

## 捕食者刺激(ネコの匂い)に対するマウスの反応<sup>1)</sup>

筑波大学心理学系 森 俊之

The response pattern to predatory stimulus (cat odor) in inbred mice.

Toshiyuki Mori (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305-8572, Japan*)

The aim of this paper is to describe the behavior of mice to the natural aversive stimuli (i. e. predator odors). Two inbred strains of mice (BALB/c and DBA/2) were exposed to a piece of cloth with cat odors, while control animals were given a piece of cloth with no odors. The behavior of mice was observed for 15 minutes during odors exposure. The result of cat odor exposure was an increase in freezing and sniffing, and a decrease in locomotion and rearing. These behavior patterns are similar to those observed immediately after electric shocks exposure. However, strain differences were not observed in any of the behavioral items in this experiment, although it has been shown that inbred mice respond to electric shocks with strain-specific response patterns. The relation between the responses to electric shocks and the response to predator odors are discussed.

**Key words:** defensive behavior, predator odors, inbred mice.

1960年代以降、動物学習心理学の理論の中で、生態学的な知見を取り入れ、動物種に生得的に備わっている傾向を重視すべきであることが示唆されてきた(e.g., Bolles, 1970; Seligman, 1970). また、薬物の効果の評価などには、様々な動物実験モデルが開発されているが、近年、生態学的な脅威(捕食者)刺激を用いた不安モデルの有効性も唱えられている(e.g., Hendrie, Weiss & Eilam, 1996). それゆえ、生態学的な嫌悪刺激に対して動物がどのような反応を示すか、それらの反応はどのような条件によって変化するかを明らかにすることは重要であると考えられる。

生態学的な嫌悪刺激に対する齧歯類の防御行動を記述した代表的なものとして、Blanchard & Blanchard (1989)の研究がある。彼らは、visible burrow systemと呼ばれる実験装置を用いて、ネコを提示した後のラットの行動を観察した。この装置は、オープンなエリアと、細長いトンネルで結ばれた幾つかのチェ

ンバーからなり、オープンエリアは地表を、トンネルとチェンバーは巣穴を模して作られている。その実験結果の概略を記述すると、オープンエリアでネコを提示されたラットは、まずトンネルへ素早く逃走し、その後しばらくの間、オープンエリアから離れたトンネル内で‘すくみ’を示す。数時間後に、トンネルからオープンエリアを覗き見る行動(危険評価行動)が生じ、次第に活動的になっていく。その間、摂食、摂水、性行動、攻撃行動などの非防御性行動は抑制される。これと同様の傾向は、マウスにおいても見られるが、マウスとラットの間には若干の違いが見られ、マウスの場合にはネコ提示後のかなり早い段階からオープンエリアへの危険評価行動が頻繁に生じる(Blanchard, Parmigiani, Bjornson, Masuda, Weiss & Blanchard, 1995).

捕食者刺激提示の効果は、前述の行動的な変化以外にも、様々な形で現れる。たとえば、捕食者刺激を提示することにより、痛みに対する感受性が弱くなる(e.g., Hendrie, 1991; Kavaliers, 1988; Kavaliers & Colwell, 1991; Kemble & Gibson, 1992). また、妊娠初期に金網ごしにラットと同居させられたり、

1) 本研究は、平成9年度筑波大学学内プロジェクト(奨励研究、代表者：森俊之)の一部として実施された。

ラットの尿を提示されたマウスは、統制群よりも子供の数が少ないことなども報告されている(de Catanzaro, 1988).

捕食者刺激に対する反応は、他の嫌悪刺激に対する反応などと比較して非常に強固であるという特徴も持っている。たとえば、新奇な環境にさらされた場合、その直後は嫌悪反応を示すが、時間とともに徐々に馴化し、嫌悪性は弱まってゆく。しかし、長時間ネコの匂いに曝されても、ネコの匂いに対する嫌悪反応には馴化が見られない(Zangrossi & File, 1993)。また、ネコ提示による不安は、単に1回の提示だけで、その後少なくとも3週間は持続し、その効果は場面を変えても持続する(Adamec & Shallow, 1993)。

捕食者刺激に対する反応に影響を及ぼす要因も、幾つか調べられている。生育環境が影響することが報告されており、豊かな環境で育ったラットは標準的な環境で育ったラットよりも、防御反応を示さない(Klein, Lambert, Durr, Schaefer & Waring, 1994)。性差があり、雌の方が雄よりも敏感に反応する(e.g., Klein et al., 1994; Weldon et al., 1987)。系統差も見いだされており、たとえばCBAマウスは、ネコの匂いに対して防御性覆い隠し反応を示す(Dell'Omo, Fiore & Alleva, 1994)。

このように、捕食者刺激に対する反応の諸特性が近年数多く研究されてきているが、従来の実験心理学では、刺激の統制が容易であることから、嫌悪刺激といえば電撃を用いることがほとんどであった。それゆえに、電撃という嫌悪刺激に対する反応と、捕食者刺激という生態学的な嫌悪刺激に対する反応を比較することによって、両者の相違を明らかにすることは重要である。

本研究では、生態学的な嫌悪刺激を用い、より自然に近い状態での近交系マウスの防御反応を測定し、電気ショックを利用した従来の研究と生態学的な嫌悪刺激を用いた研究を比較することを目的とした。とくに、電撃を用いた嫌悪場面におけるマウスの反応には系統による明白な特徴があることが、近交系マウスを用いた研究によってこれまでに示唆されている(e.g., 堤・牧野, 1990; 高木・牧野, 1991)、そうした系統による特徴が、生態学的な嫌悪刺激を用いた場合にもみられるかどうかを検討する。

## 方法

**被験体** 筑波大学心理学系動物実験棟で維持されている近交系マウス、BALB/c(11匹)、DBA/2(10匹)

の雄が用いられた。このうち、BALB/cの7匹とDBA/2の6匹はネコ匂い提示群に、残り4匹ずつが統制群に割り当てられた。被験体は、実験開始時に生後9~12週齢で、体重は24.53~38.62gであった。被験体は、20日齢で離乳された後は実験終了まで1ケージ当たり2~6匹で集団飼育され、餌・水はアドリブで与えられた。飼育室は、午前8時点灯、午後8時消灯の12時間明期・12時間暗期の周期で照明され、室温は約23度に保たれていた。

**装置** 30×20×20cmの塩化ビニール製の実験箱が装置として使用された。この実験箱は、2つの側面が透明で、底面と残りの2側面が灰色であった。実験箱の床にはオガクズが3cmの深さに敷き詰められ、この実験箱に被験体と匂い刺激が入れられた。

**匂い刺激** ネコの匂いのつけられた18×20cmの白色の布が、匂い刺激として用いられた。実験当日の朝、一般家庭(屋内)でペットして飼育されているネコ(雑種、雌、1才齢)の体に、数分間布を擦り付けて匂いを採取した。匂いをつけられた布は、実験開始まで密封された袋で保管され、匂い採取後2時間以内に実験に使用された。

**手続き** 実験は連続5日間にわたって行われた。最初の1~4日目までは、装置への馴化を目的として、1日15分間、被験体が1匹ずつ装置に入れられた。装置の端には匂いをつけていない白色の布(匂い提示用の布と同じもの)が八折りにして置かれ、布自体に対する馴化もあわせて行われた。5日目は、ネコ匂い提示群においては、4日目までの布の代わりにネコの匂いがついた布が装置の端に八折りにして置かれ、そこに被験体が1匹ずつ15分間入れられた。統制群は4日目までと全く同じ条件で、匂いにつけられていない布の置かれた装置内に1匹ずつ15分間入れられた。装置の正面にビデオカメラが設置され、5日目の15分間のマウスの行動が録画された。

**行動の測定** ビデオで録画されたマウスの行動は、5秒間を1単位とするワンゼロサンプリング法により記録された。マウスの行動は、以下の15項目で測定された。

- ①Freezing(1秒以上、不動でいること)
- ②Sniffing(布以外のものや空中への嗅ぎ)
- ③Sniffing cloth(布に向けられた嗅ぎ)
- ④Touching cloth(布への接触、ただし尾のみが触れている場合は除く)
- ⑤Biting cloth(布を噛んだりかじること)
- ⑥Staying under cloth(布の下へ潜りこむこと)
- ⑦Locomotion(四肢による移動)
- ⑧Rearing(背中を伸ばし、後肢で立ち上がる)

- ⑨Leaning against wall(前肢を壁についての立ち上がり)
- ⑩Grooming self(身づくろい)
- ⑪Digging sawdust(オガクズ掘り)
- ⑫Stretching(前肢を前に出して体を伸ばすこと)
- ⑬Nosing(オガクズへ鼻をうずめること)
- ⑭Jumping(装置天井方向への跳躍)
- ⑮Others(その他の行動)

結果

まず初めに、各行動項目の生起頻度を5分毎に算出した。その結果、いずれの行動項目においても、時間の経過に伴う特徴的な変化は見られなかった。それゆえ、15分間分のデータをまとめて各行動項目の生起頻度を算出し、結果を系統毎に Fig. 1 と Fig. 2 に示した。ただし、15項目のうち stretching, nosing, jumping, others の4項目については生起量

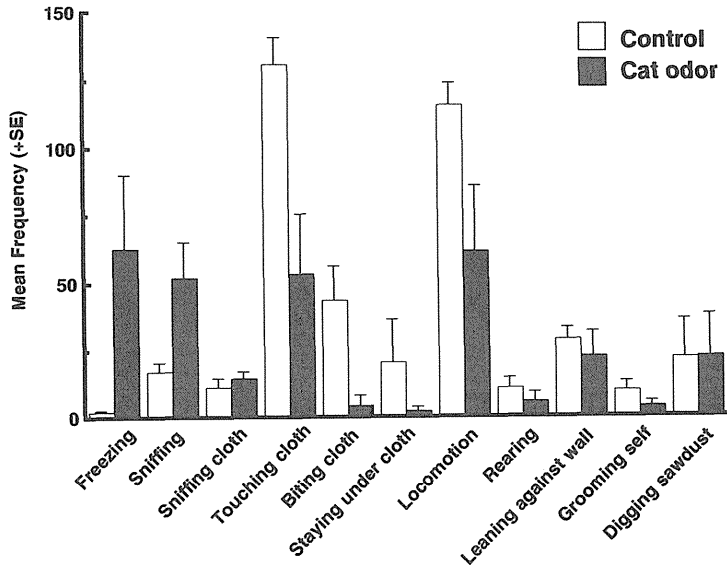


Fig. 1 BALB/c の各行動項目の平均生起頻度.

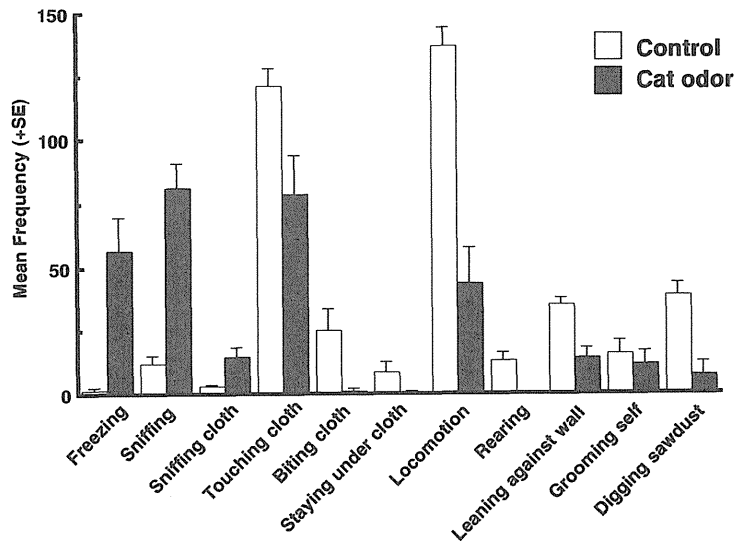


Fig. 2 DBA/2 の各行動項目の平均生起頻度.

が少なかったため、分析から除外し、図示も省略した。

各行動項目毎に系統×条件の2要因分散分析を行った。その結果、統制群に比べてネコ匂い提示群は、freezing, sniffing, sniffing clothが多かった(それぞれ  $F=9.287$ ,  $p<.05$ ;  $F=23.591$ ,  $p<.01$ ;  $F=4.585$ ,  $p<.01$ ; 全て  $df=1/17$ )。また、locomotion, rearingといった一般活動的な行動はネコ匂い提示群の方が少なかった(それぞれ  $F=16.592$ ,  $p<.01$ ;  $F=10.120$ ,  $p<.01$ ; 全て  $df=1/17$ )。さらに、touching cloth, biting cloth, staying under clothといった布に触れる行動もネコ匂い提示群で少なかった(それぞれ  $F=11.389$ ,  $p<.01$ ;  $F=245.425$ ,  $p<.01$ ;  $F=4.558$ ,  $p<.05$ ; 全て  $df=1/17$ )。Leaning against wall, grooming self, digging sawdustの3項目については、ネコ匂い群と統制群の間に統計的な有意差が見られなかった。いずれの行動項目においても、系統による主効果、および系統×条件の交互作用は、統計的に有意ではなかった。

## 考 察

本研究の結果、ネコの匂い刺激によってfreezingやsniffingなどが増加し、locomotionやrearingといった一般活動性が減少するという行動変化が引き起こされた。これらの行動変化は、電気ショックを受けた直後のマウスの行動(牧野・堤, 1981)と類似している。それゆえ、今回用いたネコの匂いが電気ショックと同様な嫌悪性をもっていたといえる。また、本実験で被験体として用いられたマウスは、その生育史においてネコと接触した経験はなく、ネコの匂いに対する嫌悪性は生得的なものであると結論できる。

ただ、今回の実験では、ネコ以外の匂い刺激を提示する群を設定していないという実験計画上の不備のため、この行動変化が単に新奇な匂いによって引き起こされたものであるという可能性も完全には否定できない。フクロウの鳴き声に対しては防御行動を増加させるが、それ以外の鳥の鳴き声に対しては防御行動を増加させない(Hendrie & Neill, 1991)とか、キツネの糞に対しては防御行動を示すが、ウサギの糞に対しては防御行動を示さない(Dell'Omo et al., 1994)といったことなどが先行研究で明らかとされているが、本研究の場合も、マウスの捕食者となり得ない草食動物の匂いなどを提示する群を設定して、再検討することは必要である。

幾つかの先行研究では、近交系マウスの系統によって嫌悪場面に対する対処方法が異なることが明

らかにされている。たとえば、受動的電撃回避場面では、BALB/cは‘嗅ぎ’や‘静止’が多いのに対し、C57BL/6やDBA/2では移動活動が多く、電撃箱への覗き込みも頻繁に行われる(高木・牧野, 1991)。電撃それ自体に対しても、電撃を受けている間、BALB/cはじっとすくんでいることが多いのに対し、DBA/2は走り回ったり頻繁に跳躍したりする(森・牧野, 1997a)。また、Harder & Maggio (1983)や森・牧野(1997b)によってDBA/2はdefensive buryingが多いことが報告されている。しかし、本実験の結果では嫌悪場面での行動には全く系統差が見られなかった。

従来の研究で見いだされてきたような系統差が本実験では見られなかったことから、幾つかの仮説が考えられる。一つの仮説は、電撃のような嫌悪刺激と捕食者刺激とは、質的に異なる嫌悪刺激であり、それぞれに異なる防御メカニズムが働いているという仮説である。

一方で、電撃に対する反応も捕食者刺激に対する反応も基本的には同じ防御メカニズムによるが、実験要因によって異なる結果が出たという可能性も否定できない。たとえば、本実験での行動観察の時間が短かったことが、系統毎の特徴がでなかったことの原因として考えられる。本実験では15分間の観察を行ったが、これではマウスの防御反応の初期の部分しかとらえられず、もしさらに長い時間観察を続けていれば、初期の抑制的な反応に続く次の方略が現れ、そこに系統差がみられたかもしれない。この可能性は、森・牧野(1995)からも示唆される。森・牧野(1995)によれば、近交系マウスは電撃を受け続けると、それと連合した条件刺激に対する反応が変化し、その反応の推移するパターンが系統によって異なるが、freezingなどの抑制的な反応が系統に関わらず初期の方略として共通であることを示唆している。

また、今回の実験では、捕食者刺激としてネコの匂いという嗅覚刺激を用いているが、従来の電撃を用いた実験では、視覚刺激や聴覚刺激と電撃を連合させることが多く、刺激のモダリティが異なっているために、単純に比較が難しいということもある。そのため、今回のように嗅覚を用いた実験ならば、中性的な嗅覚刺激と電撃を連合させ、その嗅覚刺激に対する反応と、捕食者の匂い刺激に対する反応を比較検討することが必要であろう。

前段の問題と関連して、今回の実験では、装置馴化の段階から匂い刺激の提示に使用したものと同形・同質の布を提示しており、布それ自体に対する馴化もあわせて行われているため、嫌悪刺激の場所

の同定が困難であったという可能性も考えられる。今回の実験では、sniffing cloth が匂い刺激によって増加したことから、マウスが匂いの方向性を理解していたことは推測される。しかし、布の側や上で頻繁に freezing するなど、積極的に布を回避する行動は見られなかった。それゆえ、対象がはっきりとした直接的な嫌悪刺激のある場面では、マウスの防御反応が今回と異なり、系統による防御反応の違いがみられるということも考えられる。このことを示唆することとして、ネコの匂いの中に置かれていた DBA/2 のうちの数匹が、実験終了後に実験者が装置のフタを開け、手をいれることによって、突如 Jumping を始めるなど活動的に転じたことがあげられる。

その他にも今回の実験には幾つかの問題点が残されている。最大の問題点の一つは、匂い刺激の統制が厳密になされなかったということである。匂い刺激の統制は非常に難しいが、このような実験では匂い刺激の強度が行動を規定する要因になっている可能性もあるだろう。

本実験では問題点が多く、捕食者刺激に対する反応と電撃を利用した嫌悪刺激に対する反応の関係を、明確に結論することはできなかった。今後の展望として、厳密に匂いの統制をした研究、捕食者の匂いに対する反応と中性的な匂いに対する反応の差を確かめる研究、さらに、匂い刺激だけでなく、実際の捕食者や、聴覚刺激(泣き声など)、視覚刺激(写真や人形など)など様々なモダリティの刺激を用いた研究や、時間的な変化に関する研究などが必要である。

## 要 約

本研究では、より自然場面での嫌悪刺激(捕食者の匂い)に対するマウスの防御反応を記述することを目的とした。2系統の近交系マウスにネコの匂いのついた布切れを提示し、統制群には匂いをつけていない布切れを提示した。匂い刺激を提示した15分間のマウスの行動が観察された。観察の結果、ネコ匂いを提示すると、freezing や sniffing が増加し、locomotion や rearing が減少した。これらの行動変化は、電撃を受けた直後のマウスの行動と類似していた。しかし、これまでに近交系マウスが電撃などの嫌悪刺激に対して系統に特徴的な防御反応傾向を示すことが明らかとされてきたにもかかわらず、本実験ではいかなる行動項目にも系統差は見られなかった。電撃に対する反応と捕食者の匂いに対する反応の関係について考察がなされた。

## 引 用 文 献

- Adamec, R. E. & Shallow, T. 1993 Lasting effects on rodent anxiety of a single exposure to a cat. *Physiology and Behavior*, **54**, 101-109.
- Blanchard, R. J. & Blanchard, D. C. 1989 Antipredator defense behaviors in a visible burrow system. *Journal of Comparative Psychology*, **103**, 70-82.
- Blanchard, R. J., Parmigiani, S., Bjornson, C., Masuda, C., Weiss, S. M. & Blanchard, D. C. 1995 Antipredator behavior of Swiss-Webster mice in a visible burrow system. *Aggressive Behavior*, **21**, 123-136.
- Bolles, R. C. 1970 Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, **71**, 32-48.
- de Catanzaro, D. 1988 Effect of predator exposure upon early pregnancy in mice. *Physiology & Behavior*, **43**, 691-696.
- Dell'Omo, G., Fiore, M. & Alleva, E. 1994 Strain differences in mouse response to odours of predators. *Behavioural Processes*, **32**, 105-116.
- Harder, D. B. & Maggio, J. C. 1983 Defensive burying by mice: Intraspecific genetic variation and retention. *Animal Learning & Behavior*, **11**, 465-473.
- Hendrie, C. A. 1991 The call of murine predator activate endogenous analgesia mechanisms in laboratory mice. *Physiology and Behavior*, **49**, 569-573.
- Hendrie, C. A. & Neill, J. C. 1991 Exposure to the calls of predators of mice activates defensive mechanisms and inhibits consummatory behaviour in an inbred mouse strain. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **15**, 479-82.
- Hendrie, C. A., Weiss, S. M. & Eilam, D. 1996 Exploration and predation models of anxiety: Evidence from laboratory and wild species. *Pharmacology, Biochemistry & Behavior*, **54**, 13-20.
- Kavaliers, M. 1988 Brief exposure to a natural predator, the short-tailed weasel, induces benzodiazepine-sensitive analgesia in white-footed mice. *Physiology & Behavior*, **43**, 187-93.
- Kavaliers, M. & Colwell, D. D. 1991 Sex differences in opioid and non-opioid mediated predator-induced analgesia in mice. *Brain Research*, **568**, 173-177.

- Kemble, E. D. & Gibson, B. M. 1992 Avoidance and hypoalgesia induced by novel odours in mice. *Psychological Record*, **42**, 555-563.
- Klein, S. L., Lambert, K. G., Durr, D. S., Schaefer, T. & Waring, R. E. 1994 Influence of environmental enrichment and sex on predator stress response in rats. *Physiology & Behavior*, **56**, 291-297.
- 牧野順四郎・堤 幸一 1981 近交系マウスの自発的諸活動に及ぼす電撃の効果 筑波大学心理学研究, **3**, 25-32.
- 森 俊之・牧野順四郎 1995 条件性嫌悪刺激に対する近交系マウスの反応 動物心理学研究, **45**, 103.
- 森 俊之・牧野順四郎 1997a 近交系マウスにおける電撃提示中の反応変化 筑波大学心理学研究, **19**, 105-109.
- 森 俊之・牧野順四郎 1997b 近交系マウスの defensive burying 場面での防御行動 動物心理学研究, **47**, 208.
- Seligman, M. E. 1970 On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, **77**, 406-418.
- 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.
- 堤 幸一・牧野順四郎 1990 2 反応自由選択場面における近交系マウスの逃避-回避学習 心理学研究, **61**, 255-262.
- Weldon, P. J., Divita, F. M. & Middendorf III, G. A. 1987 Responses to snake odors by laboratory mice. *Behavioural Processes*, **14**, 137-146.
- Zangrossi, H. Jr. & File, S. A. 1993 Habituation and Generalization of phobic responses to cat odor. *Brain Research Bulletin*, **33**, 189-194.
- 1998. 9. 30 受稿-