あるいはできなかった)ことは、動物中心の総合説は不完全であって、植物進化を説明するには不適當だという彼の判断を反映していたのだという<sup>10</sup>。

このように総合の歴史を植物学との関係において見てみると、二つの疑問が生じる。第一に、植物学における総合説の成立を阻んでいた障害は何だったのだろうか。そして第二に、ステビンズはその障害をどのようにして乗り越えたのだろうか。これらの問いに対して、これまでの歴史研究は十分な解答を示せ

ていない。

そこで本稿は、これらの問いに答えるために、ステビンズが『植物の変異と進化』において「遺伝的システム (genetic system)」という概念を積極的に用いていたことに注目する。この概念はステビンズのオリジナルなものではなく、元々は細胞学者のダーリントン (Cyril Dean Darlington, 1903–1981) の理論における中心的な概念であった。スモコヴィティスはすでに、ダーリントンが多倍数性 (polyploidy)、雑種形成 (hybridization)、アポミクシス (apomixis) という植物に特徴的な三つの遺伝現象を自然選択に従って進化する遺伝的システムとして概念化していたこと、ステビンズがこの考え方を継承したこと、そして「ステビンズがこれらの問題含みの現象を遺伝的システムとみなしたことで、それらが扱いやすくなった」<sup>11</sup> ことを指摘している<sup>12</sup>。しかし、単に遺伝現象を扱いやすくしたというだけでは、そのことが植物学における総合説の成立を可能にした根本的な要因であったとは考えにくい。本稿は、三つの遺伝現象が総合期の植物進化論においてどのような意味を持っていたかを考察した上で、ダーリントンとステビンズの議論をさらに深く分析することによって、遺伝的システムという概念が、植物の多様な進化のあり方を総合説の枠組みのなかに収めるといふ、より重大な役割を果たしていたことを明らかにする。

すでに複数の科学史家が、これまでの歴史研究は総合説に対するダーリントンの寄与を十分に解明してこなかったということを指摘している<sup>13</sup>。たとえば、ダーリントンについて詳しく研究してきた科学史家のハーマンは、総合についての歴史研究においてダーリントンに対する言及がめったにないことを批判している。ハーマンによれば、ダーリントンはフィールド生物学者でも数理集団遺伝学者でもないのに総合に寄与した例外的な存在であるために、歴史研究で無視されがちなのだ<sup>14</sup>。本稿は、これまで十分に解明されてこなかったダーリントンの総合に対する寄与の一端を明らかにするものになるだろう<sup>15</sup>。

さらに本稿は、ステビンズによる植物学の総合説への参加が、植物や生物一般の進化の理解にどのような影響を与えたかについても考察する。結論から言えば、ステビンズは遺伝的システムが進化するというダーリントンの議論を適

応主義的に解釈し、そのことによって植物学を総合説に取り込むことができたのだが、それは同時に総合説の「硬直化」に寄与することにもなったのである。ここでいう総合説の硬直化とは、古生物学者であり科学史家でもあるグールドが示したヒストリオグラフィーである。この見方によれば、総合説は1940年代から50年代にかけて、自然選択以外の進化メカニズムも認める多元論的な立場から、自然選択中心の一元論的で適応主義的な立場へと変容（硬直化）していった。グールドはその例として、ドブジャンスキー、マイア、シンプソンの著書を取り上げ、時代とともに自然選択を重視し、非適応的な進化メカニズムを軽視する傾向が強まっていることを指摘している<sup>16</sup>。しかし、これらの人物はいずれも植物学者ではなく、グールドは硬直化と植物学の関係を論じていない。それゆえ本稿は、硬直化のヒストリオグラフィーを植物学の領域に拡張する試みとなる。

以上の分析を行うために本稿では、まず第2節で背景となる総合期の植物進化論の状況を確認し、総合説への参加に際して障害となっていた点を探る。その上で、第3節と第4節ではダーリントンとステビンズによる議論を詳細に検討して、遺伝的システムに関する議論が植物学における総合説の構築において果たした役割と、それが与えた影響について考察する。

## 2. 総合期の植物進化論の多元論的性格

進化論の総合の時期において、植物進化論は動物についての知見に基づいて構築された自然選択中心の総合説とは大きく異なっていた。スモコヴィティスが分析しているように、総合期の植物進化論で注目されていたのは、多倍数性、雑種形成、アポミクシスという三つの遺伝的現象であった<sup>17</sup>。当時これら三つの現象はいずれも、植物では頻繁に観察されていた一方、動物ではほとんど見つかっていなかった。そして注目すべきことに、これらの現象のうち多倍数性や雑種形成による新種の形成は、自然選択と並ぶ進化の基本的なメカニズムとみなされていたのである。

多倍数性とは、近縁な生物のあいだで染色体数に整数倍の増減関係がみられる現象のことをいう。多倍数化によって生まれた多倍数体は祖先の二倍体とは異なる形質を持ち、また多くの場合には二倍体と交配することもできないので、多倍数化はしばしば突然の種分化をもたらす。それゆえ多倍数性による新種形成は、それ自体で独立した進化のメカニズムであると考えられた。総合説の基礎を築いたドブジャンスキーも、そのような見方をしたうちの一人である。彼は『遺伝学と種の起源』の初版(1937)および第二版(1941)で、種形成を二つの道筋に区別した。一つは小さな突然変異を積み重ねる漸進的でゆっくりとした道筋であり、これはすべての生物に共有されている。もう一つは多倍数性による突然的かつ激変的な道筋であり、これは植物界だけに限られている。つまりドブジャンスキーは、植物には一般的な進化の道筋とは別に、多倍数性による進化の道筋もあるとしていたのである<sup>18</sup>。

雑種形成は、異なる種のあいだで交配がなされて雑種が形成されることをいい、これも新種を形成する現象であるとされた。雑種形成が進化において果たしている役割の評価は、動物学者と植物学者で大きく食い違っていた。ステビンズが指摘したように、マイアをはじめとする動物学者の多くは雑種形成が自然界で起こっている証拠を見つけることができず、雑種形成の進化的な効果はかなり小さく見積もっていた<sup>19</sup>。その一方で、植物学では雑種形成によって進化のほぼ全てを説明しようとする議論さえ存在しており、オランダの植物学者ロツツイ(Jan Paulus Lhotsky, 1867-1931)の『雑種形成による進化』(1916)はその代表例である。ロツツイの説では、種の起源や種より上位の分類群の起源は、すべて雑種形成によって説明されていた<sup>20</sup>。このように雑種形成の重要性を強調する立場を引き継いだ人物の一人が、アンダーソンであった。アンダーソンはアヤメ属の研究において、ある種が元の種から進化してきた過程を、雑種形成とそれに続く染色体の倍加によって説明することに成功した<sup>21</sup>。その成果を発表した1928年の論文でアンダーソンは、種間の違いは個体間の違いとはまったく異なるレベルのものであると主張し、大量の遺伝子突然変異の積み重ねで種分化を説明できるというショウジョウバエ研究者たちの一般理論に反対して

いる。そしてその代わりに、種形成を説明できそうなプロセスとして雑種形成を挙げた<sup>22</sup>。

アポミクシスは、有性生殖が無性生殖によって置き換えられ、受精を経ずに個体が形成される現象である。この現象は、雑種形成や多倍数性による新種形成のようにそれ自体で独立した進化のメカニズムであるとはみなされていなかったが、雑種形成や多倍数性と相互に関連してより複雑な進化の様式をもたらす要因として注目されていた<sup>23</sup>。

総合期の植物進化論は、このように多倍数性や雑種形成、アポミクシスによる進化を重視していたため、進化のメカニズムに関して多元論的な性格を持っていた。たとえばアンダーソンは、1932年に院生と共著で発表したムラサキツユクサ属に関する論文において、そこで働いている進化的プロセスは染色体断片化、多倍数性、雑種形成の三つであると結論づけている<sup>24</sup>。また、当時の指導的な植物学者でありステビンズの上司でもあったバブコック (Ernest Brown Babcock, 1877-1954) は、1930年の共著論文において、フタマタタンポポ属の進化的プロセスを点突然変異、染色体の数や形態の変化(多倍数性など)、種間雑種形成の三つに分類している<sup>25</sup>。総合説がショウジョウバエ遺伝学の成果に基づいて、進化は基本的に小さな突然変異が自然選択によって積み重なっていく漸進的なプロセスであるとみなしていたのに対し、植物学における進化論はそれ以外に、多倍数性や雑種形成といったまったく別のメカニズムの存在も重視する多元論的な傾向が強かったのである<sup>26</sup>。このことは、植物進化を総合説に取り入れる上で大きな障害になったと考えられる。実際、先ほど検討したように、ドブジャンスキーも多倍数性を独立した進化のメカニズムとみなしており、動物と植物の進化を首尾一貫した共通の原理で説明することができなかったのである。

### 3. ダーリントンにおける「遺伝的システム」

一方で1930年代には、多倍数性、雑種形成、アポミクシスといった遺伝的

現象について考察する新しい視点が細胞学の研究から登場していた。それは、これらの遺伝的現象自体を自然選択による進化の産物とみなすという視点である。この視点は、英国の細胞学者ダーリントンが「遺伝的システム」という概念を用いて展開した独特の議論のなかに含まれていた。このダーリントンの議論は、1932年に出版された『細胞学の最近の進歩』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<sup>27</sup>。1937年に出版された第二版ではこの章は省かれたが、代わりにその章をもとにして内容をより充実させた『遺伝的システムの進化』という本が1939年に出版された<sup>28</sup>。

ダーリントンの議論の核心となるアイデアは、『遺伝的システムの進化』における以下の文章に要約されている。

これまでに述べた生殖方法の種類が示しているように、遺伝と変異のシステムは一つではなくたくさん存在する。〔中略〕遺伝と変異の性質は、実験下においてそれ自体が遺伝と変異を示すのだから、生物の他の性質と同じように、選択され適応するに違いない<sup>29</sup>。

ダーリントンが「遺伝的システム」もしくは「遺伝と変異のシステム」と呼んだのは、生物の遺伝と変異という現象それ自体のあり方のことである。遺伝的システムは、有糸分裂、減数分裂、乗換え、受精、性、不和合性、配偶行動など、遺伝と変異に関わるあらゆる要素から成り立っており、生物の各グループはそれぞれに異なった遺伝的システムを持っている<sup>30</sup>。その上でダーリントンは、ある生物の遺伝的システムを決定しているのはその生物の遺伝型であるということを論じた。遺伝型は、有糸分裂や減数分裂、染色体の構造変化などといった現象の細胞学的プロセスも、突然変異率や不和合性などといった特性も、究極的にはすべてコントロールしているというのである。彼は続けて、この遺伝型を構成している遺伝子もまた、その遺伝型によるコントロールを受けて遺伝したり変異したりするという点に注目した。彼の比喻でいえば、遺伝子は立法府の議員のようなものであり、自分たちで決めた法律に自分自身も従わなく

てはならない<sup>31</sup>。つまり、遺伝や変異のあり方(遺伝的システム)はそれ自体が遺伝や変異をするということになる。ダーリントンによれば、ここから導き出される結論は、遺伝や変異の性質は生物の他の性質と同じように選択され、適応するということである<sup>32</sup>。生物進化の歴史のなかで、形態や生理的機能だけではなく、遺伝的システムもまた自然選択を受けてより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。

注目すべきことに、ダーリントンは多倍数性、雑種形成、アポミクシスという三つの現象も遺伝的システムとして捉えていた。それはつまり、これらの現象を自然選択による進化の産物として理解したということである。このダーリントンの考え方については、すでにスモコヴィティスやハーマンが『細胞学の最近の進歩』に依拠して分析している。彼らによれば、ダーリントンは進化の過程でこれらの現象が選択されてきた理由を、これらの現象が「組換え(recombination)」を有効に機能させるための「雑種性(hybridity)」を確保するという観点から説明した。まずダーリントンは、遺伝子をシャッフルして組合せを変えるプロセスである組換えを、自然選択の素材となる遺伝的変異をつくっているプロセスとみなして重要視した上で、その組換えを有効に機能させる条件が雑種性の存在であるとした。そして、多倍数性、雑種形成、アポミクシスなどの遺伝的システムは雑種性を安定させる役割を果たすのだと説明した<sup>33</sup>。実際、たとえば『遺伝的システムの進化』の第15章「雑種性の追求」においてダーリントンは、自然選択の有効性は雑種性に依存していると論じ、その雑種性は多倍数性によって守られると述べている。「多倍数性は、不可逆だがその種に長い寿命を与える変化によって、雑種性を守る」<sup>34</sup>。また、第19章「アポミクシス——脱出」では、アポミクシスによる利益を、雑種形成や多倍数性などによって通常の有性生殖の手段が失われた際に即座に子孫を提供する点にあると説明している。これらの議論は、多倍数性や雑種形成、アポミクシスといった現象を、適応的な価値を持つために選択され進化してきた遺伝的システムとして捉えるものであった。

しかしダーリントンは、なぜ特定の遺伝的システムが特定の生物グループに

において進化してきたのかを説明したわけではなかった。前述したように、彼は多倍数性や雑種形成、アポミクシスなどを含む様々な遺伝的システムについて、それが生物に対して一般的な利益を与えられることを説明した。だがそれぞれの遺伝的システムは、すべての生物が共有しているものではない。たとえば多倍数性という遺伝的システムにしても、それを有する生物グループと有さない生物グループがある。しかしダーリントンは、なぜある生物グループはその遺伝的システムを有しており他の生物グループはそうではないのか、という問いをほとんど立てなかった<sup>35</sup>。それゆえダーリントンの議論は、実際の生物における遺伝的システムの多様性の起源を十分に説明してはいなかった。以上のような傾向は、ダーリントンが自然選択の、環境に対する適応としての側面を重視していなかったことと関係しているように思われる。たとえば、科学史家のコネリーが指摘しているように、ダーリントンは減数分裂を、有糸分裂を改良したより優れた生殖手段として捉えていた<sup>36</sup>。ダーリントンは遺伝的システムの進化を、様々な異なる環境への適応の結果として説明したのではなく、むしろ原始的なシステムから高度なシステムへの発展という形で説明していたのである。

ダーリントンの議論に対する当時の研究者たちの反応は厳しいものであり、ほとんどの関連研究分野において、強い反発を受けたり無視されたりした。特に批判されたのは、実証性に乏しい点や、推測に過ぎないことを確立された事実かのように断言している点であった。細胞遺伝学者のカーソン (Hampton Lawrence Carson, 1914-2004) は当時大学院生であったが、ダーリントンの本が年上の研究者たちによって「大学院生の精神にとっては危険、もっとはっきり言えば有害なもののみなされていた」<sup>37</sup>と回想している。科学史家のハーマンの分析によると、『細胞学の最近の進歩』に対する細胞学者たちの反発の背景には、一般化を慎み個別の具体的観察を正確に記述することを重視する当時の細胞学の学問的気風と、ダーリントンの演繹的な研究手法の対立があった。さらに、当時は盛んな研究分野がショウジョウバエ遺伝学と数理集団遺伝学であったことも不利に働いた。ハーマンによれば、進化する遺伝的システムとい

う概念は、染色体より遺伝子を強調するショウジョウバエ遺伝学にも、点突然変異は扱いやすいが遺伝的システムを扱いにくい数理集団遺伝学にも適さなかったため、ほとんど関心を持たれなかったのである<sup>38</sup>。『遺伝的システムの進化』に対する評判もやはり全体的には芳しいものではなかった。バブコックやアンダーソンといった進化に関心を持つ植物学者たちは、細胞学者としてのダーリントンとは喜んで共同研究しようとしたものの、ダーリントンの進化論を真剣に扱おうとはしなかった<sup>39</sup>。ステビンズは、植物進化研究の歴史を振り返った文章のなかで、1940年代には『遺伝的システムの進化』の議論に対してあまり関心が払われていなかったと述べている<sup>40</sup>。そのステビンズ自身もまた、当初はダーリントンの議論を痛烈に批判していたのであった。

#### 4. ステビンズにおける「遺伝的システム」

ステビンズが当初『遺伝的システムの進化』に対してとった態度は極めて辛辣なものであった。1941年に掲載された書評においてステビンズは、多くの重要な先行研究を無視している、仮説を支持するに十分な証拠を集めていない、確立された事実と単なる仮説を区別していない、などとしてこの本を非難し、進化という主題について情報価値がない本だと厳しい調子で結論づけた<sup>41</sup>。また、ステビンズが1946年までに発表していた論文や著書などでは、筆者が調査できた限りにおいて、「遺伝的システム」という言葉はほとんど用いられていない。唯一発見できた例は1940年の「植物進化における多倍数性の重要性」という論文のなかの一箇所であるが、ここでは遺伝的システムという言葉が異なる意味で用いられており、ダーリントンの議論との関連性はないと考えられる<sup>42</sup>。どの論文や著書でも『遺伝的システムの進化』は参照されず、『細胞学の最近の進歩』への参照も、そのほとんどが「遺伝的システムの進化」の章が省かれた1937年の第二版に対するものであった。ステビンズがある時期まで、遺伝的システムに関するダーリントンの議論を受け入れていなかったことは間違いないと考えられる。

ステビンズのダーリントンに対する態度が一変するのは1946年のことである。二人のあいだで交わされた手紙を調査したハーマンによれば、この年の8月にステビンズはダーリントンに対して謝罪の手紙を送っている。その手紙のなかでステビンズは、かつて掲載した『遺伝的システムの進化』の書評は己の未熟さの産物だったといい、その本が非常に先駆的な業績だったことに今は気がついたのだと述べている<sup>43</sup>。ステビンズがなぜこのように態度を変化させたのかは明らかにされていないが、この手紙が送られた1946年8月という時期からその理由を推測することが可能である。ステビンズは1944年の夏からドブジャンスキーと特に親しく交流するようになっており、1946年3月より少し前に、彼の提案によってコロンビア大学のジェサップ講義に講師として招待されていた。このときドブジャンスキーはステビンズに、総合説を植物学に拡張するという仕事を託していた<sup>44</sup>。ステビンズはこの招待を受け、さらに講義内容を本として出版することもドブジャンスキーに約束した上で、講義の準備に熱心に取り組んだという。そのジェサップ講義は10月から11月にかけて計6回行われ、その内容に基づいて完成したのが『植物の変異と進化』であった<sup>45</sup>。つまり、ステビンズがダーリントンに手紙を送った1946年8月は、まさにジェサップ講義に向けて準備をしていたと考えられる時期である。それゆえステビンズは、植物学における総合説の構築に本格的に取り掛かったことで、『遺伝的システムの進化』で展開されていた議論の有用性を認識するに至った可能性が高いと考えられるのである。

いずれにしても、ステビンズは1949年の論文において、遺伝的システムと生活様式の関係についての一般的な議論を近刊予定の本で行うと予告し、翌年にはその通りの内容を含む『植物の変異と進化』を出版した<sup>46</sup>。『植物の変異と進化』におけるステビンズの課題は、動物を主なモデルとして構築されてきた総合説を、植物の進化の説明にまで拡張することであった。そこでこの本では、これまでドブジャンスキーらが構築してきた総合説の原則的な理解が重視されている。実際、序文では議論の土台となる三つの前提が示されているが、これらは進化についての総合説的な理解を確認するものである。特に、「進化

は主に、単一の大きな跳躍によってというよりも、それぞれは比較的微小な効果しか持たない小さな変化の積み重ねによって進んできた<sup>47</sup>という二つ目の前提は、多倍数性という植物学の事情よりも総合説の原則を優先したものだといえる。進化のメカニズムについての説明は第3章から始まっているが、進化の遺伝学的基盤を説明する第3章や、自然選択の効果と役割が説明される第4章は、ドブジャンスキーの『遺伝学と種の起源』などの理解をほぼなぞる記述となっており、動物と植物の進化の違いへの言及は少ない。

一方で、第5章「進化の要因としての遺伝的システム」は、動物と植物の進化の違いに関する説明が集まっているという点で注目に値する。この章の冒頭でステビンズは、ダーリントンの『遺伝的システムの進化』を以下のように高く評価する。

比較遺伝学と比較進化学は大部分で将来に向けての科学であり、これらに関するほとんどの言明は、現時点ではおおむね仮説的なものにならざるを得ない。しかしながら、この早い段階においてこれらの主題に関する事実や意見を集めることは、将来の議論や決定的な実験の設計のための土台をつくるだけであっても望ましい。このような観点から見ると、ダーリントンの本『遺伝的システムの進化』の最終章は、これらの科学における最も重要な原理をすでに提示している先駆的業績として傑出している<sup>48</sup>。

その上でステビンズは、ダーリントンが『遺伝的システムの進化』で展開した議論を紹介し、それを発展させていく。遺伝的システムの進化を分析することの重要性については、次のように述べている。

ダーリントンもハクスリーも、異なる生物の遺伝的システムは互いに大きく異なっていて、選択はちょうど外的形態の形質に働くのと同じように、このシステムを維持したり変更したりするのに働くということを強調している。それゆえ我々は遺伝的システムの進化を、外形や機能の進化と並行し、

また密接に統合されていながら、それでもそれ自体で研究されるに十分なほど分離している進化のコースとして考えてよい。植物では、進化のこの筋道 [i.e. 遺伝的システムの進化] は特に重要である。というのも、[中略] 植物界の遺伝的システムは動物のそれよりもはるかに多様性が大きいからである<sup>49</sup>。

ここでステビンズは、遺伝的システムそれ自体が自然選択の対象になるというダーリントンの議論を引き継いだ上で、植物界の遺伝的システムが動物界に比べてずっと多様であるという認識を加え、植物の進化では遺伝的システムの進化が特に重要な地位を占めるという結論を導いている。

ステビンズはここから、ダーリントンが論じなかった方向に議論を発展させていく。まずステビンズは、自らの植物学的知識に基づいて二つの一般化を行った。第一の一般化は、植物界には様々なタイプの遺伝的システムがあり、しかも多くの進化系統では遺伝的システムの進化が起きていると思われるにもかかわらず、「いま植物に見つけられる〔遺伝的〕システムで、時代遅れであったり不適応であったりすると認められるものはほとんどない」<sup>50</sup> というものである。そして第二の一般化は、「遺伝的システムのタイプの分布は植物界じゅうでまったくもってランダムではなく、むしろその植物自体の、成体の形態、生活史、生息地の様々な特徴と相関している」<sup>51</sup> というものである。たとえば、ステビンズが特に詳しいイネ科のいくつかの属では、一年生の種は専ら自家受精するものが多いのに対し、多年生の種（そのなかでも特に根茎を持つ種）は他家受精するものが多かった<sup>52</sup>。つまり、自家受精／他家受精という遺伝的システムのタイプが、一年生／多年生という別の特徴と相関関係を持っていたのである。

以上の二つの一般化から、ステビンズは一つの重要な仮説を導いた。それは、「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」<sup>53</sup> である。つまり、ステビンズは生物の各グループにおいて、

それぞれにとって適応的な遺伝的システムが常に選択されていると考えたのである。そしてこの仮説によって、遺伝的システムのタイプと植物自体の様々な特徴とのあいだに相関が存在している理由が説明できるようになるという。たとえば、前述の自家受精／他家受精と一年生／多年生の相関は、次のように説明される。一年生の植物は多年生の植物に比べて生殖のサイクルが早く、そのぶん遺伝子の組換えの機会が多くなる。だが、環境の変化はそのことにかかわらず一定の速度で起こるため、一年生の植物は多年生の植物に比べて過剰に組換えを行い、適応的な遺伝子の組合せを壊してしまいやすい。それゆえ一年生の植物にとっては、組換えの頻度が低く抑えられる、自家受精中心の遺伝的システムのほうが適応的となる傾向があるのだという<sup>54</sup>。

ステビンズは、動物と植物の遺伝的システムに違いが見られる理由も同様に、先述の仮説で説明することができるのだと論じた。ステビンズによれば、性の発達度合や染色体数、キアズマ頻度、稔性など、動物と植物の遺伝的システムには多くの違いがある。こういった違いが生じるのは、動物と植物の生活様式の違い（具体的には、発生の複雑性の違い、寿命や栄養生殖の能力の違い、移動性の違い）によって、適応的な遺伝的システムが異なるためだという。ステビンズはこのことを、自然選択の観点から具体的に説明している<sup>55</sup>。

ステビンズの仮説は、多倍数性やアポミクシス、雑種形成の解釈においても非常に重要な役割を果たしている。ステビンズは、ダーリントンと同様にこれらの現象を遺伝的システム（の一部）として扱い、第7章から第10章まででそれぞれに別個の章を与えて論じた<sup>56</sup>。これらの章でステビンズは、多倍数性やアポミクシスなどの遺伝的システムと他の形質や環境条件の相関を、先述の仮説に基づいて説明していく。つまり、それらの相関を自然選択の結果として説明したのである。まずは、多倍数性をめぐる議論の一例をみてみたい。多倍数性は、厳しい気候や、多年生という性質、栄養生殖の能力とのあいだに相関関係を持つとみられていた。これらの相関は、ステビンズが参照する先行研究の多くでは、未知の直接的作用の存在を仮定することで説明されていた。たとえば、厳しい気候は減数分裂を失敗させて多倍数性をもたらすという説明や、

多倍数性の存在が多年生という性質や栄養生殖の能力を直接的に生じさせるという説明がなされていたのである。ステビンズはこれらの説明に反論した上で、代わりに、相関の存在は適応の結果であるという説明を提示する。つまり、厳しい気候という環境条件や、多年生であったり栄養生殖の手段を持っていたりする植物種のもとでは、多倍数性という遺伝的システムが自然選択上有利だということを論じたのである<sup>57</sup>。雑種形成やアポミクシスに関する相関も同様に、自然選択の結果として説明されている。たとえば、雑種形成が動物に比べ植物で多いことや、植物のなかでも特に多年生植物で多いこと、アポミクシスが動物に少なく植物で多いことなどは、適応の結果として理解できることが具体的に論じられている<sup>58</sup>。さらにステビンズは、より複雑な遺伝的システムに関係する相関についても、先述の仮説に基づいて説明している。多倍数性、雑種形成、アポミクシスがあわさって生じる無配偶子性複合体 (agamic complex) は、最近になって気候が大きく変動した北極圏や亜北極圏の植物相で多くみられる。これは無配偶子性複合体が、複数の種から遺伝子素材を貯めることを可能にする異質多倍数性と、不稔性のために通常なら生き残れない遺伝型の生存を可能にするアポミクシスの効果によって、突然現れた新しい生息地に適応した遺伝型をいち早く進化させることができる遺伝的システムだからであるという<sup>59</sup>。以上で挙げた例は、ステビンズが第7章から第10章までで展開した、遺伝的システムの進化に関する議論のほんの一部に過ぎない。これらの議論によってステビンズは、多倍数性や雑種形成、アポミクシスといった現象の存在が自然選択の結果であることを、具体例に沿って説明することに成功した。

以上のように、ステビンズはダーリントンの議論を継承しただけでなく、独自の仮説を加えてそれに基づく考察を展開した。ステビンズは特に、遺伝的システムのタイプとそれを有する生物の特徴との相関を、自然選択の原理に基づいて説明することに力を注いだ。この議論によってステビンズは、生物のグループによる遺伝的システムの違いはどこから来るのかという、ダーリントンが問題としなかった問いに正面から答えようとした。結果としてステビンズは、演繹的で実証性に欠けると批判されてきたダーリントンの議論に対して、具体的

な植物の例に基づく傍証を与えることができた。

これによってステビンズは、多様な様式で起こる植物の進化を自然選択の原理に基づかせることに成功した。第2節で検討したように、総合期の植物進化論には自然選択、多倍数性、雑種形成などが進化のメカニズムとして並列される多元論的性格があった。しかし『植物の変異と進化』では、多倍数性や雑種形成などはそれ自体が自然選択に従属する遺伝的システムとみなされ、そのことが数々の実例を通して確認された。これによって、多倍数性や雑種形成などによる進化を認めつつも、それらも究極的には自然選択に支配されているとする、自然選択一元論に近い植物進化論が出来上がったのである。このようなステビンズの進化論の構造は、第4章で自然選択を説明し、第5章で遺伝的システムの進化を論じたあと、第7章以降で雑種形成や多倍数性、アポミクシスを扱うという、『植物の変異と進化』の章立てにもよく表れていたといえる。遺伝的システムそれ自体が進化するという議論は、植物の進化を特殊なものとせず、根本的には動物の進化と同じように説明できるものとして、総合説の枠組みのなかに収める役割を果たしたのである。

## 5. 結論

以上において、遺伝的システムの進化に関するダーリントンとステビンズの議論を検討してきた。ステビンズが『植物の変異と進化』で第5章を中心に広く活用した議論の骨子は、ダーリントンから受け継いだものであった。しかし、ダーリントンが遺伝的システムの進化を高度なシステムへの発展というイメージで捉え、個別の異なる環境への適応という問題を考えようとしなかったのに対し、ステビンズは各生物の遺伝的システムはそれぞれの環境に対して適応しているはずだと考えた。ステビンズはこの仮説に基づいて、遺伝的システムとその他の形質や環境条件のあいだに存在する相関関係を、自然選択の観点から説明していくことができた。この議論によって、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現象も、自然選択によって進化してきた遺伝的

システムであることが具体的に示された。

このように、当時多くの植物学者が受け入れていなかったダーリントンの議論を独自の方向性で解釈したことが、ステビンズが植物学の領域で総合説を確立できた根本的な要因であったと考えられる。総合期の植物進化論には多元論的な性格があり、進化の中心的なプロセスとして自然選択以外にも多倍数性や雑種形成などが挙げられることが多かった。これは、動物を主なモデルとして構築され、自然選択が基本原理とされていたそれまでの総合説と両立し難かった。それに対してステビンズの進化論は、そういった進化のプロセスも究極的には自然選択に基づくという一元論的な理論であり、総合説と親和的だったのである。

ただし、ステビンズのこのような議論は、ダーリントンの理論を受容しなかったアンダーソンやバブコックのそれにはなかった危うさもはらんでいた。ステビンズの仮説は、あらゆる生物の遺伝的システムを自然選択による進化の産物とみなす、きわめて適応主義的な主張となっていたからである。そこでは、自然選択以外の進化メカニズムは最初から考慮の外にあった。この点で、ステビンズの議論はグールドの言うところの「硬直化」に非常によく当てはまっているように思われるのである。グールドは、1940年代から50年代にかけて総合説の構築者たちの主張が適応主義的、自然選択一元論的なものに変容していったことを指摘し、批判した。グールドは、ステビンズの著作と硬直化の関係については論じていない。しかし、本稿の議論から考えれば、『植物の変異と進化』による総合説の植物学への拡張は、硬直化という総合説全体の動向の一環であり、同時にその動向のさらなる促進に寄与したといえるだろう。

## 註

1 Peter J. Bowler, *Evolution: The History of an Idea*, 3<sup>rd</sup> ed. (Berkeley: California University Press, 2003), pp. 224–273.

2 Ibid., pp. 333–339; Vassiliki Betty Smocovitis, *Unifying Biology: The Evolutionary Synthesis*

and *Evolutionary Biology* (Princeton: Princeton University Press, 1996), pp. 132–138.

3 Ernst Mayr, “Prologue; Some Thoughts on the History of the Evolutionary Synthesis,” 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. 1–48, on p. 1.

4 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）128–130頁；Ernst Mayr, *One Long Argument: Charles Darwin and the Genesis of Modern Evolutionary Thought* (Cambridge, MA: Harvard University Press, 1991), p. 134; Smocovitis, *Unifying Biology*, pp. 132–138.

5 Ernst Mayr, “Botany,” in Mayr and Provine, eds., *The Evolutionary Synthesis*, pp. 137–138, on p. 137.

6 G. Ledyard Stebbins, “Botany and the Synthetic Theory of Evolution,” in Mayr and Provine, eds., *The Evolutionary Synthesis*, pp. 139–152, on p. 150.

7 Mayr, “Botany,” p. 138.

8 Vassiliki Betty Smocovitis, “Botany and the Evolutionary Synthesis: The Life and Work of G. Ledyard Stebbins, Jr.” (Ph.D. diss., Cornell University, 1988), p. 314.

9 『遺伝学と種の起源』、『進化の速度と様式』、『植物の変異と進化』も、ジェサップ講義の成果として出版された。

10 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.

11 Smocovitis, *Unifying Biology*, p. 136.

12 Vassiliki Betty Smocovitis, “G. Ledyard Stebbins, Jr. and the Evolutionary Synthesis (1924–1950),” *American Journal of Botany* 84 (1997): 1625–1637, on pp. 1634–1635; Smocovitis, “Botany and the Evolutionary Synthesis,” p. 163. 総合の当事者の一人であるマイアも、ステビンスの議論における遺伝的システム概念の重要性を示唆していた。彼は、『植物の変異と進化』における最も独創的な議論は遺伝的システムとその進化における役割を論じた第5章だと述べている。しかし、それ以上の詳しい説明はしていない。Mayr,

“Botany,” p. 138.

13 Ernst Mayr, “Cytology,” in Mayr and Provine, eds., *The Evolutionary Synthesis*, pp. 69–70, on p. 69; 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.

14 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 p. 188.

15 筆者は以前に発表した論文において、ダーリントンが細胞学的な洞察に基づいて、進化が遺伝を決定するという新しい図式を打ち出したこと、そしてハクスリーがその図式の継承によって、進化の様式の多様性と自然選択の中心性を両立させたことについて論じた。しかし、植物学に対するダーリントンの寄与については詳しく検討することができていなかった。中尾暁「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」『哲学・科学史論叢』17 (2015年) 125–144頁。

16 Stephen Jay Gould, “The Hardening of the Modern Synthesis,” in Marjorie Grene, ed., *Dimensions of Darwinism* (Cambridge: Cambridge University Press, 1983), pp. 71–93; Stephen Jay Gould, *The Structure of Evolutionary Theory* (Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press, 2002), pp. 518–543. 総合の歴史を研究した代表的な科学史家の一人であるプロヴァインも、グールドによる硬直化のヒストリオグラフィーを支持した。William B. Provine, *Sewall Wright and Evolutionary Biology* (Chicago: University of Chicago Press, 1986), p. 404. スモコヴィティスは、硬直化のヒストリオグラフィーを唱えたグールドは、適応主義の是非をめぐる当時の論争を過去の歴史のなかに読み込んだのだと指摘している。Smocovitis, *Unifying Biology*, p. 32. たしかに、グールドが硬直化のヒストリオグラフィーを唱えた背景には適応主義に反対する彼の主張があったと考えられる。S. J. Gould and R. C. Lewontin, “The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme,” *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 205 (1979): 581–598. しかしそれでも、総合説は発展するにつれて適応主義的になっていったのだというグールドの議論は十分な史料的根拠に基づいており、説

得力があるように思われる。スモコヴィティス自身も、総合説が適応主義的になっていったこと自体を否定しているわけではない。

17 Smocovitis, “Botany and the Evolutionary Synthesis,” pp. 107–145.

18 ドブジャンスキーは漸進的な道筋のほうを進化において主要なもののみなしており、多倍数性には一つの章を割り当てて記述した。Theodosius Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 1<sup>st</sup> ed. (New York: Columbia University Press, 1937; reprint, with an introduction by Stephen Jay Gould, 1982), p. 192; Theodosius Dobzhansky, *Genetics and the Origin of Species*, 2<sup>nd</sup> ed. (New York: Columbia University Press, 1941), p. 223.

19 G. Ledyard Stebbins, Jr., *Variation and Evolution in Plants* (New York: Columbia University Press, 1950), p. 251.

20 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.

21 G. Ledyard Stebbins, “Edgar Anderson,” *Biographical Memoirs of the National Academy of Science* 49 (1978): 3–13, on pp. 5–7.

22 Edgar Anderson, “The Problem of Species in the Northern Blue Flags, *Iris Versicolor* L. and *Iris Virginica* L.,” *Annals of the Missouri Botanical Garden* 15 (1928): 241–332, on pp. 311–312.

23 Smocovitis, “Botany and the Evolutionary Synthesis,” pp. 143–145.

24 Edgar Anderson and D. G. Diehl, “Contributions to the Tradescantia Problem,” *Journal of the Arnold Arboretum* 13 (1932): 213–231, on pp. 228–230.

25 E. B. Babcock and M. Navashin, “The Genus *Crepis*,” *Bibliographia Genetica* 6 (1930): 1–90, on pp. 63–77; Vassiliki Betty Smocovitis, “The Plant *Drosophila*: E. B. Babcock, the Genus *Crepis*, and the Evolution of a Genetics Research Program at Berkeley, 1915–1947,” *Historical Studies in the Natural Sciences* 39 (2009): 300–355, on pp. 319–320.

26 この結論を下すためには、本来であればより広範囲の史料の調査に基づいた議論が必要となるだろう。しかし、総合期の植物進化論に関する歴史研究はまだ数が非常に少なく、現時点では十分な論拠を示すことが難しい。そのため、本稿ではこの結論を暫定的に仮定することにしたい。

- 27 C. D. Darlington, *Recent Advances in Cytology*, 1<sup>st</sup> ed. (London: Churchill, 1932), pp. 448–485.
- 28 C. D. Darlington, *Recent Advances in Cytology*, 2<sup>nd</sup> ed. (London: Churchill, 1937); C. D. Darlington, *The Evolution of Genetic Systems*, 1<sup>st</sup> ed. (Cambridge: Cambridge University Press, 1939).
- 29 Darlington, *The Evolution of Genetic Systems*, 1<sup>st</sup> ed., p. 123.
- 30 Oren Solomon Harman, *The Man Who Invented the Chromosome: A Life of Cyril Darlington* (Cambridge, Harvard University Press, 2004), p. 78.
- 31 Darlington, *The Evolution of Genetic Systems*, 1<sup>st</sup> ed., pp. 63–70.
- 32 Ibid., p. 123.
- 33 Smocovitis, “Botany and the Evolutionary Synthesis,” pp. 154–157; Harman, *The Man Who Invented the Chromosome*, pp. 79–80.
- 34 Darlington, *The Evolution of Genetic Systems*, 1<sup>st</sup> ed., p. 86.
- 35 マイアはダーリントンの『細胞学の最近の進歩』について、メカニズムにばかり関心を持つ一方で、「なぜ？」という進化的な問いをほとんど問うていなかったと指摘している。Ernst Mayr, *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance* (Cambridge, MA: Harvard University Press, 1982), p. 883.
- 36 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), pp. 2–3.
- 37 Hampton L. Carson, “Cytogenetics and the Neo-Darwinian Synthesis,” in Mayr and Provine, eds., *The Evolutionary Synthesis*, pp. 86–95, on p. 91.
- 38 Harman, “Method as a Function of Disciplinary Landscape,” pp. 172–183.
- 39 Ibid., p. 191.
- 40 G. Ledyard Stebbins, “Fifty Years of Plant Evolution,” in Otto T. Solbrig et al., eds., *Topics in Plant Population Biology* (New York: Columbia University Press, 1979), pp. 18–41, on p. 38.
- 41 G. L. Stebbins Jr., Review in *Chronica Botanica* 6 (1941): 429–430.
- 42 「遺伝的システム」という言葉が用いられているのは、ステビンスが多倍数性

複合体について論じている箇所である。ここでステビンズが想定する状況では、当初はいくつかの種の二倍体が互いに隔離されているが、そのあいだで異質多倍数体が生まれ、さらに二次的に派生した多倍数体が次々に生まれることで、種のあいだの隔たりはほとんどなくなってしまう。このような状況について論じる文脈で、「それゆえ多倍数性は、遺伝的障壁を破壊し、二倍体の状況では互いに完全に隔離されていた遺伝的システムのあいだでの遺伝子の交換を可能にする傾向がある」と述べている。つまりここでの「遺伝的システム」は、互いに隔離されていた二倍体の種のそれぞれにおける遺伝子のまとまりのことを指しているのであり、遺伝や変異という現象のあり方自体のことを指すダーリントンの用法とは全く異なっている。G. Ledyard Stebbins, Jr., “The Significance of Polyploidy in Plant Evolution,” *American Naturalist* 74 (1940): 54–66, on pp. 59–60.

43 なお、ステビンズの謝罪に対するダーリントンの返事は辛辣なものだった。Harman, “Method as a Function of Disciplinary Landscape,” pp. 191–192. また、ダーリントンは1958年に『遺伝的システムの進化』の第二版を出版し、多くの加筆を行ったが、ステビンズの文献については一件も参照しなかった。このことには書評をめぐる経緯が関係していた可能性が考えられるだろう。C. D. Darlington, *Evolution of Genetic Systems*, 2<sup>nd</sup> ed. (Edinburgh: Oliver and Boyd, 1958).

44 この頃にはすでに、植物学は総合説で取り扱えていない空白地帯として意識されており、ドブジャンスキーは総合説の完成のために植物学者を自陣営に引き込む必要があった。一方、ステビンズにとってこれは、植物学者として総合説に協力することで大きな業績をあげられる機会を意味していた。

45 Vassiliki Betty Smocovitis, “Keeping up with Dobzhansky: G. Ledyard Stebbins, Jr., Plant Evolution, and the Evolutionary Synthesis,” *History and Philosophy of the Life Sciences* 28 (2006): 11–50, on pp. 22–34; G. Ledyard Stebbins, *The Ladyslipper and I*, ed. Victoria C. Hollowell, Vassiliki Betty Smocovitis, and Eileen P. Duggan (St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2007), pp. 75–76.

46 G. L. Stebbins, Jr., “Speciation, Evolutionary Trends, and Distribution Patterns in *Crepis*,” *Evolution* 3 (1949): 188–193, on p. 191.

- 47 Stebbins, *Variation and Evolution in Plants*, p. x.
- 48 Ibid., p. 154.
- 49 Ibid., p. 153.
- 50 Ibid., p. 169. □ 内は本稿著者による注釈である。
- 51 Ibid.
- 52 Ibid., pp. 165–167. ステビンスは、自家受精や他家受精も遺伝的システムとして捉えている。
- 53 Ibid., p. 169.
- 54 Ibid., pp. 171–172.
- 55 Ibid., pp. 181–188.
- 56 Ibid., p. 181.
- 57 Ibid., pp. 300–301; 343; 354–358.
- 58 Ibid., pp. 252–253; 380.
- 59 Ibid., p. 414.