

# NEWSLETTER

No.30

## 目 次

学会誌目次 . . . . .	2
学会誌和文抄録 . . . . .	2
第 15 回大会シンポジウム報告 . . . . .	4
第 15 回大会ラウンドテーブル報告 . . . . .	10
ミニシンポジウム報告 . . . . .	19
書 評 . . . . .	31
新入会員 . . . . .	44

### 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. 15 No. 1』 目次

江口 祐輔・谷田 創・田中 智夫・吉本 正：イノシシにおける有彩色と無彩色との識別	1
森 貴久：南極シール島のヒゲペンギンの潜水バウト構造	9
村上 貴弘・東 正剛：原始的なキノコアリ族 2 種 <i>Cyphomyrmex rimosus</i> と <i>Myrmicocrypta ednaella</i> の社会構造、特に菌園の基質と餌資源について	17
塚田 英晴：エサの分布と関連したキツネの採食域とテリトリーの分化	27
狩野 賢司：両親で子の保護を行なうカワスズメ科魚類 <i>Neolamprologus moorii</i> の親の投資に対する仔魚数・仔魚サイズの影響	39
渡辺 守・中西 康之・益野 峰崇：探雌中の雄の嫌がらせにより延長したモンキチョウの交尾時間と注入精包サイズ	45
Pratte, M.：アシナガバチ類の認知と社会的優位性	55

## 『Journal of Ethology Vol. 15 No. 1』 和文抄録

## イノシシにおける有彩色と無彩色との識別

江口 祐輔・谷田 創・田中 智夫・吉本 正  
行動学的手法を用いてイノシシにおける色覚能力を有彩色と無彩色との識別能力を中心に調査した。供試猪はニホンイノシシ (*Sus scrofa leucomystax*) の雌 2 頭を用いた。二者択一式の実験装置を自作し、左右どちらか一方の正解の色パネルを選択すると、報酬が得られるようにした。Young-Helmholtz の三原色に基づいて赤・青・緑の有彩色を正解色とし、それらと同一明度の無彩色と対比させた。その結果、イノシシは赤・青・緑の三原色の中で青を識別でき、緑についてもある程度識別可能であることが示唆された。この結果をふまえて青を中心として黄緑から赤紫にいたる 8 種の有彩色を新たに追加して試験を行なったところ、イノシシは青・青紫と紫の一部について明確に識別でき、色が赤や緑に移行するにつれ見えにくくなる結果が得られた。イノシシとブタでは三原色に対する弁別試験の結果に多少の相違が認められた。これはイノシシからブタへの家畜化の過程で起きた遺伝的変化が産肉能力に留まらず、感覚能力にも影響を及ぼしたと考えられた。

## 南極シール島のヒゲペンギンの潜水バウト構造

森 貴久

繁殖期にある 2 羽のヒゲペンギン *Pygoscelis*

*antarctica* の潜水行動を、潜水そのものではなく潜水バウトの観点から解析した。バウトの構造を解析した結果、以下のことがわかった。(1) 単独でなされる潜水と繰り返し行なわれる潜水とは、潜水時間と潜水深度に有意な差が見られたが、繰り返し潜水の最初の潜水と単独潜水とではそのような差は見られなかった。(2) 潜水時間が長い潜水を繰り返すとき、その潜水は深く潜水間隔は長かった。また、コストが大きい潜水を繰り返すときには繰り返しの回数は減少した。これらの結果からペンギンの採餌行動について以下のことが示唆された。(1) ある場所で採餌をするかどうかは、最初の探索・評価の潜水で決まる。(2) ある場所での採餌潜水の繰り返し回数は、利益が最大になるように決定されている。

原始的なキノコアリ族 2 種 *Cyphomyrmex rimosus* と *Myrmicocrypta ednaella* の社会構造、特に菌園の基質と餌資源について

村上 貴弘・東 正剛

パナマ、バローコロラド島の熱帯雨林において 2 種の原始的なキノコアリ族、*Cyphomyrmex rimosus* と *Myrmicocrypta ednaella* の社会構造と行動を観察した。どちらの種も、栄養を共生菌の菌糸から吸収したり (i.e. mycophagy)、巢外から採集してきた植物の果汁や樹液から (i.e. phytophagy) 得

ていた。また、ワーカー間で栄養液の交換もみられた (i.e. stomodeal trophallaxis)。女王と幼虫は完全に菌類だけを食していた。老齢のワーカーはほとんどの栄養を植物の果汁や樹液、または栄養交換によって得ていたのに対し、若齢個体はほとんどを菌類から獲得しており、植物由来のものは、ほんの一部にすぎなかった。*M. ednaella*は菌園の基質として朽ち木の破片を利用して、彼らの菌を育てる行動はこれまで観察されている他の原始的なキノコアリ族のものと同様であった。対照的に、*C. rimosus*の菌を育てる行動は、基質としてワーカー自身が吐き戻した液体を利用しているという点において非常にユニークであった。熱帯雨林内では、*C. rimosus*のワーカーはしばしば果汁や樹液を巢外で採集していた。おそらく、これらは菌を培養するために吐き戻される時に使われるのであろう。

#### エサの分布と関連したキツネの採食域とテリトリーの分化

塚田 英晴

エサの季節的分布と関連したキタキツネ (*Vulpes vulpes schrencki*) の空間利用様式を1992年から1994年まで北海道の知床国立公園において調査した。2種類のエサ—人為物とサケ科魚類の死体—の分布に応じて1年を4つの期間に区分し、発信器を装着したキツネの行動域利用を比較した。エサが集中分布しない時期には、ファミリー毎の行動域の排他的分布、行動域境界での侵入個体の排除、侵入個体に対する定住個体の土地依存的優位性が確認され、定住しているキツネの間にはテリトリーが存在した。一方、エサが集中分布する時期には、それらの行動域は重複した。後者の時期には、キツネは、自身のテリトリーから局在するエサ場まで、1日以内に移動可能な8kmまでの距離を往復していた。このようにこの地域のキツネは、自身のテリトリーの外側に季節的に利用可能なエサを含む独特な採食域をもっており、このような採食域が、人間によって引き起こされた彼らのエサ分布の変動によって生じていることが示唆された。

#### 両親で子の保護を行なうカワスズメ科魚類 *Neolamprologus moorii* の親の投資に対する仔魚数・仔魚サイズの影響

狩野 賢司

タンガニカ湖に棲息する *Neolamprologus moorii* は両親で卵・仔魚を保護する。本研究では、保護に関する親の投資が仔魚の数と体サイズによってどのように変化しているかを野外で調査した。親魚は仔魚に接近してくる他の魚類を攻撃して追い払ったが、特に仔魚の捕食者に対して高い率で攻撃した。捕食者に対する親の攻撃率は守っている仔魚数と正の、仔魚の体サイズとは負の相関を示したが、重回帰分析の結果、仔魚数の方が親の防衛努力に関して重要であることが判明した。子の保護にどれだけ投資するかという親の意思決定はその投資によってどれだけの見返り (現在の繁殖成功) とコスト (将来の繁殖成功の減少) があるかによって決まっていると考えられるが、本種ではその時守っている仔魚の数が親の意思決定、すなわち適応度に強い影響を及ぼしていることが示唆された。仔魚の体サイズがあまり重要でない理由として、調査地では捕食圧が非常に高いため、体の大きな仔魚でも親の保護なしには生存が困難であるからと考えられた。

#### 探雌中の雄の嫌がらせにより延長したモンキチウウの交尾時間と注入精包サイズ

渡辺 守・中西 康之・益野 峰崇

温室内でモンキチウウの未交尾の雌雄を交尾させると約45分かかった。野外の若齢雄が処女雌と交尾すると、他雄からの嫌がらせを受けなければ、交尾は温室内と同じ時間で終了した。雄は交尾開始後約40分で精包を形成し終えた。若齢雄は老齢雄よりも大きな精包を注入したが、交尾時間は変わらなかった。雌を糸で繋いで野外の雄と交尾させ、雄の行動を観察し、交尾時間を記録した。すべての交尾態は探雌中の単独雄に発見され、嫌がらせを受けたが、明確な反応を示さなかった。嫌がらせにより交尾時間は延長した。しかし精包の大きさは変わらなかった。単独雄による交尾中の雌の乗っ取りを観察した。交尾嚢内に精包があまりないとき、雌は再交尾しがちであった。単独雄は交尾中の雄が若齢か老齢かを見分けられるようであっ

た。単独雄による嫌がらせの時間は、若齢雄よりも老齢雄の交尾態に対して長く、これは単独雄の交尾成功にとって有利であるといえた。

### アシナガバチ類の認知と社会的優位性

Pratte, M.

アシナガバチ類において雌間関係は優位な雌による直線的な順位によって支配されていることが昔から知られている。社会的な順位がどのように発達していくかについての古典的なモデルは、最

初に二頭が会ったときにおこる対決で確立した順位を維持するには個体認知が関わっていることを示唆している。本研究ではこの説をヨーロッパフタモンアシナガバチの創設雌について検証した。優位雌に既知または未知の雌を連続的に出会わせて、そのときの優位雌の反応から寛容指数を計算した。結果からは、個体ごとの認知は可能であり個体の特徴の記憶には4時間以上の個体間接触が必要なことが示された。[訳：事務局]

## 第15回大会公開シンポジウム報告 『あなたもきっと騙されるー擬態の生物学』

擬態の問題は進化生物学、生態学、行動学など自然史関係諸科学にとって、古くて新しいテーマである。すでに1世紀以上も前に、アマゾンを探検したベイツによって、有毒なチョウ（モデル）に無毒なチョウ（擬態種）が似るベイツ型擬態が知られて以来、擬態に関して出された論文は世界各国で2000本は優に超えるだろう。欧米を中心に擬態研究は現在でも進化生物学の中心的なテーマとして、多くの研究者の関心をひいている。その一方で、日本では擬態を自分の研究テーマにすえる研究者は少なく、一般の啓蒙書の中では、まだまだグループ選択の説明が幅をきかせている。

そうした中、日本動物行動学会は1996年11月に東大農学部において開かれた大会で、『あなたもきっと騙されるー擬態の生物学』と題した公開シンポジウムをおこなった。このシンポジウムでは東京農工大の小原嘉明氏が「擬態の生物学」と題して、これまで明らかになった自然界における種々の擬態を紹介し、京大の大崎直太氏は自身が実験的に行った研究で、沖縄のシロオビアゲハでメスだけが二型を持ち、ドクチョウのベニモンアゲハに似る現象の新解釈を、そして昆虫写真家の海野和男氏は20年以上にわたって撮りためた世界の熱帯域の擬態昆虫の驚くべき生態を、美しいと同時に科学的価値の高いスライドで紹介された。

以下にシンポジウムで講演していただいた三人の演者に講演の要旨を簡単にまとめていただいた。

[上田 恵介]

### 擬 態 の 生 物 学

小原 嘉明

擬態は一般的に、動物が何らかの生物学的効果を得るために、他の動植物また無生物体に、彩色や形態、姿勢、行動などを似せることと定義されている。しかし擬態の定義は必ずしも統一されているとは言えず、人によってその使い方に微妙な違いあって混乱がみられる。

この原因のひとつは、擬態者の擬態対象、つまりモデルを生物だけに限定するかどうか起因する。小石や岩肌などモデルが無生物の場合は、擬

態に含めない人がいる一方、これを擬態とする人もいる。第2の原因はモデルとも類似の程度に関するもので、枯れ葉に似るコハクチョウや雌の行動を模倣するブルーギルの雌擬態雄のように、高度の模倣のみを擬態とし、緑の葉に単純に色彩を似せているアオムシなどは擬態に含めないことが多いが、この判定基準に意見のくい違いがみられる。第3の原因はミユラー型擬態に関する混乱である。擬態は擬態者とモデルおよび擬態者に騙さ

れる種の3者をその構成員として含むが、ミューラー型擬態では、ベイツ型擬態と違って擬態者に騙される種が存在しない。さらに小石に似る鳥類の卵や、ある種のチドリの擬傷のように、擬態によって直接利益を受ける個体が自分自身でない場合や、カラスシジミの自己擬態のように、擬態者とモデルが同一個体である場合など、必ずしも擬態の定義に合致しない場合も擬態に含められる場合が多く見かけられるが、これらも混乱の一因となっている。

以上の問題点のうち、モデルが生物か無生物か、また他種生物か自分自身の体の一部かは、擬態の生物学的本質と直接関わりがないと思われるので、擬態の定義ではこれらの要因間の区別は必要であろう。同様に騙されるものがあるかないかの区別の必要もないと思われる。また擬態の生物学的效果は、擬態の見事さや精巧さと無関係ではないにしても、人間の眼から見て精巧な模倣だから擬態で、単なる色彩の類似だから擬態ではないとするのは恣意的で、これを擬態の定義の要件に含めるのは適当ではないと思われる。

#### 擬態の分類について

擬態は、これまでにいろいろな基準や機能に基づいて分類されてきたが、そのうちもっとも一般的な分類は、機能に基づく分類である。これは擬

態を非防衛的擬態と防衛的擬態に大別し、攻撃的擬態、寄生的擬態、繁殖擬態、共生的擬態などは前者に、またミューラー型擬態やベイツ型擬態などは後者に含める。騙されるものが、擬態を認識しているかどうかに基づく分類では、擬態を非認識擬態と認識擬態に大別し、隠蔽的擬態などは前者に、またベイツおよびミューラー型擬態などは後者に含める。このほか擬態の可変性に基づく分類、擬態者数に基づく分類などがある。

#### 擬態と行動

形態的類似に行動を加味することで、擬態の効果を高める動物は多数知られている。ある種のガは樹皮にとまる時の体軸を調節（定位）し、かつ静止行動を持続することで隠蔽的擬態の効果を高める。カマキリなどある種の動物は、一定の姿勢を維持することで、またオオシモフリエダシヤクは自分の隠蔽的体色に似た背景を選択することで防衛的效果を高める。タコは素早く体色を変化させて背景に紛れ込み、ある種のトカゲは自切した尾部が動きを持続して攻撃者の注意を引きつける。ある種のホタルの雌は他種の雌の発光パターンを模倣し、ある種のカニは体に海草をくっつけて変装することで、それぞれ捕食および防衛効果を高めている。

## メスにのみ擬態型が現れるチョウのベイツ型擬態

大崎 直太

チョウのベイツ型擬態は、捕食者と考えられている鳥が、毒チョウの味がまずく摂食に耐えられないことを学習・記憶し、毒チョウを避ける行動をとることが前提となり、その鳥が毒チョウに擬態した種を避けることにより成立している。警告的な派手な色彩は鳥の学習や記憶を促進する。しかし、モデルの毒チョウが少なく、擬態者が多ければ、鳥は毒チョウを学習・記憶する機会が少なく、擬態種を避けるような行動をとらないと考えられる。したがって、擬態種のチョウでもすべての個体が擬態型になるわけではなく、毒チョウの数に応じて、ある確率で擬態型が出現している。事実、ベイツ型擬態種には擬態型と非擬態型の2

型が存在するのが普通である。

ベイツ型擬態では、オス・メスともに擬態型が出現する。しかし、最初にベイツが発見したシロチョウの例をはじめ、チョウのベイツ型擬態は、ほとんどがメスにのみ擬態型を発現する。その理由は、いまだに検証されていないが、今までに幾つかの仮説が挙げられてきた。その中でも代表的な仮説は以下の二つの説、「グループ選択仮説」と「メスによるオスに対する性選択仮説」である。

#### グループ選択仮説

「ベイツ型擬態は、味の良いチョウが味のまずいチョウに似る擬態である。このとき、もし擬態種

の個体数が多いなら、天敵はこのチョウは味が良い、と認識して擬態の効果は失われ、擬態種をエサとして利用し始めるだろう。したがって、すべての個体が擬態するのではなく、ある確率で一部の個体が似る必要がある。その際に、擬態することにより天敵から保護されるのは、当然、卵を産み、次世代を残すメスである」このようなグループ選択仮説は、日本における擬態を扱った啓蒙書で、いまだに唯一書き述べている仮説である。しかし、ここ30年来の行動生態学、進化生態学の理論的發展の成果である「利己的な遺伝子」の考え方で、現在、欧米ではこの仮説は一顧だにされていない。現在は「自分の息子だけは擬態型にして天敵を避けさせ、そのことにより息子の交尾頻度を上げて自分の遺伝子を持つ子孫を少しでも多く残すという利己的な遺伝子が現れたときに、その利己的な遺伝子を持つ個体は相対的に子孫を多く残せる確率が高く、進化的時間を経た後に、すべての個体がそのような利己的な遺伝子を持つ個体になる」と考えられるようになり、グループ選択仮説は否定されている。他の生物のベイツ型擬態は、ほとんどが両性に発現する。したがって、オスはメスの犠牲になるという「グループ選択仮説」は、チョウにのみ考えられる仮説で、なぜあの種ではメスだけで、この種は両性で、あれはオスのみなのか、というベイツ型擬態全般に対する一般解にはなりえない。

### メスによるオスの性選択仮説

「オスは生涯に複数回の交尾が可能であるために、それだけオス間にメスをめぐっての激しい競争がある。したがって、自種と思われるメスをあまり厳しく吟味せずに交尾を試みるため、メスの変異個体も許容する。その結果、メスには擬態型が出現した。一方、メスは一度の交尾ですべての卵が受精可能なので、一度の交尾が大切なうえ、多くのオスに求愛されるので、相手のオスに対する吟味が厳しく、自種かどうかの識別も慎重になる。したがって、オスの変異個体を避けるためにオスには変異を許さず、その結果、オスには祖先的な形態が維持され、擬態型は出現しない」。この仮説は「メスによるオスの性選択仮説」と呼ばれ、ベイツの発見に対し、ベルトがダーウインの唱え

る性選択学説で説明を試み、それをダーウイン自身が受け入れて流布した仮説で、135年間生き延びた。仮説としてはかなり奇抜で、一時はなりを潜めた。その結果、グループ選択的な説明が流布し、日本の啓蒙書ではグループ選択仮説一色になってしまった。しかし、近年の進化生態学的發展で、グループ選択に疑問が持たれ、オスに特徴的な形質の進化が、メスがそのようなオスを好むのだ、というメスによる性選択で上手く説明できることが分かったことなどで、性選択仮説はベイツ型擬態のメスに偏った擬態を説明する上で、現在、欧米では深く信じられている唯一の仮説である。

だがこの説明は未だに単なる仮説であり、ベイツ型擬態が発見されて以来135年に互ってはっきりと検証されたわけではない。それは検証実験が非常に難しいからである。実験には、メスに求愛行動を示すオスが必要である。実験は、普通、人間が中に入って観察できる程度の広さの網室で行うが、この程度の広さだと、オスは網室から逃れる行動を示すだけで、なかなか求愛行動を示さない。特に、マジックペンなどで人為的に自然界とは異なる斑紋を施したオスは、その過程で交尾衝動を失い、逃げようとするばかりで実験にはならない。一方、一度交尾をしたメスは、その後は峻烈な交尾拒否行動を示すのが一般で、なかなか交尾行動を示さない。したがって、スムーズな実験を行うためには常に処女メスを必要とするが、実験の際にある程度の数の処女メスを揃えておくことは、なかなか大変なことなのである。さらに、実験材料を揃え、交尾行動を観察する際に、メスが交尾行動を示さなかったなら、メスは何が原因で交尾を示さないかの見極めが甚だ難しいのである。

### 性選択実験

上に挙げた性選択の実験場の悩みを解決する素晴らしい実験装置が、実は日本各地にあることが分かった。それは、熱帯や亜熱帯の植物園の中に生きたチョウを放し飼いである昆虫館（インセクトリウム）である。チョウを放飼した昆虫館は、前もって様々な斑紋を施したチョウを飛ばしておくことが可能であり、密度も適宜調節できるの

で、広すぎる野外や、狭すぎる網室では出来ない様々な実験や観察を行うことが可能である。私は伊丹市昆虫館をお借りして、性選択実験を含む様々な実験をさせてもらっている。

さて性選択実験の結果は、従来の仮説を前提とした予測と2重の意味で異なっていた。予測では、オスはメスの斑紋型を選ばないが、メスはオスの斑紋型を選ぶ、となっていたが、結果は逆で、オスは非擬態型のメスを選ぶが、メスはオスを選ばなかった。オスが自種のメスを認識する際、種固有の斑紋型を目印にしている、という研究は少なからずある。メスの斑紋型に模した様々な模様を作り、飛翔中のオスに示すと、自種に特徴的な模様へ反応し、近寄ってくるのが、幾つかの種の実験で分かっている。このようなオスを引きつける模様をオスの交尾行動を解発する「リリーサー」という。実験に用いたシロオビアゲハの非擬態型は下翅に7つの白い斑紋が帯のように連なっているが、シロオビアゲハのオスにとってのリリーサーは、この白い紋と考えられる。一方、擬態型のメスは、この白い紋が下翅の中央に3点残るのみで、下翅全体に赤い斑紋型が増えている。この白い紋が減った分だけ、オスに対するリリーサーの効果は減じ、オスに選ばれなくなる。この白い斑紋型を真っ黒に塗りつぶしたメスは、オスに全く見向きもされない。つまり、メスの擬態型は擬態することによりオスに選ばれなくなるという「コスト」を払っていることになる。一方、オスは、どのような人為的に異なった斑紋型を持つとも、メスに区別なく受け入れられた。このことは、少なくともメスが視覚的にオスを斑紋型で識別している可能性を否定している。

#### 一方の性に偏った擬態の発現機構

なぜ、メスだけに擬態型が発現するのか。チョウではメスに対する捕食圧は高いので、メスは擬態することにより大きなベネフィットを得ることが可能であるが、オスに対する捕食圧はもともと低く、オスはベネフィットをほとんど期待できない。つまり、擬態することによるベネフィットがコストに勝るときにのみ、チョウは擬態する方が良いのだ。したがって、両性ともベネフィットが勝れば両性とも擬態するだろうが、性の違いによ

り捕食圧が異なり、一方の性のみに捕食圧が高いならば、それがメスだろうとオスだろうと、一方の性のみが擬態することになる。しかし、もし擬態に全くコストがかからないとするならば、擬態するベネフィットが例えわずかでもベネフィットがコストに勝ることに変わりがなく、擬態したほうが有利である。しかし、実際にはシロオビアゲハのオスは擬態していない。やはり、擬態にはわずかながらでもベネフィットに勝るコストがかかっていると見た方が妥当なようだ。

擬態型になるかならないかは、擬態型の遺伝子型が表現型として発現するかどうかにかかっている。シロオビアゲハの擬態の遺伝の仕組みは、イギリスのクラークとシェパードにより明らかにされており、擬態型は複対立遺伝子の優性型で、劣性ホモのみが非擬態型になる。そして、メスの場合は擬態の遺伝子型は表現型として発現し、オスの場合は発現しない。発現したらコストがかかるからなのだろう。では、一体、擬態のコストとは何なのだろうか。上杉兼司が沖縄諸島で擬態型と非擬態型のメスの寿命を比べた研究によると、毒チョウのいる島では両型の寿命はほぼ同じだが、いない島では擬態型の寿命が短いそうである。つまり、毒チョウのいる島では鳥は生理的寿命の長い非擬態型を選択的に捕食する結果、両型の寿命は同じだが、毒チョウのいない島では両型が同じように捕食される結果、生理的寿命の違いを反映して、非擬態型の方が寿命が短い可能性が考えられる。そうならば、もし、オスに擬態型が発現したならば、その個体の寿命が短くなる可能性はないのだろうか。

#### カルチノイド仮説

生物の体内には様々なカルチノイドが含まれている。生物は光を浴びると生体を構成している組織から活性化酸素が遊離し、神経組織が破壊されてボロボロになるなど、生体に様々な悪影響を与える。その際にカルチノイドは酸化を防ぐ抗酸化剤として作用しているという。ロスチャイルドは、毒チョウのカルチノイド含有量が、擬態種に比べて数倍多いことを明らかにした。彼女は毒チョウの体内に貯蔵された毒成分は光を浴びると酸化し、無毒化するのではないかと考えており、それを防

ぐ抗酸化剤としてカルチノイドが利用されていると考えている。ならば、こういう仮説は考えられないだろうか。毒チョウの警告色は、赤、黄、橙、などのカルチノイドを高濃度に凝縮することにより、鮮やかな斑紋型を作り出している。擬態種がこの斑紋型を作り出すとすると、生体内の少なからずの量のカルチノイドを翅に移送する必要がある、なにがしかの無理が生ずることはないのだろうか。毒チョウの立場で考えると、擬態種の出現は毒チョウであることの有利さを減少させるゆゆしき事態であると考えられる。ならば、ある種が自種に擬態するなら、それなりのコストのかかる

ように斑紋型を進化させてきた可能性がある。その際に、自種には得易く、擬態種には得難いカルチノイドを利用している可能性が考えられる。つまり、メスのチョウは捕食圧が高いために、斑紋型を変えるというコストと、カルチノイドを色彩に利用するコストの両方を払っても擬態のベネフィットがコストをうわまわるために擬態するが、オスは斑紋型を変えることにコストはかからないが、カルチノイドを色彩に変えるコストが擬態のベネフィットをうわまわるために擬態しない。思いつきのようなカルチノイド仮説だが、どうだろうか。

## 昆虫の擬態と擬死

### —野外での行動観察からの考察—

海野 和男

擬態は、昆虫の観察者や研究者にとって、大変魅力的な題材であろう。筆者もその魅力にとらえられた一人で、過去20年以上にわたって、昆虫の擬態行動を観察してきた。対象とした地域は主に熱帯雨林で、昆虫が身を守る方法として、擬態のほかにカムフラージュ（隠蔽の擬態）、擬死、威嚇行動など、多くの実例を見てきた。以下にそのいくつかを紹介したい。

#### 威嚇か擬死か—熱帯のカマキリ類—

擬死はほとんどの目の昆虫に見られる行動である。ハムシ、テントウムシ、ゾウムシなどの小さな甲虫が振動を感じると、ぼろりと葉から落ちてしまうのは、昆虫採集の経験のある人には周知の事実であろう。小さな昆虫が地上に落ちると、それを再び見つけるのは容易ではない。これは鳥やトカゲなどの捕食者にとっても同様であろう。擬死はそれをおこなう昆虫たちの生存上、極めて有利に働くと思われる。

こうした防御行動にはそれだけで独立して発現するものもあるが、威嚇行動をする昆虫には、通常はカムフラージュのうまい昆虫が多く、捕食者に発見されると威嚇行動に転じ、さらに威嚇時に擬死を起こすものがある。カムフラージュの顕著な熱帯アジア産のカマキリは、危険を感じたとき、

通常は鮮やかな斑紋のある後翅を見せて威嚇する。マレーシア産のカレハカマキリやクシヒゲカマキリの仲間では、威嚇行動は10分以上続く。捕食者にとっては、枯れ葉が突然違うものに変身するのであるから、この威嚇はある程度は有効であろう。しかし大型のトカゲなどを使って実験すると、この威嚇効果はまったく用をなさない。

これらカムフラージュの上手なカマキリは、時には擬死をおこすことがある。そのとき、これらのカマキリは跳ねるような動作をして、そのまま地上に落ちてしばらくの間、脚を縮めて擬死を続ける。しかしカマキリたちの擬死は触ったから必ず起こるというものではない。またいったん威嚇行動に移った個体が、威嚇状態から擬死を起こすこともない。これらのカマキリたちがどのような場合に擬死をおこし、どのような場合に威嚇行動をとるのかはまだよくわかっていない。

#### 威嚇から擬死へ—中南米のヤママユ類—

中南米のメダマヤママユやトラフヤママユは、休息時には翅を屋根型に閉じてとまる。この状態では後翅や腹部は完全に隠され、枯れ葉によく似たカムフラージュをしめす。こうして休息しているガに触ると、翅を開いて後翅や腹部を見せる。メダマヤママユの仲間は前翅を水平に開くと後翅



の目玉模様が露出する。この目玉模様はタカやフクロウの目玉そっくりである。メダマヤママユにはたくさんの種類があるが、脅かすとどの種も前翅を開き、後翅の目玉模様を見せる。しかも多くは目玉模様を見せたまま、擬死を起こすのである。

トラフヤママユの仲間の腹部を覆う鱗毛は黒や茶で、節間が派手な赤や黄色の色彩になっている。腹部を曲げると節間の色が露出し縞々模様になる。腹部を曲げる行動とも相まって、それはハチを連想させるのに十分な要素を持っている。トラフヤママユの擬死の時間は極めて長い。ブラジルで出会ったこのガの仲間は、腹部を曲げると同時におしりから大量の卵を放出した。しかもそのガはもとの姿勢に戻るのに一日を要したのである。こうなると食われてしまうことを予期して、とりあえずは卵を産んでしまおうという行動が進化してきたのだと思わざるを得ない。この行動はスリランカのカゲロウの仲間でも見られた。こちらは擬死は起こさなかったが、捕まえると腹部を曲げ、刺すような動作をおこなった。そして腹部から大量の卵を放出し、死亡した。これなどは自分が食われることを前提にしての時間稼ぎ的な行動と思われる。

中南米に棲む *Heliconius* 属のチョウやトンボマダラなどのドクチョウ類には、多くのチョウがベイツ型やミュラー型の擬態を示すが、ガにもこれらのドクチョウ類に擬態したものがいる。これらのガの多くは昼行性であるが、中には夜行性のものもある。夜行性のガが昼行性のドクチョウに擬態してどんな利益があるのかと思っていたが、彼らが昼間、休息している時に刺激を与えると、屋根型に閉じていた翅を立てたのである。するとそのガはなんとトンボマダラに変身したのである。しかもそこで擬死行動を起こしたのには驚いてしまった。

このシンポがきっかけになって、6月20日発行の『生物科学』（農文協、年4回）で擬態の特集が実現した（第49巻1号、1400円）。これにはシンポの講演者の大崎直太さんと海野和男さんはじめ、これまであまり知られていないスカシバガやホタルの擬態、また魚類、爬虫類、鳥類について、擬態研究の最前線をそれぞれの分野の研究者が執筆している。是非、目を通して頂きたい。

[上田 恵介]

### カムフラージュ（隠蔽的擬態）

カムフラージュはほとんどの昆虫に見られる基本的な生存戦略である。この消極的な戦略は、昆虫という食物連鎖の下位に位置する生物にとっては、生きるための必須アイテムなのであろう。そもそもカムフラージュは動かないから有効なのであって、いくら植物にそっくりでも動いてしまえば、当然、その嘘はばれてしまう。コノハムシやナナフシ、バッタ、キリギリスといったカムフラージュの顕著な昆虫は、普段でも極めて緩慢な動きをする。もし彼らが擬態がうまくなければ、捕食者のよいえじきとなるだろう。彼らにとっては動かない方が生存には有利なのである。しかし動かなければ生活は不可能であるから、なるべく緩慢な動きをするのである。これらの昆虫の中にも、休息時に刺激を与えると擬死を起こすものが多い。

擬死は“動かなければ見つからない”的な消極的行動だが、カムフラージュと一緒に用いることで効果を高めている。一方、威嚇行動は積極的な生存戦略であり、これもカムフラージュと対になることによって効果を増す。カレハカマキリにおいては威嚇行動と擬死はまったく独立した行動であるが、メダマヤママユやトラフヤママユでは擬死と威嚇は一連の対になった行動である。こうして見ると、威嚇行動も擬死も、擬態やカムフラージュと対になって効果を高める行動であるといえる。

擬態や威嚇行動は、見れば見るほど興味の尽きない現象である。そして野外での研究がすぐに成果には結びつかない、極めて複雑な、その意味で生物的な問題である。この問題に真剣に取り組む若い研究者の出現を期待したいところである。

## 第15回大会ラウンドテーブル報告

### 『映像生物学ービッグサイエンスと博物館組織での映像の利用』

井内 岳志 (東京動物園協会)

「映像生物学」についてのラウンドテーブル、その第2回は「ビッグサイエンスにおける映像ドキュメンタリーの制作/映像ライブラリーの現状」、第3回は「映像制作者・記録者は何を考えているのか」をテーマに開催された。「映像生物学」については、清野(1995)は、

1)映像技術を研究手法とした研究用映像による生物学

2)映像メディアと協力して得た知見を利用した生物学

3)映像メディアによる、当初は研究目的ではない映像記録から得た知見を利用した生物学と定義しており、詳細は日本動物行動学会 NEWSLETTER No.27 を参照されたい。

#### 1. ラウンドテーブル「映像生物学」の背景

生物学が多くの関連分野と融合して多様化・学際化するにつれ、研究手法としての「映像」のとりあつかいについて大きな変化が見られた。分野によっては、(研究手法としてはともかく)研究発表の手段として映像を用いることにまだ大きな抵抗が見られることが清野により報告された。しかし、動物の「行動」というそれ自身独立した形では手に入らないモノを研究材料とする動物行動学の分野では、映像に関する認識は高く、研究の手法としてもすでにじゅうぶん成立していると考えてよいだろう。それでは、なぜ今「映像生物学」と銘打ったラウンドテーブルが開催されるのだろうか。

動物行動学では研究手法としての映像の使用は常識となっている。だがこの映像を入手する方法は、研究者自身の撮影したものに限られてきた。一方、NEWSLETTER No.27の拙稿でも述べたとおり、多くの映像メディアが膨大な量の生物映像を記録している。これらはかなりの時間・資源を投入して記録されるものの、研究以外の目的で一時利用がなされた後は、ほとんどかえりみられるこ

とはない。また、研究者側でも「道具としての映像」は認めているものの、数値化・テキスト化が困難な映像は発表手段として重きを置かれていないようである。第1回のラウンドテーブルは、このあたりが話題の中心であり、研究者がいかに映像制作者と協力して研究用映像を確保するかという点が第2回のものである。

#### 2. 「ビッグサイエンス」と映像記録

生物学に限らず多くの科学研究の場面で、その研究予算や関係者の数が増え、いわゆる「ビッグサイエンス」と呼ばれるようになってきている。こうした場面ではプロジェクト全体の映像ドキュメンタリーが制作されることも多く、特に国公立大学や公立研究機関が関係する場合には、論文とは別の形での納税者に対する報告と考えることもできる。こうした実例としてNHK-BSで制作された白鳳丸での調査航海ドキュメンタリーを、研究者側としてだけではなく企画・制作者側としても参加した清野聡子氏が紹介した。現状では制作者と研究者の完全な意思疎通には多くの問題があるが、双方からの歩み寄りによって解決できるものが少なくないような印象を受けた。こうした事例を公開することで、同じような試みをおこなう研究者が「いきなり問題に直面する」危険を「事前に予測できる範囲の問題に遭遇する」まで軟化させることができよう。

#### 3. コーディネーターの必要性

また、この事例をめぐる討論では、頻繁に映像制作者の取材を受ける大学や機関では、個々の研究者と映像制作者をつなぐインターフェイスとなるべき個人あるいは組織の必要性があげられた。現在、大部分の大学や研究機関では個々の研究者が映像制作者に対応し、多量の時間とエネルギーをさきながら一方的に取材されるだけで終わってしまうため、映像関係者に対する悪印象だけが

残ってしまうようである。本来、(映像も含めた)科学ジャーナリズムにおいては研究者側の事情にも制作者側の事情にも通じる有能なコーディネーターが欠かせないと筆者は考えているが、日本では研究者・制作者ともこうした必要性をあまり感じておらず、たまたま適性のある個人が幸運にも制作現場にいた場合にコーディネーター的な役割を果たすだけで、その専門性はあまり認められていない。それでも、歴史の長いテキストベースの出版の世界ではまだ条件が良いだろう。研究者が一般向けの著作をおこなうことは珍しくないし、出版社にも生物学を専門として修めた編集者や、常に広い分野から新鮮な情報を収集し研究者以上のパースペクティブを持つ編集者が活躍しているからである。映像の世界ではこれに匹敵する制作者は数えるほどしかなく、映像を積極的に利用する研究者はさらに少ない。こうした視点と能力はすべての研究者が持っているわけではなく、その必要もないのだが、少なくともビッグサイエンスの現場にこうしたことを組織的に取り扱う部署があれば、多くの問題が解決することは間違いない。少し内容は違うが、企業における広報課の存在をイメージし、さらにそこが研究用映像の共同制作や制作者からの取得をもサポートすると考えると近いだろう。

#### 4. 「ビッグサイエンス」としての博物館

さて、「ビッグサイエンス」というとプラズマ核融合とか衛星軌道からのリモートセンシングといった派手な印象が強く、自分とは縁のない世界だと考える研究者も多いかもしれない。しかし複数の機関による共同研究が当然のようにになっている現在、これはすでにビッグサイエンスであると言えるし、さらに本格的なビッグサイエンスとして博物館の存在があげられる。近年、県立レベルの自然史系博物館のオープンが続いているが、いずれも総予算規模は数十億から数百億で、じゅうぶんに「ビッグ」な「サイエンス」である。もちろんこれら予算の多くは土地建物のためであり、学芸員の研究体制の整っている施設は全体のうちほんの一部なのは承知しているが、多くの市民が科学の現場に触れる場であることは間違いないし、ほとんどの博物館では展示の目玉として映像を用

意している。これらの博物館ではオープンの直前に学芸員が配属されることも多く、映像どころか展示内容やコンセプトも研究者抜きで決められてしまう。この場合もやはりコーディネーターが不在であるので、博物館の生命である展示はディスプレイの専門業者にまかされてしまう例が少なくない。このように、博物館をめぐる研究者(学芸員)と展示業者の関係は生物映像をめぐる研究者と制作者の関係に似ていないこともなく、大変興味深い。

#### 5. 博物館組織での映像制作者への対応—上野動物園の事例から

ビッグサイエンスをめぐる研究者/制作者の関係と、ビッグサイエンスとしての博物館を考え合わせると、ひとつのケーススタディとして利用できそうなのが動物園である。ご存じの通り動物園・水族館は博物館法に定められる博物館の一種態であり、普及教育や研究もその目的の一部とされている。しかも、より「マスコミ受けする」内容から数多くの映像制作者からの取材があり、その対応方法もある程度システム化せざるをえない。動物園が研究機関であるかどうかには議論もあろうが、第2回と第3回のラウンドテーブルでは東京都の施設である上野動物園の事例が報告された。筆者としてはこうした事例としては上野動物園は組織的にも人員的にも万全のものとは思わないが、清野氏の指摘する通り大学やその他の研究機関ではさらに体制が整っていないこともあり、かなり特殊な例と承知のうえで紹介するものである。

上野動物園では戦前よりスチール写真による映像が残されているが、この時代は園内の個人による記録といった意味が強い。外部からの映像取材も16mmや35mmの映画フィルムを使ったものだった。戦後になって組織的な映像記録がおこなわれるようになったが、このあたりの経緯は第3回ラウンドテーブルで話題提供者となった日本動物園水族館協会顧問の小森厚氏にくわしく紹介していただいた。園内で映像記録がおこなわれるようになった理由としては、撮影の際のフラッシュや見知らぬカメラマンの接近などによる動物へのディスタースを最小に抑えるといった点の他にも、部内で『どうぶと動物園』(当初は『動物園新聞』)

という月刊の機関誌を発行しており、このための写真を確保するという意味もある。こうして確保された写真は資料室にストックされ、内部での利用のほかにも必要に応じて外部に貸し出すシステムが確立していった。このほか、動物の誕生や新着動物の紹介などで都としてプレス発表する際にも、内部で撮影した写真が新聞社等に配布される。現在ではスチールのほかにビデオによる記録やその貸出もおこなわれているが、その決定的な契機となったのが1972年のジャイアントパンダ来日である。

パンダ来日時の騒ぎは30代以上の方なら鮮明な記憶としてあるだろうが、日本中のマスコミが上野動物園に押し寄せると同時に、「国賓」としてのあつかいに東京都や総理府の対応は非常に神経を使うものだった。それまで、新聞や放送局の取材は個々のキーパー（飼育係）に対するものが中心だったが、それ以降はすべて普及指導担当の係員が対応し、必要となる映像の手配（園内の映像アーカイブから貸出）や撮影の許認可もおこなっている。映像の記録も園内（外郭団体である東京動物園協会）に専任のカメラマンがおり、放送局の求めるクオリティを満たす商業用器材で撮影されている。こうして集められた映像は、研究目的や動物園の活動内容を紹介する場合には無料、商業目的の場合は有料（ニュース/ドキュメンタリーとコマーシャル等では料金が異なる）で貸出をしている。ビデオ映像はまだそれほどアーカイブとして体系化されてはいないが、スチール写真と音声（動物の鳴き声）についてはかなり整理されてきている。

## 6. 市民参加による映像データベース—神奈川県立生命の星・地球館の事例

上野動物園の事例はすべての研究機関にとって参考となるわけではないが、最近オープンした博物館のなかでは神奈川県立生命の星・地球館での瀬能宏氏の活動が興味深い。ここではスチール写真による市民参加の魚類データベースが作られて

いる。アマチュアダイバーの急激な増加と水中撮影器材の進歩により、海中での魚類の生態写真が比較的簡単に撮影できるようになっているが、記録写真は撮影者個人で死蔵することが多い。そこで瀬能氏は、魚類写真を撮影地・撮影場所のデータ付きで博物館のデータベースに登録してもらえば（写真そのものは返却）、写っている魚の種名を調べて答えるというサービスを開始した。この方法は軌道に乗って多くのデータが集まり、これまで知られていたのとは違う生息地が確認された種も多いという。また、市民レベルでデータ収集に協力することで博物館活動に対する理解も得られるといった効果もある。家庭用ビデオカメラの普及とともに、この方法はすぐにでもビデオ映像に応用でき、地域の自然史をテーマとする博物館にとってはかなり有効なものとなるだろう。

## 7. 終わりに

今回紹介してきた事例は、広大な「映像生物学」の中でもごく一部の話題しか取り上げていない。また、筆者の立場からも「実用的」な情報に重きを置いてきた。ラウンドテーブルの席上においても、参加者の体験に基づく建設的な意味での「愚痴」を聞くことができたのは収穫であったが、大きく分けると清野（1995）にもある研究者と制作者が互いの立場や習慣にうといたための行き違いと、研究者の置かれている立場や所属している組織そのものへの不満があると感じられた。今後は研究者集団のなかで映像や映像制作者への対応をある程度の共通認識として確立するほか、長期的には研究者の所属する組織の改変も必要とされる可能性がある。今後のラウンドテーブル席上で、さまざまな立場の皆様の忌憚のないご意見をいただければ幸いである。

## 文献

清野聡子（1995）映像生物学 I —映像生物学概論—。日本動物行動学会 NEWSLETTER 27: 16-25.

## 『個体群生態学の逆襲 「フィンチの嘴」につづけ!』

市岡 孝朗 (名古屋大・農)

このラウンドテーブルは、もともと個体群生態学会の研究集会として企画された。これまでも、個体群生態学会の研究集会は、日本動物行動学会と日程・会場を合わせて開催されてきたが、行動学会の正式プログラムではなかったため、人の入りも今一つで、やや盛り上がりにかけるものになっていた。そこで、今回は、行動学会の正式プログラムのひとつとして、いわばジョイント・セッションという形で開催することで、より多くの聴衆に参加いただき、集会を盛り上げようということになった。

個体群生態学が活動の中心である個体群生態学会の研究集会を、本学会大会の参加者に楽しんでもらうためには、当然、内容は動物行動学との接点をもつものでなければならない。しかし、幸いなことに、個体群と行動学は、そもそも密接な関わりをもっている。動物行動学会のひとつの活動の柱である行動生態学的な研究においては、いうまでもなく、行動の進化を実証することが大きな目標であり、それには、行動にかかる自然選択の測定が重要である。そして、自然選択の強さ・方向を把握するには、個体群レベルの情報が必要となる。行動生態学の勃興期が終わり研究の精密化が進むにつれ、自然選択・進化の実態にさらに迫るためには、行動と個体群のインターフェイスが必要になってきた。そして、そのことに、多く

の人が気づき始めたのが現状ではないだろうか。野外条件下で個体群の情報をつかみながら行動にかかる自然選択をはかることは、言うは易し、だが実に難しいのである。そうした観点から、個体群生態学と行動生態学の健全な連携をめざして、また情報交換の場として、本ラウンドテーブルは企画された。

こうした企画の内容は、すでに行動生態学にどっぷりつかっている人には、当たり前すぎて意味がないという意見がいくつか企画者周辺に寄せられた。また、何をいまごろ個体群生態学をわざわざ強調するのだとの声も聞かれた。しかし、予想を超える多数の出席者(130名以上に達した)のなかには、行動生態そのものに重点を置いておられるかたばかりでなく、また、これから研究をはじめようとする院生あるいは学部生の方も相当数おられたようであった。こうした聴衆の方には、この企画から何らかのメッセージを受け取っていただけたのではないかと思っている。また、企画を終えてからの幾人かの方との議論のなかで、学問分野の細分化・なわばり化がいつのまにか進行してしまう日本の研究風土にあっては、行動生態と個体群生態の間の風通しをよくする試みそのものが結構意味のあることではないかと感じた。以下に、3人の講演者から寄せられた、講演内容の簡単な要約を掲載する。

## 行動生態学と個体群生態学のインターフェイス

大串 隆之 (北海道大・低温科学研)

### 個体群生態学の発展

自然界におけるさまざまな生態現象とそのメカニズムを解明することが、生態学の理論の発展のために不可欠であることは言うまでもない。個体群生態学もその例外ではない。なかでも、個体群生態学の中心的な課題をこれまで担ってきた個体群動態の研究目的は、生物集団の数の変動パターンとそれを産み出すメカニズムを明かにすることである。

1980年代の半ば以降になって、個体数変動のメカニズムの解明を念頭に置いた個体群研究に新たなエポックが開かれた(Schoener, 1986; Price et al., 1990; Ohgushi, 1992; Murdoch, 1994)。それは、これまでの個体群生態学が個体群レベルの現象に終始していたのとは対照的に、1970年以降の進化生物学の成果を積極的に取り入れることによって可能になった。とくに、個体の適応的形質の考え方の導入は、個体群動態の研究がパタンの記述か

らメカニズムの解明へと着実に移行しつつあることを物語っている。

### 個体の形質と個体群動態

メカニズムを重視にするアプローチの成果は、植物資源の時間的・空間的な異質性とその資源を利用するための適応的形質が植食性昆虫の個体群動態をきめる際に大きな役割を果たしている、という最近の研究結果に示されている (Price et al., 1990; Price, 1992, 1994; Ohgushi, 1992, 1995; Rossiter, 1992, 1995)。生物の個体数の変動様式を決める要因として個体の形質に注目するという考え方は、決して新しいものではない。1950年代後半のいわゆる「個体群の自然調節」をめぐる論争の中でも、個体群の遺伝的構造を重視した Pimentel (1961) や Chitty (1960) の見解はその先駆けと言えよう。また、進化生態学の礎を築いた Lack (1965) がこの論争で果たした大きな役割を思い起こせば、個体の形質に注目する考え方が初期の個体群生態学の中にすでに根づいていたことは明らかである。

### ヤマトアザミテントウ個体群の安定化のメカニズム

アザミを寄主植物にしているヤマトアザミテントウの個体群は、これまで調べられた植食性昆虫の中でも最も安定している。この個体群の安定化は、繁殖期間中の密度に依存した産卵数の低下とメス成虫の生存率の低下によることが明らかになった。密度依存過程には行動的および生理的な産卵形質が深く関与していた。つまり、密度に依存して産卵メスの株間移動が活発化すること、寄主植物の質的な悪化に反応してメス成虫がすでに成熟させた卵の栄養分を再吸収する (卵吸収) ことにより、繁殖率の低下が引き起こされるのである (Ohgushi & Sawada, 1985)。寄主植物の株間移動は産卵場所選択に対応しており、一方、卵吸収は産卵時期選択というテントウムシの産卵戦略に対応している。子供の生涯適応度の解析から、これらの産卵戦略はいずれもメス成虫の生涯繁殖成功率を増加させる適応的な意義を持つことが明らかになった (Ohgushi, 1992, 1995)。

ヤマトアザミテントウ個体群の安定化のメカニ

ズムの研究から、寄主植物の形質の変化とそれに反応する昆虫の行動的および生理的形質が、個体数の動態を決める際に決定的な役割を担っていることが明らかになった。さらに、生涯適応度を用いた解析によって、産卵形質の適応的意義を検討することができた。このように、個体群の動態特性を産み出しているメカニズムを徹底的に追及するメカニスティック・アプローチにより、個体の適応形質と個体群の安定性というこれまで行動生態学と個体群生態学という異なる分野で扱われてきた現象が、因果関係を通して繋がったのである。植食性昆虫は時間的・空間的にもダイナミックに変化する植物資源を利用するためにさまざまな形質を進化させてきた。そのような適応形質は、生存と繁殖の過程を通して個体群の動態に決定的な影響を与える可能性がある。このため、個体数変動のメカニズムを理解するためには、資源利用のための個体の形質を十分に評価することがどうしても必要なのである。野外で個体群の動態を明らかにするためには、確かに多くの労力と時間を費やさねばならない。しかし、植食性昆虫の資源としての植物に注目することにより資源利用の適応戦略と個体群動態との繋がりを明らかにするという、新たな発展の可能性が開かれた (Hunter et al., 1992; Ohgushi, 1992, 1995; Price et al., 1990; Price, 1994; Cappuccino & Price, 1995)。

そればかりではない。個体群研究は生活史形質の適応的意義を解明するためにきわめて有効である。なぜなら、野外において全生活史を通じた生涯適応度を評価するためには、詳細な個体群調査に基づいた生命表の作成によって始めて可能になるからである。さらに、生活史の特定のステージでの単なる適応度要素では生涯適応度の代用ならず、しばしば誤った解釈を導く危険すらある (Endler, 1986)。このような観点は、ドングリキツツキ (Koenig & Mumme, 1987)、フロリダヤブカケス (Woolfenden & Fitzpatrick, 1984)、アカシカ (Clutton-Brock, 1982)、ダーウィンフィンチ (Grant, 1986; Grant & Grant, 1989) などの個体の形質の適応的意義を考慮した個体群の実証的研究の中で明確に示されており、これらは個体群生態学の新たな発展の方向を照らし出している。

## 引用文献

- Cappuccino, N., & P.W. Price (ed.) (1995) Population dynamics : new approaches and synthesis. Academic Press, San Diego.
- Chitty, D. (1960) Population processes in the vole and their relevance to general theory. *Can. J. Zool.*, 38 : 99-113.
- Clutton-Brock, T.H., F.E. Guinness, & S.D. Albon (1982) Red deer : behavior and ecology of two sexes. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Endler, J.A. (1986) Natural selection in the wild. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Grant, B.R., & P.R. Grant (1989) Evolutionary dynamics of a natural population : the large cactus finch of the Galapagos. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Grant, P.R. (1986) Ecology and evolution of Darwin's finches. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Hunter, M.D., T. Ohgushi, & P.W. Price (ed.) (1992) Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego.
- Koenig, W.D., & R.L. Mumme (1987) Cooperatively breeding acorn woodpecker. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Lack, D. (1965) Evolutionary ecology. *J. Anim. Ecol.*, 34 : 223-231.
- Murdoch, W.W. (1994) Population regulation in theory and practice. *Ecology*, 75 : 271-287.
- Ohgushi, T. (1992) Resource limitation on insect herbivore populations. 199-241. In M.D. Hunter, T. Ohgushi & P.W. Price (ed.) Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego.
- Ohgushi, T. (1995) Adaptive behavior produces stability in herbivorous lady beetle populations. 303-319. In N. Cappuccino & P.W. Price (ed.) Population dynamics : new approaches and synthesis. Academic Press, San Diego.
- Ohgushi, T., & H. Sawada (1985) Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica*. *J. Anim. Ecol.*, 54 : 781-796.
- Pimentel, D. (1961) Animal population regulation by the genetic feed-back mechanism. *Am. Nat.*, 95 : 65-79.
- Price, P.W. (1992) Plant resources as the mechanistic basis for insect herbivore population dynamics. 139-173. In M.D. Hunter, T. Ohgushi & P.W. Price (ed.) Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego.
- Price, P.W. (1994) Phylogenetic constraints, adaptive syndromes, and emergent properties : from individuals to population dynamics. *Res. Popul. Ecol.*, 36 : 3-4.
- Price, P.W., N. Cobb, T.P. Craig, G.W. Fernandes, J.K. Itami, S. Mopper, & R.W. Preszler (1990) Insect herbivore population dynamics on trees and shrubs : new approaches relevant to latent and eruptive species and life table development. 1-38. In E.A. Bernays (ed.) Insect-plant interactions. CRC Press, Boca Raton.
- Redfearn, A., & S.L. Pimm (1988) Population variability and polyphagy in herbivorous insect communities. *Ecol. Monogr.*, 58 : 39-55.
- Rossiter, M.C. (1992) The impact of resource variation on population quality in herbivorous insects : a critical aspect of population dynamics. 13-42. In M.D. Hunter, T. Ohgushi & P.W. Price (ed.) Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego.
- Rossiter, M.C. (1995) Impact of life-history evolution on population dynamics : predicting the presence of maternal effects. 251-275. In N. Cappuccino & P.W. Price (ed.) Population dynamics : new approaches and synthesis. Academic Press, San Diego.
- Schoener, T.W. (1986) Mechanistic approaches to community ecology : a new reductionism? *Am. Zool.*, 26 : 81-106.
- Woolfenden, G.E., & J.W. Fitzpatrick (1984) The Florida scrub jay. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

## 個体群構造と性選択の研究

今回の行動学会のラウンドテーブルの主旨は、行動学を研究する際にも個体群生態学の観点からのアプローチがいかに重要であることを示すことにあった。筆者は繁殖システム、特に性選択研究について、選択圧と個体群との関係、さらにその結果としての性的二形質の個体群間の変異に焦点を当てて講演を行った。その中でも強調したことではあるが、性選択圧とそれに伴う形質進化は個体群構造に大きな関わりを持っている。例えば、Grant 夫妻の研究で有名なダーウィンフィンチでは、Price (1984a,b) が明らかにしたように、干ばつという自然選択がはたらいた結果、個体群内の性比が雄に偏って性選択圧が強くなったため、雄のくちばしの厚さの集団平均値が増加した。また、グッピーでは、捕食圧の低い川の上流域ほど雄の体色が鮮やかになり、大きな青い斑点を持つ個体の割合が増加した。これは、青い斑点の大きさが自然選択上は不利（捕食圧増加）に、性選択上は有利（雌の交尾選好性増加）にはたらくていることから説明されている (Endler, 1983)。さらに、個体群密度 (McLain, 1992) や資源の得易さ (Forsgren et al., 1996) といった要因も、性選択とその結果である性的二型の度合いに大きく関与しているという報告がある。

講演では、以上のような研究例をもとに個体群情報なくしてより正確な性選択の研究は行えないことを力説したわけであるが、これには次のような根拠がある。ある生物における性選択の研究を行った場合、性選択が起こり得ようもない状況で実験や観察を行ったとしても、性選択は検出されないであろう。当然のことではあるが、これでこの種における性選択を論じることはできない。あらかじめ、個体群がどのような状態であったかを記録しておくことによって、得られた結果との整合性が出てくるであろう。換言すれば、性選択研究に限ったことではないが、個体群と形質間の相関関係を明らかにし、さらに綿密な調査を行うことによって、形質進化にはたらく選択の「力」を実証できるのである。それだけではなく、行動の

桜井 民人 (岡山大・資源生物科学研)

データを取る場合、個体群との関係を明らかにすることによって、データの裏付けが得られ、結果と考察に対する確信が持てるというメリットもある。結構それがその後のデータを蓄積していく上でも重要なポイントになる。なぜなら、たとえデータがばらついたとしても、納得して実験・観察を続けていくことができるからである。

筆者自身の研究でいえば、材料としたホソヘリカメムシは、その寄主植物（この実験ではダイズ）上の空間分布が性間で異なり、株間、株内とも雌が集中分布を示すのに対し、雄はそのような傾向を示さなかった。明らかに雌の集中性は摂食のためであったが、雄同士の排他性は性選択の結果であると推測された。そこで、個体識別できるようにマーキングを各個体に施してその後の追跡調査を行ったところ、形質間の相関を除いた場合、実際に雄同士の闘争に使われ、著しい性的二型を示す後脚に正の定向性性選択が検出された。また、雄の生涯交尾成功率は、雄の闘争頻度（日当たり闘争数）によってほとんど説明され、そのエピソードにおいてやはり後脚に正の定向性性選択が検出された。したがって、寄主植物との生物間相互作用によって性選択の原因となる雌の集中性もたらされ、それが雄同士の雌をめぐる干渉へとつながったと考えられた。この結果をさらに確証するためには、寄主植物の条件や寄主植物自体が異なる場合の性選択の測定をする必要があるが、現時点においても、対象種と寄主植物との関係を明らかにしたことは、この研究を進める上で大きなプラスになったと思っている。これも個体の最適戦略を研究しながらいつでもどこかで個体群を意識していたおかげである。

以上のように、行動の研究をする場合でも個体群を意識することは不可欠なことではあるが、だからといって行動生態学が個体群生態学の下位に属するという見解は持ち合わせていない。あくまでも並列関係であろうし、既に記したように両者は密接に関わりあう相補的な学問分野だということだけである。生物を研究対象として扱う以上、



適応進化を考えないわけにはいかないし、現存する多様な生物を説明するためにはそこに個体群という概念を持ち込まざるを得ない。大本は進化生態学で、あとは目的や手法の違いにすぎないと認識している。

#### 引用文献

Endler, J. A. (1983) *Envir. Biol. Fishes* 9: 173-190.

Forsgren, E., C. Kvarnemo & K. Lindstron (1996) *Evolution* 50: 646-654.

McLain, D. K. (1992) *Behav. Ecol. Sociobiol.* 30: 347-356.

Price, T. D. (1984a) *Evolution* 38: 327-343.

Price, T. D. (1984b) *Am. Nat.* 123: 500-518.

## 個体群動態と生活史戦略

石原 道博 (北海道大・低温科学研)

### 個体群生態学は難しいか？

「個体群生態学」と聞くと、「難しい」というイメージを持ってしまう人はきっと多いことだろう。例えば、生態学の教科書的な本の個体群生態学に関する章を読み出すと、なんやら難しそうな数式や図が次々に出てくる。そのうちに書いてあることをだんだんとフォローできなくなり、あげくの果てには頭に来てその本を本棚の奥に封印してしまう。そのため、個体群生態学に関する研究は一部の頭の良い人達だけのものになってしまう。このような経験をした人は私以外にもきっといることだろう。

しかし、個体群生態学の研究は全てが難しい数式をいじくってシミュレーションを行うというようなものではない。全てに共通しているのは単純に数を数えることである。それも1万とか10万という数ではなく、せいぜい多くても五百ぐらいまでで結構である。これぐらいならば誰にでもできることである。この数を数えるという作業は個体群生態学の研究だけでなく他の分野の研究にも必要なことである。安易な発想かもしれないが、このことから生態学や行動学の他の分野の研究も個体群生態学のアプローチが基本となっていると考えることができる。もちろん半分冗談ではあるが、全くの嘘ではない。例えば、これから紹介する生物の生活史戦略や自然選択に関する研究は単純に数を数えることから始めており、そこから重要で興味深い事実が明らかになっている。

### 数を数えて明らかになった生活史戦略

昆虫の年間世代数、すなわち1化か多化かとい

う問題は昆虫の季節戦略を考える上で重要である。1化性の場合には1年に1回だけの成虫発生なので、毎年、1年の同じ時期に生活環が繰り返される。そのため、環境条件からの選択圧は世代間で大きくは変わらない。それに対して、多化性の場合には1年に2回以上世代を繰り返すので、世代間で遭遇する環境条件(気温、日長、餌資源、捕食者など)は大きく変化する。つまり、多化性の昆虫の場合、世代間で異なった選択圧を受けていることになる。それ以外にも、化性が変化すると发育速度などの生活史形質に作用する自然選択が大きく変化することが知られている。このような選択圧の違いという観点からも昆虫の年間世代数の把握は重要である。そして、この年間世代数は虫の数を数えることで把握できる。

そこで、シャープマメゾウムシという昆虫の年間世代数を把握するために、寄主植物上にいた成虫数を1年間数えてみた。調査を行った東京大学教養学部の実験圃場には、前もってシャープマメゾウムシと寄主植物であるマメ科のクララを野外集団から導入しており、既に定着しているものである。その結果が図1である。成虫の発消長は

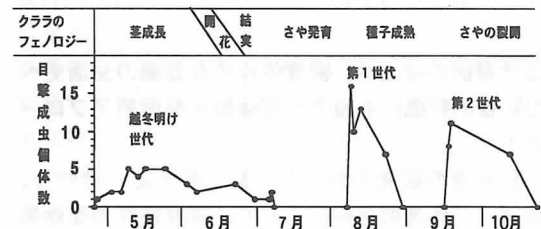


図1 東京大学教養学部の実験圃場における1989年のシャープマメゾウムシの季節的消長

不連続な3つの山型となった。これはシャープマメゾウムシがこの調査地では3化性であること(部分的に2化の個体が含まれている可能性はある)を示している。

これだけでも貴重なデータであるが、さらにもっともそのような現象がこの図1に示されている。それは越冬明け世代と他の世代の成虫発生の仕方が異なっていることである。越冬明け世代は4月終わりから7月はじめまで2ヶ月以上にわたってだらだらと成虫が目撃されたのに対して、第1世代と第2世代はそれぞれ1ヶ月弱と1ヶ月半の比較的短い期間だけに成虫目撃が限られていたのである。この違いから、私は成虫の性質に世代間で違いがあるのではないかと考えた。そして、実験的に越冬明け(休眠)世代と他の(非休眠)世代の成虫の産卵数や寿命などの生活史形質を比較することによって、越冬明け世代成虫は寿命は長い、羽化してすぐには産卵できない(摂食によって長い産卵前期間を経た後には産卵できる)のに対して、第1世代や第2世代の成虫は寿命を短くした分、羽化後すぐに産卵できることを発見したのである(Ishihara & Shimada, 1995)。このような生活史形質の季節的可塑性は寄主植物のフェノロジーに適応した結果、進化したと考えることができる。なぜならば、越冬明け世代成虫は寄主植物が結実する6月中旬まで産卵できないので、とりあえず繁殖よりも寿命を長くする方にエネルギーを投資した方が有利である。それに対して、第1世代や第2世代は既に産卵可能な寄主植物の種子が存在しているので、他個体との競争を考えても即座に短期間で産卵するために、寿命よりも繁殖の方にエネルギーを多く投資した方が有利だからである。このように虫の数を数えるだけでも、結構面白いことがわかるし、さらなる発展がもたらされるヒントともなるのである。

#### 自然選択の検出や、密度依存的な効果の生活史への影響の評価にも役立つ個体群生態学のアプローチ!

私自身の研究の他にも、数を数えるだけでも、結構、自然選択を検出したり、密度依存的な効果の評価した例はある。例えば、有名なオオシモフリエダシャクの工業暗化の例では、白色型と黒色

型の頻度を長期にわたって追うことで、大気汚染の進行による自然選択の変化を検出している(Kettlewell, 1973)。Shimada & Ishihara (1990) はマメ科植物のさや上に産まれたシャープマメゾウムシの卵数を数えることで、産卵数分布が世代間でポアソン分布から集中分布に変化することを報告し、メス成虫の密度と行動との関係からその原因を考察している。

さらに、単純に数を数えるに加えて、同時に生活史形質や形態形質などを測定したりすると、さらに多くの情報を得ることができる。Gibbs & Grant (1987) は、ダーウィンフィンチの個体数と嘴の大きさを測定することで、気候の大きな変化にともなって、ダーウィンフィンチの嘴の大きさに作用する自然選択の方向が反対向きになってしまったことを明らかにした。また、Nakamura & Ohgushi (1981) はヤマトアザミテントウの成虫密度と成虫あたりの産卵数を調べることで、密度依存的な産卵の抑制がテントウムシに起こっていることを明らかにしている。他にも昆虫の相変異や翅多型などの研究にもこのようなアプローチは有効であると思われる。

#### 最後に!

いままで述べてきたアプローチによる研究は普通の体力と高校までの知識で十分であるだろう。そういう意味では、若い人でも比較的容易に始めることができる研究でもある。ただし、数を数えるというだけで終わるのではなく、次のステップに自分の研究を発展させることを忘れてはいけない。

#### 引用文献

- Gibbs, H. L. & Grant, P. R. (1987) *Nature* 327: 511-513.
- Ishihara, M. & Shimada, M. (1995) *Funct. Ecol.* 9: 618-624.
- Kettlewell, H. B. D. (1973) *The Evolution of Melanism*. Clarendon Press.
- Nakamura, K. & Ohgushi, T. (1981) *Res. Popul. Ecol.* 23: 210-231.
- Shimada, M. & Ishihara, M. (1990) *Res. Popul. Ecol.* 32: 407-417.

# ミニシンポジウム報告

## 『社会システムの数理解析2』

昨年に引き続き、ミニシンポジウム『社会システムの数理解析2』を開催した。

前は、行動生態学と社会学の境界領域の開拓を目指す試みがいくつか紹介されたが、今回は、その後の研究の進展が紹介されると共に、ヒト社会の研究に行動生態学が貢献する上でクリアすべき課題の指摘がなされた。

### 格子上の協力行動及びスパイト（嫌がらせ）行動の進化について

中丸 麻由子（九州大・理）

#### 1. はじめに

人間社会で緊密な相互作用の典型例として家族があるが、血縁関係以外では大学や会社などの集団がある。ごく最近では電子メールの発達などによってグローバルな相互作用が可能になったが、日常生活では小さな集団内での相互作用の影響が大きく、近くにいる人との相互作用（局所的相互作用、空間構造）が重要だ。

森林の動態や植物の種子散布の数理解析モデルを作る際に、空間構造を入れると無視した場合は大きく異なる結果が得られることが知られている。人間社会を解析する場合でも空間構造のモデルは有効であるはずだ。

空間構造のモデルは例えば、1) 島モデル 2) 飛び石モデル 3) 格子モデル がある。1) はディーム（独立に繁殖可能な集団）間をランダムに移住するモデルであり、2) は1) の隣接ディームに移住する場合である。3) では、例えば2次元の場合、碁盤の目（格子点）の上に一個体ずつ分布し、隣接格子点上の個体と相互作用する。

今回は執筆者も関わった二つの共同研究を取り上げ、進化生物学を下にした格子モデルが人間社会のモデル化に有効であることを示した。

二個体間の相互作用を生物個体の適応度にとってプラスになるかマイナスになるかで大まかに分けると相利、利他、利己、スパイト（嫌がらせ）になる。スパイトは相手の適応度を下げた為に自分の適応度も下がってしまう相互作用である。

Nakamaru et al. (1997) では空間構造として格子

モデルを用いて協力（利他）行動の進化の研究をした。社会心理学や経済学では進化生物学的な発想の下で協力行動の実験的研究や空間構造を入れた理論的な研究をしている。

Iwasa et al. (in press) では、空間構造のあるとき（格子モデル）のスパイト（嫌がらせ）行動の進化をみている。大腸菌を例としているためにスパイト行動と人間行動は関係がないと思うかもしれないが、経済学での実験で人間行動でも自分の利益が下がること覚悟で相手の利益をもっと下げようとする行動（スパイト行動）を取ることが確かめられ、人間は絶対的利得よりも相手と比べた相対利得で判断しているという結論になった（宇根 & 西條、1996）。

#### 2. 格子上における協力の進化

利他行動は血縁間では血縁淘汰によって説明できるが、血縁関係のない時は短期的に損だが生涯適応度（生涯を通じての利得）が上がる場合にみられる。例えば同じ個体間で長期的に利他行動をしあう場合は互恵的利他行動といい、短期的な相互作用で見ると利他であるが長期的にみると相利になる。相利には同じ相手との相互作用に限定されているわけではなく、利他行動に対するお返しが多くるの個体を経由して返ってくる場合もあり、人間社会を解析する上で興味深いテーマである。

互恵的利他行動のモデルの一つに反復囚人のジレンマゲームがある。囚人のジレンマゲームは2プレイヤー間のゲームで、プレイヤーは協力か非協力のどちらかを選択する。一度きりのゲームで

は相手の選択によらず自分は非協力を出した方が得になるため、結局お互い非協力を選びお互い協力したときより低い得点になってしまう。これがジレンマである。ジレンマの解決策は反復ゲームであり、「自ら裏切ることはなく、相手の過去の履歴を参考にして自分の手を決める」という協力的な戦略であれば得点が高くなる。今回はこのような協力的な戦略の一つである「しっぺ返し (TFT)」と、常に非協力的な手を出す戦略として「全面裏切り (AD)」の二種類を用いる。しっぺ返しは Axelrod が公募した様々な戦略に反復囚人のジレンマゲームをさせたときに一番高得点を得た戦略である。

TFT 同士が反復してゲームをすると得点 (= 適応度) が高くなり、TFT は増殖しやすくなる。集団内でゲームをする相手を任意に選ぶ場合 (完全混合モデル) 初期 TFT 頻度が低ければ TFT 同士でゲームをする確率は低くなり、TFT は得点を上げることが出来ない。反復頻度によらず AD が ESS (進化的に安定な戦略) になってしまうのだ。しかし、格子モデルでは隣接個体とゲームをするので集団中の TFT の個体が少なくとも TFT の隣に TFT がいれば、TFT は得点を上げて増殖していく。

Nakamaru et al. (1997) のモデルを説明する。格子の上に TFT と AD を並べ、隣接個体と反復囚人のジレンマゲームで決まる得点の和を総利得とする。総得点の低いほど死亡率が上がり、個体が死亡した場合はすぐに隣接個体のコピーがランダムに入ってくる。ペア近似という数理解析を用いて解析したところシミュレーションの結果と良く一致し、ペア近似が有効であることが示された。

解析結果は次のようになった。1) 短時間のうちに TFT はクラスターを作る。2) 反復頻度が高いとき AD は ESS でない。これは協力的行動の初期進化のシナリオを提示する。つまり、非協力的 (利己的個体) しかいない集団に突然変異が起って利他的な個体が生じたとしても、淘汰されることなく集団中に広がることを示しているのだ。3) 格子モデルの振舞いは初期 TFT 頻度の影響を受けない。4) 今回のモデルでは TFT が ESS になる条件も限られてくる。なぜならこのモデルでは、もし自分の隣接個体の得点を下げることが出来れば、

隣接個体は死亡しやすくなりその後自分のコピーを増やすことが出来るので、むしろ利己的戦略にとって有利だからだ。

以上の結果より、隣としか相互作用を行わない社会 (例えば閉鎖的な社会) では、協力が必ず進化しやすくなるとは限らない。このモデルでは自分の周りにコピー (子孫) が増殖し子孫どうしが相互作用をして適応度を上げていくという点で血縁淘汰が働いていると考えることができるが、そう考えると意外な結果である。一方でこのモデルでは隣の個体が死んでしまった時に繁殖機会が得られる。そうすると、空間構造のモデルではわざと隣の個体を殺す行動は進化しやすくなるはずだ。そこで次は、自分はコストを払ってでも隣の個体を積極的に殺すスパイト行動を例とする。

### 3. 格子上におけるスパイト (嫌がらせ) 行動の進化

Iwasa et al. (in press) ではスパイト行動の例として大腸菌を扱った。大腸菌の一つであるコリシン感受性菌 (以下、感受性菌) にプラスミド (ColE1) が入り、コリシン生産性菌 (以下、生産性菌) に進化した。ColE1 にはコリシンという毒を作る遺伝子と毒への耐性遺伝子がコードされている。感受性菌は ColE1 がいないのでコリシンによって殺されてしまう。大腸菌の密度が高いときなどに生産性菌は膜を破ってコリシンを放出する。すると周りの感受性菌は死に、近くの生産性菌が跡地に増殖していく。生産性菌は感受性菌を殺して適応度を下げようとするが、コリシンを作って放出する際に非常にコストがかかり、自らの適応度も下げるスパイト行動をしているわけだ。なぜ生産性菌は淘汰されなかったのだろうか。

Levin は寒天培地と液体培地に感受性菌と生産性菌を育てる実験を行った。液体培地は常に拡散されているので菌の生息位置が流動的である。一方寒天培地では菌は固定されているので相互作用は近接個体と行っている。液体培地では初期頻度の高い菌が増殖し、寒天培地では生産性菌の初期頻度が非常に低くても増殖するという結果になった。

我々のモデルの仮定は次のようだ。生産性の増殖率は、感受性菌に比べてコリシンを作るコスト分だけ低いとする。両種類の自然死亡率は等しい

と仮定する。コリシン感受性菌はコリシンによる死亡の効果、(コリシンの強度) × (感受性菌の隣に生産性菌のいる確率) を自然死亡率に加える。生産性菌のサイト、感受性菌のサイト、空白のサイトの三状態の格子モデルとし、隣接格子が空のときに菌は増殖する。一方のタイプが占めている集団に他方のタイプが侵入できる条件をペア近似で計算し、格子モデルでの ESS を計算することができる。ペア近似の結果はシミュレーションとも一致している。また格子モデルの影響を見るために完全混合モデルも解析した。

すると結果は、1) 完全混合モデルでは液体培地の結果と一致した。コストによらず感受性菌が常に ESS である。2) しかし格子モデルではコストが低い時は感受性菌は ESS でない。これは寒天培地の実験結果と一致している。3) 格子モデルの振舞いは初期頻度の影響を受けない。

以上の結果の理由として、生産性菌がコストを払ってコリシンを拡散して空白を作っても、完全混合モデルでは集団中の生産性菌の頻度に依存して増殖する菌が決まる。しかし格子モデルでは、生産性菌の頻度が低くても偶然隣接にいた生産性菌がその空白に増殖することが出来るので、生産性菌は進化しやすくなるのだ。つまり空間構造があると、感受性菌ばかりの集団の一部の感受性菌に偶然プラスミドが入ってしまっても淘汰されず、進化して生産性菌になったことが、実験だけではなくシミュレーションや数理解析によっても示されたのだ。

#### 4. 終わりに

合理的に損得勘定をすると、利他行動やスパイト行動のような自らが損をする行動が人間社会で存在しているのか分からない。しかし利益がないと知りながらも人は利他行動をし、世間からの評価は悪いどころか、良い。またスパイト行動は予想以上に頻発する行動である。

社会・人文科学では合理性が前提とされてきたが、最近では進化生物学の発想を取り入れた研究

がある。たとえば、経済学や社会心理学では個人の生涯利得が高い個体は次世代にコピーを多く残すことを前提としてモデル解析を行い、短期的な損得しか勘定に入れない合理性の欠点を克服している (Kandori et al., 1993; 高橋&山岸, 1996)。進化生物学的手法に加えて相互作用が局所的であるという傾向を考慮した時、人間社会で利他行動が存在していることを研究でも裏づけることができた。今回紹介した二つの共同研究はこれらの研究と共通点があるので人間社会のモデル化にも十分応用することが出来ることがわかる。

しかし、今回の研究では個体が動かない点などで現実の人間社会とは隔たりがある。例えば、利得の低かった個体は今の場所を捨てて移動するモデルの方がより現実的だろう。また、相互作用をする範囲を隣接格子よりも広くすると現実的かもしれない。

格子モデルの人間社会への応用の可能性は、モデルを改善することによってますます広がっていくだろう。

#### 引用文献

- 宇根正志・西條辰義 (1996) 第8章 競争・公平・スパイト・談合、「日本の企業システム」(伊藤秀史・編) 東京大学出版会、249-277p.
- 高橋伸幸・山岸俊男 (1996) 実験社会心理学研究、第36巻第1号、1-11p.
- Iwasa, Y., Nakamaru, M. & S. A. Levin, Allelopathy of bacteria in a lattice population: competition between colicin-sensitive and colicin-producing strains. *Evol. Ecol.* (in press)
- Kandori, M., Mailath, G. J. & Rob, R. (1993) *Econometria* 61, 29-56.
- Nakamaru, M., Matsuda, H. & Iwasa, Y. (1997) The evolution of cooperation in a lattice-structured population. *J. theor. biol.* 184, 65-81.

問い合わせは:

nakamaru@mbox.biology.kyushu-u.ac.jp

## 進化社会学の可能性

大浦 宏邦 (京都大・人間・環境)

行動生態学と社会学の境界領域なる学問分野をここでは「進化社会学」と呼ぶことにしよう。それは、具体的には行動生態学の基本コンセプトである進化的に安定な戦略 (ESS) とその拡張概念 (CSSやDSS) を、社会学上の基本問題の解明に適用しようとする立場であるということが出来る。

ところで、すでに行動生態学と心理学の境界領域としての進化心理学や、進化ゲームの理論を経済学に応用しようとする進化経済学といった学問分野が市民権を得つつあるのに対し、進化社会学という考え方はいまだポピュラーなものとなっていない。その原因はいろいろ考えられるであろうが、ヒト社会研究の難しさが大きな原因の一つであることは間違いない。本稿では、社会学の側から進化社会学について考えることを通して、ヒト社会研究の難しさの源泉について考えて見たい。そのなかから、行動生態学が今後とりくむべき新たな挑戦課題が浮かび上がってこよう。

### 1. パーソンの行為理論

行動生態学をヒト社会の研究に適用する上での問題点の一つは、社会構造の進化を扱う方法が確立していない点にある。筆者が昨年紹介したシグナリング理論と非対称持久戦の理論を、順位制の問題に適用する試みは、順位制という社会構造の進化を個々の個体の採用する戦略の進化の結果として捉えようとする試みであった。複雑なヒト社会の進化を扱うためには、こうした方法のさらなる開発が必要と考えられる。

しかし、もっと大きな問題は、そもそもヒトの行動を行動生態学のロジックで扱うことが可能であるのかという問題である。多くの社会学者はこの点について否定的な考えを持っている。それはなぜなのであろうか。20世紀の代表的な社会学者の一人であるタルコット・パーソンの行為理論を例にとってこの問題を考えて見よう。

パーソンズは『社会的行為の構造』のなかで、マーシャル、パレート、デュルケム、ウェーバーの行為理論を分析することを通じて自らの主意

義的行為理論の展開を図っているが、直接にはパレートの理論の拡張という形で自説を展開している。パレートは「パレート最適」の概念で知られる19世紀後半の経済学者であるが、晩年には非論理的行為の分析を通じて経済学の世界理論における位置付けを探ることを試みている。

パレートの行為論では、まず行為は論理的行為と非論理的行為に分類される。論理的行為は「主観的目的と客観的目的が一致するような行為」として定義される。いいかえると行為から予測される結果が、行為者本人だけでなく「より豊かな知識の持ち主」からみても、行為者の目的と一致しているような行為が論理的行為である。非論理的行為はそうではない行為として定義される。例えば、日照りのときに雨乞いをする行為は、「より豊かな知識の持ち主」の観点からすると、それによって雨が降るとは考え難いので非論理的行為に分類される。

パレートは次に、非論理的行為の背後にある「理論」に注目し、それを非科学的理論と科学外的理論に分類する(論理的行為の背後にある理論が科学的理論)。非科学的理論は誤謬や詭弁に基づく理論で、経験的に反証可能なものとされる。これに対し、科学外的理論は経験的に反証可能でない理論であり、神話やドグマなどの「イデオロギー」がここに属する。雨乞いの例では、それが単に無知によるものであれば非科学的理論に基づく行為と考えられるが、雨の神様の存在を想定し、その神を喜ばせることによって雨を降らせることが出来る(もし降らなかったなら、喜ばせ方が足らなかったためである)と考えるならば、それは経験的に反証できない科学外的理論に基づく行為と考えられる。

パレートは更に、科学外的理論を「本質直観」「宗教的経験」「絶対的なもの」「真の科学」など、超越的目的の指示によって実証科学より「高次」であることを主張する明示的に科学外的なもの、  
「懐疑主義」「進歩」「民主主義」「人道主義」など「理性」に訴えかけ、可能な限り科学に成り済ます

疑似科学的なものに区別している。これらの科学外的理論はいずれも、人間が潜在的に持つ価値的態度が表出したものとみなされ、社会を安定化させる重要な働きがあると解釈される。

このようにパレートは、非論理的行為の背後にある科学外的理論の重要性を主張したが、パーソンズはこのパレートの行為論を「目的-手段」の対応問題として把握し、それを縦と横の二つの方向に拡張した。まず「目的-手段」連鎖の縦方向への拡張から「究極目的」と「究極手段」という概念が導き出される。各行為者の持つ究極目的は、論理的思考の結果として獲得されるものではなく、パレートのいう科学外的理論がそれを提供する役割を果たすとされる。究極目的として「真の救済」といった超越的なものが採用される場合は、それに対応する論理的な手段は存在せず、象徴的な意味を持つ手段が採用されることになる。この場合は物事の論理的なつながりが行為を規定するのではなく、物事の意味的なつながりが重要な役割を果たすことになる。

一方、「目的-手段」連鎖の横方向への拡張は、複数行為者間の目的の葛藤という問題を提起する。目的の葛藤は行為者間の利害の対立をもたらし、社会を不安定化する。この問題を回避し社会に秩序をもたらすためには、行為者の持つ究極目的の間に、少なくともある程度の整合性が存在する必要がある。このような整合性は、究極目的を支える科学外的理論の背後にある価値的態度の社会的な共有によって実現されるというのが、パーソンズの考えである。そして、彼は価値的態度の共有という現象を説明するために、主意主義的行為理論を展開することになるが、その試みは必ずしも成功しているとはいえない。

以上、簡単にパレートと、パーソンズの行為理論を素描してきたが、そこに一貫して見られるのは、非論理的行為（非合理的行動といってもよい）への関心と、それが社会の存立に本質的な重要性を持つという主張である。これは多くの社会学者に共通する見解であり、それゆえ社会学の研究において「意味」や「象徴」といった要素が重視されることになる。そしてこの非論理的行為の重視が、ヒトの行動を行動生態学のロジックで扱うこ

とに多くの社会学者が否定的な考えを持つ主な原因であると考えられる。

行動生態学では、個体は意識するにせよしないにせよ包括適応度を最大にするように行動することが期待される。頻度依存淘汰が存在する場合には、マクロには最大にならない場合もあるが、ミクロには極大になることが期待される。これらの場合、行動の究極目的は包括適応度の極大化ということになるが、それがヒトの行為については経験的に妥当しないし、妥当しないことに意味があるというのが社会学者の考え方なのである。

一方、パーソンズは社会秩序の成立のためには、非論理的行為の背後にある価値的態度が社会的に共有されていることが必要であるとする考え方を打ち出している。実際、ある種の規範意識が社会のメンバーに共有され、それが社会秩序の維持に貢献するといった現象は経験的に広く観察されるが、なぜそのような価値的態度の共有という現象が生じるのか、という点については、パーソンズ以降の社会学者たちも明らかにすることには成功していない。ここでもしESSの考え方の拡張として、進化的に安定な価値的態度（ES状態評価戦略）といったものがありうることを示すことが出来るならば、価値的態度の共有という難問を解決する可能性がひらけると考えられる。これは一つの例であるが、このような行動生態学の側の理論的な拡張によって、非論理的行為の問題をクリアし、さらに社会学的な重要問題にアプローチする道は開けないであろうか。次にこの問題について検討して見よう。

## 2. 行動生態学的行為理論

行動主義による行動のモデルは「刺激-反応」図式であったが、行動生態学の想定する行動のモデルは「刺激-（戦略）-反応」の図式であるといえる。すなわち、状況空間のなかのある要素（刺激）に対して、行動空間のなかのある要素（反応）を対応させる写像の部分を実行戦略として把握し、行動戦略の進化を考えることによって行動の進化を考えるのが行動生態学の基本的な考え方である。ではこの考え方と、社会学で用いられる「目的-手段」図式との関係はどのように考えればよいのであろうか。

行動生態学では、戦略は基本的に行動の結果として事後的に選択されると考えるため、そこには「目的」という概念が入り込む余地は存在しない。パーソンズは目的を「行為過程が志向しているような事象の未来状態」と定義しているが、これはすなわち未来の状態の予測(=先読み)という要素が、目的という概念と不可分であることを示している。そこでまず、先読みという現象の定式化を試みることにしよう。

先読みが行われるためには、個体は外部の状況に単に反応するのではなく、状況を何らかの形で認識し、それを個体の内部に再構成すること必要であると思われる。そして、外部の状況を内部に写像したもの(これを表象とよぼう)を操作することによって、現在ある行動をとったときの未来の状況が予測されると考えられる。

このとき、言葉というものが重要な役割を果たすとも考えられるが、先読みにとってそれは必ずしも必要な要素ではない。例えば、視覚的なイメージを操作することによって未来の状況を非言語的に予測することは十分可能である。したがって、先読みの必要条件は外部の状況を何らかの形で内部に写像することであるということが出来る。このとき、外部の状況としては現在の状況だけではなく、過去の状況も含めて考えることが可能である。一般に、個体によって収集された外部の情報を過去から現在に至るまで時間積分したものが、この写像の定義域になるであろう。また、外部状況を写像した内的表象を操作する能力の進化が、意識というものの起源とパラレルな関係にあると考えられるが、この問題にはここでは触れないことにしよう。

さて、行動の「目的」を設定するためにはさらに、表象の操作によって得られた未来の予測を「評価する」というステップが必要となる。すなわち、予測された未来の状況のそれぞれに次元の実数値を割り当て、その値が最大となる状況を選び出す、または単に、予測された状況のなかから一つの状況を選択する、といった操作が必要となる。一般に状況の選択基準は現在の状況によって変化するであろうから、状況の評価戦略は条件つき評価戦略となるであろう。こうして、選択された未来の状況が行動の目的となると考えられる。

以上をまとめると、

外部状況→(認識)→内部の表象  
→(操作)→未来の予測  
→(評価)→目的

といった図式を書くことが出来る。ここで括弧でくくった部分が、個体によって選択可能な戦略の部分であり、それぞれ「認識戦略」「予測戦略」「評価戦略」と呼ぶことができる。ここでさらに、目的に応じて行動を決定する行動戦略を想定すれば、外部状況から行動にいたるルートが開通することになる。

ここで状況が定型的な場合には、このような複雑な経路をとらずに状況から直接行動を決定する条件つき行動戦略をとるほうが有利であるかもしれないし、そのような認知的な処理をする能力を個体もたない場合にはそうするしか仕方ないであろう。これが、行動生態学で通常想定される状況である。しかし、状況が非定型的に変化する状況ではここで考えたような先読みのシステムを持つことが有利となるかもしれない。そのような場合には、条件つき行動戦略の進化を考える代わりに、先に述べた4つの戦略の進化、すなわち「ES(進化的に安定な)認識戦略」「ES予測戦略」「ES評価戦略」「ES行動戦略」を考えることが重要な課題となってくるであろう。

実はここまでモデルを拡張しても、まだ社会学者が関心を持つ非論理的行為を説明するには不十分である。しかし、先読みの定式化を通して進化的に安定な評価戦略まで考えることが可能になると、非論理的行為の背後にある価値的態度の社会的な共有、といった現象の説明は出来るようになると考えられる。

以上、パーソンズの行為理論を手がかりにヒト社会の研究の難しさの原因について考察して見た。それは一つには、先読みの定式化とその進化についての研究がなされていないところにあると考えられる。筆者は現在タカ・ハト・先読みゲームという形で評価戦略の進化を扱う研究を進めているが、簡単な場合でも場合分けが複雑で容易に結論を得ることは出来ない。しかし、ES認識戦略やES評価戦略についての研究が進めば、それは社会学の基本問題の解明に大きく貢献するであろうし、



また動物の行動一般についての理解をさらに深めることになろう。進化社会学のみならず行動生態

学一般にとっても重要な挑戦課題であると考えられるゆえんである。

## ネットワーク行列と影響力指数

### —指標の合理性からの考察—

蔵 琢也 (京都大・理)

人間は社会的なネットワークの中で生きてきた。このネットワークの特徴は多段階性、総合性である。サルなどの社会性動物でも同盟関係等、直接的なネットワークによる個体の力の上下が起こる。しかし、人間ではそれが極めて大規模に多層的に起こるので、個人の物理的な力をはるかに越える権力や影響力を持つ者が出てくるのである。このようなことを考察するためには、各プレーヤー間の局所的なつながり（これは非対称で正の実数を要素とする行列で表される）から、大局的な何らかの指標を導出する必要がある。これに答えようと、ネットワーク行列から何らかの「中心性」値を導く種々の指標が考えられてきた（e.g., Bonacich 1972, 1987; Hubbell 1965; 梶谷 & 剛司 1976; Katz 1953; 松田 1995）。しかしながら、 $n$ 次元行列から導出される  $n$ 次元指標の数は無限に存在するので、ある指標が無数にある他の指標に比べて優れていることは自明ではない。そしてこれらの指標はその値が具体的な何に対応しているのかははっきりしないという欠点を持っている。私は、以下にネットワーク行列から構成される新しい指標を定義するが、この指標は特定の仮定のもとで現実との対応が明確であるという意味で、今までの指標にない特徴を持つ。

#### モデルの仮定

$n$ 人のプレーヤー： $N_i$  から  $N_n$

(1) 各プレーヤーは原初の能力値  $P_i$  をもつ。（これはネットワークが存在する以前の、元来の個人の能力のモデル化である。）

(2) 各  $N_i$  は  $N_j$  に対して影響力値  $d_{ij}$  をもっている。（自分自身に対して影響力  $d_{ii}$  ( $>0$ ) は各プレーヤーの利己性を表す指標である。）

この  $d_{ij}$  は  $N_j$  が  $N_i$  に感じる支持、具体的には供出する資源や労働力の抽象化である。逆に言えば  $N_i$

が  $N_j$  に与えることのできる影響力の抽象化でもある。プレーヤーの感じる威信や従う度合いには物理的な限度があるうえ、人間間の伝達による減衰を考慮し  $\sum_j d_{ij} \leq 1$  (式1) とする。

$P_i$  を並べた縦ベクトルを  $P$ ,  $d_{ii}$  を並べた縦ベクトルを  $d$ ,  $S_i$  を並べた縦ベクトルを  $S$ , 対角線を  $0$  とし、その他の成分を  $d_{ij}$  とする行列  $R$  としよう。天下り式ではあるが、影響力指数は以下の式で表される。

$$S_i = d_{ii} (P_i + \sum_{(j:j \neq i)} d_{ij} S_j / d_{ij}) \quad (\text{式2})$$

$S/d=v$ , ( $S_i/d_{ii}=v_i$ ) とする。この  $v_i$  を潜在影響力指数と呼ぶ。これは言わば自分の手元を通り過ぎる影響力の総和であり、潜在的な限界影響力である。つまり、もしプレーヤー  $N_i$  が  $d_{ii}$  を  $1$  に他を  $0$  にした場合、一時的に実現できる限界値である。こう置くと、(式2) は

$$v_i = P_i + \sum_{(j:j \neq i)} d_{ij} v_j \quad \text{つまり } v = P + Rv$$

$$\Leftrightarrow P = (E - R) v \quad (E \text{ は単位行列}) \quad (\text{式3})$$

になる。この式の意味は、自分の潜在影響力は自分の原初の能力と他者から伝達される潜在影響力の総和であり、それに利己分率  $d_{ii}$  を掛けたものが自分の自由にできる影響力であるということである。この潜在影響力指数  $v_i$  は、Hubbell (1965) の指標と同じものである。

この式をもっと深く考えたい。ベクトル列、 $q_0=P$ ,  $q_n=Rq_{n-1}$  (演算子  $\cdot$  をベクトルの要素の積とする) とし、 $\bar{S} = \sum_{n=0}^{\infty} q_n \cdot d$  とする。これは収束し一乗ノルムが  $\|P\|$  を越えない。

$$\bar{S} = \sum_{n=0}^{\infty} q_n \cdot d = \left( \sum_{n=0}^{\infty} R^n P \right) \cdot d = \{(E - R)^{-1} P\} \cdot d \quad (\text{式4) から、}$$

$$= \{(E - R)^{-1} (E - R) v\} \cdot d = v \cdot d = S \quad (\text{式4})$$

$\bar{S}$  と  $S$  は実は等しい。 $\bar{S}$  の意味を考えよう。

$q_0 \cdot d = P \cdot d$  は自分の原初の能力の利己分量である。 $q_1 = Rq_0$  はその残余が連関行列  $R$  で移動したものである。そして  $q_i \cdot d$  は、その残余が自分のところに

やってきた量の利己分量であり、 $q_2=Rq_1$ はその残余が移動した後のベクトルである。そして $q_2 \cdot d$ は、その残余が自分のところにやってきた量の利己分量であり、…と続く。つまりこの $S_i$ は、 $P_i$ の総和のネットワークでの減衰率を考慮した上での分配になっている。これは資源や労働力、財産の再分配に対応している。 $\| \bar{S} \| 1$ つまり $\bar{S}$ の総和が、個人の原初の能力の総和である $\| P \| 1$ を越えないことは、たとえばスターリンの力はソ連国民の力の総和を決して越えはしないことを示している。

この指標は、ネットワークを通して資源や労働力、財産の再分配が行われるという近似が成り立つときのみでしか有効性をもたないが、逆に限定されているぶんだけ、現実との対応が明確である。つまり、影響力指数が6の人間は、影響力指数3の人間より、2倍の資源動員力があると近似できるのである。反面、この指標は、情報の流れや経済的な交換関係から生じる影響力を表現するには不適切かも知れない。その場合は、別の指標やモデル化が必要であろう。例えば、社会的な交換関係からのモデルは(高橋・山岸、1993)に解説されている。また、ネットワークから個人が得ることのできる総合的な情報量に関しては何らかのエントロピー的な指標が必要だろう。

この影響力指標はKatz (1953) や Bonacich (1987)、あるいは松田 (1995) による Bonacich (1972) の中心度の拡張に類似している(とはいえ、ほとんどの場合、違った値を示す)。そして、潜在影響力指数と Hubbell (1965) の指標と事実上同じものである。しかし、ここで定義した影響力指数の方が、個人の原初的能力を反映していて、資源の分割との対応がある意味においては優れている。前述したように指標は無限につくれるが、他の指標では計算された実数値の意味が不明だからである。

### 組織のピラミッドモデル

さらにこの指標の応用として、人種・文化によって心理的な特性が異なっていた場合の、組織の長の影響力指数の変化を計算してみた。具体的には会社や組織の極めて単純なモデル化として、一人の上司に三人の部下がいて、全部で三階層のピラミッド型の組織を取り上げ、各ランクの者が命令系統の直接上位者に、命令系統の上司であることにより従う値  $O$  (order)、利己性値  $S$  (selfishness)、(上下左右の) 物理的に近くにいる者に与える  $F$  (friendship)、( $O + S + F = 1$ ) が、様々な要因によって違ふとすれば、最上位個人の影響力指数はどう変化するかを計算した。その結果、 $O$ 、 $S$ 、 $F$  の値の変化により、最上位個体の影響力指数に大きな変化が見られた。しかしながら、それが日米間の企業文化の差を説明しているかはパラメータに依存し、はっきりしなかった。

### 引用文献

- Bonacich, P. (1972) Factoring and weighting approaches to status scores and clique identification. *J. Math. Sociol.* 2 : 113-120.
- Bonacich, P. (1987) Power and centrality - A family of measures. *Am. J. Sociol.* 92 : 1170-1182.
- Hubbell, C.H. (1965) An input-output approach to clique identification. *Sociometry* 28 : 377-399.
- 梶谷洋司・丸山剛司. (1976)「グラフにおける中心度の関数表示—通信網の評価への応用」,『電子通信学会論文誌』J59-A : 531-538.
- Katz, L. (1953) A new status index derived from sociometric analysis. *Psychometrika*, 18, : 39-43.
- 松田光司 (1995)「ネットワークについて - 改良加重声価法」第15回関西数理社会学会研究会.
- 高橋伸行・山岸俊男 (1993)「社会的交換ネットワークにおける権力」理論と方法. 8:251-269.

## 文化淘汰と協力の進化

高橋 亮 (東京大・理)

### 協力進化研究の現状

協力行動の点から動物社会を眺めると、いくつかの点で人類社会は特徴的である。第一に、協力的な関係が非血縁個体の間でも成立すること、第二に、そして更に重要なことに、協力関係が2個体間のみならず大きな社会集団内で維持されることである。一般に動物の協力行動が(1)血縁個体が相互作用することによって包括適応度が上昇する効果(血縁淘汰)、あるいは(2)繰り返し出会う2個体が相互作用を通して互いに恩恵を与え合う効果(互惠性)によって維持されることを考えると、ヒトの協力行動は進化生物学の枠組に大きな問題を投げ掛けるものとして認識される。

事実、進化ゲームを用いた理論研究などから、3個体以上の非血縁個体からなる社会集団中に協力関係が形成され安定に維持されることは非常に困難であることが示されている。Joshi (1987) は社会集団中における協力性の進化と維持の問題を反復囚人のジレンマゲームのN個体版を用いて定式化し、しつぱ返し戦略のN個体版(トリガー戦略とも呼ばれる)の進化的な安定性を吟味している。解析から相互作用の単位である社会集団の大きさNが大きくなるにつれN個体版しつぱ返し戦略が進化的に安定になる条件が厳しくなることが明らかにされた。この結果は互惠性によって社会集団中に協力性が維持されることが非常に困難であることを示すものとして解釈されている(Boyd & Richerson 1988 も参照)。

N個体ゲームにおいて協力の維持が困難である理由は単純には次のように説明される。ゲームのプレイヤーが2個体である場合には、しつぱ返し戦略者は非協力個体に対して将来に渡り協力的に振る舞わないことで間接的に罰を与え、その利得を下げるができる。N個体ゲームにおいてしつぱ返し戦略者が非協力行動によって報復に転じることは、同時に社会集団中に存在する他の協力個体をも罰することになり、結果的に非協力個体が集団中に侵入する余地を与えてしまうのである。

人類社会における協力性維持の問題は、倫理

学・社会学・社会心理学・経済学などの人文・社会系諸分野においても、倫理・法制度などの社会規範の起源と維持、あるいは社会集団内で共有される有限資源の持続利用と環境開発といった文脈で扱われており、綜じて「社会のジレンマ social dilemma」と称されている。上の(N個体版)囚人のジレンマは社会ジレンマの一形態とみなすことができる。これまで進化生物学・社会科学分野のゲーム理論家らによって社会ジレンマの回避を模索する研究が進められているが、今のところこれといった方策は見出されていない。

例えば Boyd & Richerson (1992) は個体の{協力|非協力}性を規定する性質に加え非協力個体に(直接的に)罰を{与える|与えない}という制裁行動を考慮に入れ、この2性質の同時進化を議論している(Heckathorn 1996 も参照)。この研究から非協力個体を直接的に罰する制裁行動の存在下では協力性が安定に維持されることが示されたが、制裁行動の導入は、しかし、問題を先送りにするものに過ぎないと認識されている。すなわち制裁に僅かでもコストが伴えば、協力すると同時に非協力個体に制裁を加える個体が占める集団は、やがて協力はするが制裁は加えない個体に乗っ取られ、そうすると今度は制裁もしなければ協力もしない個体の侵入を防ぐことができなくなってしまう(この辺の図式は配偶者選好性にコストが伴う場合の性淘汰の議論と似ている)。この問題は非協力個体に制裁を加えない個体に制裁を加える性質を導入することで一時的に回避されるが、制裁を加えない個体に加える制裁にコストが伴えば、次第に制裁を加えない個体に制裁を加えない個体が優勢になり、そうすると... (中略) ... 結局、非協力個体の侵入を許してしまうので、制裁を加えない個体に制裁を加えない個体に制裁を加える性質を考慮する必要がある。そうすると... (以下、延々と続く) ...

あるいは(N個体版)囚人のジレンマは協力性の維持に関して比較的厳しい条件を与えるものであり、他のジレンマを想定すると問題は容易に解

決されるのかもしれない。従来ゲーム論を用いて協力関係の形成と維持を扱う際には四人のジレンマ的な状況が想定されることが殆どであったが、四人のジレンマは社会ジレンマの一例に過ぎず、その全てを代表するものではない。一般に社会ジレンマと認識される状況はむしろチキンゲームのN個体版や連合ゲームによって定式化されるべきものなのかもしれない(Noe 1990; Heckathorn 1996などを参照)。

もしかしたら人類社会において協力は決して安定に維持されるものではなく、我々が日頃目にする協力行動はやがては立ち消える運命にあるか、もしくは単なる勘違いに由来するものなのかもしれない。が、本稿ではこのような可能性はとりあえず横に置いておいて、協力行動に見られる人類の行動上の特質が文化淘汰と呼ばれる文化過程に固有な淘汰圧によってもたらされた可能性について議論したい。特にゲーム論にもとづくヒト行動研究に伴う(私にとって)不明瞭な点を中心に議論を展開する。

### ゲーム行動の至近的側面

Lewontin (1961) 以来、ゲームの理論は進化生物学にとって、特に行動進化研究にとって不可欠な役割を果たしてきた。そこでは個体の適応度の上昇をもたらす行動が頻度を増加させるという仮定にもとづいて利得 payoff が設定され、事実、利得が適応度そのものに対応する場合が殆どである。この仮定自体に問題がないと言い切れるものではないが、このことをここで問題とするのは本意ではない。むしろ問題にしたいのは生物進化研究以前よりゲーム論に依拠してきた、更に最近では進化ゲームさえ用いるようになった経済学・社会学などの分野において行動に伴う利得がどのように捉えられて「きた」のかという点である。例えば進化経済学分野ではヒト行動の解析に進化ゲームを用いることの利点として個体が合理的に振る舞うと仮定する必要がないことがよく挙げられる(最近では Samuelson 1997 など)。本当にそうだろうか。

一般に経済学・社会学・社会心理学が行動変化を扱う際に着目するのは、個体が発達過程を通して何を学習し、どのような判断基準にもとづいて

自己の行動を修正・改変していくのかという点である。この際に個体は自己の利得を増加させる行動を採用するという仮定が設けられる。進化ゲームに依拠する場合でもこの点に違いはなく、「進化」を掲げたからといって世代間での行動上の遺伝的な変化を対象としているわけではない。この点で、同様にヒトの行動進化を扱う研究体系でありながら、進化心理学における「進化」と進化経済学における「進化」は全く意味が異なる。前者では文字通り心理機構の遺伝進化が念頭に置かれ、人間性の遺伝的な本質に関心が持たれているのに対し、後者では経済活動における最適行動を探索するアルゴリズムとして進化の概念が用いられているに過ぎない。制御工学における最適化問題や巡回セールスマン問題に遺伝アルゴリズムを用いるのと似たようなものであり、経済変動の過程が進化過程と直接的に対応すると考えられているわけではない(この辺の議論は Macy 1996などを参照)。

進化心理学が対象とする状況に対して進化ゲームを適用することの妥当性は、一般的な動物行動の解析に進化ゲームを用いるのと同様に、Fisherの自然淘汰の基本定理に求められるのだろう(多分)。そこでは自然淘汰が利得(適応度)の高い行動の進化を促す限りにおいて高利得をもたらす行動が採用されるとする仮定の妥当性は保証される。では進化経済学が対象とする状況で、あるいは人類社会における協力関係の形成と維持を議論する際に進化ゲームを用いることの妥当性はどこに求められるのだろうか。どこにも求められないのではないか。ここでは個体が高利得をもたらす行動を選択すると仮定する根拠はどこにも見当たらない。依拠する理論が進化ゲーム論であれ、それ以外のものであれ、自己の利得を増加させる行動が採用されるという仮定を設けた時点で、それは(高利得をもたらす行動を選択するという点で)個体行動の合理性を要求するものであり、合理性が成立しない状況では不適切な予測をもたらすに過ぎない。

実際にヒトは必ずしも(ここで用いられる意味で)合理的に振る舞うものではないことを報告する研究例は無数に存在する。ここでは古典的な例として1950年代にOhio州立大グループによって

行われた2個体間反復非零和ゲーム実験を挙げておく(Scodel et al. 1959; Minas et al. 1960)。ここでは  $(R, T, S, P) = (3, 5, 0, 1)$ 、あるいは  $(R, T, S, P) = (4, 3, 1, 0)$  などの利得行列が採用され、合理的には協力関係の形成が期待される状況が設定された(表記は慣習に従う)。上の例では、前者は通常の囚人のジレンマであり、後者では協力行動に伴うジレンマ自体生じていない(ように、合理的には思われる)。にもかかわらず、実験では大多数の被験者が非協力行動を採り続けた。その要因として、何らかの文化的に規定された行動規範が存在するために、自己の利得を最大にするのではなく相手との利得の差を拡大することに関心が向けられている可能性が指摘されている。この規範によって非零和ゲームは零和ゲームに置き換えられたかたちで認識され、結果的に協力行動が回避されてしまったということである。

### 文化淘汰と行動の進化

行動の獲得が社会学習(文化学習; Tomasello et al. 1993)を通して行われるとき、行動選択の際の判断基準となる規範は文化伝達過程において情報を獲得する際の選好性として捉えることができる。配偶者選好性が性淘汰による進化をもたらすのと同じように情報伝達の選好性は文化淘汰による文化変化をもたらすものであり、文化変化の方向性を決める一因として機能する。人類進化の特異な点は、その性質が文化的な影響を受ける限りにおいて(自然淘汰・性淘汰に加え)文化淘汰が主要な進化圧をもたらすという点である。事実、自然淘汰の効果が拮抗的に作用する文化淘汰によって打ち消され、結果的に個体の適応度の低下をもたらす文化形質が集団中に拡がる可能性が理論的に指摘されている。ではこのような文化淘汰圧をもたらす選好性はどのような過程を通して獲得されるのだろうか。言い換えると非適応行動の選択を促す規範はどのようにもたらされるのだろうか。

単純な適応論に従えば、行動を規定する規範も自然淘汰を通して獲得された脳の活動の所産なのだから、非適応行動の採用を促す規範は稀にしか存在しないだろうと予測される。しかしながら文化行動の選択を規定する規範自体が文化的なもの

である場合には(この仮定が重要な意味を持つのだが)非適応的な文化形質とこの形質に対する選好性が暴走過程(これは性淘汰におけるFisher過程と形式的に同形のものである)を通して共進化的に集団中に拡がりうるということがわかっている。社会ジレンマの問題について言えば、協力が社会集団中に維持されるためには協力行動が利得(適応度)を増加させると仮定する必要はなく、協力行動の選択を促す文化的な規範がある程度の割合で(Fisher過程の始動に要求される程度に)存在する状況を初期状態として仮定すればよいことになる。

協力の進化を論じる際にもうひとつ重要なことは、協力が維持されることによって社会集団全体は群淘汰を通して利益を享受する点である。非合理的な個体行動が文化淘汰によって促され、社会全体にとって合理的な結末が文化群淘汰によってもたらされる。言い換えると、文化淘汰、文化群淘汰の効果が協同して作用することによって協力の維持を巡る諸問題が回避されるのである。このように文化過程に固有な淘汰圧の作用を通して、他に例を見ないほどの協力が人類社会で発達し、維持されるのではないだろうか。

### 社会ジレンマ回避のシナリオ

進化動態を軸とした議論は、しかし、非適応的な行動とその行動の獲得を促す規範が突然変異的に生じた後の変化を予測することはできるかもしれないが、そもそもこのような変異がどうして生じたのかという変異生成機構について何も言及することはできない。この点が明らかにされない限り、社会ジレンマの問題を回避できたことにはならないという批判もある。

初期進化の道程が考えられないわけではない。人類社会の原初的な状態は少数の血縁個体からなる比較的閉鎖的なものであったと考えられている。そこでは血縁淘汰と互惠性の両方の効果によって協力が維持されていただろう。このとき個体は至近的には「身近な(繰り返し出会う)者には協力的に振る舞え」という行動原理に従って自己の行動を決定していたかもしれない。この原理が集団内の成員間で共有され文化規範として確立すると、この規範が維持される限りにおいて、相互作

用する範囲が拡大しても社会集団内で協力性は維持され続けるだろう。行動進化の行く末が文化の履歴に左右されるということである。

あるいは個体行動を規定する文化的な規範は文化伝達過程を通して集団中に普及していくのではなく、社会的に優位な個体によって一方的に強要されてきたのかもしれない。ここでは劣位個体は非合理的な行動 (e.g. 協利行動) の選択を強いられ、優位個体は、あるいは社会全体は劣位個体による協力性をもたらす利益を享受している。この場合、行動獲得に伴う選好性は行動を獲得する個体自身のものではなく優位個体によって社会的に強要されたものとなる。いずれにしろ、このようなおはなしに現段階で何ら根拠があるわけではない。今後、この問題を検証可能なかたちに持つていくためには、まずは心理学的な手法を用いて個別的な行動の至近的な側面を解明する必要があるように思われる。個々の場面で行動を規定する至近機構が明らかにされて、はじめて文化を含むヒトの諸性質の進化を実証的に説得力あるかたちで扱えるようになるだろう。

研究会当日は、ここで触れた協力性の問題とは別に、比較行動学的な立場から動物の社会学習行動・文化について議論した。関心のある方は、科学 67 : 273-278 (1997)、現代のエスプリ 359 : 138-145 (1997) を参照されたい。

#### 文献

- Boyd, R., and P. J. Richerson. 1988. The evolution of reciprocity in sizable groups. *Journal of Theoretical Biology* 132 : 37-356.
- Boyd, R., and P. J. Richerson. 1992. Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Ethology and Sociobiology* 13 : 171-195.
- Heckathorn, D. D. 1996. The dynamics and dilemmas of collective action. *American Sociological Review* 61 : 250-277.
- Joshi, N. V. 1987. Evolution of cooperation by reciprocity within structured demes. *Journal of Genetics* 66 : 69-84.
- Lewontin, R. C. 1961. Evolution and the theory of games. *Journal of Theoretical Biology* 1 : 382-403.
- Macy, M. 1996. Natural selection and social learning in Prisoner's Dilemma : coadaptation with genetic algorithms and artificial neural networks. *Sociological Methods and Research* 25 : 103-137.
- Minas, J. S., A. Scodel, D. Marlowe, and H. Rawson. 1960. Some descriptive aspects of two-person non-zero-sum games. II. *Journal of Conflict Resolution* 4 : 193-197.
- Noe, R. 1990. A Veto game played by baboons : a challenge to the use of the Prisoner's Dilemma as a paradigm for reciprocity and cooperation. *Animal Behaviour* 39 : 78-90.
- Samuelson, L. 1997. *Evolutionary games and equilibrium selection*. MIT Press, Cambridge, Mass.
- Scodel, A., J. Sayer Minas, P. Ratoosh, and M. Lipetz. 1959. Some descriptive aspects of two-person non-zero-sum games. *Journal of Conflict Resolution* 3 : 114-119.
- Tomasello, M., A. C. Kruger, and H. H. Ratner. 1993. Cultural learning. *Behavioral and Brain Sciences* 16 : 495-552.

## - 書 評 -

## 『進化生物学における比較法』

P.H. Harvey &amp; M. D. Pagel 著

粕谷英一訳

北海道大学図書刊行会 (1996)

秋元 信一 (北海道大・農)

種を比較して生物の進化について推論する方法は、ダーウィンの時代から生物学者によってごく普通に用いられてきた。トレードオフ理論のように、さまざまな種を見比べることから着想を得た進化概念は数多くある。繁殖スケジュールと寿命の関係や、性的二型と繁殖システムの関係のように、広範な分類群に共通して働いている進化の傾向を読みとることは、特定の種に対する自然選択の働きを詳細に調べあげると同じくらい、人々の関心を呼んできたのである。本書は、古くからある比較の発想を近年急速に発展した系統構築の方法論と結びつけることで、生物学の新しい流れを生み出した記念碑的な文献である。本書はすでに古典といえるほど評価が高いが、出版後、系統に基づく比較法の使用例が爆発的に増えているわけではないようである (Ricklefs, 1996)。比較の方法は、今なお熱い議論の最中にある。比較法は、とかく良質の系統関係が明らかになっていなければ使えないと思われがちである。しかし本書には、比較を通じて適応仮説を検証するためのさまざまな方法が体系的に紹介されており、その中には分子系統が得られていない段階でも利用可能な方法がいくつも含まれている。

比較生物学の流れはもちろん日本にもあった。訳者の粕谷氏を種間比較の問題に向かわせたのは、伊藤嘉昭著「比較生態学」(1978)にあったらしい。この本には生活史形質の関係について多くの分類群から例がとられており、一見明瞭な関係が示されている。しかしここでのデータ点(種)は、分類群の中から恣意的にいくつかを選んできたという印象が残り、客観的というにはほど遠かったのである。粕谷氏は「比較生態学」の方法に「もやもやしたものを感じており」、それを乗り越えようとした結果がこの訳書となって現れたようだ。本

書の原著が出版されてから(1991年)かなりの年月がたったため、新たな方法が提唱されたり、個々に紹介されている方法の頑健性がシミュレーションによって検証されたりしている。そこで新たな情報も加えながら、本書の内容を手短かに紹介していくことにしよう。

種を単位にして進化仮説を検証しようとする時には、種は独立のデータ点と見なすことができないという点が本書の一貫した主張である。一般の進化仮説では、自然選択の働きによって特定の環境のもとでよく似た特徴が進化することを想定することが多い。ところが、近縁の種ほど類似した特徴を祖先から受け継ぎやすい。近縁種の間で類似性が見られても、こうした類似性は自然選択の働きを直接示すわけではないから、近縁種間の類似性は、統計検定の際には割り引いて考えなければならない、というのが種間比較を行う際の前提になる。系統の効果調整する方法には様々なものがあるが、重要なのは、何を進化のモデルと考えるかである。著者によって異なる種間比較の方法が提唱されているが、それぞれ想定されている進化モデルは異なっており、その進化モデルが実際の進化パターンにどれだけ近いかが、方法の評価を分ける鍵になる。

第1章では種間比較がどのような問題を解決するのかについて簡潔にまとめている。ここでは適応に関する議論を行ったのち、方向性のある比較法と、方向性のない比較法が区別されている。前者は系統樹の中で祖先形質を復元し、それと比較して現生種に見られる傾向が仮説に一致するかを検定するものである。これに対し、後者は祖先の形質を直接復元せずに、基本的に子孫種の形質状態を用いて比較をおこなう。

2章は種間比較において系統が必要とされる理

由を説明している。系統関係を考慮することは、進化的事象が独立かどうかを明らかにする助けになると著者らは指摘する。特定の環境条件のもとで、類似した形質状態が異なる種において進化すれば、進化仮説は一応検証されたことになる。しかし、環境と形質状態の関連が生じる原因は、選択圧による適応的反応ばかりではない。著者らは2つの要因—系統的ニッチ保守性と系統的タイムラグ(系統を通じての中立形質の共有)—を挙げて、系統関係がデータの独立性にいかにか影響するかを論じている。この章はけっして難しい議論をしているわけではないのだが、論理が錯綜しており、一読しただけでは意味がつかめなかった。

3章は系統構築のためのさまざまな方法を概略している。最節約法、整合性の基準、最尤法が説明され、さらに祖先形質状態を復元するためのMaddisonの方法が紹介されている。祖先形質復元の方法論に関しては近年大きく発展している分野であり、他の文献(ワイリーら、1991; 三中、1995)によって補うべきだろう。

4章、5章が本書の中心的なテーマを扱う。4章では離散データ、5章は連続データを比較する方法についてまとめている。ここで扱われる問題は、形質間に機能的な関連があるかという仮説、あるいは形質と環境の関連性が存在するかという仮説である。離散データに関してはRidley法とMaddison法が紹介されている。どちらの方法も、系統樹に沿って祖先状態が復元されている必要がある。Maddison法は注目する形質間で進化の順番が区別されている場合に用いられ、Ridley法ではそれを仮定しない場合に用いられる。これらの方法はもともと系統樹の枝の長さを考慮せず、どの枝も平等に扱っていた。4章後半では、この点を改良し、枝上での変化を標準スコアに変換してから検定にける方法が紹介されている。

5章は最も望ましいとされるFelsensteinの対比較法に加え、Stearnsの系統除去法、Cheverud et al. やLynch et al.の系統的自己相関法が扱われている。系統的自己相関法とは系統的近縁性の指標を用いて、ある形質の種ごとの平均値を「系統による値」と「種固有の値」とに分割する。系統による値は他種との系統関係から予測される値であり、種の7値は残差として求められる。分析には種の値だけ

が使われることからわかるように、系統による値は適応とは無関係と仮定されている。これは、系統を「制約」、すなわち適応的变化をしぼる要因、と想定していることを意味する。しかし、こうした仮定は必ずしも広く受け入れられているわけではない(Westoby et al., 1995)。Stearnsの系統除去法は系統ではなく分類群を用いることでユニークであるが、系統学者ははじめからこの方法に懐疑的である(Coddington, 1992)。系統除去法は、発生的なあるいは機能的な制約が存在した場合、適応進化の速度や方向に影響を与えているはずだという仮定に基づいている。新たな環境に入り込んだ派生的な群と、元の環境に残された祖先群はそれぞれ独自の制約を持つとすると、こうした制約は単系統群の中に共有されるのではなく、段階群(表現型上よくまとまった分類群)ごとに分布することが多いであろう。そこで、種の平均値から分類群の影響を除こうとするのである(Stearns, 1992)。しかし既存の分類群は制約をより良く代表するように作られているわけではなく、また主観的にしか設定できないという欠点を抱えている。

これらの方法とは異なり、対比較法は制約を除くことは考えていない。この方法の主要な目的は、独立したデータ点(種)を作り出すことにある。対比較法はブラウン運動モデルを帰無仮説として採用しているので、実際の進化様式がこれから大きくずれると、大きな影響を被ると思われる。例えば、二分岐した枝のそれぞれで形質の進化速度が異なる、ということはごく普通に起こるのである。こうした速度の差が考慮されればよいが、見過ごされた場合、これらの枝の祖先の値を推定する際に誤差が生じるのではないかという疑問は残る。しかし、シミュレーションによって比較法の評価を行うと、対比較法はさまざまな条件下でかなりの頑健性を示すという(Martins & Garland, 1991; Garland & Adolph, 1994; Diaz-Uriarte & Garland, 1996)。幸いこの方法は、系統のトポロジーや枝の長さに対してはあまり鋭敏ではないようである。対比較法では、枝に沿っての形質変化の分散を推定するために、枝の長さがわかっているなければならない。この点で分子データが使えればよいのだが、形態データを用いる場合でもこの方法は有効で、枝に沿っての形質の変化回数を枝



長の代用している例がある (MacPeck, 1995)。

6章は他の章と異質で、アロメトリー関係について扱っている。アロメトリー全体に対する説明とより望ましい回帰の方法がまず説明される。種間アロメトリーは種をデータ点とした回帰分析を行うため、これまでと同様、独立性の前提が満たされなくなる。これを補う方法として、対比較法と同じように、2つの形質において種間の差(対比)を計算し、これを用いてアロメトリーを行う方法が紹介されている。訳書全体を通じて、訳はたいへん正確で日本語として分かりにくいところはない。

行動生態学にもっと系統を!という主張はかなり受け入れられつつある。しかし、系統関係の推定は、それほど容易なことではないことはよく知られたことである。実際に系統を調べてみると、同じ程度に確からしい、数多くの系統が推定されてくるのが普通である。このような場合、複数の系統のそれぞれに基づいて比較法を実行し、結果が系統によってどのくらい変わるかを調べる感受性分析が必要となる (Losos & Miles, 1994)。

最後に、あまり科学的な理由ではないが、比較法が今後さらに受け入れられていく土壌は十分あると思われる。行動生態学者の「個体発生」を考えたとき、若いころはフィールドに出て多量のデータを集めていればよいだろう。しかし、年をとるにつれ、さすがにフィールドワークはつらくなる。だが、年とともに自分の対象生物の雑多な知識はどんどん増えてくるものである。比較法はこの雑学を生かすことのできる方法論なのである。このようなわけで、比較法は若者向けというよりも、十分に経験を積んだ研究者にこそふさわしい。特定のテーマ・対象への集中型思考から広い視野に立った研究へと、研究者人生を変容させるような方法論なのではないかとひそかに思っている。

#### 引用文献

- 伊藤嘉昭 (1978) 比較生態学第2版。岩波書店。
- Coddington, J.A. (1992) Avoiding phylogenetic bias. *Tren. Ecol. Evol.* 7: 68-69.
- Diaz-Uriarte, R. & Garland T. JR. (1996) Testing hypotheses of correlated evolution using phylogenetically independent contrasts: sensitivity to deviations from brownian motion. *Syst. Biol.* 45: 27-47.
- Garland, T. JR. & Adolph, S.C. (1994) Why not to do two species comparative studies: Limitations on inferring adaptation. *Physiol. Zool.* 67: 797-828.
- Losos, J.B. & Miles, D.B. (1994) Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. pp.60-98. In *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology* (P.C. Wainwright & S. Reilly, eds). Univ. Chicago Press.
- MacPeck, M.A. (1995). Morphological evolution mediated by behavior in the damselflies of two communities. *Evolution* 49: 749-769.
- Martins, E.P. & Garland T. JR. (1991) Phylogenetic analyses of the correlated evolution of continuous characters: A simulation study. *Evolution* 45: 534-557.
- 三中信宏 (1995) 分岐分析にもとづく系統推定の論理とその応用。p.183-203. 馬渡峻輔編著「動物の自然史」。北海道大学図書刊行会
- Ricklefs, R.E. (1996) Phylogeny and ecology. *Tren. Ecol. Evol.* 11: 229-230.
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press.
- Westoby M., Leishman, M & Lord, J. (1995) Issues of interpretation after relating comparative datasets to phylogeny. *J. Ecol.* 83: 733-734.
- ワイリー E.O., シーゲル - カウジー D, ブルックス D.R., ファンク, V.A. (1991) 系統分類学入門。文一総合出版。

## 『Reaching into Thought : The Minds of the Great Apes』

A. E. Russon, K. A. Bard & S. T. Parker 編  
Cambridge Univ. Press (1996)

小田 亮 (日本学術振興会特別研究員)

ヒトの心についての進化的考察が盛り上がっている。従来の心理学の方法論に淘汰的思考を加えたアプローチにより、ヒトの心の新たな側面が明らかにされつつある。その一方で、動物は意識や感情をもたないただの機械ではなく、「心」というものの存在を仮定してかれらの行動を解釈すべきであるという考えも定着してきている。どうやらヒトの心というものを他の動物との連続体として本格的に捉え直す時期にきているのかもしれない。トップダウンに心の進化を追求するのはヒトを対象としてきた心理学者に任せるとして、われわれ動物行動学者の役割はボトムアップに心の進化をたどってみることであろう。ヒトに最も近縁である大型類人猿の心についての最新の研究成果を集めたこの本は、ボトムアップな視点からヒトの心の進化を考えるうえでのよい手がかりである。

内容を簡単に紹介すると、大型類人猿(オランウータン、ゴリラ、チンパンジー、ボノボ)が社会的、生態的な文脈において示す様々な高度な認知能力をフィールドと実験室の両方における研究から示し、さらにそのメカニズムを主に発達の視点から考察している論文を集めたものである。編者を含む、第一線で活躍している研究者たちによる全部で19編の論文が納められている。結果としてA5変型版のサイズに小さな文字で450ページという、結構な分量の本になっている。おまけにそれぞれの論文がかなり専門的なものであり、霊長類、あるいは実験心理学を専門としない者にとっては読みこなすのは大変であろう。以下、それぞれの章の題名、著者と内容を簡単に述べる。

第1章: Exploring the minds of the great apes : Issues and controversies (A. E. Russon & K. A. Bard)

この本全体の構成の説明であり、これまでの大型類人猿の心の研究を概説している。編者でもあるRussonとBardは大型類人猿の知能についての

ふたつの疑問を提唱する。ひとつはかれらの知能がどのような範囲に及んでいるか、もうひとつはそれがどのように成り立っているかである。この本はそれらの疑問に対応して、前半はかれらの知能が及ぶ範囲についての論文を集め、後半はこういった知能がさまざまな能力の統合なのか、それとも階層構造になっているのかという問題をめぐっての論文集となっている。また、進化的考察を行ううえでのオランウータンの重要性に触れ、これまで研究例の少なかったオランウータンについての論文を積極的に取り上げていることの意義を強調している。

以下第10章までは第1部ということで、大型類人猿の心がたちあられる様々な行動、現象についての研究例がまとめられている。

第2章: Chimpanzees and capuchin monkeys : Comparative cognition (J. R. Anderson)

チンパンジーとフサオマキザルの一般的な認知能力の比較である。道具使用、鏡像認知、模倣などの点について両者の能力を比べている。Andersonはまずチンパンジーがヒト以外の霊長類では最も高度な認知能力をもつと位置づけ、フサオマキザルは「伝統的」な行動テストではあまりいい成績を示さないとしつつも、認知的側面をみれば大型類人猿に匹敵するものもみられると主張している。

第3章: Acting and understanding : Tool use revisited through the minds of capuchin monkeys (E. Visalberghi & L. Limongelli)

フサオマキザルの道具使用についての研究をまとめ、ヒト、チンパンジーと比較している。ここでは道具使用を通して、フサオマキザルの心に迫ろうという試みがみられる。具体的にはチューブ課題と呼ばれるものを採用し、模倣の有無、道具の選択、トラップの存在に対する反応という3つ

の課題について検討している。結果として、模倣はみられないこと、また因果関係の理解能力がみられないことが挙げられており、これはフサオマキザルについての他の認知能力のテストと一致することが述べられている。

第4章：Consolation, reconciliation, and a possible cognitive difference between macaques and chimpanzees (F. B. M. de Waal & F. Aureli)

これまで一貫してチンパンジーとマカクの社会的知能について研究を続けてきた著者らによる、研究成果のまとめとでもいうべき論文である。前章では道具使用からみた認知能力のはなしであったが、この章では個体間の闘争後に見られる行動に焦点が当てられる。ここでは闘争後の仲直り行動と慰め行動がとりあげられており、チンパンジーとマカクにおけるこれらの行動の有無が、社会構造の違いと認知能力の違いというふたつの観点から考察されている。

第5章：The misunderstood ape : Cognitive skills of the gorilla (R. W. Byrne)

チンパンジーに比べて認知研究の対象とされることの少ないゴリラについての章である。まず食物獲得と知能について触れており、ゴリラの食物獲得にはたいした技能がみられないが、食物の処理プロセスには複雑な技能が見て取れることを述べている。次に社会的知能の点に触れ、ゴリラの社会は従来いわれてきたように単純ではなく、配偶者をめぐってのマキャベリ的知能のあらわれがみられることを指摘している。またゴリラの相対脳重が小さいのはかれらが葉食であることと関連しており、進化のプロセスにおいて急速に体を大きくしたために脳が追いつかなかったという、興味深い考察が語られている。

第6章：Ostensive behavior in great apes : The role of eye contact (J. C. Gomez)

これまでゴリラにおける視線の共有をテーマにしてきた著者が、大型類人猿の視線による明示について考察している。ヒトにおけるアイ・コンタクトをコミュニケーションの意図を示す明示行為であるとし、ヒト以外の霊長類におけるアイ・コンタクトの機能を挙げている。サルにおいてはアイ・コンタクトは威嚇の意味をもつものに対し、類人猿においては友好的行為な意味をもち、コミュ

ニケーションとしての役割を担っていることを指摘し、大型類人猿には明示としてのアイ・コンタクトがみられると結論づけている。

第7章：Imitation in everyday use : Matching and rehearsal in the spontaneous imitation of rehabilitant orangutans (A. E. Russon)

オランウータンの模倣についての論文。MatchとRehearsalという2種類の模倣について、インドネシアのリハビリテーション・センターで生活するオランウータンが自発的に示した例を列挙している。60近い模倣例から、オランウータンの模倣は要素に分けられる、つまり「プログラム」レベルの模倣であると結論づけている。

第8章："More is less" : The elicitation of rule-governed resource distribution in chimpanzees (S. T. Boysen)

チンパンジーにおける数の概念を、実験的に検証した例についての章である。著者は数というものが多くの種にとって自然なカテゴリーの一種であり、数に対する認識から動物の認知能力をはかり知ることができると主張する。実際、数字を覚えたチンパンジーを使ったかれらのユニークな「分け前」実験とでもいうべきものから、概念的な数の認識がチンパンジーの判断力にまで影響することが示された。

ここまではほとんどが実験室内におけるデータを中心としたものであったが、次のふたつの章では、野生状態におけるより自然な認知能力の現れが取り上げられている。

第9章：Tool-using behavior in wild Pan Paniscus : Social and ecological considerations (E. J. Ingmanson)

野生ボノボの道具使用行動の観察である。旧ザイール・ワンバのボノボについて、道具に関連した行動と、道具使用そのものの例が挙げられている。チンパンジーと違って、ボノボには食物獲得のための、あるいは武器としての道具使用は見られない。ほとんどが社会的コミュニケーションの手段として用いられている。著者はこれを、おそらくはこの2種のあいだで知性の向かう方向が違ったためであろうと解釈している。

第10章：Comparison of chimpanzee material culture between Bossou and Nimba, West Africa (T. matsuzawa & G. Yamakoshi)

ボツソウのチンパンジーについての、松沢氏と山越氏による研究である。かれらはボツソウのチンパンジーが示す様々な行動と、そこから10kmほど離れたニンバ保護区のチンパンジーの行動を比較することで、チンパンジーにはその地域に固有の、「文化」と呼べる行動特性があることを示した。集団間での文化の伝播を示唆する興味深い観察例があるが、結論づけるには弱い証拠であり、今後のさらなる観察が期待される。

ここからは第2部になり、大型類人猿の心がどのように成り立っているのかという問いに対する、発達の側面、社会文化的側面、進化的側面のそれぞれからのアプローチがまとめられている。

第11章：Influences on development in infant chimpanzees : Enculturation, temperament, and cognition (K. A. Bard & K. H. Gardner)

生育環境がチンパンジーの初期発達におよぼす影響について、実証的に研究した例である。ヤークス霊長類研究センターのチンパンジーを「育て分け」し、ヒト幼児の発達研究に使われる基準をもとにして認知能力の発達を比較している。

第12章：Heterochrony and the evolution of primate cognitive development (J. Langer)

ヒト、フサオマキザル、カニクイザル、チンパンジーの認知発達を種間比較した研究。認知発達を因果的認知と論理数理認知に分け、Gouldのいうheterochrony(異時性)の概念から種間の発達の違いを解釈している。因果的認知と論理数理認知が平行して発達し、また2次の段階まで発達することがヒトの特徴であるとしている。

第13章：Simon says : The development of imitation in an enculturated orangutan (H. L. Miles, R. W. Mitchell & S. E. Harper)

アメリカ式手話による言語訓練を受けたオランウータンの模倣の発達についての報告である。同じ模倣研究でも第7章と異なるのは、手話によって「同じことをしなさい」という指示をあたえた結果の模倣である点だ。著者は成長の結果として模倣能力が自然に現れるのではなく、周囲とのインタラクションが重要であると主張している。

第14章：Imitation, pretense, and mindreading : Secondary representation in comparative primatology

and development psychology ? (A. Whiten)

読心、ふり、模倣という3つの認知能力のあいだの関係についての考察である。これまでの霊長類における認知能力研究をふりかえり、ヒトの自閉症における症状なども参照しつつ、読心、ふり、模倣はそれぞれ結びつきあったものであると結論づけている。

第15章：Self-awareness and self-knowledge in humans, apes, and monkeys (D. Hart & M. P. Karmel)

自己認知能力についての考察である。著者はsense of selfをself-awarenessとunderstanding of selfのふたつに分けたうえで、サル、類人猿、ヒトにおけるsense of selfについて考察している。結論として、サルと類人猿のあいだには質的な違いが存在するが、類人猿とヒトのあいだの違いは量的なものであると述べている。

第16章：Apprenticeship in tool-mediated extractive foraging : The origins of imitation, teaching, and self-awareness in great apes (S. T. Parker)

apprenticeship model(徒弟モデルとでも訳すべきか?)を基にして、真の模倣、デモンストレーションによる教育、真の自己認知のあいだの関係を明らかにし、類人猿の共通祖先の認知能力を類推しようという試みである。著者はこれらの能力の複合体が、採食への適応として共通祖先に備わっていたと結論づけている。

第17章：The effect of humans on the cognitive development of apes (J. Call & M. Tomasello)

これまでなされてきた認知研究について、類人猿の発達環境を5つに分け、様々な行動について5つのあいだでの有無を比較することにより、類人猿の認知発達にヒトがあたえる影響を評価している。著者は認知発達には社会的環境の影響が重要であると主張している。

第18章：Three approaches for assessing chimpanzee culture (C. Boesch)

野生チンパンジーのナッツ割り行動について、地域差がみられる理由を生態、伝達メカニズム、発明という3つのアプローチから考察している。

第19章：On the wild side of culture and cognition in the great apes (S. T. Parker & A. Russon)

この本の内容ならびにこれまでの認知研究の成果をふまえて、「文化」という言葉を、人類学、生

物学そして心理学に共通のものとして定義し直すという試みである。著者らは文化にまつわる様々な種間差を説明するモデルとして、生態/進化モデルというものを新たに提唱している。

内容について指摘することがあるとすると、まずボノボについての論文がほとんどないということであろう。第2部に集められた総説にはもちろんボノボの研究例もとりあげられているのだが、ボノボをメインとした論文は第9章のみである。もっとも研究者そのものが少ないのであるが。一方で、オランウータンを積極的に取り上げていることは評価できる。全体を見渡してみた感想としては、やはりどうにも漠然とした感じが否めない。

ひとつひとつの論文は高度な内容であり、バラエティに富んでいるのだが、逆に読み終わった後で大型類人猿の心が見えてきたかという、あまり分かった気がしないのである。多少強引でもよいから、ところどころに編者によるまとめを挿入して欲しかった。これだけ多様な内容に筋道をつけて、大型類人猿の心についてのイメージを得るには、やはりかなりの専門的な知識と見識が必要である。もっとも、そもそも通読するような性質の本ではなく、自分の興味・専門に近いものだけ拾い読みすればよいものなのかもしれない。リファレンスも含めて各章が独立していることもあり、「単行本」というよりは、まさに「論文集」といった性格の一冊である。

## 『魚類の繁殖戦略1 & 2』

桑村哲夫・中嶋康裕編

海遊社 (1996, 1997)

竹垣 毅 (九州大・農)

研究者なら誰もがその分野の基礎を学びバイブルとしている教科書が1冊はあるはずである。4年前、全くの畑違いだった評者が魚類の行動生態学の多くを学んだのは「魚類の繁殖行動—その様式と戦略をめぐる」(後藤晃・前川光司編, 1989)であった。今回紹介する「魚類の繁殖戦略1 & 2」は、その装丁と1章完結のスタイルからその続編のような印象を受けるが、文章はより平易であり、前書きにあるように魚に興味のある人すべてが楽しめるように編集されている。また、これは本書の最大の特徴と言えるが、各章の著者が自身の研究過程を非常に詳しく記述しており、特にこれからこの分野で研究を始める学生に、という熱意が強く感じられた。本書は、第1巻、第2巻それぞれ4章、6章から構成されており、各章ごとに若手研究者を中心とした著者が各テーマの背景やさまざまな理論的な側面を解説しつつ最新の著者自身の研究例を紹介している。実験・観察の過程や論理の道筋が、失敗や論理の行き詰まりなどもふまえて記述されており、実践的な教科書と言えるであろう。順に各章の内容を紹介していく。

第1巻、第1章「魚類の繁殖戦略入門」では、魚類の繁殖戦略の基本的な理論が解説されると同時

に他の章のテーマの位置づけが示されており、最初に一読することをお薦めする。後半には、魚類の個体識別(マーキング)と繁殖成功度の測定(推測)についての具体的な手法が紹介されており、これから魚類の行動の研究を始める若い学生はもちろん、他の分類群の行動研究者にとっても参考になるのではないだろうか。

第2章「アユの生活史戦略と繁殖」では、アユの生活史全体を視野にいたれた繁殖戦略が検討されている。なわばり行動を中心に産卵行動、配偶者選択、精子の価値、繁殖のタイミング、多回産卵など様々な面からアプローチされており、やや散漫な印象を受けるが、それぞれ非常に興味深い事実が明らかにされている。しかし大型雌のほとんどが1回産卵戦略である一方で、中・小型雌で多回産卵する個体の割合が高い点は生活史戦略を検討する上で大きなウエイトを占めるはずであるが、その考察には物足りなさを感じた。

第3章「魚類における性淘汰」では、現在行動生態学において最も盛んに研究されている性淘汰の理論が解説されると同時に、魚類の性淘汰の研究例がたつぷりと紹介されている。性淘汰理論は他の様々な教科書よりも易しく解説されており、

また著者がクロソラスズメダイを用いて行った雌の配偶者選択に関する詳細な解析結果、および統計的手法が順を追って分かり易く説明されている。後半では性淘汰理論の検証の難しさと同時に、性淘汰研究において選択された形質についての踏み込んだ検証例が特に魚類で少ないことなどが記述されており、これからの性淘汰研究の方向性が示されている。

第4章「非血縁個体による子の保護の進化」では、利他的な行動である非血縁個体による子の保護の進化についてニジカジカの研究例から検討されている。ニジカジカの受精メカニズムを解明することで、雄の卵保護が利他的であることが確認され、さらに遺伝学的な手法により、雌が2回目以降に産卵する卵のほとんどは卵巣腔内に残された1番最初に交尾した雄の精子によって受精しているという驚くべき事実が明らかにされている。雄にとってほとんど利益のない交尾経験雌との交尾とその後の卵保護について、雌の交尾履歴と保護コストの点から考察されているが、交尾履歴に関しては父子判定の反証が紹介されているためやや苦しい。また繁殖行動そのものが特異なためやむを得ないかもしれないが、繁殖の導入部分の解説で何度もページを前後する必要があった点は残念である。後半では、魚類における非血縁卵の保護の例が、いくつかのパターンに分けて紹介されており、その適応的な意味が検討されている。

第2巻、第1章「雌雄同体の進化」では、同時雌雄同体現象の進化が、魚類だけでなく様々な生物を例に検討されている。まず性転換に関する現在の議論がSAモデル (Size-Advantage model) を中心に展開されている。そのSAモデルに暗に矛盾すると考えられていたダルマハゼの性転換機構を追跡調査した結果が詳細に記され、拡大SAモデルへと導かれている。次にダルマハゼの双方向性転換の発見が紹介され、双方向性転換と同時雌雄同体の進化条件がそれぞれ検討されている。さらにこれまで性を変えるのに必要な時間の長短によって漠然と区別されていた両者を、2種類の配偶子を両方とも確実に使う仕組みの有無によって区別することが試みられており、今後の実証研究が注目される。

第2章「ハレム魚類の性転換戦術：アカハラ

ヤッコを中心に」では、ハレム魚類の性転換戦術がそのタイミングと社会状況によって整理された上で、アカハラヤッコの性転換戦術がハレム構造によって異なることが紹介されている。特に興味深いのは各性転換に対応した雌の性転換前の産卵戦術が検討されている点で、近接するハレムにおいて雌は性転換できるチャンスを巡る競争相手となりそうな体長差の小さい雌が行動圏内にいる時、産卵拒否を行い成長にエネルギーを投資するという。さらに各性転換戦術について推測された生涯繁殖成功度を比較するに至っており、研究の完成度の高さがうかがえる。

第3章「チョウチョウオ類の多くはなぜ一夫一妻なのか」では、チョウチョウオ類の多くが一夫一妻の配偶システムとなる要因について、複数の配偶者の防衛可能性と産卵行動の2点から考察されている。ハレムを形成する一夫多妻のチョウチョウオ類との比較から、ミスジチョウチョウオ (一夫一妻) がハレムを作らないのは、雌が産卵時に摂餌なわばりを離れて産卵場所まで移動するため雄が雌を独占できないからである、という産卵移動仮説が紹介され検討されている。この仮説は、それを検証する他のチョウチョウオ類の研究例が絶対的に少ないことからやや説得力には欠けるが、これまでにない新しい考え方であるほどと思わせる。

第4章「アミメハギの雌はどのようにして雄を選ぶのか？」では、アミメハギの雌が産卵直前に複数の雄を引き連れて泳ぐ特異な行動、産卵行列 (パレード) について紹介されており、雄間競争と雌の配偶者選択の2点からその機能と意味について検討されている。雄は行列の前の位置をキープするほど産卵時に雌の近くで放精できることから、雄間競争によって順位は目まぐるしく変動し、脱落する雄も見られるという。産卵行列は空胃の状態の早朝に行われるため、雌は基礎体力のある状態の良い雄と産卵できることが示唆されている。雌が雄を引き連れて泳ぐという非常に単純な方法によって雄を評価している点が興味深い。またユニークな表現 (特に擬音語) が多く楽しく読める。

第5章「シクリッド魚類の子育て：母性の由来」では、アフリカ・タンガニカ湖のシクリッドの多様な保育様式 (保護方法・保護担当者) が紹介

されると同時に、その進化経路、特に魚類では非常に希な「雌単独による子の保護」に行きつくまでが推定されている。両親見張り型保護の祖先型が、岩穴や貝殻あるいは自分の口（口内保育）などを利用することで片親だけで保護可能な条件を獲得し、かつ他の配偶相手が得られるなら、配偶子形成速度の違いから雄が雌と子を棄てやすくなり、雌単独の保護が進化するという。さらに遺伝学的な手法によって明らかとなってきた系統関係との比較検証が行われており、本章の仮説をより説得力あるものとしている。

第6章「ムギツクの托卵戦略」では、ムギツクがオヤニラミの巣に産卵し卵保護を任せてしまう托卵行動が紹介されている。托卵するムギツクの利益と托卵されるオヤニラミのコストを押さえた上で、托卵する巣の選択におけるムギツクの戦略とオヤニラミの対抗戦略がそれぞれ検討されている。オヤニラミの雌は、ムギツクに托卵されやす

い新しい卵がたくさんある巣を避け、かつ1度に産む卵数を減らして托卵されにくくする全く新しい対抗戦術を持つという。両者の駆け引きが順序よく述べられ矛盾なく話が噛み合っており、後々疑問点を引きずることなくすっきり読み切れる。

以上10章を簡単に紹介してきたが、研究風景が目には浮かぶような具体的な記述によって、読書はそれほど精読を要求されない。また各著者の個性が文章に、時には直接的に現れており、著者の論文を読んで良く知っている研究内容でも著者の思考過程をより身近に感じることができると思われる。繰り返すが本書は少ししつこいぐらいに解説が詳しく、この分野のバイブル的存在になることは間違いなく、多くの読者が刺激を受けることになるであろう。夜読んでみると、なぜか居てもたってもいられなくなるのは私だけではないはずである。

## 『Fish communities in Lake Tanganyika』

Hiroya Kawanabe, Michio Hori & Makoto Nagoshi 編

Kyoto University Press (1997)

藤田 弘 (大阪市大・理)

本書はここ十数年にわたるタンガニーカ湖産魚類の研究の最新の知識を集大成したものである。本書は異なる著者が執筆した14章の独立した論文から構成されており、主に本湖で繁栄をきわめているシクリッドの生態や行動に関わる記述が中心となる。タンガニーカ湖産シクリッドは適応放散の好例として知られており、その多様な生活ぶりが本書で十分網羅されており、これからシクリッドの研究を始めたり、論文を書こうと思っている研究者には必読書になるであろう。以下に簡単に各章の内容を紹介する。

1. Phylogenetic relationships and evolution of Tanganyikan cichlids: a molecular perspective (Mutsumi Nishida)

最新の分子的手法を用いて、タンガニーカ湖産シクリッドの系統関係の最近の発見を総説し、全体にわたる系統的枠組みを構築する。

2. Trophic ecomorphology of Tanganyikan cichlids

(Kosaku Yamaoka)

タンガニーカ湖産シクリッドの主要な摂餌方法の一般的な総説を行い、摂餌に関係する華々しい多様性について生態的形態学による考察を行う。

3. The evolution of parental care and mating systems among Tanganyikan cichlids. (Tetsuo Kuwamura)

タンガニーカ湖産シクリッドの親の保護のパターンを配偶システム・摂餌習性・系統関係と関連して総説し、その進化的移行ルートと、さまざまなパターンを促進したかもしれない生態的要因とともに議論する。

4. Interspecific relationships and habitat utilization among benthivorous cichlids (Masahide Yuma & Takaki Kondo)

タンガニーカ湖産ベントス食シクリッドに関して、いくつかの共存の様相を調べる。特に食物資源の分割に関連した食物と摂餌方法の関係、ならびに場所の分割に関連した縄張り和社会構造の関

係を見る。

5. Interspecific society among herbivorous cichlid fishes (Masanori Kohda)

個体識別されたタンガニーカ湖産藻食シクリッドの種内・種間社会関係の研究を総説する。

6. Inter-individual variation in foraging behaviour and dimorphism in predatory cichlid fishes (Masanori Kohda, Michio Hori & Muderhwa Nshombo)

タンガニーカ湖産捕食シクリッドの摂餌行動の個体間変異とそれに関連したさまざまな二型を総説する。

7. Foraging dependence in the littoral fish community (Kenzi Takamura)

栄養的に有利になるような摂餌依存行動を要約し、岩礁沿岸の魚のコミュニティーの多様性において、藻食魚間の重要な1例を議論する。

8. Habitat use in cichlid fishes for breeding (Yasunobu Yanagisawa, Haruki Ochi & Masta Mukwaya Gashagaza)

タンガニーカ湖の沿岸地域のシクリッドによる生息場所利用を記述し、微小生息場所選択が魚のさまざまな行動・形態的特徴に影響を持つことを議論する。

9. Parental care patterns and growth and survival of dependent offspring in cichlids (Makoto Nagoshi & Yasunobu Yanagisawa)

産卵・口内保育・子の保護のそれぞれのタイプの行動についての現在までの知見を総説し、特に親の保護のパターンに関連した子の成長や生存に関して記述する。

10. Intraspecific plasticity in the social system and

mating behaviour of a lek-breeding cichlid fish (Andrew Rossiter & Satoshi Yamagishi)

♀親が口内保育するシクリッド *Cyathopharynx furcifer* の2つの大きく離れた個体群において♂の社会構造と配偶戦略を調べる。C. furciferの両個体群とも多夫多妻的なレック繁殖を行う。

11. Shell-brooding cichlid fishes of Lake Tanganyika: their habitats and mating systems (Tetsu Sato & Masta Mukwaya Gashagaza)

3地域で得られたデータに基づいて、シェル・ブルーターの生息場所の特徴・生息場所利用・配偶システムを総説する。特に、配偶システムの進化理論に関連して、配偶システムの可塑性に影響する環境的・社会的要因を強調する。

12. Ecology of non-cichlids in the littoral zone of Lake Tanganyika (Naoya Abe)

シクリッド以外の魚種の生息場所利用・摂餌生態・繁殖生態を議論し、シクリッド以外の魚種とシクリッドとの間の相互作用を熟慮する。

13. Early life histories of pelagic fishes (Izumi Kinoshita)

Clupeidaeの2種とLatidaeの4種の浮遊魚における初期生活史をタンガニーカ湖北方のザイル、ウビラの沿岸で得られた標本を用いて記述する。

14. Structure of littoral fish communities organized by their feeding activities (Michio Hori)

片利共生や搾取的相利共生は種が増えるほど増加するかもしれない。これらの種間相互作用を含み、摂餌活動をとおしたさまざまな種類の種間関係を議論し、特に、コミュニティの構造や安定性への影響に焦点を当てる。

## 『文化の起源を探る』

W. C. McGrew 著

西田利貞監訳 足立薫・鈴木滋訳

中山書店 (1996)

篠原 正典 (京大・理・動物)

本書は、1992年にウィリアム・C・マックグルーが著した『Chimpanzee Material Culture: Implications for Human Evolution』の全訳である。著者マックグルーを知らず、「文化の起源」というな

んとも大仰なタイトルをみて、「とんでも本か」と思った方もいるのではないだろうか。しかし、ご安心あれ、本書は、150にも登る論文を執筆し、複数の国際学術誌の編集にたずさわっている第一線



の研究者による、ちょっと薄目の大著である。

本書は大胆にも、チンパンジーの道具使用などの文化研究で蓄積された情報を統合することで、人間の物質文化の起源に関して考察する。しかも真っ向勝負、つまり、膨大な学術的情報を収集・整理・統合することで説得力のある話をつくっていくのである。そのため本書の引用文献は膨大で、なんと647本もある。邦訳本文の337ページを考慮し、評者の手近にある大著と比較してみると、ヘレナ・クローニン「性選択と利他行動」が引用794に本文584、ステイブン・グールド「個体発生と系統発生」が引用826に本文535であった。いかに情報の詰まった本であるかがおわかりいただけるだろう。

こうして、情報に満ち満ちた本書は、前置きもなく、「以下のような事実がある・・・」と、いきなり六地域のチンパンジーのアブラヤシの利用のしかたを列挙して始まる。かといって、データの羅列で読みにくいかというと、案外読みやすい。いや、引きやすい、利用しやすい、というべきだろう。それぞれ、論文として既にまとまっていたものらしく、各章が「はじめ」や「注意書き」とした導入部分に始まり、内容をダイレクトに表す小見出しが添えられ、「結論」としたまとめ部分でおわっており、まさに論文感覚である(英文の原著だと一層である)。普段から論文を読みなれている研究者にとっては、とても使いやすい。一方で、読み物としてはちょっと、とも思うが、幸いなことに訳文が大変読みやすいものに仕上がっているので、その点は相殺されそうである。なお、理解を助ける写真・図・表も百以上使われていおり、様々なチンパンジーの行動を、写真をくりつつ眺めるだけでも、結構楽しめる。

さて、文化の起源は、どう料理されていくのだろうか。著者は、ただ客観的に情報を統合するだけでなく、独自の洞察・意見をふんだんに盛り込みながら、本書を核心へと進めていく。

第一章は、チンパンジーのアブラヤシ利用を例に取り、徹底的なまでにその詳細を記載し、まず懐疑論者にたいして、これを文化と呼ばないわけではないよな、と念を押してはじまる。

第二章は、チンパンジー研究がいかに広範に行われてきたかを示す一方で、その問題点もちゃん

と列挙する。著者の想定する読者は時に同胞になり、時に懐疑論者になる。ところで、貴方はチンパンジー調査地をいくつご存じだろうか。評者はゴンベ・マハレ・ボツソウ・タイの四つしか知らなかった。本書には三十を越える調査地が登場する。

第三章では、六種の類人猿間で社会生態や系統発生関係などの情報と合わせて、道具使用を比較検討し、「道具使用は一般的な問題解決能力の副産物で、環境からの一連の要求に応じて表出したりしなかったりするものである可能性が高い」としめる。この章は文化の話題のみならず、行動・社会生態を知るうえでも簡潔にまとまっていて、類人猿を勉強する上で、よいレビューとして使えそうである。

第四章は、再度、厳密にチンパンジーが文化の担い手であることを示すために、「革新」「普及」「標準化」「再現性」「伝播」「伝統」「非生計活動」「自然であること」の8つの厳密な文化の基準から検証し、一つのチンパンジー個体群では無理だが、複数の個体群をみれば容易に基準を満たしているので問題なしとしている。

第五章は性差を検討している。肉食など様々な食性に性差が見られることを図表をふんだんに用いて示し、労働の性的分業の起源や道具使用の起源に思いを巡らせる。社会的なオスの狩猟でなく、単独のメスの採集に道具使用の進化的な起源があるのではないか、という記述は、不勉強な評者にはとても興味深く感じられた。

第六章は、大胆にも、採集狩猟民とチンパンジーを比較する(もちろん、著者にはこの資格が十分にあるだろう)。こつこつと事実の比較を続けていき、「十分に量的な比較が可能であるのだから、初期人類のヒト化のモデルを探す手掛かりになる」と主張しておわる。

第七章は、多様なチンパンジー文化を、「これがチンパンジーの文化です」と均一化された記載をされることに我慢できない著者が、地域ごとに民族学的に記載していこうという提案をし、実際に試みる。様々な食物・道具に関して地域間比較が行われる。

第八章は、前章を継続し、チンパンジーの道具カタログや道具使用行動が整理されリストアップ

される。そして、その地域差がいかに検討されてきたかを振り返る。尚、道具使用がチンパンジーにより自発的に創り出されたものであるという厳密な証拠、つまり「革新」であるという証拠が見つかっていないことは、驚きであった。

第九章は、チンパンジーを人類進化のモデルの中にどのように組み入れればよいかを検討しているが、ここまで読んで特に違和感を感じなかった読者は飛ばしてもよいかも知れない。一貫して「相似・参考モデル」を採用していることはわかるが、残念なのは、進化理論・生態学理論を用いて初期人類を推測する「概念的・戦略的モデル」に関してほとんど紙面を割かれていないことである。おかげで、解説なく挙げられていたトゥービー & ドウボアの論文がどうしても読みたくなった。

第一〇章は、まとめであり、注意事項の確認、未解決問題の再掲示でおわる。ここまでの章を注意深く読んできた読者は、章のはじめに引用されているドウボアの文章を読むだけでよいだろう。

全体を通して、著者のバランスはいい。自ら chimocentrism (チンパンジー中心主義者) に陥らないように、ドングリキツツキの分業のある社会やニワシドリの凝りに凝った巣など、他の動物の

社会生態や文化の例をいくつか取り上げちりばめるあたりなどは、好感がもてる。また、トマセロの批判的書物を取り上げ、議論するあたりに、著者のリベラルさと自信とを感じる。ただ、理想的調査環境、理想的比較研究、そして、それらを実現するための今後の研究指針などが何度も示唆されているのには、ちょっとくどさを感じた。

実は、評者は94年に学会参加で渡米した際に原著を購入していた。しかし、悲しいかな、自分の仕事に追われ、二年以上も本棚でほこりを被らせたまま、結局、邦訳を待つ格好になってしまった。こういった専門書の邦訳は、おそらく原論文も読むようなような専門家よりも、これから霊長類を学ぼうとする学生、そして評者のように、外野ではあるが、人類進化、文化の起源、道具使用などの話題を教養として備えておきたい者にこそ、有り難いものである。著者そして監訳者の西田利貞が示唆するように、ぜひとも、霊長類畑以外の研究者の方に読んでいただきたい一冊である。そして、霊長類研究そのものや文化の起源を巡り、より一層「レビストロス、ダーウィン、フロイト、ピアジェの擁護者たちが、同じデータをめぐって声だかに論争する」ことを期待したい。

## 『親子関係の進化生態学—節足動物の社会』

齋藤裕編著

北海道大学図書刊行会 (1996)

長谷川 真理子 (専修大・法)

昆虫、クモ、ダニなどの小さな節足動物の間は、非常におもしろい。はなはだ非科学的ではあるが、昆虫、ダニ、クモ、ムカデなどなどを全部含めてさす「ムシ」という言葉は、この奇妙で興味深い存在を総称する言葉としては、ひどく適しているように思われる。

ムシは、気持ち悪がる人も多いが、その行動や生態、生活史は、気持ち悪い分だけ相当におもしろい。それは、私たち大型恒温動物とはまったくかけ離れていることからくるおもしろさであろう。

私は、日頃、哺乳類を中心とする大型動物の研究をしており、ムシのたぐいを実際に研究したことは一度もない。それだけに、ときどきムシの本

を読んでは感激している。本書も、最初から最後まで、本当に楽しくおもしろく読ませていただいた。本書は、「親子関係の進化生態学」と題されているが、狭い意味での親による子の世話の進化のみならず、コロニー生活の形態やその防衛、雄親と雌親の葛藤、なども含めて、節足動物での社会性の進化の問題に取り組んでいる。これから進化生態学の研究を志したいと考えている若い人々を対象として書かれているが、まさに、そのような若い人々が、本書によって進化生態学のおもしろさに引き込まれてくれることだろう。行動生態学・社会生物学という新しい学問は、すでに論じられている通り、日本ではその導入が比較的遅れ

ていた。しかし、本書に紹介されている、日本人研究者たちによる多くの研究を見ると、現在のこの分野の日本の実力は、かなり高いものであることがわかる。また、自分たちの研究以外を紹介した総説の部分も、多くの文献にあたってよくまとめてある。

本書の巻頭で、編著者の斎藤氏が、本書は科学における「なぜなぜ問答」の話である、科学とは謎解きゲームであることを知ってもらいたい、という主旨のことを書いておられる。このニューズレターの読者ならば誰でも、生物学の4つの「なぜ」という、ティンバーゲンの有名な分類をご存じだろう。言うまでもなく、至近要因のなぜ、発達要因のなぜ、究極要因のなぜ、そして進化史におけるなぜ、の4つである。本書においてももっとも中心となっているのは、もちろん、究極要因のなぜであるが、至近要因や進化史的ななぜに関しても注意が配られている。発達要因は、ムシたちではあまり重要でないのかもしれない。

ところで、そもそも生物学に4つのなぜが存在することや、進化とは究極要因の研究であるということは、われらの業界の外の生物学の世界では、ほとんどまったくと言っていいほど知られていない。ほとんどの人々は、なぜというのは至近要因のなぜだけだと思っている。先日、科学技術庁の資金でミクロな生物学を研究している若手の研究者を相手に進化の話をする機会があったが、進化について知っている人など皆無、それどころか、生物学で究極要因のなぜを問うことには意味がないなどという暴言を吐く人物すらいた。

この現状を打開するためにすべきことはたくさんあるが、進化に関する日本語の良書をたくさん出していくことは、その重要な柱の一つであるだろう。それほど高価なわけでもなく、学部学生の参考書にすすめられるような日本語の本は、まだまだ数が少ないので、本書の果たす役割は大きいだろう。

本書は、第一部が「さまざまな親子関係と社会—研究の潮流—」で、第二部が「親子関係の進化—なにがどこまで実証されたか—」というように分かれている。第一部では、最近の新発見を紹介しつつ、親子関係の理論的背景を概説し、第二部では、具体的な研究を例に、なぜ解

きの内容を詳しく紹介するということになっている。それはそうなのだが、この2つの部分の区別または対比というのは、それほど成功していない。その理由は、第一部も第二部もすべてを通して各章が、基本的には、理論と実証を交互におりませた体裁になっているからである。第一部と第二部の章の間の唯一の大きな違いは、登場するのが多数の種であるか、一つか二つの種であるか、ということである。研究を紹介すれば必ず、その種について説明することになり、なぜそのような結論が導かれたかとともに、代替仮説も紹介することになるから、結局のところ、本書は全部で12章の、比較的類似したトーンのもものが次々と出てくるということと終わる。しかし、これは、決して退屈なことではないし、おもしろくないわけでもない。なにしろ、次から次と奇妙きつな親子行動が出てくるし、しかもそれらが、基本的には現在の行動進化の理論で解決がついていくのだから、退屈なわけではない。糞虫の糞ボールのところ（第二部第5章）まで読み進んで夕食になり、食卓の上に肉だんごの皿を見出した人は、つつい肉だんごを割って、中に糞虫の卵を数えたくなるはずである。もしも編著者が意図する方向で、第一部と第二部の間にコントラストをつけるとするならば、1) 第一部の終わりに、基本的な理論のまとめをつけ加える、2) 第二部の各章の最後に、その研究がこれまでの議論にどのような貢献をし、なにが疑問として残されているのかを、箇条書きに記す、というのはどうだろうか？ そうすると、第二部の副題である、—なにがどこまで実証されたか—というの、もっとパンチが出ると思うのだが。

ところで、これは一つ疑問なのだが、何百と挙げられている引用文献の中に、Proceedings of the Royal Society of London, Series Bのものが一つも含まれていない。この雑誌には、行動生態関係のものが多く掲載されているのだが、まったく一つも引用がないのはなぜなのだろうか？

それから、私が1992年にケンブリッジ大学に立ち寄ったときに、アフリカに生息する assassin bug というおもしろい昆虫の親子行動を博士論文で研究している人がいた。これは、雌親のみが卵の世話をするが、卵に対する寄生率が高く、雌は、卵塊の外側に余分な(?)卵を産んで、それで防波

堤を作ったり、他の雌の卵塊に寄生したりするのだったか、かなり複雑でおもしろいムシだった。この研究についてもまったく触れられていないが、タガメやコオイムシの親子行動と比較して論じれ

ばおもしろかったのではないかとと思っている。

いずれにせよ、一人でも多くの若い人に本書を読んでもらって、この分野のさらなる発展を祈りたい。

## 新 入 会 員

TATSUTA HARUKI	立田 晴記	1433	TAKASU AKIKO	高栖 明子	1444
NIKAIDO KAORI	二階堂 香	1439	SAITOH TAKEMA	齋藤 武馬	1445
IHARA YASUO	井原 泰雄	1440	UENO TAKATOSHI	上野 高敏	1446
SAKAMOTO KOICHI	坂本 耕一	1441	CADIEU J.C.et N.		1447
HANEDA KYOKO	羽田 恭子	1442	OMURA YASUKI	大村 泰樹	1448
SAKURAI IZUMI	櫻井 泉	1443	MORIYAMA TOHRU	森山 徹	1449