The University of Osaka
Institutional Knowledge Archive

Title	雄型交尾行動に関する行動生理学的研究-大脳辺縁系の役割を中心にして-
Author(s)	堀尾, 強
Citation	大阪大学, 1986, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://hdl.handle.net/11094/2334
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

https://ir.library.osaka-u.ac.jp/

The University of Osaka

雄型交尾行動に関する行動生理学的研究

－　大脳辺縁系の役割を中心にして　－

堀尾　強

目次

第Ⅰ章　序論 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 1
1．はじめに ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 1
2．交尾行動の特徴 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 2
2－1．動機づけ行動 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 2
2－2．神経性調節と内分泌性調節の協調 ・・・・・・・・・・・・・・ 3
2－3．個体間の相互作用 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 3
3．研究対象としてのオスラット交尾行動 ・・・・・・・・・・・・・・ 4
3－1．実験対象としての長所 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 4
3－2．交尾行動パターン ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 5
4．交尾行動の発現メカニズムに関する従来の知見 ・・・・・・・・・ 9
4－1．外部環境 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 9
4－2．感覚系 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 11
4－3．性ホルモン ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 13
4－4．脊髄 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 17
4－5．雄型交尾行動の中枢制御機構 ・・・・・・・・・・・・・・・・ 17
5．実験目的 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 25

第Ⅱ章　方法 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 27
1．被験体 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 27
2．電極 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 27
3．手術 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 27
4．装置 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 28

５．手続き ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 29
６．処理 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 30
７．組織学的検索 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 32

第Ⅲ章　結果 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 33
１．内側視索前野のニューロン活動 ・・・・・・・・・・・・・・・・・ 33
１－１．性的飽和に至るまでの行動とニューロン活動の概観 ・・ 33
１－２．交尾行動に対する特異性 ・・・・・・・・・・・・・・・・・ 36
１－３．交尾１シリーズの活動 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 38
１－４．追尾－マウント行動中の活動 ・・・・・・・・・・・・・・・ 39
１－５．マウントのタイプによる活動の相違 ・・・・・・・・・・・ 40
１－６．各シリーズの開始から射精に至るまでの背景活動の変化　44
１－７．性的不応期の活動 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 46
１－８．まとめ ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 49
２．扁桃体皮質内側部のニューロン活動 ・・・・・・・・・・・・・・ 50
２－１．交尾１シリーズの活動 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 50
２－２．追尾－マウント行動前後の活動 ・・・・・・・・・・・・・・ 53
２－３．まとめ ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 54
３．中脳腹側被蓋野のニューロン活動 ・・・・・・・・・・・・・・・ 54
３－１．追尾－マウント行動時に変化した活動 ・・・・・・・・・ 56
３－２．マウント直後に一時的に減少した活動 ・・・・・・・・・ 59
３－３．メス導入から射精時まで増加が持続した活動 ・・・・・ 62
３－４．性的不応期に減少した活動 ・・・・・・・・・・・・・・・ 63
３－５．交尾行動に対する特異性 ・・・・・・・・・・・・・・・・・ 65
３－６．まとめ ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 65

４．他の大脳辺縁系諸部位のニューロン活動 ・・・・・・・・・・・・ 65
４－１．外側視索前野および外側中隔野の活動 ・・・・・・・・・・ 65
４－２．その他の部位の活動 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 67

第Ⅳ章　考察 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 68
１．交尾行動発現における内側視索前野の機能 ・・・・・・・・・・・ 68
２．内側視索前野ニューロン活動の増加の引き金 ・・・・・・・・・・ 72
３．サル交尾時の内側視索前野のニューロン活動との比較 ・・・・ 75
４．交尾行動以外の行動における内側視索前野の役割 ・・・・・・・ 76
５．交尾行動における扁桃体皮質内側部の役割 ・・・・・・・・・・・ 77
６．交尾行動における中脳腹側被蓋野の役割 ・・・・・・・・・・・・ 79
７．腹側被蓋野の破壊等による従来の知見との比較 ・・・・・・・・ 80
８．交尾行動における他の大脳辺縁系諸部位の役割 ・・・・・・・・ 84

第Ⅴ章　論議 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 85
１．交尾行動発現に関与する神経メカニズムの理論的モデルの整合性 85
１－１．各シリーズの開始から射精に至るまでの過程 ・・・・・ 85
１－２．性的不応期 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 87
２．交尾行動に促進的な神経システム ・・・・・・・・・・・・・・・ 90

第Ⅵ章　要約 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 92

謝辞 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 95
文献 ・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・・ 96

第Ⅰ章．序論

1．はじめに

性行動は種族保存を目的とした行動であり、神経性調節と内分泌性調節の協調を必須とする興味深い行動である。交尾行動が何時どのようにして起こるのかという問題は、古くからの研究テーマであった。これまでも、交尾行動を誘発する外部刺激の性質や、行動に影響を与えるホルモン等、種々の要因を調べることによって、それに対する解答が幾つか提出されている(Sachs & Barfield, 1976)。しかしながら、交尾行動が合目的的に円滑に遂行されるためには、中枢神経系の統御が必要であることは言うまでもなく、このテーマを解決するには、行動の発現とその遂行を担う中枢神経のメカニズムを解明することが不可欠である。

最近、行動発現の神経的基盤の研究に多くの関心が向けられ、種々の方法を用いた多様なアプローチが盛んに行なわれるようになってきた。しかし、たとえば、特定脳構造の破壊後の行動観察とか、ホルモンに対する神経系の応答様式の解析というふうに、行動学的研究と神経生理学的研究がそれぞれ別々に研究されていることが多く、神経系の働きと交尾行動の発現との間に一体どのような直接的関連があるのかは不明のままである。したがって、本研究では、実際の交尾行動と、そのとき脳に生じているダイナミックな神経活動を同時に観察することにより、神経系の働きと交尾行動との関係を解き明かすことをめざした。すなわち、無麻酔無拘束下の交尾行動進行中に、特定の脳細胞の電気活動を直接記録し、行動と神経活動との時間的対応関係を詳細に分析することにより、行動発現時にお

ける中枢神経系の役割を検討した。

２．交尾行動の特徴

２－１．動機づけ行動

交尾行動は、目的指向性をもつ動機づけ行動の１つである。他の動機づけ行動には、摂食、飲水、体温調節行動などもあるが、これらの行動が、個体維持に欠くことのできない行動であるのに対して、交尾行動は、発現しなくても病気や死に至ることはないという点で異なっており、個体自身にはあまり利益をもたらさない行動である。そのうえ、交尾行動中は外敵に対して無防備で、むしろ個体にとっては不利になると考えられる。それにもかかわらず、なぜ交尾行動は起こるのだろうか。

他の動機づけ行動と交尾行動の違いの１つは、その動機の質の相違にある。たとえば、摂食行動では、血中グルコース等の物質の欠乏が引き金になる。摂食行動が起こり、不足した物質をおぎない元のレベルへ回復すると行動が終了する。飲水や体温調節行動も摂食行動同様、それぞれ体内の水分の不足、体温の異常が行動の引き金になっている。これに対して、交尾行動を起こす原因は摂食や飲水行動とは異なり、少なくとも物質の欠乏は行動の開始の引き金になっていないと考えられている。行動の終了についても、何に起因するのか不明である。それゆえ、これまで明らかになっている動機づけ行動の開始を促す要因と同じ視点で交尾行動が発現する原因を探ろうとすると、行動を発現させるか否かを最終的に決定している神経機序をどうしても研究していく必要がある。

また、交尾行動の発現機序が解明されれば、他の動機づけ行動と

違った交尾行動のもつ生物学的意義の理解にも大いに役立つと思われる。

２－２．神経性調節と内分泌性調節の協調

交尾行動は、神経系の働きに加えて、内分泌系がそれに協調的に働いてはじめて出現する。内分泌系の影響を除く手段として去勢手術を行なうと、オスラットの交尾行動は減弱し、やがて、消失する（Beach, 1944a）。しかし、必要以上に男性ホルモンが多くても、交尾行動が促進されるわけではなく（Larsson, 1966）、交尾行動が円滑に遂行されるためには、一定量の性ホルモンに加えて、交尾行動を統御する神経回路網の働きが重要であることが、脳の破壊や刺激を用いた実験から知られている(Malsbury & Pfaff, 1974)。

さらに、交尾行動を始めるには、交尾パートナーを識別する神経機構がまず働かねばならない。すなわち、同種の動物かどうか、異性であるかどうか、且つ、それが発情しているか否かを区別する必要がある。この点で、交尾行動の発現機構を研究することは、対象を認知する神経機序の研究も含んでいる。

２－３．個体間の相互作用

交尾行動は、個体自身以外に他個体であるパートナーがいなければ出現しない行動であることは言うまでもなく、雌雄の個体間の相互作用が行動の発現と維持に重要な役割を演じる行動である。これまで、２匹以上の個体の相互作用が、個体にどのような生理的変化を及ぼすかを調べた研究はほとんどなく、交尾行動発現の神経機構の研究は、この分野にも寄与することが多いと思われる。

３．研究対象としてのオスラット交尾行動

３－１．実験対象としての長所

交尾行動の研究に、実験対象としてオスラットを選択した背景には、次の長所があるからである。

Ａ．オスラットの交尾行動は、種に特異的な固定的行動パターンを示すので、行動の定量的な記述および解析が容易である。メスラットの交尾行動では、ロードシス（lordosis）と呼ばれる一種の反射が指標としてよく用いられるのに対して（Pfaff, 1980）、オスではマウント、挿入の回数や射精までの潜時、性的不応期の長短等複数の行動的指標が得られるので、交尾行動の遂行過程を多面的に捉えることができる。また、メスラットが交尾行動中に示すロードシスは、受動的な側面が強いのに対して、オスラットの上記の指標は、オスの能動的側面を強く反映している。

Ｂ．ラットの発情は季節性が少なく、１年中交尾が可能である。しかも、メスの発情周期も４～５日と短いので、季節や期間による実験の制約が少ない。また、メスラットの発情は、ホルモン依存性が強いので、性ホルモンを投与することにより人工的に発情をコントロールできる。

Ｃ．ラットは、哺乳類の中でも体が小さく、体重も軽いので、扱いやすい。また、成熟の速度が非常に速く、生後２～３ケ月で生殖行動が可能である。

Ｄ．オスラットの交尾行動に関する観察の資料が豊富にあるので(Sachs & Barfield, 1976)、実験で得られたニューロン活動と種々の動作の相関を、容易に比較することができる。たとえば、性的飽和に至るまでの行動の時系列パターンや、その間の各行動指標の変

動の記載、あるいは、行動の遂行に障害となるようなさまざまの制限や、種々の刺激による行動の変化を示したデータがあり、これらの資料をもとに、オスラットの交尾行動を統御する神経メカニズムの理論的モデルが仮設されているので（Sachs & Barfield, 1976）、そのモデルと実際の神経系の活動とを比較することができる。

E．脳構造の局所破壊や、刺激、ホルモンの脳内移植等のテクニックを用いた実験から、オスラット交尾行動を統御するおおまかな脳部位は解剖学的に同定されているので、電気活動を探索する重要な脳構造をある程度限定することができる。

このようにオスラット交尾行動は、実験対象として数多くの長所をもっている。

３－２．交尾行動パターン

オスラットの交尾行動は、間欠的に生じるマウントによって特徴づけられる。オスラットとメスラットを同居させると、オスはメスの会陰部周辺を嗅ぐ（genital sniffing）。すると、メスは突然走り出し、オスから離れじっとする（darting behavior）。この行動は、発情したメスラットが示す、オスに対する特有な誘惑行動（soliciting behavior ）と考えられており、この種の行動には、ほかにオスの近くで跳びはねたり（hopping behavior）、耳を左右に細かく振るわせているように見える行動（ear wiggling）がある（Pfaff, 1980）。メスが離れると、オスはメスを追いかけ、オスが近づくと、メスはオスから再び離れるといった行動を繰り返す。やがて、オスはメスに後方から近づき、メスの脇腹を両前肢でつかみ、乗り掛かって、骨盤を素早くピストン様に前後に数回動かし

（thrusting behavior）、メスから降りる。これがマウントである。このときメスは、頭部と腰部を突き上げ背を弓なりに反らせるロードシスと呼ばれる特徴的な姿勢をとる。マウントの直後、オスは自分の性器を嘗める行動（genital grooming）をする。

Fig. 1 に示すように、マウントには、膣へのペニスの挿入(intromission)を伴わないマウント(mount without intromission)、挿入を伴うマウント（mount with intromission ）、および、射精（ejaculation）を伴うマウント （mount with ejaculation）の３つがあり、それぞれをmount 、intromission、ejaculation とに分類している（Larsson, 1979）。本論文でも以下の記述においては、それぞれのマウントをmount、intromission、ejaculationとして記載し、メスの後方から乗り掛かる動作にはマウントと記載することにする。

mount ではオスはthrust後メスからゆっくり降りる。挿入を伴う場合、スラストの最後に骨盤を大きく前へ突き出すスラスト（deep thrust）があり、その直後、後方へ素早く跳びのく行動（backward jumping behavior）が見られる。射精を伴う場合はdeep thrust 後２～３秒間マウントしたままの状態があり、ゆっくりメスから降りる。

intromissionの場合、膣へペニスが完全に挿入されていないことがあるが（extravaginal intromission ）、その行動パターンを見るかぎり、deep thrust があることを含めて、完全な挿入が行なわれるときとほとんど変わりがないので、本実験では両者を一緒にしてintromissionと呼ぶ。

以上、mount 、intromission、ejaculation はそれぞれ行動上の

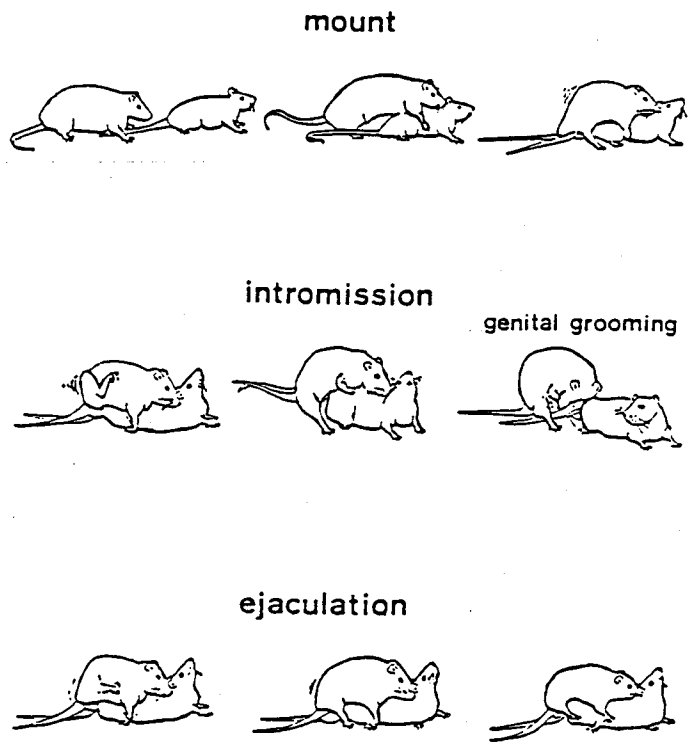


Fig.1．マウントの３種類の行動パターン(Bermant & Sachs, 1973)。上段に挿入を伴わないマウント(mount)、中段に挿入を伴うマウント(intromission)、下段に射精を伴うマウント(ejaculation)を示す。左側がオス。説明は本文。

パターンから区別されたものをいう。

mount 、intromission、ejaculation の生じる時系列パターンの例をFig. 2に示した。メスを導入する(0の時点)と、低いバーで表わしたmount 、中ぐらいの高さのバーのintromissionを５～９０秒間隔で１４回繰り返したのち、高いバーで示したejaculation に

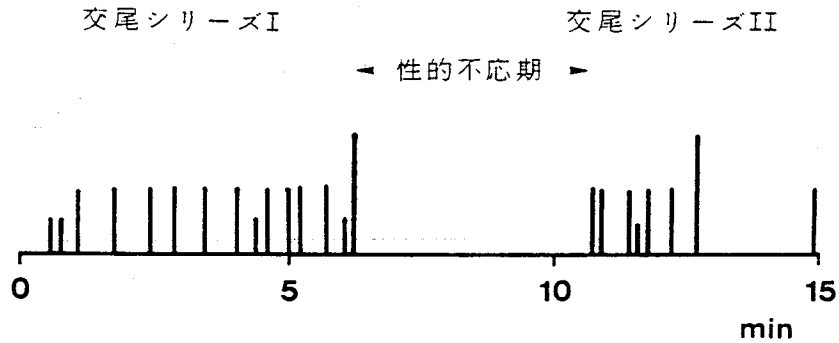


Fig.2. 交尾行動の時系列パターン。0の時点がメス導入時、低いバーはmount、中くらいの高さのバーはintromission 、高いバーはejaculationの発現時点を示す。

至る。その後、およそ5分間メスにあまり関心を示さない性的不応期があり、再び追尾ーマウント行動が始まり第2シリーズに入る。第2シリーズにおいても、第1シリーズ同様、mount 、 intromissionを繰り返し、ejaculation に達した後、再び性的不応期に入る。通常、オスラットは、5～7回の射精を行なうと性的に飽和し、交尾行動が終了する。

オスラットの交尾行動を定量的に表わす指標には、メス導入からmountあるいはintromissionが始まるまでの時間、最初のintromissionから射精に至るまでの時間、性的不応期の時間、射精までに生じるmountおよびintromissionの回数、intromission 間間隔、性的に飽和するまでの射精回数などがある。

これらの指標の各数値の変動によって、本論文では促進と抑制という用語を使用したが、その理由は次のような観点に基づいている。すなわち、種族保存の目的のためには、交尾によって、受精が確実

に行なわれる必要があり、一定時間内により多くの射精が行なわれれば、受精の確率も高くなるであろうから、上述した指標のうち射精回数を除いたどの値も小さくなればなるほど、その可能性も高くなると思われるので、この場合を促進とし、逆に各測定値の増大を抑制とみなした。

4．交尾行動発現メカニズムに関する従来の知見

オスラット交尾行動に欠くことができない要因（1．外部環境、2．感覚系、3．性ホルモン、4．脊髄、5．中枢制御機構）を列挙し、これらに関するこれまでの知見を述べて、交尾行動の発現に、それぞれがいかなる役割をしているかについて検討する。

4－1．外部環境

交尾行動にはパートナーが不可欠であるが、パートナーとなりうるには、同種の異性で、且つ、発情状態であることが必要である。オスラットの交尾行動の開始は、発情したメスラットが引き金になるが、メスラットのどの要素が鍵刺激になっているのだろうか。まず、オスラットは、発情したメスラットを導入すると、すぐにその会陰部を嗅ぐところから、発情したメスは、特有なにおいを出しており、これが鍵刺激になっている可能性がある。

発情したメスは、オスの周囲で跳びはねたり（hopping ）、突進と停止を繰り返したり(darting)、頭部を素早く左右に震わすことによって生じるear wiggling等、発情期にのみ見られる特有な行動を示し、これらの行動は、オスを誘惑するために生じるsoliciting behavior と推測されており（Pfaff, 1980）、次のような事実から、

オスの交尾行動の開始とその遂行に関与すると考えられている。たとえば、Larsson（1973）は、受動的なロードシスの反応性は減少させないが、soliciting behavior を含む自発的行動だけは一時的に低下するように、鎮静剤（テトラベナジン）を発情したメスに投与した後、そのメスを性的に活発なオスの前において、オスの行動を観察した。その結果、射精までの潜時ならびに性的不応期の長さが延長する例や、射精に至らないうちに交尾行動を中止するラットも出現し、オスの交尾行動の活動性が著しく低下することを観察した。この結果は、交尾開始における視覚情報の重要性を示唆している。

新しいメスラットが、オスラットの交尾行動に及ぼす効果としてCoolidge effectがある。それは、性的に飽和するとオスはメスがいても交尾行動を行なわないが、それまで交尾に使ったメスを観察箱から取り出し、発情した別の新しいメスと交換すると、オスはただちに交尾行動を再開するという現象である（Hsiao, 1965）。これは、交換されて新しくなったメスのsoliciting behavior やにおいが、オスの交尾の動機づけを担っている神経機構に影響したのではないかと思われる。

オスラットの性的活動性のレベルに変動を与える外部環境要因には、異性からの刺激ばかりでなく、それ以外の要素も含まれる。たとえば、実験者が老齢オスラットを繰り返してハンドリングすることによって、ほとんどすべての指標においてそのラットの交尾行動が促進したという報告があり(Larsson, 1963)、また皮膚や尾部に電気ショックやピンチングを与えることによって、交尾行動を喚起し促進することが見いだされた(Barfield & Sachs,1968; Caggiula

& Eibergen, 1969）。このような効果は、上記の操作がオスラットの覚醒レベルを上昇させたことによって起こるのではないかと考えられている。

また、覚醒レベルは日内で変動することが知られており、日内周期と交尾の遂行レベルとの関連性を調べた報告がある。Larsson（1958）やDewsbury（1968）は、 intromissionの間隔が昼夜で異なる変動を示し、明期に最も長く、暗期に単調に減少したことから、昼間より夜間に交尾行動の発現閾値が下がっていると報告した。

以上のように、メスラットのにおいや、特有な動き、あるいは、オスラットの覚醒レベルを上昇させるような外部環境刺激が、オスラットの交尾行動の開始を促していることが示唆されているが、これらの刺激は、すべてオス側の各感覚系を介してオスの交尾行動に影響していることを考慮すると、外部環境刺激を操作するだけではなく、これらの刺激が、オスの感覚系でどのように処理され、どんな役割を果たしているかを調べる必要がある。

４－２．感覚系

Beach （1942）は、嗅覚、視覚、皮膚感覚の剝奪がオスラット交尾行動に及ぼす変化を調べた。それぞれの感覚の除去を嗅球の吸引、眼球摘出、鼻面、口唇、下顎の感覚性求心線維の切断によって行なった結果、感覚のモダリティを問わず、単一の感覚除去によっては交尾行動に有意な影響は認められなかったが、２つ以上の感覚モダリティを同時に除去すると、どの組み合わせにおいても交尾経験のないラットでは交尾行動が消失した。しかし、交尾経験のあるラットでは、２つの感覚モダリティを剝奪しても交尾行動が完全になく

ならず、３つの感覚モダリティを同時に除去すると交尾行動はまったく起こらなくなることを見いだした。この結果から、彼は交尾行動に欠くことのできない単一の感覚モダリティはないと結論した。

しかしながら、交尾行動に本質的な役割を果たす感覚はなくても、交尾行動発現に重要な働きをしている感覚はあり、特にラットやハムスター等の齧歯類では嗅覚が、サル等においては視覚が重要だと考えられている。Heimer & Larsson（1967）は、嗅球を両側性に破壊すれば、性的経験のあるラットにおいてもマウントが起こりにくく、たとえ交尾行動が始まったとしても２０～５０％のラットは３０分の観察時間内には射精に至らないことを観察し、射精を行なったラットでも、最初のintromissoinからejaculation までの潜時や性的不応期は延長したと報告している。

交尾行動に及ぼす嗅球破壊の効果は、嗅覚性入力の欠如に起因するのではなく、単に脳の一部が大きく破壊されたために、嗅覚障害以外の影響が働いたという可能性があるが、嗅上皮の破壊や、嗅球とその尾側の脳との線維連絡を切断しても、嗅球破壊と同じ効果が現われたことから、その可能性は否定された（Larsson, 1971）。そして、嗅球破壊による交尾行動の減弱は、性ホルモン、性腺刺激ホルモンの投与によっても回復しないことから、この破壊効果は視床下部－下垂体系の障害によって生じた可能性も棄却できるとした（Larsson, 1969）。また、Bermant & Taylor （1969）は、嗅球破壊の効果がオスラットの実験前の交尾経験の程度に依存しており、交尾経験の少ないラットほど破壊の効果が大きいことを見いだした。

これらの知見は、嗅覚がオスラットの交尾行動の遂行に促進的な関わりをもっていることを示唆しているが、交尾開始になくてはな

らない決定的な働きはしていないことも同時に示している。しかし、嗅覚や視覚等の遠隔受容器の価値は、実験室のような狭い空間では小さく、特にオスの交尾を促す役割のあるメスの放つにおいの重要性も弱められていると考えられるので、その役割が決定的でないように見えるだけで、おそらく自然環境下ではパートナーの定位等の機能を含めて交尾行動遂行に直接的な役割を果たしていると思われる。

オスラットの性器の感覚の重要性についても幾つかの報告がある。亀頭の外科的手術（ Beach & Holz, 1946 ）や、陰部神経の切断（Dahlöf & Larsson, 1976）を行なうとintromissionが少なくなり、ejaculation が起こらなくなることがしばしば認められている。リドカイン、テトラカインを用いてペニスを麻酔すると、ペニスの勃起やスラストは影響を受けないが、挿入を伴わないmount が増加し、ejaculation も起こりにくくなる（ Adler & Bermant, 1966; Carlsson & Larsson, 1964）。これらの症状はペニスの方向づけの障害に起因すると考えられている（Malsbury & Pfaff, 1974）。

結局、交尾行動において、感覚入力は重要な要素であると思われるが、交尾に欠かせない単一の感覚はないこと、および性的経験は感覚の欠如を補償しうることがこれまでに分かっている。

４－３．性ホルモン

哺乳類のオスにおける交尾行動の開始と維持、または行動パターンの構成には、性ホルモンが関与しており、それが働く期間として誕生前後および成熟後の２つが存在すると考えられている。まず、誕生前後の男性ホルモン(アンドロゲン)の分泌は、雄型外性器の形

成および雄型性行動を担う中枢神経系の発達に欠くことができないことが知られている。たとえば、脳構造の雌雄差について、Gorski, Gordon, Shryne, & Southam (1978) は、雄型交尾行動に欠かせない部位であるオスラットの内側視索前野（medial preoptic area; ＭＰＯ）がメスのそれより細胞体が密で、チオニンによって濃く染色される領域の体積が大きいことをみつけ、この雌雄差は誕生前後のアンドロゲンの有無によって決定されると報告した。すなわち、遺伝的にオスであっても、誕生前後に去勢されてアンドロゲンの分泌が阻害されると、内側視索前野の濃く染まる部分はメスの内側視索前野の大きさになってくるし、逆に、遺伝的にメスであっても、誕生前後にアンドロゲンを投与すると雄型の内側視索前野の大きさに近くなってくる。しかし、アンドロゲンがこのような効果をもつのは誕生前後のみであり、成熟後にアンドロゲンを投与しても雌雄の脳構造には影響しない。

アンドロゲンは誕生前後の脳構造に変化を及ぼし、さらに、成熟後の雄型、雌型の交尾パターンにも影響を与える（Sördersten, 1973; Ward & Renz, 1972; Whalen & Edwards, 1967）。すなわち、雌雄を問わず誕生前後でアンドロゲンに暴露されることがないラットは、成熟後雌型の交尾パターンを強く示すようになり、アンドロゲンに暴露されたラットは雄型交尾行動を行なうようになる。

成熟後の雌雄の交尾パターンは、遺伝的雌雄と直接関係なく、誕生前後のアンドロゲン暴露の有無によって方向づけが行なわれる。したがって、この時期のアンドロゲンは成熟後の雄型交尾行動には欠くことができないものであることを意味する。

成熟後の雄型交尾行動におけるアンドロゲンの役割は、去勢後の

交尾行動の変化を観察することによって確かめられた（Beach, 1944a; Davidson, 1966a; Madlafousek, Hlinák, & Beran, 1976）。去勢の効果が最も早く現われるのは射精で、その処置後２、３日以内にejaculation までの潜時が延長し、続いて、intromissionが消失して、最後にmount 、そして、genital sniffing、メスへの接触という交尾行動の開始前に普通現われる行動がなくなるという。性的経験のあるラットを用いた場合は、去勢後４週間が経過しても４２％はejaculation に至り、１０週間後においても８％はejaculation を行ない、 このうち１匹は去勢して５ケ月経ってもejaculation に達した（Davidson, 1966a）。また、パートナーのメスの発情状態にも去勢の効果は左右されて、非常によく発情したメスと同居させると去勢後２ケ月しても、intromissionおよびejaculationを示したが、あまり発情していないメスをパートナーにした場合、去勢後３週間しか経っていないにもかかわらず交尾行動は消失してしまった（Madlafousek et al., 1976）。

去勢手術によって消失した交尾行動は、アンドロゲンを投与すると回復した（ Beach & Holz－Tucker, 1949； Larsson, 1967； Whalen, Beach, & Kuehn, 1961）。その回復過程は去勢の効果とは反対に、まず、mount がみられ、数日おいてintromissionとejaculationが生じるようになり、アンドロゲンを毎日投与し続けると、最初のintromissionからejaculation までの潜時や性的不応期が短縮し次第に正常な交尾パターンになった。投与量と行動の回復程度の関係は、投与量が多いほど交尾行動の回復が早くなるが、それは去勢前の交尾行動レベルまでであって、過量のアンドロゲンを追加しても通常の交尾行動以上には促進されない（Larsson, 1966）。

この結果から、交尾行動には一定量の性ホルモンは不可欠であるが、それ以上の量は交尾遂行に必要がないと考えられる。

アンドロゲン投与によって交尾行動が回復するが、そのときに脳に及ぼすアンドロゲンの効果としては、交尾行動を直接統御している構造に対するものと、下垂体を介した２次的効果によるものとの２つの可能性がある。この問題に対して、 Pfaff（1970）は、去勢手術と下垂体切除を同時に行ない、下垂体の影響を排除しておいてアンドロゲンを投与したところ、下垂体が切断されていない去勢手術のみのラットと同様な経過で交尾行動が回復したことから、アンドロゲンの効果は下垂体を経由することなく、オスの交尾行動を統御している脳領域に直接作用していると結論した。Pfaff の考えを進めていくと、交尾行動の発現には外界からの感覚入力が鍵刺激として引き金の役をなすが、それが働くためには交尾に必要な介在神経回路の興奮性をアンドロゲンが前もって調節していなければならないので、アンドロゲンに感受性をもつニューロンが集まっている領域は交尾行動を統御している可能性が高い。

Sar & Stumpf（1973）は、トリチウムで標識したアンドロゲンを皮下投与した後、脳内の放射活性の局在を調べた結果、視索前野をはじめとして、弓状核、視床下部腹内側核、分界条床核、外側中隔野、海馬、扁桃体のニューロンに選択的に、トリチウムーアンドロゲンが大量に取り込まれていることを見いだした。これらの領域は、それまで交尾行動の統御および下垂体における性腺刺激ホルモンの分泌に関連があるとされてきたところと一致しており、アンドロゲンが交尾行動を統御しているニューロンの興奮性を調節していることを強く示唆している。また、このデータは中枢神経内に末梢のア

ンドロゲンがフィードバックされる部位があることも示している。

４－４．脊髄

第６と第９胸髄のレベルで脊髄を切断しても、ペニスの勃起等基本的な性器の反射は生じる。ラットを仰臥姿勢にしてペニスの包皮を剝いだ状態にしておくと、短時間の強い勃起を間欠的に繰り返し、続いて長い勃起が生じることから、脊髄レベルで単純な交尾リズムを形成する機構があると考えられる（Hart, 1968）。しかし、上位からの正常な制御がない限り、正常な交尾行動は決して生じない。

４－５．雄型交尾行動の中枢制御機構

これまで行なわれてきた研究は、主として破壊、電気刺激、ホルモン脳内移植といった方法を用いて得た知見であり、それによると、雄型交尾行動の制御機構は主として大脳辺縁系および視床下部に存在すると推測され、交尾行動に関係する種々の感覚情報や大脳皮質からの情報がこの系に収斂しそこで統合されるものと考えられている（志村と下河内，1985）。

Ａ．大脳皮質

交尾行動における新皮質の役割については、メスラットでは新皮質を除去するとロードシス発現の閾値が下がって交尾行動が促進されるが（Beach, 1944b）、オスラットの場合は同じ処置によって逆の効果が現われる。すなわち、除去した皮質の部位にかかわらず、新皮質の２０％以下の除去では交尾行動はなくならないが、完全に除去すると交尾行動は消失した （Beach, 1940）。一方、新皮質の

破壊がオスラットの交尾行動に与える影響には部位差があるという報告もある。内側部の破壊より外側部の破壊の方が効果が大きく、前頭部の破壊の効果が最も大きい（Larsson, 1962； 1964）。このように新皮質は雄型交尾行動発現には不可欠な部位と思われるが、新皮質が交尾行動発現に等質に働くのか、あるいは、局在性があるのかは現在のところ不明である。

B．内側視索前野

Fisher（1956）は、去勢したオスラットの脳内に直接細いカニューレを通してアンドロゲンを微量投与すると、消失していた交尾行動が回復することを初めて報告した。脳切片の写真から、雄型の交尾行動を促進したカニューレの位置は内側視索前野内の外側端にあることが判明した。

Heimer & Larsson(1966／67)は、視床下部の種々の核の破壊が交尾行動に与える影響を調べたところ、内側視索前野－前視床下部を大きく破壊すると交尾行動が消失したが、他の部位の破壊では影響がないことを見つけた。しかも、内側視索前野－前視床下部の破壊によって消失した交尾行動はアンドロゲンを与えても回復しないこと、および性器の萎縮も伴っていないことより、内側視索前野－前視床下部の損傷によって交尾行動が消失したのは下垂体経由の２次的効果ではないと考えた。その後も、内側視索前野を破壊すると交尾行動が障害を受けたという報告が多い（Lisk, 1968; Giantonio, Lund, & Gerall, 1970）。

また、電気刺激を用いて交尾行動の制御に関連する部位を探す研究が、Vaughan & Fisher(1962)によって行なわれ、anterior－dor-

solateral hypothalamus を電気刺激すると交尾行動に著明な促進効果が見られたという。しかしながら、この実験では電極の位置に関する組織学的検索がなされておらず、正確な刺激部位は不明である。その後、内側視索前野電気刺激の性行動への影響が確かめられ（Malsbury,1971; Merari & Ginton, 1975; 下河内と花田, 1982）、刺激を与えない時の交尾行動と比べ、内側視索前野を電気刺激すると交尾行動が著しく促進された。下河内と花田(1982)によれば、30秒毎に刺激のオンとオフを繰り返すと、少ない回数のintromissionでしかも短時間にejaculationに至り、性的不応期も極端に短縮して、実験時間内のejaculationの回数も多くなり、さらにmount、intromissionが刺激持続期に集中するいわゆる stimulus－bound copulationも観察された。van Dis & Larsson（1971）は、去勢手術を施してまったくメスに関心を示さなくなったラットの内側視索前野を電気的に刺激したところ、ejaculationには至らなかったものの、mountやintromissionを観察した。これは、アンドロゲンが交尾行動発現に必要量以下のレベルであっても、内側視索前野ニューロンが興奮すれば交尾が出現することもあることを示唆している。

Fisher（1956）の実験の後に行なわれたアンドロゲン脳内留置実験においても、去勢によって交尾行動が消失したラットの内側視索前野にアンドロゲンの結晶を植え込むと留置量に依存して交尾行動が回復したが、他の視床下部にアンドロゲンを移植しても効果がなかったという報告がある（Davidson, 1966b; Lisk, 1967）。

上記のように、破壊、電気刺激、ホルモン留置実験から、オスラットの交尾行動の発現に内側視索前野は欠くことのできない重要な役割を担っていると考えられる。

雄型交尾行動における内側視索前野の重要性を示唆した実験は、ラットを対象としたものだけではなく、ネコ（Hart, Haugen, & Peterson, 1973）やイヌ（Hart, 1974）においても、その内側視索前野を破壊すると交尾行動が消失するという知見が得られている。アカゲザルでは内側視索前野を電気的に刺激するとペニスの勃起や自律神経系の反応を含めて射精に似た反応が見られた(Robinson & Mishkin, 1966; 1968)。また、哺乳類以外の下等動物でも求愛行動や交尾行動に内側視索前野が決定的な役割をしており、カエル（Schmidt, 1968）、ニワトリ（Meyer & Salzen, 1970）において内側視索前野の破壊は交尾を阻害し、カエル（Schmidt, 1968）やサカナ（Demski & Knigge, 1971）、ハト（Åkerman, 1966）の内側視索前野を電気刺激すると求愛行動を促進すると報告されている。現在のところ、内側視索前野は下等動物から高等哺乳動物まで広く雄型交尾行動の発現促進に中心的な働きをしている領域と考えられる。

ラットの内側視索前野の吻側、尾側、背側、外側の４ケ所を別々に切断して、交尾行動に関与する内側視索前野の入出力を調べた実験がある（Szechtman, Caggiula, & Wulkan, 1978）。外側を切断すると交尾行動の開始が延長し、背側の切断により交尾行動開始後の交尾パターンに影響があった。背側部は扁桃体と海馬、外側部は内側前脳束との線維連絡が密接であり、内側視索前野を中心にこれらの部位が交尾行動に関与している可能性がある。

C．内側前脳束

Paxinos & Bindra（1971）は、視索前野から乳頭体のレベルで矢

状方向に視床下部の内側部と外側部との間を切断すると、交尾行動が減弱あるいは消失すると報告した。同様な結果は内側視索前野と外側視索前野との間を切断しても得られ、また、視索前野のレベルで内側前脳束を両側性に破壊したときに見られる交尾行動の低下は、内側視索前野破壊による効果よりも弱いのに対し、より後方の内側前脳束を破壊すると性器の萎縮を起こすことなく、交尾行動は低下し消失した（Caggiula, Antelman, & Zigmond, 1973）。これらの事実は、内側視索前野の出力が内側前脳束を通過している可能性を強く示唆している。実際、Bergquist（1970）は、オポッサムの内側視索前野を刺激することによって誘発された交尾反応が内側前脳束の後部の破壊後消失することを観察した。

一方、電気刺激を用いた実験では、外側視索前野内の内側部を刺激すると交尾行動は弱いながらも促進された(Madlafousek, Freund, & Grofová, 1970)。視床下部腹内側核のレベルから乳頭体のレベルにかけて内側前脳束を電気刺激すると交尾行動の著しい促進が見られ（Caggiula & Hoebel, 1966; Caggiula & Szechtman, 1972)、さらに、その刺激促進効果は内側前脳束に沿って腹側被蓋野まで認められた（Eibergen & Caggiula, 1973）。これらの刺激効果は内側視索前野の刺激効果と類似しており、stimulus－bound copulationも観察されている。

上記のごとく、交尾行動発現にかかわる内側視索前野からの情報は内側前脳束を介して下行すると推測される。

D．扁桃体

内側視索前野以外では、交尾行動に決定的な役割を演じている領

域は、見つかっていないが、破壊や刺激等の方法を用いることによって、交尾パターンが変動することから、交尾行動に調節的な影響を及ぼしていると考えられる部位があり、扁桃体もその1つである。Bermant, Glickman, & Davidson (1968) は、両側性に扁桃体を大きく破壊すると、一時的に交尾行動が変化することを見いだし、破壊２週間後から２日おきに３回交尾テストを行なうと、最初の２回のみにintromission間間隔と性的不応期の延長を認めた。さらに、Giantonio et al. (1970) は、lateral－basolateralとbasomedial－corticomedialに分けて扁桃体を破壊した結果、lateral－basolateralの領域の破壊後には交尾行動に変化は見られないが、basomedial－corticomedial 部位を破壊するとejaculation までの潜時が延長して、性的飽和に至るまでのejaculation の回数が減少することを観察し、扁桃体の皮質内側部が交尾行動に促進的に働くことを示唆した。Harris & Sachs (1975) は、扁桃体の皮質内側部だけを破壊すると、ejaculation までに必要な intromission の回数が増大し、ラットによっては通常の３～４倍のintromissionをしてもejaculation に至らないことを見いだした。

同様な抑制効果は分界条床核の破壊によっても見られ (Emery & Sachs, 1976)、分界条床核は分界条を介して扁桃体皮質内側部から線維投射を受けていることを考慮すると、扁桃体皮質内側部－分界条－分界条床核系が交尾行動に促進的に働いていると考えられる。また、扁桃体皮質内側部は嗅皮質と密接な連絡がある (Leonard & Scott, 1971; Scott & Leonard, 1971) ことから嗅覚情報の処理にも関与している可能性がある。扁桃体皮質内側部と嗅球の破壊が交尾行動に及ぼす効果は類似点が多く、異なるのは扁桃体皮質内側

部の破壊では最初のmount までの潜時が長いこととintromissionの回数が多いことであり、この相違は、扁桃体には嗅覚以外に他の感覚も入力されている可能性がある上に、アンドロゲンを取り込む細胞が多いことによるのではないかと考えられる。

このように扁桃体皮質内側部がオスラットの交尾行動に促進的に働いていることを示唆する報告はあるが、交尾行動を遂行する上で扁桃体が一体どのような活動をしているのかは不明である。

E．中隔－海馬系

オスラットの海馬領域の切除実験では、術後に変化が現われないことが多いが、その中でBermant et al.（1968）は、腹側海馬や海馬全体を破壊しても交尾行動に影響はないが、背側海馬のみを破壊するとintromissionの間隔と性的不応期が短縮することを見いだし、背側海馬が交尾行動に抑制的に作用していることを示唆した。また、Dewsbury, Goodman, Salis, & Bunnell（1968）も背側海馬の破壊によって同様な効果を観察した。さらに、Kurz & Adler（1973）や下河内と花田（1982）は、交尾行動の各動作に対応して海馬シータ波の周波数が特定の値をとることから、海馬が交尾行動に関係していると考えた。

海馬と密接な線維連絡をもつ中隔野に関しては、その刺激効果から、それが交尾行動に関係することを示唆した報告がある。Hanada, Yamaguchi, & Shimokochi（1980）は、外側中隔野の電気刺激によりintromissionの間隔が延長することによってejaculation までの潜時が延長することを観察して、外側中隔野が交尾行動に抑制的に働いていることを示唆した。ヒトでこの部位を電気的に刺激すると

快感情が湧き、さらに同性愛者でも異性に対する関心を増加させたという報告があり（Moan & Heath, 1972）、ヒトにおいても中隔野が性行動に関連性があることを示唆している。

F．中脳

中隔－海馬系以外に、中脳の吻側部に交尾行動の抑制系が存在すると考えられている。間脳と中脳の接合部のレベルで脳幹の内側部を大きく破壊すると、オスラットの交尾行動が促進され、とくに、ejaculation に至るまでのintromissionの回数が減少し、性的不応期も大幅に減少した(Heimer & Larsson, 1964)。Clark, Caggiula, McConnell, & Antelman（1975）も、中脳の吻側被蓋を小さく破壊すると性的不応期が著しく減少することを報告した。さらに、彼らは破壊後大脳皮質のノルエピネフリンの減少を認めたことから、この抑制系にノルエピネフリンが関与していることを示唆した。

この部位の破壊効果による交尾行動の亢進とノルエピネフリンとの関係については今のところ否定的なデータ(Clark, 1980; Hansen, Köhler, & Ross, 1982）が多いが、中脳の被蓋に交尾行動の抑制系が存在することは支持されている。Barfield, Wilson, & McDonald（1975）も、中脳の吻側被蓋野を破壊すると交尾行動が促進され、Clarkらと同様な結果を得た。

Eibergen & Caggiula（1973）は、内側前脳束に沿って視床下部後部から腹側被蓋野にかけて電気的に刺激すると交尾行動が促進されることを観察し、内側視索前野同様、中脳の腹側部に交尾行動を促進する機構があると推測した。解剖学的にも内側視索前野からの線維は、腹側被蓋野に直接投射していることが確かめられているの

で（Conrad & Pfaff, 1976； Swanson, Kucharczyk, & Mogenson, 1978）、腹側被蓋野は内側視索前野と連係して交尾行動の遂行に関与している可能性がある。

このように、腹側被蓋野はその破壊や刺激によって交尾パターンが変容することから、交尾行動に調節的な働きをしていることが示唆されているが、実際の交尾時にどのような働きをしているのか、また、それは内側視索前野の働きとどのような関連があるのかはまったく分かっていない。

5．実験目的

上記のようにこれまでの実験からオスラットの交尾行動の発現に直接関与していると思われている主な部位は、内側視索前野、扁桃体、中隔－海馬系等の大脳辺縁系および中脳の腹側部である。各領域がそれぞれの機能を担い、互いに協調的に働いて、種族保存という目的のために合目的的に交尾行動が遂行されると考えられる。しかしながら、各部位の交尾行動における役割については不明な点が多く、実際の交尾行動遂行中に、どの領域のどの種のニューロンが何時どのように活動して、この行動が発現し維持されるのかほとんど解明されていない。そこで、本実験では交尾行動発現の神経メカニズムを解明するために、以下の３点について検討を行なった。

Ａ．従来から行なわれてきた脳実質の局部的破壊や電気刺激、あるいはホルモン留置実験から、雄型交尾行動を統御する脳構造として、内側視索前野を中核とした大脳辺縁系の神経回路が考えられている。しかし、雄型交尾行動に関する電気生理学的知見は数少なく、破壊、電気刺激、ホルモン留置等の方法から、交尾中の内側視索前

野のダイナミックな活動を推測することは不可能であった。Hanada & Shimokochi(1982)は内側視索前野の関与を直接的に知るために、オスラットの交尾行動中に内側視索前野ニューロン活動の記録を試み、その活動が交尾行動と関連があることを示唆したが、行動各動作とニューロン活動の対応性や交尾中の活動パターン変化について詳しくは調べておらず、交尾行動中の内側視索前野の役割を推測することは甚だ困難である。そこで、筆者はまずオスラット交尾行動中に内側視索前野のニューロン活動を記録し、交尾行動中に内側視索前野ニューロン活動が変化するか否かを再検討し、その活動に変動がある場合には、さらに交尾行動と内側視索前野ニューロンのスパイク発火頻度との時間的対応関係を詳細に解析し、交尾行動における内側視索前野の機能について考察した。

B．内側視索前野と線維連絡があり、しかも、脳構造の破壊や刺激実験から交尾行動に関与していると考えられている扁桃体皮質内側部、腹側被蓋野および他の大脳辺縁系諸部位のニューロン活動が交尾行動中に変化するかどうかを調べた。さらに、それらに変動が見られる場合には、その発火変化パターンと内側視索前野ニューロンのそれとの相違について分析し、交尾行動発現における各部位の個別的役割について考察した。

C．行動観察をもとにして構築されてきたこれまでの種々の交尾行動発現の理論的モデルと、上記のような方法で記録した諸領域のニューロン活動とを対比させて、そのモデルの整合性を検討した。

尚、本論文の実験結果は以下の論文に一部記載した(堀尾，1985; Horio, Hanada, Shimura, & Shimokochi, 1986; 下河内と堀尾，1984)。

第Ⅱ章．方法

１．被験体

Long－Evans系オスのhooded rat(手術時の体重：３１０～５５０ｇ）を用いた。性的に活発であることを確認するために、すべてのラットに対して交尾行動を行なうか否かをあらかじめ調べ、ejaculation まで行なった１４５匹を被験体とした。それらを、自由摂食、飲水下に置き、明期２：００～１４：００、暗期１４：００～２：００の昼夜逆転照明環境下で飼育した。

２．電極

慢性記録電極は、７３匹にはエナメル被覆の直径１００μｍのステンレス線（成茂、直流抵抗１５０～２００ｋΩ）２本を先端の極間距離５０～１００μｍにして貼り合わせ、双極記録電極として植え込んだ。残りの７２匹にはポリウレタン被覆の直径３０μｍのステンレス線（ユニークメディカル、直流抵抗２００～３００ｋΩ）６本を束にして刺入した。記録時には、６本のステンレス線の中から２本を選び双極誘導を行なった。

３．手術

ソジウムペントバルビタールを腹腔内投与（４５ｍｇ／ｋｇ）して麻酔を行ない、脳定位固定装置に固定した後、深部記録電極の植え込み手術を行なった。König & Klippel (1963) の脳図譜に従い、内側視索前野（ブレグマの前方０．５～ブレグマの後方０．２ｍｍ、正中線の側方０．２～０．５ｍｍ、頭蓋骨の表面の下方７．５～８．

２ｍｍ）、扁桃体皮質内側部（ラムダの前方４．０～４．５ｍｍ、正中線の側方４．２～４．５ｍｍ、頭蓋骨の表面の下方８．９～９．２ｍｍ）、中脳腹側被蓋野（ラムダの前方２．０ｍｍ、正中線の側方１．０～１．５ｍｍ、頭蓋骨の表面の下方８．０～８．２ｍｍ）、外側中隔野（ブレグマの前方０．０～０．５ｍｍ、正中線の側方０．５ｍｍ、頭蓋骨の表面の下方４．５～５．５ｍｍ）のいずれかに両側性あるいは一側性に定位的にステンレス製電極を刺入した。接地電極として直径１．４㎜のステンレス製のネジを鼻骨に取りつけた。電極の植え込み手術終了後、８ピンのＩＣ用ソケットに接続して、歯科用セメントでまとめて頭蓋骨に固定した。

４．装置

実験室は電気的に遮蔽し、赤色光を室内照明とした。観察箱は無色透明のアクリル製の円筒（直径４２ｃｍ、高さ３２ｃｍ）を用いた。脳の電気活動の記録には、頭部近くの緩衝増幅器を介して、生体電気現象用増幅器（三栄測器、１２７９、＜１０ｋＨｚのハイカットフィルターを使用）に入力した。その出力をローカットフィルタ（＞４００Ｈｚ 、エヌエフ回路設計ブロック、Ｍｏｄｅｌ Ｅ－３２０１）につなぎ、オシロスコープでモニターしながらデータレコーダ（ティアック、Ｒ－８１）に記録した。ニューロン活動をマルチプルユニットとして記録し、発火頻度は一定振幅以上のスパイク放電（１００μＶ～５００μＶ、Ｓ／Ｎ１．５～１０．０）の発火数をスパイクカウンタ（ダイヤメディカル、ＤＳＥ－３３５Ｐ）を用いて算出した。それには通常２～１０個のニューロン活動が認められた。

また、交尾動作は一連の素早い動作から成り立っているため、視察ではその動作の開始、終了の正確な時点が見極めがたい。そこで、約３３ミリ秒のコマどりができ、再生することによってその精度まで視察可能なビデオシステム（微細行動解析記録装置、新大阪商会）を用いて交尾行動を解析し、ニューロン活動との詳細な時間的対応関係を調べた。交尾行動をビデオレコーダに記録する一方、ビデオ画像のコマ番号と同期したパルス信号を、ニューロン活動とともにデータレコーダに記録した（Ｆｉｇ．３）。

５．手続き

卵巣摘出手術を施したメスラットに、実験開始４８時間前にエストラジオールベンゾエイト５０μｇ、６時間前にプロゲステロン５００μｇを筋注して発情させ、オスラットの交尾パートナーとして用いた。メスが発情していることは、実験に使用しないオスラットがマウントしたときに、ロードシスを行なうことによって実験前に確認した。

電極の植え込み手術後４～７日の回復期間をおいて、ラットの頭部にコネクタを装着して観察箱に入れ実験環境への馴化を３０分間行なった。翌日、暗期の開始２時間後から実験を始めた。オスラットを観察箱に単独で５分間入れ、この期間のニューロン活動をベースラインの活動と見なした。ひきつづき、発情したメスを観察箱に入れ、交尾行動を観察しながらニューロン活動を記録した。行動とニューロン活動はそれぞれビデオレコーダ、データレコーダに保存した。

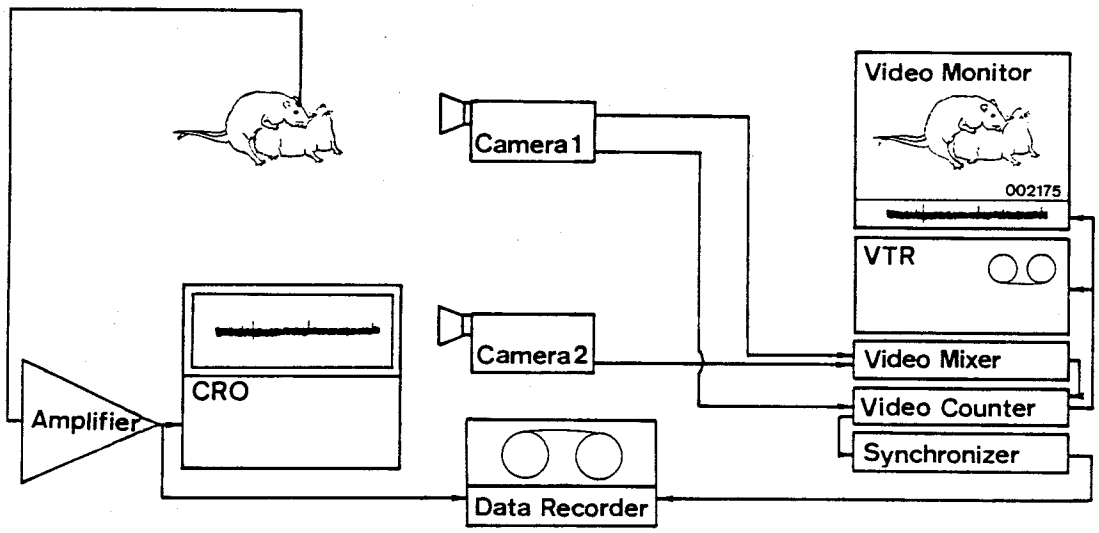


Fig.3. 実験のブロックダイアグラム。

6. 処理

ビデオのコマ番号に同期した30Hzのパルス信号、およびニューロン活動を記録した磁気テープをオフラインで再生し、パーソナルコンピュータ（ティアック、PS80）を利用して、ビデオのパルス数をカウントすることにより、ビデオの各画像の行動とニュー

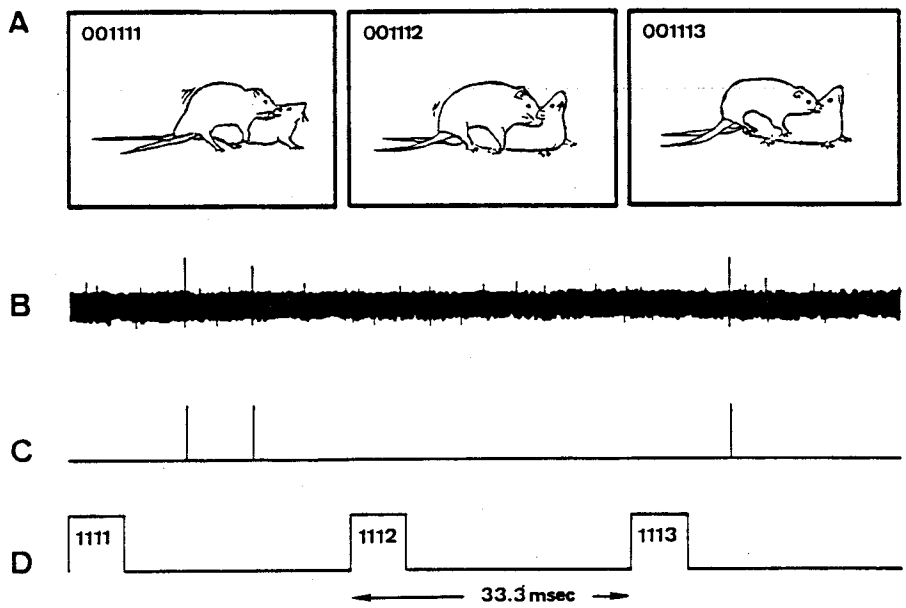


Fig.4．ビデオの各画像とニューロン活動との対応関係。 A：ビデオの連続する3つの画像、B：ニューロン活動、C：ウィンドウディスクリミネータによって、一定振幅以上のスパイク電位をパルス整形したもの、D：ビデオ画像の同期信号。

ロン活動の時間的対応関係を解析した。Fig. 4に行動とニューロン活動の対応を分析する過程をシェーマで示した。Aにビデオの連続する3コマを並べ、Bにはビデオのコマと時間的に対応する実際のニューロン活動、Cにそれをウィンドウディスクリミネータに通してパルス信号化したものを表わし、Dにビデオのコマ番号と対応

するパルス信号を示した。ビデオの画像は１秒間に３０コマなので、下段のパルス間の間隔は約３３．３ミリ秒となる。したがって、このラットでは、ビデオのコマ番号００１１１１でスラストを開始し、このコマ内にスパイク発火が２回生じたことを示している。コマ番号００１１１２ではまだスラストが続いているが、このコマ内にはスパイク発火はなく、コマ番号００１１１３では挿入の瞬間が示されているが、発火数は１つである。このような手順でビデオレコーダに納められている各画像の行動と、データレコーダに保存されたニューロン活動を対応させて、それらの時間関係を分析した。

７．組織学的検索

実験終了後、ソジウムペントバルビタール（４５ｍｇ／ｋｇ）を腹腔内に投与して麻酔し、電気活動を記録した部位を確認するために２００μＡの直流電流を１０秒間通電したのち、１０％ホルマリンを心臓から全身に灌流させ脳を固定した。脳を摘出し、２％フェリシアン化カリウムを含む１０％ホルマリン液に１週間以上浸してさらに脳を固定した。通電によって溶出したステンレスの鉄イオンとフェリシアン化カリウムとがプロシアン青反応して、記録電極の刺入位置がブルースポットとして限定できるので、１００μｍ前後の脳連続切片をつくり、 König & Klippel（1963）の脳図譜を参照しながら電極先端の位置を確認した。

第Ⅲ章．結果

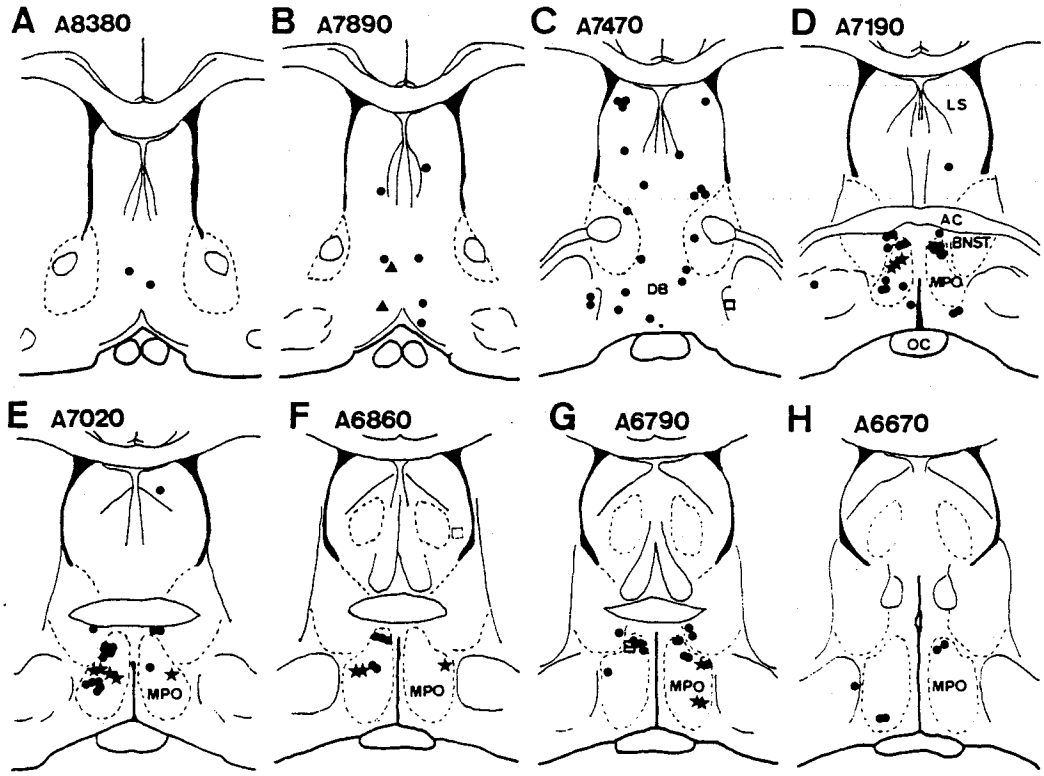
１．内側視索前野のニューロン活動

組織学的検索の結果（Ｆｉｇ．５）、内側視索前野で記録されたニューロン活動例は５８例あり、そのうち以下に示すように交尾行動時に特異的な変化を示したものは１４例あり、全体の２４．２％であった。その他に、メスラットを導入すると発火頻度が低下し、それがejaculation まで持続して、性的不応期に入るとメス導入前のレベルに戻り、次のシリーズが始まると再び発火が低下するものが１例（１．７％）あった。また、交尾行動に関係なく４～５分ごとに発火頻度が周期的に増加、減少を繰り返すものが１例（１．７％）見られた。残り４２例（７２．４％）は交尾行動中に発火頻度の変化は認められなかった。

交尾行動に対応した発火頻度の変化パターンを詳しく以下に記述することにする。

１－１．性的飽和に至るまでの交尾行動とニューロン活動の概観

Ｆｉｇ．６にオスラット（Ａ２６）が性的に飽和するまでの内側視索前野のニューロン活動のヒストグラムを示した。図の縦軸は２秒毎のスパイク発火数、横軸は時間経過を示すが、３段のトレースはＡの左端からＣの右端まで約３時間半の連続した記録である。上段の左端の時点ではオスラットは単独であり、上向きの矢印(▲)の時点でメスラットを導入すると、三角印(▲)のmount 、intromissionを間欠的に８回繰り返し、大きな矢印(↑)で示すejaculation に至った。その後、メスラットが近づいてもあまり関心を示さない性的



Ｆig.５．組織学的検索の結果、 違った電気活動を示した電極の先端の位置を示す（König & Klippel, 1963を改変）。 ★：交尾行動に対応して必ず一定の変化を示した電極、▲：メス導入時から射精まで背景活動が高かった電極、□：マウント後に一時的に減少した電極、⊟：メス導入から射精まで減少した電極、◉：４～５分毎に増減を繰り返した電極、●：変化しなかった電極。省略：ＭＰＯ：内側視索前野、ＬＰＯ：外側視索前野、ＬＳ：外側中隔野、ＯＣ：視交叉、ＡＣ：前交連、ＢＮＳＴ：分界条床核、ＤＢ：ブローカの対角帯。

不応期が約８分間続いた。性的不応期の前半ではejaculation 直後からgenital groomingが見られ、それが終わると床に横になってじっとしていることが多いが、後半は起き上がってgroomingやloco-

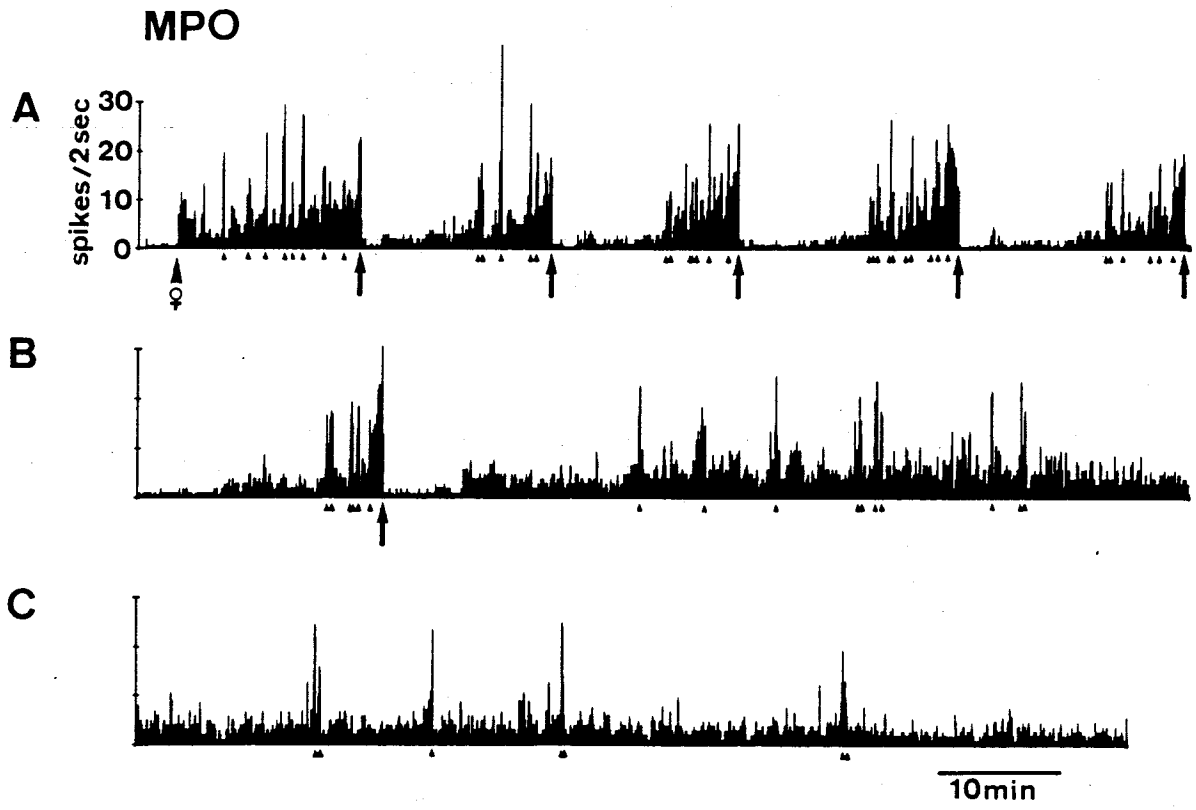


Fig.6．性的飽和に至るまでの内側視索前野ニューロン活動。 AからCまで連続記録（ラットA26）。▲：mountおよびintromission、↑：ejaculationの時点を示す。

motionが増え、やがて再びメスへのmount が起こり第2シリーズに入った。このラットでは性的に飽和するまでに射精を6回行なっているので6交尾シリーズを行なったことになる。6回の交尾シリーズの中でejaculation までに行なったmount 、intromissionの合計回数が最も少ないのは第2シリーズの5回であるが、その後シリーズの進行に伴ってその回数の一定した増加や減少はなく、シリーズ

の進行とejaculation までのmount 、intromissionの回数との間にも一貫した関係は見られなかった。各シリーズの最初のintromissionからejaculation までの潜時にもシリーズ進行と一貫した変化は認められなかった。ejaculation 後の性的不応期に関しては第1シリーズの性的不応期が最も短く、射精を行なう毎に延長していき、第6シリーズの性的不応期が最も長かった。6回目のejaculation後も、mount 、intromissionは起こっているが、その間隔は次第に延長していき、射精を行なうことなく、やがて性的に飽和し交尾行動が終了した。性的飽和とは、ejaculationあるいはintromission後、30分以上経過してもintromission が起こらない時点を言う（Karen & Barfield, 1975）。

内側視索前野のニューロン活動は、メス導入あるいは各シリーズの開始からejaculation まで、その前後の活動レベルと比較して発火頻度が高く、しかもejaculation 近くでは発火頻度は一層高くなっている。これに対し、ejaculation 後の性的不応期には、内側視索前野ニューロンの発火頻度は著明に低下する。また、メス導入前のレベルと比べて、性的飽和が近づいたCの右端でも発火頻度は、あまり減少せず、比較的高いレベルに維持されていることが特徴的であった。

1－2．交尾行動に対する特異性

交尾行動に対応して変化する内側視索前野のニューロン活動は、単に覚醒レベルの上昇によって生じた可能性があり、交尾行動に特異的に変動したものか否かを確かめる必要がある。そこで、交尾行動中に発火頻度が変化する内側視索前野ニューロンを同定したのち、

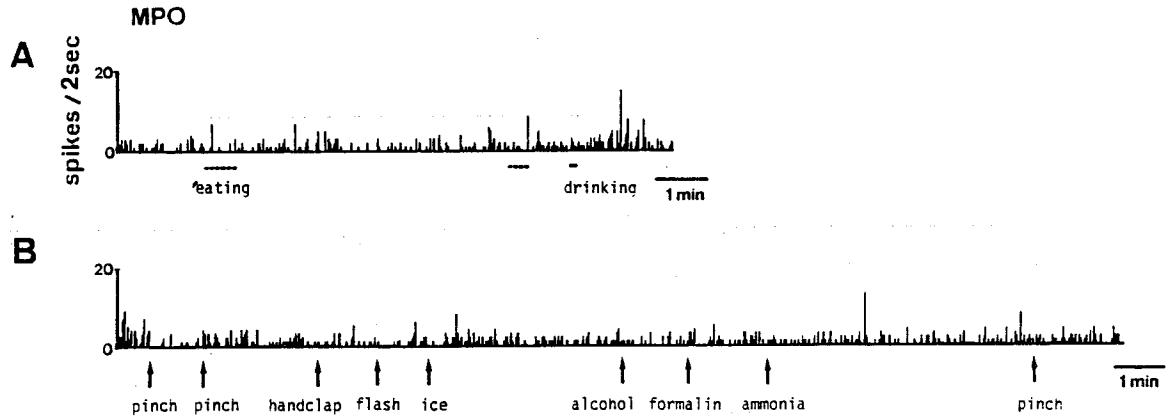


Fig.7. 摂食、飲水時および種々の外部刺激提示時の内側視索前野ニューロン活動（ラットA26）。各行動中および各外部刺激に対してニューロン活動は変化しなかった。

単独でいるときの locomotion、rearing 、face washing 等の自発的運動、摂食や飲水行動時、あるいは、種々の外部刺激に対してニューロン活動にどのような変動が見られるのかを調べた（Fig. 7）。しかしながら、交尾行動に対応して変化する内側視索前野のニューロン活動は、固形飼料の摂食時（点線）や、飲水時（実線）には、発火頻度の増加も減少も生じなかった。鉤ピンセットによる背側皮膚や尾部のピンチ、皮膚への氷の接触といった侵害刺激、拍手による音刺激、フラッシュによる光刺激に対しても、内側視索前野のニューロン活動の変化は認められなかった。アルコール、ホルマリン等のにおい刺激に対してもニューロン活動に変化はなく、特に、アンモニアを鼻面の前に差し出すと急いでその刺激から離れようとする強い逃走行動が見られたにもかかわらず、発火頻度に変動はまっ

たく生じなかった。locomotion以外のrearing 、grooming等の単なる自発的運動中にもニューロン活動に変化は見られなかった。これらの事実から、交尾行動時の内側視索前野ニューロンの発火頻度の変化は、交尾行動に特異的であると考えられる。

１－３．交尾１シリーズの活動

交尾行動中に変化が見られた内側視索前野ニューロン活動の１４例におけるメス導入前の平均発火頻度は１９．６スパイク／秒±７．１　ＳＥ（ｎ＝１４）であったが、メスと同居させると有意に増加し（ｐ＜．０１，ｔ＝３．５２）、ejaculation までの平均発火頻度は２６．８スパイク／秒±８．９　ＳＥ（ｎ＝１４、ただし、マウント前後２０秒間の急激な変化を除く）となった。発火頻度の最大の増加は追尾－mount 中に認められ（５３．５スパイク／秒±１６．７　ＳＥ、ｎ＝１４）、ejaculation までの平均発火頻度よりもさらに有意に発火率が高くなった（ｐ＜．０１、ｔ＝３．３２）。

交尾行動中の内側視索前野のニューロン活動の変化を詳しく見るために、Ｆｉｇ．８にメスラット導入２分前から交尾１シリーズ約２１分間のニューロン活動の１例（ラットＡ２６）を示した。メス導入前の平均発火頻度は０．２スパイク／秒であるが、各 mount、intromission、ejaculation に対応して、内側視索前野ニューロンの発火頻度はその直前から一時的に増加し（２３．５スパイク／秒）、メス導入前のレベルの約１１０倍にも達した。この追尾－マウント時の一時的な増加以外に、メスを導入すると導入前のレベルよりも発火頻度が徐々に増加するようになり、ejaculation まで持続した。ejaculation が終了すると、その直後から発火頻度は急激に減少す

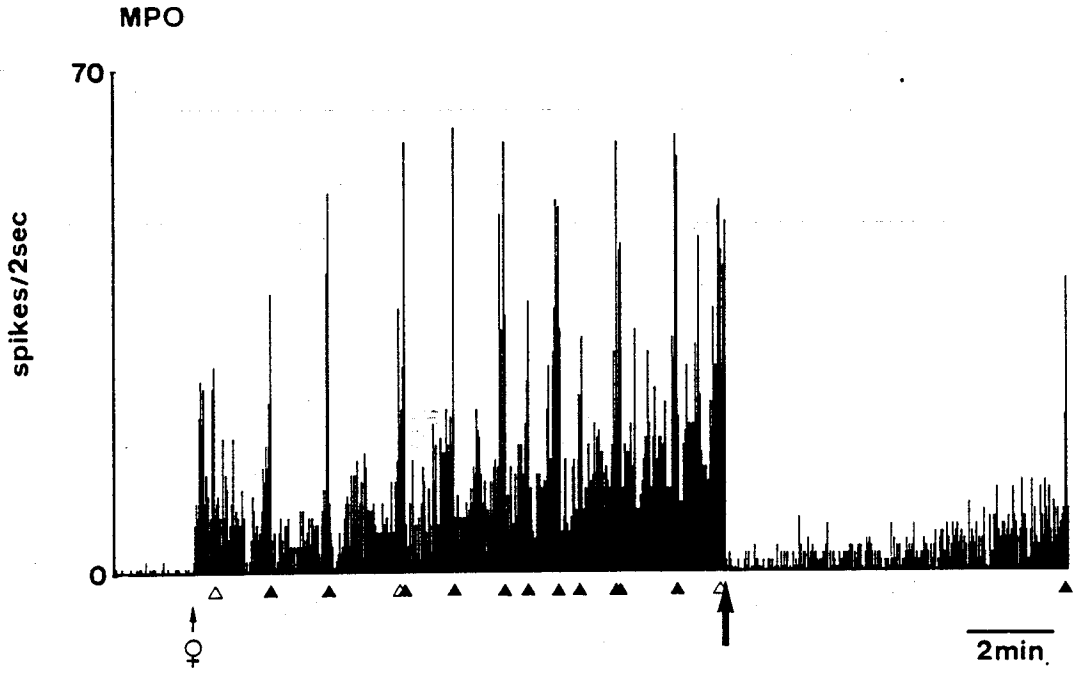


Fig.8. 交尾1シリーズ中の内側視索前野ニューロン活動（ラットA26）。
△: mount、▲: intromission、↑: ejaculation。

るが、再びゆっくり発火は増加し始めて、やがて次シリーズが始まった。

1－4．追尾－マウント行動中の活動

Fig. 9に追尾－マウント前後の内側視索前野ニューロン活動（ラットA1）を示した。メス導入前（A）の平均発火頻度は3．2スパイク／秒であり、メス導入後（B）は平均発火頻度は7．6スパイク／秒に上がっている。実線で示した追尾行動の直前から発

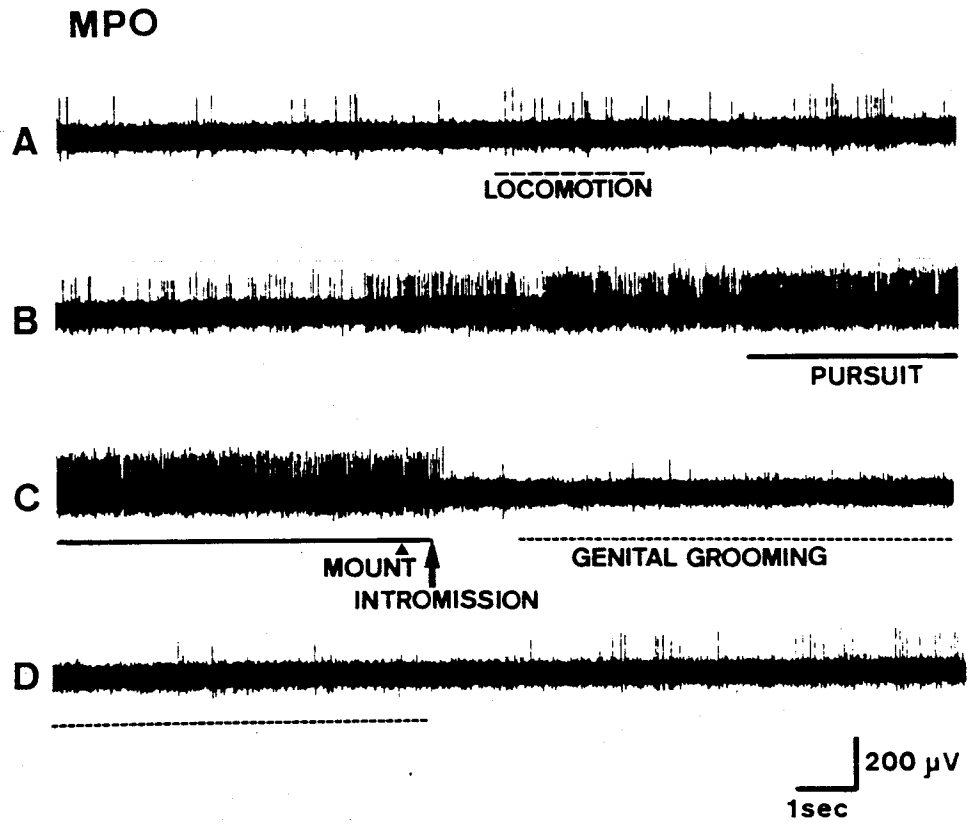


Fig.9．追尾ーマウント行動前後の内側視索前野ニューロン活動(ラットＡ１)。
Ａ：メスラット導入前のニューロン活動、Ｂ～Ｄ：連続した記録。

火頻度がさらに増加し始め、追尾ーマウント行動時（Ｃ）には発火頻度は５２．５スパイク／秒にも達している。intromission後発火が減少し、その状態が約２０秒続き、徐々に元のレベルへ戻っている（Ｄ）。

１－５．マウントのタイプによる活動の相違

次に、マウントのタイプによって発火頻度に相違があるか否かを

検討した。まず、行動上のマウントの持続時間について、ビデオレコーダを用いて分析した結果、マウントの持続時間は挿入を伴う場合が最もばらつきが少なく一定しており、３００～５００ミリ秒であった。挿入を伴わない場合は、マウントの持続時間に変異が多く、５０～５００ミリ秒であった。射精を伴う場合はマウントの持続時間が最も長く、１０００～５０００ミリ秒に及んだ。

ニューロン活動については、Ｆｉｇ．１０にマウントの種類によるその前後の発火パターンの相違の１例（ラットＡ１）を示した。実線で示した追尾行動直前からマウント行動までは、どのタイプとも同じように発火頻度の増加が認められるが、マウント後の発火パターンには相違が見られる。Ａに示したマウントでは、追尾－マウント行動中に増加した発火頻度はmount 後ただちに追尾前のレベルに戻るが、intromission後（Ｂ）では追尾前のレベルと比べて、発火頻度が約２０秒間減少している。一方、射精後（Ｃ）ではスパイク発射がまったく消失し、しかもその状態が射精後５分間続いたのちに、元のレベルに徐々に回復した。交尾行動中にニューロン活動が変化した１４例において、ejaculation までの発火頻度よりも射精後に発火数が低下している平均持続時間は１２０．９秒±４４．６ＳＥ（ｎ＝１４）であり、intromission後の減少時間（８．２秒±２．１　ＳＥ、　ｎ＝１４）と比較して有意に長かった（ｐ＜．０５、ｔ＝２．６１）。

ビデオシステムを用いて、追尾－マウント行動中に増加した発火頻度が、行動のどの時点に対応して減少し始めたかを詳細に分析した。Ｆｉｇ．１１に、一定振幅以上のスパイク電位をパルス整形したものを、mount 、intromission、ejaculation のそれぞれについて

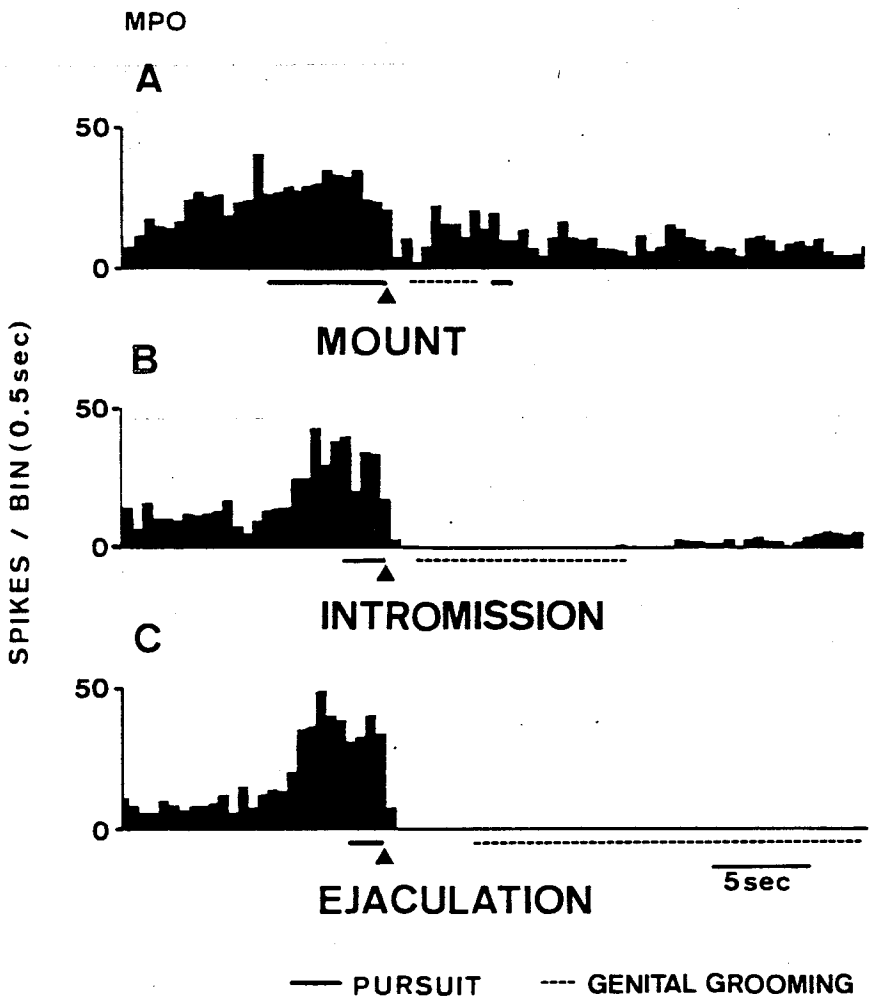


Fig.10．３種類のマウント行動前後の内側視索前野ニューロン活動（ラットA1）。

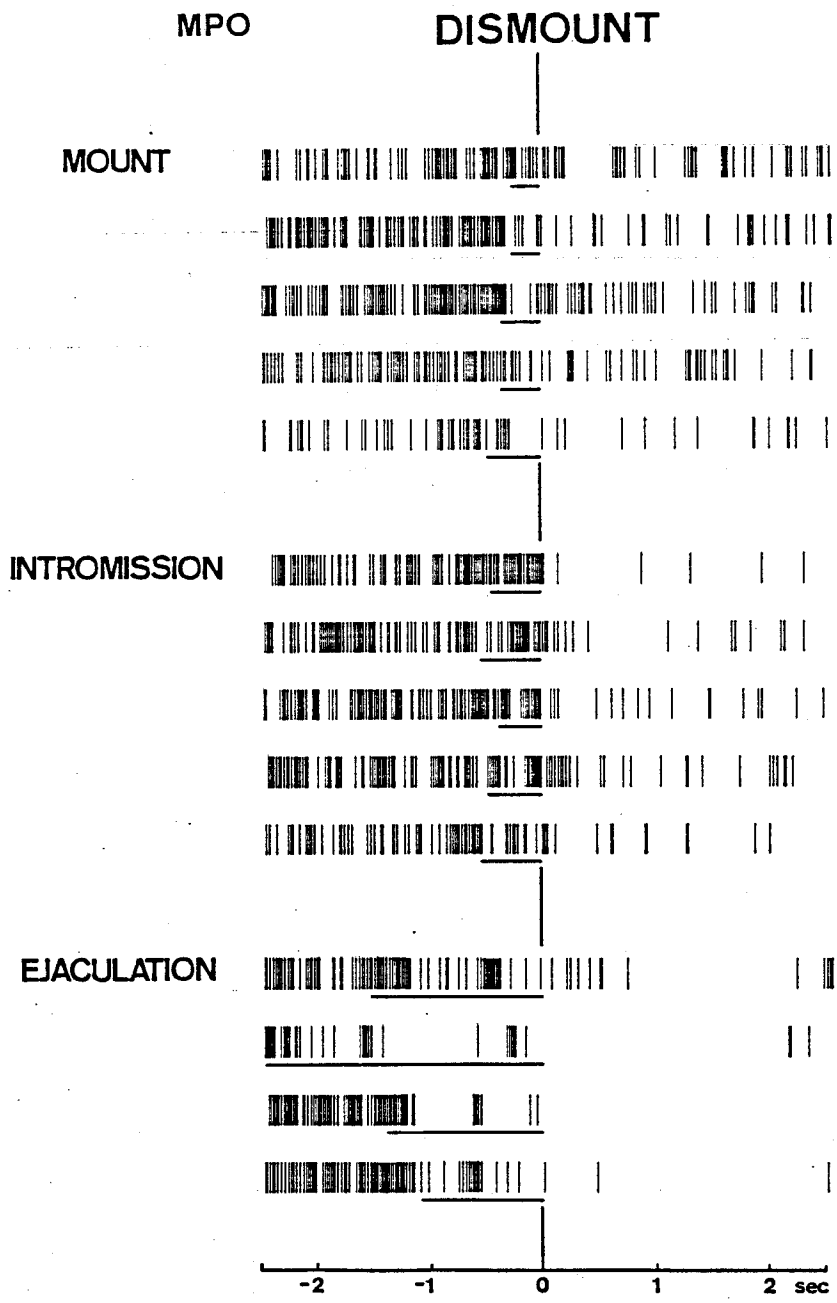


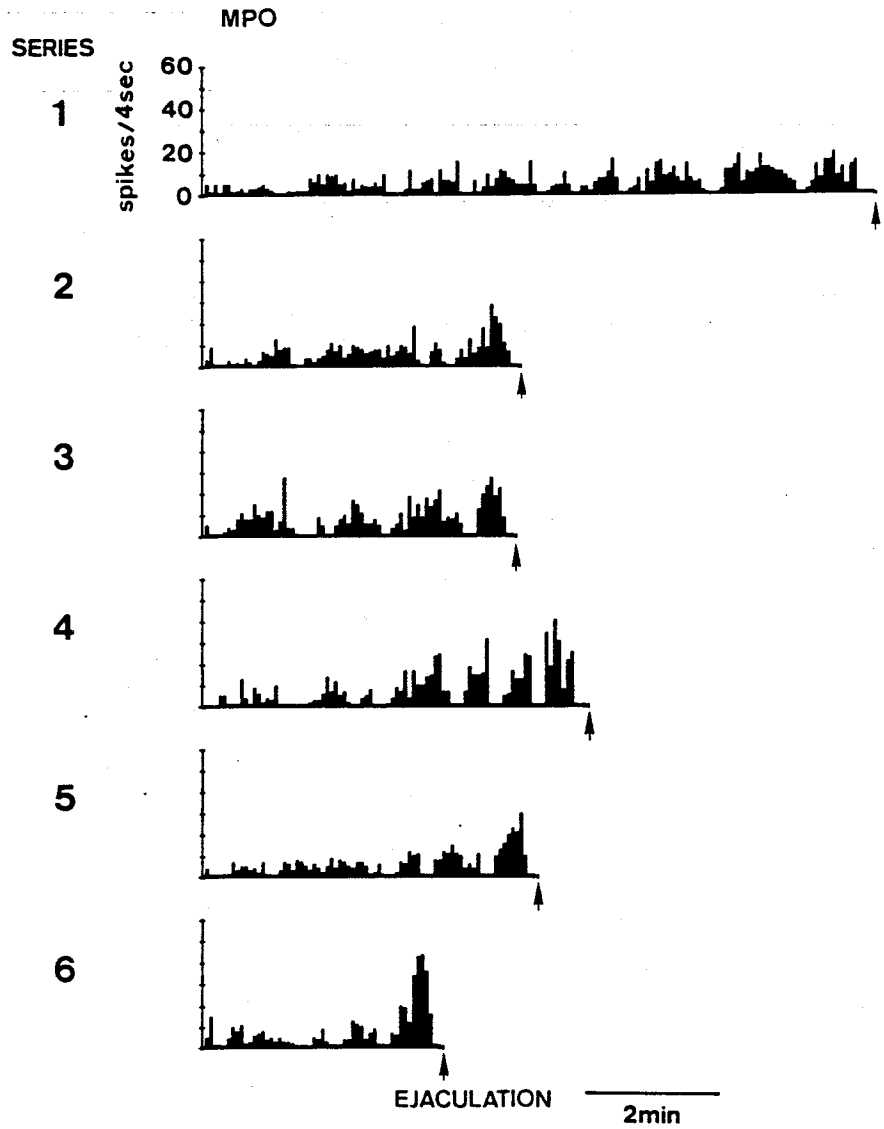
Fig.11. dismount行動前後2.5秒間の内側視索前野ニューロン活動をラスター表示したもの（ラットA26）。A：mount、B：intromission、C：ejaculation。実線はマウントの持続を表わす。

５例ずつ、メスから離れるdismountの時点に合わせて、その前後２．５秒ずつ示した。実線の長さはマウントの持続時間を表わしている。どの例も追尾行動の開始した時点はdismountの２．５秒以上前であり、したがってこの図の左半分はすべて発火頻度が高い追尾行動中の期間である。スパイク発火が減少し始める時点は、挿入を伴った場合に行動と最も一定した時間的対応を示し、dismountと同時、あるいは、dismount後少なくとも３００ミリ秒以内である。それに対して、挿入を伴わない場合、多くはマウントと同時、あるいは、マウント後に発火頻度が減少し始めたが、マウント継続中に発火頻度が減少し始めた例も見られる。射精を伴う場合、どの例においてもスラスト開始後２００ミリ秒以内のマウント持続中に発火頻度の減少が始まっている。

１－６．各シリーズの開始から射精に至るまでの背景活動の変化

各シリーズの開始から射精に至るまでの内側視索前野のニューロン活動がメス導入前のレベル、あるいは性的不応期のレベルよりも増加することは既に述べた。そこで、３種類のマウントに伴う上記のような発火頻度の一時的な増加を除くと、背景活動が最初のintromissionからejaculation までの間にどのような増加パターンをとるのか、さらに、性的飽和までのシリーズの進行に伴って各シリーズの開始からejaculation までの潜時は種々変動するが、そのシリーズ毎の背景活動がシリーズの経過に伴って変化するのかどうか、という２つの問題を検討した。背景活動とは追尾－マウントの直前直後のニューロン活動を除いた活動を言う。

Ｆig．１２に、各シリーズの開始からejaculation までのニュー



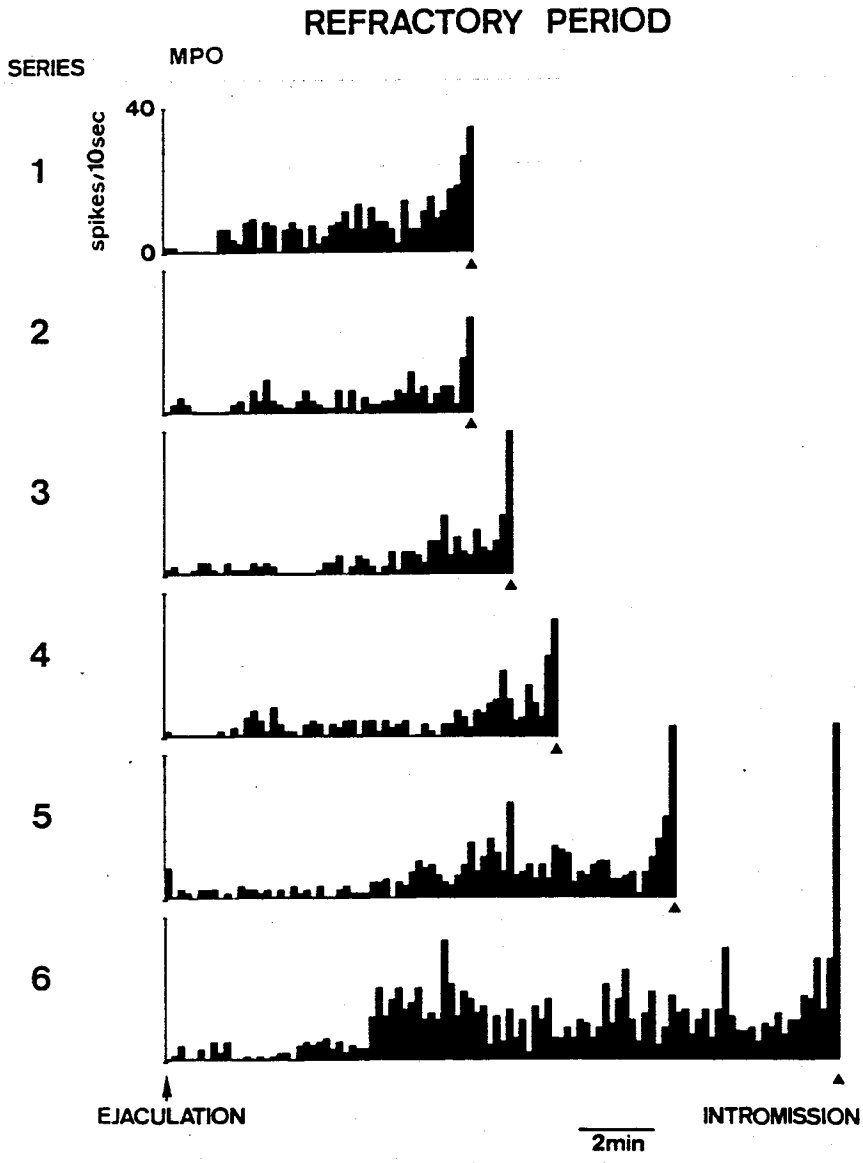
Ｆig.１２．各シリーズの開始から射精に至るまでの背景活動（ラットＡ２６）。第１シリーズから第６シリーズまで示す。ただし、著しい変化を示すマウント前１０秒とマウント後２秒の計１２秒の活動は除いてある。

ロン活動のうち、急激な変化があるマウント直前１０秒、マウント直後２秒の計１２秒間の活動を除いて、射精までの背景活動のみをシリーズに従って示した(ラットＡ２６)。左端の時点が各シリーズの開始、右端の矢印(↑)がejaculation の時点を表わしている。シリーズの進行に伴ってejaculation までの潜時は変動しているが、内側視索前野ニューロンの発火頻度は、どのシリーズともejaculationの直前は高い。特に、第４、第５シリーズのの開始時点では発火頻度は低く、ejaculation が近づくにつれて一層増加する様子が明瞭に認められる。

この結果から、ejaculation までの内側視索前野のニューロン活動には、追尾ーマウント時の一時的な増加に加えて背景活動の持続的な増加があり、しかも、持続的な増加はejaculation が近づくにつれて漸増することが明らかとなった。

１－７．性的不応期の活動

次に、射精後の性的不応期の内側視索前野のニューロン活動の特徴は何か、そして、シリーズの進行に伴いそれは変化するのかどうかという問題について検討した。Ｆig．１３に、射精後の性的不応期中のニューロン活動を上から下にシリーズを追って示した。左端の矢印（↑）の時点がejaculation 、右端の三角印（▲）が次のシリーズの開始を示す最初のintromissionの時点を表わしている。第１シリーズから第６シリーズまで、性的不応期の長さは徐々に延長しているが（８分～１７分５４秒）、ニューロンの発火頻度はどのシリーズとも射精直後に最も低下しており、その後、次シリーズの開始であるintromissionが近づくにつれてスパイク発火数は増加し



Ｆｉｇ．１３．各シリーズの性的不応期の内側視索前野ニューロン活動（ラットＡ２６）。第１シリーズから第６シリーズまで示す。

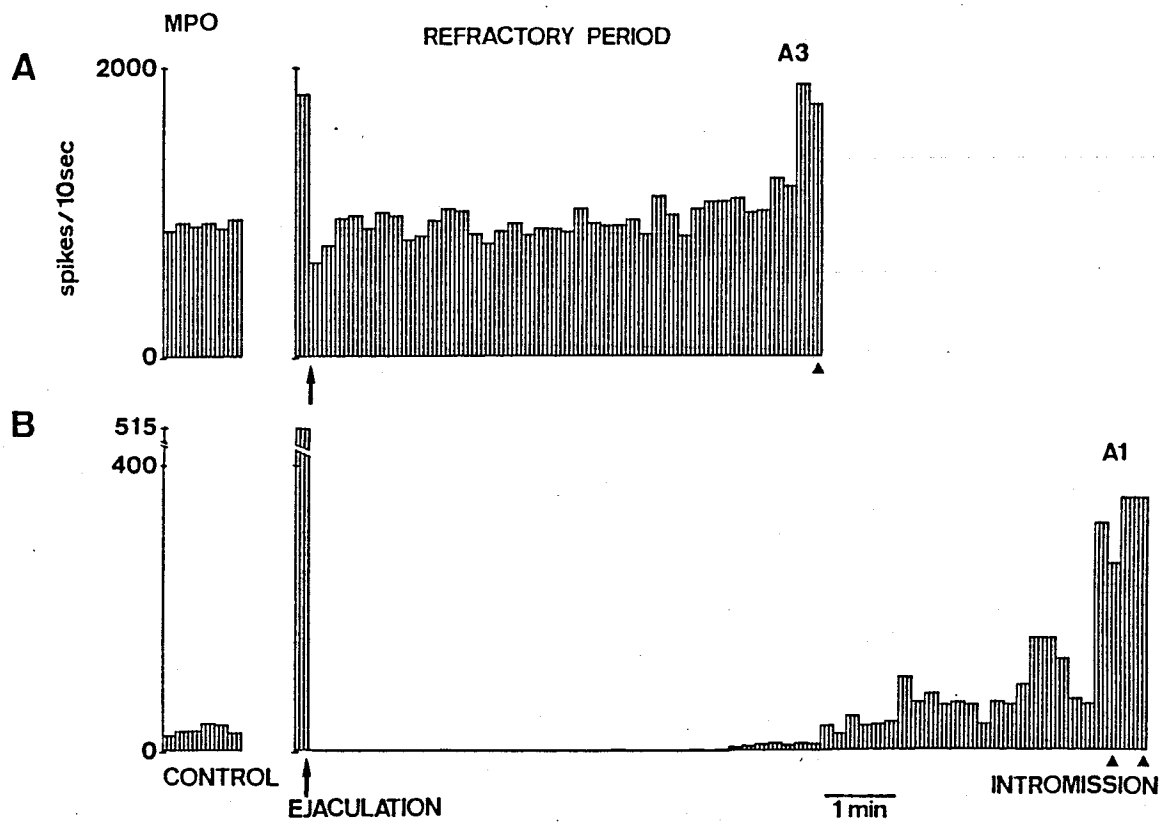


Fig.14. 性的不応期の内側視索前野ニューロン活動の2パターン。左にメス導入前の発火頻度をコントロールとして示す。A：ラットA3の例、B：ラットA1の例。

ている。ejaculation までの活動に比べて性的不応期の発火頻度は全般的に低いが、性的不応期の中で発火頻度が非常に低い前半と比較的高い後半の2つの期間が認められる。特に、第5、第6シリーズで明らかなように、後半のシリーズほどその傾向は顕著であった。

射精直後の性的不応期前半のニューロン活動は、メス導入前より著明に減少する例があり、その低下する持続時間の長短によって2群に分けることができた。それぞれ1例ずつFig. 14の上段と下

段に示した。各々左側にコントロールとしてメス導入前のスパイク発火数を１０秒毎に１分間示し、右側に性的不応期中の発火頻度の推移を表わした。上向きの矢印（↑）の時点でejaculation 、三角印（▲）が次のシリーズの開始であるintromissionの時点を示した。上段に示した例では性的不応期の長さは６分２７秒であるが、メス導入前の活動レベルと比較して発火頻度の低い期間が射精直後の約２０秒間であり、不応期全体の僅か５％と発火頻度の低下期間が短かった。それに対して、下段の例では、性的不応期１０分２４秒のうち、コントロールのレベルよりも発火頻度が低い期間が射精後６分３０秒も続いて、不応期全体に占めるその割合は６２％と上段の例に比べ非常に長い。しかしながら、いずれの例でも、発火頻度の高さから性的不応期に発火の低い期間と高い期間の２つの期間が認められた。

１－８．まとめ

以上、オスラット交尾行動時に特異的に変化する内側視索前野のニューロン活動の特徴をまとめると次のようになった。

１．マウントのタイプ（mount 、intromission、ejaculation ）に関係なく、追尾－マウント行動中に発火頻度が顕著に増加した。

２．各交尾シリーズの開始から射精に至るまで発火頻度が持続的に増加し、その増加はejaculation 直前で最も著明であった。

３．マウントの３タイプによりマウント直後の発火頻度の減少パターンに相違が見られた。すなわち、追尾－マウント行動中に増加した発火頻度は、挿入を伴わないマウントではマウント後ただちに元のレベルに戻ったが、挿入や射精を伴った場合、追尾前のレベル

に比べ発火頻度がマウント後一時的に減少し、特に射精直後には発火頻度が著しく減少した。

４．射精後の性的不応期に発火頻度は全般的に低下し、そのうちで発火頻度が非常に低い前半と比較的高い後半の２つの期間が認められた。

５．オスラットが性的飽和に至った直後でも、内側視索前野ニューロンの発火頻度がメス導入前のレベルに比べて高かった。

２．扁桃体皮質内側部のニューロン活動

組織学的検索の結果、扁桃体で電極の先端の跡が確認されたのは２０例であった（Ｆｉｇ.１５）。交尾中に発火頻度の変化が認められたのは７例、全体の３５．０％であり、そのうち、皮質内側部で記録されたものは６例（変化が見られたものの中に占める割合は８５．７％）で、基底外側部で記録されたのは１例に過ぎなかった。残りの１３例（全体の６５．０％）は交尾行動中には変化が見られなかった。

交尾行動中に変動した扁桃体のニューロン活動はすべてほとんど同じ変化パターンを示したので、以下にその代表的な活動について記述する。

２－１．交尾１シリーズの活動

Ｆｉｇ．１６は、扁桃体皮質内側部のニューロン活動と内側視索前野のニューロン活動とを交尾行動中に同時記録した例（ラットＡ６）である。上段の右端のあとは下段の左端へと続く。扁桃体皮質内側部のニューロンも交尾行動に対応した変化が見られるので、内側視

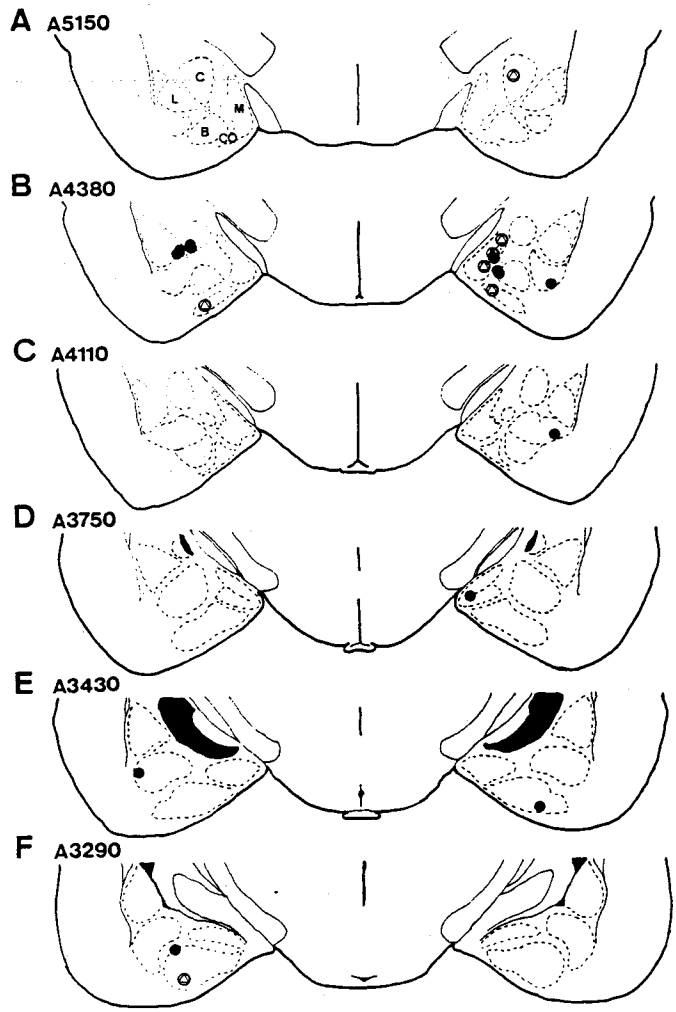


Fig.15．組織学的検索の結果（扁桃体、König & Klippel, 1963を改変）。
◬：交尾行動に対応してニューロン活動が変化したもの、●：変化しなかったもの。省略：C：中心核、L：外側核、M：内側核、B：基底核、CO：皮質核。

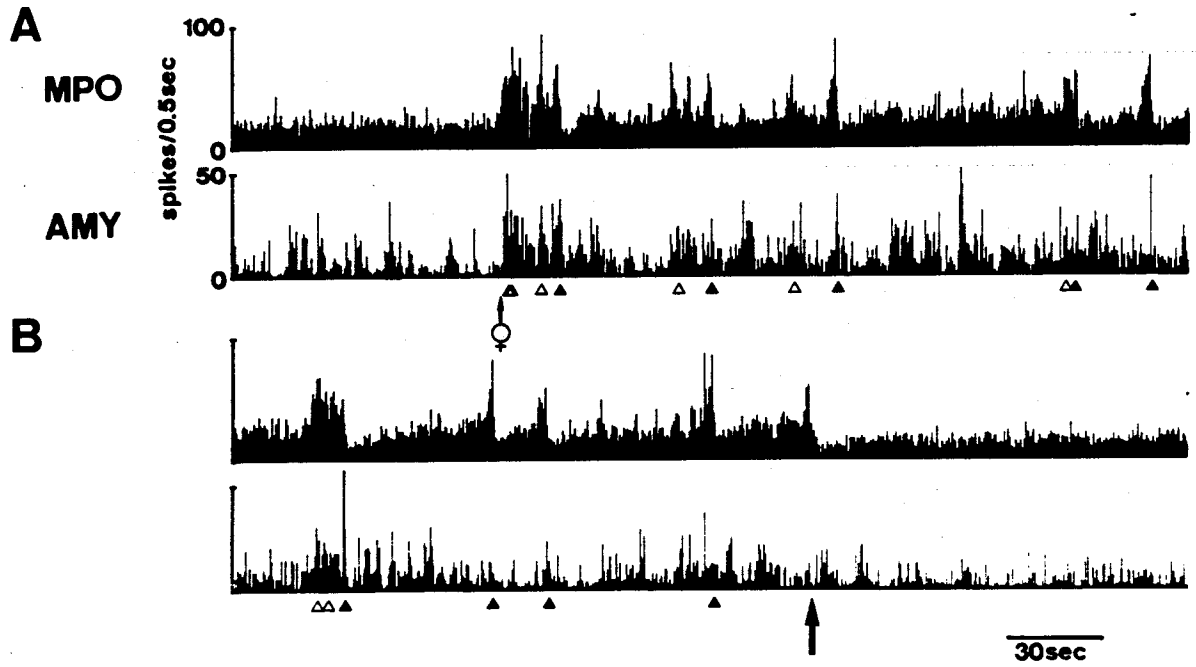


Fig.16. 内側視索前野と扁桃体のニューロン活動の同時記録（ラットA6）。AとBは連続記録。省略：AMY：扁桃体。△：mount、▲：intromission、↑：ejaculation。

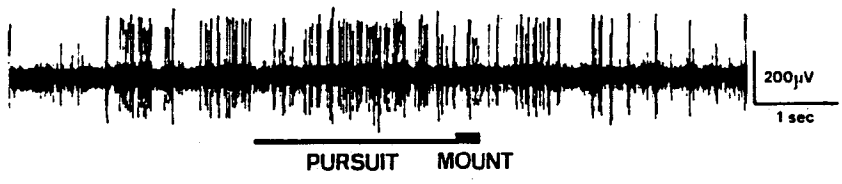
索前野のニューロン活動と比較しながら、その特徴を述べることにする。まず、扁桃体のニューロン活動は、内側視索前野のニューロン活動に比べてメスラット導入前の変動が大きいのが1つの特徴である。メスラットの導入とともに、扁桃体皮質内側部ニューロンの発火頻度が著明に増加してマウントが生じているが、内側視索前野のニューロンと同様に追尾ーマウント時には発火頻度が増加するが、その対応性がよいのはメスラット導入直後の追尾ーマウント時だけ

で、ejaculation 近くの追尾ーマウント行動中の発火頻度はあまり増加しない。また、 内側視索前野ニューロンに見られるように、ejaculation 直後のスパイク発火の急激な減少はなく、緩やかに低下する。ejaculation 後の性的不応期には扁桃体皮質内側部のニューロン活動はメス導入前のベースラインの活動に比べても発火頻度が低下せず、ほとんど変動しない。

また、追尾ーマウント行動時以外に、sniffing行動時等でも扁桃体皮質内側部のニューロン活動が一時的に増加している。このように、追尾ーマウント行動に対する扁桃体皮質内側部ニューロン活動の変化の対応性は、追尾ーマウント行動に対する内側視索前野ニューロン活動の場合ほどよくない。

２－２．追尾ーマウント行動前後の活動

Ｆｉｇ．１７に、追尾ーマウント行動に対応して発火頻度が増加した扁桃体皮質内側部ニューロン活動の１例（ラットＡ４１）を取り出し、その行動前後のおよそ１１秒間のニューロン活動を示した。追尾開始の２秒以上前のスパイク発火数は５スパイク／秒であるの



Ｆｉｇ.１７．追尾ーマウント行動前後の扁桃体ニューロン活動（ラットＡ４１）。

に対して、追尾ーマウント行動中は２０スパイク／秒と発火頻度は高い。そして、追尾ーマウント行動中に増加したニューロン活動は、マウント後２．５秒かかって元のレベルへ戻っており、マウント後の内側視索前野ニューロンの変化に比べて緩やかな回復経過をたどっている。また、内側視索前野のニューロン活動では追尾行動前の発火レベルに比しintromission、ejaculation 直後に発火頻度の減少が認められたが、扁桃体皮質内側部のニューロン活動ではそのような減少は見られなかったことも、内側視索前野ニューロンの発火パターンとの相違点である。

２－３．まとめ

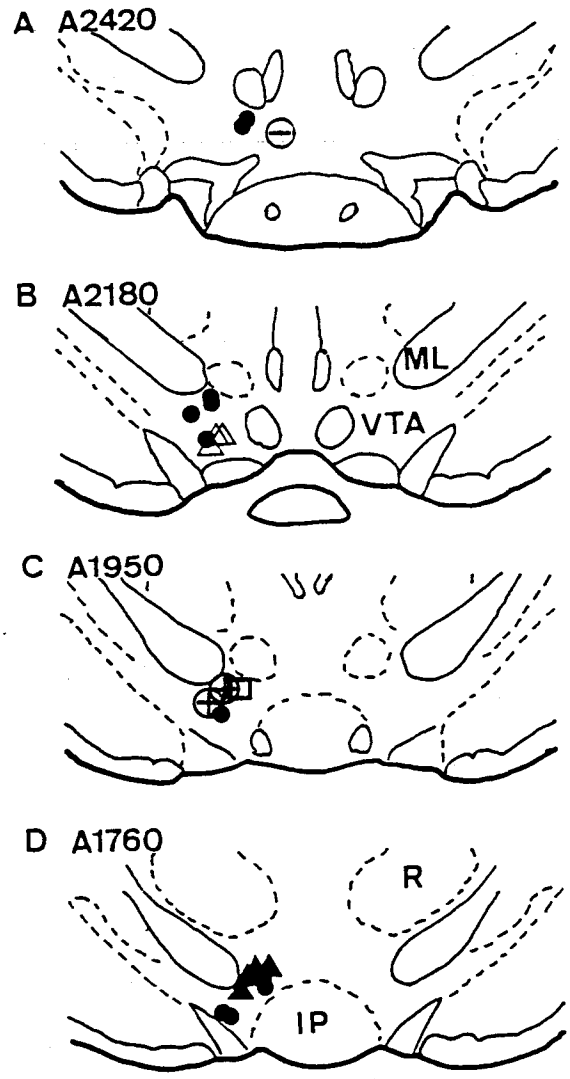
以上、オスラット交尾行動中の扁桃体皮質内側部のニューロン活動の特徴は、１．メス導入直後に最も高い発火頻度を示す、２．交尾行動中に発火頻度が増加するものの、この活動の変化は内側視索前野ニューロンほど交尾行動に特異的ではない、の２点である。

３．中脳腹側被蓋野のニューロン活動

オスラット交尾行動中の腹側被蓋野のニューロン活動に、交尾行動中に対応した変動が認められた。Table１に交尾中の腹側被蓋野

Table１．腹側被蓋野ニューロン活動の変化パターンの分類。

change	phasic		tonic		no change	total
	pursuit-mount	after mount	from the introduction of a female to ejaculation	sexual refractory period		
increase	2	0	4	0	11	22
decrease	1	1	0	3		



Ｆig.１８．組織学的検索の結果（腹側被蓋野、König & Klippel, 1963を改変）。⊕：追尾行動時に増加した電極、⊖：追尾行動時に減少した電極、▲：メス導入時から射精に至るまでの背景活動が増加した電極、△：不応期に減少した電極、□：mount直後に一時的に減少した電極。省略：ＶＴＡ：腹側被蓋野、ＭＬ：内側毛帯、Ｒ：赤核、ＩＰ：脚間核。

のニューロン活動の変動パターンを分類した。組織学的検索の結果（Fig. １８）、腹側被蓋野でニューロン活動が記録できたものは２２例あり、そのうち、発火頻度に変化が見られたものは１１例、全体の５０％であった。変化を示したものは次の４つのパターンに分けられた。追尾－マウント行動時のみに変化が見られたものが３例（変化したものの中に占める割合は２７．３％）、マウント直後に一時的に減少するものが１例（９．１％）、メス導入から発火が増加しejaculationまで持続するものが４例（３６．３％）、ejaculation 後の性的不応期に発火数が減少するものが３例（２７．３％）であった。残りの１１例（全体の５０％）は交尾行動中に発火頻度に変動は認められなかった。

具体例を示しながら、交尾行動中の腹側被蓋野のニューロンの発火パターンの特徴を述べる。

３－１．追尾－マウント行動時に変化した活動

Fig. １９Bに、交尾行動中にその動作と対応した一時的な増加パターンが見られた腹側被蓋野のニューロン活動例（ラットＶ６５）を示した。メス導入前約３分とその後の交尾１シリーズ１２分間にわたる２秒毎のスパイク発火数のヒストグラムである。メス導入前にはオスはlocomotionやface washing等の運動をしているが、腹側被蓋野ニューロンの自発的スパイク発火は１スパイク／秒以下とほとんど見られない。それに対して、メス導入から最初のマウントまで発火頻度が１０～３０スパイク／秒と急激に増加している。この期間オスラットは、メスに対してgenital sniffingをしたり、追尾行動をしたりしていた。やがて、オスはejaculation までmount や

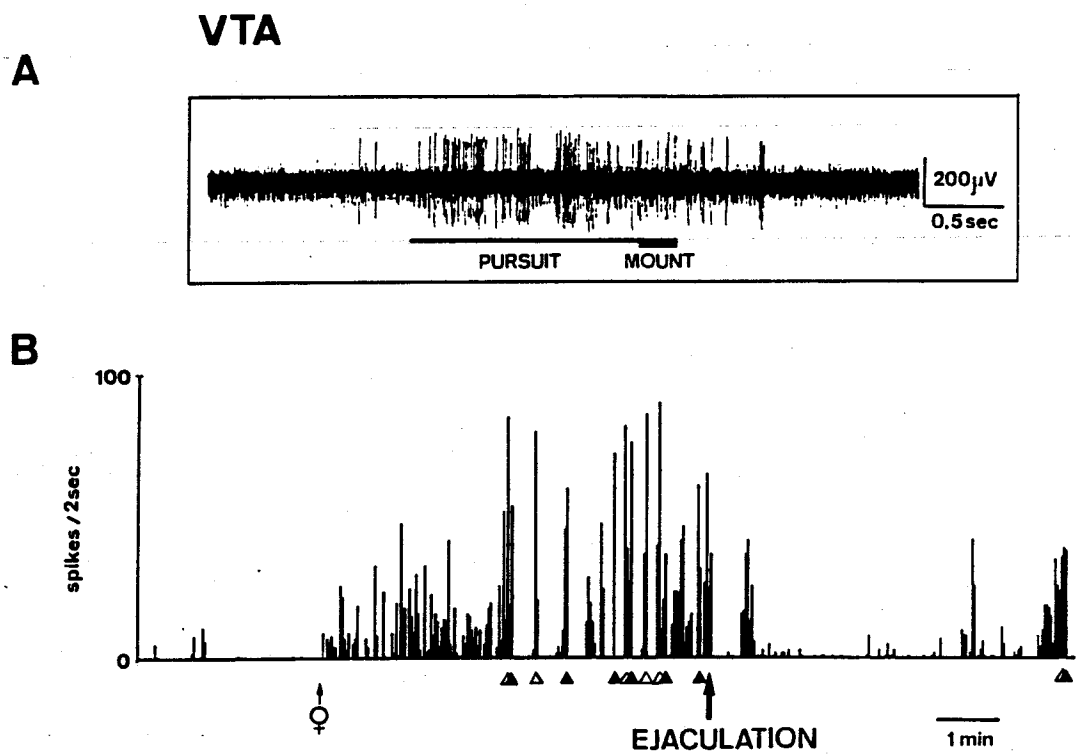


Fig.19. 追尾ーマウント行動時に増加した腹側被蓋野のニューロン活動（ラットV65）。A：追尾ーマウント行動前後の活動。B：交尾1シリーズ中の活動。△：mount、▲：intromission、↑：ejaculation。

intromissionを間欠的に繰り返すが、腹側被蓋野のニューロン活動は各mount 、intromission、ejaculation に対応してその直前のみ発火頻度が一時的に著しく増加し、30～50スパイク／秒にも達している。ejaculation 後およそ30秒から18秒間ほど発火頻度の高い期間が見られるが、この期間を除けばejaculation 後の性的不応期には全般的に発火頻度は非常に低下して、メス導入前のレベルへ戻っている。このように、本例は追尾ーマウント行動中に発火

頻度が一時的に増加するという特徴が見られた例である。

追尾－マウント行動前後のニューロン活動を詳しく解析するために、Ｆｉｇ．１９Ｂと同じニューロンから記録した追尾－マウント行動前後約４．５秒間の活動の１例を取り出し、Ｆｉｇ．１９Ａに示した。左端からメスへの追尾行動開始１秒前まではスパイク発火はまったく見られないが、実線で示した追尾行動中、太い実線のマウント行動中には、発火頻度は３０スパイク／秒にも達している。マウント終了後６００ミリ秒以降、スパイク発火は再び消失してしまった。

交尾行動中に発火頻度が一時的に減少した腹側被蓋野のニューロン（ラットＶ４８）が認められたので、メス導入前２分３０秒および交尾行動１シリーズ１１分３６秒間における活動をＦｉｇ．２０Ｂに示した。腹側被蓋野のニューロンの発火頻度はメス導入前５０スパイク／秒と高いが、メス導入時からejaculation にかけて、全般的に発火数は減少している。さらに、性的不応期には発火頻度はやや増加するもののメス導入前のレベルまでは回復していない。細かくみると、メスラット導入からejaculation に至るまでの発火頻度の一時的な減少はmount 、intromission、ejaculation のそれぞれの直前から出現し、マウント終了後追尾前のレベルへ回復している。

同じ電極から得られた追尾－マウント行動前後の約７秒間のスパイク放電をＦｉｇ．２０Ａに示した。左端から追尾前までは振幅の大きいスパイク発火頻度は１５スパイク／秒であるが、追尾行動直前から振幅の大きいスパイク発火は完全に消失している。追尾行動が開始しても小さな振幅のスパイク電位は残るが、追尾行動の継続に伴ってこれも消失した。振幅の大きいスパイクはマウント行動終了

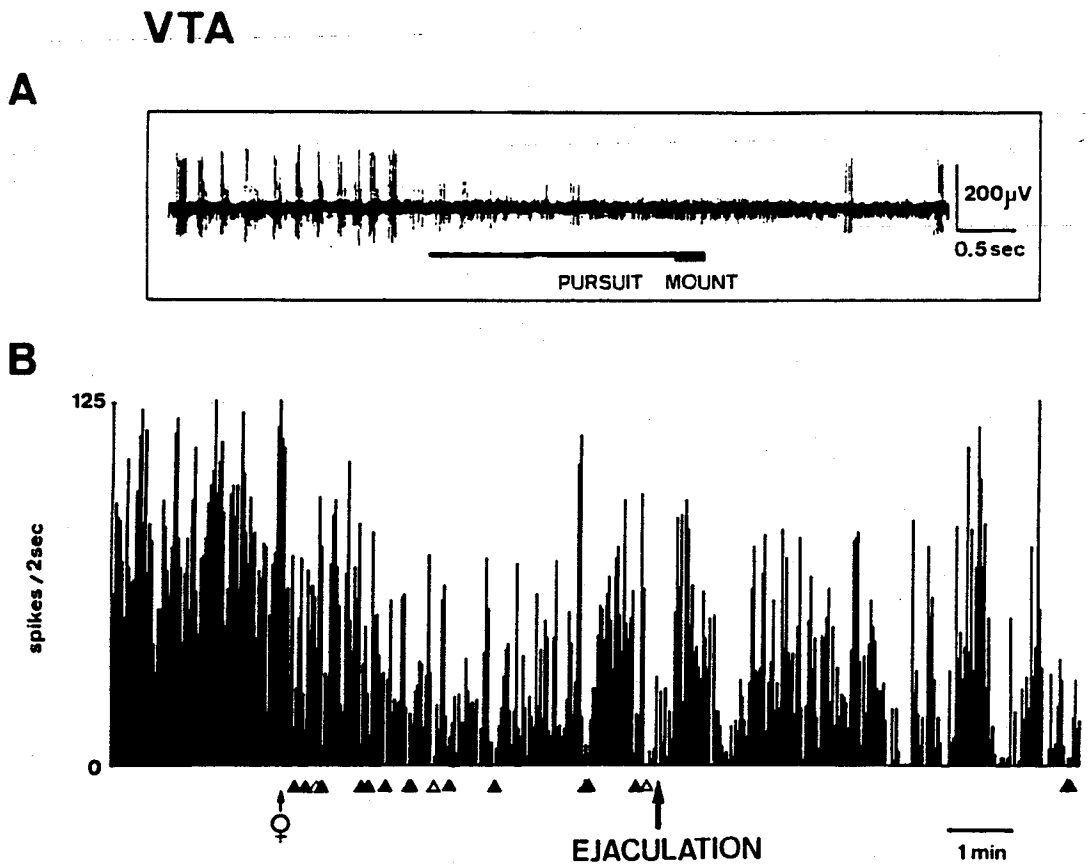


Fig.20．追尾ーマウント行動時に減少した腹側被蓋野ニューロン活動（ラットV48）。A：追尾ーmount行動前後の活動。B：交尾1シリーズの活動。△：mount、▲：intromission、↑：ejaculation。

後およそ1200ミリ秒経過して初めて生じ、その後徐々に追尾前のレベルに回復した。

3－2．マウント直後に一時的に減少した活動

Fig．21Bに示したニューロン活動例（ラットV45）も、特

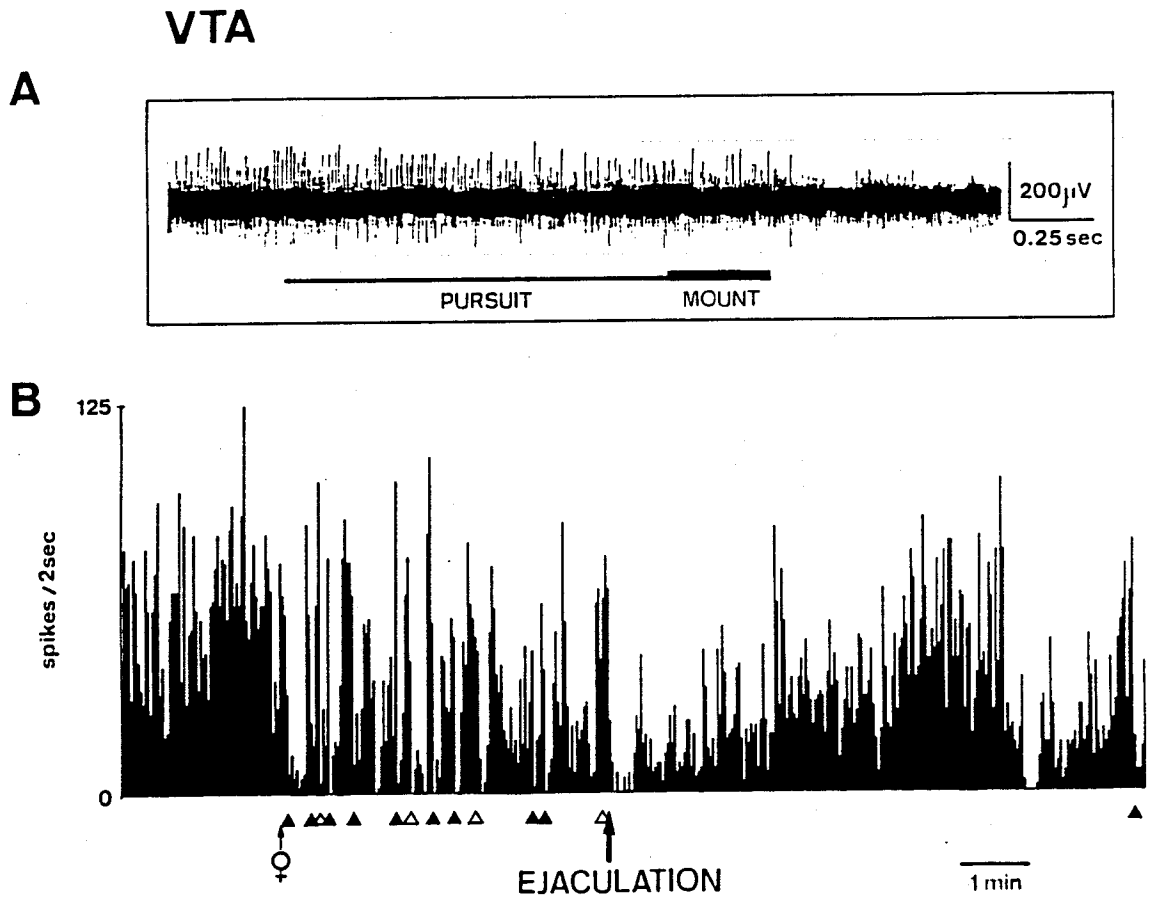


Fig.21. マウント直後に一時的に減少した腹側被蓋野のニューロン活動（ラットV45）。A：追尾ーマウント行動前後の活動。B：交尾1シリーズの活動。△：mount、▲：intromission、↑：ejaculation。

定の交尾動作に対応して一時的に発火頻度が減少したものである。ここには交尾1シリーズ約12分半の活動を示した。1シリーズ全体をみると、メスラットと同居させる前の発火頻度に比べ、メス導入後からejaculation まで間欠的に発火頻度が減少する期間が見られ、ejaculation 直後、発火数が短期間顕著に減少し、その後ゆっ

くり回復している。また、性的不応期のニューロン活動は、交尾開始からejaculation にかけての発火レベルよりも高いことが特徴である。

性的不応期の後半で第２シリーズの開始１分３０秒前頃に発火頻度が著しく減少した期間が認められ、行動上ではgenital groomingをしていた。各マウント後に見られるニューロン活動の一時的減少とgenital groomingとに関連があるように思われるが、face washingや、genital以外の単なるgrooming時には、発火頻度の変動はほとんど見られなかった。

この腹側被蓋野ニューロンの間欠的な発火頻度の減少の開始、終了時点を詳しく見るために、追尾－マウント行動前後の４秒間の実際のニューロン活動を示した（Ｆig. ２１Ａ）。図の左端から追尾開始までのスパイク発火数は約３０スパイク／秒であるが、dismount後１００ミリ秒以内にスパイク発火がほとんど消失している。この消失状態はマウント後通常２～５秒間続くが、射精後では一段と著明となり、約３０秒間スパイク発火が消失した。発火頻度の減少が始まった時点での行動は、dismountからgenital groomingへの移行期であり、 まだgenital groomingは始まっていなかった。 また、mount 後にgenital groomingが現われない場合にも、減少率は小さいが、発火頻度の減少が認められたので、発火頻度の減少とgenital groomingとに必ずしも１対１の対応性はなかった。

このニューロンは、摂食行動時にも発火頻度が変動した。Ｆig. ２２に示すように、点線で表わした２分１８秒間の固形飼料の摂食時に発火頻度が持続的に減少したが、摂食行動時の発火頻度は３～１５スパイク／秒あり、一時的に完全に消失したマウント行動直後

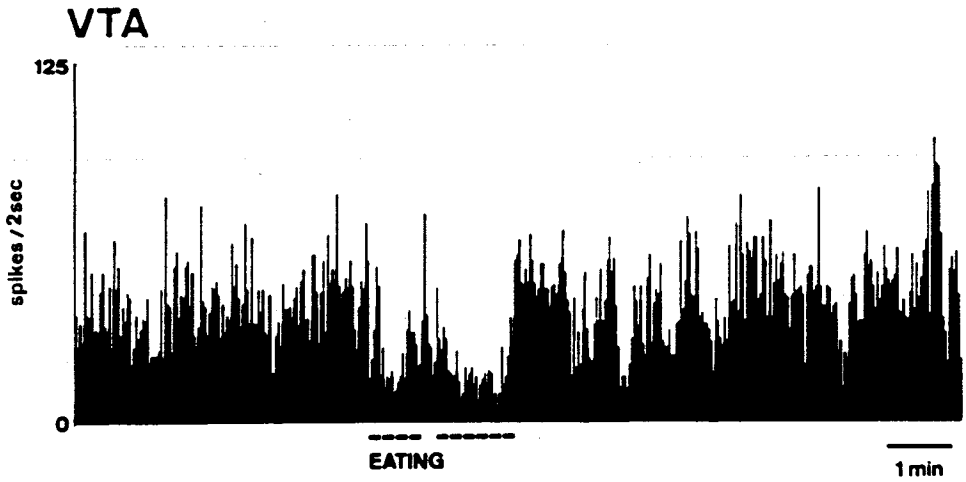


Fig.22．摂食行動中にニューロン活動が減少した例（ラットV45）。

の発火頻度と比較して、発火頻度の減少の割合は小さかった。

3－3．メス導入から射精時まで増加が持続した活動

次に、交尾行動中に変動が見られた腹側被蓋野のニューロン活動のうち、その変化が比較的長く続いた例(ラットV62)について述べる。Fig．23に、メス導入前2分40秒と交尾1シリーズ11分30秒間の腹側被蓋野ニューロンのスパイク発火のヒストグラムを示した。その発火頻度はメス導入前には約3スパイク／秒であり、メス導入とともに発火数が増加してそれまでのレベルの3～4倍に達する。その後発火頻度は大きく変動するものの、増加した発火頻度はejaculation まで持続した。しかしながら、内側視索前野ニ

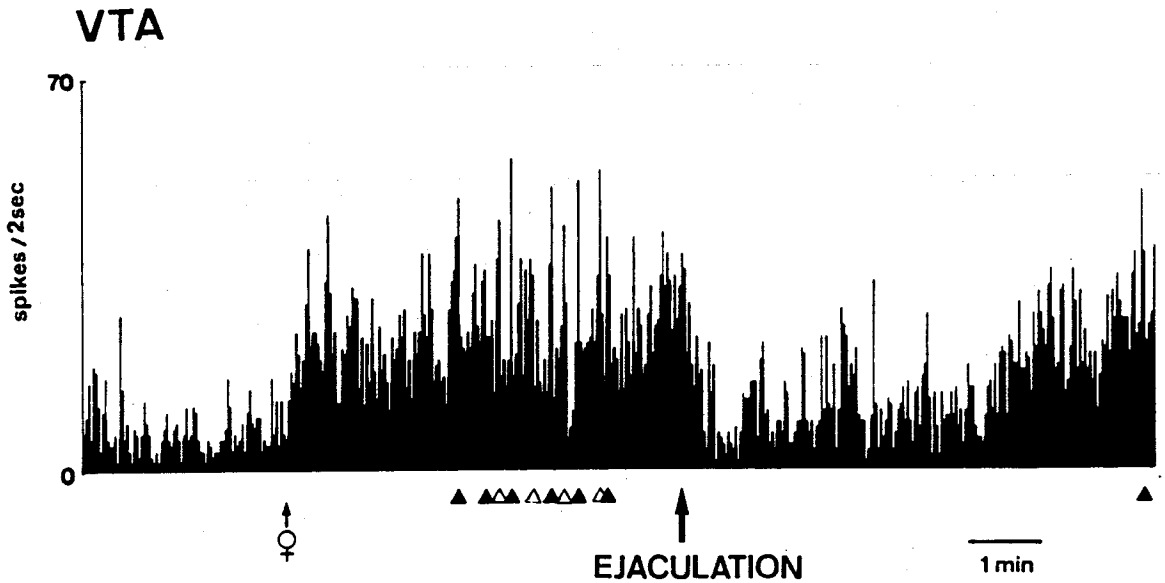


Fig.23．メス導入時に発火頻度が増加して ejaculation まで持続した腹側被蓋野ニューロン活動（ラットV62）。△：mount、▲：intromission、↑：ejaculation。

ューロンとは異なり、射精後には発火頻度の急激な減少は見られず mount 、intromission、ejaculation と発火頻度の変動とに明瞭な時間的対応性は認められなかった。さらに、性的不応期にもこの腹側被蓋野のニューロン活動はメス導入前のレベル以下になることはなかった。

３－４．性的不応期に減少した活動

発火頻度に持続的な減少が見られた例（ラットV１４）について

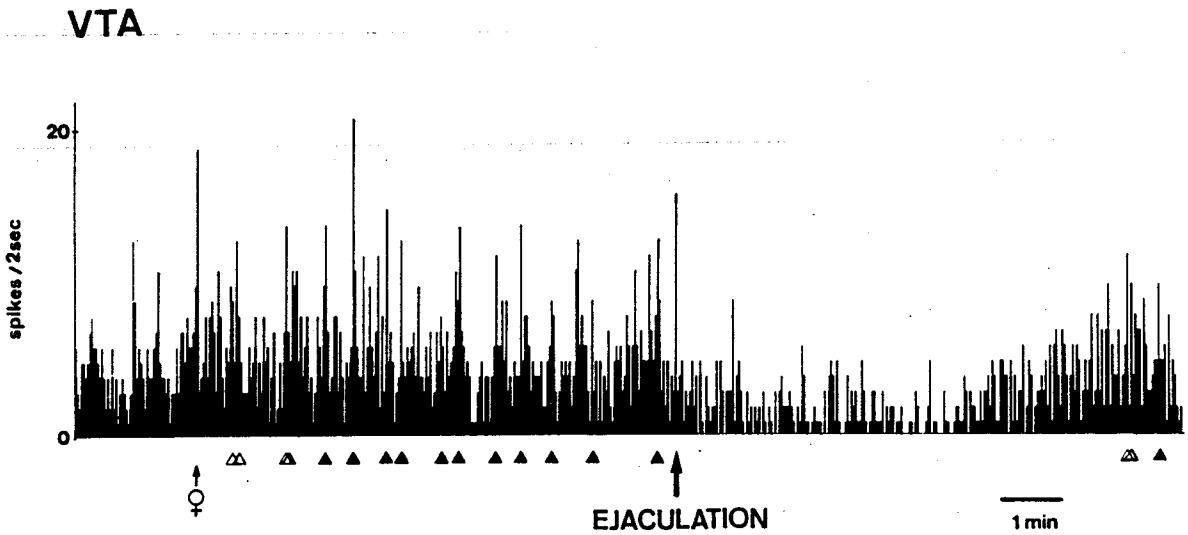


Fig.24. 性的不応期に減少した腹側被蓋野ニューロン活動（ラットV14）。

述べる。Fig. 24に交尾行動1シリーズにわたるニューロン活動の変化を示した。メス導入前の発火頻度のレベルはメスを導入しても変化なく、また、一連のmount 、intromission、ejaculation の発現と対応した発火頻度の変化も認められない。しかしながら、射精後には発火頻度が徐々に減少し始め、しばらく発火頻度の低下が続き、射精後約4分で最低の発火数になり、次シリーズが近づくにつれて発火頻度は緩徐に増えて射精前のレベルへ回復していった。性的不応期に発火頻度が低くなることが内側視索前野ニューロン活動の特徴の1つであったが、その発火パターンとこの例の異なる点

は、射精直後に発火数が急激に減少しないことである。

３－５．交尾行動に対する特異性

さて、交尾行動に対応して変化する腹側被蓋野のニューロン活動は、交尾行動に特異的か否かという問題がある。そこで、locomotionやface washing等の交尾行動ではない自発的運動時のニューロン活動を調べた。その結果、腹側被蓋野のニューロン活動にはFig.２２に示したように、交尾行動にのみ随伴して出現するのではなく、交尾行動時に現われる変化よりも小さいものの、摂食行動時にも変化する例があった。また、locomotion等の自発的運動をしているときに発火頻度が少し変動するニューロンが見られた。腹側被蓋野のニューロン活動は、内側視索前野ニューロン活動に比べて交尾行動に対する特異性が少ないものが多かった。

３－６．まとめ

オスラット交尾行動に対応して変化する腹側被蓋野のニューロン活動は変化パターンから次の４タイプに分類できた。１）追尾－マウント行動時に一時的に増加あるいは減少するもの、２）マウント直後に一時的に減少するもの、３）メスラット導入から射精に至るまで発火数の増加が持続するもの、４）性的不応期に発火数が減少するものである。

４．他の大脳辺縁系諸部位のニューロン活動

４－１．外側視索前野および外側中隔野の活動

Fig.２５に、内側視索前野の外側に位置する外側視索前野で記

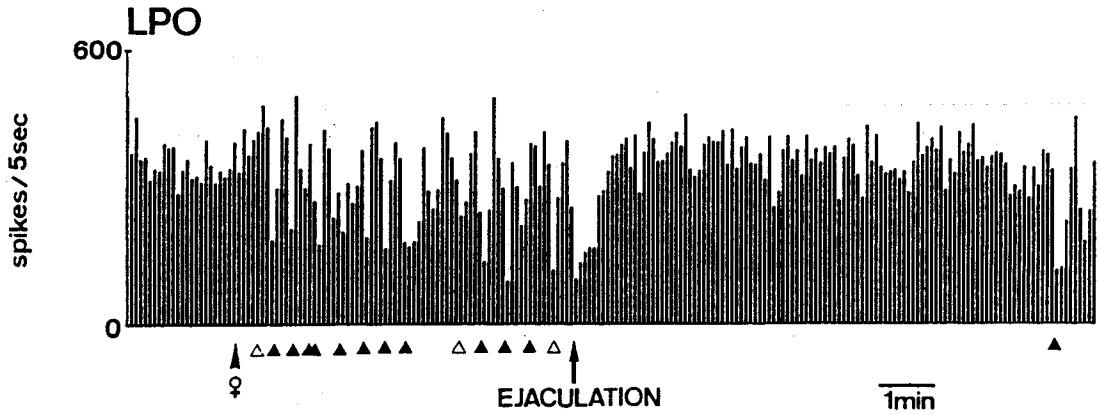


Fig.25. 交尾行動1シリーズ中の外側視索前野ニューロン活動(ラットN1)。

録された交尾行動中のニューロン活動(ラットN1)を、メス導入前約2分と交尾1シリーズ14分半の5秒毎のスパイク発火数で示した。外側視索前野のニューロン活動の特徴として、メスを導入しても内側視索前野ニューロンのような発火頻度の増加はなく、mount、intromission、ejaculation に対応してその直後に一時的な発火数の減少が見られることであった。この減少の程度はmount 、intromission、ejaculation の順で大きくなり、mount 後は少なく、intromission直後は5～10秒間のみに、さらに、ejaculation 直後では、約20秒間持続して低下していた。また、性的不応期の大半でメス導入前に比し発火数がやや増加しており、次シリーズが近づくにつれて次第に減少していく傾向が認められた。

組織学的検索の結果（Fig. 5参照）、外側視索前野で記録できたニューロン活動は5例であったが、上記のような変化が見られたのは1例であり、電極先端の跡が見つかったのは内側視索前野との境界付近であった。

外側視索前野のニューロン活動と同様な活動パターンは、外側中隔野で記録したニューロン活動15例のうち、1例にだけ認められた。

以上のように内側視索前野の周辺にある外側視索前野や外側中隔野では交尾行動時に変化するニューロン活動はほとんどなかったが、少数のニューロンではマウント行動直後に発火頻度が一時的に減少することがあった。

4－2．その他の部位の活動

記録電極が内側視索前野周辺のブローカの対角帯核で電極先端の跡が見つかったものは15例あり(Fig. 5参照)、そのうち内側視索前野との境界付近にあった2例では、メス導入時に発火頻度が増加し、その発火レベルは射精まで続いた。残りの13例については交尾行動中にはまったく変化が見られなかった。ほかに、分界条床核では電極の先端の跡が9例、分界条床核と内側視索前野と前交連核の3つの領域の境界に電極先端の痕跡が6例見つかったが(Fig. 5参照)、いずれも交尾行動中の発火パターンに何等変動は認められなかった。

第Ⅳ章．考察

1．交尾行動発現における内側視索前野の機能

Mink, Sinnamon, & Adams (1983) は、柵を通してメスを見せた時に活動が変化するニューロンがオスラットの内側視索前野に存在すると報告しているが、実際の交尾中にはニューロン活動を記録していないので、交尾行動遂行における内側視索前野の役割は不明であった。しかし、本実験では、オスラットの実際の交尾行動経過中に内側視索前野ニューロン活動を記録し、その行動に特異的に対応して発火するスパイク電位を見いだしたことから、交尾行動における内側視索前野の役割が直接的に証明されたものと考えてよい。

これらのニューロンの機能欠落を意味する内側視索前野の破壊によって交尾行動が消失するという報告（Heimer & Larsson, 1966／67; Lisk, 1968; Giantonio et al., 1970）、およびそれらのニューロン群を賦活すると考えられる内側視索前野の電気刺激によって、交尾行動が著明に促進されるという知見から（Vaughan & Fisher, 1962; Malsbury, 1971; Merari & Ginton , 1975; 下河内と花田, 1982）、本実験で得られた内側視索前野におけるダイナミックな活動はオスラット交尾行動に内側視索前野が司令中枢として働いていることを示唆しており、従来の意見と合致する。

交尾中の内側視索前野ニューロン活動には以下のような５つの変化パターンが見られたが、１種類のニューロンが行動の種類に応じて、いろいろのパターンを示すのか、それとも、特定の交尾行動時に活動する多種類のニューロン群が存在するのかは明確ではない。しかし、スパイク電位の大小から、明らかに３個以下のニューロン

だと同定し得た記録においても５種類のパターンが見られたので、１つのニューロンが複数の活動パターンを示す場合もあると考えられる。

本実験で得られた内側視索前野ニューロンの各活動パターンから、内側視索前野の交尾行動における役割について考察する。

Ａ．追尾－マウント行動時に増加するニューロン活動

この増加は、追尾－マウント中のみでなく、メスへの追尾行動の開始１～６秒前から始まることが多かったので、追尾行動の開始司令を表わしているのではないかと考えられる。また、追尾前から増加した活動は、追尾行動の持続時間の長短にかかわらず、マウント終了まで増加したままであったことから、追尾行動の開始だけでなくその維持およびmount やintromissionの遂行にも関与しているのではないかと推測される。

Ｂ．各シリーズの開始から射精時までの背景活動の増加

シリーズの開始から射精時まで徐々に発火頻度が増加し続ける活動が観察されたが、それらは交尾行動の維持に関係しているのではないかと考えられる。しかしながら、その活動が射精が近づくにつれて緩やかに増加していく場合、それぞれのニューロンの発火頻度が徐々に増加していくのか、あるいは、頻度が同じであっても発火するニューロン数が次第に増加してくるのかは、本実験のようなマルチプルユニット活動からは判定できなかった。このニューロン活動はejaculation との対応性が強いことから、行動学的モデルから示唆されている射精閾値と密接な関連があるニューロン活動である

と思われる。

C．３つのタイプのマウント後の発火頻度の相違

mount の後は、追尾中に増加した発火頻度はすぐに追尾前のレベルに戻るが、intromission後は追尾前のレベルよりも有意に発火頻度が減少し、ejaculation 直後では更に発火数が低下した。この３種のマウントの行動上の大きな違いはペニスの挿入と射精の有無であるから、この発火頻度の減少の原因は性器からの入力による可能性がある。

また、これまでに考察してきたように、内側視索前野のニューロン活動はその活動が高くなると追尾－マウント行動が生じることから、発火数の減少は逆に追尾行動の発現が抑制されている状態を反映していると考えられる。この解釈は、mount やintromission後に比べ、発火が最も抑制されているejaculation の後では、次の追尾－マウント行動が生じるまでの時間が非常に長いこと、また、ほとんど発火数が減少しないマウントの後はただちに次の追尾行動が始まることが多かったことと一致する。すなわち、 intromission や ejaculation 後には、追尾行動発現に司令的な役割を果たす内側視索前野ニューロンの発火頻度が抑えられることによって、次の追尾行動の起こるまでの時間間隔が調節されているように思われる。

D．射精後の性的不応期のニューロン活動の低下

性的不応期には、メス導入前のレベルに比べ、発火頻度の著しい減少が多くの記録例に見られたことから、この期間には内側視索前野ニューロンへ強い抑制が働き、その結果として交尾の発現が抑え

られるのではないかと考えられる。

また、次シリーズの開始が近づくにつれて徐々に発火頻度が増加することは、内側視索前野ニューロン活動のゆっくりとした脱抑制と追尾行動の再開とに関連があるものと推測される。

E．性的飽和直後のニューロン活動

性的飽和に至ると内側視索前野のニューロン活動は減弱するだろうと予想されたが、実際にはメス導入前に比べて比較的高いレベルに維持されていた。それにもかかわらず、この時期に交尾行動が起こらない理由は、性的飽和になっても内側視索前野のニューロンの活動はそれほど影響を受けず、むしろそれより下位の交尾行動に関連した部位に抑制が生じたために交尾が起こらなくなったという可能性がある。本実験のニューロン活動のふるまいからすると、従来の行動実験から定義された性的飽和にも２種類あり、その前半は相対的飽和と呼ぶべきであって、その期間は内側視索前野ニューロンの活動が高いからまだ交尾が発現する可能性があり、性的飽和、すなわち絶対的飽和の時点はもっと遅れた時期をさすべきだと思われる。

F．まとめ

以上のように交尾行動に対応して内側視索前野ニューロンの発火頻度に変動があり、性的飽和後を除くと発火頻度の高さと交尾行動の出現には高い相関が見られ、交尾行動の開始に内側視索前野ニューロンが司令的役割を演じていることを示唆していた。さらに、時々刻々の内側視索前野のニューロン活動の変化は、内側視索前野が

交尾行動の開始のみでなく、その行動の維持にも重要な機能を持つことが示唆された。

２．内側視索前野ニューロン活動の増加の引き金

メス導入後、オスの内側視索前野ニューロンの発火頻度は増加するが、どのような要因がその増加の引き金になっているのだろうか。そもそも、発火頻度が増加するには自発発火が少ないニューロンほど増加率が高くなる可能性があるが、志村，堀尾と下河内（1983）はウレタン麻酔下において自発発火を示す内側視索前野ニューロンのうち４スパイク／秒以下のものが４７．７％あり、自発発火頻度が低いものが内側視索前野には多く存在すると報告している。

内側視索前野ニューロンの活動をひきおこす引き金として、まず、メスのもつ嗅覚、視覚、体性感覚、あるいは、聴覚刺激が考えられる。Pfaff & Pfaffmann（1969） は、ウレタン麻酔下で種々の感覚刺激に対する内側視索前野のニューロン活動を調べた結果、光刺激には１２個中僅か１個しか反応せず、音刺激に対しては応じるものはなかったが、嗅球の電気刺激に対しては記録したニューロンの４４個中２５個が反応し、尾部のピンチによる体性感覚刺激には５４個中３２個が反応することを観察した。同様なウレタン麻酔下の急性実験において、卵巣を摘出したメスラットの尿に対しては反応がなく、発情したメスの尿に対してのみ弁別して反応したニューロンは、嗅球よりも内側視索前野のほうに多く見つかったという報告がある（ Pfaff & Gregory, 1971a）。これらの実験から、交尾行動に関係した嗅覚情報の処理は、嗅球より上位の機構で行なわれ、その結果が内側視索前野に入力されるか、あるいは、内側視索前野自

身でその働きが実行されるかの２つの可能性がある。いずれにせよ、におい刺激が内側視索前野ニューロン活動の増加開始の要因となっている可能性は極めて高いと言えよう。

性ホルモンも内側視索前野ニューロンの発火頻度の増加に関与していると推測される。というのは、交尾行動発現にはアンドロゲンが不可欠であることから、交尾開始にはアンドロゲンの分泌増加が予想されるからである。しかしながら、交尾行動時の血中アンドロゲン量の時間的推移を調べると交尾開始時点の増加はなく、その後ゆっくりと増加し３０～６０分でピークに達するものの、交尾行動に対応した変動はまったく見られない（Kamel & Frankel, 1978）ことから、交尾行動開始時の内側視索前野ニューロンの活動増加にはアンドロゲンは直接的にはかかわっていないと考えられる。

ただし、去勢手術後に交尾行動が消失したオスラットの内側視索前野に、直接アンドロゲンを投与すると交尾行動が回復すること（Davidson, 1966b）、また、内側視索前野にはアンドロゲンを取り込む細胞が密に集まっていること(Sar & Stumpf, 1973)を考え合わせるとアンドロゲンが間接的に内側視索前野ニューロンの興奮性に影響を及ぼしている可能性がある。実際、Pfaff & Pfaffmann（1969）はウレタン麻酔下において内側視索前野に直接アンドロゲンを注入すると、嗅球の電気刺激やにおい刺激に反応する内側視索前野のニューロンの割合や反応性が変化することを見いだした。また、Kendrick（1983; 1984）は、内側前脳束を逆行性に電気刺激して内側視索前野ニューロンを同定し、連続する２発刺激を与えて２発目の刺激に対する反応性をみることにより、そのニューロンの不応期を調べた結果、去勢手術を施して８週以上経過して交尾しな

くなったラットよりも、去勢しなかった正常ラットの内側視索前野ニューロンの不応期が有意に短いこと、および中隔野と海馬采の電気刺激に順向性に賦活された内側視索前野ニューロンの比率が高いことを観察し、この現象はアンドロゲンが内側視索前野ニューロンの膜の興奮性を上げたことに起因すると考えた。さらに、去勢後、交尾行動の消失したラットに毎日アンドロゲンを投与すると、投与開始後５日目ぐらいから交尾行動が回復してくるが、去勢後の上記のような２発刺激に対する不応期の延長もアンドロゲン投与によって短縮し、 正常な不応期の長さになってくることを見いだした。Kendrickは、この不応期の回復の時間経過が交尾行動の回復の時間経過と非常によく一致していることを認め、アンドロゲンによって興奮性が上がる内側視索前野ニューロンが交尾行動遂行に関係があると推測した。しかし、このようにアンドロゲンに反応するニューロンと、交尾行動開始時に発火頻度が増加したニューロンが同じものかどうかは不明である。

第３に、交尾行動開始時に発火数が増える原因として考えられるのは一般的覚醒レベルの上昇である。Pfaff & Gregory（1971b）は、大脳皮質の脳波を指標にして、内側視索前野のニューロン活動が覚醒レベルとどのような関係にあるのかをウレタン麻酔下で分析した結果、内側視索前野には皮質脳波の変化と相関して変動するニューロンがあり、そのニューロンの多くは皮質脳波が脱同期（”賦活”）しているときに自発発火頻度が増加したと報告している。このことからは、内側視索前野のニューロン活動は性的な覚醒だけでなく一般的覚醒も反映していると考えられ、非特異的な痛み刺激が交尾行動を促進するという知見（Barfield & Sachs, 1968； Caggiula &

Eibergen, 1969）と一致する。しかしながら、Pfaff & Gregory（1971b）は、大脳皮質脳波の変化と有意な相関を示した内側視索前野のニューロンの割合は去勢したラットよりも正常なラットのほうが高いことを観察して、内側視索前野のニューロンは一般的な覚醒よりむしろ性的な覚醒に強く関係していると推測した。また、本実験においても、交尾行動中に増加した内側視索前野のニューロン活動は、覚醒レベルが高いと思われる摂食、飲水行動時、および種々の外部感覚刺激に対しても反応しなかったことを考慮すると、交尾行動開始時に増加する内側視索前野ニューロン活動は性的な覚醒を強く反映していると思われる。

３．サル交尾行動時の内側視索前野のニューロン活動との比較

Oomura, Yoshimatsu, & Aou （1983）は、オペラント条件づけを用いて、交尾中のオスザルの内側視索前野のニューロン活動を調べた。最初、オスとメスとの距離を１ｍ離しておき、オスが１回のレバー押しをすれば、メスが入っているケージに５ｃｍだけ近づけるような装置を用いた。交尾行動が可能な距離になるまでにはレバーを合計２０回押すことが必要である。サルの内側視索前野ニューロン活動は交尾直前が最も高く、射精後の性的不応期に最低になり、その後徐々に回復すること、さらに、各マウント直前に発火頻度が一時的に増加するニューロンも存在することを報告した。本実験のラットのデータと比較してみると、サルとラットの内側視索前野のニューロン活動は交尾行動時にほぼ類似したふるまいをし、両者の内側視索前野が交尾行動の遂行に重要な役割を担っていると考えられる。しかし、若干の相違も観察された。ラットではメス導入から

ejaculation に至るまで背景活動の増加がみられ、射精後のみならずintromission後にも発火頻度が減少する期間が存在した。この相違は、Oomuraらが交尾の場面でオペラント条件づけによる交尾行動を用いているのに対して、本実験では自由行動下の実験での記録であるという違いに起因している可能性がある。すなわち、自由行動下では、オスラットは射精までメスへの追尾行動の動機を維持させる必要があり、このことが内側視索前野の活動の持続性に反映されているのではないかと考えられる。しかし、この相違は、種の違いに依って生じた可能性も否定されるものではない。

4．交尾行動以外の行動における内側視索前野の役割

内側視索前野は雄型の交尾行動のみならず、飲水、体温調節行動にもかかわっているという報告がある。たとえば、飲水行動は高張食塩水が消化器系を通して吸収されて外液の浸透圧が上昇し、それに伴って細胞内脱水が起こることによって発現するわけであるが、ラットの内側視索前野に高張食塩水や高張ショ糖液を注入しても飲水行動が誘発されることから（Blass & Epstein, 1971）、血液の浸透圧の変化に感受性をもつニューロンが内側視索前野にあり、これが飲水行動の開始に関与していると推測されている。また、細胞外脱水のあとに起こる飲水はレニンーアンギオテンシン系によって媒介され、アンギオテンシンⅡが脳に働きかけると推定されており、内側視索前野にアンギオテンシンⅡを微量注入すると飲水行動が生じる（Epstein, Fitzsimons, & Rolls, 1970）ということから、内側視索前野は細胞外脱水に起因する飲水行動にも関連していると考えられる。

また、Lipton, Dwyer, & Fossler (1974) は、内側視索前野／前視床下部を完全に破壊すると外界の低温、高温に対して体温調節ができなくなることを報告した。内側視索前野／前視床下部には、脳および体表面局所の温度変化に応答する温感受性ニューロンと冷感受性ニューロンが混在し、温感受性ニューロンは５３％、冷感受性ニューロン１７％、残り３０％は温度変化に対して反応しなかったと報告されている（Boulant & Bignall, 1973）。このように、内側視索前野は末梢からと中枢からの温度信号を受けてこれを統合し、体温調節の方向性を決定する比較測定装置と考えられている。

内側視索前野のすべての細胞が飲水、体温調節、交尾行動のいずれにも関係しているのだろうか。Boulant & Bignall (1973) の実験結果も温度感受性のないニューロンが内側視索前野に３０％含まれており、アンドロゲンを取り込む細胞（Sar & Stumpf, 1973）やアンドロゲンによって発火頻度が変動するニューロン（Pfaff & Pfaffmann, 1969)は、内側視索前野のニューロンの一部であると報告されている。本実験においても、交尾行動に対応して発火頻度が変動したニューロン群の活動は内側視索前野で記録されたもののうち約２５％であり、しかも、この活動は摂食や飲水行動時にも発火頻度の変化はなかった。これらのことを考え合わせると、内側視索前野には、雄型交尾行動、飲水、体温調節行動の機能的役割を担う別々のニューロンが存在するのではないかと推測される。

５．交尾行動における扁桃体皮質内側部の役割

交尾行動における扁桃体皮質内側部の働きについて考察する。扁桃体を大きく破壊すると交尾行動の抑制が見られ、挿入の間隔が延

長し、破壊前に比べて射精までに非常に長い時間を要するようになる（Bermant et al., 1968）。さらに、扁桃体の中でも、基底外側部の破壊では交尾行動に変容は見られないが、皮質内側部を破壊すると交尾行動が抑制された（Giantonio et al., 1970； Harris & Sachs, 1975）。しかも、分界条床核を破壊しても扁桃体皮質内側部の破壊と同様な効果があると報告されている(Emery & Sachs, 1976）。このような破壊実験から推察すれば、扁桃体皮質内側部－分界条－分界条床核系がオスラットの交尾行動に促進的な調節をしていると思われる。

下河内と花田（1982）は、オスラット交尾中に嗅球と扁桃体の脳波を記録し、メスへの追尾－マウント行動の開始とともに両部位で約５０Ｈｚの速波群発が出現し、追尾－マウントの行動連鎖が繰り返されるにつれて、その振幅と持続性が増してくることを見いだした。その速波は射精中一過性に消失し、その後再び現われ、持続性パターンから群化パターンに変化し、振幅が次第に減少するという観察結果から、彼らは、嗅球と扁桃体の両部位で交尾中に認められる持続的な速波群発はオスの興奮準位を表わしており、交尾行動に関する鍵刺激に対して大脳辺縁系が賦活された状態を反映していると推論した。

また、Kendrick & Drewett（1979）は、内側視索前野－前視床下部へ扁桃体皮質内側部から投射するニューロンの不応期が去勢手術によって１．０１ミリ秒から１．６１ミリ秒へと有意に延長し、アンドロゲンの投与によりその不応期は元のレベルへ回復することを見いだし、一方、視床下部腹内側核へ投射する扁桃体皮質内側部ニューロンの不応期はこの操作によって変動しないことを観察したこ

とから、分界条を介して内側視索前野－前視床下部へ直接投射する扁桃体皮質内側部のニューロンに対してアンドロゲンが特異的にその膜の興奮性を高めると結論した。

扁桃体皮質内側部は、嗅皮質と密接な線維連絡があることから（Leonard & Scott, 1971； Scott & Leonard, 1971）、扁桃体が嗅覚に関与している可能性があり、本実験において扁桃体皮質内側部のニューロン活動が交尾中のみならず、sniffing中にも増加するなど、交尾行動に対する特異性が内側視索前野より少ないこと、および従来の知見とを考え合わせると、結局、交尾行動における扁桃体の役割は、交尾行動に促進的に働くものの、内側視索前野ほどの重要性はなく、分界条を介して嗅覚情報を内側視索前野へ伝達し、内側視索前野の作用を修飾しているに過ぎないと思われる。

6．交尾行動における中脳腹側被蓋野の役割

本実験で得られた交尾行動中の腹側被蓋野のニューロン活動の特徴は、追尾－マウント行動時に一時的に発火頻度が減少したニューロンを除いて、いずれの発火頻度の変動も内側視索前野ニューロンの変化パターンの一部の変動と類似していることである。このことから、交尾行動における腹側被蓋野と内側視索前野の関係について次の３つの可能性が考えられる。第１は、交尾行動に司令機能をもつ内側視索前野の情報が下行して、各交尾動作と関連する腹側被蓋野のそれぞれのニューロンの発火頻度を修飾している可能性がある。第２に、種々の発火パターンを示す腹側被蓋野ニューロンから上行する線維が１つの内側視索前野ニューロンに収斂して、内側視索前野で統合された発火パターンとなる。第３の可能性は、腹側被蓋野

のニューロンは内側視索前野とは独立して交尾行動遂行に働くというものである。

腹側被蓋野と内側視索前野の解剖学的な関係については、内側視索前野から腹側被蓋野に直接投射があり（Conrad & Pfaff, 1976; Swanson et al., 1978）、内側視索前野には多量のドーパミンが確認されている（Versteeg, Van der Gugten, de Jong, & Palkovits, 1976）ので腹側被蓋野に局在するドーパミン作動性ニューロンが内側視索前野へ投射すると推測され、内側視索前野と腹側被蓋野に双方向性の線維連絡があると考えられる。Maeda & Mogenson（1980）は、ウレタン麻酔下で、側坐核と内側視索前野の電気刺激が腹側被蓋野のニューロン活動に及ぼす効果を調べた結果、腹側被蓋野のニューロンは、側坐核と内側視索前野の電気刺激により順向性に賦活されるものが存在することを見いだした。この報告は、内側視索前野ニューロンには腹側被蓋野のニューロンへ投射し、その発火に影響するものが存在することを示している。以上のことから、内側視索前野と腹側被蓋野は少なくとも交尾行動にそれぞれ独立して働いている可能性は低く、互いに影響しあって円滑な交尾行動遂行に関与しているものと推測される。

７．腹側被蓋野の破壊等による従来の知見との比較

オスラットの交尾行動は、腹側被蓋野の破壊や電気刺激によって変容することが知られている。たとえば、Barfield et al.（1975）は腹側被蓋野を含む中脳の腹側部を小さく破壊すると、性的不応期が破壊前の３／４に短縮することを観察した。また、視床下部から腹側被蓋野にかけた部位に電気刺激を行なうと、交尾行動の促進が

見られ、射精までの潜時および性的不応期が短縮し、電気刺激に対応した交尾、すなわち、stimulus - bound copulation が生じた（Eibergen & Caggiula, 1973）。

これらの実験から推測される交尾に関した腹側被蓋野の機能は、破壊実験からは抑制機能、刺激実験からは促進機能と両者相異なる結果となっている。おそらく、この相違は腹側被蓋野もしくは腹側被蓋野の周囲には交尾行動に対して促進的あるいは抑制的に働くニューロン及び通過神経線維がそれぞれ混在しており、刺激や破壊により、強く影響を受けたニューロンの機能の影響が行動に現われたのではないかと考えられる。

腹側被蓋野にはドーパミン作動性細胞が多いことが知られており、組織蛍光法による観察から、腹側被蓋野にあるドーパミン作動性ニューロンは大脳辺縁系や大脳皮質まで広く分布して(Ungerstedt, 1971)、さまざまな行動を修飾していると考えられている。ドーパミンが交尾行動にも影響を及ぼしていることを裏付けた幾つかの実験がある。Malmnäs（1973）は、交尾閾値まで達する程度にアンドロゲンを投与したオスラットにドーパミンの合成阻害剤であるαメチルpチロシンやドーパミンの貯蔵をブロックするレセルピンあるいはテトラベナジンを投与すると交尾行動が消失すること、および、逆にドーパミンの再吸収を抑えその働きを促進するアンフェタミンを投与すると交尾行動が促進することを観察した。また、Butcher, Butcher, & Larsson（1969）は、ドーパミンレセプターのアゴニストであるアポモルフィンの投与により、交尾行動が促進し、ejaculation までの潜時が短縮し、少ない回数のintromissionで ejaculation に達すると報告した。ドーパミンの前駆物質であるLドー

パの投与後交尾行動が促進したという知見もある（Tagliamonte, Fratta, Del Fiacco, & Gessa, 1974； Paglietti, Quarantotti, Mereu, & Gessa, 1978）。これらの結果から、ドーパミンは交尾行動を促進する傾向があると考えられ、腹側被蓋野付近の電気刺激による交尾行動の促進はドーパミン作動性のニューロンを賦活させた可能性がある。

そこで、交尾行動中に発火頻度が変化した腹側被蓋野のニューロンはドーパミン作動性ニューロンかどうかが問題となる。ドーパミン作動性ニューロンの電気生理学的特性については、Aghajanianら（Bunney, Walters, Roth, & Aghajanian, 1973； Guyenet & Aghajanian, 1978）による急性実験において示唆されており、その主な特徴として発火頻度が低く、バースト発火パターンを示し、スパイク放電の持続時間が長いことがあげられている。さらにMaeda & Mogenson（1980）は、上記の特徴から腹側被蓋野で記録されたニューロン活動を２つに分類し、とくにスパイクの持続時間について２．６ミリ秒以上あるものはドーパミン作動性ニューロンであると考えた。本実験で記録されたニューロン活動の中で交尾行動時に対応した変化を示したものについて、波形とスパイク放電の持続時間をもとにドーパミン作動性ニューロンか否かを解析した結果、その中にはドーパミン作動性ニューロンの電気生理学的特性を示したものは認められなかった。しかし、ドーパミン作動性ニューロンと同じ腹側被蓋野にあり、そのニューロンと線維連絡をもっている可能性も強いので、交尾行動時に変動した腹側被蓋野ニューロンもドーパミン作動性ニューロンの影響をまったく受けていないとは考えられない。

また、腹側被蓋野のある中脳底部にはセロトニン作動性の線維が走行している（Ungerstedt, 1971）ことが知られており、セロトニンもドーパミン同様、交尾行動の中枢制御に関係していると考えられている。たとえば、セロトニンの合成阻害剤であるパラクロロフェニールアラニン（ＰＣＰＡ）の投与（Malmnäs, 1973）、セロトニン細胞を多く含んだ中脳背側縫線核の電気的破壊、セロトニン作動性ニューロンの神経毒である５、７－ＤＨＴあるいはジヒドロキシトリプタミンの脳内投与、ＰＣＰＡの腹腔内投与（McIntosh & Barfield, 1984）のいずれの場合も交尾行動が促進し、特に性的不応期が顕著に短縮するという報告がある。これらの知見からセロトニンは、ドーパミンとは逆に雄型交尾行動に抑制的に働いていると考えられている。腹側被蓋野の破壊によって見られた交尾行動の促進は、腹側被蓋野付近を通過する線維を損傷したことによる可能性もある。本実験で記録されたニューロン活動にセロトニン作動性線維の影響があるのか否かは今後の研究課題であろう。

腹側被蓋野は錐体外路系の一部と考えられており、姿勢や運動全般の調節作用をしていることは古くから知られている。本実験で得られた腹側被蓋野のニューロン活動は、交尾行動に対応した変動を示すものがあったが、内側視索前野ニューロンほど腹側被蓋野のニューロンは交尾行動に特異的に変動しなかった。すなわち、摂食行動時やlocomotion時においても発火頻度が変化するものがあった。しかしながら、どのような変化パターンを示すニューロンが交尾行動のみでなく行動全般に関与するのか、また、どの動作と関連が深いのかについては今後の問題として解決すべきものであろう。

８．交尾行動における他の大脳辺縁系諸部位の役割

外側視索前野を電気刺激すると、交尾行動に弱い促進効果が見られたことから、Madlafousek et al.（1970）は交尾行動を促進する内側視索前野からの線維が通過することを示していると考えた。本実験において外側視索前野で記録され、交尾行動に対応して変化したニューロンは、内側視索前野との境界付近で電極先端の跡が見つかったことから、内側視索前野ニューロンと線維連絡がある可能性がある。

また、Shimokochi & Yamaguchi（1979）はマウント直前に外側中隔野に電気刺激を与えるとmount が抑制されるという結果を得、さらに、 Hanada et al.(1980)は３０秒毎に刺激のオンとオフを繰り返して外側中隔野に刺激を与え、交尾行動の時間的パターンを調べたところ、射精までの潜時が延長し、交尾行動に対する抑制効果が現われたことから、交尾行動に外側中隔野は抑制的に働いていると考えた。本実験では交尾行動時に対応して変化するニューロンは外側中隔野には１５例中１例のみと少なかったことから、外側中隔野が交尾動作に直接関係するのではなく、長い時間経過で持続的に働いている可能性がある。

ブローカの対角帯核、および、分界条床核と内側視索前野と前交連核の３つの領野に囲まれた部位ではほとんど変動が見られなかったことから、これらの部位は交尾行動の発現に直接関与していない可能性が強い。分界条床核については、本実験ではそこで記録された９例とも交尾中に変動しなかったものの、交尾行動中に活動が変化した扁桃体と密接な線維連絡があるので、この部位に関してはまだ検討する必要がある。

第Ｖ章　論議

１．交尾行動発現に関与する神経メカニズムの理論的モデルの整合性

１－１．各シリーズの開始から射精に至るまでの過程

オスラットの交尾行動がどのように発現するか、また、どのような経過で射精に至るのかを説明する理論的モデルとして、Beachら（Beach & Jordan, 1956； Beach & Whalen, 1959）は、arousal mechanism（ＡＭ）とcopulatory mechanism（ＣＭ）という２つの機構の存在を提唱した。つまり、メスが導入されて内因性及び外因性の刺激が加わると、ＡＭの活動性が上昇し、それが交尾閾値にまで達するとオスはメスにマウントを開始するようになる。その後、ＡＭの働きは持続するものの、オスの行動はＣＭの支配下に移り、それが次第に高められて遂に射精にまで達する。射精が終了するとオスの行動は再びＡＭの支配下に戻ると彼らは説明したのである。Sachs & Barfield (1976)は、Beachらの唱えたＣＭの存在を認めた上で、さらに、ＣＭを２つの機能的下位システムに分割した（Fig. ２６参照）。１つは、intromission の時間間隔を調節し、intromissionのペースを決定する機構である。これをcopulatory pacing systemという。一方、最初のintromissionで興奮が生じても、その興奮はやがて時間経過とともに次第に下がっていくので、ejaculation 閾値までに達することはないが、もしその興奮が減衰してしまうまでに次のintromissionが起こるようなペースで次々とintromission が生じると、続いて生じる新たな興奮が前の興奮に加算されるから、興奮水準が徐々に上昇することになる。このような過程

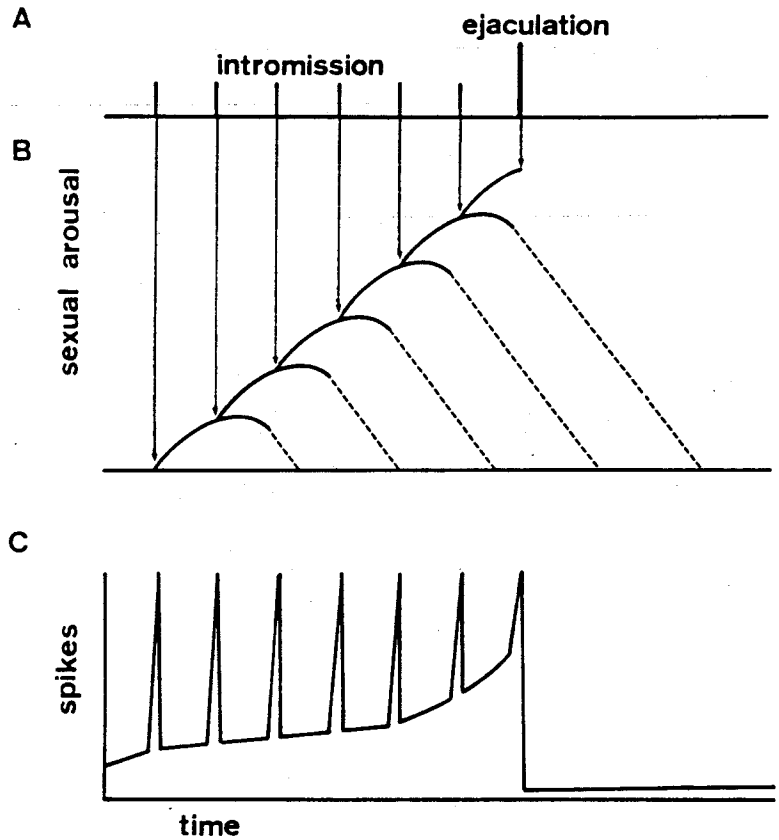


Fig.26. 射精に至るまでの仮想モデル。 A：交尾行動の時点を示す。 低いバー：intromission、高いバー：ejaculation。 B：射精までの仮想的覚醒レベルの変化。C：内側視索前野ニューロン活動を模式的に示す。

が繰り返されて興奮が蓄積され、ついに射精閾値に達する。この射精閾値達成の過程を担う下位システムをejaculatory processing systemと呼び、前者と区別した。彼らは、copulatory pacing systemとejaculatory processing systemの両者が協調的に働くことによって射精が起こると説明した。

このように、幾つかの交尾メカニズムのモデルがこれまでに提唱されているが、このモデルに整合性があるか否かを考察するために、本実験で得られた交尾行動中のニューロン活動の中で、その行動に最も特異的な変動を示した内側視索前野のニューロン活動を取り上げて、その活動パターンがモデル通りに変動しているかどうかを検討し、さらに、その結果から交尾行動の発現、遂行における内側視索前野の役割を再検討することにする。

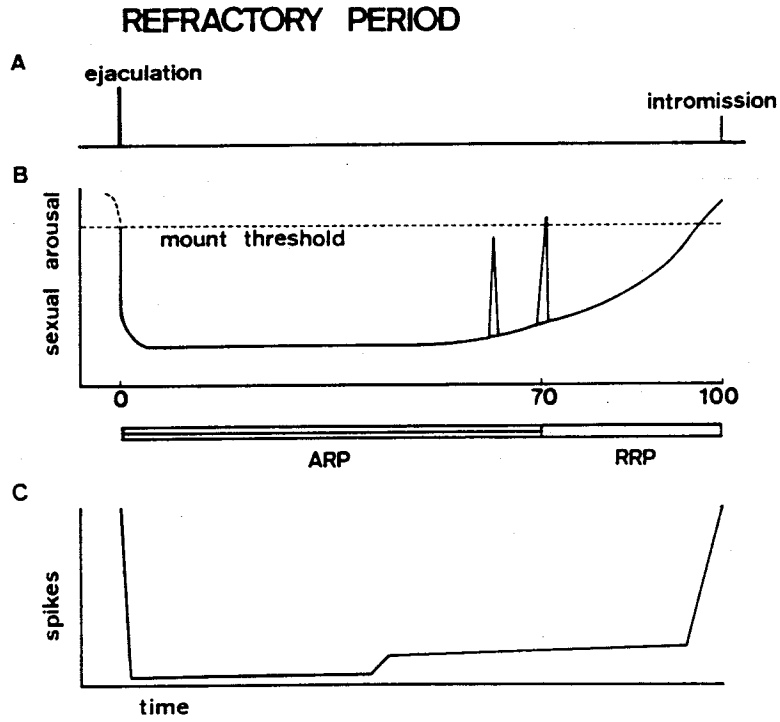
Fig. 26Cに、各シリーズの開始から射精までの内側視索前野のニューロン活動を模式的に示した。この期間の内側視索前野のニューロン活動には2つの特徴的な発火パターンがある。第1は、各intromissionの直前に見られる急激な増加、第2は、ejaculationに向かう背景活動の緩徐な増加である。2つのニューロン活動の変動と前述のモデルとの間にはある程度の類似性があるから、前者はcopulatory pacing systemに、また、後者はejaculatory processing systemに関連があると言えるかもしれない。しかしながら、追尾ーマウント行動時の発火頻度の増加は、追尾行動との関連性が強く反映されており、メスへの追尾の後にmount やintromissionが生じない場合でも発火頻度が増加することから、前者の発火パターンがintromissionの発現時点をも決定している copulatory pacing systemの活動を完全に反映しているとは言いきれない。

1－2．性的不応期

Barfieldら（Sachs & Barfield, 1974； Barfield & Geyer, 1975）は、性的不応期が単なる興奮の減少期ではなく、不応期には積極的な抑制過程が存在すると考えた。すなわち、不応期を、全体の

約７０％を占める絶対不応期と、残りの３０％を占める相対不応期に分け、相対不応期には尾部のピンチなどの痛み刺激によってマウントが誘発されることがあるが、絶対不応期にはいかに強い刺激を与えてもマウントは生じないこと（Ｆｉｇ．２７Ａ、Ｂ参照）、しかも絶対不応期にはオスラットは２２ｋＨｚの超音波を発声していることで相対不応期とは区別されるとした。また、超音波を発声しているときのオスの脳波は、高振幅徐波や紡錘波が多く、睡眠時の脳波と類似していることが特徴である。性的不応期に認められる睡眠様の脳波については、Kurz & Adler（1973）や下河内と花田（1982）が報告しているが、このことからも性的不応期には能動的な抑制機構が作用している可能性がある。

射精後の性的不応期中に見られる内側視索前野のニューロン活動様式を模式的に示したのがＦｉｇ．２７Ｃである。交尾行動全体を通じて、不応期には発火頻度が低いのが特徴であるが、その中でも特に発火頻度が低い前半部と比較的高い後半部の２つの期間に分けられた。しかし、Barfieldらの仮設モデルとの比較を試みると、発火頻度の低い期間と高い期間が占める時間的比率は行動的に観察された絶対不応期と相対不応期の比率と必ずしも一致してない。どちらかといえば、内側視索前野ニューロンの発火頻度が低い期間は、行動上絶対不応期と考えられている期間よりも短い例が多かった。また、性的不応期に積極的抑制過程があるかどうかという点に関しては、後半部に比べてejaculation 直後は発火頻度がより低いこと、メス導入前のレベルと比較しても発火頻度が下がっている例が多いことなどから、射精直後の不応期前半部には交尾行動の発現と維持に促進的な機能を有する内側視索前野ニューロン活動が積極的に抑



Ｆｉｇ.２７．性的不応期の仮想モデル。 Ａ：交尾行動の時点を示す。高いバー：ejaculation、低いバー：intromission。 Ｂ：性的不応期の仮想的覚醒レベルの変化。ＡＲＰ：仮想絶対不応期、ＲＲＰ：仮想相対不応期。Ｃ：内側視索前野ニューロン活動を模式的に示す。

制されているのではないかと思われる。そして、射精後、内側視索前野ニューロンに対する抑制が徐々に消失して発火頻度が次第に回復してくると、行動上でも絶対不応期から相対不応期に移行するものと推測される。

また、挿入後にも、射精後と同じような性的不応期が存在するかという問題がある。Pollak（1975）は、マウント誘発を目的とした

電気ショックをintromissionの２秒後に与えたグループと５秒後に与えたグループとに分け、ショック後５秒以内に誘発されるマウントの割合を比べたところ、５秒後にショックを与えたグループよりも２秒後にショックを与えたグループの方が挿入の生じる確率が低いことから、挿入後にも射精後のような短い抑制過程があることを示唆した。本実験において、内側視索前野ニューロンの発火頻度が挿入後に短期間追尾前のものより減少する例が多く見られたが、射精後と比較してその期間は短く、しかも程度も小さかったものの、挿入後にも内側視索前野へ抑制的入力があるのではないかと思われる。

上記のように、従来の行動観察から仮想されたオスラット交尾行動の発現モデルには本実験で得られた内側視索前野のニューロン活動の成績と合致する点がかなり認められた。

２．交尾行動に促進的な神経システム

実際の交尾行動の進行中に、脳内のダイナミックな電気活動を直接記録して実際の行動との関係を解析した本実験の結果と従来の報告を総合すると、性行動の促進機構が内側視索前野を中心とした神経回路であることは確実視してよいであろう。ここで、オスラット交尾行動の発現から終了までに脳内神経回路網がどのように働くのか、その作業仮説をたてることにする。オスラットが交尾を開始するには、発情したメスラットからの嗅覚刺激をはじめとする感覚刺激が必要である。特に、交尾に関する嗅覚情報は、扁桃体皮質内側部を含む系で処理され、交尾行動が発現しやすいように内側視索前野のニューロン活動を興奮させる。また、内側視索前野には、発情

したメスの特有な動きに反応する視覚系の情報や性的経験に関する情報など、交尾の開始に促進的なインパルスが収斂すると推測される。それらからの信号が加重して内側視索前野ニューロンが賦活され、ニューロン活動がある閾値を越えるとメスへの追尾ーマウント行動が起こる。すなわち、急激な増加がSachs & Barfield (1976) のいうcopulatory pacing systemの働きを現わしている。一方、交尾の開始から背景活動が徐々に活発になってくるが、この緩除な増加が射精に至らしめるejaculatory processing system の一翼を担っており、射精が終了すると内側視索前野の活動は反射的に抑えられ、そのためにしばらく交尾行動は決して生じない。これが性的不応期である。やがて、内側視索前野ニューロン活動への抑制がはずれ、その発火頻度が増え始めることにより、交尾行動が再開される。このように、内側視索前野ニューロンの活動レベルが高いと交尾行動が生じやすい傾向があることから、内側視索前野は交尾行動の最終共通路としての機能を担っていると推測される。内側視索前野からの司令は各交尾動作の実行回路へ伝えられて交尾行動が出現すると考えられるが、腹側被蓋野はこのあいだにあって交尾動作を調整したり内側視索前野へも上行して直接ニューロン活動に影響を与えているものと思われる。また、これら内側視索前野や扁桃体は、視床下部ー下垂体系を介して分泌された性ホルモンによって基本的な発火レベルを保持すべく調節されていると推測される。

今後、本実験で用いた電気生理学的手法に加えて、生理心理学的、行動薬理学的手法を同時に用いる学際的アプローチが交尾行動の発現メカニズムを解き明かす有効な手段となるだろう。

第VI章．要約

オスラット交尾行動発現の神経機構を解明するために、内側視索前野を中心とした大脳辺縁系諸部位から自由行動下の交尾進行中にニューロン活動を記録し、行動中の発火頻度の変化の有無を調べ、交尾発現におけるその役割を考察するとともに、これまでの行動実験から想定された交尾行動の発現メカニズムの理論的モデルの整合性を検討した。結果及び考察は以下のごとくであった。

１．内側視索前野から記録したニューロン活動のうち、２４．２％は交尾行動に特異的な変動を示すことが明らかとなった。その活動は、次の５つの特徴的な変化パターンを示した。

（１）マウントのタイプに関係なく、追尾－マウント行動中に発火頻度が一時的に増加した。

（２）各交尾シリーズの開始から射精に至るまで、背景活動が持続的に増加し、射精直前に最も著明になった。

（３）マウントのタイプによってマウント直後の発火頻度の減少パターンに相違があった。すなわち、追尾－マウント行動中に増加した発火頻度は、挿入を伴わないマウントではマウント後ただちに元のレベルへ戻ったが、挿入や射精を伴った場合、発火頻度がマウント後に一時的に元のレベルよりも更に減少し、特に射精直後ではその抑制が著明であった。

（４）射精後の性的不応期には発火頻度は全般的に低下し、その中で特に発火頻度が低い前半と発火頻度が比較的高い後半の２つの期間が認められた。

（５）オスラットが性的飽和に至った直後でも、発火頻度はメス導入前のレベルに比べて高かった。

２．扁桃体で記録したニューロン活動の３５％は、メス導入直後に最も高い発火頻度を示した。扁桃体ニューロンも交尾行動中に発火頻度が増加するものの、追尾－マウント行動時を含めて交尾行動に対する特異性は内側視索前野ニューロンほど強くなかった。

３．腹側被蓋野で記録したニューロン活動の約半数は、交尾行動時に変動を示し、追尾－マウント行動時に一時的に発火頻度が減少したものを除いて、いずれの活動も内側視索前野ニューロンの変化パターンのうちの１つの要素の変動と類似していた。

４．外側視索前野や外側中隔野では交尾行動時に変化するニューロン活動はほとんどなかったが、少数のニューロンではマウント行動直後に発火頻度が一時的に減少した。

５．各脳構造の交尾行動における役割は、ニューロン活動から次のように推察できた。

（１）内側視索前野は交尾行動の発現とその維持に中心的な役割

を演じていると考察された。

（２）交尾行動における扁桃体の役割は、交尾行動に促進的に働くものの、内側視索前野ほどの重要性はなく、分界条を介して内側視索前野の作用を修飾しているに過ぎないと推測された。

（３）腹側被蓋野は、交尾行動の開始より、むしろ交尾動作の遂行に関与すると考察された。

６．内側視索前野ニューロン活動の時間的経過は、これまで仮想されたオスラット交尾行動発現の理論的モデルに合致する点が多かった。

７．本研究において、これまでモデル化されている交尾発現メカニズムの一部を、実際の中枢神経系の活動として示すことができた。

謝辞

本研究における実験の施行、データの処理および論文の作成にあたり、終始御指導を賜った大阪大学人間科学部行動生理学研究室の下河内稔教授に心から感謝致します。

また、実験の遂行において多々、貴重な御助言を頂いた行動生理学研究室の投石保広先生、同研究室の志村剛先生ならびに大阪少年鑑別所の花田百造先生に感謝の意を表します。

脳の組織学的検索において、御指導くださった人間生態学研究室の俣野彰三教授に深く感謝致します。

文献

Adler,N., and Bermant,G. 1966 Sexual behavior of male rats: Effects of reduced sensory feedback. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 61:240-243.

Åkerman,B. 1966 Behavioural effects of electrical stimulation in the forebrain of the pigeon. I. Reproductive behaviour. Behaviour, 26: 323-338.

Barfield,R.J., and Geyer,L.A. 1975 The ultrasonic postejaculatory vocalization and the postejaculatory refractory period of the male rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 88:723-734.

Barfield,R.J., and Sachs,B.D. 1968 Sexual behavior: Stimulation by painful electrical shock to skin in male rats. Science, 161: 392-393.

Barfield,R.J., Wilson,C., and McDonald,P.G. 1975 Sexual behavior: Extreme reduction of postejaculatory refractory period by midbrain lesions in male rats. Science, 189:147-149.

Beach,F.A. 1940 Effects of cortical lesions upon the copulatory behavior of male rats. Journal of Comparative Psychology, 29:193-245.

Beach,F.A. 1942 Analysis of the stimuli adequate to elicit mating behavior in the sexually inexperienced male rat. Journal of Comparative Psychology, 33:163-207.

Beach,F.A. 1944a Relative effects of androgen upon the mating behavior of male rats subjected to forebrain injury or castration. Journal of Experimental Zoology, 97:249-295.

Beach,F.A. 1944b Effects of injury to the cerebral cortex upon sexually-receptive behavior in the female rat. Psychosomatic Medicine, 6: 40-55.

Beach,F.A., and Holz,A.M. 1946 Mating behavior in male rats castrated at various ages and injected with androgen. Journal of Experimental Zoology, 101:91-142.

Beach,F.A., and Holz-Tucker,A.M. 1949 Effects of different concentrations of androgen upon sexual behavior in castrated male rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 42: 433-453.

Beach,F.A., and Jordan,L. 1956 Sexual exhaustion and recovery in the male rat. Quarterly Journal of Experimental Psychology, 8:121-133.

Beach,F.A., and Whalen,R.E. 1959 Effects of intromission without ejaculation upon sexual behavior in male rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 52:476-481.

Bergquist,E.H. 1970 Output pathways of hypothalamic mechanisms for sexual, aggressive and other motivated behaviors in opossum. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 70:389-398.

Bermant,G., and Sachs,B.D. 1973 Courtship and mating. In: G.Bermant (Ed.) Perspectives on Animal Behavior. Scott, Foresman and Company, Glenview, Illinois, pp.194-238.

Bermant,G., and Taylor,L. 1969 Interactive effects of experience and olfactory bulb lesions in male rat copulation. Physiology and Behavior, 4:13-17.

Bermant,G., Glickman,S.E., and Davidson,J.M. 1968 Effects of limbic lesions on copulatory behavior of male rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 65:118-125.

Blass,E.M., and Epstein,A.N. 1971 A lateral preoptic osmosensitive zone for thirst in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychololgy, 76:378-394.

Boulant,J.A., and Bignall,K.E. 1973 Determinants of hypothalamic neuronal thermosensitivity in ground squirrels and rats. American Journal of Physiology, 225:306-310.

Bunney,B.S., Walters,J.R., Roth,R.H., and Aghajanian,G.K. 1973 Dopaminergic neurons: Effect of antipsychotic drugs and amphetamine on single cell activity. The Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics, 185:560-571.

Butcher,L.L., Butcher,S.G., and Larsson,K. 1969 Effects of apomorphine, (+)-amphetamine, and nialamide on tetrabenazine-induced suppression of sexual behavior in the male rat. European Journal of Pharmacology, 7:283-288.

Caggiula,A.R., and Eibergen,R. 1969 Copulation of virgin male rats evoked by painful peripheral stimulation. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 69:414-419.

Caggiula,A.R., and Hoebel,B.G. 1966 "Copulaion-reward site" in the posterior hypothalamus. Science, 153:1284-1285.

Caggiula,A.R., and Szechtman,H. 1972 Hypothalamic stimulation: A biphasic influence on copulation of the male rat. Behavioral Biology, 7:591-598.

Caggiula,A.R., Antelman,S.M., and Zigmond,M.J. 1973 Disruption of copulation in male rats after hypothalamic lesions: A behavioral, anatomical and neurochemical analysis. Brain Research, 59:273-287.

Carlsson,S.G., and Larsson,K. 1964 Mating in male rats after local anesthetization of the glans penis. Zeitschrift für Tierpsychologie, 21:854-856.

Clark,T.K. 1980 Male rat sexual behavior compared after 6-OHDA and electrolytic lesions in the dorsal NA bundle region of the midbrain. Brain Research, 202:429-443.

Clark,T.K., Caggiula,A.R., McConnell,R.A., and Antelman,S.M. 1975 Sexual inhibition is reduced by rostral midbrain lesions in the male rat. Science, 190:169-171.

Conrad,L.C.A., and Pfaff,D.W. 1976 Efferents from medial basal forebrain and hypothalamus in the rat. I. An autoradiographic study of the medial preoptic area. Journal of Comparative Neurology, 169:185-220.

Dahlöf,L-G., and Larsson,K. 1976 Interactional effects of pudendal nerve section and social restriction on male rat sexual behavior. Physiology and Behavior, 16:757-762.

Davidson,J.M. 1966a Characteristics of sex behaviour in male rats following castration. Animal Behaviour, 14:266-272.

Davidson,J.M. 1966b Activation of the male rat's sexual behavior by intracerebral implantation of androgen. Endocrinology, 79:783-794.

Demski,L.S., and Knigge,K.M. 1971 The telencephalon and hypothalamus of the bluegill (Lepomis macrochirus) : Evoked feeding, aggressive and reproductive behavior with representative frontal sections. Journal of Comparative Neurology, 143:1-16.

Dewsbury,D.A. 1968 Copulatory behavior of rats - variations within the dark phase of the diurnal cycle. Communications in Behavioral Biology, 1:373-377.

Dewsbury,D.A., Goodman,E.D., Salis,P.J., and Bunnell,B.N. 1968 Effects of hippocampal lesions on the copulatory behavior of male rats. Physiology and Behavior, 3:651-656.

Eibergen,R.D., and Caggiula,A.R. 1973 Ventral midbrain involvement in copulatory behavior of the male rat. Physiology and Behavior, 10: 435-444.

Emery,D.E., and Sachs,B.D. 1976 Copulatory behavior in male rats with lesions in the bed nucleus of the stria terminalis. Physiology and Behavior, 17:803-806.

Epstein,A.N., Fitzsimons,J.T., and Rolls,B.J. 1970 Drinking induced by injection of angiotensin into the brain of the rat. Journal of Physiology, 210:457-474.

Fisher,A.E. 1956 Maternal and sexual behavior induced by intracranial chemical stimulation. Science, 124:228-229.

Giantonio,G.W., Lund,N.L., and Gerall,A.A. 1970 Effect of diencephalic and rhinencephalic lesions on the male rat's sexual behavior. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 73:38-46.

Gorski,R.A., Gordon,J.H., Shryne,J.E., and Southam,A.M. 1978 Evidence for a morphological sex difference within the medial preoptic area of the rat brain. Brain Research, 148:333-346

Guyenet,P.G., and Aghajanian,G.K. 1978 Antidromic identification of dopaminergic and other output neurons of the rat substantia nigra. Brain Research, 150:69-84.

Hanada,M., and Shimokochi,M. 1982 Facilitation of neural activity in the medial preoptic area during male copulatory behavior in rats. Neuroscience Letters, Supplement 9:S66.

Hanada,M., Yamaguchi,K., and Shimokochi,M. 1980 Copulatory behavior in male rats: Excitability and modulation in the brain. Neuroscience Letters, Supplement 4:S82.

Hansen,S., Köhler,C., and Ross,S.B. 1982 On the role of the dorsal mesencephalic tegmentum in the control of masculine sexual behavior in the rat: Effects of electrolytic lesions, ibotenic acid and DSP4. Brain Research, 240:311-320.

Harris,V.S., and Sachs,B.D. 1975 Copulatory behavior in male rats following amygdaloid lesions. Brain Research, 86:514-518.

Hart,B.L. 1968. Sexual reflexes and mating behavior in the male rat. Journal of Comparative and Physiological Psycholoigy, 65:453-460.

Hart,B.L. 1974 Gonadal androgen and sociosexual behavior of male mammals: A comparative analysis. Psychological Bulletin, 81:383-400.

Hart,B.L., Haugen,C.M., and Peterson,D.M. 1973 Effects of medial preoptic-anterior hypothalamic lesions on mating behavior of male cats. Brain Research, 54:177-191.

Heimer,L., and Larsson,K. 1964 Drastic changes in the mating behaviour of male rats following lesions in the junction of diencephalon and mesencephalon. Experientia, 20:460-461.

Heimer,L., and Larsson,K. 1966/67 Impairment of mating behavior in male rats following lesions in the preoptic-anterior hypothalamic continuum. Brain Research, 3:248-263.

Heimer,L., and Larsson,K. 1967 Mating behavior of male rats after olfactory bulb lesions. Physiology and Behavior, 2:207-209.

Hsiao,S. 1965 Effect of female variation on sexual satiation in the male rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 60:467-469.

堀尾強 1985 オス型性行動と内側視索前野のニューロン活動. Neurosciences, 11:123-131.

Horio,T., Hanada,M., Shimura,T., and Shimokochi,M. 1986 Multiple unit activities recorded from the medial preoptic area during copulatory behavior in freely moving male rats. Neuroscience Research, in press.

Kamel,F., and Frankel,A.I. 1978 Hormone release during mating in the male rat: Time course, relation to sexual behavior, and interaction with handling procedures. Endocrinology, 160:2172-2179.

Karen,L.M., and Barfield,R.J. 1975 Differential rates of exhaustion and recovery of several parameters of male rat sexual behavior. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 88:693-703.

Kendrick,K.M. 1983 Electrophysiological effects of testosterone on the medial preoptic-anterior hypothalamus of the rat. Journal of Endocrinology, 96:35-42.

Kendrick,K.M. 1984 Different electrophysiological effects of testosterone on medial preoptic/anterior hypothalamic neurons have similar time courses. Brain Research, 298:135-137.

Kendrick,K.M., and Drewett,R.F. 1979 Testosterone reduces refractory period of stria terminalis neurons in the rat brain. Science, 204: 877-879.

König,J.F.R., and Klippel,R.A. 1963 The Rat Brain: A Stereotaxic Atlas of the Forebrain and Lower Parts of the Brain Stem. Williams and Wilkins, Baltimore.

Kurz,R.G., and Adler,N.T. 1973 Electrophysiological correlates of copulatory behavior in the male rat: Evidence for a sexual inhibitory process. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 84:225-239.

Larsson,K. 1958 Age differences in the diurnal periodicity of male sexual behavior. Gerontologia, 2:64-72.

Larsson,K. 1962 Mating behavior in male rats after cerebral cortex ablation. I. Effects of lesions in the dorsolateral and the median cortex. Journal of Experimental Zoology, 151:167-176.

Larsson,K. 1963 Non-specific stimulation and sexual behaviour in the male rat. Behaviour, 20:110-114.

Larsson,K. 1964 Mating behavior in male rats after cerebral cortex ablation. II. Effects of lesions in the frontal lobes compared to lesions in the posterior half of the hemispheres. Journal of Experimental Zoology, 155:203-214.

Larsson,K. 1966 Individual differences in reactivity to androgen in male rats. Physiology and Behavior, 1:255-258.

Larsson,K. 1967 Testicular hormone and developmental changes in mating behavior of the male rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 63:223-230.

Larsson,K. 1969 Failure of gonadal and gonadotrophic hormones to compensate for an impaired sexual function in anosmic male rats. Physiology and Behavior, 4:733-737.

Larsson,K. 1971 Impaired mating performances in male rats after anosmia induced peripherally or centrally. Brain, Behavior, and Evolution, 4:463-471.

Larsson,K. 1973 Sexual behavior: The result of an interaction. In: J.Money, and J.Zubin (Eds.) Contemporary Sexual Behavior: Critical Issues in the 1970s. John Hopkins University Press, Baltimore, pp.33-51.

Larsson,K. 1979 Features of the neuroendocrine regulation of masculine sexual behavior. In: C.Beyer (Ed.) Comprehensive Endocrinology Series: Endocrine Control of Sexual Behavior. Raven Press, New York, pp.77-163.

Leonard,C.M., and Scott,J.W. 1971 Origin and distribution of the amygdalofugal pathways in the rat: An experimental neuroanatomical study. Journal of Comparative Neurology, 141:313-330.

Lipton,J.M., Dwyer,P.E., and Fossler,D.E. 1974 Effects of brainstem lesions on temperature regulation in hot and cold environments. American Journal of Physiololgy, 226:1356-1365.

Lisk,R.D. 1967 Neural localization for androgen activation of copulatory behavior in the male rat. Endocrinology, 80:754-761.

Lisk,R.D. 1968 Copulatory activity of the male rat following placement of preoptic-anterior hypothalamic lesions. Experimental Brain Research, 5:306-313.

Madlafousek,J., Freund,K., and Grofová,I. 1970 Variables determining the effect of electrostimulation in the lateral preoptic area on the sexual behavior of male rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 72:28-44.

Madlafousek,J., Hlinák,Z., and Beran,J. 1976 Decline of sexual behavior in castrated male rats: Effects of female precopulatory behavior. Hormones and Behavior, 7:245-252.

Maeda,H., and Mogenson,G.J. 1980 An electrophysiological study of inputs to neurons of the ventral tegmental area from the nucleus accumbens and medial preoptic-anterior hypothalamic areas. Brain Research, 197:365-377.

Malmnäs,C.O. 1973 Monoaminergic influence on testosterone-activated copulatory behavior in the castrated male rat. Acta Physiologica Scandinavica, Supplementum 395:1-128.

Malsbury,C.W. 1971 Facilitation of male rat copulatory behavior by electrical stimulation of the medial preoptic area. Physiology and Behavior, 7:797-805.

Malsbury,C.W., and Pfaff,D.W. 1974 Neural and hormonal determinants of mating behavior in adult male rats: A review. In: L.Dicala (Ed.) The Limbic and Autonomic Nervous System: Advances in Research. Plenum, New York, pp.85-136.

McIntosh,T.K., and Barfield,R.J. 1984 Brain monoaminergic control of male reproductive behavior. I. Serotonin and the post-ejaculatory refractory period. Behavioural Brain Reseach, 12:255-265.

Merari,A., and Ginton,A. 1975 Characteristics of exaggerated sexual behavior induced by electrical stimulation of the medial preoptic area in male rats. Brain Research, 86:97-108.

Meyer,C.C., and Salzen,E.A. 1970 Hypothalamic lesions and sexual behavior in the domestic chick. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 73:365-376.

Mink,J.W., Sinnamon,H.M., and Adams,D.B. 1983 Activity of basal forebrain neurons in the rat during motivated behaviors. Behavioural Brain Research, 8:85-108.

Moan,C.E., and Heath,R.G. 1972 Septal stimulation for the initiation of heterosexual behavior in a homosexual male. Journal of Behavior Therapy and Experimental Psychiatry, 3:23-30.

Oomura,Y., Yoshimatsu,H., and Aou,S. 1983 Medial preoptic and hypothalamic neuronal activity during sexual behavior of the male monkey. Brain Research, 266:340-343.

Paglietti,E., Quarantotti,B.P., Mereu,G., and Gessa,G.L. 1978 Apomorphine and L-DOPA lower ejaculation threshold in the male rat. Physiology and Behavior, 20:559-562.

Paxinos,G., and Bindra,D. 1971 Hypothalamic knife cuts: Effects on eating, drinking, irritability, aggression and copulation in the male rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 79: 219-229.

Pfaff,D.W. 1970 Mating behavior of hypophysectomized rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 72:45-50.

Pfaff,D.W. 1980 Estrogens and Brain Function. Springer-Verlag, New York.

Pfaff,D.W., and Gregory,E. 1971a Olfactory coding in olfactory bulb and medial forebrain bundle of normal and castrated male rats. Journal of Neurophysiology, 34:208-216.

Pfaff,D.W., and Gregory,E. 1971b Correlation between pre-optic area unit activity and the cortical electroencephalogram: Difference between normal and castrated male rats. Electroencephalography and Clinical Neurophysiology, 31:223-230.

Pfaff,D.W., and Pfaffmann,C. 1969 Olfactory and hormonal influences on the basal forebrain of the male rat. Brain Research, 15:137-156.

Pollak,E.I. 1975 Temporal patterning of copulation in male Rattus norvegicus: Endogenous and exogenous control. Dissertation Abstracts International, 35: 5673-5674.

Robinson,B.W., and Mishkin,M. 1966 Ejaculation evoked by stimulation of the preoptic area in monkey. Physiology and Behavior, 1:269-272.

Robinson,B.W., and Mishkin,M. 1968 Penile erection evoked from forebrain structures in Macaca mulatta. Archives of Neurology, 19:184-198.

Sachs,B.D., and Barfield,R.J. 1974 Copulatory behavior of male rats given intermittent electric shocks: Theoretical implications. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 86:607-615.

Sachs,B.D., and Barfield,R.J. 1976 Functional analysis of masculine copulatory behavior in the rat. In: J.S. Rosenblatt, R.A.Hinde, E.Shaw, and C.Beer (Eds.) Advances in the Study of Behavior. vol.7, pp.91-154.

Sar,M., and Stumpf,W.E. 1973 Autoradiographic localization of radioactivity in the rat brain after the injection of 1,2-^{3}H-testosterone. Endocrinology, 92:251-256.

Schmidt,R.S. 1968 Preoptic activation of frog mating behavior. Behaviour, 30: 239-257.

Scott,J.W., and Leonard,C.W. 1971 The olfactory connections of the lateral hypothalamus in the rat, mouse, and hamster. Journal of Comparative Neurology, 141:331-344.

下河内稔，花田百造 1982 ラットの性行動と大脳辺縁系．大西，日高（編）性行動のメカニズム（現代の行動生物学３）.産業図書，pp.41-57.

下河内稔，堀尾強 1984 ラットの性行動とその中枢支配．代謝，21:17-25.

Shimokochi,M., and Yamaguchi,K. 1979 Inhibitory effect of septal stimulation on lordosis and mounting behavior in rats. In: M.Ito (Ed.) Integrative Control Functions of the Brain. vol.2, pp.351-352.

志村剛，下河内稔 1985 オス型交尾行動と内側視索前野．大阪大学人間科学部紀要，第11巻，pp.145-172.

志村剛，堀尾強，下河内稔 1983 オスラット内側視索前野のニューロン活動．脳研究会会誌，9:116-117.

Sördersten,P. 1973 Increased mounting behavior in the female rat following a single neonatal injection of testosterone propionate. Hormones and Behavior, 4:1-17.

Swanson,L.W., Kucharczyk,J., and Mogenson,G.J. 1978 Autoradiographic evidence for pathways from the medial preoptic area to the midbrain involved in the drinking response to angiotensin II. Journal of Comparative Neurology, 178: 645-660.

Szechtman,H., Caggiula,A.R., and Wulkan,D. 1978 Preoptic knife cuts and sexual behavior in male rats. Brain research, 150:569-591.

Tagliamonte,A., Fratta,W., Del Fiacco,M., and Gessa,G.L. 1974 Possible stimulatory role of brain dopamine in the copulatory behavior of male rats. Pharmacology Biochemistry and Behavior, 2:257-260.

Ungerstedt,U. 1971 Stereotaxic mapping of the monoamine pathways in the rat brain. Acta Physiologica Scandinavica, Supplementum 367:1-48.

van Dis,H., and Larsson,K. 1971 Induction of sexual arousal in the castrated male rat by intracranial stimulation. Physiology and Behavior, 6:85-86.

Vaughan,E., and Fisher,A.E. 1962 Male sexual behavior induced by intracranial electrical stimulation. Science, 137:758-760.

Versteeg,D.H.G., Van der Gugten,J., de Jong,W., and Palkovits,M. 1976 Regional concentrations of noradrenaline and dopamine in rat brain. Brain Research, 113:563-574.

Ward,I.L., and Renz,F.J. 1972 Consequences of perinatal hormone manipulation on the adult sexual behavior of female rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 78:349-355.

Whalen,R.E., and Edwards,D.A. 1967 Hormonal determinants of the development of masculine and feminine behavior in male and female rats. Anatomical Record, 157:173-180.

Whalen,R.E., Beach,F.A., and Kuehn,R.E. 1961 Effects of exogenous androgen on sexually responsive and unresponsive male rats. Endocrinology, 69:373-380.

参考論文

オス型性行動と内側視索前野のニューロン活動

堀尾　強
（大阪大学人間科学部行動生理学教室）

NEUROSCIENCES
第11巻 2 号別刷
昭和60年 4 月発行

オス型性行動と内側視索前野のニューロン活動

堀尾　強
（大阪大学人間科学部行動生理学教室）

HORIO, T. (Department of Behavioral Physiology, Faculty of Human Sciences, Osaka University). MASCULINE SEXUAL BEHAVIOR AND THE NEURONAL ACTIVITY OF THE MEDIAL PREOPTIC AREA IN RATS. *Neurosciences* 11: 123～131, 1985

In order to investigate a specific role of the medial preoptic area (MPO) played in masculine copulatory behavior of rats, multiple unit activities of MPO neurons were recorded during freely copulatory behavior. Five firing patterns were found in the record as follows. 1) During each pursuit-mounting behavior, the number of unit activity increased significantly independent of the type of mount. 2) After mount, it was decreased with different pattern depending on the type of mount. After mount without intromission, it returned to the pre-mount background level immediately. After mount with intromission, however, the decreased activity continued for a few seconds below the background level. Furthermore, after mount with ejaculation the degree and duration of inhibition continued more remarkably than after mount with intromission. 3) Throughout each copulatory series, the background activity increased gradually until ejaculation, except for the phasic increase during the pursuit-mounting behavior. 4) During sexual refractory period, at least two different phases of neuronal activity could be recognized. In the first phase, the inhibitory pattern continued after ejaculation. In the second phase, the activity increased gradually toward initiation of the next series. 5) After sexual exhaustion, the firing is still observed at relatively higher rate than that prior to the introduction of the female.

Although the neuronal activity in the corticomedial amygdala (CMA) also increased prior to the initial several mounts as well as sniffing behavior, it returned gradually to the background level toward ejaculation. The activity in the CMA was not so specific to copulatory behavior as that in the MPO.

These results suggest that the principal role of MPO might be related with the sexual motivation in male rats.

はじめに

性行動は，種に特異的な一定行動パターンをもち種族保存を目的とした本能行動であるが，交尾パートナーとの相互作用のもとに出現する一種の社会的行動の側面をもち，且つ，中枢神経系によって統御されるのみでなく，内分泌系にも強い依存性があることを特徴としている。

従来行われてきた脳実質の破壊，電気刺激，あるいは，ホルモン留置実験から，オス型性行動を統御する脳構造として，内側視索前野（MPO）を中心とした大脳辺縁系が考えられている。たとえば，オスラットのMPOを破壊すると，性器の萎縮を伴うことなく，交尾行動が減弱，あるいは，消失し[13,15]，去勢手術をして交尾行動が消失したラットのMPOにテストステロンの結晶を植え込むと交尾行動が回復した[4,14]。また，MPOに電気刺激を行って興奮を高めると，射精（ejaculation）に至るまでのmount，挿入（intromission）の回数が極端に減少し，ejaculationまでの時間もかなり短縮して交尾行動の促進効果があったと報告されている[16,17,21,22]。

MPO以外の他の大脳辺縁系についても，その部位の破壊，刺激などによって交尾行動を促進あるいは抑制する部位があり，たとえば，ラットの扁桃体皮質内側部を破壊すると，ejaculationまでに必要なmount，intromissionの回数が増加したことから，扁桃体皮質内側部は交尾行動に促進的に働いていると考えられている[6,8]。また，外側中隔野（LS）を電気刺激すると，ejaculationまでに要した時間が延長したことから，LSは交尾行動に抑制的機能をもっていると推測されている[7]。しかしながら，現在のところ，脳内の局所的破壊，刺激及びホルモン留置による実験結果からはMPOほど交尾行動に決定的な影響を及ぼした部位は見つかっていない。

従来から，オス型性行動に関する電気生理学的知見は数少く，破壊，電気刺激，ホルモン留置といった実験方法では，交尾中のMPOのダイナミックな活動を推測することができなかった。そこで，筆者はMPOのダイナミックな関与を直接的に知るために，オスラットの交尾行動中にMPOのニューロン活動を記録し，交尾行動とMPOのニューロン活動との時間的関係を調べた結果，これまでにスパイク発火頻度が交尾行動に特異的な変化を示すことを明らかにしてきた[9,10,11,12,20]。本論文では，これまでに得られた交尾行動に特異的に変化するMPO

ニューロンの活動パターンをまとめて紹介する。次に，MPOと線維連絡のある扁桃体などの他の大脳辺縁系諸部位のニューロン活動の中に，交尾行動と対応して変化するものが少数例みられたので，その発火パターンとMPOニューロンのそれとの相違について述べる。最後に，行動観察をもとに構築されてきたこれまでの種々の交尾行動発現モデルとMPOのニューロン活動とを対比させて，そのモデルの整合性を検証し，合わせて，交尾行動におけるMPOの機能について考察する。

まず，オスラットの交尾行動について簡単に触れる。オスラットの交尾行動は間欠的に生じるmountによって特徴づけられる。オスとメスを同居させると，オスはメスの会陰部周辺を嗅ぐ。やがて，オスはメスに後方から乗りかかり，腰を素早く前後に数回ピストン運動させ（thrust），メスから降りる。これがmountである。この時メスは頭部と腰部を突き上げ背を弓なりにそらせるlordosisと呼ばれる特徴的な姿勢をとる。mountの直後オスは自分の性器をなめる行動（genital grooming）をとる。mountには膣へのペニスの挿入（intromission）を伴わないmount（mount without intromission），挿入を伴うmount（mount with intromission）及び射精を伴うmount（mount with ejaculation）の3つのタイプがあり，ここではそれぞれ単にmount，intromission，ejaculationということにする（Fig. 1）。mountではオスはthrustの後メスからゆっくり降りる。intromissionの場合thrustの最後に腰を大きく前へ突き出すthrust（deep thrust）が生じ，その直後，後方へ素早く飛び退く行動がみられる。ejaculationではdeep thrusf後2～3sec間の静止状態があり，ゆっくりメスから降りる。

オスラットはmount，intromissionを5～90sec間隔で5～20回繰り返した後にejaculationに至る。ejaculation後5～10min間メスにあまり関心を示さない性的不応期があり，再び追尾－mountが始まり第2シリーズとなる。通常5～7回のejaculationを行うと性的に飽和し交尾行動が終了する。

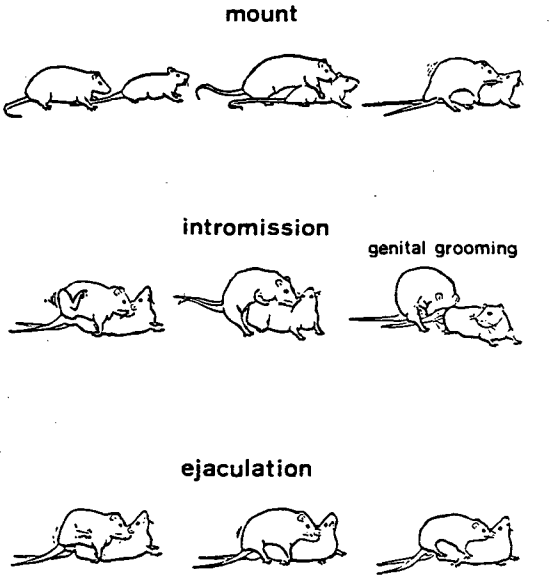


Fig. 1 Three types of the mount behavior in male rats.

方　　法

被験体は性的に活発なLong-Evans系オスのHooded rat（手術時の体重：300～450g）を用いた。卵巣摘出したメスラットに実験開始48時間前にestradiol benzoate 50μgを，6時間前にprogesterone 500μgを筋注して発情させ，オスのパートナーとして用いた。電極は，ポリウレタン被覆の30μmステンレス線6本を束にして，MPOに定位的に植え込み，うち2本を選び双極記録電極とした。記録電極から導出した電気活動は頭部近くのvoltage followerを介して，生体電気現象用増幅器に入力した。その出力をoscilloscopeでモニターしながら，data recorderに記録した。ニューロン活動をmultiple unitとして記録し，発火頻度の増減は一定振幅以上のスパイク電位の発火数をspike counterを用いて算出した。

また，交尾行動は素早い動作の連続から成り立っているため，視察では交尾動作の開始，終了の正確な時点が見極め難い。そこで，1コマ約33msecの精度で視察可能なビデオシステムを用いて交尾行動を解析しニューロン活動との対応関係を調べた。即ち，交尾行動をビデオレコーダに記録しながら，ビデオのコマ番号と周期したパルス信号を，ニューロン活動と同時にdata recorderに記録し，off-lineでパルス信号をカウントすることにより，ビデオの各画像の行動とニューロン活動との時間的対応関係を解析した。

実験終了後，10%ホルマリンで脳を環流固定し，組織学的に電極先端の位置を確認した。

結　　果

1. MPOのニューロン活動

Fig. 2に，オスラット交尾1シリーズ約22min間のMPOニューロンの活動を示した。行動的には，メスを導入すると，mount，intromissionを繰り返し，ejaculationに至る。その後メスに関心を示さない性的不応期が約8分間あり，再びmountが起こり第2シリーズに入る。

MPOニューロン活動は，各mount，intromission，ejaculationに対応して，その直前に発火頻度の急激な一時的増加が見られ，メス導入前の発火頻度の10～20倍に達した。この一時的増加以外に，メスを導入するとメス導入前のレベルよりも発火頻度が徐々に増加するようになり，その漸増パターンはejaculationまで持続した。

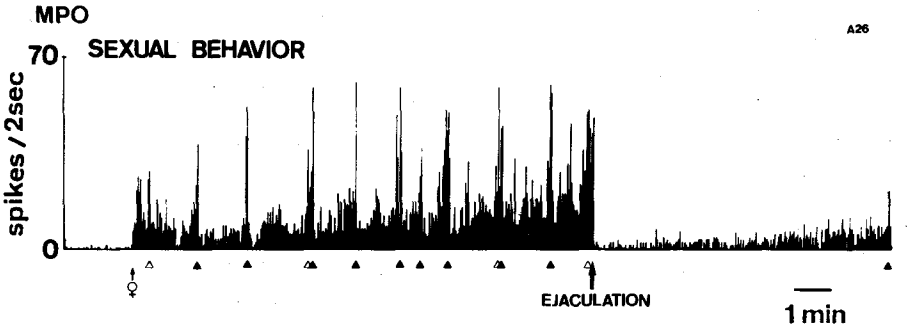


Fig.2 Neuronal activity in the MPO during the first ejaculatory series.
△: mount, ▲: intromission, ↑: ejaculation.

ejaculation が終了するとその直後から発火頻度は急激に減少するが再びゆっくり発火頻度が増加し始めて次シリーズの開始となる。その後オスが性的に飽和するまでMPO のニューロン活動を記録すると，各シリーズの開始から ejaculation までは発火頻度は高く，性的不応期には低いという第1シリーズの時と同様の結果が得られた。しかし，性的飽和が近づいてもメス導入前と比較して発火頻度はあまり減少せず，比較的高いレベルに維持されていることが特徴的であった。

さて，このように交尾行動に対応して変化するMPO のニューロン活動が単に覚醒レベルの上昇によって生じた可能性があり，交尾行動に特異的に変動したものか否かを確める必要がある。そこで，交尾行動中に発火頻度が変化するMPO ニューロンを同定したのち，摂食や，飲水行動時，あるいは，種々の外部刺激にどのようにニューロン活動が反応するのかを確めた。しかしながら，交尾行動に対応して変化するMPO のニューロン活動は摂食あるいは飲水行動時にも増加も減少も生じなかった。鉤ピンセットによる背側皮膚や尾部ピンチ，皮膚への氷の接触などの体性感覚性刺激，拍手による音刺激，フラッシュによる光刺激，アルコール，ホルマリン，アンモニアなどの嗅い刺激に対してもニューロン活動の変化は認められなかった。これらの事実から，交尾行動時のMPO ニューロンの発火頻度の変動は，交尾行動に特異的な反応であると考えられる。

Fig. 3 Aにmount前後の約4 sec間のニューロン活動の実際を示した。左端の時点では発火頻度は2～3 Hzであるが，点線で示した追尾行動の直前から発火頻度が増加し始め，追尾－mount行動時には発火頻度は約15Hzにも達し，mount終了後すみやかに元のレベルに戻っている。

次に，mountのタイプによって発火頻度に相違があるか否かを検討した。Fig. 3 Bは，mount前後の発火パターンの相違の一例を示したものである。追尾前から実線で示した追尾－mount行動までは，どのタイプとも同じような発火頻度の増加が認められるが，mount後の発火パターンには相違が見られた。上段に示したmountでは，追尾－mount中に増加した発火頻度はmount後直ちに追尾前のレベルに戻ったが，intromission 後では追尾前のレベルに比べて約20 sec間発火頻度が減少した。一方，ejaculation 後ではスパイク発火が全く消失し，しかもその状態がejaculation 後約5 min間続いたのちに，徐々に元のレベルに回復している。ビデオシステムを用いて追尾－mount中に増加した発火頻度が行動のどの時点に対応して減少し始めたかを詳細に分析すると，intromission を伴ったmountの場合が最も一定した時間的対応を示し，dismount と同時あるいは少くとも300 msec 以内に発火頻度の減少が始まっていた。それに対し，intromission を伴わない場合，多くはmountと同時，あるいはmount後に発火頻度が減少し始めたが，mount中に発火頻度が減少し始めた例もあった。ejaculation を伴う場合には，全例において，thrust 開始200～400 msec 後のmount中に発火頻度の減少が始まった。

各シリーズの開始からejaculation に至るまでの期間にわたってMPO のニューロン活動がその前後の性的不応期のレベルよりも増加することは既に述べた。そこで，3種類のmountにともなう上記のような発火頻度の一時的な増加以外にbackgroundのニューロン活動が最初のmountからejaculation までの間でどのように変化するのか，さらに，性的飽和までのシリーズ進行に伴って各シリーズの最初のmountからejaculation までの潜時が変動するものの，そのシリーズ毎のbackground activity がシリーズの経過にともなってどのように変化するのかを調べた。Fig. 4に各シリーズの開始からejaculation までのニューロン活動のうち，急激な変化があるmount直前10 sec，mount直後2 sec計12 secを除いて，ejaculationまでのbackground activityをシリーズを追って示した。左端の時点が各シリーズの開始，右端がejaculation の時点を表わしている。シリーズの進行に従ってejaculation までの潜時は若干変動しているが，どのシリーズともejaculation の直前から発火頻度は一層高くなる。特に，第4, 5シリーズでは発火頻度がシリーズの始めは低く，ejaculation に近づくにつれて一層増加する様子が明瞭に認められる。この結果から，ejaculation までのMPO のニューロン活動には追尾－

mount時の一時的な増加のみならずbackground activity の持続的な増加の2つがあり，しかも持続的な増加はejaculation が近づくにつれて次第に顕著になることが明らかとなった。

次に，ejaculation 後の性的不応期の MPO のニューロン活動の特徴は何か，そして，シリーズの進行に伴いその特徴は変化するのかどうかという問題について述べる。Fig. 5 に性的不応期中のニューロン活動を上から下にシリーズを追って示した。左端の時点が ejaculation，右端の三角印が次シリーズの開始を示す最初の intromission の時点を表わしている。シリーズの進行に伴い性的不応期の長さは徐々に延長しているが，ニューロンの発火パターンはどのシリーズとも ejaculation 直後に発火頻度が著しく減少し，その後次シリーズが近づくにつれて徐々に増加した。このように性的不応期には発火頻度が全般的に低くなるが，性的不応期のうちでも発火頻度が非常に低い前半と比較的高い後半の2つの期間が認められる。特に，第5,第6シリーズで明らかなようにあとのシリーズほどその傾向が顕著であった。

以上，これまで述べてきたように，オスラットの交尾行動に特異的に変化する MPO のニューロン活動の特徴をまとめると，1)追尾－mount行動中の発火頻度の急激な一時的増加，2)メス導入から ejaculation に至るまでの background activityの持続的増加，3)性的不応期中の発火頻度の減少とその後の緩かな回復，4)mount直後の発火頻度のmountタイプによる減少パターンの相違，5)性的飽和後の比較的高い発火頻度などである。

組織学的検索の結果，MPO で記録されたニューロン活動例は全部で58例であった。このうち交尾行動中に上述したような活動を示したものは14例で全体の24.1%であった。その他に，メス導入から ejaculation にかけて発火頻度が持続して低下し，性的不応期にはメス導入前のレベルに戻り，次のシリーズに入ると再び発火が低下するものが1例あった。また，交尾行動に無関係に4～5 minごとに周期的に増加，減少を繰り返すものが1例あった。残りの42例は交尾行動中には変化が見られなか

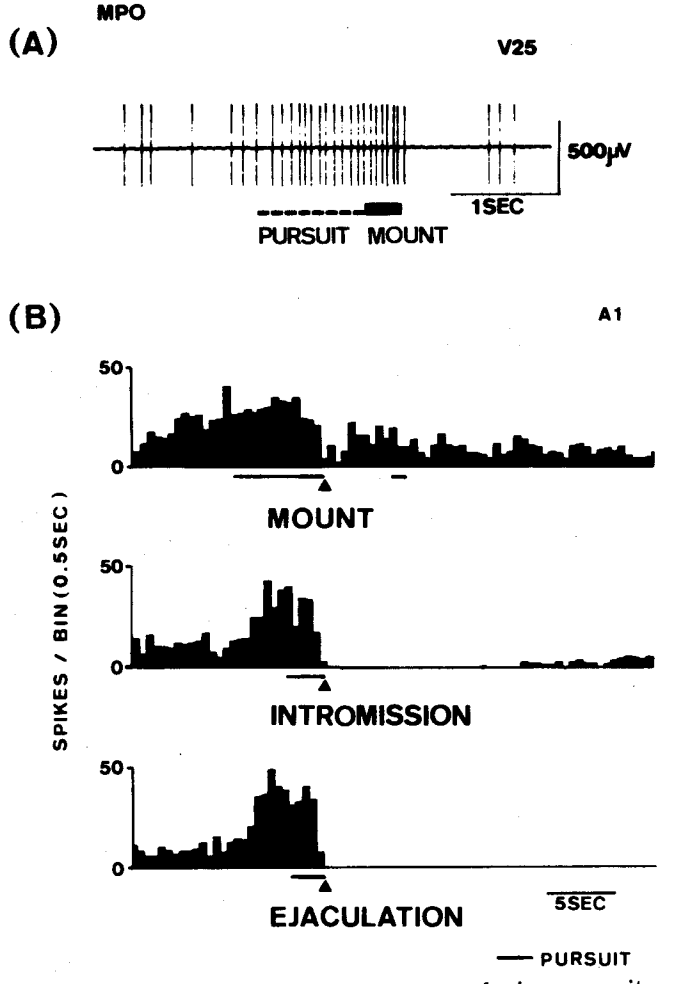


Fig.3 A) Unitary activity of the MPO neuron during pursuit-mounting behavior.
B) Different activity patterns of the MPO neurons between mount type.

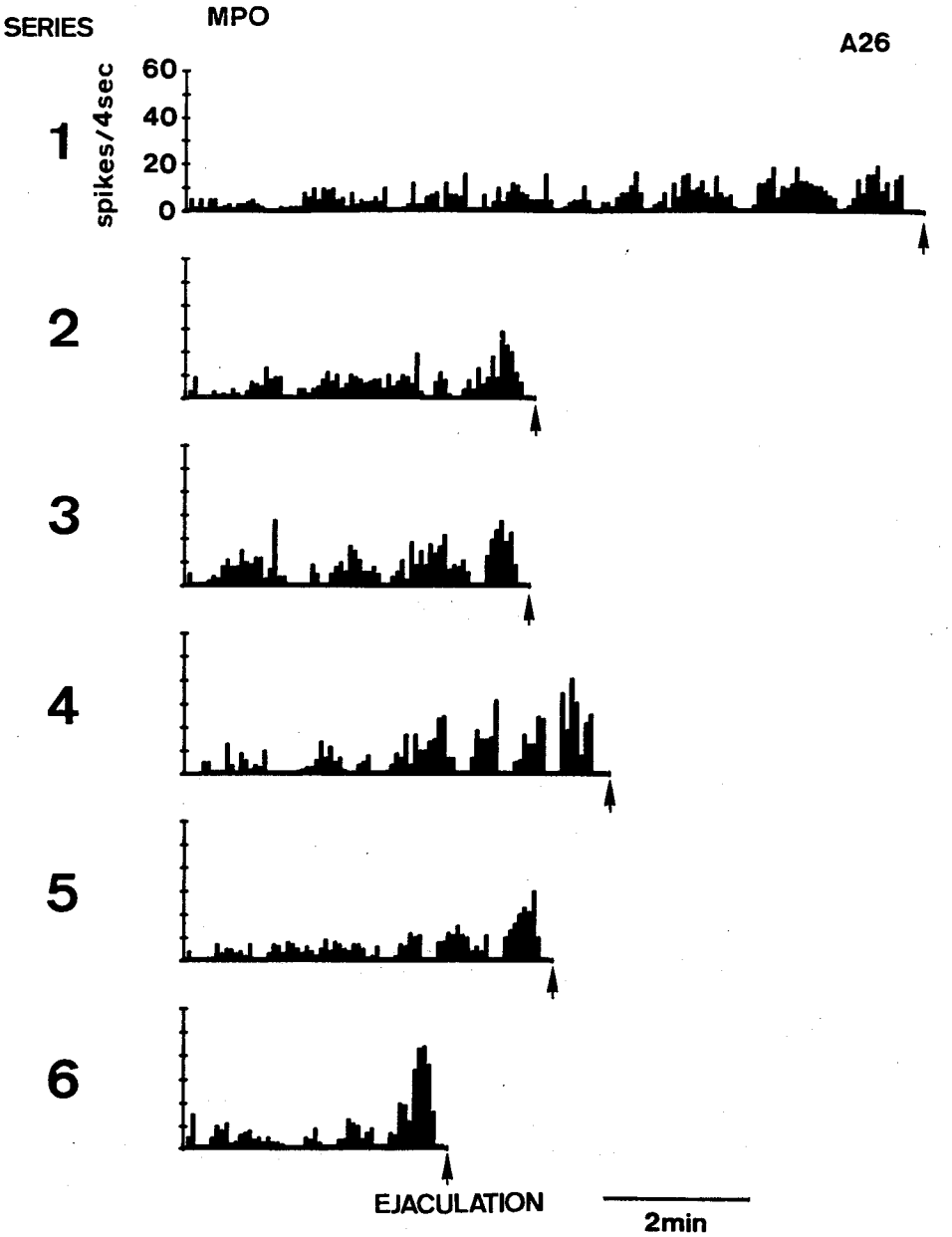


Fig.4 The background activity in the MPO during an ejaculatory series. Note: The activity during pursuit-mounting behavior was excluded from this record.

った。

2. 扁桃体皮質内側部のニューロン活動

Fig. 6に扁桃体皮質内側部のニューロン活動とMPOニューロン活動とを交尾行動中に同時記録した例を示した。扁桃体皮質内側部のニューロン活動も交尾行動に伴う変化が見られるので，MPOのニューロン活動と比較しながら，その特徴を述べることにする。扁桃体皮質内側部のニューロン活動は，MPOのニューロン活動に比べてメス導入前の変動が大きいのが1つの特徴である。メス導入と共に発火頻度が著しく増加してmountが起こるが，その後発火頻度が徐々に減少する。MPOニューロン活動に見られるようなejaculation直後の急激な発火の減少はなく緩かに低下する。また，MPOニューロンと同様に追尾－mount時には発火頻度が増加するが，sniffing行動時にも発火の増加が見られることや，ejaculation間近の追尾－mount時でも発火の増加があまり見られないことなどから，追尾－mount行動に対する特異性はMPOニューロンほど強くないと思われる。扁

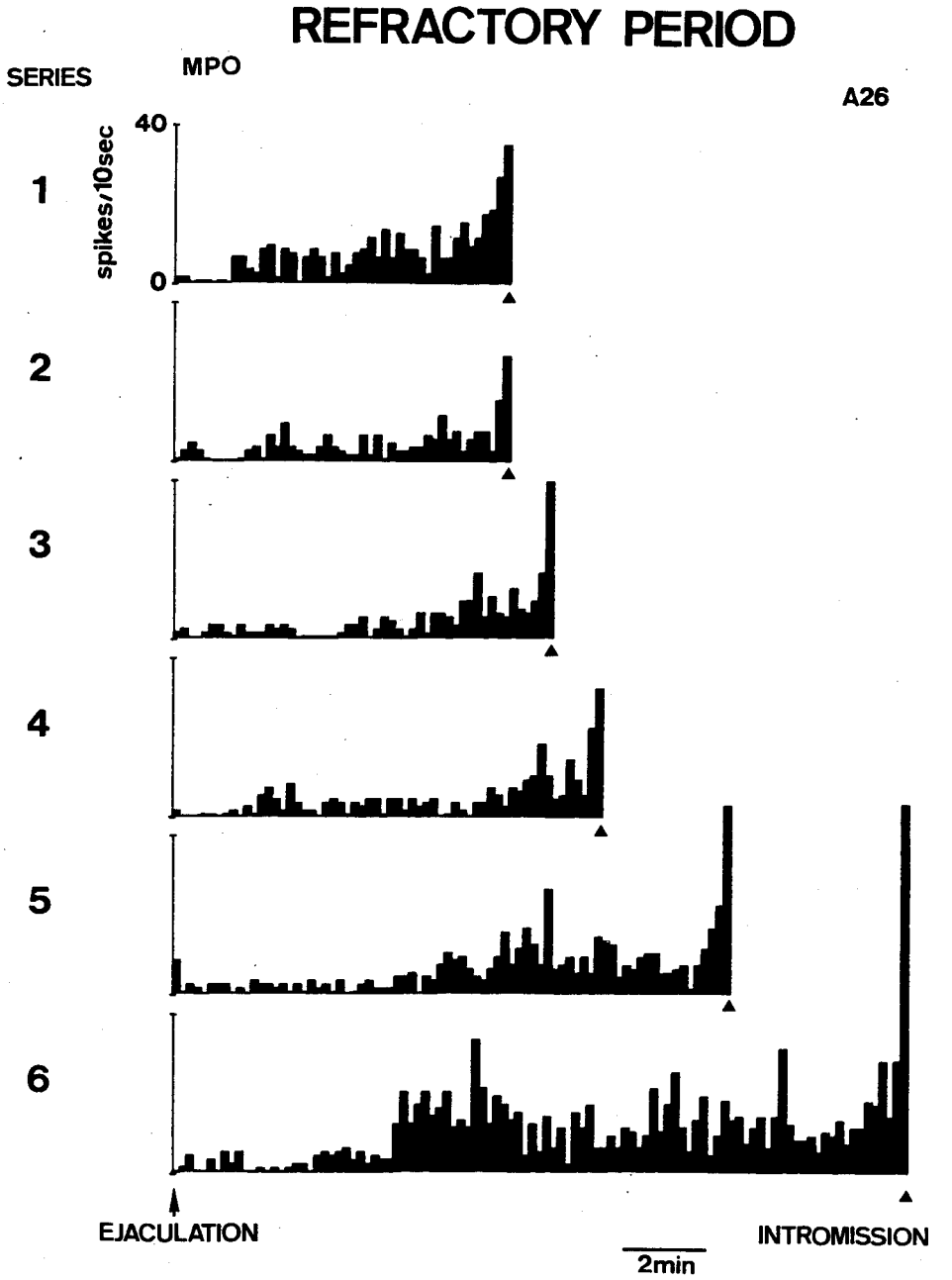


Fig.5 The neuronal activity in the MPO during sexual refractory period.

桃体で記録されたニューロン活動20例のうち，上記のように交尾中に発火頻度の変化が認められたものは7例（35.0%）で，そのうち皮質内側部で記録されたもの6例，基底外側部で記録されたもの1例であった。

3. 外側視索前野及び外側中隔野のニューロン活動

MPO の外側に位置する外側視索前野（LPO）で記録したニューロンでは，メスを導入しても MPO ニューロンのような発火頻度の増加はなく，mount，intromission，ejaculation 後に一時的な発火の減少が見られただけであった。LPO で記録できたニューロンは3例であったが，上記のような変化が見られたのは1例であり，しかも MPO との境界に近い部位から記録されたニューロンであった。LPO ニューロンと同様な活動パターンは，外側中隔野（LS）で記録したニューロン15例のうち，1例にだけ認められた。MPO の周辺に位置する LPO や LS では交尾行動時に変化するニューロン活動はほとんどなかったが，小数のニューロンでは mount 直後に発火が一時的に減少することがあった。

考　　察

オスラットの交尾行動がどのように発現するのか，またどのような経過で射精に至るのかを説明するモデルとして，Beach[2] はarousal mechanism(AM)とcopulatory mechanism（CM）という2つの機構の存在を提唱した。そして，AMは，メスが導入されて内因性及び外因性の刺激が加わると，その活動性が高められ，それが交尾閾値を越える高さに達するとオスはメスにmountする。その後AMの働きは持続するものの，オスの行動はCMの支配下に移り，それが次第に高められてejaculationまで達する。ejaculationが終了するとオスは再びAMの支配下に戻ると説明した。Sachs&Barfield[19] はBeachの唱えたCMを認めた上で，さらにCMを2つの機能的下位システムに分割した（Fig. 7参照）。一つは，intromissionの時間間隔を調節し，intromissionのpacingを決定する機構である。これをcopulatory pacing systemという。一方，1回のintromissionによる興奮はやがて時間経過と共に次第に下がってゆくのでejaculation閾値までには達することはないが，もしその興奮が減衰してしまうまでに次のintromissionが起こるようなペースで次々とintromissionが生じると新たな興奮が前の興奮に加算されるから，興奮水準が徐々に上昇することになる。この様な過程が繰り返されて興奮が蓄積され，遂にejaculationの閾値に達する。この閾値達成の過程を担うシステムをejaculatory processing systemと呼び，前者と区別した。彼らは，copulatory pacing systemとeiaculatory processing systemの両者が協調することによってeiaculationが起こると説明した。

このように，種々の交尾メカニズムのモデルがこれまでに提唱されているので，このモデルの整合性を考察するために，本実験で得た交尾中のMPOニューロン活動との比較検討を行い，さらにその結果から交尾行動の発現，遂行におけるMPOの役割を推論したい。Fig. 7の下段に，各シリーズの開始からejaculationまでのMPOのニューロン活動を模式的に示した。この期間のMPOのニューロン活動には主に2つの特徴的な発火パターンがある。第1は，各intromissionの直前に見られる急激な増加，第2は，ejaculationに向かうbackgroundactivityの緩徐な増加である。従って，あえてニューロン活動の変動をこのモデルに対比させていえば，前者はcopulatory pacing systemに，また，後者はejaculatory processing systemに関連があると推測される。しかしながら，追尾－mount行動時の発火の増加は，追尾行動との関連性がより強く反映されており，追尾の後にmountやintromissionが生じない場合でも発火頻度が増加することから，前者の発火パターンがintromissionの発現時点をも決定しているcopulatory pacing systemの活動を完全に反映しているとはいいきれない。

Barfieidら[1,18] は性的不応期が単なる興奮の減少期ではなく不応期には積極的な抑制過程が存在すると考えた。即ち，不応期は，全体の約70%を占める絶対不応期（ARP）と，残りの30%を占める相対不応期（RRP）に分けられ，相対不応期にはtail pinchなどの痛み刺激によってmountが誘発されることがあるが，絶対不応期にはいかに強い刺激を与えてもmountは生じないこと

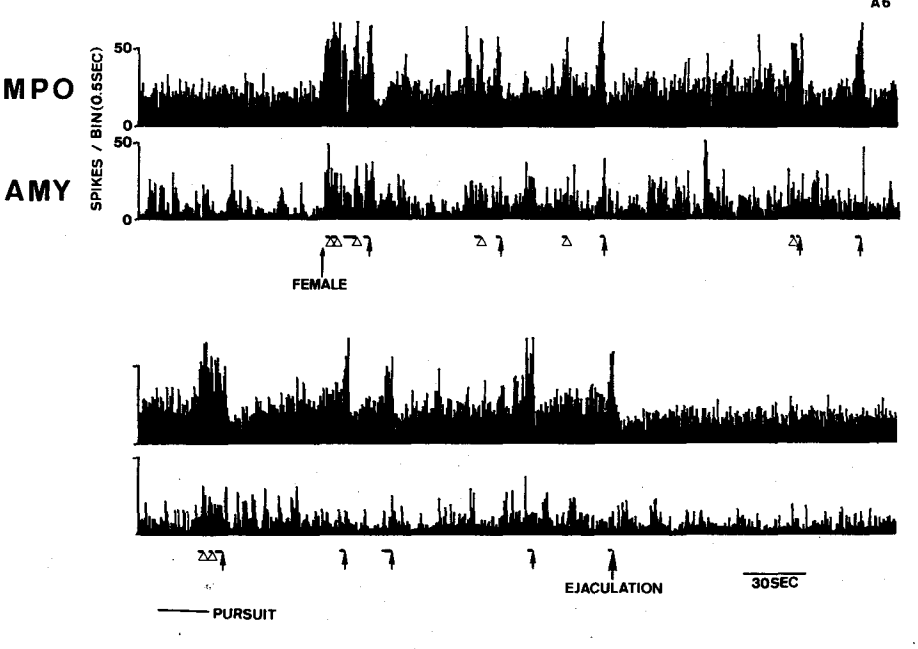


Fig. 6 Neuronal activity in the MPO and the amygdala.
△: mount, ↑: intromission, ↑: ejaculation

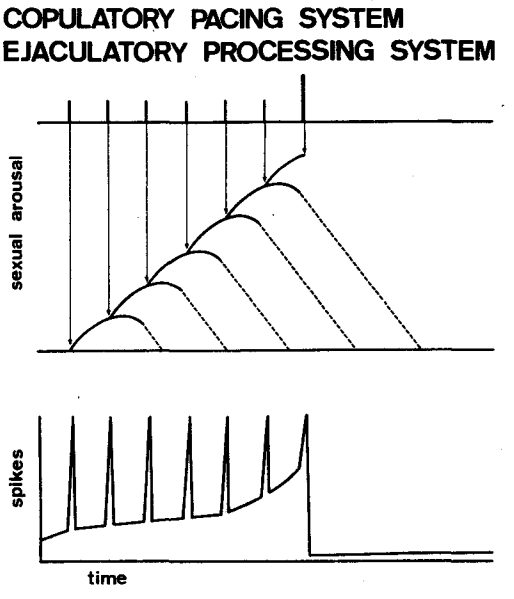


Fig.7 (upper) low longitudinal bar: intromission, high longitudinal bar: ejaculation. (middle) schematic model of ejaculatory processing mechanism. (lower) schema of the MPO neuronal activity during ejaculatory series.

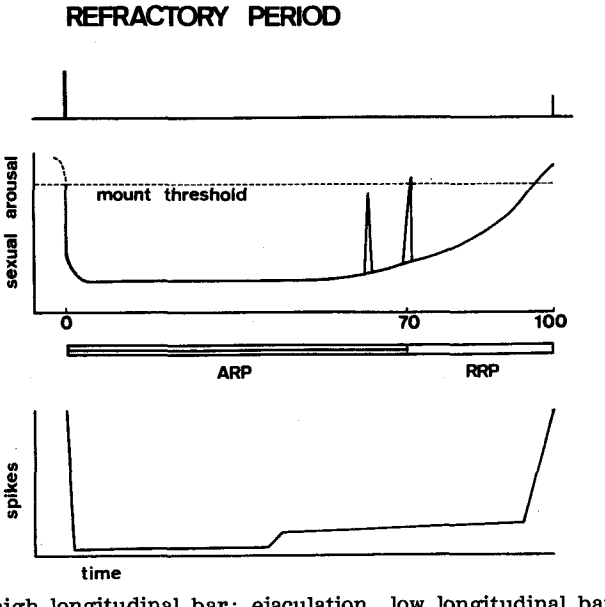


Fig.8 (upper) high longitudinal bar: ejaculation, low longitudinal bar: intromission. (middle) schematic model of excitability during refractory period. (lower) schema of the MPO neuronal activity during refractory period.

（Fig. 8中段参照），しかも絶対不応期にはオスラットは22kHz の超音波を発声していることで相対不応期とは区別されるとした。

ejaculation 後の性的不応期中に見られる MPO のニューロン活動様式を模式的に示したのがFig. 8の下段である。交尾行動全体の中で不応期は発火頻度が低いのが特徴であるが，その中でも特に発火頻度が非常に低い前半部と発火頻度が比較的高い後半部の2つの期間に分けられる。しかし，仮説モデルとの比較を試みると，発火頻度の低い部分と高い部分が占める時間的比率は行動学的に示された絶対不応期と相対不応期の比率とはあまり一致しない。どちらかといえば MPO ニューロンの発火

頻度が低い期間は，行動上絶対不応期と考えられている期間よりもより短い例が多かった。また，性的不応期には積極的な抑制過程があるかどうかという点に関しては，後半部に比べて ejaculation 直後は発火頻度が低いこと，メス導入前のレベルと比較しても発火頻度が下がっている例が多いことなどから，ejaculation 直後の不応期前半部には特に交尾行動の発現と維持に促進的な機能を有する MPO ニューロン活動が抑制されているのではないかと思われる。そして，ejaculation 後，MPO ニューロンの抑制が徐々に消失して発火頻度が次第に回復してくると，行動上でも絶対不応期から相対不応期に移行するものと推測される。また，本実験において MPO ニューロンの発火頻度が追尾前に比べて intromission 後に短期間減少する例が多く見られたことから，ejaculation 後に比べてその期間は短く程度も弱いものの intromission 後にも MPO へ抑制が加わったのではないかと思われる。

性的飽和に至ると MPO のニューロン活動は減弱するだろうと予想されたが，実際にはメス導入前に比べて比較的高いレベルに維持されている。それにもかかわらず，この時期に交尾行動が起こらない理由は，性的飽和になっても MPO のニューロンの活動はそれほど影響を受けず，むしろそれより下位の中枢に抑制が生じたために交尾が起こらなくなったという可能性がある。ニューロン活動のふるまいから判断すると，従来の行動実験から定義された性的飽和の前半は相対的飽和と呼ぶべきであって，MPO ニューロンの活動が高いうちはまだ交尾が発現する可能性があり，真の性的飽和の時点は実際にはもっと遅れた時期をさすべきだと思われる。

最後に，交尾行動における扁桃体皮質内側部の役割について考察する。扁桃体を破壊すると交尾行動の抑制が見られ，intromission の間隔が延長し，破壊前に比べて ejaculation までに非常に長い時間を要するようになる[3]。さらに，扁桃体の中でも，基底外側部の破壊では交尾行動の変容はないが，皮質内側部を破壊すると交尾行動が抑制された[6,8]。しかも，分界条床核を破壊しても扁桃体皮質内側部の破壊と同様な効果があると報告されている[5]。このように破壊実験の結果から推察すれば，扁桃体皮質内側部－分界条床核系がオス型交尾行動に促進的調節をしているように思われる。しかしながら，扁桃体が嗅覚に関与していることは古くから知られており，本実験において扁桃体皮質内側部のニューロン活動が交尾中のみならず，sniffing中にも増加するなど，交尾行動に対する特異性が MPO より少いこと，及び上記した従来の知見とを考え合せると，交尾行動における扁桃体の役割は，交尾行動発現に促進的に働くものの，MPO ほどの重要性はなく，分界条を介して嗅覚情報を MPO へ伝達し，MPO の作用を修飾しているに過ぎないと思われる。

結　論

従来の行動観察から仮説された交尾行動の発現モデルには本実験で得られた MPO のニューロン活動の成績と合致する類似点がかなり認められ，MPO を中心とした神経機構が交尾行動の発現と遂行に本質的に促進的機能を演じていることが明らかとなった。

下河内稔教授の御校閲に深く感謝致します。

文　献

1. Barfield, R.J. and Geyer, L.A. (1975) *J. Comp. Physiol. Psychol.* 88:723-734.
2. Beach, F.A. and Whalen, R.E. (1959) *J. Comp. Physiol. Psychol.* 52:476-481.
3. Bermant, G., Glickman, S.E. and Davidson, J.M. (1968) *J. Comp. Physiol. Psychol.* 65:118-125.
4. Davidson, J.M. (1966) *Endocrinol.* 79:783-794.
5. Emery, D.E. and Sachs, B.D. (1976) *Physiol. Behav.* 17:803-806.
6. Giantonio, G.W., Lund, N.L. and Gerall, A.A. (1970) *J. Comp. Physiol. Psychol.* 73:38-46.
7. Hanada, M., Yamaguchi, K. and Shimokochi, M. (1980) *Neurosci. Lett. Suppl.* 4:S82.
8. Harris, V.S. and Sachs, B.D. (1975) *Brain Res.* 86:514-518.
9. Horio, T., Hanada, M., Shimura, T. and Shimokochi, M. (1983) *Neurosci. Lett. Suppl.* 13:S21.
10. 堀尾　強，志村　剛，下河内稔，花田百造（1983）脳研究会会誌 9：118－119.
11. 堀尾　強，志村　剛，下河内稔，（1984）脳研究会会誌 10：84－85.
12. Horio, T., Shimura, T. and Shimokochi, M. (1984) *Neurosci. Lett. Suppl.* 17:S6.
13. Heimer, L. and Larsson, K. (1966/67) *Brain Res.* 3:248-263.
14. Lisk, R.D. (1967) *Endocrinol.* 80:754-761.
15. Lisk, R.D. (1968) *Exptl. Brain Res.* 5:306-313.
16. Malsbury, C.W. (1971) *Physiol. Behav.* 7:797-805.
17. Merari, A. and Ginton, A. (1975) *Brain Res.* 86:97-108.
18. Sachs, B.D. and Barfield, R.J. (1974) *J. Comp. Physiol. Psychol.* 86:607-615.
19. Sachs, B.D. and Barfield, R.J. (1976) In: Rosenblatt, J.S., Hind, R.A., Show, E. and Beer, C.G. (Eds) *Advances in the Study of Behavior.* Vol.7. New York Academic Press. pp.91-154.
20. 下河内稔，堀尾　強（1984）代謝 21：17－25
21. Van Dis, H. and Larsson, K. (1971) *Physiol. Behav.* 6:85-86.
22. Vaughan, E. and Fisher, A.E. (1962) *Science* 137:758-760.

ラットの性行動とその中枢支配

下河内 稔* 堀尾 強*

はじめに

種族保存を目的とする性行動は，種に特異的で生得的な一連の行動よりなり，性行動の発現と遂行には，内分泌系と神経系による協調的制御が必須である．

従来，性行動に関する研究は去勢やホルモン投与，あるいは脳構造の破壊や刺激による性行動の変容を指標にした行動学的アプローチによる研究が主流であった．しかし，最近では慢性動物のニューロン活動を長期間にわたって記録できる技術が発展し，性行動にも神経生理学的アプローチが可能となり，性行動の中枢機構の解明にも大きな役割を果たしつつある．

本稿では，現在までに明らかにされている性行動の中枢神経機構について，哺乳類のうち最も研究が行なわれているラットを対象にした知見を述べる．

I．雄の性行動

1) 行動パターン

雄ラットの交尾行動は間欠的に生じるマウントによって特徴づけられる．マウントでは，雄が後方から雌にのりかかり，前肢で雌の腹部をつかみ，素速く腰を前後に動かし（スラスト）雌から降りる．マウントには，スラストの最後にペニスの挿入を伴うマウント，およびペニスの挿入後射精を伴うマウント，挿入を伴わないマウントの3型がある．挿入を伴ったマウントを十数回行なっ

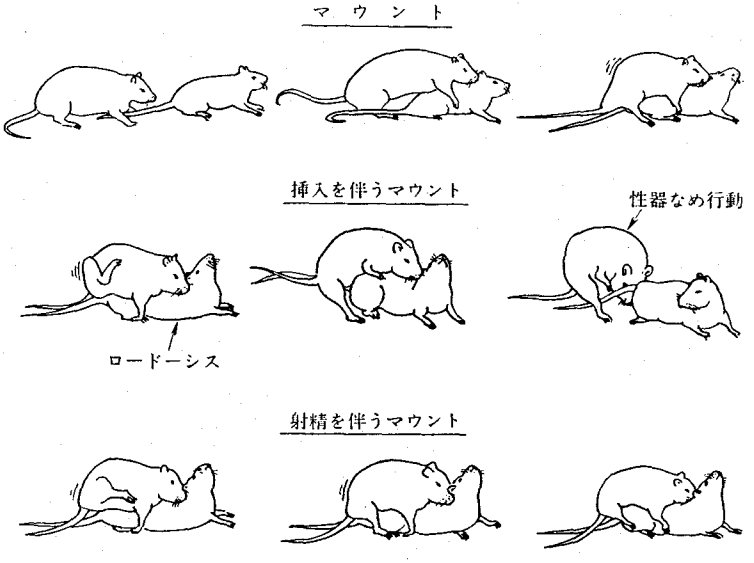


図 1 雌雄ラットの交尾行動

* 大阪大学人間科学部行動生理部門（吹田市山田丘1-2 〒565）
Department of Behavioral Physiology, Faculty of Human Sciences, Osaka University
Minoru Simokochi & Tsuyoshi Horio : Neural mechanisms of the copulatory behavior in the rat

たのち射精に至り，5～10分の性的不応期後に再び雌へ追尾一マウントを行なう．この過程を繰り返し，5～7回射精をすると雌に関心を向けなくなり，性的に飽和する（図1）．

2） 神経機序

a） 感覚系

まず雄が雌に接近し，交尾パートナーであることを認知して交尾をするか否かを決定する．この時には，嗅覚，視覚，聴覚，体性感覚など種々の感覚情報が重要な役割をする．

感覚剝奪の初期の研究[7]以来，個々の感覚の除去は交尾行動に影響しないものの，嗅覚，視覚，体性感覚のうち2つの感覚を同時に除去すると，とくに交尾経験のない雄には交尾行動の大きな障害が観察されている．現在，雄の交尾反応に欠くことのできない単一の感覚モダリティーはないと考えられている．

しかし，嗅覚を剝奪すると交尾行動パターンは影響をうける．ラットの嗅球を損傷すると，雌を導入してから最初のマウントまでの時間が延長し，全体の20～50%は射精まで至らないという報告がある[48]．また嗅覚を除去すると，交尾経験のないラットの中で交尾しないものがあり，男性ホルモンを投与しても回復しなかった[60]．このように，嗅球破壊が交尾行動に及ぼす効果は，それ以前の交尾経験の程度に依存する傾向がある．交尾経験が豊富なほど嗅覚に依存する割合が少なくなってくる．

また性器からの感覚を剝奪した場合，マウントには影響しないが，ペニスの挿入に支障をきたすため交尾行動全体に障害をもたらすことになる[1]．

結局，嗅覚や視覚は性的覚醒や交尾行動の遂行にはあまり重要ではなく，むしろ発情した雌の確認に関与していると考えられている．

b） 脊 髄

ラット[41]とイヌ[40]の第6と第9胸髄のレベルで脊髄を切断しても，ペニスの勃起など基本的な性器の反射は生じる．ラットをあお向けにしてペニスの包被を剝いだ状態にしておくと，短時間の強い勃起を間欠的に繰り返す長い勃起が生ずるので，脊髄レベルで単純なリズムがあると考えられる．この反射にはホルモン依存性があり，去勢後に頻度が減少し，男性ホルモン(テストステロン)を投与すると増加し始めた[43]．しかし，上位からの正常な制御がないかぎり，脊髄レベルでの正常な交尾パターンは起こらない．

c） 中 脳

中脳の吻側部に交尾行動の抑制系が存在すると考えられている．間脳と中脳の接合部のレベルで脳幹の内側部を大きく破壊すると雄ラットの交尾行動が促進された[46]．とくに射精に至るまでの挿入の回数が減少し，射精後の性的不応期も50%以上減少して，1時間の観察中に10～12回も射精を行なった．Barfield ら[5]は，中脳の背側被蓋を小さく破壊すると射精後の性的不応期が著しく減少することを観察した．同様な結果を Clark ら[22]も得ており，さらに彼らは，破壊後大脳皮質のノルエピネフリンの減少を認めたことから，この抑制系にノルエピネフリンが関与していることを示唆した．この部位の破壊効果による交尾行動の亢進やノルエピネフリンの関係については今のところ否定的なデータ[21,38]が多いが，中脳の背側被蓋に交尾行動の抑制系があることは支持されている．

d） 大脳辺縁系

(1) 内側視索前野（MPO）

Fisher[34]は，テストステロン結晶を MPO に微量移植

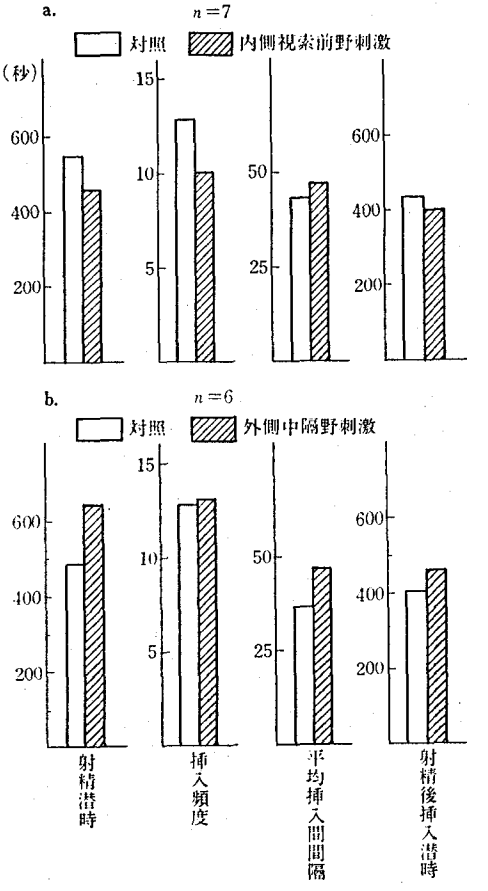


図 2 雄の交尾行動に及ぼす内側視索前野（a）と外側中隔野（b）の電気刺激効果（下河内ら，未発表）

内側視索前野の刺激により射精潜時と挿入頻度が減少し，外側中隔刺激により射精潜時，平均挿入間間隔，不応期が延長している．

することによって雄ラットの性行動が促進されることを初めて見つけた．去勢ラットの MPO にテストステロンの結晶を微量植え込むことによって交尾行動は回復するが，他の部位に植え込んでも効果がなかった[25,50,62]．

MPO を両側性に破壊するとラットの性行動は消失した[47]．この時，性器の萎縮が見られなかったので，MPO の破壊効果は下垂体系の性腺刺激ホルモン調節機構の障害によるものではないと考えられる．また，MPO を電気刺激すると，交尾行動のあらゆる指標において促進効果が見られた[64,65,92,95]．すなわち，射精までの挿入回数が減少し，射精後の性的不応期が減少して，テスト中の射精回数も増加した．しかも，電気刺激によってただちにマウント行動を直接誘発することができた（stimulus-bound copulation；図2 a）．

サルにおいても，MPO の電気刺激によって射精が起こることが観察されている[80]．ネコ[44]やイヌ[42]でも MPO を破壊すると性行動が減弱する．哺乳類以外の動物においても，交尾行動に MPO が重要な役割を演じており，カエル[3,87]，ニワトリ[66]の MPO を破壊すると，配偶行動あるいは求愛行動が減少し，カエル[87]，サカナ[28]，ハト[2]の MPO を電気刺激すると配偶行動や求愛行動が増加する．

このようにテストステロンの脳内移植，破壊，電気刺激の効果から MPO が雄型性行動の発現に重要な働きをしていることが明らかになっている．

またラットの交尾行動中に MPO のニューロン活動を記録すると，雌への追尾中にその発火頻度が増加し，マウント後，もとのレベルへ戻り，挿入，射精後には活動の一時的減少が観察された[45,49]（図3）．同様なニューロン活動は雄ザルにおいても認められ，交尾できるように遠くにいる雌を自分の方に近づけるためのレバー押し中に MPO ニューロンの発火頻度が増加した[75]．これらの実験から，MPO は性行動のとくに動機づけ機構に関与していることが示唆される．

MPO の吻側，尾側，背側，外側の4カ所を別々に切断し，性行動に関与する MPO の入出力を調べた実験がある[94]．外側を切断すると交尾行動の開始が延長し，背側の切断により交尾行動パターンに影響があった．背側部は扁桃核，海馬，外側部は内側前脳束との連絡があり，MPO を中心にこれらの部位が性行動に関与している可能性がある．

(2) 内側前脳束（MFB）

Paxinos & Bindra[76]は，視索前野から乳頭体のレベルで矢状方向に内側部と外側部との間の神経連絡を切断すると，交尾行動が減少したり消失したりした．同様な結果は MPO と外側視索前野との間を切断しても得られた．また，視索前野のレベルで MFB を両側性に破壊した時に見られる交尾行動の減弱効果は MPO 破壊に

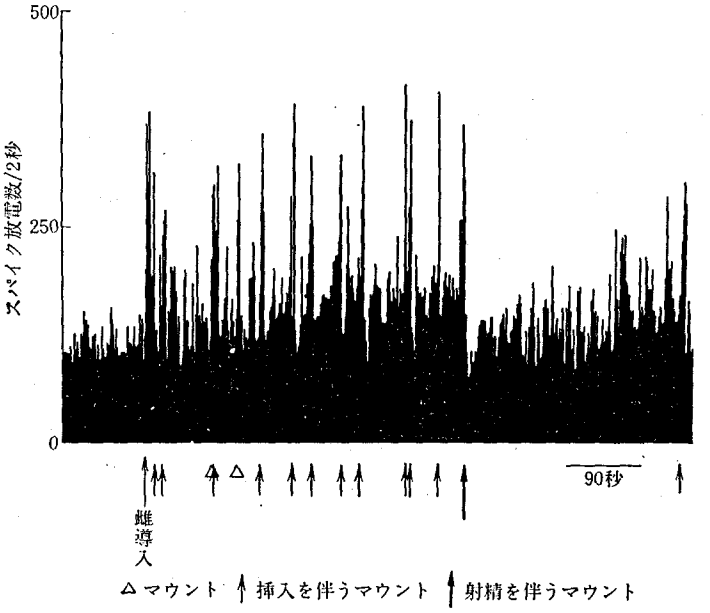


図 3 雄ラット1射精シリーズ中の内側視索前野における マルチプルユニット活動（堀尾ら，未発表）

マウント，挿入および射精の前に放電頻度が急激に増加し，射精後には数秒間の減少がみられる．

よる効果よりも弱いのに対し，より後方の MFB を破壊すると性器の萎縮を起こすことなく交尾行動は減少したり消失したりした[14]．これらの実験から，MPO の出力が MFB を通過している可能性が強い．実際 Bergqvist[10]は，オポッサムの MPO を刺激することによって誘発された交尾反応が MFB 後部の破壊後減弱したり消失したりすることを認めている．

外側視索前野の内側部の電気刺激は交尾行動に弱い促進効果を示した[63]．腹内側核のレベルから乳頭体のレベルにかけて MFB を電気刺激すると交尾行動の促進がみられ[15,16]，さらにその促進効果は MFB に沿って腹側被蓋野まで認められた[31]．これらの刺激効果は MPO の刺激効果と類似しており，stimulus-bound copulation も観察されている．

これらの実験から，MPO からの情報は MFB を介していると推測される．

(3) 扁桃核

扁桃核が交尾行動に関与していることが初めて示唆されたのは，側頭葉を切除されたサルにみられる性行動の亢進であった（Klüver-Bucy 症候群）．扁桃核と梨状葉を限局して吸引したネコでも性行動の亢進がみられ，サルなどの他種の動物とか雌雄に関係なくマウントをした[88]．また，ネコの扁桃核を電気刺激するとペニスの勃起や射精が観察された[89]．

サルやネコでは扁桃核は性行動に抑制的に働いているが，齧歯類の扁桃核は逆に促進的に働いている．ラットの扁桃核を破壊すると交尾行動の減少がみられ[11]，挿入間間隔が延長し，正常に比して射精までに非常に長い時間を必要とした．扁桃核の基底外側部の破壊によって交尾行動に変化はないが，皮質内側部の破壊後に交尾行動の減少がみられた実験が多い[36,39]．Lehman & Winas[61]は，オートラジオグラフィーを用いて調べた嗅覚系の投射部位である扁桃核皮質内側部の前部を限局して破壊すると，9匹中8匹のハムスターは全く交尾行動をしなくなることを確かめた．

また，分界条床核の破壊も扁桃体皮質内側部の破壊と同様な影響を交尾行動に及ぼした[33]．ラットの嗅球と扁桃核の脳波に，雌導入から射精にかけて徐々に高振幅を示すようになる40Hz の速波が観察されており，性的覚醒の上昇を反映するのではないかと論じられている[93]．

このように，齧歯類では嗅球—扁桃体—分界条床核の系が性行動に促進的に働いていると考えられる．

(4) 海 馬

ラットの海馬を破壊しても交尾行動に明確な変化はみられないという報告がある[51,52]．しかし，腹側海馬の破壊は交尾行動に影響しないが，背側海馬を破壊すると挿入間間隔の短縮と射精後の性的不応期の短縮がみられるという事実から，Bermant ら[11]は背側海馬が性行動に抑制的に働いていることを示唆した．これに対し，Dewsbury らの実験[27]では，背側海馬，海馬全体，新皮質の吸引除去を行なった結果，海馬全体を切除したときのみ雌導入から最初のマウントまでの時期が短縮し，背側海馬の除去は交尾行動に影響を与えなかった．Dewsbury らは，Bermant らの実験の結果との相違は破壊の量によるものと考えている．

また，海馬脳波と交尾行動が関連しているという報告[56,93]がある．海馬脳波は雌の追尾中7～8Hz の規則的な同期波を示すが，マウントするとやや周波数が落ち，挿入後周波数が減少し不規則的なリズムになった．射精後，高振幅で不規則な徐波と紡錘波がみられ，睡眠時に類似した脳波が出現した．

以上の実験から，背側海馬は交尾行動に対して弱い抑制作用を及ぼしつつ，交尾のペースの時間的調節をしていると思われる．

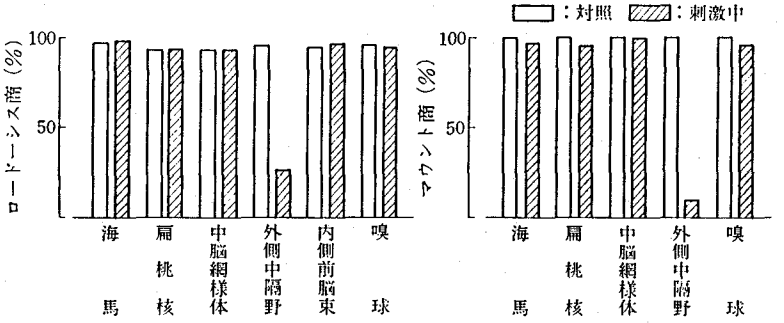


図 4 ラットのロードーシス（左）およびマウント（右）に及ぼす脳内電気刺激の効果[90]

外側中隔野の場合にのみ，電気刺激によってロードーシスとマウントの発現が抑制される．

(5) 中隔野

中隔野の破壊は雄ラットの交尾行動にほとんど影響を与えない[37,47]．しかし，外側中隔野を連続的に電気刺激すると，挿入間間隔と射精後の性的不応期が延長し（図2b）[45]，マウントの直前に1～2秒間電気刺激を行なうとマウントの発現率が有意に減少した(図4)[90]．したがって，中隔外側野は海馬と同様，抑制的に働いて交尾の時間的調節をしていることを示唆している．ヒトでこの部位を電気刺激すると快感情が湧き，同性愛者が異性への関心を増したという報告もある[67]．これは，ヒトにおいても中隔野が性行動に関与していることを示唆している．

e） 新皮質

ラットの新皮質を完全に除去すると交尾行動は消失するが，除去した皮質部位の如何にかかわらず20％以下の除去ではその効果はみられなかった[6]．同様な処置による交尾行動の消失はネコ[9]にもみられるが，ウサギ[13]ではみられない．KClを用いた新皮質の拡延性抑圧によって，一時的な交尾行動の消失が観察された[57]．一方，新皮質の破壊が性行動に与える影響には部位差があるという報告もある．内側部の破壊より外側部の破壊の方が効果が大きく，前頭部の破壊の効果が最も大きい[58,59]．

いずれにせよ，新皮質は雄の交尾行動発現には不可欠の部位と思われる．

3） 雄の交尾行動の仮設メカニズム

雄の交尾行動の仮想的統御モデルとして，Beach[7] が覚醒機構（arousal mechanism）と交尾機構（copulatory mechanism）という2つの機構の存在を提唱して以来，豊富な行動実験のデータから複数の機能系が提唱されている．

内因性および外因性の刺激によって覚醒機構が働き，性的覚醒の強さが交尾閾値を越えると雄は雌にマウントする．その後は交尾機構の支配下に入り，挿入の繰返しによって交尾機構の興奮性が増加していき，射精閾値に達すると射精を行ない，その後再び覚醒機構の支配下に戻る．Sachs & Barfield[84]は，交尾機構をさらに2種類のサブシステムに分けた．1回1回の挿入による興奮を蓄積して射精閾値まで高めるシステム（ejaculation processing system）と，ある時間間隔でマウント・挿入を発現させるシステム（copulatory pacing system）である．

Barfield らは性的不応期に与えた電気ショックの効果や不応期に認められる雄の超音波発声の分析などから，射精後の不応期に積極的な抑制過程が働いていると考えた[4,83]．

現時点では，これらの仮設メカニズムと神経機構との明確な関係はわかっていない．しかし，破壊および刺激実験などから，Beach のいう交尾機構に関して MPO が促進的に働いていると思われる．また海馬・中隔野が挿入間間隔に関与しているという点で copulatory pacing system と関わりがあることを示唆しており，中脳前部の破壊が不応期を著しく短縮させるという点で射精後の抑制過程にこの部位が関与している可能性がある．

まとめると，雄型交尾行動の促進系は MPO を中心とした神経機構と思われ，MPO からの情報は MFB を介して，おそらく各交尾行為に直接関与している脳幹の神経機構に達していると思われるが，そのような部位はまだ同定されていない．抑制系としては中隔野—中脳前部が関与していると考えられるが，そのメカニズムはほとんど不明である．

Ⅱ．雌の性行動

1） 行動のパターン

雌では性周期があり，ラットの発情は4～5日ごとに起こる．発情した雌ラットは雄に対して hopping and darting と ear wiggling という特徴的な求愛行動を見せる．hopping は跳びはね行動であり，darting は突進とそれに続く急停止を示す行動である．ear wiggling は耳を振動させているように見えるが，実は頭部を激しく左右に振るわせている行動である．雌ラットの交尾行動の中で最も明確な行動はロードーシス（lordosis）と呼ばれる行動である（図1）．雄が雌にマウントするさい，雌は脊柱を彎曲させた姿勢を示す．その時，前肢後肢を伸展して頭部と臀部をもち上げ，雄のペニスの挿入を容易にする．この行動をロードーシスという．ロードーシスは齧歯類全般やネコにもみられ，一般に雌の発情度を定量的に表わす指標として用いられている．このロードーシスは一種の反射であるが，血中の性ホルモン濃度が一定以上でなければ起こらないという点が他の反射と異なっている．

2） 神経機序

a） 感覚系

視覚と聴覚，嗅覚と同時に外科的に除去したラットでも強いロードーシス反射が起こる[55]．これらの感覚除去に加えて，胴部，臀部，会陰部の皮膚感覚も除去するとロードーシス反射が減少し消失してしまう．味覚は交尾行動とは関係がないので，体性感覚以外の感覚情報はロードーシスに必要ではないと考えられている．神経路の切断実験から，体性感覚のうち会陰部，尾の基部，臀部，脇腹の皮膚感覚がとくにロードーシスをひきおこすのに重要であることがわかっている．これらの部位は雄が雌へマウントするさいに接触する部位とほぼ同一である．

b） 脊 髄

下位胸髄のレベルで脊髄を切断すると，切断後3カ月以上経っても会陰部刺激に対してロードーシスが再現できなかった[54]．これは脊髄より上位にある神経機構がロードーシスに必須であり，脊髄と脳幹下部を含めた広義の反射弓が存在している可能性を示している．限局した脊髄切断実験から，脊髄を通過する線維のうちで，ロードーシス発現に関与しているのは上行性としては外側脊髄視床路，下行性線維束としては前庭脊髄路と網様体脊髄路であると考えられている[54]．

c） 延 髄

脊髄における神経路切断の結果から予測されることは，前庭外側核と網様体巨大細胞核が雌の交尾行動に関与していることである．事実，前庭外側核を破壊するとロードーシスが抑えられ，網様体巨大細胞核も破壊により顕著ではないが統計的に有意なロードーシスの減少が認められた[69]．また，前庭外側核を電気刺激するとロードーシスが促進された[70]．この刺激効果は発情時のみ観察されるので，この部位がホルモンによる制御を受けていると思われる．皮膚からの体性感覚入力に対して前庭外側核のニューロンは応答し[96]，その反応は興奮性のものが多いという結果はロードーシスに対する皮膚の刺激効果とうまく話が合う．延髄網様体巨大細胞核のニューロンには脇腹の皮膚刺激に対して応答するニューロンが多くみつかっている[77]．しかし，会陰部の圧刺激に応じるニューロンやロードーシス発現と密接に関連した発火活動はみられない．この結果は，この部位の働きはロードーシス発現の直接的な引き金になるのではなく，ロードーシスの準備状態を形成するのに関与しているのではないかと考えられている．

d） 中 脳

中脳の中心灰白質を電気刺激するとロードーシスが促進された[85]．また，この部位を両側性に破壊するとロードーシスが減少した[86]．この破壊や刺激の効果から，中脳の中心灰白質はロードーシスに促進的に働いていることがわかる．中脳中心灰白質の細胞から脊髄へは直接の投射がなく，延髄の網様体巨大細胞核の方に多数投射していることから，ロードーシスに対する中心灰白質からの促進的作用は延髄の網様体を介して行なわれていると考えられる[77]．

中脳中心灰白質のニューロンも体性感覚刺激に応じるが，受容野が広く，エストロゲンに反応しないことなどから，ロードーシス発現の直接の引き金に関与するのではなく，ロードーシス発現の準備状態の形成に関わっていると思われる[77]．

e） 大脳辺縁系

(1) 視床下部腹内側核（VMH）

VMH を両側性に破壊するとロードーシスが抑えられ[17]，電気刺激によってロードーシスが促進された[78]．これらの実験から，VMH はロードーシスに促進的に働いていることが明らかになっている．ただ，VMH の破壊効果が現われるのは，中脳中心灰白質の破壊時に比べてその効果の表われ方が時間的に遅く，破壊後12時間以上要する．VMH の電気刺激の効果も中心灰白質の刺激効果より小さい．しかも，VMH の破壊効果は時間が経過すると消失し，ロードーシスが再びみられるようになること[74]から，VMH は必ずしもロードーシスに必須ではないことが示唆されている．

しかしながら，間脳と中脳の境界部で脳幹を切断するとロードーシスが消失してしまうので[53]，終脳と間脳からの促進的な働きがロードーシスに必要であると考えられている．これまで，終脳と間脳の中で視床下部以外にロードーシスに促進的に働く部位はみつかっていないので，VMH がロードーシス促進に密接に関わっていると思われる．また，VMH にはエストラジオールを取り込む細胞も多く，エストラジオールに対する感受性をもつニューロンも多い．その上，卵巣摘出したラット[30]やネコ[18]の VMH にエストラジオールの結晶を移植すると生殖器に効果を及ぼすことなく性行動が回復することなどから，VMH は性ホルモンによるロードーシスの促進情報を下位神経機構へ伝えていると思われる．

VMH を破壊しても中脳中心灰白質の電気刺激でロードーシスが促進されるが，中脳中心灰白質を破壊すると VMH の電気刺激によるロードーシスの促進効果は消失した[86]．一方，解剖学的には VMH から中脳中心灰白質への線維連絡も密であることから，VMH からのインパルスは中脳中心灰白質で中継されていると考えられる．

(2) 視床下部前部

ラットの視床下部前部の内側部を大きく破壊することによりロードーシスが減少する[91]が，小さな破壊では効果がなかった[20,79]．視床下部前部の破壊によるロードーシスの抑制効果は，ハムスター[19]，モルモット[12]，ネコ[35]で観察されている．下垂体を破壊してもロードーシスに影響がないことから[29]，この破壊効果は下垂体の破壊効果ではない．このように視床下部前部にもロードーシスに対して弱い促進機能がある．

(3) 内側視索前野（MPO）

MPO の破壊がロードーシスに及ぼす効果は一定していない．MPO 破壊後，ロードーシスに変化はみられなかったり[79]，やや促進したり[24,73]，抑制した[82]という報告がある．一方，MPO を電気刺激するとロードーシスは抑制された[78]．破壊と刺激の効果を考え合わせると，

MPO はロードーシスに対してやや抑制的に働いていると思われる.

(4) 中隔野

ラットの中隔野を破壊するとロードーシスが促進され[71,72]，電気刺激によりロードーシスの発現率が減少した[90]．これは,中隔野がロードーシスに抑制的な働きをしていることを示唆している（図4）.

(5) 扁桃核

ラットの扁桃核基底内側部を破壊すると，発情間期でもロードーシスが出現した[26]．マウスでは基底外側部の破壊で同様な結果が得られた[32]．扁桃核もロードーシスに抑制的に作用していることを示唆している.

(6) 手綱核

ラットの手綱核あるいは視床髄条を破壊するとロードーシスが減少した[68,81]．これに対して，内側手綱核の破壊によって発情間期でもロードーシスを行なうという報告もある[97]．このようにその破壊効果は一致していないので，部位によって働きが異なる可能性がある.

f) 新皮質

ラットの新皮質を除去するとロードーシスの閾値が低下するが[38]，新皮質との線維連絡に重要な視床を破壊してもロードーシスに影響はない[77]．KCl で皮質拡延性抑圧をすると，それまでより少量のエストロゲンでロードーシスが誘発された[23]．しかし，皮質拡延性抑圧によって hopping and darting や ear wiggling など求愛行動は抑制された[57]．これらの求愛行動はロードーシスのような反射に近い行動と違い，パートナーの認知が必要とされるので，その発現に新皮質も関与してくるのではないかと考えられる.

3) 雌の交尾行動の神経メカニズム

破壊および刺激実験の結果から，ロードーシスに促進的に働いている部位を上位からあげていくと，VMH，中脳中心灰白質，延髄網様体巨大細胞核，前庭外側核である．雌の性行動に必須なエストロゲンに対してよく反応するニューロンの多い部位は視床下部であることから，VMH から性ホルモンによって活性化されたインパルスが中脳中心灰白質に促進的に働き，その情報は延髄網様体巨大細胞核を介して脊髄へと伝えられると考えられる．前庭外側核と VMH，中脳中心灰白質との連絡は明らかになっていないので，前庭外側核は独立してロードーシスに促進的に働いているものと思われる．MPO もエストロゲンに対する感受性のあるニューロンがあるが，このインパルスは中脳中心灰白質に抑制的に働いていると考えられている[77].

大まかにみると，脊髄，脳幹下部にロードーシスの広義の反射弓が形成されており，大脳辺縁系がエストロゲンに反応して下位の反射ループに調節的に働いている．VMH とその周辺部は促進的に作用し，中隔野，視索前野は抑制的に働いている.

おわりに

雄，雌の性行動の発現には，内分泌機構と神経機構とがうまく統合される必要がある．雄の場合には，その統合部位は MPO を中心とした大脳辺縁系が担っており，雌の場合には，大脳辺縁系とともに下位脳幹が重要な役割を担っている．しかし通常，性行動としてとりあげているのは，雄ではマウント，雌ではロードーシスといった性行動の一部であり，性行動全体の理解には，そのほかに他個体の認知，学習，動機づけ，個体間の相互作用など，はるかに重要かつ未解決の問題が必要であり，それらの理解も加えられてはじめて性行動全体の理解が可能になると思われる．今後，内分泌学，神経解剖学，神経生理学，生理心理学など，種々の分野の学際的研究が中枢機構の解明のためになされることが期待される.

文献

1) Adler, N. & Bermant, G.: *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **61**, 244 (1966)
2) Akerman, B.: *Behavior*, **26**, 323 (1966)
3) Aronson, L. R. & Noble, G. K.: *Ball. Am. Museum. Natl. Hist.*, **86**, 83 (1945)
4) Barfield, R. J. & Geyer, L. A.: *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **88**, 723 (1975)
5) Barfield, R. J., Wilson, C. & McDonald, P. G.: *Science*, **189**, 147 (1975)
6) Beach, F. A.: *J. Comp. Psychol.*, **29**, 193 (1940)
7) Beach, F. A.: *J. Comp. Psychol.*, **33**, 163 (1942)
8) Beach, F. A.: *Psychosom. Med.*, **6**, 40 (1944)
9) Beach, F. A., Zitrin, A. & Jaynes, J.: *J. Exp. Zool.*, **130**, 381 (1955)
10) Bergqvist, E. G.: *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **70**, 389 (1970)
11) Bermant, G., Glickman, S. E. & Davidson, J. M.: *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **65**, 118 (1968)
12) Brookhart, J. M., Dey, F. L. & Ranson, S. W.: *Endocrinology*, **28**, 561 (1941)
13) Brooks, C. M.: *Amer. J. Physiol.*, **120**, 544(1937)
14) Caggiula, A. R., Antelman, S. M. & Zigmond, M. J.: *Brain Res.*, **59**, 273 (1973)
15) Caggiula, A. R. & Hoebel, B. G.: *Science*, **153**, 1284 (1966)
16) Caggiula, A. R. & Szechtman, H.: *Behav. Biol.*, **7**, 591 (1972)
17) Carrer, H., Asch, G. & Aron, C.: *Neuroendocrinology*, **13**, 129 (1973)
18) Cerny, V. A.: *J. Endocrinol.*, **75**, 173 (1975)
19) Ciaccio, L. A. & Lisk, R. D.: *Amer. Zoologist*, **8**, 761 (1968)

20) Clark, G. : *Amer. J. Physiol.*, **137**, 746 (1942)
21) Clark, T. K. : *Brain Res.*, **202**, 429 (1980)
22) Clark, T. K., Caggiula, A. R., McConnel, R. A. & Antelman, S. M. : *Science*, **190**, 169 (1975)
23) Clemens, L. G., Wallen, K. & Gorski, R. A. : *Science*, **157**, 1208 (1967)
24) Conrad, L. A. & Pfaff, D. W. : *Science*, **190**, 1112 (1975)
25) Davidson, J. M. : *Anim. Behav.*, **14**, 266 (1966)
26) De Groot, J. & Critchlow, V. : *Physiologist*, **3**, 49 (1960)
27) Dewsbury, D. A., Goodman, E. D., Salis, P. J. & Bunnell, B. N. : *Physiol. Behav.*, **3**, 651(1968)
28) Demski, L. S. & Knigge, K. M. : *J. Comp. Neurol.*, **143**, 1 (1971)
29) Dey, F. L., Leininger, C. R. & Ranson, S. W. : *Endocrinology*, **30**, 323 (1942)
30) Dorner, G., Docke, F. & Moustafa, S. : *J. Reprod. Fertil.*, **17**, 583 (1968)
31) Eibergen, R. D. & Caggiula, A. R. : *Physiol. Behav.*, **10**, 435 (1973)
32) Eleftheriou, B. E. & Zolovick, A. J. : *J. Reprod. Fertil.*, **11**, 451 (1966)
33) Emery, D. E. & Sachs, B. D. : *Physiol. Behav.*, **17**, 803 (1976)
34) Fisher, A. E. : *Science*, **124**, 228 (1956)
35) Fisher, C., Magoun, H. W. & Ranson, S. W. : *Amer. J. Obstet. Gynecol.*, **36**, 1 (1938)
36) Giantonio, G. W., Lund, N. L. & Gerall, A. A. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **73**, 38 (1970)
37) Goodman, E. D., Bunnell, B. N., Dewsbury, D. A. & Boland, B. : *Psychon. Sci.*, **16**, 123 (1969)
38) Hansen, S., Kohler, C. & Ross, S. B. : *Brain Res.*, **240**, 311 (1982)
39) Harris, V. H. & Sachs, B. D. : *Brain Res.*, **86**, 514 (1975)
40) Hart, B. L. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **64**, 388 (1967)
41) Hart, B. L. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **65**, 453 (1968)
42) Hart, B. L. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **86**, 328 (1974)
43) Hart, B. L. & Haugen, C. M. : *Physiol. Behav.*, **3**, 735 (1968)
44) Hart, B. L, Haugen, C. M. & Peterson, D. M. : *Brain Res.*, **54**, 177 (1973)
45) Hanada, M. & Shimokochi, M. : *Neurosci. Lett. Suppl.*, **9**, S66 (1982)
46) Heimer, L. & Larsson, K. : *Experientia*, **20**, 460 (1964)
47) Heimer, L. & Larsson, K. : *Brain Res.*, **3**, 248 (1966/67)
48) Heimer, L. & Larsson, K. : *Physiol. Behav.*, **2**, 207 (1967)
49) Horio, T., Hanada, M., Shimura, T. & Shimokochi, M. : *Neurosci. Lett. Suppl.*, **13**, S21 (1983)
50) Johnston, P. & Davidson, J. M. : *Horm. Behav.* **3**, 345 (1972)
51) Kim, C. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **53**, 55 (1960)
52) Kimble, D. P., Rogers, L. & Hendrickson, C. W. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **63**, 401(1967)
53) Kow, L.-M., Grill, H. & Pfaff, D. W. : *Physiol. Behav.*, **20**, 171 (1978)
54) Kow, L.-M., Montogomery, M. & Pfaff, D. W. : *Brain Res.*, **123**, 75 (1977)
55) Kow, L.-M. & Pfaff, D. W. : *Brain Res.*, **101**, 47 (1976)
56) Kurtz, R. G. & Adler, N. T. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **84**, 225 (1973)
57) Larsson, K. : *Z. Tierpsychol.*, **19**, 321 (1962a)
58) Larsson, K. : *J. Exp. Zool.*, **151**, 167 (1962b)
59) Larsson, K. : *J. Exp. Zool.*, **155**, 203 (1964)
60) Larsson, K. : *Physiol. Behav.*, **14**, 195 (1975)
61) Lehman. M. N. & Winas, S. S. : *Brain Res.*, **240**, 27 (1982)
62) Lisk, R. D. : *Endocrinology*, **80**, 754 (1967)
63) Madlafousek, J., Freund, K. & Grotova, I. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **72**, 28 (1970)
64) Malsbury, C. W. : *Physiol. Behav.*, **7**, 797(1971)
65) Merali, A. & Ginton, A. : *Brain Res.*, **86**, 97 (1975)
66) Meyer, C. C. & Salzen, E. A. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **73**, 365 (1970)
67) Moan, C. E. & Heath, R. G. : *J. Behav. Ther. Exp. Psychat.*, **3**, 25 (1972)
68) Modianos, D. T., Hitt, J. C. & Poplow, H. B. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **89**, 231 (1975)
69) Modianos, D. & Pfaff, D. W. : *Brain Res.*, **106**, 47 (1976)
70) Modianos, D. & Pfaff, D. W. : *Brain Res.*, **134**, 333 (1977)
71) Nance, D. M., Shryne, J. & Gorski, R. A. : *Horm. Behav.*, **5**, 73 (1974)
72) Nance, D. M., Shryne, J. & Gorski, R. A. : *Horm. Behav.*, **6**, 59 (1975)
73) Numan, M. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **87**, 746 (1974)
74) Okada, R., Watanabe, H., Yamanouchi, K. & Arai, Y. : *Exp. Neurol.*, **68**, 595 (1980)
75) Oomura, Y., Yoshimatsu, H. & Aou, S. : *Brain Res.*, **266**, 340 (1983)
76) Paxinos, G. & Bindra, D. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **79**, 219 (1971)
77) Pfaff, D. W. : Estrogens and brain analysis of a hormone-controlled mammalian reproductive behavior, Springer Verlag, New York (1980)
78) Pfaff, D. W. & Sakuma, Y. : *J. Physiol.*, **288**, 189 (1979)
79) Raisman, G. & Brown-Grant, K. : *Proc. Roy. Soc. (Lond.) B*, **198**, 267 (1977)
80) Robinson, B. W. & Mishkin, M. : *Physiol. Behav.*, **1**, 269 (1966)

81) Rodgers, C. H. & Law, O. T. : *Psychon. Sci.*, **8**, 1 (1967)
82) Rodgers, C. H. & Schneider, V. M. : *Psychoneuroendocrinology*, **4**, 127 (1979)
83) Sachs, B. D. & Barfield, R. J. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **86**, 607 (1974)
84) Sachs, B. D. & Barfield, R. J. : Advances in the study of behavior (ed. by Rossenblatt, T. S., Hinde, R. A., Shaw, E., Beer, C.), **7**, 92, Academic Press, New York (1976)
85) Sakuma, Y. & Pfaff, D. W. : *Amer. J. Physiol.*, **237**, R278 (1979a)
86) Sakuma, Y. & Pfaff, D. W. : *Amer. J. Physiol.*, **237**, R285 (1979b)
87) Schmidt, R. S. : *Behavior*, **30**, 239 (1968)
88) Schreiner, L. & Kling, A. : *J. Neurophysiol.*, **16**, 643(1953)
89) Shealy, C. N. & Peele, T. L. : *J. Neurophysiol.*, **20**, 125 (1957)
90) Shimokohchi, M. & Yamaguchi, K. : Integrative control functions of the brain (ed. by Ito, M.), vol. Ⅱ, p. 351 (1979)
91) Singer, J. J. : *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **66**, 738 (1968)
92) 下河内　稔，花田百造：現代行動生物学，**3**，41，産業図書 (1982)
93) 下河内　稔，山口勝機，花田百造：代謝，**17**（臨時増刊号）「行動Ⅰ」，p. 191 (1980)
94) Szechtman, H., Caggiula, A. R. & Wulkan, D. : *Brain Res.*, **150**, 569 (1978)
95) Vaughan, E. & Fisher, A. E. : *Science*, **137**, 758 (1962)
96) Wilson, V. J., Kato, M., Peterson, B. W. & Wylie, R. M. : *J. Neurophysiol.*, **30**, 603 (1967)
97) Zouhar, R. L. & De Groot, J. : *Anat. Rec.*, **145**, 358 (1963)

Neuroscience Research, 1 (1986)
Elsevier Scientific Publishers Ireland Ltd.

NSR 00116

Multiple Unit Activities Recorded From the Medial Preoptic Area During Copulatory Behavior in Freely Moving Male Rats

Tsuyoshi Horio[1], Tsuyoshi Shimura[1], Momozo Hanada[2] and Minoru Shimokochi[1]

[1]*Behavioral Physiology, Faculty of Human Sciences, Osaka University, 1-2, Yamadaoka, Suita, 565 Osaka and* [2]*Osaka Juvenile Classification and Detention Office, 8-30, Tadei-cho, Sakai, 590 Osaka (Japan)*

(Received August 15th, 1985; Revised version December 4th, 1985; Accepted December 25th, 1985)

Key words: multiple unit activity (MUA) — medial preoptic area (MPO) — male copulatory behavior — rat

SUMMARY

Multiple unit activities (MUAs) were recorded from the medial preoptic area (MPO) during copulatory behavior in freely moving male rats. The baseline firing rate in the male MPO was 19.6 spikes/s ± 7.1 S.E. (n = 14), and it was increased by 36.7% when a female rat was introduced (26.8 spikes/s ± 8.9 S.E., n = 14). The firing rate remained elevated until ejaculation. The maximum firing rate (53.5 spikes/s ± 16.7 S.E., n = 14) was obtained specifically during pursuit-mounting behavior. This high frequency firing with pursuit-mounting behavior was, however, immediately inhibited for 8.2 s ± 2.1 S.E. (n = 14) when mounting was followed by intromission. The firing-inhibition was further prolonged (120.9 s ± 44.6 S.E., n = 14) when ejaculation was performed after mounting and intromission. In cases where mounting was elicited alone, a firing-inhibition was not observed and the firing rate after mounting returned to the average firing rate during copulatory behavior. These results suggest that the MPO neurons may play a major role in pursuit-mounting, intromission and ejaculation.

INTRODUCTION

The neural mechanisms of male copulatory behavior in rats have been studied in relation to the function of the medial preoptic area (MPO): bilateral lesions of the MPO eliminated male copulatory behavior without causing gonadal atrophy[2,4,9], the implantation of testosterone propionate into the MPO restored copulatory behavior in a castrated male[1,8], and the electrical stimulation of the MPO strongly enhanced male copulatory behavior in its frequency, showing that this behavior can be elicited as a stimulus-bound response[3,10,12,23,24]. These studies suggest that the MPO plays a crucial

role in the mediation of male copulatory behavior. As we hypothesized that a dynamic electrical change might occur in the male MPO neurons during copulatory behavior, we tried to record multiple unit activities (MUAs) from the male MPO and obtained an increasing firing pattern during pursuit-mounting behavior in rats[5]. In the same year, it was reported that the single-unit activity of the MPO correlated to male sexual behavior in monkeys[15]. Mink et al.[13] also found that the neuronal activity of the MPO in male rats changed in the presence of an estrous female rat. In the latter report, however, they did not record the neuronal activity during actual copulatory behavior.

In the present study, we recorded multiple unit activities from the male MPO in a freely moving rat and analyzed more precisely the temporal relationship of the firing pattern in the MPO to copulatory behavior.

MATERIALS AND METHODS

Subjects

Seventy-three male Long-Evans hooded rats which were confirmed to be sexually active, were used for this experiment. The animals were kept in a group cage at a temperature of 22 ± 3 °C and a light cycle of 12 h light and 12 h dark for 90–100 days, receiving water and food ad libitum.

Females (Long-Evans, n = 28) were ovariectomized and used as mating partners while neuronal activities were recorded from the MPO in male rats during copulatory behavior. Estrus was induced by intramuscular injection of 50 μg estradiol benzoate (Sigma) and 100 μg progesterone (Sigma), 48–72 h and 4–6 h prior to copulatory behavior, respectively. Ovariectomized females were pre-tested for their receptivity with a sexually active non-experimental male by receiving several intromissions before they were introduced to an experimental environment.

Surgery

The animals weighed 250–400 g at the time of surgery. They were anesthetized with sodium pentobarbital (45 mg/kg, i.p.) (Pitman-Moore). A bipolar electrode was stereotaxically implanted in the MPO unilaterally, according to an atlas by König and Klippel[6]. Two types of recording electrodes were used. A group of subjects (n = 38) were implanted with an electrode consisting of two 100 μm, enamel-insulated, stainless steel wires (Narishige) that were twisted. The resistance of the electrode was 150–200 kω. To obtain the better signal-to-noise ratios, the remaining subjects (n = 35) were implanted with an electrode consisting of an untwisted bundle of six 30 μm, polyurethane-insulated, stainless steel wires (Unique Medical). The resistance of the electrode was 200–300 kω. Insulation was removed from the electrode only at the end of each electrode tip by cutting it with sharp scissors. In either case, the numbers of individual spike discharges counted were almost similar. Implantation coordinates for the MPO were 0–0.5 mm anterior to bregma, 0.6 mm lateral to the midline, and

7.5–8.0 mm below the surface of the skull. A stainless steel screw was placed at the nasal bone as a ground electrode. All leads were attached to a subminiature plug which was subsequently cemented to the skull. The animals were housed in individual cages and allowed to recover for 3–4 days.

Recordings

MUAs were recorded by a San-ei 1279 differential amplifier (band pass: 400–10,000 Hz) through a buffer amplifier (TI TL 082) to minimize the movement artifact. Neuronal firings were monitored by CRO (Kikusui, MODEL 5531) and stored on a magnetic tape by an FM tape recorder (TEAC, R-81) for an off-line analysis. The marker of each copulatory act of male rats was simultaneously stored during a recording period. MUAs were discriminated by their amplitudes (100–500 μV, S/N ratio: 1.5–10.0) and the spike numbers beyond a certain level of amplitudes were counted by using a spike counter (Diamedical, DSE 335P). The spike discharges originated from 2–10 neurons judging from the amplitudes.

Behavioral test

The animals were habituated to the experimental environment for 20 min one day prior to the experiment. In the experimental session, MUAs were recorded from the MPO for 5 min before the introduction of a female in order to obtain an average firing rate as a control. A receptive female was then introduced by the experimenter. MUAs were consecutively recorded from the MPO in a male until it achieved one ejaculation and then resumed mounting, thereby ending a refractory period.

Mounting, intromission, and ejaculation were distinguished on the basis of behavioral criteria. Mounting was defined as including a male approaching a female from the rear, mounting, clasping, palpating the female's sides, and at least some pelvic thrusting. Intromission included the same behavior as mounting but was followed by rapid springing-off a female and subsequent genital grooming. Ejaculation was easily distinguished from other behaviors as being the prolonged motionless clasping of a female following a final thrust.

Histology

Upon completion of the experiments, lesions were made through a recording electrode to locate the recording sites. The animals were anesthetized with sodium pentobarbital (45 mg/kg, i.p.). A direct current of 200 μA was delivered by a stimulator (Nihon Kohden, SEN-3201) to the MPO for 10 s. They were perfused transcardially with 10% formalin. Their brains were removed and stored in a formalin solution (10%) for a week. Coronal sections (80 μm) were cut through the electrode tracks, mounted on gelatin-coated slides and stained with cresyl violet.

RESULTS

The copulatory behavior in rats consisted of a series of mounts without intromission (mount), mounts with intromission (intromission) and mounts with ejaculation (ejaculation). The time from the introduction of an estrous female rat to the first mount was 3–260 s. After repeated mounts and intromissions, ejaculation occurred. The number of intromissions preceding ejaculation was 5–19 and the inter-intromission interval was 2–96 s. The time from the first intromission to ejaculation was 3–21 min. Sexual refractory period after ejaculation was 5–14 min.

Out of 73 males MUAs were obtained, during copulatory behavior, from the MPO in 36 males and from the vicinity of the MPO in 26 males. Fig. 1 illustrates the histological locations of tips of the recording electrodes in 62 animals. MUAs recorded

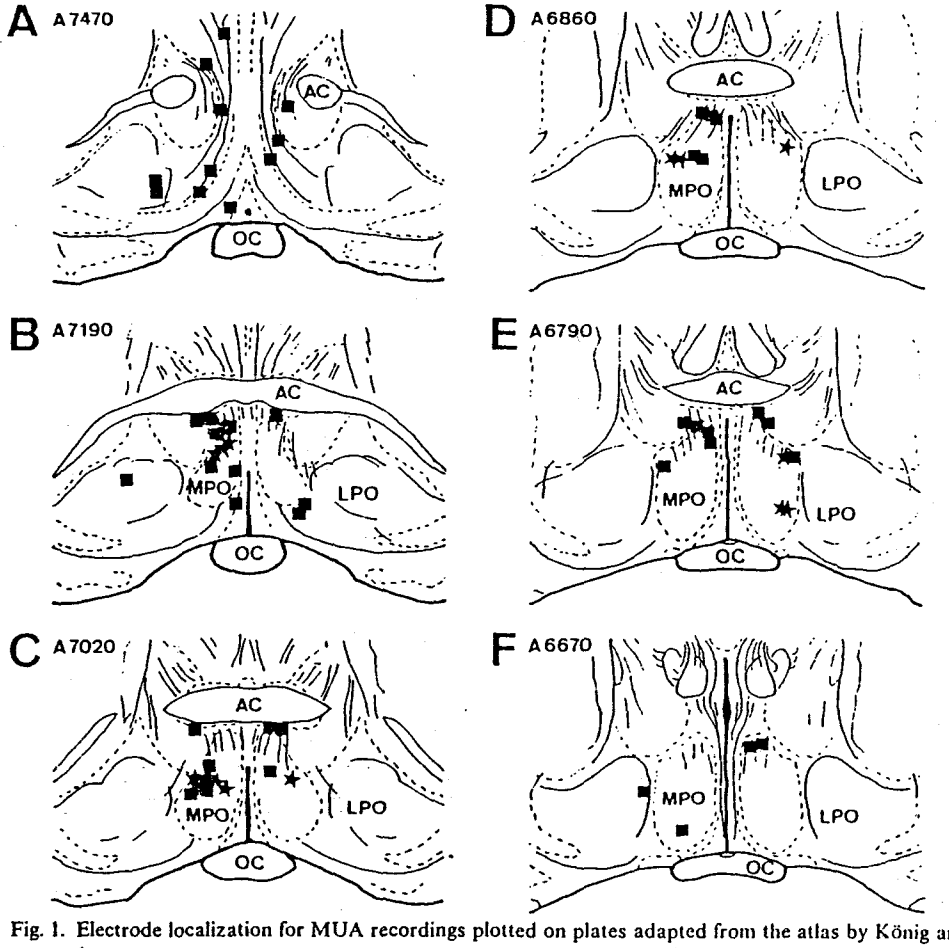


Fig. 1. Electrode localization for MUA recordings plotted on plates adapted from the atlas by König and Klippel[6]. Correlated neuronal firings with copulatory behavior are indicated by stars. No firing change during copulatory behavior is indicated by squares. Abbreviations: MPO, medial preoptic area; LPO, lateral preoptic area; AC, anterior commissure; OC, optic chiasma.

in 14 out of 36 males, all of which received an electrode in the MPO, showed a correlated change in the firing frequency during copulatory behavior. There was no change in the firing frequency in other rats.

The baseline firing rate of MUAs in the male MPO was 0.2–87.8 spikes/s (19.6 spikes/s ± 7.1, mean ± S.E., n = 14) and it was increased significantly by 36.7% ($P < 0.01$, $t = 3.52$) when a female was introduced (26.8 spikes/s ± 8.9 S.E., n = 14). The firing frequency remained elevated throughout the entire copulatory behavior until ejaculation. The characteristic firing change was observed in relation to a specific behavioral pattern, i.e. pursuit-mounting behavior (53.5 spikes/s ± 16.7 S.E., n = 14). When a male was pursuing a female, the firing frequency of the MPO increased whether or not the pursuit was followed by mounting. Even upon the introduction of a non-estrous female or a male, the firing frequency increased when the subject was pursuing and mounting it. However, when a male made several steps of locomotion without any motivation for pursuit, ate or drank, no change in the firing rate was recorded.

Usually we observed several spikes with different amplitudes in one recording, but they showed similar changes in the frequency in almost all cases.

Fig. 2B-D depicts MUAs recorded from the MPO during pursuit, mounting and intromission in rat S1. Prior to the introduction of a female rat, the firing rate was about

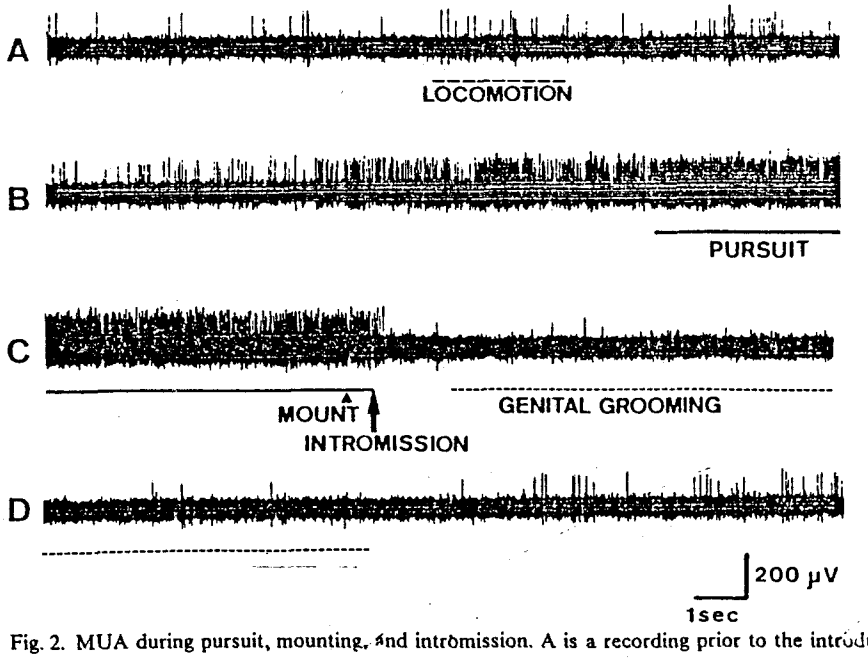


Fig. 2. MUA during pursuit, mounting, and intromission. A is a recording prior to the introduction of a female rat. The firing rate hardly changed during locomotion. B, C and D are consecutive recordings for 46 s in rat S1. MUAs gradually increased 6 s prior to pursuit, and reached a maximum at pursuit-mounting behavior followed by intromission. After intromission, the firing rate of MUAs decreased to 11.1% of an average firing frequency during copulatory behavior for 22 sec. The animal stood almost still when markers are not represented. See text for details.

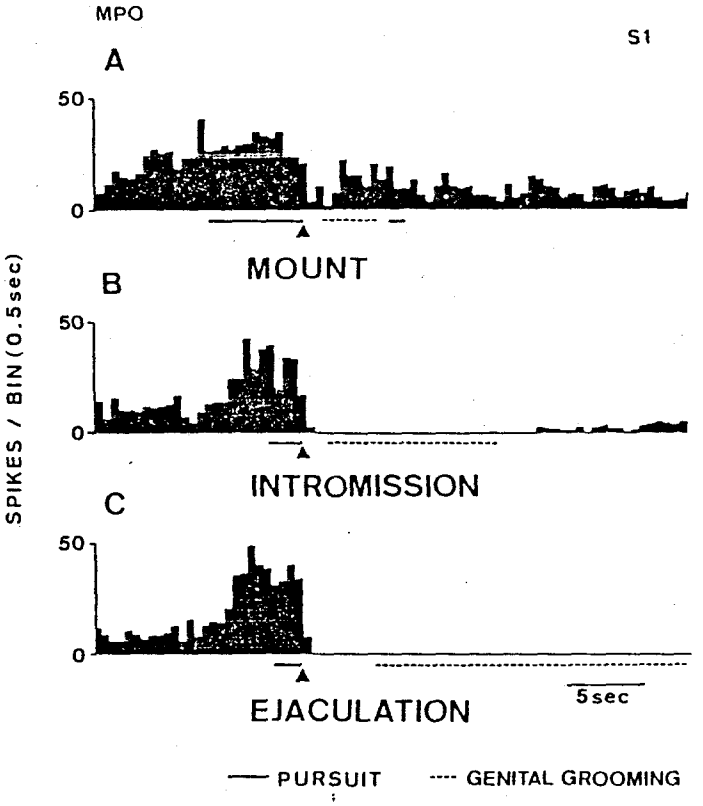


Fig. 3. Firing patterns of MUA during mounting, intromission, and ejaculation in rat S1. When mounting was elicited alone, a firing rate of MUAs returned to the average firing rate during copulatory behavior (Fig. 3A). When mounting was accompanied by intromission, MUAs were inhibited for 22 s (Fig. 3B). When mounting was followed by intromission and ejaculation, neuronal activities in the MPO were completely inhibited for 5 min (Fig. 3C). The animal stood almost still when markers are not represented.

2 spikes/s and it hardly changed during locomotion (Fig. 2A). It gradually increased prior to pursuit (Fig. 2B) and reached a maximum when a male actually pursued a given female (57 spikes/s). After mounting (Fig. 2C), the firing rate in the MPO decreased to 11.1% of the average firing rate during copulatory behavior and gradually returned to the average firing rate (Fig. 2D). The decrease did not correlate to genital grooming. The ratio of this firing-decrease after mounting was, however, dependent on a behavioral sequence which followed mounting (Fig. 3, in rat S1). When mounting was elicited without any intromission or ejaculation, the firing rate of MUAs returned to the average firing rate during copulatory behavior, i.e. 7 spikes/s (Fig. 3A). When intromission followed mounting, MUAs were inhibited for 22 s (Fig. 3B). When mounting was followed by intromission with ejaculation, MUAs were further inhibited for 5 min (Fig. 3C). The duration of the firing inhibition after ejaculation (120.9 s ± 44.6 S.E.,

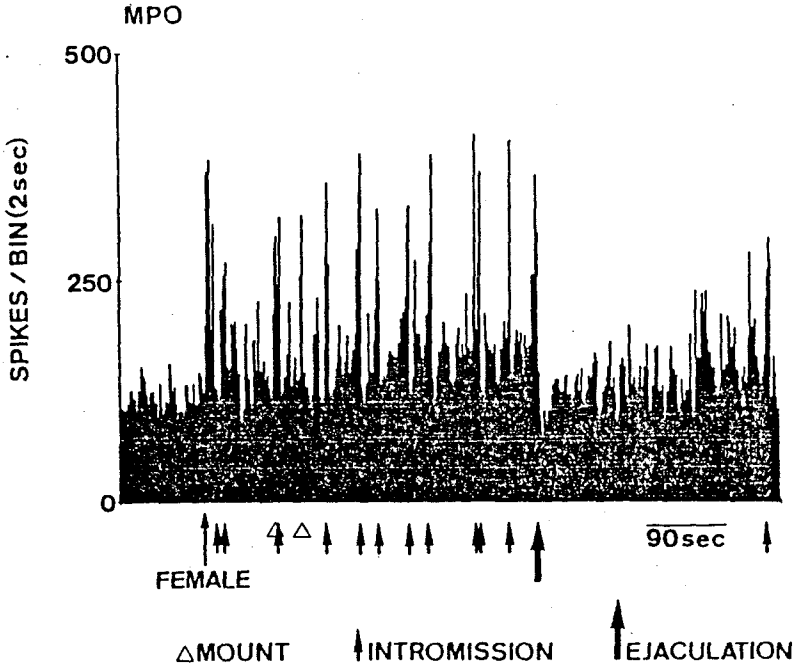


Fig. 4. MUAs during an entire sequence of copulatory behavior in rat S20. A baseline firing rate of the MPO neurons increased 33.9% with the introduction of a female. This elevated firing rate was maintained until the ejaculation was performed at the end of copulatory behavior. The firing rate reached a maximum with pursuit-mounting behavior, which is shown by a phasic increase of MUAs in the figure. After mounting, the firing rate was decreased when mounting was immediately followed by intromission or by intromission and ejaculation.

n = 14) was significantly longer ($P < 0.05$, $t = 2.61$) than the inhibition after intromission (8.2 s ± 2.1 S.E., n = 14).

Fig. 4 summarizes MUAs recorded from the MPO during a whole sequence of copulatory behavior in rat S20. The baseline firing frequency of MUAs (87.8 spikes/s) was elevated by the introduction of a female (117.6 spikes/s, 33.9% increase). This elevated firing rate remained until the copulatory behavior was completed by ejaculation. A phasic increase of firing activities was observed in correspondence with pursuit-mounting behavior, which is shown by each phasic peak of MUAs in Fig. 4. After ejaculation, firing-inhibition was observed.

DISCUSSION

Single-unit recording is a useful tool to investigate specific functions in individual cells. However, the recording of MUA has evolved as a suitable method for assaying electrophysiological events in the brain of unrestrained behaving animals. Compared

with the isolation of single cells, sampling bias is relatively low and MUA shows the reliable qualitative picture of the net activity within neural population. This is the first study which presents the neuronal activities recorded from the MPO in a freely moving male rat during a series of mounts, intromissions and ejaculations. Mink et al.[13] reported that the single unit activity of the MPO in rats changed in the presence of an estrous female rat. However, they did not record the neuronal activity during actual copulatory behavior. Consequently, it is questionable whether their findings might be related to the performance of male copulatory behavior.

We found three major characteristics in the firing pattern of male MPO neurons: (1) the average firing rate of the MPO increased with the introduction of a female, and the firing rate remained elevated until ejaculation; (2) a maximum firing rate was observed in correlation with pursuit-mounting behavior; and (3) this maximum firing was followed immediately by a firing-inhibition when intromission and ejaculation were elicited. The duration of a firing-inhibition was longer when mounting was followed by intromission with ejaculation, than when mounting was followed by only intromission.

Our present findings of MUAs agree with the report by Comura et al.[15] that single unit activity of the MPO in monkeys correlated specifically with sexual behavior. However, they differ a little from it. The background MPO neuronal activity in monkey motivated by the operant lever-pressing generally began to decrease upon acquisition of a female and continued throughout the mating activity, whereas the baseline activity in rat continued to increase until ejaculation. This might be attributed either to a difference of behavior, or to successive involvement of different neurons in rat MPO, because under a free mounting situation a male rat must keep a strong motivation to pursuit a female rat until ejaculation. In our experiment, a graded inhibitory firing pattern was observed after each mating act, which suggests that a corresponding inhibitory process was followed by a specific mating behavior.

The result that MUAs in the MPO phasically increased during pursuit-mounting behavior leads us to a hypothesis that the firing-increase in the MPO is specific to the execution of pursuit-mounting behavior. Although we cannot rule out the possibility that the increased firing rate of MPO neurons may be related only to locomotion, no correlated firing-increase was observed during non-sexual locomotion, i.e. locomotion in non-pursuit of a female. Furthermore, the firing-increase in the MPO began 1–6 s before pursuit. As Pfaff[16] suggested, pursuit may be the result of increased activity of the MPO neurons, reflecting a state of high sexual motivation.

It has been proposed that an olfactory input increases the firing frequency of single unit activity in the MPO[17,19]. Pfaff and Pfaffmann[19] found that odors and electrical shocks given to the olfactory bulb increased a firing frequency of an MPO neuron in an anesthetized male rat. Pfaff and Gregory[17] showed that more neurons which responded differentially to the odor of an estrous vs non-estrous (ovariectomized) female's urine were found in the preoptic area than in the olfactory bulb. An olfactory cue may act as a trigger to increase neuronal activities in the MPO and to elicit pursuit behavior.

The increase of the average firing rate of the MPO upon the introduction of a female may be related to sexual arousal, because the firing rate remained elevated until ejaculation. However, there is a report that preoptic neurons showed a high firing frequency while a cortical EEG was desynchronized in a urethane-anesthetized rat[18]. The phasic generalized arousal may elicit high frequency firing in the MPO neurons. It remains for further study to determine whether the elevated firing rate in the MPO upon the introduction of a female is a reflection of sexual arousal or non-sexual arousal.

A firing inhibition was observed to occur in the MPO upon the completion of ejaculation. An inhibitory process has been reported behaviorally as being a refractory period after intromission[20] and ejaculation[17,21]. A firing-decrease in MUAs of the MPO after intromission and ejaculation corresponds to a behavioral refractory period, considering the temporal relationship of the occurrence to the behavior. The present study further revealed that the duration of firing inhibition in the MPO neurons was longer when intromission was accompanied by ejaculation than when intromission occurred alone. This raises the question of whether the inhibitory process which was observed after ejaculation is comprised of the same mechanism as the inhibitory process which was observed after intromission.

It is believed that serotonergic systems exert an inhibitory effect on male copulatory behavior[11,14]. Furthermore, midbrain serotonergic cells innervated the MPO[22]. These reports lead us to consider the possibility that the firing inhibition of the MPO neurons after intromission and ejaculation may be related to a release of serotonin.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Dr. M. Isokawa-Akesson for her helpful comments.

REFERENCES

1 Davidson, J.M., Activation of the male rat's sexual behavior by intracerebral implantation of androgen, *Endocrinology*, 79 (1966) 783–794.
2 Giantonio, G.W., Lund, N.L., and Gerall, A.A., Effect of diencephalic and rhinencephalic lesions on the male rat's sexual behavior, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 73 (1970) 38–46.
3 Hanada, M., Yamaguchi, K. and Shimokochi, M., Copulatory behavior in male rats: excitability and modulation in the brain, *Neurosci. Lett.*, Suppl. 4 (1980) S82.
4 Heimer, L. and Larsson, K., Impairment of mating behavior in male rats following lesions in the preoptic-anterior hypothalamic continuum, *Brain Res.*, 3 (1966/67) 248–263.
5 Horio, T., Hanada, M., Shimura, T. and Shimokochi, M., Mounting behavior and multiple unit activity in the medial preoptic area in male rats, *Neurosci. Lett.*, Suppl. 13 (1983) S21.
6 König, J.F.R. and Klippel, R.A., *The Rat Brain: a Stereotaxic Atlas of the Forebrain and Lower Parts of the Brain Stem*, Williams and Wilkins, Baltimore, 1963.
7 Kurz, R.G. and Adler, N.T., Electrophysiological correlates of copulatory behavior in the male rat: evidence for a sexual inhibitory process, *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 84 (1973) 225–239.

8 Lisk, R.D., Neural localization for androgen activation of copulatory behavior in the male rat, *Endocrinology*, 80 (1967) 754–761.
9 Lisk, R.D., Copulatory activity of the male rat following placement of preoptic-anterior hypothalamic lesions, *Exp. Brain Res.*, 5 (1968) 306–313.
10 Malsbury, C.W., Facilitation of male rat copulatory behavior by electrical stimulation of the medial preoptic area, *Physiol. Behav.*, 7 (1971) 797–805.
11 McIntosh, T.K. and Barfield, R.J., Brain monoaminergic control of male reproductive behavior: I. Serotonin and the post-ejaculatory refractory period, *Behav. Brain Res.*, 12 (1984) 255–265.
12 Merari, A. and Ginton, A., Characteristics of exaggerated sexual behavior induced by electrical stimulation of the medial preoptic area in male rats, *Brain Res.*, 86 (1975) 97–108.
13 Mink, J.W., Sinnamon, H.M. and Adams, D.B., Activity of basal forebrain neurons in the rat during motivated behaviors, *Behav. Brain Res.*, 8 (1983) 85–108.
14 Mitler, M.M., Morden, B., Levine, S. and Dement, W., The effects of parachlorophenylalanine on the mating behavior of male rats, *Physiol. Behav.*, 8 (1972) 1147–1150.
15 Oomura, Y., Yoshimatsu, H. and Aou, S., Medial preoptic and hypothalamic neuronal activity during sexual behavior of the male monkey, *Brain Res.*, 266 (1983) 340–343.
16 Pfaff, D.W., Neurobiological mechanisms of sexual motivation, In D.W. Pfaff (Ed.), *The Physiological Mechanism of Motivation*, Springer-Verlag, New York, 1982, pp. 287–317.
17 Pfaff, D.W. and Gregory, E., Olfactory coding in olfactory bulb and medial forebrain bundle of normal and castrated male rats, *J. Neurophysiol.*, 34 (1971) 208–216.
18 Pfaff, D.W. and Gregory, E., Correlation between pre-optic area unit activity and the cortical electroencephalogram: difference between normal and castrated male rats, *Electroencephalogr. clin. Neurophysiol.*, 31 (1971) 223–230.
19 Pfaff, D.W. and Pfaffmann, C., Olfactory and hormonal influences on the basal forebrain of the male rat, *Brain Res.*, 15 (1969) 137–156.
20 Pollak, E.I., Temporal patterning of copulation in male *Rattus norvegicus*: endogenous and exogenous control, *Dissert. Abstr. Int.*, 35 (1975) 5673–5674.
21 Sachs, B.D. and Barfield, R.J., Functional analysis of masculine copulatory behavior in the rat. In J.S. Rosenblatt, R.A. Hinde, E. Show and C.G. Beer (Eds.), *Advances in The Study Of Behavior, Vol. 7*, Academic Press, New York, 1976, pp. 91–154.
22 Simerly, R.B., Swanson, L.W. and Gorski, R.A., The cells of origin of a sexually dimorphic serotonergic input to the medial preoptic nucleus of the rat, *Brain Res.*, 324 (1984) 185–189.
23 Van Dis, H. and Larsson, K., Induction of sexual arousal in the castrated male rat by intracranial stimulation, *Physiol. Behav.*, 6 (1971) 85–86.
24 Vaughan E. and Fisher, A.E., Male sexual behavior induced by intracranial electrical stimulation, *Science*, 137 (1962) 758–760.