

マウスの性行動に及ぼすテスト空間の効果¹⁾

筑波大学大学院(博)心理学研究科 富原一哉

筑波大学心理学系 牧野順四郎

Effects of size of test arena on sexual behavior in mice

Kazuya Tomihara and Junshiro Makino (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305, Japan*)

The present experiments were conducted to find the effects of different size of test arenas on success in copulatory behavior in ICR/JCL mice. In experiment 1, sexual interactions of 20 pairs of females and males (both sexually naive) were video-taped for six hours in large (10 pairs) or small (10 pairs) test arena. Three latencies (ML, IL, EL) and the ratios of successful copulation were not significantly different between two arenas of different size. Similar results were obtained also from experiment 2 in which 19 pairs (large 9 pairs, small 10 pairs) of sexually experienced females and males were observed in the same way as in experiment 1. Both results suggest no size effect of test arena on the promotion of copulatory behavior in mice either sexually experienced or not. However, it was found again that the female's approach to the male could produce more successful mounts and intromissions of males in both arenas, which suggests that female mice have important roles in sexual behavior in any situation.

key words : sexual behavior, mice, size of test arena, female.

近年まで、齧歯類を中心とした性行動研究では、研究の焦点がオスの完了行動にのみ向けられ、メスはオスのマウントを受け入れるだけの受動的な存在としてその役割は無視されてきた。Burley(1979)が指摘しているように、オスの性行動を研究するために発展してきた研究手続きは、以下の三つの点で性行動におけるメスの役割の研究には不向きである。第一は、非常に経験を積んだオスに対してメスを投入するため、メスには交尾前に色々な行動を示す機会があまりないということである。第二は、性行動の観察を行なうテスト空間が狭いので、交尾行動以外の多様な行動を示しにくいということである。第三は、10分から30分という短い観察時間が、包括的な分析を妨げているということである。

富原・牧野(1991)は、ICR/JCL系マウスを用いて、メスの重要性を観察できるように、オスが速やかに交尾を完了できるような従来の手続きをとらずに、比較的広いテスト空間において、交尾経験を有するメスと性的にナイーブなオスとをペアとして性行動の観察を行った。その結果、メスからオスに接近したときの方が逆の場合よりも、その後にオスがマウントを仕掛けたときにメスはロードシス反応を示しやすく、膣内への挿入も容易になるということが明らかとなった。つまり、メスは自ら積極的に接近することによって、その後の交尾を成功裡に進展させるという前進的な役割を果たしているのである。

またこの実験では従来の研究と比較すると、交尾が成立しにくく、マウンティングや挿入、射精などが生起するまでの潜在時間が非常に長かった。この点に関して富原(1990)は、従来の研究と異なる点が多いので断定はできないものの、性的にナイーブなオスを用いたこと、通常より広いテスト空間で行動テス

1) 本研究の実施にあたり、実験に協力して下さった筑波大学人間学類生の押谷啓君と福田佐保さんを中心に感謝の意を表します。

トを行なったことなどがその原因ではないかと考察した。しかしながらマウスにおいては、実際にテスト空間の広さが交尾の成立やマウンティングや挿入の潜時、さらに他の交尾の側面にどのような影響を与えるのかを直接に検討した研究は現在のところ見あたらない。性行動におけるメスの役割がどのような状況において発揮されるのかを明確にするためには、テスト空間の広さと性行動との関係をここで明らかにしておく必要がある。

本研究は、大小2種類のテストケージを用いて、テスト空間の広さが交尾の成立や、マウントや挿入などの潜時、あるいはその他の交尾の側面にどのような影響を与えるのかを検討することを目的として行われた。

実験 1

性的にナイーブな雌雄を被験体とし、テスト空間の広さを変えた場合に交尾の成立、およびマウントや挿入の潜時に差が生ずるどうかを検討した。

方法

被験体：ICR/JCL系マウス雌雄それぞれ20匹を被験体とした。オスは、テスト開始2日以上前に、大(31 x 36 x 17.5cm)小(23 x 16.5 x 12.5cm)2種類の透明プラスチック製ホームケージそれぞれ5個に、オス同士で2匹ずつ入れられた。メスは通常の飼育ケージでメス同士2～5匹でそのまま飼育された。大ケージに入れる群10匹を Large 群、小ケージの方10匹を Small 群と呼ぶことにする。

すべての被験体は、生後20日齢で離乳され、その後はテスト直前まで雌雄別々に2～5匹ごとに飼育された。飼育室は 8:00 light on / 16:00 light off の12時間明/12時間暗の明暗サイクル照明条件であった。なお、餌、水はアドリブに与えられた。実験時の平均日齢は 138日で、平均体重はオス43.04g、メス33.98gであった。

性周期の判定：性周期の判定は、毎日消灯1時間前(7:00 p.m.)にメスの陰脂垢標本(vaginal smear：以下スメアと略記する)を採集して行なった。発情段階は、江崎(1972)に従い、発情前期(Proestrus: P)、発情期(Estrus: E)、発情後期-1(Metestrus-1: M1)、発情後期-2(Metestrus-2: M2)、発情間期(Diestrus: D)の5段階に分けた。ただし、多くの場合、発情期近辺の変化が急激であることや、性周期が通常いわれているように4日間ではなく、それ以上の日数(5～6日)の周期をもって変化したことな

どを考慮して、より正確を期するため、各々の段階から次の段階への移行期であるという判断も行なった。行動テストはメスの発情段階がP～Eの日に行なった。

装置：性行動の観察にはオスのいる大小のホームケージがそのまま用いられた。ケージの床にはおがくずが敷かれ、金網の蓋がされた。実験室の照明は40Wの赤色ランプ2個によって与えられ、装置床中央の照度は14.3ルクスであった。また、行動記録のため、ビデオ録画装置(ビデオカメラ：PANASONIC AG-420、ACアダプター：PANASONIC VW-AM10、キャラクタージェネレーター：PANASONIC VW-CG5、ビデオテープレコーダー：MITSUBISHI HV-V36、ビデオモニター：VICTOR AV-M210S、マイク：SONY F-V3T)が用いられた。カメラは、装置から約2mの位置に設置され、斜め上から装置全体を録画した。

手続き：実験は消灯約2～4時間後に赤色照明下で開始された。まず、消灯後オスの入ったホームケージから一匹のオスが取り除かれた。次に、ホームケージを実験室に移し、三方を暗幕でおおわれた黒い観察台においてから馴化のために1時間放置した。その後、スメアの観察によって発情期であることが確認されたメス一匹がそこに投入された。メス投入後の行動は、ビデオ装置によって録画された。テスト時間は実験開始より6時間とした。実験終了後被験体の雌雄は体重を測定され、メスに性腺プラグができていのかどうか確認された。その後メスの被験体はオスのホームケージから取り除かれ、外に取り出されていたオスがホームケージに戻された。このとき戻されたオスも次の実験のときには被験体として用いられ、その場合には前回被験体として用いられたオスがホームケージから外に出された。

分析：実験終了後ビデオ録画を再生し、マウント潜時(ML：テスト開始からマウントの生起までの秒数)挿入潜時(IL：テスト開始から実際の挿入までの秒数)射精潜時(EL：実際の挿入から射精までの秒数)を記録した。

結果と考察

交尾が成立(テスト時間内に射精完了)したのは Large 群では10ペア中4ペア、Small 群は10ペア中3ペアであった。交尾の成功率には両群の間で差はなかった。富原(1990)の実験では20ペア中11ペアで交尾が成立しており、交尾の成功率に関しては今回の実験の Large 群も Small 群も富原(1990)の結果と大きな違いがないことが明かとなった。

また交尾の成立したペアでは、MLはLarge群では平均1112sec, Small群では496sec, ILはLarge群2394sec, Small群1928sec, ELはLarge群11643sec, Small群12185secであり、いずれの測度においても両群間で有意な差は認められなかった(Fig. 1)。交尾成功率と同様に、これらの潜時データは富原(1990)の実験において得られたものと同じく、これまで行われているマウスの性行動研究(e.g., McGill, 1962; McGill & Ranson, 1968; Mosing & Dewsbury, 1976)において得られた結果よりも長いものであった。

以上の結果から、性的にナイーブなペアを被験体とした場合、テスト空間の広さは、交尾の成立、およびマウント、挿入、射精までの潜時に影響を与えないことが明かとなった。また、今回の実験で得られた結果が、富原(1990)の実験と同様に低い交尾の成功率、比較的長い潜時という傾向を示したことから、富原(1990)の研究において交尾の成功率が低く、潜時が長かった原因としてケージ空間の広さを挙げたことは誤りであり、二つの実験に共通する別の要因によることが明かとなった。

その中で第一に考えられるのが、オスの性的経験である。富原(1990)、富原・牧野(1991)は、メスの役割を増大させるためにメスには性的経験を与えたが、オスは性的経験のないものを用いた。従って、本研究の実験1と同様に実験時までオスは性的経験を持っていない。交尾をスムーズに完了させる手続きとしてオスに充分性的経験を積ませることは、むしろ一般的に用いられている方法なので、性的未経験のオスを用いたためにこのような結果が導かれた可能性は非常に高いと言えるだろう。

実験 2

被験体の雌雄が性的経験を有する場合、テスト空間の広さを変えることが交尾行動、特にメスの行動に対してどのような効果を持っているのかを検討することを目的とした。

方法

被験体：ICR系マウス雌雄それぞれ19匹を被験体として用いた。大ケージ群(Large群)は9ペア、小ケージ群(Small群)は10ペアであった。実験時の平均日齢は131日で平均体重はオス43.96g, メス38.74gであった。すべての被験体は、生後20日齢で離乳され、以下の手続きで性的経験を与えられるまでは雌雄別々に2～5匹ごとに飼育された。

性的経験：被験体が60日齢に達すると、雌雄1匹ずつを通常の飼育ケージに同居させた。ただし、あるメスに対して同一リターのオスを交配相手とすることはなかった。同居はメスの妊娠が確認されるまで続けられた。メスの妊娠の確認によって分離されたオスは、実験開始の1週間前まで2～4匹ずつにまとめられて通常の飼育ケージで飼育された。出産後、母親の負担を統制するため、産児数を確認の上リターサイズを10匹にそろえた。子供は出産後20±1日で離乳された。同時に母親は、同日に子供を離乳した母親同士で1ケージあたり2～4匹で同居させられた。子供の離乳以降毎日、メスの被験体の性周期の判定が行なわれた。

手続き：性的経験後、離乳の時点でオスの被験体は各々の群ごとに大ケージと小ケージに2匹ずつ振

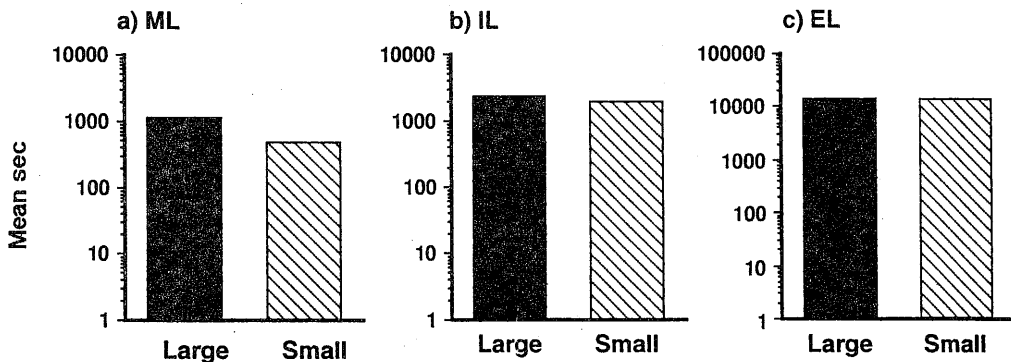


Fig. 1 Three types of latency (a) ML: mount latency b) IL: intromission latency c) EL: ejaculation latency) obtained from large and small size of test situation in experiment 1. Females and males were both sexually unexperienced.

り分けられた。その後すべての被験体は通常の飼育室から逆転照明下の実験室へと移された。実験室は 9:00 light off/21:00 light on の12時間明/12時間暗の明暗サイクル照明条件下におかれた。実験は逆転照明下に被験体に移してから少なくとも1週間以上たってから行われた。スメアの採取は消灯の約1時間前(8:00)から行われ、消灯時に実験に用いないオスを分離し、メスの投入は消灯約1時間後に行われた。雌雄のペアは性的経験を与えたときと同一であった。

行動テストは実験1と同じ手続きにより行われた。

分析：実験終了後ビデオ録画を再生し、ML, IL, ELを記録した。さらに、オスのマウントを以下の4つに区分し、それぞれのマウントに至るときに、雌雄のどちらから近づいたかを記録した。

1. AM & HM (attempted mounts and head mounts): AMはオスがメスの後ろに回り込み、乗るかろうとするが、前肢をメスのわき腹に置くことはできないというもの。この場合スラストは見られる。HMはオスがメスの頭の側からマウントすること。どちらもマウントの失敗である。

2. MT (mounts without intromission): オスがメスの後ろから乗るかかり、両前肢をメスの横腹に掛け、スラストをする。これに対しメスがロードシスを示さない場合にこの分類に入れる。

2. MTL (mounts with females lordosis): オスがマウントを仕掛けた場合にメスがロードシスを示す。ただし挿入はみられない。

4. MI (mounts and intromission): 挿入を伴ったマウント。

結果と考察

実験2において6時間以内に射精まで完了したのはLarge群で4ペア、Small群で3ペアであり、ここでも交尾の成功率には両群の間で差はなかった。また、6時間以内の交尾の成功率は実験1同様非常に低く、雌雄に性的経験を与えることによっても交尾の成功率は上昇しなかった。

射精まで完了しなかったものの、Large群では2ペア、Small群では3ペアでマウントが成立し、メスのロードシスも観察された。Large群の残り3ペアとSmall群の残り4ペアは、全くマウントが成立しなかったかあるいは成立しても非常にわずかな回数(1回以下)であり、メスのロードシスも全く観察されなかった。従って、これらのペアでは交尾が成立しなかったものとして以下の分析から省略し、Large群6ペア、Small群6ペアで分析を行った。これらのペアでは、マウントも十分に観察され、メスもそれに対してロードシスを示していたので、完全に射精まで至らなくとも交尾はほぼ成立していたと考えてよい。これらの交尾の成立したペアでは、ML (n=6)はLarge群では平均 3410sec, Small群では 6447sec, IL (n=5)はLarge群 1927sec, Small群 6914sec, ELはLarge群(n=4)9245sec, Small群(n=3) 10037secであった(Fig. 2)。これらの測度は個体差が大きく、いずれにおいても両群間で有意な差は認められなかった。また実験1と同様に、これらの潜時の値は従来の研究と比較して非常に長いものであり、これも交尾経験によって短縮されるということではなかった。さらに、ILとELは挿入や射精が観察されなかったものを省略して平均値を計算して

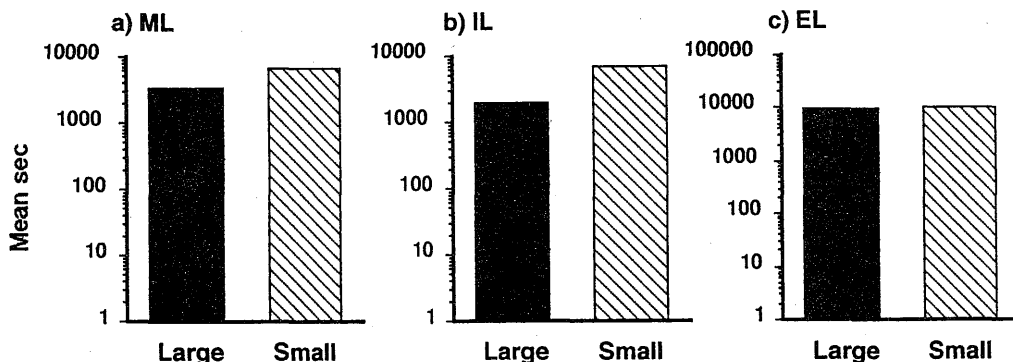


Fig. 2 Three types of latency (a) ML: mount latency b) IL: intromission latency c) EL: ejaculation latency) obtained from large and small size of test situation in experiment 2. Females and males were both sexually experienced.

あるので、まだ過小評価されている可能性がある。

以上の結果より、富原(1990)が交尾の成功率が低く、潜時が長かった原因としてケージ空間の広さを挙げたことは誤りであることが再び確認された。また、当初予想したようにオスが交尾経験を持たないことにも帰着できないことも明かとなった。従って、交尾成功率の低さの原因としては別の可能性を考える必要がある。

AM&HM, MT, MTL, MI の各々について、そのマウントの直前に雌雄のどちらから近づいたかについて分析したところ、ケージの広さの条件に関しても、接近者の性別に関しても有意な差は得られなかった (Fig. 3)。従ってここでも、テスト空間の広さを変えることがマウスの行動に影響を及ぼすという証拠は

得られなかった。しかしながら、ケージの大きさの条件を無視して、雌雄各々から接近したときのマウントの成功率 $(100 \times (MT + MTL + MI) / (AM\&HM + MT + MTL + MI))$ を比較したところ、メスから接近したときの方がオスから接近したときよりもマウントの成功率が高いということが示された (Fig. 4: $R=1, n=12, p<.05$: サインテストによる)。従って、メスは自ら接近することによって、その後の交尾を促進的に進めるという役割を果たしていることが明かとなった。本実験結果は、Burley (1979) が指摘したように狭いテスト空間がメスの役割を制限するというのではなく、むしろテスト空間の広さにかかわらずメスが積極的な役割を果たしていることを示すものである。

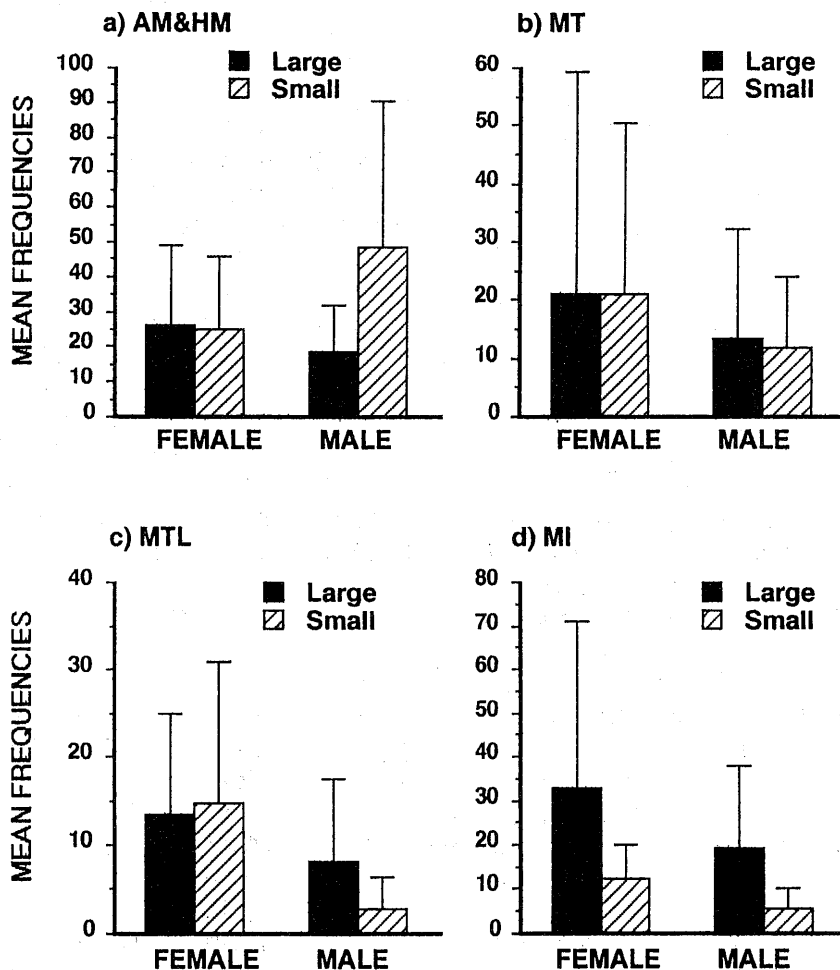


Fig. 3 Mean frequencies of four types of mounting preceded by female's or male's approach to the partner.

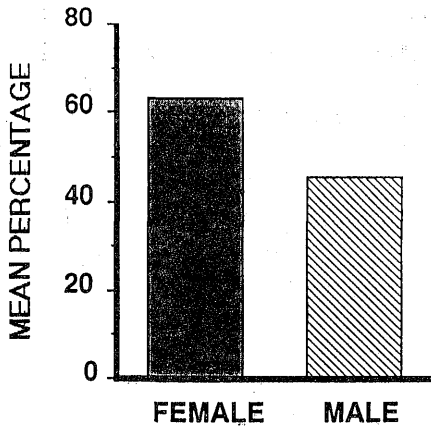


Fig. 4 Percentage of successful mounting preceded by female's or male's approach.

全体的考察

本研究は、富原(1990)、富原・牧野(1991)の研究をもとに、マウスの性行動において、テスト空間を広くすることが交尾の成功率を引き下げ、マウント潜時や挿入潜時などを長くするという可能性を検証することを第一の目的として行われたが、結果はいずれもその予測を支持するものではなかった。また、実験2の結果から、オスに交尾の経験を与えることも、少なくとも1度だけの経験では交尾の成功率を引き上げたり潜時を短縮したりすることには効果がないことが明かとなった。従って、本研究や富原(1990)の実験で交尾が成立しにくかったことについては、別の原因を考えなければならない。

その可能性の一つとして、メスがペアにされたオスを交尾相手として拒絶したのではないかということが挙げられる。哺乳類のメスは、生殖細胞や妊娠期の栄養、授乳や育児など、子供に対する投資がオスよりも多い。従って、メスは交尾相手の選択において無作為に相手を受け入れるのではなく、よりよい子孫を残せるような積極的な戦略をとると考えられる。富原・牧野(1991)はそのような積極的な戦略の一つとして、発情期においても見られるメスの激しい交尾への拒絶が、望ましくないオスとの交尾を防ぐメカニズムとして働いているという可能性について指摘している。実際通常の性行動のテストでは、一定時間内にマウントが成立しないと、メス、またはオスの被験体を取り替えて観察を続けるという手続きがよく用いられる。本研究では、被験体の雌雄に相手の選択の余地はなく、従って、与えられたオスをそのままメスが受け入れない限り、交尾は成立

しにくくなる。ただし、メスの拒絶が本当に交尾相手の選択に結びついているかどうかは今後の検討を要する問題である。

実験2におけるマウントの頻度や、メスからの接近についても Large 群と Small 群とで差がなかった。従って本研究の結果からは、Burley(1979)の指摘に反して、テスト空間の広さを変えることはマウスの性行動に影響を及ぼさなかったことになる。しかし、この指摘を無視してよいとただちに一般化するのには危険である。本研究の Large 群で用いられたケージがそれでもなお小さすぎたという可能性が考えられるからである。確かに、Large 群で用いられたケージは、通常用いられている性行動のテスト空間の2倍以上の面積を持つが、自然場面でのマウスの活動範囲を考えると非常に小さいものである。従って、さらに大きなテスト空間を設定すれば、今回差が認められなかった部分にも違いが生じるかも知れない。また、本研究では行動項目を非常に限定して記録をしているので、今回記録していない行動においてなんらかの差が生じている可能性もある。いずれにしても、Burley(1979)の批判は未だ無視できない問題を有しているものと思われる。

本研究においては、マウント成功率の分析から、テスト空間の広さに関係なく、メスは自ら接近することによってその後の交尾を促進的に進めるという役割を果たしていることが明かとなった。これは富原(1990)の結果を支持するものである。マウスは群居性で、またオスは数回のマウントと挿入を繰り返したのち射精に至るので、複数の発情メスが集団の中にいる場合には、メスは他のメスと競合関係にある。従って、適切なオスの射精を受けるためには、本研究でも見られたように、メス自ら積極的にオスに接近して交尾の機会を高めるという行動は、非常に適応的であると考えられる。

要約

性行動の研究を実験室内で行うことの問題点の一つとして、観察に用いられているテスト空間が狭いということが挙げられる。そこで本研究は、テスト空間の広さが交尾の成立やマウントや挿入などの潜時に影響を与えるのかを検討した。実験1ではICR系マウスの性的にナイーブな雌雄を被験体として、各々10ペアずつの性行動を大小のテスト空間で観察した。その結果、交尾の成功率においても、マウント潜時、挿入潜時、射精潜時においても両群の間で差はなかった。実験2では、性的経験を有する雌雄が被験体として用いられ(Large 群 9 ペア、

Small 群10ペア), ここでもテスト空間の広さは交尾の成立, およびマウント, 挿入, 射精までの潜時, およびマウントの頻度などに影響を与えなかった。実験1, 2ともに交尾が成立しにくかった原因としては, メスがペアリングされたオスを交尾相手として拒絶したためという可能性が考察された。また, 実験2においては, メスから接近したときの方がオスから接近したときよりもマウントの成功率が高いことが示され, テスト空間の広さにかかわらずメスが積極的な役割を果たしているということが明らかとなった。

引用文献

- Burley, R.A. 1979 Pre-copulatory and copulatory behavior in relation to stages of the oestrous cycles in the female mongolian gerbil. *Behaviour*, **72**, 211-241.
- 江崎孝三郎 1972 マウスとラット 田嶋喜雄(編) 実験動物学—各論— 朝倉書店 Pp.3-65.
- McGill, T.E. 1962 Sexual behavior in three inbred strains of mice. *Behaviour*, **19**, 341-350.
- McGill, T.E. & Ransom, T.W. 1968 Genotypic change affecting conclusions regarding the mode of inheritance of behavior. *Animal Behaviour*, **16**, 88-91.
- Mosig, D.W. & Dewsbury, D.A. 1976 Studies of copulatory behavior of house mice (*Mus musculus*). *Behavioral Biology*, **16**, 463-473.
- 富原一哉 1990 マウスの性的相互作用におけるメスの役割 筑波大学修士論文.
- 富原一哉・牧野順四郎 1991 マウスの性的相互作用におけるメスの積極的役割 心理学研究 **62**, 5(印刷中).