

適應論的視点に立つストレス  
事態下の動物行動研究

小 俣 謙 二



報告番号 二第 5702 号

①

適応論的視点に立つストレス  
事態下の動物行動研究

小俣 謙二



## 目 次

緒言 本研究の意義と本論文の構成	・ ・ ・ ・ 1
第 I 部 ストレス事態下の行動に関する先行研究	
第 I 章 適応概念の検討と本研究の基本的立場	・ ・ ・ ・ 4
第 1 節 従来の研究における適応の定義	・ ・ ・ ・ 4
(1) ダーヴィニズム (Darwinism) とその後の行動生態学の展開における適応概念	
(2) 生物諸科学における適応の定義の多様性	
第 2 節 適応理解の水準	・ ・ ・ ・ 13
(1) 個体の水準での適応と種の水準での適応	
(2) 行動的、生理的、形態的及び遺伝的水準での適応	
第 3 節 本研究の基本的立場	・ ・ ・ ・ 23
(1) 個体水準での適応の定義	
(2) 個体水準での適応過程における行動の位置づけ	
第 II 章 本研究におけるストレス概念の定義と適応論的視点から見たストレス事態の特徴	・ ・ ・ ・ 30
第 1 節 ストレス事態の定義と適応事態としてみたストレス事態の特性	・ ・ ・ ・ 30
(1) ストレス事態の定義	
(2) 適応事態としてのストレス事態	



第Ⅲ章	ストレス事態下の行動に関する研究の現状	・ ・ ・ ・ 43
第1節	ストレス研究における初期の行動的研究（1970年代までの研究）の概観	・ ・ ・ ・ 43
	（1）ストレス事態での対処可能性に関する研究	
	（2）学習性絶望(learned helplessness)の研究	
	（3）活動性ストレスの研究	
	（4）その他の研究	
	（5）初期の研究にみられる行動の捉え方の特徴	
第2節	1980年以降のストレス事態での行動研究の概観	・ ・ ・ ・ 64
	（1）対象とした期間及び分析の方法	
	（2）分析結果	
	（3） <i>Psychological Abstract</i> 誌の分析結果の纏めとその妥当性	
第3節	先行研究の纏めとそれに対する論評	・ ・ ・ ・ 79
第Ⅰ部	まとめ	・ ・ ・ ・ 83
第Ⅱ部	ストレス事態における行動的適応過程の実験的研究	
第Ⅳ章	本研究の目的と方法論上の特色	・ ・ ・ ・ 86
第1節	従来の行動的ストレス研究の到達点からみた本研究の目的	・ ・ ・ ・ 86



第2節	ストレス事態における適応行動研究としての本研究の研究 方法の考察	・ ・ ・ ・ 89
	(1) 観察対象とする行動に関する考察	
	(2) 観察事態に関する問題	
第3節	ストレス事態の選定	・ ・ ・ ・ 99
第V章	実験1：寒冷ストレス事態での近交系マウスの行 動変容	・ ・ ・ ・ 102
第VI章	実験2：飢餓ストレス事態での近交系マウスの行 動変容	・ ・ ・ ・ 122
第VII章	実験3：電撃ストレス事態での近交系マウスの行 動変容	・ ・ ・ ・ 141
	実験3-A	・ ・ ・ ・ 141
	実験3-B	・ ・ ・ ・ 158
	電撃ストレス事態での適応行動についての全体的討論	・ ・ ・ ・ 165
第III部	ストレス事態における行 動的適応過程に関する二過程モデ ル	
第VIII章	総合討論	・ ・ ・ ・ 170
第1節	ストレス事態での適応行動の特徴	・ ・ ・ ・ 170



- (1) 直接的対処行動と間接的対処行動の区分と適応過程における後者の重要性
- (2) 基本的生活行動の重要性
- (3) 対処行動にみられる柔軟性
- (4) 適応におけるストレス呈示時とその解除後の2つの事態の機能的差異
- (5) 行動的対処を補う生理的対処の可能性

第2節 本研究の所見からみた従来の対処行動モデルの批判的検討	・・・・・・180
--------------------------------	-----------

- (1) ストレス事態での対処行動に関するWeiss及び津田・平井のモデル
- (2) 従来の対処行動モデルの問題点

第3節 ストレス事態での行動的適応過程理解のための二過程モデル	・・・・・・188
---------------------------------	-----------

第IX章 残された課題と今後の展開	・・・・・・193
-------------------	-----------

第1節 今後の方向	・・・・・・193
-----------	-----------

第2節 ストレス事態での適応過程の理解における二過程モデルの意義	・・・・・・196
----------------------------------	-----------

要約	・・・・・・199
----	-----------

謝辞	・・・・・・202
----	-----------

引用文献	・・・・・・203
------	-----------



## 緒言 本研究の意義と本論文の構成

生体の棲息環境は外気温、餌の状況、個体関係など常に多少の変動幅をもって変化するのが常である。そのような環境の中で生体自身はその内部環境を一定の平衡状態に保持しようとする（ホメオスタシス）。したがって、環境は生体にとって基本的に自身の存続と種の維持のために何らかの対処をし、新たな生息環境に適応してゆかねばならない課題事態としての性格を内包しているといえる。そして、このような環境と生体との間の動的な平衡状態を調整するものの一つが行動である。そして、通常的环境条件下では環境の変動幅が生体の生理的・行動的適応方略で対処可能であるがために大きな問題とはならない。しかし、環境変動がそれまでの生体の対処方略を越える程のものである時、生体は新たな適応方略の確立を必要とする。

Selye が最初に問題にし、その後現在に至るまで膨大な研究が行われることになったストレスは、まさにこの、それまでの適応方略が有効性を失うような環境変化であるといえる。換言すれば、そのような環境変化のうち、一定の生理学的状態—ストレス—をもたらす状況（刺激事態）をストレス事態として特定し、それに対する生理的反応過程を一般的（汎）適応症候群と称して、事態への生理的水準での適応の試みと理解しようとしたものがストレス学説であったといえよう。

しかしストレス事態を適応事態として理解するならば、個体の適応の試みは、Selye が問題とした生理的水準のみならず、行動的水準でも行われるはずである。しかも行動を、環境変化と生体の内的平衡状態の維持（ホメオスタシス）との間に介在する調整過程として捉えるなら、ストレス事態での適応における行動の意義は大きいと考えられる。

しかしながら、ストレス研究における行動の研究を概観すると、必ずしも十分な理解がなされているとは思われない。とくに動物を用いたストレス研究の場合、1960年代から多くの行動的研究がなされてきたにもかかわらず、適応行動という視点からの研究は極めて少ない。したがって、適応論的視点からストレス事態での行動変化を分析し、その適応的意義を明らかにすることはストレス事態への適応過程全体の理解にとって有意義なものと思われる。



それゆえ、本研究では、動物を用いて、ストレス事態での適応にどのような行動が関与しているかを明らかにすることで、ストレス事態での行動的適応過程のモデルを提起することを目的とする。また、それによってこれまで生理的適応に偏りがちであったストレス事態での適応過程の全体像の解明に寄与しようとするものである。

このように、本研究ではストレス事態での行動を適応行動としての視点から問題にするが、適応についてはその定義が多様である。したがって、議論においてはまず第Ⅰ部で適応の定義を検討することから始めることとし、従来の研究者による適応の定義とそこでの議論の問題点を明らかにし、本研究での適応の定義をおこなう。その上で行動的適応の研究において考慮すべき視点について考察する。そこでの議論を踏まえた上で本研究の主題であるストレス事態での行動研究について、適応行動研究という視点から従来の研究を概観し、その特徴と、従来の研究では必ずしも適応行動研究としての視点が十分ではなかったという問題点を指摘する。

以上の第Ⅰ部の議論に基づいて、第Ⅱ部ではまず現時点でのストレス事態での行動研究の課題を明らかにし、本研究の目的を述べる。同時に行動的適応の視点を反映したストレス事態での行動的研究の方法についても考察をおこなう。そして具体的な実験として3種類のストレス事態での行動を観察し、事態への適応という視点からその分析を行う。次いで、第Ⅲ部ではそれらの所見に基づいてストレス事態での行動的適応過程の理解のための二過程モデルを提起する。同時に従来の行動的ストレス研究で提起されてきた対処行動モデルについてその問題点を指摘し、その上で、両者の関係について考察する。最後に、本研究で提起した二過程モデルが今後のストレス研究にどのような可能性をもたらすかについても議論する。



## 第 I 部

# ストレス事態下の行動に関する先行研究



## 第 I 章 適応概念の検討と本研究の基本的立場

はじめに述べたように、本研究はストレス事態での動物の行動を適応行動という視点から分析し、そのメカニズムを明らかにすることを目的としている。

しかし、適応の定義は研究者、研究領域によって異なり、一様ではない。したがって第I章では従来の議論における適応の定義について考察する。

具体的にはまず、従来の研究において適応がどのように定義されてきたかを概観し、そこでの概念上の混乱について述べる。次いで、その混乱は、適応現象それ自体がさまざまな水準で捉えることのできる多様性を内包する現象であるにもかかわらず、そのことを研究者が充分検討することなく議論してきたことによることを明らかにする。それらを踏まえて、本研究で問題とするストレス事態での適応研究が個体水準の行動的適応の問題であることから、個体水準での適応についての本研究の定義を述べる。

### 第 1 節 従来の研究における適応の定義

#### (1) ダーヴィニズム(Darwinism)とその後の行動生態学の展開における適応概念

適応という概念は本来生物学の概念であり、進化についてのダーヴィニズム的説明と密接に関係していた。Darwin自身はその著書「種の起源」(1859)の中で適応それ自体を独立に議論していないが、その意味は最適者生存(survival of the fittest)という形で示されている。それによれば、ある生物種の中に特定の性質について何種類かの変異が存在する時、生活環境に何らかの変化が起きると、その変化に最も適合した性質をもつ個体(群)が子孫を残すとされる(「種の起源」第四章)。換言すれば現存する種は全て、(既に絶滅した種も含めた)他者と比べてその環境により適合したなんらかの特性をもっていたために、自然淘汰という闘争に勝利をおさめることができたと考える。この場



合、最適者とは、その特性をもっていない他個体に対して、新たな環境での種の存続という点で、有利な位置にあるものという意味に用いられている。したがってダーヴィニズムでは、適応は

「生体のある特性が、その環境において、種の存続に寄与していること」を意味する言葉として用いられていたとすることができる。そしてその場合、すなわち適応度 (fitness) はその特性をもつ個体が次世代に残すことのできる子供の数で捉えられてきた (Darwinian fitness)。

このように適応の概念は進化と密接に関連させて用いられてきたが、当該の特性の適応度については近年の行動生態学 (behavioral ecology) の発展に伴い新たな議論がなされるようになった。いうまでもなく、行動生態学はある動物種の行動がどのような形でその種 (個体) の適応に寄与しているかを明らかにする研究分野である。そしてその適応的意義の解明を通して、その行動がなぜ進化したのかを明らかにする。この行動生態学で問題となったのが、種の存続や個体の存続とは一見矛盾する行動が自然界に存在するという事実であった。確かに現存する全ての行動が種の存続に何らかの利益をもたらすものとは限らないが、自身の子孫を残すことなく他個体の子供の養育に寄与するミツバチのワーカーのような存在は、少なくとも上述の考え方からは適応度の極めて低い行動と評価され、当然進化の過程で消失するはずの行動である。したがって、この利他的行動の適応的意義を理解するためには適応度についての新たな視点が必要となった。こうした現象を説明するものとして近年、行動生態学で大きな関心をもたれているのが包括適応度 (inclusive fitness; Hamilton, 1964) の概念である。そこでは残すべき遺伝的特性をもつものを子供だけでなく血縁者も含めて捉える。この考えによればミツバチの例は、自身は死んでも、自身の遺伝的特性を有する血縁者を多く残すことで遺伝的特性の存続を計る方略と理解される。そして、自身の遺伝的コピーを存続させるようなこうした行動様式が種内に拡大し、進化すると理解される。同様に、同種内捕食や子殺しはこれまで種内の個体密度の調節などで説明されてきたが、必ずしもそうした説明が常にあてはまるものとは限らないことが知られてきた。そしてそこでも包括適応度の概念を導入することで、たとえ他個体の子供を殺すことで種の個体数には不利益があっても、自分の遺伝特性をもつ子孫を集団内に拡大するという



適応的意義があるという解釈が可能となる(Charfas, 1982)。

このように、適応の現象を行動において理解しようとする行動生態学の発展は、適応度の捉え方に、血縁者も含めた形での当該個体の遺伝的特性の拡大によって判断するべきであるという変更をもたらした。あるいはその変更は、適応によって何が存続されるのかという点について、種や個体への着目から遺伝子への着目という変更ということができるかもしれない(Charfas, 1982)。しかし適応度の捉え方をこのように変えたとしても、やはり適応は進化との関連で問題とされ、種の水準で捉えられているという点では従来の適応概念と基本的に変わりはないとみなすことができる。また、当該の行動の適応的意義を遺伝的特性の拡大、存続という水準で捉えるとしても、利他的行動や子殺しなどの行動方略が、結果的には、その個体の属する種の存続をもたらすものであるということにほかならず、その意味では、包括適応度の考え方においても適応という語の意味するところは上記のダーヴィニズムの定義と大きく変わるものではないと考えられる。

## (2) 生物諸科学における適応の定義の多様性

適応はダーヴィニズムにおいては上のような素朴な意味で用いられてきた。いうまでもなく、ダーヴィニズムをはじめとして進化の研究は、その初期においては、主に形態の変化を扱ってきた。そのため適応研究の対象も形態が主であった(Kettlewell, 1955など)。しかし生体が環境との間でさまざまな水準で交渉していることを考えるなら、自己保存や種の保存のための試み、すなわち適応のための努力もまた、さまざまな水準でおこなわれているはずである。このことを裏づけるように現在では適応という用語は生体に関する全ての研究分野で用いられるようになってきている。そして生物諸科学への浸透に伴い、適応概念の内容も当初の内容からさまざまに変容しているように思われる。したがってここではまず、個々の生物科学でこれまで適応がどのように定義されているかを概観することによって適応の語の多様な使われ方を明らかにする。

表1・1はこれまでの研究における適応の定義を概観するために生物学、生



理学、心理学など、生体に関する研究分野でどのように適応が定義されているかを検討した結果である。なお、ここではそれらの分野で適応の概念が一般的にどのように理解されているかを知るために、それらの分野での概論書や比較的専門性の高い一般書がどのように適応の語を紹介しているかを調べるという方法をとった。また、ここではあくまで「適応とは・・・」というように明確に述べているものを挙げたが、いうまでもなく適応に関する議論はそうした形以外でもなされている。しかし、そこで暗黙に示されている適応の意味は表1・1に挙げた定義と大きくはずれるものではない。例えばDawkins (1986)では、適応を問題とすることは、現存する動物種がなぜその環境で生存することができたのかという問題であるとされる。そしてその際、競合者よりも現存する種が何らかの点で優れていたために「自然」選択されたという視点を含んでいなければならないとされる。このように競合者との比較の必要性を強調するものの、Dawkins においても適応の概念は、ある特性が当該環境での生存という点で他の特性よりも適合していることを指し示す概念として用いられている。このように、明確に「適応とは」と定義していない場合でもその内容は表1・1に挙げた定義のいずれかに対応していることが多い。したがって表1・1はこれらの分野での適応の捉え方の大筋を反映するものと見なして差し支えないと思われる。

表1・1から明らかのように、適応の定義は非常に多様である。この多様性、曖昧性は多くの研究者の認めるところでもある(Dubos, 1965; 北村, 1965; 伊藤, 1974; など)。しかし、表に纏めた定義を概観するだけでもそれらを分類するいくつかの特徴を挙げるができる。

その一つは適応の内容に関するものである。既に述べたように、ダーヴィニズムにおいては適応は非常に素朴な水準で定義されていた。表の定義の中にもその水準で定義をとどめているものがいくつかある。例えばHanson(1972)、生物学辞典(1977)、中村(1994)、吉村(1970)の定義などはこれにあたるといえよう。それに対して、種や個体の存続という点では素朴な定義と矛盾しないが、そのために「どのような事象が生じているか」という点にまで言及した、ある意味で適応の内容を明確にしている定義がその一方にある。いうまでもなく、その事象は当該の研究者の研究分野に深く関わっている。その例としては、動



表1・1 個々の研究者による適応概念の定義

研究者	定義
<u>(生物学者の定義)</u>	
Hanson (1972)	生物が生存と生殖をつづけられるように環境に適合していること
大羽 (1974)	(集団の適応度は) 集団の遺伝的組成と、そのおかれた環境条件の両者が働きあって形づくられる
生物学辞典 (1977)	生物のもつ形態学的ならびに生理学的性質が、その環境のもとでの生活に適合していること、または (ともに進化の過程で) 適合していく過程
Eldredge (1989)	<適応(adaptation)>は、その現在の使用目的を選択する自然選択によって直接に発達した「適性」である
粕谷 (1990)	子の数や生存率を指す用語が適応度(fitness)である。・・・本質的なのは1成体当りの子の数 X 生存率であり、これが適応度である。・・・適応とは、適応度の大小関係のことだから、本来はある性質を持つ個体を比べて言うもの
根平 (1991)	適応という言葉の中には、もともと二つの意味が含まれている。その一つは、生物が環境に対応して自分のからだの調節のための物であって、じゅん化、順応あるいは適合といった意味あいのものであり、いま一つは進化的な内容のものである。両者は無関係ではないが、ここでいう適応とはいうまでもなく後者の意味である
中村 (1994)	生物が持つ体制が (段階的に変異を積み重ねながら、次々と正の淘汰を受けて) うまくその環境に合致していくこと (であり、それは遺伝的な変化であること)
<u>(生理学者の定義)</u>	
若林 (1968)	(生体が内外の) 変化の影響を克服して動的平衡性を保存し安定な状態をつづける (ことを可能にする) 合目的的な調節の一つ
吉村 (1970)	生体が環境の変化に対応して、その生存が容易になるような変化をおこすこと



(表 1・1 続き)

---

伊藤(1978)	適応という言葉には、いろいろな意味での生体の示す合目的な環境に対する適合現象が含まれている。そのうち生物学的適応は、種が生存し存続するため、何百万年、何千万年の長い進化の過程で選択され、先天性にそなわった性質をさしている。これに対し、生理的適応は特殊な環境において正常な生理活動をいとなむための機能的な調節であり、環境の変化に応じて個体に引き起こされる可逆性の反応である
黒島(1981)	(生理的適応は) 個体としての生体が環境の変化に対応して正常に生存していくために、生体機能を変化させて新しいホメオスタシスをつくりだす過程
菊池ほか(1981)	ある環境下における活動を効果的にするための生理的機序
吉田・田中(1986)	適応は生理的適応と文化的適応に分けることができる。生体が環境の変化に対応して、その生存が容易になるような体内機構の変化を興すことを生理的適応といっている。・・・いろいろの手段(衣服、住居、暖房など)を使って環境に適応することを文化的適応といっている
万木(1987)	ある外部環境条件下で内部環境の恒常性が維持されているときに、外部環境に変化が生じた場合には、これに対応した生体反応、すなわち恒常性維持反応がおこり、内・外環境の間に動的な平衡が成立する。変貌する外部環境条件に対応して、生存に最も適した反応体制を形成してゆく現象を適応adaptationとよんでいる
富田・真家(1994)	生物が外的環境にうまく合って生活し繁殖してゆけるよう、その生物の形態や機能を変化させてゆく過程、およびその状態
(心理学者の定義)	
Symonds(1946)	有機体のその環境との満足すべき関係
戸川(1956)	適応とは環境の諸条件と個体の諸条件との間に成立する関係であって、両者がなにかの点で一致または調和の関係にある場合に、その個体はその環境に対して適応状態にあるという
Dubos(1965)	(生物は) それぞれに特有のやり方で、こうした(環境からの)力に適応的に応答しようとする。・・・個々の生物が示す環境に対する応答は、理想的には、変化した状況のもとでその生物が(恒常性を維持

---



(表1・1 続き)

---

	し) 適切に機能するのを助けるようなものでなければならない
北村(1965)	主体としての個人が、その欲求を満足させながら環境の諸条件のあるものに、調和的關係をもつ反応をするように、多少とも自分を変容させる過程
Lazarus(1976)	社会的、物理的環境と調和し、生き延びるための個人(個体)の努力
Dewsbury(1978)	適応とは、遺伝的適合を増大させる生理学的過程、あるいは行動型のすべての構造を指している。この用語はまた、遺伝的適合を増す自然淘汰の創造的変化の過程のこととしても用いられる
詫摩(1981)	生活環境に応じて生活体が自らの生存に適した体形や習慣を示したり、生理的变化をするようになる過程、またはそのようにしている状態。 (人の場合) 個人と環境とのあいだに調和のある満足すべき關係が保たれている状態。
辻(1986)	環境とのかかわりを通じてその生存を達成し、個としてのみでなく種をも維持(する生物の営み)
牧野(1991)	適応を心理学で定義する場合には、「生活環境に応じて、ヒトや動物が自らの生存に適した体形や習慣を示すようになる過程、またはそのようにしている状態」となる。・・・適応も個体レベルで考えている
佐々木(1992)	適応(adjustment)とは、生体が環境からの要請に応じると同時に、自分自身の要求をも充足しながら、環境との調和した關係を保つことをいう。適応とよく似た概念に、順応(adaptation)がある。・・・生体が環境からの要請に応じ、自己の要求を満たし、環境との調和した關係を保っている状態を適応状態ということができ・・・しかし、適応は、状態だけでなく過程をも含む概念である。それは、生体が自己の要求を満たし、環境との調和した關係を得ようと努力していく過程をも表している

---



的平衡性の維持について述べている定義（若林，1968；万木，1987）、正常な生理的活動をいとなむための機能的調節に触れている定義（伊藤，1978）、あるいは欲求の充足に触れている心理学者のいくつかの定義（北村，1965；佐々木，1992）などが挙げられよう。この違いについては、素朴な定義が生物学に多いのに対して、内容にまで言及する定義は生理学や心理学にみられるという対応関係を挙げることもできる。いずれにしても素朴な定義が適応を特定の現象に結びつけないのは、多くの適応現象を包括しようとする結果であるといえるかもしれない。その意味では両者は包括的な定義と限定的な定義と言い替えることができるかもしれない。とはいえ、上に述べたように、両者は適応が種や個体の存続をもたらすものであるという点では一致している。

表から容易に指摘できるもう一つの違いは、適応を状態として捉えるか、過程として捉えるかの違いである。前者の例としては「生物が生存と生殖を続けられるように環境に適合していること」というHanson(1972)の定義が挙げられ、他にも中村(1994)、Symonds(1946)、戸川(1956)などの定義もそれに該当する。後者の、過程としての適応の側面を強調する定義の例としては黒島(1981)、若林(1968)、菊池ほか(1981)、Dubos(1965)、北村(1965)、Lazarus(1976)など、生理学者や心理学者の定義が挙げられる。同時に、その両面を挙げている定義もある（生物学辞典，1977；詫摩，1981；牧野，1991；佐々木，1992）。

さらに適応の定義の多様性の例として挙げることができるのが、ヒトの適応を問題とするかヒト以外の動物の適応を問題にするか、という違いである。そして適応の議論の中で最もしばしば挙げられるのがこの違いである。いうまでもなく動物の適応を主に述べているのが生物学や生理学あるいは動物心理学であるのに対して、ヒトの適応を主に述べているのは心理学や生理学のうちの生理人類学とよばれる分野(吉田・田中，1986)である。そしてこうした違いが適応の内容にも反映される。

たとえば動物の場合、適応のもたらす結果は種や個体の維持という、いわゆる生物学的欲求の水準で捉えることが可能である。それに対してヒトの場合、「遺伝的からくりによって達成されるダーウィンの適合は、人間及び人間社会が示す適応的応答のごく一部分を説明するにすぎない」(Dubos, 1965)という言葉が示すように、生物学的水準での適応だけでは適応を捉えることができな



いという議論が多い。あるいは動物の場合、適応する対象としての環境は物理的環境と他個体（生物環境）であるのに対して、ヒトでは適応すべき基準としての文化的環境が加わるといった議論もある（北村，1965）。

このようにヒトと動物の間では適応の捉え方が大きく異なることが適応の定義の多様性の一因となっているのは事実である。しかし本研究は始めに述べたようにストレス事態における動物の適応行動の解明を目的としている。したがって、これ以降では問題を動物の適応に限定して議論をおこなうこととし、ヒトの適応に関する議論は、適応あるいは適応研究一般に関する議論の中で参照することとする。

しかしながら、適応の問題を動物に限定してもその定義が多様であることに変わりはない。上に挙げた、適応を包括的に捉えるか限定的に捉えるかの違いや、状態としての適応か過程としての適応かという違いは動物の適応に限定してみても依然として残る。むしろ既に述べたように、この多様性は適応のための試みが生体のさまざまな水準で捉えることができる非常に広範囲な現象であることによると思われる。すなわち、それらの水準のうち、研究者がどの水準に着目するかによって定義での強調点が異なってくるためであると思われる。このことを明らかにするために、以下ではこの適応の定義の多様性をもたらしていると思われる適応理解の水準の多様性について検討する。



## 第2節 適応理解の水準

上に述べたように、適応の定義はさまざまである。そして、その原因は個々の分野の研究者がそれぞれの立場から適応を論じていることにあると思われる。なぜなら、そこでの議論を概観すると、適応の捉え方については大きく次の2つの次元に纏めることができることがわかるからである。一つは個体の水準での適応か種の水準での適応か、という次元であり、もう一つは適応的变化を生体の行動、生理的反応、形態及び遺伝子のいずれの水準で捉えるか、という次元である。したがって、これらの次元ごとに適応の捉え方を纏めることによって、適応の定義の相違がより明確になるとと思われる。そのために、以下で、これら2つの次元ごとに適応の定義を纏めることとする。

### (1) 個体の水準での適応と種の水準での適応

適応の概念の多様性を指摘する議論がまず挙げるのが、その定義が個体の水準での適応を問題としているのか種の水準での適応を問題としているのかという点である。すなわち、すべての適応的变化は個体に現れることはいうまでもないが、その変化があくまで個体の水準にとどまっているのか、最終的にはその個体が属する種に拡大するのかという違いである。

表1・1に挙げた適応の定義に示されているように、何人かの研究者は個体の維持と種の維持(繁殖)という表現を用いて、この2つの水準を含んだ適応の捉え方をおこなっている(辻, 1986; 富田・真家, 1994など)。しかし大まかな傾向としては、個体の適応に主眼が置かれた捉え方は心理学(詫摩, 1981; 牧野, 1991など)や生理学(若林, 1968; 伊藤, 1978; 黒島, 1981など)でなされ、種の適応に主眼を置いた捉え方は生物学(大羽, 1974; Eldredge, 1989; 粕谷, 1990; 根平, 1991; 中村, 1994など)や生物学に近い立場の心理学者(Dewsbury, 1978など)に多いことが窺える。

また、この個体の適応と種の適応という分類は適応の生じる時間の差として捉えることもできる。すなわち、個体水準での適応はその個体1世代(寿命)の中で完結する。それに対して種の水準での適応は、それが種全体に広がる



(換言すれば、その適応的特性をもつ個体群が種の中で数的に優位に立つ)までに数世代を必要とする。そしてその完成は種の進化をもたらす。その意味では、個体水準での適応が1個体の生活時間内での適応であるのに対して、種の水準での適応は進化の時間での適応ということもできよう。また、種の水準にまで適応的变化が広がるためには、当然その変化が遺伝されるものでなければならない。それに対して適応的变化が個体の水準にとどまる限りは、必ずしも遺伝することを必要としない。したがって、この分類は遺伝的变化(種の水準)と非遺伝的变化(個体の水準)の分類ということも可能である。

いずれにしても適応は個体の適応と種の適応という2つの水準で捉えることができる。

しかしこの2種類の適応に関する議論を検討すると、それが複雑な問題を適応論議にもたらしていることが窺える。それは、一つは適応のメカニズムについての解釈に関連する問題であり、もう一つは研究分野による用語上の混乱である。

#### a) 種の適応と個体の適応の捉え方の違い

既に述べてきたように、種の適応に関する議論は進化論、とくにダーヴィニズム的進化論と密接に関わっている。そしてダーヴィニズムでは生体の変化は突然変異によってもたらされると考える。最適者生存の原理は、突然変異によって生じたいくつかの種内変異の中で、新たな環境条件に最も適合した個体(群)が自然選択の過程を経て生き残り、子孫を残すというものである。ここで注意すべきは、生体側の変化が適応していたというのはあくまで結果論であり(Eibl-Eibesfeldt, 1974; 河田, 1989)、生体側の変化と環境の変化とは本来何の関係もない、ということである。換言すれば、突然変異によって生じる変化の内容と環境変化の内容には予め関連性はない。その意味で、自然淘汰の結果としての適応はまったく受動的、自動的にもたらされる(Wickler, 1968)。

この最適者生存(survival of the fittest)の原理と自然淘汰を進化の説明に用いることに対してはトートロジーとの批判がしばしばなされる。そのことに関する議論の中で太田(1991)は、最適者生存と最運者生存(survival of the



luckiest) とを区別する必要があることを指摘している。彼によれば、最適者生存が「生存の原因を自然選択の標的となる適応性という組織的（非機会的）な要因に求めることを表すのに対し、『最運者生存』の方は、結果としての生存がかならずしも自然選択や適応性に関係なく、ごく単純に運不運による、つまり偶然的（機会的）な要因によるのだということ」を表す。そして最適者生存では、自然選択の際に有利となる特性、能力が予め個体に備わっていることが重要であるのに対して、そうした個体の能力とは無関係に状況要因のみで決まるのが最運者生存であり、自然選択に基づく進化論がトートロジーであるとの批判は後者、最運者生存的解釈にのみあてはまると主張する。トートロジー云々の問題はここでは触れないが、このように最適者がある能力を保有する個体（群）としても、その能力の獲得が突然変異によるものとする限り、その出現は環境変化とは無関係であることにはかわりはない。

このように、ダーヴィニズムから種の適応を捉えようとする立場では生体の変化は環境の変化とは無関係に生じると考えられている。それに対して個体の適応では生体の変化は環境変化に対する反応として捉えることが多い。

たとえば表1・1の黒島(1981)の定義では「個体としての生体が環境の変化に対応して正常に生存していくために、生体機能を変化させて」（下線部、引用者）という表現が用いられている。これは明らかに生体の変化の原因を環境の変化に帰する解釈である。このような明確な表現がなされていなくても、議論の中で個体の適応的变化が環境変化によって起こるものであるという指摘がなされていることが多い(伊藤, 1974; 1978)。

こうした解釈は生体の適応的变化と環境変化との間に因果関係的結びつきを仮定するののものであり、ダーヴィニズム的立場とは明らかに異なるものである。

この、適応的变化を環境変化に対する反応として捉える考え方の背景には、この半世紀の間に生物学に一般的となった、生体を開放系的存在とみなす生体観があるように思われる。既によく知られているように、開放系とは「外界とたえず物質や情報を交換しながら全体として一定の秩序を維持し自らを組織してゆく」システムと定義される(高橋, 1975)。さらに開放系はその1つの属性として等結果性を含んでいるとされる(Bertalanffy, 1949; 1967; 若林, 1968)。これは初期条件や途中の条件に関わらず等しい最終状態に達するとい



うものである。そして、これら開放系の特徴を生体自身の特徴として認めるのがその生体観の主張である。つまり、生体もまた、常にその構成物質を外界とやりとりし、それらを合成・分解し、自らを維持してゆくという特徴をもっているという考えである。あるいは、外界と物質を交換しつつ常に変わらぬ自己の形態や機能を維持するという特徴を生体に認める考えである。これを端的に表現しているのが「構造そのものは永久的なものではなく、つねに消耗され破壊され、修復の過程によって絶えず築き直されている」にも関わらずその形態、機能は変化しないという特性を生体は有しているというCannon(1932)の主張である。このように、生体は基本的に開放系としての特性を備えた存在とみなすことができるのである。

生体をこのように捉えるならば、それは単に外界からの刺激に対して受動的に反応するのではなく、自律的で動的な特性（システム）を備えた存在であると考えることができる(Bertalanffy, 1968; 若林, 1968)。このような立場に立てば、個体の適応には、環境変化に対して生体がホメオスタシスの維持、すなわち自己保存のためにおこなう極めて動的な過程が含まれているとみなすことができる。

このように、適応を種の水準での適応と個体の水準での適応という2つの水準で捉えた場合、両者の間には適応的变化の原因についてまったく異なる解釈が含まれている可能性もある。したがってこの2つの適応を単に適応的变化の生じる主体の違いだけでなく、独立の現象として理解する方が妥当であると考えられることもできる。

この適応の区分に関する議論は、本来その後の研究によって明らかにされるべき適応のメカニズムの解釈を含んでいる。そして、上記の開放系としての生体観についてみてみれば、その中心的役割を担っていたBertalanffyの一般システム論自体の限界が最近指摘されているという課題も残されている（村田, 1994）。とはいえ、おそらく現時点では開放系としての生体観は生物科学のほとんどの分野で受け入れられているといっても過言ではないと思われる。それゆえ、種の水準での適応を問題とする生態学などがこの立場と完全に矛盾する立場に立っているとは思われない。むしろ、こうした適応の「動的な」側面を強調するのは種の水準での適応を問題とする領域よりも個体の水準での適応を



問題とする領域で容易であるため、後者でより強調されているという解釈も可能である。したがって現時点では、そこまで踏み込んで区別する必要はないと考える立場も成り立ち得る。

適応のメカニズムに関する解釈と関連して、2つの適応について論じた議論の中に、時として、種の水準での適応の説明、とくに進化論からの説明について誤解とも思える表現が見受けられることがあり、これがまた問題を複雑にしている。たとえば、上記の佐々木(1992)は適応の定義に関する議論の中で「進化論の立場では、環境条件に適合するように、生体が生存に適した体形や生理学的変化を生じることを順応(adaptation)という」と説明している。しかし、「環境条件に適合するように・・・変化を生じる」(下線部、引用者)という表現はDarwin的進化論の立場を正確に表現しているとはいえないことは、上の議論から明らかである。しかもこの研究者が個体(ヒト)水準での適応を主な研究テーマとしていることを考えると、進化論的説明を充分考慮することなく、種の水準での適応を個体水準での適応に結びつけて解釈している可能性もある。いずれにしても、ある分野の研究者が他分野での定義を正確に捉えることなく議論していることもこの問題を実際以上に複雑にさせている一因であると思われる。

#### b) 研究分野間の用語上の混乱

種の水準と個体の水準での適応の違いがもたらすもう一つの問題は研究分野間での用語上の混乱である。本研究ではここまで適応を広義に捉えてきたが、種の水準での適応と個体の水準での適応、あるいは遺伝的な適応と非遺伝的な適応の違いに基づいて適応を狭義に定義する場合がある。その場合、通常、種の水準での適応あるいは遺伝的な適応に対してはadaptationの用語が当てはめられ、個体の水準あるいは非遺伝的な適応に対してはadjustmentの語をあてはめる。このように英語の場合には2つの適応を表す用語の意味は研究分野による相違がない。ところが、それぞれの英語にどのような訳語を当てるかという段階で研究分野間でまったく逆の対応がなされ、それが適応の定義を分かりにくくするという状況を生み出している。



すなわち、通常生物学では子孫に遺伝される変化を意味するadaptationに対して「適応」の語をあてはめ、非遺伝的变化を表すadjustmentに対しては「順応」を当てはめる(生物学辞典, 1977; 根平, 1991; 中村, 1994)。それに対して心理学ではadaptationに順応の語をあてはめ、adjustmentに適応の語を当てはめることが多い(戸川, 1957; 北村, 1965; 佐々木, 1992)。このように同じ適応、順応という語をまったく逆の意味で用いているのである。この違いが何に由来するのかは明らかではないが、こうした訳語、用語の不統一が適応全体を理解しようとする場合に無用の混乱を招きかねないことは明らかである。ちなみに、生理学ではこうした場合、生物学と同じ用語法を用いることが多いように思われる。

以上みてきたように、適応は種の水準、個体の水準の2つの水準で捉えることができ、それが適応の定義の多様性をもたらしていることがわかる。また、両者の扱い方が分野により異なり、それが適応の議論をより複雑にしていることも示された(表1・2)。したがって、適応の議論においてはそのいずれかを問題としているのかを明確にする必要があるといえよう。

## (2) 行動的、生理的、形態的及び遺伝的水準での適応

既に述べたように、環境変化が生体全体に影響を及ぼすものであるとすれば、適応的变化は生体のさまざまな水準にみることができはざるはずである。したがって、適応の捉え方もそれらの水準のどれに着目するかで異なってくるのは当然である。

生命現象を理解する場合、そのアプローチは大きく分けて行動、生理、形態さらに遺伝のそれぞれの水準から可能であることは論をまたない。したがって、適応の理解をそれらに応じて区分するのは何人かの研究者の指摘するところでもある。たとえば黒島(1981)は適応を捉える水準として生理的水準での適応と遺伝的水準での適応を分けている。また富田と真家(1994)は形態の水準、生理的機能の水準、行動の水準の3つの水準からの適応への接近法を挙げている。

このように、どの水準で区分するかは個々の研究者により異なるが、適応は



表 1・2 種の水準と個体水準での適応概念の比較

水準	該当する用語	適応的变化の解釈
種の水準	adaptation 生物学：適応 心理学：順応	環境変化とは独立に起きる 突然変異による変化
個体の水準	adjustment 生物学：順応 心理学：適応	環境変化に対する反応として の変化



複数の水準で捉えることができるという点では一致している。そしてそれらを纏めるとすればその水準は、行動の水準（行動的適応）、生理的反応の水準（生理的適応）、形態の水準（形態的適応）、遺伝子の水準（遺伝的適応）の4つの水準を考えるのが妥当であろう<sup>(注1)</sup>。

たとえば行動的適応の例として、寒冷環境に晒され続けたラットが高脂肪の餌を選択的に摂取することが挙げられる(黒島, 1981)。すなわち、高脂肪の餌を摂取することでカロリー摂取量が増加し、その結果体内での熱産生が上昇するという、寒冷に対する適応的結果をもたらす。他方、冷血動物でも寒冷に晒され続けると、通常では不活動になる温度条件下でも活動を維持できるようになる(吉村, 1970)。これは寒冷に対する生理的耐性の形成という形での適応であり、生理的水準の適応ということができる。また形態水準での適応の例は化石研究に多数みることができる。さらに進化の現象が示すように、ある適応的な特性が代々受け継がれてゆくことがある。これは適応的变化が遺伝子の水準で生じていることを示すものである。

このように適応的变化を捉える水準は大別すれば4水準を挙げることができるが、場合によっては各水準内で更に細分化することも可能であろう。たとえば吉村(1970)は、同じ生理的水準でも分子、細胞内粒子、細胞、組織、器官、

---

注1) このように適応は行動、生理、形態、遺伝のそれぞれの水準で捉えることができる。そして前二者をいわば機能的側面での適応とすれば、後二者は構造的な面での適応というように分類できるかもしれない。

ところで、生体の水準を考える場合、ここで挙げた行動、生理、形態、遺伝の他に意識・認知水準を加えるべきであるという指摘があるかもしれない。この意識あるいは認知水準での適応はとくにヒトにおいて重要な役割を果たすと考えられる(北村, 1965; Lazarus, 1976; 佐々木, 1992 など)。とくに刺激と行動の媒介過程としての認知はヒトの適応の問題では中心的な位置を占める(宗像, 1989; Lazarus, 1990など)。しかし、本研究では動物の問題に焦点を絞っていること、動物においては認知的な水準での適応が果たす役割はヒトに比べて小さいと考えられること、さらに動物の場合の構成された認知過程と行動との関係がヒトの場合よりも強いことなどから、ここではあえて認知的水準を行動から区別することはしなかった。



個体というように、適応をより基礎的な構成要素での適応から、それらが構成する上位の構成要素での適応というように、7つの段階に分類している。しかしながら、こうしたさまざまな水準での適応が相互にまったく独立してあるのではなく、密接に関連しているのも事実である。このことは次の2点からいうことができる。

一つは、ある水準での適応的变化が別の水準での適応的变化をもたらす可能性である。その一例はウマの進化の研究にみることができる。ウマの進化を調べた研究(Hanson, 1972)によれば、生息環境の変化が食行動の変化や捕食者からの逃走の必要性を引き起こし、その変化した食行動や走力の増大に対応するように歯や四肢の形態に変化が生じたとされる。これは前適応の例としてもよく知られた現象であるが、この例は複数の水準の適応間での関連性の存在を表している。その意味では前適応の概念はここでいう異なる水準間の適応の関連を内包した概念といえることができるかもしれない。また、その結果が適応的とはいえないが、吉村(1970)によればアロキサン投与によって糖尿病にさせた動物を交配し続けるとアロキサン投与がなくても自然に糖尿病を発症させる系統が形成されるという。この糖尿病好発性の系統の出現は、ある生理的特性の選択的な継承が遺伝子水準での変化をもたらす可能性を示している。

異なる水準の適応間の関連性を示す二つめは、ある水準の事象は他の水準の事象としても捉えることができるということであり、適応的变化を複数の水準で並行的に理解することができるということである。その一例は近年のneuroethologyが研究対象としている事象にみることができる。この分野では節足動物や軟体動物のような簡単な神経回路をもつ動物を用いて、外的刺激から行動までの個々の神経細胞ネットワークを同定する試みがなされているが(O'Shia and Williams, 1974; Young, 1989)、それらが示すように、外的刺激と行動的反応の関係という行動的水準で記述できる事象は、それと並行的に生じている生理的水準での変化として捉えることも可能である。同様のことは遺伝的適応とその他の水準での適応の関係にも指摘できる。遺伝学では表現型(phenotype)と遺伝子型(genotype)を区別するが、ある遺伝子上の変化が対応する表現型の変化を伴うことはいうまでもない。この場合、表現型は形態や生理的特性などで現れるのであり、したがって、遺伝的適応は表現型としての他の水準



での変化と部分的に重複することになる。

他方、この行動、生理、形態、遺伝の各水準ごとの適応の捉え方は先の個体の水準での適応と種の水準での適応の区別と密接に関連している。たとえば、黒島(1981)は適応の捉え方を生理的水準での適応と遺伝的水準での理解に分類する際に、前者を個体水準での適応の理解、後者を種の水準での適応の理解と対応させている。確かに進化の時間内での適応はその特性が代々受け継がれるという点で何らかの遺伝的变化を伴うはずである。したがって適応の主体の次元と生命活動の次元の関係を一対一対応的に捉える立場も可能であるが、先にも述べたように遺伝的適応と生理的適応は必ずしも排他的な関係にあるわけではない。しかも比較行動学の研究が明らかにしてきたように (Lorenz, 1965; Tinbergen, 1965; Eibl-Eibesfeldt, 1967; Hinde, 1970; 1974など)、進化の過程での適応には行動的適応も含まれる。したがって種の水準での適応には行動から形態、遺伝まであらゆる生命活動の水準での適応が含まれると考えるべきであろう。それに対して個体の水準での適応にはすべての生体の水準が含まれるとは思われない。なぜなら形態的適応が起きるには数世代が必要であろうし、遺伝的適応もそうであることはいままでの間からである。したがって個体の水準での適応には主として行動的水準と生理的水準での適応が対応すると考えるべきであろう。



### 第3節 本研究の基本的立場

以上、第1、2節では適応がさまざまな水準から理解が可能な、広範囲にわたる現象であることを明らかにした。したがって、適応について議論する場合には、まず、問題とする適応的事象の内容、水準を明らかにし、その研究で適応をどのように捉えるのかを明らかにする必要がある。本研究の場合、ストレス事態での適応行動を解明するという目的を考えると、個体水準で、かつ、行動的水準での議論が主となることは明らかである。

したがって、次に個体水準での適応および適応行動について考察し、本研究の基本的視点について述べる。

#### (1) 個体水準での適応の定義

個体水準での適応行動の問題を考察するにあたり、まず、本研究での適応の捉え方について述べておく必要がある。それは既に述べたように、この点を不明確にすることが議論の混乱を生むことになりかねないからである。

個体水準での適応を問題とする場合、従来の定義には適応的变化を環境変化に対する反応として捉えるニュアンスが含まれていた。そしてそれが種の水準での適応の定義と異なる点でもあった。しかし前節(1)で述べたように、生体は本来的に開放系としての特性を有しており、動的な存在と考えることができる。したがって、個体の適応を、その個体に備わっている多様な行動や能力を自己保存のために調整する動的な過程(若林, 1968)として理解する方が生体の特性をより反映するという意味で妥当と思われる。そして、本研究においてもこうした立場から適応を捉えてゆくのが妥当であろう。それゆえ本研究では適応を次のように定義することとする。

すなわち適応とは、

「環境の変化に直面した個体が、個体の生存にとってより調和的で安定した関係を新しい環境との間で確立すること、及びそのための個体の多様で柔軟な変化の過程」

と定義する。



なお、適応の定義の多様性の議論で指摘したように、適応は適応的な関係が形成され、維持されている状態としての「適応状態」と、そうした関係が形成されるに至る過程としての「適応過程」を区別することが多い(生物学辞典, 1977; 戸川, 1956; Lazarus, 1976; 佐々木, 1992; 富田・真家, 1994 など)。本研究においては適応を動的な過程とする以上、これら2つの側面を含めて適応を定義している。したがって今後、議論の中で両者を区別する必要がある場合には上記の区分に応じた表現を用いることとするが、それ以外の場合には両側面を含むものとして議論を進める。

## (2) 個体水準での適応過程における行動の位置づけ

### a) 調整過程としての行動

本研究では上記のように適応を定義づけるが、その中で行動はどのように位置づけられるべきであろうか。次にその点について考察する。

既に述べてきたように、生体は自身と環境との間でその構成物質をはじめとしたさまざまな物質をやりとりすることで自身を維持している。そして、この生体と環境との交渉において重要な位置を占めるのが、まさに行動である。このことは食物摂取の場合のような生命維持にとって基本的な事例において容易に理解できる。この場合まず、生体の種々の活動によって血液中のグルコースやアミノ酸などの欠乏あるいは平衡性の崩壊という変化が生体内部で生じる。この場合、適応とはそれを元にもどすことであり、またその過程を指す。そして生体内部の状態を回復させる(ホメオスタシス機能)には何らかの食物、栄養物質の獲得が必要であるが、それをもたらすものこそ食物探索や摂食行動という行動である。

このように行動は開放系としての生体に不可欠な、生体内部と環境との間の媒介・調整過程として位置づけることができる。藤田(1991)も従来の心理学における行動の位置づけを批判する中で、「事実、生き物が、自分が持つ二つの基本的目標、すなわち個体の維持と種の保存を達成するためには、最終的には



自分の行動に依存しなければならない」(p-159)と述べているが、これもまた、媒介・調整過程としての行動の重要性を指摘するものといえることができる。

ところで、個体水準の適応は主に生理的水準と行動的水準での対処によってもたらされることは既に述べたとおりである。その意味で個体の適応における調整過程はこの両者から構成されるということが出来るが、その位置づけには次のような相違があると考えられる。すなわち、上述したように、適応関係を構成する環境と生体の中で、行動は生体内部の心理・生理的变化に動機づけられ、その作用が環境に加えられる調整過程と位置づけることができる。それに対して生理的反応は、その作用が生体内部に限定されるものである。したがって生理的適応は生体内部での調整過程と位置づけることができよう。図1・1は行動的適応と生理的適応を、調整過程における位置づけの違いとして纏めたものである。

#### b) 行動の柔軟性・可変性と全体性

このように、行動は環境と生命活動(個体維持)との間の媒介・調整過程として位置づけることができるが、この行動的適応過程を分析するにあたっては次の2点を考慮する必要がある。一つは行動の柔軟性・可変性であり、もう一つは行動の全体像を視野に入れる必要性である。

前者の、適応過程における行動の可変性・柔軟性の重視は既に何人かの研究者の強調するところでもある。たとえば辻(1994)は、open-fieldという事態特性が不明確な場面での適応行動を論じる中で、「このような非特殊事態では・・・動物は可能な対処行動を順次テストしてみなければならない」(p-18)と述べているが、新たな環境下で新しい適応行動の型を確立するまでにおこなわれるこの試行錯誤は、ここでいう行動過程の柔軟性を示すものにほかならない。さらに、行動の柔軟性と関連して次の視点は、この可変性・柔軟性を潜在能力(potentiality)までも含めたより広い視野から捉える必要があることを示すものとして、適応行動研究に重要な意味をもつものと思われる。

すなわち、Bertalanffy(1967, 1968)は、生活環境や自身の変化に対して自己保存という目的に向けた調節(すなわち適応)が可能となるのは、生体が自己



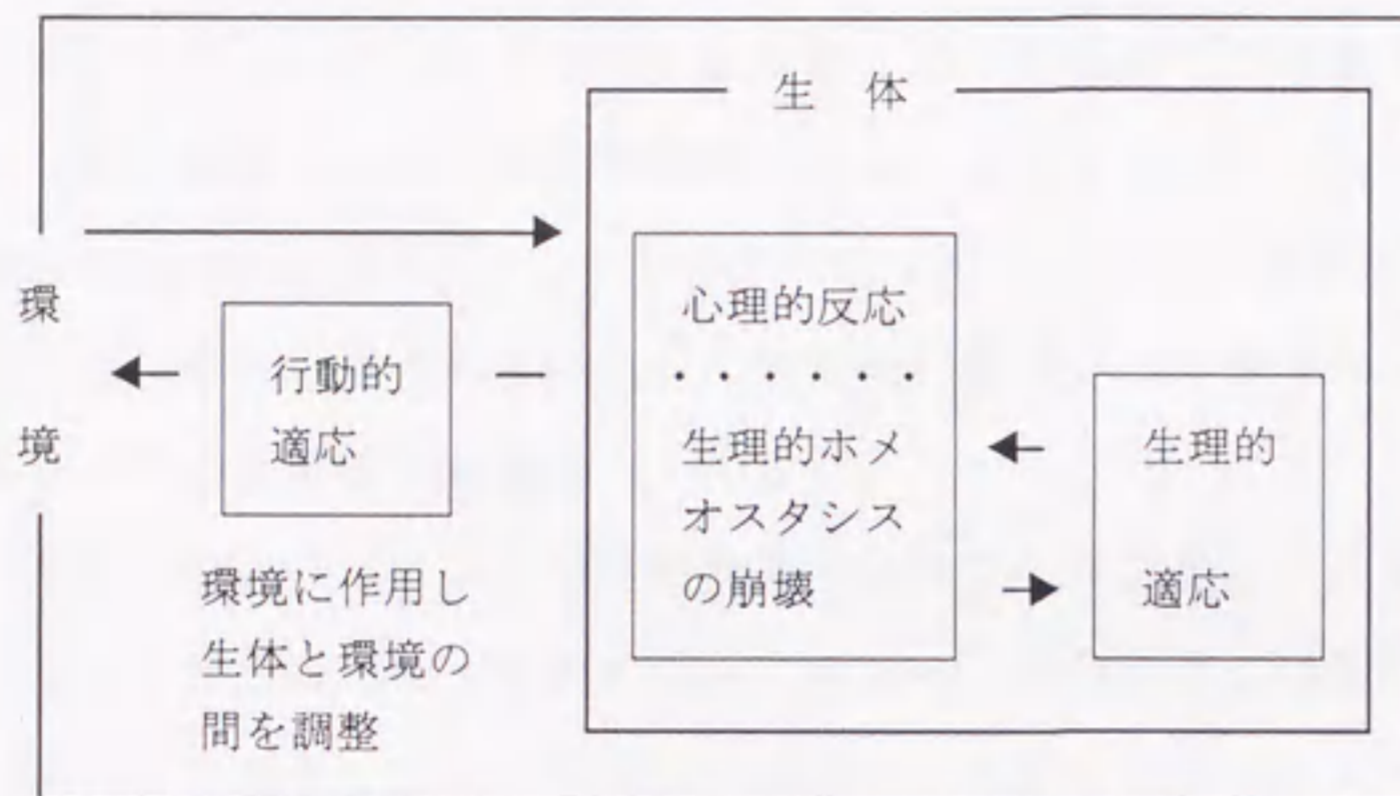


図1・1 適応過程における行動的適応の位置づけと生理的適応の位置づけの比較

環境の変化によって生じた生体内の心理・生理的混乱は生理的あるいは行動的適応のいずれかを生じさせる。行動的適応の場合、行動の作用は環境に向けられ、その結果が生体内部の混乱を終結させ、新たな安定的関係をもたらす。他方、生理的適応の場合は、その作用は生体内部の過程に向けられ、そこでの変化が生体内部の混乱を終結させる。



維持のために潜在的能力を使うことができるという特性を有しているためである、と述べている。同様の指摘は辻(1991)によってもなされている。辻によれば、適応の理解においては生物学などが主として扱ってきた「確立した状態」としての適応だけでなく、「可能態(potentiality)」としての適応の解明も必要であるとされる。この確立した状態としての適応と可能態としての適応は適応全体の理解において相補的關係にあるとされるが(辻, 1994)、この可能態はまさにBertalanffyのいう潜在的能力にほかならない。あるいは Lorenz(1958)もまた、個々の個体には近縁種に共通の行動パターンが存在し、それが通常は隠されている可能性を指摘している。

適応におけるこうした潜在的能力の重要性の指摘は現実の生息環境を考えれば極めて当然のことと思われる。なぜなら、自然環境では個体の生息環境は常に変化しており、そうした変化に対処するためには個体は多様な行動レパートリーを備えていなければならないからである。

この潜在的行動が適応に際して用いられる例は既にこれまでも少数ながら報告されている。たとえばHaas(1962)によれば、マルハナバチ(*Bombus hypnorum*)には巣の形状が異なる2つの種がいるが、一方の種(pollen-storer)の巣をもう一方の種(pocket-maker)の巣の形状に似させると、pollen-storerは系統発生的に古い段階のハチの行動やpocket-makerに似た行動など、通常は隠されている行動パターンを示すという。あるいは辻らの一連の研究によっても(Tsuji and Ishikawa, 1984; Tsuji et al., 1986)、open-fieldという非特殊的事態ではスンクス(*Suncus murinus*)の仔は通常より早い発達段階でキャラバニング行動をおこない、しかもその場合、自然環境下では観察されないキャラバンのパターンが現れることが報告されている。さらに興味深いことには、このスンクスは通常が生息環境では巣を造らないが、寒冷気候にさらされた場合には造巣活動をおこなうことが観察された(辻, 未発表)。これらは、通常隠されている行動が環境変化に対する反応として現れ得ることを示している。

後者の、行動を全体的に把握する必要性については、適応が生体の全体的過程によってもたらされていることを示す、次のような生理的水準での適応を考えれば容易に理解される。既に述べたように、適応の目的は生理的水準ではホメオスタシスの維持にあるが、そのホメオスタシスの維持には交換神経系と副



交換神経系に代表される神経系の作用、各種ホルモンによる内分泌系作用など多様な生理的過程が相互に関連性をもちつつ、寄与している。このように生理的水準では個々の生理的反応はホメオスタシスの維持という目的の元に纏めあげられている。したがって、行動の水準においても適応の確立が複数の行動によってもたらされていると仮定するのは極めて妥当なものと思われる。

この行動の全体性についてはHinde (1970)の次の記述にも示されている。彼は行動進化の解明のための種間比較に関する議論の中で、「種間の相違を明らかにするためには生息環境の中でそれぞれの種が全体としてどのように機能しているのかを理解しなければならない。・・・そのためには、ある種が特定のテストで測定されたある能力に欠陥があるようにみえたとしても、それが他の能力(行動)によってどの程度補償されているかを評価するために、自然状態に立ち戻らねばならない(p-658)」。この指摘は行動的適応過程においては複数の行動が相互に関連しあって、機能的な全体像を形成する中で適応が果たされることを示唆している。したがって適応の全体的過程を理解するにあたっては、特定の行動の分析のみではその真の姿が把握できないことを示すものといえよう。

いうまでもなく適応行動研究の目的は、適応過程において当該の行動がどのような役割を果たしているのか、換言すればどのような行動的变化が適応をもたらし、その行動や変化の発現機序はいかなるものかを明らかにすることにある。しかし、いままできたように、生体は新たな環境への適応に際して潜在的能力も含めた多様な行動を用いて対処することを仮定するならば、行動的適応過程の解明に際してはそうした多様性、全体性を考慮に入れた幅広い視野からの分析が不可欠であることは明かである。したがって、ストレス事態における適応行動の分析にあたっては、こうした視点から行動的適応の解明が必要であろう(注2)。

---

注2) このように行動的適応過程においてその柔軟性、可変性を強調することは、一見すると、比較行動学が明らかにしてきた進化の過程で獲得されてきた生得的活動すなわち走性(taxis)や固定的活動パターン(Fixed Action Pattern ;FAP)の適応的意義と矛盾するように思われるかもしれない。



これらの行動の適応的意義は、ある環境要因（解発刺激など）が存在する条件下ではその行動が確実に遂行される点にある。換言すれば、刺激と行動との関係あるいは行動パターンの固定性こそ重要ということになる。

しかしその反面、走性或固定的活動パターンの研究をみると、これらの行動は一度解発されると環境（刺激条件）が変化してもそれに対応した変更がなされず、既定の行動パターンが遂行される例や、逆に解発刺激が除去されるや否やその行動を必要とする環境条件は存続しているにもかかわらず行動が停止される例など、これらの行動では環境の変化に有効に対応できないことを示す報告も多数なされている。

走性或固定的活動パターンのこのような一見矛盾する特徴を考えると、それらは進化の過程で確立された「安定した」生息環境の中でのみ、その適応的意義を発揮する行動的適応様式の一つであるとみなすことができる。それに対して本研究で強調する行動的適応様式は環境の「変化」に対する適応であるということが出来る。そしてこれは適応概念に関する議論の中で指摘した、種の水準での適応と個体の水準での適応の捉え方に対応するものでもある。したがって、両者は対立する関係にあるよりも、相補的な関係にあるとみなすべきであろう。



## 第II章 本研究におけるストレス概念の定義と適応論的視点からみたストレス事態の特徴

適応論的視点からストレス事態での行動分析をおこなうにあたり、まず第I章では適応の概念の検討をおこなった。そして、適応行動の研究にあたっては、行動を、環境と生体との間の、潜在的可能性も含んだ柔軟で可変性に富んだ調整過程として捉え、しかも行動全体の相互関連性をも視野に入れた分析を行う必要があることを示した。それらの議論を受けて、本章ではストレス事態を適応事態として捉えるという本研究の基本的立場について、その論拠をまず示す。その上で、しかしながら従来のストレス研究における行動の捉え方には適応行動研究という視点が希薄であり、行動の分析も不十分であったことを、先行研究のレビューをおこなう中で明らかにする。

### 第1節 ストレス事態の定義と適応事態としてみたストレス事態の特性

これまで述べてきたように、適応の最終目的が個体の生命維持にあるとすれば、生命の危機に至る可能性を含んだストレス事態は、まさに個体に新たな適応を求める事態であるといえる。しかし、Selye以降、夥しい数の研究がおこなわれる中で、ストレスの定義自体に研究者による違いが生じてきたのも事実である。したがって、まずストレスの定義についての考察をおこない、ストレス事態を適応事態として捉えることの妥当性を明らかにする。

#### (1) ストレス事態の定義

##### a) ストレス概念の多様性

ストレスという用語はSelyeが医学的に用いて以来、研究者のみならず一般にまで非常に広範に知られるようになった。その結果、この言葉の定義が極め



て曖昧になっているのが現状である(田中, 1986)。たとえばいくつかのストレス関連の著書を概観してみても、反応としてのストレスと刺激としてのストレスサーを併せてストレスと称する立場や(田多井, 1970; 1974; 平井, 1989)、両者の仲介概念としてストレスを捉える立場(平井, 1969)、あるいは有害刺激とその評価(脅威)及び情緒反応(不安)といった一連の過程全体をストレスとする立場(Spielberger, 1979)など、その捉え方の多様性が目につく。このような概念の混乱を整理して、たとえばLevitte (1967)は心理学の文献でのストレス概念の用いられ方には、

- ①被験体の諸反応には関係のない、ある特殊な刺激状況
- ②状況とは関係のない、ある特殊な個人の反応、あるいは反応の系列
- ③ある特殊な状況およびある特殊な反応あるいは反応群
- ④ある特殊な反応系列をもたらす、ある個体の状態

の4通りがあると指摘している。

同じように、坂部(1984)は、Mason の議論を基にして、従来のストレス概念の用いられ方には、

- ①刺激のパラメーターとしてのストレス概念
  - ②反応のパラメーターとしてのストレス概念
  - ③刺激-反応の相互作用としてのストレス。すなわち、ストレスは特徴づけられた一連の反応状態をひき起こすとしたうえで、それを引き起こす状況ないしは刺激を表すものとしてのストレス概念
  - ④刺激、反応のみならず、評価や対処様式などの媒介過程を含めた諸因子の全スペクトル(全体像)を表す言葉(ルブリック)としてのストレス概念
- の4通りがあると論じている。

このように、現時点ではストレス概念の用い方は研究者によって異なる。したがって適応行動研究の対象としてのストレス事態を論じる前に、Selye の立場を再確認し、その後の研究の進展を受けてそれがどのように位置づけられるべきかを検討しておくことは意味があろう。

#### b) Selyeのストレス概念の定義とその後の生理学における定義



当初Selye はストレスという語で生体に傷害と防衛反応を引き起こす刺激を指していたといわれるが(杉, 1966)、その後、副腎の肥大、胸部リンパ腺の萎縮、消化器系の潰瘍及び血中の好酸性白血球の消失と内分泌系などの化学的変化を主症状とする一般適応症候群(General Adaptation Syndrome;G. A. S.)によって表現される状態をストレスと称するようになった(Selye, 1973)。すなわちSelye の言葉に従えば、「ストレスは生物学的系の内部に非特異的に生ぜしめられた、あらゆる変化よりなる特異的症候群で発現されたある状態」(邦訳、p-58)であり、その症候群がG. A. S. であるということになる(Selye, 1956)。このように、ストレスは生体内部に仮定された状態を指しているという意味で、構成概念とみなすことができる。そして構成概念としてのストレスの指標となる諸症状を引き起こす刺激(状況)をストレッサー(ストレス刺激)としてストレスから区別した。

しかしこうした使い方にも問題がないわけではない。たとえば、これらの用語をいかに操作的に定義するかという問題がある。実際Selye 自身もストレスの定義の困難さを認め、ストレスではないものからストレスの定義に迫るという消去法的定義の有効性を述べている(Selye, 1956)。それによれば、①ストレスは神経性緊張(nervous tension)ではなく、②副腎髄質からのアドレナリンなどの分泌を常に伴うものではなく、③必ずしもコルチコイドを分泌するものでもない。さらにストレスは④ホメオスタシスからの逸脱を必ずしも意味するものでもなく、⑤警告反応やG. A. S. とまったく一致するものでもないなど9条件が挙げられている。このようになると、先のG. A. S. によって表現されるという具体的な指標の妥当性も弱まり、何をもって定義すべきかという、最初の問題に立ち戻ることにもなる。

さらに、Selye は、ストレス反応は極めて特異的なものであるとしばしば強調している。もともとストレス研究の端緒はSelye が病気や傷害など、その原因にかかわらず共通して生じる非特異的症候群の存在に着目したことにあつた。しかし、生理的反応は果たしてそれほど特異的な症状として纏めることができるかという批判もある。生理的反応、とくに内分泌系の反応は極めて複雑であり、ストレッサーが異なれば反応も細部において異なってくる可能性は充分ありうる(Gray, 1971)。その意味で、多くの刺激に共通の反応パターンを同定す



るのは難しいのも事実である。実際、Selye 自身も遺伝的傾向、年齢、性などの内的条件と薬物の使用や食事の内容などの外的条件からなる個人の条件によって症状が異なる可能性を認めている (Selye, 1975) (図 2・1)。しかし、そのような多様性を認めながらも、ある程度大枠的なレベルでみた反応パターンでストレスを定義しようというのが Selye の立場である。その際基準になるのが classic triad といわれる先の 3 症状であり、視床下部-脳下垂体-副腎皮質系 (hypothalamo-pituitary-adrenocortical axis; HPA axis) の関与であった。

この、大枠的に生理的反応パターンを捉え、それでストレス反応を定義しようとする立場は近年の生理学的研究の成果によっても支持される。Selye以降、生理学的ストレス反応の研究は膨大におこなわれ、関与する生理的反応としても HPA axis によって制御される各種ホルモンの変化、自律神経系の変化、胸腺の萎縮にともなう免疫系の変化など、多様な反応が明らかにされてきた (河野、田中, 1986; 中川, 1989; 杉村, 1993 など)。しかし、用いる刺激にかかわらず、その反応の表れ方はあまり大きな相違がないことが知られている。たとえば、Odio and Maickel (1985) は、ストレッサーとしてしばしば用いられる寒冷、拘禁、四肢電撃に対する血漿コルチコステロン、脂肪酸、グルコースの変化を比較した。その結果、刺激の種類で多少の差はあるものの、それらがいずれも増加・上昇方向の変化であることで一致していることを示している。

このように、多くの刺激に共通の反応パターンを見いだすことが可能であるという認識がストレスの定義の裏づけになっている。そしてそうした生理的指標の中でも近年その重要性が指摘されるようになったのがコルチコトロピン放出ホルモン (corticotropin-releasing hormone; CRH) である。これは視床下部で産生され、放出されるが、その効果は副腎皮質刺激ホルモン (adrenocorticotrophic hormone; ACTH) などのホルモンに作用すると同時に、脳内神経伝達物質として自律神経系に作用することが知られている (堀, 1991; Johnson et al., 1994)。したがって、Selye以降の生理学的研究はストレス反応がその初期に考えられていたより遥かに複雑で多様な過程であることを明らかにしつつあるが、その一方で、それらは CRH によって結びつけられる HPA axis と交換神経系という 2 つの過程に纏められることも示しているのである。それゆえ、細



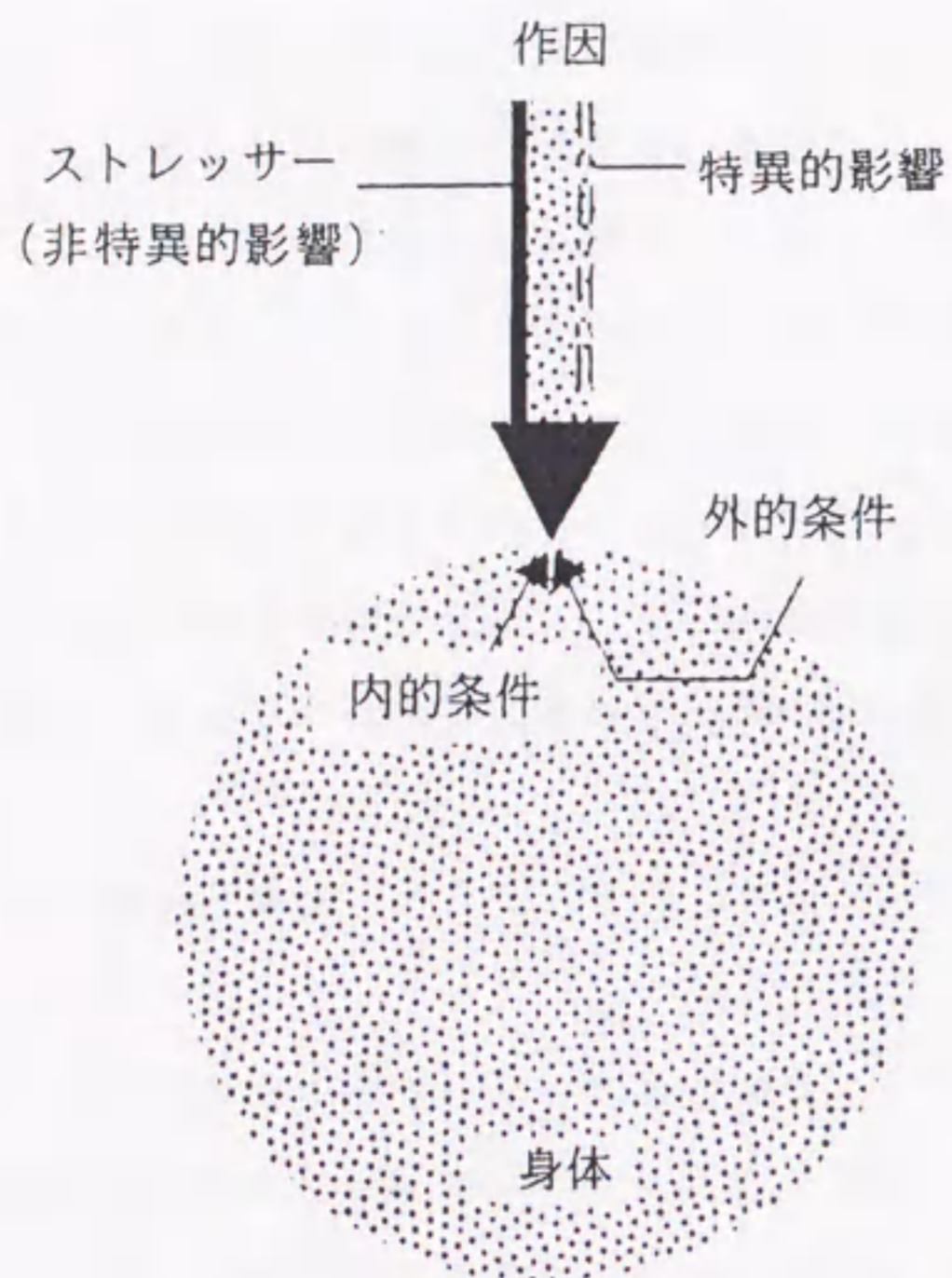


図 2・1 ストレス反応を規定する要因に関する Selye の学説 (Selye, 1973)

所与の作因の影響は特異的なものと非特異的なものがあり、非特異的な部分がストレスとして作用する。しかしその影響は薬物処置や食事条件などの外的条件 (outer conditioning) と遺伝、年齢、性などの内的条件 (inner conditioning) にも左右されると Selye は考える。



部でのストレッサーごとの異同の可能性はあるものの、ストレス反応を classic triad の3症状とHPA axis及び交換神経系の2つの過程の関与を基準に定義することに多くの研究者は異論がないと思われる。

このようにストレスはSelyeの学説ではあくまで特定の反応パターンから定義される概念であり、ストレスとストレッサーは明確に区別されていた。そして近年の生理学的研究の成果によっても基本的にそうした定義が可能であることは変わりはないことが示されている。したがって現在の生理学・医学の分野ではSelyeの立場を基本としつつ、その後の成果を考慮した定義をおこなうのが共通認識となっているように思われる(たとえば、堀, 1991)。

### c) ストレス概念と情動

ストレスの概念を心理学で用いる場合議論になるのが、ストレス反応と他の心理学的概念、たとえば恐怖・不安・葛藤・情動などとの関係である(Mason, 1975)。ただ、これもまた研究者がストレスをどう定義するかによって異なっている。たとえばMandler(1984)はストレスを刺激ないしは状況の特性に関する概念とし、生体が「経験している」状態としての不安(情動)とは区別している。他方、Lazarus(1976)はストレスを生体の反応として捉え、葛藤や欲求不満・不安などを心理的ストレスとしている。この問題は不安などの心理学的概念自体が事態特性を含むものなのか、心理的状态(反応)を指すのか、研究者間で必ずしも一致していないという問題もあり、現状では統一的な見解をだすのは困難のように思われる。

しかし生理的次元で捉えた場合、不安や恐怖などの心理学的諸概念もストレス反応と類似の生理的变化を示すことは、多くの研究者が認めるところである(Mason, 1968; Gray, 1987など)。たとえば、ストレッサーに晒された個体の内分泌反応としては脳下垂体・副腎皮質刺激ホルモン-副腎皮質ホルモン系を経る経路と交換神経系-副腎髄質ホルモン系を経る経路がある。またその前の過程では視床下部が関与していることが知られている(堀, 1991)。これらのうち視床下部や副腎髄質ホルモン(アドレナリン、ノルアドレナリン)は恐怖や怒りといった情動の場合にも関与していることが知られている(二木, 1984; Gray,



1987)。したがって、不安や恐怖などの情動を心理的ストレス反応としてストレス反応に含めることには問題はないと思われる。ただ、ストレッサーによって生じる反応を不安と総称する立場(Spielberger, 1979)は極端な立場であろう。

この点についてSelye自身は、不安や情動をストレス反応と同じものとしながらも、麻酔下でも生理的ストレス反応は生じるなどの例を挙げ、不安や情動を含むより広い概念としてストレス反応を考えている(Selye, 1975)。Selyeの特異的な例を考慮するまでもなく、不安や情動といった心理的反応の発生には生体による事態の認知とそれによって生じた生理的状態の評価の過程が関与する可能性(Shachter and Singer, 1962)を考えると、情動発生には至らない生理的ストレス反応を仮定することは充分うなづける。したがって、ここでは不安や恐怖などの情動と生理的ストレス反応の両者を、同一現象を異なる次元で表現したものとし(異体同型、Levitt, 1967)、かつ生理的ストレス反応の方が広い概念であるとしておくのが妥当であろう。

#### d)本研究でのストレスの定義

以上述べてきたように、ストレスの定義及びそれと心理的な情動との関係は多様であるが、近年の生理学的所見を考慮に入れても、ストレスを生理的反応パターンから定義するというSelyeの立場は基本的に受け入れることができる。しかし、同時に近年のストレス概念の用法は、それをclassic triadの3症状に限定せずに、より柔軟に用いている。また、情動などの心理的反応についても、その生理的対件の特徴からストレス反応に対応するものという解釈が可能である。こうしたことから、本研究ではストレスを、基本的にはSelyeや生理学の分野の用法に従いながらも、Johnson et al(1994)にならって次のように定義する。すなわち、

HPA axisおよび交換神経系の興奮やclassic triadの3症状という生理的反応、およびその3症状に関連する生理的変化をもたらす、生体のホメオスタティックなバランスの崩れた内的状態を表す概念と定義する。



その意味では、先のLevitte(1967)の分類の④に対応するものとみなすことができる。また情動との対応については、それらを心理的ストレスとして、同様に扱うこととする。

このように本研究ではストレスを生体の特定の内的状態と定義するが、研究の中では概念の混乱による誤解を避けるために、そうした内的状態を指す場合にはストレスまたはストレス状態の語を用い、それに伴う生理的・行動的反応をストレス反応とよぶこととする。また、ストレスを引き起こす可能性のある刺激にはストレッサーあるいはストレス刺激の語を用いる。そして、ストレス事態の語は何らかのストレッサーが呈示され、生体がストレス状態にある（あるいはそのように仮定される）事態を表記する際に用いることとする。

#### e) ストレスとストレッサー

ストレスの定義の議論に関してもう一つ触れておく問題がある。それはストレッサーに関するものである。ストレスとストレッサーを上のように定義しても、因果関係のどの段階で両者を区別するかは非常に微妙な問題である。具体的には、ストレッサーの内容をどのように限定するかという問題である。通常、ストレッサーは生体のそれまでの対処能力を越える事態とされる(Selye, 1973; Lazarus, 1976)。そしてその初期においては、研究分野が生理学であったためか、傷害や病変などの生理的事象としてストレッサーが語られていた(Selye, 1973; 1975)。その後、日常生活の出来事などの心理的ストレッサーなど(Cohen et al., 1983; DeLongis et al., 1988など)、多様なストレッサーが挙げられるようになった。その結果、ストレスの定義の場合と同様、ストレッサーの範囲についても研究者間の不一致が生じてきた。例えば、宗像(1989)はストレス源(ストレッサー)を外部的ストレス源と内部的ストレス源に大別し、後者に恐怖や怒りなどの情緒からなる情緒的ストレス源を含めている。他方、平野と新島(1995)ではストレス刺激(ストレッサー)を精神的ストレス刺激と身体的ストレス刺激に大別し、前者と後者の一部は情動を介してストレスを引き起こすと考え、刺激としてのストレッサーと反応としての情動を区別している。情動の位置づけについては本研究ではこれをストレス状態の一部として定義して



いるので、本研究は平野と新島の考えに近いといえることができるが、それでもストレスからストレス状態・ストレス反応に至る時系列的变化の過程では次のような問題が生じる。例えば、心理学的ストレス研究でしばしば用いられる電撃ストレスを例にとると、電撃は上に述べた生理的ストレス反応を生じさせるという点でストレスとすることに問題はない。また、電撃によって生じる恐怖や不安は上に述べた理由からここではストレス状態、ストレスとされて問題はない。しかし、電撃と恐怖（不安）とを介在すると思われる「痛み」をストレスとストレス反応のいずれに含めるかは議論のあるところであろう。同じように、寒冷の場合でも、環境温度の低下は外部事象としてのストレスであり、その結果生じる自律神経系あるいは内分泌系の変化はストレス状態、ストレス反応として位置づけることができるが、環境温度の低下によって生じた「体温の低下」という内部的・生理的事象をストレスとして位置づけるかストレス状態として位置づけるかが議論となろう。

このような問題について、本研究では「痛み」も「体温の低下」もストレス状態として位置づける立場に立つ。なぜならば、両者はともにそれが一定水準を超えた場合、視床下部—自律神経系の反応を付随し、心理的、生理的均衡状態の崩れた状態をもたらすと捉えることができるからである。いずれにしてもストレス事態が一連の生理的变化を含む過程であることを考えるならば、どの段階でストレスとストレスを概念的に区分するかは、その研究領域とも関連してくるはずである。このようなことを念頭に、本研究では先行研究の分類も参考にしつつ、ストレスを、一連のストレス状態を喚起する可能性のある外部環境の変化（環境ストレス）と疾病や傷害、過労などの本来ストレスとされてきた身体的変化・生理的事象（身体的ストレス）としておく。なお、ここで「ストレス状態を喚起する可能性」としたのは、これらのストレスとストレスの間には個体の生理的、心理的条件が介在すると考えられるためである。

以上述べてきた本研究でのストレスとストレスの定義を図式的に表すと図2・2のようになる。



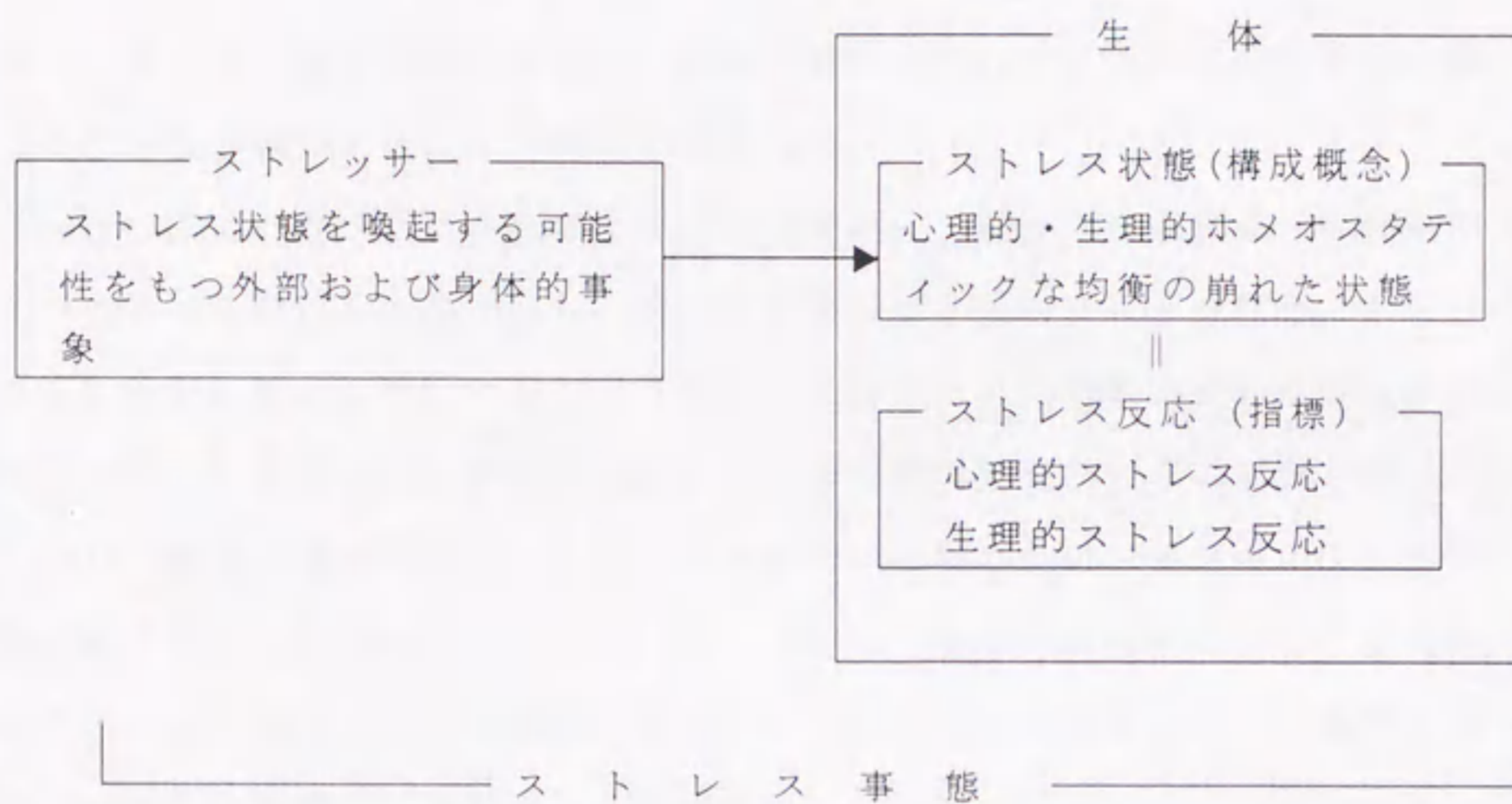


図2・2 本研究におけるストレスとストレスの定義の図式的表現



## (2) 適応事態としてのストレス事態

このように定義されるストレス事態は次に述べるような理由から個体に新たな適応を求める適応事態であると考えられる。

その一つは、ストレス反応の内容からすると、ストレス事態は生体にとって極めて重大な—多くの場合有害な—事態であり、それへの何らかの対処を余儀なくされる事態であることが明確な点である。

Selye によればストレス反応は時間的に変化し、警告期・抵抗期・疲弊期の3つの時期に分けられる(図2・3)。警告期はさらにショック相と反ショック相に分かれているが、これらのうち反ショック相と抵抗期はいわばショック相でのストレス反応に対する生理的なレベルでの対処期ということができる。しかし、環境に変化が起らず、ストレッサーに晒され続けると先のG. A. S.の諸症状が現れ(Selye, 1973; 田多井, 1970)、最終的には死に至ることもある。このようにストレス事態は生体にとって時には死に至るような、過重な負荷がかけられた事態とみなすことができる。

この危急事態としてのストレス事態という側面は別の面からも窺うことができる。たとえば、既に述べたように、ストレッサーに直面した個体の反応は交換神経系の活性化、脳下垂体—副腎皮質系ホルモンの分泌あるいは副腎髄質系ホルモンの分泌によって特徴づけられる。このうち交換神経系は向活動性といわれるように(平井, 1989)、血管の拡張、心拍の増大、消化活動の抑制など(Isaacson et al., 1971)、生理的な「活動の準備状態」すなわち Cannonのいう危急反応(emergency response)をもたらす。同じことは内分泌系のストレス反応にもあてはまる。ストレッサーによってほとんどのホルモンが影響を受けるが(Mason, 1968)、中でも最も顕著な分泌の増加を示す副腎皮質ホルモンと髄質ホルモン(Mason et al., 1961; Odio and Maickel, 1985)は上記の交換神経の機能を補う作用も知られている(Mogenson, 1977)。

このように、ストレス事態は生体にとってそこからの解放と自身の安定のためにあらゆる努力を要求される事態であり、生理的には活動の準備状態が形成される事態である。それゆえまさに適応事態としての特徴を含んだ事態といえる。



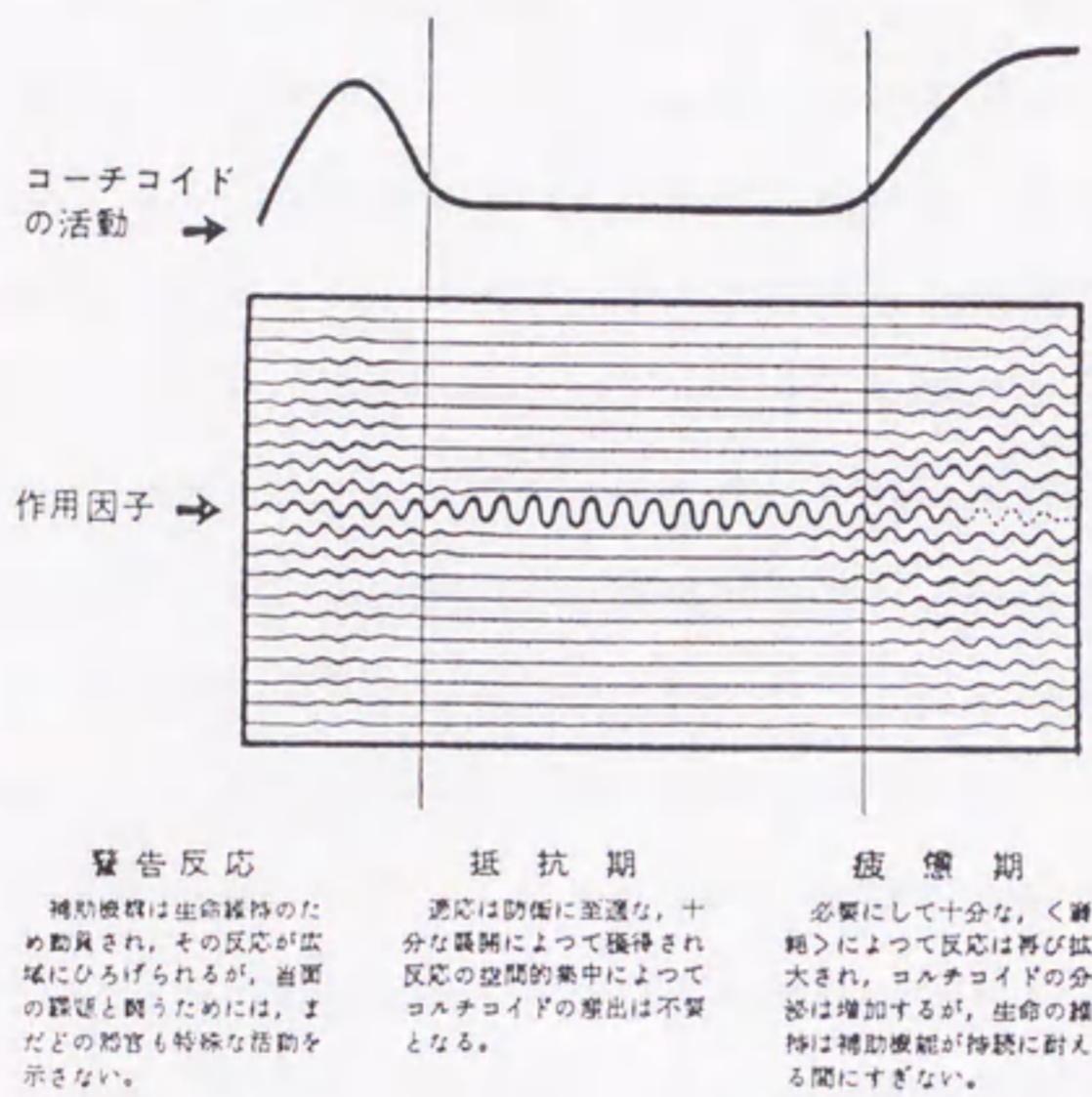


図2・3 Selyeの一般適応症候群の3段階 (Selye, 1956)



もう一つは、ストレス事態での生理的変化の内容を考察すると、それ自体生理的・行動的に意義がある変化であるばかりか、ストレスによって崩された恒常状態を改善しようという、まさに生理的次元での適応過程にほかならないことが窺われることである。

既に述べたように、Selye によれば、ストレス反応は大きく3つの段階からなるが、それは2つの枯坑するメカニズムによる調整過程とみなすことができる(中川, 1989)。まず警告期のショック相では体温、血圧、血糖値などの低下、神経活動の低下が起き、ストレスに対する全身抵抗力が下がる。いわばこれはストレスに直面した生体がショックを受けている時期といえよう。それに対して、続く反ショック相と抵抗期はショック相での変化と逆方向の変化が起きる時期で、体温、血圧、血糖値は上昇し、神経活動も活発化する。当該ストレスへの抵抗力も増す。したがって、これらの時期はストレスによる影響から新しい安定状態を形成しようとする時期といえよう。疲弊期はこうしたことにもかかわらず、ストレスの影響が持続しているために適応が維持できなくなり、種々の症状が発症する段階である。

このようにストレス事態は生体内部で「適応の崩壊→新しい適応の形成→その崩壊」が繰り返されている極めて動的な場面であると考えられる。Selye 自身もストレス事態で生じている「生命現象を・・・『新しい状態に合わせて行く』という動的な現象」とみなしていた(林, 1990)。このようなストレス事態では、生理的次元のみならず、行動的次元においても適応への試みがなされているはずと考えるのは当然である。したがって、そこでの行動はまさに適応行動として理解することができると考えられる。



### 第Ⅲ章 ストレス事態下の行動に関する研究の現状

以上みてきたように、ストレス事態は動物にとって新たに適応すべき課題事態であり、そこでの行動（行動的变化）は事態への適応の試みとみなすことができる。

他方、ストレス研究は長い歴史をもち、行動を扱った研究も数多くなされてきた。しかし、ストレス事態での行動の適応的意義の解明という立場から従来のストレス研究を検討すると、いくつかの特徴が明らかとなってくる。したがって、次にその点について述べることで、ストレス事態における適応行動研究の今後の方向性を明らかにする。

まず始めに初期の行動的研究の動向について述べ、それらの研究における行動の捉え方、位置づけの特徴を指摘する。その後、そうした初期の研究の特徴が近年のストレス研究においてどのように変化しているのか、あるいは変化していないのかを、1980年以降の *Psychological Abstract* 誌に掲載された研究を分析することで検討する。

#### 第1節 ストレス研究における初期の行動的研究（1970年代までの研究）の概観

ストレスを情動も含む内的状態と定義すれば、通常ストレス研究として論議される研究に加えて情動行動の名のもとに行われてきた心理学的研究もストレス研究の一部と見なすことができる。この情動行動の研究としてまず挙げられるのは、Hall(1934)によって始められたオープンフィールド行動 (openfield behavior; OFB) であり、摂水、摂食行動の恐怖による中断を利用した条件性情動反応 (conditioned emotional response; CER) である。ただ、これらの行動は、その妥当性に関する問題点は別にしても (Archer, 1973)、位置づけとしては恐怖や不安の測度として用いられるのが通常である。その意味ではストレス事態における行動の適応的意義の解明というここでの問題とはほとんど関連を



もたない。したがって、ここでは従来ストレス研究の名のもとに行われてきた諸研究を中心に検討することとする。

また心理学の分野でのストレス研究においても、ストレッサーの到来に関する情報の有無と消化器系潰瘍などの生理的ストレス反応との関連を問題とする予測可能性(predictability)の研究がある。これはSeligman(1968)の安全信号仮説に端を発するものであるが、その主張はストレッサーの到来の予測を可能にする条件(たとえばストレッサーに先行する刺激の存在)では生理的ストレス反応が弱まるというものであった。その後、ストレス低減効果をもたらす条件の分析など非常に多くの研究がおこなわれるようになった(Seligman and Meyer, 1970; Weiss, 1970; Weiss, 1971a; 今田, 1971; 津田・平井, 1976a; 津田・平井, 1976bなど)。この研究はストレッサーの認知という広い意味での行動的研究といえることができるが、本研究では適応という、事態(環境)に働きかけるより能動的な行動(運動系反応)を問題としていることから、予測可能性の研究にはそれが行動観察を行っている場合を除いてここでは触れることはしない。

以上を念頭に、ストレス事態での行動研究の動向についての考察をおこなうこととする。

ストレス研究がその出発点において生理学の分野でおこなわれたという歴史的経過は、その研究対象を生体の生理的反応に限定し、結果的にストレス事態での行動の分析に研究者を向けることがほとんどないという初期の状況を生みだした。ストレス研究の代表的手法である「拘禁技法」にみるように、この分野での行動の位置づけはストレッサーの一つとして「行動の制約」を用いるものであった(Selye, 1936; Brodie and Hanson, 1960; Ader, 1967; 小川・上野, 1971; 小川・稲森, 1971; Simpson et al., 1975など)。

しかしそうしたなかでも次第にストレス事態で個体が示す行動に注目した研究が現れ、とくに1960年代から70年代にかけて多くの心理学者がストレス研究に参加する中で、行動を扱った研究も増加してきた。

ここではまず、そうしたストレス研究での初期の行動的研究として、対処可能性の問題、対処不可能性と学習性絶望の問題、活動性ストレスの問題の3つ



を挙げ、この時期での行動の扱われ方の特徴を考察する。

## (1) ストレス事態での対処可能性に関する研究

### ①研究経過

ストレス事態での対処可能性の問題が取り上げられたのは Mowrer and Viek (1948)が最初といわれている(今田, 1971)。そこでは電撃を跳躍によって停止することのできる shock-controllable条件と、自身の行動では電撃を停止できず controllable条件の個体の行動に依存する shock-uncontrollable条件の間で、摂食行動の抑制などの恐怖反応の強さを比較した。その結果、電撃に対して対処行動をもっていた shock-controllable条件の個体の方が恐怖反応が弱いことが明らかとなった。しかし、ストレス事態での対処行動の問題により多くの研究者の目を向けさせたのは Brady (1958)の研究であろう。

Brady (1958)の実験では Mowrer and Viekの実験同様、対になった2匹のサルで構成されている(図3・1)。そのうちの1匹(管理職サルと呼ばれる)はバーを押すことによって電撃の生起を20秒間延期させることができるが、もう1匹は自らは電撃を停止する方法をもたず、受ける電撃の量は対になった管理職サルのバー押し行動に依存する(ヨークト条件)。その結果、管理職サルが十二指腸潰瘍を発症させたのに対して、ヨークト条件のサルではそうした症状はみられなかった。ただ、この潰瘍発症は6時間の回避訓練-6時間の休息という手続きでのみ現れた。

この結果はヒトの中間管理職がストレッサーに晒されているという日常的な印象と対応づけられ、注目を浴びた。そして一時期、ストレッサーに対して対処行動を義務づけられることがよりストレスフルであるという見解が採られるようになった。

しかし、その後、この対処行動のストレス増感効果に対してまったく逆の所見が報告されるようになった。

その代表的なものが Weissの一連の研究(1968; 1971a; 1971b; 1972)である。Weiss(1968)はネズミを用いて、電撃に対して対処行動のあるネズミの胃潰瘍発症は、それとヨークト条件にある対処不可能なネズミの潰瘍発症よりも軽症



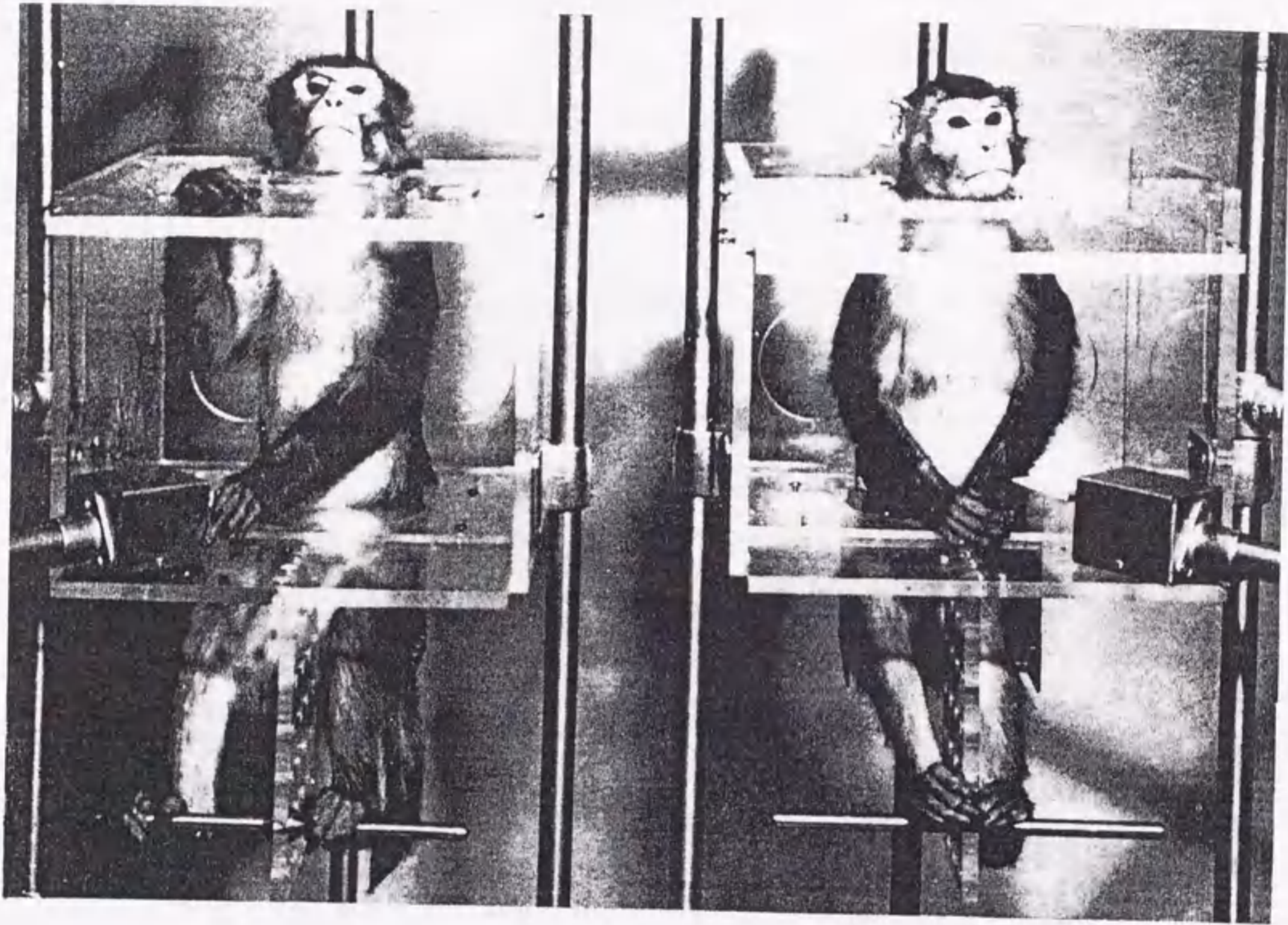


図3・1 Bradyの実験における管理職サル（左）とそのヨークト条件のサル（右）（Brady, 1958）



であることを明らかにした。そしてその後のストレス事態での対処行動の効果  
を調べた研究は、指標として胃損傷などの病理的変数を用いた場合 (Moot et  
al., 1970; 津田・平井, 1977)、血漿中のコレステロール量の上昇のような末  
梢のストレス反応を用いた場合 (Berger et al., 1980)、体重減少を用いた場  
合 (木田, 1983)、あるいは節水抑制のような行動を用いた場合 (Imada and  
Soga, 1971; 木田, 1983) のいずれにおいても、対処行動の存在がストレス反応  
を弱める効果をもつことを報告している。

また多くの研究は対処行動として、電撃に対して被験体は何らかの行為をお  
こなう能動的オペラントを用いているが、逆に、電撃停止のために骨格筋運動  
(skelatal activity) をしないという不動 (immobility) をオペラント行動とした  
場合でも、胃潰瘍の発症を抑制することが報告されている (Goesling et al.,  
1974)。このように、Brady 以後の心理学の分野における対処行動の研究は、対  
処行動の内容、ストレス反応の内容に関わらず、対処行動の存在がストレス低  
減効果をもつという結果を示すこととなった。

この対処行動の効果に関する対立する見解については、その後、それをもた  
らす要因が明らかにされてきた。それらのうち最も重要と思われるものが対処  
行動の難易度とストレッサーを除去するのに要する反応量である。前者は、ス  
トレス増感効果が示された Brady の研究では、被験体に電撃の生起に関する予  
測信号を与えず、電撃を避けるためには20秒以内にバーを押すことを続けな  
ければならないことに基づいている。後者は、Brady の研究やそれを支持する所  
見を得た Barbaree and Harding (1973) の研究では、それらとは逆のストレス低  
減効果を得た Paré (1971) の研究に比べて反応数が多いという違いに基づいて  
いる (津田・平井, 1978)。そして、Tsuda and Hirai (1975) はこの対処行動の  
相反する効果と対処行動の量との関係を検討し、電撃停止のために必要な反応  
量が増加するにつれて、対処行動のストレス低減効果は薄れ、遂にはストレス  
増感効果に逆転することを実験的に明らかにした (図3・2)。

## ②行動の位置づけの特徴

以上がストレス事態での対処行動に関する研究の動向であるが、この研究で  
の行動の位置づけを検討するために、この分野の主な研究についてその方法を



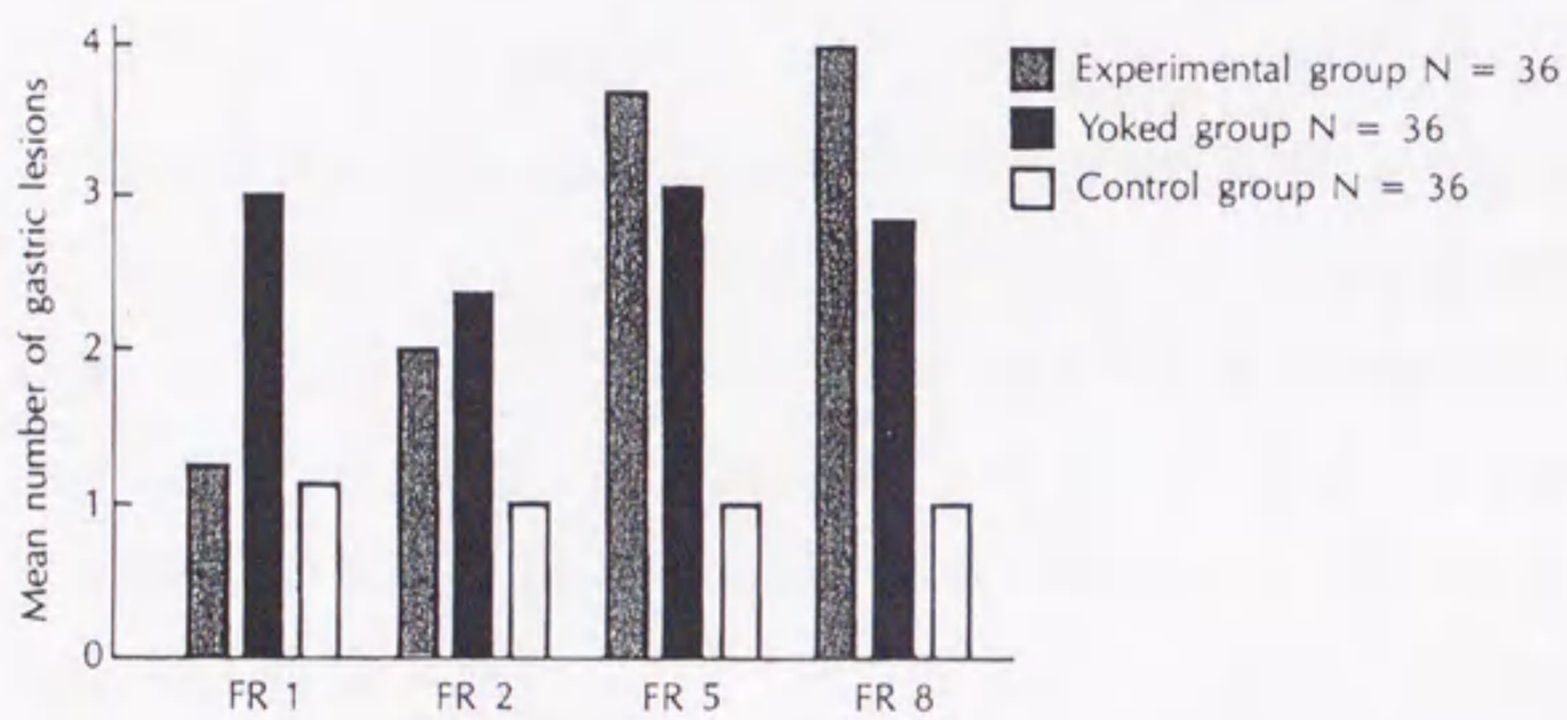


図3・2 Tsuda and Hiraiによる対処行動の困難度と胃損傷の関係を示す結果 (Tsuda and Hirai, 1975)

この実験では困難度は電撃を停止するために必要な反応数で操作されている。図中のFR(fixed ratio)に続く数字がその反応数を表す。



纏めてみたのが表3・1である。この表から、対処行動研究における行動の位置づけには次のような特徴を見て取ることができる。

まず観察対象とする行動としては、実験者が逃避・回避行動として設定した特定の行動が観察されるのは当然であるが、それ以外の行動に対してはストレス呈示事態、ストレス解除後の事態ともにあまり関心を向けていない、ということが挙げられよう。

とくにストレスが呈示されている事態では、WeissやParéによる初期の研究を除けば、ほとんどの研究で逃避・回避行動のみが分析の対象とされている。しかも、これらの研究で用いられる実験装置はWeiss(1972)に代表されるように、当該の逃避・回避行動以外の行動の出現を妨げるような、拘禁状態に近い状態に動物を置くものである(図3・3)。そして長時間動物をこの装置に置くような条件では、摂水行動が可能な場合でも摂水行動や摂食行動は観察の対象とはなっていないか、観察されていても、その位置づけは潰瘍発症に対する逃避・回避行動以外の剰余変数の影響の確認といったものである(Rice, 1963; Weiss, 1971aなど)。

他方、ストレス解除後の事態での行動を観察している研究はこの分野の研究でもいくつかある。この場合、多くは電撃ストレスが加えられる電撃箱とは別の飼育ケージに動物を移して、そこでの栄養摂取行動(摂食、摂水)を観察している。しかし、そこでの行動の捉え方は対処行動という視点ではなく、ストレス事態での場合と同じく、むしろ対処行動の胃潰瘍発症に対する影響を検討するためにそれらの影響の可能性を確認するという、いわば剰余変数的な扱いである(Weiss, 1968; 津田・平井, 1977)。

いずれにしても、対処行動研究における行動の捉え方は極めて限定されたものであることが表から窺える。

興味深いことは、たとえ剰余変数的な扱いであっても、Weissの初期の研究では他の行動も含めた分析が行われており(Weiss, 1968)、しかも、摂食、摂水行動を比較的詳しく分析したParé(1971)の例外的な研究もこの種の研究の初期の段階のものであったということである。これは、対処行動研究において、研究の進展に伴い、観察対象とする行動が限定されていったことを示している。この背景には飼育ケージでの行動の積極的な対処機能を見いだせなかったこと



表3・1 初期の対処可能性研究の実験手続きの概要

研究者 (年)	装置	装置内の生息 環境の要素	観察対象となる行動 (ストレス事態) (解除後の事態)	その他
Rice (1963)	回転輪付 電撃箱	餌・水	逃避・回避行動 (ただし記述なし)	無 最大21日
Weiss (1968)				
Exp I	holding cage	無	逃避・回避行動 摂水行動	摂食行動 摂水行動 (ホームケージ) 70試行
Exp II	plate付 rat holder	無	逃避・回避行動	摂水行動 (ホームケージ) 21時間
Weiss (1971a)	回転輪付 rat holder	水	逃避・回避行動 摂水行動	無 48時間
Weiss (1971b)	回転輪付 rat holder	水	逃避・回避行動 摂水行動	無 48時間
Paré (1971)	lever付 電撃箱	餌・水	逃避・回避行動 摂食行動 摂水行動	摂食行動 摂水行動 20日
Barbaree and Harding (1973)	回転輪付 rat holder	水	逃避・回避行動	無 6時間、12時間
Goesling et al. (1974)	回転輪	無	逃避・回避行動	無 4日
Tsuda and Hirai (1975)	flapper付 rat holder	無	逃避・回避行動	無 24時間
Paré (1975a)	ペダル付 電撃箱	無	逃避・回避行動	無 3時間
津田・平井 (1977)	flapper付 rat holder	無	逃避・回避行動	摂食行動 摂水行動 (ホームケージ) 8日

複数の実験をおこなっている研究では、基本的に同一の手続きが用いられている場合には一つで代表させた。



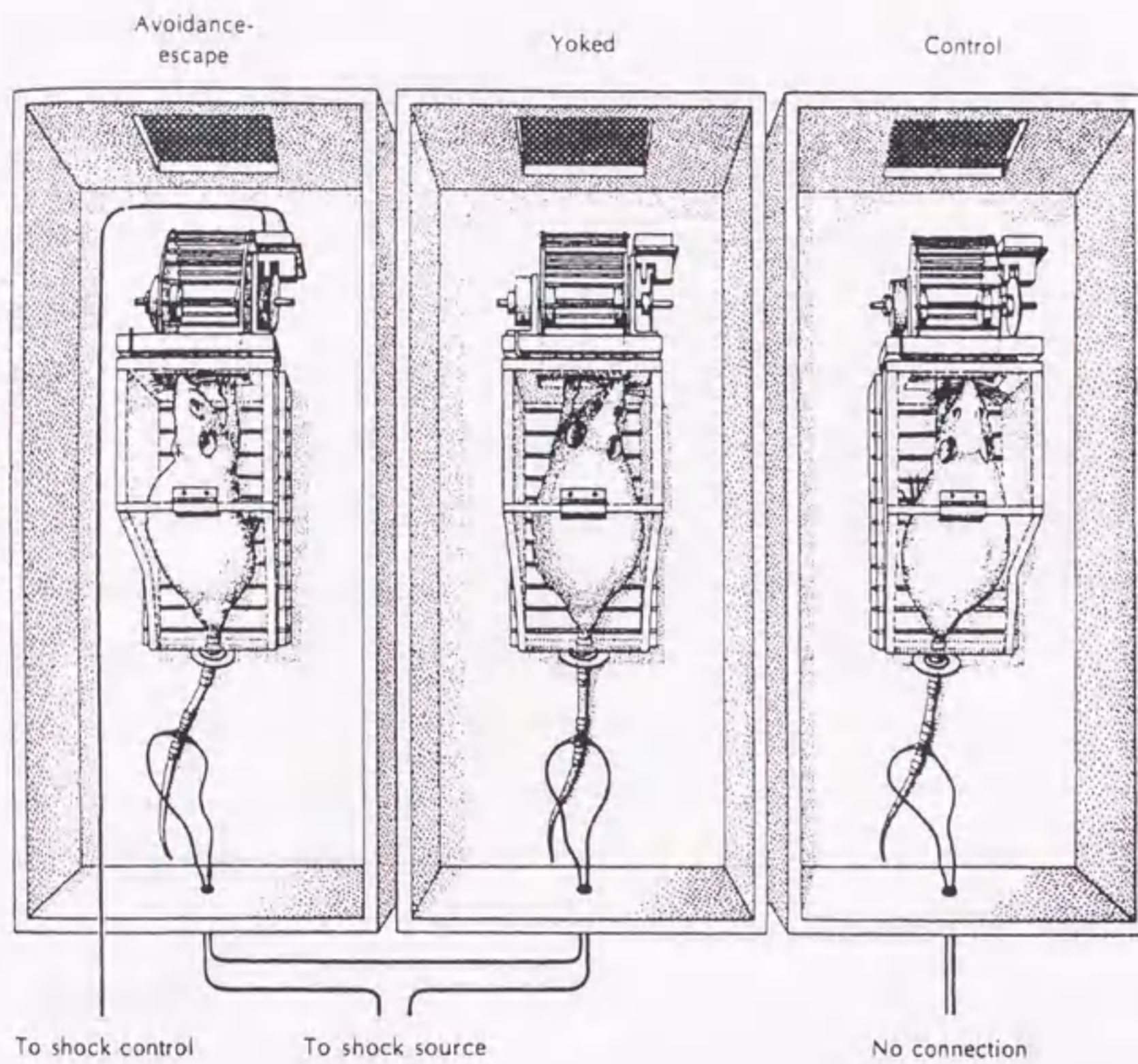


図 3・3 ストレス事態での対処行動実験で用いられる実験装置(Weiss, 1977)

対処可能条件の個体は前にセットされた回転輪を回すことで電撃を停止することができる。しかしヨークト条件の個体は自分では電撃を停止することはできず、電撃停止を対処可能条件の個体の行動に依存する。



があると思われる。しかし後述するように、少なくともParéの所見はストレス解除後の事態の行動の対処機能を示唆するものであり、その意味で重要な問題を未解決のまま残す結果となったといえよう。

もうひとつ、対処行動研究で他の行動、とくに栄養摂取行動が制限された背景として考えられる要因としては、ストレス性潰瘍は生体が飢餓状態にある方が容易に発症するということがある。例えばHanson(1963)の研究では、餌と水を剥奪しない条件では拘禁ストレスによる潰瘍の発症は抑えられることが示されている。同様に、後述する活動性ストレスの場合でも、動物が飢餓状態にあることが重要であることが知られている(Paré, 1976)。いずれにしても、対処行動研究の主要な関心がストレス性の病変とくに潰瘍発症と心理学的要因の関係にあるという事情を考慮すれば(Weiss, 1972)、この種の研究で栄養摂取行動の適応的意義に関心が向けられなかったのは当然といえよう。

## (2) 学習性絶望(learned helplessness)の研究

### ①研究経過

上記の対処可能性の研究がストレスの影響を潰瘍などの生理的病変あるいは内分泌的指標で測定していたのに対して、対処行動の不在が後続の行動に負の影響を及ぼすとして問題にしたのが、学習性絶望(learned helplessness)の研究である。

パヴロフ型の古典的条件づけが後の逃避・回避反応学習を障害するという現象は古くから知られていたが(たとえばBrown and Jacobs, 1949)、その説明は拮抗反応の学習や電撃への慣れなどでなされていた。それに対して Overmier and Seligman(1967)は、この学習障害がそれらの要因によるのではなく、個体が嫌悪刺激の停止と特定の反応とを連合させる能力を失ったためであると主張した。そして、対処不可能な電撃を受ける個体では後続の逃避行動がまったく生じなくなることを明らかにした(Seligman and Maier, 1967)。Seligmanらは障害が24時間後のテストに比べて48時間後のテストの方が軽いことから、この時点では障害の一過性を指摘したが、その後より多くの対処不可能電撃を経験



した個体で1週間後のテストでも障害が見られたことから、持続的な障害であると主張するようになった。このような長期的な学習障害の説明にあたって、Seligmanのグループは、対処不可能な経験の影響は①後続の有害事態における逃避行動への動機づけが障害されるという動機づけの障害、②特定の行動と成功経験とを連合させることが困難になるという認知的障害、③より強い情緒的混乱をひき起こすという情動的障害という複合的な形で現れるということを指摘し、この障害が自分の行動と報酬の随伴性を学習できないという認知的な障害であることを強調した(Maier and Seligman, 1976)。

このようなSeligmanらの説に対しては当初から批判があり、それに替わる説が提唱された。その一つがWeissらのグループによる運動活性化障害説 (motor activation deficit hypothesis)である。Weissらは対処不可能手続きを含まない、単純な冷水での水泳(cold swim)にラットを晒すことによってSeligmanやMaierのいう学習性絶望と同じ逃避・回避学習の障害を生み出すことができることを示した(Weiss and Glazer, 1975; Glazer et al., 1975)。すなわち、学習障害と運動活性化の低下、さらにはMaier et al. (1973)のいうような困難な課題でのみ障害が起きるという課題依存性などを冷水ストレス手続きによって再現できることを示したのである。さらに、冷水ストレスは脳内モノアミンの減少を引き起こすことを明らかにし(Weiss et al., 1975)、この変化が学習障害の重要な要因であることを明らかにした(Glazer et al., 1975)。

この運動活性化障害説についてはSeligmanらのいう障害の持続性という点が説明不可能であるという問題点があったが、これに対してGlazer and Weiss (1976)は短期間の障害と長期の障害を区別する必要があることを指摘し、前者は脳内の生化学的変化によるものであるが、後者は後続の逃避・回避学習と競合する運動反応の学習によるとした。この競合運動反応説 (competing motor response hypothesis; Levis, 1976)を支持する実験結果もいくつか報告されている。たとえばAnderson et al. (1979)は、身体運動の停止が電撃の停止をもたらす対処可能条件とそのヨークト条件を比較したが、結果は身体運動の停止を対処行動とした個体の方が後の回避・逃避学習で顕著な障害を示すという、学習性絶望説に対立するものであった。

このように、対処不可能なストレス事態の経験が後の学習行動に及ぼす妨害



効果については研究初期の段階で既に対立する説明が複数なされてきた。そのいずれに対しても否定的な所見と肯定的な所見が報告される中で、この研究はヒトの鬱病モデルとして着目されるようになった(Miller et al., 1977; Miller III and Norman, 1979 など)。ヒトの鬱病にこの学習障害を適用することには、かつて神経症の動物モデルが提唱された際に問題とされた安易さを感じるが、学習性絶望の現象が多くに関心を呼んだ背景にこのアナロジーがあることは否定できない。

しかし、このストレス事態での対処不可能経験と学習障害の問題はいくつかの問題を充分検討しないままに問題が展開しているような印象を受ける。その一つは学習障害の内容である。学習性絶望の現象は当初、犬によって報告され(Overmier and Seligman, 1967; Maier and Seligman, 1967; Seligman and Groves, 1970)、その後ラットでの研究が主流となったが、この段階で学習性絶望の内容が変化しているのである。すなわち、当初犬でみられた現象は逃避行動の完全な「消失」であり、完全な「学習不能」であった。具体的には、反応潜時が電撃呈示手続きの最大値に達しても逃避行動は現れないといったものであった。それに対して、後のラットを用いた研究で問題とされた障害は逃避・回避行動の出現の遅れであり、学習速度の遅れである(Maier et al., 1973; Seligman and Beagley, 1975; Williams and Maier, 1977; Altenor et al., 1977 など)。これは見方によっては対処可能電撃を体験した個体と不可能な電撃を体験した個体の差が質的な相違から量的な相違に変更したことを意味している。こうした疑問は議論の中ではあまりふれられていないが、Levis (1976) は同様の疑問を学習性絶望の操作的定義が「学習の失敗」か「学習の遅れ」か不明であると述べることで指摘し、「もし学習 - 学習の不在が(学習性絶望の)定義の枠組みとして維持されるなら、MaierとSeligmanが彼らの説を支持するものとして引用している研究の多くは削除されねばならない(p-51)」と述べている。

もう一つは学習障害が一過性のものであるのか持続的なものであるのかという問題である。既に述べたように、Weissらの立場は両者を区別し、異なる説明をしている。Seligmanは当初学習性絶望を一過的な障害としたが、その後は持続的な障害としている。この変更についてはSeligmanのその後の議論でもほ



とんど触れられていないが、上記の障害の内容とともに、学習性絶望の定義の曖昧さとして問題が残されている。

さらに、犬での障害を議論する際にはほとんど問題とされなかった課題の性質がラットの研究では重要な要因となっているという問題がある。たとえば、学習性絶望はラットでも生じるとするSeligman and Beagley (1975)の研究では、バー押しをオペラント行動とした場合、FR-3では障害が起きるが、それより少ない回数では障害は起きないとしている。また、Maier et al. (1973)でも、通常のone-way型の回避学習の手続きでは障害は起きないが、two-way型の回避学習では障害が生じると報告している。そしてこれらを纏めて、課題が困難な条件すなわち行動と報酬の随伴性が曖昧な条件で学習性絶望は生じるとしている。にもかかわらず、犬とラットのこの相違はあまり問題とされてこなかった。

その他、競合運動反応説などでは学習障害以外の動機づけや情動的な障害というSeligmanらの主張があまり議論されておらず、Seligmanらの研究自体でも動機づけや情動障害の問題があまり検討されていないように、研究が学習障害に偏っているという問題もある。

## ②行動の位置づけの特徴

以上が学習性絶望の初期の研究経過であるが、この研究分野についても上記の対処可能性の研究と同様の特徴を指摘することができる。

表3・2はラットを用いた学習性絶望の主な研究の方法を纏めたものである。このうちいくつかは対処不可能事態とテスト事態の回避・逃避学習事態の他に先行経験として別の事態を用いたものもあるが、ここではストレス事態としての対処不可能事態とテスト事態についてのみ纏めた。

この表から明らかなように、対象となるストレス事態での行動はそれぞれの実験で設定された逃避・回避行動に限定されている。この点は先の対処可能性研究と同じである。ただ、学習性絶望の研究は対処不可能事態に個体が置かれる期間が概して短いのが特徴である。そのため、装置内には餌、水などの個体維持のための条件はない。

対処不可能経験の影響を観察するテスト事態でも、この研究が学習障害を問題とするものであり、通常の学習事態として設定されているため、学習行動に



表3・2 初期の学習性絶望感研究の実験手続きの概要

研究者 (年)	装置	装置内の生息 環境の要素	観察対象となる行動 (先行ストレス事態) (テスト事態) (解除後)	その他
Maier et al. (1973)				
Exp. I	先: 拘禁用円筒	無	逃避行動 (記録無し)	無 70分
	テ: shuttle box	無	逃避・回避行動	30試行
Exp. II	先: 拘禁用円筒	無	逃避行動 (記録無し)	無 70分
	テ: 回転輪付	無	逃避・回避行動	30試行
Testa et al. (1974)				
Exp. I	先: 拘禁用円筒	無	逃避行動 (記録無し)	無 64試行
	テ: shuttle box 電撃箱	無	逃避・回避行動	0-30試行 30消去試行
Rosellini and Seligman (1975)				
Exp. I	先: lever付 電撃箱	無	逃避行動	無 80試行
	テ: 直線走路	無	餌のないgoal box からの逃避	15試行
Seligman and Beagley (1975)				
Exp. I	先: lever付 電撃箱	無	逃避行動	無 80試行
	テ: platform付 電撃箱	無	逃避行動	20試行
Weiss and Glazer (1975)				
Exp. I	先: 水泳用タンク	無	逃避行動 (記録無し)	無 6.5、3.5分
	テ: shuttle box	無	逃避・回避行動	25試行
Weiss et al. (1975)				
Exp. I	先: 回転輪付 rat holder	無	逃避行動 (記録無し)	無 45分、15日
	先: 水泳用タンク テ: shuttle box	無 無	逃避行動 (記録無し)	無 3.5分、15日
			逃避・回避行動	25試行
Maier and Testa (1975)				
Exp. I	先: 拘禁用円筒	無	逃避行動 (記録無し)	無 64試行
	テ: shuttle box	無	逃避・回避行動	25試行



(表3・2 続き)

Shurman and Katzev (1975)					
Exp. I	先: platform付 電撃箱	無	逃避行動 (記録無し)	無	75-275試行
	テ: 同上	無		逃避・回避行動	100試行
Corum and Thurmond (1977)					
	先: shuttle box	無	逃避・回避行動 (記録無し)	無	15試行 さらに60試 行の電撃
	テ: ホームケージ 付open field	餌、水 床敷		侵入者への攻撃行動	30分
	テ: 回転床rotorod	無		rotorodに乗って いる時間	2分
Altenor et al. (1977)					
	先: lever付 電撃箱	無	逃避行動	無	90試行
	先: platform付 水泳用タンク	無	逃避行動	無	60試行
	テ: shuttle box	無		逃避行動	20試行
	テ: U字型水中迷路	無		逃避行動	20試行
Anderson et al. (1979)					
Exp. I	先: 拘禁用 platform	無	逃避行動	無	150試行
	テ: shuttle box	無		逃避・回避行動	12試行x8日

複数の実験をおこなっている研究では、基本的手続きが同一の場合には一つの実験で代表させた。

先: 先行経験としての対処不可能事態での条件

テ: 学習性絶望のテスト事態での条件



限定された行動観察がおこなわれている。

また、当然のことながら、これら2つの事態以外のホームケージでの行動などはまったく問題とされていない。

### (3) 活動性ストレスの研究

#### ① 研究経過

ストレス事態での行動の役割を扱ったもうひとつの問題が活動性ストレスの問題である。

Paré(1973; 1974; 1975b) は、ラットを回転輪の装着された通常の飼育ケージで飼育し、ただし給餌時間は1日1時間のように制限する条件に置いた。その結果、ラットの回転輪走行活動量は次第に増加し、その後急減するが、その直後にその個体は死亡することを見いだした。そしてそれらの個体ではストレス性の胃潰瘍が形成されていることを見いだした(図3・4)。

その後、活動性ストレス条件では体温の低下(Paré, 1977)、副腎の肥大や胸腺の退縮、脳内でのノルアドレナリンの放出あるいは血漿コルチコステロンの増加などの一般的な生理的ストレス反応が顕著に現れることが示された(Tsuda and Tanaka, 1990)。しかも、そうした変化は回転輪走行と給餌制限という条件が揃った場合に顕著であることなどが明らかになった。

とはいえ、活動性ストレスの問題は行動そのものの分析には向かうことはなかった。むしろストレス性潰瘍を容易に、しかもかなり高い再現性をもって発症させることから、潰瘍発生の内分泌学的機序の解明の有効な手段とされ、内分泌的变化の研究の技法として定着していったのが実状である(Paré, 1980)。

このように、活動性ストレスの研究では行動は対処機能という位置づけではなく、ストレスを発生させる1要因すなわちストレッサーとしての位置づけで捉えられている。

#### ② 行動の位置づけの特徴

表3・3は活動性ストレス研究のその後の研究がそれにならっているという



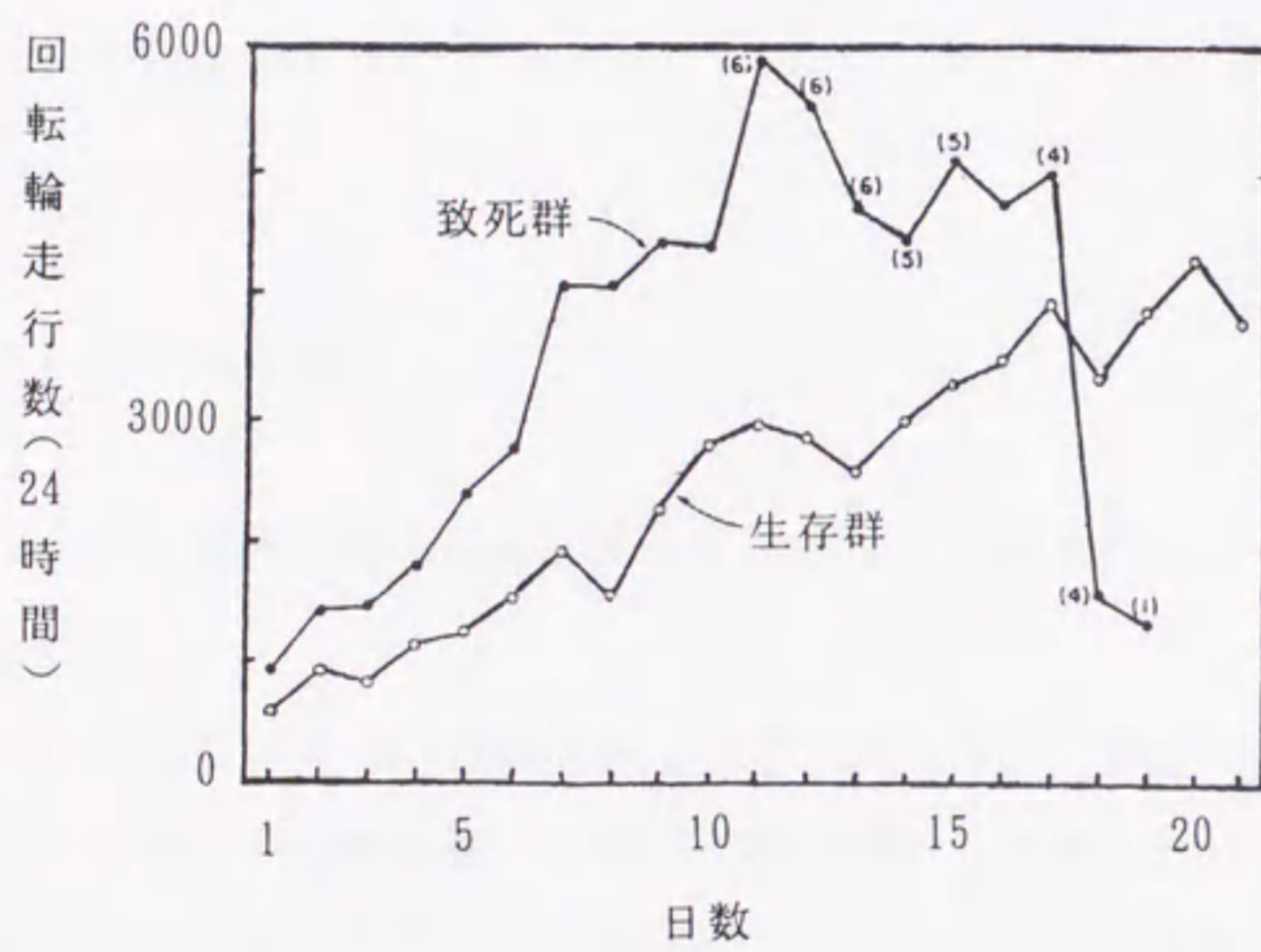


図3・4 活動性ストレス手続き条件での致死群と生存群の一日の回転輪走行活動数(回転数)の比較(60日齢群)(Paré, 1973, 改変)

( ) 内の数は致死群のその時点での個体数(もともとは10個体)。生存群の個体数は8個体。



意味で、基本的手続きと考えることのできるParéの初期の研究での手続きを纏めたものである。

ここでも摂食行動は観察対象となっているが、それは上述したように、その制限・剥奪がストレスを構成するという位置づけである。逆にいえば、摂食行動の存在がストレス事態で重要な意義をもつことを示すものとみなすことも可能であるが、研究の関心はそこにはないため、その方向への展開はその後もしななかった。また、ストレス解除後の行動についての分析もほとんどなされていないことがわかる。

#### (4) その他の研究

以上が比較的初期の段階のストレス研究で行動が問題とされた研究の概略である。

この他にもいくつか行動を扱った研究があるが、適応的意義との関連ではストレス事態での攻撃行動の適応的意義を検討したWeiss et al. (1976)の研究に触れておく必要がある。この研究で、Weissらは電撃停止に無関係な他個体への攻撃が潰瘍発症を抑制する効果をもつことを明らかにした。すなわち、同量の対処不可能な電撃を受けた個体のうち、他個体と攻撃しあうことのできる条件では、攻撃により負傷するにもかかわらず、攻撃行動ができない（相手のいない）条件よりも潰瘍の程度が軽かった。しかも、相手との間に透明な障壁があるために実際には攻撃できず、その姿勢だけの個体でも潰瘍が軽度であった。このように、攻撃行動の遂行やその振舞いがストレス事態での適応に有効であることをWeissらの実験は示した。

この研究はストレス事態でのいわゆる対処行動以外の行動の研究の意義を明確に示すものと思われるが、先のParéの研究の場合と同様、その後の展開はみられなかった。また、この研究自体もその方法の特徴としては観察対象が攻撃行動に限定されているという点で、上に挙げた対処可能性の研究と共通している。



表3・3 活動性ストレス研究の実験手続きの概要

研究者 (年)	装置	装置内の生息 環境の要素	観察対象となる行動 (ストレス事態) (解除後の事態)	その他
Paré (1973)	回転輪付 飼育ケージ	餌・水	回転輪走行活動 摂食行動	無 21日
Paré (1974)	回転輪付 飼育ケージ	餌・水	回転輪走行活動 摂食行動	無 21日



#### (5) 初期の研究にみられる行動の捉え方の特徴

以上、ストレス事態での行動に関する初期の研究の動向と研究方法の特徴を概観してきたが、次のような理由からそこでは行動的適応過程が必ずしも十分に分析されてこなかったといえることができる。

まず第一の理由は、それまでの研究では行動が検討されていても、そこでの関心が行動的適応過程の解明には必ずしも向けられていなかったということである。

従来の研究をしてみると、そこでの行動の位置づけは①ストレスの構成要因としての行動の役割、及び②ストレス反応としての行動の二つにあるように思われる。前者は活動性ストレスの研究にその典型をみることができ、後者は学習性絶望の研究に典型をみることができ、このような捉え方に対しては、対処行動の研究のように、行動の適応的意義が問題とされているという指摘も可能であろう。しかし対処可能性の研究では、対処行動の「有無」が問題とされるのであって、行動の内容すなわちそれが「どのような種類の行動であるか」はほとんど問題とされない。換言すれば、多様な行動レパトリーの中でどの行動が対処行動として機能するか、というような意味での行動の内容は問題とされない。その意味では、対処可能性の研究ではストレスを操作する行動の適応的意義を示しながらも、結果的に「ストレスとなりうる可能性をもつ刺激がどのような条件で実際にストレスとしての効果をもつのか」という、ストレスの条件の特定に焦点があてられていると見ることも可能である。

第二の理由は極めて限定された行動しか観察対象として用いられていないということである。

対処可能性や学習性絶望の研究では、観察はバー押しやドラム回しなどの実験者によって設定された行動に限定されている。分析対象とする行動についてのこのような限定的な関心は、それらの研究が実験者の分析したい行動以外の行動がほとんど生じないような、拘禁状態に近い装置（図3・3）を用いていることから窺うことができる。確かにこのような装置を用いるには理由がある。というのは、Weiss(1972)が述べるように、この装置によって実験動物が



受ける物理的ストレッサーの量を一定に保証することが可能となるからである。しかし、その保証はまさに動物の自発的な対処行動の可能性を縮小することで得られるものである。すなわち、多くのストレス研究で用いる電撃ストレッサーの場合、通常の逃避・回避学習で用いるような四肢に電撃を与える方法では、被験体の姿勢などによっては受ける電撃の量が異なる事態となる可能性がある。それに対して尾部に電撃を呈示する方法では、そうした被験体の「自発的な」対処行動による影響を除去することができる。そして、そのためには被験体を一定の拘禁状態にする必要があるのである。このように、電撃を用いた対処行動の研究でこの種の装置を用いるにはそれなりの理由があるが、それが結果的にParéやWeissらの実験で示唆された、ストレス事態での行動的適応の多様性の解明への道を閉ざすこととなったのである。

このように、1960年代に入ってストレス研究においても行動の役割に着目した研究対象がおこなわれるようになったものの、そこでの行動の扱いは極めて限定されたものであったといっても過言ではない。



## 第2節 1980年以降のストレス事態での行動研究の概観

以上述べてきたように、初期のストレス研究における行動分析は主に対処行動の研究の名の下におこなわれてきた。しかしそこにはいくつかの限界をみることができた。他方、ストレス事態での行動を扱った研究はその後量的に増加し、内容的にも多様化しつつある。したがって、次に1980年以降の *Psychological Abstract* 誌に掲載された行動的研究について概観し、その特徴を考察する。

### (1) 対象とした期間及び分析の方法

分析対象とした *Psychological Abstract* 誌： 分析対象としたのは1980年から1994年までの *Psychological Abstract* 誌のうち隔年の1980, 1982, 1984, 1986, 1988, 1990, 1992, 1994の8年分である。ここで1980年を一つの区切りとしたのは、例えば1970年代後半に対処可能性や予測可能性に関する説明モデルが提起されたように(Weiss, 1978)、1980年前後の時期は前節で挙げた問題についての一定の纏めがなされた時期に当たると考えられたことによる。

分析対象の研究要旨の分野： 上記の *Psychological Abstract* 誌のsubject index中のstress及びstress reactionの項目に纏められたラット及びマウスに関する研究のうち、以下の条件に該当する実験的研究を分析対象とした。

条件は①キーワードに行動関連の項目が含まれている、②観察された行動はストレス事態での行動である、の2点である。

②の条件を加えたのは、例えば初期生育環境でのストレスが成長後の行動に及ぼす影響を調べた研究などの場合、当該の行動が生じた時点と生体がストレスに直面している時点がかけ離れており、ストレス事態での適応にとってはその行動は無関係であることが明らかであり、除外するのが妥当と思われたからである。ちなみに、分析対象期間におけるそうした研究の多くは胎児期の母親へのストレッサー呈示と性成熟後の雄の子供の雌化(feminization)との関連を扱ったものである(Chapman and Judith, 1978; Meisel et al., 1979; Politch



and Herrenkohl, 1984など)。

以上の条件に合致する論文数は、1980年が22論文、1982年が27論文、1984年が24論文、1986年が30論文、1988年が33論文、1990年が37論文、1992年が30論文、1994年が56論文で、総数259論文であった。

分析方法： 分析は基本的に研究要旨に記載された内容から観察対象とされた行動の種類、数、行動の位置づけ、研究の目的についておこなった。そのうち研究要旨の記述だけではその内容が不明確なものについては原論文を当たることで正確を期した。

なお行動の分類に関しては、同一の行動（たとえば走行）でもその機能が異なることがあるため、基本的には逃避・回避行動やOFBなど、研究者の扱い方が反映するような記述で纏めた。したがって、走行活動とバー押しのように異なる形態の行動でも同じ回避行動として記述、分類した。

## (2) 分析結果

①観察対象とされる行動の種類： まず、分析の対象となった8年分の報告について観察対象とされた行動について検討する。

表3・4は各年の報告に記載された行動を纏めたものである。これをみるとわかるように、1980年代の半ばから後半にかけて種類が減少しているものの、全体では43種類の行動が用いられている。そして年毎にみても、毎年10-20種類の行動が挙げられており、比較的多岐にわたる行動が扱われていることがわかる。

そのうち最も頻繁に用いられているのが拘禁である。これは厳密には「行動」とはいないが、行動の制約という意味でここに含めた。この拘禁を何らかの形で用いている報告は全体で126にのぼり、例年、約半数の報告で用いられていることがわかる。次いで強制的運動が42報告で用いられている。これは被験体に走行、多くは回転ドラム(Sines, 1979)や回転輪(Kant et al., 1985)での走行を強制するもの(36報告)、または水泳を強制するもの(6報告)である。



表3・4 1980-1994の*Psychological Abstract*誌に掲載されたストレス事態での行動を扱った  
研究で観察対象とされた行動

数字は当該の行動を対象とした報告数を示す。

行動 / 掲載年 報告数	1980 (22)	1982 (27)	1984 (24)	1986 (30)	1988 (33)	1990 (37)	1992 (30)	1994 (56)	総数
拘禁	11	7	11	17	23	20	12	25	126
強制走行	1	0	5	3	4	8	5	10	36
一般的活動性*	4	2	2	4	4	7	4	6	33
逃避・回避行動	3	3	5	3	3	2	1	3	23
OFB	2	2	2	3	1	3	5	5	23
対処不可能性**	2	4	3	4	3	2	1	3	22
痛反応	1	3	3	3	4	2	0	5	21
摂食行動***	3	3	0	1	3	4	1	4	19
回転輪走行#	4	5	2	2	0	0	2	2	17
攻撃・敗退	1	3	1	1	1	2	3	0	12
探索行動	1	0	0	1	1	2	2	3	10
アルコール摂取##	1	0	0	3	4	0	0	1	9
水泳	0	1	0	0	0	2	2	1	6
サッカロース等甘味摂取	0	0	0	1	1	1	0	2	5
報酬性学習行動	0	0	0	0	1	0	1	3	5
freezing(OFB以外)	0	0	0	0	1	1	2	1	5
grooming(OFB以外)	0	1	0	0	2	0	0	1	4
薬物に対する反応	0	0	0	2	1	1	0	0	4
摂水行動	1	0	0	0	0	1	1	1	4
rearing(OFB以外)	0	1	0	0	1	0	0	1	3
情動行動###	1	0	0	0	0	0	1	1	3
脳内自己刺激	1	0	0	1	1	0	0	0	3
jumping	0	1	0	0	0	0	0	1	2
社会的接触	1	1	0	0	0	0	0	0	2
lever押し行動	0	1	0	0	0	0	0	0	1
ミルク摂取	1	0	0	0	0	0	0	0	1
葛藤	0	1	0	0	0	0	0	0	1
活動リズムの強制的変更	0	0	0	0	0	1	0	0	1
行動障害	0	0	0	0	0	1	0	0	1
フェロモンに対する反応	0	0	0	0	0	0	1	0	1
ultrasonic vocalization	0	0	0	0	0	0	1	0	1
tail flick	0	0	0	0	0	0	1	0	1
ステレオタイプ行動	0	0	0	0	0	0	1	0	1
驚愕反応	0	0	0	0	0	0	0	1	1
hole board beh.	0	0	0	0	1	0	0	0	1
防御性burring	0	0	0	0	1	0	1	1	1
母性行動	0	0	0	0	0	0	1	0	1



(表3・4 続き)

性行動	0	0	0	0	0	0	1	0	1
ワイヤー降り	0	0	0	0	0	0	1	0	1
water avoidance	0	0	0	0	0	0	0	1	1
step downテスト	0	0	0	0	0	0	0	1	1
浸水テスト	0	0	0	0	0	0	0	1	1
closed fieldテスト	0	0	0	0	0	0	0	1	1
行動数	17	16	9	15	20	17	24	26	

\* OF以外での移動活動と活動の抑制 (immobility)、活動リズム

\*\* 対処不可能性については、単なる電撃ストレスの場合と区別するためにヨークト条件が明記されているものとした。

\*\*\* 摂食障害 (anorexia) を含む

# 活動性ストレス研究での場合は摂食制限 (飢餓) を含む

## エタノール摂取を含む

### emergence testなどの情動性テスト



なお、水泳については実験事態では自発的におこなわれるものはみられないため、全て強制運動とみなした。強制走行と水泳を比較すると多くは強制走行が用いられているが、強制水泳は1990年以降に数が増加するようになった。次に多いのが一般活動性で33報告で用いられ、逃避・回避行動、openfield行動(OFB)、対処不可能性、摂食行動が20報告前後で用いられている。この他、報告がほぼ例年見いだされる行動としては回転輪走行、攻撃・敗退がある。

②ストレス研究での行動の位置づけ： このように、一見近年の行動的ストレス研究は多様な行動を扱っているようにみえる。しかし、より詳細に検討すると必ずしもそうとはいえないことが明らかとなる。

表3・5は個々の研究において行動がどのように位置づけられているかを調べたものである。ここでの位置づけとは、大きく分けて、行動を独立変数すなわち「ストレッサーとして」用いている場合と従属変数すなわちストレッサーによって生じる行動変化を分析の対象としている場合の2種類である。そして後者の場合、行動を生体に生じた「ストレス反応あるいはその指標」として扱っている場合と行動の「対処的・適応的意義を問題」とする場合とが含まれる。表3・5は独立変数的扱いの研究と従属変数的扱いの研究が各年の研究全体で占める比率を示している。なお、一つの研究で両者の扱いをしている場合があるため、合計は100%を越える。これをみると、多少の例外もあるが、全体としては行動を「ストレッサーとして」用いることが多いことがわかる。

さらに、表3・6は表3・4で示した行動のうち、稀にしか用いられない行動（用いた報告数が4以下）を除いたものについて、表3・5で調べた研究の中での位置づけとの対応をみたものである。これをみると、個々の行動が研究の中でどのように用いられてきたかが明らかとなる。

まず、多くの研究がそうである、ストレッサーとして行動を位置づけている場合について検討する。

その代表的なものが拘禁である。既に述べたように、拘禁はストレス研究の初期からストレッサーとして用いられてきた。ただ、本研究はストレス事態での適応行動を問題とするため詳しく触れることはしないが、ストレッサーとしての拘禁でも通常のワイヤーや箱に閉じ込める方法だけでなく、狭いプラット



表3・5 1980-1994の*Psychological Abstract*誌に掲載されたストレスの行動的研究で  
行動をストレスラーとして用いた報告あるいはストレス反応などとして用いた報告

数字は各年の全報告数に対する比率。

行動 / 掲載年 報告数	1980 (22)	1982 (27)	1984 (24)	1986 (30)	1988 (33)	1990 (37)	1992 (30)	1994 (56)
ストレスラーとして 用いている研究	54.5	66.7	83.3	73.3	93.9	78.4	63.3	75.5
ストレス反応など として用いている研究	63.6	55.6	50.0	56.7	57.6	59.5	66.7	57.1



表3・6 当該研究における行動の位置づけごとにみた行動の種類

数字は個々の行動について該当する扱い方（位置づけ）をおこなった報告数を示す。

( ) 内は総数に対する百分率

行動 / 位置づけ	ストレッサー として	ストレス反応 として	その他	総数
拘禁	126(100)	0 (0)	0 (0)	126
強制走行	36(100)	0 (0)	0 (0)	36
一般的活動性*	0 (0)	32 (97)	1 (3)	33
逃避・回避行動	2 (9)	21 (93)	0 (0)	23
OFB	0 (0)	23(100)	0 (0)	23
対処不可能性**	20 (91)	0 (0)	2 (9)	22
痛反応	0 (0)	21(100)	0 (0)	21
摂食行動***	0 (0)	18 (95)	1 (5)	19
回転輸走行#	15 (88)	1 (6)	1 (6)	17
攻撃・敗退	6 (50)	6 (50)	0 (0)	12
探索行動	0 (0)	10(100)	0 (0)	10
アルコール摂取##	0 (0)	5 (56)	4 (44)	9
水泳	0 (0)	5 (83)	1 (17)	6
サッカロース等甘味摂取	0 (0)	4 (80)	1 (20)	5
報酬性学習行動	0 (0)	5(100)	0 (0)	5
freezing(OFB以外)	0 (0)	5(100)	0 (0)	5

\* OF以外での移動活動と活動の抑制(immobility)、活動リズム

\*\* 対処不可能性については、単なる電撃ストレスの場合と区別するためにヨークト条件が明記されているものとした。

\*\*\* 摂食障害(anorexia)を含む

# 活動性ストレス研究での場合は摂食制限(飢餓)を含む

## エタノール摂取を含む



ホームに閉じ込めるもの(Coll-Andreu et al., 1989)、拘禁と寒冷ストレスを併用したもの(Orlando et al., 1985; Cho et al., 1987; Koo et al., 1989など)、拘禁と浸水を併せたもの(Arai et al., 1987; Shichijo et al., 1991など)、拘禁と飢餓を併せたもの(Wideman and Murphy, 1983 など)、拘禁と電撃を併用したもの(MuCutcheon and Guile, 1981; Kant et al., 1985など)というように、その技法・条件は多岐に亘っている。

同様に強制的運動、対処不可能性、回転輪走行もほとんどの報告でストレスとして用いられていることがわかる。このうち回転輪走行は先に述べた活動性ストレスの研究で用いられたものである。

それに対してストレス反応の指標として行動を位置づける、あるいは対処機能を問題とする場合に用いられる行動としては、一般活動性、逃避・回避行動、OFB、痛反応、摂食行動、探索行動、サッカローズ等の甘味摂取、報酬性学習行動、freezingなどがある。ただ、これらのほとんどはストレス事態に晒されることでその行動がどのような影響を受けるかというストレス反応として分析されるか、あるいはより明確にストレスの指標として用いられるものである。

たとえば一般活動性の場合、活動性の抑制が血漿中のエピネフリン、ノルエピネフリンなどの交感神経系活動と関連していることを見だし、それらのストレスや恐怖の指標としての妥当性を論じているMcCarty and Kopin (1978)の報告のように、生理的・内分泌的指標との関連を検討する形でストレスの指標として用いられることが多い(Freeman and Thurmona, 1985; Galina et al., 1985; Kavaliers, 1987; Irwin et al., 1989; Nyakas et al., 1990 など)。ただしこの場合、行動の変化の方向としては活動の抑制あるいは活性化のいずれの場合も含んでいる。あるいはストレスによる抑鬱の動物モデルの指標として用いられる場合もある(Hilakivi et al., 1989; Paré, 1993)。

OFBは移動量、排糞量、rearing、freezingなど複数の行動を含むが、情動性の指標として心理学研究の中で用いられてきた経緯(Hall, 1934; Broadhurst, 1975)を反映して、ストレス研究でもストレスの指標として頻繁に用いられている。ただ、よく知られているように、OFBとしての移動活動や排糞の情動あるいは情動性の指標としての妥当性にはしばしば批判がなされており(Archer, 1973; 今田, 1975)、ストレスの指標としても同様の問題点があるといわねば



ならない。それに対してfreezingはラットなどの齧歯目の生得的な恐怖反応として知られており、OFB以外にも単独で騒音(Steenbergen et al., 1989)、電撃(Takahashi et al., 1992; Swiergiel et al., 1993)などのストレッサーに対するストレス反応の指標として用いられている。

この他、行動を従属変数として観察する場合には特定のストレス障害の指標として行動を測定する場合も多い。代表的なものとしては対処不可能電撃による学習性絶望(鬱)の指標として用いられる回避・逃避行動の障害が挙げられる(Anisman and Sklar, 1979; Anisman and Sklar, 1981; Weiss et al., 1981; Hemingway and Reigle, 1987 など)。この学習性絶望の指標には回避学習の他にも報酬性の学習の障害が用いられることもある(Widman et al., 1992; Paré, 1993など)。あるいは痛反応はストレスによる無痛症(analgesia)の指標として用いられる。その場合、痛反応としては熱いプレート上での四肢をなめる行動(hotplate induced paw licking) (Amir and Zalman, 1978; Bardo et al., 1981 など)、尾電撃に対するtail flickや発声(Vidal et al., 1982; Panocka et al., 1986など)が多く用いられる。摂食行動も多くはストレスによる摂食障害(anorexia)の指標として用いられ、ストレス事態での適応行動という観点からの位置づけではない。

こうしたストレス反応あるいはストレスの指標として行動を位置づける研究に比較すると、本研究が問題としている、当該行動の適応的意義を検討している研究は極めて少数である。

そのうち比較的多く検討されているのがアルコール(エタノール)摂取である。いうまでもなく、これはアルコール中毒の心理的メカニズムの解明と関連している。ヒトの実験的、臨床的研究と齧歯目を用いた実験的研究をレビューしたPohoreckyの報告(Pohorecky, 1981)に示されているように、生理的・内分泌的ストレス反応がアルコール摂取によって低減されることがこれまでも明らかにされてきた。今回の文献調査でも、ストレス事態とくにストレッサー解除後の事態でのアルコール摂取が増加することが示されている(Nash and Maickel, 1985; Rockman et al., 1986)。しかしその一方で、アルコール摂取それ自体はストレッサーによる消化器系潰瘍などの病理的症状には効果がないという従来の所見も確認されている(Glavin and Rockman, 1985; Rockman and



Glavin, 1986; Rockman et al., 1986)。この他、アルコール摂取の研究では、ストレス事態でのアルコール摂取が増加しない要因の検討(Mollenauer et al., 1993)やアルコール摂取に影響する要因の検討(Bond, 1978; Rockman et al., 1986)など、直接アルコール摂取の適応的意義を扱わないが、関連する研究もみられる。

アルコール摂取以外の適応的意義が論じられている行動としては走行、水泳などの運動性の活動がある。Cox(1991)はそのレビューの中で、ストレスに晒されるのに平行して水泳訓練を経験すると、その後の心拍数やエピネフリン、ノルエピネフリンなどの生理的ストレス反応を低めるといふ、運動のストレス低減効果について論議している。ただし、その結論は、心拍などではストレス低減効果もみられるが、血圧では増感効果が得られるというように一貫していないというものである。

この他、ストレス事態での行動的变化の適応的意義を論じた研究には、ストレス呈示下で観察される探索行動の抑制は捕食に対する適応的意義をもつというRosellini and Widman(1989)の研究がある。彼らは従来の行動的ストレス研究、なかでも学習性絶望にみられるような行動障害の研究が動物の行動を制約した条件下で行われているため、そこでの所見の生態学的妥当性には限界があるという、本研究の問題意識と共通する視点から研究をおこなった。その結果、学習性絶望を引き起こすような電撃ストレス事態を経験した個体ではその後の探索行動が抑制されることを見いだした。この結果について彼らは、探索行動は情報獲得欲求と捕食の回避の欲求の均衡上になりたっており、ストレス事態の経験が捕食の回避を優先し、情報獲得欲求を抑制するように作用したためと解釈した。そして学習性絶望との関連では、この探索行動の抑制がその後の学習行動の障害と関連していると論じている。このようにRoselliniらの研究は、探索行動の抑制の適応的意義を直接問題としたものではないものの、問題意識としては非常に興味深い点を含んでおり、注目するに値するものである。

以上みてきたように、近年の行動的ストレス研究では観察対象とされる行動の数、種類共に増えてはいるものの、その位置づけは本研究が問題とするストレス事態での行動的適応過程の解明とはほど遠いものであることがわかる。ま



た、行動の適応的意義を扱った研究も見られるものの、その数は極めて少なく、また問題点を含んでいるといわざるをえない。

③ 1研究当りの観察行動数：次に、こうした行動のうち幾つの行動を個々の研究が観察しているかを検討する。というのも、ストレス事態においては個体が全体として (as a whole) 事態の変化に対処・適応しようと考えられることから、適応の全体像を捉えるには個々の行動のみに着目するのではなく、行動相互の関連性をも視野にいれた分析が求められるからである。

図3・5は259の論文について、個々の研究が幾つの行動を観察対象としたかを各年毎に調べたものである。

図にみられるように、全体としては1つの行動のみを分析したものが約半数(53.7%)を占め、多くの研究が観察対象を限定していることがわかる。さらに2種類の行動を対象としたのが31.3%で、両者を併せると80%以上が1・2種類の行動のみを分析していることになる。こうした傾向は多少の変動はあるものの、各年に共通して認められる。ちなみに4種類以上の行動を扱ったものは10研究にすぎない。

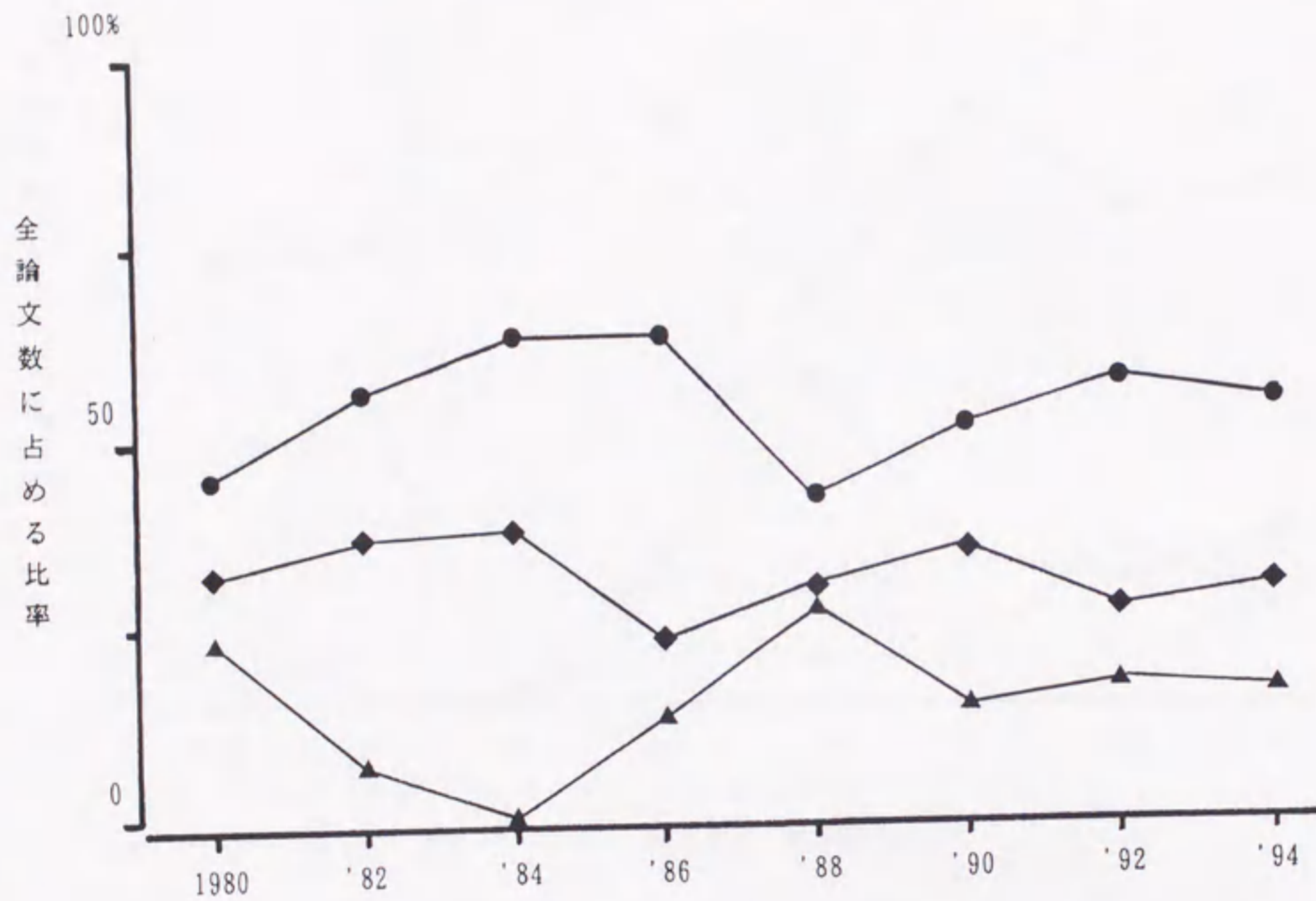
上の結果は今回の分析対象となった研究全体に関するものであるが、②で指摘したようにストレス研究で行動を扱った場合でも、それはストレッサーとして行動を問題とする場合が多かった。したがって、ストレス事態での適応行動を問題とした場合にはストレッサーとしての行動を除いた、観測の従属変数として行動を扱った研究に関して分析をおこなう必要がある。

図3・6はその結果を示したものである。

図をみると明らかなように、ここでも多くの研究が単一の行動のみを観察していることがわかる。しかもその比率は全体でみた場合に比べても多い(68.4%)。その意味では観察対象の限定という特徴は従属変数として行動を扱った場合の方が顕著であるといえよう。

さらに、従属変数として扱っている研究で3種類(4種類以上の行動を観察している研究はない)の行動を観察しているものは、いずれもストレス反応の指標として行動を位置づけたものである。すなわち、そこで観察されている行動は OFB (Goldsmith et al., 1978; Ossenkopp and Mazmanian, 1985;





Psychological Abstract 誌の発行年

図3・5 観察行動の数が1種類 (●)、2種類 (◆)、3種類以上 (▲) の研究がその年の論文全体に占める比率の推移



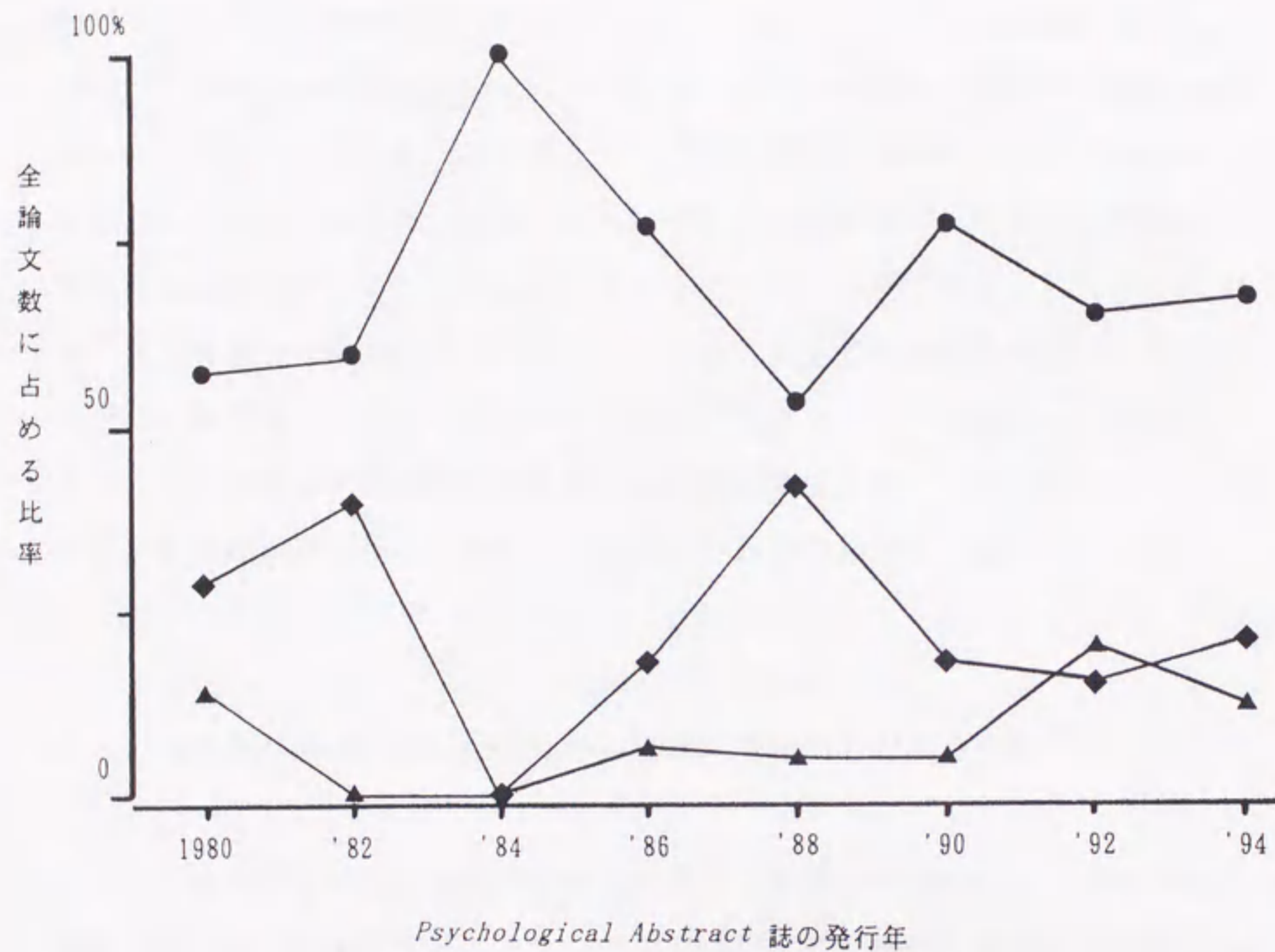


図3・6 行動を従属変数として位置づけた研究のうち、観察した行動数が1種類(●)、2種類(◆)、3種類以上(▲)の研究が占める比率の推移



Inglefield et al., 1994など)、freezing(Takahashi et al., 1991)、grooming(Manning et al., 1978)、vocalization (Takahashi et al., 1991)、tail flick (Takahashi et al., 1991)、biting (Casada and Dafny, 1991)、locomotionの抑制 (File and Velluci, 1979; Ossenkopp and Mazmanian, 1985)、rearing (Manning et al., 1978)、浸水テスト (Felszeghy et al., 1993)、emergence test(Goldsmith et al., 1978)、回避・逃避行動 (Casada and Dafny, 1991; Abel, 1991 など)、攻撃行動 (Maestripieri et al., 1991)、摂食・摂水行動 (Coll-Andreu et al., 1989)など、従来から情動反応や不安反応の指標として用いられてきたものがほとんどである。したがって、ストレス事態への適応過程を行動の次元で捉えようとした研究ではほとんどが単一の行動のみ(たとえばアルコール摂取や水泳など)を問題としているといえよう。その意味では行動的適応過程を全体的に捉えようとする試みは、ここでの分析結果が示す限りでは、まだほとんどおこなわれていないといえよう。

### (3) *Psychological Abstract*誌の分析結果の纏めとその妥当性

以上、隔年ではあるが1980年から1994年までの*Psychological Abstract*誌に掲載された論文要旨を基に、ストレス研究における行動の位置づけを検討した。

その主な結果は次のように要約できよう。まず、①観察対象あるいは操作対象としての行動の種類は増加しているものの、②行動の位置づけとしては特定の行動の出現する事態をストレッサーとして用いるものが多く、本研究で論じているようなストレス事態への適応行動という視点からの行動の分析は極めて少数である。しかも③観察される行動の種類は全体的には増加しているものの、1研究当りの行動数は1つに限定されている場合が多く、これは行動の適応的意義を問題とする研究で顕著である。

このように、初期のストレス研究の場合と同様、最近の行動的研究においても適応行動としては極少数の行動のみが研究対象とされていることがわかる。

この結論に対しては確かに分析対象とした論文が限定されているという指摘は可能である。今回は*Psychological Abstract*誌を隔年で選択したうえに、キ



ワードに行動関連の言葉が含まれているもののみを対象としたからである。その意味で見落としした研究が多い可能性は否定できない。しかし次の理由からストレス事態での行動の適応的意義を明らかにするという視点そのものが現時点での行動的ストレス研究では極めて弱いという結論には大きな問題はないといえることができる。

すなわち、上記の分析とは別に極最近の *Physiology and Behavior* 誌に掲載されたストレス関連の研究動向を同じような方法で調査してみたが、その結果、上の *Psychological Abstract* 誌の分析結果と同様の特徴がみられたからである。

具体的には、1992年から1995年までの4年間の *Physiology and Behavior* 誌に掲載された論文全てについて、キーワードにストレスの語が含まれているか否かに関わらず、その内容からストレスに関連すると思われる論文を選択し、行動の位置づけを調べてみた。その結果、1992年では19論文、1993年では17論文、1994年で24論文、1995年で15論文の計75論文がそれに該当した。しかし、そのうち75% (56本)の論文は、ストレスの行動的指標として行動を位置づけたものであった。それに対して行動の適応的意義を論じた研究は、強制水泳ストレス事態での不動 (immobility) が先行強制水泳ストレス事態で学習した適応行動であるという解釈に基づく Abel and Hannigan (1992) による研究と、回避成績の上昇が血中の glucose を低下させるという意味で対処機能をもつことを示したもの (Brennan et al., 1994) の計2本 (3%) に過ぎなかった。

いうまでもなく *Physiology and Behavior* 誌は行動と生理的反応の関連についての研究を主として掲載し、研究の質量ともにその分野では権威のある雑誌である。その意味では行動的ストレス研究の動向を最もよく反映すると思われる雑誌の一つである。そのような同誌においても、ストレス事態での行動の適応的意義を論じた研究はほとんどなかったという結果は、上に述べた、最近の行動的ストレス研究においても適応論的視点からの行動の分析がほとんどなされていないという結論に十分な根拠を与えるものといえよう。ちなみに、ストレスサーとしての位置づけで行動を扱った研究は1992年で8本、1994年で4本、1995年で5本の計17本 (23%) であった。この位置づけのものが *Psychological Abstract* 誌の分析結果よりも少ないのは上に述べた *Physiology and Behavior* 誌の特徴によるものと思われる。



### 第3節 先行研究の纏めとそれに対する論評

ストレス事態における行動的適応過程を問題にするにあたり、心理学の分野を中心にストレス事態での行動研究をその初期と1980年以降の二つの時期に分けて概観してきた。その結果、最近の研究では分析対象とする行動の種類、数ともに増加してきたものの、ストレス事態への適応行動という視点からの研究は極めて少ないことが明らかとなった。とはいえ、その中でもいくつかの行動についてはその適応的意義が論じられてきたのも事実である。したがって従来の研究の概観の最後に、それらの行動について若干の考察を加えることで現時点における行動的適応過程の理解の到達度をより明確にする。

ストレス事態におけるその適応的意義について比較的研究が進められている行動の一つはアルコール摂取である (Mills et al., 1977; Kuriyama et al., 1984; Rivier and Vale, 1988など)。既に述べたように、そこではアルコール摂取の促進・抑制条件などが分析されてきた。しかしアルコール摂取の研究はその問題意識からしてあくまでヒトの代替研究であり、Pohorecky (1981)も指摘するように、ラットやマウスなどの動物は自然条件下ではアルコールは忌避するものである。それゆえ、動物の本来の生息条件との適合性という点からすれば、そこで明らかにされた適応的意義についてもその生態学的妥当性という点で疑問が残るといわざるをえない。その意味ではストレス事態における行動的適応過程の研究の中では例外的な位置にあるとすべきであろう。

それに対して、生態学的意味という点ではより妥当性が認められ、比較的一貫して研究されてきたのが走行反応や水泳などの運動(exercise)である。この運動については操作的には大きく2つの内容を区別することが必要と思われる。一つはストレス解除後の事態での運動の適応的意義を問題とする場合であり、もう一つはストレス事態を体験する以前の運動の適応的意義、すなわち耐性の増強効果を問題とする場合である。

前者の例の代表的な研究はStarzec et al. (1983)のものである。彼らはラットに電撃ストレスを経験させた後、回転輪走行活動が可能な群とそれができない群とを比較し、ストレス解除後に回転輪走行をおこなうと血漿中のコルチコステロンなどのホルモンが減少することを見いだした。あるいは、2



時間の電撃ストレスと運動を毎日並行して受けた個体では、ストレスのみの個体に比べて血漿中のエピネフリンとノルエピネフリンが少ないことを報告したCox et al. (1985)の研究も、ストレス呈示事態が反復される間に運動が行われるという意味で、ストレス解除後の行動の分析とみなすことができる。後者の例としては4週間の強制水泳訓練（1日1時間）、4週間の強制トレッドミル走行訓練（1日1時間）、10週間の強制トレッドミル走行訓練（1日1時間）を行うと、その後の水泳ストレス事態による血漿中のグルコースとラクテイトの増加が小さいことを示したTan et al. (1992)の研究がある。同様に、抗うつ効果に関与するとされるセロトニンの感受性が4週間の強制水泳訓練によって高まり、種々のストレスを受けた後のopenfield行動を指標とした抑うつの症状も軽いことをDey (1994)が報告している。また、回転輪付きの条件で飼育した場合に、水泳による突然死の発生率が低下することを示した Binik and Sullivan (1983)の研究もその一例といえよう。このように運動(exercise)のストレス低減効果を検討する場合でもストレス呈示と運動との時間的關係で2つの条件に区別できるが、研究の動向としては後者の、先行の運動訓練がその後のストレス事態での反応に及ぼす影響を検討する、ストレス耐性増強効果の検討が多いように思われる(Anderson and Overton, 1994など)。

ただし2つの条件のいずれの場合でもいくつかの問題が未解決のまま残されている。

その一つは運動によるストレス低減効果が得られる条件の検討である。ストレス解除後の運動であれ、先行する運動であれ、運動が常にストレス低減効果をもたらすわけではない。たとえばストレス解除後の行動のストレス低減効果は、その運動が随意的、自発的な場合に限られることを Starzec et al. (1983)も認めている。あるいは先行する運動訓練の効果を検討した場合でも、ストレス事態が走行反応を生じさせるような強制走行ストレス条件では先行訓練群の血漿中のACTHやプロラクチンは非訓練群のレベルよりも低いというストレス低減効果が得られるが、ストレス事態が拘禁のような運動を制約する条件ではそういった低減効果は得られない、という事態差も報告されている(White-Welkley et al., 1992)。

他方、ストレス解除後の運動と先行運動訓練とを同一に扱うことの是非



の検討も残されている。これまでの議論から明らかなように、ストレス解除後の運動のストレス低減効果は運動が自発的に起こられる場合にみられると推測されるが、先行運動訓練の場合には機械的に一定の速度で動くトレッドミルで走行が強制されたり、プールで強制的に水泳させるなどいずれも「強制的に」運動させる手続きが用いられている。この差が2つの運動条件の解釈に重要な問題となるか否かの検討が今後必要であろう。

この他、攻撃行動(Weiss et al., 1976)、探索行動(Rosellini and Widman, 1989)、強制水泳事態での不動(immobile)(Abel and Hannigan, 1992)がその適応的意義を論じられている行動である。

そのうち攻撃行動についてWeissらは従来の対処行動のストレス低減効果の説明の分脈で解釈している。すなわち、対処行動の有効性は、その行動がストレス(多くは電撃)の停止についてのフィードバック情報をもたらす点にあるというのがWeiss(1971a; 1971b)の解釈である。この立場から、攻撃行動がストレス低減効果をもった彼らの実験では「攻撃行動が電撃を停止させた」という被験体の誤解を含む何らかのフィードバック情報が存在した可能性がある」と解釈した。しかしこの解釈にはかなりの無理があるように思われる。むしろ、ストレスに晒されると、アドレナリンやノルアドレナリンなど攻撃行動と密接に関連する内分泌的反応が生じることから、攻撃行動によってそうした内分泌的条件が解消される可能性を考慮に入れる方が妥当と思われる。いずれにしても、攻撃行動の適応的意義についてはその後十分な検討がなされないまま現在に至っている。

探索行動については、通常は、その抑制をストレスの指標として用いることが多い(Armario et al., 1985; Berridge and Dunn, 1987; Sandi et al., 1992; Klein et al., 1994; Shors and Wood, 1995; Stam et al., 1995など)。そのような中で、探索行動の抑制の適応的意義について述べているのがRosellini and Widman(1989)である。先に述べたように、それによれば情報獲得欲求によって探索行動は起きるが同時に、探索行動は捕食の可能性を増大させる。そしてストレス事態の経験は後続する捕食に対する感受性を高め、結果的に情報獲得欲求を犠牲にしても探索を抑制する方略をとらせると説明される。ただし、Roselliniらも認めているように、この解釈は現時点では実証的裏づけがなさ



れたものではない。したがってこれ以外のメカニズム、すなわち事態や対象に条件づけられた恐怖あるいはその般化した恐怖による（freezingなどの対立する行動による）探索行動の抑制という解釈の可能性も残されている（Mineka et al., 1984; Rosellini et al., 1984）。いずれにしても、ストレス研究の中でのこの行動の位置づけはその適応的意義の検討よりも上に述べたような指標としての用いられ方が中心のように思われる。

同じように、水泳事態での不動についても、それを適応的行動とみなす解釈がなされているものの、少数である。たとえばAbel and Hannigan (1992)は、不動が水泳ストレス事態でのエネルギー保持をもたらすという意味で適応的意義があると論じている。そして、この事態を経験するに当たって不動の時間が増加することから、学習性の行動という側面をもつと指摘している。しかしストレス研究の中では、多くの場合、この不動を逃避不可能な水泳事態での学習性絶望の表れである抑うつ症状の指標として用いている（e.g., Hilakivi et al., 1989; Dijken et al., 1992; Abel, 1993; Hilakivi-Clarke et al., 1993; Molina et al., 1994; Abel, 1994; Paré, 1994）。

このようにこれまでの行動的ストレス研究では若干の行動がその適応的意義について論議されてきた。しかしそのいくつかは十分な実証的検討をされることなく、ストレスの行動的指標としての位置づけに移行している。他方、比較的多くの研究がなされているアルコール摂取は、ヒトの代替研究としての意義を別にすれば、その生態学的妥当性という点で問題がある。したがって、現時点でストレス事態での適応行動という位置づけで検討されてきたのは走行や水泳などの運動（exercise）のみであるといっても過言ではない。その意味ではストレス事態での行動的適応過程の解明はこれまでほとんどなされていないといえよう。



## 第I部まとめ

本研究はストレス事態での動物の行動的適応過程の特徴を明らかにすることを目的としている。このストレス事態は動物にとっては環境の変化に対する新たな適応事態という特徴をもっている。したがって、適応論的視点からストレス事態での行動をとらえる必要があるが、適応の概念については研究分野、研究者によって違いが見られる。そこで本研究ではまず、従来の適応概念の整理をおこない、そのうえで本研究における適応概念の定義を行うこととした。

本研究では個体は外界との間でエネルギー交換などの交渉を行うことを通じて自身を維持する開放系的存在であるとし、適応は「環境の変化に直面した個体が、新しい環境との間で個体の生存にとってより調和的で安定した関係を確立すること、及びそのための個体の多様で柔軟な変化の過程」とした。そのうえで、この適応（過程）における行動の役割について考察した。その結果、行動は個体と外界とを結ぶ媒介・調整過程として理解することができ、この行動を通じた適応過程は本来的に潜在能力(potentiality)をも含めた多様で柔軟な過程として理解することができることを指摘した。同時にその際、行動は個々に機能するのではなく、相互に関連しつつ適応に寄与する全体的な特性をも含むものであることを指摘した。したがって、行動的適応過程の理解においてはこうした行動の特徴を反映した研究方法が必要であると考えた。

このような適応の定義にたつと、ストレス事態はまさに個体にとっての適応事態として理解することができ、そこでの行動の分析に際しても上記の行動的適応過程の捉え方を反映した視点が必要となる。他方、ストレス研究は元来生理学の分野で研究が開始されたという事情があるものの、次第に対処行動の研究も増加してきた。そのため、次に、ストレス事態での適応行動の解明における現時点での到達点を明らかにするためにこれまでのストレス研究における行動的研究のレビューをおこなった。

従来の研究のレビューは研究の時期を2つに分けて行った。一つは初期の行動研究としての1970年代までの時期であり、他は近年の行動研究としての1980年から1994年までの時期である。その結果、近年になり分析対象とする行動の種類は多くなったものの、行動の適応的意義を明らかにすることを目的とした



研究はいずれの時期でも極めて少数であることが示された。しかもそこで扱われてきた行動は走行や水泳のような運動反応(exercise)がほとんどであった。

このように、ストレス事態での行動的適応過程の解明は現時点ではほとんどなされていないといっても過言ではない。しかもそこでは本来、柔軟で多様な、全体的な過程であると推測される行動的適応過程の特性を捉えるような試みはほとんどなされていない。

第Ⅱ部以降ではこうしたストレス事態での行動研究の現状を踏まえて、本研究の目的と実験、及びそれに基づいたストレス事態での行動的適応過程の理解について論じることとする。