The University of Osaka
Institutional Knowledge Archive

Title	学習セット形成による原猿亜目の学習能力の研究
Author(s)	太田, 裕彦
Citation	大阪大学, 1990, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://hdl.handle.net/11094/765
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

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

The University of Osaka

学習セット形成による
原猿亜目の学習能力の研究

太田裕彦

目　次

第Ⅰ章　序　1

A.　霊長類と原猿亜目　1

B.　霊長類の学習能力研究と原猿亜目　11

C.　本研究の目的及び構成　16

第Ⅱ章　霊長類の学習セット研究の歴史　19

A. 類人猿　25

B. 旧世界ザル　32

C. 新世界ザル　38

D. 原猿亜目　44

第Ⅲ章　方法　53

A.　被験体　53

1.　スローロリス　53

2.　ワオキツネザル　56

3.　コモンツパイ　59

4.　オオガラゴ　61

B.　装置　63

C.　刺激　68

D.　報酬　69

E.　手続き　70

1.　馴致　70

2.　予備弁別実験　72

3.　本弁別実験　74

4.　完全学習実験　74

第Ⅳ章　結果　77
A.　学習セット形成　77
1.　スローロリス　78
2.　ワオキツネザル　80
3.　コモンツパイ　82
4.　オオガラゴ　84
5.　4種間の比較　86
B. 完全学習実験　88

第Ⅴ章　考察　95
A.　学習セット形成の背景　95
1.　反応分析　95
2.　4種の原猿への適用　105
B.　脳の発達度との対応　110
1.　新皮質のSize Index　111
2.　Extra cortical neuron　115
3.　Extra cortical tissue　118
4.　新皮質・延髄比　121
C.　生活様式の諸特徴との関連　124
1.　活動リズム　125
2.　社会構造　128
3.　行動圏　131

第Ⅵ章　総合論議　133

第Ⅶ章　要約　146

謝辞 151

引用文献 152

付録 160

第 I 章　序

A. 霊長類と原猿亜目

霊長類は哺乳類の中のひとつのグループであり、周知のことではあるが、われわれ人間も生物の分類からいえばこの霊長類に属している。ところで、霊長類といえばすぐにニホンザルやゴリラ、チンパンジーなどが思い出されるが、これらは霊長類の中のほんの一部分であり、このほかにも実にさまざまな種類が含まれている。霊長類は大きく分けて真猿のグループ（真猿亜目）と原猿のグループ（原猿亜目）の２つから成る。われわれ人間や一般にサルと呼ばれるものは真猿に属しているが、真猿の中にもたくさんの種類がおり、特に中南米に生息する真猿はあまり知られていない種類も多い。さらに一般にはなじみの少ないのが原猿であり、これは霊長類の祖先の頃の古い特徴が多く残った原始的なグループと考えられている。

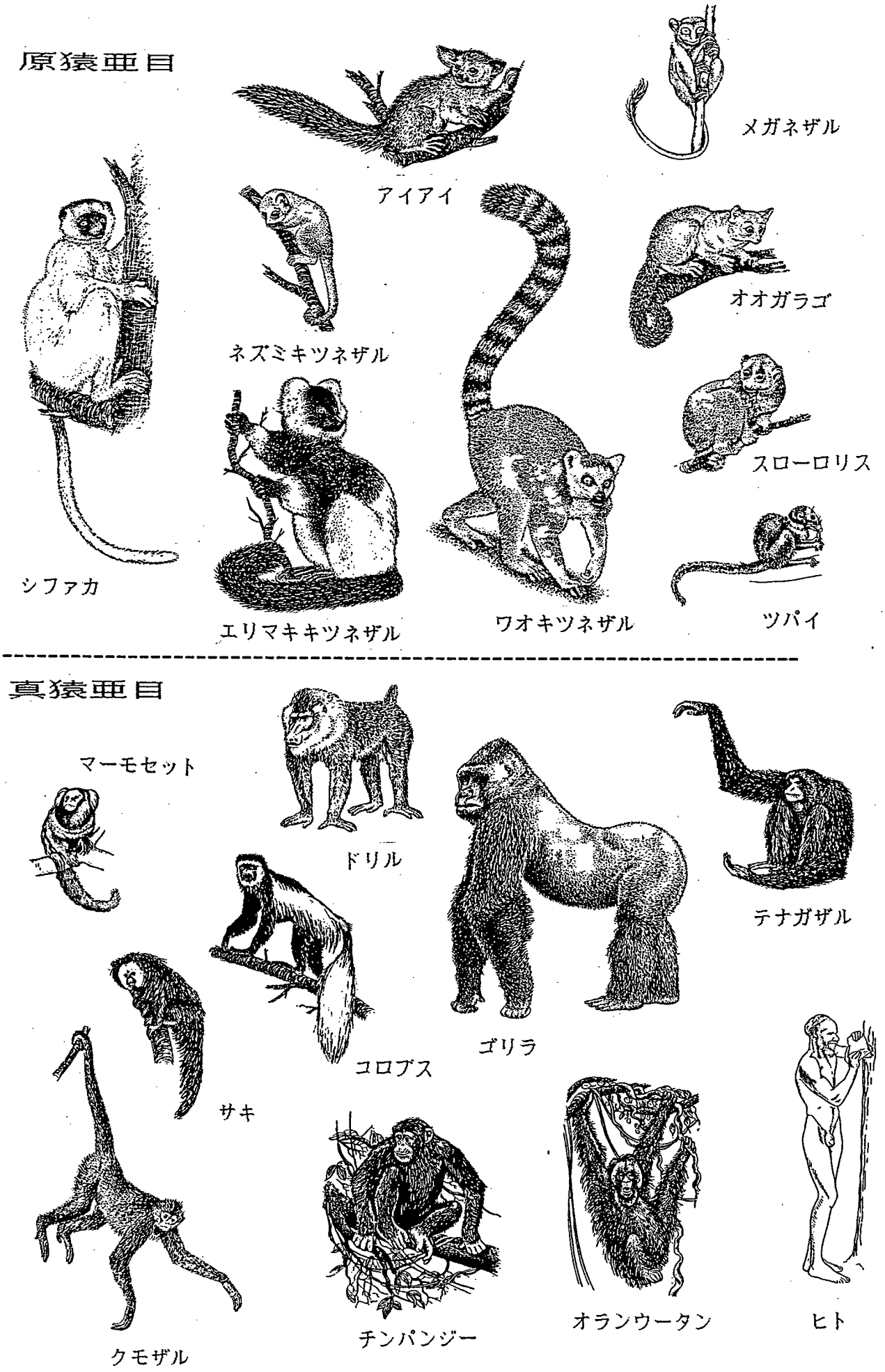


Fig.1. 現生霊長類の代表的な種. Napier & Napier(1985),Young (1962)による.

Fig.1に霊長類の原猿と真猿の両グループについて図示してみたが、これもあくまで代表的な種類に過ぎない。現生の霊長類の分類については、分類学者によってその属や種の数は異なるが、少なく分類されて54属169種、細かい分類の例では80属244種にものぼる（岩本，1977）。前者の分類に基づいた場合、原猿亜目は21属49種、真猿亜目はヒトも含めて33属120種となる。なお霊長類の分類の詳細については付録の分類表を参照されたい。

現生の霊長類の分布域は、Fig.2に示すように、東南アジア、インド、アフリカ、及び中南米であり、北緯約40度から南緯約35度の範囲の熱帯、亜熱帯を中心とした地域に広がっている。ちなみに日本の青森県下北半島は北緯42度で、ここにすむニホンザルの群れは霊長類の中で最も寒冷な地域に暮らす北限のサルとして著名である。原猿と真猿の分布域はアジアとアフリカの大陸部で重複しているが、ここではツパイの仲間を除けば原猿は

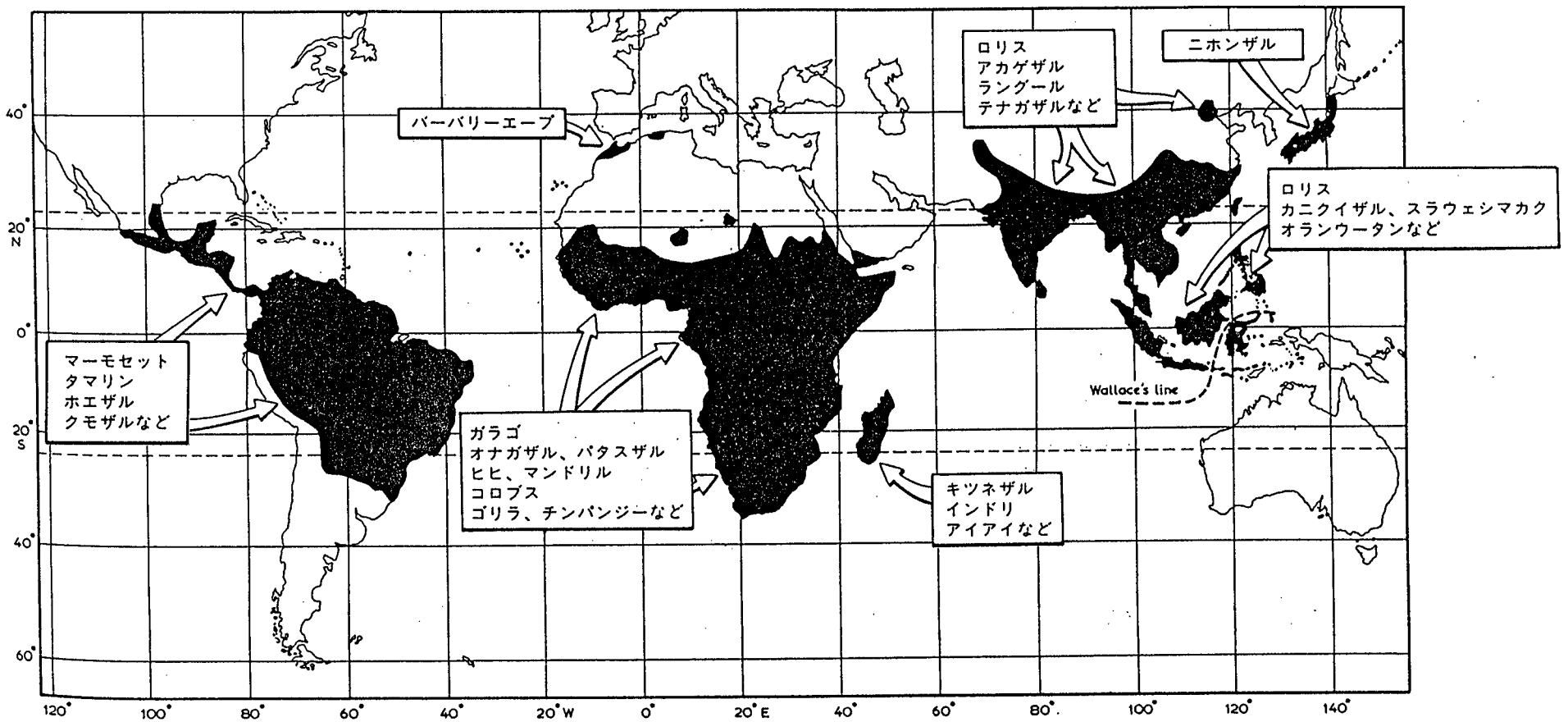


Fig.2. 霊長類の世界分布. Napier & Napier(1985)を改変.

夜行性、真猿は昼行性という形ですみわけがなされている。ところで霊長類の分布において特徴的であるのはアフリカのマダガスカル島と中南米である。地球上の大陸が現在のような形になる過程で、マダガスカルには真猿の侵入を受けずに原猿だけが隔離されて独自の進化・放散を遂げたため、ここに生活する原猿は、大きいものから小さいものまで、また夜行性のものから昼行性のものまで、極めて変化に富んでいる。また逆に中南米には原猿は生息せず真猿のみが独自の進化を遂げたのであるが、この真猿は新世界ザルとよばれる特異なグループで、特に鼻の両側の鼻孔の間が広いことから広鼻類（Platyrrhini）ともよばれ、アジア、アフリカの真猿である旧世界ザル、類人猿、及びヒトを総称した狭鼻類（Catarrhini）と区別される。

一方、進化の方面からみるならば、今からおよそ6500万年前（中生代末期の白亜紀）に地球上で依然として恐竜が主役であった頃、

爬虫類の一部から進化してきた哺乳類はまだ新顔の少数派であったが、この頃に哺乳類の中から分かれ出た一つのグループが霊長類であった。化石からの復元によれば、この頃の霊長類の祖先はいわゆるサルとはかけはなれてちょうど現在のリスのような姿に似ていたことがわかる。リスに似た姿を頭に描けば容易に理解できることであるが、この霊長類の祖先は木に登って樹上で活動するのに適した形態を持っていた。やがて気候の変化によって地上の森林地域が拡大するとともに、霊長類は森林の樹上という３次元空間の世界を舞台として急速に広まり、その過程でさまざまな種類が進化、派生してゆき、現在の霊長類へと至ったわけである。この霊長類の系統進化を模式的に示すならばFig.３のようになる。

5～6000万年前に霊長類が原猿と真猿とに枝分かれした後も、両グループはさまざまに進化してきたわけであるが、特に真猿はめざましい適応放散を遂げてついには類人猿やヒト

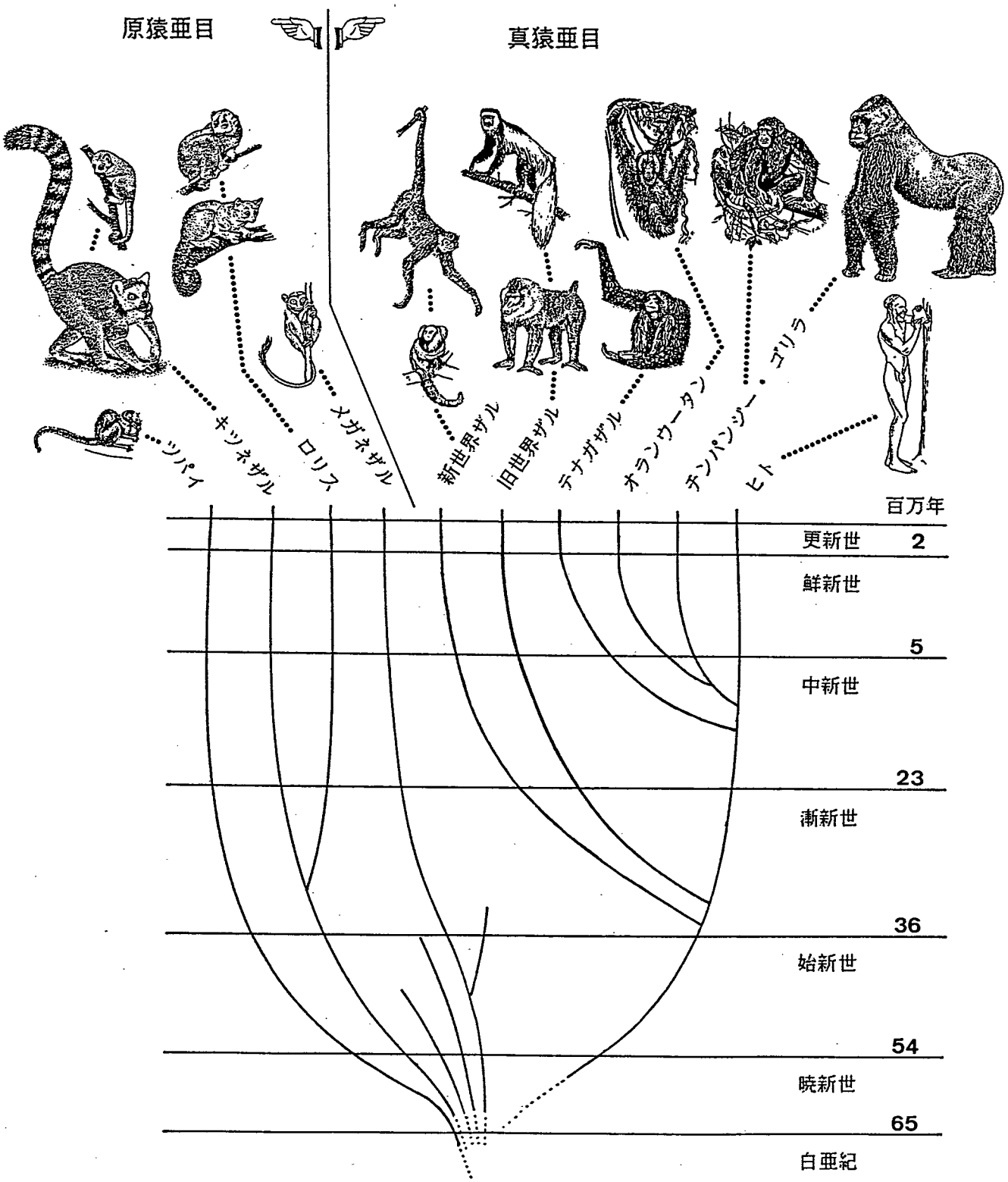


Fig.3. 霊長類の系統進化の模式図. Rosen(1982)を改変.

を出現させるに至ったのに対し、原猿の方はマダガスカル島を除けば、真猿に圧迫されて大部分が夜の世界に追いやられたような形になっている。

さて現生の原猿亜目は、ツパイ、キツネザル、インドリ、アイアイ、ロリス、メガネザルの6つの科からなる。ツパイ、ロリス、メガネザルの仲間はアフリカの大陸部またはアジアに分布し、キツネザル、インドリ、アイアイの仲間はすべてマダガスカル島に分布している。これら原猿の大きな特徴のひとつは、夜行性の種が大半を占めていることである。すなわち、キツネザル科とインドリ科の一部、そしてツパイ科の大部分だけが昼行性で、他はすべて夜行性である。それに対して真猿では新世界ザルのヨザル（Aotus trivirgatus）一種だけが夜行性で、他はすべて昼行性である。このように原猿においては夜行性の占める割合が大きく、原猿について言及する際には昼行性とならんで夜行性の種も避けて通る

わけにはゆかない。

ところで、霊長類の一角を占めるにもかかわらずこの原猿亜目には光が充分に届いていない。すなわち霊長類の研究における原猿研究の割合は相当低く、例えばAltmann（1967）の集計によれば、Fig.4に示すように霊長類に関する生態・行動研究の圧倒的大部分が真猿に関するものであり、原猿の研究は極めてわずかな比重しか占めていないことがわかる。その後も原猿研究に対してあまり関心が寄せられていない状態であり（Doyle & Martin, 1979）、その大きな理由として、原猿は大半の種が小型でかつ夜行性であり、樹上性が強くて地上で生活する種はまれであるため観察等が困難であること、さらに諸感覚の特性が我々ヒトと異なる点も多く、観察結果の解釈がどの程度的確であるかつかみ難いことなどが挙げられる（Doyle & Martin, 1974）。

しかしながら、困難な事情があるにせよ、原猿は霊長類の祖先の頃の古い形質を現在に

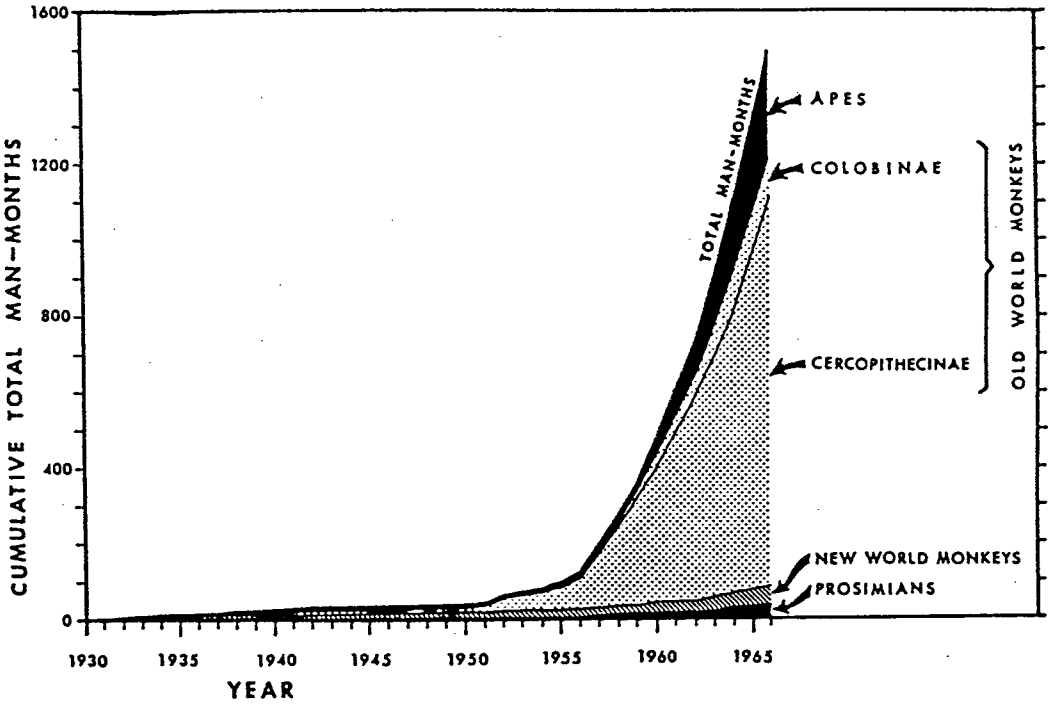


Fig.4. ヒトを除く霊長類の生態・行動に関する野外及び飼育下での研究に費やされた累積延べ月数. Altmann(1967)による.

多くとどめていると考えられており、原猿研究は霊長類の進化の再構成にとって極めて重要なものである。さらに、原猿に関する知見を欠いている状態では霊長類の全体像をとらえることは不可能ともいえる（ibid.）。このように原猿亜目を対象とした研究はヒトを含めた霊長類の研究において必要欠くべからざるものであり、しかも地球的規模での環境破壊が進む今日においては急務であるといえよう。

B. 霊長類の学習能力研究と原猿亜目

極めて一般的な形で述べるならば、霊長類は顕著な学習能力を保持し、その学習能力が霊長類の行動全般の多様性や柔軟性の基礎となっている（Jolly,1972）。もちろん系統発生上の緊密な類縁関係から、現生の霊長類に属する種の間には一定の連続性や類似性が基盤としてはある。しかしながらそのような共通性と同時に、それぞれの種の独自性あるい

は特異性も存在する。

現生の霊長類は前節でも触れたように多数の種からなり、それだけ種の間に大きな差異が存在し得るわけである。例を挙げるならば、Napier & Napier（1967）に記載されている体重をもとにすると、最小の種であるネズミキツネザル（Microcebus murinus）の約60gに対し、最大の種のゴリラ（Gorilla gorilla）は約180kgというように体重でおよそ3000倍の開きがある。さらに学習能力の発揮される場として重要な脳をとり上げるならば、脳全体の重量は、Stephan et al.（1981）のデータによるならば最小は同じくネズミキツネザルの約1.8gに対し、ゴリラで約500gとおよそ280倍となり、最大の脳を持つヒト（Homo sapiens）においては約1300gで720倍となる。このような身体的、形態的差異にとどまらず、生活場所、食物、社会構造などの生態学的差異や生活の中で示される行動全般にわたって霊長類は極めて変化に富んでいる（伊谷,19

72;Napier & Napier,1967;Napier & Napier, 1985)。したがって学習能力それ自体も、霊長類の中での連続性を持ちながら、同時に種における固有性を示すものと考えるべきであろう。

現生の霊長類が学習能力においてどのような連続性と種固有性を示すかが明らかになれば、学習能力が霊長類の適応・放散において果たす役割や、さらにはヒトのように巨大な新皮質を持ち恐るべき学習能力を有する種が、霊長類の中に出現するに至った進化の過程とメカニズムに迫るための基礎が得られるであろう(Harlow, 1958)。そのためには、広範な霊長類の種の間で学習能力の比較研究を行うことが必要となる。

ところで学習能力を厳密に比較するためには、具体的な学習行動を実験的に調べることが不可欠となるが、学習理論の展開や学習行動の細かい分類化にともない、学習行動をとらえる実験的方法は多種類にわたっている。

その大部分は、本来ラット、マウス、ハトなど特定の実験動物を対象に考案されたものが多いが、装置や手続きなどを改良することにより実験そのものを霊長類に適用することは充分可能である。その中から方法論を選択する基準としては、その方法を用いることで霊長類の広範な種の間における差異を示し得るかどうかという点にある。すなわち課題が容易過ぎたりまた逆に過度に困難である場合、大半の種が同じような遂行を示して種差をとらえることができなくなる恐れがある。

この種間比較の問題は、霊長類に限らず広く動物全般において学習の比較実験を行う場合についてまわるものであるが、以前に学習したことをどの程度将来の学習の基礎となし得るかをみる転移実験は、さまざまな動物の比較にとって有効な方法と考えられ、その好例として連続弁別逆転、刺激弁別学習セット、Transfer Index、次元間転移などの諸方法を挙げることができる（Riddell,1979;Riddell

& Corl,1977;Wilkerson &Rumbaugh,1979)。中でも学習セット形成の実験は、現在に至るまで霊長類の広範な種を対象としてなされており、しかもそこには顕著な種差が現れていることから、霊長類の学習能力の比較研究にとっては極めて適した方法であるといえる(Davis & Dougan,1988; Fobes & King,1982)。

さて、前節でも述べたように、霊長類を対象とした研究全般において、より原始的とされる原猿の研究は真猿の研究に比して歴史が新しくそれだけ研究例数も少ない。このことは霊長類の学習能力に関する研究全般でも同様であり、研究対象は真猿の種が圧倒的に多いのに反し、原猿亜目に関しては極めて少ない状態である(Fobes & King, 1982)。次章において詳しく述べるが、学習セット形成の研究に関してもやはり原猿の報告は乏しいのが実状である。

しかしながら、原猿は真猿に比較してその脳の形態がやや単純であり、学習能力の神経

学的背景を考察することが比較的容易と考えられる。また一方では、食性の特殊化や社会構造の点で真猿よりも変化に富み（Charles-Dominique,1978）、学習能力と生活様式との対応づけを試みる上で好適な対象といえる。

C.　本研究の目的及び構成

以上のことから明らかなように、原猿亜目のさまざまな種を対象に学習能力を調べることは、霊長類の学習能力の適応と進化を考える上で極めて重要である。そこで本研究においては、先ずこれまでの霊長類を対象とした学習セット形成の研究の歴史を追い、その中で原猿研究の占める比重がいかに低いものであるかを示す。次いで、この原猿亜目の中から複数の種を対象としてとり上げ、その学習セット形成を実験的に調べて種間での比較を行うこととする。さらにそこで得られた種間の差異について行動分析を加え、脳の発達や生態学的特性との関連を考察し、最後に霊長

類の学習セット形成について総合的に論じることにする。

ただし、広範な原猿の種をすべて一度に調べることは不可能であるため、今回の実験研究では、対象として原猿の昼行性の中からツパイ科のコモンツパイ（Tupaia glis）とキツネザル科のワオキツネザル（Lemur catta）を、また夜行性の中からはロリス科のロリス亜科よりスローロリス（Nycticebus coucang）、及び同じロリス科のガラゴ亜科よりオオガラゴ（Galago crassicaudatus）をそれぞれ対象として選んだ。なお、ツパイに関しては、それを食虫目に含めるか霊長類に入れるかという点をめぐって長年論争が続いてきた。近年はほぼ霊長類に分類する形で安定していたが、最近になってタンパク質の免疫反応やアミノ酸配列などに関する生化学的研究から、ツパイを食虫目でも霊長目でもない独立した目（ツパイ目: Scandentia）に分類する方向が示されている（マクドナルド,1986;Corbet

& Hill,1980)。しかしながら、ツパイを独立したツパイ目として分類した場合でも、初期の霊長類の姿や行動を考える上での生きたモデルとしてツパイは今後も霊長類研究において有用な役割を果たすものであり(Napier & Napier,1985)、本研究においてもツパイを従来の原猿亜目に分類した形で取り扱うこととする。

第Ⅱ章　霊長類の学習セット研究の歴史

学習セット（learning set）は、1949年にHarlow,H.F.がアカゲザル（Macaca mulatta）を対象とした弁別学習実験において、初めてその現象を発見したものである。その実験で彼はFig.5に示すようなウィスコンシン一般テスト装置（Wisconsin General Test Apparatus: WGTA）を用い、さまざまの刺激対象から構成された視覚弁別課題を被験体に与えていった。課題のために全部で344問題用意し、その内32問題を予備弁別として50試行ずつ与えてゆき、次いで200問題を各問6試行ずつ、そして112問題を各問平均9試行ずつ課していった。これらの問題はすべて等しい課題法則に従っていた。すなわち、一対の刺激のどちらか一方が正刺激であり、刺激の置かれる左右の位置に関係なく常に正刺激を選択すれば下に隠された餌が得られ、もう一方

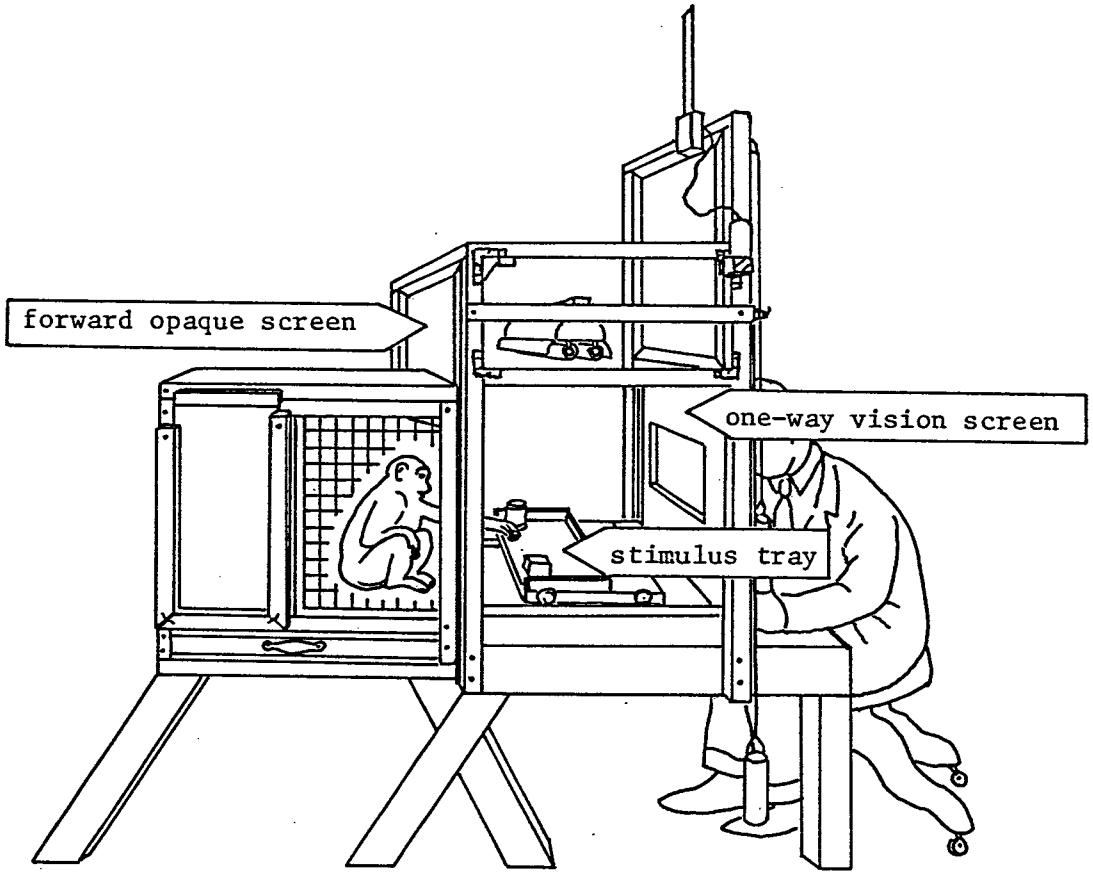


Fig.5. Wisconsin General Test Apparatus(WGTA). Harlow (1949)による.

の負刺激を選択しても強化は受けない、というものである。344 問題を８つの問題群に分け、被験体のアカゲザルの第１～６試行の平均正答率を問題群毎に算出した結果、最初の問題群の正答率曲線は試行錯誤学習を示すＳ字型に近いものであったが、問題群を経るに従って曲線全体が上方へ移動して行き、終盤の問題群ではほぼ 100％近くに達して安定するに至った（Fig.６）。さらに第２試行のみの正答率を問題群毎にプロットした図をみると、最初チャンスレベルにあった正答率が速やかに上昇を続け、最終問題群で 100％手前まで達している（Fig.７）。このことは課題の最終段階において被験体が問題の第１試行で得られた情報をもとに、第２試行でほぼ確実に正刺激を選択するようになったことを示している。

Harlowはこの実験結果から、被験体であるアカゲザルが「エラーを最小限にしながら個々の問題を学習する方法」を学習したと考え、

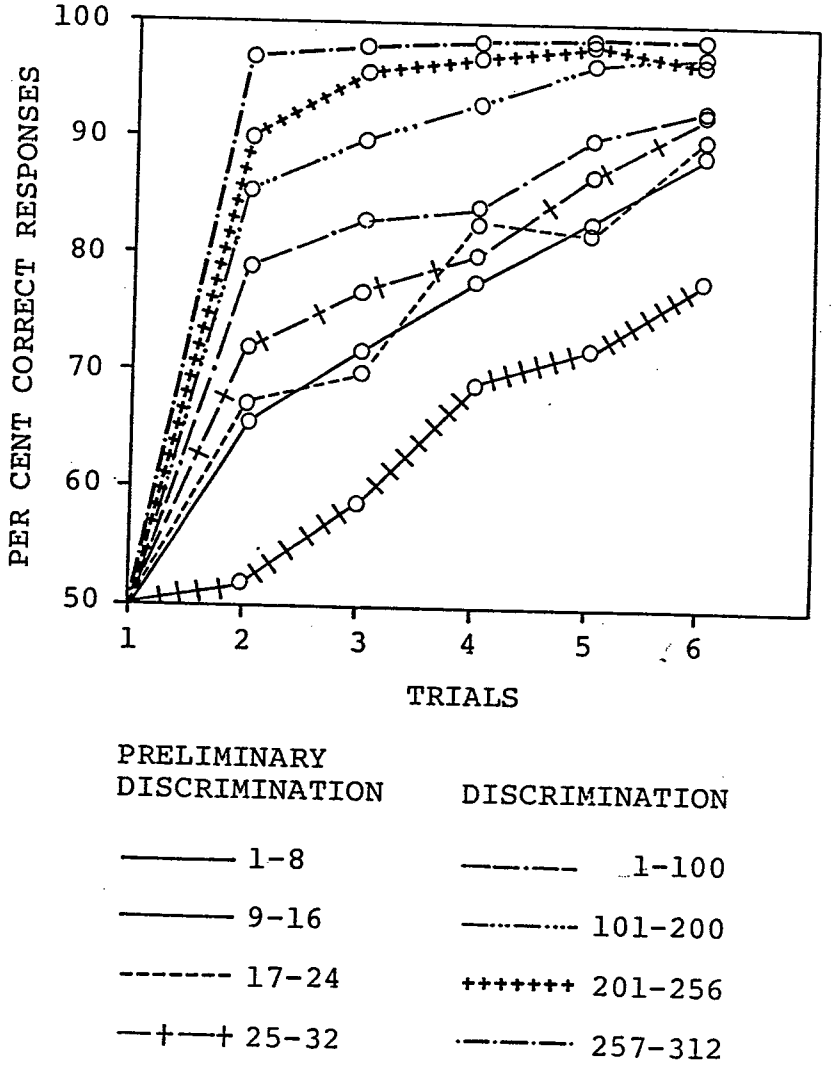
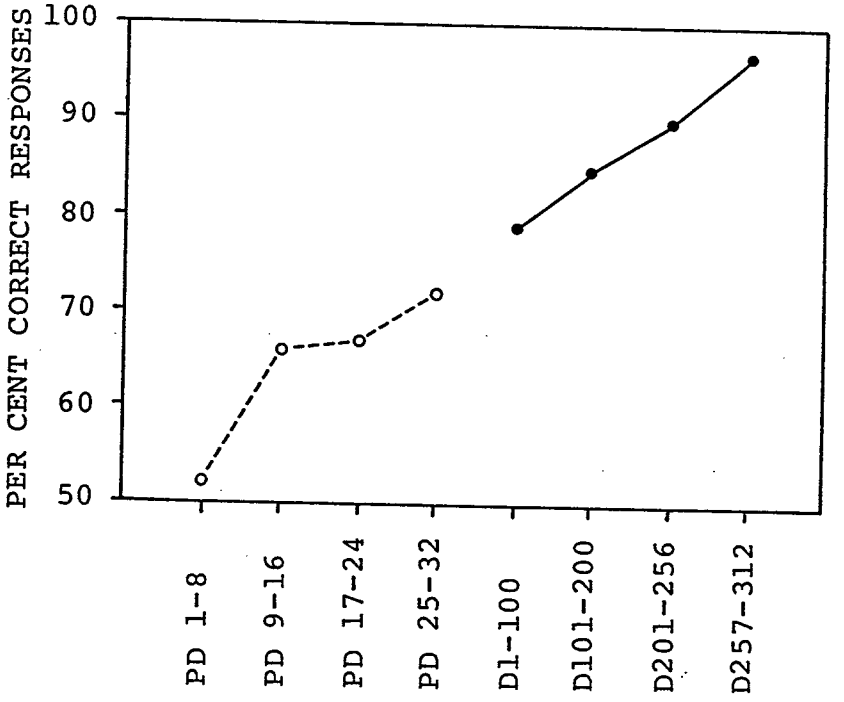


Fig.6. アカゲザルの第１～６の各試行の平均正答率. Harlow (1949)による.



PD = PRELIMINARY DISCRIMINATIONS
D = DISCRIMINATIONS

Fig.7. アカゲザルの第２試行平均正答率. Harlow(1949)による.

このような学習の仕方の学習（learning how to learn）を学習セットの形成とよんだ。言い換えれば、等しい課題法則を持った諸問題の解決という経験を通じて、最初はチャンスレベルであった正答率が漸進的に上昇してゆく現象を学習セット形成という。

このHarlowの報告以来、多数の研究者によって学習セット形成に関する研究がなされることになった。その中には、特定の種を対象として年齢や発達初期経験の異なるグループ間での学習セット形成を比較する個体発生的研究や、Harlowの実験とは異なる課題条件下で学習セット形成が現れるかどうかを検討する研究などもあるが、最も精力的に行われてきたのは、学習セット形成を霊長類のさまざまな種について調べ、学習能力を種間で比較することを目的とした研究である。とりわけ視覚による対象弁別課題を用いた学習セット（Object Discrimination Learning Set）の形成に関する実験的研究は霊長類の広範な種

についてなされてきた。

そこで、これまでになされた研究例を、真猿亜目の類人猿・旧世界ザル・新世界ザルと原猿亜目とを合わせた合計４つの分類群について、年代順に概観してみる。なお同一報告例の中で複数の分類群にわたって種間比較をしている場合には、その報告における主たる種が属する分類群の中でとり上げることとする。

Ａ．類人猿

1953年、チンパンジー（Pan troglodytes）の報告が Hayes et al.（1953）によりなされている。Hayesらは15ヶ月齢から26歳齢までの８頭のチンパンジーを被験体とし、はじめに基準試行法で10～40問題の弁別学習をおこなわせたのち、１問題につき最小限のわずか２試行ずつで１セッションあたり10問題ずつ与えてゆき、被験体の学習曲線がほぼ漸近線に達した時点で課題を打ち切る方法をとっ

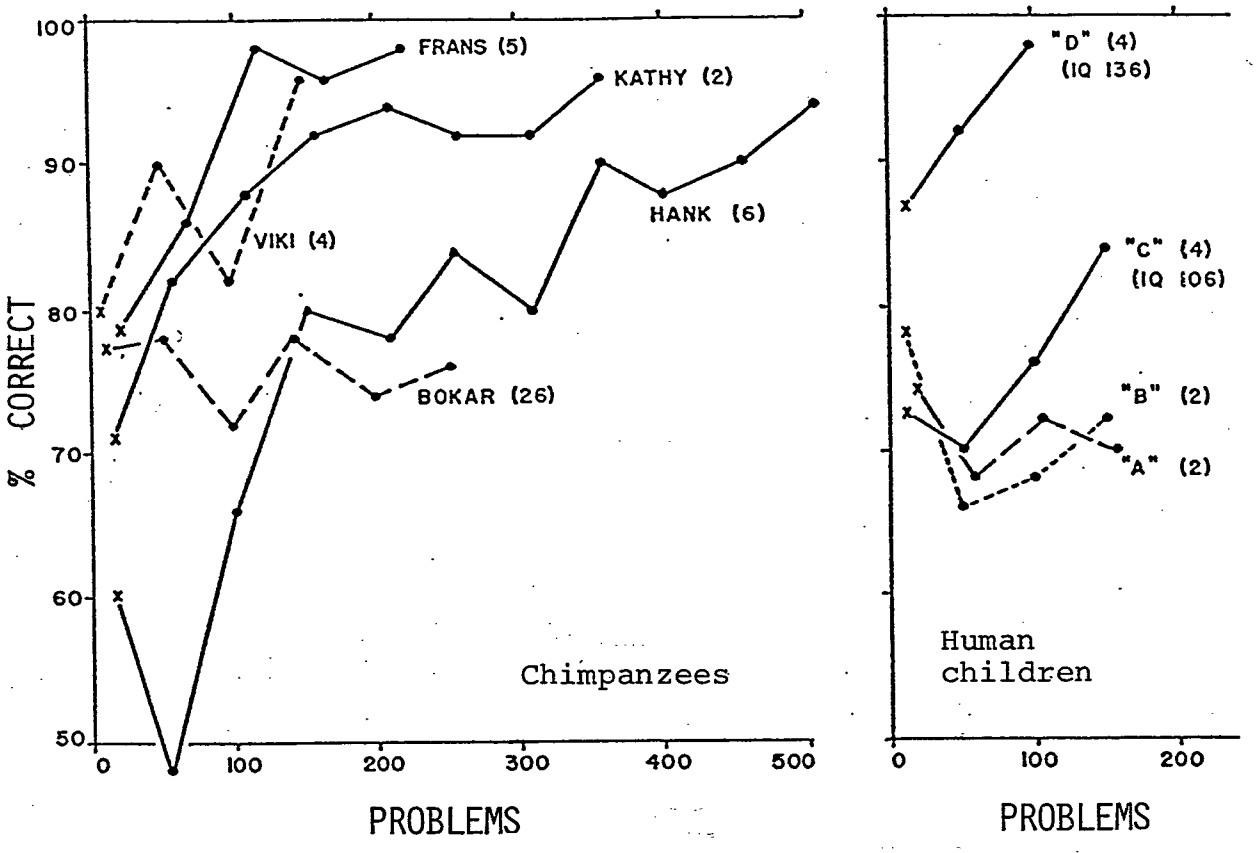


Fig.8. チンパンジーとヒト幼児の第２試行正答率．括弧内の数字は年齢を示す．Hayes et al.(1953)による．

た。最終的には２歳から26歳までの５頭のチンパンジーについて結果が得られたが、それらの第２試行正答率は最終問題ブロックで70％台から90％台の間に存在する。個体により問題数が 100問から 500問まで様々に異なっているために５頭をまとめた平均正答率を示すことはできない。そこで Hayesらは、５頭の中でちょうど中間的成績を示した Kathyという名のチンパンジーの結果を代表とみなしている。 Hayesらは同時にヒトの子供６人（２～７歳齢）についても同様の方法でLearning Setを調べており、２歳と４歳の２人ずつ計４人の 学習セット曲線を示している。そしてヒトの子供とチンパンジーの Kathy、及びHarlowのアカゲザルとを比較し、これら３者の間で学習セットの獲得能力に大きな差はないとしている（Fig.８）。

Fischer（1962）は17ヶ月齢のオスと21ヶ月齢のメスのゴリラ（Gorilla g. gorilla）を用いて学習セット形成を調べている。刺激と

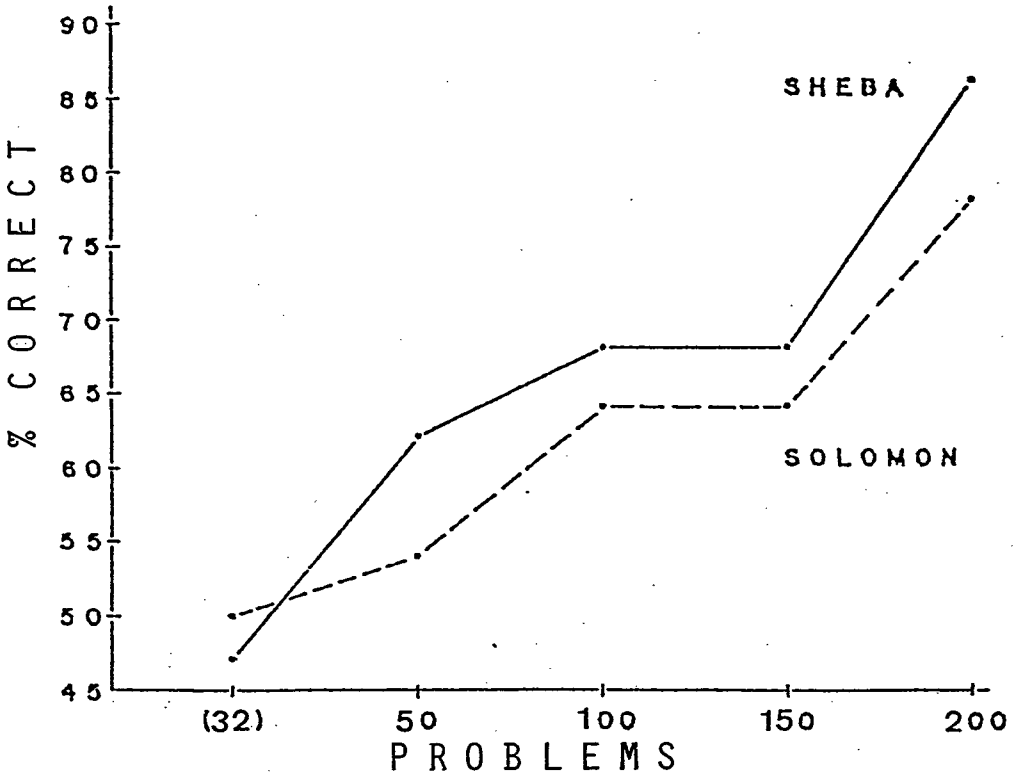


Fig.9. ゴリラ２頭の第２試行正答率. Fischer(1962)による.

しては、雑誌の写真の切抜きなどの色・形・大きさの異なる平面図形を用いて232問題を構成し、Harlowの場合と同様に32問題を予備弁別として50試行ずつ与えた後に、200問題を6試行ずつ一定試行法で課していった。いずれも非矯正法である。第2試行正答率は1個体毎に示され、最終段階では80～88%のレベルに達している（Fig.9）。

Rumbaugh & McCormack（1967）はテナガザルを含む類人猿4属計6種とマカク属3種について学習セット形成を調べている。被験体を詳しく示すと、類人猿はチンパンジー5頭（推定1.6～6.8歳）、ピグミーチンパンジー（Pan paniscus）1頭（2.5歳）、ゴリラ7頭（1.8～15.7歳）、オランウータン（Pongo p. pygmaeus）5頭（2.0～8.8歳）、シロテテナガザル（Hylobates lar）4頭（2.5～7.0歳）、ワウワウテナガザル（H. moloch）1頭（2.5歳）、マカク属ではクロザル（Macaca niger）3頭（1.8～17.0歳）、シシオザル（

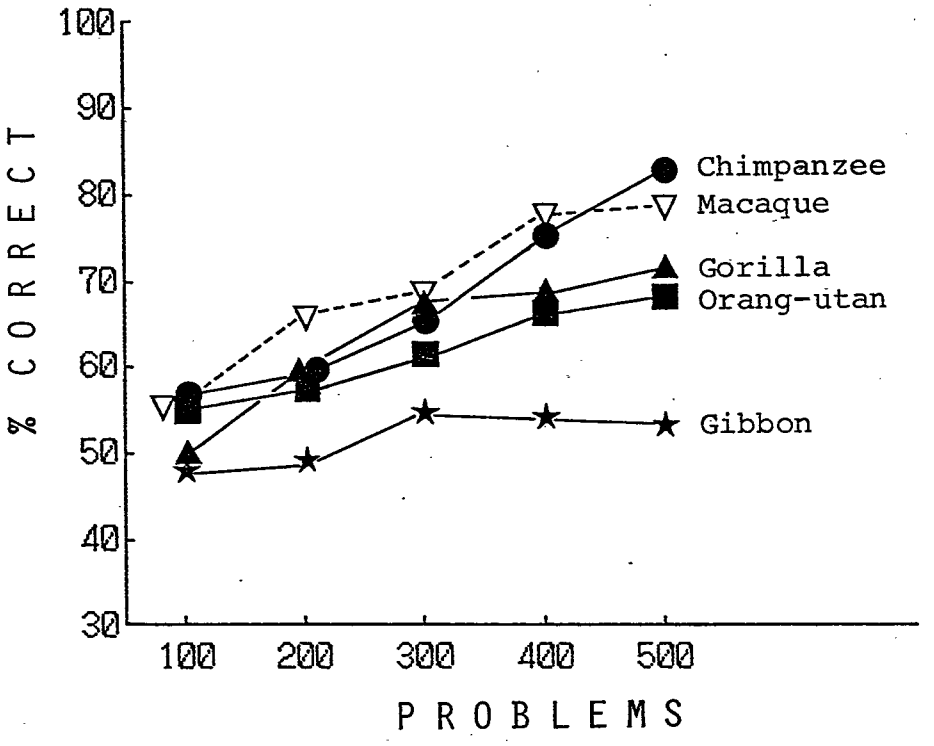


Fig.10. 類人猿４属とマカク属の第２試行平均正答率. Rumbaugh & McCormack(1967) による.

M. silenus）２頭（2.3～2.5歳）、ブタオザル（M. nemestrina）２頭（3.0歳）である。実験は３段階に分かれ、先ず 500問題を各問６試行の一定試行法で課し、次いで１問当たり25試行中20試行以上の正反応を要求し、しかも12問中10問達成しなければならないという二重の基準法で課題し、最後に50問題を２試行ずつの一定試行法で与えてゆく。結果の第２試行正答率は一定試行法の問題群についてのみ示されている。Rambaughらは属単位で比較を行っており、大型類人猿のゴリラ、チンパンジー、オランウータンは最終問題群での成績が60％台から80％台まである程度ばらつきがあるが、これら３属の間では差はないとしている。またテナガザル属の成績は50％前後にとどまり大型類人猿に比べて劣っていること、さらにマカク属の成績が大型類人猿と比肩し得るほど高いことがわかった（Fig. 10）。

B．旧世界ザル

Behar（1962）は旧世界ザルの中からマンガベイ属のシロエリマンガベイ（Cercocebus torquatus）6頭を対象として、学習セット形成を調べている。300の弁別課題を一定試行法で与えたところ、第2試行正答率は最初の問題群で50％台であったのが最終的には80％台にまで上昇し、同様の条件下で調べた6頭のアカゲザルの成績とほぼ等しいものであった（Fig.11）。

Schrier（1966）はマカク属内の3種について学習セット形成を比較している。被験体はベニガオザル（M. speciosa）6頭、カニクイザル（M. fascicularis）7頭、アカゲザル7頭で、いずれも推定年齢は 3～4.5歳である。1頭当たり580問題を10試行ずつの一定試行法で与えてゆく。結果は第2試行の正答率では示されておらず、第 2～10試行をまとめた正答率を比較している。いずれの種においても正答率は最初50％台から急速に上昇して

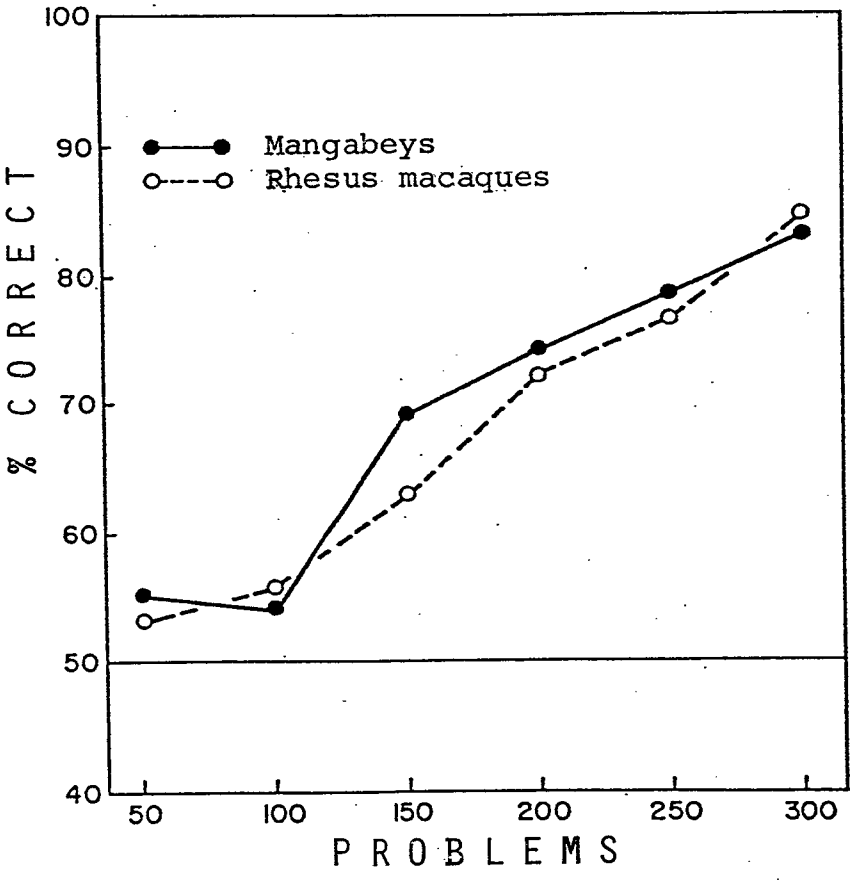


Fig.11. マンガベイとアカゲザルの第２試行平均正答率. Behar (1962)による.

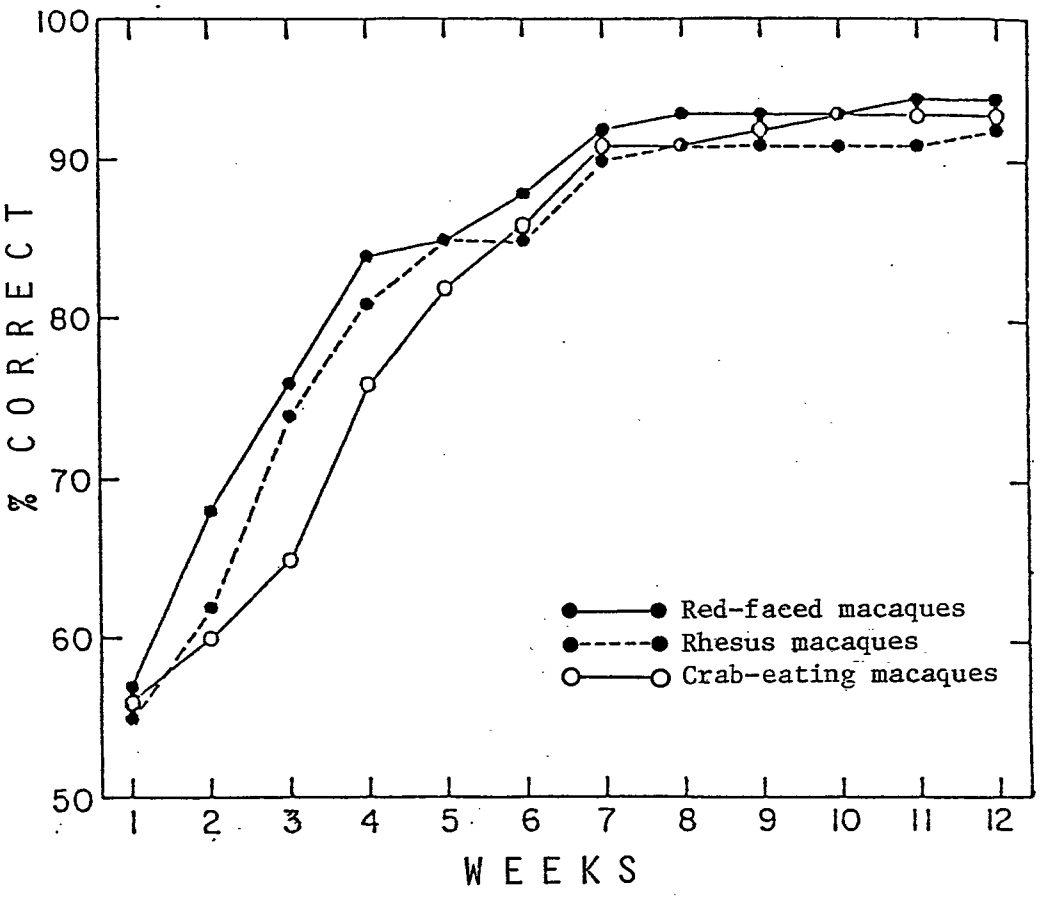


Fig.12. マカク属３種の第２～１０試行平均正答率. Schrier (1966)による.

90%台に達して安定しており、３種間に差はみられなかった（Fig.12）。

Gross（1966）はマカク属内の２種について比較している。被験体はアカゲザル４頭、ベニガオザル４頭で、推定年齢は1.5～2.5歳である。１頭当たり 800問題を６試行ずつ与えていった結果、第２試行正答率は最終的には70～80%台に達し、両種間で有意な差は無かった（Fig.13）。

Yagi & Furusaka（1973）はマカク属のニホンザル（M. fuscata）について調べている。被験体は８頭で、予備弁別の段階で１日２問題各18試行で72問題、次いで１日12問題各３試行で72問題与えてゆくグループ１（４頭）と、この課題法を前後入れ換えた条件のグループ２（４頭）の２つに分け、本弁別段階では両グループともに１日６問題各６試行で 264問題課したところ、第２試行正答率はグループ１では前４分の３の問題群で大きく上下動しつつも残り４分の１で急激に上昇して90

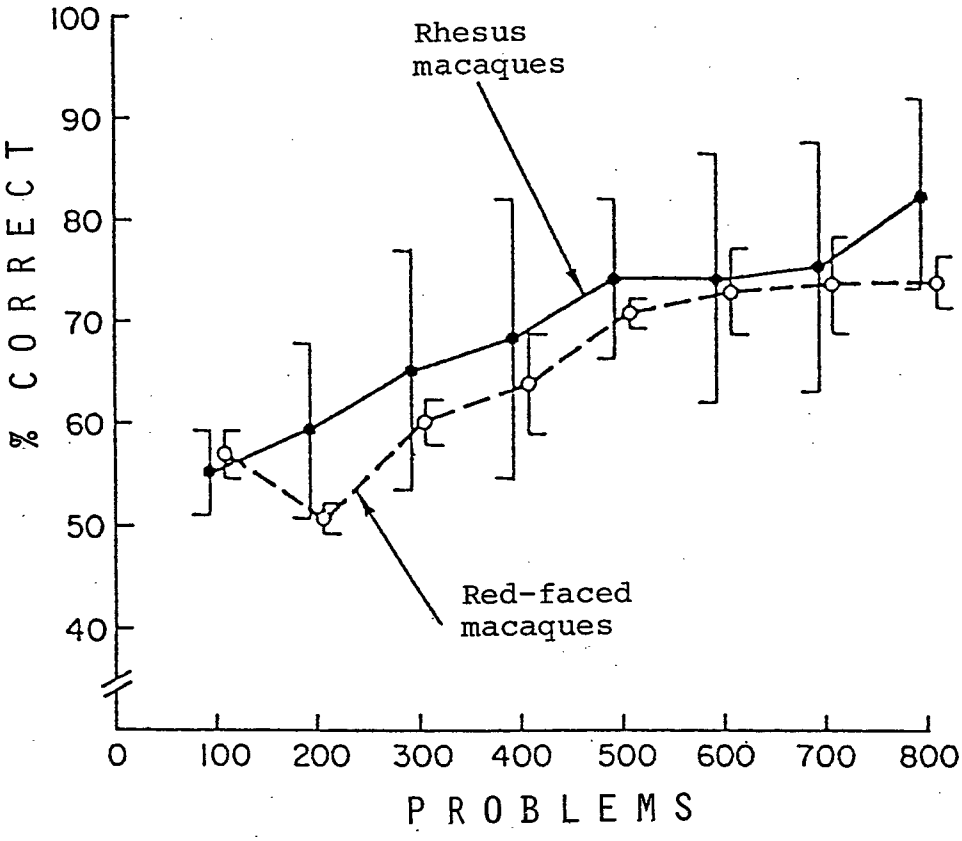


Fig.13. アカゲザルとベニガオザルの第２試行平均正答率．垂直の線は標準偏差を示す．Gross(1966)による．

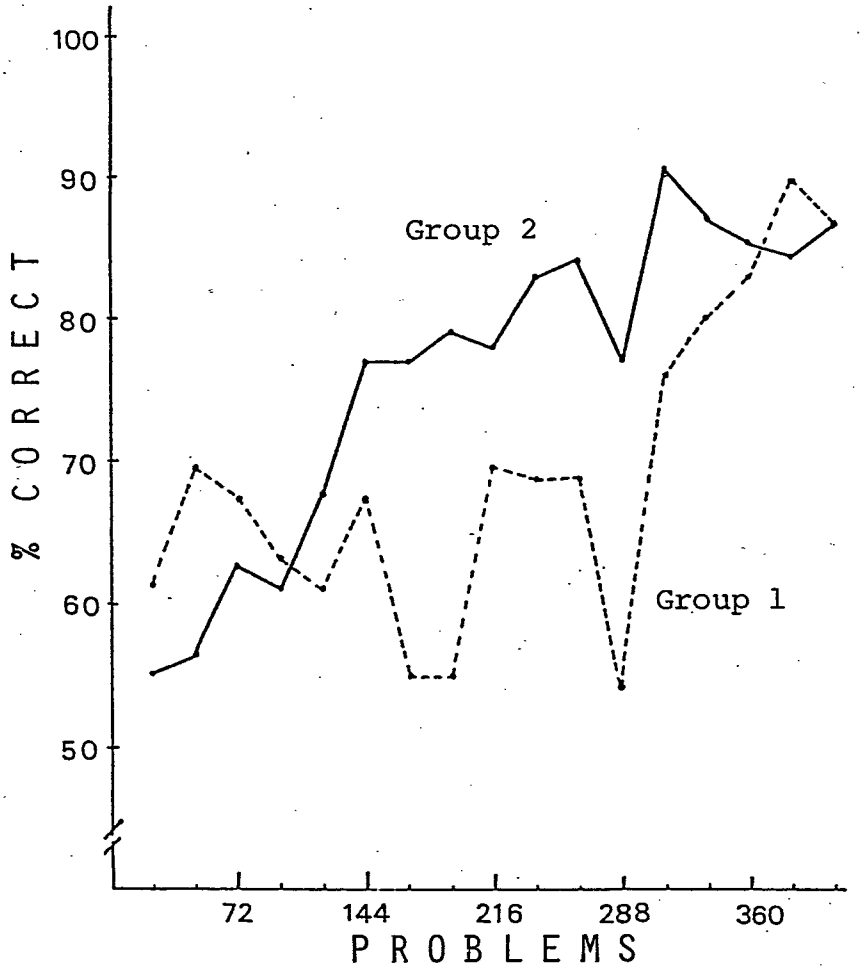


Fig.14. ニホンザルの第２試行平均正答率. Yagi & Furusaka (1973)による.

％手前に達した。グループ２では速やかに上昇を続ける典型的な学習セット形成を示し、同様に90％手前まで達した（Fig.14）。Yagiらはこのグループ２の結果をそれまでに報告されていた新世界ザルやアカゲザルの結果と比較し、ニホンザルの成績がアカゲザルのそれと匹敵し、新世界ザルで最も高いクモザルより上回ることを指摘している。

Ｃ．新世界ザル

Miles & Meyer（1956）は新世界ザルのコモンマーモセット（Callithrix jacchus）３頭について調べている。１頭当たり1000問題を各問６試行ずつ与えていった結果、第２試行正答率はゆるやかな上昇を続け、最終問題群で約75％に達している。このとき同時に４頭のアカゲザルについても調べており、392問題を６試行ずつ課した結果、第２試行正答率は最終的には90％手前まで達している（Fig.15）。

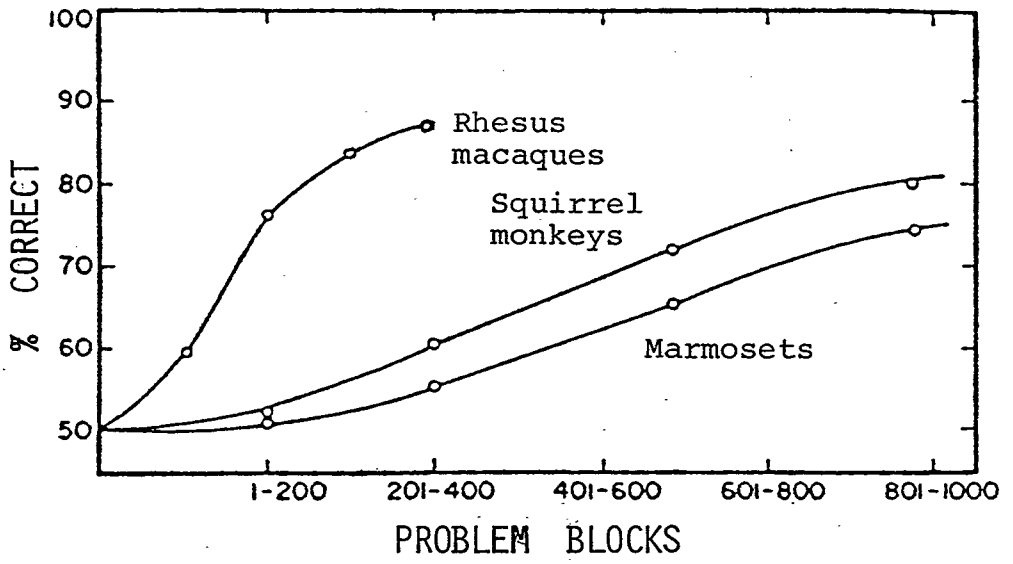


Fig.15. マーモセット、リスザル、アカゲザルの第２試行平均正答率. Miles(1957)による.

またMiles（1957）により、同じく新世界ザルのコモンリスザル（Saimiri sciurea）３頭に関する報告がなされている。条件は先のマーモセットと同様で問題数も１頭当たり1000問題である。リスザルの第２試行正答率はチャンスレベルから出発して最終問題群で80％に達しており、マーモセットと比較するとリスザルの成績が有意に高いことがわかった（Fig.15）。

Shell & Riopelle（1958）は新世界ザルのチュウベイクモザル（Ateles geoffroyi）３頭、シロガオオマキザル（Cebus albifrons）６頭、コモンリスザル３頭について調べている。この報告例では課題方法が特徴的で、被験体１頭につき課題を９段階に分け、第１・３・５・７・９の５段階では 75問ずつ計375問題を６試行ずつの一定試行法で与え、それらの間の第２・４・６の３段階では５問ずつを基準試行法で与え、第８段階では 100問を基準試行法で与えるという方法である。

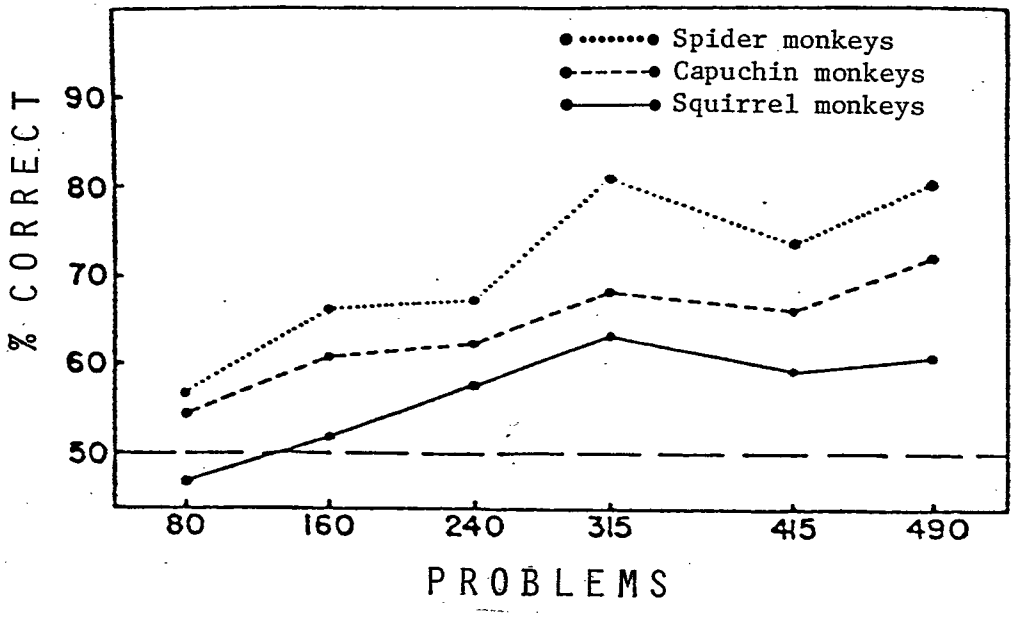


Fig.16. 新世界ザル３種の第２試行平均正答率. Shell& Riopelle (1958)による.

結果は第１・２段階、３・４段階、５・６段階をそれぞれまとめて集計し、残りの７・８・９段階は各々単独で集計して、第２試行正答率を算出している。被験体３種のLearning Set曲線を同一軸上で比較するとリスザル→オマキザル→クモザルの順に成績が高くなってゆくことが示されている（Fig.16）。

Rumbaugh & McQueeney（1963）は４頭のコモンリスザルについて調べている。ただし、先に示したリスザルに関する２つの研究例とは異なり、課題に用いた基準試行法が問題内及び問題間の２重の基準を設けたものである。すなわち１問題当たり最大25試行中20以上の正反応を要求し、さらにこの基準に到達した問題の数が11問中10問に達するまで課題が続けられるというものである。その結果、被験体は440～982試行、14～24問題でこの２重の基準に到達しており、第２試行の正答率は、最初の５問題で平均50％であったのが、最後の５問題では平均80％に上昇した。これはり

スザルの過去の報告例の成績に比べ、少ない試行数および問題数で同等もしくはより高い正答率を示すことがわかった。ただ、個体によって問題数も試行数も相当異なり、また途中の問題群の成績も省略されているため、学習曲線は図示できない。

D．原猿亜目

Stevens（1965）は真猿のアカゲザル11頭、フサオマキザル（Cebus apella）9頭、および原猿のワオキツネザル（Lemur catta）5頭の3種について比較している。それぞれの種について被験体を2群に分け、1群には544問を6試行ずつの一定試行法で課題し、もう1群には8試行連続正反応もしくは試行数が144に達するまでの基準試行法で課題する。両群とも1日当たりの試行数は48試行で全体の試行数も等しい。結果は、各々の種において一定試行群と基準試行群との間で第2～6試行の正答率に差はなかった。また第2試行

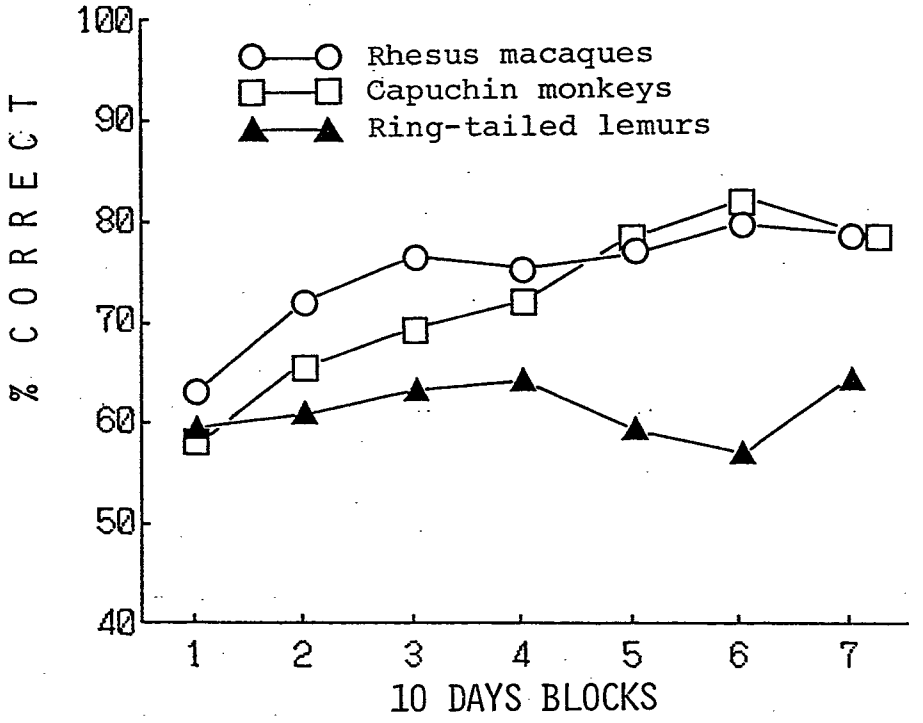


Fig.17. ワオキツネザル、フサオマキザル、アカゲザルの第２試行平均正答率. Stevens(1965)による.

の平均正答率を３種間で比較すると、最終的にはアカゲザルとフサオマキザルは80％手前に達していて差がなく、これら２種に比べてワオキツネザルは65％と下回っている（Fig. 17）。ただし、個々の被験体を取り上げると、ワオキツネザルの被験体の内で最も良い成績は、アカゲザル・フサオマキザルの内でもっとも低い成績よりも上回っているだけでなく、問題ブロックによってはアカゲザル・フサオマキザルの平均の成績よりも高い場合がある。しかも Stevensの報告しているデータをみるとワオキツネザルの最低の成績とアカゲザル・フサオマキザルの最低の成績とは差がないことがわかる。

Leonard et al.（1966）はコモンツパイ（Tupaia glis）について調べている。被験体はコモンツパイ３頭で、800問題各６試行の一定試行法で課題していった結果、第２試行の平均正答率は45～ 60％の間で上下し、顕著なセット形成はみられなかった（Fig.18）。

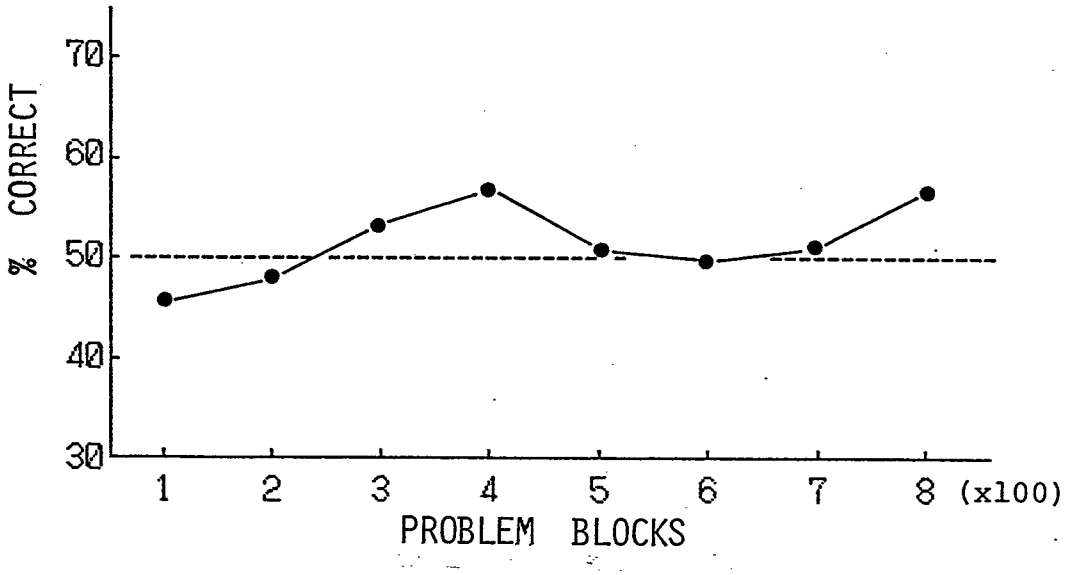


Fig.18. コモンツバイの第2試行平均正答率. Leonard et al. (1966)による.

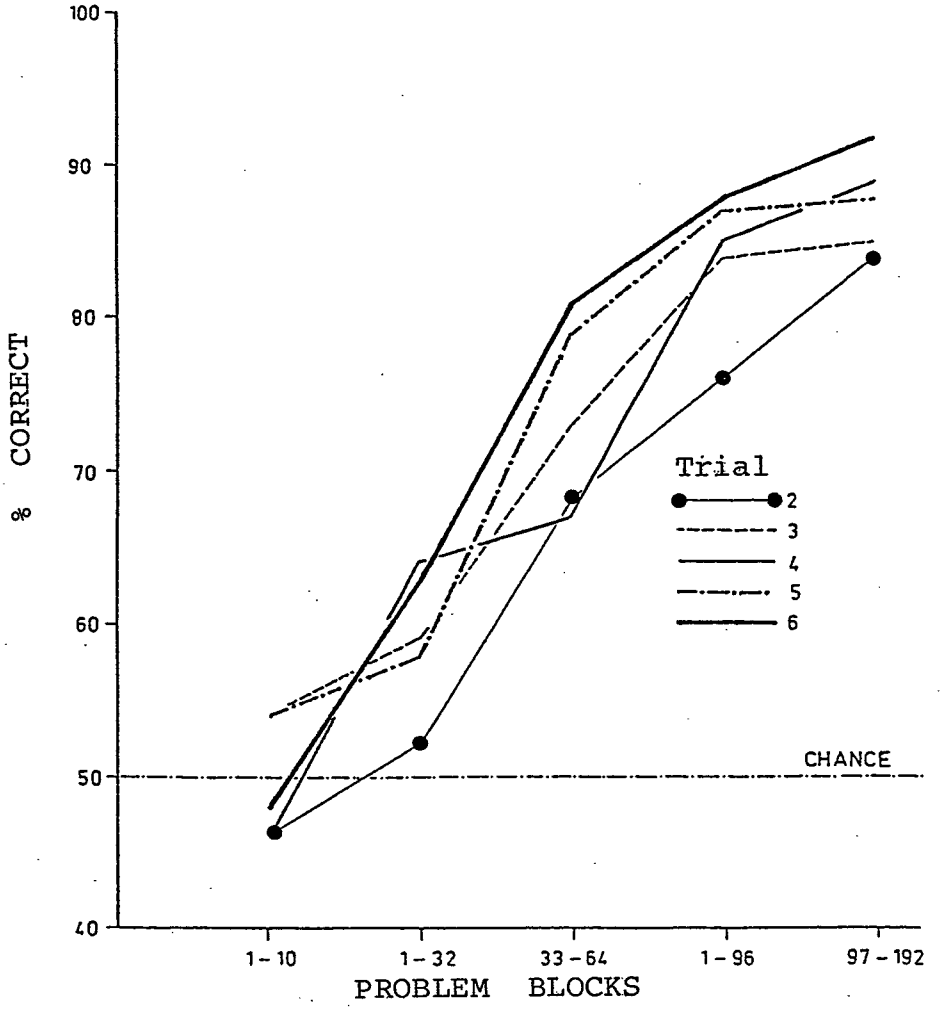


Fig.19. マカコキツネザルの第２～６の各試行の平均正答率.
Cooper(1974)による.

最後に、Cooper（1974）はマカコキツネザル（Lemur macaco）について報告している。被験体は３頭である。課題は３段階に分かれ、まず10問題各 100試行を与え、次に64問題を25試行中正反応が17以上という基準で与え、最後に192問題各６試行課しており、一定試行法と基準試行法を巧みに組合せた特徴的な手続きとなっている。その結果、第２試行の平均正答率は最初40％台であったのが最終問題群で80％を越えるほど急激に上昇し、アカゲザルなどにみられるような典型的な学習セット曲線が得られている。また同時に第３・４・５・６試行の正答率曲線も示されており、いずれも急激に上昇している（Fig.19）。

以上、これまでになされてきた霊長類の学習セット形成の実験例を振り返ってみた。４つの分類群ごとに対象となった種名を報告者及び年代と共に整理するとTable１のようになる。先にも述べたように、霊長類を対象とした研究全般においては、真猿亜目の研究に比

して原猿亜目の研究は歴史が浅く、それだけ研究例数も少なかったが、Table1から明らかなように学習セット形成の研究においても同様の傾向がみられる。Hodos（1970）が霊長類の学習セット研究において原猿は空白状態であることを指摘して20年近く経た現在でも、状況は大きな進展をみていないことがよくわかる。

ところで、数少ない原猿の報告例についていうならば、それらはすべて昼行性の種に関する報告であり、原猿亜目の大半を占める夜行性の種がまったくとり上げられていない。さらに、真猿亜目の研究例と比べるならば、複数の原猿の種の間での比較を行った例はない。そこで、明らかになったこれら２点をもとに、本研究においては夜行性の種も含めた４種の原猿を対象とし、基本的には同一の実験条件下で学習セット形成を調べて種間比較を試みることとした。

Table 1. 霊長類を対象とした学習セット形成実験の報告例

分類	種名	報告者及び年代
類人猿		
	チンパンジー (Pan troglodytes)	Hayes et al., 1953 Rumbaugh & McCormack, 1967
	ピグミーチンパンジー (Pan paniscus)	Rumbaugh & McCormack, 1967
	ゴリラ (Gorilla g. gorilla)	Fischer, 1962 Rumbaugh & McCormack, 1967
	オランウータン (Pongo p. pygmaeus)	Rumbaugh & McCormack, 1967
	シロテテナガザル (Hylobates lar)	Rumbaugh & McCormack, 1967
	ワウワウテナガザル (Hylobates moloch)	Rumbaugh & McCormack, 1967
旧世界ザル		
	アカゲザル (Macaca mulatta)	Harlow, 1949 Miles, 1957 Behar, 1962 Steevens, 1965 Schrier, 1966 Gross, 1966

ベニガオザル (Macaca speciosa)	Schrier, 1966
カニクイザル (Macaca fascicularis)	Behar, 1962
クロザル (Macaca niger)	Rumbaugh & McCormack, 1967
シシオザル (Macaca silenus)	Rumbaugh & McCormack, 1967
ブタオザル (Macaca nemestrina)	Rumbaugh & McCormack, 1967
ニホンザル (Macaca fuscata)	Yagi & Furusaka, 1973
シロエリマンガベイ (Cercocebus torquatus)	Behar, 1962

新世界ザル

コモンマーモセット (Callithrix jacchus)	Miles & Meyer, 1956
コモンリスザル (Saimiri sciurea)	Miles, 1957 Shell & Riopelle, 1958 Rumbaugh & McQueeney, 1963
チュウベイクモザル (Ateles geoffroyi)	Shell & Riopelle, 1958
シロガオオマキザル (Cebus albifrons)	Shell & Riopelle, 1958
フサオマキザル (Cebus apella)	Steevens, 1965

原猿

ワオキツネザル（Lemur catta）	Steevens, 1965
マカコキツネザル（Lemur macaco）	Cooper, 1974
コモンツパイ（Tupaia glis）	Leonard et al., 1966

第 III 章　方法

A．被験体

はじめに、Napier & Napier（1967）及びマクドナルド（1986）に基づき、対象の紹介としてそれぞれの種の諸特徴を挙げておく。ただし社会構造や行動圏については後の考察において種毎に取り上げるため、ここでは省略する。次いで、それぞれの種の被験体に関する諸事項を示して行く。

1．スローロリス

スローロリスはバングラデシュからベトナム、マレーシア、スマトラ、ジャワを経てボルネオまで広く分布する。熱帯雨林や湿地林の樹上を生活場所とする。完全な夜行性で、昆虫、果実、種子、小鳥などを食べる雑食性である。体重は1000～1600g、頭胴長は約30cm、尾長は約5cmである。ロコモーション様式はスロークライミングと呼ばれる特異なもので、極めて緩慢に4足で樹上を移動し、走っ

たり跳躍したりすることはない。手は母指対向性を示し、枝などを強力に握るのに適した形態を持つ。通常は一産一仔である。8～12ヶ月で性成熟に達する。

このスローロリスについては、オス３頭、メス３頭の計６頭を学習セット形成実験の被験体に用いた（No.１～６）。被験体は、１頭のメスの若成体個体（No.６）を除き、すべて成体であった。体重は 750g から 1300gの範囲であった。すべての個体は学習等の実験については未経験であった。各被験体には、実験開始に先立ち３カ月以上にわたり、飼育条件に順化させる期間を設けた。また学習セット形成実験に付随して、スローロリスの単一の弁別課題に対する学習可能性を調べる完全学習実験を、全く同一の条件下で行った。この完全学習実験には、先の６頭の被験体の中から２頭（No.５，６）と、他にメスの未経験個体１頭（No.７）の計３頭を用いた。各被験体の性別、発達段階、通常時の体重、及び被

Table 2. スローロリスの被験体一覧

Subject No.	Sex	Development	Normal weight,g	Test
1	male	adult	1,130	learning set
2	male	adult	1,270	learning set
3	female	adult	970	learning set
4	female	adult	910	learning set
5	male	adult	1,020	learning set and complete learning test
6	female	subadult	750	learning set and complete learning test
7	female	adult	890	complete learning test

験した実験の種類については、Table2に示す。

被験体は実験期間中すべて1頭ずつ個別ケージにて飼育した。また実験期間中、各被験体の体重を通常時の約85%に維持した。飼育に際してはほぼ一定の室温（25±3°C）と湿度（60±10%）を維持した。さらに飼育室内を人工的に昼夜逆転し、室内が夜間の時間帯、すなわち夜行性のスローロリスが活動する時間帯に実験を行った。なお、このスローロリスの実験期間中、同じ飼育室内で1頭のメスが出産したことから、この飼育条件下ではスローロリスに与えるストレスのレベルが高くないと考えられる（von Holst,1974）。

2．ワオキツネザル

ワオキツネザルはマダガスカル島の落葉樹林、川辺林、乾燥林、低木林に広く生息する。地上で長時間過ごす点で、専ら樹上を生活場所とする他のキツネザル属の種とは異なっている。昼行性であり、主に果実や花・葉を食べる完全な植食性である。体重は2300～3500

g、頭胴長は39～46cm、尾長は56～63cmである。主に4足で移動するが、樹間の跳躍時には垂直しがみつき飛びに似た様式も示す。手は母指対向性を示していて物の把握に適している。通常は一産一仔であるが、時には複数仔を産む。約18ヶ月で性成熟に達する。

このワオキツネザルについては、オス3頭メス2頭の計5頭（No.1～5）を用いた。被験体はすべて成体で実験未経験であり、体重は2,200～4,200gの範囲にあった。実験開始2カ月以上の飼育順化期間を設け、すべて個別ケージにて飼育した。室温、湿度等の飼育条件はスローロリスとほぼ同様であった。ただし、昼夜逆転はせずに自然の日周条件下で飼育した。また体重は実験期間中に通常時の約85%レベルに維持した。また完全学習実験には、この5等の中から2頭（No.2，5）を用いた。各被験体における諸特徴をTable3に示す。

Table 3. ワオキツネザルの被験体一覧

Subject No.	Sex	Development	Normal weight,g	Test
1	female	adult	2,480	learning set
2	male	adult	2,220	learning set and complete learning test
3	male	adult	4,080	learning set
4	male	adult	3,300	learning set
5	female	adult	4,180	learning set and complete learning test

３．コモンツパイ

コモンツパイは東南アジアのマレー半島南部及びスマトラ島とその周辺の島に分布し、熱帯雨林や二次林、山地林の主に林床を生活場所とする。昼行性で、節足動物などの小動物や果実、種子などを食べる雑食性である。体重160g前後、頭胴長は15～20cm、尾長13～21cmである。ロコモーション様式は４足歩行走行型で、地上や樹上を敏捷に移動し、また１メートル程度の高さにも跳躍し得る。手は把握可能であるが、第１指が他の４指から分離している程度で母指対向性は明瞭ではない。摂食時には両方の手で食物をつかんで食べる。一度に１～４仔を出産し、子供は約６ヶ月で性成熟に達する。

このコモンツパイについては、オス５頭、メス１頭の計６頭を被験体とした。いずれの個体も成体で実験未経験であり、体重は120～180gの範囲にあった。また実験開始前に２～３カ月以上の飼育期間を設けた。体重統制も

Table 4. コモンツパイの被験体一覧

Subject No.	Sex	Development	Normal weight,g	Test
1	male	adult	173	learning set and complete learning test
2	male	adult	128	learning set and complete learning test
3	male	adult	155	learning set
4	male	adult	157	learning set
5	male	adult	158	learning set
6	female	adult	165	learning set
7	mele	adult	150	complete learning test

同様に通常時の85%とした。各個体は個別ケージにて飼育され、飼育条件は先のスローロリスと同様である。また学習セット形成実験後の完全学習実験は、上記の6頭の中の2頭（No.1，2）に実験未経験のオス1頭（No.7）を加えた3頭について行った。各被験体の特徴をTable4に示す。

4．オオガラゴ

オオガラゴはアフリカ大陸の東部及び南部に分布し、乾燥林や川辺林、木のはえたサバンナの樹上を生活場所とする。完全な夜行性であり、昆虫だけでなく鳥や小型哺乳類などの小動物、及び樹脂、果実などを食べる雑食性である。体重は1000～1200g、頭胴長は約30cm、尾長は44cmである。ロコモーション様式は樹上での4足歩行走行型と垂直しがみつき飛び型の両方を示す。手は母指対向性を示す。一産一仔ないし二仔で、子供は8～12ヶ月で性成熟に達する。

このオオガラゴについては、オス2頭とメ

Table 5. オオガラゴの被験体一覧

Subject No.	Sex	Development	Normal weight,g	Test
1	male	adult	990	learning set and complete learning test
2	female	adult	790	learning set
3	male	adult	950	learning set and complete learning test
4	female	adult	870	learning set
5	female	subadult	740	learning set

ス３頭の計５頭（No.１～５）を被験体とした。１頭の若成体のメス（No.５）を除き、すべて成体であった。いずれの個体も実験未経験であり、体重は740～990gの範囲にあった。実験期間中は、各個体は個別ケージにて飼育された。なお、実験終了後につがいにしたオス（No.１）とメス（No.２）から産まれたのが若成体のメス（No.５）である。オオガラゴも実験開始前２～３カ月以上の飼育順化期間を設けた。飼育条件も同様であった。体重も通常時の85％レベルに維持した。更に完全学習実験には、上記の５頭の中から２頭（No.1, 3）を用いた。各被験体の特徴をTable5に示す。

なお、先のスローロリスと同様にオオガラゴにおいても出産がみられたことから、飼育条件が与えたストレスのレベルは低いことがわかる（von Holst,1974）。

B．装置

学習セット形成実験及び完全学習実験に用

いた装置は、ＷＧＴＡ（Wisconsin General Test Apparatus）である。ただし、被験体となる種の身体の大きさに応じて、スローロリス、ワオキツネザル、オオガラゴの３種に用いる大型ＷＧＴＡと、コモンツバイ用の小型ＷＧＴＡを作製した。大型ＷＧＴＡは、刺激を呈示して弁別を行わせるテスト箱（test compartment）と、被験体を入れておく動物箱（animal compartment）から構成される。テスト箱は、大きさが 57 X 100 X 51 cm で、外枠を鉄製Ｌ型アングルで組立て、三側面に11mm厚の合板を張り、動物箱に接する面には 5mm厚の合板で遮断スクリーンを設けた。このスクリーンは実験者がロープを引くことによって上下動し得るもので、弁別試行中には引き上げられ、試行終了と共に下げられてテスト箱と動物箱とを遮断し、被験体がテスト箱内部を覗けないようにする。このスクリーンとの反対側面、すなわち実験者側の面には、被験体の行動を観察するために底部からの高

さ55cmの位置に10 X 22cmの窓を作り、そこに一方向スクリーンを設置した。テスト箱内には弁別問題用の刺激を呈示する呈示台を設置した。これは箱の外から実験者によって前後にスライドできる構造となっている。呈示台の大きさは 27 X 45.5 X 5 cm で、その上面には報酬を入れる円形くぼみが左右に２つある。この円形くぼみは直径３cm、深さ５mmで、左右の中心間距離が22cm、呈示台の前端から5.5cmの位置に設けてある。一方向スクリーンの下部には、実験者が両手を入れて刺激と報酬を呈示台上に準備するための開口部を作り、外側から開閉自在の遮断幕を付けた。テスト箱の天井には、試行中の被験体の行動観察及び刺激と報酬のセッティングのために照明用のランプソケットを設け、夜行性のスローロリス、オオガラゴの実験時には５Wの赤色ランプを点灯し、昼行性のワオキツネザルの場合には100Wの白色ランプを用いた。この小型赤色ランプは、動物園での夜行性動物の展示

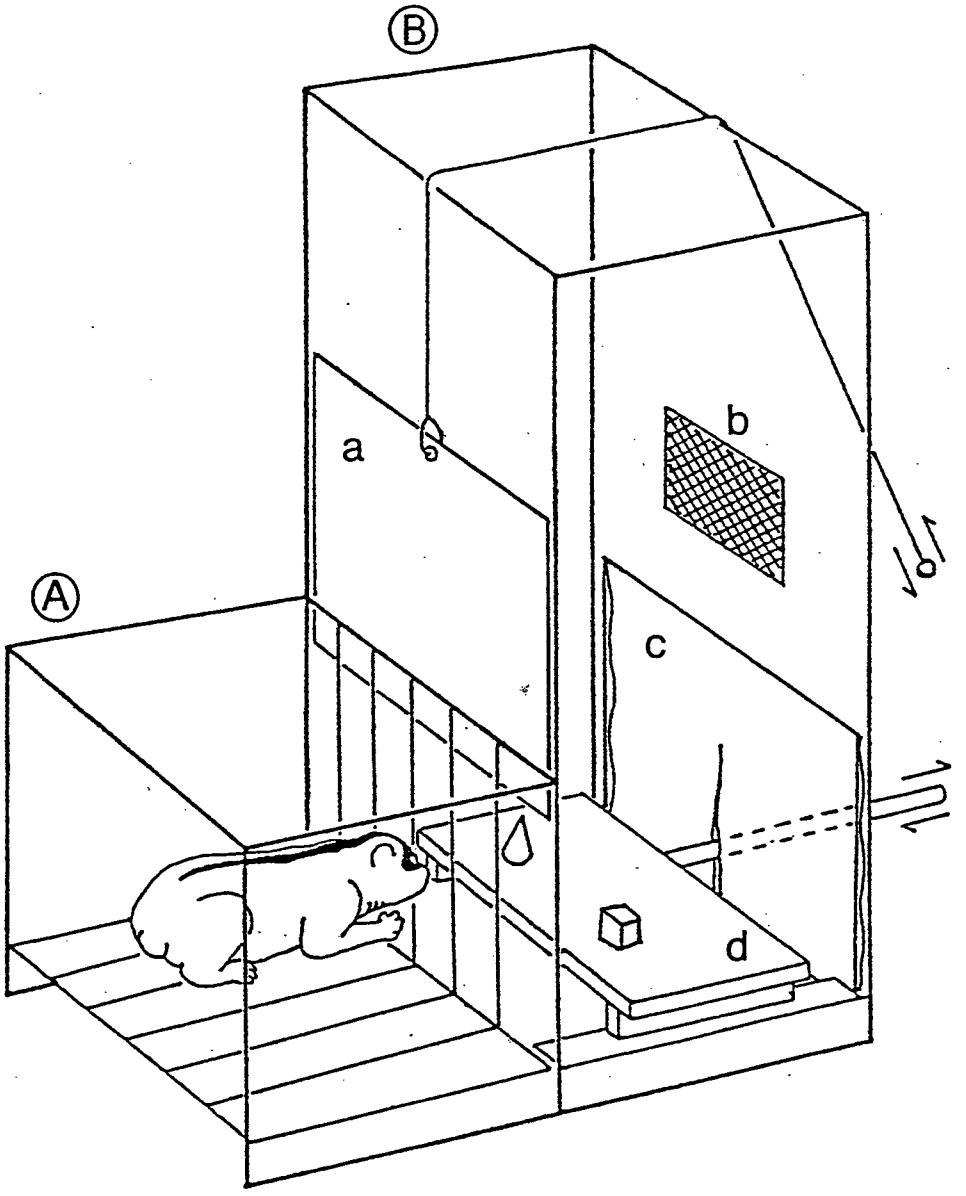


Fig.20. 本研究で用いた実験装置．A：動物箱，B：テスト箱，a：遮断スクリーン，b：一方向スクリーン，c：遮断布，d：刺激呈示台．

にも使用されているもので、夜行性の被験体の活動性に対する影響は特にみられなかった。また動物箱は大きさが 48 X 40 X 40 cmで、合板で組み立ててあり、テスト箱に接する面には、直径10mmの鉄棒を鉛直方向に45mm間隔で平行に並べた柵状の戸をはめ込んである。さらに動物箱の天井部には直径３mmの鉄棒が27mm間隔で並んでおり、樹上性のスローロリスやオオガラゴはこの天井の柵につかまってぶら下がる姿勢をとることが可能である。この柵天井の上から合板で覆いをし、外部がみえないようにした。床面は直径10mmの鉄棒を22mm間隔に並べ、その下に糞受けを設けた。動物箱の後面には上下にスライドする開閉扉を設け、実験開始及び終了時にはこの扉を開いて動物を出し入れした。なお、テスト箱及び動物箱の内部外部ともに灰色に塗装した（Fig.21）。

小型ＷＧＴＡは、テスト箱が40 X 30 X 78 cmの大きさで、その構成は大型のものと同様

である。また内部の刺激呈示台の大きさは12 X 27 X 4 cmで、報酬を入れる円形くぼみは直径15mm、深さ5mmで、左右の中心間距離が16cm、呈示台前端から5mmの位置に設けてある。動物箱は 23 X 30 X 30 cmの大きさで、コモンツバイ飼育用の金属製ケージを改造したものである。テスト箱と接する動物箱の前面部には、直径2mmのアルミニウム棒を鉛直方向に平行に15mm間隔で並べた柵を設けてある。

C. 刺激

弁別課題用の刺激として394の平面図形と276の立体物を用意し、それぞれ197対の平面図形課題、138対の立体物課題を作製した。平面図形課題は、図形の大きさ・形・色（白対黒のみ）のいずれか一種類の属性を有し、また立体物課題の方は大きさ・形・色（白、黒以外の色も含む）の三種類の属性を有する。ただし、スローロリス、オオガラゴとも完全な夜

行性で、網膜に錐体細胞を欠いていて色盲と考えられる（Noback, 1975）ため、白対黒の弁別以外には、色の弁別のみを要求する課題はない。

この合計 335対の弁別課題の内、２対（平面図形１対と立体物１対）は馴致用とし、32対を予備弁別実験用、300対を本弁別用とし、残る１対を完全学習実験に使用した。

また、装置の場合と同様に、小型のコモンツパイに対しては、平面図形の全てと立体物の中で特に大きい刺激を約 1／2 に縮小したものを用意した。

D．報酬

実験用の報酬としては、４種の被験体のいずれもが高い嗜好性を示すレーズンを用いた。ただし身体の大きさが異なるため、ワオキツネザルには１試行当たりレーズン１粒を与え、スローロリスとオオガラゴに対しては１粒を 1／2 から 1／3 に切ったものを与え、コモ

ンツパイには1粒を 1／4 から 1／6 に切ったものを報酬として与えた。

E．手続き

1．馴致

4種の各被験体に対し、1対の課題刺激の弁別に至るまでの馴致として以下の訓練段階を設けた。

a．刺激呈示台の左右の円形くぼみにレーズンを入れ、自由に取らせる。なお始めは呈示台を被験体側に押しやった状態のままにし、また遮断スクリーンを開いたままにしておく。そして呈示台の前後のスライドと遮断スクリーンの開閉を徐々に加えてゆく。

b．左右の円形くぼみのどちらか一方にのみレーズンを入れて取らせる。レーズンを入れる左右の位置は数回毎に交代し、ついには毎回ランダムにする。

c．左右の内でレーズンを入れた側の円形くぼみの後方に、馴致用刺激1組の内の一

方を正刺激として置き、被験体にレーズンを取らせる。この刺激の位置を徐々に前方に移動させてゆき、円形くぼみの一部を刺激でおおうようにし、最終的にはくぼみ全体を隠した状態にまで進め、被験体に刺激を手で取り除いてレーズンを取るようにさせる。

d．さらに新たにひとつの刺激を負刺激として加え、レーズンを入れない側の円形くぼみをこの負刺激でおおって、被験体に呈示する。はじめは誤反応の際に正刺激を選択し直すことを許すが、後にどちらか一方の刺激を選択した時点で試行を打ち切り、次の試行に移るようにする。

e．dの段階で一対刺激の弁別が可能になったのち、もう一組の馴致用刺激に交換し、弁別が可能になるまで課題を続ける。課題達成の基準は10試行中8試行以上正解とする。このeの段階で用いた手続きを、以後の予備弁別実験、本弁別実験および完全学習実験においても踏襲する。すなわち、1)遮断スクリ

ーンを降ろす。2)レーズンを正刺激の円形くぼみに入れる。3)両方の円形くぼみを一対の弁別刺激でおおう。4)遮断スクリーンを上げる。5)被験体が前方を向いてから3秒後に呈示台を被験体側へスライドさせる。6)被験体が正刺激を選択した場合、被験体がレーズンを取って口に運んだのを確認したのち、遮断スクリーンを降ろす。また負刺激を選択した場合には、被験体がもう一方の刺激を選択しようとする前に遮断スクリーンを降ろす。

以上のような非矯正法による同時弁別の手続きによって実験を進めて行った。なお、レーズンの臭いが手がかりにならないように、毎日の実験開始前には両方の円形くぼみにレーズンをこすりつけてあらかじめ臭いをつけておいた。

2. 予備弁別実験

予備弁別実験の段階では、1日に1問題各50試行を課し、これを計32問題与えていった。試行間間隔は15秒間とした。各問題における

Table 6. ゲラーマン系列. Gellerman(1933)に基づく. Rは右、Lは左を示す.

1	RRRLLRLRLL	23	LRRRLLRLLR
2	RRRLLRLLRL	24	LRRLRRLLLR
3	RRLRLRRLLL	25	LRRLRLLLRR
4	RRLRLLRRLL	26	LRRLLRRLLR
5	RRLRLLLRRL	27	LRRLLRLLRR
6	RRLLRRLRLL	28	LRRLLLRRLR
7	RRLLRRLLRR	29	LRRLLLRLRR
8	RRLLRLRRLL	30	LRLRRLLLRR
9	RRLLRLLRRL	31	LRLLRRRLLR
10	RRLLLRRLRL	32	LRLLRRLLRR
11	RRLLLRLRRL	33	LRLLRLLRRR
12	RLRRLRRLLL	34	LLRRRLRLLR
13	RLRRLLRRLL	35	LLRRRLLRLR
14	RLRRLLLRRL	36	LLRRLRRLLR
15	RLRLLRRRLL	37	LLRRLRLLRR
16	RLLRRRLRLL	38	LLRRLLRRLR
17	RLLRRRLLRL	39	LLRRLLRLRR
18	RLLRRLRRLL	40	LLRLRRRLLR
19	RLLRRLLRRL	41	LLRLRRLLRR
20	RLLRLRRRLL	42	LLRLRLLRRR
21	RLLRLLRRRL	43	LLLRRLRRLR
22	RLLLRRLRRL	44	LLLRRLRLRR

正刺激の位置の交替については、Table6に示すゲラーマン系列（Gellerman,1933）からランダムに選択した5系列を組み合わせた計50試行の系列に基いて行い、1問題につき正刺激が左と右にそれぞれ25試行ずつ置かれることとなる。このゲラーマン系列と問題の系列は、それらの系列効果を相殺するために、それぞれの種の被験体間で異なるものを与えた。

3．本弁別実験

本弁別実験の段階では、1日に10問題を各問題6試行計60試行課し、これを30日間計300問題与えた。試行間の間隔は予備実験と同様に15秒間とし、問題間には1分間の休憩を挿入した。また正刺激の左右位置の交替に関しては、Harlow（1950）の用いた6試行系列を採用した（Table7）。この刺激位置の系列も問題の系列も、同様に各種内の被験体間で異なっている。

4．完全学習実験

本弁別実験を終了した被験体の一部に対し、

Table 7. 6試行の位置系列．Rは右、Lは左を示す．Harlow(1950)に基づく．

試行	系列									
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
1	R	R	R	R	R	L	L	L	L	L
2	L	L	R	R	R	R	R	L	L	L
3	R	L	L	L	R	L	R	R	R	L
4	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R
5	R	L	R	L	L	L	R	L	R	R
6	L	R	L	L	R	R	L	R	R	L

単一の弁別問題について弁別が可能かどうかを確認するため、完全学習実験を行った。実験条件は全く同様で、弁別刺激（平面図形課題）を一組用い、1日に60試行課し、試行間間隔は15秒間である。達成基準は正当率90%以上を連続3日間維持することとした。

第 IV 章　結 果

A．学習セット形成

学習セット形成の程度をとらえる指標としては、第２試行の平均正答率における変化を挙げることができる。すなわち、各課題の第１試行では、一対の刺激のどちらが正刺激であるかがわからないため、その反応の正誤は偶然の結果に過ぎない。この第１試行が終った時点で正刺激が明らかとなり、その正刺激を次の第２試行において選択すれば良いのであるが、この規則をどの程度把握しているかが第２試行正答率によって示されるわけである（Miles, 1957）。

この第２試行の平均正答率は次のようにして求めた。まず全 332問題の内、予備弁別問題32問を１ブロックとし、残る 300問題を60問毎の５つのブロックに分け、計６ブロックとする。被験体１頭ずつについて各問題ブロックでの第２試行の平均正答率を求める。さ

らに被験体間で正答率を平均してその種の平均正答率とする。以下、４種それぞれにおける各被験体、及び種全体の第２試行平均正答率を示す。

１．スローロリス

スローロリスでは、Fig.22に示すように、被験体No.1において第１ブロックで50.0%、第２ブロックで53.3%、第３ブロックで56.7%、第４ブロックで 50.0%、第５ブロックで66.7%、第６ブロックで68.3%であった。No.2では同様に第１から第６ブロックにかけて34.4・66.7・56.7・70.0・55.0・66.7%であった。No.3では56.3・51.7・60.0・66.7・61.7・58.3% であった。No.4では50.0・65.7・55.0・66.7・56.7・63.3%であった。No.5では62.5・56.7・50.0・60.0・61.7・66.7%であった。No.6では、56.3・43.3・66.7・53.3・65.0・73.3%であった。

このように各被験体で正答率の上下動が多く、とくにNo.2，４，６で顕著である。分散

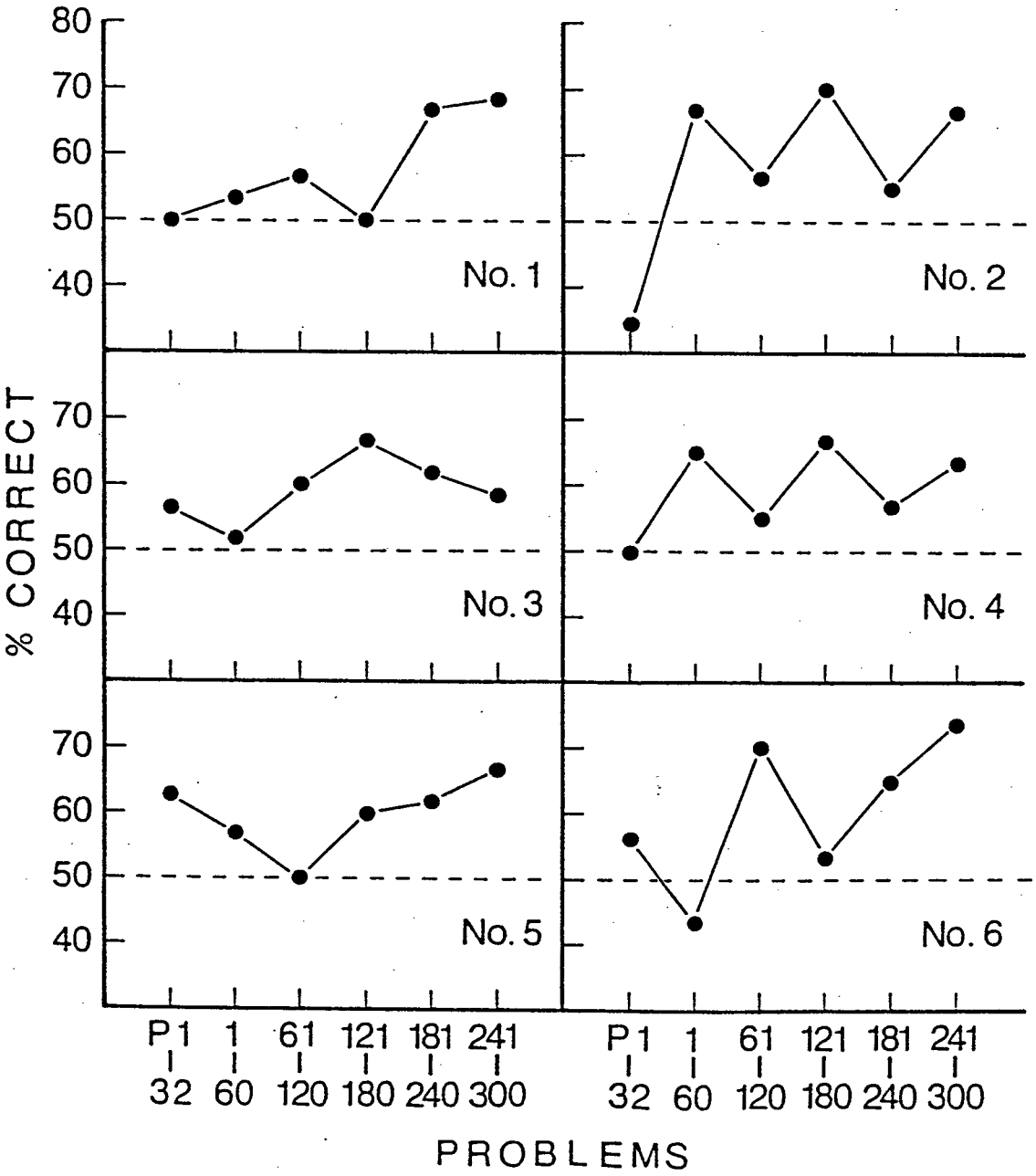


Fig.21. スローロリス６頭の第２試行正答率曲線．点線はチャンスレベルを示す．Ohta(1983)による．

分析の結果、被験体間に差はなく（F=0.09, df=5/25, p>0.2）、問題ブロックの間の差も傾向としてうかがえる程度であった（F=2.32, df=5/25, 0.05<p<0.1）。しかし、被験体6頭の正答率はいずれの問題ブロックにおいてもほとんど50%を越えており、6頭の正答率はサインテストによってチャンスレベルよりも有意に高いことがわかった（p<0.0313）。

また6頭全体の平均の第2試行正答率は、第1から第6ブロックにかけて、51.6・56.1・58.1・61.1・61.1・66.1%であった。

2. ワオキツネザル

同様にワオキツネザル5頭においてはFig. 23に示すように、その第2試行正答率は、No.1で第1から第6ブロックにかけて50.0・61.7・60.0・60.0・78.3%であり、No.2では56.3・51.7・56.7・71.7・78.3・76.7%であり、No.3では53.1・60.0・63.3・56.7・66.7・76.7%であり、No.4では53.1・61.7・58.7・73.3・71.7・76.7%であり、No.5では

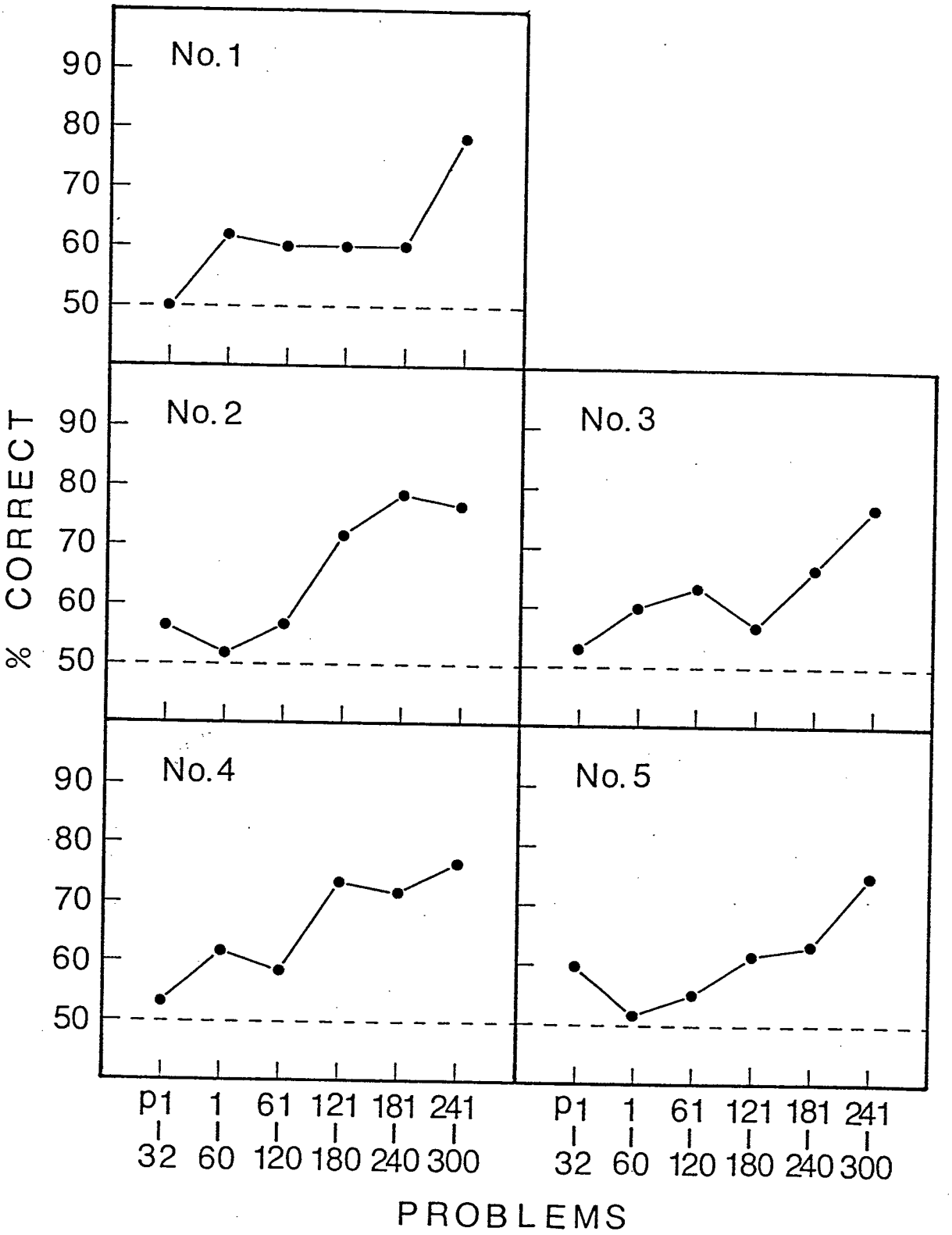


Fig.22. ワオキツネザル５頭の第２試行正答率曲線. Ohta et al. (1984)による.

59.4・51.7・55.0・61.7・63.3・75.0%であった。

これら5頭の正答率は、いずれも共通した上昇傾向、すなわちチャンスレベルからはじまって最終ブロックで75%以上にまで達する傾向を示している。分散分析からも、問題ブロック間で有意な差がみられ（F=18.39, df=5/20, p<0.001）、被験体間では差はみられなかった（F=1.48, df=4/20, p>0.2）。

また5頭全体での平均正答率は54.4・57.3・58.7・64.7・68.0・76.7%であった。

3．コモンツバイ

コモンツバイ6頭における正答率は、Fig.24に示すようにNo.1で56.3・48.3・55.0・61.7・45.0・50.0%であり、No.2では46.9・46.7・53.3・51.7・48.3・55.0%、No.3では62.5・50.0・50.0・53.3・50.0・48.3・48.3・50.0%、No.4では53.1・46.7・55.0・48.3・48.3・50.0%、No.5では53.1・50.0・51

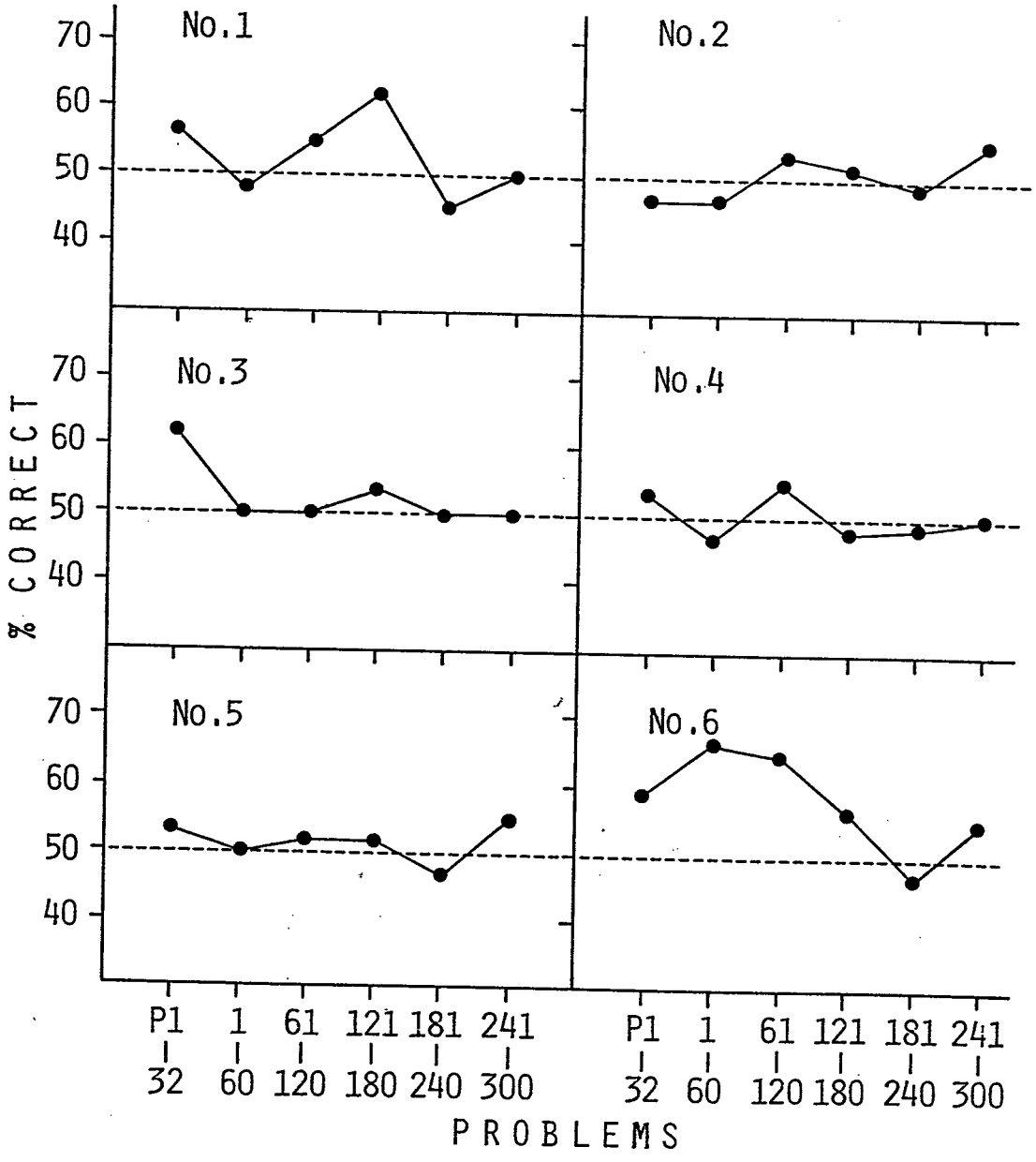


Fig.23. コモンツバイ６頭の第２試行正答率曲線. Ohta et al. (1985)による.

.7・51.7・46.7・55.0%、No.6では59.4・66.7・65.0・56.7・46.7・55.0%であった。

このように正答率はNo.1とNo.6とで大きな上下動を示し、他の4頭ではチャンスレベル付近で停滞している。分散分析の結果、問題ブロック間に有意な差が認められ（$F=2.78$, $df=5/25$, $p<0.05$）、また被験体間にも有意な差が示された（$F=2.62$, $df=5/25$, $p<0.05$）。

6頭全体の平均正答率は55.2・51.4・55.0・53.9・47.5・52.5%であった。

4. オオガラゴ

オオガラゴ5頭の正答率は、Fig.25に示すようにNo.1で71.9・51.7・58.3・46.7・46.7・58.3%、No.2で58.3・51.7・55.0・56.7・50.0・58.3%、No.3では56.3・53.3・55.0・48.3・58.3・58.3%、No.4では56.3・58.3・51.7・58.3・60.0・55.0%、No.5では59.4・55.0・73.3・55.0・68.3・70.0%であった。

被験体No.1およびNo.5では正答率が顕著

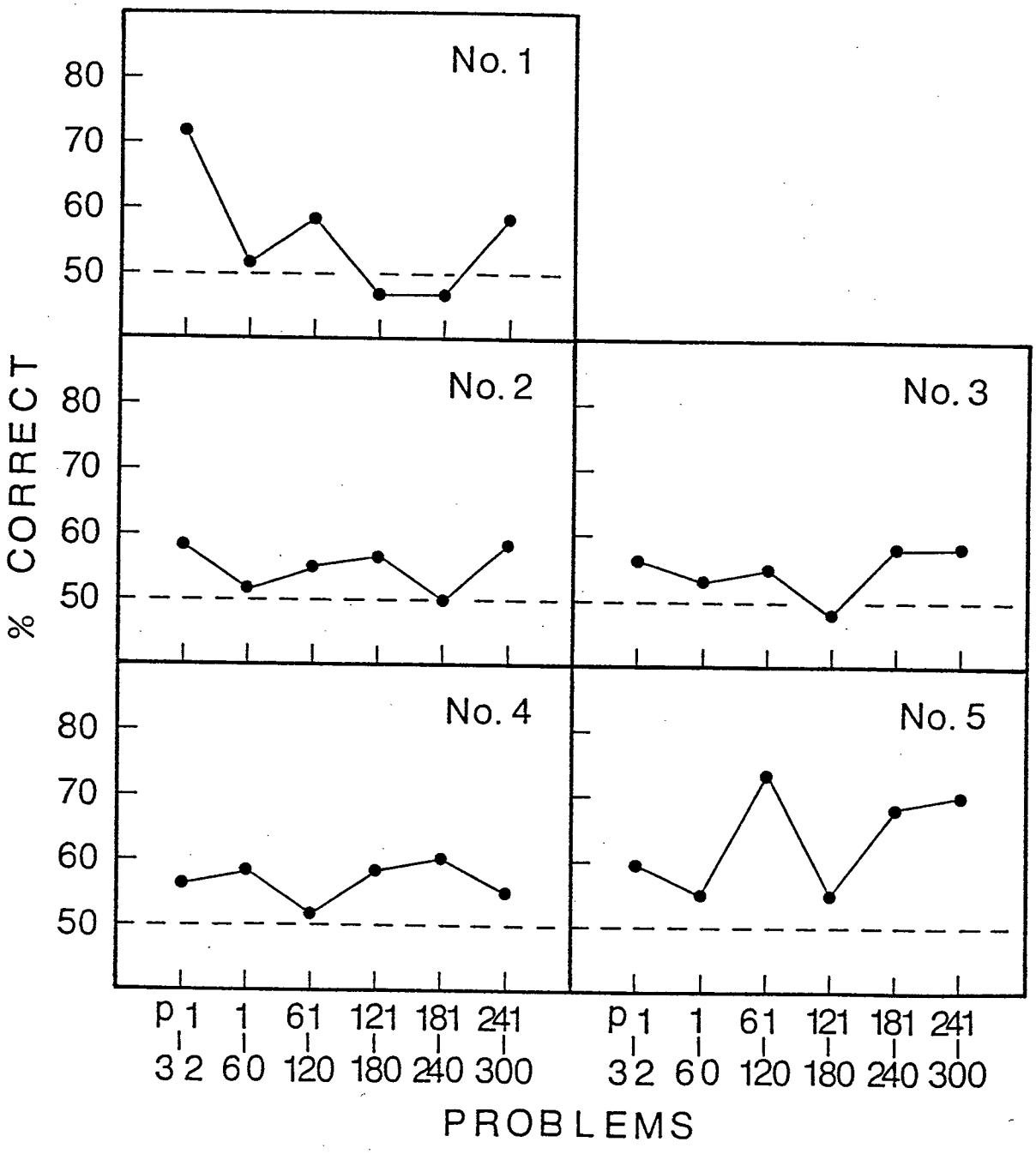


Fig.24. オオガラゴ５頭の第２試行正答率曲線. Ohta et al. (1987)による.

に上下動を示し、また他の3頭においては、50～60%の間にとどまっている。分散分析の結果、問題ブロック間に差はなく（$F=1.37$, $df=5/20$, $p>0.2$）、また被験体間にも差はなかった（$F=2.22$, $df=4/20$, $0.1<p<0.2$）。しかしながら、すべての被験体において第1から第6ブロックの正答率がほぼ50%よりも高いことから、サインテストにより5頭の正答率はチャンスレベルよりも有意に高いことがわかった（$p<0.0313$）。

また5頭全体での平均正答率は60.4・54.0・58.7・53.0・56.7・60.0%であった。

5．4種間の比較

以上の4種のそれぞれの種平均の第2試行正答率を同一軸上に示すと、Fig.26のように全体としてはツパイ→ガラゴ→ロリス→キツネザルの順に並ぶ。これら4種、計22頭の正答率について、1要因の繰り返しを伴う2要因分散分析（Winer,1971）を行ったところ、種間（$F=16.26$, $df=3/18$, $p<0.001$）、問題ブ

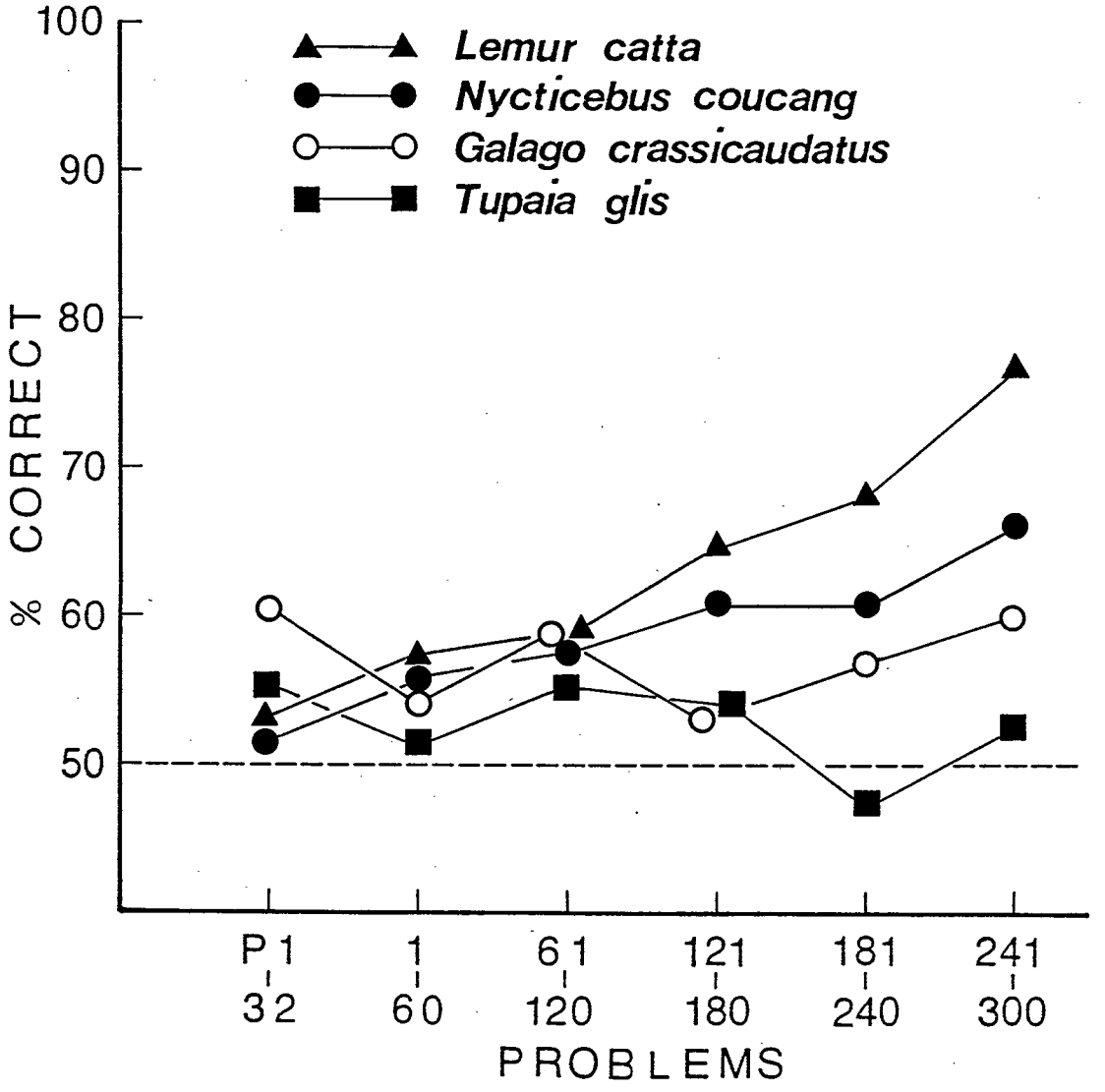


Fig.25. 原猿４種の第２試行の平均正答率曲線. Ohta et al. (1987)による.

ロック間（F=5.78, df=5/90, p<0.001）、種×ブロック交互作用（F=3.38, df=15/90, p<0.001）のいずれにおいても有意な差が認められた。

さらに詳しく比較を行うため、２種間に同じ分散分析を加えたところ、スローロリスとオオガラゴの間を除き、他のすべての２種間の組合せについては有意な差が認められた。すなわちスローロリス・ワオキツネザル間（F=19.50, df=1/9, p<0.005）、スローロリス・コモンツパイ間（F=25.29, df=1/10, p<0.001）、ワオキツネザル・コモンツパイ間（F=45.08, df=1/9, p<0.001）、ワオキツネザル・オオガラゴ間（F=10.76, df=1/8, p<0.025）、コモンツパイ・オオガラゴ間（F=5.22, df=1/9, p<0.05）であった。

B.　完全学習実験

４種すべてについて行った完全学習実験の結果を示す。先ずスローロリス３頭について

は、Fig.27に示すようにNo.5で第4日目に90.0%、5日目に93.3%、6日目に98.3%で基準に到達した。No.6は3日目に98.3%、4・5日目にそれぞれ100%を示し、No.7も4日目に93.3%、5日目に95.0%、6日目に96.6%と、いずれも基準に達した。

ワオキツネザル2頭については、Fig.28に示すようにNo.2で3日目に93.2%、4・5日目に91.5%となった。またNo.5で2・3日目に93.2%、4日目に94.9%となり、それぞれ基準に達した。

コモンツパイ3頭については、Fig.29に示すようにNo.1で3日目に91.5%、4日目に100%、5日目に98.3%となり、No.2で4日目に91.5%、5日目93.2%、6日目96.6%となり、No.7で5・6日目にそれぞれ93.2%、7日目91.5%となり、すべて基準に達した。

オオガラゴ2頭については、Fig.30に示すようにNo.1で4・5日目にそれぞれ91.5%、6日目93.2%となり、No.3では4日目に91.

5%、５・６日目にそれぞれ94.9%となり、共に基準に達した。

以上のように、４種の被験体はすべて１週間以内に90%以上連続３日間の基準を達成しており、単純な弁別課題についてはいずれの種においても可能であり、種間で顕著な差は無かった。

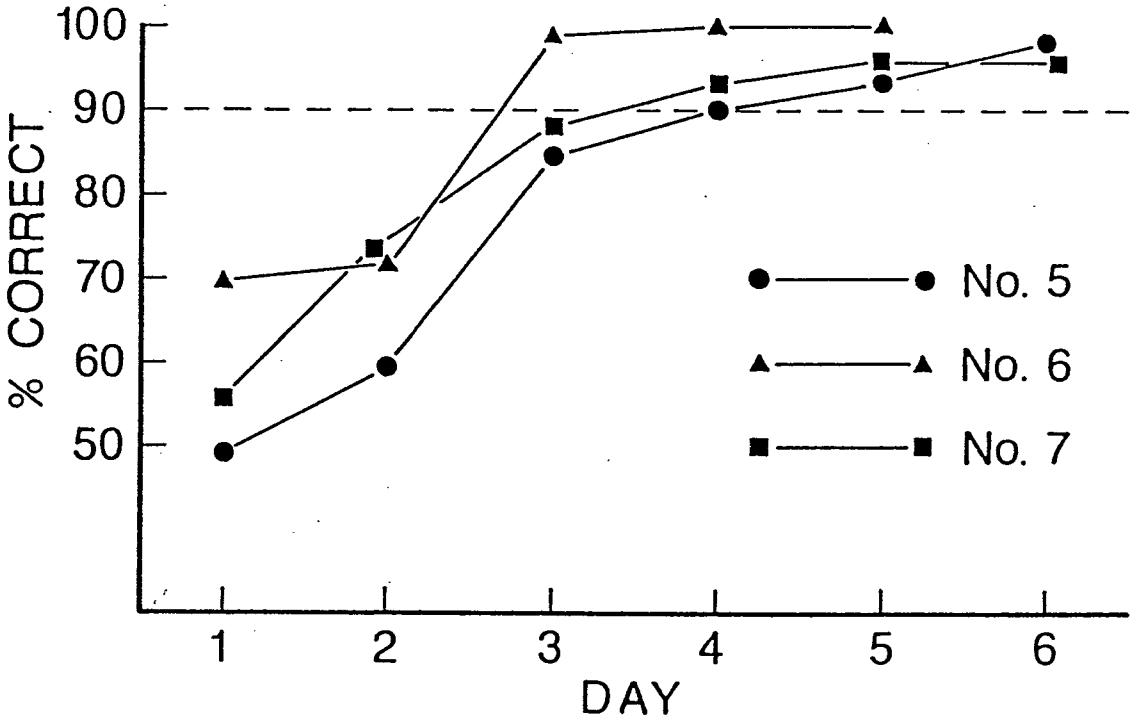


Fig.26. スローロリス３頭の完全学習曲線. Ohta(1983)による.

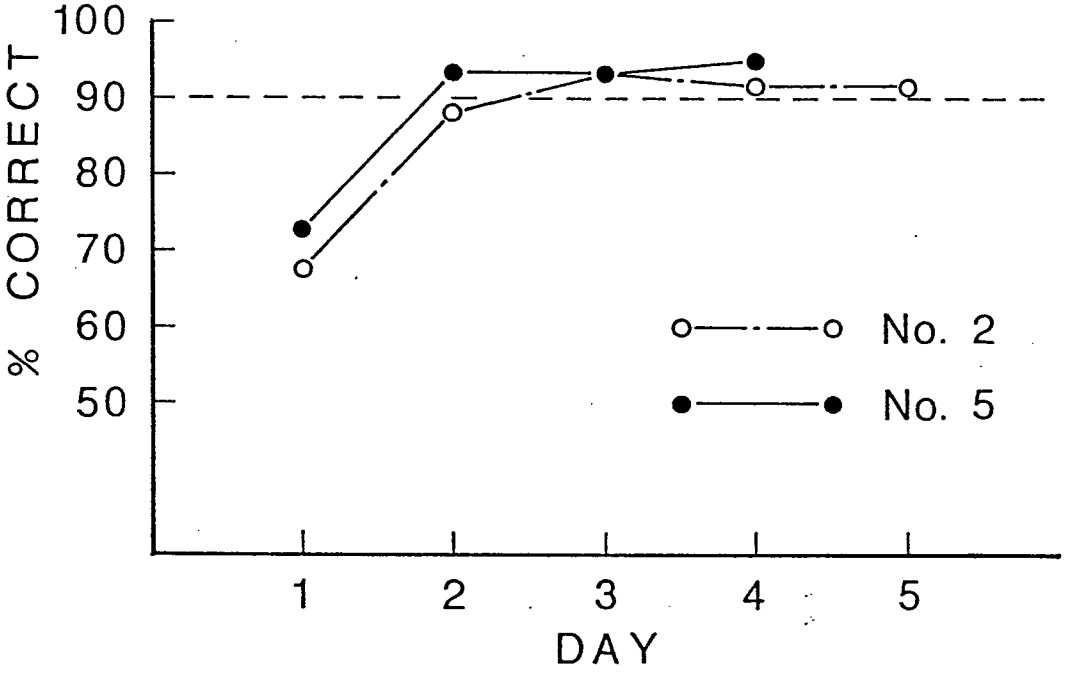


Fig.27. ワオキツネザル２頭の完全学習曲線. Ohta et al. (1984)による.

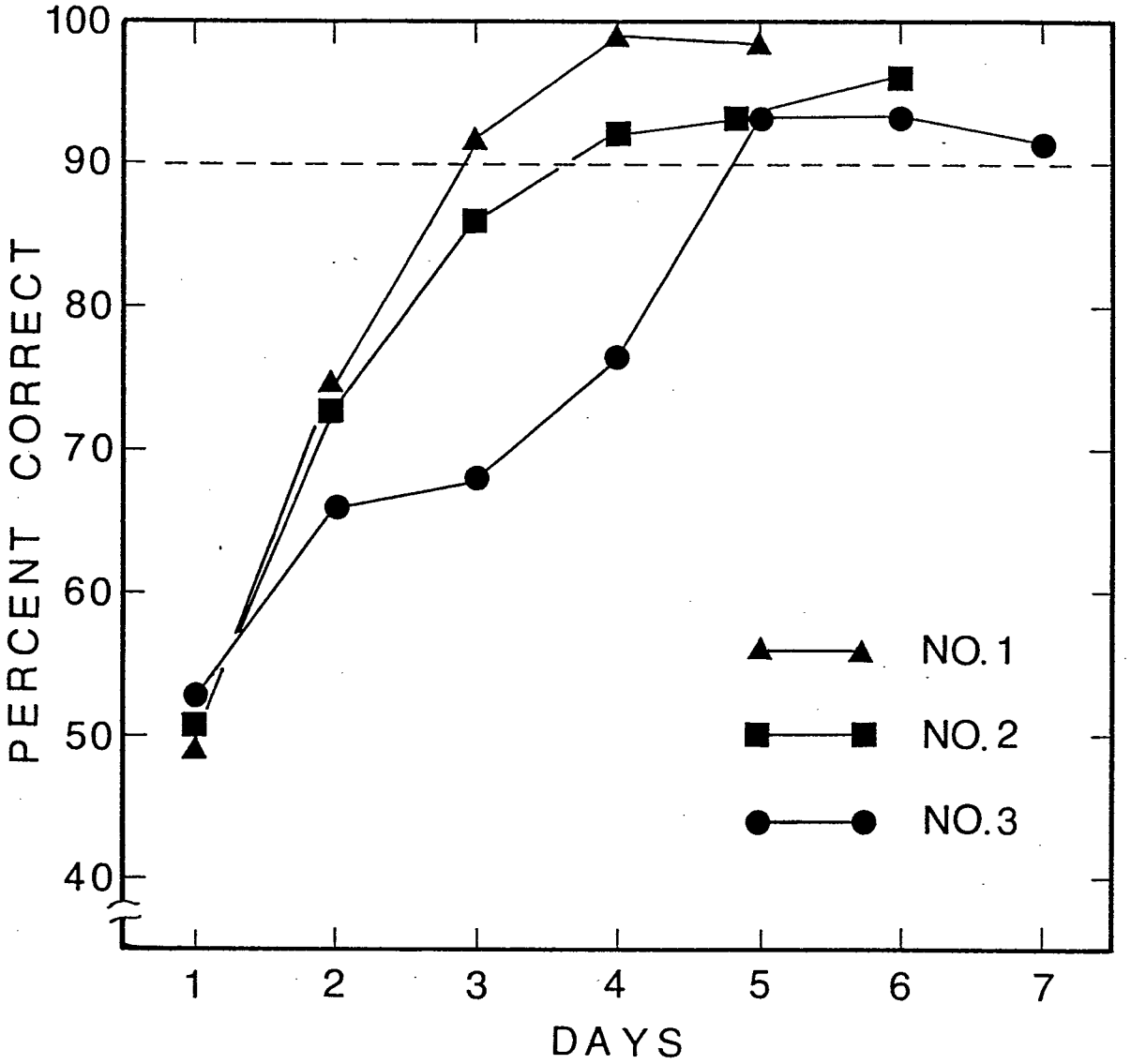


Fig.28. コモンツバイ３頭の完全学習曲線. Ohta et al.(1985) による.

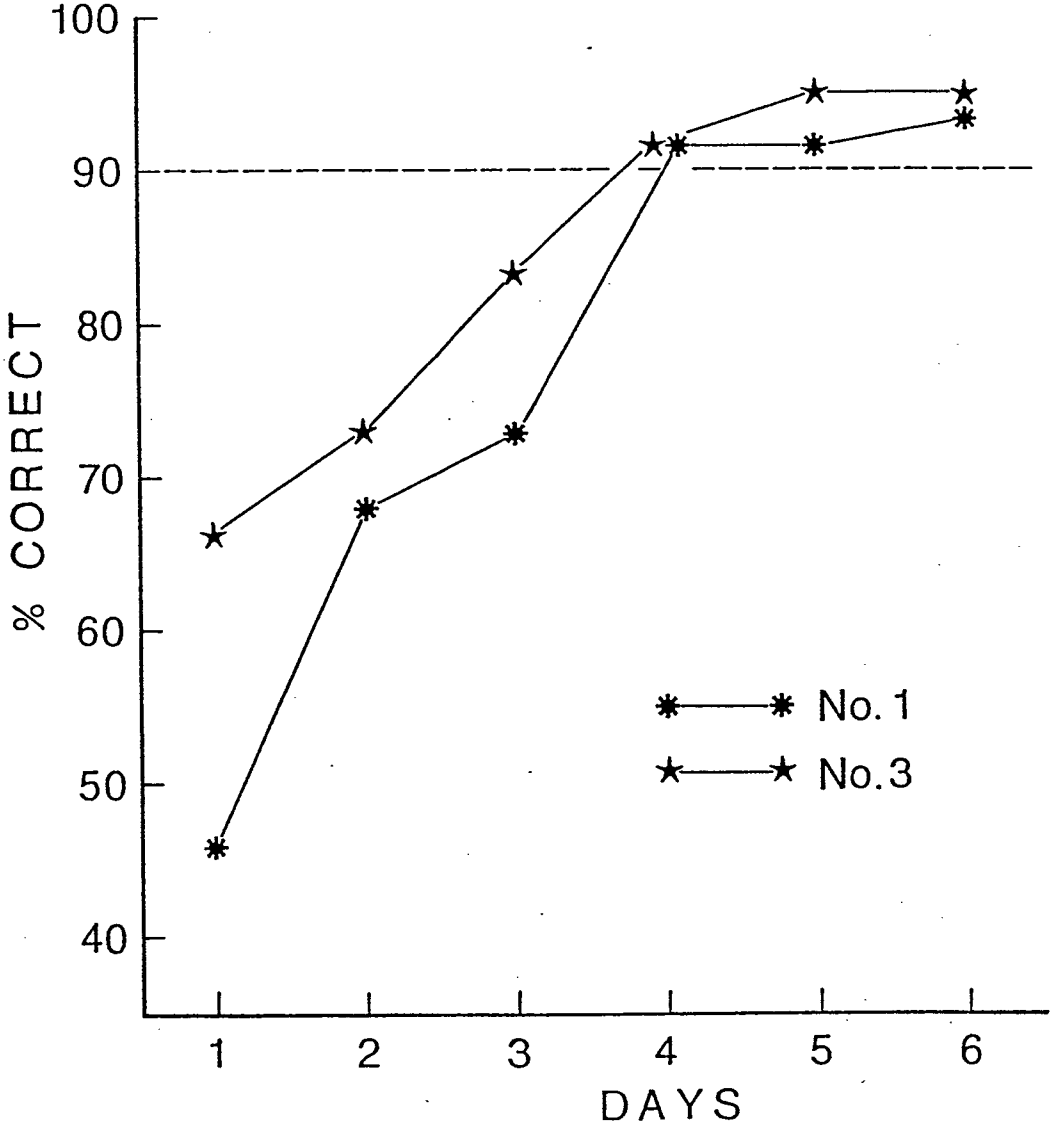


Fig.29. オオガラゴ２頭の完全学習曲線. Ohta et al.(1987) による.

第Ⅴ章　考察

前章の結果から、第2試行平均正答率で表わされる学習セット形成の程度が4種の原猿の間で異なることが明らかとなった。さらにこの4種における学習セット形成の種差は、個々の問題に対する単純な弁別学習の能力差によるのではなく、問題間に共通するルールの把握に関する学習能力の差を反映していると考えることができる。そこでこれら4種の学習セット形成の差異に関して、先ず反応分析を行って種差の生じた背景を探り、次いで4種における脳の発達度との対応を調べてみる。そして最後に4種の生活様式上の諸特徴との関連について言及する。

A．学習セット形成の背景

1．反応分析

これまでに取り上げた第2試行正答率は、学習セット形成の程度や速さをあらわす指標

であった。ただし、この指標だけでは単なる遂行結果が示されるのみである。このような表面上の遂行結果の背後に存在し、各々の種の課題解決行動を左右している要因を明らかにするには、改めて反応行動を詳細に分析しなければならない。

学習セット形成の理論構成は種々の研究者によってなされてきた。主要なものとしては、Harlow（1959）のError Factor理論、Restle（1958）の数学モデル、Reese（1964）の強化理論などが挙げられる。また近年認知心理学的影響のもとに注意説（Attention Theory）も出されている（Medin,1977）。これらの諸理論は各々長所と同時に短所も有するのであるが、その中でも理論の整合性、適用範囲、分析能力の点で優れているLevine（1965）のHypothesis Behavior Modelを採用することとした。

Levineは、問題解決に際して被験体がある行動原理（Hypothesis）を選択しそれにもと

ずいて反応すると考え、弁別学習セットについては９種類のHypothesisを区別している。そして学習の進展に伴うこのHypothesis間の優位性の変化を通して、仮説的行動の経過を明らかにしてゆくものである（小牧、1966）。問題解決につながるプラスの要因をも含んだ幅広くきめの細かい分析項目を有する点で、Harlowがエラー要因の抑制のみから説明を試みたError Factor理論の持つ難点を克服しており、着想が優れている（Medin, 1977）。さらには、Levineの発表後も他の研究者によって分析手続き等に改良が加えられている点（Fischer,1974;Thompson,1972）からも、この理論の有用性を示していると言えよう。以下Hypothesis Behavior Modelによる分析を示してゆく。

Levineは２刺激の同時弁別学習セットについて９種類のHypothesis（Ｈ）を分類した。先ずエラーを生じるＨとして６種類挙げている。

Ha : Position preference

左あるいは右の一方の位置に対して偏好する反応

Hb : Position alternation

ある試行で例えば左の位置に反応したとき、次の試行で右の位置に反応するというような、位置に対する交替反応

Hc : Stimulus preference

一対の刺激の内の一方に対して偏好する反応

Hd : Stimulus alternation

ある試行で一方の刺激を選択し、次試行でもう一方の刺激を選ぶというような、刺激に対する交替反応

He : Win-stay-Lose-shift with respect to position

ある試行で強化を受けた場合に、次試行でも同じ位置に反応し、

ある試行で強化を受けなかった場合には次試行で反対側の位置に反応するというような、位置に関するWin-stay-Lose-shift

Hf ： Lose-stay-Win-shift with respect to position

Heとは逆に、強化を受けた場合は次試行で反対側の位置に反応し、強化を受けなかった場合は次試行でも同じ位置に反応するというような、位置に関するLose-stay-Win-shift

次に報酬をもたらす２種類のＨが

Hp_2： Win-stay-Lose-shift with respect to object

強化を受けた場合に次試行でも同じ刺激を選択し、強化を受けなかった場合には次試行でもう一方の刺激を選択するというような、刺激に関するWin-stay-

Lose-shift

Hp_3: Three-trial Learning

第２試行が誤反応で第３試行で正反応であった場合にみられる第３試行学習

最後にこれら８種類のＨ以外の反応を

HR : The Residual category (Random response)

残りのカテゴリー、すなわちランダム反応とする。

そしてこれら９種類のＨについては、Ｈ同士が互いに独立しており、一つの課題内において被験体は一つのＨのみを用い途中でＨを交換しない、という前提が設けられている。ただ、課題の報酬の位置系列と被験体の反応系列、及び反応の正誤の結果の３種の組合せによっては、その課題中に被験体がとる可能性のあるＨは何通りも考えられる。Levineは課題の第１から第３試行について、これら３要素の可能な組合せ32通りと、それに適用し

得る各々のＨを考えている。それを図示したのがFig.31である。

報酬系列は１～３試行において報酬のおかれる位置の系列で、言い換えるならば正刺激の置かれる位置の系列のことであるが、第１試行での左もしくは右に報酬が置かれる位置をＡで表したとき、Ａと反対側の位置をＢで表す。例えばＡＡＡは１～３試行において常に同側位置に報酬を置き、ＡＢＢは第１試行で報酬を置いた位置を第２・３試行で反対側にすることを示す。報酬系列はＡＡＡ・ＡＡＢ・ＡＢＡ・ＡＢＢの４組からなる。

反応系列、すなわち被験体が取った刺激の置かれていた位置の系列は、第１試行で被験体の選択した刺激の位置をＩで表したとき、もう一方の位置を０で表す。したがって、ＩＯＩならば、第１試行で被験体が選択した刺激の位置が例えば左であるとすると、左・右・左ということになる。これも同様にＩＩＩ・ＩＩＯ・ＩＯＩ・ＩＯＯの４組からなる。

Response sequence

	I I I	I I 0	I 0 I	I 0 0
A A A	acfr	r	bdr	fr
	$-_1-_2-_3$	$+_1+_2-_3$	$-_1+_2-_3$	$+_1-_2-_3$
A A B	aer	cr	br	der
	$+_1+_2-_3$	$-_1-_2-_3$	$+_1-_2-_3$	$-_1+_2-_3$
A B A	adr	er	bcer	r
	$-_1+_2-_3$	$+_1-_2-_3$	$-_1-_2-_3$	$+_1+_2-_3$
A B B	ar	dfr	bfr	cr
	$+_1-_2-_3$	$-_1+_2-_3$	$+_1+_2-_3$	$-_1-_2-_3$

Response sequence

	I I I	I I 0	I 0 I	I 0 0
A A A	$acep_2r$	p_3r	bdp_3r	ep_2r
	$+_1+_2+_3$	$-_1-_2+_3$	$+_1-_2+_3$	$-_1+_2+_3$
A A B	afp_3r	cp_2r	bp_2r	dfp_3r
	$-_1-_2+_3$	$+_1+_2+_3$	$-_1+_2+_3$	$+_1-_2+_3$
A B A	adp_3r	fp_2r	$bcfp_2r$	p_3r
	$+_1-_2+_3$	$-_1+_2+_3$	$+_1+_2+_3$	$-_1-_2+_3$
A B B	ap_2r	dep_3r	bep_3r	cp_2r
	$-_1+_2+_3$	$+_1-_2+_3$	$-_1-_2+_3$	$+_1+_2+_3$

Fig.30. 第１～３試行における報酬位置、反応位置、正誤の３系列の可能な組合せ32通りと、各組合せにおいて適用可能なHypothesis.

この報酬系列と反応系列との組合せは４×４で16通りであるが、例えば同じＡＡＡとＩＩＩの組合せであっても、第１試行においてＡの位置とＩの位置が一致する場合とそうでない場合とにより、第２・３試行の反応結果は正誤の２通りが生じることになる。したがって、反応の結果系列は報酬系列と反応系列の組合せ16通りのさらに２倍の32通りとなるわけである。反応結果については、正反応を＋、誤反応を－で表し、それに１～３の試行番号をつけて表わす。例えば$+_1+_2+_3$は第１～３試行のすべてが正反応であることを示す。

この報酬、反応、結果の３系列の組合せ32通りの各々について、被験体が採用した可能性のあるＨを当てはめるのであるが、例えばＡＡＡかつＩＩＩで$-_1-_2-_3$のときは、左右の位置偏好（Ha）・一方の刺激への偏好（Hc）・位置に関するLose-stay-Win-shift（Hf）・単なるランダム反応（HR）の４種類のＨが候補として挙げられる。そこでＡＡＡ・ＩＩＩ

・$-_1-_2-_3$の組合せが被験体の実際の反応中に生じた割合は、これら4種類のHの生起確率の和で表されることになる。Ha,Hb,,,,Hp_3,HRの生起確率を各々記号a,b,,,,p_3,Rで表すと、$a+b+c+d+e+f+p_2+p_3+R=1$ となる。但し、HRは32のすべての組に適用することが理論上可能であるから、8組ずつにしか適用されない他のHと同等の強度に保つために、HRの生起確率のみ4分の1に減じたr（r=R/4）として用いる。先の例では、AAA・III・$-_1-_2-_3$ の組の生じる確率はa,c,f,rの和 a+c+f+r（Fig.15では acfr と表現している）に等しい。同様にして32の各組について適用可能なHの生起確率をそれぞれ当てはめてゆく。

実際の実験データに基づき、これら32組の生起頻度が算出され、全体に対する相対比率、いいかえれば生起確率（p1～p32）が求められる。これより各Hの確率を計算により求めてゆくが、Levin（1965）は32組の中から一部分をとりだしてa～rの値を求めるため、生起確

率が負数になってしまったりする弊害があり、この点を改良したのが Fisher（1974）による線形計画法を用いた最適解の算出である。すなわちp1～p32を用い、Fig.15の32の組から以下の32の不等式を得る。

$$a+c+f+r \leqq p1$$

$$r \leqq p2$$

$$b+d+r \leqq p3$$

$$\cdot$$

$$\cdot$$

$$\cdot$$

$$c+p_2+r \leqq p32$$

そしてこれらの不等式を満たし、同時に$a+b+c+d+e+f+p_2+p_3+r \leqq 1$の不等式の左辺を最大にするような解（最適解）を求めてゆくわけである。

２．４種の原猿への適用

今回の原猿のデータに対し、Hypothesis Behavior Modelを適用した。具体的には、予備弁別問題群１つと本弁別問題を100問毎に分

けた３群の合計４つの問題群について、種毎に各Ｈの生起確率を求めていく。その際マイクロコンピュータにより、個々の被験体のローデータから32組の各Cellの反応頻度をカウントし、線形計画法のsimplex methodによって各Ｈの最適解を算出していった（プログラムリストは付録を参照）。

４種の原猿における各Ｈの生起確率の推移を示すと、Fig.32のようになる。まずHa（位置偏好）については、コモンツパイが第２・３の問題群で極めて高い値を示しており、反対にオオガラゴはほぼ０％のレベルにある。Hb（位置交替）については、オオガラゴが問題群を経るに連れて上昇する傾向を示し、最終問題群で20％手前にまで達している。他の３種にはほとんど見られなかった。Hc（刺激偏好）については、キツネザルに中間の問題群で少し見られたが、スローロリスではまったく見られなかった。Hd（刺激交替）については、スローロリスにおいて後半の問題群で

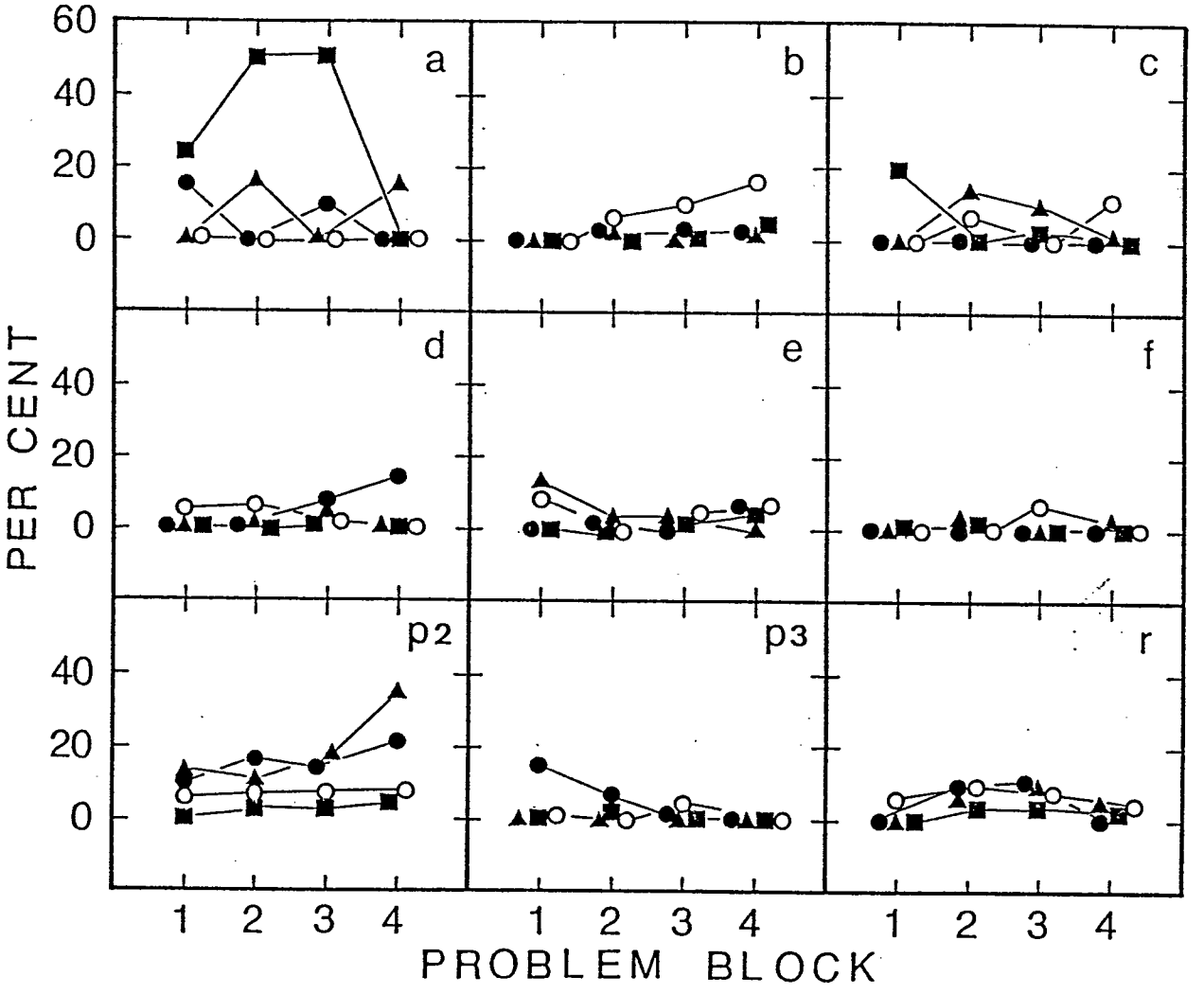


Fig.31. 4種の原猿における9種類のHypothesisの生起確率の推移.

上昇を示し、約15%に達している。He（位置に関するWin-stay-Lose-shift）については、4種ともほぼ10%前後見られた。Hf（位置に関するLose-stay-Win-sift）については、4種ともほとんど見られなかった。次に報酬をもたらすHについては、Hp_2（刺激に関するWin-stay-Lose-sift）の4種における生起曲線が第2試行正答率の曲線と極めて類似した種差傾向を表していることがわかった。Hp_3（第3試行学習）は、スローロリスで減少傾向を示しているが、他の3種ではほとんど見られなかった。最後にHR（ランダム反応）については、コモンツパイ以外の3種が中間の問題群において10～15%程度の高さを示した。

以上の分析により、それぞれの種において特有の反応傾向が示されていることがわかる。すなわち、コモンツパイでは予備弁別問題において位置や刺激への偏好がみられ、本弁別問題の前半から中程にかけて位置偏好が極度に強くなり、終盤で逆に位置偏好が消えると

いう特徴を示している。また刺激に関するWin-stay-Lose-siftの方略はほとんど見られない。オオガラゴはツパイと異なり、位置交替の傾向が強く、しかも問題群を経るにつれて高くなっている。また刺激偏好が終盤で高まり、ランダム反応も4種の中では全般に高い。スローロリスでは予備弁別問題及び本弁別の中盤の問題で位置偏好が示され、また本弁別の中盤から終盤にかけて刺激交替が強まっている。また正解要因である位置に関するWin-stay-Lose-shiftが増加傾向を示すのに対し、第3試行学習は逆に減少傾向を示している。ランダム反応も本弁別の序盤から中盤にかけてやや高く見られる。ワオキツネザルでは本弁別の序盤と終盤に位置偏好が割合強く、また刺激偏好が本弁別の序盤・中盤でやや高い。位置に関するWin-stay-Lose-shiftは本弁別の中盤から終盤にかけて急上昇している。

このように今回の4種の学習セット形成の背後には、様々なエラー要因及び正解要因が

関与しており、しかも種によってその関与する要因の種類や強度が異なっていることが明らかとなった。特にエラー要因の種類が異なるという点に、種の行動傾向、あるいは反応方略の差異が反映していると考えられる。

B．脳の発達度との対応

序でも述べたように、学習を情報処理や経験に基づいた行動の適応的変容と考えるならば、学習そのものの中心的基盤となるのは脳である。今回の4種の原猿において、学習セット形成の能力に種間差がみられたことから、学習行動の基盤である脳においてもその発達の程度について差異があると予想される。

学習能力と脳の発達との間の関係づけが長年にわたる比較心理学の一つの目的であった（Passingham,1975）が、現在でも単純な学習の神経学的メカニズムそのものが依然として明らかにはなっていない状態であり、今回のような高次学習行動である学習セット形成の

種差を、神経学上の構造的差異から直接裏付けることは現時点では困難である。ただし学習が神経系の一関数であり、少なくとも学習の複雑さが神経系の複雑さと密接に関連する（Harlow,1958）のであれば、神経系の複雑さの前提となる量的発達から先ず検討することが可能であろう。すなわち脳の絶対的・相対的大きさを通じてその動物の情報処理能力を測り得る（Jerison,1973）という観点に立ち、情報処理能力を含めた学習能力を脳の量的発達度から裏付けるわけである。そこで今回の原猿４種について、脳の中でもとりわけ高次神経活動の中心的役割をになう大脳の新皮質に焦点を絞り、その発達度を３種類の指標によって比較することとした。

１．新皮質のSize Index

哺乳類では一般的に身体の大きい動物、言い換えるならば体重の重い動物ほど脳重量も大きくなる傾向がある（Jerison,1973）。したがって、異なる動物間でその脳の量的発達

度を比較する際には、体重の要因を統制した上で、脳の相対的発達度をとらえる必要がある。そこで相対成長に基づく非比例的成長関係、すなわちアロメトリー（allometry）を用いることになる。1890年代におけるDubois及びSnellにより、経験的に次のような関係式が立てられている（Jerison,1973; Stephan,1972）。

$$h = b \times k^{a}$$

（h：器官の大きさ、ここでは脳重量．k：体の大きさ、ここでは体重．b，a：定数．）

この体重と脳重量の関係を両対数軸上（常用対数）に示すとき、関係式は次のように変形できる。

$$\log h = \log b + a \cdot \log k$$

これにより体重と脳重量の関係は傾きa、y切片logbの直線で表される。哺乳類においてこの傾きaは分類群が異なってもほぼ2／3に近い値となる。

ところでStephanらはこのアロメトリーを

用いて、食虫目から霊長目の原猿及び真猿に至る脳の進化傾向を調べている（Stephan & Andy,1969; Stephan et al.,1981）。すなわち各々の種の体重と脳各部の容積の基本的データをとり、食虫目の平均的発達度を基準として霊長目各種における脳各部の発達度を比較検討している。Matano et al（1985）はこの基準を原猿亜目に置いて霊長目における脳各部の発達傾向を調べており、新皮質の発達度を示すSize indexも算出している。先ず、原猿亜目18種の体重と新皮質容積の対数値をもとに、最小二乗法により回帰直線（logN＝1.773＋0.6703×logB：Nは新皮質容積、Bは体重）を求める。この直線を、原猿における新皮質の平均的発達度を示す基準線とみなし、両対数軸上の各原猿の体重と新皮質容積を座標とする点がこの基準線から上下方向にどれだけ隔たっているかで、その種の新皮質の発達度を計るわけである。すなわち、各点と直線とのy軸方向の距離を求め、その値を

真数値に変換し、それを新皮質のSize indexとして表す。直線上にある点ではこの距離が0であるからその真数値（0＝logXの解X）は1である。基準線より上方にある点では距離が0より大きくなるから、そのSize indexは1より大きくなる。逆に基準線より下方にある点では距離が負数となるためSize indexは1より小さくなる。

今回の4種の基礎データ、すなわちスローロリス（体重800g,新皮質容積6192mm^3）、ワオキツネザル（1400g,12207mm^3）*、コモンツパイ（170g,1036mm^3）、オオガラゴ（850g,4723mm^3）をもとにSize indexを算出すると、スローロリス1.13、ワオキツネザル1.53、コモンツパイ0.53、オオガラゴ0.83となる。

---

*）Stephanら（1981）の基礎データ中にワオキツネザルが含まれていないため、ここでは形態学的および生態学的諸特徴からみて最も近縁な種であるブラウンキツネザル（Lemur furvus）のデータを代用した。

2. Extra cortical neuron

Jerioson (1973) は、哺乳類において身体の調節に要する基本的皮質ニューロン (basal cortical neuron) とは別に、それぞれの種固有の生活の場に適応するために特殊に発達した皮質ニューロンがあり、それをExtra cortical neuron と名付け、そのニューロン数を算出する仮説的理論を提唱している。特に、Jerison はこの理論が霊長類の脳の進化を調べるのに有用であることを強調しているため、今回の原猿4種にこの理論を適用してExtra neuron数を算出してみた。

このExtra neuronの算出式を導き出す過程を簡単に述べておく。先ず、脳重量 (E) は身体調節に関係する部分つまり体重に規定される部分 (Ev) と、体重から独立した部分 (Ec) とに分けられる。すなわち

$$E = Ev + Ec \quad \cdots\cdots(1)$$

ここから同様に考えて、皮質ニューロンの全

数量（N）は、体重に規定される皮質ニューロンの数（Nv）と体重に独立なニューロンの数（Nc）とに分けられる。

$$N = Nv + Nc \quad \cdots\cdots(2)$$

ところで皮質の容積（V）と脳重量（E）との間には

$$V = c_1 E \quad (c_1 \text{は定数}) \quad \cdots\cdots(3)$$

という関係式が哺乳類一般に成立することが Elias & Schwartz (1969) により確かめられている。また皮質のニューロンの密度N／Vは、脳が大きいほど低下するという経験的事例により、

$$N / V = c_2 E^{-1/3} \quad (c_2 \text{は定数}) \quad \cdots\cdots(4)$$

となる。

(3)(4)より

$$\begin{aligned} N &= V\ (N / V) \\ &= c_1 E\ c_2 E^{-1/3} \\ &= c_1 c_2 E^{2/3} \quad \cdots\cdots(5) \end{aligned}$$

哺乳類の全般的傾向から

$$c_1 c_2 = 8 \times 10^7 \quad \cdots\cdots(6)$$

(5)(6)より

$$N = 8 \times 10^7 \times E^{2/3} \quad \cdots\cdots(7)$$

同様に脳の体重に規定される部分の重量（Ev）とそこでの皮質ニューロン数（Nv）との間にも

$$N_v = 8 \times 10^7 \times E_v^{2/3} \quad \cdots\cdots(8)$$

が成立する。

ところで脳の体重に規定される部分の重量（Ev）は、哺乳類一般において体重（P）から次のように決定できる。

$$E_v = 0.03P^{2/3} \quad \cdots\cdots(9)$$

(8)(9)より

$$N_v = 8 \times 10^7 \times (0.03P^{2/3})^{2/3} \quad \cdots\cdots(10)$$

したがって最終的には(2)(7)(10)より

$$N_c = N - N_v$$

$$= 8 \times 10^7 \times E^{2/3} - 8 \times 10^7 \times (0.03P^{2/3})^{2/3}$$

$$= 8 \times 10^7 \times \{E^{2/3} - (0.03P^{2/3})^{2/3}\} \quad \cdots\cdots(11)$$

となり、脳重量と体重から Extra cortical neuron の数量を求める式が得られる。

この式(11)をもとに Stephan et al (1981) のデータから4種の原猿の脳重量（スローロリス12.5g、ワオキツネザル23.3g、コモンツパイ3.20g、オオガラゴ10.3g）及び体重の値を用いて Extra neuron 数を求めると、スローロリスで2.80×10^8、ワオキツネザルで4.60×10^8、コモンツパイで0.98×10^8、オオガラゴで2.20×10^8となった。

3. Extra cortical tissue

Hofman (1982) は、哺乳類一般における脳重量（E）と体重（P）との関係を示すアロメトリーの式

$$E = cP^a \quad (c,\ a\text{は定数})$$

について再検討を加え、係数aの値を従来の2/3よりもやや大きい0.732に修正した上で、皮質化（corticallization）の指標を新たに作り出しており、その中の Extra cortical tissueの算定法をとりあげる。その基本的な

考え方は先のJerisonによるExtra cortical neuronと同様で、Extra cortical tissueを体重に規定されない高次の神経機能に関与する組織として、その組織の表面積（Se）及び容積（Ve）を求める方法を考案している。

それらの算定式を導出する過程を示すと、先ず脳重量（E）と体重（P）の関係式は

$$E = cP^{0.732} \quad (c\text{は定数}) \quad \cdots\cdots(1)$$

ところで哺乳類の中から広範な種について、実際の体重及び脳重量のデータをもとにして(1)を変形した式

$$c = E / P^{0.732} \quad \cdots\cdots(2)$$

により、cの値を種毎に算出すると、最低値であるオポッサム（Didelphis marsupialis）の0.0151から最高値 0.4066を示すヒトに至るまで、種に応じてさまざまな値が得られ、それらの値の間には次のような指数関係が認められる。

$$c = 0.015e^{0.11n} \quad \cdots\cdots(3)$$

ただし、nは0から30の間の値である。

(2)(3)より

$$E / P^{0.732} = 0.015 e^{0.11n} \quad \cdots\cdots(4)$$

したがって

$$n = 1 / 0.11 \log e \ (E / 0.015 P^{0.732}) \quad \cdots\cdots(5)$$

大脳新皮質の容積をVとし、これを体重によって規定される部分Vbと、体重に規定されず高次神経機能に関与する部分Veとに二分すると、

$$V = Vb + Ve$$

これより

$$Ve = V - Vb \quad \cdots\cdots(6)$$

一方、哺乳類各種の脳重量及び新皮質容積のデータから、

$$V = 0.2 e^{0.03n} E \quad \cdots\cdots(7)$$

という関係式が得られる。

ところで(4)より

$$E = 0.015 e^{0.11n} P^{0.732} \quad \cdots\cdots(8)$$

(6)(7)より

$$V = 0.003 e^{0.14n} P^{0.732} \quad \cdots\cdots(9)$$

また、(8)において $n=0$ のとき $V=V_b$ となるから

$$V_b=0.003P^{0.732} \quad \cdots\cdots(10)$$

(6)(9)(10)より最終的に

$$V_e=0.003P^{0.732}(e^{0.14n}-1) \quad \cdots\cdots(11)$$

が求められる。

こうして、体重と脳重量がわかれば、その種の新皮質における高次神経機能に関与する組織Extra cortical tissueの容積値が(5)及び(11)によって算出できるわけである。

今回の4種について、先のExtra neuronで用いた体重と脳重量をもとにそれぞれExtra tissue の容積を求めると、スローロリスでは3.72cm³、ワオキツネザルでは 7.54cm³、コモンツパイでは0.86cm³、そしてオオガラゴでは2.76cm³となった。

4. 新皮質・延髄比

Passingham (1975) は、従来の脳発達を示す指標とは異なり、体重を用いないで大脳化

（encephalization）の程度を示すことを試みている。すなわち脳と身体との間の情報の入出力量を反映する延髄に対して、情報処理の中枢としての脳がどれだけ発達しているか、という観点から３種類の指標を提唱している。その中から新皮質の発達度を示すものとして、新皮質容積と延髄容積の比率、及び脳全体における新皮質容積の占める割合の２種類をとり上げることにする。

新皮質容積をＮmm^3、延髄容積をＭmm^3、脳全体の容積をＢmm^3とすると、新皮質と延髄の容積比はＮ／Ｍ、脳に占める新皮質の割合はＮ／Ｂという式で表される。そこで Stephan et al（1981）による延髄のデータ（スローロリス528mm^3、ワオキツネザル909mm^3、コモンツパイ219mm^3、オオガラゴ540mm^3）も用いて、これらの式から今回の４種について算出すると、新皮質／延髄比はスローロリス11.7、ワオキツネザル13.4、コモンツパイ4.7、オオガラゴ8.7となり、また新皮質／脳比はスローロ

Table 8. 被験体４種における新皮質発達度の指標値

	Size index	Extra cortical neurons ($x10^8$)	Extra cortical tissue (cm^3)	N/M	N/B
Lemur	1.53	4.60	7.54	13.4	0.552
Nycticebus	1.13	2.80	3.72	11.7	0.527
Galago	0.83	2.20	2.76	8.7	0.489
Tupaia	0.53	0.98	0.86	4.7	0.345

リス0.527、ワオキツネザル0.552、コモンツパイ0.345、オオガラゴ0.489となった。

以上のように新皮質の発達度を示す各種の指標を取り上げて今回の4種について算出してみたが、これらをまとめて表に示すならばTable8のようになる。これをみるとすべての指標について、コモンツパイ→オオガラゴ→スローロリス→ワオキツネザルの順に値が大きくなっていることがわかり、4種の学習セット形成の高さの順序と一致した傾向を示している。言い換えるならば、学習セット形成の差異は各々の種における新皮質の発達度の差異を強く反映するものと考えられる。

C．生活様式の諸特徴との関連

一般的に脳の形態・機能はその種の固有に示す生活様式の諸特徴を反映する（Jerison, 1973）。したがって脳を基盤とする学習行動そのものも、脳を中間媒介としてその種の生活様式の諸特徴を反映すると考えられる。そ

こで、今回の4種についてその生活様式の中から特に学習行動との対応が大きいと思われるものをいくつかとりあげ、学習セット形成との関連をみることにした。

1．活動リズム

まず活動リズム、あるいは活動の日周期性についてみると、ワオキツネザルとコモンツパイが昼行性、スローロリスとオオガラゴが夜行性というように、大きく二分される。この活動リズムは、その種が有する主要な感覚モダリティと強く関係してくる。

昼行性であるワオキツネザルは、外界の情報の入手を主として視覚に依存しているが、視覚のみならず嗅覚を利用する度合も大きく、とりわけ他個体との社会的接触のために行うにおいつけ（scent marking）行動において顕著である。すなわちワオキツネザルは、オス・メスともに木の幹や枝などに外陰部をこすりつけてにおいづけをしたり、またオスのみにみられるが前腕内側の固い腺を枝などにこ

すりつけて枝の表面に傷をつけながらにおいを残したり、自分の尾を両腕ではさみつけることでにおいをつけ、その尾を大きく振るという行動を示す。これらのにおいつけ行動には、異性の誘引や発情度のチェック、なわばりの誇示、あるいはオス間の示威行為などの意味が認められる（Schilling,1974;1979）。ただこれらのにおいつけは、その行動そのものが他個体に対して視覚手がかりともなり、ここでのにおい手がかりは社会的行動における視覚手がかりを強める効果を持っており（Clark, 1978）、嗅覚はワオキツネザルにおいてやはり副次的な役割を担っているといえる。

一方、スローロリス、オオガラゴにおいても、視覚は虫を補食したり他個体との視覚上のコミュニケーションを図る際に重要な役割を果している（Pariente,1979）が、同時に夜行性の原猿は嗅覚をはじめとする化学的な伝達物質を用いたコミュニケーションも発達させ、さらには超音波の利用（Zimmermann,19

81）も含めた聴覚の役割も重要である。夜の世界へ高度に適応した結果、スローロリス、オオガラゴはこのように特殊な感覚体系を有している。そもそも昼行性のキツネザルの仲間は、ロリスやガラゴのように夜行生活に高度に適応した原猿のグループから進化したと考えられている（Charles-Dominique & Martin,1970）。そして昼行生活に適応してゆく過程で視覚情報のより複雑な分析・処理の能力を増大させる必要が生じ、これは視覚系のみの発達にとどまらず、大脳の情報処理能力、ひいては学習能力の増大を促し（Campbell, 1966）、結果的に夜行性の原猿に比して学習能力が高まることにつながったと考えられる。しかしながら、同じ昼行性でもコモンツパイではにおいつけ行動が顕著であり、両眼視野が小さく（Allman,1977）、脳の視覚系において原始的な特徴が多くみられる（Campbell, 1980）ことから、一般の原猿に比べてその視覚世界は相対的に貧弱なものと推測できる。

以上、活動リズムに結びついた視覚世界の発達度や視覚情報の脳における処理系の複雑度というものが、大脳の一般的情報処理能力ひいては学習能力に影響し、今回の学習の遂行にみられる4種の差異もこの点を反映していると考えることができよう。

2. 社会構造

今回の4種の原猿の社会構造を見ると、最も複雑な社会を有するのがワオキツネザルである。伊谷（1972）によれば、原猿は真猿亜目にみられるさまざまな社会構造のほぼ原型にあたるいくつかの社会構造をすでに形作っており、特に昼行性の原猿はすべて複数個体からなる集団の社会を持つ。中でもキツネザル属はどの種においても大型で複雑な構造の群れ型社会を示す点が特徴的であり、ワオキツネザルでは一般に10数頭の成体オス・メス、及び数頭の幼若個体からなる複雄群（multi-male group）の構造を持っている。このような比較的大きく複雑な群れの中で生活する場

合、個々のメンバーはその群れ内の他のすべてのメンバーを知り、かつそれらメンバーとの関係についてさまざまな情報を得てそれに基づいて適切な行動をとらねばならず、とりわけ幼若個体では多くのことを学習する必要がある（Jolly,1966）。また逆に、まわりに他のメンバーが多く存在する状況では、他個体の行動を観察あるいは模倣する機会も豊富にあり、社会的学習が可能となるわけである。

夜行性の原猿は昼行性の原猿に比べてその社会構造は単純であり、多くは明確な単位集団を持たない。スローロリスは単独生活者の社会を持ち、オオガラゴは単独生活型と単位集団型の中間の移行段階にあるが、やや単独生活者に近い（伊谷、1972）。しかしながら、単独生活といっても社会を構成し得ない完全な単独というわけではなく、オスの行動圏の中に複数のメスの行動圏が含まれるという構造を持っている（Napier & Napier,1985）。オオガラゴについては野外での詳細な観察報

告もなされており、例えば Clark（1985）によれば1頭の成体オスと複数の成体メス及びその子供である若成体や幼体からなる約15頭の集団において、年齢・性の差異を越えてほとんどの個体の間に程度の差はあっても許容的、中立的、あるいは敵対的な個体間の諸関係が存在するという。このように夜行性の原猿においてもある程度複雑な社会構造を呈することが明らかになりつつある。

これらの原猿に比べてコモンツパイの社会構造はさらに単純なものであり、Kawamichi & Kawamichi（1979）によれば、完全な単独生活者とオス・メスの完全なペア型の社会との中間に位置する "solitary ranging pair" を構成する。すなわちオス・メス間では行動圏が重複し、なわばりへの侵入を許容するが、一定のペアを形成するまでにはいたらない。そしてオス同士は反発的な関係を持ち、メス同士でも血縁個体間を除き行動圏の重複はわずかである。

以上、４種についてその社会構造を比較すれば、社会の大きさや複雑さの度合がコモンツパイ→スローロリス・オオガラゴ→ワオキツネザルへと増していることがわかり、学習セット形成の程度の差異とも類似した傾向を示すものとみることができよう。

３．行動圏

最後に主たる生態学的指標として行動圏（home range）をとりあげる。行動圏は一つの群れないしは個体がその中で生活をするために利用する範囲をさすが、これは排他的に防衛されるなわばり（territory）とは異なり、他の集団や個体との間に空間的重複が存在する（Napier & Napier,1985）。従って行動圏となわばりが等しい大きさである場合を除き、通常は行動圏はその中になわばりを包含したより大きな範囲を意味する。

今回の４種のうち、最も小さい行動圏を示すのがコモンツパイで、その大きさは約１haである（Kawamichi & Kawamichi,1979）。他

の３種は比較的大きな行動圏を持ち、ワオキツネザル及びオオガラゴは平均約６～７haである（Clutton-Brock & Harvey,1977）。またスローロリスについては行動圏に関する報告が見られないが、同じロリス亜科に属し、スローロリスに極似した形態及び生態を示すアフリカのポト（Perodicticus potto）の行動圏が約10haであること（Clutton-Brock & Harvey,1977）から、同程度の広さを占めるものと推測できる。

より大きな行動圏の中を動き回ることは、それだけより多くの情報、とりわけ食物分布に関する複雑な情報の保存と処理を要求されること（Clutton-Brock & Harvey, 1980）から考えて、今回の４種の学習セット形成の中でコモンツパイの形成の程度が低いことは、その行動圏が比較的狭いことと対応するように思われる。

第VI章　総合論議

先に第II章において、霊長類を対象にしたこれまでの学習セット形成の報告例をTable 1にまとめた。この表が示すように、同一研究者によって複数の種について学習セット形成が調べられている例が多かったが、その中から共通する特徴点を２つ挙げることができる。

ひとつは同一分類群内での種差の存在である。例えばRumbaugh & McCormack (1967) の報告において大型類人猿と小型類人猿との間で大きな差があり、Gross (1966) の報告例でも同じマカク属において種間に差がみられる。新世界ザルについても同様で、Miles (1957) やShell &Riopelle (1958) の例でも種間の差が明瞭に認められる。さらに、今回の４種の結果から明らかなように、原猿においても種差が存在することが明らかである。

もうひとつの特徴は、異なる分類群に属す

る種の間の差異の問題である。Stevens（1965）の報告をみると旧世界ザルのアカゲザル（Macaca mulatta）と新世界ザルのフサオマキザル（Cebus apella）とでは差がない。また Rumbaugh & McCormack（1967）によれば、大型類人猿３属に対し、マカク属の成績が匹敵ないしは上回っている。このように異なる分類群に属する種の間で成績に差が出なかったり、一般により下等とみなされている分類群の種の方が高い場合もみられる。

このように同一研究者による種間比較の例から、霊長類における学習セット形成の能力は、類人猿、旧世界ザル、新世界ザル、原猿亜目という各分類群の内部で種によってさまざまに異なっており、さらにひとつの分類群と他の分類群との間には断絶的な差があるのではなく、むしろ分類群の間で能力の高さについてかなりの重複があることが推測される。

この分類群間の重複という点を確認するために、先のTable 1 に挙げた霊長類各種に本研

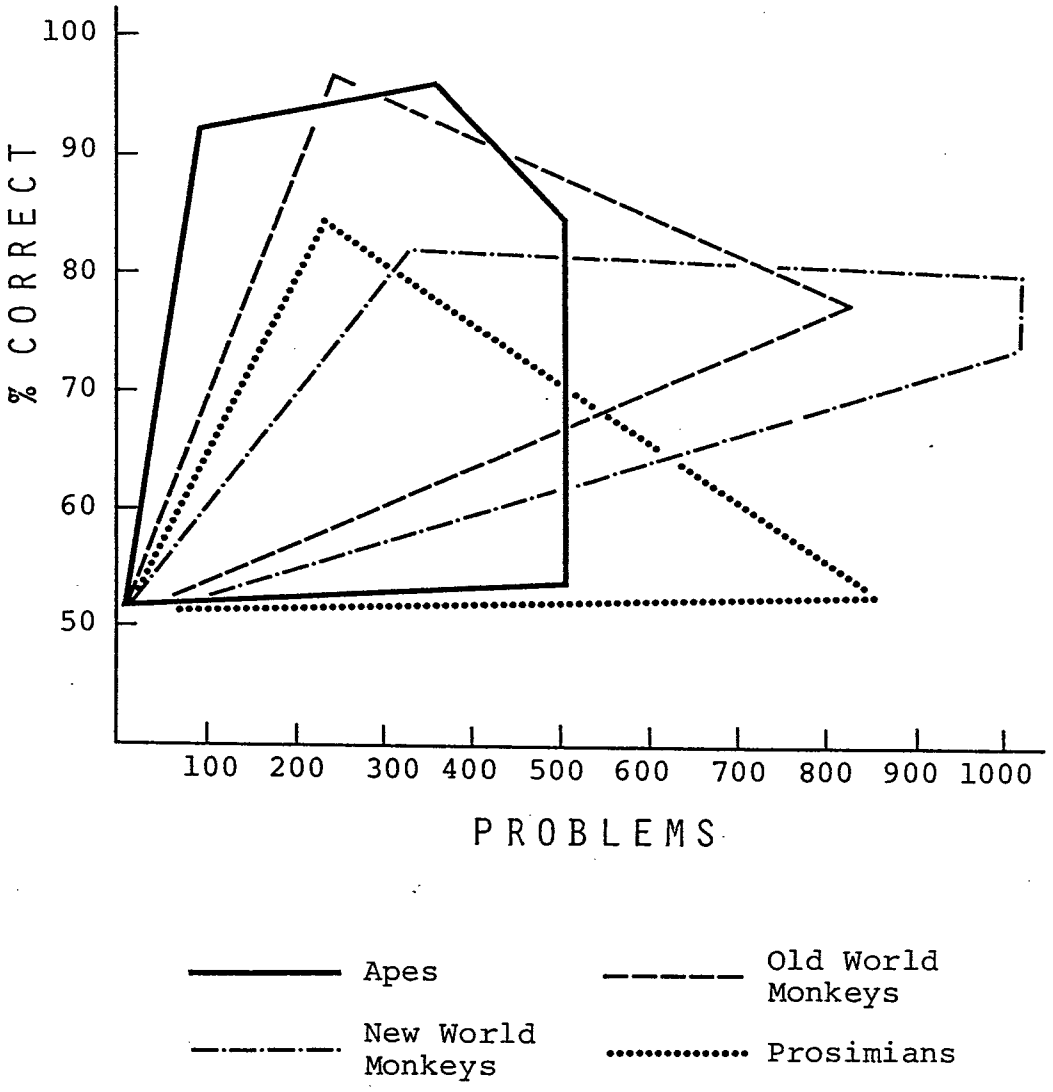


Fig.32. 類人猿、旧世界ザル、新世界ザル、原猿の各分類群における第２試行正答率曲線の分布域.

究の原猿４種を加え、これらの種の第２試行正答率の曲線を同じ座標軸上に配置した上で各分類群毎に曲線の分布域のみを図示してみた（Fig.33）。実験条件が細部で異なる報告例をひとまとめにすることはやや厳密さを欠くが、現時点での大まかな傾向をとらえることを目的としてFig.33をみるならば、先の推測通り４つの分類群の成績の分布域に相当大きな重複がみられる。

ところで、第Ⅴ章において取り上げた新皮質の発達度を示す４種類の指標を再び用いて、知能や学習能力の基盤となっている脳の新皮質の発達度を霊長類の広範な種について検討してみた。先ず新皮質のSize IndexはMatano et al.（1985）によれば、ツパイ（2種）、ツパイ以外の原猿亜目（18種）、新世界ザル（12種）、旧世界ザル（10種）、類人猿（3種）ヒトの６グループについてその平均値と範囲を示すとFig.34のようになる。

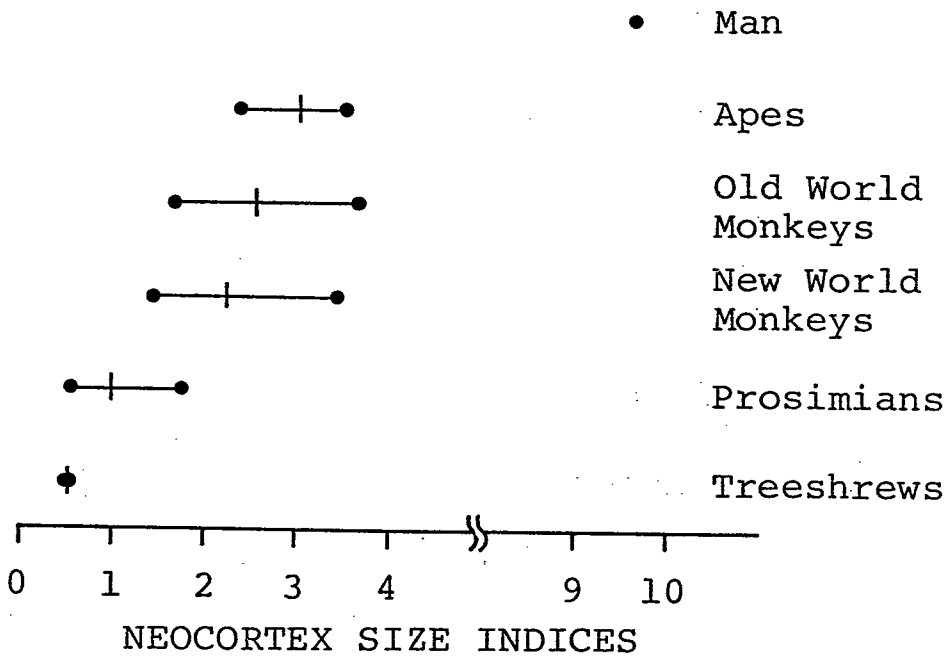


Fig.33. 霊長類の各分類群における新皮質の Size Indexの平均値とその範囲.

Jerison（1973）が提唱したExtra Neuronについても、彼の算出式とStephan et al.（1981）による各種霊長類の体重及び脳重量のデータを用いて種毎に計算したところ、６つのグループのExtra neuronの数の平均値と範囲はFig.35のようになった。同様にHofman（1982）によるExtra Tissueの容積も算出したところFig.36のようになった。最後にPassingham（1975）による新皮質／延髄比を求めたところFig.37に示すようになった。これら４種類の指標をみると、分類群の平均値自体は原猿亜目→新世界ザル→旧世界ザル→類人猿→ヒトという順に上昇する傾向がみられるが、一方、範囲に注目するならば、飛び抜けて高いヒトを除いた残りの分類群同士の間でかなりの重複部分が認められる。これは先のFig.33でみられた学習セット形成の分布域の重複と同様の傾向を示していることがわかる。

学習セット形成に対する評価は、時代と共に変化してきた。Harlowの報告からそれほど

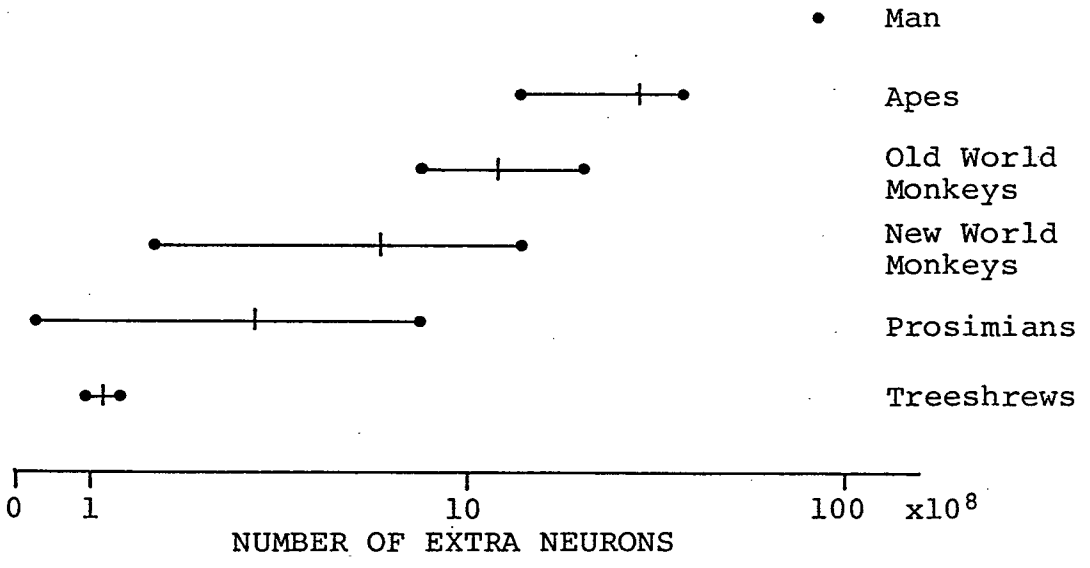


Fig.34. 霊長類の各分類群における新皮質の Extra Neuron数の平均値とその範囲.

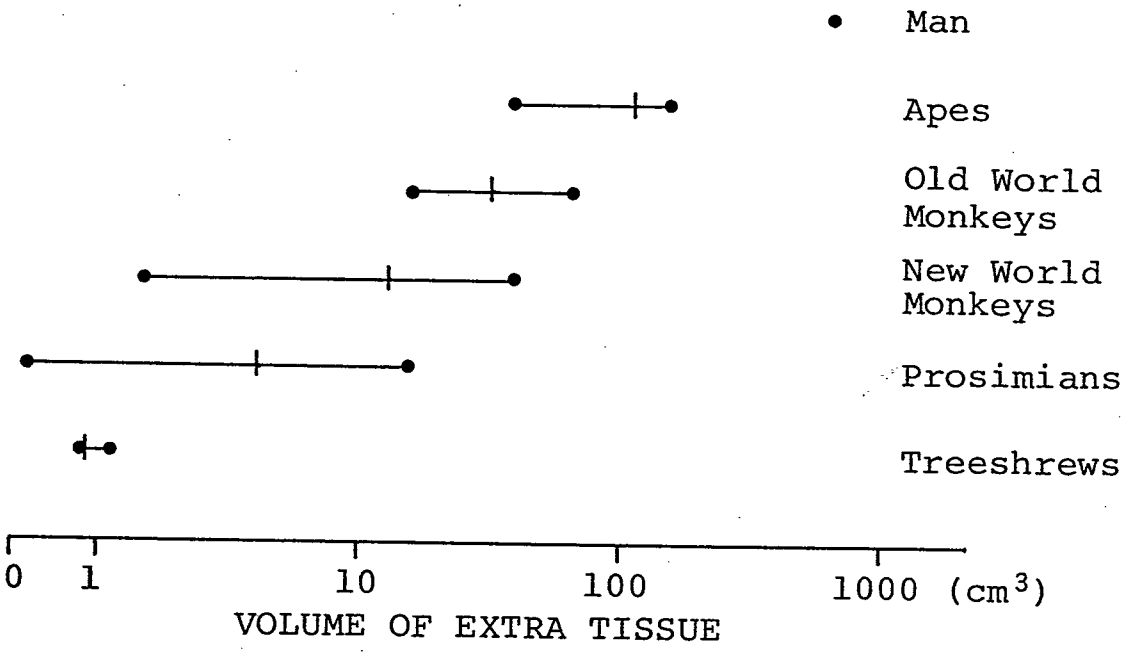


Fig.35. 霊長類の各分類群における新皮質の Extra Tissue容積の平均値とその範囲.

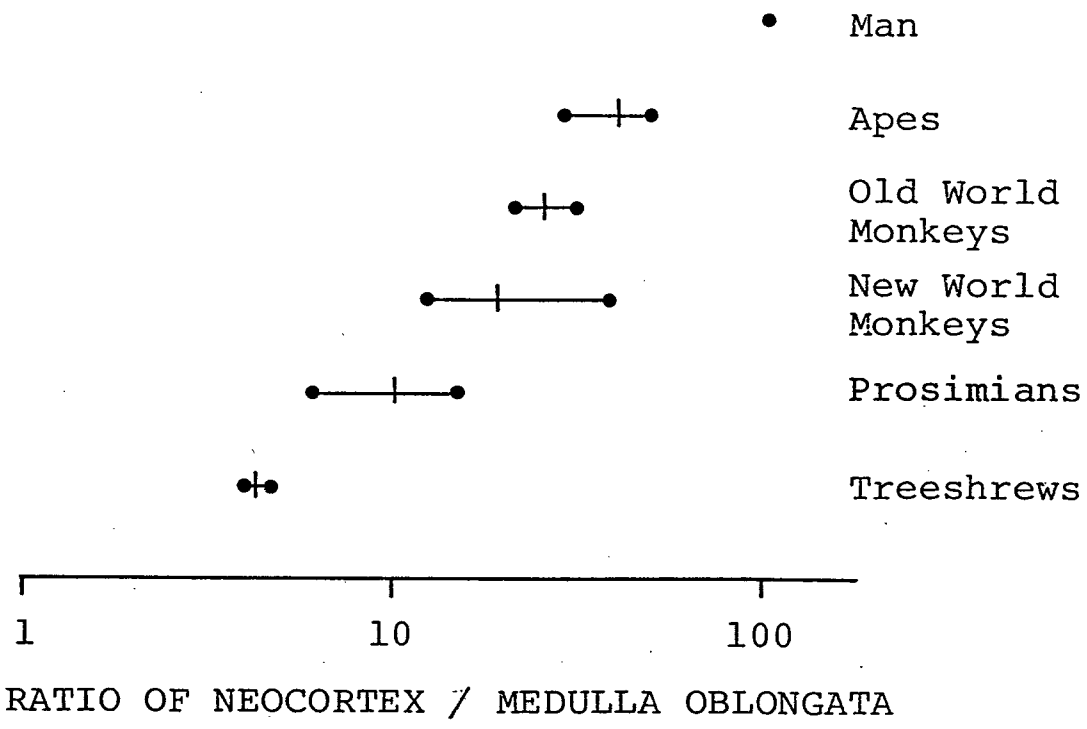


Fig.36. 霊長類の各分類群における新皮質／延髄比の平均値とその範囲.

年代を経ていない時点では、数少ない報告例をもとにして霊長類の分類群の間に単純な階層的序列を構成することが可能であった。さらにHodos & Campbell（1969）の批判にもあるように、動物心理学の分野で系統関係を上下の序列関係と同一視する傾向が強かったことから、多くの心理学の教科書で学習セットが系統関係を敏感に示すものさしとして紹介されたのも当然のことと言えよう。しかし、対象種が増加してゆくにつれて、このような単純な序列では律し得ない結果が生じてきた。例えばRumbaugh & McCormack（1967）の報告で類人猿のテナガザルが大型類人猿よりもかなり低い成績を示した点については、実験条件がテナガザルにとって不利であったと考え、一方マカク属の種がチンパンジーに優るとも劣らない成績を示した点については、マカク属の被験体が実験場面に慣れていたためである、というような苦しい考察を展開しなければならなかったのも、単純な系統序列関係に

引きずられたためと思われる。このような一見不都合な結果から、学習セット形成は知能を比較する指標とは見なし得ないという批判も生じてきた（Schrier & Thompson, 1984）。

しかしながら、近年目ざましい進展を遂げつつある霊長類学のさまざまな知見の中で、特に社会構造や生態あるいは行動一般に関し、系統分類群の間における差異ばかりでなく多くの共通性や連続性も明らかにされてきている。さらに、先に示した分類群間における新皮質の発達度の重複も考え合わせるならば、系統発生的観点から霊長類の知能をとらえるに際し、単純な階層的序列構造をあてはめるよりは、むしろ分類群の間で知能の程度が重複する部分もあると考える方がより自然であろう。このような視点に立つならば、現時点において学習セット形成は、霊長類の分類群内での種差及び分類群間での重複を反映しているという点から、霊長類の学習能力をとらえる指標として有効なものであると再び主張

することができよう。

ただし、指標としての精度を高めるための努力は今後とも必要である。すなわち、広範な霊長類のさまざまな種の間に存在するであろう感覚・運動能力あるいは動機づけの差異がどの程度実験の成績に影響を及ぼすのかを正確にとらえ、その影響を排除したり種間での差異を調整できるような実験方法を工夫しなければならない。このことは学習セット形成に限らず、一般に学習の種間比較をおこなう際には常に付きまとう問題でもある。小牧（1985）は、例えば弁別学習セット形成については、少なくとも個々の刺激対の弁別学習そのものが種間で等しい速さでおこなえるように諸条件を整えることが必要であるとしている。これは同一研究者が複数の種を比較するような場合に考慮すべき指摘であろう。さらにいえば、異なる研究者の間で得られた結果を直接比較し得るような、標準化された実験方法の確立が望まれる。

そのような標準化された方法が確立されたならば、各分類群内の空白部分を埋めてゆくことも容易となる。例えば旧世界ザルではコロブスモンキー亜科全部とオナガザル亜科のマカク属以外の諸属、新世界ザルではリスザル属、オマキザル属、クモザル属を除く他の諸属、原猿亜目ではメガネザル属とマダガスカルに生息する原猿でキツネザル属以外のすべての属が、手つかずの状態である。すべての属において最低１～２種調べられるならば、各分類群内の種間差、分類群間の重複、霊長類全体としての学習能力の発達傾向をとらえることが今後可能となるであろう。

第 VII 章　　要約

ヒトの学習能力の進化と適応を明らかにするためには、現生の霊長類の具体的な学習行動を通じた比較研究が不可欠である。

原猿はヒトに至る真猿を生み出した母体として、霊長類の進化学の中で基盤的位置を占めているグループである。それにもかかわらず、原猿の研究は極めて遅れており、未知の要素があまりにも多いのが現状である。原猿はまたその特性からみても明らかなとおり、学習能力と中枢神経系や生活様式の対応を考えるのに極めて好適な対象といえる。

学習能力種間比較の有効な方法としては学習セット形成を挙げることができ、したがって原猿のさまざまな種においてこれを検討し比較することがきわめて重要となる。

このような問題を背景として、本研究においては、原猿亜目の中の4種を対象にその学習セット形成を実験的に調べて種間比較を行

い、その差異について分析を加え、さらに脳の発達や生態学的特性との関連を考察し、過去のさまざまな真猿の学習成績との比較を行い、学習能力の発達の傾向を検討した。

原猿亜目はその一半を夜行性の種が占めており、本研究の対象として夜行性のスローロリス（６頭）、オオガラゴ（５頭）と昼行性のワオキツネザル（５頭）、コモンツパイ（６頭）を用いた。実験装置としてＷＧＴＡを使用し、予備弁別32問題、本弁別300問題を課題として次々に与えて行き、学習セットの形成を種毎に調べた結果、形成の指標である第２試行平均正答率はコモンツパイ→オオガラゴ→スローロリス→ワオキツネザルの順に上昇する傾向が明らかになった。また単一の弁別課題に対する完全学習実験を各種２～３頭の被験体について行ったところ、いずれの種においても同程度の速さで基準に到達し、４種間で基本的な弁別能力に差はないことがわかった。

この４種の学習セット形成の差が生じた背景を探るために、先ず Hypothesis Behavior Modelを適用し４種における反応分析を行ったところ、刺激に関するWin-stay-Lose-shiftの要因が学習セット形成と同じ種差の傾向を示しているほか、種によってエラー要因の種類やその程度が異なっていることがわかった。

次に高度な学習の基盤である脳の新皮質の発達度をみるため、Size Index、Extra Cortical Neuron、Extra Cortical Tissue及び新皮質／延髄比の４種類の指標を用いて４種間で比較したところ、いずれの指標においても学習セット形成と同様に、コモンツパイ→オオガラゴ→スローロリス→ワオキツネザルの順に発達度が高まることがわかった。さらに、活動リズム、社会構造、行動圏の３点を中心に学習行動と生活様式との関連付けを試みたところ、学習セット形成の高い種ほど生活場面における外界からの情報の受容及び処理がより増大し複雑化する傾向が認められた。

最後に総合論議として、今回の4種の原猿を含めてこれまでに報告されてきた霊長類の広範な種の学習セット形成の成績を同一軸上に並べ、原猿、新世界ザル、旧世界ザル、類人猿の分類群毎に学習曲線の分布域をとったところ、原猿→新世界ザル→旧世界ザル→類人猿の順に分布域の上限が上がって行くことと同時に、4群の分布域の間に大きな重複がみられることも明らかになった。また前出の4種類の神経学的発達指標をこの4群に適用したところ、群毎の平均値は原猿→新世界ザル→旧世界ザル→類人猿の順に増大するが、各群の最小・最大の範囲に着目すると、群間に大きな重複が認められた。これは学習セット形成においてみられたものと同様の傾向であり、霊長類の学習能力は分類群間で隔絶するような上下の階層構造を持つものではなく、むしろ分類群間でかなりの重複があることを示すものである。このように学習セット形成は分類群内の種差と分類群間の重複を反映す

るという点で、霊長類の学習能力をより実際に近い形でとらえることができる有効な指標と結論できる。

謝　　辞

大阪大学人間科学部俣野彰三教授からは本研究の遂行に際して多大の指導と激励を頂いた。京都大学理学部石田英実教授からは人間科学部御在職中に多くの貴重な助言を頂いた。

また大阪大学人間科学部糸魚川直祐教授、同宮本健作教授、同下河内稔教授、同投石保廣助手、立命館大学室伏靖子教授（元京都大学霊長類研究所教授）、神戸学院大学本吉良治教授（元京都大学文学部教授）の方々からも有益な助言を頂いた。

さらに実験遂行に際し、北里大学松谷伸二助手、大阪大学人間科学部山本司郎技官、日本モンキーセンター小寺重孝園長、神戸市王子動物園村田浩一獣医師の方々からは多くの助力を頂いた。

以上の方々に深く感謝いたします。

引 用 文 献

Allman, J. (1977) Evolution of the visual system in the early primates. In J. Sprague & A. Epstein (Eds.), Progress in psychobiology and physiological psychology, Vol. 7 (pp. 1-53). San Francisco: Academic Press.

Altmann, S. A. (1967) Preface. In S. A. Altmann (Ed.), Social communication among primates. Chicago: University of Chicago Press.

Behar, I. (1962) Evaluation of cues in learning set formation in mangabeys. Psychological Reports, 11, 479-485.

Campbell, B. G. (1966) The relationships of the tree shrews: the evidence of the nervous system. Evolution, 20, 276-281.

Campbell, B. G. (1980) The nervous system of the Tupaiidae: its bearing on phyletic relationships. In W. P. Luckett (Ed.), Comparative biology and evolutionary relationships of tree shrews (pp. 219-242). New York: Plenum.

Charles-Dominique, P. (1978) Solitary and gregarious prosimians: evolution of social structures in primates. In D. J. Chivers & K. A. Joysey (Eds.), Recent advances in primatology (pp. 139-149). New York: Academic Press.

Charles-Dominique, P. & Martin, R. D. (1970) Evolution of lorises and lemurs. Nature, 227, 257-260.

Clark, A. B. (1978) Olfactory communication, Galago crassicaudatus, and the social life of prosimians. In D. J. Chivers & K. A. Joysey (Eds.), Recent advances in primatology (pp. 139-149). New York: Academic Press.

Clark, A. B. (1985) Sociality in a nocturnal "solitary" prosimian: Galago crassicaudatus. International Journal of primatology, 6, 581-600.

Clutton-Brock, T. H. & Harvey, P. H. (1977) Primate ecology and social organization. Journal of Zoology, 183, 1-39.

Clutton-Brock, T. H. & Harvey, P. H. (1980) Primates, brains and ecology. Journal of Zoology, 190, 309-323.

Cooper, H. (1974) Learing set in Lemur macaco. In R. D. MARTIN, G. A. DOYLE & A. C. WALKER (Eds.), Prosimian Biology (pp. 293-300). London: Duckworth.

Corbet, G. B. & HiLL, J. E. (1980) A world list of mammalian species: British Museum of Natural History, London. New York: Cornell University Press.

Davis, R. T. & Dougan, J. D. (1988) The phylogeny of information processing. In R. C. Bolles & M. D. Beecher (Eds.), Evolution and Learning (pp. 135-155). London: Lawrence Erlbaum Associates.

Doyle, G. A. & Martin, R. D. (1974) The study of prosimian behaviour. In R. D. Martin, G. A. Doyle & A. C. Walker (Eds.), Prosimian Biology (pp. 3-14). London: Duckworth.

Doyle, G A. & Martin, R. D. (1979) Preface. In R. D. Martin & G. A. Doyle (Eds.), The Study of Prosimian Behavior (pp. xv-xvii). New York: Academic Press.

Elias, H. & Schwartz, D. (1969) Surface areas of the cerebral cortex of mammals determined by stereological methods. Science, 166, 111-113.

Fischer, G. J. (1962) The formation of learning sets in young gorillas. Journal of comparative and physiological Psychology, 55, 924-925.

Fisher, M. A. (1974) Estimating hypothesis strengths. Behavioral Research Methods and Instruments, 6, 309-311.

Fobes, J. L. & King, J. E. (1982) Measuring primate learning abilities. In J. L. Fobes & J. E. King (Eds.), Primate behavior (pp. 289-326). New York: Academic Press.

Gellerman, L. W. (1933) Chance orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments. Journal of Genetic Psychology, 42, 207-208.

Gross, C. G. (1966) Learning set: Comparison of Macaca mulatta and M. speciosa. Psychological Reports, 18, 529-530.

Harlow, H. F. (1949) The formation of learning sets. Psychological Review, 56, 51-65.

Harlow, H. F. (1950) Analysis of discrimination learning by monkeys. Journal of experimental Psychology, 40, 26-39.

Harlow, H. F. (1958) The evolution of learning. In A. Roe & G. G. Simpson (Eds.), Behavior and evolution (pp. 269-290). New Haven: Yale University Press.

Harlow, H. F. (1959) Learning set and error factor theory. In S. Koch (Ed.), Psychology: a study of a science (pp. 492-537). New York: McGraw-Hill.

Hayes, K. J., Thompson, R. & Hayes, C. (1953) Discrimination learning set in chimpanzees. Journal of comparative and physiological Psychology, 46, 99-104.

Hodos, W. (1970) Evolutionary interpretation of neural and behavioral studies of living vertebrates. In F. O. Schmitt (Ed.), Neurosciences: Secong study program (pp. 26-39). New York: Rockefeller University Press.

Hodos, W. & Campbell, C. B. G. (1969) Scala naturae: Why there is no theory in comparative psychology. Psychological Review, 76, 337-350.

Hofman, M. A. (1982) Encephalization in mammals in relation to the size of the cerebral cortex. Brain Behavior and Evolution, 20, 84-96.

伊谷純一郎 (1972) 霊長類の社会構造 (生態学講座20) . 共立出版.

岩本光雄 (1977) 現生霊長類の分類と分布. 人類学講座編纂委員会編 人類学講座 2 霊長類 (pp.3-42). 雄山閣出版.

Jerison, H. J. (1973) Evolution of the brain and intelligence. New York: Academic Press.

Jolly, A. (1966) Lemur social behavior and primate intelligence. Science, 153, 501-506.

Jolly, A. (1972) The evolution of primate behavior. New York: Macmillan.

Kawamichi, T. & Kawamichi, M. (1979) Spatial organization and territory of tree shrews (Tupaia glis). Animal Behavior, 27, 381-393.

木戸睦彦 (1980) 線形計画法 (現代数学レクチャーズA-6). 培風館.

小牧純爾 (1966) Learning Set についての考察 ー文献展望ー 心理学評論, 10, 39-59.

小牧純爾 (1985) 仮説と注意 ー学習セットについての考察ー 心理学評論, 28, 572-596.

Leonard, C., Schneider, G. E. & Gross, C. G. (1966) Performance on learning set and delayed-response tasks by tree shrews (Tupaia glis). Journal of comparative and physiological Psychology, 62, 501-504.

Levine, M. (1965) Hypothesis behavior. In A. M. Schrier, H. F. Harlow, & F. Stollnitz (Eds.), Behavior of nonhuman primates (pp. 97-127). New York: Academic Press.

マクドナルド、D. W. 編 (1986) 動物大百科 第3巻 霊長類. 伊谷純一郎監修.

Matano, S., Stephan, H. & Baron, G. (1985) Volume comparisons in the cerebellar complex of primates. I.Ventral pons. Folia primatologica, 44, 171-181.

Medin, D. L. (1977) Information processing and discrimination learning set. In A. M. SCHRIER (Ed.), Behavioral primatology Vol.1 (pp. 33-69). Hillsdale: Lawrence Erlbaum.

Miles, R. C. (1957) Learning-set formation in the squirrel monkey. Journal of comparative and physiological Psychology, 50, 356-357.

Miles, R. C. & Meyer, D. R. (1956) Learning sets in marmosets. Journal of comparative and physiological Psychology, 49, 219-222.

Napier, J. R. & Napier, P. H. (1967) A handbook of living primates. London: Acadamic Press.

Napier, J. R. & Napier, P. H. (1985) The natural history of the primates. Cambridge: The MIT Press.

Noback, C. R. (1975) The visual system of primates in phylogenetic studies. In W. P. Luckett & F. S. Szaley (Eds.), Phylogeny of the primates: a multidisciplinary approach (pp. 199-218). New York: Plenum Press.

Ohta, H. (1983) Learning set formation in slow lorises (Nycticebus coucang). Folia primatologica, 40, 256-267.

Ohta, H., Ishida, H. & Matano, S. (1984) Learning set formation in ring-tailed lemurs (Lemur catta). Folia primatologica, 43, 53-58.

Ohta, H., Ishida, H. & Matano, S. (1987) Learning set formation in thick-tailed bush babies (Galago crassicaudatus) and comparison of learning ability among four species. Folia primatologica, 48,1-8.

Ohta, H., Matsutani, S., Ishida, H. & Matano, S. (1985) Learning set formation in common tree shrews (Tupaia glis). Folia primatologica, 44, 204-209.

Pariente, G. (1979) The role of vision in prosimian behavior. In G. A. Doyle & R. D. Martin (Eds.), The study of prosimian behavior (pp. 411-459). New York: Academic Press.

Passingham, R. E. (1975) The brain and intelligence. Brain Behavior and Evolution, 11, 1-15.

Reese, H. W. (1964) Discrimination learning set in rhesus monkeys. Psychological Bulletin, 61, 321-340.

Restle, F. (1958) Toward a quantitative description of learning set data. Psychological Review, 65, 77-91.

Riddell, W. I. (1979) Cerebral indices and behavioral differences. In M. E. Hahn, C. Jensen & B. C. Dudek (Eds.) Development and evolution of brain size (pp. 89-109). New York: Academic Press.

Riddell, W. I. & Corl, K. G. (1977) Comparative invesigation of the relationship between cerebral indices and learning abilities. Brain Behavior and Evolution, 14, 385-398.

Rosen, S. I. (1982) An introductory survey of the primates. In J. L. Fobes & J. E. King (Eds.), Primate behavior(pp. 3-52). New York: Academic Press.

Rumbaugh, D. M. & McCormack, C. (1967) The learning skills of primates: a comparative study of apes and monkeys. In D. Stark, R. Schneider & H. J. Kuhn (Eds.), Progress in primatology (pp. 289-306). Fisher.

Rumbaugh, D. M. & McQueeney, J. A. (1963) Learning-set formation and discrimination reversal: learning problems to criterion in the squirrel monkey. Journal of comparative and physiological Psychology, 56, 435-439.

Schilling, A. (1974) A study of marking behaviour in Lemur catta. In R. D. Martin, G. A. Doyle & A. C. Walker (Eds.), Prosimian biology (pp. 347-362). London: Duckworth.

Schilling, A. (1979) Olfactory communication in prosimians. In G. A. Doyle & R. D. Martin (Eds.), The study of prosimian behavior (pp. 461-542). New York: Academic Press.

Schrier, A. M. (1966) Learning-set formation by three species of macaque monkeys. Journal of comparative and physiological Psychology, 61, 490-492.

Schrier, A. M. & Thompson, C. R. (1984) Are learning sets learned? A reply. Animal Learning and Behavior, 12, 109-112.

Shell, W. F. & Riopelle, A. J. (1958) Progressive discrimination learning in platyrrhine monkeys. Journal of comparative and physiological Psychology, 51, 467-470.

Stephan, H. (1972) Evolution of primate brains: a comparative anatomical investigation. In R. H. Tuttle (Ed.), The functional and evolutionary biology of primates (pp. 155-174). Chicago: Aldine Atherton.

Stephan, H. & Andy, O. J. (1969) Quantitative comparative neuroanatomy of primates: an attempt at a phylogenetic interpretation. In Comparative and evolutionary aspects of the vertebrate central nervous system. Annals New York Academy of Sciences, 167, 370-387.

Stephan, H., Frahm, H. & Baron, G. (1981) New and revised data on volumes of brain structures in insectivores and primates. Folia primatologica, 35, 1-29.

Stevens, D. A. (1965) A comparison of learning in rhesus monkeys, cebus monkeys, lemurs, and Burmese cats. PhD dissertation. University of Oregon. (University Microfilms No. 66-632)

Thompson, W. J. (1972) Least squares application of Levine's hypothesis model to missing reward sequence situations. Psychological Bulletin, 77, 356-360.

von Holst, D. (1974) Social stress in the tree-shrew: its causes and physiological and ethological consequences. In G. A. Doyle & R. D. Martin (Eds.), The study of prosimian behavior (pp. 389-411). New York: Academic Press.

Wilkerson, B. J. & Rumbaugh, D. M. (1979) Learning and intelligence in prosimians. In G. A. Doyle & R. D. Martin (Eds.), The study of prosimian behavior (pp. 207-246). New York: Academic Press.

Winer, B. J. (1971) Statistical principles in experimental design. 2nd ed. New York: McGraw-Hill.

Yagi, B. & Furusaka, T. (1973) Intelligent behavior of Japanese monkeys. In C. R. Carpenter (Ed.), Behavioral regulators of behavior in primates (pp. 272-283). Lewisberg: Bucknell University Press.

Young, J. Z. (1962) The life of vertebrates. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press.

Zimmermann, E. (1981) First record of ultrasound in two prosimian species. Naturwissenschaften, 68, 531-532.

付　　録

1．現生霊長類の分類表

2．線形計画法（シンプレックスメソッド）
のコンピュータプログラムリスト。
使用言語はＦ－ＢＡＳＩＣ。

付録1．　現生霊長類の分類表．

原猿亜目

ツパイ科
- ツパイ亜科
  - ツパイ属
    - コモンツパイ(Tupaia glis)
    - ホソツパイ(T. gracilis)
    - ジャワツパイ(T. javanica)
    - ショウツパイ(T. minor)
    - ヤマツパイ(T. montana)
    - ミュラーツパイ(T. muelleri)
    - ニコバルツパイ(T. nicobarica)
    - パラワンツパイ(T. palawanensis)
    - ペイントツパイ(T. picta)
    - ショウペイントツパイ(T. splendidula)
    - オオツパイ(T. tana)
    - シマツパイ(T. dorsalis)
  - マドラスツパイ属
    - マドラスツパイ(Anathana ellioti)
  - フィリピンツパイ属
    - フィリピンツパイ(U. everetti)
  - ピグミーツパイ属
    - ピグミーツパイ(Dendrogale murina)
    - ボルネオツパイ(D. melanula)
- ハネオツパイ亜科
  - ハネオツパイ属
    - ハネオツパイ(Ptilocercus lowii)

キツネザル科
- キツネザル亜科
  - キツネザル属
    - ワオキツネザル(Lemur catta)
    - ブラウンキツネザル(L. fulvus)

クロキツネザル(L. macaco)
マングースキツネザル(L. mongoz)
カンムリキツネザル(L. coronatus)
アカハラキツネザル(L. rubriventer)
エリマキキツネザル属
エリマキキツネザル(Varecia variegata)
ジェントルキツネザル亜科
ジェントルキツネザル属
ハイイロジェントルキツネザル(Hapalemur griseus)
ヒロバナジェントルキツネザル(H. simus)
ゴールデンジェントルキツネザル(H. aureus)
イタチキツネザル属
イタチキツネザル(Lepilemur mustelinus)

コビトキツネザル科
コビトキツネザル属
オオコビトキツネザル(Cheirogaleus major)
フトオコビトキツネザル(C. medius)
ミミゲコビトキツネザル属
ミミゲコビトキツネザル(Allocebus trichotis)
ネズミキツネザル属
ハイイロショウネズミキツネザル(Microcebus murinus)
ブラウンショウネズミキツネザル(M. rufus)
コクレルネズミキツネザル属
コクレルネズミキツネザル(Mirza coquereli)
フォークキツネザル属
フォークキツネザル(Phaner furcifer)

インドリ科
インドリ属
インドリ(Indri indri)
シファカ属
カンムリシファカ(Propithecus diadema)
タターサルシファカ(P. tattersalli)
ヴェローシファカ(P. verrearuxi)

アヴァヒ属
アヴァヒ(Avahi laniger)

アイアイ科
アイアイ属
アイアイ(Daubentonia madagascariensis)

ロリス科
ロリス亜科
ロリス属
ホソロリス(Loris tardigradus)
スローロリス属
スローロリス(Nycticebus coucang)
アンワンティボ属
アンワンティボ(Arctocebus calabarensis)
ポットー属
ポットー(Perodicticus potto)
ガラゴ亜科
ガラゴ属
オオガラゴ(Galago crassicaudatus)
ショウガラゴ(G. senegalensis)
アレンガラゴ(G. alleni)
ハリヅメガラゴ属
ニシハリヅメガラゴ(Euoticus elegantulus)
ヒガシハリヅメガラゴ(E. inustus)
コビトガラゴ属
コビトガラゴ(Galagoides demidoff)

メガネザル科
メガネザル属
フィリピンメガネザル(Tarsius syrichta)
ニシメガネザル(T. bancanus)
スラウェシメガネザル(T. spectrum)

真猿亜目

オマキザル科

ヨザル属

ヨザル(Aotus trivirgatus)

ティティモンキー属

エリマキティティ(Callicebus torquatus)

ダスキーティティ(C. moloch)

マスクティティ(C. personatus)

サキ属

シロガオサキ(Pithecia pithecia)

マンクサキ(P. monachus)

ヒゲサキ属

ブラックヒゲサキ(Chiropotes satanas)

ハナジロヒゲサキ(C. albinasus)

ウアカリ属

クロアタマウアカリ(Cacajao melanocephalus)

ハゲウアカリ(C. calvus)

リスザル属

リスザル(Saimiri sciureus)

オマキザル属

フサオマキザル(Cebus apella)

ノドジロオマキザル(C. capucinus)

シロガオオマキザル(C. albifrons)

ナキガオオマキザル(C. nigrivittatus)

クモザル属

チュウベイクモザル(Ateles geoffroyi)

チャアタマクモザル(A. fusciceps)

ケナガクモザル(A. belzebuth)

クロクモザル(A. paniscus)

ウーリークモザル属

ウーリークモザル(Brachyteles arachnoides)

ウーリーモンキー属

コモンウーリーモンキー(Lagothrix lagotricha)

ヘンディーウーリーモンキー(L. flavicauda)

ホエザル属
マントホエザル(Alouatta palliata)
グアテマラホエザル(A. villosa)
アカホエザル(A. seniculus)
アカテホエザル(A. belzebul)
クロホエザル(A. caraya)
ブラウンホエザル(A. fusca)

マーモセット科
マーモセット亜科
マーモセット属
コモンマーモセット(Callithrix jacchus)
シルバーマーモセット(C. argentata)
シロカタマーモセット(C. humeralifer)
ピグミーマーモセット属
ピグミーマーモセット(Cebuella pygmaea)
タマリン属
クロクビタマリン(Saguinus nigricollis)
セマダラタマリン(S. fuscicollis)
シロクチタマリン(S. labiatus)
クチヒゲタマリン(S. mystax)
エンペラータマリン(S. imperator)
ミダスタマリン(S. midas)
マダラガオタマリン(S. inustus)
ハゲタマリン(S. bicolor)
ワタボウシタマリン(S. oedipus)
ジョフロワタマリン(S. geoffroyi)
シロテタマリン(S. leucopus)
ライオンタマリン属
ライオンタマリン(Leontopithecus rosalia)
ゲルディモンキー亜科
ゲルディモンキー属
ゲルディモンキー(Callimico goeldii)

オナガザル科
オナガザル亜科
オナガザル属
サバンナモンキー(Cercopithecus aethiops)
ブラッザモンキー(C. neglectus)
ダイアナモンキー(C. diana)
サロンゴモンキー(C. salongo)
ロエストグエノン(C. lhoesti)
プロイスモンキー(C. preussi)
フクロウグエノン(C. hamlyni)
モナモンキー(C. mona)
クラウングエノン(C. pogonias)
ディアデムグエノン(C. mitis)
ノドジログエノン(C. albogularis)
オオハナジログエノン(C. nictitans)
ショウハナジログエノン(C. petaurista)
アカバラグエノン(C. erythrogaster)
アカミミグエノン(C. erythrotis)
アカオザル(C. ascanius)
クチヒゲグエノン(C. cephus)
コビトグエノン属
コビトグエノン(Miopithecus talapoin)
アレンモンキー属
アレンモンキー(Allenopithecus nigroviridis)
パタスモンキー属
パタスモンキー(Erythrocebus patas)
マンガベイ属
シロエリマンガベイ(Cercocebus torquatus)
スーティマンガベイ(C. atys)
アジルマンガベイ(C. galeritus)
ホオジロマンガベイ(C. albigena)
トンガリマンガベイ(C. aterrimus)
ヒヒ属
マントヒヒ(Papio hamadryas)

ギニアヒヒ(P. papio)
アヌビスヒヒ(P. anubis)
キイロヒヒ(P. cynocephalus)
チャクマヒヒ(P. ursinus)
マンドリル属
マンドリル(Mandrillus sphinx)
ドリル(M. leucophaeus)
ゲラダ属
ゲラダヒヒ(Theropithecus gelada)
マカク属
バーバリーマカク(Macaca sylvanus)
ニホンザル(M. fuscata)
アカゲザル(M. mulatta)
タイワンザル(M. cyclopis)
カニクイザル(C. fascicularis)
ベニガオザル(M. arctoides)
ボンネットモンキー(M. radiata)
トクモンキー(M. sinica)
シシオザル(M. silenus)
アッサムモンキー(M. assamensis)
チベットモンキー(M. thibetana)
ブタオザル(M. nemestrina)
クロザル(M. nigro)
トンキアンマカク(M. tonkeana)
ムーアモンキー(M. maura)
コロブスモンキー亜科
コロブスモンキー属
キングコロブス(Colobus polykomos)
クロコロブス(C. satanas)
アンゴラクロシロコロブス(C. angolensis)
アビシニアコロブス(C. guereza)
アカコロブス(C. badius)
オリーブコロブス(C. verus)
リーフモンキー属
クロカンムリリーフモンキー(Presbytis melalophos)

トーマスリーフモンキー(P. thomasi)
ジャワリーフモンキー(P. comata)
クリイロリーフモンキー(P. rubicunda)
シロビタイリーフモンキー(P. frontana)
メンタワイリーフモンキー(P. potenziani)
シルバールトン(P. cristana)
ダスキールトン(P. obscura)
フランソワルトン(P. francoisi)
フェイヤールトン(P. phayrei)
ボウシラングール(P. pileata)
ゴールデンラングール(P. geei)
ハンマンラングール(P. entellus)
ニルギリラングール(P. johnii)
カオムラサキラングール(P. vetulus)
ドゥクモンキー属
ドゥクモンキー(Pygathrix nemaeus)
シシバナザル属
チュウゴクシシバナザル(Rhinopithecus roxellana)
トンキンシシバナザル(R. avunculus)
メンタワイシシバナザル属
メンタワイシシバナザル(Simias concolor)
テングザル属
テングザル(Nasalis larvatus)

テナガザル科
テナガザル属
クロテナガザル(Hylobates concolor)
フーロックテナガザル(H. hoolock)
ボウシテナガザル(H. pileatus)
シロテテナガザル(H. lar)
アジルテナガザル(H. agilis)
ミュラーテナガザル(H. muelleri)
ワウワウテナガザル(H. moloch)
クロッステナガザル(H. klossii)
フクロテナガザル(H. syndactylus)

オランウータン科

オランウータン属

オランウータン(Pongo pygmaeus)

チンパンジー属

コモンチンパンジー(Pan troglodytes)

ピグミーチンパンジ(P. paniscus)

ゴリラ属

ゴリラ(Gorilla gorilla)

ヒト科

ヒト属

ヒト(Homo sapiens)

```
10 '*********************************
20 '*                               *
30 '* LINEAR PROGRAMMING ON HS BEHAV.*
40 '*  ----- SIMPLEX METHOD ----     *
50 '*                               *
60 '*       by  OHTA HIROHIKO       *
70 '*                               *
80 '*          FEB. 8, 1985         *
90 '*                               *
100 '*********************************
110 '
120 OPEN"O",2,"LPT0:"
130 CLEAR
140 CLS
150 PRINT
160 PRINT"Hypothesis Behavior Model"
170 PRINT"   Linear Programming "
180 PRINT
190 PRINT"      Condition  1 "
200 PRINT"a+b+c+d+e+f+p2+p3+4r <= 1"
210 PRINT:PRINT:PRINT
220 PRINT"Are you OK ?    Y or N "
230 IF (INKEY$="Y" OR INKEY$="y") GOTO 240 ELSE  232
232 FOR U=1 TO 100
234  PORS=PORS+1
236 NEXT U
238 GOTO 140
240 CLS
250 INPUT" ﾈﾝ ｶﾞﾂ ﾋ ";T$
260 PRINT
270 INPUT"ﾀｲﾄﾙ ｿﾉﾀ ﾋﾞﾝｺｳ ";TT$
280 '
290 '
300 PRINT#2,"**** ";T$;" ****"
310 PRINT#2
320 PRINT#2,"0000 ";TT$;" 0000"
330 PRINT#2:PRINT#2:PRINT#2
340 '
350 DIM V(33,42): DIM H(33,42)
360 '
370 DATA 1,0,1,0,0,1,0,0,1
380 DATA 0,0,0,0,0,0,0,0,1
390 DATA 0,1,0,1,0,0,0,0,1
400 DATA 0,0,0,0,0,1,0,0,1
410 DATA 1,0,1,0,1,0,1,0,1
420 DATA 0,0,0,0,0,0,0,1,1
430 DATA 0,1,0,1,0,0,0,1,1
440 DATA 0,0,0,0,1,0,1,0,1
450 DATA 1,0,0,0,1,0,0,0,1
460 DATA 0,0,1,0,0,0,0,0,1
470 DATA 0,1,0,0,0,0,0,0,1
480 DATA 0,0,0,1,1,0,0,0,1
490 DATA 1,0,0,0,0,1,0,1,1
500 DATA 0,0,1,0,0,0,1,0,1
510 DATA 0,1,0,0,0,0,1,0,1
520 DATA 0,0,0,1,0,1,0,1,1
530 DATA 1,0,0,1,0,0,0,0,1
540 DATA 0,0,0,0,1,0,0,0,1
550 DATA 0,1,1,0,1,0,0,0,1
560 DATA 0,0,0,0,0,0,0,0,1
570 DATA 1,0,0,1,0,0,0,1,1
580 DATA 0,0,0,0,0,1,1,0,1
590 DATA 0,1,1,0,0,1,1,0,1
600 DATA 0,0,0,0,0,0,0,1,1
610 DATA 1,0,0,0,0,0,0,0,1
620 DATA 0,0,0,1,0,1,0,0,1
```

```
630 DATA 0,1,0,0,0,1,0,0,1
640 DATA 0,0,1,0,0,0,0,0,1
650 DATA 1,0,0,0,0,0,1,0,1
660 DATA 0,0,0,1,1,0,0,1,1
670 DATA 0,1,0,0,1,0,0,1,1
680 DATA 0,0,1,0,0,0,1,0,1
690 DATA -1,-1,-1,-1,-1,-1,-1,-1,-4
700 '
710 FOR I=1 TO 33
720   FOR J=1 TO 9
730      READ V(I,J)
740   NEXT J
750 NEXT I
760 '
770 FOR I=1TO 32
780    FOR J=10 TO 41
790       V(I,J)=0
800    NEXT J
810 NEXT I
820 '
830 FOR F=1 TO 32
840   V(F,F+9)=1
850 NEXT F
860 '
870 ' ----- DATA INPUT ------
880 CLS
890 PRINT" ｶｸｼｷ ﾉ ｼﾞｮｳｽｳ ｦ ｲﾚﾙ。"
900 FOR I=1 TO 32
910  PRINT"ﾀﾞｲ";I;"ｷﾞｮｳ ﾉ ｼﾞｮｳｽｳ ﾊ":INPUT V(I,42)
920 NEXT I
930 '
940 V(33,42)=1
950 '
960 '
970 ' ------ DATA CH CK ------
980 CLS
990 FOR I=1 TO 33STE 3
1000  PRINT I;:PRINT V(I,42);:PRINT"  ";
1010 PRINT I+1;:PRIN V(I+1,42);:PRINT"  ";
1020 PRINT I+2;:PRIN V(I+2,42);:PRINT"  "
1030 PRINT
1040 NEXT I
1050 '
1060 PRINT
1070 PRINT
1080 PRINT"ｶｸﾀｲ ﾊ ﾀﾀﾞｼｲｶ ? "
1090 PRINT"ﾀﾀﾞｼｲ -- Y, ﾏﾁｶﾞｲｱﾘ -- N "
1100 INPUT KOTAE$
1110 IF KOTAE$="Y" OR KOTAE$="y" GOTO 1180 ELSE IF KOTAE$="N" OR KOTAE$="n" GOTO
 1120 ELSE 1080
1120 PRINT"ﾏﾁｶﾞｲﾊ ?"
1130 PRINT
1140 INPUT"ｷﾞｮｳ ";I
1150 INPUT"      ﾀｲ ";K
1160 V(I,42)=K
1170 GOTO 980
1180 '
1190 ' ---- SIMPLEX METHOD ----
1200 '
1210 DIM S(32)
1220 ' ----   STEP I -----
1230 G=0:R=0
1240 RETSU=1:MINV=V(33,1)
1250 FOR I=1 TO 41
1260 IF MINV <= V(33,I+1) GOTO 1280 ELSE  1270
1270 RETSU=I+1:MINV=V(33,I+1)
```

```
1280 NEXT I
1290 '
1300 R=RETSU
1310 '
1320 '-----  STEPII  -----
1330 FOR I=1 TO 32
1340   IF V(I,R)=<0 THEN 1350 ELSE 1360
1350   S(I)=1000:GOTO 1370
1360   S(I)=V(I,42)/(V(I,R))
1370 NEXT I
1380 '
1390 MINS=S(1):GYO=1
1400 FOR I=1 TO 31
1410   IF MINS>=S(I+1) THEN 1420 ELSE 1430
1420   GYO=I+1:MINS=S(I+1)
1430 NEXT I
1440 '
1450 G=GYO
1460 '
1470 ' ----- STEP III -----
1480 VV=V(G,R)
1490 FOR I=1 TO 42
1500    V(G,I)=(V(G,I)) / VV
1510    H(G,I)=V(G,I)
1520 NEXT I
1530 '
1540 '
1550 FOR P=1 TO G-1
1560    FOR Q=1 TO 42
1570    Z=V(P,R)* V(G,Q)
1580    H(P,Q)= V(P,Q) - Z
1590    NEXT Q
1600 NEXT P
1610 '
1620 FOR X=G+1 TO 33
1630    FOR Y=1 TO 42
1640       Z=V(X,R)* V(G,Y)
1650       H(X,Y)=V(X,Y)- Z
1660    NEXT Y
1670 NEXT X
1680 '
1690 ' ----- STEP IV -----
1700 '
1710 FOR I=1 TO 33
1720    FOR J=1 TO 42
1730       V(I,J)=H(I,J)
1740    NEXT J
1750 NEXT I
1760 '
1770 '
1780 FOR I=1 TO 42
1790   IF V(33,I)<0 THEN 1820 ELSE 1800
1800 NEXT I
1810 GOTO 1830
1820 GOTO 1220
1830 ' ----  PRINT OUT OF THE BEST SOLUTION  ----
1840 PRINT#2,"Base  |  a    b    c    d    e    f    p2   p3    r  | Constant"
1850 PRINT#2,"------|-------------------------------------------------|---------"
1860 FOR I=1 TO 32
1870 PRINT#2,"      | ";
1880    FOR J=1 TO 9
1890       PRINT#2,V(I,J);
1900       PRINT#2,"  ";
1910    NEXT J
1920    PRINT#2,"|  ";
1930    PRINT#2,V(I,42)
```

```
1940    PRINT#2
1950 NEXT I
1960 PRINT#2,"------|-----------------------------------------------|---------"
1970 PRINT#2,"      |  ";
1980 FOR I=1 TO 9
1990 PRINT#2,V(33,I);
2000 PRINT#2,"  ";
2010 NEXT I
2020 PRINT#2,"|  ";
2030 PRINT#2,V(33,42)
2040 '
2050 END
```