

ラット・マウスにおける超音波コミュニケーションの 研究技法と動向¹⁾

筑波大学心理学系 富原 一哉

日本医科大学第一生理学教室 近藤 保彦

Ultrasonic Communication of Rats and Mice: A Review

Kazuya Tomihara (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Ibaraki 305, Japan*) and Yasuhiko Kondo (¹*Department of Physiology, Nippon Medical School, Tokyo 113, Japan*)

Rodents emit ultrasonic sounds in a variety of social contexts. In this paper, following description of surgical techniques for devocalization and deafening which have been used in studies of ultrasonic vocalization in rats and mice, we discussed roles of ultrasonic vocalization in communication during mating, fighting and mother-pups interaction. Male rats vocalize 50-60kHz call during sexual behavior and 22-24kHz call following ejaculation, while female rats produce 50-70kHz vocalization during mating. Since the ultrasonic vocalizations of male and female rats affect sexual activity each other, ultrasonic vocalization may function as a way of communication in rat sexual behavior. In contrast, ultrasonic vocalization in mice may play less roles in communication during mating although they emit 50-70kHz call and female mice prefer the male vocalization. In fighting, dominant male rats produce 50kHz vocalization, whereas submissive males vocalize 22-24kHz call. Both devocalization and deafening, however, resulted in no change of aggressive behavior. Infants of rats and mice also emit 40kHz sound under low temperature stress. Although their mothers utilize it to find pups, maternal behavior appears without pup vocalization. We concluded that excepting rat sexual behavior, ultrasonic vocalization in rats and mice may be a kind of by-products for physiological states in social situations rather than positive communication means.

Key words: ultrasonic vocalization, devocalization, deafening, communication, social interaction, rats, mice.

ラット・マウスなどの齧歯類が、通常人間には知覚不能な音域帯である超音波によってコミュニケーションを行っている可能性が指摘されて以来、様々な側面から、そのコミュニケーション機能についての研究が行われている。これらの研究は、実験者が

直接観察不能な音域を材料としているため、データの収集において若干の特殊な技法を必要とする。当初は、そのような研究技法は、それぞれの研究者の創意工夫によっているところが大きかったため、幾分のばらつきがあったが、近年ではほぼ定式化してきた。したがって、それらの技法について今一度ここでまとめておくことは、今後ラットやマウスなどにおいて超音波コミュニケーションの研究を進めていく上で、非常に有用であると思われる。

1) 本研究の一部は、新エネルギー産業技術総合開発機構による提案公募型・最先端分野研究開発事業(F-0038, 代表岩崎庸男)および文部省科学研究費補助金の援助を受けた。

ラットやマウスの超音波発声は、その動物のおかれている社会的場面によって、発せられる声の周波数領域が特殊化している。そのため、それぞれの社会的場面と周波数について、いわば個別に研究が進められているのが現状である。しかしながら、同一の周波数領域の発声が、異なる社会的場面において発せられる場合もあり、それぞれの周波数の発声の場面特殊性に関しては、若干の疑問が生じていることも事実である。もし、各周波数の場面特殊性が十分でないのであれば、ラット・マウスの超音波発声の持つコミュニケーション機能も再考が必要となるだろう。先にも述べたように超音波コミュニケーションの研究は社会的場面ごとに個別に進められているため、それぞれの研究の傾向性が分離してきており、それらを単純には総括しにくい。そこで、超音波発声の持つコミュニケーション機能を考察するためには、まず一旦、それぞれの研究の動向について整理する必要があるだろう。本論文では、ラット・マウスにおける超音波コミュニケーションの研究技法と動向を概観し、そのコミュニケーション機能についての再検討を行うことを目的とする。

研究技法

1. 測定法

ラット・マウスの発声している超音波は約20kHz～100kHzであり、したがって、超音波コミュニケーションの研究には、少なくともその領域の音声を収録・分析可能な機器を取りそろえる必要がある。もっとも理想的には、超音波を収録可能なマイクロフォン(Bruel & Kjaer no.4135, 4138など)をアンプ(Bruel & Kjaer no.2610など)に接続し、バンドパスフィルター(Krone-Hite no.3550など)によって必要な周波数領域(20～100kHz)にソースを限定し、テープレコーダー(TEAC no.R-210-Aなど)に録音する(see, Geyer, McIntosh, & Barfield, 1978; Haney & Miczek, 1993; Takeuchi & Kawashima, 1986; Thomas & Barfield, 1985)。このとき、できればテープレコーダーは録音・再生速度が可変のものを用いる。視覚的に発声をモニターしたい場合には、オシロスコープ(Textronix no.5103Nなど)を用いる。声紋の分析には、さらにサウンド・スペクトログラフ(Kay no.7029A, 7800など)にかける必要がある。また、このようなラットの超音波発声の測定のために開発されたシステムとして、国内ではダイヤモンドシステム社のDAF-1000がある(see Naito, Arishima, & Tonoue, 1995; Tonoue, Iwasawa, & Naito, 1987)。

これらの機器は非常に高価で設定などに労力がかかることから、試験的な研究では利用しにくい。これに対し、非常に安価で簡便であり、多くの研究者に利用されているのはバット・ディテクター(QMC S 100 heterodyne receiverなど)による超音波音声のモニターである。これは、特定の領域の超音波音声を可聴域の音声に変換するもので、ほぼ10～150kHzの音域に対応可能である。例えば、目盛りを50kHzに設定するとその前後5kHzまでの音声を可聴域に変換する。これをそのままヘッドフォンでモニターする事もできるし、オシロスコープに接続して視覚的にモニターすることも可能である。すでに、発声される音声の周波数領域がはっきりとしている場合には、これで十分使用に耐える。国内でも3万円程度で入手可能である。

2. 損傷手術

単独の被験体の発声を対象とする場合には、音声の収録に関して問題はないが、コミュニケーション場面では、目的とする被験体だけではなく、刺激として提示した相手個体の発声を同時に収録してしまう可能性がある。実験によっては、これらの発声を分離する必要がある。そのため devocalization の手術が行われる。また、超音波音声の機能の研究などにおいては、さらに受け手側の聴覚に操作を加えることもある。以下のこれらの手法について説明する。

(1) devocalization

超音波発声を阻害する手術としては、下喉頭神経(inferior laryngeal nerve)を切除する方法がもっとも一般的に行われている。ヒトでは甲状腺手術などでこの神経が傷つけられた場合に、声帯のコントロールに障害が起き嗄声となる。齧歯類の喉頭もほぼ同様の神経支配を持つ。我々は Thomas, Talalas, & Barfield (1981) に基づいた手法を用いている²⁾。

まず被験体をエーテルにより麻酔する。ネブタールなどの強力な麻酔は手術中に呼吸器系に負担をかけることになるのであるべく用いない。手術中も麻酔の状態によって、適時追加する。頸部の腹側、下顎の辺りから胸部にかけての体毛を剃り、仰向けの姿勢で被験体を固定する。頸部腹側を正中線に沿って3cmほど切開する。次に組織を分け、胸骨舌骨筋を露出させる。さらに、胸骨舌骨筋を正中に沿って切り込みを入れ、左右に分けて気管を露出させる。このとき胸骨舌骨筋をあまり傷つけると、術

2) 反回神経切断による発声遮断術は、静岡大学理学部竹内浩昭博士の助言を受けた。この場を借りて感謝の意を表したい。

後の呼吸に障害を及ぼす場合があるので慎重に行う。気管の側部に左右総頸動脈と平行して走っている両側の反回神経(recurrent nerve)を同定する。反回神経は、気管に沿って上行し、下喉頭神経となって喉頭に入る(図1)。この反回神経を分離し、1cmほど切除する。その後筋肉を元に戻し、表皮を縫合する。疑似手術の場合には、神経を分離するところまで行い、切除は行わない。このような手術により、被験体の可聴域の発声と超音波領域の発声が阻害されることが明らかとされている(Roberts, 1975)。

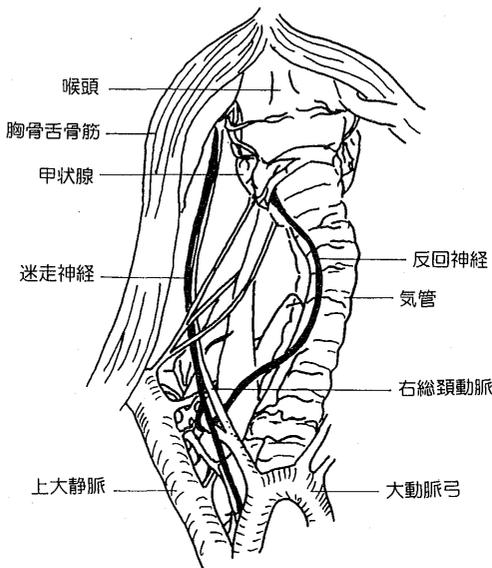


図1 ラット上胸部右側の解剖図(腹側から開胸)。迷走神経から分岐した反回神経は、腕頭動脈の下をくぐり、気管に沿って上行して喉頭・甲状腺に潜り込んでいる(神経は黒線で示してある)。図は右側の血管および神経の走行をはっきりさせるため、気管を左側に寄せて描いてある(Greene, 1935をもとに作成)。

(2) deafening

聴覚障害の簡便な方法は、耳管を異物によって塞ぐことで行われる(see, Thomas, Haroutunian, & Barfield, 1981; White & Barfield, 1987)。具体的には外耳管にプラスチックの鑄型を流し込み、さらに耳介を縫合クリップによって閉じることによって、耳管への音声入力を絶つのである。この方法により、ラットは、生理学的にも、行動的にも超音波音に対して反応しなくなることが確かめられており、音量の減少は40-50dBと見積もられている(Thomas,

Haroutunian, & Barfield, 1981)。

また、このほかに耳小骨の除去や過度の音響刺激による難聴状態の形成などの方法もある(Borden, Walker, & Latane, 1977)。耳小骨の除去は、ネブプタール麻酔下で行う。まず先端の鈍な針によって鼓膜を破り、耳小骨を取り出す。次に、コロジオンを含ませた脱脂綿を中耳に詰め、さらに外耳を歯科セメントで埋める。音響刺激による場合は、麻酔下で90分間2kHzの音を145dBで提示する。

研究動向

ラットやマウスにおいて超音波発声を確認されている社会的場面には性行動場面、攻撃行動場面、母子相互作用場面などがある(see Nyby & Whitney, 1978)。ここでは、それぞれの場面で観察される超音波発声の特徴とそれらの研究動向について説明する。

1. 性行動場面

ラットの超音波コミュニケーションの中で、もっとも研究が体系的に進められているのは性行動場面においてである。

(1) オスの発声

性行動場面において研究されているオスラットの超音波発声には、大別して、メスへのアプローチや性行動の遂行中に発声される50kHz~60kHzのものと、射精後の不活動期に起こる22kHzのものがある。

ラットのオスは発情しているメスと出会うと50kHz~60kHzの発声を行うが(Geyer & Barfield, 1978)、その頻度は提示されるメスの状態によって変化する。麻酔された発情メスやすでに数回の挿入を受けているメスに対する発声は、正常な発情メスに対する発声よりも低下する(Geyer & Barfield, 1978)。また、同時にオス自身の性的条件によってもこの発生は左右され、テスト前に3回の挿入をあらかじめ行わせておくと、発声の潜時が短くなり、頻度も増加する(Geyer, Barfield, & McIntosh, 1978)。逆に、すでに一旦性的飽和の状態に入ったオスは、発声の潜時が長く、その頻度も低い(Geyer, Barfield, & McIntosh, 1978)。また、去勢によっても発声は低下する(Geyer, Barfield, & McIntosh, 1978)。したがって、性行動場面で観察される50~60kHzのオスの発声は、マウントなどのオスの交尾行動同様、androgenのような性ホルモンによって大きく影響されると考えられる。しかしながら、去勢によって逆に発生を増加させるオスも存在するため(Matochik & Barfield, 1994)、androgenだけが超

音波発声を規定しているわけではない。

このオスラットの50kHzの発声は、メスの行動に様々な影響を与える。メスもオスと出会ったときに50～70kHzの超音波発声を行うが(Thomas & Barfield, 1985), この発声はテープに録音されたオスの50kHzの発声を提示しただけで誘発することができる(White, Gonzales, & Barfield, 1993)。しかし、射精後の22kHzの鳴き声では、メスの発声は誘発することができない(White et al., 1993)。また、オスの50kHzの発声は、メスの誘惑行動である darting を誘発することも知られている(Geyer, Barfield, & McIntosh, 1978; Geyer, McIntosh, & Barfield, 1978; Thomas, Talalas, & Barfield, 1981)。したがって、オスの50kHzの発声は、明らかにメスの性行動に対して促進効果を持っている。

このような性行動遂行中の発声とは別に、ラットのオスでは射精後に22kHzの発声が認められる(Adler & Anisko, 1979; Parrott, 1976)。オスラットに充分交尾経験を積ませておく去勢後も性行動を維持することができるが、射精後に発声を示す被験体の割合は去勢によって低減することから、この発声も androgen によって影響を受けていると考えられる(Parrott, 1976)。しかしながら、先にも述べたように、この発声によってはメスの行動に変化は起こらず、コミュニケーションとしての機能は高くないと考えられる。

マウスでも、オスはメスと出会ったときに70kHzの発声を示す(Dizinno & Whitney 1977; Maggio, Maggio, & Whitney, 1983; Warburton, Sales, & Milligan, 1989)。実際のメスだけではなく、発情メスの尿を提示しただけでもオスは発声することから、発情メスの尿中にオスの発声を引き起こす“フェロモン”などの化学物質が含まれていると考えられている(Sipos, Kerchner, & Nyby, 1992)。また、人工的な香料によって臭いづけされたメスとの交尾経験によって、その香料の臭いだけでオスの発声を引き起こすこともできるようになる(Nyby, Whitney, Schmith, & Dizinno, 1978)。このような学習には鋤鼻器官が重要な役割を果たしており、交尾経験前に鋤鼻器官を摘出するとメスの尿に対する発声は抑制される(Wysocki, Nyby, Whitney, Beauchamp, & Katz, 1982)。しかしながら、鋤鼻器官の摘出やそれと ZnSO₄ による嗅上皮の破壊の組み合わせによって嗅覚系を完全に破壊し、メスの尿に対する発声が障害されたオスでも、実際の発情メスと一緒にして性行動を可能にすると正常オスと同様な発声が出現するので、嗅覚手がかりのみによってオスの発声が駆動されているわけではないと考えられる(Sipos,

Wysocki, Nyby, Wysocki, & Nemura, 1995)。

オスマウスの発声も、性行動と同様に性ホルモンの影響を受けており、去勢によって低下し、testosterone や diethylstilbestrol, methyltrienolone などの合成 estrogen の投与によって回復する(Dizzino & Whitney, 1977; Nyby & Simon, 1987)。さらに内側視索前野に testosterone を植え込むとやはり去勢オスマウスの発声を回復させることができることから(Matochik, Sipos, Nyby, & Barfield, 1994)、精巣由来の性ステロイドは内側視索前野に作用して性行動時の超音波発声を調節しているものと考えられる。

メスマウスはこのオスの鳴き声に対して選好性を示すが(Pomerrantz, Nunez, & Bean, 1983)、そのほかの行動に与える影響は、まだ明らかではない。メスによる発声は確認されておらず、マウスの性行動時の発声は、ラットのような双方向性の音声コミュニケーションを形成しているかどうかは不明である。

(2) メスの発声

先にも述べたように、メスラットは交尾時に50～70kHzの超音波発声を行っており、オスに接近したときによく発せられ、その基本的な音声構造はオスの交尾時の発声と類似している(Thomas & Barfield, 1985)。このメスの発声は、直接のオスとの接触ばかりではなく、オスの50kHzの発声(White et al., 1993)や性的能力のある(去勢されてない)オスの臭い(White, Colona, & Barfield, 1991)の提示によっても引き起こされる。

メスの発声も性ホルモンによって影響を受けており、発情によって発声の頻度は増加する(Matochik, White, & Barfield, 1992)。さらに、卵巣摘出によって発声は低下し(Thomas & Barfield, 1985)、estradiol と progesterone を補足投与してやると高頻度に回復する(Matochik, Barfield, & Nyby, 1992)。

メスの発声は、オスからメスへの接近や後追い、臭いかぎなど、オスのメスに対する様々な行動に影響を与える(White & Barfield, 1987, 1989)。我々の予備的な実験では、反回神経切断によって発声できなくなったメスラットは、正常な(sham)メスに比べて、オスから受ける性行動が低下した(富原・近藤・佐久間, 未発表)。また、発声を止められた発情メスを提示して、録音しておいた交尾中のメスの発声を聞かせると、オスはただのノイズを聞かされた場合よりも頻繁に50kHzの発声を行うようになる(White & Barfield, 1987, 1989)。さらに、発声を止められるとメスは正常な場合よりも多く darting を示すようになるが、交尾中の発声を再生してやると元のレベルに戻る(White & Barfield, 1987,

1989). これはメスの発声がおスの行動を変化させ、それが間接的にメス自身の行動を変化させているのだと考えられている (White & Barfield, 1989).

以上のことから、ラットの雌雄が性行動中に行っている50kHz付近の超音波発声は、その音声をやりとりすることによって相互の交尾行動を促進しており、したがってそれは双方向的な音声コミュニケーションとしてラットにおける社会的相互作用の一形態を成していると言える。一方、オスが射精後に発する22kHzの発声にはそのような双方向的なコミュニケーション機能は認められず、もしコミュニケーションとしての機能があるとしてもそれはオスからメスへの一方向的な情報伝達のみであり、むしろオスの生理的あるいは情動的な状態の結果として表出される発声なのかもしれない。

一方、マウスの場合も、メスがオスの鳴き声に対して選好性を示すことは明らかとなっており (Pomerrantz et al., 1983), オスの発声は何らかのコミュニケーション機能を有していると推察されるが、逆にメスによる発声は確認されていないため、ラットのような双方向性の音声コミュニケーションとして成立しているかは疑問である。

2. 攻撃行動場面

(1) 同性同士の攻撃行動場面

オスラット同士の攻撃行動場面では、優位個体が50kHz付近の発声を示し、劣位個体が22~24kHzの発声をすることが明らかとなっている (Corrigan & Flannelly, 1979; Sales, 1972; Takahashi, Thomas, & Barfield, 1983; Thomas, Takahashi, & Barfield, 1983). 特に劣位個体の発声は、優位個体からの攻撃に対し服従姿勢を示したときに多く観察され (Ghiselli & Lariviere, 1977), 攻撃行動の生起頻度と相関を持っている (Takeuchi & Kawashima, 1986). そのため Sales (1972) は、この劣位個体の22~24kHzの発声について、劣位の服従を表す信号となっており、優位個体の攻撃行動を抑制する機能を持つと推測した。しかしながら実際には、劣位個体の発声を除去しても、逆に優位個体の聴覚を損傷しても、優位個体の攻撃行動は変化しない (Takeuchi & Kawashima, 1986; Thomas et al., 1983). また、優位オスの発声を阻害した場合 (Takahashi et al., 1983) や別のときに録音された攻撃行動時の発声を聞かせた場合 (Berg & Baenninger, 1973) でも、オス同士の攻撃行動には変化はなく、これらの発声が攻撃行動の生起に果たしている役割は小さいものと考えられる。

また、近年メス同士の攻撃行動中でも20-32kHz

および32-60kHzの帯域で発声を確認されているが (Haney & Miczek, 1993), オスと基本的に類似した発声のパターンをとることから、これも同様にコミュニケーション機能は低いものと類推される。

(2) 母性攻撃行動場面

ラットのメスは、妊娠・授乳中、侵入者に対する攻撃性が特に増大する。この攻撃場面においては、侵入者のオスが最初50kHzで発声し、メスから攻撃を受けると22kHzの発声を示すようになる (Kolunie, Stern, & Barfield, 1994). しかしながら、オスの鳴き声を人為的に止めても、逆に母親の耳を聞こえなくしても、母性攻撃行動は変わりなく起こることから (Kolunie et al., 1994), この場面の発声も母性攻撃行動の出現にとって重要ではないと考えられる。

3. 母子相互作用場面

新生仔期のラットやマウスを、母親から単離し、体温低下などのストレスにさらすと約40kHzで発声する (Noirot & Pye, 1969). 仔ラットを24時間母親から分離しても、それだけでは仔の発声は増加しないので、仔の発声は母親剥奪による心理的ストレスよりも、体温低下などの生理的ストレスに直結して発せられるものと考えられる (Cirulli, Santucci, Laviola, Alleva, & Levine, 1994; Hofer, Brunelli, & Shair, 1993).

ストレス時の仔の発声は、単離された仔の位置を母親が同定することに役立つが (Brewster & Leon, 1980; Brunelli, Shair, & Hofer, 1994; Smotherman, Bell, Hershberger, & Coover, 1978), 母親の仔戻し行動は仔の鳴き声によっては増加しない (Brewster & Leon, 1980; Smotherman et al., 1978). 母親はリター中のいずれかの仔が鳴いていれば、どの仔が鳴いているかに関わらずすべての仔に対して仔戻し行動を行う (Brewster & Leon, 1980). また、遺伝的に耳の聞こえない系統のマウスでも、正常な母親と同様に母性行動を示す (D'Amato & Populin, 1987). さらに、その系統の仔は聴覚の障害のために発声が低下しているが、養母交換してやると、他系統の正常母親は、その仔に対しても自身の仔と同等の母性行動を示す (D'Amato & Populin, 1987). したがって、基本的には、仔の発声は母親の養育行動にとって必須ではないようである。

したがって、全体として見るならば、仔の発声は母親にとって仔の位置の同定には役立つものの、母仔コミュニケーションとしての意義は比較的低いと考えられる。しかしながら、近年仔の超音波の鳴き声によって、母親の仔に対する生殖器部位のなめ行動が誘発されるという報告もあり (Brouette-Lahlou,

Vernet-Maury, & Vigouroux, 1992), 仔の超音波発声がある特定の母性行動に与える影響に関してはまだ不明な点が多い。

結 論

これまで見てきたように, ラットやマウスの超音波コミュニケーションの研究技法は近年ほぼ定式化しており, それらの手法を用いて様々な場面で研究が進められている。しかしながら, それらの研究により, ラットやマウスの発する超音波音声の多くが, 音声コミュニケーションとしての機能をあまり持たず, せいぜいそれを発している個体の生理状態や情動状態の情報を他個体に一方的に伝達するに留まっていることが明らかとなった。特にラットの22kHz近辺の発声は, 様々な状況下で共通に起こっており, 特定の信号値を持つものとは考えにくい。むしろ, Blumberg & Alberts (1991)が言うように, 成体の22kHzの発声や仔の40kHzの発声は, ラットの呼吸メカニズムにおいてガス交換を高めるときの副産物である, というのが適切なかもしれない。

ただし, 例外的に, ラットの性行動中に示される50kHz付近の発声は, 雌雄相互の発声を促し, またその音声をやりとりすることによって相互の交尾行動を促進している。したがって, この場面で特徴的に見られる50kHzの超音波発声は, 非常に高いコミュニケーション機能を持った音声であると結論できる。このような音声コミュニケーションを支える生理的・心理的メカニズムは, ヒトが言語を進化させる上で基礎的な役割を果たした可能性が高く, 今後の研究によってそれらの関係が適切に位置づけられれば, ヒトの言語の萌芽と呼べる部分に対して生理学的研究への道を提供するかもしれない。

引 用 文 献

- Adler, N., & Anisko, J., 1979 The behavior of communicating: An analysis of the 22kHz call of rats (*Rattus norvegicus*). *American Zoologist*, **19**, 493-508.
- Berg, D. S., & Baenninger, R., 1973 Hissing by laboratory rats during fighting encounters. *Behavioral Biology*, **8**, 733-741.
- Blumberg, M. S., & Alberts, J. R., 1991 On the significance of similarities between ultrasonic vocalizations of infant and adult rats. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **15**, 383-390.
- Borden, R., Walker, M. R., & Latane, B., 1977 Ultrasounds and social attraction in rats: Concomitants or determinants. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **10**, 89-91.
- Brewster, J., & Leon, M., 1980 Relocation of the site of mother-young contact: Maternal transport behavior in Norway rats. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **94**, 69-79.
- Brouette-Lahlou, I., Vernet-Maury, E., & Vigouroux, M., 1992 Role of pups' ultrasonic calls in a particular maternal behavior in Wistar rat: Pups' anogenital licking. *Behavioural Brain Research*, **50**, 147-154.
- Brunelli, S. A., Shair, H. N., & Hofer, M. A., 1994 Hypothermic vocalizations of rat pups (*Rattus norvegicus*) and direct maternal search behavior. *Journal of Comparative Psychology*, **108**, 298-303.
- Cirulli, F., Santucci, D., Laviola, G., Alleva, E., & Levine, S., 1994 Behavioral and hormonal responses to stress in the newborn mouse: Effects of maternal deprivation and chlordiazepoxide. *Developmental Psychobiology*, **27**, 301-316.
- Corrigan, J. G., & Flannelly, K. J., 1979 Ultrasonic vocalizations of defeated male rats. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **93**, 105-115.
- D'Amato, F. R., & Populin, R., 1987 Mother-offspring interaction and pup development in genetically deaf mice. *Behavior Genetics*, **17**, 465-475.
- Dizinno, G. & Whitney, G. 1977 Androgen influence on male mouse ultrasounds during courtship. *Hormones & Behavior*, **8**, 188-192.
- Geyer, L. A., & Barfield, R. J., 1978 Influence of gonadal hormones and sexual behavior on ultrasonic vocalization in rats: I. Treatment of females. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **92**, 438-446.
- Geyer, L. A., Barfield, R. J., & McIntosh, T. K., 1978 Influence of gonadal hormones and sexual behavior on ultrasonic vocalization in rats: II. Treatment of males. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **92**, 447-456.
- Geyer, L. A., McIntosh, T. K., & Barfield, R. J., 1978 Effects of ultrasonic vocalizations and male's urine on female rat readiness to mate. *Journal of Comparative Psychology*, **92**, 457-462.
- Ghiselli, W. B., & Lariviere, C., 1977 Characteristics of ultrasonic vocalizations emitted by rats during shock-

- elicited aggression. *Animal Learning & Behavior*, **5**, 199-202.
- Greene, E. C., 1935 Anatomy of the rat. *Transaction of the American Philosophical Society (N.S.)*, **27**, New York: Hafner Publishing Company.
- Haney, M., & Miczek, K. A., 1993 Ultrasounds during agonistic interactions between female rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, **107**, 373-379.
- Hofer, M. A., Brunelli, S. A., & Shair, H. N., 1993 The effects of 24-hr maternal separation and of litter-size reduction on the isolation-distress response of 12-day-old rat pups. *Developmental Psychobiology*, **26**, 483-497.
- Kolonie, J. M., Stern, J. M., & Barfield, R. J., 1994 Maternal aggression in rats: Effects of visual or auditory deprivation of the mother and dyadic pattern of ultrasonic vocalizations. *Behavioral & Neural Biology*, **62**, 41-49.
- Maggio, J. C., Maggio, J. H., & Whitney, G., 1983 Experience-based vocalization of male mice to female chemosignals. *Physiology & Behavior*, **31**, 269-272.
- Matochik, J. A. & Barfield, R. J., 1994 Dissociation of androgen-dependent sociosexual behaviors in response to castration in Long-Evans rats. *Physiology & Behavior*, **55**, 533-536.
- Matochik, J. A., Barfield, R. J., & Nyby, J., 1992 Regulation of sociosexual communication in female Long-Evans rats by ovarian hormones. *Hormones & Behavior*, **26**, 545-555.
- Matochik, J. A., Sipos, M. L., Nyby, J. G., & Barfield, R. J., 1994 Intracranial androgenic activation of male-typical behaviors in house mice: Motivation versus performance. *Behavioural Brain Research*, **60**, 141-149.
- Matochik, J. A., White, N. R., & Barfield, R. J., 1992 Variations in sent marking and ultrasonic vocalizations by Long-Evans rats across the estrous cycle. *Physiology & Behavior*, **51**, 783-786.
- Naito, H., Arishima, K., & Tonoue, T., 1995 Neonatal damage to neocortex abolishes the anxiolytic action of diazepam in adult rats. *European Journal of Pharmacology*, **272**, 261-268.
- Noirot, E., & Pye, D., 1969 Sound analysis of ultrasonic distress calls of mouse pups as a function of their age. *Animal Behaviour*, **17**, 340-349.
- Nyby, J. G. & Simon, N. G., 1987, Nonaromatizable androgens may stimulate a male mouse reproductive behavior by binding estrogen receptors. *Physiology & Behavior*, **39**, 147-151.
- Nyby, J., & Whitney, G., 1978 Ultrasonic communication of adult myomorph rodents. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **2**, 1-14.
- Nyby, J., Whitney, G., Schmith, S., & Dizinno, G., 1978 Postpubertal experience establishes signal value of mammalian sex odor. *Behavioral Biology*, **22**, 545-552.
- Parrott, R. F., 1976 Effect of castration on sexual arousal in the rat, determined from records of post-ejaculatory ultrasonic vocalizations. *Physiology & Behavior*, **16**, 689-692.
- Pomerrantz, S. M., Nunez, A. A., & Bean, N. J., 1983 Female behavior is affected by male ultrasonic vocalizations in house mice. *Physiology & Behavior*, **31**, 91-96.
- Roberts, L. H., 1975 Evidence for the laryngeal source of ultrasonic and audible cries rodents. *Journal of Zoology*, **175**, 243-257.
- Sales, G. D., 1972 Ultrasound and aggressive behaviour in rats and other small mammals. *Animal Behaviour*, **20**, 88-100.
- Sipos, M. L., Kerchner, M., & Nyby, J. G., 1992 An ephemeral sex pheromone in the urine of female house mice (*Mus domesticus*). *Behavioral & Neural Biology*, **58**, 138-143.
- Sipos, M. L., Wysocki, C. J., Nyby, J. G., Wysocki, L., & Nemura, T. A., 1995 An ephemeral pheromone of female house mice: Perception via the main and accessory olfactory systems. *Physiology & Behavior*, **58**, 529-534.
- Smotherman, W. P., Bell, R. W., Hershberger, W. A., & Coover, G. D., 1978 Orientation to rat pup cues: Effects of maternal experiential history. *Animal Behaviour*, **26**, 265-273.
- Takahashi, L. K., Thomas, D. A., & Barfield, R. J., 1983 Analysis of ultrasonic vocalizations emitted by intruders during aggressive encounters among rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, **97**, 207-212.
- Takeuchi, H., & Kawashima, S., 1986 Ultrasonic vocalizations and aggressive behavior in male rats. *Physiology & Behavior*, **38**, 545-550.
- Thomas, D. A., & Barfield, R. J., 1985 Ultrasonic vocalization of the female rat (*Rattus norvegicus*)

- during mating. *Animal Behaviour*, **33**, 720-725.
- Thomas, D. A., Haroutunian, V., & Barfield, R. J., 1981 Behavioral and physiological habituation to an ultrasonic stimulus. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **17**, 279-282.
- Thomas, D. A., Takahashi, L. K., & Barfield, R. J., 1983 Analysis of ultrasonic vocalizations emitted by residents during aggressive encounters among rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, **97**, 201-206.
- Thomas, D. A., Talalas, L., & Barfield, R. J., 1981 Effect of devocalization of the male on mating behavior in rats. *Journal of Comparative Psychology*, **95**, 630-637.
- Tonoue, T., Iwasawa, H., & Naito, H., 1987 Diazepam and endorphin independently inhibit ultrasonic distress calls in rats. *European Journal of Pharmacology*, **142**, 133-136.
- Warburton, V. L., Sales, G. D., & Milligan, S. R., 1989, The emission and elicitation of mouse ultrasonic vocalizations: The effects of age, sex and gonadal status. *Physiology & Behavior*, **45**, 41-47.
- White, N. R., & Barfield, R. J., 1987 Role of the ultrasonic vocalization of the female rat (*Rattus norvegicus*) in sexual behavior. *Journal of Comparative Psychology*, **101**, 73-81.
- White, N. R., & Barfield, R. J., 1989 Playback of female ultrasonic vocalizations during sexual behavior. *Physiology & Behavior*, **45**, 229-233.
- White, N. R., Colona, L. C., & Barfield, R. J., 1991 Sensory cues that elicit ultrasonic vocalizations in female rats (*Rattus norvegicus*). *Behavioral and Neural Biology*, **55**, 154-165.
- White, N. R., Gonzales, R. N., & Barfield, R. J., 1993 Do vocalizations of the male rat elicit calling from the female? *Behavioral & Neural Biology*, **59**, 76-78.
- Wysocki, C. J., Nyby, J., Whitney, G., Beauchamp, G. K. & Katz, Y., 1982 The vomeronasal organ: Primary role in mouse chemosensory gender recognition. *Physiology & Behavior*, **29**, 315-327.

— 1996. 9. 30 受稿 —