

母性攻撃行動研究の動向

筑波大学心理学系
牧野 順四郎

筑波大学大学院(博)心理学研究科

小川 園子

「心」を出発点とし、個に内在する心的過程の解明を目指してきた心理学は、環境に対する個の働きかけ、すなわち環境刺激に対する個体の行動を研究することによって、この目的に迫ってきたと言える。心理学においては、環境刺激は、実験者が自由に、そして完全に支配し得る物理化学的に規定できる刺激に対する個体の反応を重視してきたように思われる。しかし、個体をとりまく環境は、物理的なものばかりではなく、自分以外の個体という、心理、生物、社会的環境も存在する。確かに他個体も物理的に規定し得ないわけではなく、現実には、物理的刺激と同等に扱われることが多い。しかし、2個体は同一の生物学的存在であり、物理化学的に同一の刺激物体であるにもかかわらず、相互にその刺激としての意味をかえる。両者は、それぞれに行動する主体であり、相互に相手個体の行動を変化させる刺激体であると同時に、また、相互に相手個体の行動によって影響される反応体でもある。両者は、放出するひとまとまりの行動形態をもって相互に何らかの意味を与える刺激となっており、またその意味は両者のそれぞれの生理・心理的狀態に応じて変化する。

心理学における社会行動の研究とは、このような個体間(多くは2個体間)の行動、すなわちある意味をもった行動形態のやりとりの様相を明らかにし、それらの相互関係を規定する要因を探ることにより、個体の心理過程の解明に迫ろうとする研究のことであり、そういう意味では、「社会」という言葉にこれ以上のふくみは全くないと言える。

社会行動の中でも、攻撃行動(aggressive behavior)は、行動型が比較的是っきりしていて、かつ劇的なため注目されやすく、また(厳密な意味で正しいか否かは別として)種間でのアナロジーが容易で受け入れ易いこと、人間にとって極めて身近なことであり、また深刻な問題である攻撃性(aggression)に直結することのため、多方面から関心が集まり、人間を含めた多くの動物種において研究が進められている。

攻撃行動の研究には、自発的闘争行動(spontaneous fighting)が生じやすい雄のマウスが用いられてきた

(Scott, 1958)。実際、攻撃行動の生起条件や、誘発刺激の特性、発現機構などを探るためには、これが最も便利で有効な被験体ではある。このために、自発的闘争行動のほとんど生じしない雌マウス(Fredericson, 1952; Urich, 1938)やラットは無視されてきた。ところが、Calhoun(1962)が、野生ラットの行動を半自然状態のコロニー場面で観察した結果、また、Barnett(1963)が野生ラットを実験室内に持ち込んで行動観察を行なった結果、実験室動物の観察から、それまで比較的おとなしいとみられていたラットにも激しい攻撃行動がみられ、さらに極めて温和で受動的な動物とみられていた雌ラットも、授乳期には、巣に侵入しようとする他個体に激しく攻撃して巣を防衛することがわかった。前者の事実はその後、コロニー場面を重視するラットの攻撃行動の研究へと発展した。一方、後者の事実は野生マウスの野外集団の観察でも認められており(Brown, 1953)、さらに、Crowcroft & Rowe(1963)は、野生マウスの実験室におけるコロニー観察から、妊娠成立と共に、雌マウスが受け身的存在から、極めて攻撃的存在に変わり、巣を防衛するようになることを報告し、これが、Moyer(1968)により、母性攻撃行動(maternal aggression)¹⁾と呼ばれるようになった。

1. 母性攻撃行動とは

母性攻撃行動に限らず、攻撃行動の定義は必ずしも明確になっているわけではない。社会心理学者のパロン(1980)は、「どんな形であれ、危害を避けようとする他人に、危害を加えようとしてなされる行動」という定義が一般的に受け入れられているとしている。このように心理学者は意図を重視する場合が多い。一方、アイブル-アイベスフェルト(1979)は、「ひとつの種の2個体あるいはそれ以上のメンバーが闘いその結果、一方が他

1) 攻撃行動(aggressive behavior)と攻撃性(aggression)の使いわけは一般に明確ではない。Moyer(1968)の命名したmaternal aggressionも本来は、母性攻撃と訳すべきであろうが、本論文では表出される行動事象に重点を置くこととし、母性攻撃行動とした。

方に対して間隔をとるとか従属するとか目にみえる結果を生む行動が攻撃行動と呼ばれる」と述べている。ここでは攻撃行動は機能的に定義されている。このような差異は、意図や動機を重視して考えるか、行動事象から出発して考えるかの違いによるものと考えられるが、攻撃行動あるいは攻撃性がどのように定義されても、あるいは結局のところ、どうにも定義され得なくても、カーン・エプリング(1971)の言うように、「少なくとも個体による攻撃性に関しては、すべての人々が同じことについて論じていたということが明らかになれば、それで充分と言うしかない」のかもしれない。

ところで、母性攻撃行動という語は、Moyer (1968) が名づけたものであるが、彼らはもっぱら、攻撃行動をひきおこす刺激の特性に従って攻撃行動を分類・定義することを試みている²⁾。母性攻撃行動についての彼の定義は、「威嚇者 (threatening agent) が仔に近づくという状況の中で生起する哺乳類の雌の攻撃行動」となっている。この定義のポイントのひとつは、この攻撃行動が、同種個体でも異種個体でも、ともかく刺激個体³⁾の「接近」が、攻撃行動の発現のひきがねとなるということであろう。このことは、相手個体の「ふるまい (行動型)」が問題とされるべきことを意味しており、雌の行動に先立って、彼女に相対する他個体が、何をするか、すなわちどのような行動型を示すかに注目することが、母性攻撃行動の本質を解明するひとつの鍵になると言えるかもしれない⁴⁾。

この定義のもうひとつのポイントは、攻撃行動を示す主体を仔を養育している雌として、母性的であるかないかという含みを排除していることであろう。「母性」は多分にふくみの多いことばであるが、攻撃行動の主体の規定にこの含みを代入していない。

第3のポイント、彼が母性攻撃行動の主体をいわゆる授乳期雌に限定していることである。これはしかしな

がら不十分であるように思われる。仔の存在を規定要因に入れると、妊娠期雌の攻撃行動は、母性攻撃行動ではなくなってしまう、Moyer (1968) の第8のカテゴリーに入れなければならなくなる。実際には後に述べるように、妊娠期雌にも攻撃行動が出現するという報告は少なくないのである。

われわれは、Moyer (1968) の定義に「妊娠中の」雌をつけ加えようと思う。母親とは第一義に仔を持った存在であり、自分の胎内、胎外を問わず仔を持つ存在と考えることに大きな無理はないであろう。従って、標題で用いた「母性」という用語は、「妊娠中の」あるいは「離乳前の自分の仔を養育中の」という意味であってそれ以外ではなく、われわれの日常生活における母親独特の心性という含みは全くない。「maternal」は、やはり、このような含みを多分に持つ言葉とみえ、外国文献では、最近、妊娠雌 (pregnant female)、あるいは授乳雌 (lactating female) の攻撃行動という用語法が多くなってきており、母親、母性などの用語を使用しないのも研究を進めるひとつのやり方であるかもしれない。

以下、妊娠雌、授乳雌における攻撃行動という意味での母性攻撃行動に関する研究をレビューし、いくつかの方法論上の問題点を挙げる。現在、この種の研究は、マウス、ラット、ハムスター等の主として齧歯類について報告されている⁵⁾。

2. 母性攻撃行動の観察

Calhoun (1962)、Crowcroft & Rowe (1963) 等のコロニー場面で記述されてきた母性攻撃行動が実験的に観察、分析されるようになったのは、比較的、最近のことである。初めのうちは、授乳雌ラットのカエル殺し (Revlis & Moyer, 1969)、授乳雌ラットのマウス殺し (Flandera & Nováková, 1971) など他種への攻撃行動に関する研究がいくつか行なわれたが、これはこれ以上の発展をみなかった。実験的研究が本格的に行なわれるようになったのは、Gandelman (1972) が、同種個体に対する雌マウスの攻撃行動の観察結果を報告してからであり、それ以来、彼の方法にならって⁶⁾ 同種個体への攻撃行動が様々な角度から分析されるようになった。

(1) 行動テスト法

現在までに報告されている研究は、基本的には次の様

- 2) 彼は攻撃行動を、1) predatory aggression, 2) inter-male aggression, 3) fear-induced aggression, 4) irritable aggression, 5) territorial defense, 6) maternal aggression, 7) instrumental aggression の7つに分類している。
- 3) Moyer (1968) の言う威嚇者 (threatening agent) が何を指すのか明示されていない。Conner (1972) は、母性攻撃行動のひとつとして、Scudder et al. (1967) の報告した、仔に近づけられたピンセットに対する授乳雌マウスの防衛反応をも含めた。しかし、自然場面を考えれば、「接近」できるのは、同種であれ異種であれ他の動物個体に限られるとみてよい。
- 4) しかし、相手個体の刺激特性が明らかになっても、それに対する雌の反応が攻撃的と判断されるか否かは別問題で、これについては、冒頭で述べたことで解決する他はないと言える。

- 5) マウスについては、いわゆる実験室マウス (*Mus musculus*) の他にも、シロアシハツカネズミ (*Peromyscus leucopus*) を用いた報告も多い。また、サルは妊娠期攻撃行動に関する報告もわずかではあるがある (Erwin & Anderson, 1975等)。
- 6) King (1958) がシロアシハツカネズミの母性行動のひとつとしてとりあげている「雄マウスに対する反応」に関する実験パラダイムは、Gandelman (1972) の用いているテスト法の原型とも言うべきものである。

な手続きで行なわれている。

交配可能な日々に達した処女雌を発情期の夜に雄と交配し、妊娠が確認されたら個別飼育ケージに移しテスト日までこのケージで飼育する。テストは、この雌のホームケージに通常は仔を置いたままで、集団飼育された成体雄⁸⁾(イントルーダー)を入れ、3~10分間、雌の攻撃行動を中心に、その頻度、潜時、持続時間等を記録する。雌の攻撃行動が出現した時点でテストが打ち切られる場合もあり、このときは、潜時、攻撃行動の有無が指標となる。同一雌へくり返しテストがなされる場合には、同じイントルーダー個体とは一度しか出会わないように配慮されることが多い。

(2) 母性攻撃行動の行動パターン

妊娠、授乳期の雌が示す攻撃行動の行動型そのものに関する分析は行なわれておらず、実験者が各々に指標を決定し、それに基づく記述を行なっている。多くは、Grant & Mackintosh (1963), van Abeelen (1963), Eisenberg (1967) などが報告している齧歯類のエングラムに基づいてはいるが、数種の攻撃行動型の中からどれを選ぶかや、単一の行動型のみをとりあげるか、複数の行動型を同列に並らべるか、あるいはいくつかの行動型の複合したものをまとめてひとつとみなすか等については実験者ごとに全く異なっていると言ってよい。

比較的好くとりあげられる行動型は、マウス、ラットでは、biting, chasing, attack, lunge, boxing, wrestling, rolling, fight 等、ハムスターでは、fight, pin, pounce, roll, chase などである。しかし、この中でも特に attack, fight などは、ひとつの行動型とみなす場合や、一連の攻撃的インターアクションを総称する場合などがあり、問題が多い。また、これらの行動型を組み合わせたものを母性攻撃行動の行動パターンとみなしてよいのか否かについての検討もなされていない⁹⁾。

一般に、妊娠、授乳雌の攻撃行動は、テスト開始直後に生起すること、雌から雄への一方的な攻撃行動がみら

れることなどが定性的に記述されてきた (King, 1958; Gandelman, 1972; Svare & Gandelman, 1973). Svare, Betteridge, Katz, & Samuels (1981), Green (1978) はこれを定量的に表わした。Svare et al. (1981) によれば、授乳6~8日めの攻撃行動は10分間のテストのうち最初の3分間に極めて多く、以降減少する。また Green (1978) は授乳4日めに24時間、雌とイントルーダー雄とを会わせて観察した結果、雌の攻撃行動はテスト開始直後が最大で徐々に減少し、30分めにほぼ0になり、それ以降は雄から雌への社会行動が増大することを報告している。われわれも、妊娠雌において攻撃行動がテスト開始直後に多いこと、特に、DBA/2J では最初の30秒が最大で以後次第に減少することを観察している。

しかし、雄-雄の出会い場面では、2匹の間に生起する対他個体行動の全体的様相が、その系列的側面も含めて比較的明らかになっているのに対し、妊娠、授乳雌とイントルーダーの場合、雌の攻撃行動のみが強調されすぎており、個体間でどのような行動のやりとりが行なわれているかについての詳細な記述は今のところ見あたらない。特に、雌の攻撃行動に先行する相手個体の行動型及び後続する相手個体の行動型が明示されることが必要であると思われる。

(3) 母性攻撃行動発現の様相

Gandelman (1972) は、処女期及び離乳後には攻撃行動は出現しないが、出産後には攻撃行動が出現し、しかも授乳期前半に多いことを報告した。さらに、Svare & Gandelman (1973) は、雌の攻撃行動は、授乳期3日めから21日めまでの間に、漸次減少していくことを報告した。授乳期雌の攻撃行動は、出産直後から数日間で増大し、3~10日めにピークとなり、その後は次第に減少するという変化を示すということは、マウス、ラット、ハムスターのいずれについても、多くの実験により確かめられている (小川・牧野, 1981 a; St. John & Corning, 1973; Svare & Gandelman, 1976 b; Svare et al., 1981; Ayer & Whitsett, 1980; Gleason, Michael, & Christian, 1980; Erskine, Barfield, & Goldman, 1978 b; Wise, 1974¹⁰⁾)。

ところが、妊娠期に関しては必ずしも一致した結果が得られているわけではない。Svare (1977) は、妊娠期には攻撃行動が出現しないものとして、授乳期の攻撃行動の発現メカニズムをもって母性攻撃行動の発現メカニズムとしているが、妊娠期にも攻撃行動が出現するという結果もいくつか報告されている (Hedricks & Daniels,

- 7) 通常は膣栓 (vaginal plug) の発見をもって行なう。交尾し、射精が完了した時には精のう腺の分泌物が凝固腺の分泌物の働きで固まり、雌の膣内に充満して白い固りを作る。これが膣栓とよばれるもので、交尾完了のよい指標となる。
- 8) 雌をイントルーダーとした研究も、シロアシハツカネズミを用いた Gleason, Michael, & Christian (1980), 野生及び家畜化ラットを用いた Price & Belanger (1977) 等がある。
- 9) Adams (1979, 1980) は、授乳雌の攻撃行動の行動パターンには、offense (bite and kick attack) と defense (lunge and bite attack) が混在しており、彼の言う offensive と defensive のふたつの motivational system が複合した例外的な攻撃行動であると述べている。

- 10) Svare (1977) は、出産後雌に毎日、新生仔を与え続けると攻撃はなかなか減少しないがついには減少すること、また、成長した仔を与え続けた場合にも、攻撃行動はすぐに減少するようなことはないことを報告している。

1981; Noirot, Goyens, & Buhot, 1975; 小川・牧野, 1980, 1981 a; Ayer & Whitsett, 1980; Gleason et al., 1980; Wise, 1974). Gleason et al. (1980) は妊娠 5, 20日め, Hedricks & Daniels (1981) は, 妊娠 6, 12, 18日めの攻撃行動を各々比較して, 後半になるにつれ, 攻撃行動が増大すると報告しているが, Noirot et al. (1975), 小川・牧野 (1980) は妊娠期全般についてテストし, 妊娠成立直後から激しい攻撃行動が出現し, そのままのレベルが続いた後, 出産直前にはやや減少することを報告している. 妊娠期の攻撃行動の頻度は, 授乳期にくらべるとやや低いのが普通である.

3. 母性攻撃行動の諸特性

(1) イントルダー個体の特性に関する分析

母性攻撃行動研究においては通常, 集団飼育されたナীবな成体雄に対する雌の反応に注目するが, 攻撃行動発現の直接的な刺激としてのイントルダー個体の特性に関する分析も, 性, 生殖状態, 新奇度, 日令等の変数についてなされている.

授乳雌の攻撃行動は, 同種雄個体ばかりでなく同種雌個体に対しても生起することが知られている. Svare & Gandelman (1973), Svare et al. (1981) は, 雌, 雄に対して同レベルの攻撃行動が出現することをアルビノマウスで, Rosenson & Asheroff (1975) はマウス, Fleming (1979) はラットで, 雄に対してよりもやや少ないが, 雌に対しても攻撃が出現することを報告している. さらに, Rowley & Christian (1976) は, シロアシハツカネズミの授乳雌では, 2週令以下の仔を持つ授乳雌に対して攻撃がみられること, Fleming (1979) は, 14~21日令の仔を持つ授乳雌に対して攻撃行動がみられることをラットで報告しているが, Rosenson & Asheroff (1975) は, 授乳雌マウスの攻撃行動は, 16~20日令の仔をもつ授乳雌に対しては生起するが, 3~8日令の仔をもつ授乳雌に対しては攻撃がみられないとしている. また, 去勢雄や生殖腺切除雌に対しては, 攻撃行動が生起しないことも報告されている (Rosenson & Asheroff, 1975).

次に, イントルダーの日令に関してみると, Svare et al. (1981) が授乳 8日めで, Erskine, Denenberg, & Goldman (1978 a) が授乳 5日めでそれぞれテストし, 25~45日令の若い個体に対する攻撃行動の方が, 53~109日令の成熟個体に対する攻撃行動よりも多いとしている. また, Svare & Gandelman (1973) は体毛が目立ちはじめ, 成体の特徴を備えるようになる日令以後の個体に対して授乳雌は攻撃行動を示すことを報告している¹¹⁾.

11) 通常は成体に対する攻撃行動を観察するが, Gray (1979) は25日令の仔, Rowley & Christian (1977) は21~25日令の仔を, それぞれイントルダーに用いている.

最後に, イントルダー個体の新奇度についてみてみると, 出産日前後に数日間ペアにされた雄に対しては, その個体が交尾相手であっても, 全く別の個体であっても, 授乳雌の攻撃行動は全く生起しないか, あるいは未知の個体に対する攻撃行動にくらべて低いことがわかっている (King, 1958; Svare & Gandelman, 1973; Green, 1978; Fleming, 1979). 未知の個体であっても, その体に自分自身の尿がつけられているような場合には, 授乳雌はその個体に攻撃を示さないが, 自分以外の雌の尿がつけられた個体に対しては攻撃を示す (Lynds, 1975) という事実と考え合わせると, 相手個体の新奇度の判別には, 嗅覚の手がかりが極めて重要な役割を果たし, より新奇な個体に対して, 雌は攻撃行動を示すということが示唆される.

(2) テスト場面に関する分析

雌の攻撃行動は, 通常, 個別飼育されている雌のホームケージ内にイントルダー個体を入れて測定するが, このホームケージ内でみられる雌の攻撃行動と, 雌にとっても, 相手個体にとっても全く新奇な場面での雌の攻撃行動とがしばしば比較される. Svare et al. (1981), Paul, Gronek, & Politch (1980), Gleason et al. (1980) は, ホームケージ, 新奇ケージ共に仔を除去した状態でテストした場合, 新奇ケージでの攻撃行動は, ホームケージでみられるよりも, かなり低いことを報告している. St. John & Corning (1973) は, BALB/cIbg, DB A/2 Ibg, HS/Ibg の3系統のマウスで同様な結果を得ているが, 彼らの場合, ホームケージテストでは, 仔を除去しないで置いたままにしているのが問題がある. また, Fleming (1979) は, 雄とペアにされ, 仔のいるケージ内では, 授乳雌ラットは, 授乳期後半になってもイントルダー雌に対しドミナントであり続けるが, 新奇ケージに移されると, 授乳期前半にしか, 雌はイントルダーに対しドミナントな位置を占めないことを報告している. これらの事実は, 後に述べる様に, 母性攻撃行動の機能を考える際に有用であると思われる.

(3) 経験の効果に関する分析

母性攻撃行動の出現頻度は, テストのくり返しや, テスト前の長期間の孤立といった社会的経験によりどのように変容するのだろうか.

授乳雌の攻撃行動についてみると, 前にも述べた様な, 授乳期前半に多く, 後半には次第に減少していくという傾向は, 同一雌へくり返しテストした場合 (King, 1958; Svare & Gandelman, 1973, 1976b; St. John & Corning, 1973; 小川・牧野, 1981 a) にも, 各テスト日ごとに被験体を変えてテストした場合 (Gandelman, 1972; Wise, 1974) にも一貫してみられ, この事実からみる限り, 授乳雌の攻撃行動がテストのくり返し数の関数として増大あるいは減少するという様なことはない

考えられる。ただしこれらは直接にくり返しの要因を変数として分析しているわけではないことから、Green (1978)はマウスで、授乳期2, 6, 10, 14, 18, 22日めに計6回テストする縦断群と、6日め、あるいは14日めに1回だけテストする横断群に分けて実験し、授乳期前半に多く後半に少ないという傾向は一貫してみられるが、6日め、14日め共、横断群は縦断群にくらべて攻撃行動頻度自体は低いことを報告している。

以上の事実を総合して考えてみると、授乳雌の攻撃行動は、イントルーダー個体との出会いのくり返しという訓練によって、出現する、しないが決定的に変えられるようなものではなく、授乳期に特有の内的、外的条件によって、その発現が基本的にはコントロールされているが、発現する攻撃行動の強さは、多少ともテストのくり返しにより変化を受けるといふ点で経験が関与していると言ふことができる。

妊娠期については、妊娠成立直後から1日おきにテストをくり返した場合と、妊娠9日めに初めてテストした場合とをくらべると、C57BL/6とAKR/Jの2系統の近交系マウスでは、両者がほぼ一致しているのに対し、C3H/He, DBA/2Jでは前者にくらべ後者が極端に低いことが報告されている(小川・牧野, 1980, 1981a)。系統間でこのような不一致がみられることの原因は今のところよくわかってはいないが、C3H, DBA共に、処女期には、1日おきにテストをくり返し行なっても、攻撃は全く出現しない(小川・牧野, 1981b)ことから、妊娠期についてもテストのくり返しという経験が単独で、攻撃行動の発現に効果をもっているとは言えない。

次に、テスト前の孤立飼育経験の効果についてであるが、母性攻撃行動の実験においては、妊娠が確認されたら個別飼育ケージに移されることが多く、テスト前、テスト中共、ある程度の孤立期間が存在することになり、純粋に孤立効果を測定することは困難である。授乳期においてテストされるまでの期間、雄とペアにされていた個体は、個別飼育されていた個体にくらべると、新しい未知の個体に対する攻撃行動が少ないという報告(Green, 1978)と、未知の個体に対しては、どちらの飼育条件でも同レベルの攻撃行動が生起するという報告(Svare & Gandelman, 1973)がある。しかし、交尾成立以後の社会的経験に関しては、単に、個別飼育か否かということよりもむしろ、テスト前に接触のあった個体とテスト時のイントルーダー個体との違い、すなわち、イントルーダーの新奇性の程度という文脈で問題にされることが多い。

一方、交配以前の長期的孤立飼育効果については、交配時に雄と出会わさなければならぬので、厳密な意味では調べることはできないのであるが、Svare et al. (1981)は、生後21日めの離乳時から60日めに交配される

までの間、孤立飼育される群と集団飼育される群とに分け、妊娠成立確認後は共に個別飼育をし、出産後の攻撃行動の比較を行なっている。その結果、孤立飼育群と集団飼育群との間に差はなく、共に激しい攻撃行動がみられることが報告されている。

(4) 遺伝的基礎に関する分析

行動の遺伝的基礎を分析する方法には、第一に、ある行動形質を指標として選択交配を行ない、それによって作り出されたラインを用いて、相関反応分析を行なう方法、第二に、複数の近交系を用いて行動形質を比較する方法、第三に、行動形質が極端に異なる2つの近交系間で各種の交雑群を作り、その行動形質を比較する方法の3つがある。

これらの分析法を用いた研究は、雄マウスの攻撃行動については極めて多数報告されている(Lagerspetz & Lagerspetz, 1974; Simon, 1979)のに対し、母性攻撃行動については極端に少ない。

選択交配法に関しては、母性攻撃行動そのものを選択形質とした研究はないが、Hyde & Sawyer (1979)は、処女雌マウスを孤立飼育した時に生起する攻撃行動¹²⁾を指標として選択交配された高、低攻撃及び非選択系(Ebert & Hyde, 1976)を用いて、授乳期雌の攻撃行動の観察を行なっており、授乳期雌の攻撃行動は処女雌の攻撃行動に対し相関反応を示すことを報告している。このことから、両者が同じ遺伝的メカニズムによって決定されていること、授乳期雌の攻撃行動は孤立飼育された処女雌にみられる攻撃行動と同様、遺伝的変異を有することが示唆された。

近交系比較法については、St. John & Corning (1973)が、4系統の近交系マウスとランダム交雑系の雌の、HS/Ibg雄のイントルーダーに対する¹³⁾かみつきを授乳期6, 7日めに、イントルーダーの尾を固定する方法(dangling法)を用いて観察した報告がある。彼らの結果では、HS/Ibg, DBA/2Ibg, BALB/cIbgの3系統では半数の個体が攻撃を示すのに対し、C57BL/6Ibg, C3H/HeIbgでは1匹も攻撃を示さないことがわかっている。小川・牧野 (1981a)は、5系統の近交系マウスとクロードコロニー系の雌の、ICR/JCL雄に対する攻撃行

12) Ebert (1976)は、近交系マウスの雌では攻撃行動は出現しないが、野生雌マウスでは、雄の場合と同じ行動パタンの攻撃行動がみられることを報告しており、Ebert & Hyde (1976)の行なった選択交配は、この野生マウスの雌を用いたものである。

13) 社会行動研究において近交系比較法を用いる際にはペアの作り方が問題となる。現在、homogeneous set法、standard tester法、panel of tester法の3つの方法が使用されているが(Fuller & Hahn, 1976)、ここでは共に、standard tester法をとっている。

動を、妊娠期に3回、授乳期に9回定期的に調べ、総攻撃量において、AKR/J, ICR/JCL, C57BL/6, DBA/2J, C3H/He, BALB/cの順に少なくなっていることを報告している。また、妊娠期に9回のテストをくり返した場合には、この順序は、AKR, DBA, C57BL, C3H, BALBとなることも報告されている(小川・牧野, 1980)。実験ごとに系統間差異の様相について不一致がみられることは、用いたテスト法の違いによるものと考えられるが、少なくとも各々の研究において系統差がみられていることは、母性攻撃行動が遺伝的基礎を有することを示唆すると思われる。

最後に、近交系交雑法による分析は今のところ全く報告されていない。

以上の様に、母性攻撃行動の遺伝的基礎に関する研究は現在までのところ、ごくわずかである。しかし、近交系間には、行動形質ばかりでなく脳内の生化学的物質質量についても差異がみられることが多数報告されており(Festing, 1979)、母性攻撃行動の出現メカニズムを物質過程に求めようとする研究においては近交系は有効な材料となり得ると思われる。今後、単なる系統間比較にとどまらない分析研究が多数行なわれるべきである。さらに近年では、多数の近交系に加え、recombinant inbred strain や congeneric strain 等も開発され、より詳細な遺伝分析も可能となっている(Festing, 1979)。

(5) ホルモン、薬物、ストレスの効果

Svare & Gandelman (1975) は、授乳期に攻撃行動を示すことがあらかじめ確かめられている授乳雌マウスに、毎日エストロゲンを投与し続けると、母性行動や授乳には影響しないが、攻撃行動が抑制されること、プロゲステロン投与では攻撃行動に変化はみられないことを報告している。さらに、Svare(1980) は、同様にテストステロンを投与し続けると、やはり攻撃行動が抑制されることを報告している。

薬物、ストレスの効果については、Brain & Al-Maliki (1979) が、リチウム・クロライドの投与は授乳雌マウスの攻撃行動に効果をもたないこと、Politch & Herrenkohl (1979) が、妊娠雌へ熱ストレスを加えることにより胎児期ストレスを与えると、後の授乳期攻撃行動は、胎児期にストレスを受けなかった個体にくらべて低くなること、Reinisch, Simon, & Gandelman (1980) が、胎児期にプレドニソン投与を受けると、後の授乳期攻撃行動が抑制されることを、いずれもマウスを用いて報告している。

4. 母性攻撃行動の機能

攻撃行動の機能について論ずるには、集団の調節にとって、あるいは種の維持にとってというような条件が必要である。言うまでもなく、上述の条件は集団のダイナミックスの解明とか、種の維持機構の解明とかいった、

いわば、生態学、行動生物学における研究の基本テーマに基づいている。このような基本テーマがあって初めて、個々の行動の機能に関する設問が可能となり、研究のなされる場面も決まると言える。

心理学が行動を通して内的心理過程の解明を目指すものであるとすれば、心理学における行動の機能は、上述の例とはおのずと異なってくる。対他個体行動である攻撃行動においては、ある物理、社会的環境下において、一方の個体の行動が、他方の個体の攻撃行動をどのように誘発するか、または抑制するか、また、それに応じて自己の次の行動をどう変えるかのダイナミズムを明らかにした上で、攻撃行動の内・外因を探ることにあろう。この場合、どのような状況下での行動に注目するかは、日常的な常識レベルや、人間とのアナロジーから決められるのであり、その点では研究者が実験室内で自由に場面設定を行い得るとも言える。

母性攻撃行動の機能を扱った実験室研究はそれほど多くはないが、大きくふたつの流れに分けられると思われる。ひとつは、シロアシハツカネズミを用いた生態学的研究である。シロアシハツカネズミを用いた研究は、特に機能について論じていなくても、野外観察で得られた事実に基づいて実験が組まれていることが多い。この種の野生集団については、生息地、亜種間でのすみわけ、個体のテリトリー、ホームレンジ、社会構造に加え、個体の行動、特に攻撃行動に関する観察もなされている。この豊富なデータをもとに、実験室内では、様々な種類の個体ペアから成る集団の中でも、特に、雄とペアにされ妊娠、出産した雌が、同種幼体のイントルーダーに対し最も攻撃的であること(Ayer & Whitsett, 1980)や、授乳雌の攻撃行動は生息地の接近している亜種の幼体雄に特に多くむけられ、その性成熟を抑えてしまうこと(Rowley & Christian, 1977)などの実験結果から、妊娠雌、授乳雌の攻撃行動が、集団サイズの調節や、亜種間のすみわけ、個体のテリトリー防衛に、雄の攻撃以上に重要な役割を果たしていると推論している。

もうひとつの立場は、マウス、ラットを用いた心理学的研究である。この場合には、巣箱つきのフィールド内で、雌のいる巣や、仔殺しを含めた仔そのものに対するイントルーダーの反応、それに対する雌の反応、さらに雌の攻撃行動に続くイントルーダーの反応等を観察している。野生のモリネズミ(woodrat)を用いたFleming (1979)は、授乳雌の攻撃行動はイントルーダーを、雌のいる巣から遠ざける、すなわち巣防衛の機能をもつことを報告しているが、アルビノラットを用いたErskine et al. (1978 a)は、イントルーダーの巣内侵入と雌の攻撃行動との間には対応がないことから、授乳雌の攻撃行動は巣の防衛という役割を果たさないと結論している。また、Paul et al. (1980)は、CD-1マウスの授乳雌の攻

撃行動は、仔と一緒にされたままでも、仔をとり除かれた場合にも同程度に、ホームケージで多く生起すること、テスト場面が familiar であっても、ホームケージでなければ出現しないこと、さらにイントルーダーによる仔殺しが生起すると、雌の攻撃行動は減少するばかりか、雌自身による仔殺しが誘発されることから、授乳雌の攻撃行動は、仔を守るという機能を直接には持たず、むしろ、仔が守れるとすればそれは、雌のホームレンジ内にたまたま仔がいるからであり、自分のホームレンジ内では攻撃的であるという授乳雌の特性の副産物にすぎないと結論している。

5. 母性攻撃行動の発現メカニズム

(1) 攻撃行動の発現における仔の役割

Gandelman (1972) は、あらかじめ授乳期に攻撃行動が出現することが確かめられている雌マウスについて、授乳期4日めに5時間仔を分離すると攻撃行動は出現しなくなることを見出した。Svare & Gandelman (1973) はしかし、5時間分離しても仔を戻してやれば、攻撃行動が回復し、金網のむこうに仔が置かれていれば、5時間の間、直接の身体接触がなくても攻撃は出現することを報告した。さらに Svare (1979) によれば、授乳期6日めの雌では、金網のむこうに置かれる仔は1匹だけでも、また、自分の仔でなくても攻撃が出現すること、しかしその仔が6, 13, 20日令の場合にはそうであっても、30日令の仔の場合には攻撃が抑制されることが見出された。また、Erskine et al. (1978 b) は、授乳期9, 10日めのラットにおいて、4時間仔を除去すると攻撃行動が低下することを報告している。

以上のことは、授乳雌マウス、ラットにおいては仔が攻撃の維持に必要な生理的メカニズムをトリガーすること、さらに、このメカニズムは、仔の在、不在にすばやく反応すること、仔との直接の身体接触がなくても、攻撃行動の解発機構が維持されることなどを示唆する。

(2) 授乳期雌マウスの攻撃行動の発現メカニズム

Svare (1977) によれば、雌マウスの攻撃行動は授乳期にのみ出現すること、さらに授乳雌は出産後に仔から suckling 刺激(乳首への吸いつき)を受けることによりミルクを分泌し始めることから、乳放出(lactation)と攻撃行動、吸いつきと攻撃行動との関係が重要である。Gandelman & Svare (1974) は、妊娠12日め以降では、子宮切除をして妊娠を終結させた後、養仔を与えると、乳放出がおこるが、それ以前では乳放出はおこらないという研究¹⁴⁾に基づき、子宮切除をした雌マウスに攻撃行動が生起するか否かを調べたところ、乳放出と同様に、妊娠12日以前に子宮切除をすと養仔を提示しても

攻撃行動が生起しないことから、乳放出をコントロールしているメカニズム、たとえばプロゲステロンの減少¹⁵⁾、プロラクチンの上昇が、攻撃行動の発現に関与していると結論した。

さらに、Svare & Gandelman (1976 a) は、手術によって、仔からの吸いつき刺激を受けられないようにした雌マウスにおいて、吸いつき刺激と攻撃行動との関係を分析している。彼らは、交配前あるいは出産直前に乳首の切除を受けた個体は、出産後に攻撃行動を示さないこと、逆に出産後5日めに乳首を切除された場合は、その後、毎日養仔を与えていれば、出産後15日めになっても、攻撃行動は正常雌と同レベルで出現し乳首切除による影響を受けないことを見出した。このことは、出産後に吸いつき刺激を受けた経験がありさえすれば、テスト時にこの刺激を受けられなくても攻撃行動が出現することを意味している。さらに、出産後24~48時間この経験があれば充分であることが確かめられた。しかしこの場合、乳生産(lactogenesis)が攻撃行動に必要なかどうかはわからない。そこで、Svare & Gandelman (1976 c) は、ホルモン投与により、処女雌に産前と同じような直径、大きさの乳首の成長を促した後、養仔を提示した。その結果、このような処置をほどこされた処女雌では、正常雌と同様の攻撃行動が出現すること、この雌の乳首を切除すると、正常雌の出産前の乳首切除の場合と同様、攻撃行動は出現しなくなること、さらに、仔の除去による攻撃の低下、再提示による攻撃の再開も、正常産雌の場合と全く同様であることがわかった。ホルモン投与により乳首の成長を促された処女雌の乳腺内にミルクは全くなく、乳生産に関しては、正常産雌と決定的に異なる。ところが、攻撃行動の出現の様相は両方で全く同一であることから、授乳雌の攻撃行動の出現に決定的な役割を果たしているのは吸いつき刺激であり、乳生産の有無は関係ないと結論した¹⁶⁾。後に、Svare, Mann, & Samuels (1980) は、乳首の成長と仔の吸いつきが授乳雌マウスの攻撃行動の発現の必要条件であると再度述べている。

ここで、次に問題になるのは、乳首への吸いつき刺激が、雌の内部にどのような変化をもたらし、攻撃行動を発現させるかである。吸いつき刺激は、プロラクチンレベルを上昇させることが知られており、母性行動はこの

14) 子宮切除による人工的な妊娠終結と乳放出との関係については、Gandelman & Svare (1975) に報告されている。

15) 妊娠期では、プロゲステロンと攻撃行動との関係はこれとは逆で、Noirot et al. (1975) は、妊娠雌マウスの攻撃行動の増大は、一般に報告されているプロゲステロン量の増大と極めてよく対応していると述べている。

16) 乳首の成長と仔からの吸いつき刺激が授乳雌の攻撃行動の発現に重要な役割を果たしていることは、ラットにおいても報告されている (Gandelman & Simon, 1980)。

ホルモンの変化と対応がみられることがわかっている¹⁷⁾ことから、攻撃行動もプロラクチンの変化と対応していると考えられる。そこで、Mann, Micheal, & Svare (1980 a) は、プロラクチンの分泌を抑制する薬物であるエルゴコルニンを授乳雌マウスに投与したところ、乳放出とプロラクチンレベルは確かに低下したが、吸いつき刺激の受け方と攻撃行動には変化はみられなかった。また、プロラクチンは脳下垂体から放出されることから、授乳期雌マウスの下垂体を切除したところ、血漿中のプロラクチンレベルは低下したが、攻撃行動は変化しなかった (Mann, Broida, Micheal, & Svare, 1980 b)。さらに、攻撃行動テストを行なったのは別の個体で授乳期中の血漿中のプロラクチンレベルを直接測定し、攻撃行動の出現の変化と比較したところ、攻撃行動は授乳期 6, 12日めに最大になるのに対し、プロラクチンは出産直後に最も高く、以後は次第に減少していくことから、両者の間に対応関係はみられないことがわかった。(Broida, Micheal, & Svare, 1981)。このように、プロラクチンレベルと攻撃行動との関係はマウスにおいては、極めて否定的であるが、ラットでも、出産後の下垂体切除でプロラクチンレベルは低下するが、攻撃行動は変化しないという報告 (Erskine, Barfield, & Goldman, 1980) があり、同様に否定的である。しかし、ハムスターにおいては、プロラクチン分泌抑制薬物、エルゴコルニン投与により、授乳雌の攻撃行動が低下することが知られている (Wise & Pryor, 1977)。

Broida et al. (1980) は、これらのことから、母性攻撃行動の発現の基礎はホルモンの変化ではなく、脳内の視床下部神経ペプチドや神経伝達物質にあると考えるべきだと指摘している。現在、これに関する実験はまだ全く行なわれていないが、ホルモンの中枢作用に関するデータは急速に集まりつつある (伊藤, 1981) ので、授乳雌マウスの攻撃行動の発現メカニズムの解明も近い将来、可能になると思われる。

6. まとめ

以上述べてきたように、妊娠、授乳期雌の攻撃行動に関する研究は増えつつはあるが、現在のところは、まだ始まったばかりで、まとまりのある結論を出せるような状態にはなっていない。特に、出現メカニズムに関する研究は、前章で比較的詳しく述べた、B. Svare らの一連の研究があるのみである。Gandelman & Svare (1974) に始まる出現メカニズムに関する研究は、しかし、彼ら自身も強調している (Svare, 1977) ように、授乳期雌のみを対象にしたものであって、「攻撃行動の出現しない」妊娠期は、授乳期での攻撃行動発現のための準備期として位置づけている。ところが、妊娠期にも攻撃行動が出現するという報告も最近ではかなり増えており、Svare

らのモデルには修正が必要になっていると言えよう。確かに、授乳期と妊娠期とは、雌の置かれている状況は、養育中の仔の存在という環境的要因においても、またそれによって支えられている面の強い内分泌的要因においても大きく異なっており、この意味では、たとえ妊娠期に攻撃行動が出現したとしても、それとは別に授乳期に特有なメカニズムが考えられなくもない。しかし、処女期とくらべてみたときの雌の内的変化の大きさを考慮すれば、妊娠期と授乳期に共通にみられる攻撃行動の出現という行動事象の変化に対して全く別々のメカニズムを考えることは生産的でない。Svare (1977) は、仔の吸いつき刺激が、授乳雌の攻撃行動に重要な役割を果たしていることをつきとめたが、最近では、この刺激が脳内の何らかの神経化学的物質に変化をひき起こしていることを予想している (Broida et al., 1980)。

授乳雌攻撃行動の発現メカニズムが最終的には、脳内の物質過程に求められようとしていることは、(授乳期においては、仔の吸いつき刺激を受けることによって、特に顕著にはなっているが) 基本的には、どんな生殖状態においても生じ得るような物質的变化に目をむけていることに他ならず、従って、妊娠期にも、程度の差や、直接のひきがねとなる刺激の違いはあるにしても、質的には全く同一の変化が攻撃行動の発現と対応して生じていることが予想される。これは、妊娠期と授乳期に共通の発現メカニズムを考えていくときのひとつの方策と思われる。

これまでの報告からみて、妊娠期、授乳期には、処女期とは明らかに異なる変化が雌の内部に生じており、それが、攻撃行動の発現に大きく関与していることは疑いない。しかし、われわれは妊娠期、授乳期のたとえばホルモン分泌のような内的変動は、攻撃行動の発現機構の作動に関する要因であって、発現機構を構成する一部とは考えていない。実際の攻撃行動の発現機構は、ある攻撃行動型を表出させる、遺伝的に組み込まれた神経回路と、それをトリガーする機構とで成り立っていると考えられる。特殊な脳内電気刺激によって、sham rage のような定型的な怒りの行動や、摂食行動が誘発されることなどからみて、種に特異的な攻撃行動型を表出させる神経回路の存在を考えることは可能である。Hyde & Swayer (1979) が、孤立飼育されたときに生起する処女雌の攻撃行動と、授乳雌攻撃行動とは同じ遺伝的メカニズムによって決定されていると述べていること、さらに、われわれが、処女期において攻撃行動が出現する唯一の例外的存在である、AKR/J において、その攻撃行動パターン自体は、妊娠期においてみられる系統特有の攻撃行動パターンと全く同じであるという観察結果を得ていること (小川・牧野, 1981 b) は、この可能性を支持するものである。問題は、それをトリガーする機構である。これま

17) Zarrow, Gandelman, & Denenberg (1971)。

での知見から、通常、たとえば処女期雌では、このトリガー機構の作動に抑制が働いているが、妊娠、授乳雌の内分泌変化はこの抑制の解除に大きく作用する要因として働くものと考えられるが、これについての直接、間接の証拠は現在少なく、今後の研究が待たれる。

以上の立場は、従来の母性攻撃行動の特異性の範囲を越えており、雌の攻撃行動にまで問題を拡げるものである。将来、従来の雄の攻撃行動との比較から、さらに広く攻撃行動の性質と発生の問題に触れるべき枠組を与えることになろう。

REFERENCES

- van Abeelen, J. H. F. 1963 Mouse mutants studies by means of ethological methods. *Genetica*, **34**, 79-94.
- Adams, D. B. 1979 Brain mechanisms for offense, defense, and submission. *The Behavioral and Brain Sciences*, **2**, 201-241.
- Adams, M. L. 1980 Motivational systems of agonistic behavior in murid rodents: A comparative review and neural model. *Aggressive Behavior*, **6**, 295-346.
- Ayer, M. L., & Whitsett, M. 1980 Aggressive behaviour of female prairie deer mice in laboratory populations. *Animal Behaviour*, **28**, 763-771.
- Barnett, S. A. 1963 *The Rat: A Study in Behaviour*. London: Methuen.
- バロン 度会好一(訳) 1980 人間と攻撃 ブリタニカ双書。
(Baron, R. A. 1977 *Human Aggression*. New York: Plenum Press.)
- Brain, P. F., & Al-Maliki, S. 1979 Effects of lithium chloride injections on rank-related fighting, maternal aggression and locust-killing responses in naive and experienced 'TO' strain mice. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, **10**, 663-669.
- Broida, J., Michael, S. D., & Svare, B. 1981 Plasma prolactin levels are not related to the initiation, maintenance, and decline of postpartum aggression in mice. *Behavioral and Neural Biology*, **32**, 121-125.
- Brown, R. Z. 1953 Social behavior, reproduction, and population changes in the house (*Mus musculus L.*). *Ecological Monographs*, **23**, 217-240.
- Calhoun, J. B. 1962 Population density and social pathology. (*Contemporary Psychology*. 1971 San Francisco: W. H. Freeman and Company. Pp. 453-460).
- カーシ・エブリング 香原志勢他(訳) 1971 攻撃性の自然史 ベリかん双書。
(Carthy, J. D. & Ebling, F. J. (Ed.) 1964 *The Natural History of Aggression*. John Weatherhill Company.)
- Conner, R. L. 1972 Hormones, biogenic amines, and aggression. In S. Levine (Ed.) *Hormones and Behavior*. London: Academic Press. Pp. 209-233.
- Crowcroft, P., & Rowe, F. P. 1963 Social organization and territorial behavior in the wild house mouse (*Mus musculus L.*) *Proceedings of the Zoological Society of London*, **140**, 517-531.
- Ebert, P. D. 1976 Agonistic behavior in wild and inbred *Mus musculus*. *Behavioral Biology*, **18**, 291-294.
- Ebert, P. D. & Hyde, J. S. 1976 Selection for agonistic behavior in wild female *Mus musculus*. *Behavior Genetics*, **6**, 291-304.
- アイプル=アイバスケルト 伊谷純一郎・美濃口坦(訳) 1979 比較行動学 II みすず書房。
(Eibl-Eibesfeldt, I. 1967 *Grundriss der Vergleichenden Verhaltensforschung·Ethologie*. München: R. Piper & Co. Verlag.)
- Eisenberg, J. F. 1967 A comparative study in rodent ethology with emphasis on evolution of social behavior, I. *Proceedings of the United States National Museum*, **122**, 1-51.
- Erskine, M. S., Denenberg, V. H., & Goldman, B. D. 1978 a Aggression in the lactating rat: Effects of intruder age and test arena. *Behavioral Biology*, **23**, 52-66.
- Erskine, M. S., Barfield, R. J., & Goldman, B. D. 1978 b Intraspecific fighting during late pregnancy and lactation in rats and effects of litter removal. *Behavioral Biology*, **23**, 206-218.
- Erskine, M. S., Barfield, R. J., & Goldman, B. D. 1980 Postpartum aggression in rats: I. Effects of hypophysectomy. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **94**, 484-494.
- Erwin, J., & Anderson, B. 1975 Agonistic behavior of pregnant female monkeys (*Macaca nemestrina*): Possible influences of fetal gonadal hormones. *Psychological Reports*, **36**, 699-702.
- Festing, M. F. W. 1979 *Inbred Strains in Biomedical Research*. London: The Macmillan Press.
- Flandera, V., & Nováková, V. 1971 The development of interspecific aggression of rats towards mice during lactation. *Physiology and Behavior*, **6**, 161-164.
- Fleming, A. S. 1979 Maternal nest defense in the desert woodrat *Neotoma lepida lepida*. *Behavioral and Neural Biology*, **26**, 41-63.
- Fredericson, E. 1952 Aggressiveness in female mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **45**, 254-257.
- Fuller, J. L., & Hahn, M. E. 1976 Issues in the genetics of social behavior. *Behavior Genetics*, **6**, 391-406.

- Gandelman, R. 1972 Mice: Postpartum aggression elicited by the presence of an intruder. *Hormones and Behavior*, **3**, 23-28.
- Gandelman, R., & Simon, N. G. 1980 Postpartum fighting in the rat: Nipple development and the presence of young. *Behavioral and Neural Biology*, **28**, 350-360.
- Gandelman, R., & Svare, B. 1974 Mice: Pregnancy termination, lactation, and aggression. *Hormones and Behavior*, **5**, 397-405.
- Gandelman, R., & Svare, B. 1975 Lactation following hysterectomy of pregnant mice. *Biology of Reproduction*, **12**, 360-367.
- Gleason, P. E., Michael, S. D., & Christian, J. J. 1980 Aggressive behavior during the reproductive cycle of female *Peromyscus leucopus*: Effects of encounter site. *Behavioral and Neural Biology*, **29**, 506-511.
- Grant, E. C., & Mackintosh, J. H. 1963 A comparison of the social postures of some common laboratory rodents. *Behaviour*, **21**, 246-259.
- Gray, L. E. Jr. 1979 The effects of the reproductive status and prior housing conditions on the aggressiveness of female mice. *Behavioral and Neural Biology*, **26**, 508-513.
- Green, J. A. 1978 Experiential determinants of postpartum aggression in mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **6**, 1179-1187.
- Hedricks, C., & Daniels, C. E. 1981 Agonistic behavior between pregnant mice and male intruders. *Behavioral and Neural Biology*, **31**, 236-241.
- Hyde, J. S., & Sawyer, T. F. 1979 Correlated characters in selection for aggressiveness in female mice: II. Maternal aggressiveness. *Behavior Genetics*, **9**, 571-577.
- 伊藤真次(編) 1981 ホルモンの中樞作用 理工学社.
- King, J. A. 1958 Maternal behavior and behavioral development in two subspecies of *Peromyscus maniculatus*. *Journal of Mammalogy*, **39**, 177-190.
- Lagerspetz, K. M. J., & Lagerspetz, K. Y. H. 1974 Genetic determination of aggressive behaviour. In J. H. F. van Abeelen (Ed.) *The Genetics of Behaviour*. Amsterdam: North-Holland Publishing Company. Pp. 321-346.
- Lynds, P. G. 1976 Olfactory control of aggression in lactating female house mice. *Physiology and Behavior*, **17**, 157-159.
- Mann, M., Michael, S. D., & Svare, B. 1980 a Ergot drugs suppress plasma prolactin and lactation but not aggression in parturient mice. *Hormones and Behavior*, **14**, 319-328.
- Mann, M., Broida, J., Michael, S. D., & Svare, B. 1980 b *Prolactin Is Not Necessary for Maternal Aggression in Mice*. Paper presented at the International Society for Developmental Psychobiology Meeting, Cincinnati, Ohio.
- Moyer, K. E. 1968 Kinds of aggression and their physiological basis. *Communications in Behavioral Biology*, Part A, **2**, 65-87.
- Noirot, E., Goyens, J., & Buhot, M. C. 1975 Aggressive behavior of pregnant mice toward males. *Hormones and Behavior*, **6**, 9-17.
- 小川園子・牧野順四郎 1980 妊娠期雌マウスの攻撃行動に関する研究 日本心理学会第44回大会発表論文集, p. 409.
- 小川園子・牧野順四郎 1981 a 近交系マウスの母性攻撃行動に関する研究—生殖サイクルによる影響— 心理学研究, **52**, 78-84.
- 小川園子・牧野順四郎 1981 b 処女期雌マウスの攻撃行動に関する研究 日本心理学会第45回大会発表論文集, p. 403.
- Paul, L., Gronek, J., & Politch, J. 1980 Maternal aggression in mice: Protection of young is a by-product of attacks at the home site. *Aggressive Behavior*, **6**, 19-29.
- Politch, J. A., & Herrenkohl, L. R. 1979 Prenatal stress reduces maternal aggression by mice offspring. *Physiology and Behavior*, **23**, 415-418.
- Price, E. O., & Belanger, P. L. 1977 Maternal behavior of wild and domestic stocks of Norway rats. *Behavioral Biology*, **20**, 60-69.
- Reinisch, J. M., Simon, N. G., & Gandelman, R. 1980 Prenatal exposure to prednisone permanently alters fighting behavior of female mice. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, **12**, 213-216.
- Revlis, R., & Moyer, K. E. 1969 Maternal aggression: A failure to replicate. *Psychonomic Science*, **16**, 135-136.
- Rosenson, L. M., & Asheroff, A. K. 1975 Maternal aggression in CD-1 mice: Influence of the hormonal condition of the intruder. *Behavioral Biology*, **15**, 219-224.
- Rowley, M. H., & Christian, J. J. 1976 Intraspecific aggression of *Peromyscus leucopus*. *Behavioral Biology*, **17**, 249-253.
- Rowley, M. H., & Christian, J. J. 1977 Competition between lactating *Peromyscus leucopus* and juvenile *Microtus pennsylvanicus*. *Behavioral Biology*, **20**, 70-80.
- St. John, R. D., & Corning, P. A. 1973 Maternal aggression in mice. *Behavioral Biology*, **9**, 635-639.
- Scott, J. P. 1958 *Aggression*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Scott, J. P. 1966 Agonistic behavior of mice and rats: A review. *American Zoologist*, **6**, 683-701.
- Scudder, C. L., Karczmar, A. G., & Lockett, L. 1967

- Behavioral developmental studies on four genera and several strains of mice. *Animal Behaviour*, **15**, 353-363.
- Simon, N. G. 1979 The genetics of intermale aggressive behavior in mice: Recent research and alternative strategies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **3**, 97-106.
- Svare, B. 1977 Maternal aggression in mice: Influence of the young. *Biobehavioral Reviews*, **1**, 151-164.
- Svare, B. 1979 Maternal aggression in mice: The non-specific nature of the exteroceptive maintenance by young. *Aggressive Behavior*, **5**, 417-424.
- Svare, B. 1980 Testosterone propionate inhibits maternal aggression in mice. *Physiology and Behavior*, **24**, 435-439.
- Svare, B., & Gandelman, R. 1973 Postpartum aggression in mice: Experiential and environmental factors. *Hormones and Behavior*, **4**, 323-334.
- Svare, B., & Gandelman, R. 1975 Postpartum aggression in mice: Inhibitory effect of estrogen. *Physiology and Behavior*, **14**, 31-35.
- Svare, B., & Gandelman, R. 1976 a Postpartum aggression in mice: The influence of suckling stimulation. *Hormones and Behavior*, **7**, 407-416.
- Svare, B., & Gandelman, R. 1976 b A longitudinal analysis of maternal aggression in Rockland-Swiss albino mice. *Developmental Psychobiology*, **9**, 437-446.
- Svare, B., & Gandelman, R. 1976 c Suckling stimulation induces aggression in virgin female mice. *Nature*, **260**, 606-608.
- Svare, B., Mann, M., & Samuels, O. 1980 Mice: Suckling stimulation but lactation important for maternal aggression. *Behavioral and Neural Biology*, **29**, 453-462.
- Svare, B., Betteridge, C., Katz, D., & Samuels, O. 1981 Some situational and experiential determinants of maternal aggression in mice. *Physiology and Behavior*, **26**, 253-258.
- Uhrich, J. 1938 The social hierarchy in albino mice. *Journal of Comparative Psychology*, **25**, 373-413.
- Wise, D. A. 1974 Aggression in the female golden hamster: Effects of reproductive states and social isolation. *Hormones and Behavior*, **5**, 235-250.
- Wise, D. A., & Pryor, T. L. 1977 Effects of ergocornine and prolactin on aggression in the postpartum golden hamster. *Hormones and Behavior*, **8**, 30-39.
- Zarrow, M. X., Gandelman, R., & Denenberg, V. H. 1971 Prolactin: Is it an essential hormone for maternal behavior in the mammal? *Hormones and Behavior*, **2**, 343-354.

SUMMARY**Maternal Aggressive Behavior: A Review**

Junshiro Makino and Sonoko Ogawa
The University of Tsukuba

Aggressive behavior of pregnant and lactating mammals towards their conspecifics is called "maternal aggressive behavior" or "maternal aggression." Recently, in the study of animal social behavior, much interest in this aggressive behavior has produced many experimental studies. Here we have reviewed recent research concerning maternal aggressive behavior in rodents (house mouse, deer mouse, rat, and hamster) and have discussed as to the following problems:

(1) Conceptual framework in the study of animal social and/or aggressive behavior. The definition of maternal aggressive behavior proposed by K. E. Moyer is criticized and some modifications are given.

(2) General observation methods (intruder test), topography and behavioral patterns, and changes across several reproductive states of maternal aggressive behavior.

(3) Several possible environmental and bi-

ological determinants of maternal aggressive behavior. That is, the characteristics of intruder, ie., age, sex, and familiarity, and situational conditions of intruder test, the effects of female's prior experiences and treatment of hormones, drugs, and stress, and genetic basis of maternal aggressive behavior.

(4) Ecological and psychosocial meanings of maternal aggressive behavior, ie., population regulation, territorial defense, and defense of young.

(5) Psychobiological mechanisms which determine the onset of maternal aggressive behavior. Particularly, B. Svare has emphasized the importance of suckling stimulus from pups and endocrinological and neurochemical changes in lactating females.

(6) Suggestions for future research in maternal aggressive behavior in the study of animal social behavior.