

近交系マウスの行動の系統特性の検討

—光刺激による活動変化を中心に—

辻 敬 一 郎

(心理学研究室)

§1. 序

最近30年間の動物心理学の動向には、ほぼ10年刻みで変化が生じている。第1の波は生理心理学、第2の波は行動遺伝学、第3の波は進化論的行動学である。しかし、それぞれの動きは過去のものとなったのではなく、底流として今日に至り、新しい潮流を促そうとしている。

本報告は、行動遺伝学の分野における主要な方法の一つとしての系統比較 (strain comparison) によって筆者らが得た所見を示しつつ、この種のアプローチの意義を論じようとするものである。

§2. 行動遺伝学的方法としての系統比較

行動遺伝学 (behavior genetics) は、遺伝子と行動との対応関係の把握を通じて、生体の構造 (身体) と機能 (行動) との関連に迫ろうとするもので、その目的において比較心理学と近い位置にある学問分野とされる。ただし、後者が種間変異を主として扱うのに対して、前者は、母集団 (種) 内の個体差やその分布、つまり種内変異を問題とする点で異なる。

行動遺伝学の今日を予言した Hall, C.S. (1951)¹⁾ は、その研究法として、①近交系の系統間の行動比較、②2系統間の交雑系の行動把握、③特定の行動形質に関する選抜交配、④突然変異が行動に及ぼす効果の分析、の4種を挙げている。

歴史的には、選抜交配による育成実験が初期に多く行なわれている。この方法は、特定の行動形質に関して系の分離を試みるものであるが、分離がなされたとしても、それが選抜の基準となった特性を反映すると結論づけることは必ずしも容易ではない。それにもかかわらず、この方法は行動形質の遺伝分析に有効なものであり、マウスでも聴源発作感受性、攻撃性、造巣、活動性などに関して選抜が試みられている。一般に、選抜交配は、行動に関与する遺伝事象を複合遺伝子作用として扱い、特定の行動形質の遺伝率によって身体-行動関係を検討するのであるが、それとともに、一つの系の育成に成功した場合には、その応用価値も少なくない。

他方、相互に独立の由来をもつ近交系の系統間を比較して、その行動特性の差異を問題にする方法がある。いま、マウスの場合には、20世代以上にわたって兄妹交配を続けると、同一系統に属する個体の遺伝子組成は相互にきわめて高い類似度を持ち、遺伝子座のホモ接合の割合も増加する。近交系とは、そのようにして遺伝的に純化された個体群をいう。これら近交系では、主働遺伝子のいくつかが同定されていて、遺伝的再現性がある。いったん或る近交系が作られると、その身体形質や行動形質がさほど大きくは変化しないと考えて研究を進めることができる。ただし、³⁾ 遺伝的均質性は表現型の変動を減少させはするものの、それを完全に排除するものではないこと、また近交系の個体は概して二つの系の交雑や雑交の個体に比べて繁殖力の点で劣ることなどに留意する必要がある。現在マウスでは約400の近交系が登録されているので、特に好都合である。

近年いっそう精緻化された遺伝分析によって、単純な系統比較法の重要性が薄れつつあるとされているが、それでもなお遺伝的変異の有効な検定法であることに変わりがない。この種の研究では、観測される系統数が多くて、しかも他の諸特性の相関の検出確度が高いほど、その所見が有意義となることはいうまでもない。

マウスのオープンフィールド行動の系統比較を行なった Southwick & Clark (1968) は、同じ試みの Thompson (1953, 1954) ときわめて高い一致を得た。その際 Thompson は、オープンフィールドにおいて15系統の摂食を観測し、脱糞量とは有意な相関を得たものの、活動性とは相関なしとの所見を得た。他方、Southwick & Clark も、14系統の攻撃性を評定し、少数の例外を除くと、攻撃行動とオープンフィールドの活動性との相関が有意であることを見出した。

このように、異なる研究者間の一致は、マウスのアルコール選好についても認められる。選好テスト成績は測定法に依存するが、選択事態におけるアルコール摂取量は C57BL/6J が最高で、C3H/HeJ, A/J, DBA/2J の順となっている。

この他にも多くの行動特性の系統比較が行なわれている。その目録は Sprott & Staats (1975) によって作成され、その後は毎年の Behavior Genetics 誌上に増補されている。

§3. 系統比較にあたっての筆者の立場

筆者の研究室では、過去10年余にわたり、近交系マウスの行動の系統比較を続けてきた。そこでこの基本的立場を明らかにしておきたい。

一般に、系統比較においては、いかなる行動形質を扱うかが重要である。過去の報告例では、⁴⁾ 学習行動が多い。しかしながら、学習成績は、刺激パラメータ、動因水準、訓練試行の時間的配分、先の他の変数に応じて変動するから、それらの要因の効果を明らかにしてのちでなければ学習能力について妥当な評価を下すことができない。それにもかかわらず、従来⁵⁾の殆どの研究者

は、それらの要因を変数として導入するとか、あらかじめその系統の感受特性や動因喚起水準を把握したうえで最適値を定めるという操作を施した例がきわめて少ない。

筆者らは、行動の系統特性の把握にあたって、より基本的とされ、個体発生のより早期から自発する行動型として具わっているものに着目し、しだいに学習性行動へと解析を進めるという方略を選んだ。

この立場で最初とりあげたのが生育環境下（ホームケージ内）で生起する摂食、摂水、走行、造巣などの活動である。なかでも、摂食、摂水、走行は周期的に生じる活動であって、その日周リズムは同一個体で安定したものと考えられるから、その系統差は、行動形質の遺伝子分析に活用される資料となるばかりでなく、行動的適応の基本的様式の相違を反映するものとしても興味深い。

§ 4. 生育環境下における自発性諸活動の明暗日周リズムの系統差

〔1〕 回転輪走行活動⁶⁾

(1) 日周リズムの型の分類

異なる起源をもつ11系統の近交系マウスおよび近交化過程にある1系統を対象として、ホーム

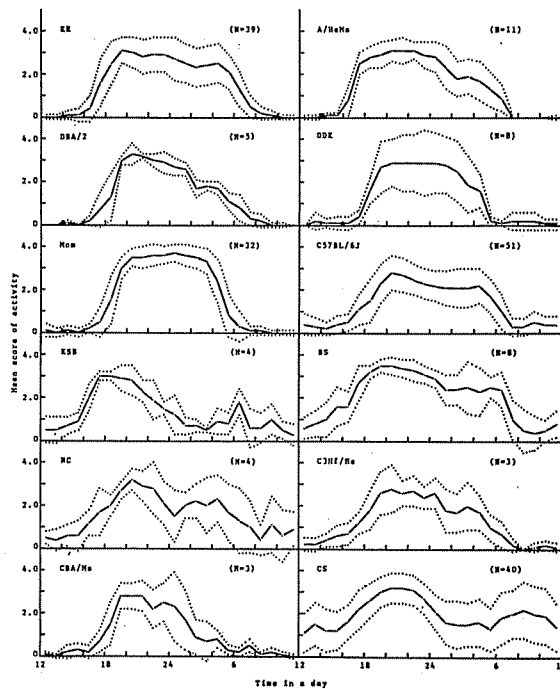


Fig. 1. Wheel-running activity rhythms under light-dark condition in 12 strains of mice (Ebihara & Tsuji, 1976).

ケージの天井に設置した回転輪での走行活動を調べた。用いた系統は、A/HeMs, CBA/Ms, C3H/He, C57BL/6J, DBA/2J, DDK, KR, KSB, NC, CS, BS および野生ハツカネズミ (*Mus musculus molossinus*) を起源として近交化過程にあるもの (Mom)⁷⁾ である。自然光による明暗周期の室内で個別飼育し、その間の回転輪走行活動をイベント・レコーダにより7日間連続記録⁸⁾した。被験体は各系統とも20~360日齢に及ぶ。

実験の結果、CSを除くすべての系統で、暗期(夜間)に高い活動量を示す日周リズムが得られた (Fig. 1)。それらはさらに、明期(昼間)の活動が完全に抑えられたもの (KR, A, DBA, DDK, Mom) と、明期にも或る程度(低水準)の活動を生じているもの (C57BL, KSB, BS, NC, C3H, CBA) とに細分類される。CSは、明期にも活動量が大で、日内変動に他の系統のような顕著なパターンが認められなかった。また、Momは、回転輪に入って走行を始めるまでの時間(走行潜時)が長いこと、いったん活動を開始するとその持続時間が長いこと、の2点において特徴的であった。すなわち、初日から回転輪走行を示した個体の割合は、KR 88.0%, C57BL 84.8%, CS 90.3% に対して、Momは 52.0% であり、最長走行持続時間は平均約120分で、他の系統の3~4倍に相当する。

以上の所見に基づいて、日周リズムを次の3型に分類した (Fig. 2)。すなわち、明期の活動が

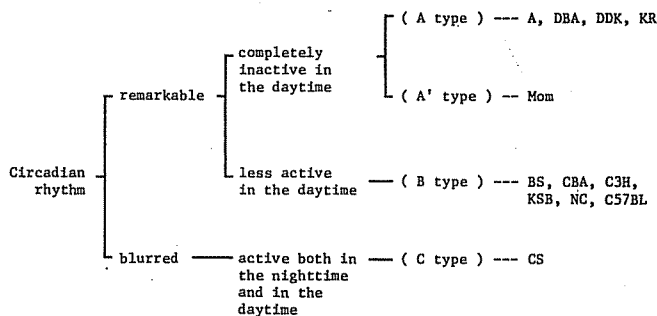


Fig. 2. Classified types of daily rhythms under light-dark condition (Ebihara & Tsuji, 1976).

完全に抑えられているもの(完全夜行型; A型)、明期にも低水準ながら活動が出現するもの(不完全夜行型; B型)、日周リズムが不明瞭なもの(不全型; C型)、である。この分類法に従えば Mom はA型に該当するが、前述のような特異性を考慮するとその亜型(A'型)として一応区別しておくほうがよいと判断された。

(2) リズムの型に及ぼす環境要因および個体要因の効果の吟味

このような日周リズムの型の系統差が遺伝的に規定されたものであることを確かめるためには、外部環境要因および個体要因の効果の吟味しておかねばならない。そこで、各々の型に属する系統のうちから任意に1系統ずつを選んで、得られたデータを環境要因、個体要因のそれぞれ

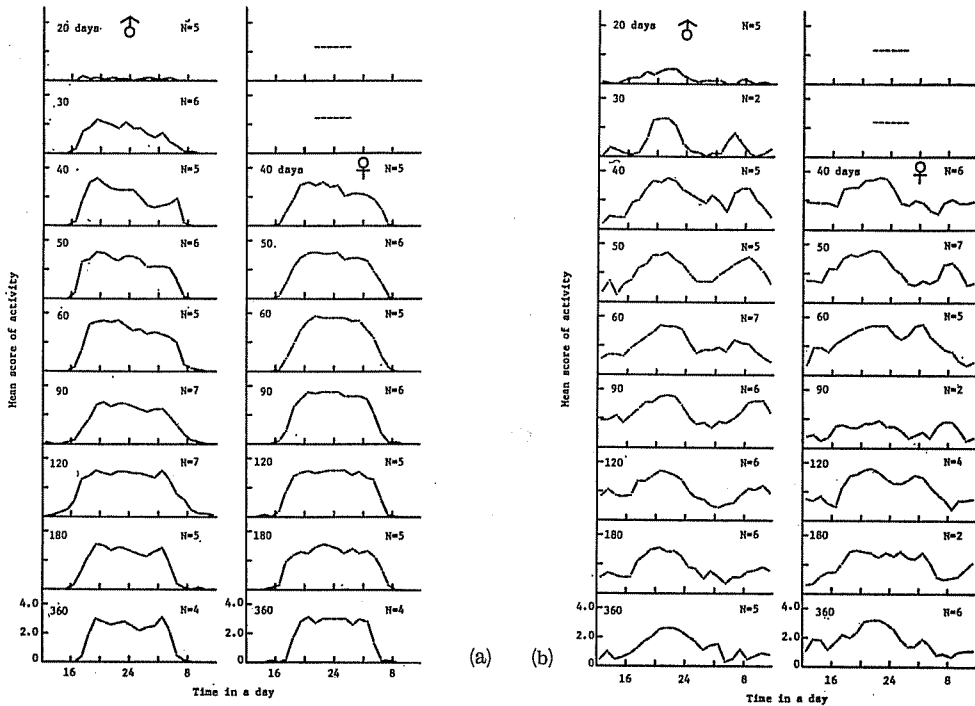


Fig 3. Wheel-running activity rhythms of males and females at different age of days in (KR) (a) and CS (b) strains (Ebihara & Tsuji, 1976).

に従って再整理し、日周リズムの型に及ぼす効果を判定した。対象としたのは、KR (A型)、Mom (A'型)、C57BL/6J (B型)、CS (C型) の4系統である。

年間の異なる時期のデータは、日照の影響で活動の開始、終止時刻に季節変動が認められるものの、リズムの型には変化を生じないことが確認された。

日齢については、幼仔期 (20日齢) に活動量が少ない点を除き、型には基本的な変化がみられなかった (Fig. 3)。CS のリズムはすでに20日齢 (この場合は雌のデータは欠損) にその傾向を示している。図から明らかなように、性差も認められない。

この他、Mom を除く3系統の雌 (90~180日齢) については、妊娠経験の有無、発情周期との関係をみたが、それらの要因の効果も否定された。

(3) リズム型の遺伝的規定の確認

さらに進めて、リズム型の系統差の遺伝的規定を確認する試みを行なった。マウスのような晩成性の種においては、妊娠期の母胎環境、育仔期の母性行動の両面において「母親効果」(maternal effects) が関与する可能性が考えられるので、前項の所見のみでリズム型の系統差が遺伝子に基因するとの保証が得られたとはみなせない。

そこで、完全夜行型 (A型) のKR と不全型 (C型) のCS との間の正逆交配によって得られる1対の交雑第1代 (reciprocal F₁s) について、そのリズム型を調べた。

その結果、いずれのリズムもA型となり、CSのようなリズムの不全は生じなかった。このことから母親効果が否定され、リズム型は両系統間の遺伝子組成の差に帰せられた。また、 F_1 がA型を示したことから、A型が優性、C型が劣性の行動形質と考えられる。そこで、さらに F_2 および戻し交配 (backcross) についてもリズムの検討を行なったが、この段階では、型の判定の困難なケースが多いなどの理由で十分な結論を下すには至らなかった。リズム型の判定法にいっそう客観的な基準を導入することなどを含め、この点の検討はなお残された課題である。

(4) アルビノリズムの検討

本実験の所見では、Mom を別として近交系11系統のうちA型のリズムを示すもの4、B型6、C型1となった。このうち、B型を示す系統はすべてが有色であるのに対し、A型は1例を除きすべてアルビノであった。しかも、A型の例外である DBA も淡色遺伝子 (dilute gene) d/d を有しており、このことからリズム型の系統特性はC-c 遺伝子座との関連で決定される可能性が示唆される。そこで、この点をさらに討検してみることにした。

その際、既成の近交系に目的とする遺伝子を導入して作られる系統 (congenic strain) を利用する方法が考えられる。KR, C57BL/6J とそれぞれの congenic strain である KR-C/C, C57BL/6J-c/c について、同様にリズム型を比較した。毛色関連遺伝子型は、KR が AABBcc-DDSS, C57BL/6J が aaBBCCDDSS に対して、KR-C/C が AABBCcDDSS, C57BL/6J-c/c が aaBBccDDSS である。

結果は、KR-C/C がB型、C57BL/6J-c/c がA型とそれぞれ判定された (Fig. 4)。したがって、C 遺伝子はA型のリズムをB型に、逆にc 遺伝子はB型をA型に変化させる作用をもつと考えられる。ただし、 F_2 および backcross のリズムには型の判定の難しいケースが生じていて単一遺伝子モデルに基づく分離比が得られなかったことを考慮に入れると、リズム型に関連する遺伝子が単一とは必ずしもいえないように思われる。

[2] 摂水および摂食活動⁹⁾

回転輪走行活動でみられたリズム型は、その活動に固有な特性なのか、諸種の自発性行動に共通する日周変動を反映しているのであろうか。この点を吟味するために、回転輪走行のリズム型

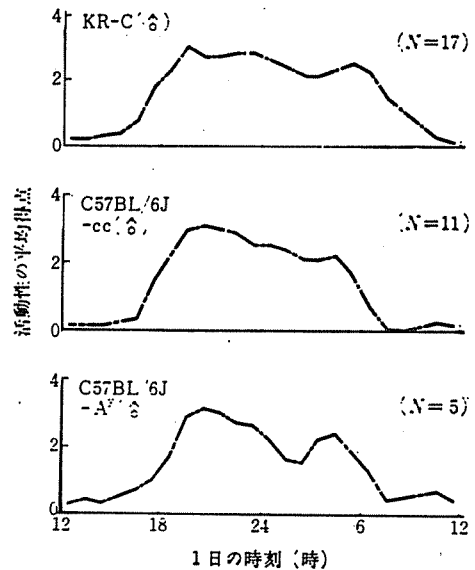


Fig. 4. Wheel-running activity rhythms of three congenic strains (Tsuji & Ebihara, 1980).

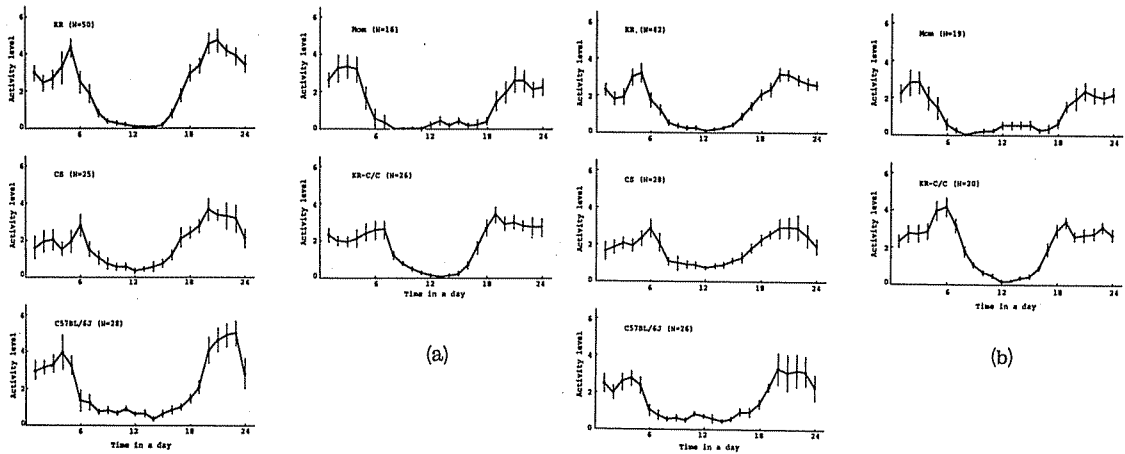


Fig. 5. Rhythms of drinking (a) and eating (b) activities in 5 strains of mice (Tsuji, et al., 1982).

各々から1系統 (KR, Mom, C57BL/6J, CS) とKR の congenic strain, KR-C/C とを対象として, 連続7日間ホームケージにおける摂水, 摂食の両活動を記録した。被験体は雌雄とも使い, 30~180日齢にわたってデータを収集した。

その結果, KR, Mom, KR-C/C がA型, C57BL, CS がB型と判定された (Fig. 5)¹⁰⁾。このうち, 回転走行でC型であったCSは, 摂水, 摂食の両者ではB型の明瞭なリズムを示したこと, および, KR-C/CはKRとほぼ同程度に明期の活動が抑えられていること, の2点は, 回転輪走行の場合と異なる所見である。なお, 同一個体の摂水と摂食とはほぼ同期して出現しており, 両活動のリズム型はきわめて高い一致を示す。また, 外部環境要因および個体要因 (性, 日齢)¹¹⁾のいずれもリズム型には影響を及ぼさなかった。

本実験では, 摂水, 摂食に関する突然変異遺伝子 (mutant gene) をもつ2系統についてもリズム型を調べた。用いたのは, C57BL/6J-*ob* と C57BL/KsJ-*db* である。¹²⁾ 標本数が少ないのでリズム型の判定が難しいが, いずれもB型で, C57BL との相違は認められなかった。

§ 5. 生育環境下における自発性諸活動の恒暗条件下の概日リズムの系統差¹³⁾

次に, 恒暗条件下で得られる概日リズム (circadian rhythm) の特徴を検討した。ここでは, リズム型が一貫した型を示さなかったCSと, 安定したB型のC57BL/6Jとの2系統に限り, 連続75日以上にわたり, ホームケージにおける摂水, 床面移動,¹⁴⁾ 回転輪走行の活動を記録した。被験体は雌雄とも90~105日齢のものであった。

その結果, C57BL/6Jはすべての個体が24時間より短い一定の周期を示したのに対し, CSは初期から安定して24時間より長い周期でフリーランするものと, 時期によって変動しながらほぼ

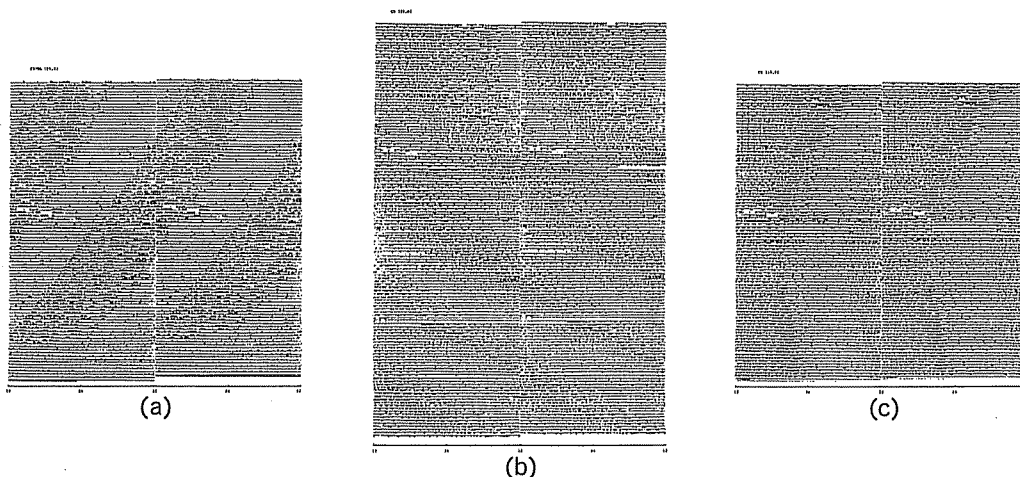


Fig. 6. Illustrations of free-running activity rhythms of C57BL/6J (a), CS with stable circadian period longer than 24 hours (b), and CS with instable circadian period (c).

24時間を示すものに分かれ、8個体のうち前者が6個体、後者が2個体であった (Fig. 6)。

試みにペリオディグラム (periodigram) における主成分を算出すると、C57BL が 23.56 (S.D. 0.04) 時間、CS が 24.47 (S.D. が 0.09) となり、有意差を生じた。ちなみに、別に筆者らが行なった恒暗条件下の回転輪走行活動のフリーランニング・リズムの周期決定結果によると、C57BL/6J 23.59 ± 0.03 , C57BL/10Sn 23.47 ± 0.04 , DDK 22.94 ± 0.05 , Mol-A¹⁵⁾ 23.66 ± 0.09 と、すべての系統が24時間より短い周期をもっていた。また、C57BL/6Jの結果は今回の値ときわめてよく一致している。なお、今回のデータでは、同一個体における回転輪走行と床面移動とが酷似しており、先に提出した所見と併せて、回転輪走行活動をリズム計測の指標とすることの妥当性を示唆している。また、CSの周期が2群に分かれたことに関連する所見としては、従来からCSは、近交系でありながら実験成績が2群に大別されることがいくつか認められている。この傾向がいかなる要因に規定されているかは未確認であるが、今回もそれと同様の系統内変異を示している。

従来、マウスにおける恒暗条件下のフリーランニング・リズムの周期は24時間より短いとされており、個体によって若干長い周期を示す例も知られているが、系統特性として24時間を超える周期を確かめたとの報告は、筆者の知るかぎり、過去にない。この値が意味するところは今後の研究課題として残されている。

§ 6. 実験環境下における自発性行動の系統差¹⁶⁾

すでにみたように、筆者らは、日周リズム型を明期の活動量によって判定した。そのことは、光に対する反応性を基礎として判定が下されている可能性が大きい。だとすれば、実験環境下

でも明暗両条件間の測定値の差が系統によって異なると考えられる。そこで、KR, Mol-A, C57BL/6J, CS, KR-C/C, C57BL/6J-c/c の6系統¹⁷⁾について、オープンフィールド行動を明、暗両条件で比較した。明条件はフィールド床面照度 1000lux, 暗条件は 0 lux である。1回の観測時間は10分で、1分ごとの移動区画数、1ラン (run) ごとの持続時間とラン総数、脱糞数を記録した。観測は2回、2~7日の間隔で実施した¹⁸⁾。

移動区画数は、Mol-A¹⁹⁾を除くすべての系統で時間経過に伴って単調減少している (Fig. 7)。また、KR, Mol-A, KR-C/C では明暗条件下の移動量の差が C57BL/6J, C57BL/6J-c/c に比べて大である。CS は、初期には差が認められるものの、後半には縮まって C57BL, C57BL-c/c と同程度になる。時間経過に伴う移動量の推移をみると、KR, KR-C/C の減少勾配は C57BL, C57BL-c/c に比べて急であり、Mol-A はいったん増大したのち減少するという特異な様相を示す。

次に、ラン (run) の総回数 (Fig. 8) とその持続時間分布 (Fig. 9) とをみた。C57BL-c/c を除き、明条件下では暗条件に比べてラン総数が少なく、持続時間の短いものの割合が増す。総数は CS が最大、Mol-A が最小の値を示す。KR, Mol-A, KR-c/c では明条件のラン総数が暗条件に比べて著しく減少するのに対し、C57BL や C57BL-c/c では減少の割合が小さい。また、ランの持続時間では、CS, Mol-A は1秒以下の短いものが多いのに対し、C57BL, C57BL-c/c では2秒以上のランの占める割合が比較的高い。さらに、Mol-A では、明暗で持続時間の分布が最も顕著に変わる。

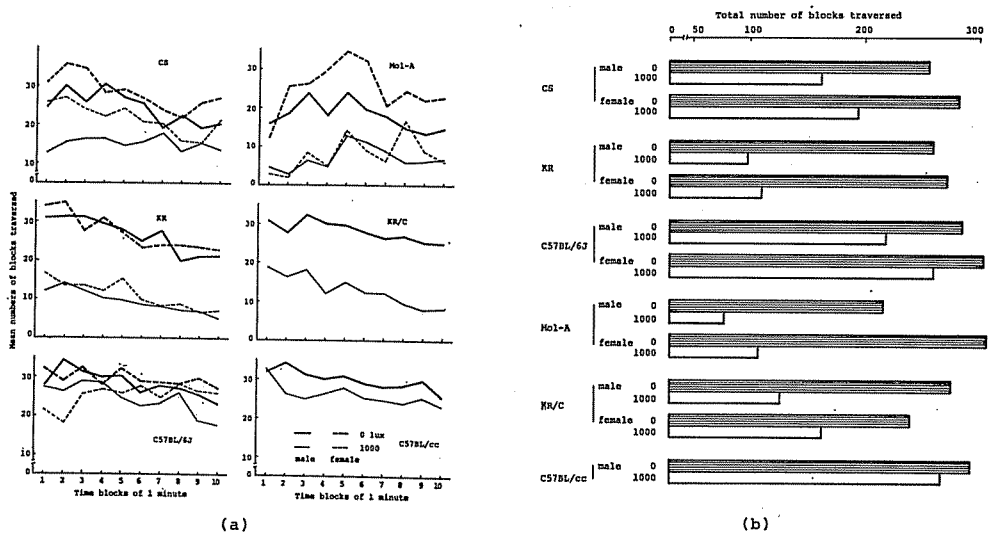


Fig. 7. Number of blocks traversed as a function of time (a) and total number of blocks traversed for 10 minutes (b). Comparison is made between light and dark conditions (Tsuji, et al., 1981).

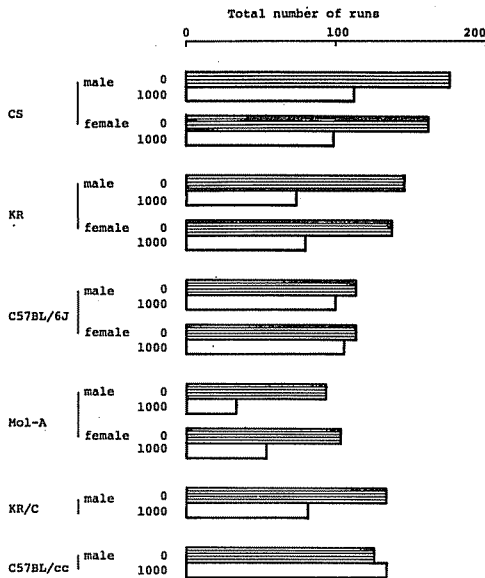


Fig. 8. Total number of runs for light and dark conditions in 6 strains of mice (Tsuji, et al., 1981).

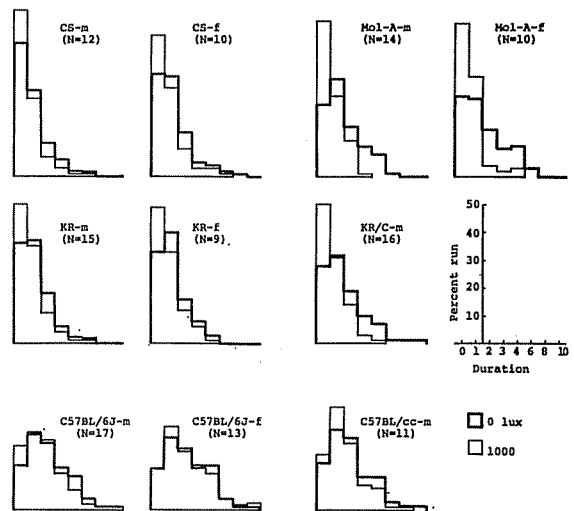


Fig. 9. Distribution of duration of runs for light and dark conditions in 6 strains of mice (Tsuji, et al., 1981).

その他、脱糞については、C57BL および C57BL-c/c の両系統の殆どすべての個体が脱糞数ゼロで、他の系統に比べて有意に少ないことが特徴として挙げられる。

以上のように、本実験では、二つの行動指標(移動区画数とラン総数)において、KR, Mol-A, KR-C/C は明暗両条件の差が著しく、他方 C57BL と C57BL-c/c では差が小さい、という系統差がみられた。日周リズムがB型の C57BL が、A型の KR やA型の Mol-A¹⁹⁾ に比べて、オープンフィールド行動の明暗条件差が小さいと予想されたが、所見はそれと合致している。

しかし、C57BL-c/c, KR-C/C の両 congenic strain がそれぞれ C57BL, KR と同じ特徴であったことから、回転輪走の明暗日周リズム型について指摘されたアルビニズムが否定される。両者の所見の不一致の原因は明らかではないが、ホームケージとオープンフィールドとの事態の相違が要因として働いている可能性が考えられる。

§ 7. 実験環境下における誘発性行動の系統差²⁰⁾

これまで観測された行動は主として自発性行動であったが、将来、学習成績の系統差を検定する段階への橋渡しとして、本実験では摂水行動(リッキング, licking)に及ぼす光および音の刺激反復の効果について系統比較を試みた。

対象としたのは KR, C57BL/6J, CS の3系統で、雌雄(日齢60~150日)を用いた。装置は

リッキング測定用ケージである。ケージの一方の側壁から給水ノズルが差しこんでおり、被験体がプレート上でノズルに触れると回路が閉じてイベントレコーダに信号が記録される。実験は、摂水訓練1(7日間)、摂水訓練2(2日間)、テスト前測定(2日間)、テスト測定(2日間)、テスト後測定(2日間)の5セッション(計15日間)である。

摂水訓練1は、ホームケージで10分間だけ給水して摂水させる。摂水訓練2では、防音室(暗室)内のリッキング測定用ケージに移して10分間の摂水を許す。テスト前測定では、測定用ケージ内で5分間摂水させ、その間のリッキング時間を基準値(pre-base score)とする。被験体にはその後ホームケージでさらに5分間の摂水を許す。テスト測定では、光または音の刺激呈示下で摂水を許す。すなわち、摂水を始めて10秒後にフラッシュ光か純音(500Hz, 95dB)が点滅間隔0.5秒で5分間反復呈示される。テスト後測定は、テスト前測定と同じで、5分間のリッキングを計測してその時間を基準値(post-base score)とする。

結果は、各セッションにおける測定値を30秒ごとの推移として示した。

基準値はテスト前後の測定に差がなかったためまとめた(Fig. 10)。各系統ともリッキング時間の推移は類似しており、ほぼ直線的な減少傾向を示す。ただ、CSでは減少勾配がほぼ一定で最後まで続く個体と、途中で減少が曖昧になる個体とに分かれるように思われたので、それぞれCS-H, CS-Lとに細分類した。

次に、光刺激呈示の効果を示す(Fig. 11)。KRでは、刺激呈示後約3ブロックのリッキング時間の減少が顕著である。C57BLでも減少傾向はみられるが、KRほど著しいものではない。それらに対し、CSでは光刺激によるリッキングの抑制が殆どなく、CS-Lではむしろ増大が生じている。CSではまた、他の系統に比べて個体間変動が大きい点も特徴的である。

一方、音刺激の場合は、光刺激と異なり、いずれの系統でも基準値とほぼ同じ程度かつ同じ推移で、刺激呈示の効果が殆ど認められなかった(Fig. 12)。わずかにCSの個体間変動が大きいことを指摘できるにすぎない。

いま、刺激呈示の効果を別の角度から吟味するため、刺激呈示開始の時点でそれと同期してリ

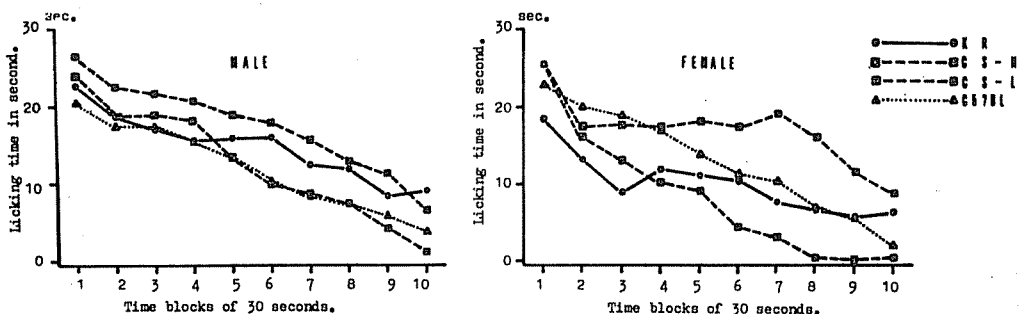


Fig. 10. Licking time during base sessions as a function of time in 3 strains (Tsuiji, et al., 1981).

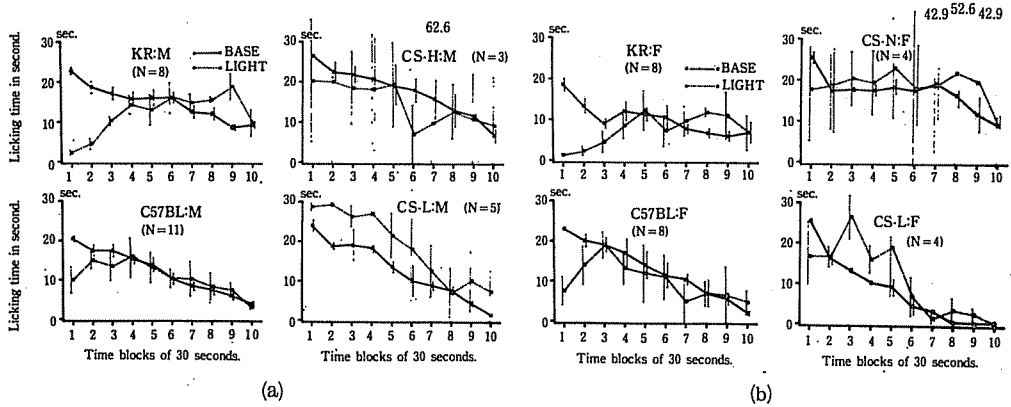


Fig. 11. Disturbing effects of photic stimulation upon licking. Curves are plotted as a function of time (Tsuiji, et al., 1981).

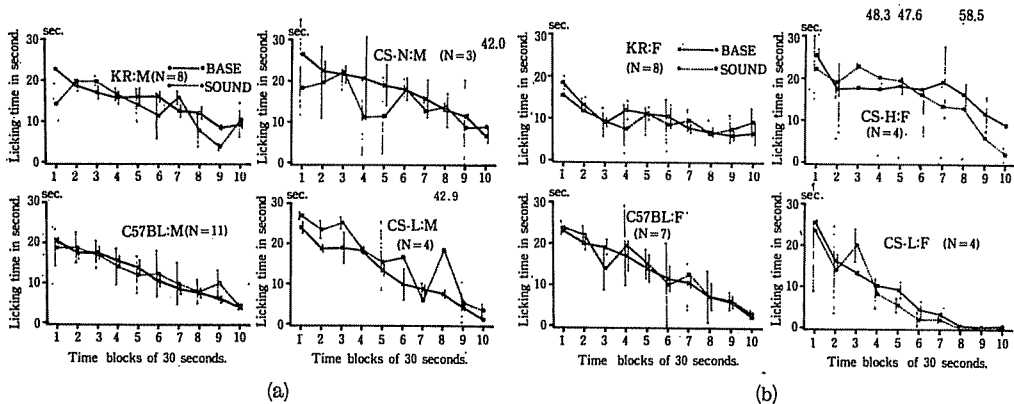


Fig. 12. Disturbing effects of sound stimulation upon licking. Curves are plotted as a function of time (Tsuiji, et al., 1981).

ッキングの中断を示した個体数を調べてみた。光刺激の場合、KR が 15/15、C57BL が 16/17 とほぼ全個体が反応するのに対し、CS では 4/16 と反応する個体の割合が極端に低くなっている。音刺激に対しては、KR が 8/15 とほぼ半数で反応を生じたが、他の 2 系統では反応する個体の割合は著しく低かった (C57BL が 4/18、CS が 3/14)。

このように本実験では、光刺激によるリッキングの変化に明白な系統差が認められた。このうち、KR における顕著なりッキングの減少は、日周リズムにみられる明期の活動の完全な消失、明条件下のオープンフィールド行動の減少の所見と符合した特徴である。また、C57BL でリッキング減少の程度が小さいことも、同様に筆者らの先行研究と一致した傾向である。ただ、CS の場合、本実験の結果は日周リズムから予想されるところと整合的であるが、オープンフィールド行動の明暗条件差が大きいこととはいくらか矛盾すると思われる。CS は総じて個体差が著しい

ことなどもあって、近交系として甚だ特異的であることが今回も示唆された。

ところで、今回、音刺激の効果が殆どみられなかった点については、刺激の設定（周波数、音圧の決定）になお検討の余地を残すので、結果をただちにモダリティの差に帰すことは避けたい。すなわち、本実験で用いた音は 500Hz であり、マウスの可聴下限閾に近い値のものであったらうえに、0.5 秒間隔で点滅を反復したことによって感覚順応を促進した可能性が考えられるからである。

§8. まとめと今後の課題

以上、筆者らは、近交系マウスの系統特性として、まず生育環境下で生じる自発性活動の一つである回転輪走行に着目し、個体の行動的適応にとって最も基本的だとみなされる日周リズムの型を把握することから出発した。異なる由来をもつ11系統の近交系は、完全夜行（A）型、不完全夜行（B）型、リズム不全（C）型の3型に分類され、また野生ハツカネズミの近交化過程にあった系統はそのうちの1つ（A型）に近い特異なリズム型（A'型）を示した。

また、これらの型は、回転輪走行に固有ではなく、摂水や摂食などそれと同様に基本的な活動にも共通に認められた²¹⁾。

これらの型は、明期における活動水準に基づいて判定されたものであり、それゆえ、各系統が光刺激に対して示す反応性の相違を反映していると考えられる。

そこで次に、その点を考慮して実験環境下で観測を行なった。その一つがオープンフィールド行動の明暗両条件間の比較であり、いま一つが進行中の摂水に対する光刺激呈示効果の検討である。これらの実験では、A型のリズムをもつ系統（KR）とA'型の系統（MoI-A）は、B型の系統（C57BL/6J）に比べて、明条件のオープンフィールドの移動活動が著しく減少、渴動因下の摂水継続に対する光の妨害効果が大きくなり、予想と一致する所見であった。

他方、一連の実験で整合的な反応傾向を示さなかった系統がCS²²⁾である。この系統は、回転輪走行の日周リズムが不明瞭なためリズム不全型（C型）と判定されたが、摂水・摂食活動ではB型²³⁾のリズムを示した。CSのオープンフィールド行動の特徴は、ランの持続時間分布ではA、A'型に近いが、明条件での移動活動減少の程度ではA、B両型の間位置していた。また、光による摂水の中断は、全体としてC57BL/6Jに近いが、同一系統でありながら光の妨害を強く受ける個体とそうでない個体とに反応が分かれ、系統内変異が他の系統に比べて著しいことが見出された。

筆者は、これら一連の観測を通じて、CSの特異性を印象づけられているが、その理由は上述のような反応性の「非整合」にあるように思う。

しかし、それだけではなく、その特異性は恒暗条件下でフリーランする概日リズムの周期にも

認められた。筆者らが調べたかぎりでは、他のすべての系統が24時間より短い周期をもつものに対し、CS は24時間を超える周期 (24.47 ± 0.09) を示した。この差が何を意味するかは、現段階では推測すらできない。筆者らは、別の実験で、ストレス刺激呈示による移動活動リズムの変動性を検討し、C57BL/6J に比べてCS が容易にリズムの形状の変化を生じるという事実を得ている (Omata & Tsuji, 1983)。このようなリズムの可塑性があるいはフリーランニング・リズムの周期と無関係でないのかもしれないが、いずれにせよ、今後検討を要する問題である。ともあれ、CS の周期の特異性は、行動適応における基本的特性として注目に値する。

この他に、本論文の一部でアルビニズムの問題に言及した。回転輪走行の日周リズム型に関しては、着色遺伝子に関連の congenic strain が元の系統と異なる型を示したことから、その作用の可能性が示唆された。しかし、後続の諸実験では両者の差異がなく、むしろ全体としては否定的な所見といえる。本稿ではこれ以上論ずることを避けるが、アルビニズムの問題は決して単一の行動によって当否を論ずるべきではなからう。

さて、過去、行動の系統差を扱った研究は夥しい数に上る。それらの殆どが遺伝的分析を目的としたものと言ってよい。そこでは、扱う行動の種類を限定して遺伝学的手法によって行動-遺伝子対応を求めようとする。筆者らの研究も当初はその方向を目指していた。しかし、現に扱っている行動 (筆者の場合、回転輪走行であった) にみられる系統間の差異がどの程度その系統の適応に基本的な「素性」なのかを明らかにすることなしに遺伝的分析を進めることには一抹の不安を覚えたのであった。そこで、共通の機序によって行動的適応に関与すると考えられる、異なる水準の行動の観測を行なって、個々の行動の特徴を貫く共通項としての系統特性を把握する方向に作業を進めてきた。本稿では、その一部として、光刺激に対する反応性という形で理解される系統特性に限った。筆者の研究室では、造巢、育仔、ストレス耐性、攻撃、テリトリー形成などについても、同様に日周リズム型を基礎に選んだ系統の間で比較を試みている。それらをも含めた、さらに大きな共通項としての系統特性を明らかにしていかなばならないと思っている。

近交系マウスは、それぞれに起点と近交化の歴史を異にするとはいえ、いずれもハツカネズミに由来するものであり、行動上にあらわれるその系統差は近交化過程における特殊化を反映すると考えられる。それはまた、この種が潜在的に具えている行動的適応の諸様式が顕在化されたものだと解することもできよう。今後は、このような系統差の「発生」を論ずるのに必要なデータを集積することが重要な課題の一つになると思われる。

なお、ここで若干付言するならば、発生的視点からの行動研究は、異なる水準で行動の「歴史性」を問題にしなければならない。第1に系統発生 (種の分化)、第2は種内変異 (個体差の発生)、第3が個体発生である。周知のように、従来、第1の問題はエソロジーの成果に負うところ多大であり、第3の問題には学習心理学と発達心理学の貢献があった。それらに比べると、種内で経代的に生じる行動変性については、必ずしも十分な知見が得られていない。行動遺伝学は母集団

分布としての種内変異を遺伝子との関連で検討しているが、変異の時間的側面へのアプローチに欠ける傾向をもつ。その点を補う意味でも、行動に及ぼす²⁴⁾いわゆる domestication の効果の検討がいっそう強く要請される。従来のように単一の特性に限定するのではない、広義の育成過程における経代的行動変性の追跡が一助となるであろう。この見通しに立って、筆者は現在、別の種(ジャコウネズミ、*Suncus murinus*)²⁵⁾を対象にした研究に着手している。別の機会を得てその報告を行ないたいと思う。

文 献

- 1) Ebihara, S. & Tsuji, K. (1976) : *Jap. psychol. Res.*, **18**, 20.
- 2) Ebihara, S., Tsuji, K., & Kondo, K. (1978) : *Physiol. Behav.*, **20**, 795.
- 3) Hall, C.S. (1951) : *Handbook of Experimental Psychology* (ed. by Stevens, S.S.), 304. Wiley, N. Y.
- 4) Southwick, C. H. & Clark, L. H. (1968) : *Commun. Behav. Biol.*, **1**, 49.
- 5) Sprotts, R. L. & Staats, J. (1975) : *Behav. Genet.*, **5**, 27.
- 6) Omata, K. & Tsuji, K. (1983) : *Jap. Psychol. Res.*, **25**, 202.
- 7) Thompson, W.R. (1953) : *Canad. J. Psychol.*, **7**, 145.
- 8) Thompson, W. R. (1954) : *Proc. Ass. Res. Nerv. Ment. Dis.*, **33**, 209.
- 9) 辻敬一郎 (1972) : 心評, **15**, 453.
- 10) 辻敬一郎・木田光郎・石井澄 (1981) : 科研成果報告書, 95.
- 11) Tsuji, K., Ebihara, S., & Ohouchi, O. (1982) : *Tohoku Psychol. Folia*, **41**, 147.
- 12) Tsuji, K. & Ishikawa, T. (1984) : *Behaviour*, **90**, 167.

註 記

- 1) むろん、比較心理学は、きわめて広い領域に及ぶ比較を総称したものであるが、慣用的には動物心理学とほぼ同義であり、その意味で種間比較研究を指す。
- 2) 彼は、新しい境界領域として心理遺伝学 (psychogenetics) が抬頭するとした。
- 3) 筆者の個体差を扱った論文(辻, 1972)を参照されたい。
- 4) この傾向には、知能の規定因に関するnature-nurtureの論争が影響していることは否めない。
- 5) 通常実験動物を維持しているケージは、小なりといえども自然の生息環境のシミュレーションであるべきだ、と筆者は考える。その線に沿って、マウスケージにはネストボックス、給水瓶、給餌器、回転輪が取り付けられている。回転輪は採餌などの活動のための経路における走行を代償するものと仮定して導入している。
- 6) 本実験は海老原史樹文との共同になるもので、Ebihara & Tsuji (1976)、辻・老海原 (1980) に公刊された。
- 7) 本実験に用いたのは、兄妹交配第6代以後のものである。
- 8) 活動は回転数を計測して表示するのが望ましいが、装置の都合上、1時間ごとのイベント・レコーダの記録を視察によって評定し、評定値の平均を求めるという処理をとらざるをえなかった。
- 9) 本実験は大河内修との共同になるもので、Tsuji, Ebihara & Ohkouchi (1982) にまとめられている。
- 10) 本実験では回転数にほぼ1次的に対応するような計測値を採ったので、明期と暗期の移行時点にそれぞれピークをもつ2峰性の形状のカーブが得られた。

- 11) 日照によりセンサを作働させて室内照明を点滅させているため、日照の長さおよびその開始・終止時刻が一定していない。ただし、室内は恒温 ($23.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$)、恒湿 ($60 \pm 5\%$) に維持された。
- 12) *ob* (obese) は劣性の mutant gene で、chromosome linkage XI 上に位置する。多食、肥満などを呈する。他方、*db* (diabetes) は linkage VIII に属する劣性遺伝子で、多飲、尿糖などを示す。
- 13) 本実験は小俣謙二との共同によるものである。なお、比較のために引用した先行研究は、Ebihara, Tsuji & Kondo (1978) にまとめられている。
- 14) ケージの床面移動を赤外線ビームで検知して計測した。
- 15) Mom と同様、当時野生ハツカネズミの近交化過程にあったもの。行動特性が Mom とはきわめて類似している。
- 16) 石井澄との共同になるもので、辻・木田・石井 (1981) に報告した。
- 17) KR-C/C, C57BL/6J-c/c については雄のみを使用した。
- 18) $90 \times 54 \times 38$ (H)cm のオープンフィールドの床面を 18×18 cm に区画し、装置の上約 2m の位置に設置した赤外線テレビカメラを通してモニタ・テレビ画面で観測した。
- 19) 先の実験では Mom を使用したが、Mol-A も同じリズム型を示すことが確かめられている。
- 20) 本実験は、石井澄、小俣謙二との共同で行なわれた。すでに辻・木田・石井 (1981) に報告されている。
- 21) もっとも、この場合にはリズム不全 (C) 型は生じなかったため、基本的には 2 型であったが、Tsuji et al. (1982) では明期の活動抑制の程度と接続の 2 次元についてそれぞれ大小を区別した分類を新たに試みた。それによると、回転輪走行、摂水、摂食は全く同じ型を示している。
- 22) この系統は NBC (N-group) と SII (数個の群の交雑系) との交雑を起源として近交化されたものであり、aabbccDDss の遺伝子型をもつ。ちなみに、KR は AABbCcDDss, C57BL/6J が aaBBCCDDSS, Mom が A*A*BbCCDDSS である。
- 23) 註記 21) を参照。
- 24) あえて「家畜化」と訳すことを避けた。邦訳語が産業家畜を育成するという狭義のニュアンスをもつからである。ここでは、環境的制御と遺伝的制御を伴う維持管理を指す。
- 25) 食虫目トガリネズミ科ジネズミ亜科に属する動物で、本邦で織田・近藤によって実験動物化が成功している。その系統発生上の位置、とりわけ霊長目との類縁性の点で、比較心理学にとって有用な実験対象である (辻, 1980; Tsuji & Ishikawa, 1984)。

付 記

本稿は、筆者の研究室を中心に進められてきた共同研究「近交系マウスの行動の系統特性の検定」の一部をまとめたものである。個々にはすでに発表済みのものが殆どであるが、それらを通して得られる「素性」を示してみようと試みたつもりである。ここに掲げた実験にあたって、石井澄、海老原史樹文、小俣謙二、大河内修の諸兄の貢献が多大である。また特にお名前を記さなかったが、この他多くの方々のご協力なしには作業が今日まで継続されなかったであろう。改めて深甚の謝意を表す。

なお、本研究は、文部省科学研究費特定研究 (昭和50~52年度)「実験動物の純化と開発」(課題番号 012204, 111504, 210704)、総合研究(A) (昭和53~55年度)「行動研究分野における実験動物の開発と利用」(課題番号 339026) の助成の下に実施された。