

## 遺伝―環境相互作用と環境感受性

梅 本 洋

人間形成や教育について考えるにあたって、子どもが親から遺伝によつて受け継いだ才能や資質あるいは性向などは決して無視しない要因である。これが一般に広く受けいれられている認識であることは、「梅檀は双葉より芳し」とか「蛙の子は蛙」といった俗諺からも窺うことができる。しかし、個々の人間のあり方がすべて遺伝的要因のみによつて決定されるとは考えられない。古くから「氏より育ち」あるいは「朱に交われば赤くなる」などともいわれているように、どのような環境のもとで育つてゆくかによつて人間のあり方が多かれ少なかれ左右されることは否定しがたい。

そのようなわけで、人間形成や教育との関連においては遺伝と環境のいずれもが重要な要因であると考えるのが通例である。そして、そうした文脈においてしばしば言及されるものとして遺伝と環境の相互作用を挙げることができる。しかし、遺伝と環境の相互作用とはいったいどのような作用なのであろうか。いかなる遺伝的要因がいかなる環境的要因と作用し、どのような結果が生じるというので

あろうか。本稿ではこのような問題にアプローチするために、環境的要因が及ぼす諸々の作用に対する、遺伝的に規定された感受性に着目することにした。まず第一節では、全く同様な環境に生まれ育つても、個々人が備えている遺伝的要因の相違によつて環境の作用がもたらす結果が大きく異なってくるという観点から遺伝―環境相互作用について検討する。続く第二節では、環境が及ぼす諸々の作用に対する個々人の感受性を規定する、神経伝達物質にかかわるいくつかの遺伝子とその多型をとりあげる。さらに最後の第三節では、環境が及ぼす作用に対する感受性に、遺伝的要因に根ざした個人差があることによつて遺伝―環境相互作用のあり方が個々人の間で大きく異なってくることの進化的な背景に触れることにしたい。

## 一 環境の作用に対する感受性を規定する

### 遺伝的要因

冒頭にも記したように、人間形成や教育について考察するに際しては、遺伝的要因と環境的要因のいずれもが重要である。そのことと関連して「遺伝と環境の相互作用」という用語がもちだされる場合、それは遺伝的要因と環境的要因がいずれも重要であるという論点をことさらに明示し強調するための単なるレトリックであるに過ぎないことが多いように見受けられる。人間の心理特性と精神疾患との関連において行われてきた遺伝・環境相互作用に関する諸研究をレビューした論文のなかでディックは「素人の用語法では遺伝・環境相互作用という語句は遺伝子と環境が両方とも重要だということの意味するためにしばしば用いられる」(Dick, p.385)と指摘しているが、この指摘は遺伝・環境相互作用という用語の通俗的な使われ方やこの用語の意味内容についての通俗的な認識の実態をよくとらえているように思われる。

それではそうした「素人の用語法」を超えた水準ではこの遺伝・環境相互作用という用語はどのような意味で使用されているのだろうか。単に遺伝と環境は両方とも重要であるということを示すにとどまらないのであれば、両者の加算的效果を大きく上回るいわば乗算的效果が特定の遺伝的要因と特定の環境的要因とが作用しあう

場合に限って生ずるといった意味あいでの使用が、さしあたってまず考えられるであろう。そこで次に遺伝・環境相互作用をこのような意味あいでも論じている研究の一例を挙げる。それはディ・ラーラとゴッテスマンが引き合いにだしている研究で、養子に出された男性が成人後に犯罪を犯すに至ったケースと犯罪とは無縁であったケースについて比較検討を行うために養子となった男性たちの遺伝的要因と環境的要因に着目した研究である。前世紀後半に行われたこの研究では、実親に犯罪歴があるか否かが男性養子の遺伝的要因の指標とされており、また、養家に犯罪歴のある者が含まれているか否かが男性養子の環境的要因の指標とされている。犯罪傾向は遺伝によって規定される面があるとともに、身近な生活環境のなかには犯罪歴のある人間がいれば男性養子の虞犯性が高まるであろうという大まかな想定がなされていることが容易に見てとれるが、この研究によつて顕著な事実が見出されたのであった。遺伝的な犯罪傾向もなく養家の環境も犯罪とは無縁である男性養子が成人後に犯罪を犯した率は3%弱であるのに対して、当人に遺伝的な犯罪傾向はないが養家の環境に犯罪歴のある人間が含まれている場合には男性養子の犯罪率は約2倍となり7%弱に高まったというが、目を引くのは次の点である。当人に遺伝的な犯罪傾向があるが養家の環境は犯罪とは無縁である場合、男性養子の犯罪率は約4倍の12%強に高まり、さらに当人に遺伝的な犯罪傾向があるのみならず養家の環境も犯罪歴のある人間を含んでいる場合には、男性養子の犯罪率は実に

約14倍にも跳ね上がって40%に達したという(DILALLA & GOTTESMAN, p.126)。特定の遺伝的要因と特定の環境的要因が組み合わされた場合にのみ顕著な結果が生じたわけで、ディ・ラーラとゴッテスマンは「これは、遺伝の影響と環境の影響双方の乗算的なすなわち真に相互作用的な効果を示している」(ibid.)と述べている。

しかし、このように単なる加算的な効果ではなく乗算的な効果に着目するといっただけでは、遺伝×環境相互作用について考察するにあたってまだ単に量的な次元に留まっているといわねばならないであろう。単に量的な次元を超えていけば質的な次元において遺伝×環境相互作用にアプローチすることが重要である。このような文脈において特に注目されるのは、同一の環境が及ぼす作用に対する感受性に少なからぬ個人差が認められ、しかもその感受性のあり方が遺伝的要因によって相当程度規定されると主張する見地である。

ラッターとシルバークはそのような見地を定式化して「概念として、遺伝×環境相互作用とは特定の環境的特徴に対する感受性には遺伝の影響を受ける個人差があるということの意味する」(RUTTER & SILBERG, p.463)と述べている。また、プルースは環境が及ぼす作用に対する感受性を「環境感受性 (environmental sensitivity)」と呼んで「遺伝×環境相互作用に関する多くの研究が、環境感受性の相違は個人間の遺伝的相違と結びついていることを示している」(PLUESS, p.140)と主張している。

遺伝的要因によって規定される環境感受性の個人差にこれまで一

#### 遺伝×環境相互作用と環境感受性

貫してもっとも注意を払ってきた研究分野は、精神疾患を対象とする研究分野ではないかと思われる。一般に精神疾患の研究においては、もともと素因を有している人がストレスの強い環境に曝されることによって発症するという思考の枠組が伝統的に強力に支配してきたからである。この枠組において素因とは基本的に遺伝的なものであり発症のリスク要因であるが、強いストレス(第2のリスク要因)に曝されない限り素因だけでは決して発症には至らないし、素因がなければ強いストレスに曝されてもやはり発症には至らない。まさに素因(遺伝的要因)と強いストレス(環境的要因)が相互作用したときに限って(2つのリスク要因が重複したときに限って)、発症という顕著な結果が生ずるわけである。

以上のような精神疾患研究における思考の枠組は「素因×ストレス (diathesis:stress)」説あるいは「二重リスク (dual-risk)」説と呼ばれているが、ベルスキーとプルースによればまさにこの素因×ストレス説＝二重リスク説こそが「遺伝×環境相互作用の研究を：直接方向づけたわけではないにしても多分に特徴づけてきたのである」(BELKLY & PLUESS, 2009, p.902)。それによって素因×ストレス説は斯界における遺伝×環境相互作用に関する認識を深めることに少なからず寄与したのであるが、近年に至って、この素因×ストレス説の枠組が実は環境感受性のあり方を正確に把握して遺伝×環境相互作用の実態に迫ることをむしろ妨げているのではないかという批判的見解が提示されるようになった。これによって、遺伝×環境

相互作用に関する研究は新たな段階にはいることになったといえるであろう。

それでは、素因→ストレス説のいかなる点が批判されているのであろうか。それは、端的にいえばその一面性や偏りにほかならない。これについてベルスキーとブルースは、素因→ストレス説が「一部の人々〔すなわち遺伝的な素因を有している人々〕を、問題を伴う結果〔すなわち発症〕との関連においてただ単に逆境〔すなわち強いストレス〕に対しほかの人よりも脆弱な人々と見る」(BELKHY & PLUSS, 2009, p.902)にとどまっている点に注意を促している。素因→ストレス説の枠組によって素因保有者に対する見方がこのように制限されてしまうと、遺伝→環境相互作用の研究において特定の遺伝的要因(素因)が相互作用する環境としてとりあげられるのは強いストレスを伴う逆境におのずと限定されてしまうことになる。その結果、ベルスキーとブルースがいうように、「伝統的な二重リスク/素因→ストレスの枠組」は、素因保有者に固有に見出される、逆境とは全く対照的なごく恵まれた環境の「支援性に富む諸条件に對する特徴的な反応性に関しては何一つ触れることがないのである」(BELKHY & PLUSS, 2009, p.887)。

素因→ストレス説に依拠した研究が元来精神疾患の発症機序の解明を期して遺伝→環境相互作用にアプローチするものであることを考えれば、発症とは結びつかないごく好適な肯定的環境がはじめから視野の外に置かれて一顧だにされないのは無理からぬことかもし

れない。素因→ストレス説の枠組は、遺伝→環境相互作用との関連において、強いストレスを伴う逆境に着目するほか、逆境と対比すべき環境としては、強いストレスを伴わないいわばごく普通の環境をとりあげること以上は求めないからである。しかし、ニルソンらが指摘するように「肯定的な環境要因とは逆境の不在と同等ではないのである」(NILSON et al., p.8)。この点に注目すれば、遺伝的に素因を有している人の生活環境としては、①強いストレスを伴う否定的環境(逆境)、②強いストレスを伴わないいわばごく普通の環境、③大変恵まれた好適な肯定的環境という3種類のものが区別されねばならないことになる。素因→ストレス説の枠組を前提とした、遺伝→環境相互作用に関する従来型の研究は、このうちもつばら①と②をとりあげるのみで、③をとりあげる視点を欠いていたというわけである。遺伝的素因と①との相互作用は発症を結果するが、②との相互作用では発症を結果しない。もしも③との相互作用でもただ単に発症しないというだけで、②との相互作用と何ら結果が変わらないのであれば、ニルソンらの右の指摘は無意味なものとして退けられよう。ところが、遺伝→環境相互作用に関する近年の一群の研究の結果、遺伝的素因と③との相互作用がもたらす結果は、①との相互作用や②との相互作用がもたらす結果とは大きく異なることがわかってきたのである。これは、遺伝→環境相互作用にアプローチするうえで、素因→ストレス説には死角ないしは盲点があったことを意味している。

この文脈において注目されるのは、上述した環境感受性の概念である。環境が及ぼす諸々の作用をどの程度敏感に受容してその影響を被るかには、実のところ大きな個人差があり、かなり有害な否定的環境に置かれていても当人の環境感受性がごく低ければ環境の作用からさほど深刻な形で影響を被ることもない。そのように環境感受性が低い人は、逆にきわめて恵まれた肯定的環境のもとで生育していった場合にも環境の作用からそれほど大きな利益を享受することがない。(だからといって、環境感受性の低い人の場合は否定的環境を是正する必要も肯定的環境を用意する必要もないなどと主張するのは大きな誤りであるが、ここではその論点にはたちいらない。)

それでは、逆に環境感受性が非常に高い人の場合にはどうなるであろうか。環境感受性の非常に高い人がごく劣悪な否定的環境に置かれれば、その環境感受性はまさに素因「ストレス説のいうリスク要因となるわけで、精神疾患を発症するといった結果が生ずる恐れが大きい。しかし、逆にその人がきわめて恵まれた肯定的環境に置かれれば、環境感受性の低い人よりもはるかに大きな利益を環境の作用から引き出すことができるのであり、人間的に充実した成長を遂げて社会に大いに貢献することも期待できるのである。これは素因「ストレス説ではとらえがたい事象であるが、教育や人間形成との関連で遺伝「環境相互作用を考える際には非常に重要な意味をもつ事象である。マサリクらが主張するように「苛酷な環境のもとで

#### 遺伝「環境相互作用と環境感受性

発達上悲惨な結果に陥る遺伝的「リスク」を抱えているというレッテルを張られた人たちは、肯定的環境に置かれれば発達上最善の結果を手にする人たちと同一の人たちであるかもしれないのである」(MASARIK et al., p.358)。

以上のように環境感受性に着目して遺伝「環境相互作用のあり方が検討されるようになると、特に注目されるのは環境感受性が非常に高い人々である。ベルスキーらは「肯定的な環境経験に対しても否定的な環境経験に対しても他の人々より反応性が強い」(BELSKY et al., p.752) これらの人々は「肯定的な環境条件に対しても否定的な環境条件に対しても：「より良きにつけ、そしてまたより悪しきにつけ」という形で反応性を示す」(BELSKY et al., p.747) ことを強調している。素因「ストレス説の枠組では、これらの人々は有害な環境の作用に対し「より悪しきにつけ」反応する面のみに焦点があらえられるため、その高い環境感受性をもつばらリスク要因としてとらえられてしまう。しかし、リスク要因であるということは高い環境感受性の一面であるにすぎない。「より悪しきにつけ」の面だけではなく、環境感受性の高い人が肯定的な環境の作用に対しても敏感に反応する「より良きにつけ」の面をも包括することを明示し強調するために、「特徴的感性性 (differential susceptibility)」という用語が使用されるようになっていく。

特徴的感性性説は、遺伝「環境相互作用の研究に新たな次元を開くものである。これに関してここでは、環境感受性のあり方につい

ての類型区分に若干触れることにしたい。特徴的感応性説に依拠する、環境感受性のごく単純な類型区分としては、人々を肯定的環境にも否定的環境にも敏感に反応するタイプとみずけにもさして敏感に反応しないタイプとの2つに区分するやり方がまず挙げられる。

いかにも単純な類型区分ではあるが、遺伝環境相互作用のあり方に見られる複雑な様相をとらえるうえでそれが果たす役割は決して小さなものではない。とはいえ、環境感受性について近年リオネッティらが「多様なサンプルを通じて得られた結果は、2つの群というより3つの群があることを一貫して示した」(LIONETTI et al. p2)と述べているように、敏感型と非敏感型に加えて中間型への論及も見られることは興味深い。成人902名から成るサンプルに対してリオネッティらが行った分析によれば「一般人口の中には2つというより3つの感受性群が存在しており、頻度分布は低感受性群が約30%、中感受性群が約40%、高感受性群が約30%である」(LIONETTI et al. p6)。

さらに環境感受性に関しては、程度よりもその様態に即して類型を設定することもできる。次にその一例を挙げる。肯定的環境にも否定的環境にも敏感に反応するタイプと區別して、プルスとベルスキーは肯定的環境に対してのみ敏感に反応し否定的環境にはさして反応しないタイプをとりあげて、これを「有利な感受性(vantage sensitivity)」と呼んでいる。プルスとベルスキーによれば、この感受性を備えていると思われるのは「たとえば、質の高い教育か

ら並はずれて利益を引きだすような高度に知的な子ども」(PLUSS & BELSKY, 2013, p904)であって、他の生徒に比べ「そのような生徒が質の悪い学校教育から一層ひどい悪影響を被ると想定すべき理論的根拠も経験的根拠もないのである」(Ibid.)。プルスとベルスキーは触れていないが、こうした環境感受性とは正反対の環境感受性、すなわち否定的環境に対してのみ敏感に反応するタイプも見られるのかもしれない。

## 二 神経伝達物質にかかわるいくつかの 遺伝子とその多型

遺伝環境相互作用に関する研究においては、遺伝的要因の作用と環境的要因の作用をきちんと分離したうえで両者の相互作用を調べなければならぬ。そのためには両者についてのデータを統制する必要があり、その統制が可能となる研究対象として、遺伝的要因が互いに全く同一である一卵性双生児や養親とは血縁関係のない(したがって親子間の遺伝的つながりがない)養子などが昔から重視されてきた。しかし、これら双生児や養子を研究対象として重視する伝統的な行動遺伝学的研究は、モフィットが指摘するように「何ら特定の遺伝子とかかわるものではなかった」(MOPFIT, p545)。すでにヒトゲノムが解読された今日では、遺伝環境相互作用に関する先端的な研究は、特定の遺伝子座に位置する特定の遺伝子に分

子レベルで焦点をあてつつ行われるようになってきており、右のモ  
フィットの指摘はもっぱら双生児法や養子法に依拠する旧来の研究  
の限界をいいあてている。分子レベルで特定の遺伝子に着目する新  
しい今日的な方法論との関連において、プルスとベルスキーは前  
節でとりあげた特徴的感性説について次のような注目すべき見解  
を提示している。

特定の遺伝子変異が否定的な環境作用に対しても肯定的な環境  
作用に対しても感性性を亢進させるという証拠が多くの遺伝子  
環境相互作用に関する研究から得られているが、この証拠は特  
徴的感性性が（それゆえ発達上の柔軟性が）遺伝子型によって  
強気に影響されているのではないかという予見を提起するもの  
である。（PLUSS & BELSKY, 2011, p.34）

それでは、特徴的感性性をはじめとして環境感受性のさまざまなあ  
り方を規定する遺伝子として具体的にどのような遺伝子がとりあげ  
られて遺伝子環境相互作用の研究が行われているのであろうか。

人間を対象として分子レベルで特定の遺伝子に焦点をあてて行わ  
れた、遺伝子環境相互作用に関する世界初の本格的な研究が発表さ  
れたのは今世紀にはいって間もなくの2002年のことであった。  
その2002年から2015年1月までに発表された、この種の研  
究を報告した論文315篇を分析したレイトンらによれば、それら  
の研究論文でとりあげられている遺伝子は34種類にも及んでいる。  
これら34種類の遺伝子のなかには、多くの研究者によって盛んにと

#### 遺伝子環境相互作用と環境感受性

りあげられている遺伝子がいくつかある一方で、めったにとりあげ  
られない遺伝子もかなり多い。このうちとりあげられる頻度が他を  
引き離して圧倒的に高いのは、セロトニントランススポーターをコー  
ドしている遺伝子のプロモーター領域5-HTTLPRの多型で、  
レイトンらは「遺伝子環境相互作用に関する研究の総数の約半数  
（51・4%、162篇の論文）が5-HTTLPRの多型に焦点をあ  
てて」（LEIGHTON et al., p.3）いると指摘している。1篇の論文が複  
数の遺伝子をとりにあげている場合も多いことを考慮しても、この  
51・4%は瞠目すべき数字である。5-HTTLPRに次いで頻繁  
にとりあげられているのは、脳由来神経栄養因子と呼ばれる蛋白質  
をコードしている遺伝子BDNF（13・9%、44篇の論文）であり、  
第3位はドーパミンレセプターDRD4をコードしている遺伝子  
DRD4（11・4%、36篇の論文）、ならびに神経伝達物質の分解  
酵素モノアミンオキシダーゼAをコードしている遺伝子MAOA  
（同前）、第5位はオキシトシンレセプターをコードしている遺伝子  
OXTR（6・0%、19篇の論文）、第6位はカテコールOメチ  
ルトランスフェラーゼという酵素をコードしている遺伝子COMT  
（5・4%、17篇の論文）、第7位はセロトニンレセプターをコード  
している遺伝子5-HTT 1A・1B・2A・2C・3A（4・7%、  
15篇の論文）、第8位はドーパミンレセプターDRD4をコードしてい  
る遺伝子DRD4（4・1%、13篇の論文）、第9位はコルチコト  
ロピン放出ホルモンレセプター1をコードしている遺伝子

CRHRI (3・8%、9篇の論文)である (LEIGHTON et al. pp.34)。これら「上位の」遺伝子を見ると、第1位の5-HTTLPRをはじめ多くが神経伝達物質にかかわる遺伝子である。さまざまな神経伝達物質とその各種レセプターやトランスポーターあるいは分解酵素は、脳の機能の形態を規定して我々の心の働きや行動傾向に深く密接に関与しているが、それらをコードしている遺伝子には多型とって複数の型が区別され人によって型が異なることが知られている。これらの遺伝子の型が異なれば、結果として神経伝達物質の産出や代謝や働きが異なってくるので、その帰結は心の働きや行動傾向にも及び環境感受性のあり方をも強く左右すると考えられる。

神経伝達物質にかかわる特定の遺伝子に着目するこれら近年の遺伝環境相互作用に関する研究においても、斯界の伝統を踏まえるかのように遺伝環境相互作用の結果については大半が鬱病などの精神疾患あるいは青年期の犯罪や依存症などの問題行動がとりあげられている (LEIGHTON et al. p.4)。またこれらの研究が対象としている環境要因に関してレイトンは「315篇の論文の95・9% (302篇の論文) が否定的環境をとりあげているのに、わずかに22・2% (315篇中70篇の論文) しか肯定的事象との相互作用に焦点をあてていない」 (LEIGHTON et al. p.5) と述べているが、これは前節で触れた素因ストレス説の影響によるものであると考えられる。

以下本節では、神経伝達物質にかかわる遺伝子として、セロトニントランスポーターの遺伝子、ドーパミンレセプターD4の遺伝子、モノアミンオキシダーゼAの遺伝子をとりあげ、環境との相互作用について少しばかり書き記すことにしたい。

上述したようにセロトニントランスポーターに関連する遺伝子5-HTTLPRはこの方面の研究でもっとも注目を集めている遺伝子であるが、この遺伝子にはss型、sl型、ll型の3つの型が区別され、どの型を保有しているかは遺伝によって決まり人によって異なる。これら3つの型のうちss型とsl型は、素因ストレス説によればリスク要因にほかならないのであるが、前節でとりあげた特徴的感性説の立場からブルースらはこうした素因ストレス説の見方を退けている。ss型やsl型の保持者は「それ以外の人に比べて逆境的環境の否定的影響に屈しやすいだけではないのであって、さらにまた肯定的支援的環境からはほかの人よりも利益を引きだしやす」 (PLUSS et al. p.50) ことを示す複数の研究が発表されているからである。したがってss型とsl型の5-HTTLPRは「おそらく「脆弱性遺伝子」というより「柔軟性遺伝子」として概念化するほうがよいのではないか」 (Ibid.) とブルースらは主張している。

この「柔軟性遺伝子」とは特徴的感性の遺伝子のことであるのはいうまでもないが、18歳以下の子どもないし若者を対象にした5-HTTLPRと環境との相互作用に関する分析を含んだ30篇の研究論文 (2004年から2012年にかけて発表されたもので研究

対象となった子ども・若者は総数9361名)についてメタ分析を行った結果、ファン・イジェンドールン、ベルスキー、バーカーマンスクラーネンバーグは「コーカソイドの子どもが80%超を占めているサンプルにおいては、II型の保持者に比べてss型とsl型の保持者は特徴的感性に合致して、環境の影響に対しより良きにつけ、そしてまたより悪しきにつけ開かれている」(VAN IJENDOORN, BELSKY & BAKERMANS-KRANENBURG, p.4) ことが統計的に有意であるという事実を確認している。「コーカソイドの子どもが80%超を占めているサンプルにおいては」という限定は、5-HTTLPRの遺伝子型と環境感受性との結びつきに人種差が見られる可能性を示唆している。

また、5-HTTLPRと相互作用する環境に関しては、出生以前の母胎内環境も扱われているのは興味深い。オランダの大規模なサンプル(1513名)を対象とした研究では、母胎内環境の指標として妊娠20週時における母親側の不安感がとりあげられ、遺伝環境相互作用の結果としては乳児における生後6ヶ月時の否定的情動性がとりあげられている。プルースらによれば「5-HTTLPRと出生前の母親の不安感との相互作用は有意であった」(PLUSS et al. p.522)。II型の乳児との対比においてss型とsl型の乳児は生前に母親の不安感が強いと生後に否定的な情動性を示す傾向が見られるという。

ドーパミンは一般にもその名称がかなり知られている神経伝達物

#### 遺伝環境相互作用と環境感受性

質である。5-HTTLPRほどとりあげられる頻度は高くはないが、ドーパミン関連の遺伝子(DRD4, DAT, DRD2)も遺伝環境相互作用の研究においてかなり注目を集めている。バーカーマンスクラーネンバーグとファン・イジェンドールンによれば、脳の「ドーパミン作動系は注意と動機づけならびに報酬のメカニズムに関与している」(BAKERMANS-KRANENBURG & VAN IJENDOORN, p.48)と考えられており、ドーパミン関連の遺伝子の型によっては所与の環境との相互作用次第で行動面での問題が生じたりする。これに関してライトらは、環境要因として母親の冷淡で拒絶的な育児態度に着目している。母親から同じように冷淡で拒絶的な態度で育てられても、実際のところ子どもたちは皆同じ結果を示すようになるわけではなく、自制を欠いて周囲と衝突したり課業に支障をきたしたりしがちになる子どもが見られる一方で、決してそのようなならない子どもも見られる。このような違いが認められる背景には、神経伝達物質に関連する遺伝子の型の相違があるのではないかというのがライトらの問題意識である。ライトらはアメリカの12歳から18歳の子どもや若者1494名(女子が53%で男子が47%、コーカソイドが78%でニグロイドが22%)を対象に5種類の遺伝子(DAT1, DRD2, DRD4, 5-HTT, MAOA)の型と各自の行動傾向に見られる自制の程度、ならびに母親の育児態度を調査して得られたデータを分析した結果、次のような結論に達した。神経伝達物質ドーパミンにかかわる遺伝子である「DAT1と

*DRD4*の異型を保有している人は、これらの遺伝子型が母親の比較的強い否定的態度と組みあわされたときに、自分自身をコントロールするうえでほかの人よりも問題を起しやす傾向が見られた」(WRIGHT et al., p.253)。この結論からも見てとれるように、ライトラによるこの研究は、明らかに素因・ストレス説の立場に立っている。

これに対して、ベルスキー、バーカーマン・スクラーネンバーグとファン・イジェンドールンは、*DRD4*の当該の型を保有している子どもたちがこまやかな心配りをする母親に育てられた場合(つまり当該の遺伝子型が肯定的環境と相互作用した場合)には、問題行動の程度が他の遺伝子型の子どもたちと比べて最小となる点にも着目して「この遺伝子の異型は広範な種類の環境に対する感応性を亢進させ、支援的状況とリスク状況がそれぞれ肯定的結果と否定的結果を促進するようにしていると見うけられる」(BELSKY, BAKERMANS, KRANENBURG & VAN IJZENDOORN, p.302)と主張している。これは明らかに特徴的感応性説の考え方である。

他方、同じく特徴的感応性説の観点から、オランダの7歳児91名(男児43名、女児48名)を対象に行われたバーカーマン・スクラーネンバーグとファン・イジェンドールンによる研究は、児童における利他的共感的な関心や行動にアプローチしている点が目引人的。この研究でも遺伝的要因として*DRD4*の型が調べられているが、環境的要因の指標としては子どもたちのアタッチメント表象が

とりあげられ、利他的共感的な関心や行動について探るために実験の場面における子どもたちのユニセフ宛寄付金行為が観察されている。この研究において得られた結果は、*DRD4*の特定の型もっている子どもはアタッチメント表象が良好であると寄付金行為に積極的であり、逆にアタッチメント表象が悪いと消極的であるというものである。バーカーマン・スクラーネンバーグとファン・イジェンドールンは、「社会の福利に向けた寄付行動の遺伝的決定要因と環境的決定要因は双方ともに重要であるが、それは両者が相互作用において考究されるときに限ったことである」(BAKERMANS, KRANENBURG & VAN IJZENDOORN, p.44)と結論づけている。

本節では最後に、セロトニン、ドーパミン、ノルエピネフリンといった神経伝達物質に働きかける分解酵素モノアミンオキシダーゼAにかかわる遺伝子MAOAの多型に少し触れることにしたい。この遺伝子も遺伝・環境相互作用の研究においてかなり注目されているが、ファーガソンらは、ニュージーランドの都市部で1977年中葉に生まれた男性399名を対象に、MAOAの型と15歳から30歳にかけての彼らの反社会的な行動歴を調べている。このファーガソンらによる研究では、MAOAの型と相互作用する環境要因として、彼らの家庭の経済的水準や児童虐待に関する状況などに加えて、母親の妊娠中の喫煙状況もとりあげられており母胎内環境にも留意されている。得られた各種のデータを分析した結果、ファーガソンらは「低活性型のMAOAを保有している者は、いろいろな形の環

境的災厄ならびに個人的災厄に対してより感応しやすいという明白な傾向」(FERGUSON et al. p.121)を見出ししている。こうした感応しやすさの結果が反社会的な問題行動となつて現れるわけであるが、低活性型のM.A.O.Aを保有していると反社会的な行動に走りやすくなるといったとらえ方は短絡的であり誤りである。モフィットが述べているように「遺伝-環境相互作用における役割から離れるとM.A.O.Aの多型がもつ固有の効果は実質的にゼロである。M.A.O.Aの遺伝子型はコーホート全体において反社会的な結果とは統計的に無関係なのである。その効果は虐待や逆境が存在する場合にのみ示される」(MOFFITT, p.545)と云うのが、研究によって明らかにされた内容だからである。

### 三 環境感受性の進化的背景

本節では、環境感受性の進化的背景に触れる。遺伝-環境相互作用について考察するためにこれまで環境感受性の問題に焦点を当てて特徴的感応性説の考え方を見てきたが、ブルースとベルスキーによれば「特徴的感応性の枠組は-生物学的状況感受性の枠組と同様に-、精神病理の起源に関する臨床的洞察やその他の洞察に立脚している」というより進化的推論に立脚している」(PUSS & BEISKY, 2013, p.902)と云う事情があるからである。順序として、特徴的感応性説が依拠している進化的推論を検討する前に、右の引用文の

なかにも登場している「生物学的状況感受性 (biological sensitivity to context)」説にまず注目してみたい。

生物学的状況感受性説も遺伝-環境相互作用に深くかわる内容を展開している。その点では特徴的感応性説と共通しているところがあるし、右の引用文にもある通り進化的な主張を提示している点でも両者には似ている面が見られる。生物学的状況感受性説を提唱したボイスとエリスによれば、子どもが生育する環境はさまざまであるが「きわめてストレスの多い環境ときわめて保護的な環境は双方ともに、きわめて反応性の高い子どもをきわだつて多数出現させる」(BOYCE & ELLIS, p.272)。これはヒトに限らず多くの生物に見られる事象であることから、ボイスとエリスは「生物学的」を冠して「生物学的状況感受性」と呼んでいるのであろう。さらに、このボイスとエリスの学説は、高度に否定的でもなければ高度に肯定的でもない、普通程度のストレスを伴う環境には反応性の低い子どもを対応させている (BOYCE & ELLIS, p.289)。ボイスとエリスは反応性(つまり感受性ないし感応性)の神経科学的機構などについても説明しているが、それよりも注目されるのは、諸々の「高度に反応的な表現型は、状況(つまり環境)に対する…亢進した感受性の諸形態なのであり、それらはストレスが最小の環境においてもストレスが最大の環境においても適応度を高めるその効果のゆえに自然淘汰によって優遇されてきたのである」(BOYCE & ELLIS, p.272)と云うように、生物学的状況感受性(環境感受性)のあり方を進化と結

びつけている点である。生物学的状況感受性の進化に関するボイスとエリスの考えの要点は、「きわめてストレスの多い環境にあつては脅威と危険に対する警戒の度を増大させることによって、そしてきわめて保護的な環境にあつては社会的資源と周囲の支援に対する感受性を高めることによって、生物学的状況感受性は適応的能力を強める」(Ibid.)という主張に見出される。

このボイスとエリスの主張について留意すべき点は、生物学的状況感受性が単一の遺伝子型と結びつけてとらえられているという点である。ボイスとエリスが「単一の遺伝子型が環境のあり方に付随した表現型の変域を担って、成長しつづつある有機体とその環境との適応的対応を可能ならしめるのである」(BOYCE & ELLIS, p.272)と述べていることから、また、別の論文でエリスとボイスが「種の進化史において繰り返し適応度に影響を及ぼした特定の生態学的諸条件に呼応して表現型の変域を担う、単一の遺伝子型がもつ効力」として「表現型の適応的柔軟性」に論及している(ELLIS & BOYCE, p.183)ことから、彼らの生物学的状況感受性説が単一の遺伝子型を念頭に置いた学説であることがよくわかる。そして、生物学的状況感受性(環境感受性)の進化的背景に関連づけて、ボイスとエリスは「淘汰圧は…表現型の適応的柔軟性を優遇する傾向がある」(BOYCE & ELLIS, p.289)と指摘しているが、この「表現型の適応的柔軟性」とは「単一の遺伝子型がもつ効力」であると考えられていることは右に見た通りである。

以上のように、生物学的状況感受性説は単一の遺伝子型を想定したうえで、その遺伝子型が環境のあり方に応じて多様な表現型を発現するという主張を掲げているので、何かしら環境決定論のような印象さえ与える。しかし、エリスとボイスも人々の間に見出される生物学的状況感受性(環境感受性)の「変異(すなわち個人差)の遺伝的源泉(すなわち特定の遺伝子の型の違いなど)」と遺伝-環境相互作用もまた重要であつて生物学的状況感受性に関する総合的理論において検討される必要がある」(ELLIS & BOYCE, pp.185-186)ことは認めている。そのうえで、遺伝的要因によって「生物学的状況感受性スペクトラムの上端」に位置づけられる子どももいれば「下端」に位置づけられる子どももいるであろうことや反応幅の広い子どももいれば狭い子どももいるであろうことなどにも言及している(ELLIS & BOYCE, p.186)。とはいえ、エリスとボイスの学説で単一の遺伝子型を想定しつつ主にとりあげられているのは、生物学的状況感受性(環境感受性)の個体変異の環境的源泉である。こうした生物学的状況感受性説とは異なって、特徴的感性説では単一の遺伝子型を想定するのではなく、複数の遺伝子型を想定して環境感受性の進化的背景に遺伝子型の相違という観点からアプローチするのである。

特徴的感性説の立場に立つベルスキーは、同じように養育されてもその養育に対してどのように反応するかは子どもによって大きく異なり、その変異が遺伝子型によって規定されることを指摘しつ

つ「そのような変異は自然淘汰の副産物である」(BESKY, p.146)

と述べているが、特徴的感性説においては環境感受性の進化についてどのように考えられているのであろうか。特定の遺伝子を有する個体が次世代にどれだけ残るかを示す尺度である適応度に着目する点では、特徴的感性説は生物学的状況感受性説と通底している。それは、ベルスキーとプルスが「人間も含めてあらゆる生物の究極目標は自らの遺伝子を将来世代に拡散することである」(BEIKKY & PLEUSS, 2013, p.1246)と述べていることにもあらわれている。この「究極目標」という表現は多分に比喩的なものと解すべきであるが、ベルスキーとプルスが使用する適応度の概念は個体における生存可能性の増大と生殖可能性の増大によって高められる、一般的な個体レベルの適応度の概念ではなく、包括適応度の概念である。包括適応度についてあえてごく大雑把に述べると、大体次のようなことになるだろう。実の父親または母親とその子どもは遺伝子を50%共有しているし、実の兄弟姉妹も遺伝子を50%互いに共有しているが、この共有されている遺伝子に着目すると、たとえば自身自身は子どもを儲けなくても(つまり自分の子どもに自分の遺伝子の50%を直接受け継がせなくても)、自分の兄弟姉妹が十分に多くの子どものを儲けることに粉骨砕身して尽力し貢献すれば、結果的に自分の遺伝子が血縁者(兄弟姉妹とその十分に多くの子どもたち)を通じて次世代に引き継がれたと考えることができる。このような場合に、自らは子どもを儲けなかった個体の包括適応度がしかるべ

き高さに達しているというように考えるのである。

第一節で述べたように、特徴的感性説は個人々人を環境感受性のあり方に関して類型区分する。肯定的環境の作用にも否定的環境の作用にもごく敏感に反応するタイプと前者にも後者にもあまり敏感に反応しないタイプに二分することが多い。親による子どもの養育や教育のあり方とその効果について進化の観点から論ずるにあたってベルスキーとプルスが設定しているのも、これら2つのタイプの子どもたちである。敏感に反応するタイプは肯定的環境下で育った場合と否定的環境下で育った場合とは大きな違いが生ずるので、育ち方の可能性の幅が大きいという意味で順応性や柔軟性に富むタイプである。それに比べてあまり敏感に反応しないタイプにはそうした順応性や柔軟性は乏しい。今日の文明社会に生きる現代人を対象とする遺伝環境相互作用の研究においては、敏感に反応するタイプの子どもが否定的環境下で育った場合、後年抑鬱状態に陥るといった否定的帰結に焦点が当てられるのが通例であるが、特徴的感性説が環境感受性の進化的背景にアプローチするにあたっては、人類進化の主要な舞台として文明化以前の生活環境がクローズアップされ、敏感に反応する、順応性や柔軟性に富んだタイプの子どもが否定的環境下で育った場合に関しても、自らにとつての脅威や危険に対する感覚が高められるといった結果に焦点が当てられる。

この文脈で特徴的感性説が強調してやまない論点は、子どもたちが将来個々に身を置くことになる生活環境がどのようなものであ

るのかは、親にも子ども自身にもおよそ不透明で予見しがたいとい  
うことである。これについてブルースとベルスキーは次のように述  
べている。

進化論的なアプローチをとる論者たちが金融投資家と同様に強  
く認識するのは、未来はそもそも不確実だということである。

そのようなものとして未来の環境諸条件は、発達上の柔軟性が  
その環境諸条件に向けて個人をあらかじめ準備させたとしても、  
結局は予見されたものとは異なるものになってしまうこともある  
のだ。(Pluess & Belsky, 2013, p.902)

このように未来の環境諸条件が正確に予見しえない状況のもとでは  
「自然淘汰は、発達上の柔軟性において互いに異なる子どもたちを  
儲けるように親を方向づけることになったであろう」(Belsky &  
Pluess, 2009, p.887) とベルスキーとブルースはいう。つまり、親  
が環境感受性の全く異なる複数の子どもたちを（敏感タイプと非敏  
感タイプのいずれか一方だけというのではなくて両タイプをそろえ  
て）儲ける方向に淘汰圧が働いたに違いないというわけである。ベ  
ルスキーとブルースは、これによって包括適応度が高められると主  
張する。たとえば、親による養育や教育（環境的要因）と敏感で順  
応性や柔軟性に富んだタイプ（遺伝的要因）の子どもとの相互作用  
によって生じた結果が、その子どもが成人してからのちに実際に生  
活することになる環境の諸条件とミスマッチを来した場合について、  
ベルスキーとブルースはその子どもの非敏感型（発達上の順応性や

柔軟性が小さいタイプ）の兄弟姉妹に着目して以下のように論じて  
いる。

包括適応度を考える観点からすれば、親からの影響に対する順  
応性が弱いこれらの子どもたちの低い柔軟性は本人たち自身に  
直接利益をもたらすのみならず、自分たちのもっと順応性に富  
んだ兄弟姉妹にも利益をもたらす―ただし、間接的にである。  
兄弟姉妹は親子と同じく特定の対立遺伝子の50%を共有してい  
るからである。(Belsky & Pluess, 2009, p.887)

環境感受性が低ければ親からの影響もさほど大きくはないので、親  
による養育や教育の帰結と本人のその後の生活環境にミスマッチが  
生じても大したことにはならないだろうという理屈である。逆にミ  
スマッチが生じない場合には、敏感型の子どもたちが適応度のうえ  
で自ら直接利益を享受するとともに、それによって非敏感型の兄弟  
姉妹にも間接的に利益を与えるので、包括適応度はミスマッチが生  
じた場合と同程度になる。こうして、どちらに転んでもそこその  
包括適応度が確保され安定的に維持されるように環境感受性のあり  
方が進化していったというわけである。

環境感受性に関するブルースとベルスキーによる以上のような進  
化論的推論の骨子は、投資におけるリスク分散の方略によく似てい  
る。ベルスキーは、これを賭をするときに両方に賭けて丸損を防ぐ  
ことになぞらえている (Belsky, p.142)。親は養育や教育にあたっ  
て敏感型の子どもにも賭け非敏感型の子どもにも賭けるといいうやり

方をとっているというのである。この両賭けがベルスキの指摘するように「親の側における意識のないし熟慮による方略を何ら意味するものではない」(Ibid.) ことは、いふまでもない。

#### 文献

- (引用箇所等は、本文中の引用文等の直後に著者の姓と頁数を括弧内に記して示し、同一著者による複数の文献を使用した場合にのみ、著者の姓と当該文献の刊行年と頁数を括弧内に記して示す。引用文中の( )の箇所は引用者による補足、…の箇所は引用者による省略である。なお、以下におおづば、刊行年は著者名の直後ではなく、出版社の次、または当該論文掲載誌等のタイトル・巻数などの次に掲げる。)
- BAKERMANS-KRANENBURG, Marian J. & VAN IJZENDOORN, Marinus H. Differential Susceptibility to Rearing Environment Depending on Dopamine-Related Genes: New Evidence and a Meta-Analysis. *Development and Psychopathology*, v.23, 2011, pp.39-52
- BELSKY, Jay. Differential Susceptibility to Rearing Influence: An Evolutionary Hypothesis and Some Evidence. ELLIS, Bruce & BJORKLUND, David F., eds. *Origin of the Social Mind: Evolutionary Psychology and Child Development*. The Guilford Press, 2005, pp.139-163
- BELSKY, Jay, BAKERMANS-KRANENBURG, Marian J. & VAN IJZENDOORN, Marinus H. For Better and for Worse: Differential Susceptibility to Environmental Influences. *Current Directions in Psychological Science*, v.16, no.6, 2007, pp.300-304
- BELSKY, Jay et al., Vulnerability Genes or Plasticity Genes?. *Molecular Psychiatry*, v.14, 2009, pp.746-754
- BELSKY, Jay & PLUSS, Michael. Beyond Diathesis Stress: Differential Susceptibility to Environmental Influences. *Psychological Bulletin*, v.135, no.6, 2009, pp.885-908
- BELSKY, Jay & PLUSS, Michael. Beyond Risk, Resilience, and Dysregulation: Phenotypic Plasticity and Human Development. *Development and Psychopathology*, v.25, 2013, pp.1243-1261
- BOYCE, W. Thomas & ELLIS, Bruce. Biological Sensitivity to Context: I. An Evolutionary-Developmental Theory of the Origins and Functions of Stress Reactivity. *Development and Psychopathology*, v.17, 2005, pp.271-301
- DICK, Danielle M. Gene-Environment Interaction in Psychological Traits and Disorders. *Annual Review of Child Psychology*, v.7, 2011, pp.383-409
- DILALLA, Lisabeth Fisher & GOTTSMAN, Irving I. Biological and Genetic Contributors to Violence—Widom's Untold Tale. *Psychological Bulletin*, v.109, no.1, 1991, pp.125-129
- ELLIS, Bruce & BOYCE, W. Thomas. Biological Sensitivity to Context. *Current Directions in Psychological Science*, v.17, no.3, 2008, pp.183-187
- FERGUSON, David M. et al. Moderating Role of the MAO4 Genotype in Antisocial Behavior. *The British Journal of Psychiatry*, v.200, 2012, pp.116-122
- LEIGHTON, Caroline et al., Vulnerability or Sensitivity to the Environment? Methodological Issues, Trends, and Recommendations in Gene-Environment Interactions Research in Human Behavior. *Frontiers in Psychiatry*, v.8, 2017, doi:10.3389/fpsy.2017.00106
- LONERETI, Francesca et al., Dandelions, Tulips and Orchids: Evidence for the Existence of Low-Sensitive, Medium-Sensitive and High-Sensitive Individuals. *Translational Psychiatry*, 8:24, 2018, doi:10.1038/s41398-017-0090-6
- MASARIK, April S. et al., For Better and for Worse : Genes and Parenting Interact to Predict Future Behavior in Romantic Relationship. *Journal of Family Psychology*, v.28, no.3, 2014, pp.357-367

MORFITT, Terrie E., The New Look of Behavioral Genetics in Developmental Psychology: Gene-Environment Interplay in Antisocial Behaviors. *Psychological Bulletin*, v.131, no.4, 2005, pp.533-554

*Justice*, v.10, no.3, 2012, pp.245-260

NILSON, Kent W. et al., Genotypes Do Not Confer Risk for Delinquency ut (sic)

Rather Susceptibility to Positive and Negative Environmental Factors:

Gene-Environment Interactions of *BDNF* Val66Met, *5-HTTLPR*, and

*MAOA-uVNTR*. *International Journal of Neuropsychopharmacology*, 2015,

doi:10.1093/ijnp/pyu107

PUUSS, Michael, Individual Differences in Environmental Sensitivity. *Child*

*Development Perspectives*, v.9, no.3, 2015, pp.138-143

PUUSS, Michael & BELSKY, Jay, Prenatal Programming of Postnatal Plasticity?. *Development and Psychopathology*, v.23, 2011, pp.29-38

PUUSS, Michael & BELSKY, Jay, Advantage Sensitivity: Individual Differences in

Response to Positive Experiences. *Psychological Bulletin*, v.139, no.4, 2013, pp.901-916

PUUSS, Michael et al., Serotonin Transporter Polymorphism Moderates Effects of Prenatal Maternal Anxiety on Infant Negative Emotionality. *Biological Psychiatry*, v.69, 2011, pp.520-525

RUTTER, Michael & SILBERG, Judy, Gene-Environment Interplay in Relation to Emotional and Behavioral Disturbance. *Annual Reviews of Psychology*,

v.53, 2002, pp.463-490

VAN IJZENDOORN, Marinus H., BELSKY, Jay & BAKEMANS-KRANENBURG, Marian J., Serotonin Transporter Genotype 5HTTLPR as a Marker of Differential Susceptibility? A Meta-Analysis of Child and Adolescent Gene-by-

Environment Studies. *Translational Psychiatry*, 2012, doi: 10.1038/tp.2012.73

WRIGHT, John Paul, et al., Genes, Maternal Negativity, and Self-Control: Evidence of a Gene x Environment Interaction. *Youth Violence and Juvenile*