

集団遺伝学の成立，およびその 進化論との関係について*

松 永 俊 男

現在の進化論において，その主流をなしているのは総合学説あるいはネオダーウィニズムといわれるものである。総合学説では集団遺伝学を基礎にして進化が説明される。しかし集団遺伝学による進化の説明というものが，科学的説明として受容しうるものかどうかはかなり疑わしい。この点に関しては後に議論するが，結論をいえば，進化を集団遺伝学によって説明するということは，素朴還元論の誤りをおかすものであるとあってよい。ではなぜ，集団遺伝学は進化の問題に関してこれほど過大な評価を受けるにいたったのだろうか。以下に，この問題を考える一つの手掛りとして集団遺伝学の成立事情を考察し，そのうえで，集団遺伝学と進化との関係を論じてみたい。

I 集団遺伝学成立過程の概要

詳細な考察に入る前に，集団遺伝学が成立するにいたる経過を概括しておこう。

Darwin の *On the origin of species* (1859) により，進化要因論としては自然選択説が広く受け入れられるようになった。自然選択説の骨子は，ランダムな遺伝変異に自然選択が働き，生物はよりすぐれた適応性を獲得し，進化がもたらされるというものである。ところで，この自然選択説を認めたとして

*本稿は1976年度日本科学史学会生物学史分科会総会シンポジウムにおける発表に加筆したものである。

も、遺伝変異と自然選択との関わりあいについては、さまざまなシェーマが考えられる。進化の素材となる遺伝変異として Darwin の考えたものは、軽微で連続的な変異であった。これに対し、Huxley, Galton らは、自然選択説を認めはしたものの、その素材となる遺伝変異は不連続なものと考え、この点では Darwin と対立していた。

1900年にメンデルの法則が再発見されるとこの対立はダーウィン説とメンデル説、別の言い方では選択説と突然変異説との対立となった。ダーウィン説の代表者としては Pearson, Weldon が、メンデル説の代表者としては Bateson があげられる。ところが1920年ころになると、メンデル遺伝学とダーウィン説とは対立するものではないという認識が広がり、メンデル遺伝学に基づいて、自然選択による進化の可能性を立証しようとする機運が生まれた。Fisher, Wright, Haldane の 3 人は1920年前後から集団の遺伝的構成に関する理論を発表しはじめ、1930年前後にそのまとめとなる著書、論文をあいついで発表した。ここに英米において数理集団遺伝学が確立することになった。

他方、ロシアにおいては Chetverikov を中心とした遺伝学者が、集団の遺伝的構成に関する研究を積極的に行っていた。彼等は数理的研究ばかりでなく、ショウジョウバエの自然集団についての観察を行い、集団遺伝学に新たな視野を開いていった。しかし、ときの政治事情のため Chetverikov 学派の本国での発展は阻害され、有能な遺伝学者は次々と欧米にのがれていった。アメリカに移住した Dobzhansky は、直接 Chetverikov の研究室に所属してはいなかったが、やはり Chetverikov の強い影響下で研究を行っていた。アメリカ移住後の Dobzhansky は、Wright らの数理的研究と Chetverikov 学派の自然集団についての研究を総合し、*Evolution and genetics of population* (1937) を発表した。これによって、進化は集団遺伝学によって説明されるという立場が欧米で不動の地位を得たのであった。

その後は、動物地理学、分類学、古生物学、発生学においても、集団遺伝学の考え方を取り入れて進化を説明しようとする動きが広がっていった (Huxley,

1942)。これが進化の総合学説とよばれるものである。

本論文は主として，Fisher, Wright および Haldane がそれぞれどのような考えに基づいて数理集団遺伝学を建設していったかを追跡し，そのうえで集団遺伝学と進化論との関係を考えてみようとするものである。

Ⅱ W. Provine “*The origin of theoretical population genetics*” について

1900年前後からの進化論に関する科学史研究については別稿（松永，1977）で紹介したが，とくに集団遺伝学の成立に焦点をあてたものに Adams (1968, 1970), Provine (1971), Norton (1975) がある。

Provine の著書は，いまのところ現代進化学説の成立に関する唯一のまとまった著作である。生物学界の大御所 Mayr (1973) もこれを高く評価している。この著書が集団遺伝学の成立について必読のものであることには異論はないが，その内容には注意すべき点が少なくない。本論に入る前に，この著書の内容を検討しておこう。

この著書は，自然選択の素材となる遺伝変異についての Darwin の考えと，Huxley および Galton の考えとの対立から始めて，1930年前後における数理集団遺伝学の成立までを扱っている。Provine はダーウィン説すなわち選択説と，メンデル説すなわち突然変異説とが対立するにいたった事情，そしてその対立が解消するにいたった事情を解明しようとする。とくに Pearson と Bateson との対立についての記述がいきいきしている。Pearson と Bateson がしだいに感情的に離反し，Bateson の政治力によって Pearson が追い詰められていくところなどには，小説でも読むような面白さがある。Provine は，ダーウィン説とメンデル説との対立には感情的な行き違いが大きな要素をなしているとし，そのために進化学説の正常な発展が遅れたという。これがこの著書全体の結論の一つとなっている。しかしこの結論には強い異論があって，Norton (1975) によれば，Pearson がメンデル遺伝学を否定したのは，Pearson の現象論的科

学方法論によるものであって、感情的なものではないという。

研究者どうしのつながりや学会の雰囲気などについての Provine の描写はいきいきしているが、研究内容に関する記述は正確とはいいがたい。第一に、Provine は Wright に直接会見して、それを参考にしたと述べているが、Mayr もいうように、そのためこの著作から公平さが失われていると思われる。たとえば第4章でメンデル説とダーウィン説との対立の緩和をもたらした要素として、次の3つの研究をあげている。すなわち、Castle による微小変異の選択が有効であることの証明、Nilsson-Ehle による多因子遺伝の発見、それとMorgan によるショウジョウバエの遺伝の研究である。ところでこの3つの要因は、Wright (1931) が、進化はメンデル遺伝学によって説明されるべきだという考えをもたらした研究としてあげているものと同じなのである。また、Provine による Haldane の業績紹介は、Wright についての紹介と比べかなり粗雑で、Haldane の原論文とのずれが目立つ。

Provine の論述のうちでとくに注意しなければならないのは、Johannsen の純系説に関してである。Johannsen (1903) はインゲンの種子の重さについて選択実験を行った。19の純系を選んで実験したところ、各純系内では、種子の重さに関する親子の相関は無視できるとした。ところが Pearson & Weldon (1903) は、この相関係数を計算すると 0.35 にもなり、純系内での選択が無効とする Johannsen の結論は誤まっているとした。Provine はこの Pearson & Weldon の主張を主な根拠として、Johannsen の純系説には実験的根拠がないとしている。しかし、これは Pearson & Weldon が誤まっているのである。彼らは相関係数を計算するときに、個々の純系について計算したのではなく、すべての純系における親と子の関係を一まとめにして計算している。純系によつて種子の重さの平均が異なり、全体としてプラスの相関を示すのはあたりまえである。それぞれの純系ごとにみるかぎり、Johannsen のいう通り、計算するまでもなく親と子の種子の重さには相関はなく、一応、Johannsen の実験については純系説が成立しているとして差支えないであろう。

集団遺伝学の成立，およびその進化論との関係について

さて，Chetverikov学派についてProvineは，彼らの業績が欧米に伝えられた時点では，欧米の理論集団遺伝学は高いレベルに達していたので，Chetverikov学派の集団遺伝学が欧米の理論集団遺伝学に影響することはなかったとしている。これは Chetverikov 学派の業績を過小評価するものであろう (Adams, 1968, 1970)。Chetverikov 学派では理論的研究とならんでショウジョウバエの自然集団についての研究が行われ，その結果は欧米の集団遺伝学に大きな影響を与えた。自然集団についての研究成果の一つに，集団内に劣性有害遺伝子がかかり多量に含まれているという観察があるが，これも Chetverikov 学派の理論的研究に基づいたものであった。もっとも，進化は集団遺伝学によって説明されるべきだとする信念は，Chetverikov 学派が伝えられる以前に，すでに Fisher, Wright, Haldaneによって明確に主張されていた。本論文の目的はこの信念が形成された過程を追求するものなので，以下においても Chetverikov 学派についてはほとんど触れないであろう。

Ⅲ 1920年ころの遺伝学と進化論

さて，集団遺伝学誕生前夜ともいべき1920年ころの遺伝学および進化論の状況はどのようなものであったろうか。ここで1920年に行われた一つの講演をみてみよう (Nutting, 1921)。これは遺伝学と進化論に関する読本 (Newman, 1921) にも収録されているもので，進化論に関する当時の代表的な見解を示すものとみて差支えあるまい。この講演の要旨は次の通りである。生物の個体変異には遺伝性のものがあることと，生物個体数の増加が幾何級数的なものであることは誰でも認めている。この二点を前提すれば，遺伝の仕組みがどのようなものであるかに関係なく，自然界における選択作用を必然的に認めざるを得ない。一方，突然変異の多くは微小なものであることが，Morgan, Castle, Jenningsらの研究によって明らかになっている。したがって Darwin の自然選択説とメンデル遺伝学とは矛盾するものではない。これがこの講演の結論である。

前述したように Wright (1931) も、メンデルの法則再発見により低下していたダーウィン説への関心が再び高まった要因として、Castle, Nilsson-Ehle, Morgan の研究をあげ、これらの研究により、進化の理論はメンデル遺伝学に基づくべきことが明らかになったとしている。

このように1920年ころには Castle や Morgan らの研究の結果、メンデル説とダーウィン説とが対立するものではないということが一般的な認識になってきていたとみてよい。しかし、当時なお、一方ではメンデル遺伝学を嫌う Pearson ががんばっていたし、他方では Johannsen や Punnett のようにダーウィン説を否定するものもいた。

Johannsen の *Elemente der exakten Erblchkeits Lehre* (1909) は、Gen, Genotypus などの定義がなされた著書で、メンデル遺伝学の確立に大きく寄与した。この著作の最後の部分で Johannsen は、「選択作用はなにものも生みださない」と述べ、さらに、「突然変異と、交雑による遺伝子の新しい組合せが、新しい生物型形成のための、いまのところ確実に証明された唯一の方法である」、「遺伝学が進化論に寄与するところは少ない」という。この主張はその第3版 (1926) にいたっても変わっていない。

メンデル遺伝学初期の研究者の一人である Punnett の *Mendelism* (1905) は、メンデル遺伝学の解説書として広く読まれた。ところがその第6版 (1922) においても Punnett は次のようにいう。「現在のわれわれの知識に照らしてみると、突然変異は進化の基礎であり、自然選択が作用する素材であると考えざるを得ない」、しかしそれは Darwin 以来考えられていたような微小なものではない、「それは連続的ではなく、非連続的である。……一度それが生じたならば、それが引続いて存続するかどうかは自然選択の裁決による」というのである。

このように、1920年代においては、メンデル遺伝学と Darwin の自然選択説とが対立するものではないという見解が一般に認められつつあったものの、それを否定する考えもまだまだ有力であった。このような状況においては、メン

デル遺伝学と自然選択説とによって進化が説明されうることを証明するための理論的研究が起るのは当然のなりゆきであろう。Fisher, Wright, Haldane の英米の3人のほかに、ドイツでは Weinberg がはやくから研究に着手していたし、ロシアでは Chetverikov 学派の研究があった。このうち Weinberg の研究は孤立したままで終わった (Provine, 1971)。また Chetverikov は 1927 年にショウジョウバエの研究を中止する (Adams, 1968)。Timoféeff-Ressovsky が 1925 年にドイツに、Dobzhansky が 1927 年にアメリカに移住することにより、Chetverikov 学派の研究は欧米に影響を与えるようになるが、1930 年までの理論集団遺伝学の成立史には関係しない。

結局、理論集団遺伝学は Fisher, Wright, Haldane の 3 人を中心に成立するが、彼らはそれぞれどのようにして集団遺伝学に入っていたのだろうか。

IV Fisher の研究経過

(1) Pearson (1904) の論文

集団遺伝学における Fisher の最初の論文は 1918 年のものであるが、これは Pearson (1904) の内容を発展させ、Pearson の結論を否定するものであった。

Pearson は 1894 年以来、Mathematical contributions to the theory of evolution. と題する一連の論文を発表してきたが、1904 年にはその第 7 編を発表した。この論文で Pearson は、メンデル遺伝学を前提した場合の量的形質の分布とその近親の間の相関を求めようとしている。したがってこの論文は、数理集団遺伝学における最初の論文と違って差支えないであろう。しかし、もちろん、Pearson がメンデル遺伝学を認めたうえでこの論文を書いたわけではない。Pearson の目的は逆であって、彼はメンデルの法則の理論的帰結が実際の観測値と一致しないことを示し、メンデル遺伝学が誤まりであると結論する。

Pearson は次のことを前提する。まず量的形質はいくつかの遺伝子対によって支配され、全ての遺伝子対において一方の遺伝子は他方に対して完全優性であり、異なる遺伝子対は独立に作用し、量的形質は個々の遺伝子の効果の単純

な和として表される。個々の遺伝子対についてみたとき、優性遺伝子と劣性遺伝子とは集団内で半分ずつを占める。交配は完全に機会的（任意交配）で、全ての遺伝子の組合せが実現している。したがって事実上、無限集団を前提しているわけである。

Pearson の数式展開はまわりくどく、ごたごたしていて、決して分かりやすいものではないが、その結果として次のことが述べられている。まず任意交配であるかぎり、交配が続けられても量的形質の分布に変化はなく、集団は安定している。量的形質の近親間の相関係数を求めると、親子相関は $\frac{1}{3}$ 、同胞相関は $\frac{5}{12}$ となり、一般に祖先系列において第 m 番目の祖先との相関係数は

$$\frac{1}{3} \times \frac{1}{2^{m-1}}$$

となる。すなわち祖父との相関は $\frac{1}{6}$ 、曾祖父との相関は $\frac{1}{12}$ となる。Pearson はこの結果が実際の観測値とくい違っているという。第一に、上記の結果は、生物の種の違いや形質の違いにかかわらず同一の数値を示している。ところが実際には種あるいは形質が異なれば相関係数も異なってくる。第二に、具体的数値についてみても、実際の観測値は、親子相関では $0.45 \sim 0.5$ 、祖父相関は $0.2 \sim 0.3$ 、同胞相関は親子相関よりいくらか値が大きく、いずれも上記の理論的数値よりかなり大きい。このように、メンデル遺伝学の理論的帰結が観測値とくい違う以上、メンデル遺伝学は否定されざるを得ないことになる。もちろん Pearson は、最初の前提をゆるめれば、観測値により近い理論的値が得られる可能性を認めていた。たとえば、遺伝子頻度がさまざま、完全優性ではなく、一部に選択交配があるといった条件下で数学的方法を適用したらどうなるだろうか。「そのような方法はきわめて面倒なもので、生物測定学徒としては当然手をつけるのをためらう。メンデル的数式を一つ発明するのには数分もあればよいが、その式を有性生殖をする集団に適用したときに正しい結果が得られるかどうかを調べるのには数週間の労働が必要であろう。……メンデルの法則が流動状態にある以上、そのような試みは無駄である」。Pearson はもともと

集団遺伝学の成立、およびその進化論との関係について

とメンデル遺伝学を認めていなかったため、これ以上、メンデル遺伝学を基礎にした研究を行うことはなかった。メンデル遺伝学の正しさを認めただけで、この「きわめて面倒な」仕事を引継いだのが Fisher であるといえよう。

(2) “The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance” (1918)

Fisher は 1918 年に上記の論文を発表し、メンデル集団における量的形質の分布とその近親間の相関を考察している。Pearson (1904) の場合よりも前提条件をゆるめているため、相関係数はいくつかの変数を含む関数として得られ、特定の値にはならない。Fisher はその理論に基づいて観測値を分析する。Pearson が観測値に基づいて理論を検定していたのとは方向が逆になっているのである。Fisher は分析の方法として分散分析の方法を提唱する。ここに統計学上重要な手法である分散分析が初めて登場したのである。

分散とはいうまでもなく標準偏差の平方である。変異の原因としていくつかの独立した要素があるとき、全ての原因が作用したときの分散は、個々の原因に基づく分散の単純な和として得られる。

集団における量的形質の分散は遺伝的原因による分散と環境など非遺伝的原因による分散との和である。遺伝的原因による分散 σ^2 は、ヘテロ接合体の表現型値を 2 種のホモ接合体の表現型値の中間とした場合の分散（相加的部分） τ^2 と、それ以外の部分（不整的部分） ϵ^2 とに分けられる。

$$\frac{\epsilon^2}{\sigma^2}$$

は優性比 dominance ratio と呼ばれる。任意交配の場合、非遺伝的原因を無視すれば、親子相関は

$$\frac{1}{2} \frac{\tau^2}{\sigma^2}$$

となり、同胞相関は

$$\frac{1}{2\sigma^2} \left(\tau^2 + \frac{1}{2} \epsilon^2 \right)$$

となる。非遺伝的原因による分散があれば、分母の σ^2 に付け加えられる。したがって、親子相関と同胞相関が与えられれば、分散 ϵ^2 を分離することができる。Pearson(1904)が求めた相関係数は、優性比が $\frac{1}{3}$ の場合のものである。

Fisherはエピスタシスがある場合、あるいは複対立遺伝子が存在する場合、および連鎖がある場合を簡単に取上げるが、とくに選択交配がある場合について考察を進める。表現型における婚姻相関を μ 、遺伝子型におけるそれを A とすると、親子相関は

$$\frac{A}{\mu} \frac{1+\mu}{2}$$

祖先系列で第 $n + 1$ 番目の祖先との相関は

$$\frac{A}{\mu} \frac{1+\mu}{2} \left(\frac{1+A}{2} \right)^m$$

となる。同胞相関についての式も与えられる。Fisherは得られた式に基づいて、Pearson & Lee (1903) に報告されているヒトの身体的形質についての観測値を分析する。身長について与えられた婚姻相関 μ 、親子相関、および同胞相関の観測値をもとに分析すると、身長分布における分散の要因は、基本的遺伝子型によるもの τ^2 が62%、優性によるもの ϵ^2 が21%、選択交配によるものが17%となり、非遺伝的要因はほとんど無視できることが示される。

このような考察の結果 Fisherは、「一般に集積的メンデル因子の仮説は事実にかわめて正確に適合していると思われる」と結論する。そして、より正確な分析をするためにはより正確な測定値が要求されるという。しかし、Fisher自身がそのための観測を行うことはなかったのである。

(3) “On the dominance ratio” (1922)

この論文の冒頭で Fisherは、1918年の論文により、集団の遺伝の分析に統計学的分析が有効であることが立証されたとし、それを統計力学における気体論に比すべきものとしている。さらに言葉を続け、「1918年の論文が書かれたころには、多重あるいは集積的因子の仮定が、人体のような連続的変異を示すものの遺伝について有効な仮説であることを証明する必要があった。いまやこ

集団遺伝学の成立、およびその進化論との関係について

の見解は広く受け入れられている。メンデル遺伝学においては、多数の異なる因子によって影響される形質が次々と発見されている。……この場合には、確信をもって統計学的手法に依存することができる」としている。

この論文で Fisher は、生物集団が遺伝的変異性を所有したまま安定に保たれる条件を求めている。まず選択作用によってのみ平衡が保たれるのはヘテロ接合体がホモ接合体より有利な場合にかぎられることが示される。この現象は現在の集団遺伝学でヘテロシスと呼ばれている。自然界におけるヘテロシスの重要性に関しては現在の集団遺伝学でも意見が分かれているが、Fisher は、ヘテロシスは存在してもごくまれであるとしている。

つぎに、遺伝子頻度の機会的変動が集団の遺伝的構成にどれだけ影響するかが検討される。 n を集団の個体数とすると、機会的変動によって量的形質の分散が半分になるのに $2.8n$ 世代かかる。 n は普通 1 万以上であることを考慮すれば、このような機会的変動はほとんど無視できると結論される。

さらに、機会的変動と突然変異、あるいは突然変異と選択作用との拮抗により平衡が保たれる場合の条件が求められ、平衡状態での遺伝子頻度の分布と優性比が計算される。この結果、完全優性で優性形質が選択について有利という条件下において選択作用と突然変異が平衡しているとすると優性比が $\frac{1}{3}$ となり、人体についての優性比とよく一致することが示される。

結論として Fisher は、自然界の生物集団は不利な劣性遺伝子の保有というかたちで遺伝的変異性を保ち、個体数の大きな集団ほど変異性も大きく、進化について有利であるとする。ここに集団の遺伝的構成に関する「古典理論」(Dobzhansky, 1970) の原型が表明されたのである。

(3) *The genetical theory of natural selection* (1930)

Fisher は 1927 年には凝態について、1928 年には優性現象についての論文を発表している。これらの論文のなかで Fisher は、凝態あるいは優性という現象が、効果の微小な多数のメンデル因子に対する選択作用の集積の結果として理解できるとしている。

これらの研究成果を集大成したのが表記の著書である。この著書は現代の集団遺伝学者によって「Darwin の『種の起源』以来進化機構論について書かれた最高の書である」（木村，1960）とされている。この書の前半では，集団の遺伝的構成について，とくに選択作用を重視する立場から議論がなされ，凝態と優性化についても論じられている。内容は上に紹介した諸論文の主張を骨子とするものである。著書の後半では人間とその社会について，遺伝学の立場から論じられている。

Fisherは，はしがきの冒頭で「自然選択は進化ではない」と述べ，自然選択は独立した研究対象であるという。自然選択の研究が可能になったのはメンデル遺伝学のおかげであり，進化という現象は自然選択の原理に基づいて理解するしかないのであるという。第一章では融合遺伝および粒子遺伝と進化の関係について論じられている。Darwin は融合遺伝を前提したために突然変異が多発すると考え，突然変異の原因に多くの考察をさかなければならなかった。この難点は粒子遺伝を説くメンデル説により克服され，進化を推し進める力は自然選択の作用だけであることが明らかになった。この章の要約には，「ただ一つ生き残っている理論は自然選択説だけである。この理論により説明できないとみえる現象があれば，それは現在の知識ではいまのところ説明がつかない事実の一つにすぎないと考えるほかはない」と述べられている。このように，メンデル遺伝学を基礎にした進化の自然選択説は，1930年には疑うべからざる地位に到達したのである。

第二章では有名な「自然選択の基本定理」が述べられている。これは「どんな生物の，どんな瞬間における適応度の増加率も，そのときにおけるその生物の適応度の遺伝的分散に等しい」というものである。ここに適応度とは各遺伝子型について，1個体あたり次代に寄与する平均の子供の数をいい，遺伝的分散とは先に述べた遺伝的原因による分散のうちの相加的部分 σ^2 のことである。分散は必ず正であるから，自然選択はたえず適応性を高める方向に働いていることになる。そして進化はもっぱら，このような自然選択の作用によるものと

Fisherは主張するのである。

Fisherは，メンデル説が量的形質の遺伝の観測値と矛盾するものではないことを証明することから出発し，集団の遺伝的構成一般を論ずるにいたり，ついに進化の自然選択万能説を主張するにいたったのである。

V Wright と Haldane の研究経過

(1) Wright の経路係数

Fisher は量的形質の遺伝の統計学から集団の遺伝的構成を一般的に論じるようになり，進化機構論へと進んだが，Wright の場合も経過は似ている。Wright は農務省動物産業局で1916年以来，近親交配がテンジクネズミの体色の遺伝に及ぼす影響を調べていた。この実験データを分析するために提唱されたのが経路係数 *pass coefficient* の方法である (Wright, 1920)。しかし，Wright 学派の木村資生によってもこの「ライトの方法は非常に有効で，ライト自身の手によってはすばらしい成果をおさめたが，その数学的基礎がすっきりせず，他人が使用する場合の大きな障害になっていた」(木村，1960) と述べられている。われわれもここで数学的議論にまきこまれる必要はないであろう。おおすじとしていえることは，いくつかの原因が重なって一つの結果がもたらされるとき，個々の原因の関与の度合を算出するために，標準偏差の平方 (Fisher が分散と名づけたもの) と相関係数とをもとに与えられたデータを分析するものである。Wright はテンジクネズミの体表における有色部分の面積に個体変異をもたらす要因を，遺伝的要因，各個体に一樣に作用する環境要因，それと発生過程の不規則性によるものとの三つに分けた。データに経路係数の方法を適用した結果は，近親交配を繰返した株における変異はほとんど発生過程に由来し，対照株における変異の42%は遺伝的要因，58%は発生過程に由来し，環境の影響は無視できるとしている。

Wright (1921 a) ではこの経路係数の方法が組織的に論じられている。この論文では，経路係数の方法の適用例として植物の蒸散に及ぼす諸要因の影響が

分析され、蒸散には風速や湿度よりも温度の影響が大きいとしている。Wright は経路係数の方法が遺伝学だけではなく、統計学一般にきわめて有用な方法と考えていたのであろう。

Wright (1921 b) では、経路係数の方法を用いて、主として近親交配の場合の集団の遺伝的構成が論じられている。この論文は形式的には、連続した5編の論文から成り立っている。第1部には経路係数の方法を遺伝現象に適用した場合の一般論が論じられている。その冒頭で Wright は、遺伝現象がメンデルの法則に従うことはいまや疑い得ないとし、しかも、多くの遺伝形質は一個の遺伝因子ではなく、多数の独立した因子によって決定されているとしている。そのような遺伝現象の分析には経路係数の方法が有効であるというのである。第2部の論文では近親交配のときに遺伝的構成がどのように変化するかが論じられ、第3部では身体の類似による選択交配の場合が論じられる。いずれの場合も機会的変動を無視しているので、ホモ接合体は増加するが、遺伝子頻度には変化がない。第4部では選択作用が扱われるが、ここでは経路係数の方法は適用できない。第5部の論文では以上の論文の結論がまとめられている。選択作用による遺伝的構成の変化はゆるやかだが、「しかし、選択作用は、もとの集団における種々の遺伝子の相対的比率を永続的に変化させる唯一の手段である。選択作用は改善の手段として、その他の交配方法において不可欠の補助方法である」という。Fisherと異なり、選択作用の効果に限界をみる態度は明らかだが、小集団における遺伝的構成の機会的変動を重視する Wright の理論は、ここではまだ萌芽的に現われているだけである。

(2) Wright “Evolution in Mendelian populations” (1931)

以上のような近親交配についての研究から発展し、メンデル集団の遺伝的構成について一般的理論を展開し、それと進化との関係を論じたのが表記の論文である。この論文の冒頭で Wright は次のようにいう。1900年のメンデルの法則の再発見以後も、進化理論には進展がみられなかった。それは、進化は個体に関するのではなく、種に関するものであり、進化は個体の遺伝学には統計学的

集団遺伝学の成立，およびその進化論との関係について

に関連するだけであることが忘れられていたことによる。また，de Vries の突然変異説は統計学的過程への関心を失わしめたが，現在では量的変異の遺伝は多因子説によって理解されるべきことが明らかになっている。「遺伝学の現状は，進化理論はメンデル因子の性質に基礎をおくべきこと，とくに，主として種の統計学的状況と関連すべきであることを保証しているようである」。こうして，以下に集団の遺伝的構成に関する理論が展開されるのである。

突然変異，移住，選択の諸作用のもとで遺伝子頻度がどのように変化するかが計算される。集団の有効個体数を N ，ある遺伝子の突然変異率を u ，適応度を s とすると， u または s が $1/4N$ より小さいときは，遺伝子頻度は主として機会的変動により左右されることが示される。Fisher の定義した優性比については，優性比の値から集団の遺伝的構成について推定するためにはあまりに多くのことを仮定する必要があるので，Fisher (1922) のような推定は無理であるという。

論文の最後に，進化にとって有利なのはどのような場合かが論じられている。進化が進むためには，一方で種の安定性が保証されるとともに，他方で変化するための遺伝的変異を保有していなければならない。小さな集団では，遺伝子頻度が機会的変動により 0 か 1 に固定してしまう。大きな集団では遺伝子頻度は平衡点からほとんどずれない。中程度の集団では遺伝子頻度は平衡点を中心に揺れ動き続けるが，これによる変化の速度は小さい。

進化にとって最も有利なのは大きな集団がいくつかの亜集団に分かれ，亜集団の間にはある程度の移住が可能な場合であるという。異なる亜集団の生物は，遺伝子頻度の機会的変動により異なる形質をもつようになり，亜集団と亜集団の間で選択が行われ，永続的変化が可能になるという。Fisher は大きな集団が進化に有利だとし，進化はもっぱら自然選択によってもたらされるとしていた。Wright は，この点が Fisher の結論と彼の結論が最も大きく異なるところであると述べている。

(3) Haldane の研究経過

大学で数学を学んだ Haldane は、かねてからメンデル遺伝学に関心をもっていたが、自然選択についての数学的研究が欠けていることに気づき、数理集団遺伝学の分野に乗出すことになる。Haldane は1924年から1932年にかけて、*A mathematical theory of natural and artificial selection* という総称のもとに合計9編の論文を発表する。第1部(1924)は、選択作用により遺伝子頻度が一定量変化するためには、どれだけの世代数が必要かを、単純な前提(完全優性、任意交配など)のもとで計算したものである。この論文の冒頭には次のように述べられている、「自然選択の満足すべき理論は定量的なものでなければならない。自然選択が進化の知られたる事実を説明しようという見解を確立するためには、自然選択が種を変化させうることを示すばかりでなく、現在および過去における進化を説明できるだけの速さで変化させうることを示さなければならない」。この文は、進化の問題に関する集団遺伝学の役割を端的に表現しているといえるだろう。

第2部以後の論文では、さまざまな条件が加わった場合の選択作用の理論が展開される。第2部(1924 b)では近親交配および選択交配の場合、第3部(1926)では不完全優性、多因子の場合、第4部(1927 a)では世代が重複する場合、第5部(1927 b)では自然選択と突然変異とが拮抗する場合、第6部(1930)では隔離、第7部(1931 a)では選択の強さが遺伝子頻度に依存する場合、第8部(1931 b)では異なる遺伝子座の遺伝子の間に相互作用がある場合、第9部(1932 a)では強力な選択作用が働く場合が扱われている。これらの理論のおおすじは、著書(1932 b)の Appendix にまとめられている。

この著書 *The causes of evolution* は、講演をもとにしたもので、自然選択説はメンデル遺伝学によって支持しようるものであることを、ほとんど数式を引用しないで説明しようとしている。序論では次のように述べられている。「これが10年前の選択説の位置であった。……選択作用は与えられた集団のなかから最も有利な系統を取出すだけであって、Darwin の信じたような無限の変化をもたらすものではないと思われていた。その結果、多数の生物学者が、

集団遺伝学の成立、およびその進化論との関係について

自然選択では進化を説明できないという信念を表明していた。……私の以下の議論は、このような批判はたしかに正当ではあるが、それでも自然選択が進化の重要な原因であるという私の信念を述べることにある」(p 18)。

Haldane は種内変異の種類をあげたあとで、種内変異のもとになるのが突然変異であるとし、「進化のいかなる説明についても、突然変異の基本的重要性は明らかである。それは純系の袋小路から逃がれることを可能にする」(p 57) という。Haldane は進化の素材になるのは比較的大きな個体変異であると考えていた。「進化には多数の遺伝子の同時的变化がともなっていたに違いない。このことが疑いもなく進化の遅さを説明する。……メンデル遺伝が原子的性質をもつことは、変異が見かけ上連続的であっても、この見かけが当てにならないことを強く示唆するのである」(p 103)。Haldane は Fisher と異なり、新しい種の出現には小集団が重要であると考えていたが、遺伝子頻度の機会的変動を重視する Wright の考えには疑問を表明している。

こうして Fisher, Wright, Haldane 3人の数理集団遺伝学は、1930年から32年にかけて一応のまとめをみるのである。

VI 数理集団遺伝学の限界

Fisher, Wright, Haldane の3人は、それぞれきっかけに違いがあったが、集団の遺伝的構成についての数学的理論を組立て、それに基づき進化の機構について論じた。数学的理論についていえば、演繹推理に誤まりがないかぎり論者によって異なる結果がでるはずがない。前提の違いや近似の違いによって結果がいくらか異なるとしても、おおすじとしては一致するはずである。Wright (1930) も、Fisher (1930) の書評のなかで次のようにいっている、「遺伝子頻度の分布に関する数学的結果についていえば、非常に異なる方法に基づいているにもかかわらず、比較できるかぎりでは完全に一致している。……しかし、その解釈において重大な違いがあるのだ」。Haldane (1932) の Appendix には Fisher (1930), Wright (1931) への言及があるが、そこでも数学的理論自

体には異論は述べられておらず、理論を立てるときの前提について問題があることが指摘されている。しかし、異なる前提条件をたてるのは、結局進化機構に関する考えの違いによるものなのである。

すでに見たように、進化の機構については3人の間にかなり大きな違いがある。Fisherは進化はもっぱら自然選択によるとし、大集団が進化に有利だと考えた。Wrightは大集団がいくつかの小集団に不完全に分割されている場合が進化にとって有利だと考え、遺伝子頻度の機会的変動を重視した。Haldaneは進化は小集団における比較的大きな個体変異に自然選択が作用することでもたらされると考えた。

数学的理論では一致していながら、なぜこのような大きな違いが生じるのであろうか。それは、数学はさまざまな可能性を示すことができるが、現実はそのうちのどれが実現しているかを示すことはできないからである。

このことを示す別の例に、優性の起源に関する論争がある。突然変異遺伝子はほとんどの場合、通常の遺伝子に対し劣性である。この事実をめぐり、FisherとWrightの間で1928年から30年にかけて *American Naturalist* 誌上で論争が続けられ、Haldaneもこれにからんでいった。Fisherは、通常の遺伝子と有害な突然変異遺伝子とのヘテロ接合体の表現型は、はじめはそれぞれのホモ接合体の中間を示していたと考え、主遺伝子の作用に影響を与えるいくつかの変異遺伝子が自然選択の作用を受け、ヘテロ接合体の表現型が通常の遺伝子のホモ接合体と同じ表現型になるように進化してきたとする。Wrightは、突然変異遺伝子は正常な遺伝子の機能を消失しているものと考え、正常な遺伝子の機能に余力があれば、正常な遺伝子と突然変異遺伝子とのヘテロ接合体の表現型は、正常な遺伝子のホモ接合体と変わらないだろうとした。Haldaneの考えはWrightに似ているが、さらに、正常な遺伝子が通常必要とされる以上の機能をもっているのは、自然選択による進化の結果であるとした。優性の起源をめぐる論争は1930年以後も行われ、現在でも結着はついていない。というより、本来、理論によっては結着のつくはずがない問題なのである。遺伝子

集団遺伝学の成立，およびその進化論との関係について

の優劣の問題は，個々の遺伝子についてその情報発現の仕組みが明らかにされる過程で，おのずから解決されるであろう。その解決は3人の学説のうちのどれかが正しいという形にはならないだろう。分子遺伝学などが着実に成果をあげている現在からみると，一般論を急ぐ理論家たちの論争は，はなばなしにしかっただけにますますむなしに思えるのである。

数学的理論では現実の生物集団の遺伝的構成を把握できないことを端的に示しているのが，自然選択についての理解の変化である（松永，1976）。上に見たように，初期の集団遺伝学では，自然選択というものはもっぱら進化を押し進めるものとしてとらえられていた。ヘテロシスによる安定化作用を理論的に認めはしたが，現実にはほとんど存在しないと考えていた。ところが，1950年ころから，自然選択は通常，集団の遺伝的構成を安定化するように働いていると考えられるようになってきた。この変化は，もっぱら自然集団の遺伝的構成の観察からもたらされたものであった。生物の集団には多量の遺伝的変異が含まれている。自然選択は集団がこのような遺伝的変異を保持したまま安定であるように働いていると考えられている。もっとも，この考えを否定し，大量の遺伝的変異の保有は，適応性について中立的な変異が機会的に保持されているにすぎないとする，いわゆる中立説があり，その主唱者の一人に木村資生がいる（Kimura, 1968）。筆者は中立説を支持しないし，むしろ，この説は進化に関する数学的理論のむなしさを示すものだと考えるが，これについてはまた稿をあらためて論じたい。

自然選択という，進化にとって最も重大な概念についてさえ正しい見解をもたらさなかった数理集団遺伝学は，進化の理解にとっていかなる価値をもつというのだろうか。上に見たように，初期の数理集団遺伝学の目的は，メンデル遺伝学を基礎にしても，自然選択説による進化の理解が可能であることを示すことにあった。それはあくまでも，おおまかな可能性を示すだけであった。数理集団遺伝学の役割はそれで十分であり，それにつきるのである。一旦，メンデル遺伝学による進化の理解の可能性が保証されれば，数学的議論は忘れられ

てよい。あとは進化の諸過程の具体的研究が行われなければならない。進化論に関していえば、数理集団遺伝学は1930年ころにその役割を終えたというべきだろう。

その後の数理集団遺伝学は、数学的によりスマートなものになり、また、ますます複雑な条件下での理論を組立て、電子計算機を使うことまで行われている。これは生物現象の理解とは関わりがない、理論のための理論だといわざるを得ない。いかに数学的理論の前提を複雑なものにしても、現実の生の複雑さをとらえることはできないし、むしろ理論はますます一般性を失ったものになる。生物や人間についての数学的理論は、単純な条件下におけるおおまかな可能性を示すことにとどまるべきだろう。

ところで、数理集団遺伝学が1930年ころにその役割を終えたとしても、それが自然集団や実験集団についての観察と結合したものは、やはり進化の理解の基礎となると考えられるかもしれない。事実、今日、進化機構論とはすなわち集団遺伝学とする考えが広くゆきわたっている。そこで、最後に、集団遺伝学全般と進化論との関係を考えてみたい。

Ⅶ 集団遺伝学と進化論

わが国の数理集団遺伝学を代表する木村資生は、その著書(1960)のはしがきで、「集団遺伝学は生物集団の遺伝的構成がどのような法則の支配下にあるかを追究する遺伝学の一部門で」あり、「集団遺伝学の本来の目的は、自然集団を対象として、進化機構を解明するところにある」と述べている。また、進化機構論としての集団遺伝学の立場を確立した Dobzhansky (1951) は次のようにいう、「進化とは集団の遺伝的構成の変わることであるから、進化機構の研究は当然集団遺伝学の範囲に属する。もっとも、集団における変化といっても、その程度はいろいろであり得る。たとえば家畜群の中へ新しい種畜を入れたために起こるような変化から、生物の新しい綱を新生させるような系統発生的変化に至るまで、いろいろの程度の差がある。もちろん前者は後者とは比較

集団遺伝学の成立、およびその進化論との関係について

にならぬほど些細な変化である。しかしわれらの経験によって知ったことは、地質学的の長年月を要するような大規模の進化いわゆる大進化の機構を知るためには、人間の一生の間に観察することができ、またしばしば意のままに統御することもでき、ときには実験室内で再現することもできるような小規模の進化すなわち小進化の理解に基づいて、推論する以外に道のないことである」。この言明は、人間の歴史の説明を社会心理学に帰着させてしまうのと同じ誤りをおかすものである。このような素朴な還元論はとうてい受け入れがたいことについては、すでに別稿（松永，1976）において論じた。

進化の仕組みの問題を、目前の生物集団の遺伝的变化に限定してしまう態度はすでに Darwin にみられるが、それは集団遺伝学の確立により広く受け入れられるにいたった。集団遺伝学へのこのような過大評価が生じた理由の一つに自然選択という概念のあいまいさがある。遺伝子の突然変異がランダムであるのかかわらず、生物はなんらかの意味でノンランダムな変化または無変化を示す。ここで自然選択を、ランダムな変異に働いて方向性をもたらす要因と規定するならば、自然選択が働くということは、ノンランダムな変化あるいは無変化が生じるということの言い換えにすぎない。ところが生物の変化といってもさまざまな段階がある。地質学レベルでの生物群の栄枯盛衰から、目前の自然集団における遺伝的構成の変化、さらには卵形成、精子形成レベルの問題までである。したがって自然選択という言葉も、問題となる変化のレベルが違えば、意味が異なるのである。地質学的レベルで自然選択が働いたというのは、古生物学的になんらかの変化があったことをいうにすぎない。集団遺伝学レベルで自然選択が働いたというのは、集団の遺伝的構成にノンランダムな変化あるいは無変化が生じたこと、いいかえれば集団内で遺伝子の弁別再生産が行われたというのと同じである。ところが、自然選択という言葉レベルによって区別するということになかったため、集団遺伝学における自然選択の研究が、すなわち地質学レベルでの進化の機構の研究であるとする錯覚が生じてしまったのである。

集団遺伝学はもともと、メンデル遺伝学による進化の理解の可能性を示すのにとどまるべきだったのが、進化機構論そのものとみなされてしまった。進化という壮大な問題が、工業暗化のような問題にすりかえられ、矮小化されてしまったのである。

進化の問題と、集団の遺伝的構成の問題とは、生物学においてレベルを異にする別々の研究領域である。進化論に関していえば、集団遺伝学の役割は1930年代に終了した。いまや進化を語るためには、集団遺伝学を忘れるべきときだといえるのではないだろうか。

文献

- Adams, M. B. 1968. The founding of population genetics : contributions of the Chetverikov school 1924—1934. *J. Hist. Biol.* 1 : 23—40.
- . 1970. Population concepts in Russian evolutionary thought 1925—1935. *J. Hist. Biol.* 3 : 107—129.
- Darwin, Ch. 1859. *On the origin of species*. John Murray.
- Dobzhansky, Th. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia Univ. Press.
- . 1951. Ibid. 3rd Ed. 駒井卓彦か訳『遺伝学と種の起源』培風館.
- . 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia Univ. Press.
- Fisher, R. A. 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 52 : 399—433.
- . 1922. On the dominance ratio. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* 42 : 321—341.
- . 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press.
- Haldane, J. B. S. 1924 a. A mathematical theory of natural and artificial selection. Part I. *Trans. Camb. Phil. Soc.* 23 : 19—41.
- . 1924 b. Ibid. Part II. *Proc. Camb. Phil. Soc. (Biol. Sci.)* 1 : 158—163.
- . 1926. Ibid, Part III. *Proc. Camb. Phil. Soc.* 23 : 363—372.
- . 1927 a. Ibid. Part IV. *Proc. Camb. Phil. Soc.* 23 : 607—615.
- . 1927 b. Ibid. Part V. *Proc. Camb. Phil. Soc.* 23 : 838—844.
- . 1930. Ibid. Part VI. *Proc. Camb. Phil. Soc.* 26 : 220—230.
- . 1931 a. Ibid. Part VII. *Proc. Camb. Phil. Soc.* 27 : 131—136.
- . 1931 b. Ibid. Part VIII. *Proc. Camb. Phil. Soc.* 27 : 137—142.

集団遺伝学の成立, およびその進化論との関係について

- . 1932 a. Ibid. Part IX. *Proc. Camb. Phil. Soc.* 28 : 244—248.
- . 1932 b. *The causes of evolution*. Cornell Univ. Press.
- Huxley, J. S. 1942. *Evolution, the modern synthesis*. Harper.
- Johannsen, W. 1903. *Ueber Erbllichkeit in Populationen und in reinen Linien*.
Gustav Fischer.
- . 1909. *Elemente der exakten Erbllichkeits Lehre*. Gustav Fischer.
- . 1926. Ibid. 3. Aufl.
- Kimura, M. 1968. Genetic variability maintained in a finite population due to mutational production of neutral and nearly neutral isoalles. *Genet. Res.* 11 : 247—269.
- Mayr, E. 1973. The recent historiography of genetics. *J. Hist. Biol.* 6 : 125—154.
- Newman, H. H. 1921. *Readings in evolution, genetics, and eugenics*, Univ. Chicago Press.
- Norton, B. J. 1975. Metaphysics and population genetics : Karl Pearson and the background to Fisher's multifactorial theory of inheritance. *Annals of Science.* 32 : 537—553.
- Nutting, C. C. 1921. The relation of Mendelism and the mutation to theory natural selection. *Science*, N. S. 53.
- Pearson, K. 1904. On a generalized theory of alternative inheritance, with special reference to Mendel's laws. *Phil. Trans. Roy. Soc. A.* 203 : 53—86.
- . and A. Lee. 1903. On the laws of inheritance in man. *Biometrika* 2 : 357—462.
- . and W. F. R. Weldon. 1903. Inheritance in *Phaseolus vulgaris*. *Biometrika* 2 : 499—503.
- Provine, W. S. 1971. *The origin of theoretical population genetics*. Univ. Chicago Press.
- Punnett, R. C. 1905. *Mendelism*. Macmillan. 1922. Ibid. 6th Ed.
- Wright, S. 1920. The relative importance of heredity and environment in determining the piebald pattern of guinea-pigs. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 6 : 320—332.
- . 1921 a. Correlation and causation. *J. Agr. Res.* 20 : 557—585.
- . 1921 b. Systems of mating. *Genetics* 6 : 111—178.
- . 1930. The genetical theory of natural selection. A review. *J. Heredity* 21 : 349—356.
- . 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16 : 97—159.

桃山学院大学人文科学研究

木村資生. 1960. 『集団遺伝学概論』培風館.

松永俊男. 1976. 自然選択概念の変遷について. 『生物学史研究』30: 22—31.

——. 1977. 展望, 現代生物学史(1). 進化論. 『科学史研究』Ⅱ, 16: 71—73.