スunksの感覚—運動機能とキャラバン行動¹

愛知淑徳短期大学 松尾貴司

Caravaning behavior of the house musk shrew (*Suncus murinus*)
as related to its sensory-motor functions

TAKASHI MATSUO

Department of Human Communication, Aichi Shukutoku Jr. College
23 Sakuragaoka, Chikusa-ku, Nagoya 464

1. スunks

スunks (*Suncus murinus*) は、和名をジャコウネズミというが、いわゆる齧歯目のネズミとは異なり、食虫目のトガリネズミ科 (Soricidae) ジネズミ亜科 (Crocidurinae) ジャコウネズミ属 (*Suncus*) に分類される。南アジアを中心として、アフリカ東部に至る低緯度帯に広く分布しているが、日本においても南西諸島に生息している。

いわゆるトガリネズミ (shrew) の仲間は、日本では一般にはあまり知られていないようであるが、世界中に広く分布しており、研究対象としてもかなり一般的な種である。スunksは、食虫目動物の中では唯一実験動物化されており、医学を中心に広く利用されるようになってきている。行動研究の分野ではまだ馴染みが薄い、その系統発生的位置などから、比較心理学的視点に立った行動研究にとっても有用な動物種であることが指摘されている (辻, 1993)。なお、本邦では、実験動物化されたものをスunks、野生個体をジャコウネズミと呼んで区別している。

2. スunksの諸特性

(1) 身体的特徴

スunksの外形的特徴としては、長く尖った吻部、小さい目、やや太く短い尾が目立つ。脊柱の湾曲が少なく、体幹を持ち上げずに移動する (蹠行性) ため、胴が平らな外観を呈する。両体側部には1対の外分泌腺を有している。雌は下腹から鼠径部にかけて3対の乳頭があるが、性的二型は明瞭ではない。

体の大きさは実験動物化されたもので、雄の体長は約220 mm、体重約60 g、雌はやや小さく、体長約200 mm、体重約37 gである。ただし、野生個体では地理的変異が大きく、最小のグアム産では、雄30 g、雌21 gであるのに対し、バングラデシュ産の個体では雄で150 g、雌で100 gを越えるものもある。

(2) 発育

一般に小型哺乳類は急速に発育するが、スunksも例外ではなく、倍加時間 (体重が出生時の2倍になるのに要する日数: doubling time) が3日で、現在知られている限りで哺乳類中最短である。離乳は16~20日齢で、行動的には22~25日齢で独立する。

性成熟は30日齢で、交尾性排卵であり、雌には発情周期はみられない。妊娠期間は30~31日で、1腹産仔数は3~4頭である。なお飼育環境

¹本稿は日本動物心理学会第57回大会 (滋賀大学, 1997年4月27日) で開催された、シンポジウム「哺乳類の種特異的行動」において発表した内容を中心にまとめたものである。

Figure 1. An adult male of the house musk shrew (*Suncus murinus*).

下での寿命は、最長2年程度である。

(3) 感覚機能

開眼は8日例前後であるが、実際に視覚が機能するのは10日齢前後と推定されている。この時期には明暗の弁別や、運動の検出が可能となる。

一方聴覚は、外耳口が開くのと同時期に音刺激に対する定位反応も出現し、生後6日齢前後で機能し始めている。

その他の感覚については、行動学的手法による感受特性の検定はおこなわれていない。しかし、解剖学的所見から推測する限りでは、嗅覚の感度は高いと考えられる。

(4) 運動機能

運動レパートリーは、マウスやラットとほとんど共通しているが、移動行動の諸型の始発が早く、匍匐から歩行・走行への推移も早い。そのほか、頭部振転、後肢立ち、空中嗅ぎまわりなどの出現頻度が低い、身づくろいの開始齢が遅く頻度も低い、などの特徴がみられる(成瀬・織田・亀山, 1978, Table 1)。

概して、運動機能の発達は早く、とくに歩行は4日齢で匍匐を上回った後支配的となり、10日齢前後では走行するようになる。この頃になると、急角度の壁面をよじ登ることも可能とな

Table 1. Behavioral development of the house musk shrew, mouse and rat. Days of appearance and disappearance of each behavior are shown (Naruse et al., 1978).

Behavioral pattern	Shrew	Mouse	Rat
Head twitching	0→2	0→3	0→4
Abdomen twitching	0→4	0→11	0→9
Bodily twitching	0→5	0→5	0
Head-up	0→7	0→12	0→6
Head-waving	×	0→2	0→2
Pivoting	0→13	0→18	1→
Crawling	×	3→10	4→14
Creeping	0→4	4→10	9→15
Walking	1→	6→	13→
Standing	4→	15→	14→
Climbing	1→	7→	12→
Jumping	11→	×	×
Sniffing	3→	11→	15→
Yawning	5→	×	×
Grooming	12→	5→	9→
Speedy righting	3→	7	6
Auditory startle	6→	11→	12→
Caravan formation	3→24	×	×

×: the behavior was not observed.

り、跳び上がる運動もみられる。

また、スキンスには初期のレパートリーにキャラバンという特異な母子間の行動型が含まれている(後述)。

Figure 2. Caravanning behavior of the house musk shrew (*Suncus murinus*).

3. キャラバン行動

キャラバン行動は、親の移動に際して幼仔が親あるいは同胞の身体を順次くわえ、連なって移動する行動をさす (Figure. 2)。この行動型はトガリネズミ科ジネズミ亜科のいくつかの種で観察例が報告されてきた。しかし、それらはいずれも生息環境における観察であり、キャラバン行動の特性や意味を明らかにしてはしていなかった。幸い筆者らは実験動物化されたスンクスを維持・繁殖しており、キャラバン行動を組織的に観察することが可能であった。そして、主としてオープンフィールドにおけるキャラバン行動の観察から、その基本的特性、行動の解発因や発達の変化を明らかにしてきた。

(1) キャラバン行動の発現期

キャラバン行動は仔の日齢が5日から22日までの期間にわたって観察され、13日齢前後に最も頻繁に出現する (辻, 1981, Figure 3)。キャラバン行動が発現する以前の日齢では、キャラバン行動に代わって親が仔をくわえて運ぶ行動も観察される。また、消失の時期は仔の発育が遅れた場合などには延長することもあり、正常に発育している場合でも突発的な刺激に対して25日齢以降でもキャラバンが現れることがある。

Figure 3. The percentage of animals which showed caravanning as a function of pup's age in days. From Tsuji (1981).

(2) キャラバン行動の成立パターンとその発達の序列

オープンフィールドでの観察事態においては、通常フィールドの隅のいずれかの位置に休息や授乳のための滞留地点 (ベース) ができる。キャラバンは、このベースを起点として成立することが多いが、その過程には5種のパターンが分類されている (Tsuji & Ishikawa, 1984, Figure 4)。

パターンIは、ベースで親と仔が接触した状態で休息または摂乳している時に、親が移動しようとしてそのままキャラバンが形成されるものである。この場合、親はそれ以上移動せず、すぐに元のベースへ戻る。

パターンIIは、Iと同様の状態から親だけが

Figure 4. Five patterns of the caravan formation observed in the open-field. From Tsuji & Ishikawa (1984). Copyright ©1984 by Brill. Reprinted with permission.

単独で移動し、残された仔が親を探してランダムに移動を始めると、親の方から仔に接近しキャラバンを形成してベースに戻るものである。この時、仔は鳥のさえずりのような特有の発声を伴うことがある。

パターンIIIは、親がベースを離れると、それに気づいた仔が親を追跡、追いついてキャラバンになるというものである。このときも、パターンIIと同様の発声を伴うことがある。

パターンIVは、親が休息中、仔が単独でベースを離れ移動し始めたときに、それに気づいた親が、仔の進行に先回りして、そこでキャラバンを形成させるものである。

パターンVは、親と仔が独立にベースを離れ、フィールド内を移動する内に、偶然両者が接近した場合などに形成されるものである。このパターンでは、キャラバン形成後もベースに戻ら

Figure 5. The frequency of caravan formation with pup's age for each of patterns. From Tsuji et al. (1986). Copyright ©1986 by Brill. Adapted with permission.

ず、再び親仔が独立移動に移行することも多い。

これらのパターンは、すべてが同時に観察されるわけではなく、仔の日齢に対応して一定の順序で現れる (Tsuji, Matsuo, & Ishikawa, 1986, Figure 5)。すなわち、パターンI・IIは早期に出現し、10日齢以降ではほぼ消失し、代わってパターンIIIが出現し始める。続いてパターンVが現れ、順次消失していく。なお、Figure 5ではパターンIVの出現頻度がきわめて低かったためにデータから省かれているが、出現の順序としては、パターンIIIと同時期に観察されることが多いようである。

(3) キャラバン行動と初期発育との関連

キャラバン形成パターンにみられる発達的变化は、スキスの初期発育の特徴と密接に関連している。

Figure 6. (a) The frequency of caravanning behavior in the Dark or Light condition, and (b) of two caravan formations (pattern III & V) in the same condition. From Tsuji et al. (1986). Copyright©1986 by Brill. Adapted with permission.

5種のパターンのうち、IおよびIIは開眼以前の段階で出現しており、親の移動に伴って生じる視覚以外の感覚刺激などによって解発されていると考えられる。Figure 6(a)は、通常の照明下と暗視下での観察を1日おきにおこなった結果を示したものである (Tsuji et al., 1986)。開眼前 (10日齢以前) のキャラバンの生起頻度には殆ど差がなく、この時期のキャラバン形成に視覚性刺激が必要ないことがわかる。

一方、開眼時期以降のキャラバンは暗視下で大きく減少している。これは、通常照明下でみられるパターンIIIやVが出現しないためである (Figure 6(b))。このように、パターンIIIおよびVは、暗視下では出現しないことや、視覚が機

Figure 7. Caravanning to the mother and the inanimate model. From Tsuji (1981).

能する以前にはみられないこと、特にパターンIIIでは仔が親に直線的に接近してキャラバンを形成していることなどから、対象 (親) の視的運動によって解発されていると考えられる。

親の代理刺激を呈示した観察結果もこのことを支持している。Figure 7は、オープンフィールド内の幼仔から離れた位置でモデルを動かした時のモデルに対するキャラバンと、通常の親に対するキャラバンを比較したものである。モデルに対しても、キャラバンが成立することは、モデルの視的運動が解発刺激となっていると考えられる。また、開眼以前のキャラバンの出現が少なくなっていることは、パターンIIが生じ得ない状況であることに加え、パターンIの解発刺激となる非視覚性の刺激が除去されているためと考えられる。

もちろん、仔の運動機能の発達や活動性も、それぞれのパターンが発現する上で重要な前提となる。パターンIやIIの段階では、仔の自発的な移動は活発ではなく、移動能力も高くはない。パターンIIIの段階では、移動能力は十分高まっており、さらに活動性も次第に高まっていく。

このように、仔の感覚・運動機能の成熟に伴ってキャラバンを解発する要因が変化し、キャラバン形成パターンの変化となって現れることになる。

なお、シンクスの場合、上述以外の感覚については、嗅覚刺激、聴覚刺激(聴音波も含めて)とも、キャラバンに及ぼす効果は認められていない。

4. キャラバン行動と発達初期の適応

以上に示したような特徴を持つキャラバン行動は、個体や種の適応にとってどのような意味を持つのであろうか。ここでは、シンクスの発達初期の適応にとってどのような役割を果たしているかについて考えてみたい。

(1) 仔を連れ戻す働き

成立パターンの分析からも明らかなように、初期のキャラバンの一つの機能は、巣あるいは安全な場所に仔を連れ戻すというものであろう。成立パターンIIにみられるように、ベースを離れた仔に対して親から接近、キャラバンを形成し直ちにベースへ戻るという行動は、マウスやラットの親が仔をくわえて巣に連れ戻す行動と同等である。実際、先にも述べたように、運動機能が十分に発達しておらず、親の働きかけに対してもキャラバンが形成できない場合には、仔をくわえて連れ戻すという行動もまれにみられる。

パターンIVもII同様に、親からキャラバンを形成し仔をベースへ連れ戻すものであるが、仔の感覚・運動能力の成熟度の点で明らかに異なる。すなわち、パターンIIの時点ではベースを離れた仔は自力で戻ることが困難であり、親による回収が不可欠である。一方、パターンIVの時点では、仔は単独で行動することが可能となっており、ある意味で過剰な保護的行動とえるかもしれない。パターンIVは出現頻度がかなり低い、野生個体と比較して実験動物化が進んだ個体に出現頻度の増大傾向が窺われることから、このパターンの意味を更に検討する必要がある。

(2) 親を引き留める働き

シンクスは基礎代謝率が高い種であるため、1~3時間ごとに巣を離れ採餌に出かける必要がある。オープンフィールドの事態においても、個体差はあるが一般に活動量は多く、ベースができててもそこを離れないということは極めて少ない。

初期のキャラバンでは、キャラバンが成立すると親は直ちにベースへ戻すが、このことは、仔の側からみると親をベースに引き留めておくことになる。パターンIでは、ベースからの移動距離は非常に短く、キャラバンを形成したまま、親が繰り返しベースを出入りすることもある。

(3) 仔の行動的世界を拡大する働き

パターンIIIにおいても、日齢の早い時期では、Iと同様にベースへすぐに戻ることが多い。しかし、仔の自発的な移動活動が活発になり始めるとキャラバンを形成した後の親の行動に変化が生じる。すなわち、キャラバンを形成したままフィールド内を移動することが多くなるのである。とくに、パターンVでは、キャラバンでフィールド内を移動中に、再び親仔が独立して移動を始め、ベースへは戻らないことが多い。

離乳期にパターンVが支配的になることは、この段階のキャラバンが、仔が自立採食に備え、環境を探索して行動空間を拡大する役割を担っているとも考えられる。この点を考える上で、生息環境での離乳がどのように生じるのかが興味深いところであるが、残念ながらその詳細はまだ不明である。

5. キャラバン行動をさらに探る

以上のようにキャラバンは、その初期における親から仔への保護的な働きかけから、仔の独立へ向けた探索的機能まで、仔の感覚・運動機能の発達に応じた意義を担っていると考えられる。しかし、この種の適応にとってキャラバン行動が果たす役割を捉えるためには、さらにい

くつかの事態での行動解析が必要であろう。

たとえば、キャラバンと個体史の後の時期における適応との関わりは重要な課題である。とくに、性行動との関連には興味深いものがある。

先にも述べたように、スンクスは交尾性排卵であり、従って交尾の成否は雌雄間の行動的相互作用によって影響されると考えられる。スンクスの性行動の継起パターンをみると、最初の段階では雄の接近に対して雌は激しい威嚇行動を示す。雄はこれに対して、幼体が発するのときわめて類似した音声を伴いながら、雌の後方から接近しようと試みる。しだいに雌の威嚇行動が減少し、雌の移動に雄が追従しながら何度かマウントが生じた後に射精に至る。この直後に雄の行動は一変し、雌に対して攻撃様の行動（射精後攻撃 *postejaculatory attack*；辻，1989）が生じ、雌は再び雄に対して威嚇行動を示すようになる。スンクスの性行動については、この射精後攻撃の適応的に意義を中心に検討がなされている。しかし、交尾が成立するためには、雌の受容性が高まることが必須であり、その過程で生じる追従行動や発声音の役割は重要なものであると推測される。これらの行動型とキャラバンとの類似にどのような意味があるかについては、現状では直接的にせよ間接的にせよまったく所見がない。この点が明らかにされれば、キャラバンの持つ適応上の役割を全体として把握できるはずである。

また、進化的な視点の導入も重要である。このキャラバンも含め、動物の種によって親子関係として現れる行動は多様である。スンクスの系統発生上の位置を考えたときに、キャラバンとそれらの間の異同は興味ある問題である。

引用文献

- 成瀬一郎・織田統一・亀山義郎 1978 ジャコウネズミ (*Suncus murinus*) の行動発達および生後発育 名古屋大学環境医学研究所年報, **29**, 200-202.
- 辻 敬一郎 1981 実験室における動物行動研究の若干の問題—スンクス (*Suncus murinus*) の場合を例として— 名古屋大学文学部研究論集, **81**, 37-52.
- Tsuji, K., & Ishikawa, T. 1984 Some observations of the caravanning behaviour in the musk shrew (*Suncus murinus*). *Behaviour*, **90**, 167-183.
- Tsuji, K., Matsuo, T., & Ishikawa, T. 1986 Developmental changes in the caravanning behaviour of the house musk shrew (*Suncus murinus*). *Behaviour*, **99**, 117-138.
- 辻 敬一郎 1989 ドメスティケーションに伴う初期行動ならびに生殖行動の変性についての解析 昭和 63 年度科学研究費補助金(一般研究 B) 研究成果報告書
- 辻 敬一郎 1993 動物行動を演出する一役者・舞台・脚本— 心理学評論, **36**, 130-149.

参考文献

- 並河鷹夫 1987 ジャコウネズミ—実験動物化の過程と研究— 遺伝, **41**, 13-18.
- 辻 敬一郎・成瀬一郎 1985 スンクスの行動の諸特性 近藤恭二(監修) スンクス—実験動物としての食虫目トガリネズミ科動物の生物学— 学会出版センター Pp. 459-475.
- 辻 敬一郎 1988 スンクスのキャラヴァン—種固有行動— 遺伝, **42**, 33-38.