

# NEWSLETTER

No.28

---

## 目 次

学会誌目次	2
学会誌和文抄録	2
第14回大会ラウンドテーブル報告	5
お知らせ	19
ミニシンポジウム報告	20
行動学諸分野の紹介	29
書 評	36
会員異動	42

### 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 FAX. 075-753-4113  
E-mail: ima@ci.zool.kyoto-u.ac.jp  
(振・01050-5-1637)

## 『Journal of Ethology Vol. 14 No. 1』 目次

Cerda, X. · J. Retana · S. Carpintero : <i>Cataglyphis floricola</i> (膜翅目 アリ科) のカーストシステムと社会的レパトリー	1
小林 朋道 : シベリアシマリスによる対ヘビーモビングの生物学的機能 II モビング個体自身にとっての利益	9
Cloarec, A. : ミズカマキリの発生過程における行動パターンの変化	15
小汐 千春 : ウスバツバメ <i>Elcysma westwoodii</i> (鱗翅目、マダラガ科) の繁殖行動 II メスの配偶戦略	21
西村 欣也 · G. C. Jahn : アズキゾウムシに寄生する 3 種の単寄生蜂の性の産みわけ : 寄主の質と局所配偶者競争による性比の変化	27
山根 明弘 · 土肥 昭夫 · 小野 勇一 : ノネコ <i>Felis catus</i> のオスの交尾行動、求愛ランク、および交尾成功について	35
上田 薫利 · 和田 恵次 : ヒメヤマトオサガニ (甲殻類、スナガニ科) における個体間そうじ行動	45
井口 恵一朗 : 未成熟アユの競争能力における性差	53
Eberhard, W. G. · S. J. Kariko : <i>Macrohaltica jamaicensis</i> のメスの体内および体外の両方でおこる交尾行動	59
<b>短報</b>	
植竹 勝治 · 矢用 健一 · 岡本 隆史 : 育成仔牛における聴性脳幹反応 (ABR) と他覚聴覚閾値測定	73
河野 和明 : スンクス <i>Suncus murinus</i> の攻撃行動に及ぼす隔離飼育効果の検討	77
工藤 起来 · 山根 爽一 : アシナガバチ属 <i>Polistes</i> のハチ (膜翅目 : スズメバチ科) によるアリ忌避物質の塗布行動はアリの捕食圧の影響を受けるのか?	83

## 『Journal of Ethology Vol. 14 No. 1』 和文抄録

***Cataglyphis floricola* (膜翅目 アリ科) のカーストシステムと社会的レパトリー**

Cerda, X. · J. Retana · S. Carpintero

*Cataglyphis floricola* は、イベリア半島南部産のアリの一種である。その特徴の中で最も目立つのは、花卉(花びら)を集めて主要な栄養源とするところである。そのカーストシステムはワーカーの単相的多型に基づいており、短期間のサイズの変化によって表される。女王とワーカーの間に

も、わずかに多型がある。ワーカーのレパトリーの中で確認された行動の数は40あるが、花卉の輸送と消費に関するものを除けば、他種のアリのレパトリーに比べて特に変わったものはない。女王のレパトリーは、不活発な割合の高さと、社会的相互作用における受け身的な行動の点で、より上の亜科の他のアリ類の女王のものと同様である。

[訳:事務局]

## シベリアシマリスによる対ヘビーモビングの生物学的機能 II モビング個体自身にとっての利益

小林 朋道

「モビングをする個体自身にとってモビングは利益になるかどうか」という観点から、シベリアシマリスの対ヘビーモビングの機能が実験的に調べられた。実験I:ヘビが留まっている木箱の前にシマリスを導入できる装置をつくり、ヘビが木箱の中から出てきた時シマリスにモビングを行わせ、モビングを受けたヘビの反応を調べた。その結果、1) 殆どの試行において、シマリスのモビングを受けたヘビは木箱の中に後退した。2) 1匹のシマリスにモビングを受けたときより、2匹のシマリスにモビングを受けたときの方が、ヘビが木箱の中に後退するまでの時間は短かった。これらの結果は、モビングがヘビに対し威嚇効果をもっていること、そして威嚇の効果は複数個体によるモビングの方がより大きいことを示している。実験II:野外の大きなケージ内で、シマリスを大きなヘビと小さなヘビに一定時間モビングさせ、モビング前後のシマリスの行動を比較した。その結果、1) "尾振り"の頻度がモビング後には顕著に増加し、その増加はヘビを取り去った後も長時間持続した。2) "尾振り"の増加は、大きなヘビをモビングした後の方が、小さなヘビをモビングした後より顕著であった。これらの結果は、シマリスがモビング時に、ヘビについての有用な情報を得ていることを示唆している。得られた結果を総合して「モビング個体自身についての利益」が考察された。

## ミズカマキリの発生過程における行動パターンの変化

Cloarec, A.

ミズカマキリ、*Ranatra linearis* L. (半翅目、タイコウチ科)の胚段階以後の成長過程において、行動パターンの変化を解析した。記録された行動パターンは、静止、遊泳、くねり行動、足の振動、振り返り行動、呼吸前浮上、呼吸、呼吸後沈降、グルーミング、摂餌行動(捕食、前肢の運動、摂食)であった。対応する行動の因子分析の結果、幼虫の行動と成虫の行動の差が顕著であった。*Ranatra linearis* L.では胚段階以後の成長過程で欠落する行動はなく、繁殖行動を除いては成虫で新たに発達

する行動はなかった。幼虫では呼吸行動とグルーミングが活発であり、成虫では運動が活発であるのが特徴であった。また幼虫の全ての段階で、グルーミングは呼吸行動とくねり行動に関係があったが、摂餌行動とは関係がなかった。[訳:事務局]

ウスバツバメ *Elcysma westwoodii* (鱗翅目、マダラガ科)の繁殖行動 II メスの配偶戦略

小汐 千春

ウスバツバメ *Elcysma westwoodii* のオスは、しばしば1匹のメスに多数集まって交尾しようとする。オスがメスに集まるための要因の1つは、メスがオスを拒否する傾向であると思われる。野外観察の結果、求愛時間、交尾時間、および卵の受精の有無の間に関係があることがわかった。求愛が短時間で交尾に至った場合は、その後、長時間交尾し、メスはその日のうちに受精卵を産み始める。それに対して、求愛に長時間かかった場合は、交尾時間も短く、産卵もうまく行われなかった。この現象は、オスの活性に違いがあるためであると思われる。より“授精力のある”オスは、短時間しか交尾しないオスに較べて、より早く交尾に至ることができ、より長く交尾を続け、卵を授精させることができる。メスは、オスを容易に受け入れないことで、このようなオスを選んでいるのかもしれない。このような、“メスの受動的配偶者選択”は、オスの密度が高いところで機能すると思われる。ふつう長時間の交尾は、メスが産卵を開始するまで続けられる。

## アズキゾウムシに寄生する3種の単寄生蜂の性の産み分け: 寄主の質と局所配偶者競争による性比の変化

西村 欣也・G. C. Jahn

3種の単寄生蜂 *Dinarmus basaliss* (Pteromalidae), *Anisopteromalus calandrae* (Pteromalidae), *Heterospilus prosopidis* (Braconidae) の雌が、アズキゾウムシの幼虫・蛹に産卵する卵の性比の操作について調べるための実験を行った。局所的配偶競争と寄主の質を性比操作の要因と考えた。寄主の日齢(9日齢~16日齢)を寄主の質の指標とした。局所配偶者競争のレベルを変えるために、産卵雌の個体数を操作した(1雌、10雌)。そして

産卵された卵の性比の変化を調べた。局所配偶者競争と寄主の質に対する羽化した子どもの性比(雌の割合)の変化は、3種の蜂で定性的に一致した。寄主の日齢がすすむほど性比は上昇した。寄主の日齢が9日齢から13日齢の間、性比は寄主の質の変化のみに反応した。成長が止まった14日齢から16日齢の寄主では、局所的配偶者競争の要因によって性比が変わった。高齢の寄主における局所的配偶者競争の要因による性比の変化は、種によって異なった。局所的配偶者競争が激しくなる10雌の処理区では、3種の性比は一致したが、局所的配偶者競争のない1雌の処理区では、3種の間で性比は異なった。

### ノネコ *Felis catus* のオスの交尾行動、求愛ランク、および交尾成功について

山根 明弘・土肥 昭夫・小野 勇一  
福岡県、相ノ島のノネコ *Felis catus* 個体群において、発情メスをめぐるオスの闘争能力、求愛時のランク、および交尾成功に影響を与える要因についての研究を行った。発情メスをめぐる闘争においては、体重の重いオスほど有利であり、発情メスへの求愛においても、体重の重いオスほど交尾に有利なポジションを独占し、また実際に交尾成功も高かった。このことは、オスの体重が求愛成功および交尾成功を決定する1つの重要な要因であることを示す。この島に生息するノネコは、ゴミ捨て場を中心としたエサ場グループ (Yamane et al. 1994; Izawa et al. 1982) を形成している。オスは自分のグループからはなれ、他のグループに属する発情メスに求愛することがある。しかし、訪れた先のグループでは、自分よりも体重の軽いオスとのメスをめぐる闘争にも負け、求愛時のランク、交尾成功ともに、自分のグループ内にいる場合と比べ著しく低下する。このことは、オスのロケーション (自分のグループ内にいるかどうか) や求愛するメスのカテゴリー (自分の属するグループの発情メスかどうか) も、オスの求愛時のランクや交尾成功に影響を与える要因であることを示す。

### ヒメヤマトオサガニ (甲殻類、スナガニ科) における個体間そうじ行動

上田 薫利・和田 恵次  
潮間帯泥底に生息するスナガニ科の1種、ヒメヤマトオサガニは、同種他個体の甲や歩脚に付いている泥などを摂餌するそうじ行動を示す。このそうじ行動は、そうじ個体の近づき方、そうじに要する時間と回数から、long cleaning と short cleaning に類別できた。long cleaning は、雄または雌が、自分より体サイズの大きい雄または雌に対して行うのに対して、short cleaning は、主として雄が、自分より小さい雌に対して行った。long cleaning の頻度は、季節的にも経日的にも大きな変動を示さなかったが、short cleaning は、季節的・経日的に waving display と相関する変動を示した。long cleaning の後には、被そうじ個体は、自分自身の巣穴へもどる場合が多かった。long cleaning の直前・直後には、そのそうじ個体は、主に基底上の摂餌行動を示したが、short cleaning の場合は、直前にそうじ個体が waving display を頻繁に行った。また、つがい形成の直前に、雄が雌に対して short cleaning を行う場合も見られた。これらのことから、long cleaning は、そうじ個体の摂餌に、一方 short cleaning は求愛に関連していることが推察される。

### 未成熟アユの競争能力における性差

井口 恵一郎  
アユは未成熟期に摂餌なわばりを形成し、なわばり個体はなわばりを持たない個体よりも良好な成長を示すため、個体間の体サイズ変異は大きい。雄と雌で繁殖成功におよぼす体サイズの効果が異なるとき、食物の獲得競争において雌雄は異なった振る舞いをするのが予想される。ここでは、閉鎖系における2個体間の対戦実験を通して、未成熟個体の食物獲得能力を検討した。対戦の勝者は敗者を攻撃することによって、より多くの食物を摂取することができた。同性間の対戦において、競争における大型個体の優位性が認められた。ところが、異性間の対戦においては、雌が勝者になる割合が高く、大型の雄が打ちまかされることもしばしばあった。一定の成長量獲得に関わる損益が両性間で異なる場合、未成熟期であっても、性



特異的な摂餌戦略が発達することが示唆された。

### *Macrohaltica jamaicensis*のメスの体内および体外の両方でおこる交尾行動

Eberhard, W. G. · S. J. Kariko

*Macrohaltica jamaicensis*の交尾行動は、メスの体内および体外の両方でおこる、複合的で比較的紋切り型の一連の事象を必要としている。交尾の多くでは、単に不完全な精子の輸送しか起こって

ない。交尾中や交尾後にオスが行う、交尾のための求愛行動 (copulatory courtship) のうちのいくつかは、精子輸送の特別な段階と堅実に同調している。この同調は、交尾のための求愛行動に、より深く入ることを許す筋肉 (bursal muscles) をゆるめたり、精包を放棄する前に精子輸送を許したりという、メスの体内の重要な反応を引き起こす (起こらないこともある) という働きがあることを示唆している。 [訳: 事務局]

## 第14回大会ラウンドテーブル報告

### 人間行動と進化

—欧米での展開と日本における研究の方向性—

長谷川 真理子 (専修大・自然科学)

長谷川 寿一 (東京大・教養)

神戸でのラウンドテーブル (1995年12月3日。於: スペースアルファ神戸。参加者約60名) は、「人間行動と進化」キャンペーンと自称する試みの出発点であった。以下にそのキャンペーンを始めにいたった経緯を簡単に説明し、ラウンドテーブルの報告を記しておきたい。

「内外格差」という言葉を耳にするようになって久しいが、動物行動学においては、ヒトを対象とした研究ほどその格差が大きい分野はほかにないのではないかと近年痛感するようになった。企画者のひとり (MH) は『性選択と利他行動』『赤の女王』という2冊の翻訳活動を通じ、欧米の研究者が人間の行動や精神の進化に本腰で取り組みだしたと感じていたが、さらに大きな転機となったのは、昨年カリフォルニア大学、サンタバーバラ校で開かれた 'Human behavior and evolution society (HBES)' の第7回大会に参加したことだった。友人の M. Daly 氏 (同学会元会員選出会長) と M. Wilson 氏 (同現会長) からの強い誘いを受けての初参加であったが、はたしてそこでの熱気はこれまで参加したどの国内外の学会で受けたものよりも強烈なものだった (注1)。比較的小規模 (参加者約400名) であるにもかかわらず、今世紀後半を代表する進化生物学者 (G. C. Williams, R. Trivers, R. Dawkins ら) が顔をそろえ、

心理学、人類学、考古学、経済学、言語学、倫理学、文学、法学、医学など広く人文・社会科学からも集まった研究者たちと同じテーブルで 'human animal' の行動進化について論じていた。「進化」というたった2文字が、これほどまでに異分野の研究者たちを引き付けるとは、わが国では想像もできないことだった。ウィルソンの『社会生物学』からちょうど20年がたち、日本においてもヒト以外の動物行動研究では新しいパラダイムがほぼ完全に受容され、本学会の成立などみられるようにこの分野はそれなりの隆盛を果たした。が、その一方で、国内のヒトを対象とした研究はといえば、いぜんとして研究者の層は非常に薄く、人文・社会科学系に対して与えるインパクトはほとんど感じられない。むしろ「人間社会生物学」という語のもつ響きは、「いかがわしさ」「さわらぬものにたたりなし」といったものにさえ通じるものがある。しかし、ジャーナリズムやポップ・サイエンスにおいては、「利己的遺伝子」を売りにした一般向け書物や「遺伝子に操られたあなた」流のコピーは氾濫する一方である。進化に対する一般人の無知の上に、安易な生物決定論が流行し、それをチェックする専門家が不在 (皆無ではないが) である、という状況がこの5年ほど続いている。

といった背景のもと、このラウンドテーブルで

は、企画者が海外の研究動向の紹介と基本的な研究の視点について話題提供を行った後、かなりの時間をフリー討論にあてた。話題提供の内容については、参加されなかった会員の方にもその一端を知っていただくために、ここでも簡単に述べておこう。

まず、海外の動向について。動物行動学の代表的なテキストの1冊である Alcock の 'Animal Behavior' ではすでに (少なくとも手元にある) 1984年の第3版以降、その最終章が人間行動の進化にあてられている。行動生態学の標準テキスト、Krebs & Davies (eds.) 'Behavioral Ecology' の第3版 (1991年) では、はじめて Human behavioral ecology に1章が割かれ、それを受けるかのように、1994年の国際行動生態学会でもこの章の著者の M. Borgerhoff Mulder が基調講演を行った。学会活動ということでは、上述の HBES の発足が 1988 年である。HBES は Ethology and Sociobiology 誌を数年前より学会誌とし、さらに来年度より誌名を Evolution and Human Behavior と改題する予定である。他の専門誌としては 1990年に Human Nature 誌が創刊された。このような動きは急なようにも見えるが、欧米では 70年代後半の社会生物学論争以降、着実に人間研究に関する理論的検討と実証的な研究が積み重ねられ、それが 80年代後半以降、実りの季節を迎えたといえよう。中でも、80年代に Harvard 大学に籍をおいた L. Cosmides (発音はコスマイズではなくコスミデス) と J. Tooby の若いカップルは、ヒトを fitness maximizer としてではなく、adaptation-executor としてとらえなおすことにより、精神、心理活動の進化研究に道を開いた。彼らは HBES のコアメンバーであるだけでなく、1992年には「進化心理学」と呼ばれる領域のパラダイム宣言ともいえるテキスト 'Adapted Mind' を Barkow と共に編集し上梓した。この2人が職を得た UC サンタバーバラ校は、今日、進化心理学派の拠点校であり、大学院の専門教育コースも開設されている。一方、より伝統的な行動生態学的方法論を用い、歴史資料や狩猟採集民社会における適応度を調べ上げる研究も盛んで、ケニアの遊牧民を対象に調査した Borgerhoff Mulder や歴史上の専制政体と繁殖成功の関係を浮き彫りにした L. Betzig がその代表者であろう。また、1980年代後

半から、Aldine 社から刊行されているモノグラフのシリーズでは、Daly & Wilson の殺人研究など人間行動と進化に関する質の高い個別研究がまとめられている。全体としてみて特徴的な現象のひとつは、Sociobiology という言葉が表舞台から少しずつ姿を消しつつあることである。HBES の電子会議のやりとりの中で、ある若手研究者は、社会生物学者と名乗ることは人文社会系研究者との交流において自殺行為にも等しいので、自分は決して用いないと書き込んでいたが、そこまで極端でないにせよ、この領域が拡張していく過程で、「人間行動と進化」「進化と人間行動」「進化心理学」といったより一般的な (汚れの少ない?) 名称が使われるようになった点は注目される。そこにはもちろん、たんに処世的理由だけではなく、人間研究ではダイレクトに子の数を測るだけではない現象 (独身僧侶、自殺、自己犠牲など) が多くあり、個体群生態学との連携を強調した伝統的社会生物学の学問規定にはそぐわないという立場も反映されている。

また、70年代の社会生物学論争の時代には進化的・適応論的アプローチから一歩距離を置いていたような人文社会系研究者からの接近が著しいことも近年の特徴である。上にあげた Cosmides は心理学の中心テーマのひとつである演繹的推論研究に適応論的アプローチを導入し、「裏切り者発見」に特化した思考バイアスがあることを示した。言語心理学者の S. Pinker は、人の言語はそれ自体適応的な「本能」であると言いきり、普遍生成文法を発見しながらも進化生物学的考察を拒んできた Chomsky よりはるかに適応論的な主張を展開している。その他、伝統的な人文科学領域である芸術学や文学の中からも進化理論を踏まえた研究が生まれつつある (Human Nature 誌に特集号あり)。

つぎに、人間行動の進化を考える枠組みについて。進化を論じる以上、行動においてもその遺伝的基盤を論じるのは当然だが、生物学者であれば誰もが了解するように、遺伝か環境かという単純な二分法はまったく意味をなさない。近年の進化生物学の人間観は、環境要因をむしろ積極的に説明変数として取り込もうとしている。人間活動の特徴である文化的多様性も学習機能も適応の産物であると考えれば、文化対生得という旧来の対立

を蒸し返さなくてもすむ。ただし、先にも述べたように、適応度を最大化させる道筋は非常に多様なので、人間の適応研究はヒト以外の研究でなされるような単純な適応度の測定だけではすまない。人間は（他の動物にしても）「適応度の最大化」「できるだけ多くの子を残すこと」といった究極目標を達成するように行動するわけではなく、「暖をとる」あるいは「我が子を守る」といった至近目標を通じて適応していく。したがって、Toobyらの例を借りれば、「卵に塩をふると、どのように適応度が上昇するか」という設問より、むしろ、「ヒトの塩に対する進化的好みの機構はどう説明されるか？ その機構は生理的要求とどのように対応するか、またはそのような好みが進化してきたと考えられる更新世時代の塩の獲得可能性とどのように合致しているのか？」と問うことに意味がある。進化心理学者たちは、狩猟採集時代にあたる更新世をヒトの進化環境として想定し、更新世の

ヒトのこれに対する適応が、現代にも引き継がれていると考える。もちろん、この考え方にも異論はあり、議論はまだ始まったばかりとも言える。

しかし、ヒトの特殊性を恐れるあまり、ヒトを棚上げにしてしまつては、進化生物学という学問が貧弱なものになってしまう。ヒトを扱うのはもちろん困難なのであるが、これから、さまざまな分野の英知を結集して問題に取り組んでいきたいと思っている。このラウンドテーブルは、そのような気運を日本の動物行動学会に高めるための第一歩の役割を果たそうとしたものである。今後の、若い研究者諸君の積極的参加を願っている。

(注1) 学会報告は、長谷川寿一(1995)「遺伝」10月号、長谷川寿一(1996)「児童心理学の進歩1996年版」、J. ホーガン(1995)「日経サイエンス」12月号を参照。

## 動物行動の記述：観察者と対象、どちら側の話か？

右田 正夫\*・郡司 ペギオ幸夫(神戸大・理)\*文責

5人の講演を基に討論が行なわれた。以下、その要旨を紹介する。

細馬氏(滋賀県立大)は文化人類学のように観察対象が人間である場合には、観察者が対象に影響を与えざるを得ない状況が生ずることを指摘した。これは、観察方法に対象とのコミュニケーションが含まれるためであるが、こうした状況は再評価されている。(筆者注：こうした再評価は自然科学ではなされ得ない。つまり、観察者の主観が歓迎されることはない。)

加納氏(清風高)はバラタナゴの繁殖行動の観察から得られた解析の結果を報告した。バラタナゴは二枚貝に産卵するが、その産卵形態にはナワバリ雄が雌を誘導してきて産卵が行なわれるペア産卵と、多数個体が同時に産卵するグループ産卵等がある。ここにナワバリ境界の可変性が認められるが、その変化過程を記述するにあたり、ナワバリ雄の行動を受動行動(ナワバリへの侵入者に対する追い払い行動など)と能動行動(ナワバリ

の境界を越えての追い払い行動など)等に分けた。各行動の時間間隔とその頻度とを両対数でプロットすると近似的に傾きが-1となり、いわゆるジップの法則に従うことがわかった。この結果は以下の望月の報告と併せて考えられる。

郡司は近似過程(動物個体による刺激同定過程に対応付けられる)のモデルによるシミュレーションの結果を報告した。任意の系の時間発展のシミュレーションでは、ある時刻の系の状態が確定されねばならない。これを実際の動物に当てはめるなら、実数の状態変数を有限桁の数で近似することになる。近似が特定の桁で確定する(個体による観測過程が無視できる)場合と確定されない場合(これを観測の効果と呼ぶ)について、生成される時系列のパワースペクトルをとると、後者において $1/f$ ノイズが現われた。

望月(神戸大)はイトヨのナワバリ行動に関する実験を行ない、時系列データを解析した結果を報告した。イトヨは雄個体が営巣地の周りにナワバリを形成する。水槽内にイトヨの雄2個体と巢

材を入れておくとナワバリが形成される・・・phase-A。次に巣を人為的に破壊し既存の境界に交わるように硝子板を挿入し、巣材を phase-A における相手のナワバリ内かつ硝子板の手前側に置く。しばらくしてから硝子板を取り除く・・・phase-B。更に新しいナワバリ境界が形成されたところを phase-C とする。各 phase の個体の向き（他個体の方を向いている時を基準とする）のパワースペクトルをとると、phase-B に限って  $1/f$  ノイズが見いだされた。各 phase での個体の行動であるが以下のような違いが見られた。phase-A,C: 専ら自分の巣に対して fanning している（＝ナワバリ境界の安定期） phase-B: 他個体の方を向く頻度が相対的に高いが向きの分散は大きい（＝同不安定期）。

右田はヒラメの定位行動に関する実験結果を報告した。複数のヒラメを水槽で飼育すると、隣接する個体と向きを揃える傾向が見られた。互いに離れた個体間の定位には相関がなく、定位のトレンドは局所的なものであった。ところが水槽の底に方向性をもつパターンを敷くと、定位は隣接個体のみならず離れた個体とも相関をもっていた。このことから、パターンが隣接個体同士の定位において特定の基準として働いたことがわかるが、

一方で水槽全体の定位のトレンドは時によって異なり 2 通りの背反するものが見られた。パターンは定位の基準として使われてはいたがその効果は一意でなかったことがわかる。これは個体による環境刺激の同定が不定であるにも関わらず、観察者がそこに何らかの位相を導入するとき、行動の不定さが同一環境における行動の多様性として現われることの一例であると考えられる。

一般に、動物個体が環境に応じて行動様式を変化させることは自然選択で説明される。そこでは行動様式の変異を評価する環境は先行的に確定されている。ナワバリ行動を例にとるなら、「個体にとって最適なナワバリのサイズはどれだけか？」といった議論において、ある境界をもってナワバリ防衛の利得と損失の収支が計算されるが、こうした考えは加納氏のいう「能動行動」の如きものを無視するものである。もちろん受動/能動の区別をより精密にすることはできるが、任意の精密化レベルにおいて個体の能動的な行動は出現するはずである。すなわち、個体自身による「観測の効果」は排除できず、観察者と対象個体の視点は混同され続ける。今回発表された解析結果はこうした状況の自然科学的再評価であると思う。

## 雌の多回交尾の進化

「雌の多回交尾—何が問題なのか？」

安井 行雄（北海道大・農）

すでに何度も指摘されてきたことだが、現在までに多くの動物において、配偶行動と mate competition の研究が行われてきたものの、その大部分は雄の立場に焦点を当てており、雌の立場についてはあまり研究努力は注がれてこなかった。それは本質的に雄の配偶行動というものは派手なディスプレイや色彩、激しい闘争などによって非常に目立ち研究しやすいのに対して、雌の配偶行動というのは受動的で、あまり特徴をつかみづらいということに起因していたようだ。しかし性選択における good genes や sexy son のモデルが実際の動物を使った検証の段階に入り、female choice の実証研究が飛躍的に増えてきた現在、交

尾行動の研究も雌からの視点、雌の利益に関する議論を含まないとあまり高く評価されない時代がやってきている。mating system の研究テーマのなかで、雌の多回交尾に関しては例外的にかなり早くから、雌にとってどういう利益があるのか、なぜそれが進化したのかという議論が行われてきたが（Walker 1980, Thornhill and Alcock 1983）、実証研究は多回交尾に伴って起こる雄間の精子競争に集中してきた。しかしながら現在では、雄間競争の典型的な例であると思われてきた精子競争ですら、雌の mate choice の手段として進化したという観点から研究されるようになってきた。今回の筆者のラウンドテーブルでは、辻和希氏という強力

なパートナーを得て、この古くて新しい雌の多回交尾の問題について、活発な議論を巻き起こすことを目的とした。交尾に対する interest が雄雌で非対称であるということは、基本的には性差の進化、性的二型の進化に関する Trivers (1972) の議論から理解される。すなわち多くの動物において、精子は卵よりもはるかに小さいので、精子を大量生産することは卵を大量生産することよりもはるかに安上がり（決してタダではないが）であり、したがって雄の適応度は配偶子の生産能力よりも生涯に獲得できる配偶者数によって制限される。一方雌の適応度は配偶者数にはほとんど影響を受けず、もっぱら自身の卵生産能力によって制限されている。雄が多回交尾をする（したがる）理由はこのことから容易に理解できるが、多くの昆虫のように雌が1回の交尾から得た精子を体内に貯蔵することによって生涯にわたって受精卵を産むことが可能な動物において、あるいは多くの monogamous な鳥類のように雌がつかい相手1羽から1繁殖シーズンに必要な精子を得ることができる動物において、雌が実際に多回交尾をしている理由を、雌の立場から説明することは難しい。（なおここでは、多回交尾 multiple mating とは雌が複数の雄と交尾することを指し、同じ雄と繰り返し交尾することを意味する繰り返し交尾 repeated mating とは区別している。繰り返し交尾の進化自体も興味深い関連テーマであり、レビューも存在する [Hunter et al. 1993] が今回は触れない。）そのうえ多回交尾は雌にとって、毎回の交尾に要する時間のロス、交尾中の捕食の危険、性病の感染の危険などのコストを伴うと考えられる。ではなぜ雌は多回交尾をするのだろうか。

ラウンドテーブルではまず、これまでに提出されてきた仮説を一覧し、最近の実証研究の例を示した。それからよく採り上げられる仮説のなかで、遺伝的多様性説とか genetic bet-hedging とか、ちょっと考えれば reasonable に見えるがよく考えれば理論的な難点を含んでいるものについて概念的に洗いなおしてみた。それから筆者自身の研究の話（理論+実証）をした後で辻氏にバトンタッチした。

これまでに提唱されている仮説を Halliday &

Arnold (1987) にしたがって分類すると表1のようになる。雌が雄から直接的あるいは間接的な利益を受けているのかどうか、あるいは非適応なのかというところが焦点である。

表1

直接的利益（その世代で雌の繁殖成功を高める）

1. 雄が交尾の際に雌に栄養物を提供している。
2. 複数の雄と交尾すれば雄が子育てを手伝ってくれるかもしれない。
3. 雄からの sexual harassment を減少させる。
4. 社会グループ内で雄間競争がその社会を分裂させようとする影響を軽減する。
5. どれかの雄が不妊である可能性に対する hedge となる。
6. 精子の消耗を補う。
7. 精子の長期貯蔵に起因する aneuploidy（染色体数の異常）のような遺伝的欠陥に対する保険となる。

間接的利益（遺伝的利益）

8. 遺伝的に多様な子孫を作る。
9. Good genes を得る。

非適応

10. 雄に働く交尾頻度を増やす選択の雌雄の遺伝相関を通じた間接的效果。

ではこれらの仮説のそれぞれに伴う問題点を簡単に述べてみよう。まず2については、雌はつかい外交尾 (extra-pair copulation; EPC) をすることによってつかい外雄の parental care を期待するわけであるが、これは常につがい雄の desertion (子育ての放棄) の危険を伴っている。つかい雄にせよつかい外雄にせよ自らの confidence of paternity の低下に伴って care の程度を（それぞれの立場での意志決定関数にしたがって）減少させるなら、雌が子供のために得られる care の総量はこの関数に依存する。すなわち1匹の雌が2匹の雄と交尾したとき、それぞれの雄が雌を独占できた場合の半分しか care をしないのであれば、雌は何の利益も



得ない。それどころか、もしつがい雄が雌のEPCの可能性が少しでもあれば大幅にcareを減少させ、つがい外雄がそれを補えるくらい働いてくれない場合は雌にとって多回交尾は不利になる。またこの仮説はそもそも雄がparental careを提供する種にしか当てはまらない。4の仮説は、ライオンやチンパンジーの社会に見られるように雌がひっきりなしに多数の雄と交尾すると、1回の交尾が受精・出産につながる確率が非常に小さくなる。するとそのほとんど受精につながる見込みのない1回の交尾機会をめぐって、雄は他の雄と争わなくなり、グループが平和に保たれるというのである。しかしながら雄どうしが血縁者である場合にはこのような機構がなくても血縁選択によってもグループの平和は保たれうるし、また根本的にこの仮説はグループで生活している種にしか当てはまらない。6の精子の不足説は多くの動物で実証データが得られており、もっともらしく思われるが、問題点はなお残されている。もし雌が精子を補給するために多回交尾をしているなら、(1) 実際に精子が枯渇するはるか以前に再交尾が起こっている (e.g., Arnqvist 1989) のはなぜか、(2) なぜ雄は十分な精子を射精するように進化しないのか (そうすれば受精を独占できる)、(3) 精子の不足によって多回交尾が進化したのか、それとも何らかの理由で多回交尾が進化してから (精子の貯蔵にコストがかかり、かついつでも精子が補給できるので) 雌が精子を長期貯蔵しないように進化したのか、といった疑問に答えなければならぬのである。(3)の問題は特に深刻である。ある種の昆虫では、雌の受精嚢から貯蔵精子に栄養が供給されていることが知られている (Davey and Webster 1967) が、もし貯蔵の必要がなければこのようなコストを伴う貯蔵能力は失われてしまうであろう。Ridley (1988) は合計123種の文献データから、野外で一回交尾の種は実験的に多回交尾させても産卵数・受精率ともに増えないが、野外で多回交尾の種では雌が産卵と受精をフルに行うのに多回交尾が必要であることを示したが、これはそれぞれの種においてこのような実験操作に適応的に反応できる表現型の可塑性が進化の過程で失われていることを意味する。多回交尾種を無理矢理1回交尾にとどめたり、1回交尾種を無

理矢理多回交尾させたりする操作実験において上記のような結果が得られたとしても、多回交尾が精子が足りないために進化したことの証拠にはならないのである。多回交尾と精子の貯蔵能力の消失のどちらが先に進化したのかを知るためには、系統発生情報を加味した比較法による分析が必要となる。1の栄養の供給説は、雄が交尾時に雌に餌を与えたり、栄養価の高い精包を与えたりして雌の生存率やfecundityを高めてくれるので再交尾に応じるというものである。しかしながら多回交尾が産卵数の増加につながったとしても、(1) 雄が渡すmaterialは卵形成や雌の体の維持に使われる種類のもの (タンパク質等) か、それとも(2) 卵形成を刺激するような生理活性物質 (catecholamines, DOPAなど) なのか明らかでない場合が多い。(1)の場合、雌の多回交尾は一つのforaging strategyとして理解できるが、(2)の場合、雌は雄に栄養供給を依存してはおらず、自前の栄養を使っていることになる。栄養の供給説が多回交尾の進化を説明できるのは(1)の場合のみである。また(1)の場合でも後述のヤドリダニのように雄の提供する栄養以上に多回交尾でfecundityが増加する種も知られている。(2)の場合には、雄に合成できる生理活性物質をどうして雌は合成できるように進化しなかったのか。なぜコストをかけて交尾してまで雄に依存しているのかという疑問が生じる。また何らかの理由で多回交尾が進化してから排卵のタイミングを合わせるなどの目的でこのような卵形成制御機構ができたかすると、卵生産のための栄養は十分にあっても雌は産卵できなくなるだろう。ここでも精子の不足説と同じ表現型の可塑性の二次的な消失が問題となるため、実験的に多回交尾をさせて産卵数が増えたとしても栄養の供給説を証明したことにはならない。

10の量的遺伝理論による非適応仮説はHalliday & Arnold (1987) によって提唱されたもので、(1) 交尾したがる傾向に関する雌雄に共通の(量的な) 遺伝的基盤が存在する、(2) 雄の交尾したがる傾向にはpositiveな選択圧が働くが、雌ではneutralなあるいはnegativeな選択圧が働き、前者のほうが後者より強い、(3) したがって雄の交尾回数増加に相関した遺伝的反応として雌の交尾回数も増える、というものである。この仮説はSherman &

Westneat (1988) によってすぐさま批判され、現在まで論争が続いている (Arnold & Halliday 1988, Cheng & Siegel 1990, Gromko 1992, Arnold & Halliday 1992)。ショウジョウバエやニワトリを用いて一方の性の交尾回数に選択をかけ他方の性の反応を見る検証実験も行われたが、一貫した結果は得られていない。論争の焦点となっているのは交尾回数を決める遺伝基盤が雄と雌で共通であるかどうかである。多回交尾が雌にとって costly なら雌雄の遺伝相関を壊すような変更遺伝子が選択され、交尾傾向の遺伝基盤が雌雄間で分化するだろうという批判や、交尾行動や mate choice に用いられる cue が雌雄で全く違うので、同じ遺伝基盤を持っているとは考えがたいという批判も行われた。それに対する Arnold と Halliday の反論は、交尾傾向の遺伝基盤に働く突然変異が雌雄間の分化を抑制し、またこれまでに行われた選択実験では雌雄間の遺伝相関を検出することは難しく、より洗練された breeding design が必要であるなどといったものである。この仮説は実験的に検証可能な予測を提出した点では評価できるが、その検証方法の妥当性が問題となり、量的遺伝学のプロでもなければおいそれと実験できなくなってしまった。検証の試みは現在停滞しているように見える。

### 遺伝的利益について

今回の筆者の発表でいちばん力を入れたのが遺伝的利益に関する部分であった。また mate choice の遺伝的利益が (実際の生物においてどの程度普遍的であるかどうかとは別に) 理論的な課題として多くの研究者の興味を集めたのと同様、多回交尾の進化においても遺伝的利益は主要な課題となっている。多回交尾の遺伝的利益は大きく分けて「遺伝的多様性の獲得」と「good genes の獲得」の2つの観点から検討されてきた。

### 遺伝的多様性説

遺伝的多様性説は多数の雄と交尾することによって1雄と交尾するよりも遺伝的に多様な子供を作ることができ、予測できない環境の変動にあってもクラッチのなかのどれかは生き残る確率が高いというものである。この仮説に関する言及は、多回交尾の実証研究の論文には頻繁にでてく

るのだが、引用されている文献は Williams (1975), Parker (1984), Walker (1980) など古いものばかりで、きちんとした総説や数式で検討されたモデルが存在しない。このようにきちんとした議論が乏しいのは、基本的にこの仮説が有性生殖の進化の議論をそのまま借用してきているだけで、それ自体の理論的検討が行われてこなかったことに原因があると思われる。ほとんどの実証研究の論文では、Results までで直接的利益 (雄からの donation) や Good genes 説が検討され、Discussion の最後で遺伝的多様性説の可能性を示唆するという構成が取られているのが、この説のうさんくささを示しているように思える。遺伝的多様性説はいつも消去法的に最後に残されるのだ。この仮説の問題点はまず第一に、通常の2倍体生物においては減数分裂によって1雄の作り出す精子プールのなかにも大きな多様性が生み出されることである。例えばヒト ( $2n=23$ ) の場合、染色体の交差・転座がなくとも $2^{23}$ 通りの精子が作り出される。一方雌が作り出せる卵の数ははるかにこれより少ないのだから、再交尾で新しい精子を得ても前の精子を捨てるだけのことで遺伝的多様性は全く増加しない。1雄の精子プールには一遺伝子座当たり最大で2つの対立遺伝子しか存在しないのだが、進化生態学が問題とする多くの生活史形質はポリジーン支配の量的形質なので複数の遺伝子座の対立遺伝子の組み合わせにより大きな多様性が得られるのだ。第二に、たとえ多回交尾が子世代の遺伝的多様性を高めることができるとしても、これは同時にクラッチ内の血縁度を下げ sib-competition の増加につながるのだから、必ずしも母親にとって有利だとは限らない (これは特に血縁選択説との関係で社会性昆虫では重要である→女王の多回交尾の問題については辻氏のレビューを参照)。なお雄が単数体の動物では雄が作り出す精子プールは遺伝的に同一なので、この仮説は働きうる (ミツバチの女王が2倍体雄の出現を防ぐために多回交尾をするという話はこれに当たるといわれることがあるが、これは後述の bet-hedging に該当するので問題点はそちらを参照)。種間比較によって2倍体種では1回交尾が多く、単倍数性種では多回交尾が多く進化したという傾向でも得られればこの仮説は一般性を持つことになるだろう



が、そのような分析はまだ行われていない（多分結果はネガティブかむしろ逆だろう）。遺伝的多様性説を検証しようとする実証研究はこれまでにいくつも行われてきた。遺伝的多様性説では good genes 説と異なり、雌は次世代にどのような形質が有利になるかを予測できないのだから、何らかの属性（体サイズ、FA 等）の形質値が大きい雄であれ、小さい雄であれ受け入れるはずである（Birkhead and Møller 1992, Ligon and Zwartjes 1995）。あるいは Watson (1991) のように、雌はクラッチ内の形質値を一様分布（このとき最も多様性が高い）させるために、集団中で低頻度の属性を持つ「ユニーク」な雄にその頻度から期待される以上に受精を割り当てるはずだと予測する研究者もいる。Birkhead and Møller (1992) はツバメにおいて、Watson (1991) はクモの一種においてこれらの予測を検証したが、いずれも事実と合致しなかった。一方、Ligon and Zwartjes (1995) は野鶏の雌が一般にとさかの大きな雄を選好するが、何回も交尾する間にはかなりの頻度でとさかの小さい雄とも交尾することから遺伝的多様性説の予測を検証したと主張しているが、これも雌の assessment error の結果に過ぎないのかもしれない、またとさかの小さな雄が有利になる環境が現実中存在することが示されない限り、しよせんこの仮説の核心にせまることはできない。結局、遺伝的多様性説の検証は多回交尾によって多様な子孫が生まれることだけでは不十分で、より本質的には多回交尾で生まれた子供に適応度のコンポーネントに関する遺伝子型×環境相互作用が見られることによらなければならない。すなわち次世代に直面しうる環境の array の様々な位置に子供たちを配置し、ある子供（遺伝子型）はある環境では適応度が高いが、別の環境では低い、しかし別の子供は前者の環境では適応度が低く、後者の環境では高いということを実証しなければならない。なぜならばどの環境でも適応度の高い遺伝子型があるならば、これは good genes 説を検証したことになってしまうからである。もちろん子孫が遺伝的に多様であっても中立的変異では無意味である。異なる個体群の間での遺伝子型×環境相互作用に関しては実証データが蓄積されつつあるが、クラッチ内でそれを検出するのは相当困難ではないかと思われる。そも

そもただか full-sib が half-sib になったくらいで、遺伝子型×環境相互作用をクラッチにもたらすほどの多様性を生み出すことができるだろうか。

### good genes 説について

この仮説は雌が以前の配偶者よりも遺伝的に優れた雄と出会ったときに、交尾して受精を割り当てるということで、female choice の一手段として多回交尾を捉えているといえる。その特殊な形が多回交尾 = bet-hedging 説である。

### 多回交尾 = bet-hedging 説

多回交尾は bet-hedging として機能しているという主張がしばしば行われてきた。雌が雄の遺伝的優劣を正確に判定できない場合、雌は good genes を持っている可能性のある複数の雄を選んで、両賭けをするというのである（表1の仮説5と7も基本的にこれに含まれる）。個体が戦略を決定するに当たって、その戦略を採用したときの return の期待値になるのが適応度の平均値だが、この平均値は算術平均（相加平均）であるべきか、幾何平均（相乗平均）であるべきかというところで、bet-hedging の考え方が重要になる。適応度の世代内平均は算術平均で、世代間平均は幾何平均で求められる。なぜならばごく稀にでも適応度が0となる世代があれば、その戦略を支配する遺伝子はそこで絶滅するからだ。各世代が直面する環境が不規則に変動する場合、特定の環境タイプに特殊化した戦略（遺伝子）の適応度は世代間で大きく変動し、世代間幾何平均が小さくなるが、特殊化の程度の小さい戦略は世代間であまり適応度が変動しないので、世代間幾何平均は小さくならない。同じ世代間算術平均値を持つ2つの戦略のうち、世代間バリエーションが小さいほうが世代間幾何平均が大きくなるので進化的に有利であるというのが bet-hedging の考え方である。さて、多回交尾 = bet-hedging 説はそもそも（生活史進化で議論されているような）bet-hedging に該当するのだろうか。雌個体あたりで適応度を考えると、一回交尾ではある雌が good male と出会ったときには高得点、bad male と出会ったときは低得点だから適応度の世代内雌間バリエーションは大きくなるだろう。一方、多回交尾では good genes と bad genes が1雌のクラッ

チ内で平均されるから適応度の世代内雌間バリエーションは減少するだろう(交尾相手が無作為抽出されていれば、適応度の世代内平均値は多回交尾と一回交尾で変わらない)。しかしこれは世代内バリエーションの場合であり、bet-hedgingの進化要因である世代間バリエーションにおいて一回交尾と多回交尾で差があるということではない。遺伝子あたりで適応度を考えると、一回交尾遺伝子は、good maleと交尾した雌から(多く)作られた分とbad maleと交尾した雌から(少なく)作られた分が世代内で平均されるので、結局、次世代に伝えられる遺伝子のコピー数は多回交尾遺伝子と同じである。したがって多回交尾はそのままでは「適応度の世代間バリエーションを減らし、それによって幾何平均を増やす戦略」であるbet-hedgingにはならないことになる(Parker 1984, Knowlton and Greenwell 1984)。結局、多回交尾が一回交尾よりも有利になる状況は、集団サイズが有限であることからくる確率論的過程(遺伝的浮動)に求めなければならない。すなわち、一回交尾雌は多回交尾雌に比べて買うくじの数(配偶者数)が少ないので、個体群全体をカバーできず、実際の雄の頻度分布よりも偏ったサンプリングをする可能性がある。集団サイズが小さいとくじを買う雌の数が少ないので、たまたまある世代で全ての一回交尾雌がbad maleと当たり、別の世代ではgood maleと当たるようなことが起こり、世代間バリエーションが増える。一方、集団サイズが大きくなるとくじ運の悪い雌だけとか、良い雌だけという状況が起こりにくくなるので、世代間バリエーションは減っていくだろう。生活史戦略の進化などでよくでてくるbet-hedgingの議論では、世代間バリエーションが大きくなるのは、環境の予測できない変動によって、特殊化の程度の強い戦略をとった全個体が、ある世代では有利に、ある世代では不利になるからで、これは集団サイズとは無関係である(密度非依存過程)。一方ここで展開した多回交尾=bet-hedgingのメカニズムは密度依存性という新たな仮定を組み込まないと働かないので、より特殊なタイプのbet-hedgingだと考えなければならない(筆者はこのlogicを密度依存性bet-hedgingと名づけた)。また世代が不連続というのも根本的な条件である。多回交尾=bet-hedging説は、不連続世代の個体群において、ラン

ダムドリフトが働くような小さな集団に限って有効であるということになる。また攪乱の多い環境で、個体の遺伝的屬性に関わらず毎世代少数個体だけが生き残れるというようなハードな選択が働いている状況ならランダムドリフトと同じ効果があるだろう。

### Sexy sperm と Good sperm

結局、一回交尾雌も多回交尾雌も雄を識別する能力が同じくらいで、同じ確率でエラーを犯し、多回交尾雌が受精を全ての配偶者に均等に割り振るのであれば、密度依存性bet-hedgingのような特殊な仮定をおかないと多回交尾はgood genesの獲得確率を増加させない。やはり何らかのsire selectionのメカニズム、すなわち交尾相手のなかからgood maleに偏らせて受精させるメカニズムが必要である。そこでSexy sperm modelとGood sperm modelがでてくることになる。Sexy spermというのは、Harvey & May (1989)によるverbal modelをCurtisinger (1991)が2遺伝子座4対立遺伝子モデルを作って分析したときにつけた名であるが、このアイデア自体はParker (1970)あたりも考えていたようだ。この仮説は以下の3つのプロセスからなっている。

- 1) 多回交尾に伴って雌の体内で精子競争が必然的に起こる
- 2) 雄の精子競争能力に遺伝的基盤がある
- 3) 精子競争力を強める遺伝子が選択的に息子に伝わるため、多回交尾雌は息子の高い受精成功率を通じてより多くの孫を得ることができる

一見してこれはWeatherhead & Robertson (1979)のSexy son仮説のアナロジーであることが分かる。Curtisinger (1991)の分析によれば、精子競争能力の強い雄の精子が多回交尾雌の卵を優先的に受精するため、精子競争能力を強める遺伝子Aと多回交尾の遺伝子Bの間に連鎖不平衡が生じ、BはAへのhitchhikingによってある程度まで増加することができるが、A遺伝子が平衡に達する(固定する)と連鎖不平衡は維持されなくなるので、それ以上Bは増えることができない。もし多回交尾に

コストが伴うとBは最終的には消失し、多回交尾は進化できないことが示された。これは古典的な Sexy son モデルがコストを伴う雌の配偶者選好性を平衡において維持できなかったのと同じ状況である。Sexy son モデルに関してはその後 Pomiankowski et al. (1991) によって雄の sexual ornament に biased mutation を仮定すれば働きうる事が示されており、この結果を多回交尾の進化に流用した議論も行われている (Keller and Reeve 1995)。しかしながら雄の ornament に生じる biased mutation がいまだ実証されない仮定であるのと同様、精子競争能力に及ぼす mutation の影響は仮定の域を出ていない。

Good sperm モデル (Yasui in press) はその名から想像できるとおり Good genes 仮説のアナロジーである。この仮説は以下の仮定を置いている。

- 1) 雌の多回交尾は雌の適応度を減少させる一方で雄間の精子競争を激化させる。
- 2) 精子競争により多くの resource (i.e., materials, energy and time) を投資することができる雄がより多くの卵を受精できる。
- 3) 一般生存力の強い雄ほど余裕があるので精子競争に多くの resource を投資することができる。

仮定2と3から雄の精子競争能力はその生存力と同一の形質として扱うことができるので、Good sperm モデルは雌の交尾回数と両性共に発現する一般生存力の2形質を含む量的遺伝モデルとなる。1回交尾雌の卵は生存力が低くそれゆえ精子競争に弱い雄も(精子競争がないので)受精可能であるのに対して、多回交尾雌の卵は生存力が高い雄が優先的に受精することになる。この精子競争の非ランダム受精プロセスから生存力と雌の交尾回数の間には正の遺伝相関が生じてくる。生存力を減少させる biased mutation が生存力の相加遺伝分散を維持するので、雌の多回交尾は多少のコストがあっても進化的平衡において維持される。雌は多回交尾を通じて生存力と精子競争能力を高める good genes を得ることができるのである。精子競争能力が生存力とは別の遺伝基盤を持つ場合には

モデルを3形質に拡張することができ、前者が後者の増加関数であれば定性的には同じ結果が得られる。モデルの仮定の妥当性に関しては、雄の精子競争能力がその生存力の影響下で決定されていることは十分にありうることだと思われる。また突然変異のほとんどが生存力に対して有益よりもむしろ有害な影響を及ぼすことは周知の事実である。さらに突然変異バイアス以外にも異なる選択圧にさらされている他個体群からの移入や host-parasite coevolution (Red queen 仮説) が生存力の相加遺伝分散を維持すると仮定すれば、コストのある多回交尾を進化させることが可能である。

### ヤドリダニにおける Good sperm モデルの検証

ラウンドテーブルの最後には、堆肥中に生息する捕食性ヤドリダニ類の一種 *Eugamasus fimetorum* (Berlese) を用いた Good sperm モデルの検証実験の結果を述べた。ヤドリダニの雌は多回交尾をすると寿命は変わらないのに産卵数が1回交尾のときの5倍にも増加する。しかしこれは精子が枯渇する前に再交尾が起こること、およびアイソザイムの遺伝マーカーを使った実験で、多回交尾のなかの一雄としてならたくさん受精できる例があるのに、一回交尾では常に産卵が少数で停止してしまうことなどから精子の不足では説明できない。同様に精包1個より卵1個のほうがはるかに大きく、精包の栄養を全て卵生産にまわしたとしても産卵数を5倍にも増やせるとは到底考えられないので、栄養の供給説も妥当ではない。前述したように、これらの仮説は多回交尾種において、1回交尾をさせる実験操作に適応的に反応できる表現型の可塑性が失われている場合には、実験的に検証することは困難である。例えば good sperm をはじめとする何らかの適応的理由で多回交尾戦略が固定したあとで、(すでにヤドリダニの out-group であるマダニ類で知られているように) 精包に含まれる生理活性物質が卵生産を継続させる鍵刺激として使われるようになったとしたら、1回交尾では十分な数の精子を得ていたとしても産卵できなくなるわけである。そこで今回やった実験では、複数の雄個体と交尾させた雌 (multiple mating group, 以後MM) と同じ雄個体と何度も交尾させた雌 (repeated mating group, 同RM) を比較するこ

とにより、good sperm processがこの種で働いているかどうかを検証した。RMでは雌は卵生産継続の刺激を得るという意味では多回交尾であるが、雄から得る遺伝子という意味では1回交尾なのである。雄間に少数個体を用いた実験で検出できるほどの遺伝的な善し悪しが必要なので、実験直前に野外から採ってきた野生型個体と精子競争実験のために選抜し、6年間累代飼育した近交系(F系)を用いた。good sperm processが働くならば、RMではgoodな雄と交尾した雌はhigh quality offspringを生むが、badな雄と交尾した雌はlow quality offspringを生むことになり、雌間の平均値は低くなるだろう。一方MMでは交尾相手にbadな雄が混じっていても、goodな雄がより多く受精するので、平均値は高くなると予想される。この実験の結果、RMとMMとでは、後者において娘の寿命が有意に長くなった。また母親の産卵数と寿命にはRMとMMの間で有意差がなく、雄の栄養の提供が雌に直接的利益をもたらさないことは明らかである。息子に関しては寿命に有意差はなかったが、これは労働力と容器の不足により、子世代の寿命の測定を単独飼育で行うことができず、誕生日ごとに3雄3雌のペアの状態であgingしたため、雄間の闘争が寿命を縮めたからだと思われる(2雄がすぐ死んでしまい、1雄だけ長生きするパターンが多かった)。雌どうしはこのような闘争をせず、雄からも攻撃されないの、雌には影響が出なかったのだろう。この結果は、Sexy spermモデルでは説明できない。なぜならばSexy spermの場合、雌が雄から得る利益は息子の高い受精成功率を通じて孫の数が増えるということだけであり、娘の寿命が延びたということは説明できないからである。

最後に、コストを伴う雌の多回交尾を進化させる代表的な条件を簡単にまとめておく。現在のところありそうなのは、

- 1) 直接の利益(雄の栄養の供給、sexual harassmentの回避など)
- 2) 密度依存性bet-hedging(不連続世代・小集団・攪乱環境)
- 3) Good Spermモデル(生存力と精子競争能力の

正の遺伝相関、生存力と交尾回数の正の遺伝相関、生存力に有害な突然変異)

である。sexual harassmentの回避(表1の3)というのは、しつこく交尾をせまる雄を退けつづけるコストよりも、受け入れるコストの方が低い場合には交尾した方がましだというもので、「積極的な雄、受動的な雌」という古典的な概念の範疇を出ていないものの今なお十分にありうることだと思われる。ここで注意しておかなければならないのは、これらの進化条件は相互に排他的ではなく、同時に働くこともありうるという点である。これらのなかでは1)が最も重要かつreasonableであろうと思われる。性選択の理論と同様、雌の多回交尾も遺伝的利益が最大の問題であったため、多くの研究者が直接的利益の検出を早々と打ち切って遺伝的利益の(いいかげんな)話をしたがる傾向があったかもしれないし、また直接的利益は時に検出することが困難な、微妙なものであることも多いだろう。しかし我々はまず直接的利益の検出に最大限の努力をささげる必要があると考える。そしてその上でなおそれが見出されない場合には密度依存性bet-hedgingやGood Spermモデルが役に立つことがあるかもしれないと考えている。

最後になったが、この研究の遂行上いろいろな人にお世話になった。特にGood spermモデルの作成に関しては高田壯則、山村則男、巖佐庸、秋元信一の各氏に一方ならぬご教示をいただいた。また何よりもラウンドテーブルという機会を与えて議論の相手をしていただいた辻和希氏に感謝したい。

#### 引用文献(代表的なもののみ)

- Birkhead & Møller (1992) Sperm Competition in Birds. Evolutionary Causes and Consequences. Academic Press.
- Curtsinger (1991) Am. Nat. 138: 93-102.
- Halliday & Arnold (1987) Anim. Behav. 35: 939-941.
- Harvey & May (1989) Nature 337: 508-509.
- Hunter et al. (1993) TREE 8: 21-26.
- Keller & Reeve (1995) Adv. Stud. Behav. 24: 291-315.

Knowlton & Greenwell (1984) In : Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems. pp. 61-84. Academic Press.

Parker (1984) In : Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems. pp. 1-60. Academic Press.

Ridley (1988) Biol. Rev. 63 : 509-549.

Thornhill & Alcock (1983) The Evolution of Insect Mating Systems. Harvard Univ. Press.

Walker (1980) Am. Nat. 115 : 780-799.

Yasui (in press) Am. Nat.

## 「多回交尾の進化」

辻 和希 (富山大・理)

適応という視点で動物行動を切る行動生態学も定着した感がある。しかし、学問の宿命からテーマの先鋭化・特殊化が進み、基本視点を共有しながらもどんな生物を実際の研究対象とするかで検討すべき仮説や、興味、常識がしばしば大きく隔たり、研究者間で互いに話が通じないことがある。今回のラウンドテーブルは、社会性昆虫の研究者集団と単独性動物の研究者集団のあいだのディスコミュニケーションが企画の契機にあった。これが単なる私たちの勉強不足や材料への馴染みの薄さによるものなら救いがあるが、もしそうでないとしたらこれは事件だ。我々は幸か？不幸か、互いに違う土俵＝パラダイムに進んでしまったのか。現時点で可能であるなら、何が不理解の原因か、考え方の何が違うのか、少なくとも確認する必要を感じ、この企画を行った。

配偶行動は多くの研究者に共通する興味の対象であろう。扱う動物が異なる研究者の間の視点や認識の違いを浮き彫りにするには絶好に違いない。そこで、中でも古くから議論されている「雌がコストを伴う多数回交尾を行うことがあるのはなぜか」に焦点を当て、今回のラウンドテーブルを開いた。このテーマを選んだ理由は他にもある。最近、目から鱗の落ちる思いがする新学説に2つ出くわしたが、それがどちらも雌の交尾回数の進化を扱ったものだったからだ。ひとつは性選択の文脈から出てきた安井行雄氏の good sperm モデルによる多回交尾の進化説で、もうひとつが血縁選択理論の文脈から湧き出た、Koos Boomsma の女王と雄のコンフリクト説である。前者については、ご本人に自説の解説をお願いすると同時に、前提

となるこれまでの雌の多回交尾研究史と問題の所在をレビューしていただいた。後者については、筆者がボームスマの説の紹介と同様の総括を及ぼすながら試みた。

### 多回交尾と社会進化

以下は私の話の要点である。不妊のカーストを持つ真社会性の進化の説明に、ハミルトンの血縁選択説と、アレクサンダーの親による操作説が2大対立仮説としてあることは皆さんご存じだろう。しかし、これは「もはや決着済みで歴史的な価値しかない議論では？」あるいは、「生態学や行動学の学説に良くあるように確固たる答えは出なくても議論の熱はとうに冷めてしまったのでは？」と、お考えの読者も多いのではないか。実は、この対決は、社会性昆虫研究のメインストリームのひとつとして手を変え品を変え、今日まで延々とホットな議論が続いているのだ。そして、後で書いたようにアリやハチの交尾様式の進化に関する新仮説として現在蘇っている。

女王(雌)が複数回交尾をするとき、以下のコストを相殺する利益の説明が必要である。

- 1) コロニーの血縁度が低下するという社会性昆虫特有のコスト
- 2) その他、単独性種にも共通するコスト

しかし、長らく社会性昆虫の研究では、この対象動物グループに特有の(1)以外に注意が払われることは滅多になかった。すなわち、血縁度の低下は社会的結束を脅かすのではないか、本来ワーカーとなるべき個体が独立したり、コロニー



に留るとしても自ら繁殖を試みるようになるのではないか、という疑問である[実は、この直感に反して、女王が複数の雄と交尾していると、逆にワーカーの産卵の進化は抑えられる、という文脈の話も、ラウンドテーブルでは行ったが、話が複雑になりすぎるので触れない]。しかし、こういう大ざっぱな見方でなく、(2)も含めて複雑に絡み合った現象をひとつひとつ整理していけば、これまで想像もできなかった進化の実体が浮き彫りになるというのが今回の話の粗筋である。

まず、Hamilton (1964) 以後の研究史を追って見よう。

### 黎明期 (繁殖成功度の研究 : 70年代から80年代初期)

ハミルトンの論文が発表された後、それに応える形で「原始的な真社会性」、すなわちカーストが形態的に未分化で雌成虫は状況次第でワーカーにも女王にもなりうる、アシナガバチなどの種で雌の繁殖成功度を実測し、ハミルトンの式 ( $br-c > 0$ ) を満たしているか検討する試みが幾つか行われた。しかし、ある種においてハミルトンの規則を満たすかどうか判断できたとしても、それだけでは後に提出された親による操作説を否定する事は原理的に困難だった。また、型どりの集団遺伝モデルを用いずに提出されたハミルトンの予測を、集団遺伝モデルで確認する理論的作業もこの時期に多数行われた。

さて、雌の複数回交尾は実際アリやハチにしばしば観察され、多女王制と並んで当初から血縁選択説のアキレスけんであったが、まともな研究は性比に関する理論が整理され、遺伝マーカーを用いた研究が本格的に始まる後の時代まで待たねばならない。

### 転換期 I (集団性比の研究 : 70年代後半から80年代)

膜翅目でなぜ社会性が進化しやすかったのか、そして今なお多くが維持されているのか。それは血縁選択が親による操作か。この答えをだすため、まったく新しい視点を導入し研究の流れを変えたのは、Trivers & Hare (1976) である。彼等は、計

測しやすい性比に着目した。ハミルトンの3/4仮説が正しければ、真社会性膜翅目の性比は、ワーカーにとって最適となる雌:雄=3:1になっているはずだ。それに対して、女王がワーカーを操作しているなら女王にとって最適の1:1の性比が実現されているに違いない。この予測ならデータで白黒つけられるようである。またこれにより、これまでとは異なり、女王とワーカーの分化が著しく両者が区別しやすいアリなどの「高度真社会性種」も、実証の舞台に躍り出た。アレクサンダーらもワーカーによる性比制御がなくても雌に片寄せた性比は血縁雄による雌の奪いあい (local mate competition; LMC) で説明できると反論したが (Alexander & Sherman 1977)、アリの実証研究からは血縁選択説が有利であった。しかし、「投資という抽象的なものを何で実測すればいいのか」という泥沼の問題が提示され、さらに、特に高度真社会性種において「血縁選択と親による子の操作ははたして対立仮説たりうるか」という疑念もたびたび出され、次第に対立軸はぼやけていった。

### 転換期 II (80年代後半から90年代中盤)

厳密な投資比が測れなくても、コロニー毎の性比の定性的な違いに注目すれば、血縁選択説が予測する「ワーカー好み」の投資が実現されているか判断できるといっだしたのはボームスマとグラフィン (Boomsma & Grafen 1990, 1991) である。たとえば、単女王制で、女王が1回交尾と2回交尾のコロニーが集団に混在する場合、前者は3:1よりさらに雌を多くする、すなわちほとんど雌ばかり生産するのがワーカーにとって最適となり、逆に後者 (2回交尾女王のコロニー) では、ほとんど雄ばかり生産するのがワーカーの最適戦略であると予測される。つまりコロニー毎に見れば最適な性比が2極に割れると予測される。この予測なら、投資比を測らなくても雄雌の数だけ数えればいいので便利である。後に、この予測に『どんピシャ』の例がヤマアリの仲間で見つかった。実際、大概のアリ種においてコロニー毎の性比はこのように大きく割れるのである。しかし実は、LMCが原因でも性比は割れることもあり、その事例も最近示された。こうなると多数の事例研究を積み上げて両者の相対的重要性を判断する必要が出てきた。さ

らに、もっと本質的な批判がデビッド・クエラーにより出された。ボームスマとグラフェンの説に立てば、雌（女王）は交尾の際のちょっとした努力により、自分の好み通りにワーカーを動かすことができる。すなわち集団平均より多くの雄と交尾すれば、ワーカーと利害が一致し好みの性比（雄のみ生産）を実現できるのだ。しかるにボームスマとグラフェンの説が正しければ、雌の交尾回数は平均よりもより多い方へ多い方へと限りなく進化するはずである。しかし実際には雌の多数回交尾は社会性膜翅目では稀な現象である。これは上のストーリーが全部誤っていることの証拠ではないか（Queller 1993）。この批判により、議論は振りだしに戻ったかに見えた。

#### これからのテーマ：女王とワーカーのコンフリクト

Boomsma (in press) は、血縁選択とワーカーによる性比のコントロールが働いているにもかかわらず、雌の多回交尾の進化が阻止される新メカニズムを考えた。その前に、ほぼ同時に出されたレビューでボームスマとラトニエックスは、雌による多回交尾は稀であるという事実認識の訂正を行っている。雌の多数回交尾それ自体は普通に起る現象なのだが、精子の使われ方まで考えた有効交尾回数で見ると、殆どのアリやハチは実質1回交尾となっているというのが真実らしいのだ。つまり、ふつう雌は複数の雄と交尾するが、精子はそのうち1個体のものしか使われれないというわけである（Boomsma & Ratnieks in press）。さて、これらを全部説明するため、ボームスマは雄の立場を考えた。血縁選択説と分断性比の理論がもし正しければ、以下の重要な予測が演繹される。女王が平均より多くの雄と交尾すると、相手の雄の精子は繁殖虫生産のためには使われなくなる。なぜなら、そのようなコロニーではワーカーの性比制御により雄ばかりが生産されるからだ（単数倍数性の膜翅目では、雄は母女王の産んだ未受精卵から生まれる）。これは雄に対して強い選択圧になる。結果、なるべく多数の雄と交尾したがる雌の誘いに対して、できるだけ注意深く相手を見極める「禁欲」が雄側に進化するとボームスマは考えた。なぜなら、雌の誘いにも雄が簡単に乗り、

複数の雄の精子が雌の体内で混合されてワーカー生産に使われると、ワーカーはたぶん姉妹ワーカーの“顔触れ”から『母は多回交尾』と判断し、繁殖虫を生産する時には雄ばかり作ってしまうからだ。したがって、血縁選択が正しければ、社会性膜翅目（ハチやアリ）では一般に

(1) 雌は多数回交尾をしたがるが、雄はどちらかといえば選択的・禁欲的になるだろう。これは普通の動物とは逆である。

(2) 雌は交尾経験を隠したが、雄は交尾後雌にフェロモンを付けるなどして、自分が交尾した事実を後からその雌に接近する他雄に対し宣伝したがるだろう。

(3) 雌は複数雄の精子を混合したが、雄はそれを好まないだろう。精子置換ができれば雄にとって最善だが、それが不可能な場合、精子結束(sperm clumping)、交尾経験雌と交尾した雄の禁欲(精子を少ししか出さない。これでワーカーを一回交尾だと欺く)が進化するだろう。

(4) 個体群の雌当たりの平均交尾回数と精子混合の割合に正の相関が生じるだろう（これも単性動物の傾向とは逆だ）。という予測が立つ。

以上の理由から、交尾行動の研究が社会進化の仮説に決着を付けるべき、最新のテーマとなったのである。ただし、上の仮説をアリ・ハチ一般に適用可能と見なすには問題がある。ミツバチ属、ハキリアリの仲間、クロスズメバチの仲間では真に有効な多数回交尾が見られるからだ。これらでは、女王と雄の対立の均衡が破れたのか、とすればそれはなぜか。あるいはこのグループでは血縁選択説が予測するコンフリクトなど始めから重要でなかったのか、が理論的課題である。ボームスマ自身はこの説明に赤の女王説をあげている。さてここで、女王とワーカーの対立という構図は、本質的に正しいのだろうか。女王と雄のあいだのコンフリクトとその決着は、ワーカーが産まれる前に終了している。ワーカーはこれに直接関与できない。いわば蚊帳の外である。現実的状况からは、まず、交尾の場面で将来自分たちの子となるワーカーを味方につけ操作しようとする親たちの闘争が終わった後、のちにその結果を受けてワーカーが自らの判断で投資を決定するのだろう。この場合、ワーカーによる性比のコントロールが立



証されたとして、社会行動全般を見た場合、誰の意思が反映されているのか。むしろ父と母の対立が社会構造（性比や交尾回数、巢内血縁度）を決定するのに主要な対立軸で、ワーカーによる投資制御が母女王の利害と対立するという現象は2次的に付随するだけという解釈も成り立つ。また、交尾回数の進化自体は、安井氏の解説のように、主に性選択の文脈から提出された諸仮説がこれ以外にもあり、同時に検討せねばならない。我々社会性昆虫研究者は、ハミルトンから30年以上経て、血縁選択説vs親による操作説の第3ラウンドに突入した。そこは回り道してたどり着いた単独性動物研究者と共通の土俵である。

多分、上の筋書も当日の話もあまりに要約された内容なのでフォローしきれない事もあると思う。これはひとえに話題提供者の私の責任だ。しかし今回パートナーとなっていた安井氏との討論で、各々の分野では当面の課題に違いがあるものの、適応という共通の土俵に立っているということを確認できたし、時間をかけ討論すれば理解が進み良い刺激になるという確信を持った。社会性昆虫研究者と単独性動物の研究者の意思疎通の困難さは、(1)社会性昆虫の独特の生活史の複雑さ、(2)社会性昆虫研究は相対的にマイナーな分野にもかかわらず、研究者がその複雑さ面白さをやさしく解説することを怠っていたこと、(3)お互いに、当面の対象以外に好奇心が薄れが

ちであること。しかし、違う道を来ながら配偶行動の研究で出会った今日、これまでのような材料に縛られた発想はやがて無意味になるだろう。この出会いを有効に使い、あえて一歩踏み出してこれまであまり勉強してこなかった知識を吸収し、なにか新しいことをやってやろうという意思を持つ研究者が成功するのではないかと思う。(2)に関しては、私自身、機会があるたびに実践するつもりである。実際、ラウンドテーブルの後、このネタで現在まで2回トークをしているのだから。あと10回くらい繰り返せば皆に感動が伝わるかな。

#### 引用文献

- Alexander, R.D. and Sherman, P.W. (1977) *Science* 196: 494-500.  
 Boomsma, J.J. (in press) *Proc. R. Soc. Lond. B*.  
 Boomsma, J.J. and Grafen, A. (1990) *Evolution* 44: 1026-1034.  
 Boomsma, J.J. and Grafen, A. (1991) *J. Evol. Biol.* 3: 383-407.  
 Boomsma J.J. and Ratnieks, F. (in press) *Tran. R. Soc. Lond.*  
 Hamilton W.D. (1964) *J. Theor. Biol.* 7: 1-16, 17-52.  
 Queller, D.C. (1993) *Am. Nat.* 142: 346-351.  
 Trivers, R.L. and Hare, H. (1976) *Science* 191: 249-263.

## お し ら せ

公開シンポジウム「認知・言語の成立(仮題)」

日時: 1996年10月22日(火)・23日(水)

場所: 朝日ホール、千代田区有楽町2-5-1

Tel. 03-3284-0131 (入場無料)

主催: 第11回「大学と科学」公開シンポジウム組織委員会

問合せ: 京都大学霊長類研究所、行動神経部門  
小嶋祥三

Tel. 0568-63-0551

Fax. 0568-62-9552

E-mail: kojima@pri.kyoto-u.ac.jp

\* 日本動物行動学会は後援団体になっています。

# ミニシンポジウム報告

## 社会システムの数理解析

—サル社会・ヒト社会—

京都大学総合人間学部 1995年12月15, 16日

社会システムの進化という問題は、動物行動学と社会学の境界領域として今後大いに発展が期待される領域である。今回は、サル社会における順位制の問題、ヒト社会における秩序の形成や文化進化といった問題を扱う若手の研究者に、最近の知見を紹介していただいた。

### 霊長類における優劣関係の進化

松村 秀一 (京都大・霊長研)

霊長類では、個体間に優劣関係が存在し、集団内に直線的な優劣順位序列が見られる場合が多い。本研究ではこうした優劣に関する行動の進化やその種間における差異を、ESSモデルを用いて説明することを試みる。

#### 1. 霊長類における優劣関係の特徴

ニホンザルのように集団で生活する霊長類で見られる優劣関係には、次のような特徴がある。まず、特定の二個体間の勝敗は一方向的である。主として劣位個体が優位個体との争いを回避して退却することが多く、結果として野生状態では資源をめぐる直接的な闘争はまれとなっている。

次に、劣位個体といっても常に弱い個体であるとは限らない。身体の大きさから言えば相手より大きくて、実際に闘争したら勝てそうな個体が、「劣位に甘んじている」場合も多く見受けられる。

ニホンザルの場合ではメス間の順位は家系によって決まることも知られている。これは優劣関係が単に1対1の対戦の結果として定まっているのではないことを示唆している。また、上位のオスと結び付いたメスが優位になるといった現象からも、個体間の連合関係が重要であることがうかがえる。

#### 2. 優劣に関連した行動の進化モデル

こうした優劣関係の進化に対する従来の考え方は、「群れ内部での闘争頻度を下げ個体の共存をはかるために順位制は進化した」とするものであつ

た。このような「集団の利益」にもとづく考え方に対して、社会生物学の立場に立つ研究者は「各個体は高順位を目指して競い合っている」「高順位個体ほど繁殖成功率が高いはず」である、と考えている。しかし、実際のデータからは順位と繁殖成功率との相関は必ずしも得られていない。

これらの考え方では、優劣関係や優劣順位そのものが進化することが前提となっているが、実際に遺伝によって継承されるのは個体の行動であり、進化するのは優劣に関係する個体の行動である。そこで以下では、優位劣位という非対称性を組み込んだタカ・ハトモデルを構成することによって、優劣関係にかかわる行動の進化について考察を試みる。

まず、戦術として「タカ」「ハト」「報復」の3つを考える。タカは相手に攻撃を仕掛ける戦術、ハトは待機して相手がタカなら逃げ出し、ハトなら資源を折半する戦術、報復は相手がタカならタカ戦術をとり、ハトならハト戦術をとる条件つき戦術である（報復同士では資源を折半するものとする）。

次に、優位劣位を闘ったときの勝率の違いとして表現する。すなわち、優位個体と劣位個体が闘ったときに優位個体が勝つ確率を $q$ 、劣位個体が勝つ確率を $1-q$ であると仮定する。 $q$ は通常0.5より大きいと考えられるが、優位個体が必ずしも強い個体であるとは限らないことを考えると、 $q < 0.5$ の場合もありうると考えられる。

以上のモデルにおいて、資源の価値を $V$ 、闘争

のコストを  $c$  とし、さらに自分と相手との優劣関係は即座に分かるものとして ESS を求めると次のようになる。

(1)  $q$  が 1 に近いときは、『優位のときタカ、劣位のときにハトをとる』戦略（「優劣肯定」戦略）が ESS。

(2)  $q$  が 0.5 に近く、闘争のコスト  $c$  が資源の価値  $V$  より小さいときは、『優劣にかかわらずタカをとる』戦略（「けんか」戦略）と、『優劣にかかわらず「報復」をとる』戦略（「怒らせたらこわい」戦略）が ESS。

(3)  $q$  が 0.5 に近く、 $c$  が  $V$  より大きいときは「優劣肯定」戦略、「怒らせたらこわい」戦略、および、『優位のときにハトをとり劣位のときにタカをとる』戦略（「ひねくれ」戦略）が ESS。

これらのうち、実際に闘争が発生するのは「けんか」戦略が ESS の場合のみである。すなわち、両者の力の差が大きい、または闘争のコストが高い場合には、争いを回避する戦略が ESS であることが分かる。

また、「ひねくれ」戦略は Maynard Smith らがいう逆説的な ESS にあたるものだが、闘争のコストが高い場合には、強いほうが争いを避ける戦略も ESS となりうることを示している。

### 3. モデルの応用—マカカ属における優劣スタイルの種間差—

最近の研究によると、マカカ属のサルはメス間

の優劣関係が「きびしい」種（ニホンザルなど）と「ゆるやかな」種（ムアモンキーなど）の 2 つのタイプに大別できることが明らかとなってきた。筆者は 1990 年以來、「ゆるやかな」タイプに属するムアモンキーの野外観察を行っているが、その優劣関係の特徴としては、敵対的交渉の頻度は高いが激しくない、敵対的交渉がしばしば双方向的となる、社会的寛容性が高く、非敵対的接近や毛づくろいの頻度が高い、血縁者びいきが見られない、といった点をあげることが出来る。

こうした優劣関係における「きびしさ」の違いをもたらす原因については、生態的条件の違いなどいくつかの仮説が提出されているが、今回のモデルからは「きびしい」優劣関係は「優劣肯定」戦略者によって集団が構成されている状態、「ゆるやかな」優劣関係は「怒らせたらこわい」戦略者によって集団が構成されている状態、に対応している可能性が示唆される。

一般にマカカ属では、系統的に古いと考えられる種が「ゆるやかな」優劣関係をもつ傾向があり、新しいと考えられる種で「きびしい」優劣関係が観察される。このことから次のような仮説が考えられる。すなわち、

『マカカ属の祖先種は「怒らせたらこわい」戦略をとっていたが、種分化の過程で別の ESS である「優劣肯定」戦略への移行がおこった。優劣関係における 2 つのタイプは、こうした歴史を反映している。』

## 相続される「状態」における適応度概念の拡張と社会性動物への応用

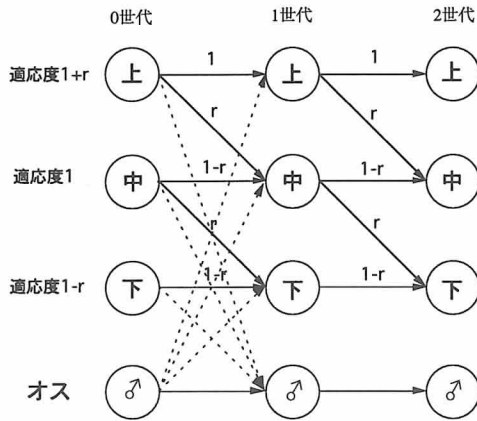
蔵 琢也（京都大・理）

ニホンザルやアカゲザルでは母親の群れ内での順位が娘の群れでの順位に決定的な影響を与えることが知られている。そして、高順位のほうが低順位よりも様々な資源がえやすく、平均的な子供の数が多く期待される。このような社会では、娘が母親の順位を相続して、その結果、また良い条件で繁殖できるという現象が世代ごとに繰り返される。

これを模式的に示したのが図 1 で、便宜的に三

分割したメスの順位を考え、それぞれそれに属する上位、中位、下位のメスの 1 世代後の適応度を  $1+r$ ,  $1$ ,  $1-r$  とするモデルを考える。試算のために  $r=0.2$ 、つまり適応度は上位から 1.2 1.0 0.8 と仮想してみる。そして、子供の数の平均期待値と数世代後の子孫数の平均期待値を計算して見ると（性比は等しいとして、半分はオスであり、オスは無作為交配をすると仮定する）、以下ようになる。

図1, マカク類のメスの順位モデル



	上位	中位	下位	
一世代 (子)	1.2	1.0	0.8	× 2
二世代 (孫)	1.3	0.98	0.72	× 4
三世代 (ひ孫)	1.348	0.964	0.688	× 8
↓	⋮	⋮	⋮	
∞世代	25/18	17/18	2/3	
	≒1.39	≒0.94	≒0.67	

これから分かるように、一世代後の子供の数である適応度と長期的な遺伝的な寄与とは異なっている。このモデルでは上位メスにある一個の遺伝子は下位メスにある一個の遺伝子の(1.5倍ではなく)2倍以上の価値が長期的にはあることになる。この違いは通常の適応度や包括適応度が、考察の対象としている遺伝子とは独立な親と子の「状態相関」を考慮していないことにある。このような親の良い社会状態や環境状態、(あるいは別の遺伝子座の遺伝子群の競争力でもいい)が少なからず子供の状態に影響するときは、短期の適応度を長期的なものに拡張した概念が必要である。

このような長期的な遺伝子プールにおける寄与は正式な名称がなく、漠然と「全適応度」あるいは「繁殖価」という用語で代用して使われることが多い。私は様々な理由(たとえば繁殖価がFisher(1930)の本来の意味とは別の使い方をされていることなど)から、親の状態と子の状態に適応度に関係する相関があるときに、ある状態にある遺伝

子の長期的な遺伝子プールにおける寄与を恒久適応度(permanent fitness)あるいは状態繁殖価と名づけたい。

○「状態」の定義

1)「状態」は個体やある遺伝子座自身の性質ではないが、個体やある遺伝子座と共に存在して、繁殖に影響する性質である。

2)「状態」の分布の変動には制限があり、ある「状態」が全体を占めることはない。(つまり「状態」は遺伝子頻度のように、ほとんど0から全体を占めるまでの頻度があるようには自由に変ってはいけない。たとえばモデルでは、上位メスがより繁殖できるからと言って、そのうちすべての個体が上位個体になるわけではない。このような意味で「状態」はミーム、文化子の類ではない。また、母性効果(maternal effect)もこの条件を普通、満たさない。)

この二つの条件を満たすものであれば「状態」は何でも良い。具体的には、順位、縄張りや資産、あるいは良い遺伝子の相続だけでなく、性や核型も、それと独立な遺伝子にとっては状態と考えてもいい。むしろ現実の計算の上で重要なのは、この状態間の遺伝子の遷移行列や作用素の近似的な安定性である。

○計算方法

存在する状態を便宜的に分割した類別と、離散世代モデルでの世代間の遷移行列Tが与えられたとき、この恒久適応度の計算方法を考えよう。

モデルでは状態類別が、メスの上位、中位、下位、それにオス、の4種類で、

$$T = \begin{pmatrix} 0.5 & 0 & 0 & 1/6 \\ 0.1 & 0.4 & 0 & 1/6 \\ 0 & 0.1 & 0.4 & 1/6 \\ 0.6 & 0.5 & 0.4 & 0.5 \end{pmatrix}$$

が世代間行列に当たる。一般にTは非不行列であるので、ペロン・フロベニウスの定理より、絶対値最大固有値λ<sub>1</sub>は正の値であり、かつTが原始的(あるnがあって、T<sup>n</sup>は正の行列になる)なら、そ

これは唯一の絶対値最大固有値になる。この  $\lambda_1$  がこの個体群の中長期的な内的増殖率になる。 $\lambda_1$  対応する (右) 固有ベクトル  $x_1$  が、各状態の均衡比率になり、左固有ベクトルが各状態にある遺伝子一つ当たりの恒久適応度比率にあたる。モデルの  $T$  では固有値は、 $\{0, 2/5, 2/5, 1\}$

	上位	中位	下位	オス
均衡比	1	1	1	3
恒久適応度	25/18	17/18	2/3	1

になる。

また、絶対値最大固有値  $\lambda_1$  と第二固有値  $\lambda_2$  の比率  $\lambda_1 / \lambda_2$  が、均衡比率のベクトルである  $x_1$  に収束する速度を決めることになる。例えば前のモデル個体数ベクトルとの違いは毎世代ごとに4割以下に縮んでゆく。だから2、3世代もしないうちに、その距離は当初のベクトルと均衡値の距離の10%以下になる。 $T$  の世代安定性は、その間だけの一時的なもので良い。

#### ○この適応度の拡張が、なぜ重要なのか

それは、このような状況を満たす生物やその中の遺伝子が、適応戦略として最大化すべきなのは直近の世代で考えている適応度 (あるいは包括適応度) ではなく、恒久適応度の方だからである。たとえばモデルで考えると、もし中位のメスが上位に上がったときの進化における価値は適応度の0.2ではなく、恒久適応度の差の4/9なのである。中位から上位に上がるときのコストがこれを上回っていないと順位制は安定しない。一般的な  $r$  の場合は上位と中位の差は、 $2r(1+3r)/(1+r)^2$  になる。現実的には順位はほぼ安定しているのだから、順位を変えるコストはこれを上回っていると予測される。

また、具体的には次のような場合には、微妙にあるいは大きく最適戦略が異なってくる。

#### 1) 資産の継承とヘルパーの進化

ハチや鳥などのヘルパーは、その巣や縄張りを引き継げることがある。このような種では自立戦略に比べて継承戦略のほうが、包括適応度で測ったときに損であっても、条件の良い巣ではヘル

パーになった方が有利になりうる。つまり包括適応度で考えたときより、ヘルパーが進化しやすい。

#### 2) 地位や縄張り、良い遺伝子の相続と一夫多妻の閾値

ヒトや一部の鳥のように、オスの地位や縄張りが息子に相続される可能性がある原則つがいの種では、条件の良いオスに第二第三の妻が、妻の選択によって生じる閾値は、適応度から計った古典的一夫多妻の閾値よりも低いはずである。

この相続されうる状態は「良い遺伝子」でもいい。その遺伝子座とは独立な遺伝子の戦略としては、適応度で測るよりも恒久適応度で測る方がより良い遺伝子を持つ個体とつがう利益が大きくなる。もちろん、その「良い遺伝子」が寄生生物への耐性などの場合、「良い遺伝子」がいつまでも良い遺伝子でありつづける保証はない。しかし、ここで重要なのは、少なくとも親の世代の「良い遺伝子」が子の世代にも「少しは良い遺伝子」であるという正の相関関係なのだから、それは「良い遺伝子」の相続率の問題に過ぎない。この場合も、たとえば一夫多妻の適応度で計った時の閾値が、見かけのうで低下する。

#### 3) 地位をめぐる兄弟どうしの争い

シロアリ、ハチ、ヒトなどで兄弟どうしで殺しあうことが頻繁にある。このような兄弟殺しは短期的な包括適応度を下げている場合が少なくない。果たしてこれが進化的に見て良い戦略なのかどうかは、包括適応度で考えたときと恒久(包括)適応度で考えたときに変わってくる可能性がある。

その他、4) 性転換する魚、5) 上流と下流、斜面、6) 無性生殖と有性生殖、性染色体と常染色体、などで進化の挙動予測が変わる。また、状態として性や核型をとっても良いので、この恒久適応度の概念と計算方法を使えば、性比や核型の頻度の計算に役立つ。

## ゲーム理論の新しい方法 霊長類における群れの成立メカニズム シグナリングと順位制の成立

大浦 宏邦 (京都大・人間環境)

シンポジウム当日は、3本に分けて個々のモデルについて解説したが、ここではまとめて要点を紹介したい。

### 1. 事後的均衡解析

この研究の目的を簡単に述べるならば、それは「事後的均衡解析を用いて秩序問題にアプローチすること」である。事後的均衡解とは、行為の結果として事後的に定まる均衡解のことで、社会科学の分野で従来用いられてきた、先読み型の均衡解に対立する解概念である。

ゲーム理論は1944年の von Neumann & Morgensternによる定式化以来、社会科学の諸分野で広く用いられてきている。その特徴は、個人間の相互依存関係を利得関数の形で表現し、プレイヤーが利得を最大化しようとしていると仮定することによって、プレイヤーの行動を予測しようとする点にある。これらのゲーム理論は、各プレイヤーが、他のプレイヤーの出方やそのときの利得をあれこれ考えた上で行動を選択する、といったことを想定している点で、先読み型のゲーム理論ということができる。

これに対し、Maynard Smithの定式化した進化的に安定な戦略という解は、プレイヤーの先読みを想定しない場合でも成立する解であるという点で、それまでの解とは基本的に異なるものであった。それは、プレイヤーの行為（戦術選択）の結果として事後的に定まる均衡解という、新しい解概念の登場を意味していたのである。

このような解を一般に「事後的均衡解」と呼んで、その特徴をあげてみよう。まずそれは、プレイヤーの合理性や利得の既知性を必要としない。これは、先読み型のゲーム理論に付きまっていた制約が大きく取り除かれることを意味する。その代わりに、事後的均衡解析では戦略が何らかの方法で再生産されることを仮定する。さらに、この戦略再生産の効率の大小が戦略の「利得」とみ

なされる。

ESSの場合には、遺伝的なメカニズムによる戦略の継承（再生産）を想定するが、再生産のメカニズムは遺伝的なものとは限らない。個体による学習や模倣、また組織的な教育といったプロセスによって戦略が再生産される場合でも、事後的均衡解析は可能である。その意味でイデオロギーや宗教といった現象も事後的均衡解析の守備範囲であると考えられる。

先読み型のゲーム理論は、議会や市場といったゲームのルールがあらかじめ定まっている場合の研究に威力を発揮してきたが、そのようなルールがいかんにして出来あがってきたか、といった一層根源的な問題に対してはほとんど無力であった。事後的均衡解析は先読み型のゲーム理論にはない理論的射程を備えた解析法であり、それらの基本問題に対しても、光を投げかけてくれることが期待される。以下では、社会学における基本問題の一つである「秩序問題」に事後的均衡解析を用いてアプローチすることを試みよう。

### 2. 秩序問題

現在のヒトの社会にはなぜ秩序が存在しているのか。これを問うことが秩序問題である。国際的にも国内的にもこれまでの秩序が変容しつつある現在、秩序問題に対する関心が再び高まりつつあるようだが、その研究自体はホップスによる問題提起以来それほど進んではない。

歴史的に見て、社会学者が一貫して強調してきたことは規範の重要性である。特に個人に内面化された規範の存在が社会秩序成立の鍵であると主張される。しかし、そのような規範がなぜ存在するのか、またなぜ規範が内面化されるのか、といった問題はいまだ未解決のままである。

ゲーム論的には、秩序問題は社会的ジレンマの問題と相同であるとみなされている。各プレイヤーが自らにとって有利な戦略をとった結果、社



会全体としては不都合な状態（パレート劣位の状態）に至るような状況を社会的ジレンマという。多くの環境問題が社会的ジレンマの例としてあげられるが、秩序の形成問題も社会的ジレンマの一つとみなして、協力学成立の条件を探る研究が進められている。2者の囚人のジレンマ（PD）ゲームにおいては、Axelrodが「しっぺ返し戦略」という有名な戦略が集団安定となりうることを示しているが、N者のPDゲームである社会的ジレンマにおいては、協力状態の持続を可能とするような安定なスーパー戦略は今の所見出しされていない。

このように、秩序問題に対する明確な解答はいまだ与えられていない。そこで以下では、社会形成のそもそもの出発点に立ち返り、そこでいかにして秩序が形成されてきたのかを考えることにしよう。当面の考察対象は霊長類社会に広く見られる順位制である。

### 3. 群れの形成

霊長類における社会進化は、現生の夜行性原猿がつくるような単独生活者の社会から始まったと考えられている。それが、昼行性の原猿が形成するような群れ社会を経て、順位性を備えた真猿や類人猿の社会に進化して行った、とするのが最も蓋然性の高そうな考え方である。

ではなぜ、夜行性の原猿（とオランウータン）以外の霊長類は群れを形成するようになったのであろうか。一般にある動物が群れを形成する要因としては、(1) 捕食者を避ける上で有利、(2) 餌を手に入れやすくなる、(3) 配偶者を見つけやすくなる、といった事柄が指摘されている。このうち(3)はオスとメスでは事情が異なり、多くの霊長類のようにオスが子の世話をしない種の場合、群れを作ることの繁殖上の利益はオスにとっては大きいメスにとっては小さい。したがって、メスが群れをつくる場合にはオスは喜んでそこに入り込むとするが（単雄複雌群ないし複雄複雌群の成立）、メスが単独生活を送る場合はオスもメスを追って分散せざるを得ないであろう（ペア型ないし単独社会の成立）。

このように、群れ成立の主導権はメスにあると考えられる。話をメスに限るならば、群れ成立の要因としては、(1) (2) といった生態学的な要因が

重要となる。以下順にこれらの要因について検討してみよう。

まず捕食者に関しては、群れをつくると捕食者の接近を察知しやすくなるし、ある特定の個体が捕食者に捕まる確率も小さくなる（薄めの効果）。一方、群れをつくるとそれだけ捕食者に発見される確率は増すと考えられる。ここで、群れのサイズが $n$ のときに、単位時間に群れが捕食者に発見される確率を $p(n)$ 、群れが捕食者に発見されたときに群れの誰かが捕まる確率を $q(n)$ とするならば、 $p(n) \cdot q(n) / n$ が単調増加のときは単独戦略がESS、単調減少のときは群れ戦略がESSとなることを示すことが出来る。

$q(n)$ を減少関数と仮定すると、群れ戦略がESSとなる十分条件は $p(n) / n$ が単調減少することである。これらの関数を測定したデータが存在しないため確定的なことはいえないが、成立している可能性が高そうな条件ではある。

次に餌の確保については、群れをつくって共同で餌場を防衛するほうが、単独の場合より多くの餌を確保できる可能性がある。この場合当然、群れのメンバーが増えるほど一頭あたりの餌の量は減少するので、一頭あたりで考えてもより多くの餌を確保できる条件を探らなければならない。

非対称の消耗戦についてのHammerstein & Parkerの結果を、縄張り争いの場面に適用して計算すると、縄張り防衛の戦闘において、単位時間に侵入者に対して与えるダメージを2倍より大きくできるならば、2頭が連合して縄張りを守るほうが単独で防衛するよりも、一頭あたりで見てもより多くの餌が確保できることを示すことが出来る。このことは、縄張り防衛戦において効率のよい共闘態勢の組める個体の間では、連合による縄張り防衛という戦略が有効であることを示している。

以上のように、(1) (2) いずれの要因も群れ成立を促す要因として機能しうることと、そのための条件とを明らかにすることができた。

### 4. 順位制の成立

さて、捕食者を避けるうえで、または餌を確保するうえで群れをつくることが有効であったとしても、群れの成立は必然的に餌やメス、安全な場所といった資源を巡る闘争の頻度の増大をもたら



すであろう。順位制はこうした群れ内部における闘争を回避するためのシステムであると一般に考えられている。次にこのような闘争回避システムの進化について考察して見よう。

闘争回避の問題は70年代におけるタカハトゲーム研究における主要テーマであったが、闘争のコストが一定である場合には「ブルジョア戦略」や「見定め戦略」がESSとなることによって闘争が回避されることが示されている。闘争のコストが連続的に変化する場合に消耗戦となるが、非対称の消耗戦においても、お互いが相手の強さと、相手にとっての資源の価値を見極めることが出来るならば、闘争のペイしないほうの個体が争いを諦める戦略がESSとなることによって、闘争が回避されることが明らかとなっている。

これを、順位制の問題に適用すると、何らかの方法で自らの強さと自分にとっての資源の価値を相手に伝えることが出来るならば、闘争は回避されることになる。すなわち、非対称消耗戦のESSが群れのメンバーに採用されていることを仮定するならば、順位制の問題は情報の問題に帰着されることになる。

そこで、そのような情報を伝達するシグナリングシステムが、進化的に安定となりうる条件をハンディキャップ原理を用いて検討してみよう。まず、自らの強さを伝えるシグナルについて考える。価値 $V$ の資源を巡る争いに先だって、各個体がシグナルの交換を行い、それぞれ相手のシグナルを見てから闘争をエスカレートさせるか否かを定めるゲームを考える。闘争をエスカレートさせた場合にかかるコストを $c$ とすると $V < 2c$ でかつ、シグナル発信のコストがシグナル強度の増加に連れて単調増加する場合には、進化的に安定なシグナ

リングシステムが存在することが明らかとなった。

次に、お互いの力関係が分かっているときに自らにとっての資源の価値を伝えるようなシグナルを考える。例えば、弱い方の個体が強い方の個体に対して、自分にとっての資源の価値がたいへん大きい(ex.とても空腹である)ことを示すシグナルを出し、強い方がそれに対して、資源を譲るか譲らないかを決めるようなゲームを考えると、エスカレートのコストとシグナル発信のコストが正であるならば、進化的に安定な「空腹」シグナルの出し方があることが分かる。

以上のモデルはいずれも、実際のデータから検証できるような形には練り上げられてはいないが、少なくとも論理的にはシグナリングと非対称消耗戦のESSとの組み合わせによって群れ内での闘争回避が実現しうることを示している。また、3節で述べた連合による資源確保のモデルを群れ内での争いに適用することによって、血縁者連合による資源確保や依存順位といった、霊長類に特徴的な順位現象を説明できる可能性も考えられる。

## 5. まとめ

霊長類社会で見られる順位制という秩序システムが、非対称消耗戦のESSの採用とシグナリングシステムの存在によって成立している可能性が示された。この可能性に従えば、順位制には社会的ジレンマの要素は含まれず、秩序問題と社会的ジレンマ問題を相同とみなすことは妥当ではないことになる。一方、社会規範の成立や規範の内面化といった現象を非対称消耗戦のESSから説明することは困難であり、旧石器時代における淘汰圧を考慮した新たなモデルの構築が必要であると考えられる。

## 文化伝達の進化研究、特にその社会科学への援用について

高橋 亮 (東京大・理)

ヒト行動の進化研究が流行りである、らしい。昨年からミーム学を扱った専門書・一般書の刊行が相次ぎ、どれも売れ行き好評のようだ。予定では秋になるともう一冊出版される。比較民族学の方では系統解析的な手法が用いられるようにな

り、文化形質の系統発生が系統樹の上に再現された。進化心理学に至っては(主唱者の性格も手伝ってか)マスメディアを巻き込んで往年のヒト社会生物学を越える盛り上がりを見せているようだ。

では人類進化研究という大きな枠組の中で個々の研究は互いにどのようなつながりを持っているのだろうか。本稿では近頃のヒト行動進化研究の動向を、特に文化伝達研究との絡みを中心に紹介する。

## 1. 進化心理学

L. L. Cavalli-Sforza と M. W. Feldman の二人が集団遺伝学の枠組を拡張・一般化し、非メンデル的な性質を導入して文化因子の伝達に関する理論研究を開始したのは1973年のことだとされている。以後の文化伝達研究では文化過程がヒトの遺伝進化に及ぼす影響に着目した遺伝子-文化共進化理論への展開が活発に議論されており、今では人類進化研究に不可欠な一翼を担うまでに成長したと一部では考えられている。特に、遺伝子-文化共進化系においては適応進化の動態が純粋な遺伝伝達だけが関与する場合と大きく異なる可能性があることを理論的に例証し、ダーウィン人類学・社会科学などの遺伝決定論の色合いの強いヒト行動生態学研究に対して、ヒトの進化過程における文化の影響を過小評価するものだとし、その問題点を指摘してきた。

1980年代に入って急速な発展を遂げた進化心理学(ダーウィン心理学)は別の視点からヒト行動生態学を批判する。まず(a)ヒトの遺伝的本性は数百万年に及ぶ採集・狩猟時代に自然淘汰によって形成されたものであり、現代でも旧石器時代に獲得された心的機構がそのまま維持されている。従って(b)この心的機構を基盤として発現される行動は現代社会では必ずしも適応度の上昇と結び付くものではない。以上のことから(c)現生人類を対象とした適応研究を進めるにあたって着目すべきは、発現される行動が如何に適応度の上昇をもたらすかという点ではなく、行動発現の基盤となる心的機構を明らかにし、その進化要因を採集・狩猟生活という文脈の中で探ることにある。

また進化心理学は以下の点で文化伝達研究を批判する。(a)文化伝達研究では文化変化の動態を重要視するあまり、個体発生過程において文化情報が獲得される際の心的過程の役割が全く無視されており、文化情報の受け手となる個体の積極的な働きかけが考慮されていない。(b)現実には個

体の積極的な働きかけによって伝達が起こる度に文化情報の変容が起きている。文化情報は遺伝情報と異なり非常に不安定で変化しやすいものなので、集団遺伝学が集団の遺伝組成の通時変化を扱うようには文化変化の動態を数理模型によって記述することはできない。

進化心理学によれば、文化の本質とは個体間の情報伝達にあるのではなく、周囲を取り巻く環境中に存在する情報の中から心的機構にもとづいて有用なものを選択的に獲得するところにある。従って重要な点は適応度の増大を招く情報だけを選択するような心的機構が旧石器時代の淘汰圧の下で形成されたことにあり、現生の民族集団間で観察される文化変異は同一の心的機構が異なる環境で異なる行動を発現させた結果にすぎないことになる。進化心理学のこのような文化観はC. J. Lumsden と E. O. Wilson が『Genes, Mind, and Culture』の中で展開した後生則による文化進化の考え方に非常によく似ている。彼らの理論は遺伝子-文化共進化を唱いながら実は文化伝達を扱っていなかったという点で、M. W. Feldman と L. L. Cavalli-Sforza の方法論とは全く異なるものである。

進化心理学の考え方は必然的にヒトの普遍的な特性に目を向けることになり、様々な人文科学分野で明らかにされてきたヒトの普遍性を進化心理学的な見地から再解釈することに大きな関心が寄せられるようになった。特に最近では認識人類学との結び付きが強まり、民俗分類研究から明らかにされた多様な民族の分類体系の成り立ちをどのように捉えるべきかについて大きな関心が寄せられている。

以上のような進化心理学的進化観は、集団遺伝学の立場から、適応万能論の修正版にすぎない、遺伝進化の過程を静態的に捉えすぎて動態的視点が欠如しているなどの批判を受けている。遺伝子-文化共進化研究からは文化過程が関与することによって急激な遺伝進化が起こりうる可能性も理論的に示唆されており、先史時代の遺伝特性が現代でもそのまま維持されているとする進化心理学の前提は多くの場合再検討を要すると考えられている。

批判はあるものの、進化心理学研究は認知心理学・認識人類学・進化認識論などの認知諸科学を

巻き込みながら人類進化研究のひとつの大きな流れを形成しつつあり、今後もヒトの遺伝的本性の解明にある程度の貢献をしようものだと期待されている。

## 2. 比較民族学と系統解析

進化心理学研究からヒト行動の遺伝特性に関する何らかの知見が得られることはあっても、現実には民族間で観察される文化変異の要因を説明するとき、進化心理学は甚だ無力である。例えば従来の適応研究からは、ヒトの形態形質にある程度の性的二型が見られることから、ヒトには遺伝的に一夫多妻の傾向があると考えられてきた。しかしながら様々な民族集団で実践されている婚姻体系に着目すると一夫一妻に加えて一妻多夫も観察されている。

このように多様な婚姻様式が人類進化の過程でどのように獲得されたのだろうか。また進化の過程で他の文化形質とどのように関連して進化してきたのだろうか。比較生態学の分野では進化過程における形質間の相互作用を議論する際に系統情報を考慮することの重要性が認識されはじめている。本会でもシンポジウム等で扱われている問題なので既に周知のことだろう。最近になって U. C. London の研究グループが中心になって民族学においてもこのような系統情報を加味した通文化比較研究が行われるようになった。例えば G. Cowlishaw と R. Mace はヒトの進化過程における婚姻体系と財産相続の系統発生を集団間の言語の類似性を基に作成された系統樹の上に再構築することによって二つの文化形質の系統発生過程における相関・因果関係に関する通文化解析研究を行った。解析の結果、例えば父系に偏った財産相続の存在下では一夫一妻から一夫多妻への遷移の方がその逆よりも頻繁に起こったことが示された。

比較民族学における系統解析研究は今のところ U. C. London グループによるものに限られているようだが、人類集団の系統に関しては豊富な先行研究があり、様々な文化形質に関して各民族毎の情報もある程度揃っていることから、方法論さえ定式化されれば既存の情報を基に幾らでも結果を出せる状態にある。通文化比較を行う際に民族集団間の類縁性を如何に考慮すべきかという問題は、

民族学の分野では 100 年以上に渡って Galton 問題として知られてきたものであるが、今後は系統解析的手法を用いることによって比較民族学研究に新たな展開がもたらされると期待される。

## 3. ミーム学

進化心理学、比較民族学における系統解析研究を始めとする従来のヒト行動の進化研究の主眼はヒトの適応機構の解明にある。文化伝達研究でも文化が遺伝進化に及ぼす影響に注目していたことを考えると、特に遺伝子-文化共進化研究は従来の適応研究と（方法論・強調点こそ違え）軌を一にしていると言える。

ヒトの社会や文化について適応の機構・過程に注目して議論を展開する上記諸研究に対して、文化情報の伝達をあくまでもその情報が有する心的魅力という点から論じ、適応という遺伝的な過程からはある程度独立したものとして捉えるべきだと主張したのが、R. Dawkins のミーム論である。1976 年に『The Selfish Gene』で提唱されたミーム概念は、その後、ヒトの社会文化研究の中心概念として注目を浴びるに至り、現在ではミーム学と呼ばれるひとつの研究体系が確立しつつある。

文化変化を遺伝進化からは独立した過程とみならずミーム学の考え方は当初からダーウィン人類学を始めとする適応研究の立場から激しい非難を浴びた。ミーム学の立場からは文化変化の動態を決定する大きな要因は文化情報が持つ心的魅力であることになるが、ではある特定の文化情報がどうして心的魅力を持つに至ったのか（あるいは至らなかったのか）という点に関してミーム学は何も説明できないというのが適応研究から投げられた問題点である。

しかしながら社会学・経済学などの一般社会科学が対象とする比較的短期間に起こる社会変動を議論の対象とするとき、集団中の遺伝組成の変化を無視してミームの振舞を議論することが可能である。特に近年のミーム研究の方向性として適応の問題は横に置いた上で急速な社会変化の過程をミーム進化の点から議論するものが主流になってきている。ミーム学の考え方は文化伝達の過程を遺伝伝達よりも疫学研究における感染（寄生体・病原体の伝達）の過程に類似したものと捉えるこ

とにつながる。このことは近年発表されたミーム研究の表題に如実に顕れている：『The Epidemiology of Beliefs』、『Thought Contagion as Abstract Evolution』、『Viruses of the Mind』等々。このようにミーム学は適応という遺伝進化の側面を重視しない点で従来のヒト行動進化研究とは大きく異なるものであり、むしろ進化認識論において G. Cziko が提唱した普遍淘汰理論の文化版といえるものである。

今のところミーム学は概念の整備を計る段階にあり、社会文化変化に関する定量的な議論を提供するには至っていないが、今後は Cavalli-Sforza, Feldman らが開発してきた文化伝達の方法論を援用し、理論基盤を与えてやることによって、情報伝達論にもとづく社会変動の記述が可能になるものと期待される。例えば E. Sober が可能性を指摘した文化伝達論にもとづく科学社会学研究なども

ミーム学的な側面に着目することで実現されるだろう。

ここまで文化伝達研究を中心に据えながらヒト行動進化研究の最近の動向を概観してきた。他にも遺伝伝達との比較を通して浮かび上がる文化伝達の特徴として、分集団間での多様性が維持されやすく、群淘汰が作用する余地が充分にあることが挙げられる。理論研究からは群淘汰が人類進化の過程で重要な役割を果たしてきた可能性が示唆されるなど、文化伝達研究は進化生物学的にも興味深い問題を提供すると考えられる。社会科学への援用と併せて文化伝達研究の今後の発展が期待される。

稿量の都合で文献等は割愛する。詳しくは筆者まで照会されたい。

## 行動学諸分野の紹介（8）

### 理想自由分布と最近の展開

箱山 洋（九州大・理）

#### 1. はじめに

生息地における動物の分布を予測することは行動生態学の大きな目的の一つである。なぜ動物は特定の場所に集中分布したりするのだろうか？自分で移動できないようなプランクトンの場合には受動的に流されるだけであるから、流体力学が分布を記述する基本的なモデルになる。しかし、動物は基本的に自分で移動して好適な生息地を選ぶことができる。自発的に移動する動物の分布を予測するには、移動における動物の判断 (Decision-making) について考える必要がある。移動に関して動物が判断を下す際、どんな制約があって、どのように分布に影響するのか？分布は資源競争にどのように影響するのか？ここでは、資源競争する動物の分布を予測する理想自由分布 (ideal free distribution, IFD) 理論の最近の展開について紹介する。

#### 2. 動物の分布と相互作用

個体間の相互作用は、分布に影響を与える大きな要因であると考えられてきた (梅棹 1949, 森下 1952, Fretwell and Lucas 1970)。例えば、アユの縄張りでは縄張り個体が劣位個体を縄張りから追い出すので、劣位個体は縄張りに入れない。また、フナのように何らかの理由で群れを作るような動物では、ある場所に居座っている個体の存在が、後から入ってくる個体をその場所へ入りやすくするかもしれない。梅棹 (1961) は、この入りやすさの増加は効果として空間がそれだけ広がったことと同義であると考えて、「デツパリ」(dilatation) という概念で表し、個体間の相互作用から動物の分布を説明しようとした。動物は「好適な」場所に分布するはずであるが、梅棹は、場所の「好適さ」はブラックボックスとして研究を行った。森下 (1952) の環境密度理論は以下で説

明する理想自由分布理論と基本的には同じ発想であったが、場所の好適さに関しては、梅棹同様ブラックボックス的に扱っていたと言える。

「動物は自分で移動して好適な生息地を選ぶ」と先に書いたが、必要な資源（餌や配偶相手など）をどれだけ利用できるかは、「好適である」ことの一つの大きな要因である。資源の獲得が直接 fitness に結びつく状況では、どの個体も資源の獲得率を最大にするよう行動するであろう。Fretwell and Lucas (1970) は、資源競争している動物の互いの干渉 (interference) が分布に影響する状況を考えた。これが、理想自由分布理論である。ここでの「干渉」とは、「競争による、ある個体の資源の獲得率の減少」と定義される (Sutherland 1983, Tregenza 1994)。干渉の広義の定義としては、梅棹 (1949) の、「個体 A が、個体 B と機能的に隔離されている場合としない場合とで、その行動にちがいをあらかわすならば、A は B から干渉を受けたという」があるが、ここでの干渉とは違う。直接的（攻撃行動 agonistic behavior や忌避物質など）であれ、間接的（資源のとりあい exploitation）であれ、手段は問題にせず、結果としてある個体の資源獲得率が減少したことをもって干渉を受けたと言うのである。干渉を受けて滞在している場所の資源の利用可能性が低下すれば、動物はより好適な場所に移動する。

### 3. 古典的な理想自由分布

理想自由分布理論は資源競争する動物の分布を予測する (Fretwell and Lucas 1970)。彼らは、次のような状況を考えて。

すべての個体は、

- (1) 競争個体の分布や資源の分布に関して全知である (ideal)。
- (2) コストなしでどこへでも移動することができる (free)。
- (3) 同等の競争能力を持つ (free に含まれる)。

資源は、

- (1) 生息域の中でパッチ状に分布している。
- (2) その密度はパッチ間で不均一である。

このとき、生息地に新しく動物が進入してくる状況を考える (図-1)。どの個体も餌の獲得率 (好適度) が最も高いパッチに移動する。まず良いパッチ (資源密度の高い) が好まれ、良いパッチに動物が入っていく (図-1 の A)。しかしながら、良いパッチで競争者の密度が高まっていくと、干渉が増加して、良いパッチでの資源の獲得率は悪いパッチで見込まれる獲得率と同じレベルまで低下する。この時点から、良いパッチにいる数個体が悪いパッチに移動し始め、資源量の異なるパッチ間で獲得率が等しくなる (図-1 の B, C)。Fretwell and Lucas (1970) は、この状況を理想自由分布と呼んだのである。

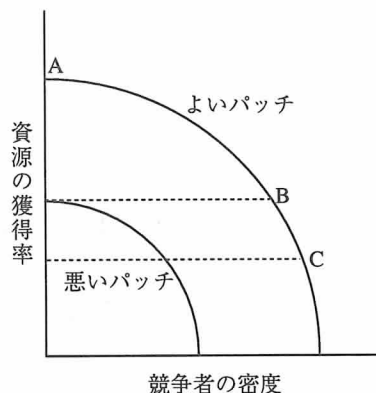


図-1 理想自由分布 (Fretwell and Lucas 1970 より)

### 4. Continuous input condition

Fretwell and Lucas (1970) の提唱した理想自由分布の概念から定量的な分布の予測をするためには、動物の密度と干渉の強さの関係を知らなければならない。実は、この動物の密度と干渉の強さの関係については、「連続供給条件 continuous input condition」と呼ばれる最もシンプルな状況に研究が集中してきた (Milinski and Parker 1991, Kacelnik et al. 1992)。Continuous input condition では、パッチ内の資源は連続的に供給され、たちどころに消費される。この場合、平均獲得率は競争者の数にきっちり反比例する。パッチ  $j$  での資源の獲得量  $W_j$  はどのパッチにいる個体でも等しくなるはずであるから、



$$\begin{aligned} W_i &= Q_i / N_i = c \quad (\text{定数}) \quad \text{ただし } N_i > 0 \\ Q_i &< c \quad \text{ただし } N_i = 0 \\ \text{for all patches} \quad (1) \end{aligned}$$

が成り立つ。ただし、 $Q_i$ は資源の総供給量、 $N_i$ はパッチ*i*にいる個体の数を表す。このことから、

$$N_i = Q_i / c \quad \text{ただし } N_i > 0 \quad \text{for all patches} \quad (2)$$

の関係が導かれる。これを、「habitat matching rule」(Pulliam and Caraco 1984) といい、「各パッチの競争者の数は資源の供給率に比例する」ことを意味している。この予測が理想自由分布一般の予測であるような誤解があるが、干渉の強さによっては必ずしも成り立たないので注意を要する (Tregenza 1994)。Continuous input condition は、実験的に作ることが容易であるし (Milinski 1979 など)、habitat matching rule の予測はシンプルでわかりやすいので、検証しやすいと言える。検証する上では、帰無仮説として、各個体がランダムに分布している場合を考えると見通しが良くなる。ランダム分布では、(1) 良いパッチにいる個体ほど資源の獲得率が高く、(2) どのパッチにも平均で同じ数の競争者がいることが予測される。

## 5. 古典的モデルの検証：修正モデルの発展

有名な Milinski (1979) のトゲウオの実験など、continuous input condition における理想自由分布の検証は数多く行われてきた (総説; Abrahams 1986, Parker and Sutherland 1986, Kacelnik et al. 1992)。多くの実験で、悪いパッチに比べて多くの競争者がよいパッチに分布し、各パッチでの平均餌獲得率はパッチ間で同一であった。実験系において、少なくとも定性的には、理想自由分布理論は continuous input condition における動物の分布の予測に成功していると言える。

しかしながら、分布に関する定量的な予測は現実に一致していなかった (Abrahams 1986, Kennedy and Gray 1993)。Abrahams (1986) は、理想自由分布のテストをレビューする中で、特徴的な予測からのずれを見いだした。多くの実験で、良いパッチの方に理想自由分布の予測よりも少ない個

体しか分布していなかったのである。Kennedy and Gray (1993) も、これまでの実験データを再解析することで同様の予測からのずれを見いだしている。

検証実験で、なぜこのような予測からの特徴的なずれが観察されるのだろうか？それは、古典的な理想自由分布モデルの仮定や制約が現実的でなかったためと考えられる。予測からのずれを説明するために、より現実的な制約を取り込んだモデルが作られてきた。(1) 知覚、(2) 移動、(3) 干渉、(4) 個体差の制約を取り込んだモデルは、それぞれ、良いパッチに理想自由分布の予測より少ない個体が分布する傾向を説明してきた。拡張モデルには、分布の予測以外にも、それぞれのモデルに特徴的な予測があるので、それを基準にモデルの検証することができる。

### 知覚の制約

理想自由分布では、競争者が資源の利用可能性に関して全知であると仮定していたが、この仮定はあまり現実的でない。Abrahams (1986) は、予測からのずれは知覚の制約によって説明できると考えて、知覚の制約モデルを提案した。知覚の制約によって、競争者がよいパッチと悪いパッチを識別しにくくなるほど、どちらのパッチに入るかが偶然によって決まる割合が高くなる。知覚の制約が大きいほど、動物の分布はランダム分布に近づき、よいパッチに少ない競争者が分布し、よいパッチでの平均獲得率が高くなると予測される。

Gray and Kennedy (1994) は、知覚の制約が予測からのずれを引き起こすかをマガモでテストした。彼らは、資源の全体量が少なくなれば、競争者がよいパッチと悪いパッチを見分けにくくなると考えて、パッチ間の餌の比率は一定にして資源の全体量をコントロールした。結果は彼らの予想どおり、全体の資源量が少なくなると、よいパッチに分布する競争者の数が予測よりも少なくなった。しかしながら、全体の餌資源量を下げるには、餌をゆっくり投下する必要があるため、餌を独占する傾向が強まって分布に影響を与えていた可能性も残る。Hakoyama and Iguchi (投稿中 a) は、アマゴで知覚の制約モデルをテストした。実験に先立って各個体に餌場の豆電球の光が餌資源の分布

の指標になることを学習させた。実験では光による餌分布の情報がある場合とない場合で、魚の分布を比較した。結果は、光のある場合は理想自由分布の予測に近く、ない場合はランダム分布の予測に近く、知覚の制約モデルを支持した。

### 移動

理想自由分布の予測では、分布が定常状態に達すれば移動は起きない。しかし、実際には多くの実験で個体は常に移動し続けた (Milinski 1984 など)。例えば、知覚の制約のためにサンプリングしないと周りのパッチの情報が得られないような場合には、このような定常状態での移動が適応的になる場合があるであろう。定常状態でも移動し続ける傾向は、よい餌場が理想自由分布の予測より少なく利用されることを予測する (Regelmann 1984, Houston and McNamara 1987, Houston et al. 1995)。例えば、パッチ間の移動率  $\mu$  が獲得率  $r_i$  のパッチ間の比の増加関数の場合、

$$N_1 \mu (r_2/r_1) = N_2 \mu (r_1/r_2) \quad (3)$$

が成り立ち、よいパッチに予測より少ない競争者が分布し、そこでの平均獲得率は高くなる (Houston et al. 1995)。この移動の分布に対する効果に関して、実験的にはまだ検証されていない。

### 干渉

図-1での説明から推察されるように、理想自由分布の状況は continuous input condition だけではない。実験において、干渉の生じ方に continuous input condition 以外の状況が起こっていた可能性がある (Tregenza 1994)。例えば、広い範囲に十分な量の資源が分布して、個体間で餌の直接的な取り合いがなく、どんなに競争者の個体数が多んでも一度に利用し尽くすことが出来ない場合、干渉はゼロである。この場合、すべての個体は最も資源供給率の高いパッチに分布する。逆に、狭い範囲に資源が集中して、個体間で直接取り合いをするような場合には、干渉により時間を浪費するようになって、資源の獲得率に対する競争者の密度効果は continuous input condition よりきつくなる。このように動物の密度と干渉の強さの関係

は状況によって変化しうる。そこで Sutherland (1983) は、動物の分布を予測するために、干渉係数  $m$  (interference constant) を提唱し、モデルに導入した。すると、資源の獲得量は、

$$W_i = Q_i / N_i^m = c \quad (0 \leq m \leq \infty) \quad (4)$$

で表され、パッチ  $i$  の競争者の数  $N_i$  は、

$$N_i = (Q_i / c)^{1/m} \quad (\text{ただし、} m > 0) \quad (5)$$

となる。 $m = 1$  が continuous input condition である。干渉が強くて、 $m > 1$  であれば、よいパッチに理想自由分布の予測より少ない個体が分布するはずである。

### 個体差

理想自由分布の仮定では、競争者は同じ競争能力を持つと仮定していたが、資源の獲得率には個体差がある場合が多い (e.g. Milinski 1984)。Fretwell and Lucas (1970) は、理想自由分布と同時に、縄張りを作るような種の分布を記述するために理想専制分布 (ideal despotic distribution) を提案した。理想専制分布では、強い個体は攻撃行動 (agonistic behavior) によって他個体を追い出し、よいパッチを独占する。結果として、理想自由分布の予測と比べて少ない個体がよいパッチに分布し、平均の獲得率はよい餌場で高いことを予測する。この予測は、知覚の制約モデルと同一である。ただし、理想専制分布の極端な場合には、よいパッチの方が悪いパッチよりも少ない個体が分布する場合もある。理想専制分布かランダム分布かを見分けるには競争者の行動を観察する必要がある (Kacelnik et al. 1992)。

個体間の競争能力の違いに関して、Parker and Sutherland (1986) は理想専制分布とは違った側面に着目しモデルを作った。彼らのモデルでは、各個体は他個体をパッチから追い出す能力は持たないが、パッチ内で餌を獲得する能力に個体差があると考えた (競争価 competitive weight)。Spencer et al. (1995) は、このモデルを理想競争差分布 ideal competitive-differences distribution (ICDD) と呼んでいる。ICDD では、continuous input condition に



いて、各パッチにおける競争価の合計が、パッチの資源量に比例する。平衡状態での競争者の分布は、もはや一つに定まらないが、統計的には、よいパッチに理想自由分布の予測より少ない個体が分布する組み合わせが最も起こりやすい(Houston and McNamara 1988, Spencer et al. 1995)。同じ競争能力をもつ個体は、どのパッチに滞在していても同じ餌の獲得率を持つ。Sutherland et al. (1988)は、ICDDモデルをキンギョを使ってテストした。ICDDの定性的な予測として、パッチの平均競争能力は、よいパッチのほうが悪いパッチよりも高いと考えられる。彼らの結果はこの予測を支持していた。この実験でも理想自由分布の予測より少ない個体がよいパッチに分布していたが、競争における個体差がこのずれを引き起こしていた可能性が示唆されたのである。

## 6. 理想自由分布と資源競争の不平等

基本的には、個体が適応的に振舞わずランダム分布している場合の方が、理想自由分布よりも資源競争における個体間の不平等が大きい。Emlen and Oring (1977)が繁殖システムの進化に関する議論の中で述べているように、一般に競争者に資

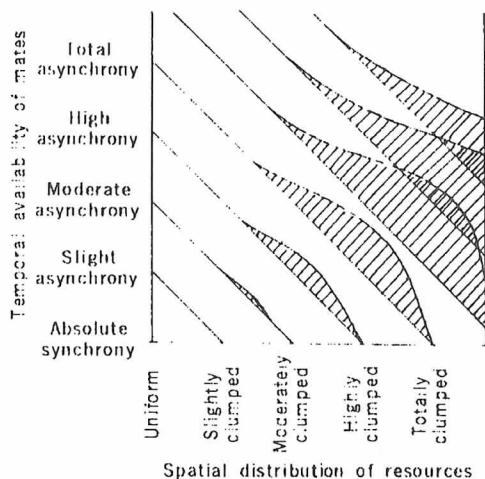


図-2 資源（この場合配偶者）の時間的・空間的分布と、独占（一夫多妻）の関係（Emlen and Oring 1977より）。影の部分の高さは独占の起こりやすさを示す。

源の獲得能力に個体差がある場合、個体群のなかで資源分配がより不平等になるか均等になるかは、資源の時間的、空間的分布に依存する（図-2）。

資源の時間的な集中や空間的な分散は資源競争における不平等さを緩和するが、資源の時間的な分散や空間的な集中は不平等さを増大させると考えられる。資源が空間的に集中していれば、強い個体は資源を独占しやすくなる。また、時間的に分散していれば、採餌以外に攻撃行動に多くの時間を取ることができて、資源を独占しやすくなる（Bryant and Grant 1995, Hakoyama and Iguchi 投稿中b）。資源利用における処理時間の存在も競争の程度に影響する。餌などの資源では一度に二つを処理できないものがある。処理時間が大きい資源の場合、特定の個体が連続して資源を獲得しにくく、処理時間に比べて資源が時間的に集中していれば、資源競争における不平等さが緩和される（Blanckenhorn 1991）。

このEmlen and Oring (1977)の資源競争に関する考え方は理想自由分布と密接な関係がある。生息地全体で具体的にどの程度資源分配が不平等になるかを予測するには、理想専制分布や、ICDDなど、先に述べた制約を取り入れた理想自由分布モデルで考えなければならない。また、どのようなパターンで競争者が分布するかは、資源の分布状態に依存すると考えられる。独占が割に合わないような資源の分布では理想自由分布的な状況が出現し、独占が割に合うときには理想専制分布的な状況が出現するであろう。例えば、アユの縄張りが競争者の密度が増加したときに維持されないような現象は、縄張りの経済学として集中的に研究が行われてきた。しかしながら、資源競争するアユ個体群全体の分布や資源競争を記述するには、Emlen and Oring (1977)のモデルや理想自由・理想専制分布理論を取り込む必要があり、これからの課題である。

## 7. 終わりに：これからの課題とまとめ

### 連続的な資源分布の場合

資源がパッチ状でなく連続的に分布する場合のモデルも作られている。競争者が自分が滞在している場所の資源しか利用しない場合、基本的に

パッチ状分布を仮定したモデルと予測は変わらず、continuous input conditionでは、habitat matching ruleが成り立つ (Sasaki 投稿中)。しかしながら、競争者が自分のいる場所からある程度の「守備範囲」を持って資源を利用できる場合、競争者の分布はもはや連続的にはならず、空間上のいくつかの不連続な点に集中して分布するようになる (Sasaki 投稿中)。この直観に反した非常に興味深いモデルも、まだ全く検証実験がなされておらず、これからの課題である。

### 理想自由分布は一時的？

生活史の中で、発育の過程で生息場所の利用・資源競争の様子が変化する可能性がある。例えば、競争能力が体サイズに依存している場合、現在の餌獲得の成功は成長を介して未来の競争能力の増大に結びつく。競争者は、他者と自己の成長差に従って資源競争に関する行動を変化させることが予想される。このようなプロセスは、魚などで見られる「トビ」の原因となる。「トビ」とは、同一年級群でも体サイズの個体差が成長とともに増大していく現象である。

Hakoyama and Iguchi (未発表) は、同じ年齢・サイズのアマゴ・クローン個体の集団が、採餌競争のなかで成長差が拡大し、餌パッチ利用の様子が変化するのを室内水槽実験で明らかにした。水槽の中に導入されたばかりの魚は、餌分布に関して情報を持たないので、ランダム分布していたと考えられる。やがて、学習とともに、分布は理想自由分布の予測に近づいた。しかしながら、同

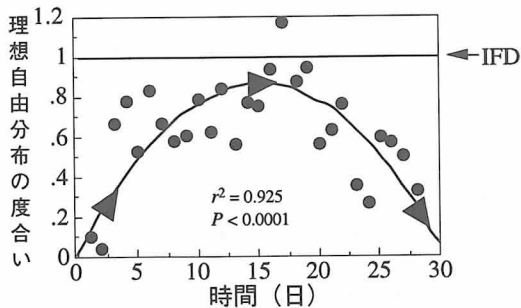


図-3 アマゴの成長に伴う分布の変化。横軸は時間、縦軸は分布を表す。縦軸は、理想自由分布の場合は1、ランダム分布の場合は0。

時に資源競争によって体サイズの個体差は拡大して競争能力の個体差が広がってきた。最終的には優位個体がよい餌場を優先的に利用するようになり、理想専制分布的な状況に変化したのである (図-3)。

### 生態学での応用

競争者の空間的な分布だけではなく、時間的な分布の問題にも理想自由分布理論が適用されており、オス蝶の羽化のタイミングなどが予測されている (Iwasa et al. 1983)。

Parker and Sutherland (1986) は、ICDDモデルにおいて、さらに個体の相対的な競争能力がパッチ間で異なる場合を考えた。つまり、個体間の能力差が非常にしやすいパッチと、差が出にくいパッチがある場合を考えたのである。この場合、平衡状態での分布はたった一つしかなく、競争能力の高い個体が能力差のしやすいパッチに分布し、競争能力の低い個体が能力差の出にくいパッチに分布する (phenotype-limited habitat distribution)。このICDDモデルは、性転換、スニーキングの代替交尾戦略など、生態学上の応用範囲が広い (総説; Milinski and Parker, 1991)。

ニッチ分割の問題にも理想自由分布は適用されている。競争によって異なる種が資源を分け合うことは、まさに理想自由分布の問題なのである。Matsuda and Namba (1991) は、phenotype-limited habitat distributionと同様の観点から、食物網が込み入らないことを主張している。佐々木 (1996) は、先ほどのモデルをニッチ分割の問題に適用し、種がニッチを不連続に利用することを説明している。

### 保全生態学への応用

生息地の喪失・分断化は種の絶滅に大きな影響を与えていると言われている。しかしながら、喪失・分断化の効果を評価するには、動物が生息地をどのように利用しているかを明らかにする必要があるだろう。理想自由分布理論は、潜在的には、野外の個体群が生息地が分断化されたときにどのように分布するかを予測することができるはずである。Bernstein et al. (1991) は、生息地の喪失の影響や、保全に必要な生息地のスケールの問題に、

理想自由分布がどのように適用できるのかについて議論している。野外への適用の難しさを考えると、定量的な評価を理想自由分布理論に基づいて行うのは難しいと考えられるが、少なくとも、保全生態学の基本的な枠組みの中に取り込んでいく必要があるだろう。

### まとめ

理想自由分布は、餌、寄主、繁殖相手などの資源に対して資源競争する動物の分布を記述するために提唱された。古典的な理想自由分布モデルを実験検証するなかで、現実的な制約を取り込んだいくつかの拡張モデルが提唱され、さらに進んだ検証が行われてきた。室内実験で理想自由分布モデルの検証はある程度成功しているが、野外における動物の分布を記述するには、どのような制約が重要なかを明らかにする必要がある。さらに、動物の空間分布の問題だけでなく、他の生態学の問題への応用が試みられている。

### 文献

- Abrahams MV (1986) Patch choice under perceptual constraints : a cause for departures from an ideal free distribution. *Behav Ecol Sociobiol* 19 : 409-415
- Bernstein C, Krebs JR, Kacelnik A (1991) Distribution of birds amongst habitats : theory and relevance to conservation. In : Perrins CM, Lebreton JD, Hiron GJM (ed) *Bird population studies : Relevance to conservation and management*. Oxford Univ. Press, Oxford, pp 317-345
- Blanckenhorn WU (1991) Foraging in groups of water striders (*Gerris remigis*) : effects of variability in prey arrivals and handling times. *Behav Ecol Sociobiol* 28 : 221-226
- Bryant MJ, Grant JWA (1995) Resource defense, monopolization and variation of fitness in groups of female Japanese medaka depend on the synchrony of food arrival. *Anim Behav* 49 : 1469-1479
- Emlen ST, Oring LW (1977) Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197 : 215-223
- Fretwell SD, Lucas Jr. HL (1970) On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor* 19 : 16-36
- Gray RD, Kennedy M (1994) Perceptual constraints on optimal foraging : a reason for departures from the ideal free distribution? *Anim Behav* 47 : 469-471
- Hakoyama H, Iguchi K. (投稿中) The information of food distribution realizes an ideal free distribution : support of perceptual limitation.
- Hakoyama H, Iguchi K. (投稿中) Why is competition more intense if food is supplied more slowly?
- Houston AI, McNamara JM (1987) Switching between resources and the ideal free distribution. *Anim Behav* 35 : 301-302
- Houston AI, McNamara JM (1988) The ideal free distribution when competitive abilities differ : an approach based on statistical mechanics. *Anim Behav* 36 : 166-174
- Houston AI, McNamara JM, Milinski M (1995) The distribution of animals between resources : a compromise between equal numbers and equal intake rates. *Anim Behav* 49 : 248-251
- Iwasa Y, Odenaal FJ, Murphy DD, Ehrlich PR, Launer (1983) Emergence patterns in male butterflies : a hypothesis and a test. *Theor Pop Biol* 23 : 363-379
- Kacelnik A, Krebs JR, Bernstein C (1992) The ideal free distribution and predator-prey populations. *Trends Ecol Evol* 7 : 50-55
- Kennedy M, Gray RD (1993) Can ecological theory predict the distribution of foraging animals? A critical analysis of experiments on the ideal free distribution. *Oikos* 68 : 158-166
- Matsuda H, Namba T (1991) Food web graph of a coevolutionarily stable community. *Ecology* 72 : 262-276
- Milinski M (1979) An evolutionarily stable feeding strategy in sticklebacks. *Z Tierpsychol* 51 : 36-40
- Milinski M (1984) Competitive resource sharing : an experimental test of a learning rule for ESSs. *Anim Behav* 32 : 233-242
- Milinski M, Parker GA (1991) Competition for resources. In : Krebs JR, Davies NB (ed) *Behavioural Ecology : an Evolutionary Approach*.

- 3rd ed. Blackwell, Oxford, pp 137-168
- 森下正明 (1952) 棲息場所選択と環境の評価、アリジゴクの生息密度についての実験的研究 (I) . 生理生態 5 : 1-16
- Parker GA, Sutherland WJ (1986) Ideal free distributions when individuals differ in competitive ability : phenotype-limited ideal free models. Anim Behav 34 : 1222-1242
- Pulliam HR, Caraco T (1984) Living in groups : is there an optimal group size? In : Krebs JR, Davies NB (ed) Behavioural Ecology : an Evolutionary Approach. 2nd ed. Blackwell, Oxford, pp 122-147
- Regelmann K (1984) Competitive resource sharing : a simulation model. Anim Behav 32 : 226-232
- Sasaki A (投稿中) Clumped distribution by neighborhood competition.
- 佐々木頭 (1996) 種は連続ニッチ空間上で離散分布する—種詰め込み理論の新しい展開. シリーズバイオフィジックス「数理生態学」. 共立出版
- Spencer HG, Kennedy M, Gray RD (1995) Patch choice with competitive asymmetries and perceptual limits : the importance of history. Anim Behav 50, 497-508
- Sutherland WJ (1983) Aggregation and the 'ideal free' distribution. J Anim Ecol 52 : 821-828
- Sutherland WJ, Townsend CR, Patmore JM (1988) A test of the ideal free distribution with unequal competitors. Behav Ecol Sociobiol 23 : 51-53
- Tregenza T (1994) Common misconceptions in applying the ideal free distribution. Anim Behav 47 : 485-487
- 梅棹忠夫 (1949) 個体間の社会的干渉—その概念と実験一. 生物科学 Vol.1, No.1 : 19-29
- 梅棹忠夫 (1961) 動物の社会干渉のついでの実験的ならびに理論的研究. 学位論文

## - 書 評 -

### 『ピカソを見わかるハト』

渡辺 茂 著

NHK ブックス (1995)

山脇 兆史 (京都大・理)

動物にはどのように世界がみえているのだろうか、と思ったことはないだろうか。感覚器が違えば当然、外界から受け取る情報も人間とは異なる。情報の持つ意味もその動物の生活誌に影響される。人間とまったく同じように世界がみえているという保証はどこにもない。また、動物は時に人間顔負けの知性を発揮することがある。犬や猫などを飼ったことのある人なら、たかが動物とみくびっていた彼等にしてやられた、という経験が少なからずあるのではないだろうか。この本はそんな動物の認知や知性といったテーマを扱ったものである。

本文は序、終を除いて七つの章からなる。それぞれの章には視覚認知、記憶、推論、言語の学習、同種の個体認知、鳥が歌をうたうメカニズムなどについての最近の研究結果と知見が述べられている。各章の内容はほとんど独立しているので興味

のひかれる章から読んでよい。どの章も平易な文で書かれていて理解しやすく、かつ読みごたえのある内容である。

なかでも4章のオウムのアレックスの話は非常に面白い。この話はオウムに人間の言語を教えようと試みたもので、アレックスはものと名前の結び付き、色、形、材質といった概念、異同や無という抽象概念を理解する。しかも、アレックスは訓練者が教えようと意図しなかったことばを自発的に覚え、人間に問いかけられなくても自発的にしゃべることさえもする。訓練が基本的には「ほめる」という社会的な褒美によって行われたことも興味深い点のひとつである。考えてみればわれわれ人間も餌や電気ショックによって言語を習得したわけではない。学習における社会的接触の重要性について考えさせられる例である。

また1章ではハトの視覚認知を題材にしている。

そのなかで、ハトは視覚能力と記憶能力に優れていて全体の印象よりも部分の細かい特徴に着目して認知を行うようだと言われている。それに対し、2章では記憶、3章では推論を扱った研究が紹介されていて、それらの能力は人間と似た性質を持つことが示唆されている。視覚などの感覚による認知の機構はその動物ごとに特徴を持つが、記憶、推論といった能力は種に依存しない普遍的な機構で成り立っているのかもしれない。

著者は認知心理学者の立場から「動物との比較研究こそは人間の心のより深い理解にいたる一つの重要なみちなのである」と説く。そのためか、

紹介される研究の対象となる動物は鳥やネズミやサルといった人間に系統的に近いものに限定されている。しかし、人間との比較を念頭に置かないより広い範囲の動物種を対象にした研究こそが認知、知性というものに対する知見をひろげてくれるものではないだろうか、と思う。

終章には「筆者が伝えたかったことは、わたしたちが知性とか認知とかよぶものが、人間だけに限定されたものではなく、動物の世界にひろく認められるということである」と記されている。本書の内容はこの目的を達するに十分なものであると言えよう。

## 『フェロモンの謎 生物のコミュニケーション』

William C. Agosta 著

木村 武二 訳

東京化学同人 (1995)

小汐 千春 (鳴門教育大・学校教育)

近年、フェロモンという言葉は、その使われ方が正確かどうかはさておき、巷ではかなり一般的に使われている。女性誌などを見ると、フェロモン男だのフェロモン女だのという言葉が頻繁に出てくる。本書の著者も、序文の中でフェロモンという言葉がゴシップ記者によって使われた例を述べている。しかし、いずれの場合も、視覚的・聴覚的には説明の出来ない現象や雰囲気の説明するために、フェロモンという言葉を使っているように思われる。訳者も述べているが、視覚的・聴覚的なコミュニケーションに多くを負っている我々人間にとって、嗅覚的コミュニケーションやフェロモンの世界はなかなか理解しがたく、神秘的ですらあるらしい。

しかし、本書は多くの動物の具体例を通して、フェロモンという目に見えないものと、それによる化学的コミュニケーションの世界の一端を、私たちにわかりやすく示してくれている。

まず、フェロモンという言葉ひとつとってみても複雑な問題があることがよくわかる。第1章で“同種の個体間で交わされる化学信号”(Karlson and Luscher 1959)という定義が紹介されているが、ホルモンとフェロモンとが区別できない例(第5

章)や、哺乳類の場合には無脊椎動物のフェロモンとは異なり社会的匂いともいえるべき性質を持っていること(第6章)などが述べられている。また、本書では特に指摘されていないものの、第4章で紹介されているクモやランによるフェロモン擬態は、フェロモンではなくアロモン(異種間における化学信号のうち、受信者よりも発信者に利益をもたらすようなもの; Brown 1968, Brown et al. 1970)であり、両者の関係の興味深い例だろう。

訳者も指摘しているが、この本にはいくつかのポリシーともいえるべき姿勢が明確に見られる。

まず、第一に、細菌や藻類、菌類から昆虫を含むさまざまな無脊椎動物、そしてヒトを含むさまざまな脊椎動物といった多くの分類群の生物のフェロモンについて扱っている点である。従来の入門書や教科書の多くは昆虫のフェロモンに偏っていた。実際、昆虫は多様なフェロモンを駆使してコミュニケーションをはかっており、また応用面からの要求もあって多くの研究者たちがそのコミュニケーションの世界を解明してきた。しかし、本書を読むと、さまざまな動物たちがフェロモンによる多様なコミュニケーションの世界を持っていることがわかるとともに、それぞれの解明に伴

う困難さも多様であり、それらを解明した多くの研究者たちの努力がよくわかる。著者自身がハムスターのフェロモンを研究していたことにもよるのだろう。

第二に、それぞれの具体例を化学のみならず、行動学、神経生理学といったさまざまな分野からのアプローチを通して説明していることである。それと同時に、著者はこれらさまざまな分野の研究者による学際的協力の重要性を強調している。これは著者自身が、ハムスターのフェロモンを研究するにあたって実際にそのような共同研究を行った経験からくるものであろう。

第三に、それぞれの具体例に対して、そのフェロモンが同定されるまでの過程を、例えば具体的にどのような生物検定を行ったか、分析にどのような手法が用いられたかなどを丁寧に説明していることである。特に、生物検定の手法と重要性については非常に説得力がある。化学を専門分野とする著者ならではの。

第四に、以上のことを全てふまえた上で、なおかつ、本書が入門書として優れており、さらには一般の読者をも対象としている点である。非常にわかりやすく、かんで含めるように説明されているとともに、読者を化学的コミュニケーションの世界にぐいぐいと引き込んでいくのである。それはひとえに、専門である化学の分野にとどまらない著者の興味と関心と知識の広さによるものであろう。

内容が広範囲にわたっているにもかかわらず、このような入門書にありがちな、“広く浅く”にならずにすんでいるのは、まさに以上のような著者の姿勢によるものと思われる。

E.O.Wilson は、「人間の本性について」の冒頭で、研究者は自分の専門とする分野のひとつマクロなレベルとひとつミクロなレベルとをともによく知る必要があると述べており、彼の姿勢は「社会生物学」や Holldobler との共著 “The Ants” でもうかがえる。行動学の研究においても、生理学や生化学、分子生物学といったミクロなレベルの理解は重要である。また、日本はどちらかという共同研究があまりさかんでないといわれるが、本書でも述べられているような学際的な共同研究によって、行動学がより活性化されることは大切で

あろう。本書はこれらのことを改めて考えさせてくれる。

本書は7つの章からなっており、各章の内容は以下の通りである。

1章は「分子メッセンジャー」というタイトルであるが、フェロモンとその研究についての概説が述べられるとともに、フェロモンの化学的性質を理解する上で必要な有機化学についての基本的な知識が述べられている。フェロモンの化学的性質についての理解の重要性は、この章のみならず本書の至る所で述べられている。例えば、揮発性であるか不揮発性であるか、安定であるか不安定であるか、どの程度拡散しやすいかといった化学的性質は、当然といえば当然であるが、フェロモンが使われる状況と深く関係している。

2章「フェロモンによる航海」では菌類、藻類、細菌といった生物の性フェロモンについて述べられている。性フェロモンというとガのメスがオスを誘引する光景をすぐに思い浮かべてしまう私自身を含めた一般的な読者は、ここで最初の衝撃を受けるわけである。しかも、そのあるものは脊椎動物のホルモンとして重要なステロイドをフェロモンとして用いているという。どちらかといえば比較的単純であると一般的に思われているこれらの生物のフェロモン研究においてさえ多大な困難を伴うこととあわせて、フェロモン研究の奥の深さを感じさせてくれる。

3章「警報と誘惑」では、昆虫を除く無脊椎動物のフェロモンについて述べられている。ここでも多くの生物がさまざまな物質を用いて化学的コミュニケーションを行っていることがわかる。例えば、フジツボがプロスタグランジンを孵化フェロモンとして用いていることや、ダニが吸った血中のオレイン酸コレステリルを性フェロモンとして利用していることなどは、フェロモンの研究者ならずとも興味をひかれるところであろう。

4章「協力とだまし合いの昆虫の世界」はその名の通り昆虫のフェロモンについてである。ここでは、鱗翅類の性フェロモンやキクイムシの集合フェロモン、社会性昆虫のさまざまなフェロモン、そしてフェロモンを用いた害虫防除といったどのようなテキストにも出てくる話が述べられている。もちろん、たった一章では情報量は一冊まるまる



昆虫のフェロモンについて書かれたテキストと比べるべくもないが、本章においてもフェロモンが同定されるまでの過程と生物検定についての詳細な記述は際立っている。また応用面についても興味深い事例について詳細に述べられている。さらに、クモおよびランによるフェロモン擬態の例やフェロモンの量によってメスがオスを選択するマダラチョウの話など、フェロモンの本よりは擬態や性選択の本でよく述べられる事象も紹介されている。ただ、社会性昆虫におけるコロニー認知のフェロモンについての記述が全くないことは、6章で哺乳類の個体や集団認知のフェロモンが大きく取り上げられているだけに残念である。

5章は「転換する機能と化学的変装」という一見わかりにくいタイトルであるが、ここで述べられているのはホルモンという体内での伝達物質がフェロモンとしても働いている例とフェロモン擬態の例を中心とした、哺乳類以外の脊椎動物、特に円口類・魚類・爬虫類のフェロモンについてである。また、ここでは次章でも重要な鋤鼻器官(ヤコブソン器官)についての詳細な説明がある。これは、爬虫類および哺乳類のフェロモン、特に不揮発性のフェロモンを理解する上で重要であるとともに、二つの嗅覚系の存在とその使い分けという興味深い事実を示してくれる。

6章「哺乳類の複雑さ」はその名の通りである。哺乳類ではイヌのマーキングをはじめとする嗅覚コミュニケーションの例は限りなくあるにもかかわらず、フェロモンの研究はごく一部に限られている。それは、哺乳類の生活の複雑さ、発達した脳による情報の統合、慣れや学習、さまざまな感覚情報の相互作用などによると著者はいう。実際、生物検定ひとつとってみても、その困難さはいかばかりか。ここでは実際に著者自身が関わったハムスターのフェロモンについての詳細な記述がある。ここで語られているのは、単にハムスターのフェロモンについてだけではない。その解明に至るまでの研究者たちの学際的な協力と試行錯誤の過程である。さらにハツカネズミでの思春期到来の時期や発情周期、妊娠の維持などがフェロモンの影響下にあることも述べられている。新たなオスの出現によって妊娠が中断される例などは、他の哺乳類における子殺しの例と比較すると興味深い。

また、種よりも個体に関連したフェロモンの存在やMHC(主要組織適合性遺伝子複合体)と個体の匂いについての記述なども紹介されている。

最終章は「ヒトの魅力」としてヒトのフェロモンについてこれまでに確実にわかっていることを述べたものである。これは我々にとって非常に興味あるテーマだが、残念ながら、これまでわかったわずかなこともあくまでも現象面にとどまっており、物質の同定はおろか抽出や精製すら手つかずである。これは、哺乳類におけるフェロモン研究の困難さのもっとも顕著な例だろう。しかし、いろいろな可能性が示唆されており、今後の研究の発展が楽しみである。

最後に用語解説と参考書、引用図版出典、および索引が付されている。入門書としては、これで十分なのだろう。しかし、参考書からさらに文献をさがさねばならない手間を考えると、参考文献を直接載せておいてくれた方が、より便利だったと思われる。

日本語版については、全体に訳文もわかりやすく丁寧で、読みやすい。本の形とサイズについては、SAライブラリーというシリーズの一冊であるという制約もあるのだろうが、入門書としては堅苦しみのない、とっつきやすい形なのではないかと思われる。ただ、この本に関して唯一にして最大の欠点は、値段が高いことである。これもシリーズの一冊としての制約があるのだろうが、この本が本来対象としている一般の読者やこれからフェロモンについて深く学ぼうとしている学生にとって、4,200円という値段は高すぎるのではないだろうか。入門書として優れているだけに惜しまれる。

#### 参考文献

- Brown, W.L. (1968) An hypothesis concerning the function of the metapleural glands in ants. *American Naturalist*, 102: 188-191
- Brown, W.L., T. Eisner and R.H. Whittaker (1970) Allomones and kairomones: transpecific chemical messengers. *BioScience*, 20: 21-22
- Karlson, P. and M. Luscher (1959) "Pheromones", a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183: 55-56

## 『進化遺伝学』

John Maynard Smith 著  
 巖佐 庸・原田 祐子 訳  
 産業図書 (1995)  
 宮竹 貴久 (沖縄県農試)

J.F. クローと木村資生が書いた本<sup>①</sup>のように進化遺伝学に関する教科書はこれまでもあった。しかし、これらの本は集団中の遺伝子頻度の短期間の変化や遺伝子頻度の安定についてどちらかといえば短期間の進化的変化の予測に的を絞っていた。車のマニュアルにたとえて言えば<sup>②</sup>、これまでの本はキャブレターのセットの仕方やタイヤ圧といった個々の部品について詳細に書かれているようなものだ。しかしその車がどのように製造されるのか、そして個々の部品が車のどこで働いているのかについては書かれていなかった。本書「進化遺伝学」が意図しているのはまさにこの部分である。

本書は「進化遺伝学の考え方」について書かれた本なのだ。本書の内容は、集団遺伝学、量的遺伝学、分子遺伝学、行動生態学、進化ゲーム理論といった幅広い遺伝学の関連範囲に及び、進化の理解に必要な遺伝学のすべてをカバーしているといっても過言ではない。また、本書は「カエルの子はカエル」で遺伝学を斬っていた表現型の進化理論<sup>③</sup>と分子遺伝学的研究技法とをドッキングさせようとするはじめての本格的な取り組みでもあろう。本書は、A5版378ページ(5,400円)という比較的コンパクトな本だ(フツイマの進化生物学みたいに鬼のように恐ろしく分厚い本ではない)。したがって、これを読めば遺伝学の個々の技術を使いこなせるとってはいけない(それには本書巻末の訳者による日本語で読める教科書や参考書を買って読めばよい)。この本は「進化遺伝学の教科書」なのである。教科書というのはその時代の研究者の考え方、そして研究の傾向に大きく影響する。良い教科書とは読者に多くのことを考えさせるものでなくてはならない。この点で本書は成功している。本書の至る所で進化生物学の最先端で未解決の問題について論じられているが、その

際まず複数の異なる考え方についてそれぞれの見方を支持する事実を説明した上で、「私はそうは思わない」と切り出して著者自らの意見を明確に述べて来る。読んでいる方は遊園地の急流滑りに乗っているような快適さとスリルを味わえる。

本書が日本語に翻訳された意義については、著者による日本語版へのまえがきを引用するのがわかりやすいと思う。「過去30年間に、進化遺伝学は日本と英国ではある程度違った道をたどりました。日本では木村資生氏による先駆的研究の影響で、興味を中心に分子進化に置かれました。(中略)もし私の本が主にこれらのトピックスを扱っていたとすれば、日本語に翻訳することはそれほど価値がないといえるでしょう。日本にはすでによい本があるからです。しかしながら、英国ではJ.B.S. ホールデンおよびR.A. フィッシャーの影響と、博物学の長い伝統(チャールズ・ダーウィンはそのもっとも有名な産物ですが)のおかげで、興味を中心に、生物のさまざまな生活に対する適応、およびこれらの適応を作り出した自然淘汰の役割に置かれてきたのです。本書の中心をなしているのは、これらのトピックスです。」

本書の内容は大きく2つの部分に分かれる。前半は第1章から9章まで。ここでは遺伝学の中で進化機構の理解のために必要な個々の道具の用法について書かれている。第1章は自然選択による進化、第2章は個体数増加のモデル、複製の正確さの臨界値、そして遺伝的浮動、第3章はハーディー・ワインベルグ比や適応度の概念、第4章は自然集団にみられる変異を検出する2つの道具、変異を作り出す機構、そして変異を維持する機構についてそれぞれ解説している。第5章では集団の2つの遺伝子座が遺伝変異をもつために生じる複雑な状況について扱い、エビスタシスと連鎖不

平衡に焦点をあてる。第6章は量的形質の遺伝学。第7章は、著者自身が発展させた進化におけるゲーム理論<sup>(3)</sup>の解説。ここでは「表現型の進化のモデル」というタイトルとなっている。第8章は、近親交配、遺伝浮動、中立な分子進化、移住と集団の分化の説明。この章の内容は日本の研究者が最も進化学に貢献してきた部分で、木村資生や根井正利による日本語で読める教科書が多くある。第9章もまたゲーム理論と並んで行動学界で議論の盛んなテーマを多く含んでいる。すなわち、社会性昆虫の問題では、血縁度をはかることの意義がわかりやすく解説されており、またディーム内選択とディーム間選択やライトの平衡推移説の解説がある。

本書の後半部分は第10章から14章まで。ここでは現在進化学研究が集中的に行われている幅広い範囲のトピックスが論じられ、本書の前半で述べる基本原理がどのように応用されるべきかについて示される。第10章と11章は遺伝子の振る舞いについて書かれている。第10章ではプラスミドによる血縁選択や、抗生剤耐性をもたらすプラスミドの例など、面白い話題が紹介されている。第11章は分子進化の話題。例えばなぜDNAの反復配列が生じるのか、そのメカニズムについて様々な角度から検討されている。第12章と13章は、遺伝機構の進化について書かれている。第12章では、なぜ有性生殖と組み換えが生じたのか？ 第13章では、なぜ性比がふつう1対1なのか？ 雌雄同体種と雌雄異体種がいるのはなぜか？ について議論される。また、性選択のモデルに関する簡単な紹介もある。第14章では種分化に関わる隔離機構、大進化と化石記録、そして競争、搾取、相利共生の3つの共進化の例について書かれている。この章のなかで、肉食獣が速く走るためには、四肢を長くすること以外に、背骨を弓なりに曲げることで歩幅を大きくすることができるということを例に挙げ、動物の1つの行動を達成するにもその進化的道筋は複数あることを述べている。これは、あたりまえといえばそうだが、ともすれば忘れがちな重要な指摘ではないだろうか？

原著から6年も経た今では本書に述べられている内容が若干古くなった感は拒めない。ランダの遺伝子座数の推定法が紹介されているがこの方法の一般性については現在懐疑的である<sup>(4)</sup>。また近年議論が盛んな変動環境下における遺伝についてはほとんど触れておらず、進化が続くためには物理的環境の変化が必要なのか？ それとも必要でないのか？ といった命題を読者に投げかけるに留まっているのはちょっと残念だ。しかし、本書の教科書としての価値がそれらによって下がっているとは思えない。

最後に簡単な著者の紹介をする。ジョン・メイナード＝スミスは、1920年にロンドンに生まれ、パブリックスクールでは数学の教育を受けた。しかし、科学に関しては授業がなく、図書館での独学でそれを学んだ。ケンブリッジ大学では、工学を学び、航空機設計会社に勤めたが、決意してロンドン大学ユニバーシティカレッジへ入り直し、動物学を専攻。J. B. S. ホールデンから進化について学んだことがその後の彼の方向を決定したことはよく知られたエピソードだ。この間、師匠のホールデンのもと、おもにショウジョウバエを用いて発生遺伝学、人為選択実験を行った（著者が過去に選択実験をやっていたということは案外知られていないのではないだろうか）。生物学部長としてサセックス大学に移った後は、性の理論、進化生態学、エイジングの問題などの困難な理論的研究を行った。なかでも経済学において生み出されたゲーム理論の概念を進化や行動の問題に導入し、進化遺伝学に集団の概念を導入するのに重要な役割を果たしたことは有名である。著者による一般向けの書物「生物学のすすめ」<sup>(5)</sup>から著者の一言を引用しよう。「自然科学の基本的な考え方は、それを理解しようと努力することを志す人たちに、必ず説明できるものなのだ」。このような信念を持った著者によって書かれた「進化遺伝学」は内容のわりには数式も驚くほど少なく、読みやすいものとなっている。

- (1) An Introduction to Population Genetics Theory (Crow, J. F. and M. Kimura 1970, Harper & Row, New York) .

- (2) Lewontin, R. C. (1989) *Nature* 339 : 107  
Genetics 126 : 235-247.
- (3) 進化とゲーム理論：闘争の論理 (メイナード・  
スミス著、寺本・梯 訳、産業図書)
- (4) Zeng, Z., D. Houle, and C. Cockerham (1990)
- (5) 生物学のすすめ (メイナード・スミス著、木村  
訳、紀伊国屋書店)
-