

進化傾向 (evolutionary trends) は、進化生物学において大きな注目を集めてきたトピックである。進化傾向の中には、単一種内で生じた変化もある。例えば、アカカンガルーの平均サイズは過去二万年の間で明らかに著しく小型化している。おそらくこれは人間の狩猟が原因だろう。他にも、何万もの種の中での変化、数億年をかけた変化などがある。フェルメイは、そのような大傾向の一つである有殻海棲無脊椎動物における防御構造の大型化を記録し、説明を行っている (Vermeij, 1987)。進化生物学の教科書に出てくる古典的な例のいくつかは、アカカンガルーの小型化のような小傾向と、ますます殻が分厚く、硬く、頑丈になりつつあるというような大傾向の中間に位置するものだ。例えば、ウマの系統における変化（ウマは大型化しており、歯などがその例だが、蹄の数は減少している）やホモ属の系統における脳サイズの増加などがそうである。

進化傾向を説明するメカニズムとはどのようなものだろうか。中には統計処理の結果生じた人工物にすぎず、特別な説明を必要としないものもある。例えば、グールドによると、ウマの大型化傾向は、系統内の他種がほぼ絶滅してしまったことの偶然的な副産物にすぎないという。ウマの系統の多様性は急速に減少し、僅かな生き残りがたまたま最初のウマより大きかったただけだ、というのだ (Gould 1996a, 5713)。ダン・マ

ギーの有用な用語を使えば、このような傾向は駆動されたものというよりは、受動的なものであると言える (McShea 1991, 1994, 1996b)。しかし、駆動された傾向は何によって説明されるのか。一つの可能性としては、複数の種が同じ進化的課題に對して似たような方法で応答することにより、それらの種の間で相関した進化的変化が生じ、その変化によって傾向が生みだされたということが考えられる。例えば、オーストラリア大陸の気温が高くなって乾燥するにつれ、多くの植物系統で平行進化による変化が生じたのだと考えることができるかもしれない。多くの種で次から次へと、葉が小型化・硬化し、表面にある葉孔も少なくなっていく。つまり、多くの種は乾燥状態に適応した際、似たような仕方ですべて似たような理由のために進化したのである。他の種は絶滅するか、湿地帯に逃げ込むしかなかっただろう。

しかし、断続平衡説によっても一つの可能性が開かれたのである。この仮説によると、種はその誕生から絶滅に至るまでほとんど変化しない。もしこれが本当なら、種内での相関した漸進的变化から生じた傾向はごくまれなものになる。さらに、断続平衡説はある代案を示唆している。進化傾向は種分化率や種の絶滅率に差異があることの結果かもしれないのである (Gould 1990)。例えば、オーストラリアの樹木は単に旱魃耐性だけでなく、耐火性も持っている。オーストラリアアカシアで耐火性が強化される傾向は、種内の変化ではなく、種分化と種の絶滅によって生みだされたのかもしれない。オーストラリア

### BOX 9・4 用語の大氾濫

分岐学理論は、使用者が混乱するような専門用語に溢れている。分岐学理論の主要な考え方を説明するに際して、我々はそれらをほとんど無視してきた。しかし、この専門用語は分岐学の文献で標準的に使用されているので、最も重要な用語のいくつかをここで概観しておく。

**相同 (homology)**：共通祖先から受け継がれることによって生じた、生物間の類似性。進化的変化は一般的ではなく例外的に生じるという想定に基づけば、相同は互いに、そして系統 (phylogeny) と共変する。

**成因的相同 (homoplasy)**：各系統内で独自に生じた、生物間の類似性。

**単系統群 (monophyletic group)**：ある種と、そのすべての子孫だけからなる分類群の集まり [本書一八八頁参照]。

**側系統群 (paraphyletic group)**：単系統群から祖先種の子孫分類群を一つ以上取り除いたもの [本書一八八・一八九頁参照]。

**多系統群 (polyphyletic group)**：共通祖先が（三回以上の種分化を遡った）系統樹の深い所にある分類群の集まりから、一部の分類群を取り除いたもの [本書一八八頁参照]。

**原始的形質 (plesiomorphic character)**：祖先から変化することなく受け継がれた形質。

**派生的形質 (apomorphic character)**：進化的に新規な形質。明らかに、原始的形質と派生的形質は相対語である。というのも、すべての原始的形質は派生的形質として始まり、派生的形質を有する分類群が子孫を持てば、その形質はいずれ子孫たちの間で原始的形質になるだろうからだ。

**共有原始形質 (synplesiomorphy)**：原始形質 (primitive trait) [本書一八九・一九〇頁参照]であり、あるグループで共有されている相同のこと。この相同はそのグループが誕生する以前に出現し、グループのメンバーすべてに共通する性質として受け継がれてきた。このため、共有原始形質からはグループ内の関係について何一つ知ることができない。

**共有派生形質 (synapomorphy)**：共有された派生形質 (derived trait) [本書一九〇頁参照]であり、グループに属するメンバーのすべてではなく、一部が共有する相同のこと。このような形質は、そのグループ内の関係を決定するための手がかりになる。

**固有派生形質 (autapomorphy)**：ある単一分類群に特有の形質。

における乾燥化の初期段階で、耐火性を多少備えたアカシアの種が幅広く分布している状況を思い浮かべてみよう。環境が変化するにつれ、種の分布域は分断されていき、種分化の条件が作りだされていく。結果として生じた娘種は耐火性にばらつき

があり、祖先種より強い耐性を持つ種、そうでない種など様々であろう。しかし、耐火性の低い種は絶滅する可能性が高かっただろう。したがって、環境の更なる変化によって分断と種分化がさらに進み、新しく生じる種は耐火性の平均値が増加した

娘種のプールから生じることになる。それからまた再び、耐火性の低い種の絶滅率が高くなり、おそらくはその後でさらに高い耐火性を持った生存種から新しく種分化が生じる、ということが繰り返されていくだろう。このように、絶滅率と種分化率に差異があることから、耐火性アカシアへの傾向性が生じうる。

これがアカシア進化の正しい説明であるのなら、耐火性アカシアは、2・2節に登場したサンカノゴイを生み出したものと類似したメカニズム（もちろん、その規模は遙かに大きいものだが）によって進化したのだと結論できるかもしれない。ここでは、変異、遺伝可能な適応度の差異、累積的選択が耐火性を生みだしているが、変異する個体は個々の樹木ではなくアカシア種全体なのである。しかし、この推論は拙速すぎるだろう。エリザベス・ヴルバが明らかにしたように、絶滅率や種分化率の差異によって引き起こされる傾向は、種選択による説明の候補である。しかし、それはあくまでも候補にすぎない。種、種自体は、娘種を生みだしたり、絶滅したり、あるいはその両方の確率に影響を与えるような特徴を持っているに違いない。ヴルバによれば、種それ自体が持つ特徴のために種の成功度に差異が生じることと、種を構成する生物が持つ特徴のために種の成功度に差異が生じることの間には、重大な違いがある。彼女は前者を種選択 (*species selection*)、後者を種選別 (*species sorting*) と呼んで区別した (Vrba 1984a, b, c, 1989, 1993)。彼女の区別で重要な点は、絶滅がしばしば個々の生物体に作用する進化の副産物であるということだ。もしニュージールランド

れゆえ累積的選択から生じたということを示すような議論、の三つである。これから先、我々は二つの仮説を通じてこれらの考えを考察していくつもりだ。最初の仮説は、種選択が系統の分布域を説明しようというものである。二つ目の仮説は、種選択が系統の異質性を説明しようこと、そしてより具体的に言えば、一つのメカニズム、すなわち有性生殖がこの多様性を生みだしているのだというものである。我々はこれらのアイデアをかなりもつともらしいものだと考えている。しかし、我々の目的は種選択を擁護することではなく、そのような仮説が主張している内容を説明することである。

種選択の必要条件是種それ自体が何らかの性質を持つことであり、これはヴルバの区別から生じる帰結である。この考えには何ら不思議なところはない。生態学者はジェネラリストの種とスペシャリストの種を区別することがある。これは、その種に属する個々の生物体について語る方法の一つにすぎない。コアラは数種のユーカリしか食べないので、明らかにスペシャリストの個体である。フクロギツネはジェネラリストの種だ。しかし、ジェネラリストであることは、種を構成する生物体の性質ではなく、種の性質であることが多い。一部のユーカリは様々な気候や土壌に生息している。木は動けないということと、気候や土壌が比較的安定していることから考えられるのは、個々の木は非常に特殊な生息地を持ち、それゆえスペシャリストであるにもかかわらず、その種全体としてはジェネラリストであるということだ。カッコウはジェネラリストのどの巣にも寄

のフクロオウム（絶滅危惧種であり、夜行性で飛ぶことが出来ない大型のオウムである）が、人の手によって持ち込まれたオコジョに捕食された結果絶滅してしまうのなら、その絶滅は、フクロオウムとオコジョによる無数の（残念ながら一方的な）相互作用の結果であるだろう。また同様に、系統が分岐して平均脳サイズが異なるヒト科の集団がいくつも生じ、より大きな脳を持つヒトがより小さな脳を持つヒトを打ち負かすとすれば、小さい脳を持つヒト集団の消滅は、生物個体レベルにおける生態学的プロセスの副産物になるだろう。個体群中の個体にとつての悪い知らせは、積もり積もれば個体群全体にとつての悪い知らせとなってしまう。非常に小さな脳を持ったヒト集団を消滅させるような個体群レベルのプロセスを想定する必要は、どこにもないのである。したがって、種選択が生じたと言えるのは、進化傾向が種それ自体の性質に左右されているときだけなのである。

真の種選択と種選別を区別している点でヴルバは正しい。彼女の区別にしたがうなら、種それ自体の成功や失敗を説明するような仕方では、種それ自体が環境と相互作用するとはどういうことなのかを考えねばならない。これから見ていくように、種選択というアイデアを擁護するには次の条件が必要とされる。それは、(1)種それ自体の形質と種を構成する生物体の形質との区別に関する説明、(2)種それ自体の形質が「種の運命に」因果的帰結をもたらすことの立証、(3)種それ自体の性質がある種のフィードバック過程によって構築・維持されるのである。後者の性質のどれも異なっているのである。

以上のように、種は実際にそれ自体の性質を持っている。しかし、そうした性質を持つことで、種が全体として環境と相互作用して、その相互作用によって種が遺伝子プール複製に及ぼす影響に差異が生じるというようなことが起こりうるのだろうか。ひよっとするとそうかもしれないし、この可能性を大量絶滅に関するいくつかの考えを通じて例示することができる。（原書）12・5節で見られるように、多くの古生物学者は背景絶滅と大量絶滅の区別を受け容れている。絶滅自体はよくあることだ。どんなときでも絶滅する種は存在する。しかし、時折、隕石の衝突、火山の大爆発、気候の急激な変化などが絶滅の引き金となることもある。大量絶滅のケースでは、多くの種が突然、しかも同時に消滅してしまう。ある見方によると、これらのケースの中では、災害前の環境に種が良く適応していたかどうかはあまり問題にならない。それでもやはり、これらの出来事の影響

響はランダムというわけではない。デヴィッド・ラウプの用語を使えば、絶滅の規則は**理不尽なもの** (wanton) なのである。すなわち、絶滅は体系的だが、その種がどれだけ上手く適応しているかどうかには関係がない (Raup 1991)。さらに、この規則には種の性質に依存するものが含まれているように思われる。個体群サイズは種の特徴であるし、生存に関わるものである。特に小さな個体群は、自然災害や他の不運による被害を受けやすい。実際、個体群が非常に小さいものならば、不運な繁殖期が一度訪れただけで、その種は絶滅してしまうかもしれない。小さな個体群がバラバラに拡散している場合、数がさらに少なくなってしまうえば、その個体群は非常に困難な状況に陥ると言えるだろう。というのも、生き残った個体群では配偶者を見つけないがますます困難になってしまうからだ。小さいけれども密集した個体群の場合は、ほんの局所的な災害であっても、その被害は甚大なものになる。このように、個体群サイズは因果的帰結をもたらさうる、個体群レベルの性質なのである。しかし、この性質も種選択による進化の過程では何ら役割を果たしそうにない。というのも、それは遺伝可能なものではないからだ。大きい個体群を持つ種から小さな個体群が生じることも十分ありえるし、その逆もまたしかりである。したがって、ある種が大きな個体群を持つのは、その種が大きな個体群を持つ種、すなわち個体群が大きいのがゆえに生き残った種の子孫であるからだ、ということはあるにすぎないのだ。このように、個体群サイズは絶滅や生存に因果的帰結をもたらす形質である

て擁護している (Tablonski 1987)。

種選択の議論における重要な例の一つが性の進化である。性は個々の生物体にとっても、また生物体が複製する遺伝子にとってもコストが高いもので、進化論が直面する難題の一つになっている。性は明らかにコストを抱えている。例えば、性的装飾や、配偶相手を探す際の時間、困難、危険などである。性には、これよりも気づかれにくいのが、より広範にみられるコストも存在する。十四のカモノハシが棲んでいる一本の小川があり、小川の環境収容力が限界に近づいているとしよう。毎年メスは二匹の子を、オスマスは一匹ずつ産む。子の約半分は死に、残り半分は死んだ大人に取って代わる。ここで突然変異が生じて無性生殖を行うメスが現れたとしよう。このメスは二つの卵を産み、彼女のクローンである娘が孵化する。彼女と娘の一方が次の繁殖期まで生き残ったとすると、この十四からなる個体群では、八匹の有性生殖個体と二匹の無性生殖個体がいるということになる。二匹の無性生殖個体は四匹の無性生殖個体を産むので、繁殖後の個体群が二十二匹に拡大したとき、この個体群には六匹の無性生殖個体がいる。ここでまた、収容力の限界を越えているために死亡する個体が現れ、個体群は十四か十一匹にまで個体数を減らす。死亡率に偏りが無い限り、三匹の無性生殖個体が生き残ることになるだろう。そうすると、次の繁殖直後には二十五匹に増加し、その中には九匹の無性生殖個体がいる。個体群が再度縮小すると、無性生殖個体が四匹は残るだろう。このように、無性生殖の登場が意味しているのは、個

が、累積的選択によって系統上で構築・維持されるほどに十分遺伝可能であるというわけではない。ゆえに、それは種の適応ではない。

ここまで、種がそれ自体で形質を持ち、これらの形質が因果的帰結をもたらすかもしれないこと、すなわち絶滅や種分化の見込みに影響をもたらすかもしれないことを論じてきた。しかし、因果的影響をもたらす、なおかつ娘種に受け継がれるような種それ自体の形質の例をまだ見つけたわけではない。そのような形質の候補の一つは、種分布である。コウモリの系統は地理的に広く拡散しているが、生態的にも拡散している。コウモリの生活形態は実に様々である。個体群サイズと同じように、それらかなり類似した理由で、種分布は大量絶滅からの生き残りに因果的帰結をもたらさうる。さらに、それは遺伝可能でもあるかもしれない。ライバルの種よりも、たまたま少しだけ分布域やニッチが拡散しているという理由で、大絶滅規模の事象（例えば隕石の衝突や気候変化など）から生き残った系統があるとしよう。生き残った系統は、絶滅によって空きのできた地域やニッチへ広がっていくことができる。この系統は放散し、分布域をさらに拡げる。このようにして、この系統は次の大絶滅規模の事象からも生き残り、同じ過程が繰り返される。このような場合、分布域はその系統が持つ、累積的選択によって磨きをかけられた性質であり、その系統は選択過程の結果、その性質を持つに至ったのである。デヴィッド・ヤブロンスキーは、このような種選択の理論を海棲無脊椎動物に関し

体群全体の繁殖率は上がるものの、増えた個体は無性生殖個体であるということである。無性生殖は、当たりの数を増やすことなく生きくじのチケット数を増やしているようなものだ。しかし、その増分のチケットは無性生殖個体に割り当てられる。彼女達に用意されたチケットが相対的な貧乏くじでない限り、無性生殖個体は個体群に広まってしまっただろう。

このように、性には非常に深刻なコストがある。しかし、有性生殖は多細胞生物の間では典型的なものになっている。無性生殖の種も存在するが、ほとんどは短命のように思われる（常にそうとは限らないが、Judson and Normark 1996を参照）。無性生殖にもコストはあるのだが、それは有性生殖に比べてかなり長い時間をかけて支払われるものだ。マラーのラケットは、長期にわたって有害な突然変異が蓄積することで、無性生殖が選択上不利になるというアイデアである。先の例で挙げたような、小川に棲む無性生殖を行うカモノハシのクローンを考えてみよう。しばらく繁殖を繰り返すと、彼女たちはまったく同一というわけにはいなくなる。なぜなら、母から娘へゲノムがコピーされる際にエラーが生じうるからだ。エラーの多くは「物を言わない」、すなわち表現型には影響をもたらさない。しかし、ほんの僅かだが、一部のエラーは表現型に差異をもたらすだろうし、しかもその差異は多くの場合有害である。だが、この生物体は無性生殖を行うので、突然変異がいったん生じた後のクローン系列でこの突然変異を取り消す方法は、コピーの際にエラーが生じたのとまったく同じゲノム上の箇所ですら

然変異が生じ、ゲノムが元の状態に戻る場合のみである。ただし、このようなことが起こる確率は非常に低い。そうでないなら、突然変異はそれを含むクローン系列の絶滅によってしか一掃されない。突然変異は追加されるが、取り除かれることはない。ラチエットとのアナロジーはここからきている。このように、カモノハシのクローンは突然変異の遺伝的荷重を増加させ始めるだろう。さらに、時折は不運な出来事のせいで、適応的で健全なクローン系列が消えることもあるだろう。このように、偶然の絶滅によって一部の系列が消滅し、新しい突然変異が別の系列に蓄積するにつれ、最適なクローン系列の適応度は次第に下がっていく。マラーのラチエットは常に、突然変異の頻度、ゲノムサイズ、個体群サイズに左右される。そして最終的には（有性生殖を行うカモノハシが絶滅してからずっと後のことだが）、すべてのクローン系列で、致死性突然変異が個体群を絶滅へと追いやるだろう。マラーのラチエットの影響は、他の突然変異の影響を相殺するような突然変異が選択されることによつて相殺されるし、極めて大きな個体群にラチエットが影響を及ぼすには時間がかかりすぎるだろう。しかし、このラチエットは、小さな個体群には大きな影響を及ぼしやすいように思われる。

有性生殖は、種選択によつて維持されているのかもしれない。有性生殖は複雑な適応であるので、それが生じるためには、巨大な変異プールに対して、それゆえ個々の生物体に対して何度か選択がはたらくことが必要となるだろう。しかし、有性生殖に属する個々の生物体のほとんどが無性生殖であるにも関わらず、（有性生殖を行う個体が一部の「種」としては有性生殖で、さらにそこから種レベルでの恩恵を受けているような種が存在する。マラーのラチエットを避けるためや、ひよつとすると環境の変化に対応できるだけの変異を生み出すためにも、有性生殖を行う個体はごく僅かで十分なのである。次に、あらゆる個体が有性生殖を行うような種においてさえ、性のもたらす帰結（個体群を二つの変異型に分割すること、内的な個体群構造、組み替え、遺伝物質の自由な流動）に焦点を当てることで、性を種レベルの性質と見なすことができる。

こう考えると、性の存続の種選択的説明が抱える課題は経験的なものであつて、概念的なものではない。まず、ジョン・メイナード・スミスが指摘しているように、種選択仮説の命運は、ある重要な経験的前提に左右されてしまう。この仮説が上手くいくのは、個体が有性生殖から無性生殖へ離反することが極めてまれである場合に限られる。というのも、そのような離反が頻繁であれば、ほとんどの種は無性生殖を行う変異体を含んでいることになるからだ。その場合、有性生殖よりも無性生殖に対して有利にはたらく種内での選択が、無性生殖に対して不利にはたらく種レベルの選択を覆してしまうだろう。集団選択が直面した「転覆問題」（8・3節）が、種のレベルでも生じているわけである。この経験的前提はおそらく脊椎動物では満たされている。なぜなら、有性生殖を行う親から無性生殖を行う子が生まれるためには、数多くの変化が同時に生じなければなら

の存続は、無性生殖クローンが持つ絶滅への傾向によつて説明ができるかもしれない。すなわち、どのような理由であれ、いったん有性生殖が生じれば、マラーのラチエットなどの理由で無性生殖を行う娘種が高い確率で絶滅することにより、有性生殖は存続するだろう。というのも、先の例でのカモノハシが有性生殖を選べるなら、全個体が上手くやっついていくだろうからだ。あるクローン系列での突然変異は、別のクローン系列での突然変異と同一である可能性が低い。したがって、もし相互に遺伝物質を交換できるのならば、彼らの子孫はより遺伝的に多様になり、突然変異遺伝子を持たないカモノハシや、優性の機能遺伝子によつて突然変異の影響が相殺されているようなカモノハシが生まれるかもしれない。さらに、マラーのラチエットをゼロにリセットする遺伝子組み換え機構とまさに同じ仕組みが、今度はある系統の進化を速めるかもしれない。というのも、すべての突然変異が有害であるというわけではなく、利益をもたらす明確な変化が有性生殖によつて付け加えられることもありうるからだ。このように、有性生殖を行う種は、マラーのラチエットを避けるという点でも、遺伝子流動と組み換えによつて環境の変化に対応できるという点でも、無性生殖を行う種よりも有利かもしれないのである。

さて、この風（「アイデア」はどれほど上手く飛べるだろうか？アイデアはたしかに明快だ。種選別と種選択の区別を論じた際、真の種選択は種それ自体の性質に依存しており、性は種それ自体の性質と見なしうるのだと我々は主張した。まず、その種ないからだ。無性生殖を行う脊椎動物もいるが、メスのみからなる種ほとんどで、メスは卵の発生を開始させるために近縁種のオスからの精子を必要とする（とはいへ、精子は遺伝的な貢献を果たさない）。メスがどのようなオスからも完全に独立していると言えるような種は、トカゲに数種見られるだけである。しかし、多くの植物や節足動物の系統は大部分が有性生殖を行うにもかかわらず、この前提を満たさない。したがって、種選択だけでは、性が広く普及していることを説明できそうにないのだ（Maynard Smith 1989a, 165-80）。次に、近年では、性が個体に対して持つ直接的な利益を提案するような、種選択仮説に対する代案が提出されている。有性生殖を行う個体の子孫は互いに異なっているため、環境が何らかの仕方です測不能もしくは変動するような場合、性は割に合うものだと想定するのはもつともなことだろう。このような考えに沿った最も興味深い提案がW・D・ハミルトンのアイデアである。彼によれば、性によつて生みだされる変化は寄生者に対する抗争の際に用いられる武器だというのだ（Hamilton 1980）。

性は個体群中でより変化に富んだ遺伝子型を生み出すメカニズムの一つである。ひよつとすると、性に対して有利にはたらく種選択の代わりに、そのような変異性そのものを選択がはたしているのかもしれない。この選択がどのようににはたしているのかを見るために、走磁性細菌の場合を考えてみよう。これらの細菌は、海中の堆積物と水の境界近くに棲んでいる。彼らはマグネトソームと呼ばれる小さなコンパスを備えており、

このコンパスを使って酸素を多く含んだ水面から遠ざかるようにして進む。というのも、酸素は彼らにとって有毒だからだ。北半球の海に棲んでいた細菌を南半球の海に持ってくる、彼らは水面に向かって泳ぎ、死んでしまう。もしかすると、この種は短命であると思われるかもしれない。なぜなら、時折地球の磁極は入れ替わるので、この入れ替わりによって、すべての走磁性細菌は誤った方向へ泳いで個体の死と種の絶滅へと向かうと考えられるからだ。しかし、これらの生物体における磁鉄鉱結晶は特定の遺伝子から合成されるのだが、その極性（北極もしくは南極に向けての定位）はこれらの遺伝子によって決定されているわけではない。この情報は、細胞分裂で磁石の一部が伝達されることによるのみ伝えられる。これは、新しい細胞におけるコンパスの元となる種子としての役割を果たす。しかし、この播種が不完全であれば、娘細胞が持つコンパスの極性はランダムなものとなってしまふ。すなわち、北を目指す細胞と南を目指す細胞が等しい確率で生じてしまふ。通常の場合下では、有毒領域に泳いでいくような逆転した極性をもった個体が個体群内で占める割合は小さいのだが、万が一磁場が逆転した場合には、個体群内でのこのような不均一性によって種の生き残りが保証されるのである(Mann, Sparks, and Board 1960)。過去には機能的マグネトソームをもつと正確に娘細胞へ播種できるようなメカニズムを備えた細菌がいたのかもしれない。もしそうだとすると、個体選択がそのような細菌を選択していたらうし、そのような細菌が持つ適応のおかげで、そ

たがって、8・4節でも見たように、配偶システムや、個体群を異なる形質集団に分割するその他の行動的特徴も、同様に種の変化可能性と関係する。そして、遺伝システムもまた関係していることは間違いない。

系統可塑性は、明らかに、系統を構成する個々の生物体ではなく、系統それ自体の性質である。それは、絶滅や種分化に対して因果的帰結をもたらしうるし、種分化を通じて遺伝可能でもあるだろう。個体群構造は種分化を越えて伝達されないかもしれないが、通常、系統可塑性の他の要素は伝達されるだろう。さらに、絶滅はあらゆる規模で生じるので、系統は変化に対応する能力を常にテストされ続けている。祖先系統が持つ絶滅耐性が子孫種に受け継がれることは、偶然ではありえない。変化する能力は累積的選択の結果であるだろう。したがって、ロイドとグールドの基本的なアイデアは十分検討する価値がある。系統可塑性を有する系統がそうでない系統よりも多く生き残っていたとしても、我々は驚かないだろう。とはいえ、我々はここで一息ついて、その経験的テストを他者の手に委ねなければならぬ。

訳註1 本書第13章の訳註5(二九九頁)を参照。

訳註2 集団中に有害な遺伝子や遺伝子の組み合わせが生じることにより、その集団のメンバーの平均適応度が減少する(Lewontin 1967: 162-163, 685 参照)。

(中尾訳)

これらの細菌の子孫は誤った方向に泳がずにすんでいたことだろう。しかし、この適応が普遍的になった種は、地球の磁場が逆転すれば絶滅してしまうだろう。したがって、変異性それ自体が種レベルでの重要な性質なのかもしれない。

これらの細菌は非遺伝子の複製の重要性を示す鮮やかな例であるだけではない。種内の変異が、突然の環境変化に対する緩衝材として進化的に重要でありうる、ということを示している。さらに、変異性は種が進化していく能力にも貢献する。ロイドとグールドが論じているように、このより一般的な性質に対して有利にはたらく種選択が存在する(これはルウィントンの古いアイデアを発展させたものだ。Lewontin 1967: Godfrey-Smith 1996, 262-67を参照)。種内変異が大きくなればなるほど、種は生存条件が変化する際、選択により良く反応できるようになる(Lloyd and Gould 1993)。したがって、この考えにおいては、性は**系統可塑性**——すなわち系統が進化的時間にならないうちに変化する能力——というより一般的な現象の一例にすぎないのである。有性生殖種と無性生殖種の違いは明らかに、有性生殖が可塑性を生み出す主要な要因の一つであるということだが、有性生殖を行うかどうかということが、可塑性を生み出す唯一の要因であるわけではない。多くの小さい個体群に分割される種は、同じ個体群サイズと遺伝的変異を持つ分割されていない種よりも、(偶然の重要性が増すので)より多くの選択枝を探索し、より素早く適応的变化を固定できる。このように、種の個体群構造は、種の変化可能性と関係がある。し

\*本書の文献表では省略した参考文献

- Gould, S. J. 1990. Speciation and sorting as the source of evolutionary trends, or “Things are seldom what they seem.” In *Evolutionary Trends*, edited by K. J. McNamara. Tucson: University of Arizona Press.
- Hamilton, W. D. 1980. Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* 35: 282-90.
- Judson, O. and B. B. Normark. 1996. Ancient asexual scandals. *Trends in Ecology and Evolution* 11 (2): 41-46.
- Lewontin, R. C. 1957. The adaptations of populations to varying environments. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* 22: 395-408.
- Mann, S., N. H. C. Sparks, and R. G. Board. 1990. Magnetotactic bacteria: microbiology, biomineralization, paleomagnetism, and biotechnology. *Advances in Microbial Physiology* 31: 125-81.
- McShea, D. W. 1991. Complexity and evolution: What everybody knows. *Biology and Philosophy* 6: 303-324.
- 1994. Mechanisms of large scale evolutionary trends. *Evolution* 48: 1747-63.
- 1996b. Metazoan complexity and evolution: Is there a trend? *Evolution* 50: 477-92.
- Raup, D. H. 1991. *Extinction: Bad Genes or Bad Luck?* Oxford: Oxford University Press. ラウプ『大絶滅——遺伝子が悪いのか、運が悪いのか』、渡辺政隆訳、平河出版社、1996年。
- Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Vermeij, G. 1987. *Evolution and Escalation: An Ecological History of Life*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Vrba, E. 1984a. Evolutionary pattern and process in the sister-group Alcelaphini-Aepycerotini (Mammalia: Bovidae). In *Living Fossils*, edited by N. Eldredge and S. Stanley, 62-79. New York: Springer Verlag.
- 1984b. Patterns in the fossil record and evolutionary processes. In *Beyond NeoDarwinism: An Introduction to the New Evolutionary Paradigm*, edited by M.-W. Ho and P. Saunders, 115-42. London: Academic Press.
- 1984c. What is species selection? *Systematic Zoology* 33: 318-28.
- 1993. Turnover-pulses, the red queen and related topics. *American Journal of Science* 293-A: 418-52.