

JÓZEF BECK

*Katedra i Zakład Fizjologii Człowieka AM
Krakowskie Przedmieście 26/28, 00-927 Warszawa*

WSPÓŁDZIAŁANIE MIĘDZY SAMCEM A SAMICĄ W TRAKCIE ZACHOWANIA SEKSUALNEGO SZCZURÓW

ŻYCIE SPOŁECZNE SZCZURÓW

Nasze wiadomości na temat zachowania seksualnego szczurów pochodzą głównie z badań przeprowadzonych na szczurach laboratoryjnych. Szczur laboratoryjny jest udomowioną formą szczura wędrownego (*Rattus norvegicus*). Szczury wędrowne są zwierzętami społecznymi. Żyją w grupach liczących zazwyczaj od 7 do 100 osobników (MCCLINTOCK i ADLER 1978), chociaż opisywano również wielkie stada liczące 600–1000 szczurów (ROBITAILLE i BOUVET 1976). Stado takie jest określane mianem stada anonimowego zamkniętego (HEYMER 1977), gdyż jego cechą charakterystyczną jest to, że żyjące w nim osobniki nie rozpoznają się indywidualnie między sobą, natomiast rozpoznają się jako członkowie tej samej społeczności, broniąc wspólnie terytorium przed innymi szczurami nie należącymi do stada (BARNETT 1963). Ten sposób zachowania prowadzi do krzyżowania się osobników blisko spokrewnionych ze sobą, co powoduje, że osobniki należące do jednej grupy są w bardzo znacznym stopniu spokrewnione ze sobą. W obrębie takiej grupy występuje bardzo prosta dwustopniowa hierarchia. Samce szczury dzielą się na dominujące „alfy” i podporządkowane „bety” (BARNETT 1963). Samice zajmują zawsze niższą pozycję w hierarchii (BARNETT 1963). Pozycja społeczna samca nie ma u szczurów żadnego wpływu na jego dostęp do rozrodu (BARNETT 1963).

Samica szczura jest poliestryczką. Oznacza to, że cykl płciowy związany z dojrzewaniem jaj występuje u niej przez cały rok. W cyklu takim wyróżniamy cztery fazy: proestrus, estrus (ruję), metestrus i diestrus. U samic szczurów laboratoryjnych cykl taki trwa od 3 do 4 dni, chociaż czasami zdarzają się samice o cyklach pięcio- czy sześciodniowych (ADLER 1978). U dzikich szczurów odłowionych a następnie hodowanych w warunkach przypominających naturalne cykl taki jest dłuższy i wynosi około dwóch tygodni (MCCLINTOCK i ADLER 1978). Szczurzyca staje się aktywna seksualnie pod koniec proestrusu. Wydzielenie komórki jajowej przez jajnik (owulacja) występuje spontanicznie w okresie rui. Natomiast dla wytworzenia przez jajnik ciała żółtego (rozpoczęcia fazy lutealnej)

niezbędna jest kopulacja (EDMONDS i współaut. 1972). Wystąpienie fazy lutealnej pod wpływem kopulacji nosi nazwę odczynu progestacyjnego (ADLER 1978). Do jego powstania niezbędna jest pewna swoista sekwencja pobudzeń receptorów genitalnych (DIAMOND 1970).

U samca szczura jądra produkują nasienie przez cały rok. W związku z tym jest aktywny seksualnie stale z wyjątkiem okresów, kiedy w wyniku licznych ejakulacji doszło u niego do wyczerpania seksualnego (BEACH 1956).

ZACHOWANIE SEKSUALNE

W zachowaniu seksualnym zwierząt wyróżnić można dwie fazy: zaloty i konsumacyjny akt seksualny (MORRIS 1956). W trakcie konsumacyjnego aktu seksualnego (KAS) dochodzi do zapłodnienia komórki jajowej przez plemnik. Zaloty występują tylko wtedy, kiedy wystąpienie KAS z jakichś przyczyn nie jest możliwe.

Nazwą „zaloty” określamy szereg zachowań samca lub samicy poprzedzających wystąpienie KAS. W czasie ich trwania dochodzi do wymiany informacji między samcem a samicą, niezbędnej do prawidłowego przebiegu tego aktu. Przyczynami uniemożliwiającymi odbycie KAS mogą być: samotniczy tryb życia, obrona terytorium lub silna agresja międzyosobnicza w obrębie grupy, czy na koniec brak koordynacji funkcji fizjologicznych samca i samicy związanych z rozrodem. Stąd podstawowymi funkcjami zalotów (ETKIN 1964) u wszystkich zwierząt są: (1) zwrócenie na siebie uwagi osobnika płci przeciwnej, (2) wyhamowanie agresji międzyosobniczej, oraz (3) koordynacja mechanizmów fizjologicznych związanych z rozrodem. Ta ostatnia funkcja, bardzo rozbudowana u niższych zwierząt, u ssaków sprowadza się jedynie do pobudzenia seksualnego partnera.

ZACHOWANIE SEKSUALNE SZCZURÓW

W zachowaniu seksualnym szczurów wyróżnić można obie fazy: zaloty i KAS. W przeciwieństwie jednak do przeważającej większości zwierząt, u których zaloty poprzedzają KAS, u szczurów obie te fazy są nawzajem przemieszane (LARSSON 1956, DEWSBURY 1967).

Zaloty samca polegają jedynie na obwąchiwaniu okolicy ujścia narządów rodnych i ciała samicy (BARNETT 1963). Ich funkcją jest doprowadzenie do wzrostu podniecenia seksualnego (zob. dalej) samca powyżej progu kopulacyjnego (BEACH 1956). Natomiast u samicy w trakcie zalotów obserwujemy następujące zachowania: (1) strzyżenie uszami — polegające na potrząsaniu głową połączonym z szybkimi ruchami uszu, (2) prezentacje — polegające na przysiadaniu na szeroko rozstawionych tylnych łapkach z uniesioną ku górze przednią częścią ciała, (3) skakanie i uciekanie — polegające na gwałtownych skokach i uciekaniu przed samcem (MADLAFOUSEK i HLIŃAK 1977). Ponadto w trakcie badania zachowania seksualnego szczurów w warunkach półnaturalnych (MCCLINTOCK i ADLER 1978) obserwuje się charakterystyczne trójfazowe zacho-

wanie samicy polegające na podbieganiu do samca, ustawianiu się pod odpowiednim kątem do niego, a następnie odbieganiu.

Funkcją zalotów samicy przed rozpoczęciem kopulacji, podobnie jak u samca, jest doprowadzenie do wzrostu podniecenia seksualnego samca powyżej progu kopulacyjnego. Następnie już po przekroczeniu tego progu samica, wykonując zaloty w odpowiedni sposób, zapewnia sobie sekwencję pobudzania receptorów genitalnych pochwy przez samca odpowiednią dla wywołania u niej odczynu progestacyjnego (MCCLINTOCK 1984).

Konsumacyjny akt seksualny składa się u szczurów z serii od kilku do kilkudziesięciu pojedynczych kopulacji połączonych z wprowadzeniem prącia do pochwy (intromisja, kopulacja kompletna) lub przebiegających bez wprowadzenia prącia do pochwy (kopulacja niekompletna), występujących w odstępach od kilku do kilkudziesięciu sekund. Po serii kopulacji występuje ejakulacja, po której następuje dłuższy, zwykle kilkuminutowy okres spadku aktywności seksualnej samca (tzw. refrakcja poejakulacyjna). Okres ten wydłuża się po każdej kolejnej ejakulacji. Wyczerpanie seksualne występuje u samca po 4 do 8 ejakulacjach. Po osiągnięciu tego stanu występuje przerwa w aktywności seksualnej trwająca 10–14 dni (LARSSON 1956, DEWSBURY 1967).

W trakcie kopulacji samiec wskakuje na samicę od tyłu, uciska jej boki przednimi łapkami i wykonuje szereg płytkich ruchów frykcyjnych (czyli ruchów miednicą do przodu) w odstępach od 10 do 40 ms (SACHS i BARFIELD 1976). Jeśli w czasie tych ruchów dojdzie do kontaktu żołądź prącia z ujściem pochwy, dochodzi do wywarcia przez napletek ucisku na nasadę prącia, co na drodze odruchowej powoduje wystąpienie erekcji prącia, umożliwiającej jego wprowadzenie do pochwy — intromisję. Intromisja charakteryzuje się jednym głębokim ruchem miednicy trwającym 200–400 ms, połączonym z odsunięciem na boki przednich łapek i gwałtownym wycofywaniem się do tyłu po jej zakończeniu. Z reguły po każdej intromisji występuje czyszczenie prącia. Polega ono na lizaniu i uciskaniu łapkami zeregowanego prącia. Ma ono na celu zniesienie erekcji. Jest to konieczne, ponieważ jedynie po całkowitym spadku erekcji możliwe jest kolejne wprowadzenie żołądź prącia do ujścia pochwy i ponowna intromisja (SACHS i BARFIELD 1976).

Po serii pojedynczych kopulacji występuje ejakulacja. Różni się ona od intromisji dłużej trwającym (około 1 sekundy) głębokim ruchem frykcyjnym, charakterystycznym uniesieniem na boki i ku górze łapek oraz brakiem szybkiego odchodzenia ku tyłowi przed rozpoczęciem czyszczenia prącia (SACHS i BARFIELD 1976). Ejakulacji nie można traktować jako intromisji, w trakcie której dochodzi do wytrysku nasienia. Jest to zupełnie inne zachowanie (SACHS i BARFIELD 1976).

W wyniku ejakulacji samiec poza nasieniem pozostawia w pochwie samicy specjalną szybko krzepnącą wydzielinę, tak zwany koagulat (ang. vaginal plug). Wydzieliną tą krzepnąc kurczy się i powoduje wciskanie nasienia do szyjki macicy (ADLER 1978). W czasie następnej kopulacji koagulat zostaje natychmiast usunięty (na prąciu samca szczura znajdują się w tym celu nawet specjalne haczyki) (SACHS i BARFIELD 1976). W warunkach naturalnych, gdy samica kopuluje naraz z kilkoma samcami, jeśli zostaje pokryta przez następnego samca bezpośrednio lub w krótkim czasie po pozostawieniu koagulatu przez poprzed-

dnika, wówczas nasienie pierwszego z nich nie osiąga celu (ADLER 1978). Mechanizm ten pierwotnie miał prawdopodobnie służyć tak zwanej „konkurencji plemników”, zjawisku mającemu na celu usunięcie z procesu rozrodu materiału genetycznego konkurenta (MCCLINTOCK 1984). U dziko żyjących szczurów, u których występuje w obrębie stada bardzo wysoki stopień pokrewieństwa, mechanizm ten wydaje się tracić swój pierwotny sens biologiczny. Może on natomiast, moim zdaniem, odgrywać rolę w regulacji przyrostu naturalnego w grupie. Przy bardzo znacznym wzroście populacji samce mogą sobie przeszkadzać nawzajem w uzyskaniu zapłodnienia przez zbyt szybkie rozpoczynanie kopulacji z dopiero co zaplemnioną samicą. Ponieważ każdy kolejny ejakulat zawiera mniej plemników, zachowanie takie może prowadzić do spadku liczby osobników w miotach (MCCLINTOCK 1984).

Zachowanie kopulacyjne samicy szczura polega na wykonywaniu tak zwanej reakcji lordozy w odpowiedzi na uciskanie jej boków i okolicy anogenitalnej przez samca. Reakcja lordozy polega na wyginaniu ku dołowi okolicy lędźwiowej połączonemu z jednoczesnym uniesieniem ku górze krocza, co umożliwia samcowi wprowadzenie prącia do pochwy (MADLAFOUSEK i HLIŃAK 1977).

ZACHOWANIE KOPULACYJNE SZCZURÓW W WARUNKACH NATURALNYCH

Pomimo bardzo długotrwałych wzajemnych kontaktów między ludźmi a dziko żyjącymi szczurami stosunkowo niewiele wiadomo o zachowaniu seksualnym dzikich szczurów. Wiemy jedynie, że kopulacje odbywają się poza obrębem nerek, w których żyją szczury. Jedne z niewielu dostępnych obserwacji, przeprowadzonych przez badaczy kanadyjskich wykazały, że w czasie kopulacji jedna aktywna seksualnie samica jest goniona przez grupę samców, którym naprzemiennie udaje się ją pokryć (ROBITAILLE i BOUVET 1976). Co jakiś czas samica ucieka do norki przed goniącymi ją samcami. U szczurów w zasadzie nie występuje kompetycja o samicę, chociaż wyżej wymienieni badacze obserwowali interesujące zachowanie samców szczurów polegające na tym, że samiec ustawił się w okolicy norki, z której wychodziła aktywna samica, a następnie po pokryciu jej zapędzał ją z powrotem do norki opędzając się jednocześnie od innych samców.

Ciekawym sposobem kopulacji obserwowanym w warunkach półnaturalnych u szczurów laboratoryjnych (który, jak się zdaje, występuje również u szczurów dzikich, chociaż bezpośrednio nie został jeszcze zaobserwowany) jest tak zwana panogamia (MCCLINTOCK 1984). W kopulacji panogamicznej zazwyczaj dwa samce kopulują z grupą kilku aktywnych seksualnie samic. Gdy jeden samiec znajduje się w okresie refrakcji poejakulacyjnej, inny w tym czasie kopuluje z wszystkimi dostępnymi samicami, następnie gdy kopulujący samiec osiągnie ejakulację, wtedy zaczyna kopulować drugi, u którego w tym czasie zdążył zakończyć się okres refrakcji poejakulacyjnej.

MECHANIZMY MOTYWACYJNE W ZACHOWANIU SEKSUALNYM SZCZURÓW

SAMCE

W roku 1956 BEACH wysunął hipotezę, w myśl której zachowanie seksualne samców szczurów zależy od działania dwóch mechanizmów: mechanizmu podniecenia seksualnego (ang. sexual arousal mechanism) i mechanizmu kopulacyjnego (ang. copulatory mechanism). Zgodnie z tą hipotezą, pod wpływem stymulacji sensorycznej dochodzącej od samicy podniecenie seksualne samca ma narastać do momentu przekroczenia progu kopulacyjnego. Po przekroczeniu tego progu dochodzi do głosu tak zwany mechanizm kopulacyjny działający aż do momentu wystąpienia ejakulacji. Rola intromisji ma polegać jedynie na podtrzymywaniu działania tego mechanizmu. W następnych latach koncepcja ta ulegała pewnym modyfikacjom i uzupełnieniom. W roku 1973 KURTZ i ADLER wysunęli hipotezę, w myśl której w sterowaniu zachowaniem seksualnym samca szczura obok procesu pobudzenia seksualnego ważną rolę odgrywa również proces hamowania. Zgodnie z tą hipotezą, po umieszczeniu samca z aktywną seksualnie samicą podniecenie seksualne narasta najpierw pod wpływem stymulacji sensorycznej dochodzącej od samicy, a następnie w wyniku poszczególnych kopulacji. Trwa to aż do momentu osiągnięcia progu ejakulacyjnego, po czym występuje ejakulacja, a podniecenie seksualne spada do poziomu zerowego. Zdaniem tych autorów, równoległe z narastaniem podniecenia seksualnego narastać ma jednak proces hamowania. Po każdej ejakulacji hamowanie miało spadać, ale do poziomu wyższego niż poprzednio. By uruchomić ponownie zachowanie kopulacyjne, narastające po każdej ejakulacji, podniecenie seksualne musi więc przekroczyć próg kopulacyjny oraz narosły poziom hamowania, narastający jako funkcja liczby odbytych kopulacji. Hipoteza ta tłumaczyła w pewnym stopniu obserwowane u samców szczurów zjawisko wydłużania się okresów refrakcji poejakulacyjnej po kolejnych ejakulacjach.

SAMICE

W aktywności seksualnej samic wyróżnić można trzy czynniki: atrakcyjność, proceptywność i receptywność (BEACH 1976). Atrakcyjność seksualna jest związana z szeregiem cech samicy oddziałujących pobudzająco na samca, takich jak zapach, wygląd i wiele innych. Proceptywność jest to aktywne dążenie do kontaktu seksualnego z samcem. Receptywność polega na umożliwianiu samcowi skutecznej kopulacji. Z wyżej wymienionych czynników pierwsze dwa dotyczą zarówno samców, jak i samic. Receptywność jest cechą typowo samiczą.

W przeciwieństwie do samców podniecenie seksualne u samic zależy głównie od poziomu hormonów płciowych w ich organizmie. Natomiast podobnie jak u samców występowanie różnych rodzajów zachowania seksualnego zależy od siły podniecenia seksualnego. Po podaniu wzrastających dawek hormonów płciowych uprzednio kastrowanym szczurzycom, HLIŃAK i MADLAFOUSEK (1972) obserwowali wyraźne zmiany w zachowaniu seksualnym samic. Przy najniższych dawkach samica była jedynie receptywna — dopuszczała samca do krycia

i wykonywała lordozę. Przy wzrastających dawkach pojawiały się zachowania należące do repertuaru zalotów, najpierw strzyżenie uszami, następnie prezentacje, a przy najwyższych dawkach skakanie i uciekanie (HLIŃAK i MADLAFOUSEK 1972). Hamowanie seksualne u szczurzy jest związane z powstaniem odczynu progestacyjnego pojawiającego się w wyniku kopulacji wskutek kumulowania się stymulacji genitalnej (ADLER 1978).

Dla zrozumienia dalszego ciągu pracy konieczne jest wyjaśnienie pewnych podstawowych pojęć z zakresu etologii i teorii motywacji.

ZACHOWANIA WRODZONE

Wyróżnia się dwa rodzaje zachowań wrodzonych: odruch bezwarunkowy i instynkt. Odruch bezwarunkowy jest najbardziej elementarną reakcją ośrodkowego układu nerwowego (OUN) na zmiany środowiska. Podstawą każdego odruchu bezwarunkowego jest łuk odruchowy. Składa się on z receptora, drogi dośrodkowej, ośrodków, drogi odśrodkowej i efektorów. Efektem może być mięsień lub gruczoł (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989).

Zgodnie z definicją podaną przez TINBERGENA (1976), instynkt jest to hierarchicznie zorganizowany mechanizm nerwowy, podatny na przyjęcie określonych bodźców wewnętrznych i zewnętrznych, przygotowujących jego akcję, wyzwalających i kierujących nią — i reagujących na nie skoordynowanymi ruchami mającymi znaczenie przystosowawcze.

Podstawową częścią składową wszystkich zachowań instynktowych jest koordynacja dziedziczna, czyli ściśle określony zdeterminowany genetycznie program ruchowy, zakodowany w określonych ośrodkach OUN zwanych centrami instynktu. Jest ona w każdej chwili gotowa do zadziałania. Koordynacja dziedziczna zostaje uruchomiona pod wpływem specjalnego bodźca zwanego „bodźcem-znakiem”. Jeśli źródłem takiego bodźca jest inny osobnik, bodziec taki nosi wtedy nazwę „wyzwalacza społecznego” (TINBERGEN 1976).

POPEŁ

Popędem nazywamy proces nerwowy ukierunkowany na zaspokojenie określonej potrzeby biologicznej (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989). Potrzeba biologiczna pojawia się w wyniku odchylenia stanu fizjologicznego organizmu od stanu homeostazy lub — szerzej — gdy zwierzę nie znajduje się w optymalnych warunkach życiowych. Zaspokajanie popędu łączy się z wykonywaniem czynności, które prowadzą do zaniku potrzeby biologicznej.

Proces zaspokajania popędu nosi nazwę reakcji konsumacyjnej. Może on mieć miejsce w dwóch sytuacjach: (1) w wyniku wykonania dziedzicznej koordynacji (DK) pod wpływem bodźca sygnałowego (CRAIG 1918), oraz (2) w wyniku pobudzenia określonych eksteroreceptorów w czasie konsumacyjnego odruchu bezwarunkowego (KONORSKI 1969).

Mamy więc do czynienia z występowaniem dwóch typów reakcji konsumacyjnych o dobrze wyrażonych właściwościach nagradzających. Dla ułatwienia

będziemy je dalej nazywać odpowiednio — konsumacją kinestetyczną i konsumacją eksteroceptywną (BECK 1993). Oba te typy konsumacji prowadzą także do wzrostu podniecenia.

INSTRUMENTALNY ODRUCH WARUNKOWY

Instrumentalny odruch warunkowy jest podstawową formą wszystkich nabytych zachowań dowolnych. Zostaje on wytworzony zawsze w oparciu o jakiś popęd. Odruch ten polega na tym, że w celu uzyskania określonego wzmocnienia, w czasie którego dochodzi do zaspokojenia tego popędu zwierzę musi wykonać pewną ściśle określoną reakcję ruchową (tzw. reakcję instrumentalną), na przykład przygięcie łapą gałęzi, na której znajduje się pokarm, podejście do innego osobnika, zaczajenie się na ofiarę i temu podobne. Wzmocnieniem może być pokarm, woda, kontakt z innym osobnikiem, kopulacja i temu podobne, innymi słowy, te wszystkie sytuacje, w których występuje konsumacja eksteroceptywna lub kinestetyczna. Odruch instrumentalny może występować w odpowiedzi na określony bodziec, tak zwany bodziec warunkowy. Czas upływający od zadziałania bodźca warunkowego do wystąpienia reakcji instrumentalnej nosi nazwę latencji odruchu. Jeśli bodziec warunkowy zaczyna działać natychmiast po zakończeniu wzmocnienia, wtedy latencja odruchu jest miarą właściwości nagradzającej zastosowanego wzmocnienia. Natomiast szybkość wykonania reakcji instrumentalnej (np. tempo naciskania na dźwignię lub szybkość przebiegnięcia przez bieżnię) odzwierciedla aktualną siłę popędu, w oparciu o który został wytworzony dany odruch (KONORSKI 1969).

ELEMENTY WRODZONE W ZACHOWANIU SEKSUALNYM SZCZURÓW

W trakcie zachowania seksualnego u szczurów występują oba rodzaje zachowań wrodzonych: odruchy bezwarunkowe i reakcje instynktowe. Zaloty samca polegające na obwąchiwaniu okolicy anogenitalnej i ciała samicy mają charakter koordynacji dziedzicznej wyrażającej się poprzez przyjmowanie pewnej typowej pozycji (BARNETT 1963). Konsumacyjny akt seksualny u samców szczurów obejmuje zachowania kopulacyjne i ejakulacyjne. W obu przypadkach wyróżnić możemy w tych zachowaniach komponentę instynktową — koordynację dziedziczną (kopulację) oraz kopulacyjne odruchy bezwarunkowe — ruchowy i wydzielniczy. Ruchowymi odruchami kopulacyjnymi są erekcje. Bodźcem bezwarunkowym dla tych reakcji jest ucisk na nasadę prącia wywierany przez napletek w chwili wprowadzenia żołądzi prącia do ujścia pochwy. Wydzielniczym odruchem kopulacyjnym jest wytrysk nasienia. Bodźcem bezwarunkowym dla tego odruchu jest pobudzenie receptorów genitalnych znajdujących się na żołądzi prącia (SACHS i BARFIELD 1976), zależy on jednak również od odpowiednio wysokiego poziomu podniecenia seksualnego.

Zachowania należące do repertuaru zalotów u szczurzyca (strzyżenie uszami, prezentacje, skakanie i odbieganie) są dziedzicznymi koordynacjami. Wskazuje na to fakt, że przebiegają zawsze w bardzo podobny sposób, pod wpływem

bodźców dochodzących od samca. Natomiast zachowanie kopulacyjne — lordoza — jest ruchowym odruchem bezwarunkowym. Bodźcem bezwarunkowym dla odruchu lordozy jest ucisk wywierany przez samca na boki oraz okolice anogenitalną samicy. Do wywołania tego odruchu, oprócz bodźca bezwarunkowego, niezbędne jest odpowiednie stężenie hormonów płciowych, występujące w okresie rui (ADLER 1978). Obok odruchu ruchowego — lordozy występuje u samic również kopulacyjny odruch wydzielniczy — odczyn progestacyjny. Bodźcem bezwarunkowym dla niego jest stymulacja receptorów genitalnych zlokalizowanych zwłaszcza w okolicy szyjkowej pochwy (ADLER 1978).

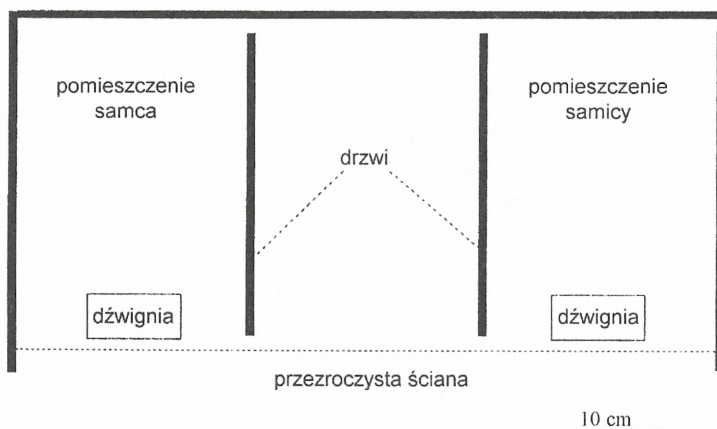
WŁAŚCIWOŚCI NAGRADZAJĄCE POSZCZEGÓLNYCH ELEMENTÓW ZACHOWANIA SEKSUALNEGO

Najbardziej precyzyjną informację na temat właściwości nagradzających poszczególnych elementów zachowania seksualnego samców i samic szczurów uzyskano w wyniku badań instrumentalnych odruchów warunkowych o wzmocnieniu seksualnym. Badania takie przeprowadzono u szczurów obojga płci. Z badań tych wynika, że dla samca szczura właściwości nagradzające mają zarówno zachowania kopulacyjne, jak i zachowania z repertuaru zalotów. Tak więc właściwości nagradzające mogą mieć same kontakty dotykowe i węchowe bez prób kopulacji (BECK 1980), a nawet sam zapach wydzieliny z pochwy samicy w rui (CARR i współaut. 1970). Miarą właściwości nagradzających poszczególnych elementów zachowania seksualnego jest długość latencji odruchu instrumentalnego występującego bezpośrednio po tym zachowaniu. U samców stwierdzono, że latencje odruchów występujących po ejakulacjach były zawsze dłuższe od latencji odruchów występujących po intromisjach (BECK 1971). Natomiast u samców badanych w labiryncie T w sytuacji wyboru pomiędzy samicą normalną a samicą z zaszytą pochwą nie zaobserwowano preferowania samic normalnych (WHALEN 1961). W tej sytuacji doświadczalnej właściwości nagradzające kopulacji niekompletnej nie różniły się więc dla samca od właściwości nagradzających intromisji.

Z kolei u samic stwierdzono, że wzmocnieniem dla odruchu instrumentalnego mogła być obecność samca za metalową siatką umożliwiającą jedynie kontakt wzrokowy i zapachowy (MEYERSON i LINDSTRÖM 1973) lub kontakty węchowo-dotykowe (BECK 1974). Zachowanie kopulacyjne mogło też stanowić wzmocnienie odruchów instrumentalnych, w których reakcją instrumentalną było przebieganie przez bieżnię (HILL i THOMAS 1973), przebieganie do innego pomieszczenia (SCHOELCH-KRIEGER i współaut. 1976) i naciskanie dźwigni (BERMANT 1961). W przeciwieństwie do samców, u samic latencje odruchów instrumentalnych były krótsze po kopulacjach niekompletnych niż po intromisjach, natomiast, podobnie jak u samców, latencje po intromisjach były krótsze niż po ejakulacjach (BERMANT 1961, PEIRCE i NUTTAL 1961). Ponadto stwierdzono, że samica w rui potrafi wybierać zawsze jednego z dwóch danych jej do wyboru samców (FRENCH i współaut. 1972).

Instrumentalne odruchy warunkowe o wzmocnieniu seksualnym wykorzystywano również w badaniach wzajemnych interakcji między samcem a samicą

w trakcie zachowania seksualnego. W tym celu stosowano metodę jednoczesnego badania instrumentalnych odruchów warunkowych o wzmocnieniu seksualnym u samców i samic szczurów (BECK 1977). Doświadczenia były prowadzone w specjalnej kamerze (rys. 1) składającej się z trzech pomieszczeń o takich samych wymiarach połączonych za pomocą dwóch gilotynowych drzwi (BECK 1980). W przednich ścianach obu zewnętrznych pomieszczeń były umieszczone dźwignie. W czasie doświadczenia samiec i samica były zamykane w zewnętrznych pomieszczeniach kamery wyposażonych w dźwignie. Wykonanie przez którekolwiek zwierzę reakcji instrumentalnej, polegającej na kilkukrotnym naciśnięciu dźwigni, powodowało otwarcie drzwiczek oddzielających je od środkowego pomieszczenia. Kontakt między obydwoma zwierzętami stawał się więc możliwy dopiero wtedy, kiedy obydwa wykonały reakcję instrumentalną. W takim układzie doświadczalnym zwierzęta były całkowicie równoprawne, jeśli chodzi o sterowanie doświadczeniem. Stwierdzono występowanie dodatniej korelacji między latencjami odruchów samców i samic, a brak korelacji między tempem naciskania na dźwignię przez samce i samice (BECK 1993). Można stąd wyciągnąć wniosek, że właściwości nagradzające poszczególnych kontaktów kopulacyjnych u samic i samców (odzwierciedlane przez długość latencji odruchów instrumentalnych) są podobne, natomiast tempo naciskania na dźwignię odzwierciedla poziom podniecenia seksualnego u samców i samic, który zależy od zupełnie innych czynników u obojga płci.

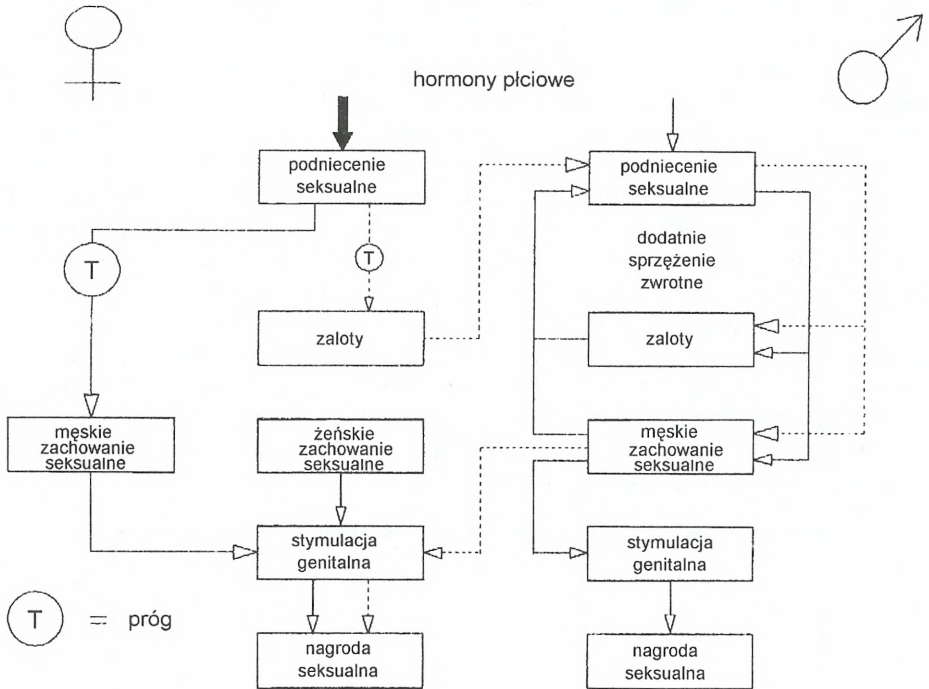


Rys.1. Widok z góry na kamerę do jednoczesnego badania instrumentalnych odruchów warunkowych o wzmocnieniu seksualnym u samców i samic szczurów.

INTERAKCJE MIĘDZY SAMCEM A SAMICĄ W TRAKCIE ZACHOWANIA SEKSUALNEGO SZCZURÓW

W wyniku zachowań z repertuaru zalotów, takich jak obwąchiwanie okolicy anogenitalnej i ciała samicy, samiec doprowadza do wzrostu swojego podniecenia seksualnego powyżej progu kopulacyjnego, co powoduje rozpoczęcie kopulacji. Kolejne kopulacje prowadzą do dalszego wzrostu pobudzenia seksualnego,

aż do momentu, kiedy zostanie przekroczony próg ejakulacyjny, po czym podniecenie seksualne spada do poziomu zerowego (KURTZ i ADLER 1973). W trakcie zachowania seksualnego u samca pojawia się pętla dodatniego sprzężenia zwrotnego (rys. 2). Zaloty, a następnie zachowanie kopulacyjne prowadzą do wzrostu podniecenia seksualnego prowadzącego do dalszej ich intensyfikacji.



Rys. 2. Współdziałanie między samcem a samicą w trakcie zachowania seksualnego szczurów.

Zaloty samca prowadzą do wzrostu jego podniecenia seksualnego powyżej progu kopulacyjnego. Powoduje to rozpoczęcie kopulacji, co z kolei powoduje pobudzenie zakończeń genitalnych i zaspakajanie popędu. Zaloty samicy prowadzą także do wzrostu podniecenia seksualnego samca, który w trakcie kopulacji jest dla niej jedynym źródłem stymulacji genitalnej. Jeśli bardzo silnie pobudzona seksualnie samica pomimo intensywnych zalotów nie może pobudzić samca do kopulacji, wtedy przejawia ona męskie zachowanie kopulacyjne, w wyniku którego dochodzi także do pobudzenia receptorów genitalnych. Na schemacie dla uproszczenia nie uwzględniono roli konsumpcji kinestetycznej. Dalsze objaśnienia w tekście.

Zaloty samicy w pierwszym rzędzie mają na celu doprowadzenie do wzrostu podniecenia seksualnego samca powyżej progu kopulacyjnego. Następnie już po jego przekroczeniu służą do kontrolowania sekwencji pobudzeń własnych receptorów genitalnych, koniecznych dla uzyskania odczynu progestacyjnego (McCLINTOCK 1984).

Czynnikami odgrywającym podstawową rolę w przebiegu zachowania seksualnego zarówno samca, jak i samicy szczura są właściwości nagradzające poszczególnych zachowań: zarówno zalotów, jak i kopulacji czy ejakulacji. Samiec i samica wykonują zachowania z repertuaru zalotów przede wszystkim dlatego,

że zachowania te mają dla nich właściwości nagradzające, lub, jeszcze prościej, są dla nich przyjemne. Wzrost podniecenia seksualnego samca umożliwiający mu następnie przekroczenie progu kopulacyjnego jest jedynie ich następstwem.

U samca właściwości nagradzające zachowań kopulacyjnych mogą być wynikiem zarówno konsumacji kinestetycznej, jak i eksteroceptywnej. Natomiast u samicy właściwości nagradzające zachowania kopulacyjnego (lordozy) są wynikiem jedynie konsumacji eksteroceptywnej związanej ze stymulacją genitalną, ponieważ zachowanie kopulacyjne samicy (lordoza) jest jedynie odruchem bezwarunkowym. W trakcie KAS samica wyraźnie jest ukierunkowana na uzyskanie optymalnej stymulacji genitalnej (FRENCH i współaut. 1972), a samiec na wzrost podniecenia seksualnego (KURTZ i ADLER 1973).

O znaczeniu stymulacji genitalnej dla samicy świadczy również fakt, że w warunkach naturalnych, gdy samica ma możliwość odchodzenia od samca w trakcie zachowania seksualnego, sama reguluje sobie ilość stymulacji genitalnej oraz jej czasową charakterystykę w ten sposób, by zapewnić sobie odpowiednią sekwencję pobudzeń receptorów genitalnych odpowiednią dla wywołania odczynu progestacyjnego (ROBITAILLE i BOUVET 1976, MCCLINTOCK i ADLER 1978). Zwraca w tym miejscu uwagę fakt, że w toku normalnego zachowania seksualnego występują elementy uczenia się instrumentalnego. By zapewnić sobie odpowiednią sekwencję pobudzeń receptorów genitalnych, odpowiednią dla wywołania odczynu progestacyjnego, samica uczy się chować przed samcem (ROBITAILLE i BOUVET 1976, MCCLINTOCK i ADLER 1978). Ponieważ wybór samca występuje również u kastrowanych samic w warunkach rui wywoływanej przez podanie hormonów płciowych (FRENCH i współaut. 1972), wydaje się, że samica musi mieć zakodowany wzorzec sekwencji pobudzeń receptorów genitalnych odpowiedni dla uzyskania odczynu progestacyjnego.

Dla samicy jedynym źródłem stymulacji genitalnej w heteroseksualnych kontaktach jest samiec. Jeśli jednak przy bardzo silnym podnieceniu seksualnym samicy pomimo zalotów nie dochodzi do uzyskiwania stymulacji genitalnej (np. z powodu małej aktywności seksualnej samca), u samicy może dojść do uruchomienia męskiego zachowania kopulacyjnego, w wyniku którego dochodzić może również do stymulacji genitalnej na innej alternatywnej drodze. Właściwości nagradzające tego zachowania, podobnie jak w przypadku samców, związane są zarówno z konsumacją kinestetyczną, jak i eksteroceptywną.

Męskie zachowanie seksualne można dość łatwo obserwować u samic po podaniu dużych dawek hormonów płciowych (estradiolu lub testosteronu) (BARFIELD i SCHOELCH-KRIEGER 1977), a także w czasie badania instrumentalnych odruchów warunkowych wzmacnianych kontaktem z samcem. W drugim przypadku wystarczy po prostu zastąpić w pewnym momencie samca służącego jako wzmocnienie aktywną seksualnie samicą (BECK 1987). Kiedyś w toku takiego doświadczenia obserwowałem interesujące zjawisko polegające na tym, że badana samica wykazująca męski behavior kopulacyjny po kilku pokryciach drugiej samicy wykonywała w jej kierunku zachowanie kokietujące (BECK, wyniki nie opublikowane). Świadczy to o tym, że samica rozróżnia jednak stymulację genitalną uzyskiwaną dzięki kryciu innej samicy od stymulacji uzyskiwanej

w wyniku intromisji, która wiąże się także z pobudzaniem wewnętrznej części pochwy.

ZAKOŃCZENIE

Przedstawione powyżej uwagi dotyczące współdziałania między samcem i samicą u szczurów w toku zachowania seksualnego w żadnym wypadku nie wyczerpują całości zagadnienia. W pracy tej chciałem jedynie zwrócić uwagę Czytelnika na pewne podstawowe mechanizmy motywacyjne, leżące u podstaw zachowania seksualnego szczurów, a zwłaszcza na rolę dwóch rodzajów reakcji konsumacyjnych w zaspakajaniu popędu seksualnego tych zwierząt.

Autor pragnie podziękować doc. dr hab. Ewie Godzińskiej za krytyczne uwagi w czasie przygotowania pracy do druku.

COOPERATION BETWEEN THE MALE AND THE FEMALE DURING SEXUAL BEHAVIOUR IN THE RATS

Summary

Sexual behaviour of rats includes courtship behaviour (in the male, sniffing of the anogenital region of the female, in the female, sex-soliciting behaviour) and copulatory behaviour. Copulatory behaviour consists of series of intermittent mounts either accompanied or not by insertion of the penis into the vagina and terminated by ejaculation. Satisfaction of the sexual drive is the main factor controlling sexual behaviour in rats. In the male, the sexual drive can be satisfied not only by genital stimulation, but also by the performance of the motor programme of copulatory behaviour. In the female, the sexual drive can be satisfied only by genital stimulation. The function of courtship in both male and female rats is to increase the sexual arousal of the male above the copulatory threshold. During copulatory behaviour the male rat is the only source of genital stimulation for both partners. In the male, the function of copulatory behaviour is to increase sexual arousal above the ejaculatory threshold. In the female, the function of that behaviour is to provide genital stimulation necessary for the progestational stage to occur. If a highly sexually aroused female rat is deprived of genital stimulation (e.g. due to the presence of a sexually inactive male), she may display the male pattern of copulatory behaviour as an alternative way to obtain genital stimulation.

LITERATURA

- ADLER N. T., 1978. *Social and environmental control of reproductive processes in animals*. [W:] T. E. MCGILL, D. A. DEWSBURY, B. D. SACHS (red.) *Sex and behavior status and prospectus*. Plenum Press, New York, 115-160.
- BARFIELD R. J., SCHOELCH KRIEGER M., 1977. *Ejaculatory and postejaculatory behavior of male and female rats. I. Effects of sex hormones and electric shock*. *Physiol. Behav.* 19, 203-208
- BARNETT S. R., 1963. *A study in behaviour*. London, Methuen, 288 str.
- BEACH F. A., 1956. *Characteristics of masculine "sex drive"*. [W:] M. R. JONES (red.) *Nebraska symposium of motivation*. Lincoln, University of Nebraska Press, 1- 32.
- BEACH F. A., 1976. *Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals*. *Horm. Behav.* 7, 105-138.
- BECK J., 1971. *Instrumental conditioned reflexes with sexual reinforcement in rats*. *A. Neurobiol. Exp.* 31, 251-262.
- BECK J., 1974. *Contact with male or female conspecifics as a reward for instrumental response in estrous and anestrous female rats*. *A. Neurobiol. Exp.* 34, 615-620.

- BECK J., 1977. *Positive correlation of bar-press latencies during simultaneous investigation of instrumental sexual responses in male and female rats.* Act. Nerv. Super. 19, 240-242.
- BECK J., 1980. *The integration of the male-female set studied by simultaneous investigation of the instrumental sexual responses in rats.* A. Neurobiol. Exp. 40, 527-533
- BECK J., 1987. *Situation dependent heterotypical copulatory behavior in female rats.* Acta Physiol. Pol. 38, 52-52.
- BECK J., 1993. *The differences between simultaneously or separately tested instrumental sexual responses in rats.* Acta Neurobiol. Exp. 52, 233-238.
- BERMANT G., 1961. *Response latencies of female rats during sexual intercourse.* Science. 133, 1771-1773.
- CAAR W. J., WYLIE N. R., LOEB L. S., 1970. *Responses of adult and immature rats to sex odor.* J. Comp. Physiol. Psychol. 72, 51-59.
- CRAIG W., 1918. *Appetites and aversions as constituents of instincts.* Biol. Bull. 34, 91-107
- DEWSBURY D. A., 1967. *A quantitative description of the behavior of rats during copulation.* Behaviour 29, 154-178.
- DIAMOND D. M., 1970. *Intromission pattern and species vaginal code in relation to induction of pseudopregnancy.* Science 169, 995-997.
- EDMONDS S., ZOLOTH S. R., ADLER N. T., 1972. *Storage of copulatory stimulation in the female rat.* Physiol. Behav. 8, 161-164.
- ETKIN W. 1964. *Reproductive behaviors.* [W:] W. ETKIN (red.) *Social behavior and organisation among vertebrates.* Chicago, University of Chicago Press, 75-116.
- FRENCH D., FITZPATRICK D., LAW O. T., 1972. *Operant investigation of mating preference in female rats.* J. Comp. Physiol. Psychol. 81, 226-232.
- HEYMER A., 1977. *Ethologisches Wörterbuch.* 1977. Berlin, Hamburg, Paul Parey, 237 str.
- HILL T. E., THOMAS T. R., 1973. *The role of reinforcement in the sexual behavior of the female rat.* Physiol. Behav. 11, 911-913.
- HLIŃAK Z., MADLAFOUSEK J., 1972. *The dependence of sexual behavior in experienced males on the precopulatory behavior of females in albino rats.* Physiol. Bohemosl. 21, 83-84.
- KONORSKI J., 1969. *Integracyjna działalność mózgu.* Warszawa, PWN, 518 str.
- KURTZ R. G., ADLER N. T., 1973. *Electrophysiological correlates of copulatory behavior in the male rat: evidence for a sexual inhibitory process.* J. Comp. Physiol. Psychol. 84, 225-239.
- LARSSON K., 1956. *Conditioning and sexual behavior in the male albino rat.* Almqvist & Wiksel, Stockholm, 157 str.
- MADLAFOUSEK J., HLIŃAK Z., 1977. *Sexual behavior of the female laboratory rat: inventory, patterning and measurement.* Behaviour 63, 129-174.
- MCCCLINTOCK M. K., 1984. *Group mating in the domestic rat as a context for sexual selection: consequences for the analysis of sexual behavior and neuroendocrine response.* Adv. Study Behav. 14, 1-50.
- MCCCLINTOCK M. K., ADLER N. T., 1978. *The role of the female during copulation in wild and domestic Norway rat (Rattus norvegicus).* Behaviour 67, 67-96.
- MEYERSON B. J., LINDSTRÖM L. H., 1973. *Sexual motivation in the female rat.* Acta Physiol. Scand. Suppl. 389, 1-80.
- MORRIS D., 1956. *The function and causation of courtship ceremonies.* [W:] *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme.* Paris, MASSON et C-ie, 261-286.
- PEIRCE J. T., NUTTAL R. J., 1961. *Self paced sexual behavior in female rat.* J. Comp. Physiol. Psychol. 54, 310-313.
- ROBITAILLE J. A., BOUVET J., 1976. *Field observations on social behaviour of the Norway rat, Rattus norvegicus (Berkenhout).* Biol. Behav. 1, 289-308.
- SACHS B. D., BARFIELD R. J., 1976. *Functional analysis of masculine copulatory behaviour in the rat.* Adv. Study Behav. 7, 91-154.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Biologiczne mechanizmy zachowania.* Warszawa, PWN, 614 str.
- SCHOELCH-KRIEGER M., ORR T., PEPPER T., 1976. *Temporal patterning of sexual behavior in the female rat.* Behav. Biol. 18, 379-386.
- TINBERGEN N., 1976. *Badania nad instynktem.* Warszawa, PWN, 328 str.
- WHALEN R. E., 1961. *Effect of mountings without intromission and intromission without ejaculation on sexual behavior and maze learning.* J. Comp. Physiol. Psychol. 54, 409-415.