

行動研究における生態学的アプローチ — 行動の適応と進化 —

藤田 統

An ecological approach to the study of behavior: Adaptation and evolution of behavior.

Osamu Fujita

(Institute of Psychology, University of Tsukuba, Ibaraki 305, Japan)

In recent years, an increasing number of behavioral scientists have begun to study animal behavior from an ecological perspective. In this paper, the ecological approach to the study of animal learning, aversively motivated behavior, reproductive behavior, and foraging behavior was compared with the traditional approach.

From the ecological point of view, learning could be defined as the modification of the behavioral relationship between an animal and its environmental niche, while evolution of behavior as the modification of the behavioral relationship between an species and its environmental niche.

Five issues were proposed for the coming studies of behavior from the ecological point of view.

Key Words: ecological approach, adaptation, evolution, animal behavior

はじめに

思えば長い間、動物行動の研究をしてきたものである。最初に学会発表をしたのは、昭和28年の日本動物心理学会であったから、それからでも37年経っている。以降毎年、少なくとも学会発表だけはしてきた。先日、自分は何回学会発表をしたのだろうと勘定してみたところ、連名発表も含めて、日本心理学会で86回、日本動物心理学会で97回、合計183回発表していることが分かった。

その間に、動物行動に関する様々な研究をしてきた。初めは自発的交替行動の研究をしていたのだが、そこから探索行動、そして情動性の研究へと進み、さらにニワトリやアヒルの雛のインプリンティングの実験を含めた初期経験、初期行動の研究と、ラットやマウスの初期行動発達の研究を経て、いまから

20年ほど前からは、行動遺伝学という新しい分野に興味を持つようになった。ショウジョウバエを飼って実験したのも、その頃のことでである。

以後は、主としてラットの情動性に関する選択交配の研究を行ってきた。10年かかって作り上げた2つの近交系がTsukuba情動系ラットとして国際登録されたのは1984年である(Fujita, 1984)。従って最近では、この2系統に関する系統比較の研究発表が多いが、8年前からは、ラットを野外フィールドに放して、そこでも行動観察や実験をやってきた。

このように、筆者の研究の興味や対象は、互いに関連を持ちながらも次第に変わって行ったのであるが、同時に、行動研究に対する基本的姿勢というか、基本的な考え方も次第に変わって行った。では、どのように変わって行ったのか。

一口で言えば、初めの頃は「行動はどのようなメカニズムで生じるのか」ということに興味があったのだが、それが次第に「行動はなぜ現にあるような姿で発現するのか」ということに移って行ったと言える。

本年は筆者の筑波大学在職最後の年にあたる。このことに免じて、このような私的な論文を載せることをお許し頂きたい。

従って本稿では、筆者が約40年間動物実験を行ってきた結果として、動物の行動研究について、どのような考えに至ったかを、述べさせて頂きたいと思う。

I

かつてエソロジーの始祖である Tinbergen (1963) は、エソロジーにおける4つの問題という形で、行動研究のありかたを示した。第一が行動のメカニズムに関する問題、第二が行動の個体発生に関する問題、これは心理学でいえば発達の問題である。第三が行動の機能 (function) に関する問題、これは行動の適応、つまり生存価 (survival value) に関係する問題である。そして、最後が行動の進化に関する問題であった。

このうち1と2は「行動はどのような仕組みで生じるのか」という行動のメカニズムを問題としているので、それらを Alcock (1975) は How Question と呼び、また、Sociobiology を書いた Wilson (1975) は、Proximate factor (直接因) と呼んだ。

それに対して3と4は「行動はなぜ現にあるような姿なのか」ということを問題にしているから、これらを Alcock は Why Question と呼び、Wilson は Ultimate factor (究極因) と名づけた。このように、動物行動を研究する場合には、解決すべき問題に2種類のものがあり、従って研究者によって、その関心の方向も大きく二つに分かれることになる。

しかし、伝統的な心理学はもっぱら How Question のみに関心を抱き、Why Question には思いもいたらなかった。このように心理学が Why Question を無視していることに関しては、筆者はこれまでも何回となく警告を発した (藤田, 1983 a, b, 1984, 1985; 藤田・加藤, 1983 a, b)。

こうして、心理学者がこれまで最も関心を持ってきた学習に関しても、Tinbergen が述べたような How と Why の分け方ができる。How Question としては、How do animals learn? すなわち、What mechanism the animal possesses in order to be able to learn? 学習はどのようなメカニズムで起こるのかを追求する。

これに対して、Why Question では、What is learning for? 何のために学習はあるのか。つまり、What the animal needs to learn about to survive and live in its own environmental niche その動物が、自分の生態学的環境の中で生き抜くためには、何を学習する必要があるのかを追求する。

II

ところが近年、心理学における動物行動の研究分野において、生態学的アプローチ (ecological approach) と呼ばれるアプローチが興隆してきた (Dewsbury, 1990)。このアプローチは、Why Question を正面からとりあげ、行動の適応性を重視するところに特徴がある。

その結果、最近では、伝統的アプローチの色彩の濃い学習の分野においてすら、生態学的アプローチに基づいた著書が出るようになった (Johnston & Pietrewicz, 1985; Bolles & Beecher, 1988; Davey, 1989)。そこでまず学習理論を例にして、生態学的アプローチと伝統的アプローチの違いを述べてみたい。

まず、これまでの伝統的学習理論の特徴は、異なる種、異なる刺激、異なる反応、異なる強化子を越えた一般性 (generality) を追求したところにあった。つまり、そこで得られた一般法則は、どんな種に対しても、どんな刺激、反応、強化子に対しても適用できるものと考えられた。換言すれば、種、刺激、反応、強化子には任意な互換性 (任意性, arbitrariness) があると考えたわけである。

ところが、1970年頃から、伝統的な学習理論の枠組みに納まらない実験室データが増えてきた。更に、生態学的分脈で初めて意味を持つ学習が発見されてきた。こうした初期の研究のうち有名なものを4つ挙げてみると、Garcia & Koelling (1966) の味覚嫌悪学習、Brown & Jenkins (1968) の自動形成 (auto-shaping)、Bolles (1970) の種特異的防御反応 (SSDR)、Seligman (1970) の学習の準備性 (preparedness) がある。そして、これらの研究は、生物学的制約 (biological constraints) という名の下にまとめられ、伝統的学習理論の根底を揺さぶる挑戦として立ち上がった。

生物学的制約は、当初考えられた以上に、はるかに強いショックを伝統的学習理論に及ぼした。今日では、そのため伝統的学習理論の牙城はすでに崩壊したのだと宣言する研究者すらいる (Bolles, 1985)。しかし、それにしても今になって考えるならば、生物学的制約という言葉は、現在、生態学的アプローチと呼ばれるようになった新しいアプローチの本来の思想の普及にとっては、阻害するところが多かったのではないと思われる。

なぜなら、彼らが発見したことが一般性に対する単なる「制約」なのであれば、それは例外に過ぎないのであるから、従来的一般理論の中へ組み込んでしまえば伝統的学習理論は安泰ということになるか

らである。事実、1970～1980年代における伝統的学習理論側の努力は、生物学的制約をいかにして一般法則の中に統合するかという理論再構成への努力であった（例えば、Logue, 1979; LoLordo, 1979）。

III

しかしながら、生物学的制約（生態学的アプローチ）が提出した問題は、これまでの伝統的なアプローチが持っていた世界観、あるいは基本的思想と異なるものであった。

Table 1 は、伝統的アプローチと生態学的アプローチが、動物、環境、刺激、反応について、どのように考えているかを、筆者なりに比較してみたものである。

まず、動物については、伝統的アプローチでは、動物とは行動のメカニズムを分析して一般法則を得るための実験材料に過ぎなかった。現実にはいろいろな動物を使ってきたものの、実はハトであってもラットでもよかった。一般法則を導き易い動物であればどのような動物種であってもかまわなかった。いわば、種を越えた動物一般というものを考えていたわけで、この点で、伝統的アプローチでは、生物というものを抽象的な存在として捉えるという致命的な誤りを犯していたと言える。

ところが、生態学的アプローチでは、動物を進化の歴史の中で作られてきた種として捉える。それ故に、それぞれの種が環境に適応した結果として、特色ある種特異性と呼べるものを備えていることを重視する。刺激への感受性も反応の種類も、どういふことを学習しやすいか、しにくいかにということについても、それぞれの種に特殊性があることを尊重する。この点が、伝統的アプローチと大きく相違するところである。

次に環境については、筆者は伝統的アプローチで

は、環境というものをほとんど考えてこなかったのだと思っている。もちろん、伝統的アプローチでも環境に言及している。しかし、彼らが述べた環境とは単に個体を取りまくものに過ぎなかった。それぞれの種に固有の生態学的環境があることなどはほとんど頭に浮ばなかったのだと思う。

従って、彼らは動物を自然環境から切り離しても、少しも違和感を覚えなかった。確かに実験室にも必ず動物をとりまくものはあるのだから、彼らの考えた環境は存在する。だからこそ、動物の生態学的環境とは全く似てもつかない実験条件を平気で設定できたのだろう。

ところが、生態学的アプローチでは、環境とは自然の選択の主役としてその種の行動を作りだしてきたものなのである。また、いまその動物が示している行動を判定することで、次世代の行動を作り出しつつある存在なのである。

刺激についても、伝統的アプローチでは、刺激とは単なる物理量であり、実験変数の一つに過ぎなかった。従って任意に取り替えることができるし、任意に操作できるものと考えてきた。しかし、生態学的アプローチでは、刺激とはあくまでも生態学的な意味を持った環境刺激の一部なのであるから、それぞれの種にとってもともと意味のある刺激、ない刺激があり、そう任意に取り替えられるものではない。

反応についても、伝統的アプローチでは、反応とは個体に属するものとして考えてきた。そして、実験に当っては、それがパー押し反応であれ、走行反応であれ、とにかく一般理論形成のために便利な反応でさえあれば、それを任意に選ぶことに対して、なんら抵抗を感じなかったのである。

しかし、生態学的アプローチでは、反応とはもともと進化の歴史の中で種に備わってきたものであるから、それぞれの種に特異的であり、しかも適応的

Table 1 生態学的アプローチと伝統的アプローチの比較

	伝統的アプローチ	生態学的アプローチ
動物	種を越えた動物一般	種としての特異性を持つ存在
環境	個体を取りまくもの (無生態学的)	当該行動を作りだしてきたもの (生態学的)
刺激	実験変数の一つ (任意的特性)	生態的環境刺激
反応	個体が持つもの (任意的特性)	種が持つもの (適応的特性)
思想	還元主義	進化論

であることは当然であると考えられている。

以上の比較から分かるように、生態学的アプローチに基づく思想とは、進化論的世界観である。従って、自然選択の結果として生じた行動の適応性を正面から取り上げる。その点で、還元主義的世界観に基づいた伝統的アプローチが、行動の適応性を無視してきたことと対照的である。

IV

先に、生物学的制約の一例として、自動形成を挙げた。言うまでもなく、自動形成とは、スキナー箱において、トリの反応とは関係なくキイの照明と餌の対提示を行なうと、そこにはキイツつきに対する強化随伴性がないにもかかわらず、やがてトリが自発的にキイ刺激に対してつつきをするようになる事実である。このことは、強化の随伴性を行動変容の必須条件としたスキナー理論にとっては致命的な事実であった。

近年、Kamil & Mauldin (1988) は自動形成された反応を、映画に撮って細かく分析した。それによると、アオカケスがキイ刺激に対して自動形成した反応型は、ちょうどアオカケスが自然環境で餌であるドングリをむく時に、ハンマーのような嘴でそれを非常に強く叩く時の反応型とそっくりであった。

コマツグミは虫を捕らえて食べるトリであるが、自動形成した反応は、まずキイの方に向けて羽ばたきを行い、それから突進して行ってキイをつつくという反応であった。また、ホシムクドリは地中から昆虫を探しだして食べるトリであるが、自動形成の結果としてできてきた反応型は、餌を見つけるために土の中を探る時の反応とそっくりだったのである。

つまり、自動形成によって発現してきた反応型は、3種とも、その種がもともと持っている餌を取る際の行動型だったわけで、新しい行動が獲得されたわけではなかった。

V

そこで、ここで改めて、心理学の研究対象である行動とは、生体にとってどのような意義を持っているものかを考えてみたい。

Fig. 1 は、ヨーロッパにいる2種のケラの雄が掘る穴の形である。このどちらの種の雄も、穴の中で翅をこすりあわせて鳴き声を出し、それを聞いた雌が穴に入ってきて交尾する。従って、このケラの雄たちにとって、いま一番大事なことは自分の鳴き声

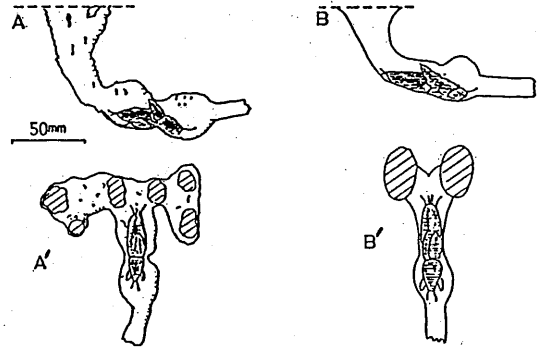


Fig. 1 2種のケラの雄が掘る穴の形 (Bennet-Clark, 1970a) AとA'は*G. gryllotalpa*, BとB'は*G. vineae*

をうまく穴の外に出して雌を呼び寄せ、交尾をして、その結果、自分の遺伝子を確実に残すことである。

ところが、見て分かるように、この2種では穴の形が大きく違っている。横から見た場合には一方の種ではこぶが一つだけだが、他方の種ではこぶが二つある。また、上から見ると、一方の種では穴の出口が二つだが、もう一方の種では沢山ある。もちろん、それぞれの種の雄は、どの雄も自分の種に独特の穴を掘る。

Bennet-Clark (1970a, b) は、2種のケラの穴と全く同じ模型を作り、中でいろいろの振動数の音を鳴らして、どの振動数の音ならば最もよく穴の形に共鳴して、外に出ていくかを実験した。その結果、2種のケラは振動数が違うのだが、驚いたことに、それぞれの種のケラが作る穴の形は、その種の振動数が最も効率よく穴の外に出ていく形になっていたのである。

また、ケラは穴の一定の位置に頭をおき、奥の方を向いて鳴く。このことについても Bennet-Clark は音を鳴らす位置を変えて調べた。その結果、ケラは最も効率よく音が外に出て行く位置で、鳴いていることが分かった。

そこでいま、ケラが自分の遺伝子を残すための最も効率のよい行動を考えてみると、少なくともまず種に特有の形をした穴を掘り、穴の中の決まった位置で、しかも穴の奥の方を向き、自分の種に特有の振動数の鳴き声を出すことが必要である。この中のどれか一つがうまくできなくても、例えば、穴の形を変に掘っても、奥へ行きすぎても、穴の入口の方を向いても、声が小さくても、鳴き声は効率よく穴の外へ出て行かないから、雌はもっとうまくやっただけの雄の方へ行ってしまう。失敗した雄は自分の遺伝子を残せない。

では、どの行動が一番大事かという、実は個々の行動の効果は互いに補いあうことができる。穴を少々変に掘っても、大きな声で鳴けばいいし、鳴き声が少々弱くても、穴を見事に掘っていれば、声がかうまく穴から出て行く。要は、最終的に、穴の外にいる雌に、魅力的な声がどれだけうまく届くかが重要なのである。

VI

藤田(1983a)はそれを行動の最終効果と呼んだが、いくつかの行動のまとめりとして生じた最終効果が、ケラにとって一番重要だといえる。従って、自然選択(この場合には雌による選択)が作用するのは、いま言った最終効果に対してであり、個々の行動に対してではない。そして、その結果として、最終効果を支えていた各行動、更にはその行動を支えていた各構造や器官のメカニズムが、自然選択されることになる。

すなわち、生体には脳や神経系も含めて、いろいろな構造や器官やメカニズムがあるものの、それらはすべて行動を支えるためにある。そして、それらの総合戦力である行動が、個体の最終手段として環境へ働きかけるのである。従って、「生きもの」が持つ2つの大きなポイント、すなわち、個体の生命維持と、種の保存は、行動によって初めて達成される。個体は「行動」によって餌を入手し、「行動」によって捕食者から逃げ、「行動」によって卵子和精子を合体させねばならない。

こうして、自然選択は、行動という形で個体が示す最終効果を判定することで、ダーウィン適応度(Darwin fitness)のより高い行動を残してきた。ここでいう適応度(fitness)とは、「ある個体が一生涯のうちで、どれだけ自分の子を残せるか」、すなわち、自分と同じ遺伝子をどれだけ残せるかということを示される尺度である。自分と同じ遺伝子という意味は、Hamilton(1964)が考えた包括適応度(inclusive fitness)を含んだものであり、行動が適応的か否かということは、最終的には適応度で示されなければならない。

こうして、自然選択を遺伝子レベルで考えるならば、それはある遺伝子型を持った個体が、異なる遺伝子型を持った個体よりも、次世代に多くの遺伝子を残す過程である。つまり、自然選択とは一つの遺伝子座における対立遺伝子間の競争のことである。

しかし、その場合にも、遺伝子はあくまでも表現型という形でしか発現できないことは重要である。さらに、一つの遺伝子が必ずしも一つの表現型を規

定するとは限っていない。つまり、一つの遺伝子がさまざまな表現型に作用することもあるし(多面発現)、ポリジーンのように、いくつもの遺伝子が集まって一つの表現型を作ることもある。従って、この場合にも、自然選択が作用するのは遺伝子が総合的に発現した表現型(行動)に対してなのである。

The Selfish Gene(1976)を書いたDawkinsは、「生体とは結局は遺伝子の運び屋にすぎない」と言っている。筆者もこのことには、基本的に賛成であるが、さらに「運び屋の振舞い(行動)の良し悪しで、彼の(彼女の)遺伝子の運命は左右されるのだ」とつけ加えたい。

VII

ここでもう一度、話を学習に戻そう。昔から、学習とは固体の行動の変容であるとされてきた。そして、伝統的アプローチはその個体の行動変容のメカニズムを追求してきた。

しかし、筆者は学習の問題をこれまでのように個体レベルに留めていたのでは、その本質は結局は分からないのではないかと思う。なぜならば、学習という現象は、生体の行動と環境とのかかわり合いから生じるものであるが、これまで述べてきたように、そもそも生体の行動と環境との間には、長い進化の歴史を通じて、既にある深い関係ができあがってしまっているからである。

したがって、学習という現象は単なる個体の行動の変容なのではなくて、その動物が、あるいはその動物種が、既に自分と自分の生態学的環境との間に持っている**行動的關係**をどのように変えて行くかということなのだと思う。繰り返すと、学習によって変容して行くのは、個体の行動そのものではなくて、既に動物と生態学的環境との間に存在している行動的關係なのだ、筆者は考えるようになってきたのである。

筆者がこのように考えるのは、学習がその種の生物学的機能や適応にどのように役立っているかを重視するからである。なぜなら、そもそもいま存在している行動が、過去の進化の歴史の中で、なんらかの生物学的機能との関連において作られてきた以上、その行動的關係の変容もなんらかの生物学的機能を有すると考えることは、当然のことだからである。

そして、このように考えるならば、個体レベルで生じた「行動と生態学的環境との行動的關係の変容」を「学習」と呼び、種レベルで起こった「行動と生態学的環境との行動的關係の変容」を「行動の進化」

と呼ぶことができる。

また、学習というものを生体内で生じるものと考えがために、学習という概念は生体外にある環境とは独立した概念だと考える者が多い。筆者も昔はそうのように考えていたような気がする。しかし、そもそも、生物というものが環境とのからみあいの中で作られたものである限り、環境とは単に動物を取りまくものといった単純なものではない。その動物種が経てきたそれこそ何千万年、何百万年という長い歴史の中で、その動物の内部構造や神経系までも作ってきたものなのである。従って、学習と環境とは決して独立した概念ではなく、前述のように、関係概念として扱って行くべきであるというのが、近年、筆者において次第に強くなってきた思いである。

ところが、残念なことに我々心理学者は、それぞれの動物種がどのような生態学的環境の中で、どのように振舞っているかを知らない。むしろ、知ろうともしないと言った方がいい。だから、心理学者が環境という言葉を使う時には、かなり抽象的な状況を概念化して使っていたり、漠然とした状況しか考えていないことが多い。このためにも、筆者は敢えて「生態学的」環境という言葉を使い、動物がその中でどのように振舞うのかといったことを強調すべきだと思うのである。

VIII

Fig.2は、Timberlake (1990) からの引用であり、これまで主として実験室において伝統的アプローチ

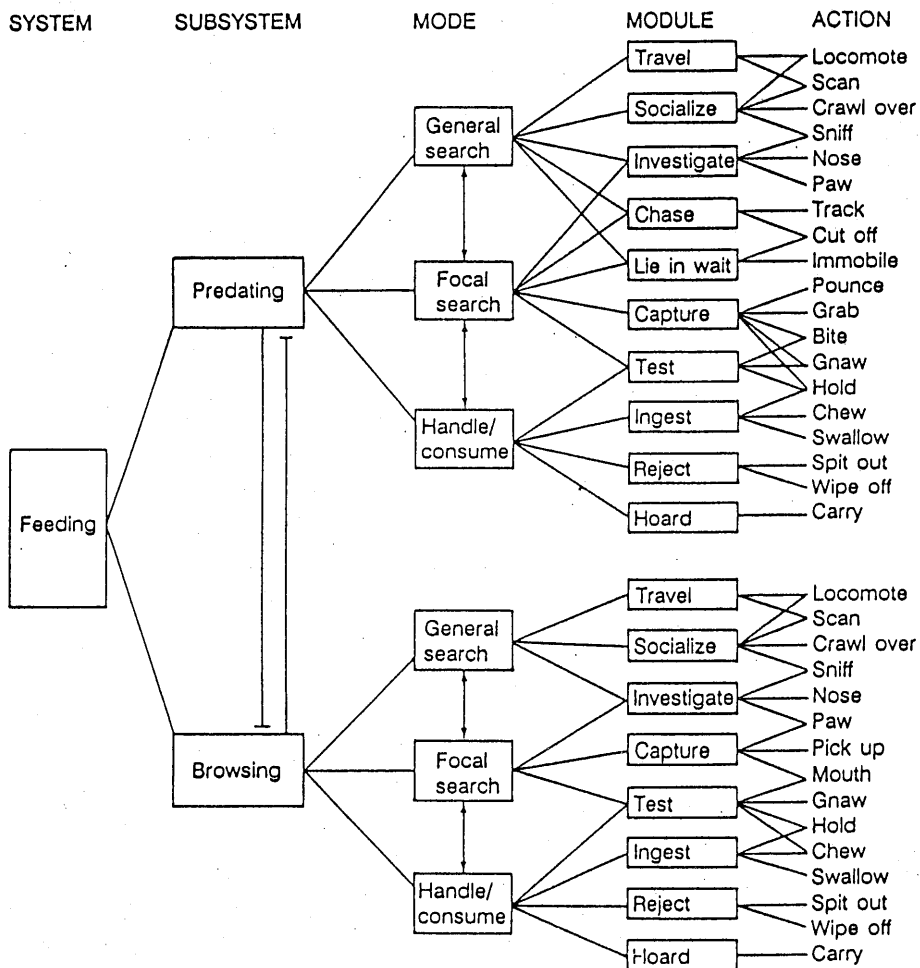


Fig.2 ラットの採餌行動システムに関する機能的モデル (Timberlake, 1990)

のもとで行動を研究してきた人たちと、主としてフィールドにおいて生態学的アプローチのもとで行動を研究してきた人たちが、これから一緒になって更に行動研究を進めるためには、共通の土俵がないとやっていけない。そのためには、お互いが持っている概念枠を共通にして、そこから出発したらどうかという観点から、作られたものである。

一見して分かるように、これは昔 Tinbergen (1951) が作った行動の階層モデルによく似ているが、ラットの採餌行動 (Feeding Behavior) に関する機能的なオーガニゼーションモデルである。左から、System, Sub-system, Module, Action となっている。

Sub-system は Predation と Browsing に分れ、それらは各々 Mode としての General search, Focal search, Handle/consume から成っている。そして、これらの概念枠の設定に当たっては、反応トポグラフィが持つ潜在的な生態学的意味を保てるように具体的に、同時に、実験室でのパラダイムと原理を扱えるように抽象性を持たせたと、Timberlake は書いている。

このモデルは、心理学の用語で言えば、欲求行動の構造と呼んでいいように思える。ただし、機能的な欲求構造 (functional appetitive structure) である。そして、バゾロフ条件づけもオペラント条件づけも、こうした生体の機能的欲求構造と環境とのかかわり合いの中において、そのかかわり合いの変容として生じることになる。

Davey (1989) も Behavior System, Subsystem, Modules or Fixed Action Patterns, External Releasers という形で、同じくラットの採餌行動について、Timberlake と類似の機能的構造を示している。

先ほど、1970年頃から生物学的制約という形で伝統的学習理論への挑戦が始まったことを述べた。このことで、伝統的学習理論の内部では、新しい事実を含むための理論修正が始まったのであるが、一方においては、生物学的制約が示した本来的な姿を目指した新しい形の研究が既に10年以上も重ねられ、同時に、伝統的 (実験室的) アプローチと生態学的 (フィールド的) アプローチを、新しい形で統合しようとする努力も始められているわけである。

IX

Fig.3 は、Fanselow & Lester (1988) の本から抜いてきたもので、Fig. 2 は摂食行動に関するモデルであったが、これは防衛行動に関するものである。

捕食者切迫連続体 (Predatory Imminence Continuum) というタイトルが付けられている。左端の下へ行くほど太くなっていく矢印は、当該動物の捕食者が次第に接近して来たこと、つまり危険が切迫して来たことを示している。

次の列が、その切迫の具体的な状況を示しており、いちばん上から No Predatory Potential, Predatory Potential, Predator Detected, Predator Makes Contact, Predator Makes the Kill となっていく。

次の列は、切迫状況に対応した当該動物の行動を示しており、最上段は捕食者の現われる恐れが全くない状況であって、そこでは動物は Preferred Activity, つまり、Pattern of Nonaversively Motivated Behaviors を示している。具体的には、食べたり、飲んだり、交尾をしたり、子を育てをしったりしている。

ところが、次の Predatory Potential, つまり、もしかすると捕食者が現れるかも知れないという状況になると、Pre-encounter Defensive Behavior と呼ばれる行動が出てくる (この状況における行動については、この後で実験を一つ紹介する)。そして、当該動物が捕食者の存在を認知 (Predator Detected) すると、ここで Post-encounter Defensive Behavior が発現する。ラットの場合だと、まずフリージング (freezing response) が生じる。Bolles がいった種特異的防衛反応 (SSDR) は、この段階で生じることになる。

ところで、ラットのフリージング反応とは、ラットをオープンフィールドなどに入れた時に、ごく普通に観察される反応であるが、従来はフリージングとは移動行動が単に抑制された状態として解釈されることが多かった。しかし、最近ではそうではなくて、フリージングとはラットが持っている積極的な防衛行動の一部であり、ラットにとって非常に高い生存価をもった反応だと考えられるようになってきた。

そして、フリージング反応そのものを研究する、つまりフリージングは、どういった時に、どのような場所で、どのような刺激で起こるのか、また、例えば回避学習場面においては、条件刺激との関係で、どの時点で、どの場所で、どのようなフリージングが生じるのか、フリージングは何によって強化され、あるいは抑制されるかといった分脈での研究が盛んになってきた。さらに、こういった研究に伴って、オープン・フィールド行動についても、従来とはかなり異なった立場からの解釈がでてきている (例えば Suarez & Gallup, 1981)。

さて、ここで当該動物はとうとう捕食者と遭遇す

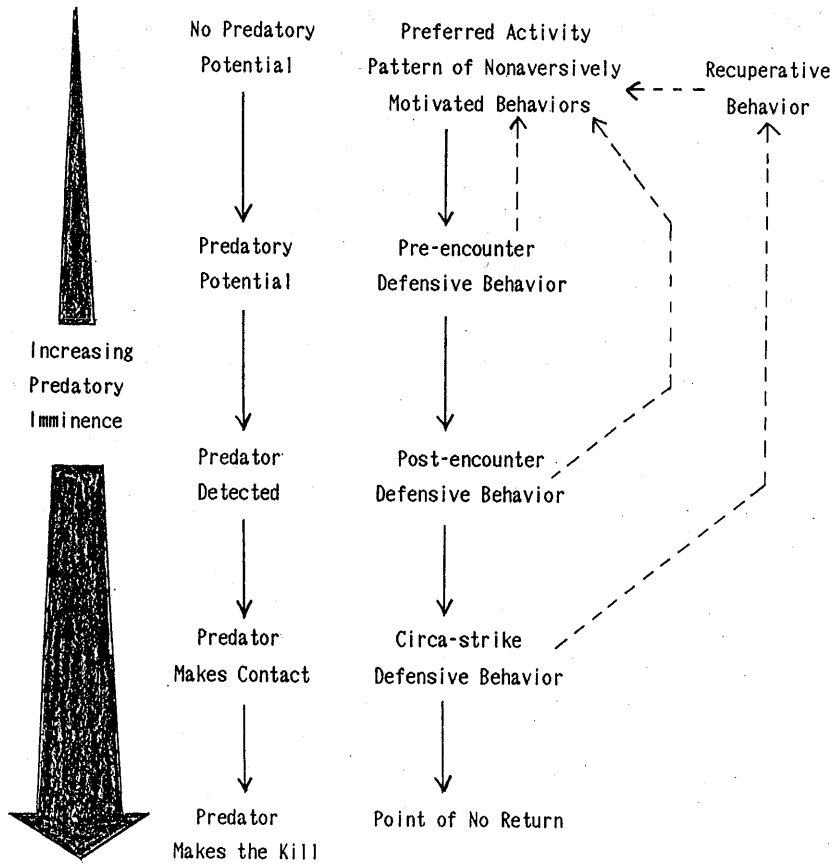


Fig.3 捕食者の切迫度に応じた防衛行動の変化 (Fanselow & Lester, 1988)

る。逃走するか、闘うか。従来の実験室場面での研究では、急激な強い電気ショックを与えたときのラットの爆発的な反応などがこれに当たるだろうが、この段階での捕食者に対する行動を実験的に調べた研究は少ない(例えば、Bolles, Riley & Meissner, 1975)。そして、捕食者に食べられてしまう時点が、Point of No Returnである。なお、いちばん右側の点線は、動物が闘争で怪我をした時の回復を示している。

X

ここで、Fanselow & Lester (1988) の実験を紹介したい。これは上述の捕食者切迫連続体上の Predatory Potential の段階で動物が示す Pre-encounter Defensive Behavior の特徴を調べようとした実験である。

Fig.4 に示したチャンバーの右側が巣で、ここに

住むラットが左側のレバーのところへ行ってそれを押すと餌が手にはいるようになっている。ただしそこへ往復する際に、グリッドからランダムに電気ショックを受ける恐れがある。

この中でラットに自由に生活させ、餌を自由に取りに行かせるわけだが、一日のうちにラットがグリッドのところに出てきた時に、何回かランダムに電気ショックを与える。その回数が右側の図の横軸に示されている。

図を見ると、まったく電気ショックを受けない時には、ラットは一日に3.7回食べに行き、一回に75個ほどのペレットを食べる。

他方、グリッドで電気ショックを受ける回数が増加してくると、餌を食べに出る回数が減って行き、20回ショックを受けた場合には、一日2.4回にまで下がってしまうことが分かる。ところが、一回に食べる量は電気ショック回数に応じて増えて行って、20回ショックの場合には一回に110何個も食べるよ

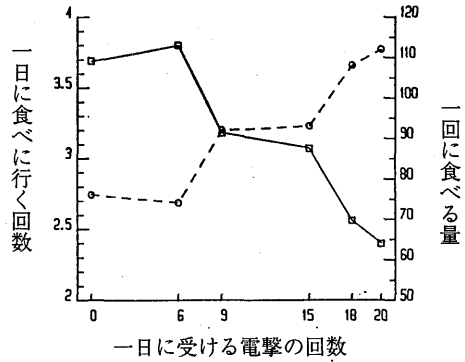
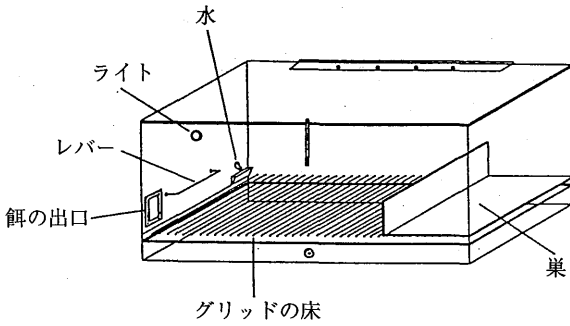


Fig.4 Fanselow & Lester (1988) が用いた装置と実験結果 (□—□ 1日に食べに行く回数; ○---○ 1回に食べる量)

うになる。要するに、ラットは巣の外が危ないなどと思うと、出かける回数を減らすかわりに、食べる時には、ががつと沢山食べるようになるのである。回数と量を掛けると、摂取量はほとんど同じになっている。

先ほど筆者は、学習を行動と生態学的環境との関係の変容として捉えることを提案したが、このFanselowたちの実験は、防衛行動の研究として優れているばかりでなく、新しいタイプの学習の研究としても大変興味ある研究であるといえよう。

余談であるが、電気ショックの回数をさらに増しても、ラットが餌を食べに出かける回数は、一日一回以下にはならないという。ラットは一日に一回は食べないと生命を維持できないのであろう。

XI

近年、行動生態学 (Behavior Ecology) と呼ばれる分野での研究が盛んになってきた (始まりは、例えば Krebs & Davies, 1978)。同じく動物行動を研究する我々にとっては脅威を感じる部分がある。従って、行動生態学で用いられているつつつかの研究スタイルを紹介したい。Fig. 5 と 6 は、Krebs & Davies (1981) の An Introduction to Behavioural Ecology から抜粋したものである。(この本は、1987年に改訂 2 版がでている)。

Fig. 5 に示した研究は、Zach (1979) がカナダの西海岸に生息するカラスの群れの採餌行動を研究したものである。このカラスたちは、引潮の時に海岸から大きな貝を拾い、近くの岩のある所へ飛んで行って、高いところから落として割って食べるということをする。

Zach が観察したところでは、カラスはいつもだ

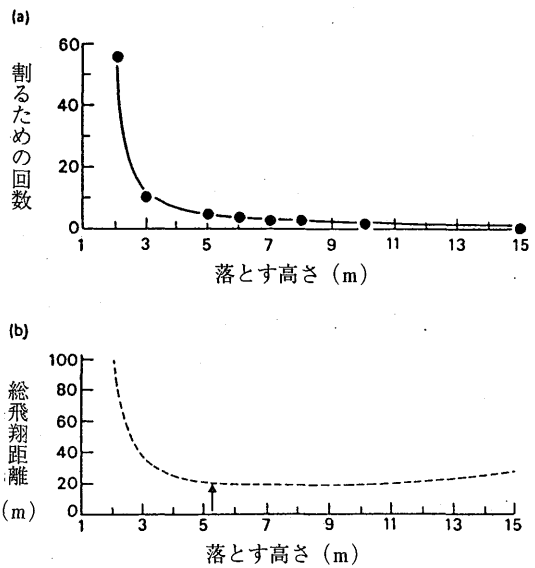


Fig.5 カラスの採餌行動における最適理論の適用 (Zach, 1979)

いたい同じ高さから貝を落とす。なぜだろうか。そこで、Zach は自分で貝をいろいろな高さから落として、何回で割れるかを実験してみた。その結果が上の方の図である。2m から落としたのでは、60回近くも反復する必要があるが、5m から落とせば3回ほどで割れる。しかし、あまり高いと1回で割れるかわりに粉々になってしまう、貝の肉を探すのがやっかいになる。

こうした結果から、貝を割るのに必要なカラスの総飛翔距離を、飛び上がる高さとの関係から計算してみたところ、下の図のようになった。そして、実際にカラスが飛び上がる高さ (5.2m) は、理論的

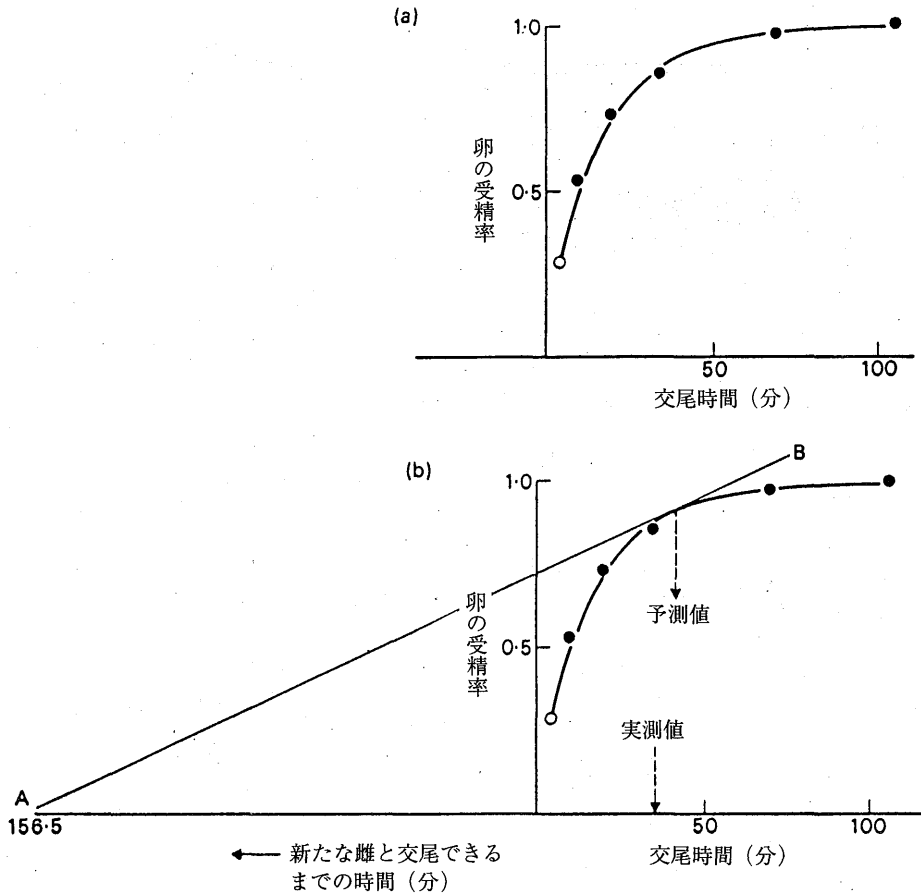


Fig. 6 フンバエの配偶行動における最適理論の適用 (Parker, 1978)

に最も効率のいい高さに近かったのである。ここでいう効率とは、餌を食べることで得られる利益（エネルギー）と飛翔に必要な出費（エネルギー）との関係から算出された。

Fig. 6 は、Parker (1978) がフンバエの配偶行動に最適理論を適用した研究結果である。まず上の図から説明すると、横軸が交尾時間で、縦軸が受精率である。つまり、交尾時間が長いほど、受精率が高くなって行く。これは実験によって確かめられている。ところが、フンバエの雄の戦略、つまり自分の子をできるだけ多く残すという戦略からすれば、ずっと一匹の雌に留まっているよりも、ある程度の受精率に達したところでこの雌を離れ、別の雌を見つけて交尾した方が、トータルとして得であるかもしれない。

そこで、実際に雄が次の雌を見つけるまでの時間をしらべたところ、平均して156.5分であることが分かった。そこでこの156.5分を上図の横軸の左に

付け加えて、卵の受精率カーブへ接線を引くと、ぶつかったところの交尾時間が、そこで交尾中の雌から離れて、新しい雌を求めて飛び立った方が、結局は自分の子を残す効率がよくなる時間である。そして、実測値はだいたいこの予測値と一致した(図b)。

最近の行動生態学の研究では、こうしたスタイルの研究が多いのだが、それらはいわゆる最適理論 (Optimality Theory) に立脚している。それは、行動を利益 (benefit) と出費 (cost) のつりあい (trade-off) から考えて行く理論であり、その場合の通貨としてはエネルギーが考えられている。最近のこうした文献を読むと、経済学の論文かと思うほどに、利益とか、出費とか、効率とかいう言葉が飛び出してくる。

XII

そして特に最近では、餌を取りに行く行動

(foraging behavior) についての研究が増えてきた。まとまった著書としては、Kamil & Sargeant (1981) がある。例えば、ミツドリがある餌場（パッチ）の花から蜜を吸っている場面を考えると、そのパッチの花は次第に蜜を吸われていくので、採餌効率が悪くなって行く。従って、ミツドリはどこかの時点でいまのパッチをあきらめ、次のパッチへ行った方がいい。しかし、次のパッチへ行くためにはエネルギーを消費することになる。では、どの時点でいまの餌場を離れたらいいのか。

それを予測するためには、まずそれぞれのパッチでは花がどれほど潤沢にあるのか、花はどのように吸われて行くのかを実測する。次にトリが次のパッチを見つかるまでの時間を実測する。そして、さきほどのフンバエの交尾の図のように接線を引いて、パッチを離れるまでの時間を予測し、それが実測値とどの程度一致するかを調べるのである。

また、最近になると、ラットやリスのように巣に餌を持って帰る動物や、子を育てるために巣に餌を運んで帰らなければならない動物を、central place forager と呼んで、それらの採餌行動 (foraging behavior) を研究することが流行りになってきた (Lima, Valone & Caraco, 1985; Lima & Valone, 1986; Phelps & Roberts, 1989 など)。

これらの研究では、餌場で餌を見つけるまでの出費、餌を巣まで持って帰るための出費、さらには、途中で捕食者に遭遇することで起こる出費などを考えた時に、いったい動物はどれくらいの餌ならばその場で食べた方が得なのか、それとも持って帰った方が得なのか。それはどういう密度で餌がある時か、捕食者がいる時といない時ではどう違って来るのかなどを予測して、実測値と比較するといった方法がとられている。筆者の研究室でも、中津山 (1991) が central place forager としてのラットの採餌行動に関する研究を始めた。

XIII

さて、ここで、筆者が研究してきたことの一部を、上で述べたこととの関連から、少々述べさせて頂きたい。

筆者が、現在 Tsukuba 情動系ラットと呼ばれている 2 種類の系統 (近交系) を作るために、情動性に関する選択交配の実験を始めたのは 1972 年であった。Fig. 7 は、筆者が行ってきた選択交配の基本的な発想を示したものである。

まず、ラットは地下に穴を掘って生活する動物であるという認識から出発する。そして、穴の中には

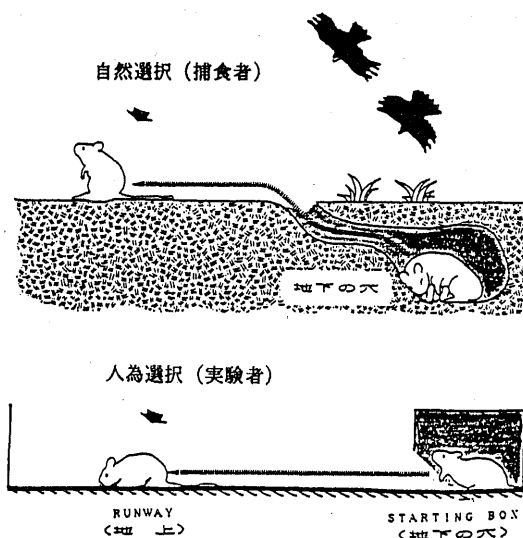


Fig. 7 情動反応性に関する自然選択とランウエイテスト (藤田, 1972)

ラットが食べる餌はないから、餌を得るためには、ラットはとにかく穴の外へ出て行かねばならない。

ところが、ラットは地上にいる時に、捕食者によってかなり食べられる動物でもある。このため、ラットが穴から外へ出て行く時には、出て行くか、出て行かないかで、相当、躊躇する。また、地上に出ている時には、ちょっとした環境の変化に対してフリージングをしたり、急いで手近の穴にとびこんだりする。従って、こういう生態学的な場面における自然選択が長い進化の歴史の中で現在のラットの情動行動を作り上げたのではないか。それならば、そのような状況を実験室でシミュレートすればよいと考えたわけである。

こうして、考案したのが、Fig. 8 に示したランウエイと呼ぶ非常に簡単な装置である。出発箱はラットの穴の中をシミュレートしているので暗くしてある。走路部分は地上と考えるので、明るくしてある。出発箱から走路部分への出口は、穴から地上への出口に相当する。こうして、出発箱から躊躇なく走路部へ出て、フリージングすることなく歩き回るラットを情動性が低いと考え、出発箱から走路部へなかなか出られないで、フリージングばかりしているラットを情動性が高いと考えたわけである。

そして、両極端のラットをそれぞれ選択交配して行ったわけだが、こうした人為選択は、あくまでも自然選択の代わりと考えた。行動に関する自然選択とは、ある行動をした個体の子は残り、そうでない

個体の子は残らないということである。だから、筆者は、いわば自然になり代わって、ある行動をした個体の子を残し、そうでない個体には子を残させないという仕事を何世代も続けたのである。

Fig. 9がこの選択交配の経過である。この図には35世代までしか載っていないが、現在、50世代まで進んでる。一見して分かるように、選択交配の結果、情動性の高低に関する系統は、きれいに分かれて行った。選択交配によってこれほどわずかな世代で行動が変わってしまったことは、筆者としては非常に驚きだったし、同時に、自然に代わってそれを自分が行ったのだ、それをこの目で見たとこの思いが非常に強かった(藤田ら, 1982)。

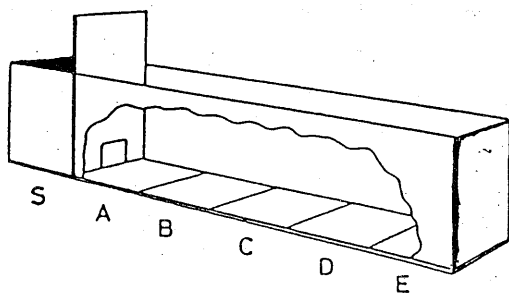


Fig. 8 Tsukuba 情動系ラットの選択交配に用いたランウエイ装置(藤田, 1972)
S=出発箱, A~E=走路部

そして、このTsukuba情動系ラットについては、種々の情動場面への対処行動様式の相違ばかりでなく、様々の反射や初期行動の発達、貯蔵行動、攻撃行動、社会行動、各種の学習行動、脳内生化学物質などの相違、さらには各種薬物の効果&両系統の遺伝構造の分析、遺伝子座数の推定等、すでに60以上の研究が報告されている。

XIV

Fig.10は、我々が筑波大学に持っている野外フィールドである。かなり大きいもので、作ってから8年の歳月が経っている。初めは、学会でもなんでこんなことをするのだと言われたが、このフィールドにTsukuba情動系ラットを投入して、雨が降ろうが、雪が降ろうが、そのままフィールドに放置しておき、自然繁殖にまかせたのである。

ラットは地下にどんどんと穴を掘って生活して行った。我々は、この野外フィールドを用いた研究から、ラットの社会行動をも含めて、さまざまな行動や繁殖経過に関して、実に多くのことを教えられた(藤田, 1984, 1986, 1989; 藤田ら, 1990)。

とはいえ、野外フィールドで分かったことだけでは、十分ではなかった。質的なことは分かってても、量的なことが明確でないからである。従って、フィールドで分かったことを実験室へ持ち込んで、いわば大事な側面だけをカットアウトして、その側面を実

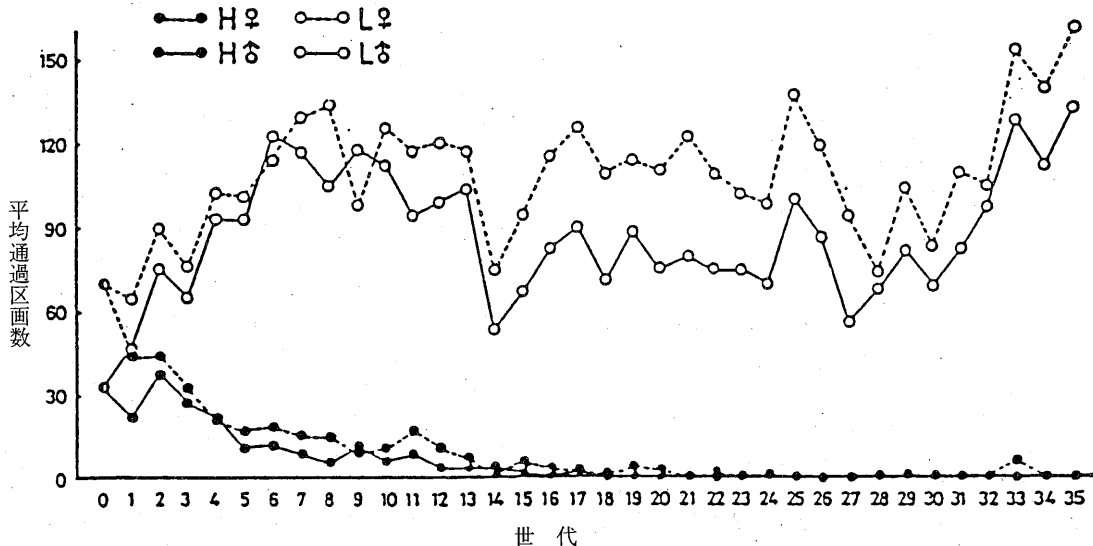


Fig. 9 Tsukuba 情動系ラットにおける選択交配の経過(藤田, 1984)
H: Tsukuba 高情動系, L: Tsukuba 低情動系

験によって詳しく調べることが、やはり必要となってきた。野外フィールドで分かったことと、実験室に持ち込んで分かったことを比較することが重要なのである。

その一例を示そう。Fig.11は、我々の実験室で穴掘り行動を調べるために使っている装置である。Tsukuba 情動系ラットのうちの Tsukuba 高情動系 (THE) と呼ばれる臆病な系統は、Tsukuba 低情動系 (TLE) と呼ばれるずうずうしい系統に比べて、野外フィールドに投入されると早く穴を掘り、さらに、土を沢山かき出す。

このことは前から分かっていたが、野外フィールドではどの個体がやっているのか分からないし、量的なことも測定しにくい。そこで、実験室に人工的な装置を作って一匹ずつ実験した。その結果、北岡・藤田 (1988) が示したように、臆病な方の系統は、野外フィールドで分かったのと同じように、どの個体も早く穴を掘り、長いトンネルを作り、土を沢山

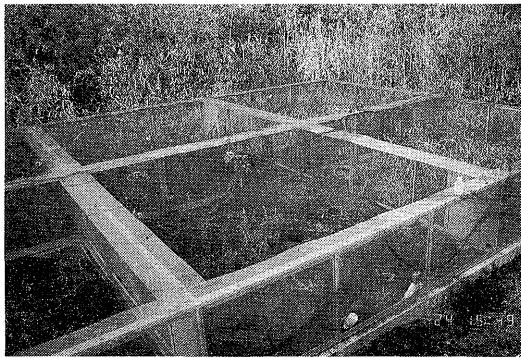


Fig.10 ラット用野外フィールド (藤田, 1984)

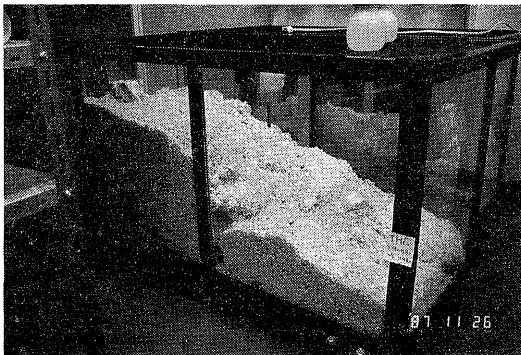


Fig.11 ラットの穴掘り行動を測定するための装置 (北岡・藤田, 1988)
Tsukuba 高情動系ラットは特徴的な堆積を作る

かき出して、山のような堆積を作るという特徴を示したのであった。

Fig.12は野外フィールドで作られた穴に石膏を流し込んで固め、掘り出して写真したものである。ただし、ここに示したのは一つのフィールドの4分の1だけである。穴の構造はこのように複雑で、途中が膨らんでいたり、階層になっていたり、立体交差していたりする。膨らんだ部分を割ってみると、中にあるものから、ここは育児用の巣であるとか、ホーディングしているといったことが分かった。ラットはこのような迷路の中で生活しているのである。

他方、Fig.13は、我々の研究室で使っている八方向型の放射状迷路である。放射状迷路はOlton (1979) が考案した装置であるが、筆者は、この装置はラットの生態学的状況にたいへんうまく適合した装置だと思ふようになった。この装置では各迷路の先端に餌を置き、ラットに自由に選択をさせるのだが、ラットはかなりでたらめな選択をしながらも、

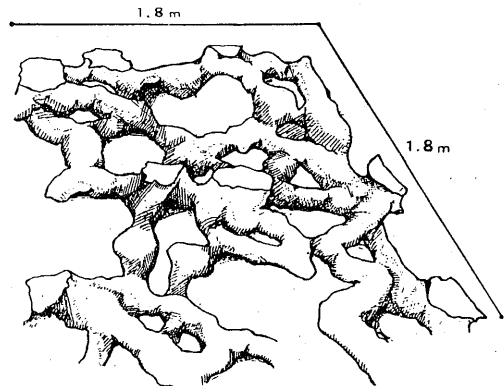


Fig.12 ラットが野外フィールドの地下に作った穴

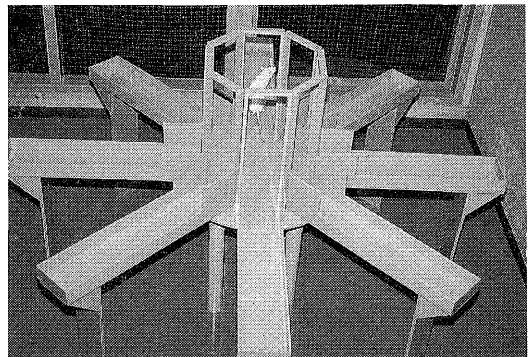


Fig.13 筑波大学心理学系動物棟において用いている八方向型放射状迷路

前に行ったところを覚えていて、次々とまだ行っていないところを間違いなく選択して行く。

迷路の本数を増して24本にしても、まだ間違えないという報告を読んだ時には、初めは嘘だと思った。ラットがそんなに頭がいいはずはないと思っていたからである。ところが、我々のところで実際に実験をしてみると、ラットはこの迷路をすごく早く、よく覚えるのである。そこで筆者も兜を脱いだ。

考えてみると、ラットという種はあのようにすごい迷路を地下に作って、その中で生活してきたのである。この放射状迷路ぐらいなら、たやすく覚えるのは当然のことなのであった。

XV

最後に、いままで述べたことを踏まえて、これからの行動研究への提言を5つばかり並べさせて頂きたいと思う。

第1は、まず、行動に関して基本的に生態学的発想を持つことが重要である。つまり、行動研究に当たっては、適応・進化という発想(Why Question)を持つことが必要だと思う。もちろん、適応や進化を自分で調べることは困難ではあるが、少なくとも、自分は生き物を扱っているのだ。換言すれば、物を扱っているのではないのだということをはっきりと認識したうえで、研究を出発させるべきだと思う。

第2は、自然環境における行動を重視することである。たとえ自分では自然環境における観察や実験ができなくても、自然環境における動物の行動に関する知識を持ち、それを尊重することが重要であるし、少なくとも、自分が使う種についてはそうあって欲しいと思う。

第3は、生態学的に意味のある行動を研究することである。ここでいう生態学的に意味のある行動とは、個体の維持と種の保存を支える行動のことである。具体的には、前者には採餌行動や捕食者への防御行動などが含まれ、後者には、繁殖行動や養育行動などが含まれる。

つまり、行動研究に当たっては、ただやみくもに行動を研究するのではなく、まず生態学的に意味のある行動に焦点を絞り、それをとっかかりにして広げて行く方が、研究に奥行きが生じ、心理学以外の分野とのつながりも生まれ、結局、研究の戦略として得ではないかと思う。

第4は、生態学的に意味のある状況を実験室においてシミュレートすることである。これは動物行動を研究する心理学者にとっては、特に重要なことだと思う。なぜならば、我々心理学者の知りたいこと

は、フィールドでの研究だけでは、必ずしも満足に行くほど十分には手に入らないからである。どうしても多くの側面を統制したうえでの実験が必要となってくる。

従って、フィールドでの生態学的状況を、実験室においてどのようにうまくシミュレートして実験を行うか。ここが、心理学者としては、いい研究か、そうでないかの分かれ道になると思う。

第5は、異なる種の行動を、生態学的観点から比較することである。筆者は、行動の比較ということも、ただやみくもに行なってはあまり意味がないと思っている。まずは、近縁種の行動を比較するところからスタートしたほうがいい。その場合にも、生態学的観点から比較することが重要である。

以上、勝手なことを述べさせて頂いた。40年近く動物を使って行動を研究してきたら、このような感想を持つようになるものかと、お考え頂ければ幸いである。

引用文献

- Alcock, J. 1975 *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sunderland Mass.: Sinauer.
- Bennet-Clark, H.C. 1970a A new French mole cricket, differing in song and morphology from *Gryllotalpa gryllotalpa* L. (*Orthoptera: Gryllotalpidae*). *Proceedings of Royal Entomological Society of London*, **39**, 125-132.
- Bennet-Clark, H.C. 1970b The mechanism and efficiency of sound production in mole crickets. *Journal of Experimental Biology*, **52**, 619-652.
- Bolles, R.C. 1970 Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, **77**, 32-48.
- Bolles, R.C. 1985 The slaying of Goliath: What happen to reinforcement theory. In T.D. Johnston & A.T. Pietrewicz(Eds). *Issues in the ecological study of learning*. Lawrence Erlbaum Associates, pp. 387-400.
- Bolles, R.C., & Beecher, M.D. 1988 *Evolution and learning*. Lawrence Erlbaum Associates.
- Bolles, R.C., Riley, A., & Meissner, D.J. 1975 Defensive behavior of the rat encountering *Mustela putorius*. Cited in M.S. Fanselow & L.S. Lester (1988) A functional behavioristic approach to aversively motivated behavior: Predatory imminence as a determinant of the topography of defensive behavior. In R.C. Bolles & M.D. Beecher(Eds)

- , *Evolution and learning*, Lawrence Erlbaum Associates. pp. 185-212.
- Brown, P., & Jenkins, H.M. 1968 Autosshaping of the pigeon's keypeck. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **11**, 1-8.
- Davey, G. 1989 *Ecological learning theory*. Routledge.
- Dawkins, R. 1976 *The Selfish Gene*. Oxford University Press.
- Dewsbury, D.A. 1990 *Contemporary issues in comparative psychology*. Sinauer Associates.
- Fanselow, M.S., & Lester, L.S. 1988 A functional behavioristic approach to aversively motivated behavior: Predatory imminence as a determinant of the topography of defensive behavior. In R.C. Bolles & M.D. Beecher (Eds), *Evolution and learning*, Lawrence Erlbaum Associates. pp. 185-212.
- 藤田 統 1983a 生得的行動 糸魚川直祐編「現代基礎心理学 9 発達(1)系統発生」, 東京大学出版会, pp. 15-39.
- 藤田 統 1983b 行動の適応と進化 永野重史・依田 明編「発達心理学への招待(7)文化のなかの人間」, 新曜社, pp. 256-272.
- Fujita, O. 1984 "Tsukuba Emotionality": New selected rats. *Rat News Letter*, **13**, 31.
- 藤田 統 1984 行動理論モデルにおける適応の意義 日本心理学会第48回大会特別シンポジウム, 日本心理学会第48回大会発表論文集, S8.
- 藤田 統 1984 行動遺伝学的に作られた高・低情動反応性系ラットの自然環境場面における適応性の研究 昭和57・58年度科学研究費補助金(一般研究B)研究成果報告書, pp. 1-25.
- 藤田 統 1985 心理学におけるフィールド研究の意義について 日本心理学会第49回大会発表論文集, 590.
- 藤田 統 1986 行動遺伝学的に作られた高・低情動反応性系ラットの自然環境場面における行動の分析 昭和59・60年度科学研究費補助金(一般研究B)研究成果報告書, pp. 1-37.
- 藤田 統 1989 行動の個体差の発現機序に関する行動遺伝学的・生理生化学的・生態学的研究 昭和61・62・63年度科学研究費補助金(一般研究B)研究成果報告書, pp. 1-238.
- 藤田 統・加藤 宏 1983a 行動研究における遺伝の意味について ー行動遺伝学の歴史と展望ー 動物心理学年報, **33**, 49-65.
- 藤田 統・加藤 宏 1983b 行動遺伝学における新しい潮流ー適応への傾斜ー 筑波大学心理学研究, **5**, 25-35.
- 藤田 統・加藤 宏・安念保昌・増井誠一郎・北岡明佳・中津山英子 1990 Tsukuba 情動系ラットの野外フィールドにおける4年間の個体数の推移とそれに関連する雄の性行動 筑波大学心理学研究, **12**, 37-45.
- 藤田 統・中村則雄・宮本邦雄 1982 選択交配により作られた高・低情動版性系ラットの行動比較 浜 治世編集「基礎と臨床の心理学 II 行動理論と個体差」, 誠信書房, pp. 156-174.
- Carcia, J., & Koelling, R. 1966 Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, **4**, 123-124.
- Hamilton, W.D. 1964 The genetical theory of social behaviours, I, II. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-52.
- Johnston, T.D., & Pietrewicz, A.T. 1985 *Issues in the ecological study of learning*. Lawrence Erlbaum Associates.
- Kamil, A.C., & Sargeant, T.D. 1981 *Foraging behavior: Ecological, ethological, and psychological approach*. New York: Garland STPM Press.
- Kamil, A.C., & Mauldin, J.E. 1988 A comparative-ethological approach to the study of learning. In R.C. Bolles & M.D. Beecher (Eds), *Evolution and learning*, Lawrence Erlbaum Associates pp. 117-133.
- 北岡明佳・藤田 統 1988 ラットとマウスの穴掘り行動に及ぼす情動性・性・照明条件の効果 動物心理学年報, **38**, 93-106.
- Krebs J.R. & Davies N.B. 1978 *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Krebs, J.R., & Davies, N.B. 1981 *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Lima, S.L., & Valone, T.J. 1986 Influence of predation risk on diet selection: a simple example in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, **34**, 536-544.
- Lima, S.L., & Valone, T.J., & Caraco, T. 1986 Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, **33**, 155-165.
- Logue, A.W. 1979 Taste aversion and the generality of the laws of learning. *Psychological Bulletin*, **86**, 276-296.
- LoLordo, V.M. 1979 Selective associations. In A. Dickinson, & R.A. Boakes (Eds). *Mechanisms of learning and motivation*. Lawrence Erlbaum Associates.

- 中津山英子 1991 ラットの野外生活場面と実験室場面における採餌行動に及ぼす餌の大きさ・採餌距離の影響 筑波大学心理学研究科 修士論文
- Olton, D.S. 1979 Mazes, Maps, & memory. *American Psychologist*, **34**, 583-596.
- Parker, G.A. 1978 Searching for mates. In J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds) *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 214-244.
- Phelepes, M.T., & Roberts, W.A. 1989 Central-place foraging by *Rattus norvegicus* on a radial maze. *Journal of Comparative Psychology*, **103**, 326-338.
- Seligman, M.E.P. 1970 On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, **77**, 406-418.
- Suarez, S.D., & Gallup G.G. 1981 An ecological analysis of open-field behavior in rats and mice. *Learning and Motivation*, **12**, 342-363.
- Timberlake, W. 1990 Natural learning in laboratory paradigms. In D.A. Dewsbury (Ed.) *Contemporary issues in comparative psychology* Sinauer Associates, pp. 31-54.
- Tinbergen, N. 1951 *The study of instinct*. Oxford University Press.
- Tinbergen, N. 1963 On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20**, 410-429.
- Wilson, E.O. 1975 *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge: Harvard University Press
- Zack, R. 1979 Sheldropping: decision making and optimal foraging in Northwestern crows. *Behaviour*, **68**, 106-117.

—1990.9.30受稿—