

隔離飼育個体の行動及びその生理学的特性

大阪大学人間科学部 山 口 勝 機

はじめに

現在おこなわれている霊長類の行動研究には、大きくわけて2つの方法がある。一つは、野生にいたる自然な状態のサル集団を観察し、その社会構造を、いろいろな視点から明らかにしていくものであり、もう一つは実験室でサルを飼育し、極めて厳格な条件下で行動の解析をしていく方法である。これらの両者とも、常に相互の資料を比較検討しつつ研究を進めなければならない。最近のエレクトロニクスの発達により、野生ザルの生態調査にも超小型のテレメータの使用が可能になり、あらかじめ慢性的に植え込んでから行動を追跡することも試みられている。同時に実験室においては、行動と対応した生理学的変化について特に大脳生理学的立場から研究が進められてきている。

本稿では、現在まで我々の研究室でおこなわれてきた、ニホンザルの行動研究のうち、隔離飼育実験に焦点をあてつつ、その行動及び生理学的特性について若干の考察を加えてみたいと思う。

1. 隔離とは

まず、行動分析をおこなう場合、どのようにおこなうのかを述べ、次に隔離の一般的方法から、今までにおこなわれた隔離実験について、その結果生じる主要な行動特性について概観する。そうして我々の実験室でおこなった隔離飼育ニホンザルの集団形成について、その概略を報告する。

1-1 観察方法 行動観察で現在最も多く使用されている方法は、一定の時間単位ごとに観察対象となる動物の行動を記述していく方法である。一般に使用される時間単位は、母子関係のデリケートな側面をとらえるための5

秒単位から、普通は30秒あるいは長くて1分毎に発現した行動を記述し、観察時間は最低15分から60分間が使用される。これらの時間単位、観察時間は実験により適切なものが使用されるが、注意しなければならないのは動物の1日の生活リズムの時間軸で、いつ観察をおこなうかということである。例えば、給餌後3時間たつてからとか、とにかく一定の時間帯に観察をしなければならない。これらの記述式では、複数の動物が相互に複雑な行動を示した時、記述もれする場合もあるわけであるが、最近では、この記述式の他に、コーディング法がおこなわれている。この方法は、あらかじめ動物の個々の行動目録をつくり、それを適当な記号によってコーディングしていくやり方である。このほか、チェック・リストによるものがある。これは、あらかじめ見たい行動のリストを作成しておき目的の行動が発現した時チェックしていくものである。また、写真やシネ・カメラを利用する場合もあるが、これはまだ一般化した方法とはいえない。

どのような観察方法を使うにしろ、1匹の動物の行動観察は少なくとも2人でおこない、相互の観察結果を対照し、著しく相違のある場合にはデータとして使用するのには避けなければならない。

1-2 隔離の方法とその意義

隔離には完全隔離と部分隔離の2つの方法がある。一般に隔離するという場合、幼体を母親から強制的に隔離した後、隔離ケージで単独飼育するわけであるが、完全隔離の場合には、室内の照明のコントロールはもちろん、仲間との音声接触、身体接触あるいは視的接触は完全に遮断され、実験者の姿さえ最小限の必要以外には隔離個体には見えないようにするという極め

て厳格な感覚遮断の飼育条件下におく。これに対し、部分隔離とは、仲間の姿は見えないが、音声接触などは可能であり、ケージの外も見ることのできるような飼育条件である。実際の隔離飼育実験の際には、これらの2つの方法に、更にいくつかの段階が設定されておこなわれることが多い。

飼育条件とは別に、幼体の発達過程のどの段階で母親から隔離するかという条件が最も重要な問題であることはいうまでもない。この隔離時期の問題は、比較行動学 (Ethology) でいわれる臨界期 (critical period) を知ることになるからである。すなわち、最低どれ位の隔離を行なった場合に最低の行動変容が見られるかを究明することが臨界期を求める方法である。同時に、臨界期内における隔離の結果、幼体に発現してくる様々な行動異常は、野生ザルの母子関係の裏の姿を浮きぼりにしてくれるといえる。

隔離実験とは、このように従来正常な関係、状態にあるものを任意に破壊し、いわば裏面にあったものを顕在化させることによって、正常な関係を形成するもとなるものを検証していることとする研究方法である。

1-3 隔離による行動変容

隔離により顕著にあらわれる行動特性として以下の3つのものがあげられる。

第1に社会性の欠如である。これは、隔離飼育個体をいっしょにした場合、野生ザルでは相互の順位成立は速やかに成立し、かつ安定性を示すのであるが、隔離個体は攻撃的であり容易に順位成立がおこなわれない。¹⁾ すなわち、適格に相手を認知する能力が欠けていると考えられる。また、雄の場合には性行動のパターンが不適切 (図1) であるが、²⁾ 雌の場合には養育行動がうまくいかない。^{3) 4)} これなどは、隔離個体の性差により隔離の影響が異なってくることを示している。

第2に多様な固着行動 (stereotyped behavior) の発現があげられる。固着行動とは、野生ザルの行動パターンにはないまったく新しい行動ではなく、ある一つの行動が異常に高い

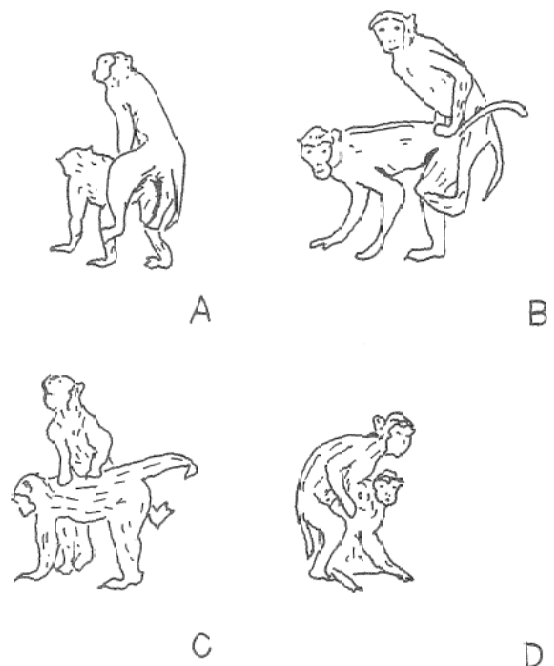


図1 野生および隔離飼育ザルの性行動
A,B :野生ザルの正常な交尾姿勢
C,D :隔離ザルの異常な交尾姿勢
(Mason, W., 1960)

反復性を示してくることをいう。その種類は様々であり同一個体でも数種類の固着行動を発現させてくることが多い。

第3に環境との接触が非常に少なく、極めて自閉的であり、新奇な場面あるいは事物に対する順応性が著しく低いことなどである。⁵⁾

このように隔離の結果は、野生ザルと比較して著しい行動様式の相違が顕著になり精神病的であるともいえる。つまり、幼体が母子関係を物理的にあるいは心理的に断たれた時、正常な社会的発達是非常に困難なものとなる。幼体は、その緊密な母子関係を通じて集団の一成員となる基盤を得るし、その後の社会的学習を円滑に進めることができるのである。

2. 隔離飼育ザルの人工集団

我々の研究室で隔離飼育実験が初めておこなわれたのは1965年6月で、勝山野生ザル6匹 (成体雌3匹及びその新生体3匹) を捕獲し、一定期間、母子関係を継続させた後に強制的に母子隔離をおこなった。母子の隔離時期

は、それぞれ異なっていたが、その目的は臨界期の究明と母ザルからの隔離時期が異なることによって、隔離個体に特有な行動である固着行動の発現パターンがどのように異なってくるかを知るためであった。その後、1966年7月、これらの隔離個体が約1才に達した時、初めて隔離ケージより取り出し集団生活をおこなわせるため、3匹の人工集団をつくった。その目的は、集団生活を経験させることにより、隔離個体の社会性がどのように形成され、また異常な行動である固着行動が、どのような変化を示すかを調べることにあった。こうした隔離実験は現在もおこなわれているが、ここではその一部を紹介したいと思う。

2-1 第1実験

(被験体) 1966年4月から5月までに実

験室で生まれた約1才の幼体ザルを使用した。内わけは、雄1、雌1の2匹のニホンザルと、ヤクシマニホンザルの雌1匹、計3匹を使用した。これらの3匹は、それぞれ異なる隔離条件に従って実験室で飼育された。雄は誕生直後、母ザルから隔離され人工的に飼育された。ニホンザル雌は生後98日目に、ヤクシマニホンザルは生後180日目に母ザルから隔離され、いずれも人工集団を形成する生後約1年目まで単独で隔離ケージに飼育された。これらの2匹の雌ザルは、98、180日間の母ザルとの接触はあったが、雄1匹は、まったくといってよいほどに母ザルとの接触はなかった。また、明白なことであるが、母ザル以外の成体あるいは仲間との接触を経験することは、まったくなかった。生後6ヶ月以前に隔離されたこの群を早期隔離群(表1)と呼ぶことにする。

表1 早期隔離群と後期隔離群で使用した被験体の母ザルからの隔離時期、集団形成時の年齢および性別を示す。

	被験体	隔離年齢	集団形成時年齢	性別
早期隔離群	M-1	1日	1才	♂
	F-98	98 "	1 "	♀
	F-180	180 "	1 "	♀
後期隔離群	M-270	270日	1才	♂
	M-270	270 "	1 "	♂
	F-270	270 "	1 "	♀

〔隔離ケージ〕 ケージの寸法は、縦1メートル、横0.5メートル、長さ2メートルであるが、奥行1メートルの所にギロチンドアが取り付けられており真中で仕切ることができるようになっていた。ケージは全て鉄製で床は真中から前後にかけて勾配がゆるくつけてあった(図2)。ケージ内には被験体が手で遊んだりするようなものは、まったくなかったが、ケージの外は見ることができたし、他の飼育ザルとの音声接触は、かなりおこなわれた。しかし、いかなる場合でも他の個体をみたり、身体的接触をするようなことはまったくなかった。

〔観察ケージ〕 人工集団の形成に使用したケージは、縦2メートル、横2メートル、長さ

2メートル、床から天井までの高さは2.4メートルの大きさであった。ケージは正面を除き、他の2面は外が見えぬようにプラスチック板でふさがれていた。1面は鉄板の壁であり、ここに横0.75メートル、高さ1メートルのギロチンドアが取り付けられており、ここから被験体の出し入れをおこなった。正面は鉄棒のさくであり、中が見えるようになっている(図3)。

なお、観察の場合には、starting box を使用したが、これは縦0.3メートル、横0.3メートル、長さ0.9メートルの大きさで、3区分され観察時には、この中に被験体を入れ、スライド式の戸で締め切り、観察開始とともに外からロープで引きあげるようにしてあった。

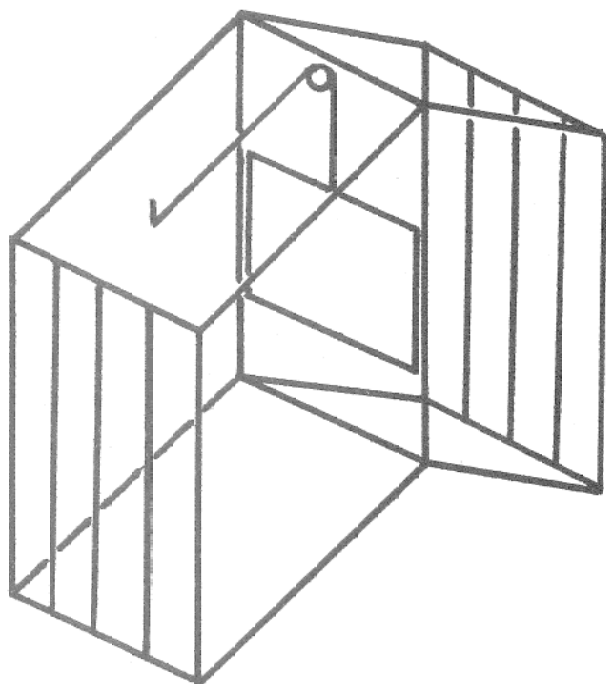


図2 隔離ケージ

〔実験手続〕 実験は、短期観察と長期観察の2つに分けておこなわれた。

短期観察は全部で21日間、毎日おこなわれた。時間は午後1時より1時30分までの30分間おこなわれた。観察を実施する約3時間前に給餌をおこなった。観察20分前には被験体を隔離ケージより starting box の中に入れておいた。被験体は20分間、starting box に閉じこめられるわけであるが、これは入れて直ちに観察をおこなうよりも、ある程度落ちつかせてから観察をおこなった方が好ましいからである。20分後にスライド式の戸を外からロープで引きあげることにより観察は始められた。観察者は決まった場所にすわり、また観察する被験体もあらかじめ決めておいた。これは同一人による記録の方が、比較的一貫した行動経過をみられるためである。観察は、1日30分間、30秒ごとに行動を記録した。30秒ごとの時間経過を知るためには、あらかじめテープレコーダに吹きこんだものを使用した。30分間の観察が終了すると被験体は直ちに隔離ケージにもどした。ただし、18日目の観察が終了した時から、被験体は隔離ケージにもどされず長期の集団生活を体験させるための準備段階として観察ケージでいっしょにしておいた。19日目から21日目までの観察

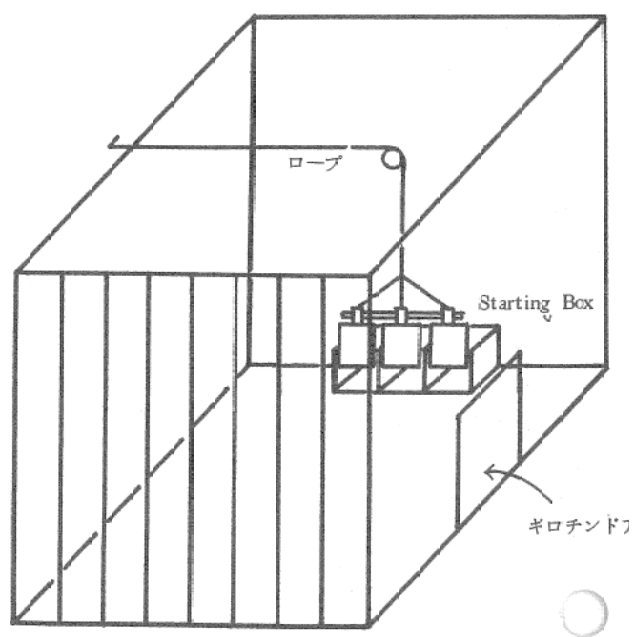


図3 観察ケージ

は、やはり観察3時間前に観察ケージでエサを与え、20分前には、starting box に被験体を入れておいた。このようにして21日間の短期観察は終了した。

長期観察は、21日間の短期観察が終了後、約1ヶ月おきに連続3日間づつ10ヶ月間にわたりおこなわれた。この10ヶ月間、3匹の被験体は常にいっしょであり、絶対にお互いから隔離されることはなかった。観察方法は、やはり観察3時間前にエサを観察ケージで与え、20分前に starting box に閉じこめ、観察開始でスライド式の戸を引きあげることにより始められた。

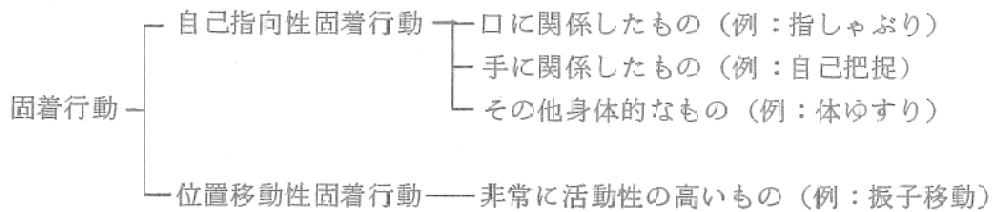
2-2 第2実験

〔被験体〕 1967年5月から6月にかけて実験室で生まれた約1才のニホンザル雄2匹と岡山県勝山実験所で捕獲した約1才の雌の野生ザル1匹を使用した。

3匹の隔離条件は同じである。すなわち、生後9ヶ月目に母ザルから隔離され、実験開始まで、いずれも隔離ケージに単独で飼育された。この群は母ザルからの隔離時期が遅いので後期隔離群とよぶ(表1)。

〔隔離ケージ〕 図2参照

表2 固着行動の分類



〔観察ケージ〕 図3参照

〔実験手続〕 第1実験とまったく同じである。

2-3 結果の概略

ここでは特に両群に発現した固着行動について、その種類と、短期観察と長期観察における発現率をみることにする。

〔固着行動の分類〕 大きくわけて活動性の低い自己の身体にかかわってきた、いわゆる自己指向性の固着行動と、活動性の非常に高い、いわゆる位置移動性の固着行動の2つに分け、更に活動性の低い固着行動を口にかかわるもの、手にかかわるもの、その他の身体的なものの3つに分類した(表2)。

早期隔離群では11種類の固着行動が発現し、そのうち自己指向性の固着行動は9種類であった。特にM-1では、「指しゃぶり」「ペニスいじり」とか「自己把捉」(写真1)などのより歪んだ固着行動が発現し、他の2個体と比較しても活動性の低い固着行動を発現させてきた。この群では、大部分が自己指向性の固着行動を発現させてきたのが特徴的であった。

次に後期隔離群であるが、観察された固着行動は全部で9種類で、このうち6種類が自己指向性の固着行動であった。早期隔離群と異なる点は、「指しゃぶり」などの強い自己指向性の固着行動は、まったく発現しなかったことである。また、種類は自己指向性の固着行動が多かったのであるが、実際の発現率は、次ののべるように圧倒的に位置移動性の固着行動が高かったことである。

〔固着行動の発現率〕 両群の短期観察における固着行動の発現率を示したものが図4である。早期隔離群では、自己指向性の固着行動が

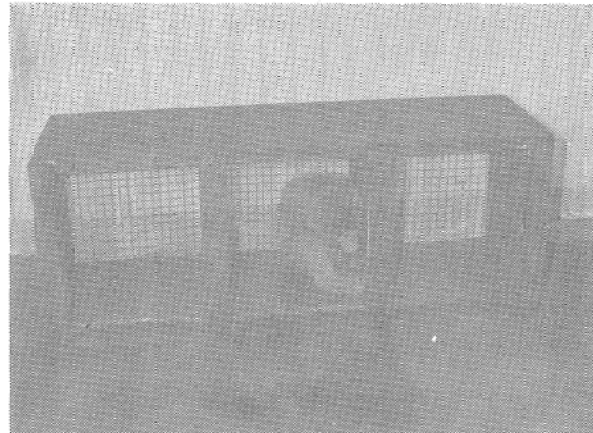


写真1 M-1の自己把捉

両手で自分の胸をだくようにしてうずくまっている。

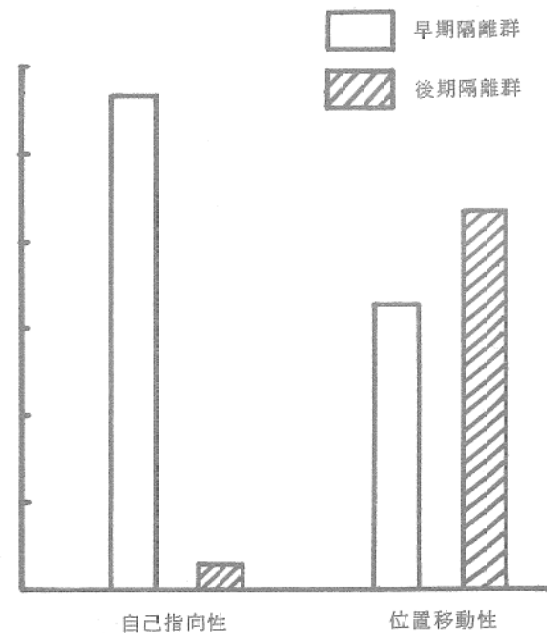


図4 短期観察における両群の自己指向性および位置移動性の固着行動の発現率

58.6 パーセント，位置移動性の固着行動が 32.8 パーセント，これに対し後期隔離群では自己指向性の固着行動が 2.6 パーセント，位置移動性の固着行動が 44.2 パーセントであった。

このようなことから，隔離時期の早い場合には，どちらかといえば自己指向性の固着行動が多く発現し，遅い場合には位置移動性の固着行動が多く発現してくる傾向が認められる。

次に長期観察における同様な発現率を示したものが図 5 である。早期隔離群では自己指向性の固着行動が 32.3 パーセント，位置移動性の固着行動が 10.6 パーセントであり，後期隔離群では自己指向性の固着行動が 1.3 パーセント，位置移動性の固着行動が 4.0 パーセントであった。早期隔離群の場合，短期観察と比較して各行動とも 20 パーセント以上の減少を示してきているが，後期隔離群では，特に位置移動性の固着行動が 40 パーセントもの減少を示してきている。つまり，集団生活のもつリハビリテーション効果は後期隔離群において特に顕著であったと考えられる。換言すれば，位置移動性の固着行動は，自己指向性の固着行動よりも極めて減少しやすい性質をもつと考えられる。しかし，どんなに長期間の集団生活を経験させても，これらの固着行動が消滅するという事は決してない

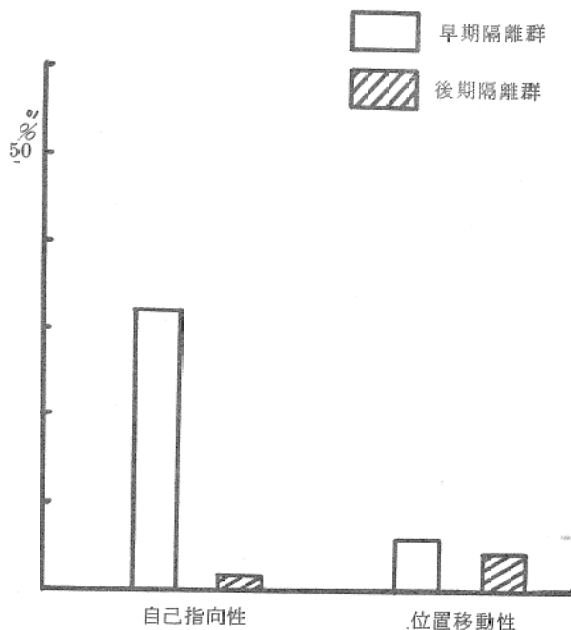


図 5 長期観察における両群の自己指向性および位置移動性の固着行動の発現率

ということもまた事実である。

このように母ザルからの隔離時期が異なると，その行動変容にもまた違いが生じてくるのであり，隔離が遅れるほど一度発現してきた行動異常も，その後の集団生活により速やかな減少を示してくるのである。

3 隔離飼育個体の行動生理学的研究

3-1 隔離個体の興奮水準 (arousal level)

前述した如く，生後まもなく隔離飼育された個体は，様々な行動異常を示す。これらの隔離個体の行動解析は既に数多くおこなわれてきたが，隔離の影響は個体の示す行動にのみ発現してくるわけでは決してない。いわば，行動として発現してくるのは二次的なものであり，最初に影響を受けるのは大脳であると考えられる。従来，あまり隔離個体の生理学的研究はおこなわれなかったが，近年，脳波，誘発電位などの電気生理学的，あるいは生化学的方法を用いておこなわれるようになり，その生理学的特性も明らかにされつつある。しかし，これらの研究は，いずれもイヌ，ラットを用いたものであり霊長類の隔離個体については，まだほとんど，おこなわれていないのが現状である。しかしながら，種により発現してくる行動変容の様式に相違はあるが，隔離個体の行動研究から共通して考えられている仮説は，隔離個体の興奮水準が極めて高いのではないかということである。それは，隔離個体の攻撃的な面，一般に野生ザルは実験者が嚇しても「威かく」するだけの場合が多いのであるが，隔離ザルの場合には猛然と飛びかかってくることが多く，執拗な攻撃行動を続けることとか，あるいは固着行動の発現は，隔離個体を新奇な場面とか事物に対面させると多発したり，欲求不満場面などに追いやることでも同様の現象をみることが出来る。つまり，隔離個体は，新たな環境に適切に対処することができず固着行動を発現させることによって心身のバランスを取っているというように考えられてきた。換言すれば，隔離個体は外界の刺激に対する閾値が極めて低いのではないかと思われる。

このように隔離個体の環境を操作することに

よって、ある程度その個性を知ることはできるのであるが、実際に隔離個体の中枢神経系の状態が高い興奮性を示しているのかどうかを直接には測定することにはならない。これらの問題を解決していく一つの方法が生理学的方法を利用したものであるが、以下これらの研究を少し概観してみる。

3-2 生理学的研究

仔犬が生後4週目から5週目にかけての1週間、部分的、感覚的隔離条件下で飼育された。1週間の隔離が終了した時、仔犬の行動は落ち着きがなく、その脳波は每秒14~16サイクル

のリズミカルな低振幅速波を示し、すべてのチャンネルで、しばしば同期していた(図6)。数匹の犬では、この速いリズミカルな活動は4秒から15秒ごとに反復し、0.5秒から2秒の持続を示した。隔離終了後2日目には、こうした速波の減少を示してきた仔犬も数匹いたが、中には1週間にわたり持続した仔犬も数匹いた。また、統制群の仔犬の目を手でふさいだりすると3~4サイクルの同期波がみられた。こうした現象はヒトの場合の閉眼安静時におけるアルファ波の出現と類似したものと考えられるが、隔離群では、こうした反応はみられず脱同期した状態が継続していた(図7)。

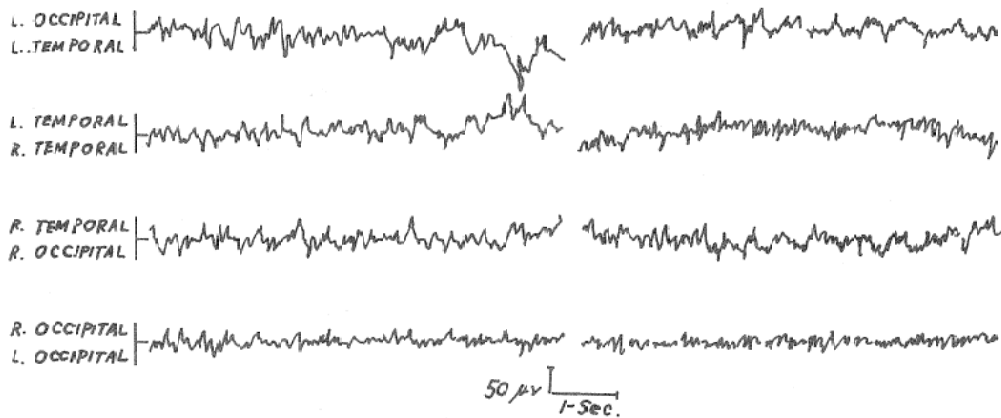


図6 統制群(左側)と隔離群(右側)の覚醒時脳波・隔離群では、特に側頭部に連続的な速波が優性である。統制群の方は、振幅も大きく、遅い波が目立つ。(Fox, M.W., 1967)

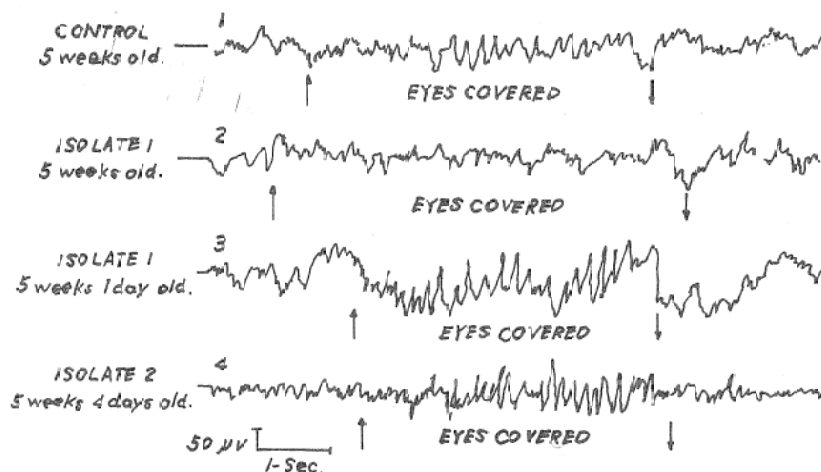


図7 隔離終了第一日に隔離個体の目を手でおおったが、統制群(1)にみられるような、ゆっくりした脳波への変化はみられなかった(2)。しかし、1日経過すると急速な回復がみられる個体(3)もいた。(Fox, M.W., 1967)

また、光刺激に対する誘発電位をみると隔離終了後、すべての隔離個体は統制群よりも一貫して短い潜時を示した。しかし、6週目になると両群の有意差はみられなくなっている。⁶⁾ このように生後わずか1週間の短期隔離をおこなっても両群の間には顕著な相違が生じてくることがわかる。

また別な実験によると、ほぼ完全隔離飼育された仔犬と農場で飼育された統制群の仔犬が比較された。隔離飼育された仔犬は著しい行動異常を示してきた。また、両群の誘発電位及び脳波を調べた結果、隔離群にケージのドア越しに新奇な対象を呈示すると、その脳波は低周波数から速波へと劇的な変化を示し、ドアを閉めた後でのみ、もとの低周波数へと回復したのである。統制群では、わずかな時間、速波になったがドアを閉める前に、以前の低周波数へと回復した。隔離群の脳波変化は皮質よりも網様体で顕著であった。また、新奇な対象を呈示した際にクリック音に対する誘発電位も同時に皮質と

網様体で記録したが、隔離群では網様体での誘発電位の波形と振幅に著しい変動がみられた(図8)。

統制群では、こうした変化はほとんどみられず、たとえ振幅の変化が生じた場合でも自発的なものであり、隔離群に特徴的な環境の変化には対応しなかった。⁷⁾

また隔離の影響を生化学的側面からみたものではラットについておこなわれたものがある。

次の3つの飼育条件下のラットが調べられた。a) 貧しい環境では1匹だけであり b) 標準的なケージには2~3匹のラットがおり c) 豊かな環境では大きなケージに数匹が一緒に生活し、種々の遊び道具もそなわっていた。ラットは4~10週間を各条件下で飼育された後、殺して脳を取り出し、脳の検索と分析がおこなわれた。その主要な結果によると、豊かな経験をもったネズミの方が大脳皮質の重量が大きく、皮質の厚さも大であった。同時にアセチルコリンエステラーゼやコリンエステラーゼの活性も

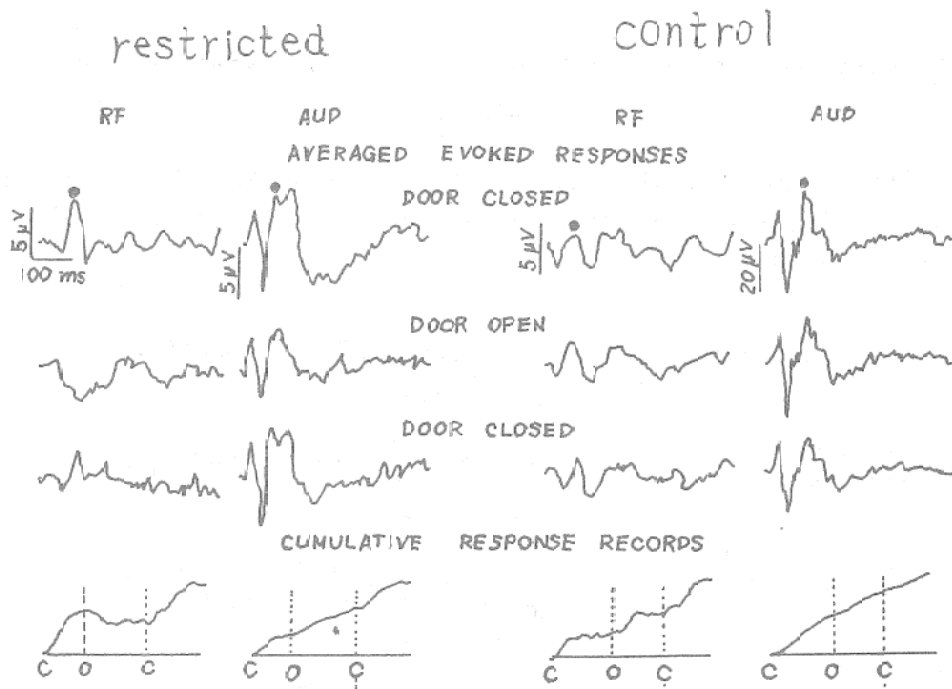


図8 網様体 (RF) と聴覚領 (AUD) におけるクリック誘発反応に及ぼす新奇な対象呈示の影響。左が隔離群で右が統制群。上は100回の誘発反応の平均、下は上の平均誘発反応の上に点で示した部分の振幅を累積的に加算したもの。例えば、下の隔離群 (RF) ではドアが閉じられている時 (C)、比較的大きな一定の振幅であるが、ドアをあける (O) と反応の極性の変化が生じ、ドアが閉じられる (C) と再び高振幅の誘発反応があらわれてきた。

(R. Melzack and S.K. Burns., 1965)

かなり大きかった。特に、豊かな経験をもつ群と貧しい経験をもつ群の間に顕著な差が認められたのは皮質の後頭領野であった。更に、この部位におけるシナプス接続部を調べてみると、豊かな環境で育った群の方が貧しい環境で育った群よりも大きかったのである。⁸⁾

以上の結果からみても明らかなように、生後わずか1週間の短期隔離をおこなった場合にも、脳波は統制群と比較して著しい速波パターンとなり、かつ誘発電位の潜時も短かかった。また、こうした変化は網様体において顕著であり、環境の変化と高い相関のあることがわかる。同時に、飼育環境の違いにより大脳皮質の重さとか厚さ、あるいは酵素活性などの脳代謝活動にも相違があらわれてくるのがわかる。

これらの幾つかの実験結果からしても、隔離個体の興奮水準は、正常な環境で飼育された個体よりも、やはり高いのではないかということがある程度いえよう。すなわち、隔離個体は外部刺激に対する閾直が極めて低く、興奮水準が常に高い状態になりやすい特質をもつといえる。換言するならば、求心性刺激を、ほぼ無選択に受容しやすく、覚醒中枢ともいべき網様体が慢性的に賦活されているのではないかと推測される。我々の研究室においても、このような前提から、隔離飼育ニホンザルの脳波分析をおこなっている(写真2)。

4 結 語

隔離飼育するということは、心理的影響だけを個体に及ぼすのではなく、一方では生理学的、解剖学的、生化学的影響が大脳に強く認められるのである。特に、隔離という環境操作を幼体の発達速度の著しい段階に、換言すれば、臨界期内に加える場合は、その影響は破壊的であるともいえる。こうした行動及び生理学的影響はたとえ同輩といっしょに育てたとしても妨げることのできない程に強烈なものである。この種の実験は主にイヌ、ラットを用いたものであるが、より高等なニホンザルなどの霊長類の場合には、こうした生理学的、生化学的影響は更に重大なものになると思われる。なぜなら、隔離による行動変容の程度は、イヌ、ラットと比較

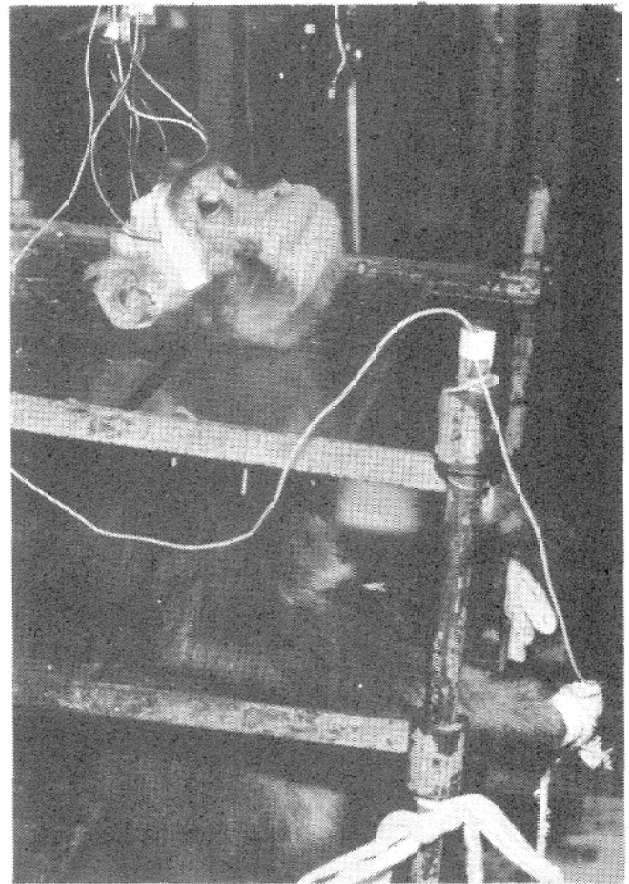


写真2 隔離ザルの脳波測定

にならない程に強く、中枢神経系の機能も複雑であるからである。

このように種々の生理学的変化と隔離の関係が、ある程度解明されてきている。更に隔離時期により、その相違も当然異なり、そうした変化がまた行動変容の相違とも相関をもつと考えられるが、これは今後の研究にまたなければならぬ。いづれにしても隔離がいかに重大な影響を個体に及ぼすものであるかは再認識しなければならない。隔離飼育実験において行動観察を第一におこなうことが必要であり不可欠なものであるが、それと並行して行動と対応した生理学的変化を明確にしていくことも、また不可欠なことになると思われる。このような行動学的、生理学的、生化学的方法によるアプローチは、行動科学の一つのあり方を示すものと考えられる。

参 考 文 献

- 1) W.A Mason J. comp. physiol. Psychol. 54, 1961, 694-699
- 2) W.A Mason J. comp. physiol. Psychol. 53, 1960, 582-589
- 3) G.L Arling J. comp. physiol. Psychol. 64, 1967, 371-377
- 4) G. Sackett et al. J. comp. physiol. Psychol. 63, 1967, 376-381
- 5) E.W Menzel J. comp. physiol. Psychol. 56, 1963, 78-85
- 6) M. W Fox Physiol. Behav. 2, 1967, 145-151
- 7) R.Melzack and S.K Burns Exp. Neurol. 13, 1965, 163-175
- 8) M.R ローゼンツバイク他 サイエンス 4, 1972, 72-80