

MICHAŁ BIAŁY

*Akademia Medyczna w Warszawie  
Katedra i Zakład Fizjologii Człowieka  
Krakowskie Przedmieście 26/28, 00-325 Warszawa*

## ROLA UCZENIA SIĘ W ZACHOWANIACH SEKSUALNYCH SAMCÓW SSAKÓW

Zachowania seksualne są uznawane powszechnie za instynktowe. Nie oznacza to jednak, że jest to typ zachowań całkowicie sztywny i niemodyfikowalny. Istnieje szereg danych pochodzących zarówno z badań nad zwierzętami, jak i z opisów zaburzeń i zbroczeń seksualnych występujących u ludzi, wskazujących na występowanie procesu uczenia się będącego następstwem odbytych pierwszych kontaktów seksualnych. U ludzi fetyszizm a również pewne formy homoseksualizmu mają swoje podłoże w zapamiętywaniu pierwszych kontaktów seksualnych. U kobiet pierwsze przeżyte orgazmy wydają się mieć ważne znaczenie dla zapamiętywania cech partnera seksualnego lub bodźców dochodzących z otoczenia (BECK i GODLEWSKI 1985).

Zachowania instynktowe składają się z szeregu powiązanych ze sobą etapów przygotowawczych, tak zwanych zachowań apetycyjnych oraz zachowań spełniających, tak zwanych reakcji konsumacyjnych. W zachowaniu seksualnym wyróżnić możemy dwie fazy: fazę zalotów oraz konsumacyjny akt seksualny. W fazie zalotów partnerzy odbierają bodźce o różnej modalności (węchowe, wzrokowe, słuchowe, dotykowe). Bodźce te działają jako tak zwane bodźce wyzwalające, to znaczy powodują odblokowanie wrodzonych mechanizmów wyzwalających reakcji instynktowych. Dzięki temu jest możliwe wystąpienie odziedziczonych koordynacji ruchowych (TINBERGEN 1976). Z drugiej strony, bodźce dochodzące od receptywnej samicy prowadzą do wzrostu podniecenia seksualnego samców (sexual arousal). Poziom podniecenia seksualnego zależy od dwóch czynników: pobudliwości samca oraz właściwości stymulujących — atrakcyjności samicy (BEACH 1964). Gdy podniecenie osiąga odpowiednio wysoki poziom, powyżej zakładanego hipotetycznie progu kopulacji, dochodzi do przejścia z fazy zalotów do kopulacji (KURTZ i ADLER 1973).

BEACH (1956) stwierdził, że motywacja seksualna samców szczura nie może być rozpatrywana jako monolit i wyróżnił dwa mechanizmy sterujące kopulacją: mechanizm podniecenia seksualnego (sexual arousal mechanism) oraz mechanizm kopulacyjny (copulatory mechanism). Pierwszy z nich jest związany z apetycyjnym zachowaniem seksualnym, drugi z konsumacyjnym aktem seksu-

alnym. Mechanizm podniecenia seksualnego reguluje poziom podniecenia jeszcze przed rozpoczęciem krycia. Pobudzająco działają na samca bodźce pochodzące od receptywnej samicy (BEACH 1947, MADLAFOUSEK i HLINAK 1983, STERN 1990) oraz szereg niespecyficznych bodźców, takich jak na przykład słabe bodźce bólowe, branie go do ręki przez eksperymentatora czy widok kopulacji innych szczurów (SACHS i BARFIELD 1976). Powoduje to wzrost podniecenia seksualnego aż do osiągnięcia hipotetycznie zakładanego progu kopulacyjnego (KURTZ i ADLER 1973), co umożliwi uruchomienie kopulacji i włączenie mechanizmu kopulacyjnego. Podstawowe elementy zachowania seksualnego szczura to: wskakiwanie (mounting), intromisja (tzn. krycie połączone z wprowadzeniem prącia do pochwy) oraz ejakulacja. Elementy te występują w postaci serii. Nie każde wskakiwanie prowadzi do intromisji, zaś ejakulacja następuje dopiero po stosunkowo długiej serii wskakiwań i intromisji. Parametrami kopulacyjnymi, których używa się jako wskaźników poziomu podniecenia seksualnego są: latencja wskakiwania na samicę, czyli czas, który upływa od wprowadzenia samicy do pomieszczenia, gdzie znajduje się samiec, do rozpoczęcia przez niego krycia nie połączonego, (wskakiwanie) lub też połączonego (intromisja) z wprowadzeniem prącia do pochwy; latencja intromisji, czyli czas, który upływa od wprowadzenia samicy do rozpoczęcia krycia połączonego z intromisją (SACHS i BARFIELD 1976). W trakcie krycia, głównie w wyniku dochodzącej stymulacji genitalnej (KURTZ i ADLER 1973) oraz w mniejszym stopniu w efekcie wykonywania kopulacyjnych dziedzicznych koordynacji ruchowych (BECK i BIAŁY 1993), dochodzi do wzrostu podniecenia seksualnego aż do osiągnięcia hipotetycznie zakładanego progu ejakulacyjnego. Prowadzi to do wystąpienia ejakulacji.

SACHS (1978) zaproponował występowanie kilku autonomicznych czynników sterujących kopulacją u szczura, do których należą (i) czynnik dynamiki kopulacji opisywany przez latencję ejakulacji, czyli czas od wykonania pierwszej intromisji do osiągnięcia ejakulacji, oraz długość przerwy pomiędzy intromisjami; (ii) czynnik skuteczności kopulacji — którego wskaźnikiem jest częstotliwość trafień (liczba intromisji dzielona przez liczbę wskakiwań i intromisji); (iii) czynnik zliczający intromisje — liczba intromisji. Po ejakulacji podniecenie spada aż do zera, po czym wzrasta w następstwie bodźców napływających od samicy. Kolejna kopulacja nie rozpoczyna się jednak w momencie, gdy podniecenie osiągnie próg kopulacyjny, ale gdy przewyższy ono zakładany hipotetycznie poziom hamowania. Po ejakulacji poziom hamowania utrzymuje się na stosunkowo wysokim poziomie, wyższym niż próg kopulacyjny. Po każdej kolejnej ejakulacji hamowanie osiąga coraz to wyższy poziom. Przyjmuje się, że samiec jest w stanie rozpocząć kolejną serię kopulacyjną, gdy jego podniecenie przewyższy poziom hamowania. Pojęcie hamowania zostało wprowadzone przez KURTZ i ADLERA (1973) jako ewentualne wyjaśnienie pojawiania się zwiększonej synchronizacji i wolnofalowych wrzecion (zespołu fal o częstotliwości 8–13 Hz o stopniowo narastającej i zmniejszającej się amplitudzie) w obrazie EEG rejestrowanych z obszaru kory. Ilość wrzecion wyraźnie zwiększała się w czasie okresu poejakulacyjnego oraz rosła w trakcie kolejnych serii kopulacyjnych.

Wśród ssaków jest obserwowana ogromna różnorodność zarówno zalotów, jak i sposobów kopulacji. Dotyczy to również gatunków blisko spokrewnionych. Różnorodność form zachowań seksualnych, a zarazem ich odziedziczony chara-

które, stanowią ochronę przed tworzeniem się mieszańców międzygatunkowych, które w przeważającej większości są gorzej przystosowane do życia niż potomstwo rodziców tego samego gatunku (ADLER i ALLEN 1983).

Generalnie, w zachowaniach instynktowych wzorzec bodźca wyzwalającego, wrodzony mechanizm wyzwalający oraz wzorzec odziedziczonej koordynacji ruchowej wydają się być ściśle dziedziczone. Szczególnie wyraźnie jest to widoczne u bezkręgowców i niższych kręgowców. U ptaków i ssaków wrodzony mechanizm wyzwalający, a rzadziej również odziedziczona koordynacja ruchowa mogą być w pewnym stopniu modyfikowane przez doświadczenie (TINBERGEN 1976). Dotyczy to uczenia się przez naśladownictwo śpiewu u ptaków śpiewających czy umiejętności polowania przez drapieżniki. Z uczeniem się mamy do czynienia również w zachowaniach macierzyńskich, gdy pojawia się umiejętność rozpoznawania własnego potomstwa i w zachowaniach seksualnych, gdy wytwarza się zdolność do rozpoznawania partnera.

Jednym z przejawów uczenia się w zachowaniach instynktowych jest zjawisko tak zwanego wpajania (imprinting), polegające na nabywaniu wzorca bodźca wyzwalającego. W rozwoju osobniczym wpajanie może zachodzić jedynie podczas tak zwanych okresów krytycznych, które są zazwyczaj krótkie. Klasycznym przykładem wpajania opisanym przez LORENZA (1935) jest przyjęcie jako rodzica pierwszego osobnika, którego ujrzą gęsi gęgawy tuż po wykluciu się z jaja.

Hodowanie zwierząt w izolacji stanowi jeden ze sposobów określenia, które elementy zachowania pojawiają się wraz z rozwojem osobniczym, a które są nabywane na drodze uczenia się w wyniku kontaktów z innymi osobnikami. Badania prowadzone na szeregu gatunkach ssaków wskazują na znaczenie pewnego okresu po urodzeniu, kiedy wychowywanie z samicą wpływa na zachowanie seksualne samców po osiągnięciu dojrzałości płciowej. Samce świnki morskiej izolowane od innych osobników w kilka dni po urodzeniu, po osiągnięciu dojrzałości seksualnej wykazują często trudności w osiągnięciu intromisji (kopulacji kompletnej z wprowadzeniem prącia do pochwy) i ejakulacji. U niektórych z nich zamiast krycia samicy od tyłu obserwowano próby krycia od strony głowy czy z boku jej ciała (VALENSTEIN i GOY 1957, GERAL 1963). U szczurów izolacja socjalna może nie powodować żadnych istotnych zaburzeń w zachowaniu seksualnym (BEACH 1958), bądź wywoływać zmiany podobne do obserwowanych u świnek morskich (GERAL i współaut. 1967, HARD i LARSSON 1968). HARD i LARSSON (1968) dwa dni po urodzeniu szczurów umieszczali oseski jedynie z karmiącymi samicami. Po osiągnięciu przez młode samczyki wieku 25 dni umieszczano je pojedynczo w klatkach w pełnej izolacji socjalnej. Hodowanie w takich warunkach w sposób istotny wpłynęło na odsetek samców, które po osiągnięciu dojrzałości płciowej rozpoczynały kopulację z receptywną samicą, to znaczy samicą będącą w rui. Po takiej deprywacji socjalnej około 70% dorosłych samców nie było w stanie podczas pierwszego testu wykonać intromisji (kopulacji kompletnej) ani ejakulacji. Wykazywały one jednak duże zainteresowanie samicą, wspinały się na nią, przy czym często robiły to od strony głowy czy z jej boku. W trakcie kolejnych testów odsetek nie kopulujących szczurów zmniejszał się do poziomu 30%, co nadal wyraźnie różniło tę grupę od innej, w której samczyki hodowano z innymi samczykami lub z samiczkami. Samce, które rozpoczynały kopulację pomimo deprywacji socjalnej, odbywały ją bez zaburzeń.

Wydaje się, że dla normalnego rozwoju seksualnego szczurów nie są konieczne kontakty fizyczne z innymi osobnikami, natomiast niezbędna jest możliwość odbierania bodźców węchowych, wzrokowych czy słuchowych pochodzących od innych osobników. Hodowanie młodych samców w klatkach, w których oddzielone były siatką drucianą od innych osobników, umożliwiała im normalny rozwój seksualny i nie powodowała takich zaburzeń w zachowaniach seksualnych, jakie były obserwowane u osobników żyjących w pełnej izolacji (HOLE i współaut. 1986). U szczurów wykazano również, iż w trakcie ssania oseski zapamiętują wydzielany przez samicę zapach. Jeżeli u karmiącej szczurzycy okolice sutków smarowano substancją o zapachu cytrynowym, to pojawienie się tego zapachu u receptywnej samicy w okolicach pochwy wyraźnie poprawiało kopulację u dorosłych samców. Wskazuje to na znaczenie doświadczenia zdobytego w pierwszym okresie życia na dorosłe zachowanie samców szczurów (FILLION i BLASS 1986). U psów izolowanie szczeniaków od kontaktów fizycznych z innymi osobnikami powoduje, że część dorosłych osobników nie jest zdolna do prawidłowych kopulacji, gdyż pomimo dużego zainteresowania receptywną samicą nie potrafią one osiągnąć intromisji (BEACH 1964). Podobne zmiany są obserwowane u izolowanych socjalnie małp; dorosły rezus — samiec, który wychowywał się w izolacji od innych osobników nie potrafił prawidłowo kopulować z receptywną samicą (MASON 1960, HARLOW 1962).

Istnieją również dane wskazujące na udział procesu uczenia się w nabywaniu pierwszych doświadczeń seksualnych u dorosłych samców. Zachowanie kopulacyjne doświadczonych seksualnie szczurów różni się od zachowań osobników naiwnych seksualnie (LARSSON 1959, DEWSBURY 1969, LARSSON 1978). U doświadczonych samców obserwuje się krótszą latencję intromisji (czas upływający od wpuszczenia receptywnej samicy do wystąpienia pierwszej kopulacji kompletnej) oraz krótszą latencję ejakulacji (czas mierzony od rozpoczęcia kopulacji do osiągnięcia ejakulacji). Zmniejsza się również liczba wskakiwań i intromisji potrzebnych do osiągnięcia ejakulacji. Wykazano także, iż zachowanie seksualne doświadczonych samców szczurów jest znacznie bardziej odporne na niedobór informacji czuciowej dochodzącej od receptywnej samicy (BEACH 1942, BIAŁY i BECK 1993), uszkodzenie nerwów, którymi dochodzi informacja czuciowa z prącia czy kastrację (LARSSON 1978).

Doświadczone seksualnie samce szczurów, w odróżnieniu od naiwnych seksualnie osobników, wykazują w labiryncie o kształcie litery T wyraźną preferencję bodźców zapachowych pochodzących od samicy będącej w rui w stosunku do bodźców zapachowych pochodzących od niereceptywnej samicy (STERN 1990). Podobne zjawisko występuje u myszy, nornic, lemingów, piesków stepowych, chomików i psów (TAYLOR i DEWSBURY 1990, SAWREY i DEWSBURY 1994). U szczurów występowanie preferencji zapachów pochodzących od receptywnej samicy w stosunku do zapachów pochodzących od samca wydaje się być zróżnicowane w zależności od wieku samców. Niedojrzałe, 37-dniowe samce, nie wykazują preferencji w stosunku do receptywnych samic, a jedynie wybierają zapach innych samców. Wyraźna preferencja zapachu receptywnej samicy jest obserwowana u 70- i 90-dniowych doświadczonych seksualnie samców, natomiast u starszych, 150-dniowych szczurów preferencja pojawiała się jedynie wówczas, gdy były one silnie podniecone seksualnie po wykonaniu dwóch

intromisji (VEGA-MATUSZCZYK i współaut. 1994). U ptaków, doświadczone samce przepiórki japońskiej wykazują zwiększoną preferencję bodźców wzrokowych pochodzących od samicy w stosunku do bodźców pochodzących od samca (DOMJAN 1992).

Wydaje się, że w trakcie nabywania doświadczenia seksualnego zachodzi uczenie się o charakterze warunkowania klasycznego (DOMJAN 1992). Polegać ono może na wytwarzaniu trzech rodzajów asocjacji: (i) bezpośrednich asocjacji pomiędzy bodźcami dochodzącymi od samicy a nagradzającymi właściwościami kopulacji, (ii) asocjacji pomiędzy bodźcami związanymi z miejscem, w którym zachodzi kopulacja (tło, kontekst kopulacji) a jej nagradzającymi właściwościami, (iii) asocjacji pomiędzy zlokalizowanym, wyróżniającym się bodźcem a nagradzającymi właściwościami kopulacji. Dwa pierwsze rodzaje uczenia się wydają się być ze sobą powiązane. U przepiórki japońskiej bodźce związane z miejscem, gdzie odbywała się kopulacja mogą wywoływać retrospektywną pamięć asocjacji pomiędzy bodźcami dochodzącymi od samicy a wzmocnieniem seksualnym (właściwościami nagradzającymi kopulacji). Prowadzi to do zwiększonej odpowiedzi na bodźce, szczególnie wzrokowe, dochodzące od samicy (DOMJAN 1992). Postulowany jest podobny mechanizm dla zwiększonej odpowiedzi na bodźce węchowe u doświadczonych seksualnie samców szeregu gatunków ssaków.

Umieszczenie samców szczurów w klatce, w której poprzednio kontaktowały się z samicą będącą w rui, jednakże bez możliwości kopulacji, powoduje zależne od liczby prób skrócenie latencji ejakulacji u kopulujących później samców. Znaczące skrócenie latencji ejakulacji powstawało po odbyciu 6-ciu do 9-ciu takich ekspozycji (ZAMBLE i współaut. 1986). Również u szczurów zaobserwowano warunkowanie klasyczne obojętnego bodźca węchowego pojawiającego się przed kopulacją. Kilkunastokrotne zastosowanie takiego bodźca przed kopulacją powodowało, iż stawał się on bodźcem warunkowym, a samo jego pojawienie się wywoływało u samców zmiany w poziomie hormonu luteinizującego oraz testosteronu (GRAHAM i DESJARDINS 1980). Zwiększony wyrzut hormonu luteinizującego i testosteronu pojawia się normalnie u samców myszy po ekspozycji na zapach samicy. W zjawisku tym istotną rolę odgrywa dodatkowy szlak węchowy, tak zwany układ womeronasalny (COQUELIN i DESJARDINS 1982, COQUELIN i współaut. 1984). U chomików zniszczenie dodatkowego szlaku węchowego eliminuje wyrzut testosteronu w wyniku ekspozycji na zapach samicy. Widoczne jest to zarówno u naiwnych, jak i doświadczonych seksualnie samców. Po zniszczeniu obu systemów węchowych: głównego i womeronasalnego, w trakcie interakcji z receptywną samicą poziom testosteronu we krwi wzrasta jedynie u doświadczonych seksualnie samców, natomiast zjawiska tego nie obserwowano u naiwnych seksualnie chomików (PFEIFFER i JOHNSTON 1994). Świadczy to o tym, że w wyniku procesów warunkowania u doświadczonych seksualnie samców chomika wyrzut hormonu luteinizującego i testosteronu znalazł się pod kontrolą bodźców warunkowych innych niż zapach samicy.

W trakcie zachowań seksualnych zachodzą również inne formy uczenia się. Podczas pierwszych zachowań seksualnych samce szczurów mogą modyfikować kopulację tak, aby zwiększyć prawdopodobieństwo wystąpienia ejakulacji. Zazwyczaj samce szczurów wykonują kilka do kilkunastu intromisji zanim osiągną

ejakulację. Sztuczne wydłużanie przez eksperymentatora przerw pomiędzy intromisjami powoduje, że samce osiągają ejakulację po mniejszej liczbie intromisji (SACHS i BARFIELD 1976). W doświadczeniu SILBERBERGA i ADLERA (1974) kontakt samca z samicą był przerywany po siódmej intromisji. W odpowiedzi na tę procedurę samce wydłużały przerwy pomiędzy intromisjami, dzięki czemu możliwe było osiągnięcie ejakulacji po mniejszej liczbie intromisji.

BECK (1992) badał również zachowanie doświadczonych seksualnie szczurów w sytuacji, w której uzyskanie dostępu do receptywnej samicy wymagało wykonania reakcji instrumentalnej — naciśnięcia na dźwignię. Reakcja taka musiała być wykonana albo jedynie przez samca, albo przez oboje partnerów. Jak się okazało, w drugim przypadku latencja reakcji instrumentalnej samca jest dłuższa i samiec dostosowuje ją do reakcji wykonywanej przez samicę.

Przedstawione w niniejszej części dane dotyczące procesów uczenia się zachodzących podczas pierwszych kontaktów seksualnych oraz czynników sterujących zachowaniem seksualnym nasuwają pytanie o podłoże neurobiologiczne, które jest związane z nabywaniem doświadczenia seksualnego. Wiedza na ten temat jest jedynie fragmentaryczna. Nie wiadomo, czy zmiany plastyczne zachodzą w strukturach nadrzędnych dla sterowania zachowaniem seksualnym, takich jak przyśrodkowe pole przedwzrokowe, jądro łożyskowe prążka krańcowego, ciało migdałowe (SACHS i MEISEL 1988), czy też dotyczą obszarów ośrodkowego układu nerwowego modyfikujących jedynie funkcję tych ośrodków.

Badania nad tym zagadnieniem prowadziłem wraz z doktorem Józefem Beckiem z Akademii Medycznej w Warszawie w ścisłej współpracy z doc. Leszkiem Kaczmarskim i doktorem Eugeniuszem Nikołajewem z Instytutu Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego w Warszawie. Punktem wyjścia dla naszych rozważań była hipoteza przedstawiona przez L. Kaczmarska jeszcze w drugiej połowie lat osiemdziesiątych sugerująca, iż w procesach plastycznych zachodzących w ośrodkowym układzie nerwowym, będących podłożem długotrwałych śladów pamięciowych, kluczową rolę odgrywają tak zwane geny odpowiedzi wczesnej, wśród których na szczególną uwagę zasługuje protoonkogen *c-fos* (KACZMAREK 1986, 1993). Produkt białkowy tego genu, białko Fos wraz z produktami białkowymi genów z rodziny *jun*, tworzą dimery będące tak zwanymi czynnikiem transkrypcyjnym AP-1. Czynniki te łącząc się z DNA reguluje ekspresję szeregu innych genów, co jak się wydaje umożliwia w następstwie zmiany prowadzące do powstania długotrwałych śladów pamięciowych.

W naszych badaniach (BIAŁY i współaut. 1992) traktowaliśmy wzrost poziomu *c-fos* mRNA jako wskaźnik zmian plastycznych zachodzących w poszczególnych obszarach mózgu samców szczurów podczas pierwszych kontaktów seksualnych. W doświadczeniach uczestniczyły 4 grupy początkowo naiwnych seksualnie samców. Sesje doświadczalne prowadziliśmy do osiągnięcia przez samce szczurów jednej ejakulacji, przy czym dla każdej z grup liczba sesji była różna, a więc samce (po cztery osobniki dla każdej grupy) nabywały różny stopień doświadczenia seksualnego. Pierwsza grupa odbywała tylko jedną sesję (z jedną ejakulacją), następna trzy sesje (każda po jednej ejakulacji), kolejna 5, a ostatnia 7 sesji. Stwierdziliśmy wzrost poziomu protoonkogenu *c-fos* związany z nabywaniem doświadczenia seksualnego w części kory ciemieniowo-potylicznej, obejmującej obszar patrząc od przodu od poziomu pojawienia się na przekroju

poprzecznym hipokampa, od dołu zaś ograniczony bruzdą węchową. Obszar ten u szczura obejmuje korę ciemieniową, potyliczną oraz część kory skroniowej, zawierającej u szczurów reprezentację między innymi czucia z wibrys (włosów czuciowych zlokalizowanych na pysku szczura), wzroku, smaku, jak również słuchu. Obszar ten nie zawiera natomiast korowej reprezentacji węchu. Ku naszemu ogromnemu zaskoczeniu wyraźny wzrost ekspresji genu *c-fos* w tym obszarze występował po trzeciej i piątej sesji, a nie był natomiast widoczny po sesji pierwszej; nie obserwowano go również po sesji siódmej.

Brak zwiększonego poziomu *c-fos* po siódmej sesji łatwo można wytłumaczyć przy założeniu, że *c-fos* jest związany z tworzącymi się zmianami plastycznymi. W tej sytuacji jego ekspresja powinna się zwiększać w przypadku nabywania nowego doświadczenia, a nie wykonania dobrze ustalonej reakcji czy określonego typu zachowania. Jak jednak wytłumaczyć brak wzrostu *c-fos* mRNA po pierwszej sesji? Doświadczenie nabyte w trakcie pierwszej sesji wpływa znacząco na skrócenie się dwóch parametrów kopulacyjnych: latencji wskakiwania i latencji intromisji. Proces ten nie znajduje jednak odzwierciedlenia w zwiększonej ekspresji *c-fos* mRNA w korze ciemieniowo-potylicznej. Można spekulować, że zmiany wywołane pierwszym kontaktem dotyczyć mogą innych struktur mózgowych, na przykład struktur kluczowych dla kopulacji, takich jak przyśrodkowe pole przedwzrokowe, jądro łożyskowe prążka krańcowego czy korowo-przyśrodkowa część ciała migdałowatego, które są związane z detekcją bodźców węchowych, przede wszystkim feromonów dochodzących od samicy, czy też struktur związanych z głównym szlakiem węchowym. Być może pierwszy kontakt powoduje zmiany plastyczne w układach węchowych, jako że węch odgrywa szczególnie istotną rolę w zachowaniach seksualnych (SACHS i MEISEL 1988). W trakcie trzeciej i czwartej sesji kopulacyjnej dochodzi już do wyraźnego skracania się innego parametru kopulacyjnego — latencji ejakulacji. Wydaje się więc, że zmiany w ekspresji *c-fos* w korze ciemieniowo-potylicznej łączyć należy raczej usprawnieniem samej kopulacji, a nie z fazą inicjacji kopulacji.

Aby przetestować tę hipotezę, w kolejnym doświadczeniu zastosowaliśmy MK-801, bloker receptorów NMDA — klasy receptorów glutaminianowych pobudzanych specyficznie przez N-metylo-D-asparaginian (BIAŁY 1995). Glutaminian jest w korze mózgowej jednym z głównych neuroprzekaźników pobudzających. Z kolei pobudzenie receptorów NMDA wydaje się odgrywać istotną rolę w procesach plastycznych w układzie nerwowym i w neurodegeneracji (GŁAŻEWSKI i DANYSZ 1992). Celem doświadczenia było określenie wpływu zablokowania receptorów NMDA na ekspresję *c-fos* mRNA w korze ciemieniowo-potylicznej w trakcie czwartej sesji kopulacyjnej oraz na parametry kopulacyjne. Analiza poziomu *c-fos* mRNA wykazała, iż wzrost poziomu *c-fos* mRNA widoczny po czwartej sesji jest zależny od pobudzenia receptorów NMDA. Co więcej, zablokowanie tych receptorów spowalnia tempo skracania się latencji ejakulacji będącej następstwem nabywania doświadczenia seksualnego, natomiast nie wpływa na tempo skracania się latencji wskakiwania i latencji intromisji.

Wydaje się więc, że podczas pierwszych doświadczeń seksualnych u samców szczurów dochodzi do powstawania zmian plastycznych w korze ciemieniowo-potylicznej, w wyniku czego doświadczone seksualnie samce kopulują znacznie sprawniej. Ponadto proces ten zależy od pobudzenia receptorów NMDA w korze

mózgowej. Zablokowanie tych receptorów nie tylko hamuje wzrost ekspresji protoonkogenu *c-fos*, ale wpływa na nabywanie doświadczenia kopulacyjnego.

Wskazanie na znaczenie kory ciemieniowo-potylicznej w nabywaniu doświadczenia seksualnego stanowi, w świetle istniejącej literatury, ogromne zaskoczenie. Kora mózgowa nie jest uważana za nadrzędną strukturę uczestniczącą w sterowaniu kopulacją (SACHS i MEISEL 1988), chociaż już od dawna sugerowano jej rolę w regulacji zachowań seksualnych (BEACH 1940, STERN 1990). Niewielkie, sięgające 20% zniszczenia kory bez względu na lokalizację nie wywołują znaczących zaburzeń kopulacji. Rozległe zniszczenia kory nowej, obejmujące ponad 60%–75% powierzchni, powodują kompletne zniesienie zachowań kopulacyjnych w standardowo prowadzonych testach (BEACH 1940, LARSSON 1962, 1964). Wykazano jednak metodą pośrednią, umieszczając samce w klatkach domowych z samicami, że szczury ze zniszczoną w ponad 95% korą mogą zapładniać samice (WHISHAW i KOLB 1985).

W świetle otrzymanych wyników wydaje się uzasadnione stwierdzenie, że kora ciemieniowo-potyliczna odgrywa istotną rolę w uczeniu się nowej sytuacji doświadczalnej, a w przypadku zachowań seksualnych pełni ważną funkcję w sprawniejszej i adekwatnej do zastanej sytuacji obróbce informacji czuciowej, prowadząc w efekcie do usprawnienia kopulacji. Pozostaje otwartym pytaniem, jakie są wzajemne funkcjonalne powiązania kory ciemieniowo-potylicznej ze strukturami układu nerwowego, których rola w zachowaniach seksualnych jest dobrze ugruntowana. Opierając się na danych literaturowych można snuć przypuszczenia co do funkcjonalnych zależności pomiędzy korą ciemieniowo-potyliczną a ciałem migdałowatym — strukturą związaną z tworzeniem się pamięci stanów emocjonalnych (LE DOUX 1993), wymaga to jednak przeprowadzenia odrębnych badań.

Na zakończenie niniejszego artykułu chciałbym przedstawić kilka uwag ogólnych dotyczących stosowania technik biologii molekularnej w badaniach behawioralnych. Bezwzględnie techniki te pozwalają spojrzeć na zachowanie zwierzęcia z innej perspektywy, zobaczyć zmiany zachodzące w organizmie niedostępne dotychczas naszemu poznaniu. Z tego względu biologia molekularna wkroczyła i, jak się wydaje, na długie lata zagości w badaniach behawioralnych. Z drugiej strony badania behawioralne stanowią mogą wygodne modele dla weryfikacji szeregu hipotez z dziedziny biologii molekularnej. Wydaje się zatem, że te dwie dziedziny wiedzy będą się nawzajem uzupełniać i rozwijać. Z tej perspektywy tym bardziej możemy docenić wiedzę dotyczącą zachowania zwierząt, uzyskiwaną często bardzo prostymi metodami, których największym atutem były pomysły badaczy oraz ich umiejętności obserwacji otaczającego świata.

## THE ROLE OF LEARNING PROCESSES IN SEXUAL BEHAVIOUR OF MALE MAMMALS

### Summary

The cues from the female play an important role in the sexual behaviour of adult males. Copulatory experience also influences sexual behaviour in adult males. Sexual behaviour of experienced males is more resistant to sensory deficit than that of sexually naive ones. Copulatory



parameters (mount, intromission and ejaculation latencies) are shorter in sexually experienced male rats than in sexually naive ones. In our experiments elevated *c-fos* expression was taken as a possible correlate of plasticity processes in the rat brain. We have demonstrated elevated expression of *c-fos* protooncogene during learning of copulatory behaviour in sexually naive male rats. The level of *c-fos* mRNA was found to be increased in the parieto-occipital cortex following the third and fifth session (single ejaculation in a training/testing session) but not after the first and the seventh ones. We have also found that NMDA receptors play a pivotal role in this phenomenon. In conclusion, it appears that *c-fos* expression corresponds to plasticity processes in the sensory system which may underlie modulation of efficiency of copulatory behaviour.

## LITERATURA

- ADLER N.T., ALLEN T. O., 1983. *The origin of sexual behavior. A functional analysis.* [W:] E. SATINOFF, P. TEITELBAUM (red.). *Handbook of Behavioral Neurobiology*, Plenum Press, New York, Vol. 6, 475-509.
- BEACH F. A., 1940. *Effects of cortical lesions upon copulatory behavior of male rats.* J. Comp. Psychol. 29, 193-244.
- BEACH F. A., 1942. *Analysis of the stimuli adequate to elicit mating behavior in the sexually inexperienced male rat.* J. Comp. Psychol. 33, 227-247.
- BEACH F. A., 1947. *Evolutionary changes in the physiological control of mating behavior in mammals.* Psychol. Rev. 54, 297-315.
- BEACH F. A., 1956. *Characteristics of masculine "sex drive".* [W:] *The Nebraska symposium on motivation*, (red.) M. R. JONES, Lincoln: Univ. Nebraska Press, 1-32.
- BEACH F. A., 1958. *Normal sexual behavior in male rats isolated at fourteen days of age.* J. Comp. Physiol. Psychol. 51, 37-38.
- BEACH F. A., 1964. *Biological bases for reproductive behavior.* [W:] W. ETKIN (red), *Social behavior and organization among vertebrates.* University of Chicago Press, 117-142.
- BECK J., 1992. *The differences between simultaneously or separately tested instrumental sexual responses in rats.* Acta Neurobiol. Exp. 52, 233-238.
- BECK J., BIALY M., 1993. *The role of sexual reward in the temporal patterning of copulatory behaviour in male rats.* Acta Neurobiol. Exp. 53, 451-456.
- BECK J., GODLEWSKI J., 1985. *Etologiczne aspekty seksuologii.* [W:] *Seksuologia biologiczna.* (red.) K. IMIELŃSKI. PWN, Warszawa, 353-462.
- BIALY M., 1995. *Neurobiologiczne podłoże nabywania pierwszych doświadczeń seksualnych przez samce szczurów.* Rozprawa doktorska, Akademia Medyczna w Warszawie, 1-134.
- BIALY M., BECK J., 1993. *The influence of vibrissae removal on copulatory behaviour in male rats.* Acta Neurobiol. Exp. 53, 415-419.
- BIALY M., NIKOLAEV E., BECK J., KACZMAREK L., 1992. *Delayed c-fos expression in sensory cortex following sexual learning in male rats.* Mol. Brain Res. 14, 352-356.
- COQUELIN A., DESJARDINS C., 1982. *Luteinizing hormone and testosterone secretion in young and old mice.* Am. J. Physiol. 243, 257-263.
- COQUELIN A., CLANCY A. N., MACRIDES F., NOBLE E. P., GORSKI R. A., 1984. *Pheromonally induced release of luteinizing hormone in male mice: Involvement of the vomeronasal system.* J. Neurosci. 4, 2230-2236.
- DEWSBURY D. A., 1969. *Copulatory behaviour of rats (*Rattus norvegicus*) as a function of prior copulatory experience.* Anim. Behav. 17, 217-223.
- DOMJAN M., 1992. *Adult learning and mate choice: possibilities and experimental evidence.* Amer. Zool., 32, 48-61.
- FILLION T. J., BLASS E. M., 1986. *Infantile experience with suckling odors determines adult sexual behavior in male rats.* Science 231, 729-731.
- GERALL A. A., 1963. *An exploratory study of effects of social isolation on the sexual behavior of guinea pigs.* Anim. Behav. 11, 274-282.
- GERALL H. D., WARD I. L., GERALL A. A., 1967. *Disruption of the male rat's sexual behaviour induced by social isolation.* Anim. Behav. 15, 54-58.
- GLĄŻEWSKI S., DANYSZ W., 1992. *Receptory dla aminokwasów pobudzających w ośrodkowym układzie nerwowym i ich rola w procesach plastyczności oraz toksyczności dla komórek.* Post. Biol. Kom., 19, 145-161.

- GRAHAM J. M., DESJARDINS C., 1980. *Classical conditioning: Iiduction of luteinizing hormone and testosterone secretion in anticipation of sexual activity*. Science 210, 1039-1041.
- HARD E., LARSSON K., 1968. *Dependence of adult mating behavior in male rats on the presence of littermates in infancy*. Brain Behav. Evol. 1, 405-419.
- HARLOW H. F., 1962. *The heterosexual affectional system in monkeys*. Amer. Psychol. 17, 1-9.
- HOLE G. J., EINON D. F., PLOTKIN H. C., 1986. *The role of social experience in the development of sexual competence in Rattus norvegicus*. Behav. Process. 12, 2, 187-202.
- KACZMAREK L., 1986. *Protooncogene expression during the cell cycle*. Lab. Invest. 54, 365-377.
- KACZMAREK L., 1993. *Molecular biology of vertebrate learning: is c-fos new beginning?* J. Neurosci. Res. 34, 377-381.
- KURTZ R. G., ADLER N. T., 1973. *Electrophysiological correlates of copulatory behavior in the male rats: Evidence for a sexual inhibitory process*. J. Comp. Physiol. Psychol. 84, 225-239.
- LARSSON K., 1959. *Experience and maturation in the development of sexual behaviour in the male puberty rat*. Behaviour 14, 101-107.
- LARSSON K., 1962. *Mating behavior in male rats after cerebral cortex ablation: I. Effects of lesions in the dorsolateral and the median cortex*. J. Expl. Zool. 151, 167-176.
- 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*. J. Expl. Zool. 155, 203-214.
- LARSSON K., 1978. *Experimental factors in the development of sexual behavior*. [W:] J. B. HUTCHISON (red.), *Biological determinants of sexual behavior*, John Wiley, New York, 55-86.
- LE DOUX, J. E., 1993. *Emotional memory system in the brain*. Behav. Brain Res., 58, 69-79.
- LORENZ K., 1935. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels*. Ibid. 83, 137-213 i 289-413.
- MADLAFOUSEK J., HLINAK Z., 1983. *Importance of female's precopulatory behaviour for the primary initiation of male's copulatory behaviour in laboratory rat*. Behaviour, 86, 237-249.
- MASON W. A., 1960. *The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: I. Free social behavior*. J. Comp. Physiol. Psychol. 53, 582-589.
- PFEIFFER C. A., JOHNSTON R. E., 1994. *Hormonal and behavioral responses of male hamsters to females and female odors: Role of olfaction, the vomeronasal system and sexual experience*. Physiol. Behav., 55, 129-138.
- SACHS B. D., 1978. *Conceptual and neural mechanisms of masculine copulatory behavior*. [W:] *Sex and Behavior*, (red.) T. E. MCGILL, D. A. DEWSBURY, B. D. SACHS. Plenum Press, New York, 267-295.
- SACHS B. D., BARFIELD R. J., 1976. *Functional analysis of masculine copulatory behavior in the rats*. Adv. Study Behav. 7, 91-154.
- SACHS B. D., MEISEL R.L., 1988. *The physiology of male sexual behavior*. [W:] *The physiology of reproduction*, (red.) E. KNOBIL, J. NEILL. New York: Raven Press, 1393-1485.
- SAWREY D. K., DEWSBURY D.A., 1994. *Conspecific odor preferences in montane voles (Microtus montanus): effects of sexual experience*. Physiol. Behav. 56, 339-344.
- SILBERBERG A., ADLER N. T., 1974. *Modulation of the copulatory sequence of the male rat by a schedule of reinforcement*. Science 185, 374-376.
- STERN J. M., 1990. *Multisensory regulation of maternal behavior and masculine sexual behavior: a revised view*. Neuroscien. Biobehav. Rev. 14, 183-200.
- TAYLOR S. A., DEWSBURY D. A., 1990. *Male preferences for females of different reproductive conditions: A critical review*. [W:] D. W. MACDONALD, D. MULLER-SCHWARZE, S. E. NATYNCZUK (red.), *Chemical signals in vertebrates*, Oxford: Oxford University Press, 184-198.
- TINBERGEN N., 1976. *Badania nad instynktem*. PWN, Warszawa.
- VALENSTEIN E. S., GOY R. W., 1957. *Further studies of the organization and display of sexual behavior in male guinea pigs*. J. Comp. Physiol. Psychol. 50, 115-119.
- VEGA-MATUSZCZYK J., APPA R. S., LARSSON K., 1994. *Age-dependent variations in the sexual preference of male rats*. Physiol. Behav. 55, 827-830.
- WHISHAW I. Q., KOLB B., 1985. *The mating movements of male decorticate rats: Evidence for subcortically generated movements by the male but regulation of approaches by the female*. Behav. Brain Res. 17, 171-191.
- ZAMBLE E., MITCHELL J.G., FINDLAY H., 1986. *Pavlovian conditioning of sexual arousal: Parametric and background manipulation*. J. Exp. Psychol.: Anim. Behav. Proc. 12, 403-411.