進化生物学におけるモデルと多元論

田中泉吏*

Abstract

Evolutionary biologists, together with philosophers of biology, build two different, but mathematically equivalent models for a single selection process in a hierarchically structured population. I call one the BPS (broad-sense particle selection) model and the other the MLS (multi-level selection) model, and delineate a distinction between them in terms of parameterization. It is observed that in other sciences scientists employ multiple models to analyze and represent aspects of real-world phenomena indirectly. I argue that the same observation applies to biologists who employ both BPS and MLS models.

1. はじめに

生物学の哲学の議論では，多元論（pluralism）が不可避な選択肢になる局面がしばしばある（例えば，種問題などがそうである）．近年ではとりわけ，生物の階層構造下の進化を説明するモデルの複数性を主張する立場（モデル多元論）に大きな注目が集まっている（e.g. Sterelny and Griffiths 1999; Kerr and Godfrey-Smith 2002; Wilson 2005; Okasha 2006）．他方で，科学哲学では 30 年以上前から現在まで，科学におけるモデルの位置づけに関して研究が行われている．その中では，次のようなことが問題とされている．科学者はモデルをどのように構築・使用するのだろうか．モデルを特徴づけるものは何だろうか．モデルは科学においてどのような役割を果たすのだろうか．本稿では，これらの問題をモデル多元論にあてはめて考察していく．

その前に，モデルと科学哲学の関係について簡単に触れておこう．かつて論理実証主義が支配的だった時代には，モデルは科学哲学の中であまり重要視されるものではなかった．しかし現在では，多くの科学哲学者がモデルとそのはたらきに注目してさまざまな主張を展開している．それらの中には，残念ながら，統一的な見解は存在していない（Frigg 2006）．科学哲学者が最初にモデルに大きな関心を寄せたのには，サッピやファン＝フラーセンなどによる意味論的アプローチの功績が大きい．進化生物学に関しても，ジョン・ベイティ，エリザベス・ロイド，ポール・トンプソンなどが，意味論的アプローチに基づいた研究を行っている（Beatty 1980; Lloyd 1988; Thompson 1988）．しかし最近では，科学におけるモデルとそのはたらきに関して，意味論的アプローチの伝統に乗らない研究も増えてきている（e.g. Morgan and Morrison 1999; Godfrey-Smith 2006; Weisberg 2007）．本稿は，そのようなモデルについての新しい考え方に

* 京都大学大学院文学研究科 senji@fd6.so-net.ne.jp

沿ったものである．次章では，本稿におけるモデルの定義について述べる．

2. モデルとは何か

生物学は，他の科学と同様に，モデルが重要な位置を占める学問である．ワトソンとクリックによる DNA の二重らせんモデル，生態学におけるロトカ-ヴォルテラ・モデル，進化ゲームの理論におけるタカ-ハト・モデルなど，枚挙に暇がない．しかし，モデルとはいったい何だろうか．上記の３つの例は同じ「モデル」という言葉で表すにはかなり異質なものに見える．ワトソンとクリックは二重らせんモデルで DNA の立体構造を表現するにあたって，実際に手で触ることのできる分子模型（モデル）を利用している．他方，ロトカ-ヴォルテラ・モデルでは捕食者と被食者の増減関係が連立微分方程式によって表現されている．また，タカ-ハト・モデルなどの進化ゲームのモデルでは，資源をめぐって対戦する２匹の動物個体の適応度の増減が利得行列によって表現される．モデルによって表現される対象の種類や方法がまったく異なるにもかかわらず，これらは同様に「モデル」と呼ばれている．なぜだろうか．

本稿では，ワイズバーグの議論をもとにモデルを特徴づける．ワイズバーグによれば，モデルとは科学者が現実世界の現象を間接的に分析・表現するために構築するものである（Weisberg 2007）．この定義中の「間接的」という表現が重要である．モデルを利用する科学者は，自然界の現象を直接的に分析・表現するのではない．彼らはまずモデルを構築し，モデルの性質を分析・明確化する．その後，彼らはモデルと世界の関係について評価を下す．モデルが世界に十分類似していれば，モデルを分析することは間接的に現実世界における現象の性質を分析していることになる．

モデルはしばしば数式と同一視されることがあるが，ワイズバーグによれば数式自体はモデルではない．むしろそれは，モデルの詳細を明示する「モデルの記述（model description）」である．モデルの記述はしばしば数式やグラフの形をとる．（もちろん，図や文章の形であってもよい．）例えば，上記のロトカ-ヴォルテラ・モデルにおける連立微分方程式や進化ゲームにおける利得行列はモデルの記述である．ここで，モデルの記述に関して本稿で重要になるポイントを一つ指摘しておこう．２つのモデルを記述する２セットのパラメータが互いに変換によって導出可能であれば，それらのモデルは数学的に同等であると言うことができる．しかしこのとき，あくまでも数学的に同等なモデルが２つ存在するのであって，１つのモデルの異なる表現が２つ存在するのではない．というのも，モデルの記述にはパラメータだけではなく，それに対する意味づけも含まれているからである．異なる意味づけが与えられる２つのモデルでは，同じ対象に異なる役割が帰属される．この点に関しては，3.1 節で具体例に即して論じる[*1]．

さて，科学者が現象を間接的に分析・表現するために用いるのがモデルであるのならば，世界を直接的に分析・表現する（モデルによらない）方法があるのだろうか．ワイズバーグは，モデルの媒介なしに現象を直接表現・分析する理論構築の形式を「抽象的直接表現（abstract direct

[*1] この論点に関して考察するきっかけは，大塚淳氏（京都大学）の指摘によって与えられた．

representation: ADR)」と呼んだ．ADR の例としては，メンデレーエフの周期表に基づく元素の性質の説明とダーウィンの環礁形成説（沈降説）が挙げられる（ibid., pp. 212-6, 226-8）．

メンデレーエフは元素の基本的性質として原子量に注目し，それを増加順に並べただけでなく，（当時知られていた）すべての元素を彼独自の周期表の形に配列した．それは彼の先行者ニューランズのように単純に類似元素の番号を７の倍数とする（ニューランズは彼のこの主張を「オクターヴの法則」と呼んだ）ものではなく，周期ごとに配列される元素の数を異なるようにするものであった．これによって彼は，元素を含む化合物の性質や原子価などをグループ（表の縦列）ごとに上手くまとめて配列することができた．彼は，元素の化学的性質が原子量によって決まるということを明らかにしたのである（Cf. 梶 1997）．

ダーウィンは『サンゴ礁の構造と分布』（1842 年）において，太平洋で彼が目撃した環礁（環状サンゴ島）がどのように形成されるのかを説明した．彼は，サンゴ礁には大きく分けて３つのタイプ（裾礁，堡礁，環礁）があることに注目し，その構造と分布について丹念に観察を行った．それらのデータと，（南アメリカにおける地質調査で得た）地殻は隆起・沈降しうるという知見に基づいて，彼は次のような理論を作り上げた．サンゴ礁はまず，暖かい浅瀬の海にある火山島の周縁を囲むように形成される．これが裾礁である．火山がゆっくりと沈降し始めると，サンゴは浅瀬の海でしか成長できないので，上方へと成長し続け，これにより礁は相変わらず浅い位置に保たれる．さらにサンゴが上方と外側へと伸び続ければ，礁と島との間には水路ができる．このような状態が進んである段階まで達すると，堡礁と呼ばれるようになる．最終的に火山が海面下に没して見えなくなると，サンゴの環だけが海上に残ることになる．ダーウィンによれば，環礁はこのようにして形成されるのである．現在でもこの説は基本的に正しいと考えられている（Cf. Darwin 1986; Sheppard 1983; Ghiselin 1969）．

以上のように，メンデレーエフは元素のさまざまな性質を調べ，本質的な性質と捨象できる性質を区別して，元素の間に見られる重要なパターンを説明する表現を構築した．また，ダーウィンは彼が太平洋で収集したデータを分析し，これらのデータと地質学の知識に基づいて環礁の形成を説明した．しかし，両者ともモデルの構築・分析によって研究を進めたのではなかった．彼らは現象をモデルの媒介なしに直接表現したのである．

ここで，ADR は単なる分類や記述ではなく理論であるということに注意されたい．というのも，メンデレーエフは彼の周期表に基づいて未発見の元素の存在を予測することができたし，ダーウィンは環礁の分布を予測できたからである．

モデル構築と ADR の対比はモデルを特徴づける上で重要である．なぜなら，理論構築における２つの明確に異なる方法に共通する要素があれば，それはモデルを特徴づける必要条件ではあっても十分条件にはならないからである．現象の抽象化や近似はしばしばモデル構築だと考えられる．しかし，これらはいずれも ADR における理論構築にも見られるものである．例えば，メンデレーエフは元素のさまざまな性質のうち原子量や原子価などを除いて捨象することによって周期表を完成させたのだったし，ダーウィンは海面下の地質の大部分を均一的なものであ

ると見なしたのだった．したがって，抽象化や近似はモデル構築に見られるが，モデルを特徴づけるものではない（Weisberg 2007, pp. 228-9）．

ワイズバーグによるモデルの定義をもう一度確認しておこう．モデルとは現実世界の現象を間接的に分析・表現するために科学者が構築・使用するものである．しかし，この定義には重要な点が一つ抜け落ちている．それは，モデルが特定の目的の下に構築されるということである．これは至極当然のことにように思えるが，きわめて重要なポイントである．モデルを用いる科学者の目的はさまざまである．ワトソンの目的は DNA の立体構造を表現することだったし，ヴォルテラの目的は彼の義理の息子である生物学者ダンコーナの質問（第一次世界大戦による漁獲量の大幅減が，イカやタラなどの被食者ではなく，サメやエイなどの捕食者の大幅増をもたらしたのはなぜなのか）に答えることであった．モデルとその目的に関して最も興味深いのは，同じ対象に対して科学者が異なる目的を持っている場合，立てられるモデルも異なってくるということである．例えば，科学者がブラウン運動に関心がある場合は，水は分子の集合としてモデル化される．これに対して，科学者がパイプの中を流れる水の振舞いに興味を持っている場合は，有用なモデルは水を流体として扱うものである．このように，同じ水という対象に対して用いられるモデルが，科学者の目的によって異なるということがありうる．ここで注目すべきことは，科学者がパイプ中の水の流れを表現するために流体モデルを用い，かつブラウン運動を研究するために水の分子モデルを用いるという主張には矛盾がないということである（Cf. Giere 2004; Morrison 1999; Teller 2001; Rueger 2005）．

上記のモデルの複数性から示唆されることは，個々のモデルは研究対象である現象のあらゆる側面を表現するために用いられるのではなく（「完璧なモデル」を意図しているのではなく（Cf. Teller 2001）），現象の特定の側面を表現するために用いられるということである（この点については，3.2 節で詳しく考察する）．したがって，本稿ではモデルを以下のように定義したい．すなわち，モデルとは，科学者が特定の目的の下に現実世界の現象の特定の側面を間接的に分析・表現するために構築するものである．

3. 進化生物学におけるモデルの複数性

すでに述べたように，モデルについて興味深いことは同じ対象に対して複数のモデルが立てられるということである．前章の水の事例では，分子モデルと流体モデルという２つのモデルが立てられていた．科学哲学者がモデルの複数性に注目するのは，それが実在論論争に深く関わると考えられるからである．例えばステレルニーとキッチャーは，モデルの複数性が選択のレベルについての反実在論を支持すると考えている（Sterelny and Kitcher 1988）．これに対して，実在論者はかならずしもそうとは言えないと反論する（Okasha 2006; Wilson 2005）．また一般的な観点から見ても，モデルの複数性は実在論と共存しうるかもしれない（Rueger 2005）．本稿の主たる関心は実在論論争にはないので，モデル多元論と実在論論争の関係についての詳細な考察は別の機会に譲る（田中 forthcoming-a,b）．筆者の所見を簡単に述べておけば，（本稿で取り上

げる）モデルの複数性は選択のレベルに関して実在論も反実在論も支持しないように思われる．

本稿で注目するのは，進化生物学におけるモデルの役割や，複数のモデルが存在するときのモデル間の関係である．以下では，生物の階層構造下における選択過程を表現するのに複数のモデルが有用であると主張し，進化生物学におけるモデル構築の特徴を明らかにする．

3.1　選択モデルの複数性

自然界にはさまざまな生物学的実体が存在するが，それらは一様に散らばった状態で互いに独立に存在するのではない．むしろ，それらは入れ子状の階層構造をなして存在する．例えば，我々が日常的に目にする多細胞生物は無数の細胞から構成されているし，個々の細胞はDNAや細胞内小器官から構成されている．社会性の生物は群れやコロニーと呼ばれる集団を形成する．また，集団よりさらに高次の階層として，個体群，種，生物群集などが存在する．そして，こうした生物の階層構造の下で起こる選択が形質の進化に影響を及ぼすことがある．そのような進化を適切に表現するモデルは何だろうか．これが，選択のレベル論争の中心的な問いである．

以下ではカーとゴドフリー＝スミスにならって，問題を単純にするために考えるレベルを２つに限定する．同様にして，２つのレベルのうちの下位の階層における生物学的実体を粒子，上位の階層における実体を集合と呼ぶ．このとき，我々は粒子を遺伝子，集合を個体と考えることもできるし，粒子を個体，集合を集団（群れやコロニー）と考えることもできる．さらに問題を単純にするために，粒子には２タイプの形質（A と B）しかなく，すべての集合は同じ数（n 個）の粒子からなるとする．これらの集合はランダムに形成されるかもしれないし，そうでないかもしれない．また，各粒子は無性的に繁殖して，粒子の繁殖後はすべての集合が解散して親粒子が死滅し，子孫粒子が集合を形成する新たな世代が始まると仮定する（Kerr and Godfrey-Smith 2002, p. 480）．

自然選択による形質の進化を考えるとき，最も重要な概念は適応度である．より踏み込んで言えば，生物学的実体間の適応度差異が本質的な要素である．そうすると，前段落の枠組みの下で，粒子間にのみ適応度差異を認める場合と集合間の適応度差異も認める場合とでは本質的に異なるモデルが得られることになる．本稿では，前者のモデルを広義の粒子選択モデル（Broad-sense particle selection model: BPS モデル），後者のモデルを複数レベル選択モデル（Multi-level selection model: MLS モデル）と呼ぶ．以下では，これら２つのモデルについて説明する．

BPS モデルでは適応度が粒子にのみ帰属され，集合は粒子の選択環境と見なされる．粒子の適応度は，粒子が残す子孫数の期待値として定義される．階層構造が進化に影響するということは，粒子がどのような集合（選択環境）に属するかによって適応度が変わるということである．上記の枠組みの下では，選択環境の違いは集合中に存在する異なるタイプの粒子数の違いになる．したがって，ある世代における集合中の A タイプ粒子数を i とすると，適応度は i の値によって決まる．そこで，A タイプ粒子の適応度は α_i，B タイプ粒子の適応度は β_i と表現する

（α_0 と β_n は定義できない）．このように，粒子適応度が粒子自身の形質だけでなく同じ集合中の他粒子の形質にも依存して決まるので，ここではこのモデルを「広義」の粒子選択モデルと呼ぶ（Cf. Dugatkin and Reeve 1994; Sterelny 1996; Sterelny and Griffith 1999, ch. 8）．

MLS モデルでは，粒子間だけでなく集合間の適応度差異も認められる．集合の適応度は，集合の粒子生産数として定義される．これは，集合の種類，すなわち集合内の粒子構成の違い（i の値）によって変わる．そこで，集合適応度は π_i と表現することにする．粒子間の適応度差異は，集合が生産した総粒子数中に占める A タイプの子孫粒子数の割合として表現できる．これも i の値によって変わるので，ϕ_i と表現する．このように，MLS モデルでは複数レベルの実体に適応度が認められる．

これらのモデルについて注目すべきことは，両者が階層構造下の進化をかなり異なった仕方で表現しているように見えるにもかかわらず，数学的には同等であるということである．換言すれば，異なるモデルの記述において用いられる異なるパラメータは互換的に定義できるのである．つまり，π_i と ϕ_i は以下のように α_i と β_i を使って表現できる；

$$\pi_i = i\alpha_i + (n-i)\beta_i,$$

$$\phi_i = \frac{i\alpha_i}{i\alpha_i + (n-i)\beta_i}.$$

これらの式を変形すると，α_i と β_i を π_i と ϕ_i を使って表現した式が得られる；

$$\alpha_i = \frac{\pi_i\phi_i}{i},$$

$$\beta_i = \frac{(1-\phi_i)\pi_i}{n-i}.$$

以上のように，BPS モデルと MLS モデルは同じ形質の進化を表現するために用いることができて，なおかつ（数学的に）互換的なのだが，それにもかかわらず両者は異なるモデルである．BPS モデルにおいては適応度が粒子にのみ帰属され，階層構造が選択過程に与える影響が２つのパラメータ（α, β）によって十分に表現されている．そして，集合は粒子の選択環境と見なされて，それには適応度が帰属されない．これに対して MLS モデルにおいては，２つのレベルにおける適応度差異が２つのパラメータ（π, ϕ）によって表現される．このとき，集合はそれ自体でいわゆる「選択の単位」として認められている．つまり，BPS モデルは階層構造下における進化を表現するに際して下位レベルのみを選択の単位として認める個体選択主義や遺伝子選択主義のアプローチをよく捉えている一方で，MLS モデルは複数レベルにおける選択を認める複数レベル選択説のアプローチを上手く表現していると言える（Cf. Godfrey-Smith and Kerr 2002, p. 544）．

裏を返せば，このような意味づけのできないモデルは奇妙で不自然なものとなる（3.3 節参照）．また，同じ意味づけができるモデルは，たとえ表面的に異なるパラメータ（や数式）を用いていたとしても，異なるモデルだとは言えない．つまり，２章で述べたモデルの記述は, パラメータや数式だけではなく, それに付与される意味づけも含んでいると言うことができよう．本稿の事例では, この意味づけは「何を選択の単位と見なすか」ということによって与えられる．

3.2　モデル多元論におけるモデル

前節で述べたように，モデル多元論は同じ形質の選択過程を異なる仕方で，すなわち BPS モデルと MLS モデルの両方で表現できるという主張である．このモデル多元論にはいくつかのバージョンが存在する．一つは，ステレルニーとキッチャーが提唱する「多元論的遺伝子選択主義（genetic pluralism）」という立場である（Sterelny and Kitcher 1988）．この主張は，前章末で述べた水のモデルについての議論とのアナロジーで理解できる．科学者は目的によって水を異なる仕方でモデル化する．例えば，ブラウン運動を研究するためには分子モデルが，パイプ中の水の流れを研究するためには流体モデルが利用される．このように，同じ水という実体に対して複数の異なるモデルを立てることができる．しかし，「水とは本当は何だろうか」と問えば，あなたは「H_2O 分子の集合である」と答えるだろう．このような分子モデルの優越性の理由は，それが原理的にあらゆる場合に利用できるということである．パイプ中の水の流れを分子モデルで表現することは原理的には可能である．そうしたモデルが実際に存在しないのは，我々の知的能力の限界ゆえである．これに対して，ブラウン運動を説明する流体モデルを立てることは原理的に不可能である．水のあらゆる振舞いに関して分子モデルのみが原理的に提出可能なのであり，それゆえ水は「本当は」H_2O 分子の集合であると言うことができるのである（Giere 2004, p. 750）．ステレルニーとキッチャーが遺伝子選択主義を主張するのはこれと同様の理由からである．すなわち，生物の階層構造下におけるあらゆる選択過程に対して BPS モデルである遺伝子選択モデルが立てられるという理由で，遺伝子の視点は優れているのである（田中 2007, forthcoming-a）．ドーキンスやメイナード＝スミスなどの進化生物学者もこれと同じ立場に立つ（Cf. Dawkins 1982; Maynard Smith 1987）．

本稿の目的は遺伝子選択主義の評価ではないので，以下ではカーとゴドフリー＝スミスが提唱する別バージョンのモデル多元論を取り上げることにする．彼らの立場がステレルニーやキッチャーと異なるところは，多元論的遺伝子選択主義者が同じ選択過程に対して異なるモデルが許容できるというスタンスであるのに対して，カーとゴドフリー＝スミスは異なるモデルを用いることが有用であると主張する点である（したがって，彼らが BPS モデルを特別視することはない）．彼らはこのような自分たちの立場を「ゲシュタルトスイッチ式モデル多元論（Gestalt-Switching model pluralism）」と呼ぶ．つまり，ウサギ-アヒル図やネッカー・キューブなどに対して異なる見方をする（ゲシュタルトスイッチをする）ことでその図形の性質をより深く理解できるのと同じように，同じ選択過程に対して異なる見方をする（異なるモデルを立てる）ことによってその特徴をより深く理解できる，というのである（Kerr and Godfrey-Smith 2002, pp. 506-8）．この主張内容を詳しく見ていく前に，前章で述べたモデルの定義との関連についてあらかじめ述べておこう．複数のモデルが有用であるという状況は，それらのモデルが異なる目的のために用いられ，それぞれのモデルが現象の異なる側面を表現・分析する（のに適している）ということを示唆する．本章の残りではこのことを念頭に置いて論じる．

階層構造が選択過程に影響を与える最も有名な例は利他性（altruism）の進化である．しかし，利他性にはさまざまな定義がある．まずはソーバーとウィルソンによる利他性の定義（SW 利他性）を考えてみよう．彼らの定義を本稿における用語法で述べると以下のようになる．A タイプ粒子が利他的であるとは，それが混合集合（両タイプが混在する集合）において B タイプ粒子よりも低い適応度を持ち，なおかつ集合の適応度を高めるということである（Sober and Wilson 1998）．利他性は，それに伴うコストと利益の２条件によって定義できる．したがって，SW 利他性は MLS モデルで次のように表現できる；

$$\phi_i < \frac{i}{n}, \text{ for all } i \in \{1, 2, 3, ..., n-1\},$$

$$\pi_{i+1} > \pi_i, \text{ for all } i \in \{0, 1, 2, ..., n-1\}.$$

上式がコスト条件，下式が利益条件を表している．これらの式を変形すると，BPS モデルによる SW 利他性の表現が得られる；

$$\alpha_i < \beta_i, \text{ for all } i \in \{1, 2, 3, ..., n-1\},$$

$$(i+1)\alpha_{i+1} + (n-i-1)\beta_{i+1} > i\alpha_i + (n-i)\beta_i, \text{ for all } i \in \{0, 1, 2, ..., n-1\}.$$

こちらも上式がコスト条件，下式が利益条件を表している．両モデルによる表現を比べてみればわかるように，MLS モデルによる SW 利他性の表現の方がより簡潔である．他方，BPS モデルによる SW 利他性の利益条件の表現は複雑で，α と β の値から利他性の有無を検出することは困難である（Cf. Kerr and Godfrey-Smith 2002, p. 491）．

利他性の別の定義として，ウエノヤマとフェルドマンによる利他性の定義（UF 利他性）を考えてみよう．彼らの定義では，コスト条件は SW 利他性と同じだが，利益条件が異なっている．A タイプ粒子が UF 利他性であるときは，粒子が A タイプであろうと B タイプであろうと，その粒子の集合中に A タイプの粒子が多いほどその粒子の適応度が高くなる（Uyenoyama and Feldman 1980）．UF 利他性の利益条件は，BPS モデルでは次の２式で表現される；

$$\alpha_i < \alpha_{i+1}, \text{ for all } i \in \{1, 2, 3, ..., n-1\},$$

$$\beta_i < \beta_{i+1}, \text{ for all } i \in \{0, 1, 2, ..., n-2\}.$$

これらの式を変形すると，MLS モデルによる表現が得られる；

$$\frac{\phi_i \pi_i}{i} < \frac{\phi_{i+1}\pi_{i+1}}{i+1}, \text{ for all } i \in \{1, 2, 3, ..., n-1\},$$

$$\frac{(1-\phi_i)\pi_i}{n-i} < \frac{(1-\phi_{i+1})\pi_{i+1}}{n-i-1}, \text{ for all } i \in \{0, 1, 2, ..., n-2\}.$$

両モデルによる表現を比べると，BPS モデルによる表現の方が簡潔であるということがわかる．他方，MLS モデルによる表現はかなり複雑になってしまう．

以上のことが意味するのは，科学者は研究対象である形質の種類によってモデルを使い分けることができるということである．しかし，これは選ばれたモデルが正しくて，使用には適さない

という理由で選ばれなかったモデルが間違っている，ということを意味するわけではない．それはただ，選ばれたモデルが単純で使いやすいということを意味するにすぎない[*2]．

では，SW 利他性の進化に関心がある場合には MLS モデルだけしか用いられないのだろうか．ゲシュタルトスイッチ式モデル多元論の答えはノーである．我々は利他性の表現にのみ関心があるのではなく，その利他性の進化の道筋を予測することにも関心がある．上記の利他性の定義では，A タイプの粒子が正味のコストを被る（絶対適応度の減少）場合と被らない場合（相対適応度の減少のみ）が区別されていない．しかし，この違いは形質の進化の道筋に大きな影響をもたらす．カーとゴドフリー＝スミスは，前者の場合を Class I の適応度構造，後者の場合を Class II の適応度構造と呼んで区別している[*3]．この区別は，形質の進化の道筋についての次の重要な定理（マテッシ-ジャヤカールの定理）が成り立つがゆえに重要である．すなわち，「各世代において集合がランダムに形成されるのならば，適応度構造が Class I のときはタイプ B が侵入・定着し，タイプ A の侵入に対して安定的であるが，Class II のときはタイプ A が侵入・定着し，タイプ B の侵入に対して安定的である」（Kerr and Godfrey-Smith 2002, p. 488 ）[*4]．すなわち，適応度構造が Class I の場合には，利他性は絶対適応度の減少を伴い，集合がランダムに形成される限り進化しえない．これに対して適応度構造が Class II の場合には，利他性は絶対適応度の減少を伴わないので，集合がランダムに形成されるとしても利他性は進化しうる（Cf. Kerr, Godfrey-Smith and Feldman 2004 ）．

Class I と Class II はそれぞれ，BPS モデルでは以下のように表現される；

$$\begin{aligned} &\text{Class I:} \quad \alpha_{i+1} < \beta_i, \text{ for all } i \in \{0, 1, 2, ..., n-1\}, \\ &\text{Class II:} \quad \alpha_{i+1} > \beta_i, \text{ for all } i \in \{0, 1, 2, ..., n-1\}. \end{aligned}$$

これらの式を変形すると，MLS モデルによる表現が得られる；

$$\begin{aligned} &\text{Class I:} \quad \frac{\phi_{i+1}\pi_{i+1}}{i+1} < \frac{(1-\phi_i)\pi_i}{n-i}, \text{ for all } i \in \{0, 1, 2, ..., n-1\}, \\ &\text{Class II:} \quad \frac{\phi_{i+1}\pi_{i+1}}{i+1} > \frac{(1-\phi_i)\pi_i}{n-i}, \text{ for all } i \in \{0, 1, 2, ..., n-1\}. \end{aligned}$$

両モデルによる表現を見ると，明らかに BPS モデルの方が単純でわかりやすい．すなわち，適応度構造の表現・分析には BPS モデルの方が適しているのである．したがって，SW 利他性の進化に関心がある進化生物学者は，MLS モデルで形質の特徴を表現する一方で，その形質の進化に影響を及ぼす適応度構造は BPS モデルで表現することになる．このように，同じ現象の異なる側面を表現・分析するために異なるモデルが用いられることがある．ステレルニーやキッチャーは異なるモデルが用いられることに矛盾はないということを強調したが，ここまで述べてきた内容はさらにそれ以上のことを含意している．すなわち，異なるモデルを用いることは利他

[*2] デュガトキンとリーヴは，こうしたモデルの発見法上の利点を「モデル構築の単純性」と呼んだ（Dugatkin and Reeve 1994, pp. 124-6）．

[*3] カーとゴドフリー＝スミスは適応度構造の定義を述べていないが，ここでは適応度構造を異なる粒子タイプの進化の道筋を決定するパラメータ値間の関係のことだと考えておけばよいだろう．

[*4] この定理の証明については，Kerr and Godfrey-Smith (2002), pp. 510-11 を参照されたい．

性進化という現象を理解する上で有用なのである（「必要」というわけではないことに注意されたい）．

ここまで述べてきたことは，進化生物学者は研究対象となる形質に応じて，またその形質の特徴表現もしくは適応度構造の分析に際して，異なるモデルを用いるということである．そして，進化生物学者は利他性の進化を分析する際に，第一にそうしたモデルを構築するところから始めるのである．彼らは次にそれらのモデルをさまざまな手段を使って分析し（例えば，カーとゴドフリー＝スミスはグラフを有効に用いている），モデルにさまざまな条件を付け加えて実際の生物の利他性がどのようなメカニズムで進化したのかを予測・説明する．例えば適応度構造が Class I のときに利他性（やその他の形質）が進化するためには，ランダムではない集合形成（粒子間の相互作用に相関があること）が必要である．言い換えれば，A タイプ（利他的な粒子）は A タイプと相互作用する（同類集合が形成される）という状況になればよい．これは，変数が特定の範囲の値をとらないと言うことに等しい．具体例として，「囚人のジレンマ」ゲームを考えてみよう．このゲームでは２粒子が相互作用を行う．粒子には２種類あり，相手と協力して利益を分け合う粒子を A タイプ（協力者），相手を裏切って自分だけ高い利益を得る粒子を B タイプ（裏切り者）とする．このとき，協力者の数が i の集合（ペア）におけるタイプ A の適応度を α_i（$i \in \{1,2\}$），協力者の数が j の集合におけるタイプ B の適応度を β_j（$j \in \{0,1\}$）とする．そうすると，２粒子ともが協力した場合の利益は α_2，相手が協力したときに相手を裏切って得た利益は β_1，自らは協力したのに相手に裏切られた場合の利益は α_1，２粒子とも裏切った場合の利益は β_0 と表現できる．囚人のジレンマゲームでは，これらのパラメータ値間の関係は次のようになる；

$$\beta_1 > \alpha_2 > \beta_0 > \alpha_1,$$

$$\alpha_2 > \frac{\alpha_1 + \beta_1}{2}.$$

上式から，このゲームの適応度構造が Class I であることがわかるだろう．したがって，集合がランダムに形成される限り，マテッシ-ジャヤカールの定理によりタイプ B が自然選択によって定着する．しかし，同類集合が形成されるとしたらどうなるだろう．これは，変数（i, j）が特定の値（1）をとらないということである．すると，$\alpha_2 > \beta_0$ という不等式のみが成り立つことになり，適応度構造は Class II に類似したものに変化する．つまり，同類集合のときはタイプ A も進化しうるということがわかる．これはきわめて単純なケースだが，この例から，階層構造下の形質進化の研究は抽象的直接表現（ADR）によってではなく，モデルを媒介し，かつその分析を通じて進むということを理解していただけたのではないかと思う．また，本章でこれまで述べてきたモデル多元論におけるモデルに関して，前章で述べたモデルの定義に沿った理解ができるということも明らかになっただろう．すなわち，進化生物学者は用途に応じて異なるモデルを使い分けることができる．そして，同じ対象に異なるモデルを用いることに矛盾はなく，現象の異なる側面の特徴を明らかにするためにはむしろそれが有用なのである．

3.3　パラメータの役割

本章では最後に，カーとゴドフリー＝スミスに対するソーバーとウィルソンの批判を検討しながら，モデルにおけるパラメータの役割について考察することにしたい．

カーとゴドフリー＝スミスの枠組みにおいてはパラメータとして，BPS モデルでは α と β が，MLS モデルでは π と ϕ が用いられる．ソーバーとウィルソンは，MLS モデルがこのように記述されることに疑義を唱える．つまり彼らによれば，MLS モデルでは粒子と集合の両方に適応度が帰属されるのだから，採用されるパラメータは α, β, π の３つであってもよい[*5]．そして，もしもそうすることができるのならば，BPS モデルには発見法上の利点はなくなるのだと言う（Sober and Wilson 2002, pp. 532, 536）．確かに，彼らの言うことが正しければ，BPS モデルは MLS モデルに包摂されて，モデル間のゲシュタルトスイッチに有用性は見いだせなくなる．実際に，ソーバーとウィルソンが提唱するようなパラメータ設定をしている例もある（Okasha 2006, p. 193）．

しかし，この批判は間違っている．α と β は，それぞれに添え字の i が付くことからも明らかなように，粒子が置かれる環境（集合）によって変化するという「文脈依存性」を有するパラメータである．つまり，α と β を採用するということは，集合を選択環境と見なすということを前提としている．α, β, π を用いたモデルを構築することは確かに可能だが，それは単一のモデルの中で集合に異なる２つの役割（選択環境と選択の単位）を帰属させるという不自然なモデルになってしまう．このためカーとゴドフリー＝スミスの枠組みでは，α と β の代わりに集合内の適応度差異を表現するパラメータとして ϕ を導入したのだった．ソーバーとウィルソンはモデルの記述においてパラメータが果たす役割を十分に理解していないように思われる．

興味深いことに，パラメータとして α と π のみを用いたモデルを立てることもできるのである（あるいは，α と ϕ のみ，β と π のみ，β と ϕ のみを用いたモデルもそれぞれ可能である）．しかし，これらのモデルはいずれも奇妙かつ不自然なモデルである（Godfrey-Smith and Kerr 2002, p. 544）．これらのモデルが可能なのは，パラメータ間の数学的互換性のためである．４つのパラメータのうちのどの２つの組み合わせからも，残りの２つのパラメータを導出できる．しかし，これらのモデルとそれが表す現象との対応関係は奇妙である．例えば α と π のみを用いたモデルでは，適応度が A タイプ粒子と集合に帰属されているが，B タイプ粒子には帰属されない．このようなモデルを用いる生物学者は（もしもいたとすれば），いったい何を目的としているのだろうか．さらに，このモデルによる利他性の定義や適応度構造の表現も直観的に理解しがたいものになる．カーとゴドフリー＝スミスの枠組みで最も自然なのは，α と β を用いる BPS モデルと π と ϕ を用いる MLS モデルである．というのも，前者のモデルだけが個体選択主義や遺伝子選択主義の主張を明確に表現し，後者のモデルだけが複数レベル選択説の内容を十分に表現しているからである．これら以外のモデルはどれも，生物の階層構造下における進化

[*5] この点は名古屋哲学フォーラム 2007 秋において塩谷賢氏によっても指摘された．

を表現するのに不適切であり，実践面においても何らかの役割を果たすと期待することができない．

4. おわりに

以上ではモデルを，科学者が特定の目的の下に現実世界の現象の特定の側面を間接的に分析・表現するために構築・使用するものだと捉えた．そして，モデル多元論におけるモデルはまさにそうしたものとして理解できるのだということを明らかにした．すなわち，生物の階層構造下における進化の研究は，まずモデルを立てるところから始まる．そして，対象となる形質の種類によって異なるモデルが使い分けられる．さらに，同じ対象についても，その対象の異なる側面を表現するために異なるモデルが用いられることがある．進化の研究は，これらのモデルの分析を通じて進展するのである[*6]．

最後に，本稿の締め括りとして，モデルと現実世界の現象との対応関係について簡単に述べておきたい．複数の科学者が同じモデルを構築するとき，彼らがそれで現実世界のどの側面をどのように表現しようとしているかはかならずしも一意には決まらない．それは科学者によってさまざまでありうる．ゴドフリー＝スミスは，このモデルと世界の対応関係についての科学者の考えを「モデルの解釈（construals of the model）」と呼んだ（Godfrey-Smith 2006, p. 733）[*7]．例えば，ある科学者はモデルを単なる予測装置のように考えるかもしれないが，別の科学者はモデルを単なる予測装置ではなく対象の因果構造を明らかにするものだと考えるかも知れない．３章の冒頭で触れた実在論論争が先鋭化するのは，このモデルの解釈をめぐってである．この所見が正しければ，実在論論争への新たな展望は，モデルを用いる科学者の実践に即した考察から導かれるということになるだろう[*8]．

参考文献

Beatty, J. 1980. Optimality-design and the strategy of model-building in evolutionary biology. *Philosophy of Science* 47: 532-61.

Darwin, C. 1986. *The Geology of the Voyage of H. M. S. Beagle, Part I: The Structure and Distribution of Coral Reefs.* In Barrett, P. H. and R. B. Freeman (eds.) *The Works of Charles Darwin, Volume 7.* Pickering & Chatto.

Dawkins, R. 1982. *The Extended Phenotype.* Oxford: Oxford University Press. （ドーキンス『延長された表現型』，日高敏隆・遠藤彰・遠藤知二訳，紀伊国屋書店，1987 年.）

[*6] 本稿では選択モデルを取り上げたが，他の例として適応度地形を挙げることができるだろう．適応度地形モデルは，シウォール・ライトが進化的変化の特定の側面，すなわち自然選択と遺伝的浮動を表現するために導入したものである．

[*7] モデルの解釈については，Weisberg (2007) が詳細な考察を加えている（pp. 219-21）．

[*8] 謝辞　大塚淳氏・中尾央氏・山口健太郎氏（京都大学）からは, 本稿の草稿に対して非常に有益なコメントと助言を頂いた．ここに記して, 謝意を表したい．

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.

Frigg, R. 2006. Scientific models. In Sarkar, S. and J. Pfeifer. (eds.) *The Philosophy of Science: An encyclopedia, Volume 2*. Routledge.

Ghiselin, M. T. 1969. *The Triumph of the Darwinian Method*. Berkeley: University of California Press.

Giere, R. N. 2004. How models are used to represent reality. *Philosophy of Science* 71: 742-52.

Godfrey-Smith, P. 2006. The strategy of model-based science. *Biology and Philosophy* 21: 725-40.

Godfrey-Smith, P. and B. Kerr. 2002. Group fitness and multi-level selection: Replies to commentaries. *Biology and Philosophy* 17: 539-65.

Kerr, B. and P. Godfrey-Smith. 2002. Individualist and multi-level perspectives on selection in structured populations. *Biology and Philosophy* 17: 477-517.

Kerr, B., P. Godfrey-Smith, and M. W. Feldman. 2004. What is altruism? *Trends in Ecology and Evolution* 19(3): 135-40.

Lloyd, E. 1988. *The Structure of Evolutionary Theory*. Princeton, Princeton University Press.

Maynard Smith, J. 1987. How to model evolution. In Dupré, J. (ed.) *The Latest on the Best*. Cambridge, MA: MIT Press.

Morgan, M. S. and M. Morrison. 1999. *Models as Mediators: Perspectives on Natural and Social Science*. Cambridge: Cambridge University Press.

Morrison, M. 1999. Models as autonomous agents. In Morgan and Morrison (eds.).

Okasha, S. 2006. *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford: Oxford University Press.

Rueger, A. 2005. Perspectival models and theory unification. *British Journal for Philosophy of Science* 56: 579-94.

Sheppard, C. R. C. 1983. *A Natural History of the Coral Reef*. Poole, Dorset: Blandford Press. （シェパード『サンゴ礁の自然史』，本川達雄訳，平河出版社，1986 年.）

Sober, E., and D. S. Wilson. 1998. *Unto Others: The Evolution of Altruism*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

———. 2002. Perspectives and parameterizations: Commentary on Benjamin Kerr and Peter Godfrey-Smith's "Individualist and multi-level perspectives on selection in structured populations". *Biology and Philosophy* 17: 529-37.

Sterelny, K. 1996. The return of the group. *Philosophy of Science* 63: 562-84.

Sterelny, K., and P. Griffiths. 1999. *Sex and Death: An Introduction to the Philosophy of*

Biology. Chicago: Chicago University Press.

Sterelny, K., and P. Kitcher. 1988. The return of the gene. *Journal of Philosophy* 85: 339-60.

Teller, P. 2001. Twilight of the perfect model model. *Erkenntnis* 55, 393-415.

Thompson, P. 1988. *The Structure of Biological Theories*. SUNY Press.

Uyenoyama, M. K. and M. W. Feldman. 1980. Theories of kin and group selection: A population genetics perspective. *Theoretical Population Biology* 17(5): 380-414.

Weisberg, M. 2007. Who is a modeler? *The British Journal for the Philosophy of Science* 58: 207-33.

Wilson, R. A. 2005. *Genes and the Agents of Life: The Individual in the Fragile Sciences*. Cambridge University Press.

梶雅範. 1997. 『メンデレーエフの周期律発見』. 北海道大学図書刊行会.

田中泉吏. 2007. 道徳性の進化：生物学の哲学の観点から. 『進化でどこまでわかるか？』（生物の科学 遺伝, 別冊, No. 20）, pp. 156-160, NTS.

———. forthcoming-a. 利他行動の進化と選択による説明. 『科学哲学』第 41 号, 2008 年.

———. forthcoming-b. 選択のレベルは実在するか. *Nagoya Journal of Philosophy* 7, 2008 年.