

Tsukuba情動系ラットのランウェイ・テストにおける 諸反応の遺伝率と遺伝子座数推定値

筑波大学大学院 (博) 心理学研究科 増井誠一郎

筑波大学心理学系 藤田 統

Estimates of heritabilities and number of genetic locus for responses of Runway Test in Tsukuba Emotional Strains of rats.

Seiichiro Masui and Osamu Fujita (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305, Japan*)

Genetic and environmental contributions to emotionality in rats were analysed using the behavioral responses to novelty of two inbred Tsukuba emotional strains (THE and TLE) and their derived four hybrid generations (F_1 , F_2 , B_1 and B_2). Components of variation, heritability and number of loci responsible for differences between THE and TLE strains were estimated. Although dissections of genetic variation into additive and dominance variation were failed, the broad heritabilities of 20~50% were revealed for ambulation and start latency. All behaviors analysed appeared to be polygenically controlled.

Key words : genetic analysis, behavior genetics, cross breeding, heritability, emotionality, novelty, rat strains

ラットやマウスを用いて探索行動を測定する方法は、その測定場面から強制探索と自由探索に大別できる (Welker, 1957)。前者はオープンフィールドのような新奇な探索場面に動物を直接投入して移動活動量などを測定する方法であり、後者は動物をあらかじめ慣れた小区画に入れておき、それと接続した新奇な探索場面への出入りが自由な条件下で測定する方法である。

後者の場面にラットを投入すると、ラットはまず首だけを新奇場面に出示して外をのぞく視覚的探索 (visual exploration) を行った後、次第に身体を新奇場面に出示するようになり、ついには移動探索 (locomotive exploration) へと移行するのが普通である。しかし、そこで観察される諸反応にはその反応強度、潜時、持続時間にかかりの個体差が存在し、例えば、なかなか外をのぞくことをしない個体、のぞくことはするが外へ出ない個体、すぐに外へ出てよく歩き回る個体など様々である。また、排便や排尿を行う個体もそうでない個体もいる。

このような新奇性に対する行動特性を表すために情動性 (emotionality) という用語が歴史的に用いられ、上記の行動測定への遺伝的影響についても検討がなされてきた。しかしながら、その多くは強制探索場面であるオープンフィールドを用いており、自由探索場面を用いた研究は少なかった。

藤田 (1975a) は、ラットはそもそも穴居性の動物であり、自由探索場面がラットが自然環境において自分の穴から出てあたりを探索する場合と類似していることを指摘し、自由探索場面を用いてラットの情動性を測定することが必要だと考えた。そのために考案された測定法が、暗い出発箱と明るい走路から成る装置 (ランウェイ) を用いるランウェイ・テストである (藤田, 1975b)。

さらに藤田は、ランウェイ・テストで測定される測定のうち移動活動量を指標として両方向の選択・兄妹交配を重ね、出発箱からほとんど出ない系統と、逆によく出て動き回る系統の2系の近交系ラットを育成した。前者は情動性の高い系統としてTsukuba

高情動系 (Tsukuba High Emotionality; THE), 後者は情動性の低い系統としてTsukuba低情動系 (Tsukuba Low Emotionality; TLE) と名付けられた (Fujita, 1984).

われわれは, この2系統のラットを親系統とするメンデル交雑をおこない, ランウェイ・テストによって情動性を測定した。メンデル交雑とは P_1 (ここではTHE), P_2 (TLE) とその雑種第1代 (F_1), 雑種第2代 (F_2), および F_1 を P_1 に戻し交雑した B_1 , P_2 に戻し交雑した B_2 の6世代を育成する交雑をいう。この交雑実験は被験体総数1,226匹という大がかりなものであったが, その目的は大きく分けて次の4つであった。

- 1) 情動性を規定する遺伝要因と環境要因のそれぞれの寄与を評価する。より具体的には, 情動性にみられる全分散のうちで, 遺伝子型 (genotype) によって生じる分散はどれだけを占め, 環境要因によって生じる分散はどれだけを占めるかを推定する。
- 2) ラットの情動性の遺伝構築 (genetic architecture) を検討する。
- 3) THEとTLEに認められる情動性の著しい差異にどの程度の数の遺伝子座が関与しているのか推定する。
- 4) 情動性の諸測定間に遺伝相関があるかを検討する。

この実験の結果はその一部を増井・藤田 (1987; 1989) において既に発表した。それは上記のうち2)を目的として, ランウェイ・テスト諸測定 (移動活動量, のぞき潜時, のぞき時間, 出発潜時, E区画潜時, 脱糞数) と体重について世代平均値を構成要素に分割する分析であった。そして, 移動活動量, 脱糞数, のぞき潜時, 出発潜時, E区画潜時の5測定はエピスタシスのない相加-優性モデル (additive-dominance model) に適合し, 相加-優性型の遺伝構築を有する形質であること, 相加遺伝子の寄与が大きい形質であることが見いだされた。

しかし, それらの分析は平均値の構成要素のみを検討したものであり, 分散の構成要素については分析していなかった。そこで本研究では, メンデル交雑から得られた6世代のラットのランウェイ・テストデータを再分析し, 分散を構成要素に分割することを試みる。

本研究の目的は上記の1), 2), 3)である。1)に関しては, 表現型分散に対する相加遺伝分散 (additive variance) の割合である遺伝率 (heritability; h^2) が, いままでいくつかの方法で算出されてきた (藤田, 1975b; 藤田, 1975c; Fujita, Abe & Nakamura, 1976)。本研究では新たにメンデル交

雑分析法による広義の遺伝率 (h_b^2) と狭義の遺伝率 (h_n^2) の推定値を得ることにより, さらなる知見を加えることを企図する。

また3)に関しては, Tsukuba情動系ラットの選択交配過程での移動活動量の分布の推移が漸進的であったことから, ポリジーン (polygene) によって支配されていることが示唆された。しかし, それがどの程度の数なのかは分かっていない。そこで本研究では, メンデル交雑分析法から得られるパラメータを用いて遺伝子座数の最小推定値を算出する。

次に2)の遺伝構築について簡単に述べてみたい。遺伝構築とは, 遺伝構成要素 (相加, 優性, エピスタシス) の構成パターンを記述するための概念である (Broadhurst & Jinks, 1974)。Broadhurst & Jinks (1974), Mather (1973), Roberts (1967) らは, ある形質の遺伝構築の特徴からその形質が過去に受けてきた自然選択について推論する理論を発展させてきた。その理論は, 進化の歴史における自然選択は行動の表現型の遺伝構築に影響し, したがって, その遺伝構築は過去の自然選択の痕跡を示すはずだという考えをもとにしている。

選択は一般に, 中間の表現型値を示す個体が選択される安定化選択 (stabilising selection), 高低どちらかが選択される指向性選択 (directional selection), および2つ以上の表現型値 (通常は高低) を示す個体がそれぞれ選択される分断選択 (disruptive selection) の3つに分類される。安定化選択を受けてきた形質の遺伝構築の特徴は, 優性 (dominance) が欠如していることまたは両方向性の優性 (ambidirectional dominance) が存在していることである。これに伴い広義の遺伝率と狭義の遺伝率は接近する。またエピスタシスも欠如あるいは効果が両方向性になり相殺されると仮定される。それに対して, 指向性選択を受けてきた形質では優性が大きく相加遺伝分散は小さいという遺伝構築を持つ。したがって, 狭義の遺伝率は広義の遺伝率に比較して低くなる。

本分析は, 分散の構成要素を検討することにより, ラットの情動性の遺伝構築に関しての知見を得ることも目的とする。

方 法

被験体, 行動テストおよび測定値の変換は増井・藤田 (1989) と同一であるので簡単に記す。

被験体 選択第34世代を親とするTHE (P_1) 164匹 (♀67匹, ♂97匹), TLE (P_2) 187匹 (♀99匹, ♂88匹), F_1 179匹 (♀86匹, ♂93匹), F_1 を親とする

F₂ 294匹 (♀155匹, ♂139匹), B₁ 178匹 (♀84匹, ♂94匹), B₂ 221匹 (♀112匹, ♂109匹) を用いた。行動テスト 生後60日齢より連続3日間ランウェイ・テストを行い、移動活動量、のぞき潜時、のぞき時間、出発潜時、E区画潜時、脱糞数の6測度、および体重を測定した。

測定値の変換 移動活動量は開平変換、のぞき潜時は1を加えて逆数変換、のぞき時間は変換なし、出発潜時は1を加えて対数変換、E区画潜時は1を加えて対数変換、脱糞数は0.5を加えて逆数変換をした。

分析法 ある形質の表現型に見られる全分散は、遺伝子型によって生じる分散と、それとは独立な環境要因によって生じる分散とに分けることができる。すなわち、

$$V_P = V_G + V_E$$

ただし、V_P : 表現型分散

V_G : 遺伝分散

V_E : 環境分散

遺伝分散 (V_G) はさらに相加遺伝分散 (V_A)、優性分散 (V_D) および遺伝子座間の交互作用による分散すなわちエピスタシス分散 (V_I) に分けられるが、いまエピスタシス分散がないとすれば、表現型分散は次のように表される。

$$V_P = V_A + V_D + V_E$$

メンデル交雑から得られた6世代 (P₁, P₂, F₁, F₂, B₁, B₂) の分散を用いて、表現型分散の分割が可能である。P₁, P₂, F₁ では近交系の定義から遺伝分散は0である。したがって、分散はすべて環境分散とみなすことができるから、これらの世代の分散から環境分散の推定値が得られる。

次に遺伝分散であるが、まず1対の遺伝子Aaについて考える。1遺伝子座に2つの対立遺伝子AおよびaがあるとするとAA, Aaおよびaaの遺伝子型が存在する。ホモ接合体AAとaaがある形質に与える寄与の中点をmとする。AAはmから+d, aaは-dの偏差を持つとする。ヘテロ接合体Aaはmからhの偏差をとるものとする。したがってAA, aa, Aaの遺伝子型値はそれぞれm+d, m-d, m+hとなる。

各遺伝子型の頻度の合計は1であるから、分散は各遺伝子型値の2乗に頻度を乗じたものの総和から平均値の2乗を引くことで求められる。F₂ ではAAが $\frac{1}{4}$, Aaが $\frac{1}{2}$, aaが $\frac{1}{4}$ の構成になり、平均は

$m + \frac{1}{2}h$ であるから、1対の遺伝子による分散は、

$$\frac{1}{4}(m+d)^2 + \frac{1}{2}(m+h)^2 + \frac{1}{4}(m-d)^2 - (m + \frac{1}{2}h)^2$$

$$= \frac{1}{2}d^2 + \frac{1}{4}h^2$$

となる。

ある形質に関与するk個の遺伝子の間に交互作用がなく、かつリンケージがなければ、これらk個の遺伝子によるF₂の遺伝分散は各遺伝子それぞれの分散の和となる。すなわち、

$$\frac{1}{2}\Sigma d^2 + \frac{1}{4}\Sigma h^2$$

よってF₂の分散は、

$$V_{F_2} = \frac{1}{2}\Sigma d^2 + \frac{1}{4}\Sigma h^2 + V_E$$

となる。同様にしてB₁, B₂の分散を求めると、

$$V_{B_1} = \frac{1}{4}\Sigma d^2 - \frac{1}{2}\Sigma dh + \frac{1}{4}\Sigma h^2 + V_E$$

$$V_{B_2} = \frac{1}{4}\Sigma d^2 + \frac{1}{2}\Sigma dh + \frac{1}{4}\Sigma h^2 + V_E$$

となる。したがって、戻し交雑の分散を加えたものは、

$$V_{B_1} + V_{B_2} = \frac{1}{2}\Sigma d^2 + \frac{1}{2}\Sigma h^2 + 2V_E$$

となる。

ところで、メンデル交雑では2つの近交系をかけあわせるのであるから遺伝子型AAとaaの頻度は等しい。このことはすべての遺伝子座でいえる。このとき相加遺伝分散と優性分散はそれぞれ $\frac{1}{2}\Sigma d^2$, $\frac{1}{4}\Sigma h^2$ と等しいことがわかっている。したがって、

$$V_{F_2} = V_A + V_D + V_E$$

$$V_{B_1} + V_{B_2} = V_A + 2V_D + 2V_E$$

となる。これらの式から、

$$V_A = 2V_{F_2} - (V_{B_1} + V_{B_2})$$

$$V_D = V_{F_2} - V_A - V_E$$

が得られる。

相加遺伝分散と優性分散が得られれば、さらに広義の遺伝率 (h_b²)、狭義の遺伝率 (h_n²) が求められる。すなわち、

$$h_b^2 = \frac{V_G}{V_P}$$

$$h_n^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

である。

次にある形質において2つの近交系の差異がk個の遺伝子座によってもたらされるとする。k個の相加遺伝子の効果がみな等しければ、相加遺伝分散は次のように表わされる。

$$V_A = \frac{1}{2}\Sigma d^2 = \frac{1}{2}kd^2$$

またこのとき遺伝子の相加効果の総和 ([d]) は、

$$[d] = kd$$

である。よって、 $[d]$ の2乗を相加遺伝分散 $\times 2$ で割れば、遺伝子座数 k が求められる。すなわち、

$$k = \frac{[d]^2}{2V_A}$$

である。

このようにして、2つの近交系とその F_1 , F_2 , B_1 , B_2 から、相加遺伝分散、優性分散、遺伝率さらに遺伝子座数の推定値が得られるのである。

本分析では、上記の方法を適用しランウェイ・テスト諸測度の環境分散、遺伝分散、相加遺伝分散、優性遺伝分散の推定値を求め、さらに広義の遺伝率、狭義の遺伝率および遺伝子座数推定値を算出した。

ただし環境分散の推定値は、 P_1 , P_2 , F_1 世代の重みづけの仕方によって別な値となる。本分析では、次の2つの環境分散推定値について検討した。

$$A: V_E = \frac{1}{3}(V_{P_1} + V_{P_2} + V_{F_1})$$

$$B: V_E = \frac{1}{4}(V_{P_1} + V_{P_2} + 2V_{F_1})$$

Aは両親と F_1 の分散の平均であり、Bは F_1 の分散の重みを両親の2倍としたものである。Mather(1982)はBの方が適切であると論じている。2つの環境分散推定値があるので、他のパラメータ推定値もそれぞれ2つずつ算出した。また、本研究では、後に示すように相加遺伝分散を分離できない場合が多かった。その場合遺伝子座数推定値はWright(1934)と

同様に相加遺伝分散の代わりに遺伝分散を用いて推定した。

なお、ここで用いた $[d]$ および各世代の分散の値は、増井・藤田(1987; 1989)に発表したものである。

結 果

各測度について、環境分散、遺伝分散、相加遺伝分散、優性分散、遺伝率および遺伝子座数の推定値を示したのがTable 1~7である。移動活動量、のぞき潜時、のぞき時間、出発潜時については3日間の合計値とともに1日ごとにも分析した。

Table 1に示したように、移動活動量に関して、Aの場合の方がBの場合よりも遺伝分散推定値が大きいが、それでも雌の1日目と雄の2日目以外は優性分散あるいは相加遺伝分散の推定値は負となり、分散の分割は成功しなかった。したがって、広義の遺伝率より狭義の遺伝率が大きくなるという不適切な結果となったものが多い。広義の遺伝率はAの場合では雌で.2~.4, 雄で約.5, Bの場合では雌で.1~.3, 雄で.4程度となった。遺伝子座数の推定値はAを用いた場合とBを用いた場合で雌で2~7, 雄で2~5となった。

のぞき潜時の結果をTable 2に示した。すべての場合で相加遺伝分散または優性分散が負の値となり、分散の分割は成功しなかった。雌雄に共通して1日

Table 1 Estimates of genetic parameters for ambulation scores (square root)

	Female				Male			
	Day1	Day2	Day3	Total	Day1	Day2	Day3	Total
V_E	2.904	3.644	3.224	5.903	2.087	3.194	2.856	5.966
V_G	2.276	2.230	0.808	2.801	1.716	3.422	3.330	5.768
V_A	2.187	2.995	2.532	4.191	-2.540	1.575	6.262	8.805
A V_D	0.090	-0.765	-1.724	-1.389	4.256	1.847	-2.932	-3.037
h_n^2	0.422	0.510	0.628	0.481	-0.668	0.238	1.012	0.750
h_b^2	0.439	0.380	0.200	0.322	0.451	0.517	0.538	0.492
k	2.3	1.8	3.3	3.9	2.8	2.0	2.2	3.4
V_E	3.361	4.717	4.186	7.603	2.341	4.015	3.718	7.714
V_G	1.819	1.157	-0.150	1.101	1.462	2.600	2.469	4.020
V_A	2.187	2.995	2.532	4.191	-2.540	1.575	6.262	8.805
B V_D	-0.369	-1.838	-2.683	-3.090	4.002	1.025	-3.793	-4.785
h_n^2	0.422	0.510	0.628	0.481	-0.668	0.238	1.012	0.750
h_b^2	0.351	0.197	-0.037	0.126	0.385	0.393	0.399	0.343
k	2.8	2.8	—	7.0	3.2	2.6	2.9	4.9

Table 2 Estimates of genetic parameters for peeping latency (1/(x+1))

	Female				Male			
	Day1	Day2	Day3	Total	Day1	Day2	Day3	Total
A V_E	.0109	.0207	.0185	.0696	.0099	.0198	.0297	.0712
V_G	.0100	-.0001	.0054	-.0047	.0071	.0013	-.0018	.0052
V_A	-.0136	-.0066	-.0040	-.0433	-.0061	-.0126	.0085	-.0104
V_D	.0235	.0058	.0094	.0385	.0132	.0140	-.0103	.0156
h_n^2	-0.652	-0.331	-0.167	-0.667	-0.359	-0.598	0.304	-0.137
h_b^2	0.479	-0.042	0.228	-0.073	0.418	0.063	-0.063	0.068
k	0.2	—	1.2	—	0.4	4.8	—	11.5
B V_E	.0095	.0192	.0191	.0673	.0088	.0187	.0273	.0681
V_G	.0113	.0007	.0048	-.0024	.0081	.0024	.0007	.0082
V_A	-.0136	-.0066	-.0040	-.0433	-.0061	-.0126	.0085	-.0104
V_D	.0249	.0073	.0088	.0409	.0142	.0151	-.0078	.0187
h_n^2	-0.652	-0.331	-0.167	-0.667	-0.359	-0.598	0.304	-0.137
h_b^2	0.545	0.034	0.201	-0.002	0.480	0.115	0.025	0.108
k	0.2	7.9	1.3	—	0.4	2.6	14.2	7.2

Table 3 Estimates of genetic parameters for peeping time (raw)

	Female				Male			
	Day1	Day2	Day3	Total	Day1	Day2	Day3	Total
A V_E	153.8	192.5	211.7	1015.0	167.4	251.6	241.7	1157.9
V_G	46.2	53.9	92.0	17.0	192.7	144.9	183.3	922.6
V_A	76.9	-244.9	220.9	-204.3	293.1	197.1	174.8	1395.3
V_D	-30.7	298.9	-128.9	221.3	-100.4	-52.2	8.6	-472.7
h_n^2	0.384	-0.994	0.727	-0.198	0.814	0.497	0.411	0.671
h_b^2	0.231	0.219	0.303	0.016	0.535	0.365	0.431	0.443
B V_E	176.5	218.0	234.7	1115.5	175.8	289.8	298.6	1298.6
V_G	23.6	28.4	69.0	-83.5	184.3	106.7	126.4	782.0
V_A	76.9	-244.9	220.9	-204.3	293.1	197.1	174.8	1395.3
V_D	-53.3	273.4	-151.9	120.8	-108.8	-90.4	-48.4	-613.4
h_n^2	0.384	-0.994	0.727	-0.198	0.814	0.497	0.411	0.671
h_b^2	0.117	0.115	0.227	-0.081	0.512	0.269	0.297	0.376

目の環境分散が小さく、日を追うにしたがって大きくなる傾向が見られる。1日目は2日目と3日目に比して遺伝分散が大きく、したがって広義の遺伝率も大きかった。1日目の広義の遺伝率の推定値は雌雄とも.5前後なのに対し、2日目と3日目は負の値から.3程度までとなった。遺伝子座数の推定値は1日目は雌で0.1~0.2、雄で0.3~0.4となったが、2日目以降は1.0以上となった。

のぞき時間については雌で平均値の構成要素の推定値が得られなかったため、遺伝子座数の推定値を求められない。よって、これ以外の推定値をTable 3に示した。この測度も相加遺伝分散または優性分散が負の値となり、遺伝分散さえ負となった場合もある。広義の遺伝率は雌より雄で大きくなった場合が多く、雄ではおよそ.3~.5となった。

出発潜時においても、Table 4に示したように、優

Table 4 Estimates of genetic parameters for start latency (log(x+1))

	Female				Male			
	Day1	Day2	Day3	Total	Day1	Day2	Day3	Total
V _E	.1672	.1753	.1511	.8726	.1223	.1541	.1555	.8166
V _G	.1128	.0958	.0917	.5496	.1509	.1665	.2353	.9717
V _A	.1633	.1632	.1029	.6906	.0390	.0978	.3524	.8334
A V _D	-.0505	-.0674	-.0122	-.1410	.1119	.0687	-.1271	.1384
h _n ²	0.583	0.602	0.425	0.486	0.143	0.305	0.927	0.466
h _b ²	0.403	0.353	0.375	0.386	0.552	0.519	0.602	0.543
k	1.9	2.7	2.4	3.4	1.3	1.5	1.3	2.3
V _E	.2035	.2152	.1866	1.1090	.1412	.1821	.2022	1.0333
V _G	.0764	.0558	.0552	.3132	.1320	.1385	.1886	.7550
V _A	.1633	.1632	.1029	.6906	.0390	.0978	.3624	.8334
B V _D	-.0869	-.1073	-.0477	-.3773	.0930	.0407	-.1739	-.0732
h _n ²	0.583	0.602	0.425	0.486	0.143	0.305	0.927	0.466
h _b ²	0.273	0.206	0.228	0.220	0.483	0.432	0.482	0.422
k	2.9	4.6	3.6	8.4	1.5	1.8	1.7	3.0

Table 5 Estimates of genetic parameters for E latency (log(x+1))

	Female		Male	
	A	B	A	B
V _E	.6923	.8236	.6264	.6357
V _G	.5619	.4307	.2161	.2068
V _A	-.5045	-.5045	-1.1933	-1.1933
V _D	1.0665	.9352	1.4094	1.4001
h _n ²	-0.402	-0.402	-1.416	-1.416
h _b ²	0.448	0.343	0.256	0.245
k	2.6	3.4	5.2	5.4

性分散が負になってしまった場合が多かった。この測度でも遺伝分散を相加遺伝分散と優性分散に分割する試みは特に雌において成功しなかったといえる。広義の遺伝率は日毎の分析においてAの場合では雌で約.4, 雄で約.5, Bの場合では雌で約.2, 雄で約.4程度となった。遺伝子座数の推定値はAとBの場合で雌は2~5, 雄は1~2となった。3日間の合計値をもとに算出した場合雌ではAの場合3.4, Bの場合8.4, 雄ではAの場合2.3, Bの場合3.0であった。

次に、E区画潜時の結果をTable 5に示した。E区画潜時は3日間の合計値について分析した。雌雄とも相加遺伝分散が負の値となり、分散の分割は成功しなかった。広義の遺伝率はAとBの場合雌でおよ

Table 6 Estimates of genetic parameters for defecation (1/(x+0.5))

	Female		Male	
	A	B	A	B
V _E	.2317	.2439	.3307	.4147
V _G	.0567	.0445	.2670	.1831
V _A	.3161	.3161	.7208	.7208
V _D	-.2593	-.2715	-.4538	-.5377
h _n ²	1.096	1.096	1.206	1.206
h _b ²	0.197	0.154	0.447	0.306
k	2.3	2.9	1.4	2.1

そ.3~.4, 雄で.2程度となり、雌の方が高くなった。遺伝子座数推定値は雌で3程度, 雄で5程度であった。

Table 6には総脱糞数についての各遺伝パラメータの推定値を示した。雌雄とも優性分散が負の値となった。したがって、相加遺伝分散, 優性分散, 遺伝率の推定値は不適切な値となった。A, Bの場合における広義の遺伝率は雌で約.2, 雄で.3~.4となった。このときの遺伝子座数推定値は雌雄とも2前後であった。

体重についての分析結果はTable 7に示した。雌雄とも優性分散が負の値となり、分散の分割はできなかった。広義の遺伝率は雌雄とも低く、.1以下あるいは

Table 7 Estimates of genetic parameters for body weight (raw)

	Female		Male	
	A	B	A	B
V_E	241.2	244.7	701.9	686.2
V_G	24.4	20.9	15.9	31.6
V_A	260.7	260.7	363.4	363.4
V_D	-236.3	-239.8	-347.5	-331.8
h_n^2	0.982	0.982	0.506	0.506
h_b^2	0.092	0.079	0.022	0.044

は.1程度となった。

考 察

ここで行った遺伝分散を相加遺伝分散と優性分散に分割する試みは、相加遺伝分散か優性分散のどちらかが負となった場合が多く、成功しなかった。メンデル交雑分析法では、このようなことが報告されている例が多々ある。DeFries & Hegmann (1970) は、2,600匹以上のマウスを用いてオープンフィールド行動の遺伝分析を行ったが、雄の排便数の優性分散の推定値は負となった。その他にも、マウスの activity cage における活動性を遺伝分析した Newell (1970)、マウスのオープンフィールド行動を遺伝分析した Whitney (1966) や牧野 (1983)、マウスの性行動を遺伝分析した McGill (1970) などでも相加遺伝分散あるいは優性分散が負の値となった。

これらの研究に見られるように、メンデル交雑法による研究では、遺伝分散の分割に成功しない場合が多い。この方法は分散の単純な加算と減算に依っており、標本抽出に伴う誤差が大きく影響してしまうと考えられる (牧野, 1983)。その他に本実験においては、THEとTLEの分散が等しくならなかったこと、 F_1 の分散が F_2 の分散より大きくなるという Tryon効果が見られたこと、母親効果が認められたことなどが分散に影響していると思われる。

相加遺伝分散の推定値が多数の場合不適切であったために、狭義の遺伝率の推定も成功しなかったといえる。しかしながら、例えば雄の2日目の移動活動量では両分散とも正の値となり、狭義の遺伝率.238を得た。

先に述べたように、ランウェイ行動の遺伝率推定値は今までいくつかの方法で検討されてきた。まず仔一親回帰法による検討 (藤田, 1975a) では、移動

活動量、出発潜時においてほぼ.20~.40、E区画潜時においてほぼ.30~.55、脱糞数においてほぼ.10~.30の値が得られている。また、兄弟分析法による検討 (藤田, 1975b) では、移動活動量で約.30、E区画潜時で約.45、脱糞数においては雌で約.46、雄で約.10の値が得られている。さらに、第7世代までの選択交配の結果から算出された移動活動量の実質遺伝率は、THE系で.257±.052、TLE系で.363±.058であった (Fujita et al., 1976)。これらの研究において移動活動量の遺伝率は.2~.4程度とよく一致している。

本研究で得た雄2日目の狭義の遺伝率.238という数値がどこまで信頼できるか不明であるが、この値が従来からの結果からはずれていないことは指摘しておきたい。

広義の遺伝率は、Table 1~7に示したように、Bで推定した場合、総移動活動量では雌で.126、雄で.343、出発潜時には雌で.220、雄で.422、E区画潜時には雌で.343、雄で.245、脱糞数では雌で.154、雄で.306であった。これらの値に関しても、得られた数値がどこまで信頼できるものか不明であると言わざるをえない。分散の加減による環境分散推定値と遺伝分散推定値がどこまで信頼できるものであるのかわからないからである。しかし、本実験で得られた広義の遺伝率は、ランウェイ行動に関して従来得られている遺伝率と大幅には異なっておらず、ほぼ似通った数値となるものが多い。したがって、本実験で得られた数値はある程度信頼できるものと思われる。もちろん遺伝率と広義の遺伝率は異質のものであり、その直接的比較は意味をなさない。しかし、優性分散が小さいために、広義の遺伝率が遺伝率と似通った数値を取ったとすれば説明は可能であろう。

次に他の研究結果と比較したい。メンデル交雑分析法を用いた研究は心理学の分野では極めて少ないが、ラットではBroadhurst (1960) による報告がある。彼はMaudsley Reactive系とNonreactive系を親系統としてメンデル交雑し、オープンフィールドでの脱糞と移動活動について遺伝率を算出した。その結果、移動活動では雌で.78、雄で.69、脱糞では雌で.93、雄で.94という著しく高い値を得た。また、ラットのオープンフィールド行動に関してトリプル・テスト・クロスを用いて野生集団を検討した研究がある (Hewitt & Fulker, 1983)。その結果によれば、移動活動量の遺伝率は.24~.30、広義の遺伝率は.27~.36、排便数の遺伝率は.20~.38であった。

マウスのオープンフィールド移動活動の広義の遺伝率は、いくつかの報告がある。DeFries & Hegg-

man (1970) は雌で.49, 雄で.63を, Manosevitz & Montemayer (1972) は雌で.41, 雄で.38~.39を, また McClearn (1961) は雌雄をプールして,.69, Fuller & Thompson (1960) は.53, Whitney (1966) は.32, さらに van Abeelen (1975) は雄のみで.36という数値を報告している。

遺伝率や広義の遺伝率は, 厳密に言えば, ある環境条件下におかれたある集団についてのみ妥当する測度である (藤田・加藤, 1983)。用いる集団, 装置, 手続きが異なれば, 当然異なる値が得られ, それらの実験間の直接的比較は意味をなさない。しかしながら, 上に引用した報告にはある一般性が見られるのも事実である。それはまず, オープンフィールドでの移動活動量への遺伝要因の寄与は明らかであるという点である。そしてその寄与はかなり大きく, 表現型分散に占める遺伝要因の割合は30%~60%程度であることを示す結果が多いといえよう。本実験から得られた広義の遺伝率は, これらの研究と比較しても大幅には異なっておらず, この点からも数値の信頼性はある程度保証されたと思われる。

遺伝子座数の最小推定値に関しても結果の解釈には困難な問題がある。本実験では, 相加遺伝分散を分離できなかった場合に, 代わりに相加遺伝分散と優性分散の和である遺伝分散を用いた。したがって, 優性分散の割合が大きいほど過大な値で割ることになり, 遺伝子座数推定値が過小な値となる。移動活動量と出発潜時において, 雄の方が雌より遺伝子座数推定値が少ない傾向があるが, 増井・藤田 (1989) の平均値の分析において雄で有意な優性効果が認められたことを考えると, 雄の遺伝子座数推定値は過小な値になっていると思われる。

また, 遺伝子座数の最小推定値というパラメータは, 次の二つの条件が成り立たぬとき, 過小推定されてしまうという弱点をもつ。一つは, すべての遺伝子が等しい相加効果を持つとは限らないことである。もう一つは, 形質を増加させる効果を持つ遺伝子と減少させる効果を持つ遺伝子 (+および-対立遺伝子) を両親系統がそれぞれどちらかだけを持っているとは限らないことである (Mather, 1982)。

このような弱点を持ちながらも, このパラメータは, 両親系統にみられる差異に寄与する遺伝子の数に関心のある研究者によって, しばしば推定されてきた。例えば, DeFries (1981) は, マウスのBALB/cJとC57BL/6Jのオープンフィールドでの活動性と脱糞の差異に寄与する遺伝子座数の最小推定値を活動性では3, 脱糞では7と報告し, これらの形質がポリジーンによって司られているとした。また van Abeelen (1975) はマウスのSHRとSLRの移動活動

と立ち上がりの差異に寄与する遺伝子座数の最小推定値をそれぞれ0.58と0.71と算出し, SHRとSLRの差異が単一の遺伝子座によると結論した。

本研究においては, Bの場合の総移動活動量において雌で7, 雄で5が得られ, 1日ごとの分析ではそれより小さい値となった。これらの結果は, ランウェイでの移動活動量にみられるTHEとTLEの著しい差異がポリジーンによって生じているが, その数は比較的少数であり10¹のオーダーである可能性を示唆している。出発潜時, E区画潜時, 脱糞数の分析からも移動活動量とほぼ似通った値が得られ, これらの形質のTHEとTLEの差異も移動活動量と同様ポリジーンによるが比較的少数の遺伝子によって司られている可能性が考えられる。

次に遺伝構築に関しては, 本分析において相加遺伝分散と優性分散の分割が成功しなかった場合が多かったことから, ほとんど有用な知見は得られなかったと言わざるをえない。ただし, 相加遺伝分散と優性分散が分割できた雄の出発潜時では, 優性分散の割合が1日目より2日目より低くなり, それに伴い狭義の遺伝率が1日目は2日目より低いことが見いだされた。平均値の構成要素の分析においても, 優性効果の寄与が日をおって減少していることが見いだされており, 両結果は一致しているといえる。増井・藤田 (1989) は情動性の遺伝構築が日間で変化することを示唆したが, 本分析の出発潜時の結果もそれを支持するものである。今後, 総当たり交雑やtriple-test crossなどを用いて情動性の遺伝構築を検討していくことが必要であるが, その際刺激場面の新奇性の変化に伴う行動の変化を問題にするべきであろう。

引用文献

- Broadhurst, P.L. 1960 Experiments in psychogenetics: Applications of biometrical genetics to inheritance of behaviour. In H.J. Eysenck (Ed.) *Experiments in Personality. Vol. 1. Psychogenetics and Psychopharmacology*. London: Routledge and Kegan Paul. Pp. 3-100.
- Broadhurst, P.L. & Jinks, J.L. 1974 What genetic architecture can tell us about the natural selection of behavioural traits. In J.H.F. van Abeelen (Ed.) *The Genetics of Behaviour*. Amsterdam: North-Holland. Pp. 1-42.
- DeFries, J.C. 1981 Selective breeding for behavioral and pharmacological responses in laboratory mice. In E.S. Gershon et al. (Eds.) *Genetic*

- Research Strategies in Psychobiology and Psychiatry*. Pacific Grove: The Boxwood Press. Pp. 199-214.
- DeFries, J., & Hegmann, J.P. 1970 Genetic analysis of open-field behavior. In D. Lindzey & D.D. Thiessen (Eds.) *Contributions to Behavior Genetic Analysis: The Mouse as a Prototype*. New York: Irvington, Pp. 23-56.
- 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度としてのランウェイ・テストにおける諸反応の行動遺伝的分析：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 1975c ラットの情動反応性に関する行動遺伝分析——兄妹分析法による遺伝率—— 日本心理学会第39回大会発表論文集, 179.
- 藤田 統・加藤 宏 1983 行動遺伝学における新しい潮流——適応への傾斜—— 筑波大学心理学研究, **5**, 25-35.
- Fujita, O. 1984 "Tsukuba emotionality"; New selected rats. *Rat News Letter*, **13**, 91.
- 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 or Psychology*, **3**, 57-62.
- Fuller, J.L., & Thompson, W.R. 1960 *Behavior Genetics*. New York: Wiley.
- Hewitt, J.K., & Fulker, D.W. 1984 Using the triple test cross to investigate the genetics of behavior in wild populations. III. Activity and reactivity. *Behavior Genetics*, **14**, 125-135.
- 牧野順四郎 1983 マウスのオープンフィールド行動に関する行動遺伝学的研究 筑波大学博士論文
- Manosevitz, M., & Montemayor, R.J. 1972 Interaction of environmental enrichment and genotype. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **79**, 67-76.
- 増井誠一郎・藤田 統 1987 ラットのランウェイ行動の古典的分析法による遺伝分析：母親及び環境効果の検討 日本心理学会第51回大会発表論文集, 421.
- 増井誠一郎・藤田 統 1989 ラットの情動性の遺伝構築のメンデル交雑による検討 心理学研究, **60**, 90-97.
- Mather, K. 1973 *Genetic Structure of Populations*. London: Chapman and Hall.
- Mather, K. & Jinks, J.L. 1982 *Biometrical Genetics*. 3rd ed. London: Chapman and Hall.
- McClearn, G.E. 1961 Genotype and mouse activity. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **52**, 62-67.
- McGill, T.E. 1970 Genetic analysis of male sexual behavior. In G. Lindzey, & D.D. Thiessen (Eds.) *Contributions to Behavior-Genetic Analysis: The Mouse as a Prototype*. New York: Irvington Pp. 57-88.
- Newell, T.G. 1970 Three biometrical genetic analysis of activity in the mouse. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **70**, 37-47.
- Roberts, R.C. 1967 Some evolutionary implications of behavior. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, **9**, 419-435.
- van Abeelen, J.H.F. 1975 Genetic analysis of behavioural responses to novelty in mice. *Nature*, **254**, 239-241.
- Whitney, G.E. 1966 The genetic and intercorrelations of alcohol preference and various indicants of emotionality in *Mus musculus*. Unpublished doctoral dissertation, University of Minesota, Cited by T.G. Newell 1970 *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **70**, 37-47.
- Wright, S. 1934 The results of cross between inbred strains of guinea pigs, differing in number of digifts. *Genetics*, **19**, 537-551.