

スunksの学習能力の検討 (2)

—嫌悪事態からの脱出行動の習得に

見られるドメスティケーションの影響⁽¹⁾—

石井 澄・辻 敬一郎

問 題

ジャコウネズミ (*Suncus murinus*) は食虫目トガリネズミ科ジネズミ亜科に属する哺乳類で、食虫目のなかで唯一実験動物化に成功しており、それをスunksと呼んでいる。筆者(石井・辻, 1987) はスunksに位置(左右)の弁別を学習させた後、その連続逆転課題を与えて、逆転回数増加に伴う正反応率の変化を検討した。その結果、スunksの正反応率は次第に上昇する傾向を示し、いわゆる学習セット (Harlow, 1949) を形成し得ることが確認された。

しかし、その後に野生のジャコウネズミを被験体として同一の学習事態で訓練を行ったところ、4匹すべてが訓練の最初の段階において強化子としての餌を摂取しようとせず、学習は成立しなかった。野生個体と実験動物との間に生じるこのような行動の相違は、如何なる要因に基づいているのであろうか。

一般に、実験動物とその起源となった野生動物の間には、多くの学習事態において成績に差が見られることが報告されている。たとえば、実験動物化されたラットはその起源であるドブネズミ (*Rattus norvegicus*) と比較して、能動的な回避学習 (Boice, 1970) や複雑な迷路学習 (Bamber & Boice, 1972) で優れた成績を示すことが知られている。また、野生のハツカネズミが近交系のマウスに比べて回避学習の成績が劣ることも見出されている (Smith, 1972)。しかし、このような成績の違いを即座に狭義の連合能力、つまりいわゆる知能の差に還元することはできない。なぜなら、学習課題において適応的な行動、すなわち優れた成績を示すためには、狭義の連合能力の他に、手がかり刺激の知覚能力が具わっていることや、新奇な実験事態に対する忌避傾向 (neophobia) が強すぎないことなどの、いくつかの条件が必要であるが、たとえば忌避傾向の強さにおける違い (Mitchell, 1976; Barnett & Cowan, 1976) など、連合能力以外の特性においても、野生動物と実験動物とは異なっていることが十分に考えられるからである。むしろ、従来の実験結果は、学習成績に影響するこれらの連合能力以外の要因によるものだとする主張も多い (Boice, 1973; Dewsbury, 1978)。

では、野生のジャコウネズミと実験動物化したスunksとでは、学習行動の習得に関与するこ

これらの諸要因のうち、何が異なっているのであろうか。この問題に対する解答を直ちに得ることは容易ではないが、考えられるアプローチとしては、いくつかの異なる学習事態における両者の学習成績の比較が挙げられる。もしも、両者の差が狭義の連合能力の違いに起因するものであれば、いずれの学習事態でも行動の習得は基本的に同一方向の差が生じるはずである。またもし、新奇環境への忌避傾向などの動機づきの要因の違いが基底にあるのであれば、行動の習得によって環境に対する積極的な探索が必要な事態と、逃避傾向が適応的行動に有利にはたらく事態との間で、学習の速度などに差が見られることが予測される。

本研究は、この問題を検討する一つの試みとして、回避学習の事態におけるジャコウネズミの野生個体と実験動物化した個体（スunks）の学習速度を比較検討したものである。ただし本研究では、学習に関与するこれら諸要因が実験動物化（domestication）の過程でどのように変化していくのかを、従来の多くの研究が行ってきたような、単なる野生動物と実験動物化された個体との比較によってではなく、むしろ野生個体を出発点として経代的に追跡することを、大きな目標としている（辻・石井, 1987）。したがって、野生個体を起源（オリジン, F 0）としてその第1世代（F 1）、第2世代（F 2）、・・・ という形で、世代毎の行動の変化を逐次追尾していく方法をとっているが、今回は野生個体とそのF 1、およびスunksについてのデータのみを報告する。

ところで、一般にラットやマウスを被験体とした回避学習の事態では、床の金属製グリッドを通じて嫌悪刺激の電撃を与える場合がほとんどである。これは、電撃刺激は強度や時間が操作し易くかつ定量化し易いといった利点を備えているからである。しかし、ラットやマウスと異なりジャコウネズミの場合、糞が水分を多く含んでいるために、電撃の呈示によって被験体が脱糞をするとグリッド間で電氣的短絡（ショート）を生じてしまう。他方、尾部に電極を埋め込んで通電する方法もあるが、これでは被験体の移動が制約される。そこで、電撃に代わるものとして、本研究ではヘアードライヤーの熱風を嫌悪刺激として用いた。スunksに空気を吹きつけると、威嚇発声を伴う激しい嫌悪反応を示すがしばしば認められるので、熱風の吹きつけはさらに有効に作用すると予測できた。

また、本実験では嫌悪刺激の呈示を予告する信号刺激を与えなかった。その理由は、この種の刺激に対する感覚閾値が不明であるうえ、世代間でそれが変化している可能性も否定できないためである。学習能力の違いを分析するためには、それに関係する可能性のある変数ができるだけ少ない事態を設定するべきであり、実験装置から速やかに脱出することが嫌悪刺激の回避につながるという、単純な事態の方が適切であると考えられる。

実 験

方法

被験体 野生のジャコウネズミ（以下F 0とする）とその第1世代（F 1），および実験動物化したスルクス（以下PSYとする）の雄各7個体，計21匹を被験体として用いた。ただし，F 1の1匹は訓練途中で死亡したため，データから除外した。F 0個体は沖縄県多良間島にて捕獲したもので日齢は不詳であるが，F 1とPSYの個体は実験の開始時に生後45日から360日であった。また体重はF 0が40～54グラム，F 1が42～54グラム，PSYが36グラム～70グラムであり，世代間に有意差はなかった。これらの被験体は実験期間中30cm×19cm×13cmのアクリル樹脂製ケージ（天井面のみステンレス製）で個別に飼育され，水および飼料は常時摂取できた。

装置 実験装置は70cm×25cm×30cmの透明アクリル樹脂製の箱であった。箱の左端から20cmの所にある透明の仕切り板によって内部が2つの区画に分かれていた。仕切り板の中央部，床面から13cmの高さの位置には開口部（幅7cm×長さ17cm）があり，そこから脱出が可能であった。なお，狭いほうの区画を囲む側壁はすべて黒ケント紙で覆われていた。左側の区画の天井の中央部には5cm四方の正方形の穴が開けてあり，そこから熱風（約70℃）を与えるためのドライヤーの先が差し込まれていた。

手続き 最初に装置に対する被験体の嫌悪の程度を測定した。被験体を飼育ケージから移動用の缶（直径7.5cm×高さ13cmの円筒形）に移し，その間に飼育ケージを装置の右側の区画に置いた。被験体を缶から出して左側の区画に入れ，熱風を与えない状態で放置し，被験体が開口部を通過して飼育ケージと脱出するまでの時間（脱出潜時）を測定した。10分を経過しても脱出しない場合はその時点で試行を打ち切り，飼育ケージへ戻した。このテスト試行を1日2回，2日間にわたり行い，その翌日から脱出訓練を行った。テスト試行と同じセッティングで被験体を左側の区画に入れ，20秒後に10秒間ドライヤーから熱風を与えた。10秒以内に脱出しなかった場合には以後繰り返し20秒間の間隔で10秒ずつ熱風を与え続けた。こうして脱出に要する時間を測定した。ただし，10分を経過しても脱出しなかった場合には訓練を打ち切り，その場合の反応潜時を600秒とした。この訓練試行を1日2試行，10日間（計20試行）行った。なお，試行間隔は約30分とした。

結果および考察

訓練前のテスト試行における脱出潜時の全個体の平均値は第1日が433.0秒，第2日が404.7秒であり，F 0，F 1，PSY 3群のいずれの間にも有意差は認められなかった。各群とも10分以内に脱出しない個体が過半数を占めており，また，第1日と第2日の潜時にも差はないので，こ

の期間に脱出を学習した可能性はないと判断できる。

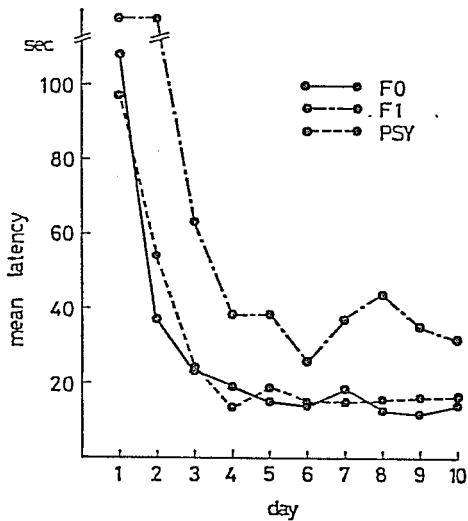


FIG. 1 Mean latency of escaping responses in each group as a function of trials

脱出訓練期の平均反応潜時の日間変化を FIG.1 に示した。F 0 と PSY では、試行の経過とともにほぼ同様な傾向で反応潜時が減少し、5 日目以降は20秒以下の安定した値を示すのに対し、F 1 の反応潜時は一貫して長く、後半でも30秒以下の潜時を示すことがほとんどない。4 日目以降の潜時について群間でHテストを行った結果有意差 ($H=9.466, p<.01$) を得たので、2 群間でU検定を行ったところ、F 1 と F 0 および PSY の間に有意差 (それぞれ $U=3, p<.01$; $U=2, p<.01$) が示された。しかし、F 0 と PSY との間には差が認められなかった。

このような潜時の差を生じた原因について検討するために、20秒以内に脱出(回避反応)を示した割合と熱風の呈示中に脱出(逃避反応)を示した割合を2日間ずつにまとめて、群別にそれぞれ FIG. 2 (A) と 2 (B) に示した。これによると、F 0 と PSY の回避反応率は試行とともに上昇し、熱風の回避が順調に学習されていることを示しているが、F 1 の回避率は、一旦は増加するもののその後減少し始め、最終の2日間ではほとんどゼロとなった。他方、逃避反応率はF 0 と PSY とで最終的に約20%まで減少するのに対して、F 1 では逆に試行に伴って増

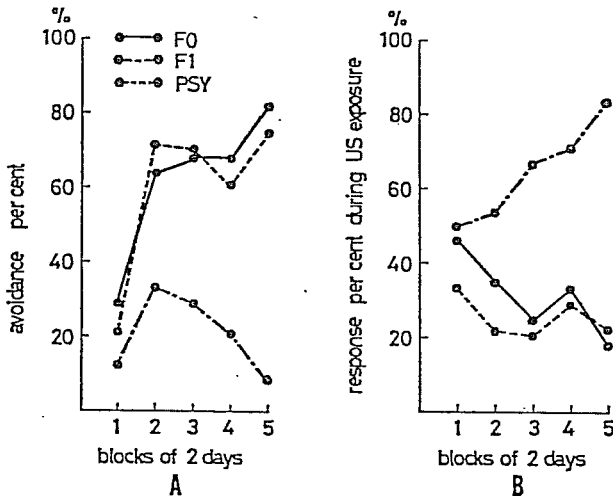


FIG. 2 (A): Avoidance response per cent in each group as a function of trials; (B): Response per cent during US exposure in each group as a function of trials

加傾向を示し、最後には80%以上に達した。このように、F 0 と PSY では熱風を回避するための脱出が学習されたが、F 1 では回避の学習はなされず、むしろ熱風に対する無条件反応とみなされる逃避が習得された。

討 論

筆者らは先に、餌を強化子とした位置（左右）の弁別訓練を施したが、実験動物化したスunksの大半が学習を完成させたのに対し、野生のジャコウネズミは餌を摂取することすら行わなかった（石井・辻，1987）。それに対し、本実験の野生個体はスunksとほぼ等しい速度で脱出を習得した。いかなる学習事態においても、そこでの課題を習得するためには動物が狭義の連合能力を保有していなければならない、と考えるならば、ある一つの事態での学習能力が確認されれば、少なくとも基本的にその動物が連合能力を具えていると見做してよいかもかもしれない。つまり、先の実験で野生個体が位置弁別を習得できなかったのは、むしろ連合能力以外の要因に起因していると考えられる。たとえば、新奇環境に対する忌避傾向が強く、事態から逃避しようとする行動が頻出するために、環境の探索行動の出現が妨害されたという可能性が考えられる。本実験のように、脱出が恐怖の低減と危険の回避をもたらす事態では学習が成立した事実は、このような解釈を支持する。

しかし、本実験のF 1の成績が劣っていたことは、新奇忌避傾向の差による説明が困難である。なぜなら、F 1は人工環境化で生育し、個体発生の過程であたえられる環境因子はPSYと類似しているので、経験的要因が新奇忌避の強さを規定しているならばPSYと同様の結果を示すはずであるし、逆に、ドメスティケーションの世代数が重要ならば、F 0はF 1よりさらに成績が悪くなるはずだからである。つまり、ドメスティケーションの過程にある特定の世代が、それ以前、それ以後のいずれの世代と比べても学習成績が劣るという事実を説明するのに、何らかの遺伝的あるいは経験的な要因が、ドメスティケーションに伴って一方向的に変化すると仮定することには無理があると思われる。むしろその世代（F 1）における何らかの要因の一時的な変動が、このような結果の基底にあると考えるべきであろう。

そのような要因を特定することは現時点では極めて困難である。しかし、野生個体からF 1への世代交代に生活環境の大きな変化が伴っているということが、今回の実験結果に関与している可能性は大きい。すなわち、F 1は実験室という、野生個体とはまったく異なった環境に出生時から置かれたために、種としてその新たな環境に対する適応をあらためて開始しなければならない最初の世代という立場にある。もしも、そのような再適応が環境の淘汰圧などを受けて世代の更新によって漸進的になされるのであるならば、F 1はそのような適応様式を自分の前の世代から受け継ぐことができない特殊な世代であり、事態に対する適応的な行動を獲得できない個体が最も多く出現することが考えられる。そして、この仮定が正しければ、F 1以降のドメスティケーションの進行に伴って、種々の行動におけるより適応的な変化の方向が示されるであろう。筆者らは今後、学習行動におけるF 2以降の世代のデータを収集するとともに、他の種々の型の適応行動についても、そのドメスティケーションに伴う変化の過程を追跡し、この問題についての理

解を深めていく所存である。

要 約

被験体が、熱風を嫌悪刺激として間歇的に与える実験装置の中から側壁を乗り越えて飼育ケージへと脱出するまでの時間(潜時)を指標として、ジャコウネズミの野生個体(F0)とその第1仔世代(F1)、および実験動物化した個体(スunks)の学習能力を比較検討した。その結果、スunksとF0はいずれも試行を繰り返すにつれて潜時が減少し、最初の熱風が与えられる前に脱出することを学習したが、F1では途中から潜時の減少がみらなくなり、熱風に対する無条件反応的な行動が増大した。このような野生からの世代数による学習能力の差を生じさせる原因について考察が行われた。

引用文献

- Bamber, R. T., & Boice, R. The labyrinth method of comparing wild and domestic rats: Origins of animal psychology revisited. *Psychonomic Science*, 1972, 29, 161-163.
- Barnett, S. A., & Cowan, P. E. Activity, exploration, curiosity, and fear: An ethological study. *Interdisciplinary Science Review*, 1976, 1, 43-62.
- Boice, R. Effect of domestication on avoidance learning in the Norway rat. *Psychonomic Science*, 1970, 18, 13-14.
- Boice, R. Domestication. *Psychological Bulletin*, 1973, 80, 215-230.
- Dewsbury, D. A. *Comparative animal behavior*, McGraw-Hill, 1978. (奥井一満訳, 比較・動物行動学, 共立出版, 1981.)
- Harlow, H. F. The formation of learning sets. *Psychological Review*, 1949, 56, 51-65.
- 石井澄・辻敬一郎 スunksの学習能力の検討(1)——位置弁別課題の連続逆転学習について——名古屋大学文学部研究論集, 1987, 哲学33, 77-84.
- Mitchell, D. Experiments on neophobia in wild and laboratory rats: A reevaluation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1976, 90, 190-197.
- Smith, R. H. Wildness and domestication in *Mus musculus*: A behavioral analysis. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1972, 79, 22-29.
- 辻敬一郎・石井澄 スunksのドメスティケーションに伴う行動変性に関する研究 名古屋大学文学部研究論集, 1987, 哲学33, 85-92.

注記(1) 本研究に関しては、文部省科学研究費補助金一般研究(B)(課題番号60450012, 62450016)の交付を受けた。