

オペラント行動中の電撃回避に伴う ラットの海馬電気活動

坂田 省吾・杉本 助男

広島大学総合科学部人間行動研究講座
(1989年10月31日)

Hippocampal electrical activity with avoidance learning during operant behavior in the rat

Shogo SAKATA and Sukeo SUGIMOTO

Abstract

Hippocampal electrical activity was recorded from the dorsal hippocampus in rats during VI30" reinforcement schedule for food and during tone presentation followed by avoidable shock (group AV), inescapable shock (group IE), and no shock (group NS). Three groups of animals exhibited the different emotional levels. Group IE showed the great suppression of barpress in response to the tone CS. Group AV showed moderate suppression, and group NS was not suppressed to the tone. Group AV also learned avoidance running into the safety zone. Hippocampal rhythmical slow activity was associated with their barpress responses and avoidance. It appears that hippocampal RSA correlates the initiation of operant behavior. Hippocampal auditory evoked potential increased the amplitude in progressive sessions for group IE. In group AV, it was not so larger as group IE. It suggests that auditory evoked potential reflects the significance of signal to animals.

オペラント行動を続行している個体の背側海馬からは、特徴的な高電位の律動性緩徐活動 (RSA: rhythmic slow activity) が行動とよく対応して観察される。FR 強化スケジュールを用いてラットに高率でレバー押し反応を行なわせた野手ら (1988) の実験でも、背側海馬 CA1 領域からはほとんど常に約 8 Hz の RSA が観察された。海馬 RSA の意味するものについては、動物の運動のタイプを反映したものであるという見解と、学習に関する入力情報処理に関連したものであるという主張がある。前者の立場に立つ報告として、Whishaw ら (1973) によれば、ラットではジャンプのような決まったタイプの運動を始めるときに海馬の RSA の周波数が高い方へシフトする。たとえば、28 cm のジャンプをするときは RSA の周波数は 9~10 Hz であるが、56 cm のジャンプをするときにはそのピーク周波数は 11~12 Hz にまで高くなることを観察している。また Whishaw (1982) はウサギが姿勢を変えるときに RSA のピーク周波数が高くなることを観察し、この周波数変化は動きが生じる時のスピードと関連があると主張している。後者の立場に立つ報告としてはウサギを用いた Adey ら (1960) やラットを用いた Routtenberg ら (1968) の研究であり、彼らの研究によれば、外的に呈示された刺激が報酬に関係したものであるか、嫌悪性を持ったものに関係したものであるかによって身体の動きとは関係なく RSA が出現すると報告している。つまり、RSA の出現は強化子が正であるか負であ

るかの入力情報処理に関連しており、RSA の非同期化は海馬の出力情報処理に関係していると推論している。彼らは RSA は学習や課題遂行中の記憶保持、意志決定および情報処理の海馬の役割を反映したものであろうと述べている。そこで本研究では、正の強化子として餌を用いた VI 強化スケジュールを行なわせながら、負の強化子である電撃を音刺激とともに対呈示して、その時の海馬 RSA の周波数変化を観察することにより、海馬電気活動が学習のどの側面と特に関連が深いのかを探ることを目的とする。

本研究で用いる手続きは、従来、不安に対する行動的側面からの研究として多くなされてきた Estes & Skinner (1941) が行った条件性抑制 (conditioned suppression) の手法を用いる。条件刺激 (CS: conditioned stimulus) である音刺激と無条件刺激 (UCS: unconditioned stimulus) である電撃の対呈示により、CS 呈示中に生じるラットのレバー押し反応の抑制を行動上の不安の指標として、本実験ではこの不安の程度を、電撃の回避手段の有無を設定することにより操作し、出力情報処理に関係のあるレバー押し反応の抑制の程度と海馬脳波の関係を検討する。

海馬電気活動の分析で用いる誘発電位は、ある特定の刺激 (CS) によって生じた脳内の信号の伝達にその部位がどのように関与しているかを示すものであり、学習の進行の指標となる。海馬 RSA は、個体の表出行動と関連の深いものであり、電撃からの回避の3つの条件差により異なるであろう CS 呈示中の行動と対応させて検討する。

方 法

被験体：実験経験のない生後4カ月令から6カ月令のウィスター系アルビノラット雄8匹を用いた。各被験体は、実験の開始3週間前から個別に飼育され、この間最初の1週間を自由摂食下に置き、その後2週間で、自由摂食中の体重の85%に減量した。実験開始時の85%体重は350gから450gであった。実験期間中はほぼこの体重が維持された。水はホームケージ内で自由摂取とした。

装 置：実験は、小動物シールド恒温槽 (日本医化器械製作所製 LH-1PC 型) の中に置かれたスキナー箱 (縦60×横30×高さ40 cm) を用いて行われた。スキナー箱の前面パネルのほぼ中央、床から4 cm の高さに餌口があり、餌口から3.5 cm 右に反応測定用のレバーが取り付けられていた。後面パネルには床から20 cm の高さに音刺激呈示用のスピーカーが設置された。音刺激として、1000 Hz、前面パネルレバー付近で75 db の純音を用いた。床は約1 cm 間隔で並べられた直径5 mm のステンレス棒のグリッドで、電撃が呈示された。また、スピーカーを取り付けた壁面から餌口のある壁面に向い20 cm までの床を電撃から逃避、回避するための領域 (以下、セーフティー・ゾーン) とし、境界を示すために高さ2 cm のハードルを設置した。セーフティゾーンの床は可動し、ラットの動きは床下のマイクロスイッチにより検出された。装置の天井は開放されており、ここから被験体の頭部に固定した脳波用コネクターへ測定用のコードを接続した。脳波は、シールドボックス内のヘッドアンプで一旦増幅してから、ポリグラフ (三栄測器製360システム) に接続し、30 Hz ハイカットフィルター、時定数0.1秒の設定でオシロスコープでモニターすると同時に、レクチグラフにより脳波記録用紙に描き出した。また同時にデータレコーダー (TEAC 製 SR-50) に記録された。

条件刺激として用いた純音は、音刺激装置 (三栄測器製 Photo-Phono Stimulator 3G11) により後面パネルのスピーカーより呈示された。ラットの行動は、シールドボックス内に設置された TV カメラによりモニターした。実験セッション中は6Vの豆電球をハウスイットとして常時点灯した。音、電撃呈示と強化スケジュールの統制は、パーソナルコンピューター (日本

電気 PC-9801F) によって行われた。レバー押し反応の強化スケジュールは、10~50秒の範囲 (ステップは 1 秒) で平均30秒間隔で強化される変動間隔スケジュール (VI30) を用いた。ペレットディスペンサー (TechServ 社製) によって 1 強化当たり 45 mg の固形飼料 1 粒が強化子として与えられた。レバー押し反応, 強化, 音刺激の呈示は, 累積記録器に記録された。脳波は, パーソナルコンピューターに組み込んだ A/D 変換ボード (カノープス電子製 Analog-proDMA) と PASCAL 言語で組んだ A/D 変換プログラムによりディスクに取り込み, その後, FFT 処理と加算平均処理により解析を行なった。波形の描きだしには XY プロット (RolandDG 社製 DXY-990) を用いた。以上の装置の接続の模式図を Fig. 1 に示した。

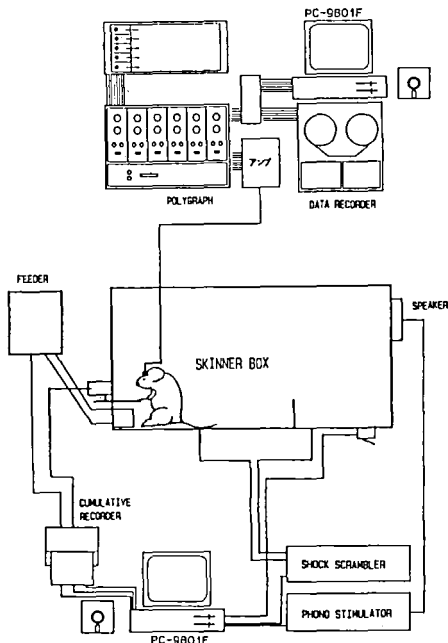


Fig. 1. Diagram of the experimental apparatus.

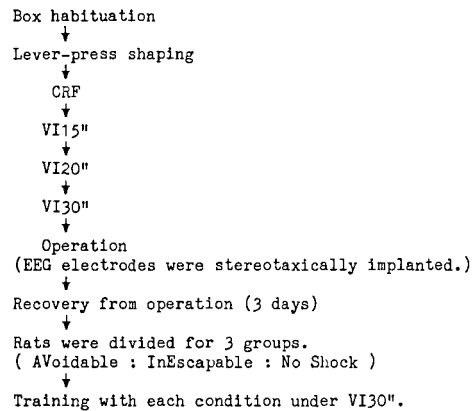


Fig. 2. A flow chart of the experimental procedure.

手続き: 全ての被験体は, 1 日30分間の箱馴化を 2 日間行った後, マガジントレーニング及び, 漸次接近法によりレバー押し反応の形成 (shaping) を行った。各被験体の実験手順を Fig. 2 に示した。1 日80強化の連続強化 (CRF: continuous reinforcement) を 3 日間行った後, 変動間隔 (VI: variable interval) スケジュール15秒 (VI15: 5 sec.~25 sec.) と20秒 (VI20: 5 sec.~35 sec.) の条件下で 1 日80強化を, 各々 2 日間づつ合計 4 日間訓練し, その後 VI30 に移行した。VI30 の訓練期間は, 1 週間から 2 週間行われ, このスケジュール下で安定した反応遂行がみられるようになるまで行われた。反応遂行が安定した後, 電極植え込み手術を行った。各々の被験体は, 手術後 VI30 の回復訓練を 1 日行った後ランダムに次の 3 群に振り分けた。何れの群も音刺激は10秒間, 刺激間隔 (ISI: inter-stimulus interval) は平均110秒で20回ランダム呈示とした。1 日40分間を 1 セッションとして, 16セッション行なった。各群の CS-UCS 呈示の時間関係を Fig. 3 に示した。

電撃回避可能群 (avoidable: 以下 AV 群と呼ぶ) 4 匹

音呈示 (CS) から10秒以内にハードルを越えて後方のセーフティゾーンへ移動すれば, 1.5 mA の電撃 (UCS) を回避できた。しかし CS 呈示中のラットの如何なる行動も CS や UCS の

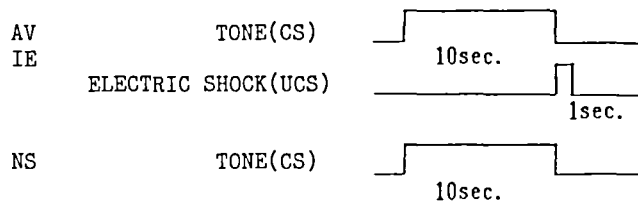


Fig. 3. CS-UCS presentation procedures of the three groups on the experimental sessions. (Group AV means avoidable; Group IE means inescapable; Group NS means no shock.)

呈示の終了とは関係がなく常に10秒間のCSと1秒間のUCSが対呈示された。

電撃逃避不可能群 (inescapable: 以下 IE 群と呼ぶ) 2匹

セーフティゾーンは存在せず、実験箱のどこにいても、10秒間のCSの呈示終了直後1秒間のUCSが呈示された。CS呈示中のラットの如何なる行動も電撃の回避、逃避に関連しない。

無電撃群 (no shock: 以下 NS 群と呼ぶ) 2匹

音刺激のみの呈示で、電撃は呈示されなかった。

手術：被験体にペントバルビタールナトリウム（ネプタール：ダイナボット株式会社）40 mg/Kg を腹腔内投与して麻酔した後、ラット用脳定位固定装置（成茂製 SR-5）に固定した。頭頂部の頭皮を正中線に沿って切開し、Paxinos & Watson (1982) の脳アトラスに従って内側膝状体 (Bregma -6.0, Lateral 3.5, Ventral 5.5)、海馬 CA1 (-3.5, 1.5, 2.5)、外側中隔 (-0.5, 0.5, 5.0)、腹内側視床下部 (-2.5, 0.5, 9.5) と皮質の前頭葉の位置に電極を植え込んだ。電極については、不関電極と脳皮質の脳波誘導電極として銀ボール電極を、皮質下の深部電極には、エナメルコーティングされた、0.2 mm のステンレス線を用いた。ボディアースは、頸部皮下に先端に直径約 5 mm の輪を持つリード線を植え込んだ。これらの先端に、金鍍金圧着端子を取り付けたものを 9 連コネクタ（Amphenol 製 223-1609）に接続し、頭蓋骨に固定したネジに歯科用セメントで固定した。手術後 3 日間の回復期間をおいた。

組織学的検索：各被験体全実験セッションの終了後、ネプタールの過剰投与による深麻酔下で 10%ホルマリン溶液により灌流固定を行い、脳を摘出した。この脳を 10%ショ糖ホルマリン溶液中で更に再固定し、マイクロスライサー（D. S. K 堂阪イーエム製 DTK-3000）により 50 μ m 厚の組織切片を作成し、深部脳波誘導部位の確認を行った。中隔、海馬 (CA1) に関しては、全てのラットで狙った位置に電極が挿入されていた。

脳波解析：今回は海馬 CA1 部位の脳波についてのみ解析を行なった。CS 呈示時の聴覚誘発電位と CS 呈示前後の背景脳波について解析を行なった。聴覚誘発電位は、CS 呈示開始より間隔 1 msec. \times 1024 点の脳波のサンプリングを行った。これらのデータのうちコードの振れ等により、基線の動揺が激しい試行のデータを除いた後、1 セッション 20 試行分加算平均して、各々のセッションの聴覚誘発電位とした。聴覚誘発電位の成分としては、30~50 msec. 近辺の陰性成分の頂点を N1、50~100 msec. 近辺の陽性成分の頂点を P2、120~180 msec. 近辺の陰性成分の頂点を N2 とし、P2 と N2 の潜時を求めた。聴覚誘発電位の振幅については、N1-P2 の振幅差をもって P2 の振幅とし、P2-N2 の振幅差をもって N2 の振幅とした。背景脳波では特に海馬脳波について、ハニングウィンドウを用いた高速フーリエ変換 (FFT: Fast fourier transform) による周波数分析を行った。サンプリングは、CS 呈示開始を基準として、CS 呈示前 5 秒間と、CS 呈示中 5 秒間の脳波を 5 msec. \times 1024 点で各々サンプリングした。変換したデータを相対パワーにおいて 1 セッション 20 試行分を加算平均することにより、各セッ

ション毎の脳波の周波数成分の分布を求めた。なお周波数分解能は、0.195 Hzであった。コードの振れ等により基線の動揺が激しい試行のデータについては、分析から除外した。

結 果

行動観察：AV群のCS呈示中のセーフティゾーンへの移動行動を観察すると、各被験体ともに、実験セッションの進行にともなう回避行動の増加が観察され、それに比してIE群、NS群ともにCS呈示中は、殆ど移動行動を示さなかった。モニターによる観察では、移動もレバー押しも行わなかったIE群は、CS呈示中は餌口付近で凍結反応を示していた。ISI中の移動行動をみると、回避手段の有無により各群の被験体は異なった行動を示した。NS群の被験体では殆ど移動行動はみられなかった。IE群の被験体は、NS群の被験体よりも多く移動行動を示したが、移動行動の数は安定しなかった。AV群では、全ての被験体で他の2群の被験体よりも多い移動行動を示した。これはAV群がCS呈示に示すセーフティゾーンへの移動行動が、ISIでも頻繁にみられたことを示している。

総反応数：訓練期間からのベースラインとしてのレバー押し反応数の変化を知るために、訓練期間の最終日の40分間の総反応数と、各実験セッションにおける40分間の総反応数を求め比較した。AV群4匹の手術をする前の最後の訓練セッションの平均総反応数は1409回であった。IE群2匹の訓練セッション最後の平均総反応数は1203回、NS群では953回であった。例数が少ないので群間の差はいえない。個体差もみられた。実験セッションの進行にともなう各群の平均総反応数の変化をFig. 4に示した。1セッション目ではAV、IE、NS各群とも約600回近くのほとんど同じ平均総反応数を示した。傾向をみると、AV群とNS群の比較では3セッションから11セッションにおいて、AV群の方が少し総反応数が少なく、12セッション以降ではほぼ同じレベルにある。一方、IE群と他の群を比較すると、2セッション目以降で常にIE群の総反応数が少ない。訓練期最後のセッションでIE群の平均総反応数が1203回であったことと併せて考えると、実験セッション全体を通じて、IE群では平均総反応数が約半分に減少している。NS群では実験セッションでも電撃は呈示されず、AV群では被験体の適応的な行動により電撃を回避できるのと比較して、IE群では常に1セッション中20回電撃を受けるので、この電撃を受けること条件差が平均総反応数の差となって現れているとみて良いと考えられる。訓練セッションの平均総反応数と実験セッションの最後3セッションの平均総反応数

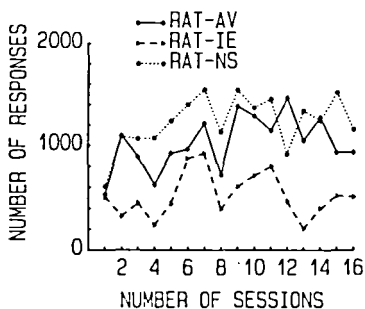


Fig. 4. Mean lever press responses during experimental sessions. (Group AV means avoidable; Group IE means inescapable; Group NS means no shock.)

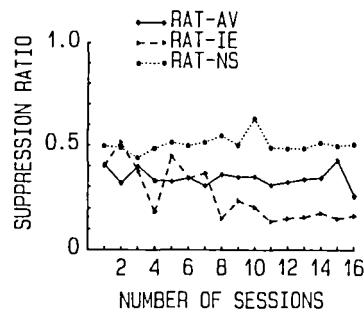


Fig. 5. Mean suppression to the tone condition stimulus (CS) during experimental sessions. (Group AV means avoidable; Group IE means inescapable; Group NS means no shock.)

を各群で比較すると、AV 群では1409回から1050回へとやや減少、IE 群では1203回から474回へと大きく減少、NS 群では953回から1308回へとやや増加を示した。

抑制率：各群の被験体について、音刺激呈示前の10秒間のレバー押し反応数と音刺激呈示中のレバー押し反応数を1試行毎に求め、それらを1セッション20回加算して、抑制率を求めた。抑制率の計算は、Kamin (1961) に従い、次の式により算出した。

$$\text{抑制率} = \frac{\text{CS 呈示中の総反応数}}{(\text{CS 呈示前10秒間の総反応数} + \text{CS 呈示中の総反応数})}$$

従って抑制率は、0 に近づくほど CS 呈示中の反応が抑制されていたことを示す。Fig. 5 に各群のセッションの進行にともなう抑制率の変化を示した。AV 群、IE 群ともにセッションの進行にともない CS 呈示中のレバー押し反応が抑制されるようになった。1セッションから7セッションまでは AV 群、IE 群ともに同じような抑制率の変化を示した。8セッション目以降では AV 群の抑制率は0.35前後でほぼ横ばいの傾向を示しているが、IE 群ではさらに抑制されて、11セッション目以降では0.15前後で安定している。音刺激の呈示のみの群である NS 群では、予想されたように音刺激呈示中のレバー押し反応は抑制されず、実験セッション中安定して0.5前後の値を示した。結果として、音刺激に続く UCS 呈示の有無による条件差がみられた。つまり、音一電撃の対呈示がレバー押し反応を強く抑制した結果を示している。

回避潜時：AV 群の回避率の変化と、CS 呈示開始からセーフティゾーンへの移動までの時間を回避潜時として、セッションの進行にともなう回避潜時の変化を Fig. 6 に示す。回避行動のセッション毎の平均潜時は、何れの被験体も回避率の上昇とともに短くなる傾向にあった。しかし、12セッション目以降の回避率が安定してからの回避潜時は、平均して6.5秒前後であり、CS 呈示から回避行動の出現までは比較的長い時間があった。

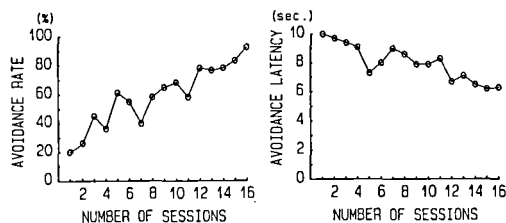


Fig. 6. The left panel shows avoidance to the tone CS during experimental sessions of the avoidable group. The right panel shows avoidance latency to the tone CS of the same group.

海馬脳波：海馬の聴覚誘発電位では、明確な条件差が認められた。聴覚誘発電位は、IE 群では実験の進行により P2 振幅が増大し、AV 群では1セッション目と比較して実験の進行により P2 振幅は減少する傾向にあった。NS 群では明確な誘発電位が一定して出現しなかった。IE 群では、実験の進行にともない海馬は CS に対して大きな反応を示すようになったことを示している。AV 群では、IE 群と同様 CS に対して明瞭な誘発電位を示すもののその振幅は実験の進行につれて徐々に減少する。

実験の進行による各群の海馬 RSA の変化の典型例を各群毎に Fig. 7 に示した。音刺激呈示前は何れの群でも非常によく似た波形を示している。音呈示前は何れの群もレバー押し行動を行っており、その時海馬 RSA が顕著に出現している。音呈示中は各群の被験体の行動に伴い、明確な波形の差が観察された。音呈示によりレバー押し反応が抑制されなかった NS 群は、音

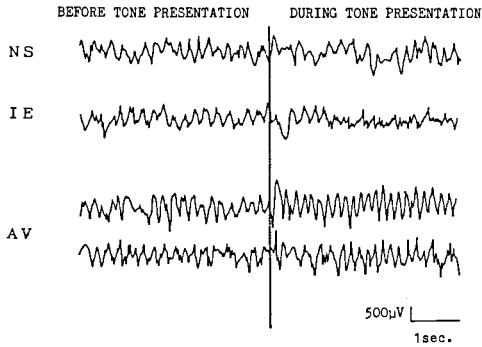


Fig. 7. Fragments of EEG in the three experimental conditions. The center line shows the point of tone presentation. Negativity up. (Group NS means no shock; Group IE means inescapable; Group AV means avoidable.)

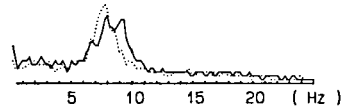


Fig. 8. FFT analysis of 5 seconds samples before (dotted line) and during (solid line) the tone CS of the avoidable group.

呈示による波形の変化はみられなかった。音呈示中凍結反応を示した IE 群は、海馬 RSA が消失した。音を条件刺激とし回避行動を示した AV 群は、音呈示直後、或は 2、3 秒後に周波数の高い海馬 RSA を示すようになった。従来多くの報告と同様に、海馬 RSA は行動との対応がかなり明確であった。この海馬 RSA の変化を周波数分布から検討した。AV 群の CS 呈示前後の背景脳波の周波数成分の分布の変化を Fig. 8 に示した。最も優勢な周波数成分をみると、どの群においても、まだ音呈示による行動の変化がなくレバー押しだけがみられている実験初期では、音呈示前、音呈示中の両方で 7.8 Hz 前後に周波数のピークがみられた。実験後半になり各々の群で特徴的な行動が現われるようになると、音呈示による周波数の変化がみられるようになった。NS 群では、CS 呈示前、呈示中で変わらず安定したレバー押し反応を行っていた。パワースペクトルでは CS 呈示前と CS 呈示中でピークの移動や特定の帯域のパワーの落込みなどの変化は観察されず変化はなかった。IE 群では、抑制率の安定によりこの CS 呈示前に観察された 7.8 Hz 近辺のピークの消失や、或は低い帯域でのパワーの落込みが生じた。これは CS 呈示前に被験体が行っていた活発なレバー押し反応により生じていた RSA が、CS 呈示により被験体の行動が停止したことに対応して消失したためと考えられる。AV 群では他の群と同様 CS 呈示前は活発なレバー押し反応を行っていたが CS 呈示中には、セーフティゾーンへの回避行動が生じ、7.8 Hz 前後ではなく 9 Hz 前後にピークが移動した。これは従来から言われている移動行動による RSA である。本実験では CS に対する各群の行動の差が、海馬 RSA の周波数分布に典型的に示された。

考 察

本研究においては、電撃からの回避条件の異なる 2 群と電撃のないコントロール群を設定した。従来から多く研究されている条件性抑制の実験条件に相当する IE 群では、CS-UCS の対呈示は、これまで多くの結果と同様 CS 呈示中の個体のレバー押し反応の強い抑制をもたらした。AV 群では、被験体全てにおいて 70% 以上の高い回避率を示した。NS 群ではレバー押し反応の抑制を引き起こさなかった。これらの結果より、NS 群では音刺激は被験体にとってニュートラルなものであり、AV 群、IE 群では設定した条件どおり、CS を手がかり信号とし

て回避行動及び条件性抑制が生じたことが確認された。また、総反応数と抑制率の結果より、IE 群の実験後半にみられた抑制率の安定は、全体のレバー押し反応の抑制とそれに加えた CS 呈示中の反応数の減少によるものであり、AV 群で観察された、実験の進行にともなう抑制率の安定は、音—電撃の対呈示によるレバー押し反応の抑制があるものの、それよりセッション内の総反応数が増加していることが大きな特徴であることが示された。AV 群では IE 群と異なり、実験の進行につれて、音—電撃の対呈示が全体的な反応の抑制を引き起こさなくなった。また、行動観察の結果より、AV 群と IE 群のレバー押し行動の変化において、両群に共通してみられた反応の抑制は、同じ不安を表したのではなく、両群で異なった形態を持っていたことがわかる。つまり、AV 群の CS 呈示中のレバー押し反応の停止はセーフティゾーンへの移動の回避行動遂行によるものであり、IE 群のレバー押し反応停止は凍結反応を反映したものである。この凍結反応は従来からの情動行動の研究でも情動行動の指標として用いられており IE 群は強い情動状態にあったことが推定される。

Fig. 5 と Fig. 6 の結果より、AV 群の被験体では、抑制率の安定が回避率の安定に先行していた。回避率の安定にともない回避潜時も安定する傾向にあるが、何れの被験体でも回避の平均潜時は CS 呈示直後ではなく、約 6.5 秒前後の値を示し、CS 呈示中の後半に集中していた。AV 群では回避行動に関しては非常に適応的な行動を身につけたが、一方 ISI 中にも移動行動が頻発していた。この結果を見ると、AV 群の方がセッション全体を通じてレバー押し反応を減少させるように思うが、総反応数のデータは逆の結果を示している。つまり、AV 群では移動行動を頻発させることにより、レバー押し反応も増加させている。この条件では被験体の活動性を高めたと考えてもよいであろう。Lorig & Isaac (1986) による FI スケジュールと、VI スケジュール下でのラットの前頭葉の背景脳波を指標とした研究では、FI スケジュール下におかれたラットが、強化子の呈示とともに覚醒水準の低下を示したが、VI スケジュール下におかれたラットは、強化子呈示による覚醒水準の低下は見られず、高い覚醒水準を維持し続けた。このことから本実験で用いた VI スケジュールが基本的に高覚醒を維持し易いスケジュールであったことが考えられる。これに移動行動が加わったことにより、AV 群ではいっそう高い覚醒状態にあったと考えられる。

聴覚誘発電位の結果から、実験初期から各群において海馬は CS に対する個体の表出行動の差に対応した変化を示していたことが示された。AV 群では、実験の初期では比較的高い振幅を維持していたが、実験後半になり行動が安定すると振幅が減少した。ところが、IE 群では実験の初期で非常に振幅は増大し、しかも、後半においてもその振幅は高いものを維持していた。IE 群では、CS-UCS の対呈示を学習した後も海馬が CS 呈示による信号の伝達に深く関与していたことを示している。IE 群では実験の進行により CS 呈示が行動停止（不動、凍結反応）の危険信号となり、CS に対して振幅の増加を示すようになったと考えられる。AV 群では IE 群に見られたような CS に対する振幅の増加は観察されなかった。このことは、AV 群では、行動が安定するのと前後して CS 呈示による信号の伝達に海馬の関与する割合が減少したことを示している。これは AV 群では回避が可能のために CS は単なる合図にしかならず、IE 群ほど重要な信号の意味を持たなかったことを反映していると考えられる。また、NS 群において音刺激呈示による明瞭な誘発電位が示されなかったことは、音刺激が明瞭な情報伝達を引き起こさなかったことを示している。しかし、音刺激が入力されていない訳ではない。このことは、聴覚系の信号が、最初に伝達される部位である内側膝状体で明瞭な誘発電位が観察されていることから裏付けられる。つまり音は聞こえていても個体はその音に対して何の意味づけもしなかったことを示している。実際 NS 群では音刺激呈示の有無に関わらず餌口付近で安

定して VI スケジュールを遂行していた。

海馬 RSA と行動との対応を見ると、AV 群では回避行動が十分に安定した段階で CS 呈示中に移動行動に先立って、RSA が 9 Hz 近辺の高い周波数にピークシフトした。AV 群の示した 9 Hz 前後の高い周波数は、被験体の移動行動に対応していると思われる。行動に先立つ RSA の出現は佐野ら (1972) の実験でも報告されている。彼らの実験では、試行が進み、回避行動が十分に安定した段階でラットの回避行動が生じる前から CS 呈示によりに 7-9 Hz の高い周波数の RSA が出現した。このことは、ある行動の学習が充分に行われることでその行動の準備期間に海馬 RSA が出現するようになったことを示したものである。本実験での移動に先立つ海馬 RSA は、被験体が CS を回避行動の準備の手がかりとしていたことを示すものであろう。凍結反応を示した IE 群で海馬 RSA が消失したり或は 5 Hz 以下の帯域の周波数成分が大きく落ちこんだ。このことは、ネコを用いた実験で運動の抑制が要求される課題では、海馬脳波が非同期化することを報告した Bennett (1970) の実験と関連があるように思われる。本実験では海馬 RSA の変化と、各群の被験体が示した行動との対応が明確に示された。

以上の様に本実験では、電撃の回避手段の有無を操作することで、条件刺激に対する被験体の行動に差異が生じた。この行動上の差異は、記録した脳電気現象の中でも海馬 RSA に最も明瞭に示された。しかし、今回の実験では各群の例数が少なく十分なことが言えない。今後例数が増えれば、本実験では示されなかった皮質と皮質下の部位の関連や、他の皮質下の情動行動に関連が深い部位 (例、外側視床下部、扁桃核、内側中隔など) の相互の関連がより明らかになるであろう。行動の表出機構を探る上で他の手法に比べ、副作用や障害が少なく、継続的な記録が可能な脳波からの検討は今後も充分に行われる必要がある。

本研究の実験の実施と資料の整理には教室の清水秀明君の協力を得た。記して感謝の意を表します。

参 考 文 献

- Adey, W. R., Dunlop, C. W. and Hendrix, C. E. 1960 Hippocampal slow waves; distribution and phase relationships in the course of approach learning. *Arch. neurol. (Chic.)*, 3: 74-90.
- Bennett, T. L. 1970 Hippocampal theta activity and response inhibition. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 29: 196-200.
- Bennett, T. L., French, J. & Burnett, K. N. 1971 Species differences in the behaviour correlates of hippocampal RSA. *Behavioral Biology*, 6, 37-48.
- Estes, S. & Skinner, B. F. 1941 Some quantitative properties of anxiety. *Journal of Experimental Psychology*, 29, 390-400.
- Kamin, L. J. 1961 Trace conditioning of the conditioned emotional response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 54, 149-153.
- Lorig, T. and Isaac, W. 1986 EEG activity during fixed- and variable-interval responding. *Physiological Psychology*, 14, 63-66.
- 野手美希子・坂田省吾・杉本助男 1988 ラットにおけるオペラント行動中の定位反応と海馬活動. 広島大学総合科学部紀要, 12, 65-73.
- Paxinos G. and Watson, C. 1982 *The rat brain in stereotaxic coordinates*. Academic press Australia.
- Routtenberg, A. and Kramis, R. C. 1968 Hippocampal correlates of aversive midbrain stimulation. *Science*, 160, 1363-1365.
- 佐野勝徳・岩原信九郎・佐野敦子 1972 ラットの自由行動および電撃回避学習に伴う海馬の電気活動 *The Annual of animal Psychology*, 22, 71-80.
- Whishaw, I. Q. and Vanderwolf, C. H. 1973 Hippocampal EEG and behavior: Changes in amplitude and fre-

quency of RSA (theta rhythm) associated with spontaneous and learned movement patterns in rats and cats. *Behav. Biol.* 8, 461-484.

Whishaw, I. Q. 1982 A simple behavioral paradigm for the study of type 1 hippocampal rhythmical slow activity (RSA) frequency shift. *Physiology and Behavior*, 29, 751-753.