

〔研究ノート〕

包括適応度

——ハミルトンの不等式が利益に関する社会的観念にもたらす意義について——

木 村 光 伸

問題の所在

これは、生物のありようを示唆する自然科学的理解が、人間社会の中に生起する説明困難な現象を解き明かす鍵となったという歴史的な見解に依拠した論考である。それはさらに生物の生存原理と人間社会を法則的につなぐことの是非をも問いかけるものである。

進化という概念には生物がより良く変化するという側面がある。いかなる意味でより良くなるのかということになると、いささか歯切れが悪くなるのだが、少なくともそこには環境への適応という考え方とともに、生存上有利であるというニュアンスが含まれている。しかし、生存上有利というのは具体的にはどのような状態を指すのであろうか。チャールズ・ダーウィンは主著『種の起源』において自然選択に基づく種の進化という着想を公表した（Darwin, 1859）が、そこでかれがもっとも頭を悩ませたのもこの生存上の有利不利ということと生物の振舞いとしての具体的なありようの間の不整合であった。つまり、現象的には生存上不利益に見える行動が、進化の結果として洗練された様式で種の重要な行動となっているのはなぜなのか。この点においてかれの自然選択説は適切な説明をすることができなかったのである。このことは『種の起源』の主張を覆すかもしれない問題であるとダーウィン自身もその信奉者たちも考えてきたのだが、適切な解釈をするものはいな

かった。ダーウィンの進化的着想には自然選択という大きな方向づけとともに性選択という概念があった。この問題は『種の起源』ではなくて『人類の起源』で展開されている（Darwin, 1871）。いずれにせよ、自然選択説には欠陥があるのではないかというダーウィンの懸念は、自然界におけるさまざまな一見不可解な行動の進化という、かれが説明しきれない現象によっていたのである。それでは自然選択説はどこに問題点があったのだろうか。

自然選択のダーウィンの進化モデル

ダーウィンの『種の起源』は生物学の古典であるだけでなく、19世紀的理性が20世紀の人間観あるいは倫理性に飛翔するための社会的変革の鍵となる書物であった。ハーバード・スペンサーやマルサスなどを引き合いに出さなくとも、19世紀前半のイギリスにおける社会的潮流は変化・変革をキーワードとして展開されていた。それはマルクスにとっては歴史的発展の弁証法的な帰結に過ぎなかったが、かれもまたそれが純然たる自然法則と関係しているとは考えていなかったと思われる。人間中心主義は近世以降の西欧においては科学的思考のほとんどすべてであったからだ。エンゲルスは人間存在をもう少し自然物としてとらえていたので、現代科学的な意味において生命の根本を考えることができた。「生命とはタンパク質の存在様式

である」というかれの未完の草稿『自然の弁証法』における主張は進化思想史において重要であろう。

そもそもダーウィンが自然選択を着想した背景にはかれの豊富な生物観察から得た事実の集積があった。かれの邸宅の、馬で散歩できるほど大きな庭にあった、あるいはそこに収集された膨大な数の生物が、かつてビーグル号の航海で得た進化への着想のきっかけとともに、ダーウィンの思考を方向づけた。それは多様な生活様式をもつ種をつねにひとつの法則で統一的に考えるためには不可欠のことであったに違いない。その結果として、かれの自然選択説は次のような条件のもとで生じる自然現象として提示されたのである。

1. 生物の種はつねに多産である（種個体として増加しようとする傾向：過剰に繁殖するといってもよい）
2. すべての個体にはなにがしかの違いがある（個体の変異性：表現型においてふたつとして同一のものはない）
3. すべての生物はその外的な環境にさらされている（環境による支配を受けている）
4. 個体の違い（個体差）は外的環境との間のストレスの差を生じる（生きやすさと生きにくさの違いを生じる）
5. その違いは生物自身によって解決されない（生物は環境に対して主体的に振舞えない）
6. 変異によって生じた個体のもつ特徴は、それが置かれた場のありようによって有利にも不利にもなりうる（どんな環境にさらされるのかが生存の決定要因となりうる）
7. 結局は外部環境が個体の生残を規定する（ダーウィンはそれを人為選択と同様の現象と見ていた）が、それは環境決定論を意

味するものではない

8. 結論：セレクトションの主体は環境であり、そこには個体の戦略が働く余地は小さい（まことに唯物論的であるが、同時に19世紀的機械論の香りがする）

ダーウィンのこのような発想は生物を客観視するという科学的態度としては容認されるものだろう。そして、このような前提に基づいて科学的進化論は個体の利益を進化の動因とするようになったのである。そこにダーウィンのジレンマが生じる原因があった。

どこでダーウィンは混乱したか

ダーウィンにとって、というか当時の自然観においてはすべての科学者や思想家がそうであったのだが、もし生物が進化するとしても進化の主体は個体そのものであった。それはあたかも資産家が個人的努力によって形成されて繁栄し、自らの血縁者の中でもっとも自分に似たもの（結果的には子どものいずれか）に財産を継承するという、人間行動においてはあたりまえの行動規範と一致するものであった。つまり生物現象は人間行動をモデルとして記述するしかなかったのである。これを私は擬人化・擬人主義として批判してきたが、よくよく考えてみれば、人間の思考方法は未知の法則を前提としては成り立つことができないという意味において、なんらかの擬人主義に陥らざるを得ない。問題は、われわれが科学理論をそのような限定性のあるものとして受容しているのかどうかなのである。ダーウィンは個体の利益が環境条件によって操作的にふり分けられると考えたのだが、個体の利益とは何かという点で19世紀的経済人（かれは父親から受け継いだ財産の運

用で生活の糧を得ていた、というよりはそんな瑣末なことは考えなくてもよい生活をしていた) そのものだったのである。

ダーウィンがもっとも頭を悩ませていた問題のひとつは、動物行動にしばしば存在する利他性という点であった。たとえば社会性昆虫の生活型分化（繁殖に参加する女王バチと少数のオスバチと生殖能力を失ったワーカーとしての元メスたち）をもつような社会はどのような原理で進化しうなのか？ 産み落とされた受精卵や雛を外敵のイタチや蛇などから守るために自らを外敵にさらし、なおかつあたかも傷を負って動作が困難であるかに装う母鳥の偽傷という行為はどうして生じたのだろうか？ そもそも親はなぜ子どものために犠牲的に振舞えるのか？ 例をあげれば枚挙にいとまがないくらい多くの不可思議な行動が動物には見られる。どうやらそれは人類の専売特許でもなければ知的水準の問題でもないらしい。つまり純粹に行動の進化における問題なのだ。そうだとしたら自然選択と整合しないように見えるのはなぜなのだろうか。ダーウィンはそれでも自然選択は個体の生存価をあげるものとして働いているという考えから脱却することができなかった。それどころか、現在でも生物学者を含めて多くの識者たちは、生物個体は地域個体群あるいは種全体の利益を損なわないように振舞い、同時に自らの子孫を多く残すことをめぐる競争状態にあり、不可思議な行動もそれで説明できるに違いないと考えることをやめることができないでいるのだ。とりわけ社会科学者の多くはいまだにそのような誤解にとらわれている。それはなぜか？ ダーウィン以来の難問はどうすれば腑に落ちるものとなるのだろうか。

個体と遺伝子

イギリスのハミルトンは利他的行動に着目した (Hamilton, 1963)。そして社会行動全体もまた包括適応度という概念でその本当の意味を合理的に説明できるということを提唱したのは1964年のことである (Hamilton, 1964a, b)。ドーキンスは、それが遺伝子の振舞いとして説明できることを説いた (Dawkins, 1976)。自然選択概念におけるパラダイムの変換である。この一連の学術的進歩は生物進化における利益概念の劇的な変化と理解してもよいし、人類が自らについての評価に対して絶対的な変更を迫られたと考えてもよいだろう。

ハミルトンは、1964年に発表した論文で、生存上不利に見える行動が進化するための条件をシンプルな不等式で表現した。この不等式を導く説明は多くの進化生物学者たちが試みているが、ここでは一般にわかりやすくするために岩波生物学辞典（第4版）の記述に依拠して考える。

引用書では、離散的な世代交代をもつ生物集団で、同世代の近縁者 (\mathbf{Y}) に対して適応度上の相加的 (additive) な作用をおよぼす遺伝形質 S_1 がある場合、 S_1 を示す個体 (\mathbf{X}) の包括適応度は、

$$R\mathbf{x} = \alpha + (\Delta\alpha + r\Delta\beta)$$

として定義される。 α は相互作用のない場合に \mathbf{X} が示すはずの個体の適応度 (individual fitness), $\Delta\alpha$, $\Delta\beta$ は S_1 がそれぞれ個体 \mathbf{X} 自身および \mathbf{Y} の適応度のおよぼす相加的な効果, r は \mathbf{X} に対する \mathbf{Y} の遺伝的な血縁度である。この式の括弧内の項は包括適応度効果 (inclusive fitness effect) と名づけられている。 S_1 に対立

する遺伝形質 S_0 が中立的なものがある場合には、 S_1 が S_0 よりも自然淘汰で有利になる条件は、

$$(\Delta\alpha + r\Delta\beta) > 0$$

である。ここで S_1 が利他的行動である場合には $\Delta\alpha = -C < 0$, $\Delta\beta = B > 0$ であるから、

$$\frac{B}{C} > \frac{1}{r}$$

となることが理解される。これがハミルトンの不等式あるいはハミルトン則と呼ばれるものである。

ここでハミルトンは具体的な利他的行動に関して有性生殖する種においてはメスあるいはオスの遺伝形質が次世代にどのように分散的に遺存するかという点に注目している。もしその行動が中立的な行動よりも自然選択において有利であるならば、利他的行動は次世代に有意に継承されることとなるのである。一見不利な行動というものが、じつは個体のレベルでの話に過ぎないということがここで明らかとなった。しかし問題はそれで収束したわけではない。少なくとも遺伝という現象の物理的な様式を知らなかったダーウィンにとっては、選択されるものは個体以外には存在しなかった。個体が有利に存在するにはふたつの点をクリアしなければならない、とかれは考えただろう。ひとつは自らが生き残ること（少なくとも有意義な生殖を終えるまでは）、もうひとつはそのことによって多くの子孫を残すことであった。前者は後者の前提条件のようなものである。後者は子孫というものが自らの形質を良く反映しているという前提から成立するものである。あくまでも「蛙の子は蛙」であり、「鳶が鷹を産む」ことはないし、鳶は鷹の繁栄のために努力したりなどはないものなのである。ダーウィンはそういう

道筋を生物原則だと考えていたのだ。

利己的な遺伝子と生物的利益

ハミルトンが包括適応度という考え方を提唱して以来、行動の進化は進化生物学の中心課題となった。それは個々の動物行動の解釈においても革命的な傾向を強いるものであった。1980年代に欧米の研究者の多くはそのことを十分に理解して研究の方向性を収斂させていった。しかし日本においては従来のすなわち個体の利益を基礎とした群淘汰の考え方から脱却することが非常に遅れてしまった。現在、進化生物学とりわけ生態学の分野で遺伝子選択という考え方に則った論考が多数を占めるようになってはきたが、群淘汰の説明はいまも常識として残っている。長谷川真理子氏はこのことを強く批判し、かつ自らをそのような学問集団から離れた位置において研究を進めているという（長谷川、2006）。長谷川はハミルトンに端を発し、ウィルソンの『社会生物学』（Wilson, 1975）を経て、ドーキンスの『利己的な遺伝子』（Dawkins, 1976）にいたった道を指して、遺伝子からみた進化という着想が動物行動学におけるパラダイム転換であったという意味のことを述べている（長谷川、2006）。

ここでもう一度これまで説明なしに使用してきた用語を再考しておきたい。ダーウィンの進化論は個体の進化という観念で貫かれている。それはかれの時代の制約であって、けっして学問的欠陥ではない。しかしその後、遺伝学が急速に進歩して、突然変異という現象が新たな変異の唯一の源であって環境が引き起こす確率的現象であること、DNA はしばしば複製上のミスを生じることなど、生命の定義そのものにかかわるような知見が徐々に明らかになってきて

いる。そのような時代にあっても動物行動の解釈には今も群淘汰の考え方が根強く残存している。それはなぜか。

1973年にノーベル医学生理学賞を共同受賞した3人の行動学者たちが基本的に共通していた点は、個体の行動が、その個体が属する集団に与える影響を経由して次世代以降の集団の存在を規定するという思考方法であった。群れを形成するオオカミのような種が同種個体に対する攻撃性の抑制機構を生得的に（つまり遺伝的に）もつのは、そのような攻撃性の暴発が仲間の中に死をもたらすことで集団の維持を困難にすることを回避する手段なのだというローレンツ流のエソロジー的進化観は、集団が維持される機構を考える際に有効なものと考えられてきた。しかし現実はそのような社会的ルールに依存しているのであろうか。そのようなルールを想定することで、社会という外的構造の中に個体を位置づけ、その維持のために個体は有効に機能しているというのか。それはまさに社会有機体説そのものでありそうだ。ローレンツの合理的というより合目的な説明（Lorenz, 1966）は利己的な遺伝子という新しい理解にとって替えられなければならないのであつたのである。その際に、もう一度利己的と利他的という進化生物学的概念を行動との関係で考え直しておく必要がある。ついでながら言えば1980年代に木村資生氏によって提唱された分子進化中立説（木村, 1986）にも注意を向けおく必要があるが、今回はそこまでは踏み込まないことにしたい。ただ付言すれば、遺伝子の多くは進化的に中立的であることのほうが一般的なのであって、いかなる形質（を支配している遺伝子）もが選択的な局面にさらされているわけではない。それが、強化された選択の結果としての種分化ではなく、野放図に多様性を

形成することもあって不思議ではない。そういうことも理解したうえで遺伝子選択（gene selection）という現象が表現型の進化に与える影響を考えなければならないのである。

利他的な行動の整合性を説明したハミルトンの不等式をもう一度見てみよう。

$$\frac{B}{C} > \frac{1}{r}$$

ここで r は平均血縁度という概念であると理解されている。平均血縁度という概念は遺伝子が個体から個体へ受け渡される際の遺伝子全体の伝達率のようなものであるので、どの遺伝子が受け渡されたとかいうことを具体的に示すことはできない。また性細胞の産生時における減数分裂の際には交差などの理由で2本の染色体上の遺伝子、具体的にはDNAの配列、遺伝学的にはコドン（塩基3つをひとつのまとまりとしたアミノ酸合成単位）の集合体としての遺伝子の不規則的な分断、接合によって遺伝子はつねに攪乱されている。そこで個体から個体（現実には親から子）へ受け渡される遺伝子の部分は、そのつど任意の割合でしかありえない。ひとりの父親が複数の子どもを残したとして、母親が同じかどうかには関係なく、それぞれの子どものに渡される父親の遺伝子の共有率（共有率）はひとつの染色体あたり0%から100%の間で分散し、その機会的な平均値が50%となる。これは兄弟姉妹間の遺伝子の共有率が50%すなわち1/2であることを示している。同様にいとこ間では1/4となる。もちろん親子間で1/2となるのは当然である。

さて平均血縁度は生殖条件が一定であれば変動しないから、ハミルトンの不等式が成立する条件は B/C 比で決定される。それでは B と C は実際の生活のレベルでは何を指しているのだろうか。ハミルトンによれば B/C 比はその行

動の結果として生じる利益と投資の比であり、それが遺伝子をベースに見た行動の遺伝率すなわち平均血縁度の逆数よりも大きければ、その行動が集団内で拡散することとなり、小さければ行動はやがて消滅に向かうのである。たとえば、平均血縁度が $1/2$ の母子間で、親が犠牲になることで一定の子どもが救われ、そのことを具現化した行動がさらに次世代に有意義に受け渡されるためには、母親1個体の犠牲に対して2個体を超える生残が見込めなければならない。また、アフリカのサバンナなどで観察されるような、姉妹の雛を守るヘルパーとして機能する鳥1個体にとっては、その巣の雛を3個体以上を育てることに貢献すれば、自らの子どもを育てたのと同様の遺伝子的拡大を次世代に見込むことができる。つまり、血縁者に対する人助けは自分の遺伝子のさらなる拡大に貢献する場合に進化的に有用となるというわけである。

ハミルトン則の拡大

1962年に杉山幸丸氏が報告したハヌマンラングール (*Presbytis entellus*, 霊長類オナガザル科)における子殺しという行動(infantisides)は長い間、インド中南部の乾燥地における劣悪な環境がもたらした単雄群化とそのために群外化したオスあるいはオス集団が引き起こす異常な行動であるという評価で片付けられてしまっていた(Sugiyama, 1965)。しかし霊長類以外の哺乳類でもその事例(ライオンなど)が見いだされ、また霊長類においては単雄群という構造をもつ多くの種で同様の観察報告が行われるようになって、新たな解釈を求められるようになった。そもそも子殺しという行動はいかなるプロセスをもって社会構造の中に位置しているのだろうか。ここでは木村が直接観察によって

得た事例をもとに考察を進めたい。

木村は1987年から2002年までコロンビ・アマゾンでもっとも自然が良く保存されてきたマカレナ山塊の西側を流れるドゥダ川から西方に展開するティニグア国立公園内でアカホエザル *Alouatta seniculus* の長期継続観察を行ってきた(木村, 2005他)。対象とした群れはMN-2と呼称される小集団(調査期間中の個体数変動は10~14頭)で、ほぼ毎年2頭から3頭のあかんぼうを出産していたが、その生残率は2才の時点で20%に過ぎず、群れはつねに同じメスとその未成熟の子どもたち、そして1~2頭の成熟オスによって構成されていた。オスはメスに比べて大きく、成熟した1頭(哺乳類学や霊長類学ではこれをアルファ・オスと通称する)だけが生殖に関与し、より若い(あるいは小さな)もう1頭が繁殖に関与した事例は観察されていない(Kimura, 1993)。この群れで子殺しが発生したのは1991年1月から2月にかけてのことであった。観察事実はずでに報告した(Kimura, 1993)が、事例の全体は記載されなかったで、ここで検討に供することとする。これは個体をベースにした野外研究であり、その生理的な機序などはフォローされていない。

[観察事例 MN-2群, 1991]

- 1月28日 数日前からMN-2の周辺でsolitary(単独行動者)のオスが徘徊して時折群れに向かってhowling(大声で長く唸るように咆哮する)する。群れはそのたびにhowlingで応答するが、solitaryは気まぐれにhowlingを繰り返す。
- 2月1日 solitaryが群れに近接し、前日同様howlingで挑発する。この日よりほ

- ぼ毎日のように vocal battle。
- 2月 5日 群れのアルファ・オスが左前肢（上腕外側）に怪我をしている。body contactを伴うやり取りがあった模様。
- 2月 6日 solitaryが群れの若いメスと交尾するのを確認。
- 2月 7日 群れの若いオスがメスを追い回す。solitaryの攪乱によって群れの内部の安定さが減少してきているか。メスは若いオスを拒絶し、交尾はならず。
- 2月 8日 solitaryがメスを追い回す。背中にあかんぼうを背負ったメス1頭が集团的に追われ、あかんぼうが地面に落下する。メスは地面に降りることができず。観察者が地上1, 5mの安定した枝上にあかんぼうを乗せて立ち去る。3分くらいでメスが下りてきてあかんぼうを抱えて樹上に戻る。この間アルファ・オスは姿を見せなかった。
- 助手の Henry Lozanoがsolitary個体を確認。これまでどの群れにもいたことがないが、比較的近傍でときどき見かける個体だという。
- 2月16日 先述のあかんぼうが消失。もう1頭のあかんぼうを背負ったメスがsolotaryに執拗に追われている。一度は背中に被いかかった。この時にあかんぼうがかまれたかどうかはわからない。
- 2月17日 昨日solitaryに襲われたあかんぼうが消失。これであかんぼうは群からいなくなった。同日先にあかんぼうを失ったメスがsolitaryと交尾する

のが観察された。アルファ・オスは一日中姿を見せなかった。

- 2月20日 solitaryが群れと遊動をともにするのが観察された。若いオスがsolitaryの横に座るのが見えた。群の中のオスの交代劇は終了した模様。

この観察事例では、(1) 群れのオスが激しい攻防の末に交代した、(2) 交代前に2頭のあかんぼうが消失した、(3) 消失前にsolitaryの攻撃を受けていた、(4) solitaryはオスの完全な交代の前にすでに群れのメスと交尾していた、(5) 同年8月の調査で2頭のあかんぼうの新らたな出産を確認した、(6) 若いオスはそのまま群れにとどまり、新しいアルファ・オスに攻撃されなかった、(7) 若いオスの交尾行動は再び観察されなくなった、(8) その後この群れは5年にわたって安定していた。

群れのオスの交代劇と子殺し

このような行動はホエザル集団では普通に生じているものと考えられている。個体と群れという関係でこの行動と状況の文脈を読み取るならば、群れを離れたオスザルにとって繁殖のチャンスを得るための最適な行動が群れの乗っ取りであろう。そのことによって群れのすべてのメスと繁殖の機会をもつことができるに違いない。そういう意味においてこのような行動が単雄群的社会構造をもつ哺乳類に普遍的に出現することは驚くに当たらない。それはオスの繁殖戦略として進化してきたもののだろう。しかし、この状況は群れに居続けなければならないメスたちにとっては極めてリスクが高い。群れのオスの交代のたびにあかんぼうを失うことは大きな経済的損失（ここまで育てた投資をす

べて失うことだから」という評価になるだろう。しかしメスたちはそのことをきっかけとして新たな発情の時期を迎え、新しいオスと交尾し、次の子どもを産むのである。これは戦略的に得なのだろうか。ここからは遺伝子選択という点で視点を変えて議論しておかねばならない。ひとつの群れに1頭のオスがいて、そのオスは寿命が尽きるまで群れにとどまると仮定しよう。その間、メスたちは何度も妊娠し、あかんぼうを出産するが、父親はすべて1頭のアルファ・オスである。通常群れには3〜5頭くらいのおとなメスがいるが、その繁殖寿命はせいぜい10〜15年だろう。その間、毎年子どもを産むわけではないから生涯の産仔数は10頭未満であるに違いない。その父親からの遺伝子が基本的に同じであるとすれば、そうでない場合と比べてどちらが進化的に有利となるのだろう。ここで進化的に有利という表現をとったのは、生存上の有利さ（いわゆる生存価）と区別するためである。生存上の有利不利は個体レベルの問題である。もちろん長期に繁殖に参加できるような生き方が結果として進化的に有利な状況を生じさせることは十分に予想される。そのことも含めて考えると方程式はさらに複雑にならざるを得なくなり、結局は解を得ることができなくなりそうだ。

上記の予想はハミルトンの不等式と関係づけられるだろうか。そこにメスの繁殖戦略が見えてくるのではないかというのが本稿をしたための目的である。いずれにせよ、メスは一方的に繁殖に付き合わされている受け身の存在だけというわけではない。いまのところオスの戦略のほうが優位に展開しているのが単雄群という構造をもつ哺乳類の進化段階なのであるということになるのだろう。だから長谷川は単雄群では「メスの対抗進化は十分ではない」と表現して

いる（長谷川，2006）。オス，メス，あかんぼうのいずれも進化的にはそれぞれの競争を続けている。それを行動として読み取ることが説明概念としてのハミルトンの不等式と関係づける近道であると私は考えるのである。

生物原則と人間の価値観

本稿ではハミルトンの不等式（ハミルトン則）を題材として、動物の社会的な行動とりわけ利他的行動、さらにはその対極にありそうな子殺しと呼ばれる行動を検討してきた。ハミルトンの主張するところやその後の遺伝子万能論者の思考法には個体という発想がわざと排除されている。しかし、これらの学説のいわんとするところは、あらゆる行動は、たとえそれが一見非ダーウィンの的に見えても、遺伝子レベルではダーウィンの自然選択と整合しているということである。もちろん数理的および実験的証明は近年になって格段に精緻になり、また分子進化の中立説（木村，1986）を援用することで、ランダムな進化の中であって定量的に見える変化の道筋の意味もわかるようになりつつある。しかしここで大切なことは、そのような生物学的行動理論の精緻化が、けっして人間行動の中にある倫理的側面を否定するものではないということである。われわれは再び社会有機体説の中に埋没することがないように、科学理論を科学的根拠で見つめ続け、社会的に誤った解釈に陥ることを避けなければならない。ドーキンスはついに『神は妄想である』（Dawkins, 2006）という結論に行き着いたのだけれど、それは進化論とは別の次元、あるいは異なった相の問題なのだということを指摘して、この稿を終えたい。

文 献

- Darwin, C. R., 1859. *The Origin of Species*. reprinted by Penguin, 1968.
- Darwin, 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London.
- Dawkins, R., 1976. *The Selfish Gene*. Oxford Univ. Press.
- Dawkins, R., 2006. *The God Delusion*. Brockman Inc.
- Hamilton, W. D., 1963. The evolution of altruistic behaviour. *American Naturalist*, 97: 31-33.
- Hamilton, W. D., 1964a. The genetical evolution of social behaviour. I. *J. Theoret. Biol.*, 1-16.
- Hamilton, W. D., 1964a. The genetical evolution of social behaviour. II. *J. Theoret. Biol.*, 17-32.
- 長谷川真理子, 2006. 『進化生物学への道—ドリトル先生から利己的遺伝子へ—』岩波書店.
- Kimura, K., 1993. Demographic approach to the social group of wild howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Field Studies of New World Monkeys, La Macarena Colombia*, 7: 29-34.
- 木村光伸, 2005. マカレナの森と7種のサル—熱帯林における霊長類の同所性・歴史性・多様性をめぐって—. *名古屋学院大学論集 人文・自然科学篇*, 41(2): 1-20.
- 木村資生, 1986. 『分子進化の中立説』紀国屋書店.
- Lorenz, K., 1966. *Evolution and Modification of Behavior*. Methuen, London.
- Sugiyama, Y., 1965. On the social change of Hanuman langurs (*Presbytis entellus* in their natural condition. *Primates*, 6(3-4): 381-418.
- Wilson, E. O., 1975. *Sociobiology: the New Synthesis*. Harverd Univ. Press.