

スunksのドメスティケーションに 伴う行動変性に関する研究

辻 敬一郎・石井 澄

(心理学研究室)

§1. ドメスティケーション

ドメスティケーション (domestication) とは、動物を自然の淘汰圧から隔離して経代的に維持し繁殖させる操作をいう。その研究は、種内変異の発生に関わるものであり、それを通じて系統発生の解明に指針を与える。化石資料に依拠することの困難な行動研究の分野において、その意義はとりわけ大きいと言える。それにもかかわらず、ドメスティケーションについては、過去、産業家畜 (狭義の家畜) の改良や研究家畜 (実験動物) の開発という生物工学的問題が先行して、基礎的研究が始まったのは比較的最近のことである。

ドメスティケーションが行動に及ぼす効果としては、生得的解発機制の選択性の減退の事実がフィンチやニワトリなどの鳥類について報告されている (Immelmann, 1962; Lorenz, 1965)。また、実験動物のラットでは、攻撃行動や社会的行動のパターンが希薄である反面、条件づけ学習の成績が高いという報告がある (Boice, 1981b)。これらの所見は、家畜動物とその起源となった野生動物の両母集団から抽出された標本の比較に基づいて得られたものである。しかし、比較法によるかぎり、得られた行動所見の差異をいかなる要因に帰属させるべきかが充分明確にはできない。たとえば、学習能力の評価にあたって、生息環境との隔たりの大きな課題や測定事態が野生個体に一方的に不利に作用する可能性などが考えられるからである。この種の難点を克服して両者の比較を適正化する方法として、互いに別のパラダイムによる学習経験を与えて両群の操作を等価にするとか、野生個体に対する馴化を施すとかの処置が試みられているが、結果は必ずしも一義的とは言えない。

一方、既成の実験動物には退化してしまったようにみえる本来的な行動について、いわゆる「系統発生的消去」(phylogenetic extinction) が起きているか否かが検討されている。いわゆるフェラリゼーション (feralization) の効果の研究がそれである。^{*2)} このやり方は、いわば逆の方向からドメスティケーションの問題を扱うものである。それによれば、野外に放飼された実験動物のラットでは、造巢、集団構造、社会的姿勢、新奇忌避など、野生個体が示すのと類似の行動が観察されている (Boice, 1981a)。

ところで、心理学における従来の行動研究は、マウス、ラットなどごく限られた数の種を中心に、主として実験動物化された個体を対象として進められている。そのために、動物が捕らわれの状態におかれていること自体の効果に関する情報が不足している。一概に捕らわれと言っても、そこには、拘束（優位な運動パターンの制限）、隔離（場所的隔離および食餌や社会的活動の排除）、保護（食餌、同種他個体、シェルターの提供）、馴化（人工的環境への慣れと人間に対する馴化）などの要因の作用が考えられ、事実、動物園に飼育されている動物の行動障害（Morris, 1964; Hediger, 1968）、実験的過密の効果（Calhoun, 1962）、隔離飼育の影響（Markowitz & Woodworth, 1978; Harlow, et al., 1972）、実験者効果などが知られている。個々のドメスティケーションにおいて、それらの要因の比重が必ずしも同じとは言えず、そのような事情が先行諸研究の間の不一致をもたらしている可能性も少なくない。

また、野生動物と実験動物を比較するに当たって、両群の標本がそれぞれの母集団の代表性をもつという保証が得られるか否かも問題となる。野外で捕獲される個体が社会的劣位のものに偏りがちだという報告（Boice, 1973）がある一方、実験動物の側にも、ドメスティケーションの起源が必ずしも明確ではない（Zeuner, 1963; Hyams, 1972）うえ、近交化によって種内変異（近交系間の系統差）が著しくなっているためにいずれをもって代表とするかが決められないという事情があるからである。

以上の諸点を考慮すると、従来のような同一種の野生動物と家畜動物の行動比較が必ずしも適切とはいえない。Price (1984) も指摘するように、実際、研究が多い割にはその成果が充分と言えない現状にある。

§2. 追跡法によるドメスティケーションの効果の検討

1. 研究の発端

われわれは、過去、種内変異を扱う試みの一つとして、近交系マウスの系統比較を行ってきた（辻, 1985）。すなわち、生育環境における移動（回転輪走行活動）や摂食・摂水から、実験環境における移動（オープンフィールド活動）や定位反応に至る、異なる水準の行動をとりあげて、その系統差を観測した。その結果に基づいて、これら個々の行動の特徴を貫く共通項となる系統特性を光刺激に対する反応性に求めることができそうだとの結論に達した。この方向に沿ってさらには、交尾、造巢、育仔、攻撃など、より広範な行動的適応を包括する共通項としての系統特性を把握することが今後の課題である。

その一方で、このような種内変異の事実を発生論的視点から眺めてみると、新たな課題が提出されるように思われる。そもそも、近交系マウスは、それぞれに起点と遺伝的純化の歴史を異にするとは言え、いずれも野生のハツカネズミ（*Mus musculus molossinus*）に由来するもので

あり、行動上に現われる系統差は、近交化過程におけるそれぞれの系統の行動的適応の特殊化を反映したものとみることができる。それはまた、起源となったハツカネズミに「種の可能性」(potentiality)として具わっていた行動的適応の諸様式が顕在化したものとも考えられる。

元来、野生動物は、変動する多様な刺激を含む環境下でその適応を達成しているのであって、その行動的対処は可塑性に富むものである。他方、家畜動物は、二重の意味で行動的適応様式が、起源となったそれと異なる方向への圧を受けてきた。すなわち、ドメスティケーションは通常ごく限られた数の個体を親世代として、閉じられた集団内の交配によって進められるので、近交化や選抜育成のような積極的な遺伝的制御を意図しない場合ですら、結果的には遺伝的純化の方向を辿ることになる。同時にまた、ドメスティケーションは高度に恒常的な環境下での経代的維持を伴い、個体は環境的制御を強く受ける。とりわけ長いドメスティケーションの歴史をもつマウスやラットの場合、これら二つの制御によって受ける効果は著しい。しかし、そのために、系統差としてみられる種内変異の「発生」を改めて追跡することが容易ではなくなってしまっている。

新たに野生個体を起源とするドメスティケーションを再現し、その過程で生じる行動変性を把握するという、いわゆる「追跡法」の意義がそこから導かれる。

2. 対象とする動物種の選定

一般に、動物行動研究においては、対象とする特定の行動が個体のレパートリーに占める位置とその行動の由来とを、個体発生と系統発生の視点から明らかにすることが一つの重要な課題となる。行動発生論にとって、より多くの現生動物を包括する、いわば系統樹の基幹的位置にある動物を対象としたデータの蓄積が急務である。しかしながら、従来、比較心理学の分野で行われている行動的適応の研究では、その大部分にラット、マウスなど齧歯目の実験動物が用いられている。その難点を補うために、本研究を進めるにあたってわれわれは、食虫目 (Insectivora) に注目した。それというのも、この動物群のもつ次のような特徴を重視したからに他ならない(辻, 1981, 1984)。

周知のように、食虫目は、中生代白亜紀に地上に出現した最初の哺乳動物であり、以来、有胎盤類に共通の祖先として多くの動物目を順次分化させながら、自らは進化を規制されて原始性を保持している。Jerison (1973)によると、現生食虫目のEQは0.24~0.82(大部分は0.2~0.5)の範囲にあり、齧歯目(0.15~1.13に分布するが、大部分は0.3~0.9の範囲)に比べてもかなり低く、とくに新皮質が未発達である^{*4)}。このような動物にあっては、行動的適応の機制は総じて単純であり、そのうえ適応放散を可能にするような非特殊的状态にあると推測できる。一方、霊長目が最も新しく食虫目から分岐していることから、両者は密接な類縁関係にあると言える。以上の特徴からみて、食虫目は比較心理学的視点に立つ行動研究にとって有用な動物群であると考

えられる。

それにもかかわらず、最近まで食虫目の動物を対象とする行動研究がなされなかったのは、素性の明らかな被験体が得られなかったことによる。その意味で、本邦で織田・近藤(1972)がジャコウネズミ (*Suncus murinus*) のドメスティケーションを手がけてその実験動物化に成功した功績は特筆されてよい。^{*5)}

ジャコウネズミは、現生食虫目の8科のうちの一つトガリネズミ科ジネズミ亜科ジャコウネズミ属の1種である。この種は、南アジアを中心として、本邦南西諸島からアフリカ東部に至る地域に分布している (Herter, 1975)。^{*6)}

食虫目の種や科の数の多さに示される多様性を考えると、食虫目の実験動物化がジャコウネズミに限られている現状は決して満足すべきものではない。さらに多くの種の実験動物化が望まれる。しかし、とりあえずスルクス(実験動物化されたジャコウネズミ)を対象とした行動研究によって従来欠如していた情報を補う意義は大きい。

3. 野生個体をオリジンとするドメスティケーションの操作

われわれは、1980年以来7回にわたって沖縄県宮古郡多良間村(多良間島)において、トラップによる野生個体の採集を行い、それとともに生息状況や生態に関する情報を入手してきた(辻・石川, 1982)。捕獲した個体は研究室に導入し、心理学実験動物舎内の飼育室で、原則として単飼し、適宜雌雄を同居させて交配した。^{*7)}

本来ならば、遺伝・環境の両要因を独立に制御して、各要因の効果を単離しながらドメスティケーションの効果を追跡することが望ましい。しかしながら、種々の制約から、起源とする標本は、捕獲場所ごとに系(この場合は多良間系)とし、クローズド・コロニーの nonsib-mating で経代的に維持を図ることにした。もっとも、限られた数の野生個体を親世代としているうえ、とくに雌による配偶相手の選好の著しさのために、この方式を続けるうち、積極的な遺伝的純化を意図しなくても、維持集団内の血縁係数が比較的速やかに上昇していくことは避けられない。^{*8)}しかし、ドメスティケーションが、程度の差こそあれ、遺伝的純化を必然的に伴うものだとすれば、この方式はやはりそのシミュレーションとなりうると考えてよからう。

4. 指標行動の選定

ドメスティケーションの効果の追跡にあたって、効果判定の指標となる行動の選定が問題となる。従来の報告の所見が必ずしも一義的でない原因の一つに、学習行動や情動性など、具体的実験環境の影響に敏感な行動項目を問題にしていることが挙げられる。

本研究のドメスティケーションは、行動遺伝学的方法の一つである選抜育成 (selective breeding) のように特定の行動形質に予め着目して作適的な繁殖を行うわけではないので、漢

然と行動を観測しても、変性を見逃してしまうおそれがあるし、この種の追跡法は資料収集が長期間にわたるので、その間に観測手続きに差が生じる危険性もある。その意味で、研究の出発に当たって、当該の種にとって高い適応価をもつと考えられ、量的にだけでなく質的にも多様性をもつ行動型を有力な候補として選んでおく必要がある。

また、異なる水準にわたる複数の行動を併行的に観測することによって、ドメスティケーションに伴う行動変性の時差的進行についても情報が提供される。このような観点から、個体史の初期と成熟後の二つの時点における適応を示すものとして、第1次社会化とみなされる母子関係、第2次社会化とみなされる配偶関係に注目する。前者がキャラヴァン行動 (caravaning behaviour)、後者が性行動 (sexual behaviour) である。

(1) キャラヴァン行動

キャラヴァン行動とは、幼仔が親または他の幼仔の尾根部をくわえて順次連なって移動するという特異な初期行動型である。実験動物のスunksを対象にしたわれわれの従来の観測の結果(辻, 1981, 1984)では、キャラヴァン行動は、5~22日齢の期間に生起し、そのピークは13日齢に位置している。この期間内のキャラヴァンには5種の形成パターンが区別され、視覚機能の発動(10日齢)を境にして非視覚的に解発されるもの (Pattern I と II) から視覚性刺激 (対象の視的運動) によって解発されるもの (Pattern III と V) へと推移する一定の発達の順序性が認められる。⁹⁾ スunksは、ラットやマウスと同様、出生時点では著しく未成熟であるが、初期の運動発達が速くて短期間に自立 (離乳は約16日)、成熟 (性機能発動は約30日齢) する。キャラヴァン行動は、このように急速に発達する運動能力を制御し、母子関係における親主導段階から仔の自立段階への移行を確実にするうえで重要な役割を果たしているように思われる (Tsuji & Ishikawa, 1984; 辻・成瀬, 1985; Tsuji, Matsuo & Ishikawa, 1986)。

(2) 性行動

一方、性行動については、この種の場合、いわゆる交尾排卵によって妊娠が成立することが知られている。同様に交尾排卵するウサギ、イタチなどの場合、卵巢の濾胞が繁殖期中次々と成長・退化を繰り返すが、常時大きな濾胞が存在し、発情ホルモンの分泌が続いていると考えられる。したがって、その間は絶えず発情状態にあって、マウスやラットにみられるような雌の発情周期 (oestrus cycle) が認められない。生殖器系も発情ホルモンの影響下にあって常に交尾に備えている。そして、交尾が行われると、その機械的刺激によって黄体形成ホルモンが分泌され、そこで排卵が起きる。スunksの生殖に関しても内分泌学的検討が過去に行われている (Furumura et al., 1983; Rissman, 1986a; Rissman & Bronson, 1986) が、交尾排卵型の種においては雌雄間の行動的相互作用が配偶関係の成否に重要な作用を果たすと考えられる。

そこで、われわれは、実験動物のスunksを対象に、実験室内のテスト事態における性行動の観測を行った。この所見については別の機会に詳しく報告する予定であるが、これまで約80例の

観測の結果、つぎのような特徴が見いだされた。すなわち、交尾には雄の性衝動が充分高くなければならないが、通常スunksの雌は接近する雄に対して当初は威嚇発声を伴う攻撃的反応を示す。したがって、性的に喚起された雄が雌に対して宥和的行動をとることがその成否を強く規定している。この宥和には、幼仔がキャラヴァン形成時に発するものと類似のパワー・スペクトル成分をもつ発声がとりわけ有効に作用するようと思われるが、時折みられる雌の前で立ち止まって尾をゆっくり振る動作 (tail-wagging) も同様の効果をもつと考えられる^{*10)}。このような宥和によって雌の攻撃的傾向が鎮静されると、雄は雌に接触して、性器探索 (genital investigation) をし、その後雌の移動を接触追跡 (contact-following)^{*11)} しながら途中でマウント (mounting) して性器挿入 (penis thrust) を試みる。そして、不完全な挿入や完全な挿入を繰り返したのち、雌を押え込んだ状態のままでの比較的長い挿入 (7~9 秒の持続) によって射精に至る^{*12)}。交尾までの所要時間は約20分で、この間に少なくとも接触追跡に至らないペアは交尾に至ることがない。逆に、接触追跡までに至ったペアの大部分 (約8割) は交尾までの経過を辿る。

このようなスunksの性行動の特徴の一部は他の研究者の報告と一致している (古村ほか, 1985; Rissman, 1986b)。

5. 研究の現況

以上に述べたように、われわれは、野生動物から出発するドメスティケーションを再現しながら、その過程で生じる行動変性を追跡している。キャラヴァン行動については、形成パターンの発達の順序性などに、すでに初期からその可能性を示唆する所見を得ている。一方、性行動については、野生個体およびドメスティケーション初期にある個体 (1~2 世代) のペアの交尾成功率が著しく低い (4.0%) ことが支障となって研究の進展をみていない。怖らくテスト環境への慣れなど性行動発現を左右する要因の作用に両群間で顕著な差が生じているためであろう。早急にその点に修正を加えて、キャラヴァン行動と併行的に経代的な変化を観測していかねばならないと考えている。

文 献

1. Boice, R. 1973 Domestication. *Psychol. Bull.*, 80, 215-230.
2. Boice, R. 1981a Captivity and feralization. *Psychol. Bull.*, 89, 407-421.
3. Boice, R. 1981b Behavioral comparability of wild and domesticated rats. *Behav. Genet.*, 11, 545-553.
4. Calhoun, J. B. 1962 Population density and social pathology. *Sci. Amer.*, 206, 139-148.
5. Furumura, K., Ohta, K., Yokoyama, A., & Oda, S. 1983 Mammary growth and plasma progesterone level during pregnancy in the house musk shrew, *Suncus murinus* Linnaeus. *Endocr. Jpn.*, 30, 621-630.
6. 古村圭子, 栗木隆吉, 太田克明, 横山 昭 1985 スunksの生殖. 近藤恭司 (監修), スunks—実験

- 動物としての食虫目トガリネズミ科動物の生物学, III-6, 126-139.
7. Hediger, H. 1968 *The Physiology and Behaviour of Animals in Zoos and Circuses*. Dover, New York.
 8. Hyams, E. 1972 *Animals in the Service of Man: 10,000 Years of Domestication*. J. M. Dent & Sons, London.
 9. Jerison, H. J. 1973 *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, New York.
 10. Lorenz, K. 1965 *Evolution and Modification of Behavior*. Univ. Chicago Press, Chicago.
 11. Markowitz, H. & Woodworth, G. 1978 Experimental analysis and control of group behavior. In H. Markowitz & V. Stevens (eds.), *Behavior of Captive Wild Animals*, 107-131. Nelson-Hall, Chicago.
 12. Morris, D. 1964 The response of animals to a restricted environment. In O. G. Edholm(ed.), *The Biology of Survival (Symp. Zool. Soc. London 13)*, 99-120. Zool. Soc. London, London.
 13. 織田銚一, 近藤恭司 1977 野生食虫目の実験動物化. 実験動物, 26, 273-280.
 14. Price, E. O. 1984 Behavioral aspects of animal domestication. *Quart. Rev. Biol.*, 59, 1-32.
 15. Rissman, E. F. 1986a Gonadal influences on sexual behavior in the male musk shrew (*Suncus murinus*). *Horm. & Behav.* (in press).
 16. Rissman, E. F. 1986b Social variables influence female sexual behavior in the musk shrew (*Suncus murinus*). *J. Comp. Psychol.* (in press).
 17. Rissman, E. F. & Bronson, F. H. 1986 Role of the ovary and adrenal gland in the sexual behavior of the musk shrew, *Suncus murinus*. *Biol. Reprod.* (in press).
 18. 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—. 名大文学部研究論集, 哲学, 27, 37-52.
 19. 辻敬一郎 1985 近交系マウスの行動の系統特性の検討—光刺激による活動変化を中心に—. 名大文学部研究論集, 哲学, 31, 43-58.
 20. 辻敬一郎, 石川智彦 1982 リウキニウジャコウネズミ (*Suncus murinus v. riukiuanus*) の生息状況と行動. 哺乳動物学雑誌, 9, 96-103.
 21. Tsuji, K. & Ishikawa, T. 1984 Some observations of the caravaning behavior in the musk shrew (*Suncus murinus*). *Behaviour*, 90, 167-183.
 22. 辻敬一郎, 成瀬一郎 1985 スンクスの行動の諸特性. 近藤恭司 (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, V-15, 459-475.
 23. Tsuji, K., Matsuo, T., & Ishikawa, T. 1986 Developmental changes in the caravaning behaviour of the house musk shrew (*Suncus murinus*). *Behaviour*, 99, 117-138.
 24. Zeuner, F. E. 1963 *A History of Domesticated Animals*. Harper & Row, New York.

註 記

- *1) 家畜化という邦語があるが、いずれにしても行動研究分野ではそれほど馴染みの語ではない。とくに邦語の場合、狭義の家畜(産業家畜)の開発・育成というニュアンスがあるので、過度に限定的になるのを避けて、本稿では原語のまま使用することにした。
- *2) ドメスティケーションの対語として用いられている。野生化。
- *3) 近年、家畜(産業家畜の他、ペット動物、実験動物をも含む飼養動物)の生存権、福祉の問題に対する関心が高まり、それとの関連で行われている研究も少なくない。
- *4) 脳の発達を示す測定として Jerison (1973) が用いたもの。いま、ある種におけるその値を EQ_i と

すると、 $EQ_i = E_i / E_e$ で表される。 E_i は実際の脳の大きさ、 E_e は脳の大きさの期待値である。この式では、体の大きさの要因が考慮され、 $E_e = kPi^{2/3}$ (E : 脳重、 P : 体重) となる。哺乳類の広範な標本に合致する平均値として $k=0.12$ が得られているから、 $E_e = 0.12Pi^{2/3}$ 、これを代入して特定の種における EQ は、 $EQ_i = E_i / 0.12Pi^{2/3}$ によって求められる。本研究で対象とするジャコウネズミ (*Suncus murinus*) の値は 0.29 である。

- *5) ドメスティケーションの世代を重ねて実験動物化された段階にあるものを、そのオリジンとなった野生のジャコウネズミと区別してスunksと呼ぶ。簡略化のために野生のスunksという表現も用いることにする。なお、米国の Dryden はグアム島で捕獲したジャコウネズミの実験動物化を行っている。
- *6) 織田らがドメスティケーションに着手した当初は、九州(長崎県や鹿児島県)にも生息していたが、現在では九州での生存は確認されていない。
- *7) 飼育室にはラット、マウス、ジャービルのケージも置いてある。室内の照明は、日照時間と同期して点灯され、ケージ床面で 300-350 lux の範囲にある。温度は $23.5 \pm 1^\circ\text{C}$ 、湿度は $60 \pm 5\%$ に保ってある。ケージはアクリル樹脂性のもの(30×25×20cm)を用いる。ケージ内には管状(雄用)または容器状(直径 15cm、高さ 18cm の缶に新聞紙を丸めて入れたもの、雌用)のシェルターを入れ、床には木屑を敷いてある。摂食・摂水は常時可能で、餌は最近までネコ用固型飼料を用いていたが、現在は鼠用固型飼料を主とし、時折鶏頭ミンチを与えている。
- *8) ラットやマウスに比べて妊娠率が低く(36.5%)、テスト事態での性行動の観測でも雌が雄が雄に対して強い拒否を示すことが多い。
- *9) Pattern IV は、開眼前の段階の仔に対して示すと同じ働きかけを、仔が行動的に自立していく時期に親の側が試みるという形成パターンで、通常は殆ど出現しない。われわれは、このパターンが母仔関係の発達不全を示すものと考えている。
- *10) 十分に受容的な雌が、追ってくる雄の前で同じ動作を示すこともある。このときは尾だけゆっくりと左右に振る以外に、尾を震わせる、尻を持ち上げたり左右に振ったりするなどのヴァリエーションがある。
- *11) テスト事態を上から観察するかぎり、この行動型はキャラヴァンと類似している。まれには雌をくわえて走ることもある。
- *12) 初発後12時間内に、このシーケンスが2-5回出現する。初回に比べると、2回目以後はシーケンスが簡略化したり、時間的に短縮したりする。

付 記

本研究は、昭和60、61年度文部省科学研究費(一般研究B、課題番号: 60450012)の助成を受けて行われた。