

何が生物学を独自のものにするのか(9)

*What Makes Biology Unique?* Ernst Mayr

## 第8章 選択

ダーウィンの進化パラダイムの礎石は、自然選択説であった。だがこれは、ダーウィンの全理論のうち彼の支持者たちによって最後まで採用されなかったものであった。それが生物学者らに十分受容されるにはおよそ80年かかり、もちろん今日でさえ、非専門家とりわけ宗教に傾倒している人々の間では多くの抵抗に出会っている。実際、初めは抵抗するに十分な理由があった。もっとも重要なことは、自然界で選択が起きていることを十分納得させるような証拠が長い間ほとんど存在しなかったことだ。そうした証拠は今では、野外でも実験室でも十分に提供されている (Endler 1986, Futuyma 1999)。しかし、選択過程のさまざまな側面をめぐって、かなりの不明確さも存在していた。

私はごく最近『進化とは何か』(2001: chapter 6, pp. 115-146) で自然選択について十分論じたので、この章ではこの問題を全面的に扱うことはしない。その代わりに、いまだに不明確なところのある選択のさまざまな側面を取り出して特に論じてみたい。

### 選択とは何か？

選択の本性について1859年以来ずっと続いている論争をかながみれば、選択の簡潔な定義から始めるのがもっとも有益なように思える。しかし、このプロセスの本性についての議論ゆえにそれを行うことはできない。1963年に私は、自然選択を非ランダムな「繁殖成功の差異」と定義した。これは今日でも有効な定式化だが、それはメカニズムよりもむしろプロセスの結果に重点を置いている。

ダーウィンとその後60年間のほとんどの支持者にとって、自然選択はかなり単純なプロセスであった。生存闘争によって世代ごとに膨大な死が訪れ、最良のものだけが生き残る。

幸いにも、自然は変異を事実上ほとんど尽きることなく供給し、最良のものの生存を通して絶え間ない進化的前進が得られる、ということである。

ダーウィンは、選択という用語を動物育種家と植物栽培者の語彙から借用した。しかし、彼は、育種家が家畜を改良するために実際非常に異なる2つの手法を利用していることを、そして自然もそうしていることを見逃していた。その手法の1つによれば、育種家が選択で目指す理想的な特別な特徴を持った個体が、次世代の育種系統として選択される。彼らは、育種系統として、群れの中の“最良の個体”を選び出すとあっさり言う。ダーウィンが“選択”という言葉を使用したときに心に留めていたのは、どうもこの方法であった。

しかし、育種家は、むしろ彼らが“間引く”と呼ぶ別の方法をよく使った。その方法では、劣った個体だけが実際に除去され、残った個体はすべて繁殖のために使われた。もちろんこれは、どう見ても“最良のものの選択”ではなかった。自然も同様に2つの方法を使っている。生存要因が過酷な年には、最良の個体のみが生き残り、他のものはすべて除去される。穏やかな年は、最悪なものだけが間引かれ、ほとんどの個体が生き残る。次の繁殖期のはじめにはこうした大量の生存の結果、もつとずっと多様化した個体群が性選択の活動と選択上の偶発事に利用できる。この間引く方法の存在は、ハーバート・スペンサーが自然選択を“最適者の生存”と称したとき、彼によって指摘された。彼はそれを“より適したものの生存”と言うべきだったけれども。生存者とは、劣った個体がすべて排除された後に残ったもののことである。この排除の過程はどう見ても“最良のものの選択”ではない。

不思議なことに、排除の過程の帰結は選択の過程の帰結とはまるで異なり得るということがまったく気づかれていない。選択の過程は真に最良のものの生存に帰着するが、こうした名に相応しい個体はほんの少ししか存在しないだろう。実際の選択の過程において、たとえばクジャクのように邪魔な尾を持った鳥は、“最良のもの”としては決して出現しないだろう。それに反して、排除は、平常の年には最良のものの選択よりもずっと多くの割合で生存者を残すだろう。生存者のこの大きなプールは、性選択と偶然に豊かな素材を提供する。それは、多くの進化的変化の無計画さに一つの説明を提供する。排除による進化は、進化の中で起こる出来事の実際の道筋に、古典的な進化論の文献にある“最良のものの選択”よりもはるかに良い説明を提供する。もちろん、劣ったものの排除は最良なもの選択と同時に起こるが、その強さは個々の状況によって異なる。『ワンドフル・ライフ』(1989)でグールドが生き生きと記述したような多くの進化の予測不可能性は、排除の過程によってうまく説明されるが、最良のものの選択だけでは説明することができない。

実際には、最良のものの選択と最悪のもの排除は同時に起こる。この2つの過程は並行して起こっていると考えられる。さらにいまでは、自然選択にはきわめて異なる2つの過程があると見られている。1つは、そもそもの自然選択(生存選択)、つまり配偶者以外の環境要因への対処能力における変異に起因する子孫の産出の差異であり、もう1つは、性選択(繁殖成功のための選択)、つまり配偶者をめぐる競争における成功である。ある種の生物では、こうした繁殖成功のための選択の方が生存選択よりも重要なことがある。

## 自然選択、二段階のプロセス

“変異と選択”という表現が、ダーウィン・パラダイムの要約にふさわしい。しかし、『種の起原』(1859)の出版まで遡るほとんどすべての道筋で、変異と選択のどちらがより重要なのかという論争が見出される。あるダーウィン主義者にとっては、表現型のすべての構成成分が選択の直接の結果であった。またあるダーウィン主義者にとっては、表現型の様相の多くは進化の最中に起こる偶然的な現象だった。今日われわれは、こうした議論はまちがいだと理解している。進化過程のすべての段階が、変異と選択の双方から影響を受けている。

選択を2段階のプロセスからなるものとみなすなら、よりバランスの良い見方になる。あらゆる世代のどの個体群もこれら両方の段階を通過しなければならない。第一段階は変異の産出である。選択のあらゆる対象がいくつかの過程を経る。すなわち、突然変異や、減数分裂中の染色体の再構成や、減数分裂中の染色体の異なる娘細胞へのランダムな移動や、2つの配偶子の出会いの偶然的局面などである。この第一段階では、すべては偶然であり、すべてがランダムである。選択の第二段階は、新しい接合子の形成からその再生産までの命運である。この段階でもなお偶然がかなりの役割を演ずるが、選択が優位な要因になる。

変異が各世代でどれほど利用可能かという問題には、なお不明な点が存在する。自然選択がひとはたらきした後に最良のものだけが生き残ると仮定する古典的な見方では、ほんの少しの変異しか利用できない。しかし、本当に劣った個体だけがやられやすいという排除モデルによれば、よりましな個体の中に大量の変異がなおも存続する。自然選択の議論においてこのことが強調されるのはまれなことだ。このモデルは排除があるにもかかわらずいつも十分な変異が存在するということを意味し、それには最良の個体ばかりでなく、排除によって取り除かれるほどには悪くないものも入っている。おおむね独立した2つのプロセス—最悪のもの排除と最良のもの選択—の生起に注意を喚起するため私はそれを順に起こることのように記述してきたが、実際にはこの2つのプロセスは同時に起こる。重要なのは両極端、すなわち最良と最悪の間の世代サイズである。世代サイズが大きければ大きいほど、変異が豊かであればあるほど、配偶者選択(“性選択”)と偶発事によってより多くの好機があるだろう。邪魔な尾を持ったクジャクは、生存に“最良な”クジャクだけがいつも選択されるようなら進化し得なかった。ゆるい排除のプロセスが、利用可能な変異の大きな蓄積をつくったのだ。このことが、“最良のもの選択”よりもずっと多くの変異を次の世代に提供した。ダーウィン主義の反対者は、選択が多くのかかなり異常な進化傾向をいかに許容し得たのかをいつも問題にした。実際、それらは“最良のもの選択”原理の下でははたらく機会を持たなかつただろう。しかし、より寛容な排除の概念の下でなら、環境の偶発事に対処する能力がさまざまな広範な表現型を(排除によって取り除かれるほどに悪くない限り)依然利用できる。こうした状況では、次世代を生み出すのにどれが幸運なものかの決定に際して、偶然がとりわけ重要になる。選択の対象は表現型であって単一の遺伝子ではないということもまた忘れてはならない。

いく人かの熱狂的な者たちが、自然選択は何でもできると主張している。これは真実で

はない。選択のための選択肢はごく限られているのだ。ダーウィンが「自然選択は毎日毎時間世界の隅から隅まで最も微細な変異さえすべて精査している」(1859: 84)と言ったのは正しくなかった。実のところ、性選択と偶然に何を利用できるようにし得るかという点において、選択は少しも厳格ではない。したがって、かなり異常な個体でさえ新しい進化系統の先駆者になり得る。これはグールド(1989)が正しく強調した点である。さらに、個体群の完全な適応性の持続は、多数の制約によって妨げられるかもしれない(Mayr2001: 140-143 参照)。自然選択は個体を相手にした個体群的現象である、ということが常に理解されていなければならない。いかなる類型学的解釈もまちがっている。

### 繁殖成功のための選択

自然選択について述べる時、われわれは無意識のうちにも生存競争について考えている。われわれは生存に有利な要因、たとえば悪天候に打ち勝ったり、敵から逃れたり、寄生虫や病原菌によりうまく対処したり、食物や棲み処のための競争に成功したりする能力一瞬に言えば、生存の機会を高める属性を持つ能力—について考えている。この“生存選択”が、自然選択について述べる時にもっとも多くの人々が考えていることである。しかし、ダーウィンは、子孫を残す確率を高める他の要因が存在するというのもきわめて明確に理解していた。そうした要因すべてを、配偶者をめぐる競争を伴う繁殖成功のための選択と言うことができる。それらの要因の中でダーウィンが特別に注意して選び出したものは、オス同士の戦いによるかあるいはメスの選り好みによるか、いずれにしても配偶者をめぐる競争の成功に影響を与える形質である。彼は、配偶者選択のこれら2つの様式を「性選択」sexual selection の名の下に一つにまとめた。このプロセスをいかに重要とみなしているかを示すため、ダーウィンは『人間の由来』(1871)の3分の2をこれにあてた

性選択はもともとずっと広い現象領域のうちの1つに過ぎないということと、性選択と言う代わりにそれらの活動は「同種個体間の直接的競争における繁殖成功のための選択」と呼んだ方がよいということが、ダーウィンの時代以来明確になってきた。それには、親子対立、兄弟争い、同等でない両親の投資、原核生物の分裂の異なる速さなどの現象や、社会生物学によって研究された現象のほとんどが含まれる。生存選択とはちがって、繁殖成功のためのどんな種類の選択にも正真正銘の選択が含まれている。最近の研究(Carson 2002)では、メスの選好はショウジョウバエの通常の配偶者選択においてさえ重要であり、またおそらく他の多くの種においてもそうだろうということが示された。毎年毎年いかに多くの繁殖成功のための選択が発見されるかを考えると、少なくともいくつかの高等生物ではこのプロセスは生存選択よりもずっと重要性が低いものなのかどうか、私は疑いをもち始めている。不思議なことに、繁殖成功に寄与する要因は、1970年頃までは進化論者によっておおかた無視されていた。その頃ナチュラリストが、メスが配偶者の選好において決定的な役割を演じているかもしれないというダーウィンの重要な知見(1871)を再発見した。それが、メスに魅惑的なオスの形質の進化を促がすというのである。

さらに、とりわけ社会性昆虫(アリ、ハチ)の研究の結果、いかに多くの生活史上の要因が繁殖成功のための選択を促進するかが示された。それが、生物学の隆盛しつつある分科、『社会生物学』(Wilson 1975)を発展させた。J. B. S. ホールデンが最初に指摘したように、近縁者への利他行動はこの種の実験(血縁選択 kin selection)によって促進され、これが社会性昆虫における不妊カーストの存在を説明する(Hamilton 1964)。

## 選択のレベル

進化生物学の最も基本的な問いの一つは、自然選択において何が選択されるのかということである。ロイド(1992)は、この問いについて論じたダーウィンから始まる生物学者と哲学者のほぼ 200 にのぼる著書と論文を見出し、「それらはこの話題についての文献のほんの一部に過ぎない」と述べた。実際、近年の文献では、この問いに対する解答が毎年半ダース以上もの著者によって議論されている。[本書は総説論文ではないので、文献目録は最小限に減らしている。他の関連文献は、ロイド(1992)とブランドン(1990)の著作で見ることができる。] この文献の分析から、この問題についての論争の主要な原因はいくつかの基本概念にちがひがあることと、反対者が用語の厳密な定義に忠実でなかったことにあるということ、私は確信した。明らかに、反対する陣営の議論を注意深く批判する試みが必要である。私がここで試みようとしているのはそれである。

## 選択の対象

困難は、選択のプロセスの正確な記述から始まる。ダーウィンは新しい原理を発見して以降、適切な術語を捜し求め、動物の育種家が繁殖系統の選抜に使っていた用語である選択という言葉が適切であると考えた(1859)。しかし、最初はハーバート・スペンサーが、その後アルフレッド・ラッセル・ウォレスが彼に指摘したように、自然界には“最良のものを選択する”育種家のような行為者は存在しない。むしろ、より適応していない個体が排除された後に残された個体すべてが、選択の受益者なのである。したがって、自然選択は“非ランダムな排除”のプロセスなのだ。スペンサーの“最適者の生存”という言い方は、最適という語が繁殖成功というふうに適切に定義されるなら(Mayr 1963:199)、まったく道理にかなっていた。

ほとんどの進化論者が今日、生物個体が選択の主要な対象であることに同意しているけれども、それ以外の選択の対象を認めることの妥当性については、なお少なからぬ議論がある。何年前か前、私はさまざまな著者が使用した用語すべてをリストアップすることを試みた(Mayr 1997)。ここではその改訂版を提供する。

1900年のメンデルの研究の再発見によって、遺伝学者は選択の対象を数学的な扱いやすさのために次第に個体から遺伝子に取り換えるようになった。1930年までに、これが遺伝学者の、とりわけ数理集団遺伝学者の標準的な見方になった。「進化とは個体群における遺伝子頻度の変化である」という定義が一般的になったのは、この時期であった。しかし、ナチュラリストにとっては、選択の対象は個体であり続けた。1940～50年代には、遺伝学者の間からさえ疑問が出始めた。ラーナー(1954)とマザー(1943)とウォレスら(1953)をはじめとした全体論的な集団遺伝学者のグループが、遺伝子型の凝集性を強調し始めたのである。私自身は、“お手玉遺伝学”の還元主義を攻撃し(Mayr 1959)、表現型が選択の標的であると遠慮なしに表明した(Mayr 1963:279-296)。しかし、遺伝学者による遺伝子から個体への転換は、ゆっくりとしたプロセスであった。

遺伝子を選択の標的とする考え方は、つい最近の1970年まで—たとえばレウォンティンによるように—なお広く受容されていた。しかし、“独立した対象でない”“裸の遺伝子”(Mayr 1976)は選択にとって“目に見える”ことはなく、したがって標的には決してなり得ないと指摘する論者によって、結局それは厳しく批判された(Wimsatt 1980, Sober and Lewontin 1982)。その上、同じ遺伝子—たとえば、ヒト鎌状赤血球遺伝子—が、ホモ接合体のときは有害でしばしば致死性であるが、(マラリア原虫棲息地域において)ヘテロ接合体のときは有益であるということがあり得る。多くの遺伝子は、異なる遺伝子型にあるとき異なる適応価を持つ。多くの遺伝子の多面発現性と、表現型のポリジーンの構成要素を調節する遺伝子相互作用によって、遺伝子選択主義は無効になっている。かつて、ドーキンス(1982: point7)自身が、遺伝子は選択の対象ではないことを認めているのだ。「遺伝的複製子は、直接にではなく代理人によって……それらの表現型の効果によって選択される」と。まったくその通り！ 遺伝子の結合体—たとえば、染色体—もまた、選択の独立した対象ではない。ただそれらの運搬者のみが選択の独立した対象なのだ。

### 配偶子

すべての卵のうちほんの一部のものだけが受精し、オスの配偶子のうちごく少数のものだけが卵の授精に成功するので、配偶子は潜在的にきわめて厳しい選択にさらされているものの一つである。しかし、配偶子の適応度を測定することは困難である。配偶子は2組の形質を持っている。1つは、配偶子が受精を促進するために持たねばならない属性から成る。素早く泳ぎ、受精していない卵を感知することができ、卵膜を通り抜けることができる能力は、明らかに精子が授精に成功するための最も重要な特性である。近年、これらの特性に関する多くの実験的研究が行われた。しかし、精子のこれらの表現型上の特性は、おそらくオス親の精巣がもたらしたものであり、たぶんオス親の拡張された表現型の一部である。それらは配偶子の半数体のゲノムとは関係がなく、分かっている限りでは配偶子の授精能力には何ら影響力を持たない。いくらかの生物においては、配偶子(たとえば植物の花粉粒や水生生物の自由遊泳する配偶子)は、交配成功に影響を及ぼす特異的な特性

を持っているように見える。またいくらかの生物においては、メスの生殖管が精液の命運に重要な影響力を持っている (Eberhard 1996)。

### 生物個体

ダーウィンから現代までのほとんどの進化論者 (Lloyd 1992) は、生物個体を選択の主要な対象とみなしてきた。実際、表現型は選択にとって“目に見える”個体の部分である (Mayr 1963: 184, 189)。すべての遺伝子型は、環境と相互作用しながら、ウォルトレック (1909) が「反応基準」と呼んだ表現型の広がりを生み出す。したがって、進化論者が「ゲノムは発生を導くプログラムである」というとき、決定論的なし方でそれを考えるのは正しくないだろう。表現型の発現は多くの確率論的で環境的なプロセスを伴っていて、それが遺伝子型と表現型の一対一の対応を不可能にするのである。もちろん、これがまさに、遺伝子型よりむしろ表現型を選択の対象として認めねばならない理由である。

同じ遺伝子型から発現した異なる表現型が、適応価をかなり異にしていることがあり得る。選択にかかるものは、その基盤にある遺伝子型を“遮蔽している”表現型である (Brandon 1990)。表現型という語は形態上の特徴だけでなく、行動上の特徴や鳥の巣やクモの網のような行動の産物をも指している。ドーキンス (1982: point7) はこうした特徴に対して「拡張された表現型」というたいへん便利な用語を導入した。しかし、こうした種特異的な行動は、個体の神経系にプログラムされているので、表現型の形態的側面と原理的に異なるものではない。

こういうわけで、個体という用語を使うとき、私はいつも個体という言葉が日常語で意味するもの—つまり生物個体—のことを言っている。哲学者は個体 individual という用語を種のような“特称”にも適用した。私は、混乱を引き起こしそうで、そうした名辞指示は避けた。

### 選択の対象、個体か遺伝子か？

遺伝学は、ダーウィンが『種の起原』を出版した 1859 年には存在していなかった。彼にとってはどう見ても個体を選択の対象であった。遺伝学の興隆までほとんどのダーウィン主義者がそうだった。その後、大部分の遺伝学者が選択の標的に遺伝子を採用したが、ほとんどの分類学者とナチュラリストは個体のままだった。1940 年代の進化的総合の間に 2 つのグループは幅広い合意に達したが、奇妙なことに一つの重要な相違は残されたままであった。すなわち、大部分の遺伝学者はなおも遺伝子を選択の対象とみなし、一方ナチュラリストは個体を維持し続けたのだ。しかし、1960~70 年代には、ますます多くの遺伝学者が、単離した遺伝子は選択にかからず、「進化とは遺伝子頻度の変化である」という公式はたいへん誤解を招きやすいことを理解した (Mayr 1977)。1980 年代までには、ほとんどの遺伝学者が完全に転換し、進化論者はおおかた“何の選択”と“何のための選択”とい

う2つの問いを区別しなければならないことを学んだ（以下を見よ）。

ウィリアムズ（1966）が集団選択を否認したとき、彼は選択の対象として代わりに個体か遺伝子のどちらかを選ぶことが可能であった。その時までには、おそらく大多数の進化論者がダーウィンの選んだ個体に復帰していたが、ウィリアムズは遺伝子（「メンデル集団における二者択一の対立遺伝子」）を選んだ（p. 3）。彼は個体の重要性に気付いていなかったわけではない。「素早さや病気に対する抵抗性や感覚の鋭さや繁殖力などによって特徴づけられた個体は、よりのろまでより抵抗力の小さいものたちに比べてよりよく適応すると確かに言うことができる」（p. 102）が、しかし彼はまた「われわれは個体を基にした進化的成功によって適応度を測定することはできない」（p. 102）とも言う。

選択の主要な対象を遺伝子としたウィリアムズの選好は、かなりの数の進化論者、とりわけ『利己的遺伝子』（1976）におけるドーキンスによって最も熱狂的に採用された。しかし、ドーキンスと彼のいくらかの追従者以外、選択の対象を遺伝子とする遺伝学者はその時までには実質的にまったくいなくなっていた。

ウィリアムズが個体よりも遺伝子を選ぶ主な理由は、明らかに遺伝子の安定性にあった。彼は、「遺伝子のみが効果的に選択されるのに十分安定的である」のに対して「遺伝子型は寿命が限られ、自己自身を再生産できない」（p. 109）と主張する。彼は、後に続く世代のそれぞれの遺伝子型における組み換えでたとえ多く影響を受けるとしても、集団における遺伝子頻度は着実に増大し得るということをどうも理解しそこなったのだ。メンデルの粒子遺伝の原理は、遺伝子は組み換えによっては影響されないということ認める。混合遺伝は存在しないということだ。

### 血縁選択

ホールデンは、ある個体の遺伝子型の一部を共有する血縁者の選択が選択上重要であることを指摘した最初の進化論者であった。この種の選択は「血縁選択」kin selection と呼ばれる。これはもちろん親（母）—子関係では明らかだが、ホールデンが力説したように原理的にはより遠縁のものに対しても当てはまる。この場合、血縁選択と社会的集団選択は重なり合い、互いに区別することが困難である。血縁選択のほとんどは同時に社会的—集団選択でもあるのだ。両方の集団のメンバーは生まれた時からずっと互いに知り合いであり、互恵的な援助をするように習慣づけられている。血縁選択と社会的集団選択の要素を区分けする方法はない。血縁選択の他の問題についてはMayr（2001:132, 257）を見よ。

### 集団選択

まとまりのある全体としての集団が選択の標的になり得るかどうかについては、長い激しい論争がつづいた。答えは“一概には言えない”である。個体の集まり（“集団”）には



さまざまな種類のものが存在し、あるものは選択の標的に適しており、あるものはそうではない。かつて私は大きさと地理的關係に基づいて集団を分類したが (Mayr 1986)、それは生産的なアプローチではなかった。しかし、明確な結論をおおむね産み出す別のアプローチが存在する。選択価が (隔離状態にあるとき) 構成する個体の適応価の単なる算術平均である集団は、選択の標的にはならない。もしこうした集団が格別にうまくいっているなら、それは構成する個体の高い適応度のおかげである。集団選択説にはこの種の集団がよく含まれているが、この偽の“ソフトな”集団選択は集団選択ではまったくくない。こうした集団の適応度は、構成する個体の適応度の算術平均なのだ。それに対して、もし構成する個体の相互作用のせいで、すなわち分業やその他の社会的活動のせいで、集団の適応度が構成する個体の適応価の算術平均より高くなったり低くなったりするならば、その集団は全体として選択の対象になり得る。私はこれを「ハードな集団選択」hard group selection と呼んでいる。興味深いことに、このことはダーウィンによってすでに、原始人の集団についての議論の中で十分認識されていた (Darwin 1871)。こうしたハードな集団選択は人間の倫理の説明の前提条件であり、いまなお議論的である (Sober and Wilson 1998)。

ある集団の成功がソフトな集団選択によるのかハードな集団選択によるのかを決定することは、ときに困難である。しかし、ジリスの集団が格別に成功しているのは、捕食者集団の接近を仲間知らせる見張りの有効なシステムがあるからで、それは明確にハードな集団選択である。雌ライオンの群れが狙った獲物の逃げ道をふさぐために分かれる場合もまたそうだ。チンパンジーによる隣接する群れのメンバーに対する突然の攻撃が成功するのは、攻撃者のよく組織化された戦略に依存している。こうしたすべての場合で、成功した集団は一つの単位としてはたらく、選択に全体としてかけられる実体と言える。このような集団はしばしば近親者から成り、その選択は実のところ血縁選択である。そして血縁選択は実際には個体選択なのである。

選択の可能な対象として集団ほど議論的になったものは他にない。しかし、進化的総合から 1960 年代にかけて、進化論者は誰一人集団選択の擁護者にはならなかった。集団選択は、ドブジャンスキー (1937) や私の広く使われた教科書 (Mayr 1963) では支持されていないどころか、実際言及すらされていない。どちらの本の索引にも載っていない。現代の進化生物学のどんな出版物でも、集団選択を本気で採用したものを私は見たことがない。集団選択は、行動生物学と生態学のいくつかの出版物で支持されているだけだ。コンラート・ローレンツはしばしば、ある形質は「種の利益のため」という理由で選択されると述べた。生態学者も類型学的思考をしがちであり、生態学の文献 (アリー、エマーソン、バレルトンなど) には、結局は集団選択を支持することになるような論及がしばしば見出される。これらの言明は概して進化論の文献では無視された。ウィン・エドワーズが 1962 年に集団選択の力強い提唱を出版したとき、この状況がすっかり変化してしまう可能性もあった。彼は、動物、とくに鳥類において、具体的にはアカライチョウにおいて、多くの生活史上の形質が集団選択によって獲得されたと主張したのだ。しかし、この主張は早速、デイヴィッド・ラックの素晴らしい分析 (1966) によって逐一反駁されてしまった。

その集団選択のテーゼを否認したのはラックひとりという訳ではなかった。G. C. ウ

ウィリアムズは、この問題のためにそっくり1冊の本(『適応と自然選択』, 1966)をあてた。彼は特に注意してウィン・エドワーズによる主張を選び出した(pp. 239-249)。ラックの反論とともにこれがウィン・エドワーズの根拠の薄い主張の息の根を止めた。集団選択に対するウィリアムズの反論は権威あるものと広くみなされ、集団選択問題の議論の基礎としてその後35年間受容された。しかし、残念ながら、彼の提示の仕方には重要ないくつかの点でひどい欠陥があった。

ウィリアムズには、“集団”という用語の定義に多少難点があったようだ。最終的に彼は、集団選択の対象としての資格を持つために集団は「生物適応性」biotic adaptationを有さなければならないと結論した。個体は生物学的な適応性を持つが、ウィリアムズは、集団の適応性を選択の対象とし得るために生物適応性という用語を作り出したのだ。彼は5章から8章(pp. 125-250)まで生物適応性の候補を順々に吟味し、それらが彼の定義の下で適格か否かを検討した。最終的に彼は、想定される生物適応性には適格なものはなく、集団選択は起こらないと結論した。しかし、ウィリアムズの生物適応性の定義からは、今日では自然選択の正当な対象とみなされる多くの集団が除外されている。そんなわけで、生物適応性なるものは適切な範疇ではなかった。

適切な規準として他にどんなものが使えるのだろうか？ ダーウィン(1871)に戻って、私は最終的に、選択の対象になり得る集団となり得ない集団を区別する一つの規準が実際存在することを見出した(Mayr 1990)。私はそれら2つの集団を、「その場限りの集団」casual Groupsと「社会的集団」social groupsと呼んだ。その名に表されているように、その場限りの集団とは、たとえばムクドリのおよそ半分の群れや魚の群れのような個体の偶然的なあつまりである。それらの構成は時々刻々変化し得るし、その場限りの集団の平均の適応価は、集団の成員の適応価の算術平均に等しい。もし5頭のシカの群れが3頭ののろまのシカと2頭の素早いシカから成り、その3頭ののろまのシカが捕食者に殺されたならば、その群れの適応価は急激に変化するだろう。その場限りの集団それ自体は決して選択の対象にならない。その集団を構成している個体が選択の対象になるのである。

社会的集団は、成員の適応価の算術平均を上回る適応価を持ち得る。こうした集団の社会的つながりはあらゆる種類の協同をもたらし、競い合う集団との相互作用の中で適応度を高める。ほとんどの社会的集団はその核として家族を有する。その上に、より遠い血縁、たとえば孫、いとこ、甥、姪、叔父、叔母などが加わる。彼らはみな生まれたときからずっと互いに知り合いであり、互恵的な援助の精神で育つ。これが、よそ者に対して一緒に闘い、新しい食物源や水源の発見を共有し、ねぐらやなわばりを共同で防衛し、その他同様な協同的活動をもたらす。こうしたまとまりのある社会的集団は、成員の適応価の算術平均よりもかなり大きい適応価を持つ。ダーウィン(1871)は非の打ちどころのない直観をもってこのことを明確に理解し、ダーウィン以後の著者たちもそのように理解した。ウィリアムズ(p. 116)はアシュレイ・モンタギューを引用してこう言っている。「そこでわれわれは、進化というものは互いに害し合う集団よりも互いに協力し合う集団を好むプロセスであり、‘適応度’とはばらばらな個体の機能というよりも集団の全体としての機能である、ということを理解し始めている。」しかしウィリアムズは、奇妙にもこれを集団選択の例として受け入れることを拒んだ。というのは、彼はこうした利他的集団の成功をも

っばら個体の形質に起因するものと考えたからだ (p. 117)。ウィリアムズが社会的集団はその場限りの集団とはまったく異なる適応価を持ち得るということを理解しそこなったことが、進化論の研究にかなりの混乱をもたらした。

ウィリアムズの長大な分析は、社会的集団の選択は起こらないということを論証するのに失敗した。pp. 239-249 でウィリアムズは、その場限りの集団の集団選択を支持するウィン-エドワーズ (1962) の主張を実に効果的に論破しているが、集団選択が別の状況でも起こらないということの論証には失敗している。にもかかわらず、このことで彼は集団選択の全面的な否定に至った。集団選択の否定は最初は広く受け入れられたが、この 35 年間に社会的集団の集団選択の可能性を認める研究者は次第に増えている。ダーウィンが指摘したように、集団選択の存在は集団内の利他行動の発展にたいへん重要である。進化生物学で広く受け入れられている最終的な結論は、その場限りの集団は決して選択の対象にはならないが、まとまった単位としての社会的集団は選択の標的に実際なり得るということである。選択の対象としての資格を持つためには、社会的集団は明確に境界を画し、同様な他の社会的集団と競争しなければならない。

ボレロ (2003) は最近、ウィリアムズの議論の妥当性を復活するよう試みた。しかしこの試みは、ボレロがウィリアムズと同じ過ちを犯したために成功しなかった。彼は、集団にはさまざまな種類が存在し、そこには自然選択の対象として基準に合ったもの (社会的集団) もあれば、まったく合わないもの (その場限りの集団) もあるということを理解しなかったのである。

### 高次レベルでの選択

種選択のような現象が存在するのか、あるいはしないのかということについて、これまで多くの議論がなされている。ダーウィン以降の初期の時代には、その頃は選択についての考えがかなり混乱していたが、これこれの形質は“種にとって良い”ので進化したのだとよく言われた。これはまったく人を誤らせるものであった。選択された形質は、種の一部の個体に利益を与え、次第にそれが他のすべての個体に広まることによって選ばれたのである。実体としての種が選択に応答するのではない。

階層を成す進化的諸実体のさまざまなレベルに同時にはたらく選択は、重層的選択と呼ばれてきた。その場合、通常は 1 つの種が競合する 2 つの種間の生存闘争に勝利するが、実際の選択はそれら 2 種の個体群を構成している個体レベルで起こる。同じ資源に対する競争者として、それらはあたかも単一の種の個体群の成員であるかのように振る舞い、劣った方の種の成員が先に排除されるであろう。一見種選択のように見えるこうした場合でさえ、個体が選択の第一次的な標的である。個体と種のように選択の対象が同時に 2 つの異なるカテゴリー・レベルに属する場合に、人は“選択のレベル”ということについて語るのである。

もちろん、一方の種が他方の種の絶滅の原因になり得ることは疑いない。アフリカのヴィクトリア湖へのナイルパーチの導入は、カワスズメ科魚類の数百にのぼる固有種の絶滅

を来した。托卵性のコウウチョウはミシガン州北部のカートランド・アメリカムシクイを大方駆逐してしまい、ついにカートランド・アメリカムシクイの繁殖区域での徹底的なコウウチョウ撲滅処置が採られた。ダーウィンは1859年に、ニュージーランドの多くの土着の動植物種がイングランドからの競争種の導入により駆逐されてしまったことを記述した。競争者は決していつも近縁種とは限らなかった。このような例があるにもかかわらず、私は種選択という用語を使用するのをためらっており、こうした出来事は「種の交代」species turnover あるいは「種の置換」species replacement と呼んだ方がよいと思う。なぜなら、実際の選択は2つの種の競い合う個体のレベルで起こるのだから。絶滅を生じさせるのは、負けそうな種の個体を差別する個体選択である。しかしその結果、2つの種の一方が生き残り、他方は絶滅する。

いく人かの著者はまた、科選択や分岐群選択のようなより高次のレベルでの選択さえ認めるよう提唱したが、これらの実体そのものは決して選択の対象ではない。そうした場合の選択はいつも個体レベルで起きている。とはいえ、新しい分岐群の幹母はこの分岐群にその全個体の適応度に影響を与える遺伝子を供給するかもしれない。そこで、こうした場合を分岐群選択と呼びたがる著者もいる。

## 選択の対象のための用語

選択によって選ばれる実体のために多くの用語が提唱されたが、それらはすべて、これから示すように、あいまいであったり、過去の日常用法の誤った意味の押し付けであったりする。

### 選択の単位

この用語は、1970年にレウオンティンによって選択の対象を指すために導入された。科学ではもちろん、日常生活においても、単位という用語は通常何か測定できる実体を意味する。われわれは、長さ、重さ、時間といった単位を持っているし、ボルトやワットやオームなどのような電気に関する単位も持っている。しかし、明らかにこのたぐいの単位は選択の単位には当てはまらない。ときにわれわれは、単位という言葉を具体的な実体に対して使用する—たとえば、「大統領は紛争地域に数単位 several units の海兵隊を送った」というようにだ。選択の単位という用語は多くの著者によって採用されたが、他の多くの者たちはそれが非常に不適切であることに気づき、新しい用語を導入した。単位という用語はその多義性のために近年次第に使用されなくなり、代わりに「選択の対象」という言い方がされている。

### 複製子

ドーキンスがこの用語の作り手だが、彼はその定義について「われわれは複製子を、それ自身のコピーを作るようなやり方で他の複製子を含めた世界と相互作用する、宇宙の中のすべての実体と定義することができる」(Dawkins 1978) と述べている。彼はまた「DNA分子は明白な複製子である」とも言う。すなわち、複製子選択は本質的に遺伝子選択のための新たな用語なのである。この用語の一つの利点は、ドーキンスが言うには、「たとえば他の惑星で出会うかもしれない非DNA形式の進化を」扱うためにわれわれの言語が自動的に前適応し得るという点にある。これは、科学に新語を導入するためのかなり奇抜な言い訳のように思える。選択の標的が遺伝子というよりも個体の表現型であるとする、複製子という用語は筋違いなものになる。もちろん、この用語はダーウィンの基本的考えと完全に対立する。選択において重要なことは、種が環境の変化に追従することを可能にする新しい表現型の豊かな産出である。これは減数分裂と有性生殖によって可能になる。DNAの複製はこのことと何ら関係がない。メンデルが発見し、その後の遺伝学と分子生物学の研究によって裏付けられた遺伝子の変異性は、確かに、急速であいまいさのない進化的変化を達成する非常に効率的な方法であり、獲得形質の遺伝の誤りを証明した。しかし、こうした不変性は選択にとってなくてはならないわけではない。なぜなら、ダーウィンによる獲得形質の遺伝と環境の直接的影響の受容は、自然選択と両立し得たのだ。彼は遺伝物質の完全なる不変性を要求しなかった。遺伝子は選択の対象ではないので(裸の遺伝子は存在しない)、厳密な複製のいかなる強調も見当違いなのである。進化とはよく主張されるような遺伝子頻度の変化というのではなく、表現型の変化であり、とりわけ適応性の維持(あるいは改善)と多様性の起原なのである。遺伝子頻度の変化はそうした進化の結果であり、決して原因ではない。遺伝子選択という主張は、分析が有用であるレベルを超えた還元論の典型的な例である。

### 乗り物

やがてドーキンス(1978)は、選択過程では生物を再生産する個体がある役割を果たしていることを悟った。しかし、遺伝子選択論者である彼はこの役割を、遺伝子の運搬機構としてはたらく機能だけだとみなした。そこで彼は、個体に関して「乗り物」vehicle という用語を導入した。そうすることによって彼は、表現型は遺伝子型の乗り物以上のものであるという決定的な観点をつかみそこねた。乗り物という用語は、選択過程での表現型の重要な役割をまったく明らかにできない。

### 相互作用子

ハル(1980)は、選択の対象は「その環境の下でまとまった全体として」振る舞うということをも十分認識していたので、乗り物という用語が不適切であることを理解していた。

このまとまった全体と環境の相互作用を強調するために、彼は、「複製（彼は生殖を意味した）が差別的であるような様式で、まとまった全体として環境と直接に相互作用する実体」として「相互作用子」interactor という用語を提案した。相互作用子という用語は多くの弱点を持っている。その一つは、減数分裂と生殖時の変異の産出に言及することなしに、複製時の不変性を強調することである。より由々しいことは、相互作用子は選択の対象に固有な用語ではないという事実である。すべての細胞は相互作用子である。生物のすべての器官は他の器官と相互作用し、種は相互作用し、2つの性といった個体の階層も互に相互作用する。さらに、相互作用は自然選択をもたらす排除の過程でははっきりとは見えない。生物学において、相互作用は進化生物学よりも機能生物学にずっとよく当てはまる。相互作用という言葉聞いて最初に考えるのは、決して自然選択ではないだろう。

### 選択の標的

長年私は、選択の対象に関して選択の標的という用語を使用した。しかし、自然選択は通常はほとんど排除の過程であることが分かるにしたがい、排除される個体が選択過程の本当の標的であり、残ったものたちを選択の標的と呼ぶのはむしろ誤りであるということがよく分かった。必要とされたのはもっと的確な用語であった。

### ミーム

ドーキンス（1982）は、文化的進化で選択を受ける実体に関して“ミーム”という用語を導入した。この言葉は“概念”という用語の無用な同義語のように私には思える。ドーキンスは見たところ、遺伝子 gene という言葉との類似性からミーム meme という言葉を好んだようだ。定義においても、ミームが何であるかを示す例においても、ドーキンスはミームを概念から区別し得るものを何も述べていない。概念なら個体や世代に限定されず、長期間にわたって存続し得る。それは進化することができる。

### 何の選択と何のための選択

おそらく選択についての最も重要な2つの問いは、ソーバー（1984）が鋭く指摘したように“何の選択”と“何のための選択”である。“何の選択”という問いは、選択されるのはどんな特別な実体か—つまり、生殖し首尾よく再生産するために高い生存確率を持つのはいかなる実体かを問うているのである。前述した用語の中には、このために特に適したものはなかったように思える。したがって、「選択の対象」object of selection という用語がやはりもっとも適切な名称であると思われるし、実際、今日もっとも頻繁に使用されている。

選択の対象の適応度に寄与する特質は、塩基対から種までの生物学的構成のほとんどすべてのレベルに存在するだろう。たいていそれは特定の遺伝子である。しかし、遺伝子型の一部であるこうした遺伝子は、選択の独立した対象ではない。これまでの論争ではしばしばこうしたことが混同されていた。

### 自然選択説の現状

ダーウィンの自然選択説は、類型論と目的論を完璧に論破した後、完全に勝利を得た。それにもかかわらず、私が示したようにそれは、オリジナルのダーウィンの理論からいくらか修正されている。自然選択とランダムな変異の潜在的対立は、ドーキンスとグルードの論争を特徴づけたものだが、今日ではそれは協同的な過程と見ることができる。選択は変異なしに起り得ないし、変異はつづいて起こる選択(排除)がなければ意味を持たない。変異と選択の見かけの対立は、今日では建設的な過程と解釈することができる。選択とは厳密には最良のものを選択ではなく、ほとんどの場合、個体群の劣った成員の排除なのである。このことが新しい進化的発展のいくぶん意外な逸脱を説明し、進化上の新奇性を生み出すのだ。

さらに、自然選択は今日、本来の自然選択(生存選択)と性選択(繁殖成功のための選択)というきわめて異なる2つの過程と見られている。ある個体群や生活環のある時期において、性選択は生存選択以上に重要な場合がある。