

マウスにおける性行動研究の最近の動向

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

Studies on sexual behavior in mice: A review

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

Since the main concern in the study of sexual behavior has been about the motivational mechanism of males, only consummatory behaviors such as mounting, intromission and ejaculation, have been observed in most research. However, there seem to be two problems in those studies. One is the ignoring of all non-sexual behavior in experimental tests and the other is to neglect a possible role played by females in a sexual interaction with males. Recently, many studies indicate an important role of females in sexual interaction to arouse and maintain the sexual behavior of males up to completion. Females have been regarded as having three important aspects; attractivity, proceptivity and receptivity, which are necessary for the accomplishment of mating. We reviewed research on sexual behavior of females, and discussed several issues, specifically about the proceptive behavior in female mice.

Key words : sexual behavior, female mice, attractivity, proceptivity, receptivity

歴史的背景

オスの動因研究

性行動は、自然に生じやすく、種内ではステレオタイプであり、しかも多くの動物に共通に示される行動であるので、これまで非常に多くの研究が行われてきた。

1950年代以降に行われてきた研究の多くは、オスの性動因メカニズムを解明しようと試みるものであった。例えば、Beach (1956) は、性動因をマウンティング (mounting) を司るSAM (sexual arousal mechanism) と射精 (ejaculation) を司るIEM (intromission and ejaculation mechanism) の2つの機構に分けてとらえるdual-factor modelを提唱した。またSachs & Barfield (1976) は、Beachの述べたIEMの中に、さらに、毎回の挿入 (intromission) による興奮を蓄積して射精閾値まで高めるejaculation processing systemと、ある時間間隔で

マウント、挿入を発現させるcopulatory pacing systemの2つのコンポーネントが存在すると主張している。しかしながら、どのようなモデルが最適であるかは、まだ確定しているわけではない。

二つの問題点

1. 完了行動以外の行動の無視

このような研究の流れには、大きく分けて二つの問題点があった。その第一は、性行動の実験場面における、完了行動以外の行動の無視である。このような動因研究の対象としての性行動の測度というのは、マウンティング、挿入あるいは射精といった、雄の完了行動に関する様々な潜時、頻度、あるいは持続時間といった量的測度に限られていた。しかしながら、性行動の実験場面で示される行動は、このような完了行動だけではない。Dewsbury (1967) は、「もし、典型的な性行動の頻度データの代表としてBeach & Jordan (1956) のデータを用い、典型的

な挿入持続時間データの代表としてPierce & Nuttall (1961) のものを用いたなら、典型的なラットの性行動テストでは、全体のわずか1パーセントの時間が、実際の挿入に費やされているだけであるということを見ることができる。」(Pp.154)と述べている。そして、彼は残りの99パーセントの行動がほとんど体系的の研究にかけられていないのを批判して、ラットを用いて、射精前後での様々な行動を雌雄それぞれについて測定し、比較している。それによると生殖器部位のグルーミング (genital grooming) や不動姿勢 (immobility) などの行動が、射精の前後で大きく量的に変化することから、それらが交尾行動と深く関係のあることを示している。さらに、雌雄の行う相互作用を明らかにする目的から、Burley (1979) はモンゴルネズミの性行動を、系列分析を用いて記述している。また、Spruijt & Meyerson (1987) は、老齢オスラットと若齢オスラットの性行動を系列分析を用いて比較し、老齢ラットにおける性的能力の減退が、単一の行動の有無ではなく、むしろ行動の順序性 (ordering) の崩壊に起因することを示している。

2. メスの役割の無視

もう一つの問題は、メスの役割の無視である。オスの性的動因に重きをおいた研究の根底にあるのは、性行動の成立にはオスの動因レベルが重要であり、メスの役割は無視してよいという考え方である。当時、メスは発情してさえいれば、オスがマウンティングを行ってきたときにロードシス (lordosis) を示してそれを受け入れるという受動的な存在であり、性行動の発現にはなんの役割も果たしていないというような捉え方をされていた。しかしながら、1960~70年代にメスの重要性を示す多くの研究が提出されて、このような考え方に対する批判 (Madlafousek & Hlíňák, 1971; Doty, 1974) が提出されてきた。例えば、ラットのオスは、メスの行動的な差異によって、そのメスが発情しているかどうかを見分けることができる (Thor & Flannelly, 1978)。また、Krieger et al. (1976) は、射精後のオスラットの行動が、メスの行動を変え、さらにメスの行動が、次の射精までの時間を変化させるとして、齧歯類の交尾というのは雌雄の相互作用によって成り立つものであると主張している。さらに、ear-wiggling, presenting posture, hopping, dartingなど、オスを誘惑する機能を有する行動の存在も明らかとなってきた (Madlafousek & Hlíňák, 1977)。また、このようなメスの性行動に関与している動因について、Trevor & Nuttall (1961) はオスとは異なり、嫌悪的な動因が働いていることを報告している。

彼らはメスラットが自由にオスから逃げていけるような装置で実験したところ、メスは決まったペースでオスから離れて行ったことから、メスの性的動因は、オスに近づいていこうとするものと、オスを嫌って、離れていこうとする二つの動因から構成されていると主張した。そのほかにも、メスが交尾時に果たしている役割に関して、嗅覚手がかりの重要性を指摘した研究 (Stern, 1970; Thor & Flannelly, 1977) や、交尾時の超音波によるコミュニケーションを取り扱った研究 (Thomas et al., 1981; Thomas & Barfield, 1985) が成されるようになってきた。

性行動の定義

以上のような観点から、性行動をオスの完了行動からだけで捉えていくやり方では不十分であることが明かとなってきた。同時に、性行動の意味が拡大され、性行動と言った場合に、具体的にどのような行動を指しているのかが曖昧になってきた。本来は、生殖を行うという意味で、授精に直接関係する行動のみを性行動と考えていたが、先にも述べたようにそれでは不十分である。また、生殖に関係する行動として広く性行動を捉えれば、交尾に先立った求愛行動、テリトリーの確立や維持、営業活動、メスを競っての闘争行動、さらには出産後の育児も性行動の一部として考えることもできる。どのような範囲で性行動を捉えるかは、研究の目的や、研究の対象となる動物種によって様々であるが、混乱を避けるために、便宜的に性行動の定義を行い、関連する用語と区別したいと思う。まずここでは、雌雄が実際に出会った後に行う相互作用全てを性行動と定義する。さらに性行動に含まれる概念として、マウンティング以降の完了行動は、交尾行動 (copulatory behavior) とし、雌雄間で行われる相互作用の内、交尾行動に直接なんらかの関与を持つものを、性的相互作用 (sexual interaction) と呼ぶことにする。概念的には、雌雄の相互作用の中には、性的相互作用の他にも、例えば同性同士でも普遍的にみられる相互作用も存在するだろう。これらの行動が直接に、交尾行動に関与しないとしても、それは二個体間の関係の確立と維持になんらかの役割を果たしており、その上で交尾行動の成立があるという意味においては、交尾に必要な不可欠な行動である。そこで、本論文の中では、そのような行動まで含めて性行動と定義しておく。

マウスの性行動の研究

マウスの性行動の質的記述

マウスの性行動についての最初の体系だった記述は、Reed (1946) のものであろう。彼はそれまでの研究者の記述を幾つか引用しているが、彼自信が述べているように、そこに集められているデータは数も少なく、研究者間で相矛盾する内容も多い。以下に大まかにそれをまとめる。「マウスの交尾はおおむね夜中に起こる。まずオスがメスの生殖器付近の匂いを嗅ぎにやってくるが、メスは無関心である。しかし、オスが離れると、メスの方から近づいていく。オスがマウンティングしようとする、メスは後肢で蹴り上げたり鳴き声を上げたりして拒絶の反応を示す。交尾の時間は、15から60分、マウンティングは20秒ほど続き、何回かのマウンティングの後に射精に至る。射精時には、オスはメスをつかんで横倒しになり、二匹ともしばらくそのままじっとしている。射精が起こると、その後12から24時間は次の交尾は起こらないが、新しいメスを入れてやると、再び交尾を始めることがある。」次に、マウスの性行動を記述した研究者としてあげられるのは、Lipkow (1960) であろう。彼は実験室内で観察を行い、マウスの性行動の特徴をまとめた。それによると、「メスは発情期でも拒絶の態度を示す。オスは射精までに複数回のマウンティングを行い、マウンティングの中止は普通オスが行う。射精時にはオスはメスをつかんで横倒しになる」ということである。また、King (1956) は、隔離飼育による攻撃行動と性行動の関係の研究の中で、C57BL/10の交尾行動について、メスが拒絶的であることを除いては、ラットの交尾行動と類似していると記述している。しかし、マウスの研究は、ラットと比較すると数も少なく、いずれの研究も、観察したままを記述したものが多く、何を指標に性行動の分析をしていくのかもよく定まっていなかった。

マウスにおける性行動の研究が盛んになったのは、McGill (1962) が性行動研究に、行動遺伝学的手法を取り入れてからであろう。彼は、C57BL、DBA/2、BALB/cの3系統の近交系を用いて、性行動の詳細な記述と近交系間の比較を行った。彼はマウスの性行動について、「オスマウスの交尾行動のパターンは、マウントと、射精に至るような挿入を伴ったマウントから成る。オスはマウントすると、メスの横腹に前肢を置き、同時に素早いスラスト (thrust) を行う。うまく挿入されると、スラストの速度は遅くなり、1秒間平均0.7回ぐらいになる。挿入後のスラストは、ゆったりとした速度と大きな振幅により、

挿入していない場合のスラストと容易に区別することができる。オスは一方の後肢を床につけ、もう一方の後肢をメスの体の上に置く。メスは四肢をしっかり支え、腰や尾を上げて、オスが離れるまでその姿勢をとる。(中略)何回かの挿入の後、オスは射精に至る。射精をともなった挿入の時は、スラストのテンポが早くなる。最後に、オスは強く震えて、後肢を床から上げ、四肢でメスをつかんで横倒しになる。多くの場合、メスと一緒に倒れる。また、一緒に倒れない場合でも、メスはマウンティングの時の姿勢を保ち、25秒ほどそのままの姿勢でいる。この期間を射精時間 (ejaculation duration) と呼ぶ。(中略)射精後、両方の動物は、毛づくろいを始める。しばしばオスは射精時間の最後にメスの背中を噛む。24時間以内に2回以上の交尾があることはめったにないが、新しいメスを入れてやると、オスは2、3時間で交尾を始めることもある。また、もっと稀に同じメスと2回目の交尾を行うこともある。2回目は、1回目の射精に要したのよりも少ない挿入回数で射精に至る。」(Pp. 343-344) と記している。

性行動の遺伝的研究

1. 各系統の行動特性

前述したようにMcGill (1962) は、行動遺伝学的手法を性行動研究の中に取り入れた。彼は、質的記述だけではなく、3系統の近交系オスマウスの性行動について、16の量的測度を用いて比較を行い、そのうち12の測度で統計的に有為な行動的差異を見いだした。各系統の特徴を述べると、C57BLは、短い時間で挿入を行い、挿入間隔も短い。DBA/2は、挿入潜時、挿入間隔、挿入前のマウント持続時間が、他の2系統よりも有意に長く、また、少ない回数の挿入とスラストで射精に達した。BALB/cは、射精までに長い時間を必要とし、挿入回数も、スラストの数も多かった。彼の用いた指標は、Dewsbury, et al. (1979) などによって若干の修正を加えられているものの、後の研究の基礎となっている。また、Levine et al. (1966) は、ST/JとCBA/Jの比較を行い、ST系のオスの方が、様々な側面において成功裡に交尾を行うことを報告している。さらに、Mosig & Dewsbury (1976) は、C3H/HeJとAKR/Jの交尾行動の比較を行った。C3Hは、射精までに要する挿入の回数が、これまで研究されてきたどの系統よりも多く、また、AKRは、1回目の射精が終了した後、新しいメスを投入してやると、再び交尾を開始するが、その時に射精までに要する挿入やスラストの回数が著しく減少し、時には1回の挿入で射精まで至るという特徴を有する。

このような近交系マウスの有する行動的特性に対し、McGill & Blight (1963) はDBA/2JとC57BL/6Jの交雑を行い、行動特性に対する遺伝的寄与を検討している。さらに、McGill & Ransom (1968) は、DBA/2JとAKR/Jの交雑を行い、先のMcGill & Blight (1963) のDBA/2JとC57BL/6Jの交雑の結果と比較した。彼らは、結論には慎重であるものの、DBAとC57BLとの交雑では、行動特性によってどちらの系統が優性となるかは異なり、DBAとAKRとの交雑では、多くの特性で、DBAがほぼ劣性であることを報告している。また、Vale & Ray (1972) も、A, DBA, C57BLについて、総当たり交雑法を用いて分析を行っており、ここでもほとんどの測度で、遺伝の効果がみられている。

また、BALB (McGill, 1962) やA (Vale & Ray, 1972) などの系統のオスには、交尾時に非常に特徴的な行動が頻発することが報告されている。これはRootingと呼ばれるもので、メスに近づき、側面や背後から、鼻先でメスの体を持ち上げるという行動である。Rootingを示す個体は、それに多くの時間を費やし、交尾を行わない場合が多い。その形から言っても、Rootingは、一見直接には性行動と結びつけられないようであるが、男性ホルモンであるテストステロンによって制御されており、去勢による性行動の消失とともにRootingも消失する (D'Udine & Manning, 1983)。さらに、周生期のメスマウスにテストステロンを投与して男性化すると、Rootingが出現することも示されている (Holman, 1976)。そこで、D'Udine & Manning (1983) は、Rootingを、性行動の一部として位置づけるべきだと主張している。彼らは、このような行動は、DBAやC57BLなどの他の系統にもわずかながら見られるが、特にBALBやAではRootingを示す個体が多く、その頻度が高い。これは、この2系統が共通の祖先を持つ (Staats, 1964) ためであるかも知れないと述べている。また、Vale & Ray (1972) は、Rootingについて、これは交尾の失敗を導くので、不適応な行動形質であり、近交系化に伴う選択の結果かも知れないと考察している。家畜化によって、性行動が非適応的方向に向かう可能性のあることは、Dewsbury et al. (1979) も指摘している。

2. 去勢の影響

去勢の影響についても、遺伝的要因が関与することも明かとなっている。一般に、去勢を行うとオスの性行動は著しく減退する。しかしながら、その割合は様々で、中には長期間交尾能力を保持する場合もある。マウスにおいては、BDF₁マウス (C57BL/6メスとDBA/2オスのF₁) がその例として知られて

いる (e.g. McGill & Haynes, 1973; McGill & Manning, 1976; Manning & Thompson, 1976)。しかしながら、Manning & Thompson (1976) は、去勢前に性的経験を有するオスの方が、射精の頻度が高かったことを報告しており、BDF₁マウスの去勢に対する抵抗は、遺伝によってのみ決定されるのではなく、経験によっても影響を受けることが明らかとなっている。また、隔離飼育などの社会的経験も、去勢後の性行動に影響を及ぼすことが示されている。隔離飼育を行うと、集団飼育した個体よりも、性行動が活発になる (deCatanzaro & Grozalka, 1979; Grozalka & deCatanzaro, 1979) が、去勢を行った後にテストステロンを投与しても、隔離飼育された場合は、射精回数は元のレベルには戻らないのである (deCatanzaro, 1987)。

3. 再び二つの問題

このようにマウスの性行動の遺伝学的研究は非常に活発に行われてきたが、ここでも、ラットを中心に進められてきた、オスの性動因の研究と同じ問題が存在している。つまり、オスの完了行動以外の行動の無視と、メスの役割の無視である。ここにあげた研究は、McGill (1962) 提出した測度を指標にして行われている。この指標は一見して判るように、オスの完了行動に焦点を当てたものである。従って、上述のような問題が再び提出されることになるのである。残念ながら、現在でも、初期の叙述的研究を除いては、性行動のテスト場面におけるマウスの行動を詳細に観察し、記述した研究は見当たらない。従って、マウスが、どのような行動をもって、性的相互作用を行っているのかは、あまり明らかではないのだが、ラットを用いて行われてきた研究からの類推によって、ほとんど片づけられている。しかしながら、ラットと比較するところにマウスを用いた研究の意義があるのに、比較を行う前に、近縁種であるからラットと同じであろうと考えるのは、比較心理学の基本に反するのである。さらに、これはある意味で、種の特異性を無視した視点でもある。

ただし、メスマウスの性行動に関しては、内容によっては詳しく検討されている。そこで、以下に詳しくそれを紹介しておきたいと思う。

メスマウスの性行動の役割

1. メスの性行動の分類

Beach (1976) は、齧歯類のメスの役割を三つの側面に分けてとらえることを提唱している。第一は、誘引性 (attractivity) である。誘引性とは、オスの性的相互作用を喚起させる機能を持つ刺激である。従って、厳密に言えば誘引性は行動である必要はな

い。第二は、求交尾性 (proceptivity) であり、一旦喚起された性的相互作用を維持し、交尾の完了に至らせようとする機能を持つ行動を指す。つまり、メスが交尾を求めて、オスに対して示す欲求行動である。最後の受容性 (receptivity) は、オスが膣内射精に達するのに、必要かつ充分なメスの反応の事である。簡単に言うと、交尾そのものであり、メスの完了行動である。

Beachは、この三つの側面によって、雌雄の複雑な性的相互作用を、刺激反応連鎖的に単純化して捉えようとしていたのである。つまり、メスの誘因 (attractant) はオスを引き寄せ、性的相互作用、すなわち交尾の欲求行動を起こさせる。さらにメスは求交尾の行動を示し、オスは交尾の完了へと導かれる。同様に、オスの誘因がメスを引き寄せ、メスは欲求行動、つまり求交尾の行動を引き起こさせる。それによって、オスが完了行動を示すと、メスもそれを受け入れ、メスにとっての交尾の完了行動、つまり受容性を示すことになる。

ただし、彼は、この捉え方によって、メスの行動を厳密に分類しようと考えたのではない。Beach自身も述べているように、完了行動と欲求行動を厳密に区別する事は困難であり、また、同一の行動でも、ある時は受容的な機能を有するが、別の場合には求交尾的な機能を有するという事も考えられる。しかしながら、行動の厳密な分類は困難であるとしても、メスの性行動を理解していく上では、このようにその機能を大まかに捉えていくことは有用である。そこでこの三つの分類は、あくまでもメスの行動を理解していく上で助けとなる一つのモデルとしての、概念的定義であると考えべきであろう。実際、メスの性行動についての多くの研究が、彼の分類に基づいて行われている。そして、マウスを用いた研究も同様である。

2. 受 容 性

(1) 定義と測度

マウスに限らず、メスの性行動の中で最も多く検討されているのは、受容性についてである。受容性とは、オスの交尾行動に対し、メスがそれを受け入れる姿勢をとることで、メスの完了行動のことである。具体的な行動としては、齧歯類ではロードシスがそれに当たる。ロードシスとは、背を平たくし、四肢で体を支え、尻部をオスの方へと突き上げる姿勢である。これはマウントによる皮膚刺激によって引き起こされる一種の反射反応である。この姿勢は、おおむね齧歯類のメスの交尾姿勢として共通であるが、種によって、多少相違がある (Diakow, C. & Dewsbury, D.A., 1978)。マウスの場合、ラットと異

なり、頭はあまりもたげず、水平か、やや下がることも多い。また、マウントの途中でメスが動いたり、マウントが終了する時に、メスから離れることが比較的多いのも特徴的である。ただし、ロードシスを示せば、それがすべて、性的受容性を表わしているとは言えない (Beach, 1976)。実験者が人為的に刺激することによってロードシスを示しても、オスがマウントした場合には全くロードシスを示さない場合もある (Adler & Bell, 1969) からである。原則的に、オスのマウントによって引き起こされるロードシスを以て、受容性と考えるべきである。

受容性の測度としては、ロードシス商 (Lordosis Quotient: $LQ = (\Sigma \text{♀ lordosis} / \Sigma \text{♂ mount}) \times 100$)

(Beach, 1943) が用いられることが最も多い。この指標は、ラットやマウスのように、射精までに複数回のマウントを必要とする種には、非常に有効である。しかしながら、ハムスターのように、オスがマウントしなくともロードシスを示す (ハムスターの場合ロードシスは求交尾的な機能を有している) ような種では、有効な測度とは言えない。齧歯類で用いられている他の有効な測度としては、ロードシスを示した総時間、平均持続時間、ロードシスを示すまでの潜時などがある。また、McGill (1962) は、メスの受容性を評定する、5段階尺度の行動的指標を用いている。

(2) 受容性に影響を及ぼす要因

マウスやラットのメスは、4～5日周期の発情サイクルを持っている。発情サイクルの各段階は、発情前期 (Proestrus, 9—18時間)、発情期 (Estrus, 6—12時間)、発情後期—1 (Metestrus-1, 18—24時間)、発情後期—2 (Metestrus-2, 12—24時間)、発情間期 (Diestrus, 36—42時間) の5段階に分けられる。性周期の1サイクルの各段階で、膣の上皮組織は種々の変化をする。従って、膣垢標本 (vaginal smear; 以下スメア) によって、メスが性周期のどの段階にあるのかを判定することができる (詳しくは江崎 (1972) を参照のこと)。残念ながら、マウスの膣垢は、ラットほど規則正しくは変化しない場合が多い。これは卵巣機能に規則性がないためなのか、卵巣は規則正しく変化しているが、それがスメアに反映されないためなのかよく判っていない (江崎, 1972)。性的に受容可能、つまりメスが発情状態にあるのは、発情前期と発情期だけである。この二つ相の持続時間は短いので、スメアを観察した場合、1サイクル中にどちらかの相しか見られない場合も多い。

このような発情周期を主に司っているホルモンは、エストロゲン (estrogen) とプロゲステロン (proges-

terone)という二つの女性ホルモンである。発情前期から発情期にかけて、この二つのホルモンの分泌量が増大し、メスは性的受容可能な状態となる。従って、卵巣を除去した上で、ホルモン分泌の変化をまねて、人為的にこのホルモンを投与すると、メスはロードシスを示すようになる。逆に、副腎皮質ホルモンは、ロードシス反応を抑制する役割を担っている (deCatanzaro et al., 1981; deCatanzaro et al., 1985)。

マウスを用いたホルモン研究の多くは、周生児期における性ホルモンの影響である。脳における性の分化は周生児期の性ホルモン環境によって決定されるということが言われている。周生児期の性ホルモン環境は、脳における、性行動発現の神経機構の神経回路網形成に影響を与え、その結果性差が生じるのである (Harris, 1964; Vale, et al., 1973, 新井, 1982)。もし、周生児期のメスに、アンドロゲンやエストロゲンを投与すると、将来オスに特徴的な行動を示すようになる (Bronson & Desjardins, 1968; Edwards, 1969, 1971; Manning & McGill, 1974; Kimura & Hagiwara, 1985)。しかしながら、この周生児期における、性ホルモンの影響は、遺伝と相互作用しており、系統によっては、出生後のアンドロゲン投与はあまり効果を持たないことが示されている (Vale et al., 1973)。このような研究はラットでも盛んに行われており、ほぼマウスと同じ結果が得られている (Nishizuka & Arai, 1981; 新井, 1982)。周生児期における、性ホルモンの影響は、マウスにとって、実験的に作られた特別な環境だけで起こることではない。マウスは多数の子供からなるリターを生む。そして、胎内でオスにはさまれて発育したメス (2Mメス) は、メスにはさまれていたもの (OMメス) よりも、多くの男性ホルモンの影響を受け、後の性的特性に差を生じさせる (vom Sall & Bronson, 1980; Rines & vom Sall, 1984; Quadagno, et al., 1987)。そして、OMメスは2Mメスよりも受容性が高いのである (Rines & vom Sall, 1984)。これは性における個体差を説明する一つの要因となっている。

また、脳におけるロードシス発現の神経学的機構を検討した研究は多いが、前述したように、そのほとんどはラットを用いて行われたものである。それらを要約すると、ロードシス反射には、脊髄より上位の神経機構が必須であり、脊髄と脳幹の下部を含めた広い意味での反射弓が存在している。さらに、視床下部、特に腹内側核周辺がロードシスの促進系として働き、それに対する抑制系として、新皮質、あるいは中核や扁桃体外側部が考えられている。し

かしながら、マウスがラットと同じ生理学的機序でもってロードシスを示しているのかは、まだ判然としていない (メスラットに関する研究は新井, 1982; 山内, 1984; 大島, 1989を参照のこと)。そのほか、受容性に及ぼす経験の効果や社会的要因に関しては、マウスではあまり検討されていない。

3. 誘引性

(1) 定義と測度

メスの誘引性は、離れているオスを引き寄せ、メスに対する探索行動を起こさせる刺激、すなわち、性的相互作用をイニシエイトする刺激によって表わされる。また、最終的に、相互作用が交尾の完了へと至るためには、この刺激は、それを発しているのが、同種個体のメスであり、さらには発情して交尾可能であるということ、オスに識別させるという機能を有していなければならない。何がこの刺激となっているかは種によって異なり、また、複数の刺激が相互作用して働くことも多いので、たとえ、実際にオスが引き寄せられたとしても、それを引き起こした刺激が何であるのかを決定することは、なかなか難しい。現在のところ、マウスで明かとなっているのは、嗅覚情報 (フェロモン) による誘引性である。

メスの誘引性を決定する実験では、二者選択の preference テストが行われることが多い。オスが preference を示した方が、誘引性の高い個体ということになる。そのような実験では、何を以て preference の指標とするかが問題であるが、メスに対する接近回数や、雌雄が一緒に居た総時間数、あるいはマウントや射精の回数などの差を用いることが多いようである。

(2) 嗅覚情報の役割

マウスの異性認知には嗅覚情報が重要な役割を演じている。性的経験のあるマウスのオスは発情メスの臭いに対して preference を示すが、経験のないオスは発情メスの臭いを見分けることができない (Hayashi & Kimura, 1974)。従って、発情メスに対する preference は学習によるものであると考えられる。しかし、この学習は、その個体自身が性的経験を持つことのみによってなされるのではなく、他個体が経験するのを観察するだけでもよい (Hayashi & Kimura, 1976)。また、preference を引き起こしている嗅覚刺激源は、ラットでは発情メスの尿であると言われている (Lydell & Doty, 1972) が、マウスでは膺の臭いの方が重要なようであり、この臭いはオスのマウントも誘発する (Hayashi & Kimura, 1974)。しかしながら、マウスでも、発情メスの尿の臭いが preference を引き起こすという報告 (Rose

& Drickmer, 1975) もあり, おそらくこの両方が作用しているのだろうと考えられる。ただし, 尿の臭いに対する preference には, 性的経験の効果はなく, より生得的な機構であると考えられる。

胎児期にオスにはさまれて育ったメス (2Mメス) と, メスにはさまれて育ったメス (OMメス) とでは, 男性ホルモンの影響が異なり, 性的特性に差が生じることは, 前に述べたが, この両者に対するオスの性的 preference も差がある。Riners & vom Sall (1984) は, OMメスは2Mメスよりも誘引性が高く, この二者が呈示された場合, ほとんどのオスは, OMメスに対して先に射精を行うことを報告している。しかしながら, 実際は, これが二者間の嗅覚手がかりなどによる誘引性による差から生じているのか, 行動的差異, つまり求交尾性の差から生じているのかは明かではない。

臭いの attractant は, オスによっても出されている。メスは, 去勢されたオスよりも, 正常なオスの方を好むが (Hayashi Kimura, 1978), この場合に, preference を引き起こしているのは, オスの包皮腺から出される臭いである (Doug & Bronson, 1971)。単に正常なオスの臭いを好むというだけでなく, どの系統を好むか生得的な preference がある場合も存在する (Albonetti & D'Udine, 1986)。しかしながら, 多くの場合は, どのような仲間とともに成育したかが重要で, その集団の中でより身近な相手の臭いを好むようになる (Nagy, 1965; Doty, 1972)。従って, オスの場合と異なり, メスのオスに対する preference を決定するのは, 実際の性的経験より前である。Hayashi & Kimura (1978) は, 生後4週間以内の短い期間で, オスに対する preference が決定されると報告している。しかしながら, 不適切な相手に対して preference が形成された場合, 成育後でも性的経験によって容易に preference が変化することも認められている (Hayashi & Kimura, 1978; Albonetti & D'Udine, 1986)。

4. 求交尾性

(1) 定義と測度

求交尾性はその機能から見て, 誘引性と類似している。これらを区別しているのは, 求交尾性が, オスから出された刺激によって引き起こされた, メスの欲求行動であるということである。従って, 求交尾の行動の十分な分析を行うためには, 当該する行動が, 後の交尾の成立に, 実際になんらかの効果を及ぼしていることを証明する必要があるとともに, オスの何が求交尾の行動を引き起こしているのかを見定めることも重要である。従って, 求交尾性は, 雌雄の性的相互作用の主側面を表わしていると言え

るのである。

Beach (1976) は, 多くの哺乳類に共通の求交尾性として, 親和的行動 (Affiliative behavior), “誘惑” 行動 (“Solicitational” behavior), 接近—退避の繰り返し (Alternating approach and withdrawal), 身体接触 (Physical contact responses), メスによるマウンティング (Mounting by female) の5つをあげている。親和的行動とは, オスに近づき, 側に居ることであり, 霊長類の行動研究でよく用いられる求交尾性の測度である。誘惑行動は, メスがまだ離れているオスに対して示す行動で, 種特異的な型を持つことが多い。ラットでは, ear-wiggling, presenting posture, hopping, darting など (Madlafousek & Hlíňák, 1977) であり, モンゴルネズミは, presenting posture, darting の他に pilierrection posture を示す (Burley, 1979)。齧歯類においては, これらの誘惑行動が求交尾性の指標として最もよく用いられている (e.g. Tennent et al., 1982; Landau & Madden, 1983; Ahdieh et al., 1983; McGinnis et al., 1985; de Jonge et al., 1986)。接近—退避は, オスがメスを追いかけるまで繰り返され, 交尾行動をイニシエイトする機能を持つ。また, 身体的接触は, 相手個体に対する生殖器部位のグルーミングなどの探索的行為を含んでおり, その身体的刺激がオスの行動を誘発することになる。メスによるマウンティングは, 一見逆説的であるが, オスを明確にメスの方へと方向づけ, オスがメスに対してマウントし返すことを促すので, 求交尾的に機能していると考えられる。しかしながら, 求交尾性は, その種がどのような社会的組織や生態学的ニッチを有しているかに依存しており (Johnston, 1979), メスの性行動の中で, 種の特異性の最も反映される部分である。従って, すべての種が, これらの特性を共通に持つわけではないので, 注意が必要である。

(2) マウスにおける求交尾性研究の欠落

まことに残念なことであるが, メスマウスの求交尾性に関する研究は完全に欠落している。求交尾性は, 種の特異性の最も反映される側面であるので, マウスにおける研究が欠落しているということは, 種の比較を前提とする比較心理学にとっては, 大きな損失である。

マウスにおいて, 求交尾性研究が行われていないことについて, 幾つかの原因が考えられる。一つは, 性行動の研究の手続きの問題である。先に述べたように, 性行動研究はまずオスから始まった。Burley (1979) は, 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が, 三つの点でメスの行動の研究に不向きであることを指摘している。第一は, 非常

に経験を積んだ雄に対して、イントルーダと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、性行動の観察を行うテスト空間が狭いので、交尾行動以外の広範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。これらの手続き上の問題が、マウスの求交尾性を分かりにくくしているのかも知れない。

もう一つの問題は、メスマウスが、発情期でも基本的に拒絶行為を示し、ラットのように、簡単に求交尾性の指標となるような明確な行動を示さないことである。

しかしながら、マウスには求交尾性がないと考えるのは、間違いであろう。マウスのメスは確かに拒絶的である。しかし、もしメスが求交尾性を持たず、拒絶的な行動だけしか示さなかったとすると、メスが自由に逃げ回ることのできる自然環境下では、オスはずっとメスを追いかけていなければならない。マウスのように複数回のマウントによって射精に至る種では、マウントの度にそのような追いかけてくることは、エネルギーの浪費でもあるし、非適応的である。また、実際には観察してみると、そのような激しい追いかけはマウスでは見られない。従って、雌も単に拒絶するだけでなく、交尾の成立のためになんらかの積極的役割を果たしていると考えた方が自然である。むしろ逆に、マウスは発情期でも、メスが拒絶的の反応を示すからこそ、積極的な求交尾性が必要であると考えられる。

Beachが述べているように、求交尾性には様々な型の行動的測度があり、dartingやhoppingだけが求交尾性の指標なのではない。例えば、ハムスターの求交尾性の研究には、オスに対する接近や、オスの側にいた時間がその指標として多く用いられている (e.g. Beach et al., 1976; Johnston, 1979; Steel, 1979, 1980, 1983)。実際に、前に述べたように、メスマウスはオスの臭いに引きつけられ、接近することが判っている。もし、この接近が、オスの性行動になんらかの前進的变化をもたらすことが見いだされれば、それをメスマウスの求交尾的行動と見なすことは可能であろう。

引用文献

- Adler, N.T., & Bell, D. 1969 Constant estrus in rats: Vaginal, reflexive and behavioral changes. *Physiology and Behavior*, **4**, 151-153.
- Ahdieh, H.B., Hamilton, J.M., & Wade, G.N. 1983 Copulatory behavior and hypothalamic estrogen and progesterone receptors in chronically insulin-deficient female rats. *Physiology and Behavior*, **31**, 219-223.
- Albonetti, M.E., & D'Udine, B. 1986 Social experience occurring during adult life: Its effects on socio-sexual olfactory preferences in inbred mice, *Mus musculus*. *Animal Behavior*, **34**, 1844-1847.
- 新井康允 1982 ラットの性行動 大西英爾 日高敏隆 (編) 現代の行動 生物学3 性行動のメカニズム Pp. 21-39 産業図書.
- Beach, F.A. 1943 Effects of injury to the cerebral cortex upon the display of masculine and feminine mating behavior by female rats. *Journal of Comparative Psychology*, **36**, 169-198.
- Beach, F.A. 1956 Characteristics of masculine "sex drive." In M.R. Jones (Ed.), *Nebraska Symposium on Motivation*. Vol. 4. Lincoln: University of Nebraska Press. Pp. 1-32.
- Beach, F.A. 1976 Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and Behavior*, **7**, 105-138.
- Beach, F.A., & Jordan, L. 1956 Sexual exhaustion and recovery in the male rat. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **8**, 121-133.
- Beach, F.A., Stern, B., Carmichael, M., & Ranson, E. 1976 Comparisons of sexual receptivity and proceptivity in female hamsters. *Behavioral Biology*, **18**, 473-487.
- Bronson, F.H., & Desjardins, C. 1968 Aggression in adult mice: Modification by neonatal injections of gonadal hormones. *Science*, **161**, 705-706.
- 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.
- deCatanzaro, D. 1987 Differential sexual activity of isolated and grouped male mice despite testosterone administration. *Behavioral and Neural Biology*, **48**, 213-221.
- deCatanzaro, D., Gray, D.S., & Grozalka, B.B. 1981 Effects of acute central and peripheral ACTH¹⁻²⁴ administration on lordosis behavior. *Physiology and Behavior*, **26**, 207-213.
- deCatanzaro, D., & Grozalka, B.B. 1979 Isolation-induced facilitation and sexual behavior in

- mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **93**, 211-222.
- deCatanzaro, D., Lee, P.C.S., & Kerr, T.H. 1985 Facilitation of sexual receptivity in female mice through blockade of adrenal 11 β -hydroxylase. *Hormones and Behavior*, **19**, 77-85.
- de Jonge, F.H., Eerland, E.J., & van de Poll, N.E. 1986 The influence of estrogen, testosterone and progesterone on partner preference, receptivity and proceptivity. *Physiology and Behavior*, **37**, 885-891.
- Dewsbury, D.A. 1967 A quantitative description of the behavior of rats during copulation. *Behaviour*, **29**, 154-178.
- Dewsbury, D.A., Oglesby, J.M., Shea, S.L., & Connor, J.L. 1979 Inbreeding and copulatory behavior in house mice: A further consideration. *Behavior Genetics*, **9**, 151-163.
- Diakow, C., & Dewsbury, D.A. 1978 A comparative description of the mating behavior of female rodents. *Animal Behavior*, **26**, 1091-1097.
- Doty, R.L. 1972 Odor preferences of female *Peromyscus maniculatus bairdi* for male mouse odors of *P.m. bairdi* and *P. leucopus noveboracensis* as a function estrous state. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **81**, 191-197.
- Doty, R.L. 1974 A cry for the liberation of the female rodent: Courtship and copulation in rodentia. *Psychological Bulletin*, **81**, 159-172.
- Doug, C., & Bronson, F.H. 1971 Responsiveness of female mice to preputial attractant: Effects of sexual experience and ovarian hormones. *Physiology and Behavior*, **7**, 659-662.
- D'Udine, B., & Manning, A. 1983 Rooting and the development of male sexual behavior in two inbred mouse strain. *Developmental Psychobiology*, **16**, 311-322.
- Edwards, D.A. 1969 Early androgen stimulation and aggressive behavior in male and female mice. *Physiology and Behavior*, **4**, 333-338.
- Edwards, D.A. 1971 Neonatal administration of androstendione, testosterone or testosterone propionate: Effects on ovulation, sexual receptivity and aggressive behavior in female mice. *Physiology and Behavior*, **6**, 223-228.
- 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— Pp. 3-65 朝倉書房.
- Gorzalka, B.B., & deCatanzaro, D. 1979 Pituitary-adrenal effects on sexual behavior in isolated and group-housed mice. *Physiology and Behavior*, **22**, 939-945.
- Harris, G.W. 1964 Sex hormones, brain development and brain function. *Endocrinology*, **75**, 627-648.
- Hayashi, S., & Kimura, T. 1974 Sex-attractant emitted by female mice. *Physiology and Behavior*, **13**, 563-567.
- Hayashi, S., & Kimura, T. 1976 Sexual behavior of the naive male mouse as affected by the presence of a male and female performing mating behavior. *Physiology and Behavior*, **17**, 807-810.
- Hayashi, S., & Kimura, T. 1978 Effects of exposure to males on sexual preference in female mice. *Animal Behavior*, **26**, 290-295.
- Holman, S.D. 1976 Neonatal androgen and mounting behaviour in female house mice. *Animal Behavior*, **24**, 135-140.
- Johnston, R.E. 1979 Olfactory preference, scent marking, and "proceptivity" in female hamsters. *Hormones and Behavior*, **13**, 21-39.
- Kimura, T., & Hagiwara, Y. 1985 Regulation of urine marking in male and female mice: Effects of sex steroids. *Hormones and Behavior*, **19**, 64-70.
- King, J.A. 1956 Sexual Behavior of C57BL/10 mice and its relation to early social experience. *The Journal of Genetic Psychology*, **88**, 223-229.
- Krieger, M.S., Orr, D., & Perper, T. 1976 Temporal patterning of sexual behavior in the female rat. *Behavioral Biology*, **18**, 379-386.
- Landau, I.T., & Madden, J.E. 1983 Hormonal Regulation of Female Proceptivity and its influence on male sexual preference in rats. *Physiology and Behavior*, **31**, 679-685.
- Levine, L., Barsel, G.E., & Diakow, C.A. 1966 Mating behavior of two inbred strains of mice. *Animal Behavior*, **14**, 1-6.
- Lipkow, J. 1960 Die Begattung bei der weissen Maus. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **17**, 182-187.
- Lydell, K. & Doty, R.L. 1972 Male rat odor preferences for female urine as a function of sexual

- experience, urine age, and source. *Hormones and Behavior*, **3**, 205-212.
- Madlafousek, J., & Hlíňák, Z. 1971 The first copulations of adult males change their dependence on the female precopulatory behavior (in rats). *Ceskoslovenska Psychologie*, **15**, 1-11.
- Madlafousek, J., & Hlíňák, Z. 1977 Sexual behaviour of the female laboratory rat: Inventory, patterning, and measurement. *Behaviour*, **63**, 129-174.
- Manning, A., & McGill, T.E. 1974 Neonatal androgen and sexual behavior in female house mice. *Hormones and Behavior*, **5**, 19-31.
- Manning, A., & Thompson, M.L. 1976 Postcastration retention of sexual behavior in the male BDF₁ mouse: The role of experience. *Animal Behavior*, **24**, 523-533.
- McGill, T.E. 1962 Sexual behavior in three inbred strains of mice. *Behaviour*, **19**, 341-350.
- McGill, T.E. & Blight, W.C. 1963 The sexual behavior of hybrid male mice compared with the sexual behavior of males of the inbred parent strains. *Animal Behavior*, **11**, 480-483.
- McGill, T.E., & Haynes, C.M. 1973 Heterozygosity and retention of ejaculatory reflex after castration in male mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **84**, 423-429.
- McGill, T.E., & Manning, A. 1976 Genotype and retention of the ejaculatory reflex in castrated male mice. *Animal Behavior*, **24**, 507-518.
- McGill, T.E. & Ransom, T.W. 1968 Genotypic change affecting conclusions regarding the mode of inheritance of behavior. *Animal Behavior*, **16**, 88-91.
- McGinnis, M.Y., Lumia, A.R., & McEwen, B.S. 1985 Increased estrogen receptor binding in amygdala correlates with facilitation of feminine sexual behavior induced by olfactory bulbectomy. *Brain Research*, **334**, 19-26.
- Mosig, D.W. & Dewsbury, D.A. 1976 Studies of copulatory behavior of house mice (*Mus musculus*). *Behavioral Biology*, **16**, 463-473.
- Nagy, Z.M. 1965 Effect of early environment upon later social preference in two species of mice. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **60**, 98-101.
- Nishizuka, M., & Arai, Y. 1981 Sexual dimorphism in synaptic organization and its dependence on neonatal hormone environment. *Brain Research*, **212**, 31-38.
- 大島 清 1989 脳と性欲—快楽する脳の生理と病理 共立出版.
- Pierce, J.T., & Nuttall, R.L. 1961 Duration of sexual contacts in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **54**, 585-587.
- Quadagno, D.M., McQuitty, C., McKee, J., Koelliker, L., Wolfe, G., & Johnson, D.C. 1987 The effects of intrauterine position on competition and behavior in the mouse. *Physiology and Behavior*, **41**, 639-642.
- Reed, C.A. 1946 The copulatory behavior of small mammals. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **39**, 185-206.
- Rines, J.P., & vom Sall, F. 1984 Fetal effects on sexual behavior and aggression in young and old female mice treated with estrogen and testosterone. *Hormones and Behavior*, **18**, 117-129.
- Rose, E., & Drickmer, L.C. 1975 Castration, sexual experience, and female urine odor preferences in adult BDF₁ male mice. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **5**, 84-86.
- Sachs, B.D., & Barfield, R.J. 1976 Functional analysis of masculine copulatory behavior in the rat. *Advances in the study of behavior*, **7**, 92-154.
- Spruijt, B.M., & Meyerson, B. 1987 Sequential analysis of the copulatory behavior of young and aged rats. *Neuroscience Research Communication*, **1**, 31-38.
- Staats, J. 1964 Standardized nomenclature for inbred strains of mice. *Cancer Research*, **24**, 147-168.
- Steel, E. 1979 Short-term, postcopulatory changes in receptive and proceptive behavior in the female syrian hamster (*Mesocricetus auratus*). *Hormones and Behavior*, **12**, 280-292.
- Steel, E. 1980 Changes in female attractivity and proceptivity throughout the oestrous cycle of the syrian hamster (*Mesocricetus auratus*). *Animal Behavior*, **28**, 256-265.
- Steel, E. 1983 Female sexual behaviour: Roles of gonadal hormones in the syrian hamster. *Physiology and Behavior*, **31**, 453-459.
- Stern, J.J. 1970 Responses of male rats to sex odors. *Physiology and Behavior*, **5**, 519-524.

- Tennent, B.J., Smith, E.R., & Dorsa, D.M. 1982 Comparison of some CNS effects of luteinizing hormone-releasing hormone and progesterone. *Hormones and Behavior*, **16**, 76-86.
- Thomas, D.A., & Barfield, R.J. 1985 Ultrasonic vocalization of female rat during mating. *Animal Behaviour*, **33**, 720-725.
- Thomas, D.A., Talalas, L., & Barfield, R.J. 1981 Effects of devocalization of the male on mating behavior in rats *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **95**, 630-637.
- Thor, D.H. & Flannelly, K.J. 1977 Social-olfactory experience and initiation of copulation in the virgin male rat. *Behavioral Biology*, **20**, 128-134.
- Thor, D.H. & Flannelly, K.J. 1978 Sex-eliciting behavior of the female rat: Discrimination of receptivity by anosmic and intact males. *Behavioral Biology*, **23**, 326-340.
- Trevor, J., & Nuttall, R.L. 1961 Self-paced sexual behavior in the female rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **54**, 3, 310-313.
- Vale, J.R., & Ray, D. 1972 A diallel analysis of male mouse sex behavior. *Behavior Genetics*, **2**, 199-209.
- Vale, J.R., Ray, D., & Vale, C.A. 1973 The interaction of genotype and exogenous neonatal androgen and estrogen: Sex behavior in female mice. *Developmental Psychobiology*, **6**, 319-327.
- vom Sall, F., & Bronson, F.H. 1980 Sexual Characteristics of adult female mice are correlated with their blood testosterone levels during prenatal development. *Science*, **208**, 597-599.
- 山内兄人 1984 性行動：ホルモンによる誘起 ラボラトリーアニマル, **1**, 11-17.

—1989. 9. 30受稿—