

## 自然選択説の二つの誤解——ディーム内選択は群選択か——

松田 裕之

ちまたでは、自然選択説は少なくとも二つの意味で誤解されている。その誤解は、30年前までは進化生物学者自身も誤解してきたものであったし、今なおこの誤解は完全には解決していない。また、群選択など、進化生物学における用語の使い方も、ごく基本的なところで国際的に統一がとれていない。その中には自然選択を部外者にも分かりやすく説明するための支障となりかねないものもあるので、最低限の用語の統一をはかりたい。そのため、まず、本誌に私の意見を提示し、他の方々の批判と合わせて、進化生物学に関心のある本誌の読者の議論を深めて欲しいと思う。

本稿は、まず(1)自然選択説のごく基本的な説明と、(2)自然選択説における二つの主要な誤解についての私の考えを述べ、(3)次にディーム内選択についての群選択的な説明を批判してゆく。自然選択についての一般的説明は省略するから、本稿だけでは分かりづらいと思う読者は、Roughgarden (1979) などの集団遺伝学の教科書を読めばいいし、フィッシャーの自然選択の基本定理、頻度依存選択についてよく御存知の読者は第2節から読めばよい。

### 1. 個体選択と頻度依存選択の手短な説明

自然選択説は、各個体のもつ遺伝子の数が世代を通じてどのように変化するかで数学的に記述することができる。ある遺伝子座にいくつかの対立遺伝子があるものとする。どの対立遺伝子をもっているかによってその個体の形質は左右され、形質(表現型)の違いはその個体の生存率と次世代に残す子供の数の差をもたらす。平たく言うと、増えやすい形質を発現する対立遺伝子は集団中に頻繁に見られるようになり、増えにくいものは(突然変異によっていろいろな「不利」な対立遺伝子が生じ続けるものの)廃れていく。普通、数の増減でなくその生物が属するディーム(またはメンデル集団)中の遺伝子頻度の増減によってどの対立遺伝子が生き残るかを判別する。いま、単純に1遺伝子座の2つの対立遺伝子  $A_1A_2$  を考え、 $A_1$  と  $A_2$  の遺伝子頻度をそれぞれ  $p$ ,  $q$  として遺伝子頻度の世代ごとの増減を最も簡単な集団遺伝モデルで考えてみよう。

$$\Delta p = pq[(pw_{11} + qw_{22}) - (pw_{21} + qw_{12})] / \bar{w}(p)$$

$$= pq [ \partial \bar{w}(p) / \partial p ] / 2\bar{w}(p)$$

$$\bar{w}(p) = p^2w_{11} + 2pqw_{12} + q^2w_{22}$$

ここで  $w_{ij}$  は遺伝子型  $A_iA_j$  の個体の適応度(次世代に残す子供の数の期待値)、 $\bar{w}(p)$  は集団の平均適応度である。もし  $w_{11} > w_{12} > w_{22}$  ならば、長い世代の後には  $A_2$  は駆逐される。一般に、集団適応度が最大の状態  $[d\bar{w}(p)/dp = 0]$  で定常に達する。

いま、数の増減の代わりに頻度変化を考えたが、個体数調節が働いて集団の個体数が世代を通じて一定に保たれる場合には頻度変化が重要である。密度依存性がある、個体数が少ないときに有利な形質と多いときに有利な形質があると、単純な場合には定常状態における個体数は増加する傾向にある(Roughgarden, 1979)。すなわち、できるだけ多くの個体が集団中に生存できるような形質が生き残る(K選択)。

しかし、頻度依存選択のときには事情は異なる。たとえば、集団中の性比は雌が多い方が集団適応度は高まるが、個体選択は雌雄同数ずつ産む方向に作用する。上の集団遺伝モデルに頻度依存選択を考慮すると、

$$\Delta p = pq [ \partial \bar{w}(p, \bar{p}) / \partial p ] / 2\bar{w}(p, \bar{p})$$

$$\bar{w}(p, \bar{p}) = p^2w_{11}(\bar{p}) + 2pqw_{12}(\bar{p}) + q^2w_{22}(\bar{p})$$

と表わされる。ここで  $w_{ij}(\bar{p})$  は遺伝子頻度が  $\bar{p}$  のときの  $A_iA_j$  の適応度で、 $\bar{w}(p, \bar{p})$  は集団適応度である( $p$  と  $\bar{p}$  はともに遺伝子頻度だが、形式的に区別する)。この場合、集団適応度が最大  $[d\bar{w}(p, \bar{p})/dp = 0]$  でない状態

$$[(\partial \bar{w}(p, \bar{p}) / \partial p)_{p=\bar{p}} = 0]$$

に向かう。

進化生態学(進化ゲーム理論)では、同じことを次のように説明する(メイナード・スミス, 1985)。ある形質  $s$  をもつ個体の適応度を  $\phi(s, s^*)$  とする。ここで  $s^*$  は集団の平均的な形質である(各形質の頻度により変化)。 $[\partial \phi(s, s^*) / \partial s]_{s=s^*} = 0$  の点が進化的な定常状態である。この二つのアプローチは、考え方がかなり異なるにもかかわらず、数学的にはよく似た形で表現される。これらの式は、いずれにせよ各個体の適応度の違いによる自然選択が、集団全体の適

応度を上げる方向に作用するのではなく、自分さえよければよいという形質が生き残りやすいことを物語っている。進化的に安定な定常状態とは、別の形質をとる突然変異が生じて、野生型が占める集団中では変異型は野生型以上の適応度を持つことができない(少なくとも同じ)ことを表わしている。このように、頻度依存選択が作用するときには、進化的に安定な状態と集団適応度を最大にする状態とは一致しない。前者が集団中の各形質の頻度変化を考えた個体選択を表わし、後者が「種全体の増殖率」を考慮した群選択を表わす。この両者が食い違ふとき、多くの現象は群選択ではなく個体選択によって説明できる。

個体選択説は、いまのところきわめて多くの現象を説明でき、個体選択説による予測と明白に食い違ふ現象は知られていないといっても過言ではない。ハチなどの真社会性昆虫に見られる不妊カスト(働き蜂)は自分の子を増やすという個体選択説では説明できないが、子供の代わりにやはり自分と同じ遺伝子をもつと期待される兄弟姉妹の適応度を高めている効果を考えると、説明がつく。この個体選択説を「拡張した」考え方を血縁選択説という。今のところ、個体選択と血縁選択では説明できず、個体の適応度を下げてでも集団全体の平均適応度を高めていると多くの専門家が認めるような現象は知られていない(その候補はある。両性生殖の進化である)。

## 2. 自然選択説の二つの誤解

いま、自然選択は「種の保存のために」有利な形質が生き残るのではなく、「個体適応度を高める」ような形質が(あるときには集団適応度を下げてでも)生き残ると述べた。にもかかわらず、ちまたには前者の発想、つまり群選択説の発想が強く残っている。これが自然選択説の第一の誤解である。

第二の誤解は、生存競争を過大評価し、生物は始終殺しあいをするものだという発想を生み出すものである。これを私は、「ゼロ和社会の誤解」と呼ぶことにする(この呼び方の意味は、後で説明する)。前の節で、集団の平均適応度を下げてでも他の平均的な個体の形質(野生型)と比較して相対的に有利な形質が生き残るといった。そのことから、相互作用する生物(あるいは人間)の行動を考える際にも、自分が少々損をしても相手に打撃を与える形質が有利になるといふ誤解が生じた。そう考えると、個体選択や血縁選択

で説明できない現象はたくさんある。なわばり争いなどで同種の雄どうしの間によく見られる闘争の儀式化、互恵的協調行動などは、明らかに相手より有利になる行動ではなく、両者ともうまくやろうという行動に見える。

実は、こうした行動を説明するには、「集団適応度を高める」という群選択の考えはきわめて有効であった。かって群選択ですんなり説明できたものが、群選択が批判されると容易に説明しにくい現象となり、自然選択説を人間の行動に当てはめようとする場合にも誤解が生じた(アクセルロッド, 1987)。生物が協調しあうという側面を過小評価し、闘争の側面ばかりを強調するようになった。その意味では、自然選択の第一の誤解(群選択)と第二の誤解(ゼロ和社会)は、あちらを否定するところらが出て来るという表裏一体の関係に近いものである。「弱肉強食」という言葉は、こうした「すさんだ」自然選択の代名詞のように使われるようになっていく。

だが、この両者はどちらも間違っていることを強調すべきである。個体選択説は、ディーム内で相対的に有利な形質が生き残るといっているのであって、いま相互作用している相手と自分のような、行動・生活史上(一時的に)形成される「グループ」内で相対的に有利な形質がディーム内で頻度を増やすとは述べてはいない。これは、ゲーム理論の言葉で簡単に説明できる。複数のものが各々いろいろな行動(戦略)をとるとき、自分自身の採用した行動と、相手になった各個体(プレイヤー)のとった行動によって、自分の利得(適応度への各エピソード=ゲームでの寄与)の大きさが決まるとする。ゲーム理論では、各個体の利得の総和が各々の行動に関係なく一定になる場合(ゼロ和ゲーム=決められたパイの分捕り合戦)と、変化する場合(非ゼロ和ゲーム)を区別している。二人だけで行なうゼロ和ゲームでは相手に損をさせることは自分の絶対的な利得の増加をもたらすから、無条件に有利である。しかし、非ゼロ和ゲームや3人以上のゲームでは、相手の誰かが損することは直接自分の利益(利得の絶対的な増加)と結び付かないから必ずしも有利ではない。ディーム内の個体が一堂に会してゲームをするなら、相対的な利得を高めることが個体選択上有利になる。しかし、すべての個体が同じゲームに加わらないなら、そのプレイヤーの中で他の個体に損させて相対的に得をしても、他のゲームに参加しなかった

個体に漁父の利をさらわれる可能性がある。先に述べた闘争の儀式化などはみなこうした状況におかれているのである。タカハトゲーム、消耗戦、姉妹間の局所的な資源の奪いあい (local resource competition)、兄弟間の局所的な雌の奪いあい (local mate competition)、互恵的協調 (反復「囚人のジレンマ」ゲーム) などは、すべてこの論法で理解される現象である。

人間の行動においても、自分の身近な相手と自分を比較し、相手より損をしない行動をとる傾向があるといわれる。これは二人ゼロ和ゲームにおいては有効な方法だが、非ゼロ和ゲームにおいては有効な方法ではない。私たちの人間関係においては、生存闘争や弱肉強食的な発想は部分的なものにとどめ、大雑把な生き方や、利害を超えた義理人情や愛情を行動規範にして「利他的な」行動をとることが多い。しかし、本当にそれは「利他的」なのであろうか。結果的には自分に有利なことかもしれない。改めるのは弱肉強食の行動規範ではなくて、生存闘争に対するゼロ和社会的な偏見の方かも知れないのだ。反復「囚人のジレンマ」においても相手に裏切られない限り協調するという「しっぺ返し」戦略はきわめて有力な戦略であった。(ちなみに、一度裏切られたら必ず報復した方が有利とは限らない。互恵的協調の理論をコンピュータ選手権によって研究したアクセルロッド (1987) によれば、選手権の応募者の中に必ずしも報復しない「部分的しっぺ返し」がなかったので詳しく調べてはいないが、ときには仕返ししない方が有利かも知れないと述べている。本誌の書籍紹介で紹介者の誤解と思われるものがあったのでこの場を借りて訂正させていただく。)

人間の行動規範については、個体選択説を正しく応用する立場でも、利害を意識せずに利他的に振舞っても、意図的に弱肉強食に徹しても科学的にはかまわないう点が興味深いのだが、進化生物学の学説としては、この二つの誤解は取り払う必要がある。

このように、ディーム以外のグループ内での頻度を減らしても、ディーム内では頻度を増やすような形質が存在する。しかるに、それを群選択であると説明する進化生物学者が世界的にも日本にも多数存在する。自然選択に関する二つの誤解がちまたに流布している現段階では、これはきわめて誤解を生じやすい用語の使い方である。ここでは、「兄弟間の局所的な雌の奪いあい」を例にあげて、これが非ゼロ和ゲームにおけ

る個体選択に過ぎないことを説明する。

### 3. 兄弟間の局所的な雌の奪いあい

一次性はふつう 1 対 1 であるが、寄生蜂などの中には性比に偏りを生じる例も知られている。この現象を、野生型と変異型の個体適応度を比較することによって説明してみよう。野生型の母親は  $s^* : 1-s^*$  の比率で雄と雌の子を産み、変異型は  $s : 1-s$  の比率で産み分けるとする。このときの変異型の母親の個体適応度は、 $\phi(s, s^*) = CsR_m + C(1-s)R_f$ ,

$$R_m = R_f \cdot (1-s)/s$$

と表わされる。ここで  $C$  は産子数、 $R_m$  と  $R_f$  は息子と娘の繁殖成功度で、雌の  $R_f$  は自力で子供を産むから (密度効果がなければ) 1、雄の  $R_m$  は交尾相手の雌によって自分の子を得るから平均何個体の雌と交尾できるかに比例する。この  $\phi(s, s^*)$  を変異型の性比  $s$  で偏微分すると進化的に安定な性比は 0.5 と求められる。これが普通の 1 対 1 の性比である。

もし、子供たちがメンデル集団全体で交尾するのではなく、彼らのまわりに分布する個体どうしてしか交尾の機会がないのなら、結果は違って来る。息子の繁殖成功度は、(すべての雌の数) ÷ (すべての雄の数) ではなく、(まわりにいる雌の数) ÷ (まわりにいる雄の数) となる。たとえば、 $n$  個体の母親が一つのバッチに集まり、そのバッチ内で産まれた子供どうしだけ互いに交尾するものとする。メンデル集団全体ではバッチの数が十分にたくさんであると仮定すると、変異型の個体適応度は、

$$\phi(s, s^*) = Cs[(n-1)(1-s^*) + 1-s] / [(n-1)s^* + s] + C(1-s)$$

となる。このとき進化的な安定性比は  $s^* = (n-1)/2n$  となり、少し雌に偏る。

逆に、進化的に安定な性比ばかりのメンデル集団に 1 個体だけ  $s = 0.5$  の変異型が生じたとする。変異型の個体適応度  $[Cn^2/(n^2-n+1)]$  は、同じバッチにいる野生型の個体適応度  $[C(n^2-n+1)/n(n^2-n+1)]$  よりも高くなる (もちろん、他のバッチにいる野生型の個体適応度  $[C(n+1)/n]$  より小さい)。つまり、自分と子供たちの交尾をあらゆる同じバッチにいる変異型の (「裏切り」者の) 母親より、進化的に安定な性比で産む母親は損をする。しかし、変異型のいるバッチ全体の適応度の総和  $[C(n^2+n-1)/2n]$  は野生型ばかりのバッチの適応度の和  $[C(n+1)/2]$  より娘の数

が少ない分だけ小さくなる。パッチ全体の生産性を下げてでも、パッチの中の他の母親より得しようとするものは、ディーム全体では損をすることになる(鈴木, 1982)。従ってパッチに集まった母親を「グループ」と考えれば、「群選択」が成立することになる。

けれども、これを群選択と呼ぶならば、タカハトゲームも、互恵的協調(反復「囚人のジレンマ」ゲーム)も、消耗戦もすべて群選択ということになる。タカハトゲームにおいては、「タカ」と「ハト」が遭遇した場合、「タカ」は無条件になわばりを取って相手の「ハト」よりは得をする。消耗戦においては、無限にディスプレイを続けるものは必ず相手よりもそのゲームにおいては得をすることになる。「タカ」どうしが出会ったときには損をするが、それは性比1対1の変異型の母親どうしが同じパッチに集まったときにも同じである。反復「囚人のジレンマ」においては「しっぺ返し」はどんな戦略を相手にしても、相手より高い得点をそのゲームで上げることはできない(裏切りの回数は必ず相手より少ない)。すべて、相互作用するプレイヤーどうしを「グループ」と考えると、グループ内では進化的に安定な戦略を凹ませられる変異型の戦略が存在し、「グループ」全体の得点が低いために集団内の他の進化的に安定な戦略をとる野生型の個体よりも損をすることになっている。この手のものは、すべて個体選択説では説明がつきにくく、誤った群選択で説明されてきたものであった。それは個体適応度でみて(ディーム内で)たしかに得をしていることがいまの説明で分かった。しかし、言葉としてはやはり(古典的なものとは違う内容の)群選択、すなわちディーム内群選択で説明されるというのである。

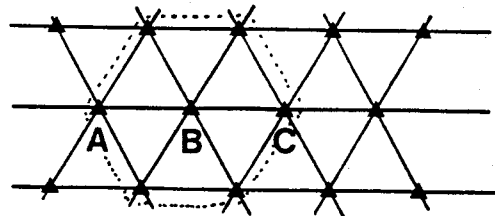
ディーム内群選択という言葉を用いる人々も、タカハトゲームや互恵的協調行動を群選択とは言わないようである。しかし、いま見てきたように、タカハトゲームと兄弟間の局所的な雌の奪いあいの間には、本質的な違いはない。どちらも同じ「非ゼロ和ゲームにおける個体選択」という枠組で説明される現象なのである。群選択という同じ言葉を用いて以前の古典的な説明は間違っていたが今度のは正しいという言い方は、誤解を払拭させる上ではあまり有効ではない。さらに、タカハトゲームも群選択だというだけの徹底さもない。

タカハトゲームでは一時的なグループを形成するに過ぎないが、局所的なパッチは世代を通じたディーム内の小集団であるという反論も出るかも知れない。し

かし、個体適応度を最大化する実体である母親にとっては、もしたくさんのパッチに卵塊を産み付けるとしたら、母親にとってはパッチは一生を通じたグループではない。子供にとっても、パッチの中だけで交尾をすとは限らないし、生まれ育ったパッチと別の場所です別のパッチから来た子供たちと交尾しても(少なくとも兄弟どうしが同じ雌を奪いあう「恐れ」が残っている限り)性比の偏りは生じる。一緒にゲームを行なうプレイヤーが集団内ではっきりしたグループを形成することが大事なのではなく、一時的にせよ形成されたグループの中で非ゼロ和ゲームを行なうことが大事なのである。グループの成員数も問題ではない。局所的な雌の奪いあいでも $n=2$ の場合もあるし、なわばりを多数で争う場合も考えられないわけではない。

さらに、兄弟間の局所的な雌の奪いあいによる性比の偏りは、空間的に一様な環境においても生じ得る。図1がそれである。母親は空間的に一様な資源の上に卵塊を産み付ける。各卵塊から孵化した子供は、兄弟姉妹どうしや、近くの卵塊から孵化した子供どうしで互いに交尾するが、行動半径は有限で、遠くの子供とは交尾できないものとする。この状況を単純化して、各卵塊(それぞれの卵塊は一つの母親から産卵されている)が三角格子状に並んでいて子供たちは隣の卵塊の子供と交尾する機会をもつとしよう。このときの $n$ は7であり、進化的に安定な性比は $3/7$ となる。

図1



このとき、各卵塊にとっての「グループ」は閉じていない。卵塊AとBは交尾の機会があり、BとCがあっても、AとCには交尾の機会がない。集団は構造的には「グループ」に分割されていない。この場合でも群選択と呼ぶのであろうか。それとも、これは先ほど説明した普通の兄弟間の局所的な雌の奪いあいとは異なる現象なのだろうか。そう考えるべき言われはない。

#### 4. 真の群選択の可能性

以上見て来たように、ディームが小さな「グループ」

に分割され、そのグループの生産性が高い形質が生き残るということを理由に、ディーム内群選択という言葉を使うことに私は反対である。少なくとも、タカハトゲームや互恵的協調の理論と兄弟間の局所的な雌の奪いあいとの間には本質的な差はない。「生存闘争があるのにどうして動物は争いを回避するのか」と質問されたとき、「非ゼロ和ゲームにおいては相手を凹ませて自分得するとは限らないのだ、それは個体選択で説明できるのだ」と説明すると、「それは群選択で説明できるのだが、種の保存という意味ではない」と説明するとどちらが歯切れがよいだらうか。どちらが人に誤解を与えずに済むだらうか。私には、結論ははっきりしているように思われる。

しかし、それは必ずしも真の群選択の可能性を否定するものではない。初めに断わったように、単に数を増やすということと、ディーム内での頻度を増やすということは完全には等価ではない。集団内では常に変異型の頻度の増加を許しながら、集団自体の絶滅率の違いや集団分化率の違いによって集団の維持に貢献する形質が広まっているかも知れない。両性生殖がその有力な候補である(巖佐, 1988)。常に無性生殖(単為生殖を含む)をする形質が出現して集団内での頻度を増やしながら、両性生殖が残っている集団では環境の変化に適応できて生き残る(あるいは多様な環境に進出して新しい集団を形成し得る)とも考えられる。ただし、無性生殖はメンデル集団という観点では既に「別種」であるがディームはメンデル集団でなくても、個体数調節を受ける単位と考えてもよい(遺伝子が混ざあわさるということは必ずしも重要ではない)。「頻度を増やす」という観点にとらわれなければ、すべて「利己的な遺伝子」として説明できるかも知れない。

しかし、現実には完全なディームというものは存在しない。個体群はもちろん、種というものも「操作的な概念」である。しかし、それは個体ですら同じことだ。ドーキンス(1987)は同じ個体の中の2つの細胞の遺伝子は、発生的に別の個体どうしの2つの細胞より近縁であると述べているが、それさえも完全ではない。にもかかわらず個体という単位はきわめて統一性の高い単位であり、自然選択を考える上で有効である。それと同じく種や個体群もときとして有効である。少なくとも、「アメリカ人」という概念よりドーキンスの意味で統一性が高い単位であらう。他方、兄弟間の

局所的な雌の奪いあいにおけるバッチは、このような「統一性」は微塵もない。この統一性が、種レベルで不完全であることを忘れたモデルによって、種内での頻度変化では不利にもかかわらず種の「生産性」の違いがある形質の普及を説明できるなら、それは、種選択と呼んでもよいと考えられる。両性生殖の場合は病原菌への対抗性など個体選択で説明できる可能性も多分に残っており、群選択により生き残ったと言うのはまだ早計であらう。ただ、群選択が有り得ないことではないという説明にはなると思う。

本稿では、自然選択における二つの誤解(古典的群選択とゼロ和社会の誤解)について説明し、ディーム内群選択という用語がその誤解を助長させる危険性のあることを指摘した。多くの方々が、ディーム内群選択という用語の使用に慎重になり、たとえば「非ゼロ和ゲームにおける個体選択」という観点で説明されることを望む。Grafen(1984)も兄弟間の局所的な雌の奪いあいは群選択でないと主張しているが、彼はこれを血縁選択と見なしているふしがある。これは近親交配がなくても雌に偏った性比が実現するから不適切であり、やはり個体選択で説明すべき現象であらう。

#### 引用文献

- Axelrod, R. (1984)(1987, 松田訳)つきあいの科学. HBJ出版局.
- Dawkins, S. (1982)(1987, 日高・遠藤・遠藤訳)延長された表現型. 紀伊國屋書店.
- Grafen, A. (1984) In: J. R. Krebs and N. B. Davies (eds.) Behavioural Ecology. 2nd. ed. Blackwell, Oxford, pp. 62-84.
- 巖佐 庸(1988)科学, 56: 78-86.
- Maynard Smith, J. (1982)(1985, 寺本・梯訳)進化とゲームの理論. 産業図書.
- Roughgarden, J. (1979) Population Genetics and Evolutionary Ecology: An Introduction. Mac-Millan, New York.
- 鈴木芳人(1982)「科学」編集部編. 現代進化論の展開(所収). 岩波書店. pp. 136-141.
- (〒113 東京都文京区千駄木 日本医科大学基礎医学情報処理)

私は、近年の群選択理論が生物の相互作用を理解する上で、有効な研究戦略を示しうると考えるひとりであるが、結果として見られる進化的定常である自然現象の説明のためだけなら、近年の群選択モデルと個体選択/ゲーム理論モデルは基本的に同一のものであるとする松田の議論に理論的な面で異論は持たない。しかし、彼の議論の他の言及点、「自然選択に対する誤解の解消」「用語の統一」「群選択論者の姿勢の不徹底さ」といった主に政治的(他の人々の言動を特定の方向へ向けて組織的变化をうながそうという意図が読み取れるという意味)な主張に関して疑問を持ったので言及したい。なお、粕谷のコメントと重複する点についてはなるべく議論を差し控え、また敬称は略させていただいた。

松田のデーム内群選択論(者)批判についてまず言及したいことは、批判する対象が明確でない点である。対象を限定せずに「ちまた」等の用語を用いた一般的認識(それすら、実体の無い雰囲気的なものであるかもしれない)に対する議論は、それ自体が抽象的対象と同質のものになりかねない。批判を有効な議論として成立させる為にはせめて、誤解のサンプルを特定/明示して欲しかった。

そこで、こちらで誤解のサンプルとおぼしきものを2つ引用して、各事例に対して松田の批判が自然選択説に対する誤理解消に有効であるか否かを検討したい。

サンプル1。「動物にとって最も大切なことは「種の保存」ということだと、私はかねがね考えている。」戸川(1986, pp 2-3)。このサンプルは松田の用語では「部外者」の誤解の例と考えて良いであろう。戸川幸夫の近年の著作を一読すれば分かるのは、動物行動学の最近の成果を広く引用しながらも、そのエッセンスである現代進化生物学では常識となっている基本的思考の欠落と論理的一貫性の無さである。しかし、こういった言説の流布を支えるのは、論理ではなく、学説と結びついた特定のイメージではないか。もし専門家が問題にする(してしまう)この「誤解」が、世間一般の自然選択説に対するイメージで(イメージに誤解というものが成立しえるかどうかは定かでないが)あるとしたら。さらにそれが松田がいうように、「群

選択」(種の保存)と「ゼロ和社会」(弱肉強食)という表裏一体の関係に近いとしたら、たとえ進化生物学者が「デーム内群選択」を「非ゼロ和ゲーム下における個体選択」と用語を統一しても、確かに混乱は避けられるだろうが、その個体選択という用語からして、一般のイメージが先の2つのうちの後者に定着するだけで、必ずしも自然選択説に対する不理解の解消を意味しないのではないか。

専門家以外の人を持つ誤解に対する、専門家の接し方は、少なくとも近代生物学の概念枠において、それが誤りである事を言明し、内在するその論理を基本から説明するしかないとは私は考える。その意味ではターゲットアーティクルの前半部(1.節)における松田に姿勢は肯定できる。

サンプル2。(専門家の誤謬) Packer (1987) はコハナバチの1種 *Halictus ligatus* の性比が雌バイアスなのは、兄弟間の局所的な雌の奪いあい(LMC)でなく、デーム内群選択(IGS)のためであると述べている。これはLMCもIGSも基本的に同一規範による同一現象の説明のセマンティックな言い換えである(e.g. Bulmer (1986))という立場からは変な議論であろう。彼は「LMC = 近親交配があるとき」という誤解(Frank, 1986)をしているフシがあるが。それ以前に、モデルの適用範囲を狭義に理解する(仮定が少しでも違えば、そのエッセンスは無視して、いろいろなモデルの名称を使い分ける)人であるようだ。実証研究者側のモデルの捉らえ方にこうした傾向や、それによる誤解がある以上、本来理論的に同一の説明を、別の原因を指摘した alternative な説であるとの誤りや混乱を避けるためには、用語の統一は有効であろう。ただし実証研究者が2つのモデルの理論的同一性を理解していれば事足りる問題ではあるが。

専門家の研究に対しての松田の議論の有効性を認めた上で、専門家の研究に対する彼の議論の無効性も指摘しておきたい。私は、同じ問題に対して同一の進化の規準でちがうターミノロジーを使って同じ答えが得られる(これは粕谷のコメントを引用)ならば、混乱を避けるために片方に用語を統一した方が良いという意見には同意しない。理論が異なるターミノロジーを使う以上、自然現象に対する何らかの異なる切り口や、実証上の手法に関する新しい展望を持たす可能性があるからである。近年、統計遺伝学観点から個体選択を野外で直接的に測定する方法(進化動態モデル)が開

発され (Lande & Arnold, 1983; Arnold & Wade, 1984), それを用いたデータも集りつつある (本誌では賛否両論であった, 前号の田中 (1987) のターゲットアールティクルとそれに関する反応を参照のこと)。と同様に, まだ理論的問題点を幾つか残しながらも, 群選択を測定可能なものにしよとする一般理論も開発されつつある。例として Wade (1985) の方法 (これは Price (1970) の共分散分割法と同じ) を簡単に紹介する。集団遺伝モデルでは, 世代内選択差は個体の形質 (当該遺伝子座の特定の対立遺伝子の数, 2 倍体なら 0, 1 か 2) と適応度との共分散で表現される。個体群がサブグループに分割されている時には, この共分散を, 各グループ内部での個体の相対適応度と個体の形質との共分散を全グループについて平均した項と, 各グループの個体適応度の平均値と各グループの形質の平均値との共分散の項に分割できる。前者をグループ内の選択による遺伝子頻度の変化の平均, 後者はグループ間の選択による遺伝子頻度の変化と近似される (これがいわゆる定向性群選択の強さを示すの 1 統計量)。Wade は古典的 1 遺伝子座モデルで表したが, 実際の生物で表現形質と適応度の共分散を求めた場合, 分割したそれぞれの共分散の項に, グループ内個体およびグループの遺伝率を掛けることにより, 量的形質の世代間の進化動態モデルに拡張できるだろう。さてここで粕谷のコメントとも重複するが, Wade は一般化のためにグループをあえて定義していない, これはあらゆる個体の集合 (タカとハトのペアでも, 研究者が操作的に考えた個体の集合でもかまわない) に適用させるためであり, この立場に不徹底さがあるとは思えない。さらにグループを個体同士の相互作用とその適応度に与える影響や個体群制御のかかり方から定義すると, 例えば, Michod (1982) などが採用したグループの定義「個体群内にあり, 他のいかなるグループの遺伝子型の構成からも, グループ内部の遺伝子型の適応度が独立である個体の最小集合」などは, Hard-Selection (グループの絶滅がなければもうひとつの個体群制御の型 = Soft-Selection 下では群選択は起こり得ない, 概して Hard-Selection の方が群選択が起こりやすい) を暗に仮定してしまうとして注意を与えている。

徹底さということを議論するなら, Wade (1985) はかれの一般群選択モデル (ただし, 彼はグループ間の遺伝的交流がない propagule pool model を基本と

して考えているのでデーム間群選択と呼んでいる) の観点からは, 血縁選択モデルをも群選択モデルの特殊な例として位置づけられるとした上で, 血縁選択モデルが (群選択モデルのなかで) 通常もつ仮定の特徴も議論している。それは, 以下の 2 点である:

1) ローカルグループ間の遺伝分散が, 血縁選択モデルの方が群選択モデルに較べて一般に大きい (群選択モデルでは普通個体は各ローカルグループヘランダムに分配されるが, 血縁選択モデルではそれが非ランダムに為される = グループが血縁者で作られるから)。

2) 遺伝子型の絶対適応度が所属するグループの遺伝子型の頻度 (構成) に依存することが, 血縁選択モデルでは明示してある。

血縁選択と群選択の同一性や差異性について, なぜか松田は触れなかったが, この手の議論が近年の群選択モデルを語る時に頻繁になされている (たとえば, Hamilton (1975), Maynard Smith (1976), Wilson (1980, 1983, 1987), Grafen (1984)) ことを見ると, 群選択を語る上でこれは避けて通れない問題だと思うので, この件についての松田の意見を尋ねたい。私は, 血縁選択と群選択が基本的に同じものだという考えに同意する, そして実際の現象を説明する際にどちらのタームを使うかは, 測定上の手法として何を使用した (使用できた) か (たとえば, Hamilton の法則を使ったか, Price (1970) のモデルを使ったか) に依存するだろう。ただしその場合も, Hamilton の法則を使って説明できたからこの現象を説明するのは群選択ではないとは言わない。

最後に, 進化ゲーム理論的に理解可能な現象は群選択の適用範囲から極力排除して, それでも群選択の用語でしか語れない現象 (私は進化動態的にしか表現できない現象と理解した) を「真の」群選択と呼ぼうとする, 排除と発見の法則に, 私は誤解を防止するためという「気配り的?」な理由以外の妥当性を感じない。測定 (= 現象の顕在化) を前提とした, 例えばさきほどの Wade の群選択モデルは始めから動態モデルである, そしてより多くの現象に適用させようという科学理論の持つ一般化への野心も支持できるからである。

#### 引用文献

- Arnold, S. J. & Wade, M. J. (1984). *Evolution*, 38: 709-719.  
Bulmer, M. (1986). *T. R. E. E.*, 1: 35-38.

- Frank, S. A. (1986). *Theor. Popul. Biol.*, 29: 312-345.
- Grafen, A. (1984). In J. R. Krebs & N. B. Davies (eds.) *Behavioural Ecology*. Blackwell, pp 62-84.
- Hamilton, W. D. (1975). In R. Fox (ed.) *Biosocial Anthropology*. Wiley, New York, pp 133-155.
- Lande, R. & Arnold, S. J. (1983). *Evolution*, 37: 1210-1226.
- Maynard Smith, J. (1976). *Q. Rev. Biol.*, 51: 277-283.
- Michod, R. (1982). *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 23-55.
- Packer, L. (1987). In J. Eder & H. Rembold (eds.) *Chemistry and biology of social insects*, Verlag J. Peperny, Munchen, pp 353-354.
- Price, G. R. (1970). *Nature*, 227: 520-521.
- 田中嘉成 (1970). *Net. Evol. Biol.*, 5: 1-30.
- 戸川幸夫 (1986). ヒトはなぜ子育てが下手か. 講談社.
- Wade, M. J. (1985). *Am. Nat.*, 125: 61-73.
- Wilson, D. S. (1980). *The Natural Selection of Populations and Communities*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA.
- Wilson, D. S. (1983) *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 14: 159-187.
- Wilson, D. S. (1987) *Evolution*, 41: 1059-1070.

(〒464 名古屋市千種区 名古屋大学農学部害虫学教室)

## 群選択と個体選択

粕谷 英一

松田のターゲット・アーティクルのなかではいくつもの点について述べられている。その論点の多くについては松田の主張通りであり、わたしには異論はない。そのうえで、わたしはまず、ターゲット・アーティクルの誤っている点について述べ、つぎに松田の主張およびそれと関連した点についてわたしの意見を書くこ

とにする。

ターゲット・アーティクルの誤っている点は、第3節第5段落『ディーム内選択という言葉を多用する人々も、タカハトゲームや互恵的協調行動を群選択とは言わないようである。』という部分と『タカハトゲームを群選択というだけの徹底さもない。』という部分(両方とも同様のことを述べている)である。

たとえば、代表的な群選択論者の一人 D.S. Wilson (1983) は、タカハトゲームや互恵的協調行動はかれの群選択のモデルである IGS モデル(ディーム内群選択モデル)で説明したほうがよい (p. 179-180) としている。すなわち、群選択論者の中にはそこまで徹底しているものがあるのである。したがって、(1)性比のモデルとタカハトゲームが本質的に同じであることと(2)群選択論者がタカハトゲームを群選択と呼ばないことから、(性比の場合に見られるような)ディーム以外のグループ内での頻度を減らすかディーム内で頻度を増やすような形質を群選択の名のもとで説明することを批判するという点については、松田の議論は成立しない。

さて、松田のふれた点のなかで重要なことは、現在のいわゆる群選択のモデルと「種・個体群の利益」という古典的群選択が、名前は似ているが基本的な発想においては大きく異なっている点である。古典的群選択では集団適応度が高い形質が進化することは先験的に仮定されており、研究上の問題はなぜその形質が集団適応度が高いことにつながるのかを説明できるかどうかにかつ着する(実際には、古典的群選択では集団適応度は何なのか明確に定義されることはきわめてまれであるが)。現在のいわゆる群選択のモデルは、そのしくみや形式のうえでむしろ(松田のことばで言えば)個体選択説とそっくりである。実際、IGS モデルは構造のある個体群における社会的相互作用の進化を研究するための方法に過ぎないことは前述の Wilson (1983, p. 180) も認めている。

IGS など現在のいわゆる群選択と個体選択(松田はディーム内[≠グループ内]で相対的に有利な形質が生き残ると主張するものだとしている)は、同じ問題を同じ進化の基準でちがうターミノロジーを使って扱っていると考えられるから、同じ問題を解けばどちらでも同じ結論が出るはずだと考えられる。両者の結論が異なる場合は、どちらか(あるいは両方)が、成り立たない仮定を無理に適用しているとかある方法の守備



範囲以外に適用しているなどの、結局のところテクニカルな誤りをおかしているのであろう。

さて、松田の主張に関連して重要な点は、その自然個体群での調査に対する役割である。松田も IGS 論者も相互作用のある個体だけを調べたのでは、仮説に対する検証としては不十分であり、正反対の検証結果になることもある点では、一致している。自然個体群での、たとえば生涯繁殖成功率などの測定は普通は容易ではないから、どうしても個体群の範囲は狭くとりがちになる。このことによってディーム全体がカバーできず誤った結論を引き出す可能性は充分考えておく必要がある。誤ったデータの影響力は誤った理論のそれよりも大きいことがよくあるからである。

最後になったが、古典的群選択が誤解であること、もっと“群選択らしい群選択”の可能性があること、IGS を群選択という必要性をいまのところは感じないことでは、わたしは松田と同感である(わたしは群選択は Wright, 1945 や Levins, 1970 の型のものも含めて可能性はあると思う)。

<敬称略>

#### 引用文献

- Levins, R. (1970) In: M. Gerstenhaber (ed.) *Some Mathematical Questions in Biology*. Amm. Math. Soc.
- Wilson, D. S. (1983) *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 14: 159-187.
- Wright, S. (1945) *Ecology*, 26: 415-419.

(〒950-21 新潟市五十嵐 2 の町 8050 新潟大学教育学部生物学教室)

#### デーム内集団選択とはなにか

河田 雅圭

松田氏は自然選択の誤解の原因の一つとして、デーム内集団選択(これ以後 IGS と略す)を取り上げている。彼は、IGS はゲーム理論における個体選択に過ぎないと結論している。私は、松田氏がこのように結論

するためには、このアーティクルでの論議では不十分であり、もう少し詳しく集団選択について考える必要があると思う。以下でいくつかの問題になる点を論議してみたい。

何を集団選択とするかは研究者によって意見が異なっている。その原因のひとつは、選択のプロセスには様々な様式があるためだ。例えば、個体の性質が集団の絶滅・複製によって広まることを考える場合もあるし、集団の性質の維持や広まりを考えることもある。(NEB 編集部 1987 参照)。また、Sober (1984) は集団の特性の差が個体の生存・繁殖に影響する場合も集団選択と呼んでいる。

集団選択における別の混乱の原因は、集団選択を個体選択のアナロジーとして用いることだ。個体の生存・繁殖の差が個体選択の原因として働くのと同様に、集団の複製・絶滅が集団選択の原因となる、という説明がよく集団選択の説明として用いられる。これは一つの説明としては間違っていないが、集団と個体という単位を同じものとしてしまうと危険性がある。生物個体はそれ同士が直接的に相互作用するが、集団が直接的に相互作用する場合は限られている。従って、集団を生物個体と同じものと考えた集団選択はかなり限られてくる。個体は *interactor* であり、集団は *vehicle* と考えられ(区別は Dawkins, 1982 による), *interactor selection* と *vehicle selection* を区別することはいくつかの点で重要である。

選択のプロセスを考える上で重要になるのは、どのレベルの特性の広まりを考えているのか、どのレベルの特性が選択の原因になっているのか、なんの単位が選択されるのか、等を区別することである。このいくつかのプロセスの内、どこで集団レベルの特性が関与しているかが重要であり、いくつかの選択の様式の内どのれを集団選択と呼ぶかはそれほど重要なことではない。

デーム内グループ選択は、生活史上一次的に形成されるグループ間 (*trait group*) の増殖率の差が関与する。グループ内で相対的に不利な性質であっても、その性質のグループ内での頻度が高いとき、そのグループの増殖率が増大し、グループが解消し、デーム内の個体が一緒になったとき、全体として小グループ内で不利であった性質を持つ個体の頻度が増加する、というプロセスが IGS である。このプロセスが、グループ選択ではなく、個体選択と同じであるという主張が

しばしばなされるのはいくつかの理由がある。このプロセスで、広まったり、減少したりするのは個体の持つ性質であり、グループの持つ性質ではないということ、グループのサイズの変化は重要であるが、グループそれ自体が増加したり、減少したりするプロセスとは関係がないことなどが挙げられる。つまり、IGS において選択される物体・実在 (object of selection, Sober 1984) はグループ・集団ではないということが重要である。しかし、グループ内で不利な性質が増加する原因として重要なのは、グループの特性(グループ内の性質の頻度がグループ間で異なり、それがグループ間の増殖率の差を作り出すこと)である (selection for properties としての集団の特質)。

Maynard Smith など何人かは、IGS を集団選択と呼ぶかどうかは単に意味論的 (semantic) なものであるとしている。集団選択となるかどうかは、集団選択の定義によって変わってくる。しかし、IGS では、集団の特性がプロセスの原因として重要であるし、その集団を認識することは、理解の上でも、プロセスの機構を探る上でも重要である。従って、単にゲーム内で最終的に増えるという結果だけを見て、ゲーム内個体選択と考えたり、個体レベルでのプロセスとしてだけ考えることは不適当な場合が生じてくると思う。同様に、ゲーム理論が個体選択であるということに対しては反論はないが、有効な集団の認識、集団の構造、集団の特性を考慮することにより、ゲーム理論、ESS もさらに理解が深まるのではないだろうか。

#### 引用文献

- Dawkins, R. (1982) *The Extended Phenotype*. Freeman, Oxford.  
NEB 編集部. (1987) *Net. Evol. Biol.*, 4: 24-32.  
Sober, E. (1984) *The Nature of Selection*. MIT Press, Cambridge.

(〒422 静岡市大谷 静岡大学教育学部生物)

## Author's Response

私がこの target を提出した最大の動機は、ディー

ム内群選択 (IGS) という言葉を将来駆逐したかったことにある。その目標は残念ながら達成できなかったようだが、評者の見解から、少なくとも次の点は同意を得たことと思う。

「IGS を群選択というのなら、タカハトゲームや四人のジレンマゲームなど非ゼロ和ゲームで表わされる状況もすべて群選択ということになる。」これについては、粕谷氏の指摘どおり、何も新しいことではないらしい。それでもなお、IGS を群選択と表現するならば、現在行動生態学で知られている興味ある現象 (上記のほかは消耗戦、霊長類の連合、ワーカーと女王の争い、一夫多妻制の閾値モデル、乗っ取り雄による子殺し、共同営巣、アラームコール、雄による交尾雌のガードなど) はほとんど群選択で説明されることになる。すなわち、現在の行動生態学は、個体選択の理論でなく、群選択の理論ということになるであろう。非ゼロ和ゲームの非協力解は「個人主義」ではないことになる。

私が図に示したような、一様に広がった状況での、兄弟間の局所的な雌の奪いあい (LMC' と表わす) と、普通の LMC を区別すべきだというコメントはなかった。LMC' と LMC は本質的に同じ論理で説明されるべきものという私の主張を、評者全員が認めてくれたものとする、LMC = 群選択という者は、LMC' において何がグループであるかを明確にしなければならぬだろう。そうすれば、グループという概念がいかに曖昧なものであるかが露呈するはずだ。

粕谷氏のコメントについては、反論する筋合いは全くない。

辻氏は私の論理構成の不備な部分を丁寧に指摘してください。けれども、辻氏は IGS モデルと非ゼロ和ゲーム理論モデルが基本的に同一であるということに「理論的に異論がない」にもかかわらず、残念ながら IGS = 群選択という用語を今後も使い続けそうに見える。まず、LMC を群選択というか個体選択というか、辻氏自身の見解を表明し、その上で、LMC やタカハトゲームで群選択という用語を用いることの有効性を明らかにして欲しかった。

「用語の統一」を「政治的」というのなら、別の教科書を開くたびに LMC = 群選択および LMC = 個体選択という異なる説明が載っている状態が当分続くことになる。学会で議論するたびに、誰のターミノロジーかを断わってから使わなくてはならない。教科書を文部省が検閲することが問題だとしても、専門家が議論

することに問題があるとは思わない。古典物理学がそうであるように、進化生態学も基本的な部分については、将来統一された論理構成の教科書ができることだろう。学問が発展する途中では、用語が統一されないのは当然のことだ。物理学でもそうであった。だからといって今後も統一されなくてよいという考えには賛成できない。そして、自然選択説の分野でどの用語が生き残るかは、ランダムに決まるのではなく、皆で議論を深めていく中でより適当と思われるものを選ぶべきだと思う。「種の繁栄」という俗説が流布した例を見ても分かるように、いったん固定してから改めるのはたいへんなことなのだ。

「群選択」と「ゼロ和社会」の2つの誤解のうち、前者だけを批判しても一般のイメージが後者に定着するだけというコメントには承諾できない。こうした誤り(2つの誤解)は社会現象にも広く存在し、ゲーム理論は今までの私たちの行動規範を改める上で大いに役立っている。だからこそ、この2つの誤解を払拭することは「政治的」にも重要なことであると思う。「エゴイストは他人に協力しない」という偏見は、人間でも生物でもそれぞれの意味で間違いないのである。

辻氏は、統計遺伝学モデルによって「群選択」を測定可能なものにしようとする「一般理論」に言及している。「個体群がサブグループに分割されている時には」適応度の共分散を、グループ内選択とグループ間選択の項に分割できるとしている。しかしこの分割は、形式的には任意の規模のグループに対して定義でき、この手法が有効なためにはグループをどのように分割すべきかという制約がない。グループ間に遺伝的交流がないディーム間選択(Wade, 1985)のときには常識的に紛れがないが、遺伝的交流が頻繁なディーム内グループの場合には、同じ設定に対して人それぞれに適当なグループを定めて群選択と個体選択の大きさをさまざまに議論することになりかねない。

少なくとも、「一般理論」でいうグループという概念は、遺伝的な独立性の強さとは全く関係なく、相互作用する単位として、異なる生活史の相互作用ごとにさまざまなグループを考慮せざるを得ないものになってしまう。極論すれば、種間と種内で区別なく相互作用する場合には別種でも同じグループと言うことになってしまうであろう。また、田中(1988)は彼の社会選択理論を展開する中で、社会選択に関する「理論は個体間レベルとグループ間レベルを分離して扱うべき

ではない」と述べているが、辻氏のいう「一般理論」をディーム内選択に応用する場合についても、私は同じことがいえると思う。このような試みで群選択を持ち上げることに對する批判は、「IGSにおいて選択される物体・実在はグループ・集団ではないということが重要である」という河田氏のコメントがそのままつかえらると思う(河田氏は、それでもなお集団選択の概念は重要と言うが)。

辻氏のコメントの最後の方に、血縁選択と群選択の同一性や差異性について私が触れていないとあるが、私は血縁選択はおろか、個体選択と「ディーム内群選択」の同一性を議論しているものであり、包括適応度を持ち出さなくてもよいものまで血縁選択説に含めるとして Grafen を批判した。そして、個体選択と同じでない「群選択らしい群選択」もあるかもしれないと感覚的に述べておいたはずだ。私の文章はそれほど分かりにくかったのだろうか。

私のいう「真の」群選択とは、ゲーム理論の言葉でいうと次のようになる。個体選択説は相互作用する個体間では非ゼロ和ゲームをしてもよいが、あくまでディーム全体ではゼロ和ゲームの状況を(アブリオリに)考えていた。すなわち、次世代の自分の子孫の絶対数ではなく、ディーム全体に対する相対頻度(相対適応度)の増減が、個体選択説では重要だと考えていた。これでは、個体選択説からは小進化より上のレベルの進化、つまり、種分化などの「進化らしい進化」が議論できなくもしかたがない。では、ディーム全体で非ゼロ和ゲームをしていると考えてよい状況は具体的にどんなものか、その文句無しの実例は何か。それが問題なのである。今のところ、私が個人的に「気に入った」(一般性がありそうでかつ論理的に厳密な)理論はない。

最後に河田氏のコメントに関しては、「集団選択を個体選択のアナロジーとして用いることは、……集団と個体という単位を同じものとして見てしまう危険性がある」という部分には賛成である。私が相互作用する個体間の非ゼロ和ゲームと理解するものを、常々彼はグループという概念を(さまざまな相互作用する単位として)深遠に駆使して解析しているようだ。彼にこそ、私が図示した LMC' におけるグループの概念の重要性を説いて欲しかった。私には彼の言うことはよく分からないが、非ゼロ和ゲームという観点からは誤解してしまう具体的な例があれば、私の方が考えを

改めるであろう。

かくして、私の目標は失敗した。私はもうしばらく、  
個体選択という用語をことわりつきで紹介し、「古典的」  
群選択を批判する際に、なんらかのグループの生  
産性を上げるものを群選択と言う者もいるというこ  
とわりつきで、議論しなくてはならない。

#### 引用文献

田中嘉成 (1988) 生物科学, 40: 13-21.

(他の引用文献は、すべて **target**, 及び **comment** に  
挙げられている)。

## FORUM

### 木村資生「分子進化の中立説」書評特集に対する意見

石 井 一 成

本誌の編集者、河田雅圭氏から本誌第5号が送られてきて、その標記書評特集(pp. 31-44)に対する意見を求められた。

#### 1. 企画の形式について

p. 31編集部注によると、この企画は、専門が分子進化学以外の沢口、田中、布施氏に書評を依頼し、分子進化、集団遺伝を専門とする田嶋、日下部氏にリスポンスを依頼する形式をとり、企画に当たっては著者・木村資生、日本語訳者・向井輝美両氏に協力を得たとのことである。この形式と経緯は奇異に思われたが、書評特集を通読しても、その思いは変らなかつた。

内扉にある本誌の様式の説明には、リスポンスは、Debateスタイルにおいて、提出された意見に寄せられた賛成、反対両者の立場からのコメントに対する著者の意見とある。一般に書評では、特別の事情がない限り、最初から著者(サイド)のレスポンスを求めたりしないのが普通なのではないだろうか。広い分野の人々が進化に関して、自由に論議、交流することを目的にする本誌では、尚更そうではないだろうか。

この特集では、3氏の書評は、それぞれ自分の分野に示唆的なことなどに重点をおいていて、興味深いものであった。これに比して、それらに対する2氏のリスポンスは、本誌の特長である自由な論議、交流をこの書評特集で実現するのに、役立っているとは思われなかつた。

#### 2. 中立説・適応説論争の現状

今回の書評特集で、沢口(以下では敬称を省略させていただきます。p. 31)は「この本で示された広範な検証例からみて、中立説…は、仮説というよりは、かなり検証された『理論』であるとしてもよいと思う」と述べ、田中(p. 36)は「中立説は…提唱以来20年近く存続してきた。さらに今後の分子レベルにおける遺伝変異の研究によっても反証されるようには見えないだけでなく…ますます確固としたものとなるであろう」

と述べている。

しかし、これらの判断は、「分子進化の中立説」だけを読んで下されたものとしてはともかく、分子進化機構論の研究の経緯と現状を踏まえたものとしては、必ずしも正しくない。

石井(1983)は原著が刊行された同じ年に、「分子進化の集団遺伝学的機構」と題して中立説・適応説論争を総説し、「中立説・適応説論争は、未だに決着していない。分子進化のデータは〇〇説でなければ説明できないなどといった独断が許される段階ではない」と述べた(p. 177)。この結論は、その後5年の間にデータ解析も理論的研究も随分進んだが、以下に述べる理由によって、今も変える必要はないと思う。

#### (1) 中立説でないと言明できないか

まず第一に、分子進化のデータは中立説でないと言明できないといったものではない。中立説論者は専ら一定環境を仮定した淘汰モデルを好んで取り上げ批判しているが、環境変動に伴う揺動淘汰を仮定すれば十分うまく説明できるのである。

例えば、私と松田博嗣(九大・理)、荻田直史(理研)らは、分子進化のように淘汰圧の弱い場合には、ある有限の平均緩和時間で正負に変動する揺動淘汰を仮定することが大切であると考え、変動環境下で適応的に等価な突然変異によって分子進化が起こるとする「分子進化の環境ゆらぎ説」の包括的理論を研究しているが、その適応的パラメタ領域によって分子進化の通則が説明でき、ある場合には中立説よりもうまく説明できることを見出している。(例えば、石井ら(1987)の“Population Genetical Mechanism of Molecular Evolution—Stochastic Selection as an Alternative to Random Drift—”を見よ。なお、環境ゆらぎ説については付録2を参照)。

ところが、奇妙なことに日本では、科学ジャーナリズムに限らず生物学の研究者間でも、「分子進化は適応説では説明できない。中立説でないと言明できない」