

動物行動学分野のノーベル賞受賞から 50 年

元 独立行政法人 水産総合研究センター 長谷川 英一

今年 (2023 年) はニコラス・ティンバーゲン、カール・リッター・フォン・フリッシュそしてコンラート・ツァハリアス・ローレンツの 3 名の動物行動学者がノーベル医学・生理学賞を 1973 年に受賞してからちょうど 50 年になります。

そこで、本誌面をお借りしてこれらの方々の受賞者講演の内容を紹介させていただきます。

ティンバーゲンは「Ethology and stress Diseases (動物行動学とストレス性疾患)」と題して、彼の妻であるエリザベスと共に観察と疑問 (watching and wondering) という行動学的手法を用いて人間の行動、特に自閉症児の研究を慈愛に満ちた心で取組み、その内容について講演を行いました。

フリッシュは「Decoding the language of the bee (ミツバチの言葉を解読する)」と題して、ミツバチの尻振りダンスとして知られる情報伝達行動の解明に至る詳細な研究を、当初はこの研究が色覚の有無の検証から始められたことを紹介するとともに、偏光感覚、体内時計、太陽コンパス、磁場感覚などの立証へと発展していった過程について講演を行いました。

ローレンツは「Analogy as a source of knowledge (知の源泉としてのアナロジー)」と題して講演を行いました。この内容については、原文を和訳して以下に紹介します。

知の源泉としてのアナロジー

1. アナロジー (相似性) の概念

進化の過程で、2 つの異なる生命体が同じ外的環境に適応するために、互いに独立して、類似した、並行した道を歩むことが常に起こります。同質媒体の中を高速で移動する動物はほとんどすべて、自分の体を流線型にして摩擦を最小限に抑える方法を見出しています。透明のレンズを使って光を感受性の高い組織に集中させるという「発明」は、異なる動物界で少なくとも 4 回行われています。そのうちの 2 つ、頭足類と脊椎動物では、この種の「目」で、私たち自身が世界を見ることができる、画像を投影する真

のカメラに進化しています。

ダーウィンによる古い発見と生化学者によるごく最近の発見のおかげで、私たちは進化の過程でこのような素晴らしい構造を実現するプロセスについて、かなり確かな知識を得ることができました。進化の研究者は、驚くほど異なる条件下で、驚くほど異なる生き物の生命を可能にする、素晴らしい好都合さによる豊富な種類の身体構造が、すべて、私たちが適応という概念で包含する傾向があるこのプロセスにその存在を負っていると仮定する正当な理由があるのです。この仮定が正しいかどうかはここでは論じませんが、進化論者が類比現象に適用する推論の基礎を形成しています。

2. 形状の類似性から比較可能な生存価値を推し量る

互いに無関係な 2 つの生命体において、その形態や行動パターンが、いくつかの細かい点以上に関連して類似していることを発見した場合、私たちは、それが同じ生命維持機能への並行適応によるものであると仮定します。偶然の類似の可能性は、類似の独立した形質の数に比例し、そのような形質が n 個ある場合、 $2^{n!}$ に等しくなります。もし、図 1 に示すような顕著な類似点があれば、生物においても人工機械においても、摩擦を減らす必要性から並行した適応が行われたと考えてもよいでしょう。

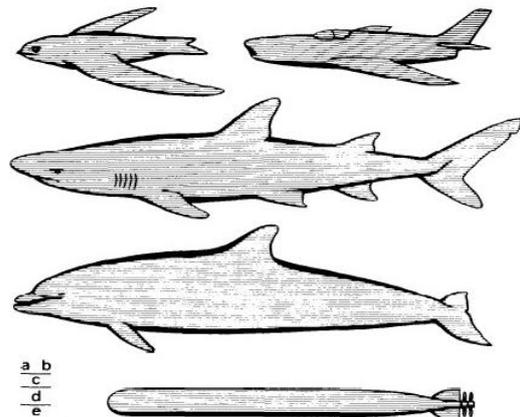


図 1. 同一機能への適応による形状の相似性
流線型 a) ツバメ、b) 戦闘機、c) サメ、d) イルカ、
e) 魚雷

このような場合、独立した類似点はそれほど多くはないですが、それでも、それらを持つ生物や乗り物が高速運動に適応していることは間違いないでしょう。

図 2 は、脊椎動物と頭足類の目の断面図です。どちらも水晶体、脳と神経でつながった網膜、ピントを合わせるために水晶体を動かす筋肉、絞りとして働く収縮性の虹彩、カメラの前にある横長の角膜、それを後ろから遮る色素細胞の層、その他多くの細部が一致しています。もし、頭足類の存在について何も知らない動物学者が、このような眼球を初めて観察したならば、何の説明もなく、これは確かに光を感じる器官であると結論づけるでしょう。このことは、生きたタコを観察するまでもなく、確実に知ることができるでしょう。

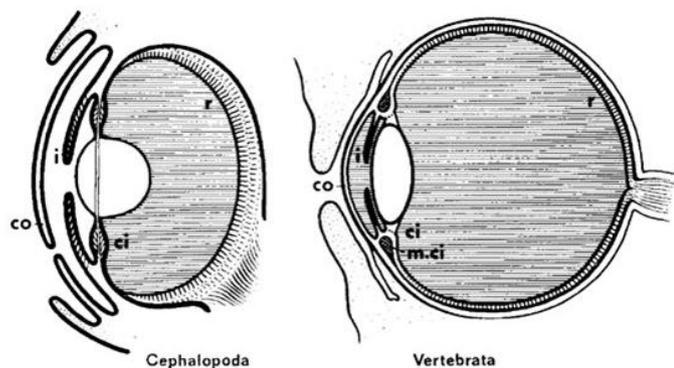


図 2. 独立して進化した2つの受光器官における詳細な相似性

co 角膜、ci 繊毛体、m.ci 毛様体筋、i 虹彩、r 網膜

3. "虚偽のアナロジー"の疑惑について

倫理学者たちはしばしば、動物と人間の行動を誤って類推していると非難されます。しかし、間違った類推は存在しません。類推は、より詳細であっても、より少なくてもよく、したがって、より有益であってもよいのです。

本当に偽りのないアナログをひたすら探し求め、自分の経験の中でいくつかの技術的な例を見つけました。一度だけ、工場を船尾汽船と見間違えたことがあります。ブダペスト近郊のドナウ河畔に一隻の船が錨を下ろしていました。小さな煙突があり、船尾にはゆっくりと回転する巨大なパドルホイールがついていました。また、2 サイクルエンジンとダイナモで構成された小型発電機をコンプレッサーと勘違いしてしまったことがありました。

私が見つけた唯一の生物学的な例は、遠洋性腹足類の発

光器官に関するもので、表皮のレンズと、その後ろに神経で脳とつながった高い円筒形の上皮があったため、眼と間違われたのです。このような例でさえ、エネルギーが伝わる方向に関してのみ、類似性が間違っていたことになりません。

4. ホモロジー (相同性) の概念

私の考えでは、「誤ったアナロジーを描く」と表現される可能性のある誤りは、ホモロジーとアナロジーを取り違えることぐらいしかありません。相同性とは、2つの種が互いに似ている性質を持つ祖先から共通の子孫を持つことによって説明できる類似性のことです。厳密には、相同という言葉は文字にのみ適用され、器官には適用されません。

図 3 は、四肢動物の前肢を意図的に選んだもので、前肢の用途が極めて多様であることと、その機能のために進化的に変化しうることを説明しています。これらの機能およびそれぞれの必要条件が異なっても、すべての構成要素は同じ基本計画に基づいて構築されており、骨、筋肉、神経などの同等の要素で構成されています。

その機能が極めて異質であることから、その形態の多様な類似性が、並行適応、言い換えれば相似性によるものである可能性は極めて低いと言えます。比較解剖学者で発生学者のフェルディナンド・ホクシュテッターの弟子として、私は、共通種族による類似と並行適応による類似を区別する方法論を徹底的に教わりました。実は、この区別をすることが、比較進化学者の日常業務の大きな部分を占めているのです。ここで、この手順が、私自身、科学への最も重要な貢献だと考えている発見につながったことを述べておくべきかもしれません。

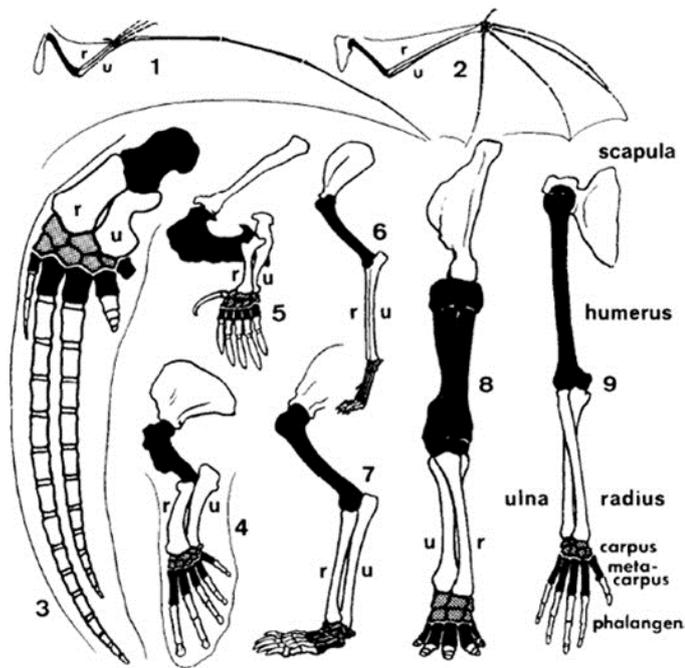


図3. 脊椎動物の前肢

1. ジュラ紀の飛翔爬虫類 2. コウモリ 3. クジラ
 4. アシカ 5. もぐら 6. 犬 7. クマ 8. ゾウ 9. 人間
- 上腕骨と中手骨は黒色、手根骨は灰色。上腕骨と中手骨は黒く、手根骨は灰色に着色されている

動物の行動を知り、系統的な比較方法を学んだ私は、まさに同じ比較方法、相似と相同の概念が、形態学と同じように行動の特徴にも適用できるということを発見しないわけにはいきませんでした。この発見は、チャールズ・オーティス・ホイットマンとオスカー・ハインロートの著作に暗黙のうちに含まれているもので、私が主張できるのは、その明示的な定式化とその遠大な推論の実現だけです。

私のライフワークの大部分は、行動の系統を追跡し、相同性および並行進化の影響を切り離すことにあります。行動パターンには遺伝性があり、種特異的で、相同性を持ちうるという事実を完全に認識することは、特定の学派の抵抗によって妨げられました。しかし、ある特定の学派からの抵抗により、相同化が可能であるという事実の完全な認識が妨げられ、私の主張を伝えるためには、ガンカモ科 (Anatidae) における相同な運動パターンに関する大規模な論文が必要でした。

5. 文化的ホモロジー

人類文化の発展において、歴史的に生み出された類似性

と並行進化による類似性、つまりホモロジーとアナロジーの相互作用は、種の系統学と非常によく似ており、同じ問題を抱えていることに、私はずっと後になって気がつきました。この点については、後で触れることにして、ここでは、文化的相同性の存在を説明したいと思います。

図4は、本来、喉と胸を守るために作られた中世の鎧が、機能の変化により、次第にステータスシンボルに変わっていく文化的変化を示しています。オットー・ケーニツヒは、その著書『文化人類学』の中で、「相同」という形容詞が正当に適用できるような、歴史的に生じたキャラクターの持続的な類似性の例を、他にも数多く紹介しています。

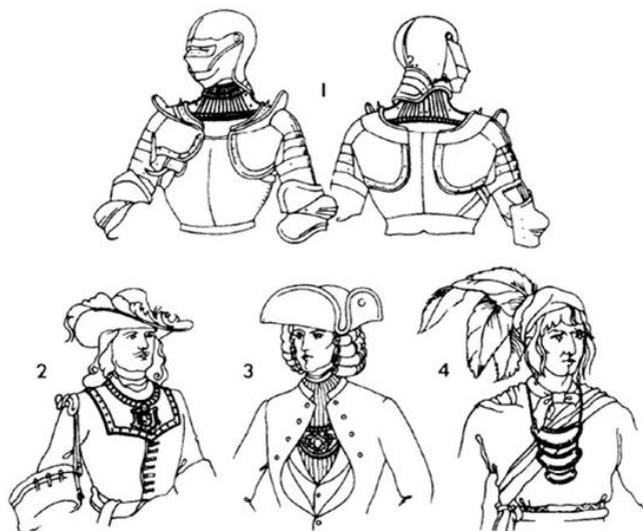


図4. 中世の鎧の佩楯に見られる機能の変化
将校のステータスシンボルとなる

伝統的な衣服、特に軍服は、その歴史的変化の中で儀式化、象徴化が大きな役割を果たしており、歴史的に保持されてきた類似性が現れても、さほど不思議ではないかもしれません。しかし、象徴主義や儀式化、感傷的な保守主義とは無縁と思われる人間文化の一部、すなわち技術においてさえ、機能とは無関係に、いや、明らかに反抗的に歴史的特徴を保持することが観察されるのは驚くべきことです。

図5は、鉄道車両の発展過程を示したものです。馬車の祖先的な形態は、列車全体に走行板を設置する必要があり、車掌はその上に乗って、天候の悪化や転落の危険にさらされながら、コンパートメントからコンパートメントへと移動しなければならないなど、大変な困難を伴うにもかかわらず、頑固に存続しています。車内に縦方向の通路を

作するという解決策は、あまりにも明白で、都合に反して歴史的特徴を保存しようとする要因が発揮する驚くべき力を証明するものとなっています。

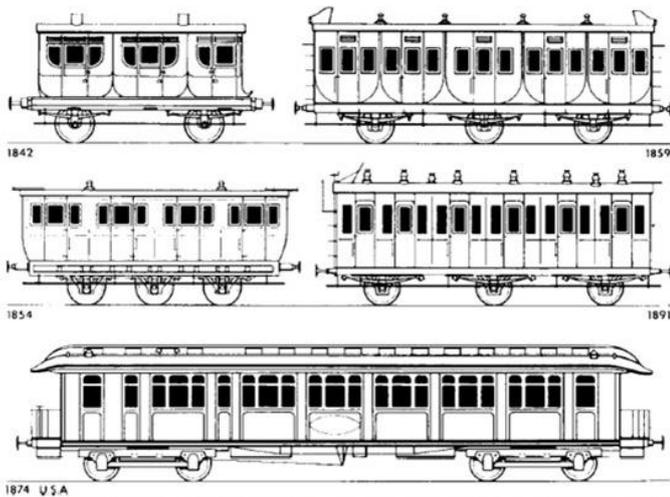


図5 技術製品の相同性

馬車の祖先是、技術的な進歩に反して、鉄道車両に根強く残っている

このような文化的ホモロジーの存在は、理論的に非常に重要です。なぜなら、ある世代から次の世代への文化的情報の継承において、合理的な考慮とはまったく独立したプロセスが働いていることを証明するからです。また、多くの点で、遺伝的な継承における不変性を維持する要因と機能的に類似しています。

ここで、行動の研究における類比の価値についてお話ししましょう。私たちは生命論者ではないですが、定期的に観察できる行動パターンで、同じように規則正しく、生存価値を達成するものは、その特定の機能のために種によって進化した感覚・神経メカニズムの機能であると考えます。そして、そのような構造が複雑であればあるほど、私たちがすでに知っているように、全く関係のない2つの生命体が、偶然にも、非常に多くの独立した特性において互いに類似した行動パターンを進化させたという可能性は低くなるのです。

2つの複雑な行動パターンが、無関係な種で独立して進化しながらも、多くの決定的な類似性を生み出すという顕著な例は、人間とガチョウが恋に落ちるときと嫉妬するときの行動で示されます。私はこれまで何度も、鳥や人間の行動を詳細に説明する際に、無批判な擬人化だと非難されてきました。心理学者たちは、動物について話すときに、

恋に落ちる、結婚する、嫉妬するなどの言葉を使うのは誤解を招くと抗議します。このような純粋に機能的な概念の使用を正当化するために、話を進めることにします。

無関係な2つの種の複雑な行動パターンが、これほど多くの独立した点で、互いに類似していることはありえないということを正しく評価するためには、その根底にある生理学的組織の複雑さを想定しておかなければなりません。ここで議論されている動作パターンを可能な限り単純な方法でシミュレートするためには、人工の電子モデルでさえも最低限の複雑さを持たなければならないということを考えましょう。

ある装置Aは別の装置Bと通信しており、装置Bが第3の装置Cと通信しているかどうかを常にチェックし続け、さらにそれが本当にそうであるとわかったら、その通信を全力で遮断する装置を想像してください。例えば、グレイ・ウォルターの有名な電子亀のように、これらの活動をシミュレートするモデルを作ろうとすると、そのシステムの最小限の複雑さは、単なる目のそれをはるかに超えていることにすぐに気がつくでしょう。この推論から導き出される結論は、重要であると同時にシンプルです。

鳥類と哺乳類の最後の共通祖先は、脳が小さく、複雑な社会行動をとることができない最下層の爬虫類であったため、雁と人間の行動パターンが相同であることはあり得ません。しかし、この例えが教えてくれるのは、これだけなのです。この生存価値がどこにあるのか、ガチョウの観察や実験によって確認することは可能ですが、それはわかりません。このことは、2つの種における嫉妬行動をもたらす生理学的メカニズムについて何も教えてはくれません。

流線型は、サメでは筋肉組織の形状によって、イルカでは厚い脂の層によって、魚雷では溶接された鋼板によって達成されています。同じ意味で、嫉妬は、ガチョウでは遺伝的に固定されたプログラムによって引き起こされるかもしれないし、おそらくそうなのでしょうが、人間では文化的伝統によって決まるのかもしれない。ただし、少なくとも完全にそうだとは思いませんが。このような類推から得られる知識は限定的かもしれませんが、その重要性は大きいでしょう。人間の社会的行動の複雑な相互作用の中には、生存価値を持たないもの、そしてまた決して持たないものがたくさんあります。つまり、ある種の認識可能な行動パターンが、種にとって生存価値を持つ、あるいは少な

くともかつては持っていた、言い換えれば、それが病的でないことを知ることが重要なのです。その行動パターンの生存価値がどこにあるのかを知るチャンスは、実験が可能な動物でそのパターンを見つけることで飛躍的に高まります。私たちがこれらの動物や他の動物に恋すること、友情、個人的な敵意や嫉妬を語るとき、私たちは擬人化の罪を犯していません。これらの用語は、脚、翼、目、その他の身体構造の名称と同様に、機能的に決定された概念です。昆虫やカニの目や足について話したり書いたりするときに、引用符を使う人はいませんし、類似の行動パターンを議論するときにも、引用符を使いません。しかし、このように異なる種類の言葉を使う場合、ある瞬間に使う言葉が機能的な類似性に基づく概念なのか、それとも相同性、例えば共通の植物学的起源に基づく概念なのかをはっきりさせなければなりません。「脚」や「翼」という言葉は、ある場合には第一の種類の概念の意味合いを持ち、別の場合には第二の種類の概念の意味合いを持つことがあります。また、第三の可能性として、生理的な、因果的な同一性の概念を意味する言葉もあります。この3種類の概念は、一致することもあれば、一致しないこともあります。この2つを明確に区別することは、行動について語るとき、特に重要です。

相同な行動パターンは、2人の子孫において祖先の形と機能を維持しながら、生理的に異なるものになりえます。傘のリズミカルな拍動は、多くのヒドロ虫や他のメジナの幼生 (Ephyrae) では、内因性刺激生成によって引き起こされます。しかし、成体のスキヤキムシでは、いわゆる辺縁体のメカニズムによって放出される反射によって引き起こされます。相同な運動パターンは、元の生理学的な原因や外形が保たれていても、機能が全く変化していることがあります。ほとんどのガンカモ類の雌に共通する「煽り」の運動パターンは、威嚇の動作に由来し、雌の威嚇によって示された相手を雄に攻撃させるという主な機能を持ちます。一部の種ではこの機能を完全に失っており、たとえばホオジロガモでは、メスの純粋な求愛行動となっています。近縁の2つの種の相同性のない運動パターンが、機能の変化により、同じ生存価値を持つサービスに押し出されることがあるのです。

アヒルの飛行前動作は、飛行の意思表示である頭と首の突き上げから、ガチョウの対応する信号は、頭の変位揺れ

から導き出されています。「飛行前の動き」というのは、その両方を含む機能的な概念です。

これらの例は、機能的、系統的、生理学的な概念を明確に分けておくことの重要性を示すのに十分です。例えば、IRM (生得的放出機構) という概念のように、機能的に定義されただけの概念を形成するとき、倫理学者たちは「再定義」や生理学的説明の不正な先取りをすることに罪悪感はありません。この機能は、コオロギのように感覚器そのものによって、あるいはカエルのように網膜の複雑な組織によって、あるいは中枢神経系内の最高かつ最も複雑なプロセスによって行われるかもしれないことを、彼らは実際、深く認識しているのです。

既知の相似機能から生理学的メカニズムの存在を推測する

類推することは、別の意味でも重要な知識源となります。例えば、呼吸、食物摂取、排泄、伝播などの機能は、どんな生物でも何らかの形で行っているはずだと確実に仮定できるのです。したがって、未知の生命システムを調査する際には、必須であることが分かっている機能を司る器官を探ることが正当化されるのです。例えば、皮膚呼吸しかない小型のサンショウウオの呼吸器など、意外と見逃しているものがあるのです。人間の文化は生きたシステムです。最高レベルの統合でありながら、その継続は、先に述べたすべての不可欠な機能に依存しています。この必要な機能のうち、現在の文化では不十分なものがあるのではないかと、この思いが湧いてきます。人間の文化は、地球全体を包み込み、満たした後、自らの排泄物によって殺され、尿毒症に似た病気で死ぬ危険性があるのです。人類は、ある種の惑星の腎臓を発明することを余儀なくされるでしょう。そうでなければ、自らの老廃物で死んでしまうでしょう。

その他にも、バクテリアから文化に至るまで、あらゆる生命体の生存に同様に不可欠な機能があります。これらのシステムのいずれにおいても、適応は、すでに述べたようなプロセスによって達成されたのであり、このプロセスは、遺伝子の変化と自然淘汰によって情報を獲得し、ゲノム中の鎖状分子のコードに知識を保存することにかかっています。この保存は、情報の保存、知識の保存と同様に、構造の形成によって達成されます。

小さな二重らせんだけでなく、人間の脳のプログラミン

グでも、文章でも、その他の「記憶の銀行」でも、知識は構造で敷き詰められます。構造物にとって不可欠な支持・保持機能は、常に「硬直化」、つまりある種の自由度の犠牲によって賄われなければならないのです。例えば、ミミズは体のどの部分でも曲げることができますが、私たちは関節のあるところしか手足を曲げることができず、また、私たちはまっすぐ立つことができますが、ミミズはそうできません。

生命システムの適応は、すべて構造に基づく知識に基づいています。構造とは、適応の動的プロセスとは対照的に、静的な適応を意味します。したがって、新しい適応は、無条件にいくつかの構造の解体を前提とします。新しい情報を得るということは、それまで最終的なものと思われていたある種の知識を崩壊させることを不可避的に要求します。この2つの拮抗する機能のダイナミズムは、すべての生命システムに普遍的に共通するものです。常に、一方では必要な不変性の程度を維持する因子と、他方では強固な構造を破壊し、それによって、すべてのさらなる情報獲得の前提条件である可変性の程度を作り出す傾向のある因子との間で、調和のとれた均衡が維持されなければなりません。このことは、あらゆる情報のさらなる獲得、言い換えれば、あらゆる新しい適応の前提条件となります。このことは、人間の文化だけでなく、バクテリア、植物、動物など、個体の寿命を超える生命システムにも言えることです。したがって、構造の保存と解体の調和のとれた拮抗関係において、常に変化する環境に適応した文化を維持するという課題を達成するメカニズムを探求することは正当なことです。

私は、最新刊『Die Rückseite des Spiegels』（『鏡の背面 谷口茂 訳 思索社』として出版されています）において、この2つの拮抗するメカニズムを人間の文化において実証しようとしてしました。必要な不変性の保持は、不思議なことに遺伝を思わせる手順で実現されます。新しいヌクレオチドが二重らせんの古い半分に沿って配列され、そのコピーが作られるのと同じように、文化の不変的な構造は、若い世代が古い世代の持っていた文化的知識をコピーするプロセスによって、世代から世代へと受け継がれます。単なる模倣、父親的存在への尊敬、同化、習慣の強要、古い儀式化された習慣への愛着、そして何よりも、「魔術的思考」と迷信の保守性（これは、鉄道車両の製造にさえ影響を与えていることが分かる）が、文化伝統を継承するために必

要な不変性を与えるのに寄与しているのです。このような不変性保持のメカニズムに反して、人間には好奇心や自由な発想への衝動があり、それは老化によって止められるまで続く人もいます。しかし、思春期は一般的に、伝統に反抗し、伝統的な知識の知恵を疑い、新たな理想を求める傾向がある時期でもあります。数年前に読んだ論文である「事実の世界における価値の位置づけ」というノーベル賞のシンポジウムでは、拮抗するメカニズムのある種の誤作動と、こうした混乱から生じる世代間の敵意の危険性について分析しようとしてしました。保守主義が「良い」か「悪い」か、あるいは若者の反抗が「良い」か「悪い」かという質問は、例えば甲状腺の内分泌機能が「良い」か「悪い」かという質問と同じように無意味なものだと、私は聴衆を説得しようとしてしました。このような機能は、過剰でも不足でも病気の原因となります。甲状腺機能が過剰になるとバセド病になり、不足すると粘液水腫になります。保守性が過剰になると、長くは生きられない生きた化石が生まれ、可変性が過剰になると、全く生きられない怪物が出現します。一方では保守的な "エスタブリッシュメント" の代表者たちが、他方では反抗的な若者たちが、ある種の敵意を抱いており、両者の努力は文化の存続に等しく必要であるという事実を、それぞれの敵対者が認識するのは困難です。この敵意が実際の憎しみにエスカレートすると、敵対者は通常的交流をやめ、互いを異なるものとして扱い始めます。実際、彼らは部族間の戦争に近い活動に没頭し始めます。これは、私たちの文化にとって、伝統を完全に破壊することになりかねない大きな危険性をはらんでいます。

以上が、1973年12月12日にストックホルムのカロリンスカ病院でコンラート・ローレンツが行ったノーベル賞講演の内容です。

ティンバーゲンは動物行動学の研究手法を人間行動の解釈にも応用出来ることを、フリッシュは動物個体間の情報伝達機構を解明するための巧妙な創意工夫を、そしてローレンツはホモロジーとアナロジーの行動学上の見極めの考え方が人類の文化的知識の継承の崩壊にもつながるとした警鐘を、それぞれ提起しました。特に、ローレンツの警鐘は現在世界各地で起きている紛争にも関連していると思われる。

この3人のノーベル賞受賞者とほぼ同時代を生きた英国

の海洋生物学者にアリストター・ハーディ卿がいます。彼はオックスフォード大学に宗教体験研究部を設立し、その後ティンバーゲンを英国に招聘しました。この経験は、動物行動学を人間へ適用したいと考えていたティンバーゲンを刺激したようです。また、ハーディは人類による神の存在意識と生物進化を関連づけることを目的として“The Biology of God”を著し、その著述の中で彼らの業績を多数引用しています。特に本稿で紹介したローレンツの講演内容や著述は、ハーディの書にも散見でき、自然科学者の思考の到達点の一つとしての”西洋の宗教“が存在していたことが想像できます。その後、人間行動にも言及したティンバーゲンやローレンツの主張に異を唱える人も現れましたが、彼らの業績の偉大さを否定する者はいないでしょう。

おわりに

動物行動学分野のノーベル賞受賞者講演内容を紹介しようと思立ちましたのは、わたしが大学に入学して専門科目を学び始めた頃に初めてこの学問に接し、それを切っ掛けに魚群行動学研究に携わることになったというのが理由です。そして、それからちょうど半世紀が経過しました。まさに行動学が最も注目された時代にこの学問に出会ったこととなります。この道にわたしを誘っていただきました東京水産大学名誉教授 故井上實先生には公私ともにたくさんのお力添えを頂戴しました。この場をお借りして昨年13回忌を迎えられた恩師に感謝の誠を捧げます。また、本文章掲載の機会を賜りました一般社団法人 海洋水産システム協会に御礼申し上げます。