

メスマウスの性的におい選好に及ぼす エストロゲン及びプロゲステロン投与の効果¹⁾

富原 一哉・市來 央子

Beach (1976) は、齧歯類の性的相互作用におけるメスの役割を誘引性 (attractivity), 前進性²⁾ (proceptivity), 受容性 (receptivity) の三つに分けてとらえることを提唱している。誘引性とは、オスの性的相互作用を喚起させる機能を持つ刺激であり、発情時にメスが発するにおいや形態的な手がかりなどを指す。前進性とは、メスがオスに接近したり誘惑したりして、性的相互作用を維持し、交尾の完了に至らせようとするものである。つまり、メスが交尾を求めてオスに対して示す欲求行動を指すともいえる。最後の受容性は、メスがオスの交尾行動を受け入れるのに必要かつ十分なメスの反応の事である。簡単にいうと、オスのマウントに対するロードシス反応あり、交尾におけるメスの完了行動である。

Beach (1976) は、この三つの側面によって、雌雄の複雑な性的相互作用を、刺激反応連鎖的に単純化してとらえようとしていた。つまり、メスの誘因 (attractant) はオスを引き寄せ、性的相互作用を開始させる。これに対しメスは前進的行動を示し、オスは交尾行動を示すよう導かれる。同様に、オスの誘因もメスを引き寄せ、さらにメスに欲求行動、つまり前進的行動を引き起こさせる。それによってオスが交尾行動を示すと、メスもそれを受容し、メスにとっての交尾の完了行動、つまりロードシス反応を示すという図式である。

彼は、このとらえ方によって、メスの行動を厳密に分類しようと考えたのではない。Beach (1976) 自身も述べているように、完了行動と欲求行動を厳密に区別する事は困難であり、また、同一の行動でも、ある時は受容的な

2 メスマウスの性的におい選好に及ぼすエストロゲン及びプロゲステロン投与の効果

機能を有するが、別の場合には前進的な機能を有するということも考えられる。ただし、行動の厳密な分類は困難であるとしても、メスの性行動を理解していく上では、その機能を大まかにとらえていくことは有用である。この三つの分類は、あくまでもメスの行動を理解していく上で助けとなる一つのモデルとしての、概念的定義であると考えられるべきであろう。実際、メスの性行動についての多くの研究が、彼の分類に基づいて行われている。そして、マウスを用いた研究においても同様である。

ただし、メスマウスの前進性に関する研究はあまり多くない。これには、幾つかの原因が考えられる。一つは、性行動の研究の手続きの問題である。Burley (1980) は、オスの性行動を研究するために発展してきた研究手続きが、三つの点でメスの行動の研究に不向きであることを指摘している。第一は、非常に経験を積んだオスに対して、イントルーダとしてメスを投入するため、メスには交尾前に色々な行動を示す機会があまりないということである。第二は、性行動の観察を行うテスト空間が狭いので、交尾行動以外の広範な行動を示しにくいことである。第三は、10分から30分という短い観察時間が、包括的な分析を妨げているということである。

もう一つの問題は、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前進性の指標となるような明確な行動型を持たないということである。しかしながら、マウスには求交尾性がないわけではない。Beach (1976) が述べているように、前進的行動には様々な型があり、ラットではダーティング (darting) やホッピング (hopping) がその指標として用いられている (e.g. Hlinak, 1986; Hlinak & Madlafousek, 1983) が、ハムスターでは、オスに対する接近や、オスの側にいた時間がその指標として多く用いられている (e.g. Beach, Stern, Carmichael, & Ranson, 1976; Johnston, 1979; Steel, 1979, 1980, 1981, 1983)。マウスに関しては、我々は以前の研究において雌雄の性的相互作用の詳細な分析を行い、メスから接近した時の方が、オスから接近した時よりもメスはよくロードシスを示し、オスはメスの膣内へ容易に挿入できることから、メスからの接近がマウスにおける前進的

行動としての機能を持つことを示した（富原・牧野，1991）。また，このメスからオスに対する接近行動とそれに続く受容反応の制御は，複数のオスから交尾相手のオスを選択するときの，メスの積極的な交尾相手選択行動であり（Tomihara, 2005），遺伝的要因（富原，1993），発達的要因（富原・牧野，1992a），環境的要因（富原・牧野，1992b）などが影響を及ぼすことも明らかとされている。

ところで，性的相互作用に影響を与える重要な生理学的／内分泌的要因としては性腺ホルモンを無視することはできない。ラットにおいてはこれらについての多くの研究がなされている。卵巣除去されたメスラットに，プロゲステロンを投与せずにエストロゲン処置だけを行っても，ラットの前進的行動であるホッピングやダーティングなどを引き起こすことは困難である。大量のエストロゲンを卵巣除去（Hlinak & Madlafousek, 1981）あるいは卵巣および副腎除去（Zemlan & Adler, 1977）ラットに投与した場合，ホッピングやダーティングが引き起こされることがあるが，これらの行動について用量依存的な増加は認められない（Gilman & Hitt, 1978; Hardy & DeBold, 1971; Tennent, Smith, & Davidson, 1980）。しかしながら，十分なエストロゲン前処置（Glaser, Rubin, & Barfield, 1983; Hlinak & Madlafousek, 1983）があれば，プロゲステロンはホッピングやダーティングの表出を単に促進する（Edwards & Pfeifle, 1983; Hardy & DeBold, 1971）だけでなく，用量依存的にその効果を発揮する（Fadem, Barfield, & Whalen, 1979; Gilman & Hitt, 1978; Hlinak, 1986; Hlinak & Madlafousek, 1983; Tennent et al., 1980; Whalen, 1974）。したがって，これらの結果は，メスラットにおけるラットの前進的行動はエストロゲンではなく主にプロゲステロンによって制御されていることを示唆している。

一方，マウスはラットとは異なる種であり，メスが示す前進的行動の型も異なるので，そこに関与する神経内分泌的メカニズムもラットとは異なる可能性がある。しかしながら，そもそも性腺ホルモンが先に述べたメスマウスのオスに対する選択的接近行動にどのような影響を与えるのかということに

4 メスマウスの性的におい選好に及ぼすエストロゲン及びプロゲステロン投与の効果

ついて、十分な知見が得られているとは言い難い。そこで、本実験ではメスマウスの前進的行動に対して性腺ホルモンの及ぼす影響を明らかとすることを目的として、卵巣摘出メスマウスにエストロゲンの用量を変化させて処置し、またそれとプロゲステロンを組み合わせ投与したときの、メスのオスに対する選択的接近行動および交尾行動を観察した。なお本研究では、メスのオスに対する前進的な接近行動については、その交尾相手選択機能を重視し、実際の交尾場面ではなく、メスに複数のオスを提示し、そのにおいに基づいて繁殖可能なオスを選択させるにおい選好テストによって評価することとした。

方 法

全般的方法

被験体 被験体として、Jcl:ICR系マウス（九動株式会社，熊本市）を用いた。被験体は8～10週齢で購入し、オガクズを敷いた透明プラスチックケージ（182×260×128mm）に5～6匹で集団飼育した。メスの被験体は9～11週齢時にネンブタール麻酔下で卵巣を摘出した。メスは手術後もそのまま集団で飼育した。オスは9～11週齢時に個別ケージ（136×208×115mm）に移し、以降は個別飼育した。また同時に、オスの被験体に対しては性行動のスクリーニングを行い、後述の性行動テストに用いるオスを選別した。スクリーニングでは、オスの個別飼育ケージにエストロゲン（10 μ g/0.1ml）とプロゲステロン（500 μ g/0.1ml）の投与によって発情させたメス1匹を入れた。その後30分間行動を観察し、複数回の挿入の見られたオスを性行動テストで用いた。また、性行動テストに用いないオスの中から、後述の選好テストで刺激提示に用いるオスを選択し、そのうち半数の精巣をネンブタール麻酔下で摘出した。また、実験を通し、飼育室は室温22 \pm 2 $^{\circ}$ Cに保ち、照明は0:00オン/12:00オフの半逆転明暗サイクルであった。また、えさ（マウス・ラット・ハムスター用飼育繁殖用固形飼料；日本クレア株式会社），

水は常に自由摂取とした。

装置 後述の選好テストでは310×310×210mmの透明アクリル製ボックスを装置として使用した。装置の裏側壁面には，上端から40mm，右端，左端からそれぞれ40mmの位置に80×80mmのパソコン用のファン（DC BRUSHLESS FAN MODEL PL80S12M）を2器取り付け，ACアダプタ（4.5V，10A）によって電源を供給した。また，黒色不透明の仕切り板3枚によって装置内をT字形に3つに区切った。装置内部のスペースは，2つの小室が140×148×200mm，大室が140×300×200mmだった。大室と，2つの小室との間の仕切り板は2枚使用し，10mmの間隔を開けて平行に設置した。小室側の仕切り板には，上端から40mmの部分に，直径約20mmの穴を6つ開けた。もう1枚の大室側の仕切り板には，上端から145mmの部分に，同じく直径20mmの穴を6つ開けた。このように小室と大室の間は，穴の位置の異なる2枚の板によって仕切られているため，互いに不可視であるが，ファンによって小室側から大室側へそれぞれ空気が運ばれるようになっていた。

刺激オスの提示には，金網製の提示用ボックス（80×80×100mm）を用いた。ボックスの下に90×100mmのプラスチック製の受け皿を置き，その中にそれぞれ刺激オスの飼育ケージ内のオガクズを敷いた。

また，選好テスト用装置の上方に約1mの位置にビデオカメラ（Panasonic NV-C5）を設置し，被験体の行動をデジタルビデオ（SONY DVM60）に録画した。

続いて行われた性行動テストでは，オスを個別飼育しているケージをそのまま行動観察に用い，カメラ（SONY TRV30）をケージ前方約1.5mの位置に設置して，被験体の行動をビデオ（SONY DVM60）に録画した。

手続き 選好テスト：メスに選択される刺激用のオスとしては，精巢摘出オスと未処置オスをペアにして用いた。実験では，まずメスをテストボックスの大室に入れ，ファンのスイッチを入れて10分間馴化させた。その後一旦ファンを止め，オスの入った提示用ボックスをテストボックスのそれぞれの小室に投入した。2匹の刺激オスの左右の位置は，各群において均等となる

6 メスマウスの性的におい選好に及ぼすエストロゲン及びプロゲステロン投与の効果

ようにカウンターバランスを取った。続いて AC アダプタの電源を入れてファンで風を送り、テストを開始した。テスト時間はファンが回りだしてから15分間とした。実験終了後ビデオ録画を再生し、15分間のテスト時間中に、左右のそれぞれ小室用に対し、メスが仕切り板の穴に鼻先を入れてにおいを嗅いだ回数と総時間を測定した。

性行動テスト：選好テスト終了後、引き続いて性行動テストを行った。被験体のメスを性行動テストの相手オスのケージに30分間入れ、ビデオカメラによって行動を撮影した。性行動テストで用いる相手オスは、選好テストで用いる刺激用のオスとは別の個体であった。テスト終了後ビデオを再生し、テスト期間中に相手オスが示したすべてのマウントの回数と、オスのマウントに対してメスが示したロードシスの回数を記録した。なお、本実験では全く発情していないメスも被験体として用いられており、この場合オスは両前足をメスの脇腹に置く完全な形のマウントを示すことは困難であるので、不完全であってもオスの腰部にスラストが認められれば、どの群においてもそれをマウントの試みと判定し、マウントの生起に含めた。

分析 選好テストについては、におい嗅ぎの回数と時間のそれぞれについて、両方のオスへのにおい嗅ぎの総数に対する未処置オスの選択率（ $100 \times$ 未処置オス / 両方のオスの和）を算出した。性行動テストについては、30分のテスト時間中に生起したすべてのマウント回数を分母として、ロードシス商（ロードシス回数 / マウント回数）を算出した。これらについて、エストロゲンの用量を独立変数とした1要因分散分析を行い、下位検定が必要な場合は Fisher の LSD 法を用いた。

また、選好テストについては、未処置オスに対する選択率の有意性を検証するため、各群の選択率に関して50%を母集団の平均値と仮定した1標本の平均値との差についての t 検定を行った。

実験 1

卵巣摘出手術の10日後、メスを無作為に5群に分け、それぞれにエストロ

ゲン0.4, 5, 10, 50 μ g/0.1ml か溶媒のセサミオイル0.1ml (0 μ 群) を皮下投与した。内訳は, 0 μ 群 8匹, 0.4 μ 群 9匹, 5 μ 群 8匹, 10 μ 群 8匹, 50 μ 群 8匹であった。さらに, エストロゲン投与の2日後にプロゲステロン500 μ g/0.1ml をすべてのメスに投与した。プロゲステロン投与6時間後に選好テストを開始した。選好テストでは, 精巢摘出された4匹と未処置の4匹, 合計8匹のオスを刺激オスとして用いた。性行動テストではスクリーニングによって選別された10匹を相手オスとして用いた。

実験2

卵巣摘出手術の10日後, メスを無作為に3群に分け, それぞれにエストロゲン5, 50 μ g/0.1ml か溶媒のセサミオイル0.1ml (0 μ 群) を皮下投与した。内訳は, 0 μ 群14匹, 5 μ 群14匹, 50 μ 群13匹であった。さらに, エストロゲン投与の2日後にセサミオイル0.1ml をすべてのメスに投与した。オイル投与6時間後に選好テストを開始した。選好テストでは, 精巢摘出された3匹と未処置の3匹, 合計6匹のオスを刺激オスとして用いた。性行動テストにはスクリーニングによって選別された10匹を相手オスとして用いた。

結果

実験1

選好テストの分析にあたって, 5 μ 群においてひとつの穴に対して極端に固執した被験体が1匹いたので, これを分析から除外した。未処置オスの選択率は, その持続時間 (Fig. 1 A) においても回数 (Fig. 1 B) においても, 5 μ 群を頂点とする逆U字型の用量依存的変化を示したが, 分散分析の結果, これらの変化は統計的に有意ではなかった (時間: $F(4/35)=1.81$, $p=.15$; 回数: $F(4/35)=1.31$, $p=.29$)。一方, t検定の結果は, 5 μ 群においてのみ有意に50%を上回り (時間: $t(6)=2.52$, $p<.05$; 回数: $t(6)=2.64$, $p<.05$), この群のメスが未処置オスを好んでにおい嗅ぎを行ったことを示した。

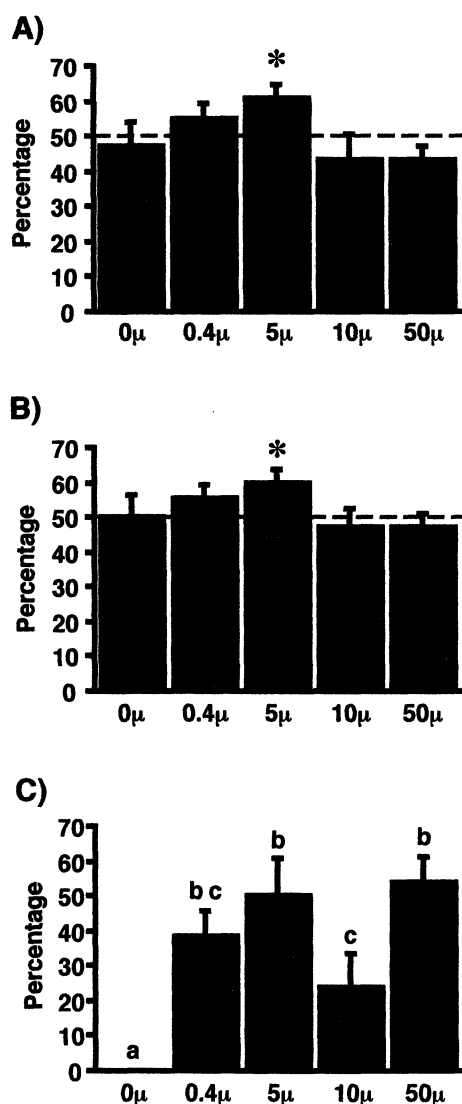


Fig. 1 実験1における各用量のエストロゲンを投与されたメスマウスの、選好テスト中における探索における未処置オス選択率（時間：A，回数：B）と性行動テストにおけるロードシス商（C）。*は5%水準で有意にその群の選択率が50%から逸脱していることを表す。また、異なる文字が付記されている群間には5%水準で有意な差がある。

性行動テストにおいては、メスのロードシス商（Fig. 1 C）に対してエストロゲンの投与用量に有意な効果が認められ（ $F(4/36)=7.69, p<.001$ ），下位検定の結果，エストロゲンを投与された4群は，オイルのみを投与された0 μg 群より高いロードシス商を示し，中でも5 μg 群と50 μg 群は同じエストロゲン投与群である10 μg 群よりもさらに高い値を示すことが明らかとなった。

実験 2

選好テストにおける未処置オスの選択率は、その持続時間 (Fig. 2 A) においても回数 (Fig. 2 B) においてもエストロゲンの用量に依存的な増加を示したが、分散分析の結果は有意傾向にとどまった (時間: $F(2/38)=3.12$, $p=.056$; 回数: $F(2/38)=2.48$, $p=.097$)。一方、t 検定の結果は、 0μ 群におい

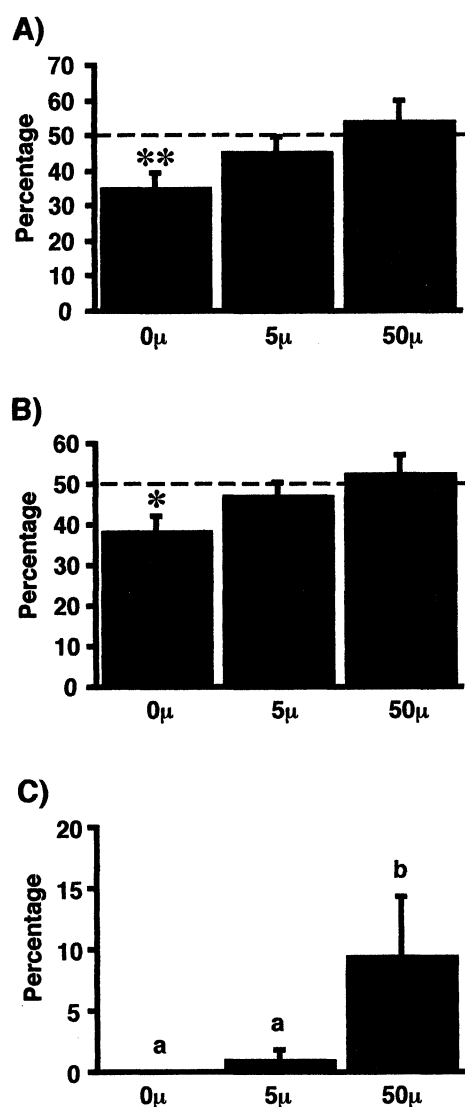


Fig. 2 実験 2 における各用量のエストロゲンを投与されたメスマウスの、選好テスト中における未処置オス選択率 (時間: A, 回数: B) と性行動テストにおけるロードシス商 (C)。*は 5% 水準で、**は 1% 水準で有意にその群の選択率が 50% から逸脱していることを表す。また、異なる文字が付記されている群間には 5% 水準で有意な差がある。

てのみ50%を有意に下回ることを示し（時間： $t(13)=3.36$, $p<.01$; 回数： $t(13)=2.85$, $p<.05$ ），この群のメスが未処置オスよりも去勢オスを好んでにおい嗅ぎを行ったことを明らかにした。

性行動テストにおいては，メスのロードシス商（Fig. 2 C）に対してエストロゲンの投与用量に有意な効果が認められ（ $F(2/37)=3.63$, $p<.05$ ），下位検定の結果， 50μ 群は， 0μ 群および 5μ 群より高いロードシス商を示すことが明らかとなった。ただし，実験1とは異なり， 50μ 群においてもメスの示したロードシス商は非常に低く，平均で約10%にすぎなかった。

考 察

本研究の結果は，繁殖可能なオスに対するメスマウスの選択的接近行動が，外因性のエストロゲンの用量によって変化することを示したが，その変化の様相は，もうひとつの性腺ホルモンであるプロゲステロンの有無によって大きく異なるものとなった。エストロゲンにプロゲステロンを組み合わせ投与した実験1では，選好性テストにおける未処置オスの選択率が 5μ 群においてのみ有意に50%より高く，この測度がエストロゲンの投与用量に対して逆U字型の変化をすることが示唆された。これは生理学的レベルを超える用量のエストロゲンが，メスの未処置オスに対する選択的接近行動を逆に抑制したことを予測させる。一方，プロゲステロンを投与しなかった実験2では，統計的には有意傾向に留まったが，未処置オスの選択率におけるエストロゲン用量依存的変化は，1次関数的な単調増加傾向を示した。プロゲステロンが投与されない場合は，生理学的レベルを超えるエストロゲンがそのまま用量依存的にメスの未処置オスに対する選択的接近行動を促進したことから，実験1で認められた高用量のエストロゲンの抑制効果は，エストロゲンそのものではなく，むしろプロゲステロンによって媒介されていると考えられる。

エストロゲンは，視床下部腹内側部など性行動の調節に重要だと考えられ

ている部位のプロゲステロン受容体の発現を促進する (see McCarthy & Becker, 2002)。通常プロゲステロンはエストロゲンの正のフィードバック作用を増強しメスの発情を促進するが、逆に大量のプロゲステロンはゴナドトロピンの分泌を抑制し、長期的には次の排卵と発情を抑制する方向に働く (see 佐久間, 1999)。したがって、実験1で見られた生理学的レベルを超えるエストロゲンを投与されたメスの未処置オスに対する選択的接近行動の抑制効果は、そのようなプロゲステロンによる抑制機構を反映したものかもしれない。

ところで、実験2における 0μ 群では、未処置オスの選択率は50%より有意に低く、去勢オスを選好したのに対し、実験1の 0μ 群は未処置オスと去勢オスの両方に対してほぼ等しい反応を示した。これは、プロゲステロンの単独投与でも、未処置オスに対する選好性を相対的に上昇させる可能性を示唆する。ただし、今回の実験はプロゲステロン単独の効果を直接測定するものではなかったため、この点については今後より詳細な検討が求められるだろう。

また、実験1と実験2の 0μ 群で示された未処置オス選択率における相違は、性行動テストで示されたロードシス商の結果と大きく異なっている。メスのロードシスに対しては、プロゲステロンの単独投与は何の効果も及ぼさず、実験1の 0μ 群のメスは、実験2の 0μ 群と同様、オスのマウントに対して全くロードシスを示さなかった。加えて、実験1の 50μ 群では、メスは高いロードシス商を示したにもかかわらず、選好テストにおける未処置オスに対する選択率は50%を越えなかった。これらの結果は、ラットの前進的行動と同様に、マウスにおいても、オスに対する選択的接近行動に関わる中枢メカニズムは、ロードシス促進に関わる中枢メカニズムとは相違があるかもしれないことを示唆する。

全体として今回の結果は、メスマウスの選択的接近行動に対しては、エストロゲンのみではなくプロゲステロンが重要であることを示唆するものとなった。先述したように、ラットの前進的行動であるホッピングやダーティング

の発現に対しても同様にプロゲステロンが重要な役割を果たすことを示す結果が得られているので、プロゲステロンは種を越えて、行動型を越えて、メスの前進性の調節に主要な関与を行っている可能性があると考えられる。

引用文献

- Beach, F. A. (1976). Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. *Hormones and Behavior*, 7(1), 105-138.
- Beach, F. A., Stern, B., Carmichael, M., & Ranson, E. (1976). Comparisons of sexual receptivity and proceptivity in female hamsters. *Behav Biol*, 18(4), 473-487.
- Burley, R. A. (1980). Pre-copulatory and copulatory behaviour in relation to stages of the oestrous cycle in the female Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Behaviour*, 72(3-4), 211-241.
- Edwards, D. A., & Pfeifle, J. K. (1983). Hormonal control of receptivity, proceptivity and sexual motivation. *Physiol Behav*, 30(3), 437-443.
- Fadem, B. H., Barfield, R. J., & Whalen, R. E. (1979). Dose-response and time-response relationships between progesterone and the display of patterns of receptive and proceptive behavior in the female rat. *Horm Behav*, 13(1), 40-48.
- Gilman, D. P., & Hitt, J. C. (1978). Effects of gonadal hormones on pacing of sexual contacts by female rats. *Behav Biol*, 24(1), 77-87.
- Glaser, J. H., Rubin, B. S., & Barfield, R. J. (1983). Onset of the receptive and proceptive components of feminine sexual behavior in rats following the intravenous administration of progesterone. *Horm Behav*, 17(1), 18-27.
- Hardy, D. F., & DeBold, J. F. (1971). The relationship between levels of exogenous hormones and the display of lordosis by the female rat. *Hormones and Behavior*, 2(4), 287.
- Hlinak, Z. (1986). Estradiol plus progesterone treatment and precopulatory behavior in prepubertally ovariectomized female rats: dose-response relationships. *Horm Behav*, 20(3), 263-269.
- Hlinak, Z., & Madlafousek, J. (1981). Estradiol treatment and precopulatory behavior in ovariectomized female rats. *Physiology & Behavior*, 26(2), 171.
- Hlinak, Z., & Madlafousek, J. (1983). Estradiol plus progesterone treatment and precopulatory behavior in ovariectomized female rats. *Physiology & Behavior*, 30(2), 221.

- Johnston, R. E. (1979). Olfactory preferences, scent marking, and "proceptivity" in female hamsters. *Horm Behav*, **13**(1), 21-39.
- McCarthy, M. M. & Becker, J. B. (2002). Neuroendocrinology of Sexual Behavior in the Female. In J. B. Becker, S. M. Breedlove, D. Crews & M. M. McCarthy (Eds.) *Behavioral Endocrinology (second edition)*. Cambridge: MIT Press. Pp.115-151.
- 大島 清 (1989). 脳と性欲—快樂する脳の生理と病理 共立出版株式会社
- 佐久間康夫 (1999). 内分泌生理学講義 丸善株式会社
- Steel, E. (1979). Short-term, postcopulatory changes in receptive and proceptive behavior in the female Syrian hamster (*Mesocricetus auratus*). *Horm Behav*, **12**(3), 280-292.
- Steel, E. (1980). Changes in female attractivity and proceptivity throughout the oestrous cycle of the Syrian hamster (*Mesocricetus auratus*). *Anim Behav*, **28 Pt 1**, 256-265.
- Steel, E. (1981). Control of proceptive and receptive behavior by ovarian hormones in the Syrian hamster (*Mesocricetus auratus*). *Horm Behav*, **15**(2), 141-156.
- Steel, E. (1983). Female sexual behaviour: roles of gonadal hormones in the Syrian hamster. *Physiol Behav*, **31**(4), 453-459.
- Tennent, B. J., Smith, E. R., & Davidson, J. M. (1980). The effects of estrogen and progesterone on female rat proceptive behavior. *Horm Behav*, **14**(1), 65-75.
- 富原一哉 (1993). 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**(1), 17-23.
- Tomihara, K. (2005). Selective approach to a male and subsequent receptivity to mounting comprise mate-choice behavior of female mice. *Japanese Psychol Res*, **47**(1), 22-30.
- 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**(5), 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), 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.
- Whalen, R. E. (1974). Estrogen-progesterone induction of mating in female rats. *Horm Behav*, **5**(2), 157-162.
- Zemlan, F. P., & Adler, N. T. (1977). Hormonal control of female sexual behavior in the rat. *Horm Behav*, **9**(3), 345-357.

注

- 1) 本論文は第2著者の卒業論文(平成16年度)のデータを再分析したものである。
- 2) 富原(1993)および富原・牧野(1991, 1992a, b)では proceptivity の訳として「求交尾性」を用いたが、本論文では本来の語の意を重視し、大島(1989)の用いた「前進性」の訳を採用した。