近交系マウスにおける電撃に対する反応型と回避学習¹

筑波大学 森 俊 之・牧野順四郎

Response types to shock and avoidance learning in inbred strains of mice

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

The effects of shock intensity on response types to shock (Experiment 1) and the relationship between response types and avoidance learning (Experiment 2) were investigated in four inbred strains of mice (BALB/c, C3H/He, C57BL/6 and DBA/2J). In Experiment 1, mice received a one-second inescapable shock, which ranged in intensity from .01 to .4 mA (12 levels). Response types to shock were observed, and locomotion increased in all strains as the shock intensity increased. Additionally, the C3H/He strain also increased jumping response at shocks greater than .2 mA. In Experiment 2, the four strains were trained for shuttle avoidance with three shock intensities (.06, .16 and .4 mA). Two responses, locomotion into the adjacent compartment (L-typed) and rearing or jumping (R-typed), were equally effective in terminating the shock. While all strains learned the task at all the levels of shock intensities, the performance of the BALB/c strain declined as the intensity decreased. BALB/c and C57BL/6 strains avoided the shocks mainly by L-typed response across all the intensities. Likewise, the DBA/2J strain predominately displayed L-typed responses, but some R-typed responses did occur. The C3H/He strain, on the other hand, largely avoided the shocks by the R-typed response, especially in the .06 and .4 mA conditions.

Key words: avoidance learning, response types to shock, shock intensity, inbred strains of mice.

伝統的な学習理論においては、普遍的な学習の法則を見い出そうという傾向が強く、学習する生体の特性は問題にされることは少なかった。しかし、Seligman (1970)によって生物学的制約の概念が提唱されて以来、学習には被験体として用いられる動物の生態学的地位や遺伝的特質などが重要であると考えられるようになってきた。回避学習においても、Bolles (1970)によって種特異的防御反応 (species-specific defense reaction: SSDR) の概念が提唱され、被験体の危急刺激に対する生得的な反応型が嫌悪性学習にとって重要であることが指摘された。

被験体の生得的反応と学習の関係を明らかにするためには、遺伝的基礎の確立している近交系動物を用いることが有効である。近交系マウスの回避学習の成績に大きな系統差が見られることは、これまでよく知られている (e.g., Bovet, Bovet-Nitti, & Oliverio, 1969; Royce, 1972; 堤・牧野, 1986; Wahlsten, 1972)。こう

した系統差を説明するために、記憶システム、情動性、電撃感受性の差異など様々な要因が考えられてきた。しかし、それに加えて、こうした成績差は各系統の電撃に対する反応型の差、すなわち電撃に対してどのような反応型を生起させやすいかということに由来すると考えることもできる。

堤・牧野 (1990) は、2系統の近交系マウスを用いて、電撃に対する反応型は系統によって異なり、その違いが能動的回避学習の成立に大きな影響を及ぼすことを見い出した。彼らによれば、C57BL/6 は電撃に対して走り出す傾向があり、C3H/He は立ち上がりや跳躍をする傾向にあるために、通常のシャトル回避学習では C3H/He の回避成績は C57BL/6 と比べて悪いのであるが (堤・牧野, 1986)、隣室への走行反応 (L 反応) と立ち上がり・跳躍など垂直方向への反応 (R 反応) の 2 反応がどちらも正反応として認められる回避学習場面では、C3H/He は R 反応による回避を行うことにより、C57BL/6 とほぼ同等の成績を示した。

しかし、堤・牧野 (1990) の研究には、系統に特徴的な反応型の一貫性に関する問題点が残されている。確

¹ 本研究は平成4年度文部省科学研究費補助金一般研究B(代表者: 牧野順四郎, 課題番号 04451017)によって行われたものの一部である。

かに, C57BL/6 は L 反応が優勢であり, C3H/He は R 反応がかなり優勢である。しかし, C3H/He では, L 反応が優勢な個体も存在し, 電撃に対して示された反応の優位性が遺伝的ないしは固定的に備えられているかどうかははっきりしていない。

森(1991)は, 能動的回避学習場面における被験体の行動変容の過程を観察するために, 堤・牧野(1990)と同様の 2 反応選択型の回避学習訓練を C3H/He と C57BL/6 に対して行った。しかし, C57BL/6 が L 反応を優勢的に生起させたということは堤・牧野(1990)と一致していたが, C3H/He も L 反応を優勢的に生起させ, R 反応を優勢的に生起させる個体は全く見られなかった。

このことは, 電撃に対する被験体の反応は, 必ずしも固定的なものではなく, むしろ複数の反応からなる階層構造をなしており, 嫌悪場面での反応が引き起こされるかは別の要因によって変動することを意味している。すなわち, 堤・牧野(1990)に見られた C57BL/6 の L 反応や C3H/He の R 反応も, それぞれ系統の固定的な特徴というわけではなく, L/R 両タイプの反応が階層構造の一つとしてどちらの系統にも組み込まれていると考えることができる。

電撃に対して被験体がどのような反応を優勢に生起させるかを決定する要因の一つとして電撃強度が考えられる。電撃強度は, 条件づけの試行数, CS-US 間隔, CS 強度, 試行間隔, 強化比率などとともに, 回避学習遂行に影響を与える要因として多くの研究がなされてきた(石井, 1975)。回避学習の 2 過程説では, 電撃強度は恐怖動因を決定するものとして回避学習に影響を与えると考えられ, 電撃強度が強いほど, 強い恐怖の条件づけが得られることは多くの研究から知られている(e.g., Anderson, Plant, & Paden, 1967; McAllister & McAllister, 1967)。しかし一方では, 強い電撃を受けるとシャトル回避学習の成績は逆に悪くなるという結果も存在する(e.g., McAllister, McAllister, & Douglass, 1971)。こうした矛盾が生じるのは, 被験体の反応型が電撃強度によって変化するためだと考えることも可能である。実際に, Kimble (1955)や Trabasso & Thompson (1962)は, アルビノラットを用いて, 電撃強度によって引き起こされる反応の型や強度が異なることを報告している。

本研究は, まず, 電撃に対する反応型が電撃強度によってどのように変化するのか, またそれは系統によってどのように異なっているのかを検討し(実験 1), 電撃強度による反応型の違いが回避学習成立にどのように反映されるのかを検討する(実験 2)ことを目的として行われた。

実 験 1

実験 1 では, 4 系統の近交系マウスを用いて, 電撃に対する被験体の反応が, 電撃強度によってどのように変化するかを観察した。電撃強度の設定に関しては, 電撃に対する反応型がどの強度で変化するかをできるだけ正確に知るために, 可能な限り多くの電撃強度水準を設けるようにした。

方 法

被験体 筑波大学心理学系動物実験棟で維持されている 4 系統の近交系マウス(BALB/c, C3H/He, C57BL/6, DBA/2J)の雄を, 各 10 匹ずつ合計 40 匹使用した。各被験体とも, 生後約 20 日齢で離乳され, 雌雄別に 1 ケージ当たり 3—5 匹の割合で集団飼育された。餌および水は各ケージに常時設置された餌箱と水瓶により自由に摂取可能であった。飼育室は午前 8 時点灯, 午後 8 時消灯の明期 12 時間, 暗期 12 時間の周期で照明された。各被験体とも, 実験開始時には 9—12 週齢であった。

装置 通過型シャトル箱(24.5×9.5×12.25 cm)を使用した。装置中央には通過口(6.5×5.5 cm)の開いた仕切りがあり, 天井中央には CS 呈示用のスピーカーが取り付けられている。床は 19 本のグリッドからなっており, 任意の 2 本に被験体がまたがることによって通電が可能であった。電撃呈示には, ショックジェネレータ・スクランブラ(室町機械社; SGS-002/T)が用いられ, 刺激呈示など実験の制御は, マイクロコンピュータによってなされた。被験体の反応を録画記録するため, 装置正面にビデオカメラが設置された。

手続き まず被験体を装置に入れ, 15 分間の装置馴化の後, 12 段階の強度(0.01, 0.02, 0.04, 0.06, 0.08, 0.10, 0.13, 0.16, 0.20, 0.25, 0.30, 0.40 mA)の電撃を呈示し, その際の被験体の反応をビデオ撮影により記録した。

電撃の呈示は, 各強度の電撃を 1 回ずつ計 12 回与えることを 1 シリーズとして, それを 1 日 5 シリーズ行なって終了とした。各シリーズ内での電撃の呈示順は, 弱い電撃から次第に強い電撃を与えていく上昇系列と, 強い電撃から次第に弱い電撃を与えていく下降系列の 2 パターンがあるが, 第 1 シリーズは全て上昇系列で電撃を呈示し, それ以降のシリーズはランダムに配置した。電撃の呈示時間は全て 1 秒間と設定し, その設定時間中に被験体が 2 本以上のグリッドにまたがっていれば電流が流れるようにした。電撃間隔は, 平均が 30 秒になるように, 5 段階の間隔(20, 25, 30, 35, 40 秒)がそれぞれランダムに配置された。

Figure 1. The proportion of response types to shock in each strain.

実験終了後、ビデオを再生し、電撃が呈示されている1秒間に生じた最初の反応を、以下の行動項目にしたがって観察記録した。これらの項目は予備観察に基づいて選ばれた。

①無反応(No response)：電撃呈示直前と比べて特に行動変化が見られない。

②おびえ(Flinch)：位置移動など顕著な行動変化は見られないが、身体が震えたり、周囲を見回したり、足元を見おろしたりする。

③後ずさり(Moving back)：後方への移動。その距離や速度は問わない。

④室内移動(Moving around)：同一のコンパートメント内での移動。その距離や速度は問わない。

⑤室間移動(Locomotion)：隣室への移動。通常のシャトル回避訓練では正反応となる反応である。

⑥跳躍反応(Jumping)：上方への運動で、四肢が完全に宙に浮く反応。

⑦立ち上がり(Rearing & Leaning)：上方への運動で、後肢だけが床についている反応。前肢は宙に浮いている場合と、壁についている場合があるが、その両方を含む。

⑧その他(Others)：以上のいずれにも該当しない反応。たとえば毛づくろいなど。

結果

電撃が呈示されてから最初に生じた反応型を、各電撃強度別に集計し、その生起率を Figure 1 に示し

た。ただし、立ち上がりはほとんど見られなかったため、その他にまとめて集計した。Figure 1 から明らかなように、電撃に対する反応型は、電撃強度によって規則的に変化することが見いだされた。どの系統にも共通する傾向として、電撃が弱いときには無反応、おびえ、後ずさりなどが多く、電撃が強くなるにしたがって室内移動、室間移動、跳躍などの割合が増加していった。

この行動の変化の仕方は、系統によって異なっていた。系統毎に概観すると、C3H/He では、他系統ではあまり見られない跳躍反応が電撃が強くなるに従って多く生じた。DBA/2J は弱い電撃から強い電撃まで一貫して室間移動が多かった。BALB/c や C57BL/6 は、おびえや後ずさり、室内移動といった動きの小さい反応が多く、強度が強くなってもそれらの反応が全体の半数近くを占めていた。

これらの行動項目のうち、室間移動と跳躍について系統×電撃強度の2要因分散分析を行った。この2つの反応は、実験2の回避課題において正反応となる。その結果、室間移動数については、系統の主効果が有意であり($F[3, 36] = 17.457, p < .01$)、多重比較²の結果、DBA/2J が他の系統よりも有意に多く、その他の系統の間には系統差は見られなかった。また、電撃強度の主効果も有意であり($F[11, 396] = 31.384, p < .01$)、いずれの系統も、電撃強度が強くなるにしたが

² 本論文を通して、多重比較には全て Tukey の HSD 検定(5%水準)を用いた。

って室間移動が増加した。

跳躍は、系統×電撃強度の交互作用が有意で、電撃強度の効果が系統によって異なっていた($F[33, 396]=3.942, p<.01$)。そこで各系統毎に電撃強度の効果を検定した結果、C3H/Heにおいてのみ電撃強度の効果が有意であり($F[33, 396]=18.013, p<.01$)、0.2 mA以上の電撃に対する跳躍数は、それ未満の電撃に対する跳躍数に比べて有意に多かった。その他の系統においては、電撃強度によって跳躍数に有意差は見られなかった。

考 察

実験1の結果、被験体の反応は電撃強度に依存して系統特徴的に変化することが示された。

まず、最も特徴的なのは、C3H/Heの電撃に対する跳躍である。跳躍は他の系統ではほとんど見られず、C3H/Heだけに顕著に見られた。しかも、電撃強度が0.2 mA以上になると跳躍は急激に増加し、それ未満の電撃強度に対しては、他の系統と同様に跳躍はほとんど生起しなかった。したがって、この系統は、電撃強度が強くなると跳躍が増加するために、通常のシャトル回避学習では成績が悪くなるが、堤・牧野(1990)と同様の、隣室への移動(L反応)と立ち上がりや跳躍などの垂直方向の反応(R反応)が正反応として認められる回避学習場面では、電撃が強いときにはその両方の反応で回避を学習する可能性があるといえる。しかしまた、電撃が0.2 mAよりも弱いときは、他の系統と同じように跳躍はあまり生起しなかったため、その場合はL反応により学習されると考えることもできる。

DBA/2Jは、電撃強度が弱くてもシャトル回避課題で正反応となる室間移動が多かった。この系統のシャトル箱における無電撃時の走行は他の3系統と比べて特に多いわけではないので(堤・牧野, 1986)、この系統はわずかな電撃に対しても敏感に室間移動を生起しやすい傾向をもっていると考えられる。したがってDBA/2Jは、シャトル回避課題において他の系統よりもよい成績を収めると考えられるし、L/R反応選択学習場面ではL反応により速やかに学習がなされると考えられる。

BALB/cおよびC57BL/6は、L反応となる室間移動がDBA/2Jと比べて特に多くはなかったが、R反応となる跳躍もほとんど生起しなかった。したがって、L/R反応自由選択学習場面では、これらの系統は、どちらかといえばL反応によって学習がなされると考えられる。また、おびえや後ずさり、室内移動といった比較的動きの小さい反応が電撃の強いときにも多いことを考えあわせれば、これらの2系統の回避

学習成績はあまりよくないことも予測される。

実 験 2

実験1の結果、電撃に対する優勢な反応型が系統によって異なること、またそれは電撃強度によって変化することが示された。実験2では、堤・牧野(1990)と同様の2反応選択型の能動的逃避・回避学習場面において、電撃強度の違いによる被験体の反応型の変化が、回避遂行にどのように影響するかを検討した。

方 法

被験体 4系統の近交系マウス(BALB/c, C3H/He, C57BL/6, DBA/2J)の雄、各30匹ずつ合計120匹が用いられた。各系統とも強電撃群(0.4 mA)、中電撃群(0.16 mA)、弱電撃群(0.06 mA)の3群にそれぞれ10匹ずつ被験体が割り振られた。飼育条件等は、実験1と同じであった。

装置 実験1と同じであった。ただし、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って2つの小部屋間の移動(L反応)を、また、高さ8.5 cmのところに通された8対の赤外線ビームによって被験体の垂直方向の反応(R反応)を、各々自動的に検知できるようにした。実験2では被験体の反応を観察記録しなかったため、装置正面にビデオカメラは設置されなかった。

手続き 各被験体とも連続4日間の訓練を行った。初日は装置への馴化訓練を行い、翌日から3日間、隣室への走行(L反応)と立ち上がりや跳躍など垂直方向への反応(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、1日100試行合計300試行施した。各試行とも、CSとして3 kHzの音刺激が呈示され、CS開始5秒後にUSとしてスクランブル電撃がCSとともに呈示された。CS呈示中にL/R反応のどちらかを示せばCSは停止し、電撃を回避できる。USが呈示されてからもL/Rどちらかの反応によりCSおよび電撃は停止し、逃避が可能であった。L/R反応がない場合には、電撃呈示5秒後にCSと電撃は停止した。試行間間隔は平均20秒となるように、5段階の間隔(10, 15, 20, 25, 30秒)がランダムに配置された。逃避および回避反応の型、試行間におけるL/Rそれぞれの反応数が記録された。

結 果

回避反応率と回避反応の型 3日間の訓練期間を通して総回避反応率を各系統、各電撃強度毎に求め、Figure 2に示した。回避反応にはL反応とR反応があるため、どちらの反応型で回避がなされたかを区別

して表した。

まず、各群の回避反応の型を見ると、BALB/cおよびC57BL/6ではR反応はほとんど見られず、電撃強度にかかわらずほとんどL反応にて回避がなされた。また、C3H/Heの中電撃群とDBA/2Jの弱電撃群でもL反応による回避が多くなされた。それに対し、C3H/Heの強電撃群と弱電撃群では、回避反応の半分以上がR反応を占めていた。また、DBA/2Jの強電撃群と中電撃群は、C3H/Heの強電撃群や弱電撃群ほど顕著ではないが、L反応に加えて比較的多くR反応が出現した。R反応が比較的多く生じたこれら4群について、さらに個体毎にL反応とR反応の比率を分析した結果、その内容は系統によって異なっていた。すなわち、C3H/Heでは、最終的にL反応を優勢的に(L反応を50%以上)生起させるようになる個体(強電撃群4匹;弱電撃群6匹)とR反応を優勢的に(R反応を50%以上)生起させるようになる個体(強電撃群6匹;弱電撃群4匹)とが存在しているのに対し、DBA/2Jでは、最終的にR反応が優勢になる個体は存在せず、訓練を通してL反応優位を保ちながらR反応も生起させるという特徴を示した。

次に、L/R反応をこみにして、訓練3日間を通じた総回避反応率について、系統×電撃強度の2要因分散分析を行った。系統と電撃強度の要因の間に有意な交互作用があったため($F[6, 108]=3.779, p<.01$)、各系統毎に電撃強度の効果を、また各電撃強度毎に系統の効果をそれぞれ分析した。

まず、各系統毎に電撃強度の効果を検討すると、C3H/HeとDBA/2Jにおいては電撃強度によって回避反応率に差がなく、BALB/c($F[2, 108]=17.907,$

$p<.01$)とC57BL/6($F[2, 108]=3.497, p<.05$)において電撃強度の効果は有意であった。多重比較の結果、BALB/cにおいては、各電撃強度群間で有意差があり、強度が強いほど回避反応率が高かった。C57BL/6においては、強電撃群と中電撃群の間に有意差はなかったが、弱電撃群が強・中電撃群各々と比べて有意に回避反応率が低かった。

次に、各電撃強度毎に系統差を比較すると、強電撃群では系統の効果が有意であり($F[3, 108]=19.069, p<.01$)、最も成績のよかったC57BL/6と最も成績の悪かったDBA/2Jの間にのみ系統差が見られた。中電撃群においては系統差は見られなかった。弱電撃群でも系統の効果が有意であり($F[3, 108]=14.37, p<.01$)、C3H/He, DBA/2J, C57BL/6, BALB/cの順に成績がよかったが、BALB/cと他の全系統の間、C3H/HeとC57BL/6の間に有意差が見られた。

逃避反応の型 電撃に対する被験体の反応型を調べるために、3日間の逃避反応総数に対するR反応による逃避率を算出した(Figure 3)。その結果、C3H/Heの強電撃群の弱電撃群においてR逃避反応が多く、弱電撃群では約4割を、また強電撃群では5割以上を占めていた。しかし、その他の系統および電撃強度条件では、大部分がL反応で逃避がなされ、R逃避反応はほとんど見られなかった。

試行間反応の型 3日間のL/R各々の試行間反応総数を各群毎に算出した(Figure 4)。L反応については、DBA/2J, C57BL/6, C3H/He, BALB/cの順に多く生じ、系統×電撃強度の分散分析の結果、系統の主効果が有意であり($F[3, 108]=27.257, p<.01$)、C3H/HeとBALB/cの間を除く全ての系統間に有意差があった。R反応については、C3H/He, DBA/2J, C57BL/6, BALB/cの順に多く生じ、分散分析の結果、系統の主効果が有意であり($F[3, 108]=28.092,$

Figure 2. Mean avoidance rates by L- and R-typed responses in three training days. W, M and S denote weak (.06 mA), moderate (.16 mA) and strong (.4 mA) shock respectively.

Figure 3. The proportion of R-typed responses to total number of escape responses in three training days.

$p < .01$), C3H/He と DBA/2J の間を除く全ての系統間に有意差があった。また、系統×電撃強度の交互作用が有意であり ($F[6, 108] = 2.830, p < .05$), C3H/He の強電撃群は中・弱電撃群に比べて、DBA/2J の弱電撃群は強・中電撃群に比べて、各々 R 反応数が少なかった。

考 察

BALB/c と C57BL/6 は、どの電撃強度においても主として L 反応で電撃を回避した。この 2 系統は実験 1 において、いかなる電撃強度でも R 反応となる跳躍を示すことは少なかったため、この結果を十分に予想させるものであった。また実験 2 における逃避反応も、この 2 系統はどの電撃強度条件でも L 反応をきわめて優勢に示した。従って、この 2 系統では電撃に対する生得的反応傾向として L 反応が非常に優勢であり、これが回避学習遂行に表れたと考えられる。

この 2 系統では、電撃強度によって回避反応率に差があったことも重要である。どちらの系統も、電撃強度が強い方が成績がよく、電撃強度が弱いときは成績が悪いという結果が得られた。特に BALB/c の弱電撃群では、最終的な回避反応率も約 60% までしか達しなかった。実験 1 の結果から、ショック強度が弱いときは、BALB/c は静止したままの震え反応が多いという特徴が見られることから、このような反応傾向が正反応の上昇を妨げたのではないかと考えられる。

C3H/He は、強電撃群においては L 回避反応と R 回避反応の両方が出現し、中電撃群においてはほとんどが L 反応によって回避がなされた。この結果は、実験 1 から予想される結果と一致する。すなわち、強

電撃として用いられた 0.4 mA という強度は、実験 1 においても空間移動 (L 反応) と跳躍 (R 反応) をほぼ同じ割合で出現させ、中電撃として用いられた、0.16 mA という強度は跳躍 (R 反応) をあまり生起させなかった。

C3H/He は、実験 1 の 0.06 mA 電撃下では、空間移動も跳躍も出現頻度が少なかったものの、どちらかといえば空間移動の方が優勢な傾向にあったので、実験 2 では L 反応による回避が予想された。しかし、C3H/He の弱電撃群は、強電撃群と同様に電撃に対して L/R 両タイプの反応を出現させ、L 反応を獲得する個体と R 反応を獲得する個体が現れた。ただし実験 2 で見る限りは、C3H/He の回避反応の型と電撃に対する直接的な反応である逃避反応の型は一致しており、電撃に対して生起しやすい反応が回避反応として獲得されやすいということはいえる。

なぜ C3H/He は、実験 1 では弱い電撃に対して立ち上がりや跳躍を示さなかったのに、実験 2 では弱電撃群において逃避反応として R 反応が現れたのか。実験 1 では電撃の呈示時間は 1 秒間だけであったが、実験 2 では最大 5 秒間の電撃を受ける可能性があった。そのため、最初は逃避反応に結びつかない行動を行っているが、1 秒以上電撃を受け続けるうちに逃避反応として R 反応が生起するようになったと考えられる。したがって、持続的に電撃が与えられた場合に反応がどのように変化するかという分析が今後必要であろう。

DBA/2J の実験 1 における電撃に対する初発反応は、L 反応である空間移動が多かった。従って、実験 2 の回避学習課題でも L 反応によって、しかも他の系統よりも容易に回避できるようになることが予想された。ところが、逃避反応として R 反応が少ないにもかかわらず、強電撃群と中電撃群において R 回避反応が比較的多く出現し、回避反応率も他の系統と比較して高くなかった。これについては今後の検討を要するが、この系統は電撃を受けると頻繁に試行間反応として R 反応を行うようになることが、1 つの解釈を与えるように思われる。この系統では、試行間反応としての R 反応が、CS が呈示されたときにも連続的に続くため、R 反応による回避という結果をもたらす機会が多いことが考えられる。

全体的考察

実験 1 から、電撃に対する反応型がそれぞれ系統によって電撃強度に応じて特徴的に変化すること、いずれの系統においても、どの電撃強度に対しても 1 反応型のみをとるのではなく様々な反応をすることが明らかになった。しかも、2 反応選択型の回避課題におい

Figure 4. Total number of inter-trial responses (ITRs) in three training days.

て、被験体がどの反応型を用いて回避するかは、その時の電撃強度に依存することが、実験2から明らかにされた。従って、生体の電撃に対する生得的反応傾向が回避学習に重要な役割を果たすという考えは確かめられた。

Bolles (1970) は、各生物種は、その長い進化の過程の中で、それぞれ種に特有な防御反応を発展させていったと主張しているが、実験1で見られた反応型は、それが全てではないにしろ、マウスという種が生得的にもっている防御反応レパートリーであり、嫌悪場面でどの反応型が出現するかは場面の嫌悪強度によって決定されると考えられる。

しかしながら、本研究の結果には無視できない例外があった。その代表例は、実験1でも実験2でも電撃に対して走行型の反応を優勢的に示した DBA/2J が、回避反応として R 反応を相当の割合で出現させたことである。すなわち、電撃に対する直接的な反応型以外の反応も、回避反応として採用されたのである。

逃避学習においては、被験体は必ず電撃を受けるので、それに対する反応型が直接関係するが、回避においてはそうではなく、習得された回避反応は必ずしも電撃に対する反応型である必要はない。古典的な2過程説 (Mowrer, 1947) で考えれば、恐怖動因を低減させるものは、R 反応でも L 反応でもよく、恐怖を解消する反応ならばそれが習得されていく。従って、基本的に電撃に対する反応型が回避学習において獲得されるという仮定は、強化理論からは成立しないという反論も成り立つ。

しかしこのような強化理論では、逃避・回避場面で被験体とその種としての生物学的な制約のもととり得る反応の型と学習の結果獲得される反応型との関係については何も語っていない。強化理論からいえることは、電撃に対する直接的な反応型も別の反応型も回避場面で獲得される可能性があるということであり、電撃に対する反応型と回避反応型が必ず異なるという予測を導くわけではない。従って、電撃に対する直接的な反応型以外の反応型が回避反応として獲得されるならば、それらの反応が何に由来するものかが重要な問題となる。

確かに電撃は重要な嫌悪刺激であり、動物はそれに対して特定の防御反応をとると考えられる。しかし、嫌悪刺激は電撃だけではない。電撃と連合した場面刺激もまた嫌悪刺激として働き、それに対しても動物は何かの防御反応で対処するであろう。もちろんそれは、電撃に対する反応と同じ型であることも別の型であることも有り得る。いずれにしても、それらは同じ防御反応レパートリーの中から選ばれていると考えられる。このように考えれば、回避訓練期間を通して試

行間反応が増加し、それが次第に回避反応として固定されていく可能性も考えられる。もし、個体の防御反応レパートリーの中で走行型が非常に優勢であれば、電撃に対しても (逃避反応)、嫌悪場面刺激に対しても (回避反応や試行間反応)、走行が主に放出される。しかし、電撃に対しては走行が優勢に起こるが嫌悪的な場面刺激に対しては走行も立ち上がりも起こるような個体ならば (本研究では DBA/2J がそれにあたる)、回避反応の型と逃避反応の型が異なることは十分に考えられる。従って、以前に電撃と連合した嫌悪的な場面刺激のみが存在する事態でどのような反応が出現するかが、今後検討すべき問題となるであろう。

要 約

本研究は、被験体の電撃に対する反応型を決定する要因として電撃強度をとりあげ、電撃強度によって反応型がどう変化するか、それが回避学習にどのように影響するのかを、4系統の近交系マウスを用いて検討した。

実験1では、12段階の電撃を被験体に呈示し、その際の被験体の反応を観察した。その結果、電撃に対する反応型の種類や、電撃強度の変化に伴って出現する反応型の順位はどの系統も同じであるが、各電撃強度においてどの反応型がどの位の割合で出現するかは、系統によって異なることが見出された。

実験2では、3段階の電撃を用いて、L 反応 (隣室への移動) と R 反応 (立ち上がりや跳躍) を正反応とする2反応選択型回避訓練を行った。その結果、系統や電撃強度により回避遂行の様相は異なるが、電撃に対する反応型と回避反応型は一致する傾向が見られた。

以上の結果、被験体の生得的反応型の出現様式は電撃強度によって変化すること、電撃に対する反応型が回避遂行に影響を及ぼすこと、それゆえに、電撃強度の学習に及ぼす影響は被験体の生得的反応傾向の様式に依存することが示された。

引用文献

- Anderson, D. C., Plant, C., & Paden, P. 1967 Conditioned suppression of a running response as related to competing responses, drive, and basal skin resistance level. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **68**, 355-358.
- Bolles, R. C. 1970 Species-specific defense reactions and avoidance learning. *Psychological Review*, **71**, 32-48.
- Bovet, D., Bovet-Nitti, F., & Oliverio, A. 1969 Genetic aspects of learning and memory in mice. *Science*, **163**, 139-149.

- 石井 巖 1975 動機づけ 八木 晃(編) 心理学研究法第5巻 動物実験 I 東京大学出版会 Pp. 53-84.
- Kimble, G. A. 1955 Shock intensity and avoidance learning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **48**, 281-284.
- McAllister, W. R., & McAllister, D. E. 1967 Drive and reward in aversive learning. *American Journal of Psychology*, **80**, 377-383.
- McAllister, W. R., McAllister, D. E., & Douglass, W. K. 1971 The inverse relationship between shock intensity and shuttle-box avoidance learning in rats: A reinforcement explanation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **74**, 426-433.
- 森 俊之 1991 近交系マウスにおける能動的回避学習過程 筑波大学第二学群人間学類卒業論文(未公開)
- Mowrer, O. H. 1947 On the dual nature of learning: A reinterpretation of "conditioning" and "problem-solving." *Harvard Educational Review*, **17**, 102-148.
- Royce, J. R. 1972 Avoidance conditioning in nine strains of inbred mice using optimal stimulus parameters. *Behavior Genetics*, **2**, 107-110.
- Seligman, M. E. P. 1970 On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, **77**, 406-418.
- 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 反応自由選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.
- Wahlsten, D. 1972 Phenotypic and genetic relations between initial response to electric shock and avoidance learning in mice. *Behavior Genetics*, **2**, 211-240.

——1993. 8. 18 受稿, 1994. 5. 7 受理——