



Title	転位行動論 : 比較行動学の立場から
Author(s)	前田, 嘉明
Citation	大阪大学人間科学部紀要. 1980, 6, p. 1-34
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/10622
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

The University of Osaka

転 位 行 動 論

——比較行動学の立場から——

前 田 嘉 明

転 位 行 動 論

——比較行動学の立場から——

1 McDougall の原則

動物行動に関する研究が進んだ今日、環境の刺激条件に対しある動物がどういう行動を示すか、ということについてかなり正確な概念がもてるようになってきた。

ただ単にどういう行動を実現させるかだけではなく、その際に動物がどういう情動的な表出を行なうか、ということも主観的推測をこえ、高い確率のもとに予測することができるようになった。動物がある行動を解発させるということは、動機、欲求、衝動、つまり行動エネルギーに基づくもので、およそ行動に転換する何らかのポテンシャルのないところに生活体の行動を考えることはできない。つまり、生活体の行動とか反応とかいわれるものは何らかの生物学的ポテンシャルに基づいている、ということであるが、実はここに問題がある。ある行動の実現には行動ポテンシャルの存在を前提とするということから、ただちに、ある行動ポテンシャルの一たとえはいわゆる衝動—存在するところには必ず何らかの行動の実現を期待することができるであろうか、という問題である。この問いは一見自明にみえてそうではない。自明なのはポテンシャルと行動との関係であって、その際動物（ある場合は人間も）が実現させる行動が何であるか、ということとはそれほど自明なことではない。ここで McDougall がその好著「心理学概論」の中で述べているある言葉を想起してみる必要がある¹⁷⁾。彼は動物行動についてこう述べている。「およそ本能的衝動にかられている動物は、たとえ、目標物が眼前になくても、行動をさしひかえておくということをしない。衝動はおそらくつねに行動となって表現されるものである」。ここでいう「おそらくつねに」という言葉は、例外のない原則は存しない、という意味で特別のふくみもなしに用いられたとも解釈できよう。

もし、そうであるならば、この表現にこれ以上の意味をさぐることは意味のないことであろう。しかし、もし動物にあっては、一定の衝動は一定の反応とつねに対応すると考えるならば、「おそらくつねに」という表現は全く別の意味をおびてくる。つまり、動物は時として、衝動を高めていても、当然予想される行動を表わさない場合がありうるからである。このような事実を例外と考えるならば、「おそらく」という限定は正しいことになる。

このことは、衝動と反応とのある固定的な対応を前提としてのことである。もし、この前

提に立たないなら、というのは、ある衝動が種々ことなる行動を解発させる可能性を認めるならば、冒頭に引用した言葉から「おそらく」という限定を取りのぞいてもかまわないことになる。だから、McDougall があのように述べたのは原則的な主張を立てる際の一般の配慮にすぎない、と解しても一向差し支えないのである。しかし、原則に即して彼の言葉を解するとき、次のような帰結が導き出されてくる。すなわち、本能的な衝動を興奮させている動物は何らかの行動を行わずにはいられない、と。この解釈は、動物行動に関して、おそらく McDougall が当時考えていた以上の可能性をつつみ込むものである。つまり、上記の彼の言葉を原則として解するとき、比較行動学のまことに興味ぶかく、かつ理論的に非常に重要なある問題領域にふみこむ道が開かれてくることになる。

いま、この領域へ通路を開くものとして次の三つの事例を挙げることができよう。

(I) Tinbergen はセグロカモメについて興味ある観察事例を報告している²⁸⁾。

♂が抱卵姿勢をとっているときに配偶の♀がいつも行なっているように交替すべく♂に接近する。順当に交替が行なわれるならば、問題はないが、ときとして相手が交替に応じないことがありうる。このとき♀はどういう反応を示すか、というと急に「草むしり」(Pulling)の行動を行なう。これは造巢行動系に属するひとつの下位行動である。この場合、♀がこの事態において何らの造巢衝動をもっていないことは注目すべきである。つまり、♀は♂が交替に応じるまで無為に待つことをしない。そのかわりに「草むしり」を行なうことによって空白の時間を満したのである。「草むしり」という行動は造巢と養育という二つの行動が混合したものであろうと Tinbergen は述べているが、この点はともかくとして、問題は抱卵行動を阻止された♀が何ごともなさずに♂との交替を待ってはいなかった、ということにある。「草むしり」を造巢行動の一部とすれば、この♀はすでに通過した段階の行動を不適応的に再現したことから Regression とみることもできよう。しかし、ここで注目すべきことは、♀が時間を無為に経過させずに何ごとかを行なった、という事実認識である。

当面の♀の行動を Bilz は倦怠行動として介在的運動 (Zwischenakts-Motorik) の現象学を論じているが⁵⁾、条件発生的系譜からみるならば、この種の反応解消を倦怠行動と解することには疑問がある。要するに、この事例における♀は抱卵衝動を抱卵行動以外の行動によって表現したのであり、反応の非特殊の解消を承認すれば、McDougall の上記の主張はここでもそのまま通用することになる。すなわち、動物の衝動は何らかの行動として表現されたのである。これは反応の非特殊性の問題である。衝動と反応との厳密な固定図式を放棄する立場からすれば、反応の非特殊の解放は例外的事実でなく、特殊の解放とともに共通する衝動力学に従った一つの反応体系の存在を予想するものである。

(II) Tinbergen と無関係に、しかも偶然同じ時に転位行動に関する卓越した観察に基づく論文を発表したのは Kortlandt である。彼の記載によると、Tinbergen はまた次のような興味ぶかい事実を報告している¹¹⁾。

セグロカモメの♂が抱卵行動をとっている時に他の数個体が彼の勢力圏内に侵入してきた。♂は♀に抱卵の交替を促がそうともせず、♀もまた♂にとってかわって抱卵を行なおうともしない。やがて、抱卵交替が正常の形をふんで完了した瞬間、♂は疾風のごとく侵入者に向かって襲いかかり、一羽のこらず勢力圏から追い出してしまった。ここでの問題は、♂が侵入者に対して興奮させていた攻撃的衝動をある時間だけ抑えていたかどうか、ということである。もし、抑えていたと解するならば、この事例は McDougall の原則に対する一つの貴重な例外とみなすことができるかもしれない。しかし、この場合、♂は無為にある時間を過したのではなく、次の二つの行動によって抑制された攻撃衝動の反応解消を試みた、とみることでできよう。(1) 強度の「草むしり」、(2) 強度の抱卵行動。

第2項が事実とすれば、♂が♀と交替を促がすことなく、ある程度までの侵入を甘んじつつ抱卵を持続していたことは説明できるであろう。おそらく、精細に観察すれば、この事例の♂の抱卵行動に何らかの強度の変化がうかがわれたにちがいない。この点に関して Tinbergen は何もふれていないが、他の事例から推して、この解釈はおそらく間違っていないであろう。この事例もさきの事例(1)と同じく、動物は次の行動を行なうまでの時間をただ無為に過ぎなかったのである。両方の事例の相違は、後者における♂が抱卵衝動の解発に必要な卵という適正刺激を有していたのに反し、前者の♀は♂によって適性刺激をうばわれていた、という点にある。従って、もし衝動が何らかの行動的表現をとるものならば、後者の♂は現に解発中の抱卵という行動をさらに強化することが最も抵抗の少ない反応解消の仕方であり、前者の♀では抱卵行動以外の行動にたよるほかはないことになる。両方の事例は、いずれも鳥が衝動の非特殊的な反応解消によってある時間の経過を費したことを示すものであるが、事例(II)には Bilz のいう倦怠行動をあてはめることはできない。

この点に事例(I)と(II)の第二の相違がある。事例(I)では、♀のいわゆる「時間つぶし」は♂が抱卵交替に応じなかったという意味で、受動的に行なわれたのに対し、事例(II)の♂は交替を能動的に決定する主導権を握っていたのである。そして、すくなくとも動物には能動的な意味での「時間つぶし」ということはその本来的な存在構造からして考えられない。ところで、事例(II)はまたこう解釈することもできよう。♂が侵入者にただちに襲いかからなかったのは、攻撃行動をさしひかえていたからではなく、抱卵衝動が攻撃衝動より強かったからである。そして、侵入者が♂の勢力圏内に進んでくるにつれ、攻撃衝動が次第に強まり、ついに抱卵と攻撃の両衝動のヘゲモニーが入れかわる。この限界時点で♂は♀に抱卵をまかせ、優位の衝動に従って行動する、すなわち侵入者に向かって突進する。

こうした解釈によると、この事例において反応の非特殊の解消をいうことはそもそも意味のないことになる。しかし、この解釈を採用するには次の諸条件が明らかにされなければならない。抱卵交替の (1) 時間構造, (2) それを解発する内的リズム, (3) それを決定する型。この点が明白にされたときに始めて、侵入者に対する攻撃をさしひかえて行なわれた抱卵行動が果して単なる抱卵衝動に従ったものか、それとも抑制された攻撃衝動の非特殊的反応解消であるのか、判断とするであろう。

しかし、いずれにしても、ここで下そうとする帰結を妨げるものではない。もし、この事例において、 ϕ がその際の主導的衝動に従ったとすれば、McDougall の原則に忠実であることになり、もし、侵入者に対する攻撃が一過的な抱卵衝動の昂進によって抑制されたとするなら、ここに反応解消の非特殊性が問題となる。つまり、いずれにせよ、「動物は何ごとかをなさねばならなかった」という点で変りはないのである。換言すれば、動物は待つことをしなかったのである。

(Ⅲ) ある種の鳥は闘争事態において、突然睡眠の姿勢をとることがある。比較行動学の観察事例の中でこのような行動型を示すものは Makkink の観察したソリハシセイタカシギと Tinbergen のユキホホジロの二種である^{21,28)}。

これらの鳥は闘争中に突然首を羽毛の中にうずめ、脚の力をぬいて、あたかも睡眠に陥入っているかのような姿勢をとることがある。

Makkink はこれを Pseudo-sleeping と称している^{注1)}。彼はこの行動を Freud のいう意味の Symbol との類推を試みているが、この想定は大いに疑問である。

この鳥は闘争を十分味った後に闘争に嫌悪感をいだき、睡眠の姿勢をとることによって当面の事態から逃避を試みようとする。そして、嫌悪感がある限界に達すると飛び去ってしまう、と。しかし、この Makkink の解釈は次の二つの事実にも照しても妥当でないことがわかる。第一に、睡眠姿勢は一般的にいつて闘争衝動の最も高まった時点においてしばしばみられる。第二に、鳥は睡眠姿勢をとった後にふたたび烈しい闘争を開始する。従って、闘争を十分味ったので嫌悪感をもつという解釈は全く事実と反する。このように Makkink の解釈に疑義を發したのは Kortlandt であり、彼のウ (Phalacrocorax carbo sinensis) の行動に関する精緻な観察とそこから想定された主として非特殊的な反応解消に関する研究は Tinbergen より卓越したものであるにもかかわらず、一般に紹介もされずにいるのはまことに不可解である。

ところで、Claparède や McDougall は睡眠に本能行動的な契機を認めているし、Hess は

注1) ソリハシセイタカシギは非常に闘争的であるが、同時にその繊細な長いクチバシを闘争中に傷つけるのをそれ、種々の興味ぶかい闘争行動のレパートリをもっている。

ネコの間脳に睡眠が電氣的刺激によって解発される部位を確めている⁷⁾。これらの知見から推して、この事例の睡眠行動は一種の非特殊的な反応解消とみるべきであろう。睡眠姿勢は、非常にしばしば闘争の相手が攻撃をしかけず一瞬立ちつくしている時に生じる、という事実がこの想定を支持しているように思われる^(注2)。昂進した闘争衝動が適性刺激を失なった瞬間に睡眠という反応型を非特殊的に解発させたものと考えられる（これは転位行動が実現する成立条件の一つでもある）。ある種の興奮が増大した時に、その際の事態からはとうてい予想しえない反応、すなわち仮睡もしくは昏睡がみられることは人間についても数多く報告されている事実である。

戦場の兵士が激しい砲撃の最中に突然仮睡状態に陥ち入る事実は特に知られているところであり、Bilz は第二次大戦で防空壕にいますとき、爆撃が開始され出すと必ず深い昏睡に陥ちこみ、後にはげしく身体をゆさぶらないと眼をさまそうとしなかった婦人について報告している⁵⁾。もちろん、睡眠闘は個人によってことなり、上記の婦人とは反対に、爆撃の間身体を強くおさえていないと狂乱状態で走りまわる人間のいたことも Bilz は報告している。酒客性精神病者にみられる睡眠一覚醒障害に関する Bilz の考察は示唆ぶかいものがあるが、また Bilz と Tinbergen, Kortlandt の問題のとりあげ方は相互にこなっているものの、睡眠が人間においても、動物にあっても環境と自体との力関係が心理—生物学的な平衡を喪失したときに非特殊的な形式をとってあらわれる、と解している点では共通である。このようにみるならば、非特殊的な反応解消の一形式として睡眠行動が存する、ということは McDougall の原則を否定することにはならない。この際、睡眠行動が Motorik であるかどうかはさして重要ではない。事例(Ⅲ)の鳥についていえば、相手の個体に向けられる攻撃衝動が適性刺激を失なったときに睡眠という最終行動 (Craig や Lorenz のいう意味で) をとることによって、自家放電的な反応解消を行なったことが重要なのである。つまり、ここにおいてもまた何らかの衝動を昂ぶらせている動物は何ごとかを行なわずにはいられなかった。動物は無為に待つことをしない、という原則がここでも承認されるのである。

II 歪曲残留とその解放

一般的にいつて、ある衝動を昂進させている動物は何らかの行動を実現させる。いま、志向行動 (Intentionsbewegung) と不完全性本能行動、特に示唆行動 (Andeutungsbewegung) を別にすれば、衝動実現には次のいくつかの可能性が数えられる^(注3)。

注2) ある種の鳥 (多くの *Limicolae*) では、人間が巣から彼らをおいのけようとする時に、いわゆる仮性抱卵姿勢をとる。この反応が最も多く出現するのは、人間が巣に近づいて、一瞬立ちどまった時である。

注3) 志向行動はその運動型が固定的かつステレオタイプで、統整度も刺激に対する選択度も高い。これに対し、示唆行動は表現構造が確定的でなく、統整度も低く、また記号性もない。志向行動の志向性は(1)運動型の各構成要素の時間的次序の恒常性とその強度間の一定の関係に存しているが⁽²⁵⁾、示唆行動は不完全性本能行動であって、ただ確率的に最終型が予測されるにすぎない。

(Ⅰ) 目標行動の実現によって、目標到達が行なわれ、衝動の閾値が上昇する。

(Ⅱ) 目標到達が何らかの外的事態要因によって阻止されるが、阻止を克服して目標が獲得される(動物によっては、攻撃行動の実現による)。

(Ⅲ) 目標到達が阻止され、阻止の排除が当面の事態で不可能のとき、他の対象に対して原衝動の反応解消が行なわれる。これが変向行動(Redirection)といわれるものである。

(Ⅳ) 目標到達が何らかの理由から阻止されたとき、原衝動とはことなる衝動に本来帰属すると考えられる運動型をとって反応解消が行なわれる(allochthonの衝動解放)。転位行動(Übersprungbewegung)がこの最も典型的な形式である。

前に述べた3事例が完全に第4の可能性で説明しつくせるかどうかには若干の疑問があるにしても、ⅠからⅢまでの可能性では解釈できないことも認めないわけにはいかない。

ここで問題にするのは、上記の3事例における動物の行動をどう解釈するか、ということである。

もし、動物の衝動がつねに一定の行動型とのみ一対一的に対応して解発されるのであるならば、さきの3事例における鳥はいずれの場合もその際昂進していた衝動に対応する行動を何も行なわなかった、といえよう。すなわち事例(Ⅰ)の♀はたとえ仮性抱卵行動といえども示すことがなく、(Ⅱ)の♂はしばらくの間攻撃行動を行なわず、また(Ⅲ)の個体は相手個体に対して闘争行動を全く解発しなかった、ということになる。では、これらの動物はその間何ごとも行なわなかったかという、決してそうではない。動物は何ごとかを行なったのである。特に事例(Ⅰ)と(Ⅲ)に共通なことは、動物がその際行なった何ごとかがそのときの生物学的事態に対する適応性と目標に対する志向性とを全くもっていないとみなされるような行動であった(事例(Ⅰ)では「草むしり」、Ⅲでは睡眠行動)。そして、いずれの場合も、動物はそうした行動に対する本来的な(autochthon)衝動、もしくは欲求をもっていなかった、と推測されるのである(注4)。

しかし、行動の生起は必ず何らかの衝動に基づいている、と考えるならば、前記の不適応的とみなされる行動は事例(Ⅰ)では抱卵衝動に、事例(Ⅲ)では闘争衝動に由来しているものと考えざるをえない。こうした解釈がゆるされるならば、これらの事例における動物は、その際の衝動に応じる行動を何らかの事態要因から阻止され、その結果当面の事態に適応しない行動を実現させるに至った、と考えるほかはない。ここで、動物のいわゆる無意味な行動の生物学的意味を問う、という形で McDougall の原則が甦ってくるのである。一言でいうなら、反応の非特殊の解消とは何か、という問題が提起されてくる。

注4) 実はこの推測に問題があることは Sevenster が転位行動を説明する理論「抑制解放説」で示唆しているところである。

この問題は行動の現象学ではなく、行動の興奮力学的考察をはなれては明らかにならない。生活体が内外的力の関連において行なう平衡確保を基礎づける過程を興奮力学的な秩序形成の過程に求めるなら、生活体の行動は、この過程に対応する量としての心的エネルギーの解放であり、それはつねにより高い安定を志向するものでなければならない。従って、衝動による内的緊張は行動実現を通してその際の心的エネルギーの解放を行ない、自体と環境、従ってまた自らの体系内の力関係に不必要な歪曲の残留するのを拒もうとする。

動物的生活体にあつては、心的エネルギーの放出は一定の運動型とほぼ直結し、安定確保はつねに本能的保証を有している。この意味で心的エネルギーの反応解消は一般的には活動特殊的 (aktionspezifisch) といえる。比較行動学で、特に Lorenz のいう活動性 (Aktion, Aktivität) という概念はHeinrothの称する「種固有な衝動行動」(arteigene Triebhandlung) と同義であり、生得的解発機構 (angeborener Auslösemechanismus) と解発刺激によって解発された本能行動との Einheit を意味するものである。動物における目標行動を一次反応と称するなら、それは特殊的反応解消の性格をになうものである。

前述した衝動実現の可能性ⅠとⅡは一次反応としての目標志向性と事態適応性が保たれているが、何らかの理由によって心的エネルギーの解放が阻止され、興奮力学的に歪曲残留の事態が生じるとき、動物は種々の解放過程によって滞積した心的エネルギーの緊急解放を試みようとする。この解放行動を二次反応と称するならば、それは歪曲修整の過程であり、非特殊的な反応解消にはかならない。

換言すれば、二次反応は一次反応における目標志向性と事態適応性をもたない反応解消の諸形式を総括する。前記の可能性Ⅲ、Ⅳがそれである。

比較行動学の視点から主な二次反応を挙げると次の諸形式が考えられる。

- (1) 変向行動 (Redirection)
- (2) 退行行動 (Regression)
- (3) 転位行動 (Displacement)
- (4) 神経症的反応

しかし、いま人間的生活体もふくめて考えるならば、阻止に基づく歪曲残留の解放はここにいる二次反応だけに限らない。総じて生活体がつねにより高い安定を志向して自己形成を計っているとすれば、滞積した心的エネルギーの解放は人間、動物の区別なく力系としての生活体の秩序形成に極めて重要な心理—生物学的意義をもつものでなければならない。副次行動 (Schiller : spielerische Nebenhandlung), 代償行動, 困惑行動を始め場面離脱 (Aus-dem Felde-gehen), 非現実世界への逃避, A. Freud の自己防禦の機制などいずれも心的エネルギーの非定型的解放の形式とみなすことができよう。

上記の行動や機制はすべて生活体系の歪曲残留を修整し、安定性の回復を志向するところに、人格的、かつ生物学的な意味のある一連の解放系ということができる。また、この解放系は生活体系中に、かつまた生活体と事態との関係に成立する力関係の不均衡な勾配を調整する意味で、生活体の緩衝系（Puffersystem）として理解することもできるであろう。換言すれば、それは生活体の緊張体系と現実の要求との間の緩衝系でもある。これまで、比較行動学、一般心理学、精神分析学などで別個に扱われてきた生活体の緊張解放の諸過程を生活体の緩衝機能の体系として統一的に考察することは意義ぶかい試みであろう。

ところで、生活体が歪曲残留の事態において行なう解放行動の諸形式は、興奮力学的には同じ効果を狙うものであっても、生活体、特に人間的生活体における意味は等価ではない。解放行動の中には、行動に対する自己の関わり方の強いものと弱いものがある。

人間の場合、その行なう行動のすべてが必ずしも自己によって合理的統制をひとしくうけているとは限らない。もともと、非特殊的反応である二次反応やそれに力学的に類似する解放行動は、一般的にいて、自己関与性の稀薄な行動である。その中でもさらに自己の関与度の高いものと低いものとが分けられよう。代償行動や攻撃行動はこの意味で阻止事態に生起する解放行動ではあっても二次反応性を認めがたい定型的な行動とみなされる。

Dembo は、ある行動が本来的な目標から規定されるような力学的事実の存しているときにのみ代償という表現を用いたい、と述べているが⁶⁾、このことは代償行動には目標志向性が欠落していない、ということの意味している。その限り、代償行動は他の解放行動に比して高い事態適応性を具えている。

つまり、代償性の成立は次のような基本的な事態構造を前提とする。すなわち、代償行動 **B** が原行動 **A** に対して代償性を獲得するためには、**A** と **B** とが一つの心的機能体系の下位系として力学的関連を有していなければならない。**B** の緊張解消がそのまま **A** のそれを意味するような一体的な機能交流が存在しているときに始めて **B** は **A** の代償行動たりうるのである¹⁴⁾。このことは **A** と **B** は機能的に等価な「内的行動目標」に従っている、ということにはかならない。

このようにみると、代償行動について解放機制をいうことは可能であっても、非特殊的な二次反応性を認めることは妥当でなくなってくる。この点に代償行動と他の解放型との相違がある。一般に、短絡的な解放行動は生活体の側における歪曲残留は解消しえても、生活体がおかれている阻止や相剋（Konflikt）の事態そのものを解消するものではない。しかし、厳密にいうならば、生活体と環境との力関係の不均衡が是正されて始めて生活体系における歪曲残留も修整されると解さなければならない。従って、阻止や相剋の事態が消滅しない限り、二次反応による歪曲残留の解消はあくまでも一過的のものと考えられる。これに反して、

代償行動は滞積エネルギーの解放と同時に原行動の緊張をも解消させることによって、心理学的には阻止事態を消滅させることが可能となる。またこのような可能性を期待しうるところにこそ代償行動の代償性がそもそも存するのである。ある意味で同様なことは攻撃行動や Ovsiankina のいう「自発的再開始」(spontane Wiederaufnahme) についてもいえよう²³⁾。これらは阻止事態に成立はするが、二次反応的な緊急解放の過程としては認めがたく、さきに述べた緩衝系からははずすべきであろう。特に、再開始の行動は完全な一次反応である。それ以外の解放行動は自己関与の程度に応じて配列されるとするならば、おそらく最高部に位置づけられるのは代償行動で、最低部には自律神経の変化に伴う種々の情動的反応が来るであろう。その他の諸形式はこの両極の中間にそれぞれの位置を占めると思われるが、代償行動に明らかにされたような明確な行動力学が判明しない限り、確定的なことはいえない。ただ次のことはいえよう。すでに述べたように、一般の二次反応性をもった解放行動は当該の事態において滞積した行動エネルギーの緊急解放には役立つが、阻止一相剋事態そのものの解決には何ら寄与するものではない。二次反応としての解放行動が正しい意味で問題解決の行動になりえないのはこのためである。換言すれば、解放行動は当該事態に対する内容的対応を有していないのである。だからして、解放行動で第一に問題になるのは自家放電的な短絡性であって、高次中枢から統制された「協同的な仕事」(Koordinationsarbeit) ではない^(注5)。なされた仕事の質的良否でなく、滞積エネルギーの減圧の量が問題となる。

自己関与度の低い行動になるほど、ほとんど自動的に行なわれる減圧作用が支配的となってくる。「怒りの力学」を考察した Dembo が、目標志向性を失った内的興奮の表現としての情動的表出を「当該事態の個別的 Topologie に依存しない」反応と述べたのは正しい把握だった⁶⁾。かくして、解放行動をもっぱら決定するのは歪曲残留の強度であって、「仕事」の質的特性ではない。だからこそ、解放行動はエネルギー系としての生活体のほとんどすべての機能領域を通路として短絡的なエネルギー変換の過程を形成しうるのであって、またこの点に緩衝系としての心理—生物学的な意味が存している。そして、このことが解放行動の多くのものを二次反応として非特殊的な解消とみなす所以でもある。

III 転位行動の問題性

生活体の解放行動を当面の事態の個別的な Topologie に依存せず、ただ緊張の強度に規定されると解するならば、多くの解放行動が当該事態の文脈構造を保持しない、いわゆる「文脈からはずれた」という奇異な印象を与える理由もまた理解できる。この意味で「場違い」

注5) 現象型としてこの短絡性を最も明白に示す攻撃行動を一次反応とみなすか、二次反応に組み入れるかは困んな問題であるが、私見としては対象の転位した攻撃行動である変向行動だけを二次反応とみなしたい。

の奇異感を最も強く有している二次反応は転位行動 (Übersprungbewegung, Displacement activity) であろう。この行動に関する詳細は他の論文にゆずり、ここでは幾つかの問題点を中心に考察を施してみることとする^{33,34)}。

本能行動は元来ある一つの衝動に動機づけられた反応が種に固有な運動型の実現によって一定方向に解発され、一定の表現構造をとって終結するものである。しかし、時としてある衝動に基づく反応が突然本来とは全くことなる方向に向って実現をみることがある。換言すれば、最初に解発された (autochthon) 衝動がそれとは異種の (allochthon) 衝動に応じる固有運動型をとって反応解消を行なうことがある。この反応解消が転位行動と称せられるものである。たまたま時を同じくしてこの行動に関する研究を発表した Tinbergen と Kortlandt によると^{12,28)}、転位行動は次の特性を有している。この行動の型はそれぞれの種に固有で、例えば、ニワトリは「啄み」、ウでは「性行動」、「水浴み」、「身ぶるい」などの身体養護に関するもの、またハリヨ、イトヨでは「倒立」、「風送り」、ソリハシセイタカシギやユキホホジロは「仮性睡眠」、霊長類では下半身を「搔く」というような型が定型とされている。そして、この行動に共通な特性として次のことが指摘されている。

- (1) 原行動にくらべて反応強度が弱い。
 - (2) 一般的にいて、定位反応が欠落している (写真 3-A, B)。
 - (3) 転位行動は、それが本来的 (autochthon) に解発されたときに有する欲求、衝動の強さとある関係に立っている。
 - (4) 解発刺激 (Auslöser) との関係は原行動におけるほど固定的ではない。
- また、転位行動の成立条件として上記の二人は次の三つの事態を挙げている。

- (1) ある衝動がそれと相反的な衝動によって反応解消を阻止されたとき。
例えば、トゲ魚が相手個体との勢力圏の境界で示す倒立姿勢は闘争と逃避の相反する衝動の抗争事態がもたらしたものである (写真 1-A, B, C)。
- (2) ある解発刺激が解発すべき本能行動の終結前に刺激としての適性を失ったとき。
ユキホホジロの♂は交尾において、相手の♀が性的姿勢を十分示さないとき摂食行動をもって反応解消を行なう。この成立条件は単一衝動の阻止ということになる。
- (3) ある衝動が何らかの理由であまりに早く実現し、行動エネルギーが残留するとき。
Kortlandt によると、闘争中のウは相手が逃げ去ると性行動を突然示す^{11,12)}。また何かに脅えたウは、もしそれ以上の逃避衝動を高める刺激が消失したときは「身ぶるい」や「水浴

み」によって反応解消を行なう。

一般に闘争と逃避の衝動は残効性をもつといわれている。Seitz はこれを「反応惰性」と称している²⁴⁾。行動が一応完結しても、行動エネルギーのすべてが反応解消せず、この余剰エネルギーが転位行動を契機づけると考えられる^(注6)。

上記の3条件に共通することは、衝動阻止による歪曲残留の事態が成立している、ということである。そして、反応解消をみない余剰行動エネルギーが当該事態への生物学的適応を犠牲にしてもその際の生活体系の歪曲残留を修整して安定を計る、という点に二次反応としての転位行動の興奮力学的な意義が存するのである。

本稿の冒頭に挙げた三つの事例の中で事例(I)と(III)は定型的な転位行動であることがここにきて判明したのであって、事例(I)は成立条件の第二項に、事例(III)は第一項に該当し、いずれも原行動の二次的反応解消とみることができる。

以上は Tinbergen と Kortlandt が始めて輪廓づけた転位行動に関する概要である。この興味ぶかい行動を比較行動学の一つの主題たらしめた両者の功績は大なるものがあるが、しかし、動物行動に関する知見が進んだ今日幾多の問題が指摘されることは否定できない。

第一に、さきに記した転位行動の定義、すなわち、ある本能行動が *autochthon* の衝動とは異種の (*allochthon*) 衝動に応じる 固有運動型で終結する行動、という表現には次のようないくつかの問題点が未解決のまま残されている³³⁾。

(A) 転位行動の成立する神経路、 (B) 転位行動と原行動を阻止する中枢の *Hierarchie-Niveau*, (C) 転位の距離、すなわち両衝動の機能的「近さ」。

(A) 今日の知見の水準からこれに明確な回答をよせることは不可能であろう。ただ、推測の域を脱しないが、次のことが一応考えられないであろうか。

転位行動は神経系の比較的未分化な、しかも他方で高度に分化した社会生活、もしくは秩序立った一連の行動に導かれる性行動を有している動物(多くの鳥類、トゲ魚等)に多くみられる。これらの動物は生殖期における配偶者、またはそのときの相手個体の不十分な体勢から、あるいは激しい勢力争いから、さらには侵入者から阻止や相剋の事態を招くことが他の種の動物に比してはるかに多い、と予想される。従って、一度び解発した行動が終結以前にこれらの理由から阻害され、歪曲残留へ導かれる可能性もまた多いであろう。

ところで、問題はこのとき何故に転位行動が解発されるのか、ということであるが、これについては次のような解釈が成り立たないであろうか。神経系の分化度の低い動物が全身的な *Motorik* の解発中に阻止事態に陥入ったとき、一度に全 *Motorik* を停止させることは神

注6) Lorenz は最近の著書の中でこの種の転位行動を惰性転位 (*Nachentladungs-Übersprung*) と称している¹⁵⁾。

経生理学的な何らかの機制から困るのではないであろうか。もし、この想定が一応ゆるされるならば、そのときの余剰行動エネルギーを何らかの機能領域を通じて緊急解放することは大いにありうるであろう。これが転位行動として実現されるのではないであろうか。この想定をもっともらしくさせているものに次の三つの事実がある。(1) 一般に転位行動を契機づける原行動は全身的運動の興奮を伴ったものが多い。闘争、逃避、交尾等。(2) 転位行動として実現する運動型はそれぞれの種の動物が日常生活で頻発させている内因行動、特に身体養護に関するものが多い (Sich-Putzen, Sich-Kratzen, Sich-Schütteln, Sich-Baden 等)。(3) 転位行動は一度び解発に向った原行動が反応解消の途上で阻止されたときに生じる。もし、最初から阻止されるときは、代償的な行動^(注7)、変向行動、あるいは流出行動 (Overflow-activity) が、時には Lorenz のいう真空反応 (Leerlaufreaktion) が生じるであろうが、転位行動は決して生じない。

これらの事実を考慮するなら、上述したことの意味が一層明らかになってくる。全身体運動を要する行動が実現の途上で阻止されたときは、滞積した行動エネルギーは最も抵抗の少ない運動型に Kanalisieren する。この条件にかなった反応型が転位行動ということになる。Baerends は、転位行動が原行動とことなる衝動に基づくものか、それとも autochthon の衝動のただ強度の弱い表現なのか、決定することが大切である、といっている²⁾。しかし、内因性の衝動が興奮水準の低いときに実現をみる行動は示唆行動であって、転位行動ではない。また、転位行動は実際にある個体が衝動を昂進させている事態で成立することも疑いない。むしろ、反対に衝動の強度水準が高まるほど明白な転位行動の出現する事実はすでに Tinbergen の指摘しているところである²⁹⁾。

さらに、上述したように、転位行動は衝動解発後に阻止が作用したときに成立する、という事実は von Holst の研究と照合してみると一層興味ぶかい。彼はニワトリについて相反的な運動 (首の左と右への回転) を生起さす脳幹部位を同時に電氣的に刺激したが、ニワトリは正面を向いたままで、転位的な反応は全く生じなかった⁹⁾。彼の表現を用いると相殺 (Sich-Aufheben) がみられ、変形 (Verwandlung) は決して示されなかったのである (後出)。

つまり、転位行動は孤立した運動神経細胞群の単なる加算的な刺激作用からは生じないものであって、生活体が生命表現として現に「動こうとする」ことが前提になければならない。

(B) Hierarchie の問題については次の点をふれるだけにとどめておく。一体、転位する衝動と転位される衝動との関係自体に Hierarchie をいうことは妥当であろうか、という問題である。ウにおいて、もし闘争衝動が阻止されると転位的に性行動が実現する。また性行動が阻止されると相手を啄んだり、造巢する行動が出現する。さらに、造巢衝動が実現をはば

注7) 「代償的」というのは、厳密な意味で動物には代償行動の代償性を検証することが不可能と思われるからである。

まれると性行動か闘争行動が転位的に生起する。このように、ある衝動が行動系 A から B に転位することが可能なとき、また B から A への関係も可能となる。Kortlandt はこれを転位行動の交互原理と呼んでいるが、Tinbergen はこの原理を疑問視している²⁸⁾。

これに関連して、次の事実も当面の考察にとって意味がある。ウは何かに脅えたと三種の反応によって逃避衝動を反応解消しようとする。羽毛をゆり振ること、羽毛をととのえること、水浴みの三種である。つまり、脅えを文字通りふり落そうとする。この中のいずれを行なうかはそのときの刺激事態から決まってくる。これら三種の反応は一つの衝動系に帰属するものと思われ、従って、転位がいずれの反応型に対して行なわれても、逃避衝動を解消するという共通の目的が実現されることに変わりはないのである。ところで、この衝動系の想定が間違っていないとしても、これを一つの Hierarchie 系とみなすことには問題がある。Hierarchie は本来目標到達に関する行動の方向性を基礎づける統整的かつ協同的要因の中樞体系と解すべきであって、単なる衝動や AAM の複合状態ではない。この意味の Hierarchie は行動の興奮、方向性、解発に参加する諸要因の Hierarchie であって、衝動を反応に変換する Switch-board の Hierarchie という Tinbergen の考案では欲求行動と最終行動を峻別する理論的根拠を失うことになる。少なくとも、転位行動に関する限り、Tinbergen の想定からこの二次反応の Hierarchie を論じることとはできないと思われる。

(C) ここにいう転位の距離とは転位関係に立っている二つの衝動相互間の機能的近さである。例えば、抱卵を妨げられた鳥は転位行動として造巣または「羽づくろい」を示す。

前者の行動は後者に比して抱卵行動に対し機能的に近いといえる。何故なら、「巣づくり」と抱卵はともに生殖行動系の中で下位系をなすとみなされるからである。これに反して、「羽づくろい」は身体養護に関する行動系に属する行動であるから、転位の距離は遠いといえよう。転位距離は一応三様に分類できる。(1) 長距離型：性と羽づくろい；闘争と睡眠等。(2) 中距離型：性行動と巣づくり；性行動と扶養行動（トゲ魚の「風送り」）。(3) 短距離型：不明。

短距離型が一例も報告されていないのは、この型の転位行動がそもそも存在しないからではなく、観察者の眼にとまらなかったからであろう。ここで、転位行動の現象的特徴は何であるか、を考えてみる必要がある。

相手個体と闘争的に相対しているニワトリが眼前に相手なきかのごとく突然啄みを始めた時、♀に誘導を拒まれたトゲ魚の♂が突然巣に立ちもどって「風送り」(Fanning)を行なったり、また交尾体勢に入った水鳥が突然「羽づくろい」を示す行動はいずれも観察者に大きな奇異感を印象づける。この「場違い」もしくは「無意味さ」がそもそも転位行動を注目せしめた現象的な特徴であった。このようにみると、何故に短距離型の行動が今日まで報告されずにきたのか、その理由がわかってくる。短距離型はまさに転位した行動が原行動とあ

まりに類似しているという理由で奇異感を与えず、自明なことでされてきたのに違いない。つまり、転位行動が原行動の文脈性を保持し、事態への生物学的適応性を示しているときは、まさにその理由で特記されなかったのである。ところで、比較行動学の衝動考想からすれば、転位行動はすべての衝動水準において成立しうる筈である。従って、短距離型も理論的には存在してよいのである。短距離型は転位行動と原行動とが同一行動範疇に属するという期待を意味し、この期待が観察者の注意をそらしてきたものと考えられる。しかし、この期待可能性が転位行動なるものに本来的に欠けているという保証はどこにも存しないのである。

最後の(C)項でとり挙げた問題は転位行動をそのような行動として解釈することの妥当性にふれてくる重要な諸問題をふくんでいる。

Lorenz, Tinbergen および Kortlandt の転位行動に関する考想は、衝動論や Hierarchie についてかなりの相違が指摘されるが、少なくとも次の点においてはこの三人の見解は共通性を示している。転位行動を *allochthon* の反応解消とみなす点である。そして、この考想は実は二つの命題を前提としている。(1) すべての内因性の行動は特定の衝動または行動系に基づいている。(2) 観察者はどういう事態でどのような内因性の行動が実現するか、またどのような行動が実現しないか予測しうる。

特に、第二点については、この予測をもし因果基準によって行なおうとするならば、今日の行動生理学の知見ではなかなか困んな問題である。従って、この命題の前提には因果的ではなく、機能的な基準の適用が暗黙のうちに予定されていることは明らかである。つまり、「生物学的効果」の観点からある事態とそこに実現された行動との一定の機能的関係こそがこの命題を支えている、とみるべきであろう。

ある行動がその事態に対して機能的な関連と生物学的効果をもつかもたぬかの判定は、その行動に先行もしくは後続する行動、あるいは生物学的な事態の機能的関連性とその意味での有意味な一貫性に求められるのが自明とされている。一例を挙げるならば、トゲ魚の♂は♀が巢中に産み落した卵が孵化するまで巢のそばにとどまっているが、その際にしばしば「風送り」(Fanning)を行なう。これは酸素を多くふくむ水を卵に流し込む、という生物学的に意味のある行動であって、従って、卵の数と孵化までの日数の増加とともに頻度が増加する。

ところが、同じトゲ魚の♂はまた♀の誘導中(いわゆるジグザグ行動)に、もし♀が何らかの理由で♂の誘導に応じて巢に向かおうとしないときに、ひとり巢に立ちもどってこの Fanning を行なう(写真2-A, B, C)。しかし、この場合は、まだ♀が産卵をしていないので、「風送り」行動は当面の生物学的事態に対しては何ら機能的効果をもたないことになる。

このような事例について、後者の「風送り」行動は従前から典型的な転位行動の一種とみなされてきたが、それは、この行動の事態に対する機能的関連が欠落しているとみなされ、従って、「文脈からはずれた」行動と解されるからである。換言するならば、上記の第二の命題に照して、生物学的に意味をもたないと思われる行動が観察者の自明としている期待に反して出現したからである。つまり、文脈性の判定はある行動が当面の事態に生物学的に適応しているとみなす観察者のいづく自明性に存しているのである。そして、行動研究者が行動の分析と単位の次元を求めるときの選択もこの自明性から大きく規定されてくる。しかし、ある行動のもつ適応価値と系統発生史について信頼できる知見をもたない限り、ある事態の文脈性を機能的適応の視点から自明とみなす判定はそれほど信頼できるものではない。この点に関してまことに示唆的な知見を提供するものはある種のカモメ (*Larus ridibundus*) の造巣行動について精細な数量的研究を行なった Beer の知見である⁴⁾。

従来、抱卵中の鳥が示す造巣行動は抱卵が阻止されたり、卵が取り去られたりした際に feed-back 的に成立する転位行動である、とみなす見解が有力であった²³⁾。一般的にいて、造巣行動は Sideways-building と Collecting、抱卵行動は Settling と Shifting に代表される。これらの行動が発現する時間的次序を種々の条件下で数量的に明かにした Beer によると、造巣と抱卵という機能的視点からの分類は行動継起の因果分析の結果と大きく矛盾する。すなわち、(1) Settling の頻度を変化させる条件は Sideways-building の頻度を変化させ、その逆の場合も高い相関を示す。(2) これに反し、Collecting の頻度は、Sideways-building と Settling の頻度を変える如何なる条件によっても変化をうけない。(3) Sideways-building は Collecting より Settling と高い相関を示して時間的に相互継起し、Settling は Shifting より Sideways-building と時間的に密接な関係をもって生起する。

Beer の結果から次の二つの重要な帰結が得られる。(1) 造巣一抱卵行動の時間的継起に関する因果分析の結果は、従来なされてきた機能的基準によるこれらの行動の分類をことなる分類に組みかえるものである。(2) 機能的視点からいわれる「非文脈性」、かつ “Irrelevance” は因果的妥当性をもたない。

この知見を得て Beer は当初いっていた転位行動の考想を放棄したのである。この結果からただちに他の転位行動のすべてを否定することはできないにせよ、ある種の転位行動とみなされてきたものが autochthon の行動であって、転位性を認める根拠を失なったことは確かである。Beer の研究はさらに、さきに述べた転位行動の距離型、すなわち「機能的近さ」に関しても疑義を投げかけるものである。遠距離型とこれまでみなされてきたものも因果分析 (Beer の意味での) を施せば、実は近い関係にあるものかもしれない。そもそも、転位行動の最も大きい特徴とみなされてきたものは、解発刺激との結合の非一義性にあるのでもない。本質的契機の欠落に存しているのでもない。非文脈性こそ転位行動を他の行動か

ら区別する最も重要な指標だったのである。しかし、非文脈性をいうには、文脈性とは何かを知っていなければならない。これがすでに述べたように、生物学的効果という機能的な視点から論じられてきた文脈性なのである。しかし、Beer の研究からも明らかにされたように、行動の機能的グルーピングは必ずしも衝動の因果的体制と対応しない以上、ある行動が“out-of-context”だからといってただちに allochthon の反応解消とみなすことは疑問になってくる。しかしながら、Tinbergen, Lorenz および Kortlandt の転位行動を説明する転位仮説はまさにこうした想定の上に構築されたものなのである。

転位仮説に反対して唱えられたのが Sevenster の抑制解放説 (Enthemmungshypothese) である²⁶⁾。この説はコンフリクト力学の抑制と解放という二つの過程から転位行動を説明しようとするが、転位説との大きな相違は、後者が転位行動を allochthon の反応解消とみなすのに対し、解放説はこれを autochthon の反応と解している点にある。換言すれば、解放説の転位行動はコンフリクト力学の阻止によって一過的に実現を抑制されていた autochthon の反応が、二つの対立的衝動の「効果的等価」(effective equality) から解放されたものであって、阻止された衝動が allochthon の運動型をかりて反応化したものとはみないのである。

これら二つの説に対して今日まで報告されている知見からはいずれが正しいとも決めがたい。抑制解放説を支持する知見として Sevenster は次の実験結果を報告している。彼はイトヨ (*Gasterosteus aculeatus* L.) の性的事態において、炭酸ガスを多くふくんだ水を巣に送り込むことによって「風送り」の転位行動を増強させることができた。また、Bol はハリオアマツバメ (*Chaetura caudacuta*) の転位性のクチバシの振り動かしが、晴天の日に生じる頻度と雨天のときのそれとを比較して、雨天の方がはるかに頻度の増大する事実を確かめた。上記の事例が示すように、外因性刺激によって転位行動の実現頻度が高まる、という事実はたしかに解放説に有利で、これを衝動転位から説明することは困なんだろう。さらに解放説を支持するとみられるのは Sevenster のイトヨの粘着行動 (Leimbewegung) に関する研究である^(注8)。彼は性的事態(産卵すべき♀がると同じ水槽にいる場合)以前と性的事態における粘着行動の頻度、持続時間、速度を比較して、次の知見を得た。(1) 非性的事態に比して性的事態では頻度は大で、持続は小。(2) 性的事態での頻度と持続は非性的事態のそれらと相関性がない。(3) これに反し、速度は両事態間に一定の関係がみられた。非性的事態において緩慢な速度で粘着行動を行なった魚は性的事態においても同じく緩慢であった。これらの事実は解放説に有利である。

解放の頻度と持続は相剋関係に立つ行動系から規定されるのに反し、速度はコンフリクト

注8) イトヨ、ハリヨの♂は造巣に際して腎臓から粘液を出して巣を固める。この行動は造巣完了後も性的阻止事態において転位的にしばしばみられる(写真2-E)。

力学とは無関係な非性的事態におけるこの動物の正常な内的要因に左右される、と解釈されるからである。

この他にも解放説に傾く知見は多く報告されているが、しかし、この説では説明しえない事実が数多く存していることも確かである。

一般的にみて、転位行動は原行動の衝動強度が招く反応強度に比してはるかに弱い反応強度しか有していない。そして両者は強弱の傾斜を保持しながら一定の比例関係に立っている。従って、転位行動の反応強度を高めようとするれば、原衝動を強化せねばならない。傾分境界で相手個体と相対し、攻撃と逃避の相剋事態に陥入ったイトヨ、ハリヨは転位性の倒立姿勢をとる。この行動が原行動として出現したときは造巣行動に属する「砂掘り」の機能を果すが、転位行動として実現したときは余りに強度が弱く Tinbergen すら最初は摂食行動と誤解したほどであった²⁹⁾。

彼は後に原衝動を実験操作によって高めた結果それが「砂掘り」であることを確認したのである²⁹⁾。このような *autochthon* と *allochthon* の衝動強度の関係は果して解放説で説明できるであろうか。解放説によれば、転位行動として出現する *autochthon* の行動は拮抗関係にある二つの衝動の相対的力関係から抑制と解放をうけるのであって、転位的に成立する行動の反応強度を規定する要因はコンフリクト力学のどこからも出てこない筈である。

さらに、転位行動がもつ運動型の種固有性も解放説では理解できないところである。転位行動は種によってその運動型が決まっていて、さらにある種の中でも転位行動として出現する反応型は極めて数少ない型に限定されている。もし、解放説に従って、相剋事態で相反的衝動から一過的に抑制され、後に解放される第三の反応が転位行動として出現すると考えるならば、どのような行動が実現してもよい筈である。しかし、この意味での任意性は一例といえども報告されていない。

この点について Lorenz はこう述べている「私は相剋事態において数多い運動型が転位として偶然的に出現する例をひとつとして挙げることはできない」¹⁵⁾。

さらに解放説を窮地に追いつめるものとして次の事実を挙げることができよう。巣の防衛と逃避の相剋事態において、マガンは転位行動として横腹の羽づくろいを行ない、ハクガンは水浴みを、またハイイロガンは羽根と身体後部をはげしく揺り動かす。これらの近縁種では身体養護行動の目録は微細にわたるまで全く同一であるのに、何故に転位行動として出現する行動はそれぞれの種によって型がことなるのであろうか。

また、解放説は転位行動成立の前提として必ず何らかの相剋事態を予想しているが、転位行動が単一衝動阻止の事態でも成立しうるとは疑いのない事実であり、McFarland は単一阻止事態の方により多くの転位行動が観察できるとさえ報告している¹⁹⁾。

このようにみてくると、二つの仮説は相互に説明可能と不能の知見を分ちあい、転位行動

が一見単純にみえ、実はすこぶる難解な現象であることを如実に物語っている。Feeks は興味ある実験を行なった²⁹⁾。彼女はニワトリに食べられない材料で緑の三角、赤い四角、青い十字形の小片を与え、その中の、例えば緑の三角形を餌で強化し、これを選択する学習を行なわせた。次に転位行動を実験的に生起させると、緑の三角形で学習させられた鳥は転位性の啄みにおいても緑の三角形を優先的に啄むことを確かめた。

この事実は転位行動も正常な行動と同じ要因から支配されていることを意味するもので、転位説を正面から否定することにはならないにせよ、衝動転位のモデルだけからはこの知見は十分説明できないであろう。他方で、Wilz は性的と非性的事態におけるイトヨの♂の行動レポトリを精細に分析し、次の結果を得ている^{31,32)}。

(1) 非性的事態で最も高い頻度で出現する行動は Pushing と造巢行動（特に材料選び）であるのに反し、性的事態では「風送り」、粘着行動、「通り抜け」（♂が巣を通り抜ける行動）であった。(2) 性的事態において♂は「風送り」や「通り抜け」の行動を転位的に示すが、これを操作的に阻止するときは♀に対する攻撃行動（背のトゲで♀を上方につきあげる行動：dorsal pricking）が減少する。第一の知見は解放説の主張に反する。解放説によれば、相剋事態で抑制される第三の行動は動物が日常的に行なっている習慣性の高いものであることを転位説以上に強く主張しているが、もし、そうならば、性的事態の転位行動として何故に日常的に頻度の高い Pushing、または Boring が出現しないのか、という疑問が残る。第二の点はこれまで明らかにされなかった転位行動の動機的側面を示唆するものとして重要な知見である。単なる抑制の解放機制だけからではこの動機的機能は説明できない、と Wilz は解放説を鋭く批判している。

このように、新たな研究が行われるごとに転位説と解放説は相互に有利、不利な知見を重ね、両仮説の帰趨するところは全く予測しえないのが今日の仮説状況である。

ところで、これまで両仮説の妥当性について幾多の知見を挙げ、これらの説が実証的検証に十分たえない理由を中心に述べてきたが、実はこの二つの仮説は実験的知見をはなれ、理論的視点からみても数多くの問題を残しているのである。第一に指摘される点は、何故に転位行動は極めて短時間しか持続しないのか、という問題である。例えば、筆者の観察によると、ハリヨの相剋事態における倒立は約0.3～1.1秒しか持続しない(写真 1-B, C)。

その他の転位行動でも持続時間は非常に短い。解放説からするなら、抑制解放される行動はその個体が日常的に行なっている習慣的行動ということであるから、実現される行動は autochthon の衝動に従っている筈であり、持続時間はかなり長いものもなければならない。この点に関し、McFarland は学習強化の立場から一応の理由を挙げているが、これはあくまでも単なる推論にすぎない¹⁸⁾。転位説ではこの問題はもっと説明困なんとなる。

すでに述べたように、この説では、何らかの理由で実現の阻止された *autochthon* の衝動が *allochthon* に反応解消を試みたのが転位行動ということになる。とすれば、転位行動はむしろ長時間持続する筈である。

何故ならば、反応阻止をうけた *autochthon* の衝動は、本来かなりの時間をその行動経過に要するものとみなすのが自明だからである。

特に、相反する衝動の相互抑制である相剋の事態にみられる転位行動ではなおさらである。これと関連してただちに次の疑問が生じてくる。一般的にいて、相互抑制の相剋事態における二次反应的な解消は、二重に倍加された抑圧エネルギーが滞積される結果、その反応解消に参加する行動エネルギーは単一衝動阻止のときよりは強い、といわれている。では何故に、そのような事態において実現する転位行動は原反応に比して反応強度が弱いのであろうか。もし、転位という中枢的過程に何らかの抵抗がはたらき、その結果、当面の衝動が減量される、とかりに想定したとすると、また別の疑問が生じてくる。転位説によると、転位行動の成立には、すでに述べたように、三つの条件が存している。(1) コンフリクト、(2) 当面の *autochthon* の行動があまりに早く終結をみた場合、(3) 当面の *autochthon* の行動を解放する刺激が刺激としての適性を失なった場合。

ところで、この(2)と(3)の事態において、もし転位による *allochthon* の反応解消が何らかの抵抗を受けるとするならば、何故に阻止によって滞積した行動エネルギーは抵抗の少ないと考えられる *autochthon* の真空反応、もしくは流出行動に反応実現を求めないのであろうか。この場合、原衝動が阻止されているので、*allochthon* の衝動解放と同様に適性刺激は両者ともに欠けている筈である。とすれば、何故に原衝動はあえて転位するのであろうか。もし、*aktionspezifisch* のエネルギーによって、*autochthon* の神経路より *allochthon* のそれの方が抵抗が少ないから転位すると考えるなら、何故にそもそも *autochthon* の反応実現というものは可能なのであろうか。すべての *autochthon* の行動エネルギーはつねに抵抗の少ない *allochthon* の反応解消を行なってもいい筈である。このように、一つの疑問に対する可能的な解答は必然的に新たな疑問をよびおこし、およそ比較行動学の理論の中で転位理論ほど *<Belastetheitsgrad>* の高いものはないとさえいえよう¹⁰⁾。このことは程度の差こそあれ、解放説にもあてはまる。解放説で想定されている衝動と抑制の機制をどう考えるかによっては、第三の反応傾向に対する抑制解放が数学的にありえないことはすでに McFarland が指摘している^{18,19)}。

解放説を主張する Sevenster などは Thorpe の衝動概念を採用している。それによると、衝動は、生活体の内外的状态と一定の行動に導く刺激との複合的效果ということであり、ある観察される行動の変数とほとんど同義になる。従って、ある行動が他のひとつの行動を抑える事態ではつねに抑制解放が行なわれる、という理論的帰結を認めざるをえない。

さらに、解放説に追討ちをかけるものは v. Holst の神経生理学的な知見であろう。二つの対立的衝動が同時に解発されたとき、どういう関連を示すか、ということを神経生理学的に明らかにしたのは Hess や v. Holst の功績であった^{6,7,9)}。v. Holst は Hess の方法にならって、ニワトリの脳幹部に電極を挿入し、種々の反応を電気刺激的に解発させた。脳幹各部位の単一電極刺激から生じる反応をはじめに確かめ、次に二本の電極をことなった部位に挿入して、同時に二つの衝動を生じさせ、現実に出現する反応を詳細に分析し衝動相互の関連機序を解明しようとした。その結果、7 形式の反応様式が存することを確認した^(注9)。

- (1) 重畳 (Überlagerung) $a+b \rightarrow a+b$
- (2) 平均 (Mitteln) $a+b \rightarrow \frac{a+b}{2}$
- (3) 交替 (Pendeln) $a+b \rightarrow abab$
- (4) 相殺 (Sich-Aufheben) $a+b \rightarrow o$
- (5) 変形 (Verwandlung) $a+b \rightarrow c$
- (6) 抑制 (Unterdrücken) $a+b \rightarrow a(b)$
- (7) 阻止 (Verhindern) $a+b \rightarrow a$

v. Holst によると(1), (2), (3), は厳密には相剋ではない。転位行動はここにいう変形現象の形式に該当するものとみられるが、解放説はなぜ他の反応形式の出現する可能性を一切考えないのであろうか。というよりも、転位行動を *autochthon* の反応と解釈するこの仮説からすると、実は転位行動は変形現象ではないことになる。「効果的等価」の考想は相殺現象の興奮力学に従うものと考えられるのであって、両衝動が完全な相互抑制の水準に達したとき第三の *autochthon* の衝動が解発されることになる。従って、変形現象としての転位行動の解発は転位説の立場でしかありえないことになる。v. Holst は闘争的な攻撃行動と逃避行動とを同時に解発させることによって、防禦的なけたたましい叫び声を発せしめた。この場合、なぜニワトリは啄みというこの種に固有なかつ日常化している反応型に転位性の反応を求めなかったか、ということは、実際に相手の個体と敵対中のニワトリが採る特有な姿勢と地形的条件が実験室には欠けている、という理由から一応説明はつくであろう。大切なことは、v. Holst の研究から第三の行動型 (符号 c) が *allochthon* に生じる可能性が実証された、という点であって、転位説の所論には否定しがたいものがある、といえよう。これに反して、解放説の仮説的想定に基づいて相殺現象を相剋の転位機制から説明しようとするためには、McFarland も指摘しているように、今後一層の理論的検討を必要としなければならない。

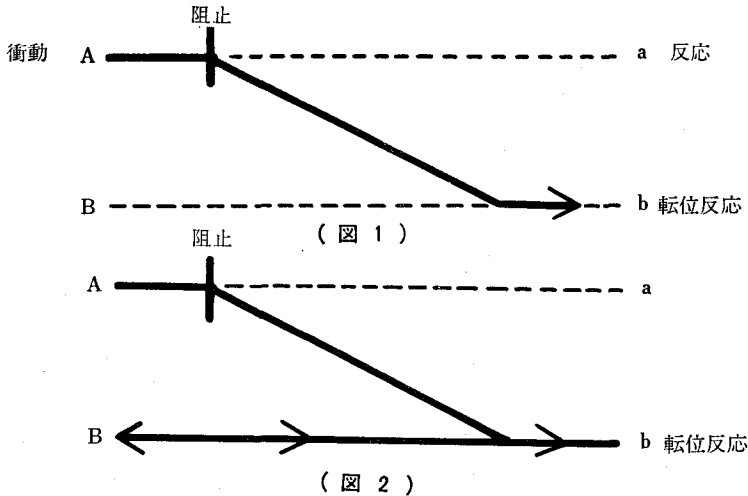
注9) プラスの符号は算術的加算でなく、二つの衝動 a, b の同時刺激を意味する。

これまでは定型的転位行動を主としてみてきたのであるが、この他に非定型性転位行動というものがある。筆者はさきの論文で通常の転位行動と成立条件もしくは運動型のことなる転位行動として (1) 倒錯性転位行動, (2) Feed-back 性転位行動, (3) 感応性転位行動の三種を挙げ、これらを非定型性の転位行動とみなした³³⁾。これらの型の転位行動はいずれも従来の二つの理論のいずれからも説明しえない、という意味からも定型性の転位行動とは区別されるものである。ここでは感応性転位行動だけについて要点を概観してみる。

ある動物が同種の個体の現前で何らかの情緒的表出を行なうと、他の個体にも同様な内的状態 (Stimmung) が成立する。McDougall はこれを <Primitive passive sympathy> と称している。

この場合、感応的に惹起された Stimmung は、もし強度が一定水準に達すると Stimmung を契機づけた衝動が実現する行動と同じ型の行動を解発する。Kortlandt の精細な報告によると、ウの棲息地帯で二羽が闘争を開始すると、その付近にいた個体は闘争を始め、それが何らかの理由で阻止されると、性行動、造巢行動、身体養護行動等種々の行動を示す。また、他の個体の性行動に際して造巢や仮性抱卵行動をもって反応する個体もいる。さらに、他の鳥の逃避行動を知覚した個体は逃避衝動の転位的反応解消である身体養護行動 (Sich-Baden, Sich-Schütteln) を示すことも稀ではない。これらの事実から次のことがいえるであろう。感応的に成立した衝動は、もし反応解消が阻止されるならば、autochthon の衝動阻止のときと同じく転位行動を示す。しかし、厳密にいうと、この表現は正しくない。感応性転位行動を特に非定型性とみなす理由は、それが単に感応的に契機づけられたからではない。この転位行動が他の定型性の転位行動が共通特性としてもっている不完全性を示さないからである。もちろん、すべての転位行動が不完全性を示すのではない。すでにみたように、原衝動を操作的に強化したときの転位行動が autochthon と同じ反応強度を示し、完全性をもちうるとは Tinbergen の実験からも明らかであるが、これ以外にも完全性の転位行動は数多く存している。それは反応が自己の身体において解消される型の転位行動である。この例として、種々の身体養護に属する行動、仮性睡眠、欠伸などを挙げることができよう。換言すれば、性行動、造巢行動のように外界の自己以外の対象を必要とする行動が転位的に出現したときは不完全性を示すのである。ところで、感応的に成立した転位性のこれらの行動はいずれも不完全ではないのである。他の個体の闘争から惹起された性行動は完全な交尾を示し、他の個体の性行動から感応的にある個体が行なう造巢行動は完全な造巢を行なう。つまり、この転位行動は単なる allochthon の反応解消ではなく、潜在的な allochthon の衝動が解発し、それに元来対応する運動型がいわば準 autochthon に成立したと解釈できないであろうか。換言すれば、二次的に解発された元来は allochthon の衝動が転位行動を autochthon に解発した、という想定である。

一般の不完全性転位行動(1)とここにいう完全性転位行動(2)のそれぞれの *Kanalisation* を図式的に示すと次のようになるであろうか。もし、完全性転位行動が図2のように衝動Bの活性化に基づくとするなら、何故に一般の定型性転位行動もこれと同じ *Kanalisation* に従わないのであろうか。いずれにしても、感應性転位行動が特別に衝動が強くないのにもかかわらず、何故に完全性を示すのか、解放説、転位説ともに説明できない。



転位行動という現象をどう説明するか、ということに関しては今日のところ抑制解放説と転位説との二つが最も有力な仮説であるが、この他にも説明の可能性がないわけではない。McFarland は従来理論と Mackintosh の「選択的注意」(selective attention) の理論との結合から転位行動を説明しようとしている^{18,20)}。また、解放説と転位説との折衷説も可能であろう。しかし、今のところ転位行動とみなされるすべての知見を説明しうる理論は存していない。この転位行動のおかれている状況は攻撃性(その衝動、機制、行動をふくめ)のそれと非常に類似している。攻撃行動は同じ種内においても、テリトリ確保、幼体防衛、メスの獲得、苦痛その他の有害刺激に対する反応など種々ことなる生物学的関連で中枢のことなる化学物質と領域から統制される事実が明らかにされている。このことは、単に攻撃行動の型や解発刺激だけではなく、攻撃性も種々ことなるものが同一種内に存するのではないか、という推測を示唆している。攻撃性は昆虫と鳥類の翼のように、元来はことなる機制が相互無依存に *konvergent* に形成されたのではないかと、という Wickler の指摘は意義ぶかいものがある。「昆虫と鳥の翼はともに飛翔に役立つが、構成は全くことなっている。近縁種の攻撃性もこれと同様ことなっていて構成されたものであろう」と彼は述べている³²⁾。

転位行動といわれる諸々の行動も攻撃行動と同じく、運動型や成立条件がことなるだけでなく、本来別種の機制に従った行動が *konvergent* に非文脈的な性格を獲得したものかもしれない。いずれにせよ、種々の転位的な反応は多要因的なもので、これを一つの理論で把握

しつくそうとすることは元来無理なのであろう。

転位行動は現象型としてはまことに単純であり、*autochthon* の行動として出現したときはあまりにも日常的かつ自明な反応型である。それが比較行動学の主要な研究対象とみなされるのは、運動型が正常な行動とことなっているからでも、また成立条件が変則的だからでもない。非文脈性こそ転位行動を問題行動たらしめる唯一の指標なのである。すでに述べたように、非文脈性は文脈性を前提としている。そして、文脈性の構成基準は観察者が自明とみなしている当該行動の生物学的効果である。従って、当該の行動が当面の事態に対し生物学的に適応しないとみなされるとき、その行動は非文脈的と称せられる。しかし、厳密にいうと、ある行動が当面の事態に対して生物学的に不適応である、というとき、この不適応性には二つのことなる意味がふくまれている。(1)は当該行動が機能的価値をもっていない、ということ、(2)はその行動が不適性の刺激、もしくは真空反応におけるように無刺激に対して解発する、ということ。

真空反応、流出反応、変向行動が非文脈的といわれるのは上記の(2)の意味である。何故なら、これらの行動において解発されている衝動は *autochthon* であって、ただそれに本来対応する刺激が欠落しているからである。

詳細は別の論文にゆずり、要点だけを概説してみる³³⁾。

流出行動という名称は *Armstrong* によるもので、衝動がある強度水準を越えると、本来は不適切な刺激に対しても反応を解発させてしまう¹⁾。流出行動とは *sub-optimal* な刺激に対して解発する一連の反応の総称であって、彼は *Lorenz* の唱えた真空反応もこの行動範疇に入れるべきであると主張している。

衝動力学的に言えば、ある衝動が強度を増すに応じてその刺激閾は低下するので、理論的には衝動強度のスカラの上に無数の型の反応が分布されることになる。そして、衝動量の極大が刺激値の極小（多くは無刺激）に対して発現した反応が真空反応であると一応考えられる^(注10)。真空反応とことなり、流出行動というのは、刺激閾が極度に低下し、観察者には如何なる意味においてももはや適正と思われえない非正常刺激に対して解発される反応である。しかし、この反応は運動型において正常な反応と何らことなるものではない。従って、転位行動が、転位説に従う限り、*allochthon* であるのに反し、流出行動は *autochthon* の衝動の直接表現である点に本質的な相違がある。視点をかえていえば、流出行動における刺激の不適性は中枢の *releasing mechanism* に対する不一致であり、転位行動では、それが *autochthon* に成立したときの行動が刺激に対してもつ志向性の欠如という意味で *directing*

注10) 真空反応という名称は「動物は *in vacuo* に反応しない」という *Tolman* の言葉を逆にとらえたものである¹⁷⁾。この反応に出現する空間定位に関する運動型は、本来生得的でないとされてきたにもかかわらずこの反応に表われる矛盾を *Bally* は指摘している³³⁾。

mechanism に対する不一致なのである。

次に変向行動であるが、二つ以上の相反する衝動が同時に強く解発した場合、その一つの衝動を第三者的な対象に転化解消する行動を意味する。闘争と逃避などの衝動が相剋事態を形成したときに多くみられるが、一つの衝動が阻止されたときにも出現する。Kortlandt の報告によれば、二羽の好戦的なウが相互に柵で接近を妨げられていると、ウは他の個体に、ときには自分の配偶の♀に、さらには自己の身体に攻撃を加えることもある。

このような行動は本来の対象から逸脱した刺激の不適性を意味する点で流出行動と同一視されるかもしれないが、両者は明白に別の行動である。変向行動においては反応解消の対象と反応を惹起した対象 (directing stimuli と releasing stimuli) とがことなるのに反して、流出行動では両者は同一の外因性刺激に帰属する。つまり、流出行動が一次反応であるのに対し、変向行動は実現を阻止された一次反応を間接的に反応解消する非特殊的な二次反応である。また転位行動との関係であるが、この行動が allochthon の衝動に応じる反応型を示すのに反し、変向行動は autochthon の反応型を完全に保持している。さらに、変向行動は転位行動とことなり、正確な対象志向性と空間定位性をもち、変向された対象に対する行動は一次反応としての攻撃行動と完全にことなるところがない。

ここで問題は、同じ相剋事態でなぜあるときは変向行動が、あるときは転位行動が生じるのであろうか、という疑問である。これと関連して、転位行動には攻撃性の行動それ自体は決して出現しないという事実が注目される。反対に、変向行動には攻撃以外の衝動も理論的には変向されると考えられるのにもかかわらず、比較行動学の領域ではそのような事例は今日までひとつとして見出されていない。これらの問題は未解決であるが、次のことだけはいえよう。攻撃行動は志向する対象の抵抗度に依存するもので、極めて強度の「反応規定性」を有している¹³⁾。攻撃行動が転位行動として出現しないのはまさにこの理由によるものと思われる。なぜなら、転位行動は、特殊な操作条件を施さない限り、対象志向性と空間定位性をもちえないからである。

従って、攻撃が必要とされる事態ではまさにその故にこそ攻撃行動の転位的表現は排除されるのではないであろうか。

上述した考察から次の帰結が導かれる。転位行動は allochthon の衝動表現であり、従って autochthon の運動型とかならずことなる運動型をとるのに反し (転位説の立場)、転位行動に相似した上記三種の行動はいずれも autochthon の衝動表現である。従って、転位行動についていわれる非文脈性は当面の事態に期待される行動の機能的価値の欠如にあるのに対し、他の三種の行動における非文脈性は適性刺激の欠如についていわれるものである。

ところで、この非文脈性は転位行動を説明する目下のところ主要な二つの仮説である転位説と解放説のいずれを採るかによってその意味が全くことなってくる。解放理論では、非文脈性は当面の事態に対する生物学的不適応性にあるのではなく、その際展開している他の行動の時間的次序を無視して突然出現する、という全体行動の非連続性に存している。

これに反して、allochthon の転位説では、非文脈性はまさに当該行動の非本来性、すなわち当面の事態の生物学的意味から大きく逸脱した不適応性そのものについていわれるのである。換言するならば、解放説における転位行動の非文脈性は単なる autochthon の行動の発現すべき timing のズレに他ならないのに反して、転位説の立場からする非文脈性は allochthon の行動の機能的な不価値に基づいている。しかし、非文脈性をどのように解釈するにせよ、この両者に共通なことは、生物学的にことなる事態に同一の運動型が出現する、という基本的事実である。

つまり、それぞれの機能的意味をになうべき運動型がそれと対応する事態とはことなる生物学的事態にもそのまま出現する、という事実である。解放説、転位説のいずれを採るにせよ、また autochthon であれ allochthon であれ、例えば、造巣事態においてこそ意味がある造巣という行動が闘争と逃避という相剋事態にもあらわれる、という事実である。

この事実こそ v. Holst をして「理論的に極めて重要な問題」といわしめたものに他ならない⁹⁾。彼は同一の運動要素がことなる衝動に属する反応型の構成要素として種々生物学的意味をことにする事態に出現する事実を神経生理学的に確かめ、この事実の解明は、刺激場が解発するものに包括的な統一を与え、これを名称化することなしには不可能であるという結論に達した。さらに彼は「もし中枢神経の統一的な作用を Terminologie で表現できないとすれば、中枢神経系の機能体制の学的構成は最初から不可能となろう」と述べ、この <ni-veau adéquate Terminologie> を確定する仕事こそ行動科学に期待する神経生理学の要請である、といっている。

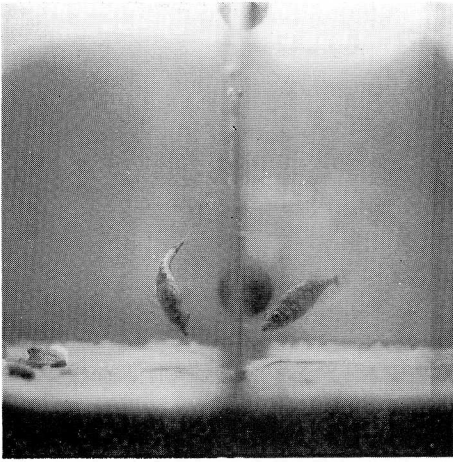
要するに、非文脈性の問題から発した転位行動の問題は、結局において、生命的現実の適切な把握はいかなる構成と範疇化によらねばならないか、という行動科学の最も基本的な問題の省察をはなれては、その解明はありえないものと思われる。

転位行動が現象型としては極めて単純な行動でありながら、比較行動学の中で重要な主題性をもちつづけているのはこの理由からであり、またそのようにこそ位置づけられる問題なのである。

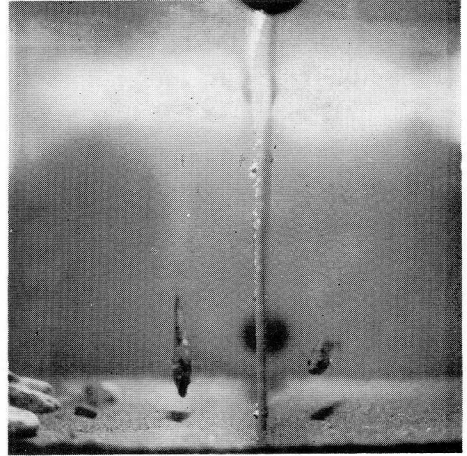
(本稿は転位行動に関する著者の諸論文に新たな資料を加え、修正、加筆したものである。)

文 献

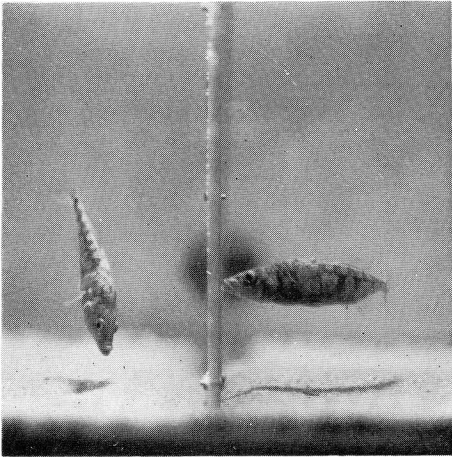
- 1) Armstrong, E.A. The nature and function of displacement activities. In: Physiological mechanism in animal behaviour. Symposia of the society for experimental biology. Cambridge, 1950.
- 2) Baerends, G.P. Aufbau des tierischen Verhaltens. Kükenthal's Handb. Zool. Bd. 8-7, 1956.
- 3) Bally, G. Vom Ursprung und von den Gesetzen der Freiheit. Basel, 1945.
- 4) Beer, C.G. Incubation and nest-building behaviour of blackheaded gulls. IV: Nest-building in the lying and incubation periods. Behaviour, 21, 1963.
- 5) Bilz, R. Über Übersprungphänomene. Der Nervenarzt, 30, 19-59.
- 6) Dembo, T. Der Ärger als dynamisches Problem. Psychol. Forsch. 15, 1931.
- 7) Hess, W.R. Das Zwischenhirn. Basel, 1954.
- 8) ——— Psychologie in biologischer Sicht. Stuttgart, 1962.
- 9) Holst, V.E. Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwiss. 47, 1960.
- 10) Holzkampf, K. Kritische Psychologie. Hamburg, 1972.
- 11) Kortlandt, A. Eine Übersicht der angeborenen Verhaltensweisen des mitteleuropäischen Kormorans. Arch. Néerl. Zool. 4, 1940.
- 12) ——— Wechselwirkung zwischen Instinkten. Ebenda, 4, 1940.
- 13) Kunz, H. Die Aggressivität und die Zärtlichkeit. Bern, 1946.
- 14) Lissner, K. Die Entspannung von Bedürfnissen durch Ersatzhandlungen. Psychol. Forsch. 18, 1933.
- 15) Lorenz, K. Vergleichende Verhaltensforschung: Grundlagen der Ethologie. Wien, 1978.
- 16) ——— Plays and vacuum activities. In: L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme. Paris, 1955.
- 17) McDougall, M. An outline of psychology. London, 1936.
- 18) McFarland, D.J. On the causal and functional significance of displacement activities. Zeitschr. f. Tierpsychol. 23, 1966.
- 19) ——— Mechanism of behavioural disinhibition. Animal Behav. 17, 1969.
- 20) Mackintosh, N.J. Selective attention in animal discrimination learning. Psychol. Bull. 63, 1966.
- 21) Makkink, G.F. An attempt at an ethogram of the european avocet. Ardea, 25, 1936.
- 22) Moynihan, M. Some displacement activities of the black-headed gull. Behaviour, 5, 1953.
- 23) Ovsiankina, M. Die Wiederaufnahme unterbrochener Handlungen. Psychol. Forsch. 11, 1928.
- 24) Seitz, A. Die Paarbildungen bei einigen Cichliden. Zeitschr. f. Tierpsychol. 4, 1940.
- 25) Schleidt, W.M. How "Fixed" is the fixed action pattern? Zeitschr. f. Tierpsychol. 36, 1974.
- 26) Sevenster, P. A causal analysis of a displacement activity. Behaviour, Suppl. 9, 1961.
- 27) ——— Die Übersprungbewegung. In: Verhaltensforschung (herg. von K. Immelmann) Zürich, 1974.
- 28) Tinbergen, N. Die Übersprungbewegung. Zeitschr. f. Tierpsychol. 4, 1940.
- 29) Tinbergen, N. and Ierselm, J.J.F. Displacement reactions in the Three-spined stickleback. Behaviour, 1, 1948.
- 30) Wilz, K.J. Causal and functional analysis of dorsal pricking and nest activities in the courtship of the Three-spined stickleback. Animal Behav. 18, 1970.
- 31) ——— The disinhibition interpretation of the displacement activities during courtship in the Three-spined stickleback. Ebenda, 18, 1970.
- 32) Wickler, W. Die Biologie der Zehn Gebote. München, 1971.
- 33) 前田嘉明, 転位行動の考察, 大阪大学文学部10周年記念論文集 (1959)
- 34) 前田嘉明, 転位行動の諸問題, 動物心理学年報13-2 (1963)
- 35) 前田嘉明, 困惑行動の転位性について, 海星女子短大紀要 1 (1961)



1-A



1-B



1-C

〔写真説明〕

被験個体：醒ヶ井産のハリヨ

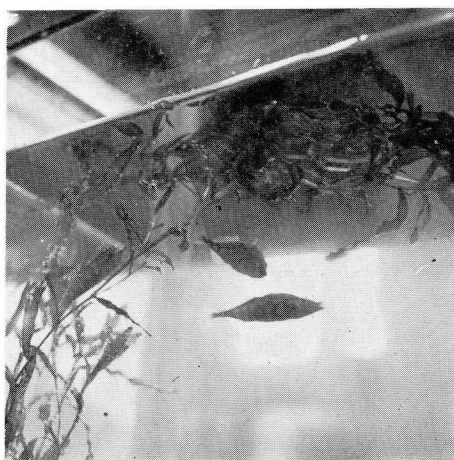
(*Gasterosteus aculeatus microcephalus*)

実験条件Ⅰ 60×30×30 cm の水槽を透明なプラスチック板で仕切り、婚姻色濃厚な♂2匹を放って闘争場面を形成させる(写真1-A, B, C)

実験条件Ⅱ 生殖期の♂と♀を同一水槽に入れる(写真2-A, B, C, D, E,) (前田撮影)



2-A



2-B



2-C Fanning



2-D Pushing

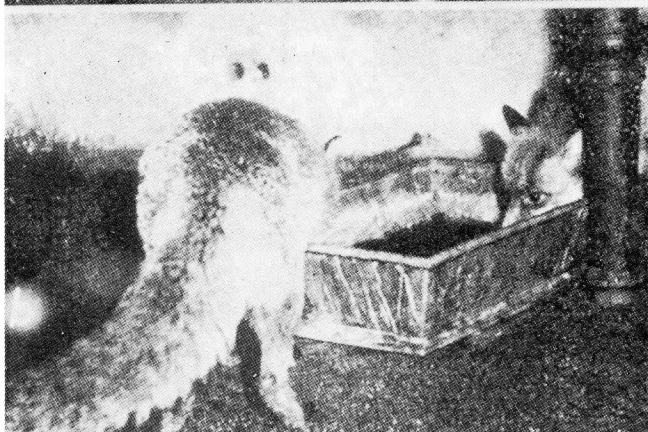


2-E Gluing

- 1-A 敵対場面におけるやや下向きの姿勢は転位行動としての倒立への出発点となる。
- 1-B, C 倒立の♂がいずれも腹側を相手に向けているが、これは威嚇の運動要素が加味された Ritualisation を意味している。
- 2-A, B ♀をおう♂, ♀が上方に逃げ去って♂の誘導に従わないとみるや、♂は直ちに反転して巣に向い、C, D, Eのいずれかの反応を転位的に示す。



3-A



3-B

3-A, B (Tembrock : Tierpsychologie, 1956)

水桶をはさんで二匹のアカギツネの♂が敵対している。桶に接近を阻止された時点で転位性の Drinking が生じたが、正常な行動の場合とことなり、右方の♂は相手をにらみながら水に口をつけている。非転位的な Drinking では眼は水の方を向く。

ÜBER DIE ÜBERSPRUNGBEWEGUNG

—In ethologischer Sicht—

Yoshiaki MAEDA

Die vorliegende Abhandlung beschäftigt sich mit 2 Fragen. 1. Was ist unter dem Abreagieren unspezifischer Erregungsenergie zu verstehen? 2. Mit welcher verhaltenswissenschaftlichen Annahme sind die Übersprungbewegungen erklärbar?

1: Man bezeichnet in den Naturwissenschaften jede einer Arbeit gleichwertige Grösse als Energie. Wir sind daher im exakt-naturwissenschaftlichen Sinne berechtigt, eine der Koordinationsarbeit äquivalente Grösse als psychische Energie zu bezeichnen. Psychische Energie ist ein Mass der durch Koordinationsarbeit geschaffenen, ausdrückbaren erregungsdynamischen Ordnung. Die verschiedenen Formen aktionsspezifischer Energien sind meist angeboren. Aber die Organismen sind in ihrer Einrichtung so beschaffen, dass sie ihren Zentralnervensystemen für die Ableitung gestauter Erregungsenergien auch nach der Spezifizierung mehrere, sozusagen, unspezifische Möglichkeiten offen lassen.

Übersprungbewegungen, Redirection-activities, vegetative Ableitungen, Tagträume, um nur einige Beispiele anzuführen, sind alle die Fälle, bei denen es sich um eine solche unadäquate, motorische Ableitung psychischer Energie handelt. Die Übersprungbewegungen stellen mit anderen unspezifischen Ableitungsformen "Entlademechanismen" der Organismen dar, über welche sich die psychische Energie bei Blockierung und dadurch hervorgerufenen Stauungen in unspezifischer Weise abreagieren kann. Die Entlademechanismen bilden sozusagen "Puffersysteme" zwischen den erregungsdynamischen Spannungssystemen der Organismen und den Ansprüchen der Aussenwelt, in der die Organismen sich augenblicklich befinden.

2: Eine Übersprungbewegung kann auftreten, wenn im Tier zwei Triebe zu gleicher Zeit erregt werden, deren Handlungen antagonistisch sind. Ein zweiter Umstand, der zu diesen Bewegungen Anlass gibt, ist das zu plötzliche Erreichen des Ziels. Drittens kann das Ausbleiben der notwendigen äusseren Reizung irgendwo in der Handlungskette das hier genannte Verhaltensmuster hervorrufen. Allgemein darf man wohl erwarten, dass ein Triebüberschuss, der keinen Ausweg finden kann, sich in einer Übersprungbewegung ausdrückt. Diese Kategorie von Bewegungen wurde im Jahre 1940 von Tinbergen und Kortlandt als "Übersprungbewegung" bezeichnet und sie haben die "Übersprung-Hypothese" aufgestellt.

Danach springt die durch irgend welche Umstände verhinderte und gestaute Erreg-

ungsenergie auf eine andere Leitungsbahn über und findet dadurch einen Ausweg, dass sie eine ganz andere Äusserung mit "allochthoner Energie" aktiviert und auf diese Weise durch eine triebmässige Reaktion abreagiert wird.

Der Übersprung-Hypothese gegenüber ist Sevenster im Jahre 1961 anhand seiner experimentellen Befunde zu einer neuen Deutungsmöglichkeit für den Übersprung-effekt gekommen und hat die Annahme des Übersprungs abgelehnt. Nach seiner sogenannten "Enthemmung-Hypothese" sollen die Übersprungbewegungen so erklärt werden; Halten sich die am Konflikt beteiligten Systeme die Waage, so üben sie auf das System, zu dem eine Übersprungbewegung gehört, keine hemmende Wirkung mehr aus. Die von den zuständigen Faktoren gesteuerte Übersprungbewegung wird also enthemmt.

Für diese Hypothese sprechen zwar viele Tatsachen, es gibt aber auch nicht wenige Argumente, die gegen sie sprechen und bestimmte Fälle, zu deren Erklärung sie ganz sicher nicht ausreicht. Andererseits darf man sich der Tatsache nicht verschliessen, dass das spezifische Auftreten allochthoner Bewegungsweisen bei einer bestimmten Art und in einem bestimmten Konflikt stark für die Richtigkeit der Übersprung-Hypothese spricht. Indessen gibt es auch eine Anzahl von Tatsachen, die die Aussagekraft der Hypothese unterminiert.

Obgleich jede der beiden Hypothesen ein ziemlich grosses Ausmass von Erklärungsmöglichkeit gestattet, ist ihr noch lange nicht gelungen, alle bisher gelieferten Ergebnisse von Experimenten über die Übersprungbewegungen ohne Hilfe der anderen Hypothese in gebührendem Masse zu erklären. So liegt es nahe, daran zu denken, dass man es bei den Übersprungbewegungen so wie bei der Aggression mit einer in sich unterschiedlichen Gruppe von Erscheinungen und Verhaltensmechanismen zu tun hat. Es wäre anzunehmen, dass das Übersprungphänomen als Mechanismus mehrfach unabhängig, also konvergent entstanden ist. So gesehen, dürfte es eine wichtige Aufgabe der Verhaltensforschung sein, diese phänotypisch nicht komplexe, doch schwer zu erklärende Erscheinung in ihren biologischen Wurzeln klarzumachen und sie einer adäquaten Verhaltenskategorie zu unterstellen.