

最先端赤外線サーモグラフィで探る動物の情動

佐藤侑太郎¹⁾・狩野文浩¹⁾・平田 聡¹⁾

Cutting-edge infrared thermography as a new tool to explore animal emotions

YUTARO SATO¹⁾, FUMIHIRO KANO¹⁾ and SATOSHI HIRATA¹⁾

Abstract Emotion is understudied in nonhuman animals despite broad interests in the topic. This is partly due to the difficulty in measuring subtle emotional reactions, such as physiological changes, under ecologically-valid situations. It is particularly challenging because the majority of traditional physiological measurements require animal participants to wear electrodes and head/body restraints in a laboratory. Recent advances in infrared thermography (IRT), and its use in measuring changes in animals' skin-temperature, offer suitable solutions for these challenges. This article reviews a growing body of research employing IRT in the study of animal emotions and identify both merits and shortcomings of IRT which need to be considered when designing experiments and observations. Also, we introduce our recent efforts to facilitate the use of IRT for the study of large-body animals, such as chimpanzees. Finally, we illustrate some of the critical future directions of IRT for the study of nonhuman animals. In conclusion, the study of animal emotion is more possible than ever before with this novel technology.

Key words : infrared thermography, skin temperature, animal emotion, psychophysiology

1. はじめに

ヒト以外の動物（以下、単に動物と記す）は、自らの心的状態を言葉で私たちに伝えてはくれない。このことは、動物の情動を知る上での大きな難点である。行動を観察することによって、ある程度動物の情動について推測することができる。顔の表情や声などは、行動の前後の文脈と合わせて、動物の情動状態を知る有力な手掛かりになる（cf. de Waal, 2011 ; Parr, Waller, & Fugate, 2005）。しかし、すべての情動変化が直接観察できる行動に反映されるとは限らないだろう。動物の情動を探るためには他にどのような方法があるだろうか。

情動が喚起される状況で、様々な生理反応が生じることがある。例えば Aureli, Preston, & de Waal

(1999) は、社会交渉場面におけるアカゲザル (*Macaca mulatta*) の心拍を測定した。この研究によって、優位個体の接近によってサル的心拍数が増加すること、毛づくろいを受けることで心拍数が減少することが示唆された (Aureli et al., 1999)。これらの反応はそれぞれ、優位個体の接近に伴う不安・緊張状態と毛づくろいを受けることによる緊張の緩和を反映していると考えられる (Aureli et al., 1999)。このように、生理反応を調べることで動物の心のはたらきについてこれまで多くのことが明らかにされてきた。

皮膚温の変化は、情動喚起に伴う生理反応の一つである。体温を測定する従来の研究では、サーミスタ（温度変化に対して電気抵抗の変化の大きい抵抗

1) 京都大学野生動物研究センター
〒606-8203 京都市左京区田中関町2-24
関田南研究棟
連絡先：佐藤侑太郎
E-mail: sato.yutaro.76w@st.kyoto-u.ac.jp

1) Kyoto University, Wildlife Research Center
Corresponding author: YUTARO SATO

J-STAGE Advance Published Date: May 31, 2018.
doi: 10.2502/janip.68.1.7

体)などの器具を動物の身体に直接装着することが多かった。このような接触的手法は、器具を装着した身体部位に圧力がかかり測定に影響してしまう可能性があり、また器具の装着部位という限られた領域しか測定の対象にできない、といった制約があった (Nakayama, Goto, Kuraoka, & Nakamura, 2005)。

赤外線サーモグラフィ (infrared thermography : 以下、IRT とする) は、物体が放射する赤外線の波長をもとに、その物体の表面温度を計測する技術である (Kastberger & Stachl, 2003)。IRT を用いることで、対象に接触することなく温度を測定することができる。近年、IRT を用いた体温測定によって動物の情動を調べる研究が盛んにおこなわれている。

そこで本稿では、IRT を用いた動物の情動研究に注目し、近年の動向を概観した。ヒトを対象とした生理心理学研究にも IRT は用いられており、本稿でも冒頭に簡潔に紹介する。ヒトを対象とした研究は、例えば Ioannou, Gallese, & Merla (2014) による総説がある。IRT は、非接触的に広範囲の温度を測定できるという点において、従来の手法よりも優れている。一方で、測定には様々な要因が影響する可能性があることが知られている。本稿では、このような要因のうち特に重要と思われるものに言及した。最後に、IRT を用いた今後の動物の情動研究の展望を議論する。

2. ヒトを対象とした研究

情動が喚起されることで、身体に一連の生理的反応が生じる。体表面温度の変化もそのような反応の一つである。情動喚起による皮膚温の変化は、主に自立神経系の働きによって生じると考えられている (Ioannou et al., 2014)。具体的には、交感神経系が賦活することで生じる皮下血管の収縮や精神性発汗が主な要因であると考えられている (Ioannou et al., 2014)。また、顔面の筋運動が皮膚温に影響を及ぼすとの指摘もある (e.g. Merla & Romani, 2007)。例えば、多くの研究によって測定対象とされている部位の一つに鼻部やその先端部 (鼻尖) があるが (Ioannou et al., 2014)、この鼻部皮膚温の変化には、皮下にある動脈と静脈をつなぐ動静脈吻合 (手のひらや足裏、足の指などにもある) が深く関わっていると考えられている (Ioannou et al., 2014)。具体的には、情動の生起に伴う自律神経系の働きによって動静脈吻合が収縮 (拡張) することにより、末梢の血流量が減少 (増加) することで皮膚温が低下 (上昇) する。ただし、呼吸の変化が鼻部皮膚温に影響を及ぼす可能性を否定することは難

しく (Nakanishi & Imai-Matsumura, 2008)、鼻部温変化の生理的な機序については今後の詳細な検討が待たれる。

皮膚温を測定するための主要な手段の一つは、参加者にサーミスタを装着することである (e.g. Ekman, Levenson, & Friesen, 1983)。動物を対象とする場合と比較すると、ヒトを対象とする場合には器具の装着が与える精神的負荷は小さいと思われる。しかし、器具の装着は参加者の動作を制限してしまうほか、装着部位の体温のみしか測定できない (Nakayama et al., 2005) といった制約もある。

ヒトを対象とした生理心理学研究においても、非接触的という IRT の特長は威力を発揮してきた。特に、乳幼児を対象とした研究 (Ebisch et al., 2012 ; Mizukami, Kobayashi, Ishii, & Iwata, 1990 ; Nakanishi & Imai-Matsumura, 2008) では、IRT は体温測定の有効な手段であろう。例えば Mizukami et al. (1990) は、乳児を対象に前額皮膚温の測定をおこない、母親とのアタッチメントが従来提案されていたよりも早くに形成され始めていることを示唆する結果を報告した。この結果は、以前から用いられていた行動指標 (笑顔、泣く) の測定に体温測定を組み合わせたことで得られたものである (Mizukami et al., 1990)。また、他者の玩具を壊してしまったときの幼児の情動反応を調べた研究 (Ebisch et al., 2012) では、鼻尖温・上顎温の低下が観察され、罪悪感などの苦痛との関連が示唆された。興味深いことに、この様子を観察していた母親にも同様の体温変化パターンが観測され、母子間で情動の共有が生じたことを示唆する結果が得られた (Ebisch et al., 2012)。なお、呼吸の変化が鼻部皮膚温に及ぼす影響を検討するため、母親の呼吸パターンを IRT によって測定しているが、呼吸パターンの変化ではこの皮膚温変化は説明できなかった (Ebisch et al., 2012)。このように、IRT を導入し低負荷で乳幼児の体温を測定することで、心理メカニズムの発達過程を理解する上で重要な知見が得られている。

大人を対象とした研究でも、より日常的で自然な場面において体温を測定する目的で IRT が導入されている。例えば、嘘をついているときの生理反応を、従来のポリグラフによる検査で使われるような接触子を用いず、IRT による顔面皮膚温の測定によって調べる試みがなされている。Pavlidis, Eberhardt, & Levine et al. (2002) では、実験参加者が犯罪を犯す疑似体験 (マネキンからお金を盗む) をした後で自らの無実を主張する、という手続きをおこない、嘘をついたときに眼部周辺の皮膚温が上昇することが明らかになった。この皮膚温変化は、交感神経系が関与する恐怖・逃走反応 (fright/flight response)

と関連している可能性が指摘された (Pavlidis et al., 2002)。より自然な、電話で親しい相手に嘘をつくときの情動反応を調べた研究 (Moliné et al., 2017) では、嘘をつくことで鼻尖温と手の温度が下がったが、他の領域 (前額、眼部周辺、口部、頬) の温度に変化は見られなかった。さらに Moliné et al. (2017) は、嘘をつくことによる皮膚温変化をより厳密に検討するため、片手を一度冷却した後の温度回復にも注目し、指尖温と鼻尖温の変化パターンに基づいて85%の割合で参加者が嘘をついているかを弁別できたとしている (Moliné et al., 2017)。このような研究の進展は、例えば犯罪捜査への貢献を通じ、実社会においても有意義な成果を挙げるかもしれない。

ここでは例として、多くの関心を集めてきたトピックである嘘をつくときの生理反応に関する研究を紹介した。その他にも、生理指標を用いた従来の研究よりも自然な状況下で、IRT による生理反応の評価をおこなう研究が次々に発表されている。これらの研究動向は、Ioannou et al. (2014) に詳しくまとめられている。興味深いことに、異なる情動状態によりある程度特定の部位 (例えば目、口の周り、鼻、頬) の顔面皮膚温が変化する傾向があることが明らかになっており (おおまかな傾向は Ioannou et al. (2014) を参照)、マシンラーニングの技術を駆使して顔の温度分布パターンから情動状態を推定しようとする試みもなされている (Clay-Warner & Robinson, 2015)。今後の進展に期待される。

3. IRT による動物の情動研究

動物に情動があるのか、という問いは長い間議論的となっており、懐疑的な意見も多かった (cf. de Waal, 2011)。しかし近年では、動物の情動を積極的に科学的探究の対象とすることで、ヒトを含む動物の情動反応を適応進化の観点から包括的に考察しようとする機運が高まっている (e.g. Adolphs & Anderson, in press; Panksepp, 2015)。さらに、無脊椎動物を対象にした研究もおこなわれるなど (総説として Perry & Baciadonna, 2017)、動物の情動研究は新たな展開を見せつつある。

情動が喚起されることで身体に一連の生理的反応が生じることは、ヒト以外の動物でも同様であると考えられる。その変化を調べるための生理測定法には、心拍計を用いた心拍測定、皮膚コンダクタンス測定装置を用いた発汗反応測定、耳式体温計を用いた鼓膜温の測定などがある (e.g. Aureli et al., 1999; Kuraoka & Nakamura, 2011; Parr & Hopkins, 2000)。動物の体温測定をおこなった従来の研究では、熱電対やサーミスタを動物の身体に

直接装着する接触の手法が用いられてきた (e.g. Baker, Cronin, & Mountjoy, 1976; Hopkins & Fowler, 1998; Parr, 2001)。これらの接触的な方法は、動物の動きを大きく制限してしまうほか、器具の装着に対して寛容な個体にしか適用できない (Kano, Hirata, Deschner, Behringer, & Call, 2016)。このことは、統計解析のために十分な個体数を確保するのが難しい動物心理学の分野 (Stevens, 2017) においては特に大きな障害となる。その意味で、IRT の導入は動物の情動研究において特に重要である。動物を対象とした IRT の研究はまだ始まったばかりであるが、以下にこれまでの研究をまとめ、今後の研究を見通してみたい。一般に情動は、情動価 (valence) と覚醒度 (arousal) の2つの軸で考えられることが多い。情動価は快―不快のことを指し、覚醒度はその強度を意味する。以下、本稿では便宜的にネガティブ/ポジティブ情動の情動価に応じてこれまでの研究を分けてまとめることとした。ただし、現時点では IRT による体温測定だけで快―不快の情動価を区別することは困難であり (e.g. Moe, Stubbsjøn, Bohlin, Flø, & Bakken, 2012)、それ自体今後の課題であることには留意されたい。

3.1 ネガティブ情動に着目した研究

IRT を用いて、種々の飼育動物のストレス反応が調べられてきた。飼育動物にとってよりよい飼育環境を実現するためには、ストレス評価は極めて重要である (Stewart, Webster, Schaefer, Cook, & Scott, 2005)。ストレス状況下で体温 (特に中枢体温) が上昇する、ストレス誘発性高体温 (stress-induced hyperthermia: SIH) は様々な動物種で観察されている (Bouwknicht, Olivier, & Paylor, 2007)。例えば、獣医による診察は動物にとって強いストレスになるが、獣医との接触によってイヌの眼温度が上昇することが観察された (Csoltova, Martineau, Boissy, & Gilbert, 2017; Travain et al., 2015)。Travain et al. (2015) は、眼温度と中枢体温 (直腸温) との高い相関を確認しており、この眼温度の上昇はストレスによる中枢体温の上昇を反映していると考えられる。また、ストレス状況下で末梢部位の体温が低下することを報告した研究は多く、SIH を含むストレスへの一連の反応の一つと考えられる。ストレス状況下で末端部位の血流が減少することは、末端からより重要な部位 (例えば脳や筋肉など) に血液を回し、かつ怪我を負ったときの出血量を低減する機能的意義があると考えられる (Busnardo, Tavares, Resstel, Elias, & Correa, 2010; Vianna & Carrive, 2005)。例えば、イヌが飼い主から分離される状態というストレス状況下に

において、末梢体温（耳介温）が低下することが報告されている（Riemer, Assis, Pike, & Mills, 2016）。IRT による家畜動物のストレス評価に関する研究動向は、他の総説（McManus et al., 2016; Nääs, Garcia, & Caldara, 2014; Stewart et al., 2005）に詳しくまとめられている。

Edgar とその同僚らは、IRT を活用してニワトリ（*Gallus domesticus*）の共感能力に関して興味深い実験をおこなった。彼らは、ニワトリに対するストレスラーとしてエアパフを用いた。雌鶏にエアパフを与えると眼温度が低下するが、ヒヨコがエアパフを与えられるのを見ただけでも雌鶏の眼温度が低下することが報告された（Edgar et al., 2011）。なお、既知の成体個体に対してはこのような反応が生じないことや（Edgar, Paul, Harris, Penturn, & Nicol, 2012）、必ずしもヒヨコによる苦痛の表出が雌鶏の反応を誘起しているわけではないこと（Edgar et al., 2013）を示唆する結果も得られている。ヒヨコの苦痛が雌鶏に伝播した（emotional contagion）のかは今後のさらなる検討が待たれるが、これら一連の研究はニワトリの共感能力に関する新たな知見を提供した。

他にも Edgar とその同僚らは、IRT を用いてニワトリにおけるストレスの社会的緩衝（social buffering）に関する実験をおこなった。Edgar et al. (2015) は、ヒヨコがエアパフを吹き付けられたときのストレス反応に、雌鶏の存在が及ぼす影響を検討した。雌鶏の存在は眼温度変化には影響せず、体温測定からはストレスの社会的緩衝効果を示唆する結果は得られなかった。しかし、行動指標（羽づくろい・地面をつつく）に着目すると、雌鶏の存在によってこれらの行動が増え、ストレスが緩和されたことが示唆された。さらに、この緩衝効果と、ヒヨコがエアパフに晒されているのを見ているときの雌鶏の心拍変化との間に関連があることが示唆された（Edgar et al., 2015）。具体的には、この心拍変化が小さい雌鶏ほど、ヒヨコに与える緩衝効果が大きかった。このことは、ヒヨコのストレスに対する反応性の低い雌鶏ほど、ヒヨコに与える緩衝効果が大きい可能性を示唆している（Edgar et al., 2015）。これらの結果を踏まえ、次の実験（Edgar, Kelland, Held, Paul, & Nicol, 2015）では、雌鶏の音声ヒヨコのストレス反応に及ぼす影響が検討された。ヒヨコにエアパフが与えられる状況下において、次の3条件で雌鶏の音声が再生された：(1)全く再生されない、(2)短時間再生される、(3)長時間再生される。短時間再生の条件では、全く再生されない条件よりもヒヨコの眼温度は高かったが、長時間再生の条件と他の条件とで眼温度に差は見られなかった。この

結果は、雌鶏の音声を長時間ではなく短時間再生することでヒヨコのストレスが軽減されたことを示唆しており、ヒヨコのストレスに対し反応性の低い雌鶏ほど緩衝効果が大きいことを示唆する先の結果（Edgar, Held, et al., 2015）と整合的であった。

なお、これらの研究では、ニワトリの眼温度の低下はストレス反応の一環であることが前提とされているが、上述のイヌを対象とした Travin et al. (2015) のように、他の動物ではストレス状況下で眼温度が上昇している。このように、同じ身体部位（例えば眼）でも、動物種が異なるとストレスに対し異なる応答を示す可能性がある点に注意が必要である。例えば、基礎的な生理メカニズムの種間での違いは、ストレスへの応答の違いにもつながるかもしれない。例として、モルモット（*Cavia porcellus*）ではストレス状況下で SIH が観察されなかったが（Dymond & Fewell, 1999）、基礎体温が高かったためにストレスによる体温上昇が生じにくかった可能性が指摘されている（Bouwknicht et al, 2007）。

IRT による体温測定は、非接触であることに加え、サーミスタの装着に比べ幅広い領域をカバーできるという特長がある。よって、複数個体の体温を同時に測定することもできる（Watanabe, 2015, 2017）。Watanabe (2015) は、身体的拘束によるマウスのストレス反応に、他個体の存在が及ぼす影響を調べた。マウスが円筒形のホルダーに拘束されたとき、(1)周囲に他個体がない、(2)周囲の他個体も同様に拘束されている、(3)周囲には拘束されていない他個体がいる、の3条件で、背部皮膚温変化が比較された。周囲に拘束されていない他個体がいる条件、周囲に他個体がない条件、周囲の他個体も拘束されている条件、の順に大きな皮膚温上昇がみられ、この順に強いストレスが生じたことが示唆された（Watanabe, 2015）。Watanabe (2015) によれば、この結果は、自分だけが拘束されているという社会的な不平等状態（social inequality）に対するストレスを反映している可能性がある。

Watanabe (2017) は、IRT を用いてマウスにおける不平等忌避（inequality aversion）をより深く調べる実験をおこなった。自分には少量しかチーズが与えられない一方で他個体が多量のチーズを与えられる不平等場面において、マウスの背部皮膚温が上昇したことを報告した。しかし、行動に注目すると、他個体がチーズを食べている小部屋とチーズのみがある小部屋とでは、前者に選好を示した（Watanabe, 2017）。ストレスラーになりうる対象（他個体がチーズを食べている）に対し動物が積極的に接近しているという点で、一見すると矛盾しているようである。Watanabe (2017) は、この結果

を次のように解釈した。他個体がチーズを食べているという状況に対して、情報探索のためにその状況に近づくという「選好」はあるが、自分が不利な場合にストレスが生じるという意味では、不平等忌避があると考えられる。この実験は、動物の行動と体温変化の両方に着目することで、行動観察だけではわからなかった動物の心の側面が明らかになった研究の好例である。

Nakayama et al. (2005) は、IRT を用いてアカゲザルの情動反応を調べる実験を実施した。Nakayama et al. (2005) は、ヒト以外の霊長類において鼻部皮膚温がネガティブ情動の指標として利用できる可能性を示唆した先駆的研究である。白衣を着用した演者（恐怖を喚起すると考えられる）を見たときに、サルの鼻部皮膚温が低下することが示された（Nakayama et al., 2005）。他の領域（眼部周辺）と比較して、鼻部皮膚温の変化は個体間で一貫しており、鼻部皮膚温の変化が有効な情動指標となることが示唆された。

Kuraoka & Nakamura (2011) は、アカゲザルに同種他個体の動画・音声刺激を提示しその反応を調べた。この研究は、IRT による体温測定によって情動喚起の有無だけでなく情動強度を定量的に調べられる可能性を示唆した。実験 1 では、攻撃的な他個体の動画（10秒間）をサルに提示したときに、鼻部皮膚温の低下が観測された。また実験 2 では、威嚇・スクリームの動画刺激（2秒間）の提示によって鼻部皮膚温が低下したが、中立的なクー・コールの提示ではこのような変化が見られなかった（Kuraoka & Nakamura, 2011）。これらの結果から、攻撃的な他個体の動画や威嚇・スクリームの動画刺激がサルにネガティブ情動を喚起させた一方、クー・コールの動画は強い情動を喚起しなかったと考えられる（Kuraoka & Nakamura, 2011）。さらに実験 3 では、実験 2 の威嚇の動画刺激から、音を消した動画刺激と音のみを取り出した音声刺激を用意して提示した。実験の結果、これら 2 条件でも皮膚温は低下したが、有音動画を提示した実験 2 よりも温度変化が小さかった。このことから、顔の表情と音声を組み合わさることで、それら単独よりも信号の受け手に強い情動を喚起したと考えられる（Kuraoka & Nakamura, 2011）。さらに、実験 1 で攻撃的な他個体の動画（10秒間）を提示したときの皮膚温低下は、実験 2 で 2 秒間の動画刺激を提示したときの温度変化よりも大きかった。これは、実験 1 の刺激は実験 2 の刺激よりも提示時間が長く、提示されたサイズもやや大きかったため、サルの情動により大きく影響したためではないかと考えられる（Kuraoka & Nakamura, 2011）。以上の結果は、IRT を用いる

ことで、情動喚起の有無だけでなく情動の強度を定量化できる可能性を示唆している（Kuraoka & Nakamura, 2011）。なお、Kuraoka & Nakamura (2011) では皮膚コンダクタンス反応（skin conductance response : SCR）も同時に測定しているが、SCR には情動強度による差は見られなかった。

Kano et al. (2016) は、チンパンジー（*Pan troglodytes*）を対象に 2 つの実験をおこない、IRT を用いて情動変化を評価する方法について検討した。実験 1 では、聴覚刺激を提示したときの皮膚温変化を検討した。テスト条件にチンパンジーの闘争時の音声、コントロール条件に異種であるオランウータンのロング・コールが提示された。実験の結果、テスト条件において、コントロール条件よりも大きな鼻尖温の低下が見られた（Kano et al., 2016）。これは、闘争場面の音声はチンパンジーに不安や緊張といったネガティブ情動を喚起したためであると考えられる（Kano et al., 2016）。なお、動物研究でストレスの指標として用いられることの多い唾液中コルチゾール濃度も同時に測定されたが、条件間の差は検出されなかった。この結果は、音声の提示による情動喚起は交感神経系には影響したものの、視床下部－下垂体－副腎軸（hypothalamus-pituitary-adrenal axis : HPA axis）の賦活（コルチゾール濃度の上昇と関連があるとされる）は誘導しなかったためではないかと考えられる（Kano et al., 2016）。実験 2 では、聴覚刺激に加えて視覚刺激（テスト条件：チンパンジーの闘争場面、コントロール条件：休息場面）を提示したときの皮膚温変化が評価され、実験 1 と同様の結果が得られた。また、よく順化した 1 個体のチンパンジーを対象に、接触子を用いて心拍の変化も同時に測定した。心拍自体の上昇や下降は認められなかったものの、コントロール条件と比較してテスト条件において心拍変動がより大きく下降することが観察された（Kano et al., 2016）。これらの結果は、チンパンジーの情動評価において、他の手法と比べても IRT が十分に有効な手段であることを示している。

ここまで紹介した研究は、いずれも飼育環境下でおこなわれているが、野生環境下で動物の情動反応を調べるために IRT を活用した例を紹介したい。野生環境下で IRT を使用することで、特に環境要因の影響が懸念されるが、IRT によって野生下でも動物の情動を調べられる可能性は高いと考えられる。Dezecache, Zuberbühler, Davila-Ross, & Dahl (2017) は、野生チンパンジーが他個体の音声を聞いたときの鼻部皮膚温・耳介温の変化を調べた。ネガティブ情動を喚起するとと思われる音声（e.g. パー

ク)を聞いたときに鼻部皮膚温の低下が見られたが、中立的な音声(e.g. 休息時のフー・コール)ではこのような変化は見られなかった(Dezecache et al., 2017)。この鼻部皮膚温の低下は、ネガティブな情動が喚起されたことによると考えられる(Dezecache et al., 2017)。一方、耳介温はネガティブ情動を喚起するような音声では変化せず、むしろ中立的な音声を聞いた後で上昇した(Dezecache et al., 2017)。Dezecache et al. (2017)は、耳介温の上昇は聴覚情報の収集のために耳の筋肉に血液が送られたためではないかと解釈している。野生環境下で自然発生的なイベントに焦点を当てている性質上、測定には様々な要因が影響した可能性があり、結果は慎重に解釈すべきだろう。解析に使用されたデータ数が少ないことも踏まえると、測定対象との距離や対象の運動、その他音声以外の視覚情報などのノイズの影響が懸念される。個々の音声は情動にどのように影響するのを知るためには、音声再生実験による詳細な検討が待たれる(Dezecache et al., 2017)。IRTを野外で用いる際には様々な環境要因に注意が必要であるが(詳細は後述)、IRTによる体温測定によって野生動物の情動反応を調べる試みは、その動物種にとって生態学的な状況下で情動を評価できる可能性があるために、今後の発展が期待される。野生動物を対象とした他の研究として、屋外に設置した餌箱に飛来するアオガラ(*Cyanistes caeruleus*)のストレス反応を調べた研究がある(Jerem, Herborn, McCafferty, McKeegan, & Nager, 2015)。

3.2 ポジティブ情動に着目した研究

ネガティブ情動と比較して、ポジティブ情動に焦点を当てた研究は少ない(Clara, Corresp, & Heinzl, 2016; Travain et al., 2016)。しかし、動物の心のはたらきを包括的に理解するためには、ポジティブ・ネガティブの両面にアプローチする必要がある。加えて、ポジティブ情動の定量的評価は、動物福祉の観点からも意義深いだろう。

多くの動物にとって、好ましい食物はポジティブ情動を喚起すると考えられる。食物に対するポジティブ情動をIRTによって評価した試みがされているが、ポジティブ情動に特有の体温変化パターンを発見するには至っていない。例えばニワトリにおいて、食物(ミールワーム)と連合学習された条件刺激(光刺激)を提示することで、鶏冠温が低下することが報告された(Moe et al., 2012)。またイヌでは、飼い主が食べ物を提示したときに眼温度が上昇することが示された(Travain et al., 2016)。しかし、同様の温度変化はストレス状況下でも生じているこ

とから、体温変化はむしろ覚醒度を反映しており、食物に対するポジティブ情動に特有の反応ではないと考えられる(Moe et al., 2012; Travain et al., 2016)。

食物以外にも、社会的接触によってポジティブ情動が喚起される可能性がある。社会的接触によってもたらされるポジティブ情動は、食物によって喚起される情動よりも覚醒度が低く、リラックスした情動であると考えられる(cf. Mendl, Burman, & Paul, 2010)。社会的接触によるポジティブ情動を調べた研究では、鼻部皮膚温が上昇することを示唆する研究もあるが、研究が少なく現時点では強い結論を引き出すことは難しい。例えば、実験者がヒツジをブラッシングしたときに、警甲部や鼻部の皮膚温が上昇することが報告された(Tamioso, Rucinke, Taconeli, da Silva, & Molento, 2017)。同様に、実験者がアカゲザルを撫でることによる心拍・体温の変化を検討した研究(Clara et al., 2016)では、遅め(毎秒1-3 cm)か中程度の速さ(毎秒5-10 cm)で撫でたときに鼻部皮膚温の上昇が観察された。特にこの中程度の速さは、サル同士で毛づくろい交渉をおこなうときの手の運動の速さと近いことから、同種個体間での毛づくろいによるポジティブ情動の喚起との関連が示唆された(Clara et al., 2016)。しかし、実験者がウシの身体を撫でることで鼻部皮膚温が低下することを明らかにした例もあり(Proctor & Carder, 2015)、単純に鼻部皮膚温の上昇をポジティブ情動と結びつけることは現時点では難しい。

遊ぶことによっても、動物にポジティブな情動が生じるかもしれない(cf. Byrne, 2015)。Ioannou, Chotard, & Davila-Ross (2015)は、遊び(この場合、相手はヒト実験者)を含む、次の3つの条件下でアカゲザルの顔面皮膚温を測定した:(1)実験者が玩具をもちサルに遊びを誘いかける条件、(2)餌を見せるが与えずに焦らす条件(ネガティブ場面)、(3)餌を与える条件。なおこの研究では、サルは身体を拘束されておらず、屋外の金網ケージ内で自由に動き回ることができた。まず、給餌条件においては鼻部を含む複数の部位で他の条件よりも皮膚温が低く、採食に伴うストレスの影響と考えられた(Ioannou et al., 2015)。ただし、ストレスというよりも採食における胃や腸などの活動による一時的な自立神経系の活動によるとも解釈されうる(cf. van Baak, 2008)。また、餌を見せびらかす条件では、他条件よりも眼窩周辺部の皮膚温が高く、怒り情動を反映しているか、餌を目で追いかける筋運動の影響が指摘された(Ioannou et al., 2015)。遊び条件では、他の2条件と比較して相対的に鼻部皮膚温が高い傾向があったが、ポジティブ情動と関連しているかも

しれない (Clare et al., 2016)。なお、この研究は条件間での比較を重視したため、実験前後の体温変化までは調べられておらず、安易に他の研究と比較することできない。

ここまで概観したように、現状では IRT による体温測定によって覚醒の強さはある程度調べることができると考えられるが、快-不快を区別することは困難である。このことは、ヒトを対象とした研究においてもしばしば指摘されている (e.g. Kosonogov et al., 2017)。今後の研究では、情動喚起の文脈やその動物種に関する知識 (Proctor & Carder, 2015)、行動やその他の生理指標などを加味して考察し、さらに知見を集める必要があるだろう。とりわけ、ポジティブ情動全般やネガティブ情動の中でも覚醒度の低いもの (cf. Mendl, 2010) に関しては研究が少なく、今後のさらなる検討が求められる。

4. 使用にあたって考慮すべき事項

従来の手法と比較すると、IRT による生理反応の測定は非接触的であり、かつ幅広い領域を測定できるという点が最大のメリットである。一方で、他の生理測定と同様に、測定結果は情動変化以外の様々な要因に影響されることが指摘されている。先行研究では、これらの要因について配慮されていないか論文で触れられていないことも多いが、個々の研究環境に応じた適切な対処が求められる。本節では、そのような要因のうち主要なものをいくつか取り上げる。

まず、直射日光・風・高温や対象との距離は測定に影響しうるため注意が必要である (Church et al., 2014; McManus et al., 2016)。Church et al. (2014) は、日光・風・測定装置と対象との距離がウシの眼温度測定に及ぼす影響を定量的に検討し、直射日光によって眼温度が高く評価されること、風速が大きいほど眼温度が低く評価されることなどを報告している。さらに、対象との距離が大きいほど温度が過小に推定されることを示した (Church et al., 2014)。野外研究に用いる際には特に注意が必要であろう。アオガラのストレス反応を調べた Jerem et al. (2015) は、測定に対する環境要因の影響に配慮すべく次の工夫を施した。巣箱に黒色の絶縁テープ片を貼り、温度ロガーによってテープ片の温度を直接的に測定した。IRT でアオガラの眼温度を測定するときに、このテープ片も画像に収まるようにした。テープ片の温度について、IRT による測定値とロガーによる測定値の差分を求め、アオガラの眼温度の測定結果を補正した。このような工夫によって、測定の精度をさらに高めることができると考えられる (Jerem et al., 2015)。

一方、屋内で IRT を用いる場合にもいくつかの点に注意が必要である。まず、空間が小さすぎると、動物からの放射熱が反射し測定に影響する可能性がある (McCafferty, 2007)。さらに、窓や発熱するモニターなどは測定にノイズを生む可能性があることから、十分に注意が必要である (Ioannou et al., 2014)。また、情動喚起による体温変化の大きさが、周辺温度によって変わる可能性を示唆する研究もあり (Briese, 1992)、極端な低温・高温は避けるべきであると考えられる。その上で、測定開始前には実験空間の温度に馴致するために十分な時間 (10~20 分程度) を設けることが推奨される (Ioannou et al., 2014)。さらに、動物の体温における概日リズム (e.g. Fowler, Hopkins, Albers, Morris, & Hyatt, 1999) を考慮すると、すべての参加個体に対し同じ時間帯に実験を実施するのが理想的である (Ioannou et al., 2014)。

また、非接触的とはいえ IRT の装置が動物の情動に全く影響しないとは限らない。例えば、イヌが赤外線サーモカメラから顔や目を背けようとする行動をとることが観察されている (Csoltova et al., 2017; Travain et al., 2015)。実際の測定の前に、装置への十分な馴致が必要である。最近の研究では、動物に与える精神的負荷を軽減するためにより小型の装置も導入されている (Lush & Ijichi, 2018)。

体温を測定する身体部位は、体毛の少ない箇所が適している。体毛の多い部位は、皮膚だけでなく、毛からの放射熱が測定に影響する可能性がある (McCafferty, 2007)。さらに、動物の身体に泥や水などが付着していると、放射率が変化し測定に影響する可能性がある (McCafferty, 2007)。身体が濡れている場合には、水の気化熱や水のもつ大きな伝導率が測定に影響する可能性がある (McCafferty, 2007)。測定に際しては、動物の体表面の状態に注意を払い、研究内容・対象種に応じて適切な身体部位を選ぶ必要がある。

また、情動生起によって一連の生理的变化が生じるとき、それぞれの変化は時系列上の異なるタイミングで観察される、ということも重要な知識である。例えば、SCR は情動を生起させるイベントの直後に観察されるが、コルチゾール反応は数分以内のより遅いタイミングで観察される。先行研究から、IRT によって計測される皮膚温の変化はその中ほどのタイミングで生じるだろうと考えられる (Ioannou et al., 2014)。チンパンジーを対象とした Kano et al. (2016) では、2 分間の情動生起イベント (音声や動画の再生) において鼻尖温は徐々に低下し続け、その後30秒から1分程度をかけて上昇し、ベースライン時の皮膚温に回復していくことが観察された。

皮膚温のやや遅い程度の反応は、刺激に対する反応速度を調べる目的には向かない (Ioannou et al., 2015)。しかし、情動変化をイベント生起後にもある程度持続的に観察できるという意味では、非拘束の実験場面や野外実験において特に効力を発揮するだろう。IRT による体温測定に影響を及ぼす可能性のあるその他の要因 (動物の皮膚の特徴や放射率の設定など) については、他の総説 (Cilulko, Janiszewski, Bogdaszewski, & Szczygalska, 2013; Kastberger & Stachl, 2003; McCafferty, 2007) でも触れられている。

また、先行研究において看過されがちであるが重要な要因として、身体運動による影響がある。自律神経の働きは、緊張や不安などの心理的变化のみならず、身体運動によって直接影響を受ける。Kano et al. (2016) の実験 1 では、チンパンジーの歩行運動 (歩数) が多いほど鼻尖温の低下が大きかった。Kano et al. (2016) では、行動の影響は統計解析によって事後的にある程度統制することが可能であること (例えば歩数を共変量とする)、また実験 2 においてチンパンジーが歩行などの運動をほとんど見せていない状況でも鼻部温は低下することが示された。歩行などの運動は、例えば退屈など、研究の焦点となっている情動変化とは関わりなく生じる場合も多く、実験中の運動は最小限に抑えることが望ましいだろう。アカゲザルを対象とした研究では、サルを物理的に拘束する手法がとられたが (Kuraoka & Nakamura, 2011; Nakayama et al., 2005)、チンパンジーのような大型動物には、物理的にも、また倫理的観点からもそのような手法の適用は困難である。最近筆者らは、頭部の動きを軽減するために、これまで類人猿のアイ・トラッキング実験場面で用いられることの多かった手法 (e.g.

Krupenye, Kano, Hirata, Call, & Tomasello, 2016) をチンパンジーの IRT 実験場面に取り入れ始めている。次の節ではこの試みを紹介したい。なお、紹介するデータは原著論文としては公表の予定はないが、本稿の読者にとっては有益な情報だと考えられるため、予備実験の結果として本総説論文で言及したい次第である。

5. チンパンジーを対象とした予備実験

この予備実験では、IRT を用いたチンパンジーの認知実験において、歩行などの運動を非侵襲的に制限するための工夫を検討した。刺激を提示している間、チンパンジーがむやみに歩行などの運動をせず安定した姿勢を維持すること、また刺激に対して注意を維持するよう促すことを目指した。そのため、類人猿のアイ・トラッキング実験でよく用いられる工夫を参考に、刺激提示中に希釈したジュースを少しずつ持続的に与える手続きをとった。なお、チンパンジーの行動によってジュースの量は調整せず、刺激に対する特定の行動への報酬としての意味は与えていない。あくまで、刺激提示中にチンパンジーをなるべく安静に保つ工夫である。この工夫は、アイ・トラッキング実験場面では特別訓練されていない個体にも有効であることが示されている (Kano & Call, 2017)。

Figure 1A に示すように、チンパンジー実験参加者は、メッシュに取り付けられたノズルから希釈したジュースを飲む。ジュースは、天井に吊られたボトルから毎秒0.5ml程度でチューブを通して供される。ジュースのフィーダーには、一般的な点滴の容器を用いた。ノズルを取り付ける部位は、一般的なタッパーの底部位を改造して作成した。張り出したタッパーの周縁部によって、チンパンジーがノズ

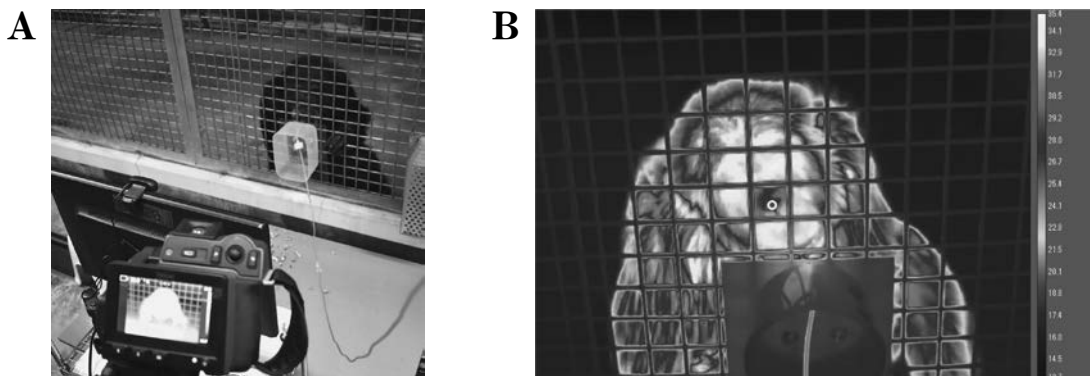


Figure 1. (A) Experimental set-ups. Chimpanzee on the juice feeder and the thermo-camera. (B) An example of a thermal image. Temperatures (Celsius) are indicated in the color bar on the right corner. ROI is the white circle at the nasal tip.

ルやチューブを引っ張り、壊してしまうことを防ぎ、かつ実験者がノズルを抜き差しするときにチンパンジーに妨害されないようにすることができる。なおこのフィーダーは、測定部位である鼻を含め、口元以上の部位を覆い隠すことはない (Fig. 1B)。

予備実験では、これらの新しい工夫を用いて Kano et al. (2016) の実験 2 を追試した。今回の工夫に合わせ、手続きに適宜改変を加えた。京都大学熊本サンクチュアリで暮らす 6 個体のチンパンジーを対象に、チンパンジーの闘争場面 (テスト条件) と休息場面 (コントロール条件) の 2 分間の動画 (画像と音声) を 1 つずつ提示したときの鼻尖温の変化を、高解像度サーモカメラ (T650sc, FLIR Systems Japan K.K., Tokyo, Japan) を用いて測定した。解像度は 640×480 ピクセル、フレームレートは 30Hz であった。放射率は 0.95 に設定した。チンパンジーの鼻尖温は格子幅 $50\text{mm} \times 50\text{mm}$ のメッシュ越しに測定した。メッシュ越しに測定をおこなったのは、熱放射がアクリルパネルやガラスにはブロックされて通過しないためである。

実験は、チンパンジーが日常的に利用する屋内の居室にておこなった。実験時の屋内の温度・湿度は、それぞれ $17.4\text{--}18.0^\circ\text{C}$ 、 $37.4\text{--}49.7\%$ であった。実験開始時に、参加個体を屋外の放飼場から屋内居室に呼んだ。なお、2 組の母子 (Mizuki と Iroha, Misaki と Hatsuka) は共に実験に参加した。実験は冬季 (12 月末から 1 月初旬) におこなったため、参加個体が屋外放飼場 ($5\text{--}10^\circ\text{C}$ 程度) から暖かい居室内に入ったとき、鼻部皮膚温は身体温に比べて大変低く (20°C 程度)、その後 10 分以上をかけておおよそプラトーに達する (25°C 以上) という傾向が見られた。そのため、データを取り始める前に、ピーナッツ片など少量の食べ物を少しずつ与えておおよそ 5 分間参加個体を安静に保ち、次にジュースを与えてさらに 5 分間程度安静状態を保った。その後刺激を提示し、刺激提示前の 2 分間、刺激提示中の 2 分間、刺激提示後の 2 分間の計 6 分間の体温データを解析に用いた。

動画刺激には、先行研究 (Kano et al., 2016) で用いられたものと同じ動画を用いた。闘争場面には、未知チンパンジー複数個体の掴み合い・スクリーム・バーク、休息場面には未知チンパンジー複数個体の休息・毛づくろい・鳥の声・水の音などが含まれている。これらの刺激を 23 インチ LCD モニター上に提示した。音声は、モニターの下に設置されたスピーカーから再生された。モニターとメッシュとの間は約 90cm であった。モニターの後ろに、三脚に取り付けたサーモカメラを配置した。サーモカメラと参加個体との距離は、おおよそ 1m であった。参加個体

の顔の向きなどに応じて、サーモカメラの位置は適宜調整した。

分析では、鼻先端部位に対し直径 5mm 程度の小さな円形の関心領域 (region of interest: ROI) を設定し (Fig. 1), その平均値を鼻尖温として定義した。20 秒ごとに鼻尖温を記録することとし、時間点の ± 5 秒から使用するフレームを選択した。鼻部がメッシュと重なる・参加個体が後ろを向く、などの理由により生じた欠損値は、前後のデータ点を用いて線形補間した。また、ジュースを飲んでいる際に、鼻尖温が一定の割合で少しずつ下がる傾向が見られた。おそらく、ジュースを飲むことにより胃腸の活動が促され自律神経系が活性化したためと考えられる (van Baak, 2008)。このような温度変化は、実験刺激に対する反応とは直接関係のない要因に由来するものである。そこで、このような温度の変化傾向を補正するため、先行研究のように、それぞれの試行で得られたデータから線形トレンドの除去を試みた。データに対して最小二乗法による直線回帰をおこない、実測値と推定値の差分を算出し、解析に用いた。刺激提示前 1 分間 (刺激提示から 0, 20, 40 秒前) のデータを平均し、ベースライン値とした。刺激提示中の 2 分間とその後 2 分間において、ベースライン値からの鼻尖温の変化を算出した。

解析の結果、先行研究と同様に、2 分間の闘争場面もしくは休息場面の動画を提示したときにチンパンジーの鼻尖温は低下し続け、その後約 2 分をかけて回復した (Fig. 2A)。その温度低下は、闘争場面の動画を提示したときにより顕著であった。先行研究では、情動の喚起に伴う皮膚温変化が刺激提示終了後も 1 分間程度持続的に観察された。そこで、刺激提示終了から 1 分間 (刺激提示から 120, 140, 160, 180s) の平均値を条件間で比較したところ、休息場面と比べて闘争場面の動画を提示したときに鼻尖温がより大きく低下した傾向が見られた (Wilcoxon signed-rank test, two-tailed: $T = 1$, $p = 0.063$; Fig. 2B)。なお、1 個体 (Misaki) は両条件において刺激提示中に何度かモニターの前を離れてしまった。このような状況では、チンパンジーには画像は見えず音声だけが聞こえていた。この個体については、鼻尖温の低下は運動の効果も影響したかもしれない (ただし、この個体を除いても同様の温度変化の傾向が観察された: Fig. 2B)。

本予備実験において、闘争場面の動画を提示したときの鼻尖温の低下は 0.6°C 程度であり、先行研究の結果 (1.5°C 程度の低下) と比べると非常に小さかった。冬季に実験をおこなったことにより実験開始前から鼻の温度が低い状態であったため、鼻尖温の低下が生じにくかったことが一因として考えられる。

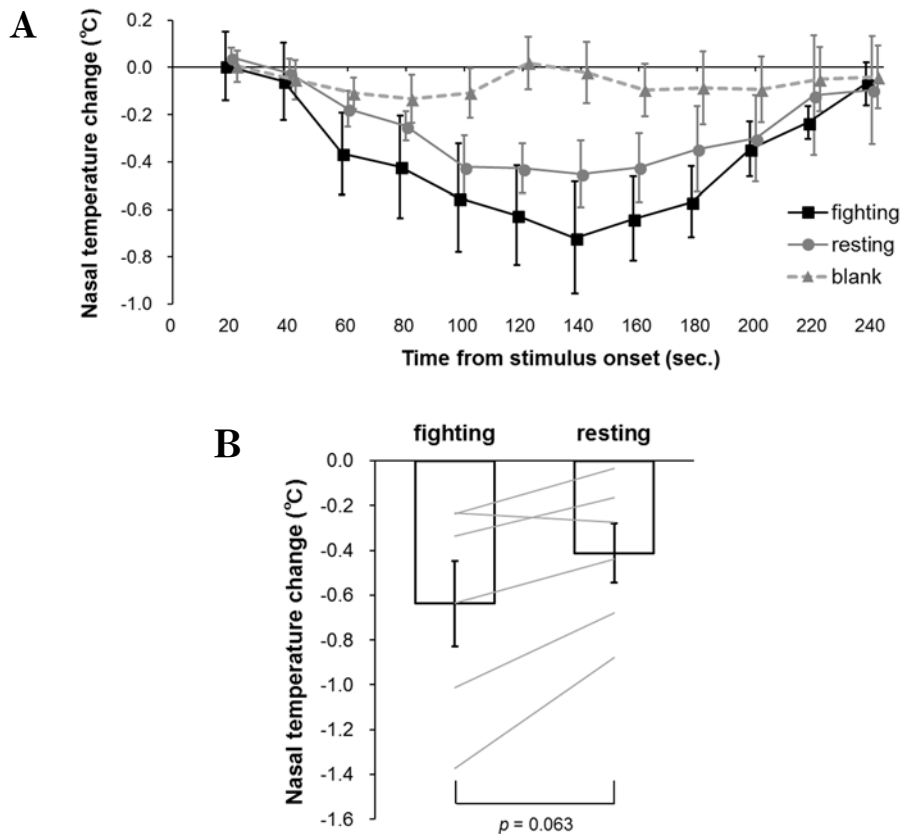


Figure 2. (A) Change in nasal temperature (Mean $\pm$ SEM) in three conditions (fighting, resting, and blank). (B) Change in nasal temperature averaged over the 1-min period after the stimulus offset (Mean $\pm$ SEM).

あるいは、ジュースを与えるという手続きの影響も考えられる。ジュースを飲むことで鼻尖温が低下し、情動変化による皮膚温変化の余地が小さくなってしまった可能性が考えられる。また、ジュースを飲むことで生じる鼻尖温の減少を加味するため、線形トレンドの除去をおこなったが、実験効果の一部がトレンドとして差し引かれてしまった可能性も否定できない。

後日、3月末日の暖かい日(外気温20°C以上)に2分間のブランク画面(無音)を同様の手続きで提示し、鼻尖温の変化に対する動画以外の要因の影響を検討した。チンパンジーが屋外放飼場から居室内に入ってきたときの鼻尖温の上昇はほとんど認められなかったが、ジュースを飲むことによる鼻尖温の低下は一定の割合で観察された。しかし、線形トレンドを除去することでその傾向はほとんど消失した(Fig. 2A)。また、2者の評定者間信頼性について、級内相関係数(intraclass correlation coefficient: ICC)を算出した。2試行分(38データ点)のうち

いずれの評定者でも欠損値として扱われなかったデータ(30データ点)をもとに算出したICCは、0.999であった。

本予備実験では、タッパーと点滴チューブにより作成したフィーダーからジュースを持続的に与えることによって、刺激提示中のチンパンジーの安定した姿勢を保ちつつ、刺激への注意を促す工夫を施した。以上の結果と観察から、これらの処置はチンパンジーの情動変化を調べる上で十分有効であったと判断される。今後の研究において留意すべき事項として、以下が挙げられる。第一に、寒さの厳しい冬季は実験の実施を避けるべきである。第二に、多量のジュースを摂取することは鼻部皮膚温の低下につながる可能性があるため、ジュースの量は最小限にとどめるべきである。また、セッション中にジュースを飲む量が大きく変化する時間があつた場合は、考慮に入れる必要があるかもしれない。例えば、画像に集中して飲むのをやめた場合に、その時間のデータに線形トレンドの除去を当てはめることで観測結

果にアーチファクトを生むことが懸念される。解析手法も今後さらに洗練していく必要があるだろう。

6. 今後の研究

IRT の導入は、動物の情動研究を大きく促進する可能性がある。IRT による体温測定は、非接触であるという点に加え、広い範囲を測定できること、また、情動喚起の有無に加えその強度も定量化できる可能性がある (Herborn et al., 2015; Kuraoka & Nakamura, 2011) という点で、将来的に有望な手法である。一方で、現状では体温測定のみに基づいて情動価 (快-不快) を推定することは困難であるという問題点もある。また、他の生理測定法と同様に、IRT による測定には様々な要因が影響しうることも明らかになっている。これらを踏まえると、IRT は有望な手法であるが、それ単独で研究をおこなうというよりも、行動観察やその他の生理指標、個々の動物種に関する知識などをもとに得られた結果を総合的に評価する (Proctor & Carder, 2015) ことで、その効力を最大限に発揮するといえる。個々の研究の問題設定に応じて、IRT と合わせた適切な指標を用いることが肝要である。以上の制約に留意し適切に運用することで、IRT は動物の情動を調べるこれまでにない強力なツールになり得る。

非接触に情動評価できるという利点を生かして、例えば、より幅広い動物種を対象とした研究をおこなうことで、情動反応の系統進化に関して新たな洞察が得られるかもしれない。ニワトリ (e.g. Edgar, Lowe, Paul, & Nicol, 2011) やウサギ (Ludwig, Gargano, Luzi, Carenzi, & Verga, 2007) などの家畜動物、イヌ (e.g. Travain et al., 2015) やネコ (Foster & Ijichi, 2017)、ウマ (e.g. Dai et al., 2015) といった伴侶動物に加え、近年ではチンパンジーといった大型類人猿 (Kano et al., 2016) や小型の鳥類 (アオガラ: Jerem et al., 2015; セキセイインコ (*Melopsittacus undulates*: Ikkatai & Watanabe, 2015) など、幅広い種の動物を対象とした研究がされている。

また、広い範囲を測定できるという利点を生かして多様な文脈における情動反応を調べることで、動物の心のはたらきを多面的に考察することができる。情動は物理的刺激よりも社会的刺激によって喚起されることが多く、また情動表出にはコミュニケーションとしての機能もあることから (藤田, 1993)、今後の研究では、同種他個体との社会的交渉場面にも IRT が導入されることが期待される。例えば Ebisch et al. (2012) は、ヒトの母子における情動共有を IRT によって調べたが、社会的交渉場面での動物の情動の同調を調べることで、動物の社会的

交渉の背後にある情動的過程について新たな発見があるかもしれない。

また、情動強度を評価できるという利点を生かし、情動反応の個体差と行動との関連を調べる研究は有意義であろう。例えばボノボ (*Pan paniscus*) では、情動制御 (emotion regulation) に長けた個体ほど、攻撃的交渉の被害個体に対し親和的行動をとる (慰め行動: consolation) 傾向があることが報告されている (Clay & de Waal, 2013)。Clay & de Waal (2013) は、生理反応の測定を取り入れることで、社会性と情動の関連についてさらに多くを明らかにできるだろうと述べている。様々な刺激に対する情動反応の強度やその回復速度の個体差が、社会的場面での動物の行動とどのように関連しているのかを調べることで、情動制御と社会性との関連についてさらに洞察を深めることができるだろう。

動物の情動は、多くの研究者の関心を集めてきた。例えば藤田 (1993) は、チンパンジーの認知実験が取り組むべき課題の一つとして情動の研究を挙げた。四半世紀が経過したが、特にチンパンジーなどの大型の動物の情動については、多くのことが未解明のままである。IRT による体温測定は、動物の情動反応の理解に大きく貢献することが期待される。本稿がその一助となれば幸いである。

謝辞

日頃からお世話になっている京都大学野生動物研究センター熊本サンクチュアリの森村成樹氏、寺本研氏、野上悦子氏、宋睿婷氏、その他飼育と研究スタッフの方々に深く感謝申し上げます。英文要旨の執筆にご協力いただきました京都大学野生動物研究センターの Maegan Fitzgerald 氏に御礼申し上げます。最後に、有益な助言をいただいた2名の査読者に感謝申し上げます。

引用文献

- Adolphs, R., & Anderson, D. J. *The Neuroscience of Emotion: A New Synthesis*. Princeton: Princeton University Press. (in press)
- Aureli, F., Preston, S. D., & de Waal, F. B. 1999 Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques (*Macaca mulatta*): a pilot study. *Journal of Comparative Psychology*, 113, 59-65.
- van Baak, M. A. 2008 Meal-induced activation of the sympathetic nervous system and

- its cardiovascular and thermogenic effects in man. *Physiology and Behavior*, **94**, 178-186.
- Baker, M. A., Cronin, M. J., & Mountjoy, D. G. 1976 Variability of skin temperature in the waking monkey. *The American Journal of Physiology*, **230**, 449-455.
- Bouwknicht, J. A., Olivier, B., & Paylor, R. E. 2007 The stress-induced hyperthermia paradigm as a physiological animal model for anxiety: a review of pharmacological and genetic studies in the mouse. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **31**, 41-59.
- Briese, E. 1992 Cold increases and warmth diminishes stress-induced rise of colonic temperature in rats. *Physiology and Behavior*, **51**, 881-883.
- Busnardo, C., Tavares, R. F., Resstel, L. B., Elias, L. L., & Correa, F. M. 2010 Paraventricular nucleus modulates autonomic and neuroendocrine responses to acute restraint stress in rats. *Autonomic Neuroscience: Basic and Clinical*, **158**, 51-57.
- Byrne, R. W. 2015 The what as well as the why of animal fun. *Current Biology*, **25**, R2-R4.
- Church, J. S., Hegadoren, P. R., Paetkau, M. J., Miller, C. C., Regev-Shoshani, G., Schaefer, A. L., & Schwartzkopf-Genswein, K. S. 2014 Influence of environmental factors on infrared eye temperature measurements in cattle. *Research in Veterinary Science*, **96**, 220-226.
- Cilulko, J., Janiszewski, P., Bogdaszewski, M., & Szczygielska, E. 2013 Infrared thermal imaging in studies of wild animals. *European Journal of Wildlife Research*, **59**, 17-23.
- Clay, Z., & de Waal, F. B. 2013 Development of socio-emotional competence in bonobos. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 18121-18126.
- Clay-Warner, J., & Robinson, D. T. 2015 Infrared thermography as a measure of emotion response. *Emotion Review*, **7**, 157-162.
- Csoltova, E., Martineau, M., Boissy, A., & Gilbert, C. 2017 Behavioral and physiological reactions in dogs to a veterinary examination: owner-dog interactions improve canine well-being. *Physiology and Behavior*, **177**, 270-281.
- Dai, F., Cogi, N. H., Heinzl, E. U. L., Dalla Costa, E., Canali, E., & Minero, M. 2015 Validation of a fear test in sport horses using infrared thermography. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, **10**, 128-136.
- Dezecache, G., Zuberbühler, K., Davila-Ross, M., & Dahl, C. D. 2017 Skin temperature changes in wild chimpanzees upon hearing vocalizations of conspecifics. *Royal Society open science*, **4**, 160816.
- Dymond, K. E., & Fewell, J. E. 1998 Gender influences the core temperature response to a simulated open field in adult guinea pigs. *Physiology & behavior*, **65**, 889-892.
- Ebisch, S. J., Aureli, T., Bafunno, D., Cardone, D., Romani, G. L., & Merla, A. 2012 Mother and child in synchrony: thermal facial imprints of autonomic contagion. *Biological Psychology*, **89**, 123-129.
- Edgar, J., Held, S., Paul, E., Pettersson, I., l'Anson Price, R., & Nicol, C. 2015 Social buffering in a bird. *Animal Behaviour*, **105**, 11-19.
- Edgar, J., Kelland, I., Held, S., Paul, E., & Nicol, C. 2015 Effects of maternal vocalisations on the domestic chick stress response. *Applied Animal Behaviour Science*, **171**, 121-127.
- Edgar, J. L., Lowe, J. C., Paul, E. S., & Nicol, C. J. 2011 Avian maternal response to chick distress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **278**, 3129-3134.
- Edgar, J. L., Paul, E. S., Harris, L., Penturn, S., & Nicol, C. J. 2012 No evidence for emotional empathy in chickens observing familiar adult conspecifics. *PLoS ONE*, **7**, e31542.
- Edgar, J. L., Paul, E. S., & Nicol, C. J. 2013 Protective mother hens: cognitive influences on the avian maternal response. *Animal Behaviour*, **86**, 223-229.

- Ekman, P., Levenson, R., & Friesen, W. 1983 Autonomic nervous system activity distinguishes among emotions. *Science*, **221**, 1208-1210.
- Foster, S., & Ijichi, C. 2017 The association between infrared thermal imagery of core eye temperature, personality, age and housing in cats. *Applied Animal Behaviour Science*, **189**, 79-84.
- Fowler, L. A., Hopkins, W. D., Albers, H. E., Morris, R. D., & Hyatt, C. W. 1999 Establishing the presence of a body temperature rhythm in chimpanzees (*Pan troglodytes*) using a tympanic membrane thermometer. *Primates*, **40**, 499-508.
- 藤田和生 1993 実験的なチンパンジーの行動研究が取り組むべき将来の課題 霊長類研究, **9**, 159-164.
- Grandi, L. C., & Heinzl, E. L. 2016 The effect of pleasant touch on nose skin temperature, heart rate and heart rate variability: preliminary results in a male laboratory rhesus monkey. *PeerJ PrePrints*.
- Herborn, K. A., Graves, J. L., Jerem, P., Evans, N. P., Nager, R., McCafferty, D. J., & McKeegan, D. E. F. 2015 Skin temperature reveals the intensity of acute stress. *Physiology and Behavior*, **152**, 225-230.
- Ikkatai, Y., & Watanabe, S. 2015 Eye surface temperature detects stress response in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *NeuroReport*, **26**, 642-646.
- Ioannou, S., Chotard, H., & Davila-Ross, M. 2015 No strings attached: physiological monitoring of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) with thermal imaging. *Frontiers in behavioral neuroscience*, **9**, 160.
- Ioannou, S., Gallese, V., & Merla, A. 2014 Thermal infrared imaging in psychophysiology: potentialities and limits. *Psychophysiology*, **51**, 951-963.
- Jerem, P., Herborn, K., McCafferty, D., McKeegan, D., & Nager, R. 2015 Thermal imaging to study stress non-invasively in unrestrained birds. *Journal of visualized experiments: JoVE*, **105**, e53184.
- Kano, F., & Call, J. 2017 Great Ape Social Attention. In S. Watanabe, M. Hofman, & T. Shimizu (Eds.), *Evolution of the Brain, Cognition, and Emotion in Vertebrates*. Brain Science. Tokyo: Springer. Pp.187-206.
- Kano, F., Hirata, S., Deschner, T., Behringer, V., & Call, J. 2016 Nasal temperature drop in response to a playback of conspecific fights in chimpanzees: a thermo-imaging study. *Physiology & Behavior*, **155**, 83-94.
- Kastberger, G., & Stachl, R. 2003 Infrared imaging technology and biological applications. *Behavior Research Methods, Instruments, & Computers*, **35**, 429-439.
- Kosonogov, V., De Zorzi, L., Honoré, J., Martínez-Velázquez, E. S., Nandrino, J. L., Martínez-Selva, J. M., & Sequeira, H. 2017 Facial thermal variations: A new marker of emotional arousal. *PloS ONE*, **12**, e0183592.
- Krupenye, C., Kano, F., Hirata, S., Call, J., & Tomasello, M. 2016 Great apes anticipate that other individuals will act according to false beliefs. *Science*, **354**, 110-114.
- Kuraoka, K., & Nakamura, K. 2011 The use of nasal skin temperature measurements in studying emotion in macaque monkeys. *Physiology and Behavior*, **102**, 347-355.
- Ludwig, N., Gargano, M., Luzi, F., Carenzi, C., & Verga, M. 2007 Technical note: applicability of infrared thermography as a non-invasive measurement of stress in rabbits. *World Rabbit Science*, **15**, 199-205.
- Lush, J., & Ijichi, C. 2018 A preliminary investigation into personality and pain in dogs. *Journal of Veterinary Behavior*, **24**, 62-68.
- McCafferty, D. J. 2007 The value of infrared thermography for research on mammals: previous applications and future directions. *Mammal Review*, **37**, 207-223.
- McManus, C., Tanure, C. B., Peripolli, V., Seixas, L., Fischer, V., Gabbi, A. M., ... & Costa Jr, J. B. G. 2016 Infrared thermography in animal production: an overview. *Computers and Electronics in Agriculture*, **123**, 10-16.
- Mendl, M., Burman, O. H., & Paul, E. S. 2010 An integrative and functional framework for the study of animal emotion and

- mood. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **277**, 2895–2904.
- Merla, A., & Romani, G. L. 2007 Thermal signatures of emotional arousal: a functional infrared imaging study. In *Engineering in Medicine and Biology Society, 2007. EMBS 2007. 29th Annual International Conference of the IEEE*, 247–249.
- Mizukami, K., Kobayashi, N., Ishii, T., & Iwata, H. 1990 First selective attachment begins in early infancy: a study using telethermography. *Infant Behavior and Development*, **13**, 257–271.
- Moe, R. O., Stubbsjoen, S. M., Bohlin, J., Flø, A., & Bakken, M. 2012 Peripheral temperature drop in response to anticipation and consumption of a signaled palatable reward in laying hens (*Gallus domesticus*). *Physiology and Behavior*, **106**, 527–533.
- Moliné, A., Gálvez-García, G., Fernández-Gómez, J., De la Fuente, J., Iborra, O., Tornay, F., ... Gómez Milán, E. 2017 The Pinocchio effect and the cold stress test: lies and thermography. *Psychophysiology*, **54**, 1621–1631.
- Nääs, I. A., Garcia, R. G., & Caldara, F. R. 2014 Infrared thermal image for assessing animal health and welfare. *Journal of Animal Behaviour and Biometeorology*, **2**, 66–72.
- Nakanishi, R., & Imai-Matsumura, K. 2008 Facial skin temperature decreases in infants with joyful expression. *Infant Behavior and Development*, **31**, 137–144.
- Nakayama, K., Goto, S., Kuraoka, K., & Nakamura, K. 2005 Decrease in nasal temperature of rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) in negative emotional state. *Physiology & Behavior*, **84**, 783–790.
- Panksepp, J. 2015 Toward the constitution of emotional feelings: synergistic lessons from Izard's differential emotions theory and affective neuroscience. *Emotion Review*, **7**, 110–115.
- Parr, L. A. 2001 Cognitive and physiological markers of emotional awareness in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Animal Cognition*, **4**, 223–229.
- Parr, L. A., & Hopkins, W. D. 2000 Brain temperature asymmetries and emotional perception in chimpanzees, *Pan troglodytes*. *Physiology and Behavior*, **71**, 363–371.
- Parr, L. A., Waller, B. M., & Fugate, J. 2005 Emotional communication in primates: implications for neurobiology. *Current opinion in neurobiology*, **15**, 716–720.
- Pavlidis, I., Eberhardt, N. L., & Levine, J. A. 2002 Human behaviour: seeing through the face of deception. *Nature*, **415**, 35.
- Perry, C. J., & Baciadonna, L. 2017 Studying emotion in invertebrates: what has been done, what can be measured and what they can provide. *Journal of Experimental Biology*, **220**, 3856–3868.
- Proctor, H. S., & Carder, G. 2015 Nasal temperatures in dairy cows are influenced by positive emotional state. *Physiology and Behavior*, **138**, 340–344.
- Riemer, S., Assis, L., Pike, T. W., & Mills, D. S. 2016 Dynamic changes in ear temperature in relation to separation distress in dogs. *Physiology & Behavior*, **167**, 86–91.
- Stevens, J. R. 2017 Replicability and reproducibility in comparative psychology. *Frontiers in psychology*, **8**.
- Stewart, M., Webster, J., Schaefer, A., Cook, N., & Scott, S. 2005 Infrared thermography as a non-invasive tool to study animal welfare. *Animal Welfare*, **14**, 319–325.
- Tamioso, P. R., Rucinke, D. S., Taconeli, C. A., da Silva, G. P., & Molento, C. F. M. 2017 Behavior and body surface temperature as welfare indicators in selected sheep regularly brushed by a familiar observer. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, **19**, 27–34.
- Travain, T., Colombo, E. S., Grandi, L. C., Heinzl, E., Pelosi, A., Prato Previde, E., & Valsecchi, P. 2016 How good is this food? A study on dogs' emotional responses to a potentially pleasant event using infrared thermography. *Physiology and Behavior*, **159**, 80–87.
- Travain, T., Colombo, E. S., Heinzl, E., Bellucci, D., Prato Previde, E., & Valsecchi, P. 2015 Hot dogs: thermogra-

- phy in the assessment of stress in dogs (*Canis familiaris*)-a pilot study. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, **10**, 17-23.
- Vianna, D. M., & Carrive, P. 2005 Changes in cutaneous and body temperature during and after conditioned fear to context in the rat. *European Journal of Neuroscience*, **21**, 2505-2512.
- de Waal, F. B. 2011 What is an animal emotion? *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1224**, 191-206.
- Watanabe, S. 2015 Social factors modulate restraint stress induced hyperthermia in mice. *Brain Research*, **1624**, 134-139.
- Watanabe, S. 2017 Social inequality aversion in mice: analysis with stress-induced hyperthermia and behavioral preference. *Learning and Motivation*, **59**, 38-46.
(2018. 4. 1 受稿, 2018. 5. 13 受理)