

8・5 個体群構造と進化

前節で述べた新しい集団選択モデルは、興味深いし重要なものだと思う。また、形質集団というアイデアは、数多くの進化の歴史に見られる極めて重要な要素を明らかにしていると考えられる。しかし、形質集団は本当に相互作用子と言えるのだろうか？ 形質集団は本当に集合的個体として、そうした集合的個体群内で他の集合的個体と競争関係にあると言えるのだろうか？ 別の見方をすれば、形質集団は生物個体の運命を決める環境の重要な一部であると考えることもできる。そのような見方からはまた根本的な問題が生じる。すなわち、進化の出来事を記述する唯一最良の方法が存在するのだろうか？ この問題によって、我々は第三の重要な見解に至る。すなわち我々の考えでは、集団選択については二つの見方が共存しており、形質集団進化はこのうち一方の見方しか特徴づけていないのである。

形質集団——相互作用子なのか、それとも環境なのか？

個体群が集団に分割されることは、進化においてたしかに重要である。しかしだからといって、これらの集団がかならずしも生物体と同等のはたらきをするということにはならない。「D・S・C」ウィルソンらが重点を置いた進化過程に対しては、

反応を行う性質を持つアリは、他のアリが同様の性質を持っている環境では適応度が高い。そうした環境では、警戒信号は適切な反応を喚起するだろう。また、防衛反応そのものも適切だと言えるだろう。というのも、周りのアリも防衛反応をしているからだ。コロニー内の個体は密接な血縁関係にあるので、こうした性質を持つアリが同じ性質を持つアリと一緒にいる見込みは高い。したがって、警戒行動はアリのコロニーにはたらく選択によって進化するのではなく、アリ個体にはたらく選択によって進化すると考えるべきなのだ。警戒と防衛を行うアリは、警戒と防衛を行わないアリよりも平均して適応度が高い。もちろん、この適応度は包括適応度、すなわち血縁個体に与える援助の有効性に反映されるだろう。

例によって、この適応度の高さは進化的変化が生じる環境次第である。このケースでは、鍵となる環境上の特徴はアリ個体群それ自体の個体群構造である。警戒と防衛を行うアリの適応度が高いのは、アリ個体群がコロニーに分割されていて、そのコロニー内の個体間に密接な血縁関係があるからに他ならない。このとき、コロニーは**選択環境**の鍵となる特徴だということになる。

互恵的利他行動のケースも、こうした観点から見直すことができる。ウィルソンとソーバーの仮想的事例における水棲コロロギの進化については、それが集団選択によって引き起こされたと考える代わりに、コロロギ個体にはたらく頻度依存選択（異なるタイプのコロロギの相対頻度に基づいてはたらく選

別の見方をすることもできる。それは**広義の個体選択説**と呼んでもよいものだが、この見方によると、形質集団は選択が起こる環境の特徴だということになる。まずは、集団選択説の議論が大きな説得力を持っていた事例で考えてみよう。真社会性昆虫の集団は、いかにも相互作用子であるかのように見える。つまりそれは凝集的で、共通しており、運命を共有しているのである。アリのコロニーやミツバチの巣は、アリやミツバチの個体が選択にとって「可視的」であるのとまったく同じように「可視的」であるように思われる。多くのアリの種には精巧な警戒・防衛機構が見られる。ワーカーが防御時に分泌する化学物質は、しばしば援軍を呼んだりコロニーに危険を知らせたりするといった第二の機能を果たしている。優れた警戒システムを持つコロニーは、そうでないコロニーに比べて（その他の条件がすべて同じであれば）長続きするし、新たに建設するコロニーの数も多い。新たに建設されるコロニーは、防衛反応の強さの点で親コロニーに類似する傾向にある。だから警戒システムの優れたコロニーは、コロニー集団中に占める割合をだんだんと増していく。攻撃的な「アフリカナイズド」ミツバチが北米で蔓延したときにも、これと同じような事態が生じていたと考えられる。

アリのコロニーは相互作用子だというのは、なるほど、非常にもっともらしい考えだ。だが、こうした真社会性節足動物の事例に対してさえも、個体選択説の立場から提案を提出することができるのである。危険に対して警告臭を発しながら防衛（**択**）によって引き起こされたと考えることもできるのだ。例えば、抱きつき行動は「航海の終わりにバートナーを舟から放り出す」裏切り者が巷に溢れているときにのみ適応的である。協力的な集団に有利にはたらく選択のように見えたものは、実のところ、周囲に十分多くの協力的な個体がいるような環境において、協力的な個体に有利にはたらく選択だったのである。こうして、集団選択は生物個体にはたらく頻度依存選択に変換されるのである。

真実のストーリーは一つか？

仮想の水棲コロロギや実在するアリ（における利他行動）の進化の説明が一通りでないのならば、広義の個体選択説と形質集団選択説が等価であるという可能性を考慮しなければならぬ（Dugatkin and Reeve 1994）。もしも両者が等価であるのならば、ウィルソンの分析は利他行動の進化についての適切な説明の一つであるという意味では正しいが、利他行動の進化についての唯一正しい説明であるとは主張できなくなる。ウィルソンとソーバー自身、ある重要な意味で多元論者である。彼らによれば、すべての進化の出来事において支配的な役割を果たす単一の進化メカニズムなどは存在しない。だから、生物体が選択の単位になる場合もあれば、遺伝子が選択の単位になる場合もある。また、形質集団が選択の単位になる場合もあれば、複数のレベルで選択が同時に作用する場合もある。しかし彼らは、

同じ出来事を複数の仕方でも記述できるのだという、形質集団選択への反応に対しては懐疑的である。彼らによれば、「形質集団選択を」広義の個体選択として記述し直すと、遺伝子選択説が犯しているとして非難されたのと同種の「平均化の誤謬」に連座することになってしまうのだ（4・1節）。

ウィルソンとソーパーは、広義の個体選択説は選択の帰結を予測はするが、選択の過程については不適切な説明をしてしまうのだと主張する。協力的なダム構築がビーバー個体群で進化しているのは、管理の行き届いたダムに棲むビーバー集団の生産力の増加が、混合集団におけるたかりのコストを凌ぐからである、と仮定してみよう。広義の個体選択主義者は、協力的な個体が属している集団すべてにおける協力的な個体の適応度をただ平均化して、その平均値を、たかり屋が属している集団すべてにおけるたかり屋の適応度の平均値と比べているだけである。しかし、協力とたかりの平均適応度は、三つの異なる選択過程の結果の和なのである。その三つの選択過程とは、協力的な個体だけで構成される集団、「協力的な個体とたかり屋両方を含む」混合集団、たかり屋だけで構成される集団の、それぞれにおける選択のことを指す。これらの和からは、選択の結果しかわからない。平均化をすることによって、選択過程についての情報すべてが失われてしまう。当然ながら、協力がたかりよりも高い適応度を生むことを可能にしているメカニズムに関する情報も、すべて失われてしまうのである。なるほど、これがダム構築の進化を説明する方法として誤解を招くものである

役割によって適応度がまったく増加しないという事実があるにもかかわらず、平均適応度が増加しているのである。ほとんどのたかり屋は、自分と同じようなたかり屋たちと一緒に粗悪な環境で暮らしている。彼らの周りにダムを構築するビーバーが一匹もいなければ、彼らは自然の池に頼らざるを得なくなるが、そこには水位の自然変動に伴うあらゆる危険が潜んでいる。このためたかり屋たちは、自らが属する集団の中で自らが果たす役割によっては不利にならないという事実があるにもかかわらず、適応度が低下してしまうのである。

したがってある見方の下では、協力的なダム構築は、ダム構築集団の生産力がたかりに有利にはたらく個体選択を凌ぐほど十分に高いために進化する。また別の見方をすれば、ダム構築集団内でダムを作るという行動は、他の行動と比較してまったく有利でないにもかかわらず、ダムを作るビーバーはダム構築集団に属していることが多いために、たかり屋よりも高い適応度を持つ。たかり屋の適応度は、集団の中で彼らが果たす役割によって低下しない。たかり屋は、混合集団の中ではご近所さんの一部よりも有利である。しかし、ほとんどのたかり屋は自分と同じように「ダム構築に」無関心な個体と一緒に棲むことになるので、彼らの平均適応度は彼らが属す社会環境の特徴によって低下することになる。この後者の見方では、集団には適応度が帰属されていない。どちらの見方も個体群が集団に分割されることの重要性を認めているし、生物の適応度が生物自身の特徴と生物が属す集団の特徴双方に依存することを認めて

というのは、もっともな主張だ。ダム構築は明らかに体温調節などとは異なる種類の適応だし、そのような社会的適応の進化過程が他の適応の進化過程とどのように違うのかは、明らかにされなければならないだろう。それゆえウィルソンとソーパーによれば、「形質集団選択を」広義の個体選択として記述し直すことは、生物個体が唯一の相互作用子であるという考えを取るに足らないものにしてしまっている。

進化的変化についての適切な説明は、平均化された結果をただ報告するだけではなく、その変化の過程についての情報を保持しなければならない。だが、広義の個体選択説はあらゆるタイプの適応度を単に平均化しているわけではない、と考えることもできる。この見方によると、ビーバーの適応度は二つの成分からなる。一つは、ビーバーが属する社会環境から導かれるものである。ダムを構築するビーバーと同居するビーバーは、その事実ゆえに適応度が高い。というのも、自らがダム構築に貢献しようとしまいと、ビーバー全員がダム生活から利益を享受するからである。もう一つの成分は、社会環境におけるビーバーの役割から導かれる。ダム構築に貢献しないたかり屋は、ダム構築に伴うコストと危険を免れている。だから、最も適応度が高いビーバーはたかり屋である。それでも、ダムを構築するビーバーの平均適応度はたかり屋のそれよりも高くなりうる。なぜなら、ダムを構築するビーバーは大抵ダムを構築する他のビーバーと同居しているからである。このため、ダムを構築するビーバーは、それが属する社会環境の中で自らが果たす

いる。我々の考えでは、これら二つの見方は等価である。だから、ウィルソンとソーパーが多元論を拒否する理由は納得のいくものではない。ある種の広義の個体選択説は、選択の帰結だけではなく、その過程も説明することができる。形質集団選択という考え方はしばしば社会進化について考察していくための良い発見法ではあるが、それが進化の出来事についての唯一正しい見方というわけではないのだ。

形質集団と超個体

本書の第三部では、議論の焦点が自己複製から相互作用へと移行した。つまり、何が相互作用子なのか、すなわち自己複製子系列の運命を決定する競争を行うものは何なのかを明らかにすることが議論の焦点になった。しかし今しがた取り上げた「多元論」は、相互作用子について客観的な説明がありうるのか、という問題を提起している。この問題は心の哲学における議論とのアナロジーで説明できるだろう。何が人格もしくは志向的行為者（信念、欲求、目的を持った複雑なシステム）なのかを明らかにすることは、道徳的にも科学的にも非常に興味深い問題である。一般的に、ほとんどの成人は志向的行為者であると認められている。しかし、人間は成長のどの段階で志向的行為者になるのだろうか？ 人間以外で、志向的行為者であり、それゆえ法の下での尊重と保護を受けるに値する動物はいるのだろうか？ 志向的行為者を作り上げることは原理的に可能な

だろうか？ ロボットでも、上手くデザインしてやれば志向的
行為者になるのだろうか？ ならないのだとすれば、どうして
ならないのだろうか？

デネットによれば、志向的行為者を客観的に数えることはで
きない。彼の見解では、何が志向的行為者なのかは観察者およ
び観察者の知識・目的に相対的なのである。例えば、コンピュー
タとチェスの試合をするときに、コンピュータをチェスについ
ての信念と目的を持った志向的行為者として扱うことは、その
行動を予測して試合に勝つために有効だろう。デネットの言葉
を借りれば、我々は上手くデザインされた複雑なシステムに対
して**志向姿勢**をとる。なぜならば、そうすることが有益だから
である。しかし原理的に、またしばしば実践においても、そう
せざるをえないわけではない (Demett 1987)。コンピュータと
チェスの試合をするときに、その設計の裏をかいて、コンピュー
タが「駒の取り合いのない」静かな局面を評価する能力の限界
を利用することも、多くの場合可能なのである。

デネットは、志向的行為者を徹底的に多元論の立場から捉え
ている。いくつかのシステムについては、志向姿勢は通常避け
られない。このことが最も自明なシステムは人間だ。人間は非
常に複雑なシステムなので、ほとんどの状況下で互いの行動を
予測しうる唯一の方法は、互いを志向的行為者として扱うこと
である。チェスをするコンピュータなどの他のケースでは「志
向姿勢以外にも」実際に選択肢があつて、志向姿勢をとらずと
も行動を予測・説明・操作することが可能である。サーモスタツ

振舞うにすぎないもの（例えば、一時的な連合など）と、真の
客観的な相互作用子との間には、客観的な区別があるのだろうか？
デネット的な考え方をすれば、どんな生物システムも、
それに対して「相互作用子姿勢」をとることが予測的・発見的
に有益である限りにおいてのみ相互作用子だと言える、とい
うことになるだろう。（我々のように複雑な生物体などの）い
くつかの生物システムに関しては、相互作用子姿勢は実用的な
観点から避けることはできないだろう。ウィルソンとソーバー
が考えた、協力したり裏切ったりする水棲コオロギのペアなど
の他の例に関しては、相互作用子姿勢はある程度強いられてい
るだろう。しかし、デネットの心の哲学の議論とのアナロジー
から言えることは、水棲コオロギのペアと個体の水棲コオロギ
との間には、根本的・質的な違いはまったくないということだ
である。我々が拠って立つ観点と認知的限界を考慮すれば、我々
にとつては、水棲コオロギを相互作用子として扱わないように
することは、水棲コオロギのペアを相互作用子として扱わない
ようにすることよりも難しい。このため我々は自然と水棲コオ
ロギは真の相互作用子であると考え、一方で、水棲コオロギの
ペアはあたかも相互作用子のように見えるにすぎないのだと考
えてしまうのである。しかしここで述べた考えに従えば、それ
は生物学の実在についての事実であるというだけでなく、我々
と我々の限界についての事実でもある、ということになつてし
まう。

（このようなラディカルな多元論は、できれば避けたいもので

トや自動ドア、あるいは単純な生物などの行動を説明するのに
志向姿勢は必要ないように思えるし、それゆえそれは不当な擬
人化のように思える。こうした違いがあるにもかかわらず、デ
ネットは、志向的行為者であるかのように扱うことが便宜上可
能なシステムと、真の客観的な志向的システムとの間には、質
的な違いはないと考える。両者の間にあるのは、実用性の程度
の違いだけなのだ。「実用性の程度はピンからキリまであり」
あまりに単純すぎるので信念や欲求を帰属させて予測すること
にほとんど意味がないようなシステムから、あまりに複雑す
ぎるので志向姿勢をとらざるをえないようなシステムまでが存
在する。それゆえ、この世界に存在する志向的行為者の数を客
観的に数え上げるようなことはできない。観察者のニーズや能
力に応じて何が志向的行為者として数えられるかは変わって
くるが、いずれの数え方も同様に妥当なのである。

高次の生物階層における相互作用子について多元論を採用す
ることに關しても、同様の可能性が開かれている。この考え方
からすれば、ビーバーの家族、ヒヒのトループ、チンパンジー
の政治的連合などに対して「相互作用子姿勢」をとることは、
しばしば有益となりうる。これらは相互作用子として扱うこと
ができるが、もししなければならぬわけではない。これらは
相互作用子から構成されている（「集団である」のだと考えても、
妥当性の点では変わらないのである。しかし、ある生物システ
ムが相互作用子であるかどうかを考えると、多元論は常に
可能なのだろうか？ それとも、あたかも相互作用子のように

このようなラディカルな多元論は、できれば避けたいもので
ある。もちろん、どちらとも決まにくいケースはあるだろうが、
あたかも相互作用子であるかのように見えるものと生物体との
間には、真の質的な違いがあるように思われる。「しかし」ラディ
カルな多元論をとると、生物個体群における進化的変化につい
て、見かけ上は異なるが実際には等価な二つの説明が可能だとい
うことを認めてしまうことになるだろう。一つは、相対適応
度の差に応じて生物個体にはたらく選択によつて「生物個体群
における進化的変化を」説明しようとするものだ。もう一つは、
個々の細胞を相互作用子として認定し、その適応度に二つのベ
クトルを認めることにより、「生物個体群における進化的変化
を」説明しようとするものだ。（その二つのベクトルとは、細
胞が細胞集団内で果たす役割に帰される適応度成分と、細胞が
その細胞集団に特有の特徴から導き出す適応度成分のことであ
る。）このため、ラディカルな多元論をとると、進化における
生物体の重要性を認めることができなくなってしまう。

人間のような典型的な生物体と、水棲コオロギのペアのよう
な（部分間の結びつきが）より緩やかな相互作用子との間の違
いの一つは、我々は複雑な構造を持ち、統合的かつ凝集的であ
るということだ。しかし、シロアリの巣やアリのコロニーなど
もまた複雑な構造を持ち、統合的かつ凝集的である。生物体と、
我々が時に相互作用子として扱うことが便宜上可能な集団との
間に質的な区別があるのならば、シロアリ塚などは多細胞生物
体の方に入るのだろうか？ シロアリ塚が真正正銘の超個体で

あるという考え自体は、少しも疑わしいものではない。細胞が進化し、その後細胞の集合、すなわち生物体が進化した。より複雑で階層的な構造を持つ相互作用子が、初期のより単純な相互作用子から進化したのである。したがって、超個体が存在するという考えを否定するのであれば、生物体の集合がより複雑な相互作用子へと進化を遂げることができなかった理由を説明しなければならぬ。他方で、超個体が何にせよ存在するとしても、それは明らかにかなり希少な存在である。それゆえ、生命の歴史の中で、生物組織の一つのレベルとしての生物体の特殊性を説明する必要がある。

水棲コロギのペアとシロアリ塚の対比から示唆されるのは、集団選択を巡る論争にはある種の曖昧さがつきまとうということである。この論争の中には、個体群構造に基づいてはたらく選択を特徴づけようとする試みがあったが、形質集団選択説を支持する論者が用いる事例の多くが登場したのは、そうした試みの中からののであった。我々は、形質集団選択と広義の個体選択はどちらも、個体群構造に基づいてはたらく選択の等価な記述であると提案する。個体群構造に基づいてはたらく選択は、実在の複合的相互作用子が進化する前提条件である。このより強い意味での高次の選択を超個体選択と呼ぶことにしよう。最終節では、これらの複合的相互作用子の特徴づけて、超個体選択を単なる個体群構造に基づいてはたらく選択から区別することを試みる。

ト推進装置になるものもある。獲物の捕獲や、防御、消化に特化するものもあれば、繁殖に特化するものさえる。しかし各個虫は個々の受精卵から発生し、また多くの種で各個虫は別々に繁殖するのである。「クラゲ (jellyfish)」と呼ばれるこの集合的個体は、小競り合いをするビーバーたちの巣とは大きく異なるように思われるのだ。

その他に、本当に困惑してしまうようなケースもある。共生群団は時に単一の生物体とみなされる。「例えば」地衣類は単一の生物体と見なされるが、実は菌類と藻類との共生群集なのである。「また別の例を挙げると、」ハキリアリはある種の菌類を育ててそれを餌としており、両者は地衣類と同じく絶対的共生の關係にある。処女の女王アリは、口内の特殊な嚢に菌類をたくわえたまま婚姻飛行に飛び立つというのだ。これら二つのケースは類似しているにもかかわらず、我々は、ハキリアリと菌類は共生をしている別々の系統であると考えがちだ。しかし、なぜ地衣類も同様に考えられないのだろうか？

3・4節では、生物体と、生物体を定義しようとする様々な試みについて論じた。その議論の要点は、生物体には単一の定義は存在しない、というものだった。その代わりに、「生物体」がかなり論争含みな概念であるということが判明したのである。以下では生物体に関する議論の要点をおさらいして、それが超個体についてどのような意味を持つのかということを考えてみよう。生物体に関して常識的な見方があるとすれば、それは、生物体は複雑で共通しており、物理的に統合されている

8・6 生物体と超個体

8・5節では、互いに関連した三つの提案を行った。第一に、生物集団のいくつか（一時的な連合、狩猟採集集団、協力し合うコウモリのペアなど）は集合的相互作用子とみなすこともできるが、必ずしもそうしなければならないわけではない。第二に、我々はラディカルな多元論を却下した。生物体は相互作用子であり、生物界の重要かつ客観的な特徴である。第三に、いくつかの集合的個体はまさに生物体とも言うべきものではないかという、他の二つに比べるとより暫定的な提案を行った。この最終節では、第三の提案についてさらに深く議論を掘り下げていく。

まず、野生のイヌたちに見られる狩猟連合、ヒヒのトループ、メスライオンによる共同保育、互いに警告をし合うベルベットモンキーの連合を見てみよう。次に、真社会性昆虫の共同体や群体無脊椎動物を見てみよう。そうすると、両者の間に目でそれとわかる違いがあることに気づく。2・1節で登場したクダクラゲのことを思い出してみよう。クダクラゲは群体海洋無脊椎動物で、複数が集まってクラゲ様の生物 (jellyfish-like creatures) を形作る。カツオノエボシがその典型例である。これらの群体では、様々な構成個体（個虫）が特定の形態的役割に特化している。浮揚細胞になるものもあれば、小さなジェツ

ということである。生物体には特殊化した部分がある。生物体は物理的に凝集していて、内側と外側がある。多くの代謝過程がこの内側と外側の区別のうえに成り立つので、生物体はしばしば外側の変化に対して内側を安定に保つようにする恒常性（ホメオスタシス）メカニズムを備えている。この定義の主要な問題の一つは、それが植物にはほとんど当てはまらないということだ。

物理的凝集性に代わって生物体を定義する性質として提案されたものが、遺伝的同一性である。ダニエル・ジャンセンは、野原一面に咲く幾千のタンポポはそれぞれ生理学的には独立だとしても、それらはすべて一つのクローンを構成するので、単一の遺伝的個体の部分なのだと主張した (Janzen 1977)。同じことが、本章冒頭（8・1節第一段落）で登場した狩りバチの幼虫のクローンについても言えるだろう。ジャンセンの見方によれば、野原に咲く遺伝的に同一なタンポポの増殖は成長であって、繁殖ではない。個々のタンポポは、進化にとって重要と言えるような意味に於いても、互いに競争関係にあるとすることはできない。そうした競争での勝ち負けからは、際立った進化的帰結は何一つ生じないのである。異なるクローン間の競争だけが、何がしかの進化的帰結をもたらすのである。

ドーキンスはジャンセンに対して、多細胞生物において複雑な適応が進化するためには、単細胞ポトルネックを通過する発生サイクルが必要だと主張した。遺伝的な変化が生物体全体に重要な差異をもたらさうるのは、発生がこのポトルネックを通

過するときなのである。ドーキンスは大変面白い思考実験の中で、繁殖バターの異なる二種類の浮遊性水草を比較している。一方のタイプは単細胞の子孫を作り出して繁殖するが、他方のタイプは大きな塊が本体から分離して、それが成長することによって繁殖する。後者のタイプは細胞進化を表しているかもしれないが、新しい水草が親の構造と異なる構造を持つようになることは決してないだろう。というのも、遺伝的な変化によってその植物全体が再構成されるようなことは決して起こらないからである。ドーキンスの考えは重要だと思うが、3・4節で既に述べたように、全体的な変化をもたらさうものは、彼が考えていたよりもたくさんあるのである。多くの無脊椎動物は、生活史の中で形態が劇的に変化する。また、脊椎動物の中にもそうしたものがいる。例えば、両生類は形態がかなり劇的に変化し、多くの魚類は性転換をする。植物も生活史の中でしばしばかなり大きな変化を見せる。ニュージーランドの樹木の中では、幼形と成形で外観と葉が著しく異なっている。生活史の中で大規模な再編成が行われるときにはいつでも、発生カスケードに影響を及ぼす一つの変化が、全体的な変化をもたらさうるのである。したがって、発生上の統合が重要であるとはいえ、その本性は定義しがたいのだ。

既に見たように、ウィルソンとソーバーによれば、生物体は運命を共有する細胞集団である。レオ・パスによる個性性の進化に関する研究 (Buss 1987) は、この考えを若干強めた見解を擁護するものとみなすこともできる。パスによれば、生物体は以上のような生物体についての様々な考え方に對して、いくつかの選択肢が考えられる。第一に、以上の考え方のうちの一つが正しくて、それが生物体の唯一無二の本質的特徴を捉えているのだ、ということを示そうとすることができるかもしれない。第二に、生物体についての様々な考え方を「セット販売」することができるかもしれない。つまり、上述の考えはすべて、進化が生物体を発明したということの重要性について何かしらを掴んではいないが、単体ではどれ一つとして十分ではない、と考えるのである。これは、生物体が進化の歴史において独特な役割を果たしていると考ええる人たちにとっては、魅力的な選択肢だろう。生物体にそうした役割があるからこそ、定説はこんなにも説得力を持つているのだ。また、こうした「生物体を定義する候補となる様々な」特徴を兼ね備えているからこそ、生物体は独特なかもしれない。第三に、生物体という単一の概念は存在しないと考えることができるかもしれない。おそらく、以上で述べた様々な特徴が、それぞれ重要な生物学の自然種を定義しているのだろう。それらの自然種のメンバーは部分的には一致しても、既に見たように、多くの事例（共生群集、群体的擬似生物体、クローン）においては一致しないのだ。

我々は、第三の選択肢に沿った特定の考え方がかなり重要だと考えている。というのもこれによって、進化の観点から生物体について考察する際に重要となるある対立が説明されると思われるからである。生物体を生物界における独特かつ極めて重要な要素として特徴づけることと、典型的な生物体によって特

は何かをさておきクローン複製によって作られた細胞の集合である。生物体の統一性は、細胞のゲノムがクローン複製される過程の正確な次第である。自己複製が不正確ならば、それは生物体ではなく単なる細胞群のモザイク的集合にすぎない。そうした細胞群はそれぞれ異なる自己複製子を有し、よってその進化的な利害も異にするだろう。既に見たように、遺伝子の自己複製は複雑かつ間接的である (5・3、5・5、6・3、6・4節参照)。パスによれば、この遺伝子複製の複雑さは生物体内の遺伝的な多様性を抑制し、また多様性が生じた場合にはそれを制御するための適応なのである。突然変異を抑制するのに役立つ校正・修復メカニズムだけでなく、生物体の一部に突然変異を集中させたり、突然変異が生殖細胞系列に生じるのを防いだりするメカニズムもある (Buss 1985, 93; Buss 1987, 33)。**アポトーシス** (プログラムされた細胞の自殺) もまた、細胞系列間の競争を抑えるはたらきをする (Leahard 1997)。ドーキンスの発生ボトルネックは単に、生物体内のどんなDNAも他のDNAの複製を助けることによってしか自己複製できないようにさせてしまう適応の一例である、と考えられる。そうした発生ボトルネックがなければ、別々の細胞系列が独自に複製することが可能になってしまふだろう。単細胞からの発生過程をこうしたより一般的な現象の一例とみなすことで、どうしてそうしたものが(多くの植物には不在である一方で)一部の生物の進化を理解するためにかように重要なのかということがわかる。

にはつきりと示されているような役割を特徴づけるために生物体を用いることとの間には、緊張関係がある。前者のアプローチは、生物体の特徴を自然界の組織レベルの一つとして位置づけようという試みである。その代表者がドーキンスであり、彼の**乗り物概念**は生物体に特有な進化上の役割を特徴づけようとするものであった。対して後者のアプローチは、生物体を相互作用子というより一般的なカテゴリーに入れ、どのような特徴が生物体をその典型例たらしめているのかに焦点を合わせる。**相互作用子概念**を提唱したハルが、このアプローチの代表者である。

これらの問題は未解決だし、非常に難しいものだと思う。しかし我々の考えでは、生物体は客観的に見て相互作用子であるし、またいくつかの集合的個体は重要な点で生物体に十分類似しているために、真の超個体であると言えることができる。それゆえ、それらもまた客観的な相互作用子なのだ。我々は様々な「生物体の定義」について議論してきたが、その中で以上の考えを展開して擁護する方法が二つあることがわかってきた。

一つ目の方法は、物理的凝集の重要性和、生物システムとそれ以外の世界との間にある物理的境界の存在を強調することである。物理的境界は、以下の二点において重要である。第一に、物理的境界は進化過程の明白かつ自然な区分を与えてくれる。ヒヒの表現型と、それを適応的にさせている環境とは、容易く区別ができる。適応と、その形質を適応的にさせている環境との間に客観的な境界が引けないような進化の出来事に関し

ては、多元論が有効な選択肢になる。コロギの進化という思考実験の場合は、「境界をシフトする」ことができる。コロギのタイプ（抱きつき行動をする変異型）に注目して、そのパートナーを含む残りすべてのものを環境と見なすこともできるが、その代わりに枯葉を漕ぐペアに注目して、その他のすべてのものを環境として取り扱うこともできる。一方の境界線が正しくて、他方の境界線が誤りである、と決める基準はどこにもないように思われる。「もちろん」適応的な変化について考えるときにはしばしば、安定度の差に基づいて境界を決定することができる。小型の哺乳類による乾燥への適応について考えるときは、気候は安定的だが表現型は可変的であると見なすことができる。しかし、これは社会的形質の進化には当てはまらない。例えば、抱きつき行動の進化はコロギの環境を変化させる。これらのケースでは生物システムと環境を客観的に区別する方法がないので、ヒヒのトループや血縁集団、あるいは一時的な連合が明確な表現型を持たないと言ったことが、十分に適切である。これらの生物システムのデザインと、そのために生物システムがデザインされた環境との間には、客観的な境界線を引くことができない。そういうわけで、形質集団選択は特定の個体群構造の中で個体にはたらく選択として再解釈することができるのである。しかし、同じことがすべての集合的個体に当てはまるわけではない。シロアリ塚やミツバチの巣、アリのコロニー、あるいはより一層明白な事例である群体の海洋無脊椎動物は境界を持ち、内側と外側があると言える。シロアリ

がって、集団のメンバーが互いの環境の主要な特徴になるにつれ、集団は生物体に近づいていくのである。

物理的境界の存在は、集団内の競争を抑制するような適応の進化を促進する条件の一つである。物理的境界が担うこの役割から、客観的な相互作用子とあたかも相互作用子であるかのように見えるものとを区別する第二の戦略が導かれる。自分自身の生活を持つこと（他の生物個体と直接相互作用すること）と、自分自身の運命を持つこと（他個体の繁殖上の運命と不可分に結びついてはいない、自分自身の繁殖上の運命を持つこと）の間には、関連があるように思われる。ウィルソンとソーバーは、共有される運命という考えによって相互作用子を定義した。彼らによれば、超個体は集団内競争が抑制されるときに進化する。この抑制が永続的かつほぼ完全となったときに、真の生物個体が進化したのである (Buss 1987, 184, 参照せよ)。個体群は形質ごとに別々の形質集団に分割される、ということは既に述べた。ビーバー個体群はダム構築という形質に関して集団に分割されるが、同じビーバー個体群が血縁関係や警告音に関してまた別の集団に分割されることだろう。しかし競争が抑制されるにつれて、同じ生物集団を切り出すような形質がますます増加していくだろう。アリにおいては、多くの異なる形質がアリ個体群を同じ集団（すなわち、コロニー）に分割していくだろう。このように、集団内の競争が最小化・制御・除去されるにつれて、複雑性・統合性・集合的適応が次第に現れてくるのである。

塚をシロアリ塚の環境から切り分けることは、シロアリ個体その環境から切り分けることと比べて、それほど難しいわけではない。シロアリ塚は統合的かつ凝集的で、物理的な境界を持っているのである。

生物システムとそれ以外の世界との間にある物理的境界の存在が重要であることの第二の理由は、次の通りである。すなわち、物理的境界が発達すると、境界内の単位の一つ一つが互いにとつてますます重要になっていくのである。そして、互いが互いの環境の主要な要素になるのだ。細胞が外部環境から直接干渉を受けなくなると、細胞の選択環境は細胞がその一部を構成する共同体だということになる。生物体内の細胞は生物体外の細胞と、間接的に（すなわち、自身が属する生物体に影響を及ぼすことによって）でなければ、相互作用しない。対照的に、ヒヒのトループ、コウモリのペア、オオカミの群れなどのメンバーは、自分たちが属する集団の外にいる多くの生物とも直接相互作用し続ける。ヒヒのトループのメンバーは、他のトループのメンバーを含む多くの生物と直接相互作用する。このように通交自由な集団は、ある選択要因に関しては集合として環境と相互作用するが、他の選択要因に関しては個体として環境と相互作用する。ウマバエが鳥の巣にたかるとき、相互作用の相手はヒナの個体である。あるヒナが攻撃されていても、別のヒナは無傷でいるだろう。しかし、アライグマやヘビが鳥の巣を襲うときには、相互作用の相手は血縁集団全体である。襲撃が成功すれば、巣にある卵すべてが失われてしまうだろう。した

結局のところ、問題は解決されていない。内側と外側を分ける障壁が進化の中でどれほど重要なかはいまだに少しも明らかではないし、生物体のような組織レベルを同定する基準も依然としてまったく定まっていないのだ。形質集団と超個体の間には重要な、理論的に動機づけられた区別があるとは思うのだが、超個体の本性と進化理論におけるその位置づけは、あまりよく理解されていないのである。

訳註 1 原語は *defactor* だが、わかりやすさを優先し、ここではほぼ同義である *free rider* の訳語をあてた。他の箇所も同様である。

(田中訳)

*本書の文献表では省略した参考文献

Buss, L. 1985. The uniqueness of the individual revisited. In *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*, edited by J. Jackson, L. Buss, and R. Cook, 467-505. New Haven, CT: Yale University Press.

Dugatkin, L. A., and H. K. Reeve. 1994. Behavioral ecology and levels of selection: Dissolving the group selection controversy. *Advances in the Study of Behavior* 23: 101-33.

Legrand, E. K. 1997. An adaptationist view of apoptosis. *Quarterly Review of Biology* 72 (2): 135-47.