

動物心理学実験における 強制遊泳処置の役割

——その過去と新しい実験パラダイム——

梶 木 隆 寿

1. はじめに

ヒトの行動やその背後にある心的過程を調べる心理学の研究分野の一つに、動物を被験体として実験を行い、得られた結果をヒトへと発展させることを目的とする動物心理学がある。動物心理学研究の実施においては、多様で複雑な行動や心的過程を扱うための多大な工夫を必要とし、その結果、これまでに数多くの動物実験独自の実験手法が開発されてきた。数ある実験手法の中で、その実施の容易さと得られる結果の信頼性の高さから、強制遊泳処置 (**forced swimming**)⁽¹⁾という方法が現在までしばしば使われてきた。この方法は、ラットやマウスなどのげっ歯類を、一定時間水の入ったプール（容器）の中に入れておくというものであり、動物はこの間プールから逃避することはできない⁽²⁾。単純な処置ではあるが、非常に多岐にわたる行動的、生理的変化がこの処置を受けた動物には生じる。そして、その多種多様な変化により、心理学だけではなく、生理学、薬理学など幅広い領域でこの処置が用いられている。本稿では、まずこの強制遊泳処置を用いた研究を概観し、その目的や成果、議論されてきた内容などを紹介する。そして最後に、著者らが強制遊泳処置を用いて確立させた新しい実験パラダイムを紹介し、今後の展望について考察を行う。

2. 強制遊泳処置について

2-1. Porsolt らの研究

強制遊泳処置が現在幅広く使用されるようになった起源は、**Porsolt, Le Pichon, and Jalfre (1977)**が行ったうつ病の動物モデルに関する研究にさかのぼることができる。当時、抗うつ薬の研究に必要な動物モデルが欠如しており、妥当性の高いモデルの開発が求められていた。彼らはまず、逃避不可能なプールの中に入れられたラットの行動を詳細に観察した。この状況に置かれたラットは最初活発に泳ぎ回るが、最終的には頭部を水面に出しておくのに必要な動作以外を行わなくなり、水面に浮いている状態が長く続くようになった。彼らはこの状態を「不動状態 (immobility)」と名付け、この特徴的で容易に同定することが可能な状態を、ラットが逃避不可能であることを学習し、実験状況に身を任せるようになった「うつ状態」であると解釈した。そして、この仮説を検証するために、当時ヒトで有効性が認められていた抗うつ薬をラットに投与することによって、このプール内での不動状態が減少するか否かを調べた。

Porsolt et al. (1977)が行った実験の具体的な方法は次のようなものであった。まず、温度 **25℃**、深さ **15 cm** の水が入ったプール（高さ **40 cm**、直径 **18 cm**）の中で **15 分**間の強制遊泳をラットに行わせた。その **24 時間**後、テストとして再び強制遊泳を **5 分**間行わせ、この間の不動状態の時間を測定した。各薬物の投与はテストの **24, 5**、そして **1 時間**前の合計 **3 回**行われた。

その結果、薬物を投与されなかったラットはテスト **5 分**間のうち約 **3 分 30 秒**間、不動状態を示した。一方、イミプラミンなどの抗うつ薬が投与されたラットは、約 **2 分**間に不動状態の時間が減少した。また、ジアゼパムなどの不安寛解薬が投与された場合には、このような不動時間の減少は見られなかった。精神興奮薬であるアンフェタミンが投与された場合でも不動時間は減少したが、それはアンフェタミンの作用により高活動状態になったためであった。

つまり、抗うつ薬を投与した場合に見られる不動状態の減少とは質的に異なっていた。このような結果を受けて、彼らは強制遊泳処置によって観察される不動状態は、ラットのうつ状態を反映していると結論づけた。

2-2. 「immobility」の解釈をめぐって

妥当性の高いうつ病の動物モデルとしてこの強制遊泳処置は **Porsolt et al. (1977)** によって報告されたが、その解釈には批判が加えられている。**Hawkins, Hicks, Phillips, and Moore (1978)** は **Porsolt** らの追試を行い、彼らの解釈に当てはまらない行動が強制遊泳中に観察されることを報告した。その行動とは、ラットが自分の尾や後肢をプールの底に接触させるというものであり、これによって、ラットは泳ぐことなくプール内で身体の位置を維持することが可能となっていた。また、一度不動状態になると、その状態がずっと続くのではなく、遊泳と不動状態が繰り返して現れることや、恐怖の指標と考えられる脱糞の数が2日目に減少していることなどを見出した。**Hawkins** らはこのような観察から、強制遊泳処置によってラットはうつ状態になっているのではなく、「適応的行動 (adaptive behavior)」をとっているのだと主張した。つまり、強制遊泳中、逃避することが不可能なのでラットは受動的に水面に浮いているのではなく、エネルギーの消費を抑えることができるので積極的に水面に浮いているという解釈である。

Porsolt らはこの批判に対して、確かにラットは実験状況に適応しているという証拠はあるが、これと同時にラットがうつ状態であるということを否定はできないと返答した (**Porsolt & Jalfre, 1978**)。その証拠としてまず、他の実験場面においても、動物を嫌悪的な事象から逃避不可能な状況におくことがうつ状態を引き起こす事実を挙げた。つまり、**Seligman** らが発見した「学習性無力感 (learned helplessness: e.g., **Overmier & Seligman, 1967**)」の現象との類似点を強調し、うつ状態の解釈を正当化した。また、当時臨床的に効果が認められていた様々な抗うつ薬や抗うつ処置（レム睡眠の剥奪）によって、不動時間の減少が確認されていることなどを証拠として挙げた。

強制遊泳処置下に見られる不動状態が動物のうつ状態を反映しているという解釈については、他の研究からも疑問視されている (e.g., Borsini, Volterra, & Meli, 1986; Nishimura, Tsuda, Oguchi, Ida, & Tanaka, 1988)。その一方で、ヒトのうつ状態の治療に効果のある様々な薬物によって不動状態の時間が減少することが繰り返し報告され、現在においても抗うつ薬と同様の機能をもつ薬品の開発のために強制遊泳処置が使用されている (e.g., Einat, Belmaker, Zangen, Overstreet, & Yadid, 2002)。つまり、不動状態の解釈に関する問題は Porsolt らの報告から 20 年以上経ったいまでも依然として残っているが、この処置が持つ抗うつ作用を有する薬物の評定、すなわちスクリーニングにおける有用性によって、この処置が広く使用されているのが現状である (Bourin, Fiocco, & Clenet, 2001; Hédou, Pryce, Di Iorio, Heidbreder, & Feldon, 2001; Lucki, 1997)。

2-3. 不動状態に影響を及ぼす変数

前述したように、強制遊泳処置下にみられるラットの不動状態は、抗うつ薬の投与によって減少するが、薬物以外の様々な処置、条件によっても不動時間が減少することがいくつかの実験で示されている。

例えば、プール内の水温や水深などによってラットが示す不動時間は変化することが報告されている (Abel, 1993 b, 1994 b; Borsini et al., 1986)。このことから、強制遊泳を薬物のスクリーニングテストとして使用する場合には、その条件設定に細心の注意を払うことが求められている (辻村・中根, 2002)。そして、Abel and Bilitzke (1990) はラットに電気ショックや電気ショックを受けている他個体の鳴き声 (sound stress) を 3 分間呈示することによって、続く強制遊泳中の不動時間が減少することを報告している。

また、以前に他個体や自分自身が泳いだ水で強制遊泳を行うと、きれいな水の場合と比べ不動時間が減少する (Abel & Bilitzke, 1990)。この結果から、遊泳中にラットが危険を知らせる物質 (alarm substance) を放出しているとの仮説が提案された。一連の研究 (Abel, 1991 a, 1991 b, 1992, 1993 a; Abel

& Hannigan, 1992) により, この物質は糞尿などではなく, 身体から分泌される揮発性の低い物質であろうと考えられているが, 特定はされていない。また, ラットの系統によっては他個体が泳いだ水でそのような不動状態の減少が生じないとの報告もあり (Tachibana, Yoko, & Yoshino, 1996), さらなる研究の進展が待たれる。

2-4. 強制遊泳による生理的变化

Shors (2001) は 20 分間の強制遊泳処置をラットに行わせると, 典型的なストレス反応の一種である血清中のコルチコステロン (corticosterone: 糖質コルチコイドの一種) 濃度の増加が生じることを確認している。また, Abel (1993 b) も同様にラットを被験体として, 強制遊泳処置の持続時間や水温を要因としてコルチコステロン濃度の変化について調べている。その結果, 持続時間が長くなるほど (5 分, 15 分, 25 分) 濃度は高くなるが, 水温を要因とした場合 (35℃, 30℃, 25℃, 20℃) には濃度の違いが生じないことが示された。

その他には, 血清中のプロラクチン, グルコース, 乳酸, リン酸レベルの増加, そして, カリウム, CO₂ レベルの低下などが強制遊泳によって生じるが, これらはストレスによる変化と運動による変化の両方を反映していると考えられている (Abel, 1993 b, 1994 a)。しかしながら, ラットに対しストレッサーとして電気ショックを与えた場合の生理的变化, 運動処置としてトレッドミルを行わせた場合の生理的变化と比較したところ, 強制遊泳処置による変化はそれらを単純に加算して説明できる様相ではなかった (Abel, 1994 c)。

3. 強制遊泳処置と条件づけ

これまで, 強制遊泳処置下の個体に生じている様々な現象を見てきたが, この節では, 強制遊泳が他の現象, 特に条件づけに対してどのような影響を及ぼすのかを見ていく。

3-1. 強制遊泳により促進する瞬目条件づけ

Shors (2001) は、強制遊泳処置をストレスラーとして用い、ストレスがラットの瞬目条件づけに与える影響について調べた。20 分間の強制遊泳処置の 24 時間後、音刺激を条件刺激 (conditioned stimulus: CS), 眼瞼への電気ショックを無条件刺激 (unconditioned stimulus: US) とした条件づけ訓練を行った。その結果、強制遊泳を受けたラットにおいて、音刺激に対する瞬目反応の獲得に促進が見られた。また、ストレスラーとしてラットの尾へ電気ショックを与えることによっても、瞬目条件づけの獲得が促進されることが確認されている (e.g., Shors, 2001; Shors, Weiss, & Thompson, 1992)。しかしながら、ストレスが瞬目条件づけへ及ぼす影響には性差が見られる。例えば、上記の結果は雄ラットに限定され、雌ラットに強制遊泳を行わせても、瞬目条件づけの促進は生じず、むしろ阻害される傾向が見られる (Shors, Lewczyk, Pacynski, Mathew, & Pickett, 1998)。これらの結果に対しては、内分泌系と脳神経系の相互作用による説明が試みられており、現在も研究が続いている。

3-2. 強制遊泳により弱まる味覚嫌悪条件づけ

ある味覚溶液を摂取させた後に、気分不快感などの嫌悪的な事象をラットに経験させると、ラットはその味覚溶液を忌避するようになる。この現象は味覚嫌悪条件づけと呼ばれており、非常に再現しやすい頑健な現象である。Revusky and Reilly (1989) は、この味覚嫌悪条件づけが強制遊泳処置によって弱まることを示した。彼らの実験では、CS としてサッカリン溶液、気分不快感を引き起こす US として塩化リチウム (LiCl) の投与を用い、その CS 呈示と US 呈示の間に 5 分間の強制遊泳をラットに行わせた。その結果、強制遊泳を行わせなかったラットに比べて、強制遊泳を行わせたラットのサッカリン溶液に対する忌避は弱かった。さらに、Bourne, Calton, Gustavson, and Schachtman (1992) は CS 呈示 30 分前、あるいは US 呈示 15 分後に 5 分間の強制遊泳を行わせても、味覚嫌悪の獲得が阻害されることを示している。

このような強制遊泳による味覚嫌悪条件づけの阻害に対して、2 つの説明が

なされている。一つは緩衝説と呼ばれ、LiCl による気分不快感が、強制遊泳が引き起こすストレス反応によって弱まり、獲得される味覚嫌悪の程度が弱くなると説明する。この説は、動物にストレス反応を引き起こす糖質コルチコイド製剤を投与しても、味覚嫌悪条件づけが阻害されるという事実により裏付けされている (e.g., Revusky & Martin, 1988)。もう一つは Garcia, Lasiter, Bermudez-Rattoni, Deems (1985) の提案する内臓防御システム (gut-defense system) と皮膚防御システム (skin-defense system) の理論による説明である。この理論では動物がこれら 2 つの処理システムを持つと仮定し、内臓防御システムが味覚や内臓感覚の処理を行い、皮膚防御システムが触覚や視聴覚などの処理を行うと考える。また、それぞれのシステムはお互いを抑制し合い、どちらかのシステムが活性化するともう一方の活性が抑制されると仮定されている。すなわち、強制遊泳によって強く活性化された皮膚防御システムが、内臓防御システムの働きを抑制することにより、味覚－不快感の連合学習が阻害されるとして、この現象を説明する。

3-3. 強制遊泳を US とした味覚嫌悪条件づけ

Revusky and Reilly (1989) や Bourne et al. (1992) の実験では、LiCl を US とした味覚嫌悪条件づけが強制遊泳によって弱まることが示されたが、強制遊泳自体が味覚刺激に対してどのような影響を与えるのかは調べられていない。そこで、著者ら (Nakajima & Masaki, 2004) は以下のような実験を行った (表 1 参照)。まず、すべてのラットに対して 0.9% の塩化ナトリウム

表 1 Nakajima and Masaki (2004) の実験

群 (ns=8)		手続き	結果 (g)	嫌悪の強さ
LiCl-Swim	NaCl 溶液→LiCl 注射→強制遊泳		15.0	CR
LiCl	NaCl 溶液→LiCl 注射		12.4	CR
Swim	NaCl 溶液→生理食塩水注射→強制遊泳		21.0	cr
Control	NaCl 溶液→生理食塩水注射		24.9	cr

結果 (g)：テスト 3 日間の平均 NaCl 溶液摂取量
嫌悪の強さ：CR>CR>cr>cr

(NaCl) 溶液を 20 分間呈示し、その後すぐに半数の群には LiCl、残りの群には生理食塩水を投与した。そして、それぞれの群に 5 分間の強制遊泳処置か、同時実験箱に放置しておく処置のいずれかを行った。LiCl による不快感からの回復期を設けた後に、テストを 3 日間行い、NaCl 溶液摂取量を測定した。

その結果、LiCl を投与した 2 群間 (LiCl-Swim 群と LiCl 群) では、強制遊泳を行わせた LiCl-Swim 群の摂取量が行わせなかった LiCl 群より増加していた。つまり、過去の実験と同じく、強制遊泳が味覚嫌悪条件づけの獲得を阻害した。一方、生理食塩水を投与した 2 群間 (Swim 群と Control 群) では、強制遊泳を行わせた Swim 群の摂取量が行わせなかった Control 群より低下していた。つまり、強制遊泳によって NaCl 溶液への嫌悪が獲得された。

このように、Nakajima and Masaki (2004) の実験では、強制遊泳処置には LiCl による味覚嫌悪条件づけの獲得を阻害する機能がある一方、処置自体に味覚嫌悪条件づけの US としての機能があることが示された。これまで強制遊泳にこのような機能があることは報告されていなかったのも、われわれは引き続きこの現象に焦点をあてた実験を行った。

まず、2 種類の味覚溶液を用意し、一方の摂取後には強制遊泳を行い、もう一方の摂取後には何も行わないという分化条件づけの手続きをラットに施した。その結果、ラットは強制遊泳と対呈示された味覚溶液に対してのみ忌避を示すようになった (Masaki & Nakajima, 2004; Nakajima & Masaki, 2004)。また、味覚溶液を摂取してから 24 時間後に強制遊泳を行わせても、その味覚に対する忌避は形成されなかった (Masaki & Nakajima, in press-a, 実験 1)。これらの結果は、強制遊泳によって形成される味覚嫌悪は、鋭敏化 (sensitization) のような非連合的なプロセスで生じているのではないことを示している。

次に、古典的条件づけおよび味覚嫌悪条件づけにおいて一般的に確認されている諸現象が、強制遊泳処置を用いた実験事態でも確認できるか否かを検討した。まず、水の入ったプールにラットを入れておく時間、つまり遊泳時間が長

くなるほど、獲得される忌避の程度がより強くなることが示された (Masaki & Nakajima, in press-a, 実験 2)。このことは、Pavlov の US 強度の法則に一致する結果であった。また、味覚溶液呈示から 30 分の遅延時間を設けて強制遊泳を行わせても味覚に対する忌避の形成が可能であること、つまり長期遅延学習が可能であることが示された (Masaki & Nakajima, in press-b)。そして、味覚溶液と強制遊泳の対呈示前に単独で強制遊泳をラットに経験させることによって、味覚溶液に対する忌避の形成が阻害されること、つまり US 先行呈示効果が生じることが示された (Masaki & Nakajima, 2004)。

このような実験と同時に、なぜ強制遊泳によって忌避が形成されるのかという疑問、つまり、忌避形成の主要因を探る実験も行ってきた。ある先行研究では、味覚溶液摂取後にラットを回転かごや円形走路で走行させることによって味覚忌避が獲得されることが報告されており、運動という性質が味覚嫌悪条件づけの US として機能すると考えられている (e.g., Lett & Grant, 1996; Lett, Grant, Koh, & Parsons, 1999; Nakajima, Hayashi, & Kato, 2000)。強制遊泳も活発な身体活動を伴うことから (Bentham, Bolhuis, Van Der Leest, Steffens, Zock, & Zijlstra, 1994)、この可能性についての検討を行った。

まず、プール内の水深を操作した実験において、味覚溶液呈示後、激しい遊泳の必要がある水深が深いプールに入れられたラットは、遊泳の必要がない水深が浅いプールに入れられたラットよりも強い味覚忌避を獲得した (Masaki & Nakajima, in press-a, 実験 4)。また、身体活動ではなく、身体が水に濡れることにより忌避が獲得されている可能性も残されたので、味覚溶液呈示後、実験箱で上部から霧状の水をかけるという処置をラットに施す実験を行った。その結果、身体が濡れることでは忌避形成は認められず、やはり遊泳による身体活動が味覚忌避形成における手続き上の主要因であることが示された (Masaki & Nakajima, in press-a, 実験 3)。

4. ま と め

本稿では、強制遊泳処置に関する研究を概観し、最後に、著者らが実施した強制遊泳を US とした味覚嫌悪条件づけの研究を紹介した。

強制遊泳によって引き起こされる味覚嫌悪は **Pavlov** 型条件づけのプロセスを通して獲得され、その忌避形成の手続き上の要因として運動が重要な役割を果たしていることは、これまでの実験結果により疑いないことだといえよう。しかしながら、この現象の生理学的、神経科学的基盤についてはまだ全く解明されていない。運動による味覚嫌悪条件づけのメカニズムとして、気分不快仮説 (**Garcia** の未公開の仮説, **Lett et al., 1999** より引用)、中脳辺縁系活性化仮説 (**Lett & Grant, 1996**)、そして味覚-エネルギー消費連合仮説 (**Nakajima et al., 2000**) の 3 つの説が唱えられているが、まだ実証的な検証は十分な状況である。他分野の知見を取り入れながら、これらの仮説を検証していくことが必要となるだろう。

本稿で紹介したように、強制遊泳処置は多様な生理的变化を動物にもたらす (e.g., **Abel, 1993 b, 1994 a**)。これらの変化のある側面が、味覚嫌悪条件づけの獲得において大きな役割を果たしていることは間違いないだろう。各変化と味覚嫌悪との関係性や、気分不快感による典型的な味覚嫌悪との相違点などを今後調べていく必要がある。また、他の強制遊泳に関する様々な現象（不動状態、瞬目条件づけの促進、味覚嫌悪条件づけの阻害）との関連を調べることも、今後の研究において必要となる。これまでに得られている知見を一つにまとめることは現時点では困難であるが、さらなる実証データの積み重ねがそれを可能にさせるであろう。

謝辞

本稿の一部は著者の修士論文に基づいている。当時の指導教授であった今田寛先生に心より感謝いたします。そして、中島定彦先生には実験の計画と実施に関して、そして本稿の執筆にあたって多くの御指導を頂きました。深く感謝いたします。また、

本研究に対して新たな観点からの知見を与えてくださった現在の指導教授である八木昭宏先生に深く感謝いたします。

注

- (1) 使用される目的により，強制遊泳（水泳）試験（forced swim test），swim stress などと呼ばれることもある。
- (2) これとよく類似した実験手法にモリス型水迷路（Morris water maze）がある（Morris, 1981）。この方法は，プール内に動物が脚をつけ，逃避できるプラットフォームがあるという点で強制遊泳処置と異なっており，主に空間学習の研究で使用されている。本稿ではこのモリス型水迷路については扱わないが，近年これらの両手法を関連づけた研究も行われており（e.g., Schulz, Topic, De Souza Silva, & Huston, 2004），今後の進展を注意深く見守る必要がある。

References

- Abel, E. L. (1991 a). Alarm substance emitted by rats in the forced-swim test is a low volatile pheromone. *Physiology & Behavior*, 50, 723–727.
- Abel, E. L. (1991 b). Gradient of alarm substance in the forced swimming test. *Physiology & Behavior*, 49, 321–323.
- Abel, E. L. (1992). Response to alarm substance in different rat strains. *Physiology & Behavior*, 51, 345–347.
- Abel, E. L. (1993 a). Ontogeny of immobility and response to alarm substance in the forced swim test. *Physiology & Behavior*, 54, 713–716.
- Abel, E. L. (1993 b). Physiological Correlates of the forced swim test in rats. *Physiology & Behavior*, 54, 309–317.
- Abel, E. L. (1994 a). A further analysis of physiological changes in rats in the forced swim test. *Physiology & Behavior*, 56, 795–800.
- Abel, E. L. (1994 b). Behavioral and physiological effects of different water depths in the forced swim test. *Physiology & Behavior*, 56, 411–414.
- Abel, E. L. (1994 c). Physical activity does not account for the physiological response to forced swim testing. *Physiology & Behavior*, 56, 677–681.
- Abel, E. L., & Bilitzke, P. J. (1990). A possible alarm substance in the forced swimming test. *Physiology & Behavior*, 48, 233–239.
- Abel, E. L., & Hannigan, J. H. (1992). Effects of chronic forced swimming and exposure to alarm substance: Physiological and behavioral consequences. *Physiology & Behavior*, 52, 781–785.
- Bentham, L., Bolhuis, J. W., Van Der Leest, J., Steffens, A. B., Zock, J. P., &

- Zijlstra, W. G. (1994). Methods for measurement of energy expenditure and substrate concentrations in swimming rats. *Physiology & Behavior*, 56, 151–159.
- Borsini, F., Volterra, G., & Meli, A. (1986). Does the behavioral “Despair” test measure “Despair”? *Physiology & Behavior*, 38, 385–386.
- Bourin, M., Fiocco, A. J., & Clenet, F. (2001). How valuable are animal models in defining antidepressant activity? *Human Psychopharmacology*, 16, 9–21.
- Bourne, M. J., Calton, J. L., Gustavson, K. K., & Schachtman, T. R. (1992). Effects of acute swim stress on LiCl-induced conditioned taste aversions. *Physiology & Behavior*, 51, 1227–1234.
- Einat, H., Belmaker, R. H., Zangen, A., Overstreet, D. H., & Yadid, G. (2002). Chronic inositol treatment reduces depression like immobility of Flinders Sensitive Line rats in the forced swim test. *Depression & Anxiety*, 15, 148–151.
- Garcia, J., Lasiter, P. S., Bermudez-Rattoni, F., & Deems, D. A. (1985). A general theory of aversion learning. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 443, 8–21.
- Hawkins, J., Hicks, R. A., Phillips, N., & Moore, J. D. (1978). Swimming rats and human depression. *Nature*, 274, 512.
- Hédou, G., Pryce, C., Di Iorio, L., Heidbreder, C. A., & Feldon, J. (2001). An automated analysis of rat behavior in the forced swim test. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 70, 65–76.
- Lett, B. T., & Grant, V. L. (1996). Wheel running induces conditioned taste aversion in rats trained while hungry and thirsty. *Physiology & Behavior*, 59, 699–702.
- Lett, B. T., Grant, V. L., Koh, M. T., & Parsons, J. F. (1999). Pairing a flavor with activity in a flat, circular alley induces conditioned taste aversion. *Learning and Motivation*, 30, 241–249.
- Lucki, I. (1997). The forced swimming test as a model for core and component behavioral effects of antidepressant drugs. *Behavioural Pharmacology*, 8, 523–532.
- Masaki, T., & Nakajima, S. (2004). Swimming-induced taste aversion and its prevention by a prior history of swimming. *Learning and Motivation*, 35, 406–418.
- Masaki, T., & Nakajima, S. (in press-a). Further evidence for conditioned taste aversion induced by forced swimming. *Physiology & Behavior*.

- Masaki, T., & Nakajima, S. (in press-b). Taste aversion learning induced by delayed swimming activity. *Behavioural Processes*.
- Morris, R. G. M. (1981). Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 12, 239–260.
- Nakajima, S., Hayashi, H., & Kato, T. (2000). Taste aversion induced by confinement in a running wheel. *Behavioural Processes*, 49, 35–42.
- Nakajima, S., & Masaki, T. (2004). Taste aversion learning induced by forced swimming in rats. *Physiology & Behavior*, 80, 623–628.
- Nishimura, H., Tsuda, A., Oguchi, M., Ida, Y., & Tanaka, M. (1988). Is immobility of rats in the forced swim test “Behavioral Despair?” *Physiology & Behavior*, 42, 93–95.
- Overmier, J. B., & Seligman, M. E. P. (1967). Effects of inescapable shock upon subsequent escape and avoidance responding. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 63, 28–33.
- Porsolt, R., & Jalfre, M. (1978). Porsolt and Jalfre reply. *Nature*, 274, 512–513.
- Porsolt, R. D., Le Pichon, M., & Jalfre, M. (1977). Depression: A new animal model sensitive to antidepressant treatments. *Nature*, 266, 730–732.
- Revusky, S., & Martin, G. M. (1988). Glucocorticoids attenuate taste aversions produced by toxins in rats. *Psychopharmacology*, 96, 400–407.
- Revusky, S., & Reilly, S. (1989). Attenuation of conditioned taste aversions by external stressors. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 33, 219–226.
- Schulz, D., Topic, B., De Souza Silva, M. A., & Huston, J. P. (2004). Extinction-induced immobility in the water maze and its neurochemical concomitants in aged and adult rats: A possible model for depression? *Neurobiology of Learning and Memory*, 82, 128–141.
- Shors, T. J. (2001). Acute stress rapidly and persistently enhances memory formation in the male rat. *Neurobiology of Learning and Memory*, 75, 10–29.
- Shors, T. J., Lewczyk, C., Pacynski, M., Mathew, P. R., & Pickett, J. (1998). Stages of estrous mediate the stress-induced impairment of associative learning in the female rat. *NeuroReport*, 9, 419–423.
- Shors, T. J., Weiss, C., & Thompson, R. F. (1992). Stress-induced facilitation of classical conditioning. *Science*, 257, 537–539.
- Tachibana, T., Yoko, A., & Yoshino, H. (1996). Cases of Sprague-Dawley rats which did not respond to an ‘alarm substance’ in the forced swimming test. *Psychological Reports*, 79, 1007–1018.

辻村 徹・中根允文 (2002). 気分障害・動物モデルの行動評価法. 分子精神医学, 2, 62-67.

——大学院文学研究科博士課程後期課程——