

観察データに基づくマウスの オープンフィールド行動の系統間差異

筑波大学心理学系 牧野 順四郎

滋賀大学教育学部 児玉 典子

Strain differences of open-field behavior based on directly observed data in mice (*mus musculus*)

Junshiro Makino (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba, 305-8572, Japan*) and
Noriko Kodama (*Faculty of Education, University of Shiga, Otsu, 520-0862, Japan*)

Open-field behavior of inbred strains (AKR, BALB, C3H, C57BL, DBA) and a closed colony (ICR) mice was directly observed by a time-sampling method. The behavioral items used were resting (RST), locomotion (LCM), grooming (GRM), face-washing (FWS), air sniffing (AIR-S), object-sniffing (OBJ-S), rearing (REA), and freezing (FRZ). Defecation (DEF) and beam-interruptions (AMB) were also recorded. C57BL and ICR were found to be the most active strains, BALB, C3H and AKR were the least active, and DBA was intermediate in terms of AMB and LCM. Four components were found from principal component analysis. Component I: highly correlated with locomotor activity and rearing; II: with air-sniffing; III with grooming, and IV: with object-sniffing. C57BL and ICR were most active locomotor with many REA and OBJ-S, but ICR had least OBJ-S. BALB and AKR showed least LCM and AMB. AKR showed locomotion as same level of DBA or C3H, but there were often short range locomotions which were not detected by the sensors. DBA was characterized as frequent groomer with relatively high LCM and REA. C3H showed intermediate characteristics in almost all behavior items.

Key words: Open field behavior, inbred strains of mice, direct observation of behavior, Principal component analysis

Hall (1934)がオープンフィールドをラットの情動性測定装置として用いて以来、多くの研究が行なわれてきたことはよく知られている。彼の主な関心は、情動性が個体の気質的特性であり、それが遺伝的な基礎に由来することを示すことにあった。彼はラットの情動性に関する選択交配実験を行ない成果を上げた(Hall, 1951)。のちに、情動性の個体差をもたらす遺伝的基盤への関心は、Broadhurst (1960)、藤田(1972)らに受け継がれて今日に至っている。

情動性研究は一方で様々な論議を呼んだ。それは、情動性は動因のような単一の動機づけ要因か、

Hallの示唆した移動活動と排泄との逆相関は正しいか(Archer, 1973)、排泄は本当に情動性を反映するのか(Denenberg, 1969; Walsh & Cummins, 1969)、情動性とは何か(藤田, 1973; 牧野, 1978)などの論議であり、情動性測定についても、さらに情動性概念そのものについても、明らかにならないまま現在に至っている。

オープンフィールド行動研究に関わる混乱の原因は他にもある。それは、オープンフィールドが探索研究(McCleary, 1959)にも、活動性研究(DeFries & Hegmann, 1970)にも用いられるからである。実際、オープンフィールドで行動している動物を見れ

ば、入れたばかりのラットの様子からは不安の徴候が見えるともいえるが、Berlyne(1960)のいう新奇環境の移動探索とも解釈できるし、その固体の活動性の反映と解釈できなくはない。したがって、オープンフィールドとは一体何を測定する装置なのか、という疑念がしばしば起こっても当然である。

近年、これらの心的概念を前面に出さないで、記述的な意味でオープンフィールド行動ということが多い。これは、こうした問題を一応は不問にして、とりあえず事実を事実として扱おうとする姿勢の表れであり、現象が明らかになってきた後で情動性概念を再考しようとするアプローチである。それ以来、新奇自由場面における動物の諸自発活動がオープンフィールド行動という用語のもとに研究されるようになった。

しかしながら、記述的研究といっても、ほとんどは従来通りの通過区画数や排糞数などの定量的な測定がもっぱら行なわれており、真の意味で行動の現象記述的研究とはいえないものである。オープンフィールド行動の内容は、実際にそこで起こる個体の諸活動の複合であり、オープンフィールド行動という特別な行動がそこにあるわけではない以上(藤田, 1975), 現象記述的なアプローチならば、もっと積極的に、歩き、立ち上がり、身繕いなど、実際に起こる活動を直接に取り上げて記述しようとする研究があつてよい。

直接観察法は主観的であり信頼性に欠けるとして、心理学ではこれまで重要視されてこなかった。しかし、行動という現象はわれわれの認識の産物であり、本質的に主観的にしか捉えられない現象である(牧野, 1993)。心理学が行動の科学ならば、われわれは指標や測度による行動の定量化可能な側面だけを取り上げることだけを方法とせず、もっと積極的に行動そのものを把握する方法を使つてもよい。

本研究は、数種類の近交系マウスを用い、オープンフィールド内の個体の実際の活動を直接観察することで得られたデータから、成分分析によってオープンフィールド行動の構造を求め、系統の行動特徴を記述しようとした。これまで、多変量解析的手法によるオープンフィールド行動研究は幾つか報告があるが、そこで使われた変数は、移動活動量や排糞数など伝統的な変数を中心にしたものであり、観察法にもとづいた実際の動物行動を取り上げた研究はこれまで非常に少なかった(Gray, 1965; Streng, 1971; Makino et al., 1991)。

方 法

被験体 筑波大学心理学系動物実験室で維持されている近交系マウス5系統(AKR, BALB/c, C3H/He, C57BL/6, DBA/2J), およびクロズド・コロニーのマウス(ICR/JCL)計6系統。雌雄それぞれ20匹, 合計240匹を用いた。テスト開始時で8-10週齢であった。動物は3週齢で離乳され、室温約26度, 午前8時明-午後8時暗の照明条件下で雌雄別に飼育された。餌水は自由に摂取できた。

装置 75cm 平方の灰色塩化ビニール製オープンフィールド(高さ30cm)。床中央90cm 上方に4個の白熱電灯を置いた。床上の平均照度は約500luxであった。壁中央に2対の赤外線ビーム投受光器がおかれ、主として移動活動によるビーム横断回数が30秒ごとにパソコンで自動記録された。

手続き マウスは一匹ずつ装置手前左隅に置かれ、以後5分間放置された。観察者は、あらかじめ決められた以下の行動項目に基づいて、5秒ごとに動物の行動をチェックした。異なる行動項目がこの5秒内に観察されたときにはいずれもチェックするという方法を採用した。

行動項目

1. 休止(RST: resting) 全身的運動がなく静止している。目の開閉は問わない。頭部、ひげ、耳の動きが伴うことが多い。
2. 移動活動(LCM: locomotion) 四肢による歩行と走行。
3. 毛づくろい(GRM: grooming) 身体を舐める、後肢で体を搔くなど、自分自身に向けられた活動。
4. 洗顔(FWS: face washing) 両前肢で顔を洗う活動。前肢が宙にあれば嗅ぎ(AIR-S)とされた。
5. 嗅ぎ(AIR-S: air sniffing) 鼻を上げて空中を嗅ぐ。
6. 嗅ぎまわり(OBJ-S: object sniffing) 移動しながら床や壁面を嗅ぐ。赤外線投受光器の穴、装置の四隅に鼻を突っ込んで嗅ぐ活動もこれに含めた。
7. 立ち上がり(REAR: rearing) 前肢を壁につけて立ち上がる活動。
8. すくみ(FRZ: freezing) 休止に似ているが全身が緊張しており、目を見開いて耳を伏せた非常に警戒的な姿勢。3秒以上持続すればチェックする。
9. 排泄(DEF: defecation) オープンフィールドテストの排糞、排尿の有無。

結 果

(1) 各行動項目からみた系統の特徴

Fig. 1 は、ビーム横断回数(以下、AMB と略記する)を1分ごとに平均し、5分にわたりプロットしたものである。これを見ると、BALB, AKR, C3H は全体的に AMB 水準が低く、時間経過に伴ってそれがゆるやかに上昇する傾向がみられた。残り3系統のうち、C57BL と ICR は AMB が最も多かった。これら両系統の AMB の水準は最初から非常に高く、5分間それを維持した。どちらの系統も時間経過による AMB の減衰がほとんどみられなかった。DBA の AMB 水準はこれらの中に位置している。DBA では AMB が初めは AKR, C3H と同程度に低かったが、時間経過に伴って比較的急速に上昇し、最後は C57BL と ICR の水準にほぼ並んだ。全体的にみて6系統は、AMB 水準が高いもの(C57BL, ICR)、低いもの(BALB, AKR, C3H)、中間的なもの(DBA)、に3分された。

Fig. 2 a, Fig. 2 b は6行動項目の平均出現頻度を30秒ごとのブロックに分けて算出し、3項移動平均したものを系統ごとにプロットしたものである。全体の9項目中、FWS は全系統において出現頻度が少なかったので FWS を GRM に含めた。また、FRZ も少なかったので一定時間の不動という点から FRZ を RST に含めた。また、OBJ-S と AIR-S は嗅ぎ(SNIFFING)としてひとつにまとめた。これらの結果は、Fig. 1 の背景にある各系統の行動的な特徴を示す内容である。以下に、観察された行動から

6系統のオープンフィールド行動の全体的な特徴を概略する。

C57BL と ICR は最も LCM が多い系統であったがその内容は相当に異なっていた。両系統は LCM と AMB にずれがみられ、観察による移動活動(LCM)は C57BL が ICR をほぼ一貫して上回っているのに対し、ビーム横断数ではむしろ逆であった。両系統とも RST や DEF が少なく、REA や LCM が多い点で酷似しているものの、ICR は C57BL と異なり SNF が非常に少なく、GRM は後半には最低水準にまで落ちた。このことは、C57BL が常に移動活動を行なうが、それは比較的穏やかで他の行動も行っていたのに対し、ICR は装置をあちこち嗅ぎ回ることなく、いわばただ歩き(または走り)回っていた。

BALB と AKR は一貫して最低水準の AMB を示した。確かに両系統とも REA をほとんどしない不活発な系統であったが、観察による LCM をみるとこれら2系統には違いがある。すなわち、AKR は LCM を DBA や C3H と同程度に行なっており、RST も BALB に比べればずっと少ない。したがってこれは、約40cm 平方の区画を作るビームの位置を考えれば、AKR はこの区画内で比較的多く動き回った、しかしビームを切るには至らなかったことを示している。全般的に不活発なのは BALB であって、この系統はこの小区画の範囲内ですら移動活動をあまりしなかったことになる。

DBA はこれらの中間の AMB を示した。すなわちこの系統の AMB は、最初は BALB, AKR と同様に

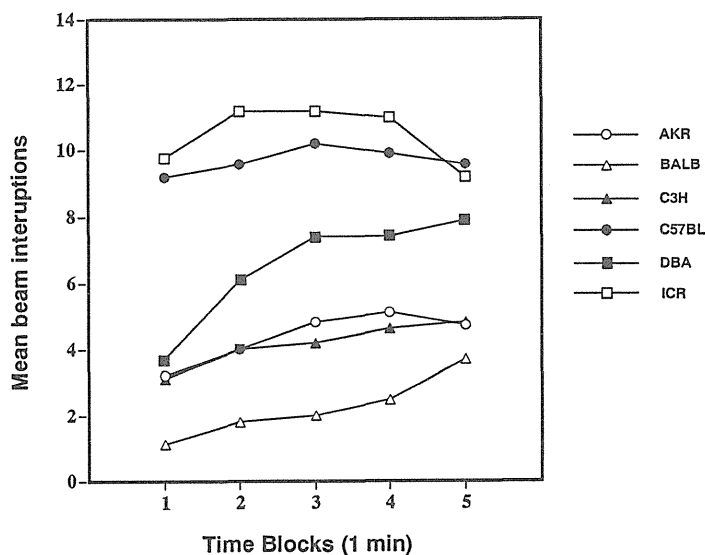


Fig. 1 Mean beam-interruptions per min in six inbred strains.

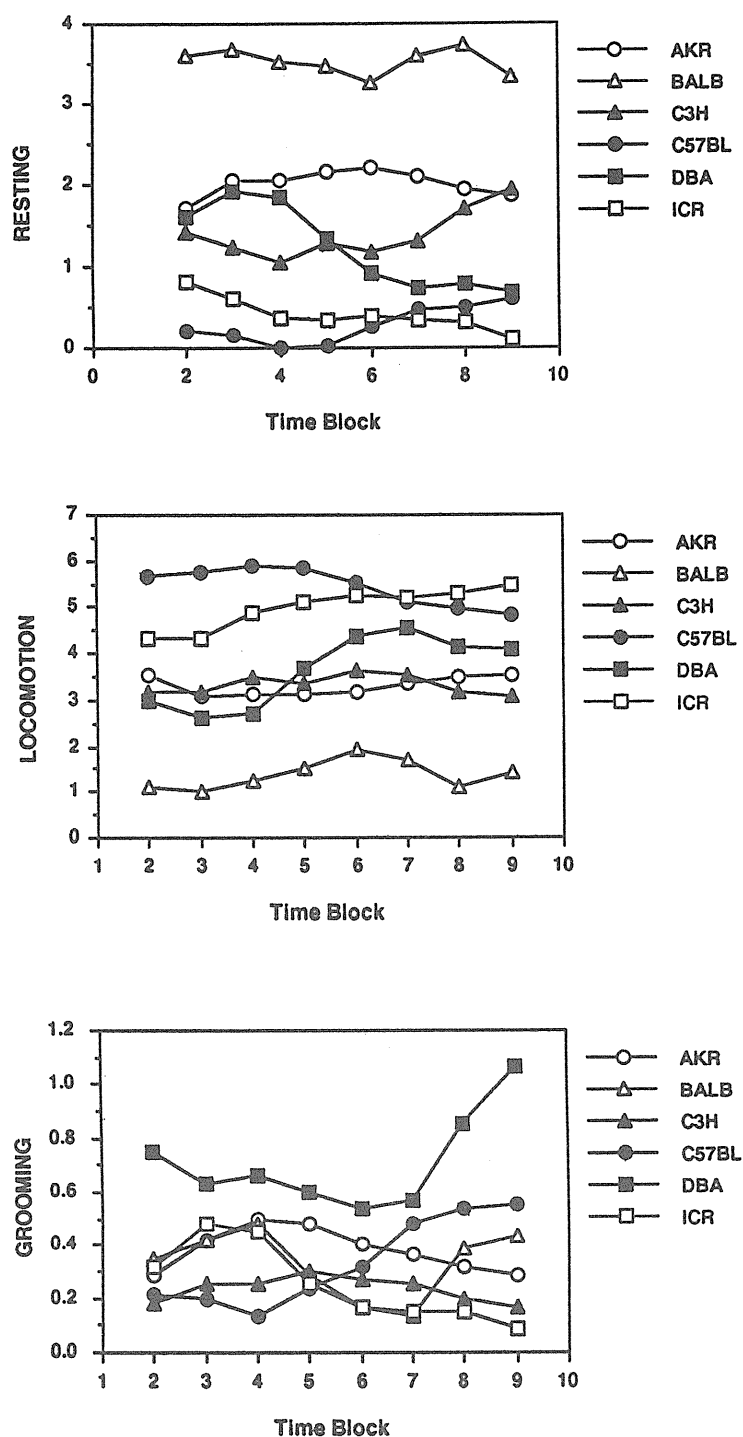


Fig. 2a Mean frequencies of resting (upper panel), locomotion (middle) and grooming (lower) in 30 sec time-block. Smoothed mean of three time-blocks was plotted.

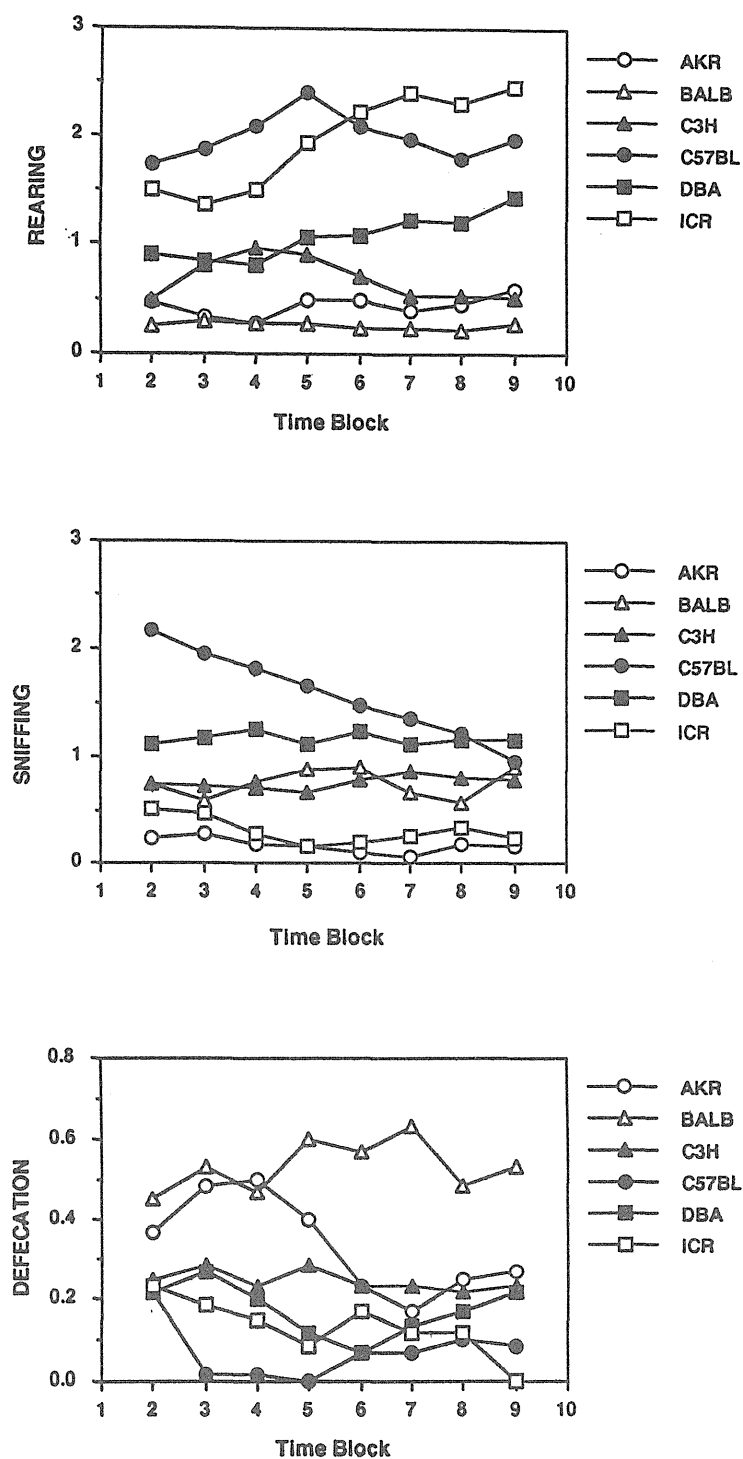


Fig. 2b Mean frequencies of rearing (upper panel), sniffing (middle) and defecation (lower) in 30 sec block. Smoothed mean of three blocks was plotted.

低いが、最後には C57BL と ICR と同程度の高水準に近くなった。DBA の特徴はその高水準の GRM で、特に最後の 1 分の増加が著しい。この系統の LCM は多い方なので、もし DBA が赤外線投受光器地点で偶発的に GRM をすれば、非常に多くのビーム横断数が記録される可能性がある。C3H は、LCM や SNF が少ないわけでもないが、REA や GRM は少なく、何につけ中間的な行動を示すことを意味している。実際、観察中この系統は、いわばメリハリのない行動を示すことが多く、符号化に迷いを生じやすかった。

(2) オープンフィールド行動の構造的差異

本実験で得られたデータはもともと多変量データなので、各変量間の相関を考慮してオープンフィールド行動を少数次元の空間に落とせば、各系統の行動特徴が記述されやすくなる。そこで成分分析によるオープンフィールド行動の構造化を試みた。ここでは、ビーム横断回数 (AMB) を入れて 8 項目による分析を行った。その結果得られた構造が Table 1 である。

第 I 成分は、LCM, AMB, RST, REA に正負それぞれ高い相関を持ち、また、DEF, OBJ-S にも比較的高い相関を有する。この成分は全体の約 52% の分散を説明する。この成分は、負荷量からみて移動活動 (LCM と AMB) を中心にしたもので、移動活動の活発な個体は、長く休止しないのは当然として、壁に手をついて立ち上がったたり、赤外線投受光器の穴に鼻を突っ込んだりすることも多いこと、また同時に排泄があまりないことを示している。これに対し、移動活動の不活発な個体はこれとは逆の行動的な特徴を示すことを意味する。

第 II 成分は、AIR-S にのみ高い相関を持ち、わずかに GRM に関係するものである。この成分は全体の約 13% を説明する。いうまでもなく、この成分は他の成分とは独立なので、後肢で立ち上がって空中を嗅ぐ行動 (AIR-S) は、移動活動の活発さとは無関係に起こることを意味している。

第 III 成分は、GRM にのみ高い相関を持ち、全体の約 12% を説明する。これは先の 2 つの成分とは異なる側面から行動特徴を描き出すものである。すなわち、GRM が多いからといって移動活動が少ないわけでもないこと、他の項目の行動の多少とは無関係であること、この点では GRM は独特の行動であることを意味している。第 IV 成分は、主として赤外線投受光器の穴や、装置の四隅に鼻を突っ込むことを中心とした、嗅ぎまわり (OBJ-S) のみに高い相関を示した。これは全体の約 9% を説明する。

これら 4 成分で全分散の約 87% が説明されることが判ったが、オープンフィールド行動の記述に第 I 成分が最も重要な成分であることは明かである。すなわち、単純に言えば、歩行や走行を中心とする移動活動が他の諸活動と相互に絡まりながら、一つのオープンフィールドにおける行動のパターンを構成するとみてよいことが示された。

次に、各系統の特徴がこれらの次元から構成される空間にどのように位置づけられるかを見るために、各系統ごとに算出された 4 成分得点の重心を、第 I 成分と組み合わせた 2 次元空間にプロットしてみた。各系統の平均得点は、それぞれ第 I, II 成分 (Fig. 3)；第 I, III 成分 (Fig. 4)；第 I, IV 成分 (Fig. 5) からなる平面にプロットされた。各系統の重心をとりまく円は 90% 信頼域である。

Fig. 3 から、第 I 成分に沿ってみると、C57BL が

Table 1 Factor loadings of the eight measures following Principal Component Analysis.

Items	I	II	III	IV	h^2
RST	-.929	.120	.130	.032	.895
LCM	.960	.010	.022	-.030	.923
REAR	.865	.051	-.163	-.147	.799
AIR-S	.061	-.930	.256	.205	.976
OBJ-S	.526	.215	-.114	.809	.990
GRM	-.276	-.276	-.918	-.020	.995
DEF	-.666	.187	-.002	.134	.496
AMB	.902	.055	.034	-.187	.853
λ	4.147	1.043	.967	.774	
%	51.838	13.048	12.088	9.675	
cum %	51.838	64.886	76.974	86.649	

最も活発な移動活動を示すこと、ICR もそれぞれほど劣らない水準にあること、BALB が最も不活発であること、AKR も BALB 同様に不活発であること、DBA と C3H はこれらの中に位置することがわかる。縦軸は AIR-S に関する第 II 成分であるが、これに沿った変動はずっと少なく、系統による違いは顕著ではない。C3H と DBA は AIR-S が相対

的に多く、C57BL と AKR は少ないことがわかる。

Fig. 4 の縦軸が示す第 III 成分は毛づくろい (GRM) が中心内容である。これに限って見れば、DBA が際だって GRM が多く、C3H と BALB が最も少ない系統であることがわかる。DBA の特徴はこの GRM によって記述されるともいえる。

Fig. 5 は、第 IV 成分を縦軸としたものである。こ

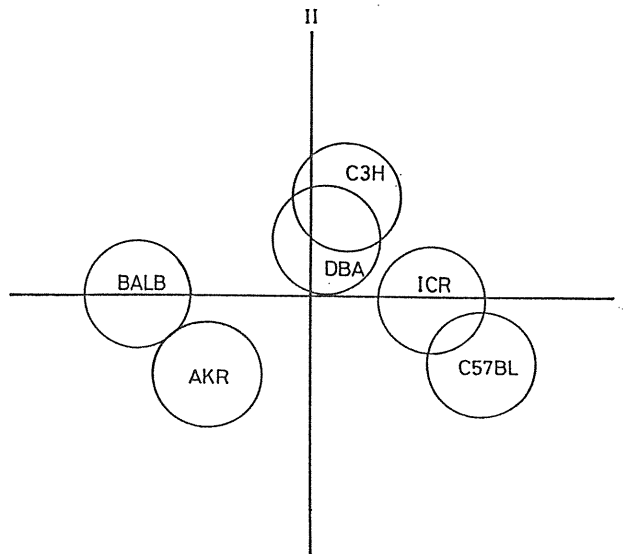


Fig. 3 Location of the strains in a space composed of component I and II which depicts differences in the open field behavior. 90% confidence region was shown by a circle.

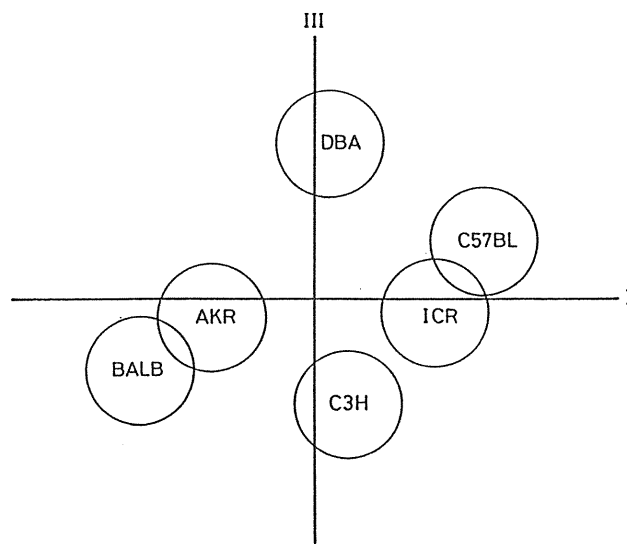


Fig. 4 Location of the strains in a space composed of component I and III. 90% confidence circles were shown.

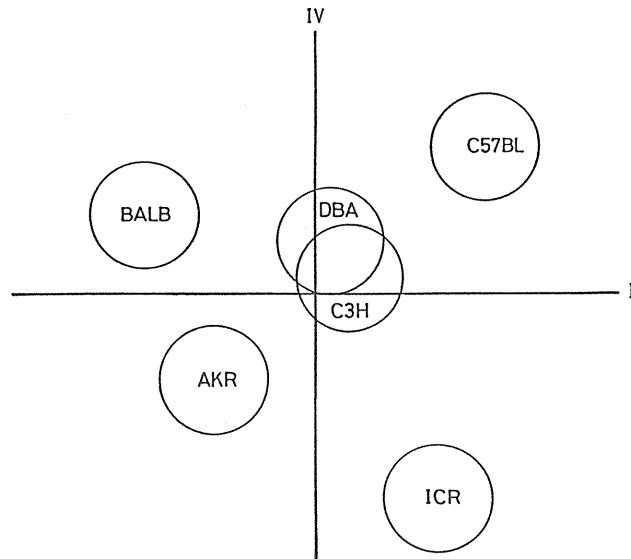


Fig. 5 Location of the strains in a space composed of component I and IV. 90% confidence circles were shown.

れは赤外線投受光器の穴や四隅に鼻を突っ込む活動を含む床の嗅ぎ回りを中心とした成分である。第Ⅰ成分上で活発な移動活動を示すC57BLとICRが第Ⅱ成分では両極端に位置することがわかる。すなわちこの平面で見ると、ICRは移動活動は多いものの、C57BLとは全く異なる動き方をしていることがわかる。明らかにICRは、他の行動をあまりみせず、オープンフィールド内を休みなく歩き(走り)まわっていた。

考 察

8項目による行動の直接観察から、幾つかの項目に関しては大きな系統差が見られた。C57BLは最も移動活動が活発で、DBAがそれに次ぎ、C3HとAKRは中間的な位置を占め、BALBが最も不活発であることは従来の結果と一致する(Thompson, 1953; Ehrman & Parsons, 1977)。ICRは研究例がなくその系統間順位について確かなことはいえない。

これまでアルビノマウスは、光嫌悪(photo-phobia)が強いために移動活動性が低いと考えられてきたが(McClearn, 1959; DeFries, 1969; Katz & Doyle, 1981), 本実験におけるアルビノであるICRの移動活動の水準は、一貫してC57BLに匹敵するほど高いことがわかった。また、AKRもC3Hの移動活動水準とほとんど同じく最低水準にあった。このことは、移動活動を規定するものがアルビニズムだけで

はないことをよく示している。これと同様な結果は他の研究にも示されている(牧野, 1991)。

行動項目ごとに系統の差異を検討しても統合的な記述は難しいので、項目間の相関に基づいてその全体構造を求めてみたが、その結果、オープンフィールド行動の中心内容は移動活動(LCMとAMB)であった。これは当然RSTに逆比例し、また排泄(DEF)とも負の相関を持った。移動活動の活発な個体は、REAR, OBJ-Sも多いことが分かった。いずれにしても、この成分は、マウスの全身的な運動活動に関係し、常識的にいえば、オープンフィールド内をどれくらい活発に動きまわるか否かを表現するものである。もう少し正確にいえば、これは、移動活動が活発な個体は立ち上がりや嗅ぎまわりも活発で、あまり休まず、排泄も少ないこと、およびその逆の傾向を両極とする次元を表わす。この移動活動の活発/不活発の成分は、従来の研究でこれまで何度も見い出されてきたものである(McClearn & Meredith, 1964; 牧野, 1976; Whimbey & Denenberg, 1967; Poley & Royce, 1970)。

他の成分上での各系統のちらばりは少なかった。寄与率も第Ⅰ成分と比べるとずっと少ないので当然である。ただし、第Ⅲ成分(GRM)では、DBAが他の系統に比べて多いこと、第Ⅳ成分(OBJ-S)では、ICRが際だって少ない傾向を示したことが注目される。ICRの第Ⅰ成分得点は高く、C57BLと同程度の水準であったことは、これらはいずれも活発な移動活動をする系統である。ICRは、すでに述べた通

り、せわしく走り回り、どちらかといえば、場面そのものから逃避しがっているような印象を与えるという点で、その内容はC57BLとは相当に異なっていた。ICRのこの傾向は、第Ⅳ成分上の得点の低さによく表われている。新奇場面からの逃避傾向が移動活動を増大させるという見解は以前にも主張されたことがあり(Welker, 1957)、ICRはこの逃避傾向を表出したという考えも可能だが、本実験結果だけからこう結論するのはむずかしい。

ここまで、オープンフィールド行動について情動性や探索や活動性による解釈を加えないで考察してきたが、本実験結果がこれら3つの解釈を妥当にする知見を新たにつけ加えたかといえば、それは難しい。しかし、直接観察から得られた資料は、伝統的に測定されることが多い赤外線横断数による移動活動に、実質的な補強ないしは批判を与えることができることは確かである。たとえば、それは典型的にはICRの解釈である。情動性の測度を移動活動量と排糞数とに定めた研究では、ICRは紛れもなく低情動の系統としなければならないが、他の行動項目の結果をあわせて考えると、それは極めて疑わしい。

情動的行動の実像に触れるには別のアプローチが必要である。それはおそらく、直観的にせよ主観的にせよ動物の情動的にみえる振舞いをまず観察によって見出し出すとする、あるいは結果として見だし得る研究(たとえば、Makino et al., 1991)になるであろう。HallもBroadhurstも、情動性が排糞数や移動活動量によって測定できること、すなわち測度の信頼性と妥当性の確立に多大な努力を払い、のちの多くの研究者もこの点に論点を絞ってきた。しかし、情動的な振舞いとは具体的にいかなる行動を指すかについては、奇妙なことに、ほとんど議論されてこなかった。事実Hallでさえ、ラットの情動的な振舞いそのものについては何の記述もしていないのである。

移動活動も排糞も情動的行動ではなくて、情動昂進も反映し得る行動、あるいはその結果である。言い換えれば、他の心的過程もそれに反映される。要するに、排糞や移動活動は、動物が情動的でなくても起こる普通の行動でもある。したがって、いくら精緻にそれを測定しても、真の情動性測定にはならない側面を本質的に残している。動物が情動的か否かは、動物が情動的行動を取るか否かに依存するのであって、客観的な測定値(たとえば、移動活動量や排糞数)を優先させて情動性の論議をすべきではない。その意味では、情動性研究は、その定量化ではなくて、情動的行動とはどんな行動かという定性

化が最初に行なわれるべきであったように思われる。

最後に、行動の構造については、少なくとも、本研究のように出現頻度の相互関係に基づく構造と、行動項目の出現順序に基づく構造とがあるので、今後の研究においては時系列的な解析も必要になろう(加藤・牧野, 1988; Makino et al., 1991)。後者が行動の意味づけにとって重要な手がかりを与えることは十分に考えられるからである。行動の系列構造がたとえば情動性の規定に役立つとすれば、それは従来の心理学にとって新たな方法論として十分に存立しうるのである。

要 約

5系統の近交系マウス(AKR, BALB, C3H, C57BL, DBA)、および1系のクローズドコロニーマウス(ICR)のオープンフィールド行動を、9行動項目に基づいた5秒単位の変形時間見本法により測定した。赤外線横断数と比較した結果、C57BL, DBAは移動活動の活発な系統、アルビノのAKRとBALBが不活発な系統であるという、従来の研究と同様の結果を得た。アルビノのICRはC57BLと同等な活発さを示したが、その内容はC57BLと異なっていた。

次に、出現頻度の相関に基づいて成分分析を行なったところ、最初の4成分で全体の約87%が説明されることが判った。第Ⅰ成分は、移動活動や立ち上がりを中心内容とするもので、他に嗅ぎまわりや排泄に高い正負の相関を持つ。この成分は全体の50%以上の分散を説明する最も重要な成分であることが判った。第Ⅱ成分以下はそれぞれ単独に、嗅ぎ、毛づくろい、嗅ぎまわりに関係する成分で、それぞれ13, 12, および10%の寄与をなすにすぎなかった。ただし、これらは或る系統のオープンフィールド行動の特徴的な型を記述するには必要かつ有効な成分であった。最後に、行動の定性的研究と行動の系列的な構造の解析も今後必要であることが指摘された。

引 用 文 献

- Archer, J. 1973 Tests for emotionality in rats and mice: A review. *Animal Behaviour*, **21**, 205-235.
Berlyne, D. E. 1960 Conflict, Arousal, and Curiosity. New York: McGraw-Hill, Inc. Pp. 104-135.
Broadhurst, P. L. 1960 Experiments in psychogenetics: Applications of biometrical

- genetics to the inheritance of behaviour. In H.J. Eysenck (Ed.) *Experiments in Personality*, Vol. 1 *Psychogenetics and Psychopharmacology*. London: Routledge & Kegan Paul Ltd. Pp. 3-70.
- DeFries, W. M. and 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, Inc. Pp.23-56.
- Denenberg, V. H. 1969 Open-field behavior in the rat: What does it mean? *Annals of the New York Academy of Science*, 159, 852-859.
- Ehrman, L. and Parsons, P. A. 1977 The genetics of behavior: Rodents In Ehrman & Parsons (Eds.) *The genetics of behavior*. Sunderland Sinauer Associates, Inc. Pp.189-214.
- 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. *The Hiroshima Forum for Psychology*, 3, 57-62.
- 藤田 統 1973 動物の情動性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.
- Gray, J. A. 1965 A time-sample study of the components of general Activity in selected strains of rats. *Canadian Journal of Psychology*, 19, 74-82.
- 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. 1951 The genetics of behavior. In S.S. Stevens (Ed.), *Handbook of Experimental Psychology*. New York: John Wiley & Sons, Inc. Pp. 304-329.
- 加藤克紀・牧野順四郎 1988 行動の系列分析に関する諸手法の展開 筑波大学心理学研究, 10, 91-102.
- Katz, R. J. and Doyle R. L. 1981 The albino locus and locomotor behavior in the mouse: Studies using extended test intervals. *Behavior Genetics*, 11, 167-172.
- 牧野順四郎 1978 情動性の構成概念的特質について 東京教育大学教育学部紀要, 24, 93-97.
- 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 1991 近交系マウスの長時間オープンフィールド行動 動物心理学研究, 41, 82-87.
- 牧野順四郎 1993 心理学における行動研究の意義 心理学評論, 36, 3-17.
- Makino, J., Kato, K. and Maes, F. W. 1991 Temporal structure of open-field behavior in inbred strains of mice. *Japanese Psychological Research*, 1991, 145-152.
- McClearn, G. E. 1959 The genetics of mouse behavior in novel situations. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 52, 62-67.
- McClearn, G. E. and Meredith, W. 1964 Dimensional analysis of activity and elimination in a genetically heterogeneous group of mice (*Mus musculus*). *Animal Behaviour*, 12, 1-10.
- Parsons, P. A. 1974 The behavioral phenotype in mice. *American Naturalist*, 108, 377-385.
- Poley, W. and Royce, J. R. 1970 Genotype, maternal stimulation, and factors of mouse emotionality. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71, 246-250.
- Streng, J. 1974 Exploration and learning behavior in mice selectively bred for high and low levels of activity. *Behavior Genetics*, 4, 191-204.
- Thompson, W. R. 1953 The inheritance of behavior: Behavioral differences in fifteen mouse strains. *Canadian Journal of Psychology*, 7, 145-155.
- Walsh, R. N. and Cummins, R. A. 1976 The open-field test: A critical review. *Psychological Bulletin*, 83, 482-304.
- Welker, W. I. 1957 Free vs forced exploration of a novel situation by rats. *Psychological Report*, 3, 95-108.
- Whimbey, A. E. and Denenberg, V. H. 1967 Two independent behavioral Dimensions in open field performance. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 63, 500-504.