資料

メスマウスにおける求交尾的接近の系統差¹⁾

筑波大学 富原 一哉

Strain Difference in Proceptive Approach in Female Mice

KAZUYA TOMIHARA

Institute of Psychology, University of Tsukuba

Beach (1976) は、齧歯類のメスの役割を三つの側面に分けてとらえることを提唱した。第一は、誘引性 (attractivity) である。誘引性とは、オスの性的相互作用を喚起させる機能であり、メスの匂いや形態などの刺激側面をさす。第二の求交尾性 (proceptivity) は、一旦喚起された性的相互作用を維持し、交尾の完了に至らせようとする行動を指している。つまり、メスが交尾を求めてオスに対して示す欲求行動 (appetitive behavior) である。ラットにおいてメスは発情期に hopping や darting などの特徴的な行動を示し、オスを誘惑することから、これらの行動がラットにおけるメスの求交尾的行動であると考えられている。第三の受容性 (receptivity) は、オスが膣内射精に達するのに必要かつ十分なメスの反応、簡単に言うと、メスがロードシス (lordosis) 反応を示してオス

の交尾行動を受け入れることである。

ラットにおいてはメスに関する様々な研究があるが、マウスに関してはそのようなメスの役割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ないために、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 a) 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、膣内への挿入も容易になるということを示した。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、彼ら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求交尾的行動 (求交尾的接近) と位置づけることができると考え

1) 本研究の実施にあたり、実験に協力下さった筑波大学人間学類卒業生の辻本明君に感謝の意を表します。

たのである。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いる（富原・牧野, 1992）。

ところで、多くの近交系を有するマウスにおいては、性行動の諸側面でさまざまな系統差が存在することが知られている（e.g. Levine, Barsel & Diakow, 1966; McGill, 1962; McGill & Blight, 1963; McGill & Ransom, 1968; Mosig & Dewsbury, 1976; 富原・牧野, 1991b; Vale & Ray, 1972）。例えば、DBA系マウスは少ない回数の挿入とスラストで射精に達する点で非常に効率よく交尾を行い（McGill, 1962）、逆にCBA系マウスは様々な側面において交尾の効率が低いという特徴を持っている（Levine, et al., 1966）。このような系統差の多くは、これらの近交系マウスの遺伝的差異に基づくものと考えられている。

先に述べたメスマウスの求交尾性に関しては、近交系を用いてその遺伝的差異を検討した研究は未だ見あたらない。富原・牧野（1991a, 1992）の研究ではクローズドコロニーであるICR系のマウスが用いられているが、やはりこれまで報告されてきたのと同じように求交尾的行動に関しても系統差が認められる可能性がある。本研究では、交尾の効率の大きな差のあるDBAとCBAの2系統の近交系マウスの性行動を観察し、メスの求交尾的接近を中心に比較することを目的として行われた。

方 法

被験体：2系統の近交系マウスDBA/2J, CBA/Caの雌雄それぞれ20匹、計80匹を被験体として用いた。富原・牧野（1991a）に従い、メスは交尾、妊娠、出産、育児を含めた性的経験のあるもの、オスは性的にナイーブなものを用いた。これは、そのような組み合わせの方が性的相互作用におけるメスの役割の重要性がより発揮されと考えられる（富原・牧野, 1991a）からであり、また、メスの求交尾的接近の発現には、オスとの性的経験が必要であることが明

らかとされているためである（富原・牧野, 1992）。被験体は、12時間on / 12時間offの照明サイクル下で維持され、餌・水は自由に摂取できるようにした。

装置：265×425×200 mmの透明なプラスチックケージを、行動観察テスト用に用いた。また行動の記録のため、ビデオ録画装置を用いた。

手続き：行動テストは、暗期に赤色照明下で行われた。テストの直前に、メスの膣スミア（Vaginal smear）を観察し、発情期にあるメスを被験体として用いた。まず観察用ケージにオスの被験体を投入し、1時間放置した。その後メスを投入し、観察を開始した。なお、被験体の行動はビデオで録画した。テスト時間は、オスが射精に達するまでか、あるいはテスト開始より6時間とした。

分析：行動テスト終了後ビデオ録画を再生し、オスの被験体に関しては、Dewsbury et al.（1979）の用いたオスの性行動に関する13の量的パラメータに、Number of attempted mounts（NAM）を加えた14項目について測定を行った（Table 1）。これらは齧歯類の性行動研究で一般的に用いられているパラメータである。

また、これまでの研究により、マウント直前にメスから接近した場合には、オスから接近した場合よりもメスはロードシスを示しやすく、結果として実際に挿入を伴ったマウントの頻度が高くなることが明らかになっている。そこで、本研究ではその点にのみ注目して、メスの行動の分析に関しては、オスから接近してマウントを仕掛けた場合とメスから接近したときにオスがマウントを仕掛けた場合とで、その後のマウントの成功率、メスのロードシス商、挿入の頻度などが異なるかどうかを比較検討することとした。

結果と考察

交尾の成立：実験に用いられた被験体のうち、6時間以内に射精まで終了したのは、DBAでは

Table 1 Behavioral descriptions of fourteen parameters of male copulatory behavior.

1. ML (Mount latency) :	最初のマウントあるいは挿入を伴うマウントまでの秒数。
2. IL (Intromission latency) :	最初の実際の挿入が始まるまでの秒数。
3. EL (Ejaculation latency) :	最初の挿入から射精反射が起こるまでの秒数。
4. III (Interintromission interval) :	挿入を伴うマウントから次の挿入を伴うマウントまでの秒数。
5. TI (Time of intromission) :	挿入を伴うマウントの開始から、マウントの終了あるいは射精反射の開始までの時間。
6. TM (Time of mount) :	挿入を伴わないマウントの持続秒数。
7. ED (Ejaculation duration) :	射精からマウントの終了までの間にオスがメスを掴んでじっとしている秒数。
8. PIMD (Preintromission mount duration) :	挿入を伴うマウントが開始してから、最初の腔内でのスラストが起こるまでの秒数。
9. TNT (Total number of thrusts) :	射精反射までの腔内でのスラスト総数。
10. NI (Number of intromission in a series) :	射精反射を導いた挿入を含めての一シリーズ内での挿入頻度。
11. Th/I (Thrusts per intromission) :	射精時の挿入を含む挿入毎の平均スラスト数。
12. NM (Number of mounts) :	シリーズ内での挿入を伴わないマウント数。
13. NHM (Number of head mounts) :	シリーズ内での、メスの頭の側からのマウント数。
14. NAM (Number of attempted mounts) :	シリーズ内での、不完全なマウント数。スライトはみられるが、前肢をメスのわき腹に置くことはできない。

Table 2 Comparison of medians in fourteen parameters of copulatory behavior between two strains.

Parameters	DBA n=11(n=8)	CBA n=9(n=4)
ML	5375	1554
IL	5697	5623
EL	(5267)	(8441)
III	89	175
TI	13	13
TM	4	5
ED	(19)*	(26)
PIMD	2	2
TNT	402	467
NI	47	41
Th/I	12	10
NM	11*	50
NHM	0	0
NAM	0*	7

Values except in TNT, NI, Th/I, NM, NHM, and NAM were indicated in seconds. Values in parentheses were obtained from animals which reached ejaculation.

*p<.05

20 ペア中 8 ペア, CBA では 20 ペア中 4 ペアであった。さらに, 射精にまでは至らなかったものの, メスがロードシスを示し, 挿入をともなったマウントが成立したものは DBA では 3 ペア, CBA では 5 ペアあった。残りのペアに関しては, DBA においても CBA においても, メスはほとんどロードシスを示さず, マウントの成立回数も少なかったので分析から除外した。したがって, DBA では 11 ペア, CBA では 9 ペアを以降の分析に用いることとした。

量的パラメータ: Table 2 は, さきに述べたオスの性行動の量的パラメータについて, 系統毎の平均値を示したものである。また, Fig.1 は量的パラメータの結果をもとに両系統の交尾パターンを模式化した図である。これらを見ると, DBA は CBA よりも短時間で交尾を成功させていることが分かる。つまり, DBA は CBA よりも遅くマウントを始めるが, そこから実際の挿入までの時間は短く, 早くマウントを始めた CBA と同じ頃に実際の挿入を行い, そこから, 短い間隔で挿入を繰り返して, CBA よりも早く

Fig. 1 Time course of copulatory behavior of DBA/2J and CBA/Ca strains

Fig. 2 Percentage of successful mounting preceded by female's and male's approach (* $p < .05$)

射精に至るのである。統計的にも、CBA では挿入を伴わないマウント (NM: U 検定: $z = 2.47$, $p < .05$) やマウントの失敗 (NAM: U 検定: $z = 2.11$, $p < .05$) が多く、射精後倒れている時間 (ED: U 検定: $z = 1.96$, $p < .05$) が長いことが示され、DBA のほうが短時間で交尾を成功さ

せたことを裏付けている。

メスの役割: DBA ではマウントの成功率 (Fig. 2 a), メスのロードシス商 (Fig. 3 a) とともに、オスから接近した場合もメスから接近した場合もほぼ 100% に近い非常に高い率で、接近者の性による差が認められなかった。一方 CBA で

Fig. 3 Lordosis quotient preceded by female's and male's approach (* $p < .05$)

Fig. 4 Mean frequency of mounting preceded by female's and male's approach (* $p < .05$)

は、メスから接近したときの方がマウントが成功しやすく (Fig. 2 b: Wilcoxon の符号化順位検定: $n=9$, $R=0$, $p < .05$), メスのロードシス商も高かった (Fig. 3 b: Wilcoxon の符号化順位検定: $n=9$, $R=0$, $p < .05$)。したがって、CBA では、メスからオスに対する接近は、富原・牧野 (1991 a) が報告したものと同じく、メスが交尾の主導権を掌握しようとする求交尾的機能を有していると考えられる。

一方、オスから接近した場合とメスから接近した場合のマウントの生起頻度を比較すると、DBA ではメスから接近した場合に非常に多く

マウントが生起し (Fig. 4 a: Wilcoxon の符号化順位検定: $n=11$, $R=3.5$, $p < .05$), 実際の挿入の回数もメスから接近した場合に多いことが明らかとなった (Fig. 5 a: Wilcoxon の符号化順位検定: $n=11$, $R=1.5$, $p < .05$)。

先に述べたように、DBA ではオスから接近したときもメスから接近したときも常に 100% に近い率でマウントが成功し、メスはロードシスを示している。したがって、この結果からだけでは、DBA では富原・牧野 (1991 a) が報告したようにメスから接近したときの方が交尾が進展しやすいとは結論できない。しかしながら、

Fig. 5 Mean frequency of intromission preceded by female's and male's approach.

DBA では、オスから接近したときよりもメスから接近したときの方がマウントや挿入の頻度が多くなっている。つまり、メスはマウントや挿入につながる接近の頻度を多くすることで交尾の主導権を掌握していると考えられるのである。したがって、その発現パターンは富原・牧野 (1991 a) が用いた ICR や本研究における CBA とは異なるものの、DBA においてもメスからの接近は求交尾の機能を有していると結論できるように思われる。

逆に CBA の場合は、先に述べたように、マウントの成功率もメスのロードシス商もメスから接近したときの方がオスから接近したときよりも高かったが、マウントの生起頻度 (Fig.4 b) や挿入頻度 (Fig.5 b) は、オスから接近した場合の方が高かった (ただし、どちらも統計的には有意ではない)。これは、CBA のオスが自ら積極的に接近し、マウントを仕掛けることで、自ら接近した場合の成功率の低さを補っていると見ることができる。CBA の場合は、メスからの接近に求交尾の機能は認められるものの、そのことによってメスが交尾の主導権を握っているとはいえない、むしろオスが積極的に接近し、自らに主導権を呼び戻していると考えられるべきだろう。

以上、DBA と CBA の両系統の間には求交尾的接近の発現パターンに系統差が認められ、DBA ではメスから接近したときにマウント頻度や挿入頻度が多く、CBA ではメスから接近したときにロードシス商やマウント成功率が高いという形でその効果が現れることが明らかとなった。これらのメスの求交尾的接近における系統差は、両系統の遺伝的差異に基礎を置くものと考えられる。

要 約

Beach (1976) はメスがオスに交尾を求めて示す欲求行動を求交尾的行動 (proceptive behavior) と呼んだ。マウスにおけるメスの求交尾的行動はほとんど報告されてこなかったが、雌雄の性行動の詳細な観察を行った研究において、メスからオスに接近することが性的相互作用においてその後の交尾を前進的に進展させる求交尾行動 (求交尾的接近) であることが示唆された (富原・牧野, 1991 a)。本研究では、DBA/2J と CBA/Ca の 2 系統の近交系マウスの性行動を観察することにより、このようなメスの求交尾的接近に系統差が存在するのかどうかを明らかにしようとした。

被験体として DBA と CBA の雌雄それぞれ

20 ペアを用い、性的経験の有するメスと性的にナイーブなオスをペアとして性行動の観察を行った。観察はオスが射精に達するか、実験開始から6時間経過するまで続けられた。

分析には6時間以内に挿入を伴ったマウントが認められた DBA 11 ペア, CBA 9 ペアを用いた。その結果 DBA は効率的に交尾を行い、比較的早く射精に至り、CBA はマウントの失敗が多いなど効率が悪く、射精にまで時間がかかることが明らかとなった。また、メスのオスに対する接近には両系統とも求交尾的機能が認められるものの、そのパターンには差異があり、DBA ではメスから接近したときにマウント頻度や挿入頻度が多く、CBA ではメスから接近したときにロードシス商やマウント成功率が高かった。

REFERENCES

- Beach, F. A. 1976 Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and Behavior*, **7**, 105-138.
- Dewsbury, D. A., Oglesby, J. M., Shea, S. L., & Connor, J. L. 1979 Inbreeding and copulatory behavior in house mice: A further consideration. *Behavior Genetics*, **9**, 151-163.
- Levine, L., Barsel, G. E., & Diakow, C. A. 1966 Mating behavior of two inbred strains of mice. *Animal Behaviour*, **14**, 1-6.
- McGill, T. E. 1962 Sexual behavior in three inbred strains of mice. *Behaviour*, **19**, 341-350.
- McGill, T. E. & Blight, W. C. 1963 The sexual behavior of hybrid male mice compared with the sexual behavior of males of the inbred parent strains. *Animal Behaviour*, **11**, 480-483.
- McGill, T. E. & Ransom, T. W. 1968 Genotypic change affecting conclusions regarding the mode of inheritance of behavior. *Animal Behaviour*, **16**, 88-91.
- Mosig, D. W. & Dewsbury, D. A. 1976 Studies of copulatory behavior of house mice (*Mus musculus*). *Behavioral Biology*, **16**, 463-473.
- 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 1991a 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 1991b 近交系マウスの出会わせテスト場面における性行動の系列構造 筑波大学心理学研究, **13**, 105-111.
- 富原一哉・牧野順四郎 1992 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.
- Vale, J. R., & Ray, D. 1972 A diallel analysis of male mouse sex behavior. *Behavior Genetics*, **2**, 199-209.