The University of Osaka
Institutional Knowledge Archive

Title	オス型交尾行動と内側視索前野
Author(s)	志村, 剛; 下河内, 稔
Citation	大阪大学人間科学部紀要. 1985, 11, p. 143-172
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/3574
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

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

The University of Osaka

オス型交尾行動と内側視索前野

志　村　　剛
下　河　内　稔

序
Ⅰ　ラットのオス型交尾行動
Ⅱ　交尾行動に関係する感覚刺激
Ⅲ　オス型交尾行動と性ホルモン
Ⅳ　オス型交尾行動の神経性調節
Ⅴ　結論

オス型交尾行動と内側視索前野

序

交尾行動は種族保存を目的とした生得的行動である。交尾行動の特徴は，この行動が特定の性ホルモン支配下にある雌雄二個体の間に生じ，しかも雌雄で行動パターンが大きく異なるところにある。過去50年に及ぶ研究の結果，この行動が性ホルモン系と神経系の相互作用によって生ずることが明らかにされてきた。

交尾行動の生理学的メカニズムを明らかにすることは，この行動のもつ種族保存という生物学的意義だけではなく，行動の生理学的研究にとって重要な意味を含んでいる。従来行われてきた行動の生理学的メカニズムに関する研究は，摂食・飲水・体温調節などの動機づけ行動や，知覚，学習など，多くは一個体の行動のみを研究対象としており，生物の適応行動の中で重要な位置を占める他個体との相互作用からなる行動については看過されがちであった[82]。交尾行動は両性間の合目的的相互作用からなるので，その生理学的メカニズムを明らかにすることは，行動の生理学的研究に有益な示唆を与えることとなろう。

交尾行動の中枢メカニズムを明らかにするためには，対象とする行動要素，性ホルモンの化学的性質，性ホルモンが脳に及ぼす作用，性ホルモン感受性脳領域の神経連絡などを詳しく知る必要がある。メスラットについては交尾行動のうちロードシスと呼ばれる反射がとりあげられ，この反射に及ぼす性ホルモンの影響や神経調節メカニズムの詳細が明らかにされつつあり[70]，この種のアプローチが成功を収めている。しかし，オスの交尾行動に関しては多くの問題が未解決となっている。

本稿では交尾行動のうちオスの示す行動，すなわちオス型交尾行動に関しての生理学的知見を中心に展望する。これまでの諸家の研究成績を総合すると，オス型交尾行動の発現には内側視索前野を中心とした神経回路が重要な役割を果している。そこで本稿ではこれまでの知見をもとに，オス型交尾行動に関与する内側視索前野の機能について考察する。交尾行動パターンは種によって大きな相違があるが，ここでは従来から研究に多く用いられているラットの交尾行動を中心に述べる。

I　ラットのオス型交尾行動

ラットのオス型交尾行動の詳細については Sachs と Barfield[77], Dewsbury[27] に譲り，ここでは我々の行っている行動観察法とラットのオス型交尾行動の概略について述べる。

オスラットの交尾行動パターンには系統差があり，中でも Long-Evans 系は活発な交尾行動を示すので，交尾行動の研究にはこの系統を用いることが多い。

交尾経験のないナイーブなオスはメスと同居させても交尾行動を開始しないことが多いので，実験には予備テストにおいて少くとも1～2回射精を経験させた動物を用いるとよい。メスラットには予め卵巣摘出手術を施し，テスト開始54時間前にエストロゲン（50μg），6時間前にプロゲステロン（500μg）を筋注することにより人工的に発情させている。行動の観察は原則的に暗期開始から2時間以上経過してから行う。肉眼的観察に加えて微細行動観察記録装置[45]を用いて1秒間に30コマの画面を連続的にビデオテープに記録し，実験終了後これを再生することによりきわめてすばやいラットの交尾動作を細かく分析している。

オスラットを観察箱においてから，通常5分間実験状況への馴化を行う。この期間中オスは観察箱内で活発な探索行動を行うが，これを実験対象動物の一般活動性の指標とすることができる。5分経過後人工的に発情させたメスを導入すると，オスはただちにメスに近づき，メスの性器付近を嗅ぐ。発情したメスは，オスから逃げるようにすばやく突進する darting やぴょんぴょんはねまわる hopping と呼ばれる行動を示し，これらの行動の直後に体を少しまるめて静止する crouching posture をとる。darting や hopping はメスが受容的であることを示すとともに，オスに対する誘惑行動であると考えられている[70]。メスの行動に対し，オスはうしろから近づきメスの上にのりかかる。これをマウント行動と呼び3種類に分けることができる（図1）。第1はメスのうしろから近づき，メスにのりかかってメスの脇腹においた前肢をすばやく交互に動かして皮膚を刺激するとともに，何回か骨盤を浅くスラストさせる行動パターンである。この時にはペニスは膣内へ挿入されず，この行動パターンを単にマウントと呼ぶ。第2パターンでは深い骨盤のスラストが最後に生じ，膣内へのペニスの挿入を伴う。その際，オスの一方の後肢が大きくけりあげられるとともに，挿入後すばやく後方へ飛び退く backward jumping が出現することが多い。第3の行動パターンは持続時間の長い深い骨盤のスラストが生じ，ペニスの挿入と射精を伴う。メスの上にのりかかっている時間も長い。オスラットはこのように3種類のマウント行動を示すが，挿入あるいは射精が実際に生じたか否かは腹側方向からの観察等によらねば特定できない。例えば，動作上は深いスラストがみられて挿入を伴うマウントパターンであっても，実際にはペニスの

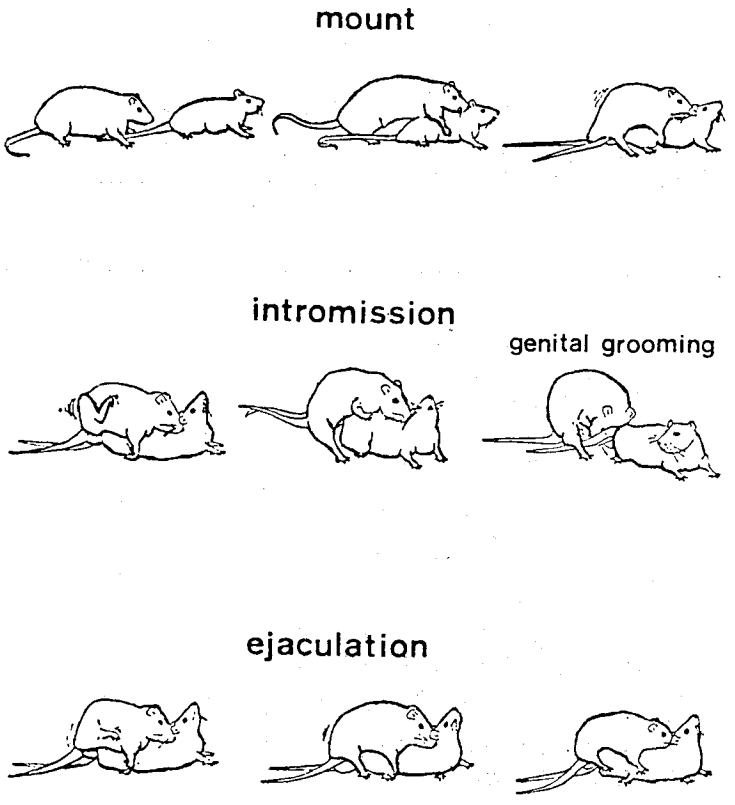
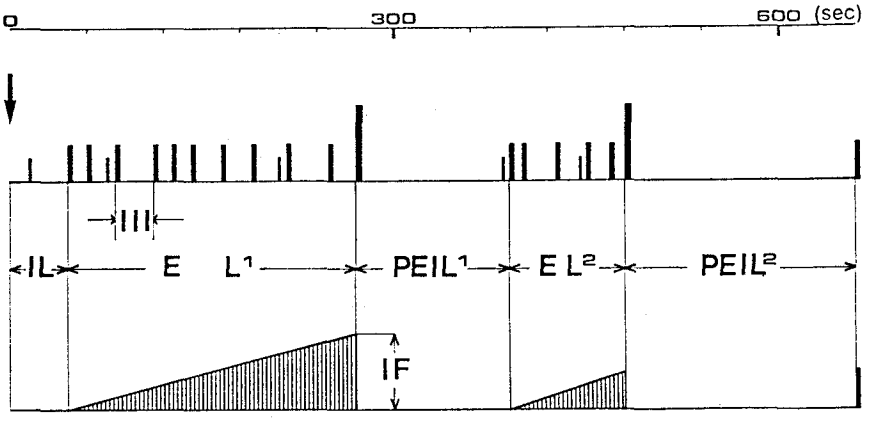


図1　ラットの交尾行動パターン。ペニスの挿入を伴わないマウント（上段），挿入を伴うマウント（中段），射精を伴うマウント（下段）を示す。左側がオスラット。

挿入が生じていないこともあるので，厳密には挿入パターンあるいは射精パターンという語を用いるべきである。しかし，一般には略して“挿入”あるいは“射精”と呼び，挿入を伴わないマウントを単に“マウント”と呼ぶことが多く，本稿でもこれに従う。我々は腹側方向からの鏡映像をビデオカメラで記録することにより，挿入パターン動作中にペニスの膣内への挿入が実際に生じているか否かをしらべているが，深いスラストの生じる挿入パターン中には非常に高い確率でペニスの挿入が生じていることが多い。

1回めのマウントあるいは挿入が生じると，オスは図2に示した如く間欠的に挿入またはマウントを繰り返し，数回～20回の挿入後に初めて射精に至る。一旦射精が生じると，その後はオスは不活発になりメスが同居しているにもかかわらずメスに関心を向けず，交尾行動は一定時間生じない。この交尾行動の休止期間は操作的には射精後期間と呼ばれるが，機能的側面を重視して性的不応期ということも多い。射精後5～10分経過すると，オスは次第に活動性が増し，やがてメスを追尾し交尾行動が再開される。その後は1回めのシリーズと同



I L : intromission latency
E L : ejaculation latency　　E L = I F x m I I I
PEIL : post-ejaculatory intromission latancy
I F : intromission frequency
I I I : inter-intromission interval
m I I I : mean I I I　　m I I I = E L／I F

図 2　オスラットの交尾行動を表わす各指標。
横軸は時間軸，矢印はメスの導入時点を示す。
最も低く細いバーはマウント，中くらいのバーは挿入，最も高く太いバーは射精を示す。
下段の三角形の高さは挿入回数を示す。
この模式図では交尾第 2 シリーズまで描いてある。

じく挿入，マウントを間欠的に繰り返したのち射精に至る。射精後には再びオスの休止期がある。このようにして，オスは交尾，休止を 8 ～12回繰り返し，最終的には全く交尾を行わなくなる。この状態がいわゆる性的飽和である。我々の通常の実験では，オスが性的飽和に達するまで行動観察を行うことはまれで，1 回めの射精とそれに続く不応期終了まで観察を行うことが多い。

オスラットの交尾行動は上に述べたように極めて定型的な行動パターンによって構成されているので，多くの研究者が行動の分析に図 2 に示すような指標を用いている。

マウント潜時 (ML)：メス導入時点から第 1 回めのマウントが生じるまでの時間。

挿入潜時 (IL)：メス導入時点から第 1 回めの挿入が生じるまでの時間。

射精潜時 (EL)：第 1 回めの挿入から射精までの時間。

射精後挿入潜時 (PEIL)：射精から次のシリーズの第 1 回めの挿入までの時間。

マウント頻度 (MF)：射精までに生じた挿入を伴わないマウントの回数。

挿入頻度 (IF)：射精までに生じた挿入の回数。

挿入間間隔 (III)：射精潜時を挿入頻度で除した値。

これらの指標は交尾行動を定量的に記述する際に用いられる。一般に，潜時の短縮は交尾行動が活発であることを示し，延長は交尾が不活発であることを示す。また MF や IF の減少は交尾行動の促進を表わし，増加は抑制を表わすと考えられている。

既に述べた如く，射精前には数回以上の挿入が生じることから，挿入は射精が生じるための必要条件であると思われる。挿入や射精の後にはオスは必ず自らの勃起したペニスを grooming し，それによって膨張したペニスの消散がおこる。genital grooming の後には全身の grooming や face washing に移行し交尾動作は暫く休止する。すなわち，図2に見られる如く挿入後には一定時間の非交尾期がある。このことから，挿入後には交尾を抑制するメカニズムが働くと考えている研究者もある[77]。これに対し，マウントは何回か連続して生じることも多い。例えば，交尾経験の多い動物は挿入を伴わないマウントが生じると，休むことなくメスを追尾し交尾を行おうと試みる。再び挿入に失敗するとまた追尾する。このようにしてオスは挿入を実現しようとして何回もマウントのみを連続して行う。ペニスの挿入はメスが完全なロードシス姿勢を示した時にのみ可能となるので，もし，何らかの理由でメスの発情が不完全な場合にはロードシスも不完全となり，結果的に挿入を伴わないマウントが頻発する。マウントも射精に促進的に働くという説[47]もあるが，挿入を伴わない単なるマウントは射精達成の意義が薄いと思われる。挿入を伴わないマウントの頻度は経験の浅い動物で多いが，経験を積むにしたがって激減してくる。おそらく，交尾動作の円滑な遂行には学習が必要なのであろう。

射精後の性的不応期を“絶対”不応期と“相対”不応期に分けることができる[8]。絶対不応期は不応期の前半3/4を占め，この時期には交尾行動を促進する効果のある刺激を与えても効果がない[4]。相対不応期はのこりの1/4の期間で，この時期には刺激によって交尾行動を誘発することが可能である[3]。絶対不応期にオスラットは 22kHz の超音波を発声する[3]。この超音波の行動上の機能として，オスが交尾不可能な期間中メスを遠ざける働きをしていると考えられている[3]。その理由として，22kHz の超音波がラットの攻撃行動中に劣位のオスから発せられる[78]ことや，少し長い間オスが交尾行動を行わないと，発情したメスはオスの頸部や尾部を噛みつくことがあるという事実をあげることができよう。不応期以外にもオスとメスは超音波をコミュニケーションの手段として利用していることが報告されている[64]。

II 交尾行動に関係する感覚刺激

オスラットが交尾を開始するための必要条件のひとつは，同居しているメスラットが発情していることである。発情したメスラットは hopping や darting などの誘惑行動を示すが，

オスは何らかの方法でメスが発情していることを識別し，交尾行動を開始するものと思われる。その際，種々の感覚刺激が重要な役割を果していると考えられる。Beach[5] は，オスラットの嗅球吸引により嗅覚を，眼球摘出により視覚を，三叉神経切断により鼻・口唇・下顎の皮膚感覚を剝奪して行動への影響をしらべた。実験結果を総合すると，これら3つの感覚剝奪のどれ1つも単独では交尾行動に有意な影響を及ぼさず，2つないしは3つの感覚を同時に剝奪した時にはじめて交尾行動が生じなくなることがわかった。とくに，交尾経験をもつ動物の場合には，3つの感覚を同時に剝奪したときにのみ交尾行動が消失した。この結果から，交尾行動の発現を単独で調節しうるような感覚モダリティーは存在しないことが示唆されるが，精密な行動観察から行動に特異的な作用を及ぼしうる感覚刺激を同定していく必要がある。ここではこれまでの知見を概観して，いくつかの感覚モダリティーについて交尾行動への関与の可能性を論じる。

1) 嗅覚

メスラットが交尾場面に同居してからのオスの行動の中で最も顕著なのはオスがメスの性器を嗅ぐことである。この行動はオスが実際にマウント行動を始めるまで頻発し，一旦挿入に成功すると明らかに減少する。メスの発情程度が低い時にはオスがメスの genital sniffing を行うと，メスはそれを避けるように移動することが多い。このような場合にはオスはメスの後を追い続けて genital sniffing を行う。オスがなかなか交尾を開始できない時には sniffing の頻度は増加する。こうした事実から，オスが交尾を開始するためにはメスの性器から発する匂いが重要な役割を果しているものと思われる。

しかし，前述した Beach の実験[5] が示すように，吸引による嗅球の除去は交尾行動の開始にあまり影響を及ぼさないといわれる。マウスやハムスターなどの他の齧歯類にくらべてラットの場合には嗅覚に依存する程度が低いのであろう[54]。

Heimer と Larsson[43] は交尾行動に及ぼす嗅覚刺激の効果を調べるため，交尾行動が活発なオスラットの嗅球を両側性に摘除した。その結果，交尾行動に一貫性がなくなり，交尾反応の潜時が延長し，テスト中の射精回数が減少して性的刺激に対する反応性が低くなる傾向を認めた。テストは術後数ケ月にわたって行われたが，回復の兆候は認められなかったという。嗅球の摘除は単なる嗅覚情報の欠損以外に他の効果をうみだすおそれがあるので，Larsson[53] は嗅上皮の破壊や，嗅球とそれより尾側の脳の間の線維を切断することによって嗅覚障害をおこしたが，嗅球摘除の場合と同様の変化が生じた。Larsson[54] は，嗅覚はオスラットの交尾行動の開始には重要な役割を果しているが，一旦交尾行動が始まるとその維持にはあまり重要でなくなると考えている。

交尾経験のあるオスは受容的なメスの匂いを特に好むという[19,85]。また，性的飽和に達したあと，相手のメスを新しいメスにとりかえると，オスの交尾行動が回復するという Cool-

idge 効果が知られているが，この時にもメスの匂い刺激が重要な役割を演じているらしい[36]。ラットではマウス[33]，ハムスター[24]で指摘されているような交尾行動に特に関係する匂い物質は同定されていないが，メスの性器から発する匂い刺激がオスの興奮レベルを引き上げ交尾行動の引き金となっているものと推測される。

オスの交尾に特に重要な部位である内側視索前野が嗅球と密接な連絡をもつことの意義が指摘され，嗅覚刺激の役割が示唆されている[43]。実際，嗅球や内側視索前野のニューロンの中には発情したメスの尿の匂いに反応するものがあるという[71]。

2) 視覚

ラットは夜行性の動物であり1日のうちで暗期に性的活動性が高まる[28]。しかし，交尾経験のある動物は強い光に晒されても暗黒中と同程度の交尾行動を示す[48]ので，光刺激が交尾行動に抑制的に働くとは考えにくい。これに対して経験のない動物の場合には，交尾のテスト場面の照明をより暗くすることによって交尾行動が始まることを我々は観察しているので，光刺激の除去が動物の活動性上昇に何らかの役割を果しているものと思われる。

実際の交尾行動中には発情メスラットは hopping や darting, ear wiglling などの誘惑行動を示すが，これらのメスの行動はオスの行動を賦活する効果があると考えられる。メスの動きを捉えメスへ定位する際に視覚系が関与している可能性があるが，実験的な証拠は未だ得られていない。

3) 聴覚

齧歯類の社会的行動に超音波が使われていることを示す実験事実が現在までに蓄積されてきている[81]。ラットの交尾行動の場合には前述したように，射精後の不応期に発する 22kHz の超音波[3] が注目されてきた。最近 McIntosh と Barfield[64] はそれより高い周波数の超音波が交尾行動の際に発射されることを報告している。オスは交尾行動中に 40—60kHz の超音波を発し，しかもマウントや挿入が生じる直前に群発するという。また，射精潜時が短い動物はメスを導入してから超音波発声までの潜時が短く，射精潜時が長い動物は超音波発声潜時が長いことが明らかにされている。これらの結果から，McIntosh らは 40—60kHz の超音波はオスの性的覚醒水準を反映すると結論している。ラットの場合，交尾に際して超音波を発するのがオスであり，この刺激がメスの行動を修飾していると思われる。しかし，オスにとって聴覚刺激が交尾行動にどのような関わりをもつのかという点についてはほとんど研究がなされていない。未経験のオスでは聴器の破壊は交尾行動に影響しないという[54]。

4) 触覚刺激

メスラットがオスのマウントに対して示すロードシス行動は，オスが前肢で触診するメスの脇腹や，オスの下半身が接触する臀部，会陰部などへの触覚刺激が引き金となって生じる定型的な反射である[51]。これに対して，オスが交尾行動中に示す性器反射のメカニズムにつ

いては不明な点が多い。前述した如く，オスラットは射精までに何回かの挿入を必要とするが，挿入に成功するためには何らかの触覚刺激によるフィードバックが必要であると思われる。

実際，亀頭の外科的除去[7]，陰部神経の切断[23]，亀頭への局所麻酔剤適用[1,18]などにより，ペニスからの上行性インパルスを減少させると，交尾行動に障害が生じる。例えば，挿入を伴わないマウントの回数が急増し，射精が遅延する。これはオスがペニスをメスの膣口へ正しく定位できないためではなく，ペニスの勃起が不完全なためである[18]といわれる。従って，挿入に必要なペニスの定位はペニス以外からの触覚刺激に依存している可能性が高い。また，ペニスの触覚を除去しても射精が可能であるとの報告[23]があるが，これは射精に必要な感覚刺激がペニス自体に発するのではないことを示している。性器反射に必要な感覚刺激の起原をペニスに求めるのは当然のこととして，今後ペニス以外の部分の触覚刺激の役割についても研究が必要であろう。

5) 非特異的刺激

上に述べた交尾行動に関係深いと思われる特異的刺激以外にも，オスラットの交尾行動を修飾する非特異的刺激が存在する。老年のラット（20～24ケ月令）は若年のラット（5～6ケ月令）に比べて交尾活動が弱いが，実験者が繰り返しオスを手にとり再び交尾場面におろすという操作を1分間に2回程度続けて行うと，老年ラットは若年ラットとほとんど変らない交尾行動を示す[52]。オスの背中や尾へ軽い電気ショックを与えたり，テールピンチを行うと，性的に不活発な動物でも交尾が解発されることがある[4,14,76]。これらの刺激はオスの覚醒レベルを上げる働きをしていると考えられている。

Ⅲ　オス型交尾行動と性ホルモン

オスの交尾行動は精巣の間質細胞から分泌されるテストステロンに依存している。さまざまな動物種でオスに去勢を行うと，交尾行動が減弱したり消失したりすることが知られている[54]。成熟オスラットを去勢すると射精潜時が延長し，動物によっては射精に至らないものが出てくる[6,86]。去勢の影響はまずはじめに射精に及ぶ。挿入も射精の障害と同時，あるいはやや遅れて消失し[25,62]，単なるマウントや genital grooming は最もあとまで残るという[62]。しかし，去勢後の交尾行動の消失パターンには大きな個体差がある。Davidson[25] によれば，去勢後8週めに射精に至った動物が全体の10%を占めたと報告し，Bloch と Davidson[12] によれば，去勢から6ケ月経っても射精を示す動物がみられたと述べている。このように，去勢によっても交尾行動がある程度維持されるという知見は，オスの交尾行動の発現にテストステロン以外の要因が関与していることを示唆する。例えば，去勢前の交尾経験

の有無により去勢後の交尾行動に相違がみられる可能性がある。この問題をしらべた Larsson[54] によると，去勢後1回めのテストでは交尾経験のある動物の3/4が射精に至ったのに対し，交尾経験のない動物は1匹も射精を示さなかった。しかし，去勢後15日のテストでは交尾経験のある動物もない動物も同程度の交尾反応率を示した。この知見から，去勢以前の交尾経験はラットにおいては去勢後のオス型交尾行動の維持にさほど重要ではないと考えられる。

去勢による行動上の変化と平行して生ずるのが性器の形態的な変化である[9,72]。亀頭の重量と体積が減少し，亀頭上皮乳頭が萎縮する。去勢オスラットが挿入を伴わないマウントを数多く示し，射精潜時が延長する原因のひとつにこれらの形態的な変化をあげることができよう。

思春期以後に去勢をうけたオスラットにテストステロンを投与すると，一旦消失した交尾行動が回復する[8]。去勢の場合とちょうど反対に，マウントがはじめに回復し，数日遅れて挿入と射精が回復するという。テストステロン投与量をふやすと，マウント潜時，挿入潜時が短縮し，射精潜時や不応期も短くなる。ただし，これらの効果はテストステロン投与後すぐ現れるのではなく，数日のちに現れてくる。したがって，交尾行動の回復はテストステロンが交尾行動発現に関わる神経メカニズムに直接作用して生じるわけではないと考えられる。

オスの去勢による交尾行動の消失や，去勢後のテストステロン投与による交尾行動の回復は，オス型交尾行動にテストステロンがある程度本質的な役割を果していることを示唆する。精巣で作られたテストステロンは全身循環を介して標的器官に達し交尾行動を誘発すると考えられる。ここではテストステロンの代謝の面からその作用について述べる。

テストステロンが作用を及ぼす時，標的細胞内で別の物質に転換されてから受容体に結合することがほぼ確実になっている[54]。すなわち，5α 還元酵素によりジヒドロテストステロンに転換されるか，芳香化酵素によりエストラジオールに転換される（図3）。ジヒドロテストステロンは生殖器の細胞の増殖をひきおこす上で重要なことが既に知られているが[57,91]，問題はどちらの物質が中枢神経系で交尾行動を誘発する効果をもつのかという点にある。メスラットの発情行動を誘発するには，一般にエストロゲンが用いられるが，芳香化可能なアンドロゲン（例えばテストステロン）をメスラットに投与してもロードシスが誘発される[11]。これに対し，芳香化不能なアンドロゲンをメスラットに投与しても発情行動が現れないことから，テストステロンはメスラットの脳内ではエストラジオールに転換されてからロードシス行動を誘発すると考えられている[11]。去勢オスラットにジヒドロテストステロンを投与しても大量に与えないかぎり，交尾行動を回復させることはない[84,90]。一方，エストラジオールは去勢オスラットの交尾行動を回復する効果があることが知られている[2]。テストステロ

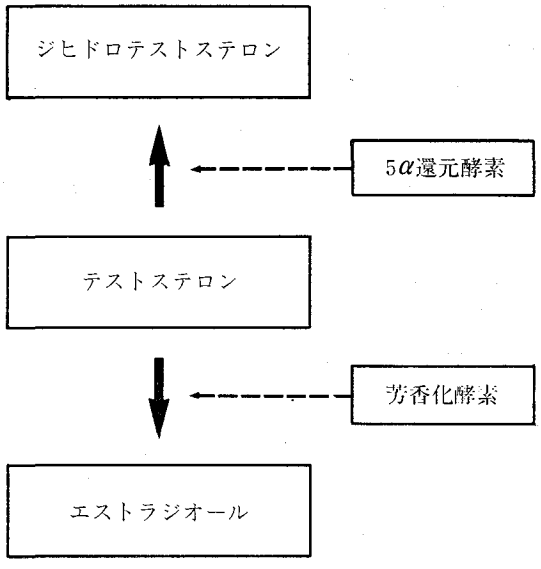


図3　テストステロンの代謝。(説明は本文)

ンの芳香化阻害剤を用いると，去勢オスラットにテストステロンを投与しても交尾行動は回復せず，エストロゲンを追加投与した時にはじめて交尾行動が現れることから，オスラットの場合，交尾行動発現にはテストステロンの芳香化が必要であると考えられている[21]。

オスラットの交尾行動を賦活するのに必要なエストラジオールの量はメスのロードシス誘発に必要な量に比べてはるかに高い。このことはオスの交尾行動を賦活する時に，エストラジオールが単独で効果をもたらすのではなく，他の要因と協同して作用を発揮する可能性を示唆する。Larsson ら[55]はこれを検証するために，単独投与した場合にはいずれも去勢オスラットの交尾行動を誘発しない閾値下量のエストラジオールとジヒドロテストステロンを複合投与したところ，完全な交尾行動が現れることを見出した。このように，テストステロンがオスの交尾行動を誘発する際に，1つは芳香化してエストラジオールとなり，他方は 5α還元型のジヒドロテストステロンとなって両者が協同してはじめて効果が生じると考えられる。

それではこれらのホルモンが行動に影響する時，一体脳のどの部位へ作用するのであろうか。Fisher[35] はテストステロンの結晶を視索前野へうえこんで行動への影響をしらべた。内側部へ移植すると養育行動が誘発され，外側部へ移植すると交尾行動が誘発されたという。Lisk[58,59] は脳内のさまざまな部位に微量テストステロン結晶をうえこんだが，去勢オスラットの交尾行動回復効果があったのは視索前野—視床下部前部へのうえこみの場合に限られていた。この知見はその後 Johnston と Davidson[49] によって確認されているが，同じ視索

前野—視床下部前部に芳香化しないジヒドロテストステロンをうえこんでも僅かな促進効果が見られたにすぎない。これに対し，Christensen と Clemens[20] はこの部位へエストラジオールを移植するとテストステロンと同等もしくはそれ以上にオスの交尾行動を促進する効果があることを示した。これらの知見から，視索前野—視床下部前部にはテストステロンまたはエストラジオールに感受性をもつ細胞が存在し，オスの交尾行動発現に重要な役割を果していることが示唆される。

ステロイドホルモンの脳内取り込み部位に関して Sar と Stumpf[79] はオートラジオグラフィー法を用いた観察を行った。去勢成熟オスラットにトリチウムでラベルしたテストステロンを注入したのち，放射性活性をしらべたところ，視索前野，視床下部腹内側核，扁桃体，海馬などが高く標識された。トリチウムラベルエストラジオールもこれと良く似た分布を示したが，必ずしも同一ではなかった。内側視索前野ではどちらのステロイドによっても細胞が標識されることが分ったが，これはテストステロンがエストラジオールに転換される可能性を示唆する。また，テストステロンの芳香化酵素活性が高い部位は，テストステロン及びエストラジオールの取り込みが高い視索前野—視床下部前部と一致していることが明らかにされている[73]。

このようなさまざまな知見から，ラットのオス型交尾行動は視索前野—視床下部前部の細胞でテストステロンがエストラジオールに転換され，一方末梢の生殖器ではテストステロンがジヒドロテストステロンに転換されて両者の協同作用によって解発されるものと思われる。しかし，去勢後にも交尾行動がある程度維持される[12,25]こと，実際の交尾行動中にテストステロンの血中濃度をしらべると交尾行動時に特異的な変化が見られない[50]ことなどからテストステロンの交尾に及ぼす影響については今後さらに検討が必要である。

Ⅳ　オス型交尾行動の神経性調節

1）脳破壊及び電気刺激の効果

オスラットの交尾行動発現に重要な役割をもつ部位は，既に述べたようなアンドロゲンに対する感受性の高い部位と一致すると思われるが，ここでは，テストステロンの取り込みが高い内側視索前野がオスラットの交尾行動にどのような役割を果しているのかを破壊法及び電気刺激法を用いて得られた結果から検討する。

交尾行動が性ホルモンに依存しており，性ホルモンの分泌が下垂体から分泌されるホルモンに依拠しているという事実は，下垂体と密接な連絡をもつ視床下部が交尾行動に重要な役割をもつことを示唆している。当然，多くの研究者が交尾行動と視床下部の関係に着目した。

オスラットのオス型交尾行動に関して，視床下部の役割を体系的にしらべた Heimer と Larsson[42] は下垂体との連絡が密な隆起部を除いて，視床下部のあらゆる領域にわたって細かい破壊を行い，オス型交尾行動に及ぼす影響をしらべた。その結果，内側視索前野—視床下部前部を完全に破壊するとオス型交尾行動が消失し，テストステロンを投与しても交尾行動が回復しないことが分った。また，破壊によって性器の萎縮が生じることはなかった。部分的にこの部位が破壊された場合には，その破壊の場所によらず交尾行動が一時的に抑制される場合があった。内側視索前野—視床下部前部より外側の視索前野が破壊された時には交尾行動にほとんど影響が現れなかった。内側視索前野—視床下部前部を破壊するとオスラットの交尾行動が抑制されるという知見は他の研究からも支持された[29,37,60]だけではなく，この領域が他の哺乳類[74,75]は勿論，鳥類[66]，両棲類[80]，魚類[26]においてもオス型交尾行動の発現に非常に重要であるという知見と一致する。

破壊実験で得られた知見は内側視索前野—視床下部前部の電気刺激実験からも支持される。Vaughan と Fisher[89] はオスラットの視床下部に電気刺激を行うと交尾行動が非常に増強される部位のあることを初めて報告した。その後 Van Dis と Larsson[88]，Malsbury[63]，Merari と Ginton[65] などにより，内側視索前野—視床下部前部が刺激された時に交尾行動の劇的な昂進が見られる場合のあることが明らかにされている。花田と下河内[38]は図4に示すように，内側視索前野の電気刺激を30秒毎にオン，オフしたところ，マウントや挿入などの交尾動作が刺激オンの期間に集中して生ずる，いわゆる stimulus-bound copulation を観察した。内側視索前野の刺激は射精潜時や不応期の短縮，射精までの挿入回数の減少をもたらし，交尾行動を促進する効果がある。種によっては内側視索前野の電気刺激によりペニスの勃起が生じるものもある[74,75]。

破壊実験及び電気刺激実験の結果は，内側視索前野—視床下部前部がオスの交尾行動発現に決定的な役割を果していることを示唆する。また，この部位はテストステロンの取り込みが高い部位であり[79]，去勢オスラットの内側視索前野に微量テストステロンをうえこんだ時にのみ交尾行動が回復する[58,59]ことから，この部位には交尾行動の発現に必要な神経情報とホルモン情報が収束している可能性が高い。そこで問題となるのが，内側視索前野にはどのような経路から交尾行動に関係する神経情報が送りこまれるのかという入力側の問題と，内側視索前野で処理された情報がどの脳部位に送られて最終的に行動として現れてくるのかという出力側の問題である。これらの問題を解くために解剖学的に内側視索前野と連絡をもつ部位の破壊効果がしらべられている。

内側視索前野は分界条を経由して扁桃体と連絡をもつ[69]。扁桃体の両側性破壊により，ラットの交尾行動に一過性の変化が生じた[10]。手術直後には交尾間隔と不応期が延長したが，4週めには術前のレベルに回復したという。扁桃体は基底外側部と皮質内側部に大別され，

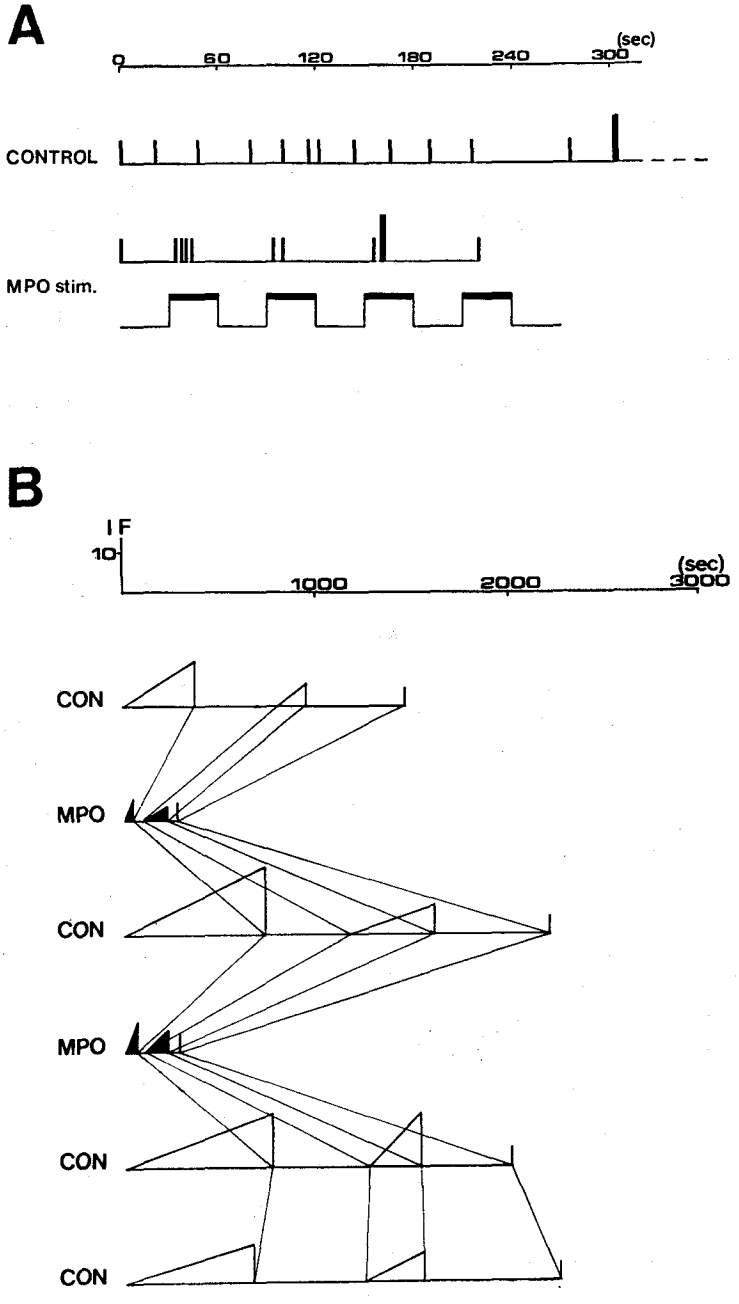


図4 内側視索前野電気刺激によるオスラットの交尾行動の促進[88]。
A. 内側視索前野（MPO）刺激オンの期間中に交尾動作が集中して生じている（stimulus-bound copulation）。
B. 刺激を与えないコントロール（CON）に比べて，MPO 刺激時（MPO）には交尾行動の各指標が著明に減少している。

後者は嗅球より連絡をうける[56]。Giantonio ら[37]はこの2つの部分を別々に破壊し，その効果をしらべた。皮質内側部破壊動物は性的飽和に至るまでの射精回数が減少したが，基底外側部破壊動物はなんら影響をうけなかった。扁桃体皮質内側部破壊は，射精に達するまでの挿入回数を増加させるという報告[40]がある。これと同じ効果が分界条床核の破壊の場合にもみられた[31]。この破壊では射精に至らない動物がでてくる。内側視索前野と扁桃体の連絡を考慮にいれてこれらの知見を解釈すると，分界条を経由するルートは内側視索前野からの出力情報を運ぶのではなく，扁桃体からの情報を内側視索前野へ送りこんでいるものと考えられる。しかも，扁桃体の皮質内側部の破壊のみが交尾行動に抑制的な影響を与えることは，嗅球からの情報を受取った皮質内側部が内側視索前野へなんらかの促進的な情報を送りこんでいるのではないかと解釈できる。分界条床核の破壊が扁桃体皮質内側部の破壊と同じ効果をもたらすことがその証拠であろう。

交尾行動に本質的な内側視索前野への入出力経路を同定する試みとして，Szechtman ら[87]は内側視索前野の吻側，尾側，背側，外側のナイフカットを行い，その効果をしらべた。吻側，尾側のカットは交尾行動に影響せず，外側カットは交尾の開始を妨害した。外側カットにより内側視索前野と内側前脳束との連絡が絶たれたためであると彼らは考えている。背側カットは内側視索前野と扁桃体あるいは海馬との連絡を絶つことにより交尾行動の実行に障害が生じると結論している。内側視索前野と内側前脳束との関係は特に重要で，内側視索前野からの情報が内側前脳束を経由して下位脳幹に伝えられ交尾行動が発現することを示唆する知見[44]が得られている。内側前脳束の電気刺激は射精潜時と不応期の短縮，射精に至るまでの挿入回数の減少をもたらし，オス型交尾行動を促進する[15,16,30,61]。しかし，内側視索前野刺激時に見られるほど劇的な促進効果はない。内側前脳束を破壊するとマウント潜時や射精潜時が延長し，交尾行動が減退する[17]。一側の内側視索前野と他側の内側前脳束を組み合せて破壊すると，両側の内側視索前野を破壊した時と同じく交尾行動が抑制される[44]。これらの知見から，内側視索前野はその外側を通る内側前脳束を経由して交尾行動に影響を及ぼしていることが示唆されるが，内側前脳束は下行性線維も上行性線維も含んでいるため，どちらの成分が交尾行動と関係しているかを特定するのは困難である。最近，Brackett と Edwards[13] は内側前脳束を介して内側視索前野と連絡のある中脳被蓋に着目し，一側の内側視索前野と他側の中脳被蓋を破壊した時に両側の内側視索前野が破壊された時に匹敵する重篤な障害が交尾行動に現れることを見出した。おそらく，内側視索前野からの情報が中脳被蓋で遮断されたためであろう。

上に述べたように，内側視索前野はオスラットの交尾行動を促進する系のかなめであると考えられる。これに対して，中枢神経系には交尾行動を積極的に抑制する系が当然存在するであろう。中脳と間脳の接合部を広範に損傷すると，オスの交尾行動が非常に促進される[41]。

オスは少数回の挿入後，短い潜時で射精に達し，不応期も極端に短縮する。吻側中脳の部分的な破壊により，これと同じく交尾行動が促進するが，これは中脳からの上行性カテコールアミン作動性経路の遮断と関係しているという[22]。しかし，この抑制メカニズムについての詳細は今後の研究に委ねなければならない。

2)　オスラット交尾行動中の内側視索前野ニューロン活動

内側視索前野の破壊や電気刺激によって生じる行動上の変化から，オス型交尾行動に関するこの部位の機能が推定されてきた。これまでの知見を総合すると，内側視索前野はオスラットの交尾行動発現に必要不可欠な神経要素を含んでいることがほぼ確実になっている。しかし，実際の交尾行動に際して内側視索前野がどのように働いて交尾行動が生じてくるのかという点についてはほとんど知られていない。この問題を解くためのひとつの有効な方法として，交尾行動中にその遂行を妨げることなく脳内のニューロン活動を記録する方法が考えられる。内側視索前野がオスの交尾行動に必須の部位であるとしたら，交尾行動の過程で特異的に活動変化するニューロンを捉えることができるであろう。このような観点から Hanada と Shimokochi[39], Horio ら[46] はオスラットの内側視索前野に予め慢性記録用電極をうえこみ，交尾行動中にマルチユニット活動を記録し，行動との対応関係の有無を分析してきた。

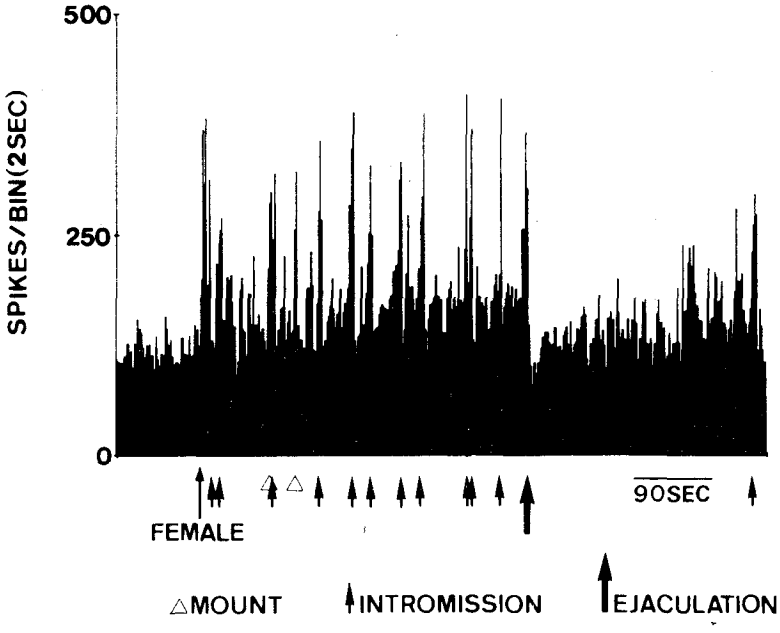


図5　オスラット交尾行動中の内側視索前野マルチユニット活動。横軸は時間，縦軸は2秒間のスパイク発火数を示す。説明は本文。（Horio. in preparation）

図5はメス導入前から第2シリーズの最初の挿入までの内側視索前野のニューロン活動の変化を示している。既に述べた如く，発情したメスラットを導入すると，オスは挿入，マウントを間欠的に繰り返し，やがて射精に達する。射精後は性的不応期が4.5分間続き，その後再びメスを追尾し，挿入，マウントを開始する。このような交尾行動中の内側視索前野のニューロン活動には次のような特徴がみられた。

メス導入前とそれ以後のニューロン活動を比較すると，メス導入前には発火頻度が100/2秒と比較的低いが，メスを導入してから射精が生じるまでは放電数が高いレベルを維持する。第2の特徴は，オスがメスを追尾し挿入，マウントが生じる時に一過性に発火頻度が2倍以

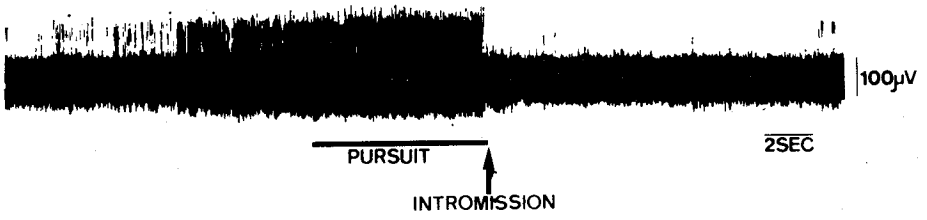


図6 交尾行動中のオスラットの内側視索前野ニューロン活動。
メスを追尾する（下線）約4秒前からスパイク発火数が急激に増加し，挿入を伴うマウント（矢印）の直前まで持続する。（Horio, in preparation）

上に増加することである。図6には1回の追尾—マウント行動に伴う内側視索前野ニューロン活動の変化を示したが，オスがメスを追尾する以前から発火頻度が高まり，マウントが生じるまで続いている。このように，オスがメスを追尾する時には，その直前から発火頻度が増加し，追尾中ずっと高いレベルを保ち，マウント，挿入が生じると以前のレベルに戻る。第3の特徴は射精が生じたあとにみられる変化で，射精直後に発火数が著明に減少し，不応期の間比較的低い発火レベルを保つ。次のシリーズに近づくと発火数がやや増加してくる。このように，内側視索前野のニューロン活動と交尾行動の発現には高い相関がみられたが，ニューロン活動の変化パターンから，この部位は交尾行動の少くとも2つの側面に関係していることが推測される。メス導入から射精まで内側視索前野ニューロンが持続的に高い発火数を示したことは，この部位が交尾行動の開始と維持に関与していることを示唆する。また，追尾に先行して内側視索前野のニューロン活動が高まることは，この部位が交尾の際の運動に関係するのではなく，交尾に駆り立てる動機づけに関係していることを表わすものであろう。

Oomura ら[88]はアカゲザルを使って性行動中に内側視索前野のニューロン活動をしらべているが，オスがメスを呼び寄せる期間に特異的に活動変化するニューロンを見出し，これがオスの動機づけと関係していることを示唆している。

3)　急性実験による内側視索前野ニューロンの同定

破壊実験，刺激実験，ホルモン留置実験などの成績と，慢性電気活動記録実験の結果を総合すると，内側視索前野はオスラットの交尾行動の開始と維持に重要な機能を果していると考えられる。しかし，内側視索前野は単にオスの交尾行動に関係するだけではなく，体温調節[67]，飲水行動[32]など他のホメオスタティックな行動にも関係するので，オス型交尾行動発現メカニズムを知るためには，その中から交尾行動に関係するニューロンを同定し，生理学的特性を明らかにする必要がある。

動物の動きを拘束せずに，すばやい動作が連続して生じる交尾行動中に，脳の深部に位置し，しかも細胞体の小さなニューロンが多い内側視索前野から単一ニューロン活動を安定して記録することは甚だ困難である。先に述べた慢性記録の場合には複数個のニューロン活動を比較的太い電極によって同時に記録しているので，どのニューロンが交尾行動に対応してその活動が変化するのかを特定することは難しい。そこで我々は記録が比較的容易な急性実験において交尾行動に関係するニューロン同定の試みを行っている。急性実験では動物を麻酔しているため，実際の交尾行動は当然起らない。我々は，交尾行動に関係するニューロンを特定するために，交尾行動に関係の深い感覚刺激を与えて応答をしらべる方法と，交尾行動に必要な性ホルモンに対する感受性をしらべる方法を採用した。この2つのアプローチによって交尾行動の発現に直接関与するニューロンを同定できるとは限らないが，スクリーニングは可能である。内側視索前野でどのような性質のニューロンがこれらの刺激やホルモンに応答するのかをしらべることにより，所期の目的に到達する道が開けるものと思われる。

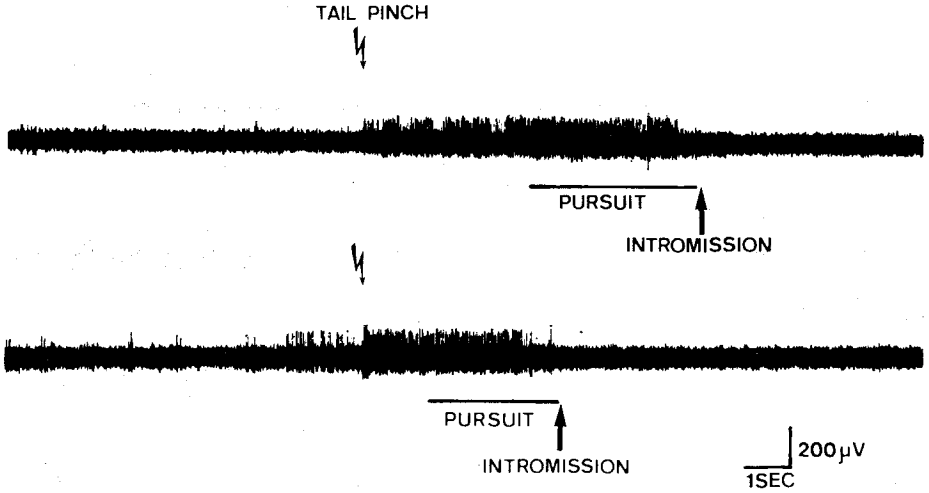


図7　テールピンチによる追尾―マウント行動の誘発と内側視索前野のニューロン活動。テールピンチを行うと発火数が増加し，追尾中（下線）も引き続き持続したのち，挿入を伴うマウント直前から発火数が減少した。

a．テールピンチの効果

交尾行動の発現に種々の感覚刺激が重要な役割を果していることについては前述した。そのなかでテールピンチや皮膚への軽い電気ショックはオスの交尾行動を促進する効果のあることが知られている[4,14,76]。実際，オスの交尾行動が不活発な時に，発情したメスがオスの尾部や頸部を噛みつき，その刺激によってオスが交尾を開始する場合がしばしば観察される。図7は慢性実験の記録例であるが，この動物はメスを導入するとメスの会陰部を嗅ぐなどメスへ関心を向けるものの実際のマウント行動が始まらない，性的にやや不活発なオスであった。実験者がテールピンチを行うと，このオスはすぐにメスを追尾し，挿入を伴うマウントが生じた。内側視索前野のマルチユニット活動はテールピンチを行うと急増し，挿入が生じる前までその状態を維持した。挿入が生じるとほとんど発火活動が停止した。テールピンチで誘発された追尾から挿入に至るニューロン活動の変化パターンは，活発なオスで見られる追尾―マウント行動に伴う内側視索前野のニューロン活動パターンと類似している。このこ

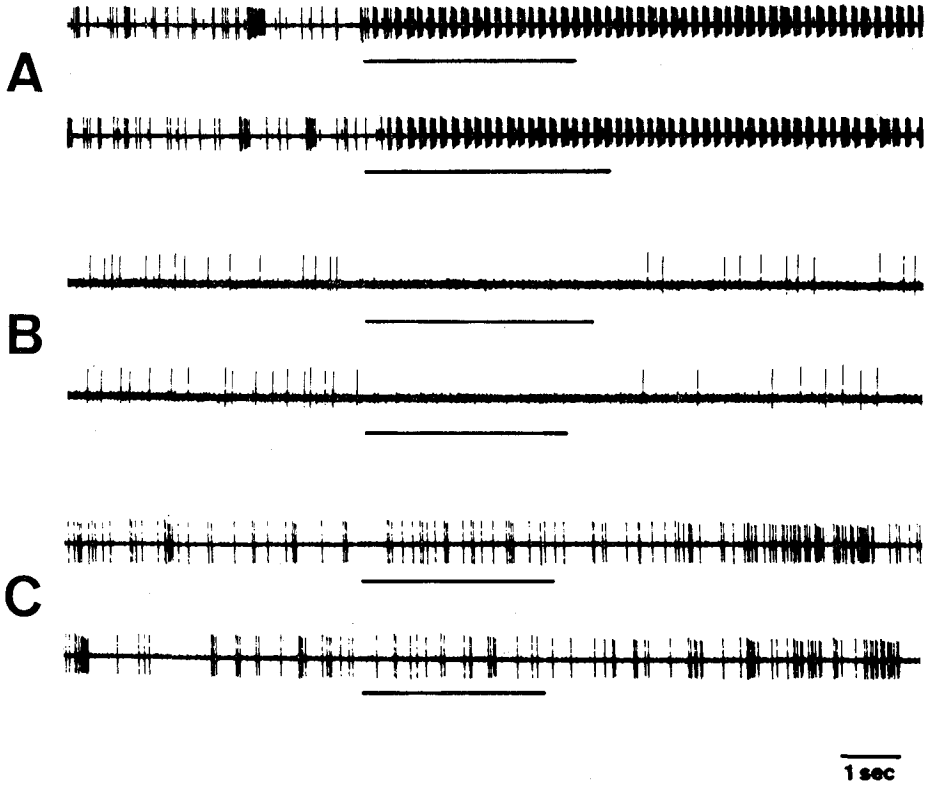


図8　内側視索前野単一ニューロンに及ぼすテールピンチの効果。テールピンチの期間は下線で示した。A．興奮性ニューロン，B．抑制性ニューロン．C．無反応性ニューロン。

とから，追尾—マウント行動が生じるためには，内側視索前野のニューロン活動が増加する必要があると考えられるが，不活発な動物の場合にはテールピンチが内側視索前野ニューロン活動を増加させる役割を果しているように思われる。我々はこの点に着目し，急性実験下で内側視索前野の単一ニューロンに及ぼすテールピンチの効果をしらべた[83]。

図8にテールピンチによって発火頻度の増加した興奮性ニューロン，テールピンチによって発火頻度の減少した抑制性ニューロン，刺激によって発火数に変化のみられなかった無反応性ニューロンの記録例を示した。本実験では総計92個のニューロンを内側視索前野において記録したが，興奮性ニューロンは17個（18.5%），抑制性ニューロンは18個（19.6%）でほぼ同数であった。のこりの57個（62.0%）は無反応であった。反応性のあるニューロンのなかにも大別して発火頻度の変化が刺激終了後も持続するものと，テールピンチ期間だけ発火頻度が変化するものがみられた。図9には内側視索前野で記録したこれらのニューロンの自発発火頻度をもとに分類したヒストグラムを示した。自発発火頻度が低いものが多く，しかも1/秒未満のものが20個（21.7%）を占めた。反応性のあるニューロンの自発発火頻度も低いものが多く，全体の傾向とほぼ一致し，一定の特徴はなかった。この実験から，オスラットの交尾行動を促進する効果をもつテールピンチ刺激の情報が内側視索前野に到達していることが明らかとなった。テールピンチに興奮性応答を示したニューロンは，慢性実験でみられたテールピンチによる追尾—マウント行動の誘発になんらかの役割を演じている可能性が高いものと思われる。しかし，テールピンチの情報がどういう経路でこの部位に達しているのかについては現在のところ不明である。今後，これらのニューロンが他の脳部位とどのような神経連絡をもっているのかをしらべていく必要がある。

b．テストステロンの効果

交尾行動に関係するニューロンを同定するもうひとつの方法は，オス型交尾行動に必要なテストステロンに対するニューロンの応答をしらべる方法である。内側視索前野は既に述べたようにテストステロンの取り込みが高いばかりでなく，この部位を破壊してしまうと，たとえテストステロンを投与しても交尾行動が回復しないことから，内側視索前野にはテストステロンに感受性をもつニューロンが存在し，それが直接あるいは間接的に交尾行動の発現を調節するメカニズムに影響を及ぼしているのであろう。内側視索前野にテストステロンに対して応答変化するニューロンが存在することはいくつかの研究にみられるが[71,92]，我々はテストステロンに対する内側視索前野ニューロンの応答とその神経連絡について実験的検討を行っている。テストステロンの取り込みが高い部位は分界条とほぼ一致する[79]ことが知られているので，本実験では分界条を介して内側視索前野と連絡のある扁桃体皮質内側部の刺激によって電気生理学的に内側視索前野ニューロンの分類を行い，扁桃体との連絡の有無とテストステロンに対する反応様式について解析した[84]。

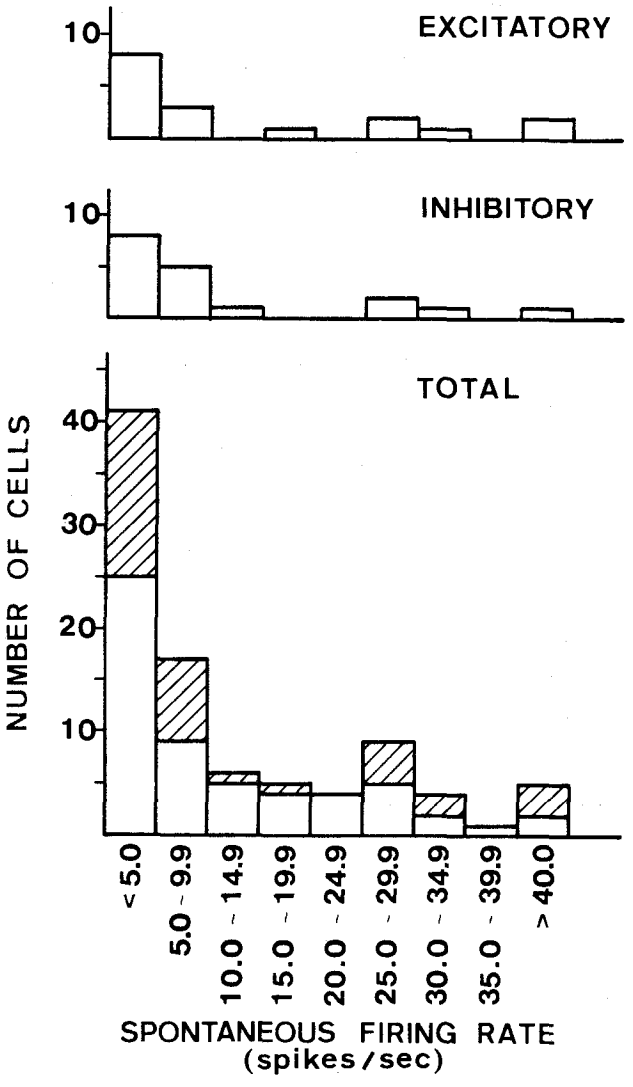


図 9　内側視索前野ニューロンの自発発火頻度の分布。
上段はテールピンチにより興奮性応答を示したニューロン，中段は抑制性応答を示したニューロン，下段は無応答を含む記録し得た全ニューロンを示した。
下段の斜線部はテールピンチに応答したニューロン（興奮，抑制とも）を示す。

記録した34個の内側視索前野ニューロンのうち扁桃体皮質内側部刺激に応答したものは13個であった。これらはすべて順向性の応答を示し，潜時は 10 msec から 70 msec のものが多く，長いものは 150 msec に及んだ。図10はその1例を示す。扁桃体皮質内側部刺激に応答しなかった内側視索前野ニューロンは，テストステロン投与により発火頻度が増えるもの，

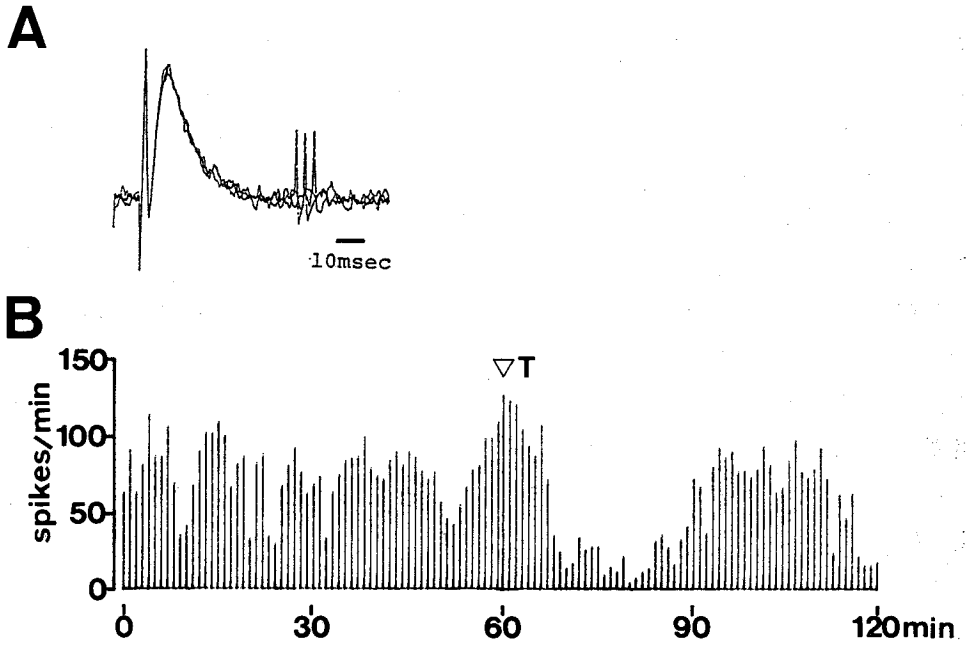


図10　A．扁桃体皮質内側部刺激による内側視索前野ニューロンの順向性応答，潜時約60～70msec に順向性スパイク電位がみられる。（3回重ねがき）．
B．Aと同一ニューロンに対するテストステロン投与の効果。60分の時点（▽Tで示した）でテストステロンを腹腔内投与すると，その後発火頻度の減少がみられた。

減るもの，変らないものがほぼ同数を占めた。これに対し，扁桃体皮質内側部刺激に応じる内側視索前野ニューロンでテストステロン投与によって発火頻度が増えたものはわずか1個にすぎなかった。テストステロンにより発火頻度が減るものとテストステロンに応答しないものは同数であった。実験例数が少く未だ断定できる段階ではないが，扁桃体皮質内側部から興奮性入力をうける内側視索前野ニューロンはテストステロンを投与しても発火頻度が増加しないという傾向を認めることができる。本実験でみられたテストステロンに感受性をもつ内側視索前野ニューロンがいかに交尾行動発現に関与するかは基本的問題として残るが，オス型交尾行動の神経・内分泌メカニズムを知るためには，この部位におけるテストステロン感受性ニューロンの形態や神経連絡の詳細を明らかにしていく必要がある。

V　結　　論

本稿ではラットのオス型交尾行動と内側視索前野の関係についてこれまでの知見を展望した。

オスはなんらかの刺激を手掛かりとしてメスが発情していることを識別し交尾を開始する。一方，発情メスは単に受容的なだけではなく，積極的に誘惑行動を示すことによりオスの行動を賦活する。また，交尾行動中に超音波による雌雄間のコミュニケーションの可能性が示唆されている。このように，交尾行動の開始と維持には，雌雄間の相互作用が重要な役割を演じていると思われる。

オスラットを去勢すると交尾行動が消失すること，去勢オスラットにテストステロンを投与すると交尾行動が回復することから，オス型交尾行動の発現にはテストステロンが基本的な役割を果していることが示唆される。内側視索前野は脳内でもテストステロンの取り込みが高い部位で，しかもこの部位にテストステロンを微量移植した時にのみ去勢オスラットの交尾行動が回復するので，交尾行動発現に関係するテストステロンの中枢作用部位は内側視索前野であると考えられる。

一方，内側視索前野を両側性にすべて破壊してしまうと，性器の萎縮を伴わずにオス型交尾行動が消失する。また，この部位を電気刺激するとオス型交尾行動が促進する。さらに，内側視索前野にはオスの交尾行動に対応して特異的に活動変化するニューロンが存在する。これらの知見から，実際にオス型交尾行動を神経性に統御する部位として内側視索前野が重要な役割を担っていることが示唆される。

内分泌学的知見と神経生理学的知見はオス型交尾行動の発現にあたって内側視索前野が中心的な機能を果していることで一致する。おそらく，この部位でホルモン情報と神経情報の統合が生じているのであろう。内側視索前野はオス型交尾行動の最終共通路である[54]といわれているが，この部位の機能を特定するためには，性ホルモンとニューロンの相互作用メカニズム，交尾行動に関係するニューロンの同定とその線維連絡，神経伝達物質などについて多面的な研究が必要とされる。

文　　献

1) Adler, N. & Bermant, G. (1966) Sexual behavior of male rats: effects of reduced sensory feedback. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 61: 240-243.
2) Ball, J. (1937) Sex activity of castrated male rats increased by estrin administration. *J. Comp. Psychol.*, 24: 135-144.
3) Barfield, R. J. & Geyer, L. A. (1975) The ultrasonic postejaculatory vocalization and the postejaculatory refractory period of the male rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 88: 723-734.
4) Barfield, R. J. & Sachs, B. D. (1968) Sexual behavior: stimulation by painful electrical shock to skin in male rats. *Science*, 161:392-393.
5) Beach, F. A. (1942) Analysis of the stimuli adequate to elicit mating behavior in the sexually inexperienced male rat. *J. Comp. Psychol.*, 33: 163-207.
6) Beach, F. A. (1942) Male and female mating behavior in prepuberally castrated female

rats treated with androgens. *Endocrinology*, 31: 673-678.
7) Beach, F. A. & Holtz, A. M. (1946) Mating behavior in male rats castrated at various ages and injected with androgen. *J. Exp. Zool.*, 101: 91-142.
8) Beach, F. A. & Holz-Tucker, A. M. (1949) Effects of different concentrations of androgen upon sexual behavior in castrated male rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 42: 433-453.
9) Beach, F. A. & Levinson, G. (1949) Diurnal variations in the mating behavior of male rats. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 72: 78-80.
10) Bermant, G., Glickman, S. E., & Davidson, J. M. (1968) Effects of limbic lesions on copulatory behavior of male rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 65: 118-125.
11) Beyer, C. & Komisaruk, B. R. (1971) Effects of diverse androgens on estrous behavior, lordosis reflex and genital tract morphology in the rat. *Horm. Behav.*, 2: 217-225.
12) Bloch, G. J. & Davidson, J. M. (1968) Effects of adrenalectomy and experience on postcastration sex behavior in the male rat. *Physiol. Behav.*, 3: 461-465.
13) Brackett, N. L. & Edwards, D. A. (1984) Medial preoptic connections with the midbrain tegmentum are essential for male sexual behavior. *Physiol. Behav.*, 32: 79-84.
14) Caggiula, A. R. & Eibergen, R. (1969) Copulation of virgin male rats evoked by painful peripheral stimulation. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 69: 414-419.
15) Caggiula, A. R. & Hoebel, B. G. (1966) "Copulation-reward site" in the posterior hypothalamus. *Science*, 153: 1284-1285.
16) Caggiula, A. R. & Szechtman, H. (1972) Hypothalamic stimulation: a biphasic influence on copulation of the male rat. *Behav. Biol.*, 7: 591-598.
17) Caggiula, A. R., Antelman, S. M., & Zigmond, M. J. (1973) Disruption of copulation in male rats after hypothalamic lesions: a behavioral, anatomical and neurochemical analysis. *Brain Res.*, 59: 273-287.
18) Carlsson, S. G. & Larsson, K. (1964) Mating in male rats after local anesthetization of the glans penis. *Z. Tierpsychol.*, 21: 854-856.
19) Carr, W. J., Loeb, L. S., & Dissinger, M. L. (1965) Responses of rats to sex odors. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 59: 370-377.
20) Christensen, L. W. & Clemens, L. G. (1974) Intrahypothalamic implants of testosterone or estradiol and resumption of masculine sexual behavior in long-term castrated male rats. *Endocrinology*, 95: 984-990.
21) Christensen, L. W. & Clemens, L. G. (1975) Blockade of testosterone-induced mounting behavior in the male rat with intracranial application of the aromatization inhibitor, androst-1, 4, 6-triene-3, 17-dione. *Endocrinology*, 97: 1545-1551.
22) Clark, T. K., Caggiula, A. R., McConnell, R. A., & Antelman, S. M. (1975) Sexual inhibition is reduced by rostral midbrain lesions in the male rat. *Science*, 190: 169-171.
23) Dahlöf, L-G. & Larsson, K. (1976) Interactional effects of pudendal nerve section and social restriction on male rat sexual behavior. *Physiol. Behav.*, 16: 757-762.
24) Darby, E. M., Devor, M., & Chorover, S. L. (1975) A presumptive sex pheromone in the hamster: some behavioral effects. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 88: 496-502.
25) Davidson, J. M. (1966) Characteristics of sex behaviour in male rats following castration. *Anim. Behav.*, 14: 266-272.
26) Demski, L. S. & Knigge, K. M. (1971) The telencephalon and hypothalamus of the bluegill (*Lepomis macrochirus*): Evoked feeding, aggressive and reproductive behavior with representative frontal sections. *J. Comp. Neurol.*, 143: 1-16.
27) Dewsbury, D. A. (1966) A quantitative description of the behavior of rats during copulation. *Behaviour*, 29: 154-178.
28) Dewsbury, D. A. (1968) Copulatory behavior of rats—variations within the dark phase of the diurnal cycle. *Comm. Behav. Biol.*, 1: 373-377.
29) Dörner, G., Döcke, F., & Hinz, G. (1969) Homo- and hypersexuality in rats with hypothalamic lesions. *Neuroendocrinology*, 4: 20-24.

30) Eibergen, R. D. & Caggiula, A. R. (1973) Ventral midbrain involvement in copulatory behavior of the male rat. *Physiol. Behav.*, 10: 435-441.
31) Emery, D. E. & Sachs, B. D. (1976) Copulatory behavior in male rats with lesions in the bed nucleus of the stria terminalis. *Physiol. Behav.*, 17: 803-806.
32) Epstein, A. N., Fitzsimons, J. T., & Rolls, B. J. (1970) Drinking induced by injection of angiotensin into the brain of the rat. *J. Physiol. (Lond.)*, 210: 457-474.
33) Evans, C. M., Mackintosh, J. H., Kennedy, J. F., & Robertson, S. M. (1978) Attempts to characterise and isolate aggression reducing olfactory signals from the urine of female mice *Mus musculus L. Physiol. Behav.*, 20: 129-134.
34) Feder, H. H.(1971) The comparative actions of testosterone propionate and 5α-androstan-17β-ol-3-one propionate on the reproductive behaviour, physiology and morphology of male rats. *J. Endocrinol.*, 51: 241-252.
35) Fisher, A. E. (1956) Maternal and sexual behavior induced by intracranial chemical stimulation. *Science*, 124: 228-229.
36) Fowler, H. & Whalen, R. E. (1961) Variation in incentive stimulus and sexual behavior in the male rat. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 54: 68-71.
37) Giantonio, G. W., Lund, N. L., & Gerall, A. A. (1970) Effect of diencephalic and rhinencephalic lesions on the male rat's sexual behavior. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 73: 38-46.
38) 花田百造，下河内稔 (1982) 内側視索前野刺激による STIMULUS-BOUND COPULATION と性行動の促進. 脳研究会会誌，8：28-29.
39) Hanada, M. & Shimokochi, M. (1982) Facilitation of neural activity in the medial preoptic area during male copulatory behavior in rats. *Neurosci. Lett.*, suppl. 9: S66.
40) Harris, V. S. & Sachs, B. D. (1975) Copulatory behavior in male rats following amygdaloid lesions. *Brain Res.*, 86: 514-518.
41) Heimer, L. & Larsson, K. (1964) Drastic changes in the mating behavior of male rats following lesions in the junction of diencephalon and mesencephalon. *Experientia*, 20: 460.
42) Heimer, L. & Larsson, K. (1966/1967) Impairment of mating behavior in male rats following lesions in the preoptic-anterior hypothalamic continuum. *Brain Res.*, 3: 248-263.
43) Heimer, L. & Larsson, K. (1967) Mating behavior of male rats after olfactory bulb lesions. *Physiol. Behav.*, 2: 207-209.
44) Hendricks, S. E. & Scheetz, H. A. (1973) Interaction of hypothalamic structures in the mediation of male sexual behavior. *Physiol. Behav.*, 10: 711-716.
45) Horio. T., Shimura, T., & Shimokochi, M. (1984) Videotape analysis of the relationship between copulatory behavior and MPO neuronal activity in male rats. *J. Physiol. Soc. Japan*, 46: 415.
46) Horio, T., Hanada, M., Shimura, T., & Shimokochi, M. (1983) Mounting behavior and multiple unit activity in the medial preoptic area in male rats. *Neurosci. Lett.*, suppl. 13: S21.
47) Hård, E. & Larsson, K. (1968) Effects of mounts without intromission upon sexual behavior in male rats. *Anim. Behav.*, 16: 538-540.
48) Hård, E. & Larsson, K. (1968) Visual stimulation and mating behavior in male rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 66: 805-807.
49) Johnston, P. & Davidson, J. M. (1972) Intracerebral androgens and sexual behavior in the male rat. *Horm. Behav.*, 3: 345-357.
50) Kamel, F. & Frankel, A. I. (1978) Hormone release during mating in the male rat: time course, relation to sexual behavior, and interaction with handling procedures. *Endocrinology*, 103: 2172-2179.
51) Kow, L-M. & Pfaff, D. W. (1976) Sensory requirements for the lordosis reflex in female rats. *Brain Res.*, 101: 47-66.
52) Larsson, K. (1963) Non-specific stimulation and sexual behaviour in the male rat.

Behaviour, 20: 110–114.

53) Larsson, K. (1971) Impaired mating performances in male rats after anosmia induced peripherally or centrally. *Brain, Behav. Evol.*, 4: 463–471.

54) Larsson, K. (1979) Features of the neuroendocrine regulation of masculine sexual behavior. In: *Endocrine Control of Sexual Behavior*, (ed) C. Beyer, pp. 77–163. Raven Press, N. Y.

55) Larsson, K., Södersten, P., & Beyer, C. (1973) Sexual behavior in male rats treated with estrogen in combination with dihydrotestosterone. *Horm. Behav.*, 4: 289–299.

56) Leonard, C. M. & Scott, J. W. (1971) Origin and distribution of the amygdalofugal pathways in the rat: an experimental neuroanatomical study. *J. Comp. Neurol.*, 141: 313–330.

57) Liaõ, S. & Fang, S. (1969) Receptor-proteins for androgens and the mode of action of androgens on gene transcription in ventral prostate. *Vitamin Horm.*, 27: 17–90.

58) Lisk, R. D. (1962) Testosterone-sensitive centers in the hypothalamus of the rat. *Acta Endocrinol.*, (*Kbh*), 41: 195–204.

59) Lisk, R. D. (1967) Neural localization for androgen activation of copulatory behavior in the male rat. *Endocrinology*, 80: 754–761.

60) Lisk, R. D. (1968) Copulatory activity of the male rat following placement of preoptic-anterior hypothalamic lesions. *Exp. Brain Res.*, 5: 306–313.

61) Madlafousek, J., Freund, K., & Grofova, I. (1970) Variables determining the effect of electrostimulation in the lateral preoptic area on the sexual behavior of male rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 72: 28–44.

62) Madlafousek, J., Hliňák, Z., & Beran, J. (1976) Decline of sexual behavior in castrated male rats: Effects of female precopulatory behavior. *Horm. Behav.*, 7: 245–252.

63) Malsbury, C. W. (1971) Facilitation of male rat copulatory behavior by electrical stimulation of the medial preoptic area. *Physiol. Behav.*, 7: 797–805.

64) McIntosh, T. K. & Barfield, R. J. (1980) The temporal patterning of 40–60kHz ultrasonic vocalization and copulation in the rat (*Rattus norvegicus*). *Behav. Neural Biol.*, 29: 349–358.

65) Merari, A. & Ginton, A. (1975) Charateristics of exaggerated sexual behavior induced by electrical stimulation of the medial preoptic area in male rats. *Brain Res.*, 86: 97–108.

66) Meyer, C. C. & Salzen, E. A. (1970) Hypothalamic lesions and sexual behavior in the domestic chick. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 73: 365–376.

67) Nakayama, T., Hammel, H. T., Hardy, J. D., & Eisenman, J. S. (1963) Thermal stimulation of electrical activity of single units of the preoptic region. *Am. J. Physiol.*, 204: 1122–1126.

68) Oomura, Y., Yoshimatsu, H., & Aou, S. (1983) Medial preoptic and hypothalamic neuronal activity during sexual behavior of the male monkey. *Brain Res.*, 266: 340–343.

69) Palkovits, M. & Záborszky, L. (1979) Neural connections of the hypothalamus. In: *Handbook of the Hypothalamus, vol. 1. Anatomy of the Hypothalamus.* (eds.) P. J. Morgane & J. Panksepp, pp. 379–510, Marcel Dekker, N. Y.

70) Pfaff, D. W. (1980) *Estrogens and brain function.* Springer Verlag, N. Y.

71) Pfaff, D. W. & Pfaffman, C. (1969) Olfactory and hormonal influences on the basal forebrain of the male rat. *Brain Res.*, 15: 137–156.

72) Phoenix, C. H., Copenhaver, K. H., & Brenner, R. M. (1976) Scanning electron microscopy of penile papillae in intact and castrated rats. *Horm. Behav.*, 7: 217–227.

73) Reddy,V. V. R., Naftolin. F., & Ryan, K. J. (1974) Conversion of androstenedion to estrone by neural tissues from fetal and neonatal rats. *Endocrinology*, 94: 117–121.

74) Roberts, W. W., Steinberg, M. L., & Means, L. W. (1967) Hypothalamic mechanisms for sexual, aggressive, and other motivational behaviours in the opossum, *Didelphis virginiana. J. Comp. Physiol. Psychol.*, 64: 1–15.

75) Robinson, B. W. & Mishkin, M. (1968) Penile erection evoked from forebrain structures in *Macaca mulatta. Arch. Neurol.*, 19: 184-198.
76) Sachs, B. D. & Barfield, R. J. (1974) Copulatory behavior of male rats given intermittent electric shocks: theoretical implications. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 86: 607-615.
77) Sachs, B. D. & Barfield, R. J. (1976) Functional analysis of masculine copulatory behavior in the rat. *Advances in the Study of Behavior*, 7: 91-154.
78) Sales, G. D. (1972) Ultrasound and aggressive behaviour in rats and other small mammals. *Anim. Behav.*, 20: 88-100.
79) Sar, M. & 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.
80) Schmidt, R. S. (1968) Preoptic activation of frog mating behavior. *Behaviour*, 30: 239-257.
81) Sewell, G. D. (1967) Ultrasound in adult rodents. *Nature (Lond.)*, 215: 512.
82) 下河内稔，山口勝機，花田百造（1980）性行動と脳波．代謝 Vol. 17 臨時増刊号，191-198.
83) Shimura, T., Horio, T., & Shimokochi, M. (1983) The effect of tail pinch upon neuronal activities in the medial preoptic area of rats. *J. Physiol. Soc. Japan*, 45: 573.
84) 志村　剛，堀尾　強，下河内稔，（1984）オスラットの性行動と内側視索前野．Ⅱ，内側視索前野ニューロンの生理学的同定．日本心理学会第48回大会発表論文集，22.
85) Stern, J. J. (1970) Responses of male rats to sex odors. *Physiol. Behav.*, 5: 519-524.
86) Stone, C. P. (1939) Copulatory activity in adult male rats following castration and injections of testosterone propionate. *Endocrinology*, 24: 165-174.
87) Szechtman, H., Caggiula, A. R., & Wulkan, D. (1978) Preoptic knife cuts and sexual behavior in male rats. *Brain Res.*, 150: 569-591.
88) Van Dis, H. & Larsson, K. (1971) Induction of sexual arousal in the castrated male rat by intracranial stimulation. *Physiol. Behav.*, 6: 85-86.
89) Vaughan, E. & Fisher, A. E. (1962) Male sexual behavior induced by intracranial electrical stimulation. *Science*, 137: 758-759.
90) Whalen, R. E. & Luttge, W. G. (1971) Testosterone, androstenedione, and dihydrotestosterone: effects on mating behavior of male rats. *Horm. Behav.*, 2: 117-125.
91) Wilson, J. D. & Gloyna, R. E. (1970) The intranuclear metabolism of testosterone in the accessory organs of reproduction. *Recent Prog. Horm. Res.*, 26: 309-330.
92) Yamada, Y. (1979) Effects of testosterone on unit activity in rat hypothalamus and septum. *Brain Res.*, 172: 165-168.

本研究の一部は昭和58年度文部省科学研究費補助金（課題番号58710061）によった。

MASCULINE COPULATORY BEHAVIOR AND THE MEDIAL PREOPTIC AREA

T. SHIMURA & M. SHIMOKOCHI

In this article, we reviewed the physiological functions of the medial preoptic area (MPO) upon masculine copulatory behavior of the rats.

When the male starts copulation, the partner must be in estrous. Then, the male needs to identify whether the female is in estrous or not by various means. Observations of natural behavior or of experimental anosmia suggested that olfactory stimuli from the estrous female were particularly important for the initiation of copulatory behavior of the male. On the other hand, the estrous female also displays some soliciting behavior (hopping, darting, and ear wiggling) to stimulate male's copulatory behavior. Furthermore, the male may communicate with the female by ultrasonic vocalization during copulatory behavior. Thus, the behavioral interaction between male and female seems to play an important role for the initiation and maintenance of the copulatory behavior.

The masculine copulatory behavior is controlled by gonadal hormone. Castration of sexually vigorous male rat abolished his copulatory behavior. Testosterone injection to postpuberally castrated male rat restored the copulatory behavior. These results lead to the suggestion that testosterone is indispensable in appearance of the masculine copulatory behavior. The site encompassing preoptic-anterior hypothalamus showed the highest uptake of testosterone in the brain of the male rat. Implantation of crystalline testosterone in this region restored the copulatory behavior in castrated male rats whereas implantation outside this area were less effective. These facts strongly suggest that the active site of testosterone eliciting the masculine copulatory behavior is the area encompassing preoptic-anterior hypothalamus.

The masculine copulatory behavior is also controlled by neural system. Bilateral total MPO lesions resulted in abolishment of the masculine copulatory behavior without gonadal atrophy. Electrical stimulation of MPO sometimes elicited exaggerated masculine copulatory behavior. Some MPO neurons of the male started to increase its firing prior to pursuit of the female and maintained its higher firing during copulation. From these results, MPO might be considered to exert facilitatory neural effects upon the masculine copulatory behavior.

Results obtained from endocrinological and neurophysiological studies agree in the intention that MPO plays a central role in appearance of the masculine copulatory

behavior. Perhaps, the hormonal and neuronal informations may integrate in this area, and the MPO may behave as the final common nucleus of the masculine copulatory behavior. However, in order to clarify these facts, further studies are necessary not only to examine the way of interaction between hormone and neuron, but to identify specific neurons (their fiber connections and neurotransmitters) relating to the masculine copulatory behavior.