

## 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——

筑波大学心理学系

藤 田 統

筑波大学大学院(博)心理学研究科

片 山 尊 文

本研究で用いる高・低情動反応性系(H系, L系)ラットとは, 1972年以来われわれの実験室において, 直線走路(ランウェイ)での通過区画数を指標とする選択交配により分離してきた2系統のラットのことをいう(藤田ら, 1976, 1980).

この両系は, 選択交配の継続により, 現在ほぼ完全に分離しており, H系はランウェイ・テストにおいて, 暗くて狭い出発箱からほとんど出ない(1日5分間, 連続3日の合計通過区画数がほとんどの被験体で0). 他方L系ではこの合計通過区画数が100以上という個体が多く, 出発箱からすぐ出て, 明るい走路をよく動き回る.

両系が, 選択交配という遺伝的手法のみによって, このように分離してきたという事実は, ランウェイによって測定された動物の情動反応性が, 遺伝に基いていることを示している。つまり, H系とは遺伝的に情動反応性の高いラットであり, L系とは情動反応性の低いラットだということができよう。

このように遺伝的に二方向の極に分離された両系は, 心理学の研究対象である「行動」を扱う場合に極めて有用な材料である。というのは, 生物の行動を考える場合, 常につきまとう遺伝と環境の問題に関して, 両系では遺伝的側面が統制されているからであり, しかもそれが, 個体間の行動の変異性の主たる内的原因である情動反応性を統制しているからである。したがって, この両系の行動を検討することは, 心理学で古くから議論され, 未だ解決をみていない, 遺伝と環境の問題, また個体間の変異性の問題に光を与えることができるものと思われる。

われわれはこのような目的から, 選択交配をなお継続する一方で, 様々な場面での両系の行動を比較してきた(藤田ら, 1980)。本報告は, その一環として, 両系の学習行動の比較に関するものであり, なかでも, 情動反応

性と極めて強い関連性を持つと思われる電撃回避学習をあつかうものである。

学習とは獲得的, 経験的な事象であり, 環境の影響によるものと一般に考えられている。しかし, 学習成立の基盤を考えた場合, 例えば微視的な脳内の生化学的レベルから, 巨視的な種の適応に至るまで, 基本的な遺伝の影響を考えざるを得ない(藤田, 1976)。事実, 遺伝的背景の異なる近交系マウス間では異った回避学習成績が示されているし(Bovet et al, 1969)。選択交配によって回避学習成績の異なる系統のラットが得られている(Bignami, 1965)。また, 情動反応性の選択交配によって得られたBroadhurstのMaudsley Reactive(MR)系ラットとNonreactive(MNR)系ラットの回避学習にも差が認められている(Broadhurst, 1975)。

以上のような観点から, 本報告では, 情動反応性に関して遺伝的に分離された両系が, ランウェイやオープンフィールドなど, いわゆる通常の新奇場面とは異り, 強度の情動刺激である電撃の回避という学習事象で, どのような行動を示すかを検討したい。そこには, 情動反応性と学習の関連という, 心理学的に極めて興味深い問題が含まれている。また, 探索行動や電撃回避学習に性差がみられるという報告もあり(Archer, 1975), 両系の雌雄を用いることによって, 電撃付加という強度の情動刺激事象でどのような性差がみられるかも検討した。

具体的には, 実験Ⅰでは電撃呈示場面から能動的に他の場面へ移動することによって電撃を避ける能動的回避学習を, 実験Ⅱでは動かないことによって電撃を避ける受動的回避学習を検討する。

### 実験Ⅰ：能動的回避学習

高・低情動反応性系(H系, L系)ラットの, シャトル箱での能動的回避学習を比較する。

#### 方法

被験体 120日令の選択交配第13代のH系, L系ラット(第2仔), 各系40匹(♀20, ♂20)計80匹を用いた。L系に関しては60日令でのランウェイ・テストの3日間の合計通過区画数は100以上であり, H系はすべて0で

注 両系の遺伝性については, 養母交換法による母親効果の検討と, ハンドリング法による初期経験効果の検討がなされたが, これらの効果はまったく認められず, 両系の分離が遺伝によっていることが確認された(藤田ら, 1980)。

あった。

装置 40×20×19cmのシャトル箱。前、後、上面は透明プラスチックである。側面は金属性で、上方から5cmの位置に3Wのランプが設置されている。中央の仕切りは黒色プラスチック板で、7×7cmの出入口が開いている。

手続き 被験体は実験初日、まず装置への馴化として3分間、電撃なしの装置内に入れられ、その間のcompartmentの移動回数が記録される。その後、引き続き訓練に入り、被験体のいる側の装置内側面のランプが点灯され(CS)、CS呈示5秒後にグリッドに1.5mAの直流電流が流される(UCS)。被験体がCS呈示5秒以内に隣りのcompartmentに移れば、これを正反応とし、電撃は与えられない。試行間隔(ITI)は30秒で、その間の移動反応数(ITR)も記録された。試行数は1日20試行、5日間連続の計100試行である。なお、試行中の装置内での各日の脱糞量も測定された。

結果

実験第1日の最初の3分間の馴化期におけるcompartmentの移動回数を示したのがFig. 1である。分散分析の結果、系の効果のみが有意であり(F=97.60, df=1/76, P<.01), L系の移動回数がH系よりも多いといえる。

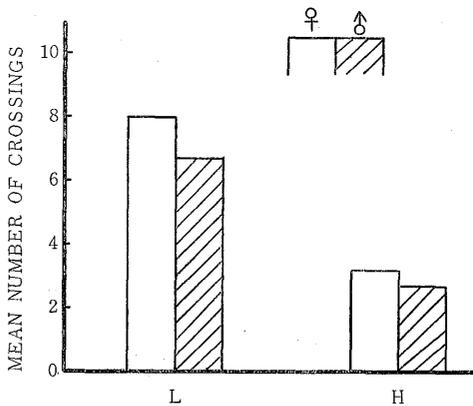


Fig. 1 Mean number of crossings during adaptation period.

Fig. 2は1日の試行数を、前半、後半の2ブロックに分けて示した学習曲線である。分散分析の結果、日の効果は有意であり(F=267.27, df=4/304, P<.01), 両系ともに回避学習は成立しているといつてよい。また系(F=10.52, df=1/76, P<.01), 性(F=14.69, df=1/76, P<.01)に関する主効果も有意であり、L系がH系より、また雌が雄よりも高い正反応率を示している。交互作用では系×性×日が有意であった(F=4.84, df=4/304, P<.01)。

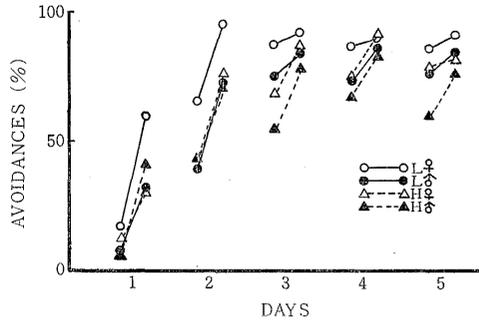


Fig. 2 Percentage of the correct avoidance responses in both lines.

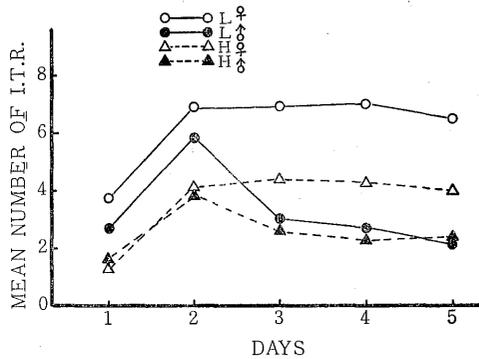


Fig. 3 Mean number of I. T. R. in both lines.

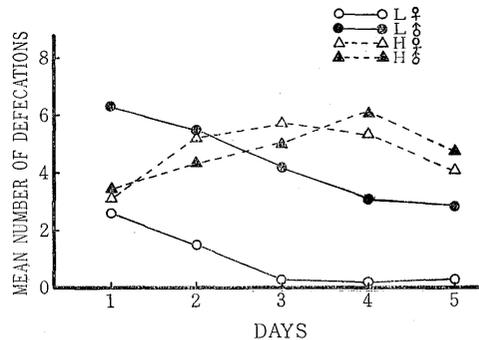


Fig. 4 Mean number of defecations in both lines.

次に、Fig. 3に両系の平均試行間反応数(ITR)を示す。分散分析の結果、ここでも日(F=9.17, df=4/304, P<.01), 系(F=12.00, df=1/76, P<.01), 性(F=17.44, df=1/76, P<.01)すべての主効果が有意であった。すなわち、系統ではL系が、また性では雌が高いITRを示している。交互作用では日×性が有

意であった ( $F=3.91$ ,  $df=4/304$ ,  $P<.01$ ). このことは図からも明らかなように、両系の雌が第2日以降一定した ITR を示しているのに対し、雄は第2日をピークとしてこの反応が減少していることを示しており、性による ITR のこの相違は興味深い。

Fig. 4 は、各日全20試行中の装置内の脱糞量を示したものである。分散分析の結果、日 ( $F=2.82$ ,  $df=4/304$ ,  $P<.05$ ), 系 ( $F=21.36$ ,  $df=1/76$ ,  $P<.01$ ), 性 ( $F=15.60$ ,  $df=1/76$ ,  $P<.01$ ). すべてに有意な効果がみられ、脱糞量に関してはH系がL系よりも多く雄は雌よりも多いことがわかる。また、この結果で注目すべき点は、系×日の交互作用が有意だったことである ( $F=16.64$ ,  $df=4/304$ ,  $P<.01$ ). 図からも窺われるように、H系は脱糞量の日間増加傾向を示すが、L系は減少傾向を示している。また、系×性の交互作用が有意であったが ( $F=15.56$ ,  $df=1/76$ ,  $P<.01$ ). これはL系では性差が大きいが、H系では性差がほとんどないからである。

#### 実験Ⅱ：受動的回避学習

明るい場面に置かれたラットは、隣接して暗い場所がある場合には、そちらに移動することが知られている。これは、夜行性、穴居性のラットにとっては、ごく自然な反応である。しかし、その暗い場所で電撃を受ければそこへ移動しないことを学習する。つまり、その際に明るい場所に留まり、暗い場所へ行かないことの学習は、電撃に対する受動的回避学習と考えられる。本実験では、シャトル箱の Dark compartment への移動潜時を測定とし、H, L両系のこのような受動的回避学習を比較する。

#### 方法

**被験体** 190日令前後の、選択交配第13代のH系L系ラット(第2仔)、各系20匹(♀10, ♂10)計40匹を用いた。なお、60日令でのランウェイ・テストの合計通過区画数は、L系70以上、H系はすべて0であった。

**装置** 実験Ⅰで用いたシャトル箱の片側をおおい Dark compartment とし、他方の compartment の上所30cmのところに60Wのランプを設置して Light compartment とした。中央仕切りは実験Ⅰと同じであるが、本実験ではこの出入口を開閉するギロチンドアが設けられている。なお、両 compartment の照度は Light 側が900 Lux, Dark 側が20 Lux であった。

**手続き** 被験体は Light compartment に入れられ、その30秒後にギロチンドアが上げられる。そして、ギロチンドアが上がってから被験体が Dark compartment に移るまでの潜時が測定される。その際、潜時の最大を3分間とし、3分たっても移動しない被験体は強制的に Dark 側に移される。Dark 側に移った後にギロチン

ドアが降ろされ、被験体は1分間そのまま Dark 側に置かれる。これが6日間にわたって行なわれるが、第1日から第3日まではオペラント測定である。また、オペラント最終日である第3日には、Dark 側に被験体に移り、ギロチンドアが降ろされてから5秒後に1.5 mAの直流電流が2秒間与えられる。第4日から第6日までがテスト日になる。

#### 結果

Fig. 5 は、両系の Dark compartment に移るまでの潜時(対数)の変化を示したものである。第3日と第4日の間の矢印は電撃付加を示している。

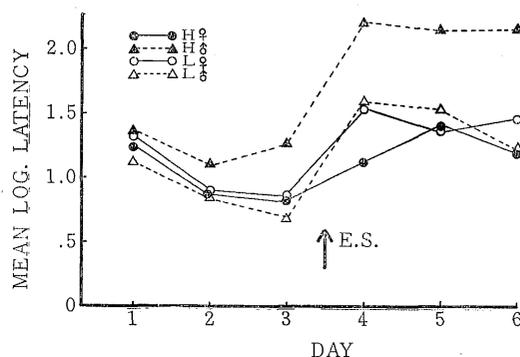


Fig. 5 Mean log. latency to the dark compartment in both lines.

まず、オペラント測定である第1日から第3日については、分散分析の結果、系と性の主効果は有意ではなく日の効果のみが有意であった ( $F=9.13$ ,  $df=2/72$ ,  $P<.01$ ). 両系ともにほぼ類似した潜時の減少を示しており、日を追うにつれて速やかに、明るい側から暗い側に移動するといった、ラットにとって一般的な反応がみられる。また、系×性の交互作用も有意であり ( $F=6.52$ ,  $df=1/36$ ,  $P<.05$ ). H系の雄が第1日を除き、全体的に他よりも潜時が長いことがわかる。

次に電撃の効果、つまり受動的回避学習が成立しているかどうかをみるために、オペラントの最終日である第3日とテスト第1日にあたる4日目について分散分析を行なった。その結果、電撃の効果は有意であり ( $F=8.17$ ,  $df=1/36$ ,  $P<.01$ ). 両系ともに第4日で潜時が増大していること、つまり受動的回避学習が成立していることがわかる。また他の主効果では性が有意であり ( $F=8.17$ ,  $df=1/36$ ,  $P<.01$ ), 雌に比べて雄の潜時が長くなっている。系の効果は有意ではなく、交互作用では系×性 ( $F=11.00$ ,  $df=1/36$ ,  $P<.01$ ), 性×電撃 ( $F=9.96$ ,  $df=1/36$ ,  $P<.01$ ) が有意であった。このことは、L系では雌雄が類似した潜時を示しているのに対し、H系では雄の潜時が長く雌の潜時が短いこと、また第4日において両系ともに雌に比べて雄の潜時が延びて

いることを反映している。

次に第4日から第6日のテスト日における潜時の分散分析の結果、第1日～第3日のオペラント同様、系×性の交互作用が有意であり ( $F=16.94$ ,  $df=1/36$ ,  $P<.01$ )、図からも明らかなようにH系の雄が極端に長い潜時を示している。またオペラントではみられなかった性の主効果も有意であり ( $F=16.19$ ,  $df=1/36$ ,  $P<.01$ )。雄の潜時が長くなっている。系の効果も有意であり ( $F=5.07$ ,  $df=1/36$ ,  $P<.01$ )、H系がL系よりも長い潜時を示している。日に関する効果はすべて有意ではなく、両系ともに電撃に対する保持が3日間にわたっていることがわかる。

### 考察

能動的回避学習：装置への馴化期における被験体の行動は、強制探索場面での行動という意味で、オープン・フィールドにおける行動と類似していると考えられる。本実験においても、この場面での両系の compartment の移動回数は、オープン・フィールドでの活動量と同様の結果を示し(中村ら, 1978)、L系の移動回数がH系よりも多かった。

能動的電撃回避学習においては、L系がH系よりも高い正反応率を示した。BroadhurstのMR系、MNR系でも、能動的電撃回避学習においてMNR系がMR系よりも優れた成績を示しており(Broadhurst, 1975)、彼の採用した選択基準がオープン・フィールドでの脱糞量であり、その点、彼のいう「情動反応性」に問題はあるものの(藤田, 1973, 1975)、電撃回避という場面では、本報告のH系、L系と一致した結果を示している。

また性差についてみると、雌が雄よりも高い正反応率を示した。これを Fig. 1 の、前半、後半のブロックで見ると、L系に比べてH系の方が、また雌よりも雄の方が、1日の前半の成績が前日の後半の成績よりかなり低下している。1日の後半のブロックでは両系、両性にあまり差がないことから、正反応率の差は学習能力の差というよりも、前半のブロックで電撃を受けたことによる情動反応性の差だということができよう。

次に、ITRについても、L系がH系よりも反応数が多く、雌が雄よりも多かった(Fig. 3)。またここでの特徴的な傾向として、ITRの変化パターンが性によって規定されていたことをあげることができる。雌は第2日以降一定したITRを示しているのに対し、雄は減少している。このことは、電撃という強い情動刺激を受けた後では、雌よりも雄の方が能動的行動が抑制されることを示している。

装置内の脱糞量に関しては、H系がL系よりも多く、雄の方が雌よりも多かった(Fig. 4)。そしてここでは日間の傾向について、系統に興味深い特徴がみられ、H系は両性で類似した日間増加パターンを示すのに対し、L

系は量的には雌が少いものの、パターンとしては雌雄とも同じような減少パターンを示している。本実験のH系、L系の選択基準は脱糞量とは無関係であるにもかかわらず、電撃回避という強い情動反応場面で、両系が正反対のパターンを示すということは、情動反応性と脱糞量の間には何らかの遺伝的関連性があることが示唆される。

以上のことから、能動的回避学習においては、L系の方がH系に比べ、また雄よりも雌の方が優れているが、受動的回避学習での成績を考えると、これは学習能力の差というより、情動刺激に対する両系、両性の反応性の差を反映しているのではないかと、つまり、このような事態においては、H系はL系よりも、また雄は雌よりも能動的な行動の表出を抑制する傾向が強いのではないかと考えられる。

受動的回避学習：まず、実験第1日から第3日のオペラント測定においては、H系の雄がやや長い潜時を示しているが、両系に統計的な差は認められず、類似した潜時の日間減少パターンを示した。このことは、ランウェイ・テストの通過区画数を指標とした選択が、単なる不動性あるいは活動性についての選択ではなく、情動反応性を反映したものであることの一つの裏付けともなっている。

次に、第4日から第6日のテストにおいては、両系ともにオペラントに比べて潜時の増大がみられ、受動的回避学習の成立が認められた。そして、電撃の効果として特徴的なのは、両系ともに雌に比べて雄の潜時の増加が大きいのということである。これは実験IのITRの結果とも一致し、雄の方が電撃という情動刺激に対し、能動的な反応を抑制することを示している。

以上、受動的回避学習においては、実験Iの能動的回避学習とは逆の結果が得られた。つまり、H系がL系に比べ優れ、雄は雌よりも優れていた。しかしこれも、実験Iで考察したのと同じように、情動刺激に対する両系、両性の反応性の差異を考えれば、十分に説明できるものと考えられる。

このように、実験I、IIから明らかとなったことは、電撃負荷という情動場面において、H系は受動的かつ抑制的な反応様式で事態に対処し、L系は能動的かつ活動的な反応様式で対処したということである。このような両系の特徴は、すでに他の種々の情動場面においても観察されてきたものであるが(藤田ら, 1980)、本研究では、電撃回避という強い情動場面であるので、このような差異が特に明白に表出されたというべきであろう。

また、性差については、常に雄の方が雌よりも高い情動反応性を示した。このことは、新奇性に対する反応性は雄の方が強く、雄は不動的な反応を示すというWong(1979)の結果や、電撃のような強い情動刺激に対して

雄は不動的であり、雌は能動的に反応するという Archer (1975) の結果とも一致している。

いま、このことをH系とL系の特徴に関連させて考えてみると、面白いことに、雄はH系タイプの行動を示すのに対し、雌はL系タイプの行動を示すということになる。もしかすると、情動反応性に関する遺伝的基盤と、性というこれも遺伝的に決定される機構との間には、何らかの遺伝的関連性が存在するかもしれない。今後の研究を必要とする問題であろう。

#### 引用文献

- Archer, J. 1975 Rodent sex differences in emotional and related behavior. *Behavioral Biology*, 14, 451-479.
- Bignami, G. 1965 Selection for high rates and low rates of avoidance conditioning in the rat. *Animal Behaviour*, 13, 221-227.
- Bovet, D., Bovet-Nitti, E., and Olivério, A. 1969 Genetic aspects of learning and memory in mice. *Science*, 163, 139-149.
- Broadhurst, P. L. 1975 The Maudsley Reactive and Nonreactive strains of rats : A survey. *Behavior Genetics*, 5, 229-319.
- 藤田統 1973 動物の情動性の測定に関する諸問題 東京教育大学教育学部紀要, 19, 45-51.
- 藤田統 1975 Open-field 行動とは何か 東京教育大学教育学部紀要, 21, 45-51.
- 藤田統(編) 1976 特集・動物の学習と遺伝 遺伝, 11月号 pp. 2-42.
- Fujita, O., Abe, I. and Nakamura, N. 1976 Selection for high and low Emotional Reactivity based on the Runway Test in the rat: The First Seven Generations of Selection. *Hiroshima Forum for Psychology*, 3, 57-62.
- 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, 69-31.
- 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.
- Wong, P. T. P. 1979 A behavioral field approach to general activity: Sex differences and food deprivation in the rat. *Animal Learning and Behavior*, 7, 111-118.

## SUMMARY

### Behavioral Differences in the Rat Selected for High and Low Emotional Reactivity : 5

—Active Avoidance Learning and Passive Avoidance Learning—

Osamu Fujita & Takafumi Katayama  
The University of Tsukuba

Since 1972, Fujita has made the bidirectional selection experiment for high and low emotional reactivity in rats based on the amputation in the Runway Test. These two lines have segregated as the selective breeding program progressed and the distributions of the lines barely overlap each other in the  $G_{13}$ .

The purpose of the present study is to investigate behavioral differences between rats of these two lines, in terms of active and passive avoidance learning tasks in a shuttlebox. In addition, sex differences of both lines were examined.

Subjects were 120 albino rats of  $G_{13}$ , 40 female and male rats of both lines in active avoidance learning, and 20 female and male rats of both lines in passive avoidance learning.

In active avoidance learning, number of correct responses per 20 trials, intertrial responses, and defecation in the apparatus were measured on each day for five consecutive days. In each training session, subjects were each given 5sec CS (light) followed by UCS (1.5mA electric footshock) and a 30sec intertrial interval. In passive avoidance learning, latency to the dark compartment was measured for six consecu-

tive days. And on the third day subject received 1.5mA footshock for 2sec in the dark compartment.

The results of active avoidance learning were as follows : The low emotional reactivity line (L line) showed significantly higher correct response rates (Fig. 2), higher intertrial responses (Fig. 3), and less defecation (Fig. 4) than the high emotional reactivity line (H line). And female rats of both lines showed significantly higher scores in the same measures.

In passive avoidance learning, H line showed significantly longer latency to the dark compartment than L line after receiving the footshock (Fig. 5), and males of both lines showed significantly longer latency than females.

In summary, rats of H line inhibited the active responses and reacted passively to the emotional situation in a shuttlebox. On the other hand, rats of L line reacted to such situation actively. Similarly, male rats of both lines showed H line-like behaviors and females were L line-like. These results may suggest that there will be some genetic relationships between emotional reactivity and sex differences.