

食物嫌悪条件づけによる
野生生物の食性の統制

昭和57年度科学研究費補助金研究成果報告書
(一般研究C, 課題番号56560159)

和田一雄・松沢哲郎・後藤俊二
東 滋・川村俊蔵・長谷川芳典

京都大学霊長類研究所

1983年3月

食物嫌悪条件づけによる野生生物の食性の統制

- 課題番号 56560159
- 研究課題 食物嫌悪条件づけによる野生生物の食性の統制——野生個体群への適用——
- 研究代表者 和田一雄 (京都大学霊長類研究所助手, 哺乳類生態学)
- 研究分担者 松沢哲郎 (京都大学霊長類研究所助手, 心理学)
- 後藤俊二 (京都大学霊長類研究所助手, 実験動物学)
- 東 滋 (京都大学霊長類研究所助手, 生態学)
- 川村俊蔵 (京都大学霊長類研究所教授, 霊長類社会学)
- 研究協力者 長谷川芳典 (京都大学文学部研修員, 心理学)
- 研究経費 昭和56年度 2,100,000円
昭和57年度 800,000円
- 研究成果 <研究論文>
- Hasegawa, Y. & Matsuzawa, T. (1981) Food-aversion conditioning in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*): A dissociation of feeding in two separate situations. *Behavioral and Neural Biology*, 33, 237-242.
- Matsuzawa, T. & Hasegawa, Y. (1983a) Food-aversion conditioning in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*): Suppression of key-pressing. *Behavioral and Neural Biology*, in press.
- Matsuzawa, T. & Hasegawa, Y. (1983b) Food-aversion learning in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*): A strategy to avoid a noxious food. *Folia Primatologica*, in press.
- <学会発表>
- 長谷川芳典・松沢哲郎(1981) ニホンザルの食物嫌悪条件づけ——ある状況に限定された摂食行動の抑制——. 日本心理学会第45回大会. 発表文集, p. 269.
- 長谷川芳典・松沢哲郎(1981) ニホンザルの食物嫌悪条件づけ——食物の新奇性の効果——. 日本動物心理学会第41回大会. 動物心理学年報, 第31輯, 48-49.
- 松沢哲郎・後藤俊二・東 滋・長谷川芳典・和田一雄(1983) ニホンザルにおける食物選択の戦略——食物嫌悪条件づけによる食性の統制——第27回プリマーテス研究会. 講演抄録, p. 53.

目 次

I 野生生物の食性の統制	東 滋 …… 3
II 食物嫌悪条件づけの基礎	松沢 哲郎 …… 7
1) ニホンザルにおける塩化リチウムによる条件づけ	
2) ニホンザルにおけるシクロフォスファミドによる条件づけ	
3) ラットにおけるシクロフォスファミドによる条件づけ——熟知度と投与量の効果	
4) ニホンザルにおけるフルオレスチンによる条件づけの試み	
5) ラットにおけるフルオレスチンによる条件づけの試み	
6) 食物嫌悪条件づけにかんする予備的研究のまとめと研究の展開	
III ニホンザルの食物嫌悪条件づけ	松沢 哲郎 …… 19
1) 異なる状況のもとでの摂食行動の背反現象	
2) 先行するキー押し行動の抑制	
3) 有害食物を回避する戦略	
IV 野生ニホンザルにおける生息域破壊と採食行動の変化 ——志賀高原横湯川の場合——	和田 一雄 …… 40
V 食物嫌悪条件づけによる野生ニホンザルの食性の統制	松沢 哲郎 …… 45 後藤 俊二 長谷川芳典 和田 一雄

野生生物の食性の統制

東 滋

野生生物の現状と被害防除の問題点

1970年頃から、日本の各地で哺乳動物、ことに大型哺乳動物による農耕地の作物や人工造林地の林木に対する被害が頻発するようになった。ツキノワグマ、カモシカ、ニホンジカ、ツシマジカ、ニホンザルなどは、この時期に新しく「害獣化」したものである。これらの種の分布・生息数とその継年変化の傾向についての基礎的な資料の蓄積がほとんどないため信頼性の高い現状把握にもとずいて正しく、変化する事態へ対応することは困難であった。この状況は近年いくらか改善されつつあるが、そこで明らかになってきたことは、特定の種の局所的な個体数増加のわずかな例をのぞくと、おおくが生息環境の変化（破壊、変質、狭小化、分断）の圧力のもとで、種の存続の上できびしい事態においこまれている、という事実である（四手井・川村，1976）。

いうまでもなく、大型哺乳動物の生息密度は低く、地域個体群のサイズは小さく、小哺乳動物に比し増殖速度も低い。従来の農林被害の主役であったげっ歯類の場合とはことなつた配慮が、被害対策の適用にあたって必要とされる。すなわち、捕殺や除去の方策を無限定におしすすめることは、地域個体群の消去につながり、ひいては種の存続さえおびやかす危険をつねに内包している。

我国では大型哺乳動物の“害獣”に関して、有害鳥獣として駆除（狩猟）許可をだすことのみによって行政的対処がはかられてきた。被害の発生原因が、個体数増加にあるのではなく、環境の大巾な変化のもとで、個体群そのものには圧迫が加わりながらも、むしろその故に、新しい状況への適応行動として作物や造林木への加害が発生するという例が目立ちはじめている（FURUBAYASHI et al. 1980, 東ほか 1978, ニホンザルの現況研究会, 1977; 1978）。

有害鳥獣駆除の除去圧のもとですでにニホンザルやツキノワグマでは、地域的絶滅が現実に進行しつつあるおそれがあり、ツシマジカの場合ではこれはたゞちに亜種の絶滅を意味する。

野生生物の生息環境の質的变化のなかには、天然林の減少、拡大造林の進行、とくに奥山での大面積の樹種更改のほかにはスキー場その他の山地の観光開発・道路開発・ダム建設などさまざまなかたちで、人間活動が山奥にまで及んだことがある（ニホンザルの現況研究会, 1977; 1978; Azuma & Torii, 1980; 宮尾, 1977.）。

問題の本質的な解決は生息環境の保全である。山地の土地利用体系が、十分な生態学的配慮にもとずいた、従自然的＝合理的なものにたちもどることが将来実現されれば、今日のような状況は解消されるはずである。

しかし、人間活動の影響が山地の奥深くにまで及ぶという状況は全国的に強まりはしても弱まりはしない。山地の生態系が調和的平衡に達するには長い年月がかかる。

高度成長期の攪乱の結果は、さまざまな余波を森林と森林をすみかとする動物におよぼしつつ推移するのであろう。

当面の課題として、個体群に大きな損耗を与えない、非致死的な被害防除の技術体系の確立と、そ

これらの採用の上で行政上の裏打ちが切に望まれる。

被害防除策としての食物嫌悪条件づけ

非致死的な被害防除法としては、従来つぎのような方法がとられてきた。①耕地・林地の防護柵・電柵、②林木・作物の袋かけ・網かけ、③爆音器・花火・犬・かかし等による追い払い、④忌避剤の塗布・噴霧。従来もちいられてきたこれらの方法は、摂食対象となる農作物・林木の食物としての嗜好性を変えるものではない。物理的・化学的法によって当該食物に対する接近行動を抑制するものである。それに対し本報告でとりあげる食物嫌悪条件づけ (Food-aversion conditioning: FAC) は、催吐剤をもちいた条件反射の原理により、当該食物に対する嗜好性自体を変化させるものである。すなわち条件づけの操作によって当該食物に対して人為的に嫌悪を形成するのである。

そもそも人の側にとって「食害」と称するものは、野生生物の側からみれば、人為的な環境変化に対する摂食行動の適応的变化にはかならない。「食害」の発生過程において、新奇な食物が食物レパートリーのなかに取りこまれ・定着していった。このような行動変容のまさに逆の過程を人為的に生じさせるのが食物嫌悪条件づけの方法である。すなわちすでに食物レパートリーにとりこまれている特定の食物に対する嗜好性を、催吐剤をもちいた条件づけによって低下させるものである。食物に対する嗜好性自体を低下させるという点で、忌避剤の作用機構とは本質的に異なる。逆に、これまで作用機構の不明なままに「忌避剤」として一括されてきた薬物のなかには、食物嫌悪条件づけと同じ作用機構をもつものが含まれている可能性は指摘できる。

食物嫌悪条件づけにもちいられる薬物

食物嫌悪条件づけの無条件刺激 (UCS) として約96種にのぼる薬物が、ラッテ、マウスを実験動物として使われてきた (Riley & Clarke, 1977)。薬物以外でも放射線照射が同様の効果をもつことは、ガルシアらによってこの現象がはじめて発見されたとき以来知られている。

野生生物管理 (Wildlife Management) への応用の場面でこれまで試用された薬物の種類は、きわめて限定されている。野外での実験にともなう制約条件—コスト、安全性、これとからんで使用の容易さなど—にあう薬物がえらばれたことにもよる。だが、応用の試みは初期段階にあって、試行例も少なく、対象種や使用場面の特性に見あった薬物を選択するまでにはいたっていないということでもある。また一方では、条件づけの効果に関しては、薬物の種類による specificity の差が少ないので特定の薬物 (LiCl) 以外はあまり試みられなかったともいえる。以下、これまでの野生生物に対するFACの適用において使われた薬物とその性質について概観してみよう。

① 塩化リチウム (LiCl: Lithium chloride)

食肉類、げっ歯類、クマ、霊長類などに対して使われた。有効投与量は、100-500 mg/kg (コヨーテ; 経口投与), 100-300 mg/kg (アメリカクロクマ, ホッキョクグマ; 経口投与), 100 mg/kg (ニホンザル; 腹腔内注射)。作用としては悪心、嘔吐がある。

安価で、扱いやすく、人間に対する毒性は低い。

② シクロフォスファミド (Cyclophosphamide)

制ガン剤であるが、副作用として強い不快感をもたらす。野生生物に対するFACの無条件刺激として用いられたのは本報告が最初である。

③ 塩酸エメチン (Emetin hydrochloride)

人間で経口摂取された中毒物質を吐き出させるための催吐剤として使われる。ヒトの場合の副作用ははき気、嘔吐が長時間持続し、頭痛、胃・腸管部の不快感がある。投与はふつう静脈注射であるが、経口投与の場合、作用は安定せず、持続時間もふれが大きい。有効投与量はヒトの場合 1 mg/kg (静注), 15 ml シロップ (経口)。アメリカクロクマに対する使用例では、2-4 mg/kg 摂取後、ごく短時間で効果があらわれた。ごく少量でしかも短時間のうちに作用するので、致死量を摂取するまでにはいたらないとされる (Wooldrige, 1980)。

④ アンツウ (ANTU: α -naphthylthiourea)

ドブネズミ (*Rattus norvegicus*) に対しては、種特異的致死性毒物であるが (Richter, 1945), イヌと若干のげっ歯類 (Richer, 1945; Passof et al., 1974) には強い催吐作用をもつ。針葉樹の食害を防ぐために浸漬処理剤として使われてきた。Wooldrige (1980) は、アメリカクロクマに対して、嫌悪条件づけの無条件刺激として働く可能性があると指摘している。

食物嫌悪条件づけにおける経口投与法

中枢神経性の内臓不快感を起すことが、FACの無条件刺激となりうる薬物の一般的な性質である。そのような催吐剤のうち致死量のレベルが比較的高く、有効投与量が低く、さらには動物が抵抗なく摂取できる性状の薬物が、経口投与に適している。

コヨーテ (Gustavson et al., 1974; 1976), アメリカクロクマ (Gilbert & Roy, 1977; Wooldrige, 1980), ホッキョクグマ (Wooldrige, 1980) のいずれの場合も、塩化リチウムを肉やハチミツにまぜて経口投与をおこなっている。有効量の塩化リチウムを経口でニホンザルに摂取させる可能性は皆無ではないが、たいへん困難である。肉食性または雑食性の動物と、果実食にかたむいた雑食者との味覚の世界の差であろう。

ニホンザルに対する経口投与に適した薬物の探索は今後の重要な課題として残されている。

経口投与が重要になる理由は、捕獲を必要としないという実行上の容易さによっているが、ほかに理由がある。FACは少数回の条件づけ (ときにはただ1回の条件づけ) で、標的動物に対する嫌悪が形成される。しかし、動物は不快感をもたらさない同種の食物にその後も出会い、口に入れてみる機会はずねに用意されている。そこでおこるのは、食べてみてもかっつのように「気持が悪くならない」という発見である。こうして条件づけの「消去」の過程がはじまる。もし、ここで条件性嫌悪を維持しようとするなら、動物が同じ食物 (target food) を摂取する機会のうち、若干の機会に再度不快感をもたらすチャンスを用意すれば良い (毎回である必要はない)。むしろ、「気持が悪くなる事態」がランダムに起る方が、条件づけを「強化」する効果は大きい。

このような状況をつくりだすためには、摂食行動に自然に付随した経口投与の方式の方が優れている。

FACのUCSとして生薬を用いた報告はほとんどない。けれども、少量で効果をもたらさう可能性、環境のなかで早く分解しうることが期待できる (残留性が低い) という点で、野生動物に対するFACの適用の上でたいへん大きな期待を抱かせる領域である。

野生生物に対するFACは、今後おおくの研究者と現場の技術者によってとりあげられることであろう。以上にのべたことどもは、わたしたちの研究の進行のなかで討論され、しかし能力の限界から

実さいのテストには到りえなかったものであるが、今後に残された大きな課題としてここに書き残しておくものである。

* * *

本報告においては、生態学・行動学・生理学的知見の蓄積のあるニホンザルを対象として、食物嫌悪条件づけの機構解明と自然集団への適用を試みた。異なる分野の研究者が、ひとつの目的のために協同して研究にあたり、ささやかではあるが所期の目的の一部を満たしたと思う。本研究が、野生生物の現状と将来を具体的に考えてゆくマイルストーンとなれば望外の幸せである。

引用文献

- ① 四手井綱英・川村俊蔵(編) 1976, 追われる〔けもの〕たち, 筑地書館.
- ② FURUBAYASHI, K., K. Hirai, K. IKEDA, T. MIZUGUCHI, 1980, Relationships between occurrence of bear damage and clearcutting in central Honshu, Japan. C.J. Martinka (ed) Bears-their Biology and Management.
- ③ 東 滋・足沢貞成・森 治・和田久; 1978. 下北半島南西部のニホンザル地域個体群の生息環境の変化と個体群の動き, ヒトとサル共存の道, 「北限のニホンザルの保護に関する調査」(中間報告) 脇野沢村
- ④ ニホンザルの現況研究会編 1977, 1978; ニホンザルの現状と保護(上), (下) 「にほんざる—日本の自然と日本人」 №3, №4.
- ⑤ AZUMA, S. & H. Torii 1980; Impact of human activities on survival of the Japanese black bear. C.J. Martinka (ed.) Bears-their Biology and Management.
- ⑥ 宮尾嶽雄; 1977: 山の動物たちは今. 藤森書店.
- ⑦ Riley, A.L. & C.M. Clarke, 1977, Conditioned taste aversion. A bibliography. M.R. Best & M. Domjan. (eds.) Learning mechanisms in food selection.
- ⑧ Wooldrige, D. R. 1980 Chemical aversion conditioning of polar and black bears. Martinka, C.J. & K.L. McArthur (ed.) Bears—their biology and Management. IVth International Conference on Bear Research and Management.
- ⑨ Richter, C.P. 1945. The development and use of alpha-naphthylthiourea (ANTU) as a rat poison. J. Amer. Med. Assoc. 129 (14):927-931.
- ⑩ Passof, P.C., R.E. Marsh, and W.E. Howard 1974, Alpha-naphthylthiourea as a conditioning repellent for protecting conifer seed. Proc. Vert. Pest. Conf. 6:280-292.
- ⑪ Gustavson, C.R. & J. Garcia 1974, Pulling a gag on the wily coyote. Psychol. Today, 8 (3):69-72.
- ⑫ Gustavson, C.R., D.J. Kelly, M. Sweeney, & J. Garcia, 1976, Prey lithum aversions I: Coyotes and Wolves. Behavioral Biology, 17:61-72.
- ⑬ Gilbert B.K. & L.D. Roy, 1977 Prevention of black bear damage to beeyards using aversive conditioning. R.L. Phillips and C.Jankel (eds.). Proc. 1975 Predator Symp. (Montana) 93-102.

食物嫌悪条件づけの基礎

松 沢 哲 郎

食物嫌悪条件づけ(Food-aversion conditioning)と呼ばれる現象の確認と作用機構の解明のために一連の予備的研究をおこなった。対象とした動物はニホンザルとラットである。

動物がある食物を摂取したあと、催吐剤の投与などの処置によって不快感をひきおこされると、以後その食物に対して嫌悪を示すようになる。このような現象は食物嫌悪条件づけあるいは味覚嫌悪条件づけ(Taste-aversion conditioning)とよばれる。食物と不快感の連合という学習過程が想定されること、操作的には催吐剤の投与などによって人為的に不快感をひきおこすことから、この現象には条件づけの名が与えられている。食後に不快感を生じた食物を以後食べなくなるという行動の変容に対して嫌悪ということばが与えられ、またその嫌悪が食物の味を手がかりにして形成されると考えられたために味覚という名が冠されている。カリフォルニア大学のガルシア(Garcia, J)らによってはじめて実験的事実としてこの現象が報告されたのは、1955年、サイエンス誌上においてである(Garcia, Kimeldorf, & Koelling, 1955)。ガルシアらは、ラットにサッカリン溶液を摂取させたあと、ガンマー線の照射によって不快感をひきおこした。するとラットは以後サッカリン溶液に対して強い嫌悪を示したのである。この研究を発端として味覚嫌悪条件づけに関連した研究は数多くおこなわれてきた。タカ、ニワトリ、ウズラといった鳥類、ハツカネズミ、ラット、イタチ、ネコ、オオカミ、コヨーテ、サルといった哺乳類などのさまざまな動物種において、類似の現象の存在することがみついている。しかし動物種が異なると嫌悪形成の手がかりとなる感覚モダリティー(視覚、味覚、嗅覚など)の相対的重要度が変わるなどのいわゆる種差も認められる。当然のことながら、条件づけの機構には、多様な種の差を乗り越えて作用する一般的原理と、当該の種の生得的素因と生態学的環境に起因する種特異的原理とがある。現在では、ある種の動物では味覚以外にも視覚が食物に対する嫌悪の形成に重要な役割をはたしていること、嗅覚嫌悪条件づけ(Olfactory-aversion conditioning: 特定の嗅いに対して人為的に嫌悪を形成することができる)といった事実から、味覚嫌悪条件づけの研究パラダイムは食物嫌悪条件づけというより包括的な用語のもとにまとめられるようになってきた。食物嫌悪条件づけにかんする従来の研究の95%以上は、ラットを被験体としておこなわれてきた。条件づけの機構解明にあたって同一種を対象として実験変数を体系的に操作することはもちろん重要である。しかしながらラットで得られた条件づけの原理を他の種にそっくり適用することはできない。また逆に他の種でも条件づけの機構解明がすすんではじめて、食物嫌悪条件づけという現象の一般的原理を理解することができる。

ガルシア以来の食物嫌悪条件づけにかんする実験的研究は既存の学習理論に大きな波紋を投げかけた。食物嫌悪条件づけを条件づけの手続きとして分析してみると、



John Garcia

パブロフが発見したいわゆる条件反射（別名、レスポデント条件づけ）と同じ手続きになっている。条件反射（ベルの音を聴いただけで犬が唾液を分泌するようになるという現象）はパブロフによって発見されたが、条件反射の機構は次のように説明されている。酸や肉汁（無条件刺激：UCS）を犬の口内に入れると、犬は反射として生得的に唾液を分泌するという反応（無条件反応：UCR）をおこす。次に条件づけの操作として、酸や肉汁を犬の口内に入れると同時にあるいは時間的に近接して、ベルの音を聴かせる。このような操作を繰り返しおこなうと、本来ベルの音には唾液を分泌させる機能はないにもかかわらず、ベルの音（条件刺激：CR）が提示されると犬は唾液を分泌するようになる。条件反射の機構は3点に要約できる。①任意の連合：ベルの音に限らず任意の中性的刺激を無条件刺激と連合させることによって無条件反応（正しくは条件反応）をひきおこす。②時間的近接：条件刺激と無条件刺激は時間的に近接して提示される。③反復提示：条件刺激と無条件刺激の対提示を反復して何度もおこなう。食物嫌悪条件づけの場合、本来は不快感をおこさない食物（CS）を、無条件に不快感（UCR）をひきおこす催吐剤などの中毒刺激（UCS）と対提示することによって、食物（CS）を提示すると不快感をひきおこすようになる。しかし食物嫌悪条件づけの成立機構には、パブロフ型の条件反射にはみられない特徴があり、いずれも条件反射の成立機構をゆるがすものとなっている。すなわち、①選択的連合：不快感をひきおこす中毒刺激と対提示した刺激は何でも不快感をひきおこすわけではない。味覚刺激は条件づけられやすいが、視・聴覚刺激は条件づけが困難である。②長時間遅延：条件反射の成立に不可欠な時間的近接の範囲は数秒ないしせいぜい分の単位までであるとされてきた。しかるに食物嫌悪条件づけの場合、食物の提示と中毒刺激の提示のあいだに長時間の遅延（ラットの場合最長が24時間の報告もある）があっても条件づけが成立する。③一回学習：食物と中毒刺激の対提示がたった1回だけであっても条件づけが成立する。以上の3点はガルシアの発見までに知られてきた条件づけの機構と基本的に対立するために、当初は非常に特殊な条件づけとして食物嫌悪条件づけは位置づけられていた。しかし多様な種の多様な行動型をとりあつかった学習研究が進むにつれて、学習の生物学的制約にかんする実験的証拠が数多く提出されるようになった（Hinde & Hinde, 1973 Seligman & Hager, 1972）。生得的ということばに対立するものとして習得的ということばが使われるが、ある動物が何を学習するかは生得的制約を強く受けている。動物はそれぞれの種の進化の過程で、学習に際してどういう刺激に着目しどういう反応を選択するかあらかじめ準備されていると考えられる。そのような観点からみると食物嫌悪条件づけはけっして特殊な現象ではなく、学習による行動変容のきわめて当然なあらわれ方と見ることができる。個々の種ごとの生物学的制約をあきらかにしたうえで、その共通項をくくっていくという丹念な作業のはてに、新しい「生得的学習観」といったものが打ち立てられるに違いない。ガルシアによる食物嫌悪条件づけの発見はそのような新しい学習観への水先案内の役割をはたした、おそらく後世の研究者はそう位置づけるに違いない。ガルシアの業績に対して、1979年にアメリカ心理学会（APA）はその最高の栄誉である学会賞（Awards for Distinguished Scientific Contributions）を授与した。その受賞理由はこう述べられている、「条件づけと学習の分野における彼のきわめて独創的かつ先駆的な研究に対して」。

食物嫌悪条件づけの機構は、ヒトで知られている偏食や、毒餌を食べて生き永らえた動物が示す慎重な食物選択（bait shyness）といった現象の基礎をなしていると考えられる。ヒトを含めて各種の動物が示すところの学習に帰因した食物嫌悪（これを生得的な嫌悪に対して条件性嫌悪：Conditioned

food-aversion と呼ぶ）の形成過程をあきらかにすることによって、動物の摂食行動をある程度人為的に統制することが可能になった。以下ではニホンザルという種を主たる対象として、食物嫌悪条件づけの機構の解明をはかるとともに、食性の人為的統制へ向けてすすめられた一連の予備的研究について報告する。

1) ニホンザルにおける塩化リチウムによる条件づけ

松沢哲郎・後藤俊二

霊長類を対象とした食物嫌悪条件づけの研究はきわめて少ない。我々の研究に先行するものとしては、ミドリザル（Johnson, Beaton, & Hall, 1975）、リスザル（Roy & Brizee, 1979）、およびヒト（Bernstein, 1978）にかんする散発的な研究があるにすぎない。そこでまず手始めとして、もっとも基本的と思われる手続きにしたがって食物嫌悪条件づけの現象をニホンザルで確認することを目的とした。条件づけの鍵となるのは不快感をひきおこす催吐剤である。ガルシア以来の食物嫌悪条件づけ研究において不快感をひきおこす無条件刺激としては、①化学的刺激：催吐作用をもった薬物（塩化リチウム、シクロフォスファミド、アポモルフィネ、dアンフェタミンなど）、②非化学的刺激（放射線の照射、身体の強制回転運動など）が使われてきた。前者の催吐剤の使用が一般的で、とりわけ塩化リチウムを無条件刺激とする例が圧倒的に多い。安価で使用法が簡単である。そこでニホンザルと同じオナガザル科に属するサルであるミドリザルの報告に準拠して、塩化リチウムをもちいる一般的な方法で、ニホンザルにおける食物嫌悪条件づけという現象の確認をおこなった。

〈方法〉 被験体：約6才のオスのニホンザル1頭（W257）。個別ケージで飼育し、水は常時飲むことができる。食物はチョコレート（嫌悪形成の標的的食物）と固型飼料で、1日1回午後5時頃、まずチョコレート（白、青灰、赤橙、黄橙、黄、緑、茶の7色各5粒で計35粒。1粒の重量は約0.9g）を与え、約5分後に固型飼料（250g）を与えた。装置：モニターテレビによって動物の行動は別室から監視され、ビデオレコーダー上にビデオタイマーの時刻とともに記録された。手続き：チョコレートと固型飼料の給餌に約2週間馴れさせたあと、以下に述べる3回の処置を順次おこなった。①生理的食塩水による偽似条件づけ：まず黄橙のチョコレートのみ35粒与え、30分後に生理的食塩水100ccを腹腔内に注射した。24時間後にチョコレート（7色各5粒）を提示して摂取量と行動とを記録した。②塩化リチウムによる条件づけ：対照条件である前項とまったく同じ手続きで、ただし生理的食塩水かわりに塩化リチウム水溶液100cc（体重1kgあたり63.6mg）を腹腔内注射した。③塩化リチウムによる条件づけの繰り返し：条件づけをまったく同じ手続きで繰り返した。

〈結果〉 各条件のもとで、餌皿に入れられたチョコレート35粒を、手にとって口に入れ終るまでの時間と、最終的に摂取した量（摂取されずに捨てたり残ったりした量から逆算したもの）を図2-1（上段と下段）に示した。生理的食塩水をもちいた対照条件では、処置前と処置後のチョコレート摂取に何ら差は認められない。腹腔内注射のためのサルの固定や注射による痛み、腹腔内への溶液の注入といったものは24時間後の摂食行動にいささかの变化も与えなかった。それに対して塩化リチウムを注射した場合、注射後約1時間以内にサルの動作が緩慢になり、眼や口を手でおおうしぐさやあくび、床に寝そべるといった行動がみられた。とくに第2回目の条件づけの際には、注射後70分で激しい嘔吐が観察された（1回目の条件づけの際には嘔吐はみられなかった）。1回目の条件づけの24時間後のテストでは、チョコレートを手にとってともかく全部を口に入れる（頬袋に貯めこんでいる

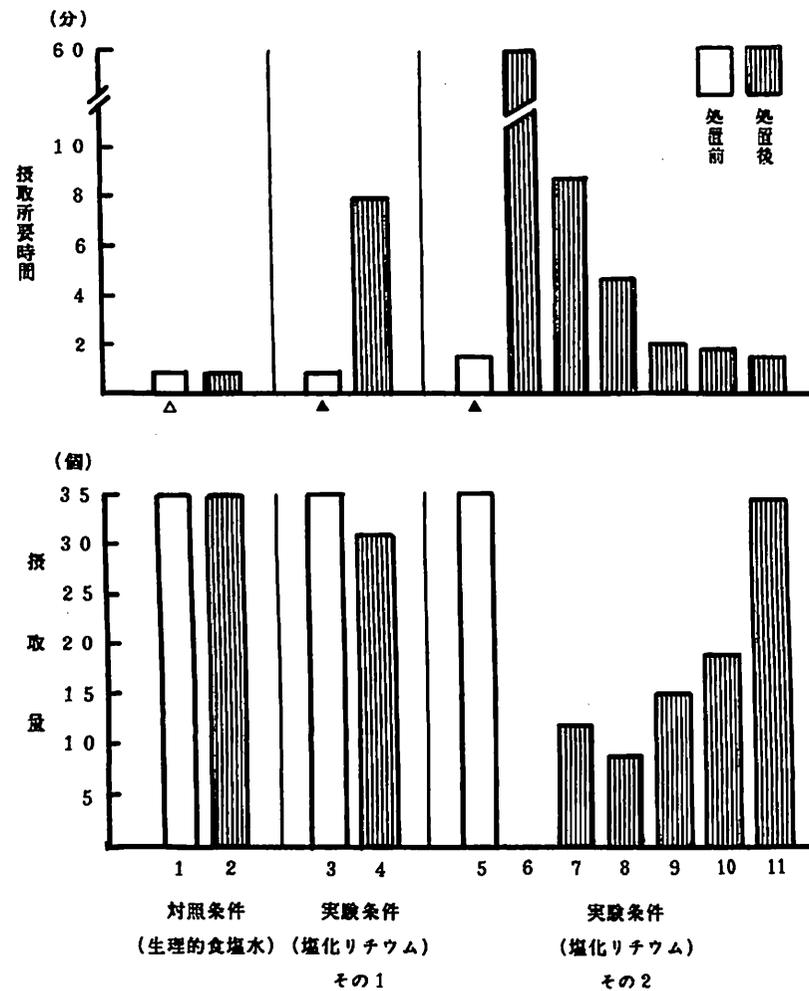


図2-1 塩化リチウムを催吐剤としてもちいた食物嫌悪条件づけ。標的食物はチョコレート。上段は摂食時間、下段は摂食量を示す。横軸は日数。

のだが)までに要する時間が飛躍的に長くなった。チョコレートを何度も口から出しては両手でこすり壁にこすりつけたりする行動が観察され、一部を捨てることもあったが、最終的には大部分を摂取した。さらに24時間後のテストではチョコレートの摂取行動はほぼ旧に復したので、ただちに第2回目の条件づけをおこなった。2回目の条件づけの24時間後のテストでは、サルはチョコレートにまったく手をつけなかったため1時間後にチョコレートを回収した。さらに24時間おきにチョコレートを提示して嫌悪の消去過程をみたところ、時間が経過するにつれて、チョコレートをとりあげる時間はしだいに短くなり、摂食量は増大した。こうして2回目の条件づけの6日後には、ほぼ処置前の水準にまで回復した。このような嫌悪の形成において食物の色すなわち視覚の手がかりはサルに利用されなかった。すなわち、塩化リチウムによる処置前に与えられたチョコレートは黄澄のみであったにもかかわらず、処置後に与えられた7色のすべてに対して同様な嫌悪が生じた。同時にケージの左右2ヶ所の餌皿の位置も嫌悪の形成と無関係で、まったく味覚ないし嗅覚に依存した食物嫌悪であることが示された。なお同時に提示した固型飼料の摂食行動に変化はなかった。

<考察> 塩化リチウムの腹腔内注射というもっとも一般的な手続きのもとで、ニホンザルにおいて食物嫌悪条件づけの成立することが確認された。わずか1回の条件づけによって嫌悪は形成され、2回目の条件づけで標的食物に対する摂食行動は完全に抑制された。しかしながら消去テストの結果、条件性嫌悪は時間の経過とともに消失することがわかった。これは厳しい給餌のスケジュール(24時間に1回)にも起因していると考えられ、より永続的な嫌悪を生じさせる条件の同定が必要だろう。本実験の結果はラットで得られた従来の知見とよく一致している。

2) ニホンザルにおけるシクロフォスファミドによる条件づけ

松沢哲郎・後藤俊二

従来の食物嫌悪条件づけに使用された催吐剤で塩化リチウムに次いで多いのはシクロフォスファミドである。シクロフォスファミドは抗悪性腫瘍剤でその副作用として嘔気・嘔吐を生じる。塩化リチウムと比較してやや高価だが、より微量で不快感を生じさせることができ、静脈内注射というより簡便な方法で投与することができる。そこでシクロフォスファミドをもちいた食物嫌悪条件づけをニホンザルに試みた。

<方法> 被験体：約8才のオスのニホンザル1頭(T206)。個別ケージで飼育し水は常時飲むことができる。嫌悪形成の標的となる食物はアーモンド豆、条件づけをしない対照食物としてバナナを用意した。両方とも摂食経験は実験開始前にはないと考えられる。装置：モニターテレビによる観察とビデオレコーダーによる記録をおこなった。手続き：通常の飼育体制を保持したまま、条件づけを実施した。すなわち毎朝午前10時に1日の給餌量である150gの固型飼料を与える。これによって全期間を通じてサルは極端な飢えにさらされることなくほぼ一定した食物に対するモチベーションを保持していると考えられる。実験は夕方午後5時におこなった。以下に述べる3回の処置をおこなった。①生理的食塩水による偽似条件づけ：新奇な食物であるアーモンド豆(約1.5g/粒)を40粒提示し、30分後に生理的食塩水を静脈内注射する。回復期間(48時間)において、再度アーモンド豆を提示してその摂取行動と摂取量を記録した。②シクロフォスファミドによる条件づけ：対照条件である前項とまったく同じ手続きで、ただし生理的食塩水のかわりにシクロフォスファミド(体重1kgあたり4mg)を静脈内注射した。③シクロフォスファミドによる条件づけの繰り返し。以後20日間にわたって条件性嫌悪の保持過程をテストした。なお対照食物であるバナナ(約50g)を適宜提示した。

<結果> 実験の進行にともなうアーモンド豆とバナナの摂取量の変化を図2-2に示した。新奇な食物であるアーモンド豆を食べたあと生理的食塩水を注射しても第3日目に示されたアーモンドの摂取量は増えこすれ減らなかった。そこで第3日目のアーモンド提示30分後にはシクロフォスファミドを注射した(条件づけ第1回)。すると2日間の回復期間において第6日目に提示されたアーモンドに対しては、摂取量の減少がみられた。そこで再度シクロフォスファミドを注射すると(条件づけ第2回)、第9日目のテストにおいてアーモンド豆の摂取は完全に抑制された。以後20日間にわたってこの条件性嫌悪の保持過程をみたが、アーモンド豆に対して形成された嫌悪は消去することなく、摂食は完全に抑制されたままだった。この時のサルの行動を観察すると、個室ケージの前面にとりつけられた餌皿のアーモンドに対しては手もふれずに毛づくろいをしたり外の様子をながめたり

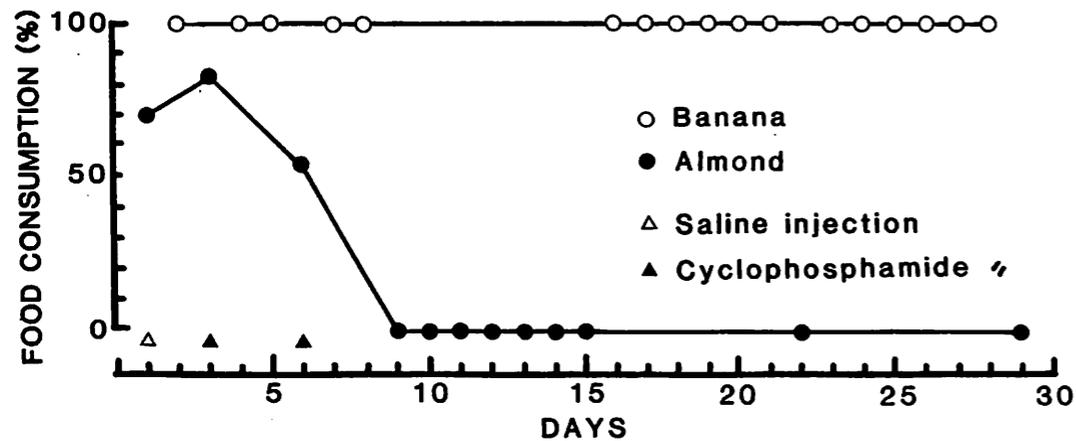


図2-2 シクロフォスファミドを催吐剤としてもちいた食物嫌悪条件づけ。標的食物はアーモンド豆。

してすごしている。実験者が入室してアーモンドを手にとりサルに近づけると、サルはケージの後面にあとずかってへばりつき顔をそむける。実験者がバナナや固型飼料を手にした時には何のためらいもなくすぐにサルは手にとって口へ入れた。

<考察> シクロフォスファミドの静脈内注射によっても、ニホンザルにおいて食物嫌悪条件づけの成立することが確認された。2回の条件づけによって標的食物に対する摂食行動は完全に抑制され、しかも長時間にわたってまったく消さないことが示された。一方、摂食後に催吐剤を投与しない対照食物(この場合はバナナ)に対する摂食行動にはいかなる変化も認められなかった。食物に対する全般的なモチベーションも午前中の固型飼料の給餌によってほぼ一定に保たれている。したがって条件づけの手続きによって、不快感に先行して摂取された食物に対してのみ特異的な嫌悪が形成されたと結論づけることができる。なお塩化リチウムをもちいた実験と異なり、ひとたび形成された嫌悪が消去されなかったことについては、2つの理由が考えられる。第1として標的食物の熟知度の相違がある。前実験で使用されたチョコレートは実験前2週間にわたる熟知化の期間が与えられており、今回のアーモンド豆に対してはいきなり条件づけが施され、その点でより新奇な食物だった。第2として食物に対するモチベーションの問題がある。今回の実験では午前中の給餌によりモチベーションは前回と比較して低く安定して得られていた。食物嫌悪条件づけにおける食物の熟知度の効果についてはラットをもちいてさらに検討を加えた。

3) ラットにおけるシクロフォスファミドによる条件づけ — 熟知度と投与量の効果

長谷川芳典・松沢哲郎

食物嫌悪条件づけの成立にかんする要因を体系的に検討するためには、ニホンザルという種を研究対象にするのは適切ではない。第1に多数の個体を使用する研究には多額の費用を要する。したがって前述のような個体内での条件設定が必要だが、そのような比較には限度があり、いくつもの要因をからめた実験配置は組めない。第2にたとえ多数頭の使用が可能としても個体差が大きくて集団平均の適用がむずかしい。ニホンザルを含めて霊長類の実験動物化ははまだその途上であって、ラットのように純系が確立し遺伝的にみて比較的

均質な個体をそろえることができない。以上の理由および従来の研究の蓄積からみて、ラットをもちいた研究は有効かつ適切な方法といえる。ここではニホンザルにおいて示唆はされたが実証的に検討しえなかった食物の熟知度 (familiarity) の効果ならびに催吐剤の投与量の効果を、シクロフォスファミドを催吐剤としてもちいた場合について検討した。標的食物は0.1%サッカリン溶液。

<方法> 被験体: オスのウイスター系アルビノラット30匹。装置: 水道水あるいはサッカリン溶液を提示するためのボトルの吸い飲み口が壁面から突き出た実験箱。手続き: 朝と夕方に6時間へだてて各30分間給水する。第1日から第7日までこの1日2回の給水に慣れさせたあと、以下の2群にわける。①新奇群 (Novel group) 15匹: 第8日から第13日までひきつづいて水道水を1日2回給水したあと、第14日目にはじめて1回だけ夕方の給水時に水道水のかわりに0.1%のサッカリン溶液を30分間提示する。②熟知群 (Familiar group) 15匹: 第8日から第14日までの7日間にわたって、夕方の給水時に水道水のかわりに0.1%サッカリン溶液を30分間提示する。新奇群・熟知群の双方とも、第14日にサッカリン溶液提示30分後にシクロフォスファミドを腹腔内注射する。ここで各群ともさらに3分割された。すなわちシクロフォスファミドの投与量 (dose level) を高 (100

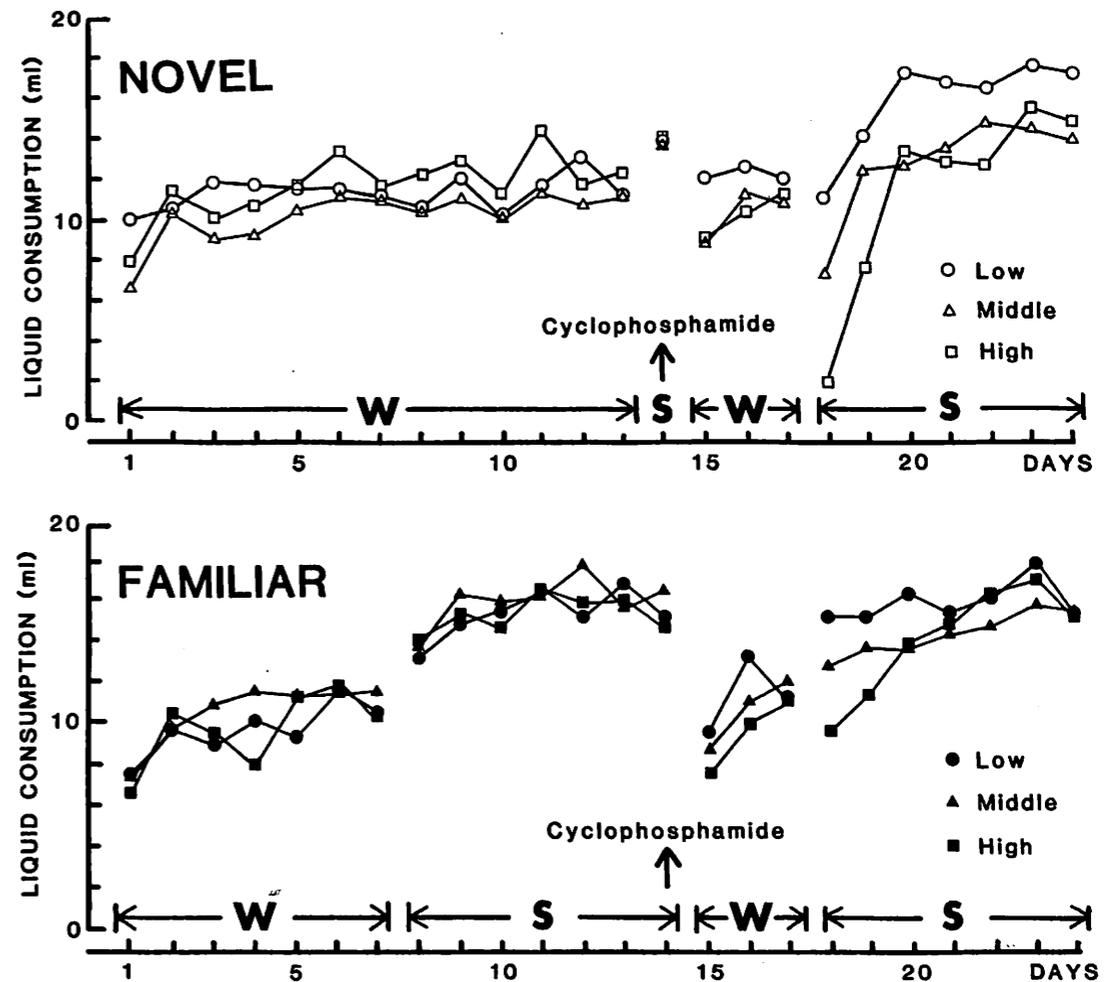


図2-3. 食物嫌悪条件づけにおける食物の熟知度 (新奇 vs 熟知) と催吐剤投与量の効果。

mg/kg)・中(33mg/kg)・低(10mg/kg)の3段階とし、各5匹をわりあてた。したがって当初の30匹は熟知度2条件×投与量3条件の二要因の実験配置によって6群(各群5匹)にわけられたことになる。第15日以降の手続きは共通している。第15, 16, 17日の3日間は催吐剤の使用からの回復期として、朝夕ともに水道水を給水した。第18日から第24日までの1週間は、夕方の給水時に水道水のかわりに0.1%サッカリン溶液を30分間提示して、条件づけによる嗜好の変化をテストした。全期間を通じて朝の給水は水に対するモチベーションを一定に保つための役割をはたしている。

〈結果〉 図2-3に各6群の夕方の給水時における水道水あるいはサッカリン溶液の平均摂取量の変化を示した。図からあきらかなように、主効果としての熟知度と投与量はともに有意な効果を示し交互作用はない*。すなわち、熟知度で見ると、サッカリン溶液を1回しか経験しなかった新奇群では、条件づけの結果より強い嫌悪が生じたのに対し、サッカリン溶液を7回経験した熟知群では、比較的にみてより弱い嫌悪が生じた。ただし熟知群においても中・高程度の投与量の群ではあきらかにサッカリン溶液に対して嫌悪が形成されたことが摂取量の低下に示されている。次にシクロフォスファミドの投与量の効果を見ると、新奇群・熟知群ともに、投与量の段階が高くなるにしたがってより強い嫌悪が形成されることがあきらかになった。熟知・低投与量の1群を除く5群でサッカリン溶液に対する嫌悪が形成されたが、いずれの場合もサッカリン溶液をくり返し提示する消去過程の7日間で、ほぼ条件づけ以前の水準にまでサッカリン溶液の摂取量が回復した。このような比較的にすみやかな嫌悪の消去は、ラットが生得的にも甘味刺激(サッカリン溶液)に対する高い嗜好性に起因していると考えられる。熟知群において顕著に示されるように、夕方の給水を水道水からサッカリン溶液に変えると、摂取量は有意に増加したのだ。(*、熟知度 $F=16.0$, 投与量 $F=8.3$; 1%で有意)

〈考察〉 食物嫌悪条件づけにおいて、これまでさまざまな催吐剤をもちいた研究がなされてきた。それらの研究から、同一薬物の場合には投与量の多いほど、条件づけ後により強い嫌悪が形成されることが知られている。シクロフォスファミドについて得られた本実験は従来の知見とよく一致する。なおシクロフォスファミドの投与量の決定は、従来の研究でもちいられた投与量から案出したものである。RileyとClarke(1977)による食物嫌悪条件づけにかんする文献目録から、ラットにシクロフォスファミドをもちいた研究21例を抽出し、投与量の最高値(100mg), 中央値(33mg), 最低値(10mg)をもって投与量の三段階とした。ラットにかんする研究例の豊富さは実験デザインの企画においても適切な参考資料を提出してくれたといえる。本実験の結果はあきらかに以下の見解を支持している。より強力な催吐作用によってより強い嫌悪が生じ、また標的食物が新奇なほど(すなわち摂食した経験がより少ないほど)強い嫌悪が生じるのである。食物嫌悪の形成に関与するこの2つの要因——熟知度と投与量——は、種による相違をこえてかなり一般的な法則であることが、ニホンザルの例からも示唆される。

4) ニホンザルにおけるフルオレスチンによる条件づけの試み

後藤俊二・松沢哲郎

食物嫌悪条件づけを野外で実施し、野生動物の食性の人為的統制をはかるとなると、どうしてもより少量でより強い嫌悪をもたらすような催吐剤の選定が必要となる。多くの動物種に対して無色・無味・無臭でかつ微量でも強力な催吐作用をもつ薬物が見つければ、食物嫌悪条件づけの研究は新たな展開をとげるに違いない。そのような期待をになつて、フルオレスチンによる条件づけを試みた。

結論から言うと、みごとな肩すかしをくってしまったのであるが、研究の1ステップとして記録にとどめておく。

フルオレスチン(フルオレセインナトリウム)は眼底写真を撮影するために考案された蛍光造影診断剤である。投与方法としては静脈内注射をおこなう。ヒトの場合には副作用として、一過性の悪心・嘔気等の症状があらわれることがある。これまでニホンザルに投与した臨床例にもとづいていけば、大多数のサルで、注射後1分以内に激しい嘔吐をひきおこすことが知られている。フルオレスチンをもちいた食物嫌悪条件づけの報告はこれまでない。本研究ではニホンザルに大豆を摂取させたあとフルオレスチンを投与する方法によって嫌悪を形成することを試みた。

〈方法〉 被験体: 3才のニホンザル, オス・メス各2頭(T500, M501, W502, T503)。個別ケージで飼育し水は常時飲む。嫌悪形成の標的食物は大豆。実験開始前には摂食経験のない新奇な食物である。装置: ホームケージである個別ケージでそのまま実験した。手続き: 個別ケージの前の餌皿に大豆40粒を入れ摂取量を測定した。提示開始から60分後にサルを固定して、フルオレスチン(10%液, 0.4 ml/kg)を静脈内注射した。翌日は回復日とし、翌々日すなわち48時間後に再び大豆40粒を与えて摂取量の変化を記録した。

〈結果〉 4頭のうち2頭(M501とT503)は注射後1分以内に白い泡をふきこぼすように激しい嘔吐をした。他の2頭は同じく1分以内に口をもぐもぐと動かし嘔気を示したが、口外に吐瀉しなかった。条件づけ前と後の大豆の摂取量を各被験体ごとに図2-4に示した。4頭ともまったく嫌悪を示さなかった。

〈考察〉 フルオレスチンによる嘔気は激しいがきわめて一過性のもので、注射の数分後にはもう平静だった。食物嫌悪条件づけの形成の鍵となる不快感は、単に嘔吐するという行動の外形でなく、中枢レベルでのしんねりとしたものを必要としていると考えられるべきなのだろう。

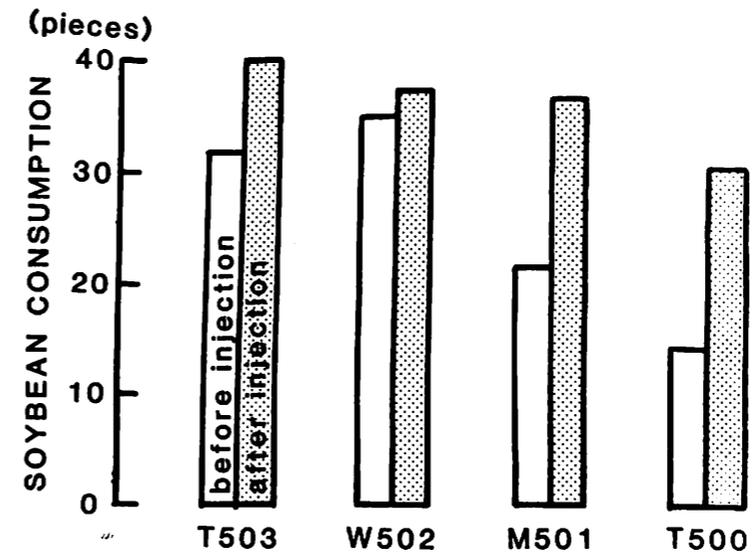


図2-4. フルオレスチンを催吐剤としてもちいた食物嫌悪条件づけの試み。標的食物は大豆。フルオレスチンは激しい催吐作用をもつにもかかわらず、食物に対する嫌悪を形成できなかった。

5) ラットにおけるフルオレスチンによる条件づけの試み

長谷川芳典・松沢哲郎

シクロフォスファミドと同様に、フルオレスチンによる条件づけをより体系的におこなうための実験をラットを被験体として実施した。ラットの場合、ニホンザルと違って嘔吐という行動自体が生じないといわれる。そのような種差をのりこえて強力な催吐作用がどう機能するかというのも本研究の主要な興味となっている。標的食物は0.1%サッカリン溶液。

<方法> 被験体：メスのウイスター系アルビノラット30匹。装置：水道水あるいはサッカリン溶液を提示するためのボルトの吸い飲み口が壁面から突き出た実験箱。手続き：朝と夕方に6時間をへだてて各30分間、水道水を給水する。第1日から第7日までの1週間この給水スケジュールに馴化させたあと、第8日には夕方の給水時に水道水のかわりに0.1%サッカリン溶液を30分間提示する。ここで条件づけの手続きに入るが、フルオレスチンの投与量を3段階としさらに対照条件を2つもうけて、計5群（各6匹）に30匹を分割した。①EH群：サッカリン溶液提示の30分後に、フルオレスチン4.0mg/kg投与。②EM群：同様にして2.0mg/kgを投与。③EL群：同様にして0.5mg/kgを投与。④C群：同様にして生理的食塩水4.0mg/kgを投与。⑤PC群：サッカリン溶液提示の翌日すなわち第9日目の朝、水道水の給水の1時間前にフルオレスチン4.0mg/kgを投与。第9、第10、第11日3日間は回復期として、朝夕ともに水道水を給水した。第12日にふたたびサッカリン溶液を提示して、条件づけによる嗜好の変化をテストした。

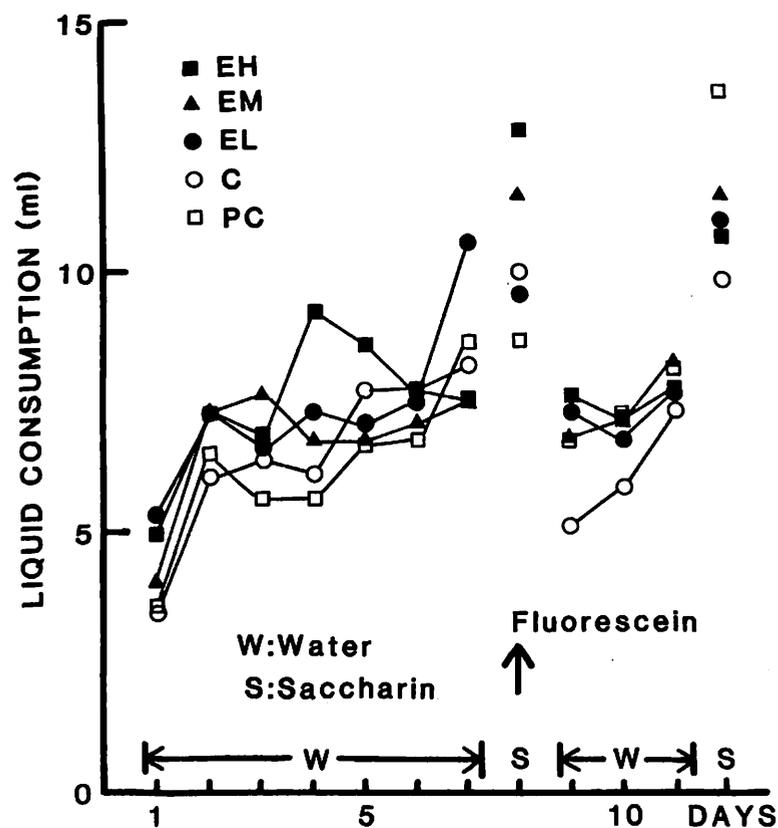


図2-5. 各群の平均摂取量の変化。

<結果> 図2-5に各群の夕方の給水時における水道水あるいはサッカリン溶液の平均摂取量の変化を示した。図からあきらかなように、フルオレスチンの投与はサッカリン溶液に対する嫌悪を形成できなかった。ただし各個体ごとのデータを表2-1から読みとると、フルオレスチンの投与量の増大に伴ってサッカリン摂取量の減少する傾向がわずかながら認められた。

<考察> フルオレスチンにかんするニホンザルとラットの資料は基本的に一致しており、嫌悪形成に効果がないことがわかったが、その理由については今後さらに検討すべき課題であろう。

表2-1. 被験体ごとの摂取量の変化。

Group	Subjects	Consumption (ml)	
		Day 8	Day 12
Group EH	187	13.5	9.5
	188	9.5	13.0
	192	16.0	9.5
	196	14.0	12.5
	197	10.5	8.5
	210	14.0	12.0
	Mean	12.9	10.8
Group EM	182	12.0	11.0
	186	9.5	11.0
	193	9.5	9.0
	200	13.5	12.5
	204	12.5	12.5
	207	12.5	14.0
	Mean	11.6	11.7
Group EL	189	6.5	8.5
	194	10.0	10.5
	195	13.0	13.0
	199	10.0	10.0
	201	8.0	10.5
	208	10.0	14.0
	Mean	9.6	11.1
Group C	185	7.0	8.5
	190	9.0	12.5
	191	6.5	10.5
	203	12.5	9.5
	206	12.5	10.0
	209	12.5	8.5
	Mean	10.0	9.9
Group PC	181	10.5	14.0
	183	6.5	13.0
	184	8.0	8.0
	198	9.5	15.0
	202	11.0	10.5
	205	6.5	19.5
	Mean	8.7	13.3

6) 食物嫌悪条件づけにかんする予備的研究のまとめと研究の展開

ニホンザルおよびラットを対象とした食物嫌悪条件づけの予備的研究から、塩化リチウムとシクロフォスファミドの有効性が確認された。これらの催吐剤については投与量の目安もある程度得られ、ニホンザルを被験体とした食物嫌悪条件づけの機構をさぐるより本格的な研究への足場が固まったと

いえる。野生ニホンザルの食性の人為的統制に食物嫌悪条件づけを適用するためにはさらに何段階かの研究の展開が必要だろう。そこで最終目標に到る研究のステップを、実験室でのしごとと野外でのしごとに分けて、それぞれ表2-2のように展開させるというおおまかな計画を立案した。これによると実験室・野外ともに第1ステップをほぼ終了したことになる。各ステップにおける実験室と野外のしごとは互いに呼応した構成になっており、車の両輪のように進行しなければならない。こうして報告書をまとめている現時点から逆に軌跡をふり返ってみると、必ずしも当初の計画のように研究は展開せず、第3ステップをまるまる省略したかたちで、とりえず第4ステップに突入してしまった幸いにしてニホンザル野生群(志賀高原A1群)に対する食物嫌悪条件づけの実施は、想像以上にドラスティックな成果をもたらした。

この報告書の以下の部分では、野生ニホンザルへの食物嫌悪条件づけに到るステップを追って話をすすめていきたい。

表2-2. 野生ニホンザルへの食物嫌悪条件づけに到る実験室ならびに野外での研究のステップ。

ステップ	実験室のしごと	野外のしごと
1	飼育下の個体を対象として食物嫌悪条件づけの基礎的技法を確立する。	野生群の摂食行動にかんする社会・生態学的資料を収集する。
2	飼育下の個体を対象として食物嫌悪条件づけの種特異的な機構の解明をすすめる。	生息環境の変化に伴う食性の変化(食害など)を定量的に測定する。
3	飼育下の小集団を対象として特定個体の食性変化が他個体に及ぼす影響を検討する。	野生群内の1個体に条件づけをおこない野外での実施技法と効果測定の方法を確立する。
4		野生群の複数個体に対し食物嫌悪条件づけを実施する。

引用文献

- Garcia, J., Kimeldorf, D.J., & Koelling, R.A. (1955) Conditioned aversion to saccharin resulting from exposure to gamma radiation. *Science*, 122, 157-158.
- Hinde, R.A., & Hinde, J.S. (Eds.) (1973) *Constraints on learning*. Academic Press.
- Seligman, M.E.P. & Hager, J.L. (Eds.) (1972) *Biological boundaries of learning*. Appleton-Century-Crofts.
- Johnson, C., Beaton, R., & Hall, K. (1975) Poison-based avoidance learning in nonhuman primates: Use of visual cues. *Physiology & Behavior*, 14, 403-407.
- Roy, M.A. & Brizze, K.R. (1979) Motion sickness-induced food aversions in the squirrel monkey. *Physiology & Behavior*, 23, 39-41.
- Bernstein, I.L. (1978) Learned taste aversion in children receiving chemotherapy. *Science*, 200, 1302-1303.

ニホンザルの食物嫌悪条件づけ

松 沢 哲 郎

ある動物がある環境にさらされたときどういふ学習が生起するか、その学習自体は種のもつ生得的な制約を強く受けている。食物嫌悪条件づけにおいて何が条件づけられるか、それはその種が進化の過程で形成してきた行動特性を除外して考えることはできない。食物嫌悪条件づけにかんする研究の大部分はラットを用いておこなわれてきた。ラットはそもそも夜行性の小動物で視覚は発達しておらず、聴覚や嗅覚や触覚といった感覚モダリティに依存して行動している。初期の霊長類は食虫目から進化したやはり小型の夜行性動物だったと考えられている。しかし原猿類の特性をもった共通祖先から真猿類が出現し、さらに類人猿、ヒトという系統発生の過程で、体格は一般的に大型化し、樹上性夜行性から地上性昼行性へと行動様式を変化させた。このような変化に伴って、感覚モダリティで言えば視覚の相対的重要度が高まっている。顔の前面へと移動した両眼は正確な奥行視を可能にし、ニホンザルを含めた狭鼻類ではヒトと同じ三色型の色覚を有することが知られている。したがってラットの場合には、食物の色が条件づけの手がかりとなる可能性ははじめから考えられない。それに対するたとえばニホンザルの場合、食物の色をはじめとした視覚刺激が条件づけの手がかりとなる可能性は、たんに潜在的にあるという以上の現実味をもって検討されなければならないだろう。ニホンザルという種の生態的地位(ニッチェ)と行動様式を考慮するとき、従来のラットの研究成果から外挿することのできない問題点はいくつかある。ニホンザルに食物嫌悪条件づけを実施するときの問題点として、とくに3つの点について検討をくわえた。①食物嫌悪条件づけにおける味覚以外の手がかりの使用について。②摂食行動は一連の行動の連鎖からなるが、先行する行動(食物を入手する行動)はどこまで抑制されるか。③ニホンザルは雑食性であるが、複数の食物を先行して摂取した場合にはどのような条件性嫌悪が形成されるのか。以下に掲げた3編の論文は、上記の問に対するひとつの解答である。

- 1) ニホンザルの食物嫌悪条件づけ：異なる状況のもとでの摂食行動の背反現象
Behavioral and Neural Biology, 33, 237-242 (1981)
- 2) ニホンザルの食物嫌悪条件づけ：先行するキー押し行動の抑制
Behavioral and Neural Biology, (in press)
- 3) ニホンザルの食物嫌悪学習：有害食物を回避する戦略
Folia Primatologica, (in press)

なおここに掲げえなかつたいくつかの実験的研究から、ニホンザルの食物嫌悪条件づけについて次のような注釈を加えることができるだろう。実験に供した標的的食物は7種類だが、大豆やイモのように熟知した食物についても嫌悪は形成できる。ただし新奇な食物ほどすみやかに嫌悪が形成されしかも消去しにくい。条件性嫌悪は標的的食物に対してのみ形成される。摂食に先行する食物への接近行動も条件性嫌悪によって抑制される。摂食手段や場所の限定を受けた条件性嫌悪の形成が認められる。

BRIEF REPORT
Food-Aversion Conditioning in Japanese Monkeys
(*Macaca fuscata*): A Dissociation of Feeding in Two
Separate Situations

YOSHINORI HASEGAWA

Department of Psychology, Kyoto University, Kyoto 606, Japan

AND

TETSURO MATSUZAWA¹

Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, Aichi 484, Japan

Monkeys were trained in a Skinner box to press keys for soybeans or regular diet pellets on a concurrent fixed-ratio schedule ("key-press session"). Having established a stable response, the monkeys were given "home cage sessions" in which they experienced soybean-poison (100 mg/kg of lithium chloride) pairings in the home cages. They eventually stopped eating soybeans in the home cages, but continued to work for and eat soybeans in the key-press sessions occurring between home cage sessions. Furthermore, avoidance of food in the home cage was specific to soybeans because the monkeys continued to eat diet pellets in this context. The monkeys showed a clear dissociation of feeding in two separate situations following food-poison pairings in one of the situations. These results suggest that, at least in monkeys, exteroceptive contexts have an important role in food-aversion conditioning.

Feeding behavior consists of a chain of component responses. Recent studies revealed that food-aversion conditioning can suppress not only the consummatory response to the target food but also some preceding components of the feeding behavior. For example, in the predatory situation, aversion established for the flesh of a dead prey suppressed the attack upon the living prey in coyotes and wolves. On the contrary,

¹ Thanks are due to Shunji Gotoh for clinical assistance. The present research was supported by a Grant for Cooperative Research from the Primate Research Institute, Kyoto University, to Y. Hasegawa, and Grant 556106 from the Japanese Ministry of Education to T. Matsuzawa. Reprints may be obtained from Tetsuro Matsuzawa, Department of Psychology, Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, Aichi 484, Japan.

laboratory rats and ferrets never stopped killing prey to which they have been aversively conditioned (Garcia, Rusiniak, & Brett, 1977). These results with coyotes, wolves, rats, and ferrets suggest species-specific differences in the degree to which food aversions learned in one situation will generalize to a new situation or to a different response.

A few experiments using rats as subjects have studied the effects of flavor aversion learning on lever-pressing for food. In contrast to the results obtained when predatory behavior was measured, rats have been found to display suppression of operant responding for a target fluid, or in the presence of an odorant, which had been paired with illness in a situation separate from the operant chamber (Best, Best, & Ahlers, 1971; Lorden, Kenfield, & Braun, 1970). Therefore, when the arbitrarily defined response of lever-pressing was measured, the context within which a distinctive flavor had been paired with poison was not a major factor for rats in food-aversion conditioning. In contrast, the present experiment shows that contextual cues can be very important in food-aversion conditioning in monkeys: Pairing a specific food with a poison in the home cage had little effect on key-pressing for the same food or on consuming the same food in an operant situation.

The subjects were three male Japanese monkeys (*Macaca fuscata*), M351, M352, and M367, weighing 10.4, 8.5, and 9.7 kg, respectively, at the start of the experiment. They were housed individually in their home cages with free access to water. Food was available only in the experimental sessions. The behavior of each monkey was monitored and recorded with a video cassette recorder throughout the experiment.

During the preliminary training, each monkey was trained in a Skinner box to press keys for food rewards on a concurrent fixed-ratio 10/fixed-ratio 10 (FR 10/FR 10) schedule ("key-press session"). The front panel of the Skinner box contained two response keys and food dishes. At the start of each daily session, the right response key was transilluminated by red, and the left key by green. Ten responses on the right key delivered a soybean (0.34 g), and ten responses on the left delivered a diet pellet (3.15 g). The monkeys had been fed diet pellets for a long time, whereas they had never taken soybeans before this experiment. Each key darkened and became inoperative after 40 reinforcements. A session ended when 40 rewards had been delivered to each side or when 120 min had elapsed, whichever came first. Stimulus scheduling and response recording were performed with a minicomputer (PDP8F). Key-pressing on a concurrent FR 10/FR 10 schedule was considered stable when no upward or downward trend was observed in the session time for three consecutive sessions. The monkeys then entered the conditioning phase. During the preliminary training, each monkey experienced 12 (M351), 16 (M352), and 11 (M367) sessions, respectively, in which he always obtained and consumed 40 soybeans and 40 diet pellets.

FOOD AVERSION IN MONKEYS

On Day 1 of the conditioning phase, a soybean-saline injection treatment was initiated. During a 30-min period monkeys were presented 40 soybeans in the home cage for the first time and then were moved into an injection cage where an ip injection of physiological saline (9.4 ml/kg body wt) was administered. The monkeys remained in the injection cage for 3 hr and were returned to the home cage. On Days 2 and 3, they were placed in the Skinner box for key-press sessions. On Day 4 and every third day thereafter, each monkey received a soybean-poison pairing treatment ("home cage session"). This treatment was identical to the soybean-saline injection treatment except that monkeys were injected ip with lithium chloride (9.4 ml/kg of a 0.25 M solution: 100 mg/kg) instead of saline. The dose of lithium was based on a study with green monkeys (Johnson, Beaton, & Hall, 1975), in which 63.6 mg/kg of LiCl was used as a high dose, and on a preliminary experiment in our laboratory which revealed that a Japanese monkey showed marked food aversion at a dose of 100 mg/kg. After the LiCl injection, all monkeys showed a symptom of illness: lying on the floor, rocking the upper part of the body, putting a hand over the eyes, or yawning. These behaviors lasted 2 to 3 hr. In particular, M367 vomitted within 50-120 min in three of the four home cage sessions. Each monkey was subjected to at least four home cage sessions, with key-press sessions on the intervening days.

Figure 1 shows the soybean consumption for each monkey. The percentage was obtained by dividing the amount of soybeans consumed by the maximum amount of soybeans available (40 soybeans weighed 13.7 g). In the first home cage session on Day 4, all monkeys ate 40 soybeans within 1 min. This indicated that the saline injection treatment on Day 1 had no effect on subsequent soybean consumption. As poisoning was repeated, monkeys hesitated to take up the beans and spilled some pieces without swallowing them during home cage sessions. In the final home cage session, they refused to take soybeans from the food tray, suggesting that the monkeys had learned to avoid the target food. On the contrary, all monkeys continued to press the key for soybeans as well as for diet pellets in key-press sessions during the conditioning phase. Furthermore, they consumed all of the soybeans with a few exceptions (monkeys spilled some pieces of soybeans, which produced a small decrease in consumption; M352 obtained 34 soybeans on Day 12, and M367 obtained 29 on Day 5 within 120 min). These results indicate that soybean-poison pairings have little effect on the consumption of soybeans in the Skinner box. Best et al. (1971) and Holman (1975) reported that rats showed decreased consumption of the target fluid in the Skinner box after the fluid had been paired with illness in another situation. In contrast to their results, monkeys in this experiment continued to work for and eat the food which was aversively conditioned at the same time in the different situation.

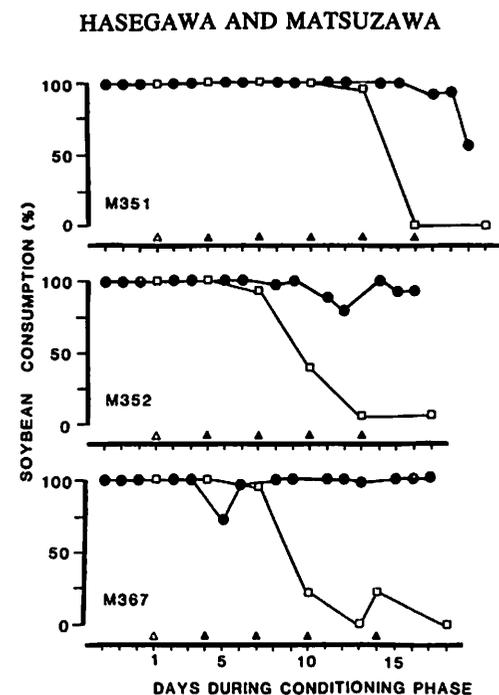


FIG. 1. Soybean consumption for each monkey during the preliminary training (the last three sessions) and the conditioning phase. ●, Key-press session; □, home cage session; △, saline injection; ▲, LiCl injection. Each monkey eventually stopped eating soybeans in home cage sessions, but continued to work for and eat soybeans in key-press sessions.

Table 1 shows the rates of key-pressing (responses/minute) in the last three sessions during the preliminary training and in the three sessions after the last soybean-poison pairing during the conditioning phase. In these sessions, monkeys rarely showed changeovers. A termination of the reinforcement, which was accomplished by 40 reward presentations, always occurred first on the left side for diet pellets. So that, the response rates for soybeans are calculated separately: in the concurrent situation (in which both keys were operative) and in the single schedule situation (in which only the right key for soybeans was operative). No systematic changes were observed in the rates of key-pressing for soybeans in the three monkeys. Even on this measure, the soybean-poison pairings in the home cage had little effect on key-pressing in the Skinner box.

An additional test was performed on the last home cage session day. The test, which was conducted in place of the poisoning, was begun 1 hr after the presentation of soybeans in the home cage: each monkey received 40 diet pellets in the home cage and, immediately after eating them, received another 40 soybeans. All of the diet pellets were eaten within 10 min, but none of the soybeans were taken from the food tray. This suggests that the soybean aversion was not due to a general intake suppression produced by the association of poisoning with the home cage, because the monkeys ate diet pellets in the same home cage.

FOOD AVERSION IN MONKEYS

TABLE 1
Rates of Key-Pressing (Responses/Minute) for Diet Pellets (DIET), for Soybeans in the Concurrent Situation (SOY CONC), and for Soybeans in the Single Schedule Situation (SOY SINGLE)

	M351			M352			M367		
	DIET	SOY CONC	SOY SINGLE	DIET	SOY CONC	SOY SINGLE	DIET	SOY CONC	SOY SINGLE
The last three sessions during the preliminary training	20.0	.0	21.1	25.0	.0	14.8	12.9	.0	20.0
	23.5	.6	22.9	26.7	.0	19.0	14.3	.0	25.0
	21.1	.0	22.2	23.5	.3	21.0	14.8	.0	25.0
The three sessions after the last soybean-poison pairing	17.4	.0	16.7	26.7	.0	20.0	10.0	.0	23.5
	15.4	.0	13.8	26.7	.0	17.4	10.3	.0	33.3
	13.3	.0	15.3	33.3	.0	25.0	10.8	.0	26.7

HASEGAWA AND MATSUZAWA

The monkeys showed a clear dissociation of feeding in two separate situations following food-poison pairings in one of the situations. This result was not expected from the viewpoint that food-aversion learning generalizes readily to a new situation (Garcia, Kovner, & Green, 1970). Recent studies with rats demonstrated that exteroceptive contexts have an important role in food-aversion conditioning and extinction (Archer, Sjöden, Nilsson, & Carter, 1979, 1980; Archer & Sjöden, 1980). In the present experiment, monkeys had a considerable amount of experience with soybeans in the Skinner box during the preliminary training, and similar "extinction" sessions (key-press sessions) between the soybean-poison pairings. Perhaps such an arrangement made it easier for the monkeys to discriminate the difference in exteroceptive contexts. It remains unclear as to whether other species would behave similarly if they were trained under a similar procedure. In any case, this experiment showed that a food aversion learned in the home cage did not generalize to an operant situation, suggesting at least in monkeys, that exteroceptive contexts can have an important role in food-aversion learning.

REFERENCES

- Archer, T., Sjöden, P. O., Nilsson, L. G., & Carter, N. (1979). Role of exteroceptive background context in taste-aversion conditioning and extinction. *Animal Learning and Behavior*, 7, 17-22.
- Archer, T., Sjöden, P. O., Nilsson, L. G., & Carter, N. (1980). Exteroceptive context in taste-aversion conditioning and extinction: Odour, cage, and bottle stimuli. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 32, 197-214.
- Archer, T., & Sjöden, P. O. (1980). Context-dependent taste-aversion learning with a familiar conditioning context. *Physiological Psychology*, 8, 40-46.
- Best, P. J., Best, M., & Ahlers, R. H. (1971). Transfer of discriminated taste aversion to a leverpressing task. *Psychonomic Science*, 20, 313-314.
- Garcia, J., Kovner, R., & Green, K. F. (1970). Cue properties versus palatability of flavors in avoidance learning. *Psychonomic Science*, 20, 313-314.
- Garcia, J., Rusiniak, K. W., & Brett, L. P. (1977). Conditioning food-illness aversions in wild animals: Coveant canonici. In H. David & H. M. B. Hurwitz, (Eds.), *Operant-Pavlovian Interactions*, pp. 273-311. Hillsdale, N.J.: Erlbaum.
- Holman, E. W. (1975). Some conditions for the dissociation of consummatory and instrumental behavior in rats. *Learning and Motivation*, 6, 358-366.
- Johnson, C., Beaton, R., & Hall, K. (1975). Poison-based avoidance learning in nonhuman primates: Use of visual cues. *Physiology and Behavior*, 14, 403-407.
- Lorden, J. F., Kenfield, M., & Braun, J. J. (1970). Response suppression to odors paired with toxicosis. *Learning and Motivation*, 1, 391-400.

BRIEF REPORT

Food-Aversion Conditioning in Japanese Monkeys (*Macaca fuscata*): Suppression of Key-Pressing¹

TETSURO MATSUZAWA

Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, Aichi 484, Japan

AND

YOSHINORI HASEGAWA²*Department of Psychology, Kyoto University, Kyoto 606, Japan*

Monkeys were trained in a Skinner box to press a key for standard food pellets on a fixed-ratio 10 schedule for 30 min. When stable responding had been achieved, two novel foods (almond nuts and marshmallows) were introduced. In the conditioning sessions on the odd-number days, pressing a key delivered one of the two novel foods as the to-be-conditioned target food, and each monkey was injected cyclophosphamide (4 mg/kg) intravenously in the home cage 10 min after the end of the session. In the control sessions on the even-number days, the monkeys earned the other food, and were never injected. As the conditioning was repeated, the monkeys eventually stopped key-pressing for the target food in the conditioning sessions, but continued to work for and eat the other food in the control sessions.

Food-aversion conditioning can suppress not only the consummatory response to the target food but also some preceding components of the feeding behavior. The degree to which food aversions suppress the preceding components are different among species, and also dependent on the type of response. For example, in the predatory situation, coyotes

¹ This study was supported by Grants 556106 and 56560159 from the Japanese Ministry of Education to T. Matsuzawa.

² We wish to thank S. Gotoh for his clinical assistance, and K. Wada and S. Azuma for valuable suggestions.

BNB2685-1

0163-0147/83 \$3.00

Copyright © 1982 by Academic Press, Inc.
All rights of reproduction in any form reserved.

0163-0147/83 \$3.00

Copyright © 1982 by Academic Press, Inc.
All rights of reproduction in any form reserved.

BNB2685-2

MATSUZAWA AND HASEGAWA

and wolves stopped killing prey to which they had been aversively conditioned, but rats and ferrets never stopped (Garcia, Rusiniak, & Brett, 1977). However, few experiments have investigated the effects of food-aversion conditioning on the arbitrarily defined instrumental responses as the preceding components. Best, Best, and Ahlers (1971) demonstrated that rats suppressed bar-pressing for a target fluid which had been paired with illness in a situation separate from operant chamber. On the contrary, our previous study (Hasegawa & Matsuzawa, 1981) using Japanese monkeys as subjects revealed that pairing a specific food with poison in the home cage had little effects on key-pressing for the same food or on consuming the same food in an operant situation. The previous study shows that contextual cues can have an important role in food-aversion conditioning in Japanese monkeys, but it remains unclear whether monkeys will suppress operant responding for a target food in the same situation where the food is aversively conditioned. The present experiment investigates how and to what extent instrumental key-pressing for a target food will be suppressed after the food is aversively conditioned in the same context.

The subjects were four male Japanese monkeys (*Macaca fuscata*): M206, M243, M271, and M482, weighing 9.8, 8.6, 7.8, and 6.0 kg, respectively, at the start of the experiment. They were housed individually in their home cages with free access to water. Experimental sessions were conducted in a Skinner box (75 × 75 × 75 cm) containing a response key and a food dish. Stimulus scheduling and response recording were performed with a minicomputer (PDP8F). Key-pressing was also recorded with a Ralph Gerbrand's cumulative recorder. Behavior of each monkey was monitored and recorded with a video cassette recorder. During the experiment, monkeys received three kinds of foods: standard food pellets (1.5 g), almond nuts (1.2 g), and marshmallows (0.5 g). The latter two were designated the target food (to-be-conditioned food) or the control food according to a preference test described later. Cyclophosphamide (Endoxian, Shionogi & Co., Ltd.), one of the commonly used antitumor drugs, was used as an illness-inducing agent. The dosage given the monkeys was 4 mg/kg, which was converted from human therapeutic dosage. At this dose level, the gastrointestinal discomfort (i.e., nausea) inferred from behavior was not so serious as the LiCl (100 mg/kg) injection in the previous study (Hasegawa & Matsuzawa, 1981). No monkeys vomited.

Throughout the experiment, each monkey received restricted amount of standard food pellets every morning (150 g for M206 and M243, 100 g for M271 and M482). A daily experimental session was conducted 6 hr after this morning feeding. The monkeys were first trained to press a key for standard food pellets on a fixed-ratio 10 schedule for 30 min. M271 was slow to begin key-pressing in the initial session, so the session time for this monkey was prolonged to 60 min thereafter. The key was

transilluminated by yellow at the beginning of the session, and became darkened and inoperative after 40 reinforcements. Once each monkey had achieved stable fixed-ratio key-pressing, a preference test for two novel foods was conducted. In this test, each monkey earned an almond nut and a marshmallow alternately instead of the standard food pellet. Although each monkey received the same number of almond nuts and marshmallows, each displayed a preferential consumption of one of the new foods. The more preferred food was designated the target food, and the less preferred one was designated the control food for each monkey. Marshmallows were assigned to the target food and almond nuts were the control food for M206 and M482. Almond nuts were the target food and marshmallows were the control food for M243 and M271. After this test session, several familiarization sessions were conducted in order to assure that monkeys would consume both foods before conditioning.

When each monkey earned and consumed more than 20 pieces of the target food (more than 50% of the maximum amount of food available), he was injected intravenously with cyclophosphamide in the home cage 10 min after the end of the session ("conditioning session" on Day 1). On the next day, key presses delivered the control food, and the monkeys were not injected ("control session" on Day 2). In either case, the key was transilluminated by red in the session when the marshmallows were available, and by green in the session when the almond nuts were available. The key became darkened and inoperative after 40 reinforcements. The conditioning session was repeated every other day (on odd-number days) until each monkey never consumed the target foods or consumed less than five pieces. On the even-number days, he received the control sessions.

Figure 1 shows the consumption of almond nuts and marshmallows in each monkey. The Arabic numerals in the figure represent the number of rewards delivered in the conditioning sessions. With few exceptions, the monkeys ate either food whenever it was delivered. After 5 to 8 conditioning sessions, all monkeys suppressed key-pressing for the target food and consumed less than five pieces of it. On the other hand, the monkeys continued to work for and eat the control food in the control sessions. We introduced two novel foods as "double baseline" within subjects. (One food was designated the target food, and another was the control food in the same context within subjects.) We showed that both key-pressing and consummatory response were suppressed only in the target food with aversive consequences. The suppressive effect did not transfer to the control food in the same context. The constant eating of the control food suggests that the suppressive effect on the target food was due to neither a general intake suppression or enhanced neophobia in the Skinner box, nor a poison-induced debilitation. The suppression of the preceding instrumental response for the target food shown in this

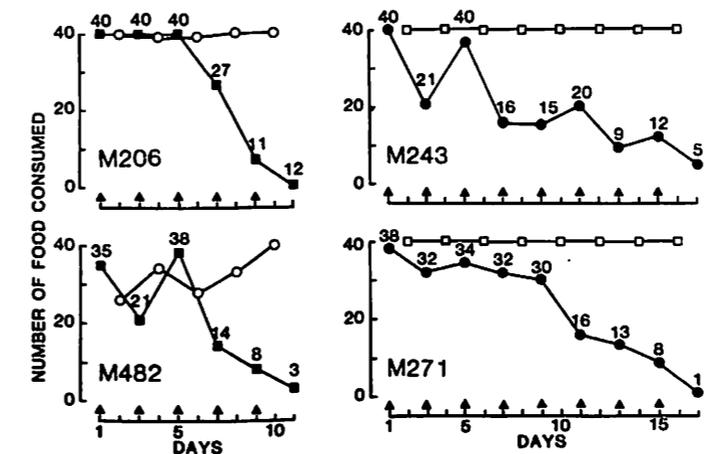


FIG. 1. Food consumption for each monkey in the conditioning sessions (on odd-numbered days) and in the control sessions (on even-numbered days). Arabic numerals represent the number of rewards delivered by key-pressing. ■, Target food (marshmallows); ●, target food (almond nuts); □, control food (marshmallows); ○, control food (almond nuts); ▲, cyclophosphamide injection.

study is congruent with Sjöden and Söderberg (1981), who reported the similar effect on bar-pressing for saccharin solution in rats.

We examine the suppressive effects on the instrumental key-pressing in detail. As the conditioning was repeated, key-pressing for the target food decreased especially in the later part of the daily session. Figure 2 shows the cumulative records of key-pressing in the last conditioning session and in the last control session. Overall rate of responding was quite different between the target and the control conditions, while local rate of responding (the response rate in the bout of key-pressing) fulfilling the fixed-ratio requirement was always constant. Similar data were obtained by Treadway (1976) using rats as subject. Both data indicate that the food-aversion conditioning does not affect the local rate of operant responding maintained by fixed-ratio schedule. The marked difference between the two conditions was due to the prolonged postreinforcement pause shown in the conditioning session. When the target food was delivered, monkeys hesitated to take it out from the food tray, walking around in the box, looking into the key, touching the wall, and so on. After eventually taking out the food with hesitation, monkeys sniffed it and stored it temporarily in their cheek pouches before ingestion. They often examined the food by retrieving it again from the pouches, washing it by the hands, tasting, and gnawing off a small piece of it. These behaviors produced an increase in the postreinforcement pause. After several target foods had been delivered and consumed, M243, M271, and M482 never pressed a key till the end of the session. M206, which showed

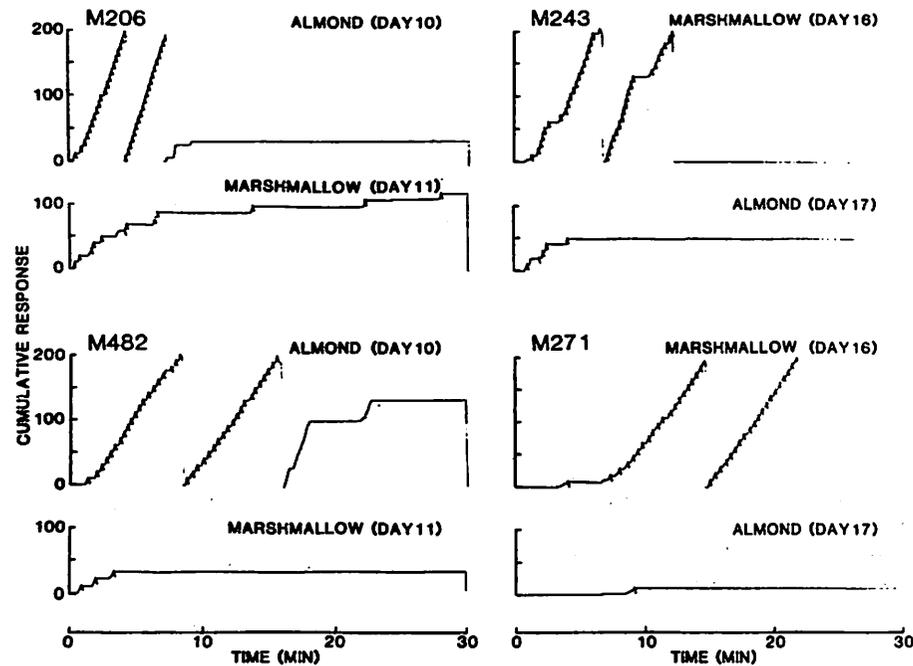


FIG. 2. Cumulative records of key-pressing in each monkey. The upper sections show the records for the control food in the last control session. The lower sections show those for the target food in the last conditioning session.

relatively shorter postreinforcement pause, spilled some pieces of the target food without swallowing them, or refused to take them out from the food tray. The observed behavior of the monkeys in the presence of the target food following conditioning, suggests that not only the proximal food stimulus (taste) but also the distal food stimuli (e.g., odor, sight) have a major effect on the food aversion conditioning. The visual, olfactory, and taste cues might be intermingled to inhibit the consummatory and appetitive instrumental responses. Recent studies using compound cues in food-aversion conditioning revealed the interaction of these cues such as the potentiation of weak distal cues by the combined strong cue (Rusiniak, Hankins, Garcia, & Brett, 1979; Clarke, Westbrook, & Irwin, 1979). Monkeys depend highly on the visual cues to search and get foods in their natural environment. The utilization of such a distal food cue might reduce the risk of tasting poison.

It is possible that the suppression of key-pressing is controlled by the preceding discriminative stimuli. Latencies for the first occurrence of responding shown in Fig. 2 were not different between two conditions in each subject. This indicates that monkeys suppressed key-pressing not because they learned that the conditioning sessions were always conducted on the next day of the control session. This result also denies

the possibility that key color had an important role in the suppression of key-pressing. The key color informed the kind of food available in the session, and the termination of key light was utilized as cue to stop responding at least in two monkeys (M243 and M271). The key color, however, had no controlling effects on the suppression of key-pressing. The failure to utilize those preceding stimuli as cue for responding, makes a contrast to the facts obtained from the other forms of aversive stimulation such as conditioned suppression by electric shock, where time sequence or key colors could have discriminative controlling powers over the operant responding. Monkeys suppressed key-pressing only by the consequence of responding. When the control food was delivered, the monkeys continued to work for it. On the contrary, they stopped responding when the "aversive" food was delivered. These results obtained in this study clearly indicate that food-aversion conditioning to one food can suppress both instrumental and consummatory response to the food in the same context. Moreover, this suppressive effects do not transfer to the different food in the same context.

Key-pressing is the arbitrarily chosen instrumental response, preceding the consummatory phase of the feeding behavior. The suppression of key-pressing in monkeys was discriminatively specific to the food that had been associated with poisoning. Practically speaking, it is possible that food-aversion conditioning serves as a method for controlling the food-collecting behaviors (e.g., stealing fruits from orchards or infesting potato farms) of wild Japanese monkeys, just as it does for controlling predatory behaviors of coyotes or raptors (Brett, Hankins, & Garcia, 1976). Such a program could potentially spare wild monkeys being currently controlled by killing or trapping.

REFERENCES

- Best, P. J., Best, M., & Ahlers, R. H. (1971). Transfer of discriminated taste aversion to a leverpressing task. *Psychonomic Science*, *20*, 313-314.
- Brett, L. P., Hankins, W. G., & Garcia, J. (1976). Prey-lithium aversions. III: Buteo hawks. *Behavioral Biology*, *17*, 87-98.
- Clarke, J. C., Westbrook, R. F., & Irwin, J. (1979). Potentiation instead of overshadowing in the pigeon. *Behavioral and Neural Biology*, *25*, 18-29.
- Garcia, J., Rusiniak, K. W., & Brett, L. P. (1977). Conditioning food-illness aversions in wild animals: Covenant canonici. In H. David & H. M. B. Hurwitz (Eds.), *Operant-Pavlovian Interactions*, pp. 273-311. Hillsdale, N.J.: Erlbaum.
- Hasegawa, Y., & Matsuzawa, T. (1981). Food-aversion conditioning in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*): A dissociation of feeding in two separate situations. *Behavioral and Neural Biology*, *33*, 237-242.
- Rusiniak, K. W., Hankins, W. G., Garcia, J., & Brett, L. (1979). Flavor-illness aversions. X: Potentiation of odor by taste in rats. *Behavioral and Neural Biology*, *25*, 1-17.
- Sjödeq, P. O., & Söderberg, T. (1981). Taste-aversion learning: An operant approach. In C. M. Bradshaw, E. Szabadi, & C. F. Lowe (Eds.), *Quantification of Steady-State Operant Behaviour*. Amsterdam: Elsevier/North-Holland Biomedical Press.
- Treadway, J. T. (1976). Long-delay taste aversion learning: An operant analysis. *Dissertation Abstract International: Sect. B*, *36*, 5319.

Abstract

Japanese monkeys consumed two kinds of foods, the novel almond nuts and the familiar sweet potatoes, simultaneously, and then received a cyclophosphamide injection (20 mg/kg) intravenously. As the food-poison pairing was repeated, they at first avoid the novel food completely, and then came to suppress eating the familiar one. During the subsequent extinction tests, the aversion to the familiar food was extinguished rapidly, whereas the aversion to the novel one was retained more than two months. In food-aversion learning in a mixed situation, monkeys have a strategy to avoid a noxious food on the basis of the novelty of the food.

Figure legends

Figure 1. The food consumption of the familiar food

(■: sweet potatoes) and the novel food (●: almond nuts). The whole process of the experiment progressed in four stages: Habituation, Conditioning, Extinction 1, and Extinction 2. The black triangle shows that the poisoning treatment was administered in that session.

Figure 2. The food taking rate of the familiar food and the novel food. The ordinate represents the number of food pieces taken up from the food tray per minute. The other symbols are the same as Figure 1.

Food-aversion learning in Japanese monkeys

(Macaca fuscata): A strategy to avoid a noxious food

Tetsuro Matsuzawa, Yoshinori Hasegawa

Primate Research Institute, Kyoto University,
Inuyama, Aichi 484, Japan; Department of Psychology,
Kyoto University, Kyoto 606, Japan

Running head: Food-aversion learning in Japanese monkeys

Key words: Food-aversion learning; Macaca fuscata;
feeding behavior; feeding strategy;
noxious foods; poisoning; cyclophosphamide

Japanese monkeys are omnivorous, living on any parts of plants and various kinds of small insects. How do these omnivores, in general, avoid poisonous foods among various foods available? Do they learn to select the safe food in each case? Or are they genetically programmed to avoid poisonous one? The recent progress in the studies of animal learning suggests that so-called "food-aversion learning (FAL)" should have an important role in the food selection and the avoidance of poisonous foods (see, Barker, Best, & Domjan, 1977). In the typical demonstration of FAL, rats which consumed the target food (or fluid) were later injected illness-inducing agents such as LiCl or cyclophosphamide. Such a food-poison pairing resulted in a strong aversion to the target food. The generality of FAL is ascertained among various species including primates: squirrel monkeys (Roy & Brizee, 1979), green monkeys (Johnson, Beaton, & Hall, 1975), Japanese monkeys (Hasegawa & Matsuzawa, 1981; Matsuzawa & Hasegawa, in press), and humans (Bernstein & Webster, 1980).

In most of those experimental studies, the animals consumed a single and predetermined food as a target food before poisoning treatment. In the wild, however, animals eat various kinds of foods almost simultaneously. Japanese monkeys, which have a pair of well-developed food pouches, store temporarily every food in these pouches. This species-characteristic feeding habit makes it possible that the flavors of various foods are mixed together. If the food-poison pairing has occurred in the wild situation, what kind of food aversion can be established in omnivores which precedingly tasted several kinds of foods? Do they avoid all foods preceding the gastro-intestinal discomfort? Or do they avoid only one of the preceding

foods? In the latter case, why do the animals eat one food and not eat the others, although the mixed consumption of various foods are followed by illness?

A few experiments using rats provided an information as follows (Revusky & Bedarf, 1967; Kalat, 1974). In a mixed situation in which a novel and a familiar food are both consumed prior to poisoning, rats form a stronger aversion to the novel one. The results obtained in rats, however, are not always applied for monkeys for two reasons. First, the rats received two kinds of fluid successively in those experiments, so that the tastes are never mixed together in a restrict meaning and might be discriminated each other without difficulties. Second, monkeys possess highly developed visual systems, and their ecological niches required great reliance upon visual cues in feeding. So we must consider the effects of using visual cues upon the FAL. For these reasons, we intended to examine the nature of aversion established in a mixed situation in monkeys. We prepared two kinds of foods for simplifying the controlling variables included in the mixed situation. One is a familiar food (sweet potatoes) for monkeys, and another is a novel one (almond nuts). We presented both foods simultaneously to monkeys. After monkeys had consumed both foods, poisoning treatment was administered. We could see the effects of mixed food presentation upon food-aversion learning by monitoring the change in food consumption of two kinds of foods.

Methods

Subjects. The subjects were four male subadult Japanese

monkeys (Macaca fuscata): M506, M508, M510, and M523, weighing 8.8, 9.0, 9.3, and 9.2 kg, respectively, at the start of the experiment.

Apparatus. Each monkey was housed individually in a home cage (49 X 60 X 68 cm) containing a water nozzle and a food tray. The whole experiment was conducted in the home cages. The behavior of monkeys was monitored and recorded with a video cassette recorder. Water was always available, but food was controlled by the experimenter.

Foods. Three kinds of foods were provided during the experiment: standard food pellets (1.2 g a piece), sweet potatoes which was cut into small pieces (1.2 g a piece), and almond nuts (1.2 g a piece). Sweet potatoes and almond nuts were to be aversively conditioned foods. For two and half years before the experiment, monkeys had received standard food pellets every day, and 100 g of sweet potatoes three times a week. They had never tasted almond nuts.

Illness-inducing agent. Cyclophosphamide (Endoxan®), Shionogi & Co., Ltd.), whose dosage was 20 mg/kg, was injected intravenously. Cyclophosphamide is one of the widely used antitumor drugs with the side effects of gastro-intestinal discomfort (i.e., nausea; emesis). In this experiment, two monkeys (M508 and M523) vomitted several hours after the injection but the other two (M506 and M510) never vomitted.

General procedure. Throughout the experimental sessions, monkeys received two feeding sessions in a day. First, 10:00 in the morning. Second, 16:00 in the evening. Food trays were withdrawn after 30 min presentation in each case. The feeding sessions in the evening were introduced for evaluating the

This procedure aimed that monkeys would habituate to the daily feeding schedule. Each monkey did not always eat all of the standard food pellets within a session, so that the average consumption of food pellets during the latter five days was regarded as the baseline level of food consumption in each monkey. Then, we presented sweet potatoes (the familiar food) with standard food pellets. In the last step of this habituation stage, almond nuts (the novel food) were introduced. We presented 20 pieces of sweet potatoes and 20 pieces of almond nuts simultaneously to each monkey. When he ate up more than 90 % of each food within a session, the first poisoning treatment was administered. That is, monkeys entered into Conditioning stage.

On day 1 in Conditioning stage, each monkey received a cyclophosphamide injection 40 min after the foods presentation. For two days after the poisoning, monkeys received 36 pieces of standard food pellets instead of potatoes and almond nuts. When the consumed amount of standard food pellets in those recovery sessions did not reach to the baseline level determined in Habituation stage, the recovery session for that monkey was added. Food-aversion conditioning with poison treatment and recovery sessions repeated until the monkeys suppressed to eat both foods to the level of less than 5 % of the presented food.

Results and Discussion. The left half of Figure 1 represents the food consumption of the familiar food (sweet potatoes) and the novel one (almond nuts) during the stages of Habituation and Conditioning. Monkeys ate all of the sweet potatoes without hesitation. On the other hand, they hesitated to pick up almond nuts. In particular, M506 refused to take any almond nuts for four consecutive sessions, so we presented them just before

deblittation caused by poisoning and maintaining monkeys' constant motivational level. Monkeys were allowed to eat 36 pieces of standard food pellets at the maximum level in these evening feeding sessions. The feeding sessions in the morning were experimental sessions. The whole process of the experiment progressed in four stages.

In the first stage called "Habituation", the familiar food and the novel one were introduced in the morning feeding sessions. This habituation stage ended when each monkey came to eat more than 90 % of the novel food presented.

In the second stage called "Conditioning", the consumption of both target foods in a mixed situation were followed by poisoning. This stage lasted until monkeys completely suppressed to eat both foods.

In the third stage called "Extinction 1", we examined the extinction process of conditioned aversion. Both foods were presented to monkeys and no poisoning treatment followed.

Whether monkeys restart to eat the aversively conditioned foods or not, this stages lasted for seven days.

In the final stage called "Extinction 2", which was conducted two months later, the recovery from the conditioned food aversion was reassessed.

Habituation and Conditioning

Procedure. In the first stage of the experiment (Habituation stage), two kinds of target foods were introduced to monkeys as follows. In the first 10 days, 36 pieces of standard food pellets were presented to each monkey in the morning sessions.

the evening feeding on Day 8 in Habituation stage. That additional presentation increased the nuts consumption in the morning feeding thereafter. These observations of the neophobic responses supported that almond nuts were quite novel for these monkeys. After 1 to 11 habituation sessions all monkeys ate all almond nuts within a session.

The foods-poison pairing caused a sudden decrease in the consumption of the novel food in each monkey. Once or twice pairings were enough to suppress the consumption of the novel food completely. On the contrary, the consumption of the familiar food was maintained at the maximum level, indicating that the poisoning treatment in a mixed situation caused a strong aversion to the novel food but had little effects on the familiar one. The repeated treatment suppressed the feeding behavior not only for the novel food but also for the familiar one. Three to five times pairings could completely suppress any feeding behavior. It must be noted, however, that the consumption of the familiar food came to decrease only after the consumption of the novel food had been completely suppressed. That situation quite resembled to the conditionig in a single food presentation.

In the earlier stage of the conditioning, the monkeys consumed the same maximum amount of foods. However, as the poisoning treatment was repeated, monkeys came to spend longer time for consuming the target foods. We employed "food taking rate" as another measure of food-aversion learning. The food taking rate was defined by the number of food pieces taken up from the food tray per minute. For example, if a monkey takes up 15 pieces of food within 30 min, then the value is 0.5. If he takes up the maximum 20 pieces within 40 sec, then the value is 30.0. The

left half of Figure 2 shows the food taking rate during Habituation and Conditioning. The rate seems to be a more sensitive measure of food-aversion learning than the food consumption.

In the final session of Conditioning stage, monkeys suppressed to eat both foods. In that session, M506 rejected to pick up both foods. The other three monkeys picked up small number of sweet potatoes (8 pieces for M508, 3 pieces for M510, and 1 piece for M523), looking at, sniffing, rubbing against the wall, and then finally dropping them without eating. Only M510 tasted a half piece of sweet potato. These results indicate that monkeys at first avoided noxious foods by the gustatory cues and then came to avoid them on the basis of the visual cues. Similar two-phase model of aversion learning has been proposed for the suppression of predatory behaviors of coyotes and wolves (Gustavson, Kelly, Sweeney, and Garcia, 1976), and that of red-tailed hawks (Brett, Hankins, & Garcia, 1976). The visual mode might have an important role in the food-aversion learning in monkeys.

Extinctions

Procedure. When monkeys reduced the consumption of both foods to the level of less than 5 % of the presented food, they did not receive the poisoning treatment. That was the final session of Conditioning stage. Including that session, the following seven consecutive sessions were assigned to "Extinction 1" stage, whose procedure was the same as that in Conditioning stage except that monkeys were never injected. That is, monkeys were allowed to eat both 20 potatoes and 20 nuts

the slow-down in the food taking rate for sweet potatoes were slight and should be negligible. The aversion formed to almond nuts were also unchanged. Two months' rest never facilitated the extinction of the conditioned aversion to the novel food. In these extinction sessions, the prolonged retention of the aversion to almond nuts makes a clear contrast to the quickly extinguished aversion to sweet potatoes.

General Discussion

In a mixed situation in which a novel and a familiar food were both consumed prior to poisoning, monkeys formed a stronger aversion to the novel food. Only once or twice poisoning treatments caused a sudden decrease in the food consumption of the novel food in Conditioning stage. Repetitive poisonings were required to suppress the food consumption of the familiar one, and the perfect aversion to the familiar food could be accomplished only after the perfect aversion to the novel one had been established. In the extinction stages, the aversion to the familiar food quickly extinguished, while the aversion to the novel food was retained more than two months. Each monkey refused even to touch the nuts in the earlier stage of the extinction. This type of avoidance based on visual cues deprived monkeys of the opportunity for extinguishing the food aversion on the basis of gustatory cues. This caused a prolonged retention of the aversion.

The present results suggest that monkeys have a "strategy" to avoid a noxious food after they had consumed several kinds of foods simultaneously and experienced the subsequent illness.

without the subsequent poisoning. After seven consecutive extinction sessions, monkeys received only standard food pellets once a day in the evening and maintained the constant body weight. Two months later, we reintroduced the extinction sessions (Extinction 2).

For five days immediately before Extinction 2, the morning feeding was introduced and monkeys received 36 pieces of standard food pellets during the 30 min session. The procedure in Extinction 2 was quite the same as that in Extinction 1. Extinction 2 was conducted for 11 consecutive days.

Results and Discussion. The right half of Figure 1 represents the food consumption of the familiar food and the novel one during the stages of Extinction 1 and Extinction 2. The right half of Figure 2 represents the food taking rate in the same manner. During Extinction 1, no monkeys consumed almond nuts. Except that M510 picked up 4 pieces and dropped them in the fourth session, monkeys rejected even to touch almond nuts. On the other hand, monkeys recovered to eat sweet potatoes within two to six sessions. The food taking rate gradually increased and finally reached to the level of that in the Habituation stage.

The feeding behavior shown in the final session in Extinction 1, where all monkeys rejected to eat almond nuts but ate up sweet potatoes, was kept in the first session of Extinction 2 stage. The intervening two months had little influence upon the feeding behavior for both foods. It might be possible that, according to the so-called "spontaneous recovery" process, monkeys suppressed again to eat sweet potatoes which had been aversively conditioned. Nevertheless, the decrease in food consumption and

They do not avoid various foods to the same extent. Rather they at first avoid only a novel food. If they suffer illness even after they have completely avoided the novel one, they come to avoid the familiar one at that time. When they no longer suffer illness as in the case of the extinction stages, they begin to consume the familiar food. They will never consume the "novel" food again except the case that the avairable foods were severely restricted. Such a feeding strategy seems to optimize the survival value in wild animals, especially in omnivores, because it reduces the risks of both suffering illness and starving to death.

Acknowledgements

We thank Shunji Gotoh for his clerical assistance. Additionally, we would like to thank Kazuo Wada, Shigeru Azuma, and Shunzo Kawamura for their invaluable advice and encouragement during all phases of this study. The present research was supported by Grants 556106 and 56560159 from the Japanese Ministry of Education to T. Matsuzawa.

Tetsuro Matsuzawa, Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, Aichi 484, Japan

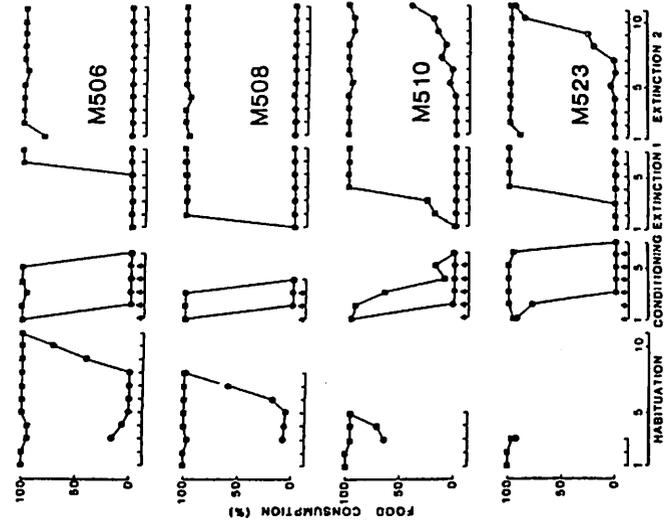


Fig. 1

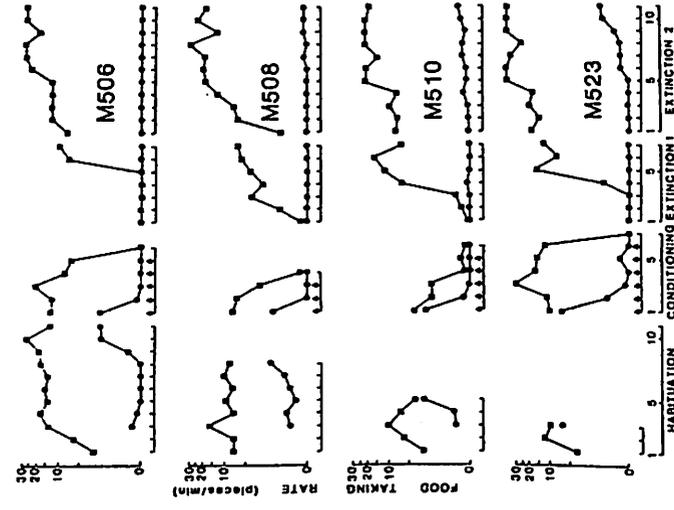


Fig. 2

REFERENCES

- Barker, L.M.; Best, M.R.; Domjan, M. (Eds.): Learning mechanisms in food selection. (Baylor University Press, Texas 1977).
- Bernstein, I.L.; Webster, M.M.: Learned taste aversions in humans. *Physiology & Behavior* 25: 363-366 (1980).
- Brett, L.P.; Hankins, W.G.; Garcia, J.: Prey-lithium aversions III: Buteo hawks. *Behavioral Biology* 17: 87-98 (1976).
- Gustavson, C.R.; Kelly, D.J.; Sweeney, M.: Prey-lithium aversions I: Coyotes and wolves. *Behavioral Biology* 17: 61-72 (1976).
- Hasegawa, Y.; Matsuzawa, T.: Food-aversion conditioning in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*): A dissociation of feeding in two separate situations. *Behavioral & Neural Biology* 33: 237-242 (1981).
- Johnson, C.; Beaton, R.; Hall, K.: Poison-based avoidance learning in nonhuman primates: Use of visual cues. *Physiology & Behavior* 14: 403-407 (1975).
- Kalat, J.W.: Taste salience depends on novelty, not concentration, in taste aversion learning in the rat. *Journal of Comparative & Physiological Psychology* 86: 47-50 (1974).
- Matsuzawa, T.; Hasegawa, Y.: Food-aversion conditioning in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*): Suppression of key-pressing. *Behavioral & Neural Biology* (in press).
- Revusky, S.; Bedarf, E.W.: Association of illness with ingestion of novel foods. *Science* 155: 219-220 (1967).
- Roy, M.A.; Brizzee, K.R.: Motion sickness-induced food aversions in the squirrel monkey. *Physiology & Behavior* 23: 39-41 (1979).

野生ニホンザルにおける生息域破壊と採食行動の変化 — 志賀高原横湯川の場合 —

和田 一 雄

志賀高原横湯川には1960年代にA・B・C3群が生息していたが、1963年1月にA群は餌付けされ、C群は上流の車道を通るマイカー族からの餌、ホテル裏にすてられた生ゴミに引きつけられ、3群3様の变化をした。これら3群の生息環境の変化と、それに伴うサルの採食行動の変化をのべることにする。

同地域は長野県北部で新潟県に近い多雪地帯にある。12月から3月まで雪にとざされ、積雪は4mに達する。最低気温は2月で-20℃にまで低下することがある。又同地域はブナ帯上限の標高1500mに近いところに位置する。だが、ブナ林はスキー場開発のため切られ、民有林は薪炭林として徹底的に利用されたため、ごく一部分にしか残っていない。あとはカンバ、ミズナラ、カエデ、シデ類の二次林である。

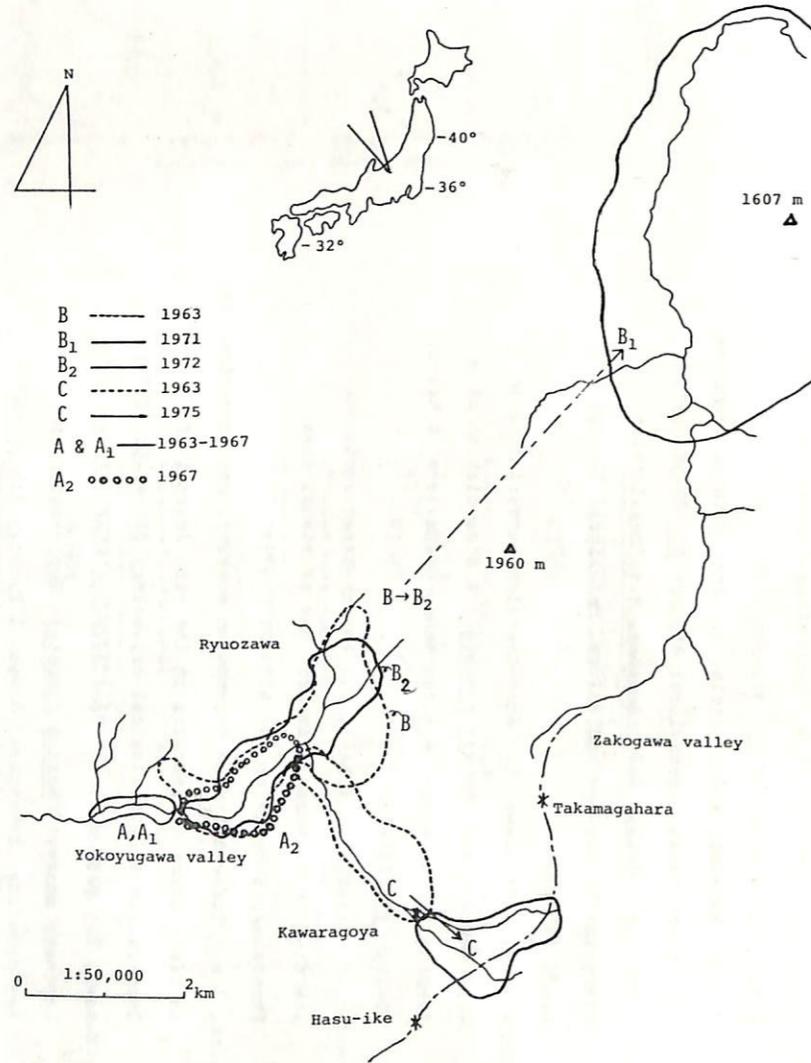


Fig. 1 Monkey distribution along the Yokoyugawa valley

調査小史

横湯川本流及び竜王沢流域にサルが生息していることは古くから知られていた。同流域でさかんに行なわれた炭焼き作業中によくサルを見かけ、1950年代に行なわれた金倉林道建設中に弁当のオニギリをとられたりした。

本格的な生態調査は1960年に和田一雄・東滋・杉山幸丸の予備調査によって始まった。このとき地獄谷からその下流約2kmまでにA群、地獄谷から上流の竜王沢にかけてB群、さらに本流上流側にC群がいることを見きわめた (Fig. 1)。

最初の生態調査は1962年から1964年にかけてA群を対象に行なわれた。A群は1963年1月に餌付けされ、餌場での社会学がひきつづき行なわれた。餌付いた当初24頭だったA群は与えられる豊富な餌のもとに急激に個体数を増やし、分裂直前の1979年2月には125頭に達した。4月にアカンボが25頭生まれたので、分裂直後の5月にはA₁群90頭、A₂群60頭になった。分裂後A₁群が餌場を専有し、A₂群はA₁群がそこを引きあげた後に出てくるようになった。餌場での採食量はA₁群では分裂前とあまり差がない程度に確保されたが、A₂群は午後おそくなってから餌場に出て来るので著しく低下した。とくに冬は全く餌場に出現しないのでA群時代の1/8程度の摂取量になった (Table 1)。

Year	Number of ind.*	Apple		Soy bean		Wheat**			Calories per individual***						
		per month Apr.-Nov.	per month Dec.-Mar.	per year per ind.	per month Apr.-Nov.	per month Dec.-Mar.	per year per ind.	per month Apr.-Nov.	per month Dec.-Mar.	per day Apr.-Nov.	Annual total				
1967	37	545kg		6,560kg 177	158kg	120kg	1,740kg 47			736 kcal	268,946 kcal				
1968	38	453	750	6,620 174	173	150	1,980 52			796	820	288,037			
1969	45	1,194	900	13,150 292	180	180	2,160 48			923	832	325,942			
1970	44	1,378	745	14,000 318	188	150	2,100 48			1,031	707	336,795			
1971	50	1,593	912	16,440 329	173	180	2,100 42			933	752	318,828			
1972	60	1,584	1,025	16,770 280	188	150	120kg	229kg	1,035kg 17	808	1,025	327,733			
1973	68	1,513	550	14,300 210	135	195	1,860 27			133	234	2,200 32	816	894	317,491
1974	77	1,425	355	12,820 167	185	213	2,330 30			102	277	1,926 25	743	818	282,770

* Number of individuals was counted on April 1 every year, and the number of individuals which died or left the troop from April to August and the number of new-born babies were subtracted.
 ** Wheat has been given since November, 1972.
 *** Calories were calculated on the bases of equivalents per kg: apple 460 kcal, soy bean 3,990 kcal and wheat 3,450 kcal.

Table 1 Amounts of food purchased for Shiga A troop and their caloric equivalents (after Tokida & Hara, 1975)

並行して生態研究のエネルギーは野生のB・C群の調査にむけられ、現在に至っている。その間に、B群は1967年ころB₁群とB₂群に分裂し、24頭のB₂群がB群のhome rangeにとどまり、52+α頭のB₁群が標高1960mの山を越えて雑魚川に移動した。B₂群は1974年と1977年にhome rangeを2回に分けて下流に移動し、畑荒しと店荒しをするように変化した。

C群は1950年代の終りから1960年代の初めにかけて横湯川本流の最上流付近で発見されたが、1963年ころには竜王沢との出合付近から上流側に発見され、さらに1972年ころからは再び最上流にhome

range を移動させた。そして、蓮池から高天カ原に通ずる車道に頻繁に現われ、車から投げ与えられる雑多な食物、菓子類、ミカンやリンゴの果物類に誘き寄せられた。1977年ころからは河原小屋周辺にたむろし、ホテル裏に捨てられる生ゴミにひきつけられた。

1) A群の食性変化

A群は餌付け直前の積雪期にはチドリノキ、ケヤキ、ハルニレ、ブナ、カエデ、カラマツ、アカマツ等の樹皮をたべていた。B群はA群の食物リストに加えてコシアブラ、ヤマウルシ、ノリウツギ等を含めて15種の樹皮や芽をたべた。餌付けとともに樹皮や木の芽への依存度を弱め、食物の大部分をリンゴ、大豆、大麦等に依存するように急激に変化した。同時に home range の面積は1967年から1973年にかけて1/2.5に減少した。このことは、サルが人間の餌に依存することは単に餌だけの問題にとどまらず、土地利用のあり方に深くかかわっていることを示す (Fig. 2)。1979年までのA群の餌はリンゴ、大豆、大麦で変わらないが、餌場に出てくるA₁群について分裂後大麦を多くし、極力餌の質を下げようとしている。A₂群は冬期ほとんど餌場に出て来ない。2-4日に一度大麦を7-8kg与えるだけである。これによってA₂群は人間からもらう餌の量を著しく低下させた。従って、このことは相対的にA₂群が樹皮や木の芽により多く依存し始めていることを示す。

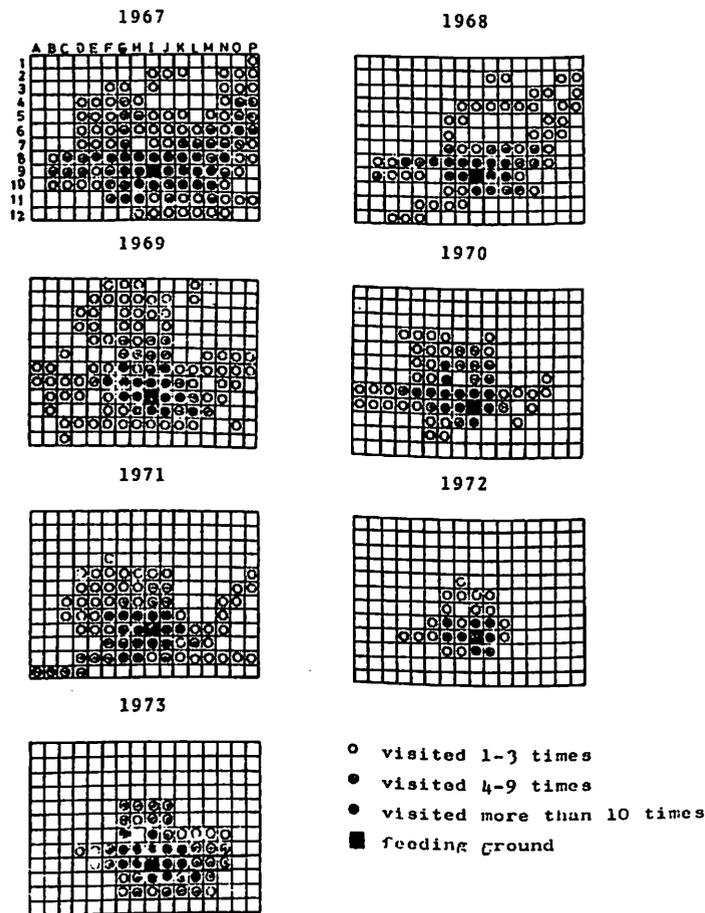


Fig. 2 Yearly home range changes of the Shiga A troop from April to November. (after Tokida & Hara, 1975)

2) B群の食性変化

B群は人間の生息環境への影響を直接的にうけることなく経過した。1967年にB₁・B₂両群に分裂したが、両群の主食樹種は変化した。B群が主食としてたべていたチドリノキ、ケヤキ、オヒョウ、ハルニレ、コシアブラ、ブナだったが、B₂群はB群とチドリノキだけが共通だが、シナノキ、ノリウツギ、チャボガヤ等別種をよくたべた。

3) C群の食性変化

1963年当時C群は竜王沢出合から河原小屋に至る横湯川流域にすんでいた。そのころC群はその生息域に対して人間の影響を直接的にうけることなく暮しており、冬は食物はコシアブラ、マユミ、ノリウツ

ギ等の樹皮と芽であった。1970年ころの春-秋には蓮池から高天カ原に至る車道を横断し、冬期よりも早く上流域をすでに利用していた。その後、home range内のコシアブラのくいつくしにより、1971年の冬にはhome rangeをさらに上流域に移動した。この年にはこの地域内でコシアブラをよく利用した。1972年の冬にはhome rangeをやゝ縮小し、蓮池から高天カ原に至る車道にC群はよく出没した。この地域でコシアブラの著しいくいつくしが行なわれた。その他の採食樹種は20種に達した。

C群の生ゴミあさは彼等の季節的なhome rangeの変化と密接に関係しているので、その変化を概観する (Fig. 3)。3月下旬雪融けは著しいのだが、まだ木や草の新芽にありつけないころ、C群はある日突

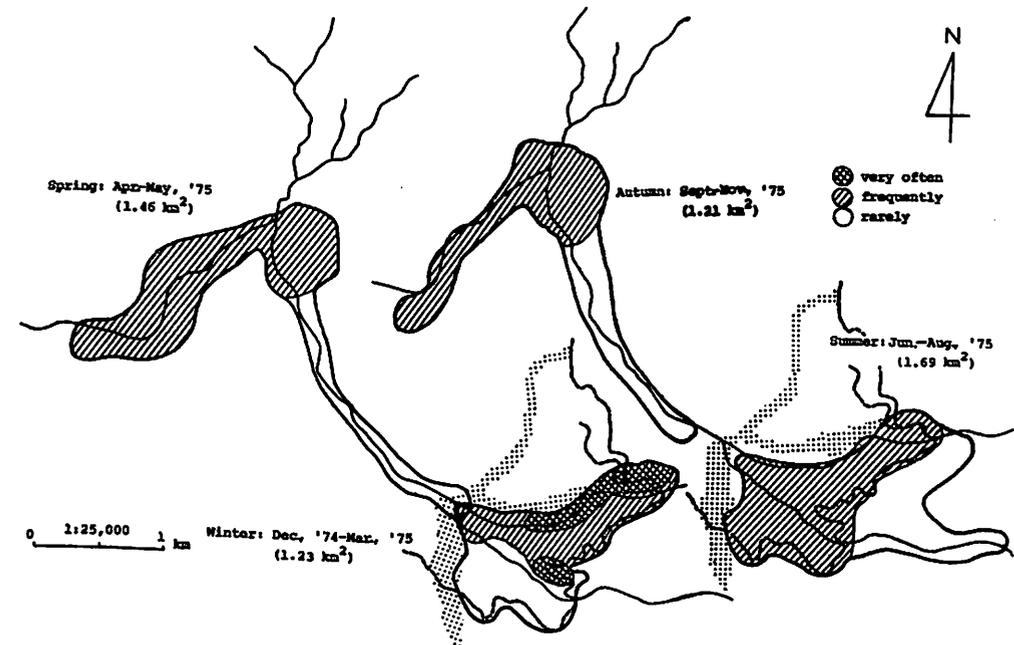


Fig. 3 Home range utilization of the Shiga C troop through four seasons. (after Wada & Ichiki, 1980)

然本流を下り、本流と竜王沢との出合付近に達し、春のhome rangeに入る。上流域は標高1500mなのだが、春のhome range域は標高1200mなので、雪のとけ方はかなり早い。沢沿いではすでに雪はとけ、フキノトウ、その他の草が伸び始め、去年地上に落ちたミズナラの実が顔を出す。サルはそれをむさぼりたべる。その後、次々にオノエヤナギの花、ブナの花、コシアブラの新緑が現われるので、順序よくたべついでゆく。

5月下旬ころタケノコが頭をもたげ、しばらくはサルの主食になる。タケノコが徐々に標高を高めてゆくのと並行して、サルはhome rangeを高め、春から夏のhome rangeへと変化する。草や木の新緑は成長すると堅くなるので、サルはそれをたべず、沢沿いで雪どけにつれて芽を出す草の柔らかい部分、ササの新芽を主食にする。イチゴが種類毎に熟す時期が少しづつちがうので夏のかかなり長い間その果実をたべる。夏のhome rangeは位置的に冬のものとはほぼ一致し、それよりやや広い面積を占める。この時期にC群は車道、河原小屋ホテル群のゴミ捨て場に出現し、人間のあまり物にひきつけられる。冬に比較してゴミ捨て場の生ゴミ量は少なく、車道のマイカー族から与えられる餌の量は車の通行量が低下するので餌の量も低下する。

9月に入ると食物は植物の果実に移る。果実類は春に利用した下流域で早く実り始めるので、C群は再び home range を下流域に移す。ヤマブドウ、サルナシ、ブナ、ミズキ、クリ、ミズナラ等の果実をよくたべる。沢すじにバッタ類が沢山現われるが、それをよくたべる。

春と秋の横湯川中流域は人の影響をほとんどうけない所なので、C群は食性をゆがめることはない。それとは対照的に、冬と夏ではC群は人から無秩序に与えられる餌によって著しくその食性をゆがめる。人間の利用域とC群の生息域が重なるためにC群は本来の姿をゆがめるのだが、人間の側がいろいろな工夫をすることによって、たとえ互いの利用域が重なったとしてもC群の食性その他に打撃を与えないことが可能になるのである。

車道ではサルは不特定多数のハイカーから雑多な食物を与えられた。その食物の種類や量は全く多数のマイカー族やハイカー、さらには地元の人々に依存した。与えられた食物はクッキー、キャラメル、チョコレート、センベイ等の菓子類、リンゴ、ミカン等の果物であった。車道への出始めの頃は4才以上のオスが車に近づいて、オトナメスは警戒して遠くから見ていただけだったが、現在では全部の個体が車道に出、車の屋根やボンネットにのり、窓から手を入れて中のものをとることもするようになった。それほど車になれた現在でも4才以上のオスが車道にたむろする時間が最も長く、従って人からの餌をより多くたべていると思われる。私達はそれに対して野生ニホンザルに餌を与えるなというキャンペーンを行なった結果、ある程度の成果をおさめたのだった。

その後、C群は車道に出ると並行してブナ平や河原小屋のホテル群の生ゴミにひきつけられた。生ゴミには食パン、うどん、スパゲティ、米飯、野菜類、魚、肉の切れ端、などあらゆる種類の食物の残りが含まれており、冬には毎日ホテルの裏に捨てられた。サルは毎日ホテルの生ゴミから生ゴミを渡り歩く遊動コースを作りあげた。ここでの採食は人におどろかされることなく、ゆっくりと行なわれる。だが、ホテルの観光客からの餌が与えられることがあり、河原小屋のホテルの周りをうろついてその餌をもらったり、人をおどかしてもっていた食物をとりあげることもやる。このような行動は4才以上のオスがやった。とくにA群からC群に入ったオスがかもともひんぱんに行なったように思われる。

1966年には冬期も蓮池から高天カ原まで車道が確保されたため、サルは home range は分断された。スキー場が拡大整備され、スキーリフトがいくつもかけられ、サルが自由に歩き廻っていた林はコマ切れになった。さらに、人間はサルに餌を与え、彼等の生活のいろいろな部分を破壊した。これらの破壊のある面は修復可能だし、そこから手をつけてサル生活をなるべく正常にもどす努力をしなければならない。その中で技術的に解決出来る方法をさぐるのも一つの行き方であり、今回われわれが試みた食物の統制はその方向での一努力である。それを応用するにはまだ未解決の問題が山積している。今後さらに研究を深める必要がある。

文 献

常田英士・原莊悟 1975 ニホンザル志賀A群に関する給餌と行動観察の記録。生理生態, 16(1): 24

- 33.

Wada, K. & Y. Ichiki 1980 Seasonal home range use by Japanese monkeys in the snowy Shiga Heights. Primates, 21(4): 468-483.

食物嫌悪条件づけによる野生ニホンザルの食性の統制

松沢哲郎・後藤俊二・長谷川芳典・和田一雄

野生ニホンザルを対象として、その摂食行動を人為的に統制することを試みた。志賀高原地獄谷に生息する準野生群(餌づけ群) A1群の1才以上の個体105頭に対して、まず4種類の新奇な食物(アズキ・ピーナッツ・マシュマロ・アーモンド)を個別に与え、食べるか否かを調査した。その結果、母子をはじめとした血縁間では摂取傾向の相関が高く、また年齢が高くなるほど新奇食物を摂取しない。すなわち新奇食物に対する拒否反応(neophobia)には血縁差と年齢差が認められた(表5-1, 図5-1)。4頭の食物に対する群れの各成員の摂食傾向をおさえたうえで、食物嫌悪条件づけを実施した。摂取食物はアーモンド。手続きとして、10頭のサルにじゅうぶんアーモンド(10~20粒)を食べさせてから捕獲した。うち実験群の7頭には催吐剤(シクロフォスファミド20mg/kg)を静脈内注射し、対照群の3頭には同量の生理的食塩水を静脈内注射して、それぞれ約1時間後に解放した。注射の翌日および翌々日にアーモンドを与えてみると、実験群の7頭はいずれも食べないばかりではなく手にもとらなかつた。それに対して対照群の3頭はいずれもためらうことなくアーモンドを食べた。1ヶ月および3ヶ月後にさらにアーモンドを与えたところ、実験群7頭中の5頭はあいかわらずアーモンドを食べなかつた。このように催吐剤によるたった1回の条件づけの結果、特定食物に対する強い嫌悪が生じしかも少なくとも3ヶ月という長期間にわたって持続することが、野生ニホンザルにおいて実験的に示された(図5-2)。

ニホンザルが新奇な食物に対したとき、それを食べることは食物レパートリーの拡大という適応的意義をもつだろう。その反面、食べた結果何らかの中毒症状に見舞われる危険性もある。食物レパートリーの形成過程にある若い個体には、新奇食物を拒否するよりはとりあえず摂取してみるという傾向が食性テストに示されているが、その一方でもし食後に不快感が伴う場合には当該の食物を回避するような機構が準備されているのだろう。食物嫌悪条件づけという現象はそのような食物選択の戦略の問題に達着するのである。

No.	〈ナマ〉	〈A B M P〉	27 トクイ	1 0 0 1	54 クロ	0 0 0 0	81 ヲヒ	1 0 0 1
1	トモ	0 0 0 0	28 トンビ	1 0 1 0	55 クロソ	0 0 0 1	82 ヲヒ	1 0 0 1
2	ナル	0 0 0 0	29 トナリ	1 0 0 1	56 リンゴ	1 0 1 1	83 ヲヒ	1 0 0 1
3	ナロ	1 0 1 1	30 トマ	1 0 0 1	57 ケイト	1 0 0 1	84 ヲヒ	1 1 1 1
4	ナツ	0 0 0 0	31 トンガ	1 0 1 1	58 ケイト	1 1 1 1	85 ヲヒ	1 0 0 1
5	ナマ	0 0 0 0	32 トク	1 0 0 1	59 ケイト	1 0 1 1	86 ヲヒ	1 0 0 1
6	ナカ	0 0 0 0	33 トク	1 1 1 1	60 ケイト	1 1 0 1	87 ヲヒ	1 0 0 1
7	ナカ	1 1 1 1	34 トモ	1 0 0 1	61 ケイト	1 1 0 1	88 ヲヒ	1 0 1 1
8	ナカ	1 0 0 1	35 トモ	1 0 0 0	62 リンゴ	1 0 0 1	89 ヲヒ	1 0 1 0
9	ナカ	1 0 0 1	36 トモ	1 0 1 1	63 リンゴ	1 0 1 1	90 ヲヒ	1 1 1 1
10	ナカ	1 0 1 0	37 トモ	1 0 0 1	64 クロ	1 0 0 1	91 ヲヒ	1 0 1 1
11	ナカ	1 1 1 1	38 トモ	1 0 1 1	65 ケイト	1 0 0 1	92 ヲヒ	1 0 1 1
12	ナカ	1 0 0 1	39 トモ	1 0 0 1	66 ケイト	1 0 1 0	93 ヲヒ	1 1 1 1
13	ナカ	0 0 0 0	40 トモ	1 1 1 1	67 ケイト	1 1 0 1	94 ヲヒ	1 0 0 1
14	ナカ	1 0 0 1	41 トモ	1 1 1 1	68 ケイト	1 0 1 1	95 ヲヒ	1 0 0 1
15	ナカ	1 1 1 1	42 トモ	1 0 1 1	69 ケイト	1 1 0 1	96 ヲヒ	1 0 1 0
16	ナカ	1 1 0 1	43 トモ	1 1 1 1	70 ヲヒ	0 0 0 0	97 ヲヒ	1 1 1 0
17	ナカ	1 0 0 0	44 トモ	1 1 1 1	71 ヲヒ	1 0 1 1	98 ヲヒ	1 0 1 1
18	ナカ	1 1 0 1	45 トモ	1 0 0 1	72 ヲヒ	1 0 1 1	99 ヲヒ	1 0 0 1
19	ナカ	1 0 0 1	46 トモ	1 0 1 1	73 ヲヒ	1 0 1 1	100 ヲヒ	1 0 1 0
20	ナカ	0 0 0 0	47 トモ	1 0 1 1	74 ヲヒ	1 0 0 1	101 ヲヒ	1 0 1 1
21	ナカ	0 0 0 1	48 トモ	1 0 0 1	75 ヲヒ	1 0 0 0	102 ヲヒ	1 0 1 1
22	ナカ	1 0 0 1	49 トモ	1 0 1 1	76 ヲヒ	1 0 0 1	103 ヲヒ	1 0 1 1
23	ナカ	1 0 0 1	50 トモ	1 0 1 1	77 ヲヒ	1 0 1 1	104 ヲヒ	1 0 0 1
24	ナカ	1 0 1 1	51 トモ	1 0 0 1	78 ヲヒ	1 1 0 1	105 ヲヒ	1 0 0 1
25	ナカ	1 0 1 1	52 トモ	1 1 0 1	79 ヲヒ	1 1 0 0		
26	ナカ	1 0 0 1	53 トモ	1 0 1 1	80 ヲヒ	1 0 0 1		

表5-1. 志賀A1群の食性テスト。A:アーモンド, B:アズキ, M:マシュマロ, P:ピーナッツ, 1:食べた, 0:食べないの意。

追記

本研究は「農学」の中の「林学」を対象とする科研費の補助を得て実行されたものである。昭和55年度には同じく一般研究C (No.556106 : 代表者, 東滋) で180万円の補助を受けた。なお日本生命財団の研究助成 (中・大型獣類の保全にかんする研究 : 代表者, 川村俊蔵) から若干の補助を仰いだ。志賀高原における野外研究では常田英士氏をはじめ地獄谷野猿公苑の方々にお世話になった。学際的研究の実施を可能にくださった皆様に深く感謝するしだいである。

- 食物嫌悪条件づけにかんするより詳細な情報については下記2論文を参照していただきたい。
- 長谷川芳典 (1981) : 食物嫌悪条件づけにおける強化の遅延。心理学評論, 24 (3), 255 - 278
 - 長谷川芳典 (1983) : 食物選択における学習の役割。哺乳類科学, (印刷中)

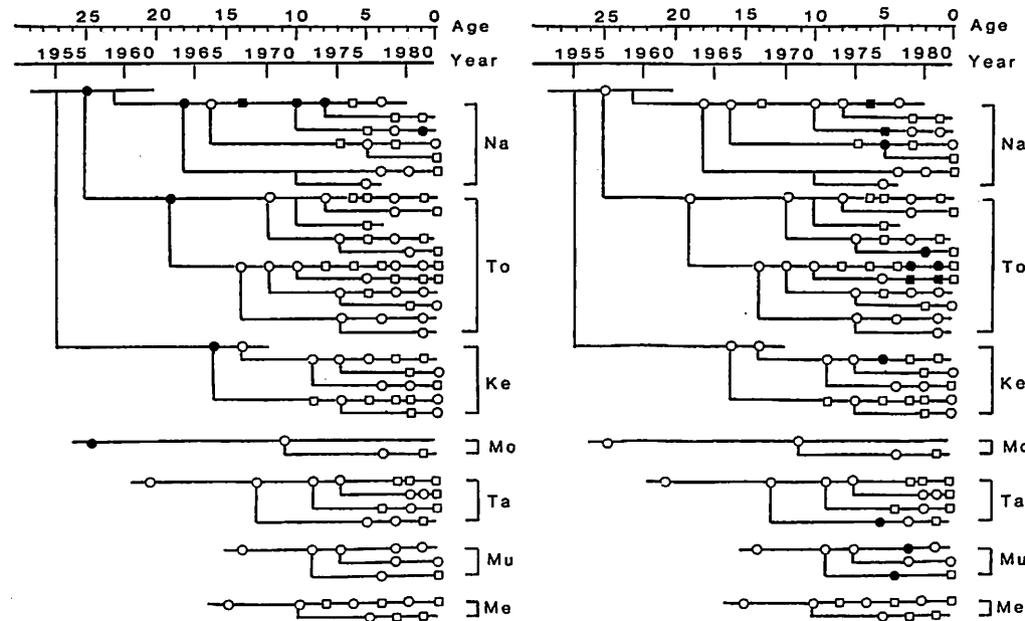


図5-1 左: 4種ともすべて食べない個体, 右: 4種ともすべて食べる個体を黒丸で示した。四角はオス, 丸はメスで, 摂食傾向には血縁差や年齢差が認められる。

	AGE	SEX	Baseline	1 day	2 days	1 month	3 months
EXPERIMENTAL	IBU	5 f	○	● G	● G	● G	●
	TOGAKUSHI	6 m	○	● G	● G	● G	● G
	WAGUNAH	5 f	○	● G	●	★	★
	KEITO	5 f	○	●	★	★	★
	KEHRII	5 m	○	● G	● G	★ G	★
	MUGI	9 f	○	● G	●	○	○
	MUSUBI	3 f	○	★	★	○	○
CONTROL	NAGAENMAMUSHI	2 f	○	○	—	○	○
	MOMIJI	4 f	○	○	—	○	○
	MOANO	1 m	○	○	—	○	○

図5-2 野生ニホンザルにおいてアーモンド豆に対して形成された条件性嫌悪とその把持過程。
○: 食べる, ●: 手にとろうともしない, ★: 口に入れてみるが食べない, G: 他の3種の新奇食物をも食べない。