

Defensive burying の最近の研究動向

筑波大学大学院(博)心理学研究科 和田由美子¹⁾

筑波大学心理学系 安念 保昌

Studies on defensive burying: A review

Yumiko Wada and Yasumasa Annen (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305, Japan*)

When an electric shock is delivered to rats by an identifiable shock source in a situation where bedding or other materials are available, most of them will push the materials toward the shock source and finally bury it. This behavior is called defensive burying. Since Bolles's study (1970), it has been considered that defensive repertoire of rats is limited to fleeing, freezing, and fighting. However, Pinel & Treit (1978) proposed that the defensive burying should be added to the defensive repertoire. Though many researches on defensive burying have been reported, many of them had little concern with ecological standpoints. This study discusses the ecological aspects in the research of defensive burying.

Key words: defensive burying, avoidance learning, defensive behavior, ecological approach, rats.

動物がその生態環境で生活していく上で、嫌悪刺激、捕食者、攻撃的な同種の個体などの危険からの回避は、さわめて重要な問題である。動物は、これらの危険を多くの環境事象の中からすばやく発見したり、何が危険なのかをすばやく学習、記憶して、適切な回避反応を取らねばならない。

心理学では、嫌悪刺激に対する動物の行動は主に回避学習の文脈で研究されてきたが、その目標は種や課題を超えた学習の一般法則を見いだすことであり、それぞれの種に特有の生態環境での生存に対する関心はあまり払われてこなかった。

回避学習の研究の中に、被験体の生活様式やその自然な防御反応に対する関心が生まれたのは、1960-1970年代初期に、それまでの学習理論に合わない研究結果が報告されるようになってからである。例えば、ラットは、電撃を回避するためにレバー

を押すことは非常に困難であるが(D'Amato, Faz-zaro, & Etkin, 1968)、跳び上がることで回避が可能場面では非常に早く学習がなされる(e.g., Maatsch, 1959)。ラットの回避学習の成績が、問題としている実験変数よりも、実験者が回避反応としてどんな行動形態を要求したかに依存するという事実は、伝統的な学習理論に修正を迫るものであった。

Bolles(1970)は、種特異的防御反応(species specific defense reactions; SSDRs)を考慮することによって、このような現象を説明しようとした。彼によれば、ラットの場合、逃走、すくみ、攻撃の3つの種特異的防御反応を生得的に備えている。嫌悪状況下では、ラットの行動がこの3つに限定され、回避学習の過程はこの3つのうちから不適切な反応が罰によって除去されていくものである。したがって、回避場面において、実験者がSSDRのうちのいずれかを正反応に選べば回避学習は非常にすばやくなされ、SSDR以外の反応が正反応であった場合、学習は困難になる。

BollesのSSDR説以来、動物の回避学習を理解す

¹⁾ 本論文の作成にあたり、筑波大学心理学系の牧野順一郎教授に懇切なご指導を賜りました。心より感謝いたします。

るには、その種がどのような環境で生活しており、身を守るためにどのような学習や防御反応を行うことが必要なかなど、動物の生態や防御についての体系的な知識が必要なことが理解されるようになり、回避学習の研究者もこれらの知識を積極的に取り入れたり、自ら防御行動の研究を行ったりするようになりはじめた。

1. defensive burying の発見

生態学的視点を取り入れられるようになってからも、ラットの回避行動、防御行動の実験装置は、共通の制約を持っていた。ひとつは、たいていの装置の床が金属製グリッドでできており、テスト環境の中に移動したり操作したりできるものがほとんどないことである。ラットやマウスの生態場面では、穴の中やその周囲に柔らかい土や石ころがあるのが普通であり、移動可能なものが何もない環境は非常に不自然である。もうひとつは、床のグリッドから嫌悪刺激が提示され、はっきりと定位できるショック源からショックが与えられていないことである。

Hudson(1950)は、おがくずの敷かれた実験装置内で、餌の供給口からショックを与えられたラットは、何回もおがくずを押してはそれに浴びせかけ、最後には埋めてしまうことを見いだした。Hudson(1950)は、ほとんどすべて(95%)のラットがたった一回の経験でショック源を埋めること、この行動と同時に接近-退却反応が頻繁に起こることを見出し、ショック源を埋める反応は生得的なものであるとした。この発見は非常に興味深い問題を含んでいたにもかかわらず、しばらく省みられることがなかった。この行動の組織的な研究が行われるようになったのは、約30年後に、Pinel & Treit(1978)がHudsonの研究を再発見し、確実にこの行動を引き起こす簡単な研究パラダイムと信頼性の高い指標を確立してからである。Pinel & Treit(1978)は、嫌悪刺激源を埋めるこのような行動をdefensive burying²⁾と呼んだ。

defensive buryingが非常に興味深い理由として、Pinel & Treit(1979)は次の3つをあげている。第1に、たった一回ショックを受けただけで、ほとんどすべてのラットがショック源に対してこの行動を向けることである。このことは、はっきりと定位できる嫌悪刺激源からショックを受けるという比較的自

然な方法で嫌悪刺激を与えられると、嫌悪条件づけが非常にすばやく起こるという証拠を提供している。

第2に、定位可能なショック源からショックを受け、周囲に移動可能な材料があるとき、ラットは、すくみ、逃走、攻撃以外の防御反応も取り得ることを明らかにしたことである。このことは、ラットの防御行動のレパトリーが3つのSSDRに限られるという考えが、伝統的な回避学習のテスト環境の制約によるものであることを示唆している。

第3に、「嫌悪刺激とは、動物を必ず退却させる刺激である(Glickman & Schiff, 1967)」というこれまでの常識に反して、ラットが嫌悪刺激源に積極的に接近し、それに対処したことである。ラットが、逃走やすくみなどの消極的手段ではなく、このように積極的な回避行動をとるという事実は、驚くべきことであった。

以上のような理由から、defensive buryingは、動物の自然な学習や防御行動に関心を持つ研究者の注意を喚起し、Pinel & Treit(1978)以来、様々な研究が行われるようになった。現在、defensive buryingは、学習や防御行動の領域だけでなく、薬物やストレスの研究領域でも検討されている。以降、これまで行われてきたdefensive buryingに関する研究を概観することにする。

2. defensive burying の研究パラダイム

(1) 基本的手続き

Pinel & Treit(1978)が最初に用いた実験パラダイムは、簡単で、しかも確実にdefensive buryingを生じさせるので、ほとんどの研究はPinel & Treit(1978)と同様の手続きを用いている。その手続きを簡単にまとめると、まず、実験に先立って各被験体をハンドリングし、1日30分間、4日連続で、床敷を5cmの深さに敷いた44×30×44cmのプレキシングラスのテスト装置に馴化させる。5日目は、床敷の表面から2cmの高さになるように、針金を巻き付けた木の棒を壁の中央に取り付けた後、棒と向い合うようにラットを装置に入れる。実験群のラットは、最初に前肢で棒に触ったとき、棒に巻き付けた針金から短いショック(平均7.9mA, 42.9msec)を受ける。ショックを与えるのはこの時一回きりで、ラットが針金から前肢を引っ込めたときにショックの電源を切る。統制群のラットは棒に触ってもショックを与えられないが、それ以外は全く同じように扱われる。その後15分間、ラットの行動を観察する。

²⁾ 敢えて邦訳すれば「防御的埋伏行動」となるが、これまで邦訳例が見あたらないのでdefensive buryingとそのまま使用する。

(2) defensive buryingの指標

defensive buryingの量を測定するために、Pinel & Treit(1978)は、次の2つの指標を考案した。ひとつは、各被験体がテスト期間中、床敷をショック棒に向かって移動させることに費やした総時間である。「棒に向かって」移動させたかどうかは観察者の判断に任せられるのでこの指標はやや主観的であるが、Pinel, Treit, & Wilkie(1980)とDavis & Rosheim(1980)は、各観察者間の得点にそれぞれ0.988と0.93の高い相関を報告しており、非常に信頼性が高いことが証明されている。もうひとつは、ショック棒に積み上げられた床敷の高さである。床敷の高さとburyingの持続時間の間には、多くの研究者の間で正の相関が得られている(たとえば、 $r=0.89$, Pinel & Treit, 1979)。

2つのコンパートメントを持つ装置でテストされると、コンパートメントの仕切りの部分に床敷を積み上げるラットもいるので(Pinel, Treit, Ladak, & MacLennan, 1980), 床敷の高さについてはいつもburyingの量を正確に反映するわけではないが、これまでの研究のほとんどはこの2つの指標を用いている。

3. ショック後のラットの行動

Pinel & Treit(1978)の報告によれば、ショックを受けたラットは、統制群よりも、有意に長くdefensive buryingを行い、ショック棒に対して有意に高く山を積み上げ、テスト時間の約25%をburyingに費やした。ショック棒以外の方向に床敷を押すラットはいなかった。また、ラットはショックを受けた直後、数秒間不動姿勢をとるが、装置から逃走しようとする試みや棒に対する攻撃は全く見られなかった。その他の研究も、実験室ラットがショック棒に対して攻撃を行うことはないという点では一致しているが、逃走、すくみは、buryingが起こる前に頻繁に生起するという報告もある(Moser & Tait, 1983; Peacock & Wong, 1982)。

ショック直後のラットの行動について、Pinel & Wilkie(1983)が詳細に記述しているのでここに引用しておく。

最初の数秒間、たいていのラットはショック棒と向き合って、ケージの後ろ側(ショック棒から最も離れたケージの端)に留まった。最初、ラットの活動レベルは低かったが、すくみのような硬直した不動姿勢は示さなかった。その後まもなくして、ショックを受けたほとんどすべてのラットはショック棒に近づき始め、何回も

接近-退却反応を行って棒を探索した。buryingはたいていこの探索活動の途中に生起した。典型的なburyingの系列は、ショック棒から最も離れた場所で、ラットが棒と向かい合うことから始まった。それからラットは、前肢を交互に押すすばやい動きで棒に床敷を振りかけながら、棒の方にまっすぐ進んだ。前肢で床敷を押す行動は、時々、鼻先で床敷をすくいあげる動作を伴った。(Pinel & Wilkie, 1983, Pp.290.)

ショックを受けたほとんどのラットはこのように固定的な反応で棒を埋めるが、おがくずの代わりに木のブロックがある場合には、口でブロックをくわえてショック棒の上に置いたり投げたりするので、buryingの行動系列は完全に固定的なものではなく、利用する材料によって変化するのである(Pinel & Treit, 1979)。

ラットは、ショック棒に向かっておがくずを押すが、その結果、いつも棒が埋まるとは限らない(Modaresi, 1982)。burying(bury; 埋める)とは、おがくず押し行動の結果を考慮した言葉であるが、ここでは棒が埋まったか否かにかかわらず、ショック棒に向かっておがくずを押す行動をdefensive buryingと呼ぶことにする(Pinel & Wilkie, 1983)。

4. 連合学習の結果としてのburying

(1) defensive buryingの生起過程

defensive buryingが興味深い行動として認識された理由のひとつは、たった一回棒からショックを与えるだけで、ほとんどすべてのラットがこの反応を行うようになることであった。

defensive buryingは、棒のように定位可能な物体からショックが与えられたときだけ起こり、グリッドからショックを受けたときには起こらないので(Pinel & Treit, 1978), ショックに対する無条件反応ではない。また、buryingは、偶然負の強化を受けたり、拮抗する別の反応が罰を受けたりしなくても、初めから完全な形で生じるので、道具的学習でもないと考えられている(Pinel & Wilkie, 1983)。

Pinel & Wilkie(1983)は、ショック棒に対するburyingの生起過程を次のように説明している。buryingはラットの種特異的の防御反応であり、ラットはある状況下で特定の嫌悪刺激に出会った場合、buryingを行うという生得的反応傾向を持っている。したがって、ラットは反応を学習する必要はなく、何が嫌悪刺激源なのかを同定するだけでよい。回避学習の多くの実験では痛み刺激の源を同定する

ことができなかったが、defensive buryingの実験パラダイムでは、はっきりと同定できる刺激源からショックが与えられるので、ショックと棒がすばやく連合される。彼らは、このすばやい連合は、ラットが日常的に使っている能力を、defensive buryingの実験パラダイムがうまく引き出した結果であると考えている。

後述するが、ラットはショック棒以外の嫌悪的な刺激(たとえば、有毒な食べ物や新奇な物体)に対してもburyingを向け(e.g., Wilkie, MacLennan, & Pinel, 1979; Terlecki, Pinel, & Treit, 1979), 生まれてからおがくずのような材料に触れたことのないラットも、一試行でburyingを行うようになるので(Pinel, Symons, Christensen, & Tees, 1989), 嫌悪刺激にburyingを向けることは生得的な反応傾向であると考えられる。

(2)「何が危険なのか」の学習

ラットが、嫌悪刺激にburyingを向けるという生得的な反応を持っているのなら、テスト場面でラットが獲得しなければならないのは反応ではなく、何が嫌悪刺激源なのか、何が危険なのかという情報である(Pinel & Wilkie, 1983)。棒はもともと中性刺激であるが、そこからショックが与えられることによって棒が「危険なもの」になり、棒に対するburyingが生じる。ラットは、同じ様な棒が2本あってもショックを受けた棒を選択的に埋め(Pinel & Treit, 1978), 棒の明るさ(白か黒)や位置が変化するとburyingは減少するので(Pinel, Treit, & Wilkie, 1980), ラットは、すべての棒に対して非弁別的にburyingを向けるわけではなく、危険な棒の特徴をよく記憶していて、その特徴を有する棒により多くburyingを向けるようである。

ショック棒の特徴(白か黒か)は、ショックから24時間後までは記憶されているが、ショックから7日経つと、白い棒と黒い棒を区別せず、両方の棒にburyingを向けるようになる(Pinel, Treit, & Wilkie, 1980)。しかし、一度棒からショックを受けたラットは、ショックから20日後でさえ、統制群より3倍以上長くburyingを行うので(Pinel & Treit, 1978), ショック棒の特徴を忘れてしまっても「棒が危険」という情報はかなり長期にわたって記憶していると考えられる。

(3)接近一回避反応による情報の収集

しばしばラットは、後肢を固定して前半身を伸ばす特徴的な姿勢で(stretched attention; Van der Poel, 1979)嫌悪的な刺激に接近一回避を繰り返す

が、棒からショックを受けた後にもこの行動が頻繁に見られる(e.g., Pinel, Hoyer, & Terlecki, 1980)。ラットは、偶発的に棒に触れてしまうこともあるので、このような接近はかなり危険である。それでもあえて接近するのは、嫌悪刺激についての情報を収集するためだと考える研究者もいる(Macdonald & Pinel, 1991)。

ラットは、黒い棒からショックを受けた直後にその棒をストライプに変えられると、後に2本の棒に出会った時、ストライプの方を選択的に埋める(Pinel, Mana, & Wilkie, 1986)。ラットが後にburyingを向けるのが、ショックを受けた棒(黒棒)ではなく、ショック後に呈示された棒(ストライプ棒)であるという事実は、棒の特徴についての学習がショック後に行われていることを示している。つまり、ラットは、ショックを受ける前には棒にあまり注意を払っていないが、ショックを受けたとたん、棒が注意の焦点になる。それから盛んに接近一回避反応を繰り返して棒についての情報を収集するので、ラットの記憶に残る危険な棒は、ショックを受けた棒ではなく、ショック後に入れ替えられた棒になるというわけである。

電気ショックが、逃走やすくみだけでなくショック源への接近も引き起こすという事実は、「嫌悪刺激は、動物を必ず退却させる刺激である(Glickman & Schiff, 1967)」という前提のもとに行われてきた学習や防御の実験に、再検討を迫るものである(高木・牧野, 1991)。棒から与えられるショックの強度が増すにつれて、ラットはよりすばやく棒に接近し、より早く埋めるという報告もあり(Treit, Pinel & Terlecki, 1980), 嫌悪刺激源への積極的な接近が、危険な刺激についての情報収集行動として、防御行動の重要な要素を占めていることは確かである。

5. defensive buryingの諸特性

(1)様々な刺激に対するdefensive burying

defensive buryingのほとんどの研究は、ショック棒を呈示することで実験を行っているが、ショック棒以外の刺激に対してもdefensive buryingが起こることが報告されている。たとえば、Wilkie, MacLennan, & Pinel (1979)は、ラットが塩化リチウムで嫌悪を条件づけたコンデンスミルクや、生得的に嫌悪するペッパーソースの飲み口を埋めることを最初に報告した。ラットは、亜硫酸処置によって無嗅覚にされても、嫌悪を条件づけられた食べ物や生得的に嫌悪する食べ物(タバスコ)を回避するが、それらに対するburyingは行わなくなる(Jackson,

Allgeyer, & Hollingsworth, 1984). また、味覚嫌悪を条件づけても、サッカリン溶液や食塩水のように嗅覚刺激の量が少ない溶液はほとんど埋められないので、嫌悪的な食べ物に対する burying は、味覚ではなく嗅覚刺激によって生じていると考えられる (Jackson, Garbin, & Hollingsworth, 1984).

Terlecki, Pinel, & Treit (1979) は、ラットがポリエチレンチューブから空気を吹き付けられたり、電球からフラッシュを浴びたり、マウスのトラップに叩かれたりしても嫌悪刺激源を埋めることを報告した。電球とトラップに対する burying は嫌悪を条件づける前から生じたので、彼らは、嫌悪を条件づけても生じるこのような burying を unconditioned burying (無条件性 burying)、嫌悪刺激と刺激源の対呈示によって生じる burying を conditioned burying (条件性 burying) と呼んで区別している。unconditioned burying は、電球やトラップに事前に慣れさせると減少するので、ラットの新奇恐怖的な反応であると考えられている。一方、木の棒やポリエチレンチューブは、新奇であっても unconditioned burying をほとんど引き起こさない。このことについて彼らは、特定のを埋める傾向がすでにラットの中に確立されているのだと述べている。しかし、特定のものは何なのか、新奇性以外のどのような刺激特性が unconditioned burying を引き起こすのかはまだ明らかではない。

餌、ガラス玉など嫌悪的ではないと考えられるものも、装置の広さや新奇性に関わらず埋められるが、このような burying は貯蔵行動の一種かもしれず、嫌悪刺激に対する burying とは分けて考えるべきであろう (Poling, Cleary, & Monaghan, 1981).

(2) 種差、系統差

defensive burying の研究は、主に Long-Evans 系ラットを用いて行われてきたが、ラットのその他の系統や、マウス、ハムスター、ジャービル、ジリス、モルモットなど齧歯類の様々な種についても検討されている。

<ラット、マウス>

これまでにラットの defensive burying の研究は、Long-Evans 系、Wistar 系 (e.g., Tarte & Oberdieck, 1982; Tsuda, Ida, & Tanaka, 1988a), Fisher 系 (Treit, Terlecki, & Pinel, 1980), Sprague-Dawley 系 (e.g., McKim, & Lett, 1979), Holtzman ラット (e.g., Davis & Rossheim, 1980), モーズレー系 (Beardslee, Papadakis, Altman, Harrington, & Commissaris, 1989) を用いて行われ、すべての系統が defensive burying を行うことが報告されている。しかし、系統差につ

いて一貫した結果は得られていない。

マウスも defensive burying を行うことが報告されているが、ラットのようにすべての系統で生じるわけではない。Treit, Terlecki, & Pinel, (1980) は、2本の棒のうち一方からショックを受けたとき、CF-1, CD-1 はショックを受けた棒を選択的に埋めるが、BALB はこのような選択的な burying を示さず両方の棒に burying を向けることを報告している。また、Maggio & Harder (1983) は、DBA と C57BL の4つのサブラインをテストし、一般に DBA より C57BL で burying がよく起こること、DBA のサブラインの中には全く burying を示さないものがあることを報告している。

burying の生起はすくみや逃走などと拮抗するので、このような系統差には、嫌悪刺激に対してすくみなどの受動的な回避方略をとるか、burying のように能動的な方略をとるかという、各系統の防御の傾向が反映されているのかもしれない (Tsuda, Ida, & Tanaka, 1988a).

<ジリス>

カリフォルニアジリス (*Spermophilus beecheyi*) は、ヘビに出会ったとき、砂を蹴ったり、burying と同様の前肢で押す反応でヘビに砂をかけることや、ヘビが穴の中に入ってきた時に、砂を盛り上げて穴を塞ぐことが報告されている (Owings & Coss, 1977; Coss & Owings, 1978)。ヘビは砂をかけられると威嚇音を出すので、ジリスは通路に砂を蹴ることによってヘビの存在を知ることができる (Coss & Owings, 1978)。

電気ショック棒を嫌悪刺激とした defensive burying については、2種のジリス (*Spermophilus richardsonii*, *Citellus tridecemlineatus*) で調べられている (Heynen, Sainsbury, & Montoya, 1989)。ジリスは両方とも、ラットのように前肢を交互に押す動きではなく、両方の前肢を同時に押す動きで defensive burying を行った。ジリスの defensive burying の持続時間はラットと比べると有意に短かった。このことについて、Heynen et al. (1989) は、実験場面で見られたジリスの burying は嫌悪刺激を覆うものではなく、ヘビの反応を引き起こすために行われるのと同様の探索的な行動であるかもしれないと述べている。

<ハムスター、ジャービル、モルモット>

ハムスターでも、ショック棒や (Whillans & Shettleworth, 1981)、嫌悪を条件づけた食べ物 (Cleary, Wallace, & Poling, 1982) を用いた研究が行われたが、defensive burying は生じなかった。しかし、チューブを通してタバコの煙を入れられるとその管

を自分の糞で覆うので(Silverman, 1978), ハムスターもテスト場面によっては defensive burying を行うと考えてよい。

ジャービルについては, 長方形の装置では burying を行わないことが報告されていたが(Treit, Terlecki, & Pinel, 1980), 円形の装置でテストされると, すべてのジャービルが defensive burying を行う(Davis, Moore, Cowen, & Thurston, 1982)。その理由として Davis ら(1982)は, 長方形の装置でテストした場合, 被験体は装置のすみに逃げる傾向があり, そのような傾向が burying と拮抗するのかもしれないと述べている。

モルモットでは, ショック棒を嫌悪刺激とした実験は行われていないが, 嫌悪を条件づけた食べ物や(Cleary, Wallace, & Poling, 1982), タバコの煙(Silverman, 1978)に対して全く burying を示さないことが報告されている。

これまで defensive burying が報告されているラット, マウス, ジリス, ハムスター, ジャービルはすべて穴居性の動物である。このような生活形態が defensive burying の有無に関係しているとすれば, その進化や起源を考える上で非常に興味深い。defensive burying の進化の解明のために, 今後, 上にあげた6つの種以外についても検討を重ねていくことが必要である。

(3) 性差

defensive burying の研究は, 雄を用いて行われることが多いが, この行動は雌でも同様に見られる。これまでに burying の持続時間や積み上げた山の高さなどの量的側面に関しては, ラット(Treit, Terlecki, & Pinel, 1980; Pinel, Symons, Christensen, & Tees, 1989), マウス(Treit et al., 1980; Maggio & Harder, 1983), ジャービル(Davis, Moore, Cowen, & Thurston, 1982)で, 性差は見られないことが報告されている。

しかし, Kemble & Enger(1983)は, burying の量には性差が見られないものの, ショック棒への接近, かみつき, 棒を覆う完全さに関しては雌が勝っていることを, バッタネズミ(*Onychomys leucogaster*)で報告している。このことは, burying の持続時間と積み上げた山の高さだけではなく, 実験場面におけるその他の行動, 指標についても雌雄を比較してみる必要性を示唆している。

(4) 発達, 初期経験の効果

defensive burying は, 離乳間もない25日齢(Pinel, Symons, Christensen, & Tees, 1989)から2歳の老齢

まで(Heynen, Sainbury, & Montoya, 1989), ほとんどすべてのラットが行う。burying の持続時間については発達のな変化がみられ, Treit, Terlecki, & Pinel(1980)と Pinel et al.(1989)の結果を総合すると, 25日, 30日, 40日齢の若齢期は burying の持続時間が短く, 性的にも成熟する60日-80日齢でピークを迎え, その後徐々に減少していくようである。

おがくずにふれるという初期経験が, defensive burying の発達に及ぼす影響も検討されている。Pinel, Symons, Christensen, & Tees (1989)によれば, おがくずにふれる経験の有無に関わらず burying は生起したが, 生まれてからずっと金網ケージで育てられたラットは, 離乳までおがくずに育てられたラットと比べると burying の発達が遅く, より早い時期(80日齢)に生起率, 持続時間の低下が見られた。

経験は defensive burying の生起に対して促進的に働くがその必要条件ではないこと, 生後間もない25日齢でも完全な形で起こることは, 多くの研究者(e.g., Pinel & Wilkie, 1983)が考えているように, 嫌悪刺激に対する burying が生得的な行動である可能性を示唆している(Pinel et al., 1989)。

(5) 薬物, ストレスの効果

defensive burying に及ぼす薬物の効果は, 抗不安薬や不安誘発薬を中心に検討されている。抗不安薬である diazepam は, defensive burying を用量依存的に抑制するが(Treit, Pinel, & Fibiger, 1981), これは薬物による鎮痛(Treit, 1985)や自発的活動性の低下(Blampied & Kirk, 1983)によるものではない。diazepam 以外にも, 抗不安薬である midazolam, pentobarbital(Treit, 1990), chlordiazepoxide, buspirone(Treit & Fundytus, 1988)は defensive burying を抑制し, 不安誘発薬である yohimbine(Tsuda, Ida, & Tanaka, 1988b)は defensive burying を促進する。したがって, 薬物による不安の低減は defensive burying を抑制し, 不安の誘発は burying を促進すると考えられる。

一方, ストレス処置は, 不安誘発薬と同様に不安や恐怖を喚起すると考えられるにもかかわらず, defensive burying を抑制する。これまでに, 逃避不可能なショックの経験や, ストレスをうけた同種の匂いがラットのすくみを促進し defensive burying を抑制すること(Williams, 1987a,b), 尾の根元に広範囲に渡って傷があり順位が低いと考えられるマウスの雄は, 傷がなく順位が高いと思われる雄より burying が少ないこと(Meek, Dalager, & Kemble, 1989)が報告されており, ストレス処置が burying

を減少させるという点で一致している。

defensive buryingに及ぼす不安誘発薬とストレス処置の効果に違いが見られる理由はまだよくわかっていないが、不安誘発薬の投与やストレス処置と関連していることから、近年、ストレスの効果や薬物投与により生じる不安の指標として、defensive buryingを用いようとする動きが広がっている(e.g., Tsuda, Ida, Nishimura, Tanaka, 1989; Treit, 1990)。

6. 防御行動としての burying

危険から身を守る際、特定の行動が常に万能であるわけではない。いくつかの反応レパートリーの中から、嫌悪刺激の性質や自分が現在置かれている状況に最も適合する行動を選択して初めて、行動は防御的機能を持つと言える。したがって、buryingの防御行動としての性質を明らかにするには、ある特定の環境でburyingを観察するだけでなく、どのような刺激、状況のもとでburyingが発現するのか、そのような刺激、状況の変化によってとられる防御行動がどう変化するのかを組織的に解明していくことが必要とされる。

(1) defensive buryingに影響を及ぼす刺激特性

defensive buryingに影響を及ぼす刺激特性を検討した研究は、ショック強度とdefensive buryingの関係を調べたTreit, Pinel, & Terlecki(1980)のものしかない。Treitら(1980)は、棒から与える電気ショックの強度を0.5mAから10mAまで変化させて、ラットのdefensive buryingを調べた。その結果、すべてのショック強度でburyingは起こり、ショックが強くなるほどより早く棒のところへ戻っていった。棒を埋めるのにより長い時間を費やすことを見いだした。10mAと言えば、ラットのシャトル回避などに通常用いられるショックの数倍であり非常に強力なものである。それにもかかわらず、すばやい接近とburyingが起こるということは、buryingが防御的な行動として機能していることのひとつの証拠になる(Treit, Pinel, & Terlecki, 1980)。

ショック強度以外にも、様々な刺激特性(たとえば、刺激源の大きさや運動の有無など)がdefensive buryingに影響を及ぼしていると考えられるので、今後、このような要因についても検討していく必要がある。

(2) defensive buryingに影響を及ぼす状況特性

これまでにdefensive buryingに影響を及ぼす状況変数として、逃避可能性と状況の親密性が検討さ

れている。Pinel, Treit, Ladak & MacLennan(1980)は、装置を広くしたり、装置を2つに分けて安全な区画を作ることによって逃避可能性を高めると、defensive buryingが減少することを報告した。ラットは、最小の装置(25×20cm)ではテスト時間の約20%をburyingに費やしたのに対し、最大の装置(200×80cm)ではテスト時間の約1%しかburyingを行わなかった。しかし、大きな装置でさえ、defensive buryingは統制群より有意に多く生じたので、この行動は、嫌悪刺激源と顔を突き合わせていなければならないような状況に限られるものではない。

状況の親密性の影響は、装置馴化の回数を変化させることによって検討されてきた。これまでに、McKim & Lett(1979)とTarte & Oberdieck(1982)が実験を行い、棒に対する新奇恐怖的な反応であるunconditioned buryingは、馴化の回数に比例して減少していくことを明らかにしたが、conditioned buryingと装置馴化の間には今のところ一貫した関係が得られていない。

(3) 生態場面における defensive burying

ハダカデバネズミ(*Heterocephalus glaber*)は、穴の中にヘビが侵入してきたときヘビに対して大量に土をかける(Sherman, Jarvis, & Braude, 1992)。また、ラットは攻撃的な同種個体の侵入を阻むために巣穴の入口を塞ぎ(Calhoun, 1962)、ジリスは巣穴に置かれた鼠(新奇物)を埋める(Hudson, 1950)。

生態場面で観察されたdefensive buryingはすべて巣穴の近辺で起こっている。先に、逃避が可能であるとburyingが減少することを述べたが、巣穴はたいがい逃避用の出口を兼ね備えているので、緊急時にはそこから逃走することができる(和泉, 1973)。ところが、あたかも逃避不可能な空間であるかのように、巣穴では頻繁にburyingが生じる。

多くの場合、逃避の目標は、危険をうまくかわして安全なシェルターに逃げ込むことである。ラットは、緊急時には、近くの避難用の穴に逃げ込むこともあるが(和泉, 1976)、それはあくまでも仮の逃げ場所であり、ラットが最後に帰着くべき本当の目標地は、唯一巣穴である。巣は、そこに住むものにとって他とは替え難い落ち着きを与え、生活の中心をなす場である(和泉, 1976)。その巣穴で脅威刺激に出会った場合、ラットが逃避すべき次の目標地はない。そのような意味では、巣穴は逃避不可能な空間である。つまり、ラットの逃避可能性を決定しているのは、空間が開かれているか否かだけではない。

生態場面には、実験装置のように閉じられた空間

は有り得ないので、defensive buryingを生起させる状況特性として逃避可能性を考えると、その意味を空間の広さだけに限定すべきではない。特に、巣に関しては詳細な分析が必要であろう。defensive buryingの実験は、生活の場の中心を成す巣について全く考慮せず、ラットをホームケージから取り出して、シェルターのない実験装置内に強制的に投入することによって行われてきた。しかし、テスト空間がラットにとってどのような意味を持つかが明らかでない限り、そこで生じてくる行動の解釈も困難になる。したがって、装置の床面積や装置への馴化回数で逃避可能性や親密性を評価してだけでなく、ラットにとって巣といえる場所を実験場面に取り込み、巣を含めた環境の中で逃避可能性や親密性を考えていく必要があるだろう。

7. まとめ

defensive buryingの研究は、ラットが「嫌悪的な物体にburying反応を向ける」という生得的傾向を持っていること、定位可能な嫌悪刺激を与えらると「何が危険か」の学習が急速に成立し、その記憶は長期にわたって保持されること、また、その学習はラットがその物体に接近して積極的に情報を集めることによってより確かなものになることを示してきた。

通常の回避学習では、ラットは「何が危険の信号か」「危険を避けるためにはどの反応をとればよいか」という2つの学習を行わなければならないので、学習は困難になり、さらにその困難さがどちらの学習に依存するものなのかを評価することが難しい。しかし、defensive buryingの場合、ラットは「嫌悪的な物体にburying反応を向ける」という生得的傾向を持っているので、「何が危険か」という情報だけを獲得すればよい。したがって、実験者はdefensive buryingを用いることにより、ラットの「何が危険か」の学習を効果的に研究することができる。

近年では、薬物やストレスを評価するための指標としても用いられるようになり、defensive buryingというラットの生得的な防御行動を指標とすることの有効性が様々な分野で認められつつある。

一方、defensive buryingがいかなる性質を持つ防御行動であるのかは、まだ明らかではない。防御行動としてのdefensive buryingを明らかにするには、まず、それが生起する状況や行動文脈を明らかにしていくことが必要である。defensive buryingに影響を及ぼす刺激特性や状況特性は、まだ十分には検討されておらず、今後、実験場面に生態学的視点を導

入した組織的な研究が待たれる。また、これまでの研究は、ラットがburyingに従事した時間と積み上げた山の高さしか記録してこなかったが、defensive burying以外の行動についても観察し、テスト場面の行動の全体像を捉えていくことも必要であろう(e.g., Peacock & Wong, 1982; Tsuda, Ida, & Tanaka, 1988a)。

今後、defensive buryingに影響を及ぼす刺激、状況特性を明らかにし、その場面における行動の全体像を捉えていくことによって、defensive buryingの防御行動としての性質は徐々に解明されていくと思われる。また、それによって、学習や薬物効果の研究で、目的に応じたburyingのベースラインを決定したり、学習過程や薬物効果をより詳細に分析することも可能になるだろう。

引用文献

- Beardslee, S.L., Papadakis, E., Altman, H.J., Harrington, G.M., & Commissaris, R.L. 1989 Defensive burying behavior in Maudsley Reactive (MR/Har) and Nonreactive (MNRA/Har) rats. *Physiology & Behavior*, **45**, 449-451.
- Blampied, N.M., & Kirk, R.C. 1983 Defensive burying: Effects of diazepam and oxprenolol measured in extinction. *Life Sciences*, **33**, 695-699.
- Bolles, R.C. 1970 Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, **77**, 32-48.
- Calhoun, J.B. 1962 *The ecology and sociology of the Norway rat* (U.S. Department of Health, Education & Welfare). Washington, D.C.: U.S. Government Printing Office.
- Cleary, J., Wallace, S., & Poling, A. 1982 Burying as a species-specific defensive reaction: Differential performance of rats, mice, guinea pigs, and hamsters. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **20**, 61-63.
- Coss, R.G., & Owings, D.H. 1978 Snake-directed behavior by snake naive and experienced California ground squirrels in a simulated burrow. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **48**, 421-435.
- D'Amato, M.R., Fazzaro, J., & Etkin, M. 1968 Anticipatory responding and avoidance discrimination as factors in avoidance conditioning. *Journal of Experimental Psychology*, **77**, 41-47.
- Davis, S.F., & Rossheim, S.A. 1980 Defensive burying as a function of insulin-induced hypoglycemia and type of aversive stimulation. *Bulletin*

- of the Psychonomic Society, **16**, 229-231.
- Davis, S.F., Moore, S.A., Cowen, C.L., & Thurston, D.K. 1982 Defensive burying in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) as a function of size and shape of the test chamber. *Animal Learning & Behavior*, **10**, 516-520.
- Glickman, S.E., & Schiff, B.B. 1967 A biological theory of reinforcement. *Psychological Review*, **74**, 81-109.
- Heynen, A.J., Sainsbury, R.S., & Montoya, C.P. 1989 Cross-species responses in the defensive burying paradigm: A comparison between Long-Evans rats (*Rattus norvegicus*), Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*), and thirteen-lined ground squirrels (*Citellus tridecemlineatus*). *Journal of Comparative Psychology*, **103**, 184-190.
- Hudson, B.B. 1950 One-trial learning in the domestic rat. *Genetic Psychology Monographs*, **41**, 99-145.
- 和泉 剛 1973 自然環境におけるドブネズミ (*Rattus norvegicus*)の社会行動(一特にその集団型について) 日本生態学会誌, **23**, 55-64.
- 和泉 剛 1976 育仔室から非常口まで(ドブネズミの巣の構造と社会) アニマ, **42**, 31-36.
- Jackson, R.L., Allgeyer, R.L., & Hollingsworth, E.M. 1984 Defensive burying of aversive fluids in rats: The effects of peripheral anosmia. *Learning and Motivation*, **15**, 173-187.
- Jackson, R.L., Garbin, C.P., & Hollingsworth, E.M. 1984 Defensive burying of aversive fluids in rats: The possible role of odor. *Learning and Motivation*, **15**, 85-105.
- Kemble, E.D., & Enger, J.M. 1984 Sex differences in shock motivated behaviors, activity, and discrimination learning of northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*). *Physiology & Behavior*, **32**, 375-380.
- Maatsch, J.L. 1959 Learning and fixation after a single shock trial. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **52**, 408-410.
- Macdonald, S.E., & Pinel J.P.J. 1991 Information gathering: A component of the defensive behavior of rats and old-world monkeys. *The Psychological Record*, **41**, 207-215.
- Maggio, J.C., & Harder, D.B. 1983 Genotype and environment interactively determine the magnitude, directionality, and abolition of defensive burying in mice. *Animal Learning & Behavior*, **11**, 162-172.
- McKim, W.A., & Lett, B.T. 1979 Spontaneous and shock-induced burying in two strains of rats. *Behavioral and Neural Biology*, **26**, 76-80.
- Meek, L.R., Dalager, T.M., & Kemble, E.D. 1989 Effects of dominance status on defensive burying in male mice. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **27**, 348-350.
- Modaresi, H.A. 1982 Defensive behavior of the rat in a shock-prod situation: Effects of the subject's location preference. *Animal Learning & Behavior*, **10**, 97-102.
- Moser, C.G., & Tait, R.W. 1983 Environmental control of multiple defensive responses in a conditioned burying paradigm. *Journal of Comparative Psychology*, **97**, 338-352.
- Owings, D.H., & Coss, R.G. 1977 Snake mobbing by California ground squirrels: Adaptive variation and ontogeny. *Behaviour*, **62**, 50-69.
- Peacock, E.J., & Wong, P.T.P. 1982 Defensive burying in the rat: A behavioral field analysis. *Animal Learning & Behavior*, **10**, 103-107.
- Pinel, J.P., Hoyer, E., & Terlecki, L.J. 1980 Defensive burying and approach-avoidance behavior in the rat. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **16**, 349-352.
- Pinel, J.P.J., Mana, M.J., & Wilkie, D.M. 1986 Post-shock learning and conditioned defensive burying. *Animal Learning & Behavior*, **14**, 301-304.
- Pinel, J.P.J., Symons, L.A., Christensen, B.K., & Tees, R.C. 1989 Development of defensive burying in *Rattus norvegicus*: Experience and defensive responses. *Journal of Comparative Psychology*, **103**, 359-365.
- Pinel, J.P.J., & Treit, D. 1978 Burying as a defensive response in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **92**, 708-712.
- Pinel, J.P.J., & Treit, D. 1979 Conditioned defensive burying in rats: Availability of burying materials. *Animal Learning & Behavior*, **7**, 392-396.
- Pinel, J.P.J., Treit, D., Ladak, F., & MacLennan, A.J. 1980 Conditioned defensive burying in rats free to escape. *Animal Learning & Behavior*, **8**, 447-451.
- Pinel, J.P.J., Treit, D., & Wilkie, D.M. 1980 Stimulus control of defensive burying in the rat. *Learning and Motivation*, **11**, 150-163.
- Pinel, J.P.J., & Wilkie, D.M. 1983 Conditioned defensive burying: A biological and cognitive approach to avoidance learning. In R.L. Mellgren (Ed.), *Animal cognition and behavior*. Amsterdam: North-

- Holland. Pp.285-318.
- Poling, A., Cleary, J., & Monaghan, M. 1981 Burying by rats in response to aversive and nonaversive stimuli. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **35**, 31-44.
- Sherman, P.W., Jarvis, J.U.M., & Braude, S.H. 1992 Naked mole rats. *Scientific American*, **August**, 42-48.
- Silverman, A.P. 1978 Rodents' defence against cigarette smoke. *Animal Behaviour*, **26**, 1279-1281.
- 高木 啓・牧野順四郎 1991 近交系マウスの受動的回避場面における行動の系列構造とその変容 心理学研究, **62**, 286-293.
- Tarte, R.D., & Oberdieck, F. 1982 Conditioned defensive burying in rats as a function of preexposure and strain. *The Psychological Record*, **32**, 101-107.
- Terlecki, L.J., Pinel, J.P.J., & Treit, D. 1979 Conditioned and unconditioned defensive burying in the rat. *Learning and Motivation*, **10**, 337-350.
- Treit, D. 1985 The inhibitory effect of diazepam on defensive burying: Anxiolytic vs. analgesic effects. *Pharmacology, Biochemistry & Behavior*, **22**, 47-52.
- Treit, D. 1990 A comparison of anxiolytic and nonanxiolytic agents in the shock-probe/burying test for anxiolytics. *Pharmacology, Biochemistry & Behavior*, **36**, 203-205.
- Treit, D., & Fundytus, M. 1988 A comparison of buspirone and chlordiazepoxide in the shock-probe/burying test for anxiolytics. *Pharmacology, Biochemistry & Behavior*, **30**, 1071-1075.
- Treit, D., Pinel, J.P.J., Fibiger, H.C. 1981 Conditioned defensive burying: A new paradigm for the study of anxiolytic agents. *Pharmacology, Biochemistry & Behavior*, **15**, 619-626.
- Treit, D., Pinel, J.P.J., & Terlecki, L.J. 1980 Shock intensity and conditioned defensive burying in rats. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **16**, 5-7.
- Treit, D., Terlecki, L.J., & Pinel, J.P.J. 1980 Conditioned defensive burying in rodents: Organismic variables. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **16**, 451-454.
- Tsuda, A., Ida, Y., Nishimura, H., & Tanaka, M. 1989 Anxiogenic effects of β -CCE as measured in two different conditioning paradigms. *Psychobiology*, **17**, 202-206.
- Tsuda, A., Ida, Y., & Tanaka, M. 1988a Behavioral field analysis in two strains of rats in a conditioned defensive burying paradigm. *Animal Learning & Behavior*, **16**, 354-358.
- Tsuda, A., Ida, Y., & Tanaka, M. 1988b The contrasting effects of diazepam and yohimbine on conditioned defensive burying in rats. *Psychobiology*, **16**, 213-217.
- Van der Poel, A.M. 1979 A note on 'stretched attention', a behavioural element indicative of an approach-avoidance conflict in rats. *Animal Behaviour*, **27**, 446-450.
- Whillans, K.V., Shettleworth, S.J. 1981 Defensive burying in rats and hamsters. *Animal Learning & Behavior*, **9**, 357-362.
- Wilkie, D.M., MacLennan, & Pinel, J.P.J. 1979 Rat defensive behavior: Burying noxious food. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **31**, 299-306.
- Williams, J.L. 1987a Effects of shock controllability on alpha male aggression and defense, defeat of intruders, and defensive burying. *The Psychological Record*, **37**, 369-380.
- Williams, J.L. 1987b Influence of conspecific stress odors and shock controllability on conditioned defensive burying. *Animal Learning & Behavior*, **15**, 333-341.