

# 雄ラットの交尾行動と雌ラットの母性行動発現時における中脳被蓋野ニューロン活動の共通性について

山 口 勝 機

本能行動は種類が異なっても、その発現過程は欲求行動と消費行動の2相性の行動から成り立っている。そこで雄ラットの交尾行動と雌ラットの連れ戻し行動という異なる本能行動の発現に重要な機能を果している脳幹部の中脳被蓋野が、この2つの本能行動の欲求行動（雌への追跡行動と仔ラットへの接近行動）と消費行動（雌へのマウントと仔ラットの連れ戻し行動）発現時にそれぞれ共通したニューロン活動の変化を示すかどうか検討した。その結果、本能行動の種類は異なっても欲求行動時に中脳被蓋野ニューロン活動が増加するタイプと、消費行動時にニューロン活動が増加するタイプが観察された。これらの神経活動はいずれも運動性の反応ではなく、各行動相において特異的に発現した。中脳被蓋野は内側視索前野から外側視索前野を介し脳幹部に至る下行性経路を構成する1部位であり、交尾行動と母性行動の発現に共通した神経系である。この神経系はドーパミン系の1部でもあり、行動の動機づけと関係が深い。これらのことから欲求行動時にニューロン活動が増加したタイプは行動の動機づけに、消費行動時にニューロン活動の増加したタイプは行動の遂行に関与した反応であろうと考えられる。従って、交尾行動や母性行動発現時の内側視索前野—脳幹系における神経活動のパターンは、行動の発現と遂行過程でそれぞれ共通した変化を示すと考えられる。

**Key Word：**交尾行動 母性行動 欲求行動 消費行動 中脳被蓋野 ニューロン活動 ラット

## はじめに

本能行動は2つの行動相から成り立っている<sup>(1)</sup>。第一は欲求の対象となる物を探索する過程であり、行動の動機づけと強くかかわっている。この行動は目的的であり、欲求行動と呼ばれ過去の経験や学習が影響を及ぼしている。第二は欲求の対象物が見つかった場合、それを手に入れる過程であり、この行動の性質は反射的で消費行動と呼ばれている。

このように本能行動は欲求行動と消費行動の2相性の行動から構成されていることから、様々な本能行動の発現に関与する神経系のニューロン活動についても、

本能行動の種類は異なっても欲求行動と消費行動それぞれに共通した神経活動が認められるかどうか興味ある点である。このような観点から、雄ラットの交尾行動と雌ラットの母性行動という異なるタイプの本能行動について、現在まで分析してきたニューロン活動について比較検討した。雄ラットの交尾行動については、雄ラットがマウントするために雌ラットを追跡した後、マウントするという行動パターンが反復されるが、この一連の行動の中で追跡行動が欲求行動に、マウントが消費行動に相当する。母性行動に関しては、母ラットによる仔ラットの連れ戻し行動を分析の対象とした。この行動は巢の外にはみ出した仔ラットを母ラットが口にくわえて巢の中へ連れ戻す行動である。この行動の場合、仔ラットへの接近行動が欲求行動であり、口にくわえて巢に連れ戻す行動が消費行動に相当すると考えられる。

交尾行動と母性行動の発現に共通して関与する神経系については、脳幹部の中脳腹側被蓋野、黒質およびその下行性経路にあたる中脳被蓋野があげられる。交尾行動については中脳腹側被蓋野の電気刺激は、雄ラットの交尾行動を促進するが<sup>2)</sup>、中脳被蓋野及び黒質の破壊は交尾行動を抑制する<sup>3) (4) (5)</sup>。

母性行動についても中脳腹側被蓋野<sup>6)</sup>や黒質<sup>7)</sup>の両側性破壊により母性行動は重大な損傷を受ける。更に中脳腹側被蓋野後部からの下行性経路を中脳被蓋野で両側性に切断すると母性行動は顕著な損傷を示す<sup>8)</sup>。

これらの結果は、交尾行動や母性行動の発現に対し黒質や中脳腹側被蓋野から中脳被蓋野にかけての脳幹部が共通して重要な機能を果していることを示している。そこで本研究では、交尾行動発現時の追跡行動とマウント、母性行動の中の連れ戻し行動発現時の接近行動と連れ戻し行動という、欲求行動と消費行動に対応する行動時の中脳被蓋野ニューロン活動について比較検討した。

## 方法

〔被験体〕 実験に使用した被験体は、雌雄のWistar系アルビノラットである。交尾行動については雄ラットを、母性行動については分娩後の授乳継続中の母ラットを対象とした。

〔手術〕 無麻酔無拘束下で、交尾行動及び母性行動発現時の中脳被蓋野ニューロン活動を慢性的に記録するため、麻酔下で被験体に垂直軸方向の移動が可能な微小電極をセットした小型のマニピュレータを中脳被蓋野上の頭骨に定位的に固定する手術を脳地図<sup>9)</sup>に基づいて実施した。中脳被蓋野座標は雌雄ラットとも

AP=-5.80~-6.80, ML=1.5~2.0, DV=5.5~7.5 (mm) である。微小電極には直径100ミクロンのタングステン線を電解研磨し、コーティングしたものを使用した。

〔行動とニューロン活動の分析〕交尾行動に関しては、実験72時間および48時間前に雌ラットへ0.1mgの estradiol benzoat を、実験6時間前に0.5mgの progesterone をあらかじめ投与した。分析の対象とした雄ラットの行動は、雌ラットに対する追跡行動とマウントとした。母性行動で分析の対象とした行動は、母ラットが仔ラットに対して示す連れ戻し行動で、仔ラットへの接近行動と口にくわえて巣に連れ戻す行動とした。観察は巣内にいる母ラットの前方約20cmの場所に、仔ラットを呈示することで開始した。仔ラットは15回から20回反復呈示した。

交尾行動及び母性行動発現時の中脳被蓋野ニューロン活動は、ローカットフィルターにより脳波成分を除去し、各行動の発現を示すマーカーと共に磁気テープに記録した。各行動とニューロン活動との関係については、ディスクリミネータにより一定振幅以上のニューロン活動を識別しパルス変換した後、AD 交換ボードを介してパーソナルコンピュータに入力し、パルス処理用ソフトによりパルス密度変化 (pulse density variation) を求めた。また行動と明確な対応関係が認められたニューロン活動については、連続撮影装置により撮影し分析の参考とした。以上の交尾行動及び母性行動の詳細な実験方法については別に報告した<sup>(10) (11)</sup>。

## 結果

雄ラットの雌ラットに対する追跡行動やマウントなど一連の交尾行動発現時に複数の雄ラットから観察された2つの中脳被蓋野ニューロン活動のタイプと、それらのパルス密度変化をまとめて示したのが図1である。これらはマウント発現時(X軸の0.0)を中心として、その前後のニューロン活動の放電頻度の変化を200ミリ秒毎に示したものである。第一のタイプ(図1上)のニューロン活動の特徴は、追跡行動開始前すなわち実際の行動はまだ発現しておらず、雄ラットが雌ラットを注視している段階から放電頻度が増加しはじめ、雌ラットへの追跡行動により更に放電頻度の増加が持続するが、雌ラットへのマウント発現とほぼ同時に放電頻度が著しく減少したことである。また実際には雄ラットの追跡行動は発現せず、雄ラットが雌ラットを注視しただけの場合にも、このタイプは放電頻度の増加を示した。更に通常の移行行動ではまったく変化は認められなかった。従って、このタイプのニューロン活動は雄ラットが雌ラットへマウントしようとする

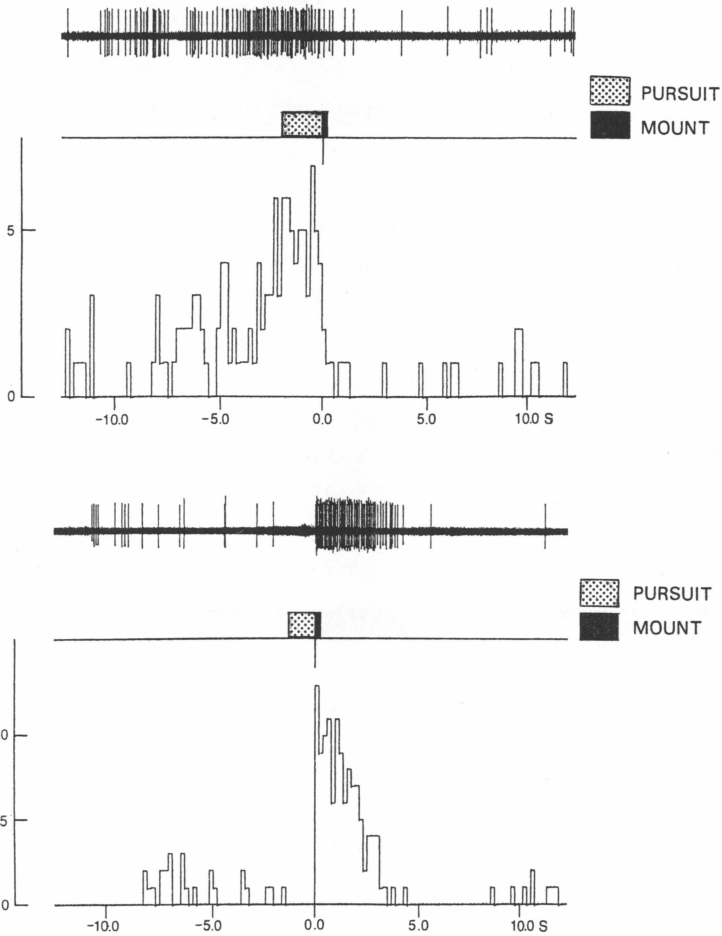


図1. 雄ラットの雌ラットに対する追跡行動(上)やマウント(下)発現時における中脳被蓋野ニューロン活動のタイプと、それらのパルス密度変化。マウント発現時(X軸の0.0)を中心としてその前後のニューロン活動の変化を200ミリ秒毎に示してある。

して追跡行動を開始する行動相で特異的に発現すると考えられる。

第二のタイプ(図1下)のニューロン活動の特徴は、雌ラットへのマウント発現時に放電頻度が顕著に増加し、追跡行動時にはまったく変化しなかったことである。更に移行行動のような運動性の行動では放電頻度の増加は認められなかつ

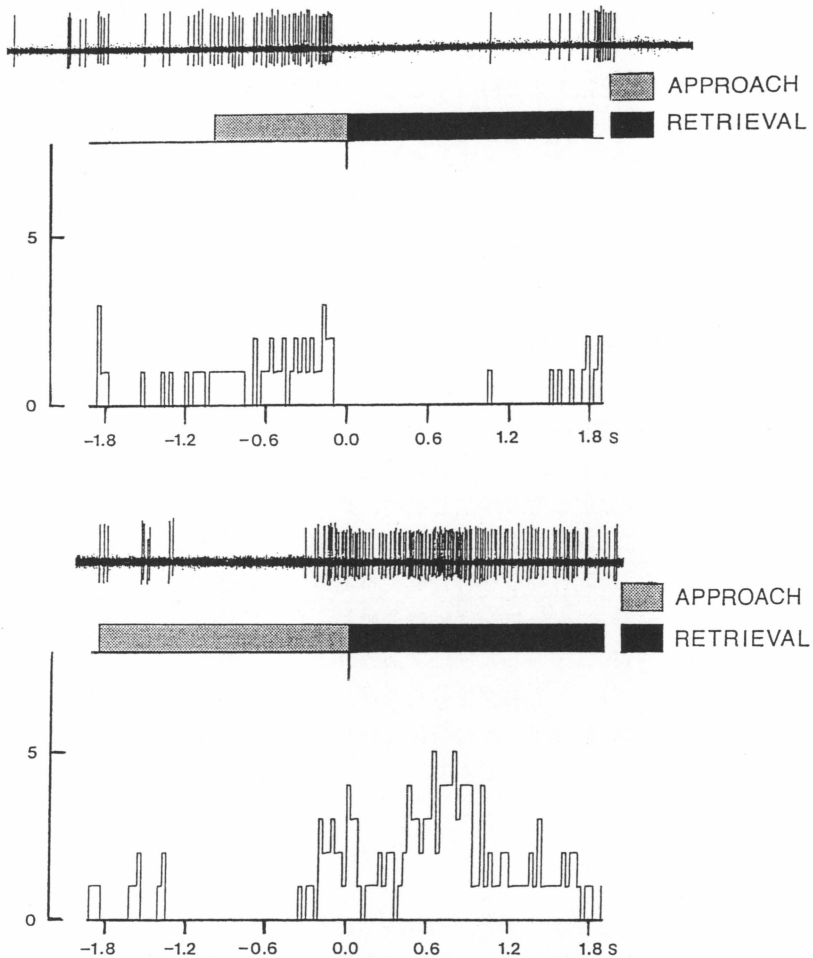


図2. 母ラットの仔ラットへの接近行動(上)や連れ戻し行動(下)発現時における中脳被蓋野ニューロン活動のタイプとそれらのパルス密度変化。連れ戻し行動発現時(X軸の0.0)を中心としてその前後のニューロン活動の変化を30ミリ秒毎に示してある。

たことから、このニューロン活動は運動性の反応ではなく雄ラットのマウント発現に関係した反応であるといえる。また種は異なるが、アカゲザルの交尾行動でも第一のタイプが内側視索前野で、第二のタイプが視床下部背内側核で同じように観察されている<sup>(12)</sup>。

母ラットの仔ラットに対する母性行動の中で、連れ戻し行動発現時に複数の母ラットから中脳被蓋野で認められた2つの特徴的なタイプのニューロン活動と、それらのパルス密度変化をまとめて示したのが図2である。これらは仔ラットに対する連れ戻し行動発現時（X軸の0.0）を中心として、その前後のニューロン活動の変化を30ミリ秒毎に示したものである。

第一のタイプ（図2上）のニューロン活動の特徴は、仔ラットへの接近行動開始直前より接近時にかけて放電頻度が増加するが、仔ラットを口にくわえて巣に連れ戻す時点では放電頻度は減少したことである。また母ラットが呈示された仔ラットへ注意を向けるだけの時も放電頻度が増加した。しかし、移行行動のような運動性の行動では放電頻度に変化はみられなかった。これらのことから、このタイプのニューロン活動の変化は運動性の反応ではなく、仔ラットへ接近する動機づけに関係した反応であると考えられる。

第二のタイプ（図2下）のニューロン活動の特徴は、母ラットが仔ラットを口にくわえる直前より放電頻度が増加し始め、巣に連れ戻すまで持続していることである。このタイプは巣材であるチップやその他の物をくわえた時にも放電頻度の増加を示したが、授乳行動や移行行動では放電頻度に変化はみられなかった。従って、このタイプのニューロン活動は運動性の反応ではなく、物を口にくわえるという口唇性の行動に関係した反応であろうと考えられる。

以上の結果から、雄ラットの交尾行動及び雌ラットの母性行動発現時における中脳被蓋野ニューロン活動は、その発現と遂行過程においていずれも共通した活動パターンを示すことが明らかである。

## 考察

雄ラットの交尾行動と雌ラットの連れ戻し行動という2つの異なる本能行動の発現に関与する共通した神経系が中脳被蓋野であることから、この2つの本能行動の中で欲求行動である追跡行動と接近行動、消費行動であるマウントと連れ戻し行動それぞれの発現時における中脳被蓋野ニューロン活動を比較した。その結果、本能行動の種類は異なっても、それらの発現に関与する共通した神経系のニューロン活動には、欲求行動時に放電頻度が増加するタイプと消費行動時に放電頻度が増加する2つのタイプが存在することが明らかとなった。前者のタイプは、雄ラットが追跡せずに雌ラットを注視している時、又は母ラットが接近せずに呈示された仔ラットを注視している時でも放電頻度の増加を示した。更に、こうした

放電頻度の増加は通常の移行行動ではまったくみられなかったことから、追跡行動や接近行動などの欲求行動発現時の放電頻度の増加は運動性の反応ではなく、行動の発現過程すなわち行動の動機づけを反映していると考えられる。後者のタイプも前者のタイプと同じように移行行動などでは放電頻度は増加せず、マウントや連れ戻し行動発現時に放電頻度が増加することから、行動の遂行と関係した反応であると考えられる。これらのニューロン活動はアカゲザルでも観察されている<sup>(12)</sup>。Oldsらはラットの学習実験で外側視床下部ニューロン活動を分析し、条件刺激の音刺激呈示で放電頻度が増加しはじめ、無条件刺激のエサへの接近行動時にかけてこの傾向が持続するタイプを観察している<sup>(13)(14)</sup>。このニューロン活動は動因ニューロンと呼ばれ<sup>(15)</sup>動機づけと関係していると考えられ、本研究の第一のニューロン活動のタイプと極めて類似した反応性を示している。これらのことから本能行動の発現には基本的に2つのタイプのニューロン活動が関与していると考えられる。

次に交尾行動と母性行動の発現に関係する神経系について、中脳被蓋野までに至る下行性経路について比較検討した。

雄ラットの交尾行動に関与する神経系についてはまず内側視索前野があげられる。この脳部位の両側性破壊は交尾行動を抑制するが<sup>(16)</sup>、電気刺激すると交尾行動が促進される<sup>(17)</sup>。この内側視索前野の外側部に位置する外側視索前野にテストステロンを投与するか、電気刺激をおこなうと交尾行動が促進される<sup>(18)</sup>。外側視索前野からの下行性経路は内側前脳束及び外側視床下部を介して中脳腹側被蓋野や黒質に至り、更に下位の中脳被蓋野に達する<sup>(19)</sup>。これらの部位の電気刺激により交尾行動は促進され<sup>(2)(17)(20)</sup>、その破壊により抑制される<sup>(5)(21)</sup>。従って、雄ラットの交尾行動に重要な神経系は内側視索前野から外側視索前野へ入り、内側前脳束及び外側視床下部を下行し中脳腹側被蓋野と黒質に至り、更に中脳被蓋野にまで達する経路である。

母性行動の発現に関与する神経系についてもまず内側視索前野があげられる。この部位は母性行動の開始と維持に重要であると考えられ、この部位の破壊により連れ戻し行動や巣造り行動などの口唇性の母性行動が重大な損傷をうける<sup>(22)</sup>。内側視索前野外側部からの下行性経路は外側視索前野へ入り<sup>(8)</sup>、内側前脳束を経由し外側視床下部から脳幹部の中脳腹側被蓋野や黒質に至る<sup>(23)</sup>。この経路に関して、中脳腹側被蓋野、黒質の両側性破壊により連れ戻し行動は顕著な障害を示す<sup>(6)(7)</sup>。更に中脳腹側被蓋野後部から出る下行性線維を中脳被蓋野で両側性に切断しても連れ戻し行動は損傷する。従って、母性行動の発現に関与する神経系

は内側視索前野に始まり、その外側部から外側視索前野に入り、内側前脳束を下行し外側視床下部を介し中脳腹側被蓋野や黒質に至り中脳被蓋野にまで達する経路である。

雄ラットの交尾行動と雌ラットの母性行動の発現に関与する神経系を比較検討すると、いずれも内側視索前野—外側視索前野—外側視床下部—中脳腹側被蓋野—中脳被蓋野という共通した神経系をもつことが明らかである。そのため雄ラットに男性ホルモンであるテストステロンを大量に投与すると母性行動が誘発されてくる。これは大量の男性ホルモンは女性ホルモンであるプロゲステロンの作用をもつことから、雄ラットに潜在的に存在する母性行動の神経系が刺激されたためであると考えられる<sup>(24)</sup>。また内側視索前野から中脳被蓋野までの神経系の中で、中脳腹側被蓋野や黒質にあるA<sub>8</sub>、A<sub>9</sub>、A<sub>10</sub>はドーパミン細胞群であり、これらがドーパミン系を構成している<sup>(25)</sup>。このドーパミン系は様々な行動の動機づけに関与しており、交尾行動や母性行動の発現にも関与していると考えられる<sup>(26)</sup>。従って、今回の実験結果を考えあわせると、交尾行動と母性行動の発現に共通した神経系である内側視索前野—脳幹系は、本能行動の種類によらず、発現過程および遂行過程でそれぞれ共通した神経活動パターンを示すといえる。

## 参考文献

- (1) Craig, W. Appetites and aversions as constituents of instinct. *Biological Bulletin*. 91-107, 1918.
- (2) Eibergen, R. D. and Caggiola, A. R. Ventral midbrain involvement in copulatory behavior of the male rat. *Physiology and Behavior*. 10: 435-441, 1973.
- (3) Brackett, N. L. and Edwards, D. A. Medial preoptic connections with the midbrain tegmentum are essential for male sexual behavior. *Physiology and Behavior*. 32: 79-84, 1984.
- (4) Brackett, N. L., Iuvone, P. M. and Edwards, D. A. Midbrain lesions: dopamine and male sexual behavior. *Behavioral Brain Research*. 20: 231-240, 1986.
- (5) Edwards, D. A. and Einhorn, L. C. Preoptic and midbrain control of sexual motivation. *Physiology and Behavior*. 37: 329-335, 1986.
- (6) Numan, M. and Smith, H. G. Maternal behavior in rats: Evidence for the involvement of preoptic projections to the ventral tegmental area. *Behavioral Neuroscience*. 4: 712-727, 1984.
- (7) Numan, M. and Nagle, D. S. Preoptic area and substantia nigra interact in the control of



- maternal behavior in the rat. *Behavioral Neuroscience*. 97: 120-139, 1983.
- (8) Numan, M., Corodimas, K. P., Numan, M. J., Factor, E. M. and Piers, W. D. Axon-sparing lesions of the preoptic region and substantia inominata disrupt maternal behavior in rats. *Behavioral Neuroscience*. 102: 381-396, 1988.
  - (9) Paxinos, G. and Watson, C. *The rat brain in stereotaxic coordinates*. Second Edition. Academic Press. 1986.
  - (10) Yamaguchi, K., Hanada, M. and Shimokouchi, M. Electrical activities of the Limbic system during copulatory behavior in male and female rats. *動物心理学研究*. 40:1-11, 1990.
  - (11) 山口勝機 ラットの母性行動と側坐核ニューロン活動. *志学館大学文学部研究紀要*. 24: 63-76, 2003.
  - (12) 大村裕, 吉松博信 霊長類の性行動. *科学*. 岩波出版. 52: 714-722, 1982.
  - (13) Old, M. E. Short-term changes in the firing pattern of hypothalamic neurons during pavlovian conditioning. *Brain Research*. 58: 95-116, 1973.
  - (14) Linseman, M. A. and Olds, J. Activity changes in rat hypothalamus, preoptic area, and striatum associated with pavlovian conditioning. *Journal of Neurophysiology*. 36: 1038-1050, 1973.
  - (15) Olds, J. Reward and drive neurons, in *Brain-Stimulation Reward* (eds. Wauquier, A. & Rolls, E. T.) 1-27 (1976).
  - (16) Lisk, R. D. Copulatory activity of male rat following placement of preoptic-anterior hypothalamic lesions. *Experimental Brain Research*. 5: 306-313, 1968.
  - (17) Malsbury, C. W. Facilitation of male rat copulatory behavior by electrical stimulation of the medial preoptic area. *Physiology and Behavior*. 7: 797-805, 1971.
  - (18) Madlafousek, J., Freund, K. and Grofová, I. 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, 1970.
  - (19) Conrad, L. C. and Pfaff, D. W. Efferents from the medial basal forebrain and hypothalamus in the rat. I. An autoradiographic study of the medial preoptic area. *Journal of Comparative Neurology*. 169: 185-220, 1976.
  - (20) Caggiula, A. R. Analysis of the copulation-reward properties of posterior hypothalamic stimulation in male rats. *Journal of Comparative and physiological Psychology*. 70: 399-412, 1970.
  - (21) Hitt, J. C., Hendricks, S. E., Ginsberg, S. I. and Lewis, J. H. Disruption of male, but not female, sexual behavior in rats by medial forebrain bundle lesions. *Journal of Comparative and*

山口：雄ラットの交尾行動と雌ラットの母性行動発現時における中脳被蓋野ニューロン活動の共通性について

Physiological Psychology. 73: 377-384, 1970.

- (22) Numan, M. Medial preoptic area and maternal behavior in the female rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology. 87: 746-759, 1974.
- (23) Numan, M. and Numan, M. J. Preoptic- brainstem connections and maternal behavior in rats. Behavioral Neuroscience. 105: 1013-1029, 1991.
- (24) Ewert, J-P. Neuroethology. An introduction to the neurophysiological fundamentals of behavior. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg. New York. 1980.
- (25) McGeer, P. L., Eccles, J. C. and McGeer, E. G.: Molecular neurobiology of the mammalian brain. 1978, Plenum, New York.
- (26) Hansen, S., Harthorn, C., Willin, E., Lofberg, L. and Svenson, K. Mesotelencephalic dopamine system and reproductive behavior in the female rat: Evidence of ventral tegmental 6-hydroxydopamine lesions on maternal and sexual responsiveness. Behavioral Neuroscience. 105: 588-598, 1991.

○本研究は平成15年度教員特別研究費の助成を受けた。