

メス主導場面におけるメスマウスの 交尾相手選択行動¹⁾

筑波大学心理学系 富原 一哉

The mate choice of female mice in the situation where the females keep their sexual initiative

Kazuya Tomihara (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Ibaraki 305, Japan*)

Twenty trios composed of two males and a female were tested first by the preference test and then by the sexual behavior test. A cage was equally divided into 3 portions by partitions, each with a gateway with wire gauze. A male was placed in either of the sided portions and the female was introduced into the middle. The female was free to investigate two male portions through the wire gauze for 3 hours, but could not enter the male portions. The investigation frequency and the total time of the female did not show any preference for a male. Following the test, the sexual behavior test was started by the removal of the wire gauzes. The female could visit the male portions to make full interactions with males, but the male was prevented by electric shocks from chasing the female out of its own portion. Observation was continued for 3 hours or until a male ejaculated. Nine males out of 20 trios successfully ejaculated. The females were found to exhibit lordosis more frequently when the successful males mounted than unsuccessful males mounted. The results indicate that female mice should make a choice or selection of their own sexual partners in some way.

Key words: sexual behavior, mate choice, female animal, mice.

生物の適応は、どれだけの子供(遺伝子)を次世代へ残せたかで最終的に決定する。したがって、次世代へ遺伝子を残すことに直接関わっている性行動は、選択圧がもっとも強力に作用する段階のひとつである。つまり、個体がどのような生殖戦略に基づいた行動をとるかを知ることは、個体が、社会的環境を含む様々な環境要因に対して、どのように適応しているのかを理解する重大な鍵となるのである。

個体が環境に適応する手段は、常に一様ではない。特に、オスとメスとでは、同一種といえども遺伝子を残すための生殖戦略が大きく異なる場合が多い(Trivers, 1985)。たとえば、哺乳類のメスは、授乳

や育児など、子供に対する投資がオスよりも多い。一般的に言って、コストの少ないオスは可能な限り多くのメスと交尾することによって適応度を上げようとする。しかし、メスにとって、むやみに交尾の回数を増大することは、適応度を上げることにはつながらない。逆に子供にかけた多くのコストを無駄にしないため、最終的に繁殖の失敗を導くようなりスクを含む交尾をできる限り避ける必要がある。たとえば、不妊のオス、あるいは遺伝的に生存に不利な形質を持つようなオスとの交尾を行わないように、メスはオスを十分に「品定め」する必要があるのである。従って、メスは交尾において無作為に相手を受け入れるのではなく、オスを選択して交尾を行なおうとする。また、そのために、交尾成立の決定権を握るべく、雌雄の性的相互作用において主導権を執るような積極的戦略をとると考えられる。

1)本研究の実施にあたり、実験に協力くださった筑波大学生物学類卒業生の瀬下日出子さんに心から感謝の意を表します。

たとえばメスラットでは、ear-wiggling, presenting posture, hopping, dartingなどの行動が発情期に特異的に観察される(Madlafousek & Hlinak, 1977). 性ホルモン投与によって発情されたメスは、これらの行動を正常なオスに対して示すが、去勢オスに対しては示さない(Edwards & Pfeifle, 1982). さらに、オスラットは、そのような行動を示すメスに対しては、示さないメスに対してよりも多くの交尾行動を仕掛けることが明らかとなっている(e.g. Tiefer, 1969; Madlafousek & Hlinak, 1983; Madlafousek, Hlinak & Beran, 1976). メスラットに見られる ear-wiggling, presenting posture, hopping, dartingなどの行動は、誘惑行動("solicitational" behavior)と呼ばれ、離れた位置にあるオスの注意を引きつけ、オスの交尾行動を触発する機能を持つものと考えられている。

Beach (1976)は、このようなメスの行動を、雌雄の性的相互作用を維持し、交尾の完了に至らせようとする機能を持つものとして、求交尾的行動(proceptive behavior)と位置づけている。Beach (1976)によれば、求交尾的行動としては、先に述べた誘惑行動の他に、親和的行動(affiliative behavior), 接近-退避の繰り返し(alternating approach and withdrawal), 身体接触(physical contact responses), メスによるマウンティング(mounting by female)などがあり、いずれもメスが交尾を求めてオスに対して示す欲求行動としての側面を有している。

ところで、ラットにおいては、このようなメスの求交尾的行動に関する様々な研究があるが、マウスに関しては従来ほとんど報告がなかった。その最大の理由はメスマウスが発情期でも基本的に拒絶行為を示し、ラットのように簡単に求交尾的行動として同定されるような特徴的な行動型を持たず、その研究が困難であったからだと思われる(富原・牧野, 1990)。

富原・牧野(1991)は、雌雄の性行動の詳細な観察を行うことにより、メスから接近した方が、オスがマウントしたときにロードシスへと進展しやすく、膈内への挿入も容易になるということを明らかにした。つまり、メスマウスはラットのhoppingやdartingのように特徴的な求交尾的行動は持たないものの、交尾過程において自ら積極的にオスに接近することにより、交尾成立の促進を行っているのである。したがって、富原・牧野(1991)は、性的相互作用過程におけるこのメスからの接近を、マウスの交尾的行動(求交尾的接近)と位置づけている。また、このような求交尾的接近の発現には、交尾経験が重

要であることも示されており(富原・牧野, 1992a), 他の性行動の諸側面同様、系統差が存在することも明らかとなっている(富原, 1993a)。

さらに、富原(1993b)は、1匹のメスと2匹のオスがいる場面で性行動を観察し、メスからの求交尾的接近が交尾相手の選択に機能することを示した。また、先にそのメスと交尾経験を持ったオスが比較的多く選択されたことから、以前にそのメスと交尾経験を持つことがメスの交尾相手選択に影響するという可能性を指摘している。しかしながら、この実験ではオスの行動も自由であったため、メスからの接近のみによって交尾が成立したとは言い難く、メスによるオスの選択が交尾の成立に直接関与しているという明確な証拠は得られなかった。そこで本研究では、オスの行動範囲を制限することにより、メスからの働きかけのみによって交尾可能な場面を設定し、メスの交尾相手選択と交尾成立の関係を検討することを目的とした。

方法

被験体 筑波大学心理学系動物実験棟で維持されているJcl:ICR系マウスオス5匹、メス20匹を被験体として使用した。オス被験体は組み合わせを変えて繰り返し実験に用いた。被験体は、実験時において、オスが平均151日齢、メスが平均154日齢であった。全被験体を20日齢で離乳し、以後性的経験を与えるまでは雌雄別々に集団飼育した。約80日齢時にオス1匹、メス4匹の組み合わせで同居させ、それぞれのメスの妊娠を確認する毎に分離した。出産後、母親であるメスの被験体の負担を統制するため、産仔数を確認の上リターサイズを10匹にそろえた。仔が20日齢に達した時点でその仔を離乳し、母親であるメス被験体を2~4匹にまとめて集団飼育した。したがって、メス被験体は経産メスであり、実験に先だってこのオス5匹のうちのいずれか1匹と交尾経験を持っていた。オスの被験体については、メスとの同居の後、実験には用いない同一リターのオス4匹と集団飼育した。全期間を通して、照明サイクルは12時間on/12時間off(8:00 light on/20:00 light off)であり、餌・水は自由に摂取できるようにした。

装置 中央の2枚の仕切によって均等に3等分された塩ビ製ケージ(20×60×30cm)を観察テストに用いた(Fig.1)。ケージは被験体の行動が観察可能なように前面のみ透明であった。また、仕切板下端中央には4×4cmの穴を開け、そこに金網の蓋を取り付けた。ケージの床にはおがくずを薄く敷いた。

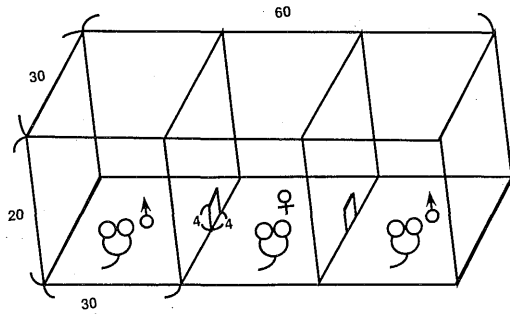


Fig. 1 実験装置と被験体の配置(単位: cm)

照明は40wの赤色ランプ2個で与えた。行動記録のため、観察ケージ斜め上方2mの位置にビデオ録画装置(ビデオカメラ: SONY RSC-1150, ビデオデッキ: Panasonic NV-FS70, ビデオモニター: Victor AV-M210S)を設置し、録画を行った。また、後述の性行動テストにおいては、オスの行動範囲を規制するため、ショックジェネレーター(2mA)と金属製ショック棒(3.0cm)を用いた。

性周期の判定 仔の離乳以降毎日、メスの被験体の性周期の判定を行った。毎日消灯1時間前(7:00 p.m.)にメスの膣スミアを採集して性周期を判定し、発情段階が発情前期(P)から発情期(E)の日に行動テストを行なった。

手続き 観察テストは暗期に赤色照明下で行なった。まずケージ中央の部屋には発情期にあるメス1匹を、両端の部屋にはオス1匹ずつを投入した。このうち、一方のオスのみが以前にそのメスと交尾経験を持っているように組み合わせで計20ケースの観察を行った。

(1) **選好テスト**: 被験体投入から3時間、各々の仕切金網部分へメスが臭いかぎに行った探索頻度とその総探索時間を測定した。

(2) **性行動テスト**: 選好テスト後、仕切の金網を取り除き、メス被験体が両方の部屋へ自由に入出りできるようにした。また、オス被験体は、最初に入られた部屋から出ないように、実験者が電気ショックを与えて行動範囲を制限した。テストはどちらか一方のオスが射精に達するか、性行動テスト開始から3時間経過するまで続けられた。その間、メス被験体がそれぞれのオスの部屋へ侵入した頻度と侵入の持続時間を測定した。また、侵入後の雌雄の相互作用についても以下の観点から記録した。

- ①その相互作用に先立って、雌雄どちらの側から接近したか
- ②その相互作用においてオスはマウントを仕掛けた

か、また仕掛けた場合はどのようなマウントであったか

AM & HM (attempted mounts & head mounts): attempted mountsとはオスがメスの後ろに回り込み、乗りかかろうとするが、前肢をメスのわき腹に置くことはできない場合を指す。スラストは見られる。head mountsとはオスがメスの頭の側からマウントすることを指す。いずれも、マウントの失敗である。

MO (mounts without intromission): オスがメスの後ろから乗りかかり、両前肢をメスの横腹に掛け、スラストをすること。挿入は見られない。

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

Oth (other action): マウント以外の行動。

- ③マウントに対しメスはロードシス反応(受け入れ姿勢)を示したかどうか。

結果

交尾の成立 性行動テストにおいて、どちらか一方のオスが射精まで達した(交尾完了した)のは20ケース中9ケースであった。この9ケースのうち、射精に達したのが以前に同一のメスと交尾経験を持っている交尾経験オスであったのは4ケースで、以前にそのメスとは交尾経験を持たない新奇オスであったのは5ケースであった。交尾が完了した9ケースのメスはすべて妊娠し、仔を出産した。産仔数は平均14.33匹(最少11匹, 最大17匹)であり、実験に先立つ性的経験においてこれらのメスが出産した産仔数平均13.11匹(最少10匹, 最大15匹)と差がなかった。

射精完了した9ケースにおいては、最初のオスの射精からテスト終了までに、もう一方のオスが射精することはなかった。したがって、この射精が完了した9ケースにおいては一方のオスのみが交尾に成功し、もう一方のオスは交尾に失敗したものとみなした。そこで分析では、テストされたメスと以前交尾経験を有していたオスを交尾経験オス($n=20$)、他のメスとの交尾経験を有していたオスを新奇オス($n=20$)として両者の比較を行ったほか、交尾が完了したケースのうち射精まで達したオスを交尾成立オス($n=9$)、射精しなかったオスを交尾失敗オス($n=9$)として比較した。

選好テスト 最初の3時間の選好テストでは、まず以前の交尾経験の有無に関して、メスがどちらかのオスに対して選好性を示すかどうかを検討した。その結果、テスト時間1時間当たりの探索頻度、総

探索時間の両方において、メスはいかなる選好性も示さないことが明らかとなった(Table 1). 次に、後に射精に達した交尾成立オスに対して、その前段階での選好テストで、メスが選好性を示していたかどうかを検討したところ、ここでも総探索時間、探索頻度のいずれにおいても、メスはいかなる選好性も示さないことが明らかとなった(Table 1).

性行動テスト 後半3時間の性行動テストにおける、それぞれのオスの部屋に対するメスの侵入頻度および総侵入時間は、先の選好テスト同様、以前の交尾経験と比較した場合でも、交尾の成立で比較した場合でも差は認められなかった(Table 2). しかしながら、侵入後の相互作用においては、交尾成立オスと交尾失敗オスとの間にいくつかの相違が認められた. まず第一に、交尾成立オスと交尾失敗オスがメスにマウントしたときのメスの反応を見ると(Fig.2), メスは交尾成立オスに対しては高い受容性を示し、よくロードシスで受け入れたが、交尾失

敗オスに対しては低い受容性しか示さなかったことが明らかとなった[F(1,32)=4.85, p<.05]. しかし、受容性は、メスから接近した場合とオスから接近した場合とは差はなかった. また、それぞれのオスの部屋へメスが侵入していた時間を基準にして相互作用の頻度を比較すると、侵入1時間当たりの雌雄の接近頻度(Fig.3)は、交尾成立オスとの雌雄の接近頻度の方が交尾失敗オスとより多く[F(1,32)=4.14, p<.05], オスからの接近頻度の方がメスからの接近頻度より多い[F(1,32)=6.96, p<.05]ことが明らかとなった. また、侵入1時間当たりのマウント(Fig.4)や挿入(Fig.5)の頻度も交尾成立オスの方が交尾失敗オスとより高く[マウント

Table 1 選好テスト1時間当たりのそれぞれのオスに対するメスの探索頻度と総探索時間(秒)

	探索頻度 (SD)	総探索時間 (SD)
交尾経験オス (n=20)	92.08 (48.14)	485.43 (264.74)
新奇オス (n=20)	82.00 (23.20)	469.28 (220.95)
交尾成立オス (n=9)	78.87 (31.69)	486.72 (283.16)
交尾失敗オス (n=9)	88.79 (50.08)	460.71 (199.96)

Table 2 性行動テスト1時間当たりのそれぞれのオスの部屋に対するメスの侵入頻度と総侵入時間(秒)

	侵入頻度 (SD)	総侵入時間 (SD)
交尾経験オス (n=20)	41.51 (21.26)	1290.56 (648.46)
新奇オス (n=20)	45.54 (21.90)	1296.07 (486.53)
交尾成立オス (n=9)	51.29 (25.17)	978.92 (621.92)
交尾失敗オス (n=9)	51.24 (20.38)	1644.86 (729.92)

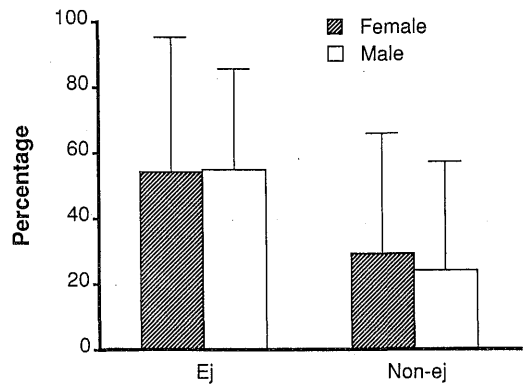


Fig. 2 性行動テストにおける交尾成立オス(Ej)と交尾失敗オス(Non-ej)それぞれに対してメスから接近したときおよびオスから接近したときのロードシス商(+SD)

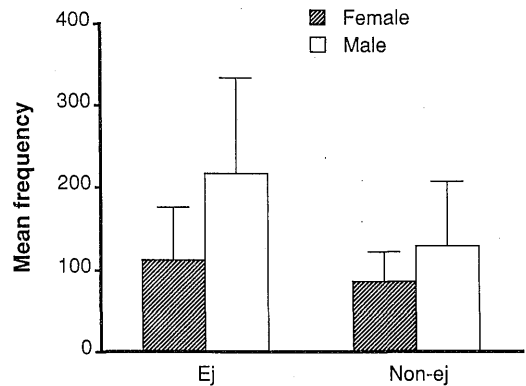


Fig. 3 性行動テストにおける侵入1時間当たりの交尾成立オス(Ej)と交尾失敗オス(Non-ej)それぞれに対するメスからの接近頻度およびメスに対するそれぞれのオスから接近頻度(+SD)

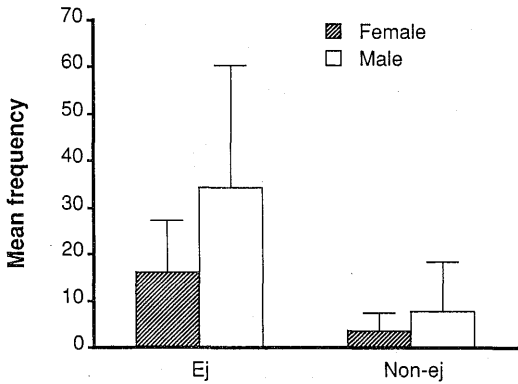


Fig. 4 性行動テストにおける侵入1時間当たりの交尾成立オス(Ej)と交尾失敗オス(Non-ej)それぞれに対してメスから接近したときおよびメスに対してそれぞれのオスから接近したときのマウント頻度(+SD)

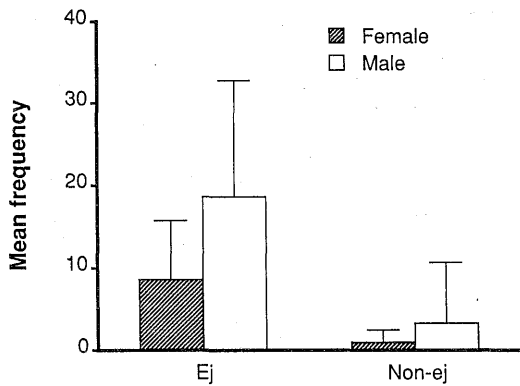


Fig. 5 性行動テストにおける侵入1時間当たりの交尾成立オス(Ej)と交尾失敗オス(Non-ej)それぞれに対してメスから接近したときおよびメスに対してそれぞれのオスから接近したときの挿入頻度(+SD)

頻度： $F(1,32)=13.20$, $p<.01$, 挿入頻度： $F(1,32)=13.64$, $p<.01$], これらのマウントや挿入はオスからの接近によって開始されることのほうがメスからの接近によって開始されることよりも多い[マウント頻度： $F(1,32)=4.17$, $p<.05$, 挿入頻度： $F(1,32)=4.14$, $p<.05$]ことが明らかとなった。その他のオスの行動, およびメスの反応には有意な差異は認められなかった。

交尾経験オスと新奇オスとの間には, 交尾成立オスと交尾失敗オスとの比較とは異なり, 侵入後の雌雄の相互作用において, いかなる有意差も認められなかった。

考 察

本研究においては, メスはスメアの判定によってテスト時に発情期であることが確かめられていたが, 性行動テストにおいて交尾完了したのは20ケース中9ケースであった。交尾が完了しなかったケースでも, オスは attempted mount などの交尾の働きかけを積極的に示していた。したがって, メスが発情期にありながら約半数のケースでしか交尾が完了しなかったのは, メスが生理的には発情していながら, 行動的にはオスの交尾を強烈に拒絶したためであると考えられる。発情期においてもメスがオスに対して拒絶的であるのは, マウスの一般的傾向であり(富原・牧野, 1990), 本実験の結果もこれを反映したものと思われる。また, 本実験で得られた交尾の完了率は, これまでの我々のいくつかの研究(富原・牧野, 1991, 1992b; 富原, 1993a, 1993b)において得られた値とほぼ等しい。したがって, 本実験の交尾は正常な形のものであったと判断できる。さらに, テスト時の交尾による産仔数が, テストに先立って性的経験を与えた時のものと差がなかったことも, 正常な交尾であったことを裏付けている。

選好テストや性行動テストにおいて, 以前の交尾経験の要因は, 本実験の雌雄の行動のいかなる側面にも影響を与えなかった。交尾が完了したオスは, 交尾経験オスと新奇オスとでほぼ同数であり, 選好テストでのメスの行動や性行動テスト時の雌雄の相互作用においても差は認められなかった。これは, 同様に2匹のオスと1匹のメスの性行動を観察し, 以前に交尾を行った経験を持つオスと同一のオスをメスが選択する傾向があるという可能性を示唆した, 富原(1993b)の予測に反する結果である。富原(1993b)の研究においても, 交尾が成立した12ケース中7ケースで交尾経験オスが射精を行っただけであり, 積極的に交尾経験オスが選択されることを結論づけるような統計的に有意な差異が得られていたわけではない。したがって, 先の予測は誤っていたと結論する方が妥当であろう。

性行動テストにおいて, 交尾成立オスと交尾失敗オスとを比較した場合, メスは交尾成立オスに対して高い受容性を示したことが明らかとなった。これは, 逆に, メスが低い受容性を示したからこそ, そのオスが交尾成立オスと成り得たのだということを示唆している。言い換えるならば, メスは相手によって受容性を変化させることで交尾相手を選択し, それにより, 交尾の成立が左右されたと考えられるのである。この結果は, 富原(1993b)と一致するものであり, 交尾に成立においては, メスに決定権があ

るという考え方を強く支持している。

しかしながら、オスから接近した場合にも、メスから接近した場合にも、メスの受容性やマウントの成功率など、その後の交尾に進展度に差がなかったことから、本実験においてはメスからの接近は交尾の成立に関して必ずしも促進的な役割を果たしていないことが明らかとなった。さらに、侵入1時間当たりの接近頻度はオスからの方がメスからよりも多く、マウントや挿入もオスからの接近によって多く開始されることが示された。すなわち、これらの結果は、一旦どちらかの部屋にメスが侵入した後では、交尾に関してオスの方が積極的であり、また、交尾の開始の主導権をオスが握っていることを示すものであると言える。これは、これまでの我々の研究と大きく矛盾する結果である。

この点に関しては、本実験で用いられたテストケージの特殊性から説明が可能かもしれない。本実験のテストケージは、メスにとっての安全地帯を想定して、中央に中立地帯を設けていた。しかしながら、実際には、そこはメスにとっての安全地帯としては機能していなかった。メスが一方のオスから逃走した場合には、中央地帯を走り抜け、反対のオスの部屋へかけ込み、結果としてもう一方のオスへ接近してしまうことがよく観察された。したがって、オスへの接近は、そのオスへの選好の結果ではなく、もう一方のオスから逃避行動の結果として生ずる傾向にあった。マウスの交尾は一定の時間間隔を置いてマウントを繰り返すという形式をとり、メスは次のマウントの準備期間としてある程度間隔を置かなければ次のマウントを受け入れようとしないう傾向を持つので、もう一方のオスのマウントから逃げた直後では、メスは次のオスのマウントを拒絶する傾向にあったのかもしれない。つまり、あるオスに接近するときには、メスはもう一方のオスから逃げた直後で、交尾の準備ができておらず、交尾を進展させるような求交尾的な接近をオスに対して示すことも少なく、したがって、オスからの接近によって交尾が開始される傾向になって、交尾の主導権がオスに移行したのだと考えられる。この可能性を検証するためには、メスにとって安全な中立地帯を確保するような実験スタイルを確立し、メスによるオスの選択を行わせる研究をさらに進める必要がある。

また、交尾成立オスとの方が交尾失敗オスとより、侵入時間当たりの雌雄の接近頻度が高かったことや、マウントや挿入の頻度が交尾成立オスの方が高かった点から、メスは、性行動を含めて、交尾成立オスと積極的に相互作用していたことが分かる。こ

の点だけでは、活発な相互作用が交尾成立の原因であるのか、逆に交尾を成立させたオスであるから積極的に雌雄が相互作用を行ったのかは明らかとはならない。まず、メスに選択されるオスの特徴を明確にした上で、交尾にいたるまでの相互作用を更に検討するという手続きが今後必要であろう。

要約

本研究は、オスの行動範囲を制限して、メスからの働きかけのみによって交尾可能とし、メスの交尾相手選択と交尾成立の関係を検討することを目的とした。Jcl:ICR系マウスを被験体として使用し、3等分された観察ケージの両端の部屋にそれぞれ1匹ずつのオスを、中央の部屋には発情期にあるメスを投入した。両端と中央の部屋を区切る壁には穴を開け、金網を取り付けた。テストの前半ではメスの金網への接近頻度と持続時間を測定し、後半ではこの金網を取り除き、性行動を含めた直接的な相互作用を記録した。ただし、両端の部屋からオスが出るとは電気ショックによって妨害した。テスト時間は前半3時間、後半3時間とした。その結果、メスは交尾成立オスに対して高い受容性を示すことが明らかとなった。したがって、メスは相手によって受容性を変えることで交尾相手を選択し、それによって交尾の成立が左右されていると考えることができる。

引用文献

- Beach, F.A. 1976 Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and Behavior*, **7**, 105-138.
- Edwards, D.A., & Pfeifle, J.K. 1982 Hormonal control of receptivity, proceptivity and sexual motivation. *Physiology and Behavior*, **30**, 437-443.
- Madlafousek, J., & Hlinak, Z. 1977 Sexual behaviour of the female laboratory rat: Inventory, patterning, and measurement. *Behaviour*, **63**, 129-174.
- Madlafousek, J., & Hlinak, Z. 1983 Importance of female's precopulatory behaviour for the primary initiation of male's copulatory behaviour in the laboratory rat. *Behaviour*, **86**, 237-249.
- Madlafousek, J., Hlinak, Z., & Beran, J. 1976 Decline of sexual behavior in castrated male rats: Effects of female precopulatory behavior. *Hormones and Behavior*, **7**, 245-252.
- Tiefer, L. 1969 Copulatory behavior of male rattus

- norvegicus in a multiple-female exhaustion test. *Animal Behaviour*, **17**, 718-721.
- 富原一哉 1993a メスマウスにおける求交尾的接近の系統差 動物心理学研究, **43**, 17-23.
- 富原一哉 1993b マウスの性行動におけるメスの役割 博士(心理学)論文(筑波大学).
- 富原一哉・牧野順四郎 1990 マウスにおける性行動研究の最近の動向 筑波大学心理学研究, **12**, 57-67.
- 富原一哉・牧野順四郎 1991 マウスの性的相互作用におけるメスの積極的役割 心理学研究, **62**, 294-300.
- 富原一哉・牧野順四郎 1992a メスマウスの求交尾的接近に及ぼす性的経験と初期経験の影響 動物心理学研究, **42**, 1-8.
- 富原一哉・牧野順四郎 1992b マウスの性行動に及ぼすテスト空間の効果 筑波大学心理学研究, **14**, 37-43.
- Trivers, R.L. 1985 *Social evolution*. California: Benjamin / Cummings Publishing Company. (中嶋康裕・福井康雄・原田泰志訳 1991 生物の社会進化 産業図書)

—1995.9.30受稿—