

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

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

第II章で明らかにしたように、ストレス事態は生体の内的恒常性の崩れを引き起こす事態であり、場合によっては自身の存続が危うくなることもある危急事態である。したがって、ストレス事態での適応過程でどのような行動が適応に役立っているのかを知ることは適応現象自体の理解にとって意義があることはいままでもないが、そこでの知見がヒトにおけるストレスへの対処を考えるうえでも有効な示唆を与えることは充分予測できる。

しかし、従来のストレス研究の概観から明らかなように、そこでは生理的水準での研究が中心となっており、行動はストレス反応の測度という副次的な地位に留まることが多かった。また、いくつかみられた行動の適応的意義に関する研究も、その量が少ない上に、生体本来の多様で柔軟な動的側面を捉えるには至っていないことが多かった。このようなストレス研究の現状から考えて、現時点での行動的適応過程の研究としては大きく次の2つの方向が考えられる。

一つは、これまで少数ながら検討されてきた適応的意義をもつと考えられる行動について、より詳細な条件分析的研究を個々に行う方向である。具体的には、アルコール摂取がどのような条件において適応的意義を発揮するのかを明らかにする、あるいは運動についてもそのストレス低減効果が現れる条件の明確化など、残された課題は多い（前章第3節の議論を参照）。これらの課題を解決することは個々の行動の適応的意義を解明するうえのみならず、その限界をも明らかにするなど、その意義は大きいと思われる。とくに、ある行動の適応的意義が他のストレスラーにも般化する可能性、すなわちストレスラー間の一般性の問題はこの種の議論でしばしば直面する問題であることから、この課題の解明は重要と思われる。

もう一つは、こうした個々の行動の問題は一応残しつつ、より広い行動を対象にストレス事態での行動的適応過程の様相の特徴を捉えるものである。これはいままで述べてきた、行動的研究の絶対的少なさに対するものである。しかも本研究で述べてきた適応に関する考え方からすれば、これまでの行動的スト

レス研究はその対象とする行動、設定する観察事態などが極めて限定されていることは明らかである。したがって、この時点で個々の行動の条件分析的研究に向かうことは、適応の全体像を捉えるという点からみると問題をますます限定してしまう危険性がある。

研究の方向としてはこのような2つが考えられるが、次の理由から本研究は後者の方向に立った研究を行うこととする。

その理由は、従来のストレス研究の概観から明らかな、適応行動に関する基礎的データの絶対的な少なさにある。このことがストレス事態での行動的適応過程の理解にとって重要な課題であることは、適応行動の研究法に関するTinbergenの次の議論(Tinbergen, 1963)から明らかである。

Tinbergenによれば行動の研究は因果関係と適応性の二側面から研究する必要があるとされる(Tinbergen, 1969)。そして適応行動の理解は①行動の観察と記述、②因果関係の解明とくに生理学的、神経科学的説明、③生存にとっての行動の価値すなわち適応的意義の解明、④行動の個体発生の解明、⑤行動の系統発生の解明の5つに分けられる。そして研究法のそれぞれの意義についてもTinbergenは触れているが、中でも「行動の観察と記述」と「行動の価値の解明」については次のように述べている。すなわち、そのいずれもがともすれば敢えて研究するまでもない既知の事柄として捉えられがちであるが、実は行動の多様性や機能についてはまだ未解明な事柄が多い。したがって、それらを研究することは極めて重要な意義をもつ。しかも、実験心理学や動物心理学では行動の理論化や抽象化の基盤として重要性をもつこの段階の研究を軽視してきたという問題点がある。

そして本研究にとって重要なことは、ストレス事態での研究においても適応行動については現段階では基礎的な行動の観察、記述と個々の行動の適応的意義の解明がほとんどなされておらず、Tinbergenのこの指摘があてはまることである。したがって、現段階ではストレス事態での行動についての現象特性の把握を目的とした分析がまず必要であると考えられる。また、そうした知見を従来の研究が明らかにしてきた生理学的所見と関連させることで、初めて、生理学・行動学両次元からの適応過程のより統合的な理解のための枠組みを提供することも可能となると思われる。

このような理由から本研究ではまず、いくつかのストレス事態を用いてそこでの行動変化の特徴を明らかにすると同時に、その適応的意義について検討することを目的とした。この目的を遂行するにあたり、本研究では以下に述べるような理由から独自の方法を用い、ストレス事態の選定あたっては異なる種類のストレッサーを複数用いることとした。次にこの点について述べておく。

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

既に第I部I章で論じたように、生体には本来的に動的な特性が備わっており、適応過程とはまさに環境変化に直面した個体が自己保存のために採る柔軟で多様な調整過程にほかならない。したがって、ストレス事態での行動研究においてもこの柔軟性や多様性を行動的水準で把握することを可能にするような分析方法が求められる。

第I部での議論を基にストレス事態での行動研究を考えると、そのための方法としては次の4点を考慮した方法が考えられる。すなわち、①生活行動を主とした複数の行動の分析の必要性、②適応過程を基礎づけるものとしての活動の概日リズム(circadian rhythm)の重視、③ストレス事態への適応を生体がストレスに晒されている事態のみならず、ストレス解除後の事態も含めた、より広い文脈で捉えることの必要性、④個体の本来の生息環境の基本的構成要因を反映した観察事態の設定である。以下にそれぞれについてその必要性の根拠を述べるが、これらは大きく2つに分けることができる。ひとつは観察対象とする行動に関するものであり、前二者が該当し、もうひとつは観察事態に関するもので、後二者が該当する。

(1) 観察対象とする行動に関する考察

a) 生活行動を主とした複数の行動の分析の必要性

本研究では適応は変化した環境との新たな関係の確立であり、それは生体全体の多様で柔軟な過程であると定義した。このことから適応過程として行動を捉える場合、まず求められるのが個々の行動を行動全体の中で捉えるということであり、同時に、複数の行動の機能的再編あるいは新たな相互作用の確立という側面を考慮に入れた分析の必要性である。

ストレス事態の場合、着目すべき行動はさまざまであろうが、中でも生体の維持に直接関わる基本的な生活行動に着目した分析が必要と思われる。

既に述べたように、行動は生体の内的平衡状態を維持するための環境との調

整過程であると位置づけられる。このホメオスタシスの維持に基本的に関わっているのが摂食、摂水などの栄養摂取のための行動であり、体温維持のための行動であることはいうまでもない。しかもMason(1968)によれば、ストレス事態ではコルチコステロイドやアドレナリン、ノルアドレナリンなどの異化作用に関連したホルモンが大きく影響を受けるが、回復期ではインシュリンのような同化作用に関与するホルモンが変化する。これはストレス事態においても、もしそれが可能であるのなら、栄養摂取活動が適応に重要な意義をもつことを示唆している。同様に、活動性ストレスの発症には単に活動量の増大だけでなく制限給餌が不可欠であり(Tsuda and Tanaka, 1990)、短時間でも摂食が複数回あればストレス症状が軽減されるという活動性ストレス研究の結果も(Tsuda et al., 1981)、ストレス事態での適応における栄養摂取活動の重要性を示している。

自発的活動である走行活動については、それがストレス事態において適応的意義を有することは前章に述べたとおりである(Starzec et al., 1983; Cox et al., 1985)。また、古くは、身体活動がストレス事態でのケトステロイドを低下させるというConnell et al. (1958)の報告もある。確かに走行活動が適応的意義を示す条件分析が必要であることは既に述べたとおりであるが、それでも走行活動が適応的意義をもつことは生理的ストレス反応の機能についての解釈からも推測できる。なぜなら、既に述べたように、ストレス事態での生体の生理的变化は逃走や闘争などの活動への準備状態をもたらすものであるという解釈が可能だからである。したがって、その準備状態の解消をもたらす走行活動がストレス事態での適応で中心的な役割を果たすと考えることは理に叶っている。同じように、生理学的ストレス研究の代表的な手法が、こうした一般的活動を強制的に抑制する拘禁であるということも(Paré, 1990)、こうした行動の適応的意義を逆の意味から支持するものである。

確かに、これまでのストレス研究のいくつかは食欲減退(anorexia)のような摂食行動の低下(Krahn et al., 1986; Donohoe et al., 1987; Shimizu et al., 1989; Martí et al., 1994 など)や走行活動の抑制(McCarty and Kopin, 1978; Galina et al., 1985)のように、ストレスの呈示によって基本的生活行動が抑制されることを明らかにしている。その意味では、ここで述べた生

活行動が常に適応行動としての有効性をもつとはいえない可能性は否定できない。この問題を考える1つの手がかりは、基本的な生活行動の適応的意義を論じる場合には、そのほとんどがストレス解除後の事態での行動、すなわち回復期での行動を問題としていることである。その意味で後述するストレス呈示事態とストレス解除後の事態の区別は重要であるといえよう。

いずれにしても生体の基本的な生活行動がストレス事態での適応に寄与していることがこれまでの研究によって示されている。したがって、適応過程全体における行動相互の関連性を問題とする場合、これらの行動を中心に分析することは意義があると考えられる。

b) 適応の基礎過程としての概日活動リズム(circadian rhythm)の重視

上に述べたように、ストレス事態での行動的適応過程の分析においては基本的な生活行動を重視する必要がある。他方、この基本的な生活行動も含めて、動物の多くの生命活動が約24時間を周期とする概日リズム(circadian rhythm)を示すことはほとんどの研究者の認めるところである(e.g., Rusak and Zucker, 1975; 須田ほか, 1978)。そしてこの概日リズムは次の理由から生体の適応を基礎づける基本的な要因であると考えられることができる。

たとえばほ乳類の場合、概日リズムは基本的に視床下部底部にある視交叉上核(suprachiasmatic nuclei; SCN)によってコントロールされていることが多くの神経科学的研究で示されている(Rusak and Zucker, 1979; Moore, 1983; 川村, 1989)。すなわち、SCNの神経細胞はそれ自体が約24時間の周期をもって変化し(Inouye and Kawamura, 1979)、それは夜行性のラット(Inouye and Kawamura, 1982)、ゴールデンハムスター(Omata and Kawamura, 1988)、昼行性のシマリス(Sato and Kawamura, 1984)、行動ではあまりリズムの明瞭でないモルモット(Kurumiya and Kawamura, 1988)などに共通している。

このように生理的に確固として基礎づけられた概日リズムであるが、その型は通常的生活環境下では極めて安定しているうえに、回転輪走行活動や摂食、摂水活動などの基本的な生活行動の間で共通していることが知られている(Tsuji et al., 1982)。あるいはEbihara and Tsuji(1976)によれば、近交系マウスの

回転輪走行活動では明らかな系統差がみられるが、それは系統内では一貫している。

その一方で、環境に大きな変化が生じた場合には個体はそれに応じた行動のリズムの変化を示すことも知られている。たとえば、Abe et al. (1989)は給餌周期の変動に対してそれに応じた活動リズムの変化が生じることを報告している。あるいは藤本(1953)も社会的順位の低い個体は優位個体の活動リズムにあわせた活動パターンを示すというtime territorialityの現象を報告している。さらに、メタアンフェタミンのような薬物によって行動水準でのリズムが変化した場合、SCNの活動もそれに対応した変化を示す可能性も示されている(Omata and Kawamura, 1988)。

行動水準でのリズムの変化に生理的リズム中枢であるSCNの活動が対応するということは常に見られるわけではないが(e.g., Inouye, 1982; Honma et al., 1986; 1987)、上に述べた生理的基盤の存在、複数の行動間にみられる一般性、安定した環境下での高い一貫性、逆に環境の変化に対応した柔軟性といった概日リズムの特徴は、少なくとも行動水準でのリズムが環境への個体の適応を基礎づけるものであるとする解釈を裏づけるものと考えることができる。

ストレス事態での適応における概日リズムの重要性は別な観点からもいうことができる。すなわち、先に述べたように、多くの生理的反応とくに内分泌系の反応はそれ自体概日リズムの周期をもっていること、そしてストレスに対する反応はそれが概日リズムのどの時刻に呈示されたかの影響を受けるという事実である。

たとえばストレスによって顕著な変化を示すコルチコステロンの場合、通常の飼育条件下では暗期開始直前にピークをもつ概日リズムがみられることが知られている(Honma and Hiroshige, 1978; 宮保, 1978)。同様に、副腎皮質ホルモンの分泌を制御するACTHと、そのACTHを制御するCRH(corticotropin-releasing hormone)にも概日リズムが存在することが確認されている(本間ほか, 1987; 本間ほか, 1989)。この他、成長ホルモン、甲状腺刺激ホルモン、プロラクチンなど、ストレス反応として用いられる内分泌ホルモンの多くで概日リズムの存在が知られている(Aschoff, 1979)。

このように内分泌機能自体が概日リズムをもつことを考えれば、ストレス

一の呈示時刻と概日リズムの関係、ストレッサーの呈示による概日リズムの変化、あるいは逆にストレッサーとなりうる概日リズムの変更など、ストレスと概日リズムの間には多様な関係がみられることが推測される。

たとえばストレス反応の程度が概日リズムのどの位相でストレッサーが呈示されるかによって異なることを示す報告は多い。平野と新島(1995)では、拘禁ストレッサーによる脳内ドーパミン代謝は暗期直前(すなわち活動開始直前)でのストレッサー呈示と明期直前(すなわち活動終了直前)でのストレッサー呈示では異なり、前者の方が影響が小さいことが示されている。他方、致死量のd-アンフェタミン投与というストレッサーの影響は活動性の高い暗期の時刻の投与の方が明期の投与よりも大きかった(Scheving et al., 1968)。致死量に至らなくともアンフェタミン投与による活動量の増大効果はやはり活動期の投与の方が大きいことも示されている(Kuribara and Tadokoro, 1984)。ただし、活動性ストレスの発症には給餌時刻の影響はないという報告もある(Yi et al., 1993)。

あるいはストレッサー呈示による概日リズムの変化は多く報告されている。一例としては他個体との闘争という社会的ストレッサーの経験が心拍数と体温のリズムを不明確にするというTornatzky and Miczek(1993)の所見が挙げられよう。同じように、電撃ストレッサーによって体温の概日リズムが崩れることも示されている(Kant et al., 1991)。また、回復の過程で指標間に違いがみられるものの、血漿コルチコステロンとアルドステロンの概日リズムは寒冷ストレッサーに晒されることで変化すること(Bligh-Tynan, et al., 1993)、電撃ストレッサーによって暗期つまり活動期のREM睡眠が増加するように、睡眠のリズムが変化することが知られている(Kant et al., 1995)。ただ、概日リズムの変化は主に昼夜間の差の減少のような周期内での変化であって、リズム周期の変化ではあまり生じないという限界もある(安倍ほか, 1987; Barrington et al., 1993)。

さらに概日リズムが適応にとって重要な意義をもつことは、概日リズムの強制的な変更がそれ自体でストレッサーとなりうるということからも指摘できる。この例はヒトの場合の時差ボケの研究や交替勤務条件下での生理的变化の研究から容易に理解できる(佐々木, 1984; Knauth et al., 1978)。同様のことは、

動物の場合でも、明期への摂食活動の強制的移行は騒音ストレスに対する心拍減少やfreezing反応といったストレス反応を増強させるという報告によって示されている(Steenbergen et al., 1989)。

いうまでもなく、概日リズムの位相によるストレスの影響の表れ方はストレスの内容や指標とする生理的反応によって異なる。しかし、次の所見はストレス事態での行動的適応過程を分析するにあたって、行動の変化を概日リズムという時間軸の中で捉えることの重要性を示している。たとえばKantらの示した睡眠の変化については次のような解釈の可能性はある。彼らの実験では概日リズムの崩れが電撃に対して対処可能な条件の個体で生じたが、他の所見では摂食のリズムパターンも対応した変化を示していた(Bauman and Kant, 1991)。しかも、それらでは被験体は体重などでみるかぎり健康であり、事態への再適応が推測された。そうだとすれば、摂食や睡眠の概日リズムの崩れは事態への適応にむけた行動の再編を示すものとの解釈も可能と思われるし、本研究が問題とする行動的適応過程における柔軟性を反映したものとして注目に値する。この解釈はあくまで仮説的なものに過ぎないが、ストレス事態での適応を考えるうえで概日リズムは無視しえない要因であることを示唆するものである。

(2) 観察事態に関する問題

次に、ストレス事態での適応行動を観察する観察事態について考慮すべき問題を述べる。

a) より広範な事態での観察の必要性

本研究ではストレスを、個体がストレス状態すなわち、何らかのストレスに晒されたためにホメオスタティックなバランスが崩れた状態と定義し、個体がそのような状態にある場合をストレス事態とした(第II章、第1節参照)。したがって、通常ストレス事態は何らかのストレスが呈示されている事態とみなすことができる。換言すれば、ストレス事態をストレスの呈示によ

って操作的に定義することに異論はないと思われる。

しかし、次の生理学的所見を考慮すると、ストレスの問題を個体がストレスに直面している間に限定するのは適切ではないことがわかる。このことを裏づける所見は大きく2つの研究領域にみることができる。

一つはストレスの影響をストレス解除後にまで広げて測定した研究である。Frankenhaeuser (1978) はヒトのストレス反応を分析するなかで、アドレナリンの分泌増はストレス（この場合は過剰労働）に直面していた時期だけでなく、それが終了した段階でも観察されることを報告している。同じように、Stone et al. (1985) の動物を用いた実験でも、拘禁ストレスのノルエピネフリンに及ぼす影響がストレス解除後24時間の間残存することが示されている。しかも Imperato et al. (1992) によれば、拘禁中の脳内ドーパミン分泌が急速に馴化しても、拘禁後のドーパミン分泌の増加は消失しない。これはストレス解除後の生理的变化はストレス呈示中の生理的变化と必ずしも対応しない可能性があることを示唆するものである。

さらに、ストレス解除後におけるストレス反応の持続という点で重要なことが、ストレス事態での対処行動のストレス増感効果を示す実験として著名な Brady の実験 (Brady, 1958) でも示されている。Brady はその中で、対処行動をもつ管理職サルが潰瘍を発症させるのは6時間の回避訓練と6時間の休息が繰り返される手続きの時であることを述べている。そして、胃酸の分泌増は回避訓練中ではなく休息期に起こり、そのピークも休息期間中にあること、そして6時間の休息という長さが潰瘍発症に至る生理的变化を保証するので、この周期が最も効果的となると述べている。

これらの所見は、ストレス解除後においてもストレスの影響が残存し、生体はそれへの適応のための試みをおこなう可能性を示唆している。

ストレス事態での適応を考えるうえでのストレス解除後の事態の重要性を窺わせるもう一つの研究は、解除後の休息期間の導入やストレスの反復呈示がストレス反応に拮抗する生理的過程を含んでいる可能性を検討した研究である。

Guth and Mendick (1964) によれば、ラットのストレス性潰瘍は4時間の拘禁を1日受けた個体では50%が潰瘍を発症させたが、1週間から4週間反復して

拘禁を受けた個体ではその発症率は0から25%で、明らかに繰り返し経験した個体の方がストレス反応は軽かった。また、Murison et al. (1989)でも、180分集中して拘禁された個体に比べて、30分の拘禁を6回、間に30分の休息を入れて受けた個体の方が、明らかに潰瘍が軽かった。同じような、反復経験によるストレス反応軽減効果はしばしば報告されている(Sines, 1979; Sklar et al., 1981; Isom and Elshowlhy, 1982; Kant et al., 1983; Anokhina et al., 1985; Konarska, 1990a; 1990bなど)。

これらは反復手続きに含まれるストレス非呈示の時期に、ストレス反応と拮抗するメカニズムが作用している可能性を示唆している。これは先に述べたMason(1968)の、回復期における同化作用関連ホルモンの分泌増という所見とも一致する。

確かに、反復経験の効果は当該ストレスに特有の現象であり、他のストレスには汎化しないという報告もある(Sines, 1979; Kant et al., 1985)。あるいは、反復ストレス事態のストレス軽減効果はストレス反応の指標によって異なるという所見もある。たとえば、Murison et al. (1989)は潰瘍を指標にした場合には軽減効果を見いだしているが、コルチコステロンを指標とした場合には見いだしていない。このように、メカニズムについてはまだ未解明の問題も残されているが、休息や反復経験の効果に関する研究は、ある条件が満たされればストレス解除後の事態において適応的過程が進行する可能性を強く示唆している。

以上挙げたのは生理的指標を用いた研究であるが、行動的過程についてもストレス解除後の事態の重要性を示唆する所見も付随的にはあるが報告されている。それはアルコール摂取の問題を検討したNation et al. (1987)によるものである。それによれば、ストレス軽減効果をもつと考えられるアルコール摂取はストレスによって生じるアルコール摂取と競合する行動が弱まるストレス解除後に顕著となるというものである。あるいは間接的にこの問題を論じた研究としてParé(1971)の実験がある。彼はBrady (1958)の管理職ザルの実験をさらに検討した結果、同じ6時間ストレス-6時間休息のスケジュールで、Bradyの結果を確認することができなかった。Paréはこの違いをもたらしたと考えられる要因として、彼の実験のラットが休息期に摂食・摂水量を増

加させることで、ストレス以前の水準に栄養摂取量を回復させたことを挙げている。これもまたストレス解除後の行動の意義を示すものといえよう。

このようにストレス解除後の事態は、ストレスの残効に対する行動的適応の可能性という点、及びストレス呈示事態での生理的变化に拮抗する生理的適応過程の進行とそれに対応する行動的適応の可能性という点で、ストレス事態での適応にとって重要な意味をもつと思われる。にもかかわらずその後の研究ではこの問題は充分検討されていない。したがって、本研究においてはそれを視野に入れた分析をおこなう必要がある。

b) 生息環境の基本的構成要因をシミュレートした観察事態の設定

これまで述べてきた条件を考慮にいった観察事態を考えると、従来の動物心理学の実験で用いられてきた観察事態は次のような点で不十分なことがわかる。

これまでの動物心理学の行動研究では、行動は個体のある内的・心理的状态を理解するための指標という捉え方が強かった。そこでは研究者の関心は行動それ自体よりも行動から推測あるいは構成される心理的過程にあった。その結果、対象とする行動には客観的にも数量的にも把握しやすい行動が選択され、観察事態としても実験的な厳密性や操作性の確保がより可能な事態が用いられることが多かった。Rosellini and Widman(1989)が指摘するように、従来のストレス研究とくに学習性絶望などの障害の研究でも、多くの場合、動物は制約された実験事態で特殊な行動を要求されてきた。

しかし、こうした事態ではその条件が動物本来の生息環境からかけ離れたものとなりやすく、そこでの行動の意義も解釈が難しいものとなりがちであるという問題を含んでいる(辻, 1981)。実際、動物の自然な行動を対象としても、事態の設定の仕方ではその行動の本来の姿とは異なる行動となることがある。その一例としては攻撃行動が挙げられよう。攻撃行動は動物の生活の中では順位やなわばりの確保、防御などの文脈で自然にみられる行動である。この研究方法として、電撃によって人為的に攻撃行動を引き起こす shock-elicited agonistic behavior がしばしば用いられる。しかし、この種の攻撃行動は必ずしも一般的な優位個体の攻撃行動に似ておらず、むしろ後肢への電撃に対する非

攻撃性の運動と思われることなどが指摘されている(Blanchard and Blanchard, 1977; Blanchard et al., 1978; Takahashi and Blanchard, 1978)。したがって、そこで得られた所見の生態学的妥当性、一般性には限界がある(Rosellini and Widman, 1989)。とくに、上に述べたような生活行動の重視という本研究の立場からはかけ離れた方法といえよう。

このような視点に立つと、本研究では従来の動物心理学での観察事態に代わる事態の設定が必要となる。この点、辻(1991)が適応行動の実験室的研究の方法として挙げている、野外環境の構成要因をできるだけ維持しつつそれらを単純化した事態—野外環境のシミュレーション事態が有効と思われる。

辻(1991)は実験室的適応行動研究の事態として上記の①野外環境のシミュレーション事態のほかに、②野外環境要因の作用を縮減した事態、③野外環境を豊富化するか野外にはない要因を付加した事態を挙げて、適応行動の潜在能力(potentiality)を解明するには②の刺激縮減事態が有効であると述べている。確かに、ある意味では個体をそれまでの生息環境と大きくかけ離れた事態に置くことで、通常隠されていた適応行動レパートリーが顕在化することは充分考えられる。実際、辻のグループがこの方法によってジャコウネズミの適応行動の柔軟性を明らかにしたことは既に述べた通りである(第I章)。

しかし既に述べたように、本研究では基本的な生活行動にまず着目している。したがって観察事態としてもそうした行動が観察可能な事態を設定する必要がある。また、動物の生息環境には餌場や水飲み場、あるいは巣やなわぼりなどが通常含まれている。そして、動物は生存のためにそれら空間的構成要素を積極的に用いている可能性があることは動物行動の研究者の指摘するところである(Eibl-Eibesfeldt, 1967)。とくになわぼりや巣は、その個体が睡眠や休息など心理的安定性を回復させるのに重要な空間(シェルター)として機能することが知られている(Edney, 1974)。

こうしたことから、適応行動としてのストレス事態での行動分析という本研究の目的を充分満たす観察事態としては野外生息環境の構成要因をシミュレートした事態を設定することが有効と思われる。

第3節 ストレス事態の選定

次に、本研究で用いるストレス事態について述べる。

本研究の目的がストレス事態での適応行動のメカニズム一般にみられる特徴を明らかにすることであることから、本研究では特定のストレス事態に限定せず、複数のストレス事態で観察を行うこととした。そのため実験では、寒冷ストレス事態、飢餓ストレス事態、電撃ストレス事態の3種類を用いることとした。これらを選定したのは次のような理由による。

一つは、これらがいずれも顕著な体重減少、消化器系潰瘍、さらには死に至るといった、ストレス反応を引き起こすことが知られていることによる(杉, 1966; 津田, 1978; Goldstein and Wozniak, 1979; Wozniak and Goldstein, 1980)。したがって、これらのストレッサーに直面した個体は積極的な適応行動を示すと推測されたためである。

二つには、本章第1節の(2)のb)で述べたように、従来のストレス研究では多くの場合、動物は制約された実験事態に置かれてきたため、そこでの所見の妥当性、一般性には限界があった(Williams, 1984; Rosellini and Widman, 1989)。本研究がこうした限界に対する批判によっている以上、生態学的にみて自然な、その動物の生活環境を反映したストレス事態を設定するのは当然である。また、生態学的にみて動物の自然な適応行動を調べる以上、用いるストレス事態もできるかぎりその動物にとって自然な生息環境で生じる事態であることが望ましい。この理由から用いたのが寒冷ストレス事態と飢餓ストレス事態である。

寒冷ストレス事態での行動を問題にするのは更に次のような意義がある。一つはストレッサー解除後の行動の問題である。哺乳動物のような恒温動物にとって外気温の低下は体温の低下をもたらすため、その生存にとって重大な問題となる。したがってそうした事態では体温維持のためにさまざまな適応行動を行うことが推測される。寒冷環境での対処行動についてはこれまでもいくつかの研究が行われ、ラットやマウスでは、移動活動、摂水活動、摂餌行動、造巢活動あるいはhuddlingなどの多様な行動が体温維持機能を果たしていることが生理学的研究で示されている(Richiter, 1943; Rothwell et al., 1979 ;

Cormaréche-Leydier, 1981; Johnson and Cabanac, 1982; Batchelder et al., 1983)。しかし自然環境での外気温の変動を考えると、これらの研究では本研究が重視しているストレス解除後の事態の分析が充分行われていないという問題が残されている。すなわち、自然環境では外気温は日内で変動するため、寒冷の緩む事態、すなわち寒冷ストレス解除後の事態が含まれている。あるいはそうした変動幅が小さいときには、生体は巣などの「比較的暖かい」環境に移動することが可能である。したがって、寒冷に対する対処・適応行動を分析する際にもそうした寒冷ストレス解除後の事態をも視野に入れた分析が必要である。Nelson et al. (1974; 1975a; 1975b)による、寒冷解除後に摂水行動が昂進することを示した研究はまさにそうした研究の重要性を示している。もう一つは概日リズムとの関連である。寒冷の感受性に大きな影響をもつ体温はそれ自体が概日リズムをもつことが知られている(Honma and Hiroshige, 1978)。このことや行動の概日リズムを考慮すれば、寒冷に対する対処・適応行動も概日リズムとの関連で捉える必要があるだろう(Fuller et al., 1978)。しかしこうした分析も充分行われてはいない。

他方、餌は水と並んで個体の生存に不可欠の要素であり、その欠如は行動や内分泌系の反応に大きな影響を及ぼす(Johnson and Levine, 1973; Levine and Coover, 1976; Murphy and Nagy, 1979)。しかも餌の欠如はときに病理的症狀をも引き起こす(Goldstein and Wozniak, 1979; Paré, 1976)。そして餌の欠如も天候の変動と同様、自然環境下でも頻繁に起こりうる現象である。そのうえ、飢餓ストレスに関する従来の研究もストレス解除後の行動についてはほとんど検討してこなかった。

このように寒冷ストレス事態と飢餓ストレス事態の2つは生態学的妥当性を有しつつも未だ十分な行動的適応過程の解明がなされていないという意味で、本研究の目的に最もふさわしい事態ということが出来る。

これに対して電撃ストレス事態は自然環境ではほとんど出会うことのないストレスである。その意味では本研究の対象からは最も遠い位置にあるといえよう。しかし電撃ストレスはこれまでのストレス研究で最も頻繁に用いられてきたストレスである。したがって従来の所見との比較という点では最も多くの情報が得られている事態である。このような従来の研究との連続性

という意味の他に、上の2つの「自然な」ストレス事態での所見がこうした非日常的なストレス事態での適応行動とどの程度対応するかを知ることは、これまでのストレス研究の評価との関連で興味深い問題を含んでいる。あるいはこの事態の非日常性は逆に、個体に通常の対処・適応方略とは異なる方略をとらせる可能性も考えられる。もしそうであれば、辻 (1991; 1994) のいう適応の「可能態」としての側面やBertalanffy (1967; 1968) のいう「潜在能力」としての側面を反映するかもしれない。このように、本研究での電撃ストレスサ－の使用は従来の研究のような操作や数量化の面での利便性とは異なる意図によるものである。

以上述べてきたことから、本研究ではストレス事態での行動的適応過程の特徴を明らかにし、それに基づいて適応行動理解のためのモデルを確立する目的で、寒冷、飢餓、電撃の各ストレス事態での行動の適応的意義を分析する。

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

問 題

ほ乳類のような恒温動物にとって外気温の低下は体温の低下をもたらすため、その生存にとって重大な問題となるという意味で、ストレス事態とみなすことができる。本実験では動物の適応過程を分析するために、寒冷ストレス事態における行動変化の適応的意義を近交系マウスを用いて検討することとする。

寒冷環境での対処行動についてはこれまで多くの研究がおこなわれてきたが、本研究では既に述べたような意図から、環境温度の変化に対する適応過程を全体的に捉えるために、寒冷解除後の事態も含めてそこでの基本的な生活行動の分析をおこなう。また、寒冷感受性に大きな影響をもつ体温はそれ自体概日リズムをもっていること(Honma and Hiroshige, 1978など)、行動それ自体にも概日リズムが存在することから、寒冷に対する対処行動もまた概日リズムとの関連でとらえる必要がある。それ故、実験では寒冷ストレスをマウスの活動時間帯(暗期)に呈示した場合と、非活動時間帯(明期)に呈示した場合の2条件の比較もおこなった。

方 法

1)被験体： 被験体には名古屋大学文学部で繁殖、飼育された、実験的にナイーブなC57BL/6J系マウス、14匹を用いた。実験開始時の日齢は80-150日である。

2)装置： 被験体は実験を通じてアクリル製の飼育ケージ(44 x 28 x 15.5 cm)で飼育され、行動の観察もそのケージ内でおこなわれた。ケージの構成は基本的にはEbihara and Tsuji (1976)が用いたものになっており、回転輪、おが屑の入ったネストボックス(12.5 x 11 x 6cm)、給餌用バスケット、給

水瓶が設置され、床面には砂が敷いてある（図5・1）。給水瓶の下には金網で覆われたプレート（11 x 9 x 0.7cm）があり、その上で被験体が摂水のために給水瓶のノズルに触れると回路が閉じられ、イベントレコーダー上に摂水活動が記録されるようになっている。また、回転輪走行活動量はタイムカウンター（ユニテック電子製、UT-403）で記録した。

飼育ケージは名古屋大学環境医学研究所内の環境順応室の床面に置かれ、環境温度と湿度は部屋全体の温度、湿度調節装置で操作した。なお、室温の測定は部屋の中央でおこなった。

3) 手続き： まず被験体を平均体重が等しくなるように2群に分けた。これらの二つの群は異なる時間帯に寒冷事態を経験する。すなわちL-cold群は明期の6時間（9:00-15:00）に寒冷にさらされ、D-cold群は暗期の6時間（21:00-3:00）に寒冷にさらされた。1日のうち明期は6:00-18:00である。ただし全ての測定は12:00におこなわれたため、本実験での「1日」は12:00-12:00の24時間とする。

被験体は個々に上記の飼育ケージに入れられ、馴化期の間（15-20日間）25°Cの室温でケージおよび実験室環境に馴れさせられた。この期の最後の4日間のうちの1日めと3日めに後述する11個の測定項目を記録し、基準値算出に用い、この両日を基準期とした。なお回転輪走行活動量には1時間毎に記録機に印字された回転輪の回転数を用いた。また節水行動にはイベントレコーダー上に記録されたマーカーのふれの長さについて、約0.3mmを1点として1時間毎に合計したものを1時間の摂水活動スコアとして用いた。摂水量（g）、摂餌量（g）、体重（g）は1日の最後すなわち12:00に測定した。ほとんどの測定項目は群間および上記2日間で差がなかった。唯一の例外はD-cold群の1日の総回転輪走行活動量で、1日めと3日めの間で有意差があった（ $T=1, p<0.05$ ）。したがって全ての測定項目について個体毎に1日めと3日めの平均を算出し、それを基準期の値とした。

実験はこの馴化期に続いて15日間おこなった（表5・1）。この15日の間（実験期）6時間の寒冷ストレス呈示事態がそれぞれの群の実験条件に応じて毎日導入された。L-cold群の場合、室温は9:00の約15分前から徐々に低下

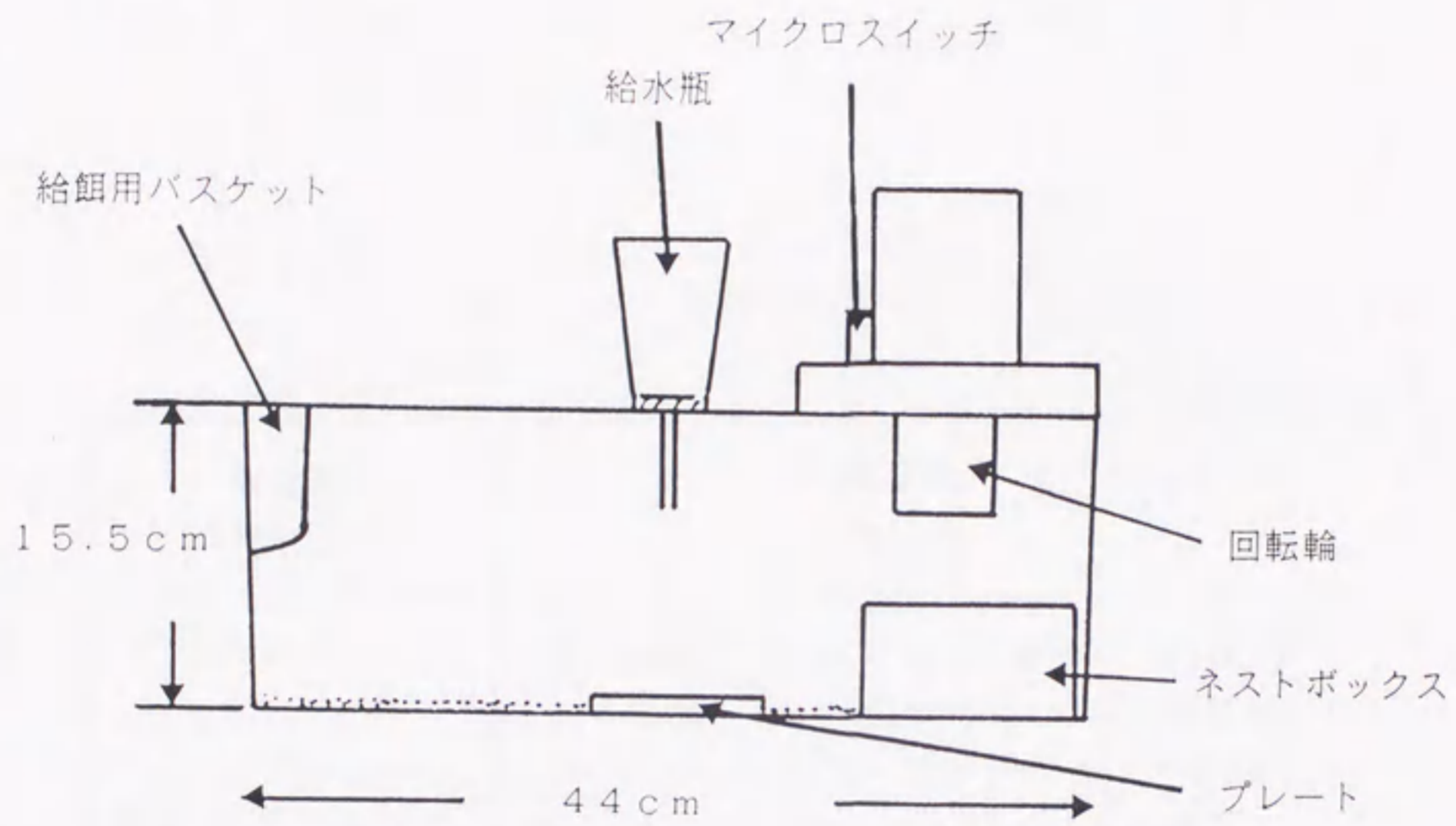


図5・1 実験装置

表 5・1 実験手続き

	馴化期 (15-20日)	実験期 (15日)
室温	25° C	L-cold群 4° C (9:00-15:00) 他は25° C D-cold群 4° C (21:00- 3:00) 他は25° C
測定	最後の4日間のうち の1日めと3日め	第1・3・5・7・9・11・13・15日に測定 1日の終わりの12:00に実施 (1日は12:00 - 12:00)

し、9:00に4-5°Cに達した後、その室温が維持された。15:00になると室温は上昇し始め、約15分で25°Cに回復する。D-cold群の場合は21:00の約15分前に室温の低下が始まり、3:00から再度室温が上昇し始めた。その他の手続きは馴化期のものと同じであり、測定は1日おきにおこなった。またこの間、被験体は自由に摂水摂食をおこなうことができた。

回転輪走行活動と摂水活動の記録が機器のトラブルなどの原因で不可能となった場合は欠損値とした。

4)測定項目： 本実験で用いた測定項目は以下の11項目である。

1. 1日の総回転輪走行活動量。2. 寒冷ストレス呈示事態での総回転輪走行活動量（D-cold群は21:00-3:00の6時間、L-cold群は9:00-15:00の6時間）。3. 寒冷解除直後1時間での回転輪走行活動量（D-cold群は3:00-4:00の1時間、L-cold群は15:00-16:00の1時間）。4. 1日の総摂水活動スコア。5. 寒冷ストレス呈示事態での摂水活動スコア（D-cold群は21:00-3:00の6時間、L-cold群は9:00-15:00の6時間）。6. 寒冷解除直後2時間の摂水活動スコア（D-cold群は3:00-5:00の2時間、L-cold群は15:00-17:00の2時間）。7. 回転輪走行活動の概日リズム。8. 摂水活動の概日リズム。9. 1日の摂水量。10. 1日の摂食量。11. 体重。

5)統計的手続き： 統計処理には平均値とその t-検定ないしはANOVAを用いた。ただし、回転輪走行活動に関しては個体差が顕著であったためメディアンを用いた。検定はすべて両側検定である。

結 果

①回転輪走行活動： まず、活動時間帯（21:00-3:00）に寒冷ストレス呈示事態が導入された D-cold群についてみる（図5・2A）。1日の総活動量の場合、統計的には有意差はみられないが、実験初日に激減する。しかしこれは徐々に回復し、5日めにはほぼ基準期の水準にもどる。この活動の抑制は温度が低下していた寒冷ストレス呈示事態でより明確となる。すなわち、

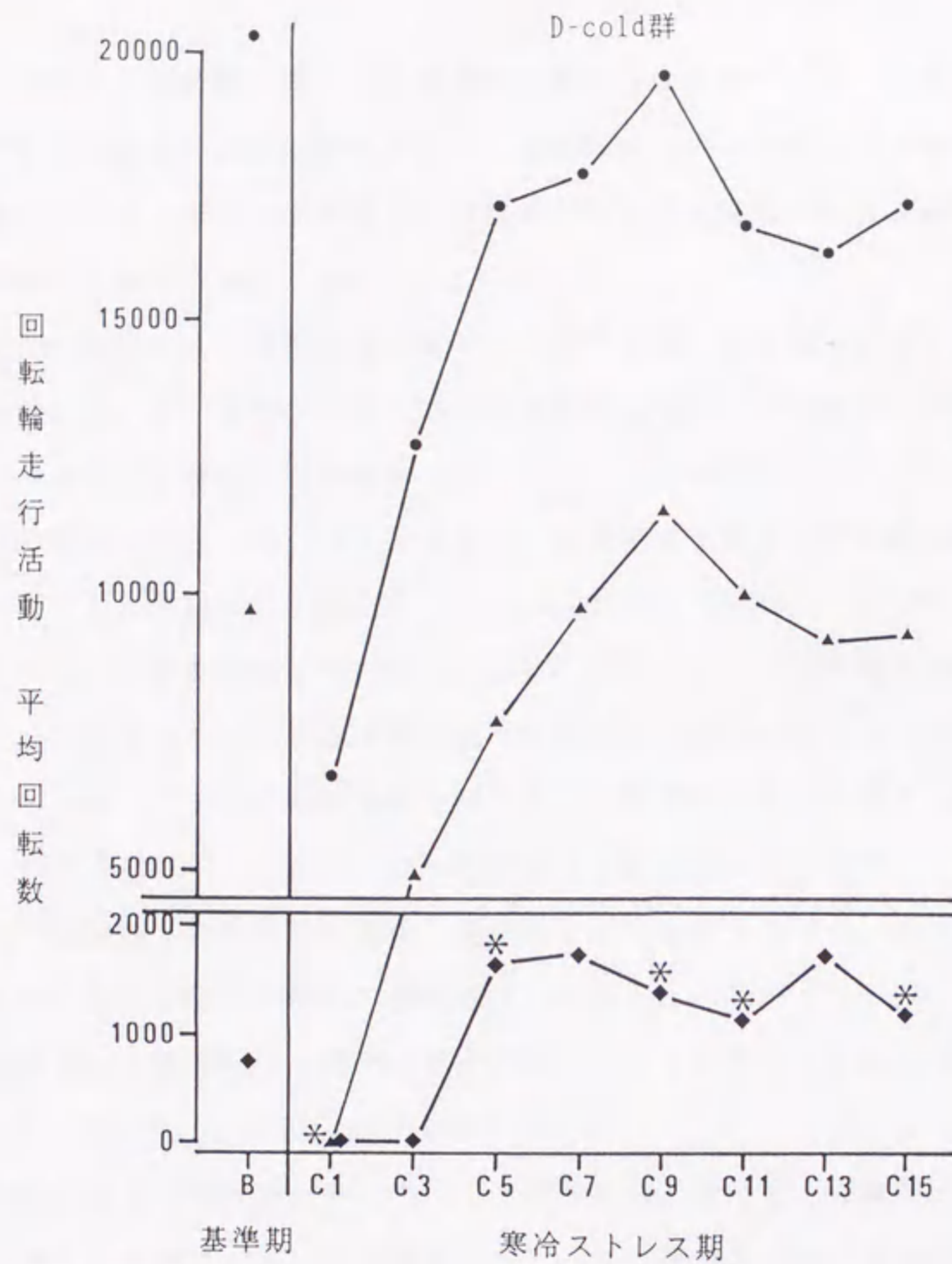


図5・2A D-cold群の回転輪走行活動

●は1日の総活動量、▲は寒冷ストレス表示事態（6時間）の活動量、◆は寒冷解除直後1時間の活動量を表す。

Cに続く数字は寒冷ストレス事態での日にちを示す。

* = $p < 0.05$ 、** = $p < 0.01$

実験初日ではこの 6 時間の間、回転輪走行活動は完全に抑えられているのがわかる。初日の活動量は基準期のそれよりも有意に少ない ($T=2, p<0.05$)。しかし、寒冷ストレス呈示事態での行動の抑制も急速になくなり、実験 3 日めで基準期との間で有意差はなくなる。

このように寒冷による抑制効果は数日で消失するが、寒冷解除後の行動に別の変化が現れる。図からわかるように寒冷解除後 1 時間の回転輪走行活動は実験初日と 3 日めではほとんどの個体で抑えられるが、5 日め以降は逆に増加する。5 日め以降では 5、9、11、15 日で基準期より有意に多い活動量が得られている (それぞれ $T=1, p<0.05; T=0, p<0.05; T=0, p<0.05; T=1, p<0.05$)。

これに対して非活動時間帯 (9:00-15:00) に寒冷ストレス呈示事態を経験する L-cold 群では D-cold 群ほど顕著な回転輪走行活動の変化はみられなかった (図 5・2B)。1 日の総活動量では 3 日めに有意に活動量が低下したのを除けば ($T=0, p<0.05$)、全ての日で基準期と同じ水準の活動量が得られた。また、寒冷解除後 1 時間での活動量も基準期と同じ水準であった。ただ、寒冷ストレス呈示事態の 6 時間の活動量が、もともと少なかったものの、ほぼ完全に抑制され、基準期との間で有意差がみられた (5 日めで $T=0, p<0.05$; 7 日めで $T=0, p<0.05$; 11 日めで $T=0, p<0.05$)。

回転輪走行活動の概日リズムについては両群とも、基準期、実験期ともに夜行性のパターンを維持していた (図 5・3)。ただ寒冷ストレスの導入は活動期の活動の分布に変動をもたらしたようにも思われる。

② 摂水活動： 次に摂水活動についてみる。

D-cold 群の一日の総摂水活動スコアは寒冷ストレスの導入によってほとんど影響を受けなかった (図 5・4のA)。唯一 7 日めに基準期よりも有意に低下しているだけである ($t=3.07, p<0.05$)。それに対して、回転輪走行活動同様、寒冷ストレス呈示事態の 6 時間での摂水活動は実験期初期 (1、3 日め) に大きく抑制された。3 日め以降この抑制は次第に弱まってゆくが、基準期に比べて全日で $p<0.05$ または $p<0.01$ の水準で有意に少なくなっている。逆に、これも回転輪走行活動の場合と同じであるが、寒冷解除後 2 時間の間では摂水活動の昂進がみられた (図 5・4のA)。この 2 時間の摂水活動スコアは、15 日めを除いて、実験期の全日で基準期のスコアよりも有意に高くなってい

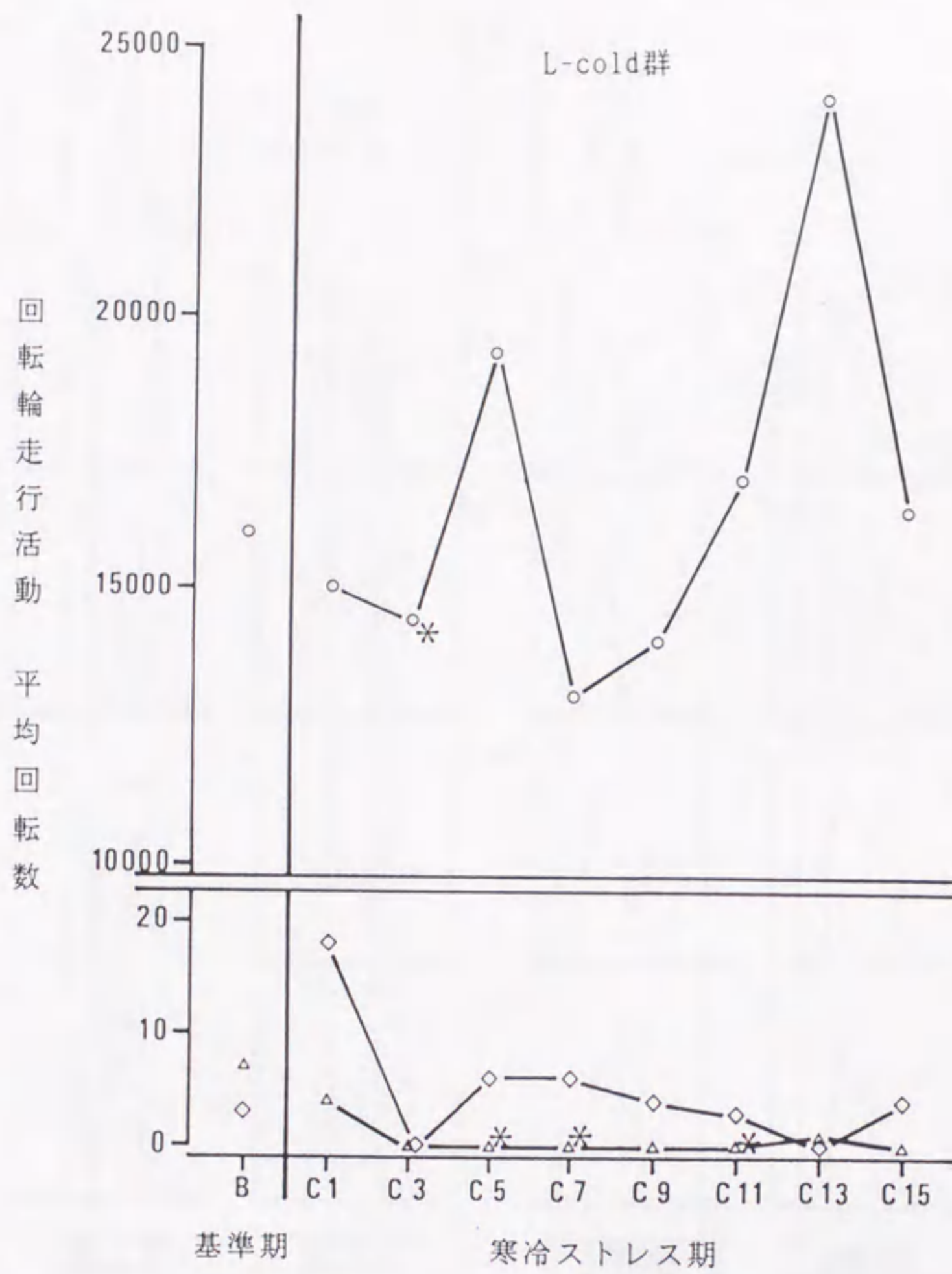


図5・2B L-cold群の回転輸走行活動

○は1日の総活動量、△は寒冷ストレス呈示事態（6時間）の活動量、◇は寒冷解除直後1時間の活動量を表す。その他はAを参照。

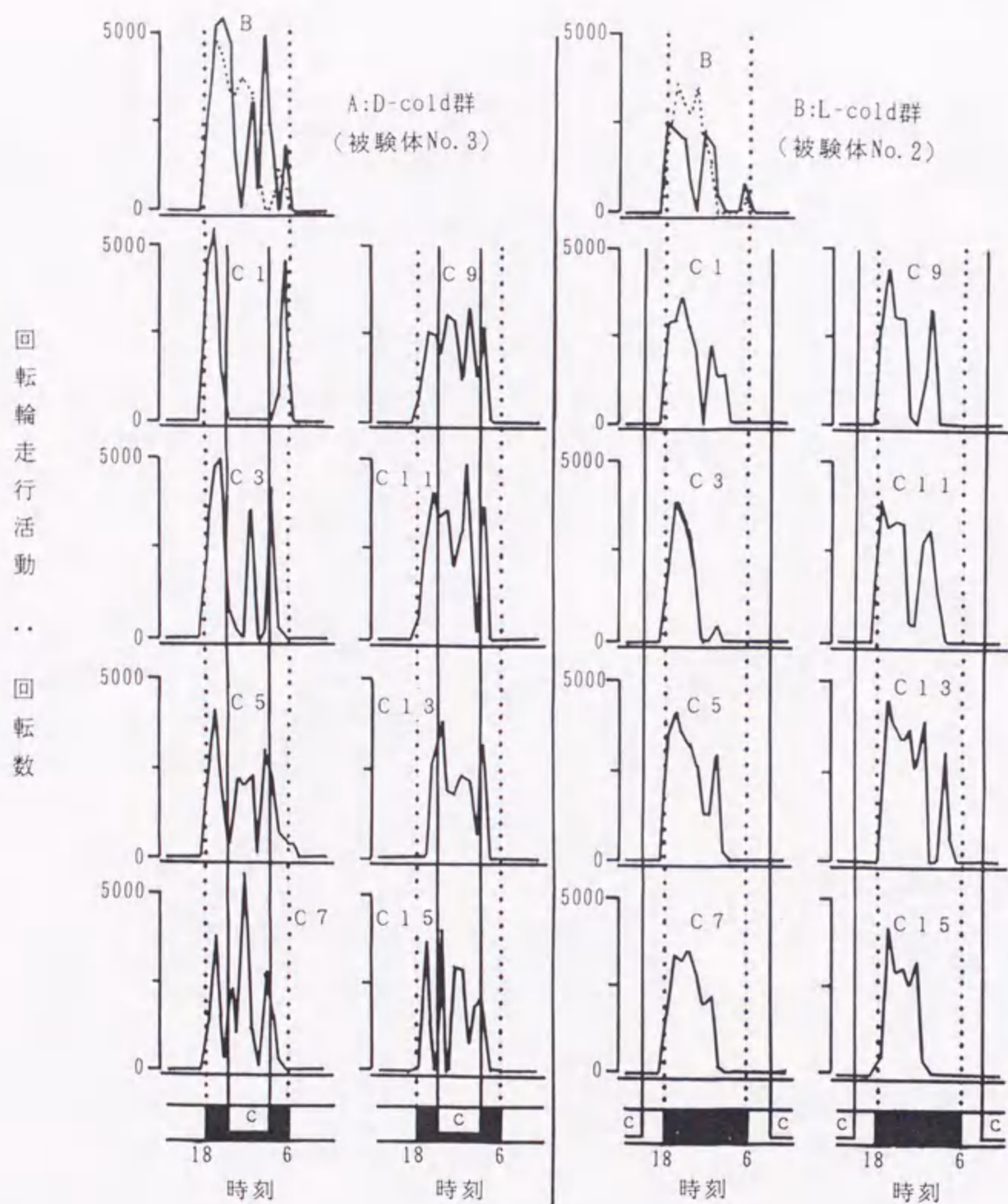


図5・3 D-cold (A) 、 L-cold (B) 両群の回転輪走行活動リズムの典型例

基準期 (B) の実線は基準期 1 日めの、点線は基準期 3 日めのリズムを表す。1 日の明暗は 18:00 と 6:00 に変化し、図中の暗い部分が暗期を表している。また、寒冷ストレス呈示事態は実線で区切られた C の部分に当たる。

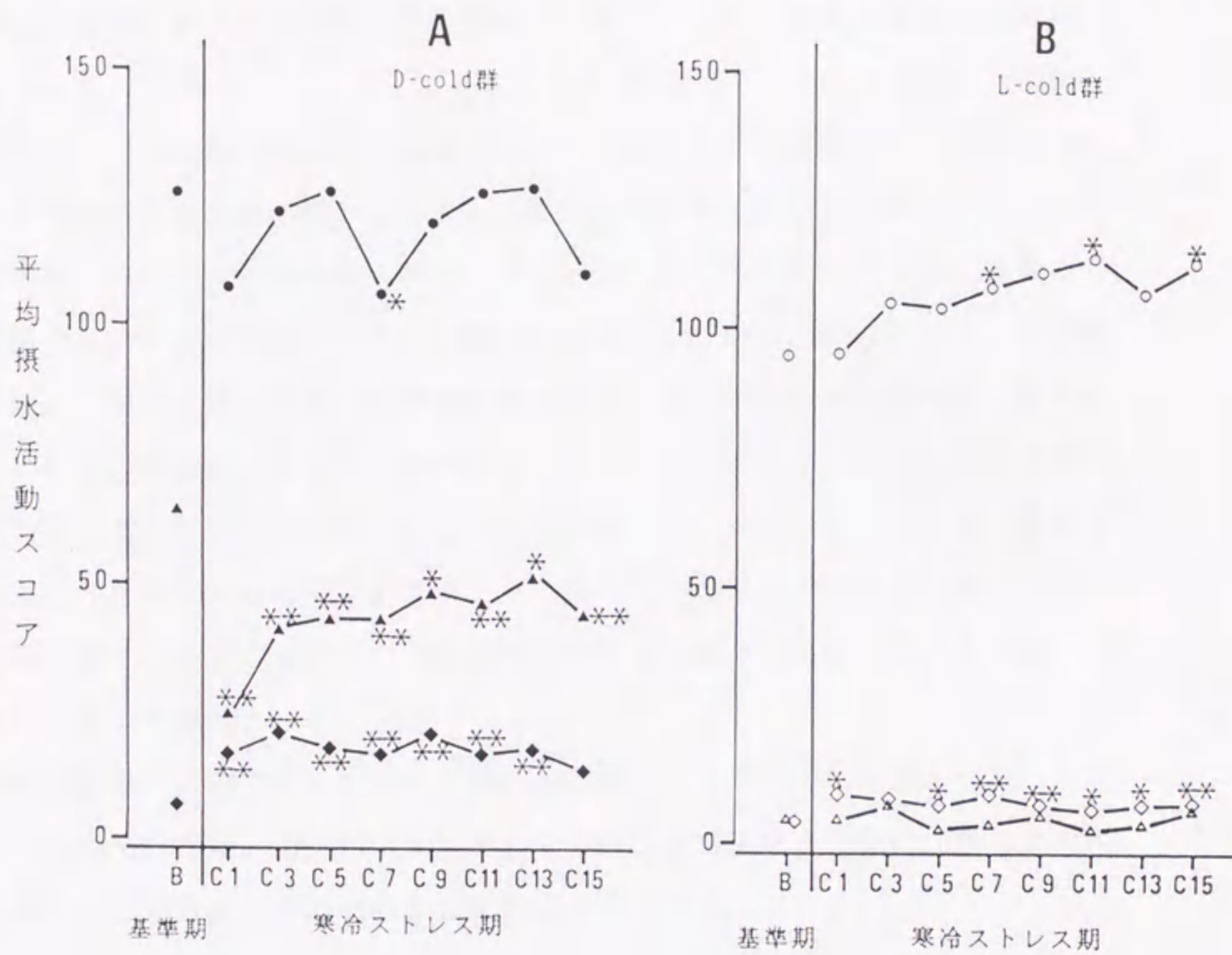


図5・4 摂水活動スコアの変化

AがD-cold群、BがL-cold群の結果を示す。基準期 (B) の縦線は標準偏差を表す。その他は図5・2Aを参照。

る（すべて $p < 0.01$ 水準）。

L-cold群では1日の総摂水活動量は寒冷ストレッサーが導入されると、1日めは基準期と変わらないが、その後徐々に増大してゆく傾向を示した（図5・4のB）。その結果、7、11、15日めにそれぞれ $t=3.90$, $p < 0.05$ 、 $t=2.60$, $p < 0.05$ 、 $t=2.99$, $p < 0.05$ で基準期よりも有意に大きな活動スコアが得られた。1日の摂水活動をより細かくみるとこれが寒冷解除後の摂水活動の変化と大きく関係していることが推測される。すなわち、寒冷ストレッサー呈示事態の6時間でみると摂水活動スコアは顕著な変化を示していないのに対して、寒冷解除後2時間での摂水活動スコアは実験期を通して基準期のそれより高い値を示している。有意差は3日めを除いて1、5、11、13日めで $p < 0.05$ の水準で、また7、9、15日めでは $p < 0.01$ の水準で得られている。なお3日めで有意差が得られなかったのは機械のトラブルによって3個体のデータが欠損したためと思われる。残りの4個体のうち3個体でやはり基準期に比べて摂水活動スコアの上昇が得られている。

摂水活動の活動リズムについてはD-cold群には大きな変化はなかった。しかし、L-cold群では、上記のように寒冷解除後に摂水活動が明確に出現したため、活動の開始が明期にずれ込むように変化した（図5・5）。

③摂水量と摂食量： 図5・6に摂水量と摂食量の変化を示す。

図から明らかなように、D-cold群では摂水、摂食量ともに寒冷ストレッサーが導入された実験期初日から増加している。基準期と比較すると摂食量も摂水量も有意に大きな値となっている（すべて $p < 0.05$ ないし $p < 0.01$ の水準）。唯一の例外は9日めの摂水量である。ただ、摂食量は実験期を通じて安定しているが摂水量は日によって変動している。ANOVAによれば、摂水量では有意な日の主効果が得られた（ $F=4.854$, $df=7/42$, $p < 0.05$ ）。もっとも、その場合でも日をおって増加または減少するという一貫した傾向はない。

同じようにL-cold群の摂水量、摂食量も基準期に比べて実験開始直後から増え、すべての日で有意な差がみられた（すべて $p < 0.05$ または $p < 0.01$ の水準）。またD-cold群と同じように摂食量は実験期を通じて安定しているが、摂水量は日間で変動している。摂水量に対するANOVAは有意な日の主効果を示した（ $F=4.031$, $df=7/42$, $p < 0.05$ ）。ただし、この場合でも日をおって増加または減

摂水活動スコア

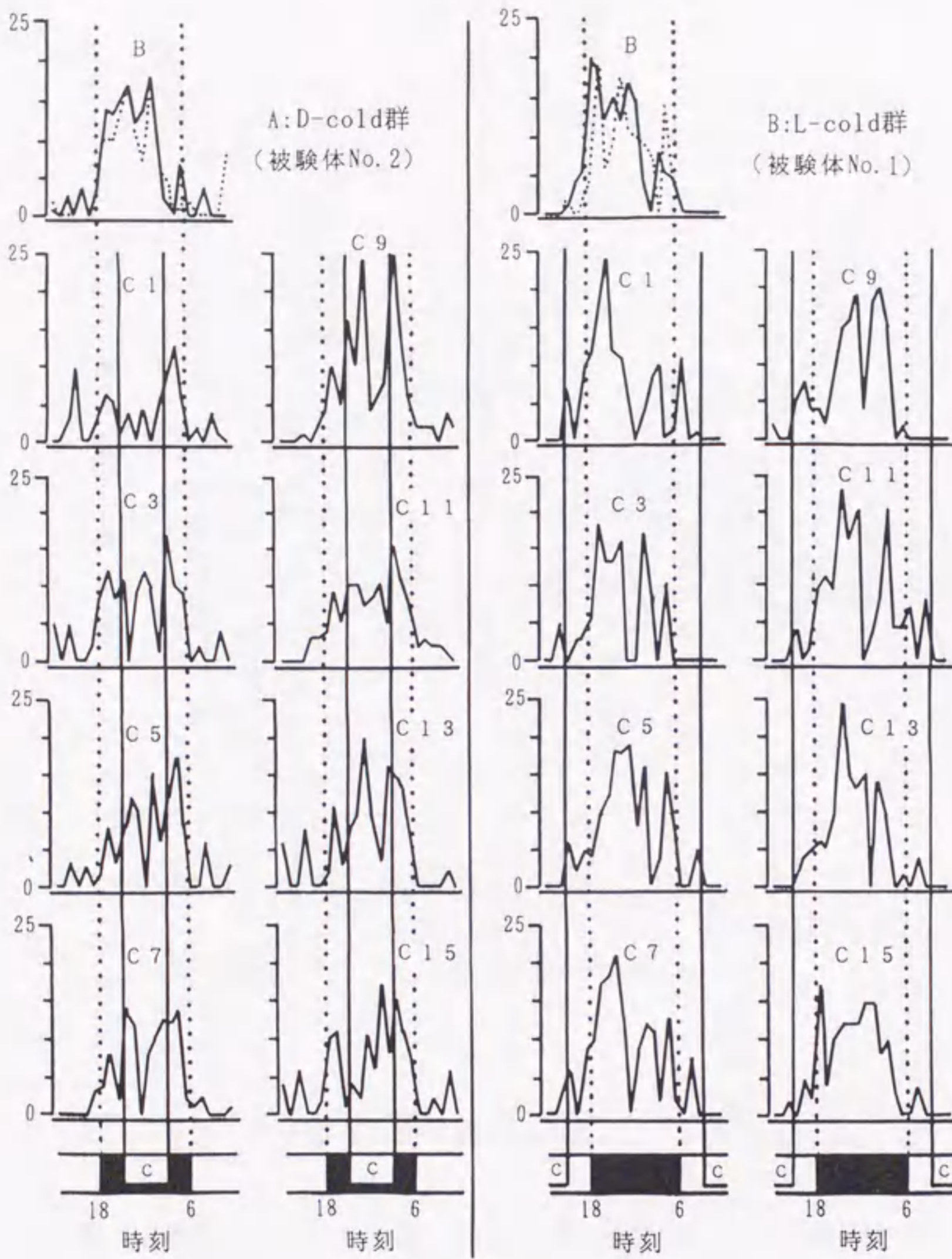


図5・5 D-cold (A)、L-cold (B) 両群の摂水活動活動リズムの典型例
 図の説明については図5・3を参照。

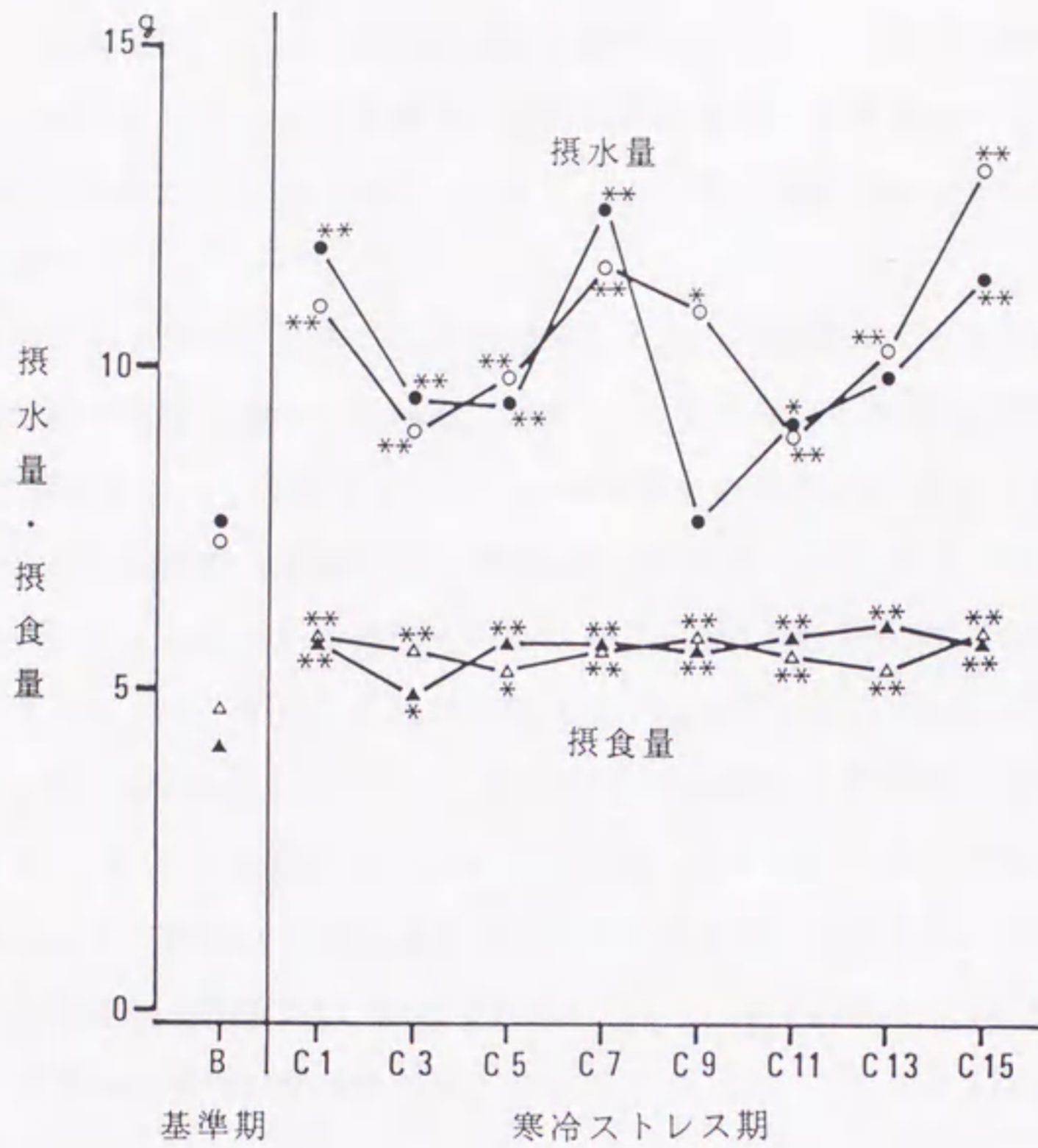


図5・6 1日の総摂水量と摂食量の変化

● (摂水量)、▲ (摂食量) はD-cold群の結果を、○ (摂水量)、△ (摂食量) はL-cold群の結果を表す。その他は図5・2Aを参照。

少するという一貫した傾向はない。

④体重： 体重はD-cold、L-cold両群とも基準期にくらべ実験期で増加した。例外はD-cold群の1、7、13日めで、それ以外の全日で基準期よりも有意に大きな体重が得られた（D-cold群の9、11、15日めが $p < 0.05$ 、それ以外が $p < 0.01$ の水準）。

この寒冷ストレスの導入による増加傾向をさらに明確にするために、基準期の体重に対する増加率でみる。増加率は[各実験日の体重/基準期の体重 $\times 100$]で算出した。これみると、2つの群の違いが明らかになる（図5・7）。すなわちD-cold群では体重は基準期に比べて増加しているが、実験期を通じて比較的安定した水準を維持している。それに対してL-cold群では増加率は日をおって上昇する、すなわち増加し続けていることがわかる。体重増加率に対する日と群のANOVAをみると、有意な日の主効果（ $F=3.48$, $df=7/84$, $p < 0.05$ ）と日 \times 群の交互作用（ $F=3.48$, $df=7/84$, $p < 0.05$ ）が得られた。この交互作用は上に述べた両群の違いによるものと思われる。ちなみにL-cold群では有意な単調増加傾向が得られ（ $D=0.5$, $p < 0.01$ ）、15日めと1日めを比較すると前者の方が有意に大きな増加率となっている（ $t=3.08$, $p < 0.05$ ）。

討 論

本実験では環境温度の変化という事態に対する動物の適応過程を明らかにする目的で、毎日決められた時間帯に6時間の寒冷ストレス呈示事態が導入される条件下でのマウスの行動を調べた。その結果いくつかの興味深い所見が得られた。

1) ストレス呈示事態と解除後の事態の区別の妥当性

まず、外気温が4-5°Cにまで低下した寒冷ストレス呈示事態とそれが解除された寒冷解除後の事態では諸活動に及ぼす影響が逆になることが明らかにされた。すなわち、本実験で観察対象とした回転輪走行活動や摂水活動のような全身運動は、寒冷にさらされている間は抑制されるのに対して、解除後には逆に昂進する。これは活動時間帯にあたる暗期に寒冷を経験したD-cold群で顕著で、この群では寒冷ストレス呈示事態には活動とくに摂水活動量が低下

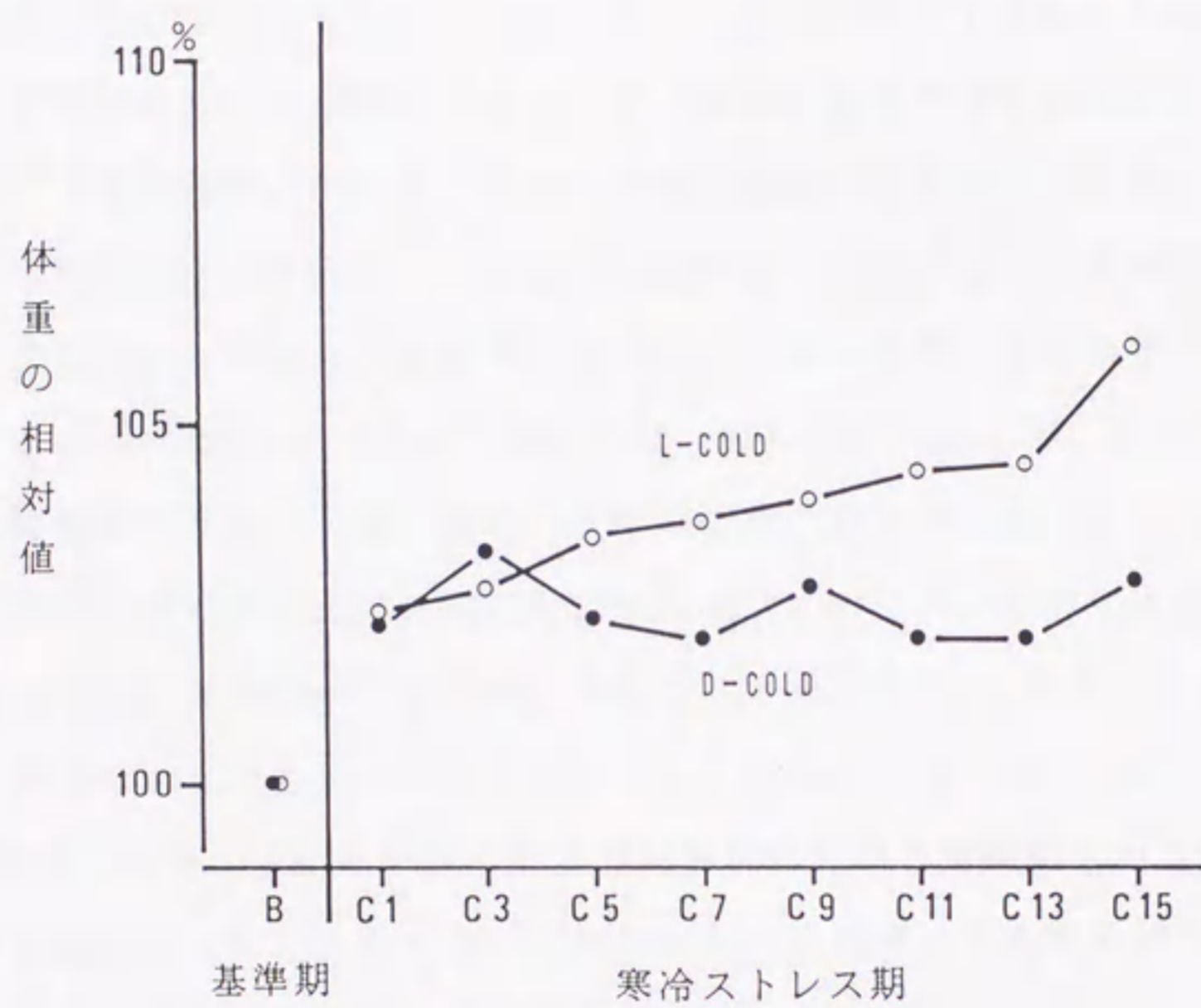


図5・7 基準期の体重を基にした寒冷事態での相対的体重でみた体重変化

するのに対して、寒冷解除後には回転輪走行および摂水をさかんにおこなった。L-cold群ではもともと寒冷ストレスが活動水準の低い明期に導入されたにもかかわらず、寒冷中の回転輪走行に明らかな低下が窺え、解除後には摂水活動の顕著な増加がみられた。この寒冷ストレス呈示事態とその解除後での行動変化の相違はその適応的意義という点で興味深い。

Mogenson(1977)によれば、寒冷に対する体温維持活動には2種類があるとされる。一つは体温低下の防止をもたらすものであり、他は体温の上昇をもたらすものである。本実験でみられた寒冷ストレス呈示事態での回転輪走行活動や摂水活動という全身運動の抑制は、体からの熱の放散を抑え、しかも低い外気温によって冷やされた水を飲むことによる体温の低下を防ぐという点で、前者にあたると思われる。他方、回転輪走行活動は体温の上昇をもたらすことが知られている(Campbell and Lynch, 1967; Shibata and Nagasaka, 1987)。したがって寒冷解除後にみられた回転輪走行活動の増加は後者にあたるといえよう。また、寒冷解除後の摂水活動の増加も、Nelson et al. (1975a)のいうような寒冷中に生じた脱水状態に対する対処と考えることもできる。あるいは、摂水活動と摂餌活動は平行して生じることが多いことから(Tsuji et al., 1982)、寒冷解除後には摂水活動と同時に摂食行動も現れている可能性もある。とすれば、摂食は熱の産生をもたらすはずであるから、この面からも寒冷解除後の行動変化が体温上昇に貢献している可能性が考えられる。

このように考えると、本実験の所見は寒冷にさらされている間とその解除後では異なる対処行動がなされていることを示唆しており、寒冷環境に対する適応過程を明らかにする場合には両者の事態を総合して分析することの妥当性を示している。従来の研究でも上記の2つの対処は何人かの研究者によって報告されているが、それらはいずれも寒冷中ないしはその解除後のいずれか一方の事態のみを扱っている(Brobeck, 1948; Stevenson and Rixon, 1957; Box et al., 1973; Nelson et al., 1975a; Rowland, 1984)。したがって、本研究の所見は両事態の統合的理解という点からそれらを補うものと位置づけられよう。

2) 2つの事態での適応過程の独立性

次に、寒冷ストレス呈示事態およびその解除後の行動変化が事態への適応という点で異なる側面を担っているとすれば、当然両適応過程の関係が問題

となる。しかし従来のようにどちらか一方の事態だけを扱った研究では間接的な所見しか得られない。その点、本実験はこれらを同時に検討しているため、両事態での適応行動の関係について1つの所見を提供している。それによれば、たとえばD-cold群の寒冷ストレッサー呈示事態での活動の抑制は寒冷導入後次第に弱まっていった。これは回転輪走行活動で明らかであるが摂水活動でも同じ傾向がある。それに対して寒冷解除後の活動の昂進は、回転輪走行活動では実験後半で顕著となるが、摂水活動では実験を通じて変動を示さず、必ずしも寒冷ストレッサー呈示事態での行動抑制の変化には対応しなかった。あるいはL-cold群での寒冷解除後の摂水活動の昂進は寒冷ストレッサー呈示事態での抑制がなくても生じている。これらのことから寒冷ストレッサー呈示事態での適応過程と解除後での適応過程は相互に独立に進行している可能性が考えられる。この点については今後さらに検討が必要であるが、環境温度の変化に対する適応過程の全体像を把握するためには、これら両方の事態での行動を分析の対象にする必要があるといえよう。

3) 行動全体による多面的な適応

寒冷環境下での適応過程を考える上で本実験はもう1つの問題を提起している。すなわち動物の行動全体を通して適応過程を捉えることの重要性である。そのことを最も端的に表しているのが、上述した、寒冷解除後の回転輪走行活動と摂水活動がそれぞれ異なる側面から体温上昇に寄与している可能性である。また、本実験の結果は、寒冷の影響が行動によって異なることをも示している。したがって、寒冷ストレス事態でもバー押しなどの単一のオペラント行動のみを対象とした実験では対処行動の全体を把握できないことを示している（たとえばRevusky, 1966; Weiss, 1957; Sabourin and Ducharme, 1973）。

適応過程という点で更に興味深い所見が体重の増加率で得られている。まず、D-cold、L-cold両群ともに体重が増加しているが、これは摂水、摂食量の増大によると考えられる。興味深いのはD-cold群では体重がその後安定するのに対してL-cold群は増加し続けるという群間差があることである。摂食量、摂水量ともにこの期間いずれの群も増加傾向を示していないことから、この群間差は摂食量や摂水量の差によるものとは考えられない。むしろこの差には回転輪走行活動が関与しているように思われる。というのはD-cold群では既に述べたよ

うに、寒冷解除後に回転輪走行活動が大きく増えているのに対してL-cold群ではそういった変化がなかった。しかも、これは活動時間帯との関係によるのであるが、寒冷中の活動量はD-cold群の方が大きかった。これは、D-cold群では餌や水による栄養摂取の増加が回転輪走行活動に使われ、それによって体温の上昇を得ていたのに対して、そうした行動面での対処がないL-cold群ではその栄養は蓄積の方にまわされたことを示唆していると思われる。

ところでこの体重増はそれ自体で寒冷に対する対処機能をもつ可能性が考えられる。たとえばBerry et al. (1978)やBatchelder et al. (1983)は、低温環境下に生息するマウスの大きな体は低温に対する生理的対処であると指摘している。あるいは身体組織内での脂肪の蓄積は高い体温の維持をもたらし、寒冷下での震え (shivering) を少なくすることが報告されている (Rothwell et al., 1979)。したがって本実験のL-cold群でみられた体重の増加はこうした例と同じように、体温調節機能をもっている可能性がある。

このように、寒冷ストレス事態での行動を検討すると、ストレス呈示事態とその解除後の事態という2つの事態を通して、複数の行動がそれぞれの機能を果たしつつ、体温低下の防止と低下した体温の回復、すなわち体温の恒常性の維持という最終的な適応に寄与していることが推測される。このことをD-cold群の場合を例に示したのが図5・8である。図は寒冷ストレスの呈示されている事態とその解除後の事態それぞれにおける行動(変化)の直接的な効果、体温との関係でみたそれらの機能、さらには最終的な機能を示したものである。L-cold群の場合でも基本的には同じであるが、上の議論で述べたように、寒冷解除後の事態での摂食行動の増加が走行活動の昂進に結びつかず、脂肪の蓄積という形での体温の維持に寄与する点が異なっている。

4) 行動的対処と生理的対処の相補的關係の可能性

もし上記の解釈が妥当なものであれば、本実験でみられた体重変化と行動変化の結果は寒冷環境下での行動的対処と生理的対処という2つの次元での適応の關係についてある示唆を与えているように思われる。すなわち、暗期という活動時間帯に寒冷ストレスを経験したD-cold群では、その高い活動水準のために寒冷による体温の低下に対して主に行動的な面に対処したのに対して、そうした行動的次元での対処が活動の概日リズムの關係から不可能なL-cold群

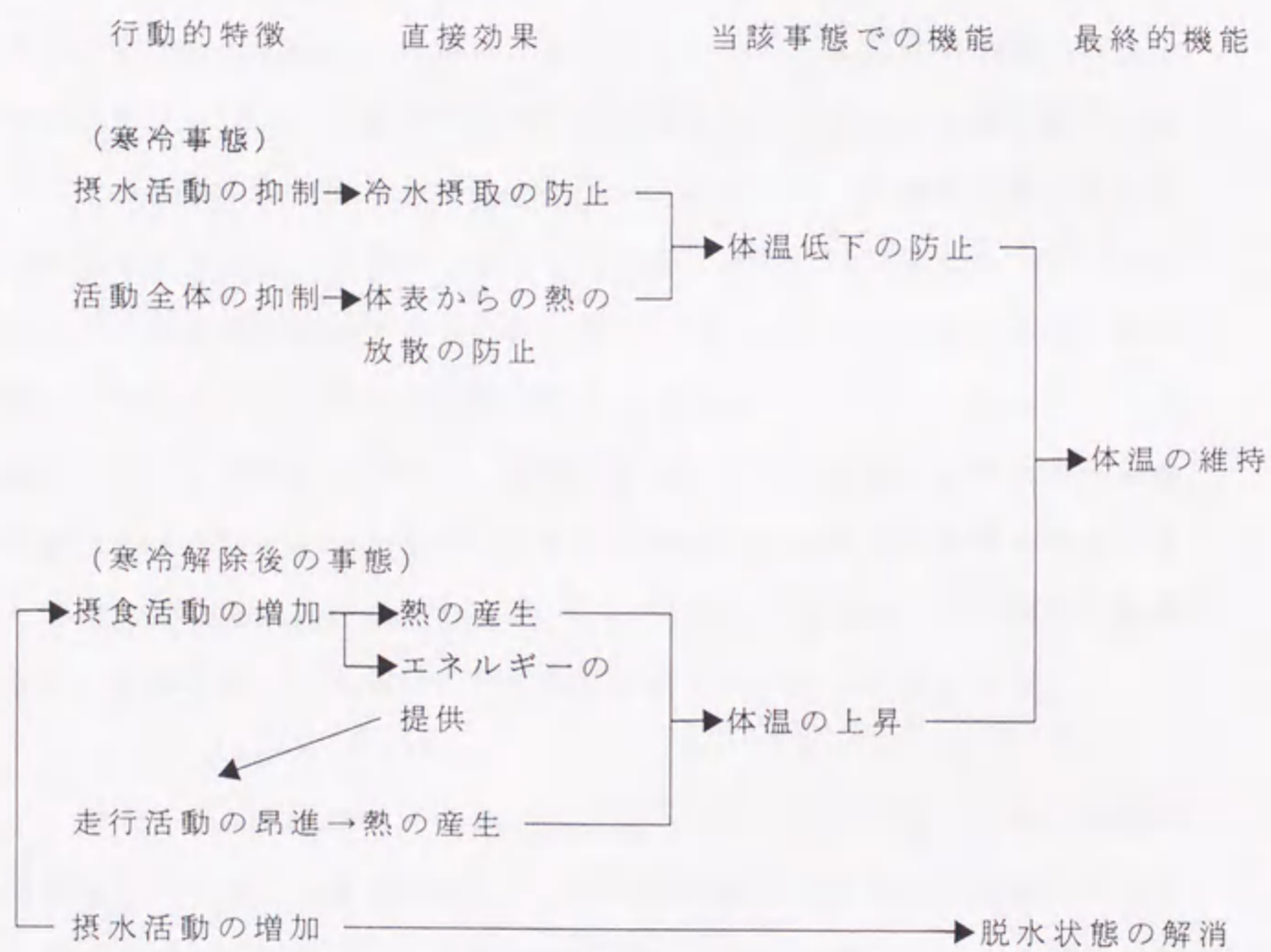


図 5・8 D-cold群にみられる適応行動相互の関係

は主として生理的な方途で寒冷に対処したのかもしれない。この点については今後さらに検討する必要があるが、動物の適応を考える上で極めて興味深い問題である。

最後に本実験では寒冷環境での行動変化の問題を考えるにあたって、概日リズムの視点を考慮する必要があることを指摘しておいた。この概日リズムに関連する問題として本実験では2つのことが挙げられる。一つはここで得られた両群の差が何によるかという問題である。本実験では体温の異なる時間帯での寒冷ストレス呈示の影響を調べたため、その差に寒冷に対する感受性の差が関与している可能性は理論的には否定できない。しかし、本実験での両群の差については寒冷ストレス呈示事態でのもともとの活動水準が重要であると思われる。この差がL-cold群での行動変化の小ささを生み、生理的対処にむかわせたものと考えられる。もう一つは、L-cold群で摂水活動の明期へのずれがみられたが、この変化が概日リズムにおける zeitgeberとしての環境温度の機能を示唆しているのか否かという問題である (Browman, 1943 ; Francis and Coleman, 1988)。これについては、摂水活動はこうした変化をみせたが回転輪走行動は同様の変化を示さないことから、本結果が上記の可能性を示唆するものとは考え難いと思われる。むしろ、この変化は対処行動が明暗周期に制約されない、柔軟なものであることを示していると解釈すべきであろう。

以上、寒冷ストレス事態での行動の分析は、ストレス呈示事態とその解除後の事態という2つの事態を通して、個々の行動がそれぞれの機能を果たしつつ、体温の恒常性の維持という最終的な適応に寄与していることを明らかにした。

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

問 題

実験1の結果は、ストレス事態での適応行動研究の視点として本研究が挙げた、ストレッサー呈示事態と解除後の事態の区別の必要性、複数の行動、とくに生活行動に着目した分析の必要性などの視点の妥当性を示すものであった。しかし、こうした行動的適応研究の視点が異なる性質のストレス事態でも妥当性をもつかという点は明らかではない。したがって、次に寒冷とは異なるストレス事態を用いてこの点を検討する。そのためまず、実験2では寒冷同様、自然の生息環境で生じる可能性の高い飢餓ストレス事態を用いて実験を行った。

餌はいうまでもなく水と並んで個体の生存に不可欠の要素であり、その欠如は行動や内分泌系反応に影響を及ぼすのみならず(Johnson and Levine, 1973; Levine and Coover, 1976; Murphy and Nagy, 1979)、病理的症狀の形成をもたらすなど(Goldstein and Wozniak, 1979; Paré, 1976)、生体にとって重大なストレス事態となりうることが知られている。

餌剥奪条件下での動物の生理学的・行動的变化については上に挙げたように既にいくつかの所見が得られている。しかし餌の欠如に対する個体の適応は餌の入手期の行動と同時に飢餓時の行動も変化させることで可能になると考えられる。しかしこれまでの研究では餌剥奪期と餌入手期の両事態での行動を通して事態への適応を検討したものはほとんどない。

以上述べてきたような観点から、本実験では24時間の餌剥奪期と24時間の自由摂食期が反復して繰り返される事態で、両事態での行動がどのように関連してゆくかを、3系統の近交系マウスを用いて調べた。

同時に、近郊系マウスの場合、いくつかの研究は顕著な系統差の存在を報告し、行動特性から3つのタイプに分類されることを示している(Ebihara and Tsuji, 1976; Tsuji et al., 1982; 辻, 1985など)。それによれば実験1で用いたC57BL/6J系統は行動が比較的安定していることをその行動特性としている。

それに対してCS系マウスは環境変化や電撃などに対して顕著な行動の乱れを示す過敏性をその特徴としている。このような行動特性の相違を考慮すると、実験1で示された行動的適応過程の特徴が系統間を通して共通して確認できるかという問題も生じる。したがって実験2では、こうした系統差との関連についても検討した。そのため実験では、上記の先行研究などの結果から、その行動特性が比較的把握されているC57BL/6J、CS、KRの3系統を用いることとした。

方 法

1)被験体： 名古屋大学文学部で繁殖・飼育した、実験的にナイーブな雄の近交系マウスを用いた。マウスの系統はC57BL/6J、KR、CSの3系統で、個体数はそれぞれ8個体、計24個体であった。実験開始時の平均日齢はC57BL/6Jが111.6 (90-138)、KRが128.3 (99-157)、CSが124.0 (97-148)であった。

2)装置： 実験装置はEbihara and Tsuji(1976)が用いたのと基本的に同じ、アクリル製のケージ (23cm x 16.5cm x 12cm) に回転輪を設置したものをを用いた (図6・1)。被験体は実験期間を通じてそこで飼育され、餌の剥奪などの実験操作もそこで受けた。

ケージ内には木製のネストボックス (13cm x 11cm x 6cm) が置かれ、その中に約15gの稲藁が造巢用として入れてある。ネストボックスは回転輪の下に位置し、被験体はそこから回転輪に登ることができる。給水瓶と給餌用のバスケットの下には金網で覆ったプレート (9cm x 11cm x 1.2cm) があり、食べこぼしの餌の細片を摂れないようになっている。

回転輪上で走行するとマイクロスイッチが作動して、隣室のタイムカウンター (ユニテック電子製、UT-403L TIME COUNTER UDP-313L DIGITAL PRINTER) によって回転数が1時間ごとに印字される。また、金網プレート上で給水瓶との間の回路が閉じ、イベントレコーダー (三栄測器製、WI-835) に摂水活動が記録される。

3)手続き： 実験手続きの概要を表6・1に示す。

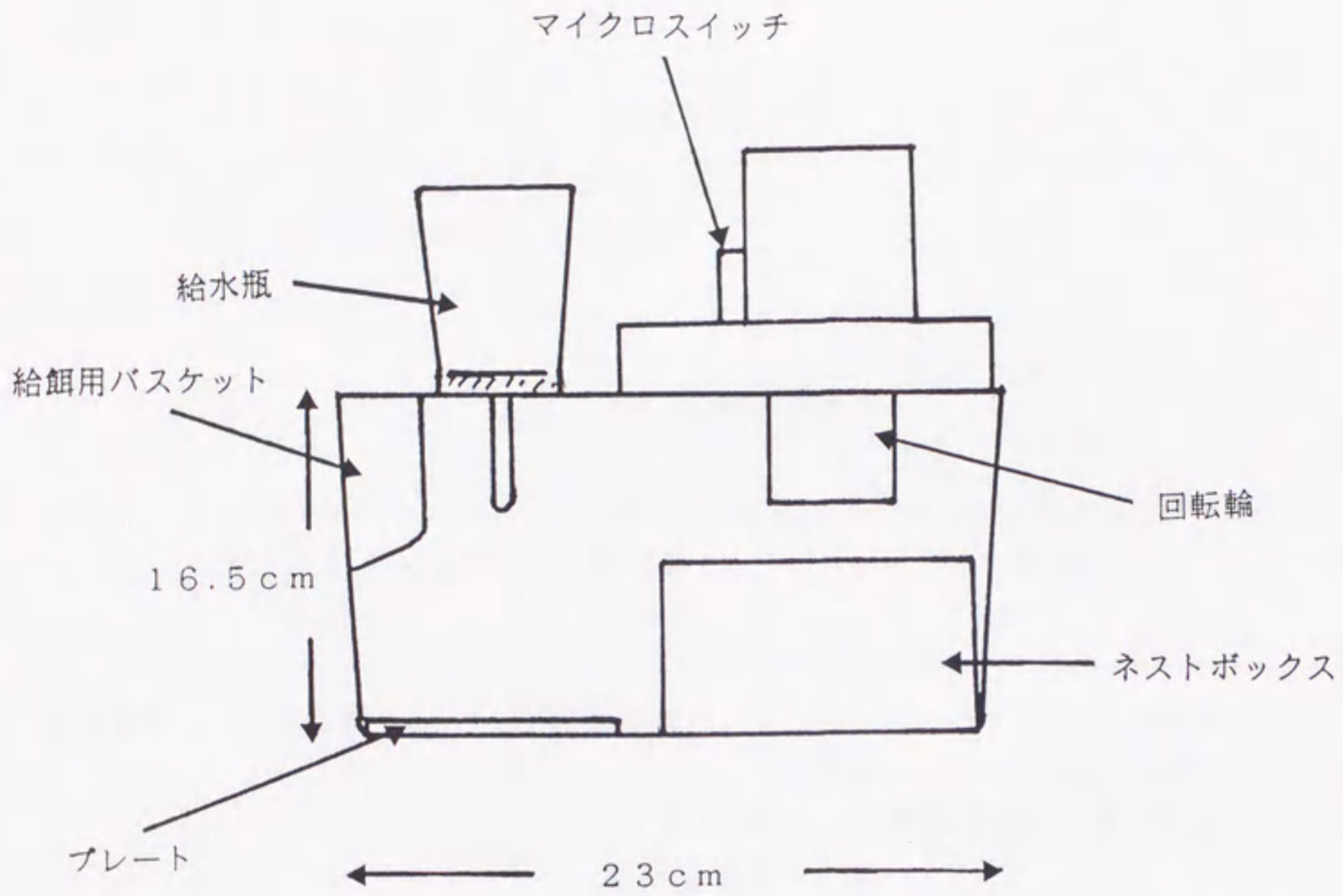


図6・1 実験装置

表 6・1 実験手続き

	明暗周期への馴化 (7-10日)	基準期 (4日)	実験期 (8日)
摂食条件	自由摂食	自由摂食	第1・3・5・7日は24時間絶食 第2・4・6・8日は自由摂食 4日めの17:00 (実験期の第1日めの開始) に餌を剥奪
測定	なし	1日の終わりの 17:00に測定 (1日は17:00-17:00)	

表にあるように、まず実験開始前に被験体を上記の飼育ケージに移し、実験開始までの7-10日間、12L12D (L;6:00-18:00, D;18:00-6:00) の明暗周期下で個別飼育した。この期間はケージおよび明暗周期への馴化を目的としたので測定は一切おこなわなかった。

その後、装置を実験室に移し、同一の明暗周期下で実験をおこなった。実験は基準期(4日間)に次いで絶食日と自由摂食日とを交互に各4日間続けた。なお、本実験では17:00に餌の供給または剥奪の操作をおこなったので、17:00から翌17:00までを1実験日とした。

基準期には自由な摂食と摂水が許されている。測定は各実験日の最後の15分間(16:45-17:00)におこない、体重、摂水量、摂食量とを計測した。

基準第4日の測定終了時点で餌を完全に除去し、その後24時間(17:00-翌17:00)は絶食条件に被験体をおいた。ただし、絶食日にも摂水は自由であった。基準期と同様、その日の最後の15分間で基準期と同じ測定(ただし摂食量の測定はない)をおこなった(絶食第1日)。

絶食第1日の測定終了後、直ちに餌をバスケットに満たし、続く24時間(17:00-翌17:00)を自由摂食・摂水条件とした。そしてその最後の15分間で基準期と同じ測定をおこなった(自由摂食第1日)。

このようにして絶食日と自由摂食日とを交互にそれぞれ4日ずつ繰り返し、測定をおこなった。

4)測定項目： 測定項目は上に述べたように①摂食量、②摂水量と概日リズム、③回転輪走行の量と概日リズム、④体重である。

結 果

①摂食量： 基準期、自由摂食期での各日での平均摂食量の変化を図6・2に示す。

図から明らかなように、基準期での一日の平均摂食量(個体ごとに後半2日の平均を算出し、それをもとに系統の平均を算出した)については3系統で差はなかった。

自由摂食日での摂食量は実験の進行にともなって増加し、2系統では実験開始前の約2倍にまで達した。自由摂食期での摂食量について日 x 系統の分散分析をおこなうと、日の主効果 ($F=13.900$, $df=3/63$, $p<0.01$) が有意であった。同様に、日と系統の交互作用も有意であった ($F=2.718$, $df=6/63$, $p<0.05$)。これは自由摂食3日めと4日めをみるとCSとC57BL/6Jの2系統ではこの水準で摂食量が安定する傾向が窺えるが、残りの1系統のKRでは後半に摂食量が減少したことによる。自由摂食期の4日目だけをみると系統間で有意な差があり ($F=5.142$, $df=2/23$, $p<0.01$)、とくにC57BL/6JにくらべてKRの摂食量が少ない ($t=3.810$, $df=14$, $p<0.005$)。

②摂水量および摂水活動の概日リズム： 基準期、絶食期、自由摂食期の各日の摂水量を図6・3に示す。

図から明らかなように、絶食期での摂水量は実験の進行とともに減少してゆくが (日の主効果、 $F=5.217$, $df=3/63$, $p<0.01$)、自由摂食期のそれは逆に日を追って増加してゆく (日の主効果、 $F=19.958$, $df=3/62$, $p<0.01$)。しかも自由摂食期の摂水量は摂食量同様に実験前のほぼ2倍にまで達する。これは被験体の系統にかかわらずみられる。

なお、基準期での摂水量に系統差はなかった。

摂水活動の概日リズムも飢餓ストレスの導入によって影響される。すなわち図6・4にみるように、基準期での摂水活動のリズムは顕著な夜行性を示すが、絶食期になるとそれが崩れる。すなわちこの時期、明期後半つまり絶食後十数時間を経てまだ暗期になっていない段階で摂水活動がすでに現れるようになる。換言すれば摂水活動の開始が明期にずれこむ、すなわち早くなるという変化がある。ただしこれには系統差がある。この傾向はKRとCS系マウスに顕著であって、これらの系統はこのリズム変化を実験期間中維持するが、C57BL/6J系マウスは実験後半には実験前と同じ明らかな夜行性に復帰する傾向が窺える。

摂水活動の概日リズムの所見でもう一つ興味深いのは上記のリズム変化が絶食期に限られ、自由摂食期では通常の夜行性リズムが維持されている点である。すなわち、この時期の暗期の摂水活動リズムは、給餌直後に活動が昂進するものの暗期全体ではあまり変化していない、という様相を示す。したがって上記

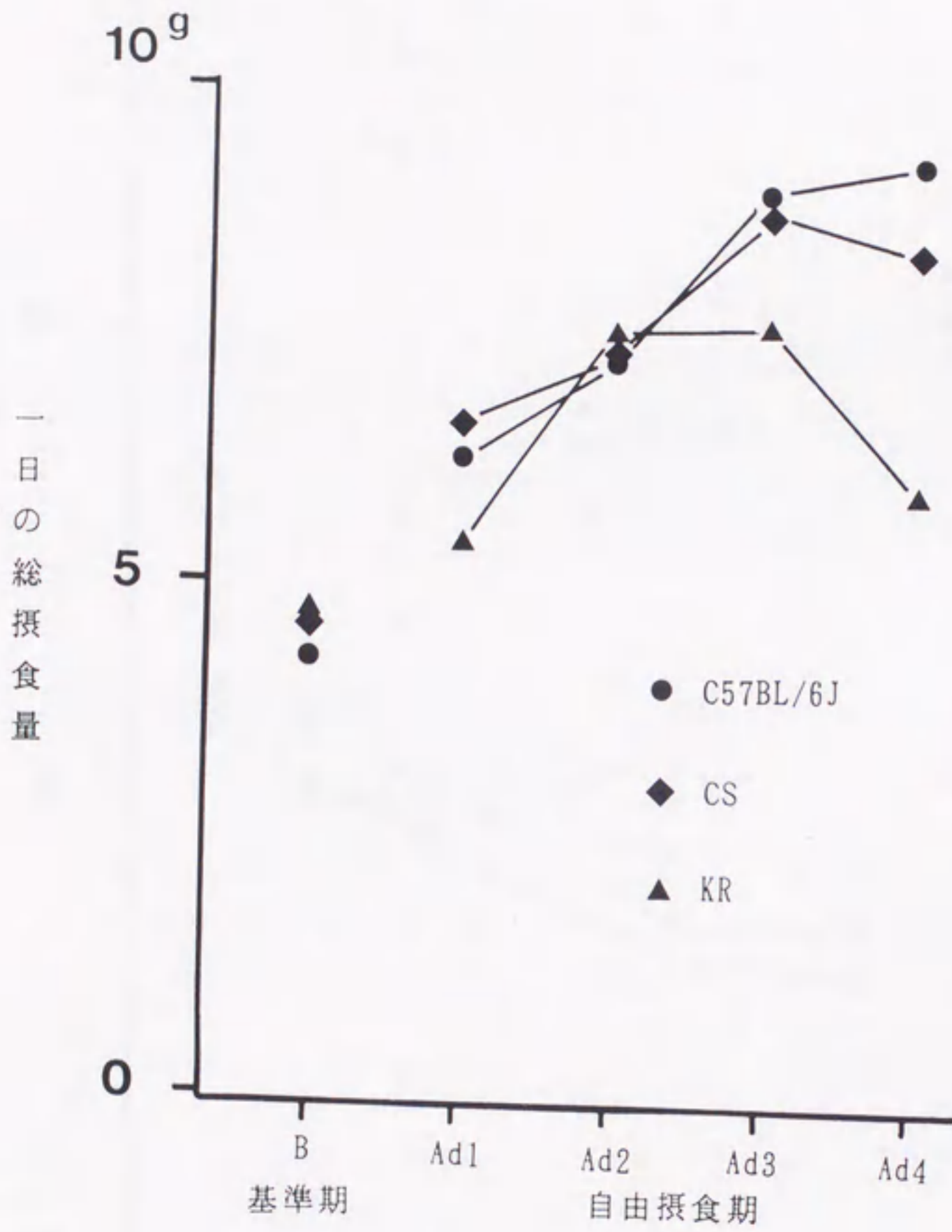


図6・2 基準期、自由摂食期の1日の総摂食量

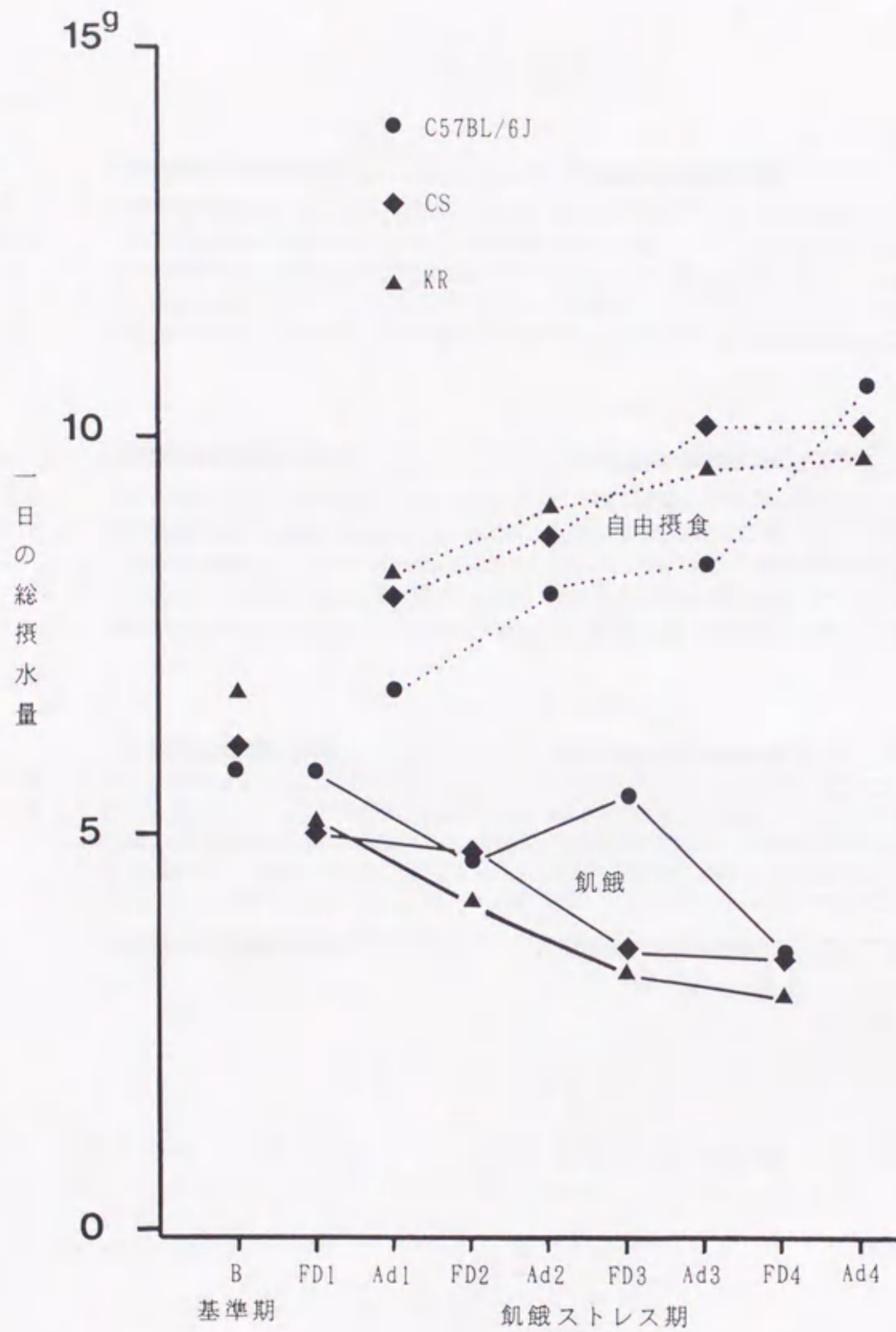


図6・3 基準期、絶食期、自由摂食期の1日の総摂水量

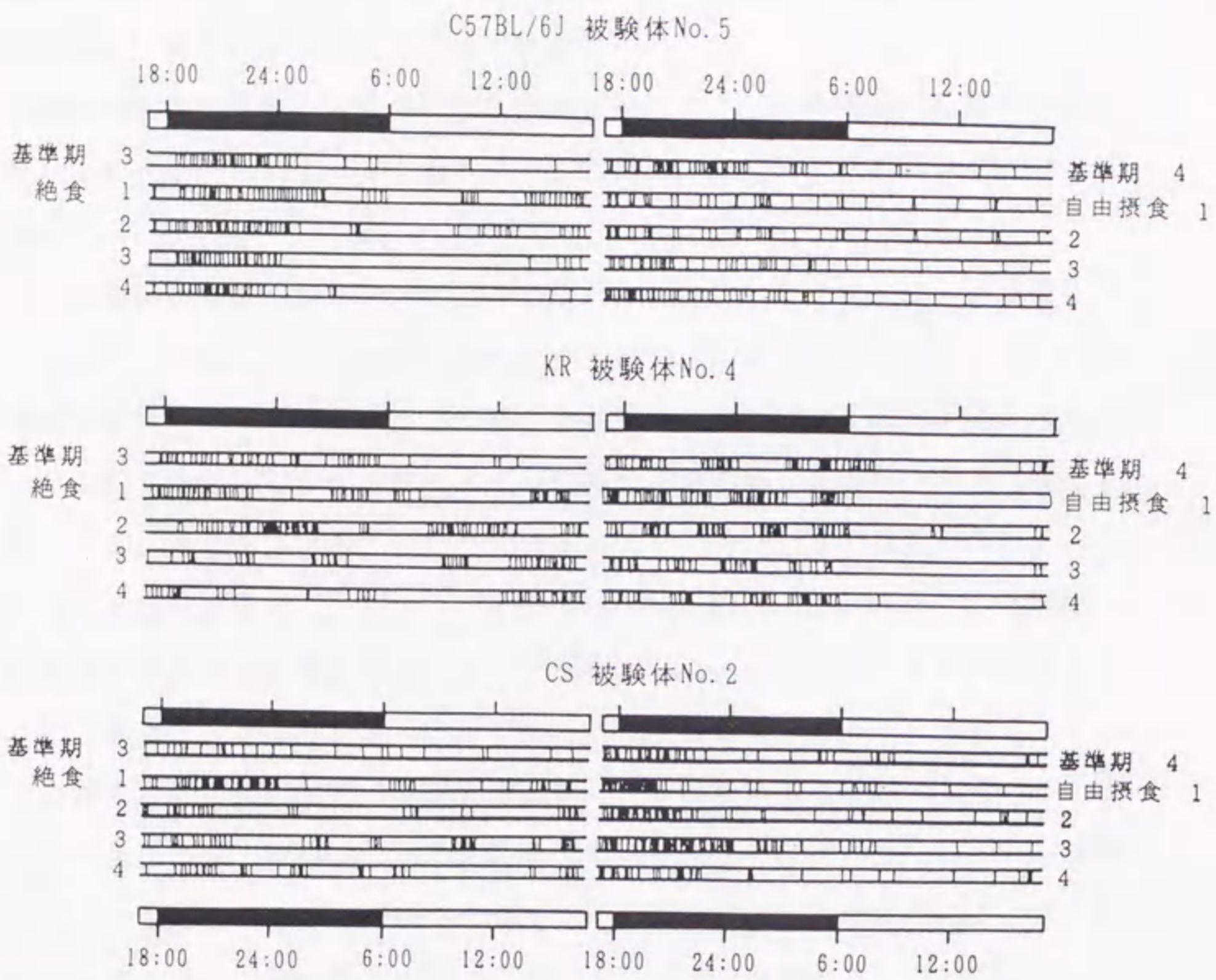


図6・4 C57BL/6J、KR、CS 3系統の摂水活動リズムの典型例

の絶食期の明期後半における摂水活動の出現によって概日リズム全体が時間的に前に移動することはないようである。これは絶食期に大きなリズム変化を示したKR、CR両系統のマウスにも当てはまる。

③回転輪走行活動の活動量と活動の概日リズム： 回転輪走行活動も飢餓ストレスの導入によって影響を受けるがそれは主に概日リズムのパターンに現れた。

回転輪走行活動の概日リズムは摂水活動ほど安定していないが、基準期のリズムに示されるように基本的には夜行性を示す(図6・5 a, b, c)。とくに暗期開始直後とその終了直前にとくに活動が昂進するという二峰性がみられる。

しかしこの回転輪走行活動のリズムは摂水活動同様、餌剥奪によって変化する。まず、絶食日では夜行性のパターンが崩れ、明期後半で活動が現れる。これは3系統に共通しているが、CSとKR系統で顕著である。また、この活動の昂進は多くの個体では絶食第2日めから顕著になる。ただ図6・5から窺えるように、実験の進行にともなって夜行性という特徴は次第に回復してゆくように思われる。それに対して、自由摂食期のリズムは基準期のそれにくらべると安定性に欠けるが、明期には比較的活動が抑制され、一応夜行性のパターンを維持している。ただ暗期の活動の二峰性という特徴は安定しなくなるが、これは給餌に伴う摂食活動や摂水活動の昂進によるものと思われる。

概日リズムのこうした結果に対して、回転輪走行の活動量では個体差が大きく、一貫した傾向はみられなかった。

④体重： 体重の結果を図6・6に示す。基準期(後半の2日の平均)の体重に有意な系統差があり($F=29.906$, $df=2/11.4$, $p<0.01$)、KRが他の2系統に比べて体重が軽い。この系統差は絶食、自由摂食両期を通じてみられ、日×系統の分散分析でみると両期とも系統の主効果が有意であった(絶食期： $F=15.555$, $df=2/21$, $p<0.01$ 、自由摂食期： $F=12.919$, $df=3/63$, $p<0.01$)。

このような体重の基本的な差があるものの、絶食期・自由摂食期の体重変化の特徴には系統差はなかった。すなわち、絶食期の体重は実験前に比べれば当然のことながら減少する。しかし、注目すべきはそれにもかかわらず全ての系統において、絶食期は一定水準の体重が維持され、日間の変動はないことである(絶食期では有意な日の主効果は得られなかった)。他方、自由摂食期の体

C57BL/6J 被験体No. 3

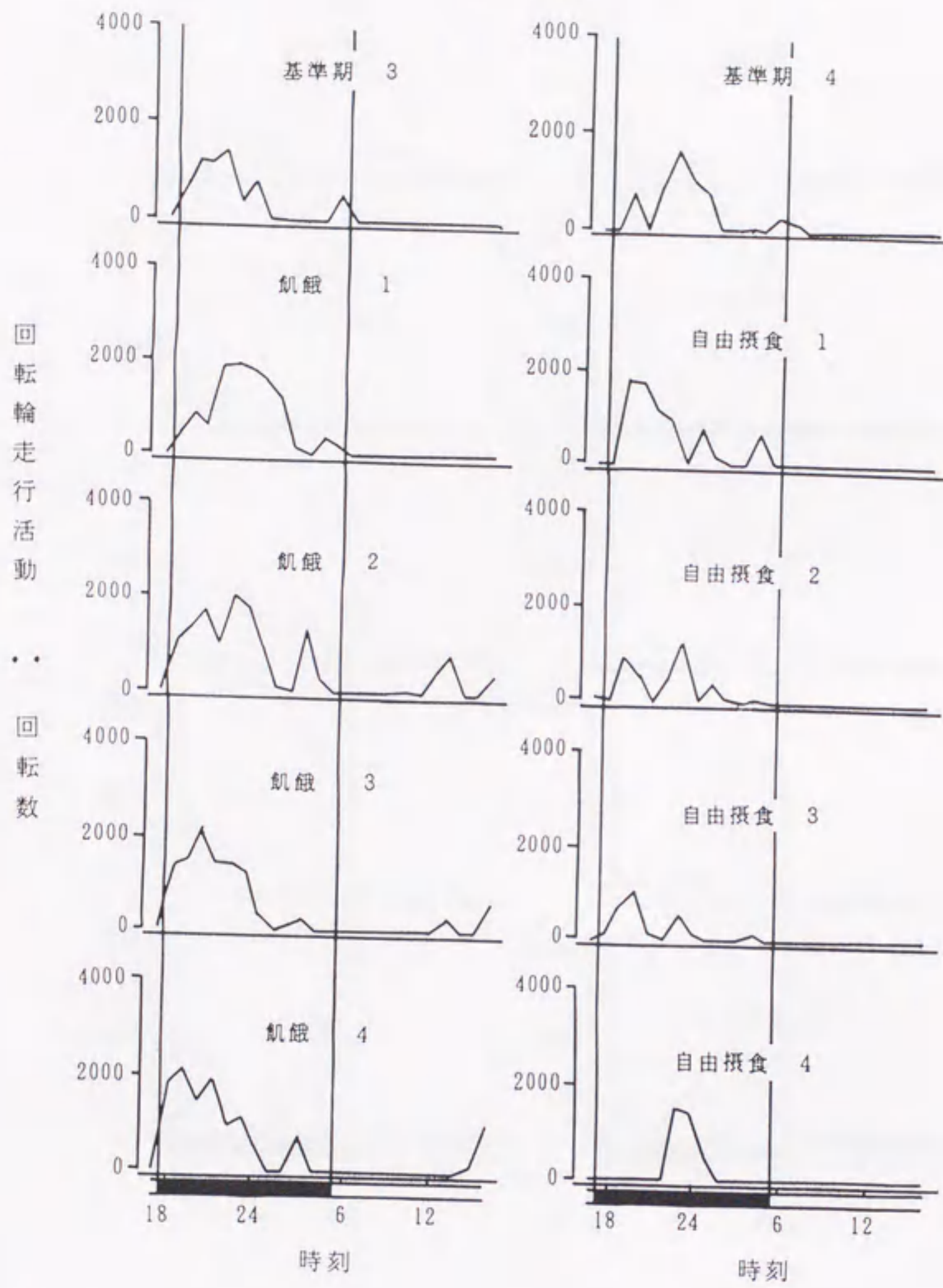


図6・5a C57BL/6Jの回転輪走行活動リズムの典型例

KR 被験体No. 1

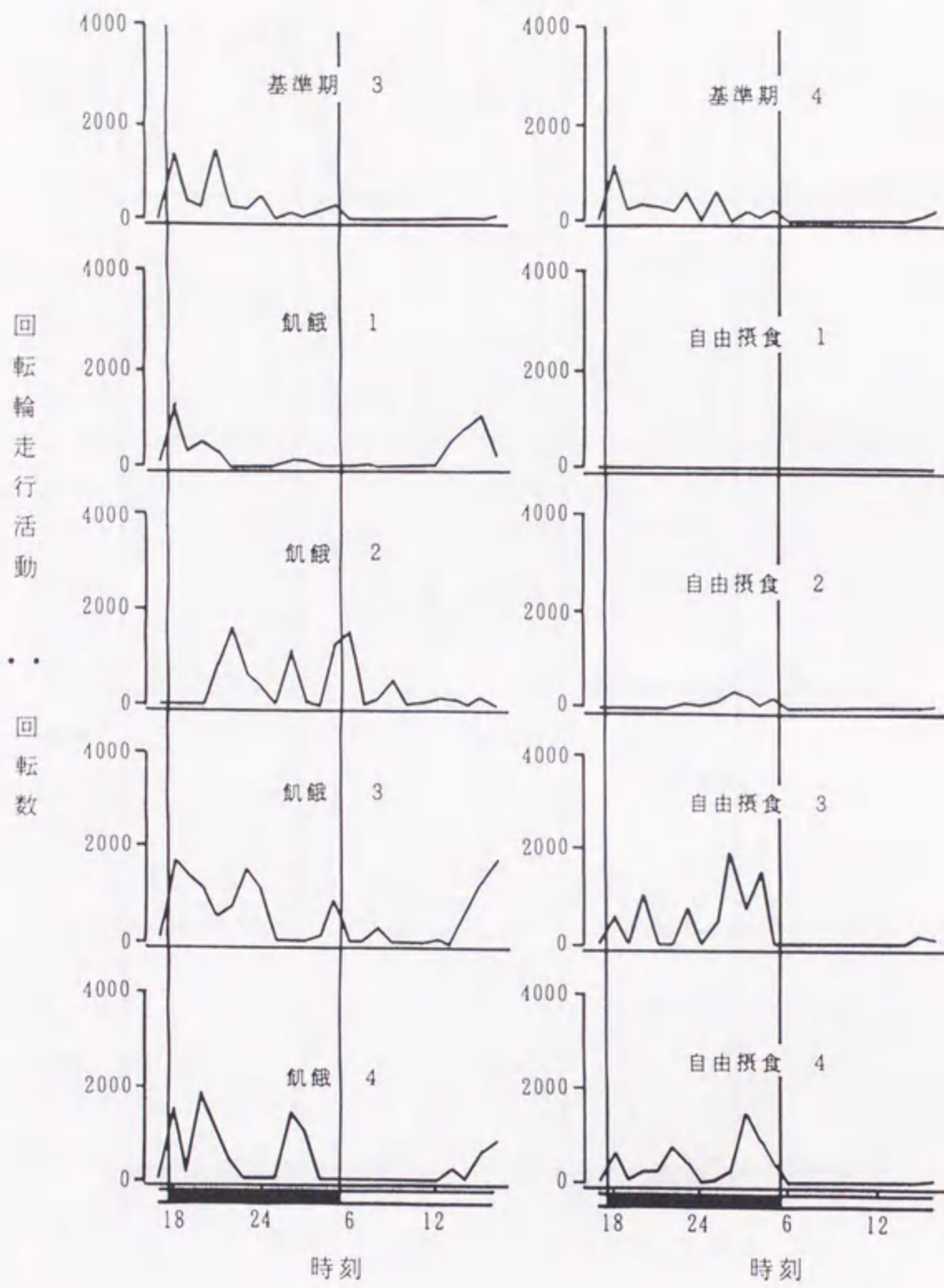


図6・5b KRの回転輪走行活動リズムの典型例

CS 被験体 No. 5

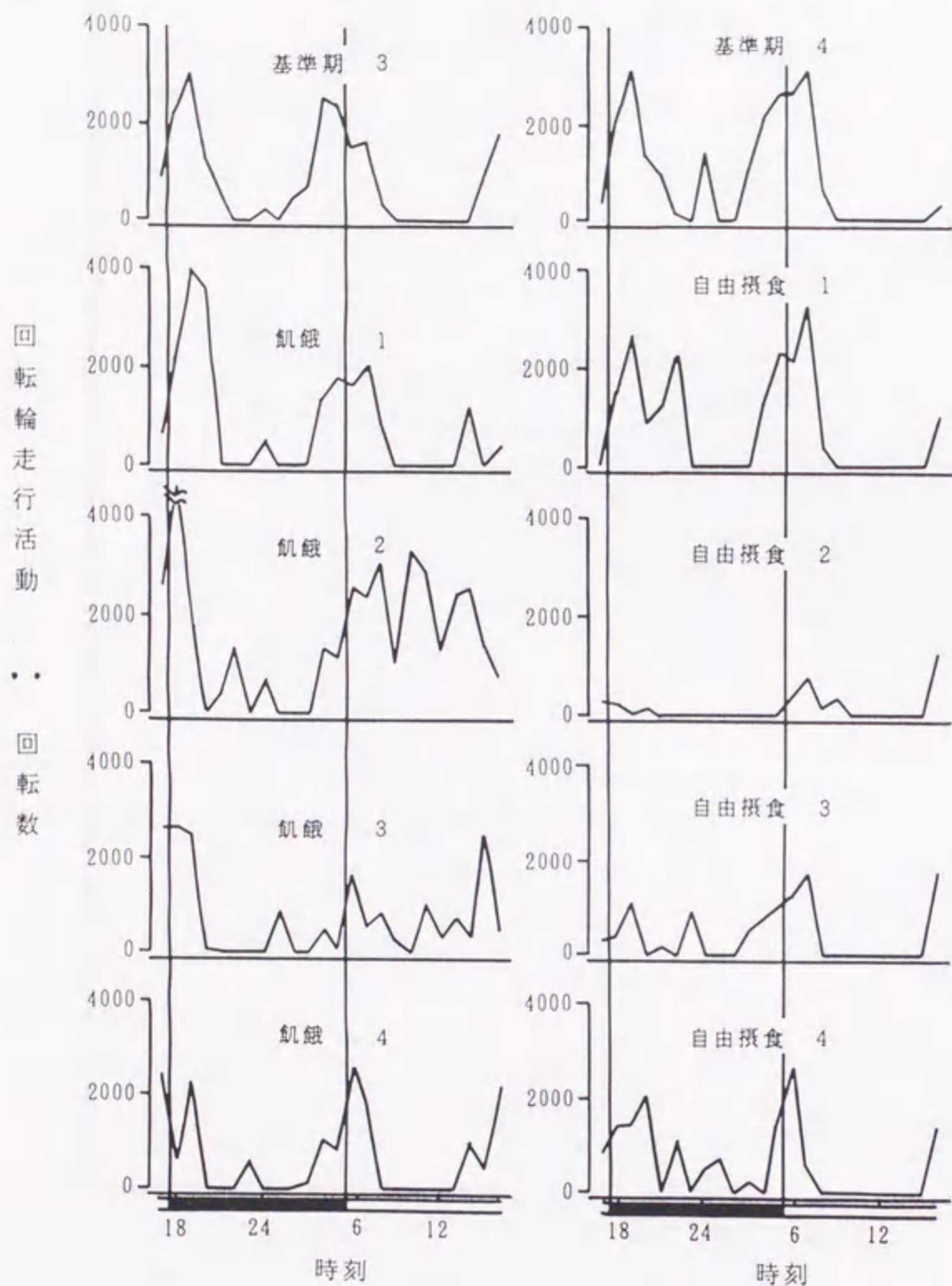


図 6・5c CSの回転輪走行活動リズムの典型例

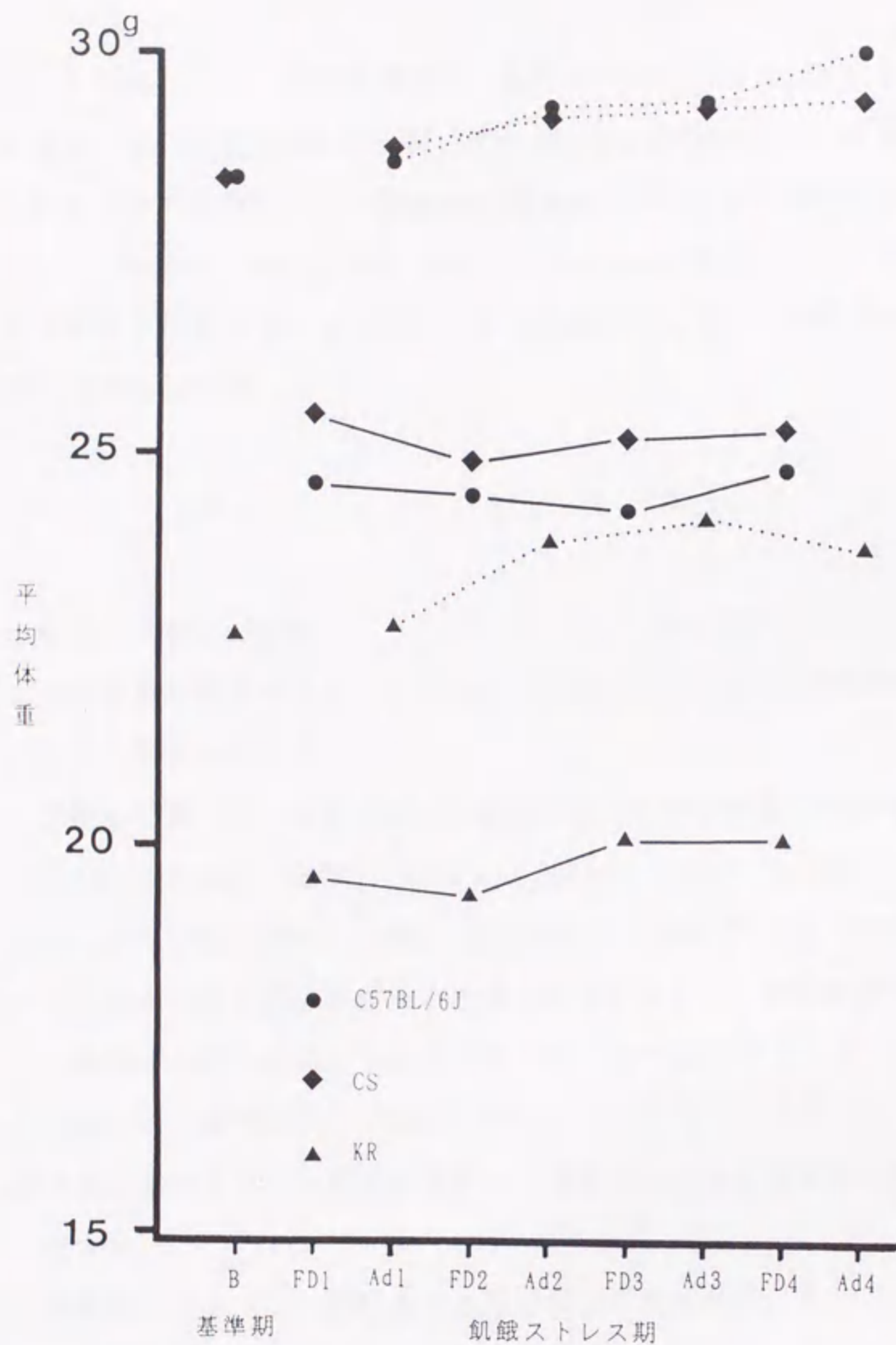


図6・6 体重の日間変動

実線は絶食期での体重変化を、点線は自由摂食期の体重変化を示す。

重は3系統ともに、実験の進行にともなって徐々に増大している。ちなみにこの時期の日の主効果は $F=14.261$, $df=3/63$ で $p<0.01$ の水準で有意であった。

⑤その他の行動： この種の餌剥奪実験ではhoardingが現れる可能性があるが、今回の実験ではその期間を通じてhoardingは見られなかった。わずかにKRの2個体が餌の小片をネストボックスに取り込んでいた例が1日ずつ観察されたにすぎなかった。

討 論

1) 従来の見解との比較：

まず飢餓事態でのラット、マウスの行動についての従来の研究結果と本実験の結果とを比較しておく。

①摂水活動： 多くの研究は絶食事態での摂水活動の減少を報告している(Finger and Reid, 1952; Reid and Finger, 1955; Bolles, 1961; Fallon, 1965; Morrison, 1967; Otaley and Tonge, 1969; Walsh, 1980)。本実験においても絶食日には摂水活動量の顕著な減少があり、この現象が絶食という事態で一般的なものであることを示している。Lepkovsky et al. (1957) やCizek (1959)によれば消化器官(胃腸)内では水と個体の比率が一定に保たれる傾向があるとされるが、この摂水活動から推測される摂水量の変化はこの仮定とも一致する。

摂水活動のもう一つの所見である絶食日の明期後半における活動の昂進については従来あまり問題とされてこなかったため、この点を明確にしたのは本実験が最初であろう。この現象を引き起こした要因としてはいくつか考えられる。まず考えられるのは、絶食日後半での飢餓の昂進に対する補償として摂水活動(量)が増加したということである。第二に考えられるのは、回転輪走行活動にみられるような絶食による活動性の昂進に随伴した現象ということである。第三には、次の自由摂食に対する予期的反応としての増加という点である。このいずれが主たる要因かを判別することはできないが、C57BL/6Jに示されたように、この明期後半での摂水活動の昂進は絶食と自由摂食の繰り返しにともなって低下してゆく可能性がある。もしそうであれば、この活動の昂進の原因と

して飢餓水準を考えることは妥当と思われる。なぜなら、絶食と自由摂食の繰り返しの間には自由摂食日での摂食・摂水量の増大が示すように飢餓水準の低下が生じていると推測されるためである。

②回転輪走行活動： 絶食事態での回転輪走行活動を測定したこれまでの研究の多くは走行活動量の増加を指摘している(Finger, 1951; Reid and Finger, 1955; Treichler and Hall, 1962; Duda and Bolles, 1963; Paré, 1976)。しかし本実験ではそうした傾向は顕著ではなかった。絶食にともなう活動量の増加についてはこれまでもいくつかの説明がなされている。その一つに体重減少率がある(Moskovitz, 1959; Treichler and Hall, 1962; Duda and Bolles, 1963)。しかし本実験でも、活動量の増加を生ぜしめるとされる10%以上の体重減少率は絶食期の第1日めから得られている。したがって、体重減少率に反映されるような飢餓水準が本実験で不十分であったためとは考えられない。他方、Campbellとその共同研究者のおこなった一連の実験によれば(Campbell and Sheffield, 1953; Teghtsoonian and Campbell, 1960; Campbell et al., 1961など)、絶食事態での活動量の増加は絶食にともなう外的刺激に対する反応閾値の低下によるとされる。したがってもし外的刺激が十分に統制された実験環境で実験がおこなわれるなら、活動量の増加は現れないといわれる。本実験は隔離実験室でおこなわれ、測定のための入室を除けば実験室環境はほぼ恒常に保たれていた。これが本実験で活動量の増加が明確でなかったことの原因かもしれない。ただ、本実験では全体的な活動量は増加しなかったが、明期後半という特定時間帯では活動量が増加している。もし外的刺激への反応閾値の変化が活動量の変化の主要な原因とすれば、逆にこの現象が説明できなくなる。このように従来の研究で指摘されている要因のみでは本実験で活動量増加が得られなかったことを説明することはできない。

一方、活動量の増加を報告しているこれまでの研究でも、絶食第1日めの活動量には大きな変化を認めていない(Finger, 1951; Paré, 1976; Vincent and Paré, 1976)。このことは活動量の増加にはある程度の絶食期間の継続が必要であることを示しているのかもしれない。もしそうであるならば、隔日に自由摂食日を設けたことによって本実験ではこの飢餓の継続が妨げられたために、活動量が大きく変化しなかったとも考えられる。体重が自由摂食日の後には回

復、増加している事実はこの飢餓の長期継続の不在を裏づけている。

次に回轉輪走行活動の概日リズムの変化、とくに絶食日の明期後半における活動の出現は多くの研究で報告されている (e. g., Bolles and Stokes, 1965; Bolles and Moot, 1973; 宮保, 1978)。本実験の結果もこれとよく一致する。この問題は従来、概日リズムの発生機構との関連で詳しく取り上げられているが、基本的にはリズム中枢と考えられるSCN (視交叉上核) の活動に直接コントロールされた現象ではないとされる (Inouye, 1982)。むしろこの行動的現象に同期して摂食の生理的中枢とされる視床下部外側核 (nucleus lateralis hypothalami; LH) の神経活動が活発になるという報告を考慮すると (久留宮, 未発表; 川村, 1989)、これには飢餓動因が大きく関与していると解釈できる。上に引用したBollesらは、この活動の昂進を次の給餌に対する予期的活動と考えているが、他にも飢餓によって喚起された餌の探索行動の実験室での対応現象と考えることもできよう。

③系統比較： 本実験で用いた3系統のマウスには光刺激による反応抑制の大きさ、摂食、摂水行動などの概日リズムの型に顕著な系統差のあることが報告されている (Ebihara and Tsuji, 1976; 小俣ほか, 1980; 辻, 1985)。本実験では基本的な所見では系統差はみられなかったが、CS系マウスがもっとも顕著な概日リズムの乱れを示し、C57BL/6J系マウスが本来の夜行性のリズムパターンを維持する傾向にあった点ではこれまでの所見と一致する。

2) 飢餓ストレス事態での対処行動：

本実験の主要な目的は餌の欠如が反復して生じるような環境下で、動物がどのように行動を変化させることでその事態に適応してゆくかを検討することであった。その結果、比較的短期間の観察であるという限界を含むものの、飢餓ストレスが反復される事態への対処という点で興味深い所見が得られた。

①ストレッサー解除後の事態 (自由摂食事態) での行動的適応： まず興味深い結果の一つは、絶食に続く自由摂食期での摂食量が徐々に増加し、最終的にはほぼ二日分にあたる2倍の量にまで達したことである。同じように摂水活動も、絶食期には減少するが、自由摂食日には漸増し最終的には基準日の2倍に達した。これらは被験体の栄養摂取活動が、その量において、それまでの24

時間を単位とした摂取から48時間を単位とした摂取に再編されたことを示している。さらに摂水活動の自由摂食日への集中傾向は、活動の周期という質的な側面においても、本来の24時間周期から48時間周期への再編がおこなわれたことを示しているといえよう。この再編が実験操作対象である摂食活動だけでなく、何ら操作を受けない摂水活動をも含んでいることは、新しい事態への対処が栄養摂取活動全体で生じていることを示唆している。そしてこの対処がうまくいっていることは、餌剥奪期の体重が比較的安定した水準を維持し、自由摂食期のそれはむしろ漸増していることから窺える。

②活動リズムと絶食ストレスの周期の調整： もう一つ事態への適応という点で興味深いのは、こうした新しい摂食周期の確立にともなって行動の細部が少しずつ変化してゆくことである。これは活動の概日リズムの型にみることができる。たとえば先に摂水活動の項で論じたように、絶食日の明期後半すなわち自由摂食日直前での活動は実験開始直後にみられるが、この48時間周期の活動パターンの確立とともに次第に減弱してゆく。あるいは夜行性という特徴も絶食初期には崩れたり、不明確になったりするが、後半には安定してくる傾向が窺える。本実験では被験体の活動は絶食と自由摂食の反復という給餌条件と本来の活動周期の規定因である24時間の明暗周期の2つによって主に規定されていたと考えられる。したがってここで示された活動周期の揺れはこの2つの要因の間の調整過程を反映していると考えられることもできよう。

この適応過程における調整という点について今後の問題とも関連して興味深い点が2つある。一つは本実験で示された系統差である。既に述べたように、上記の夜行性への復帰はC57BL/6J系で顕著で他の2系統ではそうではなかった。これまでの研究によればC57BL/6Jは光による活動の抑制が生じやすいという特徴をもっている(小俣ほか, 1980)。他方CSは光による抑制は小さく、しかもこの系統は実験操作による行動の乱れが生じやすい(石井ほか, 1982; Abe et al., 1989)。したがってC57BL/6Jは事態への適応が進むにつれて本来の夜行性の概日リズムに戻っていったのに対してCSはそうはならなかったと考えられる。KRについては、この系統は光による抑制を強く示すため、その点ではC57BL/6Jと同様の変化を示すはずであるが、この系統は同時に電撃など実験操作の影響も受けやすい(石井ほか, 1982)。したがって本実験のようにストレス事態では

どちらかといえばCSに近い結果を示したものと推測される。このように今後の検討を必要とするものの、どのような形で最終的な調整すなわち適応がなされるかはその個体の本来の特性と密接に関連している可能性がある。したがって今後の研究ではこの点を念頭に置く必要がある。二つめは本実験のように実験操作を周期的に繰り返す場合、その周期をどのように設定するかという問題である。本実験では給餌条件は明暗周期の2倍に当たる48時間を採用しているが、これが上に述べた調整を容易にしている可能性は充分ある。これまでの概日リズムの研究が既に明らかにしているように(たとえばAschoff et al., 1983; Stephan, 1986)、行動のリズムの制限給餌周期への同調しやすさは明暗周期の時間で異なる。一般には本来の概日リズム周期に近いほど同調しやすいとされている(Abe et. al., 1989)。したがって、餌の周期によって調整の過程や最終的な適応の仕方も変わる可能性は充分ある。この点も今後の問題として検討する必要がある。

今後より長期的な観察が必要とされるものの、本実験の結果は絶食やその後の摂食事態への適応を明らかにしようとする場合、それぞれの事態を切り離して行動を解釈することは妥当ではなく、両事態を含めた事態全体への対処という視点から行動を分析する必要があること、すなわち、実験1の寒冷ストレス事態の分析で得られた本研究の視点の妥当性が異なるストレス事態である飢餓ストレス事態でも確認されたことを示すものといえよう。

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

問 題

実験1・2では自然の生息環境下で比較的起こり得る条件を用いてマウスの適応過程を検討してきた。その結果、新しい環境への適応は複数の過程でおこなわれ、生体は柔軟にその事態に対処していることが明らかにされた。他方、これまでのストレス研究ではその多くが、自然の状態ではほとんど出会うことのない極めて不自然な事態である電撃ストレス事態での行動を扱ってきた。したがって、こうした不自然な事態における行動的適応が生態学的に自然な事態での適応行動とどの程度対応するかを調べることは興味深い。また従来の研究との関連においても、こうした事態での行動を分析する意義はあると思われる。

同時に、実験2では適応過程の基本的パターンはマウスの系統間で共通しているが、概日リズムの安定性には系統差がみられた。したがって、ストレス事態によっては上に述べた行動的適応過程の基本的方略に何らかの系統差が存在する可能性は否定できない。この点を明らかにするために、本実験においても系統比較を行うこととした。ただし、実験3では実験2で最も顕著な差を示し、これまでの研究においても行動特性に際違った差を示してきたC57BL/6JとCSの2系統を比較することとした。

実験 3-A

方 法

1)被験体： 被験体には雄のC57BL/6J系マウス10匹とCS系マウス8匹を用いた。実験開始時の日齢は90-120日齢で、いずれも実験的にナイーブな個体で

あった。

2)装置： 実験期間を通してそれぞれの個体は1匹ずつアクリル製のケージ(17.5 x 24.5 x 12.5cm)で飼育された。ケージは基本的に Ebihara and Tsuji (1976)が用いたものにならった構造をしており、上部の蓋には回転輪がついている。ただ、本実験のケージには給水瓶の下にあたる床面に金網のついたプレート(11 x 9 x 0.7cm)が置いてあり、被験体がある上で給水瓶をなめると回路が閉じ、摂水活動がイベントレコーダーに記録されるようになっている(図7・1)。回転輪走行活動は UT-403 time counter (ユニテック電子製)に記録され、1時間毎にプリントアウトされた。

電撃箱はアクリル製で15 x 20 x 20cmの大きさである。床面は金属製のグリッドになっており、各グリッドは約0.5cm間隔に並んでいる。このグリッドを通して電撃がマウスに与えられる。また、電撃箱の両側面からビームがセットしてあり、マウスがそこを通過するとカウンターが始動し、横切った回数が移動活動量として記録される。

実験室は2つのコーナーに分かれており、電撃箱と飼育ケージが別のコーナーに置かれた。

3)手続き： 実験Aは次の4つの期から構成されている(表7・1)。

i)実験前馴化期(15-20日)： まず各被験体は上記の飼育ケージに移され、個別飼育される。照明条件はLD12:12(6:00-18:00が明期、18:00-6:00が暗期)であった。この期間中にマウスは新しい飼育ケージと明暗周期に馴らされる。

ii)基準期(4日)： 飼育条件は上の実験前馴化期と全く同じである。ただし回転輪走行活動と摂水活動を1日めと3日めに測定した。また、体重は毎日17:00に測定した。

iii)馴化期(4日)： この時期は被験体を電撃箱およびそれへの移動などの操作に馴れさせることを目的とする。したがって各被験体は17:00に飼育ケージから電撃箱に移され、22:00までそこに放置された。飼育ケージにいた間は18:00以降は暗期にあたるが、電撃箱内はおよそ15 lxの照度になっている。また、この期では電撃箱ではまだ電撃を受けることはないため、被験体は箱の

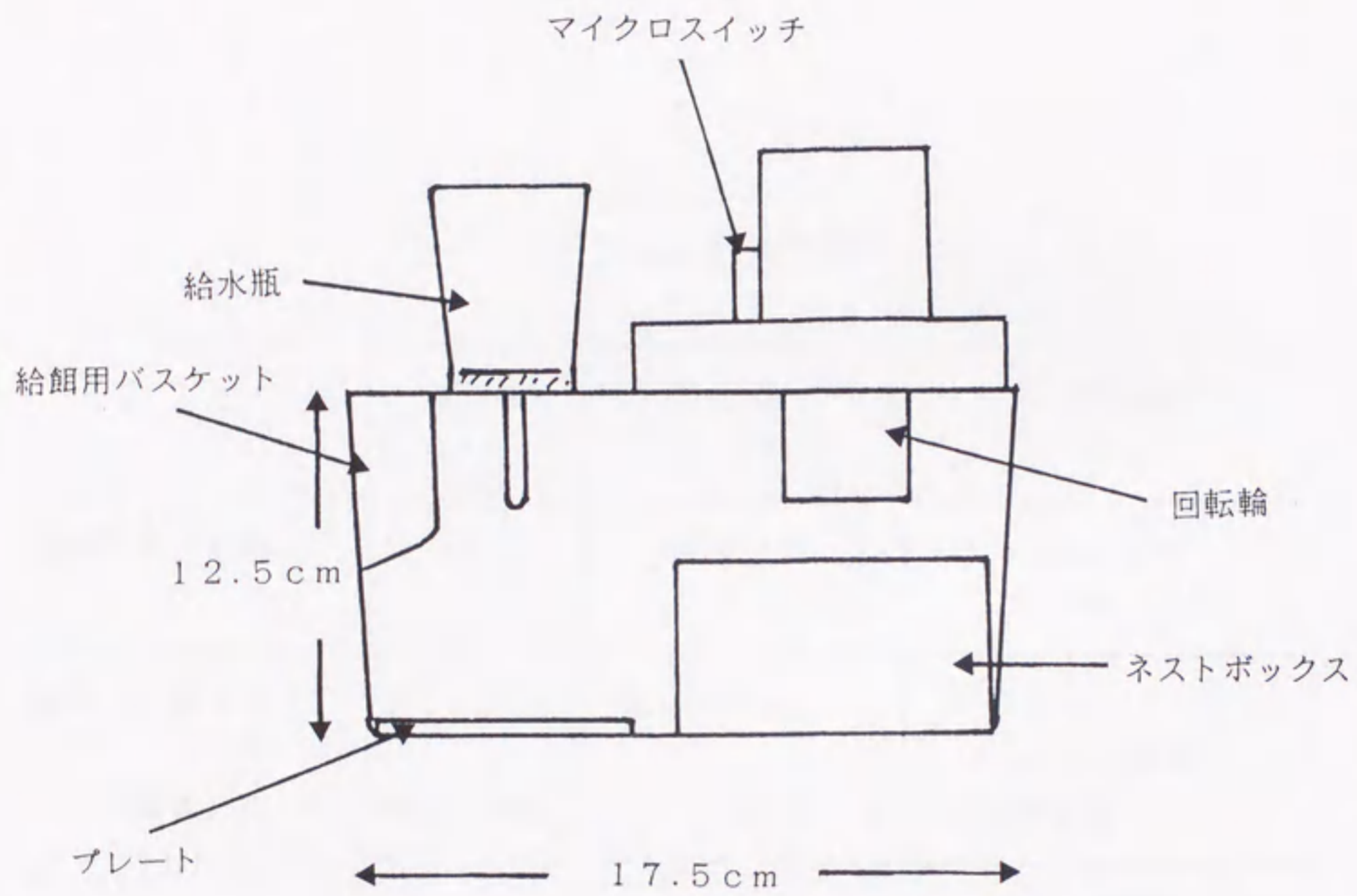


図7・1 実験装置

表 7・1 実験手続き

	基準期 (4日)	馴化期 (4日)	実験期 (15日)
電撃箱内の経験	なし	6時間放置 (17:00-22:00)	6時間電撃 (17:00-22:00)
測定 (活動リズム) (体重)	第1・3日め 毎日17:00	第1・3日め 毎日17:00と22:00の二回	第1・3・5・7・9・ 11・13・15日め

中を自由に探索でき、その間の移動活動量が記録された。被験体は飼育ケージに戻されてからはそれまでと同じ条件に置かれた。

回転輪走行活動、摂水活動および電撃箱内での移動活動量は1日めと3日めに測定した。また、体重は毎日17:00と22:00の2度測定した。電撃箱内に滞留している間の体重減少率は $[(17:00の体重 - 22:00の体重) / 17:00の体重] \times 100$ で算出した。

iv) 電撃ストレス期 (15日) : この期では電撃箱の中で被験体が電撃を受ける以外は前の馴化期と同じ手続きを繰り返した。

電撃箱内での5時間はさらに5つの電撃相と4つの非電撃相から構成されている。各電撃相の時間は30分、45分、45分、45分および75分で、1日の電撃相の中で与えられる順序は日によって変わるようにランダムになっている。それぞれの電撃相と電撃相の間には15分の非電撃相が挿入されている。電撃は1.3mAで、1秒間続く。電撃と電撃の間隔は15秒または35秒で、それらは交互に繰り返される。

すべての測定は馴化期と同じである。

v) 摂水活動のスコアリング : 摂水活動はイベントレコーダーのペンで記録されたため、実際の活動数を得ることはできない。そのため摂水活動の数値化は、ペンの揺れの持続時間を測定し、0.5mmにつき1点を与える方法でおこなった。概日リズムはこの摂水活動スコアで表し、1日の総活動量もこれによった。

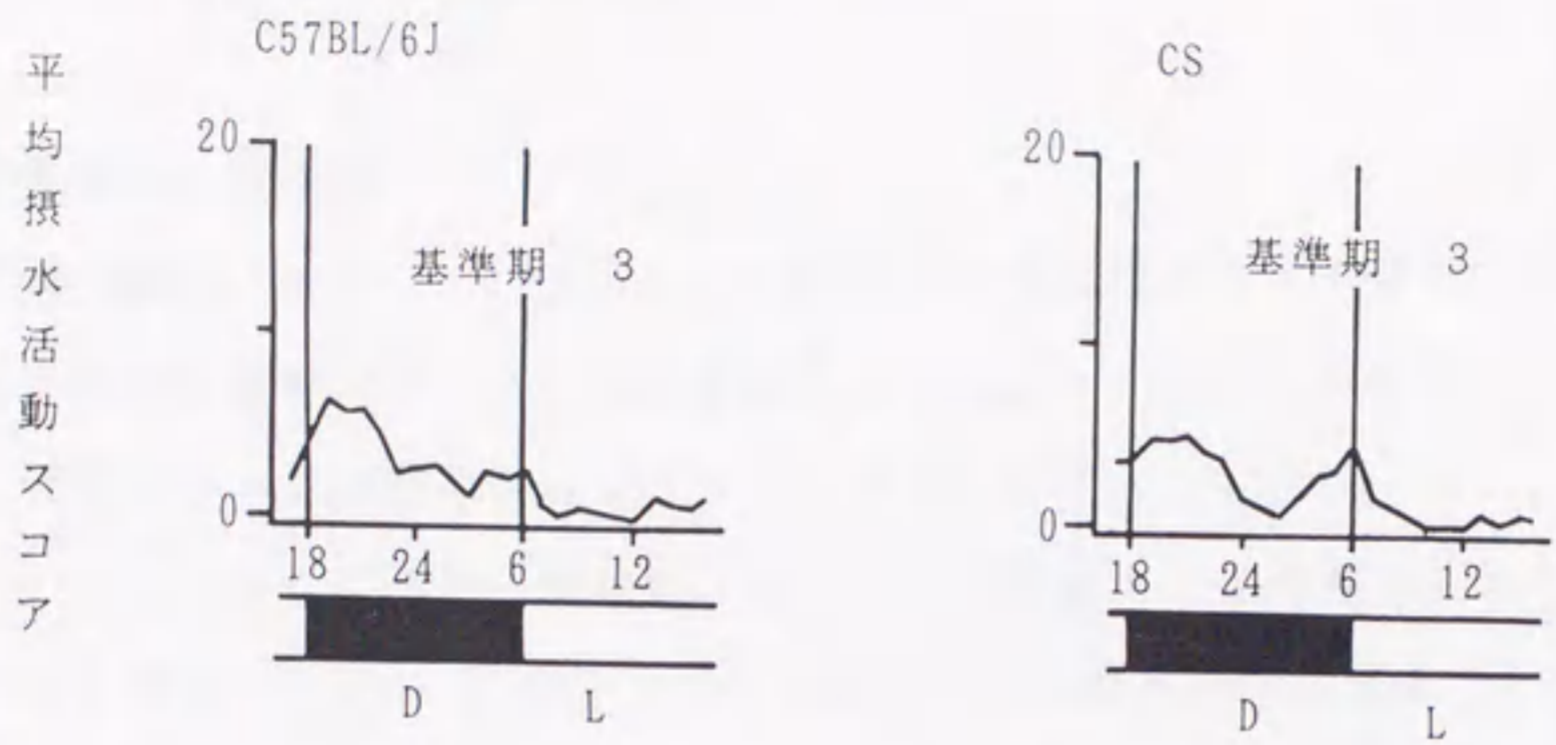
結果と考察

1) 基準期

① 活動の概日リズム : 図7・2に示されているように、回転輪走行活動と摂水活動の概日リズムはこの時期共に完全な夜行性を示した。両活動とも暗期開始直後と明期開始直前に活動が昂進する二相性の活動パターンが顕著にうかがえる。

② 摂水量と体重 : 体重についての日 x 系統のANOVAでは有意な系統の主効果 ($F=17.29, df=1/16, p<0.01$) と有意な日の主効果 ($F=5.70, df=1/16,$

摂水活動リズム



回転輪走行活動リズム

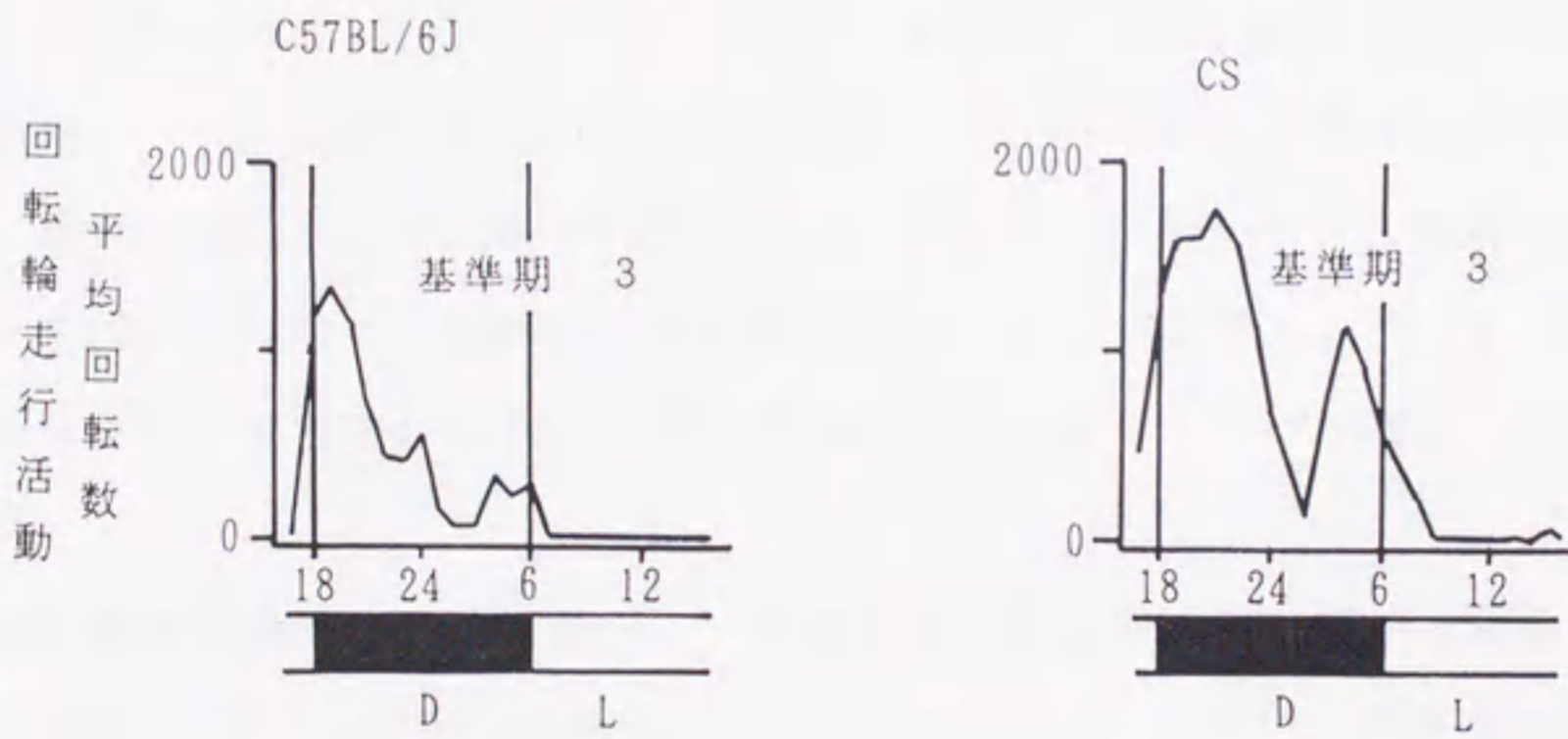


図7・2 基準期（3日め）におけるC57BL/6J、CSの2系統の摂水活動と回転輪走行活動のリズム

図下部の横棒は時刻と明（L）暗（D）条件を表す。

$p < 0.05$) が得られた。すなわち、C57BL/6J系マウスの方がCS系マウスよりも体重が重い、両系統とも日を追って体重が増加する傾向を示した。しかし、摂水量は安定して、かつ系統の主効果もなかった。

2) 電撃箱への馴化期

①活動の概日リズム： 17:00から22:00までの間電撃箱（電撃なし）にとどめる操作は両系統の概日リズムに影響を及ぼした。すなわち、回転輪走行、摂水共に明期前半でも行動が現れるようになった（図7・3、図7・4）。明期前半でのこれら2つの行動は馴化期1日目、3日目ともに基準期3日目よりも有意に多くなっている。しかもこのことは両方の系統にあてはまる（すべて $p < 0.05$ 水準）。

②体重と摂水活動量： 体重に関するANOVAはここでも有意な系統の主効果を示した ($F=14.63$, $df=1/16$, $p < 0.01$)。すなわち、C57BL/6J系の方がCS系よりも大きい。しかし日の主効果は有意ではなく、1日めと3日めで変化はなかった。また、基準期との比較でもC57BL/6J、CS共に差はなかった。摂水活動量についてはCS系において基準期よりも増加がみられた（図7・5）。とくに馴化期の1日めと基準期の3日めの間には有意差がみられた ($t=2.875$, $df=7$, $p < 0.01$)。

③電撃箱での移動量と体重減少： 5時間の電撃箱内放置の間の移動量についてのANOVAは有意な系統の主効果 ($F=9.88$, $df=1/16$, $p < 0.01$) と日の主効果 ($F=5.75$, $df=1/16$, $p < 0.05$) を示した。すなわちC57BL/6J系マウスがCS系マウスにくらべよく動いた。そしてこの移動量は馴化期の1日めと3日めの間で減少した。また5時間の間の体重減少は両系統とも日とともに減少した。ANOVAによれば、体重減少率で有意な日の主効果 ($F=7.74$, $df=1/16$, $p < 0.05$) が得られた（図7・6）。

3) 電撃ストレス期

①活動の概日リズム： 電撃箱で5時間の電撃を受けることによって活動の概日リズムがどのように変化するかをみたのが図7・7と図7・8である。図7・7からわかるように、回転輪走行活動の概日リズムのパターンは基本的に

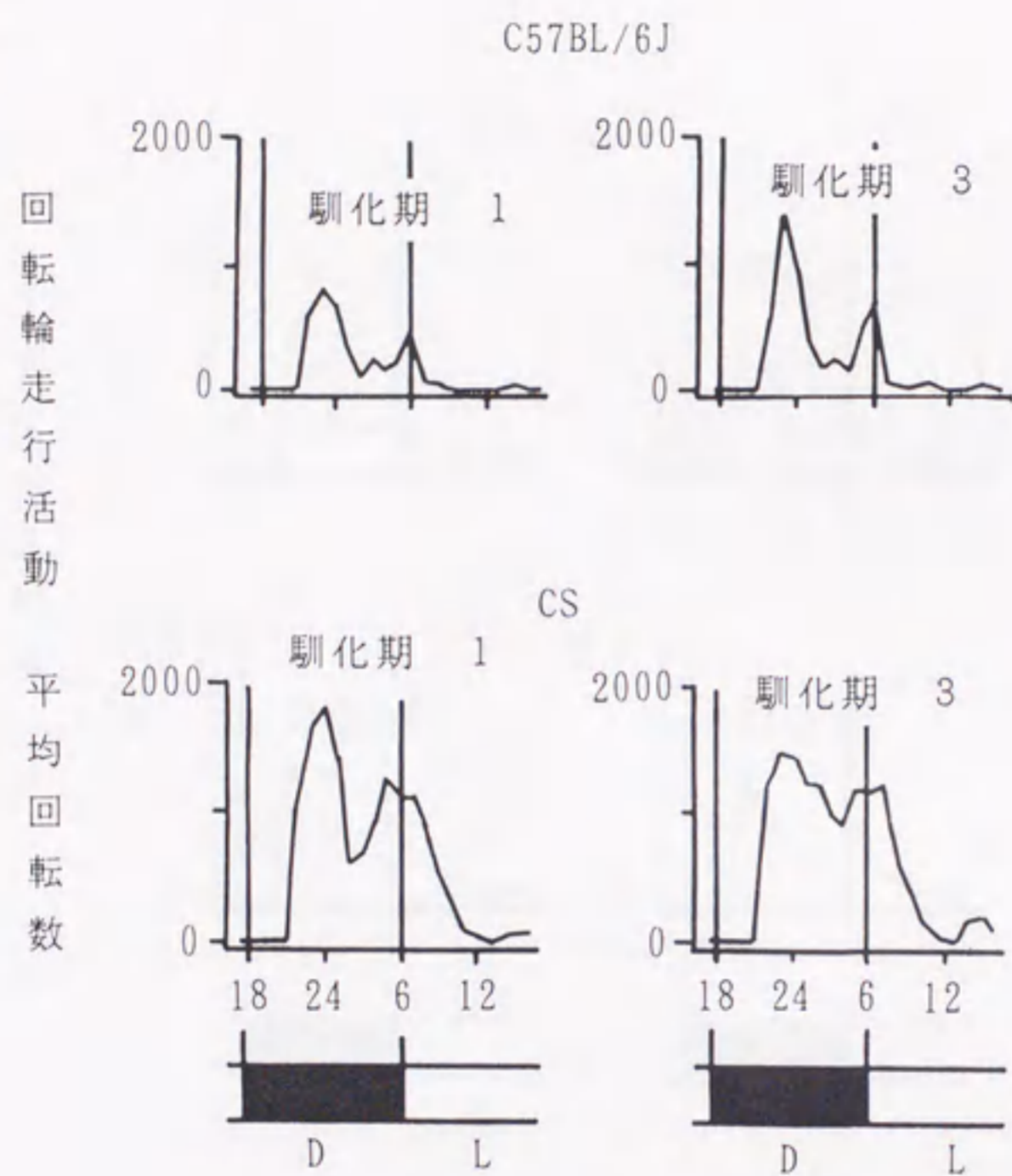


図7・3 C57BL/6JとCSにおける馴化期1日めと3日めの回轉輪走行活動のリズム

図の説明については図7・2を参照。

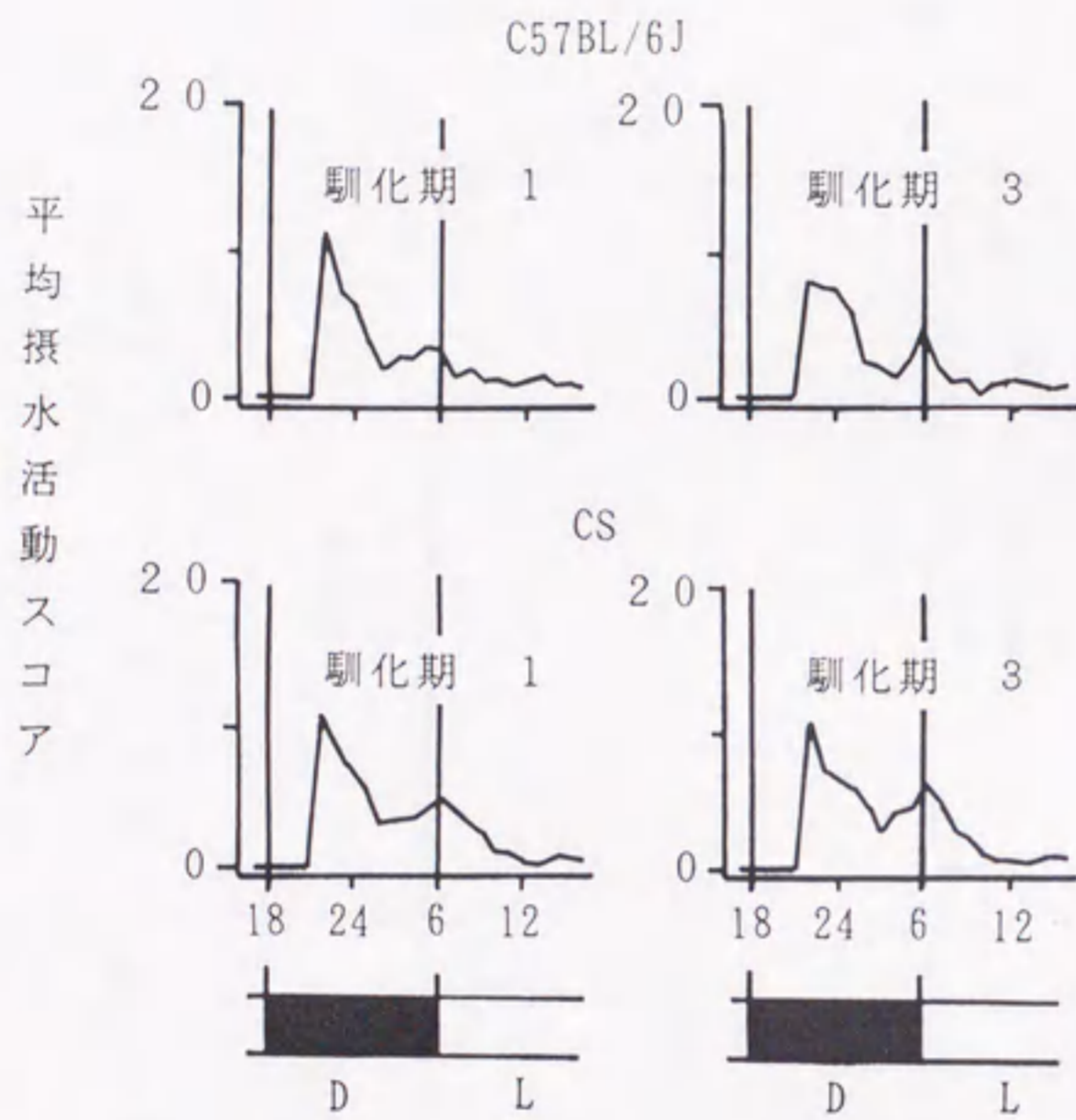


図7・4 C57BL/6JとCSにおける馴化期1日めと3日めの
摂水活動スコアのリズム

図の説明については図7・2を参照。

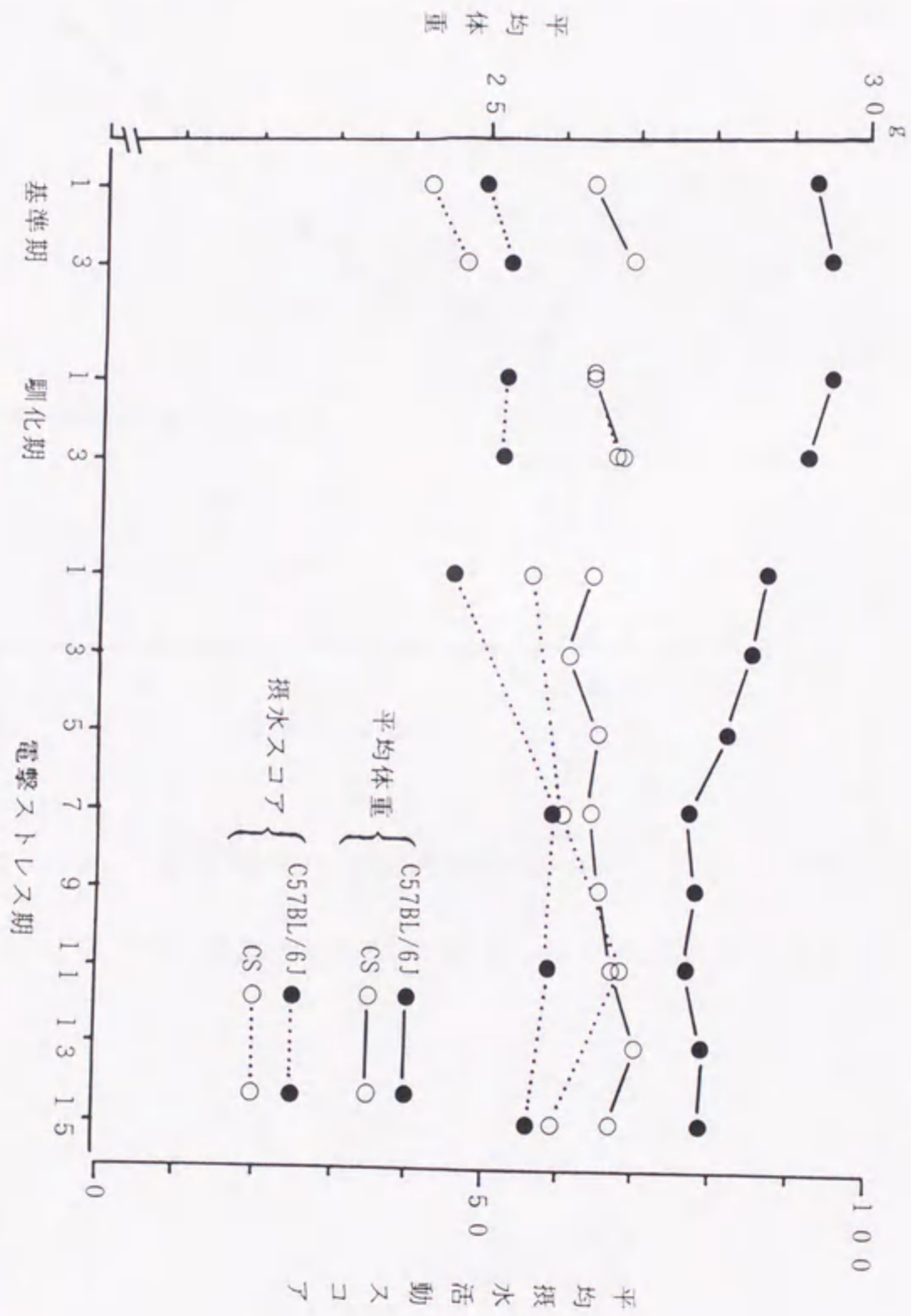


図7・5 1日の総摂水活動スコアと体重の日間変化

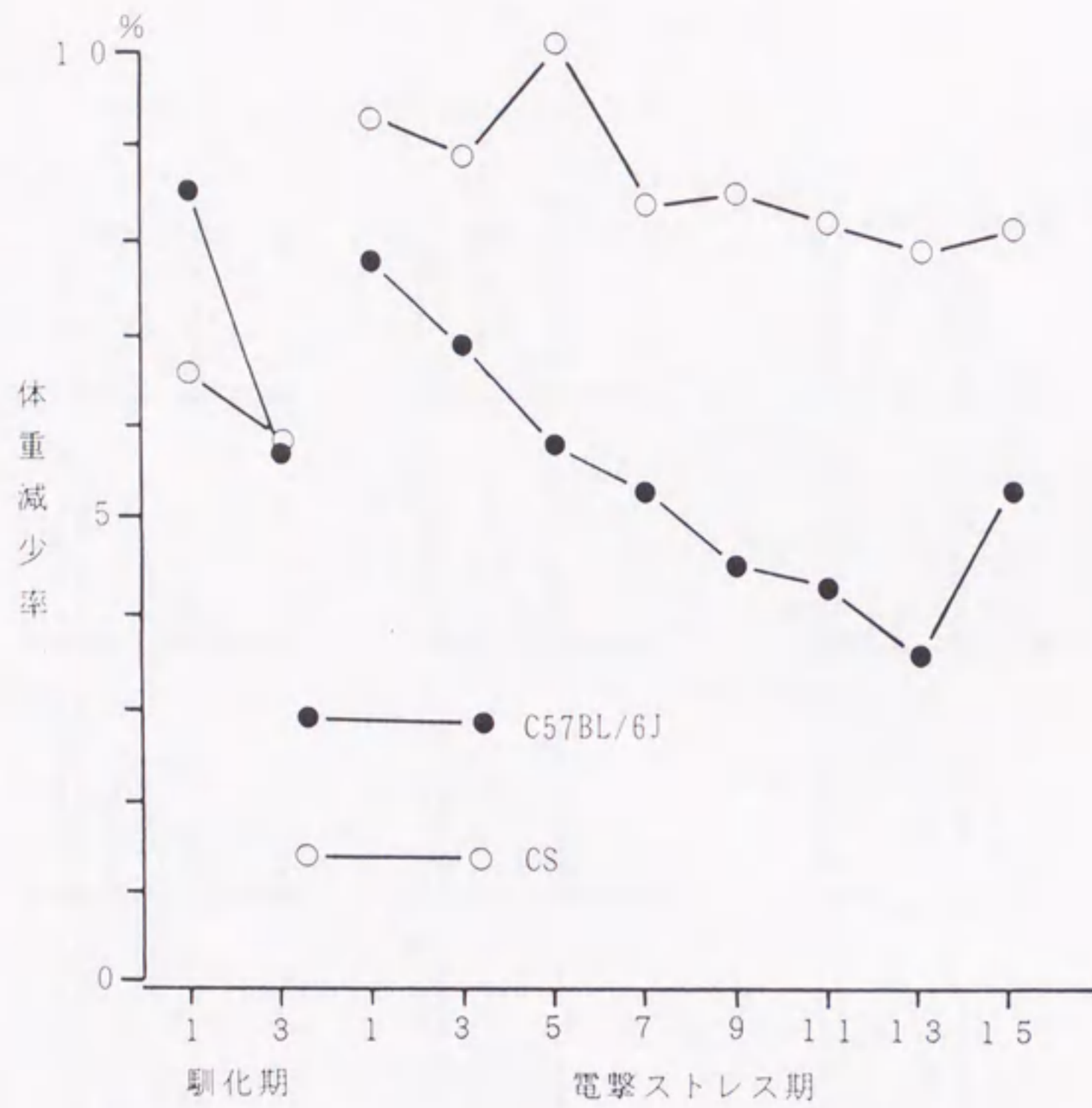


図7・6 電撃箱での体重の減少率

体重の減少率は $[(17:00\text{の体重} - 22:00\text{の体重}) / 17:00\text{の体重}] \times 100$ で算出した。

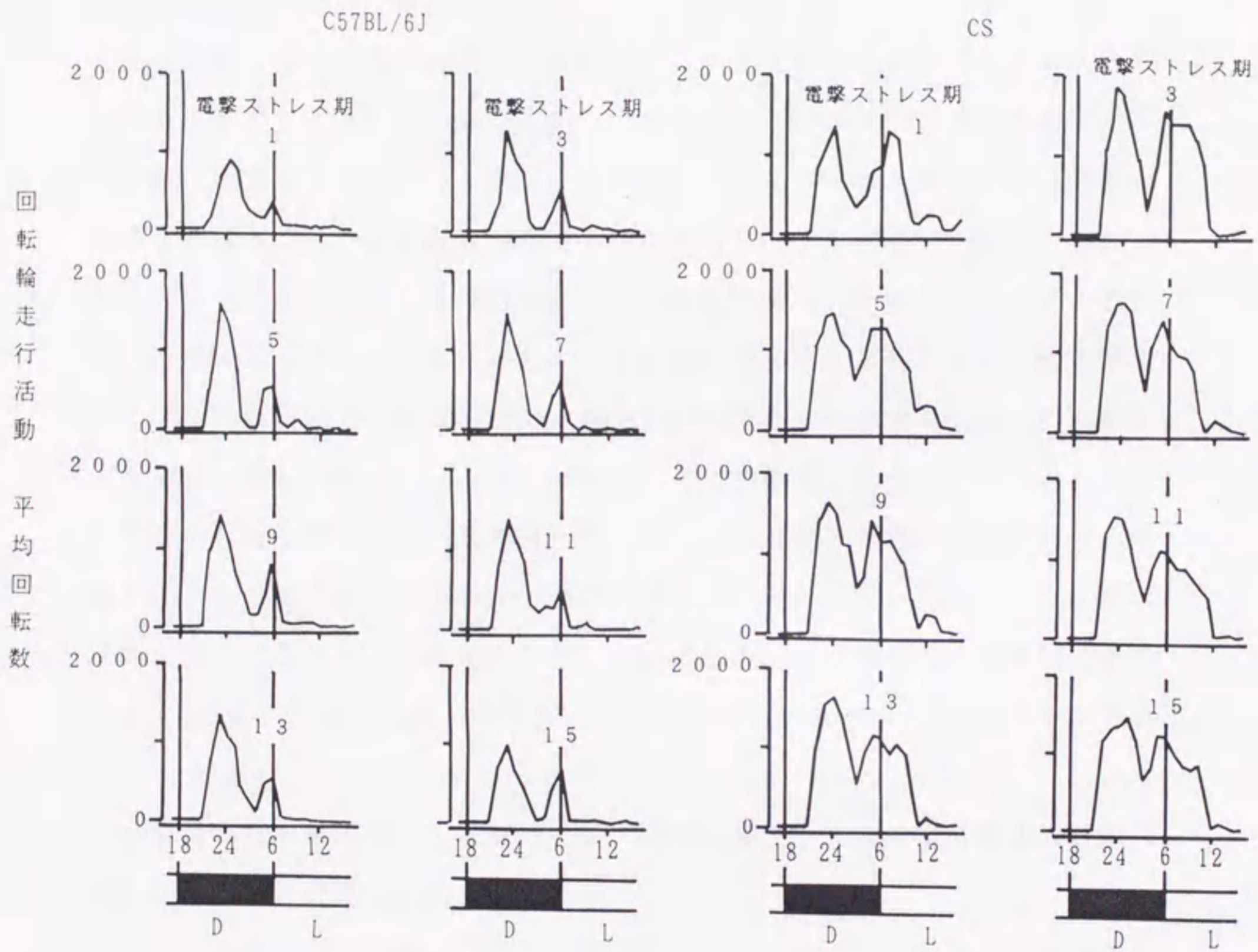


図7・7 C57BL/6JとCSにおける電撃ストレス期での回転輪走行動リズム

図の説明については図7・2を参照。

電撃箱への馴化期のものと変わらない。これはC57BL/6J、CS両系統にあてはまる。それに対して摂水活動のリズム、とくにCS系のそれは電撃を受けることによって大きく変化した(図7・8)。すなわち、CSでは馴化期で現れた明暗周期からの脱同期がより顕著になった。これは明期前半6時間(6:00-12:00)での摂水活動スコアが1日の摂水活動に占める比率を調べた図7・9でより明確にみることができる。この図から明らかのように、CS系マウスの明期前半の摂水活動の比率は日を追って上昇し、最終的には電撃ストレス期15日めと馴化期第3日めとの間では有意な差が得られるまでになっている($t=5.541$, $df=7$, $p<0.001$)。それに対してC57BL/6Jではこうした変化はあまりみられず、馴化期でのリズムパターンが維持された。この系統の場合、電撃ストレス期の第1日めでは明期前半での摂水活動の比率が馴化期第3日めの比率に比べて有意に上昇するものの($t=2.658$, $df=9$, $p<0.05$)、それ以降は馴化期のリズムパターンすなわち夜行性のリズムを維持している。この明期での摂水活動の系統差は通常ほとんど摂水活動の現れない時間帯である8:00-12:00の間での摂水活動の比率を調べてみるとより顕著になる。この時間帯での摂水活動の比率はCS系で日毎に上昇、C57BL/6J系で安定という上記のパターンを示し、ANOVAでは有意な日 x 系統の交互作用が得られた($F=3.049$, $df=3/48$, $p<0.05$)。

②体重と摂水活動量：電撃ストレス期の体重と1日の摂水活動量の日間の変化は図7・5に示してある。

まず、電撃ストレス期での体重についてはC57BL/6J系とCS系では日間の変化のパターンが異なることがわかる。すなわち、C57BL/6Jでは電撃ストレス期の第1日ですでに基準期第3日に比べて有意に体重が減少し($t=3.611$, $df=9$, $p<0.01$)、その後も徐々に減少してゆくのにに対して、CSでは馴化期での体重の水準が電撃ストレス期を通じて安定して維持されている。このことは体重について日 x 系統の2要因のANOVAによって、有意な系統の主効果($F=4.62$, $df=1/16$, $p<0.05$)と日 x 系統の交互作用($F=5.26$, $df=7/112$, $p<0.01$)が得られていることから裏づけられる。

他方、摂水活動量はこの期間中、両系統とも漸増傾向を示した。摂水活動量についてのANOVAでは日の主効果でのみ有意差が得られた($F=3.18$, $df=3/48$, $p<0.05$)。

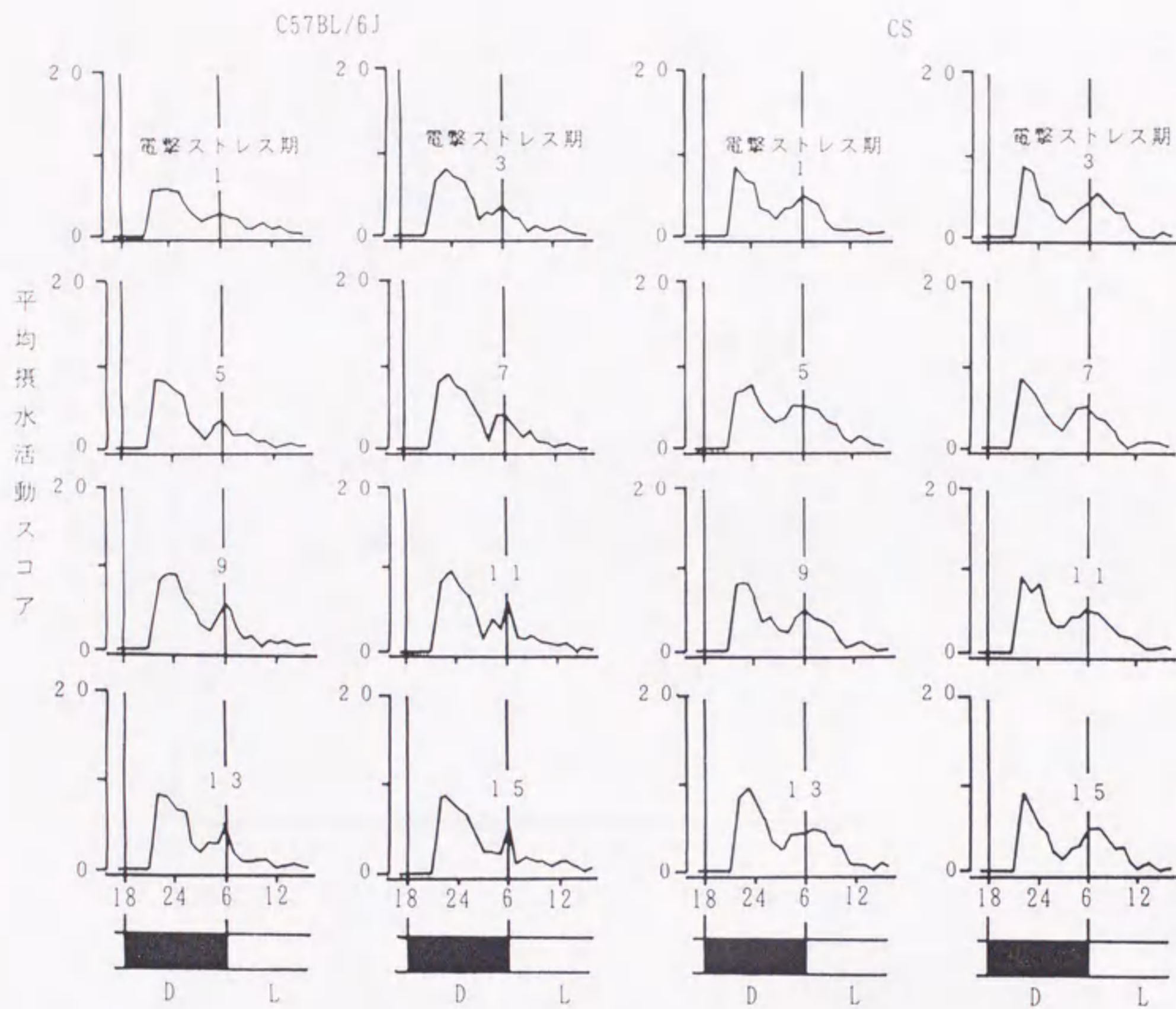


図 7・8 C57BL/6JとCSにおける電撃ストレス期での摂水活動リズム

図の説明については図 7・2 を参照。

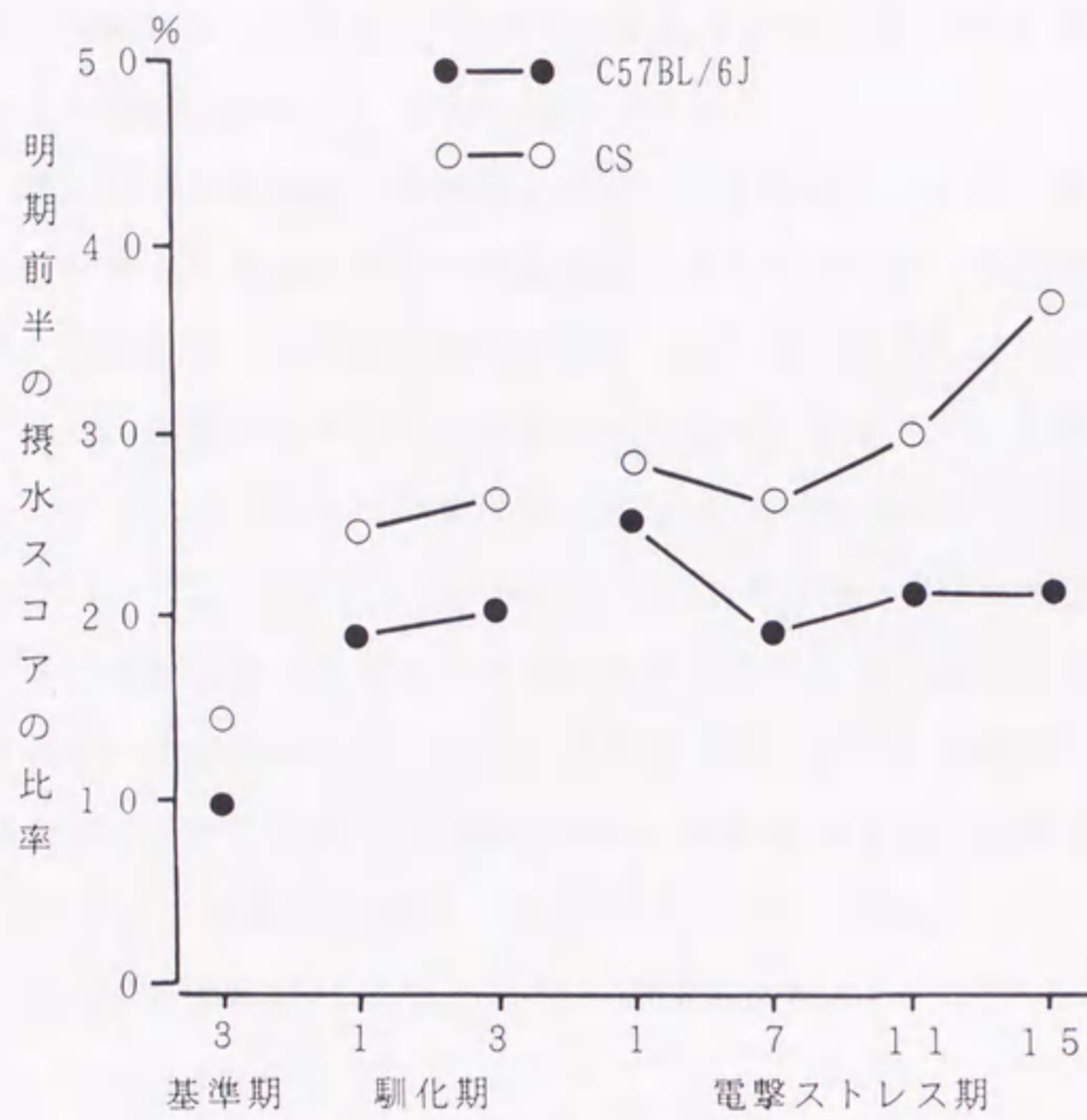


図7・9 明期全体に占める明期前半の摂水活動スコアの比率

③電撃箱での移動量と体重減少： 電撃箱での移動量は初日から5日めまでの間で急減し、その後安定した。これはC57BL/6JおよびCS両系統に共通していた。移動量について日 x 系統の2要因でみたANOVAでは有意な日の主効果のみが得られた ($F=13.95$, $df=7/105$, $p<0.01$)。

電撃箱での体重減少率の変化は図7・6に示してある。図からわかるように、電撃を受けた直後の体重減少は系統によって明らかに異なる推移をみせる。まず、電撃を受けた直後には両系統とも馴化期の第3日に比べて大きな体重減少を示す。体重減少率は馴化期第3日に比べて電撃ストレス期第1日めでは有意に大きく、この点では系統に違いはない (C57BL/6Jで $t=2.867$, $df=9$, $p<0.025$; CSで $t=4.029$, $df=7$, $p<0.005$)。しかしその後、C57BL/6J系マウスでは体重減少率は急激に低下してゆくのに対してCS系マウスでは日とともに低下はするが、高い減少率を維持していた。これを裏づけるように、電撃ストレス期での体重減少率についての日 x 系統のANOVAでは有意な日の主効果 ($F=7.18$, $df=7/112$, $p<0.01$)、系統の主効果 ($F=15.1$, $df=1/16$, $p<0.01$) そして日 x 系統の交互作用 ($F=2.30$, $df=7/112$, $p<0.05$) が得られた。

以上の結果は電撃ストレス事態におかれた近交系マウスの適応過程を理解する上で興味深い問題を提起している。

体重変化についての図7・5と図7・6の結果は、電撃を受けている間の体重減少の大きさとその後の回復が必ずしも対応しないことを示している。すなわち、5時間の電撃ストレス呈示事態ではCSの方がより大きな減少率、すなわち電撃によるより大きな影響を示していながら、その後の19時間での回復はこの系統の方が優れている。逆に電撃ストレス期を通じてC57BL/6J系マウスの体重が減少傾向を示していることは、この系統は5時間という短時間で電撃ストレスの影響をみた場合にはCS系マウスよりも小さな影響を示しながら、1日という長い時間でそれをみるとCS系よりも大きな影響を受けている可能性を示しているといえる。

他方、電撃ストレスによる行動の変化をみてみるとCS系マウスの摂水活動で顕著な変化が現れた。この系統では暗期 (電撃箱内では実際には薄明りで

照明されている)に電撃を受けるという操作を受けたことによって、摂水活動が、通常はあまり現れない明期にまでずれこむ、すなわち明暗周期からの脱同期を示した。そして、この摂水活動はしばしば摂食活動と同期することが知られている (Tsuji et al., 1982など)。したがってCSでは摂水活動と並行して摂食活動も明期にずれこんでいると推測できる。この変化に加えて摂水活動が量的にも基準期よりも増えている。本実験では実際の摂水量は測定していないが、摂水活動スコアの増加はそれを推測させる。

しかし、本実験での結果をそのまま電撃ストレス事態での適応過程を反映するものとするには若干の問題点がある。すなわち本実験では、電撃ストレス一呈示事態が、17:00-22:00という通常摂水活動や摂食活動が多く現れる時間帯に導入されたため、結果的にいわゆる水や餌の剥奪条件というそれ自体ストレス一となりうる条件 (本研究での実験2参照) が含まれていた。あるいは電撃箱内は薄明りといえども照明されていたため、結果的に明暗周期の明期を延長させるという条件を伴っていた。こうした要因はそれ自体で行動に影響を及ぼすものであるため、ここで得られた所見、とくに適応過程に関する所見が本来扱おうとしていた電撃ストレス一のみに関与するものと決定することはできない。この点を明らかにするためにさらに実験3-Bをおこなった。

実験 3-B

実験 3-Aの2つの系統の結果は電撃ストレス事態における適応過程の解明という点で非常に興味深い問題を提起しているが、上述したように、そこで現れた行動変化を電撃ストレスそのものに帰属させるには問題が含まれている。すなわち、被験体を電撃箱に置いた時間帯は通常、マウスが摂食、摂水活動を頻繁に行い、活動も活発な時刻である。電撃箱での電撃はこうした活動を制限し、一般活動性をも抑制する。したがって、こうした「諸活動の剥奪」が、実験 3-Aの行動変化をもたらした可能性も考えられる。実験 3-Bではこの可能性を検討した。その意味では実験 3-Bは実験 3-Aの対照実験として位置づけることができる。

方 法

1)被験体： 被験体は実験的にナイーブな雄の近交系マウス10匹である。実験 3-Aと同様C57BL/6JとCS 2 系統をそれぞれ5個体ずつ用いた。 実験開始時の日齢は前者が90-110で後者が100-140であった。

2)装置： 実験中の飼育ケージと電撃箱（ただし実験 3-Bでは電撃は用いない）は実験 3-Aと同じものを使用した。

3)手続き： 7-10日間の飼育ケージへの馴化の後、実験 3-Aの基準期と全く同じ手続きを4日間繰り返した。その後被験体を17:00-22:00の間電撃箱に放置し、実験-Aの電撃箱への馴化期と全く同じ手続きを15日間繰り返した（対照期）。

以上の期間で、実験 3-A同様、摂水活動、回転輪走行活動、体重に関する測定を測定した。

結果と考察

1) 基準期

①活動の概日リズム： 基準期の4日間では、C57BL/6J、CS両系統の回転輪走行活動、摂水活動とも夜行性を示した（図7・10、図7・11）。

②体重と摂水活動量： この時期、体重も摂水活動量も安定していた。いずれの測度に関するANOVAも有意な要因を見いださなかった。ただ実験3-Aと比較した場合、体重の系統差がないという違いがある。これについては実験3-BのCS系マウスが実験3-Aのそれに比べて日齢の進んだ個体であったことが原因と思われる。

2) 対照期

①活動の概日リズム： 電撃箱への放置を長期間繰り返すことの活動の概日リズムへの影響はCS系マウスで顕著に現れた。図7・10と図7・11から明らかのように、C57BL/6J系マウスの回転輪走行活動、摂水活動は基準期と同じ夜行性を示したが、CS系マウスの2つの行動は明期にずれこむという変化を示した。CS系では明期前半にこれらの活動が現れるようになり、明期前半の活動が全活動量に占める比率は日とともに漸増した。明期前半での摂水活動の1日の活動量に占める比率はC57BL/6Jでは対照期を通じて安定しているのに対して、CSの場合日を追って上昇した。この比率に対するANOVAでも有意な系統の主効果（ $F=12.34$, $df=1/8$, $p<0.01$ ）と日 x 系統の交互作用（ $F=3.536$, $df=3/24$, $p<0.05$ ）が得られた。しかもCSでは、対照期の11日めと15日めになると、基準期の第3日めに比べてこの比率が有意に高くなっている（11日め； $t=4.398$, $df=4$, $p<0.02$ 、15日め； $t=7.712$, $df=4$, $p<0.01$ ）。同じようにCSでは、明期前半での回転輪走行活動が1日の走行活動に占める比率も、第7日めを除く対照期の全日で基準期の第3日めよりも有意に高い比率（全て $p<0.05$ 水準）を示している。

②体重と摂水活動量： 体重と摂水活動量（活動スコア）の日間の変化を図7・12に示した。

図からわかるように、C57BL/6J系の体重は対照期全体を通じて多少の変動はあるものの基準期の水準を維持している。他方CS系の体重はこの時期を通じて徐々に増加していった。これを裏づけるように、体重についての日 x 系統の

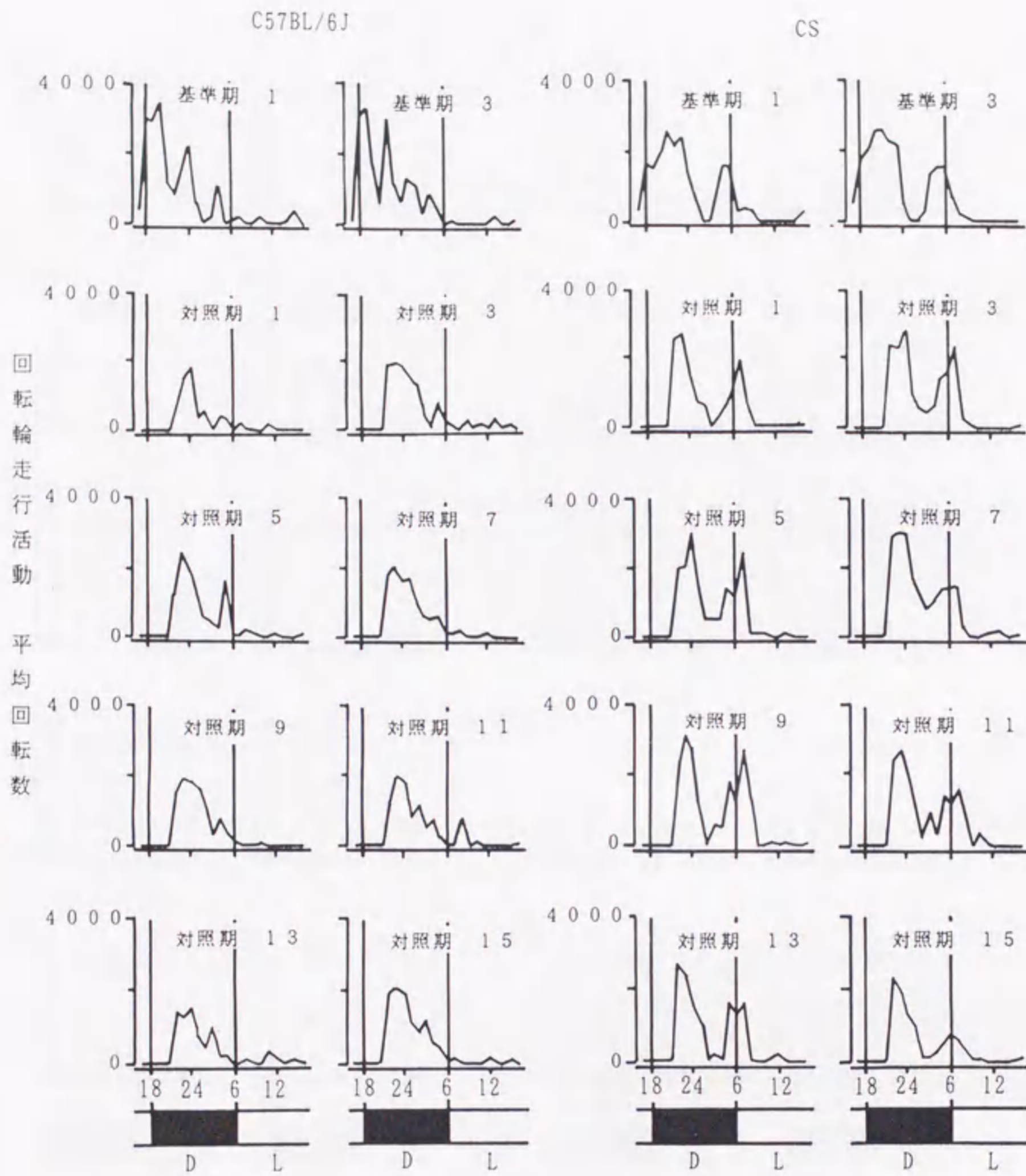


図7・10 基準期および対照期における回転輪走行活動のリズム

C57BL/6J

CS

平均摂水活動スコア

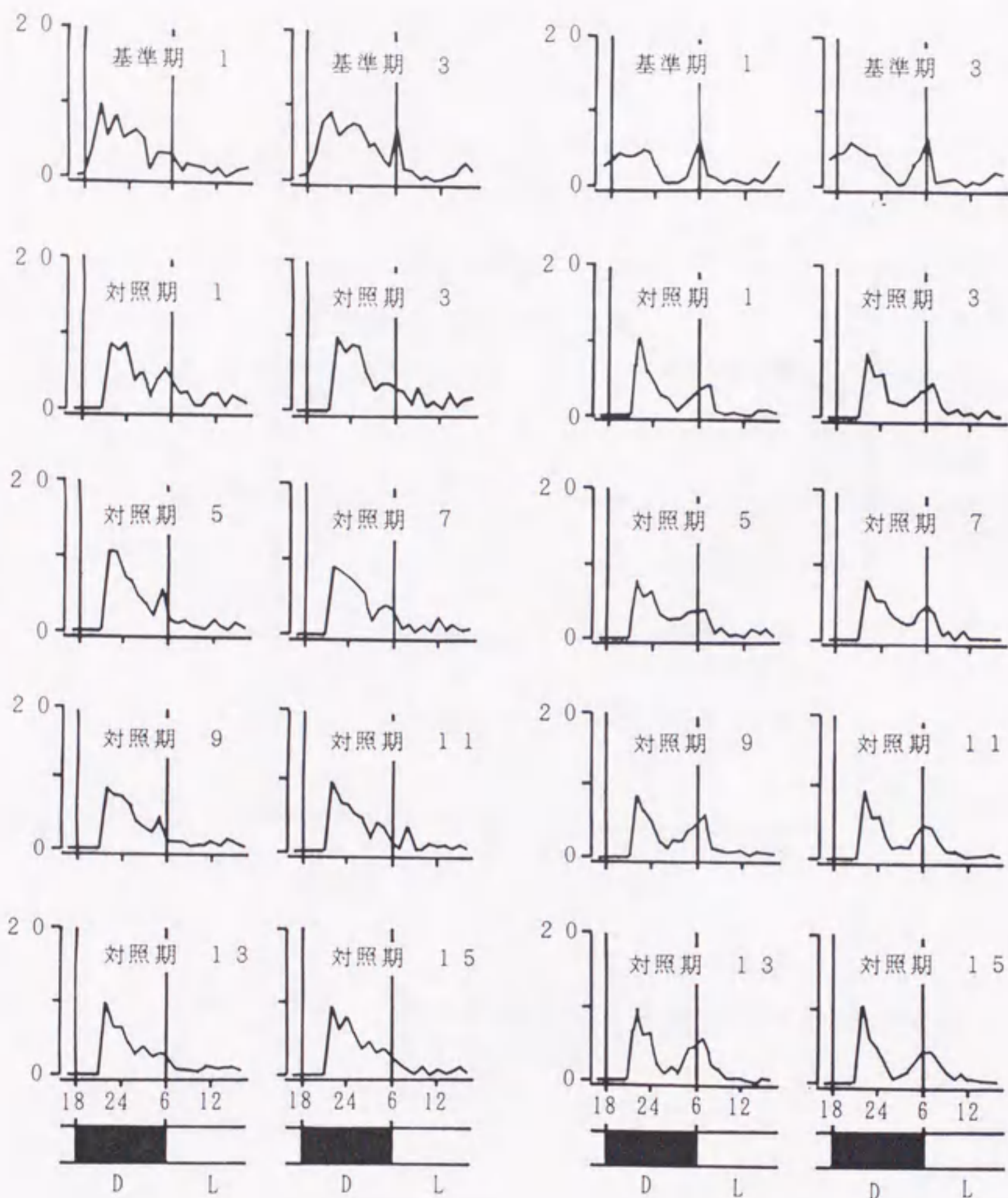


図7・11 基準期および対照期における摂水活動のリズム

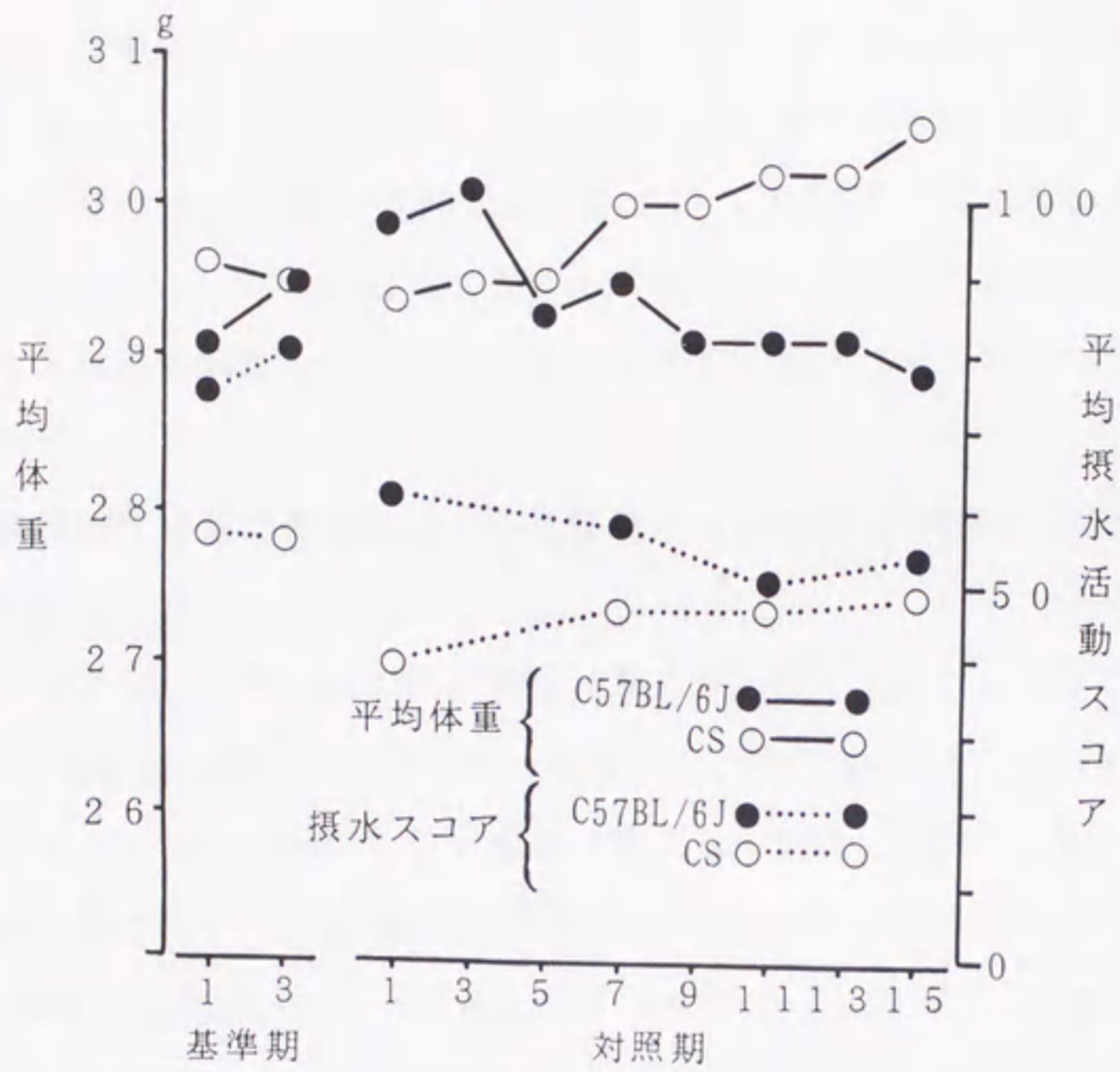


図7・12 基準期および対照期における摂水活動スコアと体重の変化

2 要因のANOVAでは交互作用のみが有意であった ($F=9.75$, $df=7/56$, $p<0.01$)。そして、CSでは最終的に、基準期の3日目よりも有意に体重が重くなっている ($t=3.492$, $df=4$, $p<0.05$)。

同じように摂水活動量でも二つの系統は違った変化を示した。CSは基準期とほぼ同じ水準のスコアであるのに対してC57BL/6Jは徐々にスコアを下げていった。日 x 系統のANOVAでも交互作用が有意水準 ($F=3.21$, $df=3/24$, $p<0.05$) を示している。また、C57BL/6Jでは最終的に対照期の15日目の摂水活動量は基準期の3日目の活動量よりも有意に低くなっている ($t=6.779$, $df=4$, $p<0.005$)。

③電撃箱での移動量と体重減少：電撃箱内での移動量はC57BL/6J、CS系統ともに日をおって減少した。

体重減少率では、C57BL/6JとCSの間で異なる傾向がみられた。すなわち、C57BL/6Jでは対照期初期には大きな減少率を示し、そのあとCSと同じ水準で安定したのに対して、CSは始めから低い水準で安定していた。このことを示すように、体重減少率についてのANOVAでは有意な日の主効果 ($F=16.46$, $df=7/56$, $p<0.01$)、系統の主効果 ($F=2.24$, $df=1/8$, $p<0.05$) そして日 x 系統の交互作用 ($F=7.15$, $df=7/56$, $p<0.01$) が得られた。

以上の結果はマウスを電撃箱に移しそこに5時間放置するだけで行動に影響が現れることを示している。

C57BL/6J系マウスの場合、電撃箱への放置は体重や摂水活動の概日リズムの型には影響を及ぼさなかった。しかし、本来の活動時間帯で飼育ケージから離れていたためにその時間分だけ摂水活動の減少をもたらした。それに対してCS系マウスではより大きな変化が生じている。この系統では体重と摂水活動の概日リズムの型が電撃箱への放置によって影響を受けた。体重は日を追って増加し、活動は明暗周期から脱同期して明期にずれこんでいった。このことはここでみられた体重の増加の解釈にいくつかの解釈の可能性を示唆している。一つは純粋に電撃箱への放置に伴う種々の要因によって行動とくに摂水、摂食活動が変化した結果、体重も増加したというものである。もう一つは摂水、

摂食活動が明期に延長した結果、体重測定時刻（17:00）との時間差が短縮し、その結果見かけ上、体重が増加したようにみえるというものである。体重の増加傾向も、明期での活動が日とともに遅い時刻まで伸びている傾向がうかがえることにより解釈できよう。これら2つの可能性については、摂水活動の総量には変化がなかったことを考えると、後者の可能性が高い。すなわち、ここでみられたCSの体重増加は見かけ上のものである可能性が高いと思われる。なぜなら、摂水活動と摂食活動はしばしば同期することから(Tsuji et al., 1982)、この場合でも摂食活動は増えていないと推測できるからである。いずれにしてもCSでは電撃箱への放置のみでも摂水活動のリズムが大きく変化することは結果から明かである。これはこの系統の概日リズムが本来明暗条件にあまり規定されず(Ebihara and Tsuji, 1976 など)、環境の変化によって変わりやすい(Abe et. al., 1989)という特徴をもっているためと思われる。

以上のように実験 3-Bの結果は、実験 3-Aの結果に、餌や水の剥奪、箱内部の薄明りによる明期の延長などの要因による影響が含まれていることを示している。

電撃ストレス事態での適応行動についての全体的討論

本実験は電撃ストレスという、本来の生息環境からはかけ離れたものでありながら心理学研究では極めて頻繁に用いられるストレスを用いて、そこでの行動変化の適応的意義を調べることを目的とした。実験 3-Aでは電撃ストレスを実際に受ける条件を用いたが、電撃以外の操作の影響も考えられたため実験 3-Bでその点を検討した。

実験 3-AとBの結果をまとめると表 7・2 のようになる。この表から C57BL/6J と CS の 2 つの系統のマウスは電撃ストレス事態に対して全く異なる行動的対処を示したことがわかる。

まず C57BL/6J 系マウスでは電撃箱への放置という操作に対しても電撃ストレスに晒されるという操作に対しても明暗周期に同期した摂水活動の概日リズムを維持した。ただ、電撃箱で電撃を受けると摂水活動の総量は増加した。これは電撃ストレス呈示事態での体重減少にみるような生理的消耗とその後の飼育ケージでの消耗に対する対処機能をもつものと推測される。しかしこの系統では活動が明暗周期に強く規定されるため、体重減少を取り戻すには不十分であり、結果的にホームケージでの体重の漸減傾向となって現れたと考えられる。

それに対して CS 系マウスでは電撃箱への放置だけで活動の概日リズムが顕著に変化した。その結果、活動が明期にまで移行し、体重の見かけ上の増加が生じた。このように本来明暗周期に対してあまり同期しないという概日リズム特性をもつ CS は環境変化に対しても活動リズムを容易に変化させることが可能であり、これが電撃ストレス事態への柔軟な対処を可能としたと思われる。実験 3-A の結果をみると、CS の体重は電撃箱での大きな減少にもかかわらずストレスから解放されるとすぐに基準期の水準に回復した。摂水活動スコアも電撃ストレス期に漸増傾向を示し、基準期に比べやや多くなっている。このことは電撃ストレス呈示事態で生じた生理的消耗を摂水・摂食活動の増加で補っていることを示唆している。そしてこれを可能にしたのが上に述べた摂水（とそれに伴うと推測される摂食）活動リズムの柔軟性である。ただ C57BL/6J では摂水活動の漸増にもかかわらず体重は減少しているため、摂水活動の補償機能

表7・2 実験3の結果のまとめ

実験/系統	電撃箱		ホームケージ		
	体重	移動量	体重	摂水活動量	活動リズム
A C57BL/6J	↓	↓	↓	↑	—
CS	↓	↓	—	↑	+

B C57BL/6J	—	↓	—	↓	—
CS	—	↓	↑	—	+

↑ = 増加 : ↓ = 減少 : — = 変化なし : + = 変化あり

を量的次元でのみ捉えようとするには問題があるかもしれない。この点について基準期と同じ活動時間の維持のようなリズムの質的側面の保持もまた、電撃ストレスからの回復において重要な役割を果たしている可能性も考えられる。なぜならCSではこの明暗周期からの脱同調によって基準期と同じ活動時間、約12時間が維持されているが、C57BL/6Jではそれが電撃箱内放置時間の5時間分短縮されているという違いがあるからである。いずれにしてもCS系マウスは電撃ストレス事態に対して、ストレス解除後の事態での摂水活動に代表される栄養摂取活動を変化させることによって対処したと考えることができよう。

この、体重回復が生じたCSではストレス解除後の行動が変容したのに対して、体重回復がなかったC57BL/6Jの行動は変化しなかったという2つの系統の差は、ストレス解除後の事態での行動の適応的意義を示している。これと同時に、実験3-Aの結果は、電撃ストレスにさらされている時の適応とそれから暫く経ってからの適応が必ずしも対応しないことをも示している。すなわち、電撃ストレス呈示事態での体重減少にみる適応はC57BL/6Jの方が優れていたのに対して、十数時間後の体重回復でみた適応ではCSの方が優れていた。前者が体重を完全には回復しえていないことを考えれば、むしろ後者のCSの方が適応に成功していると考えられることもできるが、本研究のこの結果は、ストレス事態へのストレスにさらされている事態だけでなく、その後も含めたより全体的な文脈で適応を捉える必要があることを示している。

以上の本実験の所見は、生態学的に自然なストレスを用いた実験1、2でも触れた、ストレス解除後の事態をも含めた統合的視点の必要性と、ストレス解除後の事態の行動を適応という視点から分析することの必要性が、電撃ストレスという人為的なストレスに対する行動的適応の理解においても当てはまることを示している。

本実験のこうした所見は従来の電撃ストレスを用いた心理学的研究の所見の評価に大きな意味をもっている。すなわち本結果は、ストレス反応をストレス刺激の呈示されている事態でのみ把握してきた従来の所見が(今田, 1971; 津田と平井, 1976a; Weiss, 1977など) 適応過程の全体像の理解という点で不十分であることを示すことになるからである。ところで、ここで示されたストレス解除後の事態の重要性は生理学的次元ではこれまでの研究によって示

唆されている。たとえばFrankenhaeuser(1978)は残業や博士論文の試験などのストレスを受けるとストレス解除後もその影響が残ることを示している。あるいはストレス解除後ではホメオスタティックな機能が作用し、ストレス反応とは拮抗するような反応が現れることも示されている(Weiss et al., 1975)。同様に、ストレス呈示事態では異化作用関連のホルモンが顕著に反応するが、回復期では同化作用関連ホルモンが反応することも知られている(Mason, 1968)。こうした複数の生理学的所見は同様のことが行動次元でも起こり得ることを推測させる。しかし問題はそうした所見がこれまでほんの一部でしか得られていなかったことにある。わずかにStarzec et al.(1983)によって、電撃ストレス解除後に自発的行動が許されている場合にはコルチコステロンやコレステロールが低下することが示されている他はほとんどないといってよいかもしれない。これらの所見や本実験の結果は電撃ストレスを用いた研究においても、その解除後の行動の分析が今後より必要であることを示しているといえよう。

以上見てきたように、本実験の結果は、電撃ストレスという心理学研究では頻繁に使われるものの、通常の生息環境ではほとんどみられないストレスに対する適応においても、寒冷や飢餓の場合と同じように、ストレス呈示事態とその解除後の事態の両面から適応を捉えることの妥当性を示している。そしてその際、摂食行動や一般的活動のような日常生活行動の重要性に着目することの重要性をも示すものである。

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

ストレス事態は個体の存続にまでかかわる緊急事態であり、そこでの適応過程は行動的・生理的水準など、個体全体において生ずる過程であるとも考えられる。しかし、動物のストレス研究では生理学的研究が主としておこなわれ、行動的研究はほとんどなかった。他方、1960年代から心理学の分野で増えつつあった行動的研究も、その行動の捉え方が限定され、行動的適応過程の全体像を解明するにはほど遠い段階にあった。このような背景から、本研究はストレス事態における適応行動の特徴を明らかにする目的で、3つのストレス事態、すなわち寒冷ストレス事態、飢餓ストレス事態、電撃ストレス事態での行動変化の適応的意義を検討した。したがってここではまず、それらの結果に示されたストレス事態での適応行動の特徴を明らかにし、従来のストレス研究との関係について考察する。次いでこれまでのストレス研究が提起してきた対処行動モデルについて検討し、それに替わる新しいモデル、「ストレス事態における行動的適応過程の二過程モデル」を提起する。

第1節 ストレス事態での適応行動の特徴

本研究では3種類のストレッサーが呈示される事態での対処行動を検討したが、そこにはいくつかの特徴を見いだすことができる。それについて従来の研究所見と関連させながら考察する。

(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

まず、従来の行動的ストレス研究との関連で本研究の所見が明らかにした重要な点は、ストレッサーには直接的には作用しないがそれによって生体内に生じたストレス状態に対して作用する間接的対処の重要性を明らかにした点である。

ストレス事態での対処を考えれば最も有効な対処はストレッサーそのものを除去することであることはいうまでもない。本研究で扱ったストレッサーでいえば寒冷に対しては外気温の上昇であり、飢餓をもたらす食物の欠如に対しては餌の獲得であり、電撃に対してはその停止をもたらす行動がそれである。それに対して本研究で見いだした対処行動は、実験2の摂食行動を除けば、いずれもそれにあてはまらない。それらは寒冷によって生じた体温の低下やその他の生理的变化に対するものであり、電撃によって生じた生理的消耗に対するものである。その意味では本研究が明らかにした生活行動による対処は、ストレッサーには直接作用することはないが、それから個体が受けた影響に対して作用するという意味で、上記の間接的対処に該当するものである。したがって、本研究の所見はこうした間接的対処行動の重要性を示すものといえることができる。

このような本研究の結果からすると、動物心理学のこれまでのストレス研究は極めて限定的な行動のみを扱ってきたことがわかる。

すなわち、第Ⅲ章で述べた先行研究の検討で明らかにしたように、これまでの動物心理学が扱ってきたのはストレッサーとしての電撃を停止する直接的対処がほとんどであった(Brady, 1958; Weiss, 1968; 1971a; 1971b; 1972; 1977; 津田・平井, 1978; 津田, 1978; 木田, 1983 参照)。さらに対処行動として用いられてきたのは電撃ストレッサーの場合は多くがバー押しやドラム回しであった(Weiss, 1968; Moot et al., 1970; Weiss et al., 1970; Imada and Soga, 1971; Tsuda and Hirai, 1975)。同様のことは電撃以外のストレッサーの場合にもあてはまる。寒冷ストレッサーの場合も、外気温の上昇をもたらす直接的対処行動としてのバー押し行動のみが分析の対象とされてきた(Weiss and Laties, 1960; 1961; Carlisle, 1966)。したがってそこでは本研究で検討された間接的対処行動はまったく分析の対象とされることはなかった。このような分析対象とする行動についての限定的な関心は、それらの研究が通常用いてきた装置に端的に反映されていることは既に指摘した(第Ⅲ章、1節参照)。

このような従来のストレス研究の動向を考慮すると、本研究はストレス事態への適応における間接的対処行動の重要性を示すことによって、そこでの適応行動に関して従来の研究が見落としてきた新しい視点を提起したものといえよ

う。

(2) 基本的な生活行動の重要性

次に本研究の結果から明らかなことは、ストレス事態での対処行動、とくに間接的対処行動として、動物の基本的な生活行動が重要な役割を果していることである。

このことは3つの実験のいずれにおいても示されている。まず、実験1の所見は寒冷ストレス事態では、寒冷ストレス解除後の事態での摂食・摂水活動が熱の産生を通して体温上昇に寄与すると同時に、回転輪走行活動のためのエネルギー源として寄与し、この回転輪走行活動の増加が体温の上昇と維持に寄与することを示した。実験2の飢餓ストレス事態においても、餌剥奪解除後において摂食・摂水行動がともに増加し、通常約2倍の摂取量にまで増加することで、続く飢餓への対処として機能していることが示された。また実験3においても、CS系マウスにおいてみられるように、電撃ストレス解除後の事態での回転輪走行活動や摂水活動の時間的パターンの変化が体重減少というストレス反応に対する対処として機能していることが示された。これらはストレスの内容にかかわらず、複数の基本的な生活行動がストレス事態に対する対処行動として機能していることを示すものである。その意味で本研究の所見はストレス事態への適応におけるこれら基本的活動の重要性を明らかにしたもののといえよう。

第IV章で述べたように、ストレスに直面した個体では体内のエネルギーの消費過程である異化作用に関連した内分泌系が活発になることが指摘されている (Mason, 1968)。したがってそれに対しては消費したエネルギーを回復させる過程が引続き生じることが推測される。ストレス解除後にインシュリンなどの分泌が上昇するというMasonの結果は実際に生理的にこの過程が起きていることも示している。しかし、この同化作用が有効に機能するためには外界からの栄養物質の摂取が不可欠であることはいうまでもない。ストレスの種類に関わらずストレス解除後の事態で摂食・摂水活動が増加することを明らかにした本研究の所見は、この同化作用に対する行動次元での対応を示

したものといえよう。その意味では対処行動、とくに間接的対処行動としての基本的な生活行動に着目した本研究の視点の妥当性を示すものである。

(3) 対処行動にみられる柔軟性

第三に、本研究の結果はストレス事態への適応に際して動物が通常の条件下ではみせない能力を発揮することも示している。

その一例は実験2の飢餓ストレス解除後の摂食・摂水活動である。ここでは被験体は24時間の飢餓の後、摂食・摂水が自由になると、その量を大きく増大させるようになった。そして遂には通常の二日分に相当する量を一日で摂取するようになった。そしてこの摂食・摂水量の増大が間欠的な飢餓にもかかわらず体重の安定をもたらしたと考えられる。その意味ではこの実験2の結果は、通常的生活環境下では隠されている潜在的な摂食・摂水活動の量的柔軟性が新たに適応を要する事態に直面して現れたことを示しているといえよう。

もう一つの例は活動の概日リズムにみることができる。いうまでもなくほ乳類の場合、概日リズムは視床下部の視交叉上核(SCN)によって制御されている(川村, 1989)。既に述べたように、リズムの型は環境が一定であれば極めて安定しており、行動の種類にかかわらずそのパターンは一貫している(Ebihara and Tsuji, 1976; Tsuji et al., 1982)。その意味では活動の概日リズムはその動物の行動の基盤となっているといえよう。本研究の実験1の寒冷ストレス事態の結果も、ストレスの導入によっても細部の変動はあるものの、夜行性というマウスの基本的な活動リズムは維持されることを示し、その安定性を裏づけている。

このように本来安定している活動の概日リズムであるが、本研究の実験2、実験3の結果は状況によってはそうしたリズムパターンを崩すことによって事態に適応することがあることを示している。実験2では餌剥奪期の導入によって本来24時間周期であった摂食活動の概日リズムの維持が困難になった。新しい周期は24時間の餌剥奪期を含む48時間単位のものである。この強制的な摂食活動の周期の変化に対して被験体は摂取が自由な条件にある摂水活動を自発的

に摂食活動に一致させることで適応したことが窺えた。これは栄養摂取活動全体が48時間を基本としたリズムに再編されたことを推測させる。同様に実験3の場合、活動性が一般に昂進する暗期開始直後に電撃ストレッサーを受けることで、CS系マウスの活動リズムは活動期が明期にずれ込むという変化を示した。しかもCS系マウスでは、この変化が生じなかったC57BL/6J系マウスよりもストレッサー解除後の体重の回復が早かった。

これらは、本来は固定的な性質をもつ活動の概日リズムの型についても動物はそれを環境条件に適合するように変化させうることを、そしてそれが新しい事態への適応をもたらすことを示している。

ただ、こうした行動の柔軟性には系統差があることも本研究は示している。実験2と実験3の結果は近交系マウスの3種類の系統では活動リズムの変化しやすさという点ではCS系がもっとも変化しやすく、C57BL/6J系でもっとも変化しにくいこと、その中間がKR系であることを示している。このような傾向は他の実験事態でも一貫してみられることから(Abe et al., 1989)、この差はそれぞれの系統の適応方略の基本的パターン差を表しているのかもしれない。

いずれにしても本研究の結果はストレス事態での適応においては通常は隠されている行動特性が発揮されること、その意味では動物が極めて多様で柔軟に事態に対処する能力をもつという、行動的適応過程の特徴として本研究が当初に指摘した視点の妥当性を示すものといえよう。

(4) 適応におけるストレッサー呈示時とその解除後の2つの事態の機能的差異

第四に、本研究ではストレス事態での行動をストレッサーが呈示されている事態とそれから解放された事態の2つの事態を区分する必要性を指摘し、両事態での行動変化を観察した。その結果、両事態での行動が適応に深く関与していることが明らかとなったが、同時に、適応過程全体の中では両事態はそれぞれ異なる役割をもつことも窺えた。

まず動物がストレッサーに晒されているストレッサー呈示事態での行動につ

いてみる。実験1の寒冷ストレス事態では、ストレッサーが概日リズムにおける活動時間帯に呈示されようと非活動時間帯に呈示されようと、摂水活動は抑制された。またこの場合、一過性ではあったが回転輪走行活動の抑制も生じた。同じ様に実験2でも、飢餓ストレッサーに晒されている事態での行動として顕著なのは摂水活動にみられる行動の抑制であった。すなわち、C57BL/6J、KR、CSの3系統のマウスのいずれもが飢餓事態を繰り返すにつれ摂水活動をおこなわなくなった。さらに実験3での電撃箱内の活動量も徐々に減少し、やはり活動の抑制が生じた。このように、ストレッサーに晒されている間の行動的特徴は活動の全体的な抑制であることがわかる。

これらの行動の抑制の適応的意義については、既に述べたように、次のように考えることができる。たとえば寒冷時の活動の抑制は身体からの熱の放散を防止するという意義があり(Mogenson, 1977)、摂水活動の抑制は冷水摂取による体温の低下を防ぐ意義が考えられた。あるいは飢餓事態での摂水活動の抑制は消化器官内の水分の比率を一定に維持する働きが考えられた(Lepkovsky et al., 1957; Cizek, 1959)。また実験3の電撃箱での移動量の減少についても、この実験で用いたような肢に電撃を呈示する手続きでは被験体が電撃の痛みを和らげる行動を採る可能性があることがいわれている(津田・平井, 1976a)。したがって、実験3でみられた活動の抑制はfreezingやrearingによる被験体のそうした試みを推測させる。

しかしストレッサー呈示事態でのこうした行動はストレッサーそのものの除去をもたらすものではない。またそれは飢餓によって生じた栄養面での欠如を回復させたり、低下した体温を上昇させたり、あるいは電撃によって生じた生理的消耗からの回復をもたらしたりするものでもない。むしろそれらはストレッサーが個体に影響を及ぼす過程に作用し、その影響を軽減する機能を果していると考えるのが妥当であろう。その意味では本研究の被験体が生じたストレッサー呈示事態での対処行動はストレッサーの停止をもたらすものではないものの、その効果に作用するという意味で直接的対処行動の中の消極的対処ということができるかもしれない。

このようなストレッサー呈示事態での対処行動の機能に対してストレッサー解除後の事態の行動には別の機能を見いだすことができる。

ストレッサー解除後の行動的变化の機能を考察する前にその概略を纏めると、それは次のようなものであった。まず実験1の寒冷ストレス事態では寒冷解除後に摂水活動・回転輪走行活動ともに増大した。また、実験2の飢餓ストレス事態でも飢餓からの解除にともない摂水活動・摂食活動が増大した。さらに電撃ストレッサーを用いた実験3では系統による差がみられたものの、解除後の明期の摂水活動が増加したCS系マウスで体重の回復がみられた。このようにみるとストレッサー解除後の行動变化の共通した特徴は活動あるいは活動性の昂進ということができる。

この活動の昂進の適応的意義はストレッサーによる影響からの回復にあると考えられよう。たとえば、実験1の、とくに夜間に寒冷ストレッサーを経験したD-cold群で顕著であった、寒冷解除後の摂食活動と回転輪走行活動の増加は寒冷中に低下した体温を上昇させる意義があると考えられた。なぜなら摂食活動の増大と走行活動の昂進は熱の産生を直接的にもたらすと推測されるからである。しかも摂食活動の増大は走行活動のためのエネルギーの提供という機能も果している。また寒冷事態は脱水状態をもうみだしたため、解除後の摂水は寒冷中の脱水状態に対する対処として機能していた。このように寒冷事態で低下した体温の回復・維持あるいは脱水からの回復という点で寒冷解除後の事態の行動は重要な意味をもっていたことがわかる。また、実験2の自由摂食期での摂食・摂水活動の増大が飢餓からの栄養面での回復をもたらすことはいうまでもない。実験3でも、CS系マウスにみられた摂水活動の活動時間の明期までの延長やC57BL6Jの、不完全ではあるが、摂水活動の増加についても、それらが体重減少にみるような電撃ストレッサー呈示事態での生理的消耗に対する対処であると考えるのは極めて分かりやすい。

このようにストレッサー解除後の行動变化は、ストレッサーに晒されたことよって生じた心理・生理的不均衡をもとの均衡状態にもどすホメオスタティックな機能を果している。

従来ストレスの生理学的研究はストレッサー解除後の生理的变化の適応的意義を明らかにしてきたが(第IV章参照)、本研究の結果はこうした生理的次元で示されてきたストレッサー解除後の事態の回復機能を行動的に明らかにしたものであるということができよう。

ところで、本研究の実験条件をみた場合、それは従来の意味での対処不可能条件、すなわち、ストレッサーに直接作用する対処行動がない条件であった。その意味では、従来の行動的ストレス研究との関連でいえば、本研究の所見は従来の意味での対処不可能な事態においても、ストレッサー呈示時の消極的対処とストレッサー解除後の間接的対処の2つの対処過程が実際にはおこなわれ、それぞれ異なる機能を果たすことで適応全体に寄与していることを明らかにしたものと見える。そしてこの場合、この2つの対処はいずれか一方のみではその有効性を減ずることも明らかである。なぜなら、ストレッサー呈示事態での消極的対処のみではストレスからの回復という点では不完全であり、個体の維持という適応行動本来の目的からは消極的対処だけでは限界があるからである。その場合、ストレッサー解除後の間接的対処があってはじめて消極的対処が活きてくるというべきであろう。その意味では、本研究で用いたような条件では、2つの事態での適応過程の統合のうえにストレス事態全体への適応が位置づけられる必要がある。

以上みてきたように本研究の結果は、ストレス事態での動物の適応は1つの過程からなるものではなく、それぞれ異なる機能をもつ複数の過程で構成されていることを示すものである。したがってストレス事態での適応の全体像を捉えるにはそれら一連の過程を総合的に捉える必要があることを示している。

(5) 行動的対処を補う生理的対処の可能性

最後に、本研究の所見、とくに実験1の所見は、こうした行動次元での対処が不可能な条件で動物がどのように事態に適応するかという点で興味深い問題を提起している。

実験1では本来の活動時間帯である夜間に寒冷を経験したD-cold群の個体は寒冷によるさまざまな影響に対して行動次元での対処をおこなったことが図5・8にも明らかである。それに対して本来の活動時間帯ではない明期に寒冷を経験したL-cold群の個体ではそういった行動次元での対処はあまり顕著ではなかった。替わってこの群の個体では体重の増加という生理的変化が顕著であり、

それが脂肪の蓄積という寒冷への対処機能を果している可能性が指摘された。この両群の所見は寒冷ストレスに対する2つの対処—行動的対処と生理的対処のうち、まず生体は行動的対処で事態に適応しようとし、それが何らかの理由で不可能になった場合に生理的対処で事態に適応するという可能性を示唆しているように思われる^(注3)。このような生理的対処に対する行動的対処の先行性はストレス反応に関する議論からも推測できる。既に何度も述べているように、ストレス反応といわれる生理的諸反応は生体を闘争・逃走といった行動に向ける準備状態としての性質をもつ(Cannon, 1932)。したがって生体はストレスに直面した際には行動的に働きかけるように条件づけられているといえることができる。対処行動のストレス反応低減効果を示す諸研究は、そうした行動的対処が不可能なときには個体は生理学的にはさまざまな問題を抱えることになることを示している。また、行動的対処との関連には触れていないが、ストレス反応の3つの時期に関するSelyeの考えによれば、警告期は「身体の防御機構に対する一般化された警告 generalized "call to alarm"」(Selye, 1973)であり、行動を動機づける時期に対応していると推測される。したがって、抵抗期以降の生理的反応は警告期に行われた対処行動が事態の解決に効果がなかった際の反応であると考えられる。そしてこの抵抗期

注3) 行動と生理的反応の関係を論じる場合避けて通れない問題として心身問題がある。これについては相互作用論、並行現象説、同一論、副現象論(付帯現象論)などさまざまな立場がある(Bertalanffy, 1967; 今村, 1978)。そのような流れの中で、ここで対処過程を行動的対処と生理的対処に三分し、並列的に論じることは本来異なる次元の問題を同列に扱っている印象を与えるかもしれない。しかし、ここではあくまで、ある場合には行動の次元で対処を記述した方が理解しやすく、別の場合には生理的反応の次元で捉えた方が理解しやすいためにこのような分類をしたにすぎない。当然のことながら、ここで述べた行動的対処を筋肉活動や高次神経活動などの生理的次元で記述することは可能かもしれない。逆に、生理的対処に対応した何らかの心理的・行動的記述も可能かもしれない。しかし、そういった捉え方は現象の理解の仕方として極めて不経済であるため、適応の段階によって優位になる対処水準が異なることを示すために行動的対処と生理的対処という表現を用いることとした。

はSelyeの説ではまさにストレス事態に対する生理的対処に他ならない。

このように本研究の結果は行動的次元での対処の多様性・柔軟性だけでなく、それらと生理的対処との関連という点でも興味深い問題を提起している。

以上みてきたように、本研究での3つのストレス事態での行動の分析は、直接的対処と間接的対処の区分とそれぞれの適応における意義、複数の基本的生活行動の重要性、適応行動にみられる柔軟性、ストレス事態の分類の必要性和それぞれの事態での行動が適応全体において異なる位置づけを占めること、あるいは行動的対処の補償としての生理的対処の可能性など、ストレス事態における行動的適応過程を考える上でいくつかの新しい問題を提起している。したがって、次に、これらを含めた視点から従来提起されてきたストレス事態での行動的適応・対処のモデルについて評価し、その限界を明らかにする。

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

本章第1節に示したように、本研究の結果はストレス事態での適応における間接的対処としての生活行動の重要性と、適応に際しての個体の柔軟性、適応過程をストレッサー呈示事態とその解除後の事態の両面から捉えることの重要性を示している。他方、動物心理学においては以前からストレス事態での対処行動について多くの研究がなされ、対処行動を理解するためのモデルも提起されてきた。したがって本研究の所見とそれらとの関連について次に考察する。

(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

まず従来の動物心理学においては、ストレス事態での対処行動は、動物がどのような対処行動をおこなうかという行動の内容よりも、対処行動の有無がストレス反応に及ぼす影響を明らかにするという視点から検討されてきた。

そうした研究動向の中でWeiss (1977)はストレス事態での対処行動とストレス反応の関係について図8・1に示すモデルを提起した。それによれば、胃潰瘍に代表されるストレス反応の大きさ(量)は対処行動として要求される行動の反応量と、行動によってもたらされるフィードバック刺激の量(これはストレッサーが存在しないことを知らせる刺激とされる)の2要因によって規定される。すなわち、対処行動の反応量はストレス反応と正の関係にあり、多いほどストレス反応も増大する。他方フィードバック刺激の量はストレス反応と負の関係にあり、刺激が多いほどストレス反応は低下する。そして実際個体を示すストレス反応はこの2つの要因の接点で決まるとされる。たとえば、通常に対処行動についての実験では、1回のバー押しによって電撃ストレッサーの停止がもたらされる。しかも電撃に先行して呈示される危険信号(CS)も対処行動によって停止される。このような場合、対処行動としての反応量は少なく、またフィードバック刺激も電撃や危険信号(CS)の停止に加えてそれと条件づいた自己受容刺激など複数存在する。その結果、通常に対処可能条件の被験体では潰瘍が少なくなる。他方、対処行動のない場合はいくら行動的に反応しても電撃停止と結びついた刺激を生み出さないため、潰瘍は多くなる。

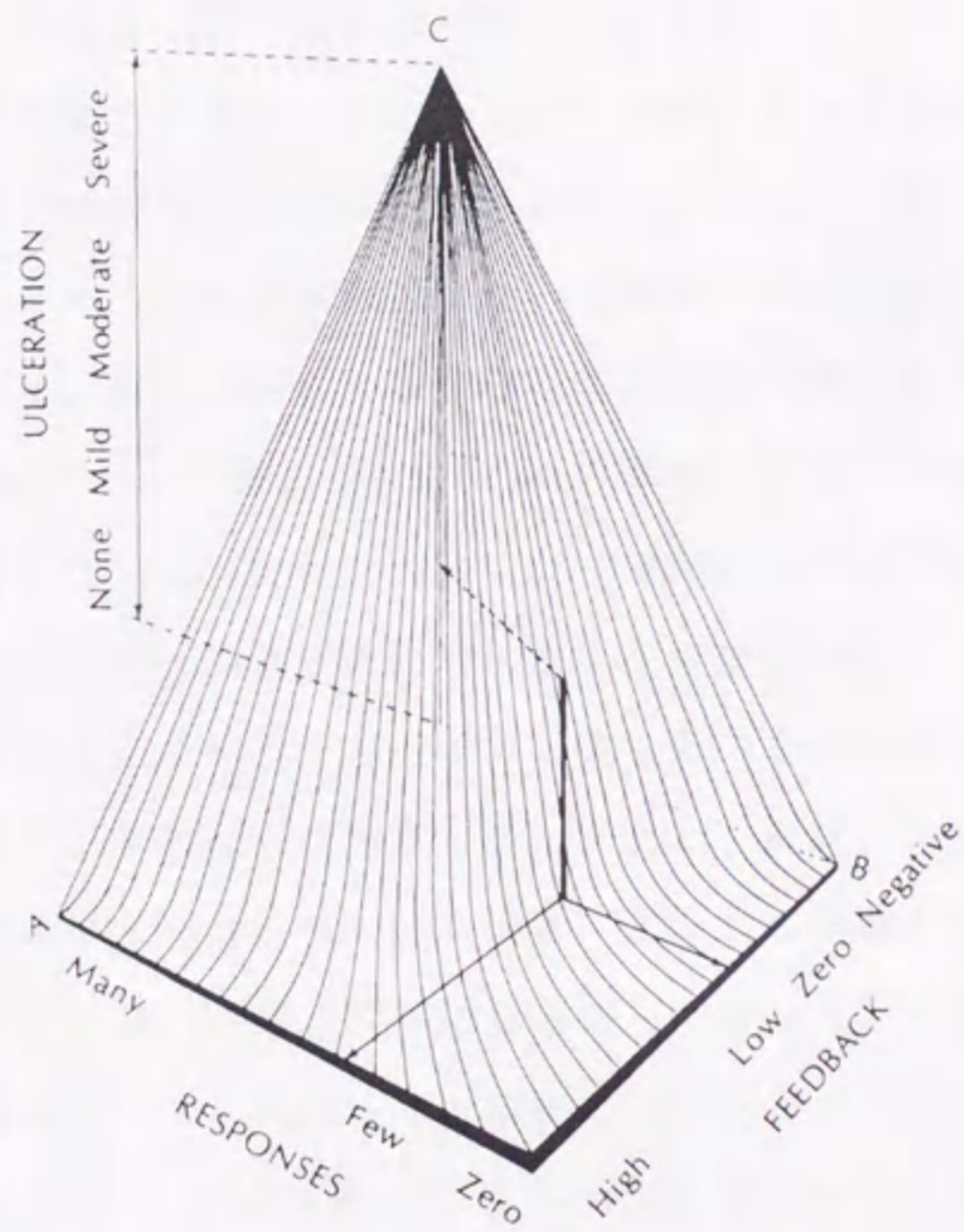


図 8・1 Weissによるストレス事態での対処行動モデル(Weiss, 1977)

このモデルではストレス性潰瘍の発生が、対処行動として要求される反応量（作業量）と反応によって生じるフィードバック刺激の量に依存することが示されている。

このモデルはさらに対処行動があってもそれだけでは必ずしも潰瘍形成を抑制するものではないという、対処行動の有効性に関する矛盾した結果をうまく説明する。たとえば対処行動をもっている管理職ザルの方がストレス反応が強いというよく知られたBrady (1958)の結果をこのモデルはうまく処理することができる。Bradyの実験ではジドマン型の手続きが採用されていたが、そうした手続きでは危険信号が呈示されないため、その分フィードバック刺激は少なくなる。しかも危険信号がないということは動物にとって反応すべき時が不明確となり、結果的に無闇に反応することとなり、反応数が増加する。つまりこの手続きではフィードバック刺激は少ない(曖昧である)うえに反応量が多いという条件になる。対処反応のある管理職ザルの胃潰瘍の多さはこの2つの条件によって説明される。同じことはBradyの実験と多くの対処行動実験の不一致の原因を検討したTsuda and Hirai(1975)の結果についてもいえる。彼らは被験体が電撃から逃避・回避するためにおこなわなければならない反応の困難度に着目し、対処可能であっても行動が困難なものであればストレス反応軽減効果はなくなりストレス反応は増大すると予測し、要求する反応の量(回避のために押さなければならないパー押し回数)で課題の困難度を操作し、胃の病変を調べた。その結果、課題が困難になるにしたがって、すなわち押さねばならない回数が増えるにしたがって対処行動のストレス反応軽減効果はなくなり、ついにはBradyの結果同様、ストレス反応増大効果をもつようになった(第三章、図3・2参照)。あるいは、回避のために多くの反応をおこなう個体では対処行動はストレス反応を増大させるという所見もWeissのモデルとよく一致する(Barbaree and Harding, 1973)。

Weissの対処行動モデルと類似した考えは津田と平井によっても提起されている(図8・2、津田・平井, 1978)。ここでは対処行動はストレッサーを予告する危険信号の有無(予測可能性)や先行経験と並んで挙げられている。彼らの図式ではこれらの要因が恐怖や不安の量を規定し、生理的ストレス反応を引き起こすと説明される。しかし彼らもまた、危険信号のない場合には対処行動はストレス反応増大効果をもつことから、Weiss同様、対処行動とそれに伴うフィードバック刺激の条件との関連性を指摘している。

このように2つのモデルが対処行動に関して提起されているが、両者は基本

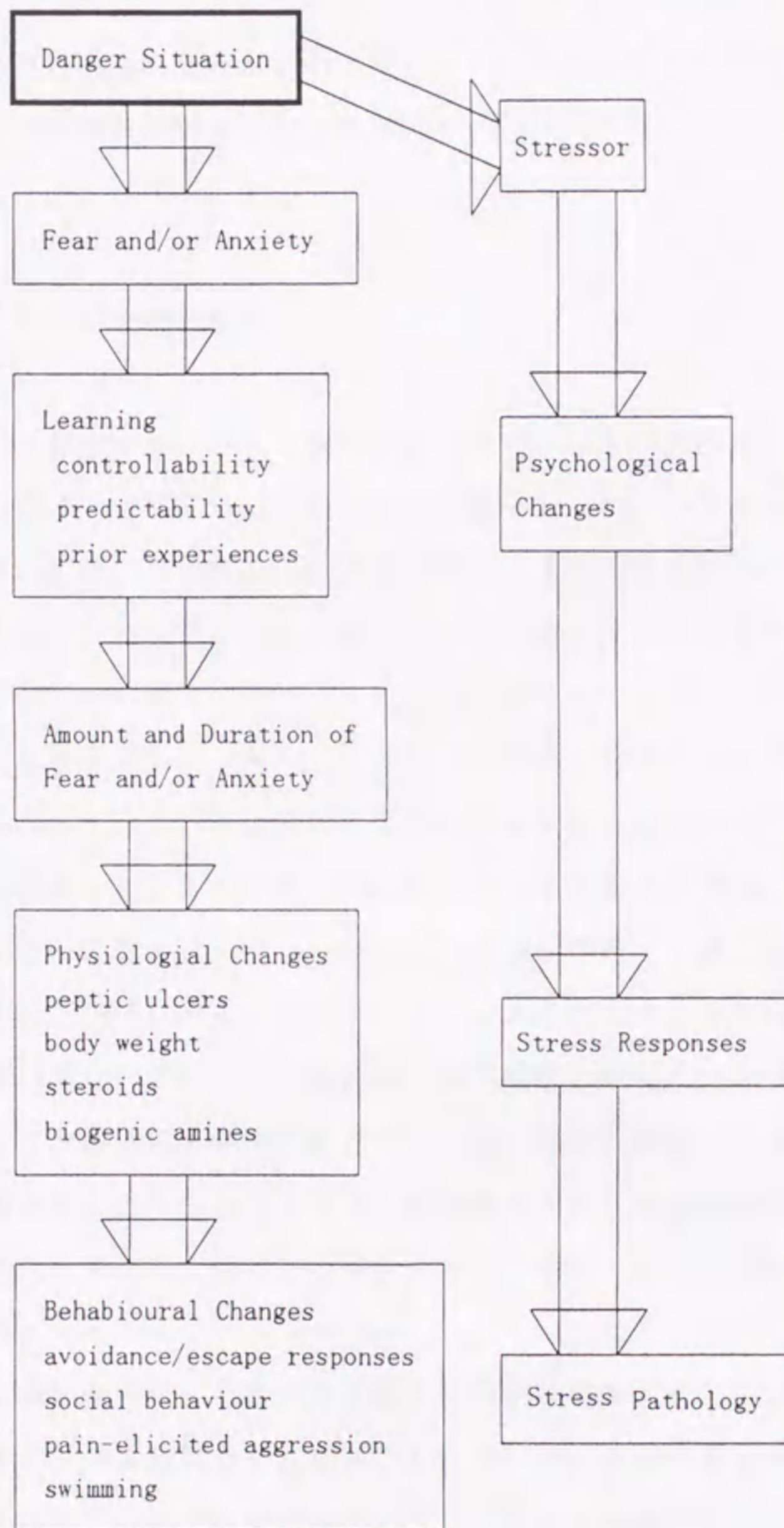


図 8・2 津田・平井によるストレス事態での対処行動モデル
(津田, 1978より)

的には同じ解釈に立っているといえよう。そしてとくにWeissのモデルは従来のストレス事態での対処行動の条件がどの程度のストレス反応を生み出すかについてはかなり妥当な予測を可能にしている(津田・平井, 1978)。

(2) 従来の対処行動モデルの問題点

このように、動物心理学におけるストレス事態での対処行動研究は基本的に「対処行動の有無」がストレス反応にどのような影響をもつかという点に焦点が絞られ、動物が「いかに」その事態に対処するかという視点はなかった。ストレス研究はその初期においては主に生理学でおこなわれ、生理的ストレス反応の発生メカニズムに研究の関心が向けられていた。そのためそこでは容易にストレス反応を生じさせるストレスラーとして自発的行動を抑制する拘禁ストレスラーが多く用いられてきた。その結果、当然のことながら対処行動に関心が向けられることはなかった。そのような流れの中で対処行動の研究は、ストレスラーの予測可能性の研究と並んで (Seligman, 1968; 津田・平井, 1976a; 1976b; Abbott et al., 1984; 木田, 1986)、ストレス反応がストレスラーの強度など物理的条件のみならず、対処可能性や予測可能性といったいわば心理的要因によっても規定されることを示した点で、ストレス研究に新しい視点を提供するという意義があった。しかし本章第1節に纏めたような本研究の所見を考慮すると、これらのモデルでは以下の限界を指摘することができる。

①直接的対処行動のみに着目し、その他の行動の適応的意義を考慮していない

本研究の結果はストレス事態においてはストレスラーには直接作用しない行動にも対処機能が含まれていることを明らかにし、ストレス事態での適応行動の理解においては、こうした間接的対処をも含めて適応過程を捉える必要があることを示している。この視点から Weissや津田と平井のモデルを考えると、直接的対処行動のみが分析対象とされ、間接的対処はほとんど考慮されていないことが指摘できる。これは既に述べたように、実際の研究が対処行動として直接的対処のみを扱ってきたことからみれば当然のことであるが、適応過程の

全体的理解という点からは一つの限界を含んでいるといえよう。

他方、既に何度か指摘したように、これまでもこのような間接的な対処行動の意義を示唆する所見が少数ながらも報告されていたのも事実である。例えばWeiss自身も、電撃ストレスラーが与えられる事態を用いて、他個体に対する攻撃行動が可能な個体では、お互いの攻撃行動による負傷にもかかわらず、胃潰瘍などのストレス反応が低下することを示している(Weiss et al., 1976)。しかもその場合、実際の攻撃行動は不可能でも攻撃の姿勢をとるだけでそうした効果が得られるとされている。あるいは既に挙げたStarzec et al. (1983)の電撃ストレスラー経験後の回転輪走行活動に関する研究もその一例である。しかしこれらはWeissや津田らのモデルに反映されることはなかった。これについてWeiss自身は、攻撃行動が何らかのフィードバック刺激をもたらすと考えることによって上記のモデルとの整合性の維持を試みている(Weiss et al., 1976)。しかしそこで挙げられている説明は、攻撃と電撃停止の見かけ上の一致によって被験体には攻撃行動が電撃ストレスラーを停止させたようにみえるため、攻撃行動自体がフィードバック刺激としての機能を果たすというものである。あるいは、攻撃行動にともなう自己受容刺激に系統発生の過程で獲得された肯定的な価値があり、そのため攻撃行動がフィードバック刺激としての機能を果たすのかもしれないという説明など、かなり無理があるといわざるをえない。あるいは津田らもこの事実から攻撃行動の対処機能を認めながらも、自身のモデルに組み込むことはなかった(津田・平井, 1978)。

②ストレスラー解除後の事態の分析の欠如

第二の問題としてはWeissのモデルにしても津田と平井のモデルにしても、考察の対象を本研究でいうストレスラー呈示事態に限定し、その解除後の事態についてはふれていないことが挙げられる。

本研究の結果は既に述べたように、ストレスラー解除後の行動も対処機能を有しており、しかもそれがストレス反応からの回復の主要な要因となっていることを明らかにした。その意味では彼らのモデルは適応の一側面にのみ目を向けたものでしかないといえる。

この点については次のような反論が提起されるかもしれない。すなわち、上

にも述べたように、本研究で扱ったストレス事態は従来のストレス研究の流れの中では対処不可能な条件に当たる。そこではストレッサーを除去できる道具的行動は存在しない。したがって、ストレス反応がストレッサー解除後も残存しやすくなる。それに対して直接的対処行動が可能であればストレッサー呈示事態でのストレス反応は小さくなり、解除後へのafter effectも小さくなるはずである。このように考えるとストレッサー解除後の行動が適応の中で大きな役割を果たすのは直接的対処行動が存在しない条件の場合であって、何らかの直接的対処行動が存在する場合には解除後の事態の重要性はさほど大きくないという解釈もできるかもしれない。

この説は一見非常に説得力があるように思われる。しかし従来のストレス研究で対処可能性の問題を扱った研究の結果をみると、そのほとんどで対処可能条件の個体でもかなりのストレス反応があることがわかる(図8・3)。すなわち、対処行動によってストレッサーを除去できてもストレス反応は電撃なしの対照条件の個体の水準にもどることはない。したがって、たとえ直接的対処行動が可能であっても、ストレッサー解除後の適応的意義は無視できないというべきである。

このようにストレス事態での適応過程におけるストレッサー呈示事態とその解除後の事態の両者の重要性を示す本研究の所見からすると、これまでの対処行動モデルには後者をあまりに軽視しているという問題点を指摘できる。そしてこのことが上に述べた間接的対処行動の意義に研究者が長く気づかなかつたという状況と無関係ではないと思われる。

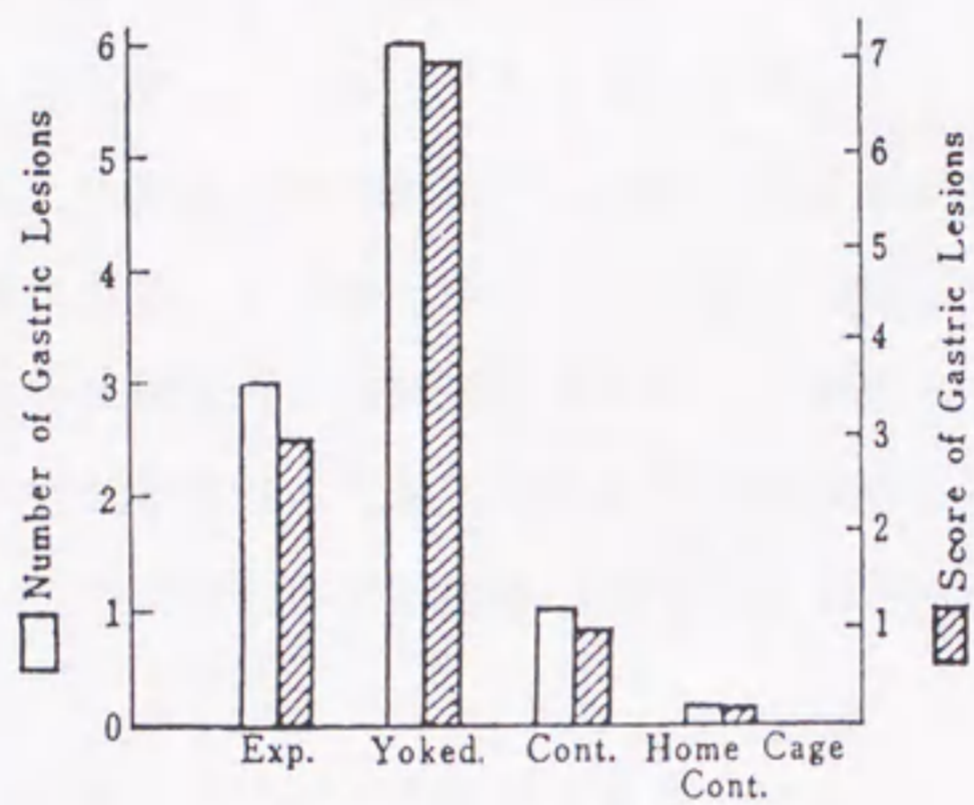


図 8・3 対処行動が可能な条件でもストレス反応からは自由ではないことを示す結果 (津田, 1978より)

図から明らかなように対処行動のある個体はそれが無い個体よりもストレス反応は小さいが、それでも電撃なしの対照群の個体に比べればストレス反応は大きい。

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

以上みてきたように、ストレス事態における動物の行動的適応過程を理解するためのモデルとしては従来の動物心理学で提起されてきたモデルでは不十分であることが明らかとなった。したがってここではそれに替わる新しいモデルを提起する。このモデルでは、ストレス事態への行動的適応過程は直接的対処行動と間接的対処行動からなることをその基本におくことから、ここでは「行動的適応過程の二過程モデル」と名づけることとする。

本研究の実験結果と従来の対処行動モデルの間の最も重要な相違点は、対処行動の多様性の認識にある。したがって、ここで新たに提起するモデルでは対処行動を直接的対処と間接的対処の両面で捉えることを最も重要なポイントとする。図8・4は本研究と従来の行動的ストレス研究の所見に基づいて、ストレスの提示から2つの行動的対処過程の機能までを一連の流れで示したものである。

生体に何らかのストレスが外部環境（あるいは身体）から加えられると、生体の内部にホメオスタシスの乱れというストレス状態が生じる。ただしその際、これまでのストレス研究が示してきたように、この過程に、事態の対処可能性や予測可能性などの学習経験が反映された認知過程が介在すると仮定される。このストレス状態は心理的には緊張や恐怖、不安などの反応を伴い、生理的にはHPA axisの興奮などの神経、内分泌的反応を伴う。このストレス状態は、何らかの対処がなされないならば消化器系の潰瘍などの病理的变化を引き起こし、最悪の場合には死に至る。

通常はこの病理的变化に至る前に行動的な対処がなされるが、本モデルではここで2つの行動的対処過程を設定する。一つは直接的対処行動過程であり、それはストレスに直接的に作用して、その停止ないしはその効果の減弱という機能を果たす。図にあるようにストレス状態は個体の維持に脅威的に作用するため、ストレス状態の解消がその個体の課題となる。その際最も基本的な方法はストレス反応の原因であるストレスそのものを除去することでストレス反応を終らせることである。これが従来のストレス研究で詳細に検討されてきた直接的対処行動である。このほか直接的対処にはストレスの停止や

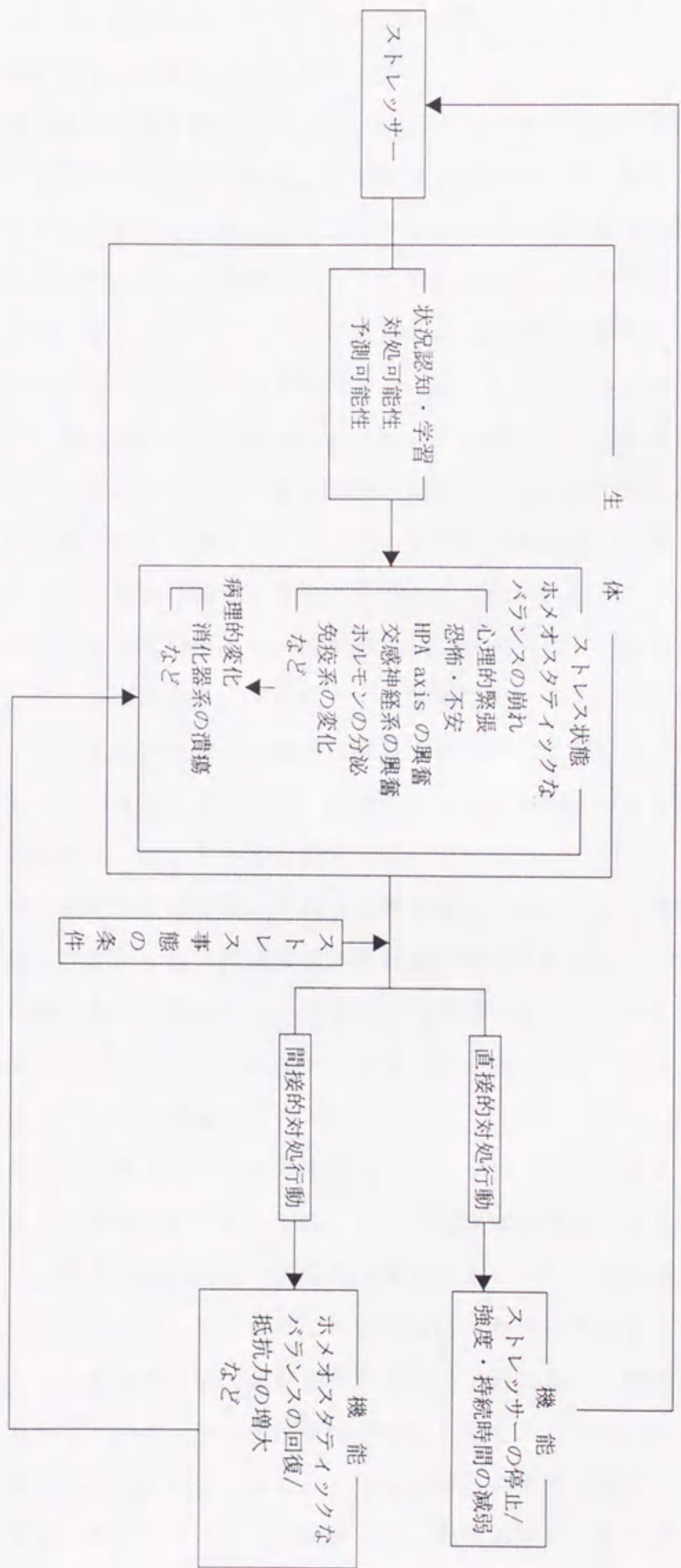


図 8・4 ストレス事態における行動的適応過程の二過程モデル

遅延はもたらさないが何らかの方法でその影響を弱めるものもある。本研究で示された消極的な対処行動がそれに当たる。

もう一つは間接的対処行動過程で、それはストレスに対する作用ではなく、ストレス状態に対して作用する。その結果、間接的対処行動はストレスによって生じたホメオスタティックなバランスの崩れの回復や生体の心理的・生理的抵抗力の強化という機能を果たすと考えられる。その例は本研究での生活行動であり、Weiss et al. (1976)が明らかにした攻撃行動や血清中のコルチコステロンやコレステロールなどのストレス反応を軽減するという肯定的な影響が示された回転輪走行動(Starzec et al., 1983)などである。しかし、第三章第3節でも述べたように、ある行動が間接的対処として適応的意義をもつのは一定の条件下である可能性もある。とくにその行動が自発的に行われたものであるか否かは重要な要因となると思われる(Wolinsky et al., 1979などの研究での強制的水泳のストレス増大効果とCox et al. (1985)の自発的運動のストレス低減効果の相違)。したがって現段階では、ここで述べた行動過程が対処行動として適応において肯定的に機能するためには行動の自発性という条件を加味する方が妥当と思われる。本研究の3つの実験においても行動は全てこの「自発的行動」という条件を満たすものであった。

この2つの行動的対処過程のいずれを生体が採るかはストレス事態の条件によるが、当然の事ながら通常は直接的対処行動が優先される。その意味では、間接的対処行動過程は直接的対処の補償的な位置づけをもつといえよう。しかし本研究の所見が示すように、補償的な位置づけであっても、直接的対処行動が不可能な条件ではその重要性は大きい。

さらに、本研究の所見はストレス事態をストレス呈示事態とその解除後の事態に分け、両事態での行動が適応において重要な役割を果たすことを示した。そして、上記の間接的対処行動過程は主にストレス解除後の事態において重要であることを示した。このことを考慮に入れたのが図8・5である。この図はストレス事態の2つの事態のそれぞれに上記の対処行動過程がどのように対応するかについて、その仮説的關係を示したものである。すなわち、直接的対処行動は、その定義からして、ストレスの呈示されている事態での適応に寄与すると考えられる。それに対して、間接的対処行動はストレス

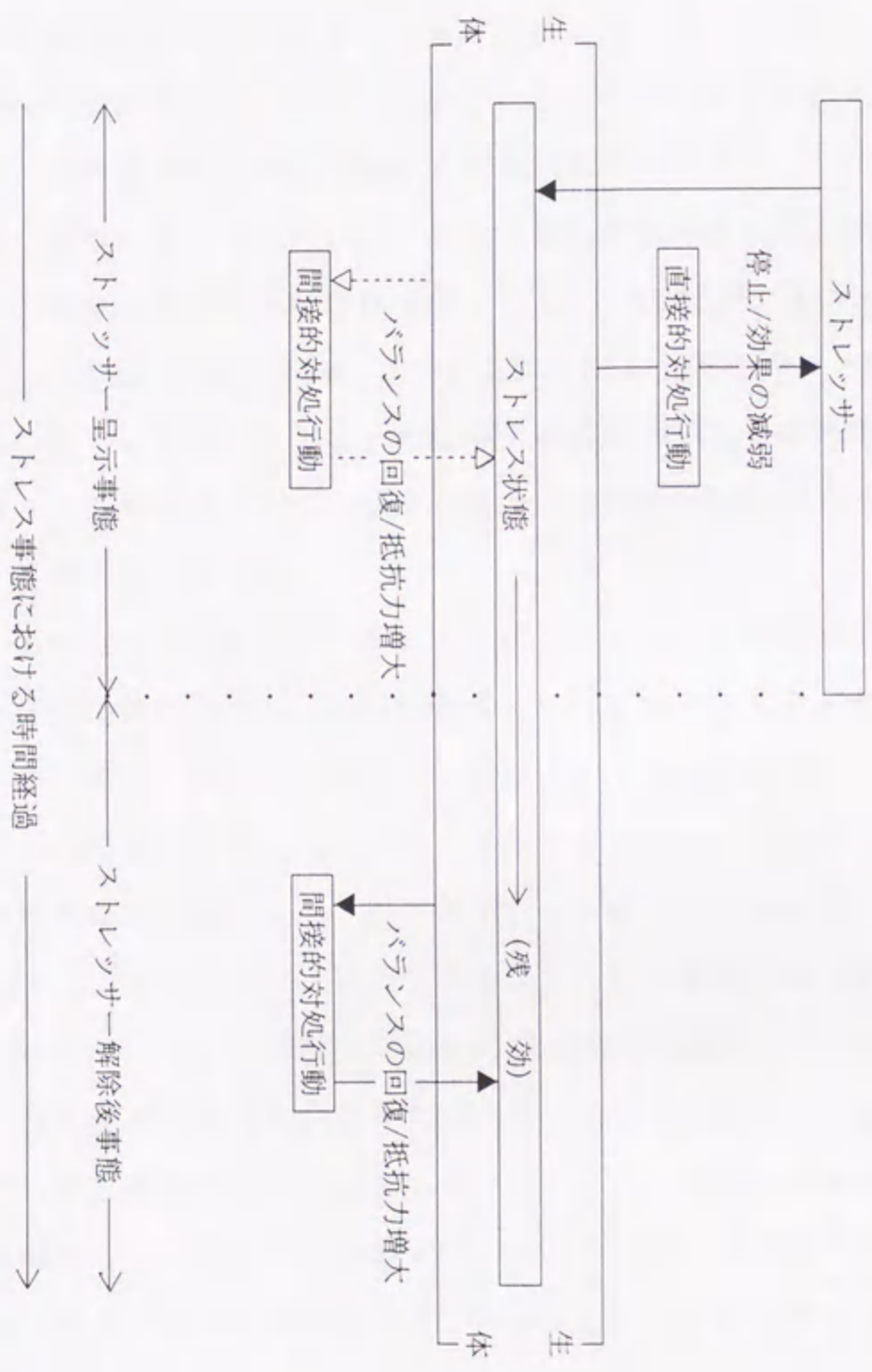


図 8・5 行動的適応の二つの過程と二つのストレス事態との関連の時系列的表示

呈示事態では多くの場合抑制され、その機能を果たすことは少ないと思われる。むしろこの過程はストレッサー解除後の事態における適応に寄与すると考えられる。ただし、間接的対処行動がストレッサー呈示事態での適応に何らかの形で寄与する可能性は充分考えられる。なぜなら、ストレッサー呈示事態でも行動の全体的抑制が緩和されるような条件が続けば、そこで間接的対処行動が現れる可能性は充分考えられるからである。その可能性は、実験3の電撃ストレス事態の、電撃箱での移動活動量は6日目以降安定するという結果にみることができ。あるいは今田(1971)も、対処可能な条件での対処行動は電撃やその予告信号に対する情動反応に影響するよりも、事態全体に条件づけられたBEL (basal emotional level)を低下させるという形で効果を持つと述べているが、このBELの低下した時点で何らかの間接的対処行動が現れる可能性は否定できない。図8・5のストレッサー呈示事態での間接的対処行動の破線はこれらの可能性を示唆するものである。

なお、こうした行動的対処に加えてこれらの2つの行動的対処過程が不可能な条件では生理的次元での対処が機能することを加えることができるかもしれない。というのは、本研究の実験1の寒冷ストレス実験において、行動的対処がとりにくい明期に寒冷ストレッサーにさらされたL-cold群で、脂肪の蓄積という形で寒冷環境に適応している可能性が示されたからである。したがって図8・4に示した行動的適応過程の二過程モデルに生理的対処を加えることは妥当かもしれない。そして行動的対処と生理的対処の関係については、両者が同時におこなわれる可能性も否定できないが、ここでは実験1の結果を考慮して、前者が不可能な事態で後者が生じるというように、生理的対処を補足的な過程として位置づけるのが妥当と思われる。またその際、生理的対処はストレッサー呈示中、あるいはその解除後のいずれの事態においても生じると考えるべきであろう。

以上述べたように、図8・4と8・5に示したストレス事態での適応過程の二過程モデルは現時点では各対処行動、過程とストレス反応の関係を量的に記述するまでにはいたっていないものの、従来のモデルよりも適応過程を多様な側面から捉えることを可能にする。したがって、これによって従来の限られた行動のみに着目する研究とは異なる視点からの適応行動研究が可能となろう。

第IX章 残された課題と今後の展開

本研究は寒冷ストレス事態、飢餓ストレス事態、電撃ストレス事態での行動変化を適応論的視点から検討し、従来の対処行動モデルに替えて、行動的適応過程が直接的行動と間接的対処行動の二つの過程から構成されることを中心とした「ストレス事態での行動的適応過程の二過程モデル」を提起した。ここではこの二過程モデルについて、今後の課題とヒトを含めたストレス事態への適応過程の理解に果たす意義について考察する。

第1節 今後の方向

まず、本研究の所見を受けて考えられる今後の展開について考察する。

本研究は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した。しかしそれにはまだいくつか残された課題があることも明らかである。したがって今後の展開のための主要な研究方向としては、まず、それらの解明が挙げられよう。

一つは、本研究では直接的対処行動が不可能な条件で実験をおこなったため、提起した二過程モデルにおける直接的対処行動と間接的対処行動の関係についての考察に十分な裏づけがなされていないことである。具体的には直接的対処行動が可能な条件での間接的対処の役割を検討し、両者が並行的におこなわれる過程であるか否かを明らかにする必要がある。あるいは従来の行動的ストレス研究が扱ってきた直接的対処行動が可能な条件下で、ストレッサー解除後の事態が適応にとってどのような役割を果たしているのかという点についても検討する必要がある。そしてその際、直接的対処行動の有効性の質、すなわちその行動が回避を可能にするのか逃避のみなのか、をも考慮する必要がある。いずれにしても、これは従来の行動的ストレス研究の所見やモデルと本研究で提起された二過程モデルとの統合を可能にするという点で重要な課題といえよう。

さらに本研究で提起した二過程モデルの適用範囲を拡大し、妥当性を高める

方向として、予測可能性の問題と関連させて検討することが挙げられよう。なぜなら、本研究ではストレッサー呈示中の事態とその解除後の事態で行動観察をおこなったが、そこでは一日の時刻の決まった時間帯にストレッサーが呈示されるか、ストレッサー解除後は別のケージに移動させられるなどの手続が用いられていた。このような条件ではストレッサー呈示事態と解除後の弁別がセッションが進むにつれ明確になり、事態の学習が進行するものと考えられる。これはストレス研究でいわれてきた「安全信号の重要性」の問題と関連する(Weiss, 1971a)。すなわち本研究の個体がそこでさまざまな対処行動をとることが可能となったのは、事態の安全性が明らかだったことによる可能性がある。したがって、こうした事態の安全性の明確さの程度がそこでの対処行動にどのように関係してくるかは、本研究で呈示したモデルの有効性やその展開方向とも関連して興味深い問題である。

もう一つ本研究で提起した行動的適応過程の二過程モデルをより精緻化するための課題として考えられるのは、行動的対処と生理的対処の関係を明確にすることである。行動的あるいは心理的過程と生理的過程の関係は心身問題としてそれ自体重要な問題を含んでいるが、実験1の寒冷ストレス事態の所見は行動的対処が困難な条件下で生理的対処がそれに替わる可能性を示唆している。それゆえ、この問題の検討はストレス事態での適応を考えるうえで貴重な資料を提供するものと考えられる。なぜなら、これまでストレス事態での対処過程は生理学、心理学の両面から研究されてきたが、そのいずれもが対処モデルの中で行動的対処を明確に位置づける試みをおこなってこなかったからである(宗像, 1989)。たとえば生理学の分野ではSelyeのモデルに依拠し、そこに行動的過程を組み込む議論はほとんどなかった。他方心理学の分野においても、認知的対処が重要視されているのに対して行動的対処の位置づけは明確ではない(Lazarus, 1990)。あるいは行動的対処の重要性を認める場合でも(津田・平井, 1977; 平井, 1989)、それらを生理的過程と関連づけ、総体的に理論づけるには至っていない。現代社会におけるストレス事態での対処の重要性を考えると、行動的対処と生理的対処の関係を適応過程全体の中で正当に位置づける試みは実際的にも理論的にも意味があることと思われる。

次に、個体の側の要因、とくに個体の行動特性が適応行動のあり方にどのよ

うに関わってくるかを解明する方向が考えられる。本研究の実験2（飢餓ストレス事態）や3（電撃ストレス事態）はマウスの系統に本来的に備わっている概日リズムの可変性、あるいは光や音などの外的刺激に対する感受性が適応行動の現れ方に影響していることを示している。したがって、ある特定の行動特性に関して明らかに異なる個体あるいは系統の間で適応行動を比較することは、適応過程に及ぼす個体要因の影響について重要な示唆を提供し、適応過程の個体差の体系的な理解に寄与するものと期待される。

ところで、この個体特性と適応様式の関連を検討する際に、本研究で用いた系統比較の方法は極めて有効な方法となり得る。従来、動物の個体特性の問題は、OFBのような行動で測定された個体特性（情動性）と他の行動との相関を検討する方法や、特定の個体特性に関して選択交配を行って作られた系統をある行動について比較するという方法で検討されてきた。しかしこの方法には、問題とされる個体特性と指標としての行動の間の概念的妥当性という点で疑問が残るという問題点があった（今田，1975）。それに対して本研究で用いた系統比較の手法は、もともと何らの行動特性とも関連させることなく育成されてきた系統を比較するものである。辻（1985）の言葉を借りれば「相互に独立の由来をもつ近交系の系統間を比較して、その行動特性の差異を問題にする方法」である。この方法では複数の系統の基本的な行動特性をまず把握し、それと関連すると解釈される事態を段階を追って設定し、その基本的行動特性が個々の事態で現れる行動的方略とどのように関連するか、換言すれば、ある事態での行動に基本的行動特性がどのように関与しているかを解明することを目的とする。この場合、問題となる基本的行動特性にどのような心理学的概念を適用するかは、最終的には必要となるが、当面、問題とはされない。したがって、従来の選択交配の研究で問題となる概念的妥当性の問題を回避することができるという利点を、この方法はもつ。加えて、基本的行動特性が明確であればあるほど、次の事態での行動的特徴の解釈も容易になる。

このように、本研究の結果は適応様式における個体特性の問題を今後の課題として示しているが、その際には本研究で行った系統比較の方法が有効な手法となるろう。

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

本研究で提起した二過程モデルは上に述べたような課題を含んでいるため、今後の研究によってその妥当性の検討を必要とするものの、対処過程を直接的対処と間接的対処の両面にとらえようとする基本的立場には次のような意義があると考えられる。

すなわち、第Ⅲ章および第Ⅳ章で述べたように、従来のストレス事態における動物の行動的適応過程の研究は極めて単純化した観察事態での限定された対処行動のみを分析対象とし、そこから提起されたモデルは直接的対処行動のみを問題としてきた。

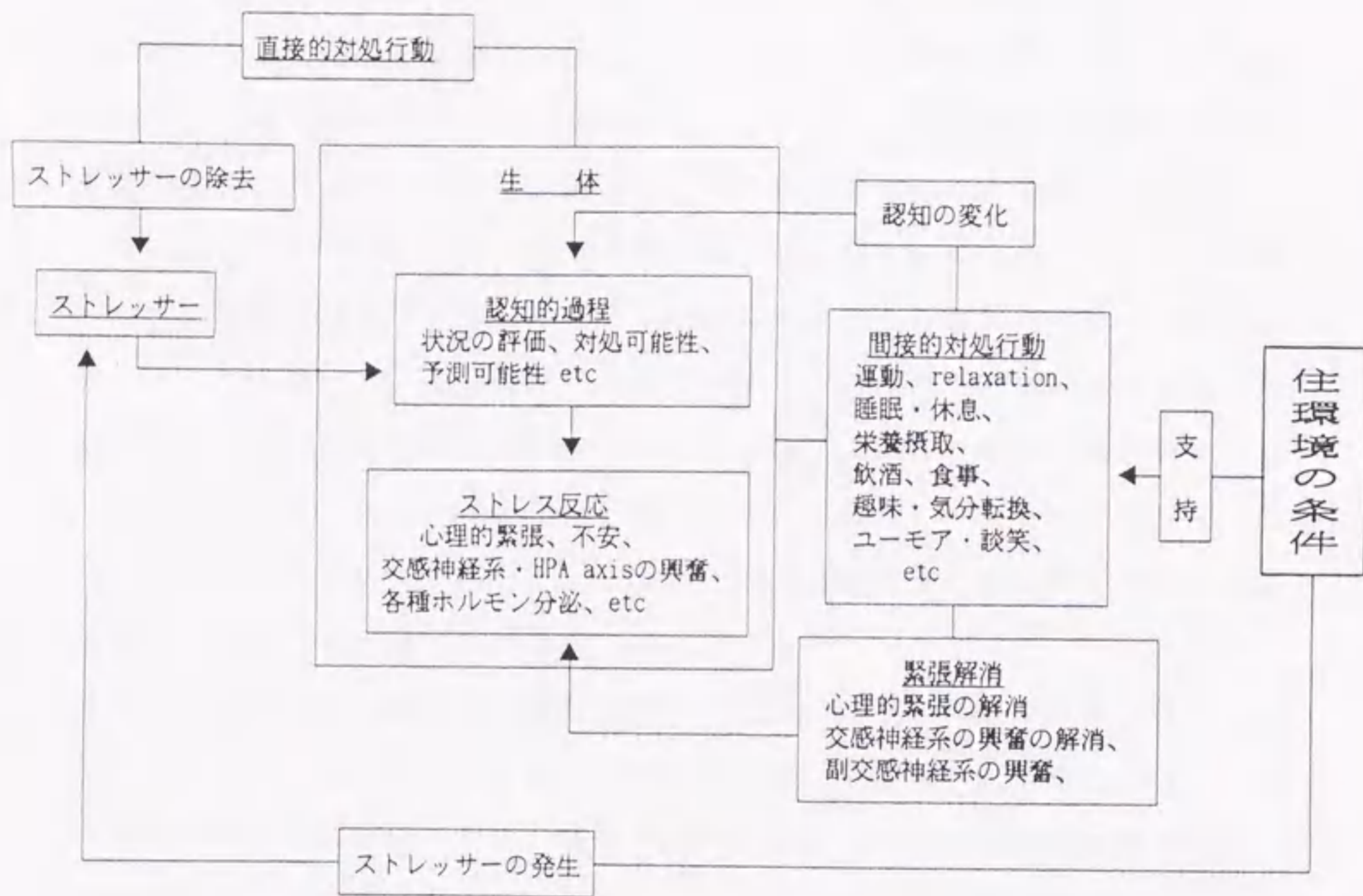
それに対してヒトの対処行動に関する研究はより広い範囲の多様な行動の対処機能を明らかにしてきた。それはrelaxationや自律訓練法などの交感神経系に直接働きかけるものから、特定の栄養摂取 (Solodow, 1989; 関谷, 1993)、笑い (Dillon et al., 1985; 上野ほか, 1990)、さらには音楽 (永田, 1996) や香り (島上, 1987, 古賀, 1987) などによる環境操作まで、多岐にわたっている。当然のことながら、これら多様なヒトの対処行動についてはそのモデルも動物のモデルよりも多くの過程を仮定している。例えばLazarus (1990) は環境に直接働きかける行動によるもの (問題中心型対処) とストレッサーやストレス環境についての認知の変化によるもの (情動中心型対処) に大別している。あるいは宗像 (1989) もストレッサーとなっている課題を解決する行動からなる手段的対処行動とストレス反応や課題解決に伴う反応としての情動状態を解消するための情緒的対処行動に分けている。さらにこの宗像のモデルの場合それぞれの対処行動は効果的対処と悪循環的対処に分類されている。

ヒトの場合、動物に比べて「認知過程」の重要性が重要視されているという違いがあるが、様々な対処行動も、またそれらを包括するLazarusや宗像のモデルも、本研究の二過程モデルが指摘した直接的対処行動と間接的対処行動に対応させることができる。例えば、上に例として挙げたrelaxationなどの対処はいずれもストレス状態としての交感神経系の興奮や心理的緊張の解消や耐性の強化を結果としてもたらす行為である。その意味では二過程モデルのいう間接的対処に対応する。同じように、宗像の情緒的対処行動も、その内容は「緊

張緩和、発散、興奮、鎮静を通じて、適度な平常心や意欲を保つための情緒管理」によってストレス事態に対処するものであることから、間接的対処行動に対応するといえよう。他方、Lazarusの2つの対処はいずれも環境に対する直接的、（認知変化による）間接的操作であることから、二過程モデルのいう直接的対処に対応する。

このように、本研究の二過程モデルは、従来の動物のモデルが適応過程をあまりに単純化していたために生じていた、ヒトの適応過程のモデルや多様性との間の乖離を埋める可能性を含んでいる。あるいは、ヒトの対処行動モデルでも、宗像のモデルの「情緒的」という表現にみるように、その間接的対処は情動や心理的緊張、交感神経系などの沈静化に限定され、本研究やヒトの他の研究で示されている栄養摂取のような対処行動はあまり考慮されていない。したがってヒトの場合でも、より広い範囲の対処行動を視野に入れた表現が必要であり、その意味ではここで提起した二過程モデルの表現の方が多様な行動を念頭に入れているといえるかもしれない。このように考えるなら、ヒトのストレス対処過程に二過程モデルの考え方を当てはめて整理することも可能である。図9・1はストレス緩和をもたらすための環境条件についての環境心理学、建築学、住居学などの所見を二過程モデルに従って纏めたものである。ここではストレス事態に対するヒトの対処過程を直接的対処と間接的対処に分類することで、環境整備を通じたストレスへの対処が間接的対処として位置づけられることが示されている。このように、本研究で提起した二過程モデルは基本的に動物の適応過程を対象とするものであるが、ヒトの適応過程の記述や分類にも有効である可能性がある。その意味では、このモデルは今後の展開によってはヒトと動物のストレス事態への適応過程に関する共通の視点を提供する可能性を含んでいるといえよう。

ストレス及びその解消方法と居住環境



居住環境とストレス解消についての研究所見

- リラックスあるいは快適環境の提供という形でストレスを解消する場合
 e.g., 室内の観用植物、アクアリウム・・・気分を落ち着かせる
 環境音楽、アロマロジー、照明、色彩(?)・・・relaxation、ストレス解消
 広い窓、吹き抜け、家具の配置・・・快適性、ゆとりの増大
- 個々の解消方法を実施しやすくする条件として機能する場合
 e.g., 愛着空間、なわばり空間(個室)の確立・・・内省、catharsis → 情緒的安定 → 認知の変化
 趣味への没頭 → 気分転換
 家族空間、団らん空間の確立・・・談笑
 照明、環境音楽、アロマセラピー・・・睡眠の促進
 室内の雰囲気づくり

図9・1 ストレスに対するヒトの対処行動の二過程モデルによる分類とそこでの居住環境の関わり方

要 約

本研究はストレス事態への動物の行動的適応過程を明らかにすることを目的としたが、その際、ストレス事態を個体が新たに適応すべき適応事態として位置づけ、個体の行動を適応行動として捉える必要性を指摘した。そのうえでまず、動物の適応あるいは適応過程についての基本的な立場を明らかにし、適応過程の中での行動の位置づけを議論した。そして、行動的適応過程は本来的に多様で柔軟、可変的な全体的過程とみなすことができることを指摘した。

次いで、このような行動的適応過程についての基本的立場からストレス事態での行動的適応過程研究の現状を明らかにする目的で行動的ストレス研究の文献レビューを行った。その結果、従来のストレス研究は生理学的適応過程の解明に偏り、行動的適応過程に関する研究は1960年代以降の対処行動の研究の他にはほとんど行われていないことが明らかとなった。しかも対処行動研究での行動の捉え方は極めて限定的で、上記の行動的適応過程の多様性や柔軟性を明らかにするにはほど遠いのが現状であることも明らかとなった。したがって、ストレス事態での行動的適応過程の解明のためには上記の適応行動の特性を念頭においた行動分析が必要であると考えられた。そのために本研究ではストレス事態での行動観察にあたり、複数の行動の分析による行動の全体像の把握、行動の概日リズム特性の重視、ストレッサー解除後の事態をも含めたストレス事態全体の分析、実験事態に生息環境をシミュレートした環境を導入することなどを考慮し、行動分析をおこなった。

実験は3種類のストレッサーを用いておこなった。すなわち自然環境下で起こり得る寒冷（実験1）と飢餓（実験2）、それに自然環境では出会うことはないがこれまでのストレス研究で代表的に用いられてきた電撃（実験3）の3種類のストレッサーをそれぞれ呈示する条件である。

実験1では6時間の寒冷を1日の明期に経験する条件（L-cold）と暗期に経験する条件（D-cold）とで行動を比較した。その結果、回転輪走行活動や摂水活動は寒冷中は減少したのに対して寒冷解除後はそれらは増加した。ただしこの寒冷解除後の増加はD-cold条件で顕著であった。他方L-cold条件では実験の

進行に伴う体重の増加が顕著であった。これらの所見は動物が体温維持のための多様な行動的適応を示し、なかでもストレッサー呈示事態での行動とその解除後の事態での行動では適応における機能が異なること、そしてその両者で事態への適応の全体像が形成されていることなどが示された。また、この実験では行動的対処が困難な場合には生理的対処がなされる可能性も示唆された。

実験2では隔日に24時間の餌剥奪が繰り返される事態で、3系統の近交系マウスの行動観察をおこなった。その結果、絶食日の摂水量は徐々に減少したが、自由摂食日の摂食・摂水量は増加し実験前のほぼ倍に達した。その間体重は絶食日は低下したが自由摂食日には回復し、漸増する傾向がみられた。また、活動の概日リズムも、多少の変動はあるものの最終的には自由摂食日での摂食量の増加にともなって本来のリズムに復帰する傾向を示した。ただいくつかの系統差もみられ、体重の増加はKRでは相対的に曖昧であり、活動リズムの回復はC57BL/6Jで最も顕著であった。これらの所見は摂食活動の量的柔軟性を示すと同時に、新しい摂食リズムの形成に伴う行動の再編を示していると解釈された。

実験3ではC57BL/6JとCSの2系統のマウスを用いて1日5時間、電撃箱で電撃を呈示し、電撃箱とホームケージでの行動を観察した。その結果、電撃箱での体重減少はCSの方がC57BL/6Jよりも大きかったが、ホームケージでの体重回復はCSの方が完全で、C57BL/6Jでは体重の漸減がみられた。他方、ホームケージでの活動ではC57BL/6Jは本来の夜行性リズムパターンを維持していたのに対してCSは活動を明期にずらすというリズム変化を示した。これらの所見は電撃ストレッサー解除後の活動の適応的意義を示していると解釈された。

これらの所見からストレス事態における行動的適応の以下の特徴が明らかになった。まず、ストレス事態のような生存が脅かされる事態ではさまざまな行動が影響を受けるが、その際、摂食、摂水あるいは走行活動のような基本的な生活行動が重要な役割を果たす。さらにストレッサー呈示中のみならずその解除後の行動も適応に関与し、動物はストレッサー呈示事態とその解除後の2つの事態を通してストレス事態への適応の全体像を形づくっている。その意味で行動的適応過程の統合性が示された。また本研究ではストレッサーの停止をもたらす対処行動は存在しないため、その所見は間接的対処行動の重要性を示すものと考えられた。さらにこれらの行動には通常の状態ではみられない柔軟性も

みられた。また興味深い問題として、こうした行動的適応が不可能な条件ではそれに替わって生理的適応がおこなわれる可能性も本研究の結果から明らかとなった。このように3つの実験の結果はストレス事態における行動的適応過程の多様性、全体性、柔軟性を明らかにするものと解釈された。

これらの所見を念頭に従来のストレス研究およびそこで提起された対処行動モデルを検討した結果、それらでは分析が直接的対処行動に限定されており、ストレス事態での適応過程全体の理解には不十分であることが示された。そのため、本研究の所見をも視野に入れた新たなモデルが必要であり、「ストレス事態での行動的適応過程の二過程モデル」が提起された。このモデルは従来のモデルが明らかにしてきた直接的対処行動に加えて、直接ストレスには作用しないが生体のストレス状態の解消、すなわちホメオスタティックなバランスの回復や心理的、生理的ストレス反応に拮抗する反応をもたらす間接的対処行動の重要性を組み入れることをその基本とした。すなわち、直接的対処行動が不可能な場合においても動物は間接的対処行動によって事態への適応を試みること、したがって、ストレス事態への行動的適応過程の理解には直接的対処行動と間接的対処行動の両面からの分析が必要であることを主張する。その意味でこの二過程モデルは従来のモデルに比べて動物の適応過程をより多様に、柔軟に捉えようとするものである。

今後の展開としては、本研究で提起された行動的適応過程の二過程モデルをより精密なものにするために、直接的対処行動が可能な事態での間接的対処行動の位置づけの解明、ストレスの予測可能性を操作した事態での対処行動の分析、行動的対処と生理的対処の関係の解明が挙げられた。また、行動的適応過程における個体差の解明と関連して系統比較の問題がもう一つの課題として指摘された。

最後に、ストレス研究に対して本研究の所見は次のような意義があると考えられた。すなわち、二過程モデルがヒトのストレス事態での行動的適応過程の理解にも有効なモデルとなる可能性である。その意味で、ヒトと動物の両者を統合的に理解する可能性を含んでいる点で二過程モデルは今後更に検討する価値のあるモデルといえよう。

謝 辞

本研究で纏めた実験を実施するにあたっては、辻敬一郎名古屋大学文学部教授に多くのご指導を戴きました。また、本論文を纏めるにあたっては、筆者の我が儘をお聞き戴き、多大のご指導を戴きました。ここに記して謝意を表します。また、石井澄同学部教授にも実験の実施や結果の解釈などで有意義なご指摘を戴いたうえに、本論文の原稿についてもご指摘を戴きました。記して謝意を表します。また、広瀬幸雄同学部教授、高橋晋也同学部助教授には本論文の原稿の段階でいろいろご指摘を戴きました。記して謝意を表します。

筆者は名古屋大学文学部大学院を修了後、三菱化成生命科学研究所（現、三菱化学生命科学研究所）及び東京都神経科学総合研究所で研究する機会を得ましたが、そこで川村浩博士（三菱化成生命科学研究所脳神経科学部部長）ならびに岩井榮一博士（東京都神経科学総合研究所医学心理研究室長）から研究者としての姿勢についていろいろご指導を戴きました。それらが現在の筆者の研究生活の基本となっていることは間違いなく、ここに記して謝意を表します。

最後に、私事ではありますが、研究生活の節目節目において適切な助言と理解を与えてくれ、筆者の研究生活を物心両面において支えてくれた妻の文子にも謝意を表します。

引用文献

- 1) 安倍博, 木田光郎, 間野忠明 (1987) Periodic avoidance-task下におけるラットの摂食及び移動行動のサーカディアンリズム. 名古屋大学環境医学研究所年報, XXXVII, 79-85
- 2) Abe, H., Kida, M., Tsuji, K., and Mano, T. (1989) Feeding cycle entrain circadian rhythms of locomotor activity in CS mice but not in C57BL/6J mice. *Physiology and Behavior*, 45, 397-401
- 3) Abel, E. L. (1991) Behavioral and corticosteroid response of Maudsley reactive and nonreactive rats in the open field and forced swimming tests. *Physiology and Behavior*, 50, 151-153
- 4) Abel, E. L. (1993) Physiological correlates of the force swim test in rats. *Physiology and Behavior*, 54, 309-317
- 5) Abel, E. L. (1994) Physical activity does not account for the physiological response to forced swim testing. *Physiology and Behavior*, 56, 677-681
- 6) Abel, E. L., and Hannigan, J. H. (1992) Effects of chronic forced swimming and exposure to alarm substance: Physiological and behavioral consequences. *Physiology and Behavior*, 52, 781-785
- 7) Abbott, B., B., Schoenn, L. S., and Badia, P. (1984) Predictable and unpredictable shock: Behavioral measures of aversion and physiological measures of stress. *Psychological Bulletin*, 96, 45-71
- 8) Ader, R. (1967) Behavioral and physiological rhythms and the development of gastric lesions in the rat. *Psychosomatic Medicine*, 29, 345-353
- 9) Altenor, A., Kay, E., and Richter, M. (1977) The generality of learned helplessness in the rat. *Learning and Motivation*, 8, 54-61
- 10) Amir, S., and Zalman, A. (1978) Endogenous opioid ligands may mediate stress-induced changes in the affective properties of pain related behavior in rats. *Life sciences*, 23, 1143-1152
- 11) Andreson, D. C., Crowell, C. R., Cunningham, C. L., and Lupo, J. V. (1979) Behavior during shock exposure as a determinants of subsequent interference with shuttle box escape-avoidance learning in the rat. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 5, 243-257
- 12) Anderson, G. A., and Overton, J. M. (1994) Acute exercise and cardiovascular responses to stress in rats. *Physiology and Behavior*, 56, 639-644

- 13) Anisman, H., and Sklar, L. S. (1979) Catecholamine depletion in mice upon reexposure to stress: Mediation of the escape deficits produced by inescapable shock. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **93**, 610-625
- 14) Anisman, H., and Sklar, L. S. (1981) Social housing conditions influence escape deficits produced by uncontrollable stress: Assessment of the contribution of norepinephrine. *Behavioral and Neural Biology*, **32**, 406-427
- 15) Anokhina, I. P., Yumatov, E. A., Ivanova, T. M., and Scotcelas, Yu. G. (1985) Level of biogenic amines in different brain structures in rats adapted to chronic emotional stress. *Zhurnal Vysshei Nervnoi Deytel'nosti*, **35**, 348-353
- 16) Arai, I., Hirose, H., Muramatsu, M., and Aihara, H. (1987) Effects of restraint and water-immersion stress and insulin or gastric acid secretion in rats. *Physiology and Behavior*, **40**, 357-361
- 17) Archer, J. (1973) Tests for emotionality in rats and mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **54**, 428-432.
- 18) Armario, A., Restrepo, J. M., Castllanos, J. M., and Balasch, J. (1985) Dissociation between adrenocorticotropin and corticosterone responses to restraint after previous chronic exposure to stress. *Life Sciences*, **36**, 2085-2092
- 19) Aschoff, J. (1979) Circadian rhythms: Influences of internal and external factors on the period measured in constant conditions. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **49**, 225-249
- 20) Aschoff, J., von Goetz, C., and Honma, K. (1983) Restricted feeding in rats: Effects of varying feeding cycles. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **63**, 91-111
- 21) Barbaree, H. E., and Harding, R. K. (1973) Free-operant avoidance behavior and gastric ulceration in rats. *Physiology and Behavior*, **11**, 269-271
- 22) Bardo, M. T., Bhatnagar, R. K., and Gebhart, G. F. (1981) Opiate receptor ontogeny and morphine-induced effects: Influence of chronic footshock stress in preweanling rats. *Developmental Brain Research*, **1**, 487-495
- 23) Barrington, J., Jarvis, H., Redman, J. R., and Armstrong, S. H. (1993) Limited effects of three types of daily stress on rat free-running locomotor rhythms. *Chronobiology International*, **10**, 410-419
- 24) Batchelder, P., Kinney, R. O., Demlow, L., and Lynch, C. B. (1983) Effects of temperature and social interaction on huddling behavior in *Mus Musculus*. *Physiology and Behavior*, **31**, 97-102
- 25) Bauman, R. A., and Kant, G. J. (1991) Circadian effects of escapable and

inescapable shock on the food intake and wheelrunning of rats. *Physiology and Behavior*, 51, 167-174

26) Berger, D. F., Starzec, J. J., Mason, E. B., and Devito, W. (1980) The effects of different psychological stress on plasma cholesterol level in rats. *Psychosomatic Medicine*, 42, 481-492

27) Berridge, C. W., and Dunn, A. J. (1987) A corticotropin-releasing factor antagonist reverses the stress-induced changes of exploratory behavior in mice. *Hormones and Behavior*, 21, 393-401

28) Berry, R. J., Peters, J., and Van Aarde, R. J. (1978) Sub-antarctic house mice: Colonization, survival and selection. *Journal of Zoology*, 184, 127-141

29) von Bertalanffy, L. (1949) *Das bibliogische Weltbild*. A. Franke AG., Bern.
飯島衛, 長野敬 (訳) (1954) *生命-生體論の考察*. みすず書房, 東京

30) von Bertalanffy, L. (1967) *Robots, men and minds - Psychology in modern world*. George Braziller, New York. 長野敬 (訳) (1971) *人間とロボット-現代世界での心理学*. みすず書房, 東京

31) von Bertalanffy, L. (1968) *General system theory - Foundation, development, applications*. George Braziller, New York. 長野敬, 太田邦昌 (訳) (1973) *一般システム理論-その基礎, 発展, 応用*. みすず書房, 東京

32) Binik, Y. M., and Sullivan, M. J. L. (1983) Sudden swimming deaths: A psychological reinterpretation. *Psychophysiology*, 20, 670-681

33) Blanchard, R. J., and Blanchard, D. C. (1977) Aggressive behavior in the rat. *Behavioral Biology*, 21, 197-224

34) Blanchard, R. J., Blanchard, D. C., and Takahashi, L. K. (1978) Pain and aggression in the rat. *Behavioral Biology*, 23, 291-305

35) Bligh-Tynan, M. E., Bhagwat, S. A., and Castonguay, T. W. (1993) The effects of cold exposure on diurnal corticosterone and aldosterone rhythms in Sprague-Dawley rats. *Physiology and Behavior*, 54, 363-367

36) Bolles, R. C. (1961) The interaction of hunger and thirst in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 54, 580-584

37) Bolles, R. C., and Moot, S. A. (1973) The rat's anticipation of two meals a day. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 83, 510-514

38) Bolles, R. C., and Stokes, L. W. (1965) Rat's anticipation of diurnal and a-diurnal feeding. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 60, 290-294

39) Bond, N. W. (1978) Shock induced alcohol consumption in rats: Role of ini-

tial preference. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, **9**, 39-42

40) Box, B. M., Montis, F., Yeomans, C., and Stevenson, J. A. F. (1973) Thermogenic drinking in cold-acclimated rats. *American Journal of Physiology*, **225**, 162-165

41) Brady, J. V. (1958) Ulcers in "executive" monkeys. *Scientific American*, **199**, 95-100

42) Brennan, F. X., Berger, D. F., Starzec, J. J., and Balkin, T. J. (1994) Plasma glucose levels and leverpress avoidance versus escape behavior in rats. *Physiology and Behavior*, **51**, 723-727

43) Broadhurst, P. L. (1975) The Maudsley reactive and non-reactive strains of rats: A survey. *Behaviour Genetics*, **5**, 299-319

44) Brobeck, J. R. (1948) Food intake as a mechanism of temperature regulation. *Yale Journal of Biological Medicine*, **20**, 545-552

45) Brodie, D. A., and Hanson, H. H. (1960) A study of the factors involved in the production of gastric ulcers by the restraint technique. *Gastroenterology*, **38**, 353-360

46) Browman, L. G. (1943) The effects of controlled temperature upon the spontaneous activity rhythms of the albino rat. *Journal of Experimental Biology*, **94**, 477-489

47) Brown, J. S., and Jacobs, A. (1949) The role of fear in the motivation and acquisition of responses. *Journal of Experimental Psychology*, **39**, 747-759

48) Campbell, B. A., and Lynch, G. S. (1967) Activity and thermoregulation during food deprivation in the rat. *Physiology and Behavior*, **2**, 311-313

49) Campbell, B. A., and Sheffield, F. D. (1953) Relation of random activity to food deprivation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **46**, 320-322

50) Campbell, B. A., Teghtsoonian, R., and Williams, R. A. (1961) Activity, weight loss and survival time of food-deprived rats as a function of age. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **54**, 216-219

51) Cannon, W. B. (1932) *Wisdom of the body*. Kegan, Paul, Trench, Trubner and Company, London. 館鄰, 館澄江 (訳) (1981) *からだの知恵*. 講談社, 東京

52) Carlisle, H. J. (1966) Heat intake and hypothalamic temperature during behavioral temperature regulation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **61**, 388-397

53) Casada, J. H., and Dafny, N. (1991) Restraint and stimulation of bed nucle-

us of the stria terminalis produce similar stress-like behaviors. *Brain Research Bulletin*, 27, 207-212

54) Chapman, R. H., and Judith, M. (1978) Maternal stress and pituitary-adrenal manipulations during pregnancy in rats: Effects of morphology and sexual behavior of male offspring. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 92, 1074-1083

55) Charfas, J. (Ed.) (1982) Darwin up to data. New Sciences Publications, London. 松永俊男, 野田春彦, 岸由二 (訳) (1984) 生物の進化-最近の話題. 培風館, 東京

56) Cho, C. H., Fong, L. Y., Ma, P.C., and Ogle, C. W. (1987) Zinc deficiency: Its role in gastric secretion and stress-induced gastric ulceration in rats. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 26, 293-297

57) Cizek, L. J. (1959) Long-term observation on relationship between food and water ingestion in the dog. *American Journal of Physiology*, 197, 342-346

58) Cohen, S., Kamarck, T., and Mermelstein, R. (1983) A global measure of perceived stress. *Journal of Health and Social Behavior*, 24, 385-396

59) Coll-Andreu, M., Ayora-Mascarell, L., Trullas-Olivia, R., and Morgado-Bernal, I. (1989) Behavioral evaluation of the stress induced by the platform method for short-term paradoxical sleep deprivation in rats. *Brain Research Bulletin*, 22, 825-828

60) Connell, A. M., Cooper, J., and Redfearn, J. W. (1958) The contrasting effects of emotional tension and physical exercise on the excretion of 17-ketogenic steroids and 17-ketosteroids. *Acta Endocrinology*, 27, 179-194

61) Cormarèche-Leydier, M. (1981) The effects of ambient temperature on rectal temperature, food intake and short term body weight in the capsaicin desensitized rat. *Pflugs Archieves*, 389, 171-174

62) Corum, C. R., and Thurmond, J. B. (1977) Effects of acute exposure to stress on subsequent aggression and locomotion performance. *Psychosomatic Medicine*, 39, 436-443

63) Cox, R. H. (1991) Exercise training and response to stress: Insights from an animal model. *Medicine and Science in Sports Exercise*, 23, 853-859

64) Cox, R. H., Hubbard, J. W., Lawler, J. E., Sanders, B. J., and Mitchell, V. P. (1985) Exercise training attenuates stress-induced hypertension in the rat. *Hypertension*, 7, 747-751

65) Darwin, C. (1859) The origin of species by means of natural selection.

- John Murray, London. 堀伸夫 (訳) (1958) 種の起源. 槇書店, 東京
- 66) Dawkins, M. S. (1986) Unrabbelling animal behavior. Logan Group Limited. 山下恵子, 新妻昭夫 (訳) (1989) 動物行動学再考. 平凡社, 東京
- 67) DeLongis, A., Folkman, S., and Lazarus, R. S. (1988) The impact of daily stress on health and mood: Psychological and social resources as mediators. *Journal of Personality and Social Psychology*, 54, 486-495
- 68) Denohoe, T. P., Kennet, G. A., and Curzon, G. (1987) Immobilization stress-induced anorexia is not due to gastric ulceration. *Life Sciences*, 40, 467-472
- 69) Dewsbury, D. A. (1978) Comparative animal behavior. McGraw-Hill, New York. 奥井一満 (訳) (1981) 比較・動物行動学. 共立出版, 東京
- 70) Dey, S. (1994) Physical exercise ad a novel antidepressant agent: Possible role of serotonin receptor subtypes. *Physiology and Behavior*, 55, 323-329
- 71) Dijken, H. H., Mos, J., Heyden, J. A. M., and Tilders, F. J. H. (1992) Characterization of stress-induced long-term behavioral changes in rats: Evidence in favor of anxiety. *Physiology and Behavior*, 52, 945-951
- 72) Dillon, K. M., Minchoff, B., and Baker, K. H. (1985) Positive emotional states and enhancement of the immune system. *International Journal of Psychiatry in Medicine*, 15, 13-18
- 73) Dubos, R. (1965) Man adapting. Yale University Press, New Haven and London. 木原弘二 (訳) (1970) 人間と適応. みすず書房, 東京
- 74) Duda, J. J., and Bolles, R. C. (1963) Effects of prior deprivation, current deprivation and weight loss on the activity of the hunger rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 56, 569-571
- 75) Ebihara, S., and Tsuji, K. (1976) Strain differences in the mouse's wheel-running behavior. *Japanese Psychological Research*, 18, 20-29
- 76) Edney, J. J. (1974) Human territoriality. *Psychological Bulletin*, 81, 959-975
- 77) Eibl-Eibesfeldt, I. (1974) Grundriss der Vergleichenden Verhaltensforschung - Ethologie. R. Piper and Co. Verlag, München. 伊谷純一郎, 美濃口担 (訳) (1978) 比較行動学. みすず書房, 東京
- 78) Eldredge, N. (1989) Macroevolutionary dynamics - Species, niches, and adaptive peaks. McGraw-Hill, New York. 寺本英 (監修) 高木浩一 (訳) (1992) 大進化 - 適応と種分化のダイナミックス. マグロウヒル出版, 東京
- 79) Fallon, D. (1965) Effects of cyclic deprivation upon consummatory behavior - The role of deprivation history. *Journal of Comparative and Physiological Psy-*

chology, 60, 283-287

80) Felszeghy, K., Savári, M., and Nyakas, C. (1993) Behavioral depression: Opposite effects of neonatal dexamethasone and ACTH-(4-9) analogue (ORG 2766) treatments in the rat. *Hormones and Behavior*, 27, 380-396

81) File, S. E., and Vellucci, S. V. (1979) Behavioral and biochemical measures of stress in hooded rats from different sources. *Physiology and Behavior*, 22, 31-35

82) Finger, F. W. (1951) The effect of food deprivation and subsequent satiation upon general activity in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 44, 557-564

83) Finger, F. W., and Reid, L. S. (1952) The effect of water deprivation and subsequent satiation upon general activity in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 45, 368-372

84) Frankenhaeuser, M. (1978) Psychoendocrine approaches to the study of emotion as related to stress and coping. In Howe Jr. H. E., and Dienstbier, R. A. (Eds.) Nebraska symposium on motivation. University of Nebraska Press, Lincoln/London.

85) Francis, A. J., and Coleman, G. J. (1988) The effects of ambient temperature cycle upon circadian running and drinking activity in male and female laboratory rats. *Physiology and Behavior*, 43, 471-477

86) Freeman, G. B., and Thurmona, J. B. (1985) Brain amines and effects of chlordiazepoxide on motor activity in response to stress. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 22, 665-670

87) 藤本佳佑 (1953) ハツカネズミの日周期活動—ハツカネズミの社会関係がその日周期活動に及ぼす影響について—, 生理生態, 5, 97-103

88) 藤田統 (1991) 行動の適応と生態学的アプローチ. 藤田統 (編) (1991) 動物の行動と心理学. 教育出版, 東京

89) Fuller, C. A., Sulzman, F. M., and Moore-Ede, M. C. (1978) Thermoregulation is impaired in an environment without circadian time cues. *Science*, 199, 794-796

90) Galina, Z. H., Amit, Z., and Van Ree, J. M. (1985) Behavioral support for an ACTH receptor in the CNS. *Peptides*, 6, 285-291

91) Glavin, G. B., and Rockman, G. E. (1985) Acute ethanol administration: Effects on stress-induced gastric and duodenal ulcer in rats. *Alcohol*, 2, 651-653

- 92) Glazer, H. I., and Weiss, J. M. (1976) Long-term and transitory interference effects. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2, 191-201
- 93) Glazer, H. I., Weiss, J. M., Pohorecky, L. A., and Miller, N. E. (1976) Monoamines as mediators of avoidance-escape behavior. *Psychosomatic Medicine*, 37, 535-543
- 94) Goesling, W. J., Buchholz, A. R., and Carreira, C. J. (1974) Conditioned immobility and ulcer development in rats. *Journal of General Psychology*, 91, 231-236
- 95) Goldsmith, J. F., Brain, P. F., and Benton, D. (1978) Effects of the duration of individual or group housing on behavioral and adrenocortical reactivity in male mice. *Physiology and Behavior*, 21, 757-760
- 96) Goldstein, R., and Wozniak, D. F. (1979) Effect of age, food deprivation and stress on gastric erosion in the rat. *Physiology and Behavior*, 23, 1011-1015
- 97) Gray, J. A. (1971) *The psychology of fear and stress*. George Weidenfeld and Nicolson, London. 斎賀久敬, 今村護郎, 篠田彰, 河内十郎 (訳) (1973) 恐怖とストレス. 平凡社, 東京
- 98) Gray, J. A. (1987) *The psychology of fear and stress* (2nd edition). Cambridge University Press. 八木欽治 (訳) (1991) ストレスと脳. 朝倉書店, 東京
- 99) Guth, P. H., and Mednick, R. (1964) The effect of chronic restraint stress on gastric ulceration in the rat. *Gastroenterology*, 46, 285-286
- 100) Hamilton, W. D. (1964) The geneical evolution of social behaviour, I II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-52
- 101) Hanson, E. D. (1972) *Animal diversity* (3rd edition). Prentice-Hall, Engelwood Cliffs. 八杉龍一 (訳) (1975) 動物の分類と進化. 岩波書店, 東京
- 102) Haas, A. (1962) Phylogenetisch bedeutungsvolle Verhaltensänderungen bei Hummeln (English abstract). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 19, 356-370
- 103) Hall, C. S. (1934) Emotional behavior in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative Psychology*, 18, 385-403
- 104) Hanson, H. M. (1963) Restraint and gastric ulcers. *Journal of Neuropsychology*, 4, 390-395
- 105) 林峻一郎 (1990) ストレスとコーピングーラザルス理論への招待: 解説. 林峻一郎 (編・訳) (1990) ストレスとコーピングーラザルス理論への招待. 星和書店, 東京

- 106) Hemingway, R. B., and Reigle, T. G. (1987) The involvement of endogenous opiate systems in learned helplessness and stress-induced analgesia. *Psychopharmacology*, **93**, 353-357
- 107) Hilakivi-Clarke, L., Wright, A., and Lippman, M. (1993) DMBA-induced mammary tumor growth in rats exhibiting increased or decreased ability to cope with stress due to early postnatal handling or antidepressant treatment. *Physiology and Behavior*, **54**, 229-236
- 108) Hilakivi, L. A., Durcan, M. J., and Lister, R. G. (1989) Effects of ethanol on fight- or swim-stressed mice in Porsolt's swim test. *Neuropsychopharmacology*, **2**, 293-298
- 109) Hinde, R. A. (1970) Animal behavior—A synthesis of ethology and comparative psychology (2nd edition). McGraw-Hill Kogakusha, Tokyo
- 110) Hinde, R. A. (1974) Biological basis of human social behavior. McGraw-Hill, New York. 桑原万寿太郎, 平井久 (監訳) 行動生物学. 講談社, 東京
- 111) 平井久 (1969) ストレスと行動. 八木 晃 (監), 松山義則 (編) 講座心理学12. 異常心理学—行動論的アプローチ. 東京大学出版会, 東京
- 112) 平井富雄 (1989) 善玉ストレス・悪玉ストレス—ストレスと上手につきあう法. 講談社, 東京
- 113) 平野鉄雄, 新島旭 (1995) 脳とストレス—ストレスにたちむかう脳. 共立出版, 東京
- 114) Honma, K., Honma, S., and Hiroshige, T. (1986) Disorganization of the rat activity rhythm by chronic treatment with methamphetamine. *Physiology and Behavior*, **38**, 687-695
- 115) Honma, K., Honma, S., and Hiroshige, T. (1987) Activity rhythms in the circadian domain appear in suprachiasmatic nuclei lesioned rat. *Physiology and Behavior*, **40**, 767-774
- 116) 本間研一, 本間さと, 広重力 (1989) 生体リズムの研究. 北海道大学図書刊行会, 札幌
- 117) Honma, K., and Hiroshige, T. (1978) Internal synchronization among several circadian rhythms in rats under constant light. *American Journal of Physiology*, **235**, R243-R249
- 118) 本間研一, 長坂俊春, 野江康郎 (1987) コルチコイドの日周リズムと摂食. 内分泌の進歩, **5**, 175-187
- 119) 堀哲郎 (1991) 脳と情動—感情のメカニズム. 共立出版, 東京
- 120) 今田寛 (1971) 動物における病的行動の実験的研究—嫌悪刺激を用いた実験の最

近の諸問題. 心理学評論, 14, 1-27

- 121) 今田寛 (1975) 感情心理学3. 恐怖と不安—情動と行動Ⅱ. 誠信書房, 東京
- 122) Imada, H., and Soga, M. (1971) The CER and BEL as a function of predictability and escapability of an electric shock. *Japanese Psychological Research*, 13, 115-122
- 123) 今村護郎 (1978) 行動と脳—心理学と生理学. 東京大学出版会, 東京
- 124) Imperato, A., Angelucci, L., Casolini, P., Zocchi, A., and Pulglis-Allegra, S. (1992) Repeated stressful experiences differently affect limbic dopamine release during and following stress. *Brain Research*, 577, 194-199
- 125) Inglefield, J. R., Schwarzkopf, S. B., and Kellogg, C. K. (1994) Alterations in behavioral responses to stressors following excitotoxin lesions of dorsomedial hypothalamic regions. *Brain Research*, 633, 151-161
- 126) Inouye, S. T. (1982) Restricted daily feeding does not entrain circadian rhythms of the suprachiasmatic nucleus in the rat. *Brain Research*, 232, 194-199
- 127) Inouye, S. T., and Kawamura, H. (1979) Persistence of circadian rhythmicity in a mammalian hypothalamic "island" containing the suprachiasmatic nucleus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 76, 5962-5966
- 128) Inouye, S. T., and Kawamura, H. (1982) Characteristics of a circadian pacemaker in the suprachiasmatic nucleus. *Journal of Comparative Physiology*, 146, 153-160
- 129) Irwin, M. R., Seagal, D. S., and Hauger, R. L. (1989) Individual behavioral and neuroendocrine differences in response to audiogenic stress. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 32, 913-917
- 130) Isaacson, R. L., Luber, J. F., Douglas, R. J., and Schmaltz, L. W. (1971) A primer of physiological psychology. Harper and Row, New York. 平井久, 山崎勝男, 山中祥三 (訳) (1973) 生理心理学入門. 誠信書房, 東京
- 131) 石井澄, 辻敬一郎, 小俣謙二 (1982) 光あるいは電撃の呈示による行動変容にみられるマウス系統差. 動物心理学年報, 32, 43
- 132) Isom, G. E., and Elshowlhy, R. M. (1982) Interaction of acute and chronic stress with respiration: Modification by naloxon. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 16, 599-603
- 133) 伊藤眞次 (1974) 適応のしくみ—寒さの生理学. 北海道大学図書刊行会, 札幌
- 134) 伊藤眞次 (1978) ホルモンと行動. 共立出版, 東京
- 135) Johnson, E. O., Kamilaris, T. C., Chrousos, G. P., and Gold, P. W. (1994)

Mechanisms of stress: A dynamic overview of hormonal and behavioral homeostasis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 16, 115-130

136) Johnson, J. T., and Levine, S. (1973) Influence of water deprivation on adrenocortical rhythms. *Neuroendocrinology*, 11, 268-273

137) Johnson, K. G., and Cabanac, M. (1982) Homeostatic competition between food intake and temperature regulation in rats. *Physiology and Behavior*, 28, 675-679

138) Kant, G. J., Bauman, R. A., Pastel, R. H., Myatt, C. A., Closser-Gomez, E., and D'Angelo, C. P. (1991) Effects of controllable vs. uncontrollable stress on circadian temperature rhythms. *Physiology and Behavior*, 49, 625-630

139) Kant, G. J., Eggleston, T., Landman-Roberts, L., Kenion, C. C., Driver, G. C., and Meyerhoff, J. L. (1985) Habituation to repeated stress is stressor specific. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 22, 631-634

140) Kant, G. J., Mougey, E. H., Pennington, L. L., and Meyerhoff, J. L. (1983) Effects of repeated stress on pituitary cyclic AMP, and plasma prolactin, corticosterone and growth hormone in male rats. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 18, 967-971

141) Kant, G. J., Pastel, R. H., Bauman, R. A., Maughan, K. R., Robinson, T. N., Wright, W. L., and Covington, P. S. (1995) Effects of chronic stress on sleep in rats. *Physiology and Behavior*, 57, 359-365

142) 粕谷英一 (1990) 行動生態学入門. 東海大学出版会, 東京

143) Kaviliers, M. (1987) Stimulatory influences of calcium channel antagonists on stress-induced opioid analgesia and locomotor activity. *Brain Research*, 408, 403-407

144) 河田雅圭 (1989) 進化論の見方. 紀伊國屋書店, 東京

145) 川村浩 (1989) 脳とリズム. 朝倉書店, 東京

146) 河野友信, 田中正敏 (編) (1986) ストレスの科学と健康. 朝倉書店, 東京

147) Kettlewell, H. B. D. (1955) Selection experiments on individual melanism in the Lepidoptera. *Heridity*, 9, 323-335

148) 木田光郎 (1983) 慢性ストレス環境下で出現したラットの行動異常-外傷の対処可能性と予測可能性. 名古屋大学環境医学研究所年報, XXXIV, 64-71

149) 木田光郎 (1986) 長期慢性ストレス環境下におけるラットの行動変容 - safety signal hypothesis の妥当性について. 名古屋大学環境医学研究所年報, XXXVII, 64-70

150) 菊池安行, 坂本弘, 佐藤方彦, 田中正敏, 吉田敬一 (1981) 生理人類学入門-人間

の環境への適応能. 南江堂, 東京

151) 北村晴郎 (1965) 適応の心理. 誠信書房, 東京

152) Knauth, P., Rutenfranz, J., Herrmann, G., and Poepl, S. J. (1978) Re-entrainment of body temperature in experimental shift-work studies. *Ergonomics*, 21, 775-783

153) 古賀良彦 (1987) ストレスとアロマセラピー. フレグランスジャーナル, 86, 25-28

154) Konarska, M., Stewart, R. E., and McCarty, R. (1990a) Predictability of chronic intermittent stress: Effects on sympathetic-adrenal medulary responses of laboratory rats. *Behavioral and Neural Biology*, 53, 231-243

155) Konarska, M., Stewart, R. E., and McCarty, R. (1990b) Habituation of plasma catecholamine responses to chronic intermittent restraint stress. *Psychobiology*, 18, 30-34

156) Koo, M. W., Cho, C. H., and Ogle, C. W. (1989) Does acidosis contribute to stress-induced ulceration in rat stomachs? *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 33, 563-566

157) Krahn, D., Gosnell, B. A., Grace, M., and Levine, A. S. (1986) CRF antagonist partially reverses CRF- and stress-induced effects on feeding. *Brain Research Bulletin*, 17, 285-289

158) Kuribara, H., and Tadokoro, S. (1984) Circadian variation in susceptibility to methamphetamine after repeated administration in mice. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 20, 247-250

159) Kuriyama, K., Kanamori, K., and Yoneda, Y. (1984) Preventive effect of alcohol against stress-induced alteration in content of monoamines in brain and adrenal gland. *Neuropharmacology*, 23, 649-654

160) 黒島晨汎 (1981) 環境生理学. 理工学社, 東京

161) Kurumiya, S., and Kawamura, H. (1988) Circadian oscillation of the multiple unit activity in the guinea pig suprachiasmatic nucleus. *Journal of Comparative Physiology*, A162, 301-308

162) Lazarus, R. S. (1976) Patterns of adjustment (3rd edition). McGraw-Hill Kogakusha, Tokyo

163) Lazarus, R. S. (1990) Measuring stress to predict health outcome: A lecture by R. S. Lazarus, Ph.D. 星和書店, 東京. 林峻一郎 (編・訳) (1990) ストレスとコーピング—ラザルス理論への招待. 星和書店, 東京

164) Lepkovsky, S., Lyman, R., Fleming, D., Nagumo, M., and Dimick, M. M.

- (1957) Gastro-intestinal regulation of water and its effect on food intake and rate of digestion. *American Journal of Physiology*, 188, 327-331
- 165) Levine, S., and Coover, G. D. (1976) Environmental control of suppression of the pituitary-adrenal system. *Physiology and Behavior*, 17, 35-37
- 166) Levis, D. J. (1976) Learned helplessness: A reply and an alternative S-R interpretation. *Journal of Experimental Psychology: General*, 105, 47-65
- 167) Levitt, E. E. (1967) The psychology of anxiety. Bobbs-Merrill Company, Indianapolis. 西川好夫 (訳) (1976) 不安の心理学. 法政大学出版局, 東京
- 168) Lorenz, K. (1958) The evolution of behavior. *Scientific American*, 199, 67-78
- 169) Lorenz, K. (1965) Über Tierisches und Menschliches Verhalten - Aus dem Werdegang der Verhaltenslehre. R. Piper and Co. Verlag, München. 日高敏隆, 丘直道 (訳) 動物行動学Ⅱ. 思索社, 東京
- 170) Maestripieri, D., Badiani, A., and Puglisi-Allegra, S. (1991) Prenatal chronic stress increases anxiety and decreases aggression in lactating female mice. *Behavioral Neuroscience*, 105, 663-668
- 171) Maier, S. F., Albin, R. W., and Testa, T. J. (1973) Failure to learn to escape in rats previously exposed to inescapable shock depends on the nature of the escape response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 85, 581-592
- 172) Maier, S. F., and Seligman, M. E. P. (1976) Learned helplessness: Theory and Evidence. *Journal of Experimental Psychology: General*, 105, 3-46
- 173) Maier, S. F., and Testa, T. J. (1975) Failure to learn to escape by rats previously exposed to uncontrollable shock is partly produced by associative interference. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88, 554-564
- 174) 牧野順四郎 (1991) 脳の進化と適応行動. 藤田統 (編) (1991) 動物の行動と心理学. 教育出版, 東京
- 175) Mandler, G. (1984) Mind and body: Psychology of emotion and stress. W. W. Norton and Company. 田中正敏, 津田彰 (監訳) (1987) 情動とストレス. 誠信書房, 東京
- 176) Manning, F. J., Wall, H. G., Montgomery, Jr., C. A., Simmons, C. J., and Sessions, G. R. (1978) Microscopic examination of the activity-stress ulcer in the rat. *Physiology and Behavior*, 21, 269-274
- 177) Martí, O., Martí, J., and Armario, A. (1994) Effects of chronic stress on food intake in rats: Influence of stressor intensity and duration of daily expo-

sure. *Physiology and Behavior*, 55, 747-753

178) Mason, J. W. (1968) A review of psychoendocrine research on the pituitary-adrenal cortical system. *Psychosomatic Medicine*, 30, 576-607

179) Mason, J. W., Mangan, G., Brady, J. W., Conrad, D., and Rioch, D. M. (1961) Concurrent plasma epinephrine, norepinephrine and 17-hydroxy corticosteroid levels during conditioned emotional disturbances in monkeys. *Psychosomatic Medicine*, 23, 344-355

180) McCarty, R., and Kopin, I. (1978) Changes in plasma catecholamines and behavior of rats during the anticipation of footshock. *Hormones and Behavior*, 11, 248-257

181) McCutcheon, N. B., and Guile, M. N. (1981) Stomach mucosal lesions in stressed rats with and without post-stress rest. *Physiology and Behavior*, 26, 681-686

182) Meisel, R. L., Dohanich, G. P., and Ward, I. L. (1979) Effects of prenatal stress on avoidance acquisition, open-field performance and lordotic behavior in male rats. *Physiology and Behavior*, 22, 527-530

183) Miller, W. R., Rosellini, R. A., and Seligman, M. E. P. (1977) Learned helplessness and depression. In Mase, J. D., and Seligman, M. E. P. (Eds.) (1977) *Psychopathology: Experimental models*. W. H. Freeman and company, San Francisco.

184) Miller III, I. W., and Newman, W. H. (1979) Learned helplessness: A review and attribution theory model. *Psychological Bulletin*, 86, 93-118

185) Mills, K. C., Bean, J. W., and Hutcheson, J. S. (1977) Shock-induced ethanol consumption in rats. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 6, 107-115

186) Mineka, S., Cook, M., and Miller, S. (1984) Fear conditioned with escapable and inescapable shock: Effects of a feedback stimulus. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 10, 307-323

187) 宮保進 (1978) 行動のリズム発生と下垂体・副腎皮質リズムとの関連. 須田正巳, 早石修, 中川八郎 (編) (1978) 続・バイオリズムとその機構. 講談社, 東京

188) Mogenson, G. J. (1977) *The neurobiology of behavior - An introduction*. Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale. 渡辺格, 勝木元世, 猪子英俊 (1981) 神経生物学から見た動機づけ. 培風館, 東京

189) Molina, V. A., Wagner, J. H., and Spear, L. P. (1994) The behavioral response to stress is altered in adult rats exposed to prenatally to cocaine. *Physiology and Behavior*, 55, 941-945

- 190) Mollenauer, S., Bryson, R., Robinson, M., Sardo, J., and Coleman, C. (1993) EtOH self-administration in anticipation of noise stress in C57BL/6J mice. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, **46**, 35-38
- 191) Moore, R. Y. (1983) Organization and function of a central nervous system circadian oscillator: The suprachiasmatic hypothalamic nucleus. *Federation Proceedings*, **42**, 2783-2789
- 192) Moot, S. A., Cebulla, R. P., and Crabtree, J. H. (1970) Instrumental control and ulceration in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **71**, 405-410
- 193) Morrison, S. D. (1967) The adrenal cortex and the regulation of water exchange during food deprivation. *Endocrinology*, **80**, 835-839
- 194) Moskovitz, M. J. (1959) Running-wheel activity in the white rat as a function of combined food and water deprivation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **52**, 621-625
- 195) Mowrer, O. H., and Viek, P. (1948) An experimental analogue of fear from a sense of helplessness. *Journal of Abnormal and Social Psychology*, **43**, 193-200
- 196) 宗像恒次 (1989) ストレスと対処行動. 中川米造, 宗像恒次 (編) (1989) 応用心理学講座13 医療・健康心理学. 福村出版, 東京
- 197) Murphy, J. M., and Nagy, Z. H. (1979) FLA-63 blocks food-deprivation-induced behavioral arousal in the mouse. *Physiological Psychology*, **7**, 407-411
- 198) 村田晴夫 (1994) 一般システム理論における有機体の思想. (編) (1994) 岩波講座現代思想12 生命システムの思想. 岩波書店, 東京
- 199) Murison, R., Overmier, J. B., and Glavin, G. B. (1989) Stress-rest cyclicity in the pathogenesis of restraint-induced stress gastric ulcers in rats. *Physiology and Behavior*, **45**, 809-813
- 200) 永田勝太郎 (1996) 音楽療法の生理学的研究と心身医学における応用. 櫻林仁 (監) (1996) 音楽療法研究-第一線からの報告. 音楽之友社, 東京
- 201) 中川米造 (1989) ストレスの身体的基盤. 中川米造, 宗像恒次 (編) (1989) 応用心理学講座13 医療・健康心理学. 福村出版, 東京
- 202) 中村運 (1994) 生命進化40億年の風景. 化学同人, 東京
- 203) Nash, J. F., and Maickel, R. P. (1985) Stress-induced consumption of ethanol by rats. *Life Sciences*, **37**, 757-765
- 204) Nation, J. R., Baker, D. M., Bratton, G. R., Fantasia, M. A., Andrews, K., and Wonac, C. (1987) Ethanol-self administration in rats following exposure to dietary cadmium. *Neurotoxicology and Teratology*, **9**, 339-344

- 205) Nelson, E. L., Fregly, M. J., and Tyler, P. E. (1974) Effects of water temperature on post-cold exposure drinking response of rats. *American Journal of Physiology*, **227**, 977-980
- 206) Nelson, E. L., Fregly, M. J., and Tyler, P. E. (1975a) Factors affecting thermogenic drinking in rats. *American Journal of Physiology*, **228**, 1875-1879
- 207) Nelson, E. L., Fregly, M. J., and Tyler, P. E. (1975b) Peripheral body temperature and thermogenic drinking in cold-treated rats. *Journal of Applied Physiology*, **39**, 965-968
- 208) 根平邦人 (1991) 進化をどう理解するか (第2版). 共立出版, 東京
- 209) 二木宏明 (1984) 脳と心理学-適応行動の生理心理学. 朝倉書店, 東京
- 210) Nyakas, C., Prins, A. J., and Bohus, B. (1990) Age-related alterations in cardiac response to emotional stress: Relations to behavioral reactivity in the rat. *Physiology and Behavior*, **47**, 273-280
- 211) Odio, M. R., and Maickel, R. P. (1985) Comparative biochemical responses of rats to different stressful stimuli. *Physiology and Behavior*, **34**, 595-599
- 212) 小川卓爾, 稲森幸浩 (1971) 1. 実験的消化器性潰瘍: b) その神経内分泌学的基礎. *精神身体医学*, **11**, 17-22
- 213) 大羽滋 (1974) 増殖能力の遺伝と環境. 大島長造 (編) (1974) 昆虫の行動と適応. 培風館, 東京
- 214) 太田邦昌 (1991) 進化学における〈総合理論〉の立場. 柴谷篤弘, 長野敬, 養老孟司 (編) (1991) 講座「進化I」, 東京大学出版会, 東京
- 215) Omata, K., and Kawamura, H. (1988) Effects of methamphetamine upon circadian rhythms in multiple unit activity inside and outside the suprachiasmatic nucleus in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Neuroscience Letters*, **95**, 218-222
- 216) 小俣謙二, 前田恒, 辻敬一郎, 石井澄, 高崎敏治, 木村敦子 (1980) 光・音刺激による摂水の中断にみられるマウスの系統差. *動物心理学年報*, **30**, 59
- 217) Orlando, R. C., Hernandez, D. E., Prange, A. J., and Nemeroff, C. B. (1985) Role of the autonomic nervous system in the cytoprotective effect of neurotensin against gastric stress ulcers in rats. *Psychoneuroendocrinology*, **10**, 149-157
- 218) O'Shea, M., and Williams, J. L. D. (1974) The anatomy and output connection of a locust interneurone: The lobular giant movement detector (LGMD) neurone. *Journal of Comparative Physiology*, **91**, 257-266
- 219) Ossenkopp, K., and Mazmanian, D. S. (1985) Some behavioral factors related to the effects of cold-restraint stress in rats: A factor analytic-multiple re-

gression approach. *Physiology and Behavior*, 34, 935-941

220) Otaley, K., and Tonge, D. A. (1969) The effect of hunger on water intake in rats. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 21, 162-171

221) Overmier, J. B., and Seligman, M. E. P. (1967) Effects of inescapable shock upon subsequent escape and avoidance responding. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 63, 28-33

222) Panocka, I., Marek, P., Sadowski, B. (1986) Differentiation of neurochemical basis of stress-induced analgesia in mice by selective breeding. *Brain Research*, 397, 156-160

223) Paré, W. P. (1971) Six-hour escape-avoidance work shift and production of stomach ulcers. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 74, 459-466

224) Paré, W. P. (1973) Activity and food-restriction effects on gastric glandular lesions in the rat: The activity-stress ulcer. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 2, 213-214

225) Paré, W. P. (1974) Feeding environment and the activity-stress ulcer. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 4, 546-548

226) Paré, W. P. (1975a) Coping behavior, punishment and gastric secretion. *Physiology and Behavior*, 15, 627-629

227) Paré, W. P. (1975b) The influence of food consumption and running activity on the activity-stress ulcer in the rat. *American Journal of Digestive Disease*, 20, 262-273

228) Paré, W. P. (1976) Activity-stress ulcer in the rat: Frequency and chronicity. *Physiology and Behavior*, 16, 699-704

229) Paré, W. P. (1977) Body temperature and the activity-stress ulcer in the rat. *Physiology and Behavior*, 18, 219-223

230) Paré, W. P. (1980) Psychological studies of stress ulcer in the rat. *Brain Research Bulletin*, 5, 73-79

231) Paré, W. P. (1990) Technique and strain comparisons in stress ulcer. *Annals of New York Academy of Science*, 184, 223-230

232) Paré, W. P. (1993) Passive-avoidance behavior in Wistar-Kyoto (WKY), Wistar, and Fischer-344 rats. *Physiology and Behavior*, 54, 845-852

233) Paré, W. P. (1994) Open field, learned helplessness, conditioned defensive burying, and forced-swim tests in WKY rats. *Physiology and Behavior*, 55, 433-439

- 234) Pohorecky, L. A. (1981) The interpretation of alcohol and stress—A review. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 5, 209–229
- 235) Politch, J. A., and Herrenkohl, L. R. (1984) Effects of prenatal stress on reproduction in male and female mice. *Physiology and Behavior*, 32, 95–99
- 236) Reid, L. S., and Finger, F. W. (1955) The rat's adjustment to 23-hour food deprivation cycles. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 48, 110–113
- 237) Revusky, S. H. (1966) Cold acclimatization in hairless mice measured by behavioral thermoregulation. *Psychonomic Science*, 6, 209–210
- 238) Rice, H. K. (1963) The responding–rest ratio in the production of gastric ulcers in the rat. *Psychological Record*, 13, 11–14
- 239) Richter, C. P. (1943) Total self regulatory functions in animal and human beings. *Harvey Lectures*, 38, 63–103
- 240) Rivier, C., and Vale, W. (1988) Interaction between ethanol and stress on ACTH and beta–endorphin secretion. *Alcoholism: Clinical and Experimental Research*, 12, 206–212
- 241) Rockman, A. E., and Galvin, G. B. (1986) The effect of environmental enrichment on voluntary ethanol consumption and stress ulcer formation in rats. *Alcohol*, 3, 299–302
- 242) Rockman, A. E., Hall, A., and Galvin, G. B. (1986) Effects of restraint stress on voluntary ethanol intake and ulcer proliferation in rats. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 25, 1083–1087
- 243) Rosellini, R. A., DeCola, J. P., Plonsky, M., Warren, D. A., and Stilman, A. J. (1984) Uncontrollable shock proactively increases sensitivity to response–reinforcer independence in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 10, 346–359
- 244) Rosselini, R. A., and Seligman, M. E. P. (1975) Frustration and learned helplessness. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2, 149–157
- 245) Rosellini, R. A., and Widman, D. R. (1989) Prior exposure to stress reduces the diversity of exploratory behavior of novel objects in the rat. *Journal of Comparative Psychology*, 103, 339–346
- 246) Rothwell, N. J., Schonbaum, E., Smith, I. C. H., and Stock, M. J. (1979) Interactions of cold–and dietary–induced thermogenesis in the rat. *Journal of Physiology*, 300, 45

- 247) Rowland, N. (1984) Effects of chronic cold exposure on wheel running, food intake and fatty acid synthesis in syrian hamsters. *Physiology and Behavior*, 33, 253-256
- 248) Rusak, B., and Zucker, I. (1975) Biological rhythms and animal behavior. *Annual Review of Psychology*, 26, 137-171
- 249) Rusak, B., and Zucker, I. (1979) Neural regulation of circadian rhythms. *Physiological Review*, 59, 449-526
- 250) Saburin, M., and Ducharme, R. (1973) L'activite instrumentale de thermoregulation et le rythme cardiaque du rat albino (English abstract). *Canadian Journal of Psychology*, 27, 103-111
- 251) 坂部弘之 (1984) ストレス—その研究の歴史的概観. 労働総合研究所, 東京
- 252) Sandi, C., Borrel, J., and Guaza, C. (1992) Behavioral, neuroendocrine, and immunological outcomes of escapable or inescapable shock. *Physiology and Behavior*, 51, 651-656
- 253) 佐々木正宏 (1992) 適応の基礎. 大貫敬一, 佐々木正宏 (編) (1992) 心の健康と適応—パーソナリティの心理. 福村出版, 東京
- 254) 佐々木三男 (1984) 時差ボケ. 鳥居鎮夫 (編) (1984) 睡眠の科学. 朝倉書店, 東京
- 255) Sato, T., and KawamuOra, H. (1984) Effects of bilateral suprachiasmatic nucleus lesions on the circadian rhythms in a diurnal rodent, the Siberian chipmunk (*Eutamias sibiricus*). *Journal of Comparative Physiology*, 155, 745-752
- 256) Schachter, S., and Singer, J. E. (1962) Cognitive, social and physiological determinants of emotional state. *Psychological Review*, 69, 379-399
- 257) Scheving, L. E., Vedral, D. F., and Pauly (1968) Daily circadian rhythm in rats to d-amphetamine sulfate: Effect of blinding and continuous illumination on the rhythm. *Nature*, 219, 621-622
- 258) 生物学辞典 (1977) 岩波書店, 東京
- 259) 関谷透 (1993) ストレス症候群 再生へのカルテ—サラリーマン・OL・パート主婦. 佼成出版社, 東京
- 260) Seligman, M. E. P. (1968) Chronic fear produced by unpredictable shock. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 66, 402-411
- 261) Seligman, M. E. P., and Beagley, S. (1975) Learned helplessness in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88, 534-541
- 262) Seligman, M. E. P., and Groves, D. (1970) Non-transient learned helplessness. *Psychonomic Science*, 19, 191-192

- 263) Seligman, M. E. P., and Maier, S. (1967) Failure to escape traumatic shock. *Journal of Experimental Psychology*, 74, 1-9
- 264) Seligman, M. E. P., and Meyer, B. (1970) Chronic fear and ulcers in rats as a function of the unpredictability of safety. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 73, 202-207
- 265) Selye, H. (1936) A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature*, 138, 32
- 266) Selye, H. (1956) The stress of life. McGraw-Hill, New York. 杉靖三郎, 多田井吉之介, 藤井尚治, 竹宮隆 (訳) (1974) 現代生活とストレス. 法政大学出版局, 東京
- 267) Selye, H. (1973) The evolution of the stress concept. *American Scientist*, 61, 692-699
- 268) Selye, H. (1975) Confusion and controversy in the stress field. *Journal of Human Stress*, 1, 37-44
- 269) Shibata, H., and Nagasaka, T. (1987) The effects of forced running on heat production in brown adipose tissue in rats. *Physiology and Behavior*, 39, 377-380
- 270) Shichijo, K., Ito, M., and Sekine, I. (1991) The mechanism of low susceptibility to stress in gastric lesions of spontaneously hypertensive rats. *Life Sciences*, 49, 2023-2029
- 271) 島上和則 (1987) 居住環境と香り. 高野健人, 前田博, 長田泰公 (編) (1987) セミナー健康住居学. 清文社, 東京
- 272) Shimizu, N., Oomura, Y., and Aoyagi, K. (1989) Electrochemical analysis of hypothalamic serotonin metabolism accompanied by immobilization stress in rats. *Physiology and Behavior*, 46, 829-834
- 273) Shors, T. J., and Wood, G. E. (1995) Contribution of stress and gender to exploratory preferences for familiar versus unfamiliar conspecifics. *Physiology and Behavior*, 58, 995-1002
- 274) Shurman, A. J., and Katzev, R. D. (1975) Escape/avoidance responding in rats depends on strain and number of inescapable preshock. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88, 548-553
- 275) Simpson, C. W., Wilson, L. G. M., DiCara, L. V., and Jarrett, K. J. (1975) Stress-induced ulceration in adrenalectomized and normal rats. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 6, 189-191
- 276) Sines, J. O. (1979) Non-pharmacological and non-surgical resistance to

stress ulcers in temperamentally and physiologically susceptible rats. *Journal of Psychosomatic Research*, 23, 77-82

277) Sklar, L. S., Bruto, V., and Anisman, H. (1981) Adaptation to the tumorencing effects of stress. *Psychosomatic Medicine*, 43, 331-342

278) Solodow, R. (1989) ストレスマネイジメント (畑江千穂, 訳). 中川米造, 宗像恒次 (編) (1989) 応用心理学講座13 医療・健康心理学. 福村出版, 東京

279) Spielberger, C. (1979) Understanding stress and anxiety. Multimedia Publications Inc., Willemstad. 池上千寿子, 根岸悦子, 平木典子 (訳) (1984) ストレスと不安-危機をどうのりきるか. 鎌倉書房, 東京

280) Stam, R., Croiset, G., Akkermans, L. M. A., and Wiegant, V. M. (1995) Effects of novelty and conditioned fear on small intestinal and colonic motility and behavior in the rat. *Physiology and Behavior*, 58, 803-809

281) Starzec, J. J., Berger, D. F., and Hess, R. (1983) Effects of stress and exercise on plasma corticosterone, plasma cholesterol, and aortic cholesterol levels in rats. *Psychosomatic Medicine*, 45, 219-226

282) Steenbergen, J. M., Koolhaas, J. M., Strbbe, J. H., and Bohus, B. (1989) Behavioral and Cardiac responses to a sudden change in environmental stimuli: Effects of forced shift in food intake. *Physiology and Behavior*, 45, 729-733

283) Stephan, F. K. (1986) The role of period and Phase in interactions between feeding- and light-entrainable circadian rhythms. *Physiology and Behavior*, 36, 151-158

284) Stevenson, J. A. F., and Rixon, R. H. (1957) Environmental temperature and deprivation of food and water on the spontaneous activity of rats. *Yale Journal of Biological Medicine*, 29, 575-584

285) 須田正巳, 早石修, 中川八郎 (編) (1978) 続・バイオリズムとその機構. 講談社, 東京

286) 杉靖三郎 (1966) セリエ博士とストレス学説. Chishlom, B. B., Selye, H., Ewalt, J. R., Ravin, I. S., White, P. D., Dubos, R., Sarnoff, S. J., Lovelace, W. R., Beecher, H., Rusk, H. A., Gerard, R. W., Lucking, W. T. (Eds.) (1944) The Voice of America forum lectures on man under stress. Voice of America. 杉靖三郎 (監訳) (1966) ストレスと人間. 誠信書房, 東京

287) 杉村省吾 (1993) 子どもの心と身体-小児心身症と心理療法. 培風館, 東京

288) Swiergiel, A. H., Takahashi, L. K., and Kalin, N. H. (1993) Attenuation of stress-induced behavior by antagonism of corticotropin-releasing factor receptors in the central amygdala in the rat. *Brain Research*, 623, 229-234

- 289) Symonds, P. M. (1946) The dynamics of human adjustment. 畠山忠 (訳)
 (1979) 人間適応の心理—適応機制. 風間書房, 東京
- 290) Takahashi, L. K., and Blanchard, R. J. (1978) Shock and defensive fighting in the rat. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 12, 211—213
- 291) Takahashi, L. K., Haglin, C., and Kalin, N. H. (1992) Prenatal stress potentiates stress-induced behavior and reduces the propensity to play in juvenile rats. *Physiology and Behavior*, 51, 319—323
- 292) Takahashi, L. K., Turner, J. G., and Kalin, N. H. (1991) Development of stress-induced responses in preweanling rats. *Developmental Psychobiology*, 24, 341—360
- 293) 高橋滂子 (1975) 心理学における方法論の史的展開. 八木冕 (編) (1975) 心理学研究法 I—方法論. 東京大学出版会, 東京
- 294) Tan, N., Morimoto, K., Sugiura, T., Morimoto, A., and Murakami, N. (1992) Effects of running training on the blood glucose and lactate in rats during rest and swimming. *Physiology and Behavior*, 51, 927—931
- 295) 詫摩武俊 (1981) 適応. 梅津八三, 宮城音弥, 相良守次, 依田新 (監) (1981) 新版 心理学事典. 平凡社, 東京
- 296) 田中正敏 (1986) ストレスの概念と研究の歴史. 河野友信, 田中正敏 (編) (1986) ストレスの科学と健康. 朝倉書店, 東京
- 297) 田多井吉之介 (1970) 情動ストレスに対する内分泌適応. 吉村寿人, 高木健太郎, 猪飼道夫 (編) (1970) 生理学大系Ⅹ 適応協関の生理学. 医学書院, 東京
- 298) 田多井吉之介 (1974) ストレスとはなにか—あなたの心身に危機はないか—. 講談社, 東京
- 299) Teghtsoonian, R., and Steinberg, M. (1960) Random activity of the rat during food deprivation as a function of environmental condition. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 53, 242—244
- 300) Testa, T. J., Juraska, J. M., and Maier, S. F. (1974) Prior exposure to inescapable electric shock in rats affects extinction behavior after the successful acquisition of an escape response. *Learning and Motivation*, 5, 380—392
- 301) Tinbergen, N. (1963) On aims and method of Ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 410—433
- 302) Tinbergen, N. (1969) The study of instinct. Clarendon Press, Oxford. 永野為永 (訳) (1975) 本能の研究. 三共出版, 東京
- 303) 戸川行男 (1956) 適応と欲求. 金子書房, 東京
- 304) 戸川行男 (1957) 順応. 梅津八三, 宮城音弥, 相良守次, 依田新 (編) (1957) 心

理学事典. 平凡社, 東京

- 305) 富田守, 真家和生 (1994) 生理人類学. 朝倉書店, 東京
- 306) Tornatzky, W., and Miczek, K. A. (1993) Long-term impairment autonomic circadian rhythms after brief intermittent social stress. *Physiology and Behavior*, 53, 983-993
- 307) Treichler, F. R., and Hall, J. F. (1962) The relationship between deprivation weight loss and several measures of activity. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 55, 346-349
- 308) 津田彰 (1978) 学習論・行動理論の胃損傷発生への適用. 心身医学, 18, 142-148
- 309) Tsuda, A., and Hirai, H. (1975) Effects of the amount of required coping response tasks on gastrointestinal lesions in rats. *Japanese Psychological Research*, 17, 119-132
- 310) 津田彰, 平井久 (1976a) 電撃呈示部位関数としてのシロネズミの胃損傷に及ぼす信号-電撃随伴確率の効果. 心理学研究, 47, 258-267
- 311) 津田彰, 平井久 (1976b) 動物における心理的ストレスと胃損傷の発生. 心理学評論, 19, 116-139
- 312) 津田彰, 平井久 (1977) シロネズミの慢性ストレスに及ぼす対処反応の効果. 心身医学, 17, 121-129
- 313) 津田彰, 平井久 (1978) 動物における外傷の対処不可能性と胃損傷の発生. 心理学評論, 21, 144-165
- 314) Tsuda, A., and Tanaka, M. (1990) Neurochemical characteristics of rats exposed to activity stress. *Annals of New York Academy of Science*, 184, 146-158
- 315) Tsuda, A., Tanaka, M., Iimori, K., Ida, Y., and Nagasaki, N. (1981) Effects of divided feeding on activity-stress ulcer and the thymus weight in the rat. *Physiology and Behavior*, 27, 349-353
- 316) 辻敬一郎 (1981) 実験室における動物行動研究の若干の問題 - スンクス (*Suncus murinus*) の場合を例として -. 名古屋大学文学部研究論集, LXXXI, 37-52
- 317) 辻敬一郎 (1985) 近交系マウスの行動の系統発生の検討-光刺激による活動変化を中心に -. 名古屋大学文学部研究論集 XCIII, 哲学31, 43-58
- 318) 辻敬一郎 (1986) 行動の発生と形成. 北尾倫彦, 小嶋秀夫 (編) (1986) 心理学への招待. 有斐閣, 東京
- 319) 辻敬一郎 (1991) 研究ノート「意識心理学および行動心理学におけるエコロジカルな立場の素描. 名古屋大学文学部研究論集 111, 哲学37, 87-101
- 320) 辻敬一郎 (1994) 生育環境の長期恒常化に伴う心理的適応の変性に関する基礎的研究. 平成4・5年度科学研究費補助 (一般研究A) 研究成果報告書

- 321) Tsuji, K., Ebihara, S., and Ohkouchi, O. (1982) Strain differences in drinking and eating activities of inbred mice. *Tohoku Psychological Folia*, **XX XXI**, 1-4
- 322) Tsuji, K., and Ishikawa, T. (1984) Some observations of the caravanning behaviour in the musk shrew (*Suncus murinus*). *Behaviour*, **90**, 167-183
- 323) Tsuji, K., Matsuo, T., and Ishikawa, T. (1986) Developmental changes in the caravanning behaviour of the house musk shrew (*Suncus murinus*). *Behaviour*, **99**, 117-138
- 324) 上野良重, 尾関友佳子, 高木保幸, 原口雅浩, 津田彰 (1990) 大学生のストレス過程(4) - ストレスのモデレータとしてのユーモア. 第6回日本ストレス学会学術総会発表
- 325) Vidal, C., Girault, J., and Jacob, J. (1982) The effect of pituitary removal on pain regulation in the rat. *Brain Research*, **233**, 53-64
- 326) Vincent, G. P., and Paré, W. P. (1976) Activity-stress ulcer in the rat, hamster, gerbil and guinea pig. *Physiology and Behavior*, **16**, 557-560
- 327) 若林勲 (1968) 生命現象の特質. 内田直幹, 内菌耕二 (編) (1968) 生理学大系 I. 医学書院, 東京
- 328) Walsh, L. L. (1980) Differences in food, water and food-deprivation water intake in 16 strains of rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **94**, 775-781
- 329) Weiss, B. (1957) Thermal behavior of the subnourished and pantothenic-acid-deprived rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **50**, 481-485
- 330) Weiss, B., and Laties, V. G. (1960) Magnitude of reinforcement as a variable in thermoregulatory behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **53**, 603-608
- 331) Weiss, B., and Laties, V. G. (1961) Behavioral thermoregulation. *Science*, **133**, 1338-1344
- 332) Weiss, J. M. (1968) Effects of coping responses on stress. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **65**, 251-260
- 333) Weiss, J. M. (1970) Somatic effects of predictable and unpredictable shock. *Psychosomatic Medicine*, **32**, 397-408
- 334) Weiss, J. M. (1971a) Effects of coping behavior in different warning signal conditions on stress pathology in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **77**, 1-13
- 335) Weiss, J. M. (1971b) Effects of coping behavior with and without a feed-

back signal on stress pathology in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 77, 22-30

336) Weiss, J. M. (1972) Psychological factors in stress and disease. *Scientific American*, 226, 104-116

337) Weiss, J. M. (1977) Psychosomatic disorders. In Maser, J. D., and Seligman, M. E. P. (Eds.) (1977) *Psychopathology: Experimental models*. W.H. Freeman and Company, San Francisco

338) Weiss, J. M., and Glazer, H. I. (1975) Effects of acute exposure to stressors on subsequent avoidance-escape behavior. *Psychosomatic Medicine*, 37, 499-521

339) Weiss, J. M., Glazer, H. I., Pohorecky, L. A., Brick, J., and Miller, N. E. (1975) Effects of chronic exposure to stressors on avoidance - escape behavior and on brain norepinephrine. *Psychosomatic Medicine*, 37, 522-534

340) Weiss, J. M., Goodman, P. A., Losito, B. G., Corrigan, S., Charry, J. M., and Bailey, W. H. (1981) Behavioral depression produced by an uncontrollable stressor: Relationship to norepinephrine, dopamine and serotonin levels in various regions of the rat brain. *Brain Research Reviews*, 3, 167-205

341) Weiss, J. M., Pohorecky, L. A., Salman, S., and Gruenthal, M. (1976) Attenuation of gastric lesions by psychological aspects of aggression in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 90, 252-259

342) Weiss, J. M., Stone, E. A., and Harrell, N. (1970) Coping behavior and brain norepinephrine level in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 72, 153-160

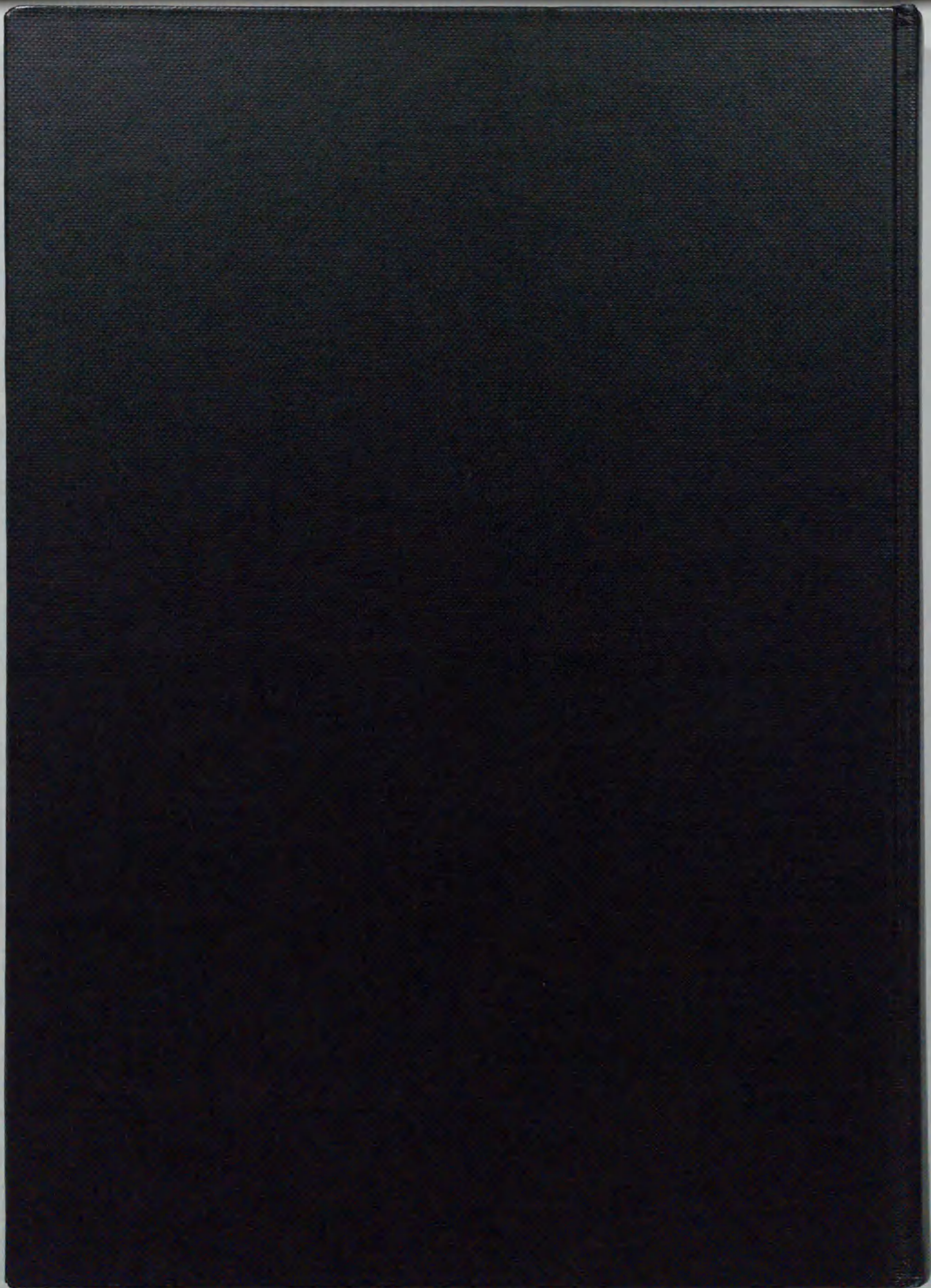
343) White-Welkely, J. E., Bunnell, B. N., Mougey, E. H., Meyerhoff, J. L., and Dishman, R. K. (1992) Treadmill exercise training and estradiol differentially modulate hypothalamic-pituitary-adrenal cortical responses to acute running and immobilization. *Physiology and Behavior*, 57, 533-540

344) Wickler, W. (1968) *Mimicry in plants and animals*. Geore Wiedenfeld and Nicolson Ltd., London. 羽田節子 (訳) (1983) *擬態-自然も嘘をつく*. 平凡社, 東京

345) Wideman, C. H., and Murphy, H. M. (1983) The effects of restraint and restraint plus intermittent shock on ulcer formation in Brattleboro rats. *Physiological Psychology*, 11, 78-80

346) Widman, D. R., Abrahamsen, G. C., and Rosellini, R. A. (1992) Environmental enrichment: The influences of restricted daily exposure and subsequent exposure to uncontrollable stress. *Physiology and Behavior*, 51, 309-318

- 347) Williams, J. M. (1984) Influence of postpartum shock controllability on subsequent maternal behavior in rats. *Animal Learning and Behavior*, 12, 209-216
- 348) Williams, J. L., and Maier, S. F. (1977) Transituational immunization and therapy of learned helplessness in the rat. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 3, 240-252
- 349) Wolinsky, H., Goldfisher, S., Katz, D., Markle, R., Gidez, L., Wassertheil-Smoller, S., and Coltoff-Schiller, B. (1979) Hydrolase activities in the rat aorta III. Effects of regular swimming activity and its cessation. *Circulation Research*, 45, 546-553
- 350) Wozniak, D. F., and Goldstein, R. (1980) Effects of deprivation duration and refeeding on gastric stress erosions in the rat. *Physiology and Behavior*, 24, 231-235
- 351) Yi, I., Bays, M. E., and Stephan, F. K. (1993) Stress ulcers in rats: The role of food intake, body weight, and time of day. *Physiology and Behavior*, 54, 375-381
- 352) Yi, I., Stephan, F. K., and Bays, M. (1995) Activity-stress ulcers in rats: The role of preentrainment to meal time. *Physiology and Behavior*, 58, 67-73
- 353) 万木良平 (1987) 環境適応の生理衛生学. 朝倉書店, 東京
- 354) 吉田敬一, 田中正敏 (1986) 人間の寒さへの適応. 技報堂出版, 東京
- 355) 吉村寿人 (1970) 適応生理学. 吉村寿人, 高木健太郎, 猪飼道夫 (編) (1970) 生理学大系Ⅸ 適応協関の生理学. 医学書院, 東京
- 356) Young, D. (1989) Nerve cells and animal behavior. Cambridge University Press, Cambridge



Inches 1 2 3 4 5 6 7 8
cm 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

Kodak Color Control Patches

© Kodak, 2007 TM: Kodak

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black



Kodak Gray Scale



© Kodak, 2007 TM: Kodak

A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19

