

## 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<sup>1</sup>

筑波大学心理学系

藤田 統 中村 則雄

筑波大学大学院（博）心理学研究科

宮本邦雄 片山尊文 鎌塚正雄 加藤 宏<sup>2</sup>

生体は、同じ種に属するものであっても、しかも同じ情動刺激が与えられた場合でも、必ずしも同じような情動反応を示すとは限らない。例えば、新奇な刺激に対するラットの“すくみ反応 (freezing)”一つとってみても、反応の潜時、強度、持続時間などに関して、かなりの個体差が見られるものである。

しかし、各個体に注目すれば、種々の刺激事態において、比較的一貫した情動反応の発現の様相が見出される。例えば、オープン・フィールドに入れられた時に強い“すくみ反応”を示す個体は、スキナー・ボックスにおいても、シャトル・ボックスにおいてもすくみがちである。

そこで、個体が一定の情動刺激に対して、かなり一貫してどの程度の閾値で、あるいはどの程度の強さで情動反応を示すかという、情動反応に関する個体の特性を示す概念として、“情動反応性 (emotional reactivity)”という概念が構成された。

ところが、多くの研究者は、情動反応性が遺伝と環境の交互作用によって規定されると考えてはいるものの、これまでは環境（経験）要因に関する研究ばかりが多く（藤田, 1977）、遺伝要因を検討する研究、さらには遺伝と環境の交互作用を追求する研究はずっと遅れているといっても過言ではない。

藤田らは、その主な原因が遺伝的に均一化された系統（近交系）がラットにおいて少ないこと、特に情動反応性の研究に適する系統が乏しいことにあると考えた。そこで、1972年より、遺伝的に情動反応性の高い系統と低い系統を作りあげることが目的として、ラットの情動反

応性に関する選択交配を開始したのであった。

7年を経過した現在（1979年9月）、選択交配は第17世代を経て、高・低情動反応性系はほぼ完全に分離するに至り、近交系化もかなり進んでいる。また、両系を用いた行動比較研究もかなりのデータを紹介できる段階に達した。そこで、以下において、われわれの研究室で行ってきた選択交配および行動比較に関する現在までの研究結果の概略を述べてみたい。

### 1. ランウェイ・テストによるラットの情動反応性の選択交配

#### (1) ランウェイ・テストを用いた理由

これまで、ラットの情動反応性の選択交配としては、オープン・フィールドでの排便個数を選択基準として Maudsley Reactive 系と Nonreactive 系を作った Broadhurst (1960) のものが有名である。そして、1964～1974年の間になされた両系の比較研究は1975年に総括された (Broadhurst, 1975)。ところが、藤田らの選択交配では、Broadhurst と違って、ランウェイ・テストを用いている。まず、その理由について述べてみたい。

従来、ラットの情動反応性の測定にはオープン・フィールド・テストが多く用いられ、そこでの排便と通過区画数が情動反応性の指標として使われてきた。近年では後者の方がよく使われている。

しかし、そもそもラットをいきなりオープン・フィールドに投入する方法は、ラットの自然生息状態（地中の穴に生息し、夜間にそこから地上へ出て餌を探す）から見ると、全く反自然的な異常な方法であるといわざるをえない。それゆえ、オープン・フィールドにおける移動反応量は必ずしもラットの情動的“すくみ反応”と負の関係にあるのではなく、刺激場面から逃避しようとする情動反応をも含んでしまうことが考えられる。つまり、オープン・フィールドにおいて移動反応量が多いことは、従来考えられてきたような情動反応性の低さを示すのではなく、個体によってはむしろ高いことを示す可能性があるのである（藤田, 1973, 1975b, c）。

それゆえ、藤田らはフィールドの移動反応量に場面か

1. 本研究は、昭和48, 49, 51, 53, 54年度科学研究費補助金（一般研究C）および昭和52, 54年度筑波大学プロジェクト研究費の補助により、行なわれたものである。
2. これらの一連の研究には、本稿の連名者以外に下記の者が協同研究者として参加してきた。現滋賀大学助教授阿部勲、筑波大学助教授牧野順四郎、岩崎庸男、同助手原正隆、同大学院生赤井住郎、お茶の水女子大学研究生鮑田宜子。

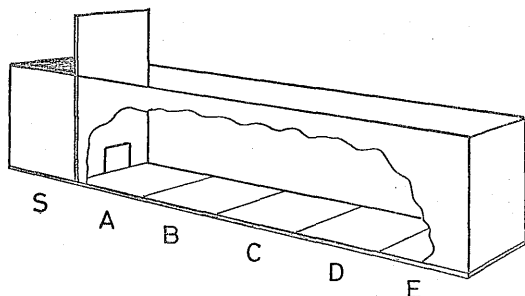


Fig. 1 Apparatus used in Runway Test

らの逃避反応を含まないようにするためには、動物をあらかじめ地中の穴のように安心感を与える暗くて狭い場所（出発箱）に入れておき、そこから明るくて広いフィールドに出ていく場面（しかも、動物がフィールドに出たくなければ、それも可能である場面）を設定することが望ましいと考えた。

そして、出発箱に接続する明るくて広い場面として、測定上の便利さから直線路を用いたのが、われわれのいうランウェイ (Fig. 1) であり、そこでは測度として、(a) 出発潜時、(b) E区画潜時、(c) 出発箱滞留時間、(d) E区画滞留時間、(e) 通過区画数、(f) 排便数、(g) のぞき潜時、(h) のぞき回数、(i) のぞき時間が測定できる。

## (2) 選択基準の決定とその信頼性

次に、これらの測度のうちで、選択交配の基準としてどれが望ましいかを決定せねばならない。Falconer (1960) によれば、選択速度つまり選択反応 (R) は、選択偏差 (S) と遺伝率 ( $h^2$ ) の二要因に依存する (藤田, 1975a 参照)。 $R = Sh^2$  である。このうち選択偏差 (S) は、同数の動物が次世代の親となる場合には、選択基準として用いる反応の表現型変異と正の相関があり、また選択交配による両系の分離の程度も、基礎集団における規準反応の表現型変異に依存する。

そこでまず、藤田 (1975c) は基礎実験として、無作為交雑による1088匹のラット (祖父世代76匹, 父母世代224匹, 子世代788匹) を用いて、ランウェイ・テストにおける (a) ~ (f) 6 測度の表現型変異と、子・親回帰法による遺伝率を求めた。その結果、6 測度の変異係数 (CV) は (e) と (f) が最も大きく、(a)、(b) (d) が中程度、(c) が最も小さかった。他方、遺伝率は (b) と (d) が最も高く、(a)、(c)、(e) が中程度 (.20 ~ .40)、(f) は最も低いことが分った。そこで藤田は、選択交配による最大の分離を最少の世代で得るためには、(e) 通過区画数が選択基準として最も望

Table 1 Correlations of Ambulation(Runway Test)

		120 days	90 days
60 days	♂	.871	.860
	♀	.620	.648
90 days	♂	.919	
	♀	.644	

ましいことを知ったのである。

さらに藤田ら (1978b) は、この選択基準の信頼性を検討するために、無作為交雑された60匹 (♀30, ♂30) のラットに、それぞれ生後 60, 90, 120 日令における3回のランウェイ・テストを課した。Table 1 に示すように、通過区画数に関する3回のテスト間の相関係数は、特に♂においてきわめて高く、この測度の信頼性が高いことが分った。♀で相関がやや低くなっているのは性周期の影響のためと思われるが、それにしてもこの測度の信頼性はかなり高いと考えてよいであろう。

## (3) 選択交配の経過

基礎集団 (G<sub>0</sub>) および選択第1世代 (G<sub>1</sub>) より選択第17世代 (G<sub>17</sub>) までの経過 (1973~1979年) について述べる。

被験体：基礎集団は遺伝的にできる限りヘテロジェニックであることが望ましいので、2軒の動物商から別々に購入したウィスター雑系アルビノ・ラットとわれわれの研究室で飼育してきたウィスター系ラットを、無作為交雑した32組の雌雄から生まれた♀119匹、♂114匹の仔のうち、無作為に♀70匹、♂70匹を抽出して基礎集団とした。その後のG<sub>1</sub>~G<sub>17</sub>の被験体総数は4736匹 (1世代平均278.6匹) である。

装置：木製黒色のランウェイ (150×20×45cm)。出発箱と走路 (A~Eの5区画が床に描いてある) の間に7×7cmのギロチン・ドアがある。出発箱はふた付で中が暗く、走路は明るい (85 lux)。

手続き：生後21日令で離乳し、系と関係なく1ケージ5匹 (同性) でコイト・トロン内で飼育する。室温24±1℃、照明は12時間交替の明暗サイクル。餌と水は自由に摂取できる。世代ごとに全ラットのテスト終了を待って選択交配を行う必要から、生後60日令より1日5分間、3日連続ランウェイ・テストを行う。暗い出発箱に30秒おいた後ギロチン・ドアを上げて、前記6測度を測定する。

3. 第13世代までは、東京教育大学教育学部心理学科比較心理学講座において行われ、第14世代からは筑波大学心理学系動物心理実験室において継続されている。

選択交配：個体ごとに3日間の通過区画数(選択基準)を合計し、リター(litter)平均を算出する。L系(低情動反応性系)では平均値の高いリターから、H系(高情動反応性系)では平均値の低いリターから順次、次世代の親となる個体を選択する。次世代で測定された仔を實際に残した親の匹数は、L系で602匹(一世代平均35.4匹)、H系で684匹(一世代平均40.2匹)であった。交配は兄妹交配によったが、これは両系をなるべく早く近交系化することで、その後の研究に役立つ材料として利用したかったからである。

結果：選択基準である通過区画数を Fig. 2 に示す。縦軸は、両系各世代の平均通過区画数に関する選択反応(基礎集団  $G_0$  の平均値との差)で、横軸は、仔の数によって重みづけられた選択親の平均値と、それが属した集団平均値との差(選択偏差)を各世代ごとに加えたもの(累積選択偏差)である。

選択世代を重ねるにつれて、両系が次第に反対方向に分離して行ったことが分る。しかし、 $G_7$ 以降、選択反応の“のび”は停止しかけており、選択偏差も小さくなりつつある。従って、両系の分離は極限に近づいたと考えてよいであろう<sup>4</sup>。

なお、L系の選択反応は $G_{13}$ と $G_{14}$ の間で減少した。 $G_{13}$ は東京教育大学で測定され、筑波大学へ移されてから交配させられた。 $G_{14}$ は筑波大学で生まれている。これらの経過のうちの何かがL系の反応減少の原因となったと思われるが、それ以上は不明である。しかし、L系のこの反応減少も、その後の世代において回復していることは、図からも明らかである。

この傾向は、通過区画数の個体得点分布(Fig. 3)を見ても明らかである。L系では分布が次第に高得点側へと移行して、得点30以下の個体はごくわずかになってきている。他方、H系では分布が低得点側へと移行して、得点0(3日間走路へまったく出ない)の個体が半数以

上に達し、30を越える個体は少ない。両系の重なりはわずかになってきている。

なお、“のび”が停止する前の $G_7$ までのデータに基づいて算出した実質遺伝率(realized heritability)は、L系で $.363 \pm .058$ 、H系で $.257 \pm .052$ であった。これらの値は基礎実験における子—親回帰法による値(藤田, 1975c)とよく一致している。

次に、排便数の結果を Fig. 4 に示す。選択は排便数とは関係なくなされているが、排便数は世代を重ねるにつれて、L系では減少、H系では増加を示している。特に $G_8$ 以降における両系の差は顕著であり、当初に見られた性差が無くなってきていることも特徴的である。これらのことは、通過区画数と排便数の間に遺伝相関があることを暗示している(藤田ら, 1979)。

また、出発潜時、のぞき潜時、のぞき時間の経過を、Fig. 5, 6, 7 に示す。どの測度にも、世代を重ねることによる両系間の分離が見られるが、のぞき時間の経過は、他の測度の経過と異なっている(藤田ら, 1979)。

#### (4) 遺伝性の検討(養母交換法およびハンドリング法による)

両系は選択交配によって作られた。この点では生じた分離が遺伝によるといえるが、他方、L系の仔は常にL系の母親に、H系の仔は常にH系の母親に養育されてきたことを考えると、両系の差が特性の異なる母親に養育されることで生じた後天的差異(母親効果の差異)である可能性も否定することができない。

そこで $G_{12,13}$ の第2仔(L系13リター93匹、H系12リター78匹)を用いて、この疑問を検討した(中村ら, 1978c)。両系の仔はすべて出生の翌日から離乳まで養母によって養育される。その際、半数の仔は同系の養母、半数は異系の養母に育てられた。さらに、それぞれの条件の半分の仔は、生後21日間、毎日3分間 $50 \times 50 \times 15$ cmのオープン・フィールドに放置されるというハンドリング手続きを受けた。

60日令からのランウェイ・テストでの通過区画数の結果を Fig. 8 に示す。分散分析の結果、系差( $L > H$ )、性差( $\sigma > \delta$ )は有意であるが、養母系、ハンドリングの効果はまったく認められず、さらに養母またはハンドリングと系または性との間の交互作用も認められなかった。従って、 $G_{12,13}$ まできた両系の通過区画数は、異なる系による養母養育をも含めた生育環境の違い、および本実験で与えた程度の初期経験(ハンドリング)では影響されないといえる。すなわち、両系の分離が遺伝によって生じている可能性はきわめて高いと考えてよいであろう。

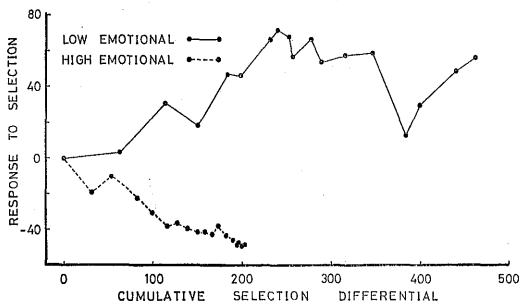


Fig. 2 Response to selection of two lines plotted as a function of the cumulative selection differential

4.  $G_7$ までの結果は Fujita et al. (1976 a, b) に詳しく記載されている。

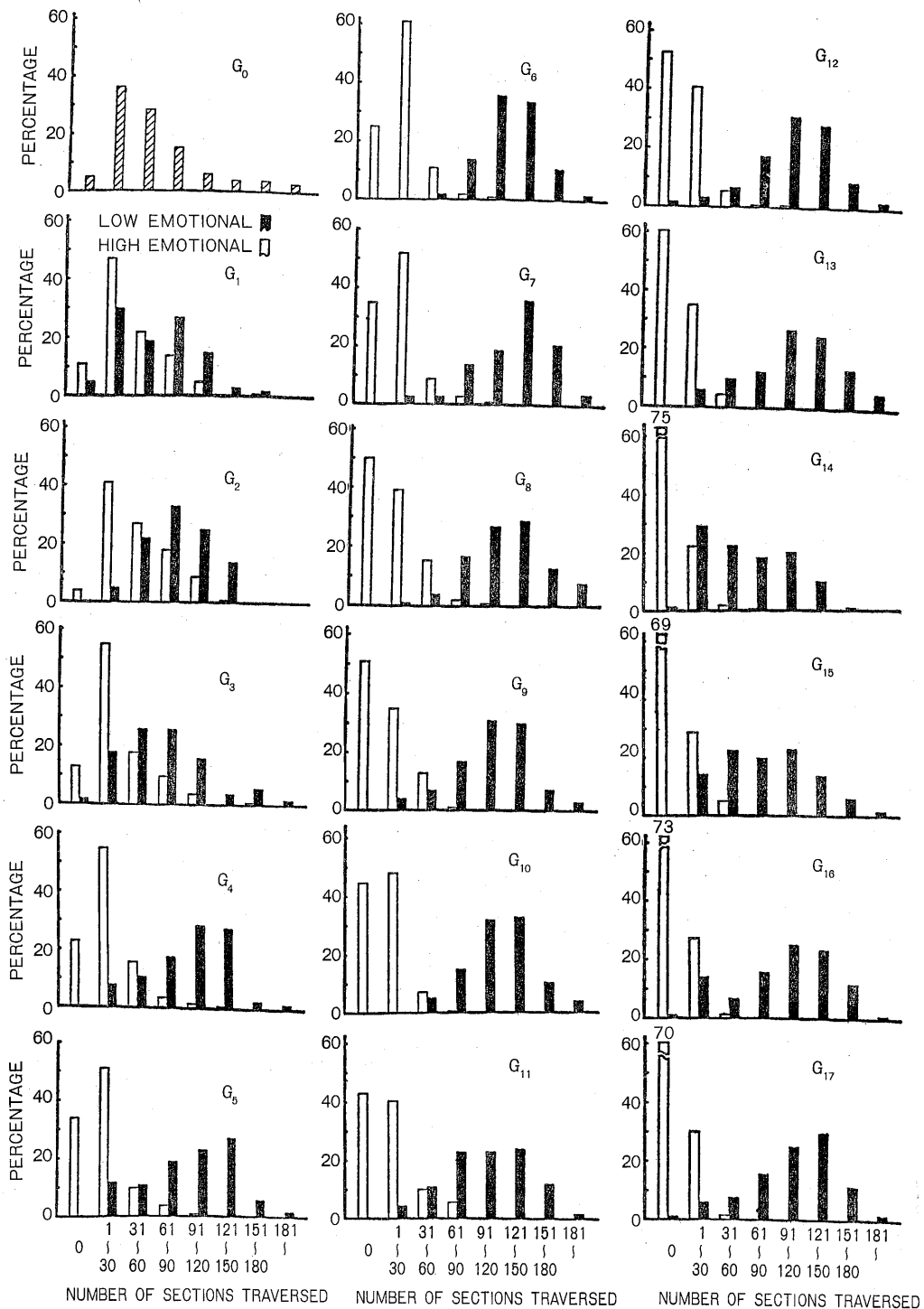


Fig. 3. Foundation population ( $G_0$ ) and the selected generations ( $G_1$ - $G_{17}$ ) for two lines.

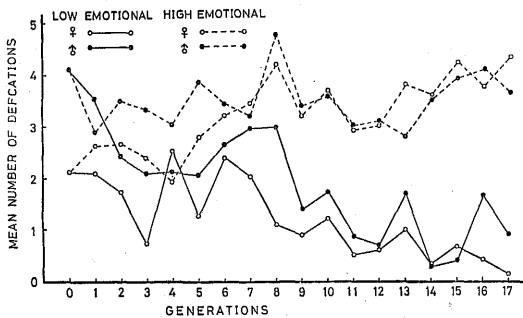


Fig. 4 Mean number of defecation for two lines.

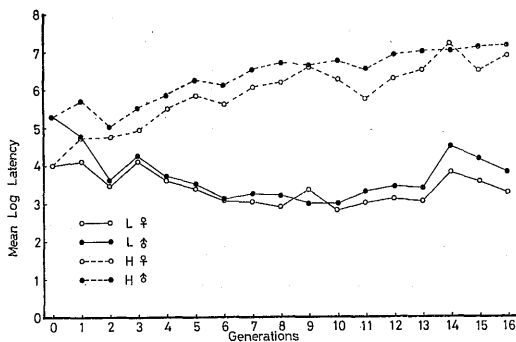


Fig. 5 Start latency of two lines in  $G_0$ - $G_{16}$ .

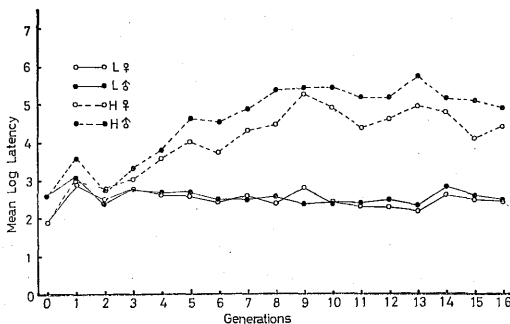


Fig. 6 Peeping latency of two lines in  $G_{10}$ - $G_{16}$ .

## 2. 高・低情動反応性系ラットの行動比較

### (1) 飼育ケージでの自発的活動量

両系は通過区画数によって選択されているから、両系の分離が情動反応性の差ではなく、活動性の差を示しているのではないかという疑問が生じる。そこで阿部ら(1977)は情動反応の生起が極めて少ないと考えられる個体飼育ケージでの、両系の自発的活動量を測定した。

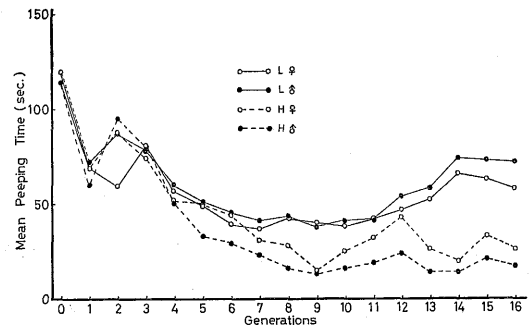


Fig. 7 Peeping time of two lines in  $G_0$ - $G_{16}$ .

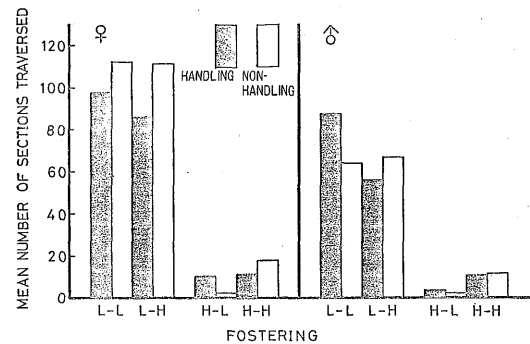


Fig. 8 Effects of the line of the real mother, the line of the foster mother and handling on mean number of sections traversed in Runway Test.

被験体は $G_{8,9}$ の♂(各系30匹)で、一匹ずつ $40 \times 22 \times 15$ cmのアルミニウム製飼育ケージ(離乳後ずっと飼育されてきたケージと同型)に入れ、活動量(ケージ側面中央を通る赤外線を切った回数)を30分ごとに自動的に計測、集計した。餌箱・水ビンはケージの前にあるので、摂食行動そのものが活動量としてカウントされることはない。

総活動量を比較したところ、系差は統計的に有意ではなかった。したがって、 $G_{8,9}$ の両系の間に見られる通過区画数の大きな差を、自発的活動性の差によって説明することは困難であろう。

### (2) 発声

ストレス刺激によって起こされる発声(vocalization)を測定して両系で比較した(中村・藤田, 1979)。 $G_{8-13}$ (L系777匹, H系895匹)について、ランウェイ・テストの1~2日前に、綿棒でメチレンブルーによる個体識別マークをラットの体につける際の発声の有無を判定した(判定者は常に2名)。

発声したラットの比率は、L系が47.9%(♀68.0, ♂29.9), H系が58.7%(♀74.8, ♂42.5)でH系の方が

有意に多い。性差 ( $\text{♀} > \text{♂}$ ) も有意であった。

### (3) 排便数

飼育ケージでの排便数とランウェイでの排便数を測定して両系で比較した (中村・藤田, 1979)。G<sub>8,9</sub> (L系161匹, H系232匹) を用い, G<sub>8</sub> ではランウェイ・テスト5日前から飼育ケージにおける排便数をケージ単位で測定し, G<sub>9</sub> ではテスト終了後に個体ケージに移してから2~3日の順応期間の後に, 個体ごとに4日連続して排便数を測定した。G<sub>8,9</sub>ともランウェイ・テストでの排便数が測定されている。

まず, 飼育ケージでの排便数に関しては, 集団測定したG<sub>8</sub>でも, 個体測定したG<sub>9</sub>でも, 系差はまったく認められなかった。他方, ランウェイ・テストではH系の方が有意に排便が多い (Fig. 4 参照)。そこでG<sub>9</sub>について, 飼育ケージでの排便数をランウェイ・テストの測定時間に相当する数値に換算して, 両場面での排便数を比較したところ, 飼育ケージではL系, H系ともに0.14であるのに, ランウェイではL系が0.60, H系が0.97であり, ランウェイ場面で排便を増加させていること, 特にH系でこれが著しいことが分った。

### (4) 高架式走路における行動

一般にすくみ反応や排せつなどの情動反応が生じやすい高架式走路にラットをのせ, 行動を比較した (中村ら1978b)。走路は125×7cm, 高さは80cmである。5区画が描かれ, 中央区画にラットをのせてから, 1日3分間, 連続2日間測定する。被験体はG<sub>12,13</sub>の第2仔で, 1—(4)に使用したラットを75±5日令からこのテストに用いた。

中央区画から隣の区画へ動くまでの潜時はL系の方が有意に短く, 1秒当りの通過区画数もL系の方が有意に多い。また, 走路上での平均排便数はL系で0.01, H系で2.53, 排尿をした個体はL系で16%, H系で62%であった。

興味深いことに, L系はH系に比べて走路から落下する個体が多い (L系72%, H系15%)。それゆえ, Fig. 9に示すように, L系の落下潜時はH系より有意に短く, また2日目の方が早く落ちる。これは, L系の方がよく動きまわるだけでなく, 下をよくのぞきこんで走路から下りようと試みるからである。養母系, ハンドリングの効果はどの測度にも見られなかった。

### (5) 水中直線遊泳路における行動

出発箱で水中に入れられ, 水面下にある直線路 (長さ140cm) を水中遊泳して目標箱で水面に浮き出るといふ, きびしい状況での行動を測定した (中村ら, 1978b)。被験体は1—(4)と同じで, 80±5日令より, 1日3試行,

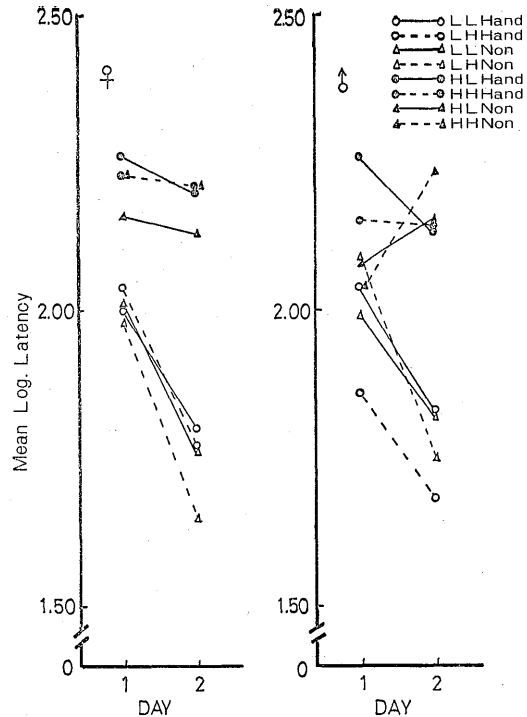


Fig. 9 Falling latency in elevated straightway

連続3日間テストした。

出発潜時, 目標箱までの水中遊泳時間のいずれについても, L系の方が有意に短い。ただし, これらの測度には両系とも日内・日間減少が認められ, 特に1日目から2日目への減少が著しい。養母系, ハンドリングの効果は認められなかった。

### (6) オープン・フィールドにおける行動

前述のように, オープン・フィールド・テストは情動反応性の測定法としては問題があると考えるが, 歴史的に最も多く用いられてきたテストであることを考えると, 除外するわけにはいかない。そこで, G<sub>8</sub>の♂ (各系11匹) に, 90×90×30cmの灰色オープン・フィールド (床面照度2000 lux) を用い, 1日5分間, 連続3日間のテストを課した (中村ら, 1978a)。

通過区画数 (Fig. 10) はL系の方が有意に多かった。前肢を壁につけた立上り数もL系が有意に多い。しかし, 排便数の系差は認められなかった。さらに, テスト開始時において, フィールド中央に置かれたラットが示す行動型に著しく特徴的な系による相違が見出された。すなわち, H系ラットは中央から後ずかりをしながら壁

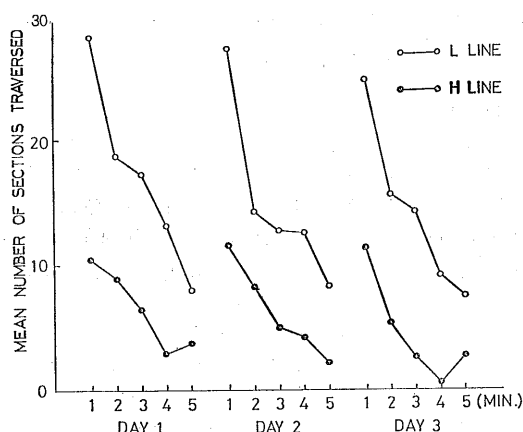


Fig. 10 Mean number of sections traversed in the open field in both lines.

まで後退して、そこから隅へ移動したが、L系ではすべてのラットが前進することで隅へ行ったのである。

(7) シェルター付オープン・フィールドにおける行動  
通常のオープン・フィールドにはラットが身をかくす場所がない。そこで、フィールドの中央に身をかくすことのできるシェルターを置いて両系の行動を比較した(藤田ら, 1978a)。このような場面では、両系の情動反応性の差異がより明白に現われるであろうと考えたからである。

被験体はG<sub>12,13</sub>の第2仔(1-4)と同じ)を70±5日令で使用した。装置は灰色オープン・フィールド(90×90×30cm)の中央に28×28×23cmのシェルター(内、外とも黒色)を置いたもので(Fig. 11)、シェルターの4側面には7×7cmの穴があり、ラットはここから自由にシェルターに入出できる。床面(照度100 lux)には4区画が描かれ、一隅に出発区画がある。ラットを出発区画に置いてから5分間、連続3日間、種々の行動を測定した。

出発潜時はL系の方が有意に短く、シェルターに入るまでの時間も、Fig. 12に示した3日間の個体分布から分るように、L系の方が有意に短い。また、H系では個体差が大きく、第1日では15.4%の個体が5分たっても

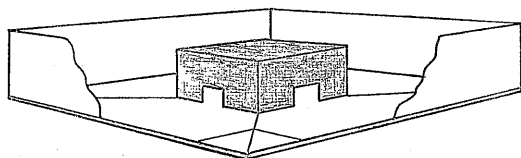


Fig. 11 Open-field with Shelter.

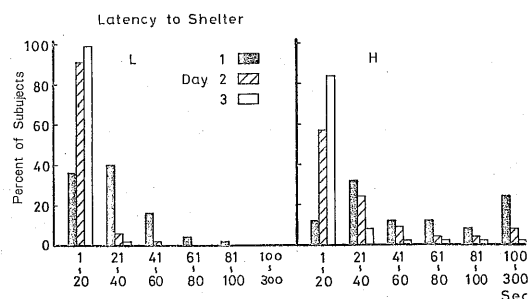


Fig. 12 The daily distributions of individual score of latency to shelter in both lines.

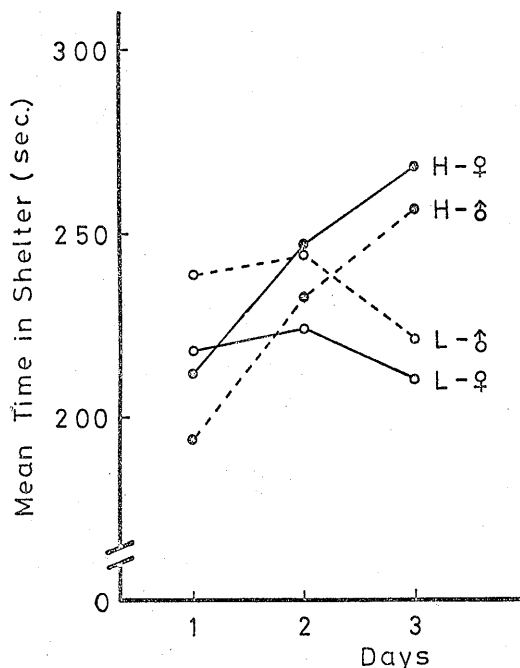


Fig. 13 Mean time in shelter in both lines.

シェルターに入らない。L系のシェルターに入出する回数はH系よりはるかに多く、逆に、H系はいったんシェルターに入ると、そこに留ったままではほとんどフィールドに出ない(Fig. 13)。

フィールド内の通過区画数はL系が有意に多く、シェルター内からフィールドをのぞく時間も、シェルター内にいる時間で補正しても、L系の方が長い。また、排便をした個体数、排便数もH系の方がはるかに多かった。なお、すべての測度について、養母系、ハンドリングの効果は認められない。

#### (8) 貯蔵行動

貯蔵行動 (hoarding behavior) は齧歯類に見られる

特徴的な行動であり、これまでの研究では、情動反応性が高いほど貯蔵行動が促進されることが示唆されてきた (Broadhurst, 1958, など)。

G<sub>6</sub> の♂(各系11匹)に、90×20×20cm の貯蔵行動測定走路を用いてテストした結果、はじめて貯蔵行動が出現するまでの日数はL系の方がやや早い傾向があるが、安定した貯蔵行動が出現するまでの日数 (L系11.2日, H系11.5日) には系差は認められない。さらに、23時間食事剥夺下での貯蔵量には系差はないが、その後の飽食条件下ではL系の方が有意に多くのペレットを貯蔵した。これらの結果は前述の示唆と一致しない (中村ら, 1978)。

#### (9) 向精神薬の効果

トランキライザーは臨床的には恐怖や不安などの情動状態を軽減させる作用がある。そして Chlorpromazine (CPZ) を代表とするメイジャー・トランキライザーは条件回避反応を抑制し、Chlordiazepoxide (CDP) を代表とするマイナー・トランキライザーは電撃を用いない学習や非学習課題に“脱抑制”作用があるとされている。そこで CPZ と CDP のランウェイ行動に及ぼす効果を調べることで、両系の情動反応性を検討した (岩崎ら, 1978)。

被験体はG<sub>12,14</sub> のL系71匹, H系95匹で、CPZ 1または2 mg/kg, CDP 5または10 mg/kg, 生理的食塩水投与の5群を設けた。投与15分後からランウェイ・テストを行った (1日のみ)。その結果、Table 2 に示すように、CPZ は両系の通過区画数に影響を及ぼさず、CDP はL系においては区画数をやや増加させたが、H系では“脱抑制”作用 (通過区画数の増加) が顕著ではなかった。これらのことは、H系の情動反応性がこれらの薬物では

Table 2 Effects of CPZ and CDP on sections traversed in Runway Test

Group	Sections traversed	
	L-line	H-line
Saline	11 (0—42)	0 (0—2)
CPZ 1 mg/kg	12 (0—21)	0 (0—0)
CPZ 2	10 (0—20)	0 (0—0)
CDP 3	20 (10—34)	0 (0—40)
CDP 10	22 (10—40)	0 (0—20)

Each figure indicates median with range in parenthesis

影響されないほど、遺伝的に強いものであることを示していると思われる。

#### (10) 行動発達 (i)

両系の行動特性が、発達の何日令から、またどのようにして生じてくるかを知るために、G<sub>9-12</sub> の第2仔 (L系80匹, H系77匹) を用いて、①反射行動、②自発的身体運動、③針金懸垂、④金網斜面登り、⑤同降り、を生後1日令 (または5日令) から離乳 (21日令) まで毎日測定した (鮑田・藤田, 1977a, b)。

①反射行動：立直り反射、踏み直り反射など6種類の反射には、両系の間の特徴的な差異を認めることができなかった。

②自発的身体運動：50×50×15cmのオープン・フィールドにおける3分間の行動観察の結果、諸運動の発現日令には系差はないが、量的には、通過区画数<sup>5</sup>、立上り数、スニッフィング数 (Fig. 14) に関してL系の方がH系より有意に多かった。

③針金懸垂：70cm間隔の2本の柱の間に針金を50cmの高さに張り、これに前肢2本でつかまらせて、吊下っている時間を測定した。懸垂に成功する日令には系差はないが、吊下り時間はH系の方が有意に長い。これは15日令以降になると、L系の仔が針金を自発的に放して落下してしまうからである。H系の仔は4肢でしがみつく。

④、⑤金網斜面登り・降り：50×15cmの金網を木枠に張ったものを、床面と70°傾斜させて用いる。斜面上部に台がついている。登りテストは、斜面を水槽に入れ、仔の後肢が水面に触れる位置から出発させる。降りテス

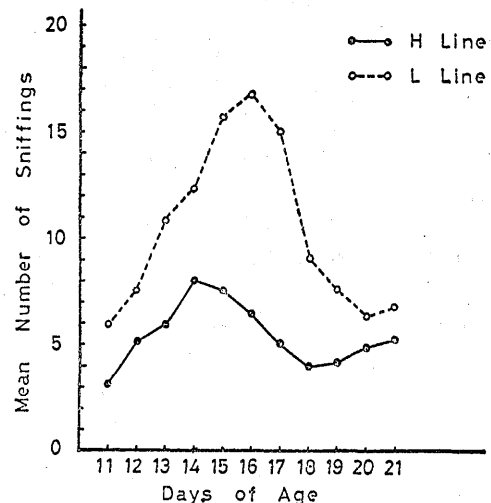


Fig. 14 Mean number of sniffing responses in both lines as a function of age.

5. L系のみに過活動期が認められた。



トは、斜面をフィールド内に立て、台上に仔を置いて開始する。登りに成功する日令には系差はないが、L系の仔は水面付近をかいだり、斜面の途中で戻ったりするので、上り時間が長くなる。降り反応はL系の方が有意に早く発現する（L系15日令、H系18日令）。H系は下り時間も長く、台からなかなか降りようとしなない。他方、L系では下りの途中でころがり落ちる個体がある。

### (ii) 行動発達 (ii)

オープン・フィールド (50×50×15cm) における種々の自発的身体運動を再び発達の測定し、系差に加えて母親効果を検討した (鮑田・藤田, 1978)。このために、G<sub>12,13</sub> の第2仔 (L系44匹、H系49匹) の半数を1日令から同系の養母に、半数を異系の養母に育てさせた。測定項目は種々の頭部・前肢・全身の運動、移動運動であり、体重測定、開眼日の確認を行った。

主な結果のみを示すと、L系の仔の通過区画数 (Fig. 15) はH系の仔より有意に多いばかりでなく、17日令をピークとする著しい過活動 (hyperactive) の時期がある。H系の仔にはこれがない。また、H系の母親に育てられると区画数が増していることも分る。そして、この母親効果が母親の系統が本来持っている行動特性とは逆の方向の効果であることに注目してほしい。もっとも、この母親効果も両系がもともと遺伝に持っている行動特性を消し去るほどのものではないが、逆になる理由を今後追求する必要がある。

さらに、L系ではH系の約2倍のスニッフィングが11～21日令において見られ、後肢立ちもL系の方が有意に多い。この反応もH系の母親に育てられると増加する。体重 (Table 3) は7日令においてすでにH系の仔の方が重く、H系の母親に育てられた方が重くなる。開眼日令は、HHが15日令、LHとHLが16日令、LLが17日令

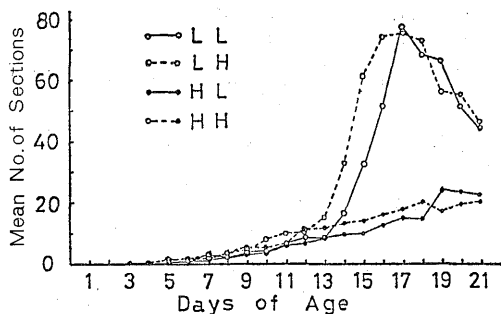


Fig. 15 Mean number of sections traversed in both lines as a function of age.

6. HHとは実母H系、養母H系を示し、LHとは実母L系、養母H系を示している。

Table 3 Body weights of both lines reared by own line's mother or other line's mother.

Group		Day 7	Day 15	Day 21
Line	Foster line			
L	L	10.0	19.5	23.7
L	H	14.0	27.4	35.3
H	L	11.8	23.0	31.9
H	H	16.0	29.1	40.2

Each figure indicates mean body weight (gr.)

であった。

### (ii) 受動的回避学習 (i)

電撃は強い情動刺激であるから、これを回避する学習の系統比較を行うために、まず、ステップ・ダウン型の受動的回避学習を課してみた (宮本・藤田, 1977)。

被験体はG<sub>10,11</sub> の♂ (各系20匹) で、装置は木製の箱のグリッドの床に、ラットがやっと乗れるほどの木製の台を置いたものである。第1日 (オペラント測定) は、ラットを台に乗せてから4肢が通電されていないグリッドに降りるまでの潜時を測定する。第2日 (電撃付加) は台を除き、ラットに直流1mAの電撃を断続して3分間与える。第3、4日 (テスト1、2) は第1日と同じ手続きをとる。毎日、すくみ反応、立上り反応、跳躍反応等も測定した。

両系とも電撃付加によって、テストでの潜時が増大した (Fig. 16)。このことから、両系とも受動的回避学習を形成したことと、これが第4日においても把持されていることが分る。常にH系の潜時が長い、両系の潜時の増大が平行している、学習に関する系差は確認できない。しかし、電撃付加場面では、H系がすくみ反応を示し、L系が跳躍反応を示すという明白な特徴が見出されている。

### (ii) 受動的回避学習 (ii)

両系にシャトル箱における受動的回避学習を課した (片山ら, 1978a)。被験体はG<sub>13</sub> の第2仔、各系20匹 (♀10、♂10)。装置は45×20×19cmのシャトル箱を、一方の部屋を暗く、他方を明るくしたもの。間に7×7cmのギロチン・ドアがある。第1～3日 (オペラント測定) ではラットを明るい部屋に置き、暗い部屋に入るまでの潜時を測定する。第3日 (電撃付加) はラットが暗い部屋に入ったところでドアを閉め、直流1.5mAの電撃を2秒間与える。第4～6日 (テスト1～3) ではオペラント測定と同じ手続きをとる。

Fig. 17 に潜時を示すが、第1～3日のオペラントでは両系が類似した減少パターンを示し、統計的な差はな

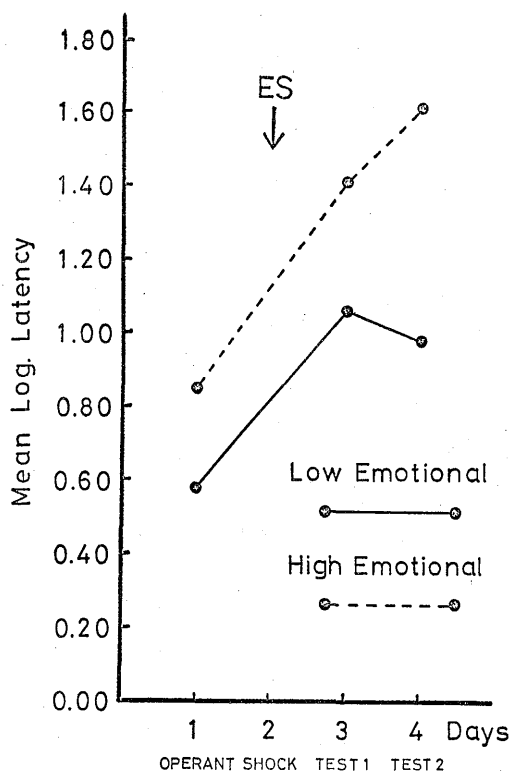


Fig. 16 Mean log. latency to the grid of floor in both lines.

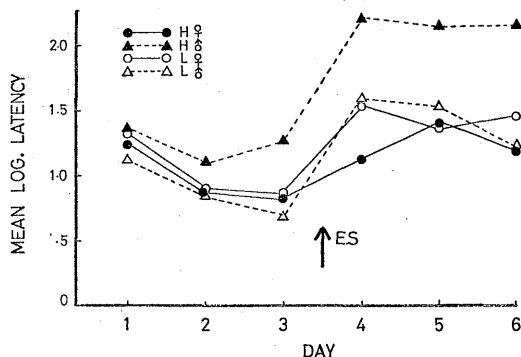


Fig. 17 Mean log. latency to the dark compartment in both lines.

い。暗い部屋に自発的に入るといふオペラント行動に系差がなかったことは、ランウェイにおける両系の分離が、活動性または不動性の違いのためではないことを支持している。次に電撃付加の効果は明白で、両系とも潜時が有意に増大する。つまり、両系とも受動的回避学習は形成され、特にいずれかの系が優れているともいえない。第4～6日の潜時が両系とも横ばいであることから、電撃回避の把持は両系とも少なくとも3日間はず

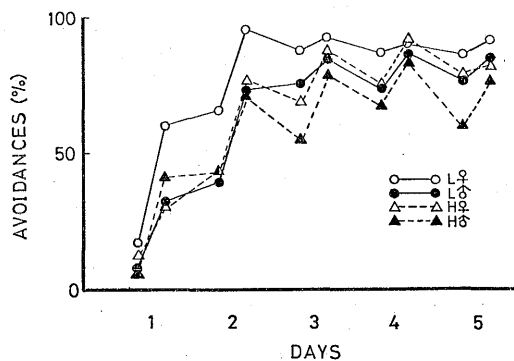


Fig. 18 Percentage of the correct avoidance responses in both lines.

ていると考えてよいであろう。

#### (14) 能動的回避学習

両系にシャトル箱における能動的回避学習を課した(片山ら, 1978b)。被験体はG13の第2仔、各系40匹(♀20, ♂20)。装置は45×20×19cmのシャトル箱。二つの部屋の間に7×7cmの出入口がある。CSは光、UCSは直流1.5mA。CS呈示5秒以内に隣の部屋へ入れば、これを正反応として電撃は与えない。試行間隔は30秒で、1日20試行、連続5日間の訓練を行う。

実験第1日の装置順応期間において、二つの部屋の間を移動した回数は、L系がH系の約2倍であった。次にFig. 18に10試行単位(1日の前半または後半)の学習曲線を示す。日の効果は有意で、4群ともこの課題を学習している。L系はH系より統計的に正反応率が高いが、H系では1日の前半の成績が、前日の後半の成績に比べて低下するという特徴があるので、このことが正反応率の系差に反映したのであろう。毎日の後半のみを比較すれば両系の差は大きいものではない。

さらに、試行間反応もL系の方が有意に多いことから、H系がL系に比べて学習能力が劣っているとは考えにくく、H系の持つ高い情動反応性が能動的行動の出現を抑制するために(特に毎日の前半試行において)、正反応率が低くなったと考えるべきであろう。

#### (15) GO/NO-GO 学習

反応を抑制しなければならないような学習を課した場合に、両系にどのような差異がみられるかを検討した。まずGO/NO-GO学習の習得過程について比較を行なった(岩崎・藤田, 1979)。

被験体はG15の♂(各系10匹)で、装置は木製の直線走路(出発箱、走路および目標箱)。まず食餌制限下で餌強化による走行反応を習得させた。充分に安定した速度で走るようになった後に、明暗(1000 lux vs. 180 lux)継時弁別によるGO/NO-GO学習の訓練に移

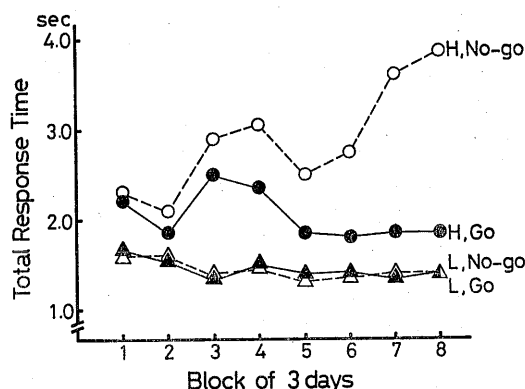


Fig. 19 GO/NO-GO learning of two lines in G15.

た。訓練は1日10試行で、5試行ずつのGO試行、NO-GO試行をGellerman系列にしたがって与え、計24日間訓練した。なお、GO試行では被験体が目標箱内の餌を食べた直後に取り出し、NO-GO試行では報酬を与えないで10秒間目標箱に閉じ込めた後、取り出した。反応の測定としては、出発箱のドアを開けてからラットが目標箱に入るまでの時間を測り、反応時間とした。

Fig. 19に3日(15試行)を1ブロックとして反応時間の推移を示した。H系は2～3ブロック目からNO-GO試行の反応時間がGO試行に比べて長くなっていくが、L系では24日間の訓練期間中全くGOとNO-GO試行の反応時間に差が生じなかった。すなわち、L系はNO-GO試行での反応の抑制が全く認められなかった。

なお、この実験ではNO-GO試行でもGO試行と同様に目標箱に入れるようにしたが、NO-GO試行により罰の要因を加味するためにNO-GO試行では目標箱に入れないようにして、さらに訓練を続けた。するとL系のラットでも、ほぼ10日間の追加訓練によって、NO-GO試行時の反応時間の延長が認められ始めたが、それでも、このNO-GO試行時の反応の抑制はH系に比べると非常に弱いものであった。

#### (16) 明暗弁別・逆転学習

前の実験結果から、L系はH系に比べて身体運動(走行)を抑制しにくい系統であるといえるかもしれない。しかし、GO/NO-GO学習では、まずGO学習を訓練し、その後にGO/NO-GO課題の訓練に移るという手続きであったから、GO学習で強化された走行反応を抑制(消去)することが、L系はH系に比べて困難であったのかもしれない。そこで本実験では、GO/NO-GO学習とは異なって正刺激に対して反応しさえすれば走行反応自体は抑制する必要のない明暗弁別学習およびその逆転学習について、両系の比較を行った(片山ら、1979)。

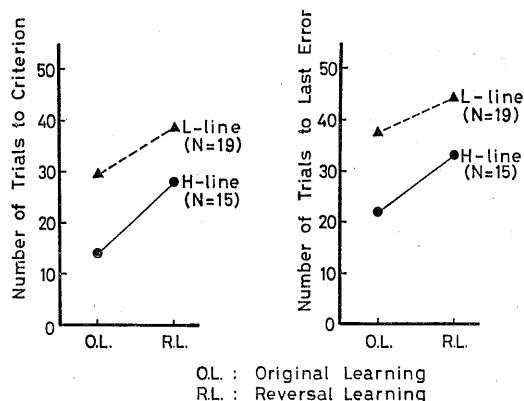


Fig. 20 Light-dark discrimination reversal learning of two lines in G15, and G16.

とくにL系が強化された反応の抑制(消去)が困難であるとすれば、この系の逆転学習の習得は著しく遅れることが予想される。

被験体はG15,16の♂(H系15匹、L系19匹)で、装置は木製のT型迷路である。腕部(目標箱)は一方が白色、他方が黒色で試行によって白黒は左右入れ換えることができる。1日10試行、餌強化で非修正法によって訓練した。学習規準は2日間連続、1日9試行以上正反応とし、規準に達した翌日から逆転学習に入った。逆転学習の手続きは正刺激が白黒逆転する以外は原学習時と同じである。

Fig. 20に学習規準に達するまでの試行数と最後の誤反応までの試行数を示した。両測定において原学習、逆転学習とも、L系はH系に比べて成績が悪かった。この結果は、L系が修得した反応の抑制が困難であるというよりは、非強化場面あるいは非強化と結びついた刺激を回避する傾向が少ないことを示しているものと思われる。

### 3. 高・低情動反応性系ラットの行動特性(まとめ)

以上で紹介してきた実験結果から、われわれが選択交配により作ってきた高・低情動反応性系ラットは、選択基準であるランウェイでの通過区画数において明白な差異を示すばかりでなく、種々の場面、特に情動事態において、特徴的な行動様式を示すことが明らかになった。

H系は、種々の情動事態において、能動的な反応を抑制し、閉鎖的あるいは受動的に環境に対処する。いわば内向的な行動様式をとった。一方、L系は、情動事態でも活発に反応し、環境に対して積極的、外向的に対処する傾向を顕著に示した。しかも、このような特性は発達初期の段階から出現し、遺伝によって強く規定されていることが明らかとなったのである。

## 参考文献

- 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.
- 鮑田宜子, 藤田統 1977 a 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (5) 行動発達 日本動物心理学会第37回発表.
- 鮑田宜子, 藤田統 1977 b 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (7) 針金の懸垂テストと金網斜面での行動発達 日本心理学会第41回大会発表論文集 394—395.
- 鮑田宜子, 藤田統 1978 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (13) 初期経験の効果 (その4) 行動発達 日本心理学会第42回大会発表論文集, 398—399.
- Broadhurst, P. L. 1958 Determinants of emotionality in the rat. III : Strain differences. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 51, 55—59.
- Broadhurst, P. L. 1960 Experiments in psychogenetics. In H. J. Eysenk (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.
- Falconer, D. S. 1960 *Introduction to quantitative genetics*. New York : Ronald Press.
- 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 a 行動の遺伝学的分析法 八木晃 (編) 心理学研究法 第6巻動物実験II 東京大学出版会 pp. 177—204.
- 藤田統 1975 b 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 1975 c 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 1977 動物における初期経験の研究と問題点 異常行動研究会 (編) 基礎と臨床の心理学 I 初期経験と初期行動 誠信書房 pp. 3—59.
- Fujita, O., Abe, I. & Nakamura, N. 1976a Selection for high and low emotional reactivity based on the Runway Test in the rat : The first seven generations of selection. *The Hiroshima Forum for Psychology*, 3, 57—62.
- Fujita, O., Abe, I., & Nakamura, N. 1976b Author's reply to the coments. *The Hiroshima Forum for Psychology*, 3, 65—66.
- 藤田統, 鮑田宜子, 宮本邦雄, 中村則雄 1978 a 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (12) 初期経験の効果 (その3) シェルター付オープン・フィールド・テスト 日本心理学会第42回大会発表論文集, 396—397
- 藤田統, 原正隆, 宮本邦雄, 片山尊文, 鎌塚正雄 1978 b ラットにおける Runway Test の信頼性と日令の影響について 日本動物心理学会第38回大会発表
- 藤田統, 原正隆, 中村則雄, 宮本邦雄, 片山尊文, 鎌塚正雄 1979 a Runway Test を指標としたラットの情動反応性の選択交配 (5) —選択基準とその他の測度との関係について (その1) — 日本心理学会第43回大会発表論文集, 392.
- 藤田統, 原正隆, 中村則雄, 宮本邦雄, 片山尊文, 鎌塚正雄 1979 b Runway Test を指標としたラットの情動反応性の選択交配 (6) —選択基準とその他の測度との関係について (その2) — 日本心理学会第43回大会発表論文集, 391.
- 岩崎庸男, 藤田統, 原正隆, 宮本邦雄, 片山尊文 1978 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (9) 向精神薬の効果 日本動物心理学会第38回大会発表
- 岩崎庸男, 藤田統 1979 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (16) —GO/NO-GO 学習— 日本動物心理学会第39回大会発表.
- 片山尊文, 藤田統, 原正隆, 宮本邦雄, 鎌塚正雄 1978 a 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (10) 受動的回避学習 (その2) 日本動物心理学会第38回大会発表.
- 片山尊文, 藤田統, 原正隆, 宮本邦雄, 鎌塚正雄 1978 b 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (14) 能動的回避学習 日本心理学会 第42回大会発表論文集, 400—401.
- 片山尊文, 岩崎庸男, 藤田統, 中村則雄, 加藤宏 1979 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (17) —明暗弁別・逆転学習— 日本動物心理学会第39回大会発表.
- 宮本邦雄, 藤田統 1977 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (6) 受動的回避学習. 日本動物心理学会第37回大会発表.
- 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, 阿部勲, 藤田統 1978 a 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, 鮑田宜子, 宮本邦雄, 藤田統 1978 b 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (8) 初期経験の効果 (その1) 高架式直線走路と水中直線走路, 日本動物心理学会第38回大会発表.
- 中村則雄, 鮑田宜子, 宮本邦雄, 藤田統 1978 c 高・低情動反応性系ラットの行動比較 (11) 初期経験の効果 (その2) Runway Test 日本心理学会第42回大会発表論文集, 394—395.
- Stamm, J. S. 1954 Genetics of hoarding I Hoarding differences between homozygous strains of rats. *Journal of comparative and physiological Psychology*, 47, 157—161.

## SUMMARY

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

Osamu Fujita, Norio Nakamura, Kunio Miyamoto,  
Takafumi Katayama, Masao Kamazuka, and Hiroshi Katoh  
The University of Tsukuba

Since 1972, Fujita has made the bidirectional selection experiment for high and low emotional reactivity in rats based on the ambulation in the Runway Test. These two lines have segregated as the selective breeding progressed and the distributions of both lines barely overlap each other. At present, (September, 1979), these selective lines have reached the 17th generation.

We compared the behaviors of both lines by using the crossfostering method in order to verify the effects of the maternal environment. Results showed that these effects were not significant. Therefore, it was confirmed that the segregation between these two lines was due to inheritance. Before now, we have performed many experiments using these rats in order to make clear the behavioral differences between these two lines. In these experiments, we investigated (1) various emotional responses, (2) spontaneous activity, (3) behavioral develop-

ments, (4) various learning behaviors, (5) effects of early experiences, and (6) effects of drugs.

High emotional reactivity line (H line) showed less ambulation in the Runway Test than low emotional reactivity line (L line). In addition, it was noted that these lines showed the characteristic behavioral patterns in the various situations, especially in the emotional situation.

H line inhibited the active responses and reacted to the environment passively. It adopted, so to speak, the introversive behavioral pattern. On the other hand, L line behaved vigorously even in the emotional situation and reacted to the environment actively or extroversively. These differences appeared in the early stage of development and it was clear that they were fixed by inheritance.