

近交系マウスの2反応選択型回避学習の行動分析

筑波大学大学院(博)心理学研究科 森 俊之

筑波大学心理学系 牧野順四郎

Behavioral analysis of avoidance learning with two types of correct responses in inbred strains of mice

Toshiyuki Mori and Junshiro Makino (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305, Japan*)

Two inbred strains of mice (C3H/He, C57BL/6) were trained in the shuttle-box avoidance task where both locomotion to the adjacent room (L-typed response) and rearing or jumping (R-typed response) were effective to terminate CS and shock. The behavioral changes during ITI and CS period were observed by a time-sampling method. As a result of the training, C3H/He mice responded to shocks with L-typed responses and learned to avoid shocks with L-typed responses, though C3H/He mice were reported before to show R-typed responses to shocks. C57BL/6 mice learned this with L-typed responses, which is correspondent with the previous study. These results indicate that strain-characteristic responses to shock are not rigidly fixed but variable. Behavioral changes except correct responses were also found as the learning progressed. Specifically, both strains increased sniffing and stretching, and suppressed other activities during the ITI period on the first training day. It is suggested that analysis of those responses is important in investigation of the learning process.

Key words: avoidance learning, inbred strains of mice, responses to shock, spontaneous activities.

学習研究では、ある特定の「正反応」と呼ばれる行動が学習過程を反映するものとして注目されるのが普通である。そして生起率や強度など正反応の定量的な側面が精密に測定される。しかし、訓練に伴う行動の変容は、正反応だけとは限らず様々な行動に及ぶので、正反応の選び方によっては、解釈にずれが起り得る。例えば、元々走るのが不得手な動物や個体にとっては、走行時間の上昇が学習成立の基準として採用されれば、それは学習能力の解釈の上で大いに不利になるであろう。言い換えれば、個体の生得的な反応傾向の差異が直接に結論を左右する場合もあり得る。

学習は内的過程であるから、現実の遂行によりそれを理解するしか方法はないというのは事実であろう。能力という概念は元来は結果論であるし、遂行

から内部過程へという学習研究もこの意味では結果論を基礎としているのだから、なおさら反応や行動といった生体の出力系の特性や特徴に注意を払う必要がある。

近交系は遺伝的背景がはっきりと異なる動物群であるため、行動的差異がみられれば、それは遺伝的に由来することが比較的単純な論理からいえる。多くの学習課題で諸近交系がみせる遂行は、多かれ少なかれ異なるのが普通である。学習研究に近交系を用いた研究はこれまで多くはなかったが、近交系の使用が学習過程の分析に新たな視点を持ち込み得ることを示した研究結果がこれまで幾つか報告されている(Bovet, Bovet-Nitti, & Oliverio, 1969; 堤・牧野, 1986, 1990)。

堤・牧野(1990)は、C57BL/6は電撃に対して走行

する傾向(L反応)が強く、シャトル回避学習成績が優れているが、C3H/Heは立ち上がりや跳躍など上方向への反応傾向(R反応)が強く、通常のシャトル回避学習では成績が悪いが、立ち上がりも正反応として認められる回避課題状況では成績がよいことを見いだした。こうした結果は、回避学習において被験体の生得的な種特異的の防御反応を重視する Bolles (1970, 1972)の主張とも通ずるものである。

ところで、堤・牧野(1990)の研究には問題点が残されている。1つは、彼らも考察しているが、系統特徴的の反応型の一貫性に関する問題である。確かに、C57BL/6はL反応が優位で、C3H/HeはR反応がかなり優位であるようである。しかしC3H/Heでは、L反応が優位な個体も存在し、系統内の個体差が大きいという結果が現れているのである。したがって、電撃に対して示された反応が学習遂行の水準に影響をあたえることは確かであるが、各系統が電撃に対して放出する反応が固定的なものであるかどうかという点にははっきりしない。

もう1つ重要な問題は、堤・牧野(1986, 1990)の研究は、行動観察法に基礎をおくことから出発したが、学習の成立過程の観察がなされたわけではないということである。確かに彼らの研究は、被験体の行動を観察することで、C57BL/6とC3H/HeがそれぞれL型・R型優位の反応型を放出させやすいということを発見したという意味で重要である。しかし彼らの研究は、現実の学習場面においては行動観察が行われていない。

本研究は、堤・牧野(1990)と同様の2反応選択型回避手続きを用いることによって、近交系マウスの生得的反応傾向が回避学習に影響を及ぼすという考えを確かめるとともに、能動的回避学習場面における被験体の行動を観察し、学習の進行にともない行動がどのように変容していくかを記述することを目的として行われた。

方 法

被験体 筑波大学心理学系動物実験棟で維持されている2系統の近交系マウス(C3H/He, C57BL/6)の雄を、各系統10匹づつ計20匹用いた。各被験体とも、生後約20日齢で離乳され、雄雌別に1ケージ当たり3～5匹の割合で実験終了まで集団飼育された。餌水は、各ケージに常時設置された餌箱・水ビンにより自由に摂取することが可能であった。飼育室は、午前8時点灯午後8時消灯の12時間明/12時間暗の周期で、照明がなされた。実験開始時の時点で9～11週齢、平均体重は26.4gであった。

装置 堤・牧野(1990)が使用したものと同様の通過型シャトル箱を用いた。このシャトル箱は、側壁および天井は透明アクリル板、床はグリッドからなり、大きさは横24.5cm×奥行9.5cm×高さ12.25cmであった。装置中央には出入口(幅5.5cm×高さ6.5cm)の開いた仕切りがあり、装置天井中央にはCS呈示用のブザーが取り付けられていた。シーソー式の床に取り付けられたマイクロスイッチにより被験体の隣室への移動(L反応)が検出され、高さ8.5cmのところには張られた8対の赤外線ビームにより被験体の垂直方向への運動(R反応)を検出した。電撃呈示には、ショッカー・スクランブラー(TECHSERV社, Model 2903)が用いられ、刺激呈示など実験の制御は全てコンピュータシステムによってなされた。また、実験の様子をビデオ撮影するため、装置の正面にビデオカメラが設置された。

手続き 各被験体とも連続6日間の訓練を行った。初日(第0日目)は、電撃およびCSが全く呈示されない装置への馴化訓練を行い、翌日から5日間、L/R反応のどちらでも逃避・回避可能である2反応自由選択型の能動的回避訓練を、各日100試行、計500試行施した。各試行ともまずCSとして3kHzの音刺激が呈示され、その5秒後にUSとして0.2mAのスクランブル電撃が最大5秒間与えられた。CS呈示中にL/R反応のどちらかを示せば電撃を回避でき、電撃が呈示されてからもL/Rどちらかの反応により逃避が可能であった。各試行の刺激呈示前には、試行間間隔が平均20秒となるように5段階の間隔(10, 15, 20, 25, 30秒)でランダムに配置された。

行動観察 実験終了後、実験の様子を録画したビデオを再生し、以下の8つの行動項目について、1秒1回の時間見本法により記録をおこなった。但し、行動観察は、試行間間隔が30秒である試行(100試行中20試行)についてのみ、その試行間間隔中(ITI期:30秒間)、CS呈示中(CS期:5秒間)について行った。

<行動項目>

- ① Sniffing (Sn) 位置移動を伴わない嗅ぎ。その対象や程度は問わない。
- ② Locomotion-Short (LS) 同一コンパートメント内の移動。その方向・距離・速度は問わない。
- ③ Locomotion-Long (LL) コンパートメント間の移動。
- ④ Rearing & Leaning (Re) 後肢での立ち上がり。前肢は空中にういている場合と装置の壁についている場合とを含む。

- ⑤ Grooming (Gm) 毛づくろい動作.
- ⑥ Freezing (Fz) すくみ・静止.
- ⑦ Jumping (Jp) 上方向への跳躍.
- ⑧ Stretching (St) 後肢を固定させたまま全身を伸ばす動作, 及びその身体が伸びきった状態.

結果

1. 回避訓練の結果

回避反応の型と回避反応率

1日100試行を20試行毎に5ブロックに分け, それぞれのブロック毎に回避反応率を求め, それをFig. 1に示した. 正反応にはL反応とR反応の2種があるため, どちらのタイプの反応で回避がなされたかは, 模様わけによってその比率を表した.

Fig. 1から明白のように, C57BLもC3Hも両系統ともR型の回避反応は非常に少なく, L型の回避反応が大部分を占めていた. また, 両系統とも第1日目に急激に学習成績が上昇し, 第2日目以降については, C57BLは約75%前後で, C3Hは約85%前後で, ほぼ横ばい状態になる傾向が見られる.

L反応・R反応を込みにした回避反応数をもとに, 系統×日×ブロックの3要因の分散分析を行った. その結果, C3Hの方がC57BLよりも有意に学習成績が良かった($F [1,18] = 3.217, p < .05$).

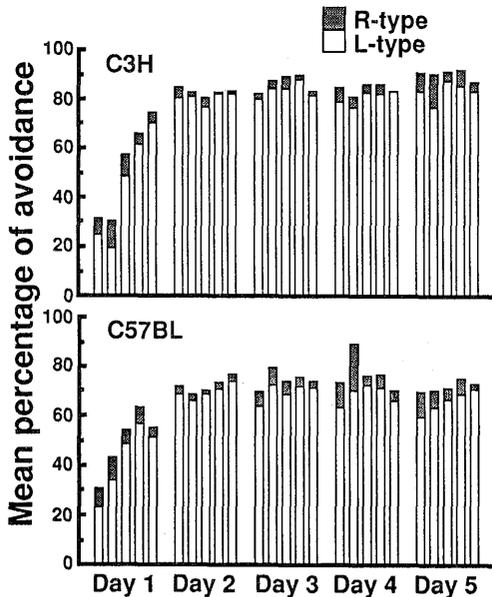


Fig. 1. The rate of avoidance by L and R-typed responses.

また, 日間($F [4,72] = 18.759, p < .01$), 日内($F [4,72] = 5.981, p < .01$)で有意に遂行水準の上昇が見られたが, 日内での遂行水準の上昇は, 日がたつにつれて次第に少なくなっていった($F [4,72] = 5.824, p < .01$).

逃避反応の型

堤・牧野(1990)によれば, 各系統が電撃に対して直接的に示す反応が回避学習の遂行に影響を及ぼすということであった. したがって, 直接に電撃を受けた際の電撃に対する反応ということで, 回避に失敗し, 電撃を受けてから5秒以内に逃避に成功した逃避反応の反応型の傾向を次に調べた. 逃避反応率を5日間5ブロックごとに求め, それを系統毎にFig. 2に示した.

Fig. 2から分かるように, 回避反応と同様に, C57BL, C3H 両系統ともL反応で逃避がなされることが圧倒的に多く, R反応で逃避がなされることは初日にわずかに見られるものの, 後にはほとんど見られなかった.

逃避・回避潜時

CSが呈示されてから, L型またはR型反応が現われるまでの潜時を, 20試行を1ブロックとして平均値を算出し, Fig. 3に示した.

分散分析の結果, C3Hの方がC57BLよりも有意に潜時が短かった($F [1,18] = 9.433, p < .05$). また, 両系統とも日間で有意に遂行水準が上昇したが($F [4,72] = 20.317, p < .01$), 日×ブロック($F [16,72] = 7.891, p < .01$), 系統×日×ブロック

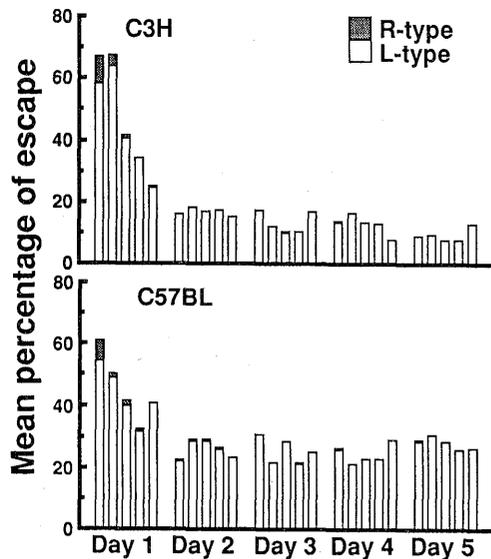


Fig. 2. The rate of escape by L and R-typed responses.

($F [16, 288] = 2.086, p < .01$)の交互作用がそれぞれ有意であり、日内での変化は系統によって様相が異なっていた。具体的には、C57BLは第1日目で急激に減少し、2日目以降は約3.6秒付近で比較的安定するのに対し、C3Hの方は第1日目で急激に減少した後、あまり安定せず減少したり増加したりしていた。

2. 行動観察の分析

自発活動成分のプロフィール

各系統の自発活動成分を比較するため、第0日目の行動の生起頻度を割合で表したものをFig. 4に示した。但し、生起頻度の少なかったJp, Fr, Stは、

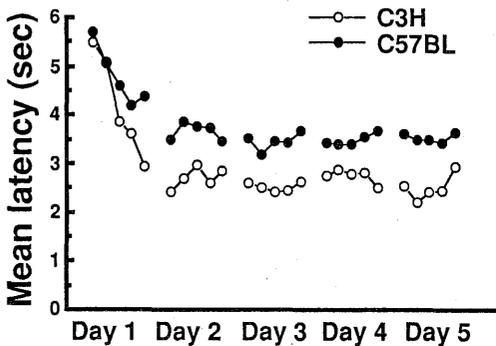


Fig. 3. The mean escape-avoidance latencies.

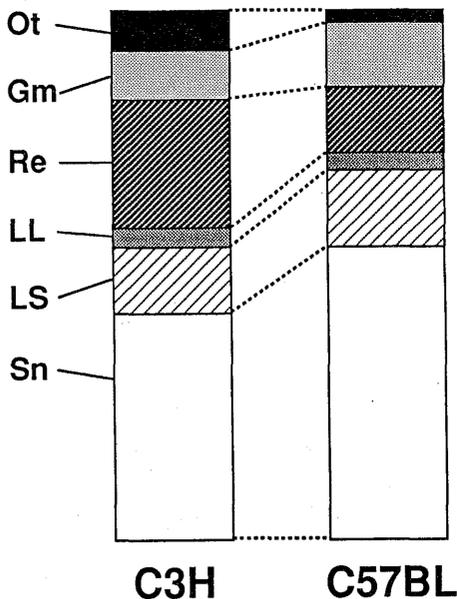


Fig. 4. Proportion of spontaneous activities in Day 0.

その他(Ot)として1つにまとめた。Fig. 4から明らかのように、Sn, LS, LL, Re, Gmの5項目によって行動全体の9割以上が占められており、他の行動項目はほとんど生起しなかった。特に両系統とも、Snの占める割合が非常に多く、C3Hでは約5割弱、C57BLでは約5割強を占めていた。両系統間の大きな違いは、C3HではReの生起がSnについて多く、C57BLの2倍近く生起したことである。また、C57BLはLSやGmがC3Hよりもやや多い傾向が見られた。

主要行動項目の分析

生起頻度の多かったSn, LS, LL, Re, Gmの5項目について、ITI期とCS期における生起頻度の6日間での変化を、行動項目毎に分析した。また、ITI期におけるStとCS期におけるFzも、全体として生起頻度が少なかったものの特徴的な日変化を示していたため分析を行った。Fig. 5~Fig. 10に各行動項目の生起頻度の日変化を図示した。

① Sniffing(Fig. 5)

ITI期には、全体を通してC57BLの方がC3Hよりも多く生起した($F [1, 18] = 21.593, p < .01$)。また、両系統とも第1日目に大きく増加し、その後日を追う毎に次第に減少していった($F [5, 90] = 10.584, p < .01$)。CS期にも、全体を通してC57BLの方がC3Hよりも多く($F [1, 18] = 7.240, p < .01$)、両系統とも第1日目にやや増加するものの第2日目に大きく減少し($F [5, 90] = 16.641, p < .01$)、その後は少ないままであった。

② Locomotion-Short(Fig. 6)

ITI期には、系統差は見られず、両系統とも第0日目に多く生起していたが、第1日目にその生起は大きく減少し、その後日を追う毎に次第に増加していった($F [5, 90] = 16.877, p < .01$)。CS期には、全体としてC57BLの方が多かった($F [1, 18] = 26.471, p < .01$)。また系統によって日変化の仕方が異なり($F [5, 90] = 3.348, p < .01$)、C57BLは第1日目で一度増加し、第2日目で減少しているのに対し、C3Hでは第1日目で大きく減少し、第4日目でやや増加する傾向をみせた。

③ Locomotion-Long(Fig. 7)

ITI/CS期ともに、有意な系統差は見られなかった。日変化は、ITI期には第1日目で大きく減少し、その後次第に増加していくのに対し($F [5, 90] = 13.856, p < .01$)、CS期では第1日目・第2日目と増加し($F [5, 90] = 59.896, p < .01$)、第3日目以降は変化がなかった。

④ Rearing & Leaning(Fig. 8)

ITI/CS期ともに、C3Hの方がC57BLよりも多く

生起した($F [1,18] = 62.936, p < .01$; $F [1,18] = 22.275, p < .01$). また、ITI期では第1日目大きく減少した後、再び増加していったのに対し($F [5,90] = 7.931, p < .01$), CS期では第1日目に大きく減少し($F [5,90] = 22.317, p < .01$), その後ほとんど生起はみられなかった。

⑤ Grooming(Fig. 9)

ITI/CS期とも、有意な系統差は見られなかった。ITI期での日変化は、C3Hでは第3日目、C57BLでは第2日目を境に、最初減少し、再び増加する傾向を示したが、有意な効果は認められなかった。CS期での日変化は、両系統とも第1日目に大きく減少し($F [5,90] = 19.903, p < .01$), その後はほとん

ど生起しなかった。

⑥ Stretching & Freezing(Fig. 10)

両系統とも、第1日目のITI期にStが多く生起し($F [5,90] = 3.999, p < .01$), それ以外の時にほとんど生起しなかった。Stの生起には、両系統間に有意な系統差は見られなかった。また、Fzが第1日目以降のCS期に出現するようになった。C3Hは第1日目に最高に達した後徐々に減少し、C57BLは第2日目に最高に達し、その後減少するがC3Hよりも比較的的生起し続けた。しかし、分散分析の結果は交互作用は有意でなく、日の主効果のみが有意だった($F [5,90] = 3.451, p < .01$).

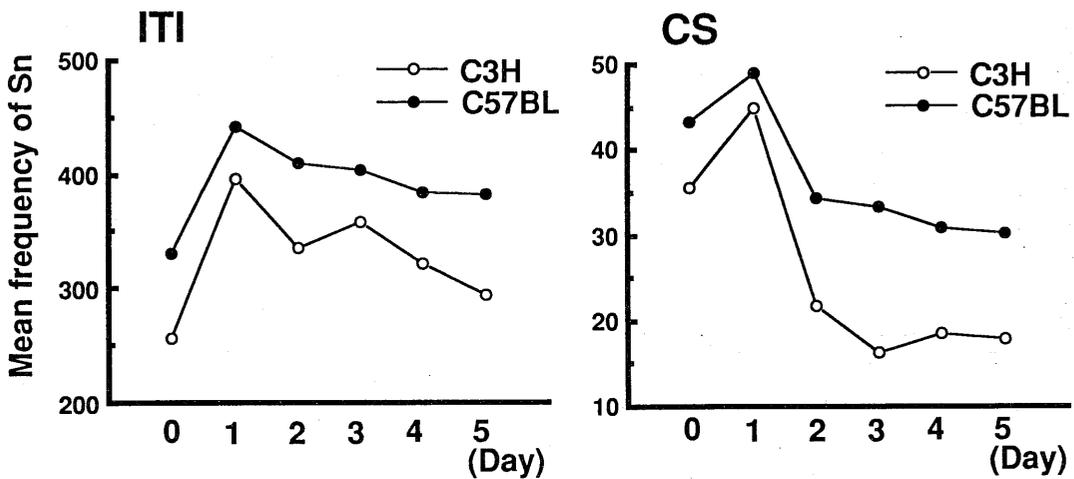


Fig. 5. The total frequencies of Sniffing (Sn) during ITI and CS period.

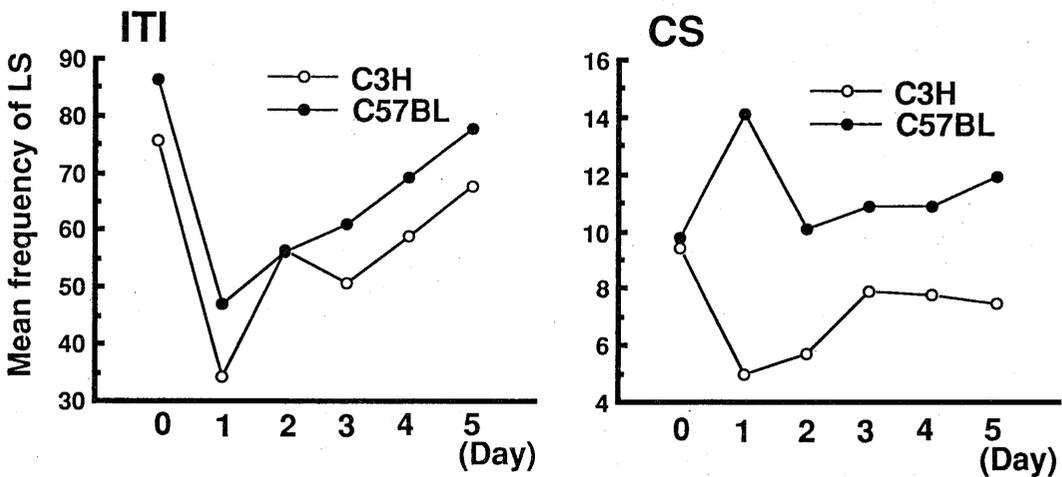


Fig. 6. The total frequencies of Locomotion-Short (LS) during ITI and CS period.

考察

本研究の目的は大きく分けて2つあった。第1は、堤・牧野(1990)の結果を確かめることであり、第2は、能動的回避学習場面における被験体の行動変容を観察し記述することであった。したがって、考察もこの2つに分けて行う。

1. 被験体の対電撃反応型と回避学習

本研究は、堤・牧野(1990)と同じ2反応自由選択場面における能動的回避学習実験を、彼らと同じ2系統の近交系マウスを用いて行った。したがって、C57BLはL反応によって電撃を回避することを学

習し、一方のC3HはR反応によって電撃を回避することを学習することが期待された。ところが、本実験の結果はこれとは大きく異なり、C57BLもC3Hも、ともにL反応によって回避することを学習した。しかもその遂行水準は、R反応が優勢であると考えられていたC3Hの方が、L反応が優勢であると考えられていたC57BLよりも有意に高かった。したがって本研究の結果は、L反応がC57BLに特徴的な防御反応でR反応がC3Hに特徴的な防御反応であるという堤・牧野(1990)の結果とは合わない。

しかしながら、電撃に対する反応が回避学習の成績に影響を及ぼしているという堤・牧野(1990)の主

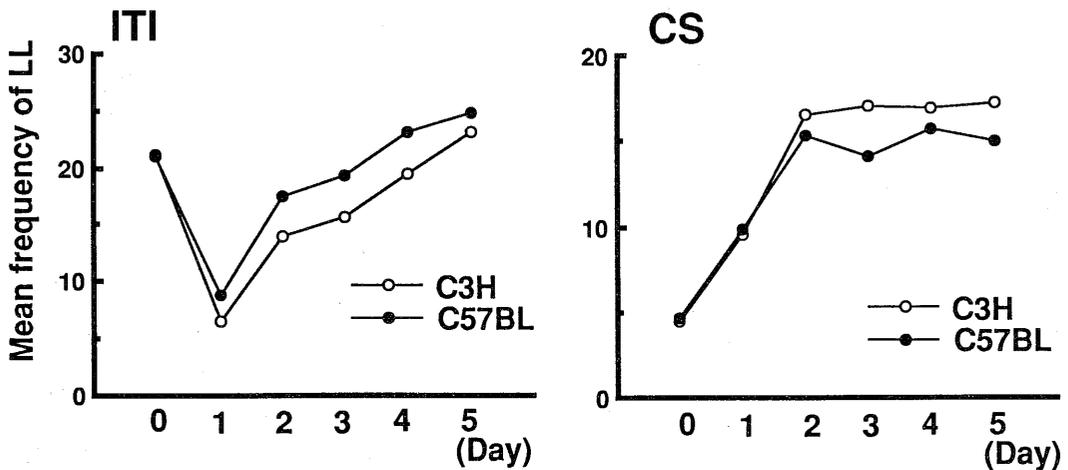


Fig. 7. The total frequencies of Locomotion-Long(LL) during ITI and CS period.

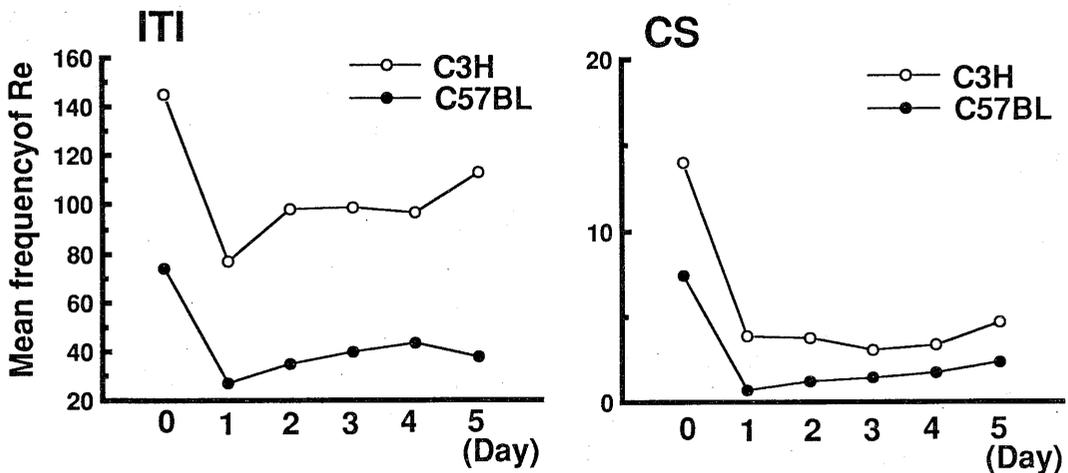


Fig. 8. The total frequencies of Rearing and Leaning(Re) during ITI and CS period.

張は、必ずしも誤っているわけではない。今回の実験では、確かに両系統ともL反応によって回避することを学習したが、直接に電撃を受けた際に被験体が行う行動もまた、両系統ともL反応であったのである。本研究では、堤・牧野(1990)のように必ず電撃を受けるような逃避訓練は行っていないが、回避訓練において回避に失敗し電撃を受けた際の逃避反応の結果を見ることによって、両系統ともR反応で逃避することはほとんどなく、大部分がL反応によって逃避する傾向があることが伺える。つまり電撃に対する被験体の反応が、堤・牧野(1990)と本研究では異なっていたために、学習された回避反応も両研究の間で異なっていたと考えられる。

ところで、序論でも触れたが、堤・牧野(1990)の実験においても、C3Hの中には電撃に対してR反応を示さずにL反応を示す個体も多くは存在するということが報告されている。そのことと今回の実験結果から考えると、C3Hが電撃に対して示すR反応が、あらゆる種類の電撃刺激に対して特徴的であり、固定的であるとは考えられない。むしろ、電撃に対する被験体の防御行動は、何らかの要因が影響して変化すると考える方がよいと思われる。実際、種特異的防御反応に従事する動物の傾向は絶対的・変容不可能なものではないということも報告されている(e.g., Modaresi, 1989)。

このような電撃に対する被験体の行動を決定して

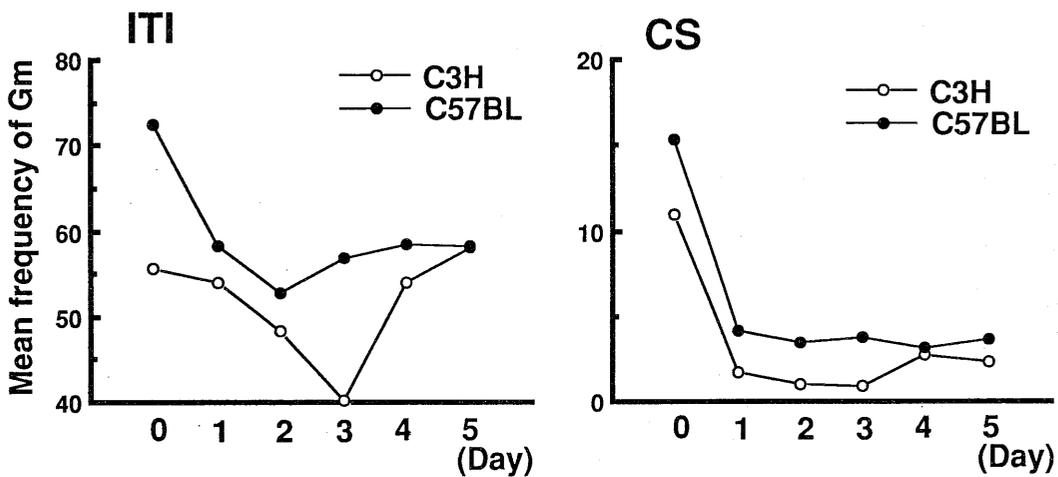


Fig. 9. The total frequencies of Grooming(Gm) during ITI and CS period.

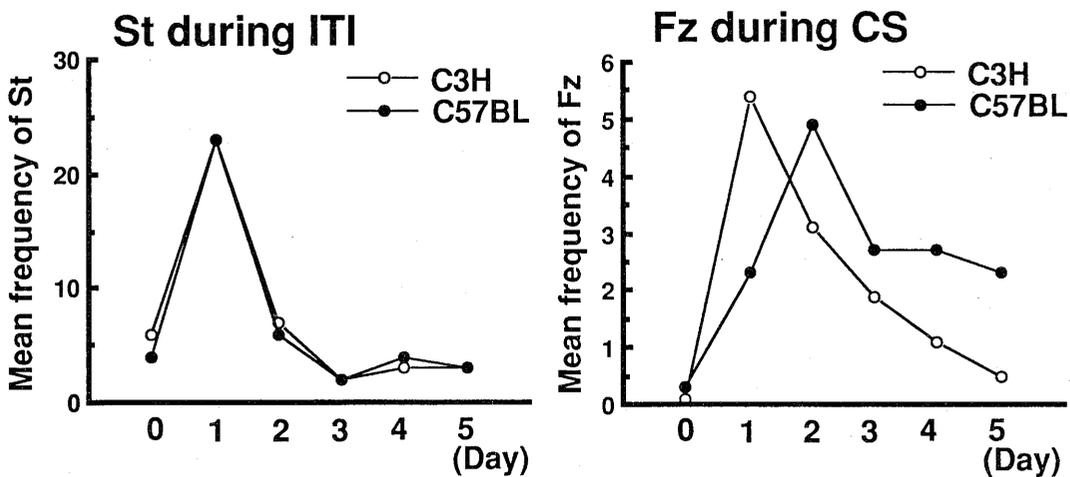


Fig.10. The total frequencies of Stretching(St) during ITI period, and Freezing(Fz) during CS period.

いる要因として第一に考えられるのは、電撃強度である。本実験で使用した電撃の強度は、堤・牧野(1990)と同様に公称上は0.2mAということであるが、電撃強度の測定法の違いにより実際には一致していなかった可能性がある。また、電撃強度によって引き起こされる被験体の行動が異なるという研究もある(e.g., Kimble, 1955; Trabasso & Thompson, 1962)。したがって、動物の反応傾向は変容不可能なものではないという観点から、こうした被験体の行動を決定している要因を明らかにしていくことが、今後の課題の1つであろう。

2. 能動的回避学習における行動の変容

次に行動観察の結果について考察する。本研究では、第0日目から第5日目までの全日にわたって、ITI期間・CS期間についての行動を観察・記録し、回避学習の進行とともに被験体の行動がどのように変化するかを、従来の正反応だけではなく、複数の反応から捉えようとした。行動観察の結果から、次のようなことが考えられる。

まず第1に、自発的な活動成分が系統によって特徴的に異なるということである。特に顕著な系統の特徴は、C3Hは立ち上がり非常に多いことである。こうした結果は、本実験と同じようにシャトル箱での自発活動成分を検討した堤・牧野(1986)の結果とも一致する。このようにC3Hに自発活動成分として立ち上がりが多いということは、R反応に対する回避随伴性が高まる可能性があるという点からR型回避反応を獲得しやすいと考えられるし、この系統が電撃に対してR反応を示しやすいということも結びついているのかもしれない。しかし、本研究の回避訓練の結果は、前述の通りR型回避反応は獲得されなかったし、電撃に対してもR反応を示すことはほとんどなかった。

第2に、CSや電撃が導入されると、直接CSや電撃には関係しないITI期における行動も、変化するということである。具体的には、第1日目には両系統ともSnの頻度が急激に増加し、それとともにそれ以外の行動項目の生起頻度が減少する。この結果は、電撃を与える前後での自発活動の変化を検討した牧野・堤(1981)と類似したものである。これらの結果によれば、電撃が導入されたことによって場面全体が危険な場面に転じたことを被験体が認知したと考えられなくもない。おそらくはこのために、一種の防御反応として全体的な活動傾向を減少させたのであろう。また、行動全体からみれば生起は少ないが、Stretchingが電撃の導入された1日目に増加する。この行動は、嫌悪刺激に対して強い注意が

喚起されてはいるが、それには近づけない一種の接近回避コンフリクトとして(van der Poel, 1979)、また新奇な物体や嫌悪な物体に対する情報収集行動として考えられており(e.g., MacDonald & Pinel, 1991)、この行動が現れることから、被験体が防御体制をとっていることが伺える。こうした反応傾向は、回避訓練を重ねるにつれ再び通常の自発活動レベルに戻っていくため、場面に対する嫌悪は、学習が進行するにつれ弱まると考えられる。

第3に、CS期における行動にも系統によって特徴があることである。両系統ともCS期にLLのしめる割合が増加し、それ以外の反応は減少していくが、これは両系統ともL反応での回避が獲得され、CS期の最後がLLで終了する試行が増加していくため当然の結果である。ところが、C57BLはC3Hよりも、Sn, LS, Fzなどが比較的多く、正反応を行う前に一度躊躇しているようにも思える。実際、逃避回避潜時もC57BLは有意に長くかかっている。こうした結果は、両系統とも同じL型反応で回避がなされた点では同じであるが、両系統の嫌悪刺激に対する対処行動は全く同じものとはいえないことを示すものである。したがって、回避学習を考える上では、単一の反応のみを分析するのではなく、様々な反応から考察を加えることが重要であると思われる。

ただ残念なことに、本研究ではITI期間、CS期間における行動の変容を記述したのであるが、CS期間については、その対象となる時間は最大5秒で、学習が進むに連れて減少していくということで、十分なデータを得ることができなかった。また、1秒1単位のタイムサンプリング法によって行動を記録したが、とくにCS期間などは短期間の間に行動が次々と変わっていき、現実的に1秒1単位でもその途中で複数の行動が起こってしまうこともあった。これらの問題点を改善すれば、回避行動の詳細がさらに明らかにされるであろう。

要約

本研究では能動的回避学習過程を行動的に明らかにするために、L反応(隣室への走行)とR反応(立ち上がりや跳躍)の2つが正反応とされる2反応選択型回避訓練を、L/R反応をそれぞれ特徴的に示しやすいと報告されてきた2系統の近交系マウス(C57BL/6, C3H/He)に実施し、その行動変化を観察した。回避訓練の結果、2系統の近交系マウスは、電撃に対してどちらもL反応を示し、回避もL反応によって学習した。このことより、電撃に対する反

応傾向が学習成績に影響を及ぼすが、これまでに報告されていた2系統に特徴的なL/R反応は、絶対的・固定的なものでなく、変化し得るものであることが示唆された。また、行動観察の結果、学習が進行するにつれて、正反応以外の行動も、試行間隔において、またCS呈示中において、それぞれ特徴的に変化していることが示され、回避学習過程の解明には、正反応以外の行動の分析も重要であることが示唆された。

引用文献

- Bolles, R.C. 1970 Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, **71**, 32-48.
- Bolles, R.C. 1972 The avoidance learning problem. In G.H. Bower (Ed), *The psychology of learning and motivation*. Vol.6, New York: Academic Press, Pp.97-145.
- Bovet, D., Bovet-Nitti, F., & Oliverio, A. 1969 Genetic aspects of learning and memory in mice. *Science*, **163**, 139-149.
- Kimble, G.A. 1955 Shock intensity and avoidance learning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **48**, 281-284.
- MacDonald, S.E. and Pinel, P.J. 1991 Information gathering: A component of the defensive behavior of rats and Old-World monkeys. *The Psychological Record*, **41**, 207-215.
- 牧野順四郎・堤 幸一 1981 近交系マウスの自発的諸活動に及ぼす電撃の効果 筑波大学心理学研究, **3**, 25-32.
- Modaresi, H.A. 1989 Reinforcement versus species-specific reactions as determinants of avoidance barpressing. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **15**, 65-74.
- Trabasso, T.R., & Thompson, R.W. 1962 Supplementary report: Shock intensity and unconditioned responding in a shuttle box. *Journal of Experimental Psychology*, **63**, 215-216.
- 堤 幸一・牧野順四郎 1986 近交系マウスの自発活動成分と逃避-回避成績の関係 心理学研究, **57**, 266-272.
- 堤 幸一・牧野順四郎 1990 2反応自由撰択場面における近交系マウスの逃避-回避学習 心理学研究, **61**, 255-262.
- van der Poel, A.M. 1979 A note on 'stretched attention', a behavioural element indicative of an approach-avoidance conflict in rats. *Animal behaviour*, **27**, 446-450.