総 説

行動の適応と進化
— 行動研究における生態学的アプローチ —

筑波大学 藤 田 統

Adaptation and Evolution of Behavior: An Ecological
Approach to the Study of Behavior

OSAMU FUJITA
University of Tsukuba

I

かつて、エソロジー（動物行動学）の創始者の一人である Tinbergen (1963) は、行動研究には答えるべき四つの問題があると述べた。第一が行動のメカニズムに関する問題、第二が行動の個体発生に関する問題、これは心理学でいえば発達の問題である。第三が行動の機能 (function)、すなわち行動の適応 (adaptation) に関係する問題、最後が行動の進化に関する問題であった。

このうち第一と第二は「行動はどのような仕組みで生じるのか」という行動のメカニズムを問題にしているので、それらを Alcock (1975) は How Question と呼び、また、Sociology を書いた Wilson (1975) は Proximate factor (直接因) と名づけた。それに対して第三と第四は「行動はなぜ現にあるような姿なのか」ということを問題にしているから、これらを Alcock は Why Question と呼び、Wilson は Ultimate factor (究極因) と名づけた。このように、動物

行動の研究には解決すべき問題に 2 種類のものがあり、研究者によってその関心の方向も大きく二つに分かれることになる。

動物行動を研究する心理学者が最も関心を持ってきた学習の問題についても、How と Why の分け方をすることができる。How Question では、学習はどのようなメカニズムで起こるかを追求し、Why Question では、なぜ学習はあるのか、あるいは、動物が自分の生態学的環境の中で生き抜くためには、何を学習する必要があるかを追求する。

しかし、これまでの伝統的心理学では、生体の行動を研究しながらも、もっぱら How Question のみに関心が集中し、Why Question はほとんど無視されてきたといっても過言ではない。筆者はこれまで Why Question の重要性を強調してきたが (藤田, 1983 a, b, 1984 a, 1985: 藤田・加藤, 1983 a, b), 心理学でのこうした観点からの研究は、わが国では試みられることが少なかった。

ところが近年、心理学の研究分野においても、生態学的アプローチ (ecological approach) と呼ばれるアプローチが興隆してきた。このアプローチは、Why Question を正面からとりあげ、なによりも行動の適応性を重視するところに特

本稿は、平成 2 年 9 月 16 日早稲田大学で開催された日本動物心理学会第 50 回大会における特別講演「行動の適応と進化」をまとめたものである。

徴がある。その結果、最近では、伝統的アプローチの色彩の濃い学習の分野においてすら、生態学的アプローチに基づいた著書が出るようになった (Johnston & Pietrewicz, 1985; Bolles & Beecher, 1988; Davey, 1989; Dewsbury, 1990)。

その理由としては、心理学においても行動の適応・進化という観点の重要性がようやく認識され始めたことが背景にあるが、現実には伝統的な学習心理学の枠組みでは説明のできない実験データが増えてきたこと、さらには、生態学的分脈で初めて意味を持つ学習が続々と発見されてきたことが挙げられよう。そこで、まず学習理論を例にして、生態学的アプローチと伝統的アプローチの違いを述べてみたい。

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

ところが、1970 年頃から伝統的な学習理論の枠組みには納まらない実験室データが増えてきた。更に、生態学的分脈で初めて意味を持つ学習が発見され、その意義が認識されるようになった。こうした初期の動向のうち有名なものを 4 つ挙げてみるならば、Garcia & Koelling (1966) の味覚嫌悪学習と Brown & Jenkins (1968) の自動形成 (auto-shaping) の研究があり、Bolles (1970) の種特異的防御反応 (SSDR) と Seligman (1970) の学習の準備性 (preparadness) の理論がある。そして、こうした研究の流れは、生物学的制約 (biological constraints) という名の下にまとめられ、伝統的学習理論の根拠を揺さぶるものとして発展して行ったのである。

生物学的制約は、当初考えられた以上に、は

るかに強いショックを伝統的学習理論に及ぼした。そのため今日では、伝統的学習理論の牙城はすでに崩壊したのだと宣言する研究者すらいる (Bolles, 1985)。しかし、それにしても今になって考えるならば、生物学的制約という名称は、現在、生態学的アプローチと呼ばれるようになった新しいアプローチの本来の思想を正しくは示していなかったと思う。

なぜなら、彼らが発見したことが一般性に対する単なる「制約」なのであれば、それは例外に過ぎないのであるから、一般理論の中へ組み込んでしまえば伝統的学習理論は安泰ということになるからである。事実、1970～1980 年代における伝統的学習理論側の努力は、生物学的制約をいかにして一般法則の中に統合するかという理論再構成への努力であつたといえよう (例えば、Logue, 1979; LoLordo, 1979)。

II

しかしながら、生態学的アプローチが提出している問題は、これまでの伝統的アプローチが持っていた世界観、あるいは思想とは基本的に異なるものである。Table 1 は、伝統的アプローチと生態学的アプローチが、動物、環境、刺激、反応についてどのように考えているかを、筆者なりに比較してみたものである。

Table 1 伝統的アプローチと生態学的アプローチの比較

	伝統的アプローチ	生態学的アプローチ
動物	種を越えた抽象的存在	種としての特異性を持つ存在
環境	個体をとりまくもの (無生態学的)	種と行動を作りだしてきたもの
刺激	単なる物理量 実験変数の一つ	次世代を作りだしているもの 生態学的に意味のある環境刺激
反応	個体が持つもの (任意的特性)	種が持つもの (適応的特性)
思想	還元主義	進化論

まず、動物については、伝統的アプローチでは、動物とは行動のメカニズムに関する一般法則を得るための実験材料に過ぎなかった。それゆえに、一般法則を導き易い動物でさえあれば、それがラットであってもハトであっても、どのような動物種であってもよかった。この点で、伝統的アプローチは、生物というものを抽象的な存在として捉えるという致命的な誤りを犯していたといえる。

これに対して、生態学的アプローチでは、動物とは進化の歴史の中で種として作られてきたものであり、それ故に、それぞれの種が環境に適応してきた結果として、特色ある種特異性を備えていることを重視する。刺激への感受性も反応の種類も、どういうことを学習しやすいか、しにくいかということにも、それぞれに種特殊性があると考ええる。この点が、伝統的アプローチと大きく相違するところである。

次に環境については、筆者は伝統的アプローチでは、環境というものをほとんど考えてこなかったのだと思う。もちろん、伝統的アプローチでも環境に言及している。しかし、彼らが考えた環境とは単に個体を取りまくものに過ぎなかった。それぞれの種にはそれぞれ固有の生態学的環境があるということは、ほとんど頭に浮ばなかったのだと思う。

このために、彼らは動物を自然環境から切り離しても、少しも違和感がなかった。確かに実験室にも動物を取りまくものはあるのだから、彼らの考えた環境は存在する。だからこそ、動物の生態学的環境とは全く似てもつかない実験条件を平気で設定できたのであろう。

ところが、生態学的アプローチでは、環境とは進化の流れにおける自然選択の主役として、その種の行動を作りだしてきたものとして位置づける。しかも、今の動物が示している行動を判定することで、次世代の存続を左右するものでもある。動物はそうした中で生活し、個体の維持と種の保存を図って行かなければならないのである。

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

反応についても、伝統的アプローチでは、反応とはそれぞれの個体に属するものとして考えてきた。だから、実験に当たっては、それがパー押し反応であれ、走行反応であれ、とにかく一般理論形成のために便利な反応でさえあれば、それを任意に選ぶことに対して、なんら抵抗を感じなかった。しかし、生態学的アプローチでは、反応とはもともと進化の歴史の中で種に備わってきたものであるから、それぞれの種において特異的であり、適応的であり、さらに個体が示す諸反応も、その生物学的意義において等価ではないと考えられている。

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

III

そこで、ここで改めて、心理学の研究対象である行動とは一体どういったものなのか、つまり、行動とは生体にとってどのような意義を持つものかを考えてみたい。

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

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

て雌を引きつけ、交尾し、その結果、自分の遺伝子を残すことである。

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

Bennet-Clark (1970 a, b) は、2種のケラの穴と同じ模型を作り、中でいろいろの振動数の音を鳴らして、どの振動数の音が最もよく穴の形に共鳴して、外へ出ていくかを実験した。その結果、2種のケラの雄の鳴き声は振動数が異なるのだが、どちらの種の穴の形も、鳴き声が最も効率よく穴の外へ出る形になっていたのである。また、ケラは穴の一定の位置に頭をおき、奥の方を向いて鳴く。このことについてもBennet-Clarkは音を鳴らす位置を変えて調べたところ、最も効率よく音が外へ出て行く位置で鳴いていることが分かった。

そこでいま、ケラの雄が自分の遺伝子を残すための最も効率のよい行動を考えてみると、少なくともまず種に特有の穴を掘り、穴の中の決まった位置で、しかも穴の奥の方を向き、自分の種に特有の振動数の鳴き声を出すことが必要である。この中のどれか一つがうまくできなく

ても、例えば、穴の形を変に掘っても、奥へ行きすぎても、声が小さくても、鳴き声は効率よく穴の外へ出て行かない。雌はもっとうまくやった雄の方へ行ってしまうと、失敗した雄は自分の遺伝子を残すことができない。

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

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

すなわち、生体には脳や神経系も含めて、様々な構造や器官やメカニズムがあるものの、それらはすべて行動を支えるためにある。そして、総合戦力としての行動が、個体の最終手段として環境へ働きかけ、自然選択の判定を受けるのである。こうして、「生きもの」が持つ2つの大きな目的、すなわち、個体の生命維持と種の保存は、行動によって初めて達成される。個体は「行動」によって餌を入手し、「行動」によって捕食者から逃げ、「行動」によって卵子と精子を合体させねばならない。

長年にわたって自然選択は、行動という形で個体が示す最終効果を判定することで、ダーウィン適応度 (Darwin fitness) のより高い行動を残してきた。ここでいう適応度 (fitness) とは、「ある個体が一生のうちで、どれだけ自分と同じ遺伝子を残せたか」ということで示される尺度である。自分と同じ遺伝子という意味は、

Hamilton(1964)が考えた包括適応度(inclusive fitness)を意味し、行動が適応的か否かということは、最終的には適応度で示されなければならない。

こうして、自然選択を遺伝子レベルで考えるならば、それはある遺伝子型を持った個体が、それとは異なる遺伝子型を持った個体に比べて、次世代により多くの遺伝子を残す過程である。つまり、自然選択とは一つの遺伝子座における対立遺伝子間の競争のことである。しかし、その場合にも、遺伝子があくまでも表現型という形でしか発現できないことは重要である。しかも、一つの遺伝子が必ずしも一つの表現型を規定するとは限らない。一つの遺伝子がさまざまな表現型に作用することもあるし(多面発現)、いくつもの遺伝子が集まって一つの表現型を作ることもある(ポリジーン)。従って、この場合にも、自然選択が作用するのは、遺伝子が総合的に発現した表現型(行動)に対してなのだということが重要である。

IV

ここでもう一度、話を学習に戻そう。昔から、学習とは個体の行動の変容であるとされてきた。そして、伝統的学習研究はそのメカニズムを追求してきたといえる。

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

したがって、学習という現象は単なる個体の行動の変容なのではなくて、その動物が、あるいはその動物種が、既に自分と自分の生態学的環境との間に持っている**行動的關係**を、環境との絡み合いの結果としてどのように変えて行くかということなのだと思う。変容するのは、行

動そのものではなくて、行動的關係なのだと筆者は考えるようになった。

筆者がこのように考えるのは、学習がその種の生物学的機能や適応に役立っていることを重視するからである。なぜなら、そもそもいま存在している行動が、過去の進化の歴史の中で、なんらかの生物学的機能との関連において作られてきた以上、その行動的關係の変容もまた、なんらかの生物学的機能を有すると考えることは、当然のことだからである。そして、このように考えるならば、個体レベルで生じた「行動と生態学的環境との行動的關係の変容」を「学習」と呼び、種レベルで起こった「行動と生態学的環境との行動的關係の変容」を「行動の進化」と呼ぶことができる。

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

最近、Kamil & Mauldin (1988)は3種のトリ(アオカケス、コマツグミ、ホシムクドリ)が自動形成した反応を、映画に撮って細かく分析した。それによると、キイ刺激に対してアオカケスが自動形成した反応型は、ちょうどアオカケスが自然環境において餌であるドングリをむく時に、ハンマーのような嘴で非常に強く餌を叩く時の反応型とそっくりであった。他方、コマツグミは虫を捕えて食べるトリであるが、自動形成した反応は、まずキイの方に向けて羽ばたきを行い、それから突進して行ってキイをつつくという反応であった。また、ホシムクドリは、地中から昆虫を探しだして食べるトリであるが、自動形成の結果としてでてきた反応型は、餌を見つけるために土の中を探る時の反応とそっくりだったのである。つまり、自動形成

によって発現してきた反応型は、3種とも、その種がもともと持っていた餌を取る時の反応型だったわけで、これとは別に新しい反応ができあがったわけではなかった。

先に、1970年頃から生物学的制約という形で伝統的学習理論への挑戦が始まったことを述べた。このことで、伝統的学習理論の内部では、新しい事実を含むための理論修正が始まったが、一方においては、生物学的制約が示した本来的な姿を目指した新しい形の研究が既に10年以上も重ねられ、同時に、伝統的(実験室的)アプローチと生態学的(フィールド的)アプロ

チを、新しい形で統合しようとする努力も始められている。

その一つとして、近年有力となってきた「強力」の行動調整理論 (behavior regulation theories of reinforcement)」を挙げることができよう (例えば, Allison, 1983; Hanson and Timberlake, 1983; Timberlake, 1984; Staddon, 1983)。これは Premack (1962, 1965) の反応説, すなわち, 動物が示す諸反応は等価ではなく, 生起率に基づく行動的偏好階層 (behavior preference hierarchy) として構築されうること, そして, より生起しやすい反応が,

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

より生じにくい反応を強化するという説の展開といえるが、さらに行動調整理論では、動物にはなんらかの調整機構 (regulation mechanisms) があって、諸反応の配分 (response allocation) に当たっては、生物学的な意味で最適 (optimal) になるような仕方、それがなされると仮定している。

この行動調整による強化の説明は、重要な点で伝統的な強化理論と異なっている。第一は、動物が示す活動の最適配分そのものが生態学的環境に適応していると考え、第二は、強化の効果はこの最適配分が阻害されたり、制限されたときに生じるとする点である。そこには、道具的反応 (例えばバー押し反応) と完了反応 (例えば摂食反応) といった質的区別はない。

Fig. 2 は、Timberlake (1990) から引用したものであるが、これまで伝統的アプローチのもとで行動を研究してきた者と、生態学的アプローチのもとで行動を研究してきた者とは、今後一緒になって研究を進めるに当たっては、お互いが持っている概念枠を共通にして、そこか

ら出発すべきであるとの観点から作られたものである。一見して分かるように、これは昔 Tinbergen (1951) が作った行動の階層モデルによく似ているが、ラットの採餌行動 (feeding behavior) に関する機能的なオーガニゼーションモデルである。概念枠の設定に当たっては、反応トポグラフィが持つ潜在的な生態学的意味を保てるように具体的にしたこと、同時に、実験室でのパラダイムを扱えるような抽象性を持たせたと Timberlake は書いている。

ところで、このモデルは、従来の用語で言えば、欲求行動の構造と呼んでよいものである。ただし、機能的な欲求構造 (functional appetitive structure) である。そして、学習はこうした生体の機能的欲求構造と環境とのかかわり合いの中で、そのかかわり合いの変容として生じる。Davey (1989) も behavior system, subsystems, modules, or fixed action patterns, external releasers という形で、ラットの採餌行動について Timberlake と類似の機能的構造を発表している。

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

V

Fig. 3 は, Fanselow & Lester (1988) から引用したもので, Fig. 2 が摂食行動に関するモデルであったのに対して, これは防衛行動に関するモデルである。捕食者切迫連続体(predatory imminence continuum) というタイトルが付けられている。左端の下へ行くほど太くなる矢印は, 当該動物の捕食者が次第に接近してきたこと, つまり危険が切迫してきたことを示しており, 次の列はその切迫の具体的な状況を, さらに次の列は切迫状況に対応した当該動物の行動を示している。

最上段は捕食者の現われる恐れのない状況である。動物は摂食, 摂水, 交尾, 養育などの偏好活動 (preferred activity) をしている。ところが, 捕食者が現われるかも知れないという状況 (predatory potential) になると, 遭遇前防衛行動 (pre-encounter defensive behavior) が生じる。そして, 当該動物が捕食者の存在を認知 (predator detected) すると, ここで遭遇後防衛行動 (post-encounter defensive behavior) が発現する。ラットの場合では, ここでフリージング (freezing response) が起こるが, Bolles (1970) が述べた種特異的の防御反応 (SSDR) が生じるのはこの段階である。

ところで, ラットのフリージング反応とは, ラットをオープンフィールドなどに入れた時に, ごく普通に観察される反応であるが, 従来は移動行動が抑制された状態として解釈されることが多かった。しかし, 最近では, フリージングとはラットが持っている積極的な防衛行動の一つであり, ラットにとって非常に高い生存価値をもった反応だと考えられるようになった。

そして, フリージング反応そのものを研究する, つまりフリージングは, どういった時に, どのような場所で, どのような刺激で起こるのか, また, 例えば回避学習場面においては, 条件刺激との関係で, どの場所での時点で, どのようなフリージングが生じるのか, フリージ

ングは何によって強化され, あるいは抑制されるかといった分脈での研究が盛んになってきた。さらに, こういった研究に伴い, オープン・フィールド行動に関しても, 従来とはかなり異なった立場からの解釈がでてくるようになった (例えば Suarez & Gallup, 1981)。

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

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

ここで、Fanselow & Lester (1988) の実験を紹介したい。これは上述の捕食者切迫連続体上の捕食者が現われるかもしれない段階で動物が示す遭遇前防衛行動の特徴を調べようとした実験である。Fig. 4 に示したチャンパーの右側が巣で、ここに住むラットが左側のレバーのところへ行って押すと、餌が手にはいるようになっている。この中でラットに自由に生活させ、餌を自由に取りに行かせるわけだが、一日のうちにラットがグリッドに出てきた時に、何回かランダムに電気ショックを与える。その回数が右側の図の横軸に示されている。

図を見ると、まったく電気ショックを受けない時には、ラットは一日に 3.7 回食へに行き、一回に 75 個ほどのペレットを食べる。ところが、グリッドで電気ショックを受ける回数が増えてくると、餌を食べに出る回数が減り、20 回ショックを受けた場合には、一日に 2.4 回まで下がってしまう。ところが、一回に食べる量は電気ショック回数に応じて次第に増え、20 回ショックの場合には 110 個以上も食べるようになる。要するに、ラットは巣の外が危ないと思うと、出かける回数を減らすかわりに、一回に食べる量を増やすのである。回数と量を掛けると、一日の摂取量はほとんど同じであることが分かる。

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

VI

近年、行動生態学 (behavior ecology) と呼ばれる分野での研究が盛んになってきた。同じく動物行動を研究する我々にとっては、脅威を感じる部分がある。従って、行動生態学で用いられているいくつかの研究スタイルを紹介したい。Fig. 5 と 6 は、Krebs & Davies (1981) か

ら抜粋したものである (この本は、1987 年に改訂 2 版がでた)。

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

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

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

ところがZachが観察したところでは、カラスたちはいつもだいたい同じ高さから貝を落とした。なぜだろうか。そこで、Zachは自分で貝をいろいろな高さから落として、何回で割れるかを実験してみた。その結果が、Fig. 5の上の方の図である。高さ2 mからでは、60回近くも落とす必要があるが、5 mの高さから落とせば3回ほどで割れる。しかし、あまり高い所から落とすと、1回で割れるかわりに貝が粉々になって中身を探すのがやっかいであった。

こうした結果から、貝を割るためのカラスの総飛翔距離を、飛び上がる高さとの関係から計算してみたところ、下の図のようになった。そして、実際にカラスが飛び上がる高さ(5.2 m)は、理論的に最も効率のいい高さに近かったのである。ここでいう効率とは、貝を食べることで得られる利益(エネルギー)と飛翔に必要な出費(エネルギー)との関係から算出された。

Fig. 6はParker (1978)がフンバエの配偶行動に関して行なった研究である。まず(a)から説明すると、横軸が交尾時間で、縦軸が受精率である。つまり、交尾時間が長いほど、受精率が高くなって行く。これは実験によって確かめられている。ところが、フンバエの雄の戦略、つまり自分の子をできるだけ多く残すという戦略からすれば、1匹の雌にずっと留まっているよりも、ある程度の受精率に達したところでこの雌から離れ、別の雌を見つけて交尾した方が得である。

そこで、実際に雄が次の雌を見つけるまでの時間を調べたところ、平均して156.5分であることが分かった。そこで、この156.5分を上図の横軸の左に付け加えて、卵の受精率のカーブへ接線A-Bを引くと、接点はそこで雄が交尾中の雌から離れて、新しい雌を求めて飛び立った方が結局は自分の子を残す効率がよくなる時間である。そして、実測値はだいたいこの予測値と一致した(b)。

最近の行動生態学の研究では、こうしたスタイルの研究が多いが、それらはいわゆる最適理

論(optimality theory)に立脚している。それは、行動を利益(benefit)と出費(cost)のつりあい(trade-off)から考えて行く理論である。その場合の通貨としてはエネルギーが考えられている。最近のこうした文献を読むと、経済学の論文かと思うほどに、利益とか、出費とか、効率とかいう言葉が飛び出してくる。

そして特に最近では、採餌行動(foraging behavior)についての研究が増えてきた(Kamil & Sargeant, 1981)。例えば、ミツドリがある餌場(パッチ)で花から蜜を吸っている状況を考えてみよう。そのパッチの花は次第に蜜を吸われていくので、採餌効率は悪くなって行く。従って、ミツドリはどこかの時点でそのパッチをあきらめて、次のパッチへ行った方がいい。しかし、次のパッチへ行くためにはエネルギーを消費せねばならない。では、どの時点でいまの餌場を離れたらいいのか。

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

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

これらの研究では、餌場で餌を見つけるまでの出費、餌を巣まで持って帰るための出費、さらには、途中で捕食者に遭遇する出費などを考えた時に、いったい動物はどれくらい量の餌ならばその場で食べた方が得なのか、それとも持って帰った方が得なのか。それはどういう密

度で餌がある時か、捕食者がいる時とない時ではどうかなどを予測して、実測値と比較するといった方法がとられている。筆者の研究室でも、中津山 (1991) が central place forager としてのラットの採餌行動を、餌場の数、餌場までの距離、餌の量を変数として、実験室と野外フィールドの両方において研究した。

VII

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

筆者が、現在 Tsukuba 情動系ラット (Fujita, 1984) と呼ばれる 2 種類の系統 (近交系) を作るために、情動性に関する選択交配の実験を始めたのは 1972 年であった。Fig. 7 は、この時の選択交配の基本的な発想を示す図である。

まず、ラットは地下に穴を掘って生活する動物であるという認識から出発した。そして、穴の中には餌はないから、餌を得るためにはラットは穴の外へ出て行かねばならない。ところが、ラットは地上にいる時に、捕食者によってかなり食べられる動物である。このため、ラットは

Fig. 7 情動反応性に関する自然選択と人為選択 (ランウェイ・テスト) (藤田, 1972)

穴から外へ出て行く時には、出て行くか、出て行かないかで、相当、躊躇する。また、地上に出ている時にも、ちょっとした環境の変化に対してフリージングをしたり、急いで手近の穴にとびこんだりする。

従って、こうした生態学的な場面で示されるラットの行動こそが、長い自然選択の結果として現在のラットに備わっている情動行動なのではないか。それならば、ラットの生態学的状況を実験室においてシュミレートすれば、現在のラットが持つ情動性の高低 (個体差) を測定できるだろう、と考えたわけである。

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

そして、両極端の行動特徴を示したラットをそれぞれ選択交配して行ったのであるが、行動に関する自然選択とは、ある行動をした個体では子が残る、そうでない個体では子が残らないということである。したがって筆者は、いわば自然になり代わって、ある行動をした個体には

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

子を残すことを許し、そうでない個体には許さないという仕事を何世代も続けたことになる。

Fig. 9がこの選択交配の経過である。この図には35世代までしか載っていないが、現在、50世代まで進んでいる。一見して分かるように、情動性の高低に関する系統は、選択交配の結果として、きれいに分離して行った。そして、このTsukuba情動系ラットについては、種々の情動場面への対処行動様式の相違ばかりでなく、様々の反射や初期行動の発達、貯蔵行動、攻撃行動、社会行動、各種の学習行動、脳内生化学物質などの相違、さらには各種薬物の効果、両系統の遺伝構造の分析、遺伝子座数の推定等、すでに60以上の研究が報告されている（藤田ら、1982）。

Fig. 10は、我々が筑波大学に持っているラット用野外フィールドである。かなり大きいもので、作ってから8年の歳月が流れている。このフィールドにTsukuba情動系ラットを投入して、雨が降ろうが、雪が降ろうが、そのまま自然繁殖にまかせたのである。ラットは地下に穴を掘って生活し繁殖して行った。我々は、この野外フィールドでの研究から、ラットの社会行動をも含めて、様々の行動や繁殖経過に関して実に多くのことを学んだ（藤田、1984b, 1986,

1989；藤田ら、1990）。

とはいえ、野外フィールドで分かったことだけでは十分とは言えなかった。質的なことは分かっても、量的なことを明確にしにくかったからである。従って、フィールドで分かったことを実験室へ持ち込んで、いわば大事な側面だけをカットアウトして、その側面を実験によって詳しく調べることが必要となってきた。野外フィールドで分かったことと、実験室に持ち込んで分かったことを比較することが重要であった。

その一例を示そう。Fig. 11は、我々の実験室で穴掘り行動を調べるために使っている装置である。Tsukuba情動系ラットのうちのTsukuba高情動系（THE）と呼ばれる臆病な系統は、Tsukuba低情動系（TLE）と呼ばれる大胆な系統に比べて、野外フィールドに投入されると早く穴を掘り、土を沢山かきだす。このことは野外フィールド研究の初期から分かったのだが、野外フィールドでは個体識別が難しいし、量的なことも測定しにくい。そこで、実験室に人工的な装置を作って一匹ずつ実験したわけである。その結果、北岡・藤田（1988）が示したように、臆病な方の系統は、どの個体も野外フィールドで分かったのと同じように、早く穴

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

Fig. 10 ラット用野外フィールド（藤田、1984）

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

Fig. 12 ラットが野外フィールドの地下に作った穴

Fig. 13 筑波大学心理学系において用いている八方向型放射状迷路

を掘り、長いトンネルを作り、土を沢山かき出して山のような堆積を作るといった特徴を示したのであった。

Fig. 12 は、野外フィールドに作られた穴に石膏を流し込んで固め、それを掘り出して写真したものである。ただしこの図は、一つのフィールドの4分の1だけを示している。穴の構造はこのような複雑で、途中が膨らんでいたりと、階層になっていたり、立体交差していたりする。膨らんだ部分を割ってみると、中にあるものから、ここは育児用の巣であるとか、貯蔵場であるといったことが分かってきた。ラットはこのような迷路の中で生活しているのである。

他方、Fig. 13 は、我々の研究室で使っている八方向型の放射状迷路である。放射状迷路はOlton(1979)が考案した装置であるが、筆者は、この装置はラットの生態学的状況にたいへんうまく適合した装置だと思っている。この装置では各迷路の先端に餌を置き、ラットに自由に選択をさせるのだが、ラットはかなりでたらめな選択をしながらも、次々とまだ行っていないところを間違いなく選択して行く。

かつて筆者は、迷路の本数を増して24本にしても、ラットは間違えないという報告を読んだ時には、にわかには信じ難かった。ラットがそんなに頭がいいはずはないと思っていたからである。ところが、我々のところで実際に実験をしてみると、ラットはこの迷路を極めて早く、間違いなく覚えた。考えてみると、ラットという種はあのように複雑な迷路を地下に作って、何世代となくその中で生活してきたのである。この放射状迷路ぐらいなら、たやすく覚えるのは当然なのであった。

VIII

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

第1は、行動研究に当たっては、基本的に生態学的発想を持つことが重要であると思う。つ

まり、行動の適応・進化という発想(Why Question)を持つことが必要であろう。少なくとも、自分は生き物を扱っているのだ、換言すれば、物を扱っているのではないということをはっきりと認識したうえで、研究を出発させるべきだと思う。

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

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

第4は、生態学的に意味のある状況を実験室において上手にシミュレートすることである。これは動物行動を研究する心理学者にとっては、特に重要なことだと思う。なぜならば、我々心理学者の知りたいことは、フィールドでの研究だけでは、必ずしも満足の行くほど十分には手に入らないからである。従って、多くの側面を統制したうえでの実験が必要となってくる。フィールドでの生態学的状況を、実験室においてどのように上手にシミュレートできるか。ここが、心理学者としては、いい研究か、そうでないかの分かれ道になると思う。

第5は、異なる種の行動を、生態学的観点から比較することである。筆者は、行動の比較ということは、ただやみくもに行なっても意味がないと思っている。まずは、近縁種の行動を比較するところから出発すべきである。その場合にも、生態学的観点から比較することが特に重要であろう。

以上、勝手なことを述べさせて頂いた。40年近く動物行動を研究してきた者の感想として、受け取っていただければ幸いである。

REFERENCES

- Alcock, J. 1975 *Animal behavior : an evolutionary approach*. Sunderland Mass: Sinauer.
- Allison, J. 1983 *Behavioral Economics*, New York.: Praeger.
- Bennet-Clark, H.C. 1970a A new French mole cricket, differing in song and morphology from *Gryllotalpa gryllotalpa* L. (*Orthoptera : Gryllotalpidae*). *Proceedings of Royal Entomological Society of London*, **39**, 125-132.
- Bennet-Clark, H.C. 1970b The mechanism and efficiency of sound production in mole crickets. *Journal of Experimental Biology*, **52**, 619-652.
- Bolles, R.C. 1970 Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, **77**, 32-48.
- Bolles, R.C. 1985 The slaying of Goliath: What happen to reinforcement theory. In T.D. Johnston & A.T. Pietrewicz (Eds). *Issues in the ecological study of learning*. Lawrence Erlbaum Associates, pp. 387-400.
- Bolles, R.C., & Beecher, M.D. 1988 *Evolution and learning*. Lawrence Erlbaum Associates.
- Bolles, R.C., Riley, A., & Meissner, D.J. 1975 Defensive behavior of the rat encountering *Mustelaputorius*. Cited in M.S. Fanselow & L. S. Leser (1988) A functional behavioristic approach to aversively motivated behavior: Predatory imminence as a determinant of the topography of defensive behavior. In R.C. Bolles & M.D. Beecher (Eds), *Evolution and learning*, Lawrence Erlbaum Associates, pp. 185-212.
- Brown, P., & Jenkins, H.M. 1968 Autoshaping of the pigeon's keypeck. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **11**, 1-8.
- Davey, G. 1989 *Ecological learning theory*.

- Routledge.
- Dewsbury, D.A. 1990 *Contemporary issues in comparative psychology*. Sinauer Associates.
- Fanselow, M.S., & Lester, L.S. 1988 A functional behavioristic approach to aversively motivated behavior: Predatory imminence as a determinant of the topography of defensive behavior. In R.C. Bolles & M.D. Beecher (Eds), *Evolution and learning*, Lawrence Erlbaum Associates, pp. 185-212.
- 藤田 統 1983 a 生得的行動 糸魚川直祐編「現代基礎心理学 9 発達(1)系統発生」, 東京大学出版会, pp.15-39.
- 藤田 統 1983 b 行動の適応と進化 永野重史・依田 明編「発達心理学への招待(7)文化のなかの人間」, 新曜社, pp.256-272.
- Fujita, O. 1984 "Tsukuba Emotionality": New selected rats. *Rat News Letter*, **13**, 31.
- 藤田 統 1984 a 行動理論モデルにおける適応の意義 日本心理学会第 48 回大会特別シンポジウム, 日本心理学会第 48 回大会発表論文集, S8.
- 藤田 統 1984 b 行動遺伝学的に作られた高・低情動反応系ラットの自然環境場面における適応性の研究 昭和 57・58 年度科学研究費補助金(一般研究 B) 研究成果報告書, pp.1-25.
- 藤田 統 1985 心理学におけるフィールド研究の意義について 日本心理学会 第 49 回大会発表論文集, 590.
- 藤田 統 1986 行動遺伝学的に作られた高・低情動反応系ラットの自然環境場面における行動の分析 昭和 59・60 年度科学研究費補助金(一般研究 B) 研究成果報告書, pp.1-37.
- 藤田 統 1989 行動の個体差の発現機序に関する行動遺伝学的・生理生化学的・生態学的研究 昭和 61・62・63 年度科学研究費補助金(一般研究 B) 研究成果報告書, pp.1-238.
- 藤田 統・加藤 宏 1983 a 行動研究における遺伝の意味について—行動遺伝学の歴史と展望—動物心理学年報, **33**, 49-65.
- 藤田 統・加藤 宏 1983 b 行動遺伝学における新しい潮流—適応への傾斜—筑波大学心理学研究, **5**, 25-35.
- 藤田 統・加藤 宏・安念保昌・増井誠一郎・北岡明佳・中津山英子 1990 Tsukuba 情動系ラットの野外フィールドにおける 4 年間の個体数の推移とそれに関連する雄の性行動 筑波大学心理学研究, **12**, 37-45.
- 藤田 統・中村則雄・宮本邦雄 1982 選択交配により作られた高・低情動反応性系ラットの行動比較 浜 治世編集「基礎と臨床の心理学 II 行動理論と個体差」, 誠信書房, pp. 156-174.
- Garcia, J., & Koelling, R. 1966 Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, **4**, 123-124.
- Hamilton, W.D. 1964 The genetical theory of social behaviours, I, II. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-52.
- Hanson, S.J., & Timberlake, W. 1983 Regulation during challenge: a general model of learned performance under schedule constraint. *Psychological Review*, **90**, 261-282.
- Johnston, T.D., & Pietrewicz, A.T. 1985 *Issues in the ecological study of learning*. Lawrence Erlbaum Associates.
- Kamil, A. C., & Sargeant, T.D. 1981 *Foraging behavior: Ecological, ethological, and psychological approach*. New York: Garland STPM Press.
- Kamil, A.C., & Mauldin, J.E 1988 A comparative-ethological approach to the study of learning. In R. C.Bolles & M.D.Beecher (Eds), *Evolution and learning*, Lawrence Erlbaum Associates, pp.117-133.
- 北岡明佳・藤田 統 1988 ラットとマウスの穴掘り行動に及ぼす情動性・性・照明条件の効果 動物心理学年報, **38**, 93-106.
- Krebs J.R. & Davies N.B. 1978 *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*. Black-

- well Scientific Publications, Oxford.
- Krebs, J.R., & Davies, N.B. 1981 *An introduction to behavioural ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Lima, S.L., & Valone, T.J. 1986 Influence of predation risk on diet selection: a simple example in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, **34**, 536-544.
- Lima, S.L., Valone, T.J., & Caraco, T. 1985 Foraging-efficiency-predation-risk trade-off in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, **33**, 155-165.
- Logue, A.W. 1979 Taste aversion and the generality of the laws of learning. *Psychological Bulletin*, **86**, 276-296.
- LoLordo, V.M. 1979 Selective associations. In A. Dickinson, & R.A. Boakes (Eds). *Mechanisms of learning and motivation*. Lawrence Erlbaum Associates.
- 中津山英子 1991 ラットの野外生活場面と実験室場面における採餌行動に及ぼす餌の大きさ・採餌距離の影響 筑波大学心理学研究科修士論文
- Olton, D.S. 1979 Mazes, maps, & memory. *American Psychologist*, **34**, 583-596.
- Parker, G.A. 1978 Searching for mates. In J.R. Krebs & N.B. Davies (Eds) *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 214-244.
- Phelpes, M. T., & Roberts, W.A. 1989 Central-place foraging by *Rattus norvegicus* on a radial maze. *Journal of Comparative Psychology*, **103**, 326-338.
- Premack, D. 1962 Reversibility of the reinforcement relation. *Science*, **136**, 255-257.
- Premack, D. 1965 *Reinforcement theory*. In D. Levine (Ed), *Nebraska Symposium on Motivation*, vol. **13**, Lincoln, Ne.: University of Nebraska Press.
- Seligman, M.E.P. 1970 On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, **77**, 406-418.
- Staddon, J.E.R. 1983 *Adaptive Behavior and Learning*, Cambridge: Cambridge University Press.
- Suarez, S.D., & Gallup G.G. 1981 An ecological analysis of openfield behavior in rats and mice. *Learning and Motivation*, **12**, 342-363.
- Timberlake, W. 1984 Behavior regulation and learned performance: some misapprehensions and disagreements, *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **41**, 355-375.
- Timberlake, W. 1990 Natural Learning in laboratory paradigms. In D.A. Dewsbury (Ed.) *Contemporary issues in comparative psychology*, Sinauer Associates, pp. 31-54.
- Tinbergen, N. 1951 *The study of instinct*. Oxford University Press.
- Tinbergen, N. 1963 On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **20**, 410-429.
- Wilson, E.O. 1975 *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge: Harvard University Press.
- Uack, R. 1979 Shelledropping: decision making and optimal foraging in Northwestern crows. *Behaviour*, **68**, 106-117.