

雄ゴールデンハムスターの年間繁殖周期 と暗黒無反応性の獲得について

吉永修一*・森田二郎*・山本義雄*・土屋平四郎*

昭和 56 年 8 月 1 日受付

Photoperiodicity and Scotorefractoriness in the Male Golden Hamster

Shuichi YOSHINAGA, Ziro MORITA, Yoshio YAMAMOTO
and Heishiro TSUCHIYA

The reproductive response of mature male golden hamsters was measured under natural or artificial incandescent illumination condition through the year.

Under natural conditions (Exp. I), testicular weight and the testicular index began to decline in October and showed the lowest level in December. Natural recovery of the testes from these levels began in January and was completed in March, whereas the recovery of seminal vesicle secretion and sperm concentration in the epididymis began in February.

Under artificial incandescent illumination condition (Exp. II), arranged to evaluate the effect of 8 hr of superimposed light on the male reproductive organ, testicular width gradually declined for ten weeks. After 22 weeks from the onset of the experiment, both testicular weight and the testicular index began to increase and fully recovered in 26 weeks. Sperm concentration in the epididymis, oxygen-uptake of spermatozoa and seminal vesicle secretions seemed to be a little later in recovery.

緒 言

哺乳動物の繁殖活動に対する光の影響についての研究は今から約40年前に始められた。Bissonette³⁾はフェレットについて Baker&Ranson²⁾は畑ねずみについて、雌の卵巣機能は長日下では活発になると報告している。羊については逆のことが Yeates⁴⁾により報告されている。すなわち雌羊の発情は日長が短くなれば誘発され、日長が長くなれば、発情休止期となると述べている。その後、これらの発見の確証のため、あるいは雄フェレットや雄畑ねずみについても同様の結果を得るために多くの研究がなされた^{1,4,6,8,9-12,17-19,23,24,26,29,30,42)}。

また、雄の産業動物についても報告があり、Ortavant et al²⁹⁾はめん羊を長日処理すると中間型精祖細胞、太末期の精母細胞、減数分裂中の精細胞及び精子完成後半の精子細胞が障害をうけ、造精機能が低下すると述べている。また Roussel et al^{38,39)}は牛を5月から10月まで長日処理すると、全精子数と精子濃度には影響はみられないが、精子奇形率は低下し、精液性状が改善されると述べている。

最近になって光と哺乳動物の繁殖活動との関連を更に詳しく調べるためにゴールデンハムスター (*Mesocricetus auratus*) が用いられるようになった^{7,13,15,16,20-22,27,35-31,44)}。これらの研究からハムスターは他の多くの春季繁殖動物

* 鳥取大学農学部獣医学科畜産学研究室
Department of Veterinary Science, Faculty of Agriculture Tottori University

と同様に繁殖機能を維持するためには長日を必要とする事がわかった

Goston & Menaker¹⁶⁾によれば雄ゴールデンハムスターの精巣の大きさ、機能を維持するためには1日に12.5時間以上の日長が必要であり、12.5時間以下であれば6週間から9週間で精巣は著しく退行すると述べている。自然的条件においては、この精巣の退行はハムスターが冬眠のため、光のあたらない地下の穴にもぐる秋頃におこる²⁷⁾。といわれる。²⁷⁾ところが精巣の退行したハムスターをそのまま12.5時間以下の日長においておくと、最初においてから20週間から30週間で精巣の大きさ、機能は自然に回復する³²⁾。Morin et al²⁸⁾は精巣や他の生殖器官が短日下あるいは暗黒中においても完全な機能を果たすようになる事から、このような状態を暗黒無反応性 (Scotorefractoriness) と呼んだ。自然的条件下においては、ハムスターは春が近づくと地下の穴の中で暗黒無反応性を獲得するものと思われる。³³⁾

このように雄ハムスターは日長との関連で生殖器官に興味深い変化をおこすと思われたので、本研究では暗黒無反応性獲得の時間的経過を検討した。すなわち実験Iでは、成熟したゴールデンハムスターを自然的条件で飼育し、年間の繁殖周期を調べた。実験IIでは、日長を人工的に調節し、成熟したゴールデンハムスターを短日下 (Light : Dark = 8 hr : 16hr) で30週間飼育し、生殖器官の退行のようす、暗黒無反応性の獲得のようすを段階的に追求した。

方法及び材料

供試動物

3週令から4週令の雄ゴールデンハムスターを購入し、成熟に達し (約11週令)、実験に供用されるまで長日下 (Light : Dark = 14hr : 10hr) で飼育した。飼育だなおける光の強さは約200ルクスであった。1個の金網ケージに5~8匹のハムスターを入れた。飼料は市販のラット、マウス用の固型飼料を用い、水とともに自由摂取とした。

(1) 実験 I

成熟したハムスターを自然的条件で飼育し (1979年4月)、この年の9月より翌年8月まで、毎月25日以降に無作為に3匹ずつ殺し、以下7項目の測定を実施した。

① 精巣重量 :

精巣重量 (g) / 体重 (g) × 10³ として表した。

ハムスターは体重を測定した後 (1 g 単位)、エーテルで麻酔し陰のう部を切開し、左右精巣をとり出し、その

重量を測定した (0.01 g 単位)。

② 精巣指数 (左右平均) :

左右精巣の長さ、幅をノギスを用いて測定し (0.1 mm 単位)、最長 × 最大幅 ÷ 体重で精巣指数 (Testis Index ; T. I.) を求めた (Rusak & Morin³¹⁾) によれば精巣指数が1.8以上である時には精巣は機能的であり、1.4以下である時には精子形成やステロイド形成が休止しているとされている。

③ 精巣組織検査 :

左右精巣は Carnoy 液に固定し、エチルアルコールで脱水したのちパラフィンで包埋した。その後、左右精巣の中央部 5 μm で簿切し、Haematoxylin & Eosin (H. E.) で染色した。Stage の決定は以下の基準に基づいて最低10枚の切片について行った。

Stage 1 : 精祖細胞、精母細胞は存在するが精子細胞、精子は存在しない。Sertoli 細胞は目立つ。

Stage 2 : 精祖細胞、精母細胞、精子細胞は存在するが精子は存在しない。Sertoli 細胞は目立つ。

Stage 3 : 多数ではないが精子も存在する。

Stage 4 : 精子が多数存在し旺盛な造精機能を示す。

④ 精のう腺液量と精のう腺液中の果糖濃度 :

精のう腺をとり出した先端を切断し、精のう腺液をシャーレに採取した。精のう腺液が0.1 ml 以上採取できたものを、精のう腺中に精のう腺液が存在するとした。精のう腺液が存在するものについてはその果糖濃度を測定した。測定方法は Mann の方法²⁵⁾に従った。

⑤ 精巣上体中の精子数と単位精子数当たりの呼吸量 : 左側の頭部、尾部精巣上体を分離し、Ringer-Fructose 液 (500 mg / dl) 3 ml 中で精細管中の内容をしぼり出した。組織片は除去した。この混濁液中に精子が存在するものを精巣上体中に精子が存在するとした。精巣上体中に精子が存在するものについて、単位精子数当たりの呼吸量 (μl 酸素 / 10⁸精子 / 時) を測定した⁴⁶⁾。

⑥ 精巣重量と精巣の組織学的 Stage との相関関係

⑦ T. I. と精巣の組織学的 Stage との相関関係統計処理 ;

上の各項目について得られたデータを、分散分析、Newman-Keul の方法を用いて統計処理した。

(2) 実験 II

成熟したハムスターを30週間、短日下 (Light : Dark = 8 : 16hr, Light : 08 : 00 ~ 16 : 00) で飼育し、生殖器官の変化を以下の項目について測定した。

1) 右精巣の幅の大きさが両精巣重量との間に高い相関関係を有することから⁴¹⁾、短日下での飼育を開始した後0

から18週の間、2週間ごとにすべてのハムスターをエーテルで麻酔し、ノギスを用いて外部から触診で右精巣の幅の大きさを測定した(0.1mm単位)。

2) 短日下におかれると、ハムスターは20から30週間で暗黒無反応性を獲得すると記載されているので³⁵⁾、20から30週まで2週間ごとにハムスターを無作為に7ないし8匹殺し、以下の項目について調査した。

- ①精巣重量
- ②T. I. (左右平均)
- ③精巣組織検査
- ④副生殖腺重量

精のう腺液を採取した後、副生殖腺(精のう腺と凝固腺)を分離し、内容を除去した後重量を測定した(0.01g単位)。

- ⑤精のう腺液量と精のう腺液中の果糖濃度
- ⑥精巣上体中の精子存在率と単位精子数当たりの呼吸量
- ⑦精巣重量と精巣の組織学的 Stage との相関関係
- ⑧T. I. と精巣の組織学的 Stage との相関関係統計処理；

得られたデータは分散分析、Newman-Keulの方法を用いて統計処理した。

実験結果

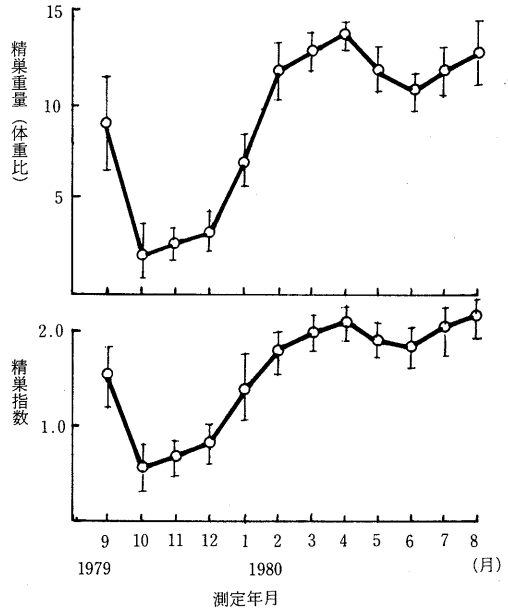
(1)実験 I

自然的条件下でハムスターを飼育すると、精巣重量は10月末に有意に減少し(P<0.05)、退行状態を示した。退行状態は12月末まで持続し、1月末には有意ではないが回復のきざしをみせ、2月末には精巣重量は有意に増加した(P<0.05)。そして、その後ほぼ平衡状態を保った(第1図)。

T. I. も精巣重量とほぼ同様の変化をみせた。つまり、10月末にはT. I. は有意に減少し(P<0.05)、12月末まで退行状態を保ち、1月末には有意に回復した(P<0.05)。そして、その後ほぼ平衡状態を保った。

組織学的には精巣は10月末に退行状態を示し、退行状態は12月末まで持続し、1月末ではまだ退行状態のものが存在したが、2月末以降は精巣は組織学的に完全な成熟状態を示した(第1表)。

精のう腺液量は10月末には急激に減少し、11月、12月、1月で0%であった。そして、2月末以降は5月を除くすべての月で100%であった。しかし精巣の回復が1月末頃におこるのに比べて、精のう腺液量は1月末では0%と思われた(第2図)。精のう腺液中の果糖濃度は11月、



第1図 自然光周期条件下における精巣重量と精巣指数の年間変動

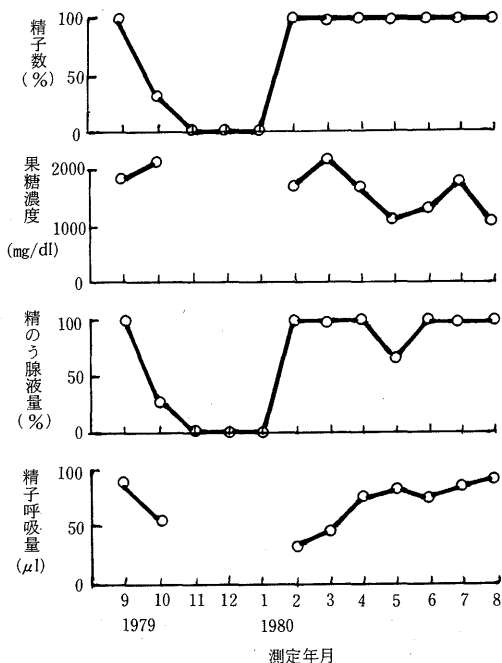
第1表 自然光周期条件下における精巣成熟度の年間変動 (%)

測定年月	精巣の組織学的ステージ			
	1	2	3	4
1979. ^(年) 9 ^(月)	0	0	33	67
10	67	33	0	0
11	100	0	0	0
12	33	67	0	0
1980.1	0	33	33	33
2	0	0	0	100
3	0	0	0	100
4	0	0	0	100
5	0	0	0	100
6	0	0	0	100
7	0	0	0	100
8	0	0	0	100

(注) 組織学的ステージは精巣内精子の成熟過度によって1~4に区分した。1は未熟、4は完熟を示す。

12月、1月が測定不能であったが、各月間の変動が大きく、一定の傾向は得られなかった。

精巣上体中に精子が存在する割合は精のう腺中の精のう腺液量とほぼ同様の結果を示した。すなわち、10月末には精巣上体中の精子存在割合は急激に減少し、11月、



第2図 自然光周期条件下における精巢上体精子数、精子呼吸量、精のう液中果糖濃度の年間変動

12月、1月で0%であった。しかし、精のう腺液量と同様、精子存在割合も1月末では0%と精巢重量の回復に比べてやや遅れていた。単位精子数当たりの呼吸量は11月、12月、1月で測定不能であったが、10月は9月に比べて減少し、2月以降はほぼ増加の傾向を示した。

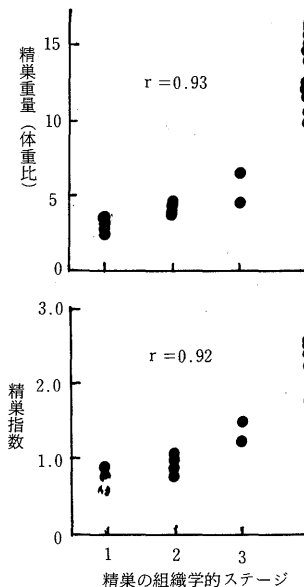
精巢重量と精巢の組織学的 Stage との間には高い正の相関($r=0.93$)が認められた(第3図)。また T. I. と精巢の組織学的 Stage との間にも高い正の相関($r=0.92$)が認められた。

(2)実験II

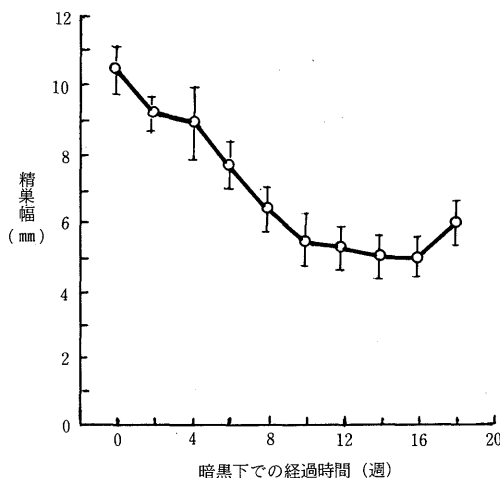
①短日下で18週間ハムスターを飼育すると、右精巢の幅の大きさは10週目まで減少し、16週目までほぼ平衡状態を保った。そして、18週目には回復のきざしを見せた(第4図)。

また、触診可能率は16週まで減少し続け、精巢が退行し触診できないものの割合が増加している事を示した。そして、18週目には精巢の幅と大きさと同様回復のきざしがみられた。

②暗黒無反応性の獲得のようすを段階的に追うために、20週目より30週目まで2週間ごとにハムスターを殺し、精巢重量と精巢指数を測定した。精巢重量は22週目間に



第3図 自然光周期条件下における精巢重量・精巢指数と精巢成熟度との関係

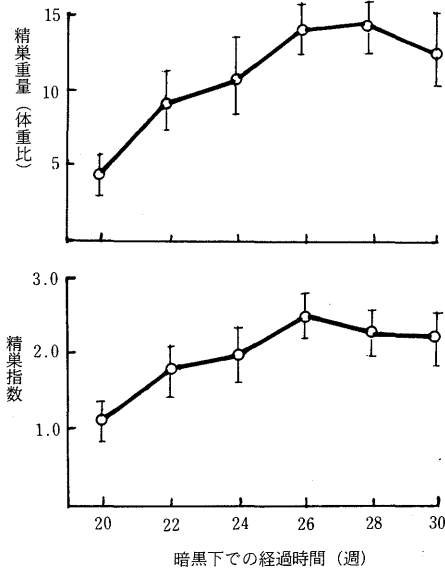


第4図 暗黒条件下における精巢幅の経時的変化

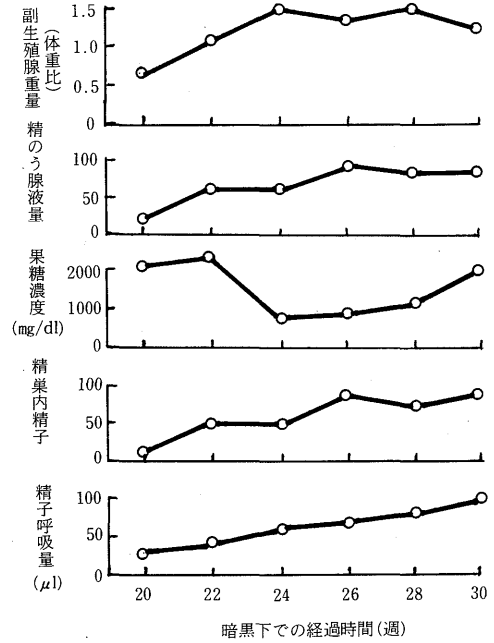
有意に増加し ($P<0.05$)、平均値は26週目まで増加し、その後、ほぼ平衡状態を保った(第5図)。

T. I. も精巢重量と同様、22週目に有意に増加し ($P<0.05$)、平均値は26週目まで増加し、その後ほぼ平衡状態を保った。

組織学的には精巢は20週目には Stage 4 の割合が少なく、まだ退行状態を示していたが、22週目以降は Stage 4



第5図 暗黒条件下における精巣重量、精巣指数の経時的変化



第7図 暗黒条件下における精巣重量、精巣指数と精巣成熟度との関係

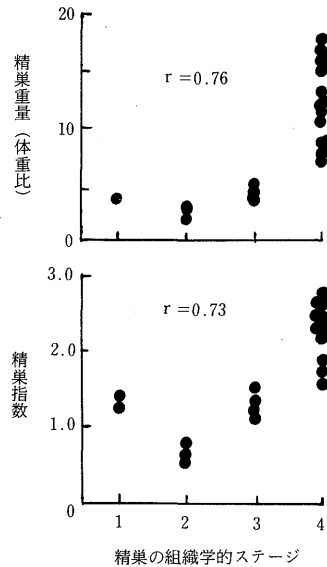
第2表 暗黒条件下における精巣成熟度の経時的変化 (%)

暗黒下 経過時間 (週)	精巣の組織学的ステージ			
	1	2	3	4
20	0	37.5	50.0	12.5
22	0	0	12.5	87.5
24	0	12.5	0	87.5
26	12.5	0	0	87.5
28	0	0	0	100.0
30	0	0	14.3	85.7

の割合が多かった。しかし、28週目以外では Stage 4 以外の Stage も存在した (第2表)。

副生殖腺重量はその平均値が、24週目まで増加し、その後、ほぼ平衡状態を保った。しかし、個体差が大きく、各週間に有意差は認められなかった (第6図)。

精のう腺液量は22週目に急激に増加し、26週目がやや高いものの、その後、平衡状態を保った。しかし、精巣重量が26週目までにほぼ完全に回復したのに比べて、精のう腺液量の回復は30週目においても71%とやや遅れていた。精のう腺液中の果糖濃度は20週目に比べ、22週目ではやや増加したが、24週目で急激に減少し、その後、ふたたび増加した。この結果のみが他の検査項目の結果



第6図 暗黒条件下における精巣上体精子数、精子呼吸量、精のう液中果糖濃度の経時的変化

と傾向を異にしていた。

精巣上体中に精子が存在する割合は精のう腺液量とほぼ同様の結果を示した。すなわち、22週目に急激に増加し、26週目が高いものの、その後、ほぼ平衡状態を保った。しかし、30週目においても71%で、精のう腺液量と同様、精巣の回復に比べてやや遅れるものと思われた。また、単位精子数当たりの呼吸量は、週をへるごとに増加しつづけた。

精巣重量と精巣の組織学的 Stage との間には高い正の相関 ($r=0.76$) が認められた (第7図)。また、T. I. と精巣の組織学的 Stage との間にも高い正の相関 ($r=0.73$) が認められた。

考 察

自然的条件下でハムスターを飼育すると、精巣重量は10月末に有意に減少し ($P<0.05$) 退行状態を示した。そして、1月末には有意ではないが回復のきざしをみせ、2月末には精巣重量は有意に増加した ($P<0.05$)。その後、成熟状態を維持した。この結果は Reiter³⁴⁾の報告とほぼ一致している。

Rusak&Morin³¹⁾はT. I. が両精巣重量と高い正の相関 ($r=0.95$) を有すると述べているが、T. I. も精巣重量も Rusak&Morinの成績とほぼ同様の変化を示した。

組織学的には精巣は10月末に退行状態を示し、1月末には回復のきざしをみせた。2月末以降は組織学的にも完全な成熟状態を示した。このように組織学的変化は精巣重量、T. I. の変化とほぼ一致した。

野外においては、ハムスター精巣のこのような変化は冬眠のためにもぐる光のあたらない地下の穴で起こるといわれている^{27,33)}。

本実験において精巣重量と精巣の組織学的 Stage との間には高い正の相関 ($r=0.93$) が認められた。これは Gaston & Menaker¹⁶⁾の結果と一致している。また、T. I. と精巣の組織学的 Stage との間にも高い正の相関 ($r=0.92$) が認められ、精巣重量と精巣の組織学的 Stage との相関関係とほぼ同様の関係が得られた。

実験IIでは日長とハムスターの生殖器官の関係をより明確に理解するため、日長を人工的に調節し、短日条件下でハムスターを飼育したところ、ハムスターの右精巣の幅の大きさは10週目まで有意に減少した ($P<0.5$)。これは右精巣の幅の大きさが両精巣重量との間に高い相関関係を有することから¹⁴⁾、精巣重量も有意に減少していると考えられ、短日条件下で6週間から9週間の間に精

巣は著しく退行すると述べている Gastn&Menaker¹⁶⁾の報告とほぼ一致している。また、18週目には精巣の幅の大きさはわずかながら増加し、回復のきざしをみせている。

次に20週目から30週目の間2週間ごとにハムスターを殺し生殖器官の変化を検討したところ、精巣重量は22週目に有意に増加した ($P<0.05$)。これは18週目よりみられた精巣の回復のきざしがより明らかになったものである。T. I. も精巣重量と同様22週目に有意に増加した ($P<0.05$)。

以上の結果は、短日下におくことによって精巣の退行したハムスターをそのまま短日下で飼育を続けると、最初に短日下においてから20週間から30週間で精巣は回復すると述べている Reiter³²⁾の報告と一致している。

しかし、精巣は組織学的には22週目以降では Stage 4 の割合が多いものの、22週目で Stage 3 が12.5%、24週目で Stage 2 が12.5%、26週目で Stage 1 が12.5%、30週目で Stage 3 が14.3%であり完全な成熟状態を示すには至っていない。

副生殖腺重量はその平均値が24週目まで増加したが、個体差が大きく有意差は認められなかった。これは副生殖腺重量が微量であることも関係していると思われる。

実験 I, II を通じて、精のう腺液存在率、精巣上体中の精子存在率の回復が精巣の回復に比べてやや遅れているが、これは精のう腺、精巣上体などの副生殖の成長が精巣間質の Ledig 細胞から分泌されるアンドロジェンにより支配されていることから⁴¹⁾、精巣の機能が回復し、アンドロジェンの分泌能が亢進した後に副生殖腺の機能が回復するため、精巣の回復に比べて副生殖腺の回復がやや遅れるものと思われる。

単位精子数当たりの呼吸量は実験 I では10月は9月に比べて減少し、2月以降はほぼ増加の傾向を示した。実験 II では22週目以降週をへるごとに増加し続けた。Comstock によれば一般に活力の旺盛な精子ほどその呼吸量は多いと言われている⁴⁷⁾。また精巣アンドロジェンは Sertoli 細胞を通じて精細管に配列する精子が早期に管腔内に脱落することを防いでいると言われている⁴⁰⁾。実験 I, II において呼吸量が減少あるいは増加したのは、精巣の機能が低下あるいは亢進することによりアンドロジェンの分泌量が変化し、管腔内に放出される精子の成熟度に差が生じたためであると思われる。すなわち実験 II において、22週目以降は週をへるごとに単位精子数当たりの呼吸量が増加したのは、アンドロジェンの分泌量が増加し Sertoli 細胞の精子保持力が高まり、より成熟した活力の旺盛な精子が放出されたためである、と思われる。

精のう腺液中の果糖濃度の変化については一定の傾向が得られず、この検査項目のみが他の検査項目と傾向を異にしていた。Mann²⁵⁾によれば精のう腺液中の果糖濃度は精巣アンドロジェンの指標になると述べている。一方 Turek et al⁴³⁾によれば短日下でハムスターを飼育すると11週目で血清中の黄体形成ホルモン (LH) 量は著しく減少し、19週目以降徐々に増加し、25週目で完全に成熟状態に達すると述べている。また LH は精巣間質の Leydig 細胞に作用してアンドロジェンの分泌を促進すると言われている⁴⁰⁾。本実験の結果とこれらの報告は矛盾しているが、理由は明確でない。この実験で用いた Mann の方法は牛の精液について用いられたものであること、ハムスターの精のう腺液中の果糖濃度が非常に高いことなどが影響しているのかもしれない。

Morin et al²⁸⁾は精巣や他の生殖器官が短日下あるいは暗黒中においても完全な機能を果たすようになる事を暗黒無反応性 (Scotorefractoriness) の獲得と呼んだ。本実験では精巣重量、T. I. について言えば、実験 I では1月末に、実験 II では短日下22週目に暗黒無反応性が獲得されたと思われる。しかし、精巣の組織学的所見、精のう腺液量、精巣上体中の精子存在割合、単位精子数当たりの呼吸量などの回復が精巣の回復に比べてやや遅れていることなどを総合すると、暗黒無反応性の獲得は一時期にすべて行われるものではなく、ある一時期を過ぎて徐々に獲得されるものと考えられる。

生殖器官が短日下あるいは暗黒下におかれると退行しはじめるのは松果体に媒介されると考えられている。というのは、松果体除去手術を行うと、短日下あるいは暗黒下におかれても生殖器官は退行を起こさないからである³²⁾。短日下あるいは暗黒下に一定期間おかれると松果体から抗ゴナドトロピン因子が放出され、この作用により生殖器官が退行を起こすと考えられている³²⁾。暗黒無反応性獲得の理論について Reiter³²⁾は次の二説を提唱している。

- (1) 視床下部—下垂体—精巣系が松果体から放出される抗ゴナドトロピン因子に対して耐性を有するようになる。
- (2) 松果体が抗ゴナドトロピン因子を放出し続けたため、疲労してこの因子の放出を中止する。しかし、まだ暗黒無反応性獲得の理論は明確にされておらず、その解明は今後の研究にまたなければならぬ。

Bittman⁵⁾はハムスターが暗黒無反応性を獲得した後、20週間以上長日下におかれなければ、短日下あるいは暗黒下におかれても生殖器官の退行は起こらないと述べている。この20週間の長日処理は自然的条件下においては

夏期にあたり、これによりハムスターの生殖器官は晩秋に退行する。そして1月末にふたたび生殖器官が再生する。このようにしてハムスターは年間の繁殖周期を有していると考えられる。

結 論

長日繁殖動物として知られる雄ハムスターを自然的条件下で飼育したところ(実験 I)、精巣重量、精巣指数は10月末に有意に減少した ($P < 0.05$)。この状態は12月末まで持続し、1月末には回復のきざしをみせた。精のう腺液量、精巣上体中の精子存在割合の回復は精巣重量、精巣指数の回復に比べやや遅れ、2月末に起った。

次に日長と雄ハムスターの繁殖活動との関連をより明確にするため、雄ハムスターを短日下で30週間飼育したところ(実験 II)、短日下10週目まで精巣の幅の大きさは減少し続けた ($P < 0.05$)。その後22週目には精巣重量、精巣指数は有意に増加した ($P < 0.05$)。精のう腺液量、精巣上体中の精子存在割合の回復は精巣重量、精巣指数の回復に比べてやや遅れていた。また単位精子数当たりの呼吸量は20週目以降週をへるごとに増加した。この実験により、暗黒無反応性の獲得と表現される繁殖諸機能の回復は、一時点で同時に発現するのではなく、時点を異にして徐々に発現することが観察された。

当試験の遂行にあたり、御協力をいたした家畜外科臨床繁殖学教室津村巖教授、佐々木博一教授に対して謝意を表する。

文 献

- 1) Al-Khateeb, A. and Jonson, E. : *Gen. Comp. Endocrinol.*, **16** 229—235 (1971)
- 2) Baker, J. R. and Ranson, R. M. : *Proc. Roy. Soc. Ser. B* **110** 313—322 (1932)
- 3) Bissonette, T. H. : *Proc. Roy. Soc. London. Ser. B*, **110** 322—336 (1932)
- 4) Bissonette, T. H. : *J. Exp. Zool.*, **71** 341—375 (1935)
- 5) Bittman, E. L. : *Biol. Reprod.*, **17** 871—877 (1978)
- 6) Clark, J. R. and Kennedy, J. P. : *Gen. Comp. Endocrinol.*, **8** 474—488 (1967)
- 7) Desjardins, C. et al. : *Endocrinology*, **89** 791—800 (1971)
- 8) Donovan, B. T. : *J. Endocrinol.*, **39** 105—113 (1967)
- 9) Ducker, M. J. et al. : *Anim. Prod.*, **12** 107—113

- (1970a)
- 10) Ducker, M. J. et al. : *Anim. Prod.*, **12** 115—123 (1970b)
- 11) Ducker, M. J. and Bowman, J. C. : *Anim. Prod.*, **12** 465—471 (1970a)
- 12) Ducker, M. J. and Bowman, J. C. : *Anim. Prod.*, **12** 513—516 (1970b)
- 13) Elliott, J. A. et al. : *Science*, **171** 1169—1171 (1972)
- 14) Fred, W. T. and Susan, H. L. : *Biol. Reprod.*, **18** 399—305 (1978)
- 15) Frehn, J. C. and Liu, C. C. : *J. Exp. Zool.*, **174** 317—324 (1970)
- 16) Gaston, S. and Menaker, M. : *Science*, **158** 925—928 (1967)
- 17) Hammond, J. Jr. : *Vitam. Horm.*, **12** 157—206 (1954)
- 18) Hart, D. S. : *J. Exp. Biol.*, **28** 1—10 (1951)
- 19) Hill, M. and Parkes, A. S. : *Proc. Roy. Soc. London Ser. B*, **115** 14—17 (1934)
- 20) Hoffman, R. A. et al. : *Comp. Biochem Physiol.*, **15** 525—533 (1965)
- 21) Hoffman, R. A. and Melvin, H. : *Biol. Reprod.*, **10** 19—23 (1974)
- 22) Hoffman, R. A. and Reiter, R. J. : *Life Sci.*, **5** 1147—1151 (1966)
- 23) Lecyk, M. : *Zool. Polon.*, **12** 189—221 (1962)
- 24) Lecyk, M. : *Zool. Polon.*, **13** 77—86 (1963)
- 25) Mann, T. : *Biochemistry of semen and of the male reproductive tract*. Methuen & Co, London (1964) p 239
- 26) Marshall, F. H. A. and Bowden, F. P. : *J. Exp. Biol.*, **11** 409—422 (1934)
- 27) Mogler, R. K.-H. : *Z. Morph. Oekol. Tiere.*, **47** 267—308 (1958)
- 28) Morin, L.P. et al. : *Psychoneuroendocrinology*. **2** 73—98 (1977)
- 29) Ortavant, R. et al. : *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **177** 157—168 (1964)
- 30) Ortavant, R. and Thibault, C. : *C. R. Soc. Biol.*, **150** 358—361 (1956)
- 31) Rusak, B. and Morin, L. P. : *Biol. Reprod.*, **15** 366—374 (1976)
- 32) Reiter, R. J. : *Anat. Rec.*, **173** 365—372 (1972)
- 33) Reiter, R. J. : *Ann. Rev. Physiol.*, **35** 305—328 (1973)
- 34) Reiter, R. J. : *J. Exp. Zool.*, **191** 111—120 (1975)
- 35) Reiter, R. J. et al. : *J. Exp. Zool.*, **162** 263—268 (1966)
- 36) Reiter, R. J. et al. : *Internat. J. Fertil.*, **15** 163—170 (1970)
- 37) Reiter, R. J. and Hester, R. J. : *Endocrinology*, **79** 1168—1170 (1966)
- 38) Roussel, J. D. et al. : *J. Dairy Sci.*, **46** 1125—1135 (1963)
- 39) Roussel, J. D. et al. : *J. Dairy Sci.*, **47** 175—178 (1964)
- 40) 鈴木善祐：哺乳動物の精子。西川・飯田編，学窓社，東京（1972）p.87
- 41) 鈴木善祐：哺乳動物の精子。西川・飯田編，学窓社，東京（1972）pp.89—90
- 42) Thibault, C. et al. : *J. Anim. Sci. Suppl.*, **25** 119—142 (1966)
- 43) Turek, F. W. et al. : *Biol. Reprod.*, **13** 475—481 (1975)
- 44) Vendreley, E. et al. : *C. R. Soc. Biol.*, **165** 1562—1565 (1971)
- 45) Yeates, N. T. M. : *J. Agric. Sci.*, **39** 1—43 (1949)
- 46) 吉川春寿：ワールブルグ検圧計（化学の領域増刊13）南江堂，東京（1954）p.121
- 47) 吉田重雄：哺乳動物の精子。西川・飯田編，学窓社，東京（1972）p.298