

書評：エッセイ・レビュー

# Evo-devo と eco-evo-devo

## ——進化生物学における二つの拡張された総合——

吉田 善哉\*・高尾 克也†・中尾 央‡

Evo-devo and eco-evo-devo:  
Two extended syntheses in evolutionary biology  
Yoshinari YOSHIDA, Katsuya TAKAO, Hisashi NAKAO

### §1 導入

30~80年代にかけて形成されていった進化生物学の総合説において、発生過程の研究が軽視され、総合説から除外されていったことはよく知られている (e.g., Amundson 2005). 90年代に入り、進化発生生物学 (evolutionary developmental biology, 略して evo-devo) という形で両者の再統合が進められつつあるが (e.g., Hall 1992, [1998]2001), さらに近年では生態発生学 (ecological developmental biology, 略して eco-devo) という新たな総合も進められつつある (Gilbert and Epel [2009]2012). 哲学の観点からは、両総合ともにその「革命性」(Amundson 2005; Gilbert and Epel [2009]2012; 戸田山 2009) がしばしば強調されてきたものの、それ以外についてはあまり論じられてこなかった. 本稿では、この二つの総合に関して最新の教科書である Arthur (2011) と Gilbert and Epel ([2009]2012) をレビューしてその内容を批判的に検討しつつ、二つの総合のどこが革命的なのかという点ではなく、両者が現在抱えている問題を指摘する.

---

\* 京都大学文学部 yoshinariyoshida@gmail.com

† 京都大学大学院文学研究科 katsta07@ma.com

‡ 日本学術振興会特別研究員 名古屋大学大学院情報科学研究科 hisashinakao@gmail.com

## §2 Hall (1992) 以降の 20 年

Arthur (2011) は Hall (1992) による *evo-devo* の教科書初版からおおよそ 20 年を経て出版された、進化と発生の両者を扱う教科書としては最新のものである。序文において、Arthur は本書を「*evo-devo* のみのための本ではなく、「これまでに可能だったいかなるものよりも完全な進化観を与えることによって、*evo-devo* が進化生物学に対する他のアプローチとどのように統合されるのかということに関する本」(p. x, 強調は筆者) であると述べており、こうした主張は Hall (1992) から大きな進展が見られたことを期待させる。以下ではまず、Arthur (2011) の内容を概観し、その後、本書が必ずしも上記のような主張に沿う内容になっていないことを指摘する。

### 2.1 発生のリパターニングとしての進化

Arthur (2011) の特徴は、進化を発生の改変として捉える見方を一貫して採用している点にある。すなわち、進化的な形態の変化は全て発生ネットワークのリパターニング (*developmental repatterning*) によってのみ達成されるという意味で、多細胞生物の進化とは発生過程の変化に他ならない (p. 9)。本書の第 1 部は *evo-devo* の基礎的知識が紹介され、第 2 部では「発生のリパターニング (*developmental repatterning*)」という視点の下で進化が捉え直される。第 3 部では、進化の方向性の決定において発生がどのような役割を果たしているかが考察され、第 4 部は本書全体を総括し、併せて今後の課題も提示している。

まずは、Arthur による *evo-devo* の特徴付けを確認しておこう。ここでの *evo-devo* は、1970 年代末から 1980 年代にかけて成立した、生物の進化に対する新たなアプローチを指している (p. 315)。*Evo-devo* という言葉の意味には幅があるが、本書ではこれを「進化と発生の関連を明らかにすることを目的として最近行われた全ての研究」(p. 28) を包含するものとして扱っている。

では、発生のリパターニングの観点から見た進化のメカニズムとはどのようなものなのだろうか。発生調節遺伝子を含む全ての遺伝子は、時に突然変異によって偶発的に変化し、発生パターンを変化させる。ここで新たに生じたパターンがその個体の適応度を上昇させた場合、それは自然選択によって集団内に広まることになる。リパターニングによって変化する要素には時間 (これは *heterochrony* と呼ばれ、第 6 章で扱われる。以下同様)・位置 (*heterotopy*, 第 7 章)・量 (*heterometry*, 第 8 章)・型

(heterotypy, 第9章)の4種類がある。これらの変化は分子・細胞・器官など様々なレベルで生じ、同じリパターニングであっても観察のレベルを変えると異なる種類のリパターニングとして捉えられることもある。また、ほとんどの変化は2種類以上のリパターニングの組み合わせである。

発生のリパターニングを定式化した後に、Arthur は進化の方向性の決定要因について、3つの候補をあげる。まず、第12章において、「主に自然選択が進化を方向付ける」という従来の進化生物学における見解が紹介される。Arthur は自然選択の重要性を認めはするが、それとは別の重要な要因として発生バイアスを挙げる(第13章)。生物体は複数の形質の統合体であり、ある形質の変化は他の形質との関係性の中においてのみなされる。このことから、ある形質の進化的変化には必然的により生じやすいものより生じにくいものが存在することになる。これが発生バイアスである。進化的変化の中には異なる系統で繰り返し何度も生じてきた変化と特定の系統で一度か二度しか生じなかった変化があり、こうした頻度の差を発生バイアスによって説明できるかも知れない。このことから、発生バイアスは進化的新奇性の起源を考える際に重要な概念であると考えられるのである。次に、第14~16章では、遺伝子レベルまで遡ることによって発生バイアスの異なる側面が概観される。たとえば、多細胞生物の進化には発生調節遺伝子が大きく関わっているが、これらの調節遺伝子の変化にも起こりやすいものと起こりにくいものがあることや、進化においては新たな遺伝子の出現よりも co-option (既存の遺伝子が新たな機能を担うようになること)の方が生じやすいことが指摘されている。そして最後の決定要因が、発生の可塑性である。近年の研究では、初めは可塑的な応答に過ぎなかった表現型が世代を重ねた後に遺伝的に固定されることや、逆に初めは固定的な表現型しか示せなかった生物が進化によって可塑性を獲得することも示唆されている(pp. 264-269)。第17章は種分化よりも高次のレベルの進化、例えば新奇性やボディプランの起源の問題が扱われる。Arthur は高次レベルの進化に関しては evo-devo においてもまだ十分な理解がなされていないと述べてつつ、それらが単なる種分化の集積では説明できない可能性を示唆している(p. 273)。以上に述べたような研究は未解決の問題も含んではいないものの、全体としては生物の個体レベルの進化に関する首尾一貫した理論を形成しているという(p. 324)。

では、evo-devo と従来の総合説はどのような関係にあると言えるだろうか。この問題は第19章で考察されている。総合説における基本的な進化の描像は「突然変異に対して自然選択が作用した結果、集団の適応度が上昇し(局所的な適応がなされ)、種分化が生じる」という構造になっている。Arthur によれば、この描像は間違っていない

いが、しかし完全でもない。なぜなら、この描像には遺伝子が変化するプロセス（突然変異）と集団が変化するプロセス（選択）しか含まれておらず、それらの間をつなぐ「個体変化するプロセスが欠落しているからである」（p. 320）。Evo-devo が提示する発生のリパターニングという概念は個体レベルでの進化の描像を与えることでこの欠落を埋めることができる。この意味で、evo-devo と総合説とは相補的な関係にあると言える。だが同時に、両者の間には二つの対立が存在する可能性がある。この対立については、次節で扱う。

## 2.2 Evo-devo はどれだけ進展したのか？

では、本節冒頭の問いに戻ろう。Arthur (2011) から読み取れる限りにおいて、evo-devo は Hall (1992) 以降の 20 年でどれほどの進展を見せているのだろうか。残念ながら、この問いに対しては必ずしも肯定的な答えを与えることができないだろう。すなわち、本書は evo-devo という「総合」が、(具体的な研究は進んではいても) 理論的・概念的な面でこの 20 年の間にあまり進展していないことを示唆しているように思われる。具体的には以下のような問題点がある。第一に、本書は個体レベルの発生研究と集団レベルの研究との関連を明確に示すことができていない。第二に、evo-devo と総合説の関係について Arthur が指摘する課題もまた、従来から指摘されてきたものであり、それほど目新しいものではない。

まずは第一の問題について見てみよう。発生の観点と集団の観点を結び付けることの困難さは以前から言及され続けてきていることで (e.g., Wagner 1986), evo-devo の理論・概念的側面にとって大きな問題の一つである。もちろん、両者を結びつけることにある程度成功している研究もある。たとえば第 12 章では、有名なフィンチの種分化について、生態学的・集団遺伝学的な分析（島による地理的状況の差や嘴の形態と食餌との関係など）と発生学的な分析（BMP4 とカルモジュリンという二種類の蛋白質が嘴の形態の決定に関与している）が行なわれており (pp.186–190), ここでは確かに、発生の変異が集団の変異に結びつく可能性を見て取ることができる。とはいえ、こうした事例は依然としてかなり稀なものであるし、一般的なモデルの構築などにはまだまだ遠い状態である。たとえば第 4 章では、集団思考を発生の進化に総合しようとする意図を表明した上で (p. 55), 生物の自然集団の構造についての説明が展開される。だが、ここでは基本的に生物種の倍数性、地理的な分布、世代時間、遺伝子的側面（浮動など）のごく一般的な説明がなされるのみであり、こうした集団レベルの側面が発生という個体レベルの現象とどのように関連付けられるかといった視点からの

分析は見られない。たとえば、「自然選択」と題された4.6節で例として挙げられているのはオオシモフリエダシヤクの工業暗化の事例であり、発生的な観点は全く登場しない。このように、個体の観点と集団の観点を結び付けるという古くからの課題に関して、本書にはそれほど大きな進展が見られないのである。

次に第二の問題点について考えてみよう。第19章において Arthur は、evo-devo と総合説との関係には「限定的相補性」と「もしかしたら生じうる拮抗性」という二つの部分があると結論している (p. 324)。ここでいう「限定的相補性」とは、総合説に存在した遺伝子レベルと集団レベルの間のギャップを埋める個体のレベルの説明を evo-devo が与えるという意味である (pp. 324-325)。また、「拮抗性」は二つ挙げられており、一方は進化の方向性の決定における発生バイアスと自然選択との相対的重要性の問題、他方は新奇性の出現やボディプランの起源といったマクロなレベルの説明に小進化の集積以上の説明を要するかどうかという点であるという (p. 325)。しかし、これらもまた、従来の問題をそのまま引き継いだだけのように思われる。発生バイアスと選択の相対的重要性は Gould and Lewontin (1978) が指摘して以来の課題であり、マクロとミクロの関係も従来の総合説が進められていた時代からの（特に古生物学などにおける）課題である (e.g., Mayr and Provine 1980)。もちろん、こうした課題に関しても個別研究の進展により、その見通しには多少なりとも変化が生じているだろう。しかし、本書ではそうした進展が明らかにされているわけでもなく、従来からの課題が依然として未解決のままであることを示唆しているのみである。

### §3 Eco-(evo-)devo：第三の総合

Gilbert and Epel ([2009]2012) は、その副題 (Integrating epigenetics, medicine, and evolution) にあるように、エピジェネティクス、医学、進化に関わる諸分野の総合に向けた試みである。これは以下でも見ていくように、evo-devo をさらに拡張した総合であると意図されており、(従来の総合説、そして evo-devo に続く) 進化生物学における第三の総合であると考えられるかもしれない。以下では前節と同様、本書の内容を概観し、この第三の総合がどれほどの意義をもったものであるかが疑わしいという点を指摘していく。

### 3.1 「拡張された総合」の拡張?

本書のタイトルになっている生態発生生物学 (ecological developmental biology; eco-devo) は、先述したように、医学や進化生物学などを総合する際の接点であると考えられている。もちろん、総合と言うからには、総合以前の何かしら問題含みの状況があるわけだが、ここで想定されるのは、従来の「支配的な遺伝学パラダイム」(p. v, [2009] p. xii) である。これに対する不満から、生物学や医学の諸分野において、より広範な相互作用を重視した視点からの研究が求められるようになり、いくつかの革命が起きた。Gilbert and Epel ([2009]2012) は4つの主要な革命として、「エピジェネティクス革命」<sup>1</sup>、「発生生物学の医学への拡張」、「発生生物学と進化生物学の総合」、「考え方の変化」(p. v, [2009] p. xiii) を挙げる。ここで4つ目の革命は、システム生物学のように相互作用のネットワークを分析する視点のことを指している。そして、以上の革命に共通する基盤が発生生物学であり、ここに注目して各分野を総合する試みが、Gilbert and Epel の目指す eco-devo である。

それでは、発生生物学に「生態」が付け加わることで、何が変わるのか。これを示すのが第1部である。その主張を簡単にまとめると、実験室の環境と自然の環境では状況が異なるため、発生を研究する際には自然の環境要因を考慮する必要がある、ということになる。また、eco-devo は、胚発生学の範囲を個体以上に拡張したものであるという特徴づけもなされている (p. 7, [2009] p. 9)。したがって、胚の発生過程における個体と環境要因との相互作用の研究が、その中心となる。ここからすぐに、eco-devo とは発生の可塑性の研究において環境要因を強調しただけではないか、という疑問に思い至る。しかし、Gilbert and Epel によれば、可塑性の研究は、量的遺伝学や表現型にかかる選択圧の視点から発生や適応形質の進化を研究するのに対して、eco-devo では、(1) 環境の作用についての分子・細胞メカニズム、およびその基礎となる遺伝子制御、(2) それらのシグナル伝達経路が、遺伝的・生態的に異なる個体や集団や分類群でどのように作用するのか、に注目する点で特徴的であるという。この視点が医学や進化生物学において重要となっていることが、それぞれ第2部と第3部で主張される。

第2部では、医学においてよく知られた事例が eco-devo の視点と密接に関係していることが示される。eco-devo が、胚の発生過程と環境要因との関係に注目する以

---

<sup>1</sup> エピジェネティクスそのものについては次節を参照。

上、当然の成りゆきとして、医学においては胎児が胎内環境から受ける影響に注目する。実際、生命に関わるような異常に限らず、胎内環境が表現型に影響を与えることは極めて一般的である。その代表的なものとして、可塑性に関する例が紹介される。たとえば、栄養が不足した胎内環境で育った胎児は、脂肪を効率的に蓄える表現型として生まれ、逆に栄養過多な胎内環境で育った胎児は、脂肪の蓄えが非効率的な表現型となる（実際にはこれほど単純な話ではなく、栄養素や時期によっても与える影響は様々に異なる。pp. 206–208, [2009] pp. 256–258 を参照）。

第3部では、発生生物学と進化論が扱われる。ここでの Gilbert and Epel の目的は、evo-devo を、生態進化発生生物学 (ecological evolutionary developmental biology; eco-evo-devo) として拡張することである。彼らは、現代の総合説の主張を3つ挙げながら、それぞれに対する eco-evo-devo の立場を示している。まず、「全ての進化的に重要な変異は遺伝 (heritable) するのであり、したがってそれらは対立遺伝子の遺伝的 (genetic) な変異による」(p. 370, [2009] p. 298) という総合説の主張に対して、eco-evo-devo は、エピジェネティックな変異の重要性を主張している。次に、「生物は遺伝的に別個の個体である」(Ibid.) という主張に対しては、eco-evo-devo は、環境や個々の生物同士の相互作用を重視する。そして最後に、「環境は選択の因子ではあるが、表現型の創出には重要ではない」(Ibid.) という主張に対して、eco-evo-devo は環境が表現型を指示する場合があることを強調する。さらに具体的な特徴としては「遺伝的同化、エピジェネティックな同化、遺伝的順応」(p. 396, [2009] p. 322) などを挙げている。

最後に、本書の主張をまとめておこう。まず、発生過程における環境との相互作用を視野に入れることが、eco-devo に特徴的な視点として導入され、これが生物学におけるより広範な対象を扱う基盤、もしくは諸分野の交差点として期待される。具体的には、医学(第2部)や進化(第3部)の研究において、発生やエピジェネティクスをキーワードとする潮流が存在し、両者は発生における生物体と環境の相互作用に着目する点で共通しているため、eco-devo を架け橋とした総合が試みられる。

### 3.2 なぜ総合を目指すのか?

本書はもちろん、第3の総合の完成形を示したものというよりは、医学と進化生物学において発生学的な視点(特にエピジェネティクスの視点)を踏まえることの重要性を(それぞれ独立ながらも)示し、今後の可能性を指摘するものと理解すべきだろう。しかし、その可能性もそこまで明るいものではないかもしれない。以下ではその

理由として3つのポイントを指摘しよう。

まず、eco-evo-devo と evo-devo の区別である。たとえば Gilbert and Epel は eco-evo-devo を特徴づけるものとして、環境要因の重要性などを挙げていた。しかし、これらだけでは、evo-devo と eco-evo-devo を区別するものとしては不十分だろう。というのも、これらは evo-devo において既に見られたものだからである。たとえば Hall (1992) でも、環境がエピジェネティックな発生シグナルに影響を与えることや、気温による誘導胚の可変性に注目しているし (pp. 204–208), さらに Hall ([1998]2001) では、遺伝的同化についても第19章で大きく取り上げられている。このように、Gilbert and Epel が主張する eco-evo-devo の特徴は evo-devo 研究の中にも見られるもので、両者の区別がはっきりしないのである。

次に、そもそも医学と進化生物学においてエピジェネティクスが注目される目的が異なっていることに注意すべきであろう。Gilbert and Epel ([2009]2012) は、医学におけるエピジェネティクス研究は、進化生物学におけるエピジェネティクス研究と同様に革命的であると考え、両分野におけるこの革命をきっかけに総合を図ろうとする。確かに、医学や進化生物学において、エピジェネティクスと呼ばれる現象が注目されていることは事実である。しかし、それぞれの分野でエピジェネティクスが注目される理由は異なり、同じ「エピジェネティクス」ではあっても、単純にこれを支点に総合するわけにはいかない。まず、進化生物学においてエピジェネティクスが注目される理由は、エピジェネティックな変化によって、DNA 配列の変化なしに表現型が変化すること、加えて、このエピジェネティック修飾と呼ばれる現象が後世にまで継承されることすらある、という点である。これは、たしかに従来の進化の総合説からは説明しにくい現象であろう。しかし、医学におけるエピジェネティクスは少々異なった意味を持っている。例えば癌研究においては、癌遺伝子・癌抑制遺伝子の発見以来、個々の腫瘍でどの遺伝子に異常があるのか、そしてそれぞれの遺伝子異常と予後の経過や治療反応性との間はどのようなになっているか、などの研究が中心となってきた。このような研究のなかで、突然変異による癌抑制遺伝子の不活性化と、DNA メチル化による癌抑制遺伝子の不活性化とは、遺伝子の不活性化機構という点では同じであること、加えて、エピジェネティック修飾は、誘発要因や標的遺伝子が決まっているという点では全く異なっていることがわかってきた。また、発癌にエピジェネティックな異常が関係しているとすれば、当然これは遺伝子異常と同様に、疾患予防のためのバイオマーカーとしても期待されている。このように医学におけるエピジェネティクスは、新たなバイオマーカーのひとつや、遺伝子突然変異よりも扱いやすそうな標的

として、注目されているのである。そのために、確かに予防や治療の文脈では大きな期待が寄せられているのは事実によせよ、進化生物学におけるエビジェネティクスのように、従来の理論に大きな修正を迫るような形で主張されているわけではない。

最後の問題が、この総合の利点が見えづらいという点である。ある分野と別の分野が総合される時、そこにはさまざまな理由や利点が考えられる。たとえば従来の総合説の場合、Smocovitis (1996) も指摘するように、遺伝学によって進化研究を基礎づけることで、当時 (20 世紀初頭) 科学的探求とは見なされなくなりつつあった進化研究が科学としての位置づけを得ることができた。さらに、総合説の初期段階では、メンデルイズムとダーウィニズムを融合することで進化研究そのものを大きく進展させることができた。また、進化論と心理学や社会学を総合しようとしていた進化心理学の場合<sup>2</sup>、進化的視点を心理学や社会科学に持ち込むことにより、これまで得られなかったような仮説や視点を生みだすことができるはずだ、という総合の有用性が声高に叫ばれていた (e.g., Cosmides et al. 1992)。さらに、人間の進化を説明することはダーウィン以来の目標でもあり、この総合は進化論と心理学や社会科学の両者にとって重要な意義を持っていた。

では、この進化生態学による総合は、ある共通点に基づいて異なる分野を融合させる、という点以外にどのような利点をもたらすのであろうか。考えられる利点の一つは、医学における胎児の発生研究が、形質の発現において発生環境の重要性を気付かせてくれる良い事例となりうる、というものである。しかし、医学の発生研究には進化的視点がそもそも意図されておらず、研究の目的が異なっていることに注意しなければならない。医学での第一目標は発生異常の原因を突き止め、その治療法を発見することである。進化的視点を医学に組み込んだ進化医学 (evolutionary medicine) という分野も立ち上げられつつあるが (e.g., Nesse and Williams [1996]2001)、本書では進化医学のように進化的視点を医学に持ち込むことの有用性が論じられているわけではない。単に、医学と発生研究の共通点を指摘して並べただけになってしまっているのである。

<sup>2</sup> たとえば Cosmides et al. (1992) のタイトルにも「概念的総合 (conceptual integration)」という言葉が用いられ、これは進化心理学の目標の一つであった。

## §4 結語

ここまで Arthur (2011) と Gilbert and Epel ([2009]2012) の内容を検討しつつ、evo-devo と eco-(evo-)devo という二つの総合の(最新の)現状について検討を行ってきた。まず、Arthur (2011) で分かるのは、この20年で個々の研究は進展してきたかも知れないが、個体発生が集団の選択や分化とどのように関わっているのか、さらには evo-devo が総合説とどのように関係付けられるのか、といった理論・概念的な面での進展があまり見られないということである。これらはまだ、解決すべき課題が残されているというだけかもしれないが、eco-(evo-)devo においては問題がより深刻なようにも思われる。すなわち、この総合が特に医学にとって何をもたらすのか、また従来の evo-devo との違いが何かといった点が明確でなく、そもそもこの総合自体にどのような意義があるのかがはっきりしないのである。

## 参考文献

- Amundson, Ron. 2005. *The changing role of the embryo in evolutionary thought : Roots of evo-devo* Cambridge: Cambridge University Press.
- Arthur, Wallace. 2011. *Evolution : A developmental approach*. Chichester: Wiley-Blackwell.
- Cosmides, Leda, John Tooby, and Jerome Barkow. 1992. Introduction: Evolutionary psychology and conceptual integration. In *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture*, eds. J. Barkow, L. Cosmides, and J. Tooby, pp. 3–15. New York: Oxford University Press.
- Francis, Richard C. [2011]2011年. 『エピジェネティクス：操られる遺伝子』野中香方子訳。東京：ダイヤモンド社。[原書：*Epigenetics : The ultimate mystery of inheritance*. (New York: W.W. Norton, 2011)].
- Gilbert, Scott F. and Epel, David. [2009]2012年. 『生態進化発生学：エコ-エボ-デボの夜明け』正木進三・竹田真木生・田中誠二訳。東京：東海大学出版会。[原書：*Ecological developmental biology : Integrating epigenetics, medicine, and evolution*. (Sunderland, Massachusetts: Sinauer, 2009)].
- Gould, Stephen Jay, and Richard C. Lewontin 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings*

- of the Royal Society of London B* 205(1161): 581–598.
- Hall, Brian K. 1992. *Evolutionary developmental biology*, 1st ed. London: Chapman and Hall.
- . [1998]2001 年. 『進化発生学：ボディプランと動物の起源』倉谷滋訳. 東京：工作舎. [原書：*Evolutionary developmental biology*, 2nd ed. (London: Chapman and Hall, 1998)].
- Mayr, Ernst and William Provine, ed. 1980. *The evolutionary synthesis: Perspectives on the unification of biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Nesse, Randolph, M., and George C. Williams. [1996]2001 年. 『病気はなぜ、あるのか：進化医学による新しい理解』長谷川真理子・青木千里・長谷川寿一訳. 東京：新曜社. [原書：*Why we get sick: The new science of Darwinian medicine* (New York: Vintage, 1996)]
- Smocovitis, Vassiliki B. 1996. *Unifying biology*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Wagner, Gunter, P. 1986. The systems approach: An interface between development and population genetic aspects of evolution. In *Patterns and processes in the history of life*, eds. D. M. Raup and D. Jablonski, pp. 149–165. Berlin: Springer-Verlag.
- 戸田山和久. 2009 年. 「「エボデボ革命」ほどの程度革命的なのか」現代思想 37(5): 235–249.

