

DA
822
1990
(H)

寄	贈
北岡	氏
明佳	氏
氏	氏

生態場面と実験室場面における
ラットの情動性の研究

北岡 明佳

92005240

生態場面と実験室場面におけるラットの情動性の研究

目次

	Page
第1章 序	1
1.1 情動性の研究における生態学的視点の導入	1
1.2 情動性の指標としての脱糞数	2
1.3 情動性の指標としての移動活動量	3
1.4 生態学的視点からの実験室場面の情動性研究	10
1.5 Tsukuba情動系ラットの形成と特徴	14
1.6 多変量解析による情動場面の構造	17
1.7 穴居可能場面におけるラットの行動	20
1.8 本研究の目的	26
1.9 本研究の手法 - 多変量解析と系統比較 -	28
第2章 生態場面（穴居可能場面）におけるラットの行動	30
2.1 実験室内の数匹用装置における穴掘り行動	31
実験1 新しい土材におけるラットの穴掘り行動	31
実験2 Tsukuba情動系の穴掘り行動	38
実験3 高回避行動系の穴掘り行動	45
2.2 実験室内の1匹用装置における穴掘り行動	49
実験4 穴掘り行動と逃避行動の系統比較	50
2.3 1匹用野外フィールドにおけるラットの穴掘り行動	68
実験5 穴掘り行動の系統比較	68
2.4 コロニー型野外フィールドにおけるラットの穴掘り行動	77
実験6 穴掘り行動と逃避行動の系統比較	78
2.5 まとめ	84
第3章 実験室場面（新奇な場面）の再検討	85
3.1 オープン・フィールド・テストの再検討	86
実験7 諸項目の多変量解析	86
実験8 移動活動量の時間的変化の分析	102

実験9	オープン・フィールドにおける シェルターの効果	．．． 109
3.2	ランウェイ・テストの再検討	．．． 116
実験10	諸項目の多変量解析	．．． 116
実験11	第45世代のTsukuba情動系のランウェイ・テスト	．．． 123
実験12	長期のランウェイ・テストの構造	．．． 130
実験13	長期のランウェイ・テストの系統比較	．．． 140
実験14	明暗サイクルと照明条件の効果	．．． 146
3.3	I迷路の再検討	．．． 151
実験15	THE系の行動	．．． 153
実験16	長期のI迷路・テスト	．．． 156
実験17	I迷路・テストの特徴を規定する要因の探求	．．． 160
3.4	まとめ	．．． 165
第4章	ランウェイ、オープン・フィールドおよびI迷路の 3つの新奇的な場面におけるラットの行動比較	．．． 167
4.1	行動比較	．．． 168
実験18	Wistar-Imamichi系とF344/DuCrj系の行動	．．． 168
実験19	Tsukuba情動系の行動	．．． 176
実験20	いろいろなクローズド・コロニー系の行動	．．． 183
実験21	生態場面と実験室場面の被験体内比較	．．． 190
4.2	まとめ	．．． 194
第5章	全体的考察	．．． 195
5.1	全体のまとめ	．．． 195
5.2	生態学的視点から見た新奇的な場面の考察	．．． 198
5.3	本研究で用いた系統の考察	．．． 198
5.4	結語	．．． 201

第 1 章 序

1.1 情動性の研究における生態学的視点の導入

従来の情動性研究は、オープン・フィールドという人工的な場面に投入されたラットの行動を調べることで研究されてきた。情動性の研究の流れにおいては、研究者は実験室場面にのみ注目し、ラットは自然状態ではどう振舞うのかということに関する見方、すなわち生態学的な視点を欠いていた。

生態学的な研究とは、「動物の行動はその環境から離れては記述できない」(Davey, 1989, p.10)という考えを中心に持ち、動物の行動は環境への「適応(adaptation)」に向かうよう筋道立てられている、と考える研究である。環境刺激が独立変数であり、反応という名の行動が従属変数であった行動主義的動物心理学とはちょうど反対で、生態学的動物心理学は、行動が独立変数であり、環境は生体に適応される従属変数である。

もともと、生態学的研究は、行動主義における学習の一般原理を反証する研究に源を発したものであり(例えば、誤行動(Breland & Breland, 1961)、味覚嫌悪学習(Garcia & Koelling, 1966)、学習の準備性(Seligman, 1970)、種特異的防御反応(Bolles, 1970))、現在ではそれらの先駆的研究は行動主義的一般原理の反証または例外的事例という立場から、種そのものの特性に注目した生態学的立場として再評価される。生態学的な立場は、それぞれの種の生態と種の環境への適応の過程を考慮せずには、妥当な実験の構成と結果の妥当な解釈はできないことを主張する。

本研究は、情動性研究に生態学的な視点を導入した藤田(1975a, 1984, 1986)の研究をさらに発展させることを目的とし、生態学的な場面と実験室的な場面の比較を行なう。それに先立ち、次節からは情動性の研究の流れを概観し、どのようにして生態学的視点の導入が必要となってきたかを明らかにする。

1.2 情動性の指標としての脱糞数

動物、とりわけラットやマウスの情動性の研究は、C.S.Hall (Hall, 1934) のオープン・フィールド・テストの考案に始まる。オープン・フィールド (open-field) とは、ラットが逃げ出せない程度の高さの壁で周囲を囲んだ円形または方形の箱型の装置である (Fig.1-1)。

Hallは、オープン・フィールドはラットにとって新奇で、広く明るく、逃げ場のない場面であるから、ラットは恐怖を感じ、いろいろな情動反応が生じるであろうと考えた。Hallは、1日1試行2分、全14日の試行のうち脱糞の見られた試行の数を、情動状態 (恐怖) の指標とした。さらに時代が下り、Broadhurst (1957, 1958) の頃からは、脱糞の回数よりも試行ごとの脱糞数が多く用いられるようになった。

Hallが情動性を定義したときは、情動性 (emotionality) は気質の1つ、臆病さ (timidity) として考えられた。ちなみに、Hallは気質を、臆病さ、攻撃的傾向、野性性、凶暴性、活動性、固執性および反応の速さに分類した (Hall, 1941)。気質とは、性格の中でもより下位の基底的性格であり、また、より下位の性格はその成因として環境よりも遺伝の効果が大きいと考えられるから、歴史的にはこの時点で既に情動性の遺伝的側面について着目されたと言える。

Hallによれば、測定されるべき情動反応は、全身性の筋緊張 (すくみなど)、自律神経機能 (血圧、立毛、呼吸、心搏、発汗、排泄) の変化や内分泌系の変化 (アドレナリンの分泌) などである。それらのすべてを同時に測定できれば理想的であるが、それは容易ではなく、初期の研究者 (Hall, 1934; Broadhurst, 1957, 1958) は比較的簡便な脱糞・排尿の測定から着手した。

脱糞が恐怖に関係していることは、以下の事実によって支持される。ラットが場면을反復経験すると減少すること (Hall, 1934)、場面の照明やノイズが強ければ増加すること (Dixon & DeFries, 1968; Ivinskis, 1970; McReynolds, Weir & DeFries, 1967;

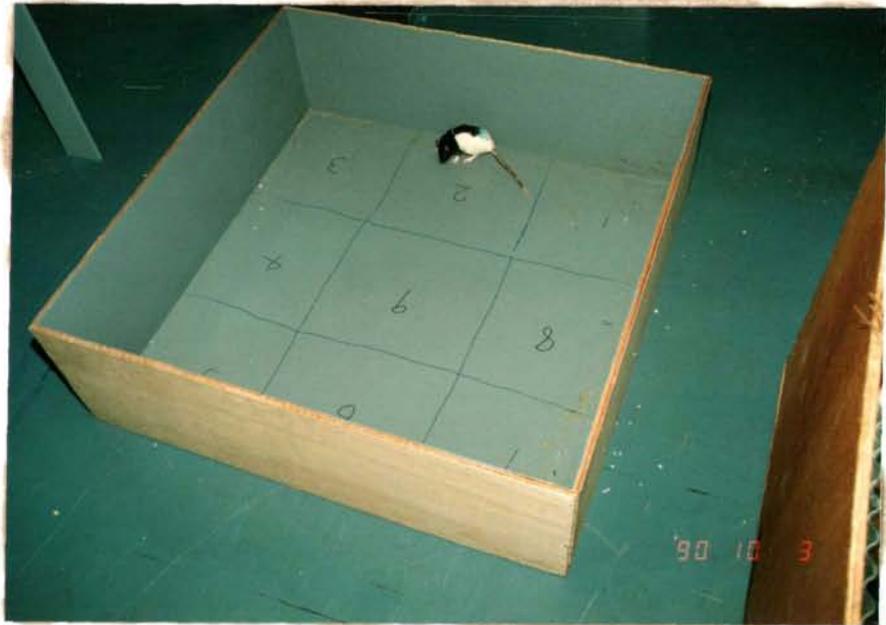


Fig.1-1 The open-field used in the Institute of Psychology, the University of Tsukuba.

Williams, 1971)、電撃を与えると増加すること (Henderson, 1966)、ラットをハンドリングすることで減少すること (Doty & Doty, 1967; Henderson, 1966)、条件づけの手続きを用いることでたやすく恐怖刺激に連合されること (Hunt & Otis, 1953) などである。

通常の飼育ケージにおいては、成体のラットは10分間に平均0.4個の脱糞数しか示さないのに、オープン・フィールドでは10分間で平均4個の脱糞をしたこと (Candland & Campbell, 1962) も、新奇な場面でみられる脱糞は恐怖によるものと考えてよいことを意味する。

しかし、脱糞数を情動状態の指標とすることの考え方に対しては、批判的な研究者 (Bindra & Thompson, 1953; Hunt & Otis, 1953; O'Kelly, 1940) と擁護的な研究者 (Anderson, 1938; Broadhurst, 1957, 1958; Evans & Hunt, 1942; Lindzey, Winston & Whitney, 1964; Pare, 1964) に分かれた。批判的な研究者の反対のおもな根拠は、脱糞数と他の情動性測度 (心搏数など) の間に明確な相関関係が認められなかったことにある。

ところで、ここで注意しなければならないことは、情動状態 (emotional state) と情動性 (emotionality) の違いである。従来、この2つの用語は混乱して用いられることが多く、特に情動状態のことを情動性と記述することが多かった。しかし、本研究においては、「情動性」は個体特性 (遺伝的性格または気質) としてのみ用いることとする。すなわち、あるラットがある条件下で他の条件下よりも脱糞数を多く示せば、その条件下で「より高い情動状態を呈している」と記述でき、同じ条件下であるラットが他のラットよりも脱糞数が多いければ、そのラットは「情動性がより高い」と記述できる。

個体特性としての情動性は現実に存在する。それは、後に述べるように、脱糞数の多いまたは少ない系統がラットおよびマウスで見いだされたり (BALB系とC57BL系 (Thompson, 1953))、作り出されたりしたこと (MR系とMNR系 (Broadhurst, 1960)、THE系とTLE系 (藤田・中村・宮本・片山・鎌塚・加藤, 1980)) による。

もちろん、この特性が情動性以外の他の特性ではないという確たる保証はないが、少なくとも脱糞数が多いことはそのラットがより情動的であることの反映であると思う。すなわち、筆者は脱糞数を情動性の指標とする考え方に基本的には賛成である。

しかしながら、脱糞数が少ない場合は、糞がたまたま直腸付近になかったのか、またはあっても何らかの抑制（例えば、交感神経系の興奮は排泄を抑制する方向に働く）のため出なかったのか分からないので、情動性が低いことの指標としては妥当性がやや低いように思われる。

さて、脱糞という情動反応が遺伝と環境の相互作用によって規定されることは、多くの研究者の認めるところであろう。しかし、これまでは環境要因（または経験的要因）に関する研究すなわち情動状態の研究が多く、遺伝要因を扱う研究すなわち情動性の研究は少なかった。

筆者は、本研究を情動性の研究、すなわち遺伝要因を扱う研究の1つと位置づける。したがって、この分野の知識を増やし深めるために、いろいろな遺伝的背景の異なる系統のラットを用いて行動を比較する。

また、本研究の特色は、ラットにとって生態学的に妥当な場面を導入する点にある。生態学的に妥当な場面とは、ラットが穴を掘って暮らせる場面、すなわち穴居可能場面とする。穴居可能場面の導入の第1の理由は、従来の新奇な場面におけるテストによる情動性の考え方よりも、穴居可能場面における情動性の定義の方が妥当性が高いと考えたからである。第2の理由は、情動性の指標としての移動活動量の妥当性への強い疑問である。これについては、次節から述べる。

ところで、この生態学的妥当性は、KoffkaやBrunswikの流れの生態学的心理学 (ecological psychology) における生態学的妥当性 (ecological validity) とは異なり、実際の生態学が中心に置く「適応」概念を包含する。歴史的にはBrunswikらの命名が早いのであるが、他に適当な用語もないから、本研究では「生態学的」とか「生態学的妥当性」という用語を使用する場合は、「適応」概念の

入ったものとする。もちろんBrunswikの用語も環境刺激を個々の生体に応じた有意味なものとして捉える点で適応概念を含み得るものであり、理論の体系が整えば、筆者の使用する生態学的概念も彼らの体系に統合され得るかもしれない。

さて、それらの生態学的概念や視点については後にまた述べることとして、さらに研究の流れを追ってみたい。次の節では、情動性の測度として脱糞数と並び用いられる移動活動量について取り上げる。

1.3 情動性の指標としての移動活動量

脱糞数 (defecation) とともによく用いられる情動性の指標は移動活動量 (ambulation) である。そして、これまで多くの研究者は、移動活動量の多いラットは情動性が低く、少ないラットは情動性が高いと考えてきた。

歴史的には、Hall (1936) が脱糞数と移動活動量の高い負の相関 (テスト1回目: $r = -.29$, 2回目: $r = -.67$) を見いだしたことで、移動活動量がクローズ・アップされたと言えよう。また、脱糞数の信頼性はあまり高くないが、移動活動量の信頼性は高いことが多かったため (例えば、テスト-再テスト信頼性で、脱糞数 $r = .48$ 、移動活動量 $r = .70$ (Ivinskis, 1966))、移動活動量の地位が次第に高まった。

ただし、脱糞数と移動活動量の間には、Hallの見いだしたような高い負の相関を得ることは希であり、Biel & O'Kelly (1940) の $r = -.68$ を除けば $r = -.30$ 以下の値を得ることが多かった。また、脱糞数と移動活動量に相関を見いだせなかった研究者は、脱糞数は情動性を反映するが、移動活動量はそれを反映せず、探索的傾向または活動性を反映すると考えることが多かった (例えば、Ivinskis (1966, 1970))。Archer (1973) のレビューによれば、脱糞数と移動活動量の間に関連のある負の相関を得た研究の方が相対的に少なく、このような負の相関はWistar系またはWistar系由来のラットを用いた場合に多く得られた。

他方、移動活動量が情動性の指標になるという考えを直接支持する研究報告も多い。例えば、強い光や音は移動活動量を減少させること (Broadurst, 1957; Bronstein & Hirsh, 1976; Henderson, 1966; McReynolds, Weir & DeFries, 1967; Williams, 1971) や、電撃を与えると移動活動量が減少し (Baron, 1963)、ハンドリングによって増加すること (Henderson, 1966)、そばに観察者や動くものがあるとラットは不活発になること (Blanchard, Mast & Blanchard, 1975; Suarez & Gallup, 1981) などである。

移動活動量は、情動反応によって抑制される移動反応を測定する

ことで、いわば逆の面から情動性を推定する。すなわち、オープン・フィールドに投入されたラットには、オープン・フィールドが彼らにとって新奇な場面であるがゆえに、「探索反応」が生じる。もちろん、「探索」という名称はいささか問題があるかもしれないが、投入されたラットが嗅ぎまわり行動 (sniffing) を基調とする探索様の行動をすることは明らかであることから、用いた。しかし、同時に新奇な場面においては恐怖 (情動状態) も生じるから、その恐怖の強さによって、本来生じるべき量の探索行動が抑制を受けることになる。

すなわちラットはフリーズングを起こし、探索行動はできなくなるので、探索行動の抑制となる。したがって、抑制を受けて減少した探索行動量 (見かけの探索行動量: apparent ambulation) と、本来の探索行動量 (真の探索行動量: net ambulation) の差が、測定すべき情動反応の強さということになる。

もちろん、真の探索行動量を知ることはできないから、見かけの探索行動量の個体差から、情動性の個体差を相対的に推定することになる。このような理論的思考の中では、真の探索行動量の個体差はあまりないか、または情動反応の個体差よりも小さいから無視できる、と考えていることになろう。

1.5で述べるように、移動活動量に関して選択交配が可能である (Tsukuba情動系のTHE系とTLE系) から、移動活動量は何らかの個体特性を反映している。しかし、それが情動性のみを反映しているかどうかということは、いくらか疑問である。すなわち、単純な動物の活動性の高・低を測定している可能性が、まだ残されている。すなわち、ベースとなるべき真の探索行動量が比較する個体間で一定でない可能性もあるのである。

また、移動活動そのものは刺激場面に対する探索活動であり、情動反応はそれを回避する活動であると考えられるわけであるから、ここには「接近-回避の葛藤 (approach-avoidance conflict)」が生じていることになる。情動性とは回避の側を支配する特性であり、そうならば接近の側の特性も同時にあるのではないかと考えることは自然である。その意味からも、ラットの移動活動量を扱う場合に

は、情動性のみならず「探索傾向」（または、より記述的に述べるならば「新奇場面における活動性」）も考察するべきであると考え
る。

もちろん、一方の極には、移動活動量は新奇場面における活動性
または探索傾向だけで決まっており、情動性を考えない立場もある
（例えば、DeFries & Hegmann (1970)・牧野 (1983)）。彼らは
記述概念として「活動性」や「刺激反応性」という用語を用いてい
る。とは言っても、彼らの立場は、やはり情動性説と同じレベルの
一元論的立場である。

それらに対して、筆者は基本的には「情動性－新奇場面の活動性
二元論」の立場、すなわち移動活動量は情動性と新奇場面の活動性
の両方に規定されているという立場に立ちたい。また、筆者は
Broadhurst (1960) や藤田 (1975a) の取った立場、すなわち情動
性や活動性を説明概念または「実在すると想定されたもの」に付け
られた用語として用いる。その点、そのような用語を記述概念とし
て使用した牧野 (1983) らや説明概念を使用することは主観的であ
る批判したArcher (1975a) とは異なる。

1.4 生態学的視点からの実験室場面の情動性研究

オープン・フィールドの開発から20年たって、別の意味で、オープン・フィールド・テストの移動活動量の妥当性に疑問が投げかけられた。Welker (1957) は、オープン・フィールドにおいては、ラットが場面から逃避しようとして、情動的に装置内を駆け回る反応（逃避反応）が生じる可能性があることを、指摘した。すなわち、オープン・フィールドに小部屋を接続すると、ラットはそこにとどまり、移動活動量が大きく減少した。

オープン・フィールドにおけるラットの逃避反応は、投入直後に起こり、急速に減少するとされる (Livesey & Egger, 1970)。また、強いノイズをかけるとオープン・フィールドでの移動活動量が増加する場合があること (Ivinskis, 1970) や、ストレスをかけた時間が長ければ移動活動量は減少するが、短時間であれば増加すること (Porsolt, Anton, Blavet & Jalfre, 1978) も、逃避反応の存在を示唆するものと考えられる。

Welkerの指摘を考慮して考案されたオープン・フィールドの代用装置が、藤田のランウェイ (藤田, 1975a) である。ランウェイとは、広くて明るい直線走路に小さな通り孔で暗い出発箱が接続している装置である (Fig. 1-2)。ランウェイ・テストは、従来は臆病さテスト (timidity test) と呼ばれ、おもに被験体が出発箱を離れるまでの時間 (出発潜時) を測定していたタイプに属する。また、オープン・フィールドは、被験体は探索を強制されるから「強制場面」と呼ばれるのに対し、ランウェイは、そこでは被験体は好きなときに出て行って探索できるから「自由場面」と呼ばれる (藤田, 1975b; Welker, 1957)。

timidity型または自由場面においては、ラットの移動活動量は初め少なく、時間とともに増加する (藤田, 1975b)。藤田は、この移動活動量のパターンこそ、情動性をよく反映していると考え、オープン・フィールドにおける移動活動量の減少パターンは、逃避反応の表れではないかと推測した。

ところで、ランウェイという装置は、もう1つ重要な意味を持つ

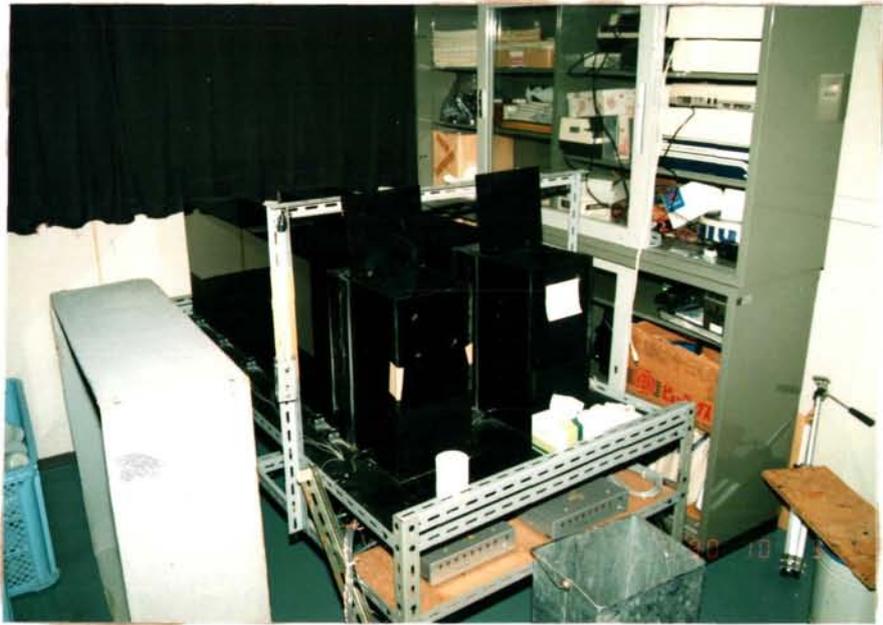


Fig.1-2 The automated Runway devised by Fujita.

ている。それは、ランウェイは、自然場面または生態場面の実験室モデルであるということである。従来のオープン・フィールドの伝統的研究には、そのような生態学的視点が欠如していた。すなわち、オープン・フィールドに対応するような場面が果して自然界に存在するであろうかと問えば答えは否定的である。

藤田(1986)は、次のように述べて、情動性と自然場面の関係について考察した。

現在生存するラットが持つ遺伝的な特性としての情動反応性は、ラットの生物としての過去の歴史の中で彼らの先祖が示した情動反応に対する自然選択の結果として作られ、残されてきたものであろう。つまり、ラットは一日の大部分を比較的安全な地下の穴の中で過ごしているが、餌を取るためには外敵のいる危険な地上へと出て行かねばならない。従って、その際に各ラットが持つ情動反応の適切さが、もっとも自然選択圧にさらされることになる。そして、そうした状況下で適切な情動反応を示したラットが生き残り、子を残したということの何世代もの反復の結果として今日のラットが持つ情動反応性があるのであり、それを規定している遺伝子も存在しているのだ、と考えたのである。

すなわち、ラットは本来穴居性の動物であり、穴とは切っても切れない関係にある。オープン・フィールドは、ラットの生態を考えれば、明らかに不自然な場面であるといえる。

Hallに始まる情動性の研究の流れは、今やランウェイ・テストがもっとも進んだ段階であろう。しかし、片やオープン・フィールドもすたれてはいない。現在、オープン・フィールドに関する研究としては、オープン・フィールド行動の系列分析を試みる研究(牧野, 1983)や、オープン・フィールドにおけるラットやマウスの行動を、捕食者との接触を回避する傾向とケージにいる仲間との再会の欲求の葛藤として説明する研究(Suarez & Gallup, 1981)、ラットが探索の時よく立ち止まる場所をホーム・ベースと呼び、そこにおけ

る行動を調べる研究 (Eilam & Golani, 1989,1990) などがある。
また、素直にオープン・フィールドを情動性の測定装置と考えている研究者もまだまだ多いと思われる。

ここで、ランウェイ・テストにも1つ問題があることに触れておこう。それは、1.3で考察したことと同じことで、真の探索行動量の個体差が、無視できるほど小さいと本当に言えるかどうかということである。それが言えないのならば、ランウェイ・テストの移動活動量を情動性の指標とすることは妥当でなくなる。この問題は、本研究のテーマの1つであり、第3章および第4章において検討する。

1.5 Tsukuba情動系ラットの形成と特徴

個体特性としての情動性は遺伝的特性でもあることを確かめるため、Hall(1951)は脱糞した日数を、Broardhurst(1960, 1975)は脱糞数の多少を指標にラットを選択交配し、高脱糞系と低脱糞系を作った。こうして、脱糞数によって測られる情動性は遺伝的特性であることが明らかとなった。Broardhurstの高情動系はMR(Maudsley Reactive)系、低情動系はMNR(Maudsley Nonreactive)系として有名である。ちなみに、Hallの高情動系はIR(Iowa Reactive)系、低情動系はINR(Iowa Nonreactive)系と呼ばれている。

一方、藤田は1972年から、ランウェイ・テストの移動活動量の高・低を指標に、Wistar系ラット(現在のWistar-Imamichi/Iar系の基礎集団の1つである)を選択交配し、ランウェイ・テストにおいて不活発なTHE系(Tsukuba High Emotional strain)と活動的なTLE系(Tsukuba Low Emotional strain)を作った(藤田, 1975a; Fujita, 1984)。移動活動量の変化と平行して、THE系の脱糞数は世代とともに増加し、一方TLE系のそれはほとんどゼロとなった。近交化の基準である第20世代においては、移動活動量と脱糞数の両測度において両系はほぼ完全に分離した。現在、筑波大学心理学系・動物実験棟において維持されているTsukuba情動系は、THE系とTLE系ともに第49および第50世代である。

Tsukuba情動系の一連の系統比較の研究からは、THE系は内向的な行動形式で事態に対処し、TLE系は外向的な行動形式で事態に対処すると、要約できた(藤田ら, 1980)。例えば、シャトル箱における試行間移動数(ITR)はTLE系の方が多く、能動的回避学習はTLE系が優れたが、受動的回避学習はTHE系の成績が良かった(藤田・片山, 1981)。藤田・片山は、この両回避学習の成績の差は学習能力の差というよりも、情動刺激に対する両系の反応性の差を反映していると、考えた。また、ランウェイ・テストにおける系統差と符合して、高架式走路、水中直線遊泳路(中村・藤田, 1980)、オープン・フィールド(中村・阿部・藤田, 1978)、シェルター付きオープン・フィールド(藤田, 1988)においても、TLE系がTHE系より

も活動的であった。

生活場面における一般活動性としては、阿部ら（1977）は、ホーム・ケージの活動量には系統差がないことを見出した。シーソー式の活動測定器（群大式アンビュロ・ドリンコ・メーター）においては、TLE系がより活動的であったという報告（中村・加藤・藤田，1982）と、逆にTHE系が活動的であったという報告（増井，1990）があるが、どちらもその差は大きいものではなかった。これらの事実は、Tsukuba情動系の移動活動量に関する系統差は、一般活動性の反映でないことを示した。また、個体識別のためのマーキングの時の発声（vocalization）がTHE系に多く、TLE系に少なかった（中村・藤田，1979；中村，1981）ことも、Tsukuba情動系は情動性に関して分離してきたという考えの妥当性を強めた。

その他の生理学的データなどを含むいろいろな項目についてのTHE系とTLE系の詳しい系統比較は、増井（1990，Pp.56-61）を参照されたい。

さて、Tsukuba情動系の系統差と他の情動系の系統差を比較することは興味深い。例えば、オープン・フィールドでは、モーズレー系のMNR系はMR系よりも脱糞数が少なく、活動的で（Wilcock & Boardhurst, 1967）、シャトル箱での条件性回避反応の学習成績が良かった（Owen, 1962; Boardhurst & Levine, 1963）。これらの結果は、Tsukuba情動系の系統差に符合する。

回避学習の成績を基準に選択交配されたローマン系やシラキュース系もTsukuba情動系に対応がある。RHA（Roman High Avoider）系はRLA（Roman Low Avoider）系よりも、オープン・フィールドで活動的で脱糞数が少なかった（Battig, Driscoll, Schlatter & Uster, 1976）。SHA（Syracuse High Avoider）系とSLA（Syracuse Low Avoider）系には移動活動量の差はなかった（Brush, Baron, Froelich, Ison, Pellegrino, Philipps, Sakellaris & Williams, 1985）が、SLA系はSHA系よりも脱糞数が多かったことなどから、情動性が高いとされた（Brush, Del Pain, Pellegrino, Rykaszewski, Dess & Collins, 1988）。もちろん、RHA系の能動的回避学習の成績は良く、RLA系の成績は悪く

(Holland & Gupta, 1966)、SHA系は能動的回避学習の成績が良く、SLA系のそれは悪かった (Brush, Froelich & Sakellaris, 1979; Iso, Brush, Fujii & Shimazaki, 1988) ことも符合する。また、SLA系の受動的回避学習の成績が良い (Brush, et al, 1988) ことは、THE系によく似ている。

系統差の比較と関連して、一般的に見られるラットの性差を考察することも興味深い。結論から言えば、雄はTHE系に、雌はTLE系に対応した活動パターンを示す。すなわち、雌は雄よりも活動的で、脱糞数が少なく (Archer, 1975b)、また能動的回避学習に優れ、雄は受動的回避学習に優れる (藤田・片山, 1981)。

1.6 多変量解析による情動場面の構造

情動性の尺度である移動活動量や脱糞数などの測定項目の信頼性や構成概念の妥当性を調べる目的で、各データ間の相関を分析し、さらには得られた各相関行列から多変量解析を行なって、データの背後にある構造を調べる試みがいくつかなされてきた (Archer, 1973; Royce, 1977; Walsh & Cummins, 1976)。本研究においては、主成分分析を多用するので、ここで立ち返って多変量解析による研究をまとめてみた。

情動性の尺度としては、脱糞数と移動活動量以外に、排尿、後ろ足立ち行動 (Pare, 1964)、オープン・フィールドの中心区画での活動 (Ader & Belfer, 1962)、投入区画からの出発潜時 (Ader, Friedman & Grota, 1967; Ivinskis, 1970)、フリーズングしている時間 (Doyle & Yule, 1959)、オープン・フィールドでの摂食行動 (Hall, 1934)、逃避学習・回避学習の成績 (Imada, 1970)、心搏数 (Blizard, 1971; Candland, Pack & Matthews, 1967)、血中コルチコステロン・レベル (Ader, 1969; Denenberg, 1969) などが扱われている。それらの中でよく用いられる項目は、移動活動量、脱糞数および排尿得点の3つであるようだ。

各項目間の相関から多変量解析を行ない、背後にある因子構造を探索した主成分分析・因子分析型の研究は数多い (Billingslea, 1942; 藤田・阿部, 1977; Furchtgott & Cureton, 1964; Holland & Gupta, ; 北岡・藤田, 1989a; Maier, Vandenhoff & Crowne, 1988; 牧野, 1973, 1976; 牧野・藤田, 1971; McClearn & Meredith, 1964; Poley & Royce, 1970, 1973; Royce & Poley, 1975; 高橋・牧野, 1972; Whimbey & Denenberg, 1967; Willingham, 1956, など)。これらの研究においては、おもにオープン・フィールドまたはオープン・フィールドを含むいろいろな場面におけるさまざまな項目から因子構造が抽出され、それぞれの因子に各研究ごとにまちまちの名称が付けられている。

例えば、Whimbey & Denenberg (1967) は、オープン・フィールドにおけるラットの移動活動量と脱糞数から「情動反応性

(emotional reactivity) 」と「探索 (exploration) 」の2因子を抽出したが、McClearn & Meredith(1964)は、オープン・フィールド、Y迷路、バリアなどのテスト・バッテリーをマウスに行ない、「移動活動性 (ambulatory activity) 」、「なわばりマーク (territorial marking) 」、「壁探り行動 (wall-seeking) 」、「脱糞 (defecation) 」および「バリアに関する行動」の5因子に分類した。

Royce(1977)は、以上の多変量解析的研究結果は複雑に見えても、3つの因子を考えれば、うまくまとめることができるとした。それは、「運動発現 (motor discharge) 」、「自律神経のバランス (autonomic balance) 」、「縄張り行動 (territorial marking) 」である。運動発現はオープン・フィールドの移動活動量、出発潜時、中心区画への進入行動に反映され、自律神経のバランスは脱糞数に、縄張り行動は排尿数・量に反映される。

しかし、以上の多変量解析的手法にはやや妥当性を欠く場合がある。それは、軸の回転を伴う因子分析を使用する場合である。軸の回転を行えば、因子負荷行列から計算される個体の因子得点が、各因子間で独立でなくなるからである。すなわち、軸の回転は各因子の個体得点における独立性を奪い、回転後の因子に個体特性の名称を付けることは妥当でなくなる。なぜなら、個体特性はお互いに独立であることを仮定するからである。

例えば、「情動性」という用語は、仮定される個体特性に付けられるべき名称であるから、回転をした後の因子に付けられるべきではない。また、回転後の因子は項目の分類となるから、Royce(1977)の「運動発現」、「自律神経のバランス」、「縄張り行動」は、誤解を防ぐために、「運動発現測定項目」、「自律神経のバランス項目」、「縄張り行動測定項目」と改称すべきである。また、Whimbe & Denenberg(1967)は、5試行のオープン・フィールド・テストにおけるラットの移動活動量と脱糞数から、「探索」と「情動反応性」の2因子を抽出したが、同様の批判が加えられるべきである。さらに、それらの因子は、それぞれ移動活動量と脱糞数という項目に対応しただけとも言える。一般的に言って、移動活動量と

脱糞数のそれぞれの信頼性はそれらの間の相関よりも高いから、回転後の同じ因子にまとまりやすく、Whimbey & Denenberg型の結果を導き易い。

個体特性としての「活動性」や「情動性」の研究のためには、軸の回転は行なわないのがよい。ということは、主成分分析（因子分析の共通性を1とした主因子解）を用いることが適当と考えられる。主成分分析を用いた研究には、牧野（1973）、牧野・藤田（1971）、高橋・牧野（1972）や北岡・藤田（1989a）などがある。また、回転前の因子構造も示してある研究には、Furchtgott & Cureton（1964）やMaier, et al.（1988）がある。

しかしながら、こうした多変量解析的研究にはさらにもう1つの欠点がある。それは、被験体の選び方で結果が大きく左右されることである。例えば、Tsukuba情動系のTHE系は低活動・高脱糞の系統であり、逆にTLE系は高活動・低脱糞の系統であるから、Tsukuba情動系を用いれば移動活動量には強く正に、脱糞数には強く負に負荷する因子が見られよう。

しかし、多変量解析は各項目が独立に正規分布をすることを仮定しているから、この系統の選び方は妥当ではない。理想的には、あらゆる遺伝型を適当に含む系統を選べば良いのであるが、そのような系統は確立されていないから、複数の系統を調べてみる必要がある。本研究では、多くの系統を用いるが、その理由の1つは今述べたことにある。

1.7 穴居可能場面におけるラットの行動

いままで、穴掘り行動を直接情動性に結びつけて考察した研究は、藤田(1984、1986)だけである。藤田は、THE系はTLE系よりも早く穴を掘る傾向にあることを見出した。しかし、本研究で穴掘り行動に注目する限りは、情動性に関係してなくても、穴掘り行動全般の知識も必要であろう。本節では、ラットの穴掘り行動とその研究成果を概観したい。

まず、「穴(burrow)」を定義する。本研究では、穴とは、地上からの捕食者に対して、ラットがその姿を完全に隠すことのできる地下の空間とする。したがって、単なる窪みは穴とはみなさない。

また、本研究では、穴掘り行動をburrowing behaviorの訳とし、diggig behaviorは土掘り行動と訳して区別する。穴掘り行動とは、土掘り行動などによって地下に穴の体系を形成し、かつそれを維持・利用する行動である。土掘り行動によって穴が形成されない場合、すなわち身を隠すことのできる場所を作らない限り、それは穴掘り行動とはみなさない。

(1) 穴の構造的分類

穴は、入り口(entrance)、巣部屋(nest chamber)、およびそれらを接続するトンネル(tunnel)からなる。

穴の複雑さの尺度としては、入り口の数、巣部屋の数、入り口・巣部屋・穴の分岐点で区切られたトンネルの節数(segment)のほか、トンネルの全長やループの有無、広い装置では1つにつながったトンネルのネットワークの数、またはそれらのデータを足し合わせたもの(Adams & Boice, 1981a)が用いられる。

入り口は、さらに開口型と閉鎖型に分けられる。閉鎖型の入り口は栓孔(bolt hole)とも呼ばれ、緊急用の脱出口と考えられている(Pisano & Storer, 1948; Flannelly & Lore, 1977)。

巣部屋は、穴の一部が膨らんだ場所である。それは、1つの穴のネットワークの中に1つか2つあり、枯草などが巣材として敷かれる(Pisano & Storer, 1948)。また、巣部屋は接続するトンネルよりも幾分低い位置にあることが多いが、少し高い位置にある場合

もある。巣部屋には2つのトンネルが接続し、そのうち1つは栓孔につながっているという型が多い。

(2) 穴の機能的分類

穴は、機能的に、巣穴 (nest burrow, home burrow)、退避穴 (retreat burrow, refuge burrow)、貯蔵穴 (cache burrow, storage burrow) に分類される (Pisano & Storer, 1948; Steiniger, 1950; Ruffer, 1965; Wallace, 1988)。

巣穴：ネズミの居住する巣部屋または巣部屋のある穴のこと。退避穴や貯蔵穴とは異なり、トンネルが行き止まりである場合は少ない。

退避穴：外敵に襲われたときに逃げ込む一時的退避所。水平面に対して45度の急角度で掘られ、膨らみ(巣部屋)は形成されない (Ruffer, 1965)。

貯蔵穴：餌を蓄えておく場所。

Wallace (1988)によると、巣穴に餌を貯蔵する例や、退避穴に巣を移す例が頻繁にみられ、これらの穴は機能的に固定的なものではないことが分かった。

(3) ラットの初期の土掘り行動と穴掘り行動

前肢で土材を引っかき、掘られた土材を腹部に貯め、後肢で土材を後方に蹴り飛ばす。ラットは向きを変えて土材を前肢で押し出すこともある。また、口で加えて運ぶこともある (Flannelly & Lore, 1977)。

土掘り行動はおもに夜に見られたこと (Wolfe & Esher, 1977) から、穴は夜に掘られることが多いと考えられる。

装置に投入されたラットは、すぐには穴を掘らず、地表面を凸凹にするだけであった。6日目前後に穴を掘った (Flannelly & Lore, 1977; 藤田, 1986)。マウスは1~3日で掘った (Adams & Boice, 1981a)。

ラットは餌場に近く、掘り易い土の傾斜面によく穴を掘った (Lore & Flannelly, 1978)。

(4) ラットの生活状況

一般的な予想に反して、ラットは日中でも穴の外に出て、よく活

動する (Pisano & Storer, 1948)。また、これも予想に反し、深夜にはラットは穴の中にいることが多かった (藤田, 1986)。

(5) 穴掘り行動の個体差

ラットの穴掘り行動に関する個体差は大きく、その一貫性は高かった (Negrao & Schmidek, 1987)。

ラットでは90~120日齢のラットがよく穴を掘り (Boice, 1977)、マウスでは90日齢のマウスがよく穴を掘った (Adams & Boice, 1981a)。

(6) 穴掘り行動の種差

Rattus norvegicus (ドブネズミ、または単にラット) と *Rattus rattus* (クマネズミ) の穴掘り行動にはあまり差がなかった (Flannelly, Kemble & Hori, 1986)。

Peromyscus の中では、*P. leucopus* が一番よく穴を掘り、*P. floridanus*, *P. maniculatus bairdii* と続き、*P. maniculatus gracilis* はあまり掘らなかった (King & Weisman, 1964)。

土掘り行動については、前肢を交替に、後肢を同時に動かす種が多かった (*Mus*, *Peromyscus*, *Onychomys* など) が、マウス (*Mus musculus*) は後肢も交替に蹴った (Webster, Williams & Owens, 1981)。

(7) 穴掘り行動の性差

穴掘り行動の性差は種によって違うようである。

性差は見られないとする研究	Boice (1977) (ラット)
雄より雌がよく掘るとする研究	Negrao & Schmidek (1987) (ラット) 北岡・藤田 (1988a) (ラット)
雌より雄がよく掘るとする研究	Dudek, Adams, Boice & Abbott (1983) (マウス) Wolfe & Esher (1977) (<i>Peromyscus polionotus</i>)

Ruffer (1965) は、雌と雄では性による役割の違いがあると考えた。Boice (1977) は、ラットの雌は妊娠してもよく穴を掘るようにな

るわけではないことを示した。

(8) 野外フィールド研究と実験室内研究

野外フィールドと実験室内の水槽様装置における穴掘り行動には本質的な差は認められない(穴を掘るまでの日数や穴を掘り始める位置などに差なし)(Adams & Boice, 1981a; Boice, 1977)。

野外フィールドで捕獲してきたラットは餌も水もすぐに摂取する。しかし、一度満腹すると、人がそばにいる場合水は飲むが餌は食べない(Pisano & Storer, 1948)。

野外フィールドの研究: Adams & Boice (1981a)

Boice (1977)

Boice & Adams (1980)

Calhoun (1962)

Dudek, Adams, Boice & Abbott

(1983)

藤田 (1984, 1986)

Nieder, Cagnin & Parisi (1982)

Pisano & Storer (1948)

Steiniger (1949)

実験室内の研究: Adams, Abbott & Dudek (1981)

Adams & Boice (1981a)

Adams & Boice (1981b)

Boice (1977)

Bouchard & Lynch (1989)

Dudek, Adams, Boice & Abbott (1983)

Flannelly & Lore (1977)

Negrao & Schmidek (1987)

Schultz (1972)

Webster, Williams & Owens (1981)

(9) 家畜化の影響

Skinner(1966)の「系統発生的消去 (phylogenetic extinction)」に代表されるように、実験室ネズミは何代にも渡って飼われている間に野生の性質を失うかもしれない、という考えがある。しかし、

野生ネズミと実験室ネズミの間では、穴掘り行動には本質的な差（穴の大きさ、形、作り方の差）は見られなかった（ラット：Boice (1977)；Nieder, Cagnin & Parisi (1982)，マウス：Adams & Boice (1981a)）。

穴掘りの経験は穴掘り行動に対してやや促進的に働くが、そのような学習効果よりも遺伝の影響が大きい（Boice, 1977）。

しかし、穴の中で育ったラットは、普通の金属ケージの中で育ったラットよりも、進入してきたラット（イントルーダー）に対してより攻撃的であった（Nikoletseas & Lore, 1981）。

（10）行動遺伝学的研究または系統差の研究

C57BLはBALBより複雑な穴を掘った（Adams & Boice, 1981a）。これは、活動性の違いが反映したものと考えられた。C57BLとBALBのF1は両親の中間ではなく、両親よりさらに複雑な穴を掘った（Dudek, Adams, Boice & Abbott, 1983）。

THE系はTLE系よりも若干穴を掘るまでの潜時が短く、地上に出ている時間が短かった（藤田, 1984, 1986）。

（11）ネズミに穴掘り行動を動機づけるものは何か？

穴掘り行動において必要不可欠な土掘り行動は、地中に埋まっている餌を捜すために行なわれる（Wolfe & Esher, 1977）か、またはその餌探し行動がAllportの機能的自立（functional autonomy）状態にあるという見方がある。しかし、少なくとも土掘り行動は餌探し行動ではなく、また餌探し行動から機能的に自律したものでもないようである（Fantino & Cole, 1968）。穴の中にいれば気温の変動と外敵の襲来から身を守れるという機能的見方（Ruffer, 1965; Boice, 1977）もある。しかし、気温に関しては、穴掘り行動は体温調節行動ではないとされた（Bouchard & Lynch, 1989）。

土掘り行動は、嫌悪刺激で解発される（慣らされていないオープン・フィールド（Shultz, 1972）、尾を挟む（Watson, Short, Monroe & Warfield, 1980））。また、他個体の臭いのついた砂を臭いなしの砂よりもよく掘った（Wilsoncroft, 1975）。そのほか、外側視床下部の刺激でも、土掘り行動は解発される（Watson, Short, Monroe & Warfield, 1980）。

Flannelly & Lore (1977) は、ラットが他のコロニーのラットに遭遇した時に見られる土掘り行動に注目し、穴を形成することで闘争が減少することから、穴掘り行動の原因としてラット同士の対決的出会い (agonistic encounter) を示唆した。

そのほか、バーを押すと砂が出てきて土掘り行動が可能になるという状況下においては、マウス (*Peromyscus*) はコントロール群 (バーを押しても砂が出ない) よりもバー押しが多かったことから、穴を掘れる環境はそれだけで強化子となり得る (King & Weisman, 1964)。

Wallace (1988) は、穴掘り行動の理解には、穴を得ることによるラットの適応を考え、その適応が何らかの目標 (goal-settings) となって穴掘り行動が起こるとした。また、彼は、ラットがシェルターに身を隠す行動と穴掘り行動の関連を指摘した。

1.8 本研究の目的

本研究においては、従来型の実験室的研究（新奇な場面）の範囲を超え、ラットにとって自然場面または生態場面（穴居可能場面）におけるラットの行動を研究することで、情動性の研究をより妥当で、より広がりのあるものにすることを目的とする。筆者は、穴居可能場面における行動で定義される情動性こそ、その妥当性が最も高いと考える。まず次の章では、穴居可能場面または生態場面における情動性測度に問題がないかどうかを調べる。そのさらに後の章では、生態場面で情動性が同定された系統について、新奇な場面の移動活動量や脱糞数を比較し、「情動性－新奇場面の活動性二元論」を検証する。

生態場面の情動性研究のバイオニアとして、藤田（1984）は、野外の施設にTsukuba情動系ラットのコロニーを作り、生態学的に妥当な場面での情動性の研究に着手した。その結果、THE系はTLE系よりも早く穴を掘り、土掘り行動が多く、観察者が観察する時に穴に入りやすい傾向にあることなどが観察された。本研究では、藤田の研究を継承し、穴居可能な実験室内または野外の場面にラットを数匹または1匹ずつ投入し、そこでのラットの行動を観察するとともに系統比較を行なう。

本研究において、筆者は次の3項目を情動性の指標として考えた。それは、「穴を掘るまでの潜時」、「穴掘り量」および「穴への逃避行動」である。

それらの項目を情動性の指標として選んだのは、より情動性の高いラットほど、より早く安全な場所を得ようとするであろう（穴掘り潜時）、襲ってきた捕食者を避け、できるだけ多く逃げられるようにより長い穴を掘るであろう（穴掘り量）、また、捕食者を意味する刺激からより素早く逃避するであろう（穴への逃避行動）と考えたからである。

その次に、生態場面における以上の項目から判断されたラットの情動性の高・低を、新奇な場面におけるラットの諸行動と比較し、新奇な場面におけるラットの行動の再評価を行なう。すなわち、従

来の情動性の測度（新奇な場面の移動活動量と脱糞数）が生態学的な情動性測度と相関するかどうかを調べる。その上で、筆者の提起した「情動性－活動性二元論」を検討し、それらの特性の寄与する程度も調べる。

ところで、穴居可能場面のテストには、より広い実験施設とより長い時間、およびより大きい労力が必要である。また、比較心理学の中ではもちろんそれ以外の分野（生理心理学など）でも、新奇な場面のテストがたいへんポピュラーに用いられている。であるから、新奇な場面における項目が生態学的な妥当性を持っている（穴居可能場面における情動性項目と相関がある）ならば、情動性に関係した研究に新奇な場面を用いることは、経済的・実用的にも有用となる。

そこで本研究においては、新奇な場面の項目が生態学的妥当性を認められた場合に対応するためにも、そのほかの従来型の研究も推進しておく。そこで注目する点は以下の通りとする。

- ①オープン・フィールドにおいては、ラットが情動的に逃避する（藤田，1975a）と言われるが、それが事実かどうかを調べる。
- ②ラットに与える嫌悪性の異なると考えられるオープン・フィールド、ランウェイおよびI迷路におけるラットの行動を比較することで、新奇な場面においてラットの情動性をより明確に抽出することを目指す。同時に、新奇な場面の移動活動量を規定すると想定される情動性および「新奇な場面の活動性」の寄与の程度を調べる。
- ③新奇な場面におけるシェルターの効果を確認し、さらにシェルターが生態場面の穴のモデルとして妥当かどうかを調べる。

1.9 本研究の手法 - 多変量解析と系統比較 -

本研究においては、Wistar-Imamichi/Iar系はTsukuba情動系の基礎集団と同根であるという事実を踏まえ、同系を情動性が中立していると考えて、Tsukuba情動系のコントロール群として用いる。

従来使われることの少なかった雌ラットも雄ラットと同数用いた。比較心理学の文献に雌ラットの出現頻度が低い理由は、性周期がデータの信頼性を低くするということであつたが、穴掘り行動や新奇な場面における移動活動量・脱糞数に性周期があるという報告はないので用いてみた。そもそも動物は雌と雄からなっているのであるから、両性用いることでより妥当な結論を得ることができると考えられる。

しかし、ラットの飼育環境の明期と暗期にテストすると、暗期においてより活動的であることが見いだされている (Ader, 1969)。したがって、生活時刻の影響を排除するために、本研究のランウェイ・テストなどの新奇な場面・テストはすべて、消灯前の1~5時間の間に行なった (ちなみに、本研究で用いたラットの飼育室および実験室には、明期8:00-20:00、暗期20:00-8:00のライト・コントロールが施されている)。

用いたラットの被験体は、60~90日齢で用いた。その理由は、一般的に、離乳期 (20日齢ごろ) から40日齢ぐらいまでは、オープン・フィールドにおいては成体期よりも不活発で脱糞が少なく、成体期に入る50日齢以降において移動活動量と脱糞数は一定になることが知られている (Candland & Campbell, 1962) からである。

本研究は、従来の新奇な場面に加え生態場面を導入し、個体特性として情動性と活動性を研究しようとするものであるが、その研究方法は2種類ある。1つは、多くの個体の多くの行動のデータから多変量解析を行ない、それらの中に含まれる主成分構造を調べることで、個体特性を抽出するものである (多変量解析による個体特性の研究)。もう1つは、ラットの各系統の示す平均的な行動の違いを、特性の違いとして研究するものである (系統比較による個体特性の研究)。

後者の研究方法は、各系統の平均値を1匹の個体値と見立てて個体特性を考えることになる。従って、系統内の分散は小さい方が良く、その点近交系の使用が望まれる。しかし、ラットには近交系が少ないためこの研究方法はやや有効性を欠くと理論的には考えられる。もっとも、実際のクローズド・コロニー系（Wistar-Imamichi系やSprague-Dawley系）はかなり均一であり、系統比較の個体特性の研究にも十分用いられると思われる。

前者の方法、すなわち多変量解析による個体特性の研究には、1つ欠点がある。それは、ある特性の関係する項目の得点が十分ばらついて、その特性の高・低の両方をよく反映していなければ、その特性はうまく抽出され得ない。したがって、ばらつきの大きい系統を選ぶか、個体数をより多くする必要がある。

後者の方法、すなわち系統差による研究にはそのような問題はないが、なるべく多くの系統を「偏りなく」かつある特性に関して十分「偏った」系統も選ばなければならない。現実にはどの系統を組み合わせると標準的となるかということと、それらの系統群のうちどの系統がその特性について偏っているのかはあらかじめ分からないので、系統の選択の妥当性という問題が残る。

本研究においては、両者の方法を使うことで欠点を補償し、より妥当で信頼度の高いデータを得るよう努力する。ただし、穴居可能場面の研究においては、装置の数の制約上、個体数を多変量解析に十分なほど多くすることができなかつたので、系統比較のみとした。

なお、本研究の主成分分析においては、固有値が1以上の主成分をすべて、または、固有値が1以上の主成分が1つしかない場合は固有値の大きい順に2つまでの主成分を表に示した。

第2章 生態場面（穴居可能場面）におけるラットの行動

第1章で述べたように、生態学的に妥当な情動性の測度として、穴居可能場面における（1）穴掘り潜時、（2）穴掘り量、および（3）穴への逃避行動の3つの項目が候補として考えられた。なぜなら、臆病なラットほど（1）捕食者に襲われる危険を早く回避するために、より早く身体を隠すことのできる穴を掘るのであろう、（2）実際に捕食者が穴の中まで襲ってきた場合に備えて、逃避する安全な場所をより多く確保するために、より長い穴を形成するのであろう、また（3）実際に捕食者または捕食者の可能性のある動物が現われたときには、より速やかに穴に逃避するのであろうと、推測できるからである。

本章においては、以上の仮説を検証するために、従来情動性が高いまたは低いと考えられてきた複数の系統を用いて、穴居可能場面におけるラットの行動を調べた。また、穴居可能場面として、野外の装置（野外フィールド）とともに、実験室内の装置をも用いた。これは、野外では困難な環境の諸条件を統制して研究するためである。もちろん、実験室内の場面は野外とは異なるために生態学的な妥当性が低くなることが予想されるが、それは野外フィールドにおいて得られた結果との比較の中で検討した。

2.1 実験室内の複数匹用装置における穴掘り行動

本節においては、実験室内に穴居可能場面を設定して、そこにおけるラットの行動を調べる。まず実験1では、穴居可能場면을構成する土材として新開発の土材を用いてラットに穴を掘らせ、その土材に実際の土とどの程度同じように穴を掘るかを観察し、新土材の生態学的な妥当性を調べた。その新土材の妥当性の検討の後、実験2と実験3において、情動性の高・低に関して偏りのあると考えられるラットの系統を用いて穴掘り行動を調べ、穴居可能場面におけるラットの3つの情動性の行動項目の示す方向と従来の情動系ラットの行動の方向が一致するかどうかを調べた。

実験1 新しい土材におけるラットの穴掘り行動

ラットの穴掘り行動または穴居可能場面における行動を実験室内で観察・研究した例は多くない(Boice(1977)やAdams & Boice(1981)など)。しかも、それらの研究では被験体を穴居させる期間は長くても10日間程度であり、穴居可能場面におけるラットやマウスの行動が長期間にわたって実験室内で観察されたことはない。しかし、生態学的に妥当な場面として穴居可能場面を用いるためには、かなり長期にわたりそこで暮らさせるべきであろう。

穴居可能場面における行動の観察期間が短い理由は、明らかに土材にある。従来の研究では、土材として土、砂および泥炭やそれらの混合物が使用された。しかし、それらの土材は耐久性が低く、不均質で、コストがかかるという弱点を抱えている。すなわち、腐りやすく、材質がバラバラで、装置を破損しやすいのである。また、維持もやっかいで、乾燥すると穴が崩れるから、水を時々かけてやらなければならない。

そこで本実験では、脱脂綿とオガクズの混合物を土材として穴居可能場면을構成し、この新土材の有用性と妥当性を検討する。

方法

被験体 動物繁殖研究所より供給を受け、筑波大学心理学系において維持・繁殖しているWistar-Imamichi/Iar系（クローズド・コロニー系）ラット♀18匹、♂18匹、合計36匹を、装置への投入時に70～90日齢で用いた。

装置 強化ガラス製の水槽様のケージ（105×45×60cm）（Fig. 2-1）を用いた。天井は金網、底は鉄板製である。ケージの側面の枠組みは鉄製であるが、ラットは強化ガラスとガラスを入れるための細い（幅約4cm）プラスチック製のレールの部分にのみ接することができる。

土材として、オガクズ（日本チャールス・リバー(株)「ホワイトフレーク」）と脱脂綿を層状に積み重ね、オガクズ5層、脱脂綿4層の人工土を作った。底から地表までは27cm、天井から地表までは33cmである。ホワイトフレークはエゾマツから作られ、平均が5mm×5mm×0.2mmのチップである。比重は0.06で、吸水力は3.2g/1gである。

鉄製の餌箱（16×4×8cm）と水びん（直径約7cmのプラスチック製の準球状のタンクに、長さ5.5cmの導水用の鉄パイプが接続している）を、それぞれの餌の出る低面と飲み口が地上から15cmの高さになるように吊した。餌箱には、約3.4gの円筒型の餌ペレット（オリエンタル酵母製：MF）を一杯に詰めた（約110個）。水びんには、通常の水道を詰めた（約270ml）。餌と水は随時補充し、ラットに剥奪条件（deprivation）がかからないようにした。

手続き 明暗サイクルは、8:00-20:00（明）、20:00-8:00（暗）とした（明期200ルクス前後、暗期1ルクス以下）。実験室の気温は22～26°Cに調節した。

3匹を一群として地上に投入した。まず、穴掘り潜時（穴を掘るまでの日数）を記録した。それは、綿に潜って姿を消すまでの潜り込み潜時（diving latency）と、安定したトンネルが確認されるまでの穴形成潜時（burrow-constructing latency）に分けて分析した。潜り込み潜時は、投入された3匹のうち1匹でも土材に潜った



Fig.2-1 The laboratory burrowing chamber with cotton-shavings soil material used in this study.

日数をデータとした（投入日を0日目とした）。

投入後40日目に、ラットを手で捕まえて装置から取り除いた。まず、掘り出された土材の量を地上の凹凸の程度によって、目分量で「0.0凹凸なし、0.5凹凸多少あり、1.0凹凸あり、2.0凹凸多くあり」に得点化した。凹凸は、「小さい凹凸 (fine unevenness)」と「大きい凹凸 (large unevenness)」の2つに分けてそれぞれ得点化した。なぜなら、「小さい凹凸」はその測定の日以内に掘り出された土材の量を表わすと考えられ、土掘り行動のオペラント水準を表わすと考えられる一方、「大きい凹凸」は穴全体の長さなどと同じく、それまでに掘られた地上の土材の量を示すと考えられたからである。

入り口 (entrance) とは、穴の地上における開口部とした。栓孔 (bolt hole) (Flannelly & Lore, 1977) も入り口に数えた。

最後に土材を分解し、巣部屋と掘られた穴の構造を調べその長さを測定した。トンネルの中で膨らんだ部分を巣部屋 (nest chamber) とみなした。穴全体の長さとして、各部のトンネルの直径の大きさを無視し、トンネルの断面の中心の全長を測定した。この場合、巣部屋もトンネルの一部と考え、トンネル全長 (tunnel length) として算出した。

以上、分析した項目は、穴掘り潜時 (潜り込み潜時と穴形成潜時の2種類)、入り口の数、巣部屋の数、トンネル全長、土掘り行動の得点 (小さい凹凸と大きい凹凸の2種類) の計7項目とした。

結果と考察

♂の2ケージ (33%) には穴ができなかったが、それら以外のケージでは、自然界の穴に酷似した穴が形成された。概して、♂は短い盲腸状の穴を、♀は複雑で行き止まりのないループ状になった穴を掘ることが多かった (Fig.2-2)。

本研究の土材はオガクズと綿を層状に重ねたものであるから、自然界の土と違って、ラットは潜り込むことができるが、観察からは、土材に潜り込む (diving) ためにはやはり土掘り行動 (digging)

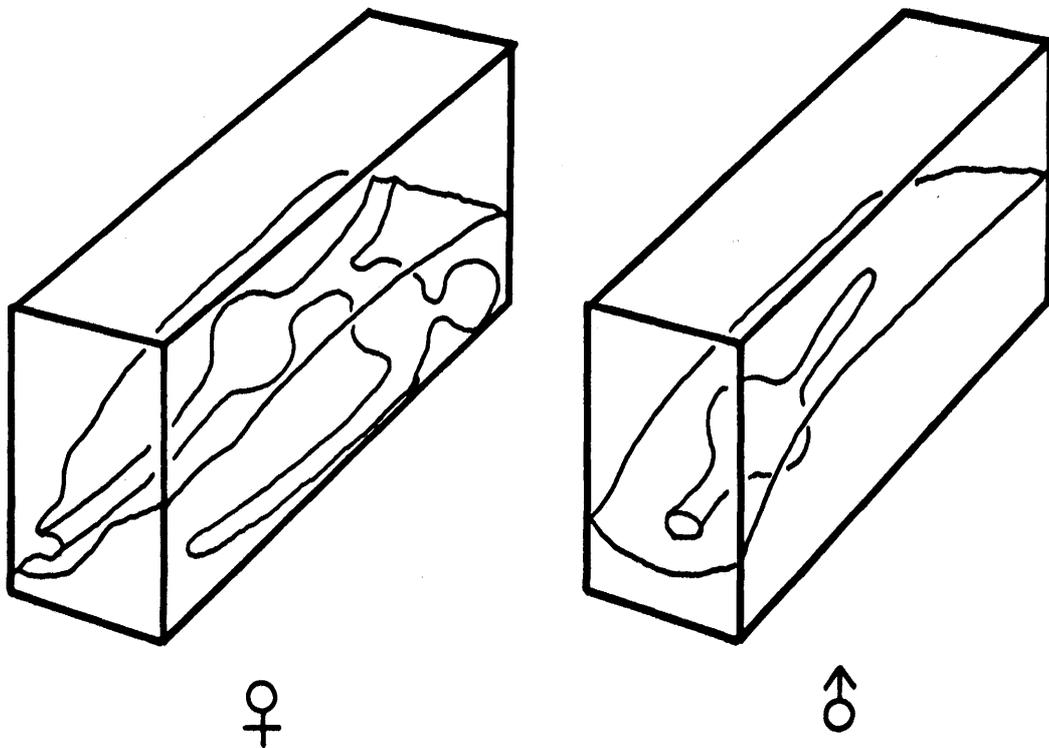


Fig.2-2 Schematic presentation of burrows constructed by each sex of the Wistar-Imamichi rats.

Table 2-1

Mean value with SD of diving into underground latency (day), burrow-constructing latency (day), number of entrances and nest chambers, tunnel length (m), and unevenness (fine and large) (digging score)

	Diving	Bur-con.	Entrances	Nests	Length
♀	2.2±2.4	5.3±2.3	1.8±0.4	2.5±0.8	1.6±0.2
♂	18.8±15.15	20.0±14.6	0.7±0.5	0.7±0.5	0.4±0.3

	Uneven.f.	Uneven.l.
♀	0.8±0.6	1.1±0.5
♂	0.6±0.2	0.2±0.2

を必要とすることが分かった。また、投入後しばらくは穴は崩れやすく、壁のガラスを通して外からもはっきりとわかる安定した穴が形成される (burrow-constructing) のは、5~10日後であることも分かった。

各データをTable 2-1に示した。性差が顕著に見られ、♂は♀より掘るのが遅く、掘った穴も短かった。

本実験においては、土や砂を使ってきた先行研究とは異なり、脱脂綿とオガクズを積み重ねた人工土を用いた。この土材は頑丈で、ネズミがトンネルの上部の地表を走りまわっても、陥没するといった事態は見られなかった。脱脂綿に可塑性があるからであろう。

長所としては、均一性があり、吸水性も高いので清潔なまま長く使えること、土が乾燥して崩れ落ちるのを防ぐために水をかける必要がないこと、軽いので装置の移動も簡単であり、土材の圧力で破損することもないことが挙げられよう。

短所としては、この土材が自然条件そのものではないことが挙げられる。特に、穴を掘る時に潜り込み (diving) という通常の土では見られない行動をラットが示したことは、自然的とは言えない。

新土材における潜り込み (diving) と穴形成 (burrow-constructing) のどちらが自然の土における穴掘り (burrowing) に相当するかは、後に実験5で自然の土に穴を掘らせた場合の潜時と比較する中で明らかにされよう。ただ、ここで言えることは、潜り込みは投入直後に土掘り行動によって最初に行なわれる点で、行動の面から自然の土に穴を掘ることと等価であり、穴形成は安定した穴ができるという点で、結果の面から自然の土への穴掘りと等価である、ということである。

筆者が本研究において採用した生態学的視点は、行動による適応を中心に据えた概念であるから、ラットが身を隠したという点で潜り込みという行動は適応的に機能したと評価できる。崩れにくい穴ができたかどうかは、ラットが生活しやすいかどうかという問題であり、二義的な適応的意義しか有さないと考えられる。この点において、潜り込み潜時を新土材の場面における穴掘り潜時とするべきであると考えられる。

実験2 Tsukuba情動系の 穴掘り行動

藤田(1984)は、野外フィールドにTsukuba情動系のコロニーを作り、穴掘り行動、社会行動などの諸活動や自然繁殖による個体数の変化などを多面的に研究してきた。その結果の1つとして、情動性の高いと考えられる系統(THE系)のコロニーにおいては、情動性の低いと考えられる系統(TLE系)のコロニーにおいてよりも、早く穴が掘られる傾向にあることを見いだした。また、投入後の初期にはTHE系はTLE系よりも土掘り行動をする個体が多かったことも同時に観察した。

本実験においては、実験室内の装置を用いてTHE系、TLE系さらに情動的に中立していると考えられるWistar-Imamichi系をコントロール群として穴掘り行動を研究し、情動性と穴掘り行動の関係を調べた。

環境要因としての「明るさ」も穴掘り行動に重要な意味を持ちそうである。なぜなら、自然界では地上は明るく穴の中は暗いからである。もし明るさの条件が違えば、それに応じて情動反応も変わってくるかもしれない。そこで、装置の地下部や地上部の明るさを変えた条件も加え、穴掘り行動への影響を調べた。

方法

被験体 THE系(第41世代)、TLE系(第41世代)およびWistar-Imamichi系の♀と♂を各群9匹、計54匹を用いた。実験開始日に90~110日齢であった。

装置 実験1と同じ。

手続き 照明条件を3つ設けた。装置の地下部を覆う群(BC(bottom-covered)群)、地上部を覆う群(TC(top-covered)群)、覆わない群(NC(non-covered)群)である。それ以外は実験1と同じで、TC群では投入後1分以内に天井を黒い布で覆った(明期でも地上の明るさは1ルクス以下)。深部の穴については明るさは測定

不可能であったが、ケージの側面または底面にトンネルを作る傾向にあったので、NC群とTC群のトンネル内の明るさは0～100ルクス程度と考えられた。また、実験1と同様の照明をしたので、NC群とBC群の地上の明るさは200ルクス前後であった。

分析項目は、穴掘り潜時（潜り込み潜時を用いた）の他、入り口の数、巣部屋の数、トンネルの節（※1）の数およびトンネル全長、地上の小さい凹凸と大きい凹凸（凹凸の得点化は実験1に準じた）、観察開始時と終了時に地上に出ていた被験体の匹数の計9項目とした。穴掘り潜時として、穴形成潜時（burrow-constructing latency）よりも潜り込み潜時（diving latency）を用いたのは、潜り込み潜時の方が生態学的により妥当であると考えた（実験1）からである。

入り口の数、巣部屋の数、トンネルの節の数、トンネル全長、大きい凹凸の5項目については40日目のデータを求め、また観察開始時匹数、観察終了時匹数の2項目については安定したデータとするために16、22、31、40日目の4回の測定値の平均値を求めた。これらのデータ（Table 2-2）をもとに、系統×性×照明条件の3要因の分散分析を種別に行なった。また、穴を掘るまでの日数も同様に分散分析した。

なお、本実験ではTable 2-2の小さい凹凸のデータとして、土掘り行動のオペラントを測定するという意味で全観察時12回分（2,3,4,5,6,7,10,13,16,22,31,40日目）の測定値の平均を示した。

※1 トンネルの節： 入り口、分岐点、巣部屋の3つをトンネルにおける特異点と定めた。次にその3つの特異点によって分断されたトンネルの断片を節（segment）とし、その節の数をトンネルの節の数と定義した。

結果

(1) 穴掘り潜時（diving） 系統・性照明条件のいずれの要因にも有意差はなかった。また、それらの交互作用も有意ではなかった。

Table 2-2

Latency to dive(day), number of entrances, nest chambers, and segments, tunnel length(m), large unevenness, fine unevenness, number of subjects on the surface of the ground at the time before observation and after observation (each value is mean with SD)

Factor	Level	Diving	Entrances	Nests	Segments	Length
Emotion- ality	THE	2.8±1.5	1.3±0.9	1.5±1.0	4.5±3.5	2.2±1.3
	TLE	11.0±11.9	2.2±0.7	1.3±0.9	3.5±2.0	1.7±0.9
	WI	2.8±1.0	1.8±1.5	0.8±0.7	2.5±2.7	1.3±1.1
Sex	♀	2.8±1.2	2.5±0.8①	1.6±0.5①	5.4±2.7①	2.6±0.8①
	♂	8.3±10.7	1.0±0.8②	0.9±1.1②	1.6±1.4②	0.8±0.7②
Illumination conditions	TC	9.8±12.4	1.3±1.1	0.8±0.7②	2.7±2.9	1.4±1.4
	NC	3.0±1.7	2.0±0.8	2.0±0.6①	3.8±2.1	1.8±0.8
	BC	3.8±1.9	2.0±1.3	0.8±0.9②	4.0±3.3	1.9±1.2

Unevenness(L)	Unevenness(F)	Subjects(B)	Subjects(A)
0.7±0.5	0.5±0.2	1.3±1.0②	0.5±0.8②
0.5±0.3	0.2±0.1	1.8±0.9	1.4±0.9
0.3±0.4	0.3±0.1	2.0±0.6①	2.0±0.6①
0.4±0.4	0.3±0.2	1.7±0.8	1.1±0.9
0.6±0.4	0.3±0.2	1.7±1.0	1.5±1.1
0.8±0.2	0.3±0.2	2.9±0.2①	2.3±1.0①
0.4±0.3	0.3±0.1	1.3±0.7②	1.1±0.7②
0.3±0.4	0.3±0.2	0.9±0.4②	0.5±0.6②

TC:top-covered NC:not-covered BC:bottom-covered. Value marked with ① is significantly larger than that with ②.

しかし、THE系ではそれぞれ2,2,2,2,3,7日目に穴が確認されたが、TLE系では2,3,3,5,6,40日目であり、藤田(1984)と同じく、TLE系の穴掘りが遅い傾向にあった。

(2) 入り口の数 (entrances)

性差(♂<♀)だけが有意に見られた($F=15.08$, $df=1/4$, $p<.05$)。

(3) 巣部屋の数 (nests)

照明条件が有意差であった($F=16.33$, $df=2/4$, $p<.05$)。また、有意な性差(♂<♀)が見られた($F=12.00$, $df=1/4$, $p<.05$)。

(4) トンネルの節数 (segments)

性差(♂<♀)のみ有意であった($F=11.56$, $df=1/4$, $p<.05$)。

(5) トンネルの全長 (length)

性差(♂<♀)のみ有意であった($F=19.23$, $df=1/4$, $p<.05$)。

(6) 地上の小さい凹凸 (fine unevenness)

THE系の小さい凹凸が多い傾向にあった($F=6.81$, $df=2/4$, $p<.10$)。

(7) 地上の大きい凹凸 (large unevenness)

有意差の出た項目はなかった。ただし、「傾斜」と言うべき独特の凹凸がTHE系のNC条件とBC条件に見られた(Fig.2-3)。

(8) 観察開始時匹数 (subjects on the surface of the ground before observation)

THE系はあまり地上に出ていなかった($F=10.72$, $df=2/4$, $p<.05$)。これは、THE系の情動性が高いため、観察時である明期にはあまり地上に出ていないこと、または観察者が実験室に入室したら素早く穴に逃げ込んだことを示唆する。また、TC条件ではほとんどのラットが地上にいた($F=78.26$, $df=2/4$, $p<.01$)。

(9) 観察終了時匹数 (subjects after observation) 観察が始まるとラットは穴の中に逃げ込むことが多かったが、観察中に再び出てくることも少なくなかった。

(8)と同じく、THE系はあまり地上にいなかった($F=10.99$, $df=2/4$, $p<.05$)。また、TC条件では多くのラットが地上にいた($F=13.86$, $df=2/4$, $p<.05$)。



Fig.2-3 "Gradient" constructed by the THE rats.

考察

1. 系統差について

藤田(1984)と同じく、情動性は穴を掘るまでの日数と関係があることが分かった。すなわち、THE系は早く穴を掘る傾向にあった。さらに、観察時には穴の中に入ることが多かったことや、その他小さい凹凸が多い傾向にあることから土材掘り行動のオペラント水準が高いことが示唆されたことが、藤田の報告と一致した。また、有意差は得られなかったが、THE系のトンネルの全長は長い傾向にあった。

さらに、THE系のみが掘った土材を一定方向に積み上げて「傾斜」と呼ぶべき独特の形状を作った。これが激しい土掘り行動のオペラント水準を意味していることは確かである。しかし、「傾斜」の形成される明確な機序は現在のところ不明である。

情動性の高いと考えられるTHE系の穴掘り潜時が短い傾向にあり、またトンネルの長さは多系統より長い傾向にあったことは、穴掘り潜時と穴掘り量の2つの行動項目については、情動性の測度として妥当であるとする筆者の仮説を支持した。ただし、もう1つの行動項目すなわち逃避行動と情動性の関係については、THE系は明期の観察時にはほとんど地上に姿を現わさなかったので、調べることはできなかった。

しかしながら、情動性が低いと考えられるTLE系と中間レベルの情動性を有すると思われるWistar-Imamichi系には各項目で有意差が見られなかった。この理由として、①Wistar-Imamichi系は情動性が低い、②有意差を出すには被験体が少なすぎたなどの理由が考えられる。②については、1群の被験体数の多い実験4において考察される。

2. 性差について

ラットでは「入り口の数」、「巣部屋の数」、「トンネルの節数」、「トンネルの全長」に性差があり、いずれの項目も♀が♂を凌いだ。これらの項目はトンネルの複雑さを示すと考えられるので、ラットの♀は♂よりも複雑な穴を掘ったと言える。

すなわち、穴掘り量については♀が♂よりも高得点を取ったわけで、「穴掘り量=情動性の測度」という筆者の仮説からは、♀は♂よりも情動性が高いという結論になるかもしれない。しかし、一般的には、情動性の性差はないかまたはあっても♂の情動性が高い（Archer, 1975b）と考えられてきたから矛盾する。おそらくは、♀がよく穴を掘るのは情動性が高いことよりも、♀自身は未だ妊娠していなくても、将来仔を育てるために穴に巣を用意しなければならないから、それに対して適応的によく穴を掘るよう特性づけられているのであろう。

3. 照明条件の差について

照明条件に関しては、比較的BCとNC条件は似ており、TC条件のみ異なっていた。つまり、地下の明るさよりも、地上の明るさの方が影響が大きいようだ。しかし、TC条件においても穴は形成されたことから、ネズミは明るい場面から逃避し、暗い場面を獲得するためだけに穴を掘るわけではないことが分かった。

ところで、系統×照明条件の交互作用がどの項目においても見られなかったことから、照明条件の違いは情動反応としての穴掘り行動にはあまり影響しないことが分かった。

実験3 高回避行動系の穴掘り行動

Tsukuba情動系における情動性の考え方は、嫌悪場面に対するすくみ反応を情動反応と捉えることであった。それとは別に、情動反応には嫌悪場面から能動的に逃れる逃避・回避反応がある。

Fischer系と俗称されるF344/Du(Crj)系ラットは逃避学習や能動的回避学習に優れた系統であることが知られている(栗原, 1980; Katzev & Mills, 1974; Potts, 1970; Ray & Barrett, 1975)。そこで本実験においては、F344/DuCrj系の穴掘り行動を研究し、F344/DuCrj系の穴掘り潜時が早いかどうか、また穴掘り量が多いかどうかを調べる。F344/DuCrj系の情動性は高いと考えるならば、F344/DuCrj系の穴掘り潜時は短く、穴掘り量は多いと予想される。

方法

被験体 日本チャールズ・リバーより供給を受け、筑波大学心理学系において維持・繁殖している近交系F344/DuCrj系(近交系)ラット♀18匹、♂18匹、合計36匹を70~90日齢で用いた。

装置 実験1に準じた。

手続き 実験1に準じた。

結果と考察

各項目の平均と標準偏差をTable 2-3に示した。ところで、本実験のデザインは実験1と同じなので、実験1のWistar-Imamichi系の結果(Table 2-1)と併せて分析した。統計学的検定には、分散分析(系統×性)を用いた。

穴掘り潜時については、F344/DuCrj系は潜り込み潜時(diving latency)がWistar-Imamichi系よりも有意に短く($F=7.15$, $df=1/20$, $p<.05$)、この結果から土材に潜る潜時と回避学習の成績との関係が示唆される。しかし、穴形成潜時(burrow-constructing

Table 2-3

Mean value with SD of diving into underground latency (day), burrow-constructing latency (day), number of entrances and nest chambers, tunnel length (m), and unevenness (fine and large) (digging score)

	Diving	Bur-con.	Entrances	Nests	Length
F344 ♀	1.2±1.9	9.0±1.6	2.2±0.4	2.3±1.1	1.8±0.3
F344 ♂	1.2±2.2	30.5±13.6	0.3±0.5	0.3±0.5	0.2±0.3

	Uneven.f.	Uneven.l.
♀	1.7±0.5	2.0±0.0
♂	0.8±0.2	0.8±0.6

latency)には差がなかった。

入り口の数、巣部屋の数、トンネルの全長には系統差はなかったが、小さい凹凸と大きい凹凸はどちらもF344/DuCrj系の得点が高かった($F=10.89$, $df=1/20$, $p<.01$; $F=19.41$, $df=1/20$, $p<.01$)。これは、F344/DuCrj系の土掘り行動の多さを示す。また、F344/DuCrj系には「傾斜」が見られ(Fig.2-4)、特に♀の6つのケージのうち5つのケージで、底面が地上より15cmの高さに吊られている餌箱が土材で完全に埋められてしまうほど、激しい「傾斜」が見られた。これらの行動はTHE系に似ている。

そのほか、全項目で有意な性差が得られ、♀が♂よりも穴掘り活動が盛んであった(潜り込み潜時: $F=5.70$, $p<.05$; 穴掘り潜時: $F=16.12$, $p<.01$; 入り口の数: $F=62.31$, $p<.01$; 巣の数: $F=26.89$, $p<.01$; トンネル全長: $F=133.55$, $p<.01$; 凹凸小: $F=8.00$, $p<.05$; 凹凸大: $F=33.60$, $p<.01$; すべて自由度は1/20)。

まとめると、回避活動が優位で情動性の高いと考えられるF344/DuCrj系は、投入後早く土材に潜り込み、その後土掘り行動が多かった。これらの結果はTHE系に似ていた。したがって、穴掘り潜時と穴掘り量は情動性の測度として妥当であるという仮説は、F344/DuCrj系においても支持された。ただし、土掘り行動は多いにもかかわらずその結果として形成されるはずのトンネルの全長は特に長くなかった理由は不明であり、今後の研究が必要である。



Fig.2-4 "Gradient" constructed by the F344/DuCrj rats.

2.2 実験室内の1匹用装置における穴掘り行動

実験1から実験4までは、3匹を1組にして穴掘りケージに投入した。しかし、この方法では、個体ごとのデータを取ることはできなかった。そのために、例えば、3匹のうち1匹がよく穴を掘るが他の2匹は実は全然掘らないといった場合でも、そのケージ全体ではよく穴が掘られたということになる。本研究のこれまでの実験においては全ケージで穴が掘られたが、穴居可能場面に1匹ずつ投入すると穴を掘らないラットも少なからず現われることが報告されている (Negrao & Schmidek, 1987)。ただし、匹数と穴の量は正に相関するという報告 (Nieder, Cagnin & Parisi, 1982) があるから、少なくとも穴掘り量に関しては実験1～3は妥当な系統差を得ていたと考えられる。

本節においては、ラットをケージに1匹ずつ投入して、穴居可能場面における諸行動の系統差を調べ、穴掘り潜時、穴掘り量が情動性の測度として有用であることを確認するとともに、穴への逃避行動も情動性の測度として有効性が高いかどうかを調べた。

また、タイムラプス・ビデオ・システムを用いて、ラットの地上滞在を測定し、生態場面における一般活動性として、系統比較を行った。

実験4 穴掘り行動と逃避行動の 系統比較

穴掘りケージの数の都合上、実験1～3で用いたケージを半分に仕切って用いた。そのため、本実験と以前の実験のデータを直接比較することはできなくなったが、実験内で系統比較することには問題はないであろう。

被験体として、THE系、TLE系、Wistar-Imamichi系、F344/DuCrj系の他に、飼育ケージ内で非常に活動的であるのに、掴むと金切り声をあげたり実験者に爪を立てるなどたいへん情動的な印象を受けるLong-Evans系をも加えた。Long-Evans系は日本ではあまり使用されないが、世界的には頻繁に用いられる系統の1つである。

方法

被験体 THE系、TLE系、Wistar-Imamichi系、Long-Evans系およびF344/DuCrj系の♀・♂それぞれ12匹、計120匹を80～100日齢で用いた。Long-Evans系（クローズド・コロニー系）は、東京実験動物より親世代を購入した。

装置 実験1で用いた装置の真ん中をベニヤ板（厚さ1cm）で仕切って、2つの装置として用いた（Fig.2-5）。それぞれのコンパートメントに実験1と同じ容量の餌箱と水びんを吊した。その他の条件は、実験1に準じた。

手続き

（1）穴掘り行動： ラットを1匹ずつ装置に投入し、投入後22日後にラットを手で捕まえて取り出した。測定した項目は、穴を掘るまでの日数（潜り込み潜時（diving latency））、ラットを取り出した後の小さい凹凸、トンネルの全長、入り口の数および巣部屋の数とした。それらの算出方法は実験1に準じた。実験2と同様、穴掘り潜時として、穴形成潜時（burrowing latency）よりも潜り込み潜時（diving latency）が生態学的に妥当と考えた（実験1）ことから、潜り込み潜時を用いた。各項目の統計学的分析には、系



Fig.2-5 The laboratory burrowing chamber for one rat.

統×性の分散分析を行なった。

(2) 生態場面における一般活動性： 17日目～21日目のいずれかの16:00から次の日の16:00まで、ラットの地上滞在の時間を測定した。測定は、穴掘り装置の蓋の上方1.5メートルに取り付けたカメラとそれに接続したタイム・ラプス・ビデオシステムを用いて、24時間連続して装置の地上部を撮影し、その記録をもとに1分間の時間見本法でラットが地上に少しでも全身を現わした場合、得点1を記録した。暗期(20:00-8:00)の撮影のために、カメラと同じ高さ設定した弱い赤色ランプで地上を照明した(10ルクス)。赤色ランプは明期にも点灯したままとした。測定に先立ち、ラットをランプに馴らすために、測定開始の前日の16:00から装置を撮影の時と同じ状態に設定した。

(3) 穴への逃避行動： 本実験では、穴への逃避行動を、ラットが地上に出ることの多い暗期にテストした。

一般活動性の測定の終了後、その日の暗期(21:00前後)に1度テストした。ラットが地上に出たかどうかを実験室の外にあるモニターで確認した。そのモニターは(2)で述べたカメラに接続しており、穴掘り装置の地上の様子をリアル・タイムで見ることができる。ラットが地上に出てこない場合は、3時間後の0:00までラットが出てくるのを待った。ラットが地上に出てから少なくとも5分たってからテストした。

ラットが地上に出ていることをモニターで確認した後、実験室に入り、装置の鉄網の蓋(3.1kg)を2cm持ち上げ、落下させることで音をたてた。記録には(2)と同じビデオ機材を用い、音によって穴に逃避したかどうかを調べた。音をたててから10秒以内に穴に逃げ込んだ場合に逃避したと認めた。

逃避したラットについては、再び地上に出てくるまでの時間を記録した。再出現の時間は30分を最長とし、それ以降に出たラットはすべて30分で出たとした。この項目を加えた理由は、情動性の高いラットは再出現しにくいという結果を得て、再出現潜時も情動性の指標になる可能性を考慮したものである。

(4) ところで、これらの実験に先立ち、ランウェイ・テストなど

の新奇な場面テストを全個体に同じ条件で行なった。これは、生態場面と新奇な場面の行動の被験体内比較を行なうためになされた。その結果については、実験21を参照されたい。

結果と考察

(1) 穴掘り行動

Figure 2-6 (潜り込み潜時、diving latency)、Fig.2-7 (小さい凹凸、digging score)、Fig.2-8 (トンネルの全長、tunnel length)、Fig.2-9 (入り口の数、entrance)、Fig.2-10 (巣部屋の数、nest chamber) に各系統の各性の平均と標準偏差を示した。

THE系、F344/DuCrj系およびLong-Evans系については穴掘り潜時(潜り込み潜時)が短く($F=11.74$, $df=4/110$, $p<.01$)、土掘り量(小さい凹凸)が多く($F=19.60$, $df=4/110$, $p<.01$)、トンネルの全長が長かった($F=23.58$, $df=4/110$, $p<.01$) (ただし、F344/DuCrj系のトンネル全長は短かった)。この3系統の土掘り行動の激しさは、地上15cmの位置に吊してある餌箱を土材で埋める行動が頻繁に見られたことでも分かる。それらとは反対に、TLE系は穴掘り潜時が遅く、土掘り量が少なく、トンネルの全長が短かった。また、Wistar-Imamichi系はそれらの中間の値またはTLE系に近い値を取った。そのほか、THE系、TLE系およびLong-Evans系は全個体が穴を掘ったが、Wistar-Imamichi系の♂6匹とF344/DuCrj系の♂3匹には穴は形成されなかった。

性差としては、♀は♂よりも早く潜り込み($F=35.02$, $df=1/110$, $p<.01$)、土掘り量が多く($F=18.53$, $df=1/110$, $p<.01$)、トンネル全長が長かった($F=76.32$, $df=1/110$, $p<.01$)。そのほか、潜り込み潜時とトンネル全長に系統×性の交互作用が見られた。この結果をさらに分析したところ、潜り込み潜時ではWistar-Imamichi系とTLE系に有意な性差が見られ(WI: $t=2.54$, $p<.01$; TLE: $t=2.34$, $p<.01$)、他の系統には性差はなかった。トンネル全長においては、Wistar-Imamichi系とTLE系に加えてF344/DuCrj系にも有意な性差があった(WI: $t=2.74$, $p<.01$; TLE: $t=2.08$, $p<.01$;

Diving latency

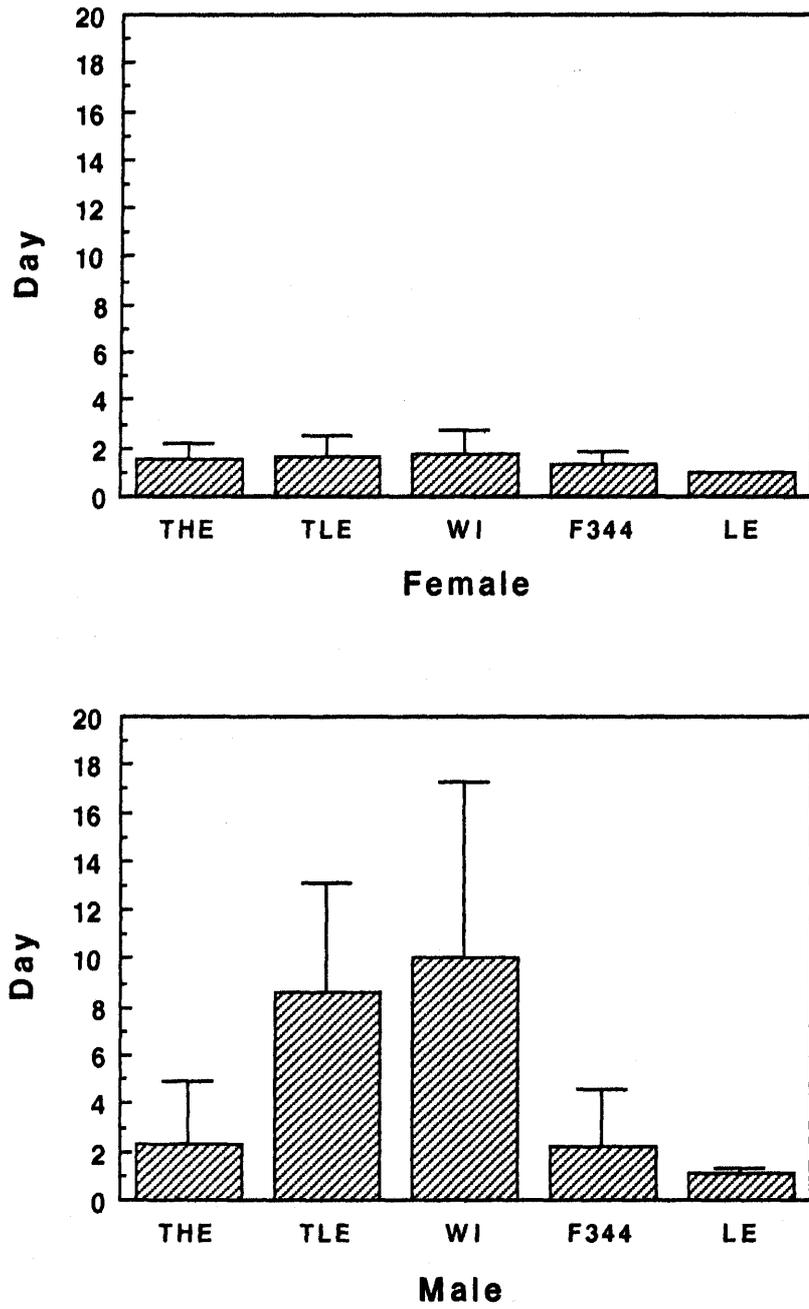


Fig.2-6 Mean diving latency with SD into the ground as a function of strain and sex. WI: Wistar-Imamichi, F344: F344/DuCrj, LE: Long-Evans.

Digging score

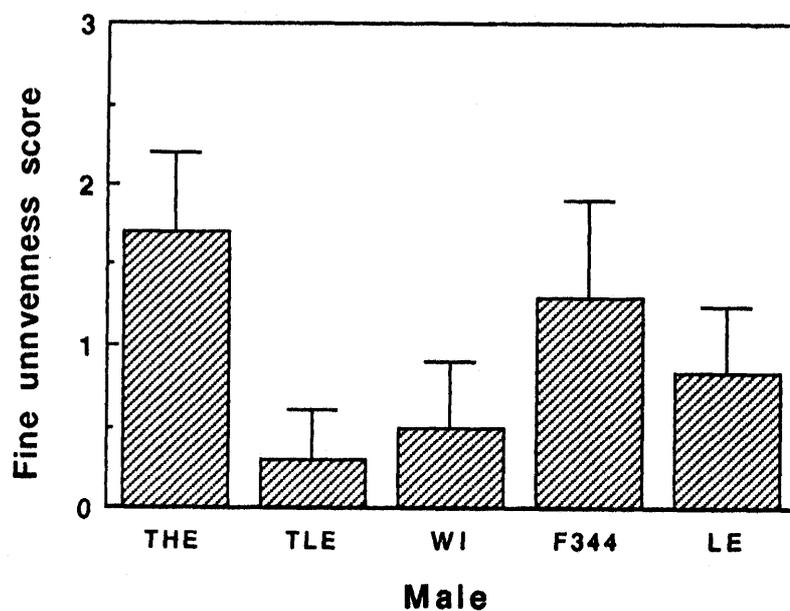
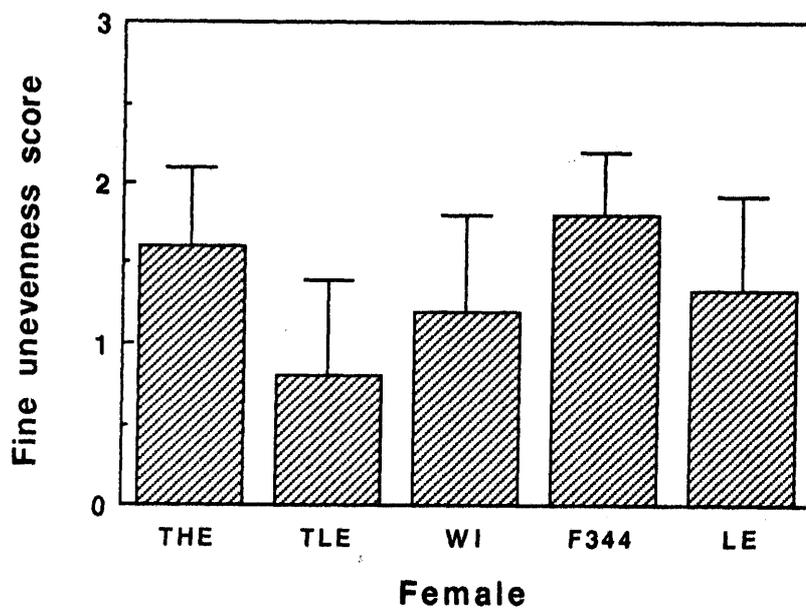


Fig.2-7 Mean digging score (fine unevenness) with SD as a function of strain and sex.

Tunnel length

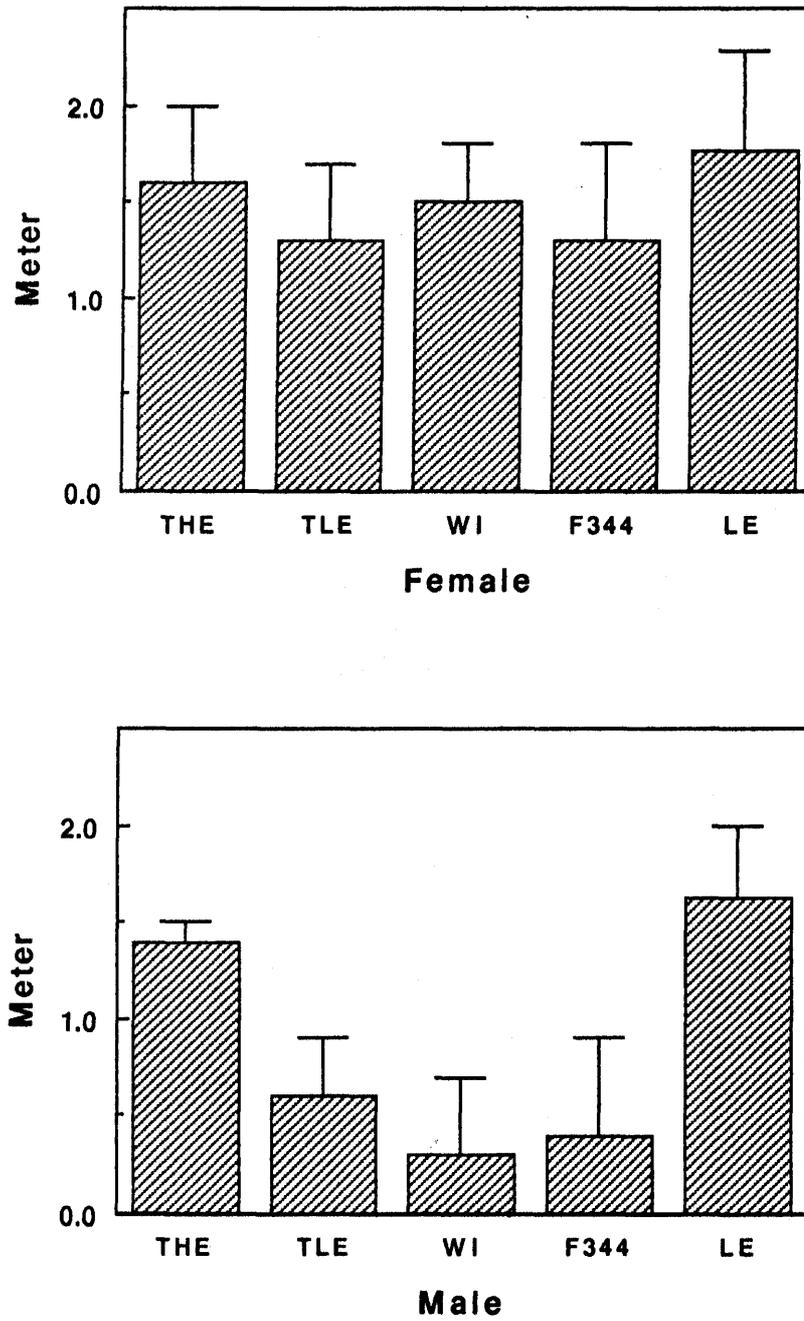


Fig.2-8 Mean tunnel length with SD as a function of strain and sex.

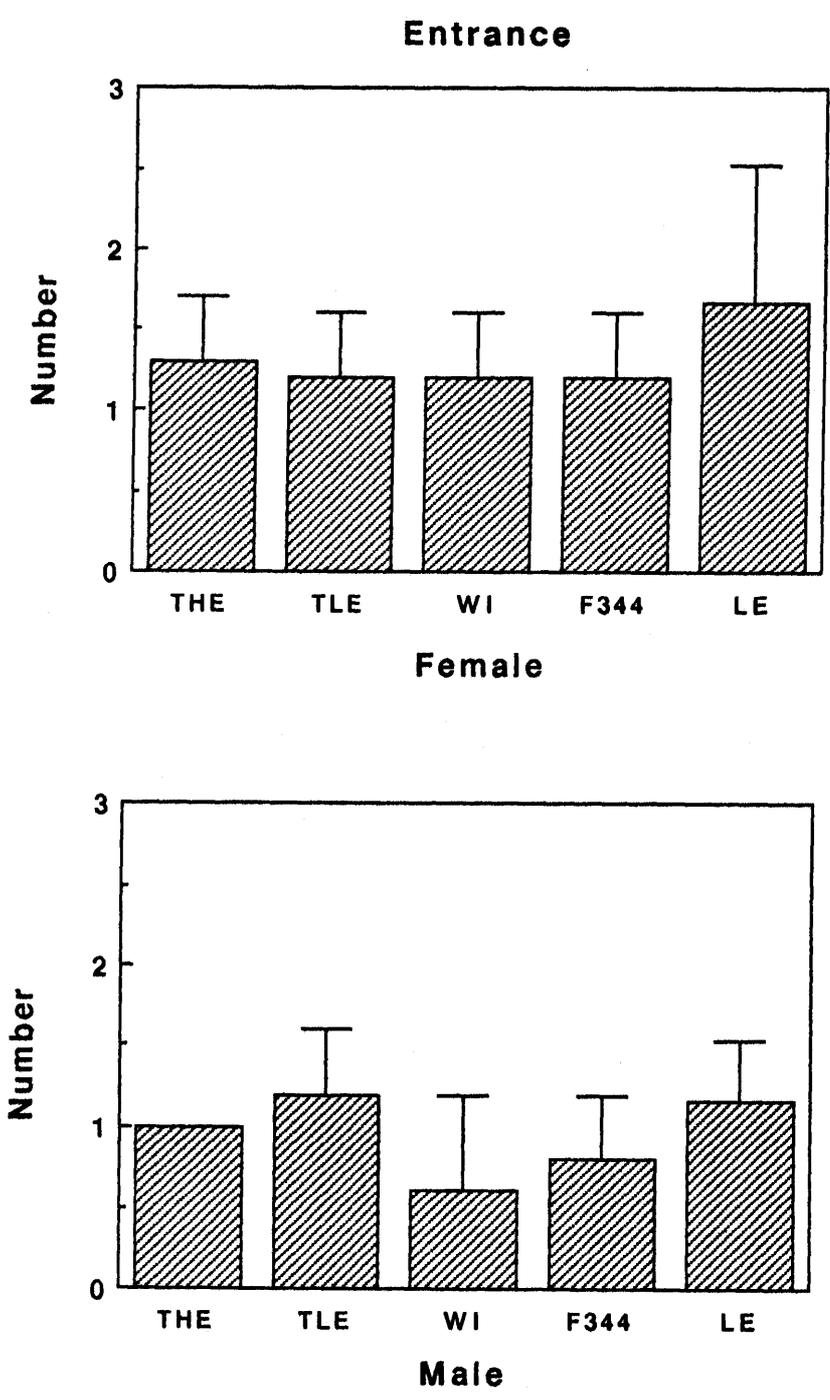


Fig.2-9 Mean number of entrances with SD as a function of strain and sex.

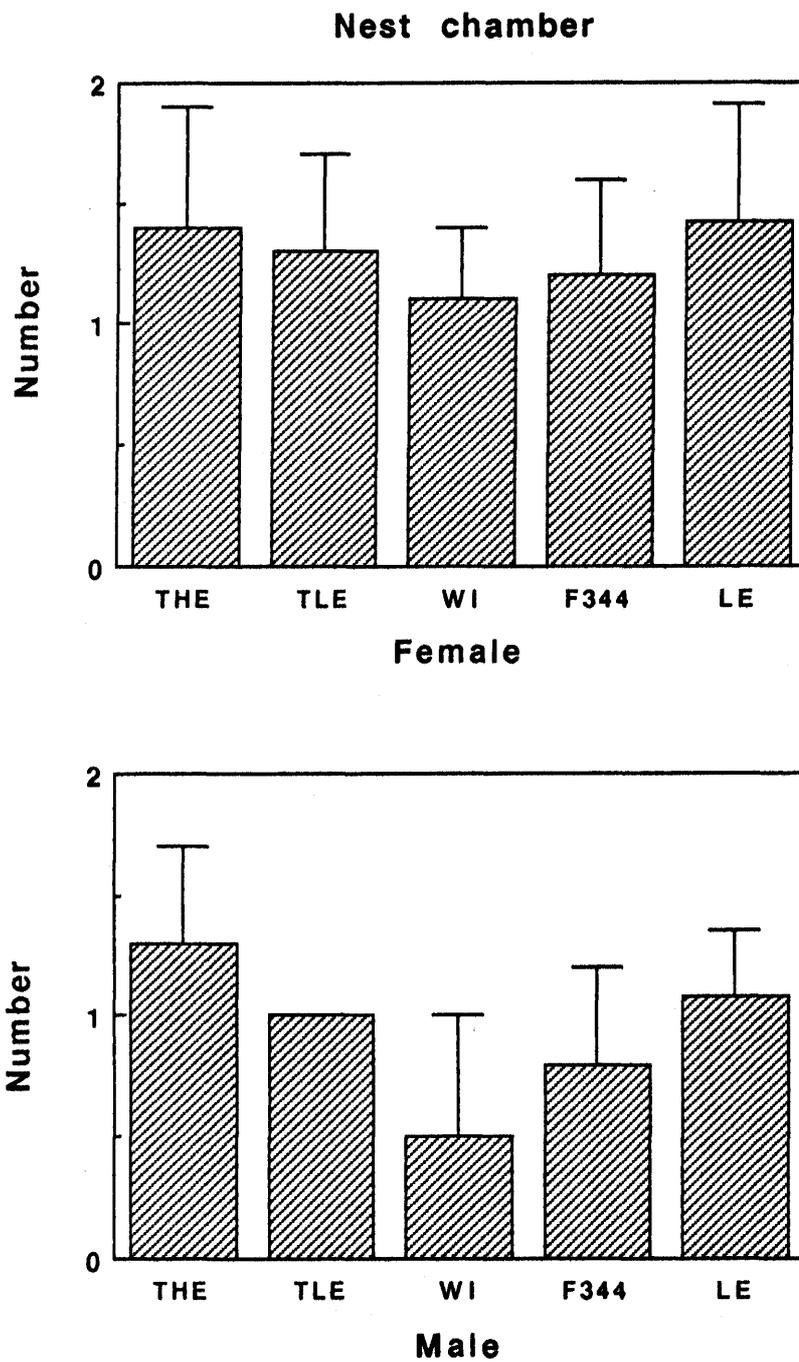


Fig.2-10 Mean number of nest chamber with SD as a function of strain and sex.

F344: $t=2.33$, $p<.01$)。

そのほか、入り口と巣部屋の数には、有意な系統差が見られ（入り口: $F=11.74$, $df=4/110$, $p<.01$; 巣部屋: $F=6.65$, $df=4/110$, $p<.01$)、多重比較の結果、入り口の数にWistar-Imamichi系とF344/DuCrj系に少なく、Long-Evans系に多かった。巣部屋の数に、Wistar-Imamichi系が少なく、Long-Evans系とTHE系に多かった。どちらの項目も、♂より♀に多かった（入り口: $F=15.30$, $df=1/110$, $p<.01$; 巣部屋: $F=21.18$, $df=1/110$, $p<.01$)。

「傾斜」については装置の形状が横長ではなくなったため、明白な傾斜は得られなかった。しかし、THE系、F344/DuCrj系およびLong-Evans系に餌箱を土材で埋める行動が見られたことから、装置の形状さえ適当であれば、これら3つの系統に「傾斜」が見られたと推定される。

まとめると、実験1～3を統合して考えた場合と同じく、情動性が高いと考えられるTHE系とF344/DuCrj系が早く穴を掘り、穴掘り量が多かった。その反対に情動性が低いと考えられるTLE系は掘ることが遅く、穴掘り量も少なかった。また、本実験で新たに加えた情動性が高いことが予想されるLong-Evans系はTHE系と同じプロフィールを描いた。すなわち、Long-Evans系は早く穴を掘り、土掘り行動が多く、トンネルが長かった。これらの結果によって、穴掘り潜時と穴掘り量が情動性の測度として妥当であるという仮説は、一匹用実験室内の穴掘り装置の研究においても支持された。

(2) 一般活動性

Fig.2-11には、各系統の各性の典型的な地上滞在のパターンを示した。得点は30分ごとに集計した。全体を通して、ラットは暗期に地上に滞在し、明期には地下にいる時間が長かった。穴の形成されなかったWistar-Imamichi系♂6匹とF344/DuCrj系♂3匹は除いて分析したところ（各系統・各性の平均と標準偏差: Fig.2-12）、明期にはLong-Evans系が他系統よりも長く地上に滞在した（性をつぶした分散分析: $F=3.35$, $df=4/106$, $p<.05$)。また、暗期にはTHE系の滞在時間が短かった（ $F=4.99$, $df=4/106$, $p<.01$)。これは、THE系の♂の滞在時間が顕著に短かったことに影響されている（THE系

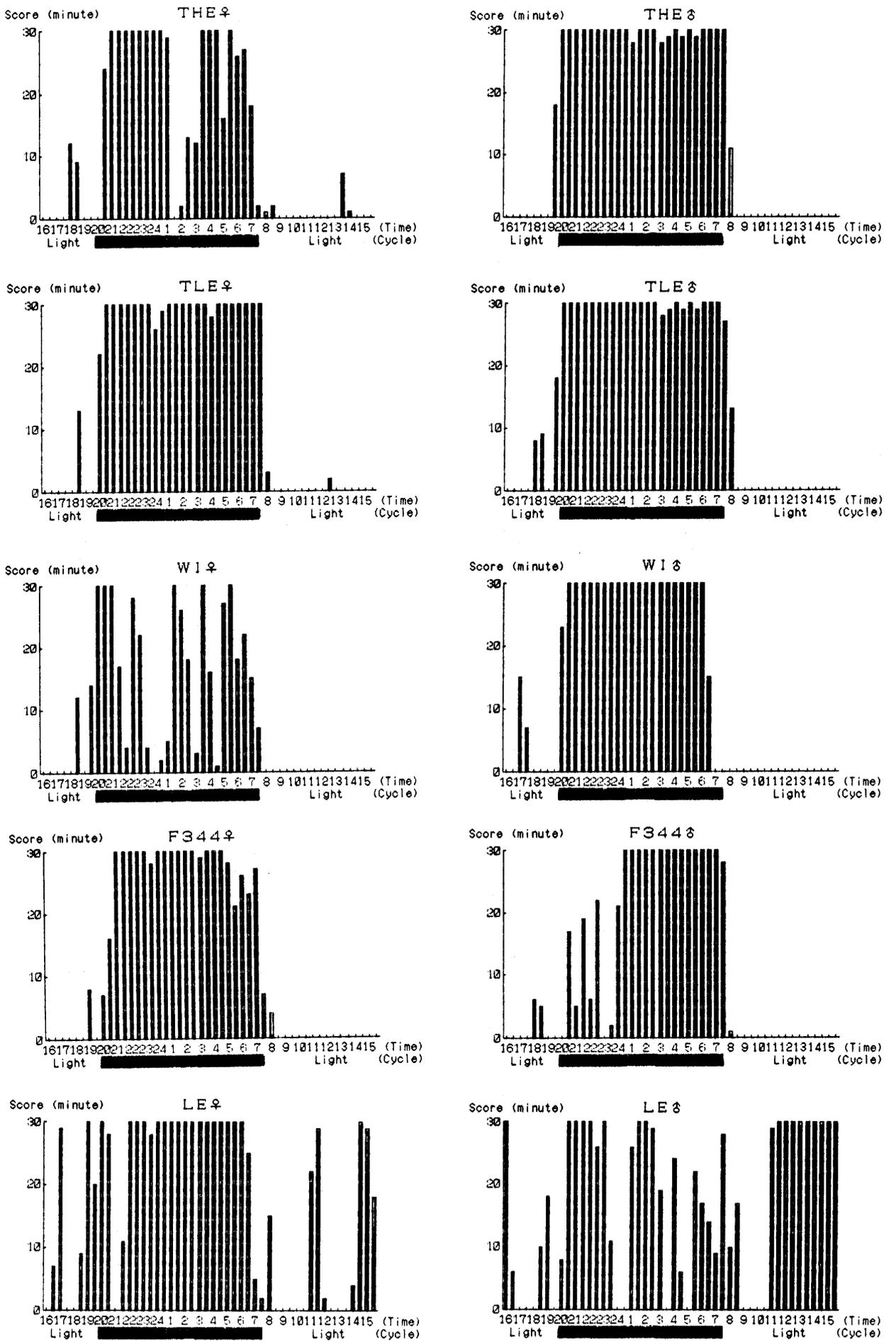
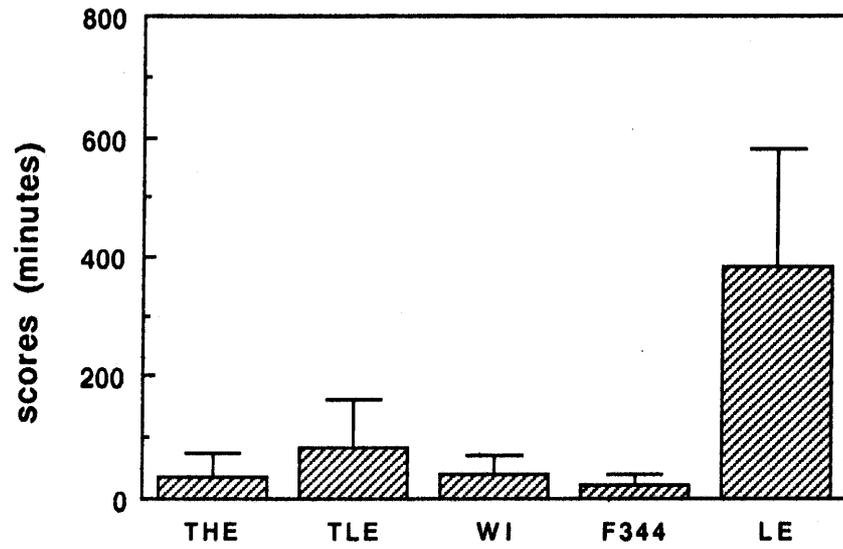


Fig.2-11 Typical pattern of stay on the ground in the light/dark cycle of each strain and sex.

Stay in light period



Stay in dark period

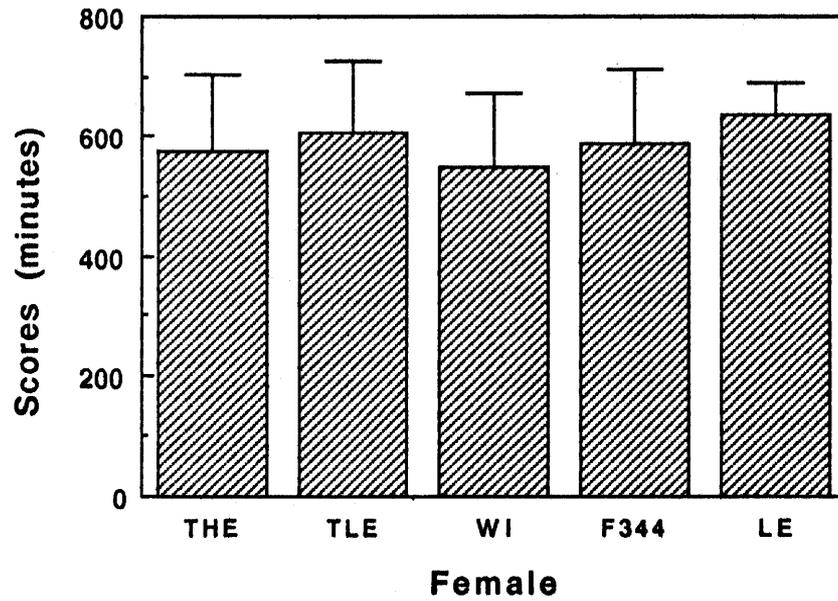
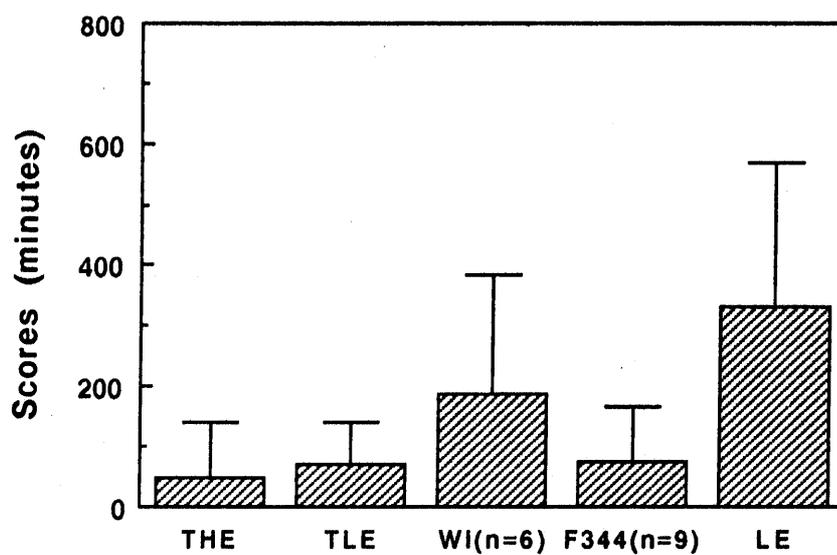
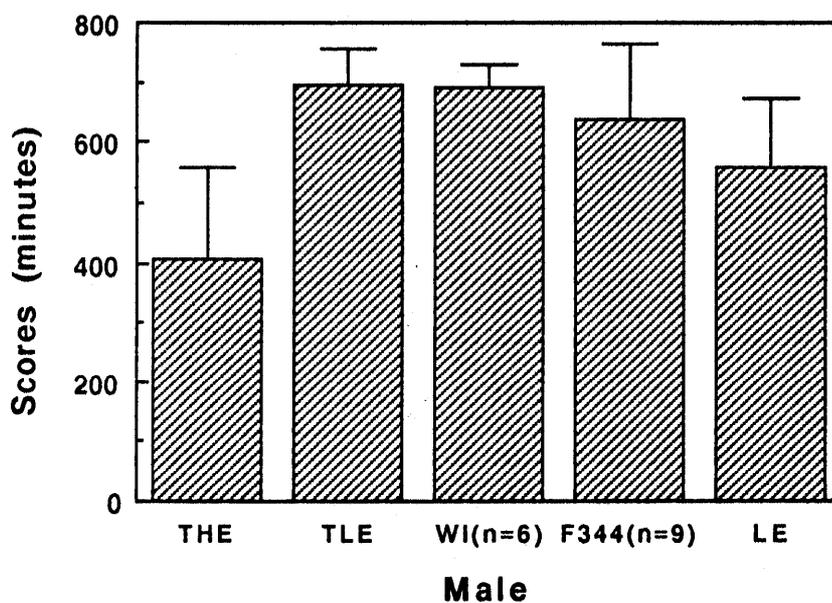


Fig.2-12 Mean staying score with SD on the ground in the dark period and in the light period of each strain and sex.

Stay in light period



Stay in dark period



(Fig.2-12: continued from previous page)

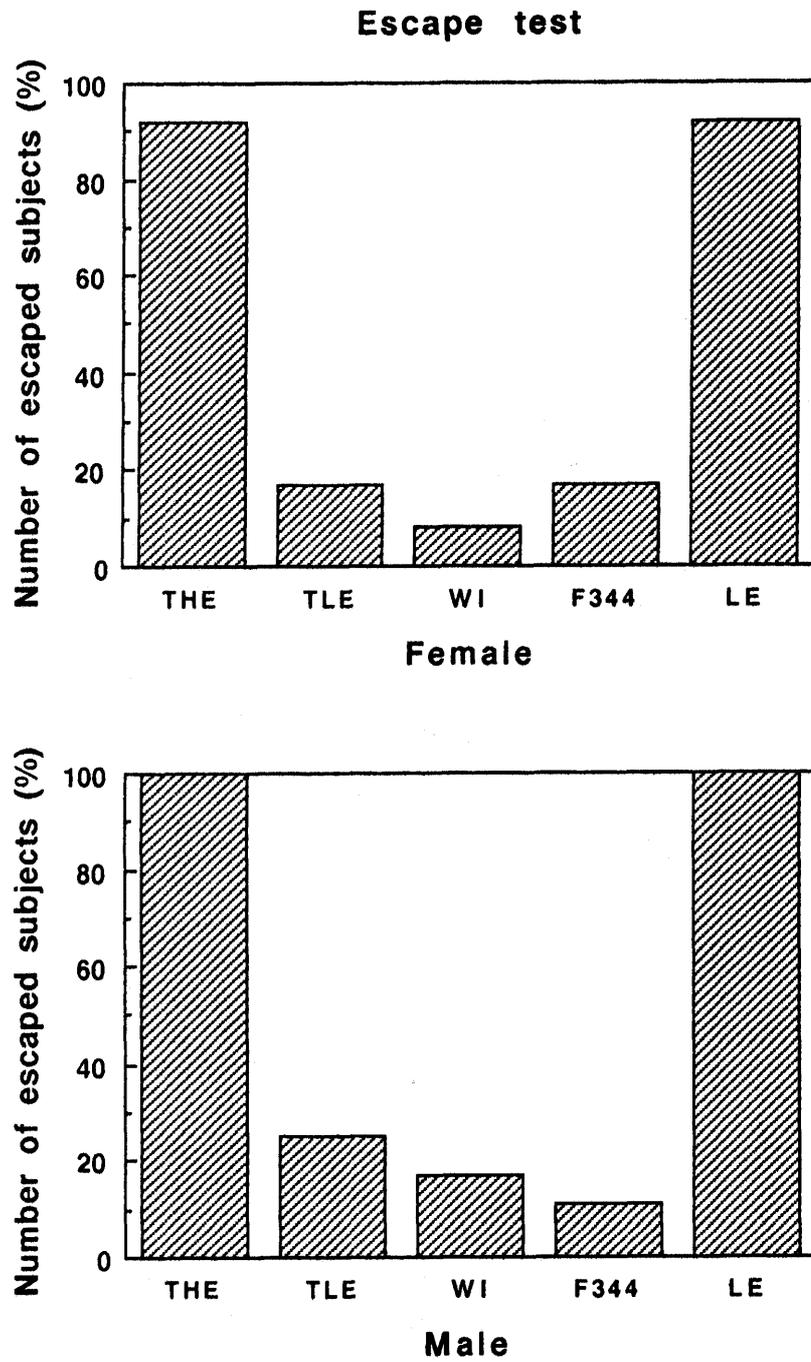


Fig.2-13 Mean number of escaped subjects (%) into the burrows as a function of strain and sex.

Re-emergence latency of escaped subjects

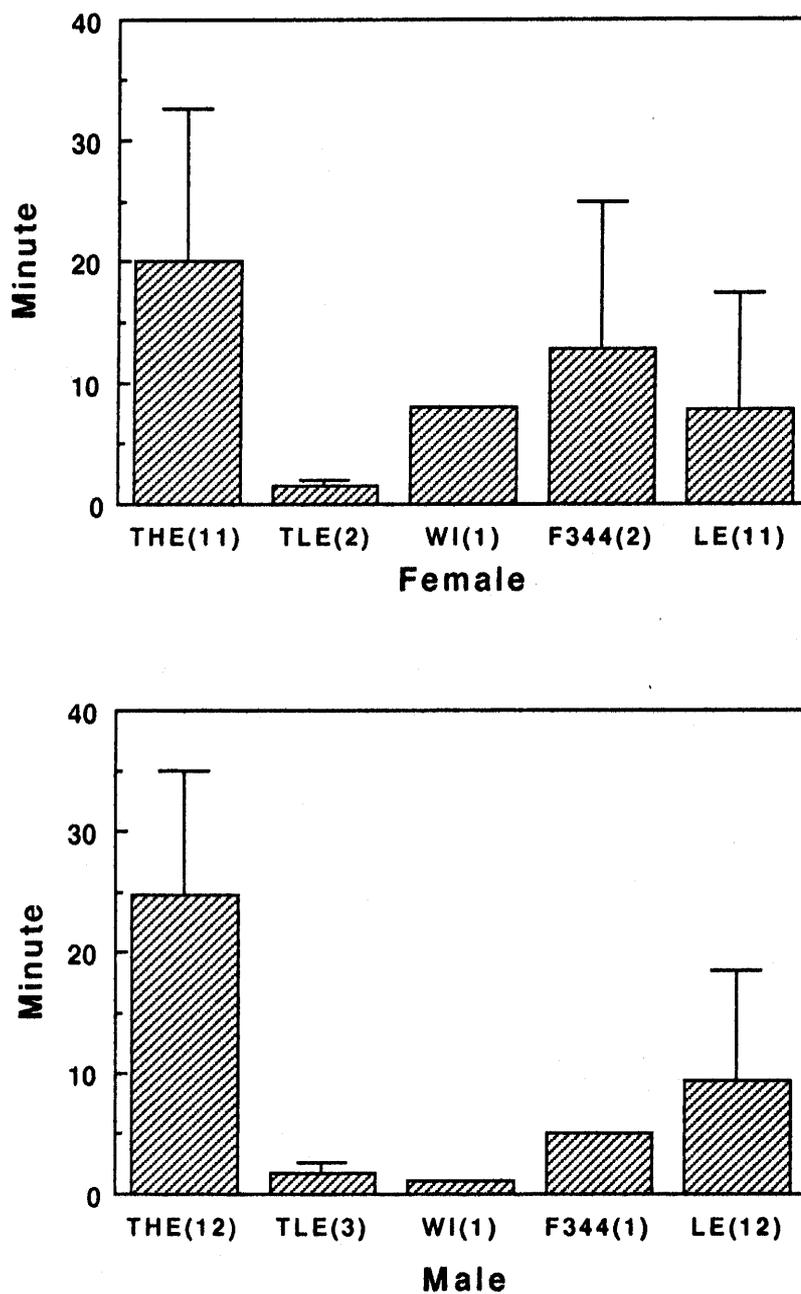


Fig.2-14 Mean re-emergence latency with SD from the burrows of escaped subjects after the escape test. Number of involved subjects were in parenthesis.

内での性差： $t=2.78$, $df=22$, $p<.05$)。明期と暗期を込みにした分析では、Long-Evans系の滞在時間が多系統よりも長かった ($F=3.76$, $df=4/106$, $p<.01$)。Long-Evans系の地上における滞在時間はたいへん長く、平均で1日の70%程度の時間出ている。個体によっては、ほとんど地上に滞在したままという個体も見られたが、その場合でも穴は十分掘られており、わずかな地下滞在の時間に土掘り行動をして穴を維持することが観察された。

THE系は暗期に♂の地上滞在時間が短かったものの、全体的にはTLE系と大差はなかった。また、情動性が高いと考えられるLong-Evans系はTLE系よりも滞在時間が明期に長く、これらの結果を総合すると、情動性が高いと地上に滞在する時間が短くなるという仮説は否定されるべきであることが判明した。すなわち、捕食者や捕食者を意味する刺激が与えられない限りは、一般活動性に情動性は影響しないと考えられる。

系統をつぶして性差を調べたところ、明期・暗期および全体を通して有意な性差は得られなかった。

(3) 逃避行動

Figure 2-13に結果を示した。Wistar-Imamichi系とF344/DuCrj系のみには、それぞれ6匹と3匹穴を掘らなかった個体があったので、これらの個体ははずして示した。THE系はほとんどすべての個体が穴に逃避した。それに対して、TLE系はほとんどの個体は逃避しなかった。Wistar-Imamichi系とF344/DuCrj系はTLE系と同じく逃避した個体が少なかった。Long-Evans系はTHE系と同じく、ほとんどすべての個体が逃避した。

穴掘り潜時が早く、穴掘り量が多かったTHE系とLong-Evans系で穴への逃避行動が全個体に見られ、穴掘り潜時が遅く、穴掘り量の少なかったTLE系の逃避行動が少なかったことは、穴掘り潜時、穴掘り量および穴への逃避行動の3つの項目は相互に相関し、ともに情動性の測度として使える可能性を示唆した。

しかしながら、情動性が高いと考えられるF344/DuCrj系の逃避がほとんど見られなかったことは解釈が困難である。観察によれば、TLE系やWistar-Imamichi系は音刺激後餌箱の上に乗って外をうかが

う行動がみられたが、F344/DuCrj系には見られなかった。このことから、F344/DuCrj系は音刺激によりフリージングを起こしたとも考えられるが、F344/DuCrj系は実験室的嫌悪場面では回避行動が優位なのであるから、あまりよい考察とは言えない。さらに、F344/DuCrj系は穴に逃げ込むよりも地上を逃げ回ることによって捕食者の攻撃をしのぐから長い穴は必要ないとも空想できるが、さらに研究を重ねる必要があるようだ。

本実験の結果は日常の観察とだいたい一致した。すなわち、THE系とLong-Evans系においては、観察者やその他の実験者が通りかかった時に偶然地上に出ていた個体は、常に穴の中へ飛び込んだ。TLE系は全く逃げ込まなかった。しかし、F344/DuCrj系は半数程度は逃げ込んでいたので、本実験の結果と一致しない。F344/DuCrj系に関するこの矛盾は、日常の観察は明期に行なわれることと、明期にはすべてのラットが地上に出ているわけでないことに起因しよう。明期にもうまく逃避テストができるような工夫を今後の研究では試みたい。また、工夫という点では、逃避テストは数回行なって、慣れによる変化も調べた方が興味深かったから、逃避テストの試行による変化も今後の課題である。

まとめると、穴への逃避行動は情動性の測度として妥当であるという仮説は、穴掘り潜時と穴掘り量ほどではないが、ある程度の支持を得た。情動性が高いと考えられるF344/DuCrj系があまり逃避しなかったことと、情動性の低いと考えられるTLE系と情動性は中くらいと考えられるWistar-Imamichi系との間に差がなかった（どちらもあまり逃避しなかった）ことから、「そのラットは逃避しなかった=そのラットは情動性が低い」とは言えない。しかし、その反対に、情動性の高いと考えられるTHE系とLong-Evans系はよく逃避したから、「そのラットは逃避した=そのラットは情動性が高い」と考えることは十分妥当であろう。

ところで、穴の中に逃避した個体が再び地上に出てくるまでの潜時は、穴に逃避した個体の多かったTHE系とLong-Evans系を比較した場合、Long-Evans系の再出現が早く、他方THE系は30分以内にはほとんどの個体は地上に出てこなかった（Fig.2-14）。また、もと

もと逃避した数が少なかったためこの値の信頼性は高いとは言えないが、F344/DuCrj系も地上に出てくるのは遅いようであった。この再出現潜時と情動性の関係が実験の前に予測され、結果としては情動性の高いと考えられるTHE系とLong-Evans系およびF344/DuCrj系は他の系統より再出現が遅いようであったが、Long-Evans系には1～2分で再出現した個体も多く、必ずしも予想通りではなかった。

(4) 全体的考察

本実験の穴掘り行動と逃避テストの結果全体を総括すれば、情動性が高いと考えられる系統と低いと考えられる系統を用いて比較・検討した結果、穴掘り潜時、穴掘り量および穴への逃避行動はかなり一貫しており、これら3つの項目は情動性の測度と考えて妥当であるとする筆者の仮説を支持した。

また、地上滞在時間を基準に一般活動性を調べたところ、THE系とTLE系の地上滞在時間に大差はなく、またLong-Evans系の滞在時間が長かったことから、一般活動性は情動性の影響を受けないことが示唆された。しかし、地上滞在の長いLong-Evans系も物音に対しては素早く穴に逃避したから、地上に出ている時間が短いラットほど、すなわち穴に長くいるラットほど穴を安全と認識しているというわけでもないことが分かった。

2.3 1匹用野外フィールドにおけるラットの穴掘り行動

実験室内で得られたデータの妥当性を高めるため、1匹用小型野外フィールドにおいて系統比較を行なった。

実験室内の穴掘り装置との主な違いは、土材が実際の土であること、温度と湿度の変化が大きいことである。もちろん、外気に含まれるいろいろな臭い、イヌ・ネコ・イタチなどの外敵の存在、明期と暗期のかわり方が緩やかであることなど、細かく指摘して行けば膨大な相違が見いだせよう。

実験5 穴掘り行動の系統比較

使用可能なフィールドの数および実験可能な季節に限りがあったので、個体数を揃えるのが容易でない近交系・F344/DuCrj系をはずして、THE系、TLE系、Wistar-Imamichi系、Long-Evans系の4系統を用いて、穴掘り行動を比較した。

方法

被験体 THE系、TLE系、Wistar-Imamichi/Iar系およびLong-Evans系の♂をそれぞれ8匹、計32匹を90～110日齢で用いた。

装置 筑波大学の松林の中に大型野外フィールドに隣接して設置した小型野外フィールドを用いた (Fig. 2-15)。地上は90×180×90(H)cmの鉄製の金網で囲われ、地下は60cmの位置に逃走防止のために金網を敷き込んである。土は実際の土で、日光や雨は金網を通して降り注ぐ。実験は1度に田の字の4つの隣合うコンパートメントで行なった。ラット同士は、対角の場所にいる個体を除き、金網越しに視覚的、嗅覚的に接することができる。また、金網越しに野犬やイタチの襲撃も受け得る状態である。

外からトンネルをだいたい把握できた実験室内のケージとは違っ



Fig.2-15 The semi-natural outdoor burrowing enclosure (the outdoor field) for one rat.



Fig.2-16 The trap for the rat made of wire mesh with a piece of cheese. (left: the entrance is open, right: the entrance is closed)

て、野外フィールドで掘られた穴を記録するためには、実際に分解してみるより他に手段がないので、本実験ではラットを回収してから注意深く土を掘り起こして穴のつながり具合を記録した。ラットの回収のためには市販のネズミ取り（トラップ（Fig.2-16））を用いた。トラップは金網製で、ラットが入り口から入り、中に吊してある餌を引っ張るとバネ仕掛で入り口が落ちるようになっている。

手続き 日没前1～2時間前にラットを投入し、穴を掘るまでの日数（穴掘り潜時）を調べた。穴は、ラットの身体が全部隠れる状態まで掘った場合に穴が掘られたとみなした。餌と水は自由摂取（ad lib）で与えた。餌はこれまでの実験と同じベレット（オリエンタル酵母：MF）を与えた。水は、早く消費されるか水の傷みが早くない限り、7日に1度補給した。投入後、毎日、ラットが穴を掘ったかどうかの確認と、穴が掘られて以降は、入り口の数と掘り出された土材の大体の量を装置の外から記録した。

20日後に入り口の場所と掘り出された土の多さを装置の外からおおまかに記録（得点化は凹凸（実験1）と同じ：掘り出しなし0.0、掘り出し多少あり0.5、掘り出しあり1.0、掘り出し多くあり2.0）してから、5gのチーズをおとりの餌にしてトラップを仕掛けた。この時は、通常の飼育用の餌は自由摂取のままとした。もしも、トラップ設置から3日たっても捕獲されない場合は、飼育用の餌を抜いてラットを空腹状態にした上でトラップを仕掛けた。さらに3日たっても捕獲できない場合は、実験者が装置に入って直接捕獲した。

ラットを捕獲後、入り口を数え、掘り出された土の量を体積で測定し、さらに土を掘り起こして掘られた穴を調べ、巣部屋の数とトンネルの分布を記録用紙に記録した。その記録を元にトンネルの全長を算出した。

実験は、1990年の2月から9月まで、系統によって季節による偏りが生じないようにバランスを取りながら、行なった。

結果と考察

(1) 穴掘り行動

Figure 2-17 (穴掘り潜時、burrowing latency)、Fig.2-18 (掘り出された土の量 (digging score) およびトンネルの全長 (tunnel length))、Fig.2-19 (入り口の数 (entrance) と巣部屋の数 (nest chamber)) およびFig.2-20 (トラップ潜時、trapping latency) に、各系統の平均値と標準偏差を示した。

トラップに要した時間が系統によって数日違うが、穴は10日目頃までに急速に掘られ、その後の変化は大きくなかったことと、20日目に記録した入り口の数と目分量で記録した土の量が、ラットが捕獲されてからの記録した入り口の数と土の量に一致したので、トラップに要した時間の個体差の影響は小さいと考えられた。

分散分析の結果、穴掘り潜時(日)、掘り出された土の体積、トンネルの全長および入り口の数に系統差は有意であった(それぞれ: $F=4.01$, $df=3/28$, $p<.05$; $F=10.06$, $df=3/28$, $p<.01$; $F=15.95$, $df=3/28$, $p<.01$; $F=7.11$, $df=3/28$, $p<.01$)。多重比較の結果、穴掘り潜時は $LE=THE=WI<TLE$ ($WI=TLE$)の順であり、入り口数は $TLE=WI=THE<LE$ 、トンネルの全長は $TLE<WI<THE=LE$ であり、掘り出された土の量は $TLE=WI<THE=LE$ であった(不等号は5%有意水準で有意であったことを示し、等号は有意でなかったことを示す)。巣部屋の数には有意差はなかった。

まとめると、THE系とLong-Evans系は、穴掘り潜時が早く、掘り出した土の量が多く、トンネルが長かった。その逆に、TLE系は穴掘り潜時が遅く、掘り出した土の量が少なく、トンネルが短かった。Wistar-Imamichi系は、それらの中間の値を取った。

すなわち、これらの知見は実験室内の穴掘り装置とかなり環境条件の異なる野外フィールドにおいても同様の結果が得られたことを意味する。これは、実験室内の穴掘り装置の生態学的な妥当性を高めるとともに、野外フィールドにおいても、穴掘り潜時と穴掘り量は情動性の測度として妥当であるという仮説を支持する。

ところで、本実験の穴掘り潜時 (Fig.2-17 :burrowing latency)

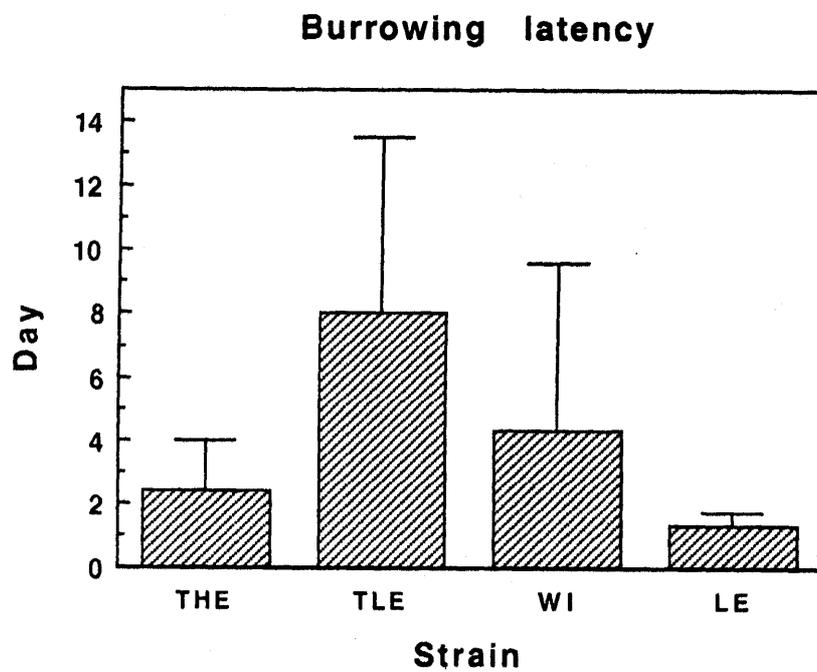


Fig.2-17 Mean burrowing latency with SD into the ground as a function of strain.

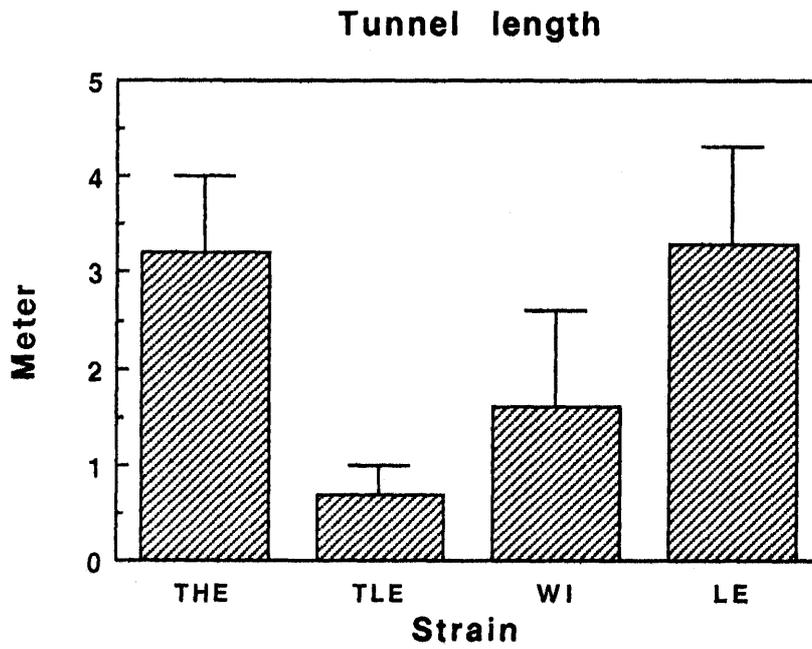
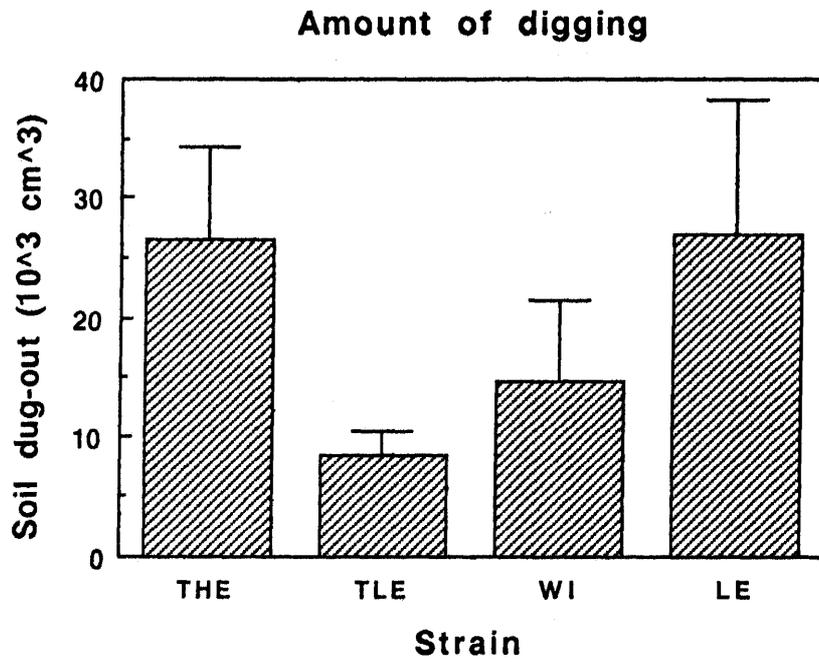


Fig.2-18 Mean amount of digging (soil dug-out by the rat: 10³cm³) (upper panel) with SD and mean tunnel length (meter) (lower panel) with SD as a function of strain.

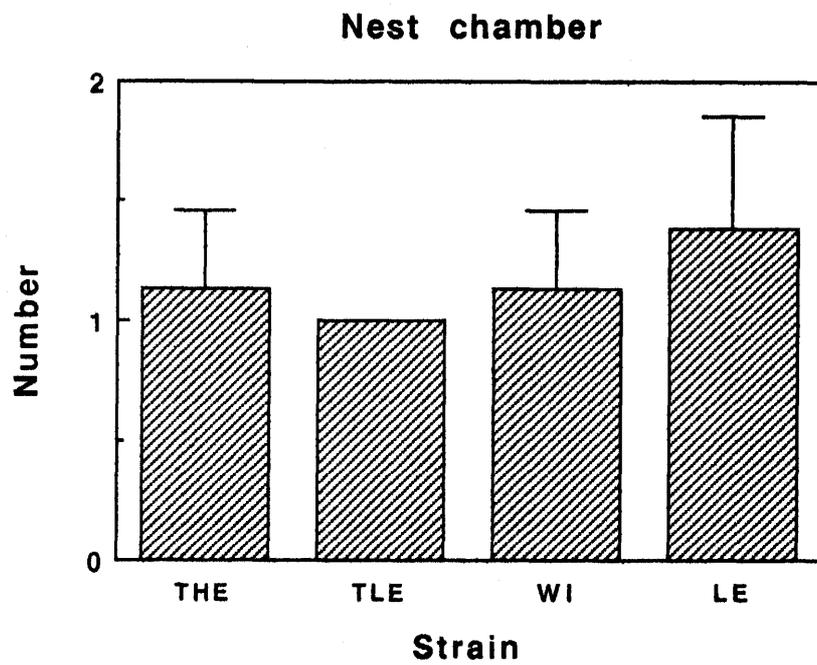
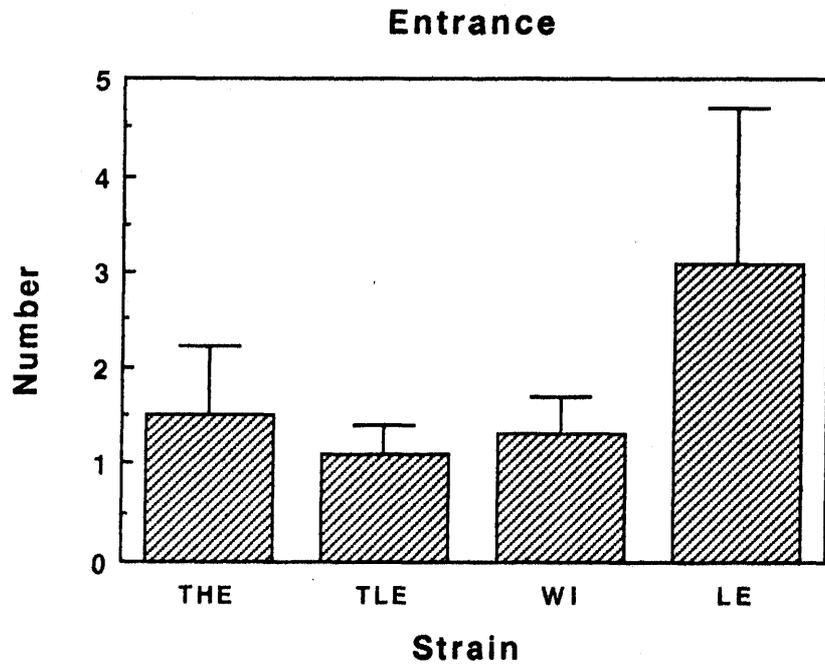


Fig.2-19 Mean number of entrances (upper panel) and nest chambers (lower panel) with SD as a function of strain.

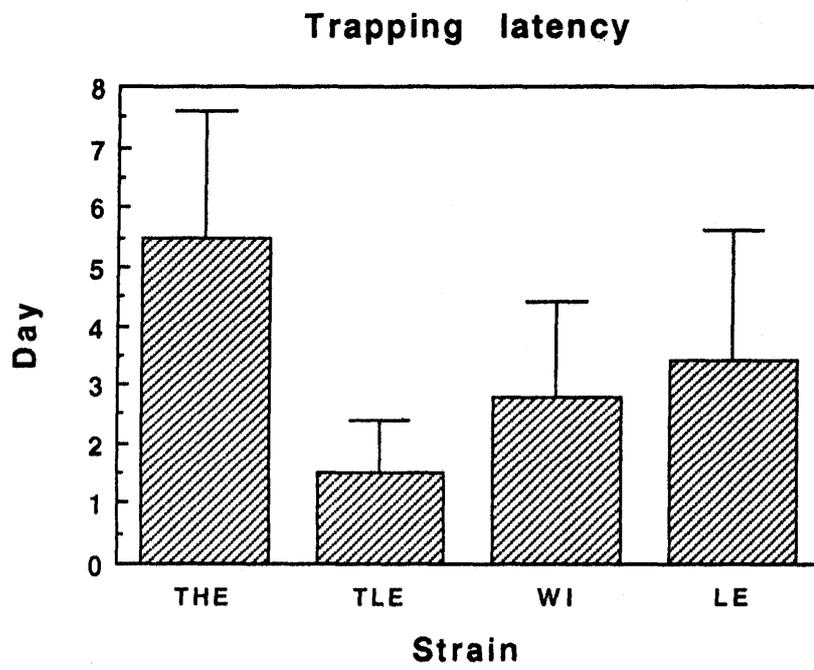


Fig.2-20 Mean trapping latency with SD as a function of strain.

は、実験室内の装置における新土材における潜り込み潜時（diving latency (Fig.2-6の♂)）と似かよった値を取ったことから、新土材の潜り込み潜時が新土材における穴形成潜時（burrow-constructing latency）よりも穴掘り潜時として妥当であると考えた実験1の考察は正しかったと考えられる。

（2）トラップ潜時

ラットがトラップにかかるまでの潜時は情動性の指標として使える可能性がある。すなわち、臆病なラットはトラップにかかりにくいかもしれない。

Figure 2-20に各系統が捕獲されるまでの日数のデータを示した。分散分析の結果、系統差は有意で（ $F=6.18$, $df=3/28$, $p<.01$ ）、多重比較の結果、 $TLE=WI=LE<THE$ であった。

ネズミ取りにかかる潜時はTHE系がもっとも長く、TLE系がもっとも捕まり易かった。8匹のTHE系のうち5匹は、飼育餌を与えないようにして餌剥奪状態になってさらに3日たってもトラップに捕まらなかった。そのため、実験者はこれらのラットを手で捕獲した。その反対に、TLE系は8匹中6匹が1日で捕まった。これは、情動的なラットはトラップにかかりにくいであろうという予想を支持する。

しかし、Long-Evans系はTLE系に近い値をとった。特にLong-Evans系のうち4匹は1日で捕まっており、Long-Evans系の情動性は高いと考えられるから、トラップ潜時は情動性の指標には使えないと考えられる。

興味深いのは、この項目は、同様に情動性の指標には使えなかった「穴への逃避後の再出現潜時」（実験4）と奇妙な一致が見られる。すなわち、Long-Evans系は再出現が早く活動的（active）な印象を与え、THE系は再出現は遅く非活動的（passive）な印象を与えた。トラップ潜時にも同様のことが言える。Long-Evans系は早く捕獲され活動的であり、THE系は捕まらず非活動的であった。これらの2つの行動項目においては、Long-Evans系はむしろTLE系に近いと考えられる。

2.4 コロニー型野外フィールドにおけるラットの穴掘り行動

藤田の野外フィールドにおける研究（1984, 1986）は、THE系とTLE系だけの比較であった。そこで、他の系統も導入して、さらに有意義な知見を得ることを目指した研究室全体による研究を借用する。この仕事は、藤田統氏（筑波大学心理学系教授）の指導のもとに、安念保昌氏（筑波大学心理学系講師）、筆者および中津山英子氏（筑波大学大学院心理学研究科）の協力のうちに進行中のものである。

実験室内の装置（3匹用と1匹用）でも、野外の1匹用装置でも一貫して見られたTHE系とLong-Evans系の穴掘り潜時の早いことと穴掘り量の多いこと、およびTLE系の穴掘り潜時の遅いことと穴掘り量の少ないことの相関関係が、実験的研究の中ではもっとも自然環境に近いと考えられる大型野外フィールドにおいても見られるかどうかを調べた。

すでに、藤田（1984, 1986）が、THE系はTLE系よりも穴を早く掘る傾向にあること、投入後20日間くらいはTHE系の土掘り行動が多く見られること、および観察時に地上にいた個体が穴の中に入り込む割合がTHE系において高いことを報告しているから、THE系とTLE系に関しては、穴掘り潜時、穴掘り量および穴への逃避行動の3つの項目は情動性の測度となりうることが示唆されている。したがって、本実験はTsukuba情動系に関する藤田（1984, 1986）の追試とともに、Long-Evans系も早く穴を掘り、穴掘り量が多く、穴への逃避が多いかどうかを調べるものである。

実験6 穴掘り行動と逃避行動の系統比較

被験体として、THE系とTLE系以外に、Wistar-Imamichi系とLong-Evans系を加えた。この系統の構成は、実験5と同じである。

方法

被験体 THE系、TLE系、Wistar-Imamichi系およびLong-Evans系の♀・♂それぞれ4匹ずつを親世代として投入した。それぞれの系統につき2つのコロニーを設定したので、被験体数は合計で64匹であった。投入日に90～150日齢であった。THE系とTLE系は同リターの個体を、Wistar-Imamichi系とLong-Evans系はそれぞれ異なるリターの個体を投入した。

装置 藤田(1984)の野外フィールド(Fig.2-21)と同じで、8区画(南北2行・東西4列)からなっている。1区画は、3.6×3.6×0.9mの大きさの金網に覆われ、地下は60cmまで掘ることができる。地下60cmには金網があり、ラットは地下から逃走することはできない。配置としては、西北の2区画にTLE系、東北の2区画にWistar-Imamichi系、西南の2区画にTHE系、東南の2区画にLong-Evans系を投入した。それぞれ西の区画から、H1、H2、L1、L2、W1、W2、E1、E2と命名した。餌と水はともに自由摂取としたが、匹数が増加して不足するようになっても餌は余分には与えなかった。餌は1日あたり最大420g補充した。水は池を設けて、そこから不足なく摂取させた。

手続き 1990年5月9日午後4時(天気・晴れ、気温・22度C)に、各区画に4つがずつ投入し、その後毎日日没の1時間前に観察した。観察項目は、穴が掘られるまでの日数、穴の入り口の数、観察時に出ていた匹数とした。

逃避テストの手続き： この大型野外フィールドでは投入後2カ月すぎから個体数の増加のため餌が不足し、餌を補給する時にはほぼ全個体が地上に現われるようになった。この現象を利用して本実



Fig.2-21 The semi-natural outdoor burrowing enclosure (the outdoor field) for the colony of rats.

験では野外フィールドでの穴への逃避行動を調べた。

テストは1990年9月18日の午後6時の前後に行なった。餌を午後5時30分に与えたので、テストの時にはL 1区画を除いてほぼ全個体が現われた（餌を与える前からも同じ数のラットが出て餌の投入を待ちかまえていた）。テストの100秒前から20秒ごとに地上にいる匹数を区画の端から少なくとも3メートル離れた場所から直接数えて記録した。

テストは実験者が接近して餌箱をとりつけてある金網の上部に立ち、人間の姿を見てラットが逃避するかどうかを調べた。その際、他の区画のラットに影響しないように、接近するときの足音だけで他の物音は立てないようにした。実験者はテスト後ただちにその場を去り、さらに100秒間20秒ごとに個体数を数えて記録した。

結果と考察

(1) 穴掘り行動

Table 2-5に穴を掘るまでの潜時と、投入後10, 20, 30, 60, 90, 120日後の入り口の数と地上に出ている匹数のデータを示した。実験4や5と同じく、THE系とLong-Evans系の穴掘り潜時が早く、入り口の数が多かった。入り口の数から推測すれば、両系統とも穴掘り量が多かった。TLE系はその反対であった。ただし、Wistar-Imamichi系はTLE系に近い結果を得た。THE系とLong-Evans系の地上に出ている匹数が少ないようであるが、遠距離からの観察によればこれはもともとラットが地上に出ていないのではなく、観察者の接近によってラットが穴に隠れてしまうことを反映している。しかし、個体数が増加して餌が不足し始めた100日目頃からは、観察者が接近しても穴に逃避することが少なくなった。

系統差は実験4や5ほど大きくはなかったが、これはとりもなおさず複数の個体がいるためよく穴を掘る個体はそのコロニーの穴掘り状況を決定していたためと考えられる。

結論としては、コロニー型の大型野外フィールドにおいても、情動性の高いと考えられるTHE系とLong-Evans系の穴掘り潜時が短く、

Table 2-4

Latency to burrow, number of entrances and subjects found on observation days
(Subjects data are mean of three consecutive days' values around each day),
and latency to find the offsprings

	Burrowing (Day)	Entrances						Subjects						Offsprings found (Day)	
		Day	10	20	30	60	90	120	10	20	30	60	90		120
THE(1)	2		10	10	15	16	24	20	2.0	3.0	2.0	3.3	7.7	13.3	53
THE(2)	1		6	8	19	33	30	17	4.0	1.3	1.0	3.7	3.7	14.3	53
TLE(1)	5		4	4	3	10	12	10	0.7	1.3	1.0	2.0	2.3	13.3	72
TLE(2)	2		5	7	9	11	13	12	1.0	2.0	3.3	3.0	11.0	13.7	69
WI(1)	5		2	5	3	6	8	12	2.7	2.7	4.3	10.7	24.3	20.0	46
WI(2)	2		3	6	4	3	15	9	1.0	3.0	4.0	23.3	30.0	24.7	47
LE(1)	1		11	37	41	57	22	13	1.7	1.3	2.0	11.7	8.3	4.7	44
LE(2)	1		9	11	12	22	18	16	1.0	1.3	1.3	10.7	11.7	11.3	53

Table 2-5

Temporal change of number of subjects on the surface of the ground as a function of time (every 20 second) around the test period (observer's approach to each section), escape ratio (1 - number at the test / number at -20 sec.) and retrieval ratio (1 - number at the test / number at 100 sec.) (%)

Time(s)	-100	-80	-60	-40	-20	test	20	40	60	80	100	Esc.	Ret.
THE(1)	17	15	20	21	20	20	18	22	20	27	20	0	0
THE(2)	22	20	24	25	24	15	20	24	23	24	24	38	38
TLE(1)	4	7	5	5	5	4	3	4	3	2	2	20	-100
TLE(2)	26	18	22	20	25	20	18	23	27	25	26	20	23
WI(1)	15	16	15	20	20	17	15	20	20	21	20	15	15
WI(2)	21	23	22	23	21	23	22	21	23	22	23	-9	0
LE(1)	14	15	17	14	15	3	5	12	13	15	16	80	81
LE(2)	19	18	20	19	21	3	13	15	14	14	16	86	81

穴掘り量が多かった。その反対に、TLE系の穴掘り潜時は長く、穴掘り量は少なかった。したがって、穴掘り潜時と穴掘り量はともに情動性の測度として妥当であるとする筆者の仮説がここでも支持された。

(2) 逃避テスト

Table 2-6に結果を示した。Long-Evans系に逃避した個体が多かった(80%以上)。THE系を含む他の系統は、あまり逃避しなかった(THE(2)の38%が最高)。これは日常の野外フィールドにおける観察における印象に一致した。すなわち、Long-Evans系は観察者や野犬が少しでも接近すれば、ほとんどすべての個体がさっと穴に逃げ込んだ。穴に入らない少数の個体も、餌は食べることをやめ、観察者から遠い場所に身体を移動した。この傾向は慣れることが少ないらしく、何度実験者が接近と後退を繰り返しても同じ結果を得ていた。

しかし、一旦逃避したLong-Evans系の個体は数十秒で地上に再出現し、餌を食べ始めた。この現象は、毎日の餌の投入と同時に進行される観察の際に常に見られた。すなわち、餌を投入するために観察者が区画に接近すると、地上に多く出ていたLong-Evans系は一斉に姿を消し、餌を投入して観察者が立ち去った後に再び出てきて餌を食べた。その餌を食べている時に正確な匹数を測ろうと観察者が再接近すると、再びほぼ全個体が穴に逃避した。

THE系は穴の中へ逃避することはあまりなかったが、餌を食べることをやめ、餌箱から遠ざかる個体が増えた。穴にまで逃避しなかったのは、剥奪(deprivation)が効きすぎている異常状態にあるためと考察できる。Wistar-Imamichi系やTLE系は餌をずっと食べ続けていたので、この場面においてもTHE系はやはり逃避的であったと考えられる。

結論としては、情動性が高いと考えられる系統は逃避的であったことから、穴への逃避行動は情動性の測度となるという仮説はここでも支持された。もちろん、THE系は穴に入っていないわけであるが、強い空腹下にあったことを考えれば、餌を食べることをやめて餌場から退いただけでも十分逃避したといえよう。

2.5 まとめ

本章で行なった各条件下（実験室内・複数匹型、実験室内・1匹型、野外フィールド・1匹型、野外フィールド・コロニー型）での穴掘り行動の研究結果を総合すると、穴掘り潜時と穴掘り量、および穴への逃避行動は相関が高い。すなわち、情動性が高いと考えられるTHE系とLong-Evans系は早く穴を掘り、長い穴を掘り、物音に対して穴に逃避した。その逆に、情動性が低いと考えられるTLE系は穴を掘ることが遅く、穴掘り量が少なく、あまり穴へ逃避しなかった。Tsukuba情動系の情動性に関するコントロール群であるWistar-Imamichi系はおおむねそれらの中間またはTLE系寄りの値を取った。

これらの事実は、生態学的な考察から導かれた情動性項目（穴掘り潜時、穴掘り量および穴への逃避行動）の妥当性を強めるものである。

これによれば、THE系とLong-Evans系は情動性が高く、TLE系は情動性が低く、Wistar-Imamichi系は中間の情動性を持っていると再評価される。また、F344/DuCrj系も情動性が高いと考えられる。ただし、F344/DuCrj系は穴への逃避行動は多くないという例外的な特徴を示した。

第3章 実験室場面（新奇な場面）の 再検討

第2章においては、穴掘り行動が情動性の妥当な尺度となるかどうかを検討した。その結果、穴を掘るまでの潜時、穴掘り量および穴への逃避行動の3項目は相互に高く相関し、情動性が高いと考えられてきた系統は早く穴を掘り、穴掘り量が多く、また逃避行動が多かったことから、これらの項目は情動性の尺度として妥当であることが示唆された。

本章と次の第4章では、従来の新奇な場面のテストを取り扱う。特に本章においては、第4章で行なう3つのタイプの新奇な場面におけるラットの行動の被験体内比較に先立ち、オープン・フィールド、ランウェイおよびI迷路（北岡・藤田，1988b）についてのいろいろな角度からのデータを集め、その上で生態学的妥当性も検討する。

本章においては、移動活動量を中心に多変量解析を行ない、オープン・フィールド、ランウェイおよびI迷路のそれぞれの行動項目のデータからラットの特性を抽出する。しかし、従来から頻繁に行なわれてきた因子分析では、回転を施すために因子得点は独立性を失い、特性の抽出という点では不向きである。そこで、回転を行わない主成分分析を使用する。主成分分析をこれらの場面に適用した研究は少ないので、基礎的で重要なデータとなるであろう。

また、異なる系統を抽出された主成分のグラフ上に位置づけることができれば、本来ならば数学的に予言され得るといふだけの特性を実際のラットに投影することができる。この系統の対応についての分析はおもにランウェイ・テストで行なった。その理由は、オープン・フィールドにおいては既に多くの系統比較の研究があるが、ランウェイでは歴史的にTsukuba情動系の系統比較しか行なわれてこなかったからである。オープン・フィールドとI迷路への系統の対応付けは、第4章の3場面比較の中で行なうこととした。

3.1 オープン・フィールド・テストの再検討

Hall (1934) によって考案されたオープン・フィールドは、動物心理学において現在でも最も多く使用される装置の1つである。しかし、従来オープン・フィールドの構造を調べるのには主に回転を伴う因子分析が用いられてきた。回転を行なうと因子得点が独立でなくなるので特性を調べるのには適切でなくなる。そのため、本節においては主成分分析を行ない、オープン・フィールドの構造を再評価する。

実験7 諸項目の多変量解析

本実験では、Donryu/Hos系ラットを用いてオープン・フィールド・テストを行ない、その移動活動量、脱糞数、出発潜時および中心区画進入回数のデータを主成分分析することで、一連の多変量解析的研究の1つとして、オープン・フィールド・テストの構造を研究した。ここでWistar-Imamichi系でなくDonryu系を用いた理由は、Donryu系はWistar-Imamichi系とは違って脱糞をしない個体の少ない系統であることが予備実験から分かったことから、脱糞数を含む場合の多変量解析に向いていると考えたためである。

方法

被験体 日本SLC（静岡県）より親世代を購入し、筑波大学心理学系で維持・繁殖しているDonryu/Hos系の♀・♂それぞれ15匹、計30匹を用いた。実験開始日に、60～70日齢であった。

装置 木製の灰色のオープン・フィールド（90×90×30cm）を用いた（Fig.1-1, Fig.3-1）。移動活動量の測定のため、30×30cmの区画9つに分割した。天井（約3m上）の蛍光灯による明るさは、150～200ルクスであった。

手続き ラットを飼育ケージから1匹ずつ取り出し、1つの隅の

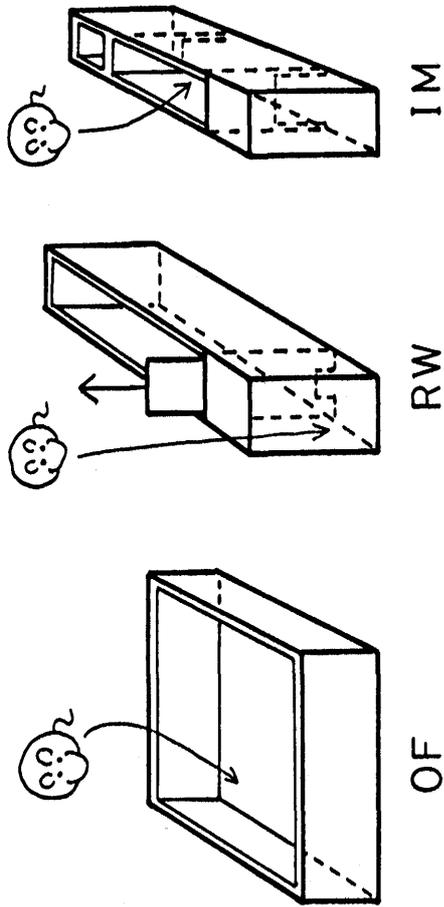
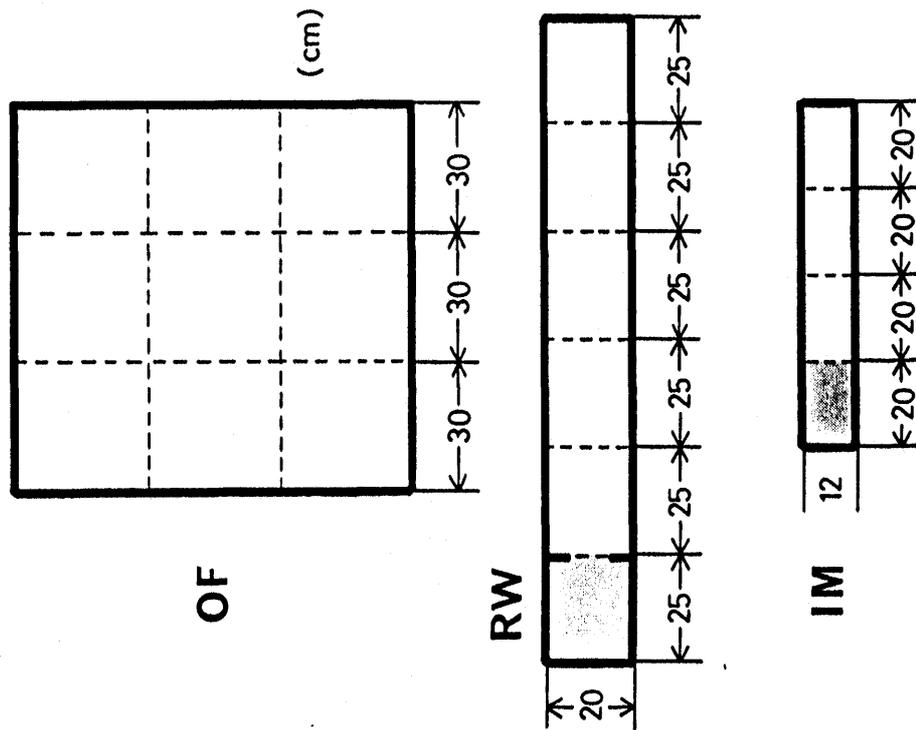


Fig.3-1 The open-field (OF), the Runway (RW), and the I-maze (IM) used in this study as novel situations.

区画に静かに投入することで、テストを開始した。ラットの進入した区画を、実験者が直接記録した。テストは5分で終了し、ラットを飼育ケージに戻したのち、脱糞数を数えた。テストは1週間おきに1試行、5週連続して行なった。

結果と考察

移動活動量 ラットの通過した区画数 (Fig.3-2) を移動活動量とした。従来、ラットの移動活動量の性差は大きいことが報告されている (Archer, 1975a) が、本実験でも、性×試行の分散分析の結果、♂よりも♀の移動活動量が多いことが分かった ($F=4.54$, $df=1/58$, $p<.05$)。試行に伴う有意な変化はなかったが、試行×性の交互作用が有意であった ($F=3.21$, $df=4/232$, $p<.05$)。これは、第1試行と第2試行では性差がなかったものの、その後の試行では性差が拡大したことによる (trial 3: $t=3.59$, $p<.01$; trial 4: $t=2.87$, $p<.01$; trial 5: $t=6.02$, $p<.01$)。しかし、♀・♂ともに、それぞれの群内では試行による有意な変化はなかった。これは、オープン・フィールドの移動活動量は試行とともに減少するという知見 (藤田, 1975b) に一致しない。その原因は、系統の違いに帰することができるかもしれない (藤田はWistar系を用いた)。

脱糞数 (Fig.3-2) 性×試行の分散分析からは、有意な性差は見られず、一般的な結果 (♀<♂) (Archer, 1975a) とは食い違った。試行の効果は有意で ($F=7.11$, $df=4/232$, $p<.01$)、試行とともに脱糞数は減少した。この結果は、「試行とともに場面に慣れて情動状態が低下するから脱糞数は減少する」という伝統的見解 (Hall, 1934) に合致した。

排尿した個体数 (Fig.3-3) 脱糞数とは異なり、試行とともに減少しなかった。

出発潜時 (Fig.3-3) 有意な性差はなかった。また、試行を重ねても有意な変化はなかった。

中心区画進入回数 (Fig.3-3) 試行を重ねるとともに増加の傾向を示した。

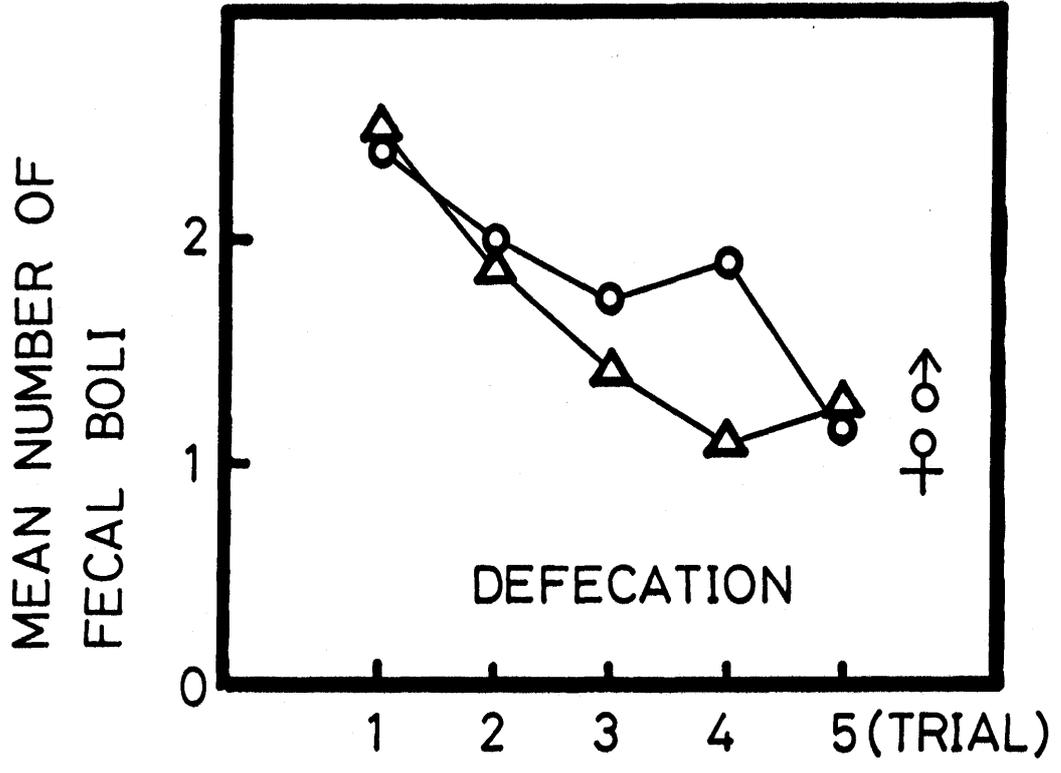
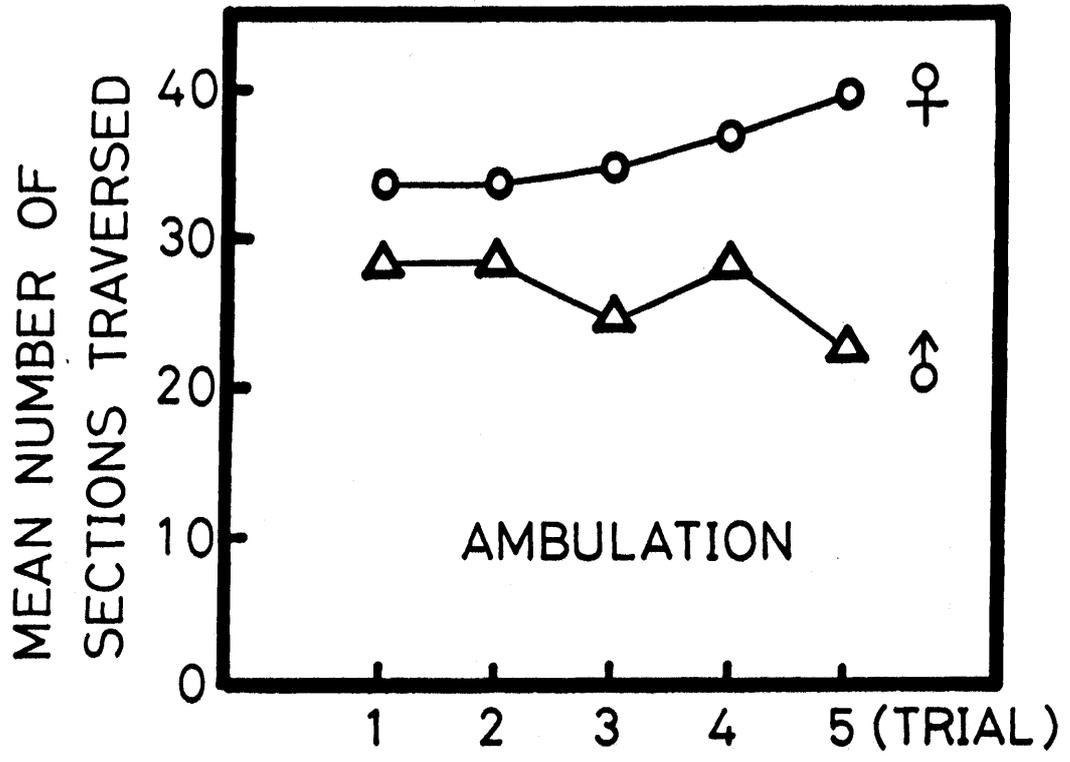


Fig.3-2 Ambulation and defecation scores of each sex as a function of trial in the open-field test.

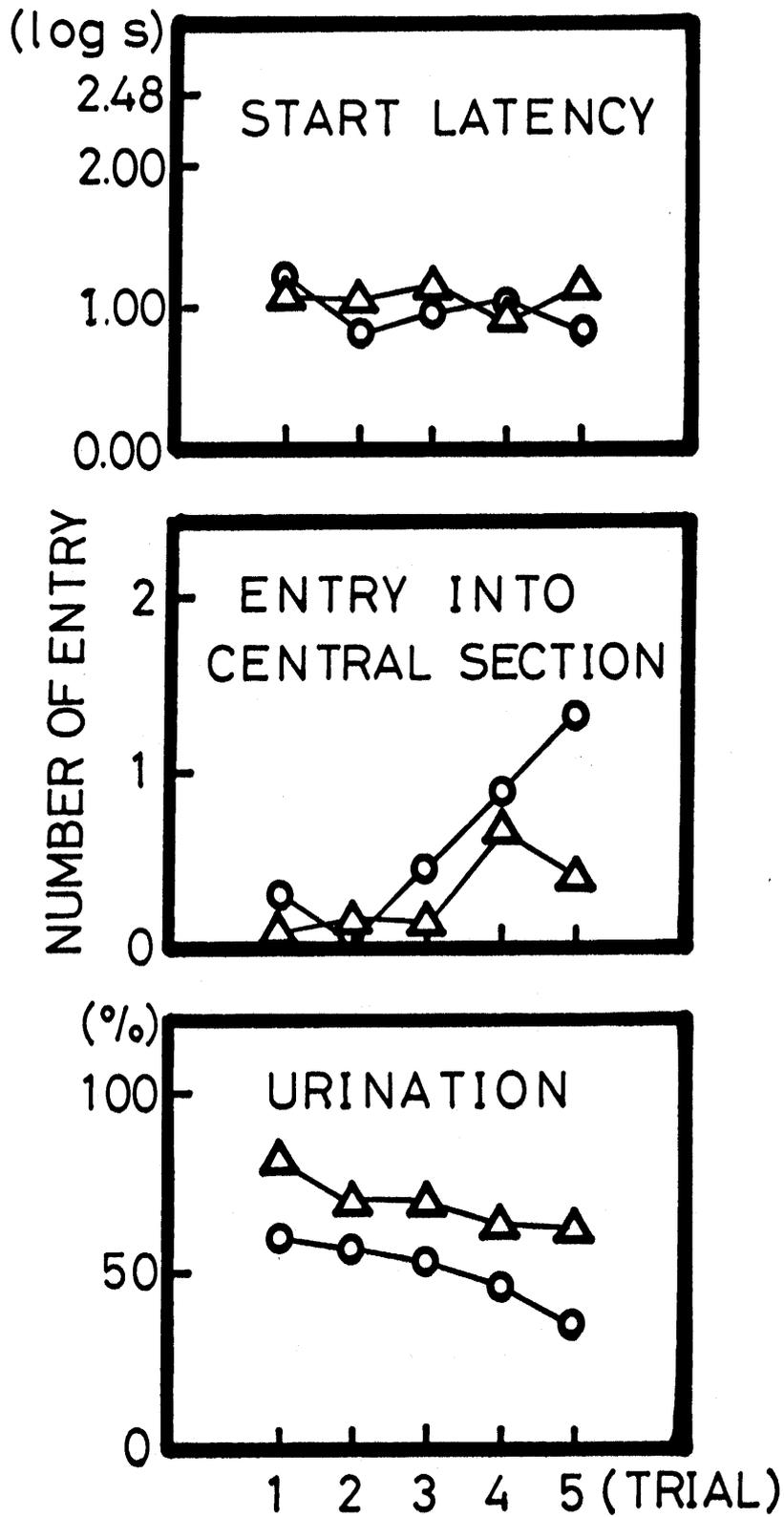


Fig. 3-3 Start latency, number of entry into the central section, and number of urinated subjects of each sex as a function of trial in the open-field test.

多変量解析（その1） 本来ならば、生のデータをもとに分析すべきであるが、排尿得点はその性質上質的データにしかならない。そこで排尿得点を正規化するために5試行を込みにしたデータを用いて、移動活動量、脱糞数、排尿量、出発潜時、中心区画進入回数を主成分分析した。Table 3-1に結果を示した（固有値の大きい順に2つ主成分を示した）。

♀および♂ごとに計算した結果、および♀・♂込みで分析した結果からは、第1主成分には移動活動量（Amb.）と出発潜時（S.L.）に高い負荷量の見られる「オープン・フィールドにおける活動性」と言うべき構造が現われた。この第1主成分は、さらに中心区画進入回数（C-amb.）、脱糞数（Def.）および排尿得点（Uri.）にも絶対値で.50以上の高い負荷を示した。このことから、研究者によってはこの主成分を「情動性」と呼ぶかもしれない。

いずれにせよ、第1主成分が全分散の半分以上を説明した。第2主成分以下は寄与率が低く、試みに第2主成分を解釈するならば、脱糞数と排尿得点に負荷が高いから（♀単独では脱糞数には負荷していない）「情動性」と呼べるかもしれない。

筆者は、第1主成分は「オープン・フィールドの活動性」と呼ぶ方が適切であると考え。なぜなら、この主成分は移動活動量と出発潜時に負荷が高いから、「オープン・フィールドの活動性」と呼ぶ方が記述的で素直だからである。もちろんその場合、なぜ脱糞数と排尿得点にも大きい負荷があるのかということが問題になる。当然、情動性の概念なら簡単に説明がつく。すなわち、情動性の高いラットは脱糞と排尿が多く、移動活動量が抑制を受けて少なくなる、と主張できる。しかし、ここで筆者は、活動的なラットは交感神経系の活動が高進した状態にあるため排泄が抑制されるため、このような第1主成分の構造を得ると反論を試みることができる。

もちろん、この議論は堂々めぐりである。この問題はとりあえず保留して、次の分析に進みたい。

多変量解析（その2） 移動活動量、出発潜時および中心区画進入回数の相互の相関は高く、脱糞数と排尿得点の相関が高かったので、移動活動量と脱糞数に絞って生のデータを分析した。もちろん

Table 3-1
Principal component loading matrix on ambulation,
defecation, and urination scores, start latency,
and ambulation in the central section

	Combined (n=60)		Female (n=30)		Male (n=30)	
	1	2	1	2	1	2
Amb.	.93	-.26	.94	.19	.93	-.24
Def.	-.71	-.49	-.81	.01	-.57	-.65
Uri.	-.69	-.54	-.72	.62	-.56	-.69
S.L.	-.83	.26	-.84	-.45	-.82	.19
C-amb.	.77	-.34	.81	-.12	.64	-.59
Var.	3.12	0.77	3.43	0.64	2.57	1.34
%	62.38	15.42	68.50	12.84	51.49	26.81

Table 3-2
Principal component loading matrix on each
ambulation and defecation scores

	Combined (n=60)		Female (n=30)		Male (n=30)	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.77	.09	.81	.20	.70	.06
Amb 2	.83	.26	.82	.27	.88	.19
Amb 3	.80	.39	.78	.33	.84	.29
Amb 4	.85	.29	.86	.32	.84	.20
Amb 5	.80	.43	.88	.32	.72	.46
Def 1	-.46	.58	-.59	.22	-.20	.87
Def 2	-.56	.31	-.65	.19	-.42	.37
Def 3	-.54	.55	-.58	.58	-.48	.61
Def 4	-.58	.54	-.72	.37	-.42	.63
Def 5	-.70	.21	-.72	.47	-.70	.03
Var.	4.91	1.56	5.56	1.19	4.30	2.04
%	49.05	15.61	55.62	11.91	43.03	20.38

Table 3-3
Correlation matrix among each ambulation and defecation score

	Amb 2	3	4	5	Def 1	2	3	4	5
Amb 1 (Combined)	.69	.55	.56	.59	-.37	-.41	-.27	-.37	-.39
(Female)	.71	.55	.64	.70	-.49	-.56	-.31	-.56	-.34
(Male)	.66	.52	.41	.42	-.20	-.24	-.25	-.18	-.46
Amb 2		.71	.71	.70	-.27	-.28	-.31	-.34	-.51
		.68	.71	.74	-.42	-.35	-.40	-.46	-.46
		.72	.72	.68	-.08	-.22	-.22	-.28	-.57
Amb 3			.76	.77	-.17	-.30	-.25	-.27	-.45
			.73	.74	-.32	-.39	-.32	-.38	-.49
			.78	.75	.06	-.20	-.20	-.28	-.43
Amb 4				.81	-.22	-.36	-.32	-.36	-.52
				.91	-.41	-.45	-.35	-.47	-.51
				.65	.06	-.25	-.33	-.30	-.54
Amb 5					-.17	-.32	-.19	-.27	-.41
					-.38	-.52	-.33	-.54	-.52
					.14	-.11	-.06	-.06	-.32
Def 1						.29	.38	.53	.22
						.28	.32	.52	.38
						.30	.52	.62	.02
Def 2							.34	.36	.45
							.39	.44	.49
							.26	.25	.40
Def 3								.44	.56
								.45	.63
								.41	.48
Def 4									.41
									.63
									.10

Table 3-4
Principal component loading matrix on each
ambulation scores

	Combined (n=60)		Female (n=30)		Male (n=30)	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.78	.59	.82	.51	.69	.06
Amb 2	.88	.19	.87	.17	.90	.19
Amb 3	.87	-.25	.83	-.40	.90	.29
Amb 4	.89	-.25	.91	-.17	.86	.20
Amb 5	.90	-.21	.94	-.02	.84	.46
Var.	3.73	0.55	3.83	0.49	3.55	0.69
%	74.56	10.96	76.49	9.74	70.95	13.83

移動活動量と脱糞数の相関も高かったわけであるが、ここでは Whimbey & Denenberg(1967)の項目にあわせて、移動活動量・5 試行と脱糞数・5 試行を変数として、主成分分析を行なった。Table 3-2に結果を示した。

♀・♂とも、移動活動量内および脱糞数内の相関は正で高く、両項目間の相関は中程度の負の相関を得ていた (Table 3-3)。すなわち、移動活動量と脱糞数の信頼性はそれぞれ高く、かつ移動活動量と脱糞数の負の相関を支持した。これらの結果は、Hall(1934)の報告と一致した。

主成分分析の結果、第1主成分には、移動活動量に正に脱糞数に負に負荷する構造が見られた。この主成分負荷量の絶対値はどちらの項目にも高いが、どちらかといえば、移動活動量に安定して高く負荷している。伝統的情動性観に従えば、この主成分は「情動性」であるが、先に論じた通り、「オープン・フィールドの活動性」とも読める。

第2主成分は、どちらの項目にも正に負荷した。この主成分は、「逃避反応」(藤田, 1975b)と考えられる。この得点の高いラットは恐怖を感じるがゆえに脱糞し、走り回ったと考えられる。

Whimbey & Denenberg(1967)は、この分析と同様の項目選択を行ない、その結果第1試行が特異であることを見いだした。すなわち、第1試行だけは移動活動量と脱糞数は正に相関し、それ以降の試行においては負に相関した。本研究では、第1試行から負に相関した。これは、用いた系統の違いとも考えられる (Whimbey & DenenbergはPrudue-Wistar系を用いた) が、Whimbey & Denenbergの研究デザインが初期ストレスなどのいろいろな実験条件を加えての複雑なものなので、そちらの影響も考えなければならない。

多変量解析(その3) 移動活動量のみを主成分分析した。結果はTable 3-4に示した。ここでも、第1主成分は「オープン・フィールドの活動性」で、第2主成分は「試行間変化」であった。第2主成分は、移動活動量の試行にともなう増加を慣れによる情動状態の低減と考えるならば、「情動性」と呼べるかもしれない。

その他の系統における移動活動量と脱糞数の関係

本実験は、Donryu/Hos系を用いて移動活動量と脱糞数の相関は大きいことを見いだしたが、他の系統のデータもあった方が比較検討しやすい。そこで、第4章のオープン・フィールド・テストのデータを先にここに示す。Table 3-5には、実験18のWistar-Imamichi/Iar系とF344/DuCrj系のデータを、Table 3-6には実験19のWistar-Imamichi/Iar系、F344/DuCrj系のデータを、Table 3-7には実験20のDonryu/Hos系、Long-Evans系、Sprague-Dawley/Crj系、Wistar/Crj系、Wistar-Imamichi/Iar系のデータを示した。

結果は本実験と質的に同じであった。すなわち、系統を問わず、第1主成分は移動活動量に正、脱糞数に負の負荷量を持つ構造が現われた（Table 3-5のF344/DuCrj系の♂とTable 3-7のSprague-Dawley系の♀はこれに当てはまらなかった）。

これらの結果を考慮すると、多くの系統でHallの考えたように移動活動量と脱糞の負の相関が見られた。有意な負の相関を得ることは難しいためその後Hallは批判されたが、それは直接の相関係数を分析していたわけで、主成分分析からは移動活動量と脱糞数の明白な負の相関を見て取れる。ただし、主成分の負荷量の有意性検定については、筆者は知識がないので、絶対値で.50より大きい値を取った場合、負荷が大きかったと呼ぶことにする。

Table 3-5
Principal component loading matrix on each
ambulation and defecation scores (Exp.18)

All combined ^{a)}		
	1	2
Amb 1	.57	.72
Amb 2	.81	.29
Def 1	-.64	.48
Def 2	-.67	.50
Var.	1.85	1.08
%	46.28	26.96

a) Wistar-Imamichi and F344/DuCrj were
combined.

Wistar- Imamichi	Combined		Female		Male	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.70	.58	not available		.68	.62
Amb 2	.79	.37	because of all		.80	.38
Def 1	-.65	.60	zero scores		-.68	.57
Def 2	-.72	.43	of Def 2		-.71	.47
Var.	2.06	1.01			2.07	1.06
%	51.40	25.20			51.69	26.54

F344/ DuCrj	Combined		Female		Male	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.78	.43	.81	.29	.53	.54
Amb 2	.81	.37	.84	.35	.75	-.42
Def 1	-.51	.63	-.60	.78	.48	.65
Def 2	-.54	.58	-.85	.08	.76	-.37
Var.	1.82	1.05	2.45	0.81	1.61	1.03
%	45.53	26.28	61.35	20.34	41.02	25.64

Table 3-6
Principal component loading matrix on each
ambulation and defecation scores (Exp.19)

	All combined ^{a)}	
	1	2
Amb 1	.67	.37
Amb 2	.67	.63
Amb 3	.82	.17
Def 1	-.69	.35
Def 2	-.67	.37
Def 3	-.72	.44
Var.	3.02	1.02
%	50.26	16.95

a) Wistar-Imamichi and F344/DuCrj were
combined.

Wistar- Imamichi	Combined		Female		Male	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.84	.06			.77	.01
Amb 2	.71	.61	not available		.66	.57
Amb 3	.85	.33	because of all		.86	.21
Def 1	-.70	.39	zero scores		-.58	.39
Def 2	-.57	.53	of Def 2		-.14	.85
Def 3	-.80	.24			-.68	.33
Var.	3.38	0.98			2.60	1.35
%	56.32	16.35			43.34	22.57

(Table: continued on next page)

(Table: continued from previous page)

F344/ DuCrj	Combined		Female		Male	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.60	.67	.59	.74	.57	.14
Amb 2	.71	.36	.69	.22	.62	.41
Amb 3	.80	-.17	.89	-.13	.68	.25
Def 1	-.65	.40	-.46	.81	-.85	-.25
Def 2	-.71	-.09	-.70	-.24	-.64	.62
Def 3	-.60	.54	-.76	.36	-.41	.77
Var.	2.78	1.06	2.91	1.45	2.48	1.28
%	46.35	17.69	48.43	24.19	41.35	21.36

Table 3-7
Principal component loading matrix on each
ambulation and defecation scores (Exp.20)

All combined ^{a)}		
	1	2
Amb 1	.78	.53
Amb 2	.86	.37
Def 1	-.65	.57
Def 2	-.67	.55
Var.	2.21	1.04
%	55.17	25.98

a) Donryu, Long-Evans, Sprague-Dawley,
Wistar and Wistar-Imamichi were combined.

Donryu	Combined		Female		Male	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.69	.64	.72	.50	.46	.84
Amb 2	.84	.33	.75	.44	.85	.40
Def 1	-.72	.43	-.73	.41	-.64	.48
Def 2	-.62	.66	-.59	.67	-.71	.59
Var.	2.10	1.13	1.97	1.06	1.85	1.44
%	52.45	28.24	49.24	26.40	46.12	36.02

Long-Evans	Combined		Female		Male	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.76	.58	.80	.49	.76	.59
Amb 2	.86	.40	.80	.49	.95	.22
Def 1	-.62	.63	-.64	.61	-.31	.82
Def 2	-.64	.62	-.57	.69	-.58	.70
Var.	2.10	1.29	2.00	1.32	1.90	1.56
%	52.48	32.35	50.10	33.08	47.59	38.89

(Table: continued on next page)

(Table: continued from next page)

Sprague- Dawley	Combined		Female		Male	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.84	.42	.88	.02	.83	.35
Amb 2	.81	.49	.90	-.13	.64	.70
Def 1	-.57	.66	.40	.52	-.80	.39
Def 2	-.66	.55	-.12	.89	-.74	.57
Var.	2.12	1.16	1.76	1.05	2.28	1.08
%	53.03	29.01	44.06	26.28	57.01	27.07

Wistar	Combined		Female		Male	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.65	.68	.64	.43	.18	.90
Amb 2	.86	.33	.77	.49	.78	.49
Def 1	-.69	.57	-.85	.32	-.63	.63
Def 2	-.72	.47	-.45	.83	-.88	.17
Var.	2.16	1.12	1.94	1.21	1.81	1.46
%	54.04	27.91	48.45	30.35	45.28	36.40

Wistar- Imamichi	Combined		Female		Male	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.75	.50	.81	.23	.70	.64
Amb 2	.91	.14	.91	.07	.89	.19
Def 1	-.74	.08	-.84	-.24	-.71	.33
Def 2	-.60	.73	-.54	.84	-.61	.63
Var.	2.30	0.81	2.49	0.82	2.17	0.95
%	57.50	20.27	62.19	20.44	54.15	23.80

実験 8 移動活動量の時間的変化の分析

ここでは、さらに細かく時間を区切った場合の移動活動量の構造を調べる。情動性が移動活動量に大きく関係するならば、慣れとの関係で時間とともに変化する構造が現われるに違いない。そこで、試行内での移動活動量の構造の変化を知るために、1分ごとの移動活動量を多変量解析した。ただし、本実験は、藤田(1975b)のデータを借用したものである。このデータには脱糞数が欠けていたので移動活動量のみ分析とした。

方法

被験体 Wistar系の♀207匹と♂195匹を用いた。

装置 区画を25区画(1区画18cm×18cm)に分けた以外は、実験7と同じオープン・フィールドを用いた。

手続き テストを1日1試行、3日連続で行なった。その他は、実験7と同じ。すなわち、1試行5分間で、ラットが進入した区画を記録し、ラットを取り出した後、脱糞数を記録した。

結果と考察

3試行の移動活動量のそれぞれの時間変化をFig.3-4に示した。♀・♂とも急峻な逆J字型のカーブを描いた。3試行込みのデータをもとに度数分布を示したのがFig.3-5で、両性とも正規分布型であった。

1試行5分の各分の移動活動量3試行、計15個のデータを用いて主成分分析を行なった。その結果をTable 3-8に示した。第1主成分は、全移動活動量に高い正の負荷を持っていた。名付けるとすれば、この主成分は「オープン・フィールドの活動性」である。もちろん、脱糞数のデータがあればそれが負に負荷してきて、「情動性」と呼ぶことも可能であったであろう。「オープン・フィールドの活

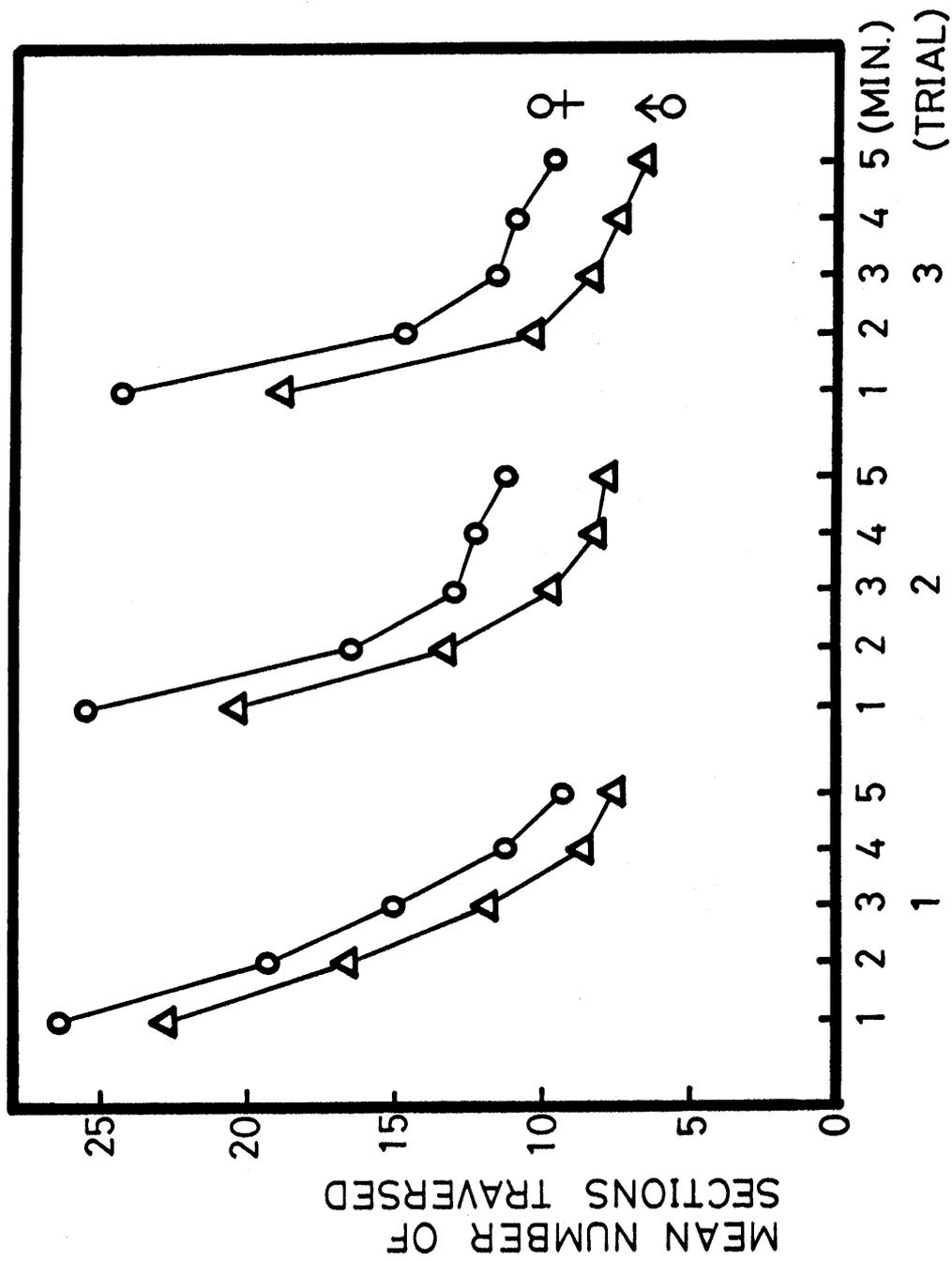


Fig. 3-4 Ambulation scores of each sex as a function of trial and time lapse (min.) in the open-field test.

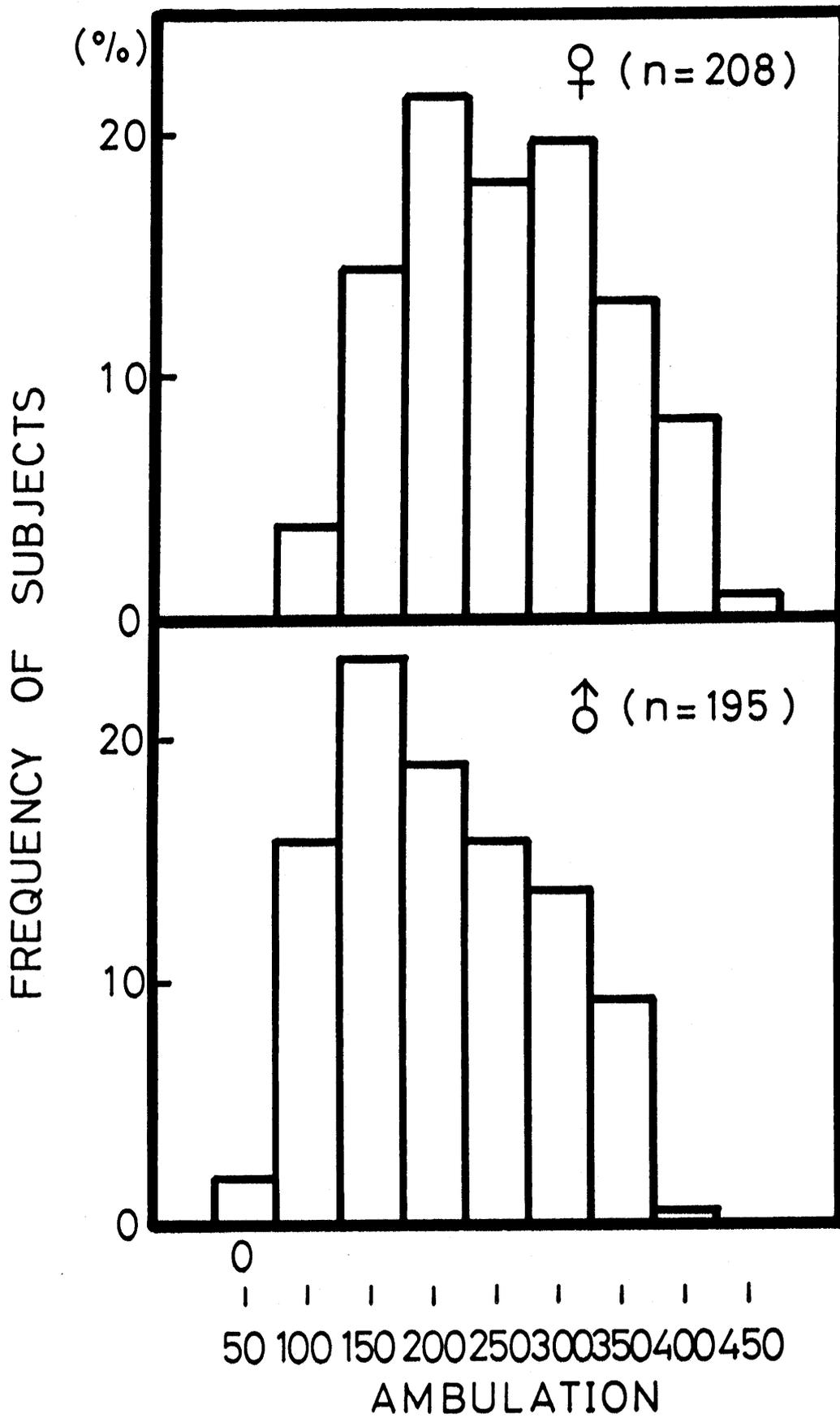


Fig.3-5 Frequency distribution of combined ambulation scores of each sex in the open-field test.

動性」は全15個のデータに高く負荷したが、第1試行の1分目だけは他に比べてやや負荷が低いようにも見られた。これは、最初の投入直後の移動活動はその後の移動活動とは違う成分が入っていることを予測させる。

第2主成分は、投入後初期には正に、そして時間とともに徐々に負荷量がマイナスの方向へ移行するパターンを示した。しかし、その負荷量は低いものであった。名付けるならば、「時間変化」であろうか。

各個体の主成分標準得点を計算し、各主成分のうち1.00以上の得点を得た個体を高得点群 (high score: HS)、-1.00以下の得点を得た個体を低得点群 (low score: LS) とした。Fig. 3-6は、「活動性」および「時間変化」の高・低得点群の試行間および試行内の変化を図にしたものである。この図からも分かるとおり、移動活動量の時間変化は基本的には1分目にピークを持つ減少タイプであり、時間とともに増加するというラットはほとんど見られなかった。

「オープン・フィールドの活動性」の高・低得点群は、選択交配初期の頃のTLE系とTHE系のオープン・フィールドの移動活動量のパターン (中村ら, 1978; 第6世代) に酷似しており、興味深い。一方、「時間変化」の低得点群は試行を繰り返すと活動的になるのであるから、情動性が高い個体であるとも考えられる。ただし、残念ながら脱糞数のデータがないので、脱糞数との関係は不明である。

Table 3-9には、分ごとのデータは込みにして、3試行のデータを主成分分析したものを示した。15個のデータの場合と同じく、第1主成分は「オープン・フィールドの活動性」であり、第2主成分は「時間変化」(または「試行間変化」)であった。

Table 3-8
Principal components loading on each time of
ambulation scores on 3 days

Component	Combined (n=403)		Female (n=208)		Male (n=195)	
	1	2	1	2	1	2
Trial 1	.46	.64	.33	.64	.51	.23
1 2	.68	.47	.63	.53	.70	.24
3	.65	.33	.60	.38	.68	.29
4	.67	.19	.64	.18	.68	.25
5	.89	-.15	.53	-.30	.65	.22
Trial 1	.73	.30	.68	.31	.73	-.07
2 2	.68	-.06	.68	.00	.65	.12
3	.68	-.15	.68	-.16	.66	.23
4	.66	-.32	.64	-.41	.64	.37
5	.64	-.25	.56	-.35	.68	.28
Trial 1	.73	.08	.69	.18	.71	-.27
3 2	.68	-.11	.65	-.04	.67	-.44
3	.68	-.30	.70	-.26	.64	-.50
4	.73	-.19	.73	-.15	.70	-.43
5	.62	-.35	.59	-.32	.62	-.40
Variance	6.54	1.34	5.91	1.58	6.62	1.45
%	43.61	8.96	39.43	10.53	44.12	9.65

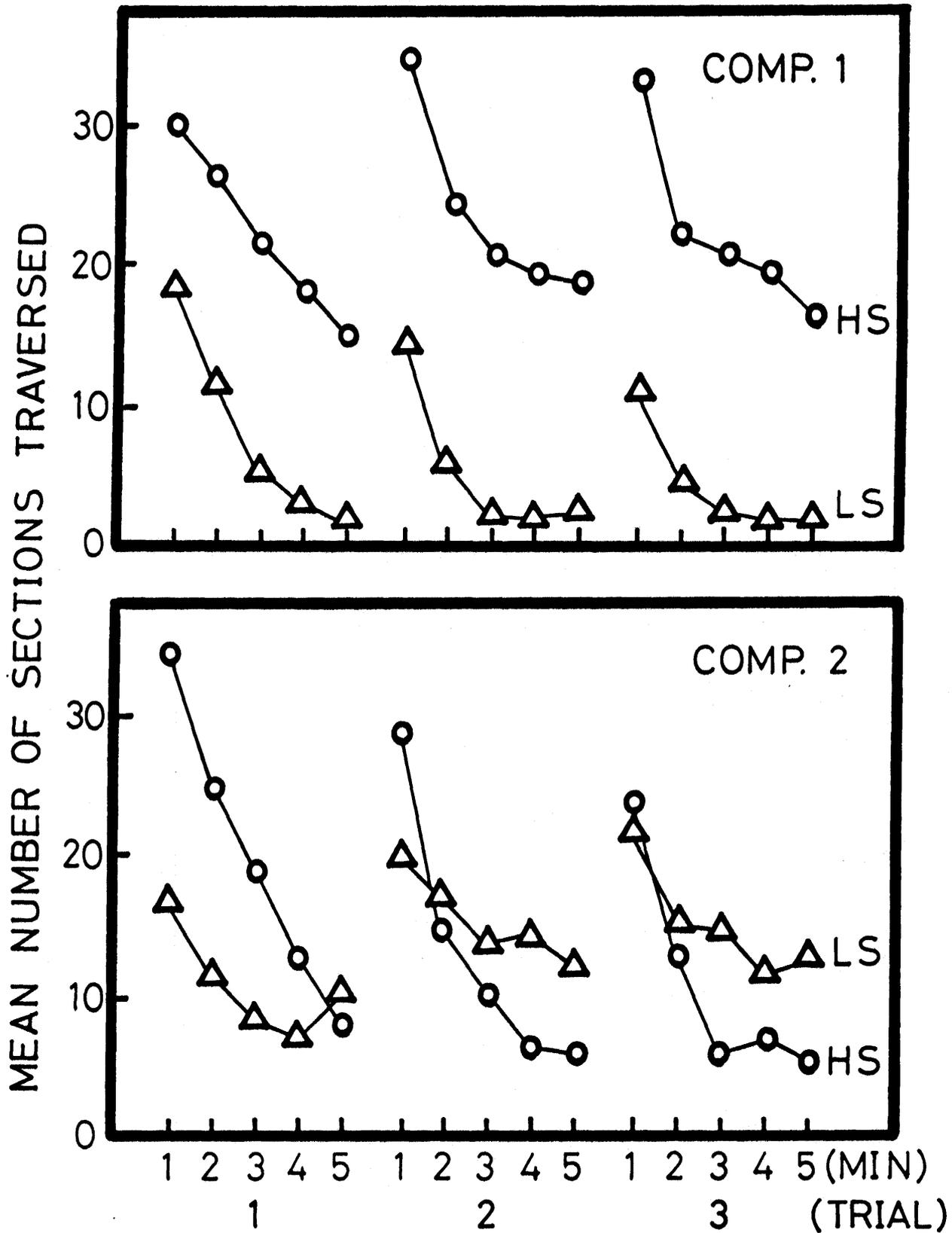


Fig.3-6 Temporal ambulation change of high and low scored rats in the "activity" component or the "temporal change" component in the open-field test.

Table 3-9
Principal components loading on three trials'
ambulation scores

	Combined		Female		Male	
	1	2	1	2	1	2
Trial 1	.85	.51	.82	.58	.86	.39
2	.89	-.10	.88	-.25	.89	.11
3	.87	-.39	.87	-.29	.84	-.52
Var.	2.27	0.42	2.19	0.48	2.24	0.44
%	75.60	13.94	73.11	15.95	74.74	14.63

実験9 オープン・フィールドにおけるシェルターの効果

オープン・フィールドはラットにとって隠れる場所のない場面である。もしここに、隠れる場所ができたらどうであろうか。隠れる場所、シェルターを付ければ情動的なラットはシェルターから出てこなくなるであろうから、オープン・フィールドとシェルター付きオープン・フィールドの移動活動量を主成分分析すれば、情動性は抽出されると考えられる。

そこで、本実験においては「強制場面」、「自由場面」、および「強制-自由場面」におけるラットの行動を比較した。通常のオープン・フィールド・テストは強制場面と呼ばれ、シェルター付きオープン・フィールド・テストはラットの投入の場所に応じて自由場面（ラットはシェルターに投入される）および強制-自由場面（ラットはオープン・フィールド部に投入される）と呼ばれる。「強制」とはオープン・フィールドに投入されればラットは探索行動に出ることを強制されることを指し、「自由」とはシェルターに投入されれば探索はいつでも自由な時に可能であることを意味する（藤田, 1975b; Welker, 1957）。

方法

被験体 ラットは、Wistar-Imamichi/Iar系およびF344/DuCrj系の♀・♂を、それぞれ18匹・計72匹用いた。実験開始日に、60～80日齢であった。逃避・回避学習に優れるF344/DuCrj系は、逃避反応（藤田, 1975b）が実際に存在するかどうかを調べるために加えた。

装置 オープン・フィールドは、実験7に準じた。また、オープン・フィールドの寸法は同じで、1つの辺の中央に20(L)×12(W)×30cm(H)のシェルターの付いたオープン・フィールドも用いた。シェルターとオープン・フィールドの間には7×7cmの通り穴を付けた。シェルターも1区画と数えた。

オープン・フィールドの明るさは約200ルクス、シェルター内の明るさは1ルクス以下であった。

手続き 強制、自由および強制-自由の3つのテストを1回ずつ行なった。本研究は、場面間の相関の分析が主目的なので、同じ場面を繰り返して試行間変化を調べることは、行なわなかった。試行の順序として、3C2=6通りの組合せに各系統の各性を3匹ずつ割り当て、順序の効果を相殺した。1試行の時間は5分で、5日おきにテストした。

自由場面においては、被験体はシェルターに投入され、30秒後通り穴の覆いをとってオープン・フィールドに出られるようにした。強制場面と強制-自由場面においては、シェルターと同じ寸法で底のない箱（天井は蓋付き）をオープン・フィールドの1隅に置き、そこに被験体を入れてから30秒後に箱をとって、オープン・フィールドの探索を可能にした。強制-自由場面においては、箱はシェルターに近い隅に置いた。

測定項目は、移動活動量と脱糞数とした。

結果と考察

移動活動量 各場面、各系統の移動活動量をFig.3-7に示した。移動活動量の統計的分析には、系統×性×場面の分散分析を用いた。自由場面と強制-自由場面よりも強制場面における移動活動量の値が大きかった ($F=88.46$, $df=2/136$, $p<.01$)。この結果は、藤田(1988)やWelker(1957)の結果に符合し、シェルターはラットの移動活動量を少なくすることが確認された。また、有意な系統差はなく、性差が見られた ($\text{♀}>\text{♂}$) ($F=26.55$, $df=1/68$, $p<.01$)。また、系統×性の交互作用が有意で ($F=5.42$, $df=1/68$, $p<.05$)、これはF344/DuCrj系の性差が小さいのに対して、Wistar-Imamichi系の性差が大きく、Wistar-Imamichi系の♀が活動的であったことを意味する。

移動活動量について主成分分析を行なったところ、全個体込みとWistar-Imamichi系では、第1主成分に「オープン・フィールドの

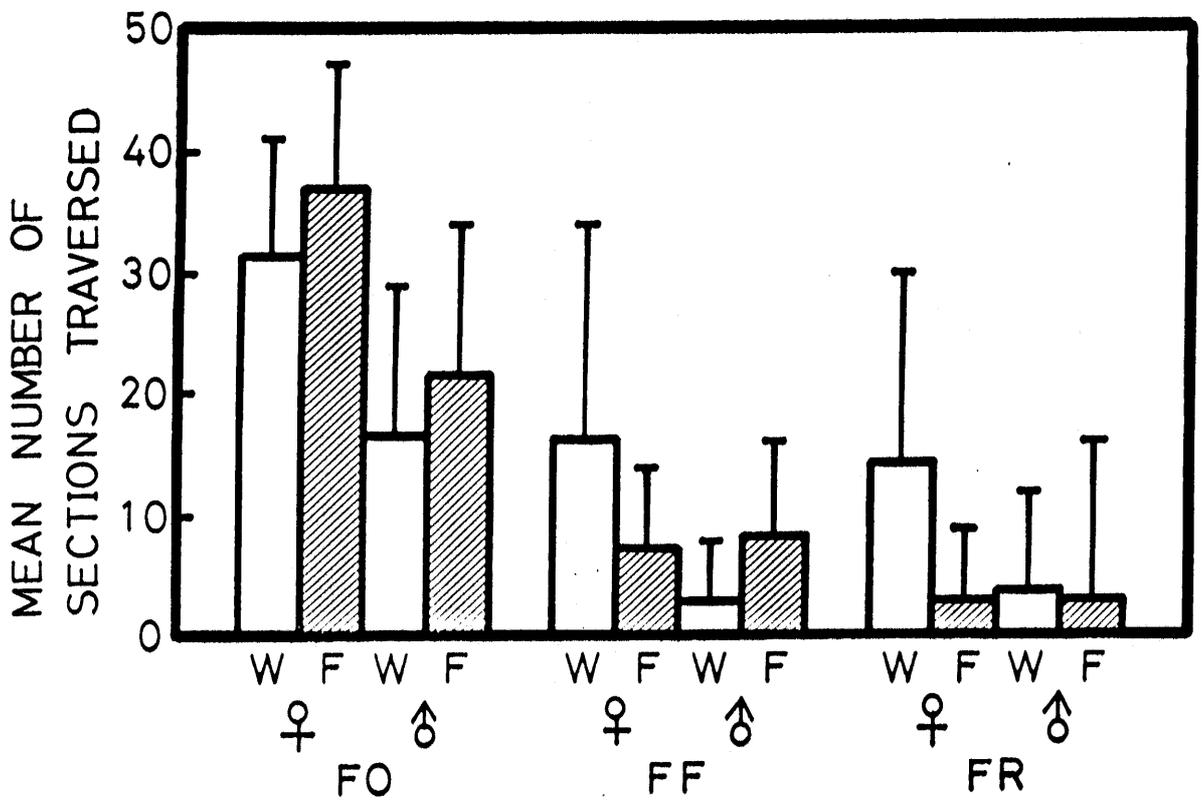


Fig.3-7 Ambulation scores with SD as a function of situation, strain and sex. FO: forced situation, that is, normal open-field, FF: forced-free situation, FR: free situation.

Table 3-10

Principal components loading on ambulation scores of the three situations: the forced situation (FO), forced-free situation (FF), and the free situation (FR).

All combined		
	Comp.1	2
FO	.58	.81
FF	.76	-.29
FR	.75	-.35
VAR.	1.47	0.86
%	49.05	28.64

	WI combined		WI ♀		WI ♂	
	Comp.1	2	1	2	1	2
FO	.71	.69	.36	.92	.86	.00
FF	.83	-.18	.85	-.04	.61	-.71
FR	.79	-.44	.79	-.38	.63	.69
VAR.	1.80	0.70	1.49	0.98	1.51	0.98
%	60.14	23.25	49.55	32.66	50.19	32.80

	F344 combined		F344 ♀		F344 ♂	
	Comp.1	2	1	2	1	2
FO	.65	.48	.73	-.08	.65	.58
FF	-.61	.78	-.64	.55	-.46	.82
FR	.67	.24	.51	.80	.78	.01
VAR.	1.24	0.90	1.21	0.96	1.25	1.00
%	41.16	30.06	40.43	31.95	41.80	33.19

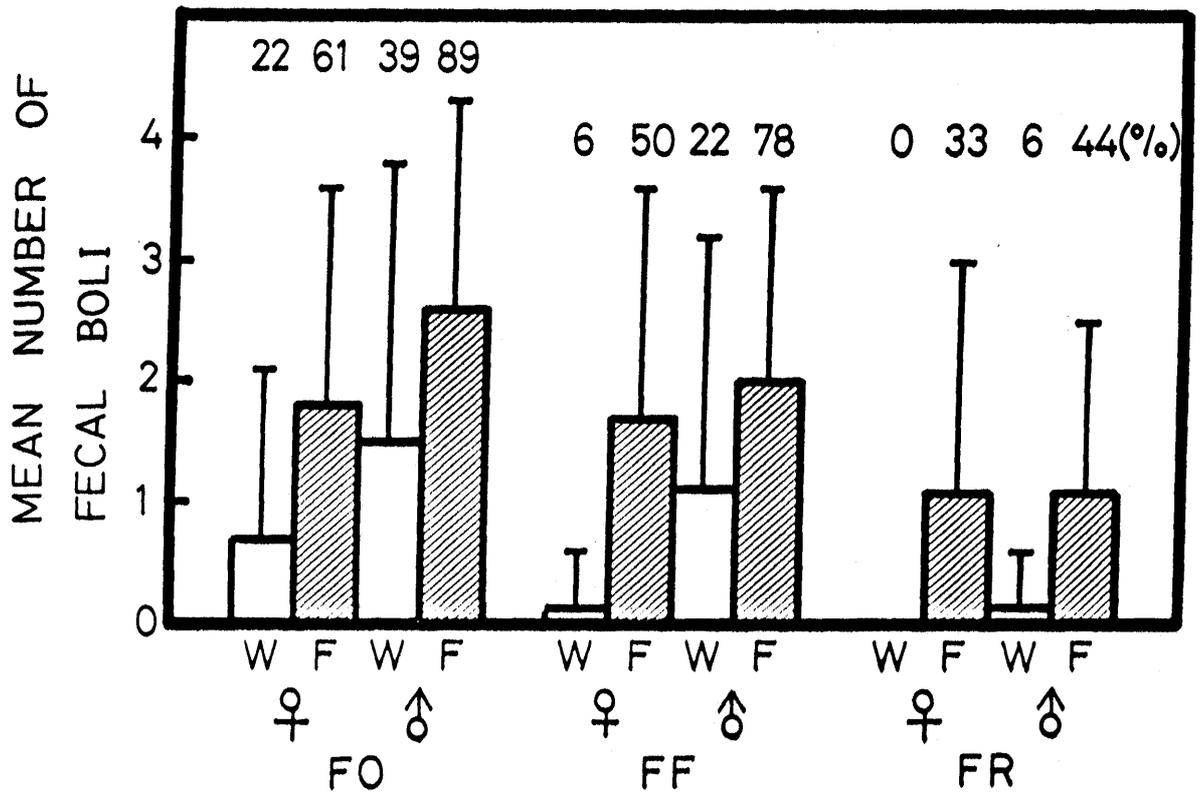


Fig.3-8 Defecation scores with SD and number of defecated subjects (%) as a function of situation, strain and sex.

活動性」、第2主成分に、強制場面に強く正に負荷し、自由場面と強制-自由場面に負に負荷する構造が現われた (Table 3-10)。おそらく、第2主成分は、オープン・フィールドからの逃避反応 (藤田, 1975b; Welker, 1957) であろう。第2主成分の成分得点は F344/DuCrj系が高かった。

一方、F344/DuCrj系については主成分の寄与率が偏らず、この点で主成分分析は失敗した。また、「オープン・フィールドの活動性」も第1主成分には得られなかった。第1主成分には、強制場面と自由場面に同方向で、強制-自由場面に逆方向に負荷する構造が現われた。しかし、この主成分も説明率が低すぎて、主成分分析の意味をなさなかった。これは、F344/DuCrj系では自由場面と強制-自由場面で動かない個体がほとんどであったことによる。

脱糞数 Fig.3-8に脱糞数のデータを示した。ゼロ値が多かったので、脱糞した個体数について χ^2 検定を用いて調べたところ、場面の比較については、自由場面でのみ少なかった ($\chi^2=6.89$, $df=2$, $p<.05$)。ラットがシェルターに最初から入れられるかどうか、脱糞数を左右しているようだ。F344/DuCrj系はWistar-Imamichi系より脱糞が多く ($\chi^2=27.27$, $df=1$, $p<.01$)、♀より♂の脱糞が多かった ($\chi^2=4.46$, $df=1$, $p<.05$)。

「シェルター恐怖」現象 北岡・藤田 (1989b) が強制-自由場面においてマウスで見いだした「シェルター恐怖」は、本研究でも見られた。シェルター恐怖とは、投入された個体がシェルターをのぞき込みながらもなかなか入らず、オープン・フィールドを歩き回り、一旦シェルターに入ってもすぐに出てくる行動である。それゆえ、シェルターにおける滞在時間が短くなる。

そのようなラットは、Welker (1959) や北岡・藤田 (1989b) にも既に見いだされている。本研究では、それらのラットに系統差があり、Wistar-Imamichi系は全個体 (5匹) に移動活動がなかったためにシェルターに入れなかったが、F344/DuCrj系は全個体 (5匹) が移動活動を示し、中には28区画も走行した個体があった。F344/DuCrj系は情動性が高いと考えられることから、以上の現象は「シェルター恐怖」の現われと考えると良いと思われる。

Whitney (1970) は、C57BL系マウスに比べて脱糞数が多いJK系マウスは、出現潜時がC57BLよりも早いことを見だし、その事実は情動性の観点からは矛盾すると考察した。しかし、新奇な場面ではシェルター恐怖も起こり得ると考えれば、別段矛盾する結果ではない。また、マウスはオープン・フィールドに置かれた大きさの違うシェルターがある時は、大きいシェルターから探索し、小さいシェルターにはなかなか入らないことが報告されているが (Buhot, 1987)、シェルター恐怖現象と関係があると思われる。

そのほか、Clark & Galef (1977) は、シェルター経験のないスナネズミは移動する視覚刺激を与えた場合シェルターに逃げこまないが、24時間シェルターを経験させれば逃げこむようになることを見いだした。また、不安惹起薬 (yohombine) はシェルター付きオープン・フィールドにおけるマウスの移動活動量を増加させる (Rawleigh, Gibson & Kemble, 1990)。これらもシェルター恐怖の考え方で説明できよう。

シェルター恐怖はラットよりは小型のマウスなどでよく見られるようであるが、ラットにも時々現われるので、特に次節からのランウェイや次章のI迷路といったシェルター付き装置を使用する場合には、気をつけなければならないだろう。なぜなら、シェルター恐怖が頻繁に現われては、シェルター付きの場面の生態学的妥当性は低いものとなるからである。

3.2 ランウェイ・テストの再検討

ランウェイは藤田(1975a)によって考案された装置で、穴と外界を実験室にシミュレートしたものである。同時に、オープン・フィールドで見られると考えられる逃避反応をシェルターが防ぐと考えられるので、従来の移動活動量を情動性の尺度とする場合にオープン・フィールドよりも適切である。

本節においては、これまで試みてこられなかったランウェイの諸項目および移動活動量の主成分分析を行ない、ランウェイの構造を調べる。

実験 1 〇 諸項目の多変量解析

本実験では、Wistar-Imamichi/Iar系を用いてランウェイ・テストを行ない、初めて主成分分析を用いることで、諸項目の構造を調べた。また、各試行の毎分の移動活動量のデータを主成分分析して、時間に伴う構造が隠れていないかということも調べた。

方法

被験体 Wistar-Imamichi/Iar系の♀48匹・♂41匹、計89匹を60～70日齢で用いた。

装置 ランウェイを用いた(Fig.1-2, Fig.3-1)。ランウェイは暗い出発箱(25×20×45cm)と走路部(125×20×45cm)からなる。出発箱と走路部の間には7×7cmの通り穴がある。色は黒で、側面はアクリル製、床はベニヤ板でできている。走路部の明るさは約100ルクスであった(出発箱の明るさは、1ルクス以下であった)。走路部を25×20cmの5区画に分け、出発箱1区画と合わせて、計6区画とした。出発箱とは反対側の走路の端の区画をE区画と呼ぶ。光ビームでラットの動きを自動測定した。

手続き 出発箱(シェルター)にラットを投入し、30秒後に通り

穴を塞いでいるギロチン・ドアを引き上げることで、測定を開始した。実験時間は5分で、その間にラットが進入した区画を自動記録した。「覗き」はラットがシェルターから頭部だけを出して走路部を窺う行動とした。実験終了後、脱糞数を測定した。実験は、1日1回、連続3日間行なった。

結果と考察

移動活動量 (ambulation)、脱糞数 (defecation)、出発潜時 (start latency)、E区画到達潜時 (E-section latency)、覗き潜時 (peeping latency) および覗き時間 (peeping time) の各データは、Fig.3-9 (実験11, p124) にまとめて示した。

それらのうちほとんど見られなかった脱糞数を除く5項目・3試行、計15個のデータについて主成分分析を行なった。その結果を、Table 3-11 (全データより計算) とTable 3-12 (3試行合計で25区画以下の低活動個体のデータを排除したデータから計算) に示した。Table 3-12における低活動個体の排除の理由は、活動的でないラットのデータは移動活動量と潜時類の相関を不当に高めると考えられることによる。

その結果、Table 3-11とTable 3-12のどちらにおいても、第1主成分に「ランウェイの活動性」というべき構造が現われた。すなわち、全移動活動量のデータに高い正の負荷をし、出発潜時、E区画到達潜時および覗き潜時に負の負荷をした。この結果は、活動的なラットは、早く走路部に顔を出し、早く出てきて走路の端に早く達することを意味する。またこの結果から、第1主成分を得るためには、測定するべき項目は移動活動量だけでも十分であることが分かった。

第2主成分は第1主成分に比べ寄与率が著しく低かった。しかし、唯一この主成分に覗き時間が高い負荷を持っていた。その第2主成分をあえて解釈するならば「第1試行の特異性」であり、第1試行とそれ以降の試行の負荷の仕方に差が見られた。例えば、第1試行の移動活動量には正、それ以降はゼロまたは負、第1試行の各潜時

Table 3-11
Principal component matrix of ambulation, start latency,
E-section arrival latency, peeping latency and peeping time
in the three trials

Component	Combined (n=89)		Female (n=41)		Male (n=48)	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.86	.21	.82	.14	.81	.29
2	.90	.06	.85	-.03	.86	-.17
3	.90	.00	.88	-.07	.83	-.36
SL 1	-.68	-.16	-.77	-.28	-.59	-.59
2	-.92	.01	-.89	.08	-.86	-.00
3	-.94	.06	-.94	.01	-.93	.25
EL 1	-.77	-.25	-.71	-.40	-.76	-.29
2	-.93	-.12	-.89	-.01	-.90	.05
3	-.89	-.10	-.90	-.04	-.79	.35
PL 1	-.14	-.25	-.28	-.61	-.02	-.47
2	-.60	.39	-.63	.49	-.46	-.30
3	-.62	.32	-.46	.37	-.53	-.06
PT 1	.03	-.12	.07	-.41	-.06	.22
2	.23	-.58	.10	-.68	.51	.07
3	.22	-.62	.15	-.58	.46	-.03
Variance	7.63	1.21	7.28	1.98	7.02	1.23
%	50.86	8.07	48.54	13.21	46.78	8.17

Table 3-12

Principal component matrix of ambulation, start latency, E-section arrival latency, peeping latency and peeping time in the three trials (Data of inactive subjects were deleted)

Component	Combined (n=61)		Female (n=36)		Male (n=25)	
	1	2	1	2	1	2
Amb 1	.71	.36	.62	.28	.69	.54
2	.80	-.13	.68	-.26	.72	-.02
3	.84	-.23	.73	-.29	.79	-.26
SL 1	-.34	-.69	-.48	-.72	-.26	-.61
2	-.89	.09	-.73	.30	-.89	-.15
3	-.90	.23	-.86	.27	-.91	.02
EL 1	-.55	-.62	-.56	-.69	-.59	-.55
2	-.90	.02	-.78	.20	-.87	-.17
3	-.86	.12	-.81	.18	-.77	.06
PL 1	-.05	-.38	-.34	-.36	.25	-.38
2	-.48	.29	-.31	.34	-.44	.31
3	-.64	.22	-.36	.33	-.67	.11
PT 1	-.20	.02	-.34	-.11	-.37	.31
2	-.37	-.46	-.44	-.45	.07	-.63
3	.07	-.41	-.25	-.39	.62	-.36
Variance	6.23	1.79	5.19	2.18	6.24	2.03
%	41.51	11.93	34.61	14.55	41.58	13.50

には負、それ以降はゼロまたは正といった具合である。覗き時間は第2および第3試行において負に負荷した。これらをまとめると、第2主成分の得点の高いラットは第1試行では活動的だが、第2試行以降は不活発になり、走路部に顔をすら出さないようになることを意味する。

各試行の毎分のデータをTable 3-13（全個体の分析）とTable 3-14（低活動個体をはずした分析）に示した。その結果、全データ込みでも不活発な個体をはずした場合でも、各試行の各分の移動活動量は一貫しており、ここでも「ランウェイの活動性」というべき構造を第1主成分に得た。第2主成分は、解釈が難しいが、試行内の時間変化というよりは試行間の変化のようである。

Table 3-13
Principal components loading on each time of
ambulation scores in the three trials

Component		Combined (n=89)		Female (n=41)		Male (n=48)	
		1	2	1	2	1	2
Trial 1	1	.66	.16	.54	.06	.67	.36
	2	.68	.11	.62	-.07	.65	.34
	3	.51	.71	.62	.69	.52	.57
	4	.49	.70	.62	.72	.30	.21
	5	.63	-.12	.55	-.30	.59	.43
Trial 2	1	.87	-.09	.80	-.18	.86	.09
	2	.76	-.09	.72	-.14	.73	-.23
	3	.78	.12	.64	.10	.77	.02
	4	.70	-.17	.64	-.12	.50	-.20
	5	.62	-.06	.55	-.09	.60	.20
Trial 3	1	.86	-.18	.77	-.30	.87	.02
	2	.83	-.03	.75	.14	.76	-.27
	3	.84	-.24	.72	-.36	.83	-.29
	4	.61	-.25	.37	-.30	.68	-.43
	5	.70	-.11	.54	.17	.56	-.52
Variance		7.61	1.27	6.11	1.53	6.84	1.54
%		50.74	8.88	40.72	10.21	45.61	10.29

Table 3-14
Principal components loading on each time of
ambulation scores in the three trials (Data of
inactive subjects were deleted)

Component		Combined (n=61)		Female (n=36)		Male (n=25)	
		1	2	1	2	1	2
Trial 1	1	.36	.35	.28	.15	.37	.54
	2	.57	.24	.45	-.04	.62	.47
	3	.31	.70	.60	.66	.33	.56
	4	.35	.68	.58	.72	.13	-.06
	5	.35	-.28	.29	-.31	.31	.54
Trial 2	1	.84	-.06	.71	-.25	.87	.21
	2	.59	-.15	.59	-.20	.58	-.26
	3	.63	.24	.37	.16	.69	-.04
	4	.56	-.21	.51	-.19	.29	-.41
	5	.40	-.14	.38	-.12	.40	.16
Trial 3	1	.81	-.16	.66	-.40	.82	.15
	2	.76	.04	.61	.19	.73	-.20
	3	.77	-.30	.53	-.49	.80	-.34
	4	.44	-.27	.11	-.31	.63	-.38
	5	.61	-.05	.30	.25	.58	-.45
Variance		5.10	1.34	3.64	1.85	5.13	1.95
%		34.00	8.96	24.29	12.32	34.18	12.99

実験 1 1 第 4 5 世代の Tsukuba 情動系のランウェイ イ・テスト

Tsukuba 情動系の行動差をレビューした藤田ら (1980) (このころは、近交化直前の第 17~18 世代) から早くも 10 年近くが経過した。この時代の THE 系にはまだ活動的な個体が若干残っており、また TLE 系にも脱糞が見られた。現在の移動活動量と脱糞数のレベルに落ちついたのは第 30 世代を過ぎてからである (加藤 (1987) を参照されたい)。また、選択交配は第 35 世代の時点で 5 世代ごとの選択交配に切り替えられ、それ以外の世代では単なる兄妹交配で維持してきた。

そこで、第 45 世代に至った現在の Tsukuba 情動系のランウェイ・テストの結果を分析し、選択交配の休止後に Tsukuba 情動系の行動に変化はあったのかどうかを調べるとともに、後の実験の基礎的データとすることを目的とした。同世代の殆どすべてのラットを用いた。このランウェイ・テストは 5 世代ごとに行なわれている選択交配のために、藤田の研究室全体で行なわれたものである。

方法

被験体 第 45 世代の THE 系 ♀ 70 匹、♂ 71 匹および TLE 系 ♀ 60 匹および ♂ 79 匹を 60 日齢で用いた。

装置 実験 10 に準じた。すなわち、ランウェイを用いた。

手続き 実験 10 に準じた。すなわち、ランウェイ・テストを 1 日 1 試行・3 日連続行なった。

結果

Figure 3-9 に、3 試行の移動活動量 (ambulation)、脱糞数 (defecation)、出発潜時 (start latency)、E 区画到達潜時 (E-section latency)、覗き潜時 (peeping latency) および覗き時間

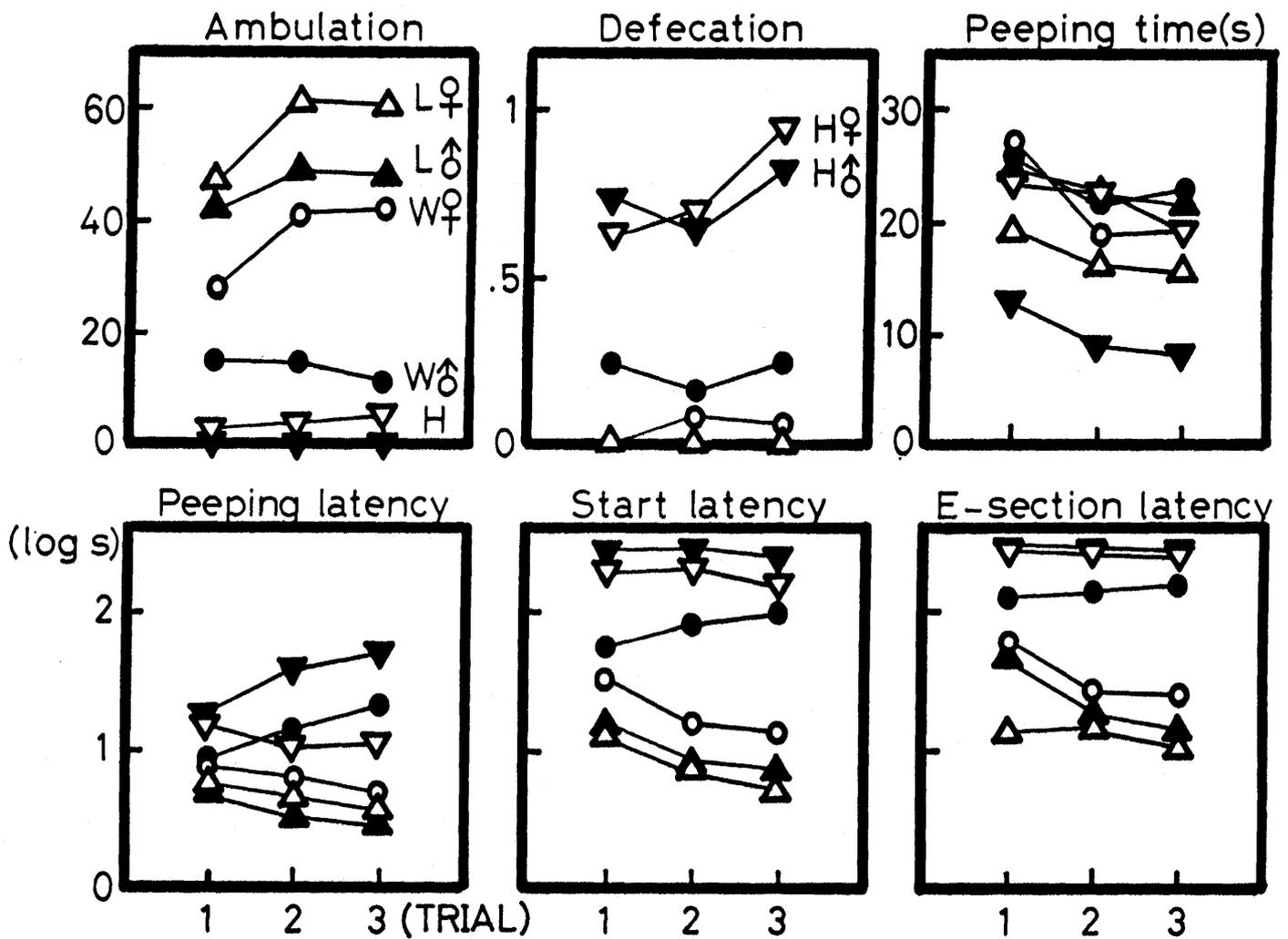


Fig.3-9 Ambulation, defecation, peeping time, and latency to peep, start, and to arrive at the end section for each sex of the Wistar-Imamichi, the THE, and the TLE in the Runway test.

(peeping time) の各系統・各性の平均を示した。Figure 3-9には、実験10でテストしたWistar-Imamichi系のデータも入れてある。統計的分析として、Wistar-Imamichi系も入れて分散分析した。

移動活動量はTHE系<Wistar-Imamichi系<TLE系の順に多かった(主効果: $F=708.30$, $df=2/363$, $p<.01$; L-W: $t=18.04$, $p<.01$; W-H: $t=15.12$, $p<.01$)。THE系はほとんど動かなかった。脱糞数は、TLE系<Wistar-Imamichi系<THE系の順に多かった。ただし、TLE系にはほとんど脱糞はなく(139匹の3試行、延べ417試行中10試行(2.4%)に見られた)、Wistar-Imamichi系もあまり脱糞しなかった(89匹の3試行、延べ267試行中18試行(6.7%)に見られた)。覗き潜時、出発潜時、E区画到達潜時の3潜時は、TLE系が最も短く、THE系が最も長かった。これらの差は明らかであった(覗き潜時: $F=132.74$, 出発潜時: $F=632.99$, E区画到達潜時: $F=551.72$)。しかし、覗き時間は有意ではあった($F=13.25$, $df=2/363$, $p<.01$)が差は小さく、多重比較の結果、THE系の覗き時間だけが他の2系統よりも短かった(Wistar-Imamichi系とTLE系の間には、有意差なし)。

性差は脱糞数と覗き時間を除くすべての項目で有意にみられ、♀は♂よりも活動的で各潜時が短かった(例えば、移動活動量: $F=58.48$, $df=1/363$, $p<.01$)。

Figure 3-10には、移動活動量の時間変化を示した。統計的分析として各系統の各性について試行×時間の分散分析を行なった(ただし、THE系はほとんどのデータがゼロであったため分析は行なわなかった)。試行に伴う変化としては、TLE系の♀・♂とWistar-Imamichi系の♀の移動活動量は第1試行がやや少なく(主効果=TLE♀: $F=28.00$, $df=2/118$, $p<.01$; TLE♂: $F=6.50$, $df=2/118$, $p<.01$; WI♀: $F=26.22$, $df=2/118$, $p<.01$)、多重比較の結果、第1試行と第2・第3試行間に有意差があり(Trial 1-2=TLE♀: $t=6.55$, $p<.01$; TLE♂: $t=3.03$, $p<.01$; WI♀: $t=6.15$, $p<.01$; Trial 1-3=TLE♀: $t=6.40$, $p<.01$; TLE♂: $t=2.22$, $p<.05$; WI♀: $t=6.38$, $p<.01$)、第2試行と第3試行には差がなかった。これらの群では時間にもなって移動活動量は減少した(主効果=

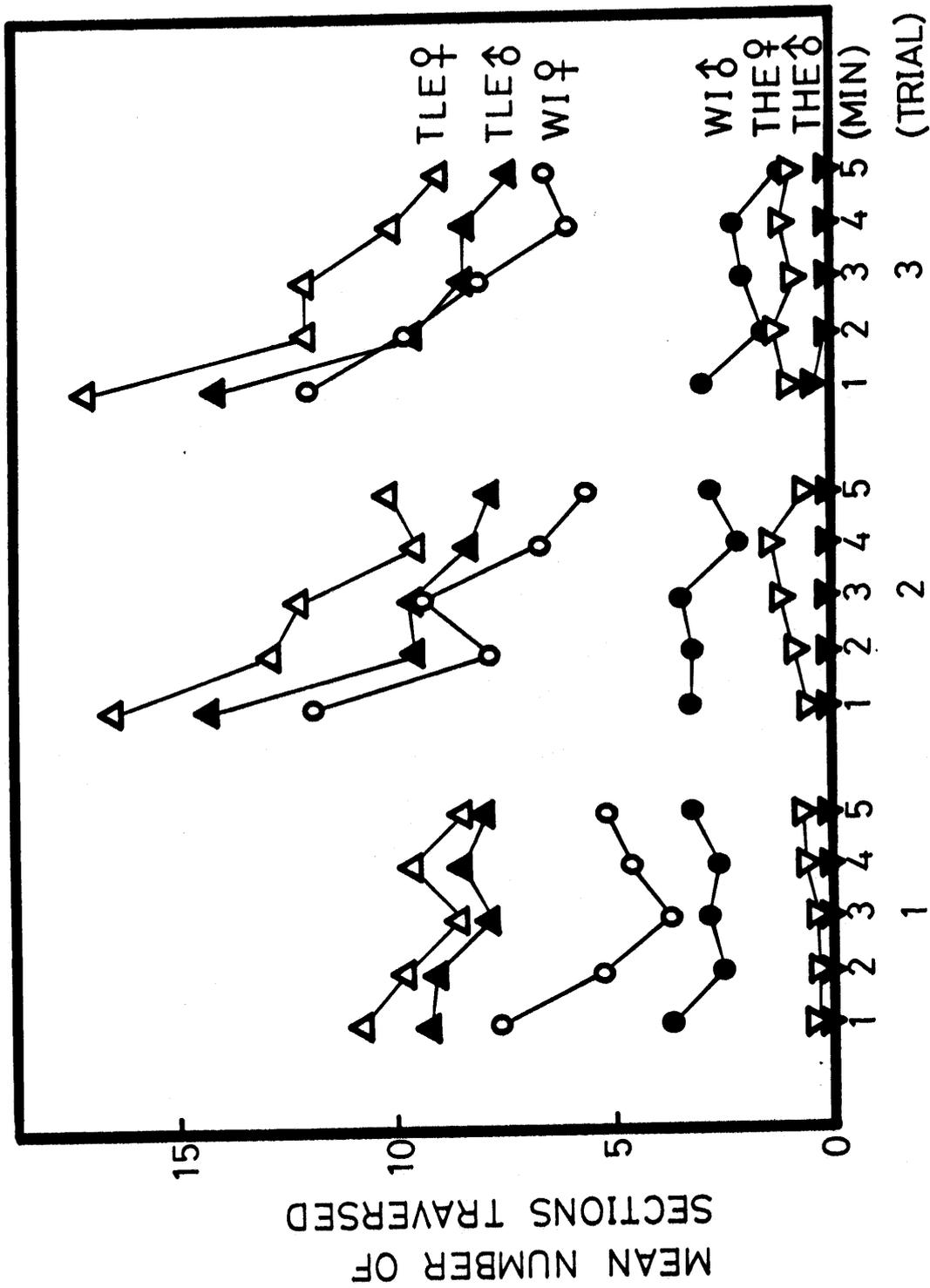


Fig.3-10 Temporal ambulation change of each strain and sex in the Runway test.

TLE♀: $F=33.92$, $df=4/236$, $p<.01$; TLE♂: $F=31.59$, $df=4/236$, $p<.01$; WI♀: $F=18.11$, $df=4/236$, $p<.01$) が、試行と時間の交互作用も有意で、これは第1試行に限って時間変化が少なかったことを意味した(ただし、Wistar-Imamichi系の♀の第1試行は有意で($t=2.40$, $p<.05$)、U字型の時間変化を示した)。他方、Wistar-Imamichi系の♂では試行にともなう変化は逆に第3試行で減少した(主効果: $F=11.00$, $df=2/94$, $p<.01$)。時間変化は有意($F=3.70$, $df=4/188$, $p<.01$)ではあるが緩やかな減少型の値を得た。THE系の変化はだいたいWistar-Imamichi系の♂に似ていた。

結論としては、ランウェイにおいても移動活動量は基本的に時間とともに減少をする型を示すが、第1試行だけは時間変化が小さかった。このような性質は、シェルターに最初に入れられることによることの影響と考えられるが、その機序の理解にはさらに研究が必要である。

移動活動量の度数分布をFig.3-11に示した。Wistar-Imamichi系の分布は、Tsukuba情動系の基礎集団(藤田ら(1980)を参照されたい)とやや異なり、2山分布であった(Tsukuba情動系の基礎集団はゼロ値をピークとするJ字型分布)。しかし、Wistar-Imamichi系のデータの両極端はTHE系とTLE系の領域まで広がっており、かつその平均値はTHE系とTLE系の中間にあることを考えれば、Wistar-Imamichi系をTsukuba情動系の中立したコントロールと考えて妥当であると言える。ところで、今回、THE系によく動く♀・ラットが数匹混じっていたためTHE系の平均はゼロではなかった。おそらくは、選択交配を中止したことによる遺伝的ドリフトによるものとも考えられる。

しかし、そのような例外的な少数の個体を除いては、THE系はランウェイで全く活動せず、かつ多く脱糞し、TLE系は活動的でほとんど脱糞しないということが確認された。これは、第30世代の前後に到達した水準が現在も維持されていることを示した。さらに、加藤(1987)と比較した場合、量的にも第30世代前後の値と類似していた。ただし、TLE系の移動活動量は第30世代から第35世代にかけて漸増しているが、第45世代の値は第35世代の値に近かった。これ

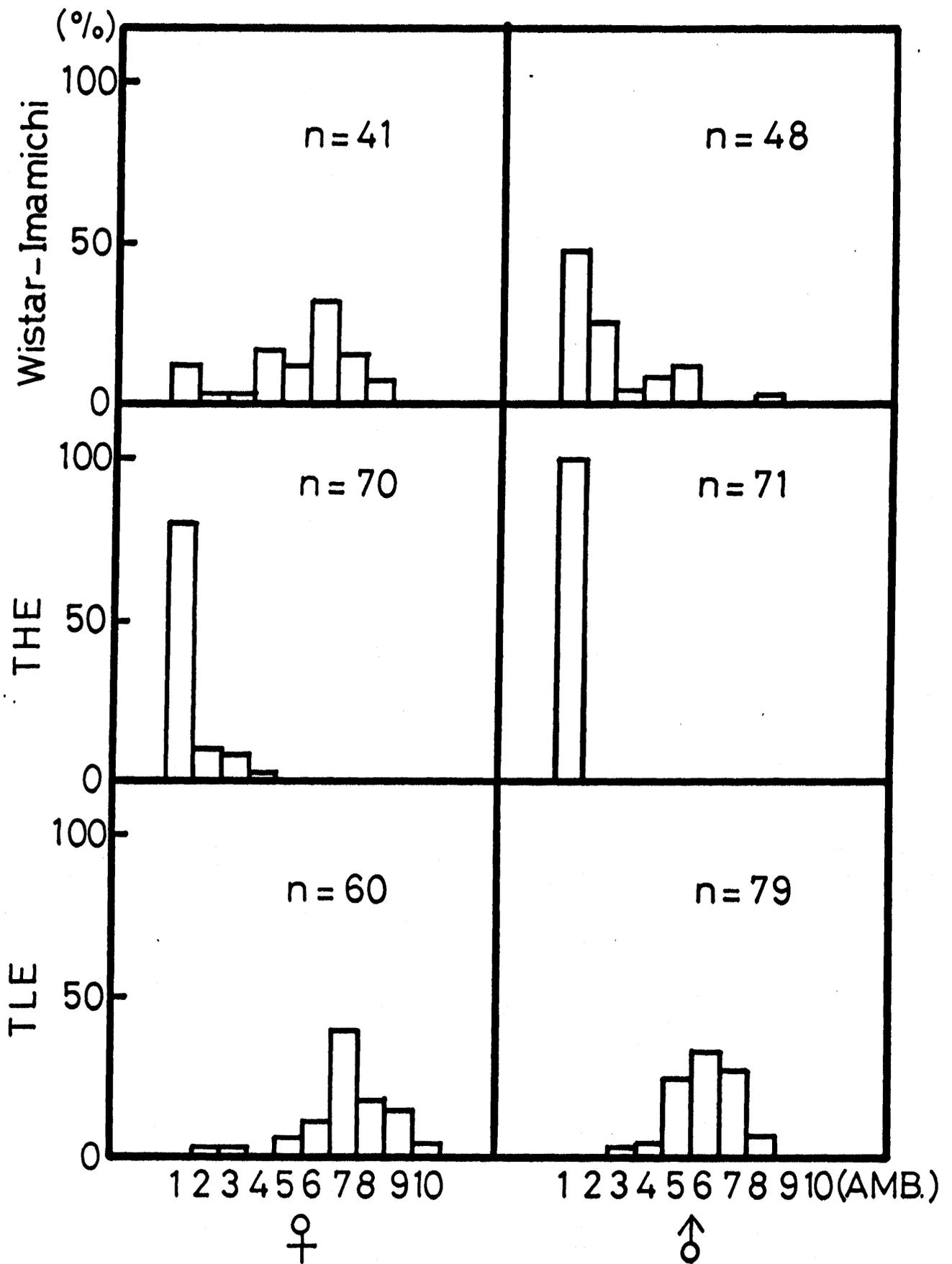


Fig.3-11 Strain difference of frequency distribution of ambulation scores in the Runway test.

は、選択交配の休止後は、選択をやめた第35世代の値を取り続けていると解釈できる。

したがって、本研究では第43世代から第49世代に渡るTsukuba情報系を使用しているが、それらのデータは相互に比較可能であるということも示唆された。

実験 1 2 長期のランウェイ・テスト

実験10の個体をさらに7日間テストして、移動活動量の構造を調べた。もしも慣れによる情動反応の低下が存在するならば、情動性の高いラットの移動活動量は試行とともに増加することが予想される。それは主成分分析によって検出されるであろう。

方法

被験体 実験10と同じ個体を用いた。すなわち、Wistar-Imamichi系の♀41匹、♂48匹を用いた。

装置 実験10と同じ。

手続き 実験10の終了後さらに7日テストを延長し、実験13から通算して全10日のランウェイ・テストを行なった。

結果と考察

移動活動量 Figure 3-12に全10試行の移動活動量を示した。♀の第1試行の移動活動量が少なかった以外は、♀・♂ともあまり試行間変化が見られなかった。また、性差が顕著で、♀が♂より活動的であった。しかし、分散分析によれば、移動活動量は第1試行から第2試行にかけて有意に増加した ($F=16.92$, $df=1/87$, $p<.01$) だけでなく、第2試行から第10試行の試行間変動も有意であった ($F=3.77$, $df=8/696$, $p<.01$)。これは、第2試行から第10試行の移動活動量が緩やかなU字型の変化を示したことを、意味する。

ここで主成分分析を行なって、移動活動量の試行間の構造を調べた。ところで、10試行合計でも50区画以下の個体が全体の30%近くを占めており (Fig.3-13)、これらの一貫して不活発な個体のために不当に相関値が高まることが予想されたので、はずして分析した。

主成分分析の結果、♀内、♂内、および両性込みでも第1主成分に「ランウェイの活動性」と言うべき構造が現われた (Table 3-

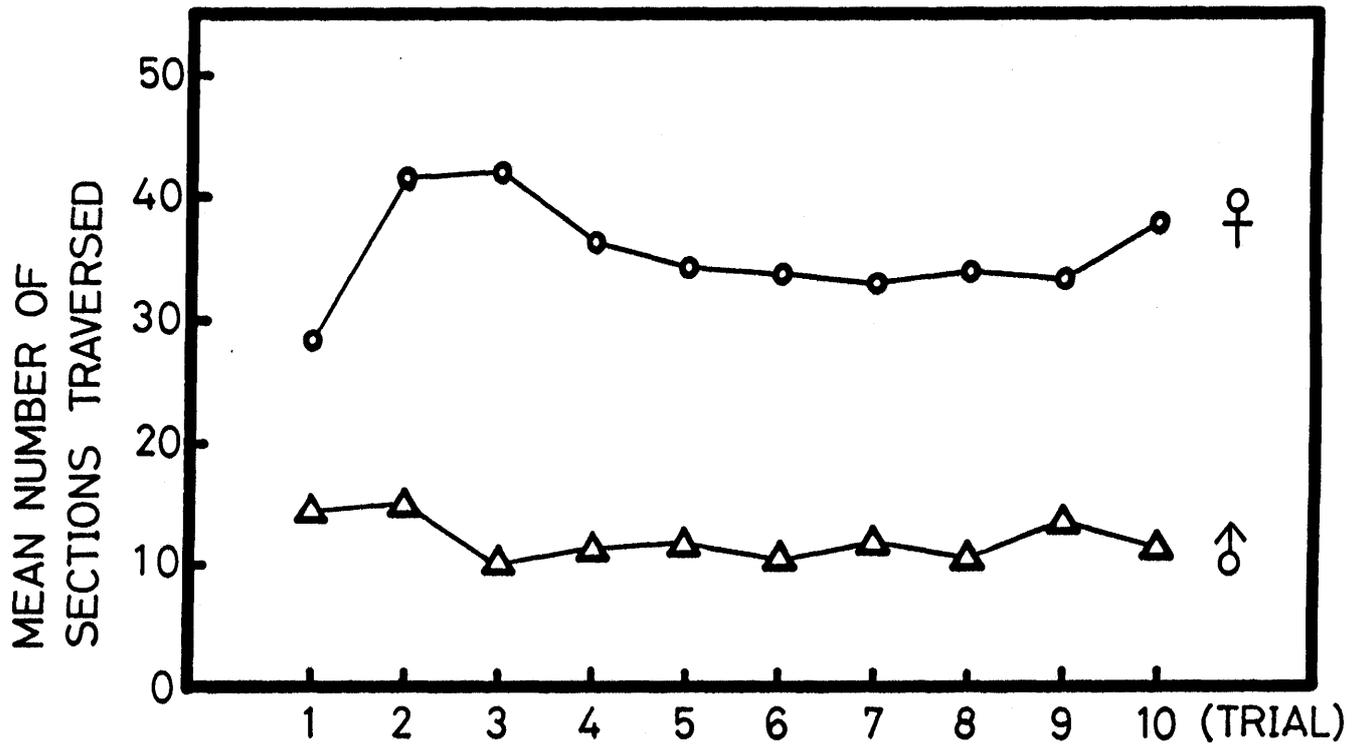


Fig.3-12 Ambulation change across ten trials of each sex of the Wistar-Imamichi rats in the Runway test.

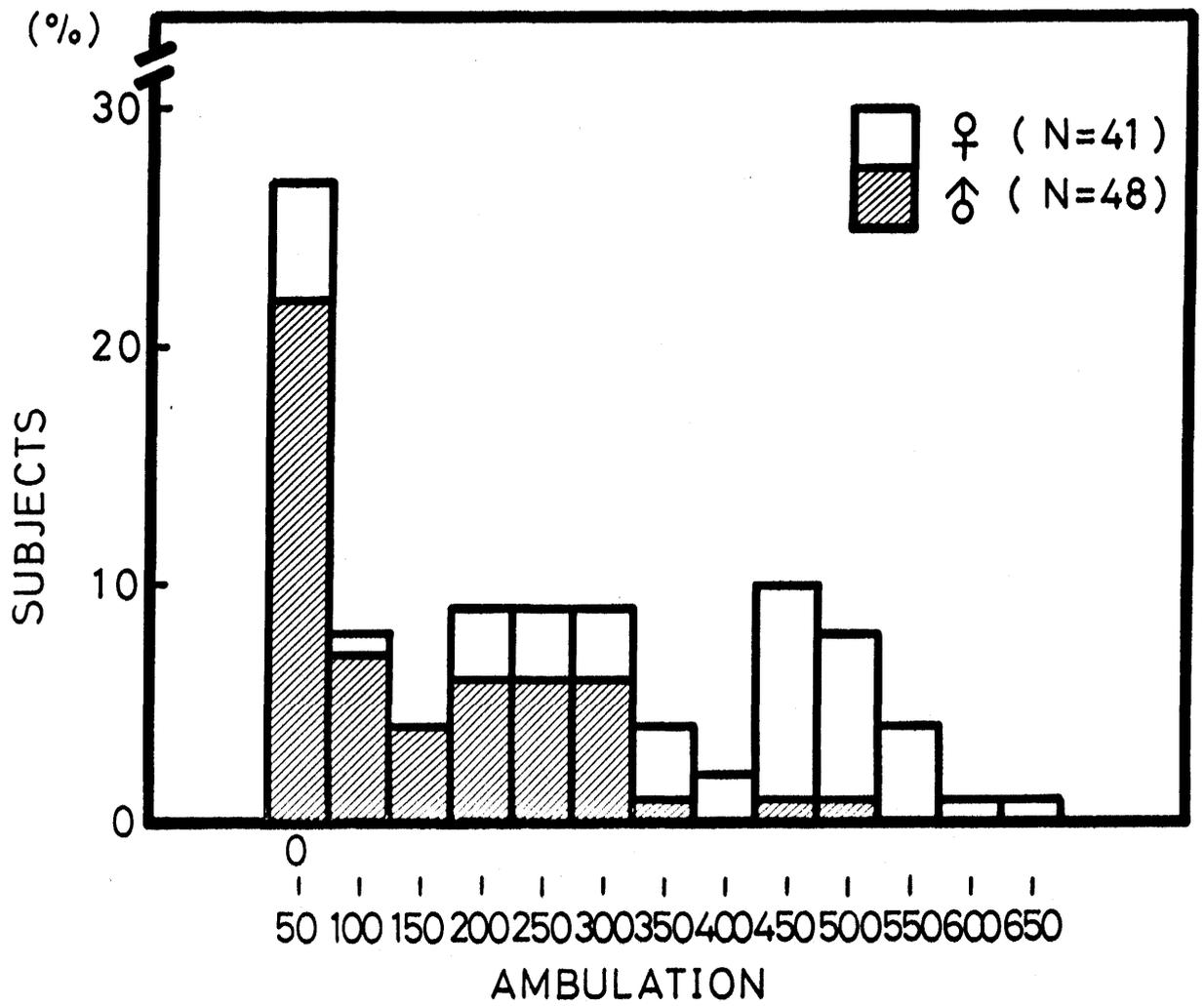


Fig.3-13 Frequency distribution of combined ambulation scores of the Wistar-Imamichi rats in the Runway test.

15)。すなわち、活動的なラットは10試行を通して活動的であり、活動的でないラットは10試行を通して不活発であった。分析からはずしたラットはほとんど移動活動量はゼロであったので、総合すると、ラットの移動活動量は個体ごとに一貫していると結論できる。

しかし、ここで第2成分に注目すると、説明率は低いものの、「情動性」というべき成分であることが分かる。すなわち、この成分は、第1試行には強く正に負荷するが、試行とともに減少して後半5試行では負に負荷した。したがって、この成分の得点が負で、絶対値の大きいラットは情動性が高いと考えられる。

不活発な個体を外さずに分析した結果をTable 3-16に示しておく。第1主成分の固有値が大きくなる以外は、外した分析と質的には同じ結果であった。

Table 3-15の主成分負荷量から計算した各個体の主成分標準得点を計算し、各主成分のうち1.00以上の得点を得た個体を高得点群（high score: HS）、-1.00以下の得点を得た個体を低得点群（low score: LS）とした。Figure 3-14に、第1主成分と第2主成分における高・低両得点群の日間変化を示した。第1主成分の高得点群は移動活動量が全体的に多く、第1試行のみやや少なかった。同主成分の低得点群は全体的に活動量が少なかった。このグラフから見ても、第1主成分は「ランウェイの活動性」と呼ぶのが良いだろう。

第2主成分の高得点群は、テストの初期に活動的で、後期には活動量が低下した。一方、低得点群はその反対に、一貫して試行間の増加を示した。第2主成分は、「試行間変化」と言うべきもので、情動性成分であると考えられる。それは、符号は逆であるが、低得点群の試行間変化は試行を繰り返すとともに活動的になるから、情動状態が慣れによって低減するという考え方に合うからである。

ちなみに、♀は性周期が影響するためデータが4日ごとに変動すると言われるが、ランウェイ・テストの移動活動量のデータに関してはそのような現象はみられなかった。試みにそれぞれのラットの10試行のデータの標準偏差の平均と標準偏差の標準偏差を求めたところ、♀が 9.90 ± 3.21 、♂が 10.20 ± 2.91 で差がなかった。ただし、その結果は極端に不活発な個体を除いたデータから求めたものであ

Table 3-15
 Results of principal component analysis
 of ambulation scores on 10 consecutive trials
 (Data of inactive subjects were deleted)

Component	Combined (n=65)		Female (n=37)		Male (n=28)	
	1	2	1	2	1	2
Trial 1	.56	.73	.51	.76	.38	.67
2	.83	.37	.79	.31	.72	.55
3	.88	.20	.86	.16	.74	.46
4	.86	.03	.82	.17	.76	-.01
5	.84	.06	.80	.12	.78	.16
6	.90	-.07	.88	-.07	.85	-.09
7	.87	-.24	.86	-.23	.73	-.35
8	.86	-.26	.85	-.25	.66	-.40
9	.79	-.40	.82	-.32	.56	-.57
10	.82	-.20	.71	-.39	.70	-.58
Variance	6.83	1.04	6.36	1.12	4.89	1.69
%	68.26	10.37	63.58	11.16	48.86	16.88

Table 3-16
Principal component matrix of ambulation scores
on 10 consecutive trials (all scores combined)

Component	Combined (n=89)		Female (n=41)		Male (n=48)	
	1	2	1	2	1	2
Trial 1	.75	.57	.72	.62	.65	.50
2	.89	.30	.88	.25	.78	.52
3	.92	.14	.92	.11	.79	.42
4	.92	-.01	.89	.12	.85	-.07
5	.90	.02	.87	.07	.86	.09
6	.94	-.08	.91	-.08	.91	-.08
7	.92	-.18	.91	-.20	.84	-.26
8	.91	-.21	.90	-.21	.81	-.34
9	.88	-.30	.87	-.29	.80	-.40
10	.90	-.16	.82	-.28	.85	-.23
Variance	8.01	0.63	7.56	0.73	6.65	1.11
%	80.07	6.33	75.63	7.28	66.53	11.05

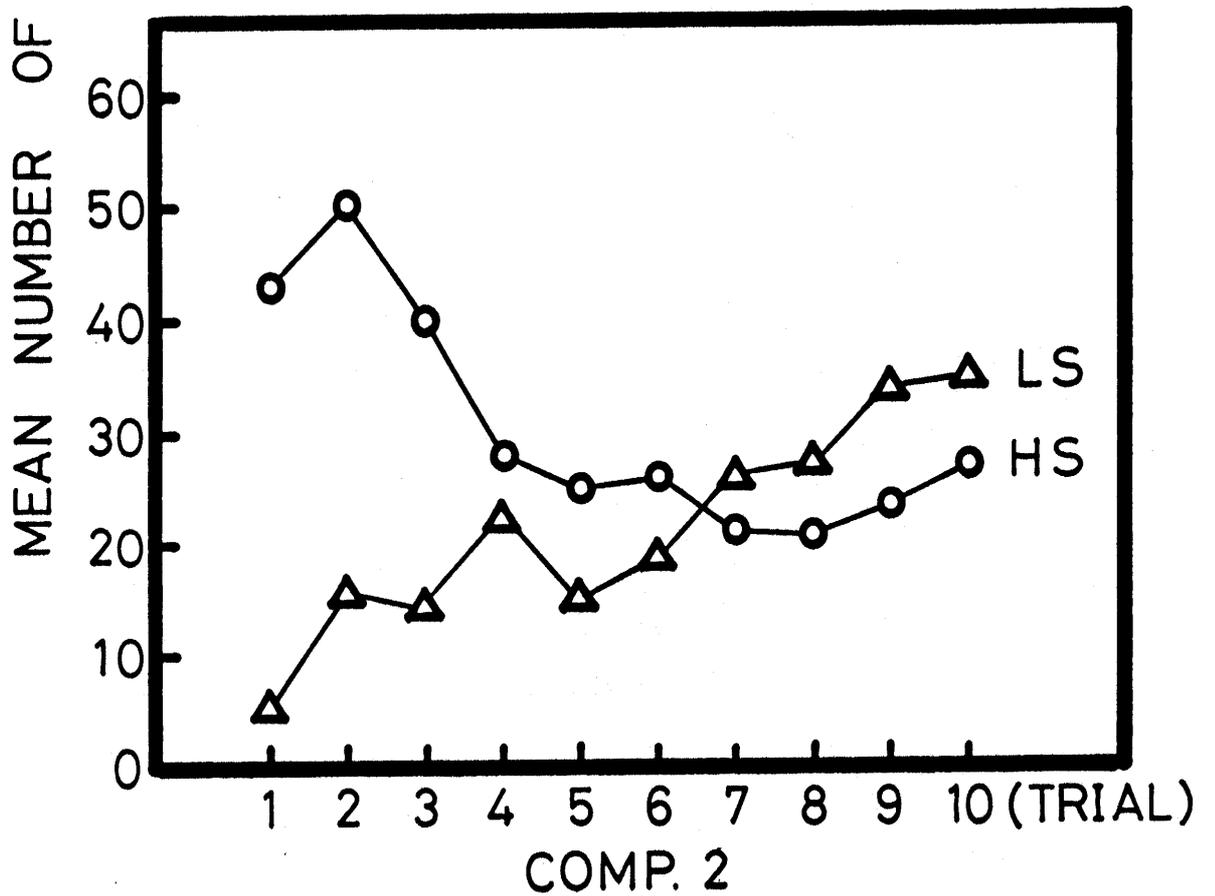
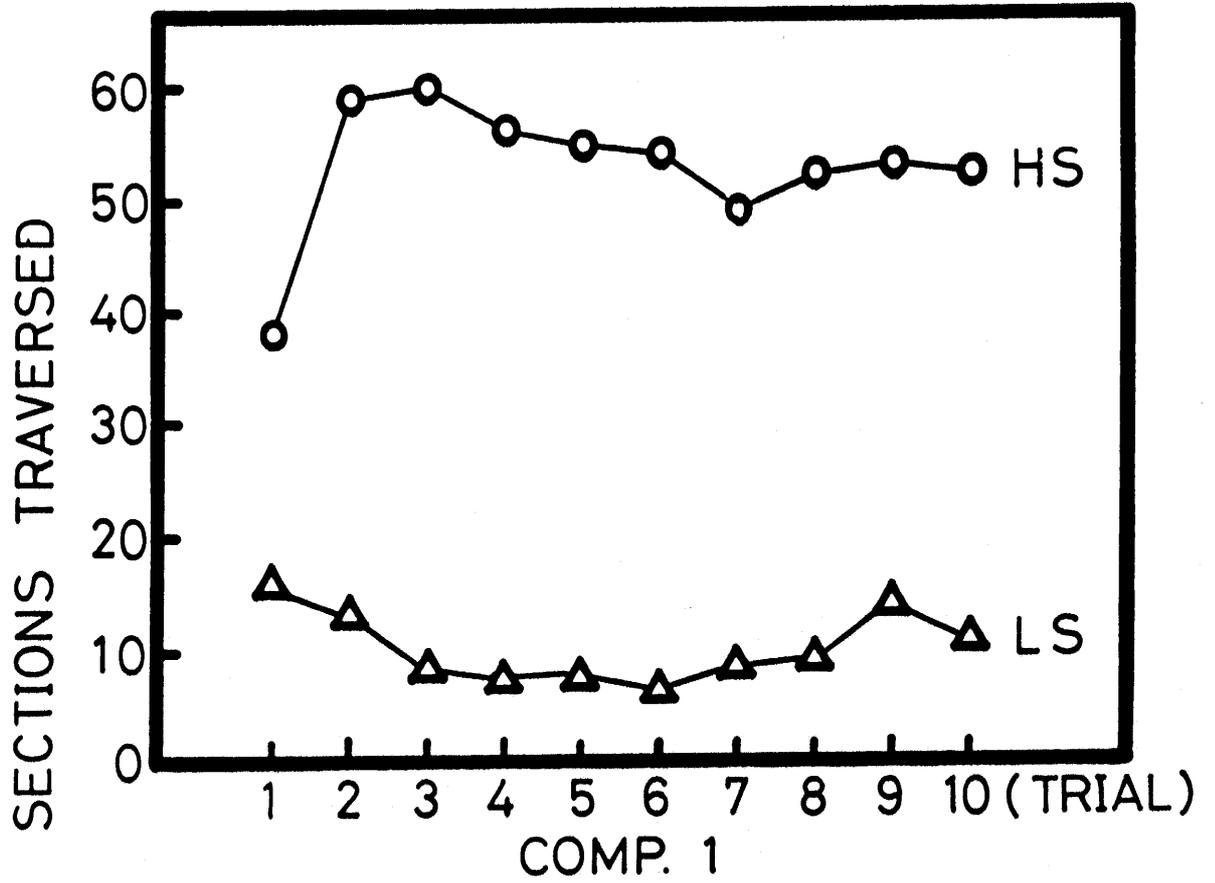


Fig.3-14 Ambulation change across trials of high and low scored rats in the first principal component or the second component in the Runway test.

り、10試行を通して不活発な個体は♂に多かったから、これらを一緒に入れれば、それらの個体の標準偏差はほぼゼロであるから、♂の方が変動が小さいと結論するようになる。

脱糞数 脱糞はほとんど見られず、情動性の指標にはならなかった。Figure 3-15にデータを示した。

出発潜時 Figure 3-16にデータを示した。全体込みの試行を要因とした分散分析によって、出発潜時は試行とともに徐々に短くなっていったことが分かった ($F=3.71$, $df=9/792$, $p<.01$)。♀・♂別々に検定したところ、♀では試行とともに出発潜時は短縮したが ($F=9.23$, $df=9/360$, $p<.01$)、その短縮は第1試行と第2試行の間で顕著であった ($F=22.25$, $p<.01$)。♂は逆U字型の変化を示し ($F=2.08$, $df=9/423$, $p<.05$)、第1試行から第2試行にかけて出発潜時が長くなったが ($F=5.00$, $p<.01$)、第2試行から第10試行までは緩やかに潜時は短縮した ($F=12.39$, $p<.01$)。まとめると、第1試行のデータに特徴が見られるようであり、シェルターに初めて入れられたことの影響と考えられるが、その機序については実験11で考察した通り不明であり、将来の研究が待たれる。

ところで、移動活動量の主成分分析から得られた2つの主成分の高・低両得点群の出発潜時を調べたところ (Fig. 3-17)、第1主成分の高得点群では、第1試行の出発潜時がそのほかの試行に比べてかなり長かった。これは、活動的なラットは第1試行でそれ以降の試行に比べて相対的に移動活動量が少なかったことに対応している。なぜ、活動的なラットは第1試行でやや不活発であるのか、さらに研究する必要がある。

第2主成分の低得点群では、出発潜時は試行とともに早くなっており、この群が高情動性のラットの集まりであるという考えを支持した。

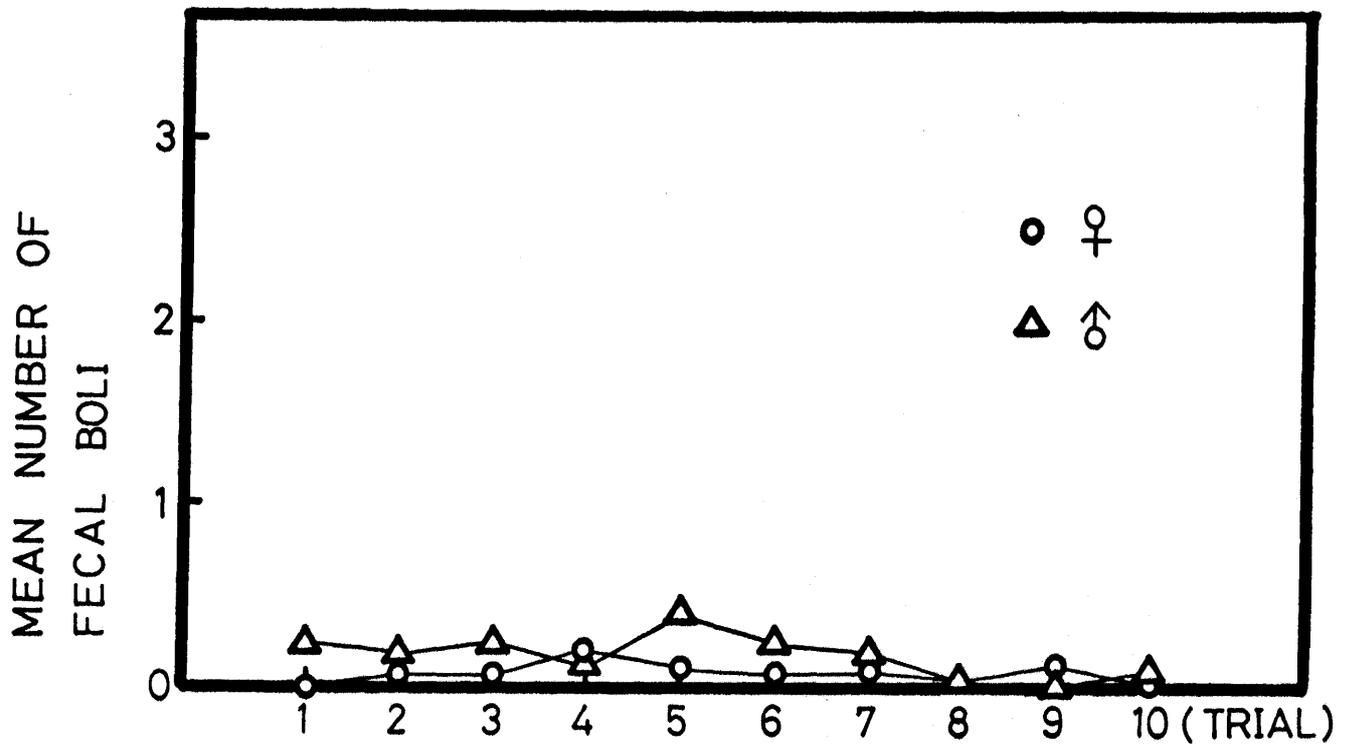


Fig.3-15 Defecation scores of the Wistar-Imamichi rats in the Runway test.

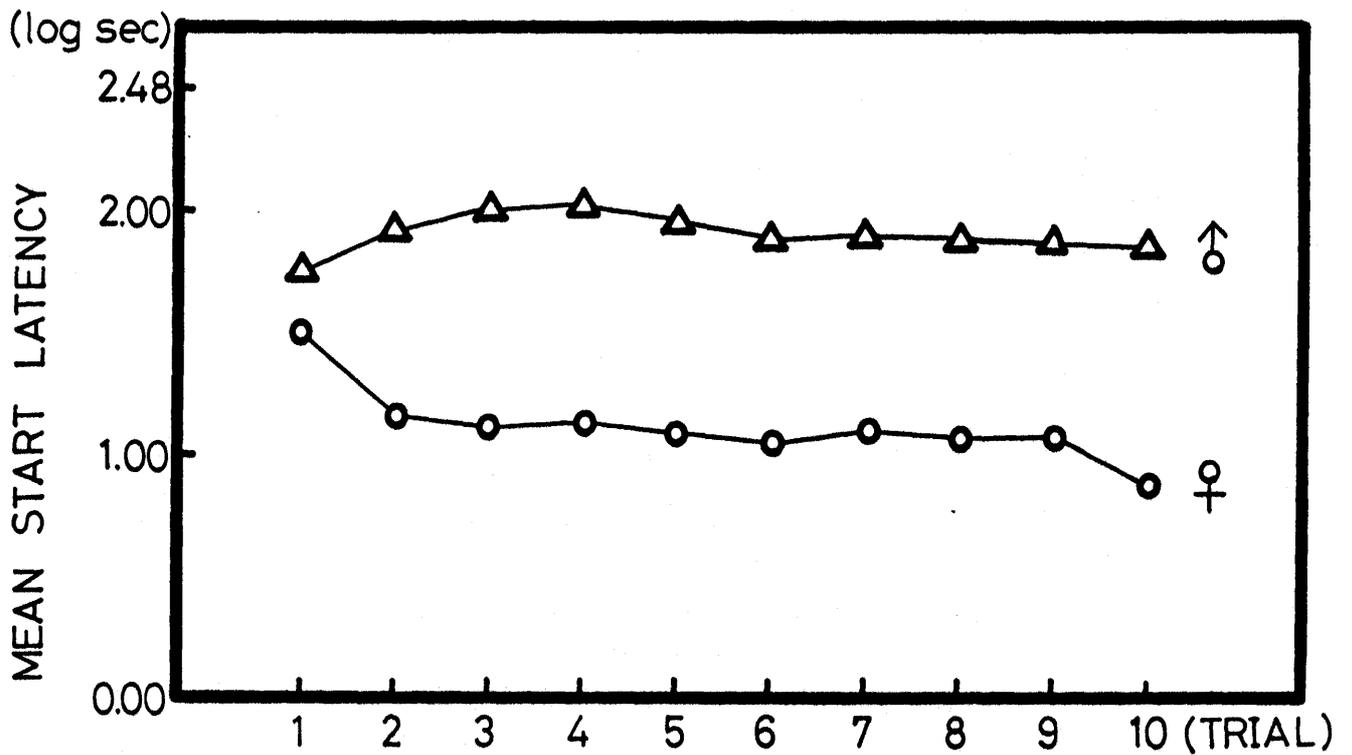


Fig.3-16 Start latency of the Wistar-Imamichi rats in the Runway test.

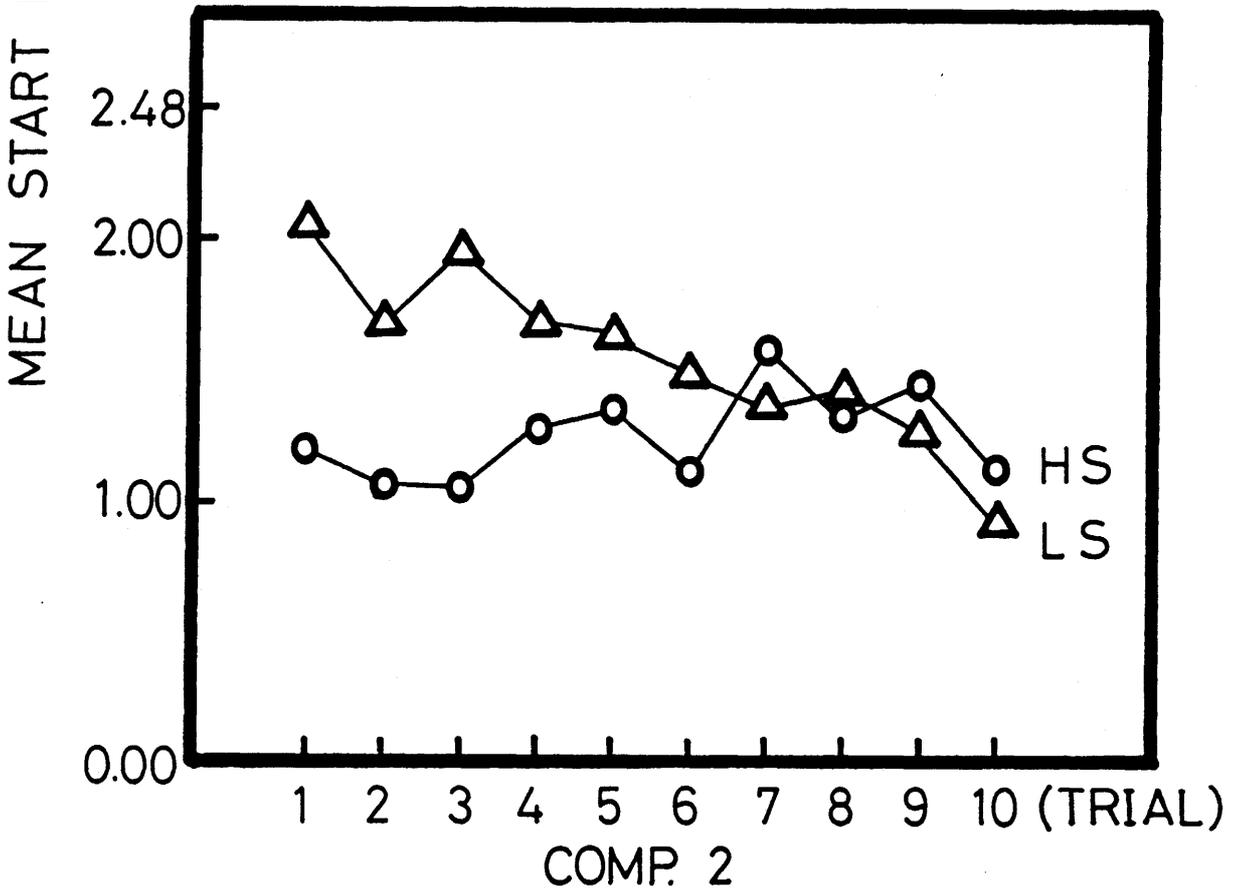
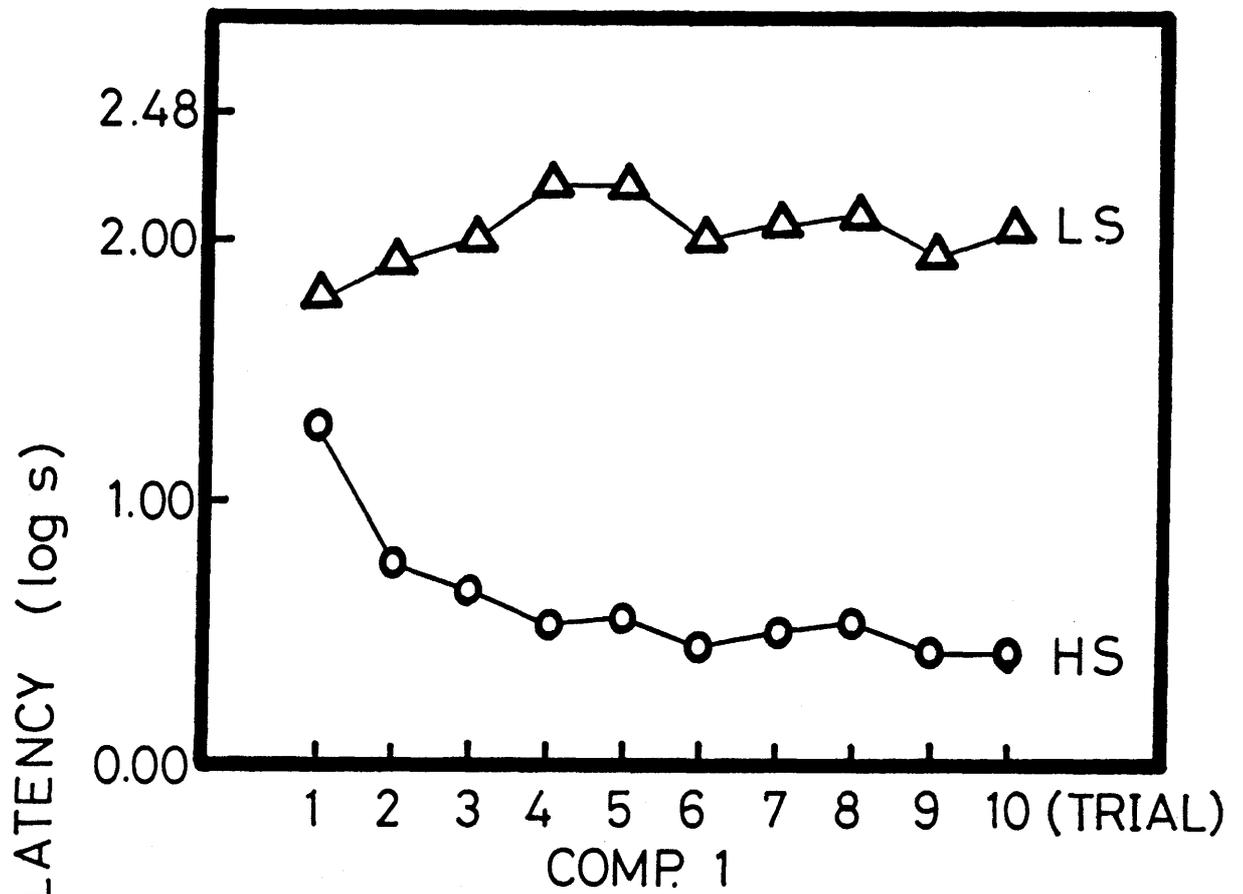


Fig.3-17 Change of start latency across trials of the high and low scored subjects of the second principal component of ambulation scores.

実験 1 3 長期間のランウェイ・テストにおける系統比較

実験12において得られた2つの主成分から予測されるプロフィールが実際のラットの系統において見られるかどうかを調べるために、THE系、TLE系、Long-Evans系およびF344/DuCrj系を10試行ランウェイ・テストして比較した。

方法

被験体 THE系（第47世代）およびTLE系（第47世代）の♀・♂12匹ずつと、Long-Evans系の♀12匹・♂13匹およびF344/DuCrj系の♀11匹・♂12匹の計96匹を、70～90日齢で用いた。

装置 実験10と同じく、ランウェイを用いた。

手続き 実験12と同じ。すなわち、ランウェイ・テストを1日1試行・10日連続行なった。

結果と考察

Figure 3-18に移動活動量のデータを示した。TLE系とLong-Evans系が実験12のWistar-Imamichi系に比べて活動的であった一方で、THE系とF344/DuCrj系は極端に不活発であり、移動活動量のわずかな試行間増加がTHE系に1匹見られた以外は皆無であった。TLE系とLong-Evans系およびWistar-Imamichi系の10試行合計の移動活動量を分散分析したところ、系統差は有意で ($F=30.47$, $df=2/135$, $p<.01$)、TLE系とLong-Evans系がWistar-Imamichi系よりも活動的で (TLE-WI: $t=5.54$, $p<.01$; LE-WI: $t=5.91$, $p<.01$)、TLE系とLong-Evans系の移動活動量には差はなかった。また、これら3系統込みでは、♀が♂よりも活動的であった ($F=37.81$, $df=1/136$, $p<.01$)。

試行に伴う変化としては、TLE系は第1試行のみ移動活動量が少なく、第2試行以降は変化がなかった。この結果は、3試行行なっ

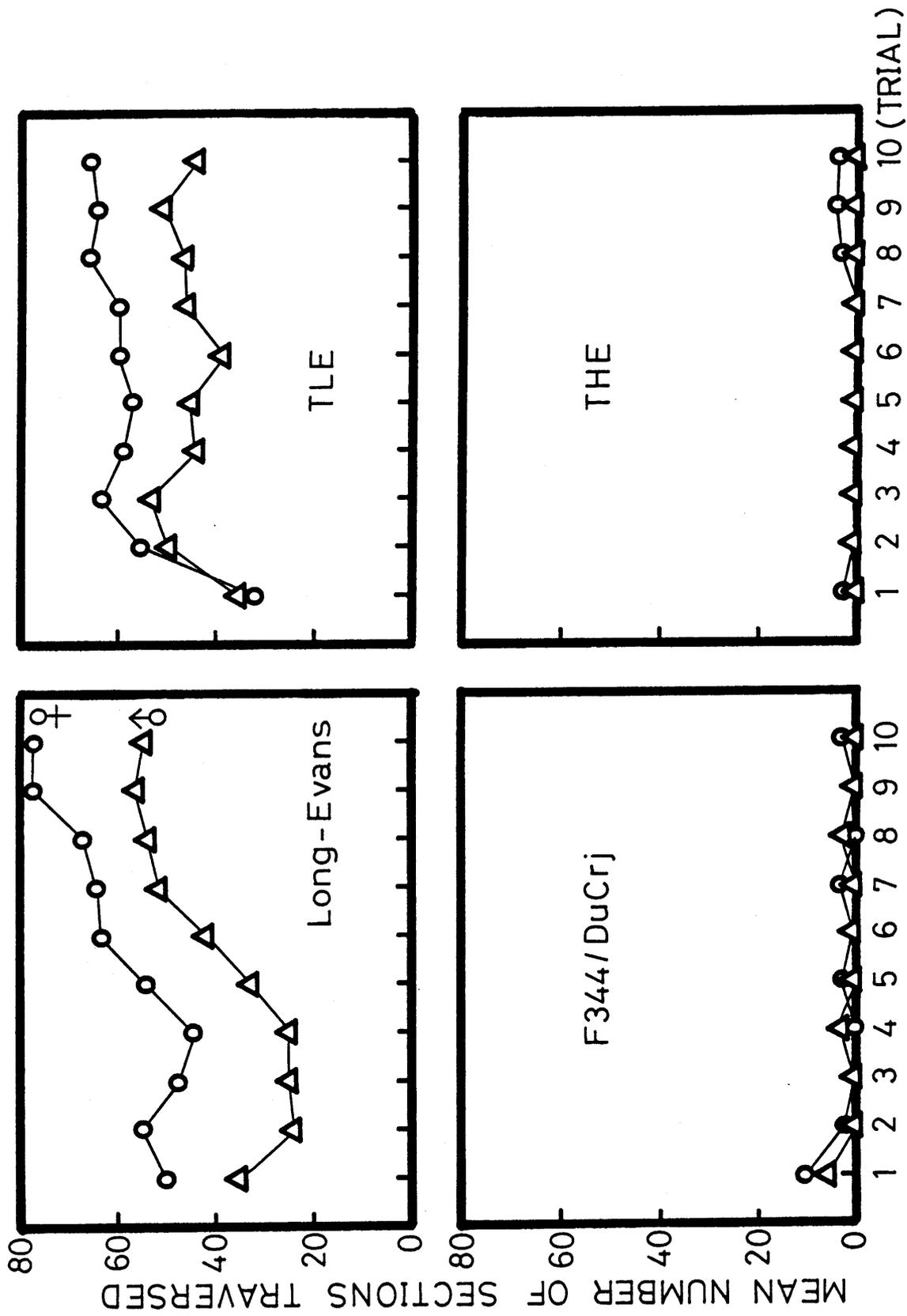


Fig. 3-18 Strain difference of ambulation scores in the ten trials of the Runway test.

た実験11のランウェイ・テストと同じであり、また実験12の「ランウェイの活動性」の高得点群の試行間変化と同じであった。Long-Evans系には、試行とともに漸次移動活動量が上昇する傾向が見られた。この結果は、実験12の「試行間変化」の低得点群の試行間変化と同じであった。実験12では、「試行間変化」は情動性の反映と推測したので、Long-Evans系は情動性が高いと考えられる。この考察は、第2章の生態場面で測定した場合のLong-Evans系の情動性は高いという考察と合致する。

本実験の結果で最も逆説的なものは、Long-Evans系がTLE系なみに活動的であった事実である。第2章でLong-Evans系は情動的であると考えられたので、従来の情動性の考え方からは、ランウェイ・テストではTHE系やF344/DuCrj系のように不活発であることが予想された。

実験12の主成分構造を適用すると、生態場面で情動性の高いと再評価されたTHE系とF344/DuCrj系は「ランウェイの活動性」が低く、情動性が低いと再評価されたTLE系は「ランウェイの活動性」が高い。また、Long-Evans系は情動性と「ランウェイの活動性」がともに高いということになる。他方、情動性の高いTHE系とF344/DuCrj系は移動活動量の変化がなかったので、試行間増加を特徴とする主成分としての「情動性」からは情動性は高いとは言えなかった。

多変量解析による「ランウェイの活動性」と「情動性」は抽出された主成分に付けられた名称に過ぎないが、Long-Evans系の逆説的結果を説明するためには、2つの独立した特性を仮定した方が都合がよい。すなわち、ランウェイ・テストの移動活動量は情動性よりもむしろランウェイの活動性の反映であり、THE系とF344/DuCrj系はランウェイの活動性が低く、TLE系とLong-Evans系はそれが高く、Wistar-Imamichi系はそれらの中間であると考えerことは、かなり妥当性が高いように思える。

Figure 3-19には脱糞数を示した。THE系とF344/DuCrj系は明らかに多く脱糞し、TLE系はまったく脱糞を示さなかった。Long-Evans系はときどき脱糞した。情動性が高いと考えられるLong-Evans系がTHE系なみの脱糞数を示さなかったことは、Long-Evans系は活動的

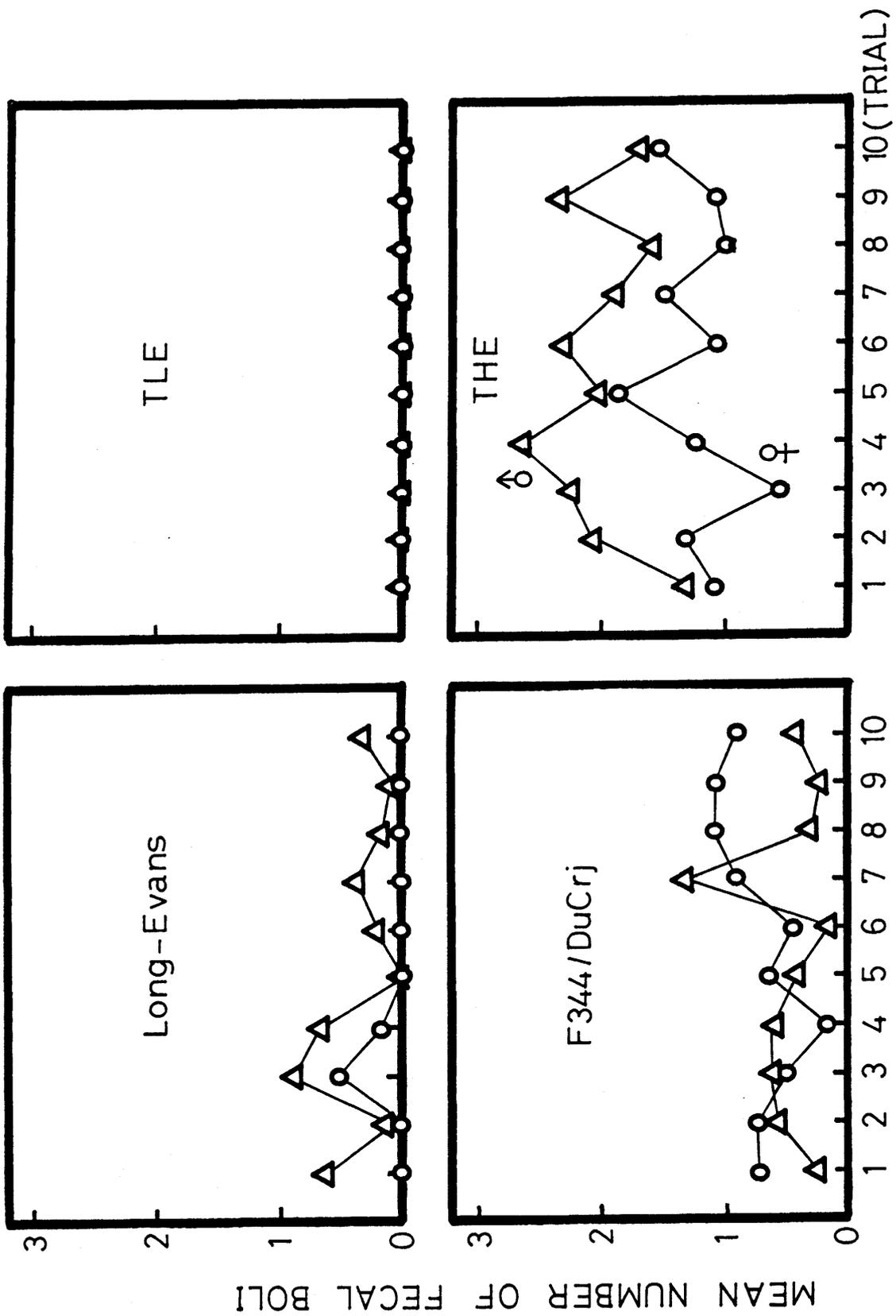


Fig.3-19 Strain difference of defecation scores in the ten trials of the Runway test.

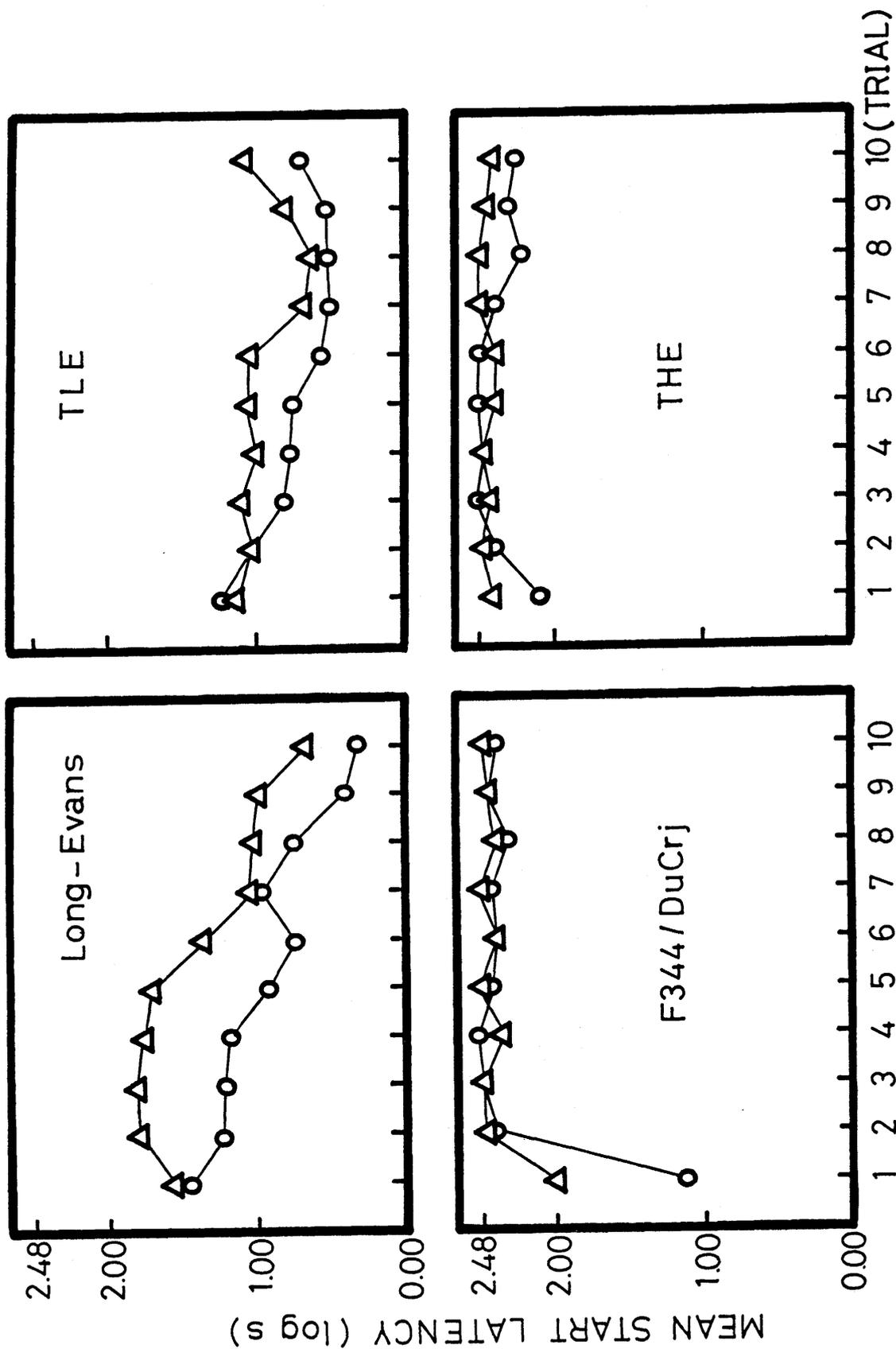


Fig.3-20 Strain difference of start latency in the ten trials of the Runway test.

であるため交感神経系の作用が強く、そのため脱糞が抑制されたためとも考えられる。

Figure 3-20には、出発潜時を示した。F344/DuCrj系は第1試行だけ早く出発した。これは、シェルター恐怖によって最初だけ出発箱から飛び出したものと考えられるかもしれない。また、この第1試行だけ活動的であるパターンは実験10の第2主成分に対応しており、F344/DuCrj系は実験10の第2主成分値の高い系統であるかもしれない。

TLE系とLong-Evans系は試行とともに出発が早くなった。TLE系は初めから10秒前後で出発していたためその勾配は小さかった。一方、Long-Evans系は急激に早く出発するようになったが、これはLong-Evans系が高活動で高情動であるため、実験15で得られた高活動個体（第1主成分）と高情動個体（第2主成分）の出発潜時がともに短縮すること（Fig.3-17）を、複合して反映したと考えられる。

実験 1 4 明暗サイクルと照明条件の効果

ランウェイ・テストやオープン・フィールド・テストは、通常ラットの生活サイクルの明期に行なわれる。しかし、もしかすると明期にテストすることは妥当でなかったかもしれない。なぜなら、ラットは夜行性の動物であるからである。そこで、暗期にランウェイ・テストを行ない、明期の結果と比較した。さらに、照明の条件（通常群と暗室群）を加えて分析した。

方法

被験体 THE系♂40匹とTLE系♂40匹、計80匹を60～70日齢で用いた。これらはすべて第49世代であった。

装置 ランウェイを用いた。

手続き 各系統を4群に分け、明期に明るい条件でテストする群、明期に暗い条件の群、および暗期に明るい条件でテストする群と暗い条件でテストする群に割り当てた。明期の明条件が通常のランウェイ・テスト（実験10～実験13）に相当する。

明期は消灯（20:00）の30分～2時間前、暗期は消灯後30分～2時間の間に行なった。明るい条件は実験10～13と同じく走路部が約100ルクスの明るさで行ない、暗い条件は光を完全に遮断した条件でテストした。

テストは第1試行の特異性を考慮して、1日1試行で2日連続行なった。

統計的検定には、系統×明暗サイクル×照明条件×試行の分散分析を行なった。

結果と考察

移動活動量 Figure 3-21に結果を示した。従来の通り、THE系よりもTLE系が活動的であった（ $F=176.61$, $df=1/72$, $p<.01$ ）。また、

明条件よりも暗条件においてラットはより活動的であった ($F=65.92$, $df=1/72$, $p<.01$)。これは、照明がラットの移動活動量を抑制していることを意味する。しかし、明期と暗期における移動活動量の差はなく、生活場面における一般活動性は新奇な場面における移動活動にはほとんど影響しないことを示唆した。

今回、いままでのランウェイにおいては移動活動を示すことのほとんどなかったTHE系が暗条件ならばかなりの活動的になることが判明し、THE系の不活発さには情動反応による抑制が関与していることが証明された。しかし、明条件に比較しての暗条件における移動活動量の増加はTLE系の方が大きく (系統×照明条件の交互作用: $F=8.89$, $df=1/72$, $p<.01$)、TLE系も照明によって移動活動量がかなりの抑制を受けることが分かった。

試行に伴う変化は図からも明白で、TLE系は試行とともにより活動的になったのに対して、THE系は不活発になった (試行×系統の交互作用: $F=23.62$, $df=1/72$, $p<.01$)。TLE系の変化は実験11と実験13の結果と一致している。すなわち、第1試行の移動活動量が少なかつただけであり、さらに試行を重ねても第2試行のレベルのままであろう。一方、THE系の変化は第1試行のみ活動するがそれ以降は不活発になるF344/DuCrj系に似ているかもしれない。または実験10の第2主成分の得点に沿った活動パターンであるとも言える。

脱糞数 Figure 3-22に結果を示した。TLE系よりもTHE系の脱糞数が多く ($F=73.72$, $df=1/72$, $p<.01$)、第1試行よりも第2試行の脱糞数が多かった ($F=32.51$, $df=1/72$, $p<.01$)。脱糞数の試行に伴う増加はTHE系においては他の研究においても頻繁にみられる (実験11や実験13を参照されたい)。これは、初期の試行で強く働いていた交感神経系の消化器系に対する直接的抑制がだんだん弱まり、抑制されていた脱糞が増えてきたとも考えられる。

脱糞数には、明暗サイクルと照明条件の有意な効果はなかった。移動活動量に対して顕著にみられた照明条件の効果は、脱糞数にはあまり見られなかった。脱糞数は嫌悪刺激にはあまり影響されないようだ。

しかし、TLE系がTHE系よりも活動的で脱糞が少なく、THE系の中

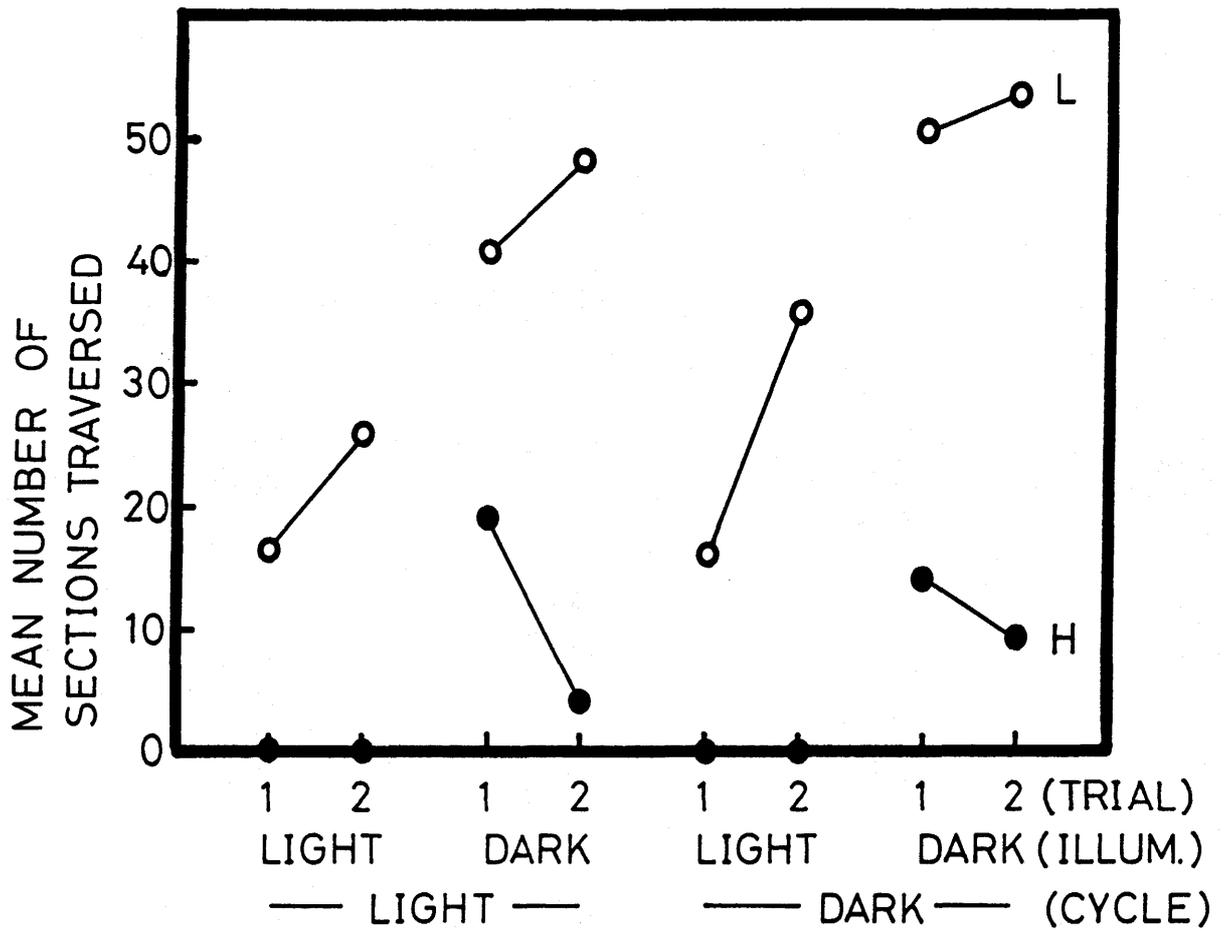


Fig.3-21 Ambulation scores of the THE (H) and TLE (L) strains as a function of light cycle period, illumination condition, and trial.

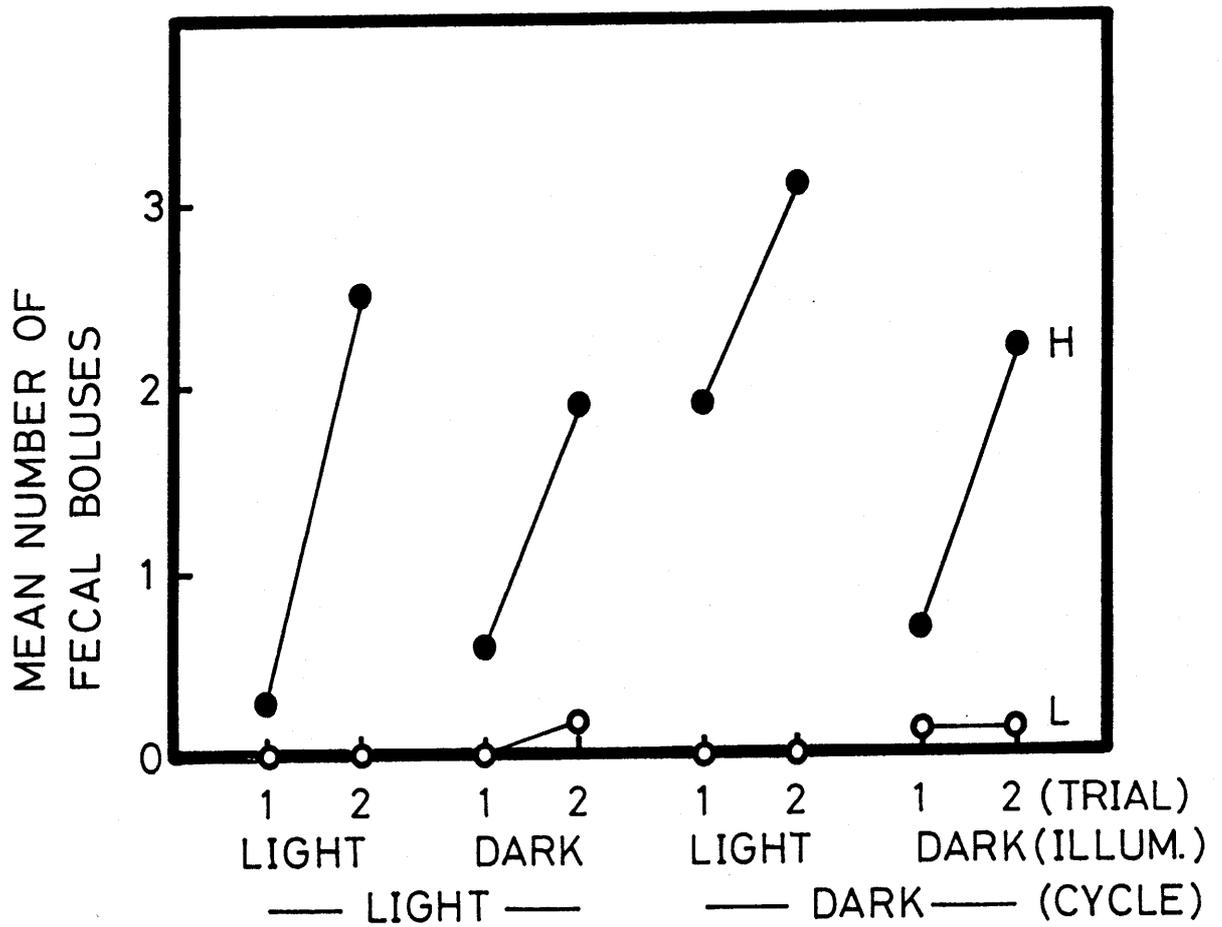


Fig.3-22 Defecation scores of the THE (H) and TLE (L) strains as a function of light cycle period, illumination condition, and trial.

でも第1試行よりも第2試行の方が不活発で脱糞が多いという事実は、移動活動量が多ければ脱糞が少ないという従来から言われている移動活動量-脱糞数の逆相関を再現した。

これらの事実を総合すれば、移動活動は嫌悪刺激または場面に量的に影響されるが、脱糞は嫌悪刺激または場面に質的に規定されるものの量的に規定される部分は相対的に少なく、その量は移動活動との関係で従属的に決まるように思える。すなわち、嫌悪場面で脱糞は潜在的に誘発されるものの、移動活動が量的に多ければそれは交感神経により抑制され、少なければ脱糞が起こるのではないだろうか。

まとめると、懸念された明暗サイクルによる移動活動量への影響は相対的に小さく、一般活動性とランウェイにおける移動活動量を関連付けて考察する必要はないことが示唆された。

3.3 I 迷路・テストの再検討

筆者は、Thompson(1953, 1956)やDeFries, Wilson & McClearn (1970)の移動活動量データ(被験体はマウス)を検討した際、オープン・フィールドにおける系統差よりも閉塞式の走路(Y迷路と称した)における系統差がはるかに小さいことを見いだした。ラットでも同様の現象が見られる可能性があると考え、より単純なI迷路を試してみた。北岡・藤田(1988b)は、I迷路においてはTHE系もWistar-Imamichi系並に活動的であることを示した。

I迷路は、両端に2つのシェルターを付けた狭い走路である(Fig.3-1, Fig.3-23)。1つのシェルターは天井を覆って暗くされている。それは自然界の巣穴(nest burrow)を模していると考えられ、もう1つのシェルターは待避穴(retrieve burrow)を模していると考えられる。さらに、走路は狭く、気流を防ぐため天井を透明なアクリルで覆っており、これらの条件を総合すれば、I迷路はラットに恐怖を与えにくいと考えられ、そのためにTHE系が活動的になったと推定した。

本節においては、オープン・フィールドやランウェイに比べ、恐怖を比較的与えにくいと考えられるI迷路について調べる。特に、この装置が「ラットに恐怖を与えにくい」という仮説を検証する。



Fig.3-23 The I-maze devised by the author.

実験 15 THE系の行動

北岡・藤田(1988b)の研究では、1群6匹と極端に被験体数が少なかったので、数を増やして追試してみた。もちろん、いろいろな新奇な場面で全くと言っていいほど不活発であるTHE系がI迷路では活動的であったことは、その他の予備実験から併せて考えても疑いの余地はないが、Wistar-Imamichi系と同じほど活動的であったというのは、被験体数が少ないだけに偶然であった可能性がある。そこで、本実験では被験体を40匹ずつ用いて比較した。

方法

被験体 Wistar-Imamichi系、第42世代のTHE系およびTLE系の♀40匹ずつ、計120匹を60~80日齢で用いた。

装置 I迷路を用いた(Fig.3-1, Fig.3-23)。I迷路は両端にシェルター(または小部屋)の付いた狭い走路である。シェルター(20×12×30(H)cm)の1つの天井はベニヤ板で覆って暗くした。もう1つのシェルターと走路部(40×12×30cm)の天井は透明なアクリル板で覆った。シェルターと走路部の間には、15×12cmの通り穴が開いている。走路部と明るいシェルターの明るさは50~100ルクス、暗いシェルターの明るさは3ルクス以下であった。シェルター2つと走路部の計3区画を設けた(これは北岡・藤田(1988b)に合わせたもので、実験16以降は走路部を2区画にし、計4区画で測定した)。

手続き 走路部の中央に、ラットの頭部を暗いシェルターに向けて投入した。20分間進入した区画を記録し、ラットを取り出した後脱糞数を記録した。

結果と考察

Figure 3-24に各系統の移動活動量を度数分布で示した。THE系は半数の個体は不活発（移動活動量0～9）で、残りの半数の個体が活発であった。Wistar-Imamichi系には不活発な個体は20パーセントくらい含まれ、TLE系には不活発な個体はいなかった。分散分析の結果、系統差は有意で（ $F=145.14$, $df=2/117$, $p<.01$ ）、多重比較の結果、THE系<Wistar-Imamichi系<TLE系の順に移動活動量が多くなることが分かった（H-W: $t=4.88$, $p<.01$; W-L: $t=11.70$, $p<.01$ ）。これによって、北岡・藤田（1988b）がTHE系とWistar-Imamichi系の移動活動量に有意差を見いだせなかったことは、被験体数の不足によるものであることが分かった。

ところで、THE系とTLE系の間にはわずかとはいえ重なる移動活動量の領域が存在することは注目されるべきである。なぜなら、ランウェイ・テストや後にみるようにオープン・フィールド・テストでは両系統の移動活動量が重なることはまずないからである。この重なる傾向も、I迷路がランウェイに比べて比較的ラットに恐怖を与えない装置であるとする仮説を支持する。

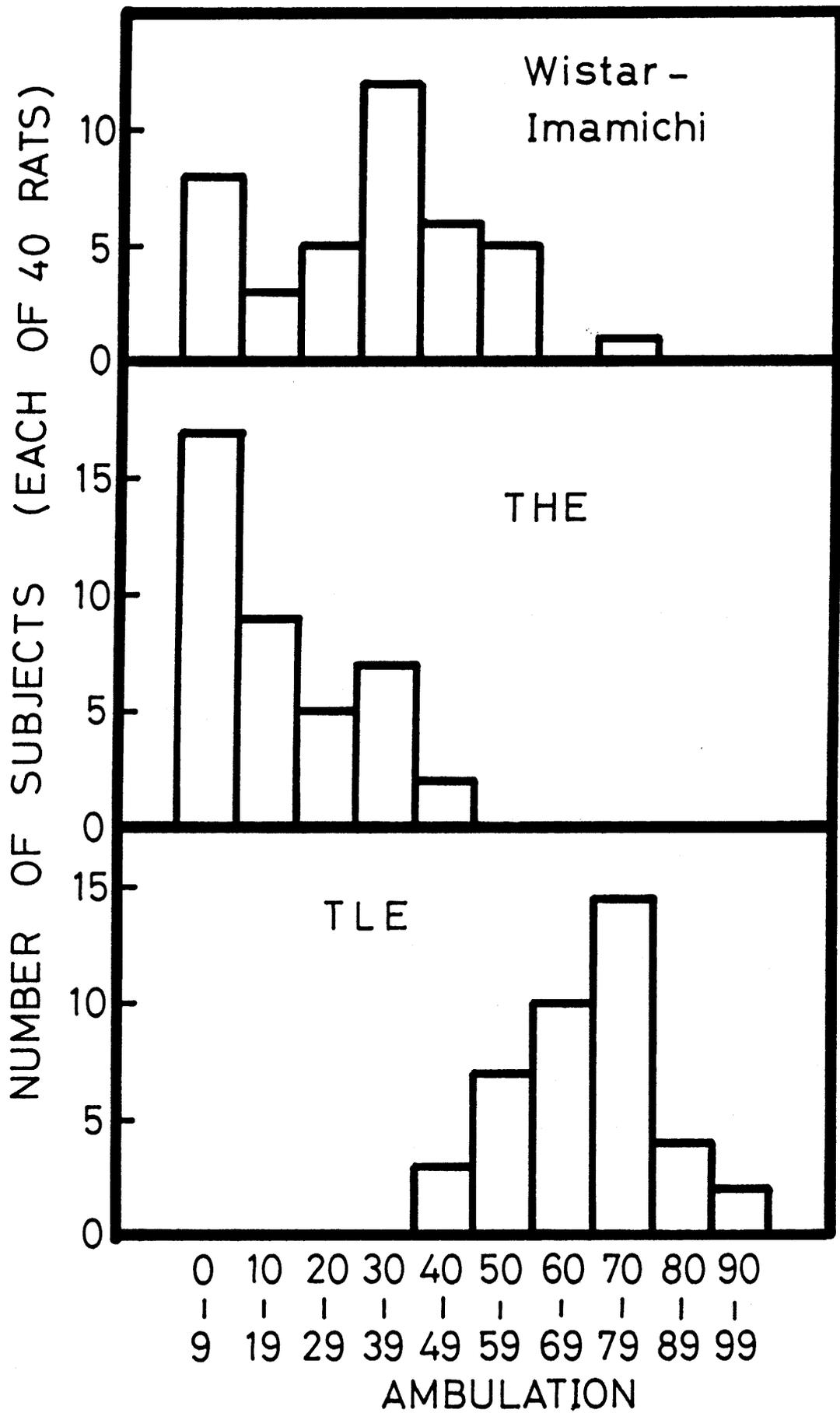


Fig.3-24 Strain difference of frequency distribution of ambulation scores in the I-maze test.

実験 16 長期間の I 迷路・テスト

I 迷路・テストを10日間連続で行ない、移動活動量の変化を調べ、さらにその構造を調べた。I 迷路がラットにあまり恐怖を与えない装置であるならば、移動活動量は試行を繰り返してもあまり変化しないことが予想される。

方法

被験体 Wistar-Imamichi系♀27匹、♂23匹、計50匹を、実験開始日に60~70日齢で用いた。

装置 実験15と同じく、I 迷路を用いた。ただし、区画の設定は、走路部を2区画とした。これ以降のI 迷路・テストは、本実験と同じく、シェルター2つと走路部2区画の計4区画で移動活動量を測定した。

手続き 実験15に準じた。ただし、テストは1日1試行5分間、10日連続で行なった。

結果

移動活動量の試行による変化をFig.3-25に示した。予想に反して、移動活動量は試行とともに全体として増加すること ($F=6.84$, $df=9/432$, $p<.01$) と、性差があり、♀は♂よりも活動的であること ($F=59.81$, $df=1/48$, $p<.01$) が分かった。♀の第2試行に対する第1試行の移動活動量の少なさは、ランウェイ・テストの時のWistar-Imamichi系の♀やTLE系の♀・♂が第2試行に比べて第1試行の移動活動量が少なかったことに対応している。活動的な系統は、シェルター付きの新奇場面の第1試行ではそれ以降の試行に比べて相対的に不活発という特徴があるのかもしれない。

各試行の移動活動量をもとに主成分分析を行なったところ、オープン・フィールド・テストやランウェイ・テストの時と同じく、第

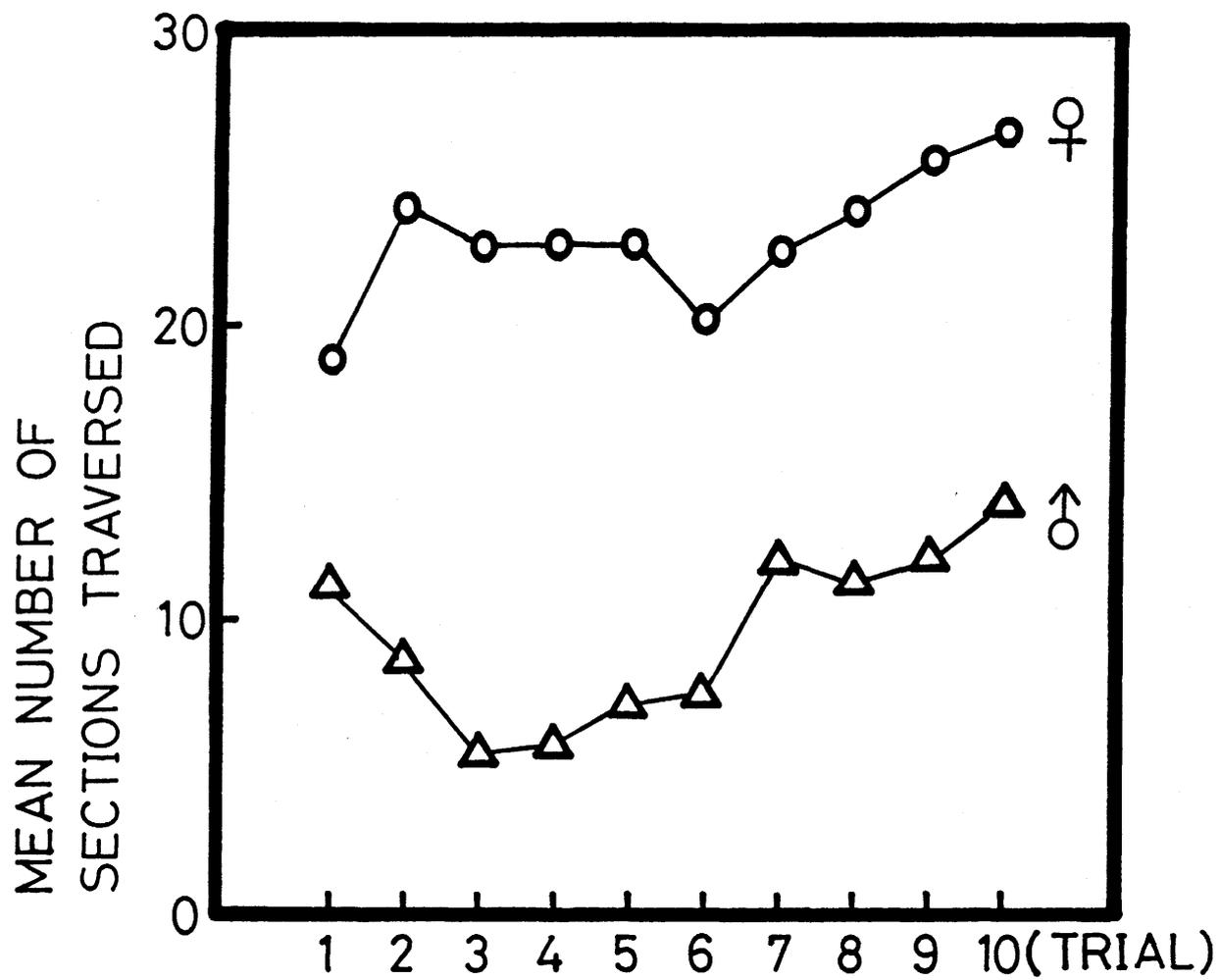


Fig.3-25 Ambulation scores of the Wistar-Imamichi strain as a function of sex and trial in the I-maze test.

Table 3-17
Principal component matrix of ambulation scores
in ten consecutive trials in the I-maze

Component	Combined (n=50)		Female (n=27)		Male (n=23)	
	1	2	1	2	1	2
Trial 1	.70	.27	.65	.29	.53	.50
2	.82	.37	.78	.30	.51	.52
3	.89	.15	.87	-.12	.48	.42
4	.88	.12	.71	.36	.79	-.07
5	.89	.18	.84	.33	.61	.09
6	.89	.04	.87	-.15	.70	-.08
7	.83	-.25	.79	-.41	.70	-.26
8	.83	-.23	.80	.39	.65	-.34
9	.85	-.34	.69	-.25	.81	-.40
10	.81	-.29	.64	-.41	.82	-.23
Variance	7.07	0.60	5.91	0.85	4.51	1.64
%	70.66	5.98	59.11	8.51	45.10	16.36

1 主成分には「I 迷路の活動性」、第2 主成分には「試行間変化」が現われた (Table 3-17)。第2 主成分は、試行を繰り返すとともに慣れて活動的になるという意味で「情動性」と解釈できるかもしれない。

実験12のランウェイ・テスト10試行の結果と比較すれば、ランウェイ・テストでは移動活動量が試行とともに増加してくる個体の増加の始まりが遅く勾配も緩やかであったが、I 迷路では移動活動量の増加は早く急であった。これらの結果を解釈すると、I 迷路もラットに恐怖を与える新奇な場面であり、単にその程度がランウェイ・テストよりも小さいというだけのようだ。

実験 1 7 I 迷路・テストの特徴 を規定する要因の探求

ランウェイもI迷路もともに走路型の装置であるが、THE系は相対的にI迷路で活動的になった。そこで本実験においては、どのような要因が両テストの性格の相違を決定するのかを探求する。北岡・藤田(1988b)は、シェルターの数と、ギロチン・ドアが上がるまでの30秒間の遅延が、ランウェイ・テストとI迷路・テストの結果の違いをもたらす要因であることを示唆した。すなわち、シェルターが1つであることと、遅延があることがラットの移動活動量を少なくする要因である、ということが見いだされた。

本実験では、予備実験からほとんどの個体がランウェイ・テストで不活発でI迷路・テストで活発であることが分かっている別の情動的な系統・Donryu/Hos系を用いて、①閉じ込めの要因(ランウェイ・テストの30秒の遅延の効果)、②シェルターの数の効果(ランウェイは1つ、I迷路は2つ)に加えて、③シェルターの出入り口の形状の効果(ランウェイは壁穴型であるのに対し、I迷路は走路とシェルターの間横幅に関しては、狭窄がない)の3つの要因について調べた。①と②は、北岡・藤田(1988b)の追試となる。もちろんそれ以外にも、走路の幅の要因や天井の覆いの有無などの差が残っているが、本実験では先に上げた3つの要因がクリティカルと判断して、研究した。

Donryu/Hos系の使用の最大の理由は、ランウェイでほとんど動かないのに、I迷路ではたいへん活動的である点、ランウェイとI迷路の差異を明確にするの役立つと考えたからである。Wistar-Imamichi系はランウェイでもI迷路でも活動的な個体が多いから、場面間の差異を示すには1群の被験体数をたいへん多く(少なくとも30匹)しなければならないであろうし、THE系はI迷路でも不活発な個体がいるから、やはり多数の被験体を用いる必要がある。その点、Donryu/Hos系ならば、比較的少数の個体で安定したデータが取れると考えられる。

方法

被験体 Donryu/Hos系♂32匹を60~70日齢で用いた。

装置 実験16と同じく、I迷路を用いた。区画の設定は、走路部を2区画とした。

手続き ラットを8匹ずつ4群に分けた。第1群（コントロール群：C）は、実験16と同じI迷路を用い、最初に暗いシェルターにラットを投入すること以外は実験16に準じた。第2群（遅延群：D）は、暗いシェルターにラットを投入した後30秒の遅延後ギロチンドアを上げ、ラットが走路部に出られるようにして測定を開始した。第3群（小入り口群：S）においては、暗いシェルターと走路部の間の出入り口を狭くした（7×7cm：他の群では12×15cm）。投入場所はシェルターである。第4群（1シェルター群：O）では、明るいシェルターと走路部の境界を取り去って1つの走路部としたI迷路を用いる以外は第1群に準じた。

各群のテストの5日後、4群とも同じ条件でランウェイ・テストを1試行行ない（実験10に準じた）、さらに5日後実験16と同じI迷路・テストを1試行行なった（実験16に準じた）。

結果と考察

Figure 3-26 (I-maze(1)) に移動活動量の結果を示した。コントロール群に比べてシェルターを1つにした群（O）のみが有意に不活発であった（ $F=7.27$, $df=3/28$, $p<.01$ ；多重比較： $t=4.02$, $p<.01$ ）。出発の遅延（D）や入り口を小さくすること（S）の効果はなかった。O群の不活発さは、後のランウェイ・テストとI迷路で有意な群間差が得られなかった（Fig.3-26: Runway, I-maze(2)）ことから、偶然不活発な個体が集まったことによるものではない。この結果は、ランウェイではシェルターが1つしかないことがDonryu/Hos系の活動量を少なくする主要な要因であることが分かった。

O群の移動活動量の少なさは出発潜時（Fig.3-27）の遅れによる

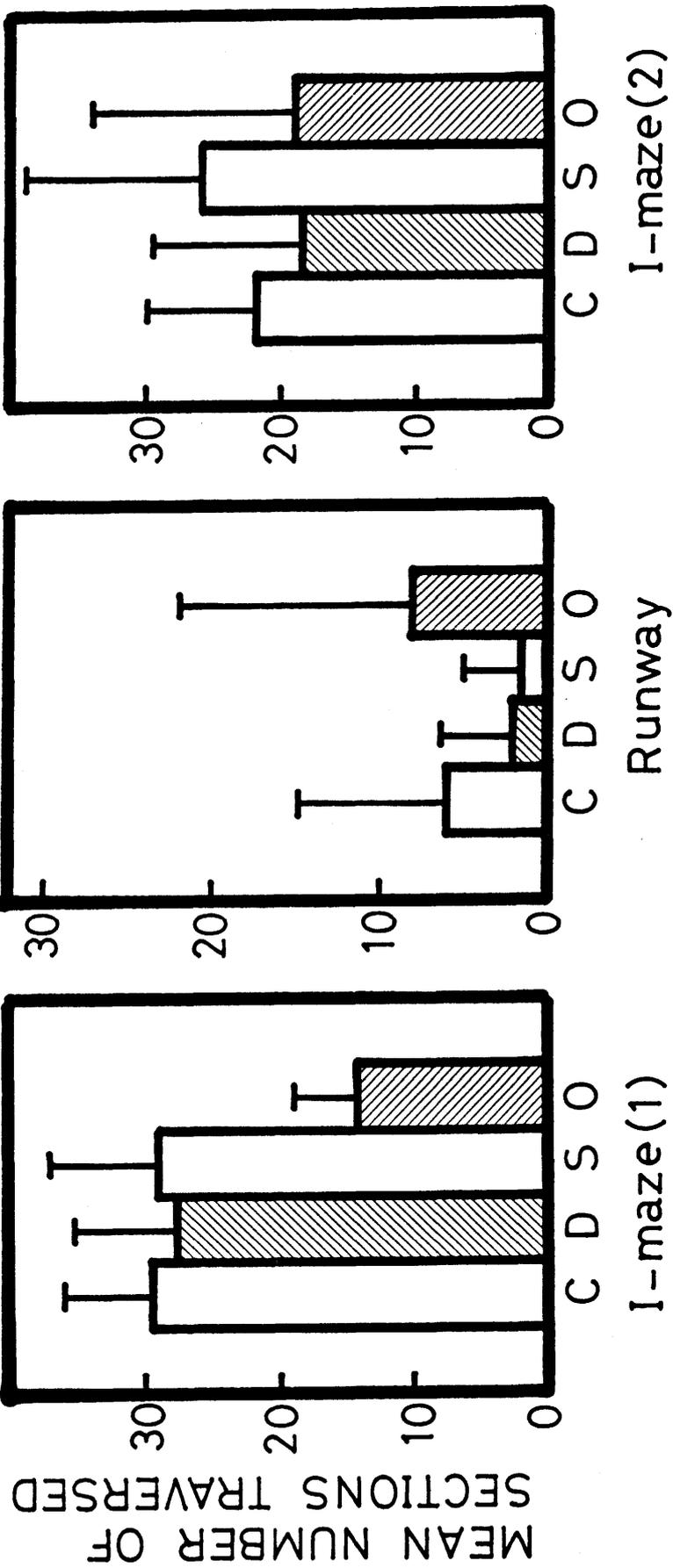


Fig.3-26 Ambulation scores in four kinds of the I-maze test (I-maze(1)) and control tests (Runway and I-maze(2)) for each group: the control group (C), the delayed start group (D), the small hole group (S), and only one shelter group (O).

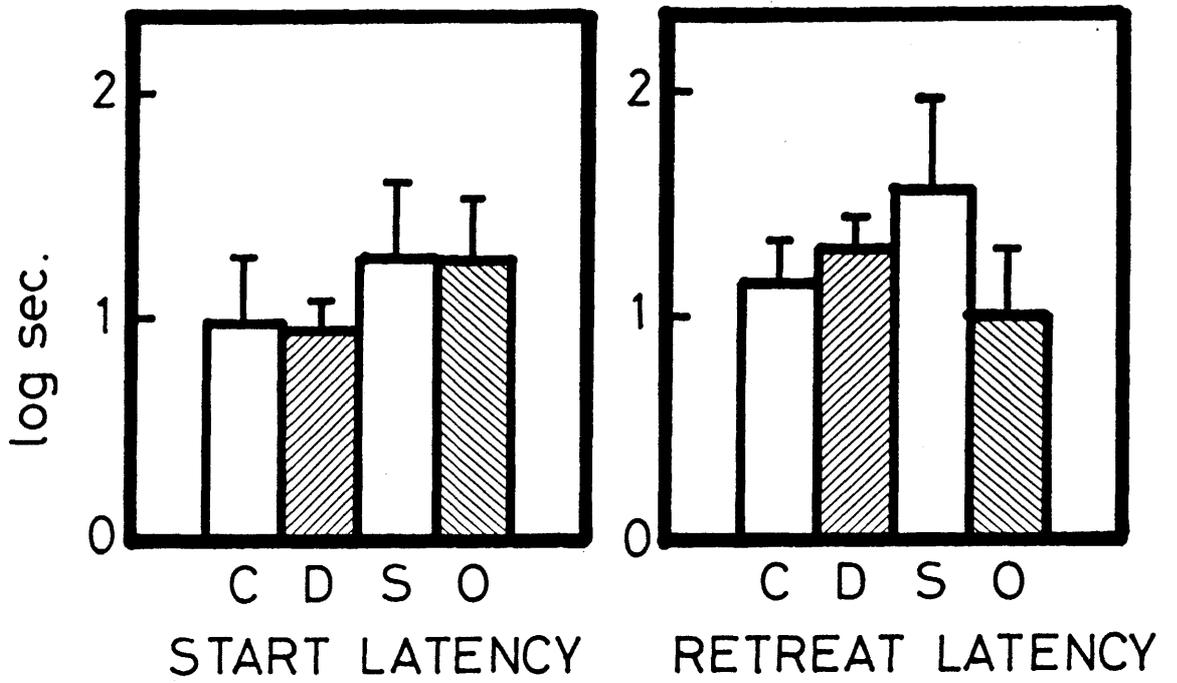


Fig.3-27 Group difference of start latency.

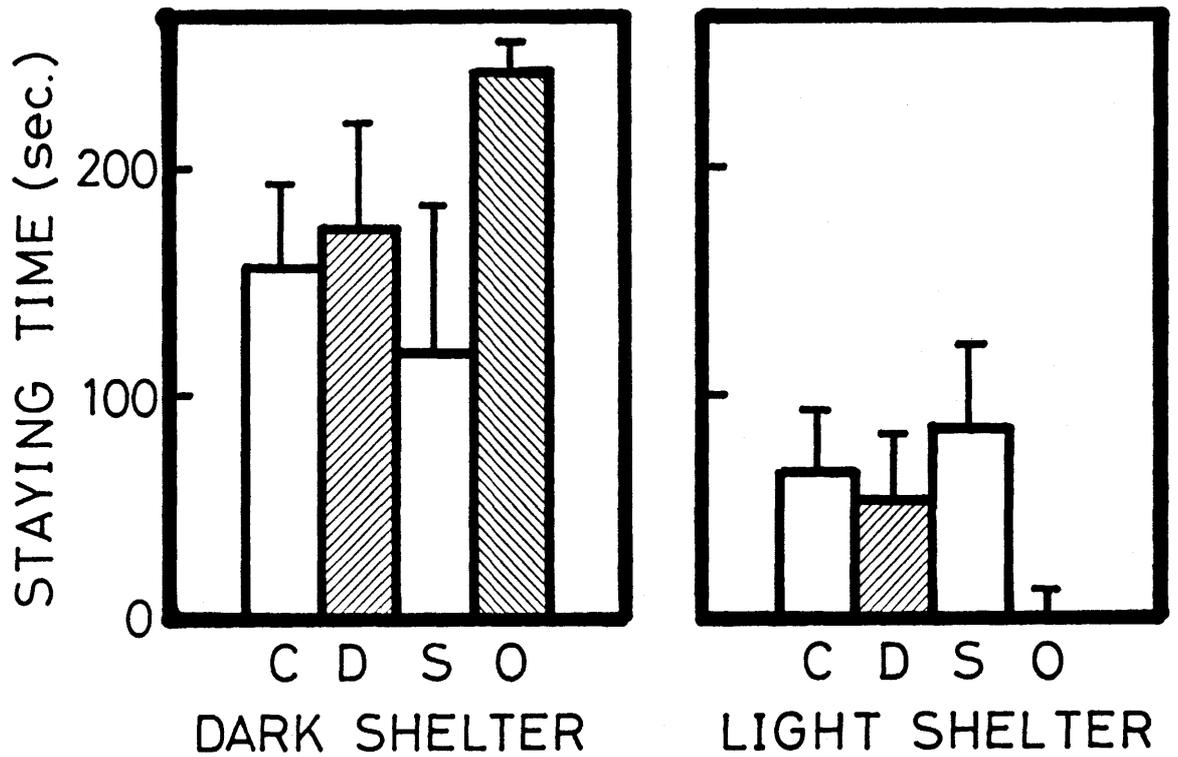


Fig.3-28 Group difference of staying time in the shelters.

ものではない。O群のラットはコントロール群に比べて出発が遅い傾向にあったが、有意差はなかった。また、O群のラットは走路部に出ても端になかなか達しないため、明るいシェルター部における滞在時間が極端に短くなった (Fig.3-28)。

北岡・藤田 (1988b) では出発箱における30秒の遅延が移動活動量の減少を招いたが、本実験ではD群はあらゆる項目においてまったくコントロール群と差がなかった。この食い違いは、用いた系統の違いに起因すると考えられる。Donryu/Hos系はI迷路ではたいへん活動的であり、ギロチン・ドアを上げるとD群の個体も勢いよく出てきた。そのため、D群のラットは容易に明るいシェルターを発見し、遅延のないC群と同じように探索行動を始められたと考えられる。

穴の大きさを小さくした群 (S) では移動活動量はコントロールとかわらなかったものの、出発潜時が遅れる傾向にあり、一旦出発してから戻ってくるまでの潜時 (retreat latency: Fig.3-27) が有意に長かった ($F=5.26$, $df=3/28$, $p<.01$; 多重比較: $t=2.78$, $p<.05$)。さらに、暗いシェルターに滞在する時間が予想とは逆に短い傾向にあった。これは、S群のラットはひとたび出発すると再び暗いシェルターに入ることを躊躇したことを示す。シェルター恐怖 (実験9) との関連が示唆される。

脱糞数は各群平均1個強で、有意差はなかった。

まとめると、シェルターが2つから1つになった場合のみににおいて、顕著に移動活動量が減少した。これは、探索のベース (Eilam & Golani, 1989) となるシェルターが複数なければ情動状態が高まることを意味する。

3.4 まとめ

本章においては、オープン・フィールド、ランウェイおよびI迷路をそれぞれテストし、移動活動量に主成分分析を施すことで、その背後の構造を明らかにしようとした。その結果、移動活動量のばらつきを規定する要因として、それぞれの場面で「活動性」（「オープン・フィールドの活動性」・「ランウェイの活動性」・「I迷路の活動性」）が第1主成分となり、全分散の50パーセント程度の説明率を示した。抽出された各場面の「活動性」は、個々の場面内では活動的なラットは試行を通じて活動的であり続けることを意味した。第2主成分には「試行間変化」と呼ぶべき構造が現われた。その主成分は、試行とともに移動活動量の増加していく個体のいることを示し、情動性の反映と考えられた。

しかし、本章ではオープン・フィールド、ランウェイおよびI迷路をそれぞれテストしたものであり、テスト間の比較は行っていない。したがって、各場面の「活動性」は場面を超えて共通のものなのか、またはそれぞれの場面に固有のものなのかは分からない。それについては、次章で検討する。

ところで、オープン・フィールドを用いる場合に問題になるのは、ラットの生活する環境に隠れる場所もないオープンな場面があるであろうかという点である。明らかに、ラットは開放的なところを嫌い、狭いところを好む (wall-seeking behavior: Fredericson (1953), Patrick & Laughlin (1934))。その狭いところの際たるものが穴 (burrow) であり、ラットは穴に住み、餌あさりなどのために地上に出て探索する。これらの問題点を考えて考案された藤田 (1975a) のランウェイは、穴と外界の関係のモデル化という点で優れており、恐怖が移動活動量を抑制するという考え方のもとでの情動性研究には、最も生態学的に妥当である。

しかし、ここで恐怖によって抑制される側の「探索的行動」に目を転じると、ランウェイは必ずしも妥当な場面とは言えない。ラットの探索行動を考察した場合、自然界ではラットはおもに夜間にパトローリング (patrolling) と呼ばれる縄張りの再探索行動を系統

的に行なう (Cowan, 1977; Fitzgerald, Karl & Moller, 1981; Barnett, Smart & Widdowson, 1971)。その際、外敵から身を守るために、要所に退避穴を用意している (Steiniger, 1951; Wallace, 1988)。すなわち危険を感じたラットは、巣穴か身近な退避穴に逃げ込むことで生きながらえるものと考えられる。

これらの事情を考慮に入れると、シェルターの2つ以上ある装置が、ラットの探索行動を調べる場合には生態学的に妥当であることになる。I迷路はこの基準を満たしている。ラットは2つのシェルターを交替に訪れることで、円滑に探索するのであろう。こう考えると、ランウェイとI迷路の特徴を組合せ、例えばランウェイのE区画の側にも出発箱と同じシェルターを接続すれば、探索行動に関して生態学的に妥当で、同時に情動場面でもあるというより自然に近いシミュレーションが可能かもしれない。

ところで、シェルター付きオープン・フィールドで見られた「シェルター恐怖」に似た現象が、ランウェイと (実験10: 第2主成分、実験13: F344/DuCrj系の第1試行の出発潜時) I迷路で (実験17: 出入り口の小さいI迷路) 見られた。このことは、生態学的場面を新奇な場面で代用するためには、シェルター恐怖が起きないように細かい注意が必要であることを示唆する。また、それらの結果は、必ずしも「シェルターに先に投入すれば、外敵がいなくて安全であることをすぐに認識するからラットはシェルター恐怖を示さない」というわけでもないことを示唆した。したがって、ランウェイやI迷路を将来に渡って使用するために、シェルター恐怖について今後研究しておく必要がある。

ちなみに、マウスのランウェイ・テストでは顕著なシェルター恐怖が見られた (未発表)。すなわち、出発箱に入れられたマウス (C57BL/6系) はギロチン・ドアが上げられるとともに10秒弱の潜時間で走路に飛び出し、その後なかなか出発箱に入ることはできなかったが、試行を繰り返すと躊躇なく戻れるようになり、長く出発箱に留まるようになった。

第4章

ランウェイ、オープン・フィールド およびI迷路の3つの場面にお けるラットの行動比較

第3章ではオープン・フィールド・テスト、ランウェイ・テストおよびI迷路・テストをそれぞれ単独で調べてきた。そして、それぞれの場面における移動活動量は一貫しており、ある場面で活動的なラットはその場面においては試行を繰り返しても活動的であり続けることが分かった。

本章においては、同じ個体を3つの場面に投入して被験体内比較し、その移動活動量の背後に横たわる構造を主成分分析で調べる。もしオープン・フィールドの移動活動量が主に逃避反応 (Suarez & Gallup, 1981; Welker, 1957, 1959) で決まるのであるならば、ランウェイにおける移動活動量とは異なる主成分に負荷すると考えられる。また、I迷路の移動活動量には情動性の影響がほとんどないのであるならば、ランウェイの移動活動量とはやはり異なる主成分に負荷するかもしれない。

これらの3つの場面は、それぞれ特徴的である。オープン・フィールドは徹底的に「オープン」であり、安全な隠れる場所はない。ランウェイは「オープン」であるが、隠れる場所がある。I迷路は「クローズド」であり、巣穴と退避穴に相当するシェルターが2つあり、それらをつなぐパスはトンネル状であるため、ランウェイよりもラットにとって安全であると考えられる。嫌悪場面としての強さは、オープン・フィールドが最も強く、ランウェイ、I迷路と続くと考えられる。

この3つの特徴的な装置を組み合わせることで、情動性の観点からあらゆる新奇な場面のモデルとして集約できるのではないかと考えた。もちろん、自然界での新奇な場面は、外敵や同種の個体との相互作用などが必ずあるであろうから、単純化のしすぎかもしれない。しかし、1匹の個体が新奇な場面で示すペースとなる行動傾向はこれらの場面の組み合わせで説明できるであろう。

4.1 行動比較

実験18 Wistar- Imamichi系とF344/ DuCrj系の行動

オープン・フィールド・テスト、ランウェイ・テストおよびI迷路・テストのそれぞれの移動活動量の分散の大部分は、それぞれ「オープン・フィールドの活動性」、「ランウェイの活動性」、「I迷路の活動性」に支配された。これらの主成分は、「活動性」という点で類似性がある。しかし、この「各場面の活動性」が3つの場面に共通した特性であるとは限らない。むしろ、3つの場面の特徴の違いを考えれば、それぞれの場面に特有の特性である可能性もある。

そこで、本実験においては、3場面を通した移動活動量の主成分分析により、各場面でそれぞれ得られた「活動性」がそれぞれの場面に特有の特性であるか、または場面を超えて共通したものであるかを調べる。

本実験では、被験体としてWistar-Imamichi系ラットを用いた。さらに、オープン・フィールドでの逃避反応を検討したいと考え、逃避・回避学習の成績の良い高情動系F344/DuCrj系ラットも被験体に加えた。

方法

被験体 Wistar-Imamichi系とF344/DuCrj系の♀・♂それぞれ20匹、計80匹をナイーブな状態で用いた。実験開始時に、60~70日齢であった。

装置 ランウェイ (RW)、オープン・フィールド (OF) およびI迷路 (IM) を用いた (Fig.3-1)。ランウェイは実験10と、オープン・フィールドは実験7と、I迷路は実験16と同じ。

手続き F344/DuCrj系♀・♂、Wistar-Imamichi系♀・♂それぞれ

れ20匹を各10匹の2群に分け、1群をRW-IM-OF-OF-IM-RWの順で、もう1群をOF-IM-RW-RW-IM-OFの順にテストした。テストは1日1試行で、試行間隔は2日、2日、6日、2日、2日とした。

それぞれの手続きとしては、ランウェイ・テストは実験10に、オープン・フィールド・テストは実験7に、I迷路・テストは実験16に準じた。

分析の結果、実験の順番の影響は小さかったので、2群をまとめて分析した。統計学的分析として、2試行込みの移動活動量と脱糞数のデータについて、各場面ごとに系統×性の分散分析をした。

結果と考察

移動活動量 (Fig.4-1: 2試行込み) ランウェイ・テストとI迷路・テストにおいて有意な系統差がみられ(ランウェイ: $F=16.80$, $df=1/76$, $p<.01$; I迷路: $F=21.99$, $df=1/76$, $p<.01$)、Wistar-Imamichi系がF344/DuCrj系よりも活動的であった。しかし、オープン・フィールド・テストでは系統差はなかった。性差については、すべての場面で有意に♀が活動的であった(ランウェイ: $F=27.47$, $df=1/76$, $p<.01$; オープン・フィールド: $F=30.77$, $df=1/76$, $p<.01$; I迷路: $F=32.87$, $df=1/76$, $p<.01$)。

移動活動量を走行距離換算してみたところ (Fig.4-1, lower)、ランウェイとI迷路には差がなく、ラットはオープン・フィールドでもっともよく移動した。これは、オープン・フィールドでラットがよく動いたのは装置が大きかったため探索すべき量が多かったためと考えられ、ランウェイとI迷路に差がないのは、I迷路は装置は小型だがランウェイよりラットのフリージングが少なかったためと考えられる。

ランウェイ・テスト、オープン・フィールド・テストおよびI迷路・テストの移動活動量のそれぞれ第1試行と第2試行、計6項目について主成分分析を行なった。主成分分析は、2系統込みと、系統別をそれぞれ行なった。

その結果、第1主成分に、3つの場面に共通に正の負荷を持つ「

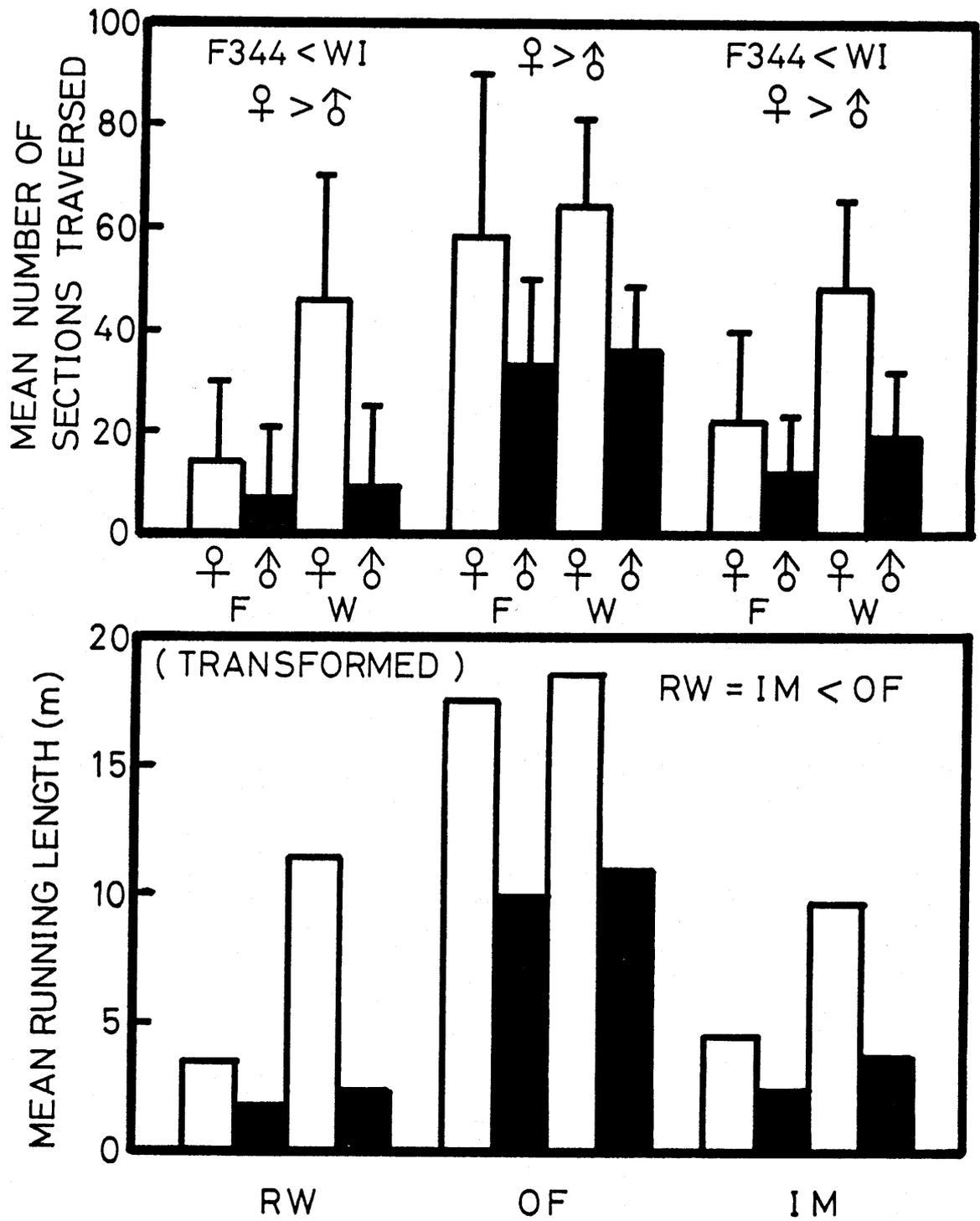


Fig.4-1 Ambulation scores and running length for each sex of the Wistar-Imamichi/Iar (W) and F344/DuCrj (F) strains in the open-field (OF), the Runway (RW), and the I-maze (IM).

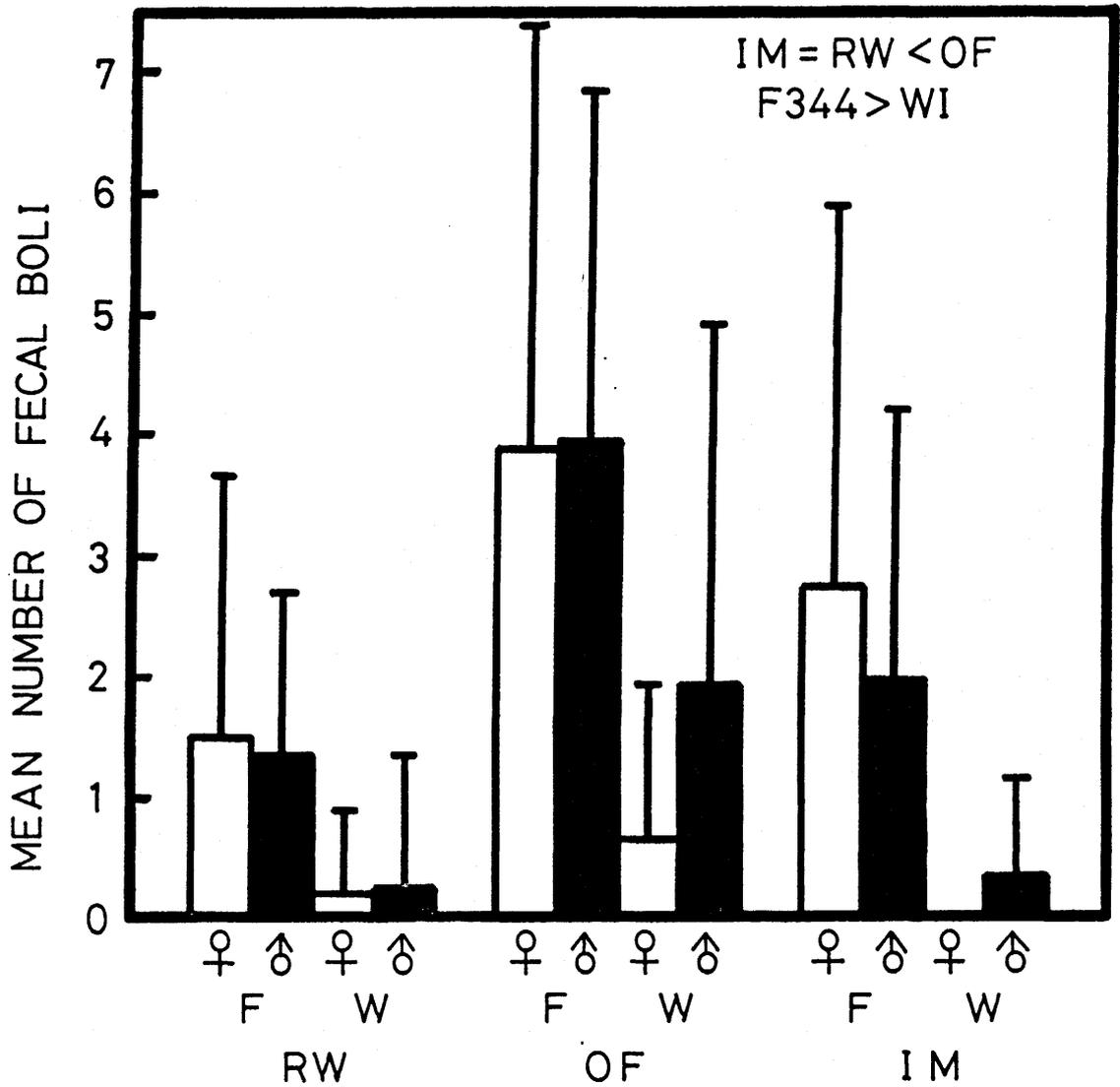


Fig.4-2 Defecation scores of each sex and strain in the three novel situations.

新奇場面の活動性」と呼べるような構造が抽出された (Table 4-1)。それとは対照的に、続いて抽出された第2主成分は、ランウェイ・テストに正、オープン・フィールド・テストに負の負荷を持ち、I迷路・テストには負荷が少なかった。そこで、もしオープン・フィールドでの高活動を逃避反応の表われと考えるならば、第2主成分は「(低)情動性」と呼べるかもしれない。すなわち、この成分値が低ければ情動性が高く、ランウェイではすくみ反応を示して移動活動量が少なく、オープン・フィールドでは逃避反応を示して移動活動量が多くなる、と解釈できる。

主成分得点から計算したところ、「新奇場面の活動性」はF344/DuCrj系よりWistar-Imamichi系の得点が高く、「(低)情動性」はF344/DuCrj系よりWistar-Imamichi系の得点が高かった。F344/DuCrj系の「新奇場面の活動性」が低く、「情動性」が高いという結果は、第2章でF344/DuCrj系の情動性は高く、第3章で「ランウェイの活動性」は低いと考えたことにも符合する。

そのほか、F344/DuCrj系とWistar-Imamichi系をそれぞれ別々に主成分分析したところでは、F344/DuCrj系では両系込みでの分析と同じく「新奇場面の活動性」・「情動性」の成分を得たが、Wistar-Imamichi系は「新奇場面の活動性」のみを得た。このことは、ランウェイ・テストですくみ反応を、オープン・フィールド・テストで逃避反応を起こす情動的な個体はF344/DuCrj系に多く、Wistar-Imamichi系に少ないことを意味すると考えられる。

脱糞数 (Fig.4-2: 2 試行込み) 全場面でF344/DuCrj系はWistar-Imamichi系よりも多く脱糞した (ランウェイ: $F=13.31$, $df=1/76$, $p<.01$; オープン・フィールド: $F=17.58$, $df=1/76$, $p<.01$; I迷路: $F=23.10$, $df=1/76$, $p<.01$)。F344/DuCrj系の脱糞数が多かったことは、ここでも第2章でF344/DuCrj系の情動性は高いと考えたことに符合する。各場面で、脱糞数には有意な性差はなかった。場面間の被験体内比較 (系統×性×場面) では、オープン・フィールドにおける脱糞数が多く (主効果: $F=19.43$, $df=2/152$, $p<.01$; 多重比較: OF-RW: $t=5.95$, $p<.01$; OF-IM: $t=4.52$, $p<.01$)、ランウェイとI迷路には有意な差はなかった。これは、オ

Table 4-1
Principal component loading matrix on
ambulation scores of all subjects combined,
and of each strain and sex

All ^a combined		
Comp.	1	2
RW(1) ^b	.66	.45
RW(2)	.87	.27
OF(1)	.54	-.70
OF(2)	.72	-.41
IM(1)	.78	.01
IM(2)	.81	.17
Var.	3.29	0.96
%	54.79	16.07

^a Data of both sexes of the Wistar-Imamichi and F344.

^b The first trial in the Runway was abbreviated to OF(1). OF:open-field, IM:I-maze.

	WI combined		WI ♀		WI ♂	
	1	2	1	2	1	2
RW(1)	.61	.75	.16	.84	.22	.83
RW(2)	.88	.18	.80	.37	.76	.46
OF(1)	.78	.04	.64	.30	.74	-.27
OF(2)	.83	-.34	.76	-.35	.72	-.47
IM(1)	.78	-.22	.51	-.26	.74	-.28
IM(2)	.82	-.23	.83	-.27	.46	.48
Var.	3.73	0.81	2.66	1.20	2.45	1.50
%	62.09	13.43	43.52	19.93	40.75	25.03

(Table: continued on next page)

(Table: continued from previous page)

	F344 combined		F344 ♀		F344 ♂	
	1	2	1	2	1	2
RW(1)	.70	.41	.57	.50	.88	.07
RW(2)	.86	.30	.87	.26	.92	.04
OF(1)	.60	-.65	.73	-.55	-.17	.84
OF(2)	.47	-.76	.60	-.66	-.43	.54
IM(1)	.86	.18	.85	.07	.90	.11
IM(2)	.80	.05	.80	.29	.56	.33
Var.	3.17	1.30	3.33	1.14	2.96	1.12
%	52.80	21.63	55.50	19.05	49.25	18.74

オープン・フィールドがラットにとって最も嫌悪的な場面であることを意味する。

ちなみに、3場面を込みにした分散分析においても有意な性差はなかった（もちろん、系統差は有意：WI>F344：F=33.87, df=1/76, $p<.01$ ）。

まとめ ランウェイ、オープン・フィールドおよびI迷路の3つの場面における移動活動量はよく相関しており、装置間の違いはあまり大きくなく、ある場面で活動的なラットは他の場面でも活動的である傾向にあることが分かった。すなわち、第3章において各場面で得られた「オープン・フィールドの活動性」、「ランウェイの活動性」および「I迷路の活動性」は、「新奇場面の活動性」としてまとめることができると考えられる。

実験19 Tsukuba情動系の行動

実験18において、オープン・フィールド、ランウェイおよびI迷路の3つの新奇な場面では、活動的なラットは共通して活動的であり、不活発なラットは不活発であることが分かった。すなわち、それぞれの場面において得られた「各場面の活動性」は、場面を超えた特性であり、「新奇場面の活動性」に統合できることが示唆された。

実験18は情動性について中立しているWistar-Imamichi系を用いたが、本実験においては、同じ3場面におけるTsukuba情動系ラットの行動を調べた。実験18ではWistar-Imamichi系が新奇場面としての各場面の一貫性を強く示したが、Tsukuba情動系は情動性に関して大きく偏りのある系統であるから、場面間の特徴の差異を際立たせる可能性がある。

特に、オープン・フィールドにおけるTsukuba情動系の研究は中村ら(1978)以来であり、まだ選択の途中にあった当時のTHE系はかなりの移動活動量を、TLE系はかなりの脱糞数を示していたことから、興味深い。可能性としては、ランウェイでそうであったように、THE系はオープン・フィールドでも不活発で高脱糞となる場合と、F344/DuCrj系のようにオープン・フィールドでは活動的になる場合の2通りが予想される。TLE系については、オープン・フィールドにおいて脱糞がどの程度見られるか興味がある。

方法

被験体 筑波大学心理学系において維持しているTHE系(第43世代)、TLE系(第43世代)、Wistar-Imamichi/Iar系およびF344/DuCrj系の♀・♂それぞれ16匹、計128匹をナイーブな状態で用いた。実験開始時に、60~70日齢であった。

装置 実験18と同じく、ランウェイ、オープン・フィールドおよびI迷路を用いた。

手続き オープン・フィールド・テストを3日連続行ない、2日
おいてランウェイ・テストを3日連続行ない、さらに2日おいてI
迷路・テストを3日連続行なった。3つのテストとも1日1試行で、
実験時間は5分とした。

結果と考察

移動活動量 Figure 4-3に、各テストにおける各系統の移動活動
量（3試行込み）を示した。

分散分析（オープン・フィールドとランウェイではTHE系はほぼ
全個体ゼロ値のため分析からはずした）によると系統差は全場面で
有意で（オープン・フィールド： $F=63.87$, $df=2/90$, $p<.01$; ラン
ウェイ： $F=132.04$, $df=2/90$, $p<.01$; I迷路： $F=99.56$, $df=3/
120$, $p<.01$ ）、多重比較の結果、オープン・フィールドではTLE系
はWistar-Imamichi系やF344/DuCrj系よりも活動的であり（ $t=
9.74$, $p<.01$; $t=9.83$, $p<.01$ ）、Wistar-Imamichi系とF344/DuCrj
系には差がなかった。ランウェイではTLE系はWistar-Imamichi系よ
りも活動的で（ $t=9.15$, $p<.01$ ）、Wistar-Imamichi系はF344/Du
Crj系よりも活動的であった（ $t=7.06$, $p<.01$ ）。同様に、I迷路で
もTLE系はWistar-Imamichi系よりも活動的で（ $t=6.58$, $p<.01$ ）、
Wistar-Imamichi系はF344/DuCrj系やTHE系よりも活動的であり（ $t
=8.72$, $p<.01$; $t=7.20$, $p<.01$ ）、F344/DuCrj系とTHE系には差がな
かった。

以上の結果から、3つの新奇な場面すべてに共通して、THE系<
Wistar-Imamichi系<TLE系の順に移動活動量が多いことと、F344/
DuCrj系はオープン・フィールドを除いて活動的でないことが分か
った。

また、THE系は、オープン・フィールドとランウェイにおいて、
ほとんど移動活動が見られなかったが、I迷路においては少なから
ぬ移動活動量を示した。これは、I迷路は比較的ラットに恐怖を与
えにくいという考え（北岡・藤田, 1988b）を、支持する。

実験13や実験18と同じく、F344/DuCrj系はランウェイにおいては

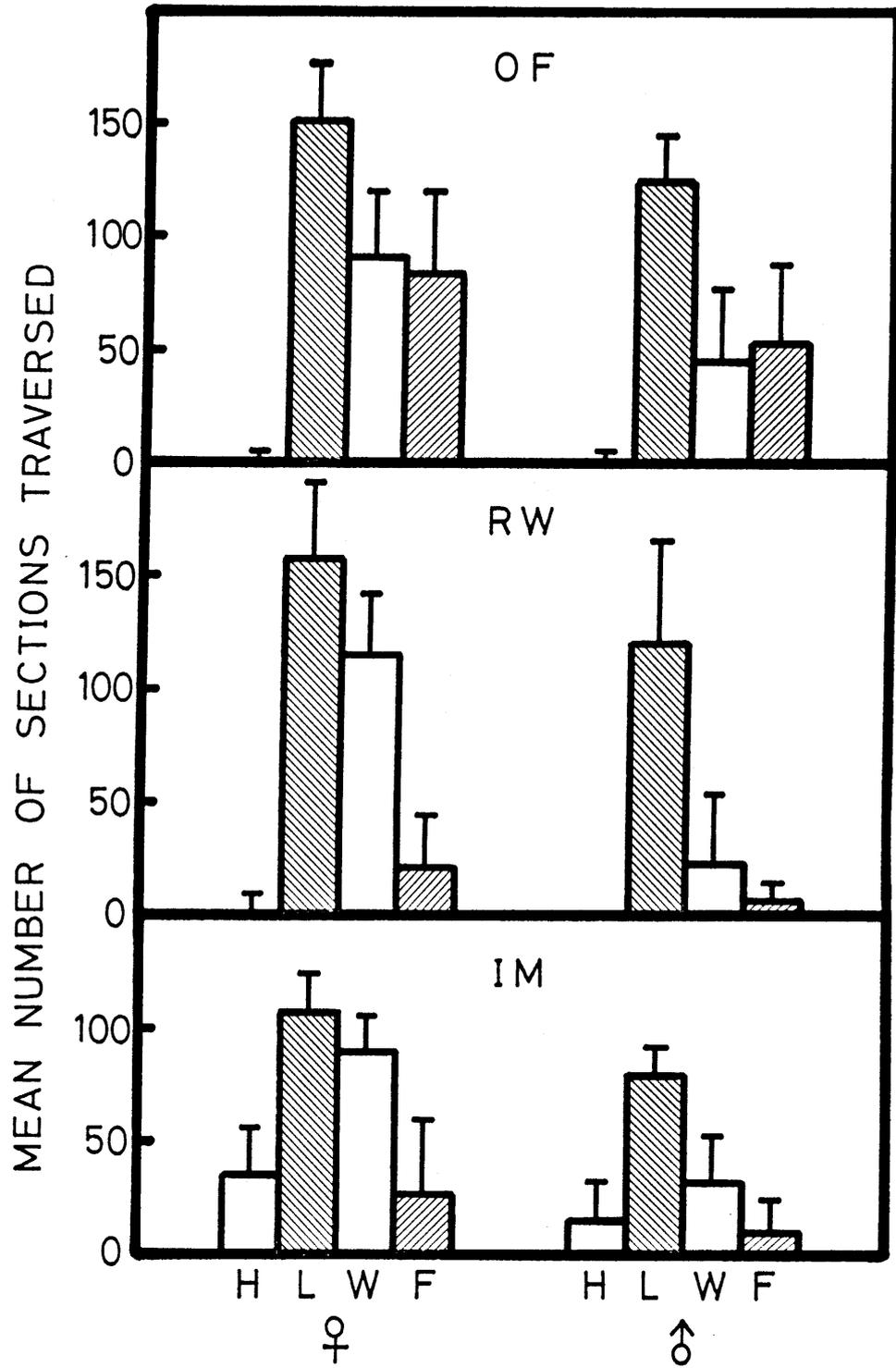


Fig.4-3 Ambulation scores for each sex of the THE(H), TLE (L), Wistar-Imamichi/Iar(W), and the F344/DuCrj(F) strains in the open-field, the Runway, and the I-maze.

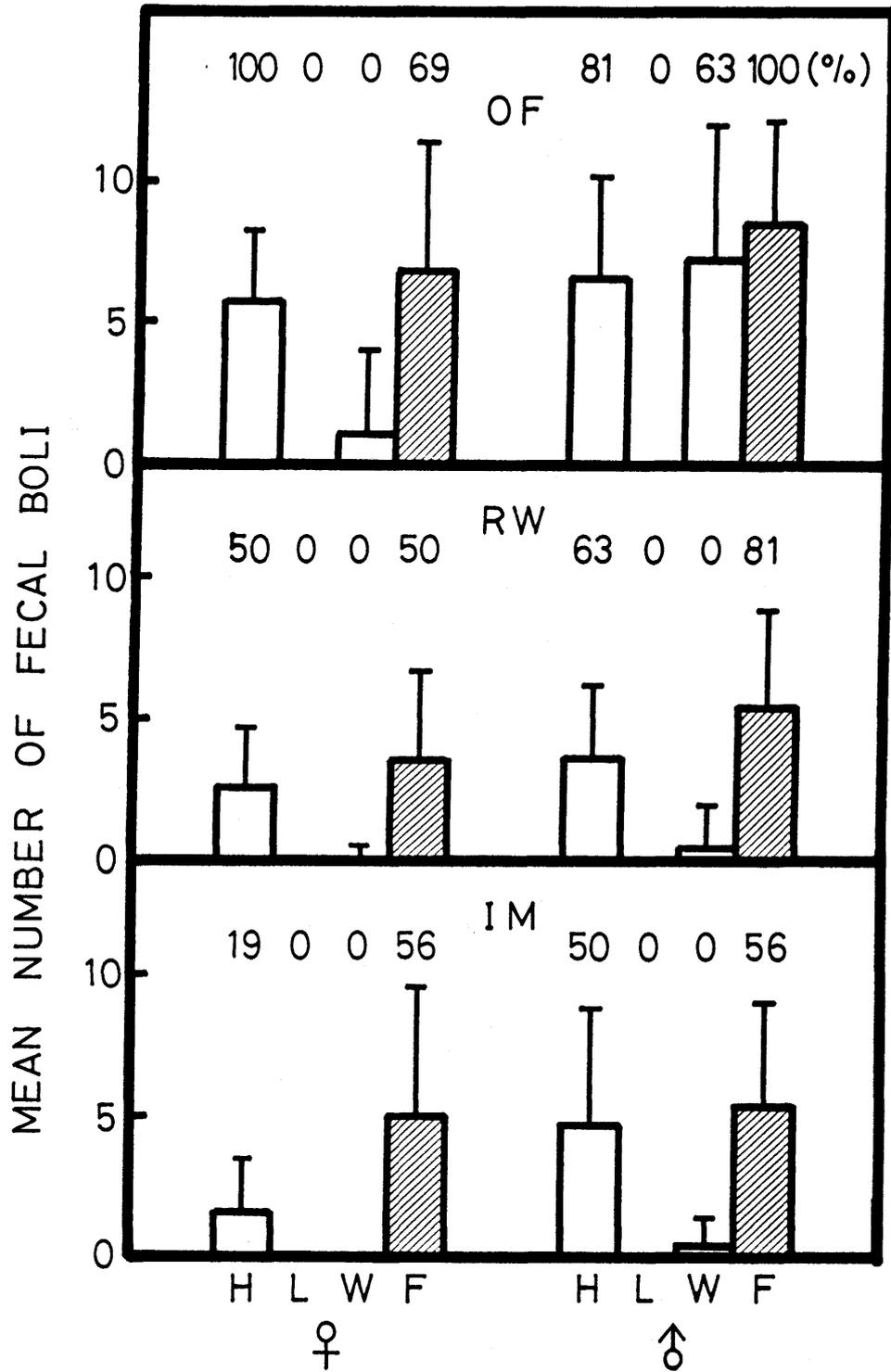


Fig.4-4 Defecation scores and number of at least twice defecated subjects for each sex and strain in the three novel situations.

THE系と同様あまり移動活動をしなかったが、オープン・フィールドにおいてはWistar-Imamichi系と同じレベルの移動活動量を示した。これは、逃避反応の存在を意味する。

しかし、オープン・フィールドでは逃避反応が生じ、I迷路ではTHE系が活動的になるという事実はあるにせよ、それらの現象は全体的な移動活動の分散からすれば小さい部分であり、新奇な場面で活動的になるかどうかという特性（新奇場面の活動性）が、これらの場面における活動の大部分を支配しているようだ（Table 4-2に主成分分析の結果を示した）。

脱糞数 Figure 4-4に各テストにおける各系統の脱糞数（3試行込み）を示した。THE系とF344/DuCrj系の脱糞数が全場面を通じて明らかに多く、この2系統が高情動系であることが示唆された。TLE系はオープン・フィールドを含むすべての場面でまったく脱糞しなかった。これは、TLE系の情動性が相当低いことを意味する。Wistar-Imamichi系の♂はオープン・フィールドのみにおいて脱糞が多かった。ゼロ値が多かったので、2試行以上脱糞した個体の割合（Fig.4-4）から χ^2 検定したところ、性差（ $\chi^2=4.30$, $df=1$, $p<.05$ ）が有意で（♀<♂）、オープン・フィールドでの脱糞が他の場面よりも有意に多いこと（RW-OF: $\chi^2=6.94$, $df=1$, $p<.05$; OF-IM: $\chi^2=14.41$, $df=1$, $p<.01$ ）が分かった。

まとめ THE系はオープン・フィールドでもランウェイと同じく不活発であり、TLE系は活発であった。I迷路ではTHE系は活動的になったがそれも程度の問題で、全体的に見れば、3つの場面を通して一貫しており、THE系は不活発でTLE系は活発、Wistar-Imamichi系はその中間であった。この系統差の一貫性は、実験18から得られた「新奇場面の活動性」の示す方向性そのものであった。それに従えば、THE系は新奇場面の活動性が低く、TLE系は高いと言える。

Table 4-2
Principal component loading matrix on
ambulation scores of all subjects combined,
and of each strain and sex

All ^a combined		
	1	2
OF(1)	.79	.47
OF(2)	.85	.43
OF(3)	.90	.26
RW(1)	.84	-.00
RW(2)	.94	-.08
RW(3)	.95	-.09
IM(1)	.92	-.16
IM(2)	.90	-.29
IM(3)	.80	-.47
Var.	6.98	0.83
%	77.58	9.20

^a Data of the THE, TLE, Wistar-Imamichi
and the F344/DuCrj were combined.

	WI combined		WI ♀		WI ♂	
	1	2	1	2	1	2
OF(1)	.76	.41	.55	.73	.70	.51
OF(2)	.73	.43	.55	.14	.73	.17
OF(3)	.85	.29	.78	.06	.82	-.28
RW(1)	.80	-.41	.15	-.66	.53	-.57
RW(2)	.89	-.17	.64	-.36	.81	-.53
RW(3)	.92	-.03	.76	-.29	.93	-.17
IM(1)	.86	-.32	.26	-.59	.76	.42
IM(2)	.93	-.08	.71	-.20	.90	.21
IM(3)	.92	-.02	.61	.53	.85	.16
Var.	6.55	0.75	3.17	1.88	5.60	1.24
%	72.80	8.32	35.24	20.83	62.11	13.80

(Table: continued on next page)

(Table: continued from previous page)

	F344 combined		F344 ♀		F344 ♂	
	1	2	1	2	1	2
OF(1)	.52	.29	.65	.37	.18	.34
OF(2)	.65	.42	.81	.15	.32	.64
OF(3)	.69	.33	.89	-.09	.14	.85
RW(1)	.27	.73	.09	-.95	-.02	.76
RW(2)	.96	-.15	.97	-.05	-.98	.06
RW(3)	.93	-.14	.93	.01	-.98	.06
IM(1)	.96	-.07	.96	-.12	-.96	.18
IM(2)	.88	-.24	.95	-.08	-.78	.00
IM(3)	.90	-.33	.93	.03	-.97	.09
Var.	5.52	1.11	6.40	1.01	4.54	1.88
%	61.32	12.31	71.10	12.09	50.50	20.90

	TLE combined		TLE ♀		TLE ♂	
	1	2	1	2	1	2
OF(1)	.48	.45	.49	.66	.26	.21
OF(2)	.68	.60	.75	.49	.08	-.83
OF(3)	.77	.43	.81	.30	.16	-.83
RW(1)	.71	.24	.80	.44	.59	-.18
RW(2)	.76	-.32	.58	-.38	.87	-.19
RW(3)	.77	-.42	.75	-.45	.85	.25
IM(1)	.82	-.11	.73	-.39	.74	-.46
IM(2)	.66	-.44	.46	-.69	.61	.36
IM(3)	.72	-.24	.49	-.27	.58	.55
Var.	4.59	1.34	4.00	2.01	3.20	2.20
%	50.94	14.86	44.30	22.31	35.52	24.34

実験20 いろいろなクローズド・コロニー系の行動

今までの実験で用いたコントロール群としての系統は、Wistar-Imamichi系だけであった。そこで、本実験においては、コントロールとしての妥当性を高めるために、動物心理学においても用いられることの多い他の標準的なクローズド・コロニー系ラットを用い、実験18と実験19の結果の妥当性を調べることにした。彼らの移動活動量も「新奇場面の活動性」に支配されているかどうかが目される。

方法

被験体 Donryu/Hos系、Long-Evans系、Sprague-Dawley/Crj系、Wistar/Crj系およびWistar-Imamichi系の♀・♂それぞれ18匹、計180匹を用いた。Donryu/Hos系は日本SLCから、Long-Evans系は東京実験動物から、Sprague-Dawley/Crj系とWistar/Crj系は日本チャールズリバーから親世代を購入、筑波大学心理学系において繁殖させたものである。

装置 実験18に準じた。

手続き ランウェイ・テスト、オープン・フィールド・テストおよびI迷路・テストをそれぞれ2試行、ランダムな順番(3C2=6通り)で行なった。例えば、18匹のうち3匹は、オープン・フィールド・テストを1日1試行で2日連続行なったのち、5日後ランウェイ・テストを2日連続行ない、さらに5日後I迷路・テストを2日連続行なうという順序であった。

結果と考察

移動活動量 (Fig.4-5: 2試行込み) 全場面で有意な系統差が見られた(オープン・フィールド: $F=26.62$, $df=4/170$, $p<.01$; ランウェイ: $F=47.81$, $df=4/170$, $p<.01$; I迷路: $F=21.16$, df

=4/170, $p < .01$)。多重比較の結果、オープン・フィールドでは Wistar-Imamichi系 < Donryu/Hos系 < Wistar/Crj系 = Sprague-Dawley系 < Long-Evans系の順に移動活動量が多かった。ランウェイでは Wistar-Imamichi系と Donryu/Hos系 の間に差がなかった以外は、オープン・フィールドと同じ結果であった。I 迷路では、Long-Evans系が最も活動的で Wistar-Imamichi系が最も不活発であり、残りの3系統には差がなかった。

まとめると、Long-Evans系がすべての場面で最も活動的で、Wistar-Imamichi系がもっとも不活発であった。Wistar/Crj系と Sprague-Dawley系はほとんど同じであり、Donryu/Hos系はランウェイだけで不活発という特徴を示した。Long-Evans系は頭部有色 (hooded) ラットであり、頭部有色ラットの移動活動量は白 (albino) ラットより多いという先行研究 (Ader, 1969; Carr & Williams, 1957) に符合する (本研究で用いた Long-Evans系以外の全ての系統は白ラットである)。

これまでと同様、3つの場面の移動活動量の主成分分析を行なったところ、各系統の各性においても、それらを込みにしても、第1主成分は「新奇場面の活動性」であった (Table 4-3)。すなわち、本実験でも、全体的には活動的なラットはどの新奇な場面でも活動的であり、不活発なラットは不活発であることが示された。

脱糞数 (Fig.4-6: 2 試行込み) 新奇な場面で活動的である TLE系は新奇な場面で脱糞をしない (実験19) が、同様に活動的である Long-Evans系は Sprague-Dawley/Crj系や Wistar/Crj系と同じくらい脱糞を示した。

本実験の Wistar-Imamichi系の脱糞数が実験18と実験19に比べて多いことは、F344/DuCrj系のような低い移動活動量を示したことと無関係ではあるまい。おそらく、遺伝的ドリフトのため、そのような行動パターンとなったのであろう。

Donryu/Hos系の脱糞数が多かったことは、ランウェイでのみ不活発であったことに関係があろう。すなわち、Donryu系は活動性は標準的だが情動性が高いので、ランウェイだけで動けなくなると考えられる。また、Donryu系がオープン・フィールドでは活動的なのは

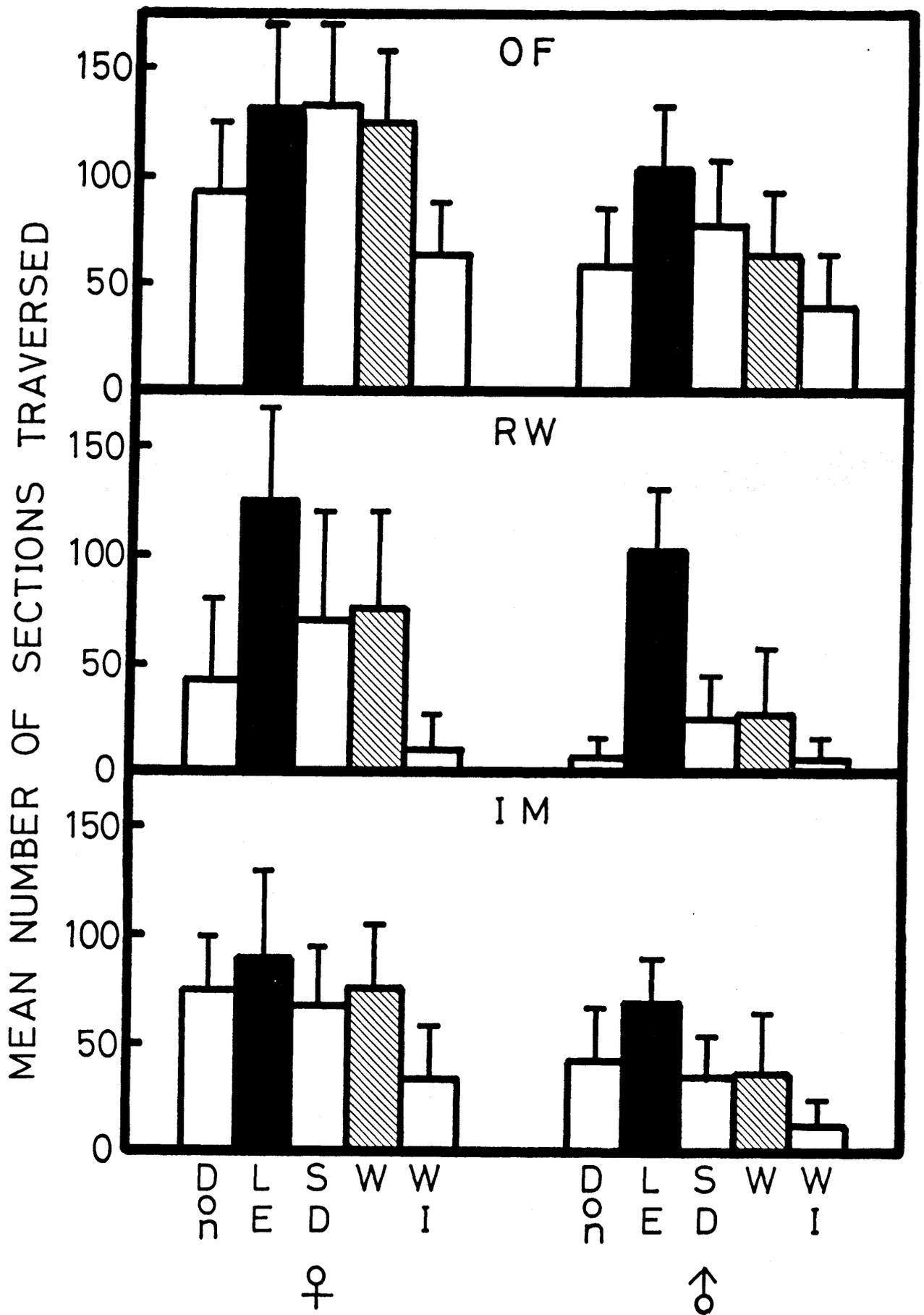


Fig.4-5 Ambulation scores for each sex of the Donryu/Hos, Long-Evans, Sprague-Dawley/Crj, Wistar/Crj, and the Wistar-Imamichi/Iar strains in the open-field, the Runway, and the I-maze.

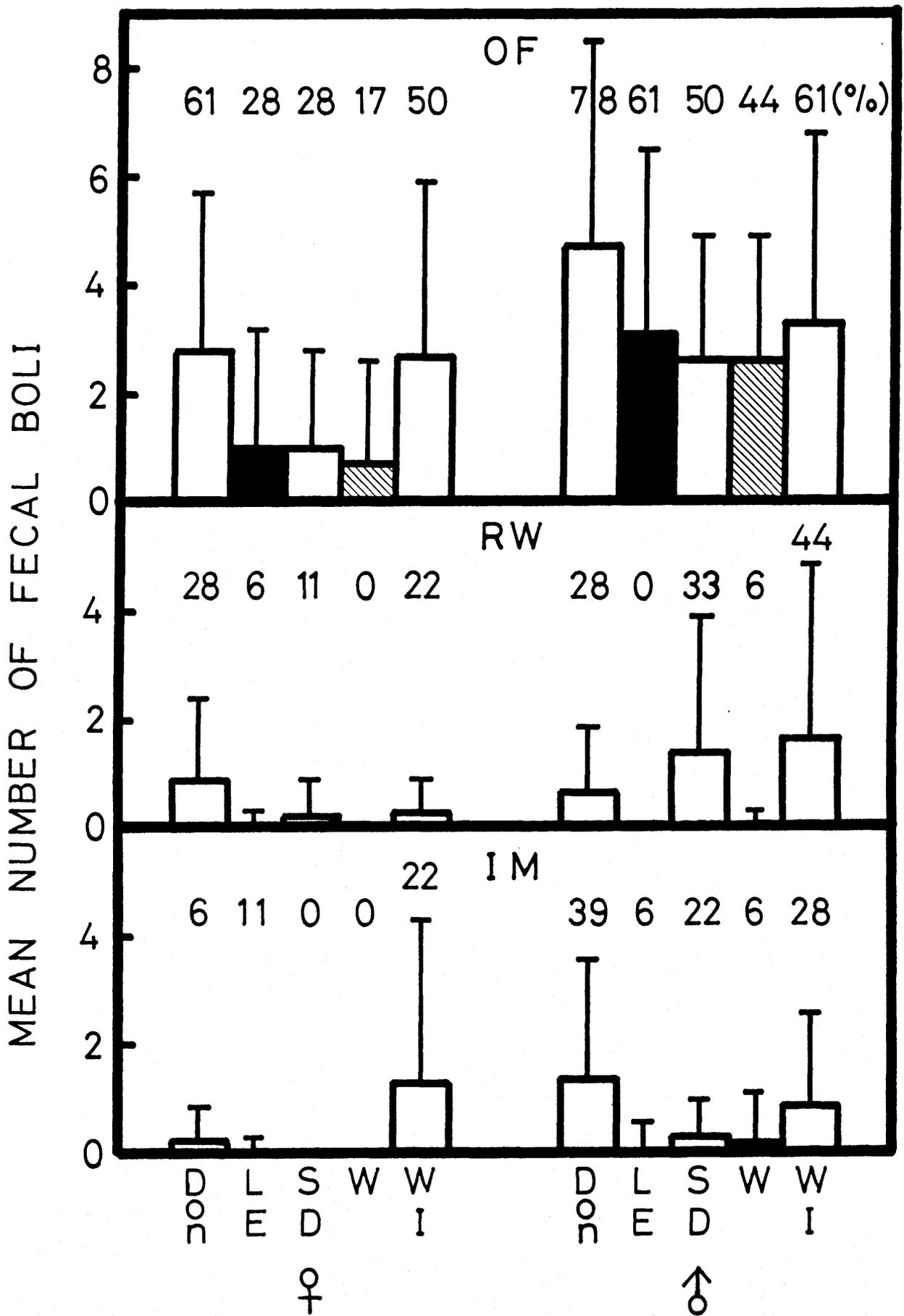


Fig.4-6 Defecation scores and number of at least once defecated subject for each sex and strain in the three novel situations.

Table 4-3
Principal component loading matrix on
ambulation scores of all subjects combined
and of each strain and sex

	All Combined	
	1	2
IM(1)	.84	.20
IM(2)	.78	.39
RW(1)	.82	-.44
RW(2)	.84	-.41
OF(1)	.84	.01
OF(2)	.82	.27
Var.	4.06	0.63
%	67.69	10.55

Donryu	Combined		♀		♂	
	1	2	1	2	1	2
IM(1)	.84	.04	.86	.03	.75	.33
IM(2)	.81	-.11	.79	-.07	.63	.45
RW(1)	.75	-.51	.78	-.39	.09	.79
RW(2)	.80	-.37	.79	-.36	.86	.00
OF(1)	.79	.38	.73	.47	.75	-.30
OF(2)	.61	.70	.30	.90	.77	-.49
Var.	3.56	1.05	3.22	1.32	2.85	1.26
%	59.32	17.44	53.68	22.00	47.50	21.04

Long-Evans	Combined		♀		♂	
	1	2	1	2	1	2
IM(1)	.71	.04	.63	.51	.80	.33
IM(2)	.73	.01	.73	.46	.89	.45
RW(1)	.76	.42	.87	.11	.52	.79
RW(2)	.66	.54	.72	-.20	.53	.00
OF(1)	.82	-.37	.79	-.49	.82	-.30
OF(2)	.80	-.50	.79	-.28	.78	-.49
Var.	3.36	0.85	3.43	0.84	3.26	1.18
%	56.03	14.24	57.21	14.07	54.27	19.60

(Table: continued from previous page)

Sprague- Dawley	Combined		♀		♂	
	1	2	1	2	1	2
IM(1)	.80	.20	.79	.10	.65	.60
IM(2)	.84	.36	.77	.43	.75	.50
RW(1)	.67	-.64	.47	-.79	.75	.00
RW(2)	.79	-.42	.75	-.47	.80	-.35
OF(1)	.82	.13	.71	.23	.81	-.43
OF(2)	.89	.21	.89	.17	.68	-.22
Var.	3.88	0.81	3.30	1.13	3.29	0.96
%	64.70	13.55	54.95	18.81	54.86	15.97

Wistar	Combined		♀		♂	
	1	2	1	2	1	2
IM(1)	.82	.44	.68	.56	.77	.53
IM(2)	.84	.44	.73	.55	.84	.17
RW(1)	.76	-.39	.63	-.52	.81	.14
RW(2)	.82	.11	.73	.18	.81	-.08
OF(1)	.78	-.45	.54	-.70	.71	-.23
OF(2)	.79	-.22	.61	-.34	.59	-.73
Var.	3.84	0.80	2.56	1.53	3.46	0.93
%	64.03	13.34	42.72	25.48	57.64	15.41

Wistar- Imamichi	Combined		♀		♂	
	1	2	1	2	1	2
IM(1)	.79	.30	.77	.38	.77	.45
IM(2)	.76	.44	.63	.59	.85	.12
RW(1)	.64	-.52	.62	-.49	.83	-.05
RW(2)	.54	-.73	.52	-.77	.65	.57
OF(1)	.83	.02	.83	-.15	.68	-.57
OF(2)	.75	.19	.77	.22	.65	-.60
Var.	3.16	1.12	2.92	1.39	3.28	1.23
%	52.67	18.61	48.67	23.16	54.70	20.54

逃避反応が生じたためであろう。

1 度でも脱糞の見られた個体の割合から χ^2 検定によって系統差を調べたところ、Wistar/Crj=Long-Evans=Sprague-Dawley<Wistar-Imamichi=Donryu という順番に脱糞数が多くなっていった。実験19と同じく本実験でも♀が♂より多く脱糞し ($\chi^2=10.64$, $df=1$, $p<.01$)、オープン・フィールドで他の場面よりも脱糞が多くみられた (OF-RW: $\chi^2=24.71$, $df=1$, $p<.01$; OF-IM: $\chi^2=33.52$, $df=1$, $p<.01$)。

本実験からは、Wistar-Imamichi系以外にWistar/Crj系とSprague-Dawley系も偏りの少ない標準的ラットとして用いてよいことが示唆された。しかし、Donryu/Hos系は情動性が高い可能性があり、標準的ラットとしては不適當である。もちろん、Long-Evans系は情動性は高い上に、「新奇場面の活動性」も高いから標準的ラットとはなり得ない。

クローズド・コロニー系の全系統 (Donryu/Hos系、Long-Evans系、Sprague-Dawley/Crj系、Wistar/Crj系およびWistar-Imamichi系) において、「新奇場面の活動性」が3つの場面を通して移動活動量を支配した。従って、オープン・フィールド、ランウェイおよびI迷路における移動活動量は、基本的には「新奇場面の活動性」というべき特性の高・低に規定されていると言えることが、確認された。

実験 2 1 生態場面と実験室場面 の被験体内比較

生態場面（第2章）と実験室新奇場面（第3章とこれまでの第4章）において用いた被験体は異なるものであった。そこで、同じ被験体で、両場面をテストして、別々にテストした場合と同様の結果が得られるかどうかを調べた。

方法

被験体 実験4と共通の個体であり、THE系、TLE系、Wistar-Imamichi系、F344/DuCrj系およびLong-Evans系の♀・♂それぞれ12匹ずつを60～70日齢で用いた。

装置 実験18に準じた。

手続き 実験4の穴掘り装置への投入に先立ち、I迷路、ランウェイおよびオープン・フィールドの各テストを1回ずつ5日おきに行なった。

結果

移動活動量の結果をFig.4-7に示す。結果は実験18～実験20に対応した。すなわち、TLE系とLong-Evans系が活動的で、THE系が不活発、Wistar-Imamichi系がそれらの中間の値を取った。分散分析では、系統差は3場面で有意で（IM: $F=34.84$, $df=4/110$, $p<.01$; RW: $F=62.20$, $df=4/110$, $p<.01$; OF: $F=118.21$, $df=4/110$, $p<.01$ ）、多重比較（ $p<.05$ ）の結果、I迷路では $THE<WI=F344<LE=TLE$ 、ランウェイでは $THE=F344=WI<TLE<LE$ （ただし、 $THE<WI$ ）、オープン・フィールドでは $THE<F344=WI<LE=TLE$ であった。

脱糞（Fig.4-8）に関しては、THE系とF344/DuCrj系の多くの個体が脱糞し、TLE系は脱糞しなかった（主効果： $\chi^2=66.48$, $df=4$, $p<.01$; 多重比較： $TLE<LE=WI<F344=THE$ ）。

したがって、被験体内比較でも、THE系は新奇な場面で不活発で

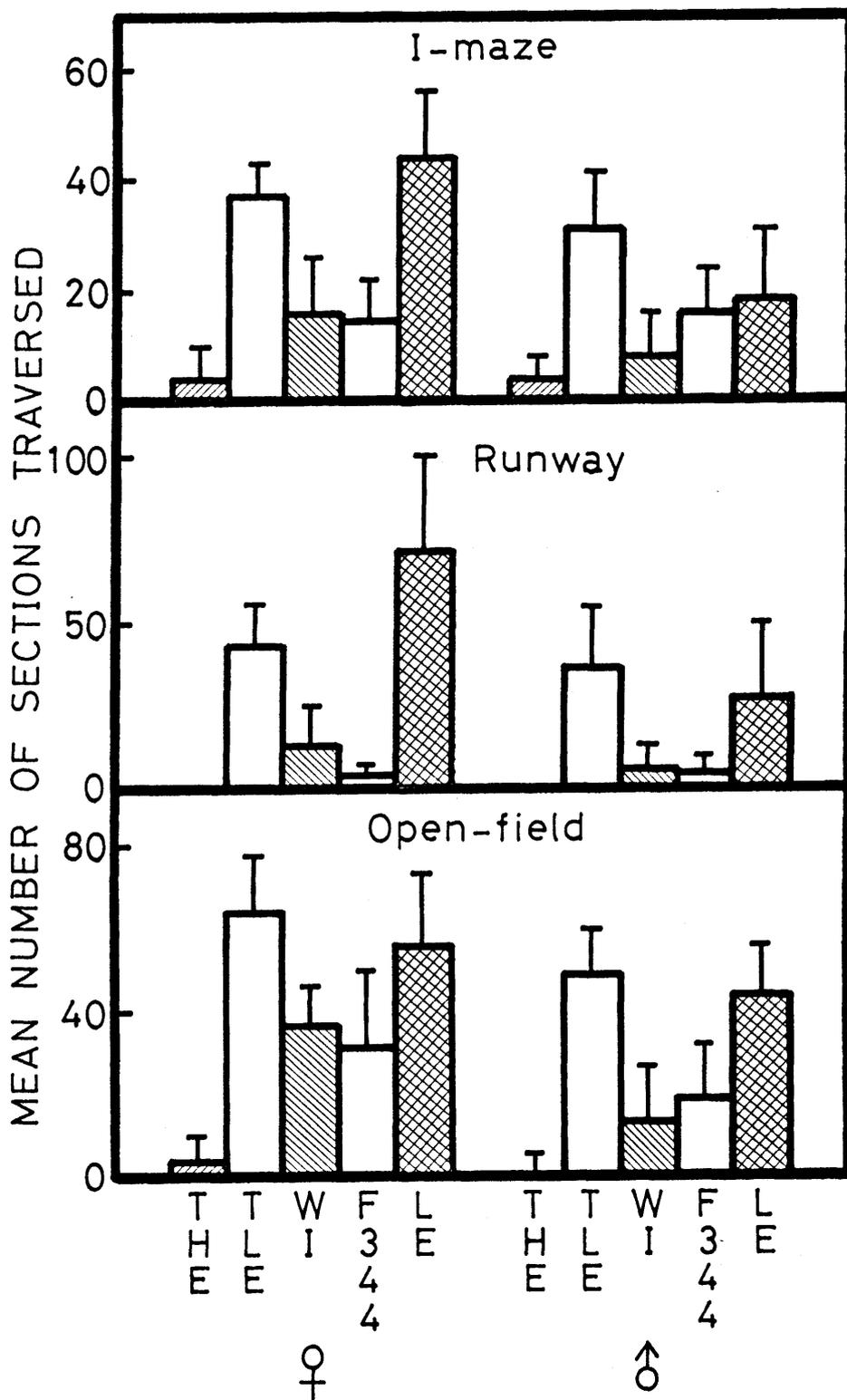


Fig.4-7 Ambulation scores for each sex of the THE, TLE, Wistar-Imamichi/Iar (WI), F344/DuCrj (F344), and the Long-Evans (LE) strains in the open-field, the Runway, and the I-maze.

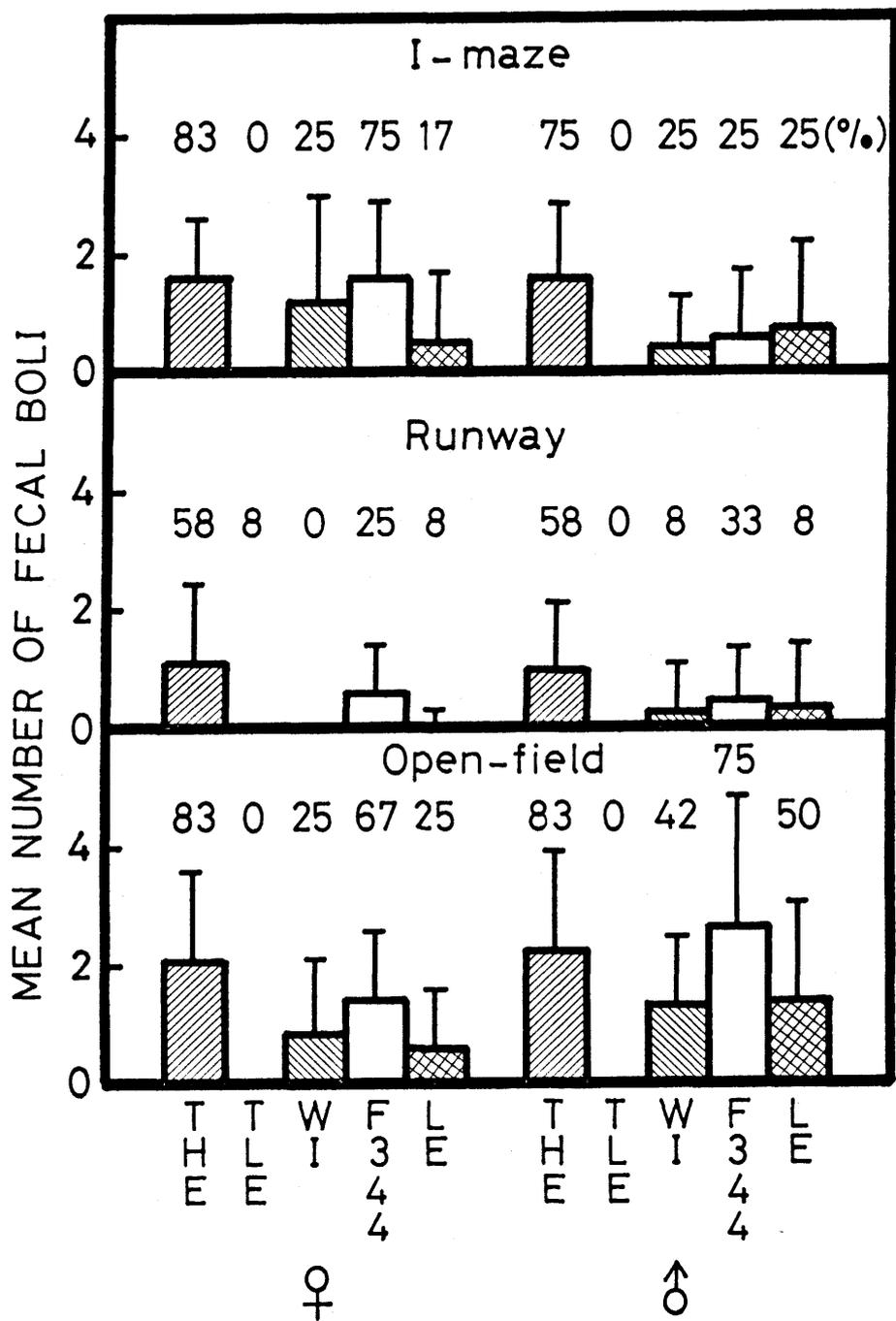


Fig.4-8 Defecation scores and number of defecated subjects for each sex and strain in the three novel situations.

脱糞が多く、TLE系はその反対に活動的で脱糞が少なく、他方Long-Evans系は活動的で中くらいの脱糞を示した。

しかし、F344/DuCrj系は実験21と実験22に比べて活動的で、移動活動量の点については、Wistar-Imamichi系に近い値を示した。しかし、脱糞に関しては、F344/DuCrj系は多くの個体が脱糞したので、従来通りであった。

移動活動量の性差については3場面では有意であった(♀>♂) (IM: $F=24.41$, $df=1/110$, $p<.01$; RW: $F=36.11$, $df=1/110$, $p<.01$; OF: $F=33.35$, $df=1/110$, $p<.01$)。ところが、系統×性の交互作用も有意であり(それぞれ $F=7.35$, $F=19.09$, $F=5.98$, $df=4/110$, $p<.01$)、多重比較の結果、全場面を通して5系統のうちLong-Evans系のみには有意な性差を得た。本実験では、脱糞した個体数に有意な性差はなかった。

まとめると、生態場面で用いた被験体の新奇な場面における系統差は、新奇な場面だけで用いられたラットの系統差(実験18~20)と同じであったので(ただし、F344/DuCrj系がやや活動的で、Wistar-Imamichi系の脱糞が相対的に多かった)、実験18~20で得られたデータの信頼性が高められた。これによって、穴掘りの盛んなTHE系は新奇な場面で不活発で高脱糞、同様に穴掘りの盛んなLong-Evans系は活動的で中くらいの脱糞を示し、あまり活発に穴を掘らないTLE系は新奇な場面で活動的で低脱糞という結果の信頼性が高まった。

4.2 まとめ

本章においては、3つの異なった新奇な場面を組み合わせ、ラットの移動活動量を測定した。新奇な場面はこの3つ、すなわちオープン・フィールド、ランウェイおよびI迷路によってモデル化できると考えた。

その結果、それらの新奇な場面におけるラットの移動活動量は相互に相関していることが判明し、それぞれの移動活動量はそれぞれの場面に特徴的なのではなく、「新奇場面の活動性」というべき全体的特性に支配されていると考えた方が良いのではないかということが示唆された。

もちろん多変量解析によって名付けられた「新奇場面の活動性」は名前に過ぎない。「新奇場面の活動性」が情動性の一変型でないと断定はできない。しかし、生態場面において妥当と考えられる情動性とは別の独立した特性であるから、やはり名称としては「新奇場面の活動性」が良い。そして、その特性は探索的行動に関する特性と考えた方が自然であろう。

しかし、「新奇場面の活動性」を単純に「探索活動に関する特性」と考えることは危険である。少なくとも、慣れた環境の再探索であるバトロリング (Cowan, 1977) とは活動のパターンに類似性があってもやはり異なるものであろう。しかし、「新奇な場面での」と限定付きでの探索活動特性と考えるならば問題は少ないと思われる。

ところで、「新奇場面の活動性」の高いTLE系とLong-Evans系は、特にLong-Evans系は情動性が高いにもかかわらず、新たに仕掛けられたトラップにかかりやすかった(実験5)。その反対に、「新奇場面の活動性」の低いTHE系は容易には捕まらなかった。これは、トラップにかかりやすいラットは情動性が低いのでかかるのではなく、新奇なものに探索的であったためと考えられる。このことも、「新奇場面の活動性」を探索的特性と考えることを支持する。

第5章 全体的考察

5.1 全体のまとめ

従来の情動性の研究は、実験室内にラットにとって新奇な場面を設定し、そこで示されるラットの脱糞数や移動活動量を情動性の指標として、行なわれてきた。しかし、脱糞数はその信頼性が低いことと、脱糞しないことが情動性の低さの指標となり得るかどうか疑問である（糞が直腸になかったのかもしれない）という2つの問題点がある。他方、移動活動量には情動性の反映というよりは、新奇な場面における探索傾向の反映がより大きいかもしれないという問題点がある。

これらの解決には、場面を変えて、別の視点から情動性の研究に切り込んでいくのが良い。その別の視点とは、生態学的視点である。本研究においては、生態学的に妥当な場面の設定を行ない、そこでラットの行動項目に情動性の尺度を求めた。

その生態学的に妥当な場面とは、ラットにとって穴居可能な場面である。本来ラットは穴居性の動物であり、実験室で何代にも渡り土の経験のなかったラットも、穴掘り行動を生得的に備えていることが、これまでの多くの研究報告で明らかにされてきた。

本研究においては、筆者はラットの穴を掘るまでの潜時、穴掘り量および穴への逃避行動が情動性の測度となるのではないかと仮定した。なぜなら、情動性の高いラットほど捕食者を避けるためにより早く穴を掘り（穴掘り潜時）、実際に捕食者に襲われたときに逃げる場所を多くするためにより長い穴を掘り（穴掘り量）、捕食者の可能性のある刺激からより早く逃避する（穴への逃避行動）と考えられるからである。

その結果、従来情動性が高いと考えられてきたTHE系と日常の観察から情動的であると推測されたLong-Evans系は早く穴を掘り、穴掘り量が多く、穴への逃避行動が多かったことと、情動性が低いと考

えられてきたTLE系は穴を掘るのが遅く、穴掘り量が少なく、穴への逃避行動は少なかったことから、今述べた仮説の妥当性が高められ、穴掘り潜時、穴掘り量および穴への逃避行動の3項目を新たに情動性の尺度として用いてもよいことが示された。

そこで、生態場面を離れ、実験室の新奇な場面の再検討を行なった。

新奇な場面として、オープン・フィールド、ランウェイおよびI迷路の3種類を用いた。オープン・フィールドは逃げ場のない最も嫌悪的な場面で（ラットはランウェイやI迷路よりもここで多く脱糞した）、逃避行動が生じる可能性がある。また、ランウェイは自然界の穴と外界をシミュレートした装置である。さらに、I迷路は、ランウェイをさらに閉塞的にし、退避穴に相当するシェルターを加えることで、ランウェイよりもラットに恐怖を与えにくくすることを目的とした装置である。

これらの3つの場面はそれぞれ特徴的であった。例えば、オープン・フィールドにおいては逃避反応が見られた。また、ランウェイ・テストの初期においては試行内の移動活動量の時間変化はオープン・フィールドのような急激な減少型ではなく、横ばいかまたは増加傾向を思わせるもので、穴から外界に少しずつ慣れて出ていくという行動パターンがシミュレートされた。さらに、I迷路においては、オープン・フィールドやランウェイではほとんど動かないTHE系にも活動的な個体が増えたことから、オープン・フィールドやランウェイよりもI迷路はラットに恐怖を感じさせないという考えが支持された。

しかしながら、これらの各場面の特徴を超えて、ラットの移動活動量の個体差は一貫するものであった。すなわち、例えばオープン・フィールドで活動的な個体はランウェイでもI迷路でも活動的であった。これは、個体のデータの相関を分析した場合でも、系統の順位を比較した場合でも同じであった。恐怖をラットに与える度合は、オープン・フィールドが最も強く、ランウェイ、I迷路と続くと考えられるが、それらの違いを超えて3つの場面における移動活動量の個体差・系統差の一致が見られたことは、移動活動量には

情動性の反映する部分は小さく、別の特性「新奇場面の活動性」の支配する部分が多いことを示唆した。

移動活動量を基本的には新奇場面の活動性の反映と考えることは、本研究の生態学的なデータと併せて考えた場合の説得力が大きい。例えば、穴居可能場面における情動性尺度から情動性が高いと推測されたLong-Evans系は、オープン・フィールド、ランウェイおよびI迷路において活動的で、その移動活動量のレベルはTLE系と変わらなかったから、移動活動量が情動性の反映であるとすれば矛盾を生じる。

しかし、ここで移動活動量は情動性の一義的反映でないと考えるならば問題は解決する。すなわち、Long-Evans系は情動性が高く、かつ新奇場面の活動性が高いと考えればよい。移動活動量の多いLong-Evans系が10試行のランウェイ・テストで試行に伴う移動活動量の顕著な増加を示したことも、移動活動量の試行間増加は情動状態の低減の現れと考えればよいから、情動性と新奇場面の活動性の両方が関与しているという考えを支持する。

この情動性と新奇場面の活動性の2元論で考えた場合、THE系は情動性が高く、新奇場面の活動性が低く、TLE系は情動性が低く、新奇場面の活動性が高いと考えられる。

脱糞数については、基本的には情動性の反映と考えられるが、活動的であると交感神経系の興奮のため脱糞は一時的に抑制されるため、移動活動との相関は大きくなると考えられる。実際に、情動性の高いLong-Evans系は脱糞をするものの、その数はTHE系ほど多くない。おそらくこれは、Long-Evans系は新奇場面の活動性が高く、交感神経系の興奮が高まったため、脱糞が抑制されたものであろう。また、Long-Evans系と同じくらい活動的なTLE系はあらゆる場面で全くと言っていいほど脱糞しなかったことを併せて考えれば、交感神経系の抑制的影響がなければLong-Evans系はTHE系のレベルの脱糞を示したのではないかと推測できる。

5.2 生態学的視点から見た新奇な場面の考察

今回用いた3つの新奇な場面は、個々の特徴の差異以上に「新奇な場面」として共通していた。では、新奇な場面はラットの生態学的にはどのように位置づけられるであろうか。

それは、生態場面における新奇な場面を考えるのが良いだろう。明らかに、生態場面にも新奇な場面は存在する。出水や火事、個体数増加、喧嘩に敗れるなど、自分のハビタットを追われることはよくあるであろう。そのような事態は新奇な場面のテストでシミュレートされると考えられる。すなわち、TLE系やLong-Evans系はたくさん歩き回り、その結果新しい適当なハビタットを見出す確率が高くなるだろう。その反対に、THE系やF344/DuCrj系は動きが悪いため、適当な新しい環境を見つけることが遅れることになるだろう。

おそらく、そのような事態になれば、一般的にはLong-Evans系のような特性のラットが最も適応的であろう。なぜなら、新奇な場面で活動的であるがゆえに新しい適応的な環境を見だしやすいし、捕食者に対して敏感に隠れることができるであろうから、その探索中に捕食される確率も低いと思われるからである。

そのような生態学的考察からは、THE系は、ハビタットを追われる確率が低く、かつ捕食者の多い環境で適応的であろう、その反対に、TLE系は、ハビタットを追われる確率が高く、かつ捕食者の少ない環境で適応的であろうということが、予想される。

5.3 本研究で用いた系統の考察

従来の新奇な場面の情動性研究の中でも、Tsukuba情動系は特異的な存在であることが分かった。例えば、THE系はオープン・フィールドでもほとんど移動活動しない。これまで、オープン・フィールドで移動活動をしないような系統が存在することは報告されていない(Harrington(1972)を参照されたい)。また、TLE系はオープン・フィールドでも脱糞しない。脱糞数で選択交配したはずのMNR

やINRですら、オープン・フィールドではある程度脱糞する（Harrington, 1972）。このように、Tsukuba情動系は非常にユニークであるから、世界的に供給できるようになることが望ましい。

次に、Long-Evans系は日本ではあまり用いられていないが世界的には最もポピュラーな系統である（有色：hooded）。この系統を用いたことで、本研究では情動性と新奇場面の活動性の2元論を強く主張することができた。もし、ある研究者が、他のアルビノ系（Wistar-Imamichi系など）を知らずにLong-Evans系だけを観察すれば、移動活動量の多いラットは情動性が高いと考え、移動活動量と情動性の正の相関の研究に着手したかもしれない。実際には、HallやBroadhurstはアルビノ系を使ったので、その反対となった。したがって、研究結果の妥当性という点からは、手間はかかるが複数の系統を用いるのが良いと思う。

F344/DuCrj系は情動性が高く、新奇場面の活動性が低いと考えられたが、この系統は回避学習に優れた系統であるにもかかわらず穴への逃避行動はあまり示さないという特徴がみられた。将来の研究が待たれる。

Wistar-Imamichi系はTsukuba情動系のコントロールとして妥当であった。すなわち、いろいろな測度においてWistar-Imamichi系はTHE系とTLE系間の値を取った。したがって、この系統は標準的系統と考えてよいであろう。同様に、Wistar/Crj系とSprague-Dawley/Crj系も標準的であったと考えられるが、穴居可能場面の実験を行っていないので、さらに調べる必要がある。Donryu/Hos系も本研究ではあまり多く使用できなかったが、この系統は脱糞数が顕著に多く、ランウェイで動かないのにI迷路で活発であることから、情動性が高いと考えられる。穴居可能場面でもテストしてみる必要がある。

Figure 5-1には、各系統を情動性と新奇場面の活動性の軸に位置づけてみた。ただし、Wistar/Crj系、Sprague-Dawley/Crj系、Donryu/Hos系は穴居可能場面でテストしていないので、新奇場面の脱糞数を指標に情動性を推定した。

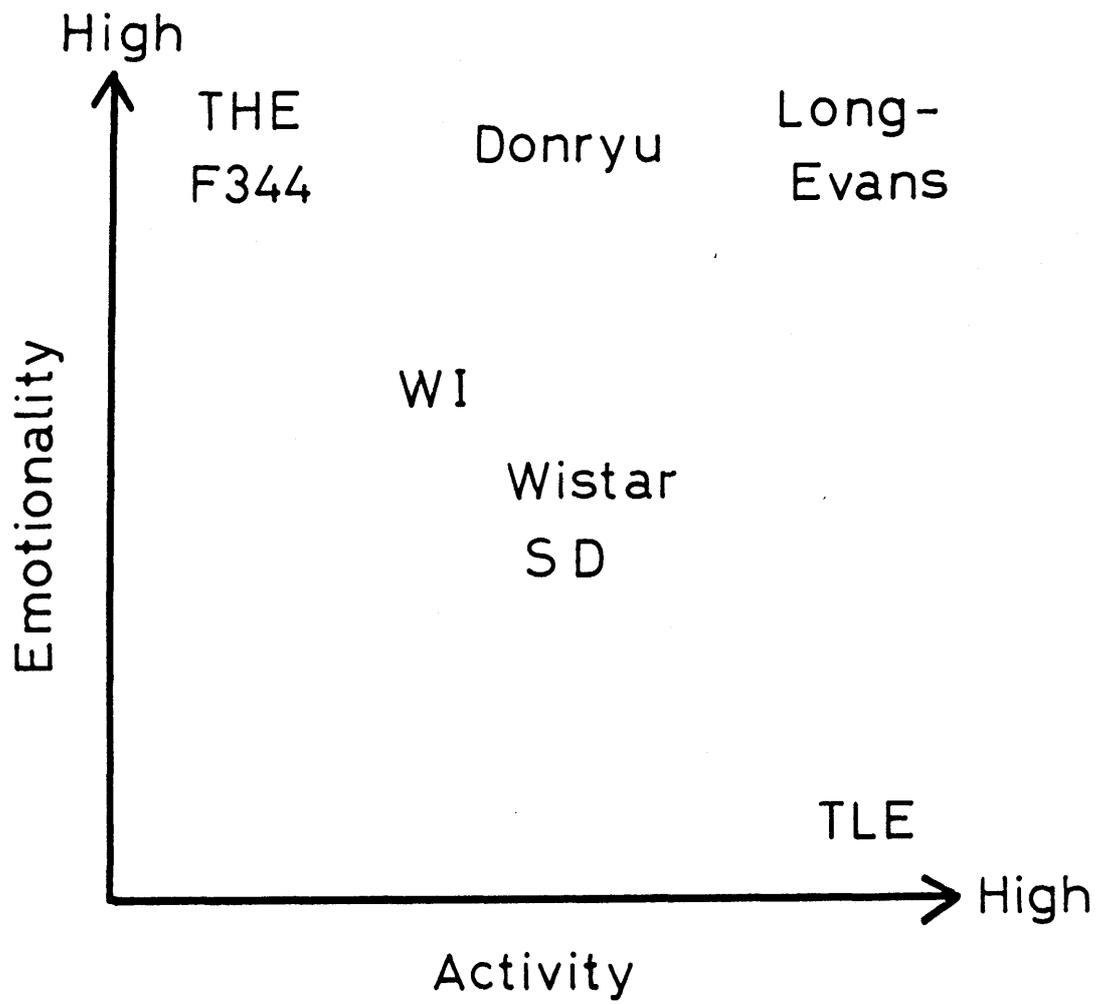


Fig.5-1 Schematic presentation of the location of each strain on the emotionality and the activity axes.

5.4 結語

生態場面を導入した本研究において、新奇な場面においては情動性と新奇場面の活動性の2つの特性が独立して存在することが示された。どちらか一方だけで新奇な場面における行動を説明しようとする試みはもはや妥当でない。しかし、もちろん同じ種類の過ちを筆者は犯さないようにしなければならない。それは、情動性と新奇場面の活動性以外に存在しているかもしれない3つ目、4つ目の特性を見逃すことである。むしろ特性が2つしかないとは考えにくいから、第3、第4の特性がないか常に注意を払っていく必要があるだろう。

引用文献

- 阿部勲・藤田統・中村則雄 1977 高・低情動反応性系ラットの行動比較
-Home cage activity- 東京教育大学教育学部紀要, 23, 61-66.
- Adams, N., Abbott, M.E., & Dudek, B.C. 1981 Digging behavior as
adaptive phenotypes for behavior-genetic analysis. *Behavior Genetics*,
11, 593.
- Adams, N. & Boice, R. 1981a Mouse(Mus) burrows: Effects of age,
strain, and domestication. *Animal Learning & Behavior*, 9, 140-144.
- Adams, N. & Boice, R. 1981b Interactions of "prepared" behaviors:
burrowing and sand digging of rats. *Behavioral and Neural Biology*,
33, 529-534.
- Ader, R. 1969 Adrenocortical function and the measurement of
"emotionality". *Annals of the New York Academy of Sciences*, 159,
791-805.
- Ader, R. & Belfer, M.L. 1962 Prenatal maternal anxiety and offspring
emotionality in the rat. *Psychological Reports*, 10, 711-718.
- Ader, R., Friedman, S.B. & Grotta, L.J. 1967 "Emotionality" and
adrenocortical function: Effects of strain, test, and the 24-hour
corticosterone rhythm. *Animal Behaviour*, 15, 37-44.
- Anderson, E.E. 1938 The interrelationship of drives in the male
albino rat: III. Interrelations among measures of emotional, sexual
and exploratory behavior. *Journal of Genetic Psychology*, 53, 335-
352.
- Archer, J. 1973 Tests for emotionality in rats and mice: A review.
Animal Behaviour, 21, 205-235.
- Archer, J. 1975a The Maudsley Reactive and Nonreactive strains of
rats: The need for an objective evaluation of differences. *Behavior
Genetics*, 5, 411-413.
- Archer, J. 1975b Rodent sex differences in emotional and related
behavior. *Behavioral Biology*, 14, 451-479.
- Barnett, S.A., Smart, J.L. & Widdowson, E.M. 1971 Early nutrition and
the activity and feeding of rats in an artificial environment.
Developmental Psychobiology, 4, 1-15.
- Baron, A. 1963 Differential effects of fear on activity in novel and
familiar environments. *Psychological Reports*, 13, 251-257.
- Battig, K., Driscoll, P., Schlatter, J. & Uster, H.J. 1976 Effects of
nicotine on the exploratory locomotion patterns of female Roman high
and low avoidance rats. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, 4,
435-439.
- Biel, W.C. & O'Kelly, L.I. 1940 The effect of cortical lesions on
emotional and regressive behavior in the rat. I. Emotional behavior.
Journal of Comparative and Physiological Psychology, 30, 221-240.
- Billingslea, F.Y. 1942 Intercorrelational analysis of certain
behavior salients in the rat. *Journal of Comparative Psychology*,
34, 203-211.

- Bindra, D. & Thompson, W.R. 1953 An evaluation of defecation and urination as measures of fearfulness. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 46, 43-45.
- Blanchard, R.J., Mast, M. & Blanchard, D.C. 1975 Stimulus control of defensive reactions in the albino rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 88, 81-88.
- Blizard, D.A. 1971 Autonomic reactivity in the rat: Effects of genetic selection for emotionality. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 76, 282-289.
- Boice, R. 1977 Burrows of wild and albino rats: Effects of domestication, outdoor raising, age, experience, and maternal state. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91, 649-661.
- Boice, R. & Adams, N. 1980 Outdoor enclosures for feralizing rats and mice. *Behavior Research Methods & Instrumentation*, 12, 577-582.
- Bolles, R.C. 1970 Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, 77, 32-48.
- Bouchard, P.R. & Lynch, C.B. 1989 Burrowing behavior in wild house mice: Variation within and between populations. *Behavior Genetics*, 19, 447-456.
- Breland, K. & Breland, M. 1961 The misbehavior of organisms. *American Psychologist*, 16, 661-664.
- Broadhurst, P.L. 1957 Determinants of emotionality in the rat. I. Situational factors. *British Journal of Psychology*, 48, 1-12.
- Broadhurst, P.L. 1958 Determinants of emotionality in the rat. II. Antecedent factors. *British Journal of Psychology*, 49, 12-20.
- Broadhurst, P.L. 1960 Experiments in psychogenetics. In H.J. Eisenck (Ed.), *Experiments in personality, psychogenetics and psychopharmacology*, Vol.1. London: Routledge and Kegan Paul. Pp.3-102.
- Broadhurst, P.L. 1975 The Maudsley Reactive and Nonreactive strains of rats: A survey. *Behavior Genetics*, 5, 299-319.
- Broadhurst, P.L. & Levine, S. 1963 Litter size, emotionality, and avoidance learning. *Psychological Reports*, 12, 41-42.
- Bronstein, P.M. & Hirsh, S.M. 1976 Ontogeny of defensive reactions in Norway rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 90, 620-629.
- Brush, F.R., Baron, S., Froelich, J.C., Ison, J.R., Pellegrino, L.J., Philipps, D.S., Sakellaris, P.C. & Williams, V.N. 1985 Genetic differences in avoidance learning by *Rattus norvegicus*: Escape/avoidance responding, sensitivity to electric shock, discrimination learning, and open-field behavior. *Journal of Comparative Psychology*, 99, 60-73.
- Brush, F.R., Del Paine, S.N., Pellegrino, L.J., Rykaszewski, I.M., Dess, N.K. & Collins, P.Y. 1988 CER suppression, passive-avoidance learning, and stress-induced suppression of drinking in the Syracuse high- and low-avoidance strains of rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 102, 337-349.

- Brush, F.R., Froelich, J.C. & Sakellaris, P.C. 1979 Genetic selection for avoidance behavior in the rat. *Behavior Genetics*, 9, 309-316.
- Buhot, M.-C. 1987 Mouse exploration and choice of nestboxes differing in size. *Animal Learning & Behavior*, 15, 382-394.
- Candland, D.K. & Campbell, B.A. 1962 Development of fear in the rat as measured by behavior in the open-field. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 55, 593-596.
- Candland, D.K., Pack, K.D. & Matthews, J.T. 1967 Heart rate and defecation as measures of rodent emotionality. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 64, 146-150.
- Calhoun, J.B. 1962 Population density and social pathology. *Scientific American*, 206, 139-148.
- Carr, R.M. & Williams, C.D. 1957 Exploratory behavior of three strains of rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 50, 621-623.
- Clark, M.M. & Galef, B.G.Jr. 1977 The role of physical rearing environment in the domestication of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Animal Behaviour*, 25, 298-316.
- Cowan, P.E. 1977 Systematic patrolling and orderly behavior of rats during recovery from deprivation. *Animal Behaviour*, 25, 171-184.
- Davey, G. 1989 Ecological learning theory. New York: Routledge.
- DeFries, J.C. & Hegmann, J.P. 1970 Genetic analysis of open-field behavior. In G. Lindzey & D.D. Thiessen (Eds.), *Contribution to behavior-genetic analysis: The mouse as a prototype*. New York: Appleton-Century-Crofts. Pp. 23-56.
- DeFries, J.C., Wilson, J.R. & McClearn, G.E. 1970 Open-field behavior in mice: Selection response and situational generality. *Behavior Genetics*, 1, 195-211.
- Denenberg, V.H. 1969 Open-field behavior in the rat: What does it mean? *Annals of the New York Academy of Sciences*, 159, 852-859.
- Dixon, L.K. & DeFries, J.C. 1968 Effects of illumination on open field behavior in mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 66, 803-805.
- Doty, B.A. & Doty, L.A. 1967 Effects of handling at various ages on later open-field behaviour. *Canadian Journal of Psychology*, 21, 463-470.
- Doyle, G. & Yule, E.P. 1959 Grooming activities and freezing behaviour in relation to emotionality in albino rats. *Animal Behaviour*, 7, 18-22.
- Dudek, B.C., Adams, N., Boice, R. & Abbott, M.E. 1983 Genetic influences on digging behaviors in mice (*Mus musculus*) in laboratory and seminatural settings. *Journal of Comparative Psychology*, 97, 249-259.
- Eilam, D. & Golani, I. 1989 Home base behavior of rats (*Rattus norvegicus*) exploring a novel environment. *Behavioural Brain Research*, 34, 199-211.

- Eilam, D. & Golani, I. 1990 Home base behavior in amphetamine-treated tame wild rats (*Rattus norvegicus*). *Behavioural Brain Research*, 36, 161-170.
- Evans, J.T. & Hunt, J.McV. 1942 The 'emotionality' of rats. *American Journal of Psychology*, 55, 528-545.
- Fantino, E. & Cole, M. 1968 Sand-digging in mice: Functional autonomy? *Psychonomic Science*, 10, 29-30.
- Fitzgerald, B.M., Karl, B.J. & Moller, H. 1981 Spatial organization and ecology of a sparse population of house mice (*Mus musculus*) in a New Zealand forest. *Journal of Animal Ecology*, 50, 498-518.
- Flannelly, K.J., Kemble, E.D. & Hori, K. 1986 Structure contents and distribution of roof rat (*Rattus rattus*) burrows in a rain forest. *Journal of Comparative Psychology*, 100, 208-214.
- Flannelly, K. & Lore, R. 1977 Observations of the subterranean activity of domesticated and wild rats (*Rattus norvegicus*): A descriptive study. *Psychological Record*, 27, 315-329.
- Fredericson, E. 1953 The wall-seeking tendency in three inbred mouse strains (*Mus musculus*). *Journal of Genetic Psychology*, 82, 143-146.
- 藤田統 1975a 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学的分析: I 表現型変異と子-親回帰に基づく遺伝率推定値
心理学研究, 46, 281-292.
- 藤田統 1975b Open-field行動とは何か *東京教育大学教育学部紀要*, 21, 45-51.
- Fujita, O. 1984 "Tsukuba Emotionality"; New selected rats. *Rat News Letter*, 13, 31.
- 藤田統 1984 行動遺伝学的に作られた高・低情動反応性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(研究課題番号57450008)。
- 藤田統 1986 行動遺伝学的に作られた高・低情動反応性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(研究課題番号59450015)。
- 藤田統 1988 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 *筑波大学心理学研究*, 10, 53-67.
- 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.
- 藤田統・片山尊文 1981 高・低情動反応性系ラットの行動比較: 5 - 能動的回避学習と受動的回避学習 - *筑波大学心理学研究*, 3, 1-6.
- 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.
- Furchtgott, E. & Cureton, E.E. 1964 Factor analysis of emotionality and conditioning in mice. *Psychological Reports*, 15, 787-794.
- Garcia, J. & Koelling, R.A. 1966 Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, 4, 123-124.
- Hall, C.S. 1934 Emotional behavior in the rat. I. Defecation and

- urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative Psychology*, 18, 385-403.
- Hall, C.S. 1936 Emotional behavior in the rat: III. The relationship between emotionality and ambulatory activity. *Journal of Comparative Psychology*, 22, 345-352.
- Hall, C.S. 1941 Temperament: A survey of animal studies. *Psychological Bulletin*, 38, 909-943.
- Hall, C.S. 1951 The genetic of behavior. In S.S.Stevens (Ed.), *Handbook of Experimental Psychology*. New York: Wiley. Pp.304-329.
- Harrington, G.M. 1972 Strain differences in open-field behaviour of the rat. *Psychonomic Science*, 27, 51-53.
- Harrington, G.M. & Hanlon, J.R. 1966 Heart rate, defaecation, and genetic differences in rats. *Psychonomic Science*, 6, 425-426.
- Henderson, N.D. 1966 Changes in open-field behaviour as a result of experimenter manipulation before or after intense shock. *Canadian Journal of Psychology*, 20, 296-301.
- Holland, H.C. & Gupta, B.D. 1966 Some correlated measures of activity and reactivity in two strains of rats selectively bred for differences in the acquisition of a conditioned avoidance response. *Animal Behaviour*, 14, 574-580.
- Hunt, H.F. & Otis, L.S. 1953 Conditioned and unconditioned emotional defecation in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 46, 378-382.
- Imada, H. 1972 Emotional reactivity and conditionability in four strains of rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 79, 474-480.
- Iso, H., Brush, F.R., Fujii, M. & Shimazaki, M. 1988 Running wheel avoidance learning in rats (*Rattus norvegicus*): Effects of contingencies and comparisons of different strains. *Journal of Comparative Psychology*, 102, 350-371.
- Ivinskis, I. 1966 A note on the open-field test of emotionality. *Australian Journal of Psychology*, 18, 276-280.
- Ivinskis, I. 1970 A study of the validity of open-field measures. *Australian Journal of Psychology*, 22, 175-183.
- 加藤宏 1987 ランウェイ・テストを指標としたラットの情動反応性の選択交配 : 3 -生物学的適応- 筑波大学心理学研究, 9, 57-65.
- Katzev, R.D. & Mills, S.K. 1974 Strain differences in avoidance conditioning as a function of the classical CS-US contingency. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 87, 661-671.
- King, J.A. & Weisman, R.G. 1964 Sand digging contingent upon bar pressing in deermice. *Animal Behaviour*, 12, 446-450.
- 北岡明佳・藤田統 1988a ラットとマウスの穴掘り行動に及ぼす情動性・性・照明条件の効果 動物心理学年報, 38, 93-106.
- 北岡明佳・藤田統 1988b 両端部屋付き直線走路におけるTsukuba情動系ラットの行動 筑波大学心理学研究, 10, 69-78.
- 北岡明佳・藤田統 1989a 「強制場面」と「強制-自由場面」におけるラットの

- 行動の比較 筑波大学心理学研究, 11, 35-41.
- 北岡明佳・藤田統 1989b シェルター付きオープン・フィールドにおけるマウスの行動と「シェルター恐怖」 動物心理学年報, 39, 1-11.
- 栗原久 1980 F344/DuCrj (Fischer) 系ラットの行動特性：自発運動および条件回避反応習得過程について 実験動物, 29, 327-333.
- Lindzey, G., Winstone, H.D. & Whitney, G.D. 1964 Defecation in stressful situations. *Psychonomic Science*, 1, 3-4.
- Livesey, P.J. & Egger, G.J. 1970 Age as a factor in open field responsiveness in the white rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 73, 93-99.
- Lore, R. & Flannelly, K. 1978 Habitat selection and burrow construction by wild *Rattus norvegicus* in a landfill. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 92, 888-896.
- Maier, S.E., Vandenhoff, P. & Crowne, D.P. 1988 Multivariate analysis of putative measures of activity, exploration, emotionality, and spatial behavior in the hooded rat (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 102, 378-387.
- 牧野順四郎 1973 Open Field Behavior(OFB)の構造とその発達の側面の分析 滋賀大学教育学部紀要, 23, 51-61.
- 牧野順四郎 1976 マウスのオープンフィールド行動に関する遺伝分析 心理学研究, 47, 19-29.
- 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 学術博士学位論文(筑波大学)
- 牧野順四郎・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.
- 増井誠一郎 1990 ラットの情動性に関する行動遺伝学的研究 学術博士学位論文(筑波大学)
- McClearn, G.E. & Meredith, W. 1964 Dimensional analysis of activity and elimination in a genetically heterogeneous group of mice (*Mus musculus*). *Animal Behaviour*, 12, 1-10.
- McReynolds, W.E., Weir, M.W. & DeFries, J.C. 1967 Open-field behavior in mice: Effect of test illumination. *Psychonomic Science*, 9, 277-278.
- 中村則雄 1981 ランウェイ・テストを指標としたラットの情動反応性の選択交配：2 -選択基準とその他の測度との関係- 筑波大学心理学研究, 3, 33-38.
- 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.
- 中村則雄・藤田統 1979 高・低情動反応性系ラットの行動比較：3 -VocalizationとDefecation- 筑波大学心理学研究, 1, 11-16.
- 中村則雄・藤田統 1980 高・低情動反応性系ラットの行動比較：4 -初期経験の効果(その1)高架式直線走路と水中直線遊泳路- 筑波大学心理学研究, 2, 13-18.
- 中村則雄・加藤宏・藤田統 1982 高・低情動反応性系ラットの行動比較：8 -F1を加えた分析(その2)自発的活動- 常磐学園短期大学研究紀要, 11, 57-64.

- Negrao, N. & Schmidek, W.R. 1987 Individual differences in the behavior of rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 101, 107-111.
- Nieder, L., Cagnin, M. & Parisi, V. 1982 Burrowing and feeding behaviour in the rat. *Animal Behaviour*, 30, 837-344.
- Nikoletseas, M. & Lore, R. 1981 Aggression in domesticated rats reared in burrow-digging environment. *Aggressive behavior*, 7, 245-252.
- O'Kelly, L.I. 1940 The validity of defecation as a measure of emotionality in the rat. *Journal of General Psychology*, 23, 75-87.
- Owen, S. 1963 The effect on avoidance response extinction in rats of CS continuation and emotional constitution. *Journal of Genetic Psychology*, 103, 147-151.
- Pare, W.P. 1964 Relationship of various behaviors in the open-field test of emotionality. *Psychological Reports*, 14, 19-22.
- Patrick, J.R. & Laughlin, R.M. 1934 Is the wall-seeking tendency in the white rat an instinct? *Journal of Genetic Psychology*, 44, 378-389.
- Pisano, R.G., & Storer, T.I. 1948 Burrows and feeding of the Norway rat. *Journal of Mammalogy*, 29, 374-383.
- Poley, W. & Royce, J.R. 1970 Genotype, maternal stimulation, and factors of mouse emotionality. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71, 246-250.
- Poley, W. & Royce, J.R. 1973 Behavior genetic analysis of mouse emotionality: II. Stability of factors across genotypes. *Animal Learning & Behavior*, 1, 116-120.
- Porsolt, R.D., Anton, G., Blavet, N. & Jalfre, M. 1978 Behavioural despair in rats: A new model sensitive to antidepressant treatments. *European Journal of Pharmacology*, 47, 379-391.
- Potts, W.J. 1970 Avoidance learning in the rat as a function of strain differences. *Psychological Reports*, 27, 235-243.
- Ray, O.S. & Barrett, R.J. 1975 Behavioral, pharmacological, and biochemical analysis of genetic differences in rats. *Behavioral Biology*, 15, 391-417.
- Rawleigh, J.M., Gibson, B.M. & Kemble, E.D. 1990 Effects of yohimbine on novel open field exploration of mice. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 28, 424-425.
- Royce, J.R. 1977 On the construct validity of open-field measures. *Psychological Bulletin*, 84, 1098-1106.
- Royce, J.R. & Poley, W. 1975 Invariance of factors of mouse emotionality with changed experimental conditions. *Multivariate Behavioral Research*, 10, 479-487.
- Ruffer, D.G. 1965 Burrows and burrowing behavior of *Onychomys leucogaster*. *Journal of Mammalogy*, 46, 241-247.
- Schultz, D. 1972 The effect of novelty on laboratory rat digging behavior. *Psychonomic Science*, 29, 303-304.

- Seligman, M.E.P. 1970 On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, 77, 406-418.
- Skinner, B.F. 1966 The phylogeny and ontogeny of behavior. *Science*, 153, 1205-1213.
- Steiniger, F. 1950 Beitrage zur Soziologie und sonstigen Biologie der Wanderratte. *Zeitschrift fur Tierpsychologie*, 7, 356-379.
- Suarez, S.D. & Gallup, G.G.Jr. 1981 An ethological analysis of open-field behavior in rats and mice. *Learning and Motivation*, 12, 342-363.
- 高橋宗・牧野順四郎 1972 近交系マウスの活動性における多変量解析
滋賀大学教育学部紀要, 22, 41-54.
- Thompson, W.R. 1953 The inheritance of behaviour: Behavioral differences in fifteen mouse strains. *Canadian Journal of Psychology*, 7, 145-155.
- Thompson, W.R. 1956 The inheritance of behavior: Activity differences in five inbred mouse strains. *Journal of Heredity*, 47, 147-148.
- Wallace, R.J. 1988 The classification of burrows of Norway rats (*Rattus norvegicus* Berkenhout) and its relation to food hoarding. *Mammalia*, 52, 45-49.
- Walsh, R.N. & Cummins, R.A. 1976 The open-field test: A critical review. *Psychological Bulletin*, 83, 482-504.
- Watson, P.J., Short, M.A., Monroe, D.H. & Warfield, D.R. 1980 Digging and biting induced by pinch stimuli and lateral hypothalamic electrical stimulation. *Physiology & Behavior*, 24, 267-271.
- Webster, D.G., Williams, M.H. & Owens, R.D. 1981 Digging behavior in 12 taxa of muroid rodents. *Animal Learning & Behavior*, 9, 173-177.
- Welker, W.I. 1957 "Free" versus "forced" exploration of a novel situation by rats. *Psychological Reports*, 3, 95-108.
- Welker, W.I. 1959 Escape, exploratory, and food-seeking responses of rats in a novel situation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 52, 106-111.
- Whimbey, A.E. & Denenberg, V.H. 1967 Two independent behavioral dimensions in open-field performance. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 63, 500-504.
- Whitney, G. 1970 Timidity and fearfulness of laboratory mice: An illustration of problems in animal temperament. *Behavior Genetics*, 1, 77-85.
- Wilcock, J. & Broadhurst, P.L. 1967 Strain differences in emotionality: Open-field and conditioned avoidance behavior in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 63, 335-338.
- Williams, D.I. 1971 Maze exploration in the rat under different levels of illumination. *Animal Behaviour*, 19, 365-367.
- Willingham, W.W. 1956 The organization of emotional behavior in mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 49, 345-348.
- Wilsoncroft, W.E. 1975 Olfactory cues and sand digging by male mice.

Psychological Reports, 36, 159-163.
Wolf, J.L. & Escher, R.J. 1977 Burrowing behaviour of old-field mice
(*Peromyscus polionotus*). *Biology of Behaviour*, 2, 343-351.

謝辞

生物学類に在籍していた私が動物実験棟に飛び込んでから早くも8年近くが過ぎ去りました。思えば、私は行動をやりたいという以外は目的のはっきりしない学生でした。そのような私を卒論生として受け入れてくれました筑波大学心理学系教授の藤田統先生には、その後大学院においてさらに指導を頂くこととなりました。

8年前の私に比べれば、現在の私は多少はましになったとも思えますが、それは明らかに藤田先生の御指導の結果です。もしかすると、私は藤田先生の弟子の中で一番手のかかった問題学生であったのかもしれませんが。その問題学生の指導を先生自身が忙しい時期に我慢強く続け、博士論文を提出しうるだけの研究実績を積ませて下さったことに、深く感謝致します。

特に、Tsukuba情動系ラットを比較的自由に研究することを認めて頂いたことと、各研究の結果を論文にまとめるときにたいへん親身で辛辣な指導を頂いたことは、今日の私が博士論文をまとめるための研究実績や研究能力の形成に多大で重要な影響を与えてくれました。再び、厚くお礼申し上げます。

さて、筑波大学心理学系教授の岩崎庸男先生と同助教授の牧野順一郎先生には、副学長で超多忙の藤田先生の代わりに頻りに御指導を受けたり、研究の相談にのって頂いたりしました。両先生とも忙しい方であることを忘れ、気軽に御指導御鞭撻を賜わりに伺ったこととお詫びするとともに、深く感謝致します。

最後に、筑波大学心理学系講師の安念先生と同助手の古川先生および動物実験棟の仲間全員に、親切な助言や励ましを頂いたことに対しまして、感謝の言葉を述べさせて頂きます。また私は大学院の5年間を通じて実験ラットの大量保有者であり、共同作業の中でラットの世話をより多く皆様に分担して頂きました。誠に有難うございました。

1990年11月30日夜

北岡 明佳