

行動遺伝学における新しい潮流

—— 適応への傾斜 ——

筑波大学心理学系 藤田 統

筑波大学大学院(博)心理学研究科 加藤 宏

A new trend in behavior genetics : A growing emphasis on the adaptive significance

Osamu Fujita and Hiroshi Katoh (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Ibaraki 305*)

Recently, based on Mather's theory in *Genetical Structure of Population* (1973), a new understanding for the significance of the genetic factors has been developed where the knowledge of the genetic architecture of a gave behavior gave insight into the possible adaptiveness of the behavior. The theory suggests that the traits which show strong directional dominance and epistasis have been subjected to natural selection of a directional kind. On the other hand, traits that show a large additive component of variance and a less dominance are the result from stabilizing selection. The main contribution of this trend in behavior genetics, as it is reviewed and discussed, is the recognition of the evolutionary significance of behavior and Darwinism in psychology.

Key words : behavior genetics, genetic architecture, adaptation of behavior, natural selection, Darwinian fitness, dominance-fitness hypothesis.

まえがき

行動形質を規定する遺伝要因の作用を研究してきた行動遺伝学(Behavior Genetics)において、近年、新しい潮流が起りつつある。それは、「ある行動の基盤としての遺伝構成(genetic architecture)を知ることが、当該の行動がその種の進化史において果してきた役割と意義を推論するための重要な手がかりとなり得る」という認識が深まってきたことである。

この流れは、いわば「行動を発現させるメカニズムへの興味から、行動の意味を問うことへの、新しい転回」とでもいうべきことがらである。そこで、以下においては、行動遺伝学のこれまでの流れを踏まえながらも、この新しい流れの内容を紹介し、あわせて、心理学におけるその動向の意義、および将来性などについて考察を試みたいと思う。

I

ある学問体系の創始を何時に求めるかは、それなりに困難な問題ではある。しかし、心理学において行動遺伝学が創られた時期を示すものとして、Stevensの“Handbook of Experimental Psychology”に載せられた、Hall(1951)の“The Genetics of Behavior”を挙げることは、まず妥当ではないかと思われる。そして、その後10年して、Fuller &

Thompson(1960)が行動遺伝学に関する初めての教科書を著したのであるが、彼らの著作が、その当時までに関する行動に関する遺伝学的研究の集大成であったのに比べて、Hallの論文は、これからの行動遺伝学¹が追求すべきプログラムを明示していた点で、行動遺伝学の創始者と呼ばれるにふさわしいものであった。

Hallにより提出された行動遺伝学のプログラムは、以下の4段階に分けられていた。

- 1) ある特定の行動型が、世代から世代へと伝えられることを実証する。
- 2) その特性(trait)に関与している遺伝要因の数と性質を同定する。
- 3) 染色体上における遺伝子の位置を同定する。
- 4) 遺伝子がいかにして特性を発現させるか、そのメカニズムを解明する。

Hallは、以上が行動遺伝学の目標であり、研究はこのプログラムに従って進められるべきであると考えていた。だが、その後の行動遺伝学の実際にたどった道は、果してこのプログラムに沿ったもの

1 ただし、Hallは“Psychogenetics”という言葉を用いている。今日使われている“Behavior Genetics”なる言葉が現われるのに、それなりの歳月がかかったことは、興味深い。

だったのであろうか。

Murphy (1973) は、行動遺伝学 20 年の歩みを振り返って、実際に行動遺伝学が行なってきたことの大半は、近交系、人為選択で作られた系、さらにはこれらの交雑系をも含めた系統間の行動比較研究であった、と総括している。つまり、数多くの実験と労力を費して Murphy の時代までに確認されたことは、ともかくも行動には遺伝的基盤があるという事実なのであった。いうなれば、Hall のプログラム以後 20 年をかけて達成されたのは、主としてその第 1 段階だったといえよう。

Murphy は、Hall の第 4 段階、すなわち遺伝子から特性発現へのメカニズムの解明となると、その問題の所在すら忘れ去られてしまったようだ、と嘆いている。そして、行動遺伝学の研究が第 1 段階に留ったのは、心理学の主流を占めていた環境主義者からの根強い批判と圧力に対して、ともかくも行動に遺伝的基盤があることを一般に認識させねばならなかったからだ、と分析している。

さらにまた Murphy は、「われわれの前途には、可能ないくつもの道がある。いったい、われわれが知ろうと求めているものは何なのか。われわれはどの道を進むべきなのか」と問いかけている。Hall の時代に比べて、分析法や実験技術は飛躍的に進歩した。だからこそ、何が研究できるかではなく、何を研究すべきかを問題にすべきだ、と彼は提言しているのである。

Murphy の時代から、さらに 10 年が経過した。いま、われわれは、残された Hall のプログラムに従って、遺伝子から行動への過程の細部にさらに分け行って行くべきなのだろうか。それとも、Hall のプログラムには無かった別の道をも開拓すべきなのだろうか。

比較的最近に Dewsbury (1978) は、行動遺伝学の研究指針として、以下の六つの問題をかかげた。

- 1) 観察された行動は、遺伝子型の違いによって影響されているか。
- 2) 遺伝の影響が認められるならば、いったい何個の遺伝子が関与しているのか。
- 3) 観察された行動変異のうち、遺伝要因と環境要因のそれぞれに帰すことのできる比率はどの程度か。
- 4) 遺伝子とその行動発現の間には、いかなる発達のおよび生理的過程が介在しているのか。
- 5) 行動遺伝学的分析を通して、当該行動型の適応的意義について、何を知らうのか。
- 6) 行動の発現に関して、遺伝子と環境はどのように交互作用しているのか。

そこで、この Dewsbury のプログラムを、Hall のそれと比較してみたい。両者のプログラムの間には、明白な相違があることが分る。それは、2 人がそれぞれによって立つ生物学的観点の違いによるものといえよう。一言でいえば、2 人の間には、物理学的生物観から進化論的生物観への傾斜が起っていると見えよう。Hall の時代には、科学としての心理学の範は物理学にあった。したがって、研究者の関心が行動のメカニズムの分析に向けられ、研究テーマもおのずと「染色体上の遺伝子の位置」といった方向に流れていったのは当然のことであった。

ところが Dewsbury には、彼のプログラム 5) に見られるように、行動の遺伝的基盤を知ることが、その行動が進化史上で果してきた適応的意義を推定する重大な手がかりになり得る、という認識が生まれてきている。さらにもう一点、遺伝子と環境効果の間の流動的な交互作用関係を見出すことによって、遺伝子と行動の結びつきについての古くからの固定的図式を取り払おうとする見識がうかがわれる(彼のプログラム 6)。

こうして、今日の行動遺伝学研究は、(a) Hall のプログラムの 1)~4) と Dewsbury の 1)~4) のように、遺伝子から行動発現へのメカニズムを、近年の生化学的手法などを活用することによって、追求していこうとするタイプと、(b) Dewsbury の 5), 6) のように、行動の背景としての遺伝的基盤の構成(遺伝構成)の分析とそれと環境との交互作用の仕方を通して、行動の意味・役割、つまりは行動の適応・進化という問題へと目を向けていこうとするタイプの 2 つに大別されはじめていたのである。

II

ところで、1960~1970 年代の心理学者が、行動の遺伝学的分析に当って最も強い関心を示した事柄は、行動に関する遺伝率(heritability, h^2)の推定であった。すなわち、種々の行動に関する、全表現型分散(V_p)中に占める遺伝分散(V_o)の相対的比率を推定することであった²。このことは、心理学の遺伝学への接近が、いわゆる遺伝——環境問題(nature-nurture problem)に始っていたことを思い起せば、きわめて自然な成り行きであったといえよう。

しかしながら、Hall と Dewsbury のプログラムを比較することですぐに分るように、Hall のプログラムの中には、遺伝率の追求は入っていない。そもそも彼の論文の中には、今日の行動遺伝学の解説書なら必ず挙げる

2 Dewsbury のプログラム 3) に当る。

V_P (表現型分散) = V_G (遺伝分散) + V_E (環境分散) という公式がないのである。ましてや、このうちの遺伝分散を、相加遺伝分散 (V_A)、優性分散 (V_D)、エピスタシス分散 (V_I) といった遺伝子の諸効果別に分割することなどは、その発想すら見かけることができない。

しかし、このことも無理からぬことなのであった。そもそも、心理学は古くから遺伝——環境問題を熱心に論議してきたものの、この問題を具体的な形で解決できるめどがみついたのは、集団内に見られる行動形質(表現型)の分散を、種々の分散の和としてあらわす発想が生まれ、それを具体的に示せる手段が発見されてからなのである(藤田, 1975 a)。Hallの時代には、それはまだ心理学には伝わっていない。今日の行動遺伝学が、その方法論の多くを負っている計量遺伝学・集団遺伝学の成果は、1960年に刊行された Falconer の "Introduction to Quantitative Genetics" によって、はじめて心理学に伝えられたからである。

ところで、前述のように、遺伝分散 (V_G) はさらに、相加遺伝分散 (V_A)、優性分散 (V_D)、エピスタシス分散 (V_I) に分割される。すなわち

$$V_G = V_A + V_D + V_I$$

である。したがって遺伝率 (h^2) も、広義の遺伝率 ($h^2_B = V_G/V_P$) のほかに、狭義の遺伝率 ($h^2_N = V_A/V_P$) が得られるようになり、後者の方がはるかに有意義なので、遺伝率といえば後者のみを指すようになっていった。

ただし、遺伝率を算出するためには、非常に多くの個体を測定せねばならない³。また、必ず何らかの交雑を行われねばならない。したがって、膨大な労力と時間を必要とする。しかし、それにもかかわらず、人間をも含めた多くの種のような行動形質に関する遺伝率が求められて行ったのは、遺伝率以外には、遺伝と環境の影響力を示す適切な測度が無かったからであった(藤田, 1975 b, 1976)。

しかし、遺伝率へ向けられた過度の期待も、やがては、それなりに妥当なものへと落着く日がやってくる。それは、遺伝率の持つ限界性が心理学者にも理解されて行ったからである。前述のように、遺伝率の算出は、ある特定の集団中に見られる表現型分散を、遺伝要因と環境要因に分割することに基づいている。したがって、得られた遺伝率は、厳密に言えば、ある環境条件下におかれたある集団についてのみ妥当する測度なのである。このために、異なる実験の間、あるいは異なる特性の間の遺伝率を比較する際には、このような限界性を認めたくえでの比較でなければならない。つまり、あまりにも異なる

集団を比較するのでは、一般性を持った結論は得られないのである(Whalsten, 1972)。

こうして、今日の行動遺伝学においては、遺伝率の算出のみを目的とする研究は、次第に下火になりつつある。しかし、このことは表現型分散をいくつかの要因に分割するという基本的方策までが捨てられたことを意味するのではない。これから述べるように、この同じ土壌の中から、遺伝率に代わるべき指標としての、遺伝構成という概念が生まれてきたからである。

遺伝構成とは、元来、遺伝学の用語である。遺伝分散の中が各遺伝構成要素によって、どのようにわけられているかという構成パターンを記述するために用いられる概念である(Broadhurst & Jinks, 1974)。そして、「遺伝構成から見て、同じ特徴を持った形質である」とか、「この形質については、遺伝構成が似ている集団である」といった表現がなされる。つまり、遺伝構成という共通の用語を通して、はじめてわれわれは、異なった集団間にまたがった、あるいは異なった行動型にまたがった議論を進めることが可能になったといえよう。

では、ある行動型に関する遺伝構成を探るとは、実際には、どのような操作を指しているのか。実は、先に述べたように、その基本は、遺伝率を求める作業の中で、すでに行なわれてきたことにほかならない。表現型分散は、まず遺伝分散と環境分散に分割され、さらに遺伝分散は相加遺伝分散、優性分散、エピスタシス分散に分割される。エピスタシス分散とは、座間の交互作用のことであるが、これはさらに、 i 型(ホモ座×ホモ座)、 j 型(ホモ座×ヘテロ座)、 l 型(ヘテロ座×ヘテロ座)の3つの型に分割される。Broadhurst (1979) は、行動形質の遺伝構成を分析したこれまでの実験を展望して、一覧表を作っているが、そこで遺伝構成の項目として取り上げられているものは、優性の有無、優性の方向⁴、エピスタシスの有無とその型であった。

こうして、ある形質の背景にある遺伝構成を同定する操作とは、かつてわれわれが遺伝率を算出する際に行った操作、つまり、表現型の構成要素を分割するという操作と、基本的には異ならない。しかし、そこで識別された各構成要素とは、もはや、遺伝——環境問題への回答としての遺伝率を推定するためのものではない。ある行動形質には、なぜこの

3 信頼性のある h^2 を得るために必要な個体数は、 h^2 を算出する方法によって異なるものの、少なくとも 300~600 個体が必要とする(藤田, 1975 a)。

4 ある型質に見られた優性効果が、表現型質を高める方向に作用しているのか、それとも低める方向に作用しているのか、ということの意味する。

ような遺伝構成要素が存在し、ある形質にはそれが存在しないのか、このことは何を意味するのか、ということが問題にされていく。そして、こうした遺伝構成の型と行動の適応や進化との関係が正面から取り上げられるようになってきたのである。そこで、以下において、遺伝構成と行動の適応の関係を、主として Bruell (1967), Broadhurst & Jinks (1974), Royce & Mos (1979), Broadhurst (1979), Henderson (1979) に基づいて述べてみたい。

III

適応の歴史とは、種としての生物が様々な選択圧にさらされながら、自己をつくり変えてきた歴史である。そしてこのことを、行動形質に関する遺伝構成という観点から眺めるならば、現在のその種の成員に遺伝構成として残されているものは、選択圧への対処の仕方としての行動が、自然によって判定されてきた歴史的な結果といえよう。

一般に、生物集団にはたらく選択は、その選択圧の方向性により、安定化選択 (stabilizing selection)、指向性選択 (directional selection)、分断選択 (disruptive selection) の3つの型に分類される (Fig. 1; 大羽, 1977)。そこで、各選択型が遺伝構成に及ぼす影響について考えてみると、次のようになる⁵とされている。

まず安定化選択では、中間の表現型に対して有利な選択がはたらくと考えられる。この場合、次世代では集団の平均値は変わらず、分散は減少するか、あるいは変化しない (Fig. 1-a)。そして、この型の選択が作用したことをあらわす遺伝構成上の特徴は2つある。第1は、優性分散がほとんど存在しないこと、すなわち、表現型分散中で相加遺伝分散に対

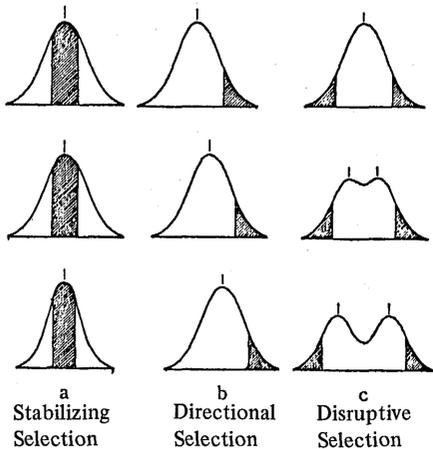


Fig. 1 Three types of selection.

する優性分散の比率が低いことである。第2は、たとえ優性効果を持つ遺伝子が存在していても、増大効果をもつ優性遺伝子 (dominant increaser) と減少効果を持つ優性遺伝子 (dominant decreaser) とがシンメトリカルに存在するために、互いに効果を相殺し合っていることである。

Bruell (1967) は、安定化選択を受けてきたと推論される行動形質の例として、ラットのオープン・フィールドにおける情動性脱糞を挙げている (Fig. 2)。図では、優性遺伝子の有無とその方向性が、交雑系 (F_1) の得点として示されているが、 F_1 の得点は平均親値⁶と一致する 경우가多く、優性を示したペアはまれであった。このことを進化論的に解釈すれば、あまりにも憶病すぎる個体と、逆にまた、恐怖感をまったく抱くことのない個体は、いずれも適応的とはいえず、中程度に情動的な個体が有利に選択されてきたといえる。

指向性選択では、表現型分布のどちらか一方の端にある、いわば極端値を示した個体に有利な選択がはたらく (Fig. 1-b)。この場合には、集団の平均値は全体として選択に有利な方向へと移動し、各遺伝子頻度には方向性のある変化が生じる。

指向性選択を受けた形質の遺伝構成の特徴は、第1に、明白な指向優性が見られることである。選択

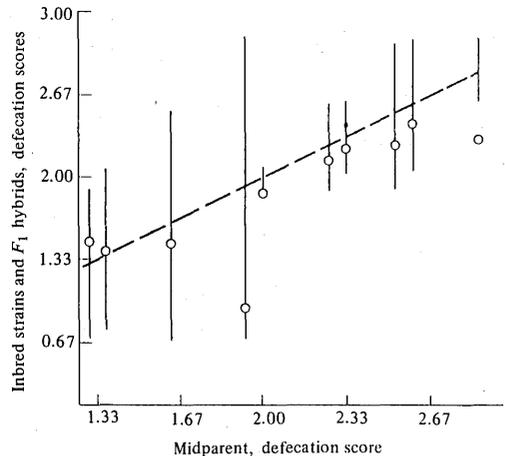


Fig. 2 Emotional defecation by inbred and hybrid rats. Scores of hybrids are indicated by solid circles and those of their inbred parents by the end points of vertical bars; intersection of dashed line and vertical bar marks the midparental score. (Data adapted from Broadhurst, 1960.)

5 この部分は Mather (1973) による。

6 両親 (異なる2つの近交系) の平均値。

が、例えばある形質において高い表現型値を示した個体に有利にはたらいた場合には、次世代では集団中に増大方向への優性効果を持つ対立遺伝子が増加することになる。すなわち、優性遺伝子の非シメトリカルな選択の総体が、指向優性としてあらわれてくるのである。そこで第2点として、遺伝分散全体では、相加遺伝分散に対して優性分散の占める比率が高くなる。

第3に、エピスタシス交互作用が見い出されることも、その形質が指向性選択をうけてきたことを示す証拠と考えられている。なぜならば、非対立遺伝子間の、すなわち複数座にわたる遺伝子間の交互作用も、この選択においては適応的となる極端な表現型をうみ出す可能性を持っているからである。

以上の特徴を持つ遺伝構成を示す行動形質の例としては、マウスの輪まわし活動性 (Fig. 3) が挙げられる。その他、回避学習の成績も顕著な指向優性を示す行動形質である。

分断選択では、選択に有利な表現型は分布の両端にあり、中間的な個体は不利になる。この選択は、分散の増大と分布の双峰化、さらには集団の完全な分離をひき起す。生殖における性分化の発生が顕著な例とされるが、一般に自然選択によって行動形質が分断選択されることは、まれであると考えられている。それゆえに、この選択型においては、遺伝構成の特徴づけは仮定されていない。

Bruell は、以上の3つの型の選択圧と遺伝構成の対応関係に加えて、明確な方向性を示すような選択圧にはさらされなかった行動形質の遺伝構成についても論じている。例としては、マウスのアルコール嗜好行動の遺伝構成が挙げられているが (Fig. 4)、そこでは、相加性遺伝子および増大と減少の両方向の優性遺伝子が、いずれも選択というふりによって排除されることなく存在していることが、示されている。

IV

では、選択型と遺伝構成の対応関係に関する知見から、われわれはいかにしてどのような行動の適応的意義を知ることができるのか。この推論の筋道をたどるためには、まず、行動の適応的意義についての論議が、雑種強勢 (heterosis) と呼ばれる現象の解釈に始まったという点に注意を向けたいと思う。

雑種強勢とは、近交化された2つの系の間で交雑を行なうと、当該の座の遺伝子がヘテロ接合体になることの結果として、当該形質の値が、両親のいずれをもしのぐ現象について名づけられたものである。そして、雑種強勢は近交弱勢 (inbreeding depres-

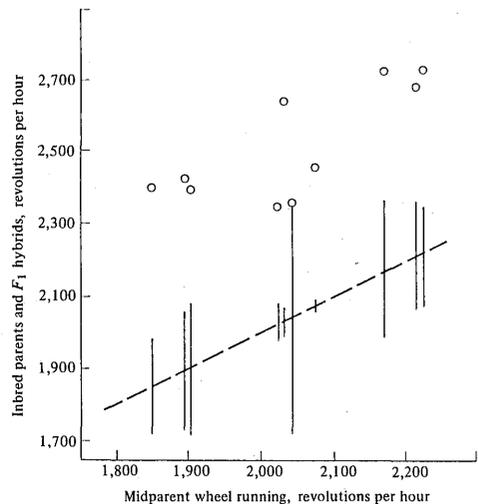


Fig. 3 Wheel running by inbred and hybrid mice. For explanation of symbols, see Fig. 2. (Data adapted from Bruell, 1964.)

sion)の逆の現象と考えられている (Falconer, 1960). 近交弱勢とは、野生の動物が実験室に持ちこまれて近交化された結果として、つまり、全ての座がホモ接合体になった結果として、当該形質に関する値が、もとの野生型の値よりも低くなる現象のことである。

いふならば、雑種強勢とは、野生型を近交化することによって生じた近交弱勢が、その近交系を交雑することで野生型へと向けて回復する現象と考えることができる。そしてここに、雑種強勢を示す形質が適応的意義を持つことの根拠がおかれているのである⁷。もちろん、こう考えるにはいくつかの仮定が必要である。第1に、いくつかの近交系を交雑して得られた集団を野生型の再現と考えねばならないが、遺伝子の種類と頻度の点で、そう考えてよいかは問題である。第2に、野生型が有する形質が、適応形質であると考えねばならないが、はたしてそう考えてよいか。

そこで、これらの問題への答えも含めて、以下において、遺伝構成を知ることによって当該形質の適応的意義を推論する論理について考えてみたい。その理論とは次のようなものである。

- 1) いくつかの近交系を交雑すれば、得られたいくつかの F_1 の当該形質に関する平均値は、近

7 雑種強勢を示す形質が適応的意義を持つことを明白に示したのは Falconer (1960) である。その後この仮説は、優性-適合仮説 (dominance-fitness hypothesis) と呼ばれるようになった。

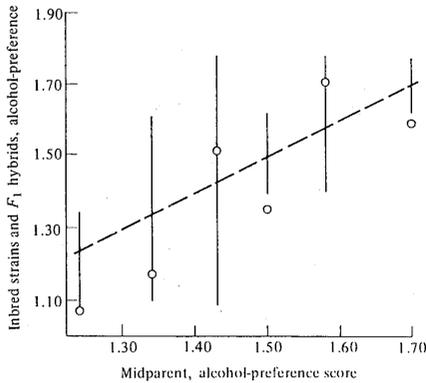


Fig. 4 Alcohol preferences among inbred and hybrid mice. For explanation of symbols, see Fig. 2.
(Data adapted from Fuller, 1964.)

交系がそこから作られてきた野生集団の当該形質に関する推定値といえる。

- 2) 近交系交雑実験の結果から、当該形質に関する遺伝構成の特徴（特に V_A と V_D の相対的關係）が推定できる。
- 3) 2)は、1)より野生集団の当該形質に関する遺伝構成といえる。
- 4) 野生集団の示す当該形質は、自然選択の結果として作られたものであり、ダーウィンの適合 (Darwinian fitness) に基づく適応の定義⁷からして、適応形質である。
- 5) 2), 3), および前述の Mather の選択圧と遺伝構成に関する理論により、野生集団の当該形質が受けた自然選択の型が推定できる。
- 6) 作用した選択圧との関係から、当該形質の進化上の意義・役割が分る。

若干の説明を補足すると、1), 2)において野生集団の遺伝構成を推定するために、実際に用いられる方法としては、2近交系交雑 (Adams et al., 1981, 藤田ら, 1981), 総あたり交雑 (diallel cross) があるが、後者の方が得られる情報はるかに優れているので、ずっと有用である。

例として Fig. 5 に Royce et al (1971) が、6種類の近交系の回避学習について、総あたり交雑実験をした際に得られた V_r/W_r 図を示す。 V_r/W_r 図とは、総あたり交雑表において各近交系ごとに得られた V_r と W_r の値をプロットしたものであるが、これは優性の様子を推定するのに有用である。

たとえば、もし交雑種に優性がなければ、すべての近交系のプロットは一点に集まる。もし優性があ

れば、 W_r の V_r への回帰直線は勾配1となり、全体として完全優性の場合には、回帰直線は原点を通る。また、部分優性であれば原点より上、超優性の時は原点の下において W_r 軸を切る。そして、回帰直線上において原点に近い近交系ほど、相対的に優性遺伝子を多数持っており、原点から離れたところにある近交系ほど劣性である。従って、当該形質の各近交系の値と比較することによって、どのような指向優性であるかを知ることができる。

Fig.5 の V_r/W_r 図では、直線交配はほぼ1であり、しかも原点を通るので、全体として完全優性であることが分る。また、各近交系の学習成績の順位と直線上の順位は一致するから、この場合の優性は学習成績を向上させる方向への指向優性である。

ところで近年になると、遺伝構成の特徴を知る手段として、総あたり交雑法のほかに triple-test-cross 法が用いられるようになってきた。(Jinks & Broadhurst, 1974; Henderson, 1981; Hewitt et al., 1981). これは、当該形質について両極端値を示す2つの近交系およびそれらを交雑して得られた F_1 と分析対象である集団の個体を交雑するものである。この場合、分析対象集団側の遺伝的特質は既知である必要はないので、野生集団を分析対象としてこの交雑システムに組みこむことができる。また、エピスタシス交互作用の検出に鋭敏である点でも、将来性のある方法といえよう。

さて、こうして野生型が持つ遺伝構成が推定された。野生型の遺伝構成とは、進化の歴史の中で長年にわたる選択圧の結果として作られてきたものである。したがって、そこにはその種の適応と進化の歴史が刻みこまれていると考えることができる。そして、さらに前述のように、選択型と遺伝構成の關係をも推論された。

しかし、ある遺伝構成を持つ行動形質が、具体的な環境の中でどのような役割を果し、集団の平均値をどのように変化させて行くのか、という具体的な適応過程は、上述の推論だけからでは得られない。そこで、遺伝構成と適応の關係を実験的に検証するためのなんらかの方法が工夫されねばならない。

V

遺伝構成と適応に関する仮説を検証するためには、以下のような実験手順が考えられる。

- 1) 対象形質について遺伝分析実験を行い、その遺伝構成を知る (V_A と V_D の相対的關係を知る)。
- 2) 擬似自然選択事態において、世代を重ねさせ、1)の結果から予測された表現型が増加するか否

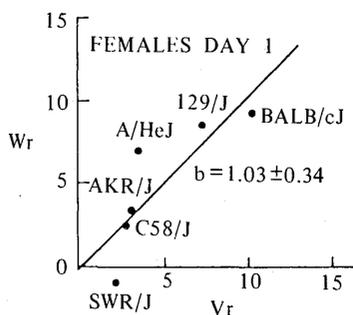


Fig. 5 Variance-covariance diagrams for the first day of conditioning in female.

かを検証する。

3) 選択圧がより厳しい事態において、世代を重ねさせ、当該形質の分布状況の変化を見る。特に、この事態において2)のことがより明白に生じるか否かを検証する。

そして、3)における生存個体が、1)と2)から推定された表現型によって占められたならば、その表現型は適応的意義を持っているとよいであろう。

そこで、Broadhurst (1979) が引用した Breese & Mather (1960), Barnes & Kearsley (1970), Kearsley & Barnes (1970) による、一連のショウジョウバエの腹部剛毛数と適応の関係についての実験を追ってみることにする。この場合には、生存力(viability)というもう一つの形質が測定され、これとの連動関係から腹部剛毛が適応に関与した形質であることを同定している。いうまでもなく、生存力とは適応の定義そのものである。

まず、自然条件下では、ショウジョウバエの腹部剛毛数は18~20を平均とする正規分布型を示すことが知られている。遺伝分析によると、その遺伝構成は相加遺伝分散が大きく、優性分散の占める比率の小さい相加型であった。一方、生存力についてはこれの高い方向への強い指向優性が見出されている。

次の段階が、擬似自然選択と呼ばれる実験場面である。これには、雑種第2代(F₂)を基礎集団として、一定期間、無操作状態で集団を維持しておき、その間に表現型の分布がどのように変化するかを調べるといった手順がとられた。さらに、選択圧と適応形質の関連をより明確にするために、環境条件として、低密度環境と高密度環境の二つが設定された。

結果は、6ヶ月後でも、剛毛数の集団平均は変化せず、しかも平均値に近いものが生存力が高かった。

また、この特徴は高密度下で維持された集団において、より顕著にあらわれた。こうして、Broadhurstがこれらの知見に基づいて下した結論は、ショウジョウバエの腹部剛毛数は確かに適応に関連した形質であり、遺伝構成の分析から推定された通りに、安定化選択をうけてきた、というものであった。

しかし、ここで心理学を学ぶ者として疑問に思うのは、腹部剛毛数が18~20本であることが、どうして生存に対して適応的であり、これからずれることが不適応なのか、ということである。つまり、腹部剛毛数はハエのどのような行動と、どのように関係することによって、生存に寄与しているものなのだろうか。それとも、行動とは全く関係のない話なのだろうか。適応を論じるに当たって心理学者が最も知りたいことは、そこにおいて行動が果たす役割についてである。極言すれば、もし行動と全く関係のない話なのであれば、腹部剛毛数などは何本あっても無くても、どうでもよいことではないか。

この点で、Broadhurstが引用したこの例は、心理学にとってはあまり適切とはいえない。そこで、行動形質を扱った実験を眺めてみよう。それは、やはり Broadhurst の論文に紹介されている Angus (1974 a, b) のショウジョウバエのはづくろい行動(preening)と一般活動性に関する実験である。はづくろいとは、ハエが自らのはねを手入れし、清掃する行動のことをいう。

まず遺伝分析から、一般活動性にもはづくろい行動にも、活動性を高める方向への指向優性が見い出された。次に、2つの近交系から作ったF₂を母集団として、この集団からのサンプリング標本を75世代まで続けた(約24カ月)。ここでの測定形質は一般活動性であった。そして、この集団平均の変化を3カ月ごとに新規に作ったF₂集団の平均と比較する。この結果、後者の平均には変化が無かったのに対して、24カ月間自然選択にさらされた集団では、世代を重ねるにつれて活動性の上昇が見られたのである。つまり、高活動性を示す個体が有利に選択され続けたのであった(Fig. 6)。

この結果は、この実験の枠組内においては矛盾するところはない。遺伝構成から推定されたとおりに、指向性選択が認められたからである。しかし、この実験結果をその枠組のそとから眺めるならば、また心理学者の目から眺めるならば、そこには奇妙なところがあるといわざるをえない。

van Abeelenも Broadhurst (1979) の論文へのコメント(P. 98)の中で、素朴な疑問として提出しているように、このような高頻度のはづくろいは、野生のハエの自然生活場面において、ほんとうに適応

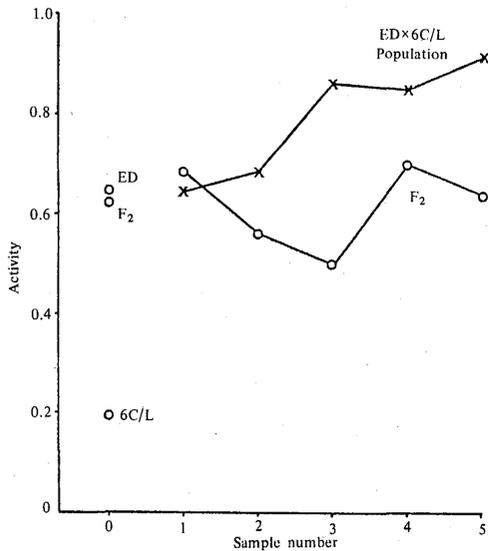


Fig. 6 Mean activity scores before stimulation, for four samples taken at 3-month intervals and for a fifth sample taken after a further 12-month interval from the 6C/L × ED population and from the F₂ from which it was initiated. Each point is a mean of 80 males. At sample 0 are given the scores of Edinburgh, 6C/L and their F₂, each based on 200 males. The activity scores is the proportion of flies active on any of five momentary observations made within a 1-minute period.

的なのだろうか。はづくろいのような行動は、中程度に行なわれるのが適応的なのであって、それが過度になっても、またあまりに少くても不適応なように思えるからである。この疑問は、ある行動を多くの行動目録の中で眺める心理学者らしい発想法に基づいているといえよう。そこで、ここにおいて、心理学的な立場から行動の適応と進化を考えようとする Henderson について触れてみたいと思う。

Henderson は、遺伝構成と適応の推論関係を行動遺伝学の中へ積極的に導入していこうとしている一人ではあるが、その主張には Broadhurst と趣を異にする点がある。そして、彼の研究には極めて心理学的な側面が見られるのが特色である。まず彼の場合、扱われる形質は行動形質に限定され、被験体としてはげっ歯類以上の動物に限られる。

Henderson は、遺伝構成——適応の検証を目指した従来の行動遺伝学の実験では、はじめになされた遺伝分析の結果から、行動の結果を解釈してしまい、生物が自然場面において、その行動をどのように利用して適応しているかという問題には、何も触

れずにいるのは問題だ、と批判する。

Henderson にとっての研究目標は、行動が環境に対応しつつ適応に役立つ様相を知ることにある。所与の行動が適応行動であるか否かは、問題の入口に立ったにすぎない。そこで、Henderson の実験では、初めに予測が立てられ、遺伝分析は最後に行われる。

まず彼は、生存にかかわる場面というものの条件を論理的に分析し、設定する。その場面とは、ある行動をすることが確かに適応的だと論理的にいえるような場面でなければならない。そのうえで、所与の行動には例えば指向優性が見られるだろうと予測するのである。ここで、はじめて遺伝分析実験が行なわれる。すなわち、実験結果に指向優性が見られるか否かによって、実験場面の行動について適応的の意味を求めた論理的な分析から、優性——適合仮説にいたるまでの検証がなされることになる。

Henderson (1981) は、この方法を幼児期マウスの歩行行動の適応的意義の分析に応用している。彼はあらかじめ、巣から 1 匹でひき離され、巣の近くに置かれたマウスの仔には、速く巣に戻ろうとする歩行行動に指向優性が見られるだろうと予測した。また、全く新奇なオープン・フィールドに置かれた場合には、動くことは敵から逃れる行動であると同時に、敵に自からを見つけやすくする行動でもあるので、その遺伝構成は相加成分優位であろうと予測した。そして実際に遺伝分析によって、これらの予測に合致した結果が得られたのであった。

これらの結果は、また、歩行という一つの行動がマウスの発達につれて、また違った環境において、違った意味を持つようになることを示している。そして同時に、それを支える遺伝構成も異なるものであることを示している。このように Henderson が知りたかったことは、ある行動が適応形質であるか否かということだけではなくて、その行動がどのように環境と交互作用しつつ適応に関与しているかというその様相なのである。

Henderson の方法が Broadhurst をはじめとする他の研究者と異なるのは、やはり行動の持つ意味を規定するものとしての論理分析をあらかじめ行う点であろう。したがって、当然のこととして、そこには人間の行為として論理分析の限界という壁があることも知らねばならない。しかし、行動の意味を重視し、行動の意味を追求するということは、いわば心理学が心理学として存在することの、そもそもの基盤なのである。行動遺伝学が心理学と遺伝学の学際的研究である限り、そこにおいて心理学が自己の独自性を発揮しようとするのは、むしろ当然のことというべきであろう。

VI

さて、ここでは、以上に述べてきた行動遺伝学における新しい潮流が、今後の心理学に及ぼす意義について少し考察してみたい。

第一に、遺伝構成——適応に関する仮説⁸は生物学の枠内において生まれたものであることを、認識しておかねばならない。すなわち、そこにある思想はダーウィニズムである。よって適応の意味も前述のようにダーウィンの適合 (Darwinian fitness) をさしている。これは、各遺伝子型の個体が次世代へ残す子の平均数として定義される。

しかし、行動の遺伝学的分析を通じて、行動原理の把握に努めてきた心理学にとっては、行動の意味とはダーウィンの適合にとどまるものであろうか。おそらく、答えは否であろう。むしろ、一般の心理学の中では、遺伝分析の結果、当該行動形質に関して指向優性が見出されたということだけを示したのでは、ほとんど何の“意味”もないであろう。

この“無意味さ”は、本来心理学が問題にすべきではない形態形質について考えてみるならば、よく理解されよう。前にも述べたように、心理学者は、遺伝学者がショウジョウバエの腹部剛毛数の多少に関して結論づけたようなことを論じるであろうか。もちろん形態形質であっても、行動を通じての適応との関係が解釈可能なものもあるであろう。しかし心理学者は、とにかくもではなぜある剛毛数が、その個体の生存を最も有利にさせるのかという筋道を、つまり形質として発現していることと適応との間の行動を通じての筋道を知りたいのである。

しかしながら、ダーウィニズムが適者生存ではなく、実は生存者適者という結果論でしか規定されていないという批判がある限り、求める筋道などは、もともとダーウィニズムにはどこにも用意されていないのかもしれない。だが、剛毛数と生存力との関係を、行動とは全く関係の無いレベルで説明されたとしても、心理学者としては困惑するだけであり、そもそも次世代へ子を残すという仕事が“行動”抜きで行えると遺伝学者が考えているのだとしたら、それは全く机上の空論を闘わしていることになる。

心理学は日常性の論理の中から出発して、そこからなかなか抜け出せないでいるからこそ悩んでいる学問なのである。それだけに、“風が吹けば桶屋が儲かる”式の説明では納得がいかないのであって、その点に限っていえば、心理学は心理学、ダーウィニズムはダーウィニズムとしての道を歩む限り、両者

8 具体的にいえば優性—適合仮説。

の間には根本的に相入れない溝が残るかもしれない。

こうして、行動遺伝学の中で心理学の立場として考えていかねばならないことは、“形質”と“適応”との間の“行動”を通じての筋道の存在をたえず主張し、それを解き明かしていくことであろう。少くとも心理学的意味としては、ある形質に適応価があるということを示しただけでは、十分とはいえない。およそ心理学においては、その存在を示すだけで意味を持つという現象を見出すことは困難なのである。だからこそ、心理学においては、筋肉の収縮のメカニズムひとつにしても、それによって餌を取る、あるいは敵から逃げる“行動”として、最終的には考察されねばならないのである。

しかし、行動の遺伝学的分析がむだだというのではない。心理学の中だけでは、ある環境場面でどのように行動することが適応的であろうと予測することはできても、これを検証する決め手は得られない。それだけに、完全な決め手とまではいかないが、しかも他の学問領域での論理に基づくとはいえず、遺伝構成における遺伝成分というわれわれにも手の届くかたちで、行動を適応と関連づける目安が明確に提示されたことの意義は、大きいといわねばならない。もちろん、Henderson が指摘するように、行動の遺伝分析には、サンプリング、環境設定、分析法など十分に検討されねばならない課題は多く、これにはどうしても、遺伝学をはじめとする生物学の知見の援けを今後ともますます必要とするのである。

以上、行動遺伝学における新しい潮流を、行動の適応的側面への傾斜というかたちで、追ってみた。藤田 (1981) は、行動研究を How Question と Why Question からの探究に分け、Why Question の提起という形でエソロジーの心理学への影響をまとめてみた。Why Question とは“適応”を問題にすることである。さらには“進化”の問題とも通じるものである。今日の行動遺伝学の動向も、エソロジー—洗礼後の心理学と同じく、この「行動の意味の探究」という大きな流れの中にあるといえよう。

もちろん、個々の課題は How Question として細分化され、検討されていくことになるであろう。しかし、意味を求めることがあらゆる行動研究の出発点だと認識されることの意義は大きい。われわれが行ってきた行動の遺伝成分の分割という仕事に限っても、そこには、その行動がたどった進化の歴史に関する情報が書き込まれているのだという認識が生れたことは、これからの心理学者が行動の意味を考える際に、多大の影響を与えるに違いないからである。

要 約

行動遺伝学では、Hall (1951) 以来、遺伝—環境問題の解明をめぐる研究が行われてきた。具体的には、行動の基盤としての遺伝要因の存在の証明と、行動の遺伝率の推定が中心課題であった。

ところが近年になって、行動を規定する遺伝構成 (genetic architecture) の分析は、当該行動がその種の進化史上において果たした適応的意義についての洞察を与えるものである、との認識が深まりつつある。特に、Royce & Mos (1979) 以来、この遺伝構成—適応理論は、行動遺伝学の中の新しい潮流を形成するようになった。

この理論では、行動形質の遺伝構成とそれを作るのに働いたと推定される選択圧の型との間に、優性分散優位 (指向優性)—指向性選択、相加分散優位—安定化選択という対応関係のあることが推論されている。

本論文では、この理論の紹介と検証が Broadhurst (1979)、Henderson (1979) の論文を中心として行われたが、心理学としては、遺伝分析に基づいてある形質が適応的意義を持つことだけを示したのでは不十分であって、当該形質がいかにして行動を通じて適応に役立っているかの“筋道”を示すことが、より重要であることを論じた。

しかしながら、行動遺伝学に生じつつあるこの行動の適応への傾斜は、心理学の中において行動の意味、存在理由を追求するものとして、その意義は大きいと考えるべきであろう。

引用文献

- Adams, N., Abbott, M., & Dudek, B. 1981 Digging behavior as adaptive phenotypes for behavior-genetic analysis. *Behavior Genetics*, **11**, 593. (Abstract)
- Angus, J. 1974a Changes in the behaviour of individual members of a *Drosophila* population maintained by random mating. *Heredity*, **33**, 89-93.
- Angus, J. 1974b Genetic control of activity, preening, and the response to a shadow stimulus in *Drosophila melanogaster*. *Behavior Genetics*, **4**, 317-329.
- Barnes, B. W., & Kearsey, M. J. 1970 Variation for metrical characters in *Drosophila* populations. I. Genetic analysis. *Heredity*, **25**, 1-10.
- Breese, E. L., & Mather, K. 1960 The organization of polygenic activity within a chromosome in *Drosophila*. II. Viability. *Heredity*, **14**, 375-399.
- Broadhurst, P. L. 1960 Experiments in psychogenetics. In H. J. Eysenk (Ed.), *Experiments in Personality, Psychogenetics and Psychopharmacology*. Vol. 1. London: Routledge and Kegan Paul. Pp. 3-102.
- Broadhurst, P. L. 1979 The experimental approach to behavioral evolution. In J. R. Royce, & L. P. Mos (Eds.), *Theoretical Advances in Behavior Genetics*. Alphen aan der Rhijn: Sijthoff and Noordhoff International. Pp. 43-95.
- Broadhurst, P. L., & Jinks, J. L. 1974 What genetic architecture can tell us about the natural selection of behavioural traits. In J. H. F. van Abeelen (Ed.), *The Genetics of Behaviour*. Amsterdam: North-Holland. Pp. 1-42.
- Bruell, J. H. 1964 Heterotic inheritance of wheel running in mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **58**, 159-163.
- Bruell, J. H. 1967 Behavioral heterosis. In J. Hirsch (Ed.), *Behavior-Genetic Analysis*. New York: McGraw-Hill. Pp. 270-286.
- Dewsbury, D. A. 1978 *Comparative Animal Behavior*. New York: McGraw-Hill.
- Falconer, D. S. 1960 *Introduction to Quantitative Genetics*. Edinburgh: Oliver & Boyd.
- 藤田 統 1975 a 行動の遺伝学的分析法 八木晃 (編) 心理学研究法 6 動物実験 II 東京大学出版社 Pp. 177-204.
- 藤田 統 1975 b ラットの情動反応性の測定としてのランウェイ・テストにおける諸反応の行動遺伝学的分析: I 表現型変異と子親回帰に基づく遺伝率推定値 心理学研究, **46**, 281-292.
- 藤田 統 1976 学習行動の計量遺伝学的分析 遺伝, **30**, 18-24.
- 藤田 統 1981 インプリンティング—心理学とエソロジー サイコロジー, No. 18, 20-27.
- 藤田 統・中村則雄・宮本邦雄・片山尊文・鎌塚正雄・加藤 宏・安念保昌・矢沢久史 1981 高・低情動反応性系ラットの行動比較(23)-F₁を加えた分析(その1) ランウェイ・テスト—日本心理学会第45回大会発表論文集, 394.
- Fuller, J. L. 1964 Measurement of alcohol preference in genetic experiments. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **57**, 85-88.
- Fuller, J. L., & Thompson, W. R. 1960 *Behavior Genetics*. New York: Wiley.
- Hall, C. S. 1972 The genetics of behavior. In S. S.

- Stevens (Ed.), *Handbook of Experimental Psychology*. New York : Wiley. Pp 304-329.
- Henderson, N. D. 1979 Adaptive significance of animal behavior : The role of gene-environment interaction. In J. R. Royce, & L. P. Mos (Eds.), *Theoretical Advances in Behavior Genetics*. Alphen aan der Rhijn : Sijthoff and Noordhoff International. Pp. 243-287.
- Henderson, N. D. 1981 Genetic influence on locomotor activity in 11-day-old housemice. *Behavior Genetics*, **11**, 533-544.
- Hewitt, J. K., Fulker, D. W., & Broadhurst, P. L. 1981 Genetics of escape-avoidance conditioning in laboratory and wild populations of rats : A biometrical approach. *Behavior Genetics*, **11**, 533-544.
- Jinks, J. L., & Broadhurst, P. L. 1974 How to analyse the inheritance of behaviour in animals — The biometrical approach. In J. H. F. van Abeelen (Ed.), *The Genetics of Behavior*. Amsterdam : North-Holland. Pp. 1-42.
- Kearsey, M. J., & Barnes, B. W. 1970 Variation for metrical characters in *Drosophila* populations. II. Natural selection. *Heredity*, **25**, 11-21
- Mather, K. 1973 *Genetical Structure of Populations*. London : Chapman and Hall.
- Murphy, R. M. 1973 The application of genetics to the study of general laws of behavior. In J. R. Wilson (Ed.), *Behavioral Genetics : Simple Systems*. Boulder : Colorado Associated University Press. Pp. 1-24.
- 大羽 滋 1977 集団の遺伝 東京大学出版会
- Royce, J. R., & Mos, L. P. (Eds.) 1979 *Theoretical Advances in Behavior Genetics*. Alphen aan der Rhijn : Sijthoff and Noordhoff International.
- Royce, J. R., Yeudal, L. T., & Peley, W. 1971 Diallel analysis of avoidance conditioning in inbred strains of mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **76**, 353-358.
- Wahlsten, D. 1972 Genetic experiments with animal learning : A critical review. *Behavioral Biology*, **7**, 143-182.
- 1982. 9. 30 受稿 —