微生物と本質主義

——種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説の批判的検討——

田 中 泉 吏*

Microorganisms and Essentialism:
A Critical Examination of the Homeostatic Property Cluster View of the Species
Category

Senji TANAKA*

Abstract

“The death of essentialism” has been widely accepted in biology and philosophy of biology for more than half a century, but recently essentialism seems to raise its head again. The purpose of this paper is to criticize one particular type of “new essentialism” called the homeostatic property cluster view of the species category. According to this view, there is the causal entanglement of properties that creates the biological units recognized as species. However, there is a significant biological phenomenon called lateral gene transfer, which undoes the entanglement, especially in microorganisms. Thus, I conclude that the view is untenable in light of our current biological knowledge, including microbiological one. In addition, I consider the reasons why we should reject species eliminativism even if we accept anti-essentialism and species pluralism.

1. 本質主義の「死」と「復活」

種 (species) についての本質主義はもう死んでいる。この主張 (「本質主義の死」) は、20 世紀半ば以降の生物学の哲学において常識とされてきた (Hull 1965 [1992], p.203; Sober 1980, p.353; Dupré 1999, p.3; Sober 2000, p.148; Ereshefsky 2001, pp.95–102)。本質主義は進化論と両立しない、ということがその理由であった。だが、生物学の哲学から一歩外に踏み出せば、この「常識」はほとんど通用しない。分析哲学者は一般に、種を化学における元素と同様の典型的な自然種 (natural kind) とみなして、本質主義の枠組みで理解している (Boyd 1999, pp.144–5; Griffiths 1999, p.209; Okasha 2002, pp.191–2)。生物学の哲学者の常識は、他の哲学者にとっての非常識なのである。

しかし、ここ十年程で情勢が変化しつつある。一部

で本質主義の「復活」が盛んに唱導され始めたのである (e.g. Boyd 1999, 2010; Griffiths 1999; Wilson 1999, 2005; Okasha 2002; Rieppel 2005, 2007, 2010; Wilson, Barker, and Brigandt 2007; Devitt 2008; Assis and Brigandt 2009; Brigandt 2009)。意外なことに、そのなかには生物学の哲学者や、少数ながらも生物学者 (古生物学者や体系学者) が含まれている (「常識」見直しの気運は生物学史においても高まっている)。彼らが正しければ、本質主義は「常識」に反して生物学と共存できることになる。彼らが正しくないとしても、昨今の本質主義復活運動の盛り上がりは従来の生物学の哲学における議論が本質主義を反駁するのに十分ではなかったということを示している。本質主義は本当に死んでいるのだろうか。この論点についてあらためて検討する必要がある。

とはいえ、近年提唱されている新しい本質主義には様々なタイプがあり、ここでそのすべてを検討することはできない。本稿では「恒常的性質クラスター説

* 慶應義塾大学

E-mail: senjitanaka@gmail.com

(homeostatic property cluster view)」(Boyd 1988, 1999, 2010; Kornblith 1993; Wilson 1999, 2005; Keller, Boyd, and Wheeler 2003; Wilson, Barker, and Brigandt 2007; Assis and Brigandt 2009; Brigandt 2009) を標的として取り上げる¹。この説は近年有力な生物学の哲学者の支持を集めており、入門的文獻 (Ereshefsky 2007; 網谷 2010) でも取り上げられている。支持者によれば、この説は進化論と両立し、生物の多様性も説明できるなど、従来の本質主義の弱点とされてきた問題を克服しているという (2 節参照)。だが、この立場は本当にそうした問題点を克服できているのだろうか。また、そうした問題点を克服できたとしたとしても、それ以外に難点はないのだろうか。本稿ではこれらの論点について考察を加える。

以下ではまず恒常的性質クラスター説について解説し、伝統的な本質主義との違いを含めた様々な特徴を吟味する (2 節)。次に、その主張は微生物学を考慮に入れた場合でも成立するかどうかを検討する。そして、微生物と巨生物 (微生物以外の目に見える大きさの生物) の間にみられる進化や遺伝のメカニズムのはたらし方の大きな違いを考えると、種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説は擁護しがたいと論じる (3 節)。最後に、本質主義の否定が含意するとされる種の多元論や排除主義について検討し、「種」の役割について考察を加える (4 節)。

2. 種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説

2.1 伝統的な本質主義

2 節では、新しい本質主義の一形態である恒常的性質クラスター説について解説する。ここで「新しい本質主義」と言うとき、それは「伝統的な本質主義」と対比されているわけだが、後者はどのような立場のことを指すのだろうか。伝統的な本質主義と一口に言っても、それはいくつかの関連した主張の集合であり、論者によって定式化が異なることもある。本稿で扱う本質主義は個物 (individual) ではなく種 (kind) についてのものであるが、マーク・エレシェフスキーはこの立場を次のように特徴づけている。

種本質主義 (kind essentialism) はいくつかの主張を行う。一つ目の主張は、ある種 (kind) について、その成員のすべてが、そしてその成員だけが持つような共通の本質がある、というものである。二つ目の主張によれば、ある種の成員がそれらに典型的な特性を持つのは、その種の本質のせいである。例えば、金が一定の温度で融解する傾向性を持つのは金の原子構造のせいである。第三に、種の本質はそれを知ることによってその種が典型的に持つ性質を説明し予測することができるようなものである。(Ereshefsky 2007)

このように種は必要十分条件で定義される。また「共通の本質」は基礎的かつ内在的な性質である (cf. Sober 2000, pp.148–9)。X がある種の共通の本質を持てば、X はその種の成員である。本稿では以上の主張を「伝統的な本質主義」と定義する。このように定義するのは、恒常的性質クラスター説を唱導するロバート・ウィルソンらがこの立場を伝統的な本質主義として位置づけているからである (Wilson, Barker, and Brigandt 2007, p.190; Brigandt 2009, p.79)。

伝統的な本質主義の立場では、種 (kind) の典型例として生物の種 (species) が挙げられる。(ここで用語上の注意点を述べておく。日本語では “species” と “kind” の訳語がどちらも「種」であり、混同の危険がある。したがって、本稿では文脈上どちらの訳語かわかる場合にはそのまま「種」とするが、混同の危険がある場合には対応する英語を付けてある。また、「自然種」は “natural kind” の訳語として用いる (cf. 網谷 2007, pp.218–9)。) しかし、伝統的な本質主義を種 (species) に当てはめることがダーウィン進化論に矛盾するということは、これまで度々指摘されてきた (cf. Hull 1965 [1992]; Sober 1980; Ereshefsky 2001, 2007; Amitani 2010)。それゆえここでその欠点をあらためて詳説することは控えるが、しばしば指摘される点を一つだけ挙げておこう。進化論によれば、種は時間が経つにつれて徐々に別の種に変化 (分岐進化) する。さらに、同じ種の内部でも多様な変異が存在し、他種との境界は曖昧である。こうした変化や変異は生物学においてきわめて重要な役割を果たす存在であり、捨象することはできない。だが、こうした変化や変異の存在は本質主義とは相容れない。どの性質や性質の集合を使っても種の境界を明確に定めることはできず、本質主義的に定義できないからである。

¹ この他の新しい本質主義として、「内在的生物本質主義」(Devitt 2008) や「関係の本質主義」(e.g. Griffiths 1999; Okasha 2002) などが挙げられる。こうした様々なタイプの本質主義を一刀両断に反駁することは難しいので、反本質主義者は本稿で行うような個別の説に対する批判的検討を積み重ねていくことが求められる。

恒常的性質クラスター説は、伝統的な本質主義のこうした欠点を乗り越えることを目指している。さらにウィルソンらは、この立場を種 (species) 以外の生物種 (biological kinds) にも適用できると考えている²。具体的な候補としては、遺伝子や幹細胞 (Wilson, Barker, and Brigandt 2007)、生命体 (Wilson 2005)、タクサや相同器官や相同性 (Assis and Brigandt 2009; Brigandt 2009)、高次タクサ (Rieppel 2005) が挙げられているが、それ以外にも例えば有機体や細胞、捕食者などの生物種にも適用できるかもしれない。本稿ではこれらのうち典型的な生物種とされる種 (species) に的を絞って議論を行う。

種 (species) という言葉については、注意しなければならないことが一つある。それは「種タクソン (複数形ではタクサ)」と「種カテゴリー」の区別である。タクソンとは特定の分類群のことで、哺乳綱 (*Mammalia*)、霊長目 (*Primate*)、ヒト科 (*Hominidae*)、ホモ属 (*Homo*)、ホモ・サピエンス (*Homo sapiens*) などが例として挙げられる。タクソンは分類体系のなかであるランクを持つカテゴリーに置かれる。種は綱 (class)、目 (order)、科 (family)、属 (genus) などと並んでそのランクの一つである。種タクソンは種というランクを持つカテゴリー、すなわち種カテゴリーに置かれる分類群のことを言う。例えば、上記のホモ・サピエンスや大腸菌 (*Escherichia coli*)、ミヤマクワガタ (*Lucanus maculifemoratus*) などが種タクソンである。種カテゴリーはこれら種タクソンの集合であり、個々の有機体が種タクソンの成員であるように、個々の種タクソンは種カテゴリーの成員である。また、ホモ属や霊長目などの種タクサより上位のランクに位置する特定の分類学的存在者のことは高次タクサと言う (cf. 網谷 2007, p.216; 網谷 2010, p.132; Amitani 2010, p.2)。

2.2 恒常的性質クラスター説

では次に恒常的性質クラスター説の主張を紹介しよう (以下の解説は、種カテゴリーだけでなく自然種全般についての恒常的性質クラスター説にも当てはまる)。この説によれば、自然種辞 (自然種を表す語) はしばしば性質のクラスターによって定義される。そのなか

には、その自然種辞が適用される個物が持たなければならない性質はないが、そうした個物はクラスターの性質のいくつかは持たなければならない。このクラスターこそが本質であり、個々の性質は本質的性質である (この立場がどのような意味で本質主義であるのかについては 2.5 節で説明する)。さらに、クラスターを構成する性質は「恒常的 (homeostatic)」である。すなわち、それらの性質の規則的なクラスタリングを引き起こすメカニズムが存在する。それゆえ、ある個物がクラスターを構成するいずれか一つの性質を持つことは、その個物がそのクラスター内の他の性質を持つ確率を有意に高める。これは世界の因果構造に関する事実である。すなわち、クラスタリングを引き起こす基礎的な因果メカニズムやプロセスがこの世界には備わっている (Wilson 1999, p.197)。そのような基礎的な因果プロセスは恒常的プロセスとも呼ばれる (Assis and Brigandt 2009, p.249)。ここでの「恒常性」という言葉の用法は通常とは異なるので注意されたい。

この説の内容についてももう少し詳しく説明しよう。S という自然種辞が性質クラスター C によって定義されると仮定する。C は $P_1, \dots, P_n$ という n 個の性質から構成される。S の成員は典型的にこれらの性質を持つ (がそれはあくまでも典型的な場合であり、一部の性質を持たない場合も珍しくはない)。このとき、恒常的性質クラスター説によると次のような事態が生じうる。ある成員 M_1 は性質 P_1, P_2, P_3 を持ち、S であると言える。また別の成員 M_2 は性質 P_4, P_5, P_6 を持ち、同様に S であると言える。この場合、 M_1 と M_2 が共有する性質は存在しない。しかしそれにもかかわらず、両者には同じ自然種辞 S が適用される。これは恒常的性質クラスター説にとって厄介な事態だろうか。支持者はむしろこれは利点であると言う。というのも、これによって生物種 (biological kind) の多様性 (種タクソンを構成する有機体の多様性や、種カテゴリーを構成する種タクサの多様性など) を説明することができると考えるからである。それゆえこの立場は進化論とは矛盾しない、と恒常的性質クラスター説の支持者は胸を張るのである (Wilson, Barker, and Brigandt 2007, pp.198–9)。

このように、恒常的性質クラスター説は伝統的な本質主義とは重要な点で異なっている。前者によれば、クラスターを構成するどの性質も、ある個物がそのクラスターによって定義される自然種の成員であるために必要ではない。「ある種 (kind) について、その成員の

² この立場は生物種以外にも適用される。例えば「道徳的善」(Boyd 1988)、「知識」(Kornblith 2002; 植原 2007)、「鉱物種 (mineral “species”）」、「経済的または社会的システムにおける説明上重要な種 (kinds)」(Keller, Boyd, and Wheeler 2003) など。

すべてが、そしてそれらの成員だけが持つような共通の本質」は想定されないのである。このような違いがある一方で、恒常的性質クラスター説と伝統的な本質主義の間には重要な類似点も存在する、とウィルソンは指摘する。クラスターを構成するどの性質もその種の成員であるために必要ではないが、クラスターを構成するすべての性質を持つことはその種の成員であることの十分条件である。しかし仮に恒常的性質クラスターによる定義が十分に詳述されるとしても、それは理想的な状況であり、近似としてのみ成立しうる。このことは翻って、伝統的な本質主義は（恒常的性質クラスター説が体现する）新しい本質主義の限定的なケースに相当するということを示している（Wilson 1999, p.199）。そして、恒常的性質クラスター説が体现する新しい本質主義こそが自然界についての適切な存在論を提供すると言うのである。

2.3 種カテゴリーの定義

では、恒常的性質クラスター説が種カテゴリーを具体的にどのように定義するのかを見ていこう。ウィルソンらは、「ほとんどの種が共有する因果的に基礎的な性質クラスター」のリストとして以下の $P_1 \sim P_8$ を挙げている（Wilson, Barker, and Brigandt 2007, p.203）。リスト中の「種」は、種カテゴリーではなく、種タクソンを指すことに注意されたい。したがって、「種の成員」とは有機体のことである。また、因果的に基礎的な性質とは、ある成員の性質で、それからその成員が持つ理論的に重要な他の性質の多くが「因果的に生じる（causally flow）」性質と定義されている。生物学者はある性質の説明力や予測力が他の性質に直接還元できないときに、その性質を因果的に基礎的な性質とみなしているという（ibid. pp.197-8）。

- P_1 種の成員は表現型や遺伝子の特徴を共有する。（その特徴の一部は種に特有であり、高次タクサには見られないものである。）
- P_2 種の成員は一つの創始者集団に由来する。
- P_3 種の成員間には遺伝子流動がある。
- P_4 種の成員は同種の成員とは交配できるが、他種の成員とは交配できない。
- P_5 種の成員は同じ生態ニッチを占める。
- P_6 種の成員は類似の選択圧に直面する。
- P_7 種の成員は類似の発生的制約を共有する。
- P_8 種は進化の単位として他種とは独立に振舞う。

このようなクラスターによって、種カテゴリーはその他のカテゴリー、例えば変種や属などから区別される。しかし、すでに述べたように、このリストに挙げられている性質のすべてをあらゆる種が持っていなければならないわけではない。例えば無性生殖生物は P_4 を持たない。 P_4 に基づく「生物学的種概念」（次の段落を参照）は無性生殖生物を種に分類できないということがその問題点（の一つ）としてしばしば指摘されるが、恒常的性質クラスター説は無性生殖生物も種に分類することができるのである。（ただし、いわゆる有性生殖を行わない微生物もそれに類似した遺伝子組換えを行うので、この点を考慮した形にリストを改訂することもできる。3.3 節を参照のこと。）種問題について知識のある方はすでにお気づきだと思うが、上記のリストは様々な種概念がそれぞれ注目している性質を（少々意地悪な言い方をすれば）寄せ集めたものに過ぎない。例えば P_1 は「表形学的種概念」、 P_5 は「生態学的種概念」、 P_8 は「進化的種概念」がそれぞれ重視している性質である。それゆえ、このクラスターを使えば種カテゴリーを定義することはたやすいように思われる。このことが恒常的性質クラスター説を一見有望なものにしている。

いま登場したいいくつかの種概念について簡単に解説しておこう。生物学的種概念によれば、種とは実際に交配している、あるいは潜在的に交配が可能な、他の同様の生物集団から生殖隔離された生物集団のことである。表形学的種概念によれば、種は表現型や遺伝子が類似した生物集団のことである。生態学的種概念は、生物がどの生態ニッチを占めるのかという観点から種を定義する。進化的種概念によれば、種は祖先-子孫関係にある生物集団からなる単一の系譜で、他の同様の系譜から独立して自らの同一性を保っており、それ独自の進化的傾向と歴史的運命を持っているものことである（Sterelny and Griffith 1999; Sober 2000; Ereshefsky 2001; 網谷 2010; Amitani 2010）。

これらを含め、現在 20 を越える数の種概念が提出され、「種とは何か」、とりわけ「種の正しい定義とは何か」という、いわゆる「種問題」についての論争が行われている（網谷 2010, 2011; Amitani 2010）。恒常的性質クラスター説は、この論争をいわば一段上がって統合的に解決しようとする試みである。この立場によれば、各種概念は種カテゴリーを特徴づけるクラスターの一部にのみ注目しているが、そうではなくその全体に目を向けて、より統合的な恒常的性質クラスター種

(kind) を考えるべきである。そして種カテゴリーはそうした恒常的性質クラスター種であるということを認めることによって、異なる種概念は互いに共役可能なものになるという (Wilson, Barker, and Brigandt 2007, pp.203-4)。

2.4 恒常性

恒常的性質クラスター説と同様に、特定の種概念を採用するのではなく、一段上がって種問題を解決する立場に「種の多元論」がある。この立場は、複数の種概念を研究の文脈や目的に応じて使い分けるべきであると主張する (4 節参照)。種の多元論は生物学の哲学のなかで比較的多くの支持者を集めている (e.g. Kitcher 1984; Dupré 1999; Ereshefsky 2001)³。ウィルソンらによれば、恒常的性質クラスター説と多元論は一見同様の解決法を採るように見えて、両者の間には重要な違いがあるという。彼らは多元論者のエレシェフスキーを批判して次のように述べている。

エレシェフスキーは [交配や、系統の共有、ニッチの共有のような] 特徴のいくつかが一つの種タクソンに通常同時に当てはまるということを見無視している。エレシェフスキーが言及している特徴や上記リスト [P₁~P₈] の特徴の多くは、ほとんどの種に当てはまる。さらに、そうした特徴のクラスタリングは偶然ではない。実際、これらの特徴は通常因果的に絡み合っており、それによって種と認識される生物学的な単位が作りだされている (Wilson, Barker, and Brigandt 2007, p.204)⁴

上記リストの特徴の多くが本当にほとんどの種タクサに当てはまるのかどうかは 3.3 節で検討する。その前に、上の引用文で強調されている恒常性についてもう少し詳しく考察したい。というのも、恒常性に注意を払うことが多元論にはない恒常的性質クラスター説の長所の一つであると主張されているからである。またこの恒常性の主張によって、恒常的性質クラスター説はクラスターを用いる他のアプローチ (cf. Hull 1965 [1992]; Ereshefsky 2001, pp.24-8)、例えば種は家族的類似性概念であるとする立場 (Pigliucci 2003) な

どから区別される。さらに、この主張が恒常的性質クラスター説を実在論の一形態としている (Boyd 1999; Wilson 1999)。恒常的性質クラスター説の実在論的主張は次のようなものである。自然種の区分は我々の規約ではなく、世界の構造に関する情報に基づいている。世界の構造とは性質のクラスタリングを引き起こす基礎的な因果メカニズムやプロセスのことであり、分類はこうしたメカニズムやプロセスの探求に基づいて行われる。

ウィルソンらは上記リストの特徴のクラスタリングとそれを支える因果的なメカニズムやプロセスについて詳しい説明をしていない⁵。しかし、それはおよそ次のようなものであると予想できる。まずは図 1 を見ていただきたい。図 1 中の矢印は因果的なメカニズムあるいはプロセスを表している。例えば、種の成員が一つの創始者集団に由来するという性質 P₂ からは、その種の成員が表現型や遺伝子の特徴を共有するという性質 P₁ が遺伝のメカニズムによって因果的に生みだされる。同様に、同一の創始者集団に由来する (P₂) 生物は互いに交配可能であり (P₄)、その生物集団には遺伝子流動がある (P₃)。さらにそうした集団は生態ニッチを祖先集団から引き継ぐことによって同一の生態ニッチを占めるようになるだろう (P₅)、類似の選択圧 (P₆) や発生的制約 (P₇) を保持し続けるだろう。また性質 P₂ は P₁, P₃, P₄, P₆, P₇ と共に、種が一つのまとまりとして他種とは独立に進化すること (P₈) に因果的に貢献する。同様に、P₂~P₈ の性質すべてが成員間の表現型や遺伝子の特徴の類似性 (P₁) を高めることに因果的に貢献する。また、類似の遺伝子や表現型を持つ (P₁) ことで同種の成員と交配することができたり (P₄)、同一の生態ニッチを占めたり (P₅)、類似の選択圧に直面したり (P₆) することになるだろう。こうした仕方では 8 つの性質が互いに複雑な因果的影響関係を結ぶことによって、種と認識される生物学的な単位を作りだしているのである。

以上がウィルソンらの恒常性に関する考えを筆者なりに斟酌して述べたものである。このようにより詳しく分析することで、彼らが挙げたリストのなかでは並列で見えにくかった定義性質間の関係性を明確化することができるし、P₁, P₂, P₈ の特殊性にも気づきやすくなるだろう。しかし、こうした補足を加えるなどし

³ 同じ多元論でも、フィリップ・キッチャーやジョン・デュプレのそれと、エレシェフスキーのそれとでは差異がいくつかみられるということにも注意すべきである (4 節後半参照)。

⁴ [] は筆者による補足、傍点強調は原文イタリックの箇所である (以下の引用文においても同様)。

⁵ ただし、マシュー・バーカーとウィルソンはやや別の文脈で、種の結合を生み出す諸要因間の関係に関する分析を行っている (cf. Barker and Wilson 2010)。

図1 性質間クラスタリングの背後にある「因果的な絡み合い」

て、ウィルソンらの説明の不十分なところを改善したとしても、恒常的性質クラスター説を用いて種カテゴリーを定義することには大きな困難が待ち構えている。この点については3.3節で詳しい考察を行う。

2.5 新しい本質主義

種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説について一通りの説明が終了したところで、あらためてこの立場と伝統的な本質主義の違いについて整理しよう。すでに述べたように、恒常的性質クラスター説によれば、クラスターを構成するどの特定の性質もある個物がそのクラスターによって定義される自然種の成員であるために必要ではない。ある種 (kind) について、その成員のすべてが、そしてそれらの成員だけが持つような共通の本質は必要ないのである。これは伝統的な本質主義が種を必要十分条件で定義しているのとは対照的である。恒常的性質クラスター説がこのような考え方をするのは、生物種 (biological kind) を構成する個物がきわめて多様だからである。種タクソンを構成する有機体の間には多くの変異が存在する。また、種カテゴリー (があるとしてそれ) を構成する種タクサのなかには、有性生殖種もいれば無性生殖種もいる。恒常的性質クラスター説は種をクラスターとして定義することで、こうした多様性を救うことができると主張する (だが3.3節で述べるように、恒常的性質クラスター説は生物の多様性を十分には考慮しきれておらず、それが致命的な欠陥を招く原因となっている)。

また、伝統的な本質主義によれば、共通の本質とは基礎的かつ内在的な性質のことであった。だが、恒常的性質クラスター説においては、本質的性質は内在的な性質でなくてもよい。外在的な性質がその種の本質に

含まれていてもよいのである。実際、先ほどの種カテゴリーを定義する性質のリストには、他の種 (species) や環境との関係性という外在的性質 (関係的性質) が含まれていた (P₄, P₅, P₆, P₈ がそのような性質である)。

恒常的性質クラスター説と伝統的な本質主義の間には以上のような重大な違いがあるのだが、それにもかかわらず恒常的性質クラスター説が本質主義の一形態とされるのはなぜだろうか。それは本質が説明や予測上の役割を持つからである。そうした役割を持てば、本質的な性質は内在的な性質でなくてもよいし、必要十分条件でなくてもよい。本質が説明や予測上の役割を持つという点で恒常的性質クラスター説は伝統的な本質主義と共通しており、この点が前者を本質主義の一形態たらしめているのである (Ereshefsky 2010b, p.675)。この主張にはウィルソンらも同意すると思われる (cf. Wilson, Barker, and Brigandt 2007, p.197; Brigandt 2009, p.79)。

では、恒常的性質クラスター種 (kind) の本質はどのような説明及び予測上の役割を持つのだろうか。ウィルソンらによれば、ある生物集団が種タクソンであり、性質 P₁~P₈ のほとんどを持つとすれば、これらは因果的に基礎的な性質であるから、それらからその生物集団が他の派生的性質を持つということが予測あるいは説明される。例えば、フィンチの嘴の形や大きさは派生的形質である。フィンチが特定の大きさと形の嘴を持っていることは、その祖先が過去に直面した選択圧と、その下で有利に選択された形質を広めた遺伝子流動のおかげである。したがって、フィンチの嘴の形や大きさは性質 P₂, P₃, P₆ によって説明されるのである (ibid. pp.197-8)。

最後にもう一点、恒常的性質クラスター説の特徴について述べておこう。2.1節で述べたように、伝統的な本質主義の難点は進化論と矛盾するということであった。そして、恒常的性質クラスター説はこれを克服することを目指している。そのために、ウィルソンらは「徹底的な自然主義」にコミットすると言う。この立場によれば、

科学についての哲学的反省は現在進行中の科学の実践と連続的であるし、またそうした実践によって認識を統制される。このような自然主義は生物学の哲学においては特に重要だと思われる。生物学の哲学は、例えば進化論や分子革命、より最近のものでは次第に注目を集めている微生物学の概

念的要求や含意を、今なお理解しようと努めている。(ibid. p.202)

この引用文の主張には完全に同意できる。だが、ウィルソンらの主張が本当に「徹底的な自然主義」に基づいたものであるかは甚だ疑問である。次節では、自然主義を徹底して「微生物学の概念的な要求や含意」を理解すると、皮肉なことに彼らの主張は維持し難くなると論じる。

3. 微生物と恒常的性質クラスター説

以下ではまず微生物と微生物学について簡単に解説し、生物学の哲学がそれらに注目すべき理由を述べる(3.1節)。次に微生物学における種概念に遺伝子水平伝達をもたらす難点について解説する(3.2節)。最後に種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説に遺伝子水平伝達をもたらす問題点を明らかにする(3.3節)。

3.1 微生物と生物学の哲学

従来の生物学の哲学では、進化の総合説あるいはネオ・ダーウィニズムの主義主張の分析や批判的検討が中心であった。これに対して、微生物学における哲学的問題の検討は哲学者の手によってほとんど行われてこなかった。これは、進化の総合説あるいはネオ・ダーウィニズムと微生物学との関係がきわめて希薄だった(中島 1995, p.43; Nanney 1999, p.110) からだと思われる。近年ようやく微生物学に注目する生物学の哲学者が現れ始めたところである(e.g. Wilkins 2006; Dupré and O'Malley 2007; Franklin 2007; Ereshefsky 2010a)。このような傾向は望ましいものだし、生物学の哲学者は微生物学にもっと関心を持つべきであると思う。微生物学に注目すべき理由の最たるものは、微生物が自然界において非常に大きな役割を果たしているということである。まずは「微生物とは何か」というところから解説を始めよう。

微生物は一般に単細胞で目に見えないほどに小さい生物であるとされている。だが実は単細胞でも目に見える大きさの細菌(*Thiomargarita namibiensis*)は存在するし、一つ一つの細胞は小さくても集合体を形成すれば目に見える大きさになる。また、一部の微生物学者によれば社会性細菌は単細胞生物ではなく多細胞生物として考えるべきである(Shapiro 1998)。キイロタマホコリカビのように、生活環の一部で多細胞生

物のように振舞う微生物もいる(Bonner 2009)。したがって、単細胞生物であるということと、目に見えないほど小さい生物であるということで微生物を定義することには問題があるかもしれない。そこで、以下では微生物という言葉で真正細菌と古細菌(この二つを合わせて原核生物と言う)、それから真核生物のうちの原生生物と酵母菌を指すことにする⁶。

微生物以外の生物、すなわち動物、植物、菌類を微生物と対比して巨生物と呼ぶことがある。動植物を生物の典型であると考える一方で微生物を特殊な生物とみなす風潮が一般にあるが、巨生物という呼称を敢えて用いることはこのような風潮に対抗するための措置である。生物学の哲学もそのような風潮、いわば「巨生物中心主義」に支配されてきた。しかし実際には生物界の多数派は微生物であるのだから、そのような認識からは脱却すべきである(O'Malley and Dupré 2007, p.156)。

系統分類の観点から見ると、微生物は巨生物に比べて遥かに多様である。現在すべての生物は三つのドメイン、すなわち真正細菌、古細菌、真核生物に分類されているが、微生物にはこれら三つのドメインすべての生物が含まれている。他方で、巨生物には一つのドメイン(真核生物)に含まれる生物の一部、すなわち動物界、植物界、菌界の生物のみが含まれている。

次に生命史と生態系の観点から見てみよう。生命誕生後の約 30 億年間、地球には微生物のみが存在したのであり、巨生物の登場は生命史がかなり後半に差しかってからの出来事である。ステイーヴン・ジェイ・グールドによれば、生命史はこれまでずっと、そしてこれからもずっと「細菌の時代」なのである(Gould 1994, p.87)。また、微生物はその長い歴史のなかで地球の地質(鉱物)や大気(酸素)の形成に大きな影響を及ぼしてきた。微生物の代謝は巨生物のそれに比べて遥かに多様で、広範な有機的または無機的エネルギー源を無数の代謝経路で利用することができる。微生物が多くの代謝経路を持つのは、3.2 節で解説する遺伝子水平伝達が代謝経路の進化を推進する要因だからである(Fournier 2009)。多様な代謝経路を持つために、

⁶ ウィルスも微生物に含まれることもあるが、ウィルスはそもそも生物であるかどうかという問題も存在するので、ここではウィルスを微生物に含めないことにする。だがウィルスの存在自体は生物全般の生態や進化にとってきわめて重要なので、今後の生物学の哲学ではウィルスとウィルス学にもっと注目していくべきだろう。

微生物のなかにはほとんどの動植物が生息不可能な条件下で生息可能なタイプが数多く存在する。例えば高温高压の深海底熱水噴出孔や地下深部の油田、果ては地殻中の岩石層にも微生物は生息している。これらの微生物はしばしば極限環境微生物と呼ばれるが、それはあくまでもヒトなどの巨生物の観点から見た表現であり、生物の典型が微生物であるという視点に立てば、極限環境に生息しているのはむしろ巨生物の方であるとも言えよう。いずれにせよ、微生物は莫大な細胞数とバイオマスを誇る生物世界の圧倒的な多数派であると考えられる (cf. Whitman, Coleman, and Wiebe 1998)。

仮に興味の対象がヒトなどの巨生物であるとしても、微生物を軽視したり無視したりすることは正当化できない。ヒトの体表面及び体内にはヒト細胞の少なくとも十倍の数の微生物細胞が存在するし、遺伝子数に至ってはおそらく百倍に上るだろう。これらの共生微生物はヒトが生存するために必要な役割を担っており、ヒトの身体機能や発生を理解するためには決して無視することができない。同様のことがその他の巨生物についても言える。巨生物の発生や進化を考えるうえでも、微生物学の知識は必要不可欠なのである (O'Malley and Dupré 2007, pp.157-8)。

近年微生物学が注目を集めている背景にはゲノミクスの発展がある。自然環境中の微生物の実に 99%以上が培養困難であり、実験室では研究できないとされてきた (Amann, Wolfgang, and Schleifer 1995)。しかし、十数年ほど前から発達した新しいゲノム解析手法などのおかげで、自然環境中の微生物群集のゲノム全体 (メタゲノム) を分析することが可能になった。こうした分析とそれに基づく研究はメタゲノミクス (あるいは環境ゲノミクス、群集ゲノミクス、生態ゲノミクス、微生物集団ゲノミクス) と呼ばれる。メタゲノミクスは微生物を単離して培養する従来の手法とは大きく異なった方法を採用している。自然環境中の微生物群集を個別の種に分けてから培養してそのゲノムを解析するのではなく、群集のゲノム集合全体をそのまま解析するのである。(それゆえ「種」は不要であるとも主張される。この点については 4 節を参照されたい。) いわば「コロンブスの卵」的な発想によって、培養困難とされた微生物の研究を可能にしてしまったのがメタゲノミクスであるとも言えよう。メタゲノミクスはここ十年で莫大な数の新たな微生物や遺伝子を発見し、生物学のそれまでの常識を次々に塗り替えてきた。さらにこの

手法は DNA だけではなく mRNA やタンパク質、代謝産物にまで適用されており、今後ますます発展していくと予想されている (Committee on Metagenomics 2007; Dupré and O'Malley 2007; 辨野 2008; Marco 2010)。

このように飛躍的な進展を遂げつつある微生物学と、すでに述べた自然界における微生物の重要性を合わせて考えると、生物学の哲学を行ううえで微生物学の知見は欠かせないと言えることができる。種問題に関して哲学的な考察を行う場合も例外ではない。

3.2 微生物学の種概念と遺伝子水平伝達

生物学の哲学者が行ってきた種問題に関する従来の考察は、巨生物に関するものが大半であった。種問題は微生物学のなかで半世紀も前から議論的であったが、それは巨生物の研究者や生物学の哲学者の議論とはほとんど独立に行われてきたのである (Doolittle and Zhaxybayeva 2009, p.745)。生物学の哲学者による検討が行われるようになったのは、つい最近になってのことである (e.g. Wilkins 2006; Franklin 2007; Ereshefsky 2010a)。

微生物学における種概念、例えば「生態学的種概念」(cf. Cohan 2002) や「系統学的種概念」(cf. Lan and Reeves 2001; Rosselló-Mora and Amann 2001) はそれぞれ、微生物学以外における「一般的」な生態学的種概念や系統学的種概念に大筋で類似したものである (微生物学における生態学的種概念の場合には「周期的選択」が特徴的な要素だが、以下の議論には直接関係しないのでここでは扱わない)。一方で、微生物学における「生物学的種概念」(Dykhuizen and Green 1991) は、一定の支持を集めてはいるものの、特別の注意が必要であるように思われる。この種概念は「一般的」な生物学的種概念と重要な点で異なっているので、「組換え種概念」と呼ばれることもある (Wilkins 2006, p.395; Ereshefsky 2010a, pp.554-5)。組換え種概念によれば、種とは微生物が相同遺伝子 (ゲノムの同じ遺伝子座に存在する遺伝子) を組換えることで形成される安定した遺伝子プールのことである。一般的な生物学的種概念との違いは、交配の代わりに相同遺伝子の組換えになっている点である。だが違いはこれだけではない。「一般的」な生物学的種概念は巨生物を想定しているため、種は比較的閉鎖的な遺伝子プールであると考えられている。だが、相同遺伝子を組換える微生物集団は決して閉鎖的な遺伝子プールなどでは

ない。微生物は離れた系統の生物とも（異なるドメインに属する生物とでさえも）遺伝子を組換えることができる (Nanney 1999; Baptiste and Boucher 2009; Noll and Thirangoon 2009)。例えば真正細菌は真核生物である酵母菌とも遺伝子を組換えることができる。

巨生物と微生物では、生物間の遺伝子伝達メカニズムが大きく異なる。巨生物では繁殖の際に親から子へと遺伝子が垂直に伝達されるが、微生物では繁殖時以外にも遺伝子が水平に（親子関係にはない生物にも）伝達される。巨生物では繁殖と遺伝子伝達がセットになっているのに対して、微生物では両者が独立しているのである。ただし、この区別は厳密には成り立たない。というのも、巨生物間でも遺伝子水平伝達が起こることがあるからである (Rumpho et al. 2008; Slot and Rokas 2011)。また、微生物と巨生物の間での遺伝子水平伝達の事例も報告されている (Waters 2001; Keeling and Palmer 2008)。これらの事例とその進化における重要性に関する考察は興味深いが、本稿の議論には直接関係しないので、以下では微生物における遺伝子の水平伝達に話を限る。

微生物における遺伝子の水平伝達には、形質転換、形質導入、接合の三種類がある。形質転換は環境中の遺伝子を細胞が取り込むこと、形質導入はウイルスが感染して遺伝子を細胞から細胞に運ぶこと、接合は細胞同士が接触することによって遺伝子が伝達されることである (Madigan et al. 2009, pp.295–303)。現在の微生物学では、遺伝子水平伝達は自然界において頻繁に生じており、微生物の生態や進化に大きな影響を及ぼす要因であると考えられている。例えば、抗生物質耐性や病原性、代謝能力をコードする遺伝子が水平伝達することが知られており、そうした遺伝子の水平伝達による獲得が微生物の生態や進化を左右する要因になっている (cf. Gogarten, Gogarten, and Olentzenski 2009)。

遺伝子水平伝達に関するある嚆矢的な研究によれば、大腸菌のタンパク質コード遺伝子 4288 個中の 755 個 (17.6%) が遺伝子水平伝達に起源するという。そして、大腸菌がサルモネラ菌から分岐して以降の約 1 億年の間に少なくとも 234 回の水平伝達があったと推定されている。だが、実際に起こる遺伝子水平伝達はこれよりもさらに多いと考えられる。というのも、水平伝達で移入した遺伝子のすべてが系統に保存されるわけではないからである。既存のゲノムに適合し、新たなニッチの開拓に役立つような遺伝子のみが保存されてきたのだ

ろう。さらにこのデータは遺伝子水平伝達がゲノム進化の比較分析に大きな影響を持ちうるということも示している (Lawrence and Ochman 1998; Martin 1999; Ochman, Lawrence, and Groisman 2000; Lawrence 2002)。

遺伝子水平伝達は組換え種概念に深刻な問題をもたらすと考えられている。遺伝子水平伝達は、生物学的種概念の中心概念である生殖隔離のようなメカニズムによって阻害されるとは限らない。それどころか、遺伝子水平伝達は生殖隔離とはまったく逆の種類のはたらきをするメカニズムだと言えることができる⁷ (cf. Doolittle and Zhaxybayeva 2009, p.753)。例えば、二つの微生物集団 A と B があるとしてみよう。A と B のゲノム間では遺伝子組換えはほぼ起こっていないと仮定する。このとき、組換え種概念によれば A と B は別種である。だが、あるとき遺伝子水平伝達によって A のゲノム断片を B に属す一部の微生物が取り込んだとしてみよう。その結果生じた A と B の両方のゲノムを持つ微生物集団を C とする。C のゲノムのなかには A と B それぞれのゲノムと組換え可能な遺伝子の領域が存在する。このとき、組換え種概念に基づく C は A と B のいずれとも同種であるということになるが、A と B は別種なので C を種に分類することが不可能になってしまう (cf. Lawrence 2002; Doolittle and Papke 2006)。このような事態は自然界においても実際に生じているし (例えば *Thermotoga* 属において)、それは例外的な現象ではなく一般的に生じている現象だと考えられている (Nesbø, Dlutek, and Doolittle 2006)。微生物の場合にだけこうした事態が頻繁に生じるのは、巨生物の場合には遺伝子組換え（交配）がゲノム全体のレベルで行われるのに対して、微生物では組換えがゲノムの一部領域に限定されているからである。

遺伝子水平伝達は他の種概念にも問題をもたらすと考えられている (e.g. Franklin 2007; Doolittle and Zhaxybayeva 2009; Ereshefsky 2010a)。だが本稿の目的に直接関係しないのでここでは解説しない。本稿の目的は種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説を批判することである。次節では、遺伝子水平伝達は個々の種概念だけでなく、種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説にも深刻な問題をもたらすと主張する。

⁷ 同様のメカニズムとして、交雑や共生発生 (symbiogenesis) が挙げられる。

3.3 恒常的性質クラスター説と遺伝子水平伝達

微生物学の概念的要求や含意を真剣に考慮できていないという批判に対して、恒常的性質クラスター説が採りうる対策にはどのようなものがあるだろうか。一つ目の対策として考えられるのは、微生物学の種概念を踏まえて微生物の種カテゴリーを定義するクラスターのリストを作成するというものである。だが、仮にそのようなリストが作成できたとしても、それはあくまでも微生物における種カテゴリーを定義するものであり、生物一般における種カテゴリーを定義するものではない。たとえ巨生物における種カテゴリーと微生物における種カテゴリーがそれぞれ別々に定義できても、生物一般における種カテゴリーが定義できなければ、ウィルソンらの当初の目標は達成されないのである。また、この点を別の角度から見ると、ウィルソンらの種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説が一見上手くいくように思えてしまうのは、巨生物だけを考慮しているからに過ぎないということもできる。実際、ウィルソンらが考慮している種概念は巨生物に関するものばかりであるように思われる。

二つ目の対策は、2.3 節で紹介した「ほとんどの種が共有する因果的に基礎的な性質クラスター」のリストを（巨生物だけではなく）微生物も考慮した形に改訂し、巨生物中心主義からの脱却を図ることである。特に、前節で指摘したように性質 P₄（「種の成員は同種の成員と交配できるが、他種の成員とは交配できない」）は巨生物のみを想定したものなので、微生物にはそのままの形で適用できない。それゆえ、ほとんどの生物は無性生殖生物ではないかという批判（Ereshefsky 2009）を招いてしまう。しかし、これを「種の成員は同種の成員とは遺伝子を組換えることができるが、他種の成員とは組換えることができない」というより一般的な表現にすれば、微生物も含めた生物全体に適用できるかもしれない。このように生物の多様性を考慮した形に改訂を繰り返していくことができるのであれば、恒常的性質クラスター説は前途有望だと言えることができるかもしれない。

実際にそのような対策は実現可能だろうか。ここで恒常的性質クラスター説の中心概念である恒常性（2.4 節）のことを思い出してほしい。恒常性こそは家族的類似性による種の定義などには見られない恒常的性質クラスター説独自の主張であり、後者を本質主義や実在論の一形態たらしめている特徴であった。この恒常性の主張が成立しなくなれば、ウィルソンらの主張は

他のクラスターアプローチと大差ないものとなり、まして本質主義や実在論を主張することなどできなくなる。ところで、巨生物だけでなく微生物も含めた生物全体を視野に入れると、遺伝子水平伝達をきわめて重要な要因として考慮しなければならない（3.2 節参照）。これにはウィルソンらも同意するだろう。だが遺伝子水平伝達は図 1 で表現したような性質間のクラスタリングを可能にしている因果メカニズムを無効にするような作用を持つ。それゆえ、ウィルソンらが主張するような恒常性は微生物においてはほとんど成立しない。遺伝子水平伝達の存在が、種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説の主張の土台を切り崩してしまうのである。

この点についてももう少し詳しく説明しよう。第一に、遺伝子水平伝達は非常に離れた系統の遺伝子を取り込むので、種の成員間の遺伝子や表現型に大きな多様性を生み出す。実際、ヒトなどの哺乳類では同種の成員は 99% 以上の、つまりほとんどの遺伝子を共有するが、3 種類の大腸菌株（尿路病原性大腸菌 CFT073、腸管出血性大腸菌 EDL933、実験室株 MG1655）が共有する遺伝子は 39.2%（7,638 個中 2,998 個）に過ぎないという（Welch et al. 2002; Lawrence and Hendrickson 2005）。より新しい研究では、17 種類の大腸菌株（実験室株 K-12、腸管出血性大腸菌 E24377A、腸管凝集性大腸菌 101-1 など）のゲノムを調べたところ、約 13,000 個の遺伝子のうち約 2,200 個（およそ 17%）しかすべての株に共通して見出せないという結果も出ている（Rasko et al. 2008）。第二に、一つの創始者集団に由来しても生殖隔離とは逆の種類のはたらきをする遺伝子水平伝達のおかげで、その集団は進化の単位として完全に独立に振舞うことはないだろう。実際、染色体のある領域は他系統と独立に進化するが、別の領域は生殖隔離がされず遺伝子が交換され続けるということが一般的に生じているのである（Retchless and Lawrence 2007）。第三に、遺伝子水平伝達のおかげで遺伝子組換えや遺伝子流動は一定の境界内で行われず、個々の生物集団内の遺伝子や表現型の類似性や、進化の単位としての独立性は低められていくだろう。また、その生物集団の成員が同じ生態ニッチを占めたままではなく、結果として異なる成員が異なる選択圧に直面することになるだろう。以上のような遺伝子水平伝達のはたらきのおかげで、P₁～P₈ の特徴の多くがほとんどの種に当てはまるということはない。それらがたとえ一部の生物（巨生物）について

当てはまるとしても、生物全体について当てはまらないのであれば、種カテゴリーの定義であると言うことはできないのである⁸。

この批判に対しては、「遺伝子水平伝達が重要な役割を果たしていないと推定される巨生物だけを考えれば恒常性は成立していると言えるのだから、そのように考慮する生物の範囲を狭めることによって、恒常的性質クラスター説は擁護できるのではないか」という反論が提起されるかもしれない⁹。確かに、考慮の対象を狭めて、例えば巨生物のみを考えれば、それを恒常的性質クラスター説によって定義することは可能かもしれない。だが、そのように範囲を狭めた主張はもはや一般的な種カテゴリーに関する主張ではない。生物一般における種カテゴリーが存在しないということを認めてしまうからである。この反論は、すでに述べた一つ目の対策と同じ問題に帰着している。そのような反論によって、種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説を擁護することはできないのである。

また、次のような反論が提起されるかもしれない。遺伝子水平伝達は恒常性を大きく阻害するほど頻繁には生じておらず、生物の進化に対して大きな影響を与えてこなかったし、現在も与えていない。それゆえ、微生物においても性質間に因果的な絡み合いが生じた結果「種と認識される生物学的な単位」が作りだされていると言えるのではないか。この予想される反論が言及しているのは、遺伝子水平伝達の頻度と重要性という経験的な問題である。これに関しては論争が継続中の部分もあるので一概に否定はできないが、遺伝子

水平伝達が高い頻度で生じていること、また微生物の進化において重要な役割を果たしてきたし、現在も果たしているということを示す証拠が近年増大しているという事実は決して無視できない (cf. Beiko et al. 2005; Keeling and Palmer 2008; Zhaxybayeva and Doolittle 2011)。こうした現状を鑑みると、ウィルソンの主張は維持し難いように思われる。自然主義を徹底して「微生物学の概念的要求や含意」を理解すれば、むしろ本質主義の擁護は難しくなるのである (次節前半も参照のこと)。

ここで、以上で述べた批判的検討における筆者独自の着眼点を明確にしておこう。一般的な種カテゴリーの定義が困難であるという批判は、これまでエレシェフスキーなどによって度々行われてきた。彼によれば、「微生物学者によって提唱されている種概念によって選びだされるタクサ及び、生物学的種概念 (Mayr 1970)、生態学的種概念 (van Valen 1976)、様々な系統学的種概念 (Vaum and Donoghue 1995) のような一般的種概念によって選びだされるタクサのすべて…そうしたタクサのクラスは非常に雑多なので、生命すべてについての自然な種カテゴリーの存在を疑う理由がある」 (Ereshefsky 2010a, p.561)。この見解に異論はない。実際に異なる種概念によって選びだされるタクサはきわめて多様であるし、自然界にはそうした多様性を生み出す非常に多くの様々なプロセスがはたらいており、種カテゴリーの本質主義的な定義に疑問を突き付けている。微生物と巨生物の間には遺伝と進化のメカニズムのはたらき方に大きな差異があるということはすでに述べた通りである。だが本稿では、微生物学の種概念や「一般的」な種概念によって選びだされる様々なタクサの間に大きな違いがあるということを指摘しただけではない。本稿では、遺伝子水平伝達が一般的な種カテゴリーの定義を不可能にするようなはたらきをするメカニズムであるということ、そしてこれが一般的な種カテゴリーを本質主義的に定義することの根本的な難点であるということを明らかにした。この主張は上記のエレシェフスキーの見解を補強しながらも、種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説に対して新たな問題を提起するものである。

続いて、以上の議論で主張しなかったことも明確にしておきたい。本稿では、種カテゴリーが本質主義的に定義不可能であること、それゆえ自然な種カテゴリーは存在しないということを主張したが、これらの主張は生物学者が実際に「種」と呼んでいる個々のタクソン

⁸ この批判は、マイケル・ルースの次の見解に対する批判としても利用できる。「有機体をグループに分けるには異なるやり方があるが、それらは一致するのである！ 遺伝的種は形態学的種であり繁殖隔離された種であり共通祖先を持つグループである」 (Ruse 1987, p.238)。彼は想定しうる反例として植物と一部の動物について言及しているが、微生物はさらに膨大な数の反例を提供する。彼の言うところの異なる種概念の「統合 (consilience)」が成立するのは一部の動物においてのみであり、生物界全体に彼のアイデアを適用することはできない (同様に、本質主義が成立するのは一部の動物においてのみであると言うこともできる)。このように、ルースの説は恒常的性質クラスター説と同じ理由 (巨生物中心主義) で失敗するのである。公平を期して言えば、ルースの論文は 20 年以上も前のものなので、現在の微生物学の知見を踏まえることができていなくても仕方がないだろう。

⁹ 実際、本稿の草稿に基づく発表に対して同様の反論が提起された。

が存在しないという主張を含意しない (cf. Ereshefsky 2009)。ただ、そうしたタクソンを種というランクに置くことはできないのだ、というのが本稿の一つの結論である。この結論によれば、ホモ・サピエンスと呼ばれる生物の集団はタクソンではあるが、種タクソンであると言うことはできない、ということになる。また本稿では、微生物や巨生物、あるいは高次タクサなどの他の生物種 (biological kind) について、恒常的性質クラスター説が適用できないと主張したわけではない。それらに対して恒常的性質クラスター説が適用できるかどうかについては、また別の議論が必要だろう。このように、恒常的性質クラスター説に関しては対象ごとに個別の議論が必要になると思われる。というのも、その支持者に対して単純に生物の多様性を錦の御旗に掲げて一概に批判しても、簡単に納得してくれるとは思えないからである。だとすれば、恒常的性質クラスター説に対しては、それが適用される個別のケースごとに多様性を生み出すメカニズムについて踏み込んだ議論をすることによって批判を行うべきであろう。本稿はそうした地道な作業の一環に位置づけられるのである。

4. それでも「種」は必要か

前節では、種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説が孕む難点を指摘した。結論として次のことが言えるだろう。恒常的性質クラスター説による種カテゴリーに関する本質主義の復活はきわめて困難である。その理由は新しい本質主義が進化論と両立不可能であるということではなく、自然界には種カテゴリーの本質主義的な定義を不可能にするようなメカニズムが備わっている (遺伝子水平伝達が恒常性を阻害するようなはたらきをする) ということであった。

また、ウィルソンらが強調する自然主義の立場 (「科学についての哲学的反省は現在進行中の科学の実践と連続的であるし、またそうした実践によって認識を統制される」) を徹底すれば、種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説は擁護し難くなると論じた。この主張を補強するために、指導的な微生物学者として名高いフォード・ドゥーリトルの見解をみてみよう。

原核生物種のような一般的なものがなければ (一元論者はそれがあろうと言うだろう)、あるいは種 [カテゴリー] があってもすべての原核生物がそれに

属していないのであれば (多元論者はこれを認めるに違いない)、次のような質問に対して満足のいく回答は得られないだろう。(1) 地球に、あるいはそのどこか一つの場所に、原核生物は何種存在するのか。(2) 原核生物種の典型的な集団サイズはどのくらいか。(3) 細菌種は一般的に世界中に分布しているのか。こういった質問に対して満足のいく回答が得られないということにあなたは落胆するかもしれないが、だからといって手に負えないデータを概念的に拘束してはいけない。[中略] 「種 (species)」はデータの収集や分析をする際に、あるいはデータから有用な予測をする際に、一切役割を果たしていない。我々の予想では、メタゲノミクスや、メタゲノムのデータを理解し表現するために必要なコンピュータ環境が発展するにつれて、「種」という言葉は科学の文献から消え去ってしまうだろう。(Doolittle and Zhaxybayeva 2009, p.754)

こうした微生物学者の意見を踏まえると、ウィルソンらの提唱する新しい本質主義が生物学の実践について適切な理解を与えてくれるとは考えづらい。

他方で、上記の意見は種の反実在論や排除主義や多元論を支持すると考えられる。エレシェフスキーの言うように、生物学者は「種」一般という概念を生物学から完全に排除し、その代わりに研究の文脈や目的に応じて異なる種概念 (「相互交配種 (interbreeding species)」、「生態種 (ecospecies)」、「系統種 (phylopecies)」) を用いるべきなのかもしれない¹⁰ (Ereshefsky 1992, 1998, 1999, 2001, 2009)。これらの表現には種という言葉が含まれるが、それは種カテゴリーの存在を含意しない。混乱を避けるためには、相互交配集団や生態型 (ecotype) や系統 (lineage) といった別の表現を用いた方がよいだろう。種カテゴリーが存在しないのであれば、上記引用文における (1)~(3) の質問中の「種」という言葉はこうした表現に置き換えるか、または遺伝子型、表現型、DNA 配列といった別の言葉を使ってそれらの質問を言い換えるべきなのかもしれない (cf. Doolittle and Papke 2006, p.116.6; Doolittle and Zhaxybayeva 2009, p.754)。

¹⁰ これら複数の種概念が指示する対象が一致する場合には本質主義が成立するとも言えるかもしれない。しかし、問題はそのようなケースがきわめて限られているということである (注 8 も参照のこと)。

ところで、仮に種の多元論を支持するということに異論がなくても、「種」という概念を生物学から完全に排除するという種の排除主義については現実的ではないので支持できないという意見もあるだろう。実際、ランクを用いない系統分類の提唱者でさえも、種ランクだけは特殊ケースとして保持してきた。属や科などの他のランクはすべて捨て去られるべきだが、種ランクだけは保持されるべきであると考える者もいるのである (cf. Mishler 1999, p.311)。確かに、メタゲノミクスなどの文脈ではドゥーリトルらの言うように「種」という言葉は不要になるかもしれないが、その他の科学 (例えば分類学) についても同じことが言えるとは限らない。種カテゴリーの存在が言えないとしても、「種」は必要と言えるのかもしれない。なぜだろうか。最後にこの点について見解を述べることで、本稿を締め括ることにしたい。

第一に、「種」が必要なのはそれに一定の認識論的または発見法的な役割があるからだと言ったことができるかもしれない (cf. Brigandt 2003; 網谷 2010)。すなわち、議論のレベルを存在論から認識論にシフトするのである¹¹。このような視点の転換は種問題をめぐる議論に新たな地平を開拓するだろう。例えば、進化の総合説における「種」の認識論的役割と微生物学におけるそれとを比較することは興味深い考察になると思われる。

第二に、「種」はそもそも分類の単位であるということを強調し、ランクのあるリンネ式階層が持つ分類 (学) 上のプラグマティックな利点に訴えて「種」の必要性を主張することもできる (Dupré 1999, 2001, 2002)。エレシェフスキーのように専ら進化の視点から考えれば、種という分類ランクに特別な点は何もなく、それゆえ排除すべきだという結論に至るのかもしれない。だが、分類 (学) の観点からみれば、リンネの二名法には実践上の重要な価値があると言ったことができる。例えば、あなたの知り合いのスイス人生物学者がジュネーブである甲虫を見つけて、それはルカヌス・ケルヴス (*Lucanus cervus*) だったとあなたに伝えたでしょう。日本でおなじみのミヤマクワガタがルカヌス・マクリ

フェモラトゥス (*Lucanus maculifemoratus*) であるということを知ることができる。だが、その生物学者が見つけた甲虫がミヤマクワガタに似たクワガタであるということを知ることができる。だが、その生物学者が種の排除主義に従ってランクを含意しない名前 (例えば「ピエール」) でその甲虫のことをあなたに伝えたとしたら、あなたはその報告から一切情報を得ることができないだろう (cf. Dupré 2002, p.431)。リンネ式の階層にしばしば付随するとされる本質主義や実在論の皮を剥いで、純粹に実用的な観点からその効用を評価すれば、種やその他のランクの排除は行き過ぎであると言えるかもしれない。

ジョン・デュプレによれば、エレシェフスキーが種の排除主義という結論に至ってしまったのは、「種は進化の単位である」という前提の下に議論を始めてしまったからである (Dupré 2002, p.432)。実際、エレシェフスキーが多元論に基づいて認める「相互交配種」や「生態種」や「系統種」はすべて歴史的な存在物である (Ereshefsky 1992, p.680; Ereshefsky 2001, p.132)。これに対して、デュプレは種が本来は分類の単位であるということを強調する (それゆえ彼は他の生物学の哲学者よりも表形学的種概念を好意的に評価している)。だが、重要なポイントは分類の単位と進化の単位はしばしば一致しないということである (cf. Williams 1992)。このことは前節の議論からも支持されるだろう。翻って考えてみるに、種問題がいまだに解決されないことの一因は、分類の単位と進化の単位という兼任し難い二つの役割を「種」に担わせてしまったところにあると言ったことができるかもしれない。同様に、種カテゴリーに関する恒常的性質クラスター説が困難に陥ってしまったのも、「種」に両方の役割を担わせようとしたからなのだと考えることもできるのである¹²。

¹¹ ここからさらに議論を心理学にスライドして、ヒトには自然種が本質を持つと仮定する心理的傾向 (これは「心理的本質主義」と呼ばれる) が備わっており、これが科学方法論の根幹にもあるのだと主張する者もいる (Kornblith 1993)。網谷はこの心理学的本質主義こそが種問題の存続の原因であると分析している (Amitani 2010; 網谷 2011)。

¹² 本稿は科学基礎論学会 2011 年度講演会ワークショップ「本質主義はもう死んでいる？」における講演原稿に基づいている。その内容はワークショップ企画者の森元良太氏、同講演者の網谷祐一氏、鈴木生郎氏との議論に負うところが大きい。もちろん、内容に誤りがあればそれはすべて筆者の責任である。さらにワークショップの際に質問やコメントをいただいた方々にも感謝したい。また本稿の執筆に際しては、網谷祐一、Iván Darío González Cabrera、鈴木生郎、中尾央、西脇与作、森元良太 (敬称略) 及び二名の査読者から、大変有益かつ的確なコメントとアドバイスをいただくことができた。ここに記してお礼を申し上げたい。

文献

- Amann, Rudolf I., Wolfgang Ludwig, Karl-Heinz Schleifer. 1995. "Phylogenetic Identification and In Situ Detection of Individual Microbial Cells without Cultivation." *Microbial Reviews* 59: 143–69.
- Amitani, Yuichi. 2010. The Persistence Question of the Species Problem. PhD thesis, The University of British Columbia.
- Assis, Leandro C. S., and Ingo Brigandt. 2009. "Homology: Homeostatic Property Cluster Kinds in Systematics and Evolution." *Evolutionary Biology* 36: 248–55.
- Baptiste, Eric, and Yan Boucher. 2009. "Epistemological Impacts of Horizontal Gene Transfer of Classification in Microbiology." In *Horizontal Gene Transfer: Genomes in Flux*, eds. Maria Boekels Gogarten, Johann Peter Gogarten, and Lorraine Olendzenski, 55–72. New York: Humana Press.
- Barker, Matthew J., and Robert A. Wilson. 2010. "Cohesion, Gene Flow, and the Nature of Species." *The Journal of Philosophy* 107: 61–79.
- Beiko, Robert G., Timothy J. Harlow, Mark A. Ragan, and Carl R. Woese. 2005. "Highways of Gene Sharing in Prokaryotes." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(40): 14332–7.
- Bonner, John T. 2009. *The Social Amoebae: The Biology of Cellular Slime Molds*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Boyd, Richard N. 1988. "How to be a Moral Realist." In *Essays on Moral Realism*, ed. Geoffrey Sayre-McCord, 181–228. New York: Cornell University Press.
- Boyd, Richard N. 1999. "Homeostasis, Species, and Higher Taxa." In *Species: New Interdisciplinary Essays*, ed. Robert A. Wilson, 141–86. Cambridge, MA: MIT Press.
- Boyd, Richard N. 2010. "Homeostasis, Higher Taxa, and Monophyly." *Philosophy of Science* 77: 686–701.
- Brigandt, Ingo. 2003. "Species Pluralism Does Not Imply Species Eliminativism." *Philosophy of Science* 70: 1305–16.
- Brigandt, Ingo. 2009. "Natural Kinds in Evolution and Systematics: Metaphysical and Epistemological Considerations." *Acta Biotheoretica* 57: 77–97.
- Cohan, Frederick. 2002. "What are Bacterial Species?" *Annual Review of Microbiology* 56: 457–87.
- Committee on Metagenomics: Challenges and Functional Applications, National Research Council. 2007. *The New Science of Metagenomics: Revealing the Secrets of Our Microbial Planet*. Washington, DC: National Academies Press.
- Devitt, Michael. 2008. "Resurrecting Biological Essentialism." *Philosophy of Science* 75: 344–82.
- Doolittle, W. Ford, and R. Thane Papke. 2006. "Genomics and the Bacterial Species Problem." *Genome Biology* 7: 116.1–7.
- Doolittle, W. Ford, and Olaga Zhaxybayeva. 2009. "On the Origin of Prokaryotic Species." *Genome Research* 19: 744–56.
- Dupré, John. 1999. "On the Impossibility of a Monistic Account of Species." In *Species: New Interdisciplinary Essays*, ed. Robert A. Wilson, 3–22. Cambridge, MA: MIT Press.
- Dupré, John. 2001. In "Defence of Classification." *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 32: 203–19.
- Dupré, John. 2002. "Hidden Treasure in the Linnean Hierarchy." *Biology and Philosophy* 17: 423–33.
- Dupré, John, and Maureen A. O'Malley. 2007. "Metagenomics and Biological Ontology." *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 38: 834–46.
- Dykuizen, D., and L. Green. 1991. "Recombination in *Escherichia coli* and the Definition of Biological Species." *Journal of Bacteriology* 173: 7257–68.
- Ereshefsky, Marc. 1992. "Eliminative Pluralism." *Philosophy of Science* 59: 671–90.
- Ereshefsky, Marc. 1998. "Species Pluralism and Anti-Realism." *Philosophy of Science* 65: 103–20.
- Ereshefsky, Marc. 1999. "Species and the Linnaean Hierarchy." In *Species: New Interdisciplinary Essays*, ed. Robert A. Wilson, 285–305. Cambridge, MA: MIT Press.
- Ereshefsky, Marc. 2001. *The Poverty of the Linnaean Hierarchy: A Philosophical Study of Biological Taxonomy*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ereshefsky, Marc. 2007. "Species." In *The Stanford Encyclopedia of Philosophy (Summer 2007 Edition)*, ed. Edward N. Zalta. <http://plato.stanford.edu/archives/sum2007/entries/species/>
- Ereshefsky, Marc. 2009. "Darwin's Solution to the Species Problem." *Synthese*. doi:10.1007/s11229-

- 009-9538-4.
- Ereshefsky, Marc. 2010a. "Microbiology and the Species Problem." *Biology and Philosophy* 25: 553–68.
- Ereshefsky, Marc. 2010b. "What's Wrong with the New Biological Essentialism." *Philosophy of Science* 77: 674–85.
- Fournier, Greg. 2009. "Horizontal Gene Transfer and the Evolution of Methanogenic Pathways." In *Horizontal Gene Transfer: Genomes in Flux*, eds. Maria Boekels Gogarten, Johann Peter Gogarten, and Lorraine Olendzenski, 164–79. New York: Humana Press.
- Franklin, Laura. 2007. "Bacteria, Sex, and Systematics." *Philosophy of Science* 74: 69–95.
- Gogarten, Maria Boekels, Johann Peter Gogarten, and Lorraine Olendzenski (eds.). 2009. *Horizontal Gene Transfer: Genomes in Flux*. New York: Humana Press.
- Gould, Stephen Jay. 1994. "The Evolution of Life on the Earth." *Scientific American* 271(4): 85–91.
- Griffiths, Paul E. 1999. "Squaring the Circle: Natural Kinds with Historical Essences." In *Species: New Interdisciplinary Essays*, ed. Robert A. Wilson, 209–28. Cambridge, MA: MIT Press.
- Hull, David L. 1965 [1992]. "The Effects of Essentialism on Taxonomy: Two Thousand Years of Stasis." *British Journal for the Philosophy of Science* 15: 314–26; 16:1–18. Reprinted in *The Units of Evolution: Essays on the Nature of Species*, ed. Marc Ereshefsky, 199–225. Cambridge, MA: MIT Press.
- Keeling, Patrick J., and Jeffrey D. Palmer. 2008. "Horizontal Gene Transfer in Eukaryotic Evolution." *Nature Review Genetics* 9: 605–18.
- Keller, Roberto A., Richard N. Boyd, and Quentin D. Wheeler. 2003. "The Illogical Basis of Phylogenetic Nomenclature." *The Botanical Review* 69(1): 93–110.
- Kornblith, Hilary. 1993. *Inductive Inference and its Natural Ground*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Kornblith, Hilary. 2002. *Knowledge and its Place in Nature*. New York: Oxford University Press.
- Lan, Ruiting, and Peter Reeves. 2001. "When Does a Clone Deserve a Name?: A Perspective on Bacterial Species Based on Population Genetics." *Trends in Microbiology* 9: 419–24.
- Lawrence, Jeffrey G. 2002. "Gene Transfer in Bacteria: Speciation without Species?" *Theoretical Population Biology* 61: 449–60.
- Lawrence, Jeffrey G., and Heather Hendrickson. 2005. "Genome Evolution in Bacteria: Order beneath Chaos." *Current Opinion in Microbiology* 8: 1–7.
- Lawrence, Jeffrey G., and Howard Ochman. 1998. "Molecular Archeology of the *Escherichia coli* Genome." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95(16): 9413–7.
- Madigan, Michael, John Martinko, Paul Dunlap, and David Clark. 2009. *Brock Biology of Microorganisms*, 12th edition. San Francisco: Pearson Benjamin Cummings.
- Marco, Diana (ed.). 2010. *Metagenomics: Theory, Methods and Applications*. Norfolk: Caister Academic Press.
- Martin, William. 1999. "Mosaic Bacterial Chromosomes: A Challenge en route to a Tree of Genomes." *BioEssays* 21: 99–104.
- Mishler, Brent D. 1999. "Getting Rid of Species?" In *Species: New Interdisciplinary Essays*, ed. Robert A. Wilson, 307–15. Cambridge, MA: MIT Press.
- Nanney, David L. 1999. "When is a Rose?: The Kinds of *Tetrahymena*." In *Species: New Interdisciplinary Essays*, ed. Robert A. Wilson, 93–118. Cambridge, MA: MIT Press.
- Nesbø, Camilla L., Marlena Dultek, and W. Ford Doolittle. 2006. "Recombination in *Thermotoga*: Implications for Species Concepts and Biogeography." *Genetics* 172: 759–69.
- Noll, Kenneth M., and Kamolwan Thirangoon. 2009. "Interdomain Transfers of Sugar Transporters Overcome Barriers to Gene Expression." In *Horizontal Gene Transfer: Genomes in Flux*, eds. Maria Boekels Gogarten, Johann Peter Gogarten, and Lorraine Olendzenski, 309–22. New York: Humana Press.
- Ochman, Howard, Jeffrey G. Lawrence, and Eduardo Groisman. 2000. "Lateral Gene Transfer and the Nature of Bacterial Innovation," *Nature* 405: 299–304.
- Okasha, Samir. 2002. "Darwinian Metaphysics: Species and the Question of Essentialism." *Synthese* 131: 191–213.
- O'Malley, Maureen A., and John Dupré. 2007. "Size Doesn't Matter: Towards a More Inclusive Philosophy of Biology." *Biology and Philosophy* 22:

- 155–91.
- Pigliucci, Massimo. 2003. “Species as Family Resemblance Concepts: The (Dis-)Solution of the Species Problem?” *BioEssays* 25: 596–602.
- Rasko, David A., M. J. Rosovitz, Garry S. A. Myers, Emmanuel F. Mongodin, W. Florian Fricke, Pawel Gajer, Jonathan Crabtree, Mohammed Sebahia, Nicholas R. Thomson, Roy Chaudhuri, Ian R. Henderson, Vanessa Sperandio, and Jacques Ravel. 2008. “The Pangenome Structure of *Escherichia coli*: Comparative Genomic Analysis of *E. coli* Commensal and Pathogenic Isolates.” *Journal of Bacteriology* 190: 6881–93.
- Retchless, Adam C., and Jeffrey G. Lawrence. 2007. “Temporal Fragmentation of Speciation in Bacteria.” *Science* 317: 1093–6.
- Rieppel, Olivier. 2005. “Monophyly, Paraphyly, and Natural Kinds.” *Biology and Philosophy* 20: 465–87.
- Rieppel, Olivier. 2007. “Species: Kinds of Individuals or Individuals of a Kind.” *Cladistics* 23: 373–84.
- Rieppel, Olivier. 2010. “New Essentialism in Biology.” *Philosophy of Science* 77: 662–73.
- Rosselló-Mora, Ramon, and Rudolf Amann. 2001. “The Species Concept for Prokaryotes.” *FEMS Microbiology Reviews* 25: 39–67.
- Rumpho, Mary E., Jared M. Worful, Jungho Lee, Krishna Kannan, Mary S. Tyler, Debashish Bhattacharya, Ahmed Moustafa, and James R. Manhart. 2008. “Horizontal Gene Transfer of the Algal Nuclear Gene *psbO* to the Photosynthetic Sea Slug *Elysia chlorotica*.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(46): 17867–71.
- Ruse, Michael. 1987. “Biological Species: Natural Kinds, Individuals, or What?” *British Journal for the Philosophy of Science* 38: 225–42.
- Shapiro, James A. 1998. “Thinking about Bacterial Populations as Multicellular Organisms.” *Annual Review of Microbiology* 52: 81–104.
- Slot, Jason C., and Antonis Rokas. 2011. “Horizontal Transfer of a Large and Highly Toxic Secondary Metabolic Gene Cluster between Fungi.” *Current Biology* 21: 134–9.
- Sober, Elliott. 1980. “Evolution, Population Thinking and Essentialism.” *Philosophy of Science* 47: 350–83.
- Sober, Elliott. 2000. *Philosophy of Biology*, 2nd edition. Boulder, CO: Westview Press. 邦訳『進化論の射程——生物学の哲学入門』, 松本俊吉・網谷祐一・森元良太訳, 東京: 春秋社, 2009 年.
- Sterelny, Kim, and Paul E. Griffiths. 1999. *Sex and Death: An Introduction to the Philosophy of Biology*. Chicago: Chicago University Press. 邦訳『セックス・アンド・デス——生物学の哲学への招待』, 太田紘史・大塚淳・田中泉史・中尾央・西村正秀・藤川直也訳, 東京: 春秋社, 2009 年.
- Waters, Virginia L. 2001. “Conjugation between Bacterial and Mammalian Cells.” *Nature Genetics* 29(4): 375–6.
- Welch, Rodney A., Valerie Burland, Guy Plunket III, Peter Redford, Paula L. Roesch, David A. Rasko, Eric L. Buckles, Shian-Ren Liou, Adam Boutin, Jim Hackett, David Stroud, George F. Mayhew, Debra J. Rose, Shiguo Zhou, David C. Schwartz, Nicole T. Perna, Harry L. Mobley, Michael S. Donnenberg, and Frederick R. Blattner. 2002. “Extensive Mosaic Structure Revealed by the Complete Genome Sequence of Uropathogenic *Escherichia coli*.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99(26): 17020–24.
- Whitman, William B., David C. Coleman, and William J. Wiebe. 1998. “Prokaryotes: The Unseen Majority.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95(12): 6578–83.
- Wilkins, John S. 2006. “The Concept and Causes of Microbial Species.” *History and Philosophy of the Life Sciences* 28(3): 389–408.
- Williams, Mary B. 1992. “Species: Current Usages.” In *Keywords in Evolutionary Biology*, eds. Evelyn Fox Keller and Elisabeth A. Lloyd, 318–323. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Wilson, Robert A. 1999. “Realism, Essence, and Kind: Resuscitating Species Essentialism?” In *Species: New Interdisciplinary Essays*, ed. Robert A. Wilson, 187–208. Cambridge, MA: MIT Press.
- Wilson, Robert A. 2005. *Genes and the Agents of Life: The Individual in the Fragile Sciences: Biology*. New York: Cambridge University Press.
- Wilson, Robert A., Matthew J. Barker, and Ingo Brigandt. 2007. “When Traditional Essentialism Fails: Biological Natural Kinds.” *Philosophical Topics* 35: 189–215.
- Zhaxybayeva, Olaga, and W. Ford Doolittle. 2011. “Lat-

- eral Gene Transfer.” *Current Biology* 21: R242–6.
- 網谷祐一. 2007. 「生物種のクリプキ流本質主義」, 『人文知の新たな総合に向けて 第五回報告書（上巻）』所収, 京都大学大学院文学研究科, 215–41.
- 網谷祐一. 2010. 「種問題」, 『進化論はなぜ哲学の問題になるのか — 生物学の哲学の現在（いま）』所収, 松本俊吉編, 121–39. 東京: 勁草書房.
- 網谷祐一. 2011. 「『連続と離散』の対立はどのような意味で種問題の存続の原因か」, 『科学哲学科学史研究』5: 1–20.
- 植原亮. 2007. 「知識を世界に位置づける — 自然種としての知識がいかに多様性を示しうるのか」, 『科学基礎論研究』35(1): 11–9.
- 中島敏幸. 1995. 「実験進化—バクテリアの進化生態学の展望—」, 『日本生態学会誌』45: 43–56.
- 辨野義己. 2008. 『腸内環境学のすすめ』, 東京: 岩波書店.
- (2011 年 11 月 14 日投稿、2012 年 3 月 10 日再投稿、2012 年 6 月 11 日掲載決定)