慶應義塾大学学術情報リポジトリ
Keio Associated Repository of Academic resouces

Title	自然選択と適応
Sub Title	Natural selection and adaptation
Author	西脇, 与作(Nishiwaki, Yosaku)
Publisher	三田哲學會
Publication year	1985
Jtitle	哲學 No.80 (1985. 5) ,p.1- 24
JaLC DOI	
Abstract	In this paper we will consider the logical structure of the theory of natural selection and adaptation. First we will make clear what the theory was and what it is now. Through this half historical analysis we will show that a clue of the success of Darwin was based on the concept-shift of the adaptive variation from explanandum to explanans (variation) and the result (adaptation) in the theoretical level. And this was inherited by the modern Synthetic Theory with slight modification. Like Darwin's theory, favorable variation or variation with higher fitness is the premiss of the explanation by natural selection. Next we will treat two logical criticisms against the theory. And then we will conclude that the principle of natural selection neither is tautological nor commit petitio principii. However we must compensate these favorable answers with indefinability of fitness in the theory. Finally, using above results, we will try to answer how we should think favorable variations and what the future theory of natural selection should be. Our tentative answer is as follows: we should separate variation, fitness and adaptation from the principle of natural selection and study them independently, and then we might have an explanation by the theory.
Notes	
Genre	Journal Article
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN00150430-00000080-0001

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the KeiO Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

自然選択と適応

西　脇　与　作*

Natural Selection and Adaptation

Yosaku Nishiwaki

In this paper we will consider the logical structure of the theory of natural selection and adaptation. First we will make clear what the theory was and what it is now. Through this half historical analysis we will show that a clue of the success of Darwin was based on the concept-shift of the adaptive variation from *explanandum* to *explanans* (variation) and the result (adaptation) in the theoretical level. And this was inherited by the modern Synthetic Theory with slight modification. Like Darwin's theory, favorable variation or variation with higher fitness is the premiss of the explanation by natural selection.

Next we will treat two logical criticisms against the theory. And then we will conclude that the principle of natural selection neither is tautological nor commit *petitio principii*. However we must compensate these favorable answers with indefinability of fitness in the theory.

Finally, using above results, we will try to answer how we should think favorable variations and what the future theory of natural selection should be. Our tentative answer is as follows: we should separate variation, fitness and adaptation from the principle of natural selection and study them independently, and then we might have an explanation by the theory.

* 慶應義塾大学文学部助教授（哲学専攻）

1.

今世紀に入っての生物学発展の推進力は Watson-Crick の DNA 二重らせんモデル以後の分子生物学の確立にあった．方法上の側面に注目するならば，その推進過程は還元主義に基盤を置いた理論と実験・観察による検証という物理化学で常識となった方法が生物学の領域でも適用できることの実践であった．生物学独自の法則に挑んだ Delbrück の夢は消えうせたが，それは失望ではなく勝利と考えられた．

このような中で進化論も当然ながら多くの変遷をくぐり改変されて来た．その結果が現在の総合説 (Synthetic Theory) である．それはダーウィンの進化論（=自然選択説）と遺伝学の総合を目指していた．総合説が成功か否かは（少なくとも現時点では）自然選択がいまだ生物学による判定の範囲外にあることで断定できないが，最近の断続平衡説，分子の中立進化説，分子駆動説等の提唱は総合説での自然選択重視の改変をせまるものであるという印象を与えている．その上，進化論と結びついた動物行動学や社会生物学は，かつての進化論同様，人間理解に新たな問題を生み出している．

ここでは自然選択と，その結果と考えられている適応に焦点をあて分析するのがねらいである．科学史的解明は現在も進行中であり，この方面でもダーウィン讃美一辺倒の時代は終焉に近づいているようにみえる．私たちの関心は自然選択説の論理的側面にあるが，それのみでは進化論特有の歴史的経緯が消えてしまうことを考え，2では Gruber の研究をもとにダーウィンの意図した自然選択説の形成を明確にし，その上で現在の定式化を3で述べてみたい．2と3で自然選択説の論理構造の変遷を明らかにした上で，4ではその問題を二例扱い，5でその解決への試案と将来への展望とを考察してみよう．

2.

最近,「キリンの首」,「ダーウィンに消された男」が翻訳され，これらは「進化論も進化する」で話題となり，ダーウィン神話の崩壊を引き起こしつつあるようにみえる.[1] たとえそうであっても，ダーウィンの進化論を知るには彼がどのような経緯で自然選択説を掌中に入れたかを知ることがまず必要である．その意味で Gruber のダーウィンのノートを中心とした丹念な分析は大いに参考となる.[2] ただ私たちの関心は，一つの科学理論の構築に際しての研究者の心理的様相をさぐるという Gruber の主題にはない．定式化の背後に隠れているモーメントは何かという点にある．これを明らかにすることで現在の自然選択説理解との関連がつくと同時に問題点も浮び上ってくると思われる.

その前に正統的なダーウィン解釈をまずみておこう．彼の自然選択説の構成についての正統的理解は決して誤ったものではないが，余りに整備され過ぎていて，いわば解析力学からニュートンの当初の概念構成を知ろうとするようなものである．とはいえ，後に言及することになるし，以下の Gruber 解釈とは相補的な意義を持っている．Ruse, Hanson に従うとダーウィンの説は三つの経験的命題と二つの演繹から成立している.[3]

① 集団の個体数は急速に増加可能（=多産）.

② 集団の個体数は比較的一定している.

①，②の一般な経験的命題から次の演繹が出てくる.

(1) 増加の潜在力がありながら個体数が一定なのであるから，そこには生存闘争が起こっている.

③ 自然界では変異が生じ，そのあるものは子孫に伝わる.

この経験的命題と(1)から第2の演繹がなされる.

(2) 生存闘争の中で遺伝的変異が生じるなら，生存の機会を増す変異を持つ個体が生き残る．つまり，自然選択が起こる.

上述の演繹は文字通りの意味ではない．特に(1)は①と②とから考えられる可能性の一つに過ぎない．集団がある環境でそのサイズを一定に保つ自己調節能力を持つかも知れないのである．これに対し，もし(1)を認めるならば，(2)の蓋然性は高い．それは，自然選択が遺伝と生存闘争によって始めて特徴付けがなされるからである．

今一点注目しておきたいのは，①と②から(1)を得る過程が現在の生態学の内容に，③が遺伝学に対応し，それらの総合が(2)で得られている点である．生態学的事実と遺伝学的事実の両方を契機として自然選択説が構成されていることがわかる．

さて，自然選択説形成の核心を Gruber の本をもとにみてみよう[(4)]．「種の起原」の最初の数章には変異に関する記載が極めて多い (Darwin〔1〕)．その理由は，事実としての変異の存在を強調したいためである．読み方によっては変異の起こる原因を追及する試みがまだ放棄されていないようにもみえる．実際，ダーウィンの出発点は多様な適応的変異がどのようにして生じるかという問題にあった．Lyell 流の斉一的な自然変化にともなって変異の生じることを説明したかったのである．そこでは変異は説明されるべき事柄であった．被説明項としての変異と自然選択との関連が不明であったため，自然選択にはダーウィン以前の考え方，つまり，劣ったものや奇型の排除という消極的な役割しか与えられていなかった[(5)]．自然選択はそれ故適応とは独立した概念であった．ダーウィンの苦悩と苛立ちは適応的変異と消極的自然選択から分岐的な変更を伴う由来(descent with modification) をどのような説明図式のもとに描くかにあった．この苦悩と苛立ちは次のような配置転換によって解決される．適応的変異を変異と適応に分離し，変異を被説明項から説明項に移行し，適応と多様性を自然選択の結果に転換する．このことによって，自然選択は進化論の中で積極的な，多様な適応を生み出す創造的な役割を演ずることになる．変異と多様な適応に対するこの扱いの変位がダーウィンの自然選択説の骨組を決定

したのである．説明されると考えられていたものを説明するものと帰結に分離するという論理的再編成，そしてその結果としての自然選択概念の微妙な変更，この組換えがダーウィンに今日の栄誉を与えることになったのである．さらにここに多産が絡んでくる[6]．集団の個体数調節は生存闘争によってなされるが，この生存闘争は自然選択が働く手段なのである[7]．こうして自然選択は適応を生み出すのみでなく，個体数調節にも働いていることになる．ここに彼の理論の中で自然選択の占める役割が増大していった理由がうかがえる．変異，集団のサイズ決定という当時よく解明されていなかった点（これらは現在でも十分にわかっている訳ではない）をそのまま残しながらも，変異は選択の前提に，個体数の一定性は自然選択の働き方に位置づけられることによって理論としての体裁を獲得できたのである．一方，変異と個体数に関する曖昧さは自然選択の創造性に吸収されることで論理上の帳尻が合わされる．ダーウィンの本意は別として彼が遺伝学の正しい知識を欠き，生態学の精確な知識を十分に持っていなかったにもかかわらず現在でも通用する説を提出できた理由はここにあったといえよう．

ここで重要な点は自然選択概念の変化である．自然選択に進化の要因を託したことで論理的に整合的になったとはいえ，役割の増大で経験科学としての実証は一層困難になっていくという肝心の点が残ってしまう．選択という一見単純なメカニズムが長期間に渡って不断に働くということだけで，私たちの周囲の複雑・精妙で多様な適応の形態や行動を説明できるのかという疑問の上に，個々の動植物の適応的な進化を具体的な自然選択の働き方を見出すことで説明するという実証レベルでの疑問が付加されることになる．この実証は自然選択を単に劣悪なものの除去と規定してさえも困難なことである[8]．まして，創造的プロセスとしての自然選択の具体例を見出すことは尚更である．この厄介な遺産は当然次代の再定式化において影響を及ぼさずにはいない．次のようにこの節を要約し，次節以降その

影響を考えていこう．

ダーウィンは適応的変異を説明する代りに，変異と多産を説明の前提に置き，適応と多様性を自然選択の結果として説明しようとした．そのため自然選択は創造的となったが，その創造的働き方については長期間に漸進的に働き，その効果が次第に蓄積されていくという一般的特徴付けしか述べなかった．

3.

遺伝のしくみが進化論の構築に重要であることは既にダーウィンも切実に感じていたことであったが，不幸にも彼はMendelの仕事を知らなかった．ダーウィンは変異の理解のために遺伝の機構を知りたかったのである．現在では分子レベルでダーウィンの希求は実現されつつある．衆知のごとく，遺伝学には二面がある．それはMendel以来，Fisher, Haldane, Wrightによって形成された集団遺伝学という数理統計的側面と，Morganに始まる遺伝の実験的，生化学的側面である．総合説が総合の際に選択したのは集団遺伝学の方であった[(9)]．自然選択に真剣に取り組んだのは確かにMorganではなくFisherであった．多くの進化要因が新たに加えられ総合説が完成されたが，それらが自然選択の核心を変えた訳ではなかった．突然変異，遺伝的浮動，地理的隔離等の要因が列挙されたが，それらはMonod流にいえば偶然の要因であり，必然の要因は自然選択がすべて引き受けるのである．この総合説による進化論の再編成は，熱力学と統計力学の関係に酷似している．熱力学もダーウィンの説もその規範は古典力学にあった．最初は仮説的な原子と遺伝因子を基礎に，後に物理的実在としての原子と遺伝子についての確率統計的現象として扱う統計力学と集団遺伝学，むろん，この対比は両者の間の差異を隠してしまっているが，総合説の意図はこの再編成が可能であることの青写真であったといえよう．

さて，本節の主題である現在の自然選択説の定式化に進もう．とはいえ

標準となる定式化が確定している訳ではないので，材料として Lewontin のものを考えてみよう.[10] 以下はあくまで自然選択についてのみで，進化の一般的定式化でもないし，個々の具体的な選択のモデルでもない.

(1) 変異の存在

(2) 遺伝の原理

(3) 自然選択の原理

まず，種のメンバー間には形態的，生理的，行動的な差異がある，というのが変異の存在である．この差異の一部が遺伝し，従って，子孫はその祖先に似ることになる．これが(2)である．(3)は適応度 (fitness) の差が選択の原因となることを示している．(適応度については後に詳しくみる.) (1), (2)の解釈を広げることで現在知られている進化の要因を，統計的な要因を除いてすべて含めることができる．従って，(1), (2), (3)で進化のための条件は，ここに統計的要因を含めることで形成できる．そしてそれらがすべて自然選択が働くための前提として扱えるような構造になっている点に自然選択の進化論での特権的地位が保証されている．これで種の多様性の方は変異の蓄積的遺伝と選択による固定化で得られたことになる．しかし，これのみでは適応 (adaptation) の説明はできない．無理に自然選択と適応を結びつける必然性はどこにもないのであるが，もし両者を関連付けようとすれば，そのための一方法として，例えば，

(4) 生存闘争の原理

が必要となってくる．ダーウィンの見事さは(4)の導入によって選択が適応を結果するよう働くようにした点にあるが，適応と切り離すことで別の定式化も可能である．例えば，

(4)′ 競争者排除の原理＋棲みわけの原理

を考えることもできる．2でみたように(4)は生態学的な原理であった．生態学の進展によって，現在では一般的な原理として自然選択の modus operandi を定める代りに，個々の問題に応じて適宜定めているのが実情

である．ここで重要なのは，どのような原理を定めるかではなく，自然選択の働き方を定める条件が必要であるという点である．そこで，

(5)　自然選択の作用条件

というシエーマの形での項目を加えることにしよう．もし(5)がないと，選択の方向が定まらず，極端な場合には全くの偶然に支配されることになり，選択の本来の意味さえも失われてしまうからである．(5)を置く代りに(3)の中に働き方も入れてしまうことは可能である．（少なくとも現在の遺伝学ではそうなっている．）後でみるように実際は(4)と(5)は独立ではない．既述のダーウィンの正統的解釈では自然選択が生存闘争を前提にした上で演繹されていることからも論理的に独立ではないことがうかがえるであろう．ともあれ(5)の真意は自然選択の働き方の設定なのであり，あたかも力学における幾何学の役割を果しているのである．(4)を絶対的に主張する代りに，場合に応じて変る(5)を置くという違いはあるにしろ，座標系を定めることで運動方程式が表現されるように(5)（又は(4)）によって自然選択の作用方式が決まるのである．[11] そしてその方式は適応度によって操作可能となる．

次に自然選択を定式化して詳しく眺めてみよう．自然選択は差異のある繁殖とも呼ばれているが，書き下してみれば次のような条件法の形になる．

(6)　a が b に対し有利であれば，a は b より生存におてい成功をおさめる．

これが原形ともいえる内容であるが，遺伝学の術語で書き直すと，

(6)′ a が b より高い適応度を持つならば，a は b よりより多くの子孫を残す．

となる．ちなみにダーウィンの元来の定義では(6)に，a が b より不利であれば，a は絶滅に至る，ことが加えてある（〔Darwin〔1〕〕）．

まず問題は，(6)，(6)′での a, b が何を指すかである．ダーウィンの場合は明らかに a, b が個体を指していたのであるが，現在では a, b は一意

的に個体ではなく，遺伝子でも集団でもよいように考えられている．選択の単位は何かという問題は今でも議論のあるところであるが，当面の議論にはその可能性の範囲を個体に制限せねばならない理由はない．[12] 遺伝学の教科書に従うならば，適応度は遺伝子又は遺伝子型に対して（対立遺伝子の各組について）相対的に定義される．そして選択はそのような遺伝子を持つ個体を通して働く，よって，(6)′の前件の a, b は遺伝子，後件の a, b は a を持つ個体，b を持つ個体ということになる．

次の問題は，有利さ，適応度である．ダーウィンの場合，有利さは生存闘争に勝つことで決められた．有利さの度合は今では適応度で測られることになっているが，では適応度どのように考えられているのか．遺伝子 a の遺伝子 b に対する相対的な適応度は a を持つ個体の生存率と繁殖率の積の平均と b のそれとの比である，と定義される．簡単にいえば，どの位子孫を残せるかの相対的な比率である．この定義は一応具体的に値を求めることができるという意味で操作的になっているが，それでも多くの条件を定めないことには計算は困難である．実際上は直接値を定める代りに，パラメータにしたままでモデルを作り，対象との対応から推定する方が多い．従って，操作的定義として問題になるとすれば，実測という意味でではなくモデルの中で操作可能か否かという意味でである．適応度への従来の批判の中で操作性に関するものはややもすると実測可能性に向けられ過ぎていないでもない．さて，適応度は尺度であるから，測られるもの，すなわち，適応 (fitness) は何かという問題が続いて生じる．適応度の定義から適応とは子孫を残すことができる能力ということになるが，子孫を残すことはある能力の結果であって原因ではない．この能力の生物学的具体化については現在一致した見解は得られていない．その上，社会生物学や適応戦略論の発展で Levins の適応度セット，Hamilton の包括適応度 (inclusive fitness) 等が加わり，適応概念は一層多様化されてきている（〔巌佐〕，〔Maynard Smith〕）．

この節では現在の自然選択について述べた．変異のレベルを遺伝子に置き，遺伝子のレベルから選択の働き方をみていくという点でダーウィンとは違うが，選択の役割は同じである．つまり，変異が前提にされ，有利さが自然選択の原理に組み込まれることで自然選択の創造性が生じる．

4.

ここでは3での自然選択の定式化に関連する問題の例を二つ扱ってみよう．それらは自然選択の定義がトートロジーか否か，二つの適応(fitnessとadaptation)である．むろん真に重要なのは生物界の一過程としての自然選択，進化の要因としての自然選択の考察である．自然選択そのものへの批判は Agassiz 以来，Goldschmidt，中立説，今西進化論等々さまざまある．批判のスペクトルも自然選択の全面的否定から部分的肯定まで多岐にわたっている．生物学的検討から全く独立に論理的検討をすることは実際には意味があるとはいえないのであるが，批判の幾つかが論理的混乱から生じていることを考え，まずトートロジーの問題から入っていってみよう．

3節の(6)′がトートロジーであるという主張は，適応の定義を(6)′の前件に代入することで，

a が b よりより多くの子孫を残せるならば，a は b よりより多くの子孫を残す．

というトートロジーが得られることからなされている．又，別の形では，自然選択の別の表現である最適者生存 (survival of the fittest) を使って，最適者とは生き残ったものと定義されるから最適者＝生存者でしかない，と主張される．こうしてトートロジー論者の主張は，自然選択の原理は自明だが無意味であるということになる．

トートロジー論者の中にも，トートロジー故に自然選択の原理は正しいとするものと，トートロジー故に自然選択の存在を否定するものがいる．ある数学理論の定理の全体はその理論の公理を前提とするならトートロジ

ーの集合である．自然選択の原理もそれ故，数学理論と同様一般的妥当性を獲得できるというのが前者の立場である．確かに公理を前件にし定理を後件にした条件法はトートロジーである．が，公理そのものはトートロジーではない．トートロジーではない故に数学的に要請されるのである．従って，自然選択の原理もそれ自身がトートロジーであれば，原理として要請する必要はどこにもないのである．トートロジー故に正しいのではなく，トートロジー故に不要なのである．それ故，そこから自然選択の否定を主張する後者の立場がでてくる．これについては定式化に伴う曖昧さの故にトートロジーのようにみえるだけであることを以下に述べてみよう．(13)

彼らの主張は，適応度の定義が経験科学である進化論の中でなされるためには操作的になっていなければならないし，その条件を満足し妥当性の高い定義となると子孫の数しかない，という前提に基づいている．が，この定義では前にみたようにトートロジーになる．従って，その主張を正確にいえば，操作的でかつトートロジーにならない適応度の定義はないということである．ところで，(6)と(6)′では「有利さ」が「適応度」に置き換っているが，これは有利さと適応度が同一であることを意味している訳ではない．適応度は尺度である．気温や体温が実数値で表わされても，気体や身体の状態そのものではなく状態の指標に過ぎない．又，身体の状態の指標は体温だけでもない．有利さと適応度の関係もこれと同じである．有利さを測る尺度として適応度が現在使われてはいるが，だからといって適応度＝有利さではない．「38°C 以上なら身体の状態は異常である」という文は，38°C 以上の体温の身体を異常状態と定義すればトートロジーとなるが，誰も上の文をトートロジーとは考えない．その理由は，38°C 以外に異常状態を調べる方法があり，38°C はその一つの指標でしかないからである．有利さと適応度について事態を少々複雑にしているのは，有利さとは何か（＝適応度は何の指標か）についての内容が貧弱で，そのため有利さの結果である子孫の数をそのまま有利さの指標にしている点である．

有利さの内容については次節で考えてみよう．以上のことからトートロジー論者とは反対に肯定的答を得ることができる．ただ現時点で私たちが払わなければならない代償は，有利さの内容についての一致がないためそれを無定義のままに残しておくということである．有利さが一般的に定義できるということは絶対的適応度が定義できるということである．どんな理論もそれ自身内では定義できない語を含んでいるが，形式的には有利さが自然選択説でのこの語にあたると考えられる．これは Williams がダーウィンの進化論の公理系を作った際にとった方法であった（〔Williams〕）．

一方，有利さに頼ることなく適応度のレベルでトートロジーに陥ることなく考えられないかという試みの一つが Mills と Beatty によってなされた（〔Mills & Beatty〕）．彼らの意図は実際の繁殖率と生存率の代りに fitness を傾向性 (propensity) と考えようというものである．これは確率の傾向性解釈にヒントを得たものと思われるが，傾向性にすべての問題を移行させただけであり，能力と同様現場の生物学者にとっては不可思議な研究対象が又一つふえることになってしまうだけである．(14)

以上でトートロジー問題は終ることにする．「有利さ」を無定義とすることでトートロジーではないという結論を一応得て次の問題，二つの適応に話を転じよう．

adaptation, fitness いずれも適応と訳されている．遺伝学では主に fitness が，生態学では主に adaptation がそれぞれ適応として論じられている．両者の違いは生物学の用語辞典等で調べても今一つ判然としない．(15) が，既述のように自然選択説は fitness を使って adaptation を選択の結果として説明しようとするものであった．すなわち，自然選択は個体間の fitness の差によって働き，選択の結果 adaptation を獲得するのである．この関係は言語上は fitness が説明項，adaptation は fitness を使って説明される被説明項という形で反映されることになる．adaptation が選択の結果であることと 3 節の(6)′ を結びつけると，

(6)″ a が b より高い fitness を持てば，a は b より高い adaptation を持つ

という文が得られる．(6)″ は見方によってはトートロジーとも受取られかねない文であるが，これが Gould, Lewontin によって適応主義 (adaptationism) と非難される考え方（社会生物学や適応戦略論の前提）の基本にあるものである（〔Gould & Lewontin〕, 〔Lewontin〔2〕〕）．(6)″ の奇妙さはトートロジーというより，論点先取の誤りを犯しているのではないかということからきている．fitness と adaptation が同じ意味内容を持っているとすれば，説明されるべきものを使って説明しているのではないかという危惧である．これは自然選択説の説明の構造と範囲にかかわるという意味で前のトートロジー問題よりははるかに重要である．fitness と adaptation は重なり合う意味内容を持つが論点先取にはなっていない．しかし，自然選択の原理はそのために制限を受けることになる，という結論を以下説明していこう．

Kettlewell の有名な工業暗化の例から始めることにしよう（〔Kettlewell〕[16]）．ここでは工業暗化が自然選択の結果か否かの真偽は問わず，自然選択説での説明の典型という意味で使うことにする．今，黒い羽のガが白のそれより媒煙で暗化した環境では鳥の餌になりにくいという点で有利なことがわかったとする．暗化した木の幹に黒い羽のガがより適応(fit)しているということである．と同時に，ガの羽の黒化は実は説明されるべき暗化した環境への adaptation でもある．この例では説明の前提となる変異＝黒い羽と，説明される adaptation ＝黒い羽とは同じ形質である．集団内の変異型として黒い羽のガが見つかる．これは突然に集団内に出現したものであっても，集団内に既にある低い比率で存在していたのであってもいずれでもよい(変異の存在)．環境が変化し森は媒煙で暗化する．この環境の変化と選択の作用条件（今の場合はガとそれを捕食する鳥の間の生存闘争）によって選択が働き出す．この選択圧を受けながら，羽の明度が

遺伝されるということ（遺伝の原理）によって，最終的には黒い羽のガの集団となる（自然選択の原理）．実際上は集団のメンバーすべてが黒い羽を持つ訳ではなく，その比率がある一定値に近づく．そして白い羽と黒い羽がある比率で固定化される場合，これは多型現象の簡単な場合であって選択の作用の別の問題を含んでいる．[17] ここでは集団の性質として黒い羽が最終的に固定化されるということで自然選択の基本的な作用を理解するのに十分である．上の説明は，有利な変異型を持つ個体が選択圧によって次第に集団内での割合を増していき，最後にはその変異が集団の適応的形質として固定化する，ということの遠回しの表現に過ぎない．この要約文の中には説明の際の論点先取はどこにもみられない．そして(6)″はこの要約文の要約なのである．従って，(6)″が論点先取を犯しているという危惧を持つ必要はない．Kettlewell の例をさらに単純化すれば事態は次のような確率の練習問題と同じことになる．黒玉と白玉が 1：100 の比率で多数個箱Aに入っている．別の箱Bには黒玉と白玉が 2：1 の比率で多数個入っている．Aから無作為に玉を取出し，それが黒玉ならそのままAに戻し，白玉ならその玉の代りにBから無作為に取出した玉をAに入れる．多数回の試行後，箱Aの中の黒玉と白玉の比率はどうなるか．（解答は読者に考えていただきたい．）玉の色が形質，黒玉が変異型，試行が選択作用という訳である．試行の前後で黒や白という形質は変化しない．試行には黒玉と白玉の取出しに関しバイアスがかかっているが，これが選択圧である．この例は選択の黒玉に対する積極的役割を表わしているが，箱Aの黒玉と白玉の比率を逆転させ同じ試行をすることにすれば白玉に対する消極的役割を表わす問題が得られる．

以上の例は集団遺伝学の粒子論的性格を少々誇張したものである．変異として取出された形質とそれに対立する形質の有利さに関する拡散度の違いが最終的に集団全体にどのような変化を生じさせるか，というのが選択のしくみなのである．ではダーウィンが望んだ選択の創造性はどこにある

のであろうか．上の二例では有利な変異が出発点となっている．そしてこの有利な変異とは個体レベルでの適応（fitness, adaptation どちらでもよく，上の二例では最初から決定している）であり，それを使って集団又は種のレベルの適応を説明するところに創造的役割をみることができる．この創造性とは説明のレベルでいえば，進化の過程で種が獲得した形質をその種のメンバーの形質に還元し，自然選択の原理を使って総合することができるという意味での総合可能性を意味している．ただこの総合はKettlewell, 黒玉と白玉の例では表わされていない要素を含んでいる．それは集団のサイズと環境との相互作用が有利さの変化に関連している点である．少数の変異の有利さとその変異体が増加した際の有利さの間には違いがある．捕食者－被食者系に見られる周期変動が有利さについても存在するかも知れない．この意味で前例を単純に普遍化して有利な変異がそのまま集団全体へ固定化されるとするのには危険がある．注意点は，選択は形質を変えることはないが，有利さを変える力を持てるということである．選択による説明が過去遡及的な場合(今まではこれがほとんどである)は最初の変異の有利さは結果の適応（adaptation）から推定している．ヒトは直立二足歩行という能力を持つが，それはヒトの祖先のある個体がある時点で直立二足歩行という変異型を持ち，それが有利である環境の中で選択によって新しい集団を形成することになり，それが現在のヒトとなる，という現行の説明方式がこうして得られるのである．

以上のことから自然選択説の説明には論理上の破綻はどこにもないかのような印象を持ちそうであるが，果してそうなのだろうか．適応の説明に自然選択の原理を使う典型的な場合（上記二例）は有利な変異が前提されており，そのため局所的な適応から種全体の適応へとスムーズに移行できた．では前提となる有利な変異，すなわち個体レベルでの適応は何によって説明されるのであろうか．獲得された適応形態や行動からそれを局所化する以外にないのであろうか．今まで述べてきたような自然選択説の中に

その答はない．それは直立二足歩行がどのように集団に定着してヒトを形成したかの説明の枠組を与えてくれるかも知れないが，直立二足歩行がどのように生じ，どのような有利さを持っていたかについては何も語ってくれない．最初のヒトにとってどのような意味で有利であったかは私たちにとってどのような意味で有利であるかとは必ずしも同じではないのである．トートロジー論者への批判を成功させた代償は有利さを無定義にしておくことであったが，ここでの代償も又有利な変異を前提するということになる．

この節では自然選択が実証可能か否かという問題には口を閉ざしたままで説明としての条件を満たすか否かを二つの例について扱った．結論は肯定的であるがいずれの例でも条件付きであった．最初の例からは有利さの存在が，次の例からは有利さの意味付けが残された．この条件を次の節の手懸りにしてみよう．

5.

4節では二つの論理的問題を扱っただけである．そして変異の有利さが無定義のままに残された．この変異の有利さという点に自然選択説の核心をみたいのであるが，果して二例からそうしてよいのかという疑問が残る．これは今の私たちには詳しく論ずる余裕はないが，変異の存在と機構は遺伝学の，変異の意味内容は生態学の主要課題であることは現在までの生物学をみれば明らかであろう．ダーウィンが最初に持った適応的変異への疑問は，彼以後形を変えてではあるが現在の生物学の問題として甦っているのである．この節では変異とその有利さに焦点を絞って自然選択説の今後を考えてみよう．

De Vries の突然変異説に始った変異の研究は Morgan 一派のショウジョウバエ研究を通して古典学説と平衡学説の対立，タンパク質多型の問題，中立的変異，そして DNA の大規模な組換え等にみられるように遺伝

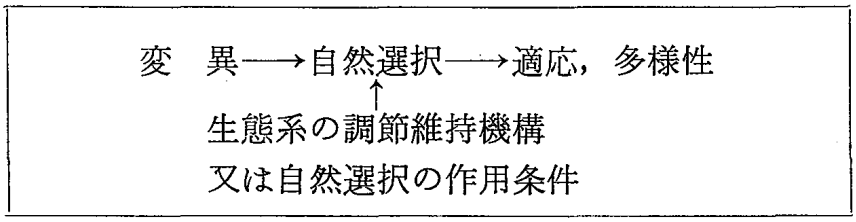
学の主要な研究対象となっている．変異の種類，発生，機構の研究は分子遺伝学そのものを活性化し続けてきている．DNA，タンパク質，細胞レベルでの研究成果から進化論の再構成が始まっている．例えばその成果の一つが分子時計である．分子レベルでの変異速度の一定さを利用してそれを計測の時計として使い進化の速度と分岐を探ろうというものである．(18)

一方，今世紀後半の生態学，動物行動学等の進歩にも顕著なものがある．表現型としての生物の変異の意味の研究として最適化理論，ゲームの理論等による数理モデルが多数提出されている（〔巌佐〕，〔Maynard Smith〕）．ここで意味という語を使うのはふさわしくないかも知れないが，あえてここに事実と意味の接点をみたいのである．生物の定義である生存と増殖のための工夫という比較的その内容を確定できる故に意味として扱っても障害とはならないでろう．遺伝子，個体，集団又は種それぞれのレベルに応じて変異の意味も違ってくるであろう．生存と増殖のための工夫は周囲の生物世界に目をやれば，決して一つの工夫ではなく無数の工夫があることを観察できる．生存と増殖が異なる環境でなされる限りそれぞれ違った問題を解決せねばならない．それぞれの種にとっての適応とは共通の解決方法を具体化した生活世界のことでもある．そして生存と増殖のための異なる工夫が入り込んだ生態系の維持には，それら各工夫を統合する別の工夫が必要となってくる．生存闘争を今一度思い出してみよう．生存のための食物，増殖のための多産，そして食物と多産のバランスを保持する工夫である生存闘争．このようにみると生存闘争とは生態系の調節維持の工夫の一つと考えられる．有利さとは生態系の調節維持機構によって決まってくるのである．aがbより有利であるとは，aの生存増殖機構がbのそれよりa, bを含む生態系の調節維持機構でより許容度が高いということである．これはあくまで一つの見方に過ぎないが，この見方にたつとaがbより有利な状態は生態系の微妙な変化で大きな影響を受け，有利さの逆転さえ可能となり，時間的に不安定なものとなるだろう．有利さが微妙なバ

ランスの上に立っていることから，それによって働く選択の過程も一様なものではなくなる．その働き方は選択論者が考えているより屈折した不安定なものという像が浮び上ってくる．そして選択の結果が適応であると単純に結論できないことにもなろう．

以上のことから示唆したいのは，変異の機構と意味は今盛んに研究されているが，それを推進すると共に自然選択説と結びつけることで新しい可能性が開かれるのではないかということである．Hardy-Weinberg 均衡を破ることで選択が働くのであるから，均衡を破る最大要因である変異に焦点を当てることは当然のことでもあるのだ．

ここで次の図を見ることにしよう．



ダーウィン，総合説いずれの自然選択説でも上図の矢印が普遍的であるとの想定のもとに多様性と適応を説明しようとする．説明の一貫性を保とうとすれば，有利な変異を前提に残さねばならず，有利な変異の説明の枠組は与えられていない．ここで一度矢印の結びつきをすべて解体してみてはどうだろうか．変異を選択から切り離し，適応，多様性も独立させてみてはどうか．自然選択を遠隔原因に使って説明することを中止し，近接原因だけで選択以外の項目を眺めるということである．これは決して選択を否定している訳ではない．ダーウィンを悩ませた眼を例にとってみよう．眼は単なる自然選択の結果としては余りに精妙な器官であり過ぎる．精妙な眼がどのような選択過程を通して得られたのか想像もつかないところに悩みがある．上の提唱は選択を考慮から外して，他の項目について調べることを優先させるということである．そのために眼についての解剖学，比較解剖学，眼科学といった特定分野の研究から，文化や社会といった分野ま

での動員が必要となってこよう．もしそのような企画が実行され，変異，適応，多様性がより精確になれば，そこから有利さの種々な案が推測でき自然選択の過程の説明が結果として浮上してくることになる．前の工業暗化の例では adaptation の形態から黒い羽がそのまま有利さと推測されたが，それで羽の暗化についての選択による説明は完結するのである．（その正しさの実証は別問題である．）提唱を言い直せば，ある形質の選択過程を問うのではなく，その形質の変異のしくみを多面的に問うことが必要なのである．そして変異の意味として有利さを集団との相関関係として推測せねばならない．

上の提唱と既述の自然選択の特徴付けから次の二つの帰結が得られる．まず力学決定論を模範とした自然選択決定論は成立しない．進化の歴史を再構成する際，ともすると不明な部分は選択の作用で擬似的に説明され，進化史を選択史観でとらえがちであった．これを自然選択決定論と呼ぶことにすると，たとえ過去の進化事実であっても自然選択の原理のみでは推測さえ原理上不可能であり，それ故予測に関しても同様であるというのが私たちの主張である．確かに Kettlewell の例では有利な変異を見出せた．それはガの現在の適応様式を説明する手立があったので，そこから恐らく最初の変異体も同様の有利さを持っていたにちがいないという推測ができたからである．この推測がない限り選択の原理は説明としては役に立たない．変異の有利さは自然選択説によって説明されるのではなく適応(adaptation) から遡及的に推測されるだけなのである．この推測の材料は適応のみでなく生物学のすべてといってもいいだろう．それでも現状では推測できない有利さが圧倒的なのである．有利な変異体がたとえ発見されたとしても，それはせいぜい遡及的に推測された仮説の検証の一例としての意味しか与えることができない．有利さは現在の適応からの推測に過ぎないからである．こうして，自然選択説が有利な変異を無定義のまま残す以上，その範囲内では過去に関して推測さえできないことになる．予測に関して

は事態は少々異なる（力学と違って時間は可逆的ではないのである）．有利さは子孫の数で測られることになる．が，適応度と有利さの間の距離は余りに離れていた．体温と身体状態の間にみられる因果関係は現在適応度と有利さの間にはない．そしてこの因果関係を見出すことは自然選択説の中ではできないのである．適応と有利さの過去についての推測例を参考にして，さらに推測してみるという不確かな試みを信頼せざるをえないのである．

次に，変異の有利さにはレベルがあり，部分的に相互還元が可能かも知れないが相補的に扱わない限り有利さは把握できないことを簡単に示そう．アミノ酸やタンパク質の化学構造の安定性や結合の強さから，遺伝子の複製能力，細胞の分裂能力，代謝，個体や集団のシステムとしての能力に至るまで種々なレベルでそのレベルでの有利さを見出せる．変異の生じたことはそれぞれのレベルでそれぞれのの理由で判定できるかも知れない．が，各レベルで有利さと呼んでいるものを決定するのはそのレベルだけではできない．適応から変異の有利さを推測する場合はその典型である．そこでは種のレベルの適応から個体のレベルでの変異の有利さを推測するのである．有利さの決定後にそれを分子レベルで説明し直すことはできるが，その逆ではない．変異の還元主義的追求と有利さの総合主義的追求が相補的に組合わされることで変異の有利さに到達できるのである．この構図の無視が DNA 万能の考えや社会生物学による人間理解への無批判な肯定を生むことになるのである．[19]

私たちはダーウィンから始めたが最終的に到達した有利な変異はダーウィンが悩んだものと同じである．同じ術語でも概念としては大きな違いがあることは今まで示してきた通りである．そして次のような結論を得た．有利な変異を近接原因で十分に説明することが結果として自然選択のモデルを与えてくれることになる．現在の変異の機構と意味の研究をこのような配置で見直すことが今必要なのではないか．その結果自然選択説が否定

されることになったとしてもそれは不幸なことではない．今まで実験室内，自然の中で選択の実証例ということで多くの結果が出されながら確証が決定的でないのは意外とこのようなところに理由があるのかも知れない．

以上のこと，そして自然選択説が進化の説明の多くの方策の一つに過ぎないことを考えると目的地は無限に遠いようにみえる．しかし，だからこそ一層私たちの好奇心をかきたてるのである．

注

（1） 元来進化論というとダーウィンの進化論が考えられるのが常である．が，近年総合説の見直しが求められ，非ダーウィン的な進化の研究が盛んになりつつある．この動向は以前の思想のレベルでの反撥ではない．本文の三著作はこれを一般的に解説したものである．文献を参照．

（2） Gruber の本はダーウィンが自然選択説を構築する過程とその際の心理を彼のノートを中心に詳細に研究したものである（〔Gruber〕）．なお，翻訳は一版を底本にしている．

（3） 〔Ruse〕,〔Hanson〕にほとんど同じ定式化がある．ここでは両者を参考に字句にとらわれず表現した．この定式化は上記二人の考案ではなくダーウィンを素直に解釈すれば得られるものである．

（4） 以下の記述は〔Gruber〕第5章による．

（5） 自然選択を消極的にみる立場はダーウィン以前のみでなく，以後も根強く残り現在まで続いている．Muller と Dobzhansky の間の古典学説と平衡学説の対立は自然選択をどうみるかの対立に基づいていた．この経緯については〔Lewontin〔1〕〕,〔Kimura〕を参照．

（6） 〔Gruber〕では超多産となっている．

（7） 「種の起原」では自然選択と生存闘争の関係が以外と明瞭でない．生存闘争が自然選択の手段であるという表現は〔Darwin〔2〕〕（これは彼が出版したものではないが便宜上彼の名をつけておく）の生存闘争の節（pp. 172–212）で使われている．そこでは生存闘争を戦争状態の自然とも表現している．

（8） この辺の事情は〔Lewontin〔1〕〕,〔Kimura〕参照．

（9） 総合説の完成は1960年前後であり，その後の分子遺伝学の急速な進歩によって今では遺伝学の両側面を考慮した総合説に変っている．

(10) 以下の定式化(1), (2), (3)は〔Lewontin〔3〕〕と同様．彼は(4)を仮定するが，彼の趣旨はダーウィン説の現代的再構成にあるからである．

(11) 生存闘争を含むような形で(5)を定める一般的原因を見出せればさらによいのであろうが，現在それは定かでない．5節でこれを生態系の調節維持機構として考えてみる．

(12) 今少し正確に述べるならば，選択の単位が論じられる場合，どれでもよいというよりそれらのうちのどれかという議論のされ方が多い．一般的見解では本文で以下述べられているように，a, b はいずれでもよいが選択が直接に働く対象は個体である，ということになる．これが選択は表現型を通して働くということの内容である．

(13) トートロジー故に自然選択説に対し否定的見解をとる代表例は〔Bethell〕である．又，適応度は有利さの尺度であって有利さそのものではないことの詳述は〔Rosenberg〔2〕〕を参照．

(14) この主張は基本的には〔Rosenberg〔1〕〕の批判と同じものである．

(15) 用語集，辞典によって僅かな違いはみられるが，fitness と adaptation がどのような状態を指しているかについての区別の基準を述べているものはない．むろん，fitness は遺伝子，遺伝子型に，adaptation は個体以上のレベルに主に使われるという違いはある．〔Dawkins〕でも両者が論じられているが別々になされ，関連付けはない．辞典の例としては〔Medawar & Medawar〕参照．

(16) ここでは〔Kettlewell〕の結果についての検討ではないので言葉使い等はわかりやすい表現にしてある．

(17) 多型とその集団内の保有機構は注(5)の自然選択の見方と関係している．これは〔Lewontin〔1〕〕に詳述がある．

(18) この試みは従来の地質学・古生物学的方法に代って強力な武器になりつつある．分子レベルでの変異の研究が応用されて成功した一例である．ヒトに関しても成果が上っている（〔Gribbin & Cherfas〕,〔長谷川〕）．ただこの方法の大前提には分子の中立進化説（〔Kimura〕）がある．

(19) この文脈では個人にとっての意味と集団にとっての意味の違いを無視し，集団のレベルから個人の行動を説明する点に社会生物学への批判が出てくる．

References

Bethell, T. (1976) Darwin's Mistake, *Harper's Magazine*, 70–75.

Brackman, A. C. (1980) *A Delicate Arrangement*, Times Books.

(訳)「ダーウィンに消された男」羽田・新妻訳，朝日新聞社，1984.

Darwin, C. 〔1〕(1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, 6 th ed. 1972, Murry.

(訳)「種の起原」(上，中，下) 八杉訳，岩波書店，1963.

Darwin, C. 〔2〕(1975) *Charles Darwin's Natural Selection*, R. C. Stanffer (ed.), Cambridge U. Press.

Dawkins, R. (1982) *The Extended Phenotype*, Freeman.

Gould, S. J. and R. C. Lewontin (1978) The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme, *Proc. R. Soc. London*, 205, 581-598.

Gribbin, J. and J. Cherfas (1982) *The Monkey Puzzle*, The Bodley Head.

(訳)「モンキー・パズル」香原監訳，ホルト・サウンダース，1984.

Gruber, H. L. (1974) *Darwin on Man*, 2 nd ed. 1981, Chicago.

(訳)「ダーウィンの人間論」江上・月沢・山内訳，講談社，1977.

Hanson, E. D. (1972) *Animl Diversity*, Prentice-Hall.

(訳)「動物の分類と進化」八杉訳，岩波書店，1975.

長谷川政美 (1984)「DNAからみた人類の起原と進化」海鳴社.

Hitching, F. (1982) *The Neck of Giraffe*, Pan Books.

(訳)「キリンの首」樋口・渡辺訳，平凡社，1983.

今西，柴谷，米本 (1984)「進化論も進化する」リブロポート.

巌佐庸 (1981)「生物の適応戦略」サイエンス社.

Kettlewell, H. B. D. (1955) Selection Experiments on Industrial Melanism in the *Lepidoptera*, *Heredity* 9, 323-42.

Kimura, M. (1983) *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge U. Press.

Lewontin, R. C. 〔1〕(1974) *The Genetic Basis of Evolutionary Change*, Columbia U. Press.

Lewontin, R. C. 〔2〕(1979) Sociobiology as an Adaptationist Program, *Behavioral Science* 24, 5-14.

Lewontin, R. C. 〔3〕(1980) Adaptation, in *The Encyclopedia Einaudi*, Milan.

Maynard Smith, J. (1984) Game Theory and the Evolution of Behavior, *The Behavioral and Brain Science* 7, 95-125.

Mills, S. and J. Beatty (1979) The Propensity Interpretation of Fitness, *Philosophy of Science*. 46, 263-286.

Medawar and Medawar (1983) *Aristotle to Zoo*, Harvard.

Rosenberg, A. 〔1〕 (1982) On the Propensity Interpretation of Fitness, *Philosophy of Science* 49, 268–273.

Rosenberg, A. 〔2〕 (1983) Fitness, *J. of Philosophy* LXXX 8, 457–473.

Ruse, M. (1982) *Darwinism Defended*, Addison-Wesley.

Williams, M. B. (1970) Deducing the Consequences of Evolution: A Mathematical Model, *J. of Theor. Biol.* 29, 343–385.