

齧歯類における父親行動研究の最近の動向

筑波大学大学院(博)心理学研究科 細川 裕士

筑波大学心理学系 富原 一哉

Studies on paternal behavior in rodents: A review

Hiroshi Hosokawa and Kazuya Tomihara (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305, Japan*)

In most rodents, fathers take care of their pups as much as mothers, which is called paternal behavior. Research shows that paternal behavior is influenced by the mating system of the species, externally or internally controlled hormonal conditions of fathers, and preceding social experiences of the father with others. The last of these seems most important particularly for investigating how paternal behavior facilitates the growth and development of pups. However, there has been little research on how the quality and quantity of paternal behavior determines the facilitation. In addition, it should be noted that the indirect effects of fathers upon pups through mothers may not be ignored.

Key words: paternal behavior, pup development, indirect effects of fathers, review, rodents.

多くの動物の親は、仔が成長して一人立ちできるようになるまで仔の世話をする。我々は、母親が授乳をする必要がある哺乳類を基準に考える傾向があるために、母親による世話の方に注目しがちである。しかし動物全体を見れば、仔の世話が父親によって行なわれる種が非常に多いことが分かる(Ridley, 1978; Kleiman, & Malcolm, 1981参照)。

魚類では、メスの産卵後に仔(卵)の世話がみられる種と全くみられない種とがある。世話がみられる場合には、およそその半分の種で父親だけが世話を行なう。その世話の内容は、卵を産むための巣を作ったり、卵に新鮮な水を送ったり、卵や稚魚を捕食者から守ることなどである。ヨウジウオ科(タツノオトシゴ属 *Hippocampus* など)のように父親の体内の育児嚢で卵を保育する種もある(Gittleman, 1981)。

両生類の中では、カエル類で特に父親による世話が発達している。例えば、ヤドクガエル属(*Dendrobates*)の数種は、父親が卵が孵化するまで卵塊の世話をし、孵化したオタマジャクシを水たまりまで運んでいく(Wells, 1981)。

鳥類では、父親の世話がむしろ普通に行われている。多くのトリは一夫一妻で、夫婦両方によって仔の世話が行なわれるが、中には、アメリカダチョウ(*Rhea americana*)、ナンベイトサカレンカク(*Jacana spinosa*)、エミュー(*Dromicoides novaehollandiae*)、フタオビチドリ(*Charadrius vociferus*)などのように、父親だけが世話をする種もある(Ridley, 1978; Trivers, 1985)。

哺乳類の仔は母親の胎内から出生し、発達初期の栄養を主に母親の授乳に頼っている。しかし、イヌ科(*Canidae*)のタヌキ(*Nyctereutes procyonoides*)やキツネ(*Vulpes vulpes*)は一夫一妻で両親が共同して世話をする。われわれヒトの父親も子に対して多くの時間とエネルギーを費やすし、ヒト以外の霊長類の一部の種(テナガザル科 *Hylobatinae* など)でも父親による仔の世話がみられる(Kleiman & Malcolm, 1981)。

このように動物界全体では父親による仔の世話はむしろ普遍的なものであり、母親の世話のみが強調されがちな哺乳類においてもそれは例外ではない。

これは、哺乳類においても、仔の成長のためには母親の世話だけでは不十分で、そこに父親が必要であることを強く示唆するものである。

ところで、ヒトを動物全体の中に位置づけ、種間の心理的行動的メカニズムを比較研究する比較心理学においては、ラット(*Rattus norvegicus*)やマウス(*Mus musculus*)を中心として、小型哺乳類である齧歯類が研究対象として多く用いられてきた。これまで齧歯類の養育行動(parental behavior)の研究も少なからず行なわれてきたが、そこでは母親による養育行動(maternal behavior)が中心に取り上げられてきた。しかし、ラットやマウスなどの齧歯類にも、父親による養育行動(「父親行動(paternal behavior)」と呼ばれる)が一般に認められる(Dewsbury, 1985)。実際の自然場面においても、キヌゲネズミ亜科(*Cricetinae*)の大部分の種のように単独性(solitary)であるものを除けば、ほとんどの場合、父親は幼弱な仔の近くにおいてその養育に関与していると考えられる。

仔の養育において、母親の養育行動のみを研究の対象とすることは、両親が仔の成長に関してどのように関わっているかを知るうえで、非常に重要な側面を欠く。親の養育行動と仔の成長との間の真の関係を理解していくためには、今後、母親のみでなく、父親が仔に対しどのように関わっているのか、その行動はどのようなメカニズムによって生ずるのか、そしてその結果仔の成長がどのように影響されるのかを明らかにしていくことが必要である。

1. 齧歯類の父親行動

Kleiman & Malcolm (1981)によれば、親の養育行動は、仔との身体接触により直接的に仔の生存を高めるような「直接的行動」と、仔に対する直接の行動的な働きかけはないが後に仔の生存を高めるような「間接的行動」とに分けられる。Dewsbury (1985)によれば、齧歯類に見られる父親行動の中で、直接的行動とは、ハドリリング(huddling: 仔と一緒に寝る、仔に覆い被さる、授乳姿勢をとるなど)、グルーミング(grooming: 仔を掃除する、舐めるなど)、仔運び(retrieving: 仔を主に巣へ運び込む)、遊び(play)、指導(tutoring: 仔の学習を促進するような行動)、給餌(providing food: 仔に餌を与える)などである。これらの行動のうち、ハドリリング、グルーミング、仔運び、給餌には、主に体温調節、生存維持、安全保護の機能がある。遊びや指導の機能に関しては、採餌行動の学習促進(Galef & Clark, 1971)などが報告されている。一方、間接的行動としては、巣作り

(nest-building)、捕食者や同種他個体からの保護、捕食者の警戒などが挙げられる。全ての齧歯類のオスにおいて、上述の父親行動の全てが見られるわけではないが、ほとんどの種は少なくともその一部を示すことが知られている。

実験室研究で最も広く用いられているマウス(Priestnall & Young, 1978; Jakubowski & Terkel, 1982; Ostermeyer & Elwood, 1983)やラット(Rosenblatt, 1967)では、ハドリリング、グルーミング、仔運び、巣作りなどの父親行動をオスが示すことが広く知られている。

また、北・中央アメリカに広く分布するシロアシマウス属(*Peromyscus*)では、特に多くの種の父親行動が報告されている。カリフォルニアシロアシマウス(*P. californicus*)では、父親行動として、ハドリリング、グルーミング、仔運びが認められ(Dudley, 1974a)、シロアシマウス(*P. leucopus*)のオスは、グルーミングと仔運び(Horner, 1947)に加えて、巣作り(Hartung & Dewsbury, 1979)、ハドリリング(McCarty & Southwick, 1977a)を示すことが報告されている。他に、クロテシロアシマウス(*P. melanocarpus*)やメキシコシロアシマウス(*P. mexicanus*)、ハイイロシロアシマウス(*P. polionotus*)では捕食者からの保護が観察されている(Dewsbury, 1985参照)。

北・中央アメリカの乾燥地帯に棲息するバツタマウス属(*Onychomys*)では、キタバツタマウス(*O. leucogaster*)が巣作り、ハドリリング、仔運び、給餌を示し(Ruffer, 1965a,b)、ミナミバツタマウス(*O. torridus*)がハドリリング、グルーミング、仔運びを示すこと(Horner & Taylor, 1968; McCarty & Southwick, 1977a)がそれぞれ報告されている。

北・中央アメリカからユーラシアにかけての雪で覆われることの多い地域に広く分布するハタネズミ属(*Microtus*)に関しては、カリフォルニアハタネズミ(*M. californicus*)、モンタナハタネズミ(*M. montanus*)、プレーリーハタネズミ(*M. ochrogaster*)、アメリカハタネズミ(*M. pennsylvanicus*)で巣作り、グルーミング、仔運びが見られることをHartung & Dewsbury (1979)が報告している。カリフォルニアハタネズミ(Hatfield, 1935)とプレーリーハタネズミ(Wilson, 1982)では、ハドリリングも観察されている。

アフリカ北部から中国北部にかけての主に乾燥地域に分布しているスナネズミ属(*Meriones*)では、スナネズミ(*M. unguiculatus*)のハドリリング、グルーミング、仔運び、巣作りが報告されている(Elwood, 1975; Waring & Perper, 1979, 1980)。フトスナネズミ(*M. crassus*)とタマリスクスナネズミ(*M.*

tamariscinus)では捕食者からの保護も報告されている(Dewsbury, 1985参照)。

ゴールデンハムスター(*Mesocricetus auratus*)のオスも、仔運び(Marques & Valenstein, 1976)、ハドリング(Marques & Valenstein, 1977)、グルーミング(Rowell, 1961)を示すことが観察されている。

このように、ネズミ型齧歯類(齧歯目 Rodentia ネズミ亜目 Myomorpha)では父親行動は一般的であり、むしろ父親行動を示さない種の方が例外的である。しかしながら、それぞれの種によって観察される父親行動は様々であり、その生起の量的レベルにもかなりの差がある。この種間の変異は、後述するようにそれぞれの種が有する配偶システム(mating system)の差によるところが大きいことが指摘されている(Dewsbury, 1981)。同時に、父親行動は同一種内における変異も大きい。これは父親行動が、環境によって様々に変異する柔軟性を持った行動であることを示すものである。

2. 父親行動を規定する要因

(1) 種間変異

齧歯類は、その配偶システムから、個体ごとになわばりを持ちオスとメスとが同居しない単独性(solitary)、少なくとも一繁殖期間中はオス・メス一匹ずつが「つがい」を形成する一夫一妻(monogamy)、一匹のオスが複数のメスと交尾を行なう一夫多妻(polygamy)の三つに分類できる(Elwood, 1983)。一般に、一夫一妻の傾向が強い種のオスほど、実験室において量的および質的に高いレベルの父親行動を示す(Dewsbury, 1981; Kleiman & Malcolm, 1981; Brown, 1993)。

ハタネズミ属の中では、アメリカマツネズミ(*Microtus pinetorum*)とプレーリーハタネズミが一夫一妻であり、父親行動のレベルが非常に高い(Oliveras & Novak, 1986)。逆に、一夫多妻であるアメリカハタネズミ(Oliveras & Novak, 1986)とモンタナハタネズミ(McGuire & Novak, 1986)の父親行動のレベルは低い。シロアシマウス属(*Peromyscus*)でも、一夫一妻の傾向の強い種のオスほど父親行動のレベルは高い(Wolff & Cicerello, 1991)。中でもカリフォルニアシロアシマウスは一夫一妻の傾向が最も強い種であり(Dewsbury, 1981)、父親行動のレベルも極めて高い(Gubernick & Alberts, 1987)。その他の種では、スナネズミが「つがい」を形成する種で一夫一妻の特徴を有し(Agren, 1976; Brown, Hauschild, Holman, & Hutchison, 1988)、そのオスは、メスと同程度の時間を巣の中

で仔と一緒に過ごすほど、父親行動のレベルが高い(Elwood, 1975)。逆に、ラットは一夫一妻の傾向が非常に弱い種であり(Dewsbury, 1981)、父親行動のレベルも極めて低い(Brown, 1986a)。マウスはラットに比べると一夫一妻の傾向が強く、父親行動のレベルも高い(Elwood, 1985)。

一夫一妻あるいは一夫多妻といった配偶システムは、見方を変えれば、その種のオスがどのような繁殖戦略をとっているかを示している。動物が自身の繁殖成功を高めるためにとり得る戦略には、仔を可能な限り増やすか、それとも少ない数の仔を確実に育てるかという二極がある。前者の場合、仔の数を増やすためには、オスは交尾する機会をできるだけ増やすしかなく、結果として、産まれた仔の世話よりも新しい交尾相手となるメスを探すことに時間を費やすことになる。これが一夫多妻の配偶システムとなる。一方、少ない数の仔でもそれを確実に生殖年齢まで生存させるためには、オスは他のメスとの交尾の機会を犠牲にして、仔の世話に時間とエネルギーを費やさなければならない。この必要性が一夫一妻の配偶システムを形成することになる。したがって、一夫一妻の種のオスが低いレベルの父親行動を示すのは、世話を必要とするような動物の仔の生存を確実にするため、むしろ当然のことなのである。

(2) 血縁性

父親行動という養育行動が、オスにとって自らの繁殖成功を高めるためのものであるならば、オスが、自分自身の仔に対しても他のオスの仔に対しても常に父親行動を示すのは適応的であるとは言えない。実際に、オスの成体は、仔に対して養育的行動のみを常に示すわけではなく、ときには傷つけ殺すような行動をとることもある。これは動物一般にみられる「仔殺し(infanticide)」である。この仔殺し行動に関する研究は、野外におけるハヌマン＝ランゲール(*Presbytis entellus*)の仔殺しの観察に始まっている(杉山, 1980)。この行動は、発表された当初、異常な行動であると考えられていた。しかし、ランゲールの群を新しく乗っ取ったオスは以前のリーダーであったオスの仔を殺すことによってその母親の発情を誘発し交尾をしていることが明らかになり、この仔殺し行動は、自分自身の繁殖機会を増やすための繁殖戦略であり適応行動であるという説明がなされるようになった(Hausfater & Hrdy, 1984)。

養育行動としての「父親行動」も、一見その対極的な行動と見える「仔殺し」も、どちらもオスの繁殖戦略の一側面であり、オスが仔に対していずれの

行動をとるかは、その仔が自身の仔であるか否か、すなわちどの程度血縁的な関係があるかによって規定されていることになる。

オスがこのような戦略をとるためには、自身の仔と他のオスの仔とを識別できることが不可欠となる。近年の研究により、齧歯類のオスにも仔の認知能力があることが分かってきている。例えば、CF-1系マウスのオスは、自分の仔よりも他の仔の匂いを多く嗅ぐこと(Ostermeyer & Elwood, 1983)、シロアシマウス(Halpin & Hoffman, 1987)、クビワレミング(*Dicrostonyx groenlandicus*) (Mallory & Brooks, 1978)、CD-1, ICR, Swiss-Webster系マウス(Huck, Soltis, & Coopersmith, 1982; Paul, 1986)のオスは、自らの仔には攻撃しないが未知の仔に対しては攻撃することが報告されている。

(3) 非性的社会的要因

父親行動の種内の変異は、性的あるいは非性的な社会的要因に規定されている。

そのひとつが養育環境である。McLeod & Brown (1988)によれば、22-90日齢の間メスの仔と一緒に飼育されたオスラットは、オスの仔と一緒に飼育されたオスラットに比べて、仔殺しをしない。また、C57BL/6J オスマウスを性成熟後に隔離飼育すると父親行動が増加し(Ghiraldi & Svare, 1986)、オスマウスを両親に養育させるか、同腹の仔が少ない条件で養育させると、童貞でも授乳姿勢を示す個体の割合が高くなる(児玉・松尾, 1990)、また、オスマウスを両親に養育させると新生仔に対する仔運びが増加する(Lyons, 1994)などの報告がある。

仔と接触した経験があるかどうか、仔に対するオスの行動に影響を及ぼす。童貞オスラットは、数日間仔にさらされると本来の仔殺し傾向を抑制し、養育的な行動を示すようになる(Rosenblatt, 1967)。また、Jakubowski & Terkel (1982)は、野生由来のオスマウスを、生後6週間、両親および次のリターと一緒にしておくと、父親行動をより多く示すようになることを報告した。

父親行動は、社会的な順位(dominance)の影響も受けることが分かっている。劣位のオスマウスは優位オスよりも父親行動を多く示し、仔殺しをする傾向は逆に優位オスの方が高い(Huck et al., 1982)。しかし、交尾を経験した後ではこの傾向は逆転する。すなわち、優位オスの方が劣位オスよりも父親行動を示すようになり、劣位オスは優位オスよりも仔殺しをするようになる(vom Saal & Howard, 1982)。

以上のように、父親行動は性に関わらない様々な社会的要因によって規定されている。一般に、オス

は、幼体期に両親による養育を受けること、異性の仔と一緒に育つこと、仔に接触する経験を持つことによって養育的になる。ただし、社会的な順位で示されているように、これらの要因の多くは以下に述べるような性的な社会的要因とも密接に関係している。

(4) 性的社会的要因

性的な社会的要因としては、交尾経験、メスとの同居、メスの匂いなどが挙げられる。

交尾経験は、オスラットの仔殺しを抑制するが、父親行動には影響しないこと(Brown, 1986a,b)、マウスでも同様に仔殺しを抑制するが、父親行動は交尾経験によって促進されること(vom Saal, 1985)が報告されている。これらの報告によると、この仔殺しの抑制効果は交尾の後約20日間持続するが、これはメスの妊娠期間にほぼ対応するものである。

メスとの同居については、ラットではオスが交尾後に妊娠メスと同居することによって仔殺しをしなくなること(Brown, 1986b)、カリフォルニアシロアシマウスでは妊娠メスと同居することによって童貞オスが通常の父親と同じ程度の父親行動を示すようになること(Gubernick & Nelson, 1989)などが報告されている。したがって、父親はメスと同居するという経験によって養育的になるということが出来る。さらに、水原・児玉・関口(1993)は、交尾と妊娠メスとの同居の両方を経験させることで、他者の仔に対して示すオスマウスの父親行動のレベルが、自身の仔に対して示す父親行動のレベルに最も近いものになることを見いだした。一方、一夫多妻であるアメリカハタネズミのオスは、仔と接触することによって父親行動のレベルをあげるが、母親との交尾や同居は父親行動に対してこのような促進効果を持たない(Storey & Joyce, 1995)。このことは、メスとの性的経験が父親行動に及ぼす影響が、その種の有する配偶システムと深く関わっていることを示唆している。

メスの匂いについては、カリフォルニアシロアシマウスのオスの父親行動が促進されるという報告がある(Gubernick & Alberts, 1987; Gubernick, 1990)。しかし、マウス(Elwood, 1985, 1986)やスナネズミ(Elwood & Ostermeyer, 1984)ではこのような影響はみられないので、父親行動のメスの匂いによる促進のメカニズムも、種によって異なるものなのかもしれない。

これらの性的な社会的経験による父親行動の促進のメカニズムは、オスにとって最初の仔が成功裏に養育されるように働いているものと考えられる。

(5) ホルモン

養育行動に影響を及ぼす成体の内的要因としては、ホルモンが第一に挙げられる。現在までのところ、母親の養育行動に影響を及ぼすと考えられているホルモンとしては、主に発情を司るエストラジオール、妊娠の維持と排卵を司るプロゲステロン、乳汁分泌と妊娠中の乳房発達とを刺激するプロラクチン、分娩や射精に関与するオキシトシンなどがある。

母親が養育行動を開始する妊娠後期から分娩後にかけては、エストラジオール、プロラクチン、オキシトシンの血中濃度が上昇し、プロゲステロン濃度が低下している(Rosenblatt, Siegel, & Mayer, 1979)。これらのホルモン変化を外因性のホルモン投与によって人為的に再現するために、エストロゲン・プロゲステロン・プロラクチンの3種を組み合わせて投与した場合には、エストロゲンの投与が養育行動を開始させ、その際にはプロゲステロン濃度の低下が必要条件であることが明らかとなっている(Rosenblatt & Siegel, 1975; Siegel & Rosenblatt, 1975a, b)。さらに子宮を除去したメスラットにプロゲステロンを投与すると養育行動が抑制される(Siegel & Rosenblatt, 1978)ことも知られている。プロラクチンに関しては、その血中濃度の上昇は養育行動に影響を及ぼさない(Rodriguez-Sierra, & Rosenblatt, 1977; Numan, Rosenblatt, & Komisaruk, 1977)という報告と、それが促進される(Bridges, DiBiase, & Loundes, 1985)という報告とがあり、一貫した結論は得られていない。オキシトシンについては、エストロゲンによって前処置された処女メスラットの脳室に、それを直接投与することによって養育行動が開始され、仔殺しが抑制されることが最近報告されている(Insel, 1992; McCarthy, 1990) (以上詳しくは、児玉, 1995参照)。

オスの父親行動に対してこれらのホルモンが及ぼす影響は、母親の養育行動の場合とは異なるようである。例えば、エストラジオールとプロゲステロンとを組み合わせると、オスマウスの巣作り行動が促進されるが、この効果はかなり不安定で、かつ非常に限られた範囲の用量によってしか示されない(Lisk, 1971)。また、エストラジオールとプロゲステロンは、オスが父親行動を示す場合にも、その内因性のホルモン濃度には大きな変化が見られない。プロラクチンやオキシトシンについては、メスとの交尾によってオスの血中におけるそれらのホルモン濃度が上昇することが知られている(Stoneham, Everitt, Hansen, Lightman, & Todd, 1985)が、外的に投与した場合に父親行動にどのような影響を及ぼ

すのかについては未だ明確ではない。

この他に、父親行動に関連しているホルモンとして、いわゆる男性ホルモンであるアンドロゲンがあげられる。齧歯類においては、このホルモンは周生仔期において中枢に作用し性分化を司っている。したがって新生仔期のオスの去勢はその個体の雌性化を導く。しかしながら、その時期の去勢が成育後の父親行動に及ぼす影響に関しては、それを減少させるという報告(Gandelman & vom Saal, 1975)と、増加させるという報告(Quadagno & Rockwell, 1972; McCullough, Quadagno, & Goldman, 1974)とがあり、必ずしも一致していない。さらに、成体時に去勢したラットにアンドロゲンを投与した場合でも、父親行動が抑制された(Leon, Numan, & Moltz, 1973)という報告と、効果がない(Rosenberg & Herrenköhl, 1976)という報告があり、その影響は明確ではない。

以上に述べた研究には、「オスの父親行動も、メスの母親の養育行動と同じホルモンメカニズムを有しており、したがって、オスを雌性化することで父親行動も増加するであろう」という仮定が含まれている場合が多かった。しかしながら、父親行動に及ぼすホルモンの効果は、必ずしも母親の養育行動のそれと対応するものではなく、オスを雌性化しても、父親行動が増加するとは限らない。したがって、オスの父親行動には、母親の養育行動とは異なるホルモンメカニズムを考える必要があるかもしれない。

齧歯類において、父親行動と母親の養育行動とのホルモンメカニズムが異なる可能性は、その分泌を促す機序からも示唆される。母親の養育を司るプロラクチンやオキシトシンなどのホルモンは、母親の妊娠、分娩といったその個体の内的生理的変化と直結して分泌される。しかしながら、父親行動の場合、アンドロゲン、プロラクチン、オキシトシンなどの血中濃度は、メスとの交尾(Stoneham et al., 1985)やメスとの同居(Gubernick & Nelson, 1989)、仔との同居(Brown & Moger, 1983)などの社会的経験によって変化する。したがって、父親行動には、前述したような社会的要因がより大きく関わっていると考えられる。

3. 父親が仔と母親とに及ぼす影響

従来、齧歯類の父親は仔の養育には不必要であるという考え方が一般的であり、かえって母親の正常な養育行動や仔の発達を妨害するという報告(Ahroon & Fidula, 1976)すらあった。しかしながら、父親行動の見られる種では、仔の養育期間中の父親の存在やその養育行動が仔の発達に対して様々な有

益な影響を及ぼすという多くの知見が得られており、近年においては、むしろ父親が必要であるという考え方が優勢となっている。

父親の存在の影響を調べるための最も一般的な実験法として、母親のみに養育された仔の群と、父親と母親の両方に養育された仔の群とを比較するパラダイムが採られる。以下に挙げる報告でも、そのほとんどがこのパラダイムによるものである。

(1) 仔に及ぼす影響

父親が仔に及ぼす影響は、仔に対する直接的影響と母親を通じた間接的影響とに分けられる。仔に対する影響は、時間的な観点からさらに二つに大別することができる。一つは、離乳までの身体的行動の初期発達(生存率、体重、発毛・開眼・開耳の時期など)に及ぼす即時的(immediate)な効果であり、もう一つは、それ以降の発達(性成熟の時期、活動性・情動性・攻撃性など)に及ぼす将来的(remote)な効果である。

父親との同居による即時的な効果としては、マウスにおける開眼時期の加速や生存率の上昇および体重増加(Fullerton & Cowley, 1971; Barnett & Dickson, 1985)、カリフォルニアシロアシマウスにおける体重の増加(Dudley, 1974b; Gubernick, Wright & Brown, 1993)、スナネズミにおける開眼時期の加速と行動的発達の促進(Elwood & Bloom, 1978)、アメリカハタネズミにおける体重の増加(Storey & Snow, 1987)、キャンベルキヌゲネズミ(*Phodopus campbelli*)の生存率の上昇(Wynne-Edwards & Lisk, 1989)、アメリカハタネズミの体重の増加(Storey & Snow, 1987)などを挙げることができる。ただし、マウスの生存率、体重(Priesnall & Young, 1978)、ミナミバッタマウスの生存率、成長(McCarty & Southwick, 1977b)、クビワレミングの生存率、体重、開眼時期(Shilton & Brooks, 1989)などに関して、有意な影響の得られなかった報告もある。

父親との同居の将来的効果としては、マウスでは、メスの仔の性成熟の加速(Bradley, 1969, Fullerton & Cowley, 1971)、オープンフィールド活動性の増加(Fullerton & Cowley, 1971)、攻撃性の昂進(Mugford & Nowell, 1972; Wuensch & Cooper, 1981)などが報告されている。メスの性成熟に及ぼす父親の促進効果はシカシロアシマウス(*Peromyscus maniculatus*)でもみられた(Garcia & Whitsett, 1983)。Smith & Simmel (1977)は、二つの近交系マウス(A/J, C57BL/6J)の間で養父交換を行ない、社会的探索行動や攻撃性に関して仔は養父の影響を受けることを見いだした。ミナミバッタマウスの父親

は、仔のオープンフィールド活動性と異種他個体(マウス)への攻撃性を増加させ、痙攣発作の生起率を低下させることが明らかとなっている(McCarty & Southwick, 1977c)。

以上のように、父親行動の持つ即時的効果は、多くの場合仔にとって有益なものであることが知られている。また、活動性や攻撃性や探索行動の促進、性成熟時期の加速などの将来的効果も、仔の生存を高める方向に働いているものと考えられる。

(2) 母親に及ぼす影響

父親の存在は仔に対して影響を及ぼしていると同時に、母親の行動をも変化させている。

例えば、マウス(Priesnall & Young, 1978)、スナネズミ(Elwood & Broom, 1978)などでは、父親が存在することによって母親の養育行動が減少する。これは、一方の親が巢外にいるときにはもう一方の親が巢内にいることから、むしろ父親と母親との協調の結果と考えるべきものである(Elwood, 1979)。また、父親が存在すると母親は出産後の発情中に交尾を行なって再び妊娠する場合がある。妊娠すると、スナネズミやマウスの母親はケージを噛む行動を多く示してあまり仔を舐めなくなり(Elwood & Broom, 1978; Wuensch & Cooper, 1981)、ラットの母親は次の出産の数日前には養育行動のレベルを全般的に低下させる(Rowland, 1981)という報告がある。このような場合には、母親による養育行動の低下が父親行動によって補われている可能性が考えられる。さらに、バクマウスの父親の尿によって母親の養育行動が増加することも報告されている(Duvall, Scudder, Southwick, & Schultz, 1982)。

以上のように、仔の養育期間中に父親が母親の養育行動を様々な形で変化させていることが示されている。父親-母親-仔の三者間の中で、父親は母親の行動を変化させることによって間接的に仔へ影響を及ぼしている可能性があるが、このような間接的な影響については研究が少なく依然として明らかにされていない。

まとめ

従来より、母親が仔に授乳する哺乳類では、母親による仔の世話が重視されてきた。しかし、魚類、両生類、鳥類などの他の動物と同様、哺乳類でも齧歯類やイヌ科やヒトをはじめとして父親による世話(父親行動)が多くの種で見られる。したがって、動物界全体としては父親行動は普遍的なものと言うことができる。

父親行動は齧歯類でも普通にみられるが、それぞれの種によって観察される父親行動は量的および質的にかなりの変異があり、また同一種内でも変異が大きい。このような父親行動の変異を規定している要因には、種間変異の要因として配偶システム、種内変異の要因として血縁性、性的および非性的社会的経験、内分泌系の変化などを挙げることができる。齧歯類の母親の養育行動は個体内の内的生理学的な内分泌系の変化によって生じている部分が大いなのに対し、父親行動には、内分泌系の変化だけではなく、それを引き起こす、メスとの交尾および同居、仔との接触経験、順位といった社会的経験もしくは社会的状況の要因が大きく関わっている。このことは、父親行動のメカニズムが、母親の養育行動のそれとは異なることを示唆する。

父親行動は、それが仔に対する養育的な行動である以上、仔に及ぼす影響は最も重要な問題となる。父親が仔に及ぼす影響は、多くの場合仔にとって有益なものであるが、そのような影響を検討する際には、以下のような点を考慮しなければならないと考えられる。

第一に、実験環境の問題である。従来の研究の多くで標準的に採用されているのは、餌・水が自由に与えられ、温度をはじめとしたその他の環境も、動物にとっては大きなコストを払うことなく生存できる環境である。ところが自然場面はそれとは大きく異なり、採餌したり、仔を育てたり、捕食者や同種他個体から仔を守る必要がある。このような自然場面では、仔の生存や成長に父親が関わる必要性がより大きくなるに違いない。したがって、生態学的にみて適切な場面を設定することは、仔の成長・発達に及ぼす父親行動の影響を明確にするために必要となるだろう(Elwood, 1983; Brown, 1993)。実際、飼育環境の温度変化や、採餌行動を必要とする条件を導入すると、父親の存在が仔の生存率を高めるといふ報告がある(Gubernick et al., 1993)。

父親が仔に及ぼす影響を考える上で次に重要なことは、養育場面における実際の行動的相互作用を検討することである。父親が仔に及ぼす影響の程度は、父親の仔に対する行動的な関わり の程度と深く関わっているであろうから、父親行動の量的レベルが高い動物においては、父親が仔に与える影響もまた大きく、もともとの父親行動の量的レベルが低い動物では、父親を剥奪しても、仔の成長にはさほど影響を及ぼさないかもしれない。さらに、父親行動には質的な差異もある。すなわち、どのような父親行動が仔の成長や発達のどのような側面に影響しているのかを明らかにする必要があるだろう。加えて、

両親による養育場面には当然母親もまた存在する。父親が母親にも影響を及ぼしているという報告があることは、父親は、母親を通して間接的に仔に影響を及ぼしている可能性が大きいことを示唆するものである。以上のことから、父親が仔に及ぼす影響は、父親-母親-仔の三者が存在する養育場面において、その三者間の行動的な相互の関わり合いの中に見出していく必要がある。

しかしながら、従来の研究の多くは、父親がいるかないかが仔にどのような影響をもたらすかを単純に比較するものであった。中でも、将来的効果に関する研究の多くは、父親行動の研究というよりも初期経験(early experience)の文脈から行なわれたものである。そこでは多くの場合、父親はあくまで仔の刺激づけ(stimulation)要因としてみなされたにすぎず、父親というよりも「成体オス」というひとつの外的刺激として扱われてきた。ここでは、父親と仔との現実の行動的関わりはほとんど無視されてきたのである。

養育に関与するものとして父親をとらえる父親行動研究の観点からは、仔の成長結果だけを問題とすべきではない。その場面において父親が仔および母親に対して何をしているか、父親の影響を受けた母親は仔にどのように行動しているのか、そして、そのような両親に対して仔がどのように応えているのかといった、養育場面における父親-母親-仔という三者間の実際の行動的な関わりをより重視していかなければならないであろう。そのために、今後は、父親行動そのものを詳細に観察し、それを母親の行動、および仔の成長や発達や行動と対応づけるような研究が必要となる。

引用文献

- Agren, G. 1976 Social and territorial behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) under seminatural conditions. *Biology of Behaviour*, **1**, 267-285.
- Ahroon, J.K., & Fidura, F.G. 1976 The influence of the male on maternal behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Animal Behaviour*, **24**, 372-375.
- Barnett, S.A., & Dickson, R.G. 1985 A paternal influence on survival of wild mice in the nest. *Nature*, **317**, 617-618.
- Bradley, E.A. 1969 Some effects of rearing young mice in the presence of adult male and female mice of the same strain. *Papers in Psychology*, **3**, 61-62.

- Bridges, R.S., DiBiase, R., & Loundes, D.D. 1985 Prolactin stimulation of maternal behavior in female rats. *Science*, **227**, 782-784.
- Brown, R.E. 1986a Paternal behavior in the male Long-Evans rat (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, **100**, 162-172.
- Brown, R.E. 1986b Social and hormonal factors influencing infanticide and its suppression in adult male Long-Evans rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, **100**, 155-161.
- Brown, R.E. 1993 Hormonal and experiential factors influencing parental behaviour in male rodents: An integrative approach. *Behavioural Processes*, **30**, 1-28.
- Brown, R.E., Hauschild, M., Holman, S.D., & Hutchison, J.B. 1988 Mate recognition by urine odors in the Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Behavioral and Neural Biology*, **49**, 174-183.
- Brown, R.E., & Moger, W.H. 1983 Hormonal correlates of parental behavior in male rats. *Hormones and Behavior*, **17**, 356-365.
- Dewsbury, D.A. 1981 An exercise in the prediction of monogamy in the field from laboratory data on 42 species of muroid rodents. *The Biologist*, **63**, 138-162.
- Dewsbury, D.A. 1985 Paternal behavior in rodents. *American Zoologist*, **25**, 841-852.
- Dudley, D. 1974a Paternal behavior in the California mouse, *Peromyscus californicus*. *Behavioral Biology*, **11**, 247-252.
- Dudley, D. 1974b Contributions of paternal care to the growth and development of the young in *Peromyscus californicus*. *Behavioral Biology*, **11**, 155-166.
- Duvall, D., Scudder, K.M., Southwick, C.H., & Schultz, N.J. 1982 Paternal urine elicits increased maternal care in grasshopper mice. *Behavioral and Neural Biology*, **34**, 221-225.
- Elwood, R.W. 1975 Paternal and maternal behaviour in the Mongolian gerbil. *Animal Behaviour*, **23**, 766-772.
- Elwood, R.W. 1979 Maternal and paternal behavior of the Mongolian gerbil: A correlational study. *Behavioral and Neural Biology*, **25**, 555-562.
- Elwood, R.W. 1983 Paternal care in rodents. In R.W. Elwood (Ed.), *Parental behaviour of Rodents*. New York: John Wiley and Sons. Pp. 235-257.
- Elwood, R.W. 1985 Inhibition of infanticide and onset of paternal care in male mice (*Mus musculus*). *Journal of Comparative Psychology*, **99**, 457-467.
- Elwood, R.W. 1986 What makes male mice paternal? *Behavioral and Neural Biology*, **46**, 54-63.
- Elwood, R.W., & Broom, D.M. 1978 The influence of litter size and parental behavior on the development of Mongolian gerbil pups. *Animal Behaviour*, **26**, 438-454.
- Elwood, R.W., & Ostermeyer, M.C. 1984 Infanticide by male and female Mongolian gerbil: Ontogeny, causation, and function. In Hausfater, G., & Hrdy, S.B. (Eds.), *Infanticide*. New York: Aldine, Pp. 367-386.
- Fullerton, C., & Cowley, J.J. 1971 The differential effect of the presence of adult male and female mice on the growth and development of the young. *Journal of Genetic Psychology*, **119**, 89-98.
- Galef, B.G., & Clark, M.M. 1971 Social factors in the poison avoidance and feeding behavior of wild and domesticated rat pups. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, **75**, 341-357.
- Gandelman, R., & vom Saal, F.S. 1975 Pup-killing in mice: The effects of gonadectomy and testosterone administration. *Physiology and Behavior*, **15**, 647-651.
- Garcia, I.M.P.S., & Whitsett, J.M. 1983 Influence of photoperiod and social environment on sexual maturation in female deer mice. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, **97**, 127-134.
- Ghiraldi, L.L., & Svare, B. 1986 Postpubertal isolation decreases infanticide and elevates parental care in C57BL/6J male mice. *Physiology and Behavior*, **36**, 59-62.
- Gittleman, J.L. 1981 The phylogeny of parental care in fishes. *Animal Behaviour*, **29**, 936-941.
- Gubernick, D.J. 1990 A maternal chemosignal maintains paternal behavior in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. *Animal Behaviour*, **39**, 169-177.
- Gubernick, D.J., & Alberts, J.R. 1987 The biparental care system of the California mouse, *Peromyscus californicus*. *Journal of Comparative Psychology*, **101**, 169-177.
- Gubernick, D.J., & Nelson, R.J. 1989 Prolactin and parental behavior in biparental California mouse, *Peromyscus californicus*. *Hormones and Behavior*, **2**,

- 203-210.
- Gubernick, D.J., Wright, S.L., & Brown, R.E. 1993 The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. *Animal Behaviour*, **46**, 539-546.
- Halpin, Z.T., & Hoffman, M.D. 1987 Sibling recognition on the whitefooted mouse, *Peromyscus leucopus*: association or phenotype matching? *Animal Behaviour*, **35**, 563-570.
- Hartung, T.G., & Dewsbury, D.A. 1979 Paternal behavior in six species of muroid rodents. *Behavioral and Neural Biology*, **26**, 466-478.
- Hatfield, D.M. 1935 A natural history study of *Microtus californicus*. *Journal of Mammalogy*, **16**, 261-271.
- Hausfater, G., & Hrdy, S.B. (Eds.) 1984 *Infanticide: Comparative and Evolutionary Perspectives*. New York: Aldine.
- Honer, B.E. 1947 Paternal care of young mice of the genus *Peromyscus*. *Journal of Mammalogy*, **28**, 31-36.
- Horner, B.E., & Taylor, J.M. 1968 Growth and reproductive behavior in the southern grasshopper mouse. *Journal of Mammalogy*, **49**, 644-660.
- Huck, U.W., Soltis, R.L., & Coopersmith, C.B. 1982 Infanticide in male laboratory mice: Effects of spcial status, prior sexual experience, and basis for discrimination between related and unrelated young. *Animal Behaviour*, **30**, 1158-1165.
- Insel, T.R. 1992 Oxytocin — A neuropeptide for affiliation: Evidence from behavioral, receptor autoradiographic, and comparative studies. *Psychoneuroendocrinology*, **17**, 3-35.
- Jakubowski, M., & Terkel, J. 1982 Infanticide and caretaking in nonlactating *Mus musculus*: Influence of genotype, family group and sex. *Animal Behaviour*, **30**, 1029-1035.
- Kleiman, D. G., & Malcolm, J. R. 1981 The evolution of male parental investment in mammals. In Gubernick, D.J., & Klopfer, P. H. (Eds.), *Parental care in mammals*. New York: Plenum Publishing Corporation. Pp. 347-387.
- 児玉典子 1995 齧歯類の子育てと子別れ 根ヶ山光一・鈴木晶夫(編著) 子別れの心理学 福村出版 Pp. 93-112.
- 児玉典子・松居尚子 1990 成体マウスの養育行動に及ぼす初期養育環境の効果. 動物心理学研究, **40**, 49-50.
- Leon, M., Numan, M., & Moltz, H. 1973 Maternal behavior in the rat: Facilitation through gonadectomy. *Science*, **179**, 1018-1019.
- Lisk, R.D. 1971 Oestrogen and progesterone synergism and elicitation of maternal nest-building in the mouse (*Mus musculus*). *Animal Behaviour*, **19**, 606-610.
- Lyons, J.P. 1994 Effects of biparental care and age of stimulus pups on care-giving by male and female virgin mice, *Mus musculus*. *Animal Behaviour*, **48**, 228-231.
- Mallory, F.F., & Brooks, R.J. 1978 Infanticide and other reproductive strategies in the collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*. *Nature*, **273**, 144-146.
- Marques, D.M., & Valenstein, E.S. 1976 Another hamster paradox: More males carry pups and fewer kill and cannibalize young than do females. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **90**, 653-657.
- Marques, D.M., & Valenstein, E.S. 1977 Individual differences in aggressiveness of female hamsters: Response to intact and castrated males and to females. *Animal Behaviour*, **25**, 131-139.
- McCarthy, M.M. 1990 Oxytocin inhibits infanticide in female house mice (*Mus domesticus*). *Hormones and Behavior*, **24**, 365-375.
- McCarty, R., & Southwick, C.H. 1977a Patterns of paternal care in two cricetid rodents, *Onychomys torridus* and *Peromyscus leucopus*. *Animal Behaviour*, **25**, 945-948.
- McCarty, R., & Southwick, C.H. 1977b Paternal care and the development of behavior in the southern grasshopper mouse, *Onychomys torridus*. *Behavioral Biology*, **19**, 476-490.
- McCarty, R., & Southwick, C.H. 1977c Effects of paternal environment on the prevalence of convulsive seizures in *Onychomys torridus*. *Developmental Psychobiology*, **10**, 359-364.
- McCullough, J., Quadagno, D.M., & Goldman, B.D. 1974 Neonatal gonadal hormones: Effect on maternal and sexual behavior in the male rat. *Physiology and Behavior*, **12**, 183-188.
- McGuire, B., & Novak, M. 1986 Parental care and its relationship to social organization in the montane vole (*Microtus montanus*). *Journal of Mammalogy*,

- 67, 305-311.
- McLeod, P.J., & Brown, R.E. 1988 The effects of prenatal stress and postweaning housing conditions on parental and sexual behavior of male Long-Evans rats. *Psychobiology*, **16**, 372-380.
- 水原敏子・児玉典子・関口茂久 1993 父親マウスの養育行動. *動物心理学研究*, **43**, 29.
- Mugford, R.A., & Nowell, N.W. 1972 Paternal stimulation during infancy: Effects upon aggression and open-field performance of mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **79**, 30-36.
- Numan, M., Rosenblatt, J.S., & Komisaruk, B.R. 1977 The medial preoptic area and onset of maternal behavior in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **91**, 146-164.
- Oliveras, D., & Novak, M. 1986 A comparison of paternal behaviour in the meadow vole *Microtus pennsylvanicus*, the pine vole *M. pinetorum* and the prairie vole *M. Ochrogaster*. *Animal Behaviour*, **34**, 519-526.
- Ostermeyer, M.C., & Elwood, R. W. 1983 Pup recognition in *Mus musculus*: Parental discrimination between their own and alien young. *Developmental Psychobiology*, **16**, 75-82.
- Paul, L. 1986 Infanticide and maternal aggression: Synchrony of male and female reproductive strategies in mice. *Aggressive Behavior*, **12**, 1-11.
- Priestnall, R., & Young, S. 1978 An observational study of caretaking behavior of male and female mice housed together. *Developmental Psychobiology*, **11**, 23-30.
- Quadagno, D.M., & Rockwell, J. 1972 The effect of gonadal hormones in infancy on maternal behavior in the adult rat. *Hormones and Behavior*, **3**, 55-62.
- Ridley, M. 1978 Paternal care. *Animal Behaviour*, **26**, 904-932.
- Rodriguez-Sierra, J.F., & Rosenblatt J.S. 1977 Does prolactin play a role in estrogen-induced maternal behavior in rats: Apomorphine reduction of prolactin release. *Hormones and Behavior*, **9**, 1-7.
- Rosenberg, P.A., & Herrenkohl, L.R. 1976 Maternal behavior in male rats: Critical times for the suppressive action of androgens. *Physiology and Behavior*, **16**, 293-297.
- Rosenblatt, J.S. 1967 Nonhormonal basis of maternal behavior in the rat. *Science*, **156**, 1512-1514.
- Rosenblatt, J.S., & Siegel, H.I. 1975 Hysterectomy-induced maternal behavior during pregnancy in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **89**, 685-700.
- Rosenblatt, J.S., Siegel, H.I., & Mayer, A.D. 1979 Progress in the study of maternal behavior in the rat: Hormonal, nonhormonal, sensory, and developmental aspects. In Rosenblatt, R.A. Hinde, C.B., & Busnel, M.C. (Eds.), *Advances in the study of behavior*. Vol. 10. New York: Academic Press. Pp. 225-311.
- Rowell, T.E. 1961 Maternal behaviour in nonmaternal golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Animal Behaviour*, **9**, 11-15.
- Rowland, D.L. 1981 Effects of pregnancy on maintenance of maternal behavior in the rat. *Behavioral and Neural Biology*, **31**, 225-235.
- Ruffer, D.G. 1965a Sexual behaviour of the northern grasshopper mouse (*Onychomys leucogaster*). *Animal Behaviour*, **13**, 447-452.
- Ruffer, D.G. 1965b Burrows and burrowing behavior of *Onychomys leucogaster*. *Journal of Mammalogy*, **46**, 241-247.
- Shilton, C.M., & Brooks, R.J. 1989 Paternal care in captive collared lemmings (*Discrostonyx richardsoni*) and its effect on development in the offspring. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 2740-2745.
- Siegel, H.I., & Rosenblatt, J.S. 1975a Hormonal basis of hysterectomy-induced maternal behavior during pregnancy in the rat. *Hormones and Behavior*, **6**, 211-222.
- Siegel, H.I., & Rosenblatt, J.S. 1975b Estrogen-induced maternal behavior in hysterectomized-ovariectomized virgin rats. *Physiology and Behavior*, **14**, 465-471.
- Siegel, H.I., & Rosenblatt, J.S. 1978 Duration of estrogen stimulation and progesterone inhibition of maternal behavior in pregnancy-terminated rats. *Hormones and Behavior*, **11**, 12-19.
- Smith, M.L., & Simmel, E.C. 1977 Paternal effects on the development of social behavior in *Mus musculus*. *Developmental Psychobiology*, **10**, 151-159.
- Stoneham, M.D., Everitt, B.J., Hansen, S., Lightman, S.L., & Todd, K. 1985 Oxytocin and sexual behaviour in the male rat and rabbit. *Journal of Endocrinology*, **107**, 97-106.
- Storey, A.E., & Joyce, T.L. 1995 Pup contact promotes paternal responsiveness in male meadow

- voles. *Animal Behaviour*, **49**, 1-10.
- Storey, A.E., & Snow, D.T. 1987 Male identity and enclosure size affect paternal attendance of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Animal Behaviour*, **35**, 411-419.
- 杉山幸丸 1980 仔殺しの行動学—霊長類社会の維持機構をさぐる— 北斗出版.
- Trivers, R.L. 1985 *Social evolution*. California: Benjamin / Cummings. (中嶋康裕・福井康雄・原田泰志訳 1991 生物の社会進化 産業図書)
- vom Saal, F.S. 1985 Time-contingent change in infanticide and parental behavior induced by ejaculation in male mice. *Physiology and Behavior*, **34**, 7-15.
- vom Saal, F.S., & Howard, L.S. 1982 The regulation of infanticide and parental behavior: Implications for reproductive success in male mice. *Science*, **215**, 1270-1272.
- Waring, A., & Perper, T. 1979 Parental behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). I. Retrieval. *Animal Behaviour*, **27**, 1091-1097.
- Waring, A., & Perper, T. 1980 Parental behaviour in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). II. Parental interactions. *Animal Behaviour*, **28**, 331-340.
- Wells, R.D. 1981 Parental behavior of male and female frogs. In Alexander, R.D., & Tinkle, D.W. (Eds.), *Natural selection and social behavior*. New York: Chiron Press. Pp. 184-197.
- Wilson, S. C. 1982 Parent-young contact in prairie and meadow voles. *Journal of Mammalogy*, **63**, 300-305.
- Wolff, J.O., & Cicirello, D.M. 1991 Comparative paternal and infanticidal behavior of sympatric white-footed mice (*Peromyscus leucopus noveboracensis*) and deermice (*P. maniculatus nubiterrae*). *Behavioral Ecology*, **2**, 38-45.
- Wuensch, K.L., & Cooper, A.J. 1981 Prewaning paternal presence and later aggressiveness in male *Mus musculus*. *Behavioral and Neural Biology*, **32**, 510-515.
- Wynne-Edwards, K.E., & Lisk, R.D. 1989 Differential effects of paternal presence on pup survival in two species of dwarf hamster (*Phodopus sungoris* and *Phodopus campbelli*). *Physiology and Behavior*, **45**, 465-469.

—1995. 9.30受稿—