

雌ラット性行動の触因子に 及ぼす中隔外側核の影響

山口 勝 機

雌ラットの特有な性行動パターンとして雄ラットのマウントに対して示すロードシス反射をあげることができる。このロードシス反射の発現刺激としては、雄ラットのマウント時に雌ラットの臀部、尾根部、会陰部に加わる圧刺激に続き外側腹部への触刺激がロードシス反射の発現にとり最も重要な刺激要因であるように思われる⁽⁵⁾⁽⁶⁾⁽¹⁴⁾。従って雌ラットは良好な発情状態にあっても上記の各部位への触圧刺激が加えられない限り決してロードシス反射を示すことはなく、逆に人工的に雌ラットの臀部、尾根部、会陰部、外側腹部に触圧刺激を与えると容易にロードシス反射を誘発することが可能である。

こうしたロードシス反射と触圧刺激の関係は、発情した雌ラットの外側腹部および臀部をプロカイン等により局所麻酔すると雌ラットのロードシス反射は顕著に抑制されることから明らかである⁽⁹⁾。また種々の皮質下部位とロードシス反射の関係については、ロードシス反射を促進する部位と抑制する部位とが明らかになっている。まずロードシス反射を促進させる脳内部位としては、視床下部の腹側内側核および中脳を中心灰白質があげられる。これらの部位の電気刺激によりロードシス反射の発現回数が増加するが、逆に破壊するとロードシス反射は消失する⁽¹⁵⁾⁽¹⁶⁾⁽²⁰⁾⁽²¹⁾。次にロードシス反射を抑制する脳内部位としては、内側視索前野および中隔外側核が重要である。内側視索前野の電気刺激によりロードシス反射は強く抑制されるが、その破壊によっては顕著な影響はみられない⁽⁹⁾。興味ある点は、内側視索前野が雄ラットでは性行動を促進させる部位であり⁽¹⁰⁾、性行動発現に関して脳内機能の雌雄差があることである。中隔外側核については破壊によりロードシス反射は著しく亢進する⁽¹²⁾。しかし、雄ラットがマウントする直前より雌ラットの中隔外側核電気刺激をおこなうと、外側腹部および臀部の局所麻酔の時と同様、ロードシス反射は強く抑制される⁽²²⁾。

この中隔外側核電気刺激によりロードシス反射が抑制されるのは、その一因

として中隔外側核の電気刺激によりロードシス反射発現に必要な触圧刺激の閾値が上昇した結果ではないかと推測される。すなわち、中隔外側核の機能の一つとして種々の感覚性入力の中樞伝達に対し何らかの抑制作用を及ぼしているのではないかと考えられる。

本実験はこのような観点から麻酔下において、条件刺激として中隔外側核の電気刺激を先行して与えた場合、試験刺激としての末梢および脳内電気刺激による感覚性誘発電位に及ぼす影響を及ぼすかについて検討した。

雄ラットのマウントにより雌ラットの臀部、尾根部、会陰部および外側腹部に与えられる触圧刺激の感覚情報がどのような神経経路を伝達するかについては、脊髄を上行し延髄網様体および中脳中心灰白質に至るという報告もあるが⁽¹⁷⁾、今回は中隔外側核の感覚性誘発電位に及ぼす影響を広く検討するため脊髄視床路から大脳皮質体性感覚野にいたる体性感覚系および視床の外側膝状体から視覚野にいたる視覚系の中樞神経系を対象とした。

実 験 方 法

図1は今回の実験手続を示したブロックダイアグラムである。実験は全て麻酔下でおこなった。使用した被験体は、ウイスター系アルビノラットで雌15匹を使用した。被験体は sodium pentobarbital の腹腔内注射 (35 mg/kg) により麻酔し脳定位固定装置に固定した後、頭皮を正中線にそって切開し頭骨を露出させた。ついで脳内電気刺激用深部電極を挿入するための穴を歯科用ドリルで穿孔した。深部電極は脳地図⁽⁴⁾に基づいて定位的に挿入した。

皮質下用の電極には、直径200ミクロンの絶縁したステンレス線を2本張り合わせたものを使用した。これらの皮質下電極は電極先端の絶縁を0.3mm剝離し、極間距離は約0.5mmであった。また皮質用電極には直径1mmのステンレス製の小ネジを使用した。

条件刺激 (Conditioning Stimulus: CS) は、中隔外側核の電気刺激とし、その刺激パラメータは100 Hz, 0.1 msec, 8~35 Vの範囲であった。試験刺激 (Test Stimulus: TS) としては末梢刺激と脳内電気刺激の2種類を使用した。末梢刺激としては、条件刺激用電極を植え込んだ半球と対側の臀部皮膚電気刺激 (100 Hz, 0.1 msec, 3.5 V)、あるいは被験体の前方1メートルにおいたフリッカーによる閃光刺激を使用した。皮膚刺激、光刺激による誘発電位は、それぞれ条件刺激用電極を植え込んだ半球と同側の体性感覚野および視覚野から記録した。次に試験刺激として脳内電気刺激をおこなった部位は、視床の後腹

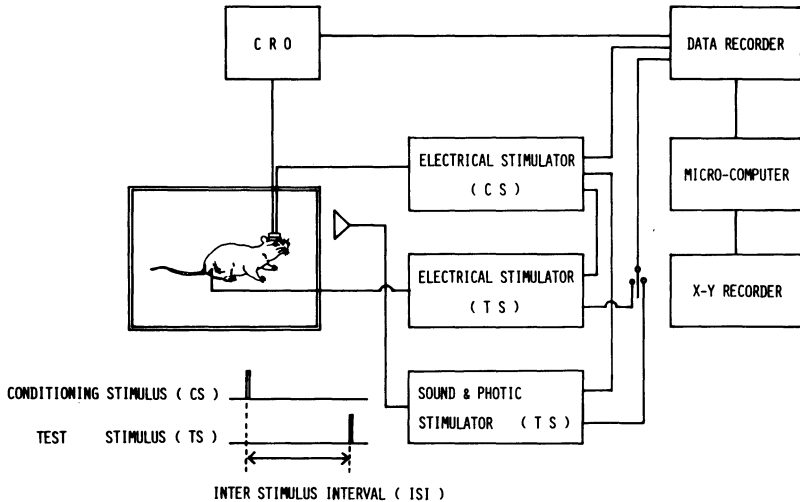


図1. 実験手続を示したブロックダイアグラム。条件刺激 (CS) は試験刺激 (TS) に常に先行して与えた。条件刺激と試験刺激の刺激間隔 (ISI) は 30 ミリ秒から 1000 ミリ秒の間で変化させた。現象は、生体電気用アンプで増幅し、陰極線オシロスコープで観察すると同時にデータレコーダに全て記録した。その後マイクロコンピュータにより、各試験刺激および ISI ごとの誘発電位を 25 回加算平均し、その結果は X-Y レコーダにて描画した。

側外側核 (100 Hz, 0.1 msec, 4.0 V), 内側毛帯 (100 Hz, 0.1 msec, 3 V) および外側膝状体 (100 Hz, 0.1 msec, 3.4 V) であった。各試験刺激による誘発電位の記録は、後腹側外側核刺激では皮質の体性感覚野, 内側毛帯刺激では体性感覚野および視床の後腹側外側核, 外側膝状体刺激では視覚野および背側海馬でおこなった。なお試験刺激用脳内電極は、いずれも条件刺激用電極と同側の半球に植え込んだ。

条件刺激および試験刺激の刺激様式は、単発矩形波を使用し、条件刺激は常に試験刺激に先行して与えることとしたが、条件刺激と試験刺激の間の刺激間隔 (inter stimulus interval: ISI) は 30 ミリ秒から 1,000 ミリ秒まで変化させた。試行間隔は 5 秒から 15 秒でランダムとした。なお条件刺激である中隔外側核の感覚性誘発電位に及ぼす効果をみることから、変化するのは条件刺激の刺激強度と刺激間隔であり、試験刺激の刺激強度は常に一定であった。

実験に際しては、まず試験刺激のみによる誘発電位をマイクロコンピュータ

により 25 回加算平均したものをコントロールとし、その誘発電位の成分の中で常に一定の潜時で安定して得られる成分の振幅を計測し、この振幅を 100 とした。次に条件刺激である中隔外側核の単発刺激後、種々の ISI をおいて試験刺激を与えるという手続を反復し、試験刺激による誘発電位を各 ISI ごとに 25 回加算平均し、先にコントロールとした誘発成分に相当する成分の振幅を計測した。このような方法により、コントロールとした誘発成分の振幅が条件刺激の先行刺激によりどのように変化したかを百分率で求めた。これは、それぞれの試験刺激による誘発電位の回復曲線を求めることで条件刺激である中隔外側核の影響を検討するためである。

結 果

図 2 は臀部の皮膚電気刺激を試験刺激とし体性感覚野で記録した誘発電位のパターンと、条件刺激である中隔外側核の刺激強度および ISI を変化させた時の試験刺激による誘発電位の回復曲線を示したものである。

皮膚電気刺激により体性感覚野において潜時が 15 ミリ秒の陽性と 20 ミリ秒の陰性の成分をもつ誘発電位が記録されたが、今回分析したのは 20 ミリ秒の潜

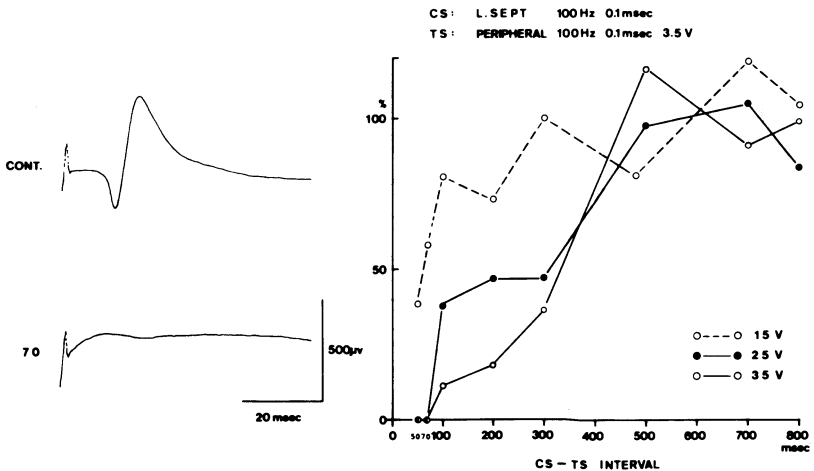


図 2. 臀部の皮膚電気刺激を試験刺激とし、体性感覚野から記録した誘発電位パターン(左上)および条件刺激を 70 ミリ秒先行させた時の試験刺激による誘発電位の変化(左下)。右は、条件刺激の刺激強度および ISI を変化させた時の試験刺激による誘発電位の回復曲線。

時をもつ陰性成分の振幅を対象とした。条件刺激の強度が 15 V では ISI が 50 ミリ秒から 70 ミリ秒でも振幅の減少は 50 %程度にしかすぎないが、条件刺激を 25 V, 35 V の強度にすると ISI 50 ミリ秒, 70 ミリ秒で陰性成分は完全に消失し, ISI が 300 ミリ秒までは 50 %程度の回復率しか示していない。ISI が 500 ミリ秒以上になると, ほぼコントロール水準に振幅は回復を示してきた。また ISI が 300 ミリ秒以内でみると条件刺激の刺激強度が強くなるほど陰性成分の振幅抑制率も大であることがわかる。このように体性感覚入力過程に対し, 中隔外側核はかなり強い影響を及ぼしていると思われる。

図 3 は視床の後腹側外側核の電気刺激を試験刺激とし体性感覚野で誘発電位を記録した時の反応パターンと, 条件刺激の強度および ISI を変化させた時の回復曲線を示したものである。

視床の後腹側外側核刺激により皮質において, 主として 5 ミリ秒と 20 ミリ秒の潜時を示す 2 つの陰性成分が観察されたが, 分析の対象とした成分は 20 ミリ秒の陰性成分の振幅とした。条件刺激の強度は 10 V と 15 V を使用したが, 10 V の中隔外側核刺激では ISI が 70 ミリ秒でコントロールと比較して振幅は 50 %程度しか抑制されないが, 15 V に増強すると図に示す如く著しい振幅の抑制がみられた。しかし, ISI を 200 ミリ秒以上にすると条件刺激の影響はほと

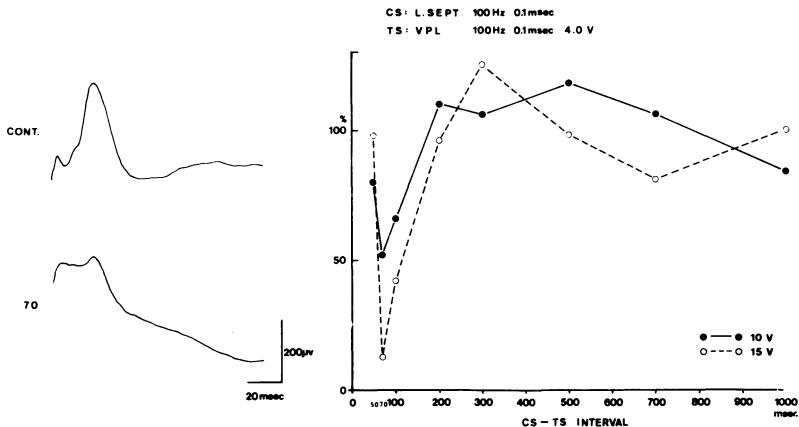


図 3. 視床の後腹側外側核の電気刺激を試験刺激とし, 体性感覚野から記録した誘発電位パターン (左上) および条件刺激を 70 ミリ秒先行させた時の試験刺激による誘発電位の変化 (左下)。右は条件刺激の刺激強度および ISI を変化させた時の試験刺激による誘発電位の回復曲線。

んど認められなくなり、振幅はほぼコントロール水準に回復を示してきた。ただし、ISIが50ミリ秒では条件刺激の効果はむしろ減少したことから中隔外側核の抑制効果は多シナプス性のものであろうと推測される。

図4は試験刺激として内側毛帯を刺激し、体性感覚野および視床の後腹側外側核から同時に誘発電位を記録したものである。分析したのは皮質では10ミリ秒の潜時をもつ陰性成分、視床では20ミリ秒の潜時を示す陽性成分の振幅の変化である。条件刺激強度が25V、試験刺激強度が3Vの場合、ISI70ミリ秒で皮質、視床とも陰性および陽性成分はほぼ消失した。

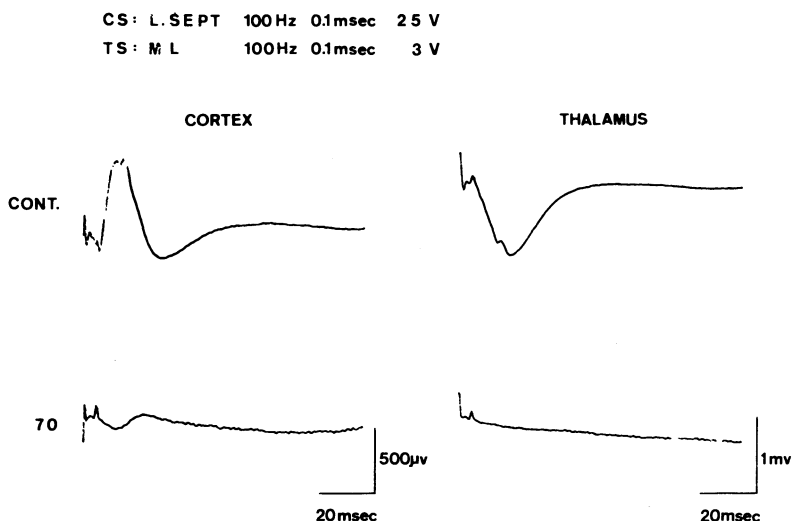


図4. 内側毛帯の電気刺激を試験刺激とし、体性感覚野(左上)および視床の後腹側外側核(右上)から同時に記録した誘発電位パターンと、条件刺激を70ミリ秒先行させた時の各誘発電位の変化(左・右下)。

そこで更に条件刺激の強度およびISIを変化させて皮質と視床における回復曲線を検討したのが図5である。皮質においては、ISI70ミリ秒で陰性成分の振幅の減少が最も顕著であり、ISIが100ミリ秒以上ではコントロールのほぼ80%程度まで振幅の回復を示してきた。視床においては、皮質同様ISIが70ミリ秒で陽性成分の振幅の減少が著しい。ISIが200ミリ秒では一過性に振幅の増大がみられるが、その後は約75%の回復率で安定し、皮質の回復率と比べや

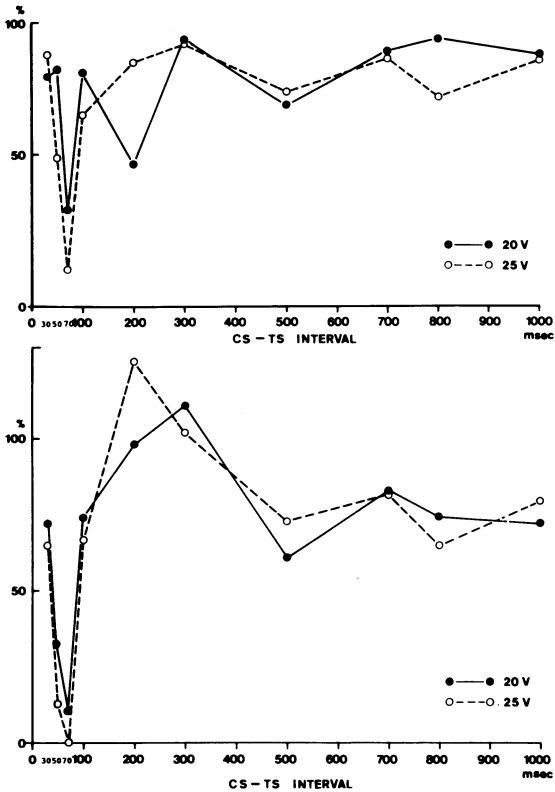


図5. 図4における体性感覚野および視床の後腹側外側核の誘発電位について、条件刺激の強度およびISIを変化させた時の皮質(上)と視床(下)における回復曲線。

や低い傾向が認められる。以上、皮質と視床の回復曲線を比較検討するとISIが70ミリ秒で、いずれも条件刺激の効果が顕著であるが、視床に対しより強い影響が認められる。

図6は試験刺激を光刺激とした時の視覚誘発電位について検討したものである。光刺激に対しては視覚野において40ミリ秒の潜時をもつ陰性成分がみられたが、分析したのはこの陰性成分の振幅である。

条件刺激の強度が25Vの場合、ISIが50ミリ秒でコントロールの約60%程度に振幅は減少するが、その後はあまり条件刺激の効果は認められない。更に条件刺激の強度を35Vに増強した場合でも、ISIが50ミリ秒、70ミリ秒で振幅

はコントロールの 50%程度までしか減少せず、条件刺激の効果は弱いと考えられる。従って、条件刺激である中隔外側核の影響は体性感覚誘発電位に対する場合と比較して極めて弱いと考えられる。

換言すると感覚性誘発電位に及ぼす中隔外側核の影響は感覚刺激の種類により異なり、体性感覚誘発電位に対して、より強い影響を及ぼしているものと考えられる。

図7は試験刺激に外側膝状体を刺激し、視覚野および背側海馬で記録した誘発電位のパターンと条件刺激である中隔外側核刺激を70ミリ秒先行させた時の変化を示したものである。分析した成分は、視覚野では4ミリ秒と13ミリ秒の潜時をもつ2つの陰性成分、背側海馬では10ミリ秒の潜時を示す陰性成分と

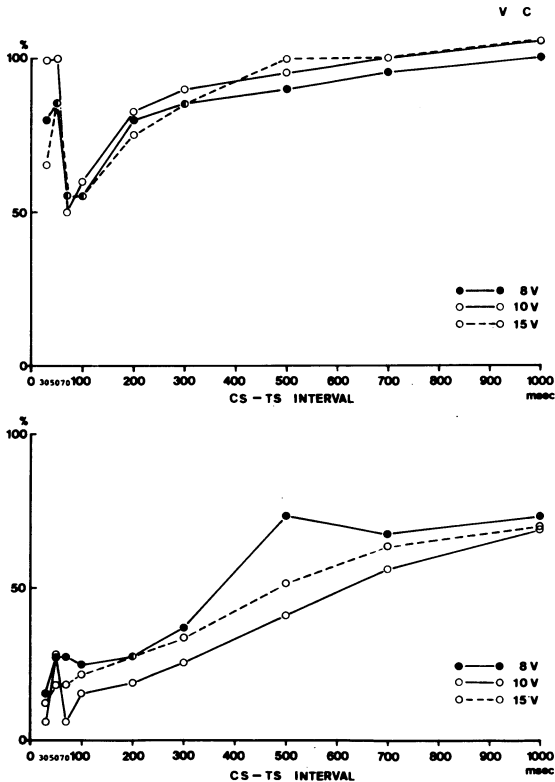


図8. 図7の視覚野における誘発電位の潜時が速い陰性成分(上)と遅い陰性成分(下)について、条件刺激の強度およびISIを変化させた時の回復曲線。

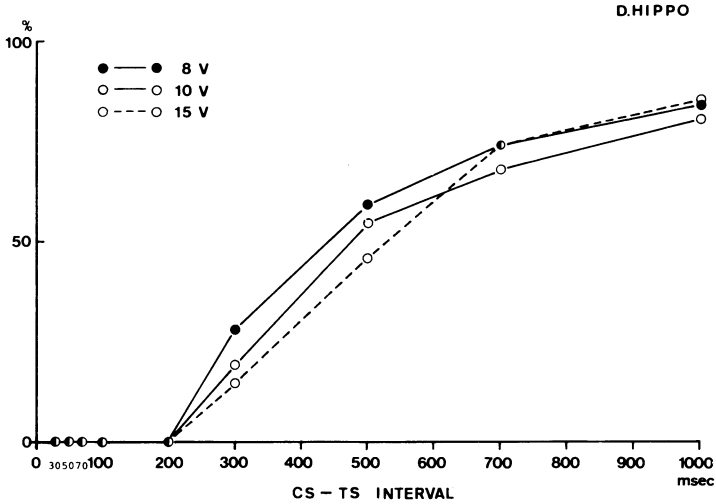


図9. 図7の背側海馬における誘発電位について条件刺激の強度およびISIを変化させた時の回復曲線。

し、各成分の振幅変化を観察した。この例では、ISIが70ミリ秒で視覚野の2つの陰性成分とも著しい振幅の減少を示しているが、背側海馬の陰性成分は完全に消失している。

そこで、これらの視覚野と背側海馬における各陰性成分の振幅変化について更に詳しく検討したのが図8と図9である。まず図8は視覚野における速い陰性成分(4ミリ秒の潜時)と遅い陰性成分(13ミリ秒の潜時)についての回復曲線を求めたものである。まず速い陰性成分については、ISIが70ミリ秒から100ミリ秒で約50%の振幅減少しかみられず、その後は急速にコントロール水準へ回復している。これに対し、遅い陰性成分はISIが短くなるのに比例して振幅減少が顕著であり、遅い成分の方が条件刺激の影響を強く受けているといえる。また各成分の振幅変化に及ぼす要因は、条件刺激の強度の変化では顕著でなく、むしろISIが大きな効果をもっていると考えられる。

図9は背側海馬の潜時が10ミリ秒の陰性成分の回復曲線を示したものである。図8の視覚野における変化とは異なり、ISIが200ミリ秒まで陰性成分の振幅の消失が持続し、その後、次第に振幅の回復を示している。こうした背側海馬における回復曲線の特徴的变化は、他の皮質および脳内部位では観察されなかったことから、中隔外側核の影響は海馬に対して極めて強く働いているので

はないかと思われる。またこの場合も条件刺激の強度より、ISIの要因の方が振幅の減少に対し、より大きな影響を及ぼしていると考えられる。

考 察

雄ラットのマウントに対し、発情した雌ラットはロードシス反射を示す。このロードシス反射の解発には、雌ラットの臀部、尾根部、会陰部への圧刺激に引続き外側腹部への触刺激の加えられることが必要である。

しかし、雄ラットがマウントする直前より雌ラットの中隔外側核の電気刺激を数秒間おこなうとロードシス反射は強く抑制される⁽²²⁾。従って中隔外側核は雌ラットの性行動に抑制的に機能し、その機能の一つに触圧刺激など末梢からの体性感覚情報の中枢伝達過程に対し何らかの抑制作用を及ぼしているのではないかと思われる。こうした中隔外側核の機能を検討するため、条件刺激として中隔外側核の電気刺激を先行させ、ついで試験刺激としての種々の感覚刺激に対する誘発電位を皮質および皮質下において記録した場合、いかなる影響がみられるかについて検討した。

その結果、雌ラットの臀部皮膚および視床の後腹側外側核電気刺激を試験刺激とした時、条件刺激である中隔外側核の電気刺激を各試験刺激に70ミリ秒先行させると体性感覚野での誘発電位は強い抑制を受けた。更に内側毛帯を試験刺激とし、体性感覚野および後腹側外側核で誘発電位を記録した場合も、条件刺激を70ミリ秒先行させた場合に皮質および視床における誘発電位は最も強く抑制された。この試験刺激による皮質および視床における誘発電位に及ぼす中隔外側核の抑制効果は、条件刺激強度が増すにつれ強くなる傾向にあるが、特に臀部皮膚刺激による体性感覚野誘発電位に対して顕著であり、ISIが70ミリ秒以下では完全に抑制し、ISIが300ミリ秒まで回復率は50%にいたらない。

従って、条件刺激である中隔外側核はISIが70ミリ秒において最も強い抑制効果を体性感覚系に及ぼしていると思われる。また、中隔外側核電気刺激によるロードシス反射の抑制効果は、雄ラットがマウントして触圧刺激が加えられてからでは効果がなく、脳内刺激を与えるタイミングが重要であると論じたが⁽²²⁾、本実験結果から総合的に判断すると、雄ラットのマウント直前に雌ラットの体性感覚系に抑制効果の及んでいることが必要であることから、その最低必要時間は70ミリ秒ではないかと思われる。すなわち、雄ラットがマウントする70ミリ秒前に雌ラットの中隔外側核が刺激されていることが必要だとい

ことではないかと推測される。

次に閃光刺激を試験刺激とし、視覚野で誘発電位を記録した場合、条件刺激強度をあげ、ISIを50ミリ秒にしても抑制率は50%前後であり条件刺激としての中隔外側核抑制効果は比較的弱いものであった。また、視覚経路である視床の外側膝状体を試験刺激とし、視覚野および背側海馬から誘発電位を記録すると、中隔外側核の抑制効果は視覚野でISIが70ミリ秒でも約50%にすぎないが、背側海馬においては、ISIが200ミリ秒まで完全な誘発電位の抑制効果がみられた。

以上のべてきた如く、条件刺激として中隔外側核刺激を先行させた場合、体性感覚系路と視覚経路に対する影響は異なり、体性感覚経路に対し、中隔外側核はより強い抑制作用を及ぼしているものと思われる。しかし、いずれの場合もISIが70ミリ秒で試験刺激による誘発電位に対して最大の抑制効果が認められたことから、中隔外側核の抑制作用は体性感覚系および視覚系に直接作用するのではなく、多シナプス性のものであると考えられる。いいかえると、中隔外側核の抑制効果が背側海馬で最も顕著であったという結果は、雌ラットの的中隔外側核を電気刺激するとロードシス反射が抑制され、背側海馬シータ波が脱同期した結果とも対応し⁽²²⁾、中隔外側核の抑制効果が海馬を経由する、いわゆる中隔—海馬系という抑制系があるように思われる。

この中隔—海馬系は大脳辺縁系に属し、様々な本能行動、情動行動の発現に関与し、また中隔と海馬間には相互の密接な解剖学的連絡のあることが知られている。性行動との関係では、生後一週間の雌ラットの海馬や脳弓を両側性に破壊するとロードシス反射が低下したり⁽¹³⁾、発情の指標となる活動性の高まりが見られなくなったりする⁽¹⁸⁾。雄ラットでは背側海馬の破壊や嗅球の破壊により性行動と射精回数が著しく減少する⁽¹⁾⁽³⁾。またオスザルでPapez回路として知られる背側海馬—中隔内側部—帯状回などを電気刺激すると持続的な性反応がおこり⁽⁷⁾、メスザルでも中隔内側部刺激で性反応が亢進することなどから⁽¹¹⁾、中隔および海馬は性行動に対する促進系とも考えられている。

しかしながら、別のサルでの実験によると乳頭体、脳弓、中隔など海馬に関係する部位の刺激で顕著な性反応は認められず⁽¹⁹⁾、またラットについても同じような実験結果があてはまるかどうか不明である。というのも、雌雄ラットの背側海馬を電気刺激してもロードシス反射やマウントなどの行動が亢進したりすることはなく⁽²²⁾⁽²³⁾、また中隔核の外側部を限定的に電気刺激すると雌雄ラットの性行動は著しく抑制されることから、明らかに中隔外側核はラットの性行

動に抑制的に作用しており、中隔核の内側部と外側部とでは性行動に及ぼす影響が異なるのではないかと思われる。

また中隔核は多くの自律機能とも関係が深く、中隔核の刺激により呼吸運動の抑制⁽²⁾、血圧降下などがおこり⁽²⁾、心拍数についても中隔核の中心部刺激は心拍数の増加を、外側部の刺激は心拍数の減少をおこす⁽⁶⁾。海馬については自律機能との関係は結果が不安定であり、連合野的機能をもつと考えられている。

従って、条件刺激として中隔外側核の電気刺激を先行させた場合、前述の自律機能の低下も伴ない、海馬との緊密な関連のもとで感覚性入力への抑制が生じたものと思われる。

また、中隔外側核電気刺激によるロードシス反射の抑制は、本実験からその一因として体性感覚系が抑制作用を受けたためであると考えられるが、ロードシス反射発現には視床下部の腹側内側核および中脳中心灰白質の重要性も指摘されていることから⁽¹⁷⁾、両部位に対する中隔外側核の影響について今後検討する必要がある。

要 約

雄ラットがマウントする直前より、雌ラットの中隔外側核を電気刺激するとロードシス反射は強く抑制される。これはロードシス発現の誘発因子である臀部・外側腹部等に与えられる触圧刺激の中枢伝達過程が抑制されたためではないかと考えられる。このような中隔外側核の機能を検討するため、条件刺激として中隔外側核の電気刺激を先行させ、ついで種々の試験刺激による感覚性誘発電位を記録した場合、いかなる影響がみられるかについて実験をおこなった。試験刺激の対象とした感覚経路は、脊髄視床路から体性感覚野にいたる体性感覚系と、外側膝状体から視覚野にいたる視覚系とした。得られた結果は以下の通りである。

1) 臀部皮膚、視床後腹側外側核および内側毛帯の電気刺激を試験刺激とし、皮質および視床で誘発電位を記録した場合、ISIが70ミリ秒で、これらの誘発電位成分は顕著な抑制を受けた。

2) 光刺激および外側膝状体刺激を試験刺激とし、視覚野で誘発電位を記録した場合、ISIが70ミリ秒で誘発成分の抑制はみられるが、その程度は極めて弱いものであった。

3) 外側膝状体を試験刺激とし、背側海馬で誘発電位を記録した場合、ISIが200ミリ秒まで誘発電位の完全な抑制が持続した。

以上の結果から、中隔外側核は体性感覚系に対し強い抑制作用を及ぼしていると思われる。また ISI が 70 ミリ秒で最大の抑制効果が認められたことから、この抑制効果は多シナプス性のものであり、こうした中隔外側核の抑制機能は海馬を経由する、いわゆる中隔—海馬系の抑制系があるのではないかと考えられる。

References

- (1) Bermant, G., Glickman, S. E. and Davidson, J. M. (1968) Effects of limbic lesions on copulatory behavior of male rats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **65**: 118
- (2) Covian, M. R., Antunes-Rodrigues, J. and O'Flaherty, J. J. (1964) Effects of stimulation of the septal area upon blood pressure and respiration in the cat. *J. Neurophysiol.*, **27**: 395
- (3) Heimer, L. and Larsson, K. (1967) Mating behavior of male rats after olfactory bulb lesions. *Physiol. Behav.*, **2**: 207
- (4) König, J. F. R. and Klippel, R. A. (1967) *The rat brain: A stereotaxic atlas of the forebrain and lower parts of the brain stem.* Robert, E. Krieger Publishing
- (5) Kow, L. -M. and Pfaff, D. W. (1967) Sensory requirements for lordosis reflex in female rats. *Brain Res.*, **101**: 46
- (6) Kow, L. -M., Montgomery, M. O. and Pfaff, D. W. (1979) Triggering of lordosis reflex in female rats with somatosensory stimulation: qualitative determination of stimulus parameters. *J. Neurophysiol.*, **42**: 195
- (7) MacLean, P. D. and Ploog, D. V. (1962) Cerebral representation of penile erection. *J. Neurophysiol.*, **25**: 29
- (8) Malmo, R. B. (1961) Slowing of heart rate after septal self-stimulation in rats. *Science*, **133**: 1128
- (9) Malsbury, C. W., Pfaff, D. W. and Malsbury, A. M. (1980) Suppression of sexual receptivity: neuroanatomical projection from preoptic and anterior hypothalamic electrode sites. *Brain Res.*, **181**: 267
- (10) Malsbury, C. W. (1971) Facilitation of male rats copulatory behavior by electrical stimulation of the medial preoptic area. *Physiol. Behav.*, **7**: 797
- (11) Maurus, M., Mitra, J. and Ploog, D. (1965) Cerebral representation of the clitoris in ovariectomized squirrel monkey. *Exp. Neurol.*, **13**: 283
- (12) Nance, D. M., Shryne, J. and Gorski, R. A. (1974) Septal lesions: effects on lordosis behavior and pattern of gonadotropin release. *Horm. Behav.*, **5**: 73
- (13) Peretz, E. (1967) Effects of limbic cortex ablation on estrous response strength in cats. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, **63**: 220
- (14) Pfaff, D. W., Montgomery, M. O. and Lewis, C. (1977) Somatosensory determinants of lordosis in female rat: behavioral definition of the estrogen effect. *J.*

- Comp. Physiol. Psychol., **91** : 134
- (15) Pfaff, D. W. and Sakuma, Y. (1979) Facilitation of the lordosis reflex of female rats from the ventromedial nucleus of the hypothalamus. *J. Physiol.*, **288** : 189
 - (16) Pfaff, D. W. and Sakuma, Y. (1979) Deficit in the lordosis reflex of female rats caused by lesions in the ventromedial nucleus of the hypothalamus. *J. Physiol.*, **288** : 203
 - (17) Pfaff, D. W. (1980) Midbrain module in *Estrogens and Brain Function* , 146, Springer-Verlag
 - (18) Riss, W., Burstein, S. D. and Johnson, R. W. (1963) Hippocampal or Pyriform lobe damage in infancy and endocrine development of rats. *Am. J. Physiol.*, **204** : 861
 - (19) Robinson, B. W. and Mishkin, M. (1968) Penile erection evoked from forebrain structures in *Macaca mulatta*. *Arch. Neurol.*, **19** : 184
 - (20) Sakuma, Y. and Pfaff, D. W. (1979) Facilitation of female reproductive behavior from mesencephalic central gray in the rat. *Am. J. Physiol.*, **237** : 278
 - (21) Sakuma, Y. and Pfaff, D. W. (1979) Mesencephalic mechanisms for integration of female reproductive behavior in the rat. *Am. J. Physiol.*, **237** : 285
 - (22) 山口勝機 (1982) 雌ラットの性行動に及ぼす脳内電気刺激の効果と背側海馬シート波。鹿児島女子大学研究紀要, 第3巻, 第1号, 47
 - (23) 山口勝機, 下河内稔 (1979) 雄ラットの性行動に及ぼす脳内刺激の効果と背側海馬 θ 波 脳波と筋電図, **7** : 43