

マウスにおける個体行動成分の構造的記述： 単独個体場面と2個体場面間での比較¹⁾

筑波大学心理学系 加藤 克紀

Structural description of the individual behavior component in mice: A comparison between single- and two-animal situations

Katsunori Kato (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305, Japan*)

The individual component of the behaviors of ICR mice in a two-animal situation was compared with behaviors in a single-animal situation made by removing the opponent animal from a two-animal situation. In terms of the sequential structure that is based on the transitions between behavior items, it was revealed that the sub-structure consisting of exploration, locomotion, and leaning-against-wall was common between the behaviors in these two situations. This sub-structure was not changed after 6-7 weeks of social isolation. The same sub-structure was found in the openfield behaviors of DBA and C57BL mice. These results suggest that in behaviors of mice, there is a basic and probably innate component elicited by physical or chemical aspects of the experimental situation.

Key words: sequential analysis, social encounter, openfield, individual behavior, mice.

動物を対象とする心理学においては多様な実験装置が用いられてきた。そうした装置はそれぞれ固有の実験手続きと組み合わせられて初めて利用可能となる。なぜなら実験手続きはそれらの装置がどのように使われるべきかを指定するからである。本研究では装置と手続きのこの密接な組合せを「実験場面」と呼ぶことにする。

実験場面を用いる目的は、非常に少数の、通常は単一の反応によって心的機能あるいはそれを反映した行動を測定し、特定の仮説を検証することにある。それに対して、本研究では、そうした実験場面の見方を一旦離れ、エソロジストが自然場面で行ってきたように、ある実験場面において示された行動全体を直接観察法によって詳細に記述するという方法

をとる。そして、特定の実験場面における行動の規則性を探求するとともに、異なる実験場面間で行動を比較し、将来的にはそれらの統合を目指す。このような一連の研究全体を「行動の構造的記述」と呼ぶ(加藤・牧野, 1986)。

本研究の目的は、行動の構造的記述の一環として、攻撃行動研究などにおいて多用されてきた「出会うテスト」という2個体場面において示される行動と、そこから相手個体を除いた実験場面(以下、単独テスト場面)および「オープンフィールド」という2種類の単独個体場面において示される行動とを、系列構造という観点から比較し相互に関連づけることにある。ここで系列構造とは、行動項目間の推移関係に基づく構造であり、系列分析(加藤・牧野, 1988)によって抽出される。

以下の実験では、飼育条件(集団飼育 vs. 隔離飼育)という経験的要因とマウスの系統の違い(DBA/2 vs. C57BL/6)という遺伝的要因が操作さ

1) 本研究の一部は、新エネルギー産業技術総合開発機構による提案公募型・最先端分野研究開発事業(F-0038, 代表 岩崎庸男)の援助を受けた。

れた。従って、従来の文脈に基づき、隔離飼育の影響あるいは系統差という観点から本研究を位置づけることももちろん可能である。しかし、本研究では、そうした個体の性質の実験的操作は、得られた行動の秩序が特定の個体を越えた普遍性をもつかどうかを検討するための手段として位置づけられた。なお、出会わせテスト場面および単独テスト場面の結果は、加藤(1986)および加藤・牧野(1986)において発表されたデータを再分析したものである。

方法

出会わせテスト場面

動物 ICR/JCL 雄マウス18匹を用いた。20日齢で離乳し、9匹ずつ2群に分けた。一群は離乳時からテスト時まで47±7日間単独で飼育し(隔離群)、他の一群は3匹ずつ集団で飼育した(集団群)。そして、集団個体対集団個体(以下、集団対集団)、隔離個体対隔離個体(以下、隔離対隔離)、および集団個体対隔離個体(以下、集団対隔離)の3種類の組み合わせを3ペアずつ作成した。

装置 集団飼育用に17.5×24.5×12.5cm、隔離飼育用に14×26×12.5cm、行動観察用に26.5×42.5×20cmの透明のプラスチック製ケージを用いた。床にはオガクズを敷き、餌・水は自由に摂取させた。飼育室は10:00点灯の12時間明暗周期で照明された。行動観察用ケージは上方に引き抜くことのできる黒色アクリル板の仕切りによって半分に分け、床にはオガクズを敷いた。

手続き 行動記録の前日、仕切りによって2つに分けた観察ケージの一方へ1匹ずつ動物を入れ1時間放置し装置に馴化させた。翌日、18:00から行動記録を行なった。出会わせる2個体を観察ケージの仕切られた小部屋のそれぞれに1匹ずつ入れ、10分後に仕切りを除去し、その後20分間2個体の行動をビデオ記録した。

単独テスト場面

動物 ICR/JCL 雄マウス36匹を用いた。20日齢で離乳した後18匹ずつ2群に分けた。一群はテスト時まで45±5日間、単独で飼育し(隔離群)、他の一群は3匹ずつ集団で飼育した(集団群)。

装置 出会わせテスト場面と同等の飼育ケージ、観察ケージを用いた。

手続き 行動観察の前日、出会わせテストと同様に観察ケージへの馴化を1時間行なった。翌日の18:00-20:00に、動物を馴化時と同様に観察ケージに入れ、10分後に仕切りを除去し、その後20分間、

行動をビデオ記録した。但し、分析は前半10分間について行なった。

オープンフィールド場面

動物 DBA/2の雄8匹とC57BL/6の雄6匹を用いた。実験時で9-11週齢であった。

装置 75×75×20cmの灰色塩化ビニール製オープンフィールドを用いた。フィールドの床面照度は450lxであった。

手続き 各個体をオープンフィールドの一定の隅に頭部を壁に向けて置き、その後10分間、行動をビデオ記録した。実験は8:00点灯の12時間明暗周期中、17:00-19:00に行なった。

分析

実験後、ビデオ記録を再生し、出現した行動項目の種類を出現した順に記録することによって、各個体の行動を行動項目列に変換した(加藤・牧野, 1988)。Table 1には3種の実験場面間で行動を比較

Table 1 Behavior items. Their abbreviations were indicated within parentheses.

-
- (1) Exploration (EX): Sniffing directed toward the wall or the floor bedding of the test cage, or the air. No bodily posture is specified.
 - (2) Locomotion (L): Moving one place to another with four paws.
 - (3) Leaning-against-wall (LE): Leaning against wall with one or both forepaws
 - (4) Pausing (P): A momentary motionless posture.
 - (5) Digging (D): Removing the floor bedding with paws or scratching the floor of the test cage with forepaws.
 - (6) Rearing (R): Standing on hindlegs and directing the nose upward, mostly accompanying sniffing movements in the air.
 - (7) Gnawing (GN): Gnawing the wall or the floor bedding of the test cage.
 - (8) Face-washing (FW): bouts of wiping the own face with forepaws.
 - (9) Grooming (GR): bouts of licking, nibbling, or scratching the own bodily fur with tongue or hindlegs.
 - (10) Upright posture (UP): Sitting posture on hindlegs. Both forepaws are free from the surface.
 - (11) Stationary posture (SP): A motionless posture. Commonly it continues for several seconds.
 - (12) Retreat-like-locomotion (RL): Going away from the opponent as a result of locomotion.
 - (13) Turning (TU): Turning round with no change in the position.
-

する際に用いた行動項目を示した。単独テスト場面および出会わせテスト場面では Table 1 にはない行動項目も使用した(加藤, 1986; 加藤・牧野, 1986)。なお, 行動項目の決定に当たっては, Grant & Mackintosh (1963) および Van Oortmerssen (1971) を参考にした。以下に分析手順を簡単に記す。

行動項目列を相前後する 2 つの項目より成る対系列に分解し, 個体毎に推移行列を作成した。その後, 各個体の推移行列を実験条件毎にまとめ, それらに対して推移分析(Lehman & Adams, 1977)を行なった。すなわち, すべての対系列の系列依存性に関して χ^2 検定を行なうとともに, 各対系列の実測頻度を期待頻度で割ることによって推移比を算出し, 一定の基準を満たす対系列によって実験条件毎に行動流れ図を描いた。単独テスト場面における対系列の選択基準は以下であった: (1) 系列依存性が有意 (χ^2 検定, $p < 0.05$), (2) 推移比が 1.1 以上, (3) 14 匹以上の個体で少なくとも 1 回は示されている (二項検定, $p < 0.01$)。

オープンフィールド場面でも推移分析を行なった。対系列の選択基準は以下であった: (1) 系列依存性が有意 (χ^2 検定, $p < 0.05$), (2) 推移比が 1.1 以上, (3) 8 割以上の個体で少なくとも 1 回は生起している。

出会わせテスト場面においては, 全個体をまとめた推移行列に対して, 最初にクラスター分析(Morgan, Simpson, Hanby & Hall-Craggs, 1976)を適用した。類似度は前後の推移パターンが似ている項目間ほど高くなった。分析の結果得られたクラスターのひとつ(クラスター I: 加藤・牧野, 1986)が単独テスト場面で観察された定義上他個体を必要としない行動項目の殆どを含んでいたため, 単独テスト場面およびオープンフィールド場面における行動と比較するために, そのクラスターの内部構造を推移分析によって調べた。対系列の選択基準は以下であった: (1) 系列依存性が有意 (χ^2 検定, $p < 0.05$), (2) 推移比が 1.1 以上, (3) 生起頻度が 6 以上(集団対集団, 隔離対隔離)あるいは 3 以上(集団対隔離における集団個体と隔離個体)。

結果

Fig. 1 (a) は単独テスト場面における集団群の系列構造を示す行動流れ図である。円は行動項目を, 矢印は推移の方向を表している。また, 円の大きさは各項目の生起頻度を, 矢印の太さは項目間の推移頻度をそれぞれ示している。

集団群の構造は, rearing から leaning への推移を

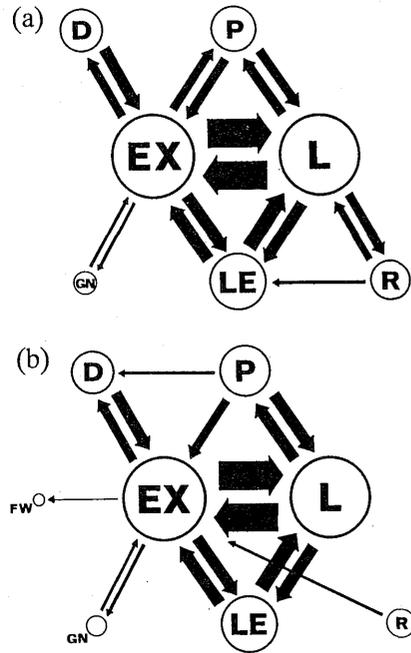


Fig. 1 Sequential structures of behaviors of mice observed in the encounter-test situation lacking the opponent animal. (a) Group-reared animals (N = 18). (b) Isolated animals (N=18).

除けば, 双方向性推移のみによって構成され, 一方方向性推移のつながりはなかった。そして, 非常に大きな双方向性推移によって結び付いた exploration と locomotion が構造の中心を成していた。つまり, exploration は rearing を除く 5 項目と, locomotion は digging と gnawing を除く 4 項目と双方向性に推移したのに対して, 他の項目は rearing を別にすれば, exploration と locomotion のいずれかあるいは双方とのみ推移関係をもった。

Fig. 1 (b) は単独テスト場面における隔離群の系列構造を示す。集団群と比較して最も顕著な違いは rearing 周辺の部分構造にあり, 隔離群では, rearing は生起頻度それ自体が低下し, exploration へ直接推移した。これは, locomotion と双方向性推移をもち, leaning へも推移する集団群の rearing の在り方と異なっていた。また, 隔離群の pausing は, exploration から推移しないだけでなく, 直接 digging へ推移した。さらに隔離群では face-washing が出現し, exploration からのみ推移した。しかし, 以上のような相違点にもかかわらず, 多くの共通点も集団群との間で見出すことができた。集団群同様,

非常に大きな双方向性推移によって結ばれた exploration と locomotion がその中心になっており, exploration, locomotion, leaning, digging, gnawing の5項目によって形成される部分構造は集団群と共通であった。

Fig. 2 (a)-(d) は出会わせテスト場面における個体行動成分の系列構造, すなわち4つの実験条件のクラスターIの内部構造を示している。それらを比較すると, (1) 隔離個体が関係する条件では stationary posture とその周辺構造が出現し, (2) 隔離個体では, locomotion と leaning の間の推移の変化, rearing の消失, face-washing および grooming が関わる部分構造の肥大化が生じたことが指摘できる。

また, 集団対集団における集団個体の系列構造は単独テスト場面での集団個体のそれとよく似ていたのに対して, 集団対隔離における集団個体の構造は, stationary posture, pausing および rearing の周辺構造において単独テスト場面の集団個体とはかなり異なっていた。一方, 隔離個体と集団個体の構造の違いについては, rearing や face-washing に関わる変化は単独テスト場面と共通であったが, 全体としては, 出会わせテスト場面の方で両者の違いが一層強調され, stationary posture の出現や locomotion と leaning 間の推移の変化という点では, 両場面の構

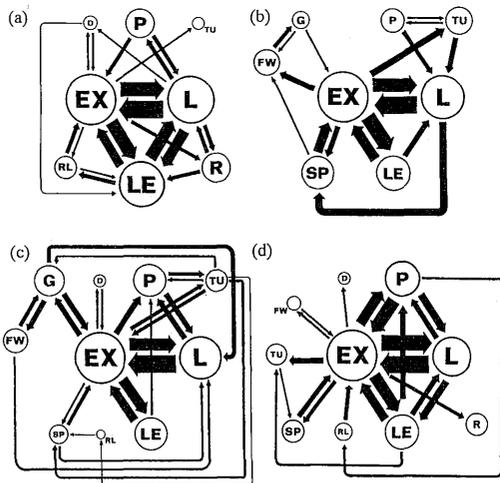


Fig. 2 Sequential structures of behaviors of mice observed in the encounter-test situation. (a) Group-reared animals in Group vs. Group pairs (N=6). (b) Group-reared animals in Group vs. Isolate pairs (N=3). (c) Isolated animals in Isolate vs. Isolate pairs (N=6). (d) Isolated animals in Group vs. Isolate pairs (N=3).

造は全く異なっていた。しかし, 以上のような差異を越えて共通点も存在した。つまり, 単独テスト場面において集団個体と隔離個体に共通に認められた exploration, leaning および locomotion によって形成される部分構造は出会わせテスト場面における全ての構造で認められた。

Fig. 3 (a) は DBA の, Fig. 3 (b) は C57BL のオープンフィールド場面における系列構造を示す。DBA では exploration 以外の行動項目の間でも直接推移が生じたのに対し, C57BL では常に exploration を介して推移した。しかし, 両者の構造は非常によく似ており, 両系統とも rearing, leaning, locomotion, pausing および grooming は全て双方向性推移によって exploration と結ばれ, exploration は構造の中心であった。この両系統に共通の部分構造を, 単独テスト場面および出会わせテスト場面において共通に見出された部分構造と比較すると, exploration と leaning, exploration と locomotion の間の双方向性推移によって形成される構造が完全に一致した。

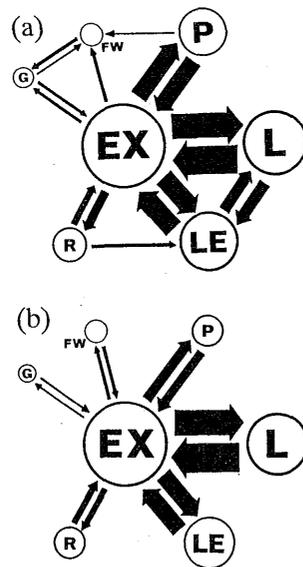


Fig. 3 Sequential structures of behaviors of mice observed in the open field. (a) DBA (N=8). (b) C57BL (N=6).

考察

単独テスト場面において, 系列構造上の差異が飼育条件間でいくつか認められた。最も顕著な違いは

rearing 周辺の部分構造であった。集団群では、rearing は locomotion と双方向性推移をもち、leaning へも推移するのに対して、隔離群では、rearing の生起頻度それ自体が低下し、exploration への推移のみになった。また隔離群では、pausing は digging へ直接推移するようになり、exploration からは推移しなくなった。さらに exploration から face-washing への推移が隔離群において出現した。しかし多くの共通点も見出された。exploration と locomotion が構造の中心を成し、exploration, locomotion, leaning, digging, gnawing によって形成される部分構造は共通であった。これらは隔離飼育の影響を受けない行動成分であると推測される。出会わせテスト場面における個体行動成分の推移分析は、単独テスト場面での分析結果と同様に、隔離飼育によって rearing や face-washing の関わる部分構造が変化しやすいことを示した。全体として、隔離飼育の影響は出会わせテスト場面において一層強調された。また同じ集団個体でも、集団対隔離における集団個体の個体行動成分の構造は、単独テスト場面の集団個体とはかなり異なっていた。これらの結果は、個体行動成分といえども他個体の影響を受けること、そして集団対集団の集団個体のみが他個体に影響されずに個体行動をとることができることを示した。

しかし、このような他個体の存在による個体行動成分の大きな変化を越えて、単独テスト場面において集団個体と隔離個体に共通に認められた exploration, leaning および locomotion によって形成される部分構造は出会わせテスト場面においても全実験条件で認められた。つまり、隔離個体と集団個体の間には、出会わせテスト場面の物理化学的側面によって誘発されるであろう共通の部分構造があり、それが、マウスにとって基本的な行動成分であることが示唆された。

この示唆は、オープンフィールド場面における近交系マウスの行動を調べることによってさらに確認された。オープンフィールド場面において、C57BL と DBA は非常によく似た系列構造を示し、特に exploration と leaning, exploration と locomotion の間の双方向性推移によって形成される部分構造は系統間で共通であった。この部分構造は、隔離飼育や他個体の存在によっても変化しなかったものであり、マウスという種にとってかなり基本的な、遺伝的に組み込まれた行動の構造であると考えられる。それに対して、leaning と locomotion の間の推移や、face-washing, grooming, pausing あるいは rearing が関わる部分構造は、実験条件によってかなり変化

する傾向が認められた。これらは、むしろ実験場面によって変化する柔軟な構造であると考えられる。

最後に、本研究の問題点をいくつか指摘しておくなければならない。まず、出会わせテスト場面における行動の解析では他個体との相互作用が考慮されなかった。本研究では個体行動成分のみを取り上げたが、他個体の行動が個体行動成分に影響を与えることが示された以上、その詳細を明らかにする必要がある。

また、本研究で用いられた解析法は全て行動系列を対系列へ分解することに基づいていたが、この方法では斉時的ではない行動変化を記述することができない(加藤・牧野, 1988)。例えば、攻撃行動成分が出現した前後では、個体行動成分といえども、行動項目間の推移確率は著しく変化したかもしれないが、そのような可能性を本研究では全く考慮していない。この問題についても、今後、例数を増やして、さらに詳細な解析を行なう必要がある。

実験場面間の系列構造の比較の方法については、本研究では、行動流れ図に基づいた、非常に単純なグラフ理論的手法を用いた。しかし、このような比較法は、行動流れ図を描くための対系列の選択基準によってその結果が左右されてしまうし、対系列への分解が前提であることから、当然、非斉時的な行動秩序については適用できない。解析法の問題は、行動の構造的記述において、秩序の定式化の問題に直結しているが、実験場面間の行動の比較と統合の問題は、最終的には、それぞれの実験場面に適切な行動を生成する機構を構築することによってのみ解決されるように思われる。

要 約

行動項目の推移関係に基づく系列構造という観点から、2 個体場面における ICR マウスの個体行動成分を、2 個体場面から相手個体を除いた単独個体場面における行動と比較した。その結果、exploration, locomotion, leaning-against-wall という 3 種の行動項目から成る部分構造が 2 つの場面に共通に存在し、それは 6-7 週間におよぶ隔離飼育によっても影響を受けなかった。さらに、その部分構造は、DBA および C57BL という 2 系統の近交系マウスのオープンフィールド行動の系列構造にも系統を越えて見出された。以上の結果は、実験場面の物理化学的要素によって誘発される、マウスにとって基本的な、おそらく遺伝的に組み込まれた行動成分の存在を示唆した。

引用文献

- Grant, E.C., & Mackintosh, J.H. 1963 A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. *Behaviour*, **21**, 246-259.
- 加藤克紀 1986 マウスの個体行動の対系列構造に対する隔離飼育の影響 動物心理学年報, **36**, 11-22.
- 加藤克紀・牧野順四郎 1986 マウスにおける相互行動の構造的記述 筑波大学心理学研究, **8**, 45-54.
- 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.
- Lehman, M.N., & Adams, D.B. 1977 A statistical and motivational analysis of the social behaviours of the male laboratory rat. *Behaviour*, **61**, 238-274.
- Morgan, B.J.T., Simpson, M.J.A., Hanby, J.P., & Hall-Craggs, J. 1976 Visualizing interaction and sequential data in animal behaviour: Theory and application of cluster-analysis methods. *Behaviour*, **56**, 1-43.
- Van Oortmerssen, G.A. 1971 Biological significance, genetics and evolutionary origin of variability in behaviour within and between inbred strains of mice (*Mus musculus*): A behaviour genetic study. *Behaviour*, **38**, 1-92.

-1996. 9. 30 受稿-