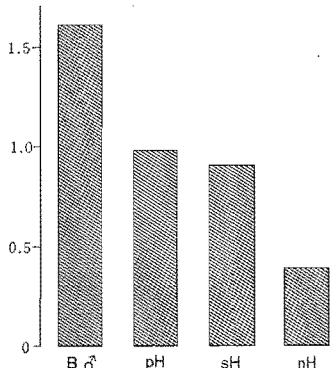


図4 繁殖した雄(B♂)、および一次ヘルパー(pH)あるいは二次ヘルパー(sH)そして子育てを手伝った雄、それから何も手伝わなかつた雄(nH)の2年後における包括適応度 この適応度は基本的に、付加された子の数(ヘルパーの手伝いによって生き残った子の数)×近縁係数(ヘルパーと子の間の血縁の程度: r)×その子がどんな立場にになるかの可能性



をもめぐって争うライバルともなりうる
ルパーだった一九羽のうち、一七羽（八
九・五パーセント）は、その翌年番い相
手を得て繁殖した。それに対して、繁殖
番いに絶対された六羽の潜在的二次ヘル
パーのうち、翌年番いになれたのは三羽
(五〇パーセント)だけだった。一九羽の
元二次ヘルパーのうち、一五羽（七八・
九パーセント）は、彼らが前年手助けを
した繁殖場所をそのまま引き継ぎ、その
うちの七羽（三六・八パーセント）は、
彼らが前の年に助けていた雌と番いにな
つている。しかもうち三例では、雌の前
年の番い相手の雄はまだ生きていたので

離との間の平均血縁度は $r = 0.33$ で、これは二次ヘルパーと離間の平均血縁度の六倍以上の値である。

「結果その3」一次ヘルパーは、彼らの手助けによつて生き残つた雛の一羽一羽から、少なくとも二次ヘルパーの六倍の間接適応度を獲得している。

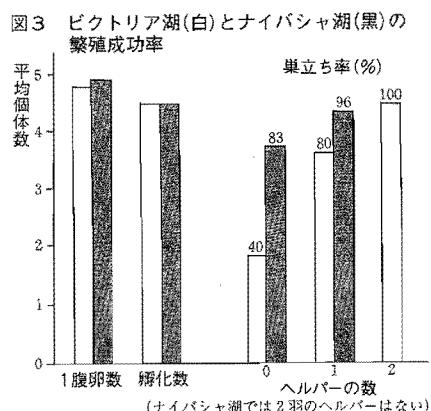
パーのうち、翌年番いになれたのは三羽（五〇パーセント）だけだった。一九羽の元二次ヘルパーのうち、一五羽（七八・九パーセント）は、彼らが前年手助けをした繁殖場所をそのまま引き継ぎ、そのうちの七羽（三六・八パーセント）は、彼らが前の年に助けていた雌と番いになつてゐる。しかもうち三例では、雌の前

かできるところである。ときにはこのために繁殖雄が犠牲になることもある。だが、これは、おそらく二次ヘルパーにしかあてはまらない。一次ヘルパーでは雌の乗つどりは全く観察されていないからである。それでは、彼らの利益はいつたい何だろうか。七年間の個体識別に

ともいうべき利益の一つは、非ヘルパー個体よりも、自分自身の将来の繁殖成功率（すなわち直接適応度）を高めること

繁殖雄と二次ヘルパーとの間に激しい闘争がある。繁殖期の終りごろには、ときおり、いが見られる。このことから考えて、おそらく、ときには二次ヘルパーが繁殖雄を追い出す、といったことも起きているに違いない。

一次ヘルパーのほうが世話をしたかったから得る利益が大きいのだから、難に対



つたいたい何だろうか。七年間の個体識別に基づく調査の結果、一次ヘルパーが助けるのは、ほとんど例外なく自分の親であることがわかっている。つまり、彼らは自分と血縁度を r とすれば、 $r = 1/2$ ・五（両親とも同じである場合）あるいは r

にしかあてはまらない。一次ヘルパーでは雌の乗つとりは全く観察されていないからである。それでは、彼らの利益はない

率（すなわち直接適応度）を高めることができるという点であろう。ときには、このために繁殖雄が犠牲になることもある。

に違いない。

いが見られる。このことから考えて、おそらく、ときには二次ヘルパーが繁殖雄を追い出す、といったことも起きている

●ヘルパー行動をどう説明するか

括適応度が得られる戦略を選ぶのである。もし雌が不足していれば、あぶれた雄たちはヘルパーとして振舞おうとする。もし親がまだ生きているならその親を助けらし(一次ヘルパー)、親がいなければ血縁のない個体を助ける(二次ヘルパー)。どちらにせよ、何もしらないよりはずっと

●ヘルパー行動をどう説明するか

計算の結果は、実際に観察された社会行動とよく一致している。若い雄は、もし独身の雌が得られるなら、自ら繁殖を行なう。つまり、彼らはもつとも高い包

算してみたところ、図4に示したような結果となつた。

個体が、異なる行動戦略を採用した場

縁個体を育てるために（すなわち間接適応度を増加させるために）、自らの繁殖の機会（直接適応度）を制限しているとい

約二倍も高いことは、驚くには当らない。

かつかつ数も多い。離の世話をエネルギーを費やすことは、明らかに自分自身の生存にはマイナスの影響をおよぼすので、一

考えられる。これは、実際にもそうなつてゐる。一次ヘルパーが雛に運ぶ魚の数や大きさは、ほぼ親鳥と同じで、二次へ

卷之三

る。むしろ両者を組み合わせたものがより真実に近い。直接適応度と間接適応度がそれぞれ関与する割合は、種によつて、あるいはヒメヤマセミで示されたように、同種内においても、地域個体群ごとに、またヘルパーの種類ごとに変化し得るものなのである。

用可能な情報で、包括適応度と相関があるもの、たとえばエネルギー支出や体調、ヒメヤマセミの例は、血縁淘汰による間接適応度の増加、あるいは個体淘汰による直接適応度の増加のどちらも、ヘルパー行動の進化と存続を説明する唯一絶対の要因とはなりえないことを示してい

りのことを何とかしないで争う。この辯
択は、週応度の直接の計算に基くもので
ないことは確かである。むしろ、常に利

る。しかし、動物が実際にどのような基準によってそれぞれの戦略を選んでいるか、といった点になると、私たちはまだ

受け入れられる(ナイバシャ湖)。

もう（ナイバシャ湖）。一次ヘルパーの場合のように、そういうた競争の危険が小さければ、ヘルパーは、繁殖個体にわざ

れば、二次ヘルパーは受け入れられる（ビクトリア湖）。しかし、雌をめぐつての競争による不利益のほうが優先する場

卷之三

のどちらがより重要であるかという点で意見がわかっているにすぎない。

一種類について、しかもただ一つの地域個体群を調べただけといふ研究が多いが、それではこのことを判断するのはむずかしい。個体淘汰と血縁淘汰の相対的な重要性を知るには、ヘルパーと、ヘルパーの育てる雛との間に、血縁関係がある場合とない場合、そしてヘルパー行動が雛の生存に重大な影響をもつ地域といたいした影響のない地域とを比較する必要がある。ヒメヤマセミでは、これらすべての場合が見られるのである。

一九七六年から八三年にかけて、アフリカのナイバシャ湖とビクトリア湖（図2）で、助手をつとめてくれたデーター・シユミッドルや、いろいろな国的学生たちと一緒に、調査を行なった。

●ヒメヤマセミとはどんな鳥か

ヒメヤマセミは、東アフリカに分布しており、大きな淡水湖の岸辺にすんでいる。主食は魚で、獲物をとるために広い湖面を飛びまわる。魚を見つけると停空飛翔があつて、その後すばやく水中に飛びこむ。

繁殖期でないときには、岸辺の全域で一羽あるいは番いや小集團で生活している。しかし繁殖期になると、河川や運河、崖地などの、砂や小石の土手があり、しかも湖から遠くない地域に集まつてくる。こういった場所では二〇羽、五〇羽、一〇〇羽あるいはさらに多くのヒメヤマセミが、互いに近いものだと五〇センチメートルほどの間隔で巣穴を掘る。繁殖

番いの雄と雌は、交代で巣穴掘りや抱卵、育雛を行なう。雛は、一八日ほどかかつて、裸の、目も開かない状態で孵化する。

一番

の死亡率が高いために、このような繁殖コロニーには雌の二倍近い雄がいる。番いの相手が得られずにあぶれた雄たちは、繁殖番いにつきそつて、雛に給餌したり捕食者を巣から追い払つたりするの手伝う。これらのヘルパーには、繁殖番いと一緒にコロニーにやつてきて、最初からヘルパーとして受け入れられるもの（「一次ヘルパー」と、繁殖期のはじめから繁殖番いとの接触を試みるにもかかる）と、「二次ヘルパー」といえどもすべての個体がなれるわけではない。

二種類のヘルパーが、異なる環境条件下で異なる扱いを受ける、という変化に富んだヘルパー構造があるおかげで、個体が同一の環境条件下で異なる行動上の戦略をとったとき、あるいは逆に、異なる環境条件下で同一の戦略をとつたときの利益および損失、といったことについて比較することができる。このように、ヒメヤマセミは、社会行動（この場合ヘルパー現象）の適応的意義と進化を研究するうえで、かかすことのできない条件を備えているといえるだろう。

●どのように調べたか

ある行動戦略の利益と損失、いかがえれば、ある戦略をとることによって得られる利潤と、それに対する代価とは、本来は集団遺伝学レベルで、包括適度度を

単位として計られるべきものである。しかし、実際には、行動を支配する遺伝子の拡散のようすを直接追跡することは不可能に近い。そこで、これらの遺伝子の運び手となつて、次のような個体の数を、野外で調べることで満足せざるをえない。

一、個体自身の子供の数。これは包括適応度の、個体が関与する部分で、「直接適応度」とも呼ばれる。

二、近縁個体が産んだ子供の数。これは包括適応度の、血縁者が関与する部分で、「間接適応度」とも呼ばれる。

私たちには、ヒメヤマセミでこれらのことをがらについて調べるために、次のように研究方法をとることにした。まず私たちは、いくつもの地域個体群で、たくさんの雛や成鳥を、色足輪や翼につけたタグでマークリングして、彼らの四～五年間の生涯の主要な段階を追つた。それから、彼ら自身の子供が何羽成鳥にまで育つたかを調べた。また、彼らがどのくらいの頻度で他の個体を助けたか、そしてこの助力によって何羽の雛が余分に生き残つたか、さらにこれらの雛とヘルパーとの血縁関係はどうであつたか、についても調査を行なつた。この調査結果や他の多くのデータから、異なる戦略をとることによって得られる利益を、いろいろな場合で計算することができるようになった。

ヘルパーが支払う代価として、彼らが

に同じコロニー、あるいは隣接地域に戻ってきたかどうかによつて判定した。

（a）繁殖者が受ける利益

ヒメヤマセミの繁殖成功は、雛への給餌量に決定的に依存している。育雛の間、親鳥が費やす時間とエネルギーは、湖面が穏やかで、水の透明度が高く、しかも魚の栄養価が高く、繁殖コロニーと湖との距離が近い場合は小さくてすむ。ナイバシャ湖はこういつた条件を満たしている。しかし、ビクトリア湖では反対で、水が濁つていて波があり、魚は栄養価が低く、湖とコロニーとが遠く離れている。このような条件下では、平均的な雛数である五羽の雛に給餌を行なうと、親鳥の給餌能力はすぐくに限界に達してしまう。結果として、一腹卵数が同じで、かつ雛の数も等しいにもかかわらず、ビクトリア湖では、ヘルパーを伴わない繁殖番いは、同一条件のナイバシャ湖の番いの半分近くの雛しか育てることができない（図3）。他の雛は、すべて餓死してしまう。ビクトリア湖の番いは、雛を全部巣立たせるためには、二羽のヘルパーを必要とする。ナイバシャ湖の番いは、たつた一羽のヘルパーだけで、これと同じことを成しとげることができる。

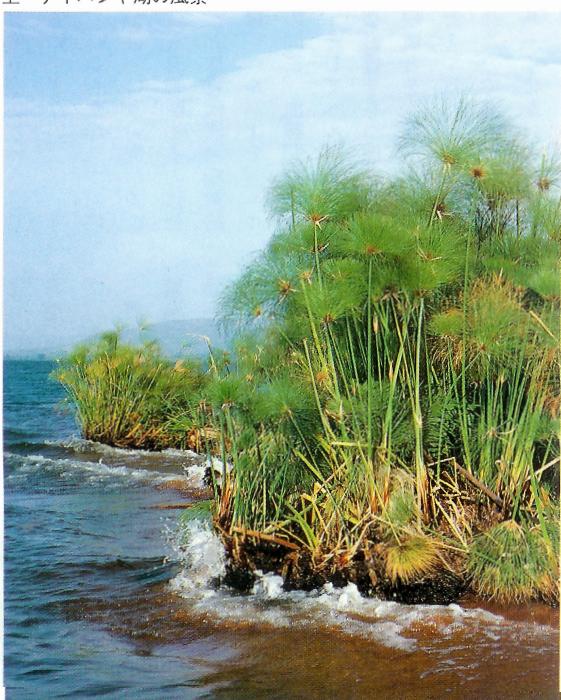
（b）繁殖者の損失とヘルパーの利益

多くの雄が余っているということは、ヘルパーとなりうる個体はまた、数少ない雌を、そしておそらくは良い繁殖場所となつていている。

左 II 孵化直後の雛



上＝ナイバシャ湖の風景



左 II ビクトリア湖の風景



下＝孵化後10日の雛



下＝木にとまってやすむ、雄親と2羽のヘルパー

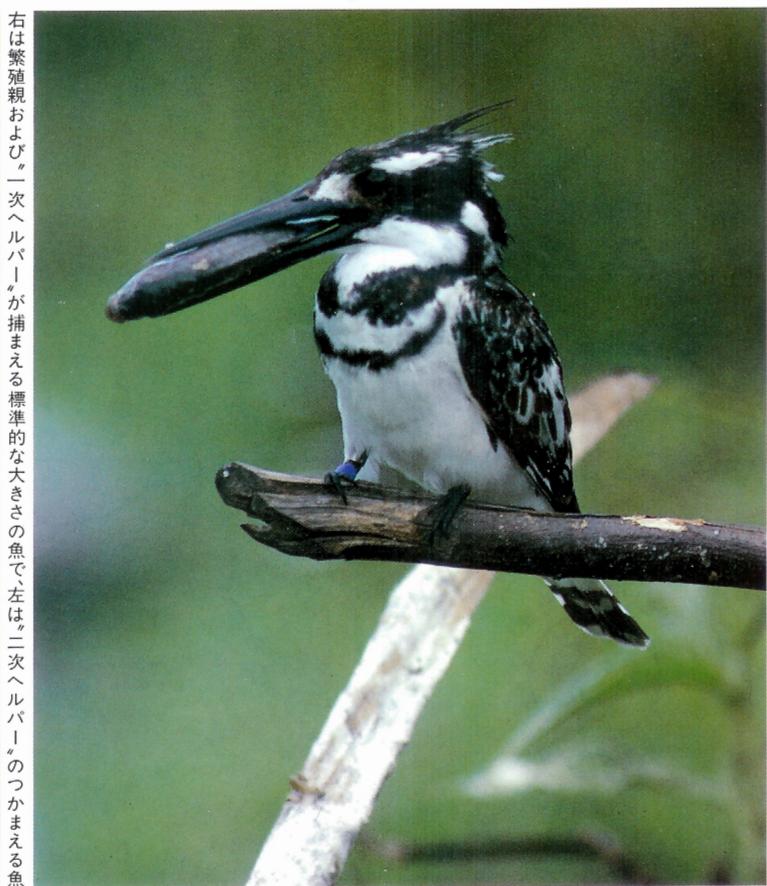
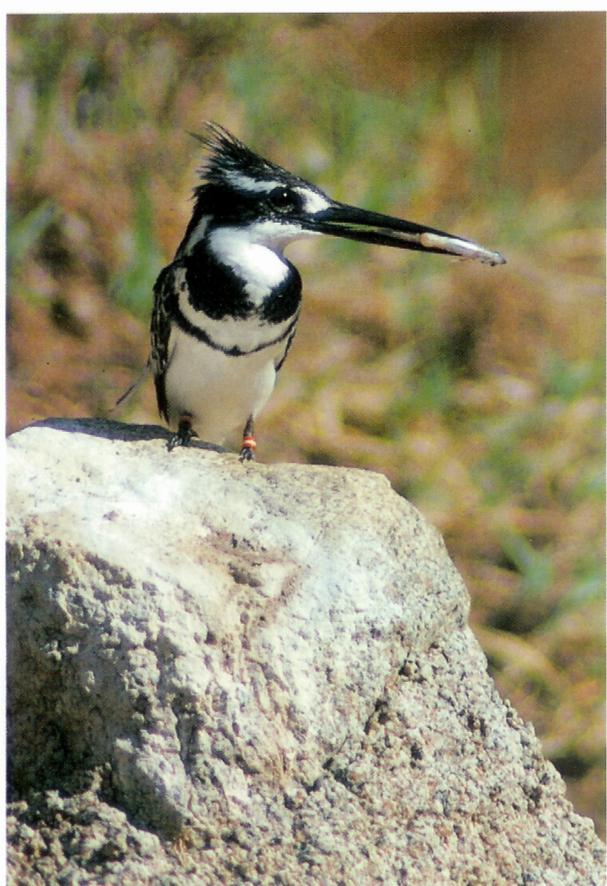




左=くちばしで巣穴を掘る。最初は飛びながら上手に穴を開ける

右=ヒメヤマセミのコロニー

上=魚を見つけ停空飛翔をするヒメヤマセミ



右は繁殖親および「一次ヘルパー」が捕まえる標準的な大きさの魚で、左は「二次ヘルパー」のつかまえる魚

犬

けんけんがくがく

その⑧



学

聴力障害者の耳代り「聴導犬」は1979年米国で生まれました。

現在、米国ではオレンジ色の首輪を目印に約200頭の聴導犬が活躍しています。

日本では1981年「聴導犬普及委員会」ができ、昨年4頭のモデル犬が誕生しました。

自動車のクラクションやベル、お湯の沸いた音などを聞くと体に触れて音源を知らせます。健康で賢い生後6~12か月のイヌなら、すべて聴導犬になる可能性を持つています。

はんなま あいしさしつとり半生タイプ ゲインズ・パックン



全犬種向き
ドッグフード
標準小売価格
1kg箱 560円
「パックン」には
2kg、4kg、8kg袋
入りもあります。

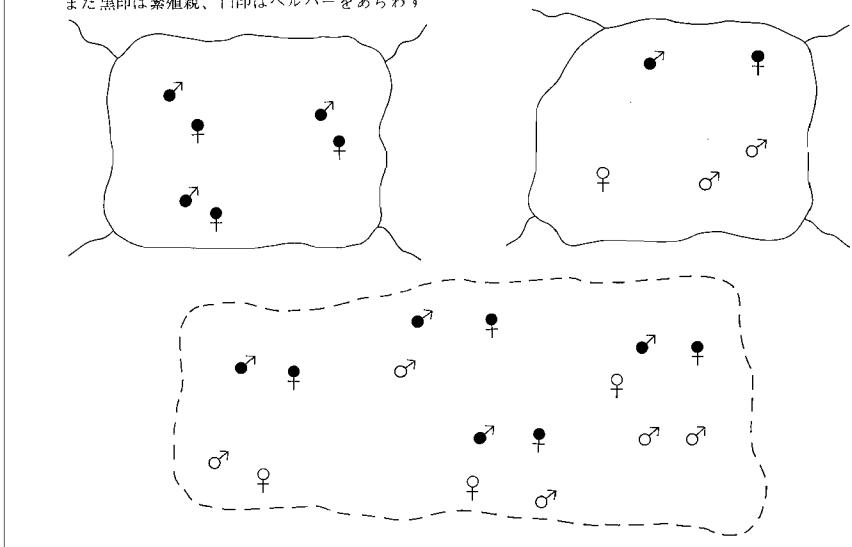


製造元 AGF 味の素ゼネラルフーズ(株)
発売元 味の素株式会社

図1 協同繁殖の3つのタイプ

灰色部分は巣、実線はなわばりの境界、破線はコロニーの範囲をあらわす。

また黒印は繁殖親、白印はヘルパーをあらわす



らねず、自分の雛がないために、雛への給餌行動が他に向かれたことによつておこる例外的な二義的結果だと考えられていた。この考えは、おもに飼育下であるが、鳥が他種の鳥の雛に給餌する例のあることで証拠だてられた。これはたしかに適応という考え方では説明しにくく。しかし、野外の鳥について協同繁殖がよくあるふつうの現象であると、ますます数多く報告されるようになると、この二義的結果だという説は、もはや通用しなくなってきた。その後、一九七〇年代には、ほとんどの研究者が血縁淘汰説を妥当な説だと考えるようになり、これに転向した。

血縁淘汰の考え方たは、手短かにいうと、次のようなものである。

利他行動(たとえばヘルパー行動のよう)に自らの生存や繁殖の確率を下げる戦略のこと)は、もしそのことで、同じ家族であるために遺伝子を共有している、近縁個体の生存率や繁殖率を高めるならば、選択される。つまり、近縁個体の繁殖を成功させることができれば、非繁

殖個体も自分の遺伝子の複製を次世代に伝えることができる。その結果、これらは遺伝子によって制御される行動、たとえばヘルパー行動はひろがっていくにちがいない。

ヘルパーは、通常血縁度の高い個体(たとえば同腹の兄弟姉妹)に対して投資していること、また協同繁殖をするグループは番いだけで繁殖する場合よりも多くの子孫を残すこと、の二つのことがわかって、この解釈が裏書きされた。

しかし常に繁殖率が高くなるというわけでもないし、ときにはヘルパーと、ヘルパーの育てる雛の間に血縁関係が全くないこともある。この場合、血縁淘汰では説明できない。

個体識別した鳥を数年にわたって追跡した、長期的な研究が増えるにつれて、ヘルパー行動をすることが、自分自身の将来の繁殖率をも高めることになるという証拠が集まっている。それは、たとえば繁殖の経験をしたり、番いの相手やなわばりを得たりすることによると考

こういった報告によつて、血縁淘汰にかかる、あるいは補足する説明として、個体淘汰説に転向した研究者もいる。この基本的な考え方たは、若いときにヘルパー行動を行なった個体が、行なわなかつたものより繁殖率が高くなるのであれば、ヘルパー行動が選択される、といいうるものである。

生まれてくるであろう自分の子供から受けける利益と、他の近縁個体から受ける利益は、どちらもヘルパー行動の進化と維持に重要な役割をはたしている、という点では現在、大多数の研究者の意見は一致している。ただ、個体淘汰と血縁淘汰



図2 調査地

鳥のヘルパー

なぜヘルパーが多いのか ヒメヤマセミ

アフリカにすむカワセミ、ヒメヤマセミには二種類のヘルパーがあり、しかも重要な役割をはたす場合とそうでない場合がある。

●ハインツ・ウルリッヒ・レイヤー・百瀬浩

●雛は親だけが育てるのではない

二五〇から三〇〇種にのぼる。また、協同繁殖をしているのではないか、と思われる鳥も同数ぐらいはあるのである。

何世紀もの間、鳥は一羽の雄と一羽の雌とが雛を育てる、いわゆる“典型的な家族”の標準的な例であるとみなされてきた。そういうところに、巣におけるヘルパー”という題の論文をスカッチが一九三五年に出した。そのなかで、両親のほかに、ヘルパーと名づけた、同種のほかの成鳥から雛が世話をうけることがあることを、一〇種あまりの例でのべたのである。

ヘルパーが育雛に参加することを、今日では一般的に“共同繁殖”あるいは“協同繁殖”と呼んでいる。スカッチの論文以来、今までの五〇年間に、協同繁殖がふつうに見られることがわかつた鳥は

二五〇から三〇〇種にのぼる。また、協同繁殖をしているのではないか、と思われる鳥も同数ぐらいはあるのである。

このように、協同繁殖はまれな現象ではない。また、鳥だけに限られた現象でもない。社会性昆虫をのぞいて考えても、哺乳類、特に食肉類でヘルパーはいくらでも見られるし、シクリッドの魚の仲間でも見られるし、シクリッドの魚の仲間では見え見つかっているのである。

とはいっても、鳥類での例が圧倒的に多いことは変りがない。鳥の協同繁殖には、大きく分けると、図1に示したような三種類の基本的なタイプがある。

第一のタイプ（図1の左上）は、何組かの繁殖番号が一つのなわばりに生活しているものである。すべての雌は同じ巣に産卵し、グループの全員がなわばり防

衛、抱卵、育雛その他の仕事に参加する。このタイプは、南米のミズハシカツコラリアのヨーロッパセイケイその他の、乱婚を行なうバンの仲間で見られる。この重要な特徴は、ある一羽の鳥が同時に親にもヘルパーにもなっているといふことで、巣の中にいる雛のうちのいくつかは、その鳥の子供である可能性があるわけである。

ところが、これは、もつともふつうに見られる第二のタイプ（図1右上）には通常あてはまらない。このタイプでは、

なわばりごとに、明確な繁殖番号がある。ヘルパーの数は、たとえばエナガのように、ほんの数羽から、多いものでは、

永いあいだ、托卵鳥のような例外をのぞいて、鳥は一羽の雄と一羽の雌が雛を育てる“典型的な家族”をつくっていると思われていた。しかし、兄弟やときには赤の他人が子育てに参加していることが意外に多いことがわかつってきた。