

実験室コロニーにおける個体間の順位構造： ラットとマウスの比較¹⁾

筑波大学大学院(博)心理学研究科 磯部 聡

筑波大学心理学系 加藤 克紀・牧野順四郎

Dominance hierarchy in experimental colonies: Comparison between rats and mice

Satoshi Isobe, Katsunori Kato and Junshiro Makino (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305, Japan*)

Four rat colonies each consisting of four males and two females, and eight mouse colonies each consisting of three males and two females, were formed when the animals were 10-15 weeks old. One week later, the intruder test began. A male intruder was introduced into each colony once a week over five weeks. Aggressive behaviors of colony members, mainly toward the intruder, were observed in order to estimate the dominance hierarchy in those colonies. Stable and linear hierarchy was observed in mice. In contrast, no dominance hierarchy was established in rats, which was inconsistent with many findings. In the present study, rats used as an intruder were not isolated, whereas intruders were usually reared in isolation in the previous studies. It is conceivable that such a difference in the rearing condition might affect social interactions between an intruder and residents and/or among residents; in turn, this may change the dominance hierarchy estimated by the intruder test. However, intruders were not isolated in mouse colonies, although stable dominance hierarchy was observed in every colony. The intruder has been given little attention in experimental colony studies with both in rats and mice. The present study strongly suggests that factors affecting the intruder are important in evaluating the dominance hierarchy by the intruder test in rats.

Key words: dominance, intruder test, colony, rats, mice.

心理学は“心”や“行動”などの私的な事象を出発点としたため、基本的に興味は個体に向いている。ヒト以外の動物を対象とした分野でも同様であり、学習、記憶、情動などに関する多くの研究において個体が対象にされることが多い。しかしながら、“心”や“行動”は同種他個体から非常に大きな影響を受ける。現実に我々がどのように考え、どのように振

る舞うかは他人や社会の影響を非常に強く受けるのである。いいかえれば、個体の行動は、基本的に彼らの構成する社会の構造に規定され形成されてきた部分が少なくないと思われる。心理学において実験動物としてよく用いられてきたラットやマウスも、野生場面において単独で生活はしておらず、複数の個体がなわばりや順位を作って生活していることが知られている(和泉, 1973; Crowcroft, 1955)。実験動物による個体の行動研究が意味を持つためにも、その種がどのような社会構造を作り、相互に行動しあっているかを知ることが大切である。

1)本研究の一部は、平成4年度筑波大学人間学類卒業生の山崎薫さんが卒業研究として行ったものです。特に記して感謝します。

齧歯類の社会に関する実験的研究はUhrich (1938)に始まる。UhrichはSchjelder-Ebbe (1913)のニワトリのつつきの順位の研究に触発されて、マウスの順位に関する実験的研究を計画し、数多くのマウスのコロニーを作り、約2年間にわたって行動観察を行った。その結果マウスの順位関係は1匹のオスのみが他のオスに対して絶対的な優位にたつ“独裁型”(despotism)であるとした。また、ラットの集団に関する研究としてはGrant & Chance (1958)のものがあり、オスのみのコロニーではその成員が4匹以下の時に直線的な順位が出来上がることを明らかにした。

Ebbe (1913)や、Uhrich (1938), Grant & Chance (1958)の研究においては、コロニー内で起こる自然発生的な闘争(spontaneous fighting)に基づいてコロニーの順位構造が決定されていた。この方法はコロニー内の順位を知るためにコロニーに手を加えることなく観察を行うという点で自然ではあるが、実験動物を用いると自然発生的な闘争自体がなかなか起こらないために観察時間が非常に長くなったり、観察時間によって異なった結果が得られてしまうという欠点があった。

1960年代の半ばから、攻撃行動研究において“実験室ラットに野生ラットと同程度の激しい攻撃行動を表出させることができるか”という問題が特に検討されていた。そして、ほどなく、集団で飼育された実験室ラットのコロニーの中へ見知らぬオスを入れてやるとコロニー成員がその見知らぬオスに対して非常に激しい攻撃を行う、という観察結果を利用したイントルーダーテスト(intruder test)という手法が用いられるようになった。そこでは、コロニー内の個々の成員が示す攻撃の量や行動パターンのみが注目されていた(cf. Blanchard, Fukunaga, Blanchard & Kelley, 1975; Blanchard & Blanchard, 1980)。すなわち、イントルーダーテストとは、コロニー成員のうち特定の個体のみを残し、そこへイントルーダーを投入する手続きを意味することが多い。つまり、オス1匹のみコロニーに残した状態や、メス成員を取り除いてオス成員のみの状態でイントルーダーテストを行うことが多いのである。コロニー成員をそのままにした状態でコロニーに対してイントルーダーを投入するという手続きを取っている研究は非常に少ない。

ところで、複数のコロニー成員がイントルーダーに対して示す攻撃量は一様ではなく、特定の成員が集中的にイントルーダーを攻撃することがよく観察される。このことは、各個体のイントルーダーに対する攻撃量の違いをもとに順位を定めることも可能

であることを示唆する。すなわち、イントルーダーに対して攻撃量の多かった個体から順に高順位であるとみなすのである。このように考えれば、イントルーダーテストはコロニー成員間の相互関係とコロニーの社会的な構造を探る手段になり得る。実際、ラットを用いた研究において、イントルーダーに対する攻撃量とコロニー成員に対する自然発生的な攻撃量の間には高い相関がみられることが知られている(Flannelly & Lore, 1975; 安念・藤田, 1980)。このテストは動物の社会において基本的な構造である順位性となわばり性を利用しているという点で、生態学的妥当性も比較的高い。また、イントルーダーテストは短時間で済むことから、これを反復することによって順位構造の形成過程を調べることができる。安念(1986, 1989)は情動性に関して選択交配されたラットのコロニーの順位構造を調べるために、この方法を使って成功している。

マウスについては自然発生的な闘争をもとにした順位の研究が多く(Warne, 1947; Poole & Morgan, 1973), イントルーダーテストを使って順位構造の形成過程を量的にとらえた研究自体が少ない。Hayashi (1993)はマウスのコロニー内の順位構造の形成過程を経時的に調べているが、イントルーダーテストは用いていない。Uhrich (1938)の論文では、具体的なデータは示されていないものの、優位なオスが侵入者に対して優先的に攻撃を加えることが報告されており、マウスにおいてもラットと同様にイントルーダーテストによって順位構造を調べることができると考えられる。

ラットについては、そのイントルーダーテストの結果として得られる攻撃量や攻撃潜時などの測度は、コロニー成員やイントルーダーの年齢(Takahashi & Lore, 1983; Thor & Flannelly, 1976), メスの存在(Flannelly & Lore, 1977), 以前の社会的経験(Lore, Flannelly & Farina, 1976), 物理的環境(Thor, 1976; Nikolettsea & Lore, 1981)などの影響をかなり受けやすいということが知られている。このような要因がマウスのイントルーダーテストに対して、それぞれどのように関わっているのかは興味深い。しかしそのような研究はない。マウスのイントルーダーテストによって得られる順位構造に関して基礎資料すらまだないのである。実験室で利用されるラット、マウスの社会構造と社会行動の異同に関する知見を得ることは、両種の社会行動を研究する上で不可欠であるのみならず、種に応じたさまざまな要因の統制や、あるいは実験目的に応じた適切な種の選定という観点からも重要であろう。

本研究は、ラットとマウスのコロニーに対してイ

ントルーダーテストを行うことにより、ラットとマウスの順位構造の形成過程に関する基礎的なデータを得ることを目的として行われた。実験1ではラットのコロニーを、実験2ではマウスのコロニーを対象にした。

実験 1

ラットのコロニー内順位の形成過程を、イントルーダーテストを用いて検討した。

方法

被験体 筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきたWistar-Imamichi系ラットのオス36匹およびメス8匹を用いた。そのうちオス20匹はイントルーダーとして用い、残りの個体は全てコロニー成員として用いた。

コロニー成員、イントルーダーとも投入時まで、ステンレス製のラット用飼育ケージ(40×22×17cm)において4から6匹で集団飼育した。餌、水は自由摂取できるようにした。

装置 コロニー用の囲いとして90×90×60cm(内側88×88×59cm)の合板製の箱を用いた。餌水が自由摂取できるように、囲いの中には水ビンと餌箱を設置した。おがくずは実験期間中1度のみ、イントルーダーテストのない日に交換した。囲いの上部にはネズミ返しとして幅15cmの透明アクリル板を取り付けた。囲いは、8:00点灯、20:00消灯の12時間の明暗サイクル下においた。室温は常に24-26℃に保った。

コロニー形成 コロニー用の囲いに所定の動物を入れ、コロニーを形成した。1つのコロニーは、オス4匹メス2匹で構成し、合計4つのコロニーを作った。コロニー形成時のコロニー成員はオス77-104日齢、メス73-90日齢であった。また、イントルーダーの日齢はコロニー成員とほぼ同じであった。同一コロニーのコロニー成員は互いに同居経験がないように別々のケージで飼育された個体を用いた。コロニー形成時、各コロニー成員には個体識別用の印がつけられた。

イントルーダーテスト コロニー形成の1週間後から5週間にわたり、各週の第1日目にイントルーダーテストを各コロニーごとに計5回行った。イントルーダーを1匹ずつ各囲いの中央に投入し、10分間放置した。テストは暗期(20:30-0:00)に行った。1個体を実験期間中2度イントルーダーとして使用したが、同一コロニーに2度投入されることはなかった。イントルーダーテスト中のコロニー成員及びイントルーダーの行動は、囲いの上方1.8mの

所に設置したカメラを通してビデオ記録した。

行動観察 実験終了後、イントルーダーテストのビデオ記録を再生し、イントルーダーテスト時における各被験体間の攻撃行動をレスポンスサンプリング法で記録した。攻撃行動としてはAttack, Bite, On-Top-of, Aggressive Groomingを用いた。本実験においてそれぞれの行動は以下のように定義した。

Attack: 相手に対して飛びかかってゆく行動。ラットの場合、相手の鼻先に向かって飛びかかること(Lunging)や、相手の側面にまわって飛びかかること(Lateral Attack)が多い。

Bite: 相手をかむ行動。多くの場合、相手の背部からわき腹をかむ。かまれた側は体を激しくくねらせる。

On-Top-of: 仰向けになった相手の上に乗る行動。このとき相手個体は仰向けになっている(On-the-Back)。仰向けになった姿勢は一般に服従行動(Submissive Posture)であると考えられている。

Aggressive Grooming: 相手の毛をひきむしったり、激しくなめ回したりする行動。激しさの点で通常のGroomingとは容易に区別できる。

これらの行動項目には、Grant & Mackintosh (1963)が作成した齧歯類の社会行動目録において攻撃行動要素(aggressive element)として分類された項目が全て含まれている。また、安念(1989)行ったイントルーダーに対する社会行動の系列分析において、 α 群(相手に危害を加える基本行動要素)および β 群(α 群の下位行動要素)として分類された行動も全て含んでいる。それゆえ、これらの攻撃行動の回数を総計したものを攻撃量とした。

順位の決定 オスの順位の決定は、5回のイントルーダーテストの総攻撃量が最も多かった個体を1位体、以下攻撃量の多い順に2位体、3位体、4位体とした。

結果と考察

全てのコロニーについて、1位体、2位体、3位体、4位体、メス、イントルーダーそれぞれの攻撃量を合計した。メスについては攻撃のパターンが似ていたため、まとめて1個体として示した。この合計した攻撃量を図示したのがFig. 1である。全体的な攻撃量は、第1週から第5週にかけて徐々に増加している。第1週は順位による攻撃量の違いは明らかではないが、第2週、第3週と1位体の攻撃量が他の個体に比べて圧倒的に多くなっている。ところが、第4週になるとメスからイントルーダーに対する攻撃が非常に増加し、オスの中では1位体と2位体の攻撃量が3位体、4位体の攻撃量よりはわず

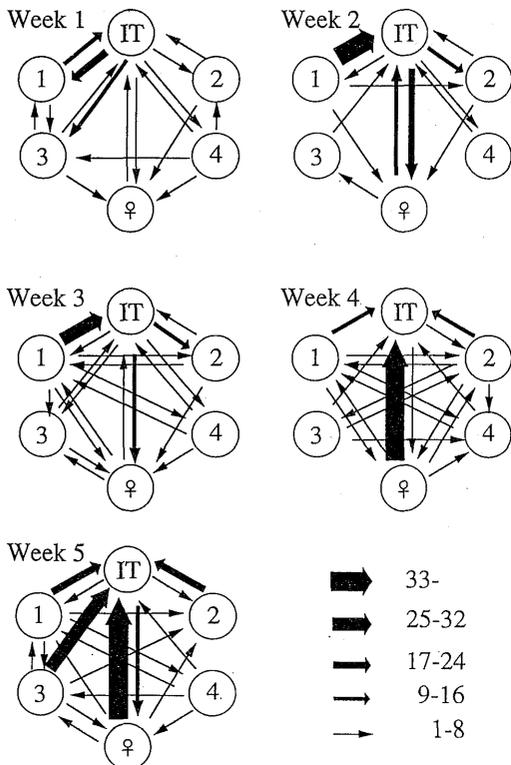


Fig. 1 Developmental change in dominance hierarchy in experimental colonies in rats. Ranks among males, which are indicated by numbers in circles, were determined by total aggression scores obtained by the intruder test of five weeks. Aggression scores for each male were summed up through five intruder tests. The male of the highest score was designated as the first (alpha) male in a colony, and the male of the second highest as the second male, and so on. The scores of males given equal ranks were added across colonies. Total scores of all females in each test were illustrated. The width and the direction of each arrow indicates the amount of the aggression score and the direction of aggression, respectively. "IT" means the intruder. No stable hierarchy was found in rats.

かながら多い程度になった。第5週になると、メスの攻撃量は相変わらず多く、さらに3位体の攻撃が非常に多くなった。約1カ月の実験期間中、どのコロニーでも優位な個体は安定せず、明確な順位構造も認められなかった。

この結果は、ラットのコロニーにおけるイントルーダーテストで直線的な順位がはっきりと成立す

ることが示された安全・藤田(1980)と異なっていた。この点については、全体的考察でさらに触れる。

実験 2

実験2では、マウスのコロニーに対してイントルーダーテストを行い、コロニー内順位の形成過程を検討した。

方法

被験体 筑波大学心理学系動物実験棟で維持されてきたCrj:CD-1(ICR)系マウスのオス56匹及びメス16匹を用いた。そのうちオス32匹はイントルーダーとして用い、残りの個体は全てコロニー成員として用いた。イントルーダー、コロニー成員とも、コロニー用の囲いに投入される時までマウス用ケージ(23.0×16.5×12.5cm)で飼育した。餌・水は自由摂取させた。底面にはオガクズを敷き、ケージの上部には、金網の上ぶたを取り付けた。ケージは週に一回、新しいオガクズを入れたケージと交換した。

装置 コロニー用の囲いとして、内側59.0×50.0×49.5cmの灰色塩化ビニール製の箱を用いた。囲いの底面には厚さ2mmの合板が敷かれ、そのうえにオガクズがまかれた。餌・水を自由摂取できるように、水びんを囲いの一角に取り付け、餌は囲いの中に適宜補給した。囲いは、8:00点灯、20:00消灯の12時間の明暗サイクル下に置いた。室温は24~26度に保った。実験期間中オガクズの交換は行わなかった。

コロニー形成 1つのコロニーはオス3匹・メス2匹で構成し、合計8つのコロニーを作った。コロニー投入時、各被験体は10~14週齢であった。各コロニーの成員の日齢の差は5日以内に揃えた。同一コロニーの成員は、リッターメイトが含まれないように配慮したが、交配の都合で半数のコロニーのメスはリッターメイトであった。コロニー形成時、各被験体には個体識別用の印が付けられた。

イントルーダーテスト コロニー形成の1週間後から5週間にわたり、各週の第1日目にイントルーダーテストを各コロニーごとに計5回行った。テストは暗期(20:00-0:30)に行った。イントルーダーを1匹ずつ各囲いの中央に投入し、15分間放置した。1個体を実験期間中1~3度イントルーダーとして使用したが、同一コロニーに2度投入されることはなかった。イントルーダーテスト中のコロニー成員及びイントルーダーの行動は、囲いの上方1mに設置したカメラを通じてビデオ記録された。

行動観察 実験後ビデオ記録の反復再生により、

各個体の Attack および Fight をチェックした。マウスの行動はラットの行動に比べ非常に速いため、行動記録は実験 1 と異なりタイムサンプリング法によって行った。すなわち Attack および Fight について、10秒間に少なくとも 1 回出現したとき、記録用紙に攻撃した個体と攻撃された個体をチェックした。

15分間の Attack と Fight の総数を攻撃量とした。Attack と Fight の判定は、以下の基準により行った。Attack: 相手の横腹、尻、四肢をかむ行動(Biting) および、前肢での攻撃。Attack を受けた個体は、後肢で立ち上がるか、または走り去る。この場合、Attack を行った個体が攻撃した個体で、相手の攻撃により逃走した個体が攻撃を受けた個体である。

Fight: 2匹のマウスが取り組みあって転がる行動(Wrestling)及び、互いにかみ合う行動。ここでは、一方の攻撃が激しくて、そのために2匹が取り組みあっているように見えたものも含む。ここでの攻撃をした個体は、Fight の最後まで相手を攻撃し続けた個体で、攻撃を受けた個体は、取り組み合いの途中で逃げた個体、もしくは受け身になった個体である。

順位の設定 オスの順位の設定は、5回のイントルーダーテストの総攻撃量が最も多かった個体を1位体、以下攻撃量の多い順に2位体、3位体とした。

結果と考察

全てのコロニーについて、1位体、2位体、3位体、メス、イントルーダーそれぞれの攻撃量を合計した。メスについては攻撃のパターンが似ていたため、まとめて1個体として示した。この合計した攻撃量を図示したのが Fig. 2 である。1位体、2位体、3位体の各個体の攻撃量には大きな差があり、コロニー内の優劣の順位が認められた。1位体は、2位体、3位体に対して優位であり、2位体は3位体に対して優位であった。本実験で示された順位は、Uhrich (1938)の研究でマウスの主な社会構造であるとされた独裁型とは異なる直線型の順位構造であった。さらに、イントルーダーテスト時の攻撃行動は、優位体がイントルーダーや劣位体へ一方的に行うのではなく、量は少ないものの劣位体やイントルーダーから優位体への攻撃も確認された。このことは、順位が絶対的なものではなく、相対的であることを示唆する。メスによるイントルーダーへの攻撃は、イントルーダーテストの回数を重ねるにつれて増加した。

これらの結果から、マウスのコロニーのイント

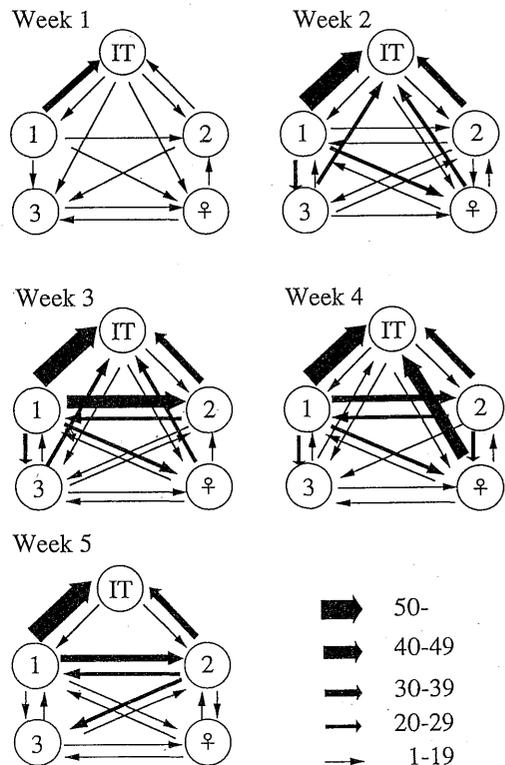


Fig. 2 Developmental change in dominance hierarchy in mice. Ranks among males were determined in the same way as in rats. Stable and linear hierarchy was shown in mice.

ルーダーテストにおいては、優先的にイントルーダーに対して攻撃を加える優位個体が第1週から始まり始め、それが1カ月以上にわたりほとんど変化しないことがわかった。しかし、時には劣位個体が優位個体に対して攻撃を行うこともあるため、その順位が相対的であることが推測された。

全体的考察

本研究では、ラットとマウスのコロニーに対して、コロニー形成時から5週間にわたり5回のイントルーダーテストを行い、順位関係の成立過程と順位構造について、両者を比較検討した。

ラットにおいては明確な順位関係が見られず、一方マウスでは明白な順位関係が見られた。ただし、これらの結果から、ラットには順位構造がなく、マウスにはあるとしてしまうのは適切でないことは勿論である。なぜなら、これまでの研究においてラットに順位構造が見られることが数多く報告されてい

るからである(cf. Grant & Chance, 1958; Blanchard et al., 1975; 安念, 1980). さらに, ラットではイントルーダーテストによって順位構造を判定することができないとってしまうのも短絡的であろう. イントルーダーテストにおいては, さまざまな要因によってその攻撃量や攻撃潜時が変わってしまうことが知られており(Lore, Nikoletsea & Takahashi, 1984), 同様にコロニー成員間の攻撃量の違いもそれらの要因と交互作用する可能性がある.

イントルーダーテストの結果に影響する要因はいくつか知られているが, 実験1におけるコロニーの広さや投入時間などには従来の研究と大きな差がなかった. 異なっていたのはイントルーダーの飼育条件である. ラットを用いた研究においては, イントルーダー個体は隔離飼育処置されることが多い. これは, もともとイントルーダーテストが攻撃性研究の中で行われてきた経緯によるが, 隔離飼育されたイントルーダーの方がコロニー成員からより多くの攻撃を引き出すので都合がよいからである. 実際, 隔離飼育されたイントルーダーを, 隔離飼育ラットの集団と集団飼育ラットの集団の中に投入したところ, 集団飼育ラットの集団に投入されたときのみ激しい攻撃が起こり, 集団飼育ラットの集団に集団飼育のイントルーダーを投入した場合は, 闘争が起こらないことが報告されている(Luciano & Lore, 1975). 実験1では, 闘争が起こらなかった訳ではないが, その闘争の激しさや意味あいが隔離飼育イントルーダーを使ったイントルーダーテストとは異なってしまった可能性があり, その結果, 明白な順位構造が見いだせなかった可能性が大きい.

マウスについてもイントルーダーの隔離飼育の有無とコロニー側の反応について調べた研究がある. Cairns & Nakelski (1970)は, 隔離飼育個体が攻撃行動を示しやすくなる原因を検討する目的で, マウスの小集団に集団飼育個体あるいは隔離飼育個体を投入した. その結果, 隔離飼育個体は集団飼育個体よりも, より多くの攻撃を受けた. その原因として, 隔離飼育個体は全般に他個体に対して過敏であることが示唆された. また, 加藤(1992)は, 集団飼育個体と隔離飼育個体の出会わせテスト場面での社会行動の系列分析を行い, 隔離飼育個体は集団飼育個体に対して追従行動を多く示すことを明らかにしている. このようにマウスの場合も, コロニー成員の隔離飼育個体に対する攻撃行動は, 集団飼育個体に対するそれとは異なることが強く示唆されるが, 実際には実験2の結果から集団飼育イントルーダーに対する攻撃からも明確な順位を得ることができた.

このようなラットとマウスの隔離飼育の効果の違

いについては, その生態の違いがそれを説明するかもしれない. 和泉(1973)によれば, 野生ラットの集団は成獣が2匹以下の家族的集団と成獣が多くなる多頭の集団に分かれる. このどちらの形態を取るにせよ, ラットは生態場面において集団で生活している. 一方, マウスは低密度の時にはそれぞれがなわばりを作り, 高密度の時は社会的な順位構造を発達させることが知られている(Anderson, 1961). つまり, マウスは一時的にせよ個体が単独で生息することがある. 時には一個体のみで生息するマウスにとって隔離飼育処置はそれほど深刻なものではないが, 常に集団で生息するラットにとって隔離飼育処置は社会行動のパターンを大きく変えてしまうほど深刻な影響を及ぼすのかも知れない.

別の説明としてマウスとラットの攻撃性もともと違うということも考えられる. すなわち, マウスは隔離飼育処置をしなくても十分に攻撃的であるが, ラットは隔離飼育処置をしなくて攻撃的にならないという説明である. 残念ながらこの比較研究はない. それは必要と考えられるが現実には難しい. 生態的な知識を援用しながら, 実験室コロニー研究を積み重ね両種を比較して行けば, この問題に対する解答に近づくことができると思われる.

これまでの研究においては, 概してコロニー成員側の要因に注意が集中しており, イントルーダー側の要因はほとんど考慮されてこなかった. 今後はイントルーダー側の要因に対しても十分に注意を払う必要がある. イントルーダーの隔離飼育が, コロニー成員やイントルーダー自身の行動をどのように変化させるかを明らかにできれば, 攻撃行動がどのような個体間の行動的相互作用の結果としておこるのか, そして, それがコロニー成員間の順位構造をどのように変えるのかを検討できるであろう.

引用文献

- Anderson, P.K. 1961 Density, social structure, and nonsocial environment in house-mouse populations and the implications for regulation of numbers. *Transactions of the New York Academy of Sciences. ser.2.*, **23**, 447-451.
- 安念保昌 1986 情動性に関して選択交配されたラットにおける侵入者攻撃と順位行動—情動性と社会的体制化1— 心理学研究, **57**, 273-280.
- 安念保昌 1989 情動性に関して選択交配されたラットにおける社会行動の系列構造と発達の効果 心理学研究, **59**, 326-333.
- 安念保昌・藤田 統 1980 ラットの攻撃行動に関

- する研究—コロニー場面における順位と侵入者攻撃の発達を中心に— 動物心理学年報, **30**, 46.
- Blanchard, R.J. & Blanchard, D.C. 1980 The colony model: Experience counts. *Behavioral and Neural Biology*, **30**, 109-112.
- Blanchard, R.J., Fukunaga, K., Blanchard, D.C., & Kelley, M.J. 1975 Conspecific aggression in the laboratory rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **89**, 1204-1209.
- Cairns, R.B. & Nakelski, J.S. 1970 On fighting in mice: Situational determinants of intragroup dyadic stimulation. *Psychonomic Science*, **18**, 16-17.
- Crowcroft, P. 1955 Territoriality in wild house mice, *Mus musculus* L. *Journal of Mammalogy*, **36**, 219-262.
- Flannelly, K. & Lore, R. 1975 Dominance—subordination in cohabiting pairs of adult rats: Effects on aggressive behavior. *Aggressive Behavior*, **1**, 331-340.
- Flannelly, K. & Lore, R. 1977 The influence of females upon aggression in domestic male rats (*Rattus norvegicus*). *Animal Behaviour*, **25**, 654-659.
- Grant, E.C. & Chance, M.R.A. 1958 Rank order in caged rats. *Animal Behaviour*, **6**, 183-194.
- Grant, E.C. & Mackintosh, J.H. 1963 A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. *Behaviour*, **21**, 246-259.
- Hayashi, S. 1993 Development and diversity of social structure in male mice. *Journal of Ethology*, **11**, 77-82.
- 和泉 剛 1973 自然環境におけるドブネズミの社会行動(特にその集団型について) 日本生態学会誌, **23**, 55-64.
- 加藤克紀 1992 隔離飼育マウスの行動の構造 筑波大学博士論文
- Lore, R., Flannelly, K., & Farina, P. 1976 Ultrasounds produced by rats accompany decreases in intraspecific fighting. *Aggressive Behavior*, **7**, 253-257.
- Lore, R., Nikolettseas, M., & Takahashi, L. 1984 Colony aggression in laboratory rats: A review and some recommendations. *Aggressive Behavior*, **10**, 59-71.
- Luciano, D. & Lore, R. 1975 Aggression and social experience in domesticated rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **88**, 917-923.
- Poole, T.B. & Morgan, H.D.R. 1973 Differences in aggressive behavior between male mice (*Mus musculus* L.) in colonies of different sizes. *Animal Behaviour*, **21**, 788-795.
- Schjelderup-Ebbe, Th. 1922 Beiträge zur Socialpsychologie des Haushuns. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnersorgane*, **88**, 225-252.
- Takahashi, L.K. & Lore, R. 1983 Intermale and maternal aggression in adult rats tested at different ages. *Physiology and Behavior*, **29**, 1013-1018.
- Thor, D.H. & Flannelly, K.J. 1976 Age of intruder and territorial-elicited aggression in male Long-Evans rats. *Behavioral Biology*, **17**, 237-241.
- Uhrich, J. 1938 The social hierarchy in albino mice. *Journal of Comparative Psychology*, **25**, 373-413.
- Warne, M.C. 1947 A time analysis of certain aspects of the behavior of small groups of caged mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **40**, 370-387.