ラットのシャトルボックス回避学習を指標とした潜在制止の検討¹

関西学院大学 中尾将大²

Examination of latent inhibition using shuttle-box avoidance task in rats

MASAHIRO NAKAO
Kwansei Gakuin University

Abstract The effects of pre-exposure of conditioned stimuli (CS) on subsequent shuttle-box avoidance learning were examined in rats. Two intensities of tone were used as the CS. The first and second groups were trained using high- and low-intensity CS, respectively, without any CS pre-exposure (control groups). The third group was trained using the low-intensity CS following the pre-exposure of the same CS (unchanged group). The fourth group was also trained using the low-intensity CS, but it had been pre-exposed to the high-intensity CS (decreased group). The final group was trained using the high-intensity CS with the low-intensity CS pre-exposure (increased group). The avoidance learning was retarded in the three experimental groups compared to the control groups (latent inhibition). However, the greatest retardation was shown in the unchanged group, next in the decreased group, and the least in the increased group.

Key words : latent inhibition, shuttle-box avoidance, changes of CS intensity, rats.

古典的条件づけ場面において、条件刺激 (CS) を単独で先行呈示すると、その後の条件づけにおいて条件反応 (CR) の獲得が遅れる。この現象は潜在制止 (Latent inhibition : Lubow & Moore (1959), 以下 LI と略す) と呼ばれる。LI の発見以来、様々な指標を用いて、多くの動物種を対象に研究が行われ、古典的条件づけ事態での一般性が確認された。

LI を調べる指標には、条件性情動反応 (CER) (例えば、Weiner, Kdron, Tarrash, & Arnt, 1994 ; Friedman, Blaisdell, Escobar, & Miller, 1998 ; Westbrook, Jones, Bailey, & Harris, 2000) や味覚嫌悪学習 (例えば、Bennet, 1994 ; Ellenbroek, Knobbout, & Cools, 1997 ; Turgeon, Auerbach, & Heller, 1998) が用いられることが多い。しかしそれらの実験では、通常、テストセッションは 1 回しか行われていないため、学習の抑制効果そのものは観察できても、

学習の進行と共に LI 効果がどのように変化していくのかを観察することが出来ない。

LI の研究において、シャトルボックス回避学習を指標とした研究も、その数は多くないが存在する (例えば、古くは Ackil & Mellgren, 1968 ; Ackil Mellgren, & Frommer, 1969, 近年には Backshi, Geyer, Taaid, & Swerdlow, 1995 ; Brandao, Troncoso, Melo, & Sandner, 1997 ; Weiner, Hairston, Shayit, Feldman, & Joel, 1998 ; Grecksch, Bernstein, Becker, Hoell, & Bogerts, 1999 ; Lehmann, Stoehr, & Feldon, 2000 などがある)。しかし、それらの研究目的は、LI に対する薬物の効果や、海馬などの脳部位破壊の効果の検証であり、LI がなぜ生じるのかについて、条件づけの立場から理論的検討を行ったものはなかった。

しかし、LI 効果の理論的検討を行う上で、シャトルボックス回避学習には次のような利点があると考えられる。まず、味覚嫌悪学習事態や摂水反応抑制

1 本研究は兵庫医科大学行動学研究室においてなされた。実験を実施するにあたり、貴重な御助言をくださった同研究室の磯 博行助教授、シャトルボックス作成を御指導くださった兵庫医科大学研究技術第一課の中嶋富夫氏に感謝します。

2 連絡先 e-mail : zup01444@nifty.ne.jp
〒573-1107 大阪府枚方市楠葉中町52-23

事態と異なり、回避学習事態では、CS-US条件づけが複数の試行にわたって反復されるので、CS前呈示によって生じる学習抑制効果を経時的に観察することができる。第2に、CSの明瞭度変化の影響を調べる実験手続きを簡略化することができる。Rescorla (1971) は、加算法と遅滞法を用いて検討した。これらの方法では、前呈示期に続いてCSの持つ情報量を変化させる操作を行うことになるが、回避条件づけを利用すれば、前呈示とテストの2回の実験操作により調べることができる。第3に、加算法では、明瞭度が低下したCSと別の新たなCSを組み合わせた複合刺激を用いるために、明瞭度の変化がLI生起へ及ぼす影響を「新たなCSとUSの連合に対する影響」という形でしか見ることができない。それに対してシャトル回避学習を用いると、前呈示期と回避学習期のCS強度を変化させることによって「明瞭度が変化したCSそのものへの条件づけ」を直接観察することができる。

そこで、本研究では、このようなシャトルボックス回避学習の利点に基づき、前呈示期と回避学習期のCS強度を変化させ、CS前呈示のLIに対する効果をシャトルボックス回避反応を指標にして検討した。

方 法

被験体

日本SLC社より8週齢で購入した雄のWistar系ラット40匹を用いた。実験開始時の平均体重は180～200gであった。実験期間中は2匹ずつプラスチックケージで飼育し、エサと水は自由に摂取させた。

実験装置

筆者が兵庫医科大学行動学研究室において自作したシャトルボックス1台を使用した。装置のサイズは、縦16cm、横54cm、高さ21cmであり、その床は直径4mmのステンレス棒が1.2cm間隔で並ぶグリッドになっていた。シャトルボックスの中央に、高さ2cmのしきりを設け、左右2室に分かれていたが、被験体はいつでも両室間を往来できた。天井は動物の出し入れのため開閉可能であった。シャトルボックスは縦41cm、横87cm、高さ46cmのプラスチック製の防音箱に入れた。刺激呈示や反応測定を行う制御装置はプログラミングコントローラー(シスマックCPM2A型、オムロン社)を用いた。なお、指標として、CS開始後被験体が反応(隣部屋への移動)するまでの時間(以下反応潜時という)を、インターフェイス(サンプルキャット; Case社)を用いてコンピュータに記録し後に分析した。

刺激

CSとしてCOULBOURN社製TONE GENERATORからの1500Hzの純音を使用し、防音箱の側面の中央に取り付けられたスピーカーから呈示した。実験には2種類の強度、85dB(c)と105dB(c)を使用した。USとして0.6mA(AC200V)の電撃を使用し、動物の滞在する側のグリッド床にショックスクランブラーを経由して呈示した。その他、マスキングノイズとして換気ファンの騒音(73dB(c))を使用した。実験中、シャトルボックス内をDC24Vの豆電球により照明した。

手続き

Table 1. Experimental procedures.

Group	Pre-exposure (day 1)	Avoidance learning (day 2)
cs - cs	cs (85dB)	cs (85dB)
cs - CS	cs (85dB)	CS (105dB)
CS - cs	CS (105dB)	cs (85dB)
N - CS	—	CS (105dB)
N - cs	—	cs (85dB)

Note: The symbol “cs” or “CS” before a hyphen indicates a conditioned stimulus used in the pre-exposure phase, and that after a hyphen is a conditioned stimulus used in the avoidance learning phase. The symbol “N” means that no stimulus was presented in the pre-exposure phase. The capital and lowercase letters indicate strong (105dB) and weak (85dB) tone stimuli, respectively.

Figure 1. Changes in mean number of avoidance responses across blocks of 10 trials. The groups N-cs and N-CS were controls, which were not pre-exposed to any stimulus. The cs-cs group was presented a weak tone both during the pre-exposure and the avoidance learning phases. The cs-CS group was given weak and strong tones during pre-exposure and avoidance learning phases, respectively. The reverse was the case for the CS-cs group.

被験体を8匹ずつ5群に分けた。各群の手続の概要をTable 1に示す。群名のハイフンの前は前呈示したCSの種類を表し、ハイフンの後ろは回避学習期に呈示したCSの種類を表す。大文字は105dB (c)のCS、小文字は85dB (c)のCSを表し、NはCSを呈示しないことを表す。

各セッションでは、実験室に隣接する飼育室よりラットを1匹ずつ取り出し、体重測定の後シャトルボックスに入れ、5分間の馴致の後、実験を開始した。

CS 前呈示期 実験1日目にCSの前呈示を行った。シャトルボックス中央の仕切りの上に縦20cm 横15cmの透明プラスチックの板を挿入して2室に仕切り、1室にラットを入れた。そして、1回20sのCSを100回呈示した。試行間間隔 (ITI) は平均30s (20, 30, 40sのITIをランダムに呈示) であった。

回避学習期 CS前呈示の翌日から試行が始まり、5分間の自由探索の後、全群とも1日50試行の逃避/回避訓練を、平均ITI30sとして2日間行った。各試行はCS-US間隔を5sとする延滞条件づけ手続きに従った。CS開始後5s以上の潜時をもつ反応 (隣室への移動) は逃避反応となり、反応の時点でCSとUSは停止し試行が終了し、逃避反応が生じない場合はUS開始から10sで試行が自動的に終了した。また、

CS開始後5s以内の反応は回避反応となり、その時点でCSは停止しその試行は終了した。

結 果

Figure 1は各群の回避学習期における平均回避反応数を、10試行を1ブロックとして示している。回避学習の結果について混合配置の3要因分散分析 (群×日×ブロック) を行ったところ、群の主効果 ($F(4, 34) = 3.66, p = .0138$)、日の主効果 ($F(1, 34) = 80.95, p < .0001$)、ブロックの主効果 ($F(4, 34) = 178.99, p < .0001$)、日とブロックの交互作用が有意であったこと ($F(4, 136) = 16.17, p < .0001$)、日とブロックと群の交互作用 ($F(16, 136) = 2.05, p = .0139$) が有意であった。

日とブロックと群の交互作用は、第1日の回避反応数の変化と第2日の変化の様相が群によって異なることを示している。そこで、第1日と第2日のそれぞれについてブロックごとに群間差を調べた (危険率5%でLSDテストを実施) と、2つの統制群 (N-cs群とN-CS群) 間に有意差はなかった。次いで、従来のLI実験と同じCS条件のcs-cs群は、回避学習期第1日の第2から第5ブロックまでと、第2日の第3ブロックにおいて、統制群であるN-cs

群と比べて回避反応数が有意に少なく、学習の遅滞、すなわち、LI 効果が見られた。一方、cs - CS 群と CS - cs 群について、それぞれの統制群である N - CS 群と N - cs 群と比較したところ、CS 強度を上げた cs - CS 群では、第1日の第2ブロックで、CS 強度を下げた CS - cs 群では、第1日の第2ブロックと第3ブロックで、回避反応数の有意な減少が見られ、LI 効果が見出された。

考 察

本研究の結果、統制群である N - cs 群と N - CS 群の間で有意差は見られなかった。このことは、CS 強度が強くても弱くても学習の早さに差がなく、ともに回避反応を容易に獲得したことを示している。

また、従来の潜在制止の手続きを行った cs - cs 群において、回避学習期の第1日の第2から第5ブロックと、第2日の第3ブロックで回避反応の低下が観察された。従って、本研究においても、先行研究(Ackil & Mellgren, 1968; Ackil et al., 1969; Backshi et al., 1995; Brandao et al., 1997; Weiner et al., 1998; Grecksch et al., 1999; Lehmann et al., 2000) と同じように、シャトルボックス回避学習事態における潜在制止が確認された。

さらに、本研究では潜在制止の時間経過に伴う変化を観察することができた。cs - cs 群の LI 効果は、第1日には第2から第5ブロックとで見られたが、第2日には第3ブロックで見られるだけとなった。つまり、その学習阻害の程度はそれほど小さくなく、逃避/回避不可能な電気ショック経験が、その後の回避学習を大きく阻害する学習性絶望感 (Maier, Seligman, & Solomon, 1969) のように強くはなかった。

前呈示期と学習期で CS 強度を変化させると、強度を上げた場合も下げた場合も学習の阻害が認められた。しかし、強度を上げた場合には第1日の第2ブロックにおいてのみ、下げた場合には第1日の第2、第3ブロックにおいて成績の低下が示されたことから、強度低下による阻害効果の方がやや大きかったようである。

潜在制止効果を説明する理論は数多くあるが、主なものは次の2つである。1つは連合論に基づく Rescorla - Wagner モデル (Rescorla & Wagner, 1972) であり、もう1つは Mackintosh の注意理論 (Mackintosh, 1975) である。

CS 強度を前呈示期と訓練期で変化させた場合、Rescorla - Wagner モデルによれば、CS 強度の増強、すなわち本研究の cs - CS 群では条件づけは遅滞しないことが予測される。なぜなら、Rescorla - Wagner

モデルでは、CS 前呈示による CS の明瞭度低下が原因で LI が生起するとしているが、CS 強度が上昇し、それによって明瞭度もまた上がることで CS と US の連合は促進され、条件づけの遅滞はおこらないと考えられるからである。それに対して、CS 強度を低下させた場合、すなわち本研究の CS - cs 群では、回避学習時の CS の明瞭度がさらに減少するので、条件づけが遅滞することが予測される。

一方、注意理論によれば、被験体は情動的な刺激には注目して、そうでない刺激には注意を払わなくなる (メイザー, 2000, p.97)。そこで、本実験の cs - cs 群では、CS 前呈示中と同じ CS が回避学習期にも与えられるので、それは情動的な刺激ではない。それゆえ CS に注意を向けないので LI が生じる。ところが、2つの CS 強度を変化させた群では、回避学習期に入ると前呈示した CS とは強度の異なる CS が導入されるので、それは情動的な刺激であり、注意を払う。それゆえ、LI はあまり生じないと考えられる。

本研究の結果は、以上の予測のいずれとも一致しなかった。Rescorla - Wagner モデルによる説明については、CS 強度の増加が学習期での CS 明瞭度低下を補うのに不十分であったかもしれない。もしそうであれば、より強い CS を学習期に呈示することによって、学習阻害は生じなくなると考えられる。しかし、CS 強度を低下させた場合でも、cs - cs 群に比べてより大きな阻害が生じたわけではなかった。この結果は、CS 強度の変化が CS 明瞭度の変化と直接関連していない可能性を示唆する。刺激強度が低下しても、刺激の変化それ自体が明瞭度を高めるように作用したかもしれない。N - cs 群と N - CS 群の間で学習成績に差がなかったこともまた、刺激の強度と明瞭度の関係についてのこの可能性を支持しているように思われる。

要約として、本研究ではシャトルボックス回避学習を指標として LI 効果を検討した。その結果、シャトルボックス回避学習事態で LI 効果が生じることが確認された。また、LI 効果はその後の学習を完全に阻害するほど大きな効果ではないことがわかった。

引 用 文 献

- Ackil, J. E., & Mellgren, R. L., 1968 Stimulus pre-exposure and instrumental learning. *Psychonomic Science*, 11, 339.
- Ackil, J. E., Mellgren, R. L., & Frommer, G. P. 1969 Effects of CS preexposure on avoidance learning in rats with hippocampal lesions. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 69, 739-747.

- Backshi, V. P., Geyer, M. A., Taaaid, N., & Swerdlow, N. R. 1995 A comparison of the effects of amphetamine, strychnine and caffeine on prepulse inhibition and latent inhibition. *Behavioural Pharmacology*, **6**, 801- 809.
- Bennet, C. H. 1994 Reduced generalization following preexposure: Latent inhibition of common elements or a difference in familiarity? *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **20**, 232-239.
- Brandao, M. L., Troncoso, A. C., Melo, L. L., & Sandner, G. 1997 Active avoidance learning using brain stimulation applied to the inferior colliculus as negative reinforcement in rats: Evidence for latent inhibition. *Neuropsychobiology*, **35**, 30-35.
- Ellenbroek, B. A., Knobbout, D. A., & Cools, A. R. 1997 The role of mesolimbic and nigrostriatal dopamine in latent inhibition as measured with the conditioned taste aversion paradigm. *Psychopharmacology*, **129**, 112-120.
- Friedman, B. X., Blaisdell, A. P., Escobar, M., & Miller, R. R. 1998 Comparator mechanisms and conditioned inhibition: Conditioned stimulus preexposure disrupts pavlovian conditioned inhibition but not explicitly unpaired inhibition. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **24**, 453-466.
- Grecksch, G., Bernstein, H. G., Becker, A., Hoell, V., & Bogerts, B. 1999 Disruption of latent inhibition in rats with postnatal hippocampal lesions. *Neuropsychopharmacology*, **20**, 525-532.
- Lehmann, J., Stoehr, T., & Feldon, J. 2000 Long term effects of prenatal stress experience and postnatal maternal separation on emotionality and attentional processes. *Behavioural Brain Research*, **107**, 133-144.
- Lubow, R. E., & Moore, A. U. 1959 Latent inhibition: The effect of non-reinforced preexposure to the conditional stimulus. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **52**, 416-419.
- Mackintosh, N. J. 1975 A theory of selective attention: Variations in the associability of stimuli with reinforcement. *Psychological Review*, **82**, 276-298.
- Maier, S. F., Seligman, M. E. P., & Solomon, R. L. 1969 Pavlovian fear conditioning and learned helplessness. In B. A. Cambell & R. M. Church (Eds.), *Punishment and aversive behavior*, New York: Appleton - Century - Crofts.
- メイザー J. E. 磯博行・坂上貴之・川合伸幸 (訳) 2000 メイザーの学習と行動 第2版 二瓶社 (Mazur, J. E. 1998 *Learning and behavior*. 4th ed. New Jersey: Prentice - Hall.)
- Rescorla, R. A. 1971 Summation and retardation tests of latent inhibition. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **75**, 77-81.
- Rescorla, R. A., & Wagner, A. R. 1972 A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In A. H. Black & W. F. Prokasy (Eds.), *Classical conditioning II: Current research and theory*. New York: Appleton - Century - Crofts.
- Turgeon, S. M., Auerbach, E. A. & Heller, M. A. 1998 The delayed effects of phencyclidine (PCP) disrupt latent inhibition in a conditioned taste aversion paradigm. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, **60**, 553-558.
- Weiner, I., Kdron, R., Tarrash, R., & Arnt, J. 1994 The effect of the new antipsychotic, sertindole, on latent inhibition in rats. *Behavioral Pharmacology*, **5**, 119-124.
- Weiner, I., Hairston, I., Shayit, M., Feldman, G., & Joel, D. 1998 Strain differences in latent inhibition. *Psychobiology*, **26**, 57-64.
- Westbrook, R. F., Jones, M. L., Bailey, G. K., & Harris, J. A. 2000 Contextual control over conditioned responding in a latent inhibition paradigm. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **26**, 157-173.

(2000.12.26 受稿, 2001.11.15 受理)