
NEWSLETTER

No.26

目 次

会長あいさつ	2
お知らせ	2
学会誌目次	3
学会誌和文抄録	4
第13回大会ラウンドテーブル報告	8
書 評	18
会員の異動	22

日本動物行動学会事務局

〒606-01 京都市左京区北白川追分町

京都大学理学部動物学教室内

TEL 075 (753) 4073 (振・京都 5-1637)

会長あいさつ

日本動物行動学会会長 伊藤嘉昭

「新会長挨拶」などというものを依頼されたが、本来国立大学を定年になったような人間が会長に選ばれるのがおかしく、書くことに困った。いつも大会で発表し、論文をどんどん書いている会員は私に投票しなかったと思うが（他学会の評議員にあたる運営委員に大教室の教授達が相当落ちて若手が増えたという良い傾向もある）、学会というのは「とにかく雑誌だけはとっておこう」という会員も多く（財政上ありがたい人達）、その人達が名を知っている年寄りに入れるのだろう。

しかし今回編集委員長には粕谷英一氏（新潟大）が、副会長には長谷川真理子氏（専修大）がきまり、一挙に年が若くなった。二人とも、負担の重い地方大の教育学部と文系私学に属し、一寸手伝いを頼める院生もなく、大変だろうが、20歳代から大活躍してきた人だから、新風を吹き込むと期待している（編集委員は近く発表されるが、大分若返る筈）。ここで個人的趣味をいえば、旧帝大に頼らぬ体制というのも良い。とはいえ、これらの人を大きい大学に呼ばぬ日本の体制は困ったものだとも思う（KikkawaとRoyamaも30、40歳代のあいだはついに呼ばれず、50過ぎては日本の年金制度上戻れない。日本の生態学の恥と思う）。

直接学問と関係ないことを書いてきたが、私のように独断専行のものでどうして良いかわからぬ問題として、追い出したのか勝手に飛び出たのか（多分両方）はべつとしてInt. Ethol. Conf. がBehavioural Ecologyをぬく傾向が強まり、一方Int. Soc. Behav. Ecol. が出来た段階で、対外対応をどうすべきかということがある。日本の学会としてはこれまでの運営法で良いと思うのだが、唯一の国際対応学会がIECというのがひっかかるのだ（日本行動学会では前者の申し込みの世話はしてきたが、後者の世話はしていない）。もっとも、IBEは単一国際学会で各国の学会と関係はないのだが... 若手国際派の意見を望みたい。

おしらせ

新編集委員は以下の通りに決まりました。

編集委員長 粕谷英一（新潟大・教育・生物）
 編集幹事 近 雅博（滋賀県立大・環境科学）
 編集幹事 細馬宏通（滋賀県立大・人間文化）
 編集委員 青木 清（上智大・生命）
 編集委員 藤岡正博（農業研究センター・鳥害）
 編集委員 伊藤文紀（香川大・教育・生物）
 編集委員 河田雅圭（静岡大・教育・生物）
 編集委員 幸田正典（大阪市大・理・動物社会）
 編集委員 正高信男（京都大・霊長研）
 編集委員 斎藤 隆（森林総研北海道）
 編集委員 上田恵介（立教大・生物）
 編集委員 山村則男（佐賀医大・情報数理）

編集委員長交代にともない、雑誌原稿の投稿先が以下のように変わりました（雑誌には新潟大となっていますが、変更になりました）。

〒522 彦根市八坂町
 滋賀県立大学環境科学部環境生態学科
 近雅博気付 Journal of Ethology 編集部
 tel. : 0749-28-8311 fax: 0749-28-8477
 E mail : kon@ses.usp.ac.jp

第14回大会は下記の通り開催されます。

日時：12月3日（日）～5日（火）

場所：兵庫県立人と自然の博物館

くわしくは同封の大会案内を参照して下さい。

『Journal of Ethology Vol.13 No. 1』 目次

福井 康雄：ヒライソガニの体の大きさが配偶者選択に及ぼす影響	1
中嶋 康裕：テッポウエビの小型雄は大型雄が同居していても交尾できるか？	9
渡辺 茂・稲田 晶子・C. Borlongan：ゴールデン・ハムスターの兄弟認知における 親近性要因	17
松本 文雄・木村 武二：雄ハツカネズミの保育行動発現における経験要因の影響： (1) 交尾経験と妊娠雌との同居の影響	23
Cloarec, A.：コオイムシの行動と捕食戦術	31
桃木 暁子：人間の言語へのエソロジー的アプローチ：能楽の舞台を一つの例として	41
小山 幸子：雄マウスにおける既知イントルーダーマウスの匂いに対する 反応の社会的順位による相異	49
林 進：雄マウスの攻撃性：同居者間の協調	59
田辺 麻央・木村武二：雄マウスの攻撃性及び包皮腺における雄の同種他個体の 存在の影響	65
田中 智夫・橋本 聡・谷田 創・吉本 正：図形識別学習法によるめん羊の視力測定	71
Mboko, S. K.・幸田 正典：タンガニイカ湖の小型藻食魚、テルマトクロミス テンボラリスの白黒色彩二型と微小棲息場所利用	79
Errand, C.・A. Lenoir：アリ混群の個体間距離：社会集団の結合の評価	
中津山 英子・藤田 統：ラット (<i>Rattus norvegicus</i>) の餌運搬に及ぼす 餌の大きさ・距離・餌場の影響	97
椿 宜高・小野 知洋：ハッチョウトンボの雄によるなわばり場所 選択要因について：野外実験	107
中田 兼介：無女王制ハリアリのトゲオオハリアリの齢間分業、個体差と 行動の柔軟性	115
短 報 [タイトル訳：事務局]	
中嶋 康裕：潮間帯に生息する裸鰓類2種の粘液追跡行動	127
Cordoba-Aguilar, A.：イトトンボのつがい形成雄と非形成雄のFA	131
黒須 詩子・西谷 いずみ・伊藤 嘉昭・青木 重幸：完全に閉鎖されたゴールの中の アリマキの防衛個体	135
粕谷 英一：順位性検定のためのランダマイゼーション	139
安井 行雄：捕食性ハエダニの最初に交尾した雄の精子優位性は雌の精子利用によって 影響されるか？	143

『Journal of Ethology Vol.13 No.1』和文抄録

ヒライソガニの体の大きさが配偶者選択に及ぼす影響

福井 康雄

室内実験により、ヒライソガニ（甲殻綱十脚目イワガニ科）の雌雄の配偶者選択を調べた。雄は、体の大きさに関して配偶者の雌をより好みせず、最初に出会った雌と交尾することが多かった。一方、雌は、雄の体の大きさに関して配偶者選択を示した。雌は、交尾するまでに何度か雄との出会いをくり返すことが多く、自分よりも体の大きな雄をより好みし、自分よりも小さな雄を拒絶する傾向を示した。しかし、自分よりも大きな（あるいは小さな）2匹の雄の間では、選好性を示さなかった。この種の雌による配偶者選択は、閾値—選択基準戦術（threshold-criterion tactics）に基づいていると考えられ、選択者の雌自身の体の大きさが選択基準に用いられている。

テッポウエビの小型雄は大型雄が同居していても交尾できるか？

中嶋 康裕

ムラサキウニ *Anthocidaris crassispina* に共生し、部分雄性先熟性転換を行うムラサキヤドリエビ *Athanas kominatoensis*（テッポウエビ科）の小型雄の授精力と競争能力とを調べた。背甲長1.5mm以上の個体は精子を生産していたが、2.4mmに達するまでは実際の授精力はなかった。第2遊泳脚全体（またはその内肢）を切除された雄は授精力を失ったが、第5遊泳脚の切除は授精力に影響を与えなかった。また、2種の等脚類の外部寄生虫に寄生された雄も、おそらくは第2遊泳脚が寄生によって変形するために、授精力を失った。こうした切除や寄生によって授精力を失った大型雄との同居実験において、小型雄は雌と交尾して授精させることができた。野外での全寄生率は12月に最も高く、5月に最も低かった。大型雄と小型雄が共存している8月から10月にかけて、平均15.9%の大型雄が寄生を受けて第2遊泳脚を変形させていた。寄生虫の存在で小型雄

に繁殖の機会が与えられることが、このエビの雄性先熟性転換の進化に大きな役割を果たしたと考えられる。

ゴールデン・ハムスターの兄弟認知における親近性要因

渡辺 茂・稲田 晶子・C. Borlongan

生後3週齢のオスのハムスターを実際の兄弟と血縁のない個体と一緒に育て、L字型の選択箱で、1)一緒に育った兄弟、2)別に育った兄弟、3)一緒に育った血縁のない個体、4)別に育った血縁のない個体、を対にして、それぞれの区画での滞在時間を測定し、その結果をサーストンの一対比較法により主観的な距離として分析した。分散分析の結果では4週齢では血縁と成育条件の両方が有意であったものの、8週齢では成育条件のみが有意であった。このことは、ハムスターの兄弟認知が一緒に成育することによって獲得されることを示唆する。

雄ハツカネズミの保育行動発現における経験要因の影響：(1)交尾経験と妊娠雌との同居の影響

松本 文雄・木村 武二

ICR系の雄のハツカネズミの保育行動の発現における交尾経験と妊娠雌との同居の影響を調べた。交尾した後に妊娠雌と同居した雄、また交尾経験のみの雄では、子殺し行動の発現が抑制され、保育行動が促進した。しかし、交尾経験がなく、妊娠雌と同居経験のみの雄では、保育行動の発現は促進したが、子殺し行動は抑制されなかった。それゆえ、保育行動の発現は、子殺し行動の抑制とは異なった動機づけによって引き起こされている可能性もある。保育行動の発現に関して、交尾経験の影響は妊娠雌との同居よりも大きく、さらにこの二つの要因は加算的なようだ。雄の保育行動の発現に二つの独立したメカニズムがあるのかもしれない。

コオイムシの行動と捕食戦術

Cloarec, A.

Dyplonychus indicus は採餌の際には、獲物を活動的に追い、また、待ち伏せもする、非常に優れた捕食者である。しかしながら捕食様式の変化と捕食行動との関係は未だに明らかになっていない。餌を追いかけるのに費やす時間は積極的に動き回っている時間に比例し、待ち伏せている時間は静止している時間に比例する、という仮説を個体発達の過程で検証した。積極的に動き回る行動は、個体発達の過程で遊泳バウトの頻度と持続時間が長くなることに対応して増加した。居場所をかえる頻度も同様に増加した。卵を背負っている雄個体は他の成体と比較してあまり動かなかった。しかし、追いかけて捕食する行動の割合は個体発達の過程ではあまり変動せず、活動レベルと捕食様式の間には相関は見られなかった。本種における捕食戦術の変化は他の捕食者で報告されているものとは異なり、通常の生物学的あるいは非生物学的な要因とは関係していない。 [訳：事務局]

人間の言語へのエソロジー的アプローチ：能楽の舞台を一つの例として

桃木 暁子

人間の言語についての(著者の)エソロジー的研究の一環として、著者は、能楽の舞台における演者(役者)たちの(発する)言葉と諸々の動きとの関係を理解するために、能楽堂において、またビデオを用いて多数の能楽上演を注意深く繰り返し観察した。その結果、能楽の舞台は言葉(謡)に大きく依存しているという結論に達した。つまり、謡の文句がわからないと諸々の動きの意味することはほとんど理解できないということである。この知見はまた、人間の行動の言語への大きな依存を示すものである。

雄マウスにおける既知イントルーダーマウスの匂いに対する反応の社会的順位による相違

小山 幸子

嗅覚を主たるコミュニケーション手段とするマウスが他個体の匂いに対して示す反応が社会的順位によってどのように異なるかを、既知イントルーダーマウスの匂いの場合について調べた。先

行研究の多くでは匂いの付着した空間への滞在時間を忌避・選好の指標としていたが、滞在時間には探索時間も含まれるため仮に長時間探索して忌避したとしても選好したと解釈される。本研究では探索時間と最終的な忌避・選好とを分離した。その結果、匂いに対する反応は匂い主と反応側の社会的順位によって異なること、そして匂いテスト前の遭遇時の相互作用内容によって異なることがわかった。特に、劣位マウスでは、匂いテスト前のイントルーダース手続きの際にイントルーダース優位マウス(イントルーダースマウスのホームケージ内での順位が優位である個体)が同居優位マウスによって一方的に攻撃された場合に、そのイントルーダース優位マウスの匂いを好む反応を顕著に示した。また、イントルーダース優位マウスが侵入先ケージ内でそのケージの優位マウスと互角に闘った場合には、匂いテストにおいてイントルーダースマウスの匂い探索時間が長かった。本研究は、匂いに対する忌避・選好と社会的順位との関係を示しただけでなく、先行研究において多く使われた滞在時間が匂いに対する忌避・選好の指標として不適であることを明かにした。

雄マウスの攻撃性：同居者間の協調

林 進

雄マウスを2頭ないし3頭の雄のグループで4週齢から13週齢まで育てる。その後、未知の雄と2日おきに闘わせた。攻撃性は各マウスが各試行で示した攻撃頻度をもとに計算した。その結果、2頭で育ったグループでは、同居者の攻撃性に正の相関関係があった。3頭のグループでは1位と3位、2位と3位の間に正の相関関係があった。65日齢から91日齢のあいだ同居したものには正の相関関係が生じたが、35日齢から61日齢の同居では有意な相関は得られなかった。

雄マウスの攻撃性および包皮腺における雄の同種他個体の存在の影響

田辺 麻央・木村 武二

雄マウス(*Mus musculus*)では、その攻撃性や包皮腺、精巣重量は、飼育環境、特に同居する雄の他個体の影響を受ける。本研究では、攻撃性と、包皮腺、精巣重量の関係を、様々な飼育条件

のもとで調べた。雄の他個体と金網を隔てて同居した雄は、単独飼育された雄や、2匹づつ同居した雄に比べ、高い攻撃性を示した。また、包皮腺の重量にも同様の傾向が見られた。これらの結果から、雄の他個体からの嗅覚刺激が雄の脳下垂体-生殖系系の活動を促進すること、また、長期間におよぶ同居はこれを抑制することが示唆される。

図形識別学習法によるめん羊の視力測定

田中 智夫・橋本 聡
谷田 創・吉本 正

本研究は、めん羊の視力について、ヒトにおける視力検査の基準を用いて検討した。3頭の雑種雌羊を供試し、試視力用のランドルト環と、その切れ目をなくした円図形を用い、それぞれ正または負刺激として飼料と連合学習させた。二者択一式のY字型迷路を自作し、図形の大きさまたは図形までの距離を変化させ、両図形の識別の可否から視力を判定した。左右の図形の交換は、ゲラマン系列の乱数表に基づいて行なった。その結果、3頭の羊の視力はそれぞれ0.085、0.095および0.19と判定され、羊の視力は牛や山羊など他の反芻家畜とほぼ同程度であると考えられた。

タンガニカ湖の小型藻食魚、テルマトクロミス テンポラリスの白黒色彩二型と微小生息場所利用

Mboko, S. K.・幸田正典

タンガニカ湖岩礁域で小型藻食魚、*Telmatochromis temporalis*の色彩二型と場所利用について調査した。雌雄にかかわらず各個体は長期間にわたり全身黒色か白色であった。白色個体は開けた岩の上など明るい場所に、黒色個体は影になるような暗い部分になわばりを構えていた。白色、黒色個体が明所、暗所にいる場合、彼らは見つかりにくく、この色彩二型は高い捕食圧を受けている本種にとって主として捕食者に対する隠蔽色の機能を持つと推察された。実験的に白色個体を暗所で、黒色個体を明所に移すとそれぞれ黒色、白色に変化した。これには数週間を要した。このような時間のかかる体色変化は魚類で初めての例である。本種の即座の体色変化能力の欠如は、各個体の微小生息場所変更の少なさと対応したも

のと考えられる。

アリ混群の個体間距離：社会集団の結合の評価

Errand, C.・A. Lenoir

アリの混群における空間構成が、(1)働きアリの齢と(2)ブルードの存在でどうなるかを個体間距離を尺度として調べた。*Manica rubia*と*Formica selysi*の働きアリを単一種群(対照群)と人工的な混群で飼育した。混群はブルードごとあるいはブルードではない個体の羽化後5、12、22時間後につくらせた。集団を形成させてから10日間、巣内での個体の位置を測定し、単一種群と混群および、働きアリと同一ブルードあるいは働きアリと異種ブルードでの働きアリの空間構成と個体間距離を調べた。集団内での結合は集合させられたときの働きアリの齢に依存している。即ち、集団を構成したときの齢が若いほど個体間距離は小さくなった。また、単一種で構成した場合、同一ブルードが存在するときにはその個体同士で集合し、その結果集団はより集合する。しかし、混群においては、両種とも自種個体と選択的に集まった。このことは、新しくうまれた働きアリにおける認知の鑄型をつくるのは、同一巣の構成員の匂いだけに依っているのではなく、ある生得的な種特異的な鑄型があることを示唆している。

[訳：事務局]

ラット (*Rattus norvegicus*) の餌運搬に及ぼす餌の大きさ・距離・餌場の影響

中津山 英子・藤田 統

半自然場面のエンクロージャーと実験室の直線走路において、ラットの餌に対する行動を検討した。双方の場面で、餌の大きさと距離を変化させた(エンクロージャーでは餌の重さが0.045、1、3g、巣部からの距離が1.8、3.6、5.4、7.2m、実験室では餌の重さが0.045、0.2、1、3g、巣部からの距離が2、4、6m)。餌場を1箇所だけ設置した場合、双方の場面で0.045gの餌よりも1gの餌の運搬行動が多かった。1gと3gの餌は巣部からの距離にかかわらず、常に運搬された。一方、実験室場面で複数箇所に餌場を設置した場合、大きな餌は距離にかかわらず常に運搬され、距離の影響

を受けなかったが、小さな餌は巣部から遠い餌場からは運搬される傾向が認められた。しかしながら、エンクロージャーにおける餌に対する行動は距離の影響を受けなかった。このことは環境に対する慣れと捕食危険による不安の差異に起因する可能性がある。

ハッチョウトンボのオスによるなわばり場所選択要因について：野外実験

椿 宜高・小野 知洋

ハッチョウトンボのオスは、メスがよく産卵に訪れるような場所に好んでなわばりを占有することがわかっている (Tsubaki & Ono 1986, 1987)。この論文では、オスのなわばり場所選択が (仮説 1) メスの分布によるのか、(仮説 2) 資源 (産卵場所) の分布によるのかを識別するための 3 種類の野外実験を行った。実験は (a) 全個体を除去し、外部から導入されたオスによる場所選択、(b) 優位オスを除去したときの劣位個体の場所選択、(c) 劣位個体に交尾を経験させ、優位個体を除去したときの劣位個体の場所選択、よりなる。仮説 1 が正しいのなら、メスの飛来頻度や交尾経験によってオスがどの場所を選択するかが変化するが、仮説 2 が正しいのなら、メスとの遭遇頻度によっては変化しないと考えられる。実験の結果、オスのなわばり場所選択はメスとの遭遇経験とは無関係で、資源の分布によって選択がおきるという 2 番目の仮説が支持された。

無女王制ハリアリのトゲオオハリアリの齢間分業、個体差と行動の柔軟性

中田 兼介

個体識別して齢がわかるトゲオオハリアリワーカーの加齢に伴う一生の行動変化を実験室で一年以上観察した。典型的な齢間分業が見られたにも関わらず、内勤外勤の活動性、寿命、行動変化の時期はワーカー間で著しく異なっていた。同じ日に羽化した個体の中で、加齢に伴う行動変化に個性が見られた。クラスター分析では羽化日が離れていれば、行動変化のパターンも異なっていることがわかった。このことは殆どの個体が行動を柔軟に変えていることを示唆している。かように、コロニーの状況の変化に対するコロニーの反応に個性は殆ど影響していなかった。

第13回大会ラウンドテーブル報告

動物行動学における新しい統計的方法

—ランダムマイゼーション（無作為化）による検定とその応用—

粕谷 英一

(新潟大・教育・生物)

ランダムマイゼーションは明快・簡単・正確

ランダムマイゼーション検定 (randomization test) は、無作為化検定あるいはならべかえ検定とも呼ばれる統計的な検定の方法の1つである。統計的検定というと、“理屈はよくわからないが何か決まった手順で本に書いてある計算をすると有意な差というものが出たり出なかったりするもの” というような印象を持っている人もいるであろう。ランダムマイゼーション検定は、手順が単純明快、必要な数学的知識はごくわずかであるので、とくに統計的検定が何をやっているのかどうもよくわからないという方にもうってつけである。

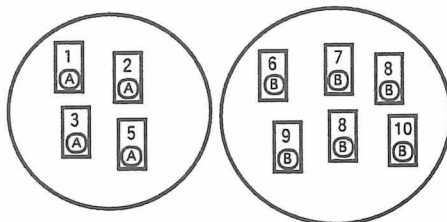
また、検定の中には、正規分布あるいは等分散などの条件が成り立たないとだめなものもあるが、ランダムマイゼーション検定はそうではない（その意味でノンパラメトリックである）。では、条件がゆるいならデータの持つ情報を一部しか使わずに無駄にしているかといえ、そうではなく情報は無駄なく使われる。

無作為化による検定の例

例を使って無作為化による検定の手順を説明する。データの個数がちがう（同じでもかまわない）2つの試料があって何らかの測定値が得られるとしよう。2つの試料の測定値を比べて、有意な差があるかどうか調べるとする。たとえば、“AとBの2つの場所でカエルを何頭かずつ捕らえてその体の長さを測り、AのカエルとBのカエルの体長に有意な差があるかどうかを調べる”などがこれである。これは検定の中では独立な2試料の比較というタイプであり、おそらくもっともよく使われるものである。Mann-WhitneyのU検定やStudentのt検定もこのタイプである（t検定には少しちがったタイプのものもある）。

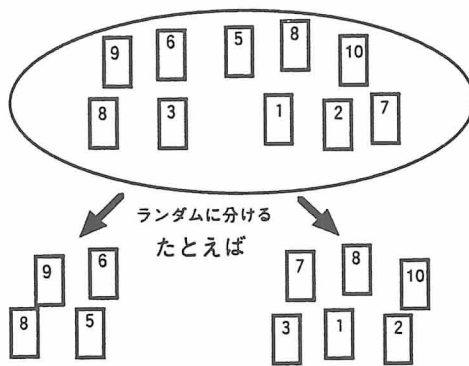
図の（あ）はデータ4つとデータ6つからなる2つの試料である。図ではデータにAとBというラベルがはってある。この各データにははってあるラベルをとってしまつて4つと6つの2グループに分けることにしよう（図のい）。ラベルがないので、どれとどれが同じグループになるかはまったく偶然に決まる。これはちょうど検定でいう帰無仮説の場合に相当する。10個のものを4個と6個に分ける分けかたは全部で $10! / (4! 5!)$ 通りである。これを ${}^{10}C_4$ とか ${}^{10}C_6$ とか書く。これは全部で210通りあるが、この分けかたではそのどれもが同じ確率で起こる。

（あ）



平均のちがいは 5.25

（い） A B というラベルを取ってしまう



平均のちがいは 1.83

210通りのうち、平均値のちがいが図(あ)の場合以上であるのは1通りだけである。そこで、帰無仮説のもとで観察されたのと同じあるいはもっと極端なちがいが起こる確率は $1/210=0.48\%$ となる、別のことばなら有意確率は0.0048であり、5%や1%の水準で有意である。この手順は、帰無仮説が成り立つ場合の検定統計量(この場合は平均のちがい)の分布を作り、実際に観察された検定統計量と比べて、有意確率を求めるといふ。また、ノンパラメトリック検定を使う人は、Mann-WhitneyのU検定でUの表を作るのと同じようなことをしていることにも気付くであろう。

無作為化でできる検定の例は数多い。よく使われるものとして、 2×2 分割表(Fisherの正確確率検定と呼ばれる、以下同様)、独立2標本の平均(Fisherのならばかえ検定)、対応2標本の平均(Fisherのならばかえ検定)、相関(Pitmanの検定)があるが、たいていの場合に使える。具体的には、Bradley(1968)、Edgington(1987)、Manly(1991)、Good(1993)を見るとよい。

どうしていままであまり使われなかったか

ランダムイゼーションにも弱点がある。何といっても、計算量が大いことである。独立な2試料の比較では、 m 個のデータと n 個のデータからなる2グループを比べると、全部で $(m+n)!$ / $(m!n!)$ 通りの場合がある。 n も m も10なら、18万通り以上にもなる。手計算ではほとんど不可能である。そのため、データ数が少し大きくなると使えなかった。だが、現在では、計算機が速くなりしかも手軽に使えるようになったため、この程度の計算はたやすくこなせる(計算機に依存しているので、先ごろ騒がれたPentiumのバグ[一部の割り算の答が誤っている]のような問題が起こるとダメージが深いことがある)。

さらに、計算量が多いときには、すべての場合を網羅するのは現実的ではなくまたその必要もないことがわかっている。このときには、全体のなかからランダムに選んだものの検定統計量を調べて、帰無仮説のもとでの分布を作る。ランダムに選ぶのが1000程度でよいのか、10000あるいはもっと多く必要なのかには研究者のあいだでも議

論がある(ManlyやGoodを参照、後述の順位制の直線性の検定の場合にはデータにもよるが1000回では少ないようである)。

ランダムイゼーション検定の本領:できあいの方法がないとき

図の例などはMann-WhitneyのU検定でもできる。すると、“どうしてわざわざランダムイゼーション検定を使わなくちゃいけないの”ということになるだろう。統計的検定の本質を学ぶ時の教育的意義は大きいと思うが、実用的にはランダムイゼーション検定が手順の明快さなどの本領を発揮するのは、できあいの方法がないときである。

その例として無作為化による順位制の直線性の検定(Kasuya, 1995)をみってみる。順位制で、AがBに対して優位でBがCに対して優位ならAがCに対して優位であるというように、3すくみなどが無いものを直線的であると言っている。順位制の分析の際には、まず直線性を調べることが多いが、直線的な順位制がなくても単に偶然でデータでは直線的な順位制が現れてしまうことがある。たとえば3個体からなる群れだとどれも同じくらいの強さでも偶然により直線的順位が見られる確率は75%もある(順位制の説明は粕谷、1993参照)。そのため、順位制が直線的かどうかを検定することが必要になる。データが“よい”(どの2個体の組も対戦していて、負けない個体や勝たない個体はない)か個体数が多いかのどちらかでは使える方法があるが、動物の順位行動のデータでは個体数が少なくデータは“よくない”ことも多い。データが“よい”場合としては日本のプロ野球のセ・リーグの年間対戦成績を考えてもらうとよい。広島とヤクルトは対戦をきらって試合数が少ないなどということもなく、あるチームが130試合勝ちっぱなしも負けっぱなしということもない。

ランダムイゼーション検定なら、データが“悪く”、個体数が少ないときにも、順位制の直線性を検定できる。このようにできあいの方法がないときには、ランダムイゼーションによる検定を考えてみるのも1つの道だろう。

引用文献

Bradley, J.V. (1968) Distribution Free Statistical

- Tests. Prentice-Hall.
- Edgington, E.S. (1987) Randomization Tests. 2nd ed. Marcel Dekker.
- Good, P. (1993) Permutation Tests. Springer.
- 粕谷英一 (1993) 順位行動の分析法. 松本忠夫・東正剛編: 社会性昆虫の進化生態学、pp.360-381. 海遊舎.
- Kasuya, E. (1995) A randomization test for linearity of dominance hierarchies. *J.Ethol.* 13: 139-142.
- Manly, B.F.J. (1991) Randomization and Monte Carlo Methods in Biology. Chapman and Hall.

—動物行動学における新しい統計的方法—

河 田 雅 圭
(静大・教育・生物)

研究にはいろいろなスタイルがあるが、手法とか方法から入る研究スタイルは、私自身好きではない。枠組みとなる視点とか理論から研究にはっていくスタイルの方が好きである。従って、ラウンドテーブルのテーマでは、新しいデータの収集を促すような理論的あるいは概念的な論議をするほうが適切であると思っている。そのような観点でみると、今回のラウンドテーブルのテーマはまさに手法であり、なぜ、このようなテーマをとりあげる必要があったのか疑問に思われる人もいたかもしれない。

一つの理由には、最近、とくに Bootstrap, Randomization test, GRIM などあたらしい統計的手法が使われるようになり、それが特に動物行動学において有効な手法であるということである。しかし、もうひとつの大きな理由は、これら手法、特に、Bootstrap, Monte Carlo, Randomizationなどは、その手法のもとになる考え方が、動物行動や生態的なデータをとる際に示唆をあたえるかもしれないという点である。

パラメトリック統計は、個体間のデータの変異の多くが正規分布をしていることが仮定されている。しかし、現実には、正規分布をするようなデータは少ない。データが正規分布するかしないかということは、単にパラメトリック統計を使うか、ノンパラメトリック統計を使うかの違いと考えるかもしれない。しかし、正規分布、あるいは単純な分布をしない、ということ自体が重要だと考えることもできる。

個体間の相互作用は、結果として複雑あるいは予測の難しい分布をつくりだし、その分布自体が個体の行動や進化の方向に影響しているかもしれない。コンピュータをつかった上記の統計手法は、そのような複雑な分布のもつ影響を調べるうえでも有効な手法となると思われる。

これまでは、動物の行動などを単純化して解析したり、単純なモデルにあてはめることが多かったが、複雑な様相をていする動物間の相互作用を解析する上で、これら統計的手法は有効になってくるのではないだろうか。

学習の完了が含意する単独者の様相

右田正夫
(神戸大・自然科学)

表現型としての動物行動は、遺伝子型と環境との相互作用を通じて形成されるパターンであると捉えられる。しかし、そのパターン形成において、個体は環境情報を同定しつつ行動する（パターンを形成していく）ため、我々観察者は個体の行動と環境とを分離できない。ここで、“分離する”とは、環境と行動との間に見出される因果関係を、原因の集合と結果の集合及び両者の間の写像という形で記述することである。結果としてそのような因果関係がみられるということから、これから起こる出来事もその因果関係に則って起こるということは、必然的に導かれるものではない。にも関わらず、観察者が動物行動と環境とをある因果関係で結ぶとき、動物行動に表現上の操作を加えてしまうことになる。学習の完了は、特定の環境におけるの振舞いが決定されたことを意味するが、上記の因果関係についての考察から、我々観察者がその学習が、与えられた環境において、如何なる使われ方をするのか決定できないことが理解されよう。そのような状況を積極的に捉え、「学習結果が隠喩として使われる」ことについて考えようというのが、このラウンドテーブルを企画した意図である。講演要旨は以下の通りである。

「生物の“主体性”とは如何なる問題か？ 如何に構成されるか？」

郡司ベギオ＝幸夫（神戸大・理）

生物の主体性は、如何にして構成されるだろうか。ここで、主体性を以下のように定義する。観察者が、観察対象の振舞いを論理的に記述する際、ノイズ（あるいはエラー）を取り除くことが、逆に対象にノイズを与えることになる。この円環を、観測者と対象とのコミュニケーションと呼ぶ。観測者とコミュニケーションする対象を、主体性をもつ対象と呼ぶ。動物行動を記述することは、観測者と対象とのコミュニケーションを不可避的にはらんでいる。その理由を以下に述べる。

動物行動の論理的な記述は、動物を論理的な計算機とみなすことと同値である。論理的な計算機は、計算素子（シリコンチップ）の安定性ゆえに論理的たり得る。素子が安定であるとは、入力情報を読み取る際の素子の状態変化が無視できることを意味する。計算機においては、情報処理中の素子へのさらなる情報入力を禁止することで、素子の安定性を保証する。しかし、動物個体においては、情報処理中の情報入力が禁止されていない。この点において、動物個体は不安定な計算素子をもつ計算機であるといえよう。従って、動物行動を論理的に記述することは、不安定な計算素子によって構成された計算機を、論理的な計算機として使用することである、と捉えることができよう。そのような様相を例示するため、以下の計算機シミュレーションを行った。

一対多型のマップによるセル・オートマトンにより、実現されるパターンを Ballistic Computation とみなせば、論理演算の not と or が構成可能である。ゆえに、ブール代数が構成可能となり、このシステムは論理的計算機として使用可能である。一方、このシステムは計算素子の不安定性（入出力のマップが一対多）の為、内的な摂動をはらみ続け、パターンは予測できない挙動を示すことがある。このようなシステムを、論理的な計算機として使用する為には、使用者がノイズを取り除くという形で、システムに介入しなければならない。この計算機（対象）と計算機使用者（観測者）との不断の相互作用の結果として、そこに大域的論理が見いだされる。このことから、第一に、観察者が、不安定な計算素子によって構成されたシステムを論理的に記述しようとして、ノイズを取り除くことが逆に観察対象（の論理）にノイズを与えることが示され、第二に、機械論的基底を有する機構もしくは因果論的説明とは、非論理的過程の集積結果に対する“一つの”可能な意味論である（＝に過ぎない）ことが示された。

「学習規則が不確定であることに見出される意義」
右田正夫（神戸大・自然科学）

一般に、“学習”と言う場合、ある刺激に対する反応が、試行錯誤等を通じて、特定の反応へと定まっていって過程を指す。そこでは学習過程を規定する関数が定義され、学習とは行動規則が関数に従って改変される過程と捉えられる。従って、学習の完了は、ある刺激に対する反応が定まった、という観察事実から認識されるであろう。一方、学習や行動に見出される規則とは、高々有限回の事象から帰結されるものである。有限個のデータを説明する規則は無数存在し得る（例えば、行動規則が周期性をもっている場合を考える。観察者が現在3個のデータを持っていて、そこからある規則を見出した。しかし、実際には、その動物は10回周期で変動する規則に従っているのかも知れないとも考えられる）。従って、観察者は観察データを説明できる様々な規則の中から、一つの規則を選んでいるのである。

ここで、「観察者が規則を選ぶ」とはいつでも、全ての選択肢（手持ちのデータを説明可能な規則）が観察者に明示されているのではない。ゆえに、観察者がデータに適用する規則とは、動物が実際に従っている規則かもしれないし、そうでないかもしれない、という状況が見られよう。しかし、動物が実際に従っている規則とは、如何にして決定されるものであろうか。今、有限個のデータを説明できる規則が唯一つでないことが、この疑問の発端であるから、規則を唯一つに決定する為には、無限個のデータがあればよいことになる。無限個のデータという発想が、言葉のうえのものでしかないように、動物が実際に従っている規則も言葉のうえのものであるに過ぎない。むしろ、データと規則との関係は、規則がデータを規定しているのではなく、データが規則を想起させるのである。従って、データを規則に従う部分と揺らぎ（＝エラー）とに分離しても、その分離が常に安定である保証はない。

以上の考えに基づいて、動物の学習規則に関する実験を行った。イトマキヒトデに、10本の釘をジグザグに配置した障害物のある水路を通過させる。通過方法は2通り観察された。これらを各々

行動 a, b とする。更に、何回も水路を通過させることにより実験個体は、行動 a を増加させる個体（グループA）、行動 b を増加させる個体（グループB）、行動 a, b の頻度が増減する個体（グループC）の3グループに分けられた。これらのグループを、学習規則を見出すという立場から見れば、AとBに属する個体は各々異なる学習（慣れ）の規則に従っていて（従ってデータとして重要で）、Cに属する個体は、エラーとして省かれるべきであるとされるであろう。一方、一定時間内での水路の通過回数（＝移動距離）でみると、A, C, Bの順に多く、グループBは明らかに他のグループより少なかった。このことからグループA, Bは、学習のポテンシャル関数の、各々大域解と局所解を表していると考えられる。

一般の学習理論において、学習が局所解にトラップされない為の方便として、揺らぎが導入されるが、その揺らぎは、大域解に落ちた学習を崩してしまう様なものであってはならない。つまり、揺らぎは適当な大きさでなければならぬが、揺らぎの大きさをコントロールしようとするならば、そこに大域的な視点（すなわち外部）を導入せざるを得ない。グループCに見出された揺らぎは、大域解からも外れてしまう点において、学習理論で導入される様な方便としての揺らぎではない。にも関わらず、水路の通過において有効に使われたようにみえることは、注目すべきである。つまり、規則に従った行動と分離された揺らぎは、いわゆる可塑性としての機能を果たし得ることが示唆される。従来、規則的行動に対して例外の地位に甘んじてきた行動の、重要性（それは規則的行動にすら影響を与え得る）は、他の動物行動においても認められるのではないだろうか。

「自律的に変動するバラタナゴの産卵形態」

加納義彦（清風高校）

バラタナゴの繁殖生態は淡水二枚貝に産卵するため、雄は貝の周囲にテリトリーを形成しペア産卵を行う。しかし、すべての雄がテリトリーを占有できるわけではなく、スニーキングによって繁殖に参加する個体が現れる。さらにこのスニーカーが1つのテリトリーで増加するとナワバリ雄

はテリトリーを維持できなくなり、グループ産卵に移行する場合がある。このようにバラタナゴの産卵形態は、ペア産卵からグループ産卵へ、あるいは、グループ産卵からペア産卵へと常に変化している。

この産卵形態に影響を与える要因は、1) 水深や障害物などの無機的環境要因、2) 貝の配置や密度あるいは水草の繁茂量などの有機的環境要因、さらに、3) 種内の個体間の相互作用などが考えられる。特に、貝の配置や密度がバラタナゴの産卵形態に影響を及ぼすことは明かにされている。しかし、野外及び水槽において、貝の配置を固定しても、雄間の個体関係によって産卵形態が時間的に変動するのが観察されている。この事から、環境要因はバラタナゴの産卵形態の変化率に影響を与えることがあっても、変動そのものの直接的な要因とは考えにくい。従って、バラタナゴの個体関係すなわち相互作用を産卵形態の変動の直接的な要因とした。

バラタナゴの雄には2つの繁殖戦略(行動パターン)が存在し、互いに競って適応度を上げるゲームに参加していると仮定してみよう。相対的に小型で、闘争において劣位なスニーカー雄は、ナワバリ雄よりも適応度が低く、悪い条件下で最大限の努力を強いられる場合が多い。従って、ナワバリ雄のテリトリー維持には適応的意義がある。この条件下でグループ産卵が起こるためには、雄個体の密度によって、スニーカーの相対的な繁殖成功度がナワバリ雄のそれを上回る場合がなければならない。もし、ナワバリ雄の相対的な受精率がスニーカーよりも低くなるならば、テリトリーを維持する意義がなくなり、集団産卵に参加した方がより適応的となる。

以上のような考え方が成立するためには、雄が採るべき戦略を瞬時に同定できなければならない。ここで言う<瞬時に同定できる>とは、バラタナゴが自覚的であるということを行っているのではない。2つの戦略を仮定するということは、雄の繁殖行動に関してそれがどちらの戦略であるのか曖昧さを含まず決定できることを前提にしている。しかしながら、動物個体の認知作用は有限速度で進行するため、連続的に入って来る情報に対して、個体は常に辻妻合わせをしながら行動するのであ

り、結果として、行動は一意に同定できないものとなる。それ故、どちらかの戦略が結果的には採用されたとしても、上記のゲーム論的説明からみて、適応的でない場合も起こり得る。しかし、このようなバラタナゴの行動が適応的であるかどうかは、我々観察者がどのような時間スケールをもって評価基準を設定するかによって異なる。最終適応度としてのダーウィン適応度を評価基準とするならば、個体レベルで数世代適応度を比較しなければならぬが、動物の行動に対してそのような基準を採用しようとする研究者はいないだろう。動物行動学において一般的に用いられる‘適応的な行動’はもっと短い時間スケールをもって評価されるのである。ここで私は、ある特定の適応的な行動が実在し、その行動パターンを記述するのだ、という立場を一度棚上げし、それぞれの個体が個体間相互作用において、もともと他個体の行動を完全には同定(認知)できないままで行動し、常に辻妻を合わせることによって、より実行可能な方向へ変化していくのだという仮説を採用し、動物の行動を結果としての適応度で示すことよりも、その実行的であろうとする個体の不完全な認知過程を記述することの方がより根本的な課題である、という態度をとることにする。

まずはじめに、バラタナゴの産卵形態がペア産卵からグループ産卵へ変動する過程を、スニーカーの放精頻度の増加に伴うテリトリーの崩壊として捉えてみた。ナワバリ雄がスニーカーを追い払う行動と雌を誘導する行動とを繁殖テリトリーの維持規則と考えれば、スニーカーの放精頻度の増加がテリトリーの崩壊に直接つながることになる。一般に、スニーカーの放精頻度が増加するのは産卵直後であるので、雌の産卵がテリトリー崩壊に至るうえで何らかの役割を果たしている。しかし、雌の産卵が常にグループ産卵に移行するのではないので、他の要因を考慮しなければならない。

ナワバリ雄の雌を誘導する行動とスニーカーへの追い払い行動がトレードオフ関係になっているという観点から眺めてみると、雌への誘導行動がきっかけとなり、確かにスニーカーの放精頻度が増加する傾向がみられた。ここで言うトレードオフ関係とは、スニーカーを激しく攻撃することで

雌をナワバリに誘導できず、雌を誘導することに時間を割くとスニーカーに侵入され放精されるチャンスを与えてしまうことになるので、ナワバリ雄はスニーカーと取引（交換）を行っていることを指している。しかし、ペア産卵からグループ産卵への移行は、このトレードオフが別の上位の規則と関わっていると考えなければ説明できない。すなわち、ナワバリ雄の雌確保に伴うスニーカーの放精行動というトレードオフと、そのトレードオフ関係を崩し一時的なグループ産卵に移行させる規則である。このように階層の異なる規則を考えなければならない。ここで問題となるのはこのトレードオフ（交換）という関係をどのように考えるかである。もし、トレードオフの関係を2つの対立項A（誘導行動）とB（追い払い行動）が完全に区別でき、かつ、互いに背反するものだと考えた場合、利得と損失のバランスをとることで最適解が導かれるはずだという見方が生じる。それ故、グループ産卵の出現によって、最適解を一時的な極小解に変更させる別の上位規則を導入しなければならなくなる。しかしながら、実際にVTRを用いてデータをとってみると、ナワバリ雄が雌を誘導する行動とスニーカーを追い払う行動が区別できない場合が頻繁に起こる。ナワバリ雄がメスを追い払ったり、スニーカーを誘導したりするからである。これらの行動はナワバリ雄の誤認知によるものか、それともより上位の規則が存在することによるものか判別不能である。言い換えると、ある条件下ではナワバリ雄は雌も追い払うが他の条件下では必ず誘導するという規則が存在する場合と、単なるナワバリ雄の誤認との区別がつかないということである。従って、このトレードオフという概念も、動物の相互作用が有限速度の認知能力でしか実行されないことを認めると、安定解が存在せず常に変動し続けるものと考えべきである。このように考えてくると、もはや行動生態学でいうところのトレードオフの概念では、バラタナゴの産卵形態の変動過程を説明する概念装置とはなり得ない。

次に、産卵形態の変動要因は、個体間の相互作用による局所的な密度変化であるとの仮説を立て、その変化過程を示す実験を行った。50×50×20cmの水槽に貝を5個体配置し、雄6尾と卵を

保有した雌3尾を入れ、テリトリーの形成過程とその変動をVTRで記録し解析した。データを採るに当たって、ナワバリ雄のテリトリー形成に関する新たな行動の概念を導入してみた。テリトリー形成の規則である誘導行動と追い払い行動の対立関係の代わりに、局所的な行動として受動行動と能動行動を定義してみた。この受動行動とはテリトリーの境界内に侵入してくる全ての個体に対する行動とし、能動行動とは境界外へ積極的に出ていく行動と定義した。また、大域的な行動として、雄が貝間を移動し貝を覗き込む行動を探索行動と定義した。この探索行動の頻度が、社会構造の変動のバロメーターになっていた。つまり、探索行動が増えると社会構造が変動し、減少すると個々のテリトリーが安定し、ペア産卵が維持されていた。

実験の結果から、大域的な探索行動と局所的な受動行動及び能動行動との間で相互相関をとってみると、探索行動が減少するに連れて受動行動が増加し、受動行動が減少するに連れ、能動行動が増加し、能動行動が減少すると探索行動が再び増加し始めた。この探索行動に続く受動行動の減少は環境に対する学習の完了を含意する。ここで重要なことは、探索行動によって一度貝が選択され、安定なテリトリーを形成したにも関わらず、個体間の相互作用である能動行動によってテリトリーが不安定になり、再び探索行動に移ることである。つまり、ある評価基準で学習が行われ、一度安定解に落ち着いた後、再度新たな安定解を求めるかのように現れる不安定性がどこから来るのかという問題である。このテリトリーの不安定性を‘ゆらぎ’と呼んでもよいが、このゆらぎは単なる物理的なゆらぎではなく、個体間の相互作用における動物の不完全な認知能力から現れる能動行動（一対多型の行動）としての‘ゆらぎ’なのである。

定義された受動行動と能動行動との差異は、観察している我々にとって、一義的な行動にみえるか多義的な行動にみえるかの違いを感じさせる。行動が一義的か多義的かをデータによって直接的に証明することはできない。“どのような一対多型の行動であろうと、詳しく調べていくと一対一型ではないか”という言説をデータによって直接的に否定するすべがないからである。しかし、上述

したように、受動・能動行動を記録することによって産卵形態の変動過程を示し、間接的に動物の行動の多義性（自律性）の様相を示すことはできるのである。さらに、ここで定義した能動行動や受動行動の行動学的な意味をデータによって対比してみると、能動行動の典型的な例として闘争行動が対応していることや雌との産卵行動は受動行動の典型であることがわかる。以上のことから、産卵形態の変動に影響する局所的な密度変化は、動物の個体間の相互作用に現れる自律性の現れであると言えるのではないだろうか。

「観察者は何を設定しているか？ 時間単位の問題」

細馬宏通（滋賀県立大・人間文化）

どんな観察も特定の観察枠があってはじめて成り立つ。動物行動学者が時間をあつかうときにも、暗黙のうちに特定の観察枠が設定されている。

たとえば、サンプリング間隔を1時間と設定したときと、1分間と設定したときでは、得られる現象は異なる。ここには単にサンプリングの精度の問題だけでなく、物の見方（観察者の認識のしかた）の問題が含まれている。つまり、できごとや状態に名前や数字を与えるとき、どれだけの長さの時間単位ごとに与えるかという問題だ。

観察者がどのような前提で時間単位をあつかっているかを明らかにするためには、時間に対する考え方を整理する必要がある。ここでは、解析の単位と、サンプリング間隔、そして解析単位をずらせるズレの大きさ、の3つの区別を問題にする。

サンプリング間隔は、観察機具や観察者などの能力によって決まる長さだ。たとえば、家庭用のビデオで撮影した場合、1/30秒以下の精度では記録できない。よって最良の場合でもサンプリング間隔は1/30秒になる。

実際の解析で用いられる解析単位と、サンプリング間隔は、同じではない。あるサンプリング間隔でえられた時系列データがあるとすると、隣り合うデータをいくつかまとめて一つの解析単位とすることができる。たとえば、ビデオからデータおこしをするとき、原理的には1/30秒ごとに来て、1秒単位で行ってしまう場合もある。

また、一つの解析単位に隣り合うデータは、重ねながら少しずつずらしていく方法も可能である。たとえば、1/30単位でデータをおこしそれを1秒ごとにまとめるとき、0-1秒、1/30-31/30秒、2/30-32/30秒・・・という風に、少しずつ解析単位をずらせながらデータを解析することも可能だ。このとき、1秒が解析単位であり、1/30秒はサンプリング間隔であると同時に、解析単位を移動法でずらしていくためのズレの大きさだ。事実、経済学などでは、株式の価格変動を予測するために、何日か分の価格変動をまとめて解析の対象とし、それを移動平均法などを用いて少しずつずらせてトレンドを計算する手法が用いられている。ズレの大きさは計算の効率に応じてサンプリング間隔より大きく取ってもよい。

このように解析単位やサンプリング間隔、ズレを区別することのメリットはなにか。それは、観察者が自分の観察枠を変更するときの手掛かりとなること、実際の変更の手続きが簡単に数値（解析単位の大きさなど）で示されそれぞれの観察が比較可能なこと、だ。

こうした議論は従来、観察の精度という文脈で論じられてきた。しかし、精度とは別に、物の見方の問題がここに関っている以上、観察者はこれまでのデータをより大きな（小さな）解析単位で再検討することによって、さまざまなデータ解釈を得ることができるだろう。つまり、ひとつのデータ解釈がよしとされるのではなく、複数のデータ解釈が解析単位という注釈つきで併記される可能性が生じるのだ。

付記：この発表後、ラウンドテーブル会場で、観察行為をめぐる激しいやりとりがあったのを目撃された方もおられるだろう。ここでは、その詳細に触れるかわりに、簡単なコメントを付しておく。

観察という行為は郡司氏の書くように、「観測者と対象とのコミュニケーションを不可避的にはらんでいる」。このことは、たとえメタレベルで観察という行為を観察しようとも、観察という行為を数値化しようとも、不可避的なできごとだと考えられる。にもかかわらず観察が行われ、そこにながしかの快楽なり予測なりを見出そうとヒトが試みるとき、ヒトの持っている観察行為の特性が

問題になる。われわれはいかなる観察行為をよしとする動物なのか？

そしてこの問いも観察するヒトの自問自答に投げ込まれる。自問自答の織り成すパターンの美しさ、それもまた観察者の観察行為が見出す産物だ。それをたとえば、人生、などと呼ぶことも可能だろう。

講演要旨だけを御覧になった方には、些か統一を欠くように思われるかもしれないが、全ての講

演に共通する考えは、動物行動のデータから規則を見出すに当たって、観察者の介入が不可避であるということである。行動学に限られた問題ではないが、我々は純粋に対象内だけに留まる問題を扱うのではなく、従って観察や解析等の技術に関しても議論の余地があろう。しかし、ここで問題にしたいのは、対象の見方を決定してしまえば、規則は常に自明なものとして見えて来るのかどうかである。この主客分離の問題は行動学にとって本質的と思われる。

配偶子の協同現象

林 文男

(都立大・理)

大阪教育大学柏原キャンパスで開催された日本動物行動学会第13回大会の最終日である1994年12月4日午後3時30分より、2時間あまりにわたって表記の集会がもたれた。全部で30名くらいが集まった。演題に登場する研究材料にひかれて参加した人(カメムシを研究材料としている人、カエルの生態に興味のある人、ただしヘビトンボに関心のある人はいないはず)もいれば、主題にひかれて参加した人もいたと思う。

減数分裂によって生じた配偶子の進化的生物学的意義を探ろうというのが、企画の主旨である。親と配偶子の関係は、配偶子どうしの関係は、あるいは配偶子とそれが受精してできた受精卵(=子)との関係はどうなっているのだろうか。

トリヴァース「生物の社会進化」(中嶋ら訳、1991年刊、産業図書)では、血縁度の高さが個体に利他行動をはたらかせるのであれば、そういう例を生殖細胞に求められないだろうかと、精子(あるいは卵細胞)の協力と利他行動という一節を設けてある。異系交配の条件下では、単一のオスに由来するものは互いに $r = 1/2$ の血縁度を持つ。単一のオス由来の精子どうしも競争関係にあるが、他のオス由来の精子とはさらにきびしく競争する。この競争では、精子間の協力や利他行動が利益を生むことがある。卵の利他行動についても例がある。

そこで、このラウンドテーブルでは、こうした

配偶子の協同現象をとりあげ、それが親による操作なのか、配偶子自身の協同なのか、親と配偶子の対立はありえるのかを議論した。それぞれの講演の後、白熱した質疑応答が続いた。

まず、仲平太一氏(北大・農)による「ミツボシツチカメムシ卵塊中の栄養卵と受精卵」。本種のメスは約70個の受精卵と30個の栄養卵(未受精卵)を含む卵塊をつくる。受精卵から孵化した幼虫は選択的に栄養卵を食卵(吸汁)する。実験的に卵塊中の栄養卵を除去しても初令幼虫の生残率には差がないが、幼虫の体重は栄養卵があるときに有意に重くなる。このように、同一メスの配偶子であるにもかかわらず、一方は受精されずに生み落とされ、他方(受精卵)の孵化後の栄養のために犠牲になる。親による操作なのか、配偶子どうしの協同なのか、受精させないで生み落とすという親の操作にどうして配偶子が対抗しないのだろうか。疑問はつきない。

次に、大島成生氏(沖縄環境分析センター)による「アイフィンガーガエルの子への無精卵給仕行動」。樹上性の本種は、雨水の溜まった樹洞の水面上の壁面に産卵し、オタマジャクシは樹洞内の水中で成長する。メスはなわばりオスと抱接して産卵した後も、未受精卵(オスと抱接することなく)を樹洞内に生み落としにくる。本種のオタマジャクシは形態的にも卵食に特殊化している。未受精卵の給仕がなくてもオタマジャクシが変態で

きるかどうかについてはまだ実験されていない。ただし、一つの樹洞に複数のメスが産卵や給仕に訪れることがある。この例でも、おそらく親による操作によって、一部の配偶子が受精されることなく他方の配偶子に由来するオタマジヤクシ（ときには異なるメスの子）の栄養とされている。

最後に自身の発表として「モンヘビトンボの精子協同と卵協同」。本種では、多数の精子の頭部が規則正しく一定方向を向いて、タンパク質からなる物質で互にくっつきあい（尾部は自由に動く）、稲穂のような精子束を形成する。精子は外部精包によってオスからメスへ受け渡されるため、その最外部から細い管を通してメスの内部の交尾囊、さらに受精囊（精子は受精のためにここに貯えられる）まで長距離を移動しなければならない。また、外部精包はメスによって約2時間後には取りはずされてしまうため、この間に移精が完了しないと精包ごと捨て去られてしまう。そこで、長距離移動の途中で粘性の高いコロイド状物質や管の壁面にトラップされないように強い遊泳力を持ち、また2時間以内で泳ぎ切るために、精子は束を形成して移動するのではないかと考えられる。なお、精子束は受精囊に達するやいなやタンパク質が分解して単独の精子となる。

本種では卵にも協同現象がみられる。卵には二型があり、大きいものは受精卵として卵塊の中央部に、小さいものは未受精卵として卵塊の周辺部に生み付けられる。同一メスの作る配偶子にもかかわらず、どうして一方は受精されずに周辺部に生み付けられるのだろうか。本種では孵化した幼

虫はただちに落下して（下には川が流れている）水中生活を開始するので、未受精卵は栄養卵として機能しない。アリ類から受精卵を防衛するような機能があるのだろうか。

以上3つの講演を通して、とくに議論の対象となったのは、果たして配偶子は進化的に自ら協同することが可能かどうか、また、親の操作に対抗できるかどうかという点であった。もし、配偶子が形成される過程がすでに減数分裂以前の細胞内形成物質や、親の体細胞が作る物質だけで調節されているならば、上の可能性はないのかもしれない。しかし、減数分裂した後、半数nの状態では遺伝子が発現して、その物質によって精子（卵子）形成が行われることがあるならば、精子の多型や卵の多型、あるいは受精されやすい卵門構造や精子誘導のためのケミカルな反応系を有した卵（これは受精卵になりやすく、そうでないものは栄養卵になりやすい）といったものが出現可能かも知れない。解決のためには、精子形成過程や卵形成過程の遺伝的メカニズムの知識が必要となりそうである。

この他にも関連する問題点が多くある。卵では不等分割が生じて極体として退化してしまう配偶子が知られているが、極体になるかどうかはランダムに決まるのだろうか。また、雌雄同体の動物では、同一個体の配偶子として卵と精子の両方を同時に有する場合があるが、卵、精子にかかわらず $r = 1/2$ であるため、両者の間で協同や犠牲的な現象があるのではないだろうか。

一 書 評 一

『進化から見た行動生態学』

Krebs, J.R. and N.B. Davies 編

山岸哲・巖佐庸 監訳

蒼樹書房 (1994)

粕谷 英一 (新潟大・教育・生物)

KrebsとDaviesによる行動生態学の本には2つの系列がある。1つは、かれら2人の共著である“Introduction to Behavioural Ecology”であり、もう1つはかれらが編集して章ごとに分担執筆されている“Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach”である。本書は、後の方の第3版の訳である。

この本は1978年の第1版以来、行動生態学の主要な教科書であった。現在、行動生態学の研究者になっている人のほとんどは、この本で勉強したことがあると言ってもよいであろう。この第3版もやはり主要な教科書である。行動生態学を学ぶ際に日本語であることにメリットを見いだす人(評者もそうである)は、購入する価値があると思う。

全体は4部構成で各部分ごとに冒頭に要約がある(第1、2版との対比での構成の変化は後で述べる)。第1部は、「自然淘汰と生活史」という題で、行動生態学と数理モデル(著者Grafen)、生活史の進化(Lessells)、人間行動生態学(Borgerhoff Mulder)の3つの章からなり山内が訳している。行動生態学と数理モデルの章のおもな内容は血縁選択の理論である。

第2部は「資源の利用」で、意志決定(KrebsとKacelnik)、資源をめぐる競争(MilinskiとParker)、捕食者と被食者の相互作用(Endler)からなり、永田が訳している。意志決定の章には最適採餌が含まれ、捕食者と被食者の相互作用の章には警告色や擬態などの捕食回避が含まれている。

第3部は「性淘汰と生活史」で、性淘汰(HarveyとBradbury)、親による子への投資(Clutton-BrockとGodfray)、配偶システム(Davies)の3章からなり、浦野が訳している。性比は親による

子への投資の章で扱われている。

最後の第4部は「協同と対立」で、鳥類と哺乳類における協同繁殖の進化(S.T.Emlen)、社会性昆虫における協同と対立(Seeger)、コミュニケーション(Harper)からなる。訳者は中村である。

前の版(第2版、1984)と比較すると(図も参照)、章立てにはかなりの変化が生じていることがわかる。前の2つの版で不動だったMaynard Smithの有性生殖の進化の章はなくなったし、なわばりを扱った独立の章もなくなった。前の版で登場した章も種間比較(比較法)の章などがなくなっている。また、植物を扱った章がなくなり人間を扱った独立した章が登場していることが目を引く。

内容的にも、(章にもよるが)かなりの変化がある。たとえば、交尾相手への好みの進化の研究が進化したことに伴って、性淘汰の章だけでなく信号やコミュニケーションの部分も変わっている。たとえば、第1・2版のKrebsとDawkinsによる信号の章と本書のGrafenの章(1.4)を比べてみるとよい。この点でもっとも印象深いのは、Zahaviの理論への評価である。本書ではハンディキャップということばはキーワードになっている観があるが、第1版では「この理論は論理的に誤っている」(p.184)とされていた。これを思い出すとアイデアの評価に慎重になれるだろう。

そのほか、種間比較(比較法)の最近の方法についての議論がない(評者にはごく断片的な記述しか発見できなかった)、トレードオフの検出法(Lessellsの章)で最適モデルのトレードオフが実測では何に対応するのかの分析が不十分など不満はあるが、本書の価値を低めるものではないだろう。図にも示したように、前の2つの版とは内容

もかなり変わっている。前の版で勉強した方にも、
 訳された機会に一読をすすめる。

なお、p.5、目次の1.2の「集団遺伝子」は「集
 団遺伝学」の誤植であろう。



図. 左から右へ第1版、第2版、第3版を示す。長方形の箱は各章を示す。日本語は章のおおまかな内容を表わし、カッコ内は著者名である。線はほぼ同様の内容が扱われていることを示す。一部の内容が対応している場合には必ずしも結んでいない。第1版は上から下へ章番号通りに並べてあるが、第2・3版は順不同である。

『赤の女王：性とヒトの進化』

Matt Ridley 著

長谷川真理子訳

翔泳社（1995）

佐倉統（横浜国大・経営）

Charles Darwinが進化の理論を集大成して以来、当然のごとく、それを生物たる人間にも適用する動きは後を絶たない。Darwin自身の『人間の由来』（邦訳、中央公論社）から Herbert Spencerの社会進化論、Konrad Lorenzの動物行動学的人間論（『攻撃』みすず書房、『鏡の背面』思索社など）を経て Edward Wilsonの社会生物学（『人間の本性について』思索社）まで。この Matt Ridleyの『赤の女王』も、その系譜に位置づけられる一冊だ。なお蛇足ながら、「Ridley」と言えばニューズレターの読者には Mark Ridley (b.1956) が有名だろうが、Matt (b.1958) は Mark とは別人である。

興味深いことに、どちらが興味深いのかはよくわからないが、人間に進化論的に迫る試みには、常に強力な反論がつきまわっている。Darwin も Spencer も Lorenz も Wilson も、激しく長い論争を引き起こし、多くの論客がそこに加わった。『赤の女王』がそのような大論争を引き起こすとは思えないが、しかしそれでも、相当に挑発的な内容の本である。大論争を引き起こさないのは、「この手」の話——性差がらみの生物学は、脳とか数学能力とか、それこそ枚挙にいとまがないほどにあれこれいろいろ繰り返されているからである。それらの諸言説は、1970年代から80年代にかけてのフェミニズム生物学の渦中で消費しつくされたと言ってよい。その意味ではこの本は、性選択をめぐる最新の動向をふんだんに取り入れて道具立てこそ異なるものの、「またか」であることに変わりはない。

内容は、時期的に一番近い Wilson 路線との類似が多いが、しかし、Wilson の人間社会生物学が性選択をほとんど援用していないのに対して、Ridley はまるで性選択万能説とでも呼べるような論理を展開している。一言で言えば、人間のいろいろな特性、知性とか倫理とかは、（自然選択ではなく）性選択の結果進化してきたものだ、という

ものだ。

前半の5章は、性の進化生物学に関するとてもよいレビューだ。第1章では、人間の特性について生物学的に調べることの正当性を論じている。著者は、繰り返し繰り返し、社会科学や人文学で当然の前提のようにになっている、「人間の文化と心理は社会の所産」というフレーズに異を唱え、生物学的アプローチの有効性を強調する。「何を今さら」という気もするかもしれないが、緻密な論証に支えられた迫力のある主張は、なかなか読みごたえのある内容だ。著者も述べているとおり、Darwin 進化論を人間に適用する試みは古くからあったものの、非目的論性という Darwin 進化論での「神髄」で人間を取り扱うことは、実は、ごく最近になって始まってきたところである。

第2章から第4章までは、有性生殖の起源と進化に関する手際のよい研究史。19世紀末の Weismann から 20世紀前半の困惑を経て、1960年代の (G.C. Williams や Maynard Smith らによる) 問題定位と、1970年代80年代の性選択ラッシュ、そして最近のさまざまな仮説にいたるまでの過程を、じつにうまくまとめている。一読の価値あり。そして第5章で、ハンディキャップやランナウェイなど、性選択とくに配偶者選択に関するモデルが説明される。かくしてお膳立ては整った。

後半、第6章から第10章までは、これらの道具をヒトのみに適用し、その性的な特徴を性選択理論で解釈する仮説が延々と続く。人間の心のはたらきを心理学的な観点から説明する Darwin 心理学にも目配りされていて、まあ、面白いと言えば面白い。しかし、さすがにこの量には辟易する。訳者の長谷川真理子が「訳者あとがき」でかなり露骨な嫌悪感を示しているが、ほくはこの手の本は、彼女ほどには嫌いではない。どちらかと言えばわりとおもしろがって読む方である。しかし、そのほくにしてからが、この Ridley のくどさには

ついていけない。「またか」という気が先に立ってしまう。個々の論点についてとくに反論はないし、鋭い考察もあるのだが……。まずは、面白いところからいくつかピックアップしておこう。もっとも秀逸と思ったのは、人間の知性と配偶者選択(若い女性が好まれる)をネオテニー仮説と性選択を結びつけることで説明した部分(pp.441-443)である。ネオテニーの程度の甚だしい配偶者を好むことによって、人類全体がネオテニー化していく——これは、真偽のほどは不明だが、刺激的な仮説だ。なぜ人間では若い女性が好まれるのか(他の霊長類はすべて年長の経産メスが好まれる)、なぜ人間の頭が大きいのか、など、いくつかの謎をうまく整合的に説明する仮説である。そして、ここからいろいろと発想が湧いてきそうところがすばらしい。

言語能力と絡めて、人間は学習する「本能」をもっていることをさまざまな証拠で立証し、環境決定論という「ルソー派」の思想を完膚無きまでに叩きのめしているところ(pp.405-409)も痛快だ。もう少し細かいフレーズでは、男女生み分け技術が可能になったとしても、そういう社会は「共有地の悲劇」におちいる(みんながみんな男の子を産みたがる)という指摘(pp.170-171)もなるほどな、と思わせる。さらに些細なところでは、性選択の論争においてFisherのランナウェイ・モデルにくみしたのが、「生まれる前からコンピュータにはりついているような、顔が青白く、エキセントリックなタイプ」である理論派なのに対し、優良遺伝子説は「ひげを生やし、セーターに長靴姿の」フィールドワーカーが支持したという図式(p.191)は、戯画化されたイメージというにはあまりに秀逸すぎて、額に入れて飾っておきたいぐらいだ。

にもかかわらず、である。これらの、キラリと光る考察や警句があちらこちらにちりばめられているにもかかわらず、全体を通して読み進めるにつれて感じる、この辟易感、何に由来するのだろうか。ほくは、人間を生物学的に扱うことにはまったく異論はない。それどころか、もっとも積極的に推進するべきだと思っている。ほくたちは、人間という生き物について、あまりにも知らなさすぎる。しかし、生物学とは言ってもこの

Ridleyのような方向からは、あまり豊かな実りが得られないような気がする。これでは、進化論が他の分野(倫理とか認識論とか)に打って出ることに対する反感こそ買え、促進することはできない。

じゃあ、どうすればいいのか。どこに原因があるのか。要は、目的である。著者は、何を目指してこの本を書いたのか。最後に、高らかにこう宣言している：

「我々は……人間の本性を完全に理解するというゴールに、昔よりもどれだけ近づいたのだろうか。我々がゴールに到達することは決してないのだろう。そして、そのほうがおそらくよいのだ。それでも「なぜか?」と絶えず問い続けているかぎり、我々には崇高な目標があるのである」(p.448)。

一見、実に甘美な、ちょっと自分自身に酔っている気さえしなくもないこのフレーズが、著者とこの本の性格を端的に表している。人間とは何かという問いに答えが得られないというのはいいだろう。その通りだ。しかしそれでも、目標はあくまでも到達するためのものであって、目標を追いかけること自体が目的になってしまつては、本末転倒なのである。お金は何かに使うために稼ぐものであって、お金を稼ぐことそのものが目的化してしまうと、バブリーな拝金主義者ということになる。人間への生物学的アプローチも、「人間とは何か」に若干なりとも(到達ではなく)近づくための手段であつて、目的ではない。ここを取り違えると、マッドで素朴な自然主義信奉者と非難されてもいたしかたない。Matt Ridleyは、ほとんどその位置にいる。

これについて、訳者があとがきで述べている意見に、まったく賛成する。我々の持っている価値観や倫理観の根拠は何か、そこをこそ、明らかにしてほしい。明らかにできなくても、言及してほしい。Ridleyの本には、その視点がない。彼らが進化論的な見方と齟齬しているのなら、なぜそうなのか、その溝をどうやって埋めるのか。そういったことにこそ、人間の生物学的知見が活かされるべきだと思うのだ。

もっとも、政治的正当性と科学的事実がかみ合

わない場合には科学的事実を明らかにしないほうがよい場合もあるという訳者の意見 (p.470) には賛成できない。政治的正当性と科学的事実を二者択一のように取り扱うべきではないと思うし、前者を優先させるべきだとは思わない。

いつもは練達の腕前で鮮やかな翻訳ぶりが目につく訳者も、今回はあまり丁寧な仕事ぶりではない。こなれていない訳文が目につく。それから、

索引の人名の順番は何とかならなかったのか。ファーストネームの50音順に並んでいるのだ！「エドワード・ウィルソン」は「エ」の項を、「マーゴ・ウィルソン」は「マ」を引かなければいけない。では、「V・C・ウィン＝エドワーズ」はどこに出ているか。答え：「英数字」の項。いくらなんでもひどすぎる。
