

日本イギリス哲学会第33回総会・研究大会
シンポジウム「ダーウィンと現在」

ダーウィンの残した思考ツール 近年の生物学哲学の話題から

伊勢田哲治
京都大学文学研究科
tiseda@bun.kyoto-u.ac.jp

1

本提題の目的

- ダーウィンの進化論の新しさは主張内容の新しさだけでなく、そこで提供される思考ツールの新しさでもあった。
- 現在ダーウィンの残した思考ツールは進化の領域を離れてさまざまな場に適用されている。
- 本提題では思考ツール開発者としてのダーウィンの現在への影響について考える。
- ここでは選択型理論と系統樹思考の二つをとりあげる。

2

アウトライン

- ダーウィンの二つの主な主張
- 自然選択説と選択型理論
- 共通先祖説と系統樹思考
- 思考ツール提供者としてのダーウィンの評価

3

1. ダーウィンの二つの主な主張

4

ダーウィンの二つの主張

ダーウィンの主張の整理の仕方はさまざまだが、共通先祖説と自然選択説が主な主張だということについては異論はないだろう

(1) 共通先祖説

現在存在する多様な種は少数の共通の先祖から「変化を伴う由来」(descent with modification)によって発生してきた。

(2) 自然選択説

そうした変化・分化のプロセスの主要なメカニズムは自然選択(natural selection)である。

5

共通先祖説

- 進化論≠共通先祖説(先行するラマルクの進化論は共通先祖説ではなかった)
- 階段型ではなく「生命の木」型(後述)。多様な生命形態の間に優劣を設けない
- 種を変種の延長線上でとらえる(種の本質主義の否定)

6

自然選択説

- ダーウィン自身は獲得形質の遺伝を信じていたため、自然選択はいくつかあるメカニズムの一つととらえられていた。
- 遺伝の本質についても誤解していたために自然選択のプロセスのイメージも現代のものとはかなりことなる(現代のイメージは1930年代の進化総合説によって成立)
- 共通先祖説がすぐに定説化したのに対し、自然選択説は定説となるまで100年近くを要した。

7

ダーウィンの独創性

- 共通先祖説と自然選択説は、単に生物に関する新しい理論であるというだけでなく、新しい思考のツール、ものの見方を提供するものであった。
- そうした思考ツールとしての性格が先に注目されたのは自然選択説の方であったので、以下ではまず自然選択説から見ていく。

8

II. 自然選択説と選択型理論

9

ダーウィンによる自然選択の説明

「人間にとって役に立つ変異が観察されているということをつまえるなら、巨大で複雑な生の戦いの中で、何らかの仕方でそれぞれの生物に役に立つような変異が何千世代もの間に時々起こるというのはいささかありそうにないことと思われるだろうか。もしそうということが起これば、(生存が可能な数よりはるかに多くの個体が生まれることを思い起こすなら)、どんなにわずかなものであれ、他の個体よりも利点を持つ個体の方が生き残り仲間を生む最善のチャンスを持つということを疑えるだろうか。(中略)。この有利な変異の保存と有害な変異の拒否を、私は自然選択と呼ぶ。」(『種の起源』第四章、第一版pp.80-81第六版pp.62-63)

10

ダーウィンの自然選択の要素

- (1) 有利な変異を持つ個体の発生
 - (2) 生存闘争(生き残ることができる数より遙かに多い個体が生まれる)
 - (3) 有利な変異を持つ個体の生存・生殖
- この図式は「個体」がどんなものか、「有利さ」がどう測られるかにかかわらず成立
→一般化の可能性

11

集団遺伝学 (population genetics)

- 進化論とメンデル遺伝学の統合により成立し、進化総合説の中核となる
- 進化はある集団(population)の遺伝子プールにおけるある遺伝子の相対頻度の変化と定義される。目で見て分かるような形質の変化や新しい種の発生は集団遺伝学での進化の定義には含まれないので注意
- 適応度の高い形質を生む遺伝子は遺伝子プール中で頻度が高くなっていくことが数学的に示される。

12

プライス方程式 (Price 1970)

- 集団遺伝学の知見をうけて、自然選択による進化プロセスを一般化
- 世代構造を持つ任意の集団の任意の性質*z*について以下のことが成り立つ

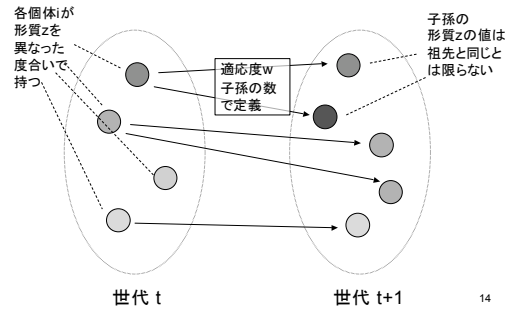
$$(w)\Delta(z) = \text{Cov}(w_i, z_i) + E(w_i\Delta z_i)$$

ただし

(*w*) 平均適応度 $\Delta(z)$ *z*の平均値の世代間の差
 Cov 共変 w_i 個体*i*の適応度 z_i 個体*i*の性質*z*の値
 E 期待値
 Δz_i 個体*i*の性質*z*の値とのoffspringたちの性質*z*の値の平均値との差
解説についてはOkasha 2006, Gardner 2008などを参照

13

プライス方程式



14

自然選択の三条件 (Lewontin 1970)

- 自然選択による進化を可能にする三つの特徴
 - phenotypic variation (表現型におけるばらつき)
 - differential fitness(適応度格差)
 - heritability(遺伝可能性)
- これらの特徴をそなえた存在はなんであれ進化するとルウオンティンは考えた

15

プライスとルウオンティン

- ルウオンティンのいう適応度格差はプライス方程式では $\text{Cov}(w_i, z_i)$ で、遺伝可能性は $E(w_i\Delta z_i)$ で捉えられている。表現型におけるばらつきがない(*z*が一つの値しかとらない)なら $\Delta(z)$ はゼロで進化は生じない。
- ダーウィン自身の記述と比べると、生存競争の要素がプライスやルウオンティンの定式化には欠けている。生存競争がなくとも適応度格差があれば集団中の相対頻度は変化していくので、集団遺伝学で言う意味での進化は生じる。

16

選択の単位/レベル論争

- ルウオンティンらによる自然選択の形式的分析は「選択の単位」ないし「選択のレベル」に関する論争を活性化させる
- 自然選択の単位となる存在は当然生物個体だと考えられていたが、条件さえ満たせばそれ以外のレベルも選択の単位となりうるということが分かり、さまざまな可能性が模索された

17

選択の単位/レベル論争

- 遺伝子選択主義 (ドーキンス)
 - 選択の単位は遺伝子のみで生物個体は「乗り物」にすぎない
- 多レベル選択主義 (ソーバー、ウィルソン)
 - 遺伝子や生物個体より上のレベルでの選択も実在(集団選択)
- 多元主義 (キッチャー)
 - 選択のレベルは見方の問題でどれが正しいということもない
- この論争については膨大な論文が存在し、生物学哲学の一大分野となっている

整理の仕方についてはLloyd 2005, Okasha 2008などを参照

18

その他のバージョン

- ・ ブライスとルウォンティン以降も自然選択の一般化はさまざまな論者によって試みられてきた

(1) デヴィッド・ハルの選択プロセスの一般的分析 (Hull 1988)

複製子(replicators)---複製の過程で自分の構造をおおむねそのまま次の世代へ受け渡す存在

相互作用子(interactors)---まとまった全体として環境と相互作用し、複製に格差が生じる原因となる存在

選択(selection)---相互作用子の相互作用が複製子の存続の格差を生むプロセス

系統(lineage)---複製の結果通時的に存続する存在

19

その他のバージョン

(2) ダーデンとケインの「選択型理論」(Darden and Cain, 1989)

A 前提条件

- i Yの集合が存在
- ii Yたちは性質Pを持つかどうかで差がある
- iii Yたちは決定的要因Fを持つ環境Eの中にある

B 相互作用

- iv YたちはPを持つかどうかでEと異なった仕方で相互作用する
- v Fは以下のような仕方で相互作用に影響する

C 効果

- vi Pを持つYたちは利益を得、持たないものは損害を得る

D 長期的効果

- vii Cの効果のあとでPを持つYの複製の比率が増えるかもしれない

E さらに長期的効果

- viii Dの効果のあとでさらに長期的な利益が生じるかもしれない

20

選択型理論の例

- ・ ハルは自分の分析を理論やアイデアの発達に適用。科学者の相互作用が理論の広まり方を左右。→文化進化のミームモデル
- ・ ダーデンとケインは選択型理論として免疫系の仕組みやニューロンの強化を挙げる。どちらもある仕組みが使われることで正のフィードバックが働き、環境にあったものになっていく

21

選択の分析の比較

- ・ ダーウィンは生存競争を自然選択の必須条件と考えたが、進化を相対頻度変化でとらえる現代の分析ではおおむねこの条件ははずされる
- ・ 新しい変異の登場もダーウィンのもともとの議論で重要な役割を果たすが、新しい形態の発生という要素を含まないシステムにまで選択型理論を一般化するにはこの条件もはずされることが多い
- ・ ハルは複製子と相互作用子を区別する点が、ダーデンとケインは利益と生殖を区別する点がそれぞれ特徴的。
- ・ どれが正しいというよりは、思考ツールという観点からいえば目的に応じて分析も変化するのが自然。

22

工学的応用

- ・ 選択型理論の整備は工学的応用の道もひらいた(生存競争や突然変異も含んだもともとの自然選択に近いバージョンが用いられる)

- 遺伝アルゴリズム

- ・ 最適解を探す際に、ランダムに生成した解をふるいにかけ、生き延びた解にランダムな修正をかけて次の世代の解を作るというやり方で探索を行う

- 遺伝プログラミング

- ・ もっとも効率的なプログラムを探す上で同様のプロセスを使う

23

III. 共通先祖説と系統樹思考

24

生命の木(tree of life)

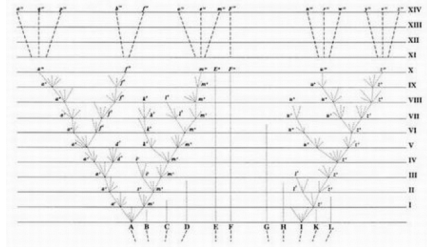
- 共通先祖説のイメージを伝えるためにダーウィンが導入したのは「木」の比喩
- さまざまな種の発生を「枝分かれ」としてとらえる(どの形態が優れているということもなく、対等に枝分かれが起こる)



ダーウィンの1837年のノートにおける生命の木

アメリカ自然史博物館のサイトより転載
<http://www.amnh.org/exhibitions/darwin/idea/think.php> 25

「同じクラスのすべての成員の類似性は時に巨大な樹という形で表される。私はこの比喩はおおむね真理を語っていると思う。出たばかりの緑の小枝は現存する種をあらわし、過去の各年にできた枝は絶滅した枝の長い連鎖を表すだろう。」(『種の起源』第4章、第一版p.129 第六版 p.104)



『種の起源』で唯一使用された図 26

生物体系学 (systematics)

- 進化論の受容後も生物の分類はダーウィン以前のリンネの体系を使って行われてきたが、進化論と整合的なものに置き換えるべきではないかという問題意識が20世紀後半に強くなる(マイヤー等)
- 分類学(taxonomy)から体系学(systematics)へ

27

生物体系学 (systematics)

- 体系学の三つの立場
 - 進化分類学(evolutionary taxonomy)
 - 表型学 (phenetics, numerical pheneticism)
 - 分岐学 (cladistics)
- 1960年代から70年代にかけてこの三つの立場の間で激しい論争が行われたが、現在ではほぼ分岐学が勝利を収めている
- 分岐学で強調されるのが系統樹思考(tree thinking)

Hull 1988などを参照 28

オハラによる生物分類の三つの考え方

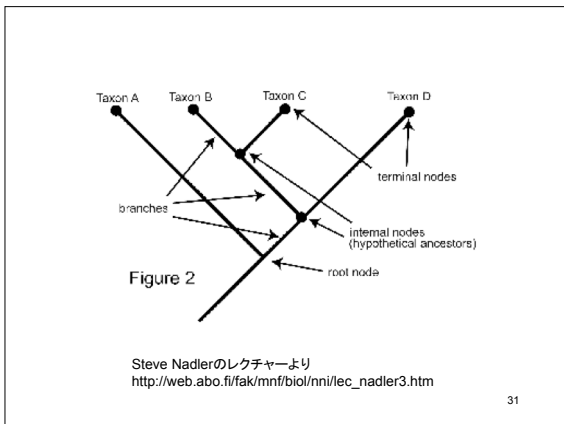
- 1 分類思考 (group thinking)
 - 対象を「同じ物同士」にカテゴリー化しようという思考法。リンネ的な分類学の考え方
- 2 発達思考 (developmental thinking)
 - 対象を発達のプロセスとして一直線上にならべる思考法。「存在の連鎖」の考え方。進化論の受容後も多くの人が受け入れている思考法。
- 3 系統樹思考 (tree thinking)
 - 対象を歴史的発達過程で分岐してきた樹状構造として構造化しようという思考法。

O'Hara 1997 より 29

系統樹思考 tree thinking

- tree thinking という言葉を導入したのはロバート・オハラ(1988)
- 似ているかどうかではなく先祖を共有しているかどうかで体系的分類を行う
- 生物の関係が樹状構造を持つことを前提として類似関係を整理し、進化史についての推論を行う(系統推定)

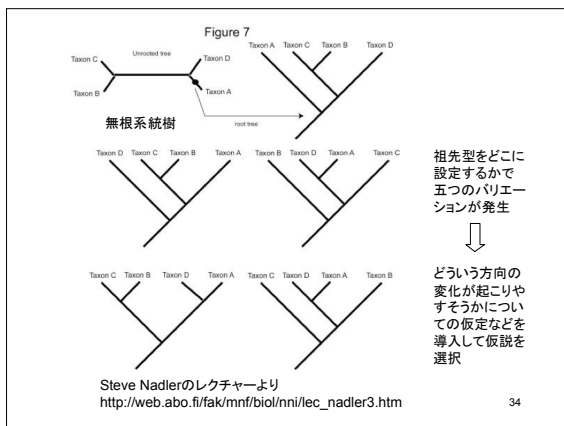
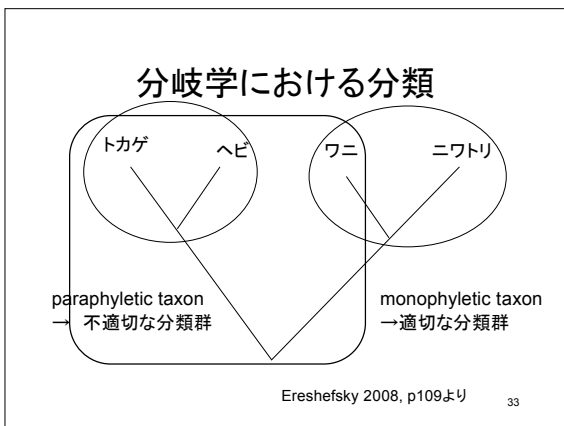
30



分岐学における分類

- 最節約原理(parsimony principle)によって分岐図(cladogram)を作成し、それに基づいて分類
- 祖先ノードとその子孫ノードすべてを含むグループが適切な分類単位とされる
- この考え方の中では「は虫類」「無脊椎動物」などの分類は否定される

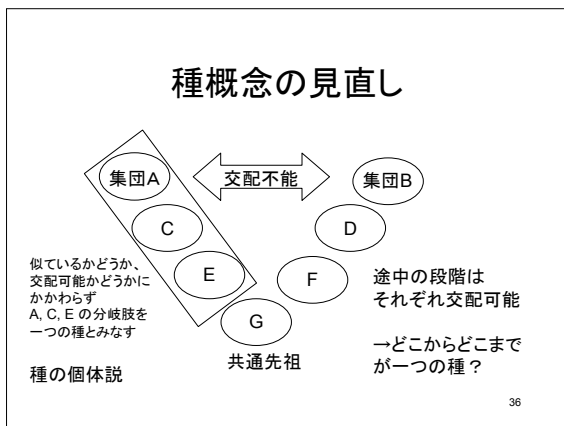
詳しくは Hull 1988などを参照 32



「種」概念の見直し

- 体系学の発展とともに種という概念そのものも見直しがすすんできた
 - 交配可能性をはじめとする従来の定義はどれも樹状構造を前提としないものであるため、系統樹思考の下では不十分。
- 種の個体説
 - 一つの分岐から次の分岐までの系統樹の一つの枝を「種」と見なす考え方。
 - ある本質を共有した集団としてではなく、はじまりと終わりを持つ歴史的な個体(individual)として種を捉える。
 - 個々の有機体は種の成員(members)ではなく部分(parts)

Ereshefsky 2008等を参照 35



種概念の見直し

- 種の個体説は種に関するさまざまな直観に反する帰結を持つ
 - 分岐枝の最初と最後がまったく類似しておらず交配可能でもなくとも同じ種
 - 分岐の前と後でそっくりで交配も可能でも別の種
 - ある分岐枝が一つの種かどうか別の分岐枝が生き延びるかどうかに左右される
- しかし、ダーウィンの始めた知的革命にもっとも忠実な選択肢ではある。

37

生物学の外への応用

- O'Haraは系統樹思考が小惑星の体系的理解に応用されている例を紹介(O'Hara 1997)
- 三中信宏は比較言語学や比較文献学の方法論と系統樹思考の類似性を指摘し、ヒューウェルの言う意味での「古因学」(palaetiology)の一般理論を考えることを提案(三中 2006)
- 言語の分類などではまだ類似性をベースにした分類思考が使われているが、系統樹思考を使った分岐学的分類に移行すべきかも？

38

系統樹思考の汎用性

- 系統樹思考は一度分岐したものがもう一度混ざり合うことがあるような対象に対しては使えない
 - 知的系統関係など文化現象の多くについてはネットワーク型の思考の方が適当かも
 - 写本の系統関係推定など系統樹型が適当なものについては実は系統樹思考は必要な範囲ですでに使われている
- 潜在的には生物以外への適用可能性を秘めたツールではあるが、どういう場面で使うかは慎重に考える必要がある

39

IV. 思考ツール提供者としてのダーウィンの評価

40

選択型理論開発者としてのダーウィン

- 選択型理論は現在に至るまで意図的設計以外で適応や合目的性を説明する数少ない説明図式の一つ
- 実際の応用も盛ん
- 説明型理論の開発者としてのダーウィンの獨創性については異論はまずない(ウォレスによる同時発見はあるものの)
- この面ではすでにダーウィンの評価は十分におこなわれていると言ってもいい

41

系統樹思考開発者としてのダーウィンの評価

- 現在系統樹思考の具体的内容となっている体系的分類法、系統推定手法、種の個体説などはダーウィン自身は論じていない
- 現在言う意味での系統樹思考の開発者としてダーウィンをクレジットすることはできない。
- 木の比喩そのものは生物学以外の領域でダーウィン以前から存在(三中2006)
- 木の比喩そのものの創始者としてダーウィンを評価するのまちがいがい。

42

系統樹思考開発者としてのダーウィンの評価

- ダーウィンのオリジナリティは木の比喩を従来分類思考の対象となっていた領域である生命にあてはめたところにある。
- 分類思考の見直しのツールとしての系統樹思考の創始者としてダーウィンを評価するのは妥当
- 木の比喩や系統樹思考がそうした問題領域において持つ革新性にわれわれが気づくのに時間がかかったため、そうした評価も遅れたと考えられる

43

系統樹思考開発者としてのダーウィンの評価

- 分岐学が定着してもリンネ式の生物分類法がいまだに使われているところにも系統樹思考の難しさはあらわれている
- 系統樹思考開発者としてのダーウィンの評価は選択型理論の開発者としての側面にくらべ一般化しているわけではないが、時間がかかるということはそれだけ大きな革新だともいえるかもしれない

44

まとめ

- 本提題ではダーウィンを現在においても影響力を持つ思考ツールの開発者という観点から評価することを提案した。
- 選択型理論についても系統樹思考についてもまだそのツールとしての潜在性がすべて引き出されているわけではないだろう。特に系統樹思考についてはその真価が見えてくるのはまだこれからだと考えた方がいい。
- 思考ツール開発者ダーウィンの我々への影響は現在進行中である。

45

文献

- Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life* (first edition 1859; sixth edition 1872. 今回の発表では共にDarwin Onlineのテキストを利用 <http://darwin-online.org.uk/>)
- Darden, L. and Cain, J.A. (1989) "Selection type theories" *Philosophy of Science* 56, pp. 106-129.
- Ereshefsky, M. (2008) "Systematics and taxonomy" S. Sarkar and A. Plutynski eds. *A Companion to the Philosophy of Science*, Blackwell, pp. 99-118.
- Gardner, A. (2008) "The Price equation" *Current Biology* 18, pp.198-202.
- Hull, D.L.(1988) *Science as a Process: An Evolutionary Account of the Social and Conceptual Development of Science*. The University of Chicago Press.
- Lewontin, R.C (1970) "The units of selection" *Annual of Review of Ecology and Systematics* 1, pp.1-18.
- Lloyd, E. (2005) "Units and levels of selection" *Stanford Encyclopedia of Philosophy* (<http://plato.stanford.edu/entries/selection-units/>)

46

文献

- O'Hara, R.J. (1988) "Homage to Clio, or, toward an historical philosophy for evolutionary biology" *Systematic Zoology* 37, pp. 142-155.
- O'Hara, R.J. (1997) "Population thinking and tree thinking in systematics" *Zoologica Scripta* 26, pp. 323-329.
- Okasha, S. (2006) *The Evolution and Levels of Selection*. Clarendon Press.
- Okasha, S. (2008) "The units and levels of selection" S. Sarkar and A. Plutynski eds. *A Companion to the Philosophy of Science*, Blackwell, pp. 138-156.
- Price, G.R. (1970) "Selection and covariance" *Nature* 227, pp. 520-521.
- 三中信宏(2006)『系統樹思考の世界』講談社現代新書

系統樹思考に関するリソースサイト
• <http://www.tree-thinking.org/>

47