

題名	数学と生物学を結ぶと…
Title	The Marriage of Mathematics and Biology
著者名	ジョン・メイナード=スミス
Author(s)	John Maynard Smith
言語 Language	日本語・英語 Japanese, English
書名	稲盛財団：京都賞と助成金
Book title	The Inamori Foundation: Kyoto Prizes & Inamori Grants
受賞回	17
受賞年度	2001
出版者	財団法人 稲盛財団
Publisher	The Inamori Foundation
発行日 Issue Date	5/31/2002
開始ページ Start page	208
終了ページ End page	228
ISBN	978-4-900663-17-4

数学と生物学を結ぶと…

ジョン・メイナード＝スミス

私は、科学者としての人生の大半を、数学理論を生物学へ応用する研究に捧げてまいりました。そうした私の努力が認められ、この度、稲盛財団から京都賞受賞の榮譽を授かりますことは、この上ない喜びであります。科学に身を置くすべての者にとりまして、京都賞のような比類なき榮譽に浴することは、感悦の至りと言えましょう。さらに、この賞とあわせて、科学者としての私の人生についてお話しさせていただく機会を賜わり、大変光栄に存じます。とりわけ、私の受けた教育がその後の私の人生にどのような影響を与えたか、学生時代のどんな勉強が生物に数学の理論を応用するきっかけを与えたのか、についてお話しさせていただきたいと思います。

生物学に数学が本格的に応用されるようになったのは、1920年代に入ってからのことです。その試みが成功を収めた記念すべき最初の例は、進化生物学の分野においてでした。ダーウィンは、あらゆることに適用可能な生物学上の様々な法則、とりわけ自然淘汰による進化論を考えつき、それらを自然史に応用したという点で、その功績にははかりしれないものがあります。ところが、彼は数学者ではありませんでした。数学が生物学に必要なとなったのは、1900年にメンデルの法則が再発見され、遺伝学という新しい科学の分野が確立されてからのことです。今ではとても奇妙に思われるかもしれませんが、当初、メンデルの理論は、ダーウィンの学説の敵と考えられていました。というのも、ダーウィンの学説が、進化は微小な変異が蓄積され自然淘汰された結果だと考えるのに対し、メンデルは、生物の新しい形態というものは、新しい種も含めて、突然変異によって生まれると主張するからです。そのため、両者の間には激しい論争が起こり、双方とも相手の言い分を全く理解しようとはしませんでした。メンデルの主張とダーウィンの主張を統合するには、特にR・A・フィッシャー、J・B・S・ホールデン、シウォール・ライトという3人の偉大な学者が唱えた数学的分析が必要でした。この考え方は今もなお進化論的考え方の根幹をなしています。

私が生物学に関心を持つようになったのは、はるか昔のことに遡ります。私はロンドンに生まれ、8歳までそこで過ごしました。外科医だった父が亡くなったのをきっかけに、母と姉と共に田舎に住むことになりました。ロンドンにいる頃から私は動物に夢中で、しょっちゅう、動物園や自然史博物館に連れて行ってくれとせがんだものです。とりわけ、自然史博物館に行ったら、たくさんの恐竜の名前を覚えました。田舎に住むようになってからは、冬になると戸外の鳥のためにえさを出しておいたり、誰に教えられたわけでもないのに、数十種類の鳥の見分けがつくようになりました。その1年後、先見の明のあった叔母から小さな鳥の本をプレゼントされました。

The Marriage of Mathematics and Biology

John Maynard Smith

For most of my life as a scientist, I have been trying to apply mathematical reasoning to biology. It seems that my efforts have been sufficiently successful to lead the Inamori Foundation to honour me by the award of the Kyoto Prize. I am deeply grateful for this honour: no scientist could fail to be moved by this unique recognition. The award has an additional consequence which I welcome: in asking me to deliver this address, the Foundation has forced me to examine my life in science. In particular, how did my upbringing prepare me, and how did it prepare me to apply mathematics to biology?

Mathematics was not applied seriously to biology before the 1920s. Its first important successes were in the field of evolutionary biology. Darwin was supreme in conceiving general biological laws—in particular, the theory of evolution by natural selection—and in applying them to the details of natural history. But he was no mathematician. Mathematics became necessary after the rediscovery of Mendel's laws in 1900, and the growth of the new science of genetics. However odd it may seem today, Mendelism was at first seen as the enemy of Darwinism: it held that new forms—even new species—arose suddenly by mutation, whereas the Darwinians saw evolution as the result of the natural selection of a multitude of minute variations. The result was a fierce debate, in which neither side understood what the other was saying. It needed mathematical analysis, notably by the great triumvirate of R. A. Fisher, J. B. S. Haldane and Sewall Wright, to marry Mendel and Darwin, a marriage which continues to be the mainstay of evolutionary thinking.

My own interest in biology goes back a long way. I was born in London, and lived there until I was eight years old, when my father, a surgeon, died, and I went to live in the country with my mother and sister. In London, I was already fascinated by animals, and demanded visits to the Zoo, and in particular to the Natural History Museum, where I learnt many of the dinosaurs by name. When we moved to the country, I put out food for the birds in the winter, and identified for myself some dozen species. It was a great excitement when, after a year, I was given a small bird book by a discerning aunt, and found the names of the species I had identified. I had got the identifications right, except that I did not realize that the black bird with the yellow bill, and the dark brown bird of similar shape, were the male and female of the same species. In the summer I collected butterflies, and I kept tadpoles and other pond animals—I still remember my horror when I put the carnivorous larva of the beetle *Ditiscus* into a tank as a companion for

その本で、自分がいつも見ている鳥の名前を見つけた時の嬉しさといったらありません。私の識別は正しかったのですが、黄色いくちばしをした黒い鳥と、形はそれと同じでも色は焦げ茶色の鳥が、同じ種の雄と雌だということだけは気付きませんでした。夏になると蝶を採集したり、オタマジャクシなどの池に棲む動物を飼ったりしました。—デティスカスという甲虫の肉食性の幼虫を私のオタマジャクシのコンパニオン(仲間)として水槽に入れてしまった時の恐怖は、今も忘れられません。

幼い頃からの自然史に対する興味を、私は今も失っていません。相変わらず鳥を観察しますし、野の花の名前を調べるのも大好きです。庭いじりにも熱中しています。このような興味を抱くようになったのは、大人が促したりしたからではないのはわかっています。私の周りに、自然に対して興味を持たせてくれたり、その興味を広げてくれた人は誰もいなかったからです。ですから、なぜかある子供は、自然史に限りない興味をつと抱き、その興味が人生を通して続く場合があるとした私には言えません。進化生物学者にとって、自然史へのこうした興味はとても貴重なものになるのです。例えば、ダーウィンは自然学者であり、ガラパゴス諸島のフィンチと亀を観察したことがきっかけで進化論を思いついたと言っています。

私が科学者としての道を歩むことになったもう一つのきっかけは、数学が大好きだったということです。この点については、大人からの刺激を受けました。私は8歳から18歳までを全寮制の男子校で過ごしましたが、それがいやでたまりませんでした。勉強はラテン語やギリシャ語といった古典が中心で、残念ながら語学の才能がなかった私は、ずっとおちこぼれと言われ続けたのです。数学なら結構できるということがわかるまではそのレッテルを貼られたままでした。ただし、実を言いますと、数学でも得手不得手はあったのです。幾何学は得意なのですが、記号を用いるとなると、手も足も出ません。幸いにも、13歳から18歳まで通った、私立の「パブリックスクール」であるイートン校では、幾何学が重要視されていました。15歳になると、5、6人の少人数で数学を勉強するようになりました。本当に素晴らしい授業でした。教えてくださった先生方には、いつも感謝しています。主に授業では、一度に10問の問題を出され、私たちは毎週この問題を解かなければなりません。いや、少なくとも解こうと努力しなければなりません。毎週、何時間も数学の問題との格闘を繰り返していたわけです。この経験で、私は、多くの科学者に欠けているあることを身につけることができたのです。残念ではありますが、特に生物学者にはそれが欠けていると言わざるをえません。それは、たとえすぐに問題の答えがわからなくても、よく考

my tadpoles.

This love of natural history has stayed with me. I still watch birds, and love identifying wild flowers. I have also become an enthusiastic gardener. Why this interest? It was certainly not adult encouragement: indeed, I regret that there was no-one around who could help me, or broaden my interests. All I can say is that a passion for natural history arises in some children, for unknown reasons, and often lasts for life. It can be an invaluable aid to an evolutionary biologist. Darwin was a naturalist, and tells us that he was first led to the idea of evolution by his observations on the finches and tortoises of the Galapagos Islands.

The second thread in my scientific career has been a love of mathematics, and here I did get adult encouragement. I spent the years from 8 to 18 at boys' boarding schools—an experience that I loathed. The core of the education was the classics—Latin and Greek. I have no gift for languages, and was therefore regarded as a rather stupid boy, until it was discovered that I was quite good at maths. In fact, my ability is limited: I am good at geometry, but my skill at manipulating symbols is very limited. Fortunately, at Eton (my 'public' school, from age 13-18) geometry was taken seriously, and from the age of 15 I was taught mathematics in a small group of 5-6 boys. The teaching was brilliant, and I will always be grateful to the masters who taught me. The core of the training consisted of a set of ten problems which we had to solve, or attempt to solve, each week. I spent many hours each week struggling with these problems. This taught me something that many science students (particularly, I fear, in biology) never learn: if you are faced with a question to which you cannot at once see the answer, it may be possible to find the answer by thinking about it. I love problem-solving. Even today, when I have plenty of real scientific questions to think about, I waste time solving the mathematical puzzles in the newspaper we take on Sundays.

The only science I learnt at school was Newtonian mechanics, which was treated as a branch of mathematics: no other physics, and no chemistry or biology. But I learnt quite a lot of science on my own: for example, I acquired a fair understanding of special relativity and elementary quantum theory, and read a lot about evolution, including Darwin's *Origin of Species*. In 1948, I went to Cambridge to read 'mechanical sciences', which meant engineering. It had never occurred to me that one could earn one's living as a biologist—after all, Darwin didn't. I already knew that I would never make a proper mathematician.

えれば答えはわかるかもしれない、ということです。私は問題を解くのが大好きです。今でも、考えなければならない科学に関する重大な問題が山ほどあるというのに、日曜日の新聞に載っている数学のパズルを解いてしまうのですから。

学校で学んだ科学は、ニュートン力学だけでしたが、これすらも、当時は数学の一分野と考えられていました。ですから、他に物理と名のつくものも、化学も、生物も全く勉強しなかったのです。ただし、独学で、科学に関するかなりの知識を身につけました。例えば、特殊相対性理論や基本的な量子論はすっかり理解していましたし、ダーウィンの『種の起源』をはじめとして、進化に関する本はたくさん読みました。1948年、私はケンブリッジ大学に入学し、「メカニカル・サイエンス（機械科学）」を学び始めました。これはいわゆる工学のことです。当時の私は、生物学者になって暮らしていけるなどと思っていませんでした。結局は、ダーウィンもしなかったのですから。一人前の数学者になれそうにないことはわかっていました。ですから、工学を学ばば、数学の才能を活かせるような気がしたのです。後になって考えてみると、これは幸運な選択でした。というのも、工学部では、様々な数式モデルを作る訓練をするからです。モデルは真実そのものにはなりえないということも、私はその時学びました。なぜなら、役に立つモデルは単純でなければならないのに、真実そのものは決して単純ではないからです。例えば、当時の飛行機は、空気は圧縮できない流体だという仮定に基づいて設計されていました。しかし、これは全くのデタラメなのです。ところが、音速以下で順調に飛行するかぎり、空気は非圧縮性だという仮定に基づいて、真実に近い予測をすることは可能なのです。生物学において、モデルは常に単純化されたものでなければなりません。なぜなら、実際の生物体はきわめて複雑な存在だからです。正しい単純化を行うというのが、ミソなのです。

本来ならば、ケンブリッジで工学から生物学に専攻を変えていたはずですが、世はまさに非常時でした。戦争が勃発し、半分まで技術者の教育を進めていた私には、専攻を終了し、企業に勤めるしか道はありませんでした。私は航空技師として、一定の負荷量のもとでも壊れない飛行機の応力設計を担当することになりました。私はマイルズ航空機という訓練機製造会社に勤め、一生懸命に働きましたが、残念ながら、イギリス軍の戦力向上にはあまり貢献できなかったようです。もっとも、戦後になって、私の設計した飛行機は大いに利用されるようになったのですが。結局、私は1947年にマイルズ社を退社し、大学に戻って生物学の研究をすることにしました。

生物学者としての私の人生についてお話しする前に、生物学と数学という、2つの流

Engineering seemed a chance to use my mathematical ability. This proved to be a lucky choice. An engineering training teaches one to make mathematical models of the world. It also taught me that a model cannot be the whole truth: to be useful it must be simple, and the whole truth is never simple. For example, in those days aeroplanes were designed on the assumption that air is an incompressible fluid—a manifest falsehood. But so long as one flies well below the speed of sound, the assumption of incompressibility gives predictions that are close to the truth. In biology, models always have to be simplifications, because real organisms are immensely complicated. The trick is to make the right simplifications.

In normal times, I would probably have switched from engineering to biology while at Cambridge. But times were not normal. The war broke out, and a half-trained engineer had no choice but to complete his training and enter industry. I became an aircraft 'stressman', responsible for ensuring that the aircraft structure did not break under the loads imposed. I worked at Miles Aircraft, a company that built training aircraft. I worked very hard, but I do not think I made any useful contribution to Britain's war effort, although aeroplanes I worked on were widely used after the war. Finally, in 1947, I left the aircraft industry and returned to university to study biology.

Before describing my life as a biologist, I want to say a few words about how these two streams—biology and mathematics—came together. The key lies in my interest in evolution, which dates back to my schooldays. My interest was in part philosophical. How did human beings come to be as they are? Is it possible to explain the complexity of the living world without assuming the existence of an intelligent creator? My family accepted Christianity without thinking seriously about it. I do not know why I started to ask questions about it. I was certainly stimulated by some of the books I read—but why did I read those books? The questions I was asking concerned politics as well as philosophy. I suspect that the stimulus to ask questions arose because, increasingly, I came to dislike the culture and assumptions of the school, Eton, that I attended, which seemed to me at once mindless and arrogant.

Whether or not that is true, from the age of 15 I started reading widely in politics, philosophy and science. There was little science fiction in those days, but I read what I could find—notably H. G. Wells. I want to mention two books in particular that influenced me profoundly. The first is a science fiction book, *Last*

れがどのように合流するに至ったかについて、少し触れておきたいと思います。その鍵は、私が進化に対して興味を抱いていたことにあります。そもそも私が進化に興味を持ち始めたのは、学生時代のことでした。それは、哲学的な色合いも含んでいました。人間はどのようにして現在のようになつたのか。聡明な創造主の存在というものを抜きにして、この複雑な生物社会を説明することは可能だろうか。私の家族は、キリスト教の教えを鵜呑みにしていましたので、なぜ私がそのような疑問を持つようになったのかはわかりません。確かに何冊かの本の影響があったのは事実です。しかし、なぜそのような本を読んだのでしょうか。私の疑問には、哲学だけでなく、政治に関わる問題もありました。私がいろいろな疑問を抱き始めたのは、当時通っていたイートン校の校風や雰囲気嫌いがさしていたことがきっかけとして考えられるかもしれません。あの学校が冷たく傲慢に思えたのです。

それが真実かどうかはともかく、15歳の頃から、私は政治、哲学、科学など幅広い分野の本を読むようになりました。当時、SF小説はほとんど出版されていませんでしたが、見つけた時は必ず読みました。特にH・G・ウェルズの本はよく読みました。そこで、私が特に大きな影響を受けた2冊の本についてお話ししたいと思います。1冊目はオラフ・ステイブルドンが書いた、『ラスト・アンド・ファースト・マン』というSF小説で、1930年に初めて出版されました。この本は、それからの20億年の歴史を描いた小説です。根底に流れるテーマは、人間はその本質を変えない限り、安定した文明を築けないということです。文明の興亡が永遠に繰り返されるのだ、と。この小説でステイブルドンは、近い将来、原爆戦が勃発する恐れがあり、石油が枯渇し文明は滅びるだろうと1930年の段階で予言したのです。そしてついに、遺伝子工学を応用して、人間の本質を変えようとする文明が現れるのです。彼らはそのために、巨大な人工頭脳を造りました。それも、トランジスターではなく、ニューロンでできた頭脳を。残念ながら、ステイブルドンは正しいことばかりを言っているわけではありません。私としては、安定した文明が生まれるためには、人類の本質が遺伝子の段階から変わらなければならないとする彼の一大テーマには賛成しかねますし、少なくともそれが誤りであることを願っています。とはいえ、彼は私に、遺伝学と進化の重要性を教えてくださいました。

もう1冊は、J・B・S・ホールデーの『ポッシブル・ワールド』です。この本を読んだきっかけは、今でも覚えています。ホールデーはかつてイートンの学生でした。私の恩師たちが唯一毛嫌いしていたのが彼だったのです。ホールデーは社会主義者

and *First Men*, by Olaf Stapledon, first published in 1930. It is a history of the next 2000 million years. Its basic theme is that humans are unable to build a stable civilization until they change their own natures. Successive civilizations rise, and collapse. In our immediate future, Stapledon describes—in 1930!—the threat of atomic war, and the collapse of civilization caused by the exhaustion of oil supplies. Finally, one civilization sets out to transform human nature by genetic engineering. To do so, they construct giant artificial brains—made of neurones, not transistors, but Stapledon could not get everything right. Today, I do not think I accept Stapledon's major thesis, that a stable society requires that human nature be changed genetically, or at least I hope it is wrong. But he did introduce me to the importance of genetics and evolution.

The second book is J. B. S. Haldane's *Possible Worlds*. I remember what led me to read it. Haldane had been at Eton. He was the one person my teachers most hated—he was a socialist and an atheist, and they saw him as a traitor. I remember thinking that anyone they hated that much could not be all bad. To their credit, however, one of his books was in the school library. It is a collection of essays about biology, philosophy and religion. I cannot resist describing the 'possible world' of the title essay. There is a race of intelligent barnacles. They classify objects into two classes: 'real' objects that they can reach with their arms, and 'imaginary' objects that they can see but not reach. Occasionally an imaginary object will, for one barnacle, turn into a real one. A group of mathematical barnacles then show that, if several barnacles look at the same imaginary object and record the angle it subtends from their own position, it is possible to predict when it will become real, and for whom. The barnacles abandon their idealistic philosophy, and become good materialists. Then an ingenious barnacle points out that, if one substitutes certain values into the equations, one is led to predict the existence of an object beneath the surface of the rock. And everyone knows that there is nothing beneath the rock. Relieved, the barnacles return to their idealism and religious belief.

Haldane's mixture of science, imagination and agnosticism opened my mind to a new way of thinking. It was a liberation that has lasted my lifetime. Haldane and Stapledon also introduced me to the importance of evolution. But neither was a naturalist. The link between evolution and natural history I learnt from Darwin, who was a supreme naturalist. For him, new general ideas originated in particular observations of natural history.

であり、無神論者でもあったため、恩師たちの目には彼が裏切り者に映ったのです。先生たちがあれほど嫌っているからといって、すべての人が悪いわけではない、と思ったのを覚えています。ただし、恩師の名誉のために一言言っておきますが、ホールデーンの著書が、1冊だけ学校の図書館においてありました。それが生物学、哲学、宗教についてのエッセイ集だったのです。そこで、表題作となった「ポッシブル・ワールド」について、どうしてもお話ししておきたいのです。このエッセイには、高い知能を持ったフジツボの種族が登場します。彼らは、ものを2種類に区別します。1つは、「現実」のもので、自分の手を伸ばせば届くもの、そしてもう1つは「想像上」のもので、目には見えるものの、自分の手を伸ばしても届かないものです。あるフジツボにとって、想像上のものが、現実のものになることがあります。すると、数学的思考をするフジツボのグループが、こんな証明を試みせるのです。もし、いくつかのフジツボが同じ想像上のものを観察し、自分たちの位置からそのものの角度を記録すれば、それが、いつそして誰にとって現実のものになるのかを予測できるだろう、と。すると、フジツボは理想主義的な哲学を棄て、優れた唯物論者になるのです。今度は、独創的なフジツボがこう指摘します。特定の数値を等式にあてはめれば、岩の下に何かいるかどうかを予測できる、と。そして、誰もが岩の下に何もないことを知るのである。安心したフジツボは、理想主義と信仰を取り戻すのです。

科学と想像、それに不可知論をミックスしたホールデーンのこのエッセイで、私は新しい思考方法というものに開かれていきました。これは私にとって生涯持続してきた心の解放でした。ホールデー人もステイブルドンも、私に進化の重要性を教えてくださいました。ただし、2人とも自然学者ではありません。進化と自然史のつながりを教えてくれたのはダーウィンでしたが、彼は優れた自然学者でした。ダーウィンの場合、すべてに適用可能な新たな概念は、自然史を詳しく観察することから生まれたのです。

話を1947年に戻しましょう。私は航空技師をやめて生物学者になろうと心に決めました。そこで、ロンドン大学・ユニバーシティ・カレッジ・ロンドン（UCL）の動物学部に入學したのです。といいますのも、ホールデーさんがそこで教鞭をとっていたからです。その時すでに私は27歳で、学部で勉強を始めるには遅すぎるようにも思いましたが、大学には簡単に戻ることができました。それは、1947年当時、私と同じように、たくさんの同じくらいの年齢の人たちが、戦争が終わって再び大学に戻ってきていたからです。このUCLにおいて主にホールデーさんから、いかにして数学と生物学を合体させるかについて、ようやく私は学ぶことができました。学部生の身で

I must return to 1947, when I decided to leave engineering and become a biologist. I enrolled as a student of zoology at University College London because I knew that Haldane was a teacher there. I was already 27, which seems old to start an undergraduate degree, but in 1947 it was easy, because many of my fellow students were of much the same age, returning to study after time in the services. It was at UCL that at last I learnt, primarily from Haldane, how to put mathematics and biology together. While still an undergraduate I wrote several papers on animal locomotion—particularly flight. I had considerable difficulty getting these published: one paper on the origin of bird flight was rejected on the grounds that the author knew no aerodynamics, which rather annoyed me. After graduating, I stayed at UCL as Haldane's graduate student, and later as a lecturer in the zoology department. I worked alongside Haldane and his wife Helen Spurway until they left for India, I think in 1960. Most of my research prior to 1960 was experimental, on the fruitfly *Drosophila subobscura*. I do not regret this experimental apprenticeship: it has been valuable to know the genetics, physiology and behaviour of one species really well.

One detail from my early days at UCL is worth recording. Motoo Kimura visited Haldane, I think in 1952, and stayed in our house during his visit. At that time I had never heard of game theory, and so far as I know Motoo had not started thinking about molecular evolution. When, later, he did publish his idea that many gene changes in evolution occur, not because the new gene is positively selected, but because it is 'neutral', the theory was unpopular with most British evolutionary biologists. They saw him as anti-Darwinian, which I think is a mistake. Perhaps because we had met, and liked one another, I was more sympathetic to his ideas. Today, I think most of us see him as one of the most original and creative biologists of his generation.

I left UCL in 1965 to become the first professor of biology at the new University of Sussex. This was fun. I could do more or less what I liked, and start a school of biology as I thought it ought to be. Although I made some mistakes, I am pleased with the results. I still work in the school as a retired professor, with no duties but plenty of young people to talk to.

Three main questions have interested me during my career as a biologist: the evolution of ageing, of ritualized behaviour, and of sex. In retrospect, I can see what these three topics have in common that stimulated my interest: at first sight, none of the three makes sense in terms of natural selection. Why should an

はありましたが、私は動物の移動、特に鳥の移行について、何本かの論文を書きました。こうして書き上げた論文を出版するまでには、かなりの苦労がありました。といいますのも、鳥の移行の起源について書いた論文が、私に航空力学の知識がないという理由で出版を拒否されたからです。これにはとても腹が立ちました。卒業後、私は大学院に残って引き続きホールデーの指導を受け、後に動物学部の講師となりました。そして、確か1960年だったと思いますが、ホールデーと妻のヘレン・スパーウェイがインドに旅立つまで、彼らのもとで研究を続けました。1960年以前の私の研究は、ショウジョウバエを使った実験が主でした。このように実験助手のようなかたちで過ごした日々を、私は後悔してはいません。むしろこの経験は、一つの種の生態、生理学、遺伝学を詳しく知るうえで貴重だったのです。

UCLで勤め始めた頃のあるエピソードをお話ししましょう。確か1952年だったと思いますが、木村資生氏がホールデーのもとを訪れ、その間、私たちの家に滞在しました。当時の私は、ゲーム理論など聞いたこともなく、私が知る限りでは、木村資生氏も、まだ分子の進化については考えておられなかったはずです。その後、彼は、進化において遺伝子に数多くの変化が起こるのは、新しい遺伝子が積極的に選ばれるからではなく、その遺伝子が「中立」だからだ、という持論を発表するのですが、当時、イギリスの進化生物学者のほとんどはこれを支持しませんでした。彼らは木村氏を反進化論者と考えていたわけですが、これは間違いだったと思います。多分、お互いに顔見知りで好意を持っていたから、私は彼の持論を支持したということもありましょう。が、今日では、誰もが彼のことを、独創的で創造性に富んだ生物学者だとみなしている、と言っても過言ではありません。

私は1965年にUCLを退職し、新設校のサセックス大学の生物科学部初代学部長に就任しました。当時は本当に楽しいことばかりでした。多かれ少なかれやりたいことがやれましたし、必要性を感じていた生物科学部も開設できました。過ちはいくつかあったものの、結果には満足しています。今でも私は、名誉教授としてこの大学に勤めています。実際に教職には就いておりませんが、たくさんの若い学生たちと交流を持っています。

私は、生物学者として、ある3つの大きな問題にずっと興味を持ってきました。1つは老化の進化、そして儀式化された行動の進化、最後に性の進化の3つです。振り返ってみると、この3つの問題には、共通して私の興味を刺激するものがありました。一見では、この3つが自然淘汰の観念にあてはまりません。動物はなぜ、年と共に衰

animal deteriorate with age? Surely it would leave more descendants if it did not. Why are ritualized signals believed? I return to this question in a moment. Most puzzling of all, why reproduce sexually? A female who dispensed with a mate, and produced only daughters by virgin birth, would leave twice as many descendants like herself as would a sexual female. Perhaps my main contribution to the 'evolution of sex' debate has been to ask the right questions. I think it is fair to say that the field is still the most puzzling and controversial in evolutionary biology.

For me, the question about ritualized behaviour has proved to be the most fruitful. As a student in 1947, I learnt that Konrad Lorenz had emphasized that animal conflicts are often 'ritualized': instead of fighting all out, they display their aggressive intent by signals, like a man shaking his fist at an opponent. Quite often, disputes are settled by such signals, without escalation. The standard explanation at the time was that such behaviour had evolved because escalated fighting leads to injuries that are bad for the survival of the species. Even as a student I knew that this has to be nonsense. Natural selection does not lead to the evolution of traits that favour the survival of whole species, but of individuals. But although I knew that there was a puzzle here, I did not think about it seriously for twenty years.

In 1970, after five years running the school of biology at Sussex, I took a term off in Chicago, I decided I would spend my time thinking about animal contests, and as a preparation would learn about the Theory of Games, a branch of mathematics that models human conflict situations. I started by taking out of the library *The Theory of Games and Economic Behaviour* by Von Neumann and Morgenstern, the founding fathers. I found it incomprehensible—the book seemed to spend many pages proving the obvious. Fortunately, instead of abandoning my plan, I read a simpler text on the subject. At first sight, it also seemed of little use. Essentially, it asks the following question. I am in a dispute with you. If I am rational, and assume that you are also rational, what should I do? But animals are not rational (people aren't either, but that is another matter), so what good is the theory of games to a biologist? At the time, the main thing that I could borrow was a mathematical notation for describing contests, which I found extremely useful. A good notation is often half the battle.

What I needed to do was to combine game theory with the idea of natural selection. What strategy would evolve from the application, not of reason, but of selection? The answer is that the strategy that will evolve is what I called an

えなければならないのでしょうか？ 老化しないほうが、たくさんの子孫を残せるのは明らかです。儀式化されたシグナルは、なぜ信じられるのでしょうか？ 私はすぐにこの問題に立ち戻ってしまうのです。そして特にわからないのが、なぜ有性生殖が行われるのか、ということです。オスを必要とせず、単為生殖で娘だけを産むメスは、有性生殖を行うメスの2倍の数のメスの子孫を残すことができるはずですが、ひょっとすると、「性の進化」をめぐる論争に私が大きく貢献できたとすれば、正しい疑問を提起したからかもしれません。依然として進化生物学のこの分野は、最も謎の多い、しかも最も議論の多い分野と言えましょう。

結果的には、儀式的行動に関する疑問は、私にとって最も実りあるものでした。まだ学生だった1947年、私は、コンラート・ローレンツが、動物の闘争はしばしば「儀式化されている」と主張していることを知りました。彼によれば、動物はとことん戦い抜くのではなく、例えば人間が敵にこぶしを振り回すように、シグナルを出して攻撃的意思を示すのです。実際しばしば、そうしたシグナルの交換で終わることが多く、それ以上にエスカレートすることはありません。当時の基本的な認識として、そのような行動が進化したのは、争いがエスカレートしてしまうと傷を負うことになり、種の生存にとって好ましくないためだ、と考えられていました。学生であった私も、このような考えは馬鹿げていると思いました。自然淘汰によって進化するのには、種全体の生存に望ましい特徴ではありません。個体の生存にとって望ましい特徴が進化するのです。しかし、そこに一つの謎があるとは気付いていたものの、その後20年間、私がこの問題に真剣に取り組むことはありませんでした。

サセックス大学生物科学学部の運営に携わるようになってから5年後の1970年、私は1学期間大学を休み、シカゴで過ごしました。そこで動物の闘争について考えることにした私は、その準備段階として、ゲーム理論を勉強することにしました。これは数学の一分野で、人間の闘争状況をモデルにしているのです。まず手始めに、フォン・ノイマンとモルゲンシュテルンという2人の偉大な数学者が書いた『ゲーム理論と経済行動』という本を図書館から借りてきました。ところが、この本は内容があまりありませんでした。わかりきったことばかり書いてあったのです。幸いなことに、私は計画をあきらめず、この問題について書かれたもっと簡単な本を読むことにしました。初めその本も、あまり役に立ちそうには思えませんでした。本質的にそこでは、次のような疑問が提起されていたのです。例えば、私とあなたが争うとしましょう。もしも私に理性があり、あなたにも理性があると仮定したならば、私は何をすべきか、と

ESS—short for ‘evolutionarily stable strategy’. I can best explain the idea by an example—not the one I had in mind when I invented the idea of an ESS, but a simpler one. Why, in almost all sexual species, are there equal numbers of males and females? Imagine that a female can choose the sex of each child she produces: I will call this her ‘strategy’. (We would get the same answer if we assumed that it was the father that chose the sex of the child. Also, it is nearer the truth if we suppose that she chooses, not the sex of each child, but the *probability* that each child will be a boy or girl.) Which sex should she choose? Her choice will be determined by natural selection, so as to maximise the number of her grandchildren. Clearly, she should produce a child of whichever sex is rarer in the population, because members of the rarer sex produce, on average, more children. So, if there are more boys being born than girls, she should produce a daughter, and if more girls than boys she should produce a son. If the ‘strategy’ is inherited, then the stable state of the population is one with equal numbers of boys and girls—that is, one in which a female produces sons and daughters with equal probabilities.

For the sex ratio game, then, the ESS is to produce equal numbers of boys and girls. This is an ‘unbeatable’ strategy, in the sense that, if everyone else is doing it, there is no alternative strategy that would do better. The idea is very general. Whenever there is a conflict of interest between members of a population, it is usually the case that the best thing to do depends on what others are doing. And whenever this is the case, evolution will lead to an ESS. (If one exists. There are games which have no ESS—an example is the children’s game of ‘Rock-Scissors-Paper’).

While in Chicago, I derived the formal conditions for a strategy to be an ESS. This is mathematically rather easy. I set it as a problem to a class of graduate students I was teaching, and most of them solved it without difficulty. To be honest, when I first thought of the idea I thought it was rather trivial—mathematically it is trivial. But it turns out to be a simple idea that can be applied to an astonishingly wide range of problems. The first applications were to conflict behaviour in animals, but it has since been applied not only to a range of behaviour patterns in animals, but to plant growth, and even to the evolution of viruses.

I will describe briefly how I came to realise how flexible the method can be. I started by inventing a model of animal conflicts that I called the Hawk-Dove

ということです。しかし、動物は理性的な生き物ではありません。(もっともそれをいえば、人間も理性的な生き物とはいえませんが、ここではそのことには触れずにおきましょう。)とにかく、動物について考える生物学者にとって、ゲーム理論が何の役に立つのでしょうか。その時私が自分の説に取り入れることができたのは、主に争いを説明するための記数法で、これは大変役に立ちました。優れた表記法がわかれば、半分は成功したも同然、というわけです。

次に私は、ゲーム理論と自然淘汰の概念を結びつけなければなりません。理性ではなく、淘汰からどんな戦略が進化していくのでしょうか。その答え、すなわちそこから進化する戦略とは、私がESSと提唱しているものです。つまり、「進化的に安定した戦略」という概念です。この考えを、一つの例を使ってわかりやすくご説明しましょう。その例は、私がESS理論を考えついた時に頭に描いていたものではなく、もっと単純なものです。ほとんどすべての有性種において、オスとメスの数が同じなのはなぜでしょうか。例えば、メスが産まれてくる子供の性を選択できるとしましょう。私はこれをメスの「戦略」と呼びます。(オスが子供の性を選択できると仮定した場合も、結果は同じになるはずですが。また、メスが子供の「性」ではなく、子供がメスかオスかという「確率」を選択できると仮定した場合、この疑問についての答えはさらに真実に近くなります。)メスはどちらの性を選ぶでしょうか。彼女の選択は、最大数の孫を確保する目的に沿い、自然淘汰の働きによって決定されるでしょう。とすれば、メスは、数の少ないほうの性の子供を産まなければならないはずですが。なぜなら、数の少ない性のほうが、平均すると、よりたくさんの子供を産むからです。ということは、もしメスよりもオスのほうが多いのであれば、メスを産まなければならないが、オスよりもメスのほうが多いのなら、オスを産まなければならない。このメスの「戦略」が代々受け継がれていくとするならば、個体群の数が安定した状態とは、オスとメスが同数の状態をいうわけです。すなわち、メスが、オスとメスを同じ確率で産む状態なのです。

つまり、性比をめぐるゲームに関していえば、ESSとは、同じ数のオスとメスを産むことです。これは、もし他の個体すべてが同じ戦略をとるならば、それ以上に優れた戦略は他にないという意味で、「卓絶した」戦略といえます。この考え方は非常に普遍的なものです。一つの個体群の中で利益をめぐる闘争が発生すると、何が一番効果的かということは、他のものが何をやるのかによって決まるというのが現実です。しかもそういう場合、進化は必ずESSにつながります。ただし、ESSが存在す

game. Animals compete for a resource of relatively small value. They can either fight all out (Hawk), or display and run away if their opponent attacks (Dove). If everyone else is a Dove, it pays to be a Hawk—you get the resource for nothing. But if Hawks are common, it pays to be a Dove, because the resource is not valuable enough to be worth fighting for. The ESS turns out to be ‘Sometimes play Hawk, sometimes play Dove’—the frequency depending on the value of the resource and the cost of fighting. But it then occurred to me that, if two humans were faced with such a game, they would surely toss for it. Obviously, animals cannot toss coins, but is there anything else they can do?

All that tossing a coin does is to introduce an asymmetry into an otherwise symmetrical situation. Perhaps, I thought, animals can use some other kind of asymmetry to settle contests. The obvious one is what I called ‘ownership’—one animal has been in possession of a resource, for example a territory, for some time and the other is an intruder. If so, the strategy ‘If you have been in undisputed possession of the resource for some time, play Hawk; if not, play Dove’ might be an ESS. For obvious reasons, I called this strategy ‘Bourgeois’. It is easy to show that, if the possible strategies are Hawk, Dove and Bourgeois, then Bourgeois is the only ESS.

At this point I got worried. Surely animals cannot evolve a respect for ownership. I suspected that my Hawk-Dove-Bourgeois game was a fantasy with no connection with the real world. However, I was invited to give a seminar in Austin, Texas, and decided I would talk about my new idea of an ESS. At the end, I described the Bourgeois strategy, but added that I did not think that real animals would be able to adopt it. When I sat down, a young man in the audience—I now know him as Larry Gilbert—got up and said he would like to describe the work he had done for his doctorate in California on a Swallowtail Butterfly. In the breeding season, the males occupy territories on hilltops. A female ready to mate flies uphill, where she finds a male and mates with him. The only snag is that there are more male butterflies than hilltops. If a male seeking a territory flies uphill, he will usually find the hilltop already occupied. There follows a brief spiral flight, during which the two males circle one another, before one of them retreats. Larry found that it is always the intruder that retreats and the owner that remains in possession. He then persuaded two males that they owned the same hilltop, by allowing one of them to occupy the hilltop on Monday, Wednesday and Friday, and the other on Tuesday, Thursday and Saturday. Then, on a Sunday, he released

ば、の話です。ESSのないゲームは存在するのですから。例えば、子供のじゃんけんがよい例です。

シカゴにいる間に、私はESSという戦略に関する正式な条件を導き出しました。これは、数学的にはわりあい簡単なのです。私は、教え子の大学院生のクラスにこれを問題として与えてみました。するとほとんどの学生が、難なく解いてみせたのです。正直なところ、ESSを最初に思いついた時、とても平凡なアイデアだと思いました。数学的に言えば、実にわかりきったことなのです。ところが、これは、驚くほどいろいろな問題に応用できる簡明なアイデアでもあったのです。まず最初に、動物の闘争行動にESSを応用してみました。しかしそれ以後、ESSは動物の様々な行動パターンだけでなく、植物の成長、そしてついにはウィルスの進化にまで応用されるようになったのです。

ESSが幅広く応用されうること気付いたいきさつを、簡単にお話ししましょう。最初に思いついたのは、「タカかハトのゲーム」と名づけた、動物の闘争モデルでした。動物は、比較的価値の少ない資源をめぐって争うものです。その場合、タカのようにとことん戦うか、それともハトのように自分を誇示しておいて、敵が攻撃してくると一目散に逃げるかのどちらかです。もしも周りがみんなハトばかりなら、得をするのはタカです。何もしないで資源が手に入るからです。反対に、周りがみんなタカばかりだとすれば、得をするのはハトのほうです。その資源には、それをめぐって戦うほどの価値が（相対的に）なくなるのです。結局、ESSとは、「ある時はタカのように、またある時はハトのように」ということなのです。どちらを選ぶかは、資源の価値と闘争で生じる損失によって決まります。しかし、その時、私ははた思いついたのです。もしも人間同士がそのようなゲームに直面するならば、コインをトスして決めるはずだと。もちろん、動物にコイントスはできません。では、それ以外に、彼らには何かできることがあるでしょうか？

コイントスとは、それさえなければ対称となるはずの状況に、非対称な状況を導入することにすぎません。ひょっとすると、闘争を解決するために、動物は別の非対称を利用しているかもしれない、と私は考えました。一番わかりやすいのは、「所有権」と私が呼んでいるものです。つまり、ある動物が、縄張りのような資源をずっと持ち続け、別の動物は侵入者だとしましょう。その場合、「ずっとその資源を所有し続けてきたのであれば、タカのようにふるまいなさい。そうでなければ、ハトのようにふるまいなさい」という戦略がESSだといえます。いくつかの明らかな理由から、私は

both males simultaneously. There ensued a prolonged spiral flight, quite unlike any that occurs normally: both of them were behaving like Hawks.

I think it was at that moment that I first thought that the idea of an ESS might prove to be fruitful. A lot has happened since then. The idea has been made more rigorous, and shown to be compatible with Mendelian genetics. It has been widely applied—it has even been possible to find an animal—a lizard—that plays the Rock-Scissors-Paper game: as predicted, the frequencies of the three possible strategies in the population cycle continuously. My own interest at present is in the evolution of animal signals, and in particular in understanding why such signals are reliable. It turns out that game theory is the standard way of studying this problem.

Perhaps it is possible to draw some lessons from the story of evolutionary game theory. First, although the mathematics is trivial, it is still important to have a formal model, because only when such a model exists is it possible to see exactly what is being assumed. Verbal models can always be interpreted in different ways—as a European I think of the doctrine of the Trinity, but I feel sure that similar examples exist in the history of Japan. Second, a good model must be simple. Evolutionary game theory assumes that offspring resemble their parents, but ignores all genetic details. It was important, later, to investigate how far the conclusions stand up when genetic detail is incorporated, but the model would have been hopelessly cumbersome if genetics had been included from the outset. Finally, one knows one has succeeded when some animal turns out to be doing something odd that is predicted by the theory: that is happiness.

この戦略を、「ブルジョワ」と名づけました。タカ、ハト、そしてブルジョワという戦略のいずれかをとることができるのであれば、ブルジョワが唯一のESSだということは簡単に証明できます。

ここで、私は考え込んでしまいました。動物が所有権を尊重する意識を進化させるはずなどないからです。「タカかハトかブルジョワか」のゲームは、現実の世界には応用できない、単なる空想にすぎないのではないかと私は思ったのです。しかし、テキサスのオースティンで開かれるセミナーで講師を依頼された私は、この新しい持論を発表してみることにしました。セミナーの最後で、私はブルジョワ戦略について説明しましたが、現実の動物にこの戦略を応用できるとは思えない、と付け加えました。私が席についたとたん、受講生の若い男性が立ち上がりました。後に私は、その男性の名がラリー・ギルバートと知ります。その時、彼はこう言いました。カリフォルニアで博士論文のためにキアゲハを使って行った研究について話したい、と。繁殖期になると、蝶のオスは丘の頂上にある縄張りを占領します。交尾の準備ができたメスは、丘の頂上へ飛んでいきます。そしてそこでオスを見つけ、交尾をするのです。唯一の難点は、丘の数よりもオスの数のほうが多いことです。縄張りを求めてオスが丘の上へ飛んでいけば、必ずやオスは、そこがすでに占領されていることに気付くでしょう。すると、オスは少しの間らせんを描いて飛んでいます。そして、2匹のオスは、どちらかがどこかへ飛んでいってしまうまで、お互いの回りを飛び続けるのです。ラリーが発見したのは、どこかへ飛んでいってしまうのはいつも侵入者のほうで、所有者は必ずその丘を所有し続けるということでした。そこで彼は、2匹のオスに一つの丘を共有させることにしたのです。つまり、一方が月曜、水曜、金曜にその丘を所有し、もう一方は、火曜、木曜、土曜にそこを所有することにしたわけです。そして、日曜日は、両方のオスに丘を所有させました。すると、またも2匹はらせんを描いて飛んでいたのですが、それは、いつもの旋回とは全く違っていました。というのも、両方ともが、まるでタカのように旋回し始めたからなのです。

今にして思えば、この時初めて、私は、ESS理論が有益かもしれないと思ったのです。それからというもの、いろいろな出来事がありました。ESS理論はさらに緻密さを増し、メンデルの遺伝学とも矛盾しないことが証明されました。ESSは幅広く応用されています。じゃんけんのようなゲームをする動物も、見つかっています。例えば、トカゲです。予測通り、個体群において考えられうる3つの戦略のどれが選ばれるかは常に変わります。現在、私が興味を持っているのは、動物の出すシグナル

の進化という問題です。その中でも特に、そうした動物のシグナルはなぜ信頼できるのかという点に興味があるのです。その答えを探すうえで、ゲーム理論は基本的な方法だということが明らかになってきました。

ところで、進化をめぐるゲーム理論の話から、いくつかの教訓が引き出せるかもしれません。まず、数学はありふれた学問ですが、やはり公式モデルを設定することは大事です。なぜなら、そのようなモデルが存在する場合だけ、仮定というものを正確に把握できるからです。言葉によるモデルというものは、常に解釈が異なる可能性があります。ヨーロッパ人である私は、三位一体の教義を思い浮かべますが、似たような例は、日本の歴史にも存在するはずです。第二に、優れたモデルは単純でなければなりません。進化をめぐるゲーム理論では、子供は親に似ると仮定しますが、遺伝子に関する細かな事柄をすべて無視しています。ですから、後になって遺伝子に関する細かな事柄が考慮された場合、はたして結論にどの程度の説得力があるかを考えなければなりません。しかし、最初から遺伝学を考慮していたなら、モデルはひどく扱いにくくなっていたでしょう。最後に、ある動物が、理論上予測された通りの奇妙な行動をとるとわかった時、人は自らの理論が正しかったことを知るので。そしてそれこそが悦びなのです。

稲盛財団2001——第17回京都賞と助成金

発 行 2002年5月31日

制 作 財団法人稲盛財団

京都市下京区四条通り室町東入ル函谷鉾町88番地 〒600-8009

電話〔075〕255-2688

ISBN4-900663-17-4 C0000