

## 第 12 章、地球上の生命：全体図

### 12.1 時間の向き(arrow)と進歩(progress)の梯子

- 生命の歴史には方向性がある。
- 「生命の歴史には方向性があるという事実は、進化的変化の偏在性と不可逆性だけから説明できる」(p. 280, ll. 3-4)。
- この方向性は、進化を遂げた個々の分類群においてだけではなく、進化を遂げた分類群の「種類(kinds)」(グレード)においても存在する。
- 本章では、生命の歴史に関して、以上の主張よりもさらに野心的で、議論の余地があり、概念的に曖昧な主張が扱われる。具体的には、グレードによる異質性と多様性の区別と、生命の異質性がここ 5 億年そこらで減少したという彼の主張が、12.2 と 12.3 で扱われる。また、これらの主張を、生命の歴史が持つ偶発性の概念に関連付けたものが 12.4 で、生命の歴史において大量絶滅が果たす役割に関する主張と関連付けたものが 12.5 で、それぞれ扱われる。
- 本節では、「進歩」の概念を取り上げる。
- グールドは、『ワンダフル・ライフ』(1989)で、「生命の歴史は進歩的改良の歴史である」という主張が、現在でも進化に関する大衆的理解の中心にあることを示した。
- グールドに対して、著者達は次の問題を考察する。

「(1) 生命の歴史において、複雑性の増加へと向かう傾向は存在するのであろうか？例えば、カンブリア紀と比べて、生命は、現在では、全体としてもっと複雑なのであろうか？

(2) 生命の歴史は、進歩するものなのであろうか？

(3) もし(1)と(2)に対する答えが肯定的なものであるならば、その傾向は何によって説明されるのであろうか？どのようにして、進化の歴史は、進歩や複雑性、または、その両方を産み出すのであろうか？」(p. 281, ll. 8-12)。
- (1)について。
- (1)に関する概念的問題：複雑性は生物体を持つ特徴であるのか、あるいは、その生物体に関する我々の概念（記述）を持つ特徴であるのかが明確ではない。
- ドーキンスによる解決策：複雑性は生物体の特徴ではなく、その生物体に関する我々の記述を持つ特徴であるが、それでも、二つの異なる生物体の記述の長さを比べることによって、相対的な複雑性については、納得できるぐらい客観的な説明を与えることができる。
- ドーキンスによる解決策は、当該の記述が「同じレベルの詳細さ」でなされている限りでのみ正しい。だが、根本的に異なった生物体を比較する場合には、そのようなレベルを客観的に特定できないために、この解決策は上手くいかない。
- (1)の解答：たしかに「複雑性」の概念には問題があるが、生命は時間を通じて、その複雑性を増加させてきたという主張に対して、最小限の意味合いなら認めてもよいと思われる。

- (2)について。
- (2)に関する概念的課題：「進歩」の概念が客観的定義を持っているのかが不明確。
- 「進歩」を「人間に対する方向」として定義すれば、ただの人間中心主義的概念となってしまう、不適切である。
- 「進歩」のより客観的な定義→二つの可能性がある。
- 可能性(a)：「進歩」を「複雑性の進歩的増加」と同一視する。Cf. グールド。この可能性は、(1)と(2)を一つの問題にしてしまう。
- 可能性(b)：「進歩」を「適応度(adaptedness)の増加」と同一視する。
- 可能性(b)はドーキンスによって提唱されている。ドーキンスによれば、可能性(a)は人間自体が複雑な生物体であることに基づく人間中心主義的発想に過ぎない。
- だが、可能性(b)は、概念的にも経験的にも問題がある。
- 可能性(b)の問題：この定義は、「各生物体は、その世界における適応度において異なっている」という考え方に基づいているために、我々は、異質な形態や生理的特長や環境を持つ生物体を比較する必要がある。しかし、そのためには、適応度が持つ一般的特性を同定できなければならないが、そのような一般的特性が存在するという考え方をどのように具現化すればよいか分からない。実際、短期的な適応度の増加についてはまだしも、長期的な適応度の増加は同定できない。
- それに対して、ドーキンスは、競合する系統間の進化的軍拡競争によって、長期的な適応度の増加も同定できると主張する。だが、この主張は、(1)長引いた進化的軍拡競争は、進化的変化が生じる環境を再現することができない、(2)軍拡競争は、ジャンケンのような進化のシャッフルを含み得る、という二つの理由で問題がある。
- では、可能性(a)はどうか？
- グールドによれば、進化に時間的方向性があることは否定できないが、複雑性が平均的に増加してきたという定式化は誤解を招きやすい。複雑性を増加させる傾向とは、単に変異(variation)が広がったということの意味するものに過ぎない。たしかに、複雑性は増加してきたが、分散(variance)を増加させてきた、適応、種分化、絶滅といった機構自体には何の方向性もないのである。
- それに対して、メイナード＝スミスとサトマーリは、『進化する階層』(1995)で、バクテリアの発生や真核生物の発生、植物や動物や菌類の発生などを主要な推移として同定し、それら一連の主要な推移を「生命の歴史」と見なした。この「生命の歴史」概念は、グールドのそれとは異なり、固有の方向性を有している。グールドと、メイナード＝スミスとサトマーリとの違いは、変異をどのように描くのかという点に存している(図 12. 1 を参照)。前者は、生物体がとりうる複雑性の境界は化学的・物理的に固定されていると考えるのに対して、後者は、それらの境界は変動するのであり、主要な推移とはその変動に他ならないと考えている。
- 著者達によれば、メイナード＝スミスとサトマーリによる「生命の歴史」概念の方が適切である。進化には、「進化可能性の進化」という重要な通時的推移がある。それゆえ、(2)に対しては、可能性(a)を用いて肯定的に答えられる。

## 12.2 グールドの挑戦

- 動物の複雑性と多様性に関する自然な考え方：「動物の複雑性と多様性は、最初の多細胞系列が、選択と競争の影響下で、より複雑になり、かつ、より適応的に洗練されるという仕方で分化してきたように、時間を通じて徐々に増加してきた」(p. 287, ll.5-7)。
  - 『ワンダフル・ライフ』で、グールドは、この考え方は間違っていると主張する。
  - 多細胞生物は、その出現から間をおかずに、とてつもない速さで多様化した→「カンブリア紀大爆発」。
  - カンブリア紀大爆発は、動物について、今日確認されるものよりも大きな異質性を産み出した。カンブリア期以降の動物相は、そこから残ったものに過ぎない。
  - 本節で扱うトピック：自然選択では「型の持続性」を説明できない（つまり、自然選択では異質性の生成や減少を説明できない）という考え方と、異なる生物体とその絶滅はどのようにして生じたのかという問題。
- 
- グールドの主張：我々は、現在も生命の歴史を根本的に再解釈している途中である。
  - 1920年代にカナダのバージェス頁岩から発見された後生動物の化石は、当初は、現存している系統の、より単純な初期の成員と見なされていたが、1972年以降、それらのほとんどは、現存している系統とは適合しないことが発見された。
  - グールドは、この発見を用いて、進化とは何か、また、進化の歴史はどのような形を採るのかということの理解に関して、次の主張をした。
  - ①生命の樹状図の形は変更される。従来は、根から先へとかけて茂ることによって、生物の異質性が時間を通じて増加していることを表す図であったが、バージェス頁岩からの発見以来、不規則な形ではびこった藪から数本の巻きひげだけが伸びるような図となった。カンブリア紀以降、多様性は増加したが、異質性は減少しているのである（ただし、グールドに対して、著者達は、異質性とは何か、また、異質性はどのように測定されるのかに関する問題があると考えている（12.3））。
  - ②もし、異質性がカンブリア紀において最大であったなら、それは進化の適応主義的概念と相容れない。また、進化の結果は初期条件に左右されるという意味で、生命の歴史は偶発的な性格を帯びているので、自然選択は、異質性の生成や減少において中心的な役割を果たしていなかったということになる。さらに、大量絶滅が生命の歴史の道筋を決めるのに重要な要素となる。「生命を最大域から見れば、最も良く適応した者ではなく、最も幸運な者が生き延びることが分かる」(p. 290, ll. 39-40)。

## 12.3 異質性とは何か？

- 異質性とは何か？また、カンブリア紀の生命はどのように異質的であったのか？
- 『ワンダフル・ライフ』でグールドは、バージェス頁岩から、現在ではもはや存在しない七つから八つの門が発見されたと主張した→カンブリア紀の生命の方が現在よりも大きな異質性を有している。
- グールドは、主に節足動物について、カンブリア紀から現在に渡り異質性が減少したと主張する。「もし、三葉虫類…、甲殻類…、単肢類…、鋏角類…といった節足動物の四大集団を区別するために我々が使用している分節パターンで節足動物の間の異質性

を測るのならば、異質性は減少したということになる」(p. 292, ll. 24-6)。

- だが、これらのパターンで、異質性は測れるのであろうか？
- グールドが用いているアイデア→「形態空間」(あらゆる現実の生物体と可能な生物体の物理的型を表す空間)。例えば、人間とチンパンジーのように似た生物体は、その空間において、近くに寄せ集められる。ある時点での生命の異質性は、その時点において生命が分布している形態空間の総量である。
- だが、形態空間内の距離は何によって測られるのであろうか？例えば、目の数は、霊長類や爬虫類などでは重要だと思われるが、節足動物では重要ではない。「生物をサンプルとした形態空間の地域をどのように設けるかは、我々が何を形質と見なすか、また、その形質の重要性をどのように測るのかに依存している」(p. 293, ll. 3-4)。
- 「異質性の客観的特性や、あるタクサの集団が持つ形態的分化の度合いについての客観的特性といったものは、存在しないのかもしれない」(p. 293, ll. 7-8)。体系学では、ここ 30 年間、分岐学者と進化分類学者との間で激しい論争が繰り広げられてきた。進化分類学による生物体の分類は系統的分岐順序や生物体の分化の度合いからの影響を受けやすいので、進化分類学はグールドのアイデアと相性が良い。それに対して、分岐学者は、生物体の分化を客観的に測ることはできないと考えている。
- さらに、たとえ、異質性が実在的で、生物学的に重要な特性であるとしても、節足動物を分類するために使われている標準的形質は、異質性を測れそうにもないという問題もある。生物体の歴史について知識を提供する形質と、異質性を測るのに重要な形質とは異なりうる。あまりに保守的な形質も進化的に不安定な形質も、系統学的には有益ではない。系統学的には、適度に保守的な形質が必要である。この考え方をバージェス産の節足動物における異質性に適用すれば、次のような考察が得られる。
- ①系統学と異質性とは別物である。進化的関係を復元するのに必要とされる特性が異質性にとっても重要であると想定する理由はない。②異質性の指標となる分節や付属肢のパターンは、バージェス産の節足動物間の系統学的関係については、たいしたことを教えてくれないかもしれない。なぜなら、ある時点で不安定な特性も、後には、より保守的になりうるからである (e.g., 四足類の指の数)。現在の節足動物が持っている、その個別的進化の長い歴史を標示する特性も、初期の節足動物にとってはそれほど重要ではなかったかもしれない。
- グールド批判者のリドレーによれば、グールドのように、節足動物の主要な系統を現在標示している特性から、カンブリア紀の異質性はより大きかったという結論を推論するのは、「回顧的虚偽」に過ぎない。
- 以上の分岐学と進化分類学との論争は、現在も続いている。グールドは、今も、バージェス動物相の方が後の動物相よりも大きな形態空間を占めていたというアイデアを保持した「多様化と大量殺害」モデルを求めているが、カンブリア紀において「より高次のタクサ」は存在していなかったという点は認めている。異質性の減少は、それまでは不安定だった形態的パターンの発生的凍結と絶滅の結果であり、より高次のタクサが絶滅した結果ではないのである。

#### 12.4 偶発性(contingency)とその帰結

- 最近のグールドの中心テーマ→生命の歴史の偶発性。
- 個別的な出来事は、生命の歴史を形成する際に特別な役割を果たす。また、その帰結は、多くの場合、予測不可能である。
- また、偶発性は隕石の衝突や噴火による地殻隆起などの巨大な出来事だけでなく、一見重要ではない些細な事柄も含んでいる。「最初に一見重要ではない些細な事柄による変更を加えて生命のテープをリプレイすれば、全く違う形の結果が生じたであろう」(p. 297, ll. 17-9)。
- 偶発性仮説：「生命の歴史における重要な特徴は、反事実に復元されうるもの(counterfactually resilient)ではない」(p. 297, ll. 25-6)。
- ただし、グールドは、生命の起源は反事実に復元されうる（つまり、だいたい似通っているなら、どのような環境でも、生命は進化したであろう）と考えている。
- 以上の主張は、個別的出来事の重要性を解明する学問として、古生物学の重要性を擁護するものである。しかし、偶発性を強調しすぎると、古生物学は破滅する。なぜなら、生命の歴史における因果連鎖のあらゆる要素が排除不可能なほど重要であるとすれば、古生物学は達成不可能な仕事となるからである。
- それゆえ、偶発性仮説を強くとるべきではない。偶発性仮説は、関連した仮説の集合である。著者達は、三つの関連した仮説があると指摘する。
- 仮説①「種タクサ(specific taxa)の偶発性」→種形成の一般的見解によれば、新しい種は親集団の小さな塊が孤立して逸脱した結果生じる。しかし、ほとんどの場合、そのような小さな集団は、新しい種にはならず絶滅してしまう。それらが生き残るためには多くの運が必要なのである。
- 仮説②「適応的複合体(adaptive complexes)の偶発性」→適応的複合体の例：コウモリの羽構造に基づく飛行、コウモリの反響定位など。これらの適応的複合体の進化は偶発的である。ただし、仮説①は仮説②を含意しない。例えば、コウモリが存在しなくても、夜行性のげっ歯類から反響定位をもった種が進化したかもしれない。実際、仮説②には、収斂が至る所に存在することを根拠にした反論がある(e.g., モーリス)。
- 仮説③「形態空間の偶発的探査」→「強烈な歴史的・発生的制約が進化に課せられているとすれば、例えば、甲殻類の体制が根本的な修正なしに保持されることは偶発的ではなくなる。このような「制約的見解」においては、探査されうる形態空間の容積は、カンブリア紀大爆発の初期探査によって概ね決定されたことになる。だが、その調査された時期の個別的産物は偶発的かもしれない」(p. 299)。つまり、試みられた調査は、試みられえた調査の内のごく一部かもしれない。探査は、最初に調査される時期の因果的歴史に依存しているのであり、形態空間の探査のあり方を決定付ける痕跡を最初にどのように設定するのかは、偶発的な事柄なのである。
- 仮説①は、恐らく真であるが、標準的見解(適応主義)と両立する。一方、もし、仮説②が真ならば、形質はまさにその選択的環境によって説明されるという適応主義的アイデアは反駁される。チンパンジーの大きな睾丸は、精子の競争に対する適応反応

であるというダイヤモンドの仮説を考えてみよう。適応主義によれば、大きな睾丸の進化的軌跡の詳細は、歴史や発生における変異の影響を受けるかもしれないが、それをもってしても、睾丸の巨大化という結果は変化を受けない。だが、もし、仮説②が唱えるように、適応対応が偶発的ならば、環境や集団構造や遺伝的変異や発生機構の小さな変化によって、睾丸が巨大化しなかったことも生じうることになる。

- 同様に、仮説②は、多くの進化的変化に対する発生的歴史的前提条件は、ある系統が有する歴史の大部分に渡って安定的であるという、適応主義の比較的解釈から導かれる推測と矛盾する。さらに、もし、適応的变化が発生機構や遺伝的変異や集団構造を含んだ多様な要素に依存しているならば、選択が果たす役割が小さくなるので、比較法によって適応的進化に有利な証拠を得ることも期待できない。
- 仮説②への反論：仮説②が真であるということは明らかではない。ある適応的複合体は非常に幸運な一連の偶然に依存しているかもしれないが、他の複合体はそうではないかもしれない。
- また、仮説②を経験的にテストすることは困難である。たしかに、平衡進化（共通の祖先から分かれた子孫が同じ傾向を示すこと）は偶発性に一定の制限を加えるが、同じ結論を収斂進化（系統の異なる生物が類似の形質を独立に進化させること）からも導くことには問題がある。まず、他の系統から全く独立した系統は存在しない。さらに、収斂は平衡進化とは異なり、勝者のみが我々に知られるので、例えば、収斂進化した新大陸と旧大陸のハゲワシも、我々には不可知ではあるが、実は偶発性を例示しているのかもしれない。
- 結論：たしかに、仮説②が指摘する、適応に関する問題点は重要であるが、その問題点を偶発性の理論によって修正する試みが、理論的にも経験的にも、より扱いやすいものであるというわけではない。

## 12.5 大量絶滅と生命の歴史

- 生命の歴史におけるカンブリア紀大爆発以外のもう一つの劇的な出来事→大量絶滅。
- 地質学的歴史は、代、紀、世からなる配列に区分される。この区分はそれぞれの地質時代に特徴的な生物相によって同定される。絶滅には、背景絶滅と大量絶滅の二種類がある。前者は小規模な絶滅であるが、後者は、一つの代が別の代へと移る際に起こるような大規模な絶滅であり、生物相の比較的迅速で多かれ少なかれ協調した (coordinated) 変遷によって特徴付けられる。
- 大量絶滅の重要性に関する一つの見解：「時間を通じた生命の異質性は、大量絶滅における支配的集団の根絶に依存している」(p. 302, ll. 25-6)。この見解で最も有名な仮説は、「白亜紀末 (K/T 境界) における恐竜の絶滅がなければ、哺乳類は多様化できなかった」という仮説である。
- この見解に関する二つの問題：①この見解は正しいのであろうか？この見解は大量絶滅の重要性を誇張しているのかもしれない。②この見解が正しいと仮定した場合、それは進化の標準的見解を無効にするのであろうか？

- ・ 問題①について：大量絶滅の重要性に対する二つの挑戦。
- ・ 挑戦①：大量絶滅と背景絶滅との対比に対する挑戦。大量絶滅が突然起こるものであることが示されれば、この対比はより強固なものになる。だが、K/T 境界における隕石の衝突は突然の要素であったのであろうか、それとも、恐竜の大量絶滅に含まれる多くの要素の内の一つに過ぎなかったのであろうか？もし、後者ならば、大量絶滅と背景絶滅との対比は強固なものではなくなる。
- ・ 挑戦②：大量絶滅は認めるが、それは、既に進行中であった生命の変遷の過程を加速させるだけであり、それを引き起こすわけではない。例えば、セブコスキは、この 6 億年に渡る生命の変遷は、環境の変動ではなく、系統に内在的な要素を反映したものであると主張する。二つの系統が、それらが内在的に持つ種分化と絶滅の割合において異なっていれば、外的原因がなくても、速く種分化・絶滅する生物相がより遅く種分化・絶滅する生物相に取って代わられうる。セブコスキは、カンブリア紀の動物相が古生代の動物相に取って代わられたのと、古生代の動物相が the Modern fauna（ペルム紀の動物相？）に取って代わられたのは、系統が持つ内在的特性の帰結であることを示唆するモデルを提出している。
- ・ 二つ目の挑戦に対する著者達の反論：古生代の動物相や中生代の動物相に対応しうるような、生命の樹状図における判明な区分は存在しない。例えば、ペルム紀の動物相の成員が、どのようにして、それらが将来支配的になることを説明してくれる、共通の生物学的に重要な特性を持ちえたのかは理解しがたい。「むしろ、それらの成員は、同時期にたまたま生き残り、多様化した系統の単なる寄せ集めに過ぎないように思われる」(p. 304, ll. 20-1)。
- ・ 問題②について：著者達は、大量絶滅に関する議論は、進化に関する標準的見解の十全性を脅かすものではないと考えている。それに対して、グールドは、大量絶滅は三つの理由で重要であると考えている。
- ・ 理由①：大量絶滅は、選択とは関係のない理由で生じるので、単に絶滅の数だけではなく、その原因においても、通常の間とは異なっている。
- ・ 理由②：大量絶滅は、世界の生物相に大きな効果をもたらす。「通時的な生命の多様性は、生命における新たな実験の余地を与える壊滅的ショックに依存している」(p. 305, ll. 8-9)。
- ・ 理由③：「大量絶滅は、生命の歴史は局所的な個体群における生態的時間枠組み上の進化的変化から外挿法的に推論することによって理解されえない、ということの意味している」(p. 305, ll. 9-11)。理由③は、三つの内、最も重要な理由である。グールドによれば、進化に関する標準的見解は外挿法主義にコミットしている。
- ・ グールド批判（理由③について）：たしかに、大量絶滅が持つ重要性の論証は、非常に野心的なバージョンの外挿法主義をくじくと思われる。しかし、外挿法主義は、次の仕方で擁護することができる。まず、進化の機構とその機構が作動する環境とを区別する。進化の機構は、突然変異、選択、浮動、遺伝的機構と非遺伝的機構の相互作用など、様々な機構から成る。そこで、外挿法主義を「我々が生態的な時間スケール

において自然の固体群に観察することができる機構は、進化の機構についての完全な目録を与える」という主張と見なす。そうすれば、大量絶滅に特徴的であるような異常な環境においても、通常の機構が作用していることになるので、外挿法主義は、大量絶滅が生命の樹状図が持つ形を根本的に作り直すという考え方と矛盾しなくなる。

- 大量絶滅は、それ自体では、進化に関する標準的見解を脅かすものではない。
- 12.6 結論
- グールドの異質性の概念→生命の樹状図に関する彼の仮説を正確に定式化するために十分なものであるとは言えない。
- グールドの偶発性仮説→さらに展開させられる必要がある。
- グールドの大量絶滅に関する見解→最も発展させられている。もしかしたら、外挿法主義は脅かされるかもしれない。
- 一般的注意：グールドによる異質性や偶発性の議論は、多細胞生物の歴史に関するものであり、単細胞生物や植物は考察の外に置かれている。植物の多様性のピークはカンブリア紀ではないし、細菌の異質性は非常に大きい。もし、標準的見解が細菌の進化を上手く説明できれば、それが後生動物の進化を上手く説明しようがしまいが、進化に関する良い説明とすることができるであろう。