

氏名(本籍) かの 鹿 また 股 こう 幸 き 喜

学位の種類 博 士 (農 学)

学位記番号 農 第 6 1 7 号

学位授与年月日 平 成 1 2 年 2 月 1 0 日

学位授与の要件 学位規則第 4 条第 2 項該当

学位論文題目 動物園動物における性行動およびフレイメン行動に関する研究

論文審査委員 (主 査) 教 授 鈴 木 惇
教 授 佐 藤 英 明
教 授 山 岸 敏 宏

論文内容要旨

動物園動物における性行動およびフレーメン行動に関する研究

動物園の歴史は大陸発見時代にさかのぼり、珍しい動物をヨーロッパに運び王への土産物として献上したことに始まる。それ故、王や貴族のコレクションとして成立してきた動物園は、長い間見世物や一部の特権階級の慰楽を目的として設置されてきた。その後、興味の内容が科学的なものへ変化するにつれて、動物園の性格も現在では博物学や動物学へ寄与するものが多くなってきている。一方、日本では1882年の上野動物園が始まりとされておりヨーロッパやアメリカと比べて歴史も浅く、その役割も学問的には今後の進展を期待されているにとどまっている。その中で、1980年以降、動物園が果たす使命として野生動物を保護し維持する、いわゆる「種の保存」が大変重要なものと考えられるようになってきている。例えば、現在、世界で絶滅に瀕している野生動物は200種を越えており、日本ではトキ、イリオモテヤマネコ、ニホンカワウソなどの動物種が自然条件下で繁殖し、増殖することは非常に難しい状態になっている。

一般に、動物園では野生動物を雌雄1頭ずつ飼育しているが、動物園で繁殖する例は非常に限られている。飼育形態が野生状態と大きく異なっていることが一因として挙げられるが、野生での生殖行動を把握していないことが実状である。また、産業動物の家畜に比べ、生殖生理学的にも研究データがほとんどなく人工授精などの繁殖技術の応用も限られている。したがって、動物園で飼育している動物（以下、動物園動物）を繁殖させるには、生殖行動を観察し対象動物特有の生態を的確に把握することが重要と考えられる。

本論文では、ニホンカモシカの性行動および動物園動物のフレーメン行動について研究した。フレーメン行動は生殖行動の中でよく見られ、動物は上唇を巻き上げ口を半開する特有のポーズを示す。実験動物では、フレーメン行動は尿や外分泌腺等からの分泌物中に含まれる不揮発性の性フェロモンを鋤鼻器を介して副嗅覚系で感知する役割を持つことが報告されており、この行動の特徴を把握することは生殖行動を知る上で重要と考えられる。このように、フレーメン行動は生殖行動の中で特異な行動であるが、これまでに動物園動物についての研究はほとんどなされていない。以上の背景下で、本研究では、仙台市八木山動物園で飼育されているニホンカモシカの性行動およびアミメキリン、フタコブラクダ、シロサイとニホンジカを中心として9種の動物園動物および比較としてヤギ、ウシ、ウマ、ヒツジとブタの家畜5種についてフレーメン行動を明らかにしようとした。

1. ニホンカモシカの性行動

1) 雌の発情期間は秋季から冬季までの4～5ヶ月間で、発情期間は加齢に伴って長くなり開始日は早く終了日は遅くなる傾向が認められた(図1)。性成熟年齢は2歳8ヶ月から3歳8ヶ月の間であった。発情周期は最長が 20.2 ± 1.5 日、最短が 19.1 ± 1.0 日で、発情回数が多い個体で7～9回、少ない個体で5～6回であった。発情持続日数は最長 3.7 ± 0.7 日、最短で 3.0 ± 1.4 日であった。発情徴候の特徴としては、動作が落ち着かなくなり鳴いたり尾を振ったり食欲が減退するなどが見られた。発情時には、外陰部が腫脹し粘液の放出が見られ(図2、図3)、この粘液をスライドグラス上に塗沫風乾するとシダ状の結晶像が出現した(図4)。

尿中プロジェステロンを妊娠および非妊娠個体で調べた結果、妊娠個体では妊娠4カ月目にピークを示し(4.2 ng/ml)、帝王切開による分娩後は急速に低下した(図5)。非妊娠時では、一年を通じて低い値を推移したが、個体間に違いが見られ発情期に濃度が急増する例とほとんど変化しない例が観察された(図6)。

2) 雄の交尾行動には、一連のパターンが認められた。すなわち、雌を追いかける行動から蹴る行動になり、雌の外陰部に鼻を近づけてにおいを嗅ぎフレーメンを行った後(図7)、交尾行動を示した。交尾は両前肢で雌の腹部を挟みつけるようにして行った(図8)。

2. 各種動物のフレーメン行動

1) ウシ科(ニホンカモシカ、アフリカスイギュウ、バーバリシープ)におけるフレーメン行動

いずれの動物種でも雄個体は雌尿に対して直接あるいは排尿跡を嗅いだ後フレーメンを示し、雄ニホンカモシカでは雌の外陰部に鼻を近づけてにおいを嗅ぎ、フレーメンする例が観察された。

2) キリン科アミメキリンにおけるフレーメン行動

アミメキリンの雄で見られたフレーメンは、必ず雌の尿を舌で受け取ってから出現した(図9)。この行動は、妊娠雌あるいは子どもの雌の尿に対しても認められた。一年間を通じて観察した結果、フレーメンは季節に関係なく出現したが月毎の累積回数では1～12回と変動が認められた。平均持続時間は8秒以内であった(図10)。また、雌の性周期中に変動がみられず一定して発現した。外陰部を嗅いでフレーメンをする例は観察されなかった。

3) サイ科シロサイにおけるフレーメン行動

雌の尿に対する雄サイのフレーメン行動を一年間で調べた結果、フレーメンは雌尿が地面に付着したにおいを嗅いでから出現した(図 11)。出現頻度は、季節および雌の性周期に関係なく通年で見られたが、月毎の累積回数は 4 回以内と少なく、一方、平均持続時間は 14~18 秒とアミメキリンより長い傾向であった(図 12)。外陰部に対するフレーメンは観察されなかった。

4) ラクダ科(フタコブラクダ、ラマ)におけるフレーメン行動

フタコブラクダで、雌の排尿および外陰部に対する雄のフレーメンについて一年間調べた。その結果、尿に対するフレーメンは季節に関係なく通年出現したが、繁殖季節を含む 11 月から 3 月に頻度が高く 50 回以上の累積回数であった(図 13、図 14)。外陰部に対するフレーメンは、尿と同様に年間を通じて出現し、累積回数は 9 月に最も多く 18 回を示した(図 15)。いずれの場合も、平均持続時間は 5~10 秒の時間が多かった。また、観察されたフレーメンは交尾行動に直接連動する例はほとんど観察されなかった。一方、幼雄の個体で観察した結果、フレーメンは雌親の尿に対して生後 33 日齢で初めて出現した(図 16)。その後、2 カ月齢から 4 カ月齢にかけて急増したが、以後減少した(図 17)。一方、ラマはフレーメンを全く示さなかった。

5) シカ科(ニホンジカ、キョン)におけるフレーメン行動

ニホンジカで、成雄、去勢若雄、成雌および若雌について尿に対するフレーメンを調べた。その結果、成雄および去勢若雄は妊娠、非妊娠個体のいずれの尿に対してもフレーメンを示した(図 18)。成雌の排尿後のにおいに対するフレーメンの出現は、秋季の繁殖季節で成雄および去勢若雄で頻度が高かった(表 1)。自己あるいは雄対雄、去勢雄対去勢雄間の尿臭に対しては、フレーメンが見られたが、成雌では同性の尿臭に対してフレーメンを示さなかった。外陰部に対してもフレーメンが見られた。一方、キョンはフレーメンを全く示さなかった。

3. 反芻亜目動物における異種尿に対するフレーメン行動

ウシ科(ニホンカモシカ、アフリカスイギュウ、バーバリシープ)、シカ科(ニホンジカ、キョン)およびラクダ科(フタコブラクダ、ラマ)について、異種尿に対するフレーメン行動を調べた。その結果、異種尿(家畜尿 5 種および動物園動物尿 4 種)に対して、ニホンカモシカは家畜尿のうちヤギ雄尿にはフレーメンを示さなかったが、他の家畜および動物園動物の尿すべてでフレーメンが認められた(表 2)。アフリカスイギュウは、ヤギ雄、ヒツジ雄、ブタ雌およびトラ雄尿を除いた異種尿にフレーメンを示し、特にニホンカモシカの尿に対して持続時間が長かった。バーバリシープは、個体差が認められたがヤギ、ブタとトラ尿にフレーメンを示さない傾向があった。ラクダ科では、フタコブラクダの雄

が供試した尿すべてにフレーメンを示したのに対し、同雌およびラマ雄と雌ではいずれの尿でもフレーメンが見られなかった（表 3）。シカ科では、ニホンジカ雄 2 頭を供試したが、両者間で差が認められ個体 1 では家畜と動物園動物尿の両方にフレーメンを示したが、個体 2 では動物園動物尿に対してはフレーメンを示さなかった。（表 4）。一方、キョン雄 3 頭では、いずれの尿に対してもフレーメンを示さなかった。

4. 各種におい物質に対するフレーメン行動

フタコブラクダ成雌雄と幼雄およびニホンジカ成雌雄で、各種におい物質に対するフレーメン行動を調べた。供試したにおい物質として、自然臭、化学臭を含む 37 種類を用いた。その結果、両種間で違いが認められた。すなわち、

1) フタコブラクダでは、成雌は供試したにおい物質すべてに対してフレーメンを示さなかった。成雄では、37 種中 21 種に対してフレーメンを示し、特に焼酎、日本酒、胡椒および馬肉に対して持続時間が長い結果であった（表 5）。次に、フレーメンが見られたにおい物質のうち 5 種類を用い、連続暴露実験を行った。その結果、におい物質を毎回異にして連続暴露した場合毎回フレーメンが認められたのに対し、同一臭を反復して嗅がせた場合フレーメンは最長 3 回までであった（図 19）。幼雄では、連続暴露あるいは反復暴露いずれでもフレーメンは認められなかった。

2) ニホンジカでは、フタコブラクダと同様に成雌は供試したにおい物質にはフレーメンを全く示さなかったが、成雄は、供試したにおい物質 24 種類のうちシカ雌尿とシカ雌被毛に触れた手のみに対してフレーメンを示した（表 6）。この 2 つのにおい物質を反復して連続暴露した結果、シカ雌尿での 1 回に対しシカ雌被毛に触れた手では 5 回までフレーメンが認められたが、持続時間は短くなる結果であった（図 20）。

5. 原臭に対するフレーメン行動

原臭として知られている、6 種類の化学臭に対するフレーメンをフタコブラクダおよびニホンジカで調べた。供試した原臭は、エーテル臭の 1,2 ジクロロエタン、樟脳臭の 1,8 シネオール、麝香の 15-ヒドロキシペンタデカノン酸ラクトン、ハッカ臭の d, l-メントン、刺激臭のギ酸および腐敗臭の二硫化ジメチルであった。対照として精製水を用いた。その結果、

1) フタコブラクダでは、非繁殖季節には成雄が 1,2 ジクロロエタンと 1,8 シネオールにフレーメンを示し、繁殖季節には成雄が 6 種中 4 種に、幼雄が 6 種中 6

種にフレーメンを示した(表7)。成雌はいずれの季節でもすべての原臭に対してフレーメンを全く示さなかった。

2) ニホンジカでは、非繁殖季節には成雄がd, l-メントンのみにフレーメンを示しただけであったが、繁殖季節には6種すべての原臭に対してフレーメンを示した(表8)。成雌はフタコブラクダと同様、両実施期間で供試した原臭すべてにフレーメンを示さなかった。

6. 家畜におけるフレーメン行動

1) 同種および異種尿に対するフレーメン行動

ザーネン種ヤギ、黒毛和種とホルスタイン種ウシ、アラブ種ウマ、大ヨークシャー種と梅山種ブタおよびサフォーク種とコリデール種ヒツジを供試した。その結果、雄ヤギ、雄ウシ、去勢ウマおよび雄ヒツジで同種と異種尿に対してフレーメンが見られた(図21、図22)。一方、これら家畜の雌ではフレーメンが認められなかった。ブタでは、同種尿に対して大ヨークシャー種雌でフレーメンがごく少数例で見られたが、異種尿では見られなかった。

2) 繁殖および非繁殖季節での雄ヤギのフレーメン行動

成雄5頭で季節による影響を調べた結果、フレーメンは供試尿により相違が認められたが、繁殖季節と非繁殖季節で大きな差は認められなかった(表9)。

3) 原臭に対する雄ヤギのフレーメン行動

非繁殖季節では、6種の原臭のうち15-ヒドロキシペンタデカノン酸ラクトンに対して5頭すべてがフレーメンを示さなかったものの、他の5種の原臭ではそれぞれ5頭中2~3頭でフレーメンが認められ個体差があった。繁殖季節では、すべての原臭に対してフレーメンが認められ持続時間も非繁殖季節より長くなる傾向を示した(表10)。

7. ニホンジカの鋤鼻器

実験動物のマウスとラットで、不揮発性の性フェロモンは鋤鼻器を介して副嗅覚系で感知されることや、雄ヤギでフレーメンをすることにより鋤鼻器内部に注入した蛍光色素が流動することが報告されている。そこで、鋤鼻器について動物園動物の報告はほとんどないことから、材料入手が可能であった雄ニホンジカの鋤鼻器について調べた。その結果、鋤鼻器の形態学的特徴として、鋤鼻器は上顎前方中央に認められ、ダイヤモンド型の切歯乳頭両側の切歯管開口部から鼻中隔腹側に一對の細管として存在していた(図23)。さらに、鼻腔横断面像では鋤鼻器は馬蹄型(U字型)として認められた(図24、図25)。

以上、本論文ではニホンカモシカの性行動および動物園動物におけるフレーメン行動について以下の知見を得た。

1) ニホンカモシカの性成熟年齢は2歳8ヶ月から3歳8ヶ月の間であった。発情周期は最長が 20.2 ± 1.5 日、最短が 19.1 ± 1.0 日で、発情回数が多い個体で7～9回、少ない個体で5～6回であった。発情持続日数は最長 3.7 ± 0.7 日、最短で 3.0 ± 1.4 日であった。

2) フレーメン行動は、成雄に強く見られたことから繁殖期には異性の探索に利用される可能性があるが、必ずしも性行動に直接連動して起こるものではなかった。したがって、フレーメン行動は動物の社会行動の中で性行動時での発情個体を発見する以外の要素を持っている可能性がある。

3) フレーメン行動は、同種の尿だけでなく異種の尿に対しても示めされたことから、非揮発性の性フェロモンを感知するための行動として限定されるものではない。

4) 各種におい物質および原臭に対するフレーメン行動から、この行動を引き起こす物質が特定のにおい物質ではないことが示され、におい物質にはフレーメン行動を誘起する共通性の特徴を持っている可能性がある。

5) フレーメン行動が性成熟前にも見られたことから、鋤鼻器官は副嗅覚系の嗅覚器官として生後の早期から作動している可能性が示されたが、各種におい物質に対する結果から性成熟が関係していることも明らかとなり、鋤鼻器官の機能が発達する機構は主嗅覚系の鼻腔内感覚上皮と異なる可能性がある。

6) ニホンジカで鋤鼻器を形態学的に調べた結果、ダイヤモンド型の切歯乳頭両側の切歯管開口部から鼻中隔腹側に一对の細管として存在し、横断面像では馬蹄状に発達していることが認められ、鋤鼻器官は退行器官ではなく嗅覚器官として機能していることが明らかとなった。

これらの知見は、動物園動物においてフレーメン行動が雌の発情期以外にも見られたことから、この行動は生殖行動の中で雌の発情期を発見する役割だけでなく、鋤鼻器を介した副嗅覚系の嗅覚情報を得るために生態行動の中で積極的な役割を担っていることを初めて明らかにしたものであり、動物園で野生動物を繁殖させるのに大きく貢献するものと考えられる。

原著論文

1. 鹿股幸喜、伊沢 学：ニホンカモシカめすの発情周期と徴候について、動物園水族館雑誌、24(3): 61~63, 1982.
2. 鹿股幸喜：飼育下におけるニホンカモシカの性行動の観察、動物園水族館雑誌、31(3): 81~84, 1989.
3. 鹿股幸喜、石井伸一、梅津元昭、正木淳二：雌ニホンカモシカの尿中プロジェステロン様物質の濃度について、動物園水族館雑誌、32(1): 1~3, 1990.
4. 鹿股幸喜、福岡俊文、佐々田比呂志、正木淳二：同種および異種動物の尿に対する牛、馬、豚および羊におけるフレーメン、日本畜産学会東北支部会報、43(1): 17~20, 1993.
5. 鹿股幸喜、南條幸夫、佐々田比呂志、鈴木惇：アミメキリンとシロサイにおけるフレーメンの年間の変化、動物園水族館雑誌、40(4): 127~131, 1999.
6. 鹿股幸喜、武田和浩、佐々田比呂志、鈴木惇：フタコブラクダにおけるフレーメンの年間変化、動物園水族館雑誌、40(4): 123~126, 1999.
7. 鹿股幸喜、池田昭七、佐々田比呂志、鈴木惇：ニホンジカにおけるフレーメンの季節変化、東北畜産学会投稿中, 1999.
8. 鹿股幸喜、池田昭七、佐々田比呂志、鈴木惇、鈴木道男：同種および異種動物の尿に対する動物園動物のフレーメン、東北畜産学会投稿中, 1999.

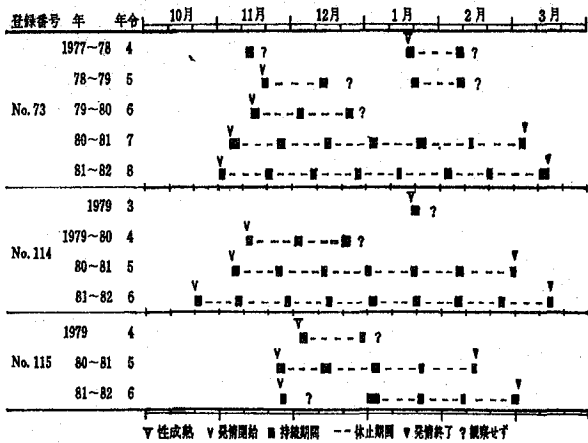


図1. ニホンカモシカの発情持続期間と休止期間

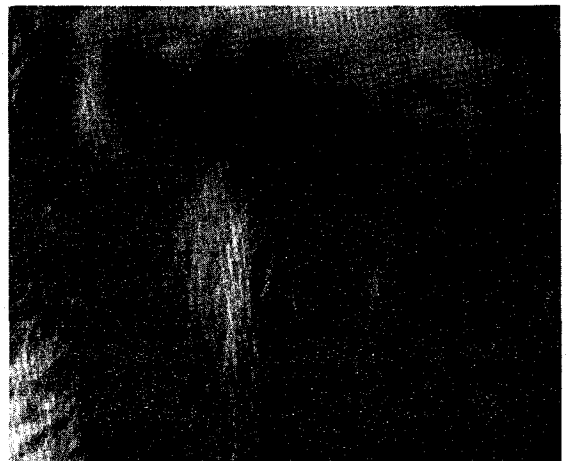


図2. 発情時の腫脹した外陰部



図3. 発情時外陰部からの粘液放出像

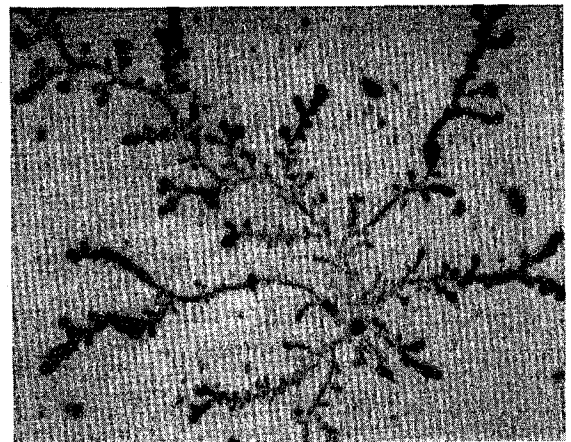


図4. 発情時粘液の結晶像

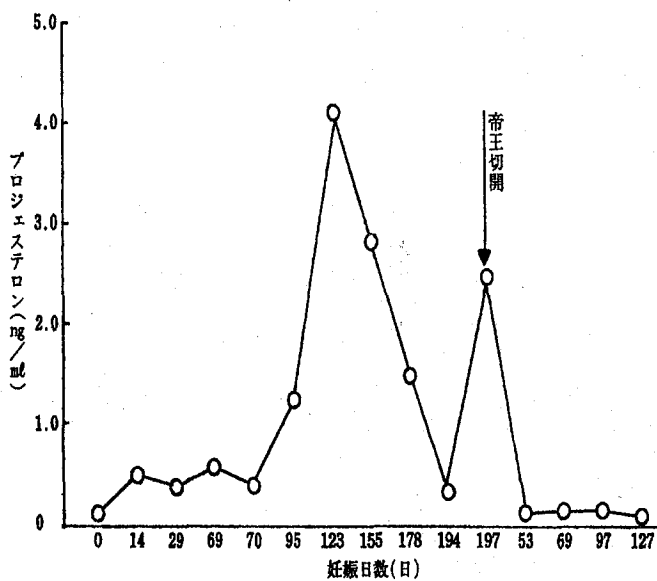


図5. 妊娠ニホンカモシカの尿中プロジェステロン濃度の変化

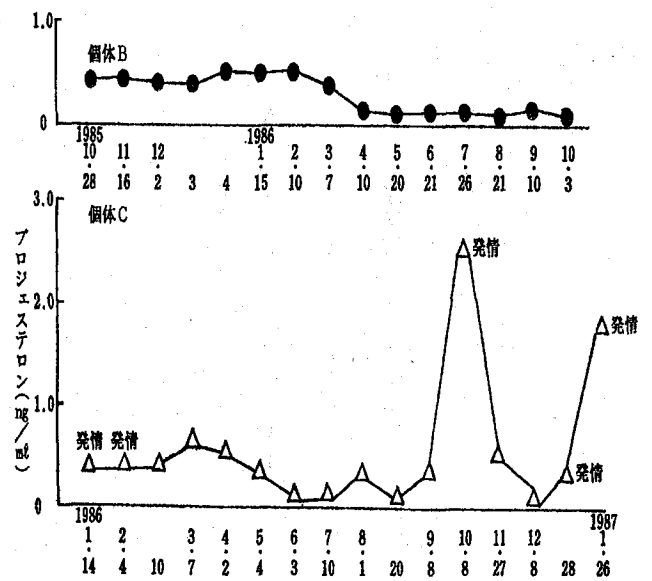


図6. 非妊娠ニホンカモシカの尿中プロジェステロン濃度の季節的变化



図7. 雄ニホンカモシカのフレーメン

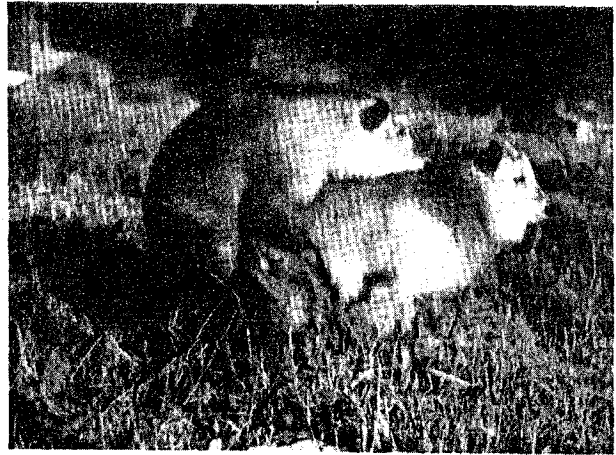


図8. ニホンカモシカの交尾行動

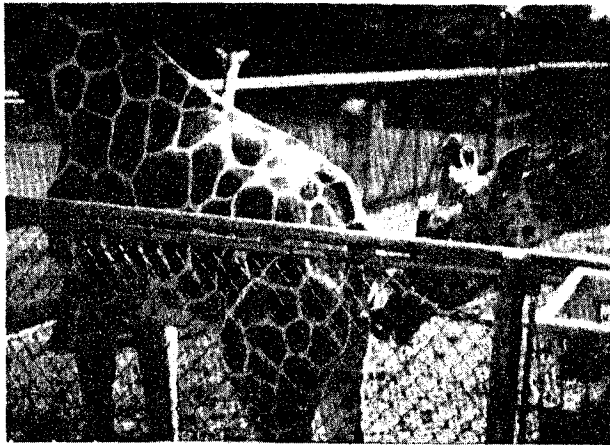


図9. 雄キリンのフレーメン (a) 雌尿をすくいあげる、(b) フレーメン

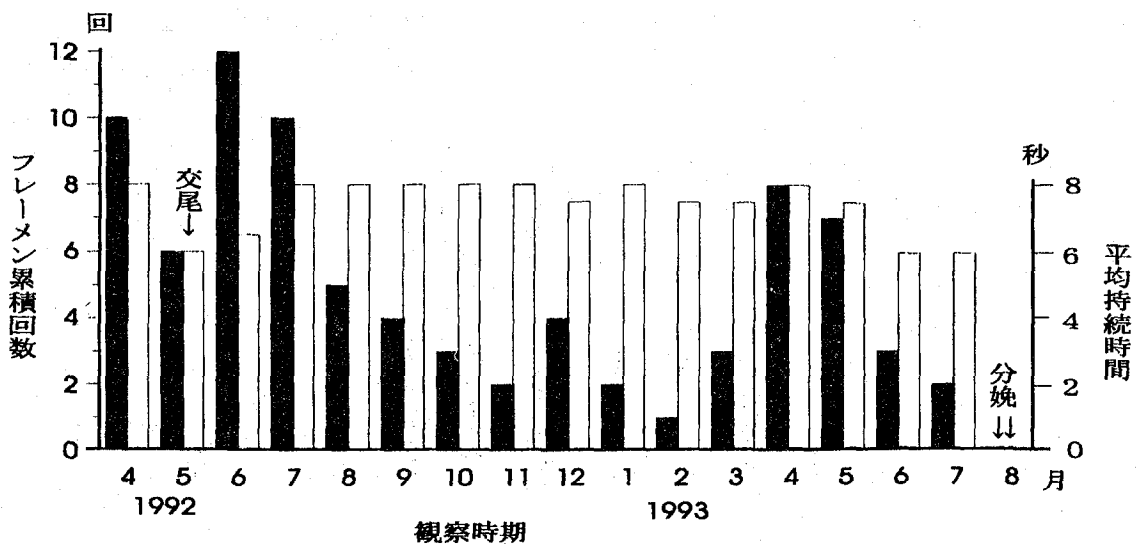


図10. 雌尿に対する雄キリンのフレーメン累積回数 (■) と平均持続時間 (□) の月別変化

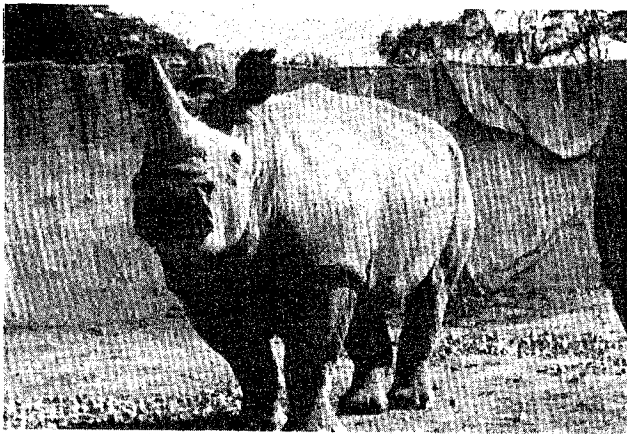


図11. 雄シロサイのフレーメン

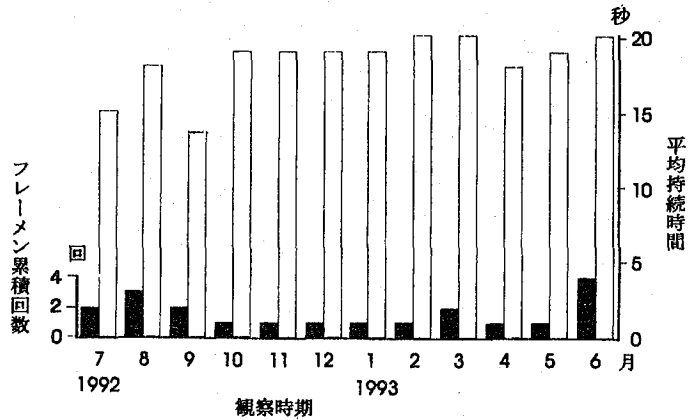


図12. 雌尿に対する雄シロサイのフレーメン累積回数 (■) と平均持続時間 (□) の月別変化



図13. 雄フタコブラクダのフレーメン

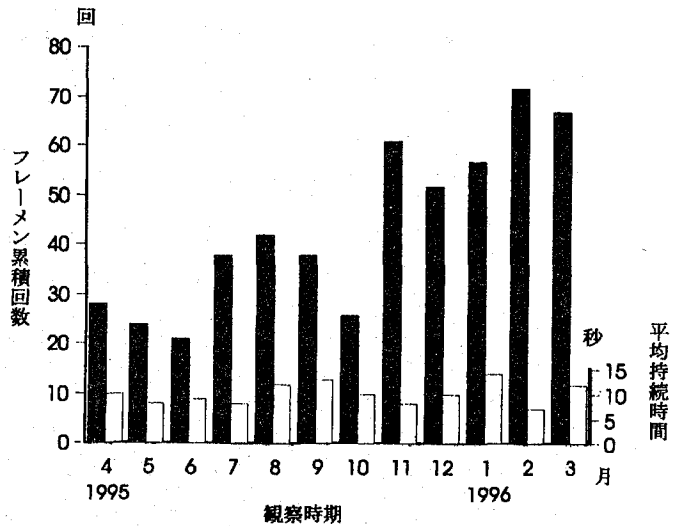


図14. 雌尿に対する雄フタコブラクダのフレーメン累積回数 (■) と平均持続時間 (□) の月別変化

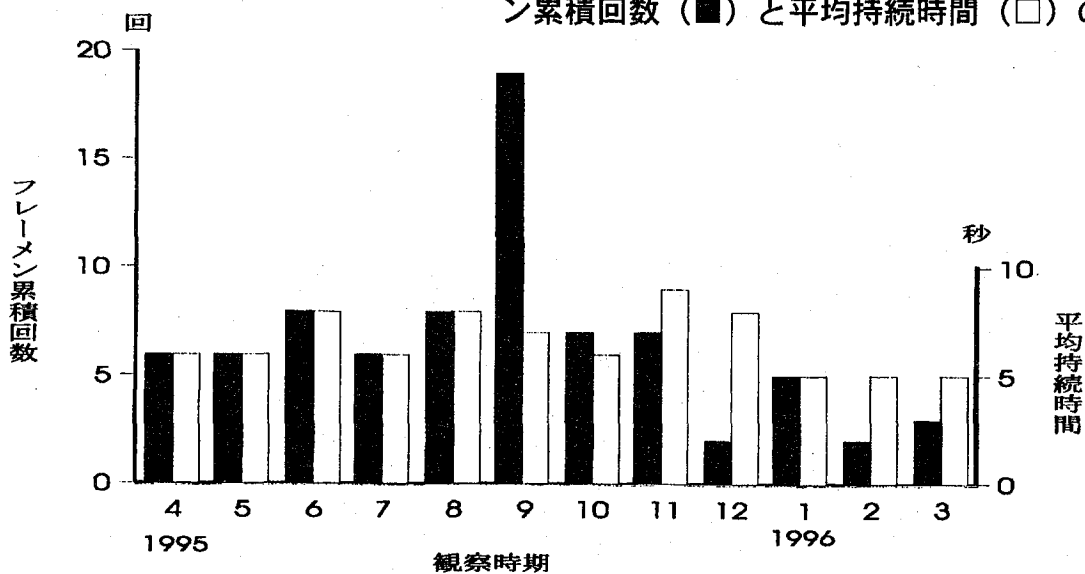


図15. 雌の外陰部に対する雄フタコブラクダのフレーメン累積回数 (■) と平均持続時間 (□) の月別変化



図16. 幼雄フタコブラクダのフレメン

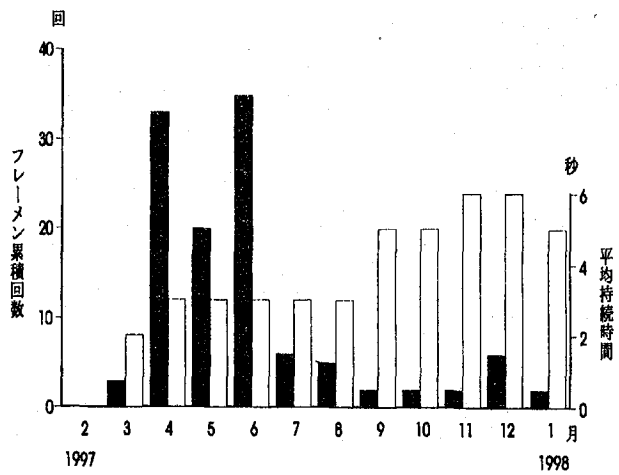


図17. 母尿に対する幼雄ラクダのフレメン累積回数 (■) と平均持続時間 (□) の月別変化



図18. 雄ニホンジカのフレメン

表1 成雌の排尿後に対する雄ニホンジカのフレメン回数と持続時間の季節変化(a)

グループ	個体No.	春 (5月)		夏 (7月)		秋 (11月)		冬 (1月)	
		回数	秒/回	回数	秒/回	回数	秒/回	回数	秒/回
成 雄	N13	1	18	1	13	3	13.3	2	13.5
	N17	1	15	0	—	7	13.5	2	6
	N46	1	13	1	15	10	15.2	3	11
	平均		15.3±2.0(b)		14		14.0±0.8		10.2±3.1
去勢若雄	N26	0	—	1	11	2	16	1	7
	N27	0	—	0	—	2	1	0	—
	N31	0	—	0	—	1	9	0	—
	平均						12.7±2.9		
若雌	N18	0	—	0	—	0	—	0	—
	N28	0	—	0	—	0	—	0	—
	N29	0	—	0	—	0	—	0	—

(a)季節毎に20分間観察した総回数と平均持続時間

(b)平均値±標準偏差

0、—: 反応なし

表2 異種動物尿に対するウシ科のフレーメン回数と平均持続時間 (秒)

供試尿	供試動物				
	ニホンカモシカ ♂	アフリカスイギュウ ♂	♂1	バーバリシープ ♂2	♂3
蒸留水 家畜	-	-	-	-	-
ヤギ (♂)	-	-	-	-	-
ヤギ (♀)	4.9±0.1 ¹⁾ (3)	6.6±0.1 (3)	11.2±0.3 (3)	7.9±0.3 (3)	11.9±0.6 (3)
ヒツジ (♂)	3.4±0.2 (3)	-	9.2±0.3 (3)	7.5±0.2 (3)	7.6±0.5 (3)
ウシ (♀)	3.7±0.1 (3)	7.0±0.2 (3)	11.9±0.2 (3)	9.2±0.2 (3)	11.6±1.4 (3)
ウマ (♂)	3.9±0.2 (3)	2.8±0.1 (3)	8.3±0.2 (3)	6.9±0.2 (3)	5.3±1.2 (3)
ブタ (♀)	3.2±0.0 (3)	-	1.4±0.0 (3)	-	-
動物園動物					
トラ (♂)	1.8±0.3 (3)	-	-	-	1.5 (1)
アフリカゾウ (♂)	8.7±1.5 (3)	5.3±0.1 (3)	11.8 (1)	13.0 (1)	15.5±0.9 (3)
フタコブラクダ (♂)	4.7±0.1 (3)	4.4±0.1 (3)	7.8 (1)	8.6 (2)	6.0 (1)
ニホンカモシカ (♀)	*	22.3±0.1 (3)	24.9±0.6 (3)	29.2±0.3 (3)	15.9±2.3 (3)

¹⁾ 平均値±標準偏差 * : 実験を行わなかった - : 反応なし
(): 反応した回数

表3 異種動物尿に対するラクダ科のフレーメン回数と平均持続時間 (秒)

供試尿	供試動物			
	フタコブラクダ ♂	フタコブラクダ ♀	ラマ ♂	ラマ ♀
蒸留水 家畜	-	-	-	-
ウシ (♀)	5.4 ±0.2 ¹⁾ (3)	-	-	-
ウマ (♂)	4.7 ±0.1 (3)	-	-	-
ブタ (♀)	1.4 ±0.3 (3)	-	-	-
動物園動物				
アフリカゾウ (♂)	7.7 ±1.1 (3)	-	-	-
ニホンカモシカ (♀)	5.7 ±0.4 (3)	-	-	-

¹⁾ 平均値±標準偏差 - : 反応なし
(): 反応した回数

表4 異種動物尿に対するシカ科のフレーメン回数と平均持続時間 (秒)

供試尿	供試動物				
	ニホンジカ ♂1	ニホンジカ ♂2	♂1	キョン ♂2	♂3
蒸留水 家畜	-	-	-	-	-
ヤギ (♂)	-	-	-	-	-
ヤギ (♀)	6.0 (1)	5.3 (1)	-	-	-
ヒツジ (♂)	-	3.0 (1)	-	-	-
ウシ (♀)	3.0 (1)	3.2 (1)	-	-	-
ウマ (♂)	-	4.0 (1)	-	-	-
ブタ (♀)	-	-	-	-	-
動物園動物					
アフリカゾウ (♂)	3.8 (1)	-	-	-	-
トラ (♀)	-	-	-	-	-
アフリカスイギュウ (♂)	2.1 (1)	-	-	-	-

(): 反応した回数 - : 反応なし

表5 種々のにおい物質に対する雄フタコブラクダのフレーメン回数と持続時間

供試臭い物質	方法	雄 (秒/回)	雌
人の吐息	A	● 4.0 (3)	○
煙草の煙	A	● 5.5 (3)	○
香水	B	● 4.0 (3)	○
緑茶の湯の香り	B	● 6.5 (2)	○
コーヒーの香り	B	● 3.0 (2)	○
米酢	B	● 3.0 (1)	○
ゴム手袋	B	● 5.0 (1)	○
ゴム長靴	B	● 5.5 (2)	○
ラクダ糞のフン	B	● 3.0 (1)	○
ラクダ糞の尿	B	● 6.0 (3)	○
ラクダ糞のフン	B	○	○
芳香剤臭剂 (トイレの消臭)	B	○	○
樟脳	B	○	○
セイヨウハッカ	B	● 3.0 (1)	○
ラベンダー	B	● 5.0 (1)	○
キンモクセイ	B	● 3.0 (1)	○
バラ	B	○	○
サンゴジュ	B	○	○
ヤマユリ	B	○	○
シソ	B	○	○
ドクダミ	B	○	○
クチナシ	B	○	○
ワカサギ (腐敗臭)	B	○	○
アジ (鮮度良)	B	● 5.0 (1)	○
ラット (死亡)	B	○	○
キノコ	B	○	○
焼酎35%	C	● 9.0 (3)	○
日本酒	C	● 7.0 (3)	○
胡椒	C	● 7.5 (3)	○
ガーリック	C	● 3.5 (2)	○
ワサビ味噌	C	● 5.5 (2)	○
マニキュア	C	● 4.0 (3)	○
バナナの皮	C	○	○
グレープフルーツの皮	C	○	○
ミカンの皮	C	○	○
マツヤニ	C	○	○
馬肉 (解凍)	C	● 7.0 (3)	○

A 吹きかける B 嗅がせる C こすりつける
● 発現あり ○ 発現なし

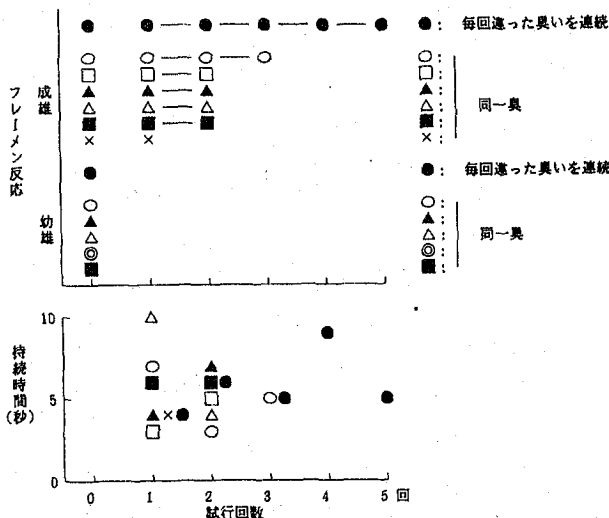


図19 成雄および幼雄フタコブラクダにおけるにおい物質連続暴露時のフレーメン回数と持続時間

● 香水、煙草の煙、人の吐息、焼酎、マニキュア
○ 人の吐息、□ セイヨウハッカ、▲ 煙草の煙、△ 焼酎
■ ラクダの糞尿、× 雌ラクダの体毛の臭い
● 香水、煙草の煙、人の吐息、焼酎、マニキュア
○ 人の吐息、▲ 煙草の煙、△ 焼酎、◎ 樟脳
■ ラクダの糞尿

表6 種々のにおい物質に対する雄ニホンジカのフレーメン回数と持続時間

供試臭い物質	方法	雄 (秒/回)	雌
人の吐息	A	○	○
煙草の煙	A	○	○
香水	B	○	○
コーヒーの香り	B	○	○
ゴム手袋	B	○	○
ゴム長靴	B	○	○
シカ糞のフン	B	○	○
シカの尿	B	● 18 (1)	○
シカ糞のフン	B	○	○
シカの尿	B	○	○
シカの被毛に触れた手の臭い	B	● 6 (1)	○
シカの被毛に触れた手の臭い	B	○	○
樟脳	B	○	○
セイヨウハッカ	B	○	○
ラベンダー	B	○	○
キンモクセイ	B	○	○
バラ	B	○	○
サンゴジュ	B	○	○
ヤマユリ	B	○	○
クチナシ	B	○	○
焼酎35%	C	○	○
マニキュア	C	○	○
バナナの皮	C	○	○
ミカンの皮	C	○	○

A 吹きかける B 嗅がせる C こすりつける
● 発現あり ○ 発現なし

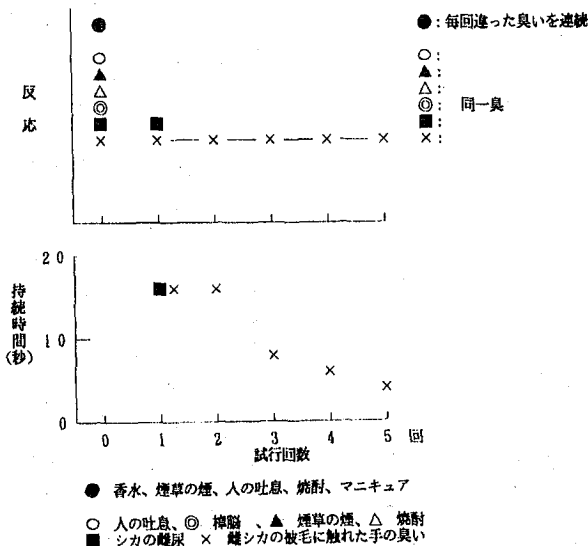


図20 雄ニホンジカにおけるにおい物質連続暴露時のフレーメン回数と持続時間

表7 原臭に対する雄フタコブラクダのフレーメン回数と持続時間

原臭		非繁殖季節 (6-7月)	繁殖季節 (12月)
1,2-ジクロロエタン	成雄	6.50±2.44 (3)	4.50 (2)
	幼雄	—	3.66±0.94 (3)
	成雌	—	—
1,8-シネオール	成雄	3.0 (2)	3.0 (2)
	幼雄	—	3.0±0 (3)
	成雌	—	—
15-ハイドロキシベンタ デカノン酸ラクトン	成雄	—	—
	幼雄	—	3.0±0 (3)
	成雌	—	—
d,l-メントン	成雄	—	4.0 (2)
	幼雄	—	5.33±0.47 (3)
	成雌	—	—
蟻酸	成雄	—	—
	幼雄	—	3.0±0 (3)
	成雌	—	—
二硫化ジメチル	成雄	—	3.0 (2)
	幼雄	—	3.0±0 (3)
	成雌	—	—

(): 反応した回数 — : 反応なし



図21. 雄ヤギのフレーメン

表9 同種および異種尿に対する雄ヤギのフレーメン回数と持続時間

動物名	非繁殖季節 (6-7月)	繁殖季節 (10-11月)
成雄シバヤギ	24.54±15.23 (5)	9.49±5.13 (4)
幼雄シバヤギ	18.50±11.64 (4)	14.70 (2)
成雄ニホンジカ	11.10±7.03 (3)	23.15±17.03 (4)
幼雄ニホンジカ	*	13.48±9.61 (3)
成雄ニホンカモシカ	14.08±5.73 (3)	20.0 (2)
成雄フタコブラクダ	34.0 (1)	18.30 (2)
成雄アフリカゾウ	32.0 (1)	26.36±16.91 (3)

(): 反応した頭数 * : 実験を行わなかった。

表8 原臭に対する雄ニホンジカのフレーメン回数と持続時間

原臭		非繁殖季節 (6-7月)	繁殖季節 (10-11月)
1,2-ジクロロエタン	成雄	—	18.41 (1)
	成雌	—	—
	成雄	—	—
	成雌	—	—
	成雄	—	17.82 (1)
1,8-シネオール	成雄	—	—
	成雌	—	—
	成雄	—	—
	成雌	—	—
	成雄	—	16.80 (2)
15-ハイドロキシベンタ デカノン酸ラクトン	成雄	—	—
	成雌	—	—
	成雄	—	—
	成雌	—	—
	成雄	1.02 (1)	12.93 (2)
d,l-メントン	成雄	—	—
	成雌	—	—
	成雄	—	—
	成雌	—	—
	成雄	—	11.18 (2)
蟻酸	成雄	—	—
	成雌	—	—
	成雄	—	—
	成雌	—	—
	成雄	—	2.09 (1)
二硫化ジメチル	成雄	—	—
	成雌	—	—
	成雄	—	—
	成雌	—	—
	成雄	—	—

(): 反応した回数 — : 反応なし

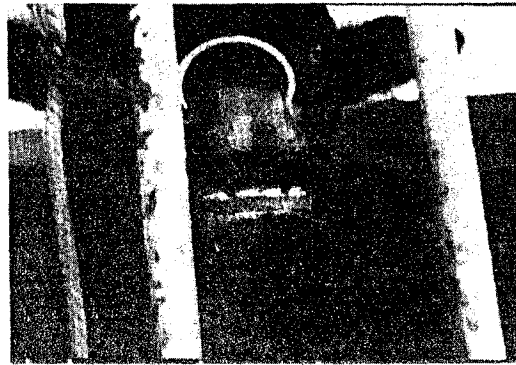


図22. 雄ウシのフレーメン

表10 原臭に対する雄ヤギのフレーメン回数と持続時間の季節間比較

原臭	非繁殖季節 (6-7月)	繁殖季節 (10-11月)	季節間比較
1,2-ジクロロエタン	6.58 (2)	8.07±1.63 (3)	P > 0.05
1,8-シネオール	8.51±5.31 (3)	14.31±6.01 (4)	P > 0.05
15-ハイドロキシベンタ デカノン酸ラクトン	—	7.81 (2)	—
d,l-メントン	13.96±5.24 (3)	23.16±9.10 (5)	P > 0.05
蟻酸	10.99±5.55 (3)	11.14±0.94 (3)	P > 0.05
二硫化ジメチル	12.31 (2)	15.61±1.16 (4)	P > 0.05

(): 反応した頭数 — : 反応なし

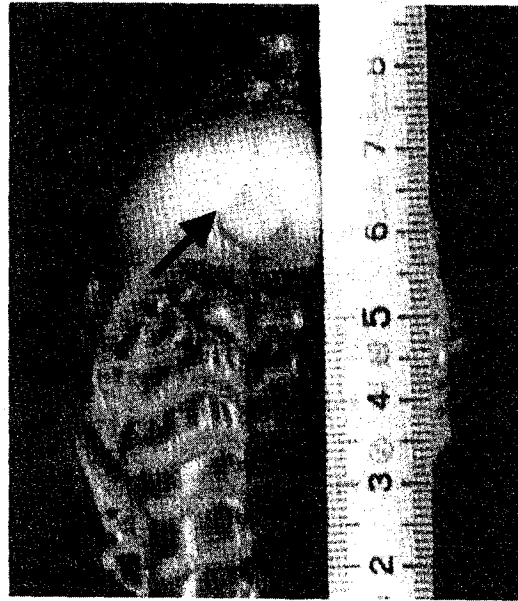


図23. 雄ニホンジカの上顎および切歯乳頭
矢印は鋤鼻器の入口を示す。

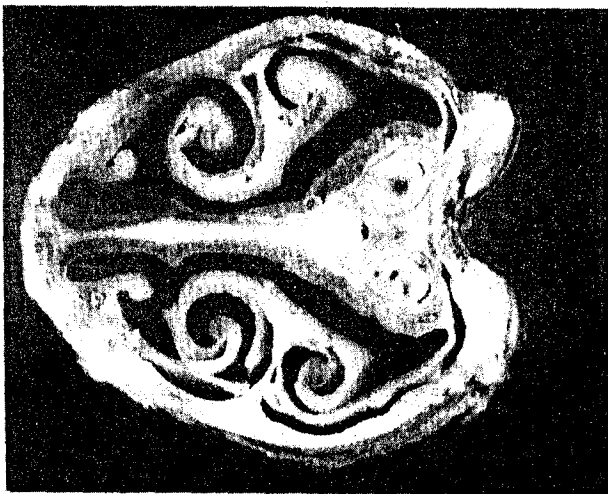


図24. 雄ニホンジカの鼻腔断面像



図25. 雄ニホンジカの鋤鼻器

論文審査結果要旨

フレイメン行動は、有蹄類の動物の発情期に雄が雌の尿を嗅いだ後に、頭部をあげて頸すじを硬直させ、上唇を上にあげて口を半開きにする独特の姿勢をとることである。フレイメン行動は、家畜およびある種の実験動物において明らかにされているが、動物園動物のフレイメン行動に関する情報は限られている。フレイメン行動は、生殖行動と関連するとみなされているので、動物園の野生動物を繁殖させるためには、動物園動物のフレイメン行動を把握することが重要である。

本研究は、ニホンカモシカのフレイメン行動と性行動を詳細に調べるとともに動物園動物であるアフリカスイギュウ、アミメキリン、ニホンジカなど9種類の動物園動物のフレイメン行動を明らかにした。

ニホンカモシカの性成熟年齢、発情周期、発情回数および発情持続日数を明確にし、雌の発情にともない雄は、フレイメン行動を示した後交尾行動をおこなうことを明らかにした。これは、動物園においてニホンカモシカを繁殖させるために必要な知見である。動物園動物のフレイメン行動は、成雄に強く見られるが、幼雄にも見られることを初めて明らかにした。この行動は、繁殖期以外においても見られることを発見し、フレイメン行動は、必ずしも生殖行動と直接連動するものではないことを明らかにした。また、フレイメン行動は、同種の動物の尿にだけでなく異種の動物の尿にも反応して見られるので、性フェロモンだけを感知して起こされるものではないという新知見を加えた。さらに、ある種において物質にも雄はフレイメン行動を示すことを明らかにした。フレイメン行動をおこす物質を感受する器官が鋤鼻器である。この鋤鼻器がフレイメン行動をおこすニホンジカに存在することを証明した。動物園動物のフレイメン行動の新知見により、鋤鼻器が繁殖期における性フェロモンを感知するだけでなく、種々の臭覚情報を得るためにも用いられ、種々の生態行動に重要な役割を担っていることを示唆した。

これらの成果は、動物園における野生動物の繁殖技術の向上に大きく貢献するものである。よって審査員一同は、本論文の著者に対して、博士(農学)の学位を授与されるに値するものと判断した。