

Tsukuba 情動系ラットのランウェイ・テストにおける遺伝性と シェルター付きオープン・フィールドにおける行動の分析

筑波大学心理学系 藤田 統

Genetic determinant of emotional reactivity in the Runway Test and behavioral differences in the Open-field with Shelter in the Tsukuba Emotional Strains of rats

Osamu Fujita (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Ibaraki 305, Japan*)

Since 1972, Fujita has made the selection experiment for high and low emotional reactivity based on the ambulation in the Runway Test. These two lines have segregated and called "Tsukuba High Emotional (THE)" and "Tsukuba Low Emotional (TLE)" strains.

The purpose of this study was to examine the genetic determinant of emotional reactivity, and to investigate the behavioral differences of both strains in the new type of apparatus called "Open-field with Shelter".

On Day 1 after birth, half the litters of the 13th and 14th generation were in-fostered by foster mother of their own strain, and the rest of them were cross-fostered by those of the alien strains. Half the pups in each litter were put into the handling box for 3 min. every day from Day 1 to Day 21.

From Day 60, Runway Test was carried out for 3 days. With 5 measures including ambulation, the effects of biological mother were all significant, while no effects of fostered mother and early handling were found. These findings indicate that emotional reactivity of both strains should be genetically determined.

From Day 70, Open-field with Shelter Test was performed for 3 days. TLE showed significantly shorter start and shelter latencies than THE. TLE also indicated significantly more ambulation, number of entries to shelter, time in shelter, peeping time, and less defecation than THE.

The latency scores decreased day by day in both strains, while number of entries, time in shelter and ambulation increased. These facts suggest that the Open-field with Shelter should be "free" exploratory situation, while the common Open-field will be "forced" one for rats.

Key words : selective breeding, emotional reactivity, genetic determinant, open-field with shelter.

生体は、同じ種に属する個体であっても、しかも同じ情動刺激に対しても、必ずしも同じような情動反応を示すとは限らない。情動反応の潜時、強度、持続時間などに、かなりの個体差が見られるものである。しかしその半面、各個体について言えば、種々

の刺激事態において、かなり一貫した反応様式を示すことも事実である。

そこで、一定の情動刺激に対して、その個体がある程度の閾値で、あるいはどの程度の強度で、またはどの程度の時間にわたって情動反応を示すかとい

注 本論文で報告する実験は、1976～1977年に行なわれ、1978年に日本心理学会において藤田、中村、鮎田、宮本の連名で2報告に分けて発表したものである。以後、これらの資料は研究論文の形で発表されることはなく、今日まで経過してしまっただけで、ここに連名者の了解のもとに、一つの論文として発表するものである。

う、情動反応に関する個体の特性を示す概念として、“情動反応性 (emotional reactivity)” という概念が構成された。

そして、この情動反応性は遺伝と環境の交互作用によって規定されると考えられてきたが、これまでの研究は主として環境 (経験) 要因の解明に向けられ (藤田, 1977), 遺伝要因を検討する研究、さらには遺伝と環境の交互作用を検討する研究は、非常に遅れをとっていると言わざるを得ない。

藤田は、その主な原因が遺伝的に均一化された系統 (近交系) がラットにおいて極めて少ないこと、特に情動反応性の研究に適する系統が乏しいことにあると考えた。そこで、1972年より、遺伝的に情動反応性の高い系統と低い系統を作り上げることを目的として、ラットの情動反応性に関する選択交配を開始したのであった。

それまで、ラットの情動反応性に関する選択交配としては、オープン・フィールドでの脱糞数を選択基準とした Broadhurst (1958, 1960) の Maudsley Reactive 系と Nonreactive 系が有名であった。1964~1974年の間になされた両系の比較研究は、1975年に総括されている (Broadhurst, 1975)。しかし、藤田らの選択交配では、Broadhurst とは違った装置と方法で情動反応性が測定された。そこでまず、その理由について述べてみたい。

言うまでもなく、これまでのラットの情動反応性の測定には、オープン・フィールドが最も多く用いられた。そして、フィールド内での脱糞と移動反応量が情動反応性の指標とされ、脱糞が少なく、移動反応量が多い個体ほど、情動反応性の低い個体とされてきた。ただし近年では、脱糞の信頼性が低いことから、もっぱら移動反応量 (通過区画数) が用いられてきたと言ってよいであろう。

しかし、オープン・フィールドにおける移動反応量が情動反応性の指標として妥当であるか、否かについては、藤田はずっと批判的であった (藤田, 1973, 1975a)。理由の一つは、オープン・フィールドにおける移動反応とは、必ずしもラットの情動的“すくみ反応 (freezing)” と拮抗関係にあるものではないからである。現実的には、移動反応にはオープン・フィールドから逃避しようとする情動反応をも含んでいる可能性がある。もしそうであれば、移動反応量が多いことは、その個体の情動反応性が低いことを示すのではなく、逆に高いことを意味することになる。

このことはかつて Welker (1957, 1959) が探索行動のタイプを強制探索 (forced exploration) と自由探索 (free exploration) に分類したときに、指摘し

たことであった。強制探索とはオープン・フィールド・テストのように、動物を探索場面に直接に投入して、そこでの移動反応を測定する方法である。他方、自由探索とは、探索場面に動物がそれまで生活してきた飼育ケージ、あるいはよく慣れた場所を接続して、まず動物をそこに投入し、そこから自由に出入りできる探索場面での移動反応を測定するやり方である。

考えてみると、そもそもラットをいきなりオープン・フィールドに投入するという方法は、ラットの自然生息状態から見ると、全く反自然的な異常な方法であると言わざるを得ない。もともとラットは暗い地中の穴に群居して生活し、夜間に穴から地上へ出て餌を探すからである。従って、強制的にオープン・フィールドに投入されたラットが、情動反応として隠れ場所を探す移動反応を起こす可能性は、排除することができないであろう。

そこで藤田らは、主として自由探索場面での探索行動を研究しながら、強制探索と自由探索の比較を試みた (藤田・井深, 1967; 藤田・牧野・井深, 1968a, b; 井深・藤田, 1968; 藤田・牧野, 1971)。

その結果、明白になってきたことは、オープン・フィールドのような強制探索場面での移動反応量は、日内、日間で減少するのが常であるが、自由探索場面では、逆に移動反応量は日内、日間で増加するということであった。

実は、オープン・フィールドにおける移動反応量をもって情動反応性の指標とする立場にとつては、そこでの移動反応量が日内、日間において減少するという現象は、極めて説明困難な事実なのである (藤田, 1967)。なぜなら、移動反応量の少ないことは、情動反応性の高いことを意味すると考えるのであるから、移動反応量の日内・日間減少とは、動物はオープン・フィールドを探索すればするほど、情動的になっていくということになってしまうからである。

これは、場面に慣れるにつれて恐怖や不安が無くなっていくという常識的な予測に反する解釈である。従って、強制探索場面での移動反応の時間的推移を理解するためには、場面に投入された初期には、場面からの逃避反応が含まれているが、やがてそれが減って行くと解釈せざるを得ない。

ところが、自由場面での日内・日間の増加現象は、動物が場面に慣れるにつれて情動反応 (すくみ反応) が減少して、行動が活発になっていくという常識的な解釈と一致する。この場面では、動物は嫌ならば探索場面へ入って行かなければいいのだから、動物が場面に対して恐怖・不安を感じるときには、進入

が抑制され、従って移動反応が少ないと解釈できる。

また、自由探索場面では、身体的移動を伴わない探索、いわゆる“視覚的探索 (visual exploration)”を測定することもできる。通常ラットは、すぐに自由探索場面へ入って行くわけではない。飼育ケージの出口から首だけを探索場面へ入れて、あたりを調べるのだが、このような視覚的探索は、強制探索場面では測定できない。

藤田らは、この反応を“のぞき”と称して、その潜時、回数、持続時間を測定した。そして、牧野・藤田 (1971) は、自由探索場面で測定した 9 種類の測度について多変量解析による分析を行った結果、移動反応とのぞき反応とは異なる次元に属するものあることを見出した。

こうして、藤田はラットの情動反応性を測定する装置としては、オープン・フィールドは不適切であり、前述のようにフィールドでの移動反応量に場面からの逃避反応が入らないようにするためには、動物をあらかじめ地中の穴のように安心感を与える暗くて狭い場所 (出発箱) に入れておき、そこから明るくて広いフィールドへ出て行ける状況 (動物が、出て行きたくなければ、それも可能である状況) を設定できる装置が望ましいと考えた。さらにそれは、簡便な装置であって自動記録ができることも必要条件であった。

何回かの試行錯誤の結果、出発箱に接続する明るくて広い場面として、測定上の便利さから直線走路を用い、出発箱と走路の間に 7×7 cm の小さい出入口を付けたのが、その後ランウェイと呼ばれるようになった Fig. 1 の装置である (藤田・雨宮, 1970a, b; 藤田ら, 1972a, b)。そして、測度として、のぞき潜時、のぞき回数、のぞき時間、出発潜時、E 区画潜時、出発箱滞留時間、E 区画滞留時間、通過区画数 (移動反応量)、脱糞数が測定された。

次に生じたのが、実際の選択交配に当たって、何を選択基準にすべきかという問題であった。そのために藤田 (1975b) は、無作為交雑による 1088 匹の

ラットを用いて、ランウェイ・テストにおける 6 種類の測度の表現型変異と、子一親回帰法による遺伝率を求めた。その結果、選択交配による最大の分離を最小の世代で得るためには、通過区画数が選択基準として最適であることが分かったのであった。

こうして藤田は、1972 年から、東京教育大学教育学部心理学科比較心理学研究室において、ランウェイ・テストでの通過区画数を選択基準としたラットの選択交配を開始した。同時に、これらの高・低情動反応性系を有益な研究材料とするために、近交系化の手続きが取られた。

各世代ごとに約 400 匹のラットが用いられた結果、両系の分離は順調に進行して、10 世代の選択交配の後には、通過区画数の分布には、重なりがほとんど無くなった (Fujita, et al., 1976; 藤田ら, 1980; 藤田, 1986 参照)。その後、東京教育大学の筑波大学への移転に伴って、高・低情動反応性系ラットも筑波大学へ移転し (選択第 14 世代 (G_{14}) から筑波大学生まれのラットである)、現在 (昭和 62 年 9 月)、両系は筑波大学心理学系動物実験棟において第 42 (G_{42}) 世代に達している。

加えて、各系統内の交配を兄妹に限るという近交化の手続きが 20 世代以上続けられたことで、両系統は近交系 (inbred line) となり、1984 年には Tsukuba High Emotinality (THE) と Tsukuba Low Emotinality (TLE) として公認された (Fujita, 1984 a)。

こうして確立された両系の行動特性は、これまで 50 を越す実験によって比較検討されてきた (藤田ら, 1980; 藤田ら, 1982)。特に様々な情動場面において、両系の行動様式は著しく相違する。すなわち、THE 系は多くの新奇場面において容易に情動反応 (特にすくみ反応) を示し、逆に TLE 系ではこれがほとんど見られない。換言すれば、THE 系は環境の様々な変化に対して、もっぱら閉鎖的、内向的な行動様式で対処する。他方、TLE 系は、積極的、外向的な行動様式を示すのである。

さらに、両系については、様々な反射や初期行動発達、貯蔵行動、攻撃行動、社会行動、各種の学習行動、脳内生化学物質の相違等が分析されてきた。また、両系を交雑して作った F_1 , F_2 に基づいた遺伝分析もなされた。そして、1982 年からは、両系の自然環境での様相を知るために、新設した野外フィールドに両系を投入して、様々の行動観察が開始されたが、ここでも両系の相違が明らかになってきている (藤田, 1984 b, 1986)。

ところで、このような両系の特徴は、選択交配によって作られたことは間違いのないことであるが、

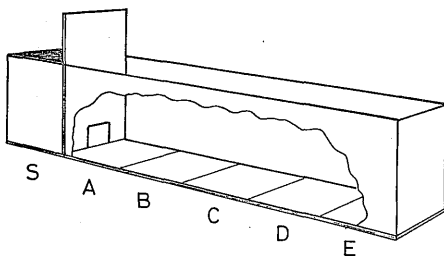


Fig. 1 Apparatus used in the Runway Test

THE系の仔は常にTHE系の母体内で育成し、離乳まではその母親に養育されてきたことも事実である。他方、TLE系の仔は常にTLE系の母体内で育成し、その母親に養育されてきた。つまり、両系の行動上の差異は特性の違う母親の母体内で育成し、出生後はその母親に養育されたという母親効果(maternal effect)のためであるという可能性も否定することはできない。そしてこの母親効果が、遺伝ではなく環境の効果であることは、選択交配実験にとっては極めて重要なことである。

前述のBroadhurst (1961)は、この点に関してチェックを行い、Maudsley系には母親効果に関与していないと報告しているが、その際に用いられた方法は、養母交換法(cross-fostering)と呼ばれた方法であった。これは仔の出生後に同系の母親と異系の母親に養育させる群を設けて、これらの仔の情動反応性を比較することで、出生後の母親効果を検討したものである。ところが、Broadhurstが現実に行なった実験では、同系母親としては実母を用いている。これでは、系統の差異と実母・養母の差異を分離することができない。そこで、本実験では、両系の仔をすべて同系または異系の「養母」に養育させるという養母交換法を採用することにした。

さらに本実験では、出生後の環境の影響を別の方法で検討するために、幼児期ハンドリングという要因を加えた。ラットの情動反応性に対する幼児期ハンドリングの影響については、藤田(1977)が総括しているが、それによると、主としてオープン・フィールド・テストを用いた研究ではあるが、約50の研究において、幼児期ハンドリングが成体時における情動反応性を低下させる方向に作用することが示されている。そこで、本実験でも、幼児期ハンドリングの手続きを加えることで、環境要因のチェックの一つとした。

ところで本研究では、Fig. 2に示したような、シェルター付オープン・フィールドという新しい装置を考案して使用した。この装置はオープン・フィールドの中央にシェルターを設けたものであり、前述のWelkerの分類に従えば、強制探索場面の中に自由探索場面を挿入したと言えるようなユニークな装置

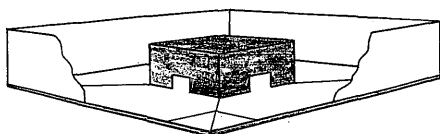


Fig. 2 Apparatus used in the Open-field with Shelter Test

である。

この装置においても、動物はまずフィールド部分に置かれるから、スタート時にはオープン・フィールドの場合と同様な情動反応が生じるはずである。しかし、いったんシェルターに入ってしまったら、今度はランウェイと類似の状況となる。動物はフィールドに出たくなければ、シェルターの中にいればよいからである。

そして種々の測度を用いれば、シェルターが持つ意味と役割が分かるとともに、オープン・フィールドがもともと持っていた意味も分かってくるはずである。このことは、「オープン・フィールドとは何か」という疑問に答えるためにも役立つであろう。

また、当然のことであるが、Tsukuba情動系の行動比較にとっても、このシェルター付オープン・フィールド・テストが有意義であることは言うまでもない。両系の情動反応性の違いが、この装置においてどのように出現するかは、興味深いところである。

方 法

被験体：(1)親世代 Tsukuba情動系ラット(H系およびL系)の選択交配第12, 13世代。親世代の雌のうち、本実験で用いた仔世代の実母となったのはH系12匹、L系13匹。それらはすべて出産後に、自分と同系あるいは異系の仔の義母となり、養子を離乳まで育てた。

(2)仔世代 Tsukuba情動系ラット(H系およびL系)の選択交配第13, 14世代。ただし、第12, 13世代の第1仔は、両系とも選択交配のために使用されたので、本実験で用いられた仔世代ラットは、すべて第12, 13世代の第2仔であった。

H系は12リター計78匹(♀44, ♂34), L系は13リター計93匹(♀46, ♂47)。なお、このうち自分と同系の義母に育てられた個体は、H系で7リター計48匹(♀27, ♂21), L系で7リター計52匹(♀25, ♂27), 自分と異系の義母に育てられた個体は、H系で5リター計30匹(♀17, ♂13), L系で6リター計41匹(♀21, ♂20)であった。

さらに、初期ハンドリングを受けた個体は、H系のうち41匹(♀22, ♂19), L系のうち44匹(♀22, ♂22), 受けなかった個体は、H系のうち37匹(♀22, ♂15), L系のうち49匹(♀24, ♂25)であった。詳しくはTable. 1を参照されたい。

装置：(1)ランウェイ (Fig. 1) 2台。木製黒色で、出発箱と走路から成る。出発箱(25×20×45(高さ)cm)には蓋があり、閉めると中が暗くなる。出発箱

Table 1 Groups and number of subjects. H means "Tsukuba heigh emotional strain (THE)" and L means "Tsukuba low emotional strain (TLE)".

STRAIN	FOSTER MOTHER	NO. OF LITTERS	HANDLING		NON-HAND.	
			♀	♂	♀	♂
L	L	7	11	13	14	14
	H	6	11	9	10	11
H	L	5	10	8	7	5
	H	7	12	11	15	10

と走路の間には狭い出入り口（7×7 cm）があり、これを塞いでいるギロチンドアが上があれば、ラットはここをくぐって走路に自由に出入することができる。

走路（125×20×45（高さ）cm）の床面は照明によって 85lux の明るさになっており、走路は25cmごとに引かれた白線によって5区画に分けられている。これらの区画は出発箱（S）に近いほうから順に、A、B、C、D、E区画と呼ぶことにする。

(2) シェルター付きオープン・フィールド (Fig. 2). 正方形のオープンフィールド（90×90×29（高さ）cm）の中央に、正方形のシェルター（28×28×23（高さ）cm）を置いたもの。すべて木製で、オープンフィールドは灰色、シェルターは内外面ともに黒色に塗られている。オープンフィールドの床面は白線で4区画に分けられ、一隅に出発区画がある。床面の照度は100lux。また、シェルターの4側面には、それぞれ7×7 cmの出入り口があり、ラットはここを通過して自由にシェルター内に出入できる。

(3) ハンドリング箱：木製（灰色）、50×50×15（高さ）cm。

手続き：(1) 交配計画 各系ごとに、同世代の雌雄を交配した。ただし本実験では、遅くとも出生の翌日から、すべての仔を養母に育てさせるという完全養母法を採用したので、実母と養母が同時期に出産する必要があった。

このために、全部の雌について、毎日陰垢塗布標本を作ることによって性周期を同定し、同じ日に発情前期あるいは発情期に当たる複数の雌を選んでは、それ

ぞれの系統の雄と交配した。なお、交尾の有無は陰栓の有無で確認した。

(2) 養母飼育 遅くとも出生の翌日（1日齢）までに、すべての仔はリター単位で同日または1日ずれて出産した養母の個体ケージへと移された。ただし、約半数のリターは自分と同系の養母の下へ（H→H、L→L）、約半数のリターは異系の養母の下へ移された（H→L、L→H）。その際、リターの大きさを原則として8匹（♀4、♂4）にそろえ、それ以下の数のリターは実験から除外された。こうして、離乳までの期間中、すべての仔は養母によって育てられた。

(3) 初期ハンドリング 同系または異系の養母に育てられているすべてのリターにおいて、それぞれ半数の仔が1日齢から離乳時（21日齢）まで、毎日1回、3分間にわたってハンドリング箱内に一匹で放置されるという初期経験を受けた。残りの半数の仔はこれを受けずに巣に残された。そのための仔の識別は、身体（長じては体毛）にマーキングをすることで行なわれた。ハンドリングの群構成と各群の匹数は、Table. 1に示してある。

(4) 離乳後の飼育 離乳後は、原則として1ケージに同性のラット5匹を入れて飼育した。なお、すべての飼育段階において、動物は、8：00～20：00が明条件、20：00～8：00が暗条件、温度24±1℃となっているコイトロン内で飼育された。

(5) ランウェイ・テスト これまでわれわれが行ってきた選択交配実験の場合と全く同じように、生後60±2日齢より連続3日間のランウェイ・テス

トを実施した。すなわち、ラットを一匹ずつ出発箱に入れてから、30秒後にギロチンドアを上げ、5分間にわたって次の5種類の測度を測定した。記録には、ラットが現在いる位置(出発箱または5区画のいずれか)を秒単位で記録した。

(a)通過区画数(ラットが通過した走路の総区画数)、(b)脱糞数(ラットが出発箱および走路で脱糞した総数)、(c)のぞき潜時(出発箱に置かれたラットがギロチンドアが上がってから、初めて首の付け根までを走路に出すまでの時間;秒)、(d)出発潜時(出発箱に置かれたラットが、ギロチンドアが上がってから、初めての尾の付け根までを走路に入れるまでの時間;秒)、(e)E区画潜時(出発箱に置かれたラットが、ギロチンドアが上がってから、初めてE区画へ達するまでの時間;秒)。なお、(c)~(e)については、毎日の測定値(秒)に1を加えて対数変換したものを分析に用いた。

(6)シェルター付きオープンフィールド・テスト
生後70±5日齢から、連続3日間のシェルター付きオープンフィールド・テストを行なった。ラットを一匹ずつ出発区画に置き、5分間にわたって次の7測度を測定した。

(a)出発潜時(出発区画に置かれたラットが、初めて四肢を他の区画に入れるまでの時間;秒)、(b)シェルター潜時(出発区画に置かれたラットが、初めてシェルターに入るまでの時間;秒)、(c)シェルター進入回数(シェルターに入った回数)、(d)シェルター滞留時間(シェルター内にいた総時間;秒)、(e)通過区画数(シェルター以外のフィールド部分の区画を通過した総数)、(f)のぞき時間(シェルターの内部から、フィールドをのぞいた総時間、首の付け根までの場合をタイプI、首の付け根から後肢までの場合をタイプIIとして区別した)、(g)脱糞数(フィールドおよびシェルター内での総脱糞数)。ラットが現在いる位置、行動型を秒単位で記入する記録用紙を用いた。なお、潜時に関する測定値は対数に変換してから分析に用いた。

結果と考察

1. ランウェイ・テスト

(1)通過区画数:選択交配実験の選択基準である通過区画数を、実母系(H系, L系)・養母系(H系, L系)・性(♀, ♂)・ハンドリング(有, 無)の4要因別に Fig. 3に示した。

一見して、通過区画数は実母系によって大きく左右されていることが分かる。L系>H系である。さらに、全体として♀>♂であることも窺われる。他

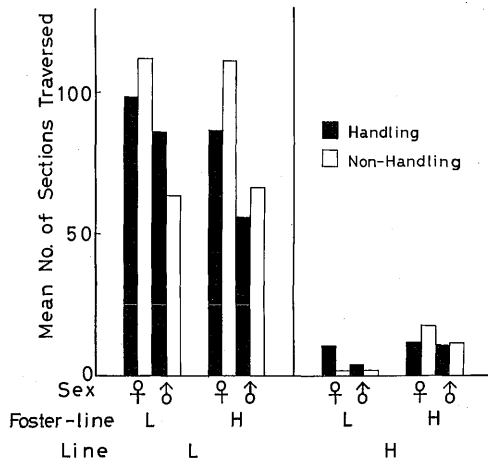


Fig. 3 Effects of the biological mothers (Line), the foster mothers (Foster-line), sexes (Sex) and the early handling (Handling) on mean number of sections traversed in the Runway Test.

方、養母系とハンドリングについては一貫した影響が見られない。

そこで、上記4要因を変動因として分散分析を行なったところ、実母系 ($F=175.50$, $df=1/155$, $p<.01$) に著しい有意差が認められ、性 ($F=10.65$, $df=1/155$, $p<.01$)、実母系×性 ($F=6.93$, $df=1/155$, $p<.01$) の交互作用も有意であった。実母系×性の交互作用の存在は、H系では雌雄ともに通過区画数が著しく減少して、性差が小さくなっているという事実から、当然予想されたことである。他方、養母系およびハンドリングの要因は、ともに $F<1$ で全く有意ではなかった。

性差が有意なので、雌雄別に通過区画数の日間変化を示したのが Fig. 4である。この図で特徴的なことは、通過区画数が日間で明らかに増加していることである。そのことは、通過区画数が多いL系において特に著しい。

そこで有意差が得られなかった養母系とハンドリングの要因をまるめて、実母系・性・日を変動因として分散分析を行なったところ、実母系と実母系×性の外に、日 ($F=46.03$, $df=2/334$, $p<.01$) と日×実母系 ($F=11.14$, $df=2/334$, $p<.01$) が有意であった。日×性、日×実母系×性は有意ではなかった。日×実母系の交互作用は、実母がL系あると日間増加が大きいことを反映している。

かつて Welker や藤田らは、このような通過区画数の日間増加現象が、いわゆる自由探索場面の特色

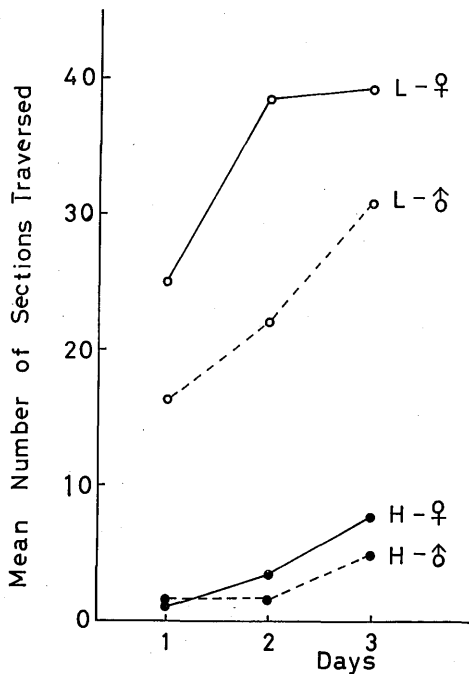


Fig. 4 Mean number of sections traversed as a function of Lines (biological mother), Sexes, and Days in the Runway Test.

であることを示した。他方、中村ら (1978) は、Tsukuba 情動系のオープン・フィールドにおける通過区画数を測定したが、そこで得られた現象は日間増加ではなくて、オープン・フィールド・テストで一般的に見いだされる日間減少 (藤田・阿部, 1977) であった。

それゆえに、今回ランウェイ・テストにおいて、明白な日間増加現象が確認できたことは、藤田がかってから主張してきたように、ランウェイという自由探索場面は、オープン・フィールドのような強制探索場面とは違って、情動反応性を測定するための妥当な装置であることを示しているといえよう。

(2)脱糞数：実母系・養母系・性・ハンドリング別に Fig. 5 に示した。H系の脱糞数はL系より多く、また♂が♀よりも多いことが分る。分散分析の結果、実母系 ($F=29.83$, $df=1/155$, $p<.01$) と性 ($F=5.01$, $df=1/155$, $p<.05$) に有意差が得られた。このことは、これまでの本選択交配実験の結果と一致するものである。しかし、養母系 ($F<1$) とハンドリング ($F=1.76$) の要因に関しては、まったく有意差は得られなかった。

(3)のぞき潜時：結果を雌雄別に Fig. 6 に示した。

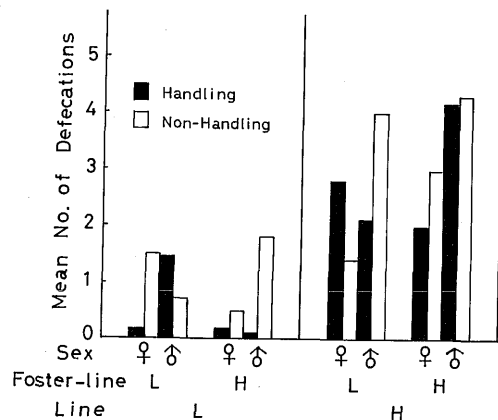


Fig. 5 Effects of the biological mothers (Line), the foster mothers (Foster-line), sexes (Sex) and the early handling (Handling) on mean number of defecations in the Runway Test.

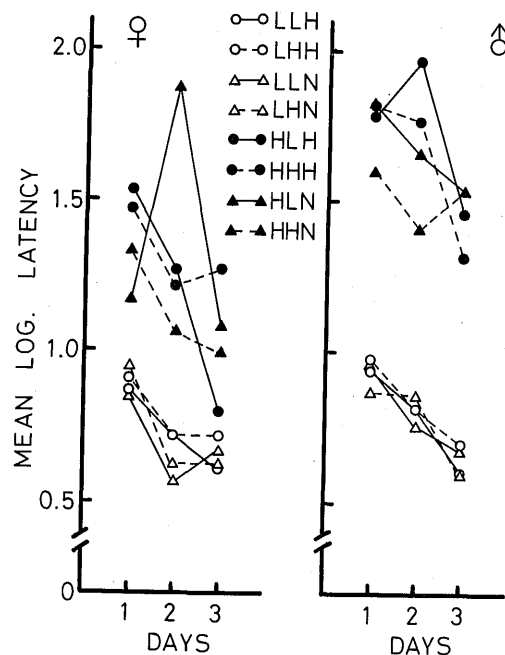


Fig. 6 Mean peeping latency (log.) as a function of Lines (the 1st letter), Foster-lines (the 2nd letter), Handling or Not (the last letter), Sexes, and Days in the Runway Test.

L系の方がH系よりも、また、♀の方が♂よりも短い潜時で走路をのぞくことが分る。また、明らかに日間減少が見られる。

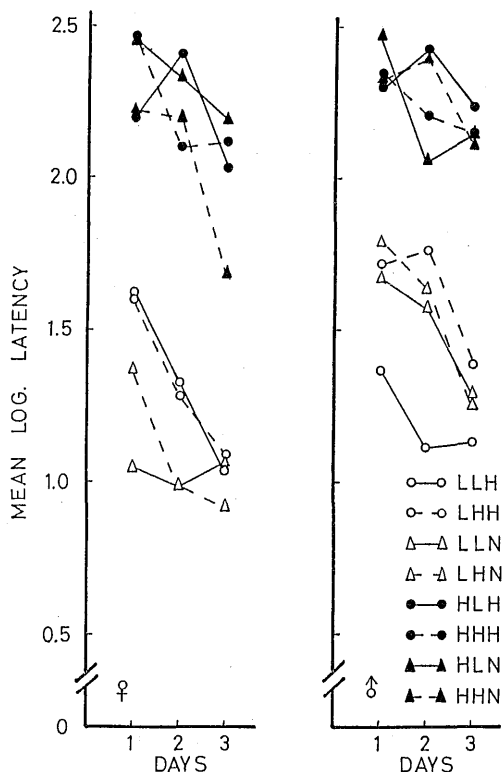


Fig. 7 Mean start latency (log.) as a function of Lines, Foster-lines, Handling or Not, Sexes, and Days in the Runway Test.

実母系・養母系・性・ハンドリングを変動因とした分散分析の結果、実母系 ($F=183.09$, $df=1/155$, $p<.01$), 性 ($F=19.31$, $df=1/155$, $p<.01$), 実母系×性 ($F=10.4$, $df=1/155$, $p<.01$) に有意差が認められた。この交互作用は、実母系の影響 (L系<H系) が特に♂において著しいことを反映している。

(4)出発潜時：雌雄別に Fig. 7に示した。L系の方がH系よりも、また♀の方が♂よりも短い潜時で走路へ出て行くといえる。また、日間の減少も明白である。

実母系・養母系・ハンドリング・性を変動因とした分散分析をしたところ、実母系 ($F=257.76$, $df=1/157$, $p<.01$) と性 ($F=9.82$, $df=1/155$, $p<.01$) は有意であった。しかし、養母系とハンドリングの影響は、まったく有意ではなかった。

そこで、養母系とハンドリングの要因をまとめて、実母系・性・日を変動因とした分散分析を行なったところ、実母系と性の要因以外に、日 ($F=31.00$,

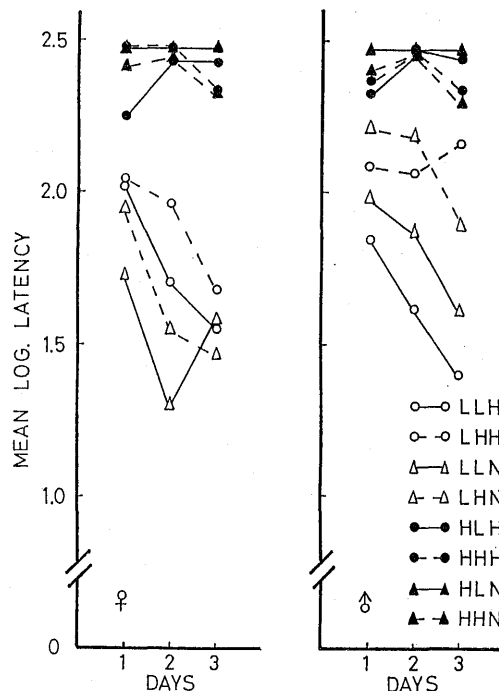


Fig. 8 Mean latency to Section E (log.) as a function of Lines, Foster-lines, Handling or Not, Sexes, and Days in the Runway Test.

$df=2/334$, $p<.01$) の要因が有意であった。

(5)E区画潜時：雌雄別に Fig. 8に示した。L系の方が早く走路の先端部まで行くことが分かる。実母系・養母系・性・ハンドリングを変動因とした分散分析の結果、珍しくも性差は無く、実母系 ($F=113.63$, $df=1/155$, $p<.05$) 以外に、実母系×養母系 ($F=5.93$, $df=1/155$, $p<.05$) が有意であった。これはL系は、H系に育てられると潜時が長くなったためである。しかし、養母系とハンドリングの要因そのものは、まったく有意ではなかった。

次に、L系では日間減少が明らかであるが、H系では明白ではない。しかし、H系ではもともとE区画まで行けない個体が多いことを考えると、日間減少が見られないのは当然のことかもしれない。日 ($F=19.88$, $df=2/334$, $p<.01$) と日×実母系 ($F=15.63$, $df=2/334$, $p<.01$) が有意であった。

さて、以上の結果をまとめてみると、ランウェイ・テストにおける5測度のすべてにおいて、大きな差をもたらした原因は実母系の要因であった。他方、養母系とハンドリングの要因は、まったくと言ってよいほどに影響力を持たなかった。

では、実母系の影響とは何であろうか。両系の相

違は選択交配によって作られてきたものであるから、その相違の大部分は、それぞれの系を構成している遺伝子の違いによるものと言ってよい。しかし、実母系の影響はこれだけではない。仔が実母の子宮内において受けた影響も考えねばならないからである。

ところが、その要因を遺伝要因から分離することは、本実験のデザインでは不可能である。分離するためには両系を正逆交雑 (reciprocal cross) して遺伝的には同じであるが、実母系が異なる F_1 を作り、比較せねばならない。つまり、仔の出生以前の母親効果については、今後の研究課題として残されていると言わざるを得ない。

しかし、養母系が全く影響力を持たなかったことから、ともかくも出生後の母親効果については、否定してもさしつかえないであろう。初期ハンドリングの影響がなかったことも、出生後の環境効果を否定する方向の事実である。

つまり、現在の Tsukuba 情動系は、13~14世代にわたった選択交配の結果として、養母交換による養育環境の違い、および本実験で与えた程度の初期経験によっては、ランウェイ・テストでの行動が影響されないところまで遺伝的基盤を確立していると考えられるべきであろう。したがって、現在H系とL系に見られる種々の行動上の差異も、かなりの部分が遺伝に基づいた差異であると結論づけても、差し支えはないのではないと思われる。

2. シェルター付きオープンフィールド・テスト

(1) 出発潜時：実母系・養母系・性・ハンドリングを変動因とした分散分析の結果、出発潜時には実母系 ($F=95.18$, $df=1/155$, $p<.01$) と性 ($F=5.19$, $df=1/155$, $p<.05$) に有意差があった。しかし、養母系およびハンドリング要因、さらにはそれらが関係する交互作用には全く有意差がなかったもので、Fig. 9ではこれらの2要因を除いて、代わりに日の要因を加えて表示してある。

L系はH系よりも、また、♀は♂よりも潜時が短い。さらに日間減少が顕著で、初めは動きの鈍かったH系でも、テストが重なるにつれて、急激に出発潜時が短くなっていくことが分る。分散分析の結果、日 ($F=121.97$, $df=2/167$, $p<.01$) のみならず、日×実母系 ($F=9.86$, $df=2/334$, $p<.01$)、日×実母系×性 ($F=6.35$, $df=2/334$, $p<.01$) も有意であった。このことは、日間減少はH系の方が大きいこと、さらに、この減少はH系では♀の方が、L系では♂の方が大きいことを反映している。

ところが、Fig. 10に示した出発潜時の個体分布からも分かるように、H系には著しい個体差が見られ

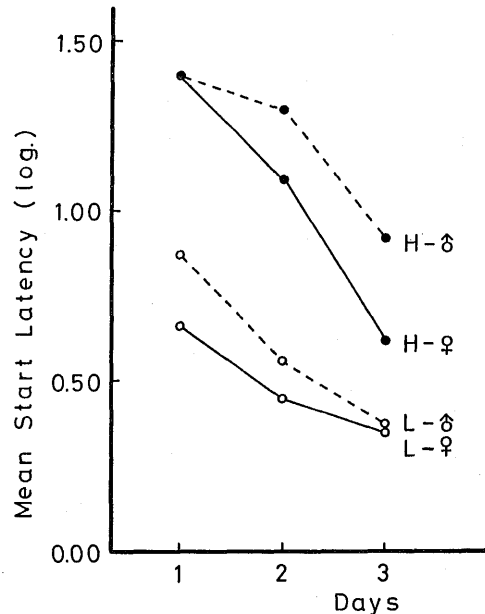


Fig. 9 Mean start latency (log.) as a function of Lines, Sexes, and Days in the Open-field with Shelter Test.

る。例えばテスト第1日では、43.6%の個体は20秒以内に出発区画から動きだしてはいるものの、その反面、11.5%の個体は300秒のテスト中、ずっと出発区画に留まったままで全く動いていないのである。

L系では、このような個体差は見られない。51.6%の個体が5秒以内に動きだし、10秒以内には80.6%が、20秒経ったところでは93.5%の個体が動きだしている。最も長く留まった個体でも、出発潜時は55秒であった。

もっとも、H系にあっても、第2、3日とテスト経験を重ねるにつれて、20秒以内に動き出す個体数が急速に増加して、個体差が小さくなっていったことも事実である。

(2) シェルター潜時：実母系 ($F=84.83$, $df=1/155$, $p<.01$) と性 ($F=5.99$, $df=1/155$, $p<.01$) のみに有意差が認められ、養母系とハンドリングの要因には全く有意差がなかったもので、後者の二要因をこみにして、実母系・性・日の変化を示したのが、Fig. 11である。

L系の方がH系よりも潜時が短く、また♀の方が♂よりも短い。さらに、明白な日間減少が認められ、日 ($F=321.83$, $df=2/334$, $p<.01$)、日×実母系 ($F=12.00$, $df=2/334$, $p<.01$)、日×性 ($F=3.17$, $df=2/334$, $p<.01$) が有意であった。これらの交互作用

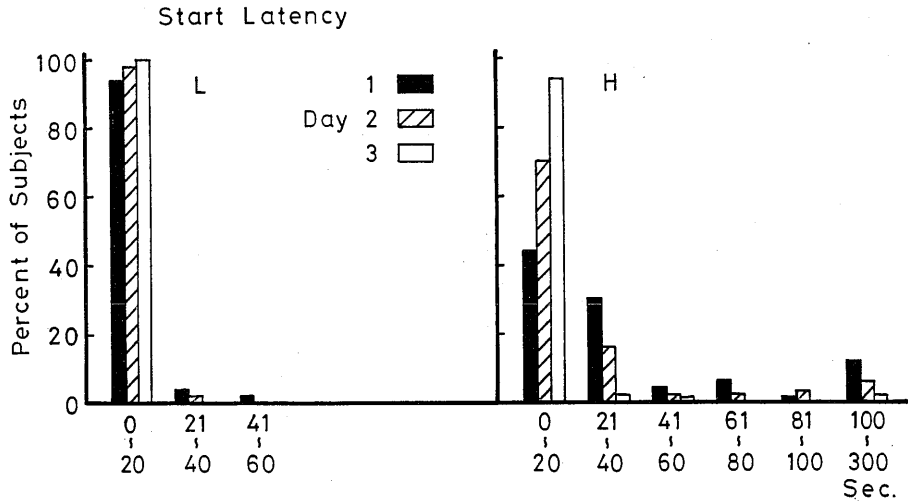


Fig. 10 The daily distributions of start latency (sec.) in the Open-field with Shelter Test.

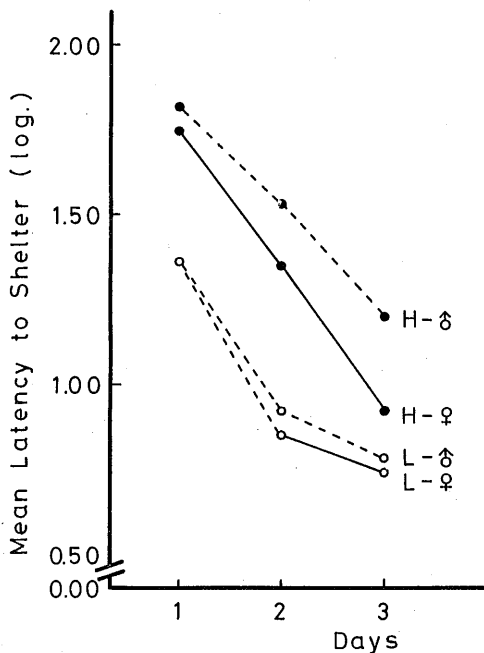


Fig. 11 Mean latency to shelter (log.) as a function of Lines, Foster-lines, Handling or Not, Sexes, and Days in the Open-field with Shelter Test.

から、H系の方がL系よりも、また♀の方が♂よりも日間減少が大きいといえる。

また、Fig. 12から、第1日のシェルター潜時に関しては、両系とも大きな個体差があることが分かる。

特にH系では、最初の20秒以内にシェルターに入った個体は、わずかに11.5%にすぎない。そして300秒経ってもシェルターに入らない個体が15.4%もあった。もっとも、そうした個体の大部分は出発区画内にすくんだままで動けずにいた個体であるから、「シェルターに入らない個体」と言うべきではなく、「シェルターまで行けない個体」と言うべきであろう。

他方、L系についても第1日には個体差が見られ、20秒以内に入った個体は35.5%、21~40秒は39.8%、41~60秒は17.2%であった。しかし、さすがにシェルターに入らなかった個体は無く、第1日に得られた最長潜時は93秒であった。そして、第2、第3日になれば、ほとんどの個体が10秒以下の潜時でシェルターに入っている。

もっともH系であっても、第3日ともなれば、シェルターにすばやく入る個体が80%を越えている。しかし、2.6%の個体は、とうとう3日間にわたって出発区画から出ることができず、従ってシェルターに入ることができなかった。

(3)シェルター進入回数：4要因の分散分析の結果、実母系 ($F=113.50$, $df=1/155$, $p<.01$), 性 ($F=13.79$, $df=1/155$, $p<.01$), 実母系×性 ($F=7.82$, $df=1/155$, $p<.01$)に有意差があった。この測度についてもL系>H系, ♀>♂である。実母系×性の交互作用は、L系において性差が大きいことの反映であろう。

養母系とハンドリングの要因が有意ではなかったもので、それらをこみにしてFig. 13に実母系・性・日による変化を示した。明白な日間増加が生じている

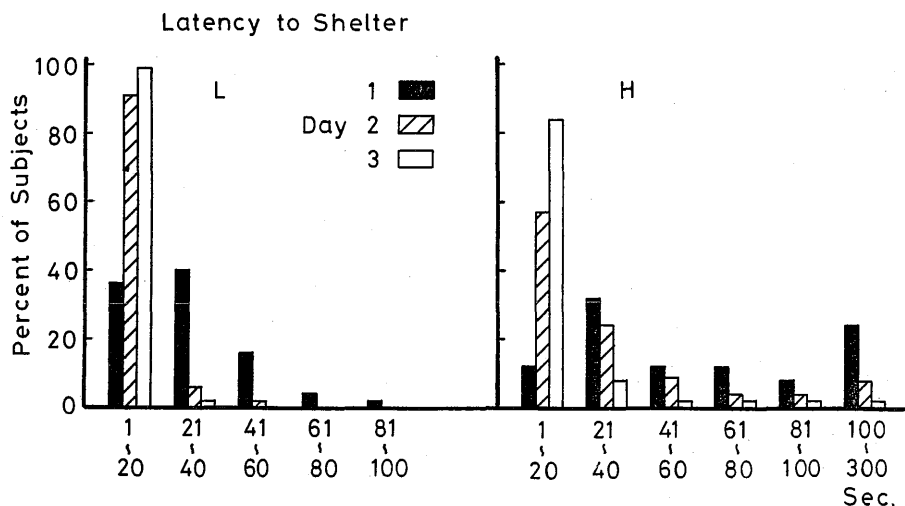


Fig. 12 The daily distributions of latency to shelter (sec.) in the Open-field with Shelter Test.

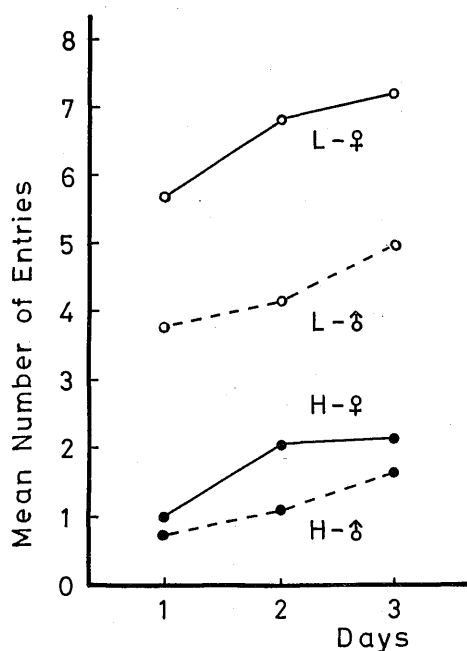


Fig. 13 Mean number of entries to shelter as a function of Lines, Foster-lines, Handling or Not, Sexes, and Days in the Open-field with Shelter Test.

ことに注目して欲しい。この日間増加は有意で ($F=106.61$, $df=2/334$, $p<.01$), 日と他の変動因との交互作用はすべて有意ではなかった。

また、特にL系では、5分間に平均して5～7回

もシェルターに出入りをしているが、このことも注目に値することであろう。

(4)シェルター滞留時間：4要因の分散分析の結果、実母系・養母系・ハンドリング・性のいずれの主効果も有意ではなかった。ただ、実母系×性 ($F=4.00$, $df=1/155$, $p<.05$) と実母系×養母系×性 ($F=4.63$, $df=1/155$, $p<.05$) の交互作用が有意となった。これは、L系では♂の方が、H系では♀の方が滞留時間が長いこと、および、L系においては養母が異系の場合にハンドリングによって滞留時間の増加が生じているが、H系では養母が異系になると、ハンドリングによって滞留時間の減少が生じているからである。

Fig. 14に日間の変化を示したが、これは興味深い事実を示している。H系では日とともに滞留時間が増加していくのに対して、L系では第3日になって、それが減少しはじめているからである。分散分析の結果、日 ($F=10.00$, $df=2/334$, $p<.01$) も有意であったが、上記の事を反映して、日×実母系の交互作用が有意であった ($F=25.27$, $df=2/334$, $p<.01$)。

(5)通過区画数：Fig. 15に、実母系・養母系・性・ハンドリングの有無に応じた平均通過区画数を示した。L系>H系、L系において特に♀>♂である。分散分析の結果、実母系 ($F=112.71$, $df=1/155$, $p<.01$), 性 ($F=13.91$, $df=1/155$, $p<.01$), 実母系×性 ($F=12.67$, $df=1/155$, $p<.01$) が有意であった。

なお、養母系×ハンドリングの交互作用が、危険

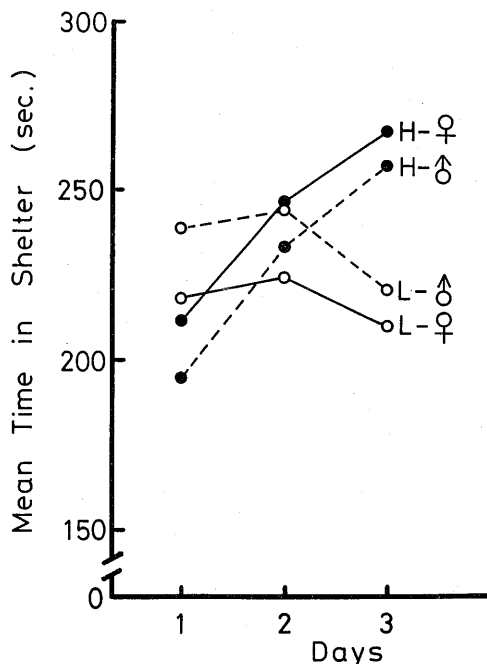


Fig. 14 Mean time in shelter (sec.) as a function of Lines, Foster-lines, Handling or Not, Sexes, and Days in the Open-field with Shelter Test.

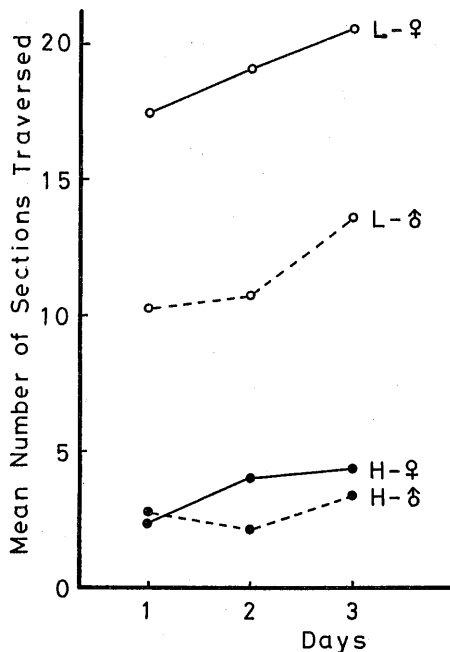


Fig. 16 Mean number of sections traversed as a function of Lines, Sexes, and Days in the Open-field with Shelter Test.

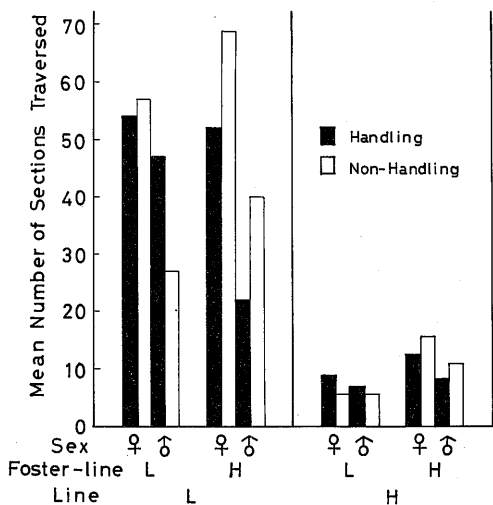


Fig. 15 Effects of the biological mother (Line), the foster-mother (Foster-line), sexes (Sex) and the early handling (Handling) on mean number of sections traversed in the Open-field with Shelter Test.

率5%レベルで有意となったが ($F=4.71$, $df=1/155$, $p<.05$), これは養母がL系だとハンドリングによって通過区画数が増加する傾向があり, 反対に養母がH系であるとハンドリングによって区画数が減る傾向があることを示している。

日による経過を Fig. 16 に示した。この図は、シェルター進入回数の図 (Fig. 13) とよく似ている。分散分析の結果、日間増加 ($F=6.50$, $df=2/334$, $p<.05$) が有意であった。他の要因と日の交互作用はない。

こうしてシェルター付とはいえず、「オープン・フィールド内の通過区画数」に関して有為な日間増加が認められたことは、これが初めての報告ではないかと思われる。フィールド内にシェルターが置かれたことの効果は、極めて大きいと言わねばならないであろう。

(6-1) のぞき時間 (タイプ I): 4 要因分散分析の結果、実母系 ($F=59.37$, $df=1/155$, $p<.01$), 実母系×性 ($F=12.67$, $df=1/155$, $p<.01$) が有意であった。L系はシェルターの中に入っている、外をのぞいている時間がH系より長く、このことはL系では♂の方が、H系では♀の方が長いといえることができる。

ところが、先に見た(4)シェルター滞留時間においても、これと同様に実母系×性の交互作用が有意となり、L系では♂の方が、H系では♀の方が滞留時間が長かった。それゆえ、もともと滞留時間が長いのであれば、のぞき時間の長いのも当然ではないかとの疑問が生じる。

そこで、のぞき時間のシェルター滞留時間に対する割合を系ごとに求めてみた。その結果、L系では11.8%(♀:11.2, ♂:12.3%), H系では5.8%(♀:7.4, ♂:3.6%)となり、このような補正を行なっても、絶対値と同様の関係が見られることが分かった。

また、養母系($F=7.83$, $df=1/155$, $p<.01$), 養母系×ハンドリング($F=9.17$, $df=1/155$, $p<.01$)が有意であった。環境要因が有意になったのは、本実験では珍しいことである。養母H系だと養母L系よりも、のぞき時間が長く、また養母L系ではハンドリングを受けた方が、養母H系ではハンドリングを受けない方が、のぞき時間が長くなった。

日による変化としては、Fig. 17に示したように、L系では日間減少、H系では日間増加の傾向が見られ、日×実母系($F=6.80$, $df=2/334$, $p<.01$)が有意であった。

(6-2) のぞき時間 (タイプII): 4 要因分散分

析の結果、実母系($F=78.25$, $df=1/155$, $p<.01$), 実母系×性($F=4.40$, $df=1/155$, $p<.05$), 養母系×ハンドリング×性($F=4.40$, $df=1/155$, $p<.05$)が有意であった。つまり、L系はH系よりも長くのぞき、L系には性差はないが、H系では♀の方が長くのぞいている。シェルター滞留時間に対する割合で補正しても、L系では10.5%(♀:10.8, ♂:10.2%), H系では5.2%(♀:6.0, ♂:4.1%)となり傾向は変わらなかった。

日間の変化を Fig. 18に示したが、H系の日間増加を反映して日×実母系($F=3.67$, $df=2/334$, $p<.05$)が有意であった。

なお、タイプIとIIののぞき時間合計して、シェルター滞留時間に対する割合を求めると、L系では22.3%(♀:22.0, ♂:22.5%), H系では11.0%(♀:13.4, ♂:7.7%)となった。つまり、L系では、シェルター内にいる時間の約4分の1は、シェルターの出入り口からフィールドをのぞいているのである。このことも、L系の特徴の一つと言えきであろう。

(7)脱糞数: 測定3日間に1個でも脱糞をした個体は、実母H系では62.8%(♀:52.3, ♂:76.5%), 実母L系では4.3%(♀:2.2, ♂:6.4%)であった。圧倒的にH系の方が多く、また♂の方が多い。

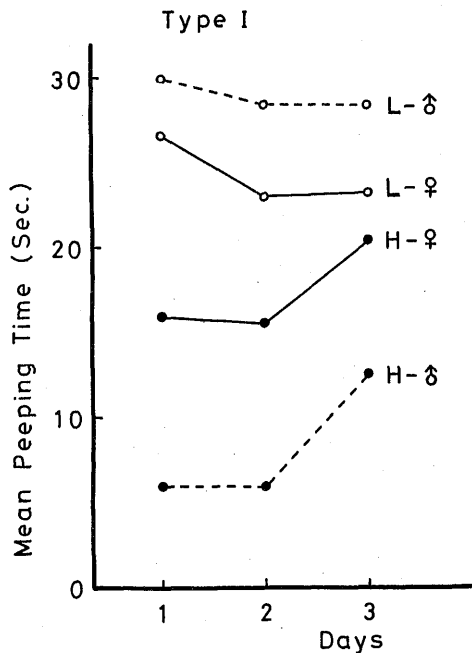


Fig. 17 Mean peeping time of Type I (sec.) as a function of Lines, Sexes, and Days in the Open-field with Shelter Test.

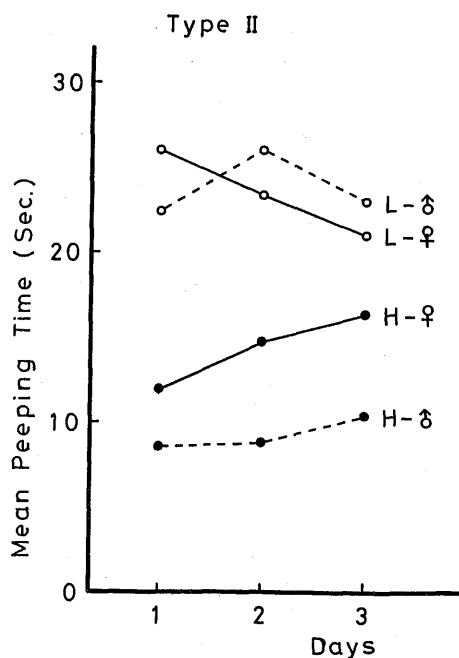


Fig. 18 Mean peeping time of Type II (sec.) as a function of Lines, Sexes, and Days in the Open-field with Shelter Test.

χ^2 検定によって雌雄別に系統差を調べたところ、ともに有意であった ($\text{♀} : \chi^2 = 28.869, df = 1, p < .01$, $\text{♂} : \chi^2 = 42.164, df = 1, p < .01$)。また、性差はH系については有意であったが、L系については有意とはならなかった (H系: $\chi^2 = 4.808, df = 1, p < .05$, L系: $\chi^2 = 1.001, df = 1, p < .05$)。

3日間の平均脱糞数でも、H系は2.15 ($\text{♀} : 1.02$, $\text{♂} : 3.62$), L系は0.13 ($\text{♀} : 0.04$, $\text{♂} : 0.21$) で、同様の傾向となっている。

さて、以上の事から、まずフィールド内に置かれたシェルターの意味と役割について考えてみよう。

とにかくL系にとっても、シェルターとはフィールド内で身を隠すことができる安全な場所なのだと思う。その証拠としては、L系でもフィールドに置かれると、素早くシェルターに入りこむこと、そして、その出発潜時とシェルター潜時が日間で減少していったことが挙げられよう。

しかし、L系がH系違うのは、第1日においてすら、いったん入ったシェルターからすぐに出て、フィールド内を探索し、またシェルターに戻るということを繰り返せる点である。

H系ではこれができない。もともとH系には、フィールドに置かれると全くすくんでしまって、シェルターのところまで行きつけない個体があるのだが、とにかくフィールドではすくみがちで、シェルターに入るまでの潜時が長い。そして、いったんシェルターに入ってから、またフィールドに出るということは、L系に比べてはるかに少ないのである。また、H系がシェルターに滞在する時間は、日とともに次第に長くなって行った。

ところがL系では、Fig. 14で見たように、第3日ともなると、シェルターに隠れている時間は、かえって短くなった。つまり、L系ではいわばシェルターを出発の基地としながら、フィールド内を探索するという行動型が増えて行ったのである。このことが、Fig. 16の通過区画数の日間増加となって表れている。

3日目になると、L系にとってはフィールドそのものが、すでに不安をあまり喚起させないものになっているようである。従って、シェルターの隠れ場所としての意味と役割も次第に弱くなっていったように思える。しかし、このようなことがH系でも見られるかどうか。測定をさらに何日も重ねてみれば分かることであろうが、H系が場面に慣れるためには、さらにかかなりの日数を要すると思われる。

さて、最後にシェルター付オープンフィールドにおける行動結果から、もともとのオープン・フィー

ルドに見られる行動の意味についても類推をしてみたい。結論だけ言えば、オープン・フィールドとは、かなりの情動場面であって、それだけに動物が隠れ場所を必要とし、隠れ場所を探す装置であるらしい。したがって、オープン・フィールドにおける移動反応とは、すくみ反応と逃避反応が入り交じった複雑な行動なのであって、必ずしも個体の情動反応性と負の関係にあるものとは思えない。

その点で、本実験で用いたシェルター付オープンフィールドは、強制場面と自由場面が混在するユニークな場面であって、それだけに用いようによっては、有用な情報を手に入れることができる装置ではないかと思われる。

なお、Tsukuba 情動系についても様々の情報が得られたわけであるが、これまでの両系に関する特徴を疑問視させるような事柄は無かった。むしろ、シェルター付オープン・フィールド・テストにおいて、両系の情動反応性の違いがこれまで以上に明瞭に表れたと言うべきであって、両系の基本的特性に関するこれまでの見解を補強するような事実が発見できたと言えるよう。

参 考 文 献

- Broadhurst, P.L. 1958 Determinants of emotionality in the rat. III: Strain differences. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **51**, 55-59.
- Broadhurst, P.L. 1960 Experiments in psychogenetics. In H.J. Eysenk (Ed.), *Experiments in personality, psychogenetics and psychopharmacology*. Vol. 1. London: Routledge and Kegan Paul. Pp. 3-102.
- Broadhurst, P.L. 1961 Analysis of maternal effects in the inheritance of behaviour. *Animal Behaviour*, **9**, 129-141.
- Broadhurst, P.L. 1975 The Maudsley Reactive and Nonreactive strains of rats: A survey. *Behavior Genetics*, **5**, 299-319.
- 藤田 統 1967 生体が受容する刺激の意味について (その1) —探索行動を中心として— 東京教育大学教育学部紀要, **16**, 85-97.
- 藤田 統 1973 動物の情動性の測定に関する諸問題 東京教育大学教育学部紀要, **19**, 45-51.
- 藤田 統 1975a Open-field 行動とは何か 東京教育大学教育学部紀要, **21**, 45-51.
- 藤田 統 1975b ラットの情動反応性の測定としてのランウェイ・テストにおける諸反応の行動遺

- 伝学的分析：I 表現型変異と子一親回帰に基づく遺伝率推定値 心理学研究, **46**, 281-292.
- 藤田 統 1977 動物における初期経験の研究と問題点 異常行動研究会編 基礎と臨床の心理学 I, 初期経験と初期行動 誠信書房 Pp. 3-59.
- Fujita, O. 1984a "Tsukuba Emotinality"; New selected rats. *Rat News Letter*, **13**, 31.
- 藤田 統 1984b 行動遺伝学的に作られた高・低情動反応系ラットの自然環境場面における適応性の研究 昭和57・58年度科学研究費補助金(一般研究B) 研究成果報告書
- 藤田 統 1986 行動遺伝学的に作られた高・低情動反応系ラットの自然環境場面における行動の分析 昭和59・60年度科学研究費補助金(一般研究B) 研究成果報告書
- 藤田 統, 阿部 勲 1977 Open-field 行動における個体差の特徴——クラスター分析による解析——東京教育大学教育学部紀要, **23**, 53-59.
- Fujita, O., Abe, I., & Nakamura, N. 1976 Selection for high and low emotional reactivity based on the Runway Test in the rat: The first seven generations of selection. *The Hiroshima Forum for Psychology*, **3**, 57-62.
- 藤田 統, 鮎田宜子, 宮本邦雄, 中村則雄 1978 高・低情動反応性系ラットの行動比較(1)初期経験の効果(その3)シェルター付オープン・フィールド・テスト 日本心理学会第42回大会発表論文集, 396-397.
- 藤田 統, 雨宮豊子 1970a, b 探索行動におよぼす幼児期刺激づけの効果(その1, 2) 日本心理学会第34回大会発表論文集.
- 藤田 統, 井深信男 1967 ネズミの探索行動に及ぼす刺激順応の効果(その1) 動物心理学年報, **17**, 67-77.
- 藤田 統, 佐藤豊子, 鮎田宜子, 原 正隆 1972a, b 胎児期刺激づけの情動性の諸測定におよぼす効果(その1, 2) 日本心理学会第36回大会発表論文集.
- 藤田 統, 中村則雄, 宮本邦雄 1982 情動反応性の個体差に関する研究—選択交配により作られた高・低情動反応系ラットの行動比較— 異常行動研究会編基礎と臨床の心理学 II, 行動理論と個体差 誠信書房, Pp. 156-174.
- 藤田 統, 中村則雄, 宮本邦雄, 片山尊文, 鎌塚正雄, 加藤 宏 1980 選択交配により作られた高・低情動反応性系ラットの行動比較 筑波大学心理学研究, **2**, 19-31.
- 藤田 統, 牧野順四郎 1971 ネズミの探索行動に関する研究 —Chlorpromazine(CPZ)の効果— 東京教育大学教育学部紀要, **17**, 105-112.
- 藤田 統, 牧野順四郎, 井深信男 1968a, b ネズミの探索行動に関する研究(1, 2) 日本心理学会第32回大会発表論文集, 55, 56.
- 井深信男, 藤田 統 1968 ネズミの探索行動に及ぼす刺激順応の効果(その2) 動物心理学年報, **18**, 105-110.
- 中村則雄, 阿部 勲, 藤田 統 1978 高・低情動反応性系ラットの行動比較:(2)オープン・フィールド行動と貯蔵行動 心理学研究, **49**, 61-69.
- 牧野純四郎, 藤田 統 1971 シロネズミの探索行動の多変量解析 東京教育大学教育学部紀要, **17**, 133-141.
- Welker W.I. 1957 "Free" vs. "forced" exploration of a novel situation by rats. *Psychological Report*, **3**, 95-108.
- Welker W.I. 1959 Escape, exploratory, and food seeking response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **52**, 102-111.