

DEBATE

戦略概念に対する量的遺伝理論からの再検討 — 生活史進化理論における一試論 —

田 中 嘉 成

はじめに

近年著しい発展をとげた社会生物学ないし行動生態学は、個体レベル(さらに概念的には遺伝子レベル)の戦略概念を強力にうち出すことによって、生物の多様な適応的形質の進化を説明してきた(Dawkins, 1976, 1982; 粕谷, 1985a 参照)。しかし、その理論上および方法上の骨子である最適モデル、ゲーム理論などの最適化法一般は、初期のダーウィニズムに理論上の危機をもたらした Wallace の適応万能論(adaptationist programme)の概念を採用するものとして、Gould & Lewontin(1979)によって厳しく批判された(Lewontin, 1979 参照)。

たとえば、従来の生活史進化理論は生活史形質間の trade-off (allocation) を組み込んだ最適モデルによって、特定の環境パラメータ上における繁殖様式のパターンを予測してきた(Schaffer, 1974; Murphy, 1968; Stearns, 1977; Stearns & Crandall, 1981; 曾田, 1984 参照)。しかし最近の数年来、量的遺伝学的アプローチによって生活史形質の遺伝変異を解析したデータが蓄積しつつある(Istock et al., 1976; Rose & Charlesworth, 1981a, b; Dingle & Hegmann, 1982; Stearns, 1984; Mitchell-Olds, 1986; Palmer & Dingle, 1986)。これらの仕事の1つのポイントは、量的遺伝学を基礎に生活史進化理論を再構築し、推定された量的遺伝パラメータから、生態学における trade-off の概念を再検討することと言えるだろう。このような、量的遺伝学的方法によって生物の適応的な表現形質の変異を解析する研究スタイルは今のところ外部形態(Boag, 1983; Smith & Zach, 1979)、生活史形質が主であるが、今後、行動形質にも適用され(たとえば Arnold, 1981a, b)、血縁選択理論(Cheverud, 1984b, 1985)、ディーム間選択(Slatkin

1981)、配偶者選択(Lande, 1981)などの分野に新生活面が開ける可能性があると考えられる。本稿は、生活史進化理論に焦点をあて、量的遺伝理論が進化生態学に対し与えるインパクトの要点を示し、議論の素材を提供することをその目的とする。

考 察

生活史進化理論の trade-off はおもに種内個体変異に対して仮定されるが、実際に trade off をデータによって検証したり、モデルの予測を実測値と比較したりする場合は、同種個体群内の個体変異以外に系統内種間変異に適用されることもある(たとえば Western & Ssemakula, 1982; Gittleman, 1986)。本稿では前者を「表現型ギャンビット*」後者を「比較生態学的方法」と呼びそれぞれの問題点を指摘したい。

表現型ギャンビットは、表現型に現れた生活史形質間の関係を進化的制約ととらえ、これを trade-off として内的自然増加率などの個体群パラメータに対して最適モデルを構築し、生活史形質の進化の平衡点を予測するものである。この理論的方法は特に近年制御理論などが導入され、数学的に非常に洗練されたものとなってきている。さらに trade-off の概念は、生活史進化の一分野として発生生物学にも適用され、両生類や昆虫の変態のタイミングが最適モデルによって予測されている(Wilbur & Collins, 1973; Werner, 1986)。Stearns(1977)は、これらの最適モデルの trade-off は遺伝的なものでなければならないと指摘している。その論拠は、ネオダーウィニズムにおける形質の遺伝的変異とそれに作用する自然選択という基本的シエマに立ち戻ることによって理解することができるだろう。一般に、生物の適応的表現形質は自然選択と進化的応答によって変更、形成されたものと見なす根拠がある

* Grafen(1984) より

(Dobzhansky, 1970; Lewontin, 1974; Endler, 1986)。自然選択と進化的応答による進化理論から再解釈すると、trade-off が仮定するものは、2つの生活史形質の片方に作用した自然選択に対して他方の形質が相関した進化的応答を示すことである。たとえば少産化の進化は、適応度の定義から産仔(卵)数そのものには負の自然選択はかからないのであるから、それとtrade-offを持った卵重に対する自然選択による間接的な結果であると考えられている。同様に繁殖スケジュールの進化も、齢別の産卵数を個別の形質と定義し、それらの間のtrade-offによって、初期齢の産卵数を増加させる自然選択が後期齢の産卵数に減少をもたらすことを想定している。では、形質の進化的応答は表現型レベルのtrade-offが予測する通りに起るであろうか。この問題は、量的遺伝理論がより精密に取り扱うことのできる分野である。次に、量的遺伝理論による説明を試みるために、育種価* (breeding value) という概念を導入しなくてはならない。

量的遺伝学は、その基本的概念の大部分を確率・統計理論に依存すると言われる。育種価の概念も、分散分析などに用いられる要因効果とはほぼ同じものである。すなわち、表現型値(P)は次の構造を持つものと仮定される。

$$P = A + E \dots (1)$$

Aは育種価、Eは環境偏差である**。これらはそれぞれ平均 $E[P] = E[A] = \bar{P}$, $E[E] = 0$, 分散 V_P, V_A, V_E を持つ正規分布を母集団とするランダム変数であると仮定される。したがって、統計学的には(1)式は変量換型ということになる。育種価とは、対立遺伝子の平均置換効果(average effect of gene substitution)を形質に関与するすべての遺伝子座にわたって相加したものである。これは形質の分布の世代間の変化を記述するために考えられたもので、親世代の育種価の平均値が子世代の表現型値の平均値になる。親世代に自然選択がかからなければ、育種価の頻度分布は変わらないから、次の世代の表現型値も変化しない。自然選択は表現型値に作用するので、表現型値と育種価が相関していれば、自然選択が、世代内の育種価の平均値

を変化させ、さらに次世代の表現型値に影響を与えることになる。この表現型値と育種価との相関の度合い、より正確には育種価の表現型値への回帰係数(V_A/V_P , 表現型値と育種価との共分散は育種価の分散、つまり相加遺伝分散に等しい)のことを遺伝率(heritability)といい、親子回帰、分散分析などの量的遺伝学的方法によって推定することができる(Falconer, 1981)。いま、遺伝率を h^2 , 選択差(選択がかかる前と後における世代内の平均値の差のこと)をSとするとき、次世代における表現型の応答Rは

$$R = h^2 S \dots (2)$$

と定式化されている(Bulmer, 1980; Falconer, 1981)。では、2つの形質*i, j*に関し、片方の形質*i*に選択がかかったときの他方の形質*j*の応答はどうなるであろうか。両形質の育種価が互いに相関していれば、形質*i*の育種価の変化にともなって形質*j*の育種価の平均値も変化し、したがって形質*j*が相関した応答を示すことになる。両形質の育種価の共分散(相加遺伝共分散)が COV_A , 形質*i*の表現型分散が V_{P_i} , 形質*i*への選択差が S_i のとき、形質*j*の相関した応答(: CR_j , correlated response)は、

$$CR_j = COV_A \cdot S_i / V_{P_i} \dots (3)$$

となる。ここで重要な点は、相関した応答の方向は表現型には関係なく、遺伝共分散(COV_A)または遺伝相関***(r_A)に依存するという点である。ところで、表現型に現れる共分散、つまり表現型共分散(COV_P)は次の成分に分割される。 $COV_P = COV_A + COV_E$ 。 COV_E は環境共分散で、環境効果による共分散である。 COV_E が COV_P に比べて小さければ $COV_P \approx COV_A$ 。 COV_A と COV_E が同じ符号であれば COV_P と COV_A も同じ符号になる。しかし、特に生活史形質においては、 COV_A と COV_E の符号すら異なることが普通に起こり(Rose & Charlesworth, 1981a, Lynch, 1984), この場合 COV_P と COV_A も大きく異なることになる。したがって、進化的変化の予測に際し、表現型共分散(COV_P)からの推論は非常に不正確である可能性があり、表現型レベルの形質間の関連に基づいた最適化法(表現型ギャンビット)には限界があることを示唆し

* または相加遺伝子効果(additive genetic value)

** この他に非相加的遺伝子効果もあるが、議論に関係ないので省略した。

*** $r_A = COV_A / \sqrt{V_{A_i} \cdot V_{A_j}}$ (V_{A_i}, V_{A_j} はそれぞれ形質*i, j*の相加遺伝分散)。(3)式は r_A を用いて $CR_j = I_i \cdot h_j \cdot h_j \cdot r_A \cdot \sqrt{V_{P_i}}$ (I_i : 形質*i*への選択強度)とも書ける。

ている。

最適化原理が適用されるもう1つの方法は、同種個体群間または系統内種間の変異に対して trade-off からの予測をおこなうものである (Ekman & Askenmo, 1986)。さらにこれは、Clutton-Brock & Harvey (1977, 1984), Felsenstein (1985) などにより分類群を変数とした多変量解析によって系統的制約を除去する方法が示唆されているものの、系統内の進化傾向において系統内の発生的制約が選択と応答による決定論的進化に与えるインパクトを定量化することができない (Cheverud et al., 1985)。一般に、発生的制約は、形質の変異のパターンを制限するものと定義することができる (Maynard Smith et al., 1985)。したがって発生的制約は育種価の分散・共分散構造を特定の範囲内に限定するものとして解析的に扱うことが可能である。言いかえるなら、量的遺伝パラメータ (相加遺伝分散・共分散行列) は、発生的制約の作用が反映されているということが出来る (Cheverud, 1984a)。

図1は論点を図解するシエマである。横軸には卵数の、縦軸には卵重の表現型値および育種価の分布を、近縁の4種にわたって示してある。どの種についても、表現型相関は正 ($r_P > 0$)、遺伝相関は負 ($r_A < 0$) となるように描いてある。もちろん、育種価の周辺分布の分散が相加遺伝分散、両形質における共分散が相加遺伝共分散であり、これらは量的遺伝解析によって推定することができる。実際に観察されるのは表現型値であり、育種価の分布についての情報は量的遺伝解析を行わない限り何も得られない。種の平均値に対し回帰を引いたものが種間相対変異定数 (α) で、比較生態学者が観察するものである。

表現型ギャンビットによって解釈するなら、表現型レベルにおいては卵数と卵重の間に負の相関がみられないので、trade-off は検出できなかったという結論になるだろう。しかし実際には前にも述べたように、表現型相関と遺伝相関とは符号すら異なることがあり得、表現型レベルのデータに基づいて trade-off が成

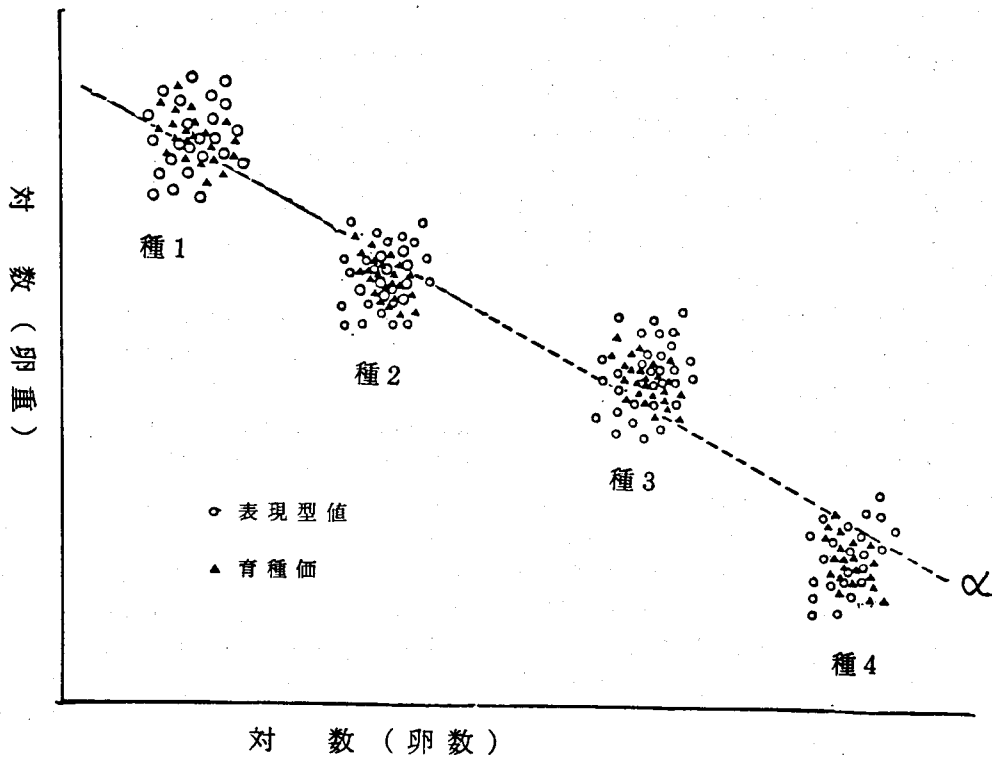


図1 近縁4種の表現型値、育種価の分布を図解するシエマ。詳細は本文参照。

立しているか否かを断定することはできない。比較生態学的方法によると、これら4種間に見られた卵数と卵重の負の相関に基づいて、この系統内では trade-off が成立していると判断されるだろう。さらに、種1<種2<種3<種4の順でよりr-ストラテジスト的な繁殖戦略を持つ種であると推論し、4種間の繁殖特性の差を環境の安定性や競争条件の激しさの違いと関連づけることであろう(伊藤, 1978, 1982参照)。この方法は示唆に富み、Lack(1954)以来の進化生態学の発展に計り知れない役割をはたしてきた。しかしこの比較生態学的方法の最大の欠点は、種間にみられる形質の多様性を初めから適応的進化の結果と仮定しており、進化のメカニズムそのものに対しては何の解析も行なわないことである。一方、量的遺伝理論は、このような状況のもとでは卵数への選択圧が正であっても($I(\text{fecundity}) > 0$) 卵重に対して強い正の選択がかかれば($I(\text{egg weight}) \gg 0$) 少産化の進化が起こることを予測する(すなわち $R(\text{egg weight}) > 0$, $CR(\text{fecundity}) < 0$)。この場合、卵数と卵重の trade-off の概念は負の遺伝共分散(遺伝相関)という形としてとどめられていると言えるだろう。多くの分類群の生物において、卵数と卵重の間に負の遺伝共分散が存在するデータが、一般化が可能なほどに蓄積されれば、進化生態学の仮定してきた trade-off が少なくとも概念的には遺伝子型レベルで成立していることになる。しかし、量的遺伝学のアプローチによる研究の展開は、上に述べたような楽観的な様相を呈さないであろうというのが私の予想である。一般に、外部形態においては、表現型相関と遺伝相関が極端に異なることは少ないが(Hegmann & DeFries, 1970; Leamy, 1977; Lande, 1979; Atchley & Rutledge, 1980; Tanaka, 1987), 前にも少しふれたように、生活史形質の場合は形質間の多面発現(pleiotropy)のパターンが単純でなく、さらに環境効果のかかり方が遺伝共分散構造と著しく異なることがあるので、遺伝相関は表現型相関から予測できない場合が多い。しかも遺伝共分散の符号は直観が予測するものと必ずしも一致しないので、個々の生物について量的遺伝解析を着実に進めていかないと何れも結論的なことは言えない。たとえば Hegmann & Dingle (1982) はカメムシ(*Oncopeltus fasciatus*)のクラッチ・サイズと卵孵化能力の間に正の遺伝相関を検出しているし、さらに Palmer & Dingle(1986) は人為選択実験をおこない、発育期間と翅長の間に負の遺伝共分散

が存在することを証明した。この結果は、翅長を長くする選択圧が発育期間を短くする、あるいは逆に、発育期間を短くする選択圧が翅長を長くする相関した応答を引き起こすことを示しており、最適モデルにおけるサイズと発育期間との正の相関の仮定とは反するものである。

また、進化生態学の trade-off と遺伝共分散とは厳密には異なる概念と考えるべきである。言いかえるなら、生活史形質間に負の遺伝共分散が存在するとしても、trade-off の仮定が検証されたとは言えないように私には思える。trade-off はあくまで表現型の適応度を最大化する最適モデルの方法論に内在するもので、進化的変化に言及するものではない。より severe に言うなら、生活史形質間の負の遺伝共分散は、表現型レベルの trade-off を仮定した最適モデルを正当化することにはならないと考えられる。むしろ量的遺伝理論は trade-off の概念を遺伝共分散として内包した形で、最適モデルとは異なる理論枠によって表現型進化のための理論モデルを発展させるであろう。

以上で、生活史進化の解明に遺伝的研究が必要である論拠を示したが、次に、理論および実証研究の上で、他の遺伝理論に対する量的遺伝理論の優越性、すなわちなぜ量的遺伝学でなければならないかを論じたい。

生活史進化の問題に遺伝モデルを導入した初期の仕事としては Emlen(1970) がその代表的なものと言えるだろう。彼は、齢別産卵数、齢別生存率を個々の形質として扱い、各形質を独立に支配する遺伝子座間に多面発現効果はないものと仮定した。しかし後述するように、各形質間に遺伝的関係がないというのは、生物学的に明らかに間違っている。Charlesworth(1980) は、1970年代における生活史進化理論を総括し、齢構成を持った個体群に対して集団遺伝学モデルを適用した。しかし彼のモデルも Emlen(1970)と同様の問題点を持つうえ、数学的に非常に複雑で解析的な扱いができるにとどまり、実際のデータに適用することはほとんど不可能であろう。Rose(1983)は、それまでに提出された生活史進化理論を、生活史形質の発生的基礎に対する仮定によって次の3つに大別し、以下に解説する根拠から①と②を否定し③を採用すべきことを主張している。

①一元論仮説(The unitary hypothesis)……生活史形質は個々に分けることはできず、それらはすべて適応度の成分と正の相関を有するので、

適応度の進化にもなって進化する。

②粒子論仮説 (The particulate hypothesis) ……生活史形質は年齢別の成分に分割することができ、それらは常に独立に進化する。

③変異する多面発現仮説 (The variable pleiotropy hypothesis) ……生活史形質は、不可分なものでも全く独立な形質に分割されるものでもなく、互いに相互作用をもった形質から成り立っている。

①の予測することは、適応度の進化速度と適応度の遺伝分散が等しいこと (Fisher の自然選択の基本定理, Fisher 1958 参照), 進化的平衡においては生活史形質に遺伝分散が保有されないことである。しかしこの仮説は、生活史形質に高い遺伝分散が保有されていることを示す実験事実を説明することができない。②には、Haldane(1941), Medawar(1952)をはじめ、Hamilton (1966), Emlen (1970), Charlesworth (1980) などの遺伝子頻度モデルを用いて生活史進化を記述した仕事が含まれる。粒子論仮説が予測することは、繁殖開始後の齢が若いほど生活史形質にかかる選択圧が強いので、齢が進むにつれて生活史形質の遺伝分散が増加することである。Rose & Charlesworth (1980) はこの仮説を検証するために、ショウジョウバエの生活史形質に対し大規模な量的遺伝解析をおこなったが、羽化後日齢と生活史形質 (年齢別産卵数) の相加遺伝分散の大きさと間に正の相関は見られなかった。

③は生活史形質間に拮抗的多面発現 (antagonistic pleiotropy) が存在すると考えるものである。多面発現とは1つの遺伝子が2つの形質に発現される現象をさし、Rose (1982) の語法に従えば、2つの形質の間に適応度へ関与する関係と逆の多面発現があるとき、それを拮抗的多面発現という。一般に、多面発現効果は形質間に遺伝共分散を発生させる原因となる。逆に、適応度と正の相関を持つ形質間で負の遺伝共分散が検出されれば、拮抗的多面発現が示唆されたことになる。実際、いくつかの研究は生活史形質間で負の遺伝共分散を報告しているし (Simmons et al., 1980; Rose & Charlesworth, 1981a), この仮説は、生活史形質に相加遺伝分散が保有されていることを示すデータを説明することができる。

以上が Rose (1983) の生活史進化的理論三分類の概要である。ここで彼は、③の「変異する多面発現仮説」の中に、表現型レベルの trade-off を仮定した最適モ

デル (たとえば Gadgil & Bossert, 1970; Schaffer, 1974; Schaffer & Rosenzweig, 1977 など) をその代表的なものとして含むと述べている。しかし先にも指摘したとおり、生態学における trade-off は厳密には遺伝共分散と異なる概念で、形質間の多面発現効果を想定したものではない。むしろ進化生態学者が暗黙のうちに (明確な形で定式化されなかったという意) 想定してきた遺伝機構は、生活史形質間にエネルギーを投資する allocation の比率を制御する遺伝子であろう。したがって、Rose の三分類は、遺伝子の発現様式に関する仮定に基づいたカテゴリーと解釈し、表現型ギャンビットは一応除外して考えた方が有効であろう。

①と②の仮説は、現時点でのデータの蓄積によってすでに反証されたものと考えてよい。ここで明らかになった論点のポイントは、生活史進化は、生活史形質を均一なものであると見なし、個々の形質に分けることをしない全体論的方法や、個々の形質を独立に進化したものとして扱う粒子論的方法によっては解明しえないということである。形質は不可分なものではなく、しかも独立なものではない。形質は個々に定義されるが、互いに遺伝的な相互作用を持つのが一般的なもので、各形質は独立に進化するのではなく相関して進化する。Lande (1979, 1982) は、この形質間の相互作用の概念を育種価の分散・共分散構造 (相加遺伝分散・共分散行列) によって表現し、表現型進化を記述する一般的な方程式を導いた:

$$\Delta \bar{Z} = G \nabla l_n \bar{W}$$

$\Delta \bar{Z}$ は進化的応答の列ベクトル、形質が n 個 ($x_1, x_2, x_3, \dots, x_n$) あるとき $\Delta \bar{Z} = (\Delta \bar{x}_1, \Delta \bar{x}_2, \dots, \Delta \bar{x}_n)^T$ 。G は相加遺伝分散・共分散行列で、形質 i の相加遺伝分散を V_i 、形質 ij 間の相加遺伝共分散を COV_{ij} とするとき、

$$G = \begin{pmatrix} V_1 & COV_{12} & \dots & COV_{1n} \\ COV_{21} & V_2 & & \\ & & \dots & \\ COV_{n1} & & & V_n \end{pmatrix}$$

である。 $\nabla l_n \bar{W}$ は、相関の影響を除いた、各形質に作用する真の選択力を表わし、選択勾配の列ベクトルという (田中, 1986a, b 参照)。選択勾配はマルサス適応度 ($r = l_n \bar{W}$) を形質値で偏微分したもので、常に、内的自然増加率が最大化する方向に作用する。しかし、進化の方向は最大化される方向に進むとは限らず、G が進化的制約として作用し、表現型進化の方向を変更

する(すなわち $G \nabla I_n \bar{W} \text{キ} \nabla I_n \bar{W}$)。故に相加遺伝分散-共分散行列は、形質間の遺伝的相互作用, trade-off の概念を包含するものと言える。ここで重要な点は、進化的制約となって表現型進化の方向に影響を与えるのは遺伝分散および共分散 (G) であって、表現型分散および共分散ではないということである。したがって、表現型レベルの trade-off に基づいた最適モデルの予測と量的遺伝モデルの予測とは全く異なることすらあり得ると考えられる。ただし、上記の量的遺伝モデルは選択と応答による進化的変化を記述するもので、特定のパラメータのもとでの進化の平衡点を量的遺伝モデルから予測する仕事は、配偶者選択 (Lande, 1981; Kirkpatrick, 1985, 1986)、環境-遺伝相互作用 (Via & Lande, 1985) 以外ほとんどなされていない。

結 び

問題を単純化するために卵数と卵重との相関のみに対象を限定して考察した。さらに、生活史形質は、天敵回避能力、競争能力とも相関している可能性があり、この場合、それと関係した行動形質、形態形質との遺伝共分散を組み込まなくてはならないだろう。

最適モデルと量的遺伝モデルは、どちらも基本的にはネオダーウィニズムの理論枠を採用するという意味で、大まかには同一のパラダイムに属するものと言えるだろう。しかし、最適化法から量的遺伝学のアプローチへの研究動向の推移(粕谷 [1985b] の主張する戦略論からハードなアプローチへの移行)は、科学理論の還元としての特性を示しながらも、厳密に分析してみると、両理論の間にはいくつかの点で本質的な違いがあり、単に「理論の修正」とは受けとりがたい様相を呈すると私は思う。そのことは、本稿においても一いさか不満足な程度にはあるが一示唆されているであろう。

引用文献

- Arnold, S. J. (1981a) *Evolution*, 35: 489-509.
 Arnold, S. J. (1981b) *Evolution*, 35: 510-515.
 Atchley, W. R. and J. J. Rutledge (1980) *Evolution*, 34: 1161-1173.
 Boag, P. T. (1983) *Evolution*, 37: 877-894.
 Bulmer, M. G. (1980) *The Mathematical Theory of Quantitative Genetics*. Oxford Univ. Press.
 Charlesworth, B. (1980) *Evolution in Age-Structured Population*. Cambridge Univ. Press.
 Cheverud, J. M. (1984a) *J. Theor. Biol.*, 110: 155-171.
 Cheverud, J. M. (1984b) *Evolution*, 38: 766-777.
 Cheverud, J. M. (1985) *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 16: 239-243.
 Cheverud, J. M., M. M. Dow and W. Leutenegger (1985) *Evolution*, 39: 1335-1351.
 Clutton-Brock, T. and P. Harvey (1977) *J. Zool. London*, 183: 1-39.
 Clutton-Brock, T. and P. Harvey (1984) In: J. Kreds & N. Davies (eds.) *Behavioural Ecology*. 2nd ed, Oxford Univ press, pp 7-20.
 Dawkins, R. (1976) *The Selfish Gene*. Oxford Univ. Press.
 Dawkins, R. (1982) *The Extended Phenotype*. W. H. Freeman & Co.
 Dingle, H. and J. P. Hegmann (1982) *Evolution and Genetics of Life Histories*. Springer-Verlag.
 Dobzhansky, T. (1970) *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia Univ. Press.
 Ekman, J. and C. Askenmo (1986) *Evolution*, 40: 159-168.
 Emlen, J. M. (1970) *Ecology*, 51: 588-601.
 Endler, J. A. (1986) *Natural Selection in the Wild*. Princeton Univ. Press.
 Falconer, D. S. (1981) *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman.
 Felsenstein, J. (1985) *Am. Nat.*, 125: 1-15.
 Fisher, R. A. (1958) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover.
 Gadgil, S. J. and W. H. Bossert (1970) *Am. Nat.*, 102: 1-24.
 Gittleman, J. L. (1986) *Am. Nat.*, 127: 744-771.
 Gould, S. J. and R. C. Lewontin (1979) *Proc. Roy. Soc. Lond. B.*, 205: 581-598.
 Grafen, A. (1984) In: J. Krebs & N. Davies (ed.) *Behavioural Ecology*. 2nd ed. Oxford Univ. Press, pp 62-84.
 Haldane, J. B. S. (1941) *New Paths in Genetics*.

- Allen and Unwin.
- Hamilton, W. D. (1966) *J. Theor. Biol.*, 12 : 12-45.
- Hegmann, J. P. and J. C. DeFries (1970) *Nature*, 226 : 284-285.
- Hegmann, J. P. and H. Dingle (1982) In : Dingle, H & J. P. Hegmann (eds.) *Evolution and Genetics of Life History Evolution*. Springer-Verlag, pp 177-185.
- Istock, C. A., J. Zisffin and K. J. Vavra (1976) *Evolution*, 30 : 535-547.
- 伊藤嘉昭 (1978) 比較生態学 第2版. 岩波書店.
- 伊藤嘉昭 (1982) 社会生態学入門. 東京大学出版会.
- 粕谷英一 (1985a) *生物科学*, 37 : 57-62.
- 粕谷英一 (1985b) *Networks Evol. Biol.*, 1 : 1-3.
- Kirkpatrick, M. (1985) *Am. Nat.*, 125 : 788-810.
- Kirkpatrick, M. (1986) *Am. Nat.*, 127 : 222-240.
- Lack, D. (1954) *Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press.
- Lande, R. (1979) *Evolution*, 33 : 402-416.
- Lande, R. (1981) *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 78 : 3721-3725.
- Lande, R. (1982) *Ecology*, 63 : 607-615.
- Leamy, L. (1977) *Evolution*, 31 : 357-369.
- Lewontin, R. C. (1974) *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. Columbia Univ. Press.
- Lewontin, R. C. (1979) *Behav. Sci.*, 24 : 5-14.
- Lynch, M. (1984) *Evolution*, 38 : 465-482.
- Maynard Smith, J. et al., (1985) *Quat. Rev. Biol.*, 60 : 265-287.
- Medawar, P. B. (1952) *An Unresolved Problem in Biology*. H. K. Lewis.
- Mitchell-Olds, T. (1986) *Evolution*, 40 : 107-116.
- Murphy, G. L. (1968) *Am. Nat.*, 102 : 391-403.
- Palmer, J. O. & H. Dingle (1986) *Evolution*, 40 : 767-777.
- Rose, M. R. (1982) *Heredity*, 48 : 63-78.
- Rose, M. R. (1983) *Amer. Zool.*, 23 : 15-23.
- Rose, M. R. and B. Charlesworth (1980) *Nature*, 287 : 141-142.
- Rose, M. R. and B. Charlesworth (1981a) *Genetics*, 97 : 173-186.
- Rose, M. R. and B. Charlesworth (1981b) *Genetics*, 97 : 187-196.
- Schaffer, W. M. (1974) *Ecology*, 55 : 291-303.
- Schaffer, W. M. and M. L. Rosenzweig (1977) *Ecology*, 58 : 60-72.
- Simmons, M. J., C. R. Preston and W. R. Engels (1980) *Genetics*, 94 : 467-475.
- Slatkin, M. (1981) *Evolution*, 35 : 859-871.
- Smith, J. N. M. and R. Zach (1979) *Evolution*, 33 : 460-467.
- 曾田貞滋 (1984) 個体群生態学会会報, 39 : 16-30.
- Stearns, S. C. (1977) *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8 : 145-171.
- Stearns, S. C. and R. E. Crandall (1981) *Evolution*, 35 : 455-463.
- Stearns, S. C. (1984) *Evolution*, 38 : 368-375.
- 田中嘉成 (1986a) 個体群生態学会会報, 42 : 60-73.
- 田中嘉成 (1986b) *生物科学*, 38 : 180-188.
- Tanaka, Y. (1987) *Jap. J. Genet.*, 61 (in press).
- Via, S and R. Lande (1985) *Evolution*, 39 : 505-522.
- Werner, E. E. (1986) *Am. Nat.*, 128 : 319-341.
- Western, D. and J. Ssemakula (1982) *Oecologia*, 54 : 281-290.
- Wilbur, H. M. and J. P. Collins (1973) *Science*, 182 : 1305-1314.

(〒464 名古屋市千種区 名古屋大学農学部害虫学教室)

Comments

なぜ遺伝子間の相互作用を無視するのか？

秋元 信一

進化生態学の分野は、急速に変化をとげつつあるようだ。こうした変化は、この分野の精密化、厳密化の流れとみなすことができるだろう。進化生態学も、主な教科書が出揃い、科学としての基盤整備を終えて、厳密なデータが要求される背景が生まれつつあるので

あろう。田中氏が主張する、量的遺伝学に基づいた生活史の分析法は、こうした精密化を進める手法として今後重要性を帯びていくことは間違いない。ありきたりの言い方になるが、量的遺伝学は、それが適用できる限界を認識して使う限りにおいては、有効な方法だと思ふ。そこで、この小文では、量的遺伝学的な分析法の技術的側面について気付いた点を述べたいと思ふ。

多変数の量的遺伝の基本的な関係式 (p. 5, 右 28 行目) は、自然選択を受ける前と後の、一世代間の形質の応答を記述した式である。これに基づいて、ある形質の変化に対してどのような選択が働いたかを推定したり、また一定の選択圧の下で形質がどのように変化するかを予測することができる。進化生態学に興味を持つものにとって特に重要なのは、自然選択の下で数多くの世代を経た後、各形質がどのような進化的変化を起しているかということであろう。ここで問題になるのは、はたして遺伝的分散・共分散行列 (G) は長期的に見て「定数」として扱えるのか、という点である。もし G が、各形質の平均値の何らかの変数になっているとすれば、 G と選択傾斜 (selection gradient) が得られたとしても、長期に亘る形質の応答に関して意味ある予測を引き出すことは難しいと思われる。Lande (1980) によれば、遺伝的分散・共分散行列は、多面発現性を引き起こす突然変異、安定化選択および遺伝的組換えのつりあいによって決定される。つまり、極めて弱い方向性の選択の下では、突然変異によって形質間の分散・共分散が維持されるので、わずかつづ各形質の平均値も一定方向へ推移すると考えられる。ただし、選択 (安定化選択) の働き方が変化すれば、遺伝的分散・共分散行列も一定ではありえない。種分化の際には、個体群を取り囲む環境条件や交配様式は、大きく変化するのがむしろ当然と考えられるので、分散・共分散行列 (G) は、多くの場合近縁の種間でも異なっていると予想できるであろう。したがって、一世代間に得られた遺伝パラメーターに基づいて、他個体群や他種との表現型上の差が生じるのに加わった選択強度を推定することには、かなりの危険が伴うのである。Lande の方法の一つの限界はここにあると思われる。分散・共分散行列を用いた解析法は、自然選択が同じようにかかる世代に対してしか使えそうにない。動物育種学に対しては有効な方法と思われるが、進化生態学で取り扱われるような長い時間の中で起こる遺伝的变化に (特に種間での生活史パラメーターの

相違に) こうした方法がどれだけの意義を持つのか、評者はあまり楽観的にはなれない。

田中氏が紹介された量的遺伝の方法では、形質の遺伝的変異がすべて相加的に与えられ、その上にかかる自然選択によって変化の方向が決定されるという前提を置いている。ここでは、遺伝子間のエピスタシスは全く無視される。しかし、ポリジーンによって支配される形質も、それらとは別の遺伝子座に存在する遺伝子によってその発現が左右されることがある。Templeton (1981) は、種間で隔離要因として働いている形質の遺伝的基盤を三つのタイプに分けた。一つは、小さな効果を持った数多くの分離単位によるもので、これが量的遺伝学が取り扱う対象である。第二は、重複し、補完的な効果を持つ遺伝子座が関与している場合である。第三は、相加的に働く微小な効果を持つ遺伝子座に対して、他の遺伝子座の主動遺伝子が調節的な効果を与える場合である。真核生物においては、遺伝子間の相互作用のメカニズムが十分に明らかにされたわけではないのだが、この第三の場合が種間の形質の相違を考える上で、最も重要だと評者は考えている。調節要素の変化に基づく形質変化は、ホ乳類や鳥といったグループよりも、昆虫のように極めて多様な形質を示すグループにおいてより重要な要因になっているかもしれない。この要因による形質変化と性選択との関係を示す実例を挙げてみよう。ハワイに固有の *Drosophila silvestris* と *D. heteroneura* は、お互い近縁であり、染色体に関してもアイソザイムに関しても、ほとんど違いがみられない。さらに、両種は交配が可能で、妊性のある雑種が生じる。ところが、両種はオスの頭部の形態に関して、驚くほどの違いを示す。Templeton (1977) は、雑種の頭部形態を解析することによって、表現型から見て分散をあまり持たないと考えられる量的形質 (頭部の形質) にも多量の遺伝的分散が保有されていることを明らかにした。つまり、頭部形態を支配するいくつかの遺伝子座の発現は、X 染色体上の遺伝子座によって調節をうけているのである。これ以外の遺伝子間相互作用の例も Carson と Templeton (1984) に示されている。こうした調節要素を含む遺伝的变化は、量的遺伝の前提からはずれた現象であり、量的遺伝が扱える問題ではない。ここで示したショウジョウバエでは、オスの頭部形態がメスにとっての配偶者認識シグナルとして機能していることが強く示唆されている (Carson, 1978)。Lande (1981)

の性選択の理論を適用すれば、*D. heteroneura* のオスの奇妙な頭部は、run away 過程の結果と解釈される可能性がでてくる。しかし、それを生み出す遺伝的な基盤には、調節要素が関わっているために、こうした解釈が正しいとは言えないのである。量的遺伝学的手法では、性選択においても遺伝的変異の出方は相加的（すなわち連続的）だと仮定している。しかし調節要素が関与すれば、多かれ少なかれ形質の発現は不連続的になる。場合によっては、隔離された小個体群で自然選択とは無関係に特定の形質が出現し、遺伝的浮動によってそれが広がり、その後の選択によってその形質が改良されるという可能性が十分にあると評者は考える。先に挙げたショウジョウバエの場合では、創始者効果によって形態変化を遂げた後に、配偶者認識機構が形態変化に基づいて再構成されたと推測できる。

相加的な遺伝的分散を考えるだけでは形質進化を十分に説明できないことが、種内の形態多型によって最もよく示されている。昆虫で見られる、翅の多型を例に引いてこの問題を考えてみよう。翅の多型は、短翅と長翅を生み出す二つの遺伝子セットがゲノム内に存在していることによって起こる。発生の過程で受ける環境の刺激に基づいて、上位にある別の遺伝子（群）は、これらの遺伝子セットの一方が発現するように調節を行うであろう。こうした生物の場合、翅に関わる形質の遺伝的変化は、それぞれの遺伝子セットにかかる選択によっても起こるし、また上位の遺伝子にかかる選択でも起こる。しかし、量的遺伝が扱えるのは前者の場合に限られるのである。形質間の trade-off を考える場合、特に形態面での trade-off には、上位の遺伝子（群）が変化する場合が含まれてくるであろう。こうした場合に量的遺伝の方法論で形質変化の方向を推定すれば、誤った結果に導かれると思われる。適応進化の問題を、遺伝的な側面から再検討するという田中氏の姿勢には賛同できる。しかし、肝心の遺伝的基盤は、量的遺伝が仮定するものよりもはるかに多様だということを指摘しておきたい。

引用文献

- Carson, H. L. (1978) In: Brussard P. F. (ed.) Ecological Genetics: The Interface. New York, Springer
Carson, H. L. and Templeton, A. R. (1984) Ann. Rev. Ecol. Syst., 15: 97-131.

- Lande, R. (1980) Genetics, 94: 203-215.
Lande, R. (1981) Proc. Natul. Acad. Sci. USA, 78: 3721-3725.
Templeton, A. R. (1977) Evolution, 31: 630-641.
Templeton, A. R. (1981) Ann. Rev. Ecol. Syst., 12: 23-48.

(Ⓜ060 札幌市北区 北海道大学農学部昆虫学教室)

量的遺伝理論は trade-off を内包しない

可知 直毅

田中嘉成氏が target article で行った主張について私が疑問に思ったのは、「進化生態学の trade-off と遺伝共分散とは厳密には異なる概念と考えるべきである」にもかかわらず、なぜ「量的遺伝理論は trade-off の概念を遺伝共分散として内包」できるのかという点です。この疑問は、田中氏が trade-off を二つおりの意味で使っているためにおこるということに気がつきました。すなわち、ひとつは表現型レベルの最適モデルで扱う trade-off であり、もうひとつは量的遺伝理論で扱う、拮抗的多面発現や連鎖不平衡によって生じる負の遺伝相関としての trade-off です。前者は“選択の結果”が興味の対象である最適モデルの理論的枠組みのひとつであり、後者は、“選択への反応”が興味の対象である遺伝理論の概念ですからこの区別は重要です。したがって、混乱を避けるために trade-off という用語は表現型レベルの意味で用い、量的遺伝理論では負の遺伝相関（共分散）とそのまま表現した方がよいと私は考えます。

田中氏は、「最適モデルにおける trade-off は遺伝的なものでなければならない。」という Stearns(1977) の主張に関連して、trade-off について量的遺伝理論の立場からの再解釈を試み、「trade-off が仮定するものは、二つの生活史形質の片方に作用した自然選択に対して他方の形質が相関した進化的応答を示すことである。」としています。しかし、trade-off の関係にある二つの生活史形質の一方に着目するという考えは、表現型レベルの最適モデルに慣れ親しんだ私にはよく

理解できません。たとえば田中氏は、「少産化の進化は産仔(卵)数と trade-off の関係にある卵重に対する自然選択による間接的な結果であると考えられている」と述べていますが、ここでいう trade-off の関係とは負の遺伝相関を意味するものと私は理解しました。一方、表現型レベルでは卵数と卵重の間の trade-off は、繁殖に投資する資源がある量に限られている時に一個の卵に対する投資量を増やせば卵の総数は減るといふ“principle of allocation”によって理解されるものです。さらに、最適モデルでは自然選択は卵重や卵数といった内的自然増殖率にかかわる個々の要素に作用するというよりむしろ、それらの要素が組合わさった結果実現される内的自然増殖率それ自体に作用すると考えます。したがって、卵重に自然選択が作用してその結果それと負の遺伝相関を示す卵数が変化するという考えは不自然で、表現型の trade-off 上の最適点を実現するために資源の分配パターンを制御する機構が遺伝的であると考えの方が素直であると思います。実際、田中氏自身も target article の中で「進化生態学者が暗黙のうちに想定してきた遺伝機構は、生活史形質間にエネルギーを投資する allocation の比率を制御する遺伝子であろう」と述べています。

「生活史形質間の負の遺伝共分散は、表現型レベルの trade-off を仮定した最適モデルを正当化することにはならず、むしろ量的遺伝理論は最適モデルとは異なる理論枠によって表現型進化のための理論モデルを進展させる」という田中氏の予測には賛成ですが、それが「trade-off の概念を内包した形」であるかどうかは疑問です。たしかに、「選択の応答を予測するためには、“何が遺伝するのかが重要”(粕谷, 1986)であって、たとえ自然が大卵少産という表現型を選択したとしても、卵重と卵数の間に負の遺伝相関がなければ、その選択の応答として大卵少産の方向に進化は起こらない」という田中氏の主張は合理的なものです。また、trade-off の関係を「形質の変異のパターンを制限する」発生的制約としてとらえ、「相加遺伝分散・共分散構造を特定の範囲内に限定するもの」と割切ることも可能だと思います。しかし、ある環境において対象とする生物のどのような形質がどの程度その内的自然増殖率に影響し、それらの形質の間にどのような trade-off が期待されるかといった問題は、量的遺伝理論によっては明らかにされないと私は想像します。量的遺伝理論にもとづく trade-off の概念の単純化は、

表現型レベルの trade-off の持つ多様性を捨象することになり、最適モデルにもとづく進化生態学の発展にとってかえってマイナスになるかもしれません。なぜなら、見かけ上環境条件によって可塑的に変化するような形質は、たとえそれが適応度に大きく寄与すると想像されるにもかかわらず「何が遺伝するか」に注目するあまり、見過ごされてしまう可能性もあるからです。

私が扱ってきた可変性二年草と呼ばれる植物を例にあげます(Kachi & Hirose, 1985)。可変性二年草は一回繁殖型の生活史を示しますが、その前繁殖期間の長さは、数ヶ月～数年の幅で生育環境によって可塑的に変動します。そのため、前繁殖期間は内的自然増殖率に大きく影響しうる生活史上の形質であるにもかかわらず、それが見掛け上遺伝的でないようにみえるために量的遺伝理論の立場からは解析の対象外とされてしまうかもしれません。実は、可変性二年草の繁殖のタイミングはサイズ依存的に決まっていることが最近10年間の研究ではほぼ明らかにされました(可知, 1986)。すなわち、個体があるサイズ(クリティカルサイズ)に達すると栄養生長から生殖生長に切り替わるため、生育の速さによって前繁殖期間の長さが可塑的に変化するわけです。しかも、このクリティカルサイズそのものは、同じ個体群内では生育条件によらずほぼ一定であることが確かめられました(Kachi & Hirose, 1983)。すなわち、可変性二年草の前繁殖期間の長さの調節に実際に関与しているクリティカルサイズは、遺伝的に制御されている可能性があります。

私は「何が遺伝するか」は「何がどのように内的自然増殖率に影響するか」を明らかにした上で考えるべき問題であろうと思います。

引用文献

- 可知直毅(1986)日本生態学会誌, 36: 19-27.
Kachi, N. & T. Hirose (1983) *Oecologia*, 60: 6-9.
Kachi, N. & T. Hirose (1985) *J. Ecol.*, 73: 887-901.
粕谷英一(1986)生物科学, 38: 97-103.
Stearns, S. C. (1977) *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8: 145-171.

(305 茨城県筑波郡谷田部町小野川 国立公害研究

進化「量的遺伝モデル」への疑問

松田 裕之

進化生態学は、最適化とゲーム理論の手法を導入して、めざましい発展を遂げつつある。おかげで、私も「専門は数理生態学」と、厚顔無恥に言えるようになった。生物システムを自的論的に理解すること自体の重要性を主張する(巖佐, 1981, 211頁)事もあるが、適応戦略の手法は簡便法にすぎず、ハードな集団遺伝学へ移行すべきとの意見もある。私は、簡便法(または発見的手法)との見方に賛成だが、田中氏の言う現在の量的遺伝モデルが、簡便法にとって代るべき進化の機構論とは思っていない。

田中氏の紹介する Lande の量的遺伝モデルは、式の導出にあたって仮定した内容をみる限り、長期にわたる進化過程を、定量的に予測できるものとは、私にはどうしても思えないのである。まず、このモデルでは、同じ強さの定向性選択圧がかかり続けると、形質値は世代毎に同じ速さで無限に変化してしまう。これは、注目する形質を発現する遺伝子座の数(の動態)を考慮していないからで、その意味ではメンデル遺伝のモデルとは言い切れないと思う。

ある両親の子の形質値は、両親の形質値の(加重)平均と集団平均の $h^2 : (1-h^2)$ の内分点 (h^2 は遺伝率で一定と仮定) を中心に、一定の分散 $\sigma_{\hat{z}}^2$ の正規分布をとる。そこに一定の分散 $\sigma_{\hat{w}}^2$ の正規分布型の自然選択 $W(\propto \exp[-(X-X_{opt})^2/2\sigma_{\hat{w}}^2])$ がかかる(最適値 X_{opt} は集団平均値と無関係に、世代ごとに変化してもよいが、 $\sigma_{\hat{w}}^2$ は変化してはいけない)。これが長い世代くり返されると、初めの表現型分布の分散 V_P と無関係に、 h^2 と $\sigma_{\hat{z}}^2$ と $\sigma_{\hat{w}}^2$ できまる一定の \hat{V}_P をもつ正規分布に表現型分布が漸近する(共分散に関しては、私にはわからない。この部分は、昔京大理学部原田泰志君に教わった。Slatkin & Lande 1976, (9)式参照)。詳しいことは自信がないが、これらの仮定が崩れると、相加遺伝分散一定という結果も成立しなくなるように思われる。

こうした諸仮定が、私がよく使うロトカ・ボルテラ方程式より乱暴だとは思わない。量的遺伝モデルでも、理論的に重要な結論を出すことは可能だし、モデルの改良・発展の余地は十分にある。我々(高田ら, 1984)は、量的遺伝モデルも参考にして、進化的に安定な戦略の条件(非協力平衡解)が、厳密には共進化の安定定常状態の必要条件でも十分条件でもないことを示した。しかし、理論と実証は別物である。このモデルは、本当に定量的検証に堪えうるのだろうか。適応戦略の理論が発見的に示した豊かな造形を、はたして受け継いでゆけるのであろうか。

多少仮定が「乱暴」であっても、意外と簡単な式が実測と良く合致することもある。量的遺伝モデルの有効性は、今後明らかになるだろうが、現時点では、確立された手法であるとは、私には思えない。

モデルを考える際には、ある遺伝的な仮定から出発した数理モデルと、ある種の現象をうまく記述できる統計モデルを区別して考えるべきである。量的遺伝モデルはどちらか?

数理モデルと考えるなら、安定化淘汰のときの安定性を厳密に検証する分には一貫している。しかし、定向性選択の途中では、やはり遺伝分散が変化していると考えるのが自然である。だとすれば、Lande のモデルは、長期にわたる進化を対象とするのには、イヤ味を消しきれない。

統計モデルと考えるなら、少なくとも相加遺伝(共)分散が、調べた何世代かで変化していないことを調べるのが本当であろう。その上で、内挿的に利用する分には問題ない。変化しないことが解析的に確かめられていると思うのは、危険である。

ただし、性選択でいうランナウェイ現象が、雄の形質と雌の選択性の共分散によるという説明はわかりやすい。この場合、モデル上でてくる線平衡とか無限遠までの変化とかは副次的問題で、共分散効果が大きい限り滑り続けるという主張は魅力的だ。

田中氏は、表現型共分散、遺伝共分散、及び適応戦略論におけるトレードオフは、すべて別個のものだと主張する。これは曖昧にすべきではない、正しい主張だと思う。戦略屋は、トレードオフの関係を「適当」に定める。一見損と思える現実の形質が、実は架空のものに比べ損でないことを示すのが適応戦略の醍醐味だから、これは悪くない。それを表現型分散で結びつけるのは誤りである。さらに、量的遺伝モデルでは、

多変量形質の変化の方向は、遺伝共分散行列と多変量選択圧の両方に依存する。ただし、一定の選択圧に対しては、直線関係のデザインしか演出することができない。これは、戦略論の様に環境変化とは無関係にトレードオフのデザインを固定する発想とは異なっている。おそらく、どちらも不完全なのだろうが、今後どう結着がつか興味深い。

データをとるしんどさを知らない数理屋がイチャモンをつけたが、田中氏の言う進化の動態を研究するためには、膨大な予算と人材が必要な気がする。私は、生態学をビッグサイエンスに進化させるのにはためらいがある。遺伝共分散行列を算出するにしても、田中氏も認めたように、トレードオフ関係の実証と必ずしも結びつかない。

にもかかわらず、「調べるべきことを調べる」という硬派の姿勢は、私も見習うべき、正しい態度だと思う。既存の量的遺伝モデルにとらわれない、大きな発展を期待する。

他の量的遺伝モデルとしては、個体変異が十分小さいと仮定した Roughgarden (1983) の式 (種内頻度依存選択も解析可能) や、Aoki (1983) のように、表現型分布の3次モーメントを数学的に考慮したものもある。私は、この分野にも暗いので、読者諸兄のお教えを頂ければ幸いである。

引用文献

Aoki, K. (1983) Proc. Natl. Acad. Sci. USA 80: 4065-4068.

巖佐庸 (1981) 生物の適応戦略. サイエンス社.

Roughgarden, J. (1983) In: Futuyma, D. J. & M. Slatkin, (eds.) Coevolution, Sinauer Associates Inc., 33-64.

Slatkin, M & Lande, R. (1976) Amer. Natur. 110: 31-55.

高田壯則・松田裕之・木上淳 (1984) 数学セミナー, 10月号: 40-44

(113 東京都文京区千駄木 日本医科大学基礎医学情報処理)

量的遺伝学は、他の方法と

手を結ぶ方が「適応度」が高い

嶋田 正和

生活史形質の遺伝的背景を、量的遺伝学の手法を用いてきちんと分析することは、生活史の進化を問題にする上で重要なことであり、その点においては田中氏の主張は正しい。ただ私は、生活史の進化を解析する手法は「量的遺伝学でなければならない」とは思わない。この点では田中氏に同意しかねると同時に、適応戦略論のアプローチを、「表現型レベルの trade-off を仮定しており、誤った予測を導く」として、一方的に却下しているその姿勢に偏狭さを覚えるものである。なぜ私が、遺伝的機構を明示しない適応戦略論も大いに結構と思うかは後で述べるとして、まず田中氏のいくつかの主張について検討してみよう。田中氏の主張はつぎのように要約できる。

- (i) 表現型共分散と相加的遺伝共分散は大きく異なる可能性があり、表現型レベルの形質間の trade-off を先験的に仮定する従来の最適化法 (表現型ギャンビット) は、誤った予測をもたらしがちである。
- (ii) 比較生態学的方法も、種間に見られる形質の多様性を初めから適応的進化の結果と仮定しており、進化のメカニズムそのものに対しては何の解析も行わない欠点を持つ。
- (iii) 量的遺伝理論の手法は、形質間の負の遺伝共分散という形で最適化法の trade-off の概念を内包しつつ、表現型進化の唯一厳密な理論モデルを構築する。しかし、trade-off はあくまで適応度の最大化をはかる最適化法の方法論に (先験的に仮定されたものとして (筆者)) 内在するものであって、進化的変化に言及するものではない。よって、trade-off と負の遺伝共分散は別物である。
- (iv) 形質間の相関は多面発現によって生じるものであり、負の遺伝共分散は拮抗的多面発現による。各形質の相関した進化的変化は、相加的遺伝 (表現型ではない) 分散-共分散行列を用いた Lande のモデルによって記述されるが、実際のデータによるこのモデルの実証的研究例はまだない。

- (1) 表現型共分散と相加的遺伝共分散の違いについて

(i)の論点を述べた箇所に「表現型共分散 (Cov_P) と相加的遺伝共分散 (Cov_A) は大きく異なることがあり、進化的予測に際し、表現型共分散 (Cov_P) からの推論は非常に不正確になる可能性があり……最適化法 (表現型ギャビット) には限界があることを示唆している。」とある。 $Cov_P \neq Cov_A$ は当然のことだが、果して表現型相関と遺伝的相関が大きく異なる (その符号が正反対となる) ことは、しばしば有り得ることなのだろうか? 外部形態では「表現型相関と遺伝的相関が極端に異なることは少ない」と田中氏自身認めているが、生活史形質においては何を根拠に「多面発現のパターンが単純ではなく、更に環境効果のかかり方が遺伝共分散構造と著しく異なることがあるので、遺伝的相関は表現型相関から予測できない場合が多い」と主張するのだろうか。確かに生活史形質の表現型は、外部形態のそれよりも環境の効果を強く受けるだろう。しかし、そのことが直ちに、生活史形質では表現型相関に基づく予測が誤りとなることを意味するわけでもない。

私が考えるに、表現型相関は一時だけで見れば遺伝的相関と異なることもあるだろう。しかし、自然選択は表現型に対して作用するわけだから、表現型相関と遺伝的相関がいつもその符号を変えるほどに大きく異なることがあるとは思えない。つまり、十分な時間スケールで平均化した表現型相関行列の構造が、遺伝的相関行列のそれと大きく異なることがあるとすれば、遺伝的相関行列の構造は進化の過程で一体どの様にして決定されてきたのか、私には不可解なものになってしまう。表現型相関行列は、平均的にみて、遺伝的相関行列と値は少々異なるものの、符号でみた構造は似たようなものになるという予測についてももう少し考察してみよう。

いま述べてきたことは、 Cov_E の期待値が長時間で平均化したときは0に近いことを意味する。ここで、2つの表現型形質を考えた場合、環境の変化に応じて適応度と両形質がどの様になるかを考えてみよう。表現型座標平面に対して適応度曲面を描いたものを表現型に関する「適応度のトポグラフィ」というが (Slatkin, 1983)、自然選択は、両形質に対する適応度の勾配ベクトルが現時点で最大になる方向に各形質を変化させるよう働くと考えられ、その結果、適応度はある環境条件のもとで定まる適応度曲面の峰の頂上へ向かって上昇していく。いま環境が少し変化したと

き、各表現型の適応度曲線が変わるので結果として適応度の峰も位置を変えることになる。この頂上が位置をずらす方向に、表現型セットも変化するように自然選択がかかることになる。環境の変化は両表現型の間に新たな相関をもたらすが、ある一時でみた場合、この相関の変化 (Cov_P の変化を反映) には、自然選択の結果の Cov_A の変化よりも環境共変動による Cov_E の変化の方が大きく寄与するだろう。しかし、ある程度長い時間スケールでみるならば、環境の変化がよほど極端なものでない限り、平均化してみたとき Cov_E の効果は相殺されて、表現型値の変化する方向と相加的遺伝子型値 (育種値) の変化する方向はおおよそ一致するのではないと思われる。だとしたら、表現型レベルの trade-off を演繹的に定めて、進化の帰結を最適化法により探るというアプローチも、あながち無駄とは言えない。

実際、田中氏も引用している Lynch の *Daphnia* の研究例では、表現型相関と遺伝的相関が有意にその符号を変えている2形質はなく、たいていは両方有意に同符号か、または片方だけにしか有意な相関が見られなかった (Lynch, 1984 の Table 4)。決定的なことをいえる事例に乏しい現時点で、論点(i)の様なことを強く主張するのはいかなものか。

(2) 比較生態学的方法の有効性について

田中氏は論点(ii)で、比較生態学的方法の「欠点」をあっさり述べているが、これはこの方法の持つ欠点ではない。そもそも比較生態学的方法とは、種間や地域個体群間に見られる形質の類似性と相違性を、個々の種や個体群が生息している無機・有機的環境条件の特徴と対応づけることにより、一般性の高い生態学的命題を帰納的に得ようとする手法である。当然のことながら、生物がその環境条件に適応していることを前提としているが(そうでなければ環境と対応づける意味がなくなる)、このことは欠点ではなくまさにこの方法の基盤である。「進化のメカニズムに対して何の解析も行わない」とあるが、比較生態学的方法は解析的操作を放棄する代わりに、比較する対象を、対照となる状況(これを客観的に定められないのがこの方法の最大の欠点である)も含めて適切に選ぶことにより、解析に変わる要因抽出と仮説検証の術を得ようとする方法論なのである。

量的遺伝学的方法は統計学的手法に立脚し、実際の