

スunks (*Suncus murinus*) の聴覚刺激に 対する驚愕反応の馴化^{1,2}

松尾貴司・石井 澄*

松尾美紀**・辻 敬一郎***

1. はじめに

スunksは和名をジャコウネズミ(musk shrew)というが、げっ歯目 (*Rodentia*) のネズミの仲間ではなく、モグラなどの属する食虫目 (*Insectivora*) の動物である。ただし、モグラとは異なり、トガリネズミ科 (*Soricidae*)、ジネズミ亜科 (*Crocidurinae*) に分類される。日本においては、現在では南西諸島にのみ生息しているが、南アジアを中心としてアフリカ東部に至る低緯度帯に広く分布している。

スunksの外形的特徴としては、長くとがった吻部、小さな目、大きな耳が目立つ。この特徴は、本州にも生息している近縁種のジネズミ (*Crocidura dsinezumi*) の仲間と類似している。体の大きさは、雄で体長約220mm (頭尾長)、体重約60g、雌はやや小さく体長約200mm、体重約37gである。この値は筆者らが実験室において維持している個体のものであるが、野生個体では地理的変異が大きい。また、体側には外分泌腺を有しており、名前の由来ともなっているジャコウ臭を発する。

研究用動物としてのスunks³は、名古屋大学農学部において実験動物化されたことにより (織田・近藤, 1977)、現在では広く利用されている。実験動物 (あるいは動物種) としてのスunksに関する研究のみならず、モデル動物としても利用されており、例えばマウス・ラット等の小型実験動物と異なりスunksが薬物や動揺刺激により容易に嘔吐する特性を利用した研究 (Ueno, Matsuki, & Saito, 1987など) 等が精力的におこなわれている。

スunksが行動研究の分野では取りあげられることは少ないが、その系統発生上の位置などから、比較心理学的視点に立った研究にとって有用な動物種であることが指摘されている (辻, 1993)。筆者らはこれまで、スunksの行動特性を解明するためにいくつかの観察をおこなってきた。なかでも初期の母子間にみられる特異な行動パターンであるキャラバン行動 (caravanning) については、その基本的特性、行動の解発因や発達の変化を明らかにしてきた (Tsuji & Ishikawa, 1984; Tsuji, Matsuo, & Ishikawa, 1986)。また成熟後の配偶行動についても、その行動シークエンスを解明し、雄の交尾後攻撃 (postejaculatory attack) という特徴的な行動を見いだしている (Tsuji, 1989, 1990)。このほかにも学習行動 (石井・

*名古屋大学、**日本福祉大学、***中京大学

辻, 1987, 1988) や日周活動リズム (松尾・辻, 1987) などについて検討をおこなってきた。

2. 目的

本研究は、スunksの行動特性を明らかにする一環として、聴覚刺激に対する驚愕反応の馴化を検討しようとするものである。

馴化とは、強化を伴わない状態で刺激を繰り返し呈示したときに、刺激に対する反応が相対的に減少する過程のことである。馴化は単純な学習の一つの型と考えられ、ヒトを含めた多くの動物種を対象として、様々な刺激および反応を用いて研究がなされてきた。よく用いられる刺激-反応型としては、音や光刺激に対する定位反応あるいは驚愕反応があげられるが、それ以外にも味覚刺激に対する忌避反応や、新奇な対象に対する攻撃行動や探索行動などがある。

スunksに関しては、Ishiiら (2000) が摂水制限下における酢酸の摂取量を用いて検討している。それによると、スunksは酢酸に対して新奇忌避を示し、刺激呈示後30分間の酢酸摂取量は通常の水摂取量の50~60%で、実験期間 (7あるいは14日間) を通して増加することがなかった。すなわち、酢酸に対する馴化が示されなかったのである。このことは、ラットを被験体とした同様の実験において、酢酸の摂取量が増加していく (すなわち馴化がみられる) こととは異なるものであった。

しかし、一般に生体が持つ基本的行動特性であると考えられている馴化のメカニズムを、スunksがまったく欠いているとは考えがたい。そこで本研究では、脊椎動物の馴化研究に用いられることが多い聴覚刺激に対する驚愕反応を指標として、スunksとラットの馴化過程を比較検討する。また、このような研究の基礎となる聴覚の刺激応答性に関する資料も少ないため、スunksを用いた馴化実験の手続きを確立することも本研究の課題の一つである。

3. 方法

1) 被験体

名古屋大学文学部心理学研究室において繁殖・維持しているSnj系⁴の雄のスunks10個体と、同じくWistar系の雄ラット4個体を用いた。スunksの実験開始時の日齢は87~277日、平均体重は55.7gであった。ラットは日齢90日で、平均体重は402.3gであった。

被験体は、プラスチック製のケージ (スunksでは22 (W)×32 (L)×13 (H) cm、ラットは35 (W)×35 (L)×28 (H) cm) で個別に飼育されており、エサおよび水は自由に摂取可能であった。飼育室内は23℃の恒温で、蛍光灯により12L12D (8:00に点灯) の照明がなされていた。

2) 装置

驚愕反応を量的に測定するためにColombus Instruments社製のResponder-Xを用いた。この装置のセンサー部分、および刺激呈示用スピーカー、行動観察用カメラを防音箱 (60 (W)×35 (D)×56 (H) cm) に収納した。箱内はファンで常時換気されており、その騒音レベルは約63dbであった。刺激呈示および反応測定は接続したパソコンでおこなったが、同時に被験体の行動をビデオモニタにより観察した。

スキンスの場合は、15.0 (W)×7.5 (D)×12.0 (H) cmの亚克力製透明箱に入れ、その箱をセンサーの上に載せた。ラットはセンサーの上に直接置き、周囲を透明な亚克力板で囲った (28.5 (W)×15.5 (D)×17.5 (H) cm)。

3) 手続き

装置馴化期間：1回につき10分間装置内に放置する手続きを、およそ40分の間隔で1日2回、連続5日間おこなった。

刺激訓練期間：装置馴化期間の翌日から、9KHz (107dB) または12KHz (103dB) の音刺激を1回100ミリ秒、試行間隔20秒で、1日40試行呈示した。刺激呈示に先立って、装置馴化期間と同様の手続きで装置内に放置し、2回目の10分経過後、被験体が静止した状態になったところで刺激呈示を開始した。これを連続5日間おこなった。

テスト：訓練期間の最終日の後半20試行で、音刺激の周波数を入れ替えて呈示した。

なお、すべての実験は16:00~20:00の間におこなわれた。

4) データの分析方法

- ① 本研究で用いたResponder-Xは、被験体の移動反応等に伴う垂直方向の変化を量的に測定する装置である。各試行の刺激呈示中に記録された最大値 (単位はg) を驚愕反応量とした。ただし、無反応および観察により驚愕反応以外の反応と評定された試行については反応量を0とした。
 - ② 観察により、刺激呈示直後の反応レベルを0、1、2、3の4段階で評定した。0は無反応、3は全身の強い反応 (跳び上がる等) で、2は頭部や後肢など体の一部の反応 (ビクッとす、振り向く等)、1は吻部や耳介部分のみが動く弱い反応である。
- なお、本研究ではいずれのデータに対しても統計的な検定をおこなっていない。

4. 結果

1) 日内の驚愕反応の変化 (短期馴化)

10試行を1ブロックとして、スキンス、ラットそれぞれの平均驚愕反応量の変化を図1に示した。

ラットでは、刺激呈示1日目および2日目は第1ブロックが最も反応量が大きく、刺激呈示回数の増加に伴って反応量が減少した。しかし、3日目は第4ブロックで反応量が増加し、刺激呈示4日目、5日目では反応量はほとんど変化しなかった。

スunksでは逆に、刺激呈示1日目から3日目では第1ブロック以降、反応量が増加する傾向が見られた。

図2には、同じく10試行を1ブロックとして、観察による反応レベルの合計値の変化を示した。ラットでは、刺激呈示5日間を通して日内のブロック間での減少傾向が見られたが、スunksでは、ブロック間の変化がほとんどなかった。また、ラットに比べスunksの反応の方が相対的に弱かった。

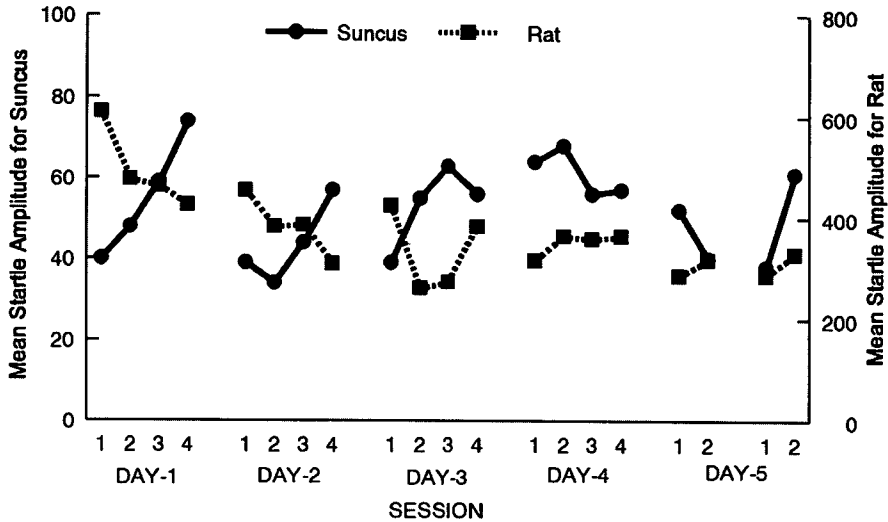


図1 スunks (n=10) およびラット (n=4) の平均驚愕反応量のブロック間推移 (1ブロックは10試行の反応量の平均)

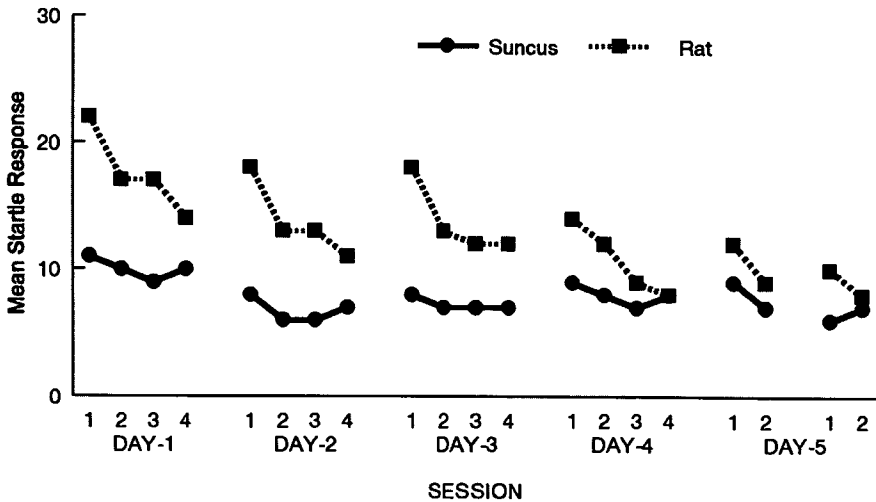


図2 スunksおよびラットの平均反応レベルのブロック間推移 (1ブロックは10試行の反応レベル (0~3) の合計)

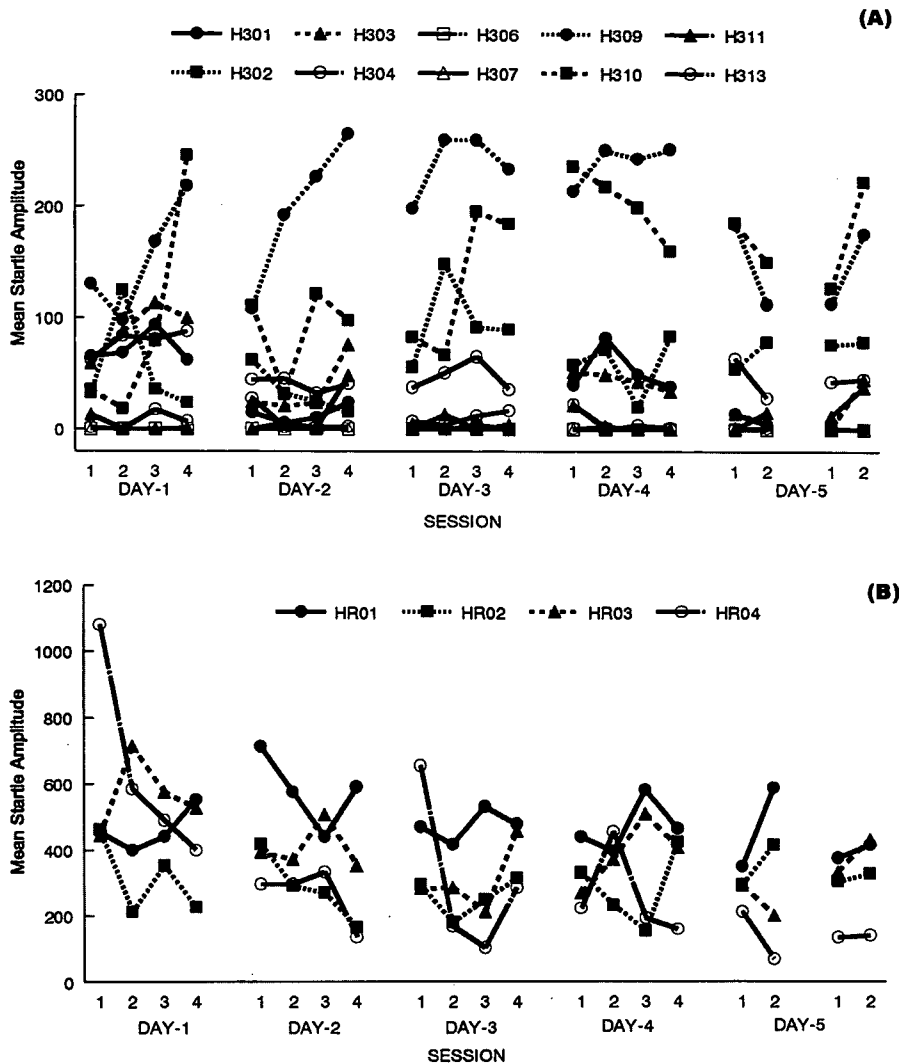


図3 各個体ごとの平均驚愕反応量のブロック間推移 (A):スキンス (B):ラット

図3は個体ごとの平均驚愕反応量の変化である。スキンスでは一貫した傾向が見られず、実験期間を通して常時強い驚愕反応を示した個体がいる一方、ほとんど反応を示さない個体もあった。しかし、まったく反応の無い個体はいなかった。

ラットの場合も個体差が見られるが、スキンスのように極端に異なる反応傾向を示す個体はなかった。

2) 日間の驚愕反応の変化 (長期馴化)

刺激訓練期5日間の各第1ブロックの平均驚愕反応量のみの変化を示したものが図4である。ラットでは5日間を通して減少傾向が見られたのに対して、スキンスでは1日目から3日目まではほとんど変化が無く、4日目、5日目では反応量が増加した。

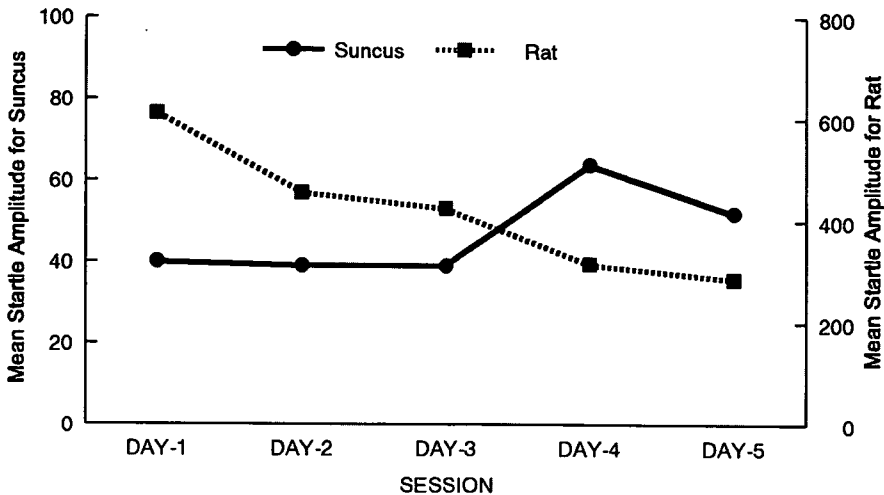


図4 スンクスおよびラットの各セッション第1ブロックにおける平均驚愕反応量の変化

3) 装置内での行動

装置内における行動レパトリーは、ラットではすべての被験体に共通しており、standingやrearing、sniffing、groomingなどが観察された。スンクスにおいてもラットと同様に、standing、rearing、sniffing (airing)、grooming (scratching) が出現したが、この他にスンクスの特徴的行動としてyawing、vomitingが観察された。スンクスの場合は個体差が大きく、装置内ではほとんど動かない個体がいる一方、実験期間を通して装置内での活動が抑制されない個体もあった。

またスンクスの場合、刺激呈示時の被験体の行動は驚愕反応の出現に大きく影響していた。すなわち、locomotion、rearing、groomingなどの行動が出現しているときは、刺激が呈示されてもまったく反応が示されなかった。これに対してラットでは、同様の行動が出現している時にもほとんどの場合で驚愕反応が示された。

5. 考察

ラットの驚愕反応では、テストセッション内という短期においても (Davis, 1970)、数日にまたがる長期においても (Davis, 1972) 馴化が生じることが知られている。本研究の結果においても、刺激呈示1日目、2日目の反応量は第1ブロックが最も大きく呈示回数と共に減少していく短期馴化が見られた。3日目以降、特に4日目、5日目ではほとんど驚愕反応量に変化が見られなかったが、これは呈示された刺激の強度が強く、これ以上反応が弱くならなかったものと考えられる。また、各実験日の第1ブロックの反応量が減少していく長期馴化の傾向も見られた。

これに対してスンクスの場合、日内においても日間においても、明確な馴化傾向が示され

なかった。しかし、本実験の結果は個体差も大きく、スunksには馴化が生じないと結論づけるにはいくつかの問題もある。

刺激の適切さの問題：スunksの聴覚感度特性は明らかになっていないが、生活史を通して個体間の相互作用中に可聴域の発声があり、聴覚が行動制御に重要な役割を果たしていることは確かなようである。特定の音刺激⁵に対する驚愕反応は外耳口の開口とともに発現し、成体になっても常に強い反応が観察される。そのような音刺激は種特異的な嫌悪成分を含んでいる可能性があり、驚愕反応が弱まらないことも考えられる。しかし、本実験で用いた音刺激に対してほとんど反応しない個体が複数あったことを考えると、その可能性は低いであろう。

本実験では9 KHzおよび12KHzの純音を用いたが、これは数個体の予備観察によって7 KHz以下の音に対してはまったく反応が無く、それ以上の周波数の音に対して反応が示されたためである。しかし、実験結果に示されたように、この刺激に対する反応は呈示当初から非常に個体差が大きいものであった。驚愕反応が希にしか生じない個体があることは、刺激が弱い可能性を示唆するが、一方で刺激訓練期間を通して強い驚愕反応が出現し、馴化が示されない個体があることは、刺激の強度が強すぎる、あるいは刺激の呈示回数が少ないと考えることもできる。同じ種の個体が同一刺激に対してこのように大きな反応の差異を生じた要因を分析することも興味深いだが、本実験のような課題で馴化を検討するには、より普遍的に反応を引き起こす音刺激が存在するかを確認することが必要である。

実験装置内での自発活動レベルの問題：ラットの場合はいずれの被験体においても、刺激呈示時の活動状態にかかわらず驚愕反応を示したが、スunksでは驚愕反応を示すのは刺激呈示時において静止している場合に限られており、locomotion、rearing、grooming といった行動が生起している場合には驚愕反応はほとんど生じなかった。したがって、実験装置内での自発活動レベルが高い個体は、驚愕反応の変化を検出することが困難であった。

ラットは、装置馴化期間を通して脱糞などの情動的反応が減少していくが、スunksでは、実験期間を通して装置内での行動傾向に変化が見られない個体があった。すなわち、実験装置自体に対する馴化傾向も見られなかったのである。もともとスunksは新奇環境における行動の抑制傾向（新奇忌避：neophobia）が弱く、装置馴化期当初から高い活動レベルを示すことはある程度予想されていた。しかし、十分と思われる期間を経た後も高い活動レベルが維持され、結果として驚愕反応が示されなかった可能性もある。

スunksには馴化が生じないのか？：いくつかの問題は残るが、Ishiiら (2000) の研究において酢酸に対する馴化が見られなかったこととあわせて考えたときに、スunksにおいては、少なくともラットなどと比較して馴化が生じにくい可能性が示唆された。しかし、生体が環境に適応するための基本的な反応型の一つであると考えられる馴化というメカニズムを持たないとすれば、スunksはどのような適応行動を示すのであろうか。

例えば、嫌悪的な味覚に対する馴化は、特定の環境下では生物にとっては重要な適応行動となりうる。すなわち、それ以外に生体が必要とする量の水や餌がなければ、嫌悪的な味覚

であっても摂取せざるを得ないからである。しかしスunksの場合、活動エネルギーを抑制することによって、必要となる水や餌の摂取量を少なくしている可能性がある。このことは、松尾ら(2001)が示した、摂水を制限をされたスunksでは非摂取期間に体温の低下が生じエネルギーの消費を抑制している、という事実からも推測できる。

また、多くの動物において新奇な刺激に対する反応は忌避的であり、刺激に対する馴化が生じなければ、新奇な刺激が存在する環境に適応することは困難であろう。しかし、スunksの場合はそもそも新奇忌避の傾向自体が弱いので、馴化のようなメカニズムを特に必要としないのかもしれない。

今後の課題：本研究の結果だけでは、スunksの馴化について明確な結論が得られなかった。先に述べたように、適切な聴覚刺激の確定およびスunksの装置内での活動レベルの統制といった手続き上の改善をおこない、いかなる条件下においてもスunksが驚愕反応の馴化を示さないのかを検討することが必要である。スunksの馴化の特徴を明らかにすることは、この種の他の行動を考える場合に重要な問題であると同時に、馴化に関する新たな知見を加えることになるかもしれない。

また、スunksの場合、静止していない状態、すなわち何らかの筋運動が生じている状態では驚愕反応が生じなかったのであるが、これが刺激の感覚入力の部分で影響を受けているのか、驚愕反応の筋運動の抑制という形で影響を受けているのかは不明である。このことに関して神経生理学的な対応が見いだされれば、新たなモデル動物としての利用も考えられ、興味深い問題であると思われる。

注

1. 本研究は、平成12・13年度愛知淑徳大学研究助成を得ておこなわれた。
2. 本研究の一部は、第61回日本動物心理学会において発表された。
3. ジャコウネズミという和名は古くから用いられているが、ネズミという名がつくとげっ歯目動物とまぎらわしくなるので、実験動物名としてはスunksが用いられている。
4. SnjはSriLanka、長崎、Javaにおいて捕獲された3つの野生個体群を基に実験動物化されたラインで、名古屋大学農学部より導入され、名古屋大学文学部心理学研究室において20世代以上維持されている
5. 筆者らはガムテープを裂く音を利用している。

引用文献

- Davis, M. 1970 Effects of interstimulus interval length and variability on startle-response habituation in the rat. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, 72, 177-192.
- Davis, M. 1972 Differential retention of sensitization and habituation of the startle response in the rat. *Journal of Comparative Physiology and Psychology*, 78, 260-267.
- 石井澄・辻敬一郎 1987 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, 99, 77-84.
- 石井澄・辻敬一郎 1988 スunksの学習能力の検討(2)-嫌悪事態からの脱出行動に見られるドメスティ

- ケーションの影響 - 名古屋大学文学部研究論集, 102, 59-64.
- Ishii, K., Matsuo, M., Tsuji, K., & Matsuo, T. 2000 Thirsty drive and habituation process to flavor in the house musk shrew (*Suncus murinus*). 行動研究用実験動物としてのスンクスの特性検定と維持管理の標準化 - 平成9~11年度科学研究費補助(基盤研究A) 研究成果報告書/研究代表者辻敬一郎 -, p.131-148.
- 松尾貴司・辻敬一郎 1987 スンクスの日周活動リズム 遺伝, 41, 45-48.
- 松尾貴司・石井澄・辻敬一郎 2001 環境変動がスンクス (*Suncus murinus*) の体温リズムに及ぼす影響 日本動物心理学会第61回大会発表(未公開)
- 織田鉄一・近藤恭司 1977 野生食虫目の実験動物化 実験動物, 26, 273-280.
- Thompson, R. F., & Spencer, W. H. 1966 Habituation: A model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. *Psychological Review*, 73, 16-43.
- Tsuji, K., & Ishikawa, T. 1984 Some observations of the caravanning behaviour in the musk shrew (*Suncus murinus*). *Behaviour*, 90, 167-183.
- Tsuji, K., Matsuo, T., & Ishikawa, T. 1986 Developmental changes in the caravanning behaviour of the house musk shrew (*Suncus murinus*). *Behaviour*, 99, 117-138.
- Tsuji, K. 1989 Male's aggression to the partner female after ejaculation in the house musk shrew *Suncus murinus*. *Proceedings of the 21st International Ethological Conference*.
- Tsuji, K. 1990 Sexual behaviour and male's postejaculatory attack to the female in the domesticated house musk shrew *Suncus murinus*. *Proceedings of the 12th Ethologentreffen*.
- 辻敬一郎 1993 動物行動を演出する - 役者・舞台・脚本 - 心理学評論, 36, 130-149.
- Ueno S, Matsuki N, & Saito H. 1987 *Suncus murinus*: a new experimental model in emesis research. *Life Sciences*, 41, 513-518.

参考文献

- 近藤恭司 (監) 1985 スンクス - 実験動物としての食虫目トガリネズミ科動物の生物学 - 学会出版センター