

II 総 説

個 体 行 動 と 「 学 習 」

浅 野 俊 夫

近年、動物行動に関する研究は広く一般の関心をも呼び増々盛んとなり、バツヤやミツバチといった昆虫からチンパンジーのような高等霊長類にいたるまで様々な種の行動の研究が報告されている。しかしながら、生物学者による研究の多くは、個体の環境適応において重要な役割を演ずるはずの「学習」という側面からの分析が欠如していたり、「学習」に対する知識が数十年前の心理学で言われていたもので、のちに新しい実験事実の蓄積により排棄されたり改編されたりしてしまった古い考え方であったりする。とくに、ヒトも含めて霊長類においては適応に占める「学習」の比重が非常に大きくなっていると思われるので、霊長類の個体行動の成立過程を問題にする時には「学習」を支配する諸原理の知見は必要不可欠であるといえよう。その詳細は他書（例えば、「学習心理学」（能見編），大日本図書：1976）を見ていただくことにして、本稿では霊長類の行動研究にたずさわる方々に少しでも多く学習心理学の成果と方法論に関心を持っていただくため、従来の誤解や無関心を生み出すもととなった歴史的経過を中心に「学習」の研究動向の推移を紹介する。

1. 条件反射と試行錯誤学習 — 学習の基礎過程 —

動物行動の学習過程についての科学的探求が始まったのは今世紀のはじめ頃からであり、比較的新しい研究領域である。今日では、「条件反射」や「試行錯誤学習」という言葉は、知らない人がないぐらい広く一般に普及しているが、じつは、個体行動の学習過程を支配する原理は、この二つで代表される。

イヌの条件反射

「条件反射」はロシアの大脳生理学者パブロフによって発見された現象で、犬の唾液反射の条件づけの実験でよく知られている¹⁾。ベルの音を鳴ら

して口中に肉片を入れてやるという訓練を繰り返すと、ベルの音を鳴らしただけで、唾液が分泌されるようになる。口中に肉片などの酸刺激が与えられると唾液分泌が生じるのは、犬が生得的にもっている反射であり、刺激が適切であれば無条件に確実に起るという意味で無条件反射と呼ばれる。一方、ベルの音はもともと唾液分泌とは関係のなかった刺激であるが、無条件に反射を解発できるような刺激と対にして繰り返し与えられることにより、単独でもその反射を解発するようになったわけで、この新しく成立した反射関係は、生得的な無条件反射の存在と一定の後天的な経験を前提とした反射すなわち条件付きの反射という意味で、条件反射と呼ばれているのである。

ネコの問題解決

もう一方の「試行錯誤学習」は、アメリカの心理学者ソーランドイク²⁾が行ったネコの問題箱実験で有名になった言葉で、問題解決場面での学習過程を表わしている。ソーランドイクの問題箱というのは、ネコの檻の中に踏み板をつけ、それを踏むと出口の戸の止め金はずれるようにしたものである。腹をすかしたネコをこの檻の中に入れ、外に餌を置く。はじめはネコが中で動き回るうちに偶然踏み板が押され止め金はずれて脱出に成功し、餌にありつく。しばらくしたら、また檻の中に入れる、という実験を繰り返しながら、ネコを檻の中に入れてから出て来るまでの時間を測定すると、回を重ねるにつれて次第に早くなることが見出されたのである。ソーランドイクは、この結果を次のように説明した。箱の中に入れられたネコは、はじめは様々の脱出反応を試みる（試行）ので偶然に踏み板が押されるまでに時間がかかるが、何回も同じ場面を経験するうちに、脱出に至らない反応（錯誤）が次第に排除され、脱出に役立った反応だけが残るようになるので、脱出に要する時間

1) パブロフ 「条件反射学」（林 譯 訳）
新潮社 1950

2) Thorndike, E. L., *Animal intelligence*.
Macmillan: New York. 1911.

は短くなる。このように、生物の学習過程には、試行錯誤的に発せられた反応がその効果によって取捨選択されるといったタイプのものがあることが指摘され、ソーンダイクはそれを「効果の法則」として定式化したものである。

学習理論の展開と混乱

1920年代になって、パブロフの条件反射理論の著書が英語に翻訳されたのを契機に、主としてアメリカの心理学者のあいだで「学習理論」に関する実験的な研究が活発になり実験心理学の中でも主要な研究分野のひとつに数えられるようになったのである。条件反射に関しては動物のみならず、ヒトの各種の自律神経反射に関しても多くの研究がなされた。試行錯誤学習についても、迷路や跳躍台といった実験場面が考案され様々の仮説が提起されたが、ソーンダイクによって示された効果の法則を乗り越えるほどのものはなかった。それどころか、研究者の関心が反応レパトリーの取捨選択がどのようにして起るかという中心課題から離れて、次第に弁別学習場面での「学習」へ移行していった。

この弁別学習場面というのは、ネズミのY字型迷路やサルウィスコンシン型一般テスト装置(WGTA)³⁾で代表されるように、課題解決に必要な反応レパトリーは、前者では右に曲がるか左に曲がるか、後者では右を開けるか左を開けるかといった単純なものであり、学習の対象は、迷路の分岐点や提示台に出されている刺激を見分けて正しい方向を見出すことである。たとえば、白い標識なら右へ行くと餌があり、黒い標識なら左へ行くと餌にありつけるといった具合である。たしかに、この場面で様々の種の弁別学習が研究され、動物の認知能力などについて多くの事実が明らかにされたが、弁別学習への偏重傾向は、専門外の人には弁別学習＝「学習」であるという印象を与えやすい。というのは、日常的には「学習」という言葉は「お勉強」という意味で使われることが多く、不幸にも、この「お勉強」という事態はサルがWGTAに入れられている状態とそっくりなのである。学習は勉強部屋の中だけで起るものではなく、色々なしつけをされたり、新しい遊びをお

ぼえたり、横断歩道を渡ったり、自転車の乗り方をおぼえたりする時にこそ、学習過程の最もダイナミックな面が具現されるはずであるのに、弁別学習のデータだけに基づいてそのようなダイナミクスを論じて専門外の人が耳を貸さないのも当然のことであろう。霊長類研究においてもごく最近まで(あるいは今でも)学習に関する研究の主流は弁別学習であった。そのためか、我々が野生のサルの行動について学習が関与する可能性を論じてあまり信用してはもらえなかった。

弁別学習の偏重は学習理論そのものにも混乱を生じさせてしまったようである。つまり、反応レパトリーとしては、いつも餌への物理的な接近が用いられることが多かったので、次のような説明の可能性が生じてしまった。餌に手を伸ばすとか餌の方に走るという行動を、餌によって解発された無条件反射とみなすと、手がかりとなる刺激はいつも餌に先行して現れることになるので、手がかり刺激に対しても接近反応が条件反射として形成される。したがって学習の基礎過程としては条件反射だけでよいといった主張がなされたりして、専門家が混乱するぐらいであった。また、一



〔写真説明〕

ハーバード大学終身教授 B. F. スキナー博士。

1979年9月、日本心理学会第43回大会の特別講演のため75才の老齢にもかかわらず来日し、当研究所にも立寄り、心理・神経生理部門のメンバーと討論の場をもった。写真は当時投稿中であった「ハトのシンボリックコミュニケーション」という論文(Science, 207, 543-545, 1980)の内容を説明しているところ。最近、もう一編、「ハトにおける自我」という論文(Science, 212, 695-696, 1981)も発表している。前者はSavage-Rumbaughらのチンパンジー間コミュニケーションの論文に対するもので、後者も、有名なGallupのチンパンジーの自我に関する鏡を使っただけの実験の報告に対するもので、チンパンジーでできることが明らかになったからといって必ずしもチンパンジーでなければできないというわけではなく、チンパンジーと同じように適切な経験を積ませればハトでもできることを明らかにした論文である。

3) Harlow, H. F., The formation of learning set. *Psychological Review*, 1949, 56, 51-65.

般にも本来は高度な課題解決の結果習得したもので場面と反応との連合が強固になり日常的に維持されるようになると、外見上は“反射的”に反応が生じるようになるので「条件反射」と呼ばれることが多いのである。

このように見てくると、「条件反射」という過程と「試行錯誤学習」という過程の本質的な違いは一体何なのだという疑問が生じてくるであろうが、それに一つの明確な解答を与え、独自の学習理論（行動理論）の骨格を作り上げたのがアメリカの心理学者スキナーである。⁴⁾（スキナーは1930年代の主要な学習理論家の一人でありながら今なお健在である。写真参照。）

スキナー箱

スキナーはソーンダイクが見出した効果の法則による反応レパトリーの消長を独自の実験方法で再現し、効果の法則のより精密な分析を可能にしたのである。この実験方法は一般にはスキナー箱と呼ばれているが、基本的にはソーンダイクの問題箱とよく似ている。被験体としてはネズミを使い、レバーを押したとき自動的に餌が一粒提示されるようなケージを作り、この中に空腹のネズミを入れレバーが押される頻度が時間とともにどのように推移するかを記録したのである。レバー押し反応が用いられたのは、通常の飼育下ではレバー押し反応などやる機会がなく、まったく新しい反応レパトリーであることが重視されたためである。また、ソーンダイクの問題箱での一回の脱出に相当する行動を一回のレバー押しとして観測できるし、餌粒は100粒以上でやっと満腹するぐらいの大きさにしてあるので餌粒を摂ってもすぐにまたレバー押しをするから、学習の全過程を非常に短時間で観察できるという利点もあった。この箱の中に入れられたネズミは最初は箱の中を動き回っていて偶然にレバーを押して餌を食べるという状態であるが、ある時から急にレバー押し間隔が短くなり、反応の様子も、はっきりとレバーを押して下げるという反応に変ってくる。数日間このような訓練を続けて、このレバー押し反応が安定したら、こんどはレバーを押しても餌が出ないようにしてみた。すると、餌が出ないにもか

かわらず反応を続け次第に反応の間隔が長くなって、最後には反応しなくなった。この実験によって、ある任意の反応レパトリー（レバー押しは実験者が人為的に決めたものなので他のものでも可能である）の出現傾向が餌を食べれるという効果を伴うことにより強められ、餌が出なくなってもある程度習慣として持続するが、効果がなくなれば結局は消失するという、試行錯誤学習の最も重要な側面が実験的に再現されたのである。

このレバー押し行動の学習場面とパブロフの条件反射形成場面を比較して、スキナーは次のような結論に達した。⁵⁾ 唾液分泌という反応は生得的に備った反射であり、それを確実に解発できる無条件刺激が存在するが、ネズミのレバー押しの場合は、未経験のネズミに確実にレバー押し反応を起こさせるような刺激は存在しない。つまり、生物の反応は、外界からの特定の刺激で解発されるように生得的な反射のメカニズムの中に組み込まれているものと、生得的には解発刺激が定まっておらず、したがって反射の支配を受けにくく、その初期の生起は、ただ自発するとしか言いようのないような反応とに分けることができると考えた。そして、前者の反射は、外界からの刺激に対する応答という意味で「レスポナント」反応と名づけ、後者は外界への自発的な働きかけという意味で、「オペラント」反応と名づけた。レスポナント反応が新しい刺激によって解発されるようになる過程はレスポナント条件づけと呼ばれ、オペラント反応の自発傾向が効果すなわち反応の結果によって変容する過程はオペラント条件づけと呼ばれており、「条件反射」・「試行錯誤学習」という用語は古語となってしまった。

2. レスポナント行動

— 反射研究の新しい動向 —

生物にはそれぞれ様々のレスポナント行動が生得的に備わっている。パブロフ以来、条件反射の研究対象とされたのは唾液分泌などの自律神経反射が多かったが、近年では、エソロジーなどによってそれ以外のもっと大きな運動反応を含んだレスポナント行動が明らかにされ、レスポ

4) Skinner, B. F., *The behavior of organisms; an experimental analysis*. Appleton—Century—Crofts, 1938.

5) Skinner, B. F., Two Types of Conditioned Reflex: A Reply to Konorski and Miller. *Journal of General Psychology*, 1937, 16, 272—279.

デント条件づけの研究にも新たな進展が期待されるようになってきている。たとえば、エソロジストによって多くの生得的行動(レスポデント)が報告されているが、それらに対してレスポデント条件づけを試みた例はわずかであり今後の課題である。たとえばハトを使ったオペラント条件づけの実験では円形のキーをつつく反応を研究対象とすることが多いが、この反応は反射の支配をも受けることが、この反応のレスポデント条件づけで明らかにされ、現在、一つのトピックスとなっている(Autoshaping)。

また、自律神経反射のレスポデント条件づけという伝統的な研究は、レスポデント条件づけの効果をオペラント行動に及ぼす影響の強さで測るという方法に変わってきている。たとえば、サルをモンキー・チェアに座らせ、レバーを押して餌粒を摂ることを訓練しておく(レバー押しオペラント)。これが安定して遂行されるようになったら、このサルの行動とは無関係に、時おりブザーを鳴らし、しばらくして電気ショックをかける。瞳孔反射などの自律神経反射を測定すると、次第に、ブザーが鳴っただけで電気ショックに対するのと同じ反射が出現するようになるというレスポデント条件づけが確認できるであろう。しかしわざわざそのような生理的指標を測定しないでも、レスポデント条件づけが進行するにつれてブザーが鳴るとレバー押し反応の自発傾向が低下するので、ブザーが鳴っている時と鳴っていない時の反応率(頻度を時間で割ったもの)を比べれば、ブザー中のオペラント反応が抑制されるようになることが分るであろう。この例は、“不安”と呼ばれている情動反応を実験的にサルに起こさせ、その“不安”の強さをオペラント反応への妨害効果で測る手続きであるが、一般には、Conditioned suppression と呼ばれ、トランクライザーなどの薬物が情動に及ぼす効果の試験などに広く応用されている。

ローレンツ⁶⁾やヘス⁷⁾によって明らかにされた刻印づけは、おそらくレスポデント条件づけの中

に整理統合されるものと思われるが、哺乳類、霊長類での実験的研究が少ないので、これも今後の課題である。

3. オペラント行動

— 行為の研究 —

オペラント反応の自発傾向が反応の結果によって変容することをオペラント条件づけ^{8), 9)}ということはすでに述べた。オペラント条件づけでは、オペラント反応の自発傾向の強さは反応率すなわち時間当りの頻度で表わされる。反応率の連続的な変化を記録するには累積記録器という装置があるが、頻度の低い行動の長期的変化を見る場合なら反応数/日とか/週で表現することも可能であり、また、同時に様々のオペラント行動の変化を調べることでもある。

オペラント強化

あるオペラント反応、たとえばレバー押しが、ある結果たとえば餌粒をもたらしようにしたら、以前にくらべて反応率が増大するなら、その反応は「強化」されたといわれ、反応率が減少するなら、その反応は「罰」されたという。ところが結果事象の方も、何かが出現する場合と何か今まであったものが除去される(あるいは確実に来ることになっていたものが延期される)場合の二つがあるので、反応と結果との関係は四つに分類でき、それぞれ、日常用語で言う<報酬><救い><苦痛の罰><喪失の罰>に相当する。通常は単に強化刺激と呼んでいる。

何が強化刺激になるかは、種によっても異なるし、また個体によっても異なるので、それを調べること自体がオペラント条件づけ研究の中で重要な分野となってきている。たとえば、餌とか水はどの種でも強化力が高いが、ネズミの場合、一定時間輪回しの機会が与えられることとか、妊娠した個体にとっては巢材料用の紙テープ、あるいはまた、異常気温下での冷暖房といった事象がレバー押しなどのオペラント行動を強化することが報告されているし、サルの場合には、他のサルの観察の機会が与えられることや、ニホンザルのコドモでは単にのぞき穴の向うのランプを見ることと

6) ローレンツ 「動物行動学 I」(丘・日高訳) 上巻, 思索社 1977。同下巻, 1978。

7) Hess, E. H. 'Imprinting' in a Natural Laboratory, *Scientific American*, August, 1972, 24-31.

8) ブラックマン 「オペラント条件づけ」(能見監訳) ブレーン出版 1974。

9) レイノルズ 「オペラント心理学入門」(浅野訳) サイエンス社 1975。

いった視覚的な刺激がかなり強力な強化刺激になることも明らかになっている。チンパンジーあたりになると、強化刺激は多様であり、最近の人工言語訓練の研究で報告されている事象（とくに、チンパンジーからの要求反応の対象）などは、おそらく冰山の一角であろう。

これまでのところでは、反応すれば必ず強化される場面を想定して話をすすめていたが、反応の出現のたびに毎回強化しなくてもときどき強化するだけでも十分に反応自発が維持されることが分っており、しかも、強化のしかた（強化スケジュール）と反応率の局所的な変化パターンには種を超えた一定の規則的な関係が見出されている。たとえば、ニホンザルで100回レバーを押す毎に大豆が1粒与えられるという強化スケジュールを訓練すると、大豆が出たらそれを食べ、しばらく休んだのち、一気に休みなく100回押すというパターンになるが、これはハトでもネズミでもヒトでも同じパターンになる（もちろん、強化刺激と反応様式は異なる）。

オペラントの刺激による統制

このようにして自発傾向が高められ維持されるようになったオペラント反応の自発は、強化された時に存在した刺激の支配を受けるようになる。たとえば、青ランプが点いている時の反応だけを強化すると、はじめはランプに関係なく反応しているが、次第に青ランプ消灯時の反応率は低下して、最終的には全く反応しなくなる。この青ランプは、個体がいつ反応したらよいかを指示する刺激となったわけで、弁別刺激と呼ばれる。弁別刺激が形成されると、その刺激を提示すれば反応するし、刺激を取り去れば反応を停止するといった具合に、オペラント自発が先行刺激によって統制支配されるようになる。この弁別刺激形成の研究は古くから弁別学習の問題として研究されてきたものであり、オペラント条件づけでは「刺激統制」の研究ともいう。

行動分析

オペラント行動を完全に記載しようとすれば、どのような物理的・身体的特徴を持った反応が、どのような強化刺激と強化スケジュールで維持され、反応自発のきっかけを与えている弁別刺激は

一体なにかという、三項目が明らかにされなければならない。しかし、ある行動がオペラントかレスポンドを見分ける必要がある時には、反応の出現が結果によって変化するが否かがキーポイントである。言い換えれば、ある行動が特定の目的を意図してなされたものか否かを知る唯一の手段は、目的と想定された結果が起らなくなったら行動が変わるということを確認することである。たとえば、ミツバチの収穫ダンスによるコミュニケーションの場合、収穫ダンスは、仲間に蜜のありかを知らせるオペラントなのか、それとも生得的に仕組まれたレスポンドで結果には依存しないのか、また、受け手側のミツバチたちの方もそのダンスによってレスポンドが解読され反射的に指定された場所に行くのか、それとも、ダンスで示された角度がオペラント行動の弁別刺激となって示された場所にたどり着くのかといった、我々、動物の学習行動に関心を持つものにとってもっとも知りたいデータが欠如しているように思われる。したがって、チンパンジーの人工言語によるコミュニケーション場面のように発信も受信もオペラント行動といった場合との比較が困難である。ミツバチの場合、もし両方ともオペラントであれば、受け手である仲間のミツバチが飛んでいてもそこには蜜がないという場面を作って、発信側に実験的に嘘をつかせるようにすれば、少なくとも受け手のオペラントは消去するであろう。さらに発信もオペラントであつたら、受け手に無視されれば強化されないから消去するであろう。あるいは全部がレスポンドかもしれないし、両方とも全く別の強化刺激で支えられたオペラントかも知れない。とにかく、このような観点からの分析があまりなされていないのが残念である。

行動生物学の進展にともない、増々多くの種で複雑な行動、とくに高度なコミュニケーション行動の研究が盛んになるであろうが、なぜそのようなコミュニケーションをするのか、あるいは、どうしてそのチャネルが成立したのかといった分析が必要となり、常に学習が関与する可能性があるので、レスポンド、オペラントの両条件づけの観点からの行動分析が不可欠になるであろう。