

寄	贈
加藤克紀氏	平成 年 月 日

DB
858
1992
(11)

隔離飼育マウスの
行動の構造

加藤克紀

目 次

第1章 序論

1. はじめに	1
2. マウスの隔離飼育研究の概観	3
3. マウスの隔離飼育研究の問題点と本研究の立場	11
4. 行動の構造的記述	15
5. 行動の系列分析に関する諸手法	17
6. 本研究の目的	41

第2章 隔離飼育マウスの個体行動の構造

1. 観察の信頼性の検討（予備実験）	43
2. エンカウンター場面における単独行動の解析（実験1）	47
3. エンカウンター場面における対他行動の解析（実験2）	62
4. 近交系マウスのオープンフィールド行動の解析（実験3）	89
5. 全体的考察	96

第3章 行動状態に基づく行動の構造解析

1. 行動状態概念と解析方法の検討	100
2. シャトル箱における行動の解析(実験4)	104
3. 直線走路における行動の解析(実験5)	115
4. オープンフィールドにおける行動の解析(実験6)	125
5. 全体的考察	141

第4章 行動状態に基づく隔離飼育マウスの行動の構造

1. 行動状態概念の拡張	145
2. オープンフィールド行動の解析(実験7)	148
3. 社会的相互行動の解析(実験8)	157
4. 闘争前行動の解析(実験9)	170
5. 全体的考察	186

第5章 結語

1. 隔離飼育研究の問題点と行動の構造的記述	189
2. 隔離個体の単独行動と対他行動の解析とその統合	192
3. 行動状態概念の導入とそれに基づく解析	195
4. 隔離個体の行動の構造的特徴	198
5. 今後の問題	200

要約 203

文献 204

あとがき

第 1 章

序 論

1. はじめに

最近、女性雑誌などを中心に性格診断テストが流行している。特定のテーマに関するいくつかの類型を設定し、YES/NO型や当てはまる/当てはまらない型の質問を次々重ねていくことによって、それら類型の一つに到達するといったものや、複数の対象、たとえば、同じ情景を異なった構図で描いた絵などから、どれを選択するかによって性格が判明するといったものが多い。このような性格診断テストが、科学的に妥当なものであるかどうかはともかく、「性格」という概念は、心理学の扱う概念の中でも「知能」と並んで、おそらくもっともポピュラーなものであろう。

多くの研究者が性格に関する研究を続けてきた。しかし、今日、普通に知られている性格類型というものの多くを考案したのは、心理学者ではなく、精神科医や精神病理学者であった。これは謂れのないことではない。というのは、性格類型は、元来、精神病の研究に基づいているからである。つまり、精神病は、普通の個人が持っている諸特性が極端な形で現れたものとして理解されたのである。したがって、精神病の患者を実際に扱い、その治療に努力していた人々によって、個人の性格が精力的に研究され、その類型化が行われたとしても不思議ではない。

そのような精神科医や精神病理学者の中には、性格の類型化だけに留まらず、性格の成り立ちを因果的に理解しようとした者もいた。その代表がフロイトであった。彼は、神経症患者の治療を通じて、精神分析学を創始し、神経症の病因として、幼児期の経験が重要であると主張した。普段はまったく忘れ去っている、つまり、フロイトの言葉では抑圧され

ている幼児期の経験が、神経症を引き起こしていると述べたのである。そして、そのような経験は、外傷体験 (trauma) と呼ばれた。

フロイトの創始した精神分析学が、ヨーロッパにおいて確立されようとしていたころ、アメリカの心理学は、行動主義の時代に入ろうとしていた。乳幼時期の経験、特に外傷体験が、その後のパーソナリティの発達に重大な影響を及ぼすという精神分析学の主張は、最初、科学的ではないとの理由で、アメリカの心理学会には受け入れられなかった。しかしながら、行動の決定因として環境要因を重視する行動主義において、もしフロイトの主張が正しいのであれば、乳幼児期の経験という要因をその研究プログラムから除外することはできなかった。そこで、アメリカの心理学者たちは、フロイトの主張を、ラットやマウスを用いた動物実験によって検証しようとした。いわゆる初期経験研究と呼ばれる一連の研究が始められた一つの大きな動機は、そこに求められる (藤田, 1977)。心理学におけるマウスの隔離飼育研究は、このような初期経験研究を背景にして始められたのである。

2. マウスの隔離飼育研究の概観

(1) 研究の発端

心理学におけるマウスを用いた隔離飼育研究は1950年代に始まった。そこで、もっとも注目された隔離飼育の影響は攻撃行動に対するものであった。Kahn (1954) は、特殊な訓練によって非常に攻撃的になった雄を用いて、激しい攻撃を人為的に母マウスへ加え、その母マウスによって育てられた幼若マウスの成熟後の攻撃行動が、どのように変化するかを検討した。その結果、母マウスの被攻撃経験が、仔の攻撃性を変化させる上で、ほとんど効果を持たないことが明らかになった。ところが、3週齢の離乳時から8週齢のテスト時まで、単独で飼育された対照群の動物の方が、母マウスとともに育てられた個体よりも、非常に多く攻撃行動を示すことが見出された。これが、心理学におけるマウスを用いた隔離飼育研究の最初の報告であるようである。

その後、King & Gurney (1954) は、隔離飼育それ自体に焦点を当てて実験研究を行なった。同じ飼育条件の個体を出会わせ、2個体の闘争(fighting)行動の出現潜時を、攻撃性の指標として測定したところ、20日齢で離乳されてから、10週間以上の長期にわたって隔離飼育された個体より、20日齢から45日齢までの期間を、他の雄あるいは雌と一っしょに飼育された個体の方が、闘争行動の出現潜時が短いことが示された。さらに、King (1957) は、飼育条件をよりいっそう詳細に設定し、隔離飼育の攻撃性に与える影響を検討した。そして、離乳後10日から25日間、他の雄と一っしょに飼育された動物の方が、むしろ攻撃性

が高くなることを報告した。

(2) 攻撃行動と過敏性

Cairns & Nakelski (1970) は、隔離飼育個体が攻撃行動を示しやすくなる原因を検討する目的で、マウスの小集団に集団飼育個体あるいは隔離飼育個体を入れた。そして、その小集団の構成員との間で生じる個体間相互作用を、飼育条件間で比較した。その結果、個体同士の通常の探索行動が、闘争行動にまでエスカレートするかどうかは、刺激された個体の反応性に依存しているようであり、隔離飼育個体は、全般に他個体の刺激に対して過敏であることが示された。この知見に基づいて、Cairns & Nakelski (1971) は、隔離飼育が個体間の相互作用に及ぼす影響について、さらに検討を加えた。隔離飼育個体と集団飼育個体を出会わせた場合、相手を攻撃することのより多い隔離飼育個体の方が、個体間相互作用を最初に開始することが多く、相手からの接触刺激に対する反応性が高いことが認められた。彼らは、これらの結果とホームケージでの集団生活の観察結果に基づいて、次のように推測した。すなわち、集団飼育条件下では、接触刺激が他個体から不断に与えられることにより、他個体からの接触刺激に対する反応性は低い状態に留まっている。ところが、それが隔離飼育によって取り除かれると、他個体からの接触刺激に対する反応性が高まり、個体間の探索行動は闘争行動までエスカレートされやすくなる。

Banks (1962) は、隔離飼育された個体同士を出会わせ、闘争行動が生じるまでの一連の行動を 64 コマフィルムで撮影し、biting が生じ

たものと生じなかったものに分けて解析した。その結果、biting 出現の必要条件となるような一定の運動系列パターン、すなわち、biting の解発機構をうかがわせるようなものは見出せなかったが、biting が生じた事例では、個体同士の探索行動がより強く示される傾向にあることが認められた。

Cairns & Scholz (1973) は、隔離飼育個体の反応性に基づく仮説を検証するために、神経遮断薬の chlorpromazine の投与によって反応性を実験的に操作された集団飼育個体を隔離飼育個体に出会わせた。薬物投与によって集団飼育個体の反応性が低下した場合でも、隔離飼育個体が、個体間相互作用を最初に開始する程度は、ほとんど変わらなかった。それに対して、攻撃を仕掛ける隔離飼育個体の割合は、chlorpromazine の用量に依存して減少した。また、通常 of 反応性を示す集団飼育個体と出会わせられ、攻撃行動を一度示した隔離飼育個体は、それ以降、相手の反応性の高さとは、まったく無関係に攻撃行動を示すようになった。それに対して、薬物投与によって無反応になった集団飼育個体と最初に出会わせられ、攻撃行動を示さなかった隔離飼育個体は、それ以降、相手の反応性に依拠して攻撃行動を示すようになった。これらの結果は、隔離飼育による攻撃行動の増大が、相手の反応性に大きく依存していることを明確に示した。つまり、探索行動から闘争行動へのエスカレーションは、相手の反応に対する隔離飼育個体の過敏さを通じて生じるらしいことが明らかになった。

しかしながら、このような隔離飼育個体の過敏さと攻撃行動の増大とを結びつける考え方には反論もある。Brain et al. (1978) および O'Donnell et al. (1981) は、雌と同居させた雄が、その同居期間と同じ長さの期間、隔離飼育された個体と同程度かそれ以上の攻撃行動を示

すことを報告した。つまり、もし他個体との接触の欠如が隔離飼育個体の過敏さをもたらし、攻撃行動を増大させるとすれば、雌との同居によって得られる他個体との接触は、攻撃行動の増大を抑えるはずである。しかし、事実はそうではなく、他の雄との同居のみが攻撃行動の増大を抑制した。この結果は、隔離飼育個体の過敏さをもたらす要因が、単なる他個体との接触の欠如ではないということ、そして、雌との同居が、攻撃行動発現に深く関わっていることを示している。

(3) 隔離飼育の影響の可塑性

Cairns & Nakelski (1971) は、隔離飼育個体を小集団の中に戻し、5-10 週間飼育すると、社会的相互作用における隔離飼育個体の特徴が失われることを報告している。このことは、少なくともマウスにおいては、攻撃行動に対する隔離飼育の影響は、可塑的性質を持つことを示唆している。隔離飼育個体を集団飼育に戻すことによって、隔離飼育の影響を消失させ、攻撃行動の出現を低下させることができるという知見は、Banerjee (1971) によっても報告されている。

(4) 遺伝的要因と隔離飼育の影響

King (1957) は、離乳時から隔離飼育を行なった場合、C57BL/10 より BALB/c の方が攻撃性が高いという系統差が認められることを報告した。隔離飼育の影響に関する系統差の存在は、Bauer (1956) も報告し

ているが、King (1957) の報告とは異なり、攻撃行動全体の出現頻度では系統差はなかったが、激しい攻撃行動に限ってみると、C57BL/10の方がより多く示す傾向が認められた。また、Puglisi-Allegra & Cabib (1985) も、BALB/c, C57BL/6, DBA/2 の3種の近交系間で、8週間の隔離飼育の影響を比較した。それによると、隔離飼育による攻撃行動増大の程度は、DBA, C57BL, BALB の順で大きく、BALB においては、隔離飼育の開始時期を4, 8, 12週齢と変えても、攻撃行動の増大は、ほとんど認められなかった。攻撃行動に対する隔離飼育の影響と遺伝的要因との関係に関しては、最近では、遺伝分析も行われている (Schneider et al., 1992)。

(5) 攻撃行動研究の方法としての隔離飼育

一方、動物学、生化学、薬理学などの領域においては、マウスの隔離飼育研究は現在、完全に攻撃行動研究の一分野を構成している。その原因の一つは、おそらく Yen et al. (1959) が、隔離飼育によって攻撃行動が容易に生じることを利用して、トランキライザー開発のためのスクリーニング系を作成したことにあるように思われる。この動物モデルは、「隔離飼育誘発性攻撃 (isolation-induced aggression)」と呼ばれ、「電撃誘発性攻撃 (shock-induced aggression; Tedeschi et al., 1959)」などの他の攻撃行動の動物モデルとともに、現在でも盛んに利用されている。

隔離飼育研究が初期経験から離れてしまった原因として、次のような事実もまた指摘できるかもしれない。それは、隔離飼育と攻撃行動の関

係に関して研究が進行するにつれ、隔離飼育が初期経験である必然性がなくなってしまったという事実である。つまり、成体になってから隔離飼育を始めても、十分攻撃行動が誘発されることが示されたのである。たとえば、Cairns (1972) は、隔離飼育の開始時期を 3, 4, 5, 8, 12 週齢とし、隔離期間を 0, 1, 4, 16, 64 日として、それらを組み合わせて、隔離飼育の開始時期とその期間の攻撃行動への影響を調べた。その結果、8 週齢以上で隔離飼育を開始しても、隔離飼育期間が 16 日間以上であれば、半数以上の個体に攻撃行動が出現することが示された。また、Crawly et al. (1975) は、2 ヶ月齢から 1 ヶ月間の隔離飼育を行なった場合でも、1 ヶ月齢から 1 あるいは 2 ヶ月間の隔離飼育を行なった場合と、ほぼ同程度の攻撃行動の増大が認められることを報告している。同様に、Goldsmith et al. (1976) もまた、7 週齢から隔離飼育を開始した場合でも、2 週間の隔離飼育によって攻撃行動の出現率の増大が認められること、8 週間以上の隔離飼育を行えば、攻撃行動の出現率はほぼ 100% になることを示した。O'Donnell et al. (1981) の報告に至っては、10 週齢以上の動物をわずか 24 時間隔離飼育しただけでも、攻撃行動の増大が認められた。

しかしながら、このような成体になってからの比較的短期間の隔離飼育が、離乳直後からの長期にわたる隔離飼育と同質の影響をもたらしているのかどうかは明らかではない。というのは、それらの研究においては、攻撃行動を示した個体の割合や、bite や attack など限られた行動パターンの生起頻度や持続時間のみが着目され、攻撃行動以外の行動に対する影響に関しては、それほど研究されてこなかったからである。

しかしながら、研究数は少ないながらも、Cairns (1972)、Krsiak & Borgesova (1973) および Krsiak (1975) は、離乳時からの長期隔離を

行なった場合には、驚愕反応や freezing 反応、誇張された逃避反応といった、攻撃行動とはまったく対照的な行動を示す個体もまた出現することを見出している。つまり、攻撃行動以外の行動についても詳細な解析を行えば、離乳直後からの長期にわたる隔離飼育と、成体になってからの比較的短期の隔離飼育とでは、その影響が異なっている可能性があるのである。

King (1957) は、隔離飼育がむしろ攻撃性を低下させるという例外的な報告を行なった。彼は、隔離飼育によって雄同士の競合 (competition) の機会が奪われ、攻撃行動が習得されなかった結果、攻撃性が低下したと自らの実験結果を解釈した。しかしながら、離乳直後からの長期にわたる隔離飼育の影響に関して、Cairns (1972) や Krsiak & Borgesova (1973) らが行なった報告によれば、そのような長期にわたる隔離によっては、攻撃的な個体だけではなく、むしろ臆病な個体も出現するようであり、この臆病な個体が隔離飼育群全体の攻撃性の低下に貢献していたことは十分考えられるであろう。

(6) 隔離飼育の多方面への影響

以上のように、攻撃行動の増大は、マウスの行動に対する隔離飼育の影響のもっとも顕著な側面であり、それに関する研究も非常に多い。しかしながら、Cairns (1972) や Krsiak & Borgesova (1973) によっても明らかにされたように、隔離飼育の影響は、攻撃行動のみに留まらない。隔離飼育は、移動活動量を増大させ (Essman, 1966, 1968)、オープンフィールドテストにおいて情動性を低下させる (Priestnall, 1973)

が、hole-board test においては探索行動を減少させる (Valzelli, 1969, 1971) ことが報告されている。また、隔離飼育は、様々な回避学習課題において成績を低下させ (Essman, 1970, 1971; Valzelli, 1973), 性行動に障害を引き起こす (Lagerspetz, 1969; Charpentier, 1969) ことも認められている。一方、オープンフィールド行動については、攻撃行動同様、集団飼育に戻すことによって、隔離飼育の影響が修正されるという可塑性が認められている (Einon et al., 1981)。

最後に、以上述べてきたような行動上の影響に加えて、隔離飼育は、セロトニン系などの神経伝達物質系や性ホルモンなどの内分泌系に大きな影響をもたらすことが知られている (Welch & Welch, 1968; Brain, 1975; 平野, 1981; Bell & Hepper, 1987)。また、隔離飼育誘発性攻撃に対する中枢作用薬の影響に関する研究はかなりの数にのぼっているが、本研究とは直接の関わりを持たないので、ここでは、これ以上触れないことにする。

このように、隔離飼育の影響は、行動的、生理的、あるいは生化学的など多方面にわたっている。しかしながら、マウスにおける隔離飼育がどのような影響を生体にもたらし、様々な行動異常を引き起こすのかということについて、統一的な理解は得られていない。次節では、この難点に関して論議を行ない、問題の所在を明らかにする。

3. マウスの隔離飼育研究の問題点と

本研究の立場

前節まで、マウスにおける隔離飼育の行動に対する影響が、非常に多岐にわたることを示してきたが、これまでの隔離飼育研究には、統一的な解釈がなかったという大きな問題点がある。その最大の原因として、攻撃行動の測定に限ってさえ、方法論的な統一がなされなかったことを挙げることができる。しかしながら、それよりももっと重大で深刻な問題が別にある。それは、隔離飼育研究の多様な結果が、相互に無関係な独立した文脈の実験から得られているということである。たとえば、探索行動に対する隔離飼育の影響を調べるためには、hole-board test といった特殊な課題が用いられているし、学習行動への影響を検討するためには、従来標準的な学習課題における成績が利用されている。また、攻撃行動への影響を調べるためには、biting や lateral attack といった限定された少数の行動パターンの出現頻度や持続時間がその指標となっており、同様に性行動においては、mounting や ejaculation といった特定の行動パターンや行動特徴が注目されてきた。

個々の実験によって得られる結果は、それ自体では完結したものであるが、それらの実験研究間にはまったく相互の関係がない。研究対象としての「探索」も「学習」も「攻撃」も「交尾」も、そのすべてが個体の機能的側面を表しているという意味において、実験間に相互関係があることが暗黙のうちに前提とされている。しかしながら、それらは、機能的意味づけを受けて初めて得ることのできる概念レベルでの相互関係であり、実際に観察され測定されているものの間に相互関係があること

を、まったく保証してはいない。換言すれば、そうした相互関係は、操作的には、まったく定義されていないのである。さらに、概念レベルにおける機能的な相互関係にしても、それを明示するような理論が存在しているわけでもない。つまり、「探索」と「学習」、「探索」と「攻撃」の間の相互関係を定式化した統一的理論は存在しておらず、いわば常識の枠内で暗黙裡に、個体の機能的側面の一つとして理解されているだけである。したがって、Valzelli (1973) が、隔離飼育の多面的な影響を表現するために提出した「隔離飼育症候群 (isolation syndrome)」という概念なども、非常に便利な概念ではあるが、結局それは、相互に独立した一群のテストや限定された行動パターンの解析から得られた結果を、網羅的に包括した概念にすぎない。つまり、隔離飼育症候群という概念は、たとえば、隔離飼育の探索行動への影響というトピックに関しては、断片的に答えてくれるが、隔離飼育によって個体が全体としてどのように変化するのか、という問には答えてくれないのである。

初期経験研究が扱おうとした大きな課題の一つは、先に述べたように性格形成に対する初期経験の影響を明らかにすることであった。マウスにおける隔離飼育研究も、それを背景として始まった。しかしながら、その後の展開は、いくつかの機能的側面に関する研究が、相互に関係することなく進められ、その中でも攻撃行動の増大という側面が特に注目された。その結果、現在ではマウスにおける隔離飼育研究は、事実上、攻撃行動研究の一部になるに至っている。初期経験の影響を個体全体において理解しようとするのではなく、個々の機能的側面においてのみ理解しようとする研究の在り方は、隔離飼育研究ばかりでなく、他の初期経験研究においても認められることではあるが、当初の目的に沿っているとはいい難い。様々な機能的側面に対する隔離飼育の影響を相互に関

連づけた上で、隔離飼育個体の行動はもっと統一的に理解される必要が
あろう。

そのような関連づけを行うことは、たとえば、「探索」や「攻撃」と
いった概念を相互に関連づけることに相当する。つまり、概念レベルで
相互関係を理解しようという方向である。その作業には、探索行動や攻
撃行動がすでに測定されているという事実から、その測定手続きの基礎
となった我々の常識の分析が含まなければならないであろう。さらに、
個々の実験において観察され測定された現象間には、何ら相互の関係は
ないので、これまで暗黙のうちに了解されてきた概念間の関係もまた、
我々の常識の分析を通じて明らかにされる必要があるだろう。

それに対して、本研究で行おうとしているやり方は、それとは多少異
なる。ここでは、概念のレベルで相互関係を求めようとするのではなく、
実際に観察され測定される現象のレベルにおいて、個々の実験研究間に
相互関係を見出そうというのである。つまり、現象の記述の仕方に検討
を加え、隔離飼育個体の行動を総合的かつ統一的に記述しようとするの
である。

その記述の具体的なプロセスは、極めて単純な発想に基づいている。
基本的には、ある実験場面で展開される個体の行動を、エソロジストが
主に行なってきた直接観察法によって記述するということに尽きる。も
し、動物が「立ち上がる」、「歩く」といった行動パターンを有限個し
か持たないのであれば、様々な実験場面において示される行動は、それ
らの行動パターンの集合上で、すべて記述できるであろう。しかも、す
べての行動パターンは、必ず少なくとも一つの相互関係を持ちうる。そ
れは、すなわち、時間軸上の前後関係である。とすれば、行動パターン
の集合として記述された、ある実験場面における行動は、自動的に時間

軸上の前後関係に基づく構造を持つことになる。我々は、そのような行動の構造を仲立ちとして実験場面の違いを越えて、隔離飼育の行動に及ぼす影響を総合的かつ統一的に理解できるようになるかもしれないのである。

行動の観察と記述という点、得られるデータが主観的であり、また記述も、ただ文章を連ねるといった印象を与える。実際、心理学は、その歴史の初期において、主観性ゆえに観察法を捨てた（Hutt & Hutt, 1970）。しかし、エソロジーは、むしろ観察法を積極的に使用し、それを洗練させ、多大な成果を挙げた。現在、観察法は、「エソロジカルメソッド」とすら呼ばれている。

行動を行動として認識する際に、主観性が混入することは自明である。しかし、現在のところ、行動は、我々人間の目を通して「主観的」にしか認識できない以上、この難点を完全に払拭することは不可能であることもまた自明である。問題は、むしろ認識された行動をどのように記述するかという点にある。いい換えれば、主観的に認識された行動をどのように論理的、客観的に表現するかということである。一つのパターンとしての行動の認識、その記述および時系列データの分析法などを次節で詳しく論じることにする。

4. 行動の構造的記述

力学は、物体の運動をある時刻における質点の位置によって記述する。その位置は任意の三次元ベクトル空間によって統一的に表現され、微積分学が解析の道具となった。科学の歴史の中で、力学が大きな成功を納めたことの一因は、そうした記述様式が物体の運動という現象の本質と合致していたことにあったと考えられる。それでは、行動という現象についてはどうであろうか。行動を統一的に扱うためには、「ある時点で個体が行なっていること」を記述することが行動の本質にもっとも適った普遍的な記述様式であると思われる。このような記述の仕方は、自覚しているかどうかは別にして、日常、我々が現実に行なっていることである。

エソロジストは、そのような記述様式を動物行動に適用した。彼らは、長期間にわたる野外での行動観察から、動物たちが行うこと（行動型）のリストを作成し、それに基づいて行動現象を記述した。そのリストは行動目録（エソグラム, ethogram）と呼ばれ、行動現象を記述するための一種の座標の役割を果たすが、力学における三次元ベクトル空間のような幾何学的秩序は持っていない。つまり、行動目録それ自体によっては、行動型間の関係は与えられない。しかしながら、行動型は、時間軸上で相互に関連を持っており、エソロジストたちは、その点に注目して、fixed action pattern (FAP) や刺激-反応連鎖を発見した。行動という現象は、本来的に時間軸上で秩序立っているものなのである。しかし、このことは、行動型間に何らかの因果的連関があるといったことを必ずしも意味しない。たとえば、ある目的地に出かける人が示す行動

現象には、「駅に行く」、「列車に乗る」といった様々な行動型が一定の順序で生起することが観察されるが、それらの行動型間の関係は因果的な連関というよりもむしろ機能的な連関であろう。さらに、行動現象には、このような時間軸上の秩序に加えて、行動型間の包含関係に基づく「入れ子型の構造」が存在している。つまり、「駅に行く」、「列車に乗る」といった行動型は、ある場合には「旅行する」という行動型に含まれているのである。もし、それぞれの行動型をそれらの包含関係に従って順序づけるならば、それは階層構造を形成するであろう (Miller et al., 1960)。

本研究においては、このような行動現象の秩序に基づいた解析を行うために「系列構造 (sequential structure)」という概念を導入する。行動型の時間軸上の連なりを、通常「行動系列 (behavior sequence)」と称するが、系列構造とは、この「行動系列に見出される秩序の総体」として概括的に定義される。ただし、この秩序には 2 種類あることに注意しなければならない。第 1 は、時間軸の方向の秩序であり、第 2 は、それと直交する方向の秩序である。FAP や刺激-反応連鎖は、前者の秩序の例であり、「旅行する」という行動型に示された入れ子型 (階層) 構造は、後者の秩序の例である。我々は、この系列構造という概念に基づいて、特定の実験場面で生じる行動現象全体を一つのものとして取り扱うことが可能になる。さらに、理想的には、そうした取扱い方をすることによって、複数の実験場面で観察された行動現象を、あたかも一個の変数のように形式的に比較することができるようになるかもしれない。本研究において、このような行動の記述様式を「行動の構造的記述」と称することにする。

5. 行動の系列分析に関する

諸手法（加藤・牧野，1988）

行動の構造的記述を行うためには、行動系列の秩序を解析するための道具が必要である。力学において、微積分学が強力な道具であったのと同様に、系列構造を示すには、多変量解析や離散数学の助けを借りる必要がある。行動現象を「歩く」、「手を振る」といった行動パターンの系列、すなわち「行動系列」として記述した場合にそれを解析するための定量的な手法は、一般に「系列分析 (sequential analysis)」と呼ばれ、主にエソロジーの分野で応用されてきた。行動現象を行動系列という形で記述し、それに分析を加えるという作業を心理学者が、まったく無視してきたわけではない (e.g., Miller & Frick, 1949; Lashley, 1951; Miller et al., 1960)。しかし、多くの心理学者にとって、実験場面における行動は、刺激-反応図式における反応という、たった1個のカテゴリーに限定されていたので、あえて行動系列を取り扱う必要はなかったのである。それに対して、エソロジストは、本来、何が起きているのかよく分からない自然場面での動物の行動現象全般を研究していたので、できる限りそれをそのまま記述し、そこに何らかの規則性を見出すことを助けてくれる解析手法が必要であった。しかも、エソロジーが自然科学の一分野として地歩を固めていくためには、その手法は定量的であることが望まれた。そのような要請のもとに行動現象を行動系列として記述するとともに、その規則性についても直感や印象に留まらずに定量的な裏づけを与えるための解析法が必要となったのである。

一口に系列分析といっても、その在り方は多岐にわたっている。表 1

には、系列分析の諸手法の一覧が示されている。本節の目的は、それらを概観することにある。まず最初に、系列分析が扱うデータの記述の仕方について説明し、次に、系列分析の概要と各手法の特徴について述べる。そして最後に、エソロジー以外の諸分野における応用について簡単に触れることにする。

(1) データの記述

系列分析は、行動系列を「行動項目列」という形で受け入れる。行動項目列とは、各行動型を指し示す記号、すなわち「行動項目 (behavior item または behavior category) の列 (string) である。たとえば、3種類の行動項目、A、B、Cによって行動系列が記述されるとき、その行動系列は、A A B C A… や、B C A A C B… などの行動項目列によって表わされる。

(1) - 1 行動型

エソロジストの仕事は、まず野外の動物の行動を長期にわたって観察し、自分たちが用いる行動項目を確定することから始まる。つまり、行動型をカテゴライズし、それに一定の記号を与え、そのリスト (行動目録) を作成する。この手続きは、観察を行う場所が野外でなくとも、系列分析を行う者にとって普遍的なものである。

ここでの大きな問題は、行動型のカテゴライズにある。身体運動は、

時間軸上で連続しているため、どこで行動型の区切りをつけるか決めなければならない。これは非常に重要である。なぜなら、系列分析において行動型はその分析単位であり、行動型のカテゴリズの仕方が分析結果を左右するからである。研究者によっては、身体運動を筋骨格系に基づく座標系で表現し、行動現象を記述しようとする者もいる（ e.g., Golani, 1973）が、その作業に費やされる労力や記録のための諸条件を考えると、この方法が一概によいとばかりもいえない。

行動型のカテゴリズは、観察者のパターン認識に依存している場合が一般的である。しかしながら、そのやり方は、主観的であるとして非難されるべきではない。行動型は、本質的に我々の認識の産物であり、その区切り方が、分析に先立って一意的に決定されるなどということは、元々ありえない。むしろ重要なことは、行動型の記号である行動項目が、当該分野の研究者の間で、どの程度共有されるかという点にある。そのため、行動項目は「直示的定義（ostensive definition）」を必要とする。つまり、原則として、研究者は、ある時点での行動現象を指さすことによって、各行動項目の意味を他の研究者に教えることができなければならない。したがって、エソロジストが通常行う行動型のカテゴリズは、身体運動の類似性や、その結果の同一性によっていることが多い（Hinde, 1982）。行動項目というものは、多くの専門用語と同様、基本的には、当該分野の研究者によってのみ理解されうる特殊な言語とみなされるべきなのであり、したがって、その意味は、日常言語のように多様な文脈に依存することはできない。

行動型のカテゴリズは分析単位を決定するが、そのことはまた、用いられる行動項目によって、分析のレベルが設定されるということをも意味する。今日、行動現象が階層構造を持っているとする見方は一般的

である (Rosenbaum et al., 1983) が、それは行動現象の認識にも当てはまることであり (van Dijk, 1980)、ある場合には大まかなカテゴリズを行い、ある場合にはより詳細なカテゴリズを行うことによって、分析を効率的に実行することができる。ただし、行動項目に階層を導入する際には、その上下関係を明確にさせておくことが望ましい。なぜなら、そうしておかないと、分析が効率よく行えないばかりでなく、結果の解釈が困難になってしまう恐れがあるからである。

(1) - 2 行動系列

行動系列の記述とは、観察者が行動現象を行動項目列に変換する作業である。観察者は、その作業を異なる時刻に異なる場所で異なる個体や集団に対して行う。系列分析の多くは、そのようにして得られた行動項目列を、通常の統計処理と同様、それぞれ一つの標本として扱う。ここでは、それを特に「標本系列 (sample sequence)」と呼んで区別することにする。

行動系列は「個体内行動系列 (intra-individual behavior sequence)」と「個体間行動系列 (inter-individual behavior sequence)」とに大別される (Slater, 1973)。個体内行動系列は、1 個体の行動を記述し、個体間行動系列は「個体間相互行動 (dyadic interaction)」を記述する。そして、分析においては、通常、後者は前者から作り出される。

(1) - 2 - 1 個体内行動系列

個体内行動系列の記述は、原則的には「系列見本法(sequence sampling method)」(Altmann, 1974)という方式をとる。この方式では、生じた行動型を、観察開始時点から生じた順に逐次記録していく。研究者の関心のある行動現象が、有限個の互いに排反の、すなわち、同時には決して生起しない行動型にカテゴライズされ尽くされている場合には、ある行動型の終わりは他の行動型の始まりであり、同一の行動型間の推移である自己推移(auto-transition)は原理的に出現しない。また、カテゴライズされ尽くされていない場合には、観察されている行動現象の中に無視される部分が登場する。以上、どちらの場合も各行動型の持続時間が記録されることもある。なお、持続時間を考慮しない記録法を、特に「事象系列見本法(event-sequential sampling method)」と呼ぶことがある(Gottman & Notarius, 1978)。

また、一定の時間枠を設定し、その枠内で生じた行動型をすべて記録するという方式もある。それを「多重事象系列見本法(multiple event-sequential sampling method)」と呼ぶことにする。この方法では、行動型の生起順序に加えて、予め決められた時間枠を単位とする持続時間も記録できる。それに対して、一つの時間枠内での行動型の生起順序を無視する方式を「多重事象時間見本法(multiple-event-time sampling method)」と称する(Gottman & Notarius, 1978)。

これらに対し、一つの時間枠には常に一つの行動型を記録すると予め決めておけば、その記録方式は「時間系列見本法(time-sequential sampling method)」と呼ばれる(Gottman & Notarius, 1978)。これは、心理学の分野で「時間見本法(time sampling method)」と呼ばれ

て多用されてきた観察手続きとほぼ等しい。この方法の場合には、その単位時間を適当に設定してやれば、行動型がすべて排反である限り、一つの時間枠に一つの行動型が記録されることになる。しかし、行動型の最小持続時間が単位時間よりかなり短かったり、行動型が互いに排反でなかったりすると、一つの時間枠内に複数の行動型が入る可能性が生じる。さらに、一つの行動型の始まりと終わりが、時間枠の区切りとうまく一致する保証はまったくないので、ある行動型の終わりと次の行動型の始まりが一つの時間枠の中間にあたりする場合もあるであろう。したがって、時間系列見本法では、一つの時間枠内で生起した複数の行動型のうち、どれを記録するかという判定の問題が生じることになる。

これらの方式のうち、どれがもっともよいかは、記録に必要とされる労力や研究の狙い、および分析法との兼ね合いを考慮しなければならないので一概にはいえない。もっとも労力を要する記録法は、各行動型の持続時間をも考慮した系列見本法であり、もっとも楽な手法は、項目数も少なく判定の問題もそれほど生じないような時間系列見本法であろう。行動型が互いに排反でない場合には、多重事象系列見本法が特に有効である。

以上のような記録法によって記述された個体内系列に関して、どこからどこまでを一つの標本系列とみなすかという問題が生じる。もし、記録された個体内系列が、一つの連続した標本系列として分析にかけることができるのであれば、特に問題はない。この問題は、対象となっている行動現象が、カテゴライズされ尽くされていない場合に重大となる。ラットの社会行動を扱った Grant (1963) は、ある行動型の終了後、3秒経過しても次の行動型が生起しなかったならば、その時点でその個体内系列は終了したとみなした。このような行動型間の時間間隔は、うま

く設定する必要があるが、残念ながら、そのための決め手はない。時間間隔それ自体が研究の対象になるほどであり、Nelson (1964) は、ある種の魚の求愛行動の「系列間間隔 (inter-sequential interval)」について詳細に検討している。なお、このような判定や分析を行うためには、持続時間も考慮した系列見本法によって観察を行わなければならないことはいままでもない。

(1) - 2 - 2 個体間行動系列

個体間系列は、2 個体の個体内系列から通常作り出される。個体間系列を個体内系列から構成する上で、まず前提となることは、2 個体の個体内系列が同期して記録されていることである。つまり、各個体の示す行動型のすべてについて、個体間で少なくとも生起順序は、つけられていなければならないのである。したがって、観察は、持続時間を考慮した系列見本法か事象系列見本法によって行われている必要があるが、実際には、この観察手続きの制限はかなり厳しいものである。たとえば、2 個体が離れている場合などは、各個体が示す行動型の生起時刻を記録していない限り、行動型間に生起順序をつけることは難しい。身体運動が比較的速い場合には、2 個体の行動型を同期して記録することがその場では不可能なこともあり、ビデオなどの記録装置に頼らなければならない。

2 個体の個体内系列が記述された後、各個体の行動型が交互に出現するという形で、機械的に個体間系列を構成することになるが、ここでも、個体内系列同様、どこからどこまでを一つの標本系列とみなすかという

問題が生じる。先に触れた Grant (1963) は、個体内系列の場合と同じ基準を採用した。つまり、一方の個体の行動型が終了してから 3 秒経過しても相手個体に新たな行動型が出現しないときには、個体間系列は、そこでいったん途切れるとしたのである。この方法では、先に述べたように、経過時間の設定に工夫が必要であるし、また、観察は、持続時間も考慮した系列見本法に基づかなければならない。しかし、このやり方は、実際にはかなりやっかいである。なぜなら、本質的に行動型というものは、その始点と終点がぼやけているものであり、特に身体運動が速い場合などは、行動型の持続時間を測定したり、行動型間の微妙な前後関係を判定したりすることが、しばしば困難になるからである。

このような問題は、2 個体の個々の行動型間の刺激-反応連鎖的關係を直接探ることをいったん諦め、より大まかなレベルで個体間相互行動を記述するという方策をとることによって避けることができる。具体的には、次の 2 つのやり方がある。第 1 は、2 個体の身体運動を含むような行動型を、最初からカテゴライズしておき、それによって個体間相互行動を記述するという方法である。この場合、その行動型に含まれた身体運動間の関係は明らかにされないが、相互行動全体の規則性は、系列分析を通じて示すことができる。当然、行動型のカテゴライズにおける注意事項は守られなければならないが、記録方式には特に制限はない。第 2 は、行動型は個体についてカテゴライズしておき、多重事象時間見本法に基づいて相互行動を記述するという方法である。この場合には、ある時間枠における 2 個体の行動型の出現パターンが、第 1 の方法で用いられた行動型と同じ役割を果たすことになる。適用できる系列分析の自由度はこちらの方が大きい。観察の労力もまた大きい。さらに、行動型の出現パターンは含まれる行動型の組み合わせになるので、

場合によっては、その種類が幾何級数的に増えてしまい、分析が困難になるという短所を持っている。したがって、どちらがよいかは一概に言えない。

(2) 系列分析のタイプ

一口に系列分析といってもその在り方は多様であり、各手法が固有の特徴を持っている。したがって、実際の応用にあたっては、分析の目的と各手法の特徴とを考え併せて適当に使い分けることが望ましい。場合によっては、複数の手法を組み合わせる使用することが有効なこともありうる (e.g., Halliday, 1975; Dawkins & Dawkins, 1976; Lefebvre & Joly, 1982)。系列分析に含まれる手法は、行動型間の推移行列に基づくものと基づかないもの大きく分けることができる。

(2) - 1 推移行列に基づく手法

このタイプに属する手法は、行動系列を「斉時的な単純あるいは n 重マルコフ連鎖 (stationary first- or nth-order Markov chain; 森村・高橋, 1979) とみなすという分析上の前提と深く結びついている。それらの手法では、通常、データは、互いに排反な行動型に基づいた系列見本法かあるいは事象系列見本法によって記述されていなければならない。もし、行動型が互いに排反ではなく、記述が多重事象系列見本法によって行われているならば、同時に生起した行動型の組み合わせを改めて一

つの行動型とみなし、それらが排反になるようにしなければならない。
また、多重事象時間見本法に基づいて行動記述が行われているならば、一つの単位時間枠内で出現した行動型の組み合わせを改めて一つの行動型とみなし、それらが排反になるようにする必要がある。ただし、記録が時間系列見本法によって記述が行われていれば、そのような前処理の必要はない。

(2) - 1 - 1 推移分析

推移分析 (transition analysis) では、行動系列は「斉時的な単純マルコフ連鎖」とみなされ、各標本系列ごとに推移行列が作成される。そして、それらをいくつかプールした上で χ^2 検定が行われ、「系列依存性 (sequential dependency)」が有意に高い推移を「行動流れ図 (behavior flow-chart)」や「運動図 (kinematic diagram)」などの名称で呼ばれるグラフで示すことによって、行動系列の持つ規則性が示される。 χ^2 検定の代わりに、残差分析 (residual analysis; Haberman, 1973; 応用に関しては, Bermond, 1982; Spruijt & Meyerson, 1987) を用いたり、頻度の少ない推移に対する χ^2 検定の検定力の低下を防ぐために、 χ^2 検定を特殊な方式で適用したりする方法 (Fagen & Mankovich, 1980) もあるが、現在のところ、まだあまり一般的ではない。また、同一の行動型間の自己推移があるかどうかは、統計的検定の際の期待値の算出の仕方に関わってくる (Lemon & Chatfield, 1971)。

この手法は、非常に単純でその結果も分かりやすいため、これまで、もっとも広く用いられてきた (e.g., Grant, 1963; Nelson, 1964;

Lemon & Chatfield, 1971; Coulon, 1971; Slater & Ollason, 1972)。

しかし、それにはいくつかの難点がある。特に以下に述べる第 1 と第 2 の問題は、行動系列を斉時的な単純マルコフ連鎖とみなすという分析の前提に由来しており、非常に重要である (Slater, 1973)。

第 1 は、推移分析では、標本系列が連続した 2 つの行動項目より成る対系列 (dyad) へ分解されてしまうので、より高次の系列依存性についての情報が失われてしまう可能性があることである。その分解によってどの程度情報が失われるかを事前に知るために、次に説明する情報量による分析を用いることができる。この手法は、平均情報量によっているため、個々の高次の系列に依存性がないことが保証されるわけではないが、大雑把な目安にはなりうる。その結果、もし情報の損失が大きければ、連続した 3 個の行動項目より成る 3 連子 (triad または triplet) への分解を考えなければならない。しかしながら、このようにして分解する系列を長くしていくことには制限がある。なぜなら、統計的に有意な系列依存性を持った n 連子 (n -tuple, $n \geq 3$) を見出すためには、 n が大きくなればなるほど、多量の標本系列が必要とされるからである。そのような高次の系列依存性を避けるための方法も考案されている (Cane, 1978) が、その制約は、推移分析の持つ最大の欠点といえる。

第 2 は、標本系列の斉時性に関するものであり、行動項目 a から b への推移確率 P_{ab} が、時刻に依存してはならないということである。統計的検定のための期待値を求める際には、各行動型の生起確率の定常性もまた問題になる。この前提が守られていないと、行動系列の規則性を一つの推移行列に集約することはできず、推移分析は成り立たなくなってしまう。標本系列の斉時性を調べるために、それをいくつかの部分系

列に分け、その各々について推移行列を作成し、それらが等質であるかどうかを検討することが薦められている。しかし、そこで用いられた部分系列が十分長いとすれば、それ自体の斉時性が改めて問題となるであろうし、部分系列が短ければ、妥当な統計処理を行うために複数の標本系列の推移行列がプールされなければならない、それは必然的に次に述べる標本系列間の等質性の問題と対立してしまう。また、ある標本系列が斉時的ではないということと、その系列に高次の系列依存性が存在しているということが、本質的に区別できないということも、この問題を複雑にしている。

第 3 は、標本系列間の等質性の問題である。推移行列に基づく分析は、推移分析に限らず、複数の標本系列から得られた推移行列をプールした上で行われるのが普通であり、その際、それらは等質であることが望まれるのである。この問題は、プールされる複数の標本系列を部分系列として含む一本の標本系列を考えることにより、第 2 の標本系列の斉時性の問題に帰着させることができる。したがって、その解決策もまた斉時性の問題のそれに準ずることになる。ただし、標本系列間の推移行列のプールに関しては、すべての研究者に是認されるような分析以前の基準が、結構、存在するという点が若干異なる。たとえば、性行動における雌雄の別や、実験群と対照群の区別などは、そうした基準の例である。そして、プールされた集団内での標本系列のばらつきは、通常の統計処理と同様に、個体差とみなされるわけである。

第 4 に、統計的有意性の解釈の問題が挙げられる。この問題は、実際には、個々の研究の目的に依存しているのであるが、大まかにいえば、個体内系列においては、有意に推移頻度の多い対系列 $a \rightarrow b$ の存在は、行動型 a 、 b が共通の外的刺激によって統制されているか、あるいは同

一の動機づけないし動因に基づいて生起していると考えられることが多い。どちらの場合にも、最終的な結論は、統制された実験によって検証されなければならないことはいうまでもない。しかしながら、それ以前に後者の解釈には難点がある。一般に動機づけや動因は、一定の持続した影響を行動にもたらすと考えられており、その意味では、共通の動機づけあるいは動因に基づく複数の行動型は、「一続きの部分系列」として行動系列上に出現すると考えた方がむしろ自然である。ところが、第1の問題として指摘したように、推移分析は、対系列よりも長い部分系列を直接扱うことができない。さらに、この解釈は深刻な問題を抱えている。つまり、それらの概念を行動系列に関係づけることは、観察時間全体にわたって同一の動機づけや動因が関与していなかったり、あるいはその強さが変化したりしていた場合、行動系列を斉時的マルコフ連鎖とみなすという推移分析の前提と矛盾してしまう可能性があるのである。逆に、その前提を満たすために、同一の動機づけや動因が一定の強さで関与していると仮定するならば、そうした観点から分析を行う価値がなくなってしまう。したがって、動機づけや動因による解釈は、本質的に推移分析とは馴染まないともいえるのである。

統計的に有意な個体間対系列は、刺激-反応図式のもとで解釈され、期待頻度と実測頻度の比較によって促進的な影響と抑制的な影響とを考えることができる。その場合、ある行動型の生起が、その個体自身の先行する行動型によっても拘束されている可能性があることも考慮されるべきである。また、一つの行動型が、刺激と反応の両者でありうる点も注意されなければならない。個体内系列同様、そうした行動型間の影響は、なかなか困難なことではあるが、統制された実験によって検証されることが望ましい。

最後に指摘しておきたい問題は、結果の表示についてである。個体内系列の場合、分析の結果得られた統計的に有意な推移を行動流れ図といった形で示すことは、その数が多いほど煩雑にはなるが重大な問題は生じない。図があまりに込み入りすぎて、みにくいときは、研究の目的を損なわない程度に、検定の有意水準を厳しくするとか生起頻度や期待値と実測値の差ないし比に基準を設けるなどして、表示されるべき推移の数を減じることができる。それに対して、分析がn連子 ($n \geq 3$) や個体間系列について行われたときには難題が生じる。立体グラフによるとか階層性を導入するとかいったことが考えられるが、決定的な解決策は残念ながら存在しない。

(2) - 1 - 2 情報量による分析

この手法では、行動型間の伝達情報量によって系列依存性を表し、その伝達情報量が大きければ大きいほど、系列依存性は高くなる。つまり、先行する部分系列の在り方が、それに後続する行動型の生起の仕方を拘束していることになるのである。もし、伝達情報量がまったくないならば、各行動型は、時間軸上で独立に生起していることになる。この手法は、推移分析ほどではないが、社会的相互行動やコミュニケーションの分析を中心に広く用いられており (e.g., Altmann, 1965; Hazlett & Bossert, 1965; Dingle, 1969; Steinberg & Conant, 1974), 使い方によっては非常に有効である。一例を挙げれば、社会的相互行動系列の全系列依存性を、自己の先行する部分系列によって規定される部分と、相手個体の部分系列によって規定される部分とに分解することができる

(van den Bercken & Cools, 1980)。

一般に情報量による分析は、統計的検定を行うことがないため、推移分析より高次の系列依存性を扱うことができる。しかしながら、それは推移分析同様、行動系列を斉時的なマルコフ連鎖とみなすことを前提としているので、標本系列の斉時性の問題を抱えている。また、情報量の計算にあたって、複数の推移行列をプールすることが多いので、標本系列の等質性も問題となる。さらに、ある観点からみると、個々の行動型への言及がまったくできないということも、この手法の弱点といえる。つまり、この分析法だけでは、個々の行動型間の推移については、何も語ることはできないのである。もし、そうした分析を行いたければ、推移分析や後述するグラフによる分析に頼る他はない。

(2) - 1 - 3 推移行列に基づく多変量解析

推移行列に基づく手法として、因子分析 (e.g., Wiepkema, 1961), 主成分分析 (e.g., van Hooff, 1970), クラスター分析 (e.g., Maurus & Pruscha, 1973; Morgan et al., 1976; Dawkins, 1976; Smith & Fraser, 1978; Lefebvre, 1981) といった多変量解析の応用が挙げられる。これらはすべて、様々な数学的操作を加えることによって、推移行列を行動型間の相関行列や類似度行列に変換し、既存の分析法の適用を可能にしているものである。

これらの手法には、その結果が、行動系列の規則性に基づいた行動型のグルーピングとなるため、行動系列の規則性それ自体の情報が直接得られないという制約がある。また、それらは、プールされた推移行列を

分析の土台としているので、推移行列の抱える問題点を、結果の表示のそれを除いて、すべて持っている。特に結果の解釈については、それが動機づけの共通性によって行われることが多いだけに、推移分析の場合よりも問題は深刻であるように思われる。しかしながら、行動現象に階層構造を直接持ち込むことができる点は非常に魅力的である。

(2) - 2 推移行列に基づかない方法

このタイプに含まれる分析法は、行動系列を斉時的なマルコフ連鎖とみなすという分析上の前提によって生じる制約を克服するために開発されたものが多く、そのため確率論的な前提をほとんど持っていない。それらには、行動型の推移という見方を離れて、行動項目列それ自体の規則性を抽出し表示しようという特徴が共通して認められる。しかしながら、そうした分析上の制約の少なさは、それらの手法を推移分析などに比べると、かなり探索的なものになっている。なお、それらの多くにおいては、用いる行動型が排反である必要は特になく、また行動系列の記述の仕方にも制限はほとんどない。

(2) - 2 - 1 相関分析

この手法では、脳波などの時系列データの分析に用いられる自己相関および相互相関が、ほとんどそのまま標本系列に適用される (e.g., Delius, 1969; Heiligenberg, 1973; van der Kloot & Morse, 1975) 。

同一の行動型間の相関は自己相関であり，異なる行動型間のそれは相互相関である。研究によっては，パワースペクトルやコヒーレンススペクトルを求めたり，行動型がランダムに生起していると仮定したときの理論的相関を求め，実際に得られた相関と比較したりしている。

分析を行うにあたっては，一定区間内での行動型の生起頻度が各時点における値として用いられる。したがって，その結果は，用いられる区間の長さによって左右されることになり，その区間を長くとればとるほど系列規則の詳細は無視されることになる。このことは，行動型間の拘束が強い場合には，相関分析が適当でないことを意味している。また，一般の時系列解析と同様に，分析される過程が定常的でないと結果の解釈が難しくなる。さらに，相関分析を適切に実行するためには多くの時点のデータが必要なので，長時間にわたって観察を行わなければならないことが多い。

(2) - 2 - 2 グラフによる分析

この分析には，temporal graphical analysis (Andersson, 1974)，lag-sequential analysis (Sackett, 1974) および pre-post state histogram (PPSH; Douglas & Tweed, 1979) という，それぞれ独自に開発された 3 種類の手法が含まれている。しかしながら，それらは，三者とも原理的にはほとんど同じであり，相関分析と多くの点で類似している。まず，a という行動型を定め，a が生起した時点の前後 n 単位時間 ($n=1, 2, \dots$) に行動型 b が生起した頻度を調べる。そして，その時間のズレ (これを lag と呼ぶ) を横軸に，生起確率または生起頻度を縦

軸にとり、各 lag における b の生起確率または生起頻度をプロットし、グラフ化する。その際、b がランダムに生起した場合に期待される生起確率または生起頻度の 95 ないし 99 % の信頼区間が書き込まれ、実測値との比較が行われる。一方、経過時間よりも行動型の生起順序が重要であると考えられるならば、単位時間を a の前後に生起した行動型の数で置き換えればよい。相関分析と同じく、a と b が同じ行動型である場合と異なる場合とが区別される。なお、それらの手法にもっとも適した記録方法は、lag として単位時間を用いた場合には、時間系列見本法と多重事象時間見本法であり、行動型の数を用いた場合には、(事象) 系列見本法である。

これらの手法では、行動系列を斉時的なマルコフ連鎖とみなすという前提を特に立てていないので、推移行列に基づく手法の抱えていた困難が本質的な制約となることはない。しかしながら、分析結果が推移分析などと比べて多様になるため、その分、結果の解釈と統合に負担がかかることになる。また、行動系列の斉時性の問題も、分析適用上の障害にはならないが、結果の解釈には依然として関わってくる。さらに、最終的な結果の表示は、いくつかの標本系列がプールされて行われることが多いので、標本系列の等質性の問題も残るといえる。

(2) - 2 - 3 推移行列に基づかない多変量解析

対系列への分解を経ることなく、標本系列そのものに基づく多変量解析的手法として、multidimensional scalogram analysis(MSA; Lingo, 1968)の応用を挙げることができる(e.g., Guttman, et al., 1969)。

この手法では、一定の長さの標本系列が、系列パターンの似通ったものは近く、似ていないものは遠く、多次元ユークリッド空間内の点として位置づけられる。

したがって、その手法では、標本系列のグルーピングが行われることになり、行動系列の規則性に関する情報が直接得られない点は、推移行列に基づく多変量解析と同じ制約を受ける。しかしながら、MSAの応用には、標本系列の斉時性や等質性が問題にならないという大きな利点がある。唯一の制約は、分析に基づく標本系列の長さであるが、それは分析に用いられる変数の数を増やせば解決できることであり、本質的な問題ではないといえる。MSAは、質的データの多変量解析に属する手法であり（林，1974），それらの応用は、数量化も含めて系列分析の今後の発展にかなり重要ではないかと思われる。

(2) - 2 - 4 文法による分析または直接法

これらの分析法は、推移行列に基づかない手法がとってきた方向性のもっとも徹底された形態といえる。直接法では、標本系列は純粹に一本の記号列とみなされ、その走査（scanning）を行うことによって規則性を見出そうとする（e.g., Dawkins, 1976; Douglas & Tweed, 1979）。また、文法による分析では、標本系列は文と等価に考えられ、その規則性を文法として記述しようとする（e.g., Marshall, 1965; Kalmus, 1969; Bodnar & van Baren-Kets, 1974; Westman, 1977）。これらの手法は、分析の前提から生じる制約がまったくないため、推移行列に基づく分析

法が一般に抱えていた問題点のほぼすべてを、克服することができると同時に、マルコフ連鎖によっては扱うことのできなかった階層構造や入れ子構造といった行動現象の規則性を、直接記述することを可能にする (Chomsky, 1957)。また表示の方法についても、文法による分析は、様々な強力な方法を備えている。さらに、これらの方法が魅力的なもう一つの理由は、オートマトンや自然言語理解といったコンピュータ・サイエンスの諸領域 (Hopcroft & Ullman, 1979; Winograd, 1983) と密接な関係を持つことができることにある。それは、行動現象のコンピュータ・シミュレーションの可能性を生じさせる。実際、複数の文法が考えられうる場合、適切なものを選択するためには、それらによるシミュレーションの結果のデータへの当てはまりのよさを評価するしか方法はない (van Hooff, 1982)。

しかしながら、これらの方法には重大な欠点がある。それは、これらの方法が分析法に不可欠な形式的アルゴリズムを欠いていることである。標本系列を記号列として走査するにしても、その走査の形式は決まっているわけではない。また、標本系列を一つの文とみなす場合でも、各行動型が単語に対応することは一応うなずけるにしても、文法を記述する上で不可欠である文法カテゴリー（たとえば、名詞とか動詞）に一体何に対応するのか定かでないし、どのような文法を適用するのも予め決められているわけではない。そうした事柄は、すべて研究者の創意に任されているとあってよい。その意味で、それらの手法を系列分析に含めることには無理があるかもしれない。むしろ、文法による分析などは、他の系列分析の結果得られた情報に基づくモデル構成の手法とみた方が適切であるように思われる。

(3) エソロジー以外の諸分野における系列分析の応用

エソロジー以外の分野への系列分析の展開は、1970年代に入ってから盛んになったようである。たとえば、Hutt & Hutt (1970) は、脳障害児や自閉症児の研究を契機に、エソロジー的方法の発達研究への応用を行なったが、その著書の一章を系列分析の説明に当てている。ここでは推移分析、情報量による分析、文法による分析の三者が紹介されているが、文法による分析の取り込みは、他の研究者と比較すると非常に早かったように思われる。そして1970年代後半になると、系列分析を含む行動現象の定量的な分析法の概論書が相次いで出版されるようになった (e.g., Norton, 1977; Hazlett, 1977; Sackett, 1978; Gottman & Notarius, 1978; Colgan, 1978; Lehner, 1979; Cairns, 1979; van Hooff, 1982; Clarke & Crossland, 1985; Bakeman & Gottman, 1986)。それ以前にもそのような論文がなかったわけではない。しかし、Hinde & Stevenson (1969) は具体的な分析法にはまったく触れていなかったし、Slater (1973) にしてもその主体は推移分析であり、そのパースペクティブはあまり広くなかった。それらに対して、この時期には、分析法に重きを置いたより広範な、明らかに他の分野の研究者に向けて書かれた、系列分析の概論書が現れ始めたのである。

系列分析を含むエソロジーの方法論の応用は、動物を対象とする領域においては、かなりの数にのぼる。たとえば、行動薬理学や行動生理学においては、その応用の歴史は古く、主に推移分析が用いられていた (e.g., Silverman, 1965; Bunnell et al., 1970; Krsiak & Borgesova, 1972; Lehman & Adams, 1977; Mackintosh et al., 1977; Krsiak & Pribik, 1978)。1980年代になると "ethopharmacology" という言葉さ

え現れており (Dixon, 1982), 用いられる系列分析の種類も多様になり (Kruk, 1985), 推移行列に基づいたクラスター分析なども応用されている (e.g., Brain et al., 1985). また, 行動遺伝学の分野においても, 推移分析 (e.g., Northup, 1977; Wood et al., 1980) や先述した MSA (Guttman et al., 1969) などが利用されている。ところで, そうした応用は, 攻撃行動や性行動といった, いわゆる本能行動を扱う研究者に特に多くみられるが, 近年, 学習行動を扱うオペランティストの中に系列分析を使用するもの (e.g., Hann & Roberts, 1984; Iversen, 1986; Roberts, 1986) が出現したことは注目すべきである。

また, ヒューマン・エソロジーの展開とは別に, 系列分析を用いた人間行動の解析も行われており, 推移分析 (e.g., Clarke, 1983; MacTurk et al., 1987) や情報量による分析 (e.g., Raush, 1965; Raush et al., 1974), グラフによる分析 (e.g., Sackett, 1974; Gottman et al., 1977), また文法による分析 (e.g., Bodnar & van Baren-Kets, 1974) などの応用がある。人間行動においては, 社会的相互行動に対する関心が非常に強いようである。

一方, 行動系列という概念を拡張して, 態度の変容といった問題も系列分析によって扱おうとする傾向もみられる。それは, 系列分析を系列的な質的データの解析法と解釈する方向であり, 本論文で先に行なった行動型の定義では包括しかねるところである。そうした立場の研究者からは潜在構造分析の応用なども示唆されている (Dillon et al., 1983)。

最後にわが国においては研究者の絶対数の問題もあり, 系列分析を応用している研究は少なくとも心理学では極めて少ない。動物行動に関しては, 推移分析と情報量による分析 (Torigoe, 1985), 推移分析 (小山, 1985), 推移分析と推移行列に基づいたクラスター分析 (加藤,

1986; 加藤・牧野, 1986) の応用がある。一方, 人間行動については, 厳密に言えば本論文で概観した手法には属さないが, マルコフ連鎖を利用した授業分析(松原ら, 1982)が行われている。しかしながら, 最近, 日本語による概論書(粕谷・藤田, 1984)も出版されており, 将来わが国でも系列分析の応用が増加することが期待される。

表 1 系列分析に含まれる様々な手法

-
- 1) Transition analysis
 - 2) Information theoretical analysis
 - 3) Multivariate analysis
 - 3.1) Factor analysis
 - 3.2) Principal component analysis
 - 3.3) Cluster analysis
 - 3.4) Multidimensional scalogram analysis
 - 4) Directive sequential pattern analysis
 - 4.1) Pre-post histogram
 - 4.2) Graphical technique
 - 4.3) Lag-sequential analysis
 - 4.4) Correlational analysis
 - 5) Grammatical analysis
-

6. 本 研 究 の 目 的

本研究は、「行動の構造的記述」という観点に基づき、いくつかの実験場面において生じる隔離飼育個体の行動全体を、系列構造によって統一的に記述解析し、集団飼育個体の行動との比較を通じて、隔離飼育個体の行動の全体的特徴を捉えることを目的として行われた。解析の中心は、社会的エンカウンター場面において生起する全行動であり、したがって、隔離飼育研究において、もっとも注目されてきた攻撃行動は、その一部として扱われることになる。

隔離飼育研究において、個体間で生起する行動を記録する手続きとしては、大きく分けて 2 種類ある。一つは、本研究で用いられたエンカウンター法であり、ホームケージとは別の観察用のケージで 2 匹の個体を出会わせる。それに対して、もう一つの方法は、隔離飼育個体のホームケージに、集団飼育されたテスト用個体を入れるイントロダクション法である。本研究では、Cairns & Nakelski (1971) と同様に、隔離飼育個体対隔離飼育個体、隔離飼育個体対集団飼育個体、および集団飼育個体対集団飼育個体の 3 種類の組み合わせで実験を行なったので、必然的にエンカウンター法を使用することになった。

系列構造は、用いられる解析法によってかなり規定される。本研究においては、データの解析に関して、Lehman & Adams (1977) や Morgan et al. (1976) を参考にして、推移分析 (first-order transition analysis) とクラスター分析 (single-link cluster analysis: 最近隣法) を併用した。このような混合法を採用した研究は、これまであまり

ないが、先に指摘したように、時間軸方向の推移関係と、それといわば直交するカテゴリ間の包含関係という 2 種類の秩序をあわせ持つ系列構造を示す上では、非常に妥当な用法であると考えられた。

本研究における解析のほとんどすべては、行動系列を相前後する 2 つの行動型より成る「対系列 (dyad)」に分解することによって行われた。つまり、基本的に、多重の推移関係は扱われなかった。そのため、その結果得られる系列構造を特に、「対系列構造 (dyadic structure)」と称することにした。また、用語上の混乱を避けるために、クラスター分析の結果得られた上位の行動型を「クラスター」と呼び、観察の際行動項目として与えられる行動型と区別することにした。もし、クラスターの構成要素が 1 個の行動型だけであっても、それは行動型ではなく、分類上クラスターとした。

さらに第 3 章以降の後半の実験においては、「行動状態」という概念が導入され、行動の解析が行われた。行動状態概念の導入の目的は、大きく分けて 2 つあり、第 1 は、対系列を越えたより長い系列を扱うことであり、第 2 は、解析に実験場面、特に他個体の情報を取り込むことであった。

最後に、用語法の問題として、本研究では、第 2 章以降、煩雑さを避けるために、隔離飼育された個体を隔離個体、集団飼育された個体を集団個体と称することにする。

第 2 章

隔 離 飼 育 マ ウ ス の

個 体 行 動 の 構 造

1. 観察の信頼性の検討：

予備実験

目 的

本研究においては、行動の構造的記述を行うにあたり、直接観察法がすべての実験において用いられた。したがって、観察の信頼性が十分あったかどうかの問題となるであろう。そこで、研究結果の述べる前に、まず観察の信頼性について記すことにする。

通常、行動観察の信頼性の検討にあたっては、複数の観察者によって得られたデータ間の一致係数などを用いることが多い。しかしながら、本研究では、使用された行動項目の種類が非常に多いにもかかわらず、身近に類似した研究を行なっている専門家がいなかったため、複数の観察者間で信頼性を検討することができなかった。そのため、ここでは、同一の行動のビデオ記録を、期間をおいて2回観察することによって、観察者内での信頼性を求めることにした。

また、技術的な問題から、信頼性の検討にあたりもっとも適切と考えられる一致係数を算出することができなかった。本研究においては、隔離個体が関係する行動記述の多くが、5秒の多重事象系列見本法に基づいて行われた。つまり、5秒の時間枠内で示されたすべての行動項目が、生起した順に記録された。このように多重事象系列見本法に基づいて行動を記述した場合、同一のビデオ記録から得られた複数の行動項目列の

間で、機械的に対応づけを行うことができる部分は、時間枠の最初と最後に記録されている行動項目だけであり、残りの部分是对応づけができなかった。そこで、ここでは、観察者内の信頼性の検討にあたって、系列分析の基礎データとなった推移行列の等質性を検定し、一致係数の代わりに用いることにした。

方 法

被験体

筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきた ICR/JCL 雄マウス 6 匹が用いられた。各個体は、20 日齢で離乳され、3 匹ずつランダムに 2 群に分けられた。1 群は離乳時からテスト時まで 45 ± 5 日間、単独で飼育され、他の 1 群は、3 匹ずつ集団で飼育された。そして、集団個体対集団個体、隔離個体対隔離個体、および集団個体対隔離個体の 3 種類の組み合わせを 1 例ずつ作成した。

手続き

後述する実験 2 と同様の手続きによって、エンカウンター場面における 2 個体の行動を 5 分間ビデオ記録し、同一のビデオ記録を計 2 回、3 ないし 4 週間の間隔をおいて詳細に観察することによって、各個体について 2 本の行動項目列を得た。そして、その 2 本の行動項目列より 2 個の推移行列を作成し、それらの間の等質性を検討した。行動項目は、実験 2 で使用されたものに準じた。

結 果

表 2 は、本実験において検討された推移行列の具体例である。表 2 の a が 1 回目の、b が 2 回目の観察結果を示す推移行列である。行が先行する行動型を、列が後続する行動型を表し、行列の各要素は推移頻度を示す。点は、値が 0 であることを表している。最後の列の値は、行の合計である。

Hilton (1971) の方法によって 1 回目と 2 回目の推移行列の等質性を定量化した。その結果、6 個体の $-2\log\Lambda$ の値はそれぞれ、40.4434, 37.0891, 74.3926, 134.0470, 79.0051, 73.8850 であった。 χ^2 検定 (df=1260) を行なった結果、全例で十分な等質性が認められた。

考 察

時間をおいて行われた 2 回の観察の結果得られた 2 個の推移行列の間で、それらの等質性を検定することによって、観察者内の行動観察の信頼性が検討された。調べられた 6 個体のすべてにおいて、2 個の推移行列は十分等質であることが確認され、系列分析を行うにあたり、少なくとも観察者内の信頼性は十分高いことが明らかになった。

2. エンカウンター場面における

単独行動の解析：実験 1

(加藤, 1986)

目 的

エンカウンター場面は、もっぱら他個体が重要な構成要素となるとはいえず、それ以外の物理化学的要素もまた無視できない。場面の物理化学的要素それ自体が一つの新奇刺激であり、いわゆる「探索行動」や「情動行動」といった名称で呼ばれてきた個体の行動を誘発する可能性を持っている。それらは、他個体との関係において成り立つ対他行動と交絡しているかもしれない。本実験は、エンカウンター場面から他個体を除いた実験場面で生じる単独行動を、系列構造という観点から分析し、隔離飼育個体と集団飼育個体の行動の構造を比較検討することを目的として行われた。

方 法

被験体

筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきた ICR/JCL 雄マウス 36 匹が用いられた。各個体は、20 日齢で離乳された後 18 匹ずつランダムに 2 群に分けられた。一群はテスト時まで 45 ± 5 日間、単独で飼育

され（隔離群），他の一群は 3 匹ずつ集団で飼育された（集団群）。

装置

集団飼育用に 17.5 x 24.5 x 12.5 cm, 隔離飼育用に 14 x 26 x 12.5 cm, 行動観察用に 26.5 x 42.5 x 20 cm の透明のプラスチック製ケージが用いられた。隔離飼育用ケージの全側面は，ボール紙によって囲まれ，他個体がみえないようにされた。集団，隔離とも，飼育ケージの蓋は金網製で，床にはオガクズが敷かれ，餌，水は自由に摂取できた。飼育ケージの清掃は週に 1 回行われ，各被験体は，新しいオガクズの入ったケージに移された。1 日おきに，餌は消費された分が加えられ，水は新鮮なものと取り替えられた。なお，飼育ケージはすべて，L-D: 1000-2200 の照明条件下にある実験室の棚に並べられた。

行動観察用ケージは，側壁中央にレールが取り付けられ，上方に引き抜くことのできる黒色アクリル板の仕切りによって半分に分けられた。また，取り外し可能な透明アクリル製の蓋が設けられ，床には，飼育ケージ同様オガクズが敷かれた。

手続き

行動観察の前日に，各個体は，装置への馴化のため，仕切りによって 2 つに分けられた観察ケージの一方へ 1 匹ずつ入れられ，1 時間放置された。観察ケージへ投入する前に，個体識別のためのマーキングが行われたが，その際，触刺激を等しくするために，マークの必要でない個体も背中を筆でこすられた。

行動記録は，翌日の 1800 - 2000 に行われた。各個体は，馴化日同様，観察ケージに入れられ，10 分後に仕切りが除去された。そして，

その後 20 分間、そこで生じた単独行動がビデオ記録された。なお、記録時の観察ケージの床面照度は、2 個の 40 W 白熱灯下で 150 lx であった。

分析

分析は、前半 10 分について行われた。実験後、各個体の行動は、5 秒を単位時間とする多重事象系列見本法に基づき、ビデオ記録から行動項目列として記述された。用いられた項目は、以下の 15 種類であった。

(1) exploration; ケージの壁やオガクズあるいは空中に向けた頭部ないし鼻先を上下に小刻みに動かす, (2) locomotion; 四肢を用いた身体全体の移動, (3) leaning-against-wall; 立ち上がってケージの壁に前肢をついて寄りかかる, (4) pausing; 一瞬の静止, (5) digging; オガクズ, 床に対する穴掘り様動作, (6) rearing; 尻尾で体を支えて後肢だけで立ち上がる, (7) gnawing; ケージの床や壁, オガクズをかじる, (8) face-washing; いわゆる洗顔動作, (9) grooming; いわゆる毛づくろい動作, (10) upright posture; 直立姿勢, (11) stationary posture; 比較的長い静止, (12) exploration-stretched; stretching を伴った exploration, stretching とは、後肢を残したまま身体を前に伸展させる動作および伸展した姿勢, (13) locomotion-stretched; stretching を伴った locomotion, (14) pausing-stretched; stretching を伴った pausing, (15) stationary-posture-stretched; stretching を伴った stationary posture.

表 3 は、これらの行動項目のリストであり、括弧内はその略号である。項目の選択にあたっては、van Abeelen (1963), van Oortmerssen (1971) を参考にしたが、stretching を伴う 4 種の項目は、本実験に

において独自に採用された。

記述された 36 本の行動項目列は、相前後する 2 つの項目より成る対系列に分解され、個体ごとに推移行列が作成された。その後、各個体の推移行列は、集団群と隔離群の 2 個の推移行列にまとめられ、それらに対して推移分析が行われた。すなわち、各推移行列を 2×2 の行列にまとめ直すことによって、出現したすべての対系列の系列依存性に関して χ^2 検定が行われるとともに、各対系列の実測頻度を期待頻度で割ることによって推移比が算出された。そして以下の 3 つの基準を満たす対系列によって、各群ごとに行動流れ図が描かれた。(1) 系列依存性が有意 (χ^2 検定; $p < 0.05$) であること、(2) 推移比が 1.1 以上であること、つまり、期待頻度より多く生起していること、(3) 1 群 18 匹中、14 匹以上の個体で少なくとも 1 回は示されていること (二項検定; $p < 0.01$)。

さらに、推移分析の結果を受けて、隔離, 集団の 2 群をプールした推移行列に対して、クラスター分析 (single-link cluster analysis : Morgan et al., 1976) が行われた。その際、項目間の類似度は次の手順によって算出された。すなわち、その推移行列の i 行と j 行、 i 列と j 列の積率相関係数を、 i, j のすべての組み合わせ (ただし、 $i \neq j$) について求め、行についての相関と列についての相関の平均を行動項目 i と j の類似度とした。この場合、2 つの異なる項目間の類似度は、それらの項目の前後の推移パターンが、相互に似通っていればいるほど高くなった。

結 果

図 1 は、クラスター分析の結果を示す樹状図である。一つの目安として、無相関検定 ($df=11$) において 5 % と 1 % の有意水準を満たす相関係数の値が図中に書き込まれている。どちらの水準で切っても、15 種類の行動項目は、2 つのクラスターに分かれた。一つは locomotion-stretched から exploration-stretched までの 4 項目より成っており、他の一つは、leaning から face-washing までの 11 個の項目を含んでいた。以下、前者をクラスター I、後者をクラスター II と称する。本実験では stretching という行動型を特に取り上げたが、クラスター I は、その stretching を伴う項目のみによって構成されていた。それに対して、クラスター II には stretching を伴う項目がまったく含まれていなかった。この結果は、stretching を伴う項目と伴わない項目とでは、その前後の推移パターンが異なることを示している。

図 2 は、集団群の対系列構造を示す行動流れ図である。円は項目を、矢印は推移の方向を表している。また、円の大きさは各項目の生起頻度を、矢印の太さは項目間の推移頻度をそれぞれ示している。さらに図中には 2 つのクラスターを表す枠が描かれており、それらを結んでいる矢印はクラスター間推移の方向を、数字はそれらの推移確率を示している。つまり、図 2 には、クラスター内構造とクラスター間構造とが同時に表示されている。

集団個体のクラスター I の内部構造は、exploration-stretched と locomotion-stretched が、双方向性推移によって結びつけられているだけであった。それに対して、クラスター II の内部構造はかなり複雑であった。それは 7 個の行動項目を含み、rearing から leaning への推

移を除けば、双方向性推移のみによって構成されており、一方向性推移のつながりは見出せなかった。そして、非常に大きな双方向性推移によって結びつけられた exploration と locomotion が、構造の「中心」を成していた。つまり、exploration は rearing を除く 5 項目と、locomotion は digging と gnawing を除く 4 項目と双方向性推移を持っていたのに対して、他の項目は rearing を別にすれば、exploration と locomotion のいずれかあるいは双方とのみ推移関係を持っていた。一方、クラスター間構造については、興味深いことに異なるクラスターに属する行動項目間には推移が存在せず、クラスター内の行動項目をプールした場合にのみ、クラスター間推移を見出すことができた。このことは、行動項目レベルでは、異なるクラスター間に一定の推移パターンが存在していないことを示している。また、クラスター間推移確率の値は、集団群の単独行動がクラスター I から始まり、やがてクラスター II に推移し、そこに留まり続ける傾向にあること、つまり、集団群の単独行動において、stretching が初期成分であることを示唆した。

図 3 は、隔離群の対系列構造を示す行動流れ図である。集団群と比較してもっとも顕著な差異は、クラスター II 内の rearing 周辺の部分構造にあり、隔離群では、rearing は生起頻度それ自体が低下すると同時に、exploration へ直接推移する傾向が現れた。この変化は、locomotion と双方向性推移を持ち、leaning へも推移する集団群の rearing の在り方と著しい対照をなしていた。また、隔離群の pausing は、exploration からの推移がないだけでなく、直接 digging へ推移するという特徴を持っていた。さらに、比較的小さな違いではあるが、隔離群では、face-washing が出現し、そこでは exploration からの推移のみが認められた。

しかしながら、以上のような相違点があるにもかかわらず、多くの共通点もまた、集団群との間で見出すことができた。まず、クラスターⅠの内部構造は、集団群とまったく同形であった。また、クラスターⅡの内部構造についてみると、集団群同様、非常に大きな双方向性推移によって結ばれた exploration と locomotion がその中心になっており、exploration, locomotion, leaning, digging, gnawing の 5 項目によって形成される部分構造は、集団群と共通であった。クラスター間構造に関しては、行動項目レベルでの推移がない点は集団群とまったく同じであり、クラスター間推移確率の値は、隔離群においても stretching が初期成分であることを示した。

集団、隔離両群を通じて、stretching が初期成分であることを確かめるために、10 秒ブロック中にクラスターⅠに含まれる項目を 1 回でも示した個体数を調べ、その変化を図 4 に示した。両群とも stretching を示した個体の数は、仕切りの除去後、1 分前後の間に急激に減少し、stretching が一過性の初期成分であることが確かめられた。しかしながら、隔離群では、集団群に比較すると stretching が後々まで残る傾向が認められた。この傾向は、クラスターⅠの自己推移確率が隔離群で高いということにも現れていた。

考 察

対系列構造上、飼育条件間でいくつかの差異が認められた。もっとも顕著であったものは、rearing 周辺の部分構造であった。集団群では、rearing は locomotion と双方向性推移を持ち、leaning へも推移する

のに対して、隔離群では、rearing の生起頻度それ自体が低下するとともに、exploration への推移のみがみられるようになった。また、隔離群では、pausing は digging へ直接推移するようになり、exploration からの推移はみられなくなった。さらに、exploration から face-washing への推移が、隔離群において出現した。

このような差異が生じた原因については、現在のところ不明である。なぜなら、マウスにおける隔離飼育の影響をめぐる研究は、ほとんど攻撃行動のみに集中しており、たとえ単独行動を扱っていたとしても、本研究のように行動項目に基づいた詳細な観察を行なっていることは滅多にないからである。しかしながら、長期にわたる隔離飼育によって、生体内に様々な変化が生じることが知られており (Valzelli, 1973; 平野, 1981), それらの変化が行動を変容させたと考えることは合理的であろう。たとえば、rearing と face-washing に関しては、それらが遺伝的および生化学的に影響を受けるという報告がある (van Abeelen, 1970, 1974; O'Callaghan et al., 1982; Vadasz et al., 1983)。

系列構造という観点から行動を比較する際、共有される構造もまた重要である。通常の実験では、特定の仮説に基づいて実験群と対照群の間に統計的に有意な差が生じることが期待されるが、系列構造という見地に立つ研究においては、そのような前提は存在しない。むしろ、共通点は、マウスの行動の普遍の部分、すなわち「核」に相当する構造を明示するという積極的な意義を持つのである。

本研究においても、飼育条件間で多くの共通点が見出された。クラスター内構造については、推移のほとんどすべてが双方性であり、かなりの部分構造が共有されていた。クラスター I の内部構造は同形であり、また、クラスター II では、exploration と locomotion がその構造の中

心を成すとともに, exploration, locomotion, leaning, digging, gnawing によって形成される部分構造が共有されていた。これらは, 隔離飼育の影響を受けない不変の構造を示唆している。

一方, クラスタ間構造は, 各クラスター内の行動項目をまとめて初めて見出すことができた。推移確率の値から, クラスタ I は行動系列の初期成分であり, ほどなくクラスター II に推移し, そこに留まることが示された。つまり, 集団, 隔離両群とも, 各個体は, 仕切り除去後, stretching を伴った exploration や locomotion をしばらく示すが, やがて stretching を示さなくなり, それと同時に, leaning や digging, rearing といった, もともと stretching を伴うことのなかった行動項目をも示すようになるのである。

Timberlake (1983) は, 直線走路内のラットの行動を, 「探索/用心状態 (exploration/cautious state)」が弱まり, 「方向づけられた探索 (directed exploration)」が強まってくる過程としてとらえた。直線走路におけるギロチン・ドアの開放と, 本実験における観察ケージ中央の仕切りの除去が類似した実験操作であるとすれば, 彼のこの示唆によって, クラスタ間構造を意味づけることができるかもしれない。ただし, 本実験において用いられた観察ケージは, 直線走路ほど奥行きが深い線的構造を持っていないので, 「方向づけられた探索」は, むしろ単なる「探索」に置き換えられるべきであろう。このように考えれば, 「探索/用心状態」は, stretching という行動型を生起させることによって行動全体を「変調 (modulate)」させるとともに, 出現する行動型の種類を制限しており, その結果としてクラスター I が現れる。一方, 「探索/用心状態」が衰退し, 「探索」が強くなるにつれて, stretching は消失し, rearing や digging といった, 元々 stretching を伴

うことのなかった行動型も生起するようになり、クラスターⅡが形成されたと考えられる。この見方からすると、stretching が後々まで残るという隔離群の傾向も、「探索／用心状態」が弱まりにくいためと考えることができるかもしれない。

従来、非学習場面における単独行動は、情動、探索といった側面から扱われることが多かったが、それらの研究においては、stretching といった行動型は勿論のこと、行動系列が考慮されることは、ほとんどなかった。本実験研究の結果は、そうした単独行動の諸側面が系列構造上で統合されうることを示唆するものである。

表 3 単独行動の項目リスト

-
- 1 exploration (EX)
 - 2 locomotion (L)
 - 3 leaning-against-wall (LE)
 - 4 pausing (P)
 - 5 digging (D)
 - 6 rearing (R)
 - 7 gnawing (GN)
 - 8 face-washing (FW)
 - 9 grooming (G)
 - 10 upright posture (UP)
 - 11 exploration-stretched (ES)
 - 12 locomotion-stretched (LS)
 - 13 pausing-stretched (PS)
 - 14 stationary posture (SP)
 - 15 stationary-posture-stretched (SS)
-

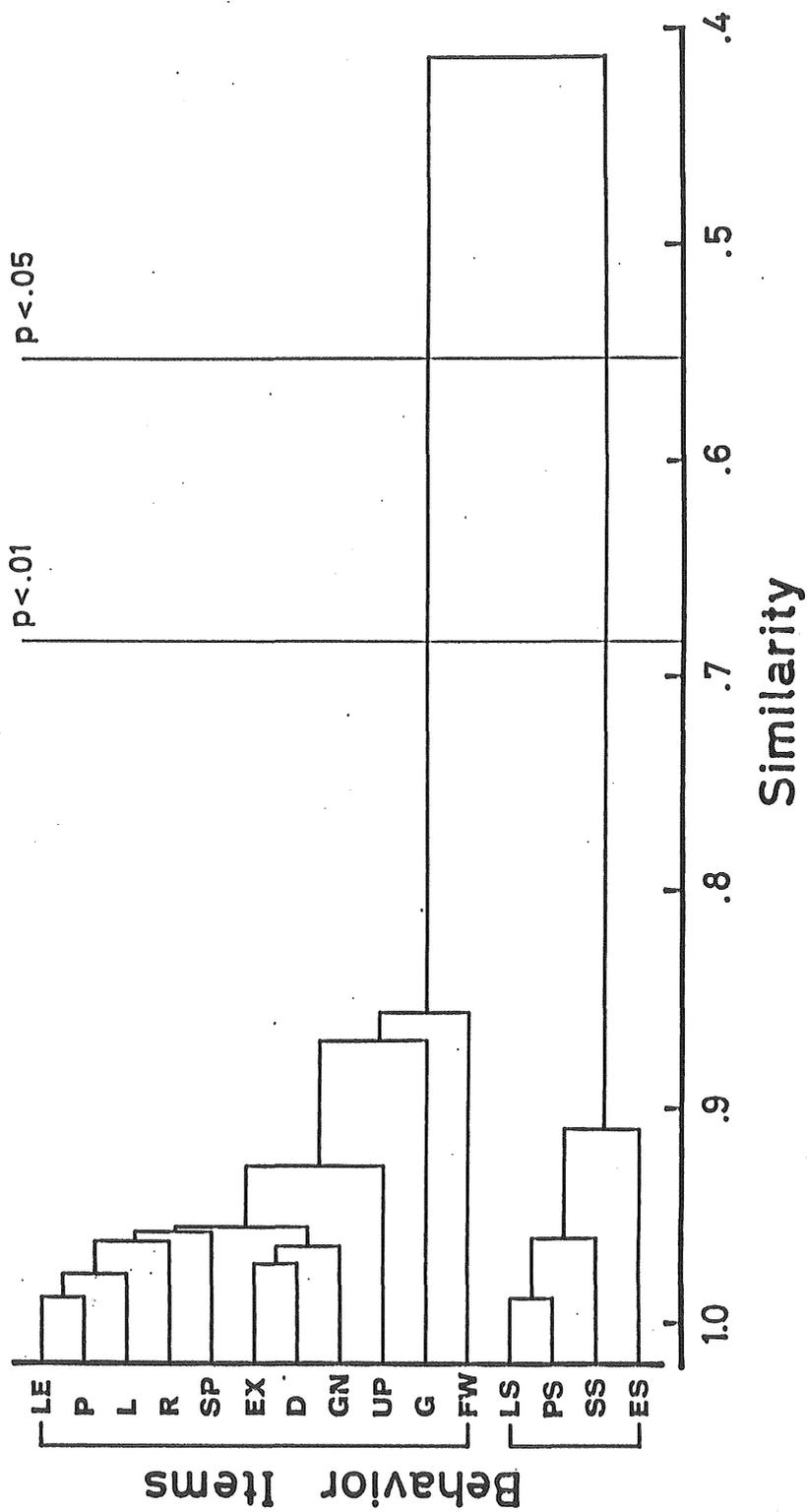


図 1 単独行動の樹状図

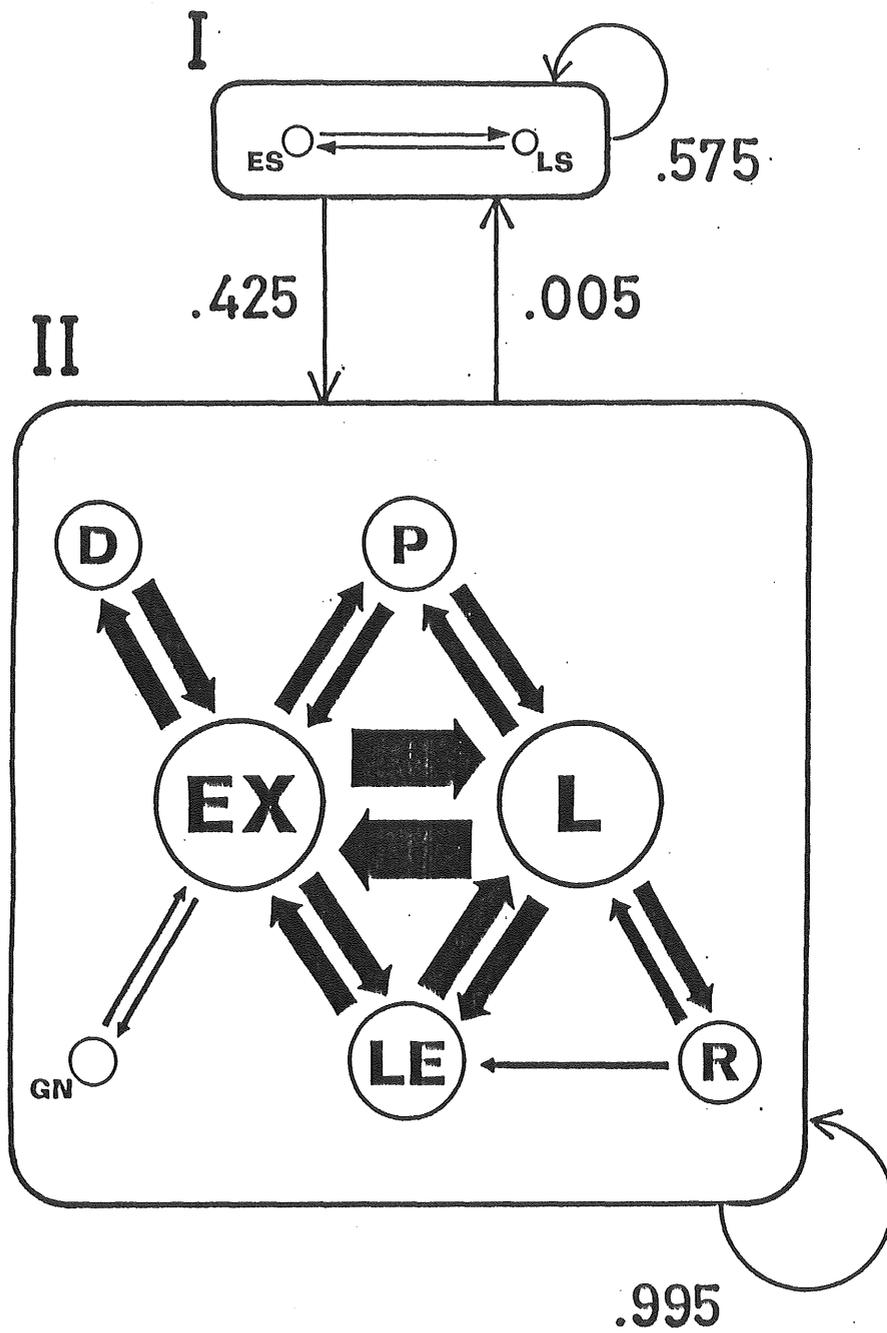


図 2 集団個体の単独行動の対系列構造

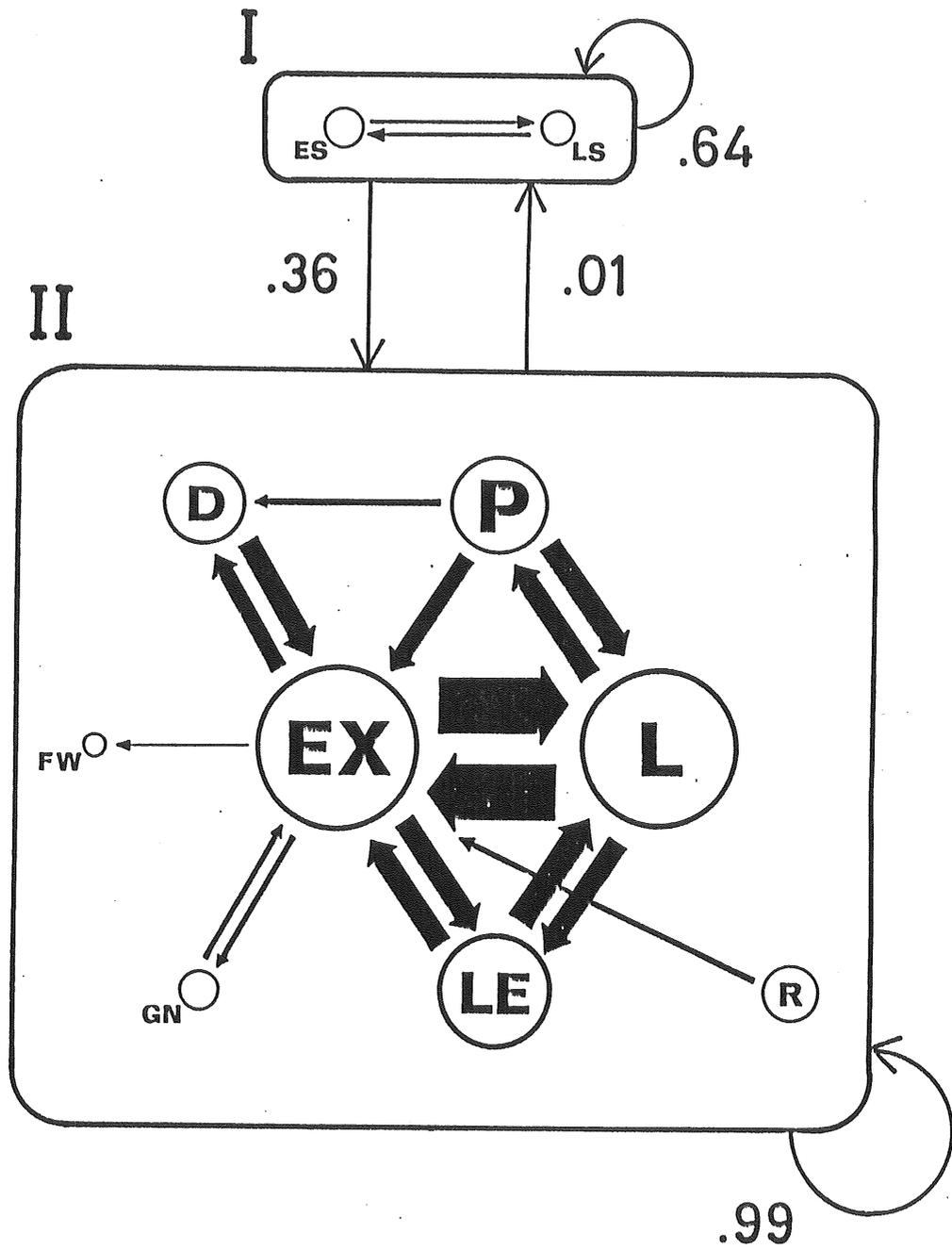


図 3 隔離個体の単独行動の対系列構造

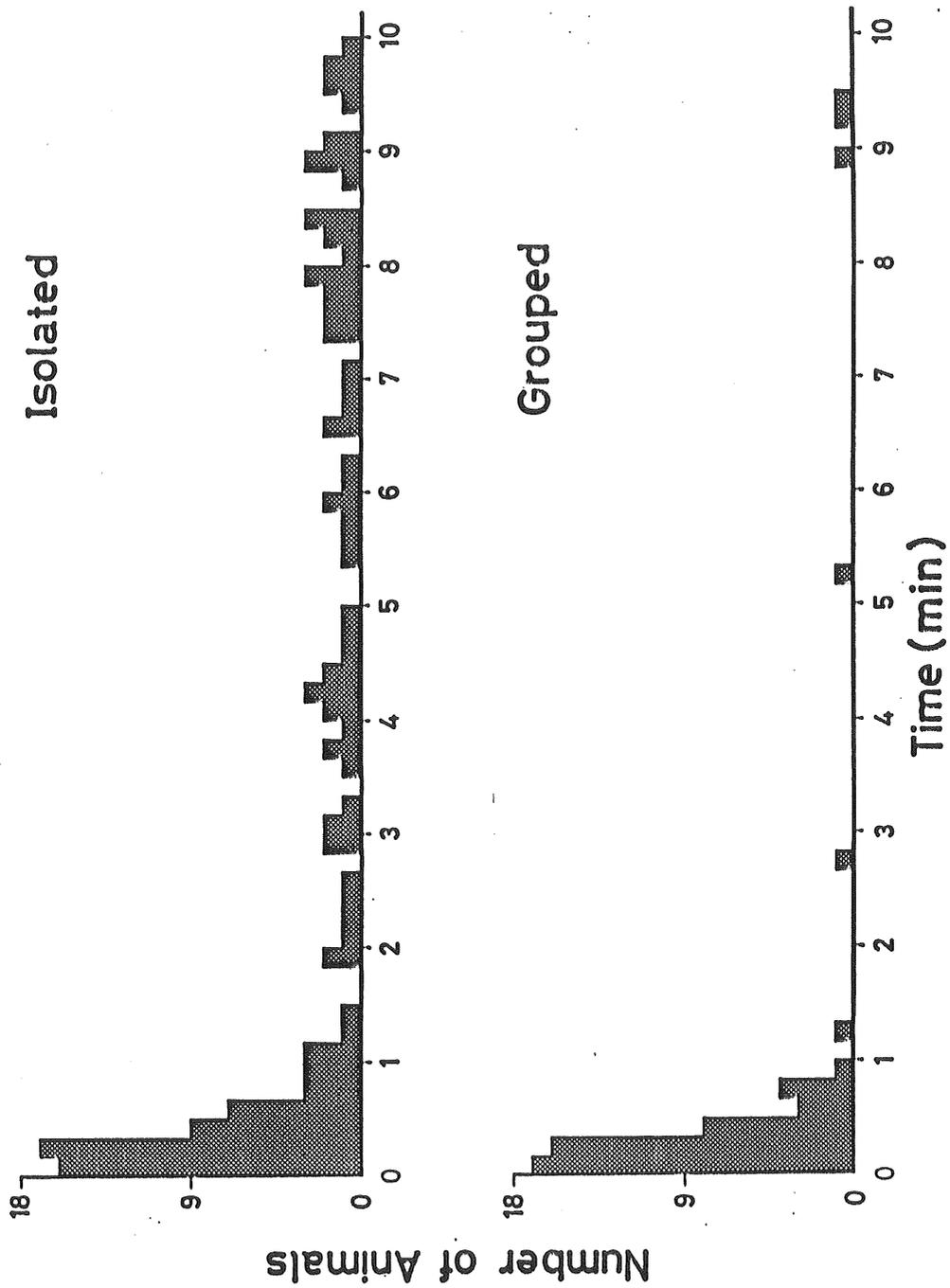


図 4 Stretching を示した個体数の変化

3. エンカウンター場面における

対他行動の解析：実験 2

(加藤・牧野, 1986)

目 的

実験 1 においては、社会的エンカウンター場面として用いられている実験場面の物理化学的要素による影響と、隔離飼育による影響との相互作用を検討する目的で、隔離個体の単独行動が構造的に記述され、集団個体の構造との比較を通じて特徴づけられた。本実験は、実験 1 において用いられた実験場面に他個体を導入し、そこで生じる隔離個体の対他行動を構造的に記述し、その特徴を明らかにすることを目的として行われた。

ここで、対他行動とは、社会的エンカウンター場面で生じる行動全体を意味し、攻撃行動として分類されてきた行動型も、実験 1 の解析において用いられた行動型も、そこには含まれる。実験を行うにあたり、相手個体の影響もまた検討するために、集団個体対集団個体、隔離個体対隔離個体、および隔離個体対集団個体の 3 種類の異なる組み合わせが用意された。さらに、本実験の解析によって得られた対他行動の構造と、実験 1 において解析された単独行動の構造との統合もまた試みられた。

方 法

被験体

筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきた ICR/JCL 雄マウス 18 匹が用いられた。各個体は、20 日齢で離乳され、9 匹ずつランダムに 2 群に分けられた。1 群は離乳時からテスト時まで 47±7 日間、単独で飼育され（隔離群）、他の 1 群は、3 匹ずつ集団で飼育された（集団群）。そして、集団個体対集団個体（以下、集団対集団と称する）、隔離個体対隔離個体（以下、隔離対隔離と称する）、および集団個体対隔離個体（以下、集団対隔離と称する）の 3 種類の組み合わせが、それぞれに 3 ペアずつ作成された。その際、集団対集団においては、異なる飼育ケージの個体同士が組み合わせられた。また、同腹の仔同士は決して組み合わせられなかった。

装置

実験 1 と同じ。

手続き

対他行動観察の前日、観察ケージへの馴化のため、各個体は仕切りによって 2 つに分けられた観察ケージの一方へ 1 匹ずつ入れられ、1 時間放置された。なお、観察ケージへ投入する前に、個体識別のためのマーキングが行われたが、その際、触刺激を等しくするために、マークの必要でない個体も背中を筆でこすられた。

行動観察は、観察ケージへの馴化が行われた日の翌日の 1800 ごろか

ら開始された。まず、組み合わされる 2 個体が、観察ケージの仕切られた小部屋のそれぞれに 1 匹ずつ入れられ、10 分後に仕切りが除去された。そして、その後 20 分間、出会わされた 2 個体の示す対他行動がビデオ記録された。

分析

実験後、再生されたビデオ記録を詳細に観察することによって、まず使用する行動項目が決定された。行動項目を決定するにあたり、Grant & Mackintosh (1963), van Abeelen (1963) および van Oortmerssen (1971) を参考にして検討した結果、最終的に以下の 45 種類が用いられた。(1) leaning-against-wall; 立ち上がってケージの壁に前肢をつけて寄りかかる, (2) rearing; 尻尾で身体を支えて後肢だけで立ち上がる, (3) exploration; ケージの壁やオガクズあるいは空中に向けた頭部ないし鼻先を上下に小刻みに動かす, (4) locomotion; 四肢を用いた身体全体の移動, (5) digging; オガクズ, 床に対する穴掘り様動作, (6) retreat-like-locomotion; 結果として retreat になってしまう locomotion, (7) pausing; 一瞬の静止, (8) odd-face-washing; 直立し背を丸め, 口元に前肢の指をあて細かく動かす動作, (9) stationary posture; 比較的長い静止, (10) face-washing; いわゆる洗顔動作, (11) grooming; いわゆる毛づくろい動作, (12) turning; その場での身体全体の回転, (13) touching; 前肢で相手に触れる, (14) crawling-under; 相手の腹下に潜り込む, (15) licking; 相手の鼻先ないし口の周囲をなめる, (16) nosing; 鼻先で相手に触れる, (17) following; 追従動作, (18) social grooming; 相手に対する grooming, (19) approach; 接近動作, (20) leaning-against-opponent; lean-

ing ないし rearing している相手に前肢で寄りかかる, (21) rooting; crawling-under したままで, 相手を押して移動させる, (22) evading; 相手から身を引く, (23) social rest; 腹ばいになって頭部を下げた姿勢, 耳は伏せられ, 目は閉じられている, 相手の social grooming と対になって生じる, (24) lateral attack; 相手の側面に正対し, 覆いかぶさるようにして, 相手の尻, 脇腹, 反対側の脇腹等へ biting を行う, (25) defensive upright; 立ち上がり, 頭部を相手に向け, 後肢を突っ張って相手を前肢で抑えつける, (26) facing; 相手の方に頭部を向ける, (27) fighting; 相手を相互にねじ伏せる, (28) wrestling; 2 個体が一体となって転げ回る, biting, kicking を含む, (29) sideways-defense; 相手に側面に対し, 胸をみせるように片方の前肢を上げ, 頭部を相手の方に向ける, kicking, biting を含む, (30) boxing; 2 個体の双方が立ち上がり, 後肢を踏ん張って前肢で相手を打つ, (31) attack; 相手に躍りかかる, biting を含む, (32) biting; 咬みつき, 単発で生じた場合のみ記録した, (33) kicking; 後肢で相手を蹴る, 単発で生じた場合のみ記録した, (34) incomplete upright; 片方ないし双方の前肢が床についている不完全な直立姿勢, (35) offensive upright; 相手に正対し, incomplete upright から前肢を相手の方に伸ばして飛びかかるが, attack には至らない, (36) upright; 直立姿勢, (37) fixing; 相手の方に頭部を向けた静止姿勢, (38) freezing; 身体を縮める, (39) sideways-attack; 相手に側面をさらし, 相手の前肢, 後肢, 脇腹等へ biting を行う, (40) side-display; 相手に身体を斜めに向けて, 正面から近づく, あるいはそのまま相手の正面に留まる, (41) retreat; 相手から遠ざかる, (42) mounting; 相手の背後から乗りかかる, (43) submissive upright; 前肢が前に突き出され, 頭部が上向き

になり、後肢が投げ出されて完全に尻を床につけてしまい、多くの場合、硬直状態となる、(44) facing-and-upright; 相手の方に身体を向けると同時に upright posture をとる、(45) chasing; 相手を追いかける、尻や後肢に対する biting を伴うことも多い。表 4 は、これらの行動項目のリストであり、括弧内はその略号である。

各個体の行動は、以上の 45 種類の行動項目に基づいて、時間枠を 5 秒とする多重事象系列見本法によってビデオ記録から行動項目列として記述された。このようにして得られた 18 本の個体内系列は、相前後する 2 つの行動項目による成る対系列へ分解され、個体ごとに推移行列が作成された。実験 1 と異なり、本実験では、用いられた行動項目が 45 種類と多かったため、情報をより集約するために、全個体 18 匹をプールした推移行列に対して、最初にクラスター分析 (Morgan et al., 1976) が適用された。類似度の計算法は、実験 1 と同じであった。すなわち、推移行列の i 行と j 行、 i 列と j 列の積率相関係数を、 i, j のすべての組み合わせ (ただし、 $i \neq j$) について求め、行についての相関と列についての相関の平均を行動項目 i と j の類似度とした。

各個体の推移行列は、得られたクラスターに基づいて、それぞれまとめ直され、3 種類の組み合わせごとにプールされた。ただし、集団対隔離の組み合わせでは、飼育条件の異なる個体のデータをまとめてしまうと、それぞれの特徴が隠されてしまう危険性があったので、本実験では飼育条件ごとに別々にプールされた。そして、以上の手順によって得られた 4 枚の推移行列に対して、実験 1 と同様に推移分析が適用された。さらに、一部のクラスターに関しては、そこに含まれる行動項目について 4 種類の実験条件ごとに推移行列が作成され、それらに対してもクラスター内の推移分析が行われた。なお、対系列の選択基準は以下のよ

うであった。(1) 系列依存性が有意 (χ^2 検定; $p < 0.05$) であること、(2) 推移比が 1.1 以上であること、つまり、期待頻度より実測頻度が大きいこと、(3) 生起頻度が 6 以上 (集団対集団, 隔離対隔離) あるいは、3 以上であること (集団対隔離における集団個体と隔離個体)。

結 果

図 5 はクラスター分析の結果を示す樹状図である。類似度 0.72 で切った場合、複数の行動型を含む 3 個のクラスターと単一の行動型より成る 17 個のクラスターの計 20 個のクラスターが得られた。表 5 に、複数の行動型を含む 3 個のクラスターの内容が列記されている。ここでは、それらを Individual (I), Approach-and-Nosing (AN), および Fighting (F) とそれぞれ呼ぶことにする。括弧内は、それらの略号である。表 6 には、新たに得られた 20 個のクラスターが、それぞれの略号とともにリストされている。クラスター I に含まれる行動型は、実験 1 で観察された定義上他個体を必要としないものによって占められていた。それに対して、クラスター AN は、他個体の存在が定義上不可欠な、いわゆる通常 of 社会行動に含まれる行動型によって構成されていた。さらに、クラスター F は、攻撃研究の枠内で伝統的にその測度として利用されてきた行動型のみを含んでいた。

図 6 は集団対集団における集団個体のクラスター対系列構造を示す行動流れ図である。円はクラスターを、矢印はクラスター間の推移をそれぞれ示しており、円の大きさ、および矢印の太さは、各クラスターとそれらの間の推移の生起頻度の比率をそれぞれ表している。集団対集団

では、クラスター I とクラスター AN の生起頻度とそれらの間の推移頻度が非常に高く、その推移は双方向性であった。この構造 I-AN は、集団対集団における集団個体の対他行動のいわば中心を成していた。また、クラスター FA と FI から成る部分構造 FA-FI は、クラスター I から AN に至る一方向性の経路を構成していた。さらに、クラスター RE はクラスター I および F と双方向性に推移し、第 3 の部分構造を構成していた。他方、クラスター M および DU は、クラスター AN と双方向性の推移によって結びつけられており、クラスター AN の周辺構造を形成していた。

図 7 は隔離対隔離における隔離個体のクラスター対系列構造を示す行動流れ図である。集団対集団における構造(図 6)と比較すると、隔離対隔離における対他行動の特徴が明らかになるであろう。部分構造 I-AN は依然として存在するが、クラスター AN はかなり小さくなった。すなわち、クラスター AN はあまり示されなくなった。また FA-FI 構造も変化した。クラスター FA から FI へ至る一方向性推移は変わらないが、クラスター FA が肥大し、クラスター I との間にかなり大きな双方向性推移を持つようになった。そして、クラスター FI は、クラスター AN にではなくクラスター I へ一方向性に推移した。つまり、部分構造 FA-FI は、それ自体が大きくなると同時に、クラスター I へ再び戻るかクラスター AN へ推移するかという分岐点としての役割を果たしていた。さらに、クラスター RE の位置も違ってきていた。クラスター RE は、クラスター F から I へ至る、かなり大きな一方向性の経路の中継点になっていた。加えて、クラスター F の周辺には大きな変化が起こっていた。クラスター CH, AT, BI が出現し、中でもクラスター CH は、クラスター F と双方向性の推移によって密接に結びついており、

それら 4 つのクラスターは、ひとつの部分構造 F-CH-AT-BI を形成していた。クラスター AN の周辺の構造もまた変化しており、クラスター IU, UP, FR が出現した。その中でも、クラスター IU と UP は、クラスター AN から F へ至る一方向性経路の中継点となっていた。一方、クラスター FR は、クラスター AN から I への一方向性経路の中継点となっていた。ここで、図 7 の構造全体を眺めてみると、I-AN 構造から直接、あるいはクラスター AN の周辺構造 IU-UP を経て F-CH-AT-BI 構造へ至り、クラスター RE を介して I-AN 構造へと戻る、一方向性の閉回路を見出すことができた。そして、この閉回路に部分構造 FA-FI を加えたものが、隔離対隔離における隔離個体の対他行動の全体像であるといえる。

図 8 には集団対隔離における隔離個体のクラスター対系列構造が示されている。集団対集団の構造（図 6）と比較すると、部分構造 I-AN-FA-FI-RE は、クラスター AN から RE への推移が生じていることを除けば同形であった。一方、飼育条件を同じくする隔離対隔離における隔離個体の構造（図 7）と比較すると、I-AN-FA-FI-RE 構造に関していえば、I-AN 構造、FA-FI 構造が共有されている以外は異なっていた。FA-FI 構造の分岐点としての位置は失われていたし、クラスター RE は、クラスター AN から一方向性の推移を受けると同時に、クラスター I との間で双方向性推移を示した。しかし、より大きな違いは、クラスター AN と F の周辺において生じた。クラスター FR がクラスター AN から I への中継点として存在している点は同じであるが、共通点はそれだけであった。新たにクラスター OU, SD, SA が出現し、クラスター UP は消失した。しかも、クラスター IU, OU は、クラスター AN と双方性の推移で密接に結びつくと同時に、ク

クラスター I U から O U を経て S D に至る一方向性の経路を構成した。クラスター F は非常に小さくなり、クラスター S A に推移するのみであり、隔離対隔離においてみられたクラスター R E への、かなり大きい一方向性の推移はまったく失われていた。クラスター S A は、クラスター S D を介してクラスター A N と双方性の推移を持っており、クラスター C H, A T とともに小さな閉回路を形成した。部分構造 F - C H - A T - B I の点からいえば、クラスター S A がクラスター F の代わりをつとめているようであるが、隔離対隔離においてみられたような、I - A N 構造から F - C H - A T - B I 構造、クラスター R E を経て I - A N 構造へと戻る顕著な閉回路はもはや見出すことはできなかった。

図 9 には集団対隔離における集団個体のクラスター対系列構造が描かれている。飼育条件を同じくする集団対集団の構造（図 6）と比較すると、部分構造 I - A N - F A - F I - R E は、クラスター F A から A N への推移が存在しない点を除けばまったく同形であった。また、クラスター A N からの推移が極めて限定されている点も似ていた。しかしながら、他の部分では大きな差異が生じていた。もっとも顕著な違いは、クラスター S U B の出現によってもたらされた。クラスター S U B は、クラスター F A をはじめ計 5 つのクラスターから推移を受けており、その内の 3 つは一方向性であった。隔離個体が絡む構造（図 7 と 8）と比較してみると、クラスター S U B は、クラスター A N とは逆に小さなクラスターからの推移の収斂点になっているように見える。クラスター F R の位置も微妙に異なっていた。クラスター A N から I への中継点であることに変わりはないが、クラスター S U B, I U へ推移する点が変わった。さらに、集団対集団の構造でみられたクラスター D U が出現したが、推移の仕方は異なり、クラスター F から推移を受け、クラスター

SUBへ直接あるいはクラスターIUを介して推移した。クラスターFは非常に小さくなり、クラスターIUからREへ至る一方向性の経路に位置する点では隔離対隔離の隔離個体の構造と同じであったが、部分構造F-CH-A T-B Iはほぼ完全に消失し、集団対隔離の隔離個体の構造(図8)と同様に、顕著な経路は認められなかった。

クラスターIに含まれる行動項目のほとんどは、実験1の単独行動の観察において用いられたものであったので、対系列構造上で比較を行うために、クラスターIの内部構造が4種類の条件ごとに解析された(図10-13)。それらを比較すると、(1)集団対集団の個体の構造にはstationary postureとその周辺構造が出現しなかったのに対して、それ以外の条件、すなわち、隔離個体が絡む条件ではそれが出現したこと、(2)隔離個体では、locomotionとleaning間の推移の変化、rearingの消失、face-washingおよびgroomingの関わる部分構造の肥大化などが生じたこと、が指摘できる。

さらに、実験1で得られた単独行動の構造と比較すると、集団対集団における集団個体の構造は、集団個体の単独行動の構造によく似ていることが分かる。それに対して、集団対隔離における集団個体の構造は、stationary posture, pausingおよびrearingの周辺構造において、実験1の集団個体とはかなり異なっていた。一方、隔離個体と集団個体の構造の違いについては、rearingやface-washingの変化は実験1と共通であったが、全体としては両者の違いがいっそう強調されており、stationary postureの出現やlocomotionとleaning間の推移の変化という点ではまったく異なっていた。これらの事実は、集団対集団以外のエンカウンター場面では、他個体に影響されずに単独行動をとることはできないことを示している。しかしながら、以上のような差異を越え

て、共通点もまた存在した。つまり、実験 1 において集団個体と隔離個体に共通に認められた exploration, leaning および locomotion によって形成される部分構造は、すべての実験条件で認められた。

考 察

クラスター分析によって、individual, approach-and-nosing, および fighting という複数の行動型を含む 3 つのクラスターが得られた。それぞれのクラスターの内容は、我々がこれまで直観的に行なってきた行動の分類と非常に似通っていた。本実験のクラスター分析において用いられた類似度は、行動型間の推移パターンに基づいており、その結果は、我々の直観的判断にも行動系列上の秩序が反映されていることを示唆している。あるいは逆に、もし我々が機能的な分類を行なっているのなら、そうした形式的な分析によって明らかにされた秩序は、行動系列上の機能的なまとまりを示唆しているのかもしれない。

推移分析の結果に関しては、集団対集団の対系列構造を基本構造とみなして各条件間の比較を行なってみると、行動流れ図の上側に位置する比較的生起頻度の高いクラスター (I, AN, FA, FI, RE) より成る上部構造は、どの条件においても存在していた。特に、大きな双方性推移によって結びつけられた部分構造 I-AN は、すべての条件において、文字通り対他行動の中心に位置していた。各条件の差異を特徴づけていたのは、むしろ図の下側に描かれた比較的小さなクラスター (クラスター F 以外はすべて 1 個の行動型しか含まない) より成る下部構造であった。

しかしながら、上部構造にも興味深い変化が認められた。隔離対隔離の隔離個体では、F A-F I 構造がクラスター I から A N に向かうか I に戻るかの分岐点になっていた。この事実は、隔離個体が相手個体に対して大きな関心を払っているにもかかわらず、接近して社会的接触を持つことが困難になっていることを意味すると考えられる。さらに解釈を押し進めるならば、F A-F I 構造において、隔離対隔離の隔離個体は、社会的な接近一回避コンフリクト状態にあったといってもよいかもしれない。Grant (1963) はラットの社会行動の推移分析を行い、その結果を AGGRESSION と FLIGHT という 2 つの動因を軸とする二次元座標上で解釈した。つまり、FLIGHT の動因が非常に弱く、AGGRESSION の動因が非常に強ければ、biting が生起し、その逆の場合は、catalepsy (硬直姿勢) が生じる。そして、その 2 つの動因が拮抗していれば、攻撃的あるいは防御的な姿勢、いわゆる両価性の (ambivalent) 行動型が生じると述べた。隔離対隔離の隔離個体において認められた F A-F I 構造における変化もまた、AGGRESSION と FLIGHT の 2 つの動因の拮抗状態によってもたらされたものとして解釈できるかもしれない。

さらに、隔離対隔離の上部構造においては、クラスター I から R E への推移が失われていた。クラスター I から R E への推移があるということは、相手が非常に近くにいても単独行動をしていたことを示している。そうでなければ、行動項目の定義上、そうした推移は出現しえない。したがって、その推移の消失は、隔離対隔離の隔離個体の別の特徴を示している。つまり、隔離個体は、集団対集団の集団個体とは異なり、相手の近くではクラスター I に含まれるような単独行動をとることができないのである。このことは、隔離個体の行動が他個体の存在によって否応なく規制されていることを示している。クラスター I の内部構造の解析

は、 集団対集団の集団個体以外では、 単独行動の構造が実験 1 において見出されたものとは非常に異なってしまうことを明らかにした。 このことは、 他個体が存在していないかのように振る舞うことができるのは、 集団対集団の集団個体だけであること、 つまり、 隔離飼育は、 社会的エンカウンター場面において他個体を無視することを不可能にしてしまうことを示している。 そして、 この隔離個体の特徴がおそらく、 集団対隔離の集団個体の単独行動にも影響しているであろう。

集団対隔離の隔離個体では、 クラスター A N から R E への推移が出現した。 これは、 相手に接近しても直ちに遠ざかる傾向にあることを示している。 これは、 隔離対隔離において示された隔離個体の行動傾向と同じように、 隔離個体の接近一回避コンフリクトを示すものと考えられる。 しかしながら、 そのコンフリクト状態は、 相手が集団個体であることによって、 より接近した位置で生じるようになったと考えられる。

さて、 各条件の対系列構造を基本的に特徴づけている下部構造についてみると、 集団対集団は、 それがほとんど存在しないという点が特徴的である。 このことは、 この下部構造が、 通常の対他行動では滅多に示されないものであることを意味している。 つまり、 通常の対他行動においては、 クラスター A N からの推移は、 それらの多様なクラスターには向かわず、 単独行動であるクラスター I に戻ってしまうのであり、 クラスター A N からの推移の行方こそが、 対他行動では重要なのである。

それに対して、 隔離対隔離では、 部分構造 F - C H - A T - B I とその構造を含む顕著な閉回路の出現が特徴的であった。 クラスター A N からの推移は、 部分構造 F - C H - A T - B I に向かい、 上部構造との間に一方向性の閉回路が形成された。 この閉回路は、 明らかに隔離飼育による攻撃行動の増大と平行な関係にあったが、 従来の実験において示さ

れてきた単なる攻撃行動の増大と同じことを意味しているのではない。そこでは、同時に他の様々な構造的変化が生じていたことを忘れてはならないであろう。隔離個体の対他行動は、従来の研究において示されてきたほど、単純なものではないのである。その点で、長期にわたる隔離飼育によって、攻撃的な個体だけでなく臆病な個体もまた出現するという Cairns (1972) や Krsiak & Borgesova (1973) による指摘は的を得ていたといえる。

一方、集団対隔離では、隔離個体および集団個体の構造は、それぞれが隔離対隔離および集団対集団の構造の変形としてとらえられた。まず、隔離個体においては、隔離対隔離の構造においてクラスターANからクラスターFへの中継点になっていた upright 系の行動型がクラスターANへ戻ってしまうようになった。この変化は、上部構造におけるクラスターANからREへの直接的推移の出現に示された接近-回避コンフリクトが、攻撃行動を仕掛ける際にも生じたものであろうと考えられる。そして、クラスターANおよび upright 系の行動型からの推移パターンから推測すると、おそらく、そのコンフリクト状態が、side-display (SD) という隔離対隔離では示されなかった行動型を出現させたのであろう。また、F-CH-AT-BI構造の変化、つまり、クラスターFの縮小と新しい行動型 sideways-attack (SA) の出現は、隔離対隔離と異なり、集団対隔離では、隔離個体の攻撃が一方的になってしまった結果であると考えられる。

一方、集団対隔離の集団個体では、submissive upright (SUB) という新たな行動型が出現し、クラスターANから下部構造への直接の推移がまったくなくなり、すべて freezing (FR) を介するようになった。そして、FRそれ自体も他の条件に比べるとかなり大きくなってい

た。SUBとFRは、双方とも無反応および無動を特徴とする受動的な行動型であり、集団対集団の集団個体の構造との違いは、おそらく相手の隔離個体によって、否応なくもたらされたものと考えられる。

最後に、実験1の単独行動との比較を目的にして行われたクラスターIの内部構造の推移分析は、実験1において示されたように、隔離飼育によって、rearingやface-washingの関係する構造が変化しやすいことを明らかにした。しかしながら、全体としては、隔離飼育の影響は本実験においていっそう強調された。また、集団個体といえども、集団対隔離における集団個体の構造は、実験1の集団個体とはかなり異なっていた。これらの事実は、集団対集団の集団個体のみが、他個体に影響されずに単独行動をとることができたことを示している。このように、系列構造という観点からみると、個体を示す行動というものが統一された全体であることが明らかに分かる。

しかしながら、このような他個体の存在による単独行動成分の大きな変化を越えて、実験1において集団個体と隔離個体に共通に認められたexploration, leaningおよびlocomotionによって形成される部分構造は、本実験においてもすべての実験条件で認められた。このことは、この部分構造が、マウスという動物種にとってかなり基本的な行動要素であることを示している。

表 4 対他行動の項目リスト

1 leaning-against-wall (LE)	24 lateral attack (LA)
2 rearing (R)	25 defensive upright (DU)
3 exploration (EX)	26 facing (FA)
4 locomotion (L)	27 fighting (F)
5 digging (D)	28 wrestling (WR)
6 retreat-like-locomotion (RL)	29 sideways-defense (SWD)
7 pausing (P)	30 boxing (B)
8 odd face-washing (F?)	31 attack (AT)
9 stationary posture (SP)	32 biting (BI)
10 face-washing (FW)	33 kicking (K)
11 grooming (G)	34 incomplete upright (IU)
12 turning (TU)	35 offensive upright (OU)
13 touching (TO)	36 upright (UP)
14 crawling-under (CU)	37 fixing (FI)
15 licking (LI)	38 freezing (FR)
16 nosing (N)	39 sideways-attack (SWA)
17 following (FO)	40 side-display (SD)
18 social grooming (SG)	41 retreat (RE)
19 approach (A)	42 mounting (M)
20 leaning-against-opponent (LO)	43 submissive upright (SUB)
21 rooting (RT)	44 facing-and-upright (FU)
22 evading (EV)	45 chasing (CH)
23 social rest (SR)	

表 5 各クラスターに含まれる項目のリスト

-
1. Cluster I
 - 1) leaning-against-wall (LE)
 - 2) rearing (R)
 - 3) exploration (EX)
 - 4) locomotion (L)
 - 5) digging (D)
 - 6) retreat-like-locomotion (RL)
 - 7) pausing (P)
 - 8) odd-face-washing (F?)
 - 9) stationary posture (SP)
 - 10) face-washing (FW)
 - 11) grooming (G)
 - 12) turning (TU)

 2. Cluster AN
 - 1) touching (TO)
 - 2) crawling-under (CU)
 - 3) licking (LI)
 - 4) nosing (N)
 - 5) following (FO)
 - 6) social grooming (SG)
 - 7) approach (A)
 - 8) leaning-against-opponent (LO)
 - 9) rooting (RT)
 - 10) evading (EV)
 - 11) social rest (SR)
 - 12) lateral attack (LA)

 3. Cluster F
 - 1) fighting (F)
 - 2) wrestling (WR)
 - 3) sideways-defense (SWD)
 - 4) boxing (B)
-

表 6 対他行動のクラスターリスト

1 individual (I)	11 upright posture (UP)
2 approach-and-nosing (AN)	12 fixing (FI)
3 defensive upright (DU)	13 freezing (FR)
4 facing (FA)	14 sideways-attack (SWA)
5 fighting (F)	15 side-display (SD)
6 attack (AT)	16 retreat (RE)
7 biting (BI)	17 mounting (M)
8 kicking (K)	18 submissive upright (SUB)
9 incomplete upright (IU)	19 facing-and-upright (FU)
10 offensive upright (OU)	20 chasing (CH)

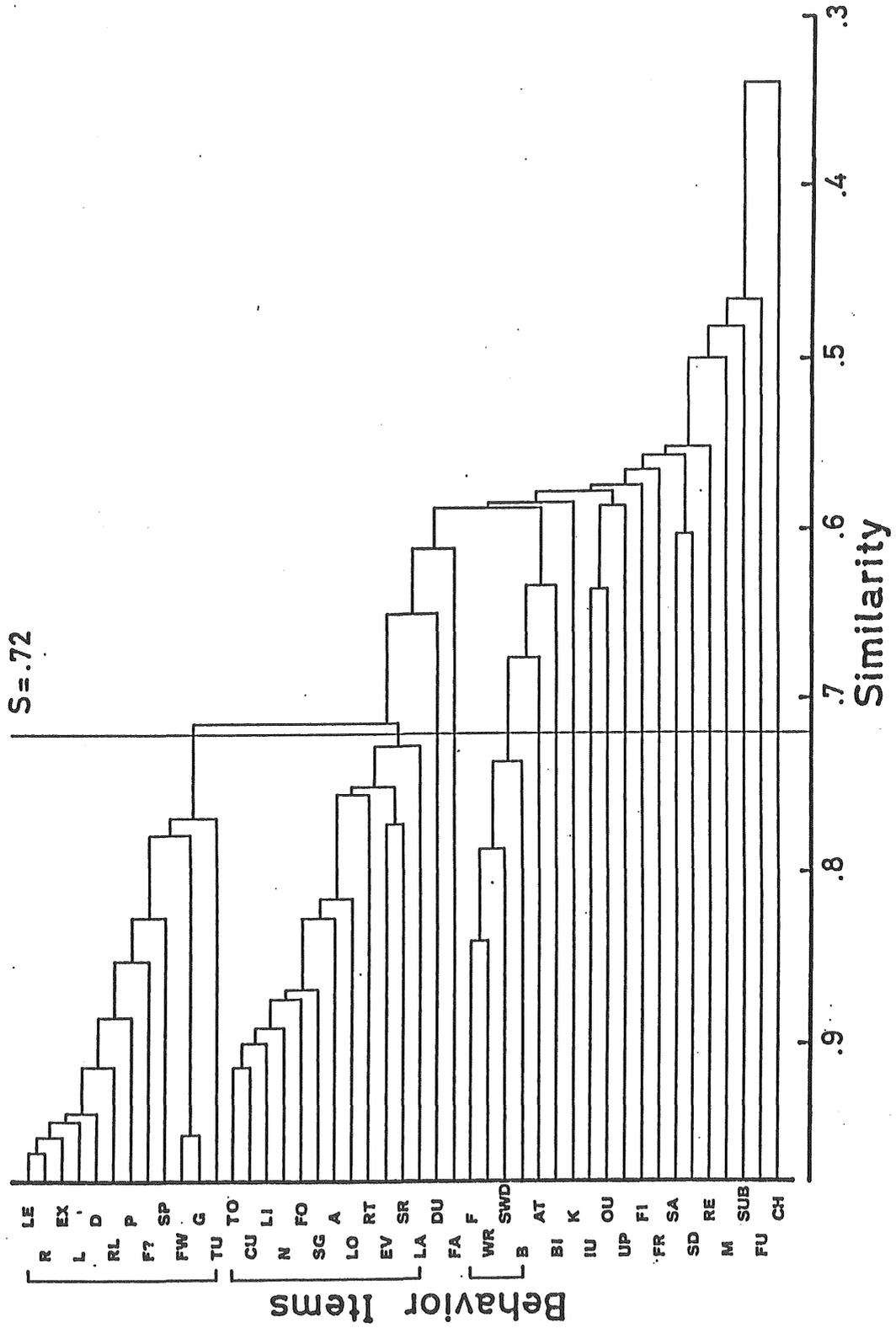


図 5 対他行動の樹状図

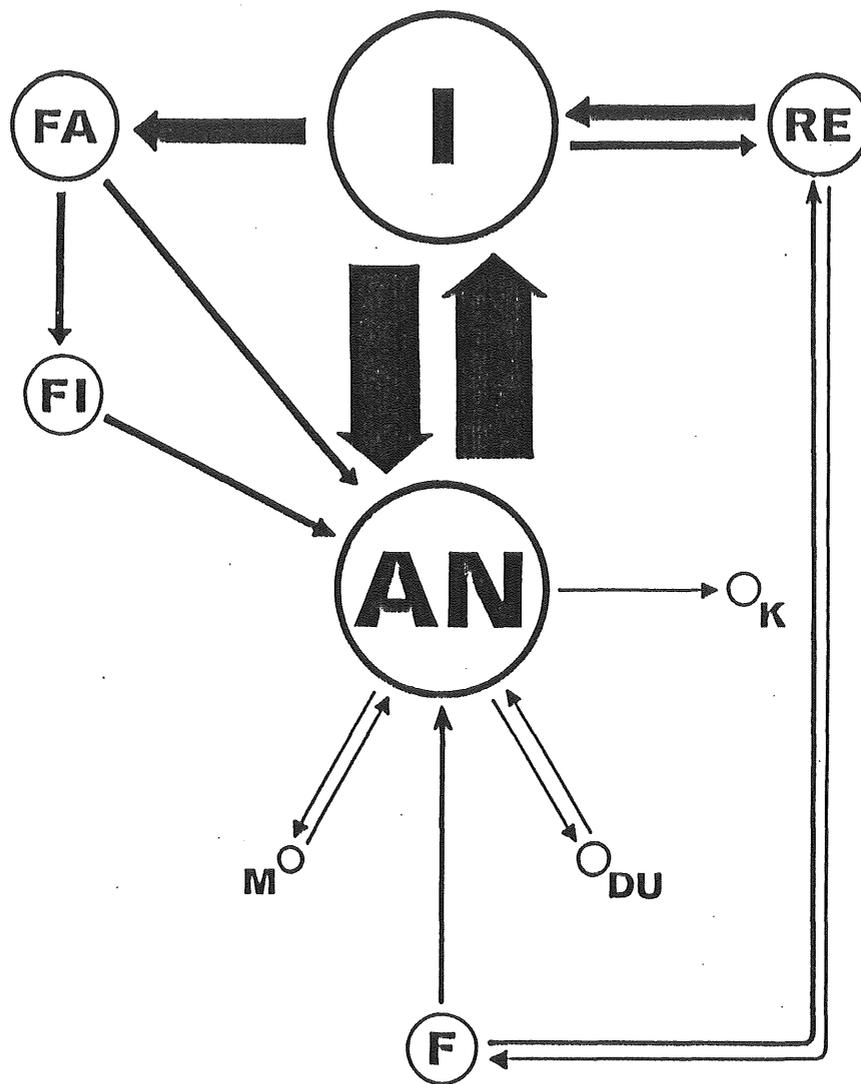


図 6 集団対集団における集団個体の対他行動の対系列構造

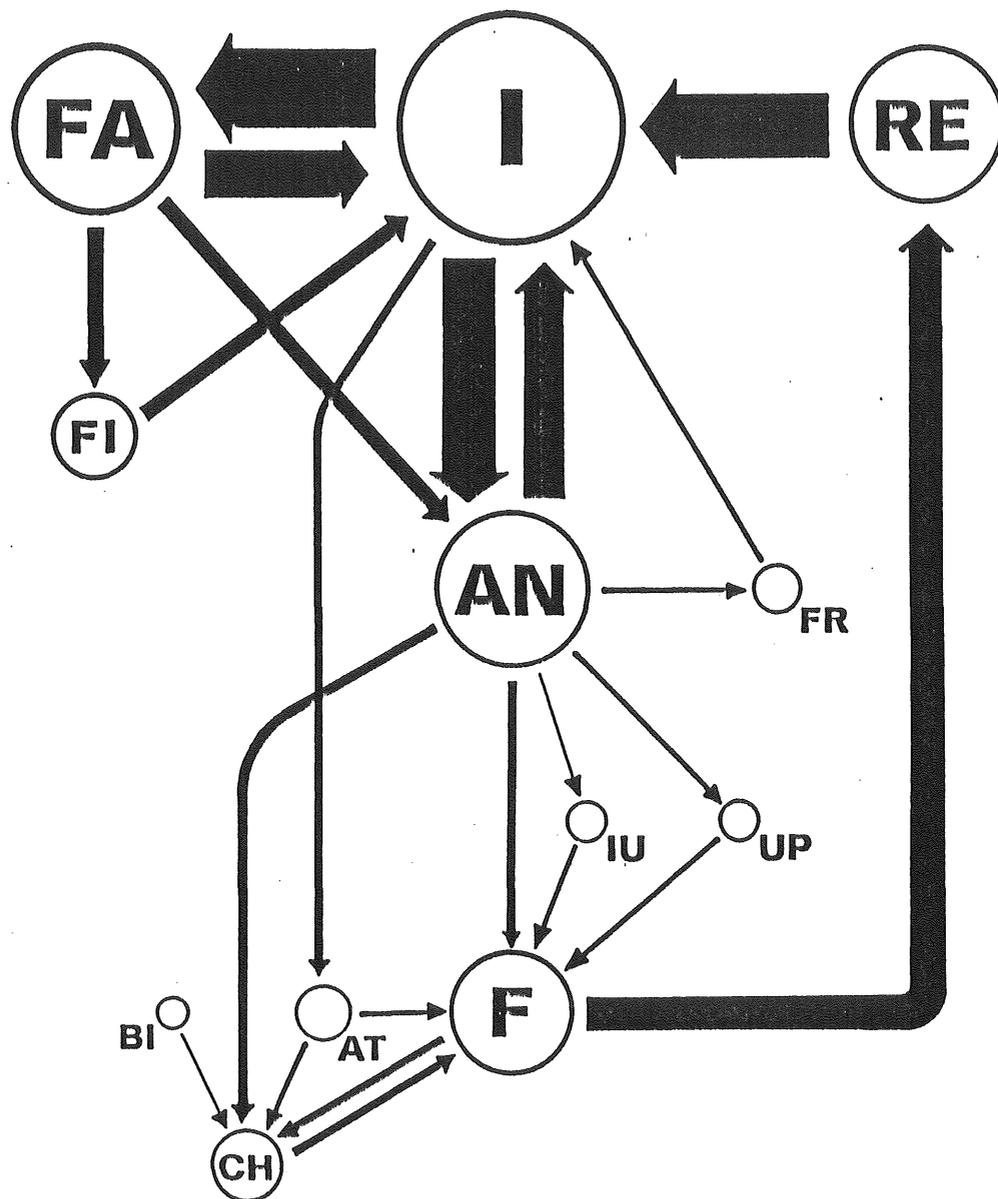


図 7 隔離対隔離における隔離個体の対他行動の対系列構造

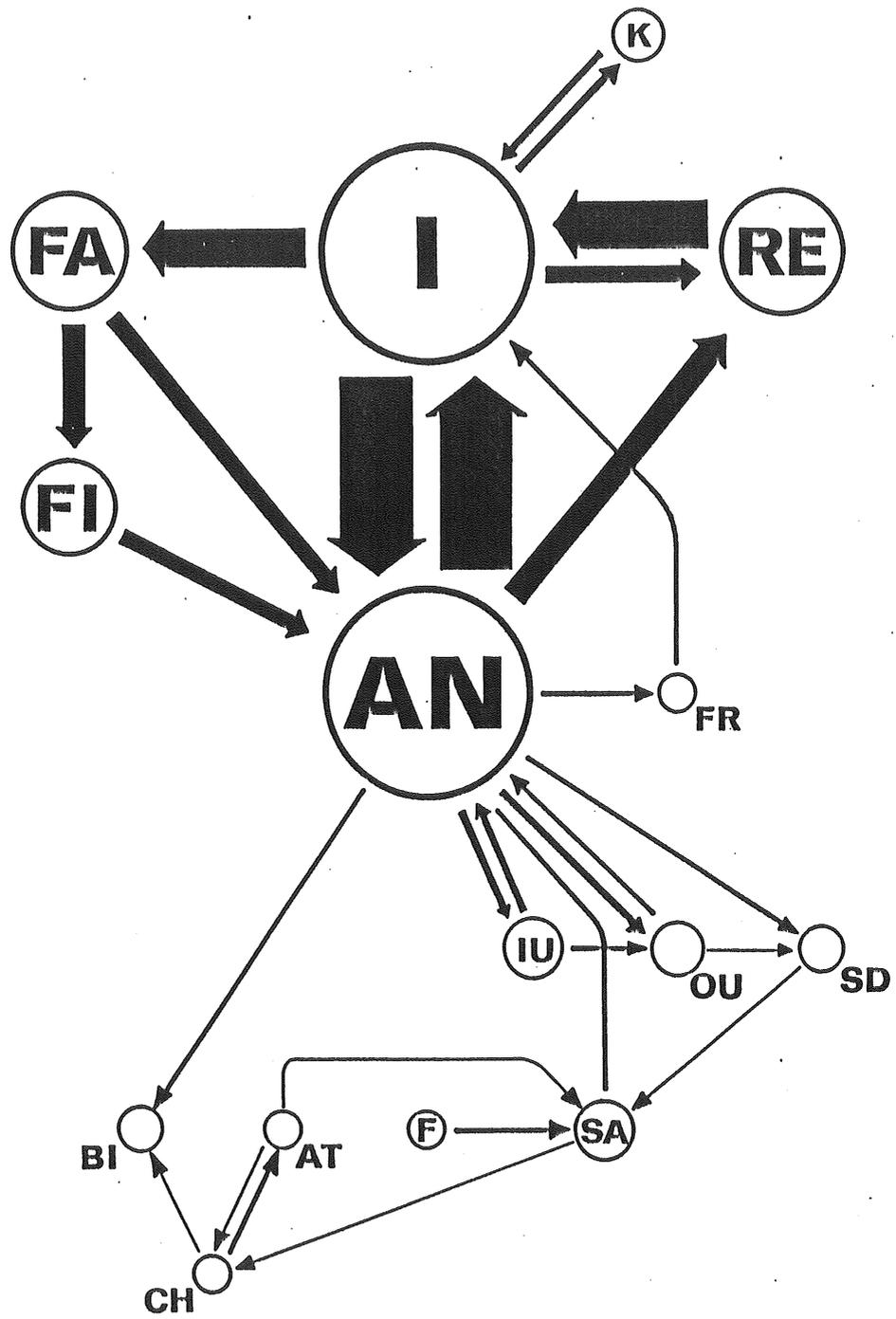


図 8 集団対隔離における隔離個体の対他行動の対系列構造

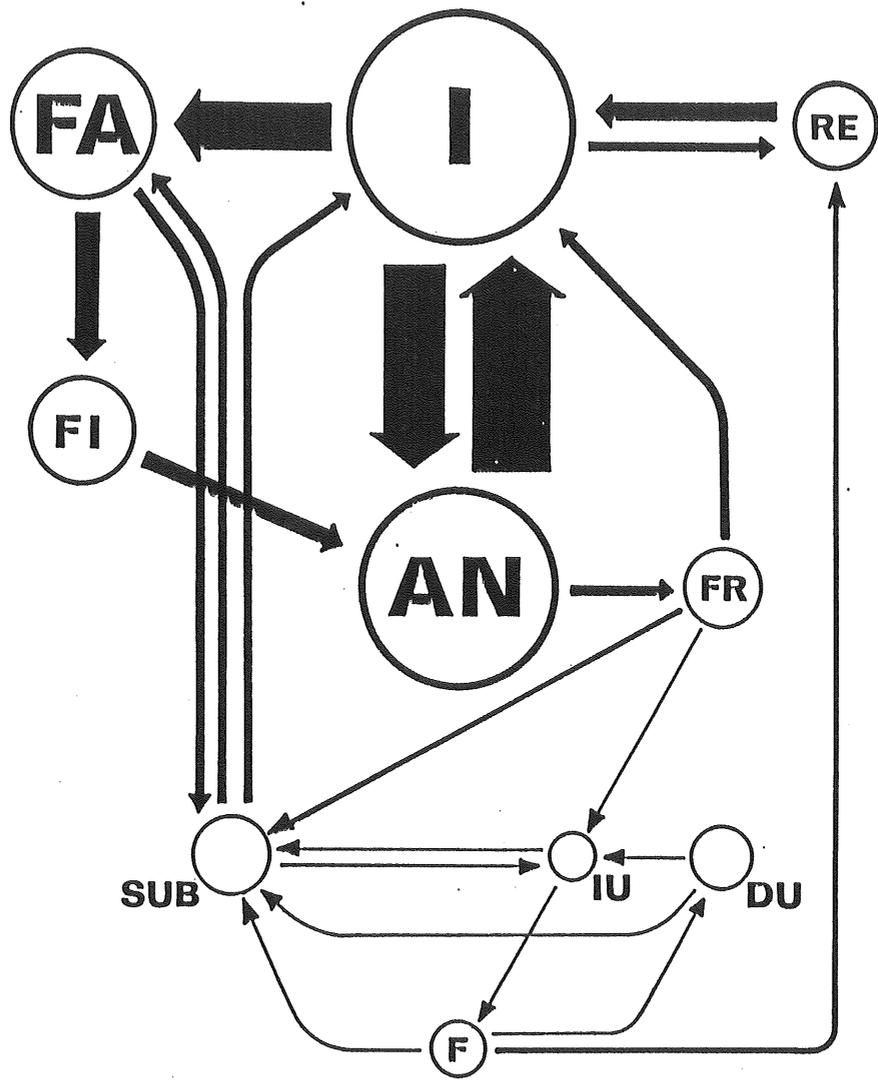


図 9 集団対隔離における集団個体の対他行動の対系列構造

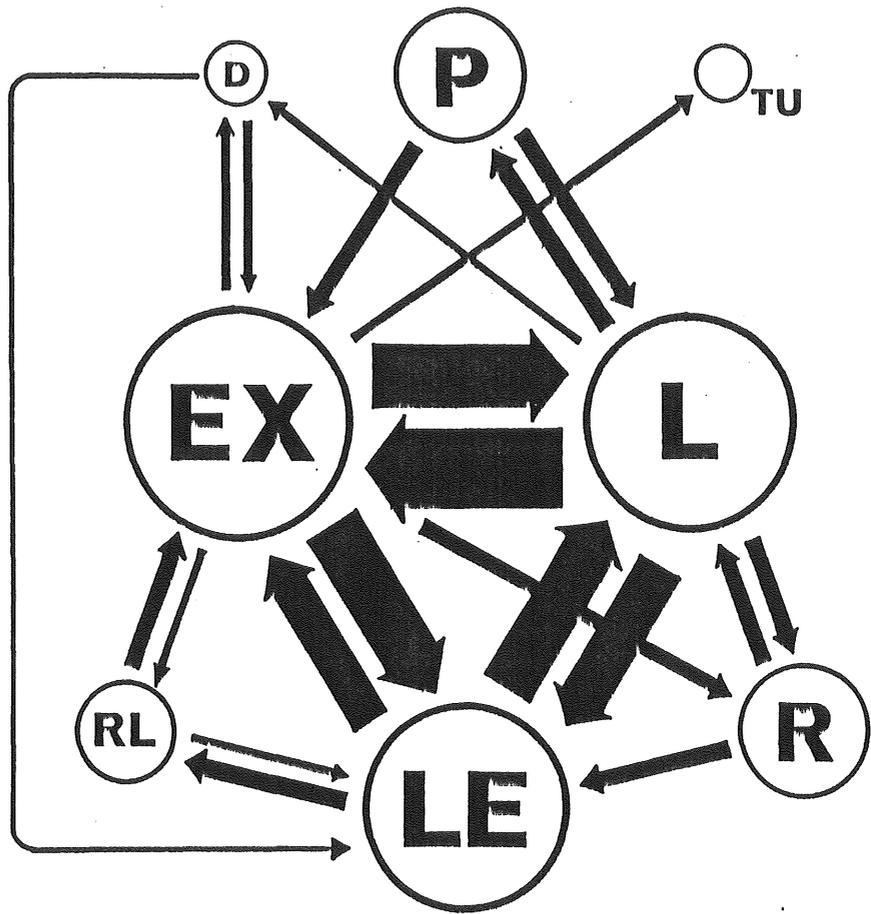


図 10 集団対集団における集団個体のクラスター I の内部構造

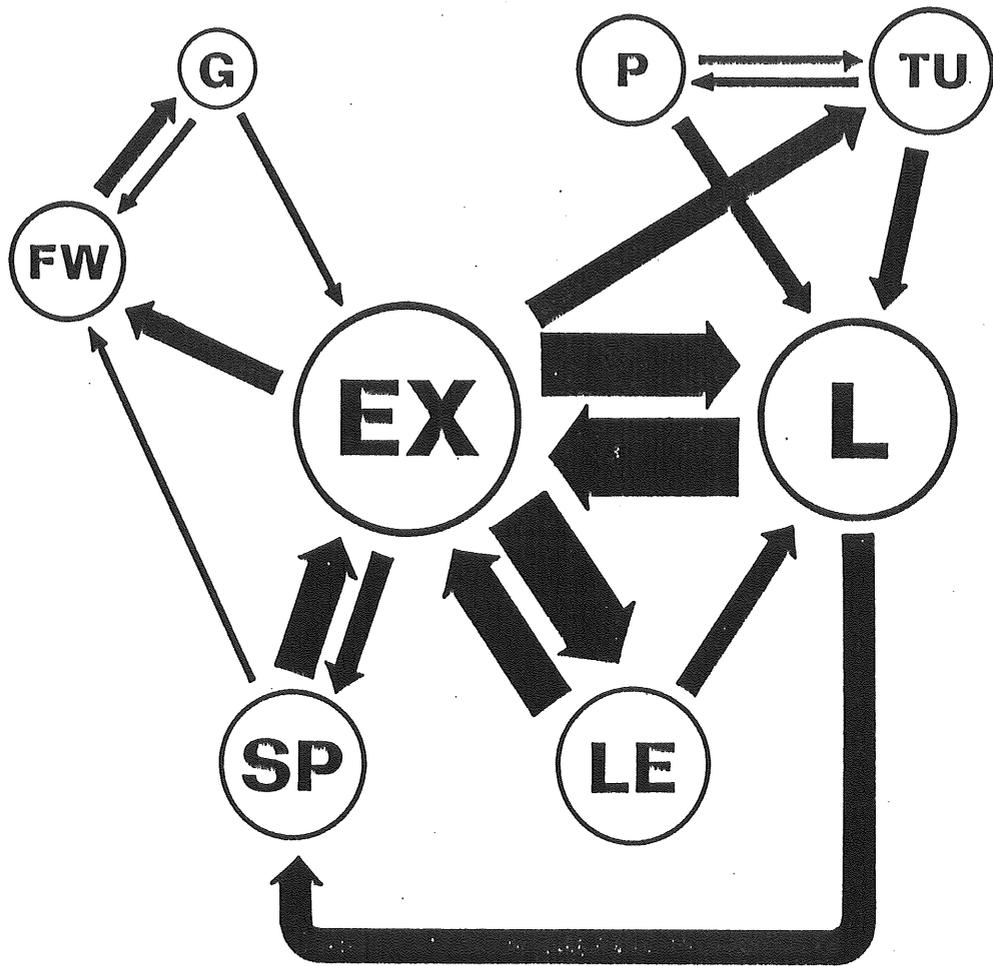


図 11 集団対隔離における集団個体のクラスター I の内部構造

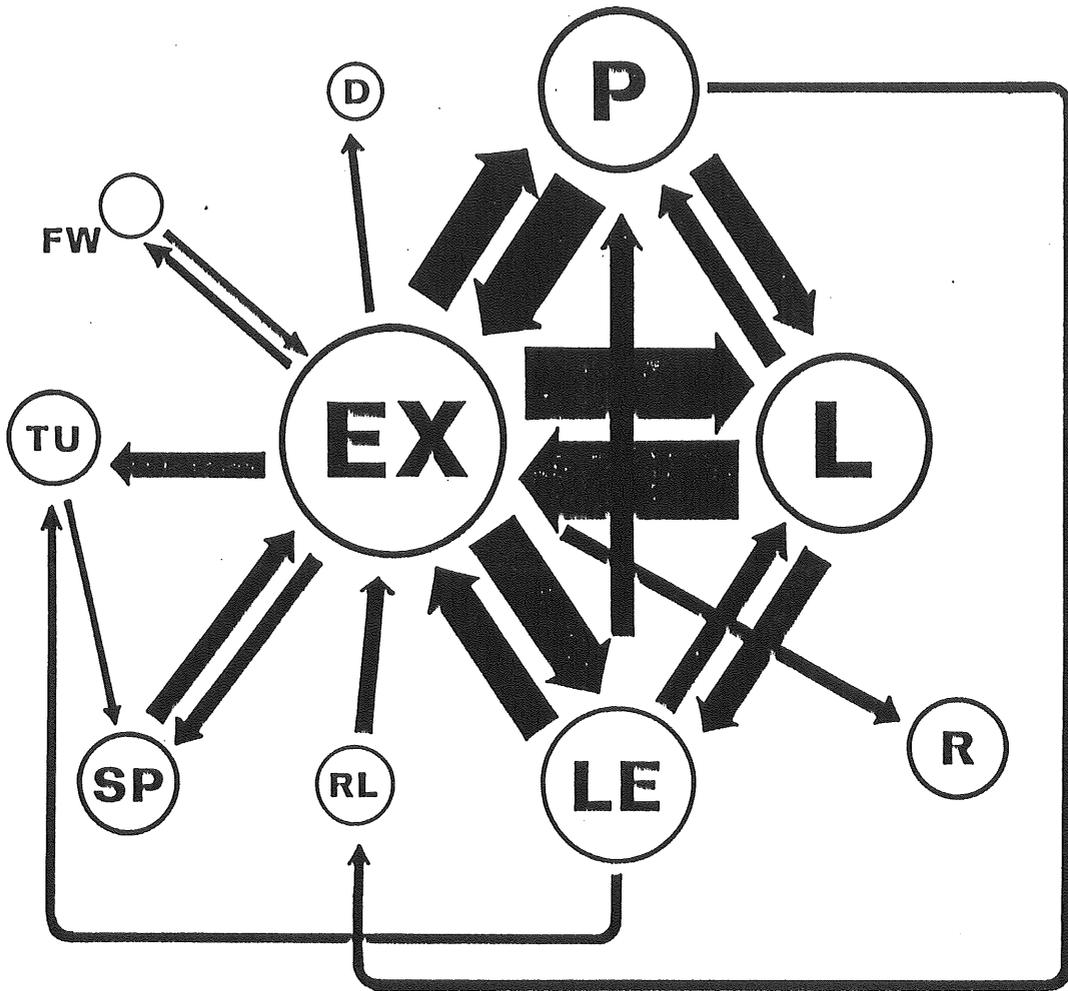


図 13 集団対隔離における隔離個体のクラスター I の内部構造

4. 近交系マウスのオープンフィールド行動 の解析：実験 3

目 的

実験 1 の単独行動の解析および実験 2 のクラスター I の内部構造の解析から、エンカウンター場面における行動には、その場面の物理化学的要素によってもたらされると考えられる共通の構造があることが示された。本実験では、その構造が、マウスという動物種の行動全般に共通の基本構造である可能性を検討するために、2 系統の近交系マウスを用いて、それらのオープンフィールド行動の構造を解析し、実験 1 および 2 の結果と比較した。

方 法

被験体

筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきた DBA/2 の雄 8 匹と C57BL/6 の雄 6 匹が用いられた。各個体とも、実験時で 9-11 週齢であった。

装置

75 x 75 x 20 cm の灰色塩化ビニール製オープンフィールドが用いら

れた。フィールドの床面照度は 450 lx であった。他に行動記録のため、ビデオシステムが用いられた。

手続き

各個体は、オープンフィールドの一定の隅に頭部を壁に向けて置かれ、10 分間フィールド内での行動が、ほぼ真上に近い斜め上方よりビデオ記録された。なお、実験は、L-D: 0800-2000 の明暗周期中、1700-1900 に行われた。

分析

実験終了後、各個体の行動は、ビデオ記録の詳細な観察から、時間枠を 5 秒とする多重事象系列見本法によって行動項目列として記述された。用いられた項目は、以下の 8 種類であった。(1) exploration, (2) locomotion, (3) leaning-against-wall, (4) pausing, (5) rearing, (6) face-washing, (7) grooming, (8) stationary posture. 各行動項目の定義は、実験 1 と同じであった。表 7 に、これらの行動項目のリストが示されている。括弧内はその略号である。

記述された行動項目列は対系列に分解され、個体ごとに推移行列が作成された。その後、各個体の推移行列は系統ごとにプールされ、それらに対して実験 1 と同様に推移分析が適用された。なお、対系列の選択基準は以下のものであった。(1) 系列依存性が有意 (χ^2 検定; $p < 0.05$) であること、(2) 推移比が 1.1 以上であること、(3) 80% 以上の個体で少なくとも 1 回は生起していること、すなわち、DBA では 7 匹、C57BL では 5 匹以上の個体で少なくとも 1 回は示されていること。

結 果

図 14 には DBA の対系列構造が、図 15 には C57BL の対系列構造が示されている。DBA は exploration 以外の行動型の間でも直接推移が生じたのに対して、C57BL は常に exploration を介して推移する傾向があった。しかしながら、両者の構造は非常によく似ており、両系統とも rearing, leaning, locomotion, pausing および grooming はすべて、双方向性推移によって exploration と結ばれており、exploration は、いわば構造の中心になっていた。この両系統に共通の構造を、実験 1 のクラスター II の内部構造および実験 2 のクラスター I の内部構造のすべてに共通に見出された構造と比較すると、exploration と leaning, exploration と locomotion の間の双方向性推移によって形成される部分構造が 2 つの構造の間で完全に一致した。

考 察

実験 1 における単独行動の系列構造と実験 2 における対他行動のクラスター I の内部構造の比較から、隔離個体と集団個体の間には、エンカウンター場面の物理化学的要素によって生じる共通の構造があることが明らかになった。そこで、本実験では、新奇場面ではあるが、エンカウンター場面とは異なった性質（たとえば、広さや装置表面の状態など）を持った単独行動の代表的な実験場面であるオープンフィールドを用いて、その共通の構造が場面を越えた普遍性を持つかどうかを検討した。また、実験 1 および 実験 2 においては ICR マウスが用いられていた

が、本実験では、C57BL/6 および DBA/2 という 2 種類の近交系マウスが被験体として用いられ、その共通構造が系統を越えた一般性を持つかどうかという点についても検討を加えた。

C57BL と DBA は非常によく似た系列構造を示し、特に exploration と leaning, exploration と locomotion の間の双方向性推移によって形成される部分構造は、実験場面や系統の違いを越えて非常によく保存されていた。この部分構造は、隔離飼育や他個体の存在によっても変化しなかったものであり、マウスという動物種にとってかなり基本的な、遺伝的に強固に組み込まれた行動の構造であると考えられる。それに対して、leaning と locomotion の間の推移や、face-washing, grooming, pausing あるいは rearing が関わる部分構造は、実験条件によってかなり左右される傾向が認められた。このことは、それらの部分構造が、exploration, locomotion, および leaning によって形成される部分構造ほど強固な遺伝的基盤を持ってはいないことを示しているのかもしれない。

表 7 オープンフィールド行動の項目リスト

-
- 1 exploration (EX)
 - 2 locomotion (L)
 - 3 leaning-against-wall (LE)
 - 4 pausing (P)
 - 5 rearing (R)
 - 6 face-washing (FW)
 - 7 grooming (G)
 - 8 stationary posture (SP)
-

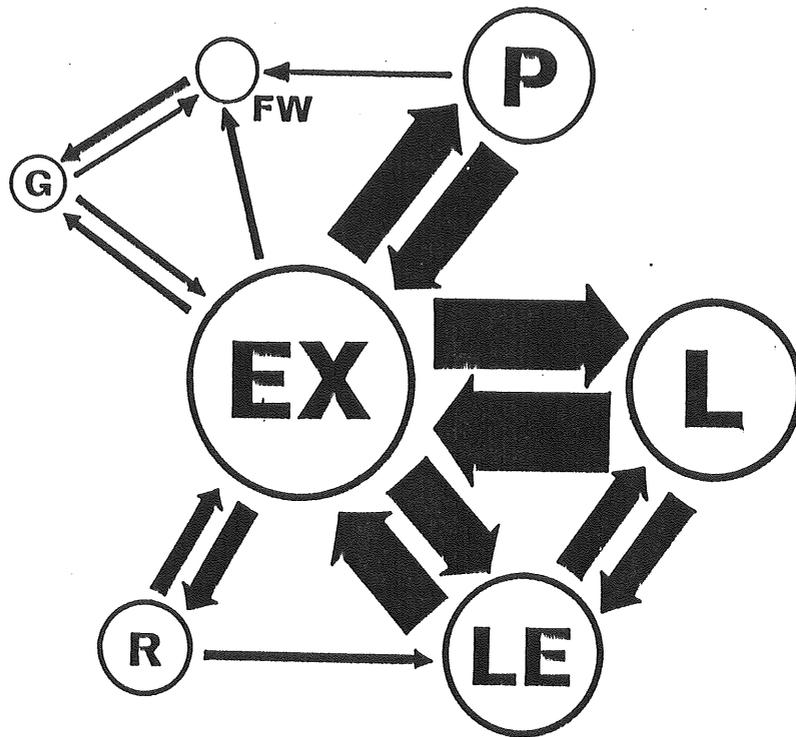


図 14. DBA のオープンフィールド行動の対系列構造

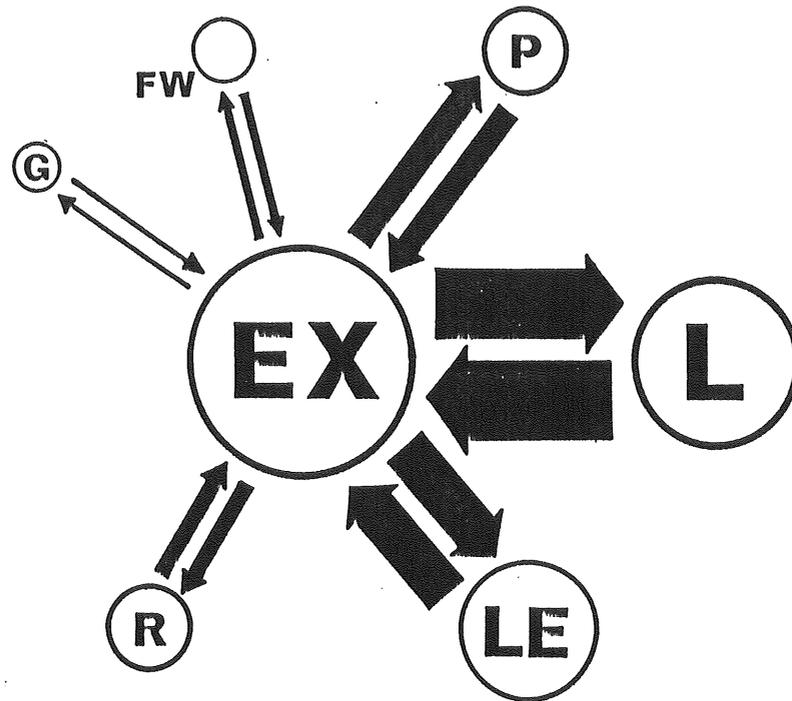


図 15 C57BL のオープンフィールド行動の対系列構造

5. 全 体 的 考 察

本章の目的は、隔離個体の個体行動を構造的に記述し、系列構造という観点から集団個体と比較することによって、その特徴を明らかにすることにあった。ここで、個体行動とは、個体内系列によってのみ記述される行動という意味である。

実験 1 においては、社会的エンカウンター場面から他個体を除き、その場面の物理化学的要素だけを残した実験場面において生じる単独行動が構造的に記述された。クラスター分析の結果、stretching の有無によって特徴づけられる 2 つのクラスターが見出され、クラスター間推移の解析により、stretching が新奇場面に対する行動の初期成分であることが示された。また、隔離飼育個体においては、stretching が後々まで残る傾向が認められた。隔離飼育研究において、単独行動全体を扱った研究はこれまでなく、stretching が隔離個体において消失しにくいという知見が初めて見出された。

一方、隔離個体のクラスター内構造を集団個体のそれと比較すると、rearing や face-washing 周辺の部分構造に差異が認められたものの、その全体は、ほとんど変化していなかった。特に、exploration, locomotion, leaning, digging, gnawing によって形成される部分構造は、隔離個体と集団個体に共通であり、隔離飼育によって影響を受けない強固な行動の成分の存在を示唆した。

実験 2 においては、実験 1 で検討した実験場面に他個体を導入し、社会的エンカウンター場面における対他行動が構造的に記述された。クラスター分析の結果、単独行動において示される行動型、approach な

どの通常、頻繁に出現する社会行動に含まれる行動型、そして、fighting など、攻撃行動に含まれる行動型の一部の三者が、それぞれ比較的大きなクラスターを構成することが見出された。この結果は、我々の直観的認識に形式的な基盤を与えるかもしれない。

クラスター間推移分析の結果は、実験 1 の単独行動とは異なり、対他行動に関しては、隔離個体と集団個体の間に大きな差異があることを示した。その差異は、基本的には、集団対集団の集団個体の構造に新たな構造が付加されることで生じた。その意味では、集団対集団の集団個体の構造は、対他行動の基本であった。

隔離個体の構造において負荷される部分構造の中でもっとも顕著なものは、攻撃行動を構成する部分構造であった。この事実は、隔離個体の行動変化が、従来指摘されてきたように、攻撃行動の増大と平行であることを意味した。しかしながら、そこで明らかにされた変化は、攻撃行動にだけ着目した多くの研究がこれまで示してきた変化よりもずっと複雑であった。たとえば、隔離個体は、攻撃行動を示している状況において、同時に接近一回避コンフリクト状態に陥っていることが示唆された。ラットの社会行動については、Grant (1963) が、系列分析を通じて、そのようなコンフリクト状態の存在を示し、それを両価性の行動という言葉で表現した。しかし、隔離飼育マウスについては、Cairns (1972) や Krsiak & Borgesova (1973) によって、攻撃行動以外の対他行動にも変化が生じることが指摘されてはいたが、そのようなコンフリクト状態に関する知見は、報告されていない。

さらに、同じ隔離個体でも、隔離対集団の隔離個体の構造と隔離対隔離の隔離個体の構造とは異なっており、対他行動においては、相手個体の性質もまた大きな影響を及ぼすことが改めて示された。隔離対隔離の

隔離個体においては、相手個体の近くで単独行動をとることができないことが示され、相手個体の存在が否応なく行動を規制していることが明らかになった。

また、単独行動の行動型を含むクラスター I の内部構造の推移分析は、系列構造という観点からみると、単独行動成分といえども、社会的エンカウンター場面においては、相手個体の影響を無視できないことを示した。しかしながら、実験 1 において示された単独行動の構造と比較すると、集団対集団の集団個体の構造のみが、相手個体の影響をほとんど受けていないことが明らかになった。さらに、実験 1 において、隔離個体と集団個体とに共通に認められた部分構造の中で、*exploration*, *leaning*, および *locomotion* によって形成される構造は、実験 2 においても、すべての条件において認められ、それがマウスという動物種にとってかなり基本的な行動の構造であることが示唆された。

実験 3 においては、実験 1 および 2 の全条件に共通に認められた、*exploration*, *leaning*, および *locomotion* によって形成される部分構造が、実験場面およびマウスの系統を越えて示されるのかどうかを検討された。その結果、*exploration* と *leaning* との間、*exploration* と *locomotion* の間の双方向性推移によって構成される部分構造は、C57BL/DBA のオープンフィールド行動においても認められた。この結果は、その部分構造が、マウスという動物種にとって極めて基本的な行動であり、遺伝的に強固に規定されていることを改めて示した。

以上、本章においては、社会的エンカウンター場面における対他行動を中心に、隔離個体の個体行動の構造的記述が行われ、集団個体と比較された。その結果、隔離個体の対他行動は、攻撃行動のみを対象としてきた従来の研究によって明らかにされてきたものよりも、かなり複雑な

ものであることが示された。この結論は、本研究でとられた行動の構造的記述という全体的アプローチによって初めて可能になったといえよう。しかしながら、本章における解析の対象は、あくまでも個体内系列によって記述された行動、すなわち、個体行動に限られており、社会的相互作用において本質的な相手個体の行動が同時に考慮されていなかった。また、本章における解析はすべて、行動系列を対系列へ分解することに基づいており、時間に沿った行動の流れを理解する上では不利であった。たとえば、隔離対隔離において認められた、攻撃行動を含む大きな閉回路にしても、それは対系列から再構成されたものにすぎなかった。これらの難点については、第 4 章において扱われる。

最後に、行動の構造的記述は、「探索」や「情動性」が関係する実験場面において示された行動と「社会性」や「攻撃性」が関係する実験場面において示された行動との比較と統合を可能にした。その結果、マウスという動物種にとって極めて基本的な行動の存在を示すことができ、行動の構造的記述が目指した当初の目的の一つが、十分達成可能であることが明らかになった。

第 3 章

行 動 状 態 に 基 づ く

行 動 の 構 造 解 析

1. 行動状態概念と解析方法の検討

「行動状態 (behavior state)」とは、単位時間内にある行動型が起これば 1、起きなければ 0 と符号化したリストである。つまり、行動状態とは、形式的には行動型の出現の有無を表現した 1-0 ベクトルである。たとえば、行動型 A, B が定義され、行動型 A を行動状態ベクトルの第 1 要素とし、行動型 B を第 2 要素とすれば、ある単位時間枠内で、その双方が生起したとすれば、そのときの行動状態ベクトルは、(1, 1) と表現される。したがって、行動状態は、出現しうる行動型の組み合わせによって定義されるといってよい。

第 2 章の 3 つの実験においては、行動は、すべて行動項目列として記述した上で対系列に分解し、推移行列を作成してから推移分析とクラスター分析を適用してきた。しかしながら、その方法で扱える行動系列の秩序は、かなり短い時間間隔のものに限定されており、行動流れ図に表示された系列構造も、そのような短時間の秩序から再構成されたものであった。さらに、クラスター分析が適用された場合においても、それは、複数の行動型をまとめて新しい行動型 (クラスター) を作るだけであり、時間軸に沿って行動系列をまとめることはできない。つまり、複数の行動型を含む 10 秒分の行動項目列を、一つのより高次のカテゴリーにまとめ直すといったことはできないのである。たとえば、行動型 A, B, C が定義されている場合、A A B C B A という部分系列を新たに X という高次カテゴリーにまとめることは、これまでのようなクラスター分析によっては不可能であった。

その点で行動状態は、それを定義する単位時間を長めにとってやれば、

その内部での個々の行動型の推移関係といった局所的な秩序は無視されるが、より長いタイムスパンの系列の秩序を扱うことが可能になる。このことは心理学的に重要である。なぜなら、多くの心的概念は、行動項目間の個々の推移関係よりもむしろ行動系列の部分的なパターンに関係していることが多いと考えられるからである。そのことは、心理学において、時間系列見本法がもっとも多用されてきたことと無関係ではない。時間系列見本法では、一定の時間枠中に 1 個の行動型しか記録しないが、このことは行動状態を予め行動型で代用しているといえるからである。しかしながら、心理学においては、その方法は、時間見本法と通常呼ばれており、実際には得られているはずの行動系列の情報は、まったく無視されてしまう。ほとんどすべての場合、実験結果は、各行動型の生起頻度によって語られてしまう。行動の時間軸上での秩序を扱うために、従来の研究において行われてきた方法は、せいぜい少数の行動型の生起頻度の時間的变化を示すことであり (Bindra & Spinner, 1958; Gray, 1965), 行動系列が解析の対象になることはなかった。

さらに、行動状態を用いることには、2 つの現実的な利点がある。第 1 の利点は、行動記録のために要する労力が低減されるということである。行動を行動項目列として符号化するためには、出現したすべての行動型を、それらが出現した順序に従って記録しなければならない。しかし、マウスのような動きの素早い動物種においては、それを実行するためにはかなりの労力を必要とし、かつビデオなどの補助手段を援用しなければならない。このような要求は、観察の機会を極端に制限してしまう。それに対して、行動状態を構成するためには、その定義から明らかのように、単位時間内に生起した行動型の種類のみを記録すればよい。しかも、行動状態による記録では、対象となる行動がカテゴライズされ

尽くされている必要はない。つまり、行動の行動状態による解析においては、行動型それ自体は、行動状態を特徴づけるマーカーにしかすぎなくなるのである。したがって、その特徴が微妙で判断が難しい行動型などは、あえて記録する必要はなくなる。その結果、実験の目的に応じて、行動目録の中から使用する行動項目を選択し、その数を減らすことができるようになるのである。行動項目数の減少は、記録の労力を少なくする上でも、解析を容易にする上でも重要である。ただし、その選択は、対象とする行動に関してそれまで得られた知見に基づき、慎重に行われなければならないであろう。もし選択が不適當であれば、その後の解析は価値がなくなってしまうかもしれない。このように、行動状態に基づいて行動を記録することによって、マウスなど動きの素早い動物種においても、社会的相互作用など複数の個体が関係するような行動でなければ、ビデオなどの補助手段は必ずしも必要ではなくなり、記録に要する労力も少なくて済むようになると思われる。

第 2 の利点は、行動状態に基づく行動の記述では、記録される行動型が互いに排反である必要はないということである。現実の多くの行動現象では、すべての行動型が排他的に生じるわけではなく、同時に生起する可能性を持った行動型も多い。たとえば、実験 1 において用いられた stretching などはその典型であり、exploration や locomotion などと同時に生起する。このような行動型を行動項目列へ符号化しようとする、行動型の組み合わせが、新たな行動項目を生み出すことになり、項目の種類が増えてしまうと同時に、項目数が原理的に確定されなくなってしまう。実際、前章の実験 2 の対他行動の解析においても、stretching は記録されてはいたが、それを最終的な解析まで持ち込むと行動項目の種類が増えてしまい、解析が大変になりそうだったので、

途中で除外されたのであった。それに対して、行動状態による記録方式においては、同時に生起する行動型を特別扱いする必要はまったくない。

本研究では、このような特徴を持つ行動状態概念に基づいて、隔離個体の行動の解析が行われた。しかし、その適用に先立ち、シャトル箱、直線走路、オープンフィールドという 3 種類の実験場面における個体行動の解析を行動状態に基づいて行い、その方法論の有用性を検討した。そこで、本章においては、行動状態概念に基づく方法の有用性に関する、それらの実験結果について述べることにする。隔離個体の行動への適用については、次章において改めて論じる。

2. シャトル箱における行動 の解析：実験 4

目 的

伝統的な学習研究の中で、シャトル箱は、能動的回避学習の標準的な実験装置として用いられてきた。そして、能動的回避学習の理論は、従来その動機づけとして恐怖動因を仮定してきた（平井・津田，1978）。したがって、シャトル箱場面においては、電撃からの回避反応や逃避反応の量的変化としての学習過程以外に、不安や恐怖といった心的過程の現れとして解釈可能な行動もまた認められるかもしれない。

そこで、本実験は、シャトル箱場面におけるマウスの行動を構造的に記述し、その行動全体が回避訓練の進行とともにどのように変化していくのか、その構造変容過程を明らかにすることを目的として行われた。第 2 章の実験 2 において、攻撃行動が対他行動の一部として扱われたように、本実験においては、従来の学習過程、つまり、正反応の習得は、シャトル箱場面における行動の構造変容の一部として解析された。

方 法

被験体

筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきた C57BL/6 と C3H/He

の雄，各 6 匹が用いられた。実験開始時で 9-11 週齢であった。

装置

マウス用通過式シャトル箱（堤・牧野，1986）が用いられた。

手続き

能動的回避学習訓練は，1 日 100 試行，連続 5 日間，計 500 試行行われた。試行間間隔は平均 20 秒（5-35 秒）とし，条件刺激（CS）としての音刺激（3 kHz の純音）提示後，5 秒以内にコンパートメント間の移動が生じなければ，0.2 mA のスクランブル電撃（無条件刺激，US）が与えられ，それでも移動が生じなければ 5 秒後に音，電撃ともに終止した。第 0 日：シャトル箱への馴化期であり，音刺激，電撃は与えられず，マウスは標準手続き下で 100 試行終了するまで装置内に放置された。第 1-5 日：通常の逃避，回避訓練が行われた。回避反応および逃避反応の潜時ならびにそれらの頻度，そして試行間反応数は，コンピュータシステムによって自動的に計測された。

分析

データの解析は，第 0，1，3，5 日の 1-20，41-60，81-100 試行の 3 ブロックについて行われた。表 8 に本実験で用いられた 22 種類の行動項目がリストされている。表には，各行動項目の簡単な説明も記されている。括弧内は，それぞれの項目の略号である。これらの行動項目に基づき，5 秒単位中にそれらが生起したか否かがリアルタイムで記録された（多重事象時間見本法）。本実験では，ビデオシステムは用いられなかった。

行動記録は、時間を行、行動項目を列とする 1-0 行列（行動状態行列）に各ブロックごとに変換され、その行列から二項分布に基づく項目間の類似度が個体ごとに算出された。この類似度は、5 秒単位中にもともに生じやすい項目間ほど高くなるように工夫された。そして、全 12 個体の平均類似度を求め、それを用いてクラスター分析（最近隣法）が行われた。その後、クラスター分析によって得られたクラスターに基づき、列を行動項目からクラスターに置き換えることによって行動状態行列が書き直され、推移分析において用いられる行動状態が再定義された。そして、最後に、系統および実験日ごとに推移行列が作成され、5 匹以上の個体（二項検定； $p < 0.05$ ）によって示された行動状態対系列によって、シャトル箱場面における行動が再構成された。

結 果

図 16 はクラスター分析の結果を示す樹状図である。クラスター分析において用いられた類似度が二項分布に基づいていたので、ここでは標準正規分布の 5 % 有意水準の値 1.96 を基準にして切ったところ、7 個のクラスターが得られた。

クラスター I, II, III および VII は、複数の行動項目を含み、クラスター IV, V および VI は、単一の行動項目より成っていた。クラスター I に含まれる行動項目は、sniffing から rearing まで、実験 1 の単独行動や実験 3 のオープンフィールド行動において観察されたものであり、また、第 2 章における解析から明らかにされた、マウスの基本的な行動の構造を形成する行動項目から成っていた。クラスター II は、flee

から jumping まで電撃によって誘発される行動項目によって占められていた。クラスターⅢは, awkward-delicate movements から stretching まで, 電撃導入後の CS 期において頻繁に観察される行動項目を含んでいた。クラスターⅦは, grooming と face-washing という, 単独行動の成分ではあるが, 注意が外部環境に対してではなく, 自分自身に対して向けられる行動項目から成っていた。

これら 7 つのクラスターによって行動状態行列を書き直した結果, 36 種類の行動状態が新たに定義された。表 9 にその内容が示されている。左端がそれぞれの行動状態を表す数字, 真ん中の # 記号と . 記号によって示されているのが, その行動状態の内容である。たとえば, 行動状態 1 は, クラスターⅠに含まれる行動項目のみの組み合わせによって定義され, 試行間間隔期 (ITI), 条件刺激提示期 (CS), 無条件刺激 (電撃) 提示期 (US) のいずれにおいても出現したことが示されている。右端は, 各行動状態の出現総数であり, 行動状態の種類は実際には 36 種類であるが, 出現頻度でみると, 最初の 10 種類の行動状態によって, 出現総数のほとんどすべてが占められていることが分かる。

図 17 は, それらの行動状態に基づく両系統の系列構造の変化を示している。円は各行動状態を, 矢印は状態間の推移を, 円と円とを結んでいない矢印は, 条件間 (ITI 時, CS 時, CS+US 時) の推移をそれぞれ表している。また, 円の中の数字は, 表 9 の行動状態の番号に対応している。第 2 章の実験において用いられた行動流れ図とは異なり, 本実験の行動流れ図では, 各行動状態の生起頻度や状態間の推移頻度の情報は省略されている。

音刺激および電撃提示のない装置への馴化期である第 0 日の構造について見ると, 両系統間に差異はほとんどないことが分かる。どちらの

系統においても，exploration 系（状態 1），および grooming 系（状態 6, 7）がその中心を成していた。状態 3 と 4 は，ここでは正反応となりうる locomotion-long の出現に対応していた。

それに対して，音刺激と電撃が提示される第 1 日になると，両系統を通じて，ITI 期には grooming 系が消失し，stationary posture 系（状態 2, 5）が現れ，CS 期には awkward-stationary 系（状態 9, 10）が出現するようになった。状態 3, 4 も，その内容を行動項目レベルで調べてみると，awkward-movement 系と見なすことができる。状態 9, 10, 3, 4 はいずれも正反応である locomotion-long を含んでいた。さらに，US 時には flee 系（状態 8）が唯一現れるようになった。これは，通常の能動的回避訓練の過程に対応していた。しかし，能動的回避反応が習得され電撃を受けなくなる第 3, 5 日になると，stationary-posture 系が弱まってくると同時に，ITI 期に grooming 系が再び出現するようになり，第 0 日の構造への復帰が認められた。

考 察

本実験は，シャトル箱という実験場面におけるマウスの行動を構造的に記述し，その行動全体が能動的回避訓練の進行とともにどのように変化していくのか，その構造変容過程を明らかにすることを目的として行われた。

C57BL と C3H の間には，能動的回避学習の成績に大きな系統差があることが指摘されたきた（堤・牧野，1991）。しかしながら，本実験の結果は，能動的回避訓練時の行動全体を系列構造という観点から解析し

てみると、両系統間にはそれほど大きな隔たりはないことを示した。むしろ、両系統とも、能動的回避訓練の進行に伴って非常に似通った行動の変化をたどった。すなわち、音刺激も電撃も提示されない馴化期の第0日では、シャトル箱における行動の構造は、実験1および実験3において明らかにされた単独行動やオープンフィールド行動の構造とほとんど変わらなかった。それに対して、音刺激および電撃の提示によって、ITI期においては、stationary posture系が出現するようになり、CS期においては、awkward-stationary系が示されるようになった。また、US期においては、flee系が唯一現れるようになった。ところが、能動的回避反応が習得され電撃を受けなくなると、stationary-posture系が弱まってくると同時に、ITI期にはgrooming系が再び出現するようになり、第0日の構造への復帰が認められた。

能動的回避学習の理論においては、従来その動機づけとして恐怖動因が仮定されてきた。しかしながら、シャトル箱を用いた能動的回避場面において、実際に不安や恐怖といった心的過程の現れとして解釈可能な行動を直接見出そうとする試みはなされてこなかった。本実験において明らかにされた音刺激と電撃の導入によって生じる行動変化は、十分そうした解釈を受け入れることができるように思われる。なぜなら、ITI期におけるstationary posture系の出現やCS期におけるawkward-stationary系の出現は、社会的エンカウンター場面における被攻撃個体の行動系列と非常に類似しているからである。つまり、エンカウンター場面における他個体からの攻撃を、能動的回避場面における電撃の提示に置き換えれば、それからの逃走と行動全体の抑制（stationary posture系）、そして微妙な運動の出現（awkward-delicate movementsやsearchingによって代表されるawkward-stationary系）は、まっ

たくパラレルな関係にあるように思われる。

また、第 0 日と回避反応習得後に出現する ITI 期の grooming 系は、その場面が有する危険性が被験体にとって低減されたことを示しているのかもしれない。なぜなら、grooming 系の出現は、被験体の注意が外的環境ではなく、自分自身に向けられたことを意味するからである。つまり、それは、動物が外部への警戒を緩めたことを示唆していると考えられる。したがって能動的回避反応習得後の ITI 期に示される grooming 系は、動物にとって一種の余裕の表現であるかもしれない。

このように、音刺激と電撃の導入は、両系統において行動の大きな変化をもたらすが、その変化した行動は、回避反応の習得とともに、第 0 日に示されたような日常的な行動へと戻っていくのである。つまり、電撃に対する回避反応は、そうした日常の行動の構造の中に組み込まれたと考えることができる。マウスにとって、おそらくシャトル箱という場面は、実験者が考えているような形式化された学習場面などではないはずである。むしろ、シャトル箱は、彼らにとっては、捕食者に遭遇したのと同様に危険で未知の場面である。本実験において示された構造変化の過程こそ、シャトル箱という場面への彼らの適応であるということができよう。

表 8 「シャトル箱」における行動の項目リスト

1) sniffing (SN) -----	鼻先を床や壁、あるいは空中に向け、頭部および鼻先を小刻みに動かす。
2) locomotion-short (LS) -----	コンパートメント内での四肢による身体移動。
3) locomotion-long (LL) -----	コンパートメント間での四肢による身体移動。
4) leaning-against-wall (LW) -----	立ち上がって壁面に前肢で寄り掛かる。
5) grooming (GR) -----	毛づくろい様動作。
6) face-washing (FW) -----	洗顔様動作。
7) rearing (RE) -----	後肢を伸ばしての立ち上がり。
8) stretching (ST) -----	腹ばいになったの身体の伸展。
9) jumping (JP) -----	後肢による跳躍。
10) pausing (PS) -----	1秒以内の静止。
11) stationary posture (SP) -----	1秒より長い静止。
12) awkward-delicate movements (AW)	頭部や身体全体をぎこちなく小刻みに動かす。
13) jerking (JK) -----	身体をびくっと縮める。
14) turning (TU) -----	その場で身体を素早く回転させる。
15) searching (SE) -----	頭部を左右に回転させる。
16) tail-rattling (TR) -----	尻尾を素早く鞭打つように動かす。
17) locomotion-confused (LC) -----	コンパートメント内を右往左往する。
18) locomotion-backward (LB) -----	後づさり。
19) peeping (PP) -----	仕切りの開口部からもう一方のコンパートメントに頭部のみを出して pauseする。
20) fleeing (FL) -----	コンパートメント間の非常に素早い移動。
21) struggling (SG) -----	コンパートメント内を走り回ったり、飛び回ったりする。
22) squeaking (SQ) -----	鳴く。

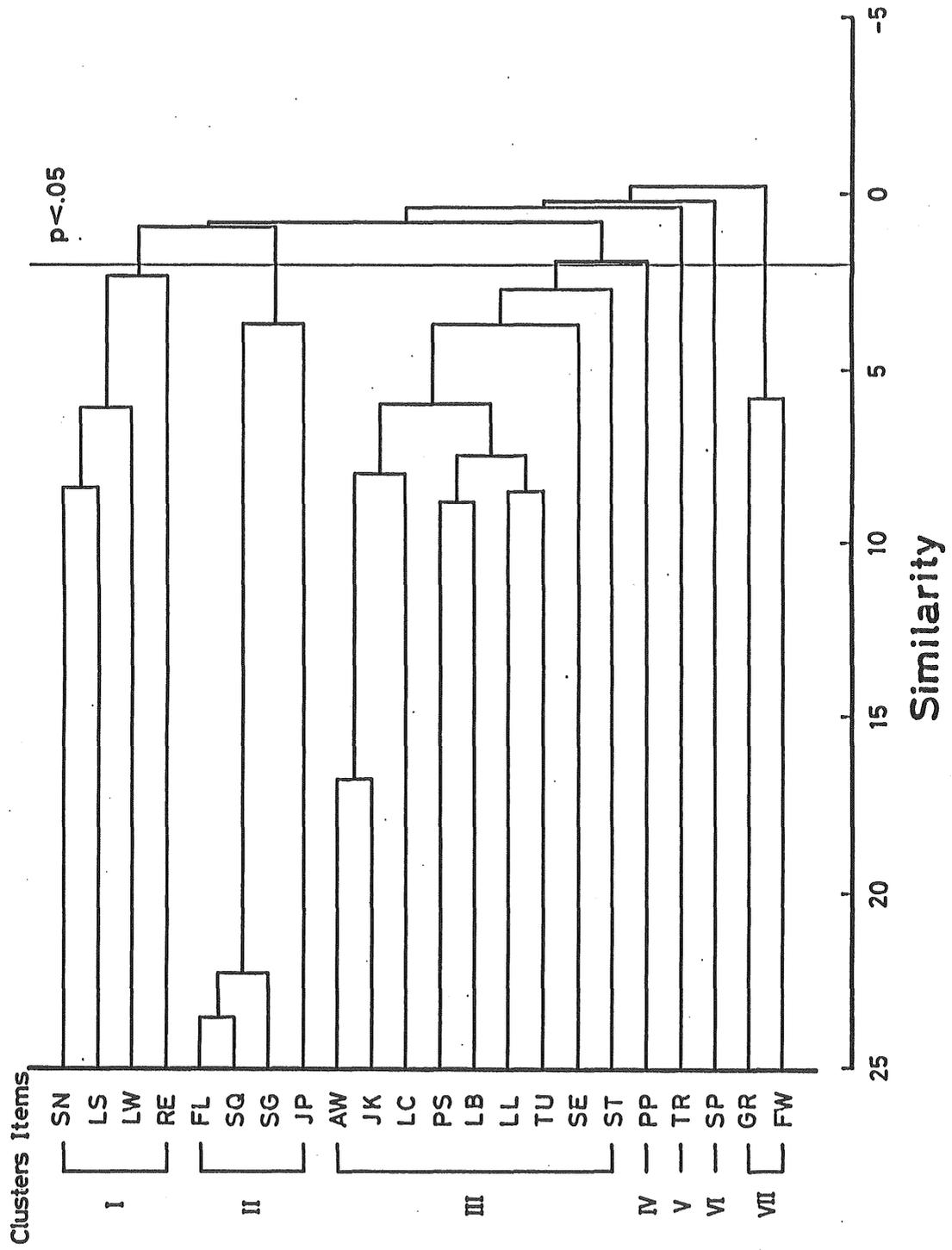


図 16 「シヤトル箱」における行動の樹状図

表 9 「シャトル箱」における行動の行動状態リスト

Behavior-State	Clusters							Condition			Freq.
	I	II	III	IV	V	VI	VII	ITI	CS	US	
1	#	#	#	#	5664
2	#	.	#	#	#	2940
3	#	.	#	#	#	#	2364
4	.	.	#	#	#	#	1163
5	#	#	.	#	#	.	922
6	#	#	#	#	599
7	#	#	#	#	#	498
8	.	#	#	408
9	.	.	#	.	.	#	.	#	#	.	301
10	#	.	#	.	.	#	.	#	#	.	154
11	#	.	#	.	.	.	#	#	#	#	85
12	#	.	#	#	.	.	.	#	#	.	80
13	#	.	.	#	.	.	.	#	.	.	73
14	#	.	.	.	#	.	.	#	.	.	54
15	.	.	#	.	.	.	#	#	#	#	43
16	#	#	#	#	#	19
17	#	#	.	#	.	.	17
18	#	#	#	#	#	.	17
19	#	#	#	#	.	16
20	.	#	#	#	#	12
21	#	#	#	#	#	.	10
22	#	.	#	.	#	.	.	#	#	.	9
23	#	.	.	.	#	#	.	#	.	.	7
24	.	.	#	.	.	#	#	.	#	.	6
25	#	#	.	.	.	#	.	#	.	.	4
26	#	.	#	#	.	#	.	#	#	.	3
27	.	#	#	.	.	#	.	.	#	#	3
28	.	.	#	#	.	.	.	#	#	.	2
29	.	.	.	#	.	.	.	#	.	.	2
30	#	.	.	#	.	#	.	#	#	.	2
31	.	#	.	.	.	#	.	.	.	#	1
32	#	.	.	#	.	.	#	#	.	.	1
33	#	.	#	.	.	#	#	#	.	.	1
34	#	.	.	#	#	.	.	#	.	.	1
35	#	.	#	#	.	.	#	#	.	.	1
36	.	.	#	.	#	.	.	.	#	.	1

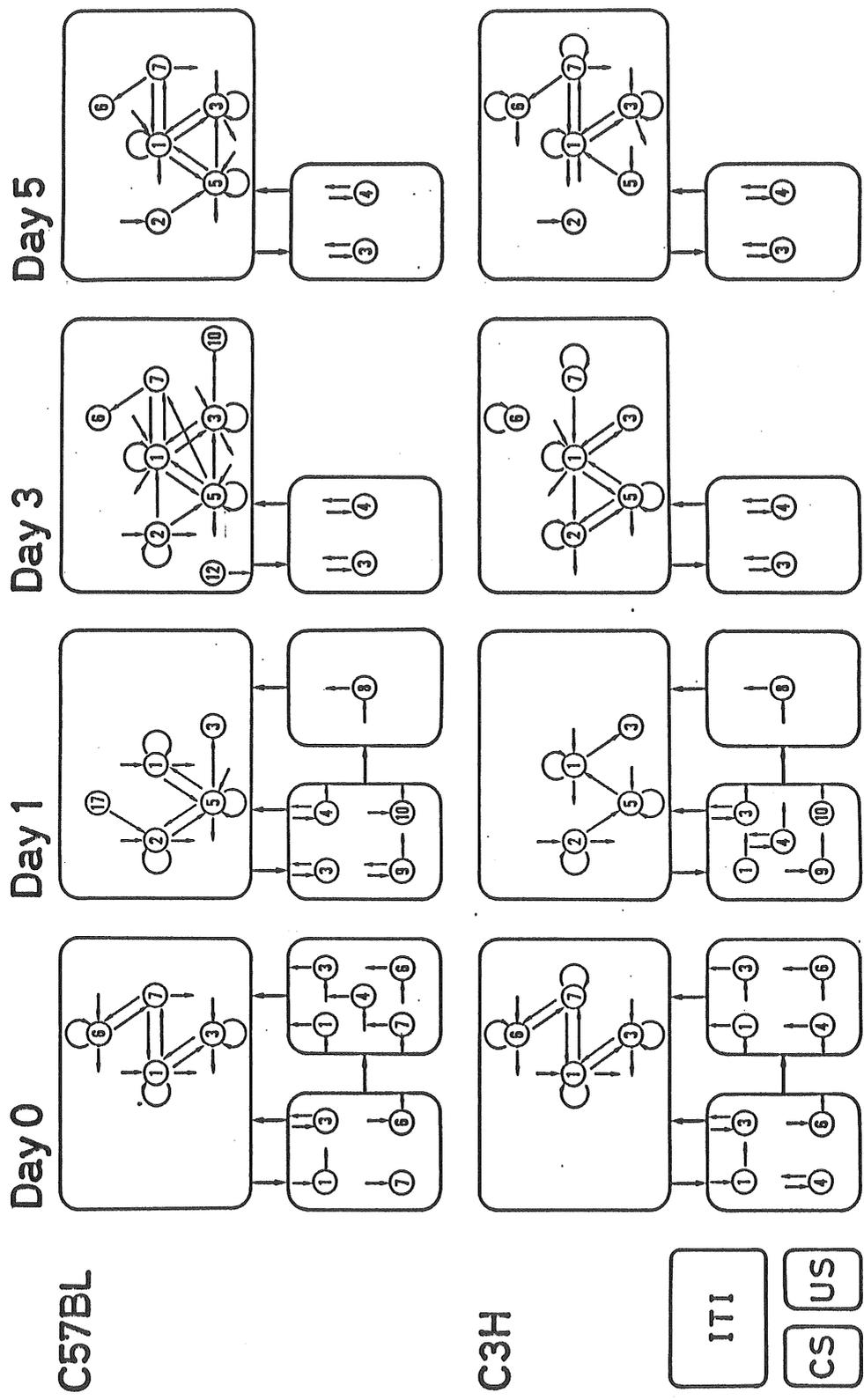


図 17 「シャトル箱」における行動の系列構造

3. 直線走路における行動 の解析：実験 5

目 的

直線走路は、実験 4 において検討されたシャトル箱と同様、伝統的な学習研究の中で、欲求性学習の標準的な実験装置として用いられてきた。有名なハルの学習理論は、そのほとんどすべてが直線走路を使用した実験から生まれている。しかしながら、動物の側から見ると、直線走路もまたオープンフィールド同様、新奇場面としての性質を持っている。実際、Timberlake (1983) は、ラットの直線走路走行に関して、いくつかの実験を行い、報酬がなくとも、ラットは走行反応を習得することを見出した。そして、この走行反応の習得は、「探索／用心状態」が弱まり、「方向づけられた探索」が強まる過程であるととらえた。そして、直線走路における学習には、ラットが元来持っている「欲求性構造 (appetitive structure)」が寄与していると考えた。

第 2 章の実験 1 において、マウスは、新奇場面に対する行動の初期成分として stretching という行動型を持っていることが明らかにされ、それが消えていく過程は、Timberlake の提唱した「探索／用心」状態から「方向づけられた探索」へと推移する過程としてとらえられた。また、第 2 章の 3 つの実験によって、マウスには、exploration, leaning, locomotion の三者によって形成される普遍的な構造があることも明らかになった。

そこで、本実験は、直線走路におけるマウスの行動を構造的に記述し、その行動全体が走行訓練とともにどのように変化していくのか、その構造変容過程を明らかにし、そのことを通じて、ラットと同様、マウスにおいても「欲求性構造」のような基本的構造があるのかどうかを検討することを目的として行われた。

方 法

被験体

筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきた C57BL/6 と BALB/c の雄各 12 匹が用いられた。実験時で各個体とも 12-13 週齢であった。

装置

灰色塩化ビニール製の直線走路が用いられた。走路部は 80 x 7 x 10 cm, 出発箱と目標箱は 10 x 10 x 10 cm で、出発箱のみギロチンドアで走路部と区切られていた。床面照度は走路部中央で 110 lx であった。

手続き

走行訓練は、1 日 2 試行ずつ連続 6 日間行われた。マウスが本来持っている「欲求性構造」を検討するため、馴化試行や食餌制限は一切行わず、目標箱に報酬を置くこともしなかった。被験体を出発箱に入れ、30 秒後にギロチンドアを上げた。そして、その後 3 分間の走路内での行動が観察された。3 分経過後、マウスは出発箱に誘導された後、ホームケージに戻された。試行間間隔は平均 35 分であった。なお、行動記

録はリアルタイムで行われ、ビデオシステムは用いられなかった。

分析

直線走路における各個体の行動は、10個の行動項目に基づいて5秒単位内に各項目が生じたか否かが記録された（多重事象時間見本法）。用いられた行動項目が表10にリストされている。括弧内はそれらの略号である。いくつかの項目は、実験1において使用されたものと同じである。ここでは、本実験において初めて用いられた行動項目について簡単に説明する。Sniffingは実験1のexplorationとまったく同じものであり、forward locomotion および backward locomotion は、それぞれ目標箱側への locomotion と出発箱側へ戻る locomotion を示す。また、peeping は出発箱から頭部または胴体の一部だけを出して走路を探るような動作であり、stretching を含んでいた。

行動記録後、単位時間内の行動項目の組み合わせから91個の行動状態が定義され、それらより形成される行動状態系列から、行動状態推移行列が個体ごとに作成された。そして、それらを系統および2日ごとにプールした推移行列に対して、推移分析が行われた。対系列の選択基準をいく通りか変えて検討したが、推移関係が非常に複雑になり、結果の解釈が困難であると判断された。そこで、さらに全体をプールした推移行列に対して、クラスター分析が行われた。そして、得られた樹状図から入れ子型のクラスター構造が想定され、それに基づき行動項目に順位が与えられた。そして、含まれる行動項目の順位に従ってクラスタリングされた行動状態を用いて、再度、推移分析が行われた。

結 果

表 11 は、最初の推移分析によって描かれた行動流れ図（これ自体は示されていない）に示された行動状態を、各系統および実験日ごとにまとめたものである。出現した行動状態の種類について比較してみると、系統間にほとんど違いはなかった。BALB の第 1-2 日のみで stretching を含む行動状態 SAT が生じていたこと、C57BL の第 3-4 日および第 5-6 日においてのみ grooming を含む行動状態 SG, G, SPG が現れていたことなどが目立った相違点であった。

次に、より情報を集約するためにクラスター分析が行われた。類似度は、実験 1 および 2 において使用されたものと同じであった。図 18 は、その結果を示す樹状図である。図の左側に、表 10 に示された行動状態の位置が記されている。実験 1 や実験 2, あるいは実験 4 のように一定の類似度で切ると、多くの行動状態を含む大きな 1 個のクラスターと、単一の行動状態より成る多数のクラスターにしか分かれなことが明らかになった。しかしながら、これでは、クラスター分析を行なった意味がなくなってしまうので、本実験では、樹状図における各行動状態の位置に着目して、図 19 に示されたような入れ子型の構造を仮定して各行動項目に順位を与え、それに従って行動状態を 5 つのクラスターに分類した。すなわち、sniffing や leaning といった樹状図の上方の類似度が高い行動状態に含まれている行動項目は、入れ子構造のより内側に置かれ、より低い優先順位が与えられたのに対して、stretching や peeping といった類似度が低い行動状態に含まれる行動項目は、入れ子構造のより外側に置かれ、より高い優先順位を与えられた。そして、含まれる行動項目の中でより順位の高いものによって、それぞれの

行動状態が 5 つのクラスターに分類された。たとえば、行動状態 S L は、sniffing と leaning より成るので、クラスター I に分類されたが、行動状態 S A T は、優先順位の高い行動項目 stretching を含むので、クラスター IV に分類された。つまり、クラスター I に含まれる行動状態は、sniffing, leaning, pausing, locomotion, gnawing の 5 つの行動項目のみによって構成され、クラスター II の行動状態には grooming が、クラスター III の行動状態には stationary posture が、クラスター IV の行動状態には stretching が、クラスター V の行動状態には peeping がそれぞれ必ず含まれていた。

そして、これらのクラスターに基づき、2 日間ごとに推移分析を行った結果が図 20 に示されている。対系列の選択基準は、生起頻度が 13 以上、すなわち、平均して各個体が 1 回は示していることであった。図中、二重丸は、自己推移が認められたクラスターを示す。系列構造の変化は、BALB, C57BL 両系統とも基本的には同じであり、第 3-4 日以降は、クラスター IV, V が消失し、クラスター I, II, III の自己推移と、クラスター I と II, クラスター I と III の間の双方向性推移のみになった。

考 察

Timberlake (1983) は、直線走路における学習には、ラットが元来持っている「欲求性構造 (appetitive structure)」が寄与していると考えた。マウスにも、そのような構造は存在するのであろうか。前章において、マウスには、新奇場面に対する行動の初期成分として、stretching という行動型が存在することが示され、それが消えていく

過程は、Timberlake の提唱した「探索／用心」状態から「方向づけられた探索」へと推移する過程としてとらえられた。また、マウスには、*exploration*, *leaning*, *locomotion* の三者によって形成される普遍的な構造があることが示された。本実験の目的は、直線走路におけるマウスの行動を構造的に記述し、ラットにおいて指摘されたような「欲求性構造」があるのかどうかを明らかにすることであった。

行動状態のクラスター分析の結果得られた、5 個のクラスターに基づいて行われた推移分析の結果は、BALB および C57BL の双方において、*stretching* および *stretching* を含む *peeping* が、「直線走路」における行動の初期成分であることを示した。この行動の構造は、実験 1 において ICR について得られたものと一致し、*stretching* が、実験場面および系統を越えて、マウスという動物種に基本的な行動の一つである可能性を示した。新奇場面における行動の初期成分として、*stretching* は、すでに明らかにされた、*exploration* (*sniffing*), *locomotion*, および *leaning* によって形成される基本構造につけ加えられるかもしれない。

Stretching および *peeping* によって特徴づけられるクラスターⅣとⅤは、実験第 3-4 日以降消失し、*exploration* 系（クラスターⅠ）を中心に双方向性推移で結びついた *grooming* 系（クラスターⅡ）と *stationary posture* 系（クラスターⅢ）が残った。このような構造変化は、実験 1 における解釈と同様に、「探索／用心」状態から「方向づけられた探索」へと推移する過程の現れとしてとらえることができよう。しかしながら、実験 1 の単独行動および実験 3 のオープンフィールド行動の系列構造とは、*grooming* 系および *stationary posture* 系が強く現れる点で異なっていた。

表 10 「直線走路」における行動の項目リスト

-
- 1 Sniffing (S)
 - 2 Leaning-against-wall (L)
 - 3 Pausing (P)
 - 4 Forward locomotion (A)
 - 5 Backward locomotion (B)
 - 6 Grooming (G)
 - 7 Stationary posture (O)
 - 8 Gnawing (N)
 - 9 Stretching (T)
 - 10 Peeping (E)
-

表 11 推移分析によって抽出された行動状態のリスト

BALB			C57BL		
1/2	3/4	5/6	1/2	3/4	5/6
SL	SL	SL	SL	SL	SL
SLB	SLB	SLB	SLB	SLB	SLB
SP	SP	SP	SP	SP	SP
SA	SA	SA	SA	SA	SA
SB	SB	SB	SB	SB	SB
S	S	S	S	S	S
SLP	SLP	SLP	SLP	SLP	SLP
SLA	SLA	SLA	SLA	SLA	SLA
L	L	L	-	-	-
-	-	-	-	SPB	-
SO	-	SO	-	SO	SO
-	O	O	-	-	O
SAT	-	-	-	-	-
-	-	-	-	SG	SG
-	-	-	-	G	G
-	-	-	-	-	SPG

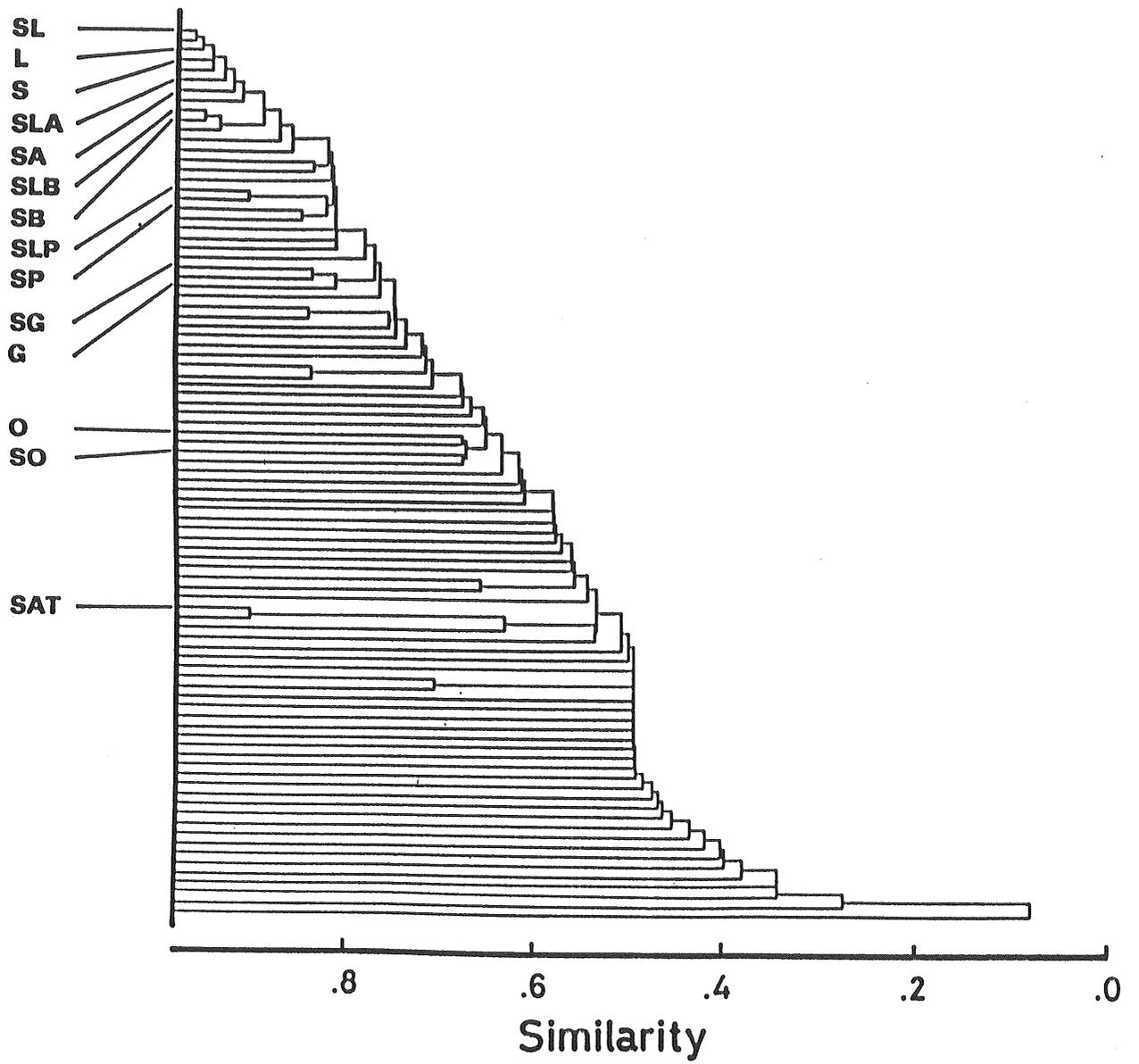


図 18 「直線走路」における行動の樹状図

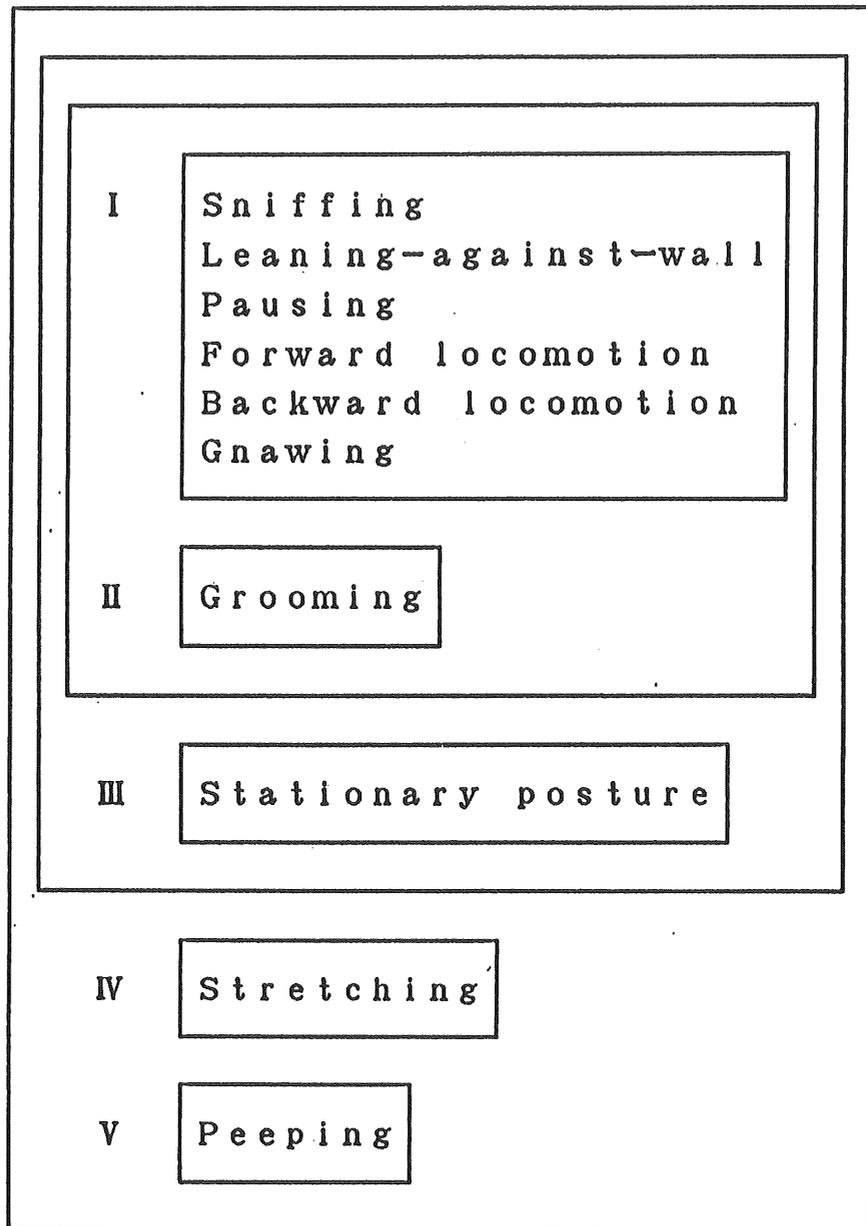


図 19 「直線走路」における行動型間の関係

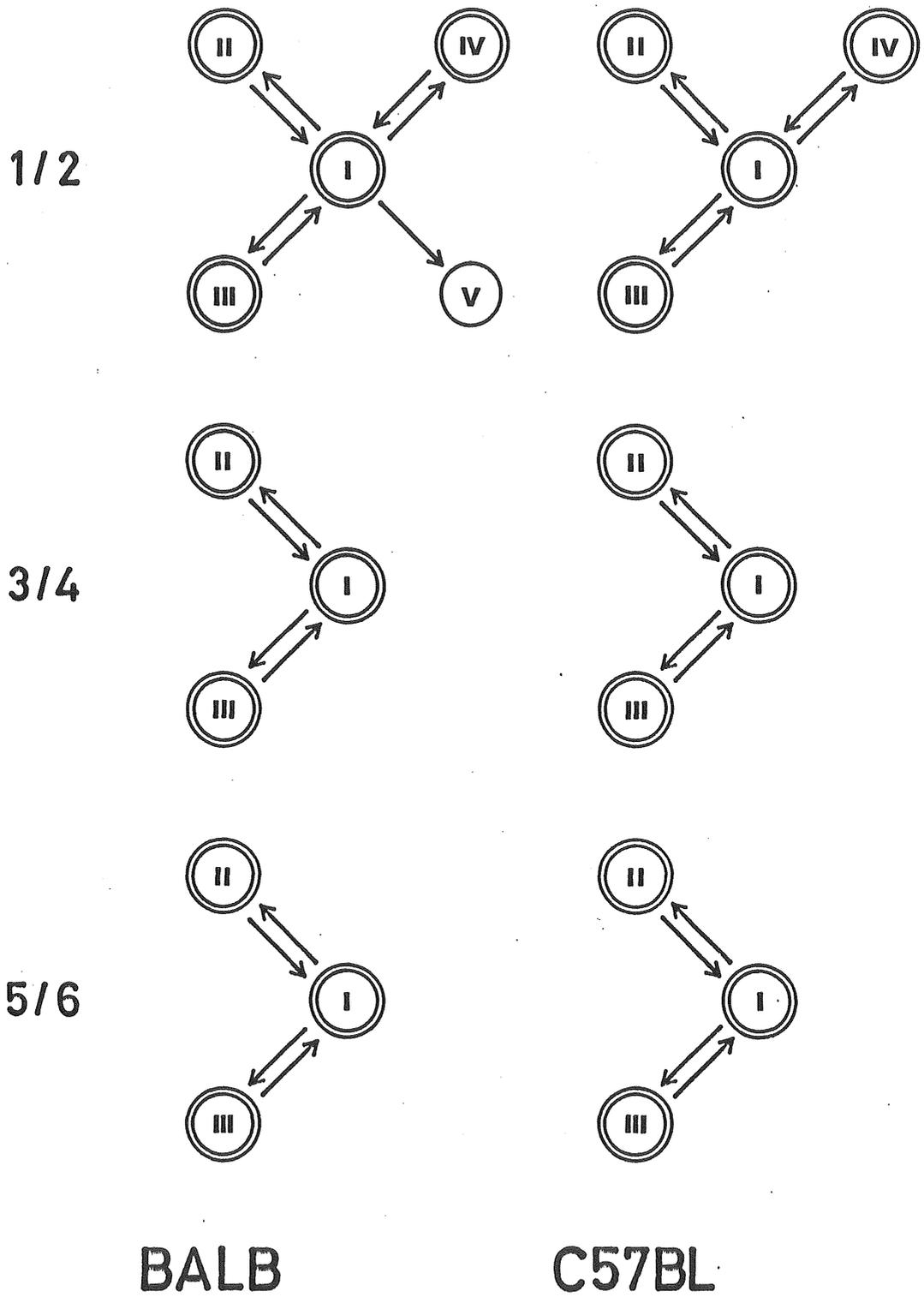


図 20 「直線走路」における行動の系列構造

4. オープンフィールドにおける
行動の解析：実験 6
(Makino, J., Kato, K., & Maes, W.F., 1991)

目 的

従来、オープンフィールドは様々な研究において用いられてきたが、その背景にある情動性、探索などの心的概念と実際に動物が示す行動との関係については解釈の混乱が認められる。しかしながら、そうした混乱があるにもかかわらず、オープンフィールド行動それ自体の在り方は今まで明確にされてこなかった。そこで、本実験では、オープンフィールド行動と分ち難く結びついてきた、それらの心的概念をいったん棚上げにし、オープンフィールド行動それ自体を構造的に記述し、系列構造という観点から解析することを目的とした。

方 法

被験体

筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきた BALB/c, C3H/He, DBA/2, C57BL/6 の雄が、それぞれ 10 匹ずつ用いられた。実験時で、9-11 週齢であった。

装置

実験 3 と同じであった。ただし、床面照度は、500 lx と実験 3 より幾分明るかった。また、実験 4, 5 と同様に、ビデオシステムは用いられなかった。

手続き

各個体はオープンフィールドの一定の隅に頭部を壁に向けて置かれ、フィールド内での行動が 10 分間観察され、リアルタイムで記録された。なお、実験は、L-D: 0800-2000 の明暗周期中、1300-1700に行われた。

分析

オープンフィールドにおける各個体の行動は、9 個の行動項目に基づいて、5 秒単位内に各項目が生起したか否かが記録された（多重事象時間見本法）。用いられた行動項目のリストが表 12 に与えられている。括弧内は略号である。ほとんどすべての項目が、実験 1 において使用されたものと重複していた。なお、freezing は、実験 1 の stationary posture に相当した。

行動記録後、単位時間内に記録された行動項目の組み合わせに基づいて、62 個の行動状態が定義された。しかしながら、生起頻度の高い 14 個の行動状態が全体の生起頻度の 95%を占めていた（表 13）。そこで、これら 14 個の行動状態によって、前後半 5 分ごとに行動状態推移行列が各個体について作成された。そして、それらの推移行列を系統ごとにプールし、その各々に対して推移分析が行われた。対系列の選択基準は、過半数の個体で少なくとも 1 回は示されていることとした。

さらに、行動記録は 5 秒単位の時間を行、行動項目を列とする 1-0

行列（行動状態行列）に個体ごとに変換された。すなわち、 i 番目の単位時間において、 j 番目の行動項目が観察されたら、その行列の ij 要素は 1 になるようにされた。そして、各個体の行動状態行列を系統ごとにプールした上で、1 分間ずつ、つまり 12 単位時間ずつ加算し、系統ごとに 10×9 、つまり、時間（分） \times 行動項目数の行列が作成された。そして、その行列を 4 系統分連結した 40×9 の行列によって、主成分分析が行われた。

結 果

図 21 から図 24 まで、BALB, C3H, DBA, C57BL のオープンフィールド行動の系列構造がそれぞれ示されている。図の上方が前半 5 分の構造を、下方が後半 5 分の構造をそれぞれ示している。円は行動状態を、矢印は推移の方向を表わしており、その大きさおよび太さは、生起頻度の相対的な大きさをそれぞれ表現している。円の中の記号は、行動項目の組み合わせである（表 13 参照）。Grooming を含む行動状態を別にすれば、選ばれたほとんどすべての行動状態に sniffing が含まれており、この行動型がマウスのオープンフィールド行動の基本的要素であることが分かる。

4 系統の構造を比較すると、C57BL を除くすべての系統において、前半から後半にかけて、stretching を含む行動状態から形成される部分構造が小さくなっていくか、あるいは消失していくことが認められた。このことは、stretching を含む行動状態がオープンフィールド行動の初期成分であることを示している。この stretching に関して、系統間比

較を進めると、その出現傾向の強さに系統差が認められた。すなわち、BALB が後半になっても、かなりの頻度で stretching を示すのに対して、C3H では、stretching を含む部分構造は後半かなり小さくなった。DBA では、前半においても stretching を含む部分構造は非常に小さく、後半においては消失した。C57BL では前半においてすら、stretching を含む部分構造は認められなかった。また sniffing のみを含む行動状態についても、stretching ほど明確ではないが、類似した傾向が観察された。

Stretching を含む部分構造とは対照的な時間的変化と系統差のパターンを示したのが、rearing を含む部分構造であった。それは、BALB では前後半を通してまったく認められなかったが、C3H では、後半になって出現した。また、DBA では前半にも小さいながら認められ、後半には大きくなった。この DBA の傾向は、C57BL においてさらに強調された。これらの結果は、rearing を含む部分構造がオープンフィールド行動の後期成分であることを示している。また、leaning を含む行動状態によって形成される構造にも、rearing ほど顕著ではないが、同様の傾向が認められた。

このように、stretching, rearing, あるいは leaning を含む行動状態、および sniffing のみを含む行動状態によって形成される構造は、系統特異的な変化を示した。それに対して、sniffing と locomotion より成る行動状態は、系統によっても、また時間経過によってもほとんど変化しなかった。

推移分析によって明らかにされた系列構造を、いっそう明確な時間軸上の構造変化として表現するために、主成分分析が行われた。表 14 に分析の結果得られた因子構造が示されている。最初の 2 つの成分によ

って全体の約 67%の分散が説明できたので、第 I、第 II 成分による平面に各時点の成分得点を系統ごとにプロットしたものが図 25 である。

I 軸の右側に stretching, pausing 傾向が強いものがプロットされ、左側に locomotion, leaning, rearing 傾向の強いものはプロットされた。また、II 軸については、上方に sniffing 傾向の強いものが、下方に grooming 傾向が強いものがプロットされた。図中の英文字は各系統 (B: BALB, H: C3H, D: DBA, C: C57BL) を、数字は時点 (1-10 分) を示している。また、曲線は各系統の分布をより明確にするために書き込まれた。

図から明らかなように、推移分析で示された各系統の特徴的変化が、点の分布の違いとして示されている。BALB は、もっとも強い stretching 傾向を持っており、この傾向は時間経過とともに弱まったが、他の系統と比べると後々まで残っていた。C3H もまた強い stretching 傾向を持っていたが、BALB に比べると容易に弱まり、grooming 傾向を強めた。しかしながら、DBA や C57BL ほどには rearing, locomotion, および leaning 傾向は強くならなかった。それに対して、DBA と C57BL は、最初から stretching 傾向が弱く、locomotion, leaning, rearing 傾向が強かった。これは特に C57BL について当てはまった。また、DBA は、時間経過とともに grooming 傾向を強めた。

考 察

従来、オープンフィールドは様々な研究において用いられてきたが、その背景にある情動性、探索などの心的概念と実際に動物が示す行動と

の関係については解釈の混乱が認められてきた。しかしながら、そうした混乱があるにもかかわらず、オープンフィールド行動それ自体の在り方はほとんど明らかにされてこなかった。そこで、本実験は、それらの心的概念とオープンフィールド行動との関係をいったん棚上げにし、オープンフィールド行動それ自体を構造的に記述し、系列構造という観点から解析することを目的として行われた。

行動状態の内容の検討は、grooming を含む行動状態を別にすれば、推移分析のために選ばれた、ほとんどすべての行動状態に sniffing が含まれていることを示し、この行動型がマウスのオープンフィールド行動の基本的要素であることを明らかにした。

出現頻度の高い 14 種類の行動状態に基づいて行われた推移分析の結果は、stretching を含む行動状態がオープンフィールド行動においても、その初期成分であることを明確に示した。これは、本研究の実験 1 および実験 5 において明らかにされた事実と一致した。さらに、この stretching に関して系統間比較を進めると、その出現傾向の強さには明らかな系統差が認められた。それは、BALB, C3H, DBA, C57BL の順で強かった。また、stretching と類似した傾向が、sniffing のみを含む行動状態についても認められた。

Stretching を含む部分構造と対照的な時間的変化と系統差のパターンを示したのが、rearing を含む部分構造であった。Rearing はむしろ後半により強く示される傾向があり、stretching とはまったく逆の系統差を示した。これらの事実を、rearing を含む部分構造がオープンフィールド行動の後期成分であることを明らかにした。また、leaning を含む行動状態によって形成される構造にも、rearing ほど顕著ではないが、同様の傾向が認められた。

このように、stretching, rearing あるいは leaning を含む行動状態および sniffing のみを含む行動状態によって形成される構造は、系統特異的な変化を示したが、sniffing と locomotion より成る行動状態は、系統によっても、また時間経過によってもほとんど変化しなかった。この行動状態は、オープンフィールド行動の「核」を成す行動状態であるのかもしれない。これらの知見は、第 2 章において示唆された、マウスという動物種の行動の基本構造の存在を支持している。

以上のような推移分析に加えて、本実験では、主成分分析によるアプローチもまた試みられた。それは、推移分析の結果明らかになった各系統のオープンフィールド行動の特徴を、平面上の点の分布としての確に示すことに成功した。この方法で興味深いのは、時間による変化が平面上の点の移動として視覚化されるというところである。本実験では、1 分が 1 点として表され、10 分間の変化が 10 個の点の分布として表現された。このような比較的長いタイムスパンの変化を連続的に提示することは、推移分析では不可能である。推移分析によって類似した作業を行おうとすれば、本実験で行われたように、対象全体をいくつかのブロックに分け、それらのブロック間で推移構造を比較するというになってしまう。

本章の冒頭で述べたように、行動状態という概念を導入した第 1 の目的は、対系列への分解に基づく推移分析によっては扱えないような、より長いタイムスパンの行動系列の秩序を扱えるようにすることにあった。その点で、この主成分分析によるアプローチは、行動状態が持っている特性を巧みに利用し、その目的を達成しており、今後、行動状態に基づいた解析の中心になりうるかもしれない。しかしながら、この方法は、推移分析とは逆に、具体的な推移の様子についてはまったく教えて

くれない。したがって、本実験で試みられた 2 種類の方法は、排他的な関係にあるのではなく、相補的な解析手段として利用されるべきであろう。

最後に、本実験で明らかにされたオープンフィールド行動の構造は、これまで指摘されてきたオープンフィールド行動と心的概念との関係のもつれを解く上で、一つの座標系を提供することができるかもしれない。つまり、それは、心的概念を現象に結びつけるための基盤となることができるように思われる。また、その構造において、4 種の近交系が、それぞれ非常に特異的な位置を占めたことは、それらが、オープンフィールド行動を理解する上で、有用な材料になることを示しているといえよう。それらの近交系によって示される構造は、それぞれ一つの類型としてとらえることができるように思われるからである。

表 12 オープンフィールド行動の項目リスト

1	Sniffing	(SN)
2	Locomotion	(LO)
3	Stretching	(ST)
4	Leaning	(LE)
5	Grooming	(GR)
6	Rearing	(RE)
7	Pausing	(PA)
8	Freezing	(FR)
9	Gnawing	(GN)

表 13 オープンフィールド行動の行動状態リスト

Rank	Behavioral state*	Frequency	Cumulative freq. %
1	SL	1395	29.06
2	SLE	759	44.87
3	S	502	55.33
4	SLT	428	64.25
5	SLR	322	70.96
6	SE	245	76.06
7	ST	184	79.89
8	G	144	82.89
9	SG	142	85.85
10	SLER	112	88.18
11	SP	101	90.29
12	SLP	80	91.96
13	SLG	73	93.48
14	SR	71	94.96

* S=sniffing, L=locomotion, E=leaning,
T=stretching, R=rearing, G=grooming,
P=pausing

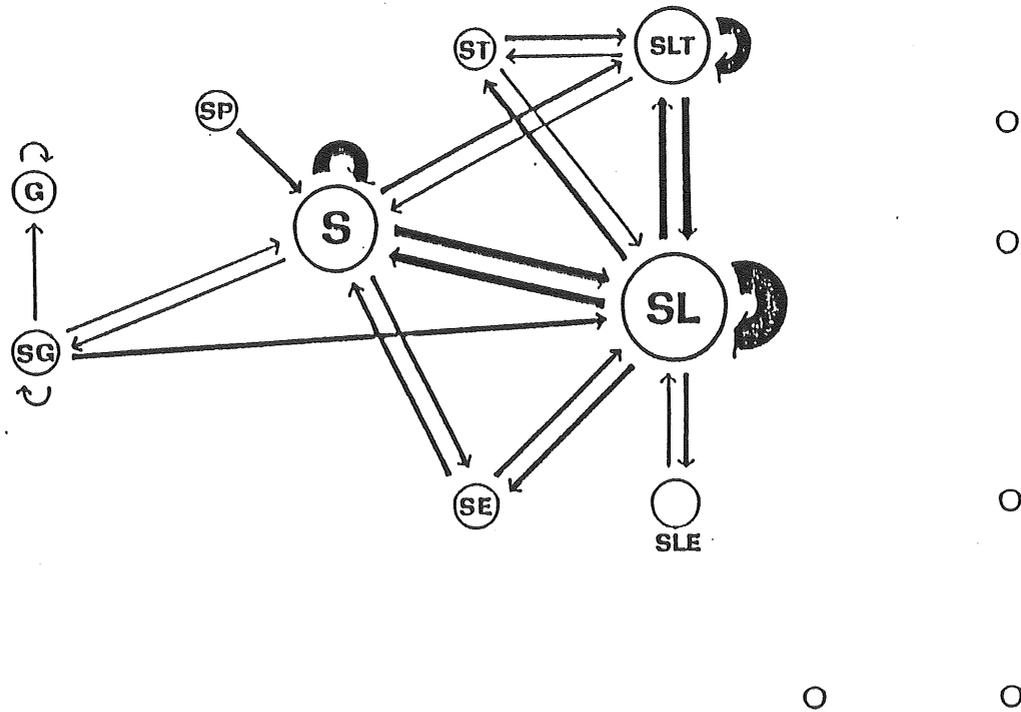
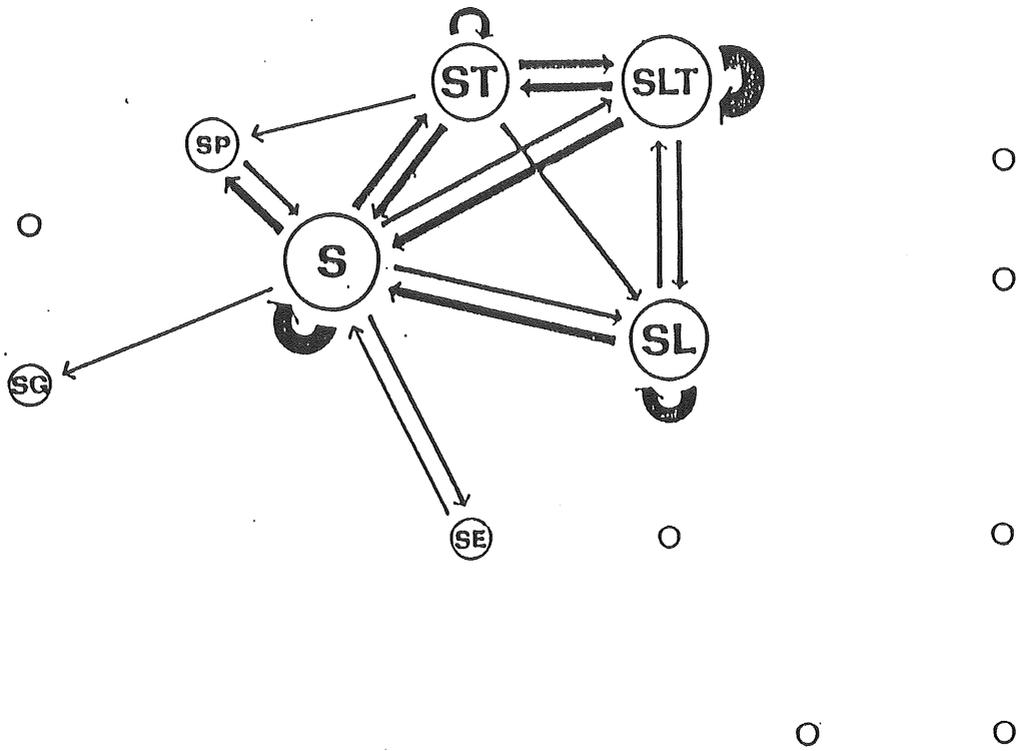


図 21 BALB のオープンフィールド行動の系列構造

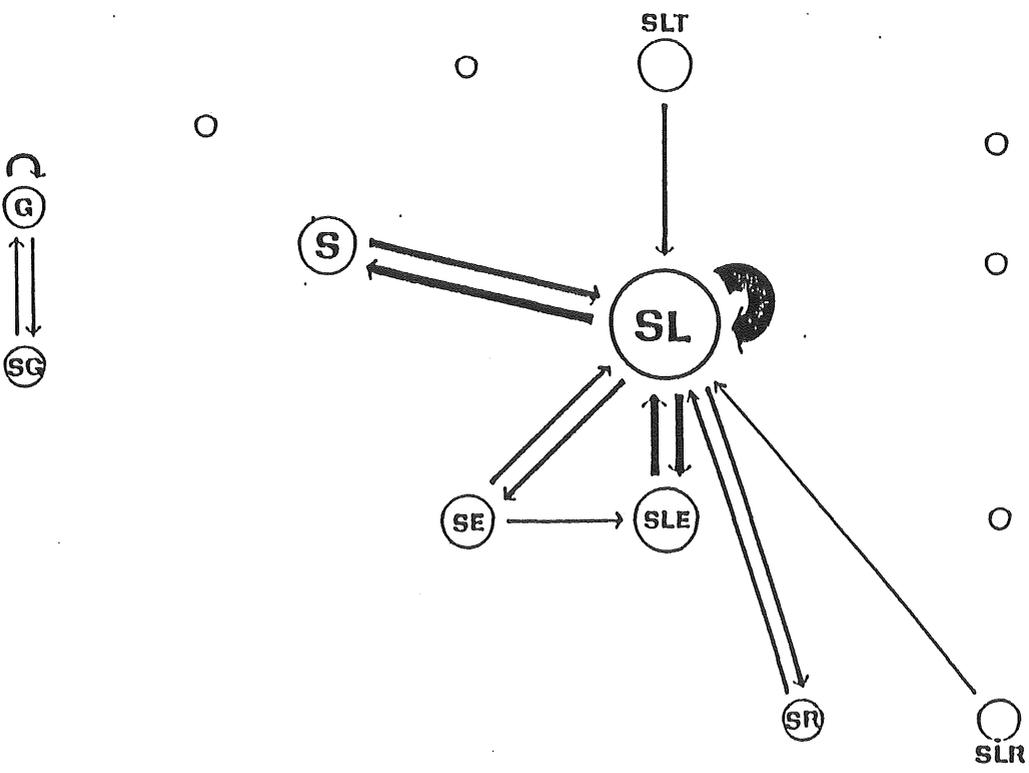
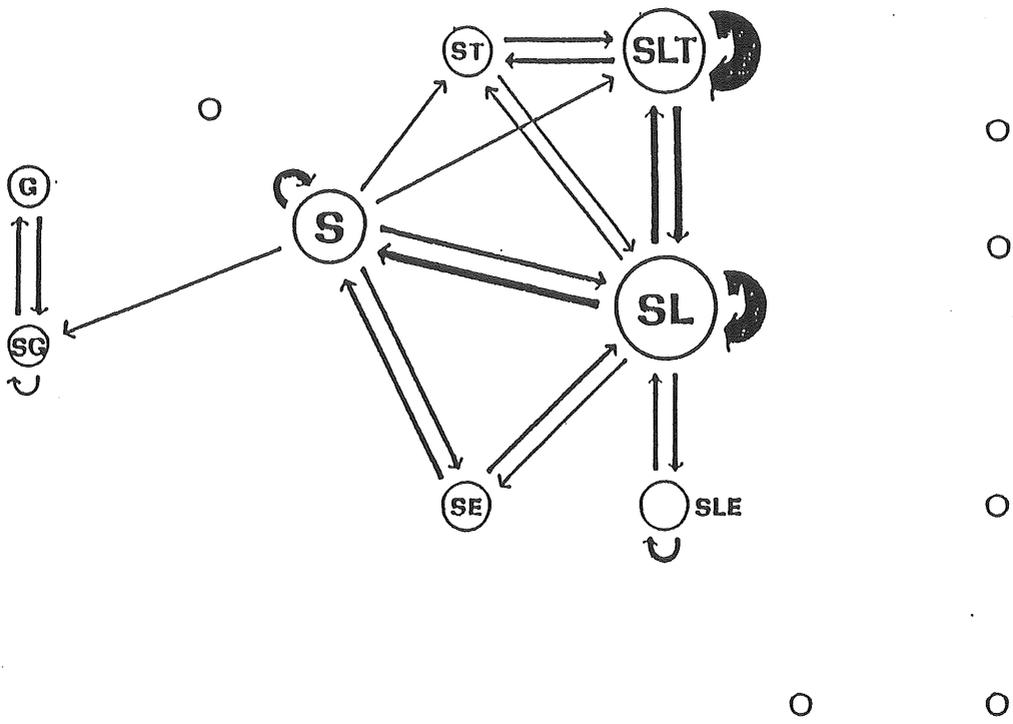


図 22 C3H のオープンフィールド行動の系列構造

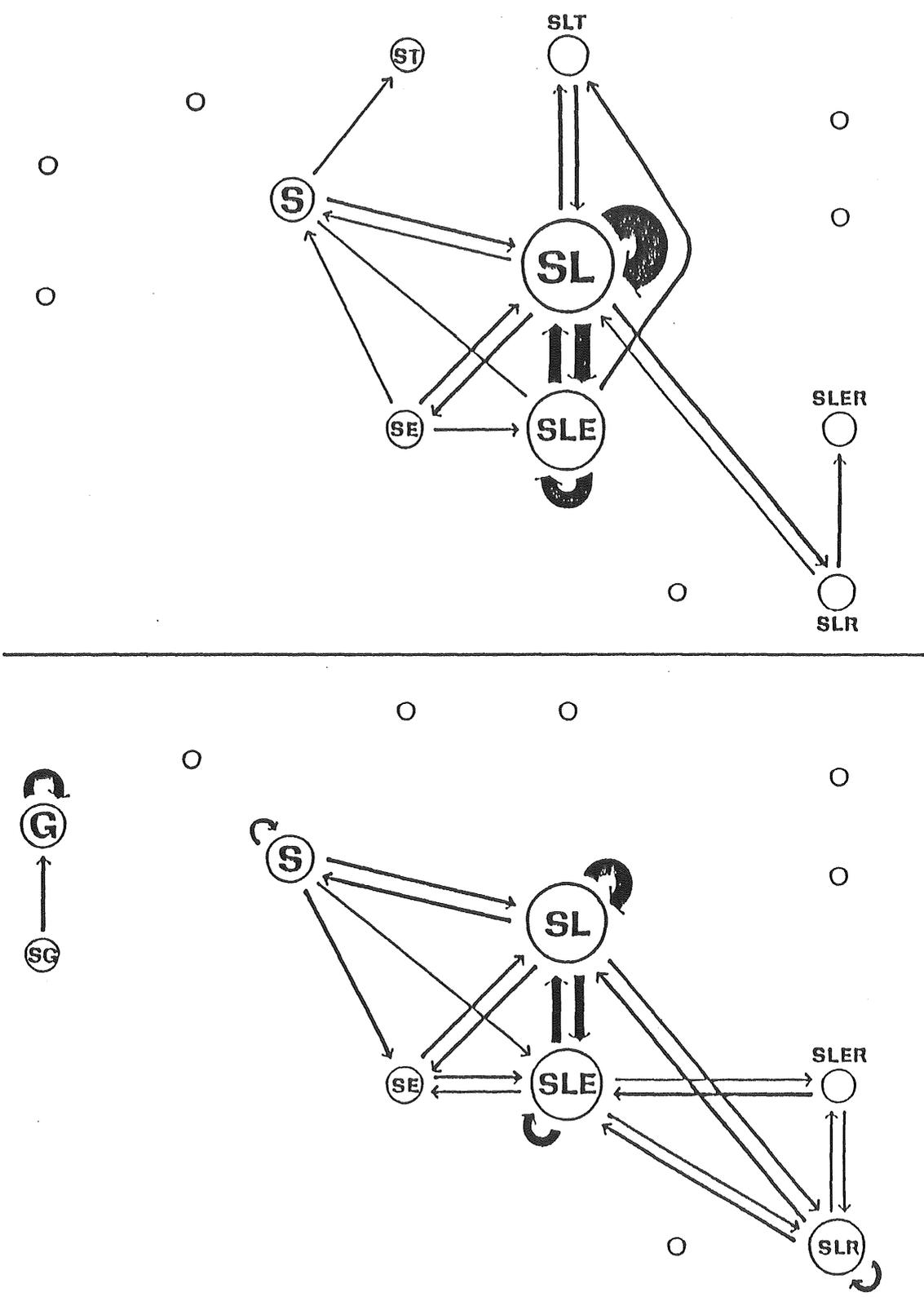


図 23 DBA のオープンフィールド行動の系列構造

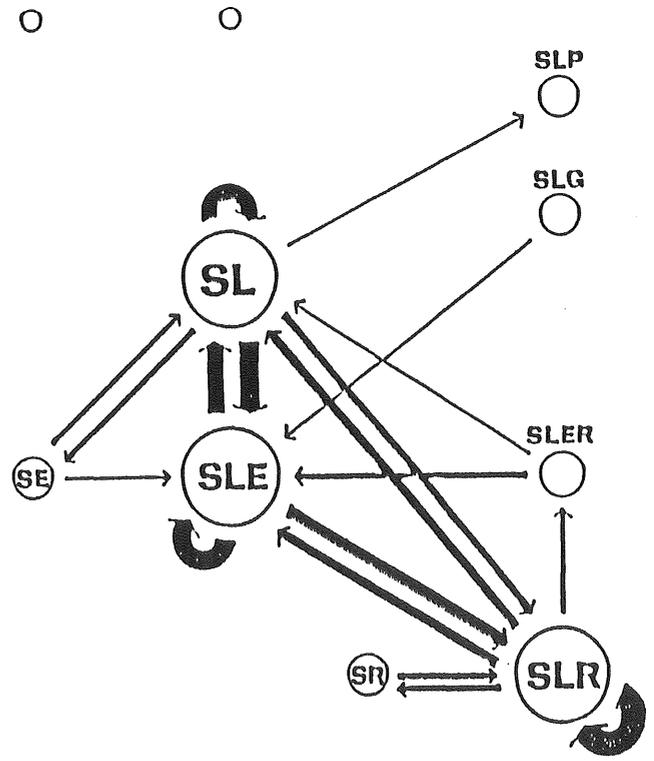
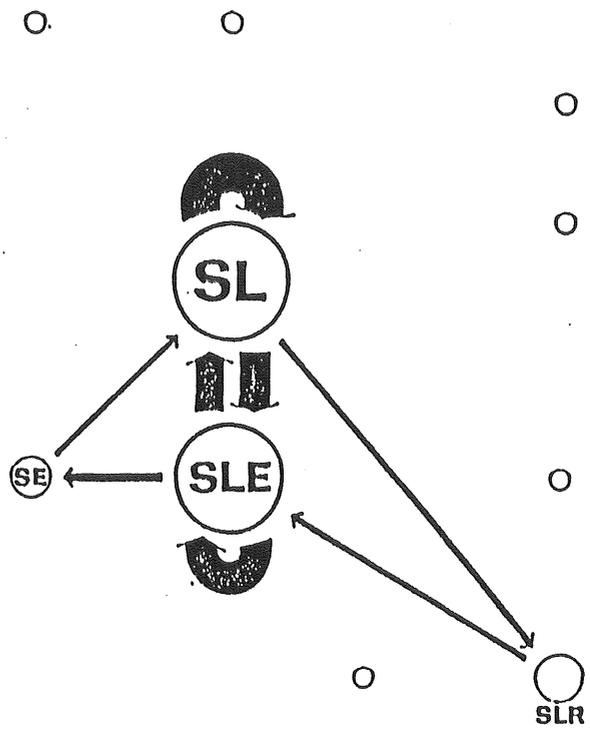


図 24 C57BL のオープンフィールド行動の系列構造

表 14 主成分分析の結果得られた固有ベクトルと固有値

Items	Component			
	I	II	III	IV
1 Sniffing	.114	.654	.142	-.197
2 Locomotion	-.420	.300	-.108	.223
3 Stretching	.465	.086	-.123	.170
4 Leaning	-.459	.105	-.015	.071
5 Grooming	-.138	-.665	-.052	.056
6 Rearing	-.366	.070	.297	.318
7 Pausing	.363	-.047	.095	-.195
8 Freezing	.274	.084	-.288	.814
9 Gnawing	.154	-.086	.877	.269
Eigenvalue	4.01	1.99	1.00	0.87
Cum. variance	44.55	66.61	77.72	87.40

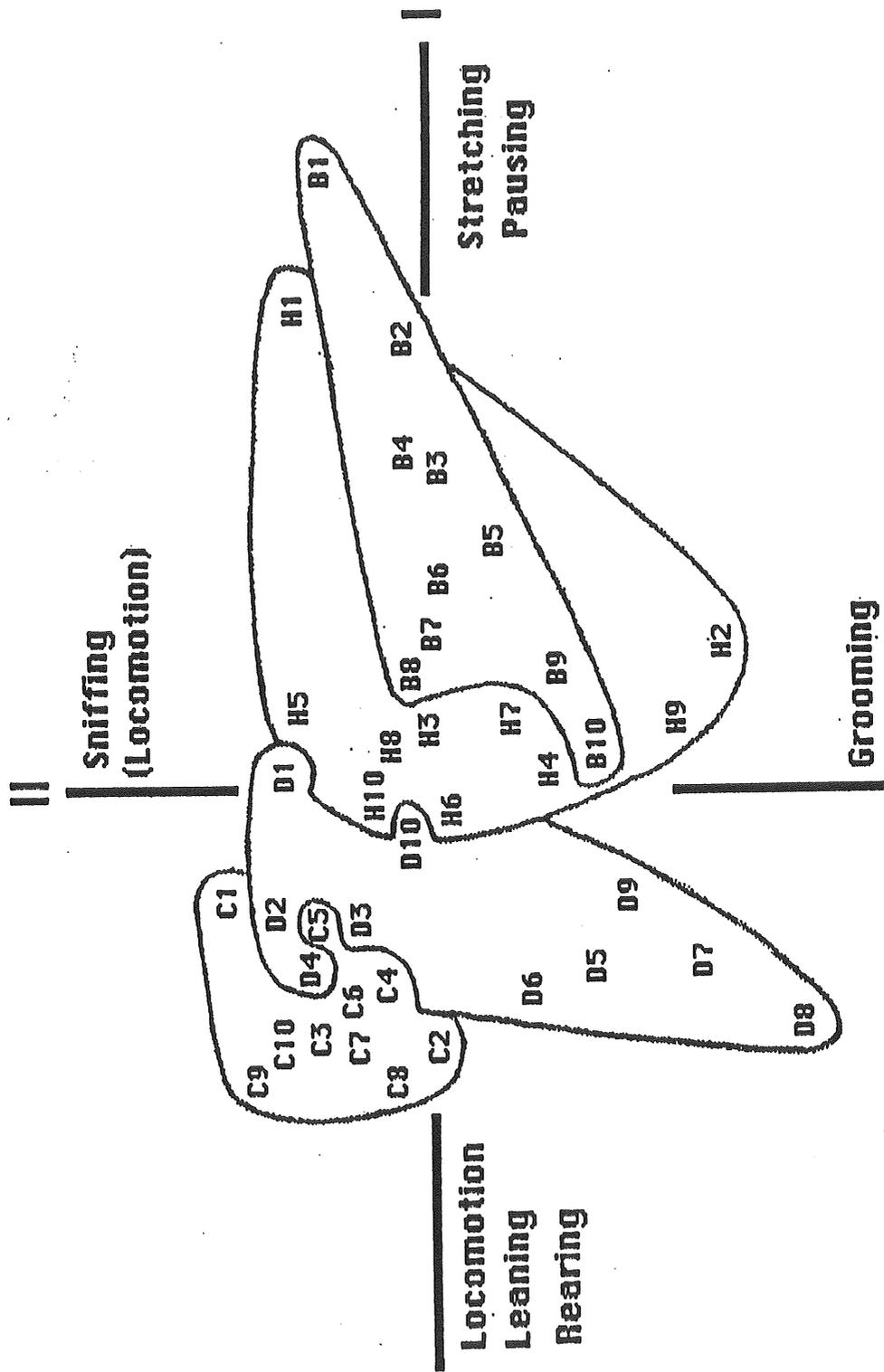


図 25 主成分分析の結果の二次元表示

5. 全 体 的 考 察

「行動状態 (behavior state)」とは、単位時間内にある行動型が生起すれば 1、生起しなければ 0、と符号化したリストである。つまり、行動状態とは、形式的には行動型の出現の有無を表現した 1-0 ベクトルである。したがって、行動状態は、出現しうる行動型の組み合わせによって定義される。

行動状態を導入することによって、次のような 3 つの利点が生じると考えられた。第 1 は、行動状態を定義する単位時間を長めにとってやれば、その内部での個々の行動型の推移関係といった局所的な秩序は無視されるであろうが、その代わりに、より長いタイムスパンの行動系列の秩序を扱うことが可能になるということであった。この可能性は、多くの心的概念が、行動型間の個々の推移関係よりむしろ行動系列の部分的なパターンに関係していると考えられることから、心理学的に重要であると考えられた。

第 2 の利点は、行動状態を定義するためには、単位時間内に生起した行動型の種類のみを記録すればよいということから生じた。しかも、その場合、用いる行動項目は、少数のものに限定することができた。行動状態に基づく行動の記述においては、行動型それ自体は行動状態を特徴づけるマーカーにしかすぎなくなるからである。したがって、この記録方法によれば、マウスにおいても、社会的相互行動などの複数の個体が関係する行動でなければ、ビデオなどの補助手段は特に必要ではなくなり、また、記録に要する労力も少なくて済むようになるはずであった。そして、そのことによって、記録できる場面の自由度は増え、また、同

じ時間の中でより多くの事例を記録することができるようになると考えられた。特に後者の例数の大きさは、データの一般性を論じる場合に重要になることである。

第 3 の利点は、行動状態に基づく行動の記述においては、記録される行動型が互いに排反である必要はないということから生じた。行動状態による記録方式では、stretching などの他の行動型とともに生起する行動型を特別扱いする必要がまったくなくなった。

このように、行動の構造的記述に行動状態概念を導入することによって、いくつかの利点が生じることが予想された。そこで、本章においては、隔離個体の行動への適用に先立ち、シャトル箱、直線走路、オープンフィールドという 3 種類の代表的な実験場面における個体行動において、行動状態概念の有用性が検討された。

実験 4 においては、シャトル箱における行動が行動状態に基づいて記述され、その系列構造を解析された。観察は、リアルタイムで行われ、ビデオなどの補助的手段は必要ではなかった。解析の結果、シャトル箱における能動的回避訓練によって生じる行動の構造的変化は、シャトル箱という、マウスにとっては危険に満ちた未知の場面に対する適応の過程であることが明らかになった。電撃からの回避反応の習得は、その過程の一部にしかすぎず、それは、マウスの日常の行動の構造の中に回避反応それ自体が組み込まれていく過程のように思われた。

実験 5 においては、直線走路における行動が行動状態に基づいて解析された。ここでも、また、行動の記録はリアルタイムで行われ、予想された行動状態概念導入の利点が確かめられた。この実験 5 において特筆すべきことは、行動状態をクラスタリングする際に、行動状態が持つ利点を利用して、行動型を行動状態を特徴づけるためのマーカーとし

て用いた点である。解析の結果、直線走路においても、stretching が行動の初期成分であることを明らかになり、Timberlake (1983) がラットの行動について指摘した生得的構造が、マウスにおいても存在していることが示唆された。

実験 6 においては、オープンフィールドにおける行動が解析され、その構造が 4 種類の近交系間で比較された。実験 4, 5 と同様に、行動記録は、ビデオなどの補助的手段がなくとも、リアルタイムで十分可能であった。行動状態間の推移分析および系統間の構造の比較から、オープンフィールド行動の構造は、少なくとも 4 種類の行動状態から形成される部分構造によって特徴づけられることが明らかになった。第 1 は、stretching を含む行動状態であった。それはオープンフィールド行動の初期成分であり、実験 1 および実験 5 における結果と一致した。第 2 の行動状態は、rearing あるいは leaning を含み、stretching を含む行動状態とは対照的に、オープンフィールド行動の後期成分であった。第 3 は、sniffing のみから構成される行動状態で、stretching と類似した変化を示した。第 4 の行動状態は、sniffing と locomotion によって構成され、他の 3 種の行動状態のような変化を示さなかった。それは、オープンフィールド行動全体を通じて存在し、第 2 章において示唆された、マウスという動物種の行動に基本的な構造と重なった。

また、この実験 6 においては、行動状態の特性を利用した主成分分析が行われた。これは、従来の行動系列の推移分析によってはできなかった構造変化の表現を可能にした。ここでは、10 分間のオープンフィールド行動の変化が、平面上の点の移動として視覚化された。このような比較的長いタイムスパンの変化を連続的に提示することは、推移分析

にはできなかつた。行動状態という概念を導入した第 1 の目的は、対系列への分解に基づく推移分析では扱えないような、より長いタイムスパンの行動系列の秩序を扱えるようにすることにあつた。その点で、この主成分分析による解析法は、行動状態が持っている特性を巧みに利用し、行動状態導入の目的を達成しており、今後、行動状態による解析の中心になりうるかもしれない。

このように、本章における 3 つの実験の結果は、行動状態概念の導入が、行動の構造的記述を行うにあたって、十分有効であることを示した。そこで、次章においては、隔離個体の行動を、この行動状態によって解析することにする。

第 4 章

行動状態に基づく

隔離飼育マウスの行動の構造

1. 行動状態概念の拡張

第 3 章の 3 つの実験によって、行動状態概念が行動を構造的に記述する上で有用であることが明らかになった。そこで、本章では、行動状態概念に基づいて、隔離飼育個体のオープンフィールド行動、社会的相互行動および闘争前行動を解析するために 3 つの実験が行われた。第 2 章における対他行動の解析において、相手個体の行動を取り込んだ上で行動の構造的記述が解決すべき課題として残されたが、それが本章の最も重要な目的であった。

行動状態によるオープンフィールド行動の解析は、第 3 章の実験 6 において、近交系マウスのオープンフィールド行動に対して、すでに行われている。したがって、本章の実験 7 における隔離個体のオープンフィールド行動の解析を、第 3 章において定義された行動状態の概念に基づいて行うことには、基本的に何の問題もなかった。しかしながら、実験 8 と 9 において取り扱われる社会的相互行動 (social interaction) は、第 3 章において定義された行動状態概念によって扱うことはできなかった。なぜなら、社会的相互行動は、本質的に相手個体の行動という環境事象を含む行動現象であるにもかかわらず、第 3 章において定義された行動状態概念には、環境事象がまったく含意されていなかったからである。第 3 章の実験 4 において解析されたシャトル箱の能動的回避場面における音刺激と電撃は、確かに行動に影響を与える環境事象であった。しかしながら、それは出現した行動状態を CS 期, US 期, ITI 期に分類するために用いられた程度であり、シャトル箱における行動を構造的に記述するために、あえて行動状態概念を変更する必要

はなかったのである。それに対して、社会的相互行動という現象においては、相手個体の行動という環境事象は、本質的にその一部であり、個体間のやりとりの中で時々刻々、極めて多様に変化する。したがって、社会的相互行動を行動状態に基づいて解析するためには、相手個体の行動状態をも含むように、行動状態概念を拡張する必要が生じた。

そこで、本章においては、行動状態概念を、社会的相互行動に従事する 2 個体の行動状態の対として新たに定義し直すことにした。つまり、行動状態 A, B が定義されており、ある単位時間において、一方の個体が行動状態 A を、もう一方の個体が行動状態 B を示したならば、新しい行動状態は、 $(A | B)$ と表現される。そこで、行動状態 A, B がそれぞれ行動型 a, b, c の組み合わせによって定義されており、行動状態ベクトルの第 1 要素が a, 第 2 要素が b, 第 3 要素が c であれば、相互行動の行動状態 $(A | B)$ は、たとえば、 $(1, 0, 1 | 1, 1, 1)$ などと表現されることになる。この定式化から明らかなように、行動状態概念は、3 個体以上の社会的相互行動にも拡張可能である。

しかしながら、この方法にも問題がある。第 3 章の実験において明らかになったように、行動状態は、単位時間中に生起する行動項目の組み合わせによって定義されるので、最終的に得られる行動状態の種類というものは、行動記録に用いられた行動項目の種類を大きく上回る傾向がある。したがって、できる限り使用する行動項目をしばりこみ、その数を少なくしておく必要がある。ところが、実験 8 において社会的相互行動を記述するために用意された行動項目の数は、第 2 章の実験結果に基づいて、相手個体を定義上必要としない単独行動に含まれる項目を individual としてまとめても、最終的に 30 種類にもなり、第 3 章の各実験において用いられた行動項目の数をかなり上回ってしまった。

社会的な場面における行動項目数の増加は、Grant & Mackintosh (1963) や van Abeelen (1963), あるいは van Oortmerssen (1971) などが作成したラットやマウスの行動目録にも明らかに認められることであり、避けることができないことなのではあるが、行動状態があまりに多くなると、解析は、現実には不可能になってしまう。

そこで、実験 8 および実験 9 においては、行動状態をできるだけ少なくするための工夫がなされた。まず、実験 8 においては、ペアにされた動物の各々が示す行動型の対として行動状態が定義された。そして、行動状態を定義するための単位時間は設定せず、どちらかの行動型が別の行動型に変化するまで、一つの行動状態が続くとされた。つまり、行動状態を 2 個の行動型の組み合わせに限定することによって、最終的に得られる行動状態の種類をできる限り減らすように努めた。一方、実験 9 における闘争前行動の解析においては、行動状態の種類を少なく抑えるために、行動状態の単位時間は、非常に短い 1 秒に設定された。つまり、時間枠を非常に狭くとることによって、一つの時間枠内で出現する行動型の種類を少なくし、行動状態の数を抑えようと試みた。しかしながら、それでも、行動状態の数を減じることは難しかった。そこで、闘争前行動の解析においては、隔離個体の行動に関して、それまでに得られた知見に利用し、行動状態のクラスタリングを経験的に行うことによって、行動状態の種類を減じるという方策をとった。

2. オープンフィールド行動 の解析：実験 7

目 的

第 3 章実験 6 において、4 系統の近交系マウスのオープンフィールド行動が行動状態に基づいて解析され、系列構造上で各系統が明確に特徴づけられた。そこで、本実験は、行動状態に基づいて、隔離個体の示すオープンフィールド行動を構造的に記述し、集団個体との比較を通じて、隔離個体の行動的特徴を明らかにすることを目的として行われた。そして、さらに、そこで見出された構造は、実験 1 において解析された隔離個体の単独行動や、実験 6 において近交系に関して得られた類型的構造とも比較された。

方 法

被験体

筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきた ICR/JCL 雄マウス 23 匹が用いられた。各個体は 20 日齢で離乳された後、隔離群の 11 匹は離乳時から実験時まで 45±1 日間単独で飼育され、集団群の 12 匹は 3 匹 1 群で飼育された。

装置

隔離飼育および集団飼育に関しては、実験 1 および実験 2 において用いられたものと同じケージ類が使用された。また、オープンフィールドは、実験 3 において用いられたものと同じであった。

手続き

実験 3 と同じであった。実験 6 とは異なり、本実験においては、行動記録はビデオを用いて行われた。

分析

実験後、オープンフィールドにおける各個体の行動は、再生されたビデオ記録を詳細に観察することによって、多重事象時間見本法に基づき記述された。すなわち、5 秒単位内に生じた行動項目の種類が記録された。9 種類の項目が用いられたが、それらは、実験 6 において使用されたものと同じであった（表 12）。ただし、leaning-against-wall は、本実験では W と表記された。

行動記録後、単位時間内の行動項目の組み合わせから 53 個の行動状態が定義された。そして、それらによって構成された行動状態系列から、行動状態推移行列が、前後半 5 分ごとに、各個体について作成された。その後、各飼育条件ごとに、個体の推移行列はプールされ、集団群および隔離群の各々に対して推移分析が行われた。対系列の選択基準は、過半数の個体、すなわち集団群では 7 匹以上、隔離群では 6 匹以上の個体において少なくとも 1 回は示されていることとした。

結 果

図 26 は、集団個体のオープンフィールド行動の系列構造を示している。円は行動状態を、矢印は推移の方向を表わしており、その大きさおよび太さは、生起頻度の相対的な大きさをそれぞれ表現している。円の中の記号は、行動項目の組み合わせである（表 13 参照）。前後半の構造の比較すると 4 つの部分構造が認められた。第 1 の部分構造は行動流れ図の上部に描かれた stretching を含む行動状態（TS, TSL）から成る構造であり、それは、前半の 5 分においてのみ出現し、後半の 5 分には消失した。第 2 の構造は、sniffing, locomotion, leaning, および pausing から構成される行動状態（SL, SWL, SW, SLP）によって形成され、前後半を通じて認められた。第 3 の構造は、前二者に比べるとかなり小さいが、rearing によって特徴づけられた行動状態（SLR）から成り、後半の 5 分においてのみ現れた。第 4 の構造は、sniffing だけから成る行動状態（S）から成り、これもまた、後半の 5 分においてのみ見出された。

個々の状態間の推移についてみると、第 1 の部分構造においては、状態 TS は、比較的小さな自己推移を持ち、状態 TSL へ一方向性に推移した。一方、状態 TSL は、比較的大きな行動状態であり、自己推移も大きく、第 2 の部分構造の構成要素である状態 SL に一方向性に推移した。第 2 の部分構造においては、大きな自己推移を持つ状態 SL と状態 SLW とが太い双方性推移によって結びつけられており、それが前後半を通じて構造の中心を成していた。また、状態 SL と状態 SW も、前後半を通じて双方性推移によって結ばれていた。ただし、状態 SW は、後半の 5 分になると、状態 SLW から一方向性の推移を受けるよ

うになった。一方、状態 S L P は、前半は状態 S L からの一方向性推移を受けたが、後半は状態 S L および状態 S L W に一方向性に推移した。第 3 の構造については、第 2 の構造の要素である状態 S L から状態 S L R に一方向性推移が認められた。第 4 の構造においては、状態 S は状態 S L W に一方向性に推移した。

図 27 には、隔離個体の系列構造が示されている。集団個体の構造において見出された第 1, 第 2, および第 4 の部分構造は、隔離個体においても認められた。Stretching によって特徴づけられた第 1 の部分構造は、前半の 5 分においてのみ認められ、第 2 の構造は、前後半を通じて現れた。また、第 4 の sniffing だけから構成される構造は、後半においてのみ見出された。これらの構造的特徴は、集団個体とまったく共通であった。それに対して、rearing によって特徴づけられた第 3 の構造は、集団個体の構造とは異なり、後半 5 分においても出現しなかった。

個々の状態間の推移についてみると、第 1 の部分構造においては、集団個体の構造と基本的には同じであったが、状態 T S L から状態 S L への推移が双方向性に变化しており、状態 T S の自己推移および状態 T S L への推移が大きくなっていった点で、集団個体とは異なっていた。第 2 の構造については、双方性推移によって結びついた状態 S L と状態 S L W が構造の中心を占める点は、集団個体と共通であった。また、状態 S L P が、前半は状態 S L から一方向性の推移を受け、後半は状態 S L に一方向性に推移する点もまた、集団個体と変わりがなかった。しかしながら、集団個体とは異なり、状態 S W は前半の 5 分では出現せず、後半になっても、状態 S L には一方向性にしか推移せず、自己推移を示した。また、後半の 5 分においても、状態 S L P は状態 S L W へ

推移しなかった。第 4 の部分構造を形成する状態 S の推移関係も、集団個体とは異なり、状態 S L から一方向性の推移を受けた。第 3 の構造を作る状態 S L R は、前後半を通じて見出せなかった。

考 察

本実験は、行動状態に基づいて、隔離個体の示すオープンフィールド行動を構造的に記述し、隔離個体の行動の構造的特徴を集団個体との比較を通じて明らかにし、そして、さらに、そこで見出された構造的構造を、実験 1 において解析された隔離個体の単独行動や、実験 6 において見出された近交系の類型的なオープンフィールド行動の構造と比較することを目的として行われた。

集団個体における行動状態間の推移分析の結果、4 つの部分構造の存在が明らかにされた。その第 1 の部分構造は、stretching の出現によって、第 2 の部分構造は、stretching の消失と leaning の出現によって、第 3 の部分構造は、rearing の出現によって、そして、第 4 の部分構造は、sniffing 以外の行動型が出現しないということによって特徴づけられた。第 1 の構造は、前半の 5 分でのみ出現したのに対して、第 3 および第 4 の構造は、後半の 5 分でのみ見出すことができた。一方、第 2 の構造は、前後半を通じて認められた。

Stretching によって特徴づけられた第 1 の構造が、後半の 5 分においては認められなかったこと、および、第 1 の構造から第 2 の構造への推移が、状態 T S L から状態 S L への一方向性推移のみであったことは、第 1 の部分構造が、集団個体のオープンフィールド行動の初期

成分であることを示した。さらに、第 1 の部分構造内において、状態 TS から状態 T S L への推移が一方向性であったことは、オープンフィールド行動の初期成分の中において、状態 TS がより早期の成分であることを示唆した。また、第 2 の構造および第 3 の部分構造の在り方は、leaning および rearing を含む行動状態が、オープンフィールド行動の後期成分であることを示唆した。それらの中でも、rearing によって特徴づけられる行動状態は、後半の 5 分においてのみ認められたことから、より強い後期成分であるようであった。つまり、オープンフィールドに入れられた集団個体は、最初、stretching を伴った sniffing をもっばら示すが、その後、locomotion をも示すようになる。そして、しばらくすると、stretching を示さなくなり、それと入れ替わるように leaning を示すようになる。さらに、時間が経過すると、rearing を示すようになるのである。

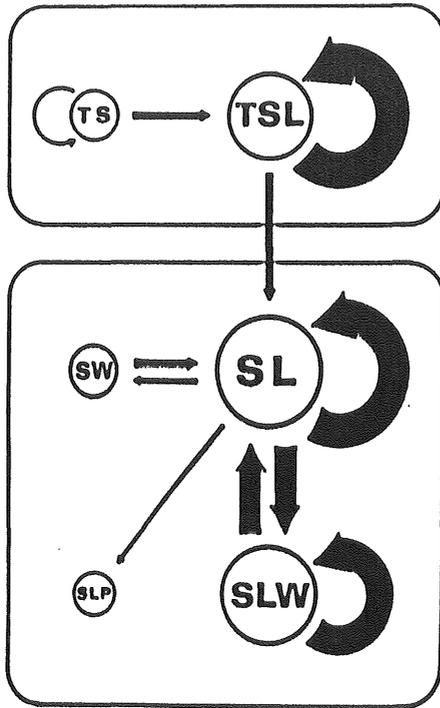
集団個体の系列構造に関して見出された、このような部分構造の在り方は、実験 6 において明らかにされた近交系マウスのオープンフィールド行動の在り方と非常によく一致した。つまり、実験 6 において示されたオープンフィールド行動と同様に、stretching によって特徴づけられる部分構造がその初期成分であり、rearing によって特徴づけられる部分構造が後期成分であることが示された。このような時間的变化は、おそらく系統を越えた、マウスという動物種に普遍的なオープンフィールド行動の構造であると考えてよいであろう。

また、sniffing および locomotion を含む行動状態は、実験全体を通して出現し、この点でも、集団個体の部分構造の在り方は、実験 6 において見出された知見と一致した。しかしながら、本実験において用いられた ICR においては、leaning もまたその構造に含まれるようで

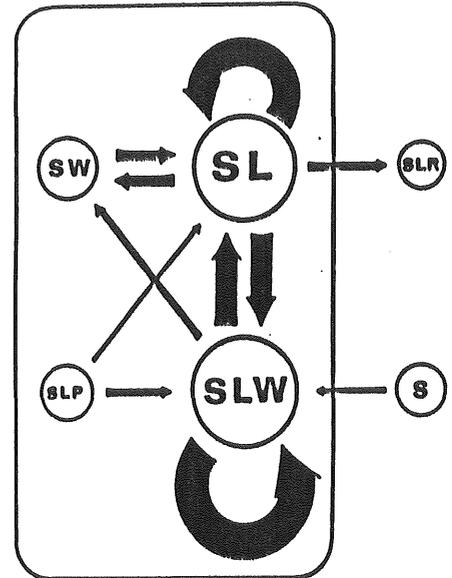
あり、その点で、ICR は、BALB や C3H よりも、むしろ DBA や C57BL に近いオープンフィールド行動を示すようであった。第 2 章において、マウスという動物種の行動に基本的な構造の存在が示唆され、その中に leaning が含まれていたが、その結論は、おそらく、実験 3 のオープンフィールド行動の解析において、DBA と C57BL が用いられたことに由来しているように思われる。

一方、隔離個体のオープンフィールド行動の構造においても、集団個体において見出された第 1、第 2、および第 4 の部分構造は認められた。集団個体と同様に、隔離個体においても、stretching の出現によって特徴づけられた第 1 の部分構造は、オープンフィールド行動の初期成分であり、その部分構造の中でも、状態 T S がより早期の成分であった。そして、stretching の消失と leaning の出現によって特徴づけられた第 2 の部分構造が、オープンフィールド行動の中心を占めていた点でも、集団個体と同じであった。

しかし、隔離個体においては、集団個体と異なり、第 1 の部分構造と第 2 の部分構造とが、状態 T S L と状態 S L の間の双方向性推移によって結びつけられており、状態 T S の自己推移も、集団個体と比べると、かなり大きくなっていった。つまり、オープンフィールドにおいて、隔離個体は、集団個体よりも、stretching を後々まで示しやすいのである。また、隔離個体においては、後半の 5 分になっても、rearing によって特徴づけられた第 3 の部分構造は出現しなかった。これらの相違点は、実験 1 の単独行動の解析において明らかにされた隔離個体の構造的特徴と一致し、それは、新奇場面全般において観察される隔離個体の普遍的な行動傾向であるといえるかもしれない。

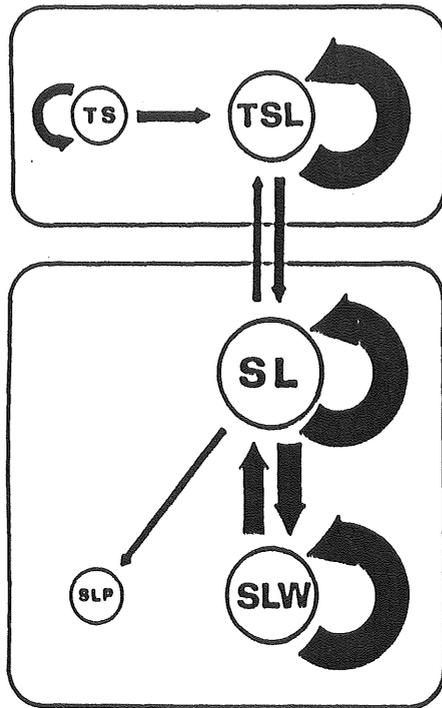


Grouped
First 5min

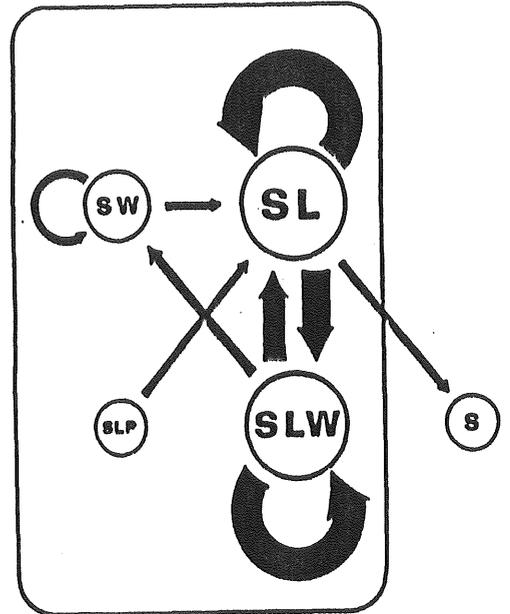


Grouped
Second 5min

図 26 集団個体のオープンフィールド行動の系列構造



Isolated
First 5min



Isolated
Second 5min

図 27 隔離個体のオープンフィールド行動の系列構造

3. 社会的相互行動の解析：実験 8

目 的

複数の個体によって作り出される社会的相互行動 (social interaction) は、本来、個体間の関係性そのものであり、その解析にあたって、相手個体の行動を無視することはできない。実験 2 における対他行動の解析においては、同時に生起している相手個体の行動が解析の中に含まれていなかったため、隔離個体の関わる社会的相互行動を十分理解することはできなかった。そこで、本実験は、本章の冒頭において、相手個体の行動を含むように拡張された行動状態概念に基づいて、社会的相互行動を構造的に記述し、隔離個体と他個体との関わり方を解析することを目的として行われた。

方 法

被験体

筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきた ICR/JCL 雄マウス 30 匹が用いられた。それらは、20 日齢で離乳され、15 匹ずつランダムに 2 群に分けられた。1 群は離乳時からテスト時まで 47±7 日間、単独で飼育され (隔離群)、他の 1 群は、3 匹ずつ集団で飼育された (集団群)。そして、集団対集団、隔離対隔離、および集団対隔離の 3 種

類の組み合わせが、それぞれ 5 ペアずつ作成された。その際、集団対集団においては、異なる飼育ケージの個体同士が組み合わせられた。また、同腹の仔同士は決して組み合わせられなかった。

装置

実験 1 と同じであった。

手続き

実験 2 と同じであった。ただし、以下の分析は、最初の 5 分間についてのみ行われた。

分析

実験終了後、ビデオ記録を詳細に観察することによって、表 15 に示された 38 個の行動項目に基づき、各個体の行動は行動項目列として記述された。表の括弧内は項目の略号である。本実験において用いられた行動項目は、その大部分が第 2 章の実験 1 と実験 2 においてすでに使用され、その説明も行われている。しかしながら、本実験において初めて用いられた項目もあるので、それについてのみ、説明を加えることにする。なお、以下の番号は、表 15 の番号である。(10) crouched leaning: 立ち上がって壁に前肢をかけて寄りかかる動作および寄りかかった姿勢であるが、通常の leaning-against-wall とは、身体が縮んでいて、動きがなくなっている点異なる、leaning と stationary posture の混合型ともいえる、(18) sideways-posture: 相手に側面をみせる姿勢、kicking や hitting が生じると、sideways-defense になる、(20) lateral position: 相手の側面からのしかかる姿勢、aggres-

sive grooming が伴うこともある、もし、biting や hitting が伴えば、それは lateral attack になる、一方の個体が lateral position を示しているときには、通常、相手は、sideways-position か sideways-defense を示していることが多い、(26) on-the-back: 仰臥姿勢、(27) on-top-lateral: on-the-back をとっている相手にのしかかる動作およびのしかかった姿勢、(29) tail-rattling: 尻尾の振戦。なお、本章の冒頭でも述べたように、相手の存在を定義上必要としない単独行動の要素は、第 2 章の結果に基づいて、解析をやりやすくするために、individual という一つの行動項目にまとめられた。また、表 15 の (30) から (37) は、tail-rattling が同時に生起した行動状態を示す行動項目である。

行動の記述に際して、ペアにされた個体の中で各行動項目の出現順序が一つ一つつけられ、2 個体の行動項目が組にされ、行動状態系列が作成された。そして、どちらかの個体の示す行動型が変化しなければ、一つの行動状態が引続き継続しているとされた。したがって、1 本の行動状態系列に含まれる行動状態の総数は、解析時間が 5 分間と一定であっても、ペアによってまちまちであった。

そのようにして得られた行動状態系列を走査することによって、全部で 152 種類の行動状態が定義され、それらに基づいて、行動状態推移行列が各ペアについて作成された。そして、集団対集団、隔離対隔離、および集団対隔離の 3 種類の組み合わせごとに、5 ペア分がプールされた推移行列に対して推移分析が適用された。なお、対系列の選択基準は、実測頻度が 11 以上であること、すなわち、各ペアにおいて平均 2 回以上出現したと考えられる対系列によって、社会的相互行動が再構成された。

結 果

図 28 は、集団対集団の社会的相互行動の、行動状態に基づく系列構造を示している。円は行動状態を、矢印は推移の方向を表わしており、それらの大きさおよび太さは、生起頻度の相対的な大きさをそれぞれ表わしている。円の中の記号は、行動状態を定義している行動項目の組を表わしており、たとえば、I.I という表記は、双方の個体が単独行動である individual に従事していたことを示す。

集団対集団では、双方の個体が単独行動を示す状態 (I.I) を中心にして、単独行動している相手の身体に鼻先をつけている状態 (I.N)、単独行動している相手に接近する状態 (I.A)、単独行動している相手をじっとみている状態 (I.FI)、単独行動している相手から遠ざかっていく状態 (I.RE) の 4 種類の行動状態が、双方性推移によって緊密に結ばれていた。そして、図の左上に示されているように、状態 (I.RE) あるいは状態 (I.N) から始まり、状態 (I.N) に終わる追従行動の経路が認められた。また、図の右上に描かれているように、双方が互いに相手の身体に鼻先をつけ合う状態 (N.N) と、一方だけが鼻先をつけている状態 (I,N) とは、双方向性推移によって緊密に結びつけられていた。さらに、集団対集団の構造においては、単独行動している相手をじっとみている状態 (I.FI) から、単独行動している相手に接近する状態 (I.A) を経て、互いに相手の身体に鼻先をつけ合っている状態 (N.N)、あるいは単独行動している相手に鼻先をつける状態 (I.N) へと至る一方向性の経路もまた認められた。

図 29 には、隔離対隔離の社会的相互行動の系列構造が示されている。集団対集団において示された構造を構成していた行動状態は、比較を容

易にするために四角によって囲まれている。それらによって形成される構造は、隔離対隔離の相互行動においても残っていたが、大きな変化もまた生じていた。集団対集団と共通の構造の中での最も顕著な変化は、単独行動している相手をじっとみている状態 (I.FI) の肥大化であった。そして、その周囲には、互いに相手をじっとみている状態 (FI.FI) や、接近してくる相手をじっとみている状態 (A.FI)、あるいは離れていく相手をじっとみている状態 (FI.RE) によって形成される部分構造が出現した。状態 (I.FI) 以外の fixing を含むこれらの行動状態は、集団対集団の構造には現われていなかったものである。状態 (FI.FI) は、状態 (I.FI) と双方性の推移を持ち、また状態 (A.FI) は、状態 (I.FI) あるいは状態 (I.A) から状態 (FI.FI) への一方向性経路の中継点になっていた。

また、図の左上に示された、状態 (I.RE) あるいは状態 (I.N) から始まり、状態 (I.N) に終わる追従行動の経路が、集団対集団に比べると小さくなった。さらに、状態 (I.RE) および状態 (I.N) は、状態 (I.I) と一方向性にしか推移しなくなった。一方、互いに相手の身体に鼻先をつけ合う状態 (N.N) はまったく消失し、その代わりに、鼻先をつけてきた相手を蹴飛ばす状態 (N.K) や、鼻先をつけられることを避ける状態 (N.EV) が出現し、状態 (I.N) と推移関係を持った。これらは、集団対集団ではまったく示されなかった行動状態であった。さらに、単独行動している相手に接近していく状態 (I.A) は、状態 (I.N) に推移せずに、状態 (I.FI) と双方方向性に推移するようになった。

集団対集団の構造と明らかに異なっていた点は、図の上方に示された攻撃行動の部分構造が出現であった。そこでは、一方の個体が lateral attack を仕掛け、もう一方の個体が sideways-defense で応じる状態

(SWD.LA) と、逃走と追撃の状態 (RE.CH) との間の双方性推移と、逃走した個体が立ち止まったところを攻撃し、再び逃走と追撃の状態に戻る一方向性の経路 (状態 (RE.CH) → 状態 (I.CH) → 状態 (I.AT) → 状態 (RE.CH)) とが認められた。この攻撃行動の部分構造と他の構造との間には、一定の推移関係は見出せなかった。

さらに、図の下側に示されているように、静止姿勢 (SP) を含む行動状態によって形成される部分構造が現われた。静止姿勢は、集団対集団の構造には認められなかったものである。ここでは、動かない相手をじっとみている状態 (FI.SP) と、一方の個体が単独行動し、もう一方の個体が動かない状態 (I.SP) との間に双方向性推移が見出された。そして、状態 (I.SP) は、状態 (I.FI) と双方向性に推移した。

図 30 は、集団対隔離の相互行動の系列構造を示している。集団対隔離においても、集団対集団において示された部分構造は、図の中央の四角で囲まれた部分に存在しているが、それは、追従動作 (FO) が含まれる行動状態 (I.FO) および (RE.FO) によって形成される部分構造が、非常に大きくなったという点で変化していた。しかし、隔離対隔離の構造においては消失した状態 (N.N) や、状態 (I.A) から状態 (I.N) への推移は、この集団対隔離の構造においては認められた。

一方、図の下部に示されているように、集団対隔離においても、隔離対隔離同様、静止姿勢 (SP) を含む行動状態によって形成される部分構造が出現した。ここでは、動かない相手に鼻先をつけている状態 (N.SP) と動かない相手のそばで単独行動している状態 (I.SP) との間に双方向性推移が認められ、状態 (I.SP) はまた、動かない相手から離れていく状態 (RE.SP) に推移した。隔離対隔離の攻撃行動の場合と同様に、この静止姿勢によって特徴づけられた部分構造と他の構造との間には、一

定の推移関係が見出せなかった。

考 察

複数の個体によって作り出される社会的相互行動は、本来、個体間の関係性そのものであり、その解析においては、相手個体の行動を無視することはできない。本実験の目的は、相手個体の行動をも含むように拡張された行動状態概念に基づいて、社会的相互行動を構造的に記述することにあった。

集団対集団の相互行動の構造の在り方をまとめれば、次のようになるであろう。すなわち、互いに単独行動をしながら、時には相手をじっとみ、また接近しては互いに臭いを嗅ぎ合う、そして、離れていく相手の後を時にはついていくといった形に、それは再構成される。

それに対して、隔離対隔離の相互行動では、相手の方をじっとみる行動型である *fixing* が含まれる行動状態が非常に多くなり、一つの部分構造を形成した。つまり、隔離対隔離においては、集団対集団とは異なり、単独行動している相手をじっとみたり（状態（I.FI））、接近してくる相手をじっとみたり（状態（A.FI））、お互いに相手をじっとみたり（状態（FI.FI））することが、非常に多くなってしまふのである。このような変化は、実験 2 において示された隔離個体の特徴、すなわち、部分構造 F A-F I の肥大と一致している。特に、状態（FI.FI）の出現と、状態（I.FI）との間のかかなり大きな双方性推移の出現、および状態（I.FI）と状態（I.I）との間の推移の増大は、相手に非常に関心はあるものの、容易に接近できない隔離個体の状態を明確に表現してい

る。つまり、実験 2 において示唆された隔離個体の接近-回避コンフリクト状態が、より明確に示されたといえるであろう。

また、隔離対隔離の相互行動の系列構造においては、追従行動の経路が、集団対集団に比べると非常に小さくなった。隔離対隔離においては、その代わりに、逃走-追撃状態 (RE.CH) が出現しており、もはや穏やかな追従行動はとれなくなってしまったと考えることができよう。

さらに、kicking によって相手の接触を退けたり (状態 (N.K))、あるいは evading によって相手の接触を回避したり (状態 (N.EV)) する行動状態の出現は、Cairns & Nakelski (1971)、Cairns (1972)、および Cairns & Scholz (1973) によって示されたように、他個体の接触に対する隔離個体の反応性が、集団個体とは異なっていることを明らかにした。Nosing は、マウスが他個体に対して通常行う社会的探索行動の主要な要素であり、そのような反応性の変化は、他個体からの社会的探索への拒否やそれからの回避が、隔離対隔離において生じやすいことを示している。

集団対隔離の相互行動の構造は、集団対集団の構造と隔離対隔離の構造との中間にあるとあってよいであろう。これは、集団と隔離の双方の飼育条件の動物から成るペアの示す構造として、十分ありうることであろう。しかしながら、肥大した追従行動の部分構造は、集団対集団の構造と隔離対隔離の構造との中間にはなく、集団対集団のそれをむしろ強調したものであった。図 30 では、解析の都合から隔離個体と集団個体とを区別して表示していないが、実際に追従行動を多く示したのは、ほとんどすべての事例において隔離個体であった。追従行動に関する、このような系列構造の変化は、実験 2 の結果や本実験の隔離対隔離の構造においても示されたように、隔離個体の他個体への関心の高さを明確

に示唆している。しかしながら、この集団対隔離の構造と隔離対隔離の構造とを比較してみると、隔離個体の他個体に対する関心は、相手個体の飼育条件によって、まったく異なった現れ方をすることが分かる。

このように、隔離個体の絡む相互行動の系列構造は、実験 2 において明らかにされた対他行動の系列構造と同様に、集団対集団の構造を基本的に持ちながらも、その基本構造に生じる部分的な変化と新たな構造の出現とによって、集団対集団の構造とは区別された。隔離対隔離および集団対隔離の構造から推測された興味深い事実は、集団個体に比べて、隔離個体は、他個体に対して非常に高い関心を示すということであった。それは、マウスという種にとっては異常なほどの強さの関心であるようにみえる。しかしながら、その一方で、隔離個体は、他個体からの社会的探索に対して嫌悪反応もまた示すのである。おそらく、この 2 つの相矛盾する行動傾向が、隔離個体が絡む相互行動を、集団対集団のそれとは極めて異なったものに行っているように思われる。

表 15 社会的相互行動の項目リスト

1 individual (I)	17 sideways-defense (SWD)
1) exploration (EX)	18 sideways-posture (SWP)
2) locomotion (L)	19 sideways-attack (SWA)
3) leaning-against-wall (LE)	20 lateral position (LP)
4) pausing (P)	21 lateral attack (LA)
5) digging (D)	22 wrestling (WR)
6) rearing (R)	23 chasing (CH)
7) gnawing (GN)	24 boxing (B)
8) face-washing (FW)	25 attack (AT)
9) grooming (G)	26 on-the-back (ON)
2 approach (A)	27 on-top-lateral (OTL)
3 fixing (FI)	28 side-display (SD)
4 nosing (N)	29 tail-rattling (T)
5 licking (LI)	30 fixing-with-tail-rattling (FIT)
6 social grooming (SG)	31 retreat-with-tail-rattling (RET)
7 retreat (RE)	32 approach-with-tail-rattling (APT)
8 following (FO)	33 lateral position-with-tail-rattling (LPT)
9 stationary posture (SP)	34 following-with-tail-rattling (FOT)
10 crouched leaning (CL)	35 upright-with-tail-rattling (UPT)
11 submissive upright (SUB)	36 nosing-with-tail-rattling (NT)
12 evading (EV)	37 side-display-with-tail-rattling (SDT)
13 kicking (K)	38 touching (TO)
14 offensive upright (OU)	
15 defensive upright (DU)	
16 upright (UP)	

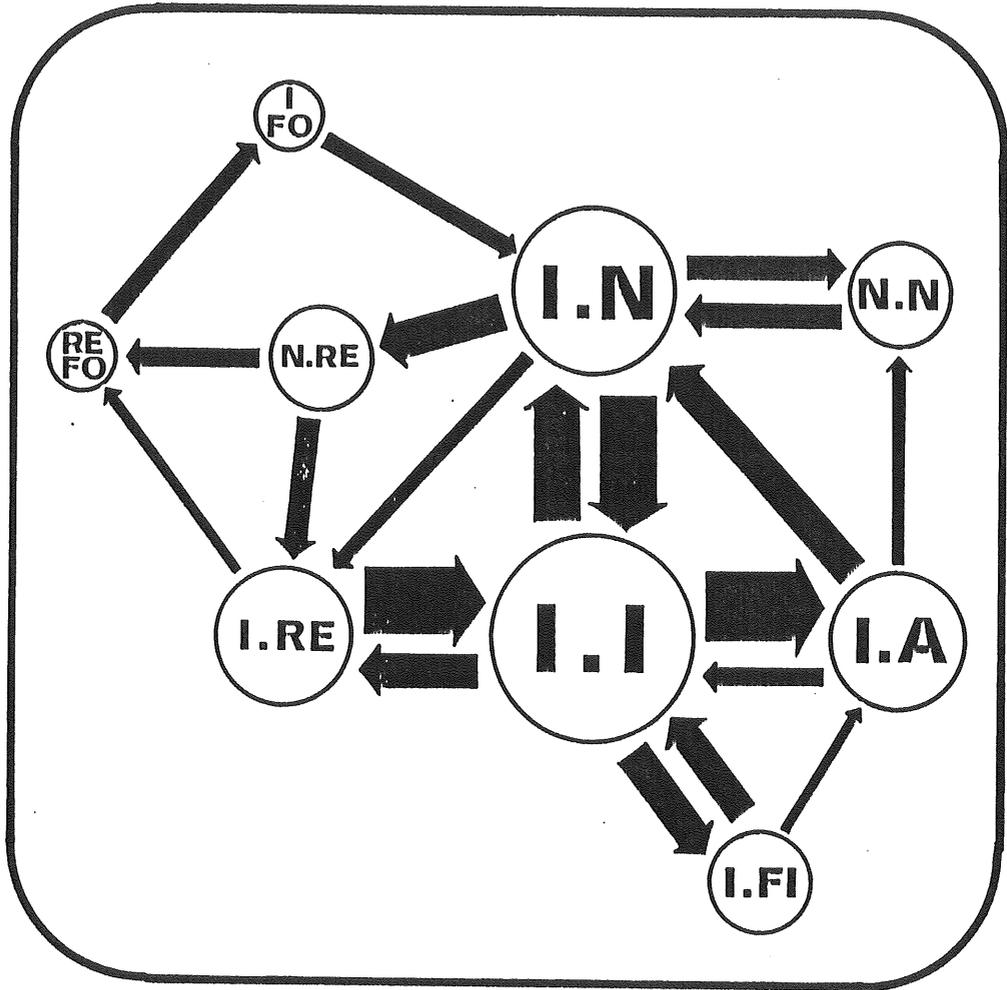


図 28 集団個体対集団個体の相互行動の系列構造

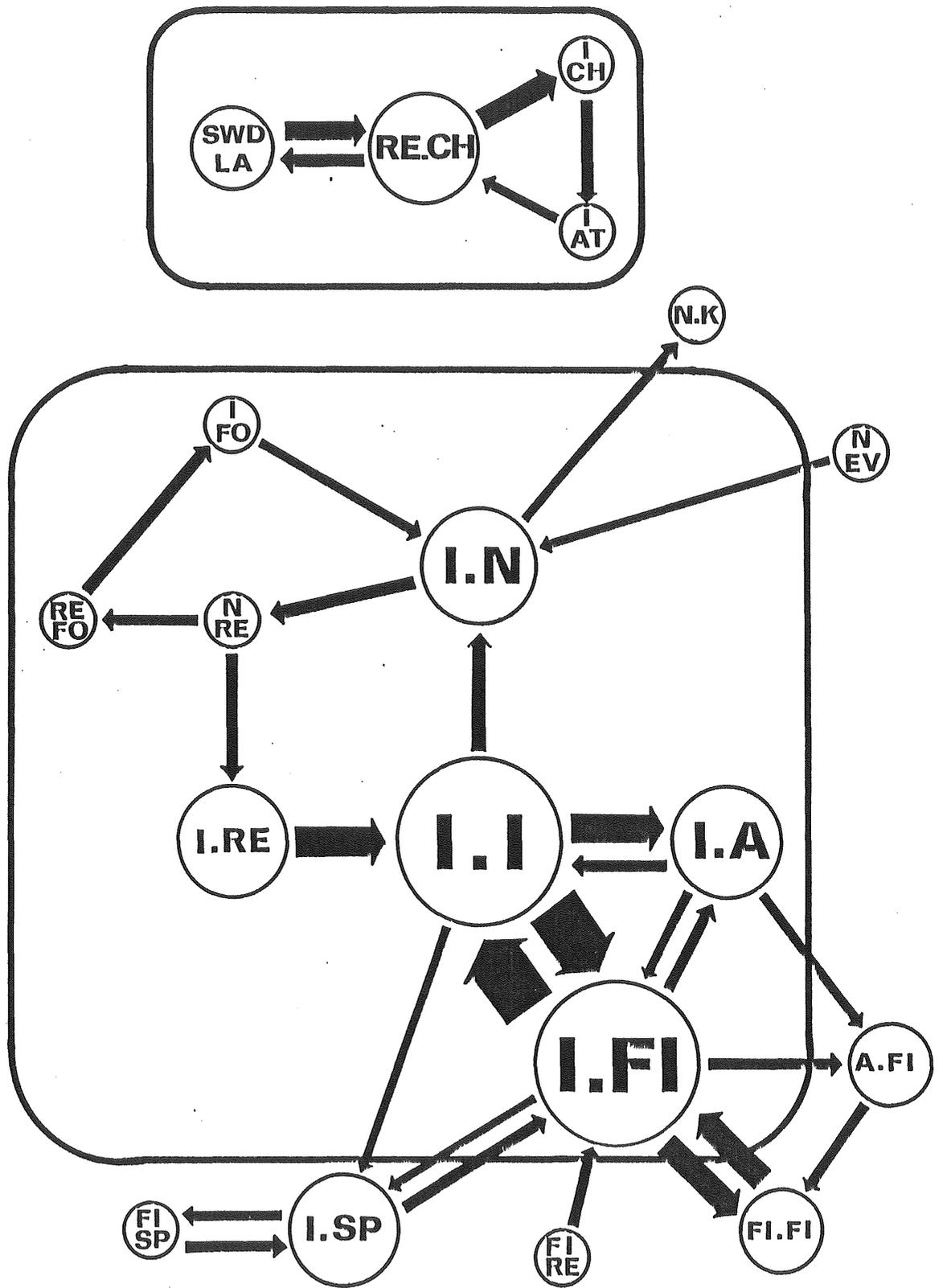


図 29 隔離個体対隔離個体の相互行動の系列構造

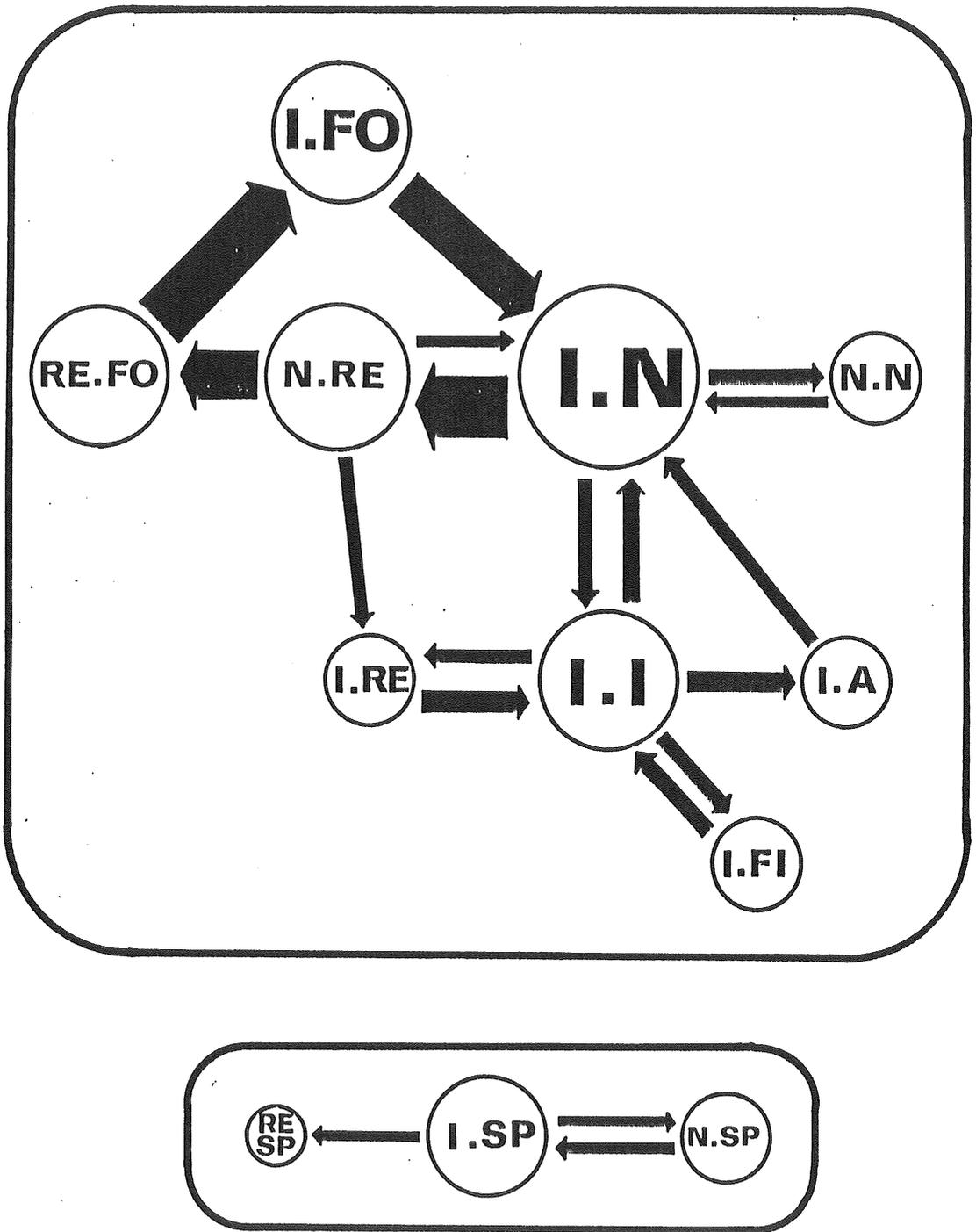


図 30 集団個体対隔離個体の相互行動の系列構造

4. 闘争前行動の解析：実験 9

目 的

実験 8 において、隔離個体の絡む社会的相互行動の異常が、隔離個体の持つ相矛盾する 2 つの行動傾向、すなわち、相手個体に対する非常に高い関心と相手個体からの社会的探索に対する強い嫌悪から生じているらしいことが示唆された。しかし、その行動傾向がどのようにして攻撃行動と結びつくのかは、明らかにはされなかった。そこで、本実験においては、隔離個体のそうした行動の特徴と攻撃行動の出現との結びつきを探るために、闘争行動（fighting behavior）が起こるまでの一連の社会的相互行動としての闘争前行動（prefighting behavior）を、行動状態に基づいて解析することを目的とした。

図 31 には、エンカウンター場面における隔離個体の絡む相互行動を、もっとも巨視的に眺めた場合の系列構造が示されている。本実験では、最大 20 分の観察を行なったが、多くの場合、その間に闘争行動は数回生じる。最初の闘争行動が生じるまでの一連の社会的相互行動が闘争前行動である。それに対して、連続した 2 つの闘争行動の間で示される一連の社会的相互行動は、闘争間行動（interfighting behavior）と呼ぶことができるであろう。

なお、本実験においては、隔離対隔離の組み合わせのみを用いた。その理由は、第 2 章の実験 2 において示されたように、隔離対隔離のペアでは、非常に単純な単独行動と闘争行動とをめぐる一方向性の閉回路

が形成されることが期待されたからである。それは、図 31 に描かれたモデルにもっとも近いものであった。それに対して、集団対集団の組み合わせは、通常ほとんど闘争行動を認めることができないので、最初から問題外であった。また集団対隔離の組み合わせは、第 2 章の実験 2 において示されたように、飼育条件の異なる個体が関係すると、対他行動がより複雑になる傾向が認められたので、本実験からは除外された。

方 法

被験体

筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきた ICR/JCL 雄マウス 22 匹が用いられた。それらは、20 日齢で離乳され、実験時まで 45 ± 5 日間、単独で飼育された。そして、隔離対隔離の組み合わせのみが 11 ペア作成された。その際、同腹の仔同士は決して組み合わせられなかった。

装置

実験 1 と同じであった。ただし、本実験においては、集団飼育用ケージは用いられなかった。

手続き

実験 2 と同じであった。

分析

ペアにされた 2 個体の社会的相互行動は、実験終了後、ビデオ記録

を詳細に観察することによって、単位時間を 1 秒とする多重事象時間見本法に基づいて記述された。つまり、予め決められた行動項目の内、1 秒の時間枠の中で生じたものがすべて記録された。用いられた行動項目は、主項目および、それらと同時に生起しうる stretching や tail-rattling といった副項目をあわせると、50 種類以上に達した。

行動記録後、1 秒の単位時間に基づいて、ペアにされた 2 個体の行動状態系列は相互に同期させられ、対応する行動状態の組み合わせによって、新たに相互行動の行動状態が定義された。そして、それらの行動状態に基づき、各ペアごとに行動状態系列が作成された。本章の冒頭においても述べたように、1 秒という非常に短い時間枠を設定して、行動状態の種類を減らそうと試みたが、解析に適当な数までしぼり込むことができなかった。そこで、これまで得られた知見に基き、5 秒分の行動状態を経験的に分類し、全部で 7 個のクラスターを見出した。

図 32 には、それら 7 個のクラスター (A~G) とそこに含まれる行動状態の代表例が示されている。それぞれのブロックの左肩に示されたアルファベットは、クラスターの記号である。一つの括弧が単位時間である 1 秒の行動状態を表わしている。括弧内の英小文字は行動項目の略号である。クラスターは、A から G の順に相互行動が激しくなるように定義された。以下に、図 32 に示された代表例に基づいて、各クラスターの定義を簡単に説明することにする。

クラスター A：相手との距離をおいた対他行動 (fi: fixing) を含む行動状態。i は individual で、他個体の存在を定義上必要としない単独行動を示す。

クラスター B：2 個体が接近した状態であって、双方ともに接触動作 (たとえば, nosing) を示しているか、あるいは一方が接触動作を示し

ているが、他方が単独行動をとっている行動状態。nh, nb, nt は、それぞれ nosing-head, nosing-back, nosing-tail を示す。

クラスターC：一方の個体が接触動作を示しているが、相手はじっとしている(fr: freezing)行動状態。sgh は social-grooming-head を示す。

クラスターD：相手の接触に対して回避する動作(ev: evading)が生じている行動状態。li は licking を示す。

クラスターE：相手の接触に対して拒否する動作(k: kicking)が生じている行動状態。cir は circling, swp は sideways-position, fo は following, re は retreat, nhl は nosing-hindleg を示す。また、+ 記号は、複数の行動型が同時に生じたことを示す。

クラスターF：一方の個体が激しい接触動作(ag: aggressive grooming)を示しているが相手は無動である行動状態。t は tail-rattling を示す。

クラスターG：一方の個体の激しい接触動作(aggressive grooming)に対して、逃避動作(retreat)や拒否動作(kicking)が生じている行動状態。ca は carrying, lp は lateral position, ch は chasing を示す。

各ペアの行動状態系列は、以上の定義に基づいて、クラスター系列に書き換えられ、その推移パターンが解析された。その際、同じクラスターが反復された場合には、それは一つのクラスターとしてまとめられた。すなわち、AAAはAと表現された。

闘争行動は、attack, lateral attack, および boxing の出現によって定義された。そして、闘争行動の生起潜時を計測したところ、それは5～818秒と広範囲にわたり、20分の観察時間中に闘争行動の出現

しなかったペアが，11 例中 2 例認められた。そのため，闘争前行動といっても，その状態系列は，ペアによって長さやパターンがまちまちであった。そこで，本実験では，闘争潜時に基づいて 11 組のペアを，闘争が起こらなかったもの，闘争が 1 分以上の潜時で起こったもの，および闘争が 1 分未満の潜時で起こったものの 3 群に分類し，闘争前行動の系列構造を解析した。

結 果

図 33 は，闘争潜時が 1 分未満のペア 5 組の闘争前行動のクラスター系列を示している。左肩の記号は，便宜的につけられた各ペアの ID である。系列の左側の数字は，時間を示しており，1 行に 1 分間の系列が記されている。図 33 に示されたペアは，すべて 1 分未満で闘争行動を示したので，その数字は，1 分目を表わす 1 になっており，系列は 1 行分しかない。プライムは，stretching がそのクラスターで示されたことを表わしている。

図 33 から，まずマウスの行動の初期成分である stretching が，闘争潜時 1 分未満のペアにおいては，ほとんど示されていないことが分かる。それは，長くても II4 の 20 秒程度であった。II2 や II5 においては，stretching はまったく示されなかった。また，出現するクラスターの順序も，II1 では，相手の接触を回避する D から始まって，C，B，A と戻って闘争行動が生じているし，II5 に至っては，何の前触れもなく，状態 A から唐突に闘争行動が生起した。そういう意味では，むしろ，II2 と II4 が示した系列はまだ分かりやすいであろう。それら

においては、DからFへ、またはAからFへと、相互行動が激しくなっていく様子がそれぞれ認められた。

図 34 は、闘争潜時が 1 分以上のペアのクラスター系列を示している。闘争潜時はそれぞれかなり異なるが、図 33 に示された闘争潜時が 1 分未満のペアの系列に比べると、比較的よく推移パターンが理解できるであろう。まず、初期成分である stretching についてみると、どのペアにおいても、1 分目の系列に出現しており、その持続時間は、闘争潜時 1 分未満のペアに比べると、かなり長いことが分かる。それらの中でも II6 は、2 分目の終わりまで stretching を示した。また、クラスターの並びについては、II7 を除くと、いずれのペアにおいても、クラスター A あるいはクラスター B から系列が始まっていることが分かる。そして、時間がたつにつれて、次第に E, F, G といった比較的激しい相互行動のクラスターの出現する割合が増加し、最終的には、すべてのペアにおいて、クラスター G を経て闘争行動が生じていた。

図 35 に示されているのは、20 分の観察時間の間には結局闘争行動を示さなかったペアのクラスター系列である。まず、これまでと同様に、初期成分の stretching について検討してみると、1 分目から 4 分目にかけて生じていることが分かる。一方、出現するクラスターは、せいぜい D までで、E 以降のクラスターは、II10 の 3 分目において、たった 1 度、E が出現しただけであった。また、クラスター D も出現したといっても、その数は非常に少なく、系列の大部分は、A, B, C の 3 種のクラスター間の推移によって占められていた。興味深いことに、II10 においては、最初の 1 分にクラスター D が多く出現し、その後はむしろほとんど示されなくなった。

考 察

実験 8 において、隔離個体の絡む社会的相互行動の異常が、隔離個体の持つ相矛盾する 2 つの行動傾向、すなわち、相手個体に対する非常に高い関心と、相手個体からの社会的探索に対する強い嫌悪から生じているらしいことが示唆された。本実験は、隔離個体のそうした行動傾向と闘争行動の出現との関係を検討するために、闘争前行動を解析することを目的として行われた。

図 36 は、クラスター系列の解析の結果に基づいて描かれた闘争前行動のモデルである。A から G までの英大文字は各クラスターを、ローマ数字は上位のカテゴリーを、矢印はそれらの間の推移をそれぞれ表わしている。また、プライムのついた英大文字は、stretching が生じた行動状態を含んでいることを示している。

闘争行動の生じなかったペア (N=2) の相互行動は、クラスター B', C', D' が最初の 3~4 分間に示された後は、そのほぼ全体をクラスター A, B, C が占めてしまった。クラスター D も生じたが、その数は非常に少なかった。また、E 以降のクラスターに至っては、II10 においてクラスター E がたった 1 度出現しただけであった。図 36 のモデル上で示すならば、闘争行動が観察されなかったペアの相互行動は、カテゴリー I で止まってしまい、カテゴリー II や III に進むことはなかった。つまり、闘争行動の出現しなかったペアにおいては、ほとんどの場合、社会的相互行動は、クラスター C、すなわち、一方の個体の社会的接触 (nosing や social grooming) に対して、相手個体が無動 (social rest や freezing) で応じるという段階で留まるようであった。また、II10 においては、クラスター D の生起頻度は、最初の 1 分でもっとも

高く、相互行動が進行するにつれて低下した。同様にクラスターEも、3分目に1度出現しただけで、後はまったく出現しなくなった。つまり、このことは、H10において、相手の社会的接触に対する反応が、回避（クラスターD）や拒否（クラスターE）から無動（クラスターC）に変化していったことを示唆している。

このような社会的相互行動の在り方は、離乳時からの長期にわたる隔離飼育によって攻撃的な個体だけでなく、臆病な個体もまた出現するという、Cairns (1972) や Krsiak & Borgesova (1973) の指摘を思い起こさせる。そのような臆病な個体は、驚愕反応や freezing 反応、あるいは誇張された逃避反応を示すという。もし、そうであれば、そうした個体が関係する社会的相互行動は、本実験におけるクラスターCあるいはDに留まるであろう。本実験における隔離飼育は、いわゆる長期隔離であり、闘争行動の出現しなかったペアの個体は、そうした臆病な個体であったのかもしれない。

一方、1分以上の潜時で闘争行動が生じたペア (N=5) では、最初の1~2分間にクラスターA' B' C' D' が示された後、A~C, A~E, A~Gのクラスター間を行きつ戻りつした。つまり、図36のモデル上で示すならば、相互行動の導入部においてカテゴリーIを示すが、そこに留まることなく、カテゴリーII, IIIへと進み、最後に闘争に至る。そして、カテゴリーIIおよびIIIを反復する回数が多いほど、闘争潜時は長くなる傾向が認められた。

隔離飼育による攻撃行動の増大の原因として、Cairns & Nakelski (1971) は、エスカレーション仮説を提唱した。つまり、隔離個体の反応性の増大が、社会的相互行動を攻撃行動までエスカレートさせるというのである。さらに、Cairns & Scholz (1973) は、隔離個体の相手に

なる集団個体の反応性を薬物によって操作し、相手個体の反応性が低い場合には、隔離個体の攻撃行動が生じにくいことを示した。本実験における闘争潜時 1 分以上のペアのクラスター系列の解析結果は、その仮説を支持した。実際のエスカレーション過程は、一定の系列を反復させながら、次第に激しい相互行動に変化していくという複雑なものであったが、闘争行動が出現しなかったペアの系列と比較してみると、闘争行動の出現には、クラスターDからEへの移行が決定的であるかもしれないことが示唆された。というのは、闘争行動が出現しなかったペアの相互行動は、せいぜいクラスターDで留まり、クラスターA, B, Cがその主体を成していたからである。クラスターDは、evading などによる相手の社会的接触の「回避」によって特徴づけられるのに対して、クラスターEは、kicking などによる、それへの「拒否」によって特徴づけられる。つまり、本実験の結果は、「回避」が生じている間は、エスカレーションは起きないが、「拒否」が生じた場合には、闘争行動までエスカレートする可能性が高くなるということを示唆した。

実験 8 において明らかにされたように、隔離個体は、他個体に対して非常に高い関心を示す反面、他個体からの社会的探索に対しては強い嫌悪を示す。おそらく、他個体への関心が高い隔離個体は、相手個体へのしつこい社会的探索を行うために、相手個体から「拒否」を受ける確率をも高めてしまうであろう。そして、もし、相手個体もまた隔離個体であれば、「拒否」が生じる確率は、さらに一層増大するであろう。このことは、隔離対隔離の組み合わせにおいて、闘争行動へのエスカレーションが最も起こりやすいという事実を説明すると考えられる。

しかしながら、闘争潜時が 1 分未満のペアにおいては、そうした系統だった闘争前行動がなかったにもかかわらず、闘争行動が生じた。そ

これらの系列においては、まずプライムのついたクラスター、すなわち、stretching を含むクラスターは、まったく生じないか、生じてても非常に短時間であった。そして、カテゴリーⅡ、Ⅲの反復はあっても、A、B、Cといったクラスターは生起しなかった。つまり、図 36 のモデル上で記述すれば、カテゴリー内で前に位置するクラスターの飛び越しが生じていた。これらのペアでは、わずかな反復回数とクラスターの省略（飛び越し）によって、闘争潜時は非常に短くなった。これらの闘争潜時の短いペアにおいては、1 分以上の闘争潜時を示したペアに認められるような、相互行動のエスカレーション過程が見出せなかった。したがって、これらのペアの闘争行動の出現を、エスカレーション仮説によって説明することは、非常に難しいように思われる。

本実験においては、隔離対隔離のペアのみを用いて、闘争前行動を解析した。闘争潜時によって、3 群に分けて解析したところ、闘争潜時 1 分以上のペアにおいては、Cairns らが提唱したエスカレーション仮説が当てはまるようであり、クラスターD、すなわち、相手の接触を回避する行動型が生起する状態から、クラスターE、すなわち、相手の接触を拒否する状態への移行が、闘争行動へと至るエスカレーション過程の鍵であることが示された。しかしながら、闘争潜時が 1 分未満のペアでは、そのような明確なエスカレーション過程は見出すことができず、闘争は唐突起きるようにさえ見えた。それらのペアにおける闘争行動の出現をエスカレーション仮説によって説明することは困難に思われた。また、11 ペア中 2 ペアは、闘争行動に至らず、それらのクラスター系列は、相手の接触に対して無動を示す状態に留まった。このような闘争前行動の多様性は、おそらく社会的相互行動に対する隔離飼育の影響が、これまで考えられてきたほど単純ではないことを示唆している。

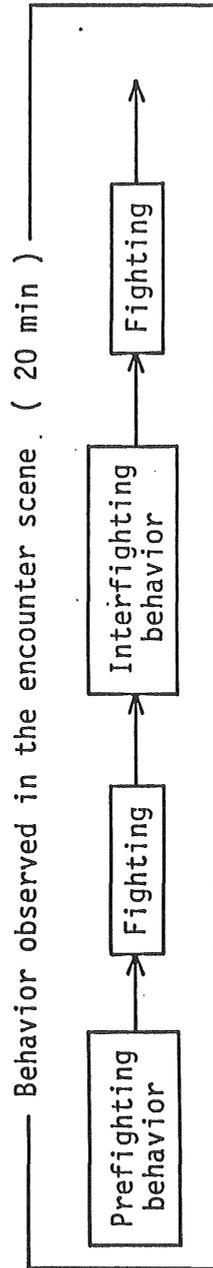


図 31 隔離対隔離における相互行動の進展

A	B	C
$\begin{pmatrix} i, & i \\ i, & i \\ i, & i \\ fi, & i \\ i, & i \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} nh, & nb \\ i, & nh \\ i, & nb \\ i, & nt \\ i, & nt \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} sgh, & fr \\ sgh, & fr \\ sgh, & fr \\ sgn, & fr \\ sgh, & fr \end{pmatrix}$
D	E	F
$\begin{pmatrix} li, & i \\ li, & i \\ li, & ev \\ ev, & li \\ fr, & li \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} cir+k, & cir \\ i, & i \\ swp+k, & nh+ev \\ swp+k, & nb+ev \\ fo, & re \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} lnp+nb+t, & fr \\ lnp+nb, & fr \\ lnp+ag+t, & fr \\ lnp+ag, & fr \\ lnp+ag+t, & fr \end{pmatrix}$
G		
$\begin{pmatrix} lnp+ag, & ca \\ lnp+ag+t, & fr \\ lnp+ag+t, & swp+k \\ lnp+nb, & swp+k \\ ch+nb, & re+k \end{pmatrix}$		

図 32 社会的相互行動のクラスター

III1

1 D D'C B A'A A''

II2

1 D E D B F

II4

1 A'B'D B E C F

II5

1 A

図 33 闘争潜時 1 分未満のペアの行動状態系列

II3

- 1 A'D'A'D'C'A A'D'C'
- 2 D C B A F G

II8

- 1 A'D'A'B B'B F C
- 2 F A B F G

II6

- 1 A'D'A'D'E'E
- 2 C'A'C E'A'E
- 3 C E A E B E
- 4 D E A D C
- 5 A F G E
- 6 A C A F G

II7

- 1 D'B'A'A D A'B'B A C
- 2 A C A D C A C A D
- 3 B A D C B E A B C
- 4 A B C A B
- 5 A C A B C B C A
- 6 C A B A C A
- 7 C B C B C
- 8 A D A C B A D B
- 9 A B E B C B A C
- 10 A D C B D F
- 11 G F C F C B C
- 12 D A D A D C
- 13 E C F G F G F
- 14 A F G

II9

- 1 B'D'D C B D
- 2 C B A C A C
- 3 A C B C E
- 4 E C E B C E B E
- 5 C B C
- 6 F C D F
- 7 G

図 34 闘争潜時 1 分以上のペアの行動状態系列

II10

- 1 D'C D B A D B A
- 2 C B' B A
- 3 C' A C A E A C A B D
- 4 C B C B C
- 5 A C A D
- 6 C A
- 7 C B A
- 8 B C
- 9 B C A C B A C
- 10 B A B A C A B
- 11 C B C A
- 12 C
- 13 B A C A C
- 14 B C B A C A
- 15 C A C A C B
- 16 A C A C A C A
- 17 B A B C
- 18 A B
- 19 A B
- 20 C

II11

- 1 B'C'C B
- 2 C A B A B'B
- 3 A B A D
- 4 C B C D B'
- 5 A C B A B
- 6 C B C B C B C B C
- 7 A C B A C A
- 8 B C B A C A C A
- 9 C B C A B C B
- 10 C A B C B A
- 11 B C B A B A B C A
- 12 B A C A C A
- 13 B A B
- 14 A B A B A
- 15 C B A C B C
- 16 B A B A
- 17 C A D
- 18 C B A C B C
- 19 A B
- 20 C B A

図 35 闘争が生じなかったのペアの行動状態系列

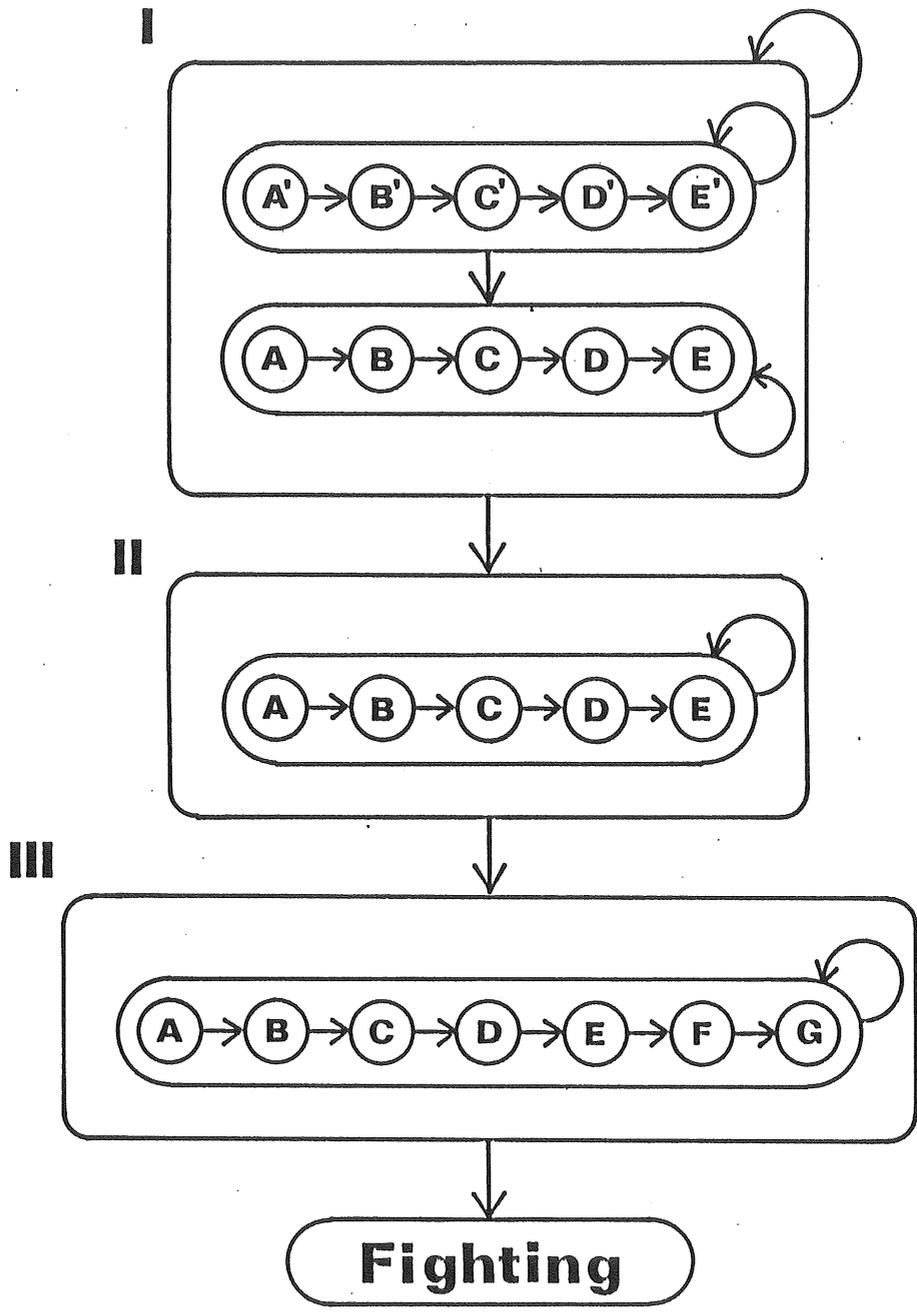


図 36 前闘争行動のモデル図

5. 全 体 的 考 察

第 3 章の 3 つの実験によって、行動状態概念が行動を構造的に記述する上で有用であることが明らかにされた。そこで、本章では、行動状態概念に基づいて、隔離飼育個体のオープンフィールド行動、社会的相互行動および闘争前行動を解析するために 3 つの実験が行われた。社会的相互行動を行動状態に基づいて解析するためには、相手個体の行動状態をも含むように、行動状態概念を拡大しなければならなかった。そこで、本章においては、行動状態概念が、社会的相互行動に従事する 2 個体の行動状態の対として、新たに定義し直された。

実験 7 においては、隔離個体の示すオープンフィールド行動が、行動状態に基づいて構造的に記述され、実験 1 において解析された隔離個体の単独行動や、実験 6 において見出された近交系の類型的なオープンフィールド行動の構造と比較された。集団個体のオープンフィールド行動の構造は、実験 6 の結果と非常によく一致し、stretching がオープンフィールド行動の初期成分であり、leaning あるいは rearing が後期成分であることが示された。おそらく、この行動の構造は、系統を越えてマウスという動物種に普遍的なオープンフィールド行動の構造であると考えられる。

一方、隔離個体のオープンフィールド行動の構造は、集団個体のそれと大きな構造的類似性を持っていたが、stretching が後々まで示されやすいことと、rearing が出現しにくいことの 2 点において異なっていた。これらは、第 2 章実験 1 の単独行動の解析において明らかにされた隔離個体の特徴とまったく一致し、新奇場面の物理化学的側面に対

する、隔離個体の行動の一般的特徴であるように思われる。

実験 8 においては、相手個体の行動をも含むように拡張された行動状態概念に基づいて、隔離個体の社会的相互行動が構造的に記述された。隔離個体の絡む社会的相互行動の系列構造は、実験 2 において示された対他行動の構造と同様に、集団対集団の構造を基本的に持ちながらも、その基本的な構造に生じる部分的な変化と新たな構造の出現とによって、集団対集団の構造とは区別された。隔離対隔離の相互行動の構造における fixing を含む行動状態によって形成される部分構造の存在は、第 2 章実験 2 において示唆された隔離個体の接近-回避コンフリクトをより明確に示した。

さらに、実験 8 において、隔離対隔離および集団対隔離の構造から推測された興味深い事実は、集団個体に比べて、隔離個体は、他個体に対して極めて高い関心を示すということであった。しかしながら、その一方で、隔離個体は、他個体の社会的探索に対して、evading による回避と kicking による拒否という形での強い嫌悪反応をも示した。おそらく、この 2 つの相矛盾する行動傾向が、隔離個体が絡む社会的相互行動を、集団対集団の相互行動とは、かなり異なるものにしてしていると推測された。

実験 9 では、実験 8 において明らかにされた、隔離個体の相矛盾する行動傾向と攻撃行動との結びつきを探るために、闘争行動が起こるまでの一連の行動としての闘争前行動が、行動状態に基づいて解析された。Cairns & Nakelski (1971) は、隔離個体の反応性の増大が、社会的相互行動を闘争行動までエスカレートさせるという仮説を提唱したが、実験 9 の結果は、大筋において、そのエスカレーション仮説を支持した。闘争行動を 1 分以上の潜時で示したペアのクラスター系列は、部分系

列を反復させながら、次第に激しい相互行動へとエスカレートした。そこで、これらのペアの相互行動系列を、闘争行動が出現しなかったペアの行動系列と比較すると、闘争行動へのエスカレーションが起きるどうかは、クラスターDからEへの移行が生じるどうかによって決まることが示唆された。クラスターDは、相手の社会的接触の「回避」によって、クラスターEは、相手の社会的接触に対する「拒否」によって特徴づけられるものであった。つまり、このことは、回避ではエスカレーションは起きないが、拒否では攻撃行動までエスカレートする可能性が生じることを意味している。

しかしながら、闘争潜時が1分未満のペアにおいては、そのような明確な闘争前行動のエスカレーション過程は見出すことができなかった。したがって、それらのペアでは、闘争行動の発現をエスカレーション仮説によって説明することは難しい。また、同じ隔離対隔離でありながら、闘争行動の出現しなかったペアが、11例中2例認められたことは、長期隔離によって、攻撃的な個体だけでなく、臆病な個体もまた生じるという Cairns (1972) や Krsiak & Borgesova (1973) の指摘を裏付けた。これらの隔離対隔離の闘争前行動の多様性は、社会的相互行動に対する隔離飼育の影響が、今まで考えられてきた以上に複雑である可能性を示唆している。

本章において明らかにされた以上の知見は、行動状態に基づく行動の構造的記述が、個体行動のみならず、社会的相互行動の解析においても十分有用であることを示した。この方法論によって、少数の行動型に基づく素朴な頻度分析によっては決してとらえることのできない隔離個体の行動的特徴を明らかにすることができた。

第 5 章

結 語

1. 隔離飼育研究の問題点と

行動の構造的記述

心理学におけるマウスの隔離飼育研究は、初期経験研究を背景にして始まり、そこでもっとも注目された隔離飼育の影響は、攻撃性の増大であった。マウスにおいて自発的な攻撃行動を観察することは難しいが、隔離飼育を行えば、攻撃行動を容易に引き起こすことができる。これは「隔離飼育誘発性攻撃」として、向精神薬開発のためのスクリーニング系としても盛んに利用されている。しかしながら、このような攻撃行動の増大は、マウスの行動に対する隔離飼育の影響のもっとも顕著な側面ではあるが、すべてではない。なぜなら、隔離飼育の影響は、マウスの行動の全側面に及んでいることが見出されているからである。

マウスの隔離飼育研究の問題点は、それらの多様な実験研究間にまったく相互の関係がないということにある。個体の機能的側面を研究しているという意味において、実験研究間に相互関係があると通常は信じられているが、それは、概念レベルでの相互関係にすぎず、実際に観察され測定されている現象そのものが相互に関係を持っているわけではない。しかも、概念レベルにおける機能的な相互関係にしても、いわば常識の枠内で暗黙裡に個体の機能的側面の一つとして理解されているだけなのである。

本研究においては、そのような概念のレベルでの相互関係を求めるのではなく、実際に観察され測定される現象のレベルにおいて、個々の実験研究間に相互関係を作り上げようとした。つまり、現象の記述の仕方に検討を加え、隔離個体の行動を総合的かつ統一的に記述しようとした

のである。

行動を統一的に記述するためには、「ある時点で個体が行っていること」を記録することが、もっとも普遍的な記述様式である。その様式では、個体が行うこと（行動型）のリスト（行動目録）を作成し、それに基づいて行動が記述される。そのリストは、行動現象を記述するための一種の座標の役割を果たす。行動には、行動型の時間軸上の連なりであるから、自ずと行動には行動型間の時間軸上での相互関連に基づく構造が存在する。それに加えて、行動には、行動が我々の認識の産物であるがゆえに、行動型間の包含関係に基づく入れ子型の構造、あるいは階層構造が存在する。本研究においては、それらの行動の秩序に基づいた解析を行うために「系列構造」という概念が導入された。系列構造とは、「行動系列に見出される秩序の総体」として包括的に定義された。この系列構造という概念によって、複数の実験場面間において行動全体を直接比較することができるようになるはずであった。本研究では、このような行動の記述様式を、「行動の構造的記述」と称した。

行動の構造的記述を実行する、すなわち、系列構造を見出すためには具体的な解析法が必要であった。そのような解析法は、「系列分析」と呼ばれ、エソロジーの分野において応用されてきた。本研究では、そこから2種類の手法を借用した。第1は、推移分析であり、第2は、クラスター分析であった。この選択は、系列構造の持つ2種類の秩序を的確に把握するためになされた。

本研究の目的は、隔離個体が様々な実験場面で示す行動を構造的に記述することによって、マウスの行動に対する隔離飼育の影響を統一的に理解することにあった。つまり、系列構造という観点から、隔離個体の行動を集団個体の行動と比較することによって、隔離個体の行動が、ど

のような特徴を持つのかを全体的かつ統一的にとらえることが、本研究の狙いであった。

本研究における解析の中心は、社会的エンカウンター場面における社会的相互行動であったが、まず最初に問題となったのは、エンカウンター場面の他個体以外の要素、すなわち、実験装置の物理化学的側面と隔離飼育との相互作用であった。そこで、実験 1 においては、他個体を除いたエンカウンター場面における単独行動が構造的に記述された。そして、実験 2 において、実験 1 の結果に基づいて、エンカウンター場面における対他行動が構造的に記述され、エンカウンター場面における個体行動の統合的理解が試みられた。

しかしながら、個体行動に基づくアプローチには限界があった。というのは、本研究の主たる目的である社会的相互行動の解析を行うためには、他個体の行動を同時に考察する必要があったからである。そこで、行動状態という概念が導入されることになった。その概念によって、行動の構造的記述を、さらに発展させることができた。

2. 隔離個体の単独行動と対他行動の 解析とその統合

実験 1 においては、社会的エンカウンター場面から他個体を除き、その物理化学的要素だけを残した場面において生じる単独行動が構造的に記述された。クラスター分析の結果、新奇場面に対する単独行動の初期成分として stretching という行動型が見出された。この行動型は、Grant & Mackintosh (1963) や van der Poel (1967, 1979) によって "stretched attention" として記述されていたものである。クラスター間の推移分析の結果、隔離個体では、この stretching が消えにくいことが分かった。

一方、クラスター内推移構造を隔離個体と集団個体の間で比較すると、rearing や face-washing 周辺の部分構造に差異が認められたものの、その全体は、ほとんど変化していなかった。特に、exploration, locomotion, leaning, digging, gnawing によって形成される部分構造は、隔離個体と集団個体に共通であり、隔離飼育によって影響を受けない単独行動の基本的成分の存在を示唆した。

実験 2 では、実験 1 で検討した実験場面に他個体が導入され、社会的エンカウンター場面における対他行動が構造的に記述された。実験 1 の単独行動とは異なり、対他行動に関しては、隔離個体と集団個体の間には大きな差異があることを示された。その差異は、基本的には、集団対集団の集団個体の構造に新たな構造が付加されることで生じた。その意味では、集団対集団の集団個体の構造は、マウスにおいて基本的な対他行動の構造であるとみなすことができた。

隔離個体の構造において付加された、もっとも顕著な部分構造は、攻撃行動のそれであった。この事実は、隔離個体と集団個体の違いが、攻撃行動の増大と平行であることを示した。しかしながら、隔離個体の行動は、攻撃行動研究がこれまで示してきたものよりも、ずっと複雑であった。隔離個体は、攻撃行動を示している状況において、同時に接近-回避コンフリクト状態に陥っていた。この知見は、素朴な頻度分析によっては、決して得ることのできないものであった。

また、同じ隔離個体でも、集団個体とペアにされた場合と、隔離個体とペアにされた場合とでは、その系列構造が異なっており、相手個体の性質が大きな影響を及ぼすことが明らかになった。特に、単独行動のクラスターの内部構造の解析は、隔離個体ペアの個体は、どちらも相手の近くで単独行動をとることができず、相手の存在によって自分の行動が強く規制されていることを示した。それに対して、集団個体同士のペアでは、相手個体の影響をほとんど受けていなかった。

さらに、単独行動クラスターの内部構造の解析により、実験 1 において隔離個体と集団個体に共通に認められた構造の中で、*exploration*, *leaning*, および *locomotion* によって形成される部分構造は、実験 2 のいずれの条件においても認められた。このことは、その部分構造が、マウスという動物種にとって、非常に基本的な行動の構造であることを示唆した。

実験 3 では、*exploration*, *leaning*, *locomotion* によって構成される基本構造が、C57BL および DBA のオープンフィールド行動においても認められた。この結果は、実験場面や系統の違いを越えて、その構造が保存されていることを示しており、*exploration*, *leaning*, *locomotion* によって構成される部分構造が、マウスという動物種にとって極

めて基本的な行動要素であり、遺伝的に強固に規定されていることを改めて強く示唆した。

このように、行動の構造的記述は、「探索」や「情動性」が関係する実験場面において示される単独行動と、「社会性」や「攻撃性」が関係する実験場面において示される対他行動とを実際に観察される現象のレベルで比較可能にした。その結果、マウスという動物種にとって極めて基本的な行動の構造の存在を示すことができた。これは、行動の構造的記述が目指した当初の目的の一つを十分満たすものであった。

さらに、行動の構造的記述という方法論によって、そのようなマウスの行動の全体的かつ普遍的な特徴を背景として、隔離個体の行動的特徴を描き出すことが可能になった。つまり、隔離個体の行動の変化しうる部分と不変の部分とを、マウスという動物種の行動の構造の中で記述することができるようになったのである。隔離個体の単独行動は、新奇場面における行動の初期成分である *stretching* が消えにくいということ、および *rearing* が示されにくいということの2点において、集団個体のそれと異なっていた。対他行動においては、隔離個体と集団個体との違いは、いっそう強調された。隔離個体の構造には攻撃行動を示す部分構造が付加され、集団個体と共通の構成要素によって形成される系列構造ですら、隔離個体に生じた相手個体への接近一回避コンフリクト状態を反映して変化した。また、単独行動成分ですら隔離個体では変容した。それにもかかわらず、その一方で、マウスという動物種にとって基本的な行動の構造、すなわち、*exploration*, *locomotion*, *leaning* の三者によって形成される部分構造については、集団個体と同じで不変であった。このような全体的かつ統一的な見方は、行動の構造的記述というアプローチによってのみ可能になったといえる。

3. 行動状態概念の導入と

それに基づく解析

「行動状態 (behavior state)」とは、単位時間内にある行動型が生起すれば 1，生起しなければ 0 と符号化したリストである。つまり、行動状態とは、形式的には行動型の出現の有無を表現した 1-0 ベクトルである。したがって、行動状態は、出現しうる行動型の組み合わせによって定義された。

行動状態を導入することによって生じる利点には、次のような 3 つが考えられた。第 1 は、行動状態を定義する単位時間を長めにとってやれば、より長いタイムスパンの行動系列の秩序を扱うことが可能になるであろうということ、第 2 は、単位時間内に生起した行動型の種類のみを記録すればよいということから、複数の個体が絡む社会的相互行動などを除けば、ビデオなどの補助手段は特に必要ではなくなり、記録に要する労力も少なくて済むようになるであろうということ、第 3 は、他の行動型と同時に生起する行動型を特別扱いする必要がまったくなくなるであろうということであった。

このように、行動の構造的記述に行動状態概念を導入することによって、いくつかの利点が生じることが予想された。そこで、隔離個体の行動への適用に先立ち、シャトル箱、直線走路、オープンフィールドという 3 種類の代表的な実験場面における個体行動の解析を行動状態概念に基づいて行い、行動状態概念の有用性が検討された。

実験 4 では、シャトル箱における行動が行動状態に基づいて記述され、系列構造という観点から解析された。行動状態の導入によって、行

動記録は、リアルタイムで可能になった。解析の結果、シャトル箱における能動的回避訓練によって生じる行動の構造的変化を、シャトル箱という、マウスにとっては危険に満ちた未知の場面に対する適応の過程としてとらえることに成功した。電撃からの回避反応の習得は、その適応過程の一部であり、それは、マウスの日常の行動の構造の中に回避反応それ自体が組み込まれていく過程であった。

実験 5 では、直線走路における行動が、行動状態に基づいて解析された。行動の記録は、実験 5 においても、実験 4 同様リアルタイムで可能であった。この実験では、行動状態のクラスタリングが、各行動状態に含まれる行動型を手がかりとして行われ、直線走路における行動全体を統一的に把握することができた。ここでは、実験 1 において明らかにされたものと類似の構造が見出され、Timberlake (1983) が示唆する「欲求性構造」によって結果が解釈された。

実験 6 では、オープンフィールドにおける行動が解析され、その構造が 4 種類の近交系間で比較された。実験 4, 5 と同様に、行動記録は、リアルタイムで十分可能であった。近交系マウスのオープンフィールド行動の構造は、いくつかの行動状態から形成される部分構造によって特徴づけられた。オープンフィールド行動においても、stretching がその初期成分であり、rearing が後期成分であることが明らかになった。また、この実験においては、行動状態の特性を利用した主成分分析が行われた。これは、従来の推移分析によっては不可能であった構造変化の表現を可能にした。ここでは、10 分間におよぶ行動の構造変化が、平面上の点の移動として視覚化された。このような比較的長いタイムスパンの変化を連続的に提示することは、推移分析では不可能であった。行動状態という概念を導入した第 1 の目的は、対系列への分解に基づ

く推移分析によっては扱えないような、より長いタイムスパンの行動系列の秩序を扱えるようにすることにあつた。その点で、この主成分分析による解析法は、行動状態が持っている特性を巧みに利用し、行動状態導入の第 1 の目的を達成しており、今後、行動状態による解析の中心になる可能性がある。

隔離個体の行動への適用に先立って行動状態概念の有用性を検討するため、シャトル箱、直線走路、およびオープンフィールドという 3 種類の代表的な実験場面を用いて、そこで示される行動全体が行動状態に基づいて記述された。その結果、それらの実験場面において従来示されてきたものとはまったく異質の新しい知見を得ることができた。行動状態概念に基づく解析は明らかに十分有用であつた。

4. 隔離個体の行動の 構造的特徴

シャトル箱、直線走路、およびオープンフィールドの3種の代表的な実験場面を用いて、行動状態概念の有用性が検討された結果、行動状態概念は、行動の構造的記述を行うにあたり、十分有用であることが確認された。そこで、隔離個体のオープンフィールド行動、社会的相互行動および闘争前行動が行動状態概念に基づいて解析された。

実験7では、隔離個体の示すオープンフィールド行動が、行動状態に基づいて構造的に記述され、実験1において解析された隔離個体の単独行動や、実験6において見出された近交系のオープンフィールド行動の構造と比較された。集団個体のオープンフィールド行動の構造的特徴は、実験6の結果と非常によく一致した。すなわち、stretchingがオープンフィールド行動の初期成分であり、leaningあるいはrearingが後期成分であった。おそらく、これらの構造的特徴は、系統を越えてマウスという動物種に普遍的なオープンフィールド行動の構造であると考えられた。それに対して、隔離個体のオープンフィールド行動の構造は、集団個体のそれとの間で構造的類似性をかなり持ってはいたが、stretchingが消失しにくいこと、およびrearingが出現しにくいことの2点において異なっていた。これらの構造的特徴は、実験1の単独行動の解析において明らかにされた隔離個体のそれと一致し、新奇場面における隔離個体の単独行動一般に認められる構造的特徴であるように思われた。

実験8では、隔離個体の絡む社会的相互行動が、行動状態概念に基

づいて解析された。隔離対隔離において認められた fixing を含む行動状態によって形成された大きな部分構造内の推移パターンは、実験 2 において示唆された隔離個体の他個体に対する接近一回避コンフリクト状態の出現をより明確に示した。また、隔離対隔離および集団対隔離の構造の解析は、隔離個体が他個体に対して非常に高い関心を示すと同時に、他個体による社会的探索に対して強い嫌悪を示すことを明らかにした。この相矛盾する行動傾向が、隔離個体の絡む社会的相互行動を、集団対集団において示されるそれとは極めて異なったものにしてしていると推測された。

実験 9 では、他個体に対する非常に高い関心と他個体の社会的探索に対する強い嫌悪という、隔離個体の相矛盾する行動傾向と攻撃行動の結びつきを検討する目的で、隔離個体の闘争前行動の解析が行なわれた。闘争前行動とは、最初の闘争行動が出現するまでの一連の社会的相互行動を指した。解析の結果、1 分以上の比較的長い時間の闘争前行動を示したペアでは、闘争前行動に一定の過程があり、相手の社会的接触に対して、それを回避するかあるいは拒否するかが、社会的相互行動が闘争行動にまでエスカレートするかどうかを左右する重要なキーポイントであることが示唆された。しかしながら、1 分未満の短い闘争前行動を示したペアでは、そのようなエスカレーションの過程は明確には認められず、社会的相互行動に対する隔離飼育の影響は、これまで考えられてきた以上に複雑である可能性が示唆された。

5. 今後の問題

本研究においては、社会的エンカウンター場面を中心にして隔離個体の行動全体が構造的に記述され、集団個体と比較された。行動の構造的記述という全体論的アプローチによって、隔離個体の行動の全体像をかなりよく描き出すことができた。それは、隔離飼育の影響を、たとえば探索や攻撃といった個体の機能的側面ごとに細分化して検討してきた従来の研究によってはとらえきれなかったものである。行動の全体像は、いわば空中に浮かぶ真っ白な多面体であり、様々な心的あるいは機能的概念によって整合的な色づけがなされることを待っているようなものである。このような研究の在り方は、従来の実験研究がとってきたアプローチとはまったく逆である。なぜなら、従来のアプローチでは、実験は、探索なり攻撃が、これこれの具体的手続きによって測定可能である、という地点から出発するからである。つまり、そこでは最初から行動の色づけが行われているのであり、探索の実験が攻撃の実験に変わることはありえない。それに対して、行動の構造的記述によって明らかにされた隔離個体の行動の全体像は、ある部分構造については探索という側面からの解釈を受け入れ、他の部分構造については攻撃という側面からの解釈を受け入れるのである。

このような構造の解釈の問題に本格的に取り組むには、まだ時期尚早である。本研究においても、「他個体に対する接近-回避コンフリクト状態」や「他個体に対する高い関心」といった心的概念によって構造の解釈を若干試みたが、それらはほんの手始めにすぎない。おそらくこの構造の解釈の作業は、その定式化も含めて、最後の難題として残るであ

ろう。それよりも、今は、よりいっそう広範でかつ明瞭な隔離個体の行動の構造を得ることの方が先決であり、それが達成されて初めて、構造の解釈の問題に進むことができるようになる。現在、行動の構造的記述を行う上で、以下のようないくつかの問題が将来の課題として残されている。

第 1 に、系列分析という解析法それ自体がまだ完成されていないということがある。系列分析は、序論において述べたように、多様な手法の総称であり、いまだに標準的な手法というものはない。t-検定や分散分析のような統計検定の標準化の水準までは達しなくとも、ある程度標準的な手法が早急に確立されることが望ましい。なぜなら、解析法が異なると結果もまた一変するのでは混乱を招くばかりであるからである。しかも、その解析法は、系列分析の諸手法について指摘されてきた難点を克服している必要があるだろう。本研究でも実験 6 において主成分分析の応用を試みたが、素朴な推移分析だけでは不十分であることははっきりしている。実験 9 においては経験的に行うことしかできなかったが、時間軸に沿ったクラスタリングと記号列のパターン抽出に基づいた解析法の開発が必要であるように思われる。

第 2 に、解析法と関連した重要な問題として、結果の表示をあげることができる。今のところ、グラフ理論などの助けを借りて構造を純数学的に定式化しようとする試みはなく、部分構造の同定や解釈には行動流れ図などの図式が用いられている。そのため、一目で全体のパターンが分かるような分かりやすい図式を描く必要がある。特に、本研究の実験 8, 9 において扱った社会的相互行動などは、相手個体の行動と自分の行動が交絡してしまうため、その全体像を 1 枚の平面で表すことは実際、原理的に困難である。実験 8, 9 における行動状態に基づく表示

は、相互作用している個体の区別と相互作用それ自体の解析を最初から諦めたからこそ、1枚の平面上の行動流れ図で表示することができたのである。この表示の問題を解決するためには、コンピュータグラフィックを応用した対話型の解析システムの構築が有望であるように思われる。そのシステムはまた、文法による解析のシミュレーション実験にも応用できるであろう。

第3に、解析法以前の問題として、用いられる実験場面の種類を指摘できる。本研究で扱われた隔離個体が関係する実験場面は、他個体を除いたエンカウンター場面（実験1）、社会的エンカウンター場面（実験2）、オープンフィールド（実験7）の3種類しかなかった。社会的エンカウンター場面では、隔離対隔離と集団対隔離の2種類の組み合わせがあったことを考慮しても、わずか4種類であった。隔離個体の行動のより一般的な構造を見出すためには、さらに観察のための実験場面を増やす必要があるだろう。たとえば、実験4、5において近交系マウスの行動が解析されたシャトル箱や直線走路といった実験場面は、試みる価値があるであろう。

第4に、隔離飼育の条件を増やし、いっそう一般的な隔離個体の行動の構造を示す必要がある。本研究では、隔離飼育の開始時期は離乳直後、隔離期間は6-7週間と一定であり、隔離飼育の基本的な変数がまったく検討されなかった。これは、解析の手間を考えると致し方のないことでもあったが、そのような基本的変数の検討は、隔離個体の行動の構造的特徴を理解する上でも重要である。たとえば、離乳直後からの長期の隔離飼育と成体になってからの比較的短期の隔離飼育との間の違いを、行動の系列構造という観点から検討することは非常に興味深い。

要 約

推移分析とクラスター分析により、社会的エンカウンター場面における隔離個体の単独行動と対他行動が解析され、集団個体と比較された。単独行動に関しては、新奇場面での行動の初期成分である stretching が、隔離個体において消失し難いことが認められた。また、後期成分である rearing の周辺構造にも、隔離個体で変化が認められた。しかし、系列構造の実験場面間の比較によって示唆された sniffing, locomotion, leaning によって形成されるマウスの行動の基本構造は、隔離個体にも共通して認められた。対他行動に関しては、隔離個体が、他個体に対して接近一回避コンフリクトの状態にあること、他個体を影響を受けずに単独行動がとれないことなど、攻撃行動にのみ着目してきた従来の研究によってはとらえられなかった隔離個体の行動の構造的特徴が示された。さらに、シャトル箱、直線走路、およびオープンフィールドの3種の代表的な実験場面において示された行動の解析を通して、その有効性が確認された行動状態概念に基づき、隔離個体のオープンフィールド行動、社会的相互行動、および闘争前行動が構造的に記述された。単独行動に認められた隔離個体の構造的特徴は、オープンフィールド行動においても認められた。隔離個体では、初期成分である stretching が消えにくく、後期成分である rearing を示す傾向が弱かった。社会的相互行動の解析結果は、隔離個体が、集団個体と異なり、他個体に対して非常に強い関心を示すにもかかわらず、他個体の社会的接触に対しては回避や拒否により応じることを示し、この矛盾する行動傾向が、隔離個体の関係する相互行動を異常なものへと発展させることをうかがわせた。隔離個体の闘争前行動の解析は、相互行動が闘争行動までエスカレートしていく一定の過程があることを示し、その過程の進展に、他個体の社会的接触に対する拒否が重要な役割を果たしていることを示唆した。

文 献

- Altmann, J. 1974 Observational study of behavior: Sampling methods. Behaviour, 49, 227-267.
- Altmann, S.A. 1965 Sociobiology of rhesus monkeys. II: Stochastics of social communication. Journal of Theoretical Biology, 8, 490-522.
- Andersson, M. 1974 Temporal graphical analysis of behaviour sequences. Behaviour, 51, 38-48.
- Bakeman, R., & Gottman, J. 1986 Observing Interaction: An Introduction to Sequential Analysis. Cambridge: Cambridge University Press.
- Banerjee, U. 1971 An inquiry into the genesis of aggression in mice induced by isolation. Behaviour, 40, 86-99.
- Banks, E.M. 1962 A time and motion study of prefighting behavior in mice. The Journal of Genetic Psychology, 101, 165-183.
- Bauer, F.J. 1956 Genetic and experimental factors affecting social reactions in male mice. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 49, 359-364.
- Bell, R., & Hepper, P.G. 1987 Catecholamines and aggression in animals. Behavioural Brain Research, 23, 1-21.
- Bermond, B. 1982 Effects of androgen treatment of full-grown puberally castrated rats upon male sexual behavior, intermale aggressive behavior and the sequential patterning of aggressive interactions. Behaviour, 80, 143-173.
- Bindra, D., & Spinner, N. 1958 Response to different degrees

- of novelty: The incidence of various activities. Journal of Experimental Analysis and Behavior, 1, 341-350.
- Brain, P.F. 1975 What does individual housing mean to a mouse? Life Sciences, 16, 187-200.
- Brain, P.F., Benton, D., & Bolton, J.C. 1978 Comparison of agonistic behavior in individually-housed male mice with those cohabiting with female. Aggressive Behavior, 4, 201-206.
- Brain, P.F., Smoothy, R., & Benton, D. 1985 An ethological analysis of the effects of tiftludom on social encounters in male albino mice. Pharmacology Biochemistry and Behavior, 23, 979-985.
- Bodnar, F.A., & van Baren-Kets, E. 1974 Sequentiele analyse van gedragsobservaties bij jonge kinderen. Nederlands Tijdschrift voor Psychologie, 29, 27-66.
- Bunnell, B.N., & Sodetz, F.J.Jr., & Shalloway, D.I. 1970 Amygdaloid lesions and social behavior in the golden hamster. Physiology and Behavior, 5, 153-161.
- Cairns, R.B. 1972 Fighting and punishment from a developmental perspective. In: Cole, J.A., & Jensen, D.D. (Eds.), Nebraska Symposium on Motivation. Lincoln: University of Nebraska Press. Pp.59-124.
- Cairns, R.B. (Ed.) 1979 The Analysis of Social Interaction: Methods, Issues, and Illustration. Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Associates.

- Cairns, R.B., & Nakelski, J.S. 1970 On fighting in mice: Situational determinants of intragroup dyadic stimulation. Psychonomic Science, 18, 16-17.
- Cairns, R.B., & Nakelski, J.S. 1971 On fighting in mice: Ontogenetic and experiential determinants. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 74, 354-364.
- Cairns, R.B., & Scholz, S.D. 1973 Fighting in mice: Dyadic escalation and what is learned. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 85, 540-550.
- Cane, V.R. 1978 On fitting low-order Markov chains to behaviour sequences. Animal Behaviour, 26, 332-338.
- Charpentier, J. 1969 Analysis and measurement of aggressive behaviour in mice. In: Garatini, S., & Sigg, E.B. (Eds.), Aggressive Behaviour. Amsterdam: Excerpta Medica Foundation. Pp.86-100.
- Chomsky, N. 1957 Syntactic Structure. The Hague: Mouton.
- Clarke, D.D. 1983 Language and Action: A Structural Model of Behaviour. Oxford: Pergamon Press.
- Clarke, D.D., & Crossland, J. 1985 Action Systems: An Introduction to the Analysis of Complex Behaviour. London: Methuen.
- Colgan, P.W. (Ed.) 1978 Quantitative Ethology. New York: Wiley.
- Coulon, J. 1971 Influence de l'isolement social sur le comportement du cobaye. Behaviour, 38, 93-120.

- Crawley, J.N., Schleidt, W.M., & Contrera, J.F. 1975
Does social environment decrease propensity to fight in male mice? Behavioral Biology, 15, 73-83.
- Dawkins, R. 1976 Hierarchical organisation: A candidate principle for ethology. In: Bateson, P.P.G., & Hinde, R.A. (Eds.), Growing Points in Ethology. Cambridge: Cambridge University Press. Pp.7-54.
- Dawkins, R., & Dawkins, M. 1976 Hierarchical organization and postural facilitation: Rules for grooming in flies. Animal Behaviour, 24, 739-755.
- Delius, J.D. 1969 A stochastic analysis of the maintenance behaviour of skylark. Behaviour, 33, 137-178.
- Dillon, W.R., Madden, T.J., & Kumar, A. 1983 Analyzing sequential categorical data on dynamic interaction: A latent structure approach. Psychological Bulletin, 94, 564-583.
- Dingle, H. 1969 A statistical and information analysis of aggressive communication in the mantis shrimp Gonodactylus bredini Manning. Animal Behaviour, 17, 561-575.
- Dixon, A.K. 1982 Ethopharmacology; a new way to analyse drug effects on behaviour. Triangle, 21, 95-105.
- Douglas, J.M., & Tweed, R.L. 1979 Analysing the patterning of a sequence of discrete behavioural events. Animal Behaviour, 27, 1236-1252.
- Einon, D.F., Humphreys, A.P., Chivers, S.M., Field, S., & Naylor, V. 1981 Isolation has permanent effects upon the

- behavior of the rat, but not the mouse, gerbil, or guinea pig. Developmental Psychobiology, 14, 343-355.
- Essman, W.B. 1966 The development of activity differences in isolated and aggregated mice. Animal Behaviour, 14, 406-409.
- Essman, W.B. 1968 Differences in locomotor activity and brain-serotonin metabolism in differentially housed mice. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 66, 244-246.
- Essman, W.B. 1970 Some neurochemical correlates of altered memory consolidation. Transaction of the New York Academy of Sciences, 32, 948-973.
- Essman, W.B. 1971 Drug effects and learning and memory processes. Advances in Pharmacology and Chemotherapy, 9, 241-330.
- Fagen, R.M., & Mankovich, N.J. 1980 Two-act transition, partitioned contingency tables, and the 'significant cells' problem. Animal Behaviour, 28, 1017-1023.
- 藤田 統 (編) 1977 初期経験と初期行動. 誠信書房.
- Golani, I. 1973 Non-metric analysis of behavioural interaction sequences in captive jackals (Canis aureus L.). Behaviour, 44, 89-112.
- Goldsmith, J.F., Brain, P.F., & Benton, D. 1976 Effects of age at differential housing and the duration of individual housing/grouping on intermale fighting behavior and adrenocortical activity in T0 strain mice. Aggressive Behavior, 2, 307-323.

- Gottman, J.M., & Notarius, C. 1978 Sequential analysis of observational data using Markov chains. In: Kratochwill, T.R. (Ed.), Single Subject Research. New York: Academic Press. Pp.237-285.
- Gottman, J.M., Markman, H., & Notarius, C. 1977 The topography of marital conflict: A sequential analysis of verbal and nonverbal behavior. Journal of Marriage and Family, 39, 461-477.
- Grant, E.C. 1963 An analysis of the social behaviour of the male laboratory rat. Behaviour, 21, 260-281.
- Grant, E.C., & Mackintosh, J.H. 1963 A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. Behaviour, 21, 246-259.
- Gray, J.A. 1965 A time-sampling study of the components of general activity in selected strains of rats. Canadian Journal of Psychology, 19, 74-82.
- Guttman, R., Lieblich, I., & Naftali, G. 1969 Variation in activity scores and sequences in two inbred mouse strains, their hybrids, and backcrosses. Animal Behaviour, 17, 374-385.
- Haberman, S.J. 1973 The analysis of residuals in cross-classified tables. Biometrics, 29, 205-220.
- Halliday, T.R. 1975 An observational and experimental study of sexual behaviour in the smooth newt, Triturus vulgaris (Amphibia: Salamandridae). Animal Behaviour, 23, 291-322.

- Hann, D.A., & Roberts, A.E. 1984 Free operant avoidance behavior in hooded rats: IRTs and response chains. Animal Learning and Behavior, 12, 175-183.
- 林知己夫 1974 数量化の方法. 東洋経済新報社.
- Hazlett, B.A. (Ed.) 1977 Quantitative Methods in the Study of Animal Behavior. New York: Academic Press.
- Hazlett, B.A., & Bossert, W.H. 1965 A statistical analysis of the aggressive communications systems of some hermit crabs. Animal Behaviour, 13, 357-373.
- Heilingenberg, W. 1973 Random processes describing the occurrence of behavioural patterns in a cichlid fish. Animal Behaviour, 21, 169-182.
- Hilton, G. 1971 An algorithm for detecting differences between transition probability matrices. Applied Statistics, 20, 80-85.
- Hinde, R.A. 1982 Ethology. New York: Oxford University Press.
- Hinde, R.A., & Stevenson, J.G. 1969 Sequences of behaviour. In: Lehrman, D.S., Hinde, R.A., & Shaw, E. (Eds.), Advances in the Study of Behavior, Vol.2. New York: Academic Press. Pp.267-296.
- 平井 久・津田 彰 1978 回避行動に関する最近の諸問題と諸学説. 上智大学心理学年報, 2, 31-55.
- 平野 誠 1981 環境と情動. 内村英幸(編), 情動と脳. 金剛出版. Pp.198-231.
- Hopcroft, J.E., & Ullman, J.D. 1979 Introduction to Automata

- Theory, Language and Computation. Reading, Mass.: Addison-Wesley.
- Hutt, S.J., & Hutt, C. 1970 Direct Observation and Measurement of Behavior. Springfield, Ill.: Charles C Thomas.
- Iversen, I.H. 1986 Time allocation, sequential, and kinematic analyses of behaviors controlled by an aperiodic reinforcement schedule. The Psychological Record, 36, 239-255.
- Kahn, M.W. 1954 Infantile experience and mature aggressive behavior of mice: Some maternal influences. The Journal of Genetic Psychology, 84, 65-75.
- Kalmus, H. 1969 Animal behaviour and theories of games and of languages. Animal Behaviour, 17, 607-617.
- 柏谷英一・藤田和幸 1984 動物行動学のための統計学。東海大学出版会。
- 加藤克紀 1986 マウスの個体行動の対系列行動に対する隔離飼育の構造的記述。動物心理学年報, 36, 11-22.
- 加藤克紀・牧野順四郎 1986 マウスにおける相互行動の構造的記述。筑波大学心理学研究, 8, 45-53.
- 加藤克紀・牧野順四郎 1988 行動の系列分析に関する諸手法の展開。筑波大学心理学研究, 10, 91-102.
- King, J.A. 1957 Relationship between early social experience and adult aggressive behaviour in inbred mice. The Journal of Genetic Psychology, 90, 151-166.
- King, J.A., & Gurney, N.L. 1954 Effect of early social experience on adult aggressive behavior in C57BL/10 mice.

- Journal of Comparative and Physiological Psychology, 47,
326-330.
- 小山幸子 1985 マウスにおける社会的剝奪の社会行動に及ぼす影響。
動物心理学年報, 35, 79-90.
- Krsiak, M. 1975 Timid singly-housed mice: Their value in
prediction of psychotropic activity of drugs. British
Journal of Pharmacology, 55, 141-150.
- Krsiak, M., & Borgesova, M. 1972 Drugs and spontaneous
behaviour: Why are detailed studies still so rare? Activitas
Nervosa Superior, 14, 285-293.
- Krsiak, M., & Borgesova, M. 1973 Aggression and timidity
induced in mice by isolation. Activitas Nervosa Superior, 15,
21-25.
- Krsiak, M., & Pribik, V. 1978 Effect of amphetamine on
sequences of behavioural activities in mice. Activitas
Nervosa Superior, 20, 9-11.
- Kruk, M.R. (Ed.) 1985 Mathematical Methods and Representations
in Ethological Aggressive Research: Ethological Description of
Effects of Experimental Treatments. Contribution to the ISRA
workshop in Turku, 1984.
- Lagerspetz, K.M.J. 1969 Aggression and aggressiveness in
laboratory mice. In: Garattini, S., & Sigg, E.B. (Eds.),
Aggressive Behaviour. Amsterdam: Excerpta Medica Foundation.
Pp.77-85.
- Lashley, K.S. 1951 The problem of serial order in behavior.

- In: Jeffres, L.A. (Ed.), Cerebral Mechanisms in Behavior.
New York: Wiley. Pp.112-138.
- Lefebvre, L. 1981 Grooming in crickets: Timing and
hierarchical organization. Animal Behaviour, 29, 973-984.
- Lefebvre, L., & Joly, R. 1982 Organization rules and timing in
kestrel grooming. Animal Behaviour, 30, 1020-1028.
- Lehman, M.N., & Adams, D.B. 1977 A statistical and
motivational analysis of the social behaviours of the male
laboratory rat. Behaviour, 61, 238-274.
- Lehner, P.N. 1979 Handbook of Ethological Methods. New York:
Garland.
- Lemon, R.E., & Chatfield, C. 1971 Organization of song in
cardinals. Animal Behaviour, 19, 1-17.
- Lingoes, J.C. 1968 The multivariate analysis of qualitative
data. Multivariate Behavioral Research, 3, 61-94.
- Mackintosh, J.H., Chance, M.R.A., & Silverman, A.P. 1977 The
contribution of ethological technique to the study of drug
effects. In: Iversen, L.L., Iversen, S.D., & Snyder, S.H.
(Eds.), Handbook of Psychopharmacology, Vol.7: Principles of
Behavioral Pharmacology. New York: Plenum Press. Pp.3-35.
- MacTurk, R.H., McCarthy, M.E., Vietze, P.M., & Yarrow, L.J.
1987 Sequential analysis of mastery behavior in 6- and
12-month-old infants. Developmental Psychology, 23, 199-203.
- Makino, J., Kato, K., & Maes, W.F. 1991 Temporal structure of
open field behavior in inbred strains of mice. Japanese

- Psychological Research, 33, 145-152.
- Marshall, J.C. 1965 The Syntax of reproductive behaviour in the male pigeon. Unpublished research report, Medical Research Council, Psycholinguistics Unit, Oxford.
- 松原伸一・吉本英夫・藤田廣一 1982 S-T授業表示法における指数の利用法. 日本教育工学雑誌, 7, 9-19.
- Maurus, M., & Pruscha, H. 1973 Classification of social signals in squirrel monkeys by means of cluster analysis. Behaviour, 47, 106-128.
- Miller, G.A., & Frick, F.C. 1949 Statistical behavioristics and sequences of responses. Psychological Review, 56, 311-324.
- Miller, G.A., Galanter, E., & Pribram, K.H. 1960 Plans and the Structure of Behavior. New York: Holt, Rinehart and Winston.
- Morgan, B.J.T., Simpson, M.J.A., Hanby, J.P., & Hall-Craggs, J. 1976 Visualizing interaction and sequential data in animal behaviour: Theory and application of cluster-analysis methods. Behaviour, 56, 1-43.
- 森村英典・高橋幸雄 1979 マルコフ解析. 日科技連.
- Nelson, K. 1964 The temporal patterning of courtship behaviour in the glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae). Behaviour, 24, 90-146.
- Northup, L.P. 1977 Temporal patterning of grooming in three lines of mice: Some factors influencing control levels of a complex behaviour. Behaviour, 61, 1-25.

- Norton, S. 1977 The study of sequences of motor behavior. In:
Iversen, L.L., Iversen, S.D., & Snyder, S.H. (Eds.),
Handbook of Psychopharmacology, Vol.7: Principles of
Behavioral Pharmacology. New York: Plenum Press. Pp.83-105.
- O'Callaghan, M., Horowitz, G.P., & Isaacson, R.L. 1982 An
investigation of the involvement of histaminergic systems in
novelty-induced grooming in the mouse. Behavioral and Neural
Biology, 35, 368-374.
- O'Donnell, V., Blanchard, R.J., & Blanchard, D.C. 1981 Mouse
aggression increases after 24 hours of isolation or housing
with females. Behavioral and Neural Biology, 32, 89-103.
- Priestnall, R. 1973 The effects of litter size and post-
weaning isolation or grouping on adult emotionality in C3H
mice. Developmental Psychobiology, 6, 217-224.
- Puglisi-Allegra, S., & Cabib, S. 1985 The effect of age on two
kinds of aggressive behavior in inbred strains of mice.
Developmental Psychobiology, 18, 477-482.
- Raush, H.L. 1965 Interaction sequences. Journal of
Personality and Social Psychology, 2, 487-499.
- Raush, H.L., Barry, W.A., Hertel, R.K & Swain, M. 1974
Communication, Conflict and Marriage. San Francisco:
Jossey-Bass.
- Roberts, A.E. 1986 The shuttle-avoidance response chains of
rats. Bulletin of the Psychonomic Society, 24, 163-165.
- Rosenbaum, D.A., Kenny, S.B., & Derr, M.A. 1983 Hierarchical

- control of rapid movement sequences. Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance, 9, 86-102.
- Sackett, G.P. 1974 A Nonparametric lag sequential analysis for studying dependency among responses in observational scoring systems. Unpublished manuscript. University of Washington.
- Sackett, G.P. (Ed.) 1978 Observing Behavior. Vol.2. Data Collection and Analysis Methods. Baltimore: University Park Press.
- Schneider, R., Hoffmann, H.-J., Schicknick, H., & Montier, R. 1992 Genetic analysis of isolation-induced aggression. I. Comparison between closely related inbred mouse strains. Behavioral and Neural Biology, 57, 198-204.
- Silverman, A.P. 1965 Ethological and statistical analysis of drug effects on the social behaviour of laboratory rats. British Journal of Pharmacology, 24, 579-590.
- Slater, P.J.B. 1973 Describing sequences of behavior. In: Bateson, P.P.G., & Klopfer, P.H. (Eds.), Perspectives in Ethology. New York: Plenum Press. Pp.131-153.
- Slater, P.J.B., & Ollason, J.C. 1972 The temporal pattern of behaviour in isolated male zebra finches: Transition analysis. Behaviour, 44, 248-269.
- Smith, E.O., & Fraser, M.D. 1978 Social play in rhesus macaques (Macaca mulatta): A cluster analysis. In: Smith, E.O. (Ed.), Social Play in Primates. New York: Academic Press. Pp.79-112.

- Spruijt, B.M., & Meyerson, B. 1987 Sequential analysis of the copulatory behavior of young and aged rats. Neuroscience Research Communications, 1, 31-38.
- Steinberg, J.B., & Conant, R.C. 1974 An informational analysis of the inter-male behaviour of the grasshopper Chortophaga viridifasciata. Animal Behaviour, 22, 617-627.
- Tedeschi, R.E., Tedeschi, D.H., Mucha, A., Cook, L., Mattis, P.A., & Fellows, E.J. 1959 Effects of various centrally acting drugs on fighting behavior of mice. The Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics, 125, 28-34.
- Timberlake, W. 1983 Appetitive structure and straight alley running. In: Mellgren, R.L. (Ed.), Animal Cognition and Behavior. Amsterdam: North-Holland Publishing Company. Pp.165-222.
- Torigoe, T. 1985 A sequential analysis of early development of behaviors in chicks. The Annual of Animal Psychology, 35, 23-30.
- 堤 幸一・牧野順四郎 1986 近交系マウスの自発活動成分と逃避一回避成績の関係 心理学研究, 57, 266-272.
- 堤 幸一・牧野順四郎 1990 2 反応自由選択場面における近交系マウスの逃避-回避学習過程 心理学研究, 61, 255-262.
- Vadasz, C., Kobor, G., & Lajtha, A. 1983 Genetic dissection of a mammalian behaviour pattern. Animal Behaviour, 31, 1029-1036.

- Valzelli, L. 1969 The exploratory behaviour in normal and aggressive mice. Psychopharmacologia, 15, 232-235.
- Valzelli, L. 1971 Further aspects of the exploratory behaviour in aggressive mice. Psychopharmacologia, 19, 91-94.
- Valzelli, L. 1973 The "isolation syndrome" in mice. Psychopharmacologia, 31, 305-320.
- van Abeelen, J.H.F. 1963 Mouse mutants studied by means of ethological methods. I. Ethogram. Genetica, 34, 79-94.
- van Abeelen, J.H.F. 1970 Genetics of rearing behavior in mice. Behavior Genetics, 1, 71-76.
- van Abeelen, J.H.F. 1974 Genotype and the cholinergic control of exploratory behaviour in mice. In: van Abeelen, J.H.F. (Ed.), The Genetics of Behaviour. Amsterdam: North-Holland Publishing Company. Pp.347-374.
- van den Bercken, J.H.L., & Cools, A.R. 1980 Information-statistical analysis of social interaction and communication: An analysis-of-variance approach. Animal Behaviour, 28, 172-188.
- van der Kloot, W., & Morse, M.J. 1975 A stochastic analysis of the display behaviour of the red-breasted merganser (Mergus serrator). Behaviour, 54, 181-216.
- van der Poel, A.M. 1967 Ethological study of the behaviour of the albino rat in a "passive-avoidance"-test. Acta Physiologica et Pharmacologica Nederlandica, 14, 503-504.
- van der Poel, A.M. 1979 A note on 'stretched attention', a

- behavioural element indicative of an approach-avoidance conflict in rats. Animal Behaviour, 27, 446-450.
- van Dijk, T.A. 1980 Macrostructures. Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Associates.
- van Hooff, J.A.R.A.M. 1970 A component analysis of the structure of the social behaviour of a semi-captive chimpanzee group. Experientia, 26, 549-550.
- van Hooff, J.A.R.A.M. 1982 Categories and sequences of behavior: Methods of description and analysis. In: Scherer, K.R., & Ekman, P. (Eds.), Handbook of Methods in Nonverbal Behavior Research. Cambridge: Cambridge University Press. Pp.362-439.
- van Oortmerssen, G.A. 1971 Biological significance, genetics and evolutionary origin of variability in behaviour within and between inbred strains of mice (Mus musculus). Behaviour, 38, 1-92.
- Welch, A.S., & Welch, B.L. 1968 Isolation, reactivity and aggression: Evidence for an involvement of brain catecholamines and serotonin. In: Eleftheriou, B.E., & Scott, J.P. (Eds.), The Physiology of Aggression and Defeat: Proceedings of a symposium held during the meeting of the American Association for Advancement of Science in Dallas, Texas, in December 1968. New York: Plenum Press. Pp. 91-142.
- Westman, R.S. 1977 Environmental languages and the functional bases of animal behavior. In: Hazlett, B.A. (Ed.),

Quantitative Methods in the Study of Animal Behavior.

New York: Academic Press. Pp.145-201.

- Wiepkema, P.R. 1961 An ethological analysis of the reproductive behaviour of the bitterling (Rhodeus amarus bloch). Archives Neerlandaises de Zoologie, 14, 103-199.
- Winograd, T. 1983 Language as a Cognitive Process. Vol.1. Syntax. Reading, Mass.: Addison-Wesley.
- Wood, D., Ringo, J.M., & Johnson, L.L. 1980 Analysis of courtship sequences of the hybrids between Drosophila melanogaster and Drosophila simulans. Behavior Genetics, 10, 459-466.
- Yen, H.C.Y., Stanger, R.L., & Millman, N. 1959 Ataractic suppression of isolation-induced aggressive behavior. Archives Internationales de Pharmacodynamie et de Therapie, 123, 179-185.

あ と が き

「マウスの社会行動の系列分析」という表題の卒論を書いてから、早12年の歳月が流れてしまいました。本論文は、卒論以来、心理学研究科在学中の7年間に、私が牧野順四郎先生のご指導のもとで行なった実験研究を集大成したものです。大学院に7年もいたのに、実験が9つしかないというのは、些かさびしい気もしますが、それぞれの実験が試行錯誤の連続であり、研究の道筋などないも同然であったことを思いますと、9個もの実験をこのような形にまとめることができたことの方が不思議に思えます。

まず、最初の卒論自体が、若さゆえに取り掛かることができたようなものでした。それは、当時の私がどれほど頭でっかちで恐いもの知らずであったかを物語っています。研究の現場をほとんど知らない人間が、心理学の方法論批判から出発して、それを克服しうるような実験を計画した上で、それを卒論にまとめるなどというのは、あまりにも無謀というほかはありません。その当時の私の考えが、牧野先生の考えていらしゃったことと重なる部分があったがゆえに許された卒論でした。その後、心理学研究科に入学してからも、その無謀さが尾を引き、修士論文は2年も遅れてしまい、牧野先生にはご迷惑をおかけしてばかりおりました。5年前に心理学研究科を退学し、現在の職場に就職するときには、自分のやってきた研究がすべて中途半端にみえて、博士論文にまとめることなどほとんど諦めておりました。そのような私が、このような論文をまとめ上げることができましたのも、ひとえに牧野先生のおかげであります。心から厚く感謝申し上げる次第です。

本論文をまとめるにあたり、多くの方々に助けて頂きました。まず、私に博士論文をまとめることを強く勧め、その機会を与えて下さいました、現在の職場の上司である三共活性物質研究所次長兼中枢神経研究室

長の岩田宜芳氏に心から厚く感謝申し上げます。もし、岩田室長の強い働きかけがなければ、この論文が日の芽をみることはなかったに違いありません。また、論文作成の時間を融通して下さり、励ましの言葉を掛けて下さったグループリーダーの狐塚政雄氏、私が博士論文をまとめることができるようにお心を配って頂いた筑波大学教授の岩崎庸男先生のお二方にも厚く感謝する次第です。さらに、自らの博士論文があったにもかかわらず図表の作成を手伝ってくれた大学院生の富原一哉君、急な申し出にもかかわらず引用文献の整理を快く手伝ってくれた大畠久幸君にも心から感謝します。そして、一人一人お名前をあげることはできませんが、筑波大学人間学類および筑波大学大学院心理学研究科在学中にお世話になった多くの諸先輩方、同輩および後輩の諸君に対して心から厚く感謝致します。最後に、論文作成の作業を陰で支えてくれた妻の朋子に感謝の言葉を捧げます。

1992年11月