



子育てと児童虐待に関わる脳内回路機構 —行動神経科学の視点から—

黒田 公美*

Key Words 親子関係 (parent-infant relationship), 養育行動 (parental behavior),
こども虐待 (child abuse), 社会行動 (social behavior)

抄録：なぜ、子どもを虐待する親がいるのだろうか。親は、本能的に子どもをかわいいと思うものではないのか？という疑問を時に耳にする。本稿では、児童虐待に至る要因の理解を深めるため、まず哺乳類の子育て(養育)行動の概要と、養育行動に中心的な役割を果たす内側視索前野MPOAについて簡単にまとめる。次に、比較行動学的視点から、人間以外の哺乳類にも現象として共通する「子ども虐待」の種類・成因と、それぞれの場合に関連する脳神経機構について、最近の研究成果を交えながら紹介・考察する。最後に、ヒト以外の動物にみられる行動や現象だからと言って、現代の人間でそのような行動や現象が倫理的に容認されるものではないことは当然である。それだからこそ、特に現代においては、困難な状況に置かれた養育者の立場を社会が理解し支援する必要性が高まっていることにも注意を喚起したい。

なぜ、子どもを虐待する親がいるのだろうか。親は、本能的に子どもをかわいいと思うものではないのか？という疑問をときに耳にする。本稿では、哺乳類の比較行動学および脳神経科学の視点から、人間以外の哺乳類にも現象として共通する「子育て」および「子ども虐待」の種類や成因と、関連する脳神経機構について、最近の研究成果を交えながら紹介・考察する。

哺乳動物の子育て(養育)行動

「虐待する親がいるのはなぜか」という問いに答えるには、その逆である「なぜほとんどの場合、親は子を虐待せず、育てるのか」について

理解する必要がある。正常(定型、ほとんどのケース)がわかってはじめて、異常(非定型、稀なケース)が理解できるからである。そこで、まず哺乳動物の子育て(養育)について簡単に説明する。

動物界全体では、親が卵から孵化した子を育てることは例外的だが、95%の鳥類と、100%の哺乳類種では、子育てが子の成長に必須である。これは進化の過程で「恒温性」を獲得したことによる宿命である。変温動物と異なり、恒温動物はじっとしていても多大なエネルギーを必要とする。親が体温維持と食糧補給を助けなければ、未発達に生まれる哺乳類や鳥類の子は数

Behavioral neuroscience of parenting and child maltreatment

* KURODA Kumi O 理化学研究所脳科学総合研究センター親和性社会行動研究チーム (〒351-0198 埼玉県和光市広沢 2-1)

日で死んでしまう。特にヒトをはじめとする哺乳類は「母乳を子に与えて育てる」ことが特徴の1つであり、母親が出生後の子を養育しない種は哺乳類には存在しない。このことから、母性的養育行動を行うために必要な神経回路が哺乳類の脳の中にはあり、少なくともその基本的な部分は進化の過程で保存され共通していると考えられる。したがってマウスやラットなどのげっ歯類を用いた侵襲的な子育て行動の神経メカニズム研究が、将来的にヒトの子育て行動の理解にも役立つと期待できる。

鳥類の80%以上で父親による雛の世話があるのに対し、哺乳類のうち父親が直接子を育てる養育を行う種は10%以下と少ない。しかし母子を外敵などの危険から守る、餌を供給するなどの方法で、間接的に子育てに貢献することはいろいろな種でみられる。また、一部の霊長類(マーモセット、オマキザル)やげっ歯類(ビーバー、マウス)、食肉類(キツネ・タヌキ)などの種においては、父親も母親同様に養育を行う(哺乳は除く)。霊長類のほとんどの種では、オスでも養育を行った例が報告されているので、実際に養育することが一般的ではないにしても、霊長類のオスには養育能、すなわち養育に必要な脳神経回路は備わっていると考えられる³⁾。

● げっ歯類養育行動の脳神経機構

マウス・ラットの養育行動は巣作りにはじまる。そこに子をくわえて運び(回収・レトリビング行動, Retrieving), 舐めて清潔にしたり(Licking), またがって温めたり(Crouching), 授乳したりする(Nursing) (詳細は文献10, 12などを参照)。このような行動は産後の母親に最も顕著にみられるが、未交配メスもややスピードは劣るものの、授乳以外の子育て行動をよく行う。子との血縁には関わりなく、同じ群れ集団の内部の子であれば、未交配メスも母親も、血縁のある子と同じように回収する。

古くはラットにおける脳部位特異的破壊実

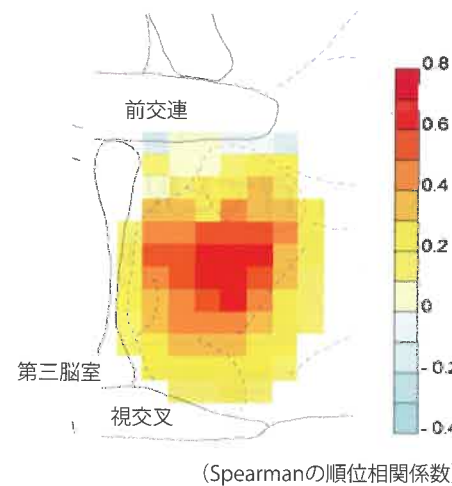


図1 MPOAの中でも、破壊によって特に子育て行動が阻害される部位 (cMPOA)

験により、視床下部の前方にある内側視索前野 (medial preoptic area: MPOA) がげっ歯類養育行動に最も重要な領域として同定されてきた¹⁾。MPOAは少なくとも8か所以上の垂核を含む複合的な領域であり、養育行動だけでなく体温調節、飲水行動、排卵調節などさまざまな生理機能を制御することが知られている。特に内側前野核 Medial preoptic nucleus (MPN) はオスの性行動に重要である。

そこで筆者らは、マウスにおいて養育行動にMPOA内の各部位が果たす役割をより詳細に解析したところ、最も重要だったのはMPOA後方のほぼ中心部に当たる領域 (cMPOA) であった (図1)¹⁹⁾。この領域の神経細胞が両側に破壊されると、未交配・産後を問わずメスマウスは養育しないだけでなく、高頻度の子殺しを行う。破壊後も、体重・運動など全体的な健康への影響はほとんどない。また性行動や出産、一般的な運動などほかの行動は正常にできることから、cMPOAは養育行動にかなり特異的な機能を持つと考えられる。

なお、cMPOAは養育行動中に高度に活性化されるが、そのすぐ背側にある、前交連核 (Anterior commissural nucleus: ACN) はcMPOAよりも強度に養育行動によって活性化

される(神経細胞(ニューロン)の活性化指標はc-Fos転写促進因子の発現としている)。ACNは脳内で3番目に大きいオキシトシンニューロンの集団である。しかし詳細に観察すると、授乳を伴わない養育行動によって活性化されるのは、ACNの非オキシトシンニューロンであった¹⁹⁾。オキシトシン分子のノックアウトマウスは授乳(正確には射乳)ができないが、養育行動自体は正常と変わりなく行われる⁹⁾。オキシトシン受容体のノックアウトマウスでは養育行動の遅延が報告されているが、実験条件によってはあまり顕著ではない^{7,17)}。そのためオキシトシンの哺乳に対する意義は明らかである一方、子育て行動には必須ではなく、子育て中のストレス耐性を高めるなど調節的な役割を担っていると考えられる²⁶⁾。

● オスマウスの子に対する行動と父性発現

脳科学研究で最もよく利用される黒いハツカネズミ(マウス) C57BL/6系統では、垂種や飼育環境にもよる多くの未交配オスが子を攻撃する(筆者らの研究室では約80%)^{16,23)}。未交配オスの喰殺行動は飢えやストレスのせいではなく、殺しても必ずしも食べるわけではない。空腹でもないのに同種の子を噛み殺すのは、残酷で一見病的な行動のようだが、野生のマウスやライオン、ヒヒなど、複数のメスがリーダーのオスと交尾し繁殖するような種(一夫多妻, Polygamy)においては、リーダーの交代に伴い新しいリーダーオスが群内の旧リーダーの子を喰殺することがしばしばみられる。これはメスの授乳を中断させることで性周期を早く復活させ、交尾と実子の繁殖を可能にする適応的な行動である^{4,18,22)}。

しかしこのオスをメスと同居させ、交尾・妊娠が起こると、オスの子に対する攻撃性は次第に抑制される(図2)。さらに子が生まれ父親となると、実子だけではなく非血縁の子に対しても、子殺しは完全に停止し、逆にレトリビングや巣作りなどの子育てを行うようになる。し

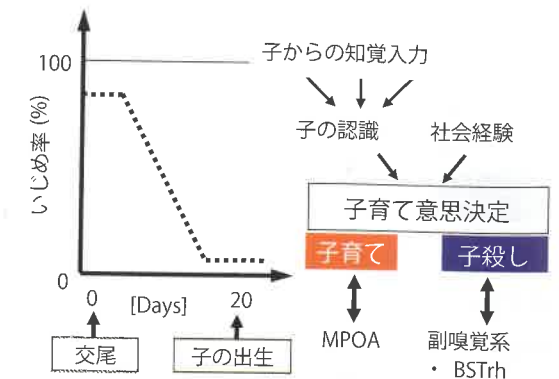


図2 オスマウスの子に対する意思決定メカニズム

たがって、非血縁の子マウスという知覚刺激は同一であるにも関わらず、父親の脳に蓄えられた交尾および妊娠メスの同居という社会性記憶が、未交配時と正反対の行動をさせると考えられる(図2)。この現象はマウスのみならずライオン、ヒヒなどいろいろな種において同様であり、数十年前から知られていたが、その脳神経機構は明らかになっていなかった。

● オスマウスの子殺しと父性的養育、その他の社会行動に関わる神経回路

そこで、筆者らは上述のc-Fosタンパク質を指標にする方法で子殺し行動に関与する脳部位の同定を試みた。すると広義扁桃体に属する境界条床核菱形部 BSTRh のc-Fos陽性細胞数が交尾やオス間攻撃行動を行ったマウスと比較しても特異的に上昇しており、子殺しに相関してこの部位が活性化していた。交尾未経験のオスマウスのBSTRhの破壊は、子への攻撃行動を有意に減少させる。一方で、子育てをしないはずの父親マウスにおいて、子育て行動に必須の内側視索前野中央部cMPOAを損傷すると、子育てをしないばかりか子殺しをするようになった。このときBSTRhが活性化した。これらのことから、子育て行動に関わるcMPOAが活性化すると、攻撃行動に関わるBSTRhの働きが抑制されるような神経回路を形成していると考えられ、実際にGABA作動性の抑制性神経がcMPOA

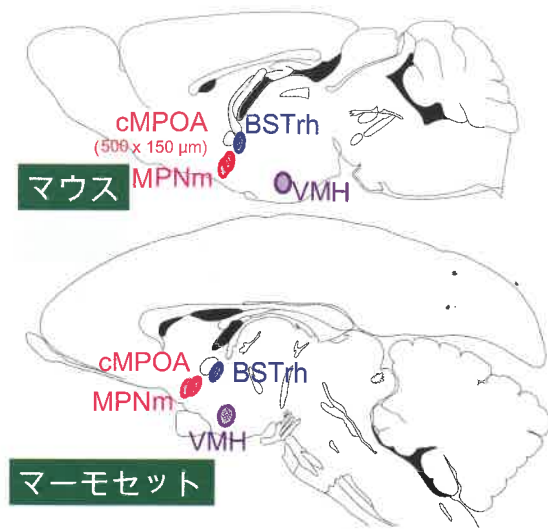


図3 マウス・マーモセットの脳矢状断と、各種社会行動に重要な部位の比較

からBSTrhへ投射していることがわかった。cMPOAの光遺伝学的活性化は子殺しを抑制することも明らかになった(詳細は文献20参照)。まだ子育てと子殺しの神経回路の全容が解明されたわけではないが、少なくとも子殺しと子育てにはそれぞれ必要ないくつかの脳部位があり、その脳部位間の神経結合(回路)が社会的な経験によって調節されることで、オスマウスが子育てをするか子殺しをするかが決定されることは間違いない。

さらに、子育てや子殺しばかりではなく、メスに対する性行動、ほかのオスに対する攻撃行動といった、哺乳類にとって基本的なほかの社会行動についても、それぞれ責任脳部位ともいえる、重要な脳部位が知られている。たとえばオスの性行動には、cMPOAのすぐ内側にあたる、内側視索前核内側部(the medial part of medial preoptic nucleus: MPNm)が重要であることが古くから知られている。またオス間攻撃行動には視床下部腹内側核腹外側部(Ventromedial nucleus of hypothalamus, ventrolateral part: VMHvl)が重要であることが、げっ歯類だけではなく霊長類や食肉類などさまざま

な哺乳類において明らかにされている。これらの微小脳部位は多くが視床下部に集まっており、この部位の構造はマウスでも、また霊長類でも大きな差はない(図3)ことから、ヒトにおいても同様のメカニズムが基本的・原始的な社会行動選択に関わっている可能性が高い(ただしもちろん、高次機能による調節はヒトにおいて非ヒト哺乳類と比べはるかに重要であろう)。実際に、非ヒト霊長類であるマーモセットを用いて、子育て行動にはやはりげっ歯類と同様、cMPOAが必要であることが明らかになりつつある(投稿準備中)。そこで、以下では人間の児童虐待に相当する哺乳類の行動の分類と、関与が考えられる脳内回路について述べる。

● 人間の「児童虐待」に相当する哺乳動物の行動と、それに関わる脳内メカニズム

「児童虐待防止法」第二条(一部抜粋)では、児童虐待を次のように定義している。

- (身体的虐待) 児童の身体に外傷が生じ、又は生じるおそれのある暴行を加えること。
- (性的虐待) 児童にわいせつな行為をすること又は児童にわいせつな行為をさせること。
- (ネグレクト) 児童の心身の正常な発達を妨げるような著しい減食又は長時間の放置、その他保護者としての監護を著しく怠ること。
- (心理的虐待) 児童に対する著しい暴言又は著しく拒絶的な対応、児童が同居する家庭における配偶者に対する暴力など、児童に著しい心理的外傷を与える言動を行うこと。

これらのうち、身体的虐待とネグレクトは、それぞれ「同種幼弱個体への身体的攻撃行動(子への攻撃)」と「養育放棄」という形で、ほかの哺乳類においても類似的な行動が認められる。

表1 行動神経科学からみた“虐待”発生機序の分類

①生育環境が不適切 ⇒ 経験不足 ⇒ 脳内回路の未成熟
②子育て行動に関わる脳内回路の形成不全や損傷
③脳内回路の機能は正常で、現在の環境や状況に生物学的に適応するための虐待や養育放棄
栄養不足、病気などによるストレス
子側要因
若年妊娠
社会的文脈

子への攻撃や養育放棄が起こる要因として、人間以外の哺乳動物での事例を検討すると、少なくとも3種類に大別できる(表1)⁶⁾。もちろんこれらの要因は決定的でも、相互に排他的でもなく、各要因がそれぞれ不適切養育の確率を高め、閾値を超えたときに不適切養育に至る、と考えることができる。

動物行動学的に、どのような状況が①～③に該当するかについては2016年の総説で記載したため、今回はそれぞれの場合に関与する脳部位について考察する。

①生育環境が不適切

生後早期の社会的環境があまりにも不適切であると、特に霊長類はその種特有の社会行動を学ぶことができず、身体は大きくなって、性行動や子育て行動などができないことは、動物園で飼育されたチンパンジーなどの例でよく知られている。極端なネグレクトや動物に育てられた人間の子どもも、発見された年齢にもよるが、リハビリをしてもなかなか二足歩行や言語など、人間特有の行動の習得ができない場合がある。より大規模で現代的な研究として、英国の精神科医マイケル・ラターのグループによる「ルーマニア孤児研究」では、極端な社会的分離状態におかれた孤児は、不可逆的な身体発達・知的発達の遅れをきたすが、生後6か月までに里親に引き取られれば4歳時点でIQが対照群と同じまでに回復することが明らかにされた。したがって生後6か月前後の社会的な環境が、心身精神の発達に非常に重要である。こうした生

後早期の不適切養育による影響は完全に不可逆ではなく、ハーロウがアカゲザルで示したような慎重に時間をかけた一種の社会行動のリハビリによって改善は可能であるが、完全に正常化するには必ずしもいえない。

こうした種特有の社会行動の発達にはそのモダリティに応じてさまざまな脳部位が関与していると考えられる。げっ歯類の社会的分離実験では、生後早期の母子分離により、子ラットは血中グルココルチコイドホルモン濃度上昇という顕著なストレス応答をみせる。そしてこのような母子分離が継続すると、成体になった際の新奇環境におけるストレス耐性が低下すると考えられる。このストレス耐性の低下には、海馬のグルココルチコイド受容体のメチル化^{21,24)}や、扁桃体のGABA受容体の発現変化²⁴⁾が関与するなどさまざまな報告があるが、まだどの脳内回路が、不適切養育や生後早期社会隔離による影響を直接受けるのか、そしてその後の愛着障害、社会行動の問題やストレス耐性の低下といったさまざまな行動変容をもたらすのか、十分に明らかになっていない⁵⁾。その大きな原因として、(1)侵襲的な脳内メカニズムの実験は霊長類を用いて行われることがほとんどであるが、霊長類と異なり、げっ歯類では生後早期の母親からの分離が、それほど大きな社会行動の異常をもたらさない、(2)げっ歯類の社会行動や脳内メカニズムに関する実験は、生後早期の環境操作の直後ではなくかなり時間がたってから、多くは成体で行われる。そのため、いろいろ報告された変化のどれが、早期環境の直接の帰結として起こる本質的なもので、どれがその後起こる二次性の変化なのか、判断しがたいという問題がある。

(2)の問題を解決するため、筆者らは最近、マウスの子を同胞Littermatesとともにホームケージに残したまま、母親だけを30分ケージから出すという、野生条件下の巣でも日々起こる程度のマイルドな母子分離操作を行い、それによって変化する子の愛着行動や脳内各部位の活

動性変化を検討した²⁵⁾。すると、ホームケージから30分母親マウスが不在になると、生後子マウスの脳内でストレス反応に中心的な役割を果たす視床下部室傍核(Paraventricular nucleus of hypothalamus)に加え、前帯状皮質(Anterior cingulate cortex)が活性化していた。詳細は論文を参照されたいが、「母親が今近くにいない」ということを生後13日以降の子マウスは感知し、それによって「輸送反応」と呼ばれる原始的な愛着行動の表出を抑制する。この、母親不在による輸送反応抑制に、前帯状皮質のCRF受容体発現ニューロンが必要であると考えられた。したがって、ホームケージ内であっても母親不在は子マウスの脳内でストレスとして感知され、その認識が愛着行動に影響を与えていることが明らかになった。これがどの程度持続すると、どのような不可逆的な変化を脳内にもたらすのか、さらなる検討が必要である。

また(1)についても、家族で生活する小型の霊長類コモンマーモセットを用い、生後早期の社会的隔離や不適切養育が子の行動変容に及ぼす影響を検討している(投稿準備中)。げっ歯類での結果とあわせ、生後早期の不適切養育がどのように、反応性愛着障害を経て、複雑性PTSDのような心的状態をもたらすのかについて、霊長類モデルを用いた脳科学的探索が可能となりつつある。

②子育てに必要な脳内回路の器質的な障害

生育環境に大きな問題がなかったとしても、子育てに関わる脳部位の器質的要因、すなわち発達不全や外傷により、子育てができなくなることも起こりうる。これは子育てをはじめとするあらゆる行動が特定の脳神経回路の機能に依存するために起こる、当然の帰結である。

たとえば上述した、マウスcMPOAの両側の機能障害は、正常な子育て経験のある母親においてさえ子への攻撃を引き起こす。cMPOAを含む間脳視床下部領域は進化的に保存度が高いため、仮に同様の機能障害がヒトのcMPOAに起きたとすれば、子育てに限局した機能障害が

起こることも理論的には想定される。しかし視床下部周辺には生命維持に重要な脳部位が多く存在するため、通常の外傷や脳梗塞などでcMPOA周辺が両側性に破壊されるようなことがあれば、子育て異常以前に、生命維持が困難になる可能性もあるので、虐待の原因として頻度は高くないと考えられる。ただし、片側性のcMPOA障害でも子育て行動はある程度低下する。このような片側性・部分的なcMPOAの障害が、脳のほかの部分の機能低下や環境要因とあわさって、養育意欲低下につながることはありえないとはいえない。

それよりも可能性が高いのは、衝動性の制御や共感性に関わる前頭前皮質(前頭前野)の障害²⁾による、二次性の子への攻撃や養育放棄である。前頭前野は交通外傷や脳梗塞、認知症などによって機能低下が起こりやすい脳領域であり、この部位の機能低下が社会行動障害や衝動性制御の問題を含む高次脳機能障害をもたらす場合があることは、これまでのヒトにおける臨床的知見から広く認められている。

また、扁桃体という脳部位は、恐怖感情に関わり他者の表情から恐怖を読み取って自律神経系の反応を惹起することに必要であり、原始的な共感性に関わっていると考えられる。げっ歯類では扁桃体や前頭前野の機能低下のみでは子育て行動異常は起こらないが、自然条件下におけるさまざまな環境ストレスなどと重なった場合に、子への暴力や養育放棄の確率を高めることは考えられる。また中隔(Septum)や帯状回(Cingulate cortex)、腹側海馬(Ventral hippocampus)の損傷や機能低下はげっ歯類において養育行動の効率低下をもたらすことから、同様に虐待事例における関与が起こり得る領域といえる。

③適応的な“虐待”

現在の状況が著しく困難(例:食糧不足、病気、子が育てられる以上に多すぎるなど)なために子育てが放棄される場合(そのときの状況・環境に対する、ある種の適応的反応)は、

動物界ではよくあることである。この場合、脳機能には異常がないが、ストレスを感受する青斑核や視床下部室傍核、「自己安全保障感の低下」と関連する(分界条床核を含む)広義扁桃体などの活性化が、養育意欲の喪失につながる可能性が高い。あるいは飢え・渇き・性行動・攻撃衝動など、子育てと相反し同時には行えない本能的行動の中核が視索前野～視床下部に分布しており、これらの活性化が養育行動中枢の活動と競合するメカニズムも想定されている^{8,14,15)}。動物は、同時に睡眠、摂食、飲水、養育、逃走など、いろいろな欲求を同時に満たすことはできない。そこでそれらの本能的欲求の脳内中枢が競合し合い、そのうちの1つが勝つと、少なくともしばらくの間は個体の活動を支配し、欲求が満たされるまでその行動を行わせると考えられる。ローレンツが「本能の大議会」¹³⁾と呼んだものの拡張版である。養育行動が、このような本能の大議会の議決によって一時的に発言権を失うことも当然ながらあるだろう。虐待ではないがわかりやすい例として、キツネなど季節性繁殖をする種において、繁殖期になると、子育て中のメスがもう大きくなった子を突然攻撃し、なわばりから追い出す「子別れ」を行う現象があげられる。上記で述べた、オスマウスによる非血縁の子に対する子殺しは③に該当する。さらに、現在育てている子の父親が新しいオスに攻撃されると、子育て意欲を失い、新しいオスと交尾を開始するとされるハヌマーンラングールのメスの事例⁶⁾も、「社会的文脈に応じた養育放棄」に該当する可能性がある。げっ歯類のメスにおいて、メス型性行動と子育て行動は競合する可能性がある。

●現代社会の子育てと養育者支援の重要性

人の子育てにおいてもほかの哺乳動物と同様に、生育歴の問題、現在の環境の問題(貧困、ストレス、手助けが得られないなど)、親子の心身の健康の問題など、複数の要因が重なった場合に、不適切養育(マルトリートメント)が生

じると考えられる。しかし動物と決定的に違うこととして、人間は、とりわけ現代社会では、貧困や親子の病気を含まさまざまな状況において、親は養育者としての責任を果たすように法律で求められている。もちろんこれは子どもの人権を守る現代社会の理念であり大事なことである。動物においてしばしば観察されるからといって、前項に述べた各種の子ども“虐待”や養育放棄が人間に起こっても仕方ないのだ、ということでは全くない。

一方で生物であるヒトの親には、それが自分の力だけで成し遂げられないこともある。また現代特有の問題としてほかの大型霊長類では子どもは親やほかのオトナの交尾や子育てを見て育ち、小さいころからアカンボや年長の個体と自然に接しながら大きくなるのに、人間は少子化社会では自分が親となる本番が来るまで、赤ちゃんに接したりほかの親がどうやって子育てしているのかを見たりして練習する機会が少ない。人間以外の動物なら、育児放棄してもやむを得ない状況である。それでも人間だから助けを求めたり、本やインターネットで調べるなどしてなんとか努力している。このような現代の親には、社会からの手厚い支援がいっそう必要であろう。

これまで述べてきたように、脳神経科学のメカニスティックなことばで、つらい思いをしている人間の親子について語ることは、冷たい印象を与えるかもしれない。しかしこのような研究の目的は、人間の行動を無機質に、機械のようにみることではなく、より詳細に、深いレベルでみるということである。そしてこのようにして得られた知見を、実際の親子支援に応用することを目指したいと考えている。次の先人のことばを引用して本稿を閉じたい。

「虐待する親を敵視して攻撃的になることも、虐待された子どもに過剰な同一化をして哀れむことも、本質的な解決を導かない」「子どもを虐待するなんて信じられない」「人

問のやることではない」と思っている限りに
おいて、その人は虐待リスクから逃れられな
い。²⁾

文献

- 1) ダマシオ AR 著, 田中三彦訳: デカルトの誤り
情動, 理性, 人間の脳. ちくま学芸文庫, 東京,
2010
- 2) 後藤秀爾: 児童虐待加害親の心理. 愛知淑徳大
学論集 6: 19-33, 2006
- 3) ハーディ S 著, 塩原通緒訳: マザー・ネイチャー.
早川書房, 東京, 2005
- 4) Hrdy SB: Male-male competition and infanticide
among the langurs (*Presbytis entellus*) of Abu,
Rajasthan. *Folia Primatol* (Basel) 22: 19-58, 1974
- 5) 黒田公美: 母子関係が児の精神発達に与える影
響. 臨床精神医学 33: 1423-1431, 2004
- 6) 黒田公美, 白石優子, 篠塚一貴ほか: 子ども虐
待はなぜ起こるのか—親子関係の脳科学. 加藤
忠史編: ここまでわかった! 脳とこころ. 日本
評論社, 東京, pp16-24, 2016
- 7) Macbeth AH, Stepp JE, Lee HJ et al: Normal ma-
ternal behavior, but increased pup mortality, in
conditional oxytocin receptor knockout females.
Behav Neurosci 124: 677-685, 2010
- 8) McFarland DJ: Time-sharing as a behavioral phe-
nomenon. *Adv Study Behav* 5: 201-225, 1974
- 9) Nishimori K, Young LJ, Guo Q et al: Oxytocin is
required for nursing but is not essential for partu-
rition or reproductive behavior. *Proc Natl Acad Sci
U S A* 93: 11699-11704, 1996
- 10) 大西竜子, 恒岡洋仁, 黒田公美: マウスの養育
(子育て) 行動とその異常: スクリーニングのた
めのプロトコル. 実験医学増刊 30: 2012-2111,
2012
- 11) Numan M: Medial preoptic area and maternal be-
havior in the female rat. *J Comp Physiol Psychol*
87: 746-759, 1974
- 12) Numan M: *Neurobiology of Social Behavior: Toward an understanding of prosocial and antisocial brain.* Elsevier, London, 2015
- 13) ローレンツ K 著, 日高敏隆, 久保和彦訳: 攻撃:
悪の自然史. みすず書房, 東京, 1970
- 14) Stellar E: The physiology of motivation. *Psychol
Rev* 61: 5-22, 1954
- 15) Swanson LW: Cerebral hemisphere regulation of
motivated behavior. *Brain Res* 886: 113-164, 2000
- 16) Tachikawa KS, Yoshihara Y, Kuroda KO: Be-
havioral transition from attack to parenting in
male mice: a crucial role of the vomeronasal sys-
tem. *J Neurosci* 33: 5120-5126, 2013
- 17) Takayanagi Y, Yoshida M, Bielsky IJ et al: Pe-
ryasive social deficits, but normal parturition, in
oxytocin receptor-deficient mice. *Proc Natl Acad
Sci U S A* 102: 16096-16101, 2005
- 18) Trivers RL: Parental investment and sexual se-
lection. In Campbell B (Ed): *Sexual selection and
the descent of man 1871-1971.* Aldine-Atherton,
Chicago, pp136-172, 1972
- 19) Tsuneoka Y, Maruyama T, Yoshida S et al: Fu-
nctional, anatomical, and neurochemical differ-
entiation of medial preoptic area subregions in re-
lation to maternal behavior in the mouse. *J Comp
Neurol* 521: 1633-1663, 2013
- 20) Tsuneoka Y, Tokita K, Yoshihara C et al: Distinct
preoptic-BST nuclei dissociate paternal and infan-
ticidal behavior in mice. *EMBO J* 34: 2652-2670,
2015
- 21) Turécki G, Meaney MJ: Effects of the Social
Environment and Stress on Glucocorticoid
Receptor Gene Methylation: A Systematic Review.
Biol Psychiatry 79: 87-96, 2016
- 22) vom Saal F: Proximate and ultimate causes of
infanticide and parental behavior in male house
mice. In Hausfater G, Hrdy SB (Eds): *Infanticide:
Comparative and Evolutionary Perspectives.*
Aldine De Gruyter, p637, 1984
- 23) vom Saal FS: Time-contingent change in infan-
ticide and parental behavior induced by ejacula-
tion in male mice. *Physiol Behav* 34: 7-15, 1985
- 24) Weaver IC, Cervoni N, Champagne FA et al: Epi-
genetic programming by maternal behavior.
Nat Neurosci 7: 847-854, 2004
- 25) Yoshida S, Ohnishi R, Tsuneoka Y et al: Cor-
ticotropin-Releasing Factor Receptor 1 in the
Anterior Cingulate Cortex Mediates Maternal
Absence-Induced Attenuation of Transport
Response in Mouse Pups. *Front Cell Neurosci* 12:
204, 2018
- 26) Yoshihara C, Numan M, Kuroda KO: Oxytocin
and Parental Behaviors. *Curr Top Behav Neurosci*
35: 119-153, 2018