

マウスの個体間競合と攻撃性の分系育種に関する研究

著者	内田 宏
学位授与機関	Tohoku University
学位授与番号	268
URL	http://hdl.handle.net/10097/36720

マウスの個体間競合と攻撃性の
分系育種に関する研究

内 田 宏

目次

緒論	1
第1章 マウスの成長と副腎反応に およぼす個体間競争の影響	9
実験材料および方法	11
結果	
1. 群飼育と個別飼育の比較	15
2. 25頭群飼と50頭群飼の比 較	22
3. 雄マウスと精巢除去マウ スの比較	26
考察	33
第2章 攻撃性高低両系統の分系育 種	44
第1節 近交系マウスにおける攻	

撃性の系統間比較----- 45

実験材料および方法----- 46

結 果----- 49

考 察----- 56

第2節 攻撃性の高および低への
選抜----- 58

実験材料および方法----- 59

結 果

1 攻撃性の選抜効果----- 66

2 攻撃性に関する遺伝率--- 73

考 察----- 77

第3節 選抜効果の検証と遺伝様
式の検討----- 87

実験材料および方法----- 88

結 果

1 選抜効果の検証----- 91

2 攻撃性の遺伝様式の検
討

(1) 交雑試験 - - - - - 91

(2) 交替保育試験 - - - - - 94

考 察 - - - - - 99

第4節 攻撃性選抜に伴う相関反
応の検討 - - - - - 102

実験材料および方法 - - - - - 103

結 果

1. 繁殖成績 - - - - - 105

2. 発育成績 - - - - - 107

3. 攻撃性と発育形質との
遺伝相関 - - - - - 112

考 察 - - - - - 115

第3章 選抜系の生産能力の比較 - - - - - 118

第1節 選抜系の成長能力 - - - - - 119

実験材料および方法 - - - - - 120

結 果

1. 成長型の比較 - - - - - 123

2	選抜系間F ₁ 、AA系およびSS系マウスとの比較	131
	考 察	137

第2節 選抜系の繁殖能力----- 141

実験材料および方法----- 142

結 果

1. 追いかけ妊娠による総
生産能力の比較----- 146

2. 春機発動期の比較----- 152

3. 交替保育による哺乳中
の成長および春機発動
期の比較----- 156

考 察 ----- 161

第3節 選抜系の群飼育下におけ

る成長と副腎反応----- 168

実験材料および方法----- 169

結 果

1. 個別飼育と群飼育の比

較----- 172

2、系統別群飼育と両系統

混合群飼育の比較----- 175

考 察----- 180

第4章 攻撃性の遺伝と下垂体・性

腺系機能との関連性----- 182

第1節 選抜系間における雄性生

殖器、胸腺および副腎重

量の比較----- 182

実験材料および方法----- 184

結 果

1、選抜世代に伴う雄性生

殖器、胸腺および副腎

重量の系統間比較----- 186

2、加齢に伴う精巣と精の

り重の系統間比較----- 189

考 察----- 192

第2節 攻撃性とアンドロジェン

との関係----- 197

実験材料および方法----- 198

結果

1. 加齢による攻撃行動の
発現----- 205

2. 血中テストステロン濃
度の系統間比較----- 205

3. 攻撃性におけるTP投
与の効果

(1) TP投与量と攻撃性と
の関係----- 212

(2) 精巢除去マウスにTP
を投与したばあいの
攻撃性の系統間比較---- 218

(3) 卵巣除去マウスにTP
を投与したばあいの
攻撃性の系統間比較---- 219

考察----- 223

總 括 ----- 230

謝 辭 ----- 242

引用文献 ----- 243

緒 論

わが国の畜産は、明治以後、農場の副産物、畦畔草、野草などの利用による有畜農業的展開で少頭数飼育が主であった。

ところが、昭和40年代に入り経済の高度成長に伴う畜産物の需要の高まりを背景にして多頭飼育が普及するに至った。この多頭飼育によって生産性の向上がはかられたが、その反面、畜産公害、家畜疾病の多発など家畜生産のうえにおいても少頭数飼育ではあまり問題にならなかつた様々な弊害が生じてきた。

群飼育下の家畜相互間でみられる攻撃行動によって生ずる個体間競争も、多頭飼育に伴って生じた問題の一つである。

元来、攻撃行動は相手に対して優位性を示す行動であり、相手を捕食したり、他の捕食動物に対して自己を守るために、種外の動物に対して機能していたものである。これが種内の攻撃にも転化できるようになったと考えら

れている²⁾。

LORENZ²⁾は、野生動物の攻撃性が種の生存のために果している重要な機能として下記の三つを挙げている。

第一は、テリトリー（なわぼり）の形成である。テリトリーは、一つの種の個体が利用しうる棲息地の上を一定の間隔をあけて広がるように機能する。第二は、家族または社会の雄による防衛に適切な「よりよい男」が、ライバルとの闘争によって選抜されることである。第三は、社会的順位の成立である。これは、学習が高度に発達し、そのため年齢のリーダーの経験がそのコミュニティーにとって大きな利益となるような社会的動物において機能する。

LORENZ²⁾は、さらに、これらの機能によって行使される淘汰圧力によって攻撃性が多数の動物において独立して進化してきたと述べている。

人類は、性質も獷猛で取り扱いにくい野生

動物を長い間の順化、飼育、繁殖によって人間の生活に順応できるように変えてきた³⁾。順化の過程では、攻撃的なものは淘汰され、温和しいものを選抜して繁殖してきたものと考えられる。しかし、温順化は動物の弱体化を伴うため、畜化の初期において時々野生動物との交雑が行われたようである⁴⁾。

HAFEZ⁴⁾ および三村ら⁵⁾は家畜化によって、攻撃性の低下の他に次のような行動変化がみられたとしている。

①ある種の刺激に対する反応閾の低下、②形態的变化に伴う行動変化例えば敏捷性の低下、③群がり行動(crowding)と管理者に対する依頼性の助長、④縄張り性の低下、⑤幼態成熟(neotony)、⑥生産機能の著しい発達に伴う行動変化、たとえば羊の摂食行動様式の変化、⑦夜行性から昼行性への変化などである。

これらの行動変化の中で、群がり行動の助長と縄張り性、攻撃性の低下は表裏をなす関

係で、家畜化による行動変化の最も特徴的なものと考えられている。

闘鶏、闘犬、闘牛などの特殊な例を除いて改良の過程で攻撃性の低下がはかられたが、ほとんどの家畜に攻撃的な性質が依然として残っている。

その生殖がヒトの管理下におかれている家畜⁽⁹⁾の攻撃性は、野生動物におけるような種の生存のための機能を果たす必要がなくなっているが、群飼育下でみられる家畜の社会的順位制は個体間の闘争を減らして不用なエネルギーの消耗がなくなるので群全体としては有利に機能している⁽¹⁰⁾。

しかし、その反面、順位の優劣により採食や休息などで差が生じるために、生産性に不平等が生じたり、順位制が不安定であると闘争が起きやすくなりそのために生産性の低下が見られる⁽¹⁰⁾。

また、群飼育下では、順位の低い個体は遺伝的に優れた生産能力を保持しているも、その

能力を十分に発揮することができない。また、反対に、遺伝的能力がそれほど優れていなくとも、順位が高いために比較的良い成績を示す。このような個体の成績をもとにして、種畜を選抜しても選抜効果があがらないし、また遺伝的パラメータを推定しても推定値の精度は低くなることなどが予測される¹¹⁾。

家畜生産の現場では、個体間競合の防止策として、産卵鶏のシングルケージによる飼育、牛における除角やヌタンチョンを利用した管理方式、鶏のデビーキング、群内の体の大きさを揃えて競合が起こりにくいような群編成など、主として管理面からの対策がとられてきている。

今後、わが国の家畜飼養は一層多頭化の方向へむかうものと思われるので、群飼育下における個体間競合の問題は、生産現場では勿論のこと、畜産学分野でも取り上げられなければならないと考えられる。

しかし、わが国ではこれまで家畜飼養が少

頭数飼育であつたために、大群管理技術を目的とした社会行動の研究はあまり行われなかつた¹²⁾。

家畜の行動研究は、佐藤¹²⁾も述べているように、繁殖学、育種学、栄養学、草地学、管理学および獣医学など様々な側面から取り上げられてきたが、これまでは管理学的側面からの研究が多かつた。群飼育下で見られる家畜の攻撃性に関する研究も同様である。

家畜の攻撃性に関する研究は、鶏で SCHJELDORP - EBBE¹³⁾ が順位制のあることを発見して以来、鶏をはじめとして他の哺乳家畜に関する研究も多数がなされてきた¹⁴⁾。

攻撃性は他の行動形質と同様に遺伝形質¹⁴⁾であるから、育種面からの研究も必要である。ところが、攻撃性の育種に関する研究は極めて少なく、GUTH および CRAIG^{15,16)} の鶏での高および低の分系育種の成功例のみで、他の家畜では全くみられない。

一方、攻撃性に関する研究は、心理学、行

動学、内分泌学、神経生理学など畜産学以外の分野で取り上げられ、実験材料としてマウスやラットなどの実験動物が使われることが多い。

SCOTT and FREDERICSON⁽⁴⁾ は、攻撃性を発現させる外的要因として、空間、熱などの物理的要因、来襲者または餌などの生物学的要因、他の動物などの社会的要因をあげ、内的要因として、空腹、渇き、ホルモンなどの生理的要因、系統などの遺伝的要因をあげている。彼等⁽⁴⁾ は、攻撃性は他の量的形質と同様に polygene によって支配され、ネズミにおいてもより攻撃的な系統を育種し得ることを示唆した。

これまで哺乳動物の攻撃性の分系育種に関する研究は、LAGERSPETZ⁽¹⁷⁾ が Swiss albino 雄マウスで、また EBERT and HYDE⁽¹⁸⁾ が野生の雌マウスで行っている。

しかし、これらの研究^(17,18) は、いずれも行動心理面から取り上げられたもので、育種学的

分析も若干行われてゐるが、攻撃性と成長、繁殖などの生産能力との関係、攻撃性に関する詳細な遺伝分析、攻撃性の遺伝とその発現機序との関係などについてほぼほとんど明らかにされてゐない。

そこで、本論文では攻撃性に関して育種学的立場から検討することとし、まず第1章で近交系マウスを用いて成長と副腎反応におよぼす個体間競争の影響について検討した。第2章では近交系間における攻撃性の差異を調べ、強系統と弱系統とを交配して作出した基礎集団から攻撃性の高低二方向へ分系育種した選抜実験成績の分析を行い、第3章で両選抜系の生産能力の比較を行った。第4章では攻撃性と下垂体・性腺系機能との関係を調べ、攻撃性の遺伝支配の仕組みについて考察した。そして、総括で以上の結果をもとに攻撃性の育種における問題点を論じた。

第1章 マウスの成長と副腎反応にあよぼす 個体間競争の影響

緒言

動物は2頭以上が群居すると、個別飼育ではみられない社会的行動を示し、個体相互間で干渉し合っ、て競争が生じる。その主たるものがおどし、妨害、攻撃などの闘争行動である。

動物の攻撃行動は同種の幼少動物相互間によくみられる遊びの攻撃行動を除けば、他の個体に身体的な危害を加えるための接近行動である¹⁹⁾。異種動物間の攻撃行動は、相手を殺すことを目的としているが、同種動物間のはあいは相手より優位を求めろーが目的で、相手を殺すのが目的ではない¹⁹⁾。

相互間の闘争によって、群内に社会的順位制が成立し、その結果順位成立前に比べて闘争行動は減少するが、順位の上位のものは餌

場を独占して生産能力を充分に発揮できるのに対し、下位のものは能力が抑制され、群全体として生産力が低下し、バラツキが増大すると言われている⁸⁾。

また、飼育面積が狭いばあいには、個体間の干渉が一層強まり、社会的ストレスが増大することが予測される。

群飼育したばあい、以上のような現象が果してみられるか否かを確かめるために、近交系マウスを用いてできるだけ個体間競争が生じやまいように群内の頭数を多くして、成長と副腎反応を調べ、個別飼育したばあいと比較した。

実験材料および方法

実験I 群飼育と個別飼育の比較

供試マウスは近交系AA系である。4週齢で離乳した後、個別ケージ（横8 cm×縦9 cm×高さ9.5 cm）で6週齢まで個別飼育した。6週齢で、兄妹毎に原則として雌、雄同数ずつを群飼育区に配分し、残りの兄妹を個別飼育区とした。

群飼育区は、横70 cm×縦9 cm×高さ15 cmのケージに雌、雄それぞれ50頭を1群として収容し、また個別飼育区は6週齢まで用いた個別ケージに引続いて収容してそれぞれ10週齢まで4週間飼育した。

飼料は、オリエンタル社製の特殊繁殖用飼料を用い、不断給餌した。ただし、群飼育区は、ケージ内に飼料箱（横4.5 cm×縦13 cm×高さ9 cm）を1個だけ備えつけ常に飼料がなくならないように補給して給与した。水は、自由に摂取できるように配慮し、群飼育区で

は水飲器を4個設置した。

敷料は稻わらを用い、個別飼育区は4日毎に、群飼育区は7日毎に交換した。

実験は2回繰り返して行なった。第1回目は1972年6月27日~7月25日、第2回目は同年8月23日~9月20日である。いずれの実験も温度および光の調節のされていない飼育室で行なった。

個別飼育区の供試頭数は、第1回の実験で雌雄とも36頭ずつ、第2回の実験では雌11頭、雄14頭である。

闘争行動の観察は、群飼育区のマウスについて行なった。観察時間は毎日30分間とし、6週齢から10週齢まで4週間観察した。

体重は、個体毎に実験開始時(6週齢)と終了時(10週齢)に測定した。実験終了後、群飼育区は全頭を、個別飼育区は第2回目の実験に供試したものののみを屠殺し、副腎を取り出して10%中性ホルマリンで固定し、秤量した。副腎重量は比体重値を算出してストレ

スの指標とした。

実験Ⅱ 25頭群飼区と50頭群飼区の比較

近交系マウスAA系を供試した。離乳時から実験開始時(6週齢)までの飼育方法は実験Ⅰと全く同じである。6週齢時に、各腹毎のマウスを各試験区をできるだけ均等に配分し、1群25頭と50頭の群飼育区を雌雄別に設けた。6週齢から10週齢まで実験Ⅰと同じ大きさの群ケージで飼育した。実験期間は1972年11月27日～12月25日である。

飼料は実験Ⅰと同じものを用いた。飼料箱(横4.5cm×縦13cm×高さ9cm)をケージ内に4個ずつ備えつけ、3日毎に飼料を補給した。水飲器は各ケージ4個ずつ備え、自由に摂取できるようにした。敷料には稻わらを用い、6日毎に交換した。飼育室の条件は実験Ⅰと同じである。

行動の観察、実験開始時および終了時の体重測定、副腎重の秤量を個々のマウスについて行なったが、その方法は実験Ⅰと全く同様

である。

実験Ⅲ 雄マウスと精巣除去マウスの比較
近交系マウスDD系の雄マウス200頭を供試
した。3週齢で離乳し、6週齢まで実験Ⅰ、
Ⅱと同じ個別ケージで個別飼育した。供試マ
ウスのうち100頭は5週齢で精巣を除去した。

6週齢で雄マウスと精巣除去マウスを個別
飼育区と群飼育区にそれぞれ50頭ずつ配分し、
10週齢まで4週間飼育した。ただし精巣除去
マウスは術後死亡したために群飼育区の頭数
は42頭になった。両区のケージは実験Ⅰで使
用したものと同じである。給与飼料および飼
育方法は実験Ⅱと同様である。

飼育室の条件は、実験Ⅰ、Ⅱと同じである。
実験期間は1973年8月3日から31日までの4
週間である。

行動の観察は群飼育マウスについて実験Ⅰ、
Ⅱと同様な方法で行った。体重および副腎の
秤量も実験Ⅰ、Ⅱと全く同じ方法である。

結 果

1. 群飼育と個別飼育の比較 (実験I)

1) 行動観察

雄マウスのほとんどは、群居と同時に激しい闘争を始め、約30分間続いた。その後、闘争は散発的にみられる程度になった。順位は群居後2日目位から認められた。順位制は、2~3頭の上位の個体が、他を攻撃するデスポット型 (独裁型) であった。しかし、順位制は不安定で、実験期間中に数度上位の交代がみられた。順位の交代は、敷わらを交換した後によくみられた。順位が上位になった個体は50頭のうち第1回目の実験で13頭、第2回目の実験で17頭であった。

上位群内の最も優位な個体は、ケージ内の一定領域を占有し領域内に入る下位群の個体を攻撃し一時的にケージの隅の方へ追いやるが、狭いケージに多頭数を収容したためにその場所を占有し続けることができなかった。

表1-1. 群居雄マウスの咬傷の状態

実験	傷の大きさ			計
	大	中	小 なし	
第1回実験	6頭	38	2 3	49頭
第2回実験	10頭	32	8 -	50頭

しかし、頭数が多かったためと考えられるが、上位の個体が採食中の下位の個体を妨害するようなことはほとんど認められなかった。

屠殺後に肉眼で検体し、咬傷の有無、大きさを調べたが、表1-1に示すように第2回目の実験では全頭に、第1回目の実験では49頭中46頭に咬傷が認められた。

これに対して、雌マウスでは攻撃行動は全くみられなかった。

2) 成長および副腎重の比較

表1-2と表1-3に、それぞれ第1回と第2回実験の体重、増体量および副腎重を示した。

6週齢体重は雌雄とも群飼育区と個別飼育区との間に差がないが、9週齢体重は個別飼育区の方が大きかった。したがって、増体量は個別飼育の方が大きく、雌雄ともに高い有意性が認められた。

体重と増体量のバラツキを変動係数で見ると、実験開始後4週間目の10週齢体重では雌雄とも個別飼育の方がやや大きい値となった。

表 1-2. 雌雄マウスの体重, 増体量および副腎重量の群飼育と個別飼育の比較 (第 1 回実験) —その1—

AA系

試験区 項目	雄	
	群飼育	個別飼育
	M ± SE (CV%)	M ± SE (CV%)
頭数	50	36
6週齢 体重 (g)	23.9 0.24 (7.1)	23.7 0.31 (7.7) ***
10週齢 体重 (g)	27.9 0.23 (5.8)	29.7 0.38 (7.7) ***
6-9週齢増体量 (g)	4.0 0.14 (25.3)	6.0 0.24 (24.2) ***
6-9週齢相対的増体量 (g)	16.9 0.68 (28.6)	25.4 1.11 (26.3) ***
副腎重量 (mg)	5.0 0.06 (8.8)	—
副腎比体重値 (mg)	17.9 0.21 (8.3)	—

1) 6週齢体重 (100g) に対する増体量の相対値 2) 10週齢体重 (100g)

に対する副腎重量の相対値 3) 平均値 ± 標準誤差 4) 変動係数

*** 群飼育区と個別飼育との間に 0.1% 水準で有意差がある。

表1-2. 雌雄マウスの体重, 増体量および副腎重量の群飼育と個別飼育の比較(第1回実験) —その2—

AA系

試験区 項目	雌	
	群飼育	個別飼育
	M ± SE (CV%)	M ± SE (CV%)
頭数	50	36
6週齢 体重(g)	19.5 0.19 (6.9)	19.9 0.18 (5.4)
10週齢 体重(g)	22.5 0.19 (5.8)	23.9 0.28 (6.9) ^{***}
6-9週齢増体量(g)	3.0 0.12 (29.4)	4.1 0.18 (26.0) ^{***}
6-9週齢相対的増体量(g)	15.4 0.71 (32.7)	20.4 0.87 (25.7) ^{***}
副腎重量(mg)	6.1 0.07 (8.7)	—
副腎比体重値(mg)	27.3 0.35 (9.1)	—

1) 6週齢体重(100g)に対する増体量の相対値 2) 10週齢体重(100g)

に対する副腎重量の相対値 3) 平均値±標準誤差 4) 変動係数

***群飼育区と個別飼育との間に0.1%水準で有意差がある。

表1-3. 雌雄マウスの体重, 増体量および副腎重の群飼育と個別飼育の比較 (第2回実験) —その1—

AA系

試験区	雄	
	群飼育 M ± SE (CV%)	個別飼育 M ± SE (CV%)
頭数	49	14
6週齢 体重 (g)	23.3 ± 0.16 (4.7)	23.6 ± 0.36 (5.7)
10週齢 体重 (g)	27.6 ± 0.16 (4.2)	28.6 ± 0.40 ^{**} (5.2)
6-9週齢増体量 (g)	4.2 ± 0.10 (16.9)	5.0 ± 0.27 ^{**} (20.4)
6-9週齢相対的増体量 (g)	18.1 ± 0.48 (18.7)	21.3 ± 1.26 ^{**} (22.2)
副腎重量 (mg)	5.3 ± 0.06 (8.1)	4.4 ± 0.06 ^{***} (5.2)
副腎比体重値 (mg)	19.2 ± 0.21 (7.6)	15.3 ± 0.21 ^{***} (5.2)

1) 6週齢体重 (100g) に対する増体量の相対値 2) 10週齢体重 (100g)

に対する副腎重量の相対値 3) 平均値 ± 標準誤差 4) 変動係数

*, **, *** 群飼育区と個別飼育との間にそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差がある.

表 1-3. 雌雄マウスの体重, 増体量および副腎量の群飼育と個別飼育の比較 (第2回実験) —その2—

AA系

試験区	雌	
	群飼育 M ± SE (CV%)	個別飼育 M ± SE (CV%)
頭数	50	11
6週齢 体重 (g)	19.3 0.11 (4.2)	19.2 0.34 (6.0)
10週齢 体重 (g)	22.0 0.14 (4.5)	22.8 0.39 [*] (5.8)
6-9週齢増体量 (g)	2.8 0.11 (29.0)	3.7 0.26 ^{**} (23.3)
6-9週齢相対的 増体量 (g)	14.5 0.62 (22.2)	19.3 1.52 ^{**} (26.2)
副腎重量 (mg)	6.6 0.08 (8.6)	7.0 0.17 [*] (7.8)
副腎比体重値 (mg)	29.9 0.36 (8.6)	30.9 1.00 (10.7)

1) 6週齢体重 (100g) に対する増体量の相対値 2) 10週齢体重 (100g)

に対する副腎重量の相対値 3) 平均値 ± 標準誤差 4) 変動係数

* **, *** 群飼育区と個別飼育との間にそれぞれ5%, 1%, 0.1%水準で有意差がある.

増体量をみるとバラツキは群飼育の方が大きい傾向がみられた。しかしこれらの差は小さいものであった。

次に、副腎重量についてみると表 1-3 に示すように雄では群飼育の方が大きく、重量、比体重値とも有意差がみられた。一方群飼育で闘争行動のみられなかった雌では比体重値で個別飼育と群飼育との間に差は認められなかったが、重量では個別飼育の方が大きく、有意差がみられた。

3) 社会的順位と増体量および副腎重との関係

表 1-4 は、群飼育の雄マウスを、群居中に順位が上位になったもの（上位群）と、それ以外（下位群）とに分け、体重、増体量および副腎重を比較したものである。

体重と増体量をみると第 1 回実験では両群間で有意差はなかったが、第 2 回実験では 6 週齢体重において上位群が下位群より大きく、その差は 10 週齢体重でも有意であった。

表1-4. 群飼育雄マウスの上位群と下位群との体重, 増体量および副腎重量の比較

試験区 項目	第1回実験		第2回実験	
	上位群 M ± SE ³⁾	下位群 M ± SE ³⁾	上位群 M ± SE ³⁾	下位群 M ± SE ³⁾
頭数	13	36	17	33
6週齢 体重 (g)	23.3 0.33	23.3 0.18	24.6 0.29	23.5 0.26*
10週齢 体重 (g)	27.6 0.34	27.5 0.19	28.9 0.39	27.4 0.25**
6-9週齢増体量 (g)	4.3 0.15	4.2 0.13	4.3 0.21	3.9 0.18
6-9週齢相対的 ¹⁾ 増体量 (g)	18.2 0.71	18.0 0.61	17.6 0.99	16.7 0.89
副腎重量 (mg)	5.4 0.14	5.3 0.07	5.1 0.13	4.9 0.06
副腎比体重値 (mg) ²⁾	19.4 0.49	19.2 0.23	17.6 0.34	18.0 0.27

1) 6週齢体重 (100g) に対する増体量の相対値 2) 10週齢体重 (100g) に対する副腎重量の相対値 3) 平均値 ± 標準誤差

*, ** ; 上位群と下位群との間にそれぞれ5%と1%水準で有意差がある。

統計的に有意ではないが副腎重量は上位群の方が若干上まわっていた。比体重値で見ると、上位群と下位群との間に差が認められなかった。

2. 25頭群飼と50頭群飼の比較（実験Ⅱ）

1) 行動観察

雄マウスは、25頭区、50頭区とも群居後直ぐには闘争をはじめなかったが、間もなくして闘争を始めた。

群居後3日目に順位の成立が認められた。

順位制は、上位の2〜3頭が他の個体を攻撃するデスポット型（独裁型）で実験Ⅰと同様であった。上位群でも子細にみると群内で優劣が認められた。敷料を交換すると順位制はくずれやすくなり、実験期間中に数度の上位の順位交代がみられた。順位が上位となった個体は25頭区でも頭、50頭区で10頭でほぼ同じ比率であった。

実験終了後、肉眼で検体し咬傷の有無、大きさを調べた。その結果を表1-5に示す。

表1-5. 群居雄マウスの咬傷の状態(AA系)

試験区	傷の大きさ			計
	大	中	小 なし	
50頭区	18頭	24	5	47頭
25頭区	3頭	22	—	25頭

25. 50頭両区とも、全頭に咬傷が認められた。とくに50頭区の方が25頭区に比べて大きな傷が多く観察された。

これに対し、雌マウスでは、闘争行動は全くみられなかった。

実験期間中に、雄50頭区で2頭、雌50頭区で1頭、雌25頭で1頭、死亡したが、いずれも事故によるもので、闘争や疾病が原因ではなかった。

2) 成長および副腎重の比較

表1-6は、25頭区と50頭区の体重、増体量および副腎重の比較を行なったものである。

雄では、増体量は50頭区の方が大きい。有意差はなかった。雌では、10週齢体重、増体量とも25頭区の方が有意に大きかった。

また、雌雄の増体量を比較すると、雄より雌の方が大きかった。

副腎重量は、雌雄とも25頭区の方が大きく、雄で有意差がみられた。副腎比体重値は、雄では25頭区の方が、雌では反対に50頭区の方

表 1-6. 25頭区と50頭区の体重, 増体量および副腎重量の比較 (AA系)

試験区	雄			雌		
	25頭区 M ± SE ³⁾ (CV%) ⁴⁾	50頭区 M ± SE ³⁾ (CV%) ⁴⁾	頭数	25頭区 M ± SE ³⁾ (CV%) ⁴⁾	50頭区 M ± SE ³⁾ (CV%) ⁴⁾	頭数
頭数	25	47	49	24		
6週齢 体重 (g)	21.8 0.46(0.6)	21.6 0.26(8.1)		18.1 0.37(10.1)	18.3 0.18(6.7)	
10週齢 体重 (g)	23.2 0.34(7.4)	23.2 0.21(6.2)		23.8 0.30(6.2)	21.8 0.21(6.7)	
6-9週齢増体量 (g)	1.4 0.34(125.2)	1.6 0.23(99.0)		5.7 0.36(30.9)	3.5 0.20(40.7)	
6-9週齢相対的増体量 (g)	6.9 1.81(131.7)	7.7 1.11(99.5)		32.1 2.51(38.3)	19.3 1.22(44.2)	
副腎重量 (mg)	5.1 0.09(8.6)	4.6 0.05(6.9) ^{***}		9.5 0.22(11.2)	9.2 0.16(12.4)	
副腎比体重値 (mg) ²⁾	22.1 0.55(12.5)	20.1 0.27(9.1) ^{***}		39.8 0.72(8.9)	41.9 0.59(9.8) [*]	

1) 6週齢体重 (100g) に対する増体量の相対値 2) 10週齢体重 (100g)

に対する副腎重量の相対値 3) 平均値 ± 標準誤差 4) 変動係数

*, ***, 25頭区と50頭区との間にそれぞれ5%, 0.1%水準で有意差がある。

が大きく有意差が認められた。

体重、増体量および副腎重のバラツキ（変動係数）は、雄では25頭区の方が大きいのに
対し、雌では50頭区の方が大きかった。バラ
ツキを雌雄間で比較すると、雄の方が雌より
も大きかった。

3) 社会的順位と増体量および副腎重と の関係

表1-7は、25頭区と50頭区の、順位が上位
のもの（上位群）とそれ以外のもの（下位群）
の体重、増体量および副腎重を示したもので
ある。

増体量は、25頭、50頭区ともに上位群の方
が大きかったが、有意差はみられなかった。

副腎重は、増体量と同様に両区とも上位群
が下位群よりも大きく、25頭区で有意差が認
められた。

3. 雄マウスと精巣除去マウスの比較（実 験Ⅲ）

1) 行動観察

表1-7. 25頭区と50頭区の雄マウスの上位群と下位群の体重, 増体量および副腎重量の比較(AA)

試験区 順位 項目	25 頭 区		50 頭 区	
	上 位 群 M ± SE ³⁾	下 位 群 M ± SE ³⁾	上 位 群 M ± SE ³⁾	下 位 群 M ± SE ³⁾
頭 数	6	19	10	37
6週齢 体重(g)	20.7 1.11	22.2 0.49	21.6 0.74	21.6 0.27
10週齢 体重(g)	22.8 0.83	23.3 0.37	23.4 0.62	23.1 0.21
6-9週齢増体量(g)	2.1 1.15	1.2 0.29	1.8 0.27	1.6 0.27
6-9週齢相対的 ¹⁾ 増体量(g)	11.3 6.07	5.6 1.47	8.7 1.51	7.7 1.31
副腎重量(mg) ²⁾	5.4 0.17	5.0 0.09*	4.7 0.08	4.6 0.05
副腎比体重値(mg)	24.1 1.67	21.4 0.43*	20.3 0.51	20.1 0.39

1) 6週齢体重(100g)に対する増体量の相対値 2) 10週齢体重(100g)に対する副腎重量の相対値

3) 平均値±標準誤差 * ; 上位群と下位群との間にそれぞれ5%水準で有意差がある。

雄は群居と同時に闘争を始め、又日目に順位制が成立した。順位制は、これまでと同様で上位の1〜2頭が下位の個体を攻撃するデスポット型（独裁型）であった。しかし、順位は安定しておらず、実験期間中に数度の首長交代が行われ、最も長くその地位を保ったものでも約1週間であった。

屠殺後に検体し、咬傷の有無、大きさを調べた結果、全頭に咬傷が認められた。傷の大きさは42頭中、大が7頭、中10頭、小25頭であった。

雄は群居中に8頭死せしたが、いずれも咬傷、喰殺など、闘争を直接原因とするものではなく、夏期の高温条件に闘争、高飼育密度などの群居に伴う社会的ストレスが加わったためと考えられる。

一方、精巣除去マウスでは群居直後に約30分程闘争が継続してみられたが、その後は闘争行動が全くみられなくなった。しかし、精巣除去マウスは、ケージを叩いたりすると雄

マウスに比べて敏感に反応し、神経質であった。

2) 成長および副腎重の比較

表 1-8 は、雄マウスと精巣除去マウスの群飼育と個別飼育における体重、増体量および副腎重の比較を行なったものである。

10週齢体重は、群飼育より個別飼育の方が大きく、精巣除去マウスで有意差がみられた。

増体量は雄では群飼育の方が大きいのに對し、去勢では反対に個別飼育の方が大きく有意差が認められた。

副腎重は、雄、去勢ともに群飼育区の方が大きく、いずれも有意差が認められた。

バラツキ（変動係数）は、雄では、体重、増体量、副腎重のいずれも群飼育の方が個別飼育より大きかった。これに對し雌は増体量のバラツキが個別飼育より群飼育の方が大きかったが、それ以外はほとんど差がなかった。

3) 社会的順位と増体量および副腎重との関係

表1-8. 雄マウスと精巢除去マウスの体重, 増体量および副腎重量の群飼育と個別飼育の比較 (DD系)

試験区 項目	雄		精巢除去	
	群飼育 M ± SE ³⁾ (CV%) ⁴⁾	個別飼育 M ± SE ³⁾ (CV%) ⁴⁾	群飼育 M ± SE ³⁾ (CV%) ⁴⁾	個別飼育 M ± SE ³⁾ (CV%) ⁴⁾
頭数	42	27	42	50
6週齢 体重 (g)	25.5 ± 0.19 (4.9)	25.9 ± 0.14 (2.9)	22.3 ± 0.15 (4.4)	22.7 ± 0.15 (4.7)
10週齢 体重 (g)	29.2 ± 0.28 (6.2)	29.3 ± 0.21 (3.8)	26.0 ± 0.12 (3.1)	27.6 ± 0.15 (***) (3.7)
6-9週齢増体量 (g) ¹⁾	3.9 ± 0.22 (36.8)	3.4 ± 0.20 (30.3)	3.7 ± 0.14 (23.9)	4.9 ± 0.13 (***) (18.5)
6-9週齢相対的増体量 (g)	15.7 ± 0.91 (37.5)	13.1 ± 0.80 (31.9)	16.8 ± 0.71 (27.2)	21.8 ± 0.22 (***) (7.0)
副腎重量 (mg) ²⁾	4.1 ± 0.08 (11.9)	3.2 ± 0.04 (***) (6.0)	6.2 ± 0.06 (6.8)	5.7 ± 0.06 (***) (7.0)
副腎比体重値 (mg)	14.2 ± 0.34 (15.6)	11.1 ± 0.13 (***) (6.2)	23.8 ± 0.28 (7.6)	20.8 ± 0.22 (***) (7.4)

1) 6週齢体重 (100g) に対する増体量の相対値 2) 10週齢体重 (100g) に対する副腎重量の相対値

3) 平均値 ± 標準誤差 4) 変動係数

***: 群飼育区と個別飼育との間に0.1%水準で有意差がある。

表 1-9 に、群飼雄マウスの、順位が上位のもの（上位群）とそれ以外のもの（下位群）の体重、増体量および副腎重を示した。

体重は、下位群の方が、副腎重は上位群の方が大きい。いずれも有意差は認められなかった。増体量では、両群間にほとんど差がみられなかった。

表1-9. 群飼育雄マウスの上位群と下位群との体重, 増体量および副腎重量の比較 (DD系)

順位 項目	上位群		下位群	
	M	± SE ³⁾	M	± SE ³⁾
頭数	5		37	
6週齢 体重 (g)	24.9	0.60	25.3	0.20
10週齢 体重 (g)	28.8	0.78	29.2	0.30
6-9週齢増体量 (g)	3.9	0.54	3.9	0.25
6-9週齢相対的 ¹⁾ 増体量 (g)	15.9	2.29	15.7	1.00
副腎重量 (mg) ²⁾	4.4	0.15	4.1	0.08
副腎比体重値 (mg)	15.3	0.44	14.0	0.37

1) 6週齢体重 (100g) に対する増体量の相対値 2) 10週齢体重 (100g)

に対する副腎重量の相対値 3) 平均値 ± 標準誤差

考 察

動物は群居すると、個別飼育のばあいにはみられなかった個体間競合が起こる。競合は、主として妨害、おどし、攻撃などの闘争行動によってもたらされ、その結果群内の個体相互間に社会的順位が成立する。

順位制の型は動物により異なり、ウシ、ブタ、ウマ、および鶏では、最上位から最下位まで序列のつく直線型が最も多くみられる⁴⁾。

これに対し、マウスとラットでは、上位だけが決まりそれ以外の個体相互間に序列がつかない独裁型（デスポット型）が最も多くみられる。UHRICH²⁰⁾は、マウスの順位制を図2-1のように7つの類型に分け、これらのうちでデスポット型が最も多かったことを報告している。猪ら²¹⁾も同様の結果を得ている。

本実験のばあいは、上位の2〜3頭が他を攻撃し、下位の個体相互間では闘争がみられなかった。上位群内では優劣がみられること

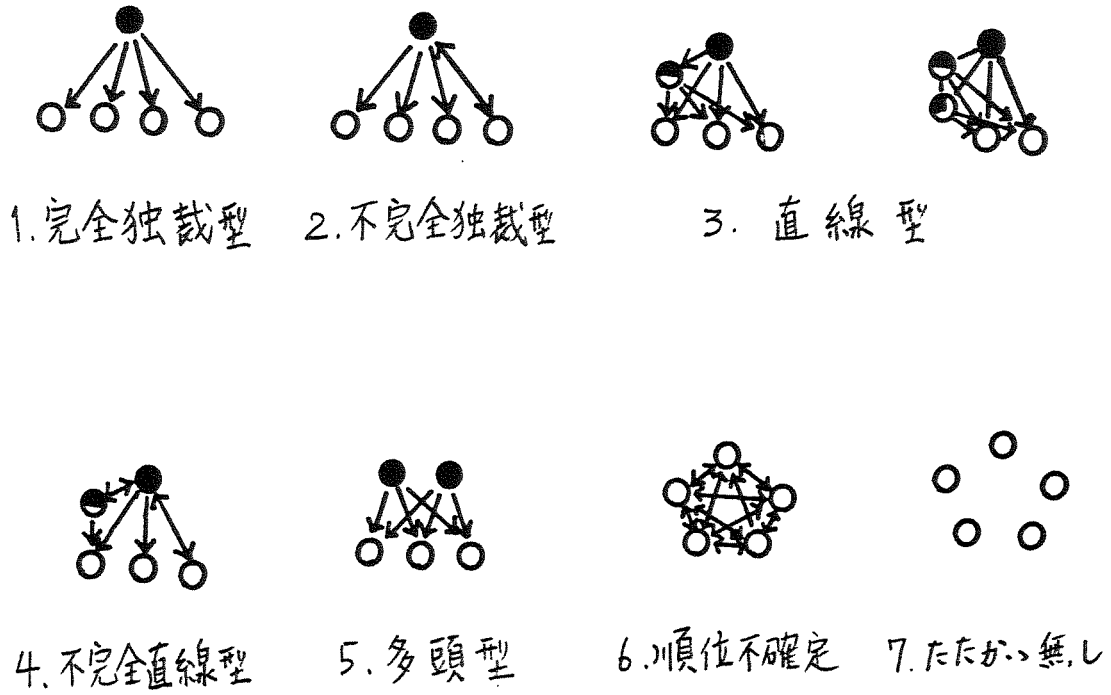


図2-1. URICH による個体間関係の分類

(伊藤嘉昭著「比較生態学」⁸⁾より引用)

から、順位制は直線型ともみなせる。しかし、UHRICH²⁰⁾の提示した順位制の類型は、3~6頭の少数のマウスを群居させて調べたものである。今回のように多数のマウスを群居させたばあいは、トップの個体が複数出現するのが通常と考えられる。したがって、実験Ⅰから実験Ⅲにおいて観察された順位制は、直線型ではなく、デスポット型の変型であると判断した。

順位は安定したものではなく、実験期間中に数度の順位交代が認められた。これは、群内の頭数が多いために、相互間の個体識別が困難となり、順位がくずれやすくなったものと考えられる。順位の変更は、とくに敷料交換の後によくみられたが、これは個体相互間の臭いの識別が攻撃性に関連していることを²²⁾示唆するものである。事実、上位個体が他を攻撃するばあいは、手当たり次第攻撃するのではなく、相手の臭を嗅いでから攻撃をしかけるばあいが多かった。

実験Iで、上位個体がケージ内の一定領域を占有する行動がみられたが、これはマウスになわばり制のあることを示すものである。CROWCROFT²³⁾は、広い環境のもとでマウスを飼育し、なわばりの形成を観察している。本実験で順位制がみられ、なわばり制がみられなかったのは、飼育環境が狭いことによる²⁴⁾ものと考えられる。

群居は、内分泌、成長、繁殖、病気の発生などに影響をおよぼすことが知られている²⁴⁾。

体重と増体量を群飼育と個別飼育との間で比較すると、実験Iでは雌雄とも群飼育の方が小さかった。実験IIでは精巣除去マウスで群飼育の方が小さかったが、雄マウスでは差がみられなかった。しかし、実験IIの群飼雄マウスは実験期間中に高温、闘争などのストレスによると思われる斃死が8頭あった。これに対し精巣除去マウスでは群居中の死は1頭もなかった。

以上のように、群飼育によって成長が抑制

されたり、死亡率が増加したりした。これは、密飼いのために飼料と水の摂取量が制限されること、相互間の行動の阻害、雄ではこれらに加えて闘争などによる個体間競合などが主要因と考えられる。

実験Ⅱでは、1群の頭数が25頭と50頭のばあいの成長を比較した。雌では、飼育密度の高い50頭群の方の成長が25頭群よりも有意に下まわったが、雄では反対に有意差はないが50頭群の方の成長がまさっていた。CHRISTIAN²⁵⁾も、飼育密度を変えて雄マウスを飼育し、25頭群の方が10頭群よりも成長が上まわっていたことを観察している。この理由については後で考察を加える。

次に副腎重についてみる。一般に、環境ストレスに対する顕著な内分泌反応として副腎皮質ホルモン (ACTH) の上昇に伴う副腎皮質肥大がみられ、その結果副腎重量が増大する²⁶⁾。したがって、副腎重は社会的ストレスをみる指標の一つになる。本実験では副腎比体重値

をストレスの指標とした。

実験Ⅰでは、雌マウスの副腎重量比体重値は群飼育と個別飼育とで差がなかったが、雄マウスでは群飼育の方が大きかった。これは雄マウスを群飼育すると闘争が起こり、このためにストレスを強く受けていることを示すものである。

実験Ⅱでは、雄マウスは実験Ⅰと同様に副腎比体重値は群飼育の方が個別飼育より大きかったが、群居直後を除いて闘争行動のみられなかった精巣除去マウスも群飼育の方が大きかった。一般にDD系マウスは非常に神経質な系統であり、収容しているケージを叩いたりすると敏感に反応した。その傾向は精巣除去マウスで著しかった。闘争行動のみられない精巣除去マウスでも群飼育区の方がストレスを強く受けているのは、上記のような系統の特性に基づくものかも知れない。

また、実験Ⅱでは、雌マウスは飼育密度の高い50頭区の方の副腎比体重値が大きかった

が、雄マウスでは逆に飼育密度の低い25頭区の方が大きかった。成長の項で前述したCHRISTIAN²⁵⁾は飼育密度を変えて副腎比体重値についても調べ、比体重値は飼育密度の増加に伴って増加するが、32頭群では逆に減少したと述べている。そしてその理由として、群内の頭数が多くなり過ぎると相互に個体の識別がつきにくくなり、闘争行動が減少することを挙げている。本実験のばあいも、おそらくCHRISTIAN²⁵⁾の指摘している理由も一因となっていると思われる。前述したように、成長においても雄マウスは50頭区の方が若干上まわっていたが、これも上記の理由がその一因であろう。

次に順位と体重、増体量および副腎重との関係について検討してみる。

順位制は群内の闘争を減少させ、不用なエネルギーの消耗を少なくさせるので群全体にとっては有利になる反面、上位の個体は下位の個体より多くの餌をとるために、上位の個

体と下位の個体の発育や泌乳などの生産能力に差異が生じ、個体間のバウツキが大きくなると考えられる²⁶⁾。

家畜では、順位と生産形質との間に関連性のあることが報告されている。鶏の産卵成績^{26,27)}、乳牛の産乳成績²⁸⁾、豚の体重²⁹⁾は、順位の低い個体は低下し、これほとくに採食場および休息場などが狭いばあいは強くあらわれる²⁹⁾。

マウスでは、山中³⁰⁾が成長過程において優位なものは劣位のものに比べて体重が重く、順位と体重との間に相関のあることを明らかにしている。また、猪ら²¹⁾も、90-120日齢のCFW雄マウスを4匹ノ群として実験終了時の平均体重は順位が下がるに従って減少する傾向を認めている。

本実験では、群居して順位が成立した雄マウスを攻撃の有無によって上位群と下位群とに分け、体重、増体量および副腎重の比較を行った。その結果、実験IとIIでは、順位の

上位のものは下位のものに比べて体重と増体量が大きい傾向が認められた。しかし、統計的に有意差が認められる程明瞭な差ではなかった。これは、群内の頭数が多いために順位制が不安定なことによるものと考えられる。

DEFRIES and McCLEARN³¹⁾は、順位と群居開始体重との間に高い相関関係を認めているが、本実験では上位群と下位群との間に開始時体重で差がみられなかった。

また、体重と増体量のバラツキ（変動係数）は、順位制が成立している雄マウスの群飼区が他に比べて大きいことが予測されるが、本実験の結果は必ずしもそうではなかった。

これはマウスの順位制がデスポット型のために、大部分の個体間で順位が生じないためとも考えられるが、その原因については明らかではない。

次にストレスの指標として用いている副腎比体重値を上位群と下位群とで比較してみると、上位群の方が大きい傾向にあった。この

ことから、わずかではあるが上位群の方が下位群に比べてストレスを強く受けたことが推察された。

DAVIS and CHRISTIAN³²⁾ は、wild strain マウスで社会的順位の下位のものは上位のものに比べて副腎重量が重く、下位のものはストレスを強く受けているとしている。また、CHAPMAN et al.³³⁾ と猪ら²¹⁾ も同様の報告をしている。

本実験の結果は、これらの報告とは逆で、上位群の方の副腎比体重値が大きい傾向がみられた。これは、群内の頭数が多いために、順位制が不安定となり、上位個体は、安定した群に比べて闘争の頻度も多くなり、そのことがストレスになっているものと思われる。

以上から、群飼育によって成長が抑制され、雄では闘争行動によってストレスを強く受けること、順位が上位のものは下位のものに比べて成長はよいが、ストレスはより強く受ける傾向のあることが判った。

そこで次章では、闘争行動が遺伝的支配を受けているか否かについて検討を行うことにする。

第2章 攻撃性高低両系統の分系育種

緒言

前章において、マウスを群飼育したばあい、攻撃行動に基づく個体間競争がみられ、それがかなりのストレスを生じさせていることを確認した。

攻撃性は遺伝形質¹⁴⁾といわれるので、本章では攻撃性に関する育種学的分析を行うために、第1節では近交系マウスの攻撃性の系統間比較を行い、第2節では第1節で特定した攻撃性の高い系統と低い系統の近交系間F₂を基礎集団として攻撃性の高低への選抜を実施し、その選抜効果について検討した。第3節では、攻撃性の遺伝様式の検討を行い、第4節で選抜相関反応を調べた。

第1節 近交系マウスにおける攻撃性の系統間比較

近交系マウスを飼育したことのある人ならば、おとなしいものや落ち着きがなくて攻撃的なものなど系統によつて気質に違いのあることを経験しているはずである。このことからもおとなしさが、たり攻撃的であつたりする気質に遺傳的背景のあることが推察される。

SCOTT and FREDERICSON⁽⁴⁾は、すでにマウスの攻撃性はpolygenicな遺傳形質であり、攻撃性に関する分系育種の可能性を示唆している。

一般に、選抜によつて特性をもつ系統を作出するばあい、ヘテロ性の高い集団を基礎集団に用いれば選抜効果が期待できる。

そこで、攻撃性についての選抜基礎集団を造成するための近交系を選定する目的で、容易に入手できる近交系マウス4系統AA、C57BL、C3H、SS系を用いて攻撃性に関する系統間比

較を行った

実験材料および方法

1) 供試マウス

農林省家畜衛生試験場で系統維持されている近交系マウスAA系, C3H/He系, C57BL/6系およびSS系4系統の雄マウスを用いて攻撃性の系統間比較を下記により実施した。

2) 闘争試験の方法

供試雄マウスは28日齢で離乳した後、50日齢ないし60日齢までポリカーボネート製の個別ケージ(横8.5 X 縦20 X 高さ12cm)に稲わらを敷料にして1頭ずつ隔離して飼育し闘争試験に用いた。

闘争試験に際しては、中央に仕切りのあるケージ(アルミ製、横21.5 X 縦33 X 高さ11cm)に稲わらを敷料にして供試マウス2頭を分離して收容し、試験開始時にその仕切りを取

り除いて1:1で対戦させた。対戦時間は10分間としたが、攻撃が一方的になる、たばあいには直ちに試験を打切った。比較を行う2系統から原則としてそれぞれ10頭ずつ供試して10組の系統間の対戦組合わせを作り、同じ組合わせについて3回の闘争試験を繰り返して優劣を判定した。このような方法で4系統間での全ての対戦組合わせ6組において系統間の攻撃性の比較を行った。

3) 攻撃性の測定方法

各個体の攻撃性の強さは、闘争行動を7段階に分けたBEVAN らの方法³⁴⁾を改変して測定した。すなわち、各個体の闘争行動を下記の6段階に分け、個体毎の強度指数(以下I-Score)と頻度指数(以下F-Score)を算出した。

(得点)

0 : 相手を嗅ぐか、または相手に対して何ら関心を示さない。相手から妨害さ

れたり攻撃されても全く反撃しない。

1 : 時々相手の身体にのりかか、て相手を嗅いだり、押し込んだりして行動を妨害する。

2 : 頻繁に相手の身体にのりかか、て相手を嗅いだり、押し込んだりして行動を妨害する。あるいは毛ばだてて尾をならすが、相手を攻撃しない。

3 : わずかに相手を攻撃したり、格闘したりする。

4 : 激しく相手を攻撃したり、格闘したりする。

5 : 激しく相手を攻撃したり、格闘したりして相手に咬みつき出血させる。この時には、直ちに闘争試験を打ち切る。

I-Scoreは、得点の平均値である。また、H-Scoreは得点3以上の行動すなわち「攻撃」が観察された闘争試験回数の全闘争試験回数に対する割合で、本研究では百分率で表し

た。両方のscoreとも、高いものほど攻撃性が高いことを示している。

なお、攻撃性の系統間比較は、WILCOXONの符号順位検定法³⁵⁾により行った。

結 果

表2-1は、供試マウスの闘争試験開始時日齢とその時の体重を示したものである。

闘争試験開始日齢はC3H vs C57BLの60日齢、C57BL vs SSの55日齢以外、50日齢前後である。体重は、AA系が他の3系統より有意に大きく、SS系は他の2系統に比べて有意に小さかった。

これらの供試マウスを用いて、4系統間での全ての組み合わせ6組について闘争試験を行った対戦成績を表2-1~2-4に示した。

先ずI-Score(表2-2)で見ると、AA系はどの対戦においても他の系統よりも高いscore

reを示し、C57BL系との対戦を除いていずれも有意差が認められた。C3H系はAA系との対戦においてscoreが有意に低か、たが、それ以外の対戦ではいずれも有意に高いscoreを示した。C57BL系はいずれの対戦でも他の系統に比べて低か、たが、有意差が認められたのはC3H系との対戦においてのみであった。

SS系はC57BL系との対戦では有意差はなか、たが、それ以外はいずれも有意に低いscoreを示した。また、各系統とも対戦相手が攻撃性の高い系統のばあいはscoreが高く、反対に相手が攻撃性の低い系統のばあいはscoreが低くなる傾向が認められた。その傾向は、とくにAA系で顕著であった。系統別に算出した平均I-Score(表2-4)は、C3H系が2.77と最も高く、AA系が2.47でこれに次ぎ、SS系が1.14、C57BL系は0.99で最も低か、た。

一方、F-Score(表2-3)でもI-Scoreのばあいとほぼ同様の結果であ、たが、系統間で有意差が認められたのはC3HとC57BL

との対戦のみであった。

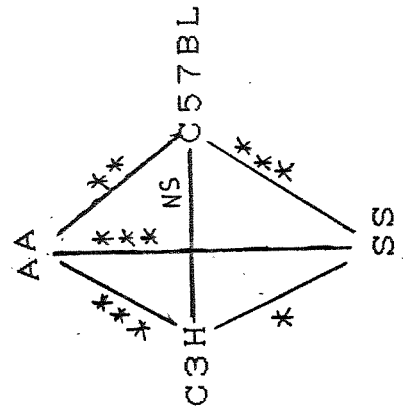
以上の対戦成績から、4系統の中でC3H系とAA系は攻撃的であるのに対してC57BL系とSS系は攻撃的でないことが判、た。

この結果、攻撃性ばかりでなく、繁殖成績等も考慮し、前述のように攻撃性の高い系統としてAA系を、低い系統としてSS系を選び、これら2系統間で正逆交配してF₁を作り、F₁同士の交配により、て作出したF₂を基礎集団とした。

表2-1. 闘争試験開始時日齢および体重の比較

対戦組合せ 頭数	AAvsC3H	AAvsC57BL	AAvsSS	C3HvsC57BL	C3HvsSS	C57BLvsSS
闘争試験 開始時 日 齢	M 51.8 ± SE 0.19	M 49.8 ± SE 0.13	M 50.1 ± SE 0.19	M 59.3 ± SE 0.17	M 49.4 ± SE 0.16	M 55.5 ± SE 1.72
闘争試験 開始時 体 重	M 28.4 ± SE 0.73	M 25.1 ± SE 0.92	M 29.7 ± SE 0.60	M 22.8 ± SE 0.78	M 24.0 ± SE 0.32	M 22.0 ± SE 0.57
P	<0.001	<0.01	<0.001	>0.05	<0.05	<0.001

1) 平均値±標準誤差



*, ***, *; それぞれ 5% および 0.1% 水準で
系統間には有意差あり。

表2-2. 4近交系マウスの系統間対戦によるI-Scoreの比較

対戦組合せ 対戦組数	AAvsC3H 10	AAvsC57BL 11	AAvsSS 10	C3HvsC57BL 12	C3HvsSS 10	C57BLvsSS 11						
¹⁾ M	3.51	2.27	1.85	1.05	2.24	1.35	3.34	1.08	2.58	0.70	0.73	1.36
±	0.08	0.14	0.11	0.12	0.14	0.12	0.05	0.09	0.07	0.07	0.10	0.11
²⁾ T	5.5	16	1.5	0.0	1.0	15.5						
n	9	11	7	12	10	10						
P	<0.05	>0.05	<0.05	<0.001	<0.01	>0.05						

1) 平均値 ± 標準偏差
 2) WILCOXONの符号順位検定

NS; 有意差なし
 * ; P<0.05
 ** ; P<0.01

表2-3. 4近交系マウスの系統間対戦によるF-Score(%)の比較

対戦組合せ 対戦組数	AAvsC3H 10	AAvsC57BL 10	AAvsSS 10	C3HvsC57BL 12	C3HvsSS 10	C57BLvsSS 11
M ¹⁾	90.0	40.0	56.7	75.0	56.7	24.2
±	63.3	33.3	30.0	30.6	20.0	15.2
SE	7.1	12.0	12.6	7.3	12.2	9.1
T ²⁾	1.5	8	1.5	0.0	1.0	13
n	6	6	5	10	9	8
P	>0.05	>0.05	>0.05	<0.05	>0.05	>0.05

1) 平均値±標準誤差

2) Wilcoxonの符号順位検定

NS: 有意差なし

* : P < 0.05

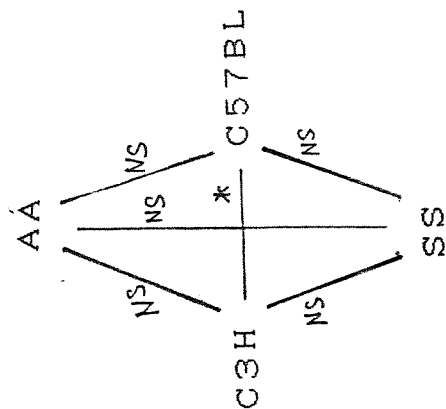


表2-4. 4近交系マウスの全系統間対戦成績から算出した平均I-Scoreと
平均F-Score

系 統	個 体 数	I-Score		F-Score	
		M ± SE ¹⁾	SE ¹⁾	M ± SE ¹⁾	SE ¹⁾
AA	30	2.49	0.25	62.2	7.3
C3H	32	2.77	0.21	65.6	5.9
C57BL	33	0.99	0.19	26.3	5.8
SS	31	1.14	0.19	24.7	5.6

1) 平均値 ± 標準誤差

考 察

近交系マウスの攻撃性を調べ、系統間差のあることはすでに多くの研究者によって報告されている^{31,36,40)}。これらの報告ではほとんどがC3H系とC57BL系を用いて他の近交系マウスとの攻撃性の比較を行い、両系統がともに攻撃性が高いという成績を得ている。本実験においては、AA系とC3H系の攻撃性が高いのに対してSS系とC57BL系は低いという結果が得られた。C57BL系の攻撃性が低いという結果は、対戦させた系統が前記の報告^{31,36,40)}の系統とは異なるためか、この原因については不明である。

このように近交系間において攻撃性に差異がみられることは、攻撃性に遺伝的な変異が存在することを示唆している。

一方、攻撃性は体の大きさ³¹⁾、性^{20,41)}、年齢⁴²⁾、闘争経験の有無^{4,43,44)}などによっても攻撃性に変異が認められる。

攻撃性の高いAA系は他の系統に比べて体重が大きい。AA系と同様に攻撃的系統であるC3H系は反対に体重が小さい。これに対し攻撃性の低いC57BL系の体重は小さいが、SS系は攻撃的なC3H系よりも大きい。このことから近交系間の比較では、体の大きさと攻撃性との間に一定の関係は認められなかった。しかし、山中³⁰⁾やURICH²⁰⁾のように同一系統内で両者の関係をみれば正の相関が認められるかも知れない。

攻撃性は、他の行動形質と同様にpolygeneが関与していると考えられている⁴⁾。これを確かめ、攻撃性の遺伝分析を行って攻撃性と生産能力との関係を調べるためには、遺伝的背景が同一の基礎集団からの選抜による分系育種が最も効果的な方法である。また、基礎集団は、遺伝変異が大きいほど選抜効果が期待できる。そこで、遺伝変異の大きい基礎集団を得るために、攻撃性の高い系統と低い系統との2系統間のF₁を作出することとした。攻

撃性の高い系統としては、C3H/He系が乳癌多発系統なので⁴⁶⁾、AA系を選定した。攻撃性の低い系統としては繁殖能力のよいSS系⁴⁶⁾を選んだ。

そして、AA系とSS系とのF₁を作出し、F₁同志の交配により得られたF₂から攻撃性高および低への選抜を開始した。

第2節 攻撃性の高および低への選抜

SCOTT and FREDERICSON¹⁴⁾は、攻撃性に関する分系育種の可能性を示唆している。しかし、攻撃性の育種に関する研究は極めて少なく、GUHLおよびCRAIGら¹⁵⁾の鶏での高および低への分系育種の成功例のみで、他の家畜では全くみられない。

一方、実験動物では行動心理面に関する研究として、LAGERSPETZ¹⁷⁾がSwiss albino雄マ

ウスで、また EBERT and HYDE¹⁸⁾ が野生の雌ウスでそれぞれ攻撃性についての選抜実験を行って系統の比較がなされ、育種学的分析も若干行われているが、畜産学的立場でとりあげた研究はほとんどみられない。

そこで、攻撃性と生産能力との関係についての基礎的知見を得るために、前節において特定された攻撃性の高いAA系と攻撃性の低いSS系とのF₁同志の交配より得られたF₂を基礎集団として、攻撃性について高および低方向への選抜を開始した。本節では、選抜効果と攻撃性に関する遺伝率について検討するとともに、攻撃性の測定方法についても考察を加えた。

実験材料および方法

1) 選抜基礎集団

攻撃性の近交系間比較により、前節で述べ

たように攻撃性の高い系統としてAA系を、攻撃性の低い系統としてSS系を選定した。そしてこれら2系統間の正逆交配F₁同士を交配してF₂を作出し、これを選抜の基礎集団(G₀)とした。

2) 闘争試験の方法

雌マウスはほとんど攻撃行動を示さないの
で、闘争試験は雄マウスについてのみ行、た
供試マウスは28日齢で離乳し、その後63日齢
まで1頭ずつ隔離して飼育し、闘争試験に用
いた。闘争試験は、近交系間比較のばあいと
同様に1:1で対戦させ、各個体の闘争行動
を測定した。供試マウスの飼育方法と攻撃性
の測定方法は前節の近交系間比較のばあいと
全く同じであるが、対戦時間は5分間に短縮
した。ただし、G₁とG₂における選抜の際には、
選抜の方法の項で示すように5~10頭を群飼
して攻撃性を判定した。

3) 選抜方法

選抜方法を決定するに当たって、攻撃性に

関する遺伝率の推定を5)の様な方法で行った。その結果、0.1程度と低く推定されたので雄の選抜はI-Scoreにより、雌の選抜は雄兄弟のI-Scoreの平均値を基準にして家系選抜と個体選抜を組合わせて行うのがよいと判断した。

基礎集団(G₀)の雄マウス30頭を6頭ずつ5つのグループに分け、グループ内での1:1の対戦を全ての個体について行う総当たり戦を実施し、I-Scoreを測定して群内でScoreの最も高いものを攻撃性の高い系統(以下HA系)の雄とし、最も低いものを攻撃性の低い系統(以下LA系)の雄として5頭ずつ選抜した。それら選抜雄の姉妹雌を3頭ずつグループとして選出出し、先の雄個体と近交にならないような組合せで交配した。

G₁とG₂での選抜は、繁殖率が極端に悪くなり頭数が充分確保できなかつたので、以下のような方法によった。すなわち、個別飼育しておいた各系統の雄個体を、系統別に5~10

頭を群飼させ、その中で攻撃性の強い個体と弱い個体を選ぶという方法である。観察時間は5～10分間とした。

G₃以後の選抜は、1:1の対戦により、攻撃性の強弱をI-Scoreから判定する方法によった。G₃からG₅までは系統内の対戦（HA:HAおよびLA:LA）としたが、G₆以後の系統間の対戦（HA:LA）としてそのI-ScoreでHA系とLA系の雄をそれぞれ選抜した。

なお、後述の選抜効果をみるための総当たり戦に供試した雄マウスの中からもI-Scoreをみて、1～2頭を次世代の繁殖用の雄として加えた。

交配は近交を避け、雄1頭に対し雌3～5頭で行った。交配組数は原則として8家系とした。G₁₅までの平均選抜率は雄が19%、雌が50%であった。

飼育室は温度15～20℃に、また照明は明12時間：暗12時間に調節した。飼料はオリエンタル社製のものをを用い、G₂までは繁殖用（CP

29.8%)と、G₃以後は繁殖率を高めるため特殊繁殖用(CP30.4%)と水とともに自由摂取できるようにして給与した。

4) 選抜効果の検討

選抜効果を見るために、G₂とG₄を除いた各世代において攻撃性の系統間比較を次のようにして行った。HA, LA両系統から9週齢以上で日齢がほぼ同じ雄マウスを同数ずつ選び出し、1:1で対戦させ、総当たり戦を行った。すなわち、各世代、両系統から原則として10頭ずつ供試し、系統内対戦および系統間対戦の全ての対戦組合せにおいて対戦させた。つまり、1頭当たり19回の闘争試験(系統内対戦9回と系統間対戦10回)を行うことになり、対戦組合せは190組(系統内対戦90組, 系統間対戦100組)であった。

G₆以後においては、総当たり戦による結果を補充するために、上記の10組以外に毎世代15~53頭の雄マウスを同数ずつ選び出して1:1の系統間の対戦組合せをつくり、各組3

回ずつ繰り返して闘争試験を行い、その対戦成績からも攻撃性の系統間比較を行い、選抜効果を判定した。

5) 攻撃性に関する遺伝率の推定

攻撃性について高低への選抜を開始するに当り、選抜方法を決定するために、1)で述べたAA系とSS系との正逆交配 F_1 と、 F_1 同志を交配して作出した F_2 の一部を用いて闘争試験を行い、攻撃性に関する遺伝率を推定した。

F_1 世代において、雄マウス6頭を1グループとし、グループ内での総当り戦により個体毎のI-Scoreを測定した。グループ数は4グループ、計24頭である。

次に、これらの雄マウスに F_1 世代の雌マウスを近交にならないようにしてランダムに交配し、 F_2 を作出した。そして F_1 の雄マウス毎に息子マウスを2頭ずつ選び、 F_1 世代の各グループ毎に6頭を1グループとして2グループ設けた。 F_2 のグループ数は8グループ、計48頭である。

F_2 世代においても、 F_1 世代と同様にグループ内の総当たり戦により個体毎にI-Scoreを測定した。

このようにして測定したI-Scoreに順位付けを行い、SCHWARTZ and WEARDEN⁴⁷⁾のノンパラメトリックな方法により攻撃性の遺伝率を推定した。

また、選抜成績から実現遺伝率を算出した。このばあい、I-Scoreの階級が5以上あり⁴⁸⁾、Scoreが複数回の測定値の平均値であるために整数値をとらないことから、I-Scoreを連続的数量として取扱った。

6) 攻撃性を比較するための統計分析法

攻撃性の選抜系統間比較の統計分析は、対戦による順位の比較となるので、ノンパラメトリックな方法により行った。すなわち、G6以後の系統間対戦による選抜系統間の比較には、前節の並交系統間比較のばあいと同様に、WILCOXONの符号順位検定法³⁵⁾を、群内の順位が特定できる総当たり戦においてはMANN-W-

-HITNEY のU検定法⁴⁹⁾を用いて系統間の比較を行った。

結 果

1 攻撃性の選抜効果

表2-5, 2-6と図2-1に総当たり戦による選抜両系統のI-ScoreとF-Scoreの平均値の選抜世代に伴う推移を示した。

選抜基礎集団の平均I-Scoreは0.66, F-Scoreは16%と低い値であった。G₅までは両系統とも顕著な選抜効果は認められなかった。G₆においてHA系のScoreが急激に上昇し、G₁₀まではScoreの向上がみられたが、G₁₁以後はほとんど上昇しなかった。一方、LA系はG₉まではG₀のScoreとほとんど変らなかったが、G₁₀以後わずかながらG₀よりも低いScoreになった。I-ScoreはG₅以後において、F-ScoreはG₆以後においてそれぞれ系統間で有意差が

表2-5. 総当たり戦によるI-Scoreの平均値と変動係数の選抜世代に伴う推移

世代	個体数		HA		LA		U test
	HA	LA	M ¹⁾	CV(%) ²⁾	M ¹⁾	CV(%) ²⁾	
0		58		0.66 (M)	189.39 (CV)		
1	7	7	1.51	183.4	1.78	170.2	17.0 0.3828
3	10	10	1.34	114.2	0.71	201.4	34.0 0.2474
5	10	10	1.28	87.5	0.51	180.4	20.5 0.0260
6	9	10	3.39	40.1	1.29	124.0	16.5 0.0196
7	10	10	3.52	48.0	1.09	113.8	12.5 0.0033
8	10	10	3.68	48.4	0.29	127.6	5.0 0.0002
9	10	10	3.89	38.8	1.11	137.8	8.5 0.0009
10	10	10	4.08	31.6	0.51	192.2	3.0 0.0000
11	10	10	3.67	37.9	0.21	190.5	1.0 0.0000
12	10	10	4.44	15.8	0.47	272.3	3.0 0.0000
13	10	10	4.09	36.2	0.45	142.2	7.5 0.0006
14	10	10	3.82	38.7	0.19	178.9	7.5 0.0006
15	10	10	4.18	20.8	0.07	128.6	0.0 0.0000

1) 平均値 2) 変動係数

表2-6. 総当たり戦によるF-Scoreの選抜世代に伴う推移

世代	個体数		HA		LA		U test	
	HA	LA	M ± SD ¹⁾	M ± SD ¹⁾	M ± SD ¹⁾	M ± SD ¹⁾	U	P
0		58		15.7 (M) ± 29.6 (SD)				
1	7	7	15.4	34.4	38.7	66.3	24.5	1.0000
3	10	10	29.5	33.3	14.2	30.7	36.5	0.3338
5	10	10	19.5	9.5	9.5	18.5	35.0	0.2798
6	9	10	69.3	29.8	26.0	32.7	15.5	0.0077
7	10	10	74.2	35.1	25.8	26.9	15.5	0.0077
8	10	10	76.3	36.9	6.3	8.5	6.5	0.0004
9	10	10	82.1	30.3	24.7	33.3	8.5	0.0009
10	10	10	85.8	24.3	10.3	19.2	3.0	0.0000
11	10	10	74.7	26.7	4.7	10.5	1.5	0.0000
12	10	10	91.6	15.2	10.5	28.0	3.0	0.0000
13	10	10	83.7	30.1	10.0	14.2	7.5	0.0009
14	10	10	80.0	31.1	3.2	5.1	7.0	0.0004
15	10	10	88.4	17.3	1.1	2.2	0.0	0.0000

1) 平均値±標準偏差

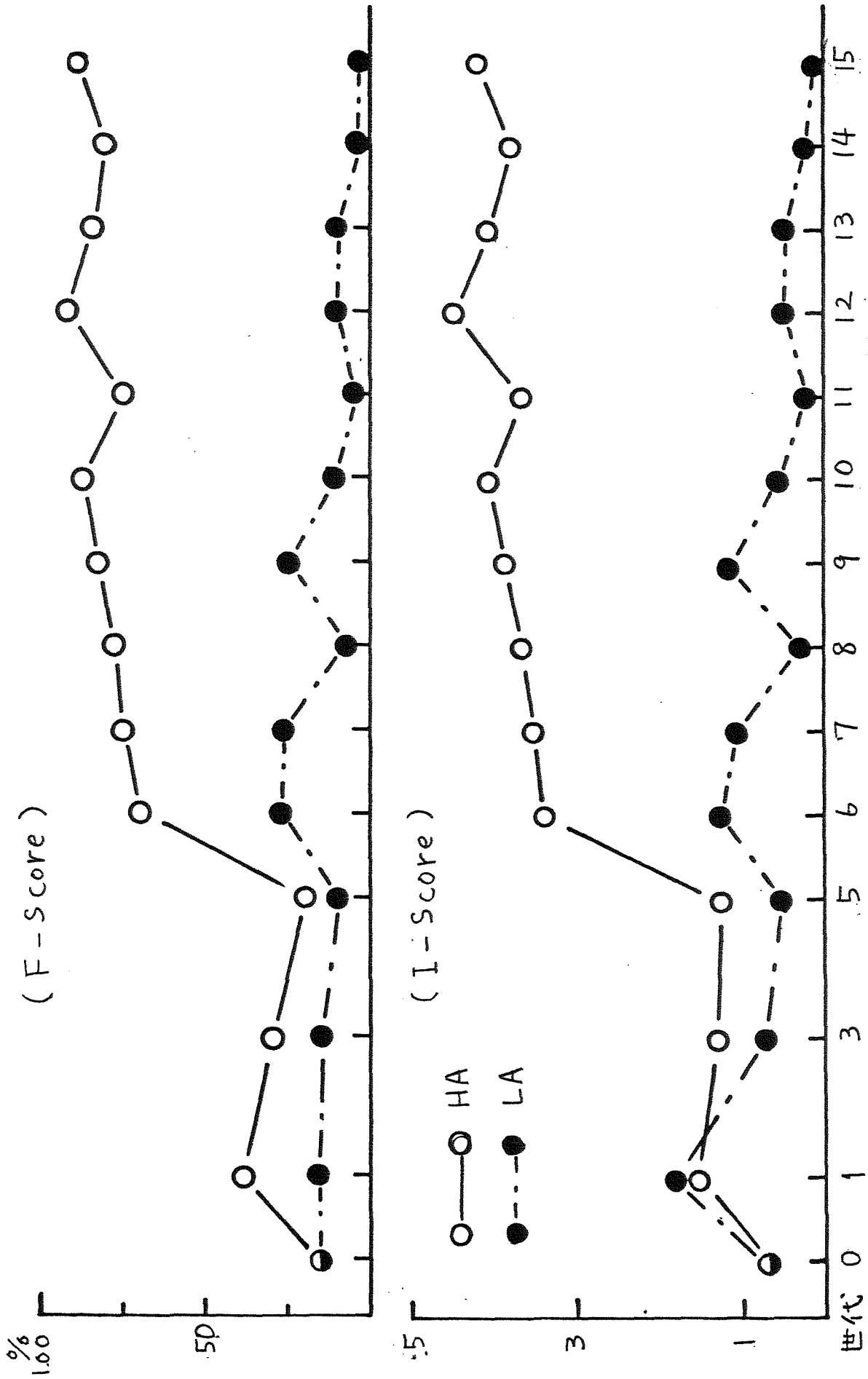


図 2-1. 総当たり戦による平均 I-Score と F-Score の選抜世代に伴う推移

みられた。G₅以後G₈まで系統間差が急激に広がったが、G₁₀以後、差があまり大きくならなかった。I-ScoreはHA系がG₁₀以後4.0前後であったのに対しLA系は0.5以下であった。また、F-ScoreはHA系が80%以上、LA系が10%以下であった。HA系のI-Scoreは、HA系がほとんどの闘争試験で対戦相手を激しく攻撃したのに対し、LA系のそれは対戦相手を嗅ぐ以外ほとんど関心を向けないことを示している。一方、HA系のF-Scoreは、他の19頭と対戦した総当たり戦で80%（15頭）以上に攻撃を加えたのに対し、LA系のそれは10%（2頭）以下であったことを示している。

次にG₆以後において、総当たり戦による選抜効果の成績を補完するために行った系統間の対戦による闘争試験の結果を表2-7と図2-2に示した。

このばあいにも、総当たり戦の結果と同様にG₈までは世代の推移に伴って系統間差が広がるが、G₁₀以後の差はそれ以前に比べて大きく

表2-7. 系統間対戦によるI-ScoreとF-Scoreの系統間比較

世代	対戦 組数	I-Score				Wilcoxon				F-Score				Wilcoxon				
		HA		LA		の符号順位検定法		の符号順位検定法		HA		LA		の符号順位検定法		の符号順位検定法		
		M ¹⁾	CV(%) ²⁾	M ¹⁾	CV(%) ²⁾	T	or	z	P	T	or	z	P	M ± SD ³⁾	CV(%) ²⁾	M ± SD ³⁾	T	or
6	27	1.90	66.8	0.52	142.3	4.071			0.001	41.7	32.6	12.2	19.7	3.5	< 0.001			
7	47	2.63	57.4	1.00	141.0	4.533			0.001	55.3	35.0	24.0	34.7	3.900	< 0.001			
8	45	3.37	48.1	0.50	226.0	5.645			0.001	74.0	38.3	14.0	31.3	4.937	< 0.001			
9	36	4.07	25.4	1.11	137.8	4.994			0.001	89.7	20.7	32.3	39.3	4.372	< 0.001			
10	53	3.56	37.1	0.44	179.6	6.172			0.001	74.3	33.0	14.3	26.7	5.701	< 0.001			
11	21	2.84	58.8	0.00	0.0	0.000			0.001	54.0	37.3	0.0	0.0	0.000	< 0.001			
12	15	4.34	21.9	0.82	162.2	0.000			0.001	89.0	24.0	22.3	35.0	0.000	< 0.001			
13	36	4.16	26.7	0.38	181.6	5.232			0.001	85.3	24.3	12.0	21.3	4.937	< 0.001			
14	23	3.63	44.6	0.31	254.8	3.962			0.001	76.7	37.0	7.3	17.3	0.000	< 0.001			
15	46	3.58	36.9	0.21	309.5	5.759			0.001	77.0	31.0	4.5	17.5	5.579	< 0.001			

1) 平均値 2) 変動係数 3) 平均値±標準偏差

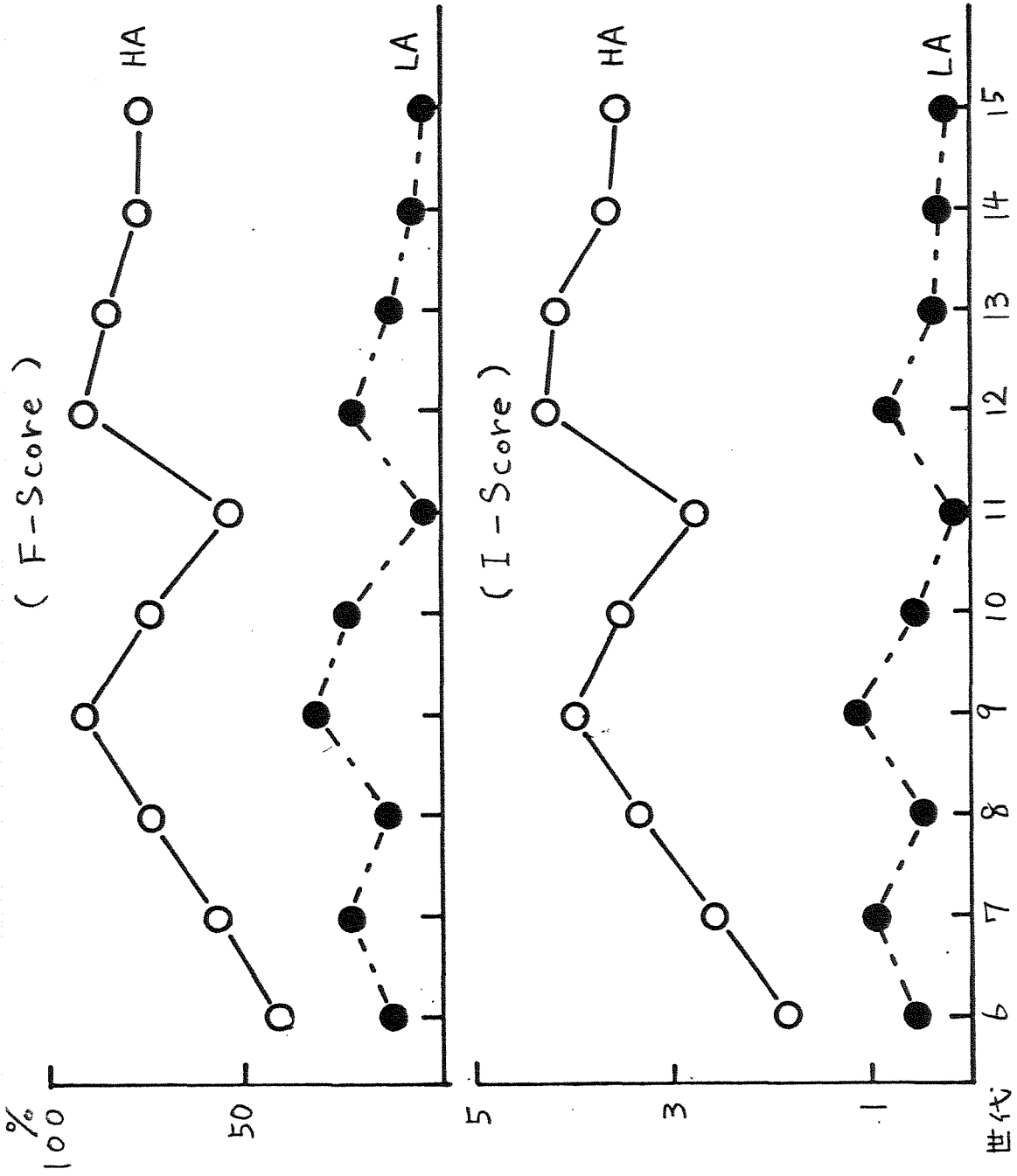


図 2-2. 系統間対戦による I-Score と F-Score の系統間比較

ならなかった。

2 攻撃性に関する遺伝率

表2-8に、AA系とSS系との正逆交配 F_1 と、 F_1 同士の交配により作出した F_2 の個体毎のI-Scoreと順位を示した。

表2-8の順位付けした成績を、下式⁴⁷⁾にあてはめ遺伝率を算出した。

$$\theta = 2f \left(\frac{n_1 + n_2}{N} \right) \left(\frac{1}{2} - \hat{p} \right)$$

但し、 θ : 遺伝率 , $\hat{p} = U / n_1 \cdot n_2$

$$U = n_1 \cdot n_2 + n_1 (n_1 + 1) / 2 - T$$

$$U = 20 \cdot 28 + 20 (20 + 1) / 2 - 504 = 266$$

$$\hat{p} = 266 / (20 \cdot 28) = 0.475$$

したがって

$$\theta = 2 (2) \left(\frac{20+28}{48} \right) \left(\frac{1}{2} - 0.475 \right) = 0.1000$$

表2-8. 父マウス(F1)と息子マウス(F2)のI-Score

攻撃性の低い父		息子		攻撃性の高い父		息子	
I-Score	順位	I-Score	順位	I-Score	順位	I-Score	順位
A1	0	a11	32	B1	0.6	b11	32
"	0	a12	32	"	0.6	b12	32
A2	0	a21	32	B2	0.6	b21	32
"	0	a22	32	"	0.6	b22	14
A3	0	a31	2	B3	0.6	b31	32
"	3.8	a32	32	"	0.6	b32	14
A4	0	a41	32	B4	0.8	b41	32
"	0	a42	32	"	0.8	b42	32
A5	0	a51	32	B5	1.4	b51	32
"	0	a52	1	"	1.4	b52	32
A6	0	a61	7	B6	1.6	b61	32
"	1.6	a62	32	"	1.6	b62	32
A7	0	a71	32	B7	1.6	b71	32
"	0	a72	32	"	1.6	b72	5
A8	0	a81	32	B8	1.8	b81	14
"	0	a82	32	"	1.8	b82	7
A9	0	a91	32	B9	2.0	b91	32
"	0	a92	32	"	2.0	b92	9
A10	0	a10,1	3	B10	2.4	b10,1	32
"	0.8	a10,2	11	"	2.4	b10,2	32
				B11	2.8	b11,1	32
				"	2.8	b11,2	32
				B12	3.4	b12,1	4
				"	3.4	b12,2	11
				B13	3.8	b13,1	7
				"	3.8	b13,2	11
				B14	3.8	b14,1	32
				"	3.8	b14,2	32

N = 20 Ri = 504

N = 28 Si = 672

上式のノンパラメトリックな方法により算出した攻撃性に関する遺伝率は0.10という低い値であった。

このように遺伝率は低く推定されたので、選抜方法の項で述べたように、攻撃性の高低への選抜は家系選抜と個体選抜を組合わせて行った。

ここで、毎世代のI-Scoreから算出した累積実現遺伝率の推移を示せば、表2-9のようになる。

累積遺伝率は世代の経過に伴い低下する傾向がみられ、G15 まででは $h^2 = 0.118$ と低い値であった。系統別に算出したG15 までの累積実現遺伝率はHA系が $h^2 = 0.264$ 、LA系が $h^2 = 0.153$ とHA系の方の遺伝率が高かった。

表 2-9. 攻撃性の遺伝率の選抜世代に伴う推移

世代	世代別推定値		累積推定値	
	選抜反応(B) (HA-LA)	選抜差(A)	選抜反応(B) (HA-LA)	選抜差(A)
		實現遺伝率 (A/B × 2)		實現遺伝率 (A/B × 2)
1	0.28	2.52	0.28	2.52
2	0.48	2.70	0.76	5.22
3	- 0.21	4.00	0.55	9.22
4	- 0.22	4.03	0.33	13.25
5	1.20	2.00	1.53	15.25
6	0.14	3.69	1.67	18.94
7	0.20	4.32	1.87	23.26
8	1.20	4.69	3.07	27.95
9	- 0.03	4.78	3.04	32.73
10	0.25	4.88	3.29	37.61
11	- 0.15	4.75	3.14	42.36
12	0.66	4.45	3.80	46.81
13	0.05	4.52	3.85	51.33
14	- 0.33	4.96	3.52	56.29
15	0.08	4.63	3.60	60.92

考 察

1) 攻撃性の測定方法の検討

攻撃性に関する研究では、攻撃性の強さを表示するのに攻撃行動を数量化することが必要である。数量化の方法には、本法のように行動を攻撃性の強さによって何段階かに分けて得点づけをする方法の他に、同居させてから攻撃が始まるまでの時間、相手を攻撃している時間や咬傷数によって攻撃性の強さをみる方法などがある⁵⁾。選抜実験を行った LAGERSPETZ¹⁷⁾ と EBERT and HYDE¹⁸⁾ も本法と同じように行動の種類に基づいて得点づけを行う方法を採用している。他の方法では、攻撃性の強さを時間の長短や咬傷数の多少でみるために、攻撃のないばあいの行動は全て同じに評価される。ところが、実際の闘争試験では攻撃行動のみられないばあいでも、妨害、威嚇などの攻撃の準備行動¹⁴⁾ や相手に対して全く関心を示さないばあいなど、その行動はさ

まざまである。また、攻撃行動がみられるばあいでも、攻撃に強弱がある。さらに、闘争試験を繰り返して行ったばあいには、攻撃がみられたりみられなかつたりするので、攻撃性を判定するには LAGERSPETZ¹⁷⁾ と EBERT and HYDE¹⁸⁾ も採用している行動の種類に基づく得点(攻撃の強さ)だけでは不十分で、闘争試験毎の攻撃の有無についてもみる必要がある。本研究では、攻撃の強さを示す I-Score のみで判断するのではなく、F-Score (攻撃が観察された闘争試験回数/全闘争試験回数に対する割合) も含めて攻撃性を総合的に判定した。

闘争試験は原則として 1:1 の対戦により行ったが、近交系間比較でみられたように対戦相手によって score にふれが生ずる傾向があるので、対戦相手による影響をできるだけ小さくするために、闘争試験を反復して実施した。すなわち、総当たり戦では両系統から 10 頭ずつの雄マウスをランダムに抽出し、で

きるだけ多くの相手と対戦させることによつて、対戦相手による score のふれを少なくした。その結果、総当たり戦では系統内対戦と系統間対戦との score の間には差が認められなかった。また、総当たり戦以外の、系統内対戦または系統間対戦による闘争試験においては、対戦組合わせ数をできるだけ多くするとともに、各組の対戦を3回ずつ繰り返すことによつて、対戦相手の違いによる score のふれを少なくするようにした。

一般に、一度激しい攻撃を加えられると、以後の行動に影響が表れるとされるが、本法ではそのようなばあい闘争試験を打切ったので、以後の他のマウスとの対戦成績に対する影響はあまり認められなかった。

攻撃性を測定するばあい、一般には特定のマウスがテスターとして用いられるが⁵¹⁾、今回の選抜実験では攻撃性が相対的に高いものと低いものとを分系することに主眼を置いたので、特定のテスターとの対戦による方法で

はなく、系統内対戦と系統間対戦および両者を組合わせた総当たり戦による方法を採用した。G₁からG₁₅までの選抜効果の推移をみるための攻撃性の測定は総当たり戦によって行った。しかし、次世代の繁殖用の雄個体を選抜するための闘争試験は、手間を省くために総当たり戦ではなく、G₅までは主として系統内対戦により行った。また、G₆以後は選抜世代も大分進んでおり前にもみたように総当たり戦では系統内対戦と系統間対戦とでscoreに差がないことが認められたので、系統間の対戦により闘争試験を行った。

以上のように、選抜試験ではテスターを用いなかったので、テスターを用いたばあいとそうでないばあいとで攻撃性の評価に違いがみられるかどうかを、G₂₂の選抜両系統を用いて検討した結果、表2-10と表2-11のような成績が得られた。

テスターとして50~70日齢のC57BL系の雄マウスを用いた。選抜系の飼育方法および闘

表2-10. 対戦相手の違いによる平均I-Scoreの比較(HA系)

対戦相手	HA系			C57BL系		
対戦回	1回目	2回目	平均	3回目	4回目	平均
個体数	15	15	15	15	15	15
M±SE	2.93±0.46	3.40±0.45	3.17±0.42	4.13±0.27	4.33±0.23	4.23±0.24
対戦相手	C57BL系			HA系		
対戦回	1回目	2回目	平均	3回目	4回目	平均
個体数	16	16	16	16	16	16
M±SE	2.38±0.36	2.38±0.47	2.38±0.38	3.44±0.38	4.13±0.29	3.78±0.30
t	0.943	1.257	1.412	1.470	0.537	1.172
P	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05

1) 平均値±標準誤差

表2-11. 対戦相手の違いによる平均I-Scoreの比較(LA系)

対戦相手	HA系			C57BL系		
	1回目 9 0.00±0.00	2回目 9 0.00±0.00	平均 9 0.00±0.00	3回目 9 0.00±0.00	4回目 9 0.11±0.11	平均 9 0.06±0.05
対戦相手	C57BL系			HA系		
対戦回 個体数 ¹⁾ M±SE	1回目 8 0.13±0.12	2回目 8 0.25±0.16	平均 8 0.19±0.13	3回目 8 0.00±0.00	4回目 8 0.00±0.00	平均 8 0.00±0.00
t	1.065	1.627	1.518	0.000	0.939	0.939
P	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05	>0.05

1) 平均値±標準誤差

争試験の方法は、選抜効果を調べるために行った方法と全く同じである。闘争試験は、対戦相手を変えて4回行った。すなわち、最初の2回テスターと対戦させたばあいは残りの2回を系統間対戦（HA系：LA系またはLA系：HA系）とした。反対に、最初の2回を系統間対戦としたばあいは残りの2回はテスターと対戦させた。このようにして、個体毎にI-scoreを測定し、1回目から4回目まで対戦回毎に平均I-scoreの比較を行った。

その結果、両系統ともテスターと対戦させたばあいと系統間対戦のばあいの平均I-scoreに有意な差は認められなかった。また最初の2回の対戦でのI-scoreと残りの2回でのI-scoreとの間に正の相関が認められた。

これらのことから、攻撃性の選抜および選抜効果の検討において、本法のようにテスターを用いなくとも、テスターを用いたばあいとほぼ同様な結果が得られることが裏付けられた。

2) 選抜効果の検討

選抜基礎集団の平均 I-Score が 0.66 と低かったが、それらの親集団である AA 系と SS 系との正逆交配 F₁ では平均 I-Score が 1.09 であった。このように基礎集団の I-Score が親集団より低くなったのは正逆交配 F₁ における遺伝子組合わせ効果が基礎集団において消失したためとも考えられるが、この点についてはさらに検討が必要である。なお、AA 系と SS 系との正逆交配 F₁ の score は親集団である AA 系と SS 系より低かったが、これは近交系間の攻撃性の比較では闘争試験の対戦時間が 10 分間であったのを、F₁ 以後の世代では 5 分間に短縮したためと考えられる。BEVAN ら³⁴⁾ も対戦時間が短くなると score が低下すると述べている。

選抜試験において、HA 系では G₅ 以後 G₁₀ までは score が向上し、選抜効果が明らかとなった。とくに、G₆ における score の上昇が顕著であった。G₁₁ 以後は選抜効果が小さくなっ

た。Swiss albino マウスにおいて攻撃性に関して選抜を行った LAGERSPETZ¹⁷⁾ は、 G_2 で系統間に有意差が認められ、 G_7 以後はほとんど選抜効果があがらなかったと報告している。これに比べて本実験の選抜効果の現れ方が遅かったのは、基礎集団や選抜圧などの違いによるものと考えられるが、原因については明らかにできなかった。

一方、LA系は G_{10} 以後の score が基礎集団を若干下まわったものの、前述したように基礎集団の score が低かったために、HA系に比べて選抜効果が極めて小さかった。

3) 遺伝率の検討

攻撃性は polygenic な遺伝形質とされており、温度、場所など外的要因、空腹、渴きなどの内的要因によって影響を受ける¹⁴⁾。したがって攻撃性の遺伝性の目安として遺伝率を推定する必要がある。

AA系とSS系との F_1 および F_2 の I-Score から推定した遺伝率は0.10と低い値であったが、

G15 までの選抜成績から求めた実現遺伝率も、
0.118 と低かった。

野性雌マウスで攻撃性の分系育種を行った
EBERT and HYDE¹⁸⁾ は、基礎集団と選抜第一代
目の score から回帰によって遺伝率を推定し、
0.17 という値を得ている。一方、攻撃性の高
い系統と低い系統で求めた実現遺伝率は、そ
れぞれ 0.49 と 0.38 であった¹⁸⁾。これらの値は、
攻撃性の遺伝率が余り高くないことを示すと
ともに、その値は用いた集団を反映している
と考えられるので、本実験では個体選抜より
も家系選抜の方が有効であると判定し、それ
を採用した。

なお、鶏で攻撃性の遺伝率が求められてい
るが、^{15,53,54)} 0.1 ~ 0.4 程度である。

第3節 選抜効果の検証と遺伝様式の検討

第2節において、近交系マウスAA系とSS系との交雑群を基礎集団として、攻撃性高低への選抜を行った結果、分系育種に成功したことをみた。選抜効果は、選抜系統間および系統内対戦とテスターとの対戦により調べたが、基礎集団の作出に用いた近交系マウスとの比較は行われなかった。

本節では、選抜系と基礎集団の作出に用いたAA系およびSS系との攻撃性の比較から、選抜効果を検証するとともに、選抜系間の交雑実験と交替保育実験により攻撃性に関する遺伝様式について考察した。

実験材料および方法

1) 選抜系とAA系およびSS系との闘争試験
G19 と G20 の両選抜系と、選抜基礎集団の
作出に用いた近交系マウスAA系とSS系を用い
て闘争試験を行った。HA系とは攻撃性の高い
AA系を、またLA系とは攻撃性の低いSS系とを
対戦させ、その対戦成績から選抜効果を検討
した。

闘争試験は、選抜系と近交系から15頭ずつ
選び1:1の対戦組合わせをつくり、各組3
回ずつ繰り返して行った。

2) 攻撃性の遺伝様式の検討

(1) 交雑試験

G17 のHA系とLA系を用いて、両系統間の正
逆交配F₁を作出した。交配は雄1頭に雌2頭
を配して行った。HA♂とLA♀の交配組合せは
♂8頭に♀16頭で、またLA♂とHA♀の組合せ
は、♂7頭に♀14頭である。

また、上記F₁と分娩時期が同じになるよう

に、G17の選抜系同志を交配させてG18を得た。

これらの選抜系とF₁は、4週齢で離乳した後、9週齢まで個別飼育し、闘争試験に用いた。

闘争試験は、選抜系と正逆交配F₁との間および正交配F₁ (HA♂ × LA♀) と逆交配F₁ (LA♂ × HA♀) との間の対戦によって行った。両系統およびF₁の雄マウスを14~15頭を供試し、1:1の対戦組合せをつくり、各組2回ずつ繰り返して闘争試験を行った。その対戦成績から選抜系と選抜系間F₁の攻撃性を比較し、攻撃性の遺伝様式の検討を行った。

闘争試験方法および飼育条件は、前節と全く同様である。

(2) 交替保育試験

G22の選抜両系統マウスを用いて交替保育実験を行った。

出生後24時間以内に、HA系の子はLA系の母親に、またLA系の子はHA系の母親に保育させ

た交替保育区と、それぞれ同系統の他の母親に保育させた同系保育区および分娩した母親にそのまま保育させた母親保育区の、3つの試験区を設けた。哺乳数は全て7頭に制限した。21日齢で離乳し、その後63日齢まで個別飼育し、闘争試験を行った。

闘争試験には、C57BL系の雄マウスをテスターとして用い、供試マウスと1:1で対戦させ、同じ対戦組合せについて闘争試験を2回繰り返した。

テスターとして用いたC57BL系マウスは、28日齢で離乳後、4頭を1群として群飼育し、50日齢以後のものを闘争試験に用いた。

選抜系と近交系との対戦および交雑試験における闘争試験による攻撃性の比較は、WILCOXONの符号順位検定法³⁵⁾を、また交替保育試験における攻撃性の比較はKRUSKAL-WALLIS検定⁵⁰⁾を用いて統計分析した。

結 果

1 選抜効果の検証

表 2-12 は、HA 系と AA 系、LA 系と SS 系との対戦成績を示したものである。

両 score とも、HA 系は AA 系よりも高く、LA 系は SS 系よりも低かった。また、いずれの対戦においても系統間で有意差が認められた。

2 攻撃性の遺伝様式の検討

1) 交雑試験

表 2-13 は、選抜系と選抜系間 F₁ との相互間の対戦から測定した I-score を示したものである。

HA 系は LA 系および正逆交配 F₁ と対戦し、いずれも score は他を上まわり、その差は全て有意であった。LA 系は HA 系および F₁ よりも score が有意に低かった。

一方、F₁ の score は HA 系よりも低いながら、LA 系よりも高く、いずれのばあいも有意差が認め

表2-12. 攻撃性高低選抜系 (G19, 20) とAA系およびSS系との対戦成績

対戦組合せ		HAVsAA		LAvsSS	
		HA	AA	LA	SS
対戦組数		15		15	
I-Score	M ± SE	4.51 ± 0.14	2.25 ± 0.33	0.13 ± 0.13	1.38 ± 0.36
	Wilcoxon の符号順位 検定	T n P	0.0 14 <0.001	0.0 6 <0.05	0.0 5 <0.05
		1)			
T-Score	M ± SE	95.6 ± 3.0	57.8 ± 8.9	4.4 ± 4.4	26.7 ± 9.3
	Wilcoxon の符号順位 検定	T n P	0.0 10 <0.01	0.0 5 <0.05	0.0 5 <0.05
		1)			

1) 平均値 ± 標準誤差

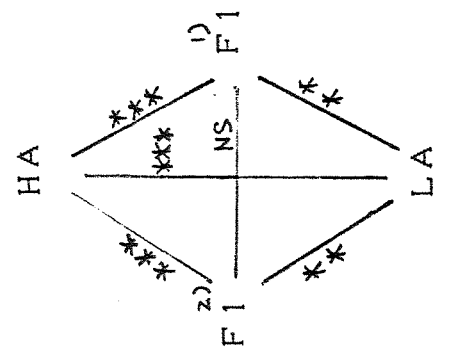
表2-13. 攻撃性高低両系統および両系統間F1の系統間対戦によるI-Scoreの比較

対戦組合せ 対戦組数	HA vs LA 15	HA vs F1 ¹⁾ 15	HA vs F1 ²⁾ 15	LA vs F1 ¹⁾ 14	LA vs F1 ²⁾ 15	F1 ¹⁾ vs F1 ²⁾ 14
M ³⁾ ±	4.23 0.50	4.43 2.43	4.13 1.90	0.54 2.61	0.53 3.00	1.96 2.11
S E	0.18 0.30	0.12 0.48	0.17 0.42	0.25 0.47	0.29 0.45	0.56 0.53
Wilcoxon の符号順 位検定	T 0.0 n 14 P <0.001	0.0 13 <0.001	0.0 12 <0.001	1.0 10 <0.01	1.0 10 <0.01	20.5 8 >0.05

1) HA ♂ × LA ♀ (正交配)

2) LA ♂ × HA ♀ (逆交配)

3) 平均値 ± 標準誤差



NS; 有意差なし

***; P < 0.01

***; P < 0.001

められた。

また、正交配 F1 (HA♂ × LA♀) と逆交配 F1 (LA♂ × HA♀) との対戦では、HA系を母方にした方がLA系を母方にしたもの比べて score が高かったが、有意差は認められなかった。

次に、これらの対戦成績から、両系統および F1 の平均 I-S core を算出した。その結果を表 2-14 と図 2-3 に示す。

平均 I-S core は、HA系が 4.26、LA系が 0.52、正逆交配 F1 は 2.34 で、HA系と LA系との中間の値であった。

score の分布をみると、図 2-3 のごとく、HA系は 4.0 ~ 5.0 に、また LA系は 0.0 に集中しているのに対し、正逆交配 F1 はいずれも 0.0 ~ 5.0 まですく分布している。

2) 交替保育試験

表 2-15 は、G22 の選抜両系マウスを出生時に、それぞれ他の系統と同じ系統の母親に里子したばあい (交替保育と同系保育) と、里子しなかったばあい (母親保育) の、攻撃性

表2-14. 攻撃性高低両系統および両系統間F1の全系統間

対戦成績から算出した平均I-Score

系 統	個 体 数	I-Score	
		M	SE ¹⁾
HA	45	4.26	0.09
LA	44	0.52	0.16
F1 ²⁾	43	2.34	0.29
F1 ³⁾	44	2.34	0.27

1) 平均値±標準誤差 2) HAδ×LA♀

3) LAδ×HA♀3

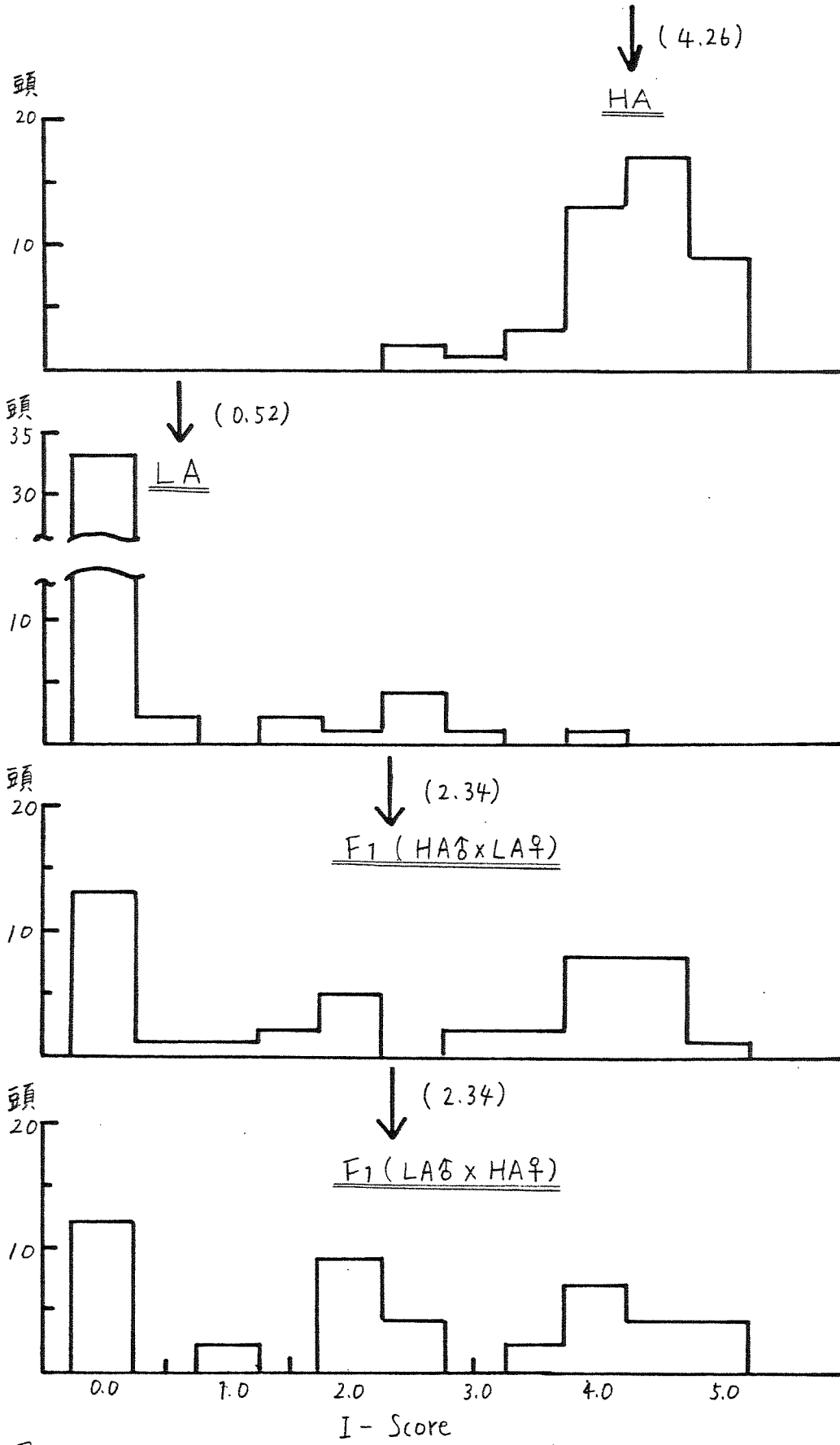


図 2-3 攻撃性高低両系統 および両系統間 F1 の I-Score の度数分布。(矢印は平均値を示す。)

の比較を行ったものである。

HA系は、LA系の母親に保育させたばあい（交替保育）のscoreが他よりも低かった。また、保育交替をしなかつたばあい（母親保育）とHA系の他の母親に保育交替したばあい（同系保育）を比較すると、保育交替した方のscoreが高かった。しかし、三者間には統計的に有意差が認められなかった。

一方、LA系では、HA系の母親に保育させたばあいのscoreが最も高かった。母親保育と同系保育のscoreを比較すると母親保育の方が高かった。しかし、これら三者間で統計的に有意差はなかった。

表2-15. 保育方法の違いによる両系統雄マウスのI-Scoreの比較(G22)

系 統	保 育 方 法	個 体 数	I-Score Kruskal-Wallis		
			$M \pm SE$	H	検 定 P
HA	母親保育	11	2.41 0.42		
	同系保育	15	3.07 0.46	1.31	>0.05
	交替保育	10	2.35 0.44		
LA	母親保育	8	0.19 0.13		
	同系保育	9	0.00 0.00	5.99	>0.05
	交替保育	7	0.36 0.14		

1) 標準偏差±標準誤差

考 察

1) 選抜効果の検証

前節では、選抜各世代における系統内と系統間の対戦成績から選抜効果のあがったことをみた。選抜実験では初め無作為交配集団を維持していたが、選抜世代の途中で途絶えてしまい、それとの比較による選抜効果について調べることができなかつたので、G19とG20において選抜基礎集団の作出に用いた近交系マウスAA系およびSS系との対戦によって選抜効果を調べた。その結果、HA系は攻撃性の高い系統として用いたAA系よりも攻撃性が高く、LA系は攻撃性の低い系統として用いたSS系よりも攻撃性が低くなっており、選抜効果が顕著であることが明らかとなった。

2) 攻撃性の遺伝様式の検討

マウスの行動が遺伝するとする報告(情動行動、学習行動など)が多数知られている⁵⁵⁾

一般に、遺伝的とされる行動には、主遺伝子 (Major gene) が関与しているばあい、染色体異常によって引き起こされるばあい、および多数遺伝子 (poly gene) が関与しているばあいとがあるとされる⁵⁷⁾。

攻撃行動については、その遺伝支配は polygenic であると考えられている。このことを証明するには、1) 近交系間に差があるか否か、2) 高低両系統群の交雑実験による検証、3) 選抜実験によって系統造成に成功する必要がある¹⁴⁾。

攻撃性の近交系間差については、前節でみたとおり、系統によって攻撃性に違いのあることが確かめられた。

また、攻撃性に関する高低2方向への分系育種によって、攻撃性の異なる系統の作出に成功している。

そして、分系育種したHA系とLA系とを交雑して作り出した正逆交配F1のI-Scoreを調べたところ、F1では高低が分離せず、選抜両系

統の中間値を示し、その変異は両系統に比べて大きかった。

以上の実験結果から、SCOTT and FREDERICKSON¹⁴⁾が述べているように、マウスの攻撃行動はpolygenicな遺伝形質であることが検証された。

次に、攻撃性に対する哺乳母マウスの影響を調べるために交替保育実験を行ったが、その結果、HA系ではLA系の母親に保育させたもののscoreが若干低下し、LA系ではHA系の母親に保育させるとscoreがわずかに高くなった。

このことから、攻撃性の異なる近交系マウスを用いて交替保育実験を行ったSOUTHWICK⁵⁸⁾が報告しているように、哺乳母親の効果(母性交効果)のあることが示唆された。しかし、保育方法の違いによる攻撃性の差は、系統間差に比べて非常に小さく、攻撃性の系統間差は基本的には遺伝的な違いによるものであることが明確となった。

第4節 攻撃性選抜に伴う相関反応の 検討

2形質間に遺伝相関が存在するとき、一方の形質について選抜すると、相関の程度に応じて他方の形質も変化する。この現象が相関反応である。

攻撃行動は動物が他の動物に対して起こす反応である。それは、動物の体の全部または一部の運動となって表われ、我々が観察できる。しかし、攻撃行動は外部からは直接観察できない神経生理的および内分泌要因によって引き起こされると考えられている⁵⁹⁾。

したがって、攻撃性の選抜によって、成長繁殖など内分泌機能と関連性のある形質に変化が生じることが予想される。

そこで、本節では攻撃性の選抜によって生産形質である成長と繁殖成績に相関反応がみられるか否かを調べた。また、攻撃性と発育形質との遺伝相関も調べた。

実験材料および方法

1) 体重

前節の選抜試験で次世代の繁殖用の雄個体を選抜するための闘争試験に用いた両系統の雄マウスの体重を4~9週齢まで毎週測定した。体重測定は、G₁~G₁₅までG₂を除いて毎世代行った。前節で述べたとおり、供試マウスは4週齢で離乳し9週齢まで個別飼育した。また、飼料はG₂まではオリエンタル社製の繁殖用(CP 29.8%)を、G₃以後は特殊繁殖用(CP 30.4%)を水とともに自由に摂取させた。

2) 繁殖成績

前節でみたとおり、闘争試験によって選抜された雄個体と、雄兄弟のI-S coreを基準にして選ばれた雌個体は、近交を避け雄1頭に対して雌3~5頭の割合で2週間前後同居交配させた。家系数は両系統とも4~9家系である。そして、初産における妊娠率、産子数および離乳数などを調べた。なお、産子数が

多いたばあには哺育数を制限した。制限の仕方は世代によって若干異なるが、各世代とも両系統間で差がないようにした。

3) I-S core と体重との遺伝相関

前節において攻撃性の遺伝様式を調べるために作出したG17のHA系とLA系との正逆交配F₁雄マウスを供試した。HA系雄×LA系雌のF₁雄マウスの供試頭数は8家系、38頭、LA系雄×HA系雌のF₁は11家系、44頭である。

供試マウスは4週齢で離乳し、その後個別飼育して、4～9週齢まで毎週齢体重を測定した。I-S coreの測定は前節で述べたとおりである。

遺伝相関と表型相関の算出は、分散分析法⁶⁰⁾によって行った。実際の計算は東北大学大型計算機により、八巻⁶¹⁾の開発したプログラムを用いて行った。

データは、HA系とLA系との正逆交配F₁をこみにして分析に供した。相関係数は父成分と母成分の両者から求めた。

結果

1 繁殖成績

図 2-4 は、選抜各世代における両系統マウスの選抜個体の初産の妊娠率を示したものである。

交配の仕方は、世代によって若干異なるが原則として雄1頭に雌を3~5頭配し、このような交配組合せを4~9組つくり、7~19日間同居させている。

妊娠率（交配雌頭数に対する妊娠頭数の割合）は、LA系がG₁で24%、G₁₁で38%と極端に低かったが、それら以外は大部分が80%を越えていた。

G₃までは、HA系の妊娠率がLA系を上まわっていたが、G₄~G₉までは系統間で差がみられなかった。G₁₀以後は、HA系の方がLA系よりも高い妊娠率を示した。しかし、系統間で有意差が認められたのは、G₁とG₁₂のみで、それ以外では有意差が認められなかった。

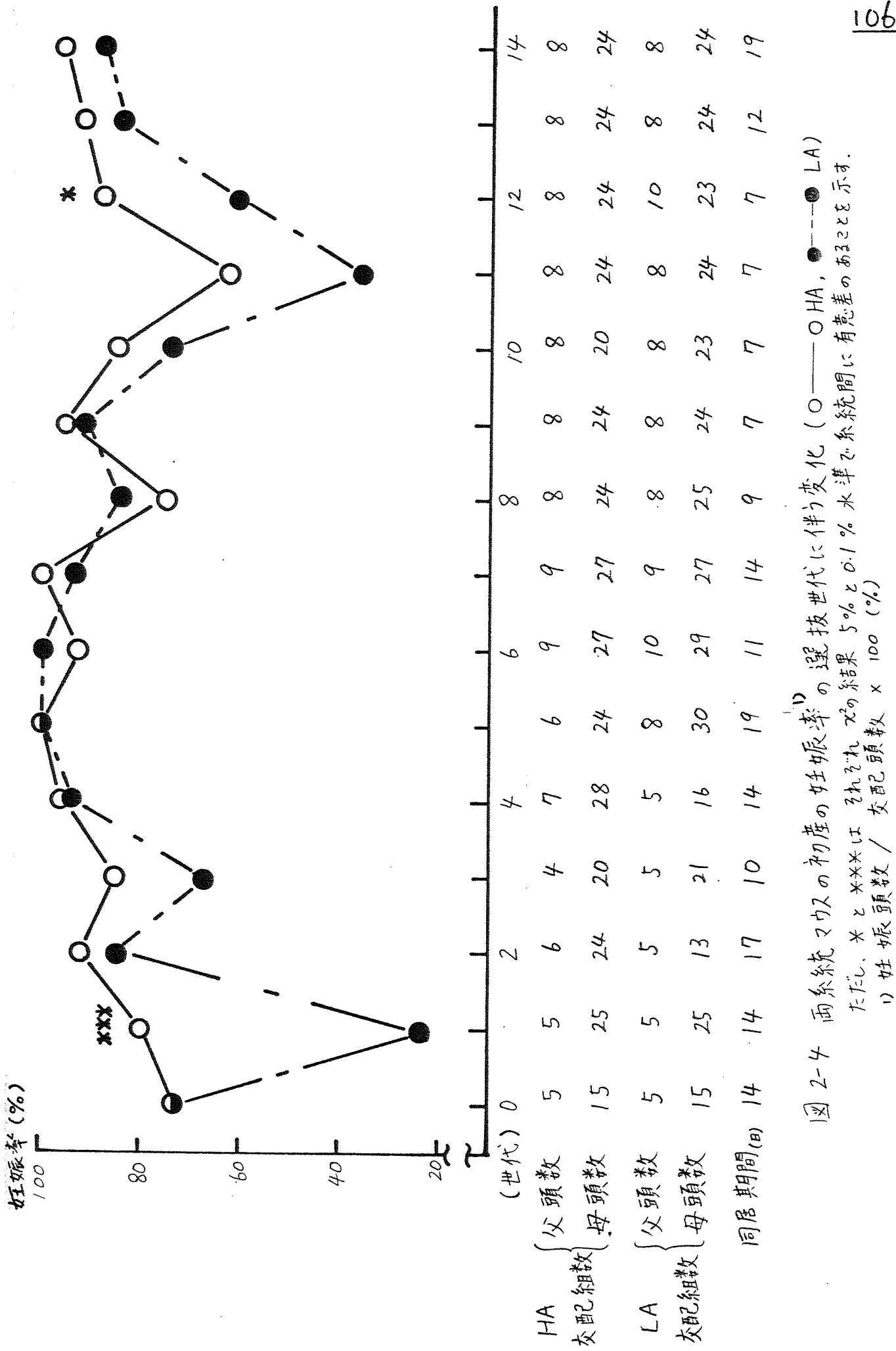


図 2-4 兩系統マウスの初産の妊娠率の選抜世代に伴う変化 (○——○ HA, ●---● LA)
 ただし、*と***は それぞれ 5% と 0.1% 水準で系統間に有意差のあることを示す。
 1) 妊娠頭数 / 交配頭数 × 100 (%)

図 2-5 は、両系統マウスの選抜各世代における産子数および離乳率を示したものである。

産子数は、選抜効果が顕著になった G5 以後、LA 系が G17 を除いて 8 頭を越えていたが、HA 系は 8 頭内外であった。このように、LA 系の方が HA 系よりも産子数は多い傾向がみられたが、G7、G12 および G14 を除いて系統間差は有意でなかった。

性比は、各世代とも 50% 前後で、系統間で有意差は認められなかった。

離乳率は、60% ~ 100% と、両系統とも世代によるバラツキが非常に大きい。G5 以後は、80% 内外で、系統間で一定の傾向が認められなかった。また、各世代とも有意な系統間差はみられなかった。

以上のように、繁殖成績において明確な系統間差は認められなかった。

2 発育成績

次世代を作出するための繁殖用の雄個体を

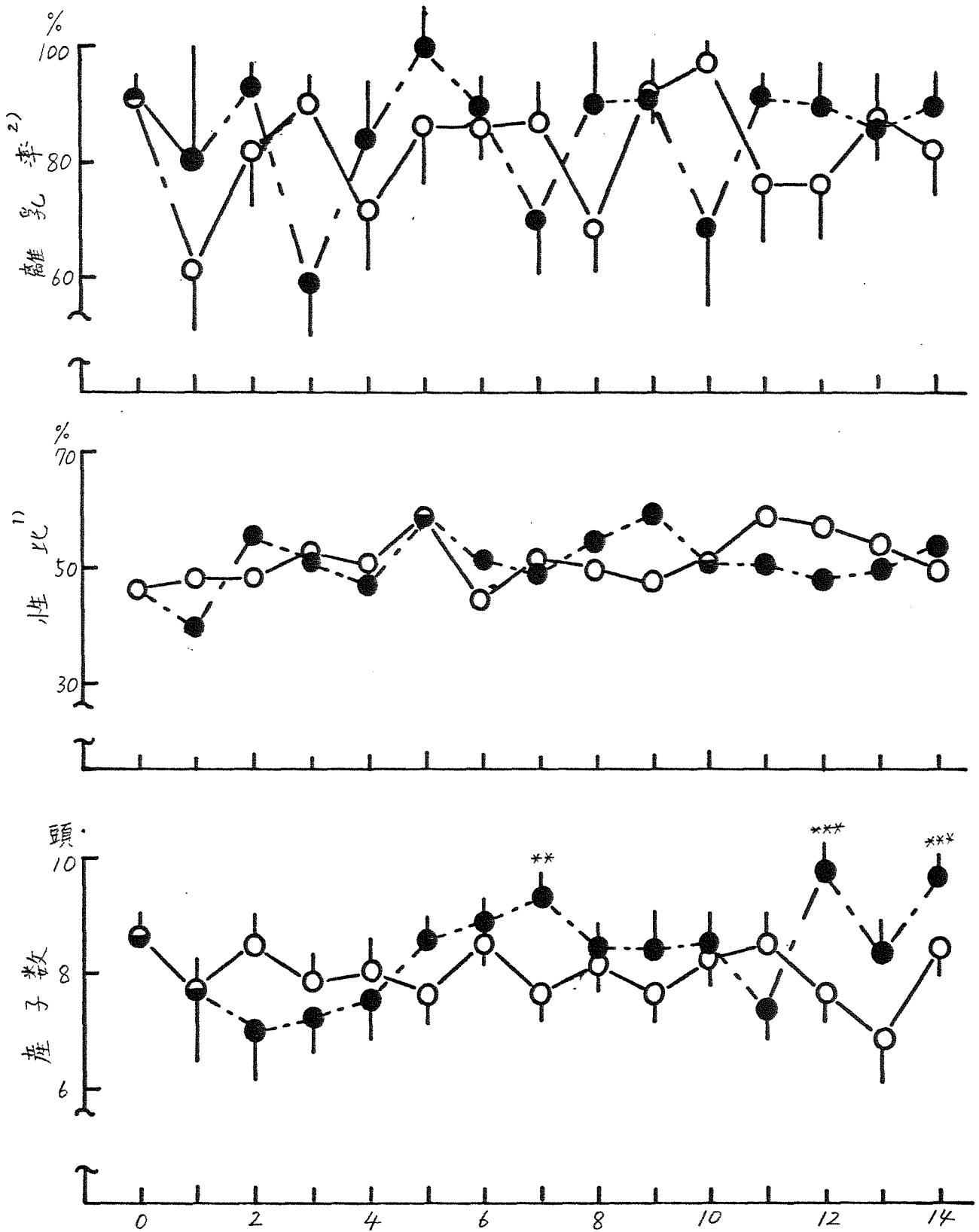


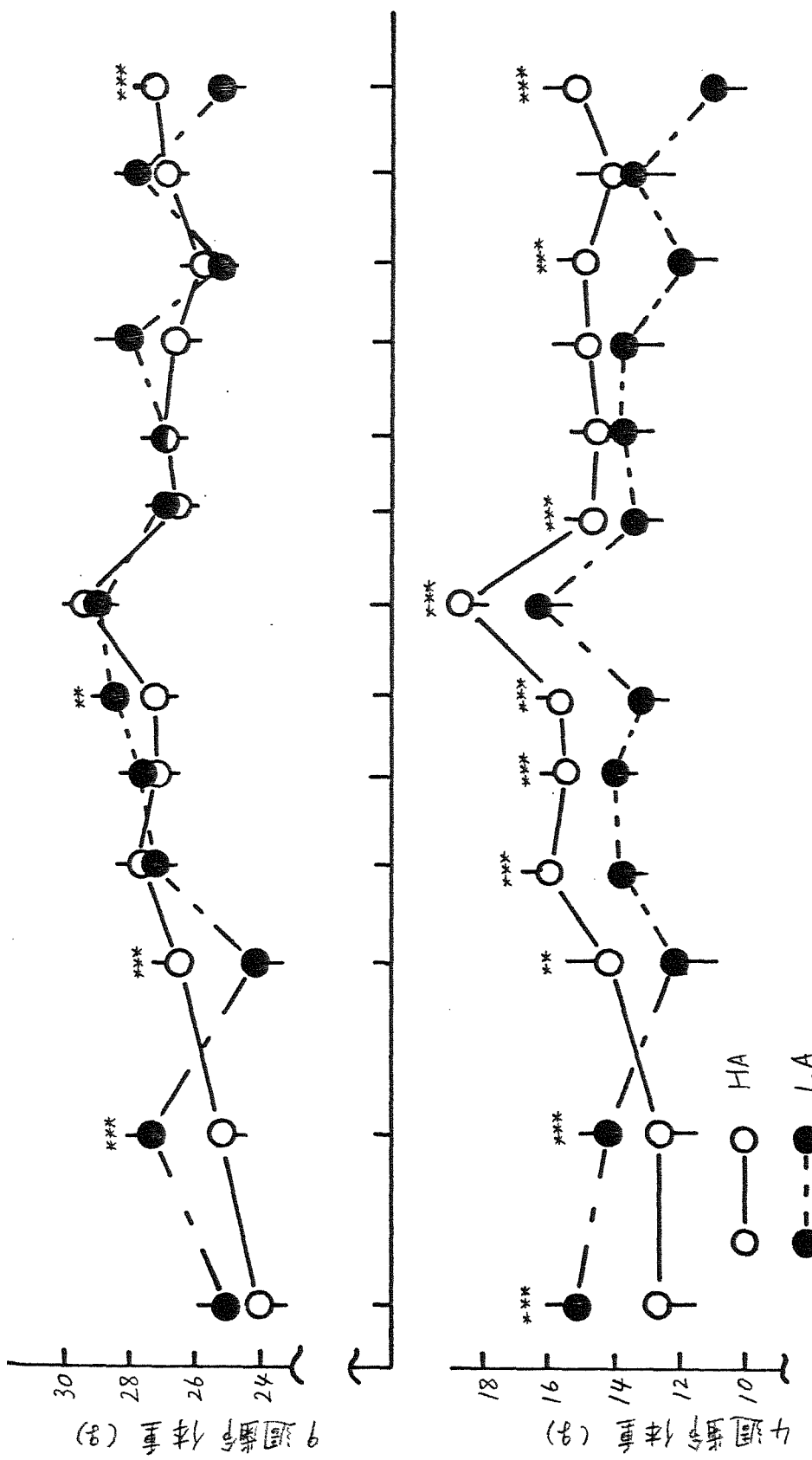
図 2-5 両系統マウスの初産の産子数、性比および離乳率の選抜世代に伴う変化
 (○—○ HA、●—● LA)、ただし垂直線は標準誤差を示す。
 1) 雄の割合(%)、2) (離乳乳数/哺乳数) × 100 (%)
 , * ; それぞれ 1% および 0.1% 水準で系統間に有意差のあることを示す。

選抜するために、4週齢（離乳時）から9週齢まで個別飼育し、その後、闘争試験に用いた。その間、毎週齢体重を測定した。図2-6は、選抜各世代における両系統マウスの4週齢体重と9週齢体重を示したものである。

4週齢体重は、選抜効果が明確になったG5以後、HA系は各世代とも14g以上であるのに対し、LA系はG9を除いていずれも14g以下であった。いずれの世代も、HA系がLA系を上まわり、G11、G12およびG14以外の世代において高い有意差が認められた。

これに対し、9週齢体重は、系統間でほとんど差がみられなかった。G5以後、有意な系統間差が認められたのは、おそらく、G5、G8およびG15の3世代のみであった。

以上のように、4週齢体重では、HA系がLA系を上まわり、9週齢体重では系統間差がなくなった。したがって、4~9週齢の増体量は、図2-7に示すごとく、選抜効果が認められるようになったG5以後、LA系がHA系を上ま



世代	HA (21)	LA (19)
3	(42)	(26)
5	(29)	(71)
6	(55)	(89)
7	(73)	(57)
8	(66)	(74)
9	(48)	(76)
10	(64)	(31)
11	(49)	(24)
12	(53)	(47)
13	(56)	(32)
14	(44)	(77)
15	(54)	(77)

図 2-6 右雄マウスの4週齢命および9週齢命の系統間比較 (○—○ HA, ●---● LA) ただし、垂直線は標準誤差を示す。*と**はそれぞれ1%、0.1%水準で有意差のありことを示す。

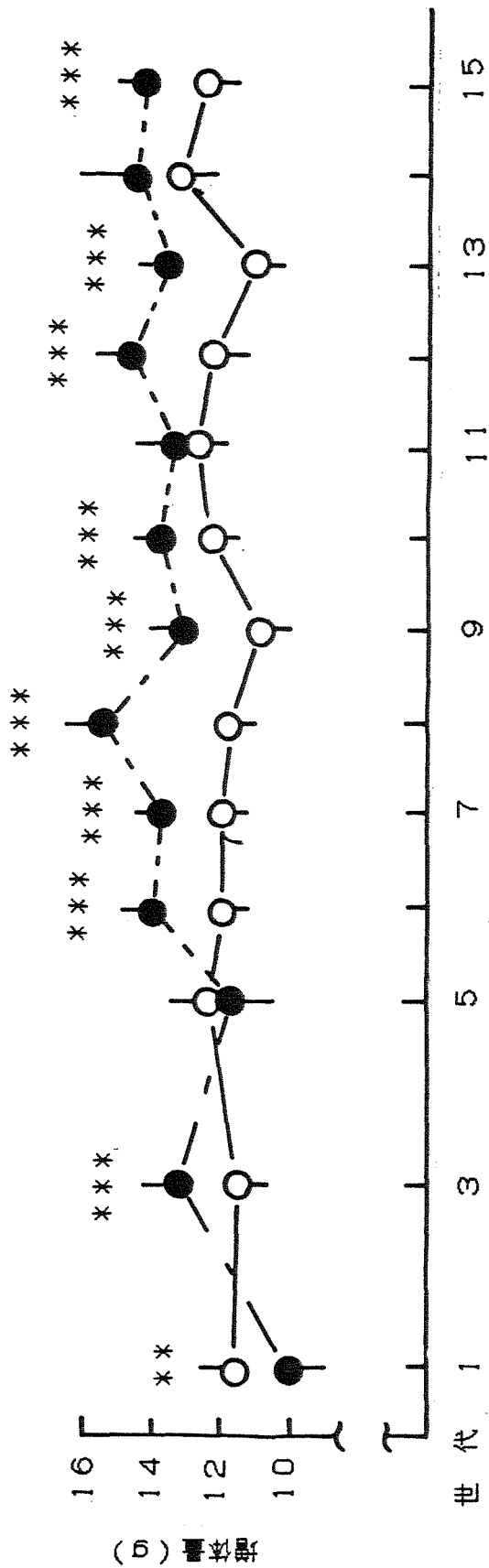


図2-7. 雄マウスの4-9週齡増体量の系統間比較 (○—OHA, ●—LA)

ただし、垂直線は標準誤差を示す。***と**はそれぞれ1%水準と0.1%水準で系統間で有意差のあることを示す。

あった。そして、G5、G11 および G14 を除いていずれの世代においても、高い有意差が認められた。

3 攻撃性と発育形質との遺伝相関

表 2-15 は、I-Score と 4~9 週齢体重および増体量、との遺伝相関と表型相関を示したものである。

I-Score と 4 週齢体重および 5 週齢体重との間の遺伝相関係数は、いずれも正であるが、6 週齢以後の体重および 4~9 週齢増体量との間の遺伝相関は、いずれも負であった。

体重との遺伝相関係数の絶対値は、4 週齢で 0.390 と大きいのが、6 週齢で 0.035 と最も小さくなり、その後週齢の経過に伴い大きくなり、9 週齢で 0.417 であった。このように I-Score と 4 週齢体重および 9 週齢体重との間に高い遺伝相関が認められた。

また、4~9 週齢の増体量との間には -0.592 と高い負の遺伝相関が認められた。

表2-16. I-Scoreと体重および増体量との遺伝相関および表型相関

形質	遺伝相関		表型相関	
	R	SE	R	SE
I-Score-4週齡体重	0.390	0.356	0.126	0.239
" -5 "	0.123	0.445	-0.054	0.242
" -6 "	-0.035	0.445	-0.010	0.243
" -7 "	-0.316	0.392	-0.078	0.241
" -8 "	-0.245	0.394	-0.098	0.240
" -9 "	-0.417	0.361	-0.149	0.237
" -4-9週齡 増体量	-0.592	0.344	-0.219	0.231

以上から、攻撃性の高いものほど4週齢体重は大きく、9週齢体重と増体量は小さい傾向のあることが明らかになった。

一方、表型相関は、4週齢体重との間の相関係数が正であったが、それ以外は全て負であった。相関係数の絶対値は、各週齢体重および増体量とも、遺伝相関のそれに比べて小さかった。

考 察

妊娠率は G₁₀ 以後、HA系が LA系を若干上まわっているが、産子数では LA系の方が HA系よりも多い傾向がみられた。しかし、いずれも明確な系統間差は認められなかった。また、離乳率でも系統間差が認められなかった。

このように、繁殖成績では、系統間で明確な差異が認められなかった。各世代とも次代を造成するために、各系統 4 ~ 9 家系を用いて雄 1 頭に雌を 3 ~ 5 頭配し、交配させた初産の成績のみで比較してある。繁殖能力を正確に評価するためには、初産の成績だけでなく、追いかけて妊娠方式などにより、長期間の繁殖成績を調べる必要がある。

なお、G₁で LA系の妊娠率が極端に低く、また G₂で LA系の産子数が少なかったことから、前節の実験材料および方法の項で述べたように、G₃以後、給与飼料を繁殖用 (CP 29.8%) から特殊繁殖用 (CP 30.4%) に切替えた。そ

の結果、両系統ともそれ以前より繁殖成績が向上した。

次に発育成績についてみると、4週齢体重ではHA系の方がLA系よりも大きい。9週齢体重ではLA系がHA系に追いつき系統間差がなくなつた。その結果、4~9週齢増体量は、LA系がHA系を上まわつた。このように、4週齢体重と4~9週齢増体量では、明確な相関反応が認められた。

このことは、I-Scoreと体重との遺伝相関からも確かめられた。4週齢体重との間の遺伝相関は正であつたが、9週齢体重および4~9週齢増体量との間の遺伝相関は負であつた。

以上のように、離乳時の4週齢体重で、HA系の方がLA系よりも大きく、相関反応が認められたことは、HA系の哺乳能力がLA系よりも優れていることを示唆するものである。泌乳能力は、繁殖機能系が関連しており、したがつて両系統の繁殖機能系に差異の生じたことが示唆される。

しかし産子数、妊娠率等の繁殖成績では明確な相関反応が認められなかった。これは、前述したように、本実験の繁殖成績の出し方が充分でなかったためと思われる。

また、9週齢体重ではLA系がHA系に追いつくことから、成長パターンに系統間差の生じたことが考えられる。

本章において、攻撃性が遺伝支配を受けていること、攻撃に関する選抜によって相関反応を起こしていることも明らかとなったので、次章では攻撃性の遺伝と生産能力との関係を検討することとした。

第3章 選抜系の生産能力の比較

第2章において、初産時の繁殖成績と成長に関する選抜相関反応を調べた結果、繁殖成績では相関反応が明確でなかったが、4週齢体重と4～9週齢増体量で相関反応が認められた。

本章では、上記の点についてさらに詳しく検討した。第1節で、選抜系の成長型の系統間比較を行い、第2節では追いかけ妊娠方式による繁殖成績と春機発動期の系統間比較および泌乳能力を調べるための交替保育実験を行った。さらに、第3節では、選抜系を用いて、群飼育実験を行い、攻撃行動が成長におよぼす効果を調べた。

、 第1節 選抜系の成長能力

攻撃性に関する選抜の結果、第2章でみたように4～9週齢の成長に相関反応が認められた。

本節では、生時から60日齢までの体重データを用いて発育モデルにあてはめ、さらに詳しい分析を行った。

また、成長パターンと性成熟との関係についても論じ、成長の面から性成熟の系統間の違いについて検討した。

さらに、選抜系統と両系統間F₁および選抜基礎集団の作出に用いたAA系とSS系との成長の比較を行い、攻撃性の遺伝と成長との関係について考察した。

実験材料および方法

1) 成長型の比較

供試マウスはG17の攻撃性高低両系統の雌雄マウスである。

両系統とも出生時に哺乳数を1腹当たり7頭に制限し、21日齢で離乳した。離乳後は、雌雄別に1ケージ当たり4頭にしてオリエンタル社製の特殊繁殖用飼料を水とともに自由に摂取できるように給与した。飼育室の温度と光の調節は前章の選抜試験のばあいと全く同じである。

供試頭数は、HA系が雄23頭、雌25頭、LA系が雄30頭、雌27頭である。生時から60日齢までの日間隔で、個体毎の体重を測定した。また、精巣下降日齢と腔開口日齢も調べた。

個体毎の体重データはLogistic, Gompertz および Bertalanffy の3つの非線型発育モデル(表3-1)あつはめ、実測値と理論値から、寄与率とBROWNら⁶²⁾が提示した残差平

表3-1. 3非線型発育モデル関数

モデル	関数 ($Y_t =$)	成熟値	成熟速度	変曲点
Logistic	$K(1 + me^{-at})^{-1}$	K	a	K/2
Gompertz	$Ke^{-me^{-at}}$	K	a	K/e
Bertalanffy	$K(1 - me^{-at})^3$	K	a	8K/27

均平方を算出して、適合度の比較を行った。

また、Logistic曲線のパラメーターを算出し、系統間比較を行うとともに変曲点と性成熟日齢との関係について調べた。

2) 選抜系と選抜系間 F_1 、AA系およびSS系マウスとの比較

選抜系と選抜系間 F_1 マウスの成長の比較には、第2章、第3節、第2項の交雑実験で作出したものと同じ材料を用いた。

近交系マウスAA系とSS系は、第2章、第3節で用いたものと同じ材料である。

いずれも、4週齢で離乳し、その後9週齢まで個別飼育してその間の体重を測定した。

結 果

1 成長型の比較

1) 発育モデルへの適合度の比較

表3-2に、Logistic、GompertzおよびBertalanffyの発育モデルを適合したばあいの、寄与率と残差平均平方を示す。

寄与率は、いずれのモデルも96%以上であるが、両系統の雌雄ともLogisticが他のモデルよりも高かった。残差平均平方もLogisticモデルが他よりも小さかった。

以上の成績から、3つの発育モデルのうちLogistic曲線が、両系統マウスの体重データに最もよく適合することが明らかになった。そこで以後の成長パターンの分析は、Logisticの発育モデルを適合させて行った。

2) Logistic曲線および実測の系統間比較

表3-3は、両系統の雌雄マウスの体重データにLogisticモデルをあてはめ、パラメータを算出した結果を示したものである。

表3-2. 発育モデルへの適合度の系統間比較

性系統	寄与率		残差平均平方	
	Logi. ¹⁾	Gomp. ²⁾ Bert. ³⁾	Logi. ¹⁾	Gomp. ²⁾ Bert. ³⁾
♂	HA	0.981 0.970	2.41 3.57	3.53
	LA	0.981 0.970	2.49 3.62	3.57
♀	HA	0.989 0.981	1.30 1.78	1.77
	LA	0.982 0.973	1.50 1.99	1.94

1) Logistic 2) Gompertz 3) Bertalanffy

表3-3. Logistic曲線の各パラメーター, 変曲点および成長速度の系統間比較

系 統 / 項 目	雄		雌	
	$\frac{HA}{M \pm SE^1)}$	$\frac{LA}{M \pm SE^1)}$	$\frac{HA}{M \pm SE^1)}$	$\frac{LA}{M \pm SE^1)}$
頭 数	23	30	25	27
K (g)	29.27	30.25	23.96	24.39
m	14.12	14.27	12.13	11.96
a (lnθ/日)	0.302	0.283	0.314	0.287
変曲点日齢	26.70	28.37	23.94*	26.45
平均絶対成長 速度 (g/日) ²⁾	0.490	0.475	0.417**	0.384

1) 平均値±標準誤差 2) Ka/b *; P<0.05, **; P<0.01

成熟値を表わしているパラメータ k は、雌雄ともLA系の方が大きかった。また成熟速度を示すパラメータ a は雌雄ともHA系の方が大きかった。しかし、両パラメータとも系統間差は有意でなかった。パラメータ m は積分定数で、生時体重の大きさによって決まるが、系統間で一定の傾向は認められなかった。

次に変曲点日齢を比較すると、雌雄ともHA系の方が小さく、雌において有意差が認められた ($P < 0.05$)。

1日当たりの平均増体量を示す平均絶対成長速度は、雌雄ともHA系の方が大きく、雌で有意差が認められた ($P < 0.01$)。

図3-7は、両系統の雌雄マウスの平均体重から求めた、Logistic曲線を示したものである。

図に示すとおり、HA系はLA系に比べ最大成長期(変曲点)に達する日齢が早く初期成長が優れているのに対し、LA系は最大成長期(変曲線)に達する日齢は遅いが、後半に追いつ

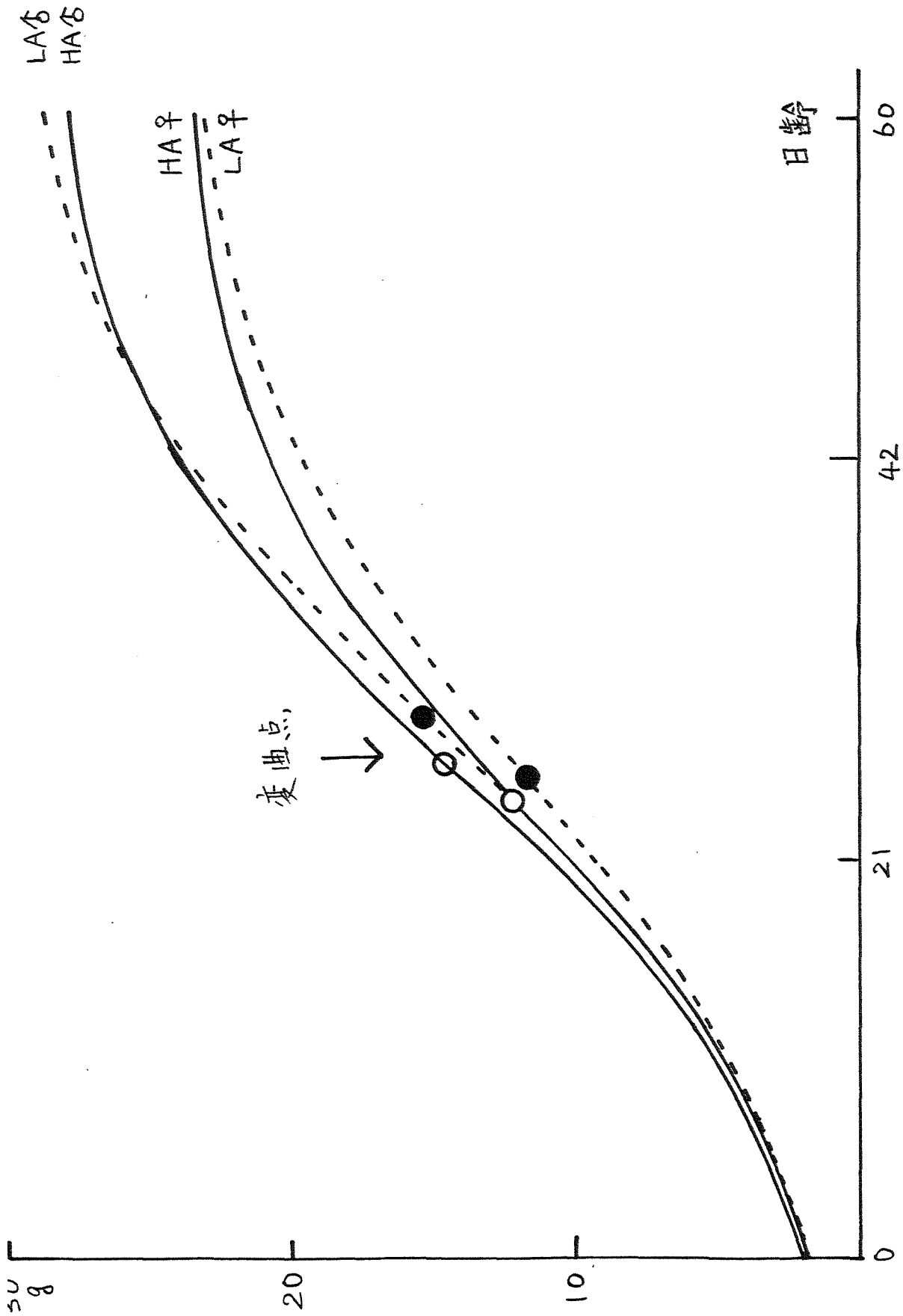


図3-1. 平均体重から推定したLogistic曲線の系統間比較

つくパターンとなっている。

実測値をみると、表3-4のとおり、21日齢（離乳時）と、27日齢体重ではHA系の方が大きく、雌で系統間に有意差が認められた。しかし、60日齢体重では系統間差がみられなくなった。

また、増体量でみると哺乳期間中（0-21日齢）の増体量はHA系の方が大きいのに対し、離乳後の増体量（21-60日齢）はLA系の方が上まわっていた。

3) 変曲点日齢と性成熟日齢との関係

表3-5に、両系統の精巣下降日齢および膣開口日齢と変曲点日齢を示した。

平均精巣下降日齢と膣開口日齢は、HA系の方がLA系に比べて2-3日早く、いずれも系統間で有意差が認められた。

変曲点日齢もHA系がLA系よりも早く、雌において有意差が認められた。

表3-4. 実測体重および増体量の系統間比較

単位：g

系 統 項 目	雄		雌	
	HA M ± SE ¹⁾	LA M ± SE ¹⁾	HA M ± SE ¹⁾	LA M ± SE ¹⁾
頭 数	23	30	25	27
生 時 体 重	1.54 0.03	1.51 0.02	1.40 0.03	1.41 0.03
21日齡 体 重	9.52 0.31	9.08 0.18	9.20 0.22	8.36 0.19
27日齡 体 重	15.20 0.60	14.45 0.37	14.02 0.35	12.81 0.36
60日齡 体 重	27.21 0.43	27.54 0.39	23.53 0.39	22.81 0.37
0-21日齡増体量	7.98 0.30	7.57 0.17	7.80 0.22	6.95 0.17
21-60日齡増体量	17.69 0.35	18.46 0.28	14.33 0.31	14.45 0.33

1) 平均値±標準誤差

表3-5. 性成熟日齢と変曲点日齢の系統間比較

性	系統 項目	HA		LA	
		M	± SE ¹⁾	M	± SE ¹⁾
雄	頭数	23		30	
	精巢下降日齢	26.17	0.62*	28.40	0.51
	変曲点日齢	26.70	0.88 ^{NS}	28.38	0.32
雌	頭数	25		27	
	月経開口日齢	29.68	0.35*	32.52	0.41
	変曲点日齢	23.94	0.41*	26.45	0.89

1) 平均値±標準誤差 *; P<0.05, NS; P>0.05

これらから、性成熟日齢と変曲点日齢との間に関連性のあることが示唆された。そこで、両者間の相関関係の有無を調べた。その結果を表3-6に示した。

精巣下降日齢と腔開口日齢のいずれも変曲点日齢との間に正の相関関係がみられ、LA系の腔開口日齢を除いて、相関係数は全て高度に有意であった ($P < 0.001$)。相関係数は腔開口日齢よりも精巣下降日齢の方が高かった。事実、表3-5で変曲点日齢と性成熟日齢とを比べてみると、変曲点日齢は両系統とも精巣下降日齢とほぼ一致しているのに対し、腔開口日齢とは約6日のずれがあり、変曲点日齢の方が早かった。しかし、性成熟の遅速は変曲点のそれと一致しており、両者間に関連性のあることが認められた。

2. 選抜系間 F_1 、AA系およびSS系マウスとの比較

図3-2に、選抜両系統とそれらの間の正逆

表3-6. 性成熟日齢と変曲点日齢との相関関係

	精巣下降日齢		月空開口日齢	
	HA	LA	HA	LA
変曲点日齢	*** 0.8245	** 0.5581	** 0.6588	NS) 0.1337

** ; P < 0.01, *** ; P < 0.001, NS ; P > 0.05

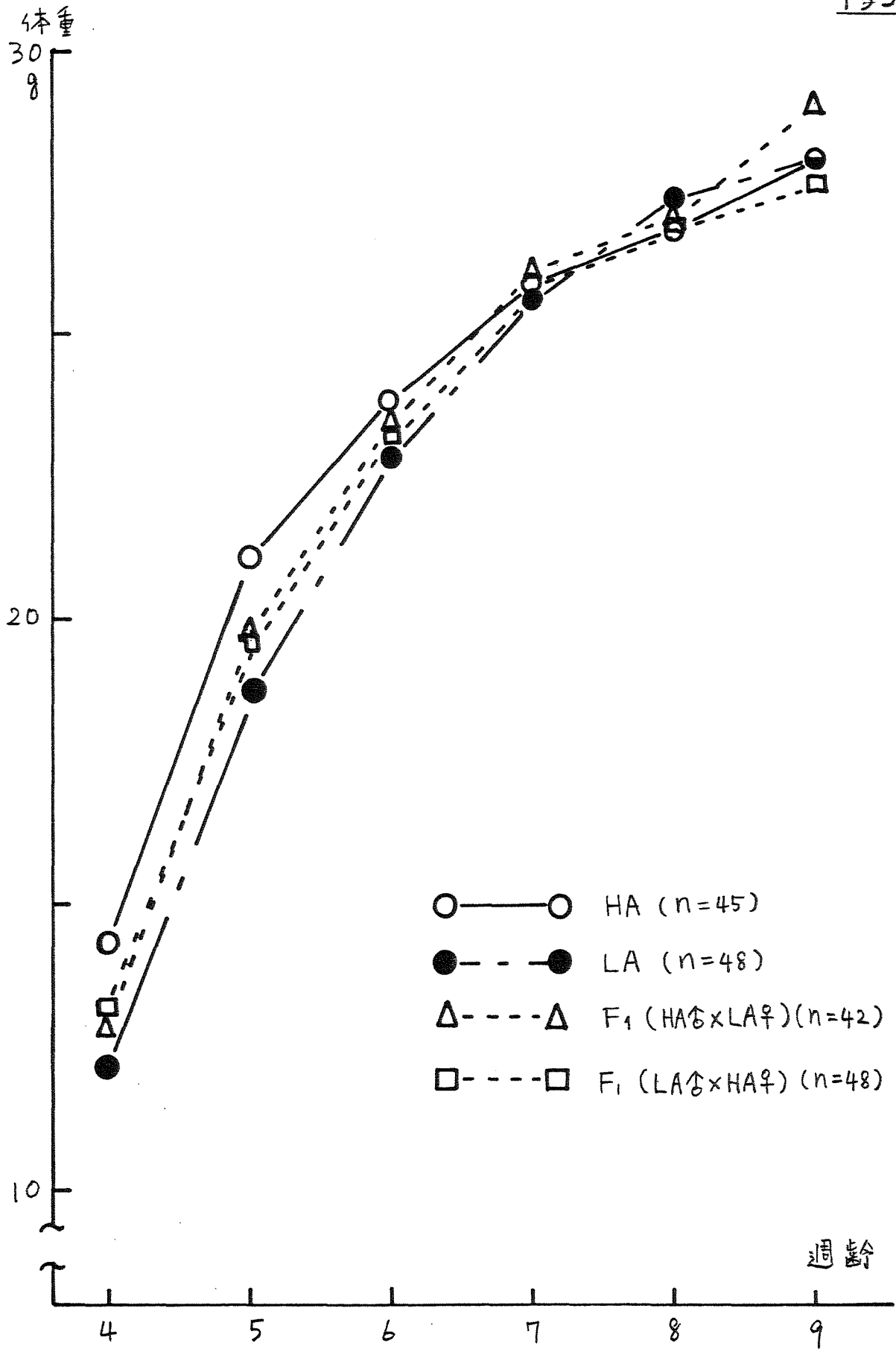


図3-2. 攻撃性高低両系統および両系統間F₁の雄マウスの成長曲線の比較

交配F₁の成長曲線を示した。

選抜系統の成長は、前章の第4節でみたように、4週齢（離乳時）体重はHA系の方が大きい。その後LA系がHA系に追いつくパターンであった。

F₁の成長は、4～6週齢で両選抜系統の間値を示したが、その後両者の関係はくずれ、9週齢ではLA系を母親にした方が選抜系を上まわったのに対し、HA系を母親にした方は反対に下まわった。

HA♂×LA♀のF₁とLA♂×HA♀のF₁との成長を比較すると、4週齢（離乳時）体重はHA系を母親にした方がLA系を母親にしたものを若干上まわっているが、5週齢以後は反対に後者が前者を上まわった。

次に、選抜両系統と選抜基礎集団の作出に用いた近交系AA系とSS系との成長曲線を図3-3に示した。

攻撃性の高いHA系とAA系とが、また攻撃性の低いLA系とSS系とが、ほぼ似たような成長

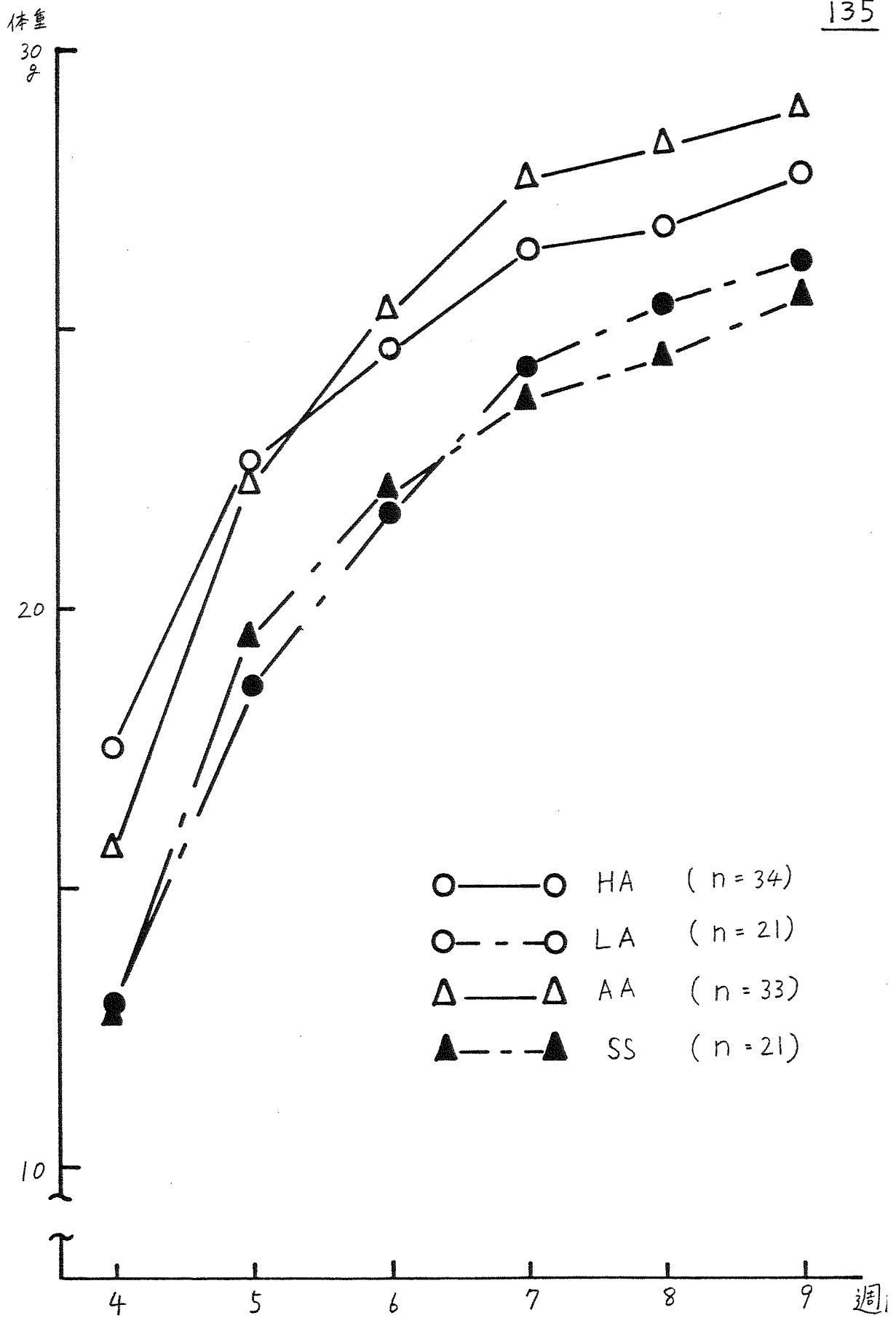


図 3-3 攻撃性高低両系統 (G 20), AA系および SS系雄マウスの成長曲線の比較

パターンであった。

しかし、さらに詳細に選抜系と近交系との成長を比較してみると、HA系はAA系に比べて初期成長が良いが、後半で追い抜かれており、より早熟型の成長パターンとなっている。

LA系とSS系とを比較すると、LA系の成長は、前半ではSS系を下まわっているが、後半ではSS系を上まわっており、SS系に比べてより晩熟型のパターンを示している。

考 察

成長を時間の関数として表わした発育モデルは150にのぼると言われる⁶³⁾。

発育モデルを選定するばあい考慮しなければならぬ条件としてそのモデルが測定値によくあてはまること、パラメーターが生物学的意義を持っていること、計算が容易であることなどが挙げられる⁶⁴⁾。

マウスの成長の研究には共通のパラメーターを持つ Logistic, Gompertz および Bertalanffy の非線型発育モデルがよく用いられている。

両系統マウスの体重データをこれら3つの発育モデルにあてはめて適合度を比較した結果、Logistic 曲線が最もよく適合することが判った。EISEN ら⁶⁵⁾も体重大・小系マウスの体重データを発育モデルにあてはめ、同様の結果を得ている。

そこで、両系統マウスの成長パターンの分析は、Logistic 曲線をあてはめて行った。そ

の結果、成熟速度を示すパラメター a は HA 系の方が大きく、変曲点日齢も HA 系の方が早い
のに対し、成熟値を表わしているパラメター
 K は LA 系の方が大きかった。このことは、HA
系は LA 系に比べて初期成長が優れているが、
その後の成長は反対に LA 系の方が上まわって
いることを示している。

この成長パターンの分析結果から、HA 系は
LA 系に比べて早熟であることが示唆された。

このことは変曲点と性成熟との間に正の相
関関係のあることから裏付けられた。MONEIRO
and FALCONER⁶⁶⁾ は、雌マウス体重の L-
ogistic 曲線の変曲点と膣開口日齢とがよく
一致し、両者間の相関係数が +0.79 と高い値
の得られたことを報告している。HA、LA 両系
統マウスのばあいも変曲点と膣開口日齢およ
び精巣下降日齢との間に正の相関関係が認め
られ、HA 系は LA 系に比べて性成熟が早く、変曲
点日齢も早いことが判った。

MONEIRO and FALCONER⁶⁶⁾ は、性成熟到達日

齡が母性効果を強く受けていると述べている。泌乳能力は、哺乳期間中の増体量の比較からHA系の方が優れていることが推察できる。これらから、HA系の性成熟日齡がLA系に比べて早いのは、泌乳能力が優れていることも一因と考えられる。

選抜系と選抜基礎集団の作出に用いた近交系マウスとの成長パターンの比較を行った結果、HA系は攻撃性の高い系統として基礎集団の作出に用いたAA系よりも初期成長が優れ、早熟型の成長パターンを示した。これに対し、LA系は攻撃性の低い系統として用いたSS系を初期成長では下まわっているが、後半では上まわり、SS系よりも晩熟型の成長パターンを示した。前章の第4節でみたように、攻撃性と初期成長との間の遺伝相関は正であるが、後半の成長との間のそれは負となり、攻撃性の高い方向への選抜は初期成長を速くするのに対し、低い方向への選抜は後半の成長を良くすることが判ったが、選抜系と基礎集団の

作出に用いた近交系との成長の比較からもこのことが裏付けられた。

第2節 選抜系の繁殖能力

攻撃行動の発現には、内分泌機能とくに下垂体・性腺系のホルモンが関連しており⁶⁷⁾、攻撃性に関する選抜によって内分泌機能に何らかの変化が生じ、その結果、繁殖能力にも相関反応のみられることが予測される。ところが、マウスの攻撃性について選抜実験を行った LAGERSPETZ¹⁷⁾ と EBERT and HYDE¹⁸⁾ は、この点についての分析をほとんど行っていない。本節では、攻撃性高・低両系統マウスの繁殖成績と春機発動期を調べて系統間比較を行い、繁殖能力における相関反応の有無およびこれと内分泌機能との関連性について考察した。

実験材料および方法

1) 追いかけ妊娠による総生産能力

供試マウスはG11とG12のHA系とLA系の両系統マウスである。G11においては、平均73日齢の雌雄をHA系で12組、LA系で14組、またG12では平均86日齢の雌雄をHA系は13組、LA系では9組ずつそれぞれ1対1で同居交配し、追いかけ妊娠方式により、G11では95日間、G12では93日間飼育してその間の繁殖成績を調べた。実際のPair数は上記よりも多かったが、雌雄いずれかが同居中に死亡したばあい、分析データから除外したため上記の頭数となっている。

繁殖成績の調査項目は、分娩回数、分娩間隔、産子数、離乳率、生時体重、離乳時体重、生時から離乳時までの成長率などである。

なお、G11、G12両世代の繁殖成績は各項目とも同じ傾向であったので、両世代の成績をプールして分析した。

飼料は、オリエンタル社製の特殊繁殖用飼料を水とともに自由に与え、温度15～20℃、明12時間、暗12時間に調節した部屋で飼育した。

2) 春機発動期

春機発動期は、雌では膣開口により、雄では精巣下降と精子形成により判定した。

(1) 膣開口と精巣下降

G12 と G13 の雌マウスの膣開口を調べた。G12 ではHA系43頭、LA系34頭、G13 ではHA系32頭、LA系35頭を、21日齢で離乳した後、4頭ずつ群居し、膣開口日齢と開口時体重を調べた。なお、両世代の成績は同じ傾向であったので、それらをプールして分析した。

また、G14 においてHA系の雄マウス48頭とLA系の雄マウス36頭を21日齢で離乳した後、個別飼育し精巣下降日齢とその時の体重を調べた。

(2) 精子形成

供試マウスは、G12 と G14 のHA系とLA系の

雄である。21日齢で離乳した後、個別飼育し、G12においては21、26、31、36日齢で、G14では19、21、26、31日齢で屠殺し、直ちに精巣と精のうを取り出して秤量した。精巣は秤量後直ちにヘリーー固定し、その後パラフィン包埋し厚さ3μの薄切標本を作成してPAS染色を施し鏡検した。標本の観察はOAKBER⁶⁸⁾の精上皮細胞の分類法に従って行い、各個体20本ずつの精細管断面を調べた。なお、両世代の成績はほぼ同じ傾向を示したので、それらをプールして分析した。

春機発動期を調べるために用いたマウスの飼育条件は、追いかけ妊娠による総生産能力の調査のばあいと全く同じである。

3) 交替保育による哺乳中の成長および春機発動期の比較

第2章の交替保育試験の両系統の雌雄マウスを用いた。供試マウスは、生時と離乳時(21日齢)に体重を測定した。離乳後、雌雄別に4頭ずつ群飼し、精巣下降日齢と腔開口日

齡を調べ、その時の体重を測定した。

系統別に、母親保育したばあいの成績と交替保育および同系保育したばあいの成績を比較した。

結 果

1 追いかけて妊娠による総生産能力の比較
表3-7と表3-8は、それぞれ追いかけて妊娠
方式による産子成績と離乳成績を示したもので
ある。

両系統ともほぼ全頭が3産までは分娩して
いるが、4産以上となると少なくなり、その
傾向はLA系において著しかった。そのため、
平均分娩回数ではHA系(4.1回)がLA系(3.
5回)を上まわり、その差は有意であった(
 $P < 0.01$)。なお、HA系の初産と3産の1腹
ずつおよびLA系の2産目の1腹は、食糧のため
に乳子発見時に産子数を確認できなかった。

分娩間隔(産次毎の1腹当たり所要日数)
は、同居後初産までは系統間差はほとんどな
いが、2産では約10日、3産以後では約3日、
HA系の方がLA系より短かった。平均分娩間隔
では、HA系(24.7日)がLA(28.5日)より約
4日短く、系統間で有意差が認められた(P

表3-7. 産子成績の系統間比較

系統 (頭数)	産次	1) 分娩		分娩間隔		産子数		2) 性比
		頭数	M ± SE	M ± SE	M ± SE	M ± SE		
HA (25)	1	25 (24)	22.2 ± 0.31	8.1 ± 0.40	46.9			
	2	25 (25)	25.9 ± 0.97	8.2 ± 0.48	64.1			
	3	24 (23)	26.5 ± 1.39	9.2 ± 0.44	56.6			
	4	21 (21)	24.6 ± 0.97	9.0 ± 0.65	51.6			
	5	6 (6)	23.3 ± 1.43	7.2 ± 0.94	43.8			
一腹当たり		101 (99)	24.7 ± 0.49 ^{**}	8.5 ± 0.24 ^{NS)}	56.1 ^{NS)}			
母親当たり		4.1 ± 0.13 ^{**}		33.8 ± 0.77 [*]				
LA (23)	1	23 (23)	23.0 ± 0.90	8.4 ± 0.39	50.5			
	2	23 (22)	34.2 ± 2.05	7.6 ± 0.62	48.7			
	3	21 (21)	29.0 ± 1.89	8.9 ± 0.44	49.4			
	4	12 (12)	27.5 ± 1.92	8.0 ± 0.93	58.3			
	5	2 (2)	27.0 ± 1.00	3.0 ± 0.00	66.7			
一腹当たり		81 (80)	28.5 ± 0.96	8.1 ± 0.29	51.1			
母親当たり		3.5 ± 0.16		28.2 ± 1.55				

1) () 内の数字は正常分娩頭数 2) 雄の割合 (%) 3) 平均値 ± 標準誤差

*, ** ; それぞれ5%と1%水準で系統間で有意差あり, NS ; 系統間で有意差なし.

表3-8. 離乳成績の系統間比較

系統 (頭数)	産次	分娩 ¹⁾		離乳率 ²⁾	
		頭数	M ± SE ³⁾	M ± SE ³⁾	M ± SE ³⁾
HA (25)	1	25 (24)	7.6 ± 0.49	96.1 ± 3.37	
	2	25 (25)	7.2 ± 0.56	87.0 ± 5.76	
	3	24 (23)	8.0 ± 0.48	88.2 ± 3.79	
	4	21 (21)	7.7 ± 0.85	81.7 ± 7.66	
	5	6 (6)	5.3 ± 1.23	83.3 ± 16.67	
一腹当たり		101 (99)	7.5 ± 0.29	88.1 ± 2.66	NS)
母親当たり		4.1 ± 0.13	29.6 ± 0.88		
LA (23)	1	23 (23)	7.8 ± 0.46	93.7 ± 3.07	
	2	23 (22)	6.3 ± 0.73	85.2 ± 6.67	
	3	21 (21)	7.4 ± 0.71	86.0 ± 6.00	
	4	12 (12)	6.9 ± 1.15	87.5 ± 8.69	
	5	2 (2)	1.5 ± 1.50	50.0 ± 50.00	
一腹当たり		81 (80)	7.0 ± 0.36	87.3 ± 3.06	
母親当たり		3.5 ± 0.16	24.3 ± 2.01		

1) () 内の数字は正常分娩頭数 2) (離乳数/哺乳数) × 100 (%) 3) 平均値 ± 標準誤差

** ; 1%水準で有意差あり. NS ; 系統間に有意差なし.

< 0.01)。分娩間隔と産次との関係を見ると、両系統とも同居してから初産までの間隔が最も短く、3産までは長くなるが、それ以後は短くなる傾向がみられた。

平均産子数は、有意ではないがHA系(8.5頭)がLA系(8.1頭)より多い傾向がみられる。また、全産次にわたる1頭の母親当たりの総産子数でもHA系33.8頭、LA系28.2頭で、HA系の方が約6頭多く、総産子数で系統間に有意差が認められた($P < 0.05$)。産子数と産次との関係では、両系統とも3産までは産次を重ねるにつれて産子数が多くなるが、4産以後は少なくなる傾向がみられた。

産子の性比(雄の割合で示した)は、HA系56.7%、LA系51.7%でいずれも雄の比率が高く、HA系において有意性が認められた($\chi^2 = 12.64$, $P < 0.001$)。しかし、系統間で有意差は認められなかった。

平均離乳数はHA系7.5頭、LA系7.0頭と有意差はないが、HA系の方が多かった。全産次

にわたる1頭の母親当たりの総離乳数では、HA系が29.6頭、LA系が24.3頭でHA系の方が多く、系統間差は有意であった($P < 0.05$)。平均離乳率では、HA系(88.1%)とLA系(87.3%)との間に差がなかった。離乳率は初産が最も高く、その後は産次の経過に伴い低下する傾向がみられた。

以上のように、繁殖成績は平均産子数、平均離乳数では系統間でほとんど差が認められなかったが、分娩回数、分娩間隔、総産子数および総離乳数でHA系がLA系を上まわっており、これらの形質の系統間差は全て有意であった。

表3-9には両系統の産子の発育に関する成績を示した。

生時総体重では、LA系(14.3g)がHA系(13.7g)を若干上まわっているが、離乳時総体重(21日齢)では反対にHA系(85.5g)がLA系(79.6g)より大きかった。しかし、これらの差はいずれも有意でなかった。1頭当

表3-9. 産子の発育成績の系統間比較

系統 産次	分娩 ¹⁾ 頭数	総体重 (g) ²⁾		平均体重 (g) ³⁾		成長率 ⁴⁾ (%) M±SE
		生時 M±SE ⁵⁾	離乳時 (21日) M±SE ⁵⁾	生時 M±SE ⁵⁾	離乳時 (21日) M±SE ⁵⁾	
1	22	11.9 ± 0.59	78.1 ± 4.02	1.56 ± 0.02	11.1 ± 0.37	615 ± 26.6
2	22	13.7 ± 0.71	80.5 ± 3.06	1.62 ± 0.04	10.4 ± 0.35	549 ± 21.9
HA	21	14.5 ± 0.70	88.0 ± 5.56	1.62 ± 0.05	11.0 ± 0.34	589 ± 22.7
4	18	15.5 ± 0.88	97.2 ± 4.61	1.66 ± 0.03	11.3 ± 0.48	581 ± 26.2
5	3	11.6 ± 1.37	87.6 ± 11.87	1.77 ± 0.18	13.3 ± 0.70	660 ± 37.5
M±SE	86	13.7 ± 0.37 ^{NS)}	85.5 ± 2.24 ^{NS)}	1.62 ± 0.02 ^{***)}	11.0 ± 0.19 ^{NS)}	586 ± 12.0 ^{***)}
1	21	13.4 ± 0.69	74.0 ± 4.53	1.63 ± 0.03	9.6 ± 0.22	498 ± 21.0
2	16	14.1 ± 0.88	77.5 ± 4.55	1.82 ± 0.06	10.7 ± 0.54	485 ± 19.5
LA	19	15.4 ± 0.90	88.1 ± 6.47	1.80 ± 0.04	11.5 ± 0.43	542 ± 23.5
4	10	15.4 ± 1.32	82.8 ± 5.64	1.86 ± 0.09	10.3 ± 0.56	465 ± 38.0
5	1	6.0	40.8	2.13	13.6	539
M±SE	67	14.3 ± 0.46	79.6 ± 2.79	1.77 ± 0.03	10.6 ± 0.23	503 ± 12.1

1) 生時と離乳時の産子体重を測定できたもの 2) 一腹当り総体重 3) 産子一頭当たり平均体重 4) (離乳時体重 - 生時体重) / 生時体重) × 100

5) 平均値 ± 標準誤差 ***; 0.1%水準で系統間に有意差あり NS; 系統間に有意間なし

たりの平均体重では、生時でLA系(1.77g)がHA系(1.62g)より大きく有意差が認められたが($P < 0.001$)、21日齢では系統間差はなくなった。したがって、哺乳中の成長率(0~21日齢)は、HA系(586%)がLA系(503%)より有意に大きかった。また、1頭当たり生時体重は、産次が進むにつれて大きくなる傾向がみられた。

以上のように、産子の発育は、生時総体重では系統間差はないが、1頭当たり生時体重ではLA系の方が大きく、0~21日齢の成長率ではHA系が上まわっていた。

2. 春機発動期の比較

表3-10は膣開口と精巣下降に関する成績を示したものである。

平均膣開口日齢はHA系が29.2日、LA系が33.3日とHA系が約4日早く、有意差が認められた($P < 0.001$)。膣開口日齢の範囲(Range)は、HA系が23~34日であるのに対し、LA

表3-10. 空開口日齢および精巢下降日齢と体重の系統間比較

系統 項目	HA		LA	
	頭数	M ± SE ¹⁾	頭数	M ± SE ¹⁾
空開口日齢	75	29.2 0.29 ^{***}	69	33.3 0.34
空開口時体重 (g)	75	16.4 0.17 ^{***}	69	17.8 0.26
精巢下降日齢	47	26.7 0.28 ^{**}	30	28.1 0.48
精巢下降時 体重 (g)	47	12.3 0.19 ^{**}	30	13.2 0.22

1) 平均値 ± 標準誤差 ** ; P < 0.01, *** ; P < 0.001

系 (17.8 g) が HA 系 (16.4 g) より有意に大きかった ($P < 0.001$) 。

精巣下降日齢は HA 系が 26.7 日、LA 系が 28.7 日で、HA 系が約 7.5 日早く、系統間差は有意であった ($P < 0.01$) 。精巣下降時の体重は LA 系 (13.2 g) が HA 系 (12.3 g) より大きく、有意差がみられた ($P < 0.01$) 。

表 3-11 には、19、21、26、31 および 36 日齢における両系統の精子形成過程の段階を示した。

精子形成の進行段階を系統間で比較すると、19 日齢では、HA 系は全頭が精子細胞の段階に入っているのに対し、LA 系は 71.5% が未だ精母細胞または精娘細胞の段階にあり、精子細胞の段階にあるのは 28.5% に過ぎない。21 日齢では、両系統とも全頭が精子完成期に入っているが、step 5 以上が HA 系 80% に対し LA 系 57.7% と HA 系の方が多。26 日齢では、HA 系の 47.5% が step 16 (精子完成) にあるのに対し、LA 系では 16.6% であった。31 日齢と 36 日

表3-11. 精子形成の進行段階の系統間比較

日 齢 系 統 頭 数	19		21		26		31		36	
	HA	LA	HA	LA	HA	LA	HA	LA	HA	LA
精母細胞	12	14	20	21	21	18	12	11	7	6
精母細胞		64.4		7.1						
Step 1	41.7	14.3		14.3						
Step 2	25.0		5.0	4.8						
Step 3	8.3		5.0	9.5						
Step 4	8.3	7.1	10.0	14.3						
Step 5	16.7		10.0							
Step 6		7.1	30.0	38.0						
Step 7			30.0	14.3						
Step 8			10.0	4.8		38.9				
Step 9					4.8	27.8				
Step 10										
Step 11										
Step 12					4.8					
Step 13					14.3	5.6				
Step 14					4.8					
Step 15					23.8	11.1				
Step 16					47.5	16.6	100.0	100.0	100.0	100.0

① 各段階の頭数
② 各段階の百分率

1) 精子形成の最も進んでいる段階で示したものの割合 2) Step 1-16は Oakbergの方法によって分類した精子完成段階を示す

齡では両系統とも全頭が精子完成していた。
表3-11より各日齡における平均stepを算出すると、HA系は19日齡で2.2 step、21日齡で5.9 step、26日齡で14.7 stepであった。これに対し、LA系は19日齡0.7 step、21日齡4.7 step、26日齡10.7 stepであった。このように、各日齡ともHA系の方がLA系に比べて精子形成過程は進んだ段階にあった。また、精子形成の進行段階のバラツキはLA系の方が大きかった。

以上の成績から、精子完成は両系統とも26～31日齡の間にみられ、この時期が春機発動期になるが、それ以前の精子形成の進行状況から推察するとHA系はLA系に比べて春機発動期の到来が早いと言える。また、精子完成の時期は前述した精巣下降日齡とほぼ一致している。

3. 交替保育による哺乳中の成長および春機発動期の比較

図 3-4 に、両系統の雌雄マウスを母親保育、交換保育および同系保育したばあいの生時体重、離乳時体重および出生時から離乳時までの増体量を示した。

生時体重は、LA系の交替保育匹の雌が母親保育に比べて小さかったが、それ以外は保育方法間で有意差はみられなかった。

HA系の離乳時体重と増体量は、雌雄ともに交替保育の方が母親保育より小さく、いずれも有意差が認められた。

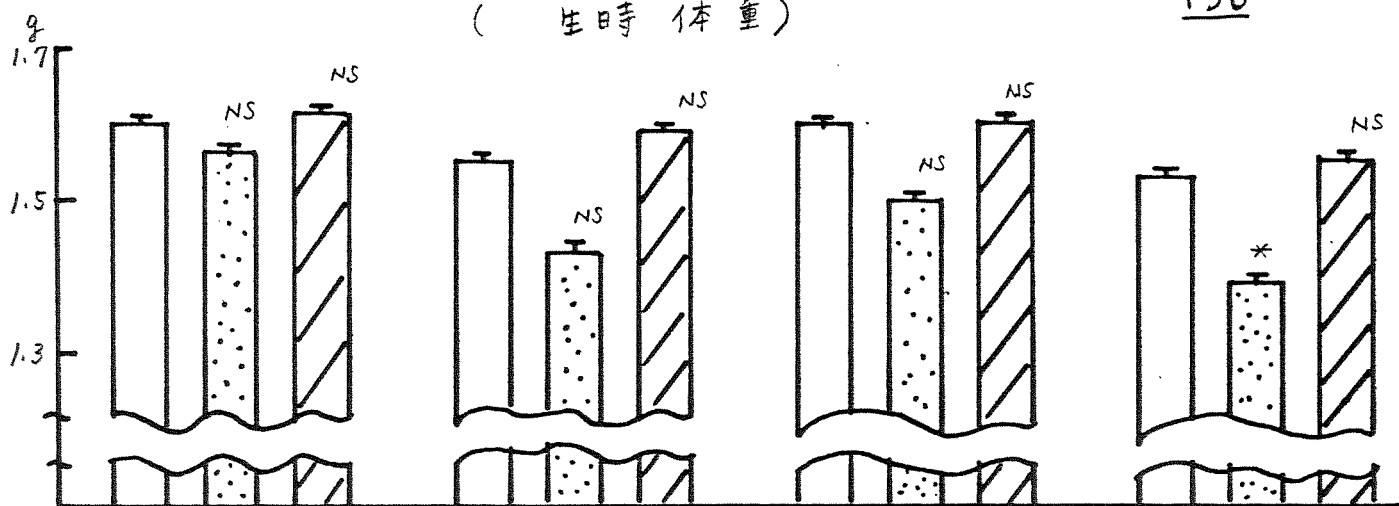
これに対し、LA系の離乳時体重と増体量は、雌雄ともに交替保育の方が母親保育より大きく、雌で有意差が認められた。

離乳時体重と増体量で、母親保育と同系保育との間に有意差のみられたのは、LA系の雌のみであった。

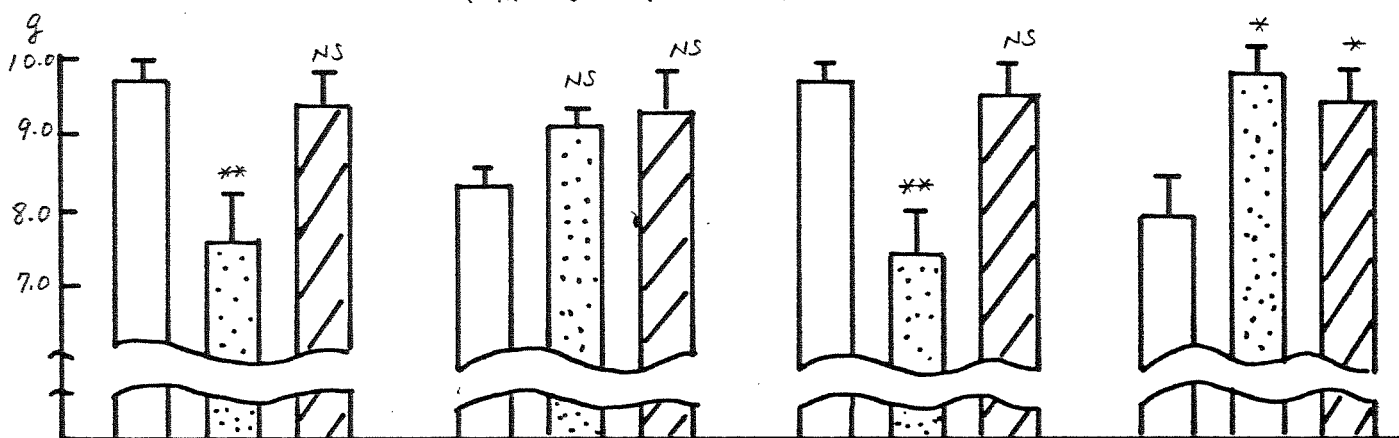
次に、膣開口日齢、精巣下降日齢およびその時の体重を図 3-5 に示した。

HA系は、雌雄ともに母親保育の方の春機発動期が交替保育よりも早く、雌で有意差が認

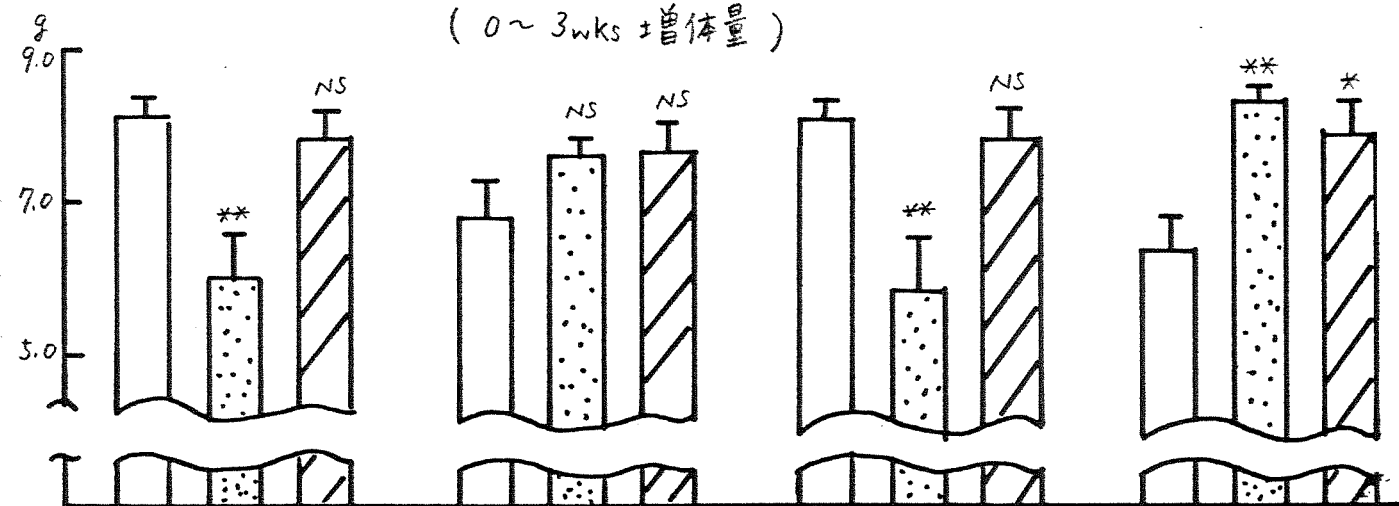
(生時 体重)



(離乳時 体重)



(0~3wks 増体量)



母親保育 (17) 交替保育 (11) 同系保育 (15) HA ♂
 母親保育 (14) 交替保育 (7) 同系保育 (10) LA ♂
 母親保育 (11) 交替保育 (9) 同系保育 (13) HA ♀
 母親保育 (14) 交替保育 (7) 同系保育 (8) LA ♀

図 3-4 保育方法の違いによる哺乳中の成長の比較

*. **. 母親保育との間に 5% および 1% 水準で有意差がある。
 NS; 母親保育との間に有意差がない。

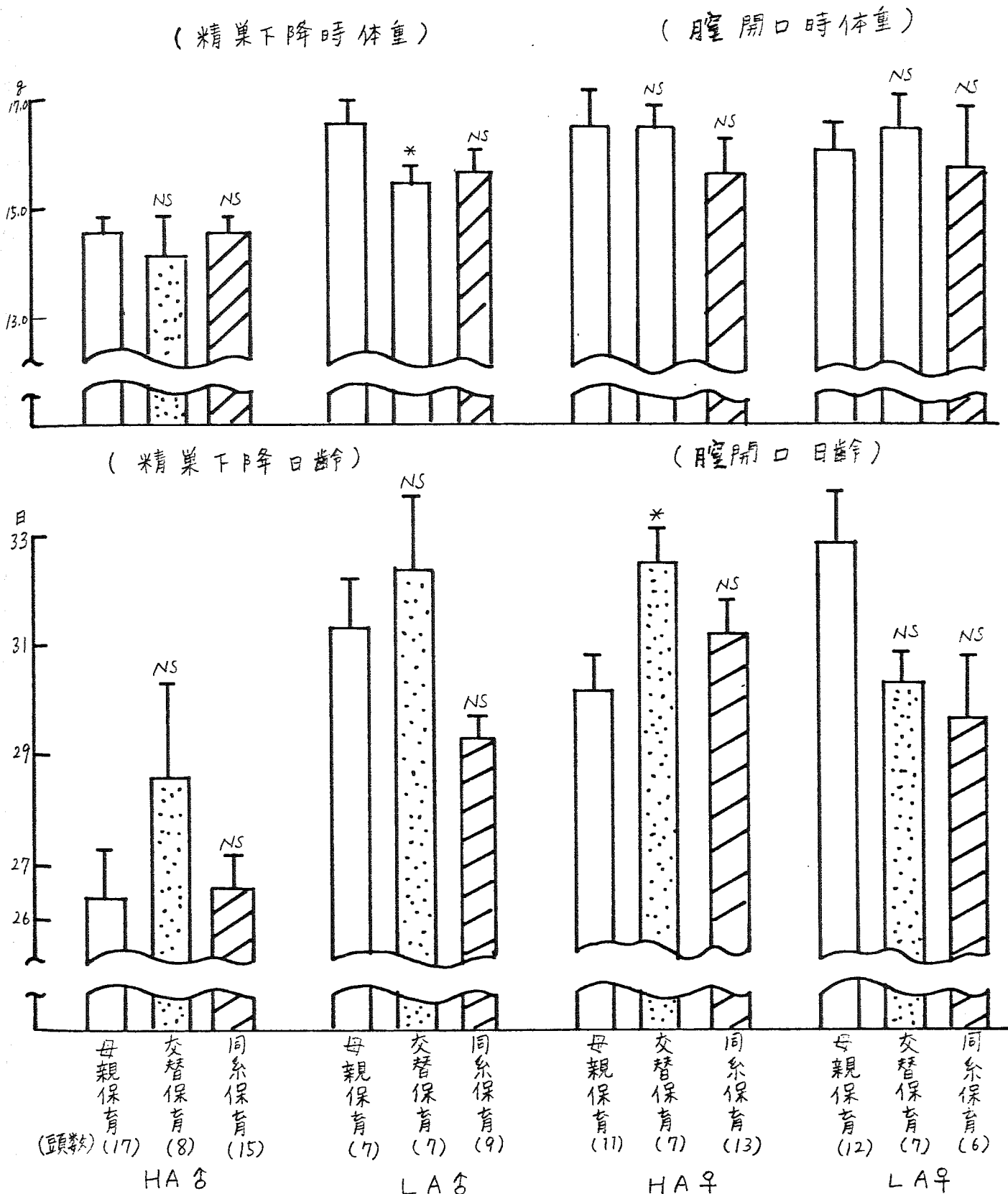


図 3-5 保育方法の違いによる性成熟日齢と性成熟時体重の比較

*; 母親保育との間で5%水準で有意差がある。

NS; 母親保育との間に有意差がない。

められた。

一方、LA系の春機発動期は、雄で母親保育の方が、雌で交替保育の方が早かったが、有意差は認められなかった。

精巣下降時体重と膣開口時体重は、LA系雄の交替保育が母親保育より小さかったが、それ以外は母親保育と交替保育および同系保育との間で有意差は認められなかった。

考 察

多胎動物の繁殖成績は、一般に平均産子数 (litter size) で表わされることが多い。そのほあい、1回の交配あるいは妊娠における成績だけでなく一定期間内の成績を調べた方が繁殖能力を多面的にとらえることができる。そこで、本節では1回の妊娠における成績ではなく、追いかけて妊娠方式による3ヵ月間の繁殖成績を調べた。

初産では、産子数、分娩間隔に系統間差はみられなかった。第2章の選抜各世代において調べた初産の成績もこれと同様であった。しかし、2産以後においてはHA系の成績がLA系を上まわり、分娩回数、分娩間隔、総産子数でHA系の方が優っていた。

繁殖能力の主要な指標である産子数は、排卵数、受精卵子の生存率、胎児の生存率、母体効果などの要因によって決まる形質であるが^{69,70)}、遺伝形質でもあり、その遺伝率は0.

1 前後と低い値である^{71, 72)}。産子数を左右する諸要因のうち、排卵数は、下垂体前葉からのFSHとLHの分泌量およびこれらの性腺刺激ホルモンに対する⁷³⁾卵巣の反応性によって決定されると考えられている⁷³⁻⁷⁵⁾。

一方、攻撃行動の発現には下垂体・性腺系機能が深く関連していることから⁶⁷⁾、攻撃性に関する分系育種によって下垂体・性腺系の生殖機能系⁷⁶⁾にも何らかの変化の生じていることが予想される。したがって、HA系とLA系との間に繁殖成績に系統間差が認められたことは、攻撃性に関する選抜の過程で両系統の生殖機能系⁷⁶⁾に差異の生じたことを示唆するものである。

1 頭当たり生時体重は、平均産子数の多いHA系はLA系に比べて小さかった。しかし、HA系は哺乳子数がLA系よりも多いのにかかわらず、離乳時までの成長率ではLA系を上まわった。前節の成長型の分析では、哺乳数を一定にして哺乳子の成長を比較し、本節の結果と

同様にHA系がLA系を上まわっていることをみた。Young et al.⁷⁷⁾は、離乳時体重と離乳時までの増体量は母マウスの泌乳能力の確かな目安になると報告している。

これらから、泌乳能力はHA系の方が高いことが示唆されたので、この点を確認するために交替保育実験を行った。その結果、HA系はLA系の母に里子すると、生みの母に哺乳させたものより離乳時体重と哺乳中の増体量は小さかった。これに対してHA系の母に里子したLA系の離乳時体重と哺乳中の増体量は、生みの母に哺乳させたものに比べて大きかった。このことから、HA系はLA系に比べて泌乳能力が優れていることが裏付けられた。

泌乳能力は遺伝形質であり、下垂体前葉から分泌されるプロラクチンの分泌量と乳腺細胞のプロラクチンに対する感受性によって決定されると言われている^{78, 79)}。

以上のことから、泌乳能力における系統間差は、前述の繁殖成績のばあいと同様に、攻

撃性の選抜によつて、繁殖機能系に差異が生じていることを示唆するものである。

マウスは春機発動期に達すると、雄では精巣や副生殖器官が急速に発育し、精細管内に精子が出現するようになる。この時期に精巣下降もみられる。また、雌では卵胞が急激に発育し排卵のための大卵胞が発育を開始し、膣開口がみられる。これらの変化は、春機発動期の指標として用いられている⁸⁰⁾。本実験では、雄マウスは精細管内の精子出現と精巣下降を、雌マウスでは膣開口を春機発動の指標とした。

平均膣開口日齢は、HA系がLA系よりも約4日早かった。CHAI⁸¹⁾は、数系統の近交系マウスの膣開口日齢を調べ、系統間差のみられることから膣開口日齢には遺伝的背景があるとしている。したがって、本実験における膣開口日齢の系統間差は、CHAI⁸¹⁾の言うように遺伝的差異に基づくものと考えられる。

膣開口時体重は、LA系の方がHA系よりも大

きかった。また、系統内で膣開口日齢と開口時体重との間には正の相関があり (HA系; $n = 75$, $r = 0.1669$, $P > 0.05$, LA系; $n = 69$, $r = 0.2680$, $P < 0.05$), BAKER et al.⁸²⁾

および NELSON and ROBISON⁸³⁾ が言うように離乳時までの成長の速いものほど春機発動期が早まるが、春機発動の遅いものは膣開口に要した日数の分だけ成長が進むために開口時体重が大きくなることによるものと思われる。

精子完成は、26日齢でHA系の48%に、LA系の17%に観察され、31日齢では両系統とも全個体に精子完成が認められることから、精子形成より判定した春機発動期は26~31日齢の間でHA系の方がLA系に比べて早いことが推察できる。これは、精巣下降より判定したばあいと一致している。

横木と小笠⁸⁴⁾ は、ラットの精子細胞の変態過程の精細胞の維持に testosterone が主役を演じていると報告している。HA系マウスでは、後述するよう28日齢ですでに攻撃行動が観

察されることを確認している。この時期は春機発動期に相当しており、下垂体・性腺系機能が確立するものと考えられる。

雄マウスの春機発動期の系統間差は、前述の雌マウスのばあいと同様に遺伝的差異に基づくものと考えられる。

春機発動は、下垂体前葉から分泌される性腺刺激ホルモンに対する性腺の感受性によってもたらされるが、その感受性はリセプターの密度と親和性によっても決まるとされている⁸⁵⁾。

これらから、春機発動期の系統間差異は下垂体・性腺系機能の違いによることが推察できるが、春機発動が母性効果を強く受けており⁶⁶⁾、両系統の泌乳能力の違いも春機発動期の系統間差の一因になっているものと思われる。この点について、交替保育実験により検討した結果、両選抜系ともにHA系に保育させた方がLA系に保育させたものより春機発動期が早くなる傾向が認められ、泌乳能力の違い

が春機発動期の一因となっていることが明らかとなった。

以上のように、攻撃性の高い方向へ選抜されたHA系は、低い方向に選抜されたLA系に比べて繁殖能力が優れていたが、これは、攻撃性に関する選抜によって下垂体・性腺系機能に系統間差の生じたことによるものと推察できた。

第3節 選抜系の群飼育下における成長と副腎反応

第1章において、群居によって成長が抑制され、ストレスが増大することをみた。そして、その原因として群居によって飼料と水の摂取量が制限されること、群内の個体相互間の行動の阻害、これらに加えて雄では闘争による個体間競合などが考えられると述べたが、実際にはこれらの要因が総合されたものである。

本節では、これらの諸要因のうち、闘争が成長と副腎反応にどの程度の影響をおよぼすのかを調べるために、選抜系雄マウスを用いて群居区と個別飼育区とを設け、両区間の比較によって、闘争の効果を検討した。

実験材料および方法

実験1 個別飼育と群飼育の比較

G12のHA系とLA系の雄マウスを実験に用いた。供試マウスは28日齢で離乳してその後17~20日間個別飼育し、実験に供した。

系統別に、個別飼育区、3頭群飼育区、6頭群飼育区の子の試験区を設けた。個別飼育区には両系統から10頭ずつ供試した。群飼育区は、HA系で3つ、LA系で2つ設けた。

個別飼育区のマウスは、供試時まで收容した個別ケージ(ポリカーボネート製、横8.5×縦20×高さ12cm)に1頭ずつ飼育した。群飼育区には、横21.5×縦6×高さ11cmのアルミ製ケージを用い、系統別に、3頭および6頭ずつ群飼育した。飼料はオリエンタル社製の特殊繁殖用飼料を給与し、水とともに自由に摂取させた。飼育室の条件は、第1節に述べ通りである。

実験期間は5日間とし、個体毎に実験開始

時体重と終了時体重を測定した。実験終了後直ちに断頭屠殺し、副腎をとり出して10%中性ホルマリンで固定した後重量を測定した。

供試マウスの成長は、実験終了時の相対体重(実験開始時体重を100%としたほあいの実験終了時体重)によつて、またストレスは副腎重量比体重値(実験終了時体重100%当たりの副腎重量)によつて調べた。

実験2 系統別群飼育と両系統混合群飼育の比較

G73の両系統の雄マウスを供試した。28日齢で離乳した後、18~20日間個別飼育して実験に用いた。実験は、個別飼育区、系統別に4頭を群飼育した区およびHA系2頭とLA系2頭を一緒に群飼育した区を設けて行った。個別飼育区には両系統マウスをそれぞれ6頭ずつ供試した。また、系統別群飼育区は両系統それぞれ3つずつ、両系統混合群飼育区は3つ設けた。

個別飼育区と群飼育区で用いたケージは、実験1のそれと同じものである。飼育条件も実験1と同様である。

実験期間は5日間とし、実験1と同様な方法で体重と副腎重量を測定し、実験終了時体重と副腎重量比体重値を算出した。

結 果

1. 個別飼育と群飼育の比較

HA系は群飼育する個体相互間で格闘がみられ、実験終了時に検体したところ、ほとんど全頭に咬傷が認められた。これに対し、LA系では、格闘はみられず、咬傷も認められなかった。

表3-12は、両系統のマウスを個別飼育したばあいと群飼育したばあいの実験終了時相対体重（実験開始時体重を100としたばあいの実験終了時体重）と副腎重量比体重値を示したものである。図3-6には、個別飼育したばあいの実験終了時相対体重と副腎重量比体重値を基準にして、群飼育区のもれとの比較値を図示した。

HA系の相対体重は、群飼育の方が個別飼育に比べて小さく、有意差が認められたのに対し、LA系では群飼育と個別飼育との間に差が認められなかった。

表3-12. 実験終了時体重と副腎重量比体重値の個別飼育と群飼育の比較 (G22)

飼育方法	系統 項目	HA系				LA系			
		繰り返し回数	実験終了時相対体重 ¹⁾		繰り返し回数	実験終了時相対体重 ¹⁾		副腎重量比体重値 ²⁾	副腎重量比体重値 ²⁾
			M	±SE		M	±SE		
個別飼育	10	103.9	0.54 ^{a)}	17.3	0.67 ^{a)}	99.9	0.95 ^{a)}	18.7	0.82 ^{a)}
		(1.00)		(1.00)		(1.00)		(1.00)	
		97.9	2.11	23.8	0.32	99.0	2.77	16.1	1.30
3頭群飼育	3	101.3	0.14	20.6	0.35	98.6	0.35	17.2	0.95
		101.6	1.04	18.6	0.58				
		100.3	0.91 ^{b)}	21.0	0.78 ^{b)}	98.8	1.25 ^{a)}	16.6	0.76 ^{a)}
	平均	(0.97)	(1.21)			(0.99)	(0.89)		
6頭群飼育	3	101.8	0.61	21.8	1.28	100.9	1.04	17.5	0.68
		102.4	1.73	20.6	1.05	100.4	1.49	16.6	0.69
		100.5	0.87	20.2	0.64				
	平均	101.6	0.71 ^{c)}	20.6	0.58 ^{b)}	100.6	0.87 ^{a)}	17.1	0.48 ^{a)}
		(0.98)	(1.19)			(1.01)	(0.91)		

1) 実験開始 時体重を100gとしたばあいの実験終了時体重 (g) 2) 実験終了時 体重(100g) に対する副腎重量の相対値 (g)

3) 平均値±標準誤差 a-b間には1%水準で、a-c間には5%水準で有意差あり、ただしb-c間には有意差なし。

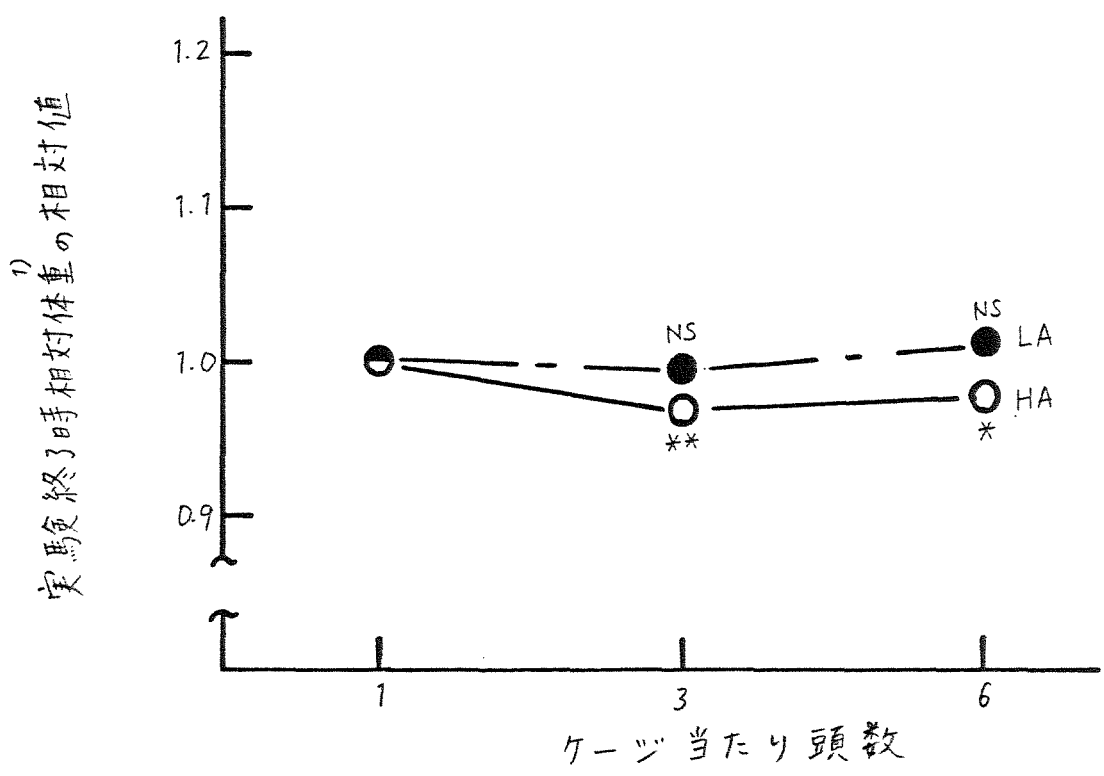
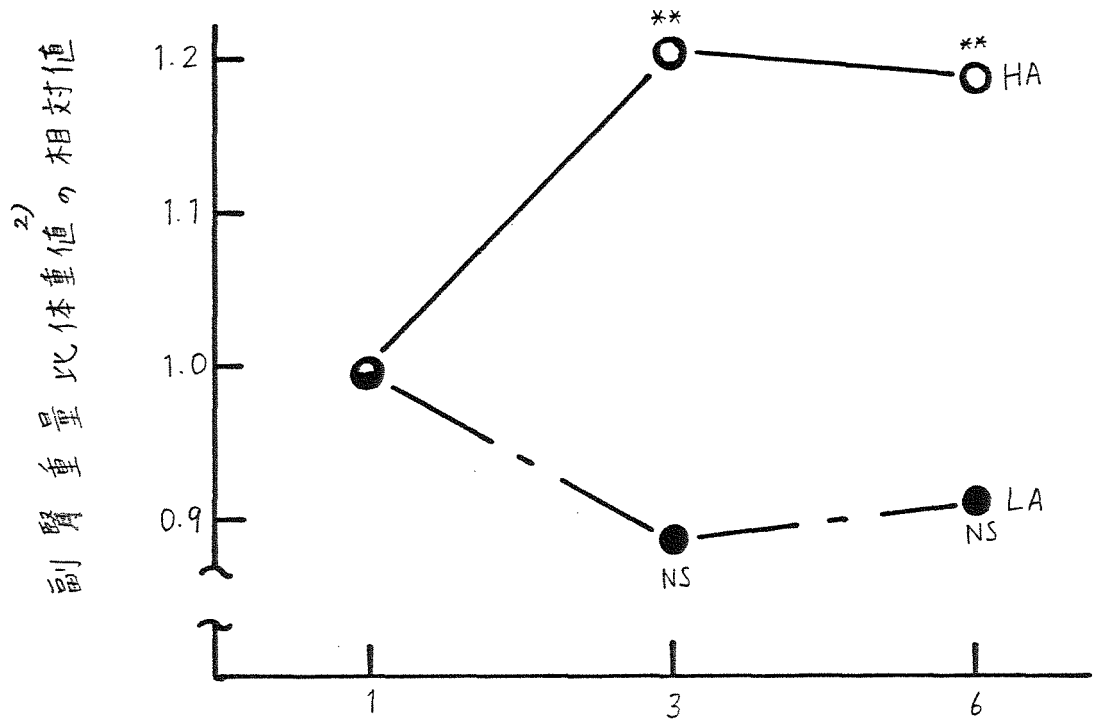


図 3-6 飼育方法の違いによる実験終了時相対体重と副腎重量比体重値の比較

1) 実験開始時体重を100gとしたばあいの実験終了時体重

2) 実験終了時体重(100g)に対する副腎重量の相対値

*.**: 個別飼育との間で、それぞれ5%および1%水準で有意差あり

NS; 個別飼育との間に有意差なし

副腎比体重値は、HA系で群飼育区の方が個別飼育よりも大きく有意差が認められた。これに対し、LA系では有意差はないが、群飼育区の方が個別飼育より小さかった。

次に3頭群飼育区と6頭群飼育区とを比較すると、相対体重は両系統とも6頭区の方が若干大きかったが、有意差はみられなかった。また副腎比体重値は、HA系で6頭区の方が、LA系で3頭区の方が若干小さかったが、有意差は認められなかった。

2. 系統別群飼育と両系統混合群飼育の比較

系統別群飼育区では、HA系は群居と同時に闘争がみられたが、LA系ではほとんどみられなかった。実験終了時に検体して咬傷を調べたところ、HA系では3試験区12頭のうち5頭に咬傷が認められたが、LA系では全くみられなかった。

両系統を混合して群飼育すると、HA系は他

を攻撃したが、LA系ではそれがみられなかった。咬傷が認められたのは3つの試験区のうち1つで、LA系の方の咬傷がHA系に比べて大きかった。

表3-13は、系統別に群飼したばあいと、両系統マウスを群飼したばあいの相対体重と副腎比体重値を示したものである。図3-7は、これらを個別飼育したばあいを基準にして、群飼育したばあいと比較したものである。

系統別に群飼育すると、実験1のばあいと同様に、個別飼育に比べてHA系では相対体重が小さくなり副腎比体重値が大きくなったのに対し、LA系では相対体重で差がなく、副腎比体重値は小さくなった。しかし、両系統とも個別飼育と群飼育との間に有意差は認められなかった。

系統別に群飼したばあいと、両系統を一緒に群飼したばあいを比較してみると、相対体重は、HA系で後者の方が大きく、LA系では差がなかった。副腎比体重値では、HA系は系

表3-13. 実験終了時体重と副腎重量比体重値の個別飼育と群飼育の比較 (G23)

飼育方法	系統 項目	HA系		LA系							
		繰り返し数	実験終了時相対体重 ¹⁾ M±SE ³⁾	副腎重量比体重値 ²⁾ M±SE ³⁾	繰り返し数	実験終了時相対体重 ¹⁾ M±SE ³⁾	副腎重量比体重値 ²⁾ M±SE ³⁾				
個別飼育	4)	6	111.9 (1.00)	1.71 ^{NS)}	21.6 (1.00)	0.96 ^{NS)}	108.9 (1.00)	1.38 ^{NS)}	20.4 (1.00)	0.97 ^{NS)}	
		3	110.9 108.4 112.8	1.80 0.40 0.94	1.01 1.37 1.04	21.8 22.2 22.1	1.01 1.37 1.04	110.1 110.5 111.5	2.84 2.75 3.83	21.4 18.8 18.7	0.54 0.57 1.06
		平均	110.7 (0.90)	0.76 ^{NS)}	0.52 ^{NS)}	22.0 (1.02)	0.52 ^{NS)}	110.7 (1.02)	1.45 ^{NS)}	19.6 (0.96)	0.51 ^{NS)}
4頭群飼育 (両系統混合)	5)	3	110.5 113.0 113.0	0.20 0.30 1.30	0.95 0.80 1.75	19.3 22.2 20.8	0.95 0.80 1.75	112.2 108.1 116.9	2.25 5.37 3.35	20.8 19.8 24.7	1.10 1.20 3.20
		平均	112.2 (1.00)	0.63 ^{NS)}	0.77 ^{NS)}	20.8 (0.96)	0.77 ^{NS)}	112.4 (1.03)	2.37 ^{NS)}	21.7 (1.06)	1.32 ^{NS)}

1) 実験開始時体重を100gとしたばあいの実験終了時体重 2) 実験終了時体重(100g)に対する副腎重量の相対値

3) 平均値±標準誤差 4) 同一系統を群飼 5) HA系2頭とLA系2頭を同居 NS; 飼育方法間で有意差なし.

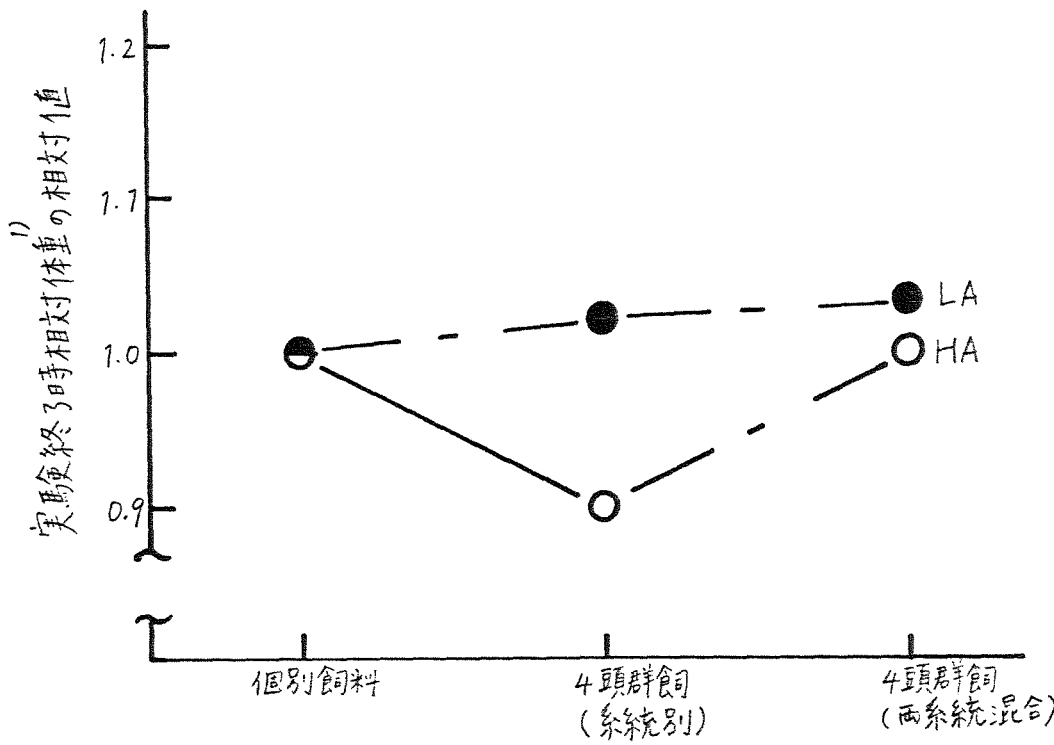
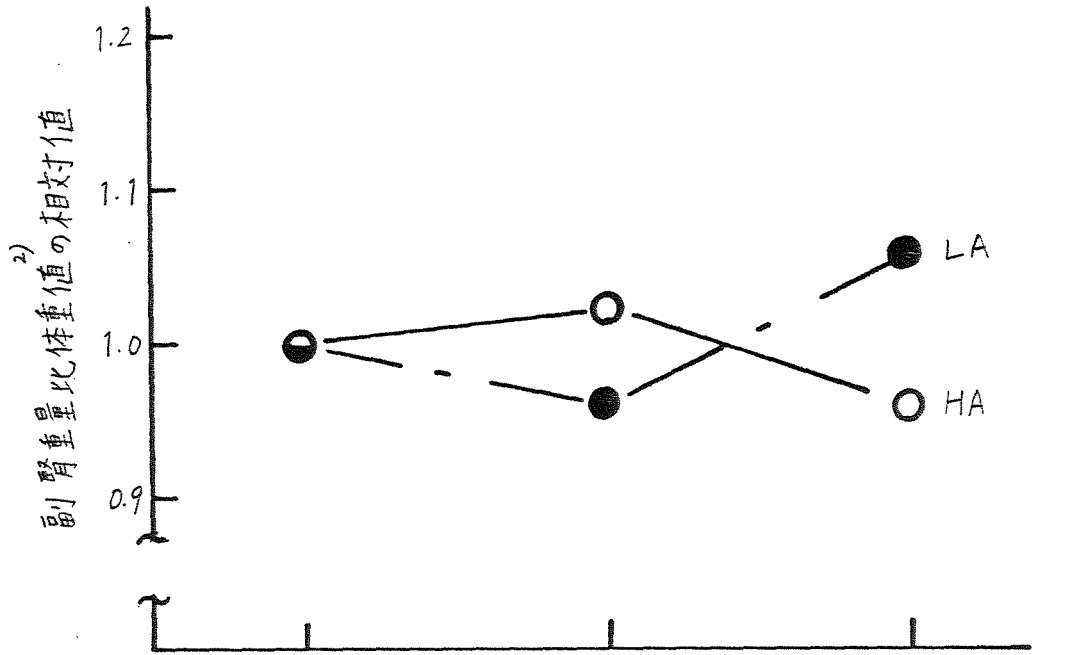


図 3-7 群羊飼方法の違いによる実験終了時体重と副腎重量比体重値の比較

- 1) 実験開始時体重を100gといたばあいの実験終了時体重
 - 2) 実験終了時体重(100g)に対する副腎重量の相対値
- ただし、三者間に有意差なし。

系統別群飼育の方が大きかったのに対し、LA系
では反対に両系統混合群飼の方が大きかった。
しかし、両系統とも系統別群飼育と両系統混
合区との間で有意差は認められなかった。

考 察

群居によって、マウスの成長と繁殖能力が影響を受けることが知られている²⁴⁾。しかし、その原因は、個体間の闘争、密度効果などの要因が総合されたものである。これらの要因のうち、闘争による影響を調べるには、攻撃的なものと攻撃的でないものを別々に群飼育し、両者間の比較を行うことが効果的な方法である。

そこで、本実験では、攻撃性の高い方向に選抜され群居すると闘争のみられるHA系と、攻撃性の低い方向に選抜され、群居してもほとんど闘争のみられないLA系の雄マウスを用いて、闘争が個体の成長とストレスにどのような影響を与えるのかを調べた。

成長は、実験開始時体重を100としたばあいの実験終了時体重を、また、ストレスは副腎皮質肥大を生じさせるので、副腎重量比体重値を指標として用いた。

実験1では、HA系は群飼育によって個体間で闘争がみられ、個別飼育に比べて副腎比体重値は大きく、相対体重は小さかった。これに対し、LA系は群飼育しても闘争がみられず、副腎比体重値と相対体重は個別飼育と比べて差が認められなかった。

このことから、群居による成長抑制とストレス増大の諸要因のうち、闘争による影響がかなり大きいことが明らかになった。

実験2では、両系統を一緒にして群飼すると、系統別に群飼したばあいと比べてHA系は副腎比体重値は小さく、相対体重は大きかった。これに対し、LA系は相対体重では差がなく、副腎比体重値が大きくなった。

このことから、闘争がストレスの増大と成長の抑制をひきおこしている大きな要因であることが追認された。

第4章 攻撃性と下垂体・性腺系機能との関係

前章において、選抜系の成長能力と繁殖能力に系統間差が認められたことから、攻撃性に関する選抜の結果下垂体・性腺系機能に変化の生じた可能性のあることをみた。

本章では、この点を確認するために第1節で下垂体・性腺系ホルモンの支配下にある標的器官の形態・組織的な変化を調べる間接的な方法により、また第2節ではホルモンを測定する直接的な方法により、下垂体・性腺系機能を調べ、系統間比較を行った。さらに、性腺除去後に雄性ホルモンを投与して攻撃性を調べ、攻撃性の遺伝とその発現機序について考察を加えた。

第1節 選抜系間における雄性生殖器、 胸腺および副腎重量の比較

攻撃性の発現には、雄性ホルモンと副腎皮質ホルモンが関与していることが知られている⁶⁷⁾。

攻撃性に関する選抜によって、これらのホルモンを生産している内分泌機能にも変化の生じたことが考えられる。

本節では、この点について確かめるために、雄性ホルモンの支配下にある精巢、精のうおよび包皮腺の重量と、副腎皮質ホルモンの支配下にある胸腺および副腎の重量を測定し、系統間比較を行って攻撃性と内分泌機能との関係について検討した。

実験材料および方法

攻撃性高・低両系統の雄マウスについて、 G_1 から G_{11} まで隔世代毎に9週齢時で屠殺し、屠殺直後に精巢、精のう、包皮腺、胸腺および副腎の重量を測定した。秤量は、精度が0.1 mgの直示天秤を用いて行った。

また、前章において精子形成を調べた G_{12} と G_{14} の両系統マウスの精巢と精のう重量を測定し、その加齢的变化と系統間差を調べた。 G_{12} では21、26、31および36日齢で、 G_{14} では19、21、26および31日齢で屠殺し、屠殺後直ちに精度0.1 mgの直示天秤にて秤量した。

なお、21、26および31日齢の臓器重量は両世代ともほぼ同じ傾向であったので、両世代のデータをプールして分析した。

飼育方法は、第2章の選抜試験および第3章の生産能力の比較試験で記したように室温15~20℃、明12時間：暗12時間の室内で、飼料（ G_1 ではオリエンタル社製繁殖用飼料、 G_3

以後は同社製特殊繁殖用飼料)と水ともに自由摂取できるように給与した。ただし、 G_1 から G_{11} まで隔世代毎に臓器重量を測定した供試マウスは28日齢で離乳したが、臓器重量の加齢的变化を調べた供試マウスは21日齢で離乳した。離乳後は両者とも個別飼育した。

結 果

選抜世代に伴う雄性生殖器、胸腺および副腎重量の系統間比較

図4-1は、 G_1 から G_{11} までの隔世代における両系統雄マウスの精巢、精のうおよび包皮腺重量を示したものである。また、図4-2には同じく両系統雄マウスの胸腺と副腎重量を示した。重量はいずれも体重100g当たりの比体重値で表わした。

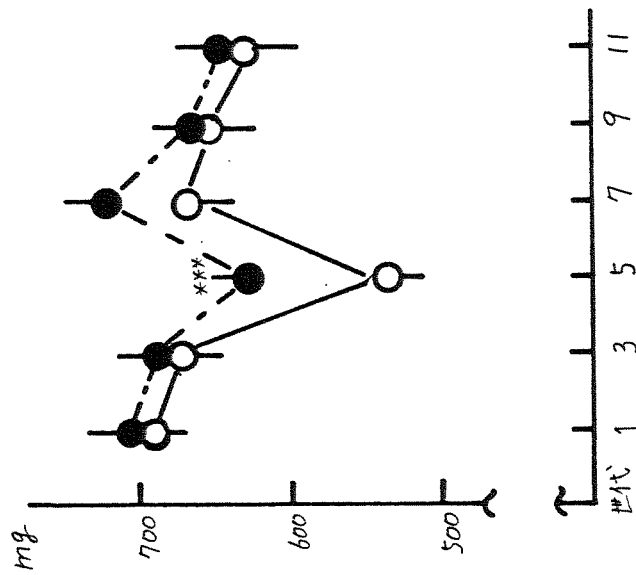
精巢は、各世代ともHA系の方がLA系よりも大きい値であったが、 G_5 を除いていずれも有意差が認められなかった。

精のうは、選抜効果が明確に現れた G_5 以後においてHA系がLA系を上まわり、いずれも高い有意差がみられた。

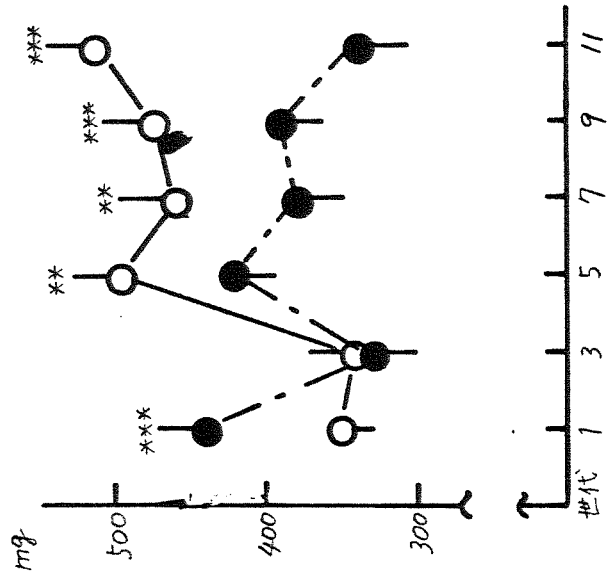
包皮腺と胸腺は、系統間差が認められなかった。

副腎は、 G_7 までは系統間差がみられなかったが、 G_9 、 G_{11} とHA系がLA系よりも大きく、

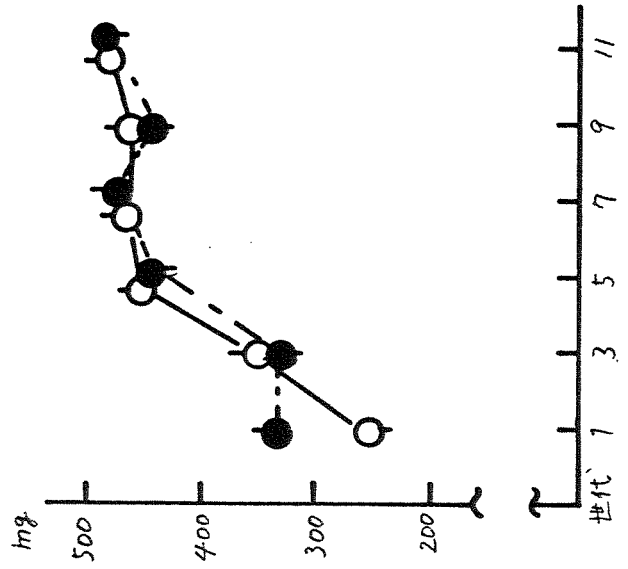
(精 巢)



(精 の う)



(包 皮 腺)

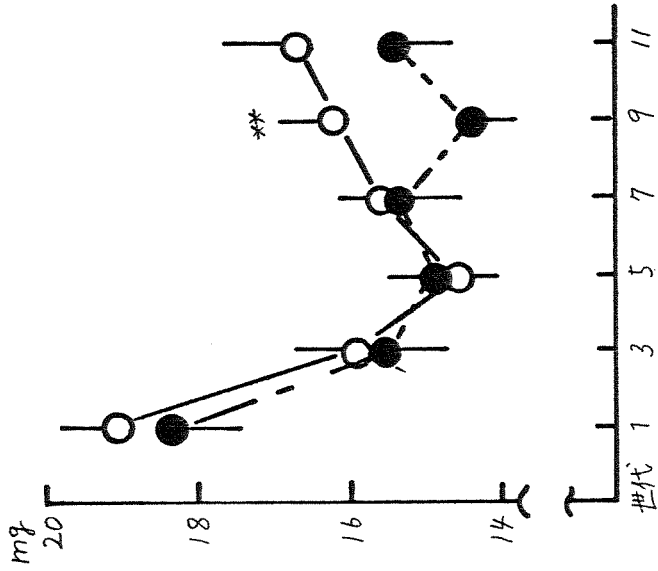


供試頭数	HA	LA
1	21	19
3	20	20
5	31	25
7	16	20
9	20	20
11	13	16

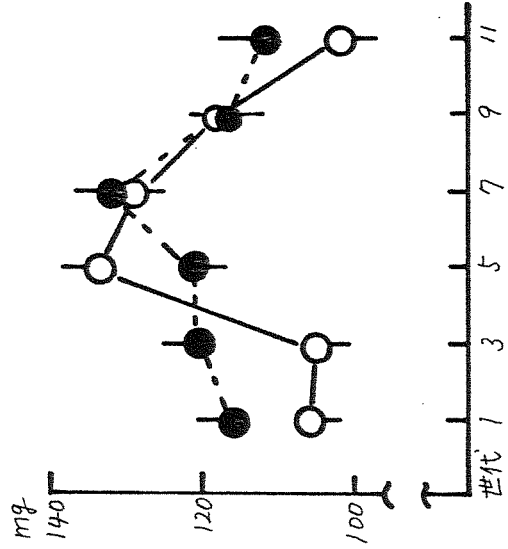
図 4-1 選抜各世代における生殖器官重量比体重値 (体重 100g 当たり重量) の系統間比較

(O—O HA, ●—● LA) ただし、垂直線は標準誤差を示す。また、**と***はそれぞれ 1% および 0.1% 水準で系統間に有意差のあることを示す。

(副腎)



(胸腺)



供試頭数	HA	21	20	31	16	20	13
	LA	19	20	25	20	20	16

図4-2 選抜各世代における生殖器重量比体重値(体重100g当たり重量)の系統間比較 (○—○ HA, ●—● LA) したが、垂直線は標準誤差を示す。また、**は1%水準で系統間に有意差のあることを示す。

G₉で有意差がみられた。

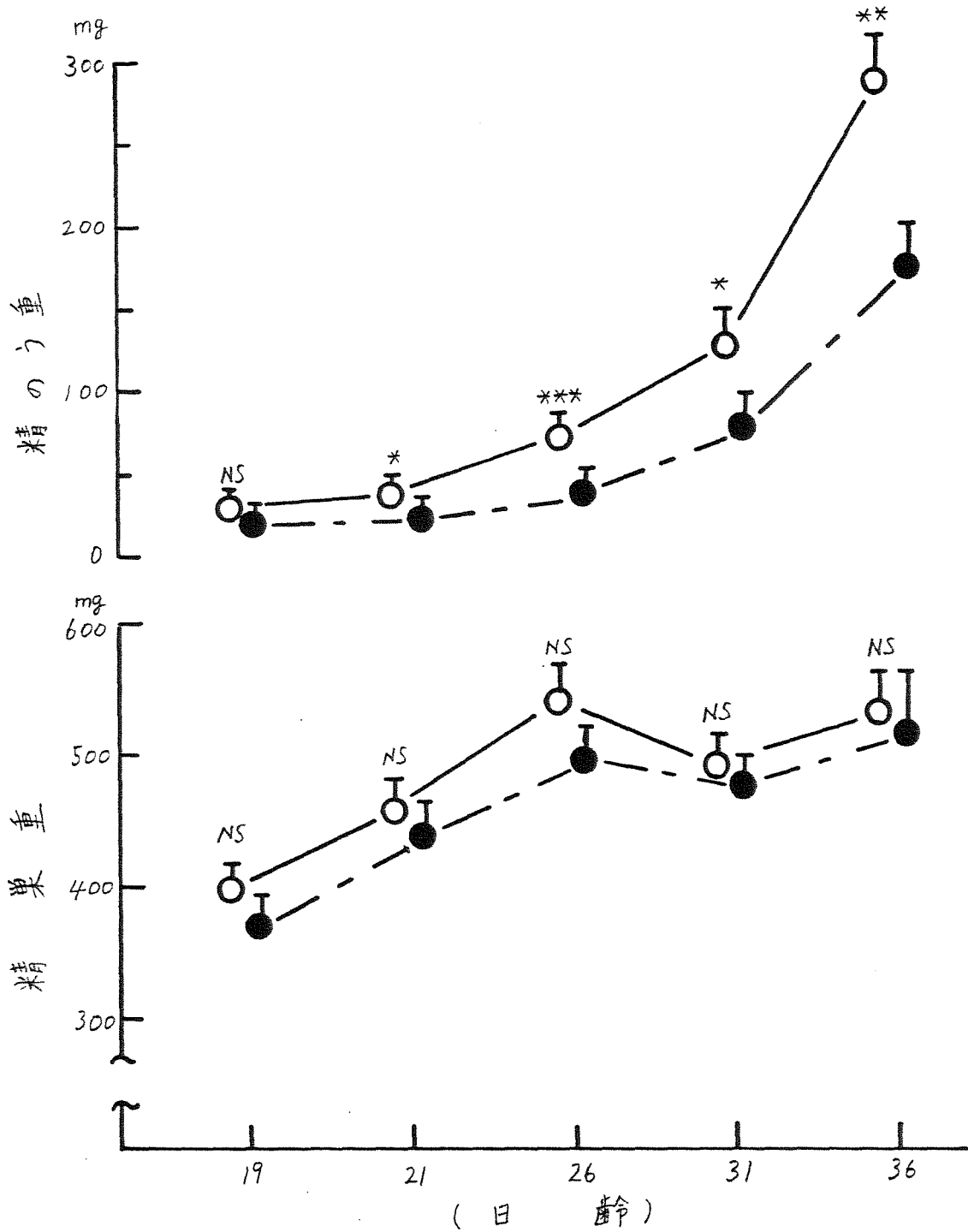
以上のように、精のう重において明確な系統間差がみられ、選抜相関反応が認められた。

2 加齢に伴う精巢と精のう重の系統間比較

図4-3は、両系統雄マウスの19～36日齢までの精巢および精のう重の加齢的变化を示したものである。

精巢、精のうともに加齢に伴って大きくなっていく。精巢は26日齢までの増加が大きいのに対し、精のうは26日齢以後の増加が大きかった。

系統間で比較すると、精巢重は各日齢ともHA系の方がLA系よりも若干大きいが、有意差は認められなかった。これに対し、精のう重は19日齢で有意差はなかったが、21日齢以後はいずれもHA系がLA系を上まわり有意差がみられた。しかも、系統間差は加齢に伴って広がる傾向がみられた。



供試	HA	14	20	22	17	7
頭数	LA	14	21	24	15	6

図 4-3 19~36日齢における精巣および精のう比体重値 (体重100g当たり重量)の系統間比較 (○——○ HA, ●——● LA) ただし、垂直線は標準誤差を示す。
 また、*, **, ***はそれぞれ5%, 1%, および0.1%水準で有意差のあることを、NSは有意差のないことを示す。

以上のように、21日齢から36日齢において前項の9週齢のばあいと同様に精のう重において明確な系統間差が認められた。

考 察

マウスの攻撃性と雄性ホルモンとの関連性を調べるために、精のう、精巢および包皮腺の重量が雄性ホルモンの分泌機能の指標として用いられている。LLOYD^{87,88)}と猪ら²¹⁾は、マウスを群居させて順位とこれら3つの臓器重量との間に正の相関関係のあることを報告している。BEEMAN⁸⁹⁾は、攻撃回数の多いものほど精のうと前立腺の重量が大きいことを認めている。また、CHAPMAN et al³³⁾は、2頭間で闘争を行わせたマウスの精のう重と精のう中のフラクトースは劣位のものが優位または順位をつかひかかったものに比べて大きかったと述べている。

生殖器の中でも、精のうは雄性ホルモンに対して最も感受性の強い標的器官として、雄性ホルモンの生物検定法に古くから用いられている。

選抜効果が顕著になったG5以後、各世代と

も9週齡時の精のう重はHA系がLA系よりも有意に大きかった。また、21日齡から36日齡における精のう重もHA系がLA系を有意に上まわっていた。

これらから、雄性ホルモンの分泌機能はHA系がLA系を凌駕し、系統間差の生じたことが推察できるが、雄性ホルモンに対する精のうの重量反応は遺伝形質であり、雄性ホルモンに対する精のうの感受性によって決まる⁸⁵⁾ことから、精のう重の系統間差は雄性ホルモンに対する感受性の違いによるものかも知れない。

攻撃性について選抜を行ったLAGERSPEITZの報告¹⁷⁾では、精のう重では有意な系統間差はないが、精巣重は攻撃性の高い系統の方が大きいとしている。本節の結果はこれと合致しないが、本実験の成績が63日齡および21~36日齡のものであるのに対しLAGERSPEITZのそれは90日齡以後のものであり、日齡の違いによるものと考えられる。筆者は、75~80日齡の

精巢と精のうの重量を測定し、いずれもHA系の方がLA系よりも大きい。精巢では有意差があったのに対し精のうでは有意差がなかったことを確かめている。このように精巢重と精のう重の系統間差が加齢に伴って変化することは、ホルモンに対して標的器官が常に一定の強さで反応しているのではないことを⁸⁶⁾示している。

攻撃性高低2方向への選抜によって生じた内分泌機能の系統間差が攻撃性の違いの直接的な要因となっているかどうかはさらに検討せねばならない。

つぎに、攻撃性と副腎皮質ホルモンとの関係を見るために、副腎重量と胸腺重量を測定し、系統間比較を行った。

副腎重量をストレスの指標として用い、マウスを群居させて社会的順位の本位のものは上位のものに比べて副腎重量が重く、下位のものはストレスを強く受けるとされている²¹⁾。^{32, 33)} また、胸腺重量でも副腎重量と同様の成

績が得られている^{21,32,83)}。

しかし、これらの研究はいずれも実際に関争を行わせ、攻撃によつて受けるストレスの程度について副腎重量および胸腺重量を指標として判定しているものの、攻撃性と副腎皮質機能との関係については検討していない。

LAGERSPETZ et al.⁹⁰⁾は、攻撃性の高い系統と低い系統のマウスの副腎重では系統間差がなかったが、副腎中のアドレナリン含量では高系統の方が高く交感神経系機能が活発なことを示していると報告している。一方、リースガルでは攻撃性の強い個体は弱い個体よりも血中17-hydrocorticoid濃度が高いことが報告されている⁹¹⁾。

本実験では、HA系とLA系の副腎重に顕著な系統間差が認められなかったことから、直接測定はしなかったが副腎皮質ホルモンおよび髄質のアドレナリンの分泌機能には系統間差があつてもそれ程大きくないことが示唆された。

以上から、攻撃性の発現には、LESHNER⁶⁷⁾が言うように、雄性ホルモンが第一義的役割を果たしていることが推察できたのでこの点に関し、次節の実験を行うこととした。

第2節 攻撃性とアンドロジェンとの 関係

前節において、マウスの攻撃行動の発現に雄性ホルモンが第一義的役割を果たしていることを見た。

一方、攻撃性は polygenic な遺伝形質とされているが¹⁴⁾、雄性ホルモンは中枢神経系を介して攻撃行動をひきおこしているの²²⁾、攻撃性の遺伝と雄性ホルモンとの関係は単純ではないことが推察される。しかし、両者の関係についてはほとんど研究されていない。

本節では、攻撃性高低両系統雄マウスの血中テストステロン濃度を測定するとともに、両系統雌雄マウスの生殖腺を除去し、これらに雄性ホルモンを投与したばあいの攻撃性の変化と系統間差を調べた。そして、これらの結果をもとに、攻撃性の強さに対する雄性ホルモンの効果ならびに攻撃性の系統間差を生じさせている要因について検討した。

実験材料および方法

1 加齢による攻撃行動の発現

G₁₂ の両系統の雄マウスを供試した。供試マウスは21日齢で離乳し、その後個別飼育して28日齢から闘争試験に用いた。

同一系統の雄マウスを27日齢に中央に仕切りのあるアルミ製ケージ（横21.5×縦33×高さ11cm）に分離して収容し、試験開始時にその仕切りを取り除いて1:1で対戦させた。系統内対戦組合せを、HA系で24組、LA系で15組ずつ作り、同じ対戦組合せについて28日齢から43日齢まで3日おきに10分間ずつ対戦させ、攻撃行動の発現の有無を調べた。対戦組合せの両者または一方に攻撃行動が観察されたばあい、その組合せの闘争試験はその時点で打切った。

2 血中テストステロン濃度の系統間比較

G₁₅ と G₂₂ の両系統の雄マウスを供試した。

G₅では、63日齢に頸部を切断して微量のヘパリンを前もって入れておいた試験管に採血し、遠心器にかけて血漿を分離した後、-20℃のフリーザー中に貯蔵した。

G₂₂では、74~80日齢に、エーテル麻酔後心臓採血し、遠心器にかけて血清を分離した後、ドライアイス中で貯蔵し分析に供した。

血中のテストステロン濃度測定は radioimmunoassay 法^{92,93)}によって測定した。ただし、

G₅では、ミドリ十字製のキット (tracer: ³H) を、G₂₂では栄研化学製のキット (tracer: ¹²⁵I) を用いた。

供試マウスは、両世代とも28日齢で離乳し、その後供試時まで個別飼育し、採血後、包皮腺、精巣、精のう、胸腺および副腎の重量を測定した。ただし、G₅では屠殺直後に、G₂₂では10%ホルマリンで固定後、臓器重量を測定した。

3 攻撃性におよぼすTP投与の効果

HA系とLA系のG7以後のマウスを実験材料とした。供試マウスは28日齢で離乳し、その後個別ケージに1頭ずつ隔離して飼育し、闘争試験に用いた。飼育条件、闘争試験および攻撃性の測定方法は、第2章の選抜実験のばあいと全く同じである。各個体の攻撃性の程度はI-ScoreとF-Scoreで表わした。雄性ホルモンの投与は、SIGMA製のテストステロンプロピオネート（以下TP）を所定の量のゴマ油に溶かし皮下注射により行った。

実験 1 精巣除去マウスに対するTP投与量と攻撃性との関係

G₈の両系統の雄マウスそれぞれ30頭を供試した。そのうち25頭は38~39日齢で精巣除去し、TP投与量によって5頭ずつ5区に分けた。TP投与量は日量0、75、150、300、600 μg（それぞれゴマ油0.03 mlに含まれるように調製）の5段階とした。オイルのみおよびTPの投与は、精巣除去後14日目から開始し、闘争

試験終了時まで連日行った。闘争試験は、TP
投与開始後14日目から、各系統オイルのみま
たはTP投与区の25頭と精巢除去しない対照区
の5頭の、計30頭で系統内での1:1の総当
たり方式によって行なった。各組の対戦時間
は5分間ずつとした。ただし、各系統30頭で
の1:1の総当たり方式では各個体が他の個
体と29回ずつ対戦することになり対戦組数が
多くなるので、次の理由から各個体での15回
ずつの対戦成績によって攻撃性を判定した。
すなわち、第2章での選抜実験において選抜
効果をみるための総当たり戦による闘争試験
では、全対戦組の成績と任意にとった半数の
対戦成績との相関係数は0.9以上と非常に高
いことが知られていたからである。このよう
にして各区毎の平均scoreを算出し、TP投与
量と攻撃性との関係を調べた。また、闘争試
験終了後、屠殺して精のう重量を測定した。
なお、HA系の対照区とTP600 μ g投与区の各1
頭は実験期間中に死亡したのでデータから除

外した。

実験 2 精巢除去マウスにTPを投与した ばあいの攻撃性の系統間比較

G₇とG₁₅の両系統の精巢除去マウスを供試した。G₇では各系統20頭のマウスを用い、38~39日齢で精巢除去し、除去後17日目から日量150 μg TP投与区と300 μg TP投与区（それぞれゴマ油0.05 mlに含まれるように調製）10頭ずつに分け、闘争試験終了時までTPを毎日投与した。闘争試験は投与開始後20日目から行った。

G₁₅では、各系統20頭のマウスを用い、性成熟前の24日齢で精巢除去して除去後29日目からゴマ油のみの対照区と日量150 μg TP投与区（ゴマ油0.03 mlに含まれるように調製）10頭ずつに分け、ゴマ油またはTPを闘争試験終了時まで毎日投与した。闘争試験は投与開始後10日目から行った。

実験2での闘争試験は、TP投与量が同じも

の同志で、系統内対戦と系統間対戦を含んだ
1:1の総当たり方式によって行った。対戦
時間は各組とも5分間とした。なお、HA系の
対照区の1頭は実験期間中に死亡したのでテ
ータから除外した。

実験 3 生時にTP処理した卵巣除去マウ スにTP投与したばあいの攻撃性の系 統間比較

G₉とG₁₀の両系統のマウスを用いて雌マウ
スに攻撃行動を起こさせるために、BRONSON
and DESJARDINS⁹⁴⁾の方式に仿らい、初生雌マ
ウスに生後24時間以内にTP 400 μg (ゴマ油0.
02 mlに含まれるように調製)を投与した。次
に26日齢前後に卵巣を除去し、70日齢から再
びTPを投与した。投与量はG₉が400 μg、G₁₀
が200 μg (いずれもゴマ油0.03 mlに含まれる
ように調製)である。闘争試験は投与開始後
7日目から行った。TPは闘争試験終了時まで
連日投与した。G₉では両系統から17頭ずつ選

び出して1:1の系統間対戦組合わせをつくり、各組5回ずつ繰り返して闘争試験を行った。また、G10では両系統から10頭ずつ選出し、1:1の総当たり方式によって対戦させた。

なお、攻撃性を比較するための統計分析は、比較が2群の場合はMANN-WHITNEYのU検定⁴⁹⁾により、3群以上の場合はKRUSKAL-WALLIS検定⁵⁰⁾により行った。

結 果

1 加齢による攻撃行動の発現

表4-1は、攻撃行動が観察された対戦組数と個体数の割合の加齢に伴う変化を示したものである。

HA系は28日齢で、全対戦組24組中5組(20.8%)に、全個体数48頭中9頭(18.8%)に攻撃行動が観察された。34日齢では全対戦組の50%に、37日齢で全頭の約50%に攻撃行動が認められた。43日齢では、全対戦組の83%と全頭の69%が攻撃行動を示した。1:1の対戦でいずれか一方が攻撃行動を示したばあいは、闘争試験を打ち切ったので、実際にはもっと多くの個体に攻撃行動が認められたものと予想される。

これに対し、LA系は34日齢でわずか1頭に攻撃行動が認められたに過ぎなかった。

2 血中テストステロン濃度の系統間比較

表4-1. 加齢による雄マウスの攻撃行動の発現 (G12)

系統	日 齢	28	31	34	37	40	43
HA	闘争した組数	5/24	3/24	4/24	2/24	2/24	4/24
	” の累計	5/24 (20.8)	8/24 (33.3)	12/24 (50.0)	14/24 (58.3)	16/24 (66.7)	20/24 (83.3)
	攻撃した個体数	9/48	6/48	3/48	4/48	4/48	7/48
	” の累計	9/48 (18.8)	15/48 (31.3)	18/48 (37.5)	22/48 (45.8)	26/48 (54.2)	33/48 (68.8)
LA	闘争した組数	0/15	0/15	0/15	0/15	0/15	0/15
	” の累計	0/15 (0.0)	0/15 (0.0)	0/15 (0.0)	0/15 (0.0)	0/15 (0.0)	0/15 (0.0)
	攻撃した個体数	0/30	0/30	1/30	0/30	0/30	0/30
	” の累計	0/30 (0.0)	0/30 (0.0)	1/30 (3.3)	1/30 (3.3)	1/30 (3.3)	1/30 (3.3)

注) 観察数/全組数または全個体数

表4-2に、G₅とG₂₂における両系統雄マウスの血中テストステロン濃度を示した。

G₅ではHA系が6.3 ng/ml、LA系が7.5 ng/mlとLA系の方が高かったが、有意差は認められなかった。

G₂₂では、HA系3.6 ng/ml、LA系4.6 ng/mlとG₅と同様にLA系の方の濃度が高かったが、有意差はみられなかった。

図4-4と図4-5には、それぞれG₅とG₂₂の供試マウスの生殖器重と胸腺重および副腎重の比体重値を示した。

アンドロジェンの標的器官である精のう腺は、有意差はないが、両世代ともにHA系の方がLA系よりも大きかった。精巣はG₅でLA系の方が、G₂₂でHA系の方が大きかった。その他の臓器重量は両世代とも系統間差が認められなかった。

つぎに、世代別に両系統マウスをこみにしてテストステロン濃度と精のう重および精巣重との相関を調べた。それらの相関係数を表

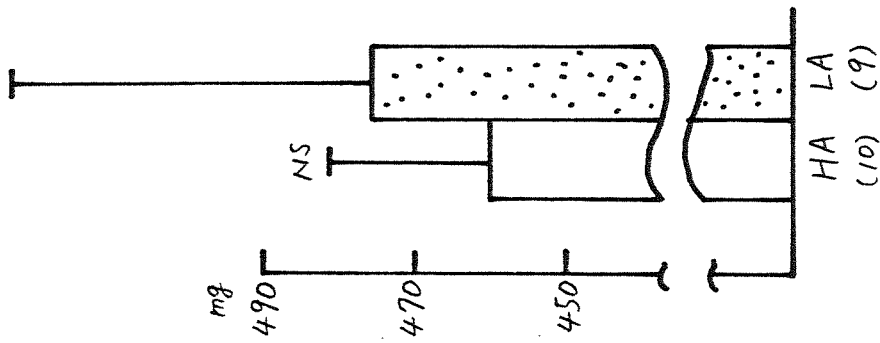
表4-2. 両系統雄マウスの血中テストステロン濃度の比較¹⁾

系統 世代	HA		LA		年齢	血液	分析法	キット・トレーサー
	n	M ± SE ²⁾	n	M ± SE ²⁾				
G5	10	6.3	9	7.5	63	血漿	RIA	H
G22	7	3.6	8	4.6	74-80	血清	RIA	I

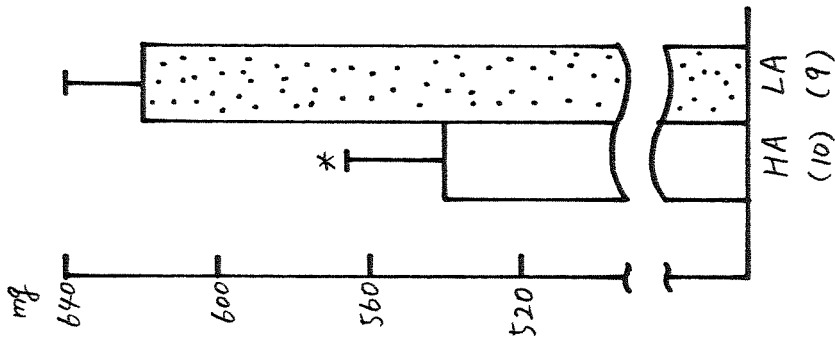
1) ng/ml 2) 平均値 ± 標準誤差

NS; 系統間で有意差がない。

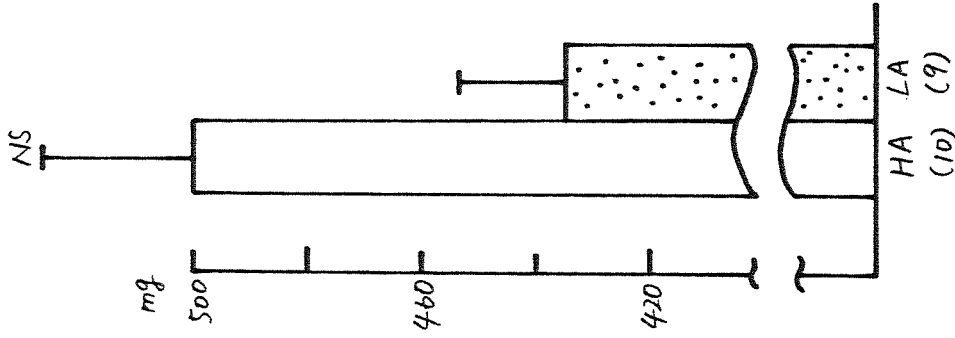
(包皮腺)



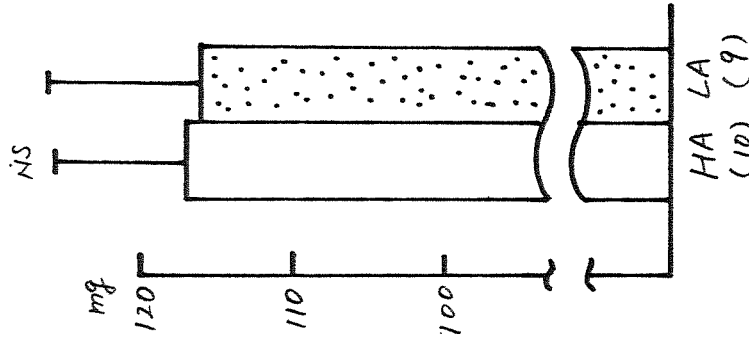
(精巣)



(精のう)



(胸腺)



(副腎)

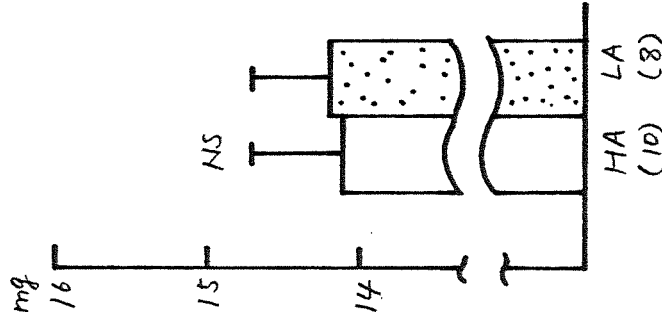


図 4-4 血中テストロン濃度を測定した両系統マウスの生殖器官、胸腺および副腎の重量比体重値の比較 (G5)
 1) 体重 100g 当たりの重量。垂直線は標準誤差を示す。
 *; 5% 水準で系統間に有意差がある。NS; 系統間で有意差がない。

(包皮腺) (精巣) (精のう) (胸腺) (副腎)

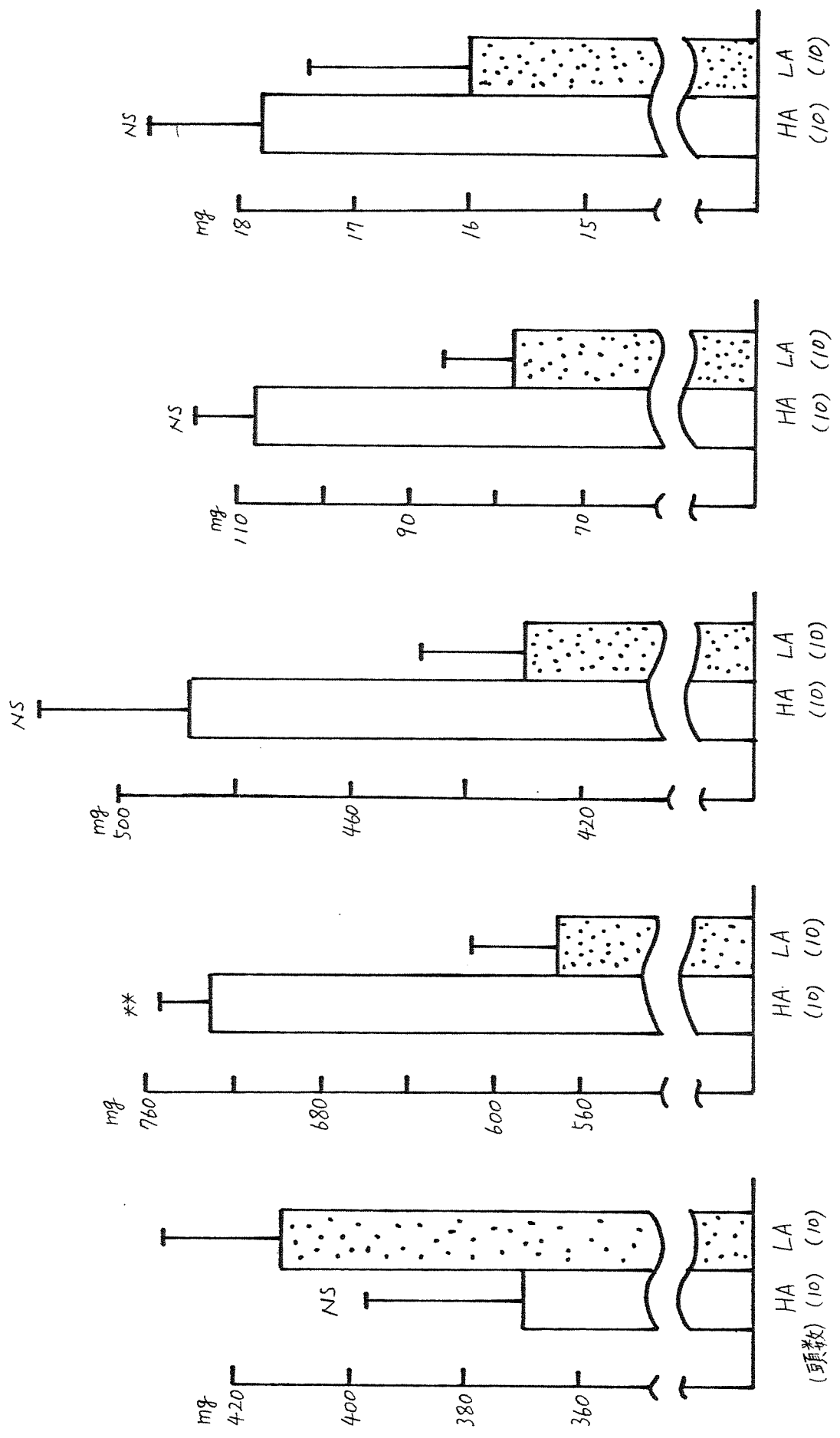


図 4-5 血中テストステロン濃度を測定した両系統マウスの生直器、胸腺および副腎の重量比体重値の比較 (G22)

1) 体重 100g 当たりの重量, 並直線は標準誤差を示す。
 ** ; 1%水準で系統間に有意差がある。 NS ; 系統間では有意差がない。

表4-3. 血中テストステロン濃度と精のう比体重値および精巣比体重値との相関係数

世代	n	テストステロン：精のう	テストステロン：精巣
G5	19	-0.240	-0.095
G22	15	0.453	0.194

*: $P < 0.05$ NS; $P > 0.05$

4-3 に示した。

G₅では両者とも相関係数は負であったが有意性は認められなかった。G₂₂では、両者とも正で、精のう重との間の相関は有意であった。

3. 攻撃性におよぼすTP投与の効果

1) TP投与量と攻撃性との関係

図4-6に精巢除去マウスに0～600 mgまで5段階のTPを投与したばあいと精巢を除去しなかったばあい（対照区）の両系統のI-ScoreとF-Scoreを図示した。

両系統ともオイルのみの区のscoreが最も低かった。KRUSKAL-WALLIS検定⁵⁰⁾の結果、他の区に比べてLA系では有意差はなかったが（I-Score: $H = 5.094$, $df = 5$, $P > 0.05$; F-Score: $H = 5.573$, $df = 5$, $P > 0.05$ ）、HA系で有意差が認められた（I-Score: $H = 12.006$, $df = 5$, $P < 0.05$; F-Score: $H = 12.061$, $df = 5$, $P < 0.05$ ）。TPを投与

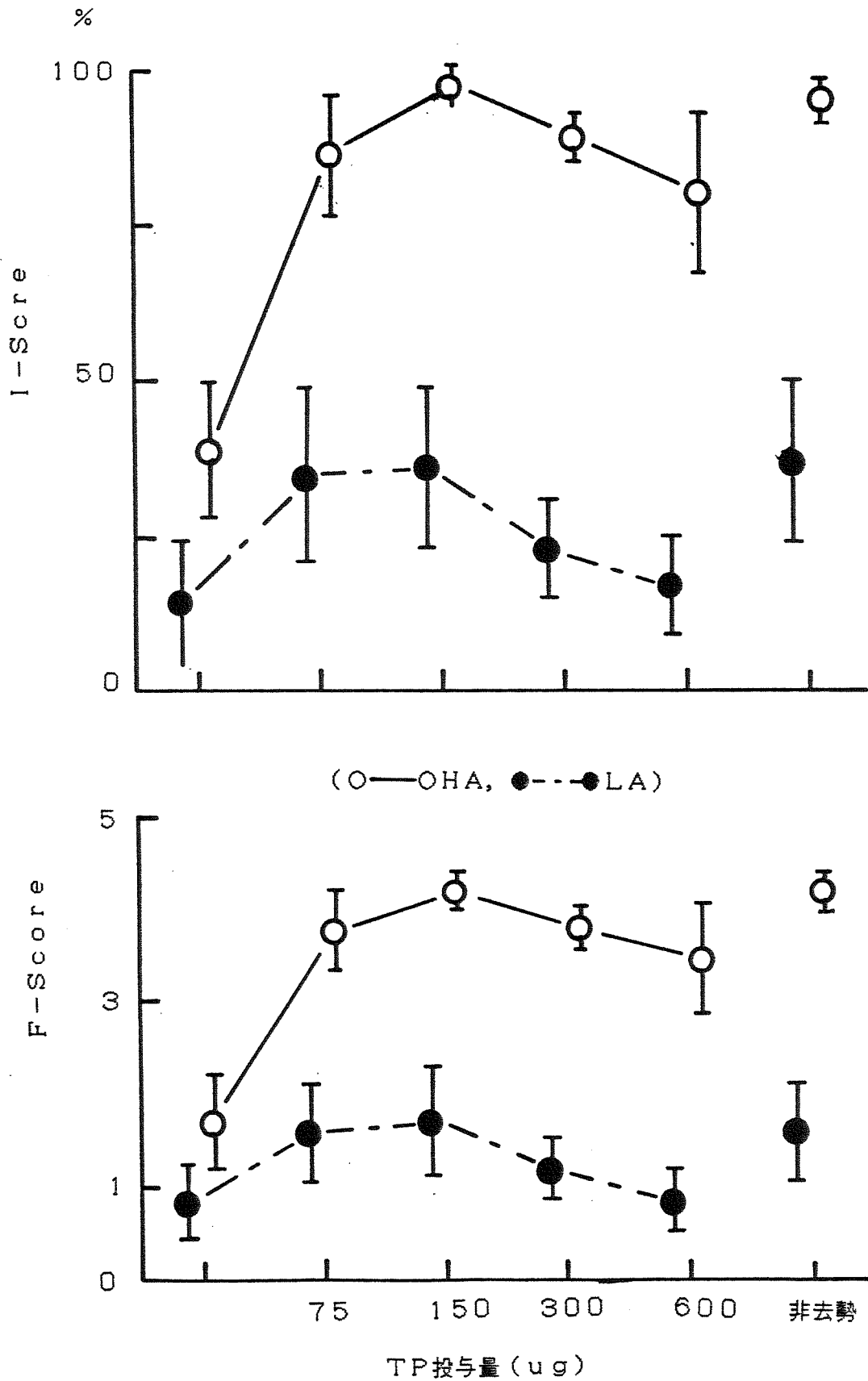


図4-6. 両系統の精巢除去マウスにTPを投与したばあいのTP投与量とI-ScoreおよびF-Scoreとの関係
ただし、垂直線は標準誤差を示す。

したばあい、両系統とも投与量が75、150 μg と増加するにつれて score は高くなり、対照区の雄マウスと同程度の score を示したが、投与量が300、600 μg とさらに増加すると score は反対に低下する傾向がみられた。

このように、雄マウスの攻撃性は去勢により低下するが、中等量のTP投与により正常レベルに回復し、大量に投与すると攻撃性はむしろ低下する傾向があり、TP投与量と攻撃性との間に逆U字形の関係が認められた。

次に、図4-7に闘争試験に供試したマウスのTP投与水準毎の精のう比体重値を示した。

両系統ともTP投与量が多くなるにつれて精のう重は大きくなるが、HA系では600 μg 区で小さくなり投与水準と重量との間に逆U字形の関係が認められた。しかし、LA系は600 μg 投与区でむしろ増加した。去勢しなかつた対照区とほぼ同程度の攻撃性を示した75~300 μg TP投与区の精のう重は、有意差はないがいずれもHA系の方がLA系よりも大きかった。

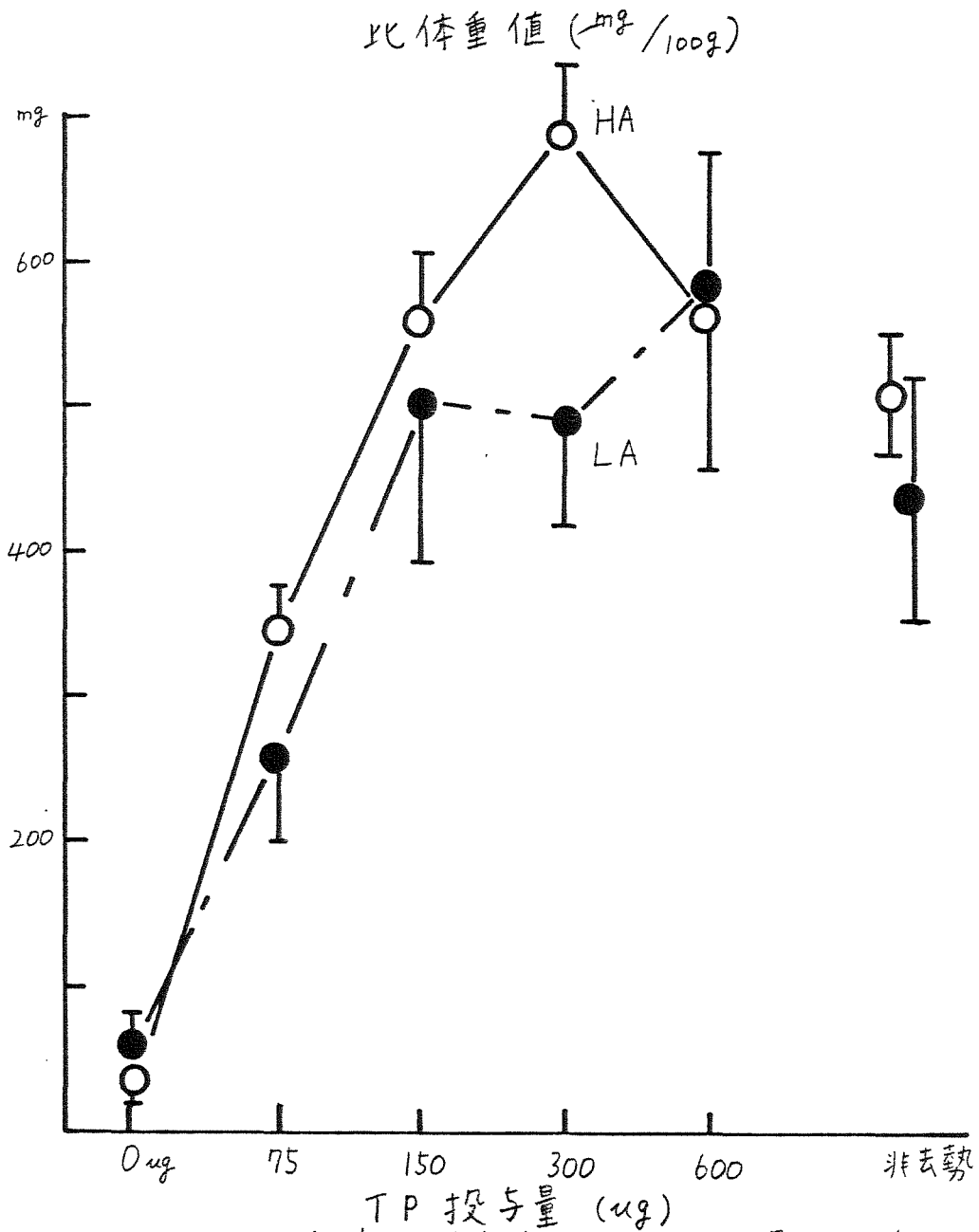


図 4-7

兩系統の精巣除去マウスにTPを投与したばあいのTP投与量と精の比体重値¹⁾との関係

1) 体重100g当たりの精の重量 (mg)
 垂直線は標準誤差を示す。

2) 精巢除去マウスにTPを投与したばあいの攻撃性の系統間比較

表4-4と表4-5に、それぞれG7とG15において精巢除去マウスにTPまたはオイルのみを投与して攻撃性の系統間比較を行った結果を示す。

G7では、TP投与量が150 μg と300 μg のいずれにおいてもHA系のScoreがLA系を上まわり、系統間で有意差が認められた (TP150 μg 区: $P < 0.05$, TP300 μg 区: $P < 0.01$)。G15では、オイルのみを投与したばあいにおいてもScoreはHA系の方がLA系よりも高く ($P < 0.001$)、TPを投与すると系統間差はさらに大きくなり、両Scoreで有意差がみられた ($P < 0.001$)。

G7とG15では去勢の時期が異なり、前者は性成熟後に、後者は性成熟前に去勢した。同量のTP (150 μg) を投与したばあいのScoreを比較すると、G7の方がG15よりも高く、去勢の時期の違いによってScoreに差がみられ

表4-4. 精巢除去マウスにTPを投与したばあいのI-ScoreとF-Scoreの系統間比較 (G7)

TP投与 日量	系統	頭数	I-Score		F-Score (%)		実験終了時体重 (g)	
			M ± SE ¹⁾	SE ¹⁾	M ± SE ¹⁾	SE ¹⁾	M ± SE ¹⁾	SE ¹⁾
150μg	HA	10	3.15	0.54	70.0	12.1	33.6	0.79 ^{NS)}
	LA	10	0.98	0.39	24.2	9.2	33.5	0.50
	U-test	U	17.0		18.2			
		P	<0.05		<0.05			
300μg	HA	10	3.65	0.43	78.4	8.3	34.7	0.73 ^{NS)}
	LA	10	1.35	0.52	30.5	11.3	33.6	0.68
	U-test	U	12.0		11.5			
		P	<0.01		<0.01			

1) 平均値 ± 標準誤差

NS; t検定の結果, 系統間に有意差がない。

4-5. 精巢除去マウスにオイルまたはTPを投与したばあいのI-ScoreとF-Scoreの系統間比較 (G15)

TP投与 日量	系統	頭数	I-Score		F-Score (%)		実験終了時体重 (g)	
			M ± SE ¹⁾	SE ¹⁾	M ± SE ¹⁾	SE ¹⁾	M ± SE ¹⁾	SE ¹⁾
0ug (オイルのみ)	HA	9	0.48	0.30	1.2	1.2	27.7	0.85 ^{NS)}
	LA	10	0.14	0.11	0.0	0.0	30.2	1.00
	U-test	U	4.5		40.0			
		P	<0.001		>0.05			
300μg	HA	10	2.49	1.31	55.3	32.4	29.9	0.70 ^{NS)}
	LA	10	0.18	0.14	1.1	2.2	32.0	1.14
	U-test	U	0.0		0.0			
		P	<0.001		<0.001			

1) 平均値±標準誤差 NS; t検定の結果, 系統間に有意差がない。

た。

なお、実験終了時体重においては、G7、G15のいずれにおいても系統間差はみられなかった。

3) 卵巣除去マウスにTPを投与したばあいの攻撃性の系統間比較

表4-6と表4-7は、生時にTPを投与し、その後卵巣を除去した雌マウスにTPを投与して攻撃行動を発現させるようにしたばあいの攻撃性の系統間比較を行った成績である。表4-6は、系統間対戦方式によって得られたG9の成績である。また、表4-7は総当たり方式によって得られたG10の成績である。

G9の系統間対戦方式では、I-Score、F-ScoreともにHA系の方がLAよりも高かったが、F-Scoreでは有意差はなくI-Scoreで有意差がみられた ($P < 0.05$)。

G10の総当たり方式では、両ScoreともHA系がLA系よりも有意に高かった ($P < 0.05$)。

表4-6. 生時にTP処理した卵巣除去マウスにTP投与したばあいのI-ScoreとF-Scoreの

系統間比較 (G9, 系統間対戦方式)

系統	対戦 組数	I-Score		F-Score (%)		実験終了時体重 (g)	
		M ± SE ¹⁾	D)	M ± SE ¹⁾	D)	M ± SE	D)
HA	17	1.46	0.27	28.2	7.7	24.4	0.53 ^{NS)}
LA		0.62	0.26	14.1	3.4	24.9	0.66 ^{Ms)}
Wilcoxon の符号順位検定法	T P	18		8.5		<0.05	>0.05

1) 平均値 ± 標準誤差 NS; t 検定の結果, 系統間に有意差がない。

表4-7. 生時にTP処理した卵巣除去マウスにTP投与したばあいのI-ScoreとF-Scoreの

系統間比較 (G10, 総当たり対戦方式)

系 統 頭 数	I-Score		F-Score (%)		実験終了時体重 (g)	
	M	± SE	M	± SE	M	± SE
HA 10	1.66	0.30	24.7	8.2	29.2	0.76
LA 10	0.22	0.04	0.0	0.0	32.2	1.12
U-test	23.0		23.0			
P	<0.05		<0.05			

1) 平均値±標準誤差 * ; t検定の結果, 系統間に有意差がある.

両世代とも I-Score は HA系が 1.5 前後、LA系が 1.0 以下であった。F-Score は HA系が 25% 前後であるのに対し、LA系が G9 で 14%、G10 で 0% と攻撃行動を示すものが全くなかった。両 Score とも 精巢除去マウスに TP を投与したばあいと比べて値が低かった。

試験終了時体重は、HA系よりも LA系の方が大きく有意差がみられた ($P < 0.05$)。

考 察

マウスの攻撃行動は性成熟に伴って発現することが、経験的に知られているが、詳しく調べた研究はない。HA系では、すでに28日齢で供試マウスの約20%に、31日齢では3分の1に攻撃行動が観察された。この時期は、第2章でみたように、精子完成が認められ、雄性ホルモンの分泌機能が確立すると考えられる時期に相当する。このことから、攻撃行動の発現には、雄性ホルモンが関与していることが示唆される。しかし、LA系でもこの時期に春機発動が認められるが、34日齢でわずかに1頭に攻撃行動が観察されたに過ぎなかった。したがって、攻撃性の系統間差と雄性ホルモンの関係は単純ではないことが推察される。

そこで、第2節の第2項と第3項の結果からこの点についてさらに検討することとした。精巣除去マウスに対するTP投与量と攻撃性

との関係については、BEEMAN⁹⁵⁾とTOLLMAN and KING⁹⁶⁾が雄性ホルモン投与によって精巣除去前と同程度まで攻撃性が回復したことを報告している。一方、BEVAN et al⁹⁷⁾とBEVAN et al³⁴⁾は、精巣除去マウスに大量の雄性ホルモンを投与したばかりには攻撃性の回復がみられなかったと述べている。これらの報告から、精巣除去マウスに対するホルモン投与量と攻撃性との間の関係は直線的ではないことが推察される。しかし、両者の関係はLESHNER²²⁾が指摘するように明らかにされていない。このことを明らかにするために、第3項の実験1でHA、LA両系統に0~600 µgまで5段階のTPを投与して攻撃性反応を見た結果では、両系統とも150 µgで去勢前のレベルに回復するが投与量が少ないと攻撃性は低く、また一定量より多くとも攻撃性はむしろ低下する傾向があった。このことから、TP投与量と攻撃性との間には逆U字形の反応関係のあることが確認された。このことは、攻撃性の強さが雄性

ホルモンの分泌量と関係のあることを示唆している。

また、精のう腺重は、去勢しない対照区とほぼ同程度の攻撃性を示した75~300 μ gTP投区では、HA系の方が大きい傾向が認められたが、このことは、雄性ホルモンに対する精のうの感受性に系統間差の生じたことを示すものと考えられる。

実験1の結果は、TP投与量がどのばあいにおいてもScoreはHA系の方が高い値を示している。しかし、闘争試験を系統内の対戦によって行ったので、系統間の直接的な比較ができなかった。そこで、実験2において系統間の比較を行うことにした。その結果、精巣除去マウスにオイルのみを投与したばあいにおいてもScoreはHA系の方が高く系統間差が認められ、TPを投与すると系統間差はさらに広がった。このようにTP投与によつて攻撃性は変化するが、TP投与の有無にかかわらず系統間差が認められたこと、また血中テストステ

ロン濃度で系統間差のないことから、攻撃性の系統間差を生じさせている要因がアンドロジェン以外にもあることが示唆された。

雌マウスは一般に攻撃行動を示さないとされる。筆者も両系統の成熟雌マウスの攻撃性について調べたが、攻撃行動は全く見いだすことができなかった。しかし、BRONSON and DESTARDINS⁹⁴⁾ および EDWARDS⁴¹⁾ は、雌マウスに出生時にアンドロジェン処理を行い、後に卵巣除去して成熟後にアンドロジェンを投与すると攻撃性が発現すると報告している。そこで、実験では BRONSON and DESTARDINS⁹⁴⁾ と同様な方法で雌マウスに攻撃性を発現させたうえで、攻撃性の系統間比較を行った。その結果、HA系では攻撃行動が見られたのに対し、LA系では全く見られなかった。LAGERSPETZ⁹⁸⁾ は、その著書において、攻撃性高および低両系統の雌マウスを用いてTPを投与し攻撃性を調べ、本研究と同様に系統間差があると報告している。

LESHNER²²⁾ は、攻撃性発現の第一義的要因はアンドロジェンであり、アンドロジェンが中枢神経系に直接作用して攻撃行動をひき起こすとしている。

一般に、行動を支配している遺伝子の作用の仕方には、神経系そのものに直接作用するばかりで代謝速度やホルモン分泌に働く遺伝子の作用が他の経路を経て間接的に神経系に作用するばかりなどが考えられる⁹⁹⁾。

両系統の雌雄の性腺除去マウスを用いた本実験の結果では、TP投与の有無にかかわらず攻撃性に系統間差が認められた。しかも、血中テストステロン濃度も系統間差がなかった。このことから、攻撃性での系統間の遺伝的差異は、雄性ホルモンの分泌機能の違いによるだけでなく、雄性ホルモンが直接作用する中枢神経系が関与しているものと思われる。

攻撃行動の中枢は視床下部であるが、扁桃体、中隔-海馬系、大脳皮質の前頭前野などの大脳辺縁系が上位中枢として視床下部の活

動を調節してゐると考えられてゐる^{19,100)}。そして、アンドロジエンは特定の種類の刺激に対する決定的な神経回路に感受性をもたせることによつて攻撃性に影響してゐると考えられてゐる²²⁾。

前段において、雄性ホルモンに対する精のう腺の感受性に系統間差の生じたことも考えられることを指摘した。血中テストステロン濃度に系統間差がなく、性腺除去マウスに同量のTPを投与したばあいでも攻撃性に系統間差が認められたことは、選抜によつて中枢神経系の機能に遺伝的差異が生じ、その結果、雄性ホルモンに対する攻撃中枢の感受性にも系統間差が出現したことを示唆してゐる。

繁殖能力、泌乳能力および春機発動期で認められた系統間差は、中枢神経—視床下部—下垂体—性腺を結ぶ性機能系に遺伝的差異の生じたことを示すものであるが、これは、性機能系の上位中枢である中枢神経の機能の違いおよび前章第2節で考察したように下垂体

前葉ホルモンに対する性腺や乳腺細胞の感受性の違いによるものと考えられる。

以上の攻撃性の発現機序に関する考察は、推測に基づくものであるので、攻撃性に関する系統間差を明らかにするうえで、中枢神経系の遺伝支配について神経生理学的方面からの研究が必要である。

総括

家畜の攻撃性は野生動物にみられるなわばり制や社会的順位制の名残りである。

家畜を群飼育すると攻撃性が発現し、個体相互間で順位制が成立する。順位制は個体間の闘争を減少させる反面、順位の優劣によって採食や休息などで差ができるために生産性に不均等を生じさせたり、また順位制が不安定なばあいは、闘争が起きやすくなり、そのために生産性の低下がみられることがある。

一般に行動形質は遺伝支配を受けており、攻撃性もその例外ではないが、遺伝や育種の立場からの研究は少なく、そのほとんどが攻撃性を家畜の生産の阻害要因としてとらえる管理学的側面からのものである。

そこで本研究ではマウスを用い攻撃性の遺伝支配を明らかにすることを試み、あわせてそれが生産性を阻害するのかどうかを検討することとした。

主な研究結果を総括すれば、以下のようになる。

1. マウスの成長と副腎反応におよぼす群飼育の影響

群飼育したばあい個体間の闘争によって生ずる競合が、成長と副腎反応にどのような影響を与えるかを、近交系マウス2系統を用いて検討した。

雄マウスは成熟後、群飼育すると、個体間で攻撃、格闘、妨害などの闘争行動がみられ、順位制が成立する。順位制は、上位のマウス頭が他の個体を攻撃し、下位の個体間では闘争のみられないテスポット型（独裁型）であった。しかし、この順位制は床がえ時などに变化あることがあり、また個体識別できないほど狭い場所に群飼育されたばあいには、順位制は不安定であった。雌では群飼育しても全く闘争行動はみられなかった。

増体量は、雌雄とも群飼育区の方が個別飼

育区より小さいことから、群飼育によって成長が抑制されることが明らかとなった（表1-2, 1-3, 1-8）。その原因として、群飼育により飼料と水の摂取量が制限されること、個体相互間の行動が阻害されることなどが考えられる。さらに雄では、これらに加えて闘争による個体間競争が成長抑制の原因となっているものと思われる。このことは、ストレスの指標である副腎重量比体重値において雌では群飼育区と個別飼育区とで差がないのに対し雄では群飼育区の方が大きかったことから裏付けられた（表1-2, 1-3, 1-8）。

以上のように、攻撃性に基づく個体間競争が生産性に影響を与えることが示唆されたので、次に攻撃性に関する選抜を実施し、攻撃性の遺伝支配を検討することとした。

2 攻撃性高および低系統への分系育種

攻撃性は、1:1の対戦を実施し強さ（I-Score）と頻度（F-Score）を個体毎に調べ

た。

(1) 近交系マウスにおける攻撃性の系統間比較

近交系AA系, C3H系, C57BL系およびSS系の4系統の雄マウスを用いて攻撃性の系統間差を比較した。その結果, AA系とC3H系は攻撃性が高いのに対し, C57BL系とSS系は攻撃性が低く, 攻撃性が遺伝的支配を受けていることが示唆された(表2-4)。そこで繁殖能力などを考慮して攻撃性の高い系統としてAA系を, 低い系統としてSS系を選び, 両系統間の正逆交配F₁を選択基礎集団として攻撃性に関する選抜を実施することとした。

(2) 攻撃性に関する遺伝率の推定と選抜の実施

AA系とSS系との正逆交配F₁と, F₁のそれぞれとの対戦成績から攻撃性に関する遺伝率を推定したところ, 0.10と低い値であった。そこで, 攻撃性の高(HA系)および低(LA系)方向に, 家系選抜と個体選抜を組合わせた方法

で G15 まで選抜を行った。

(3) 選抜効果

各世代において両系統を用い総当たり戦を実施して攻撃性を調べたところ、選抜効果は G5 以後において顕著に現れた (図 2-1)。なお、G22 で基礎集団作出に用いた近交系マウスの強系統 AA 系と HA 系との間および弱系統 SS 系と LA 系との間で対戦させたところ、HA 系は AA 系より攻撃性が高く、LA 系は SS 系より攻撃性が低く、選抜の成功が確認された。

なお、G15 までの選抜結果から推定した攻撃性の累積実現遺伝率は 0.118 であった。

(4) 攻撃性の遺伝様式

HA 系と LA 系との正逆交配 F₁ の I-Score と F₂-Score は両選抜系統の中間値を示し、攻撃性が単純な遺伝支配ではなく、polygenic な遺伝形質であることが判った (図 2-3)。

以上のように、攻撃性の分系育種が可能なが実証されたので、次に選抜によって生産形質に相関反応が現れているか否かを調べ

た。

3 選抜系の生産能力の比較

(1) 成長能力の比較

選抜両系統の生時～63日齢の体重データを Logistic 曲線にあてはめて系統間で成長型の比較を行ったところ、成長速度を示すパラメータ $-a$ は HA 系の方が大きく、変曲点日齢も HA 系の方が早かった。一方、成熟値を表わすパラメータ $-K$ は LA 系の方が大きかった。このことから、HA 系は LA 系に比べて初期成長が優れており、早熟であることが明らかにされた（表 3-3）。

また、選抜系と選抜基礎集団の作出に用いた近交系との成長パターンの比較を行ったところ、HA 系は AA 系に比べさらに早熟型であったのに対し LA 系は SS 系よりもより晩熟型であった（図 3-3）。

そして、攻撃性と 4 週齢体重との間には正の遺伝相関が、また攻撃性と 9 週齢体重およ

び4~9週齡増体重との間では負の遺伝相関が認められた(表2-16)。

以上から攻撃性の高い方向への選抜は初期成長をはやくするのに対し、低い方向への選抜はむしろ後半の成長を良くすることが判った。

(2) 繁殖能力の比較

各選抜世代における初産の繁殖成績では、明確な系統間差は認められなかったが、雌雄1対おつを3ヶ月間同居交配し、追いかけて妊娠方式によりその間の繁殖成績を調べたところ、分娩回数、分娩間隔、総産子数および総離乳数は、HA系がLA系を上まわり、系統間で有意差が認められた(表3-7, 3-8)

膺開口日齡と精巢下降日齡は、HA系がLA系より早く、有意差が認められた(表3-10)。精子形成の進行もHA系の方が早かった。このことから、HA系はLA系に比べて成長曲線でみたように早熟であることが明らかになった。

また、初生子を別の系統の母マウスにつけ

る交替保育実験により泌乳能力を推定したところ、HA系はLA系に比べて泌乳能力が優れていることが判った。

以上から、攻撃性に関する選抜の結果、両系統間で下垂体・性腺系機能にも差が生じていることが示唆されたので、次に攻撃性の遺伝と下垂体・性腺系機能との関連性について検討した。

4 攻撃性の遺伝と下垂体・性腺系機能との関連性

(1) 雄性生殖器重量の系統間比較

選抜効果が顕著になつたG5以後における各世代の9週齡時の精巣重には両系統間で有意差がなかつた。また、G12とG14での21-36日齡の精巣重でも差は認められなかつた。しかし、いずれのばあいも精のう重は、HA系の方が有意に大きかつた(図4-1, 4-3)。

(2) 血中アンドロジェン濃度の系統間比較

アンドロジェンの標的器官である精のう重に系統間差が認められたので、血中アンドロジェン濃度に系統間差のあることが予測されたが、測定の結果、系統間差を検出することができなかった（表4-2）。

このことから、精のう重の系統間差は、雄性ホルモンに対する精のう腺の感受性の違いによるものと推察された。

(3) 攻撃性に対するテストステロンプロピオネート (TP) 投与の効果

精巣を除去したばあいでも、HA系の攻撃性がLA系よりも有意に高いが、TPを投与すると系統間差はさらに広がった（表4-5）。TP投与に対する反応は両系統とも中等量で去勢前の攻撃性のレベルに回復した。しかし、投与量が多くなると攻撃性はむしろ低下し、両系統ともTP投与量と攻撃性との間に逆U字型の反応関係が認められた（図4-6）。また出生時の雌マウスにTPを投与し、その後卵巣除去後にTPを投与して攻撃性を発現させ、系統間比較

を行ったばあいも、HA系はLA系よりも攻撃性は有意に高かった（表4-6、4-7）。

(4) 攻撃性の遺伝と雄性ホルモンとの関係

以上の結果から、攻撃性の系統間差を生じさせている要因がアンドロジェンの分泌の早晚、分泌量だけではなく、中枢神経系も関与していることが示唆された。

HA系を群飼育すると闘争によってストレスが増大し成長が抑制されるのに対し、闘争の起きないLA系では成長の抑制が認められなかった（図3-6）。

一方、HA系はLA系に比べて攻撃性への選抜の相関反応として早熟で泌乳能力および初期成長において優れ、また繁殖能力でも上まわっているという成績であった。

生産能力の向上は、家畜育種の第一義的な目的である。

一方、気質のような生産能力と直接結びつ

かない形質は、生産形質のような厳しい選抜は加えられない。ただし、攻撃的で気質の荒いものは淘汰され、より温和しいものが残されてきている。

人間の保護下におかれている家畜では、野生動物におけるような種の生存に重要な攻撃性の機能を必要としなくは、している。本研究で明らかになったように攻撃性と生産能力の間には相関反応が認められ、攻撃的なものはむしろ生産能力においても優れている傾向があった。たしかに攻撃性は、群飼育したばあいに生産の阻害要因となっているので、群飼育では、攻撃性を低下させることは重要な課題であるが、極端な攻撃性の低下は生産能力の低下を伴うことも予想される。

したがって、攻撃性を育種的形質としてとらえるばあい、闘争の結果としてのマイナス効果のみに留意するだけでなく、環境に対する反応性および繁殖能力、成長能力等にどのような影響を与えるかについて慎重に検討す

る必要がある。

謝 辞

本研究を行うにあたり、終始御指導をいただいた東北大学農学部家畜育種学教室教授水向豊博士に衷心から感謝の意を表す。また、本研究の選抜系の基礎集団を作出するために用いた近交系マウスは、農林水産省家畜衛生試験場室長後藤信男博士から提供していただいた。同博士からは数々の有益な御助言をいただいた。記して謝意を表す。さらに、本研究を進めるにあたり種々の御助言や御協力をいただいた家畜育種学教室助教授山岸敏宏博士、助手萱場猛夫博士ならびに同八巻邦次博士に感謝の意を表す。

本論文の作成過程において、東北大学農学部家畜生理学教室教授津田恒之博士ならびに同家畜繁殖学教室教授正木淳二博士の御指導と御助言のあったことを記して謝意とする。

引用文献

- 1) 水間豊, 日本畜産と飼料の自給(吉田寛一・水間豊編), 61-43. 農山漁村文化協会. 1977.
- 2) 香原志勢・鈴木正男・田中二郎・西田利貞共訳, 攻撃性の自然史, K・ローレンツ(J. D. カーン・E. J. エブリング編), 77-95. ぺりかん社. 東京. 1974.
- 3) 加茂儀一, 家畜文化史, 1-63. 法政大学出版会. 東京. 1973.
- 4) Hafez, E. S. E., The Behaviour of Domestic Animals 3rd ed. 3-465. Bailliere, Tindall and Cox Press. London. 1975.
- 5) 三村耕・森田琢磨, 家畜管理学, 143-146. 養賢堂. 東京. 1980.
- 6) 野沢謙, 日畜会報, 46:549-557. 1975.
- 7) 野沢謙・西田隆雄, 家畜と人間, 1-30. 出光書店. 東京. 1981
- 8) 伊藤嘉昭, 比較生態学, 187-217. 岩波書店. 東京. 1973.
- 9) 黒崎順二, 日畜会報, 47:1-4. 1976.
- 10) Syme, G. J. and Syme, L. A., Social Structure in Farm Animals, Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam. 1979.

- 11) 藤島通, 日本家禽会誌, 11:92-105. 1974.
- 12) 佐藤衆介, 畜産の研究, 33:1175-1178. 1979.
- 13) Schjeldrup-Ebbe, T., Psychol., 88:225-252. 1922.
- 14) Scott, J. P. and E. Fredericson, Physiol. Zool., 24:273-309. 1951.
- 15) Guhl, A. M., J. V. Craig and C. D. Mueller, Poultry Sci., 39:970-980. 1960.
- 16) Craig, J. V., L. L. Ortman and A. M. Guhl, Anim. Behav., 13:114-131. 1965.
- 17) Lagerspetz, K. M. J., in Aggressive behaviour (Garatini, S. and E. B. Sigg, eds.), 77-85. Excerpta Medica. Amsterdam. 1969.
- 18) Ebert, P. E. and J. S. Hyde, Behavior Genetics, 6:291-304. 1976.
- 19) 中尾弘之, 代謝(4月臨時増刊号), 439-444. 1980.
- 20) Urich, J., J. Comp. Psycho., 5:373-414. 1938.
- 21) 猪貴義・吉川早紀男, 実験動物, 15:49-53. 1966.

- 22) 伊藤真次・船田紀明共訳, 行動内分泌学, A. I. レシュナー著, 2-87. 理工学会. 東京. 1982.
- 23) Crowcroft, P., J. Mammalogy, 36:299-301. 1955.
- 24) 田嶋嘉雄編, 実験動物学 一総論一, 187-197. 朝倉書店. 東京 1970.
- 25) Christean, J. J., Am. J. Physiol., 182:292-300. 1955.
- 26) McBride, J., Anim. Prod., 6:1-7. 1964
- 27) Womack, J. C., L. D. Tindell and R. E. Cook, Poult. Sci., 5:27-30. 1966.
- 28) Arave, C. W. and J. W. James, Anim. Prod., 6:129-139. 1964.
- 29) McBride, G. and J. W. James, Anim. Prod., 6:129-139. 1964.
- 30) 山中忠昭, 実験動物, 2:44-45. 1953.
- 31) DeFries, J. C. and G. E. McClearn, Amer. Natur., 104:408-411. 1970.
- 32) Davis D. E. and J. J. Christian, Proc.

- Soc. Exp. Biol. Med., 94:728-731. 1957.
- 33) Chapman, V. M., C. Desjardins and F. H. Bronson, Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., 130:624-627. 1969.
- 34) Bevan, J. M., W. Bevan and B. F. Williams, Physiol. Zool., 31:284-288. 1958
- 35) 畑村又好・奥野忠一・津村善郎共訳, 統計的方法, スネデカー・コクラン, 原書第6版, 123-125. 岩波書店. 東京. 1975.
- 36) Scott, J. P., J. Hered., 33:11-15. 1942.
- 37) Ginsburg, B. and W. C. Allee, Physiol. Zool., 15:485-506. 1942.
- 38) Fredericson, E. and E. A. Birnbaum, J. Genet. Psychol., 85:271-280. 1954.
- 39) Bauer, F. J., J. comp. physiol. Psychol., 49:359-364. 1956.
- 40) Lindzey, G., H. Winston and M. Manosevitz, Nature, 191:474-476. 1961.
- 41) Edwards, D. A., Physiol. Behav., 4:333-338. 1969.

- 42) McKinney, T. D. and C. Desjardins, *Biol. Reprod.*, 9:279-294. 1973.
- 43) Kahn, M. W., *J. Genet. Psychol.*, 79:117-130. 1951.
- 44) King, J. A., *J. Genet. Psychol.*, 90:151-166. 1957.
- 45) King, J. A. and N. L. Gurney, *J. comp. physiol. Psychol.*, 47:326-330. 1954.
- 46) 猪貴義, 畜産の研究, 26:1553-1557. 1972.
- 47) Schwartz, L. and S. Wearden, *Biometrics*, 15:227-235. 1959.
- 48) 山田行雄, 畜産大辞典(内藤元男監修)第3版, 182. 養賢堂. 東京 1980.
- 49) Mann, H. B. and D. R. Whitney, *Annals of Math. Stat.*, 18:50-60. 1947.
- 50) Kruskal W. H. and W. A. Wallis, *J. Am Statist. Assoc.*, 47:583-621. 1952.
- 51) Catlett, R. H., *Anim. Behav.* 9:8-10. 1961.

- 52) Fuller, J. L. and M. E. Hahn, Behavior Genetics, 6:391-406. 1976.
- 53) Craig, J. V., L. L. Ortman and A. M. Guhl, Anim. Behav. 13:114-131. 1965.
- 54) Komai, T., J. V. Craig and S. Wearden, Poultry Sci., 38:356-359. 1959.
- 55) Richard, L. S. and J. Staats, Behavior Genetics, 8:183-206. 1978.
- 56) Richrad, L. S. and J. Staats, Behavior Genetics, 9:87-102. 1979.
- 57) Ehrman, L. and P. A. Parsons, The Genetics of Behavior. 38-100. Sinauer, Sunderland. 1976.
- 58) Southwick, C. H., Commun. in Behav. Biol., 1:129-132. 1968.
- 59) 堀田凱樹・千葉豊子共訳, 動物行動学入門, A. マニング著, 1-169 培風館. 東京. 1975.
- 60) 横内^四生, 畜産大辞典(内藤元男監修) 第3版, 171-172. 養賢堂. 東京. 1980.
- 61) 八巻邦次, SENAC(東北大学大型計算機センター広報), 14:1-1

2. 1981.

- 62) Brown, J. E., H. A. Fitzhugh, Jr. and T. C. Cartwright, *J. Anim. Sci.*, 42:810-818. 1976.
- 63) 清水三男, 相对成長, 29-64. 協同医書. 東京. 1959.
- 64) Fitzhugh, H. A., *J. Anim. Sci.*, 42:1036-1051. 1976.
- 65) Eisin, E. J., B. L. Lang and J. E. Legates, *Theor. Appl. Genet.*, 39:251-260 1969.
- 66) Monteiro, L. S. and D. S. Falconer, *Anim. Prod.* 8:179-192. 1966.
- 67) Leshner, A. I., *Physiol. and Behav.*, 15:225-235. 1975.
- 68) Oakberg, E. F., *Am. J. Anat.*, 99:391-409. 1956.
- 69) 猪貴義, 実験動物学, 159-160. 養賢堂. 東京. 1982.
- 70) 若藤靖匡・外尾亮治・高橋和明, 家畜繁殖誌, 28:145-149. 1982.

- 71) Rahnefeld, G. W., R. E. Comstock, Madho Singh and S. R. NaPuket, *Genetics.*, 54:1423-1429. 1966.
- 72) Falconer, D. S., *Introduction to Quantitative Genetics.* 2nd. ed. 150. Longman Group Ltd. New York. 1981.
- 73) 笹本修司, 家畜繁殖誌, 26:10-19. 1980.
- 74) 森純一, 家畜繁殖誌, 26:20-28. 1980.
- 75) 入谷明・正木淳二・横山昭編, 家畜家禽繁殖学, 161-165. 養賢堂東京. 1982.
- 76) 鈴木善祐ら, 家畜繁殖学. 1-2. 朝倉書店. 東京. 1976.
- 77) Young, C. W., J. E. Legates and B. R. Farthing, *Genetics.* 52:553-561. 1965.
- 78) 長沢弘・矢内玲子, 日畜会報, 46:47-55. 1975.
- 79) 星冬四郎・内藤元男編, 泌乳, 322-324. 東大出版会. 東京. 1968.
- 80) 星冬四郎編, 繁殖学辞典, 76. 文英堂. 東京. 1972.
- 81) Chai, H. Y., *Genetics.*, 40:297-309. 1955.

- 82) Bakker, H., J. Nagai and E. J. Eisen,
J. Anim. Sci., 44:203-212. 1977.
- 83) Nelson R. E. and O. W. Robison, J. An-
im. Sci. 42:824-830. 1976.
- 84) 横木勇・小笠晃, 家畜繁殖誌, 26:165-173. 1980.
- 85) 小林嘉代・水間豊・西田周作, 日畜会報, 43:384-390. 197
2.
- 86) 石居進編, ホルモンと時間, 23-41. 学会出版会センター. 東京.
1980.
- 87) LLoyd, J. A., Proc. Soc. Exp. Biol. M-
ed., 137:19-22. 1971.
- 88) LLoyd, J. A., Proc. Soc. Exp. Biol. M-
ed., 142:784-786. 1972.
- 89) Beeman, E. A., Physiol. Zool., 20:373-
405. 1947.
- 90) Lagerspetz, K. Y. H., R. Tirri and K. M.
J. Lagerspetz, Scand. J. Psycho., 9:
157-160. 1968.

- 91) Levine, M. D., T. P. Gordon, R. H. Peterson and R. M. Rose, *Physiol. Behav.*, 5:919-924. 1970.
- 92) 二宮哲博・石飛和幸・引田・山藤靖展・石川重二郎・原田義道, *ホルモンと臨床*, 25:69-73. 1977.
- 93) 新井裕子・出村子・出村博, *ホルモンと臨床*, 27:527-1979.
- 94) Bronson, F. H. and C. Desjardins, *Gen. Comp. Endocrinol.*, 15:320-325. 1970.
- 95) Beeman, E. A., *Physiol. Zool.*, 20:373-405. 1947.
- 96) Tollman, J. and J. A. King, *Brit. J. Anim. Behav.*, 4:147-149. 1956.
- 97) Bevan, W., G. Levy, J. M. Whitehouse and J. M. Bevan, *Physiol. Zool.*, 30:341-349. 1957.
- 98) Lagerspetz, K., in *Aggression and Behavior Change* (Freshbach, S. and Fraczek eds.) 66-82. Praeger, New York. 1979.

99) 渡辺格・勝木元也・猪子英俊共訳, 神経生物学から見た動機づけ行動, G.
J. モーゲンソン, 276-285. 培風館, 東京, 1981.

100) 菅原七郎・安田泰久・石田一夫・正木淳二編, 生殖機能の組織学, 1-31
理工学社, 東京, 1981.