スナネズミの身体的・情動的・社会的発達に及ぼす雄親の効果¹

鹿児島大学 上野優美子²・富原一哉³

The effects of presence of the father on the physical, emotional and social developments of offspring in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*)

YUMIKO UENO and KAZUYA TOMIHARA
Kagoshima University

Abstract The authors examined the effects of the father on the development of offspring in Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). In the “father-absent” group (11 litters: $n=42$), the male parent was removed on the day the pups were born. They were then reared only by the mother until weaning at 30 days of age. In the “father-present” group (11 litters: $n=55$), the pups were reared by both parents. More of the pups in the “father-present” group survived the nursing period than in the “father-absent” group. The body weight of the male pups in the “father-present” group ($n=20$) was heavier than in the “father-absent” group ($n=27$) after 13 days from birth, and the difference between the groups remained after weaning. In an open-field test of male subjects at 60 days, the subjects of the “father-present” group ($n=20$) tended to reduce their activity level later in the test period, more than the “father-absent” group ($n=27$) did. Additionally, in aggression tests at 90 days, the males ($n=17$) reared by both parents often displayed submissive posture when they were pinned down by an intruder male, while none of the absence group ($n=18$) did. These results were discussed in relation to the adaptive functions of male parents in this species.

Key words : paternal care, development of offspring, Mongolian gerbil, open-field, aggression test.

本研究は、ほ乳類において雄親が仔の養育に参加することの生態学的意義について検討するため、一夫一婦制の繁殖形態を持つスナネズミを被験体とし、雌親のみに育てられた仔と雌雄両親によって養育された仔の身体的、情動的、社会的発達を比較したものである。

そもそも、ほ乳類の仔は出生直後の栄養補給を基本的に母乳に依存している。したがって、一定の期間雌親は仔の養育から解放されることはない。Trivers

(1972)の理論に従えば、このように雌親が仔の養育に必然的に拘束される状況下では、雄親は完全に仔育てを放棄し、次に別の雌との繁殖機会を求めの方が自らの繁殖成功度を高めるのに適していると考えられる。ところが、実際には多くのほ乳類で雄親による養育行動が観察されている。例えば、ゴールデンライオンマーマセットでは2匹の仔のうち1匹を雌親が、もう1匹を雄親が抱き世話をすること、ニホンザルやチンパンジーでは成体雄が仔に対して保護的行動をとることなど、多くの霊長類で雄親が何らかの形で仔の養育に参加することが報告されている (review in Mitchell, 1969)。また、食肉類のマ

1 本論文作成にあたり、筑波大学心理学系教授の牧野順四郎先生、筑波大学心理学研究科の細川裕士氏および鹿児島大学法文学部のStephen C. Cother氏に貴重な助言をいただきました。心より感謝の意を表します。また本研究の一部は平成11年度文部省科学研究費補助金（基盤研究（B）課題番号11410021、研究代表者牧野順四郎）の補助を受けた。

2 現在の所属：鹿児島市知的障害者福祉センター
3 連絡先 e-mail: tomihara@leh.kagoshima-u.ac.jp
〒890-0065 鹿児島市郡元1-21-30
鹿児島大学法文学部人文学科

ングースの雄は授乳中の雌が捕食・休憩している間、巣において仔を保護する (Rood, 1974)。齧歯類でも、マウス (Rosenblatt, 1967), ラット (Ostermeyer & Elwood, 1983), シロアシネズミ (Hartung & Dewsbury, 1979), ハタネズミ (Hartung & Dewsbury, 1979; Wilson, 1982) など数多くの種の雄が巣作り、仔の保護、毛繕い、給餌のような養育行動を見せることが報告されている (review in Dewsbury, 1985)。

このようにほ乳類においても雄親による養育行動が頻繁に観察されるのは、雄親にとっては、次の繁殖機会を犠牲にしても余りある適応的な利益があるためだと考えられる。つまり、このような種では雄親の養育行動が仔の生存・発達に重要な役割を果たし、それが結果的には雄親自身の次世代における遺伝子頻度を増大させているのである。理論的には仔の生存・発達に及ぼす雄親の効果には2通りがあると考えられる。「即時的効果」と「将来的効果」である (細川・富原, 1996)。即時的効果とは、雄親行動が仔の離乳以前の身体的行動の初期発達つまり生存率、体重、発毛・開眼・開耳の時期などに及ぼす影響のことである。即時的効果は、雄親が直接養育に参加することによって成育初期における仔の身体発達が促進されたため起こると考えられる。一方将来的効果とは、雄親が離乳以降の仔の情動的、社会的な発達、つまり活動性、攻撃性、性成熟の時期などに及ぼす影響である。将来的効果の場合は、もちろん即時的効果による身体発達などの差もその基礎になってはいるだろうが、むしろ生育期間中の雄親との相互作用など、社会的な要因がより重要であると考えることができる。

ところで、齧歯類においてはラットやマウスを用いて雄親行動の研究が多く行われているが、それが具体的にどのような効果を持っているかについては、実は一定した見解が得られているわけではない。たとえば、Fullerton & Cowley (1971) や Barnett & Dickson (1985) はマウスにおいて雄親が仔の生存率の上昇や体重の増加をもたらすと報告しているが、逆に Priestnall & Young (1978) はそのような効果は認められないと報告している。また、マウスにおいて雄親との同居が成育後の仔の攻撃行動を増加させる (Mugford & Nowell, 1972; Wuensch & Cooper, 1981) が、これは必ずしも雄親との社会的相互作用によって引き起こされるものではなく、単に成体雄の臭いにさらすことが重要であるとの見解がある (Wuensch & Cooper, 1981)。このような混乱の原因の一つは、ラットやマウスが自然場面において雄親による養育が必須ではないためであると考えられる。ラットやマウスでは雄親の養育行動は実

験室場面ではよく観察されるが、群居性で乱交型の生態からいって自然場面において雄親が養育に常に参加しているとは考えにくい。雄親の養育行動の効果を検討するためには、それが自然場面でも安定して示されるような一夫一婦制の繁殖形態を持つ種において検討する必要がある。

スナネズミ (Mongolian gerbil: *Meriones unguiculatus*) は自然場面において安定したつがい形成し (Schwentker, 1963; Elwood, 1975), 雄親が質・量ともに非常に多くの養育行動を示すことが知られている (Elwood, 1975; Waring & Perper, 1979, 1980)。さらにこの種は実験動物化され、維持が簡便であり、雄親の養育行動の効果を検討する上で最適な動物種のひとつと考えられる。しかしながら、スナネズミの雄親の養育行動を扱った研究でも、雄親の効果に関しては一致した結果が得られていない。Elwood & Broom (1978) は、雄親の存在が開眼時期を早め離乳期以前の行動発達を促進したが、生存率・体重増加に関しては効果は認められなかったことを報告している。逆に、細川 (1996) の研究では、仔の生存率を高め体重増加を促進し、開眼時期では差が認められなかった。このような結果の相違は、雄親の効果が実験条件の影響を敏感に受けることを示唆するものと考えられる。たとえば、Gubernick et al. (1993) は、カリフォルニアマウスを用いた実験で、寒冷化などによって環境条件が過酷にされた場合のみ雄親の存在が仔の生存率に影響したことを報告している。残念ながらスナネズミの場合、雄親の養育についての研究自体が少ないためどのような環境条件が重要であるのかは明確ではない。したがって、まずはどのような環境条件において雄親の効果が安定して示されるのか、はっきりさせておく必要がある。さらにスナネズミに関しては、雄親の将来的効果を検討した報告は現在のところない。雄親が自らの繁殖機会を減じてまで養育に参加する以上、その効果は単純に生理的なもののみとは考えにくい。むしろ、ほ乳類では栄養の補給は母乳に依存しているので、雄親の効果は身体発達よりも後の社会的な適応に対して発揮される可能性は充分にある。そこで、本研究では、スナネズミを被験体として、成育初期の雄親との同居条件を操作し、成育初期の身体発達のみではなく、成育後の将来的効果についても明らかにすることを目的とした。とくに、将来的効果については、新規環境の探索や縄張り形成など仔が実際に環境や社会に適応していく場面で重要だと考えられる情動性と攻撃性に焦点を当て、それぞれオープンフィールド・テストと侵入雄に対する攻撃行動テストを用いて検討することとした。

方 法

被験体

九動株式会社より購入した近交系スナネズミ(MGS/Sea)の雌雄12ペアから生まれた第1～3リターまでの22リター、計97匹(雄58匹、雌39匹)を被験体として用いた。被験体の出生日に、各リターを雄親存在群(離乳まで両親によって養育される群：11リター、雄26匹雌29匹、計55匹)と雄親不在群(離乳まで雌親単独で養育される群：11リター、雄32匹雌10匹、計42匹)の2群にランダムに割り当てた。雄親不在群では被験体出産確認後ただちに雄親をホームケージから除去した。除去した雄親は単独で維持し、仔の離乳後再びもとの雌親のケージに戻した。また、出生確認後にリターサイズを最大6匹に統制した。統制後の両群のリターサイズは父親存在群が平均5.0匹(SD, 1.3)、父親不在群が3.8匹(SD, 1.9)であり、t検定の結果両群の間に有意な差はなかった。

すべての被験体は30日齢で離乳し、以降はリター毎雌雄別に2～3匹ずつ集団飼育した。さらに雄の被験体は60日齢で独居飼育に切り替えた。

すべての被験体は離乳までの間、30×24×17cmの透明プラスチック製ケージに維持した。離乳以後の集団飼育には30×20×13cmのケージを、60日齢以降の独居飼育には24×13×16cmのケージをそれぞれ使用した。ケージはすべて床にオガクズを敷き、金属製格子蓋を付けた。通常は週1回の清掃時にケージを交換したが、被験体出生後の20日間はケージ交換は行わなかった。飼育室の照明は窓からの自然採光に依った。実験室・飼育室の室温は22±2℃に維持した。餌と水は自由摂取とした。

装置

オープンフィールド・テスト用に60×60×21cmの木製オープンフィールド(灰色)を使用した。オープンフィールドの底面は正方形16区画(一辺15cm)に区切った。攻撃行動テストでは、被験体のホームケージをテストケージとして使用した。ただし観察のためテスト中は金網の蓋をはずし、代わりに空気孔を開けたアクリル板の蓋を使用した。また、行動の記録のためデジタルビデオカメラ(Panasonic製NV-DJ100)を用いた。

手続き

以下に詳述するように、各被験体の出生翌日から離乳まで生存確認と身体発達の測定を行った。また、離乳後については雄のみを被験体とし、10日ごとの体重測定、60日齢時にオープンフィールド・テスト、および90日齢時に攻撃行動テストを行った。雌の被

験体は離乳以降実験には用いなかった。

(1) **生存確認と身体発達の測定** 被験体出生翌日を1日齢とし、そこから離乳日(30日齢)まで、毎朝10:00～11:00の間に被験体の生存確認と身体発達の測定を行った。生存確認はリター毎に行い生存数を記録した。また身体発達の指標として、体重と開眼・開耳・発毛の有無について記録した。開眼・開耳時期については両方の眼・耳が明らかに開いた日齢を記録し、発毛時期については背面に黒い毛が生え始めた日齢を記録した。また、雄の被験体については離乳以降も10日おきに90日齢まで体重を測定した。体重に関しては性差が認められ、また群間で仔の性比に差があったため、離乳以前の体重の群間比較でも離乳まで生存した雄の被験体のデータのみを用いた。したがって、体重データの被験体数は雄親存在群雄20匹、雄親不在群雄27匹であった。雌に関しては、雄親不在群で離乳時まで生存した雌仔被験体数が1匹と少なかったため、体重の統計的分析は行わなかった。

(2) **オープンフィールド・テスト** このテストには、離乳時まで生存していた雄の被験体のみを用いた。したがって被験体数は雄親存在群20匹、雄親不在群27匹、計47匹であった。テストは明期(10:00～17:00)に行った。テストでは被験体をホームケージから取り出し、実験者から見てオープンフィールド装置の右手前隅に、被験体の鼻先を角の壁側に向けて置いた。以降10分間放置し、その間の被験体の行動を観察し、その生起回数を記録した。測定項目は、通過区画数、レアリリング回数、スクラッチ回数の3項目であった。通過区画数として被験体の4肢全てが入った区画の数、レアリリング回数として被験体が後ろ足で直立し、臭いを嗅ぐ行動の回数、スクラッチ回数として被験体がフィールド側面や底面を引っ掻く行動の生起回数をチェック・リスト法により記録した。各行動は、その持続時間に関係なく、いったん行動が生起してから他の行動によってそれが中断されるまでを1回としてカウントした。

(3) **攻撃行動テスト** 攻撃行動テストの前に両群の被験体の中からランダムに12匹選り別の実験に用いたため、攻撃行動テストの被験体数は残りの雄親存在群17匹、雄親不在群18匹、計35匹であった。侵入雄は被験体とは別のリターの10匹の雄を用いた。侵入雄の攻撃行動レベルを低下させるため60日齢で去勢手術を行い、その後30日間単独隔離飼育してからテストに用いた。侵入雄は繰り返しテストに用い、その最大値は4回であった。被験体の90日齢時に、雄被験体の独居しているホームケージに、被験体とほぼ同日齢同体重の侵入雄を投入し、その後30分間の社会的相互作用をVTR録画した。カメラは雄被験

体のホームケージから約80cmの距離に、斜め上方からケージ全体が録画できるように設置した。テスト終了後、VTR録画を再生し、被験体の示した行動の生起回数を記録した。行動項目についてはChristenson et al. (1973)を参考にし、本実験に適するよう項目を加えたものを使用した(Table 1参照)。すなわち、社会的探索項目(接触, 臭いかぎ, 毛繕い)社会的緊張項目(わき腹提示, 鼻部接触)明確な敵対行動項目(ボクシング, 交戦, 押さえ込み, 腹部提示)の3項目, 9下位項目であった。なお交戦中の優劣関係を明確にするため, 侵入雄が示した押さえ込みと腹部提示の回数も記録した。記録法はオープンフィールド・テストと同じく, 持続時間に関係なく, いったん行動が生起してから終了するまでを1回としてカウントした。なお, 2名の観察者による各行動項目の生起頻度の相関係数はすべて0.8以上であった。

結 果

1. 雄親の即時的効果

(1) 死亡率 離乳まで(生後0~30日まで)に認められた仔の死亡は, 雄親存在群では55匹中9匹(16.4%),

雄親不在群で全42匹中14匹(33.3%)であった。カイ自乗検定の結果, 雄親不在群の死亡率が雄親存在群よりも高い傾向が認められた($\chi^2=3.79, p<.10$)。死亡時期に関しては生後2~5日の間が23匹中22匹とほとんどであり, それ以降は21日齢における死亡が1例確認されただけであった。仔の死亡後に親がそれを食餌する場合も含めて, 親による仔の食餌が見られたのは2例のみであり, その他の死体に損傷は見られなかった。

(2) 開眼時期, 開耳時期, 発毛時期 開耳時期は雄親存在群が平均4.4日齢(SD, 0.9), 雄親不在群が平均5.2日齢(SD, 1.0)であり, t 検定の結果雄親存在群が雄親不在群よりも有意に早く開耳することが分かった($t=3.64, p<.01$)。開眼時期に関しては雄親存在群が平均18.6日齢(SD, 0.8), 雄親不在群が平均18.9日齢(SD, 1.0)であり, 発毛時期については雄親存在群が平均3.9日齢(SD, 0.9), 雄親不在群が平均4.1日齢(SD, 0.6)であった。いずれも t 検定の結果, 群間で有意な差は認められなかった。

(3) 平均体重の変化 各群の仔の平均体重の変化をFigure 1に示した。1~30日齢においては日間で個体内の変動が大きいため, 3日毎の平均値をもと

Table 1. Behavioral items used in aggression test

item	definition
社会的探索項目 (social exploration)	
接触 (body contact)	被験体の身体が, 侵入雄の身体の一部または全部に接触すること。ただし, 以下の項目のいずれかに含まれる接触は除く。また, 尾先の接触は除く。
におい嗅ぎ (sniffing)	被験体が侵入雄の臭いを嗅ぐこと。ただし, 毛繕いに伴う臭いかぎはこれに含まない。
毛づくろい (grooming)	被験体が侵入雄の毛繕いをした回数。鼻先, 前肢, 歯による毛繕いを含む。
社会的緊張項目 (tensely interaction)	
鼻部接触 (nose contact)	2匹が向かい合い2本足で立って, 鼻先だけを完全に接触させた状態。ボクシングの合間で, しばしば鼻を接近させ静止している場面が見られたが, 接触しない場合は含まない。
わき腹接触 (side contact)	2匹が互いの脇腹を接触させて静止している状態。これは交戦の合間にしばしば見られる。2秒以下の静止は本項目には含まない。
明確な敵対行動項目 (aggressive behavior)	
ボクシング (boxing)	2匹が向かい合い2本足で立って, 前足を素早く動かす行動。非常に長引くものからすぐに終わるものまで様々だが, 本項目では, 相手の反撃(ボクシング)のないものは回数に含まなかった”
交戦 (fighting)	被験体と侵入雄との間に見られる「追跡」「噛みつき」「逃走」を含めた一連の交戦場面。
押さえ込み (pinning)	一方が相手個体の身体を押さえつけ, 相手が2秒以上身動きできない場面。
腹部提示 (submissive posture)	個体が仰向けになり, 相手個体に対して自らの腹部を示す行動。2秒以上にわたるものを一回と数えた。

Figure 1. Body weights of male pups in father-present and father-absent groups from birth to weaning at 30 days of age (a), and from then to 90 days of age (b). * $p < .05$

に統計的検定を行った。群および日齢を要因とした分散分析を行った結果、雄親存在群の平均体重が雄親不在群のそれを有意に上回った ($F(1, 45) = 6.09$, $p < .05$)。また、群と日齢の交互作用も有意であったので ($F(9, 405) = 2.49$, $p < .01$)、単純主効果検定を行った結果、13~15日齢 ($F(1, 450) = 5.13$, $p < .05$)、16~18日齢 ($F(1, 450) = 5.62$, $p < .05$)、19~21日齢 ($F(1, 450) = 6.04$, $p < .05$)、25~27日齢 ($F(1, 450) = 6.94$, $p < .05$)、28~30日齢 ($F(1, 450) = 15.04$, $p < .05$) で、雄親存在群が雄親不在群より有意に高かった。したがって、生後13日以降はほぼ安定して雄親存在群の体重が雄親不在群の体重を上回ると結論できる。

40~90日齢に関しては、記録を行った雄親存在群の雄20匹、雄親不在群の雄27匹についての平均体重を計算した。離乳以前のデータと同様にして分散分析を行った結果、雄親存在群の平均体重が雄親不在群を有意に上回ることが分かった ($F(1, 45) = 4.98$, $p < .05$)。

2. 雄親行動の将来的効果

(1) オープンフィールド・テスト オープンフィールド・テストにおいて被験体の示した行動の平均生起回数を Figure 2 に示した。通過区画数に関して群およびテスト時間（前半5分後半5分）を要因とした分散分析を行った結果、群の主効果は認められなかった。テスト時間の主効果は有意で、テスト前半より後半の方が通過区画数が有意に減少することが示された ($F(1, 45) = 230.13$, $p < .01$)。また群とテスト時間の交互作用に有意な傾向が認められ ($F(1, 45) = 3.02$, $p < .10$)、テスト時間の後半では、雄親存在群で雄親不在群よりも通過区画数が減少す

Figure 2. Mean numbers of locomotion (a), scratching (b), and rearing (c) of male pups in father-present and father-absent groups during the open-field test. The main effects of the test period were significant ($p < .05$) in locomotion and scratching, and interaction between the test period and group was nearly significant ($p < .10$) in locomotion.

る傾向にあることが分かった。

両群の平均スクラッチ回数はほぼ等しく、10分間で平均3.7回のスクラッチが観察される割合であった。群およびテスト時間を要因とした分散分析を行った結果、群の主効果は認められなかった。テスト時間の主効果は認められ ($F(1, 45) = 23.43, p < .01$)、テスト時間の経過にともなってスクラッチ回数が有意に増大した。なお、群とテスト時間の交互作用については統計的に有意な差は認められなかった。平均レアリング回数についても両群に差はなく、群およびテスト時間を要因とした分散分析の結果、統計的に有意な差は認められなかった。

(2) 攻撃行動テスト 攻撃行動テストにおいて両群の被験体および侵入雄の示した行動の結果を Table 2 に示した。社会的探索項目（接触、臭いかぎ、毛繕い）では、いずれの下位項目においても雄親存在群と雄親不在群との間に有意な差は認められなかった。また、社会的緊張項目（わき腹提示、鼻部接触）についても、両群間で有意差はなかった。

明確な敵対行動項目のなかで、ボクシングは全個体35匹中26匹（74.3%）で観察されたがその生起回数の幅は0～113回と個体差が極めて大きかった。また交戦は全個体35匹中24匹（68.6%）で観察され、生起回数の幅は0～36回で個体差が大きかった。ボクシングおよび交戦の両項目においては群間で統計的に有意な差は認められなかった。

腹部提示と押さえ込みについては、明確な勝敗判定の指標として記録した。被験体による腹部提示はすべて雄親存在群17匹中4匹（23.5%）が示したものであり、雄親不在群の18匹は全く腹部提示を示さ

なかった。カイ自乗検定の結果、腹部提示に関して群間で有意な差が認められた ($\chi^2 = 4.53, p < .05$)。また被験体による侵入雄の押さえ込みは、統計的には有意ではなかったものの、雄親存在群では17匹中11匹（64.7%）、雄親不在群では18匹中7匹（38.9%）と、雄親存在群で不在群のほぼ2倍生起した。

一方、逆に侵入雄による被験体押さえ込みは雄親存在群の被験体に対するものが17場面中5場面（29.4%）、雄親不在群の被験体に対するものが18場面中6場面（33.3%）であり、群間で統計的に有意な差は認められなかった。侵入雄による腹部提示も雄親存在群では17場面中6場面（35.3%）で、雄親不在群では18場面中7場面（38.9%）で、群間で統計的に有意な差は認められなかった。

考 察

1. 雄親の即時的効果

本研究の結果、雄親存在が仔の生存率を高める傾向が認められた。また、雄親の存在は仔の身体発達を促進した。これらの結果は細川（1996）の報告と一致する。本研究は雄親の分離と同居に関して基本的に細川（1996）と同一の手続きを用いている。したがって、本研究においても生存率と体重増加に同様の結果が得られたことは、この手続きによって安定して雄親の即時的効果が得られることを示すものといえる。他方、Elwood & Broom（1978）は本研究と類似した手続きを用いながら、雄親存在が仔の生存率・体重変化に影響をもたらしなかったと報告しているが、それはおそらくリターサイズ統制の影

Table 2. The results of the aggression tests: The numbers, except for pinning and submissive posture, indicate the mean frequencies of the item during the test. For the other items, the incidence percentages of subjects and intruders are indicated.

		item	father-present	father-absent
		(Numbers represent frequency.)		
<i>subject</i>				
social exploration	body contact	41.4	32.2	
	sniffing	21.1	16.4	
	grooming	6.6	9.1	
tensely interaction	nose contact	10.3	5.7	
	side contact	6.8	4.2	
aggressive behavior	boxing	15.4	18.9	
	fighting	9.4	9.6	
		(Numbers represent percentage.)		
		pinning	64.7	38.9
		submissive posture	23.5	0*
<i>intruder</i>				
		pinning	29.4	33.3
		submissive posture	35.3	38.9

* $p < .05$

響であろう。スナネズミは通常、標準的実験室条件下において1度に平均4匹以上の仔を産むことが知られている(Schwentker, 1963; Marston & Chang, 1965)。本研究と細川(1996)の研究では、リターサイズはほぼこの平均産仔数を越えるものであった。これに対して、Elwood & Broom(1978)ではリターサイズが平均産仔数より少ない3匹に統制された。通常の飼育状態では、リターサイズを3匹にした場合、平均産仔数以上である5匹の場合よりも仔の身体発達は促進される(Elwood & Broom, 1978)。したがって、Elwood & Broom(1978)の場合、リターサイズを通常生まれる匹数よりも少なく統制することによって、雌親単独で十分なほど仔の養育が容易となり、その結果雄親存在が仔の生存・体重増加に影響を及ぼさなかった可能性が考えられる。

本研究では、開耳時期について雄親存在の効果が認められ、雄親存在群が雄親不在群よりも早く開耳することが示された。しかし、Elwood & Broom(1978)とは異なり、開眼時期では雄親存在群と雄親不在群との間で差は認められなかった。本研究では、開眼も開耳も完全に両方が開いたと判定できた場合にそれと記録した。また、測定の種類も1日に1回であった。Elwood & Broom(1978)も同様の判定を行っているが、これらの現象が急速に進行することを考えると、もっと感受性の高い判定方法を実施する必要があるかもしれない。

本研究の結果、雄親は成育初期の仔の発達に対して促進的效果をもたらすことが明らかとなった。スナネズミなどのように晩熟性の動物にとっては成育初期の発達の促進は重要な意味を持っている。晩熟性の動物では、仔は未熟な状態で生まれ、養育者の保護がなければ生命を維持できない。したがって、天候の変化による巣の崩壊や捕食者の襲撃などがあった場合、生まれて数時間で自律的に移動可能となる早熟性の動物と異なり、自らの力で移動できない晩熟性の仔は死を迎えるしかない。したがって少しでも発達の早い個体の方が生存の確率が高くなるのである。このように仔の生存に直結する身体発達の促進は、すなわち雄親の適応度を高めることになる。したがってスナネズミの雄親は、次に別の雌との繁殖機会を求めるのではなく、一夫一婦の繁殖形態をとり、仔の養育にエネルギーを費やすよう進化してきたのだといえる。

2. 雄親の将来的効果

オープンフィールド・テストの結果、通過区画数はテスト後半で両群とも減少した。また、スクラッチ行動もテスト後半で増大した。これらの行動は、通常情動状態が安定した場面でそれぞれの生起数が

減、増すると考えられる(Bauer & Gray, 1981)。したがって、両群の被験体は10分間のテストによってある程度新奇環境に適応し、情動状態を安定させたものと考えられる。さらに、通過区画数に関しては、統計的には10%レベルの有意傾向であるが、雄親存在群の方がテスト後半の減少が大きかった。これらにより、雄親存在群は雄親不在群よりも相対的に早く新奇環境に適応し、情動状態を安定させたものと考えられる。このような情動の安定は変化する環境に適応していく上で非常に重要であろう。

続く攻撃性テストにおいては、雄親存在群のみが侵入雄に対して腹部提示を行った。この雄親存在群の腹部提示の回数は侵入雄の示した「押さえ込み」行動の回数にほぼ一致している。また、この行動の性質上、腹部提示が示されるのは相手が押さえ込みなどの攻撃姿勢を行ったときに限られる。したがって、雄親存在群の被験体は、侵入雄の押さえ込みにほぼ対応して腹部提示を行ったと言える。通常動物が腹部を相手個体にさらすという行為は、敗北・服従を意味するものと解釈されている。しかし、同時にこれは服従のサインによってさらなる攻撃を回避する手段でもある(Barnett, 1963)。本研究ではそもそもの攻撃の発生頻度が低かったため、この腹部提示が実際に相手個体の攻撃の回避に有効であったかどうかは明確ではない。しかしながら、一般的には腹部提示によってさらなる攻撃や致命的交戦を回避する可能性が高まることは十分予測できるだろう。このように適切に服従の姿勢を示すことは、自然場面において適応的に生存していくための社会的対処能力の一つと解釈することができる。雄親不在群においてこの行動が完全に欠けていたことは、この対処行動の発達に成育初期の雄親との社会的関わりあるいは社会的学習が重要である可能性を示唆する。

押さえ込み以外の項目では雄親存在の効果は認められなかった。この原因の一つは、本研究で示されたスナネズミの攻撃行動の回数が全体的に低かったことによると考えられる。もともとスナネズミは通常攻撃行動がそれほど多く観察される動物ではないので(e. g., Christenson, et al. 1973)、スナネズミでは攻撃によってなわばりを確保することよりも、むしろ攻撃を回避して生存することの方が、生態場面では重要な意味を持っているのかも知れない。攻撃行動ではなく、服従のサインである腹部提示行動において雄親存在の効果が現れたことは、スナネズミの社会行動の発達を考える上で非常に興味深い。

3. 全体的考察

成育初期の雄親との同居は、成育初期の仔の身体発達および成育後の仔の情動的、社会的発達のいず

れにも適応的促進の影響を与えたといえるだろう。しかし、これらの効果が、雄親の何によってもたらされているのかは本研究の結果からだけでは明らかではない。雄親と仔との特異的な相互作用が重要である可能性もあるが、単に両親がいることによって仔の受けた刺激量が増大したためかも知れない。したがって、本研究で示された効果が、遺伝的な雄親ではなく、他の成体雄あるいは成体雌との同居でも引き起こされる可能性は否定できないだろう。例えば、マウスでも雄親との同居は成育後の仔の攻撃行動を増加させることが示されている (Mugford & Nowell, 1972; Wuensch & Cooper, 1981) が、これは必ずしも雄親との社会的相互作用によって引き起こされるものではなく、単に成体雄の臭いによって引き起こされると考えられている (Wuensch & Cooper, 1981)。しかしながら、スナネズミは自然場面で安定した一夫一婦制を形成して仔の養育を行うことが知られており (Elwood, 1975)、血縁関係にない成体雄や雌が仔に接触することはほとんどないと思われる。したがって、例え他の成体雄や雌によって実験的に同様の効果が示されたとしても、自然場面でその効果を及ぼすのがスナネズミにおいては雄親である以上、これを「雄親の効果」と考えることは適切であると考えられる。

ところで雄親の及ぼす将来的効果は、ほ乳類における雄親の養育行動の進化を考える上で特に重要であると考えられる。前述したようにほ乳類では雌親は基本的に養育から解放されることはない。したがって、雌親による最低限の養育が確保されている以上、多少生存率などが悪くとも、雄親はさらに将来の交尾機会を増加させることによってその損失を補うことができる。しかしながら、たとえ仔が生存したとしても、その仔が繁殖に成功しなければ、雄親の適応度は上昇しない。将来的効果は情動性や社会性など、将来のなわばりの維持や繁殖競争に直接関わるような要因である。したがって、単純な身体発達の促進だけでなく、これらの社会的側面に関して促進的な役割を持つことが、ほ乳類における雄親の養育行動の進化を促進したと考えることができる。

引用文献

- Barnett, S. A. 1963 *The Rat: A Study in Behaviour*. Chicago: Aldine.
- Barnett, S. A., & Dickson, R. G. 1985 A paternal influence on survival of wild mice in the nest. *Nature*, **317**, 617-618.
- Bauer, H. R., & Gray, P. H. 1981 Habituation of open-field escape responses and increase in competing responses in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **18**, 125-128.
- Christenson, T., Wallen, K., Brown, B. A., & Clickman, S. E. 1973 Effects of castration, blindness and anosmia on social reactivity in the male Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Physiology and Behavior*, **10**, 989-994.
- Dewsbury, D. A. 1985 Paternal behavior in rodents. *American Zoologist*, **25**, 841-852.
- Elwood, R. W. 1975 Paternal and maternal behaviour in the Mongolian gerbil. *Animal Behaviour*, **23**, 766-772.
- Elwood, R. W., & Broom, D. M. 1978 The influence of litter size and parental behavior on the development of Mongolian gerbil pups. *Animal Behaviour*, **26**, 438-454.
- Fullerton, C., & Cowley, J. J. 1971 The differential effect of the presence of adult male and female mice on the growth and development of the young. *Journal of Genetic Psychology*, **119**, 89-98.
- Gubernick, D. J., Wright, S. L., & Brown, R. E. 1993 The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus*. *Animal Behaviour*, **46**, 539-546.
- Hartung, T. G., & Dewsbury, D. A. 1979 Paternal behavior in six species muroid rodents. *Behavioral and Neural Biology*, **26**, 466-478.
- 細川裕士・富原一哉 1996 齧歯類における父親行動研究の最近の動向 筑波大学心理学研究, **18**, 9-19.
- 細川裕士 1996 スナネズミにおける仔の発達と雌親の養育行動とに及ぼす雄親の影響 筑波大学心理学研究科修士論文
- Marston, J. H., & Chang, M. C. 1965 The breeding, management and reproductive physiology of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Laboratory Animal Care*, **15**, 34-48.
- Mitchell, G. D. 1969 Paternalistic behavior in primates. *Psychological Bulletin*, **71**, 399-417.
- Mugford, R. A., & Nowell, N. W. 1972 Paternal stimulation during infancy: Effects upon aggression and open-field performance of mice. *Journal of*

- Comparative and Physiological Psychology*, **79**, 30-36.
- Ostermeyer, M. C., & Elwood, R. W. 1983 Pup recognition in *Mus musculus*: Parental discrimination between their own and alien young. *Developmental Psychobiology*, **16**, 75-82.
- Priestnall, R., & Young, S. 1978 An observational study of caretaking behavior of male and female mice housed together. *Developmental Psychobiology*, **11**, 23-30.
- Rood, J. P. 1974 Banded mongoose males guard young. *Nature*, **248**, 176.
- Rosenblatt, J. S. 1967 Nonhormonal basis of maternal behavior in the rat. *Science*, **156**, 1512-1514.
- Schwentker, V. 1963 The Gerbil, a new laboratory animal. *Illinois Veterinarian*, **6**, 5-9.
- Trivers, R. L. 1972 Parental investment and sexual selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971* (pp. 136-179). Chicago: Aldine.
- Waring, A., & Perper, T. 1979 Parental behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). I. Retrieval. *Animal Behaviour*, **27**, 1091-1097.
- Waring, A., & Perper, T. 1980 Parental behaviour in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). II. Parental interactions. *Animal Behaviour*, **28**, 331-340.
- Wilson, S. C. 1982 Parent-young contact in prairie and meadow voles. *Journal of Mammalogy*, **63**, 300-305.
- Wuensch, K. L., & Cooper, A. J. 1981 Prewaning paternal presence and later aggressiveness in male *Mus musculus*. *Behavioral and Neural Biology*, **32**, 510-515.
- (2000.12.13 受稿, 2001.6.6 受理)