

A NEMI MAGATARTÁS IDEGRENDSZERI ÉS HORMONÁLIS SZABÁLYOZÁSA

ENDRÓCZI ELEMÉR

Orvostovábbképző Intézet, Budapest

A nemi magatartás és gonádműködés központi idegrendszeri szabályozása nem választható el élesen és számos megfigyelés azt mutatja, hogy organizációjuk részben közös, részben elkülönült idegrendszeri struktúrákon keresztül történik. Az elmúlt évtizedek folyamán mindinkább azon vélemény alakult ki, hogy a motivált magatartási folyamatok, így a nemi magatartási reakciók szerveződése is az agytörzs-limbikus rendszerhez kötött.

A limbikus rendszer működésére jellemző, hogy 1. specifikus hormonfelvétellel rendelkezik, 2. magában foglalja a motivált magatartási reakciók szerveződésében szerepet játszó facilitáló és gátló struktúrákat, és 3. alapvető szerepet játszik az elemi tanulási folyamatokban és a memória funkcióban.

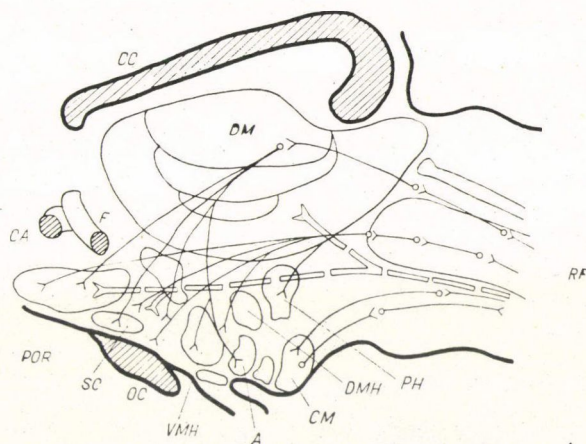
FEE és PARKES (1929) figyelték meg először, hogy a genitáliák deafferenciációja nem gátolja a nőstény állatok nemi magatartási reakciójának kialakulását. BROOKS (1937; 1938) megfigyelte, gerincevelő átmetszés után a nőstény nyulak párzási magatartást mutatnak. BROOKS (1938), DAVIS (1939) és SAWYER (1959) normál nemi magatartást és szabályos ciklust figyeltek meg az agykéreg eltávolítása után nyulakon és patkányokon. Ugyancsak kimutatták, hogy a sympathicus határköteg eltávolítása nem befolyásolja a nemi magatartást. Mindezen megfigyelések arra utalnak, hogy a nemi magatartás szerveződése az agytörzs-diencephalon és a limbikus rendszerben történik.

A petefészkek és a here hormonjai a központi idegrendszerre gyakorolt hatás révén elősegítik a nemi ébredési reakció kialakulását, a magatartási forma szerveződését, de a magasabbrendű állatokban a nemi hormonok jelenléte nem előfeltétele a nemi magatartási reakció kialakulásának. Így ismert, hogy a gonadok eltávolítása után majmokon, kutyán, macskán és tengeri malacnál a nemi magatartás a műtétet követően még hosszú ideig megfigyelhető, míg patkányokban gyorsan megszűnik (BEACH 1948; WARREN és ARONSON 1956; ROSENBLATT és ARONSON 1958; SCHWARTZ és BEACH 1954). Ezen adatok arra engednek következtetni, hogy a nemi hormonok hatása elsősorban „kondicionáló” jellegű és a filogenetikai fejlődés folyamán ezen hatásmechanizmus mindinkább érvényesül. Abban az esetben, ha pubertás előtt végezzük

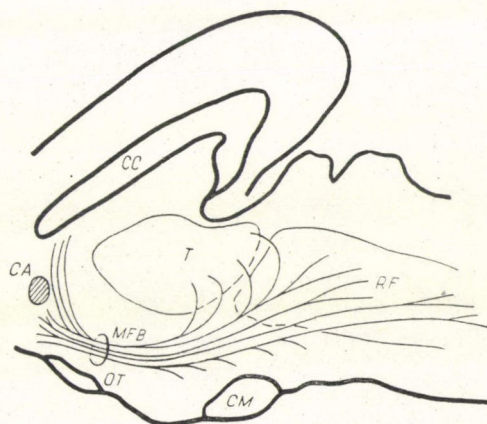
a gonadok eltávolítását, a nemi magatartási reakció a felnőtt korban nem alakul ki vagy rendkívül csökkent, amely azt mutatja, hogy a pubertás időszakában érvényesülő hormonhatás és környezeti ingerek együttesen alakítják ki a felnőttkori nemi magatartás szerveződését. A környezeti ingerek jelentősége a pubertaskorban rendkívül nagy, mivel az izoláltan nevelt állatok nemi magatartása a felnőttkorban kifejezetten csökkent vagy egyáltalán nem alakul ki (STONE 1922, LOUTTIT 1929, BEACH 1942, NISSEN 1954, VALENSTEIN és YOUNG 1955). Mindezen megfigyelések azt mutatják, hogy az ontogenetikai fejlődés folyamán a nemi hormonok a megfelelő környezeti ingerek hatása alatt „kondicionálják” a központi idegrendszert, amelynek eredménye, hogy később a nemi hormonok jelenléte nélkül, de megfelelő ingermintázat hatására a nemi ébredési reakció bekövetkezik és a nemi magatartás kialakul.

A nemi hormonok központi idegrendszerre gyakorolt hatásának elemzésében jelentős szolgálatot tett az elektrofiziológiai módszerek alkalmazása. FAURE (1957) nyulakon, ISHIZUKA és munkatársai (1954) patkányokon végzett kísérletekben figyeltek meg változást a hypothalamus elektromos tevékenységében nemi hormonok adása után. Jelentős megfigyelés volt, hogy párzás után kialakuló EEG szinkronizáció kialakulásában a petefészkek hormontermelése fontos szerepet játszik és az ösztradiol, ill. progeszteron az agytörzsi felszálló aktivációs rendszer ingerküszöbének csökkentése révén érvényesül. KAWAKI és SAWYER (1959) megfigyelték, hogy az ösztrogének elsősorban az EEG „ébredési” reakció, míg a progeszteron a párzás utáni EEG „utó-reakció” küszöbét csökkenti. Az elektrofiziológiai korrelátumok jelentőségét elsősorban abban kereshetjük, hogy az EEG „ébredési” reakció megfelel a magatartási reakció szerveződésének, míg az „utó-reakció” a magatartási reakciót követő megerősítésnek, amely a nemi magatartás esetében „kielégülés” állapotának felel meg.

Az agytörzsi-limbikus rendszer szerveződése antagonista, amely magában foglalja a felszálló aktiváló és a leszálló előagyi gátló kapcsolatokat (1., 2. és 3. ábra). A facilitáló és gátló rendszer közötti viszony reciprok jellegű, az aktivációt követi a szituáció- és ingermintázat-specifikus gátlás (rebound jelenség). Természetes körülmények között a magatartási ébredési reakció, majd a magatartási folyamat szerveződése „célirányított” feltételes reflexes reakciókban jelentkezik, de a reakció végrehajtása során olyan ingermintázat érvényesül, amely a természetes hajtóerő gátlásához vezet. Ezen megerősítésből fakadó gátlás az előagyi leszálló gátló rendszeren keresztül csökkenti a magatartási forma újrászerveződését; ingermintázat- és szituáció-specifikus gátlás alakul ki. A nemi hormonok hatása ezen reciprok kapcsolású idegrendszeri organizáción érvényesül: facilitálják a felszálló aktivációs rendszert, ezáltal elősegítik a magatartási reakció kialakulását, de egyúttal a progeszteron hatása az előagyi gátlásra is kiterjed és elősegíti a magatartási anosztrusz kialakulását akár a ciklus bizonyos időszakában egyes fajoknál, akár a terhesség folyamán.

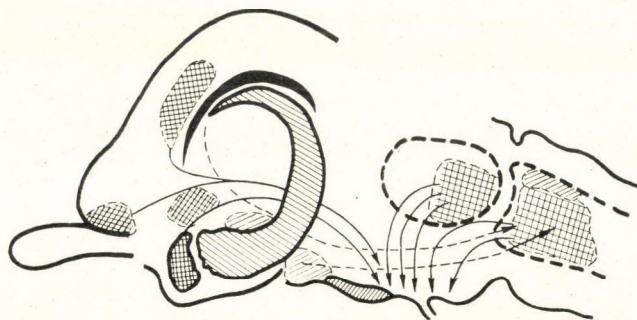


1. ábra. Az agytörzsi aktivációs rendszer diencephalikus kapcsolatai. A: n. arcuatus, CA: commissura anterior, CC: corpus callosum, CM: corpus mammillare, F: fornix, DM: n. dorsalis medialis thalami, DMH: n. dorsalis medialis hypothalami, OC: chiasma optici, PH: hypothalamus posterior, POR: regio preoptica, RF: formatio reticularis, SC: n. suprachiasmaticus, VMH: n. ventromedialis hypothalami.



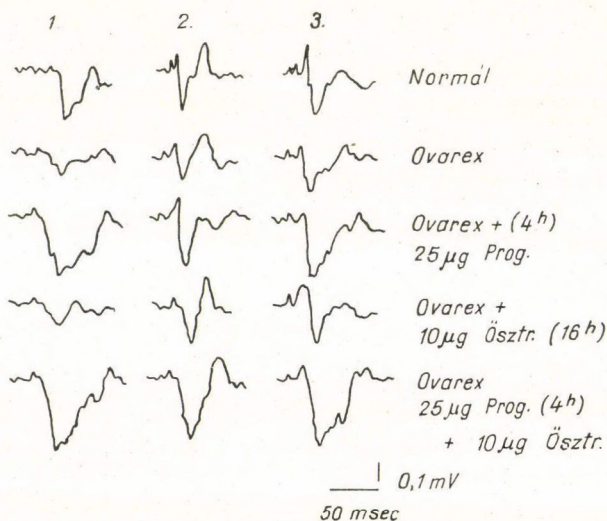
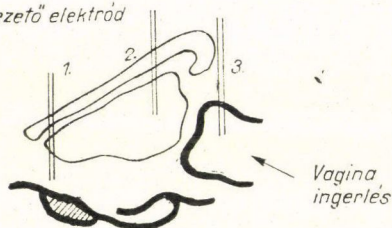
2. ábra. Leszálló előagyi gátló-rendszer. CA: commissura anterior, CC: corpus callosum, CM: corpus mammillare, MFB: medialis előagyi köteg, RF: formatio reticularis, T: thalamus

A nemi hormonok hatásának elemzése elektrofiziológiai módszerekkel lehetővé teszi, hogy a hormonhatás jellegét és helyét a központi idegrendszerben ébrenléti állapotban és a magatartási reakció kivitelezése alatt tanulmányozzuk. Reflexesen ovuláló fajnál, így nyulakon végzett kísérletekben megfigyeltük, hogy a progeszteron adása átmenetileg fokozza az erogén zóna ingerlésével kiváltott elektromos válaszokat a mesencephalonban és a hypothalamusban. A pár óráig tartó facilitáló hatást az agytörzsi és hypothalamikus válaszok gátlása követi. Ugyancsak megfigyeltük, hogy az ösztradiol adása nem befolyásolja az erogén zóna által kiváltott választ, de fokozza az agytörzsi és az előagyi

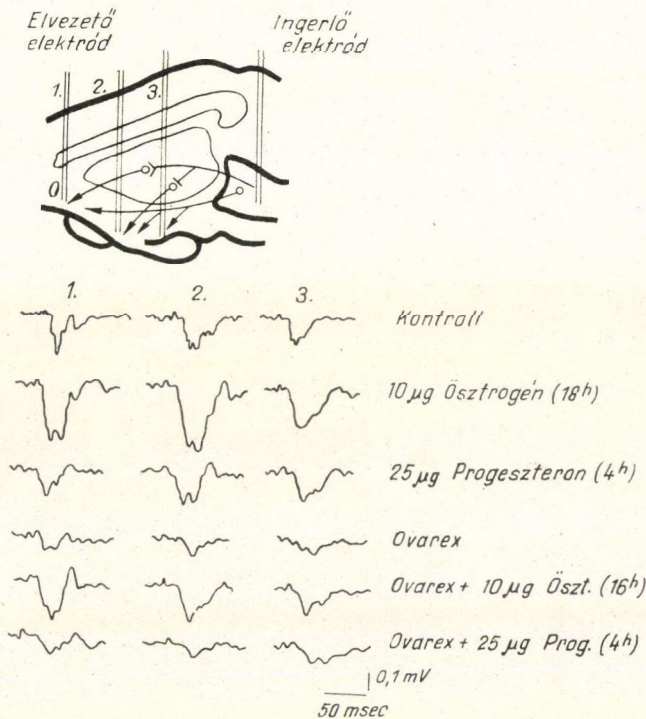


3. ábra. A felszálló aktivációs és a leszálló gátló-rendszer kapcsolódási vázлата. Szaggatott vonal a leszálló gátló kapcsolatokat jelzi

Elvezető elektród



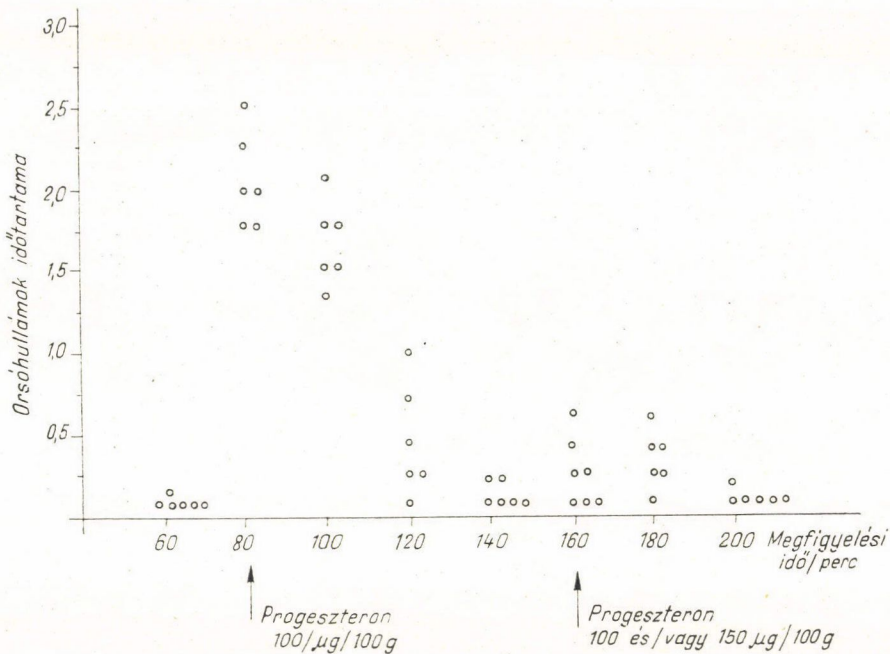
4. ábra. Vagina ingerléssel kiváltott elektromos válaszok elvezetése a mesencephalikus formatio reticularisban (3), a thalamus középvonali magcsoportjaiban (2), és a regio preopti-cában petefészekirtott és hormonkezelt patkányokon. Progesteron kezelés elősegíti a vagi-nalis válaszok kialakulását



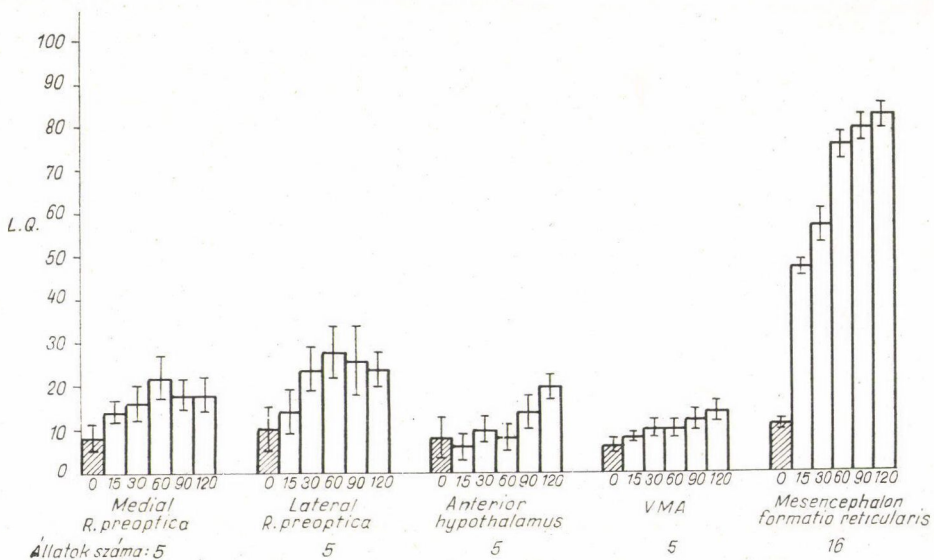
5. ábra. A mesencephalikus formatio reticularis ingerlésével kiváltott és a hypothalamus különböző magcsoportjaiból elvezetett elektromos válaszok alakulása petefészekirtott és hormonkezelt patkányokon. Ösztradiol kezelés elősegíti a válaszokat

kapcsolatok, elsősorban a mesencephalon—hypothalamus közötti válaszokat. Ilyen értelemben azt mondhatjuk, hogy a progeszteron kezdeti facilitáló hatással elősegíti a perifériáról érkező afferenciát az agytörzs és a idencephalon területén, míg az ösztrogének fokozzák az agytörzsi felszálló aktivációs rendszert (ENDRŐCZI 1958). Azon megállapítás, hogy a progeszteron facilitálja az agytörzsi aktivációs rendszert és ez elsősorban az erogén zóna felől érkező ingerek hatásának elősegítésében érvényesül, nemcsak az elektrofiziológiai módszerekkel bizonyítható. Így, a mesencephalon formatio reticularisba implantált progeszteron-ösztrogénnel előkezelt petefészekirtott nyúlón és patkányokon nemi magatartási reakció, lordózis kiváltását eredményezi. A hypothalamus különböző területeire implantált progeszteron hatástalannak bizonyult (KOMISARUK 1972, ENDRŐCZI 1968). Ugyancsak megfigyeltük, hogy a mesencephalonba vagy a thalamus középvonali nemspecifikus magcsoportjaiba injiciált kis mennyiségű progeszteron hatására szinkronizált EEG aktivitás alakul ki, amely az EEG „utó-reakciónak” felel meg (4., 5., 6. és 7b. ábra).

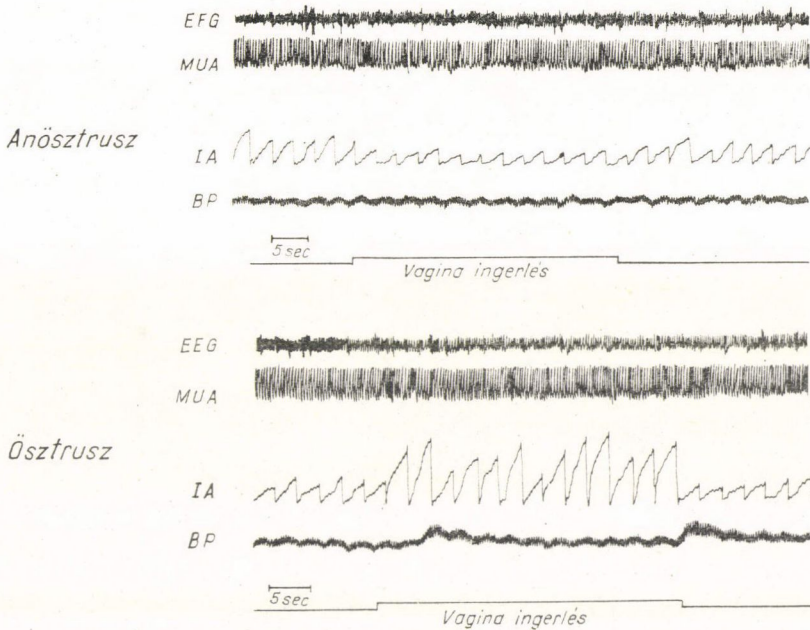
Az ösztrogének hatása nemcsak a felszálló aktivációs rendszer facilitációjában érvényesül. Így patkányokon végzett kísérletekben kimutattuk, hogy



6. ábra. Szinkronizált EEG tevékenység alakulása progesztéron adása után (i.v. adás 0,05 ml/100 g) petefészekirtott patkányokon



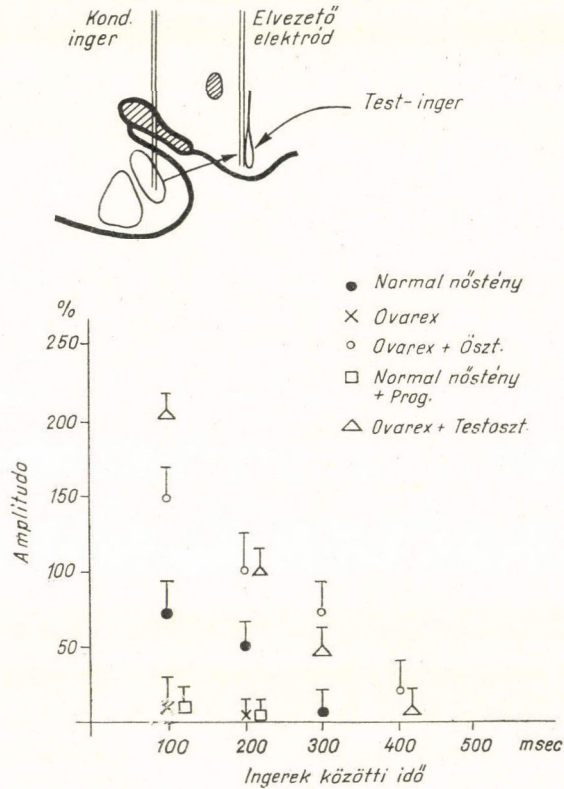
7. ábra. Lordosis index progesztéron implantáció után a mesencephalon és a hypothalamus különböző területére. Ösztrogénnel előkezelt petefészekirtott patkányok: a progesztéron adása 10 mikroliter fiziológias sóoldatban történt



8. ábra. Regio preoptica egység-aktivitás változása ösztruszban patkányokon (KAWAKAMI és munkatársai 1973)

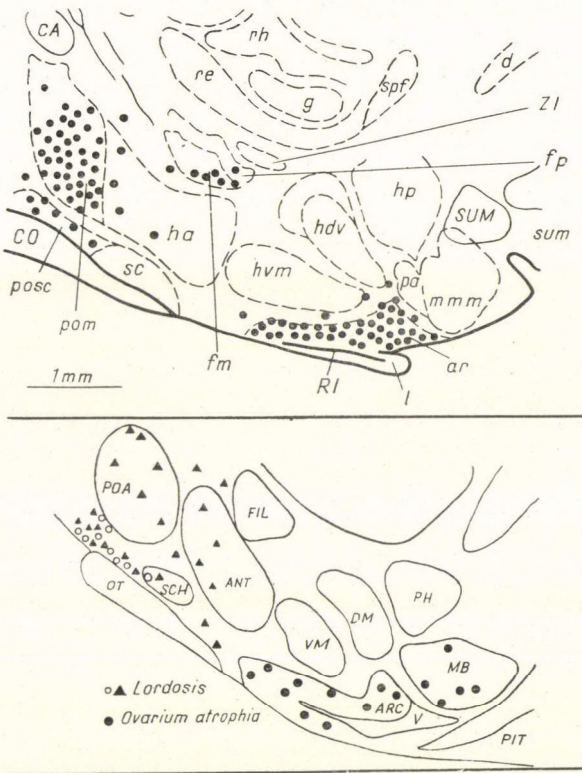
az amygdala magcsoport ingerlése facilitálni képes a mesencephalikus formatio reticularisból érkező és a hypothalamus középvonali és restralis területeihez futó afferens válaszokat, de ezen facilitáció ösztradiol és tesztoszteron adásával fokozható, míg progeszteron gátolja. Az amygdala magcsoport jelentősége a nemi magatartás és a hypophysis-onádműködés szabályozásában számos vizsgálatban megerősítést nyert: módosítja az agytörzs-diencephalon szinten kialakuló szabályozást és hatása elsősorban facilitáló jellegű (SCHREINER és KLING 1953, GREEN és munkatársai 1957, LISSÁK és ENDRŐCZI 1965). A magcsoport elektromos ingerlése fokozott hypophysis gonadotropin termeléshez vezet és ovulációt vált ki (KOIKEGAMI és munkatársai 1954, BUNN és EVERETT 1959), míg a limbikus rendszer másik fontos struktúrája, a hippocampus elektromos ingerlése gátló hatást fejt ki (RISS 1958, VELASCO és TALEISNIK 1969). Ezen megfigyelések azt mutatják, hogy a rostralis limbikus struktúrák mind facilitáló, mind gátló hatással módosítják az agytörzs-diencephalon síkján szerveződő magatartási és neuroendokrin folyamatokat (8. és 9. ábra).

A hypothalamus központi szerepet játszik mind a hypophysis-gonadoműködés, mind a nemi magatartás szabályozásában (SZENTÁCOTAI és munkatársai 1962, FLERKÓ 1967, 1972, 1974, LISSÁK és ENDRŐCZI 1965, ENDRŐCZI 1968). A regio preoptica, továbbá a bazalis és medialis hypothalamikus magcsoportok specifikus ösztradiol felvétele, az amygdala-hypothalamikus kap-



9. ábra. Az amygdala ingerlés facilitáló hatása a mesencephalikus formatio reticularis ingerlésével kiváltott és a középvonali hypothalamus magcsoportokból elvezetett válaszokra petefészekirtott és hormonkezelt patkányokon. Az abcissa az amygdala és a formatio reticularis ingerlés közötti inger időközt jelzi. Mind az ösztrogén, mind a tesztoszteron kezelés fokozza az amygdala ingerlés facilitáló hatását

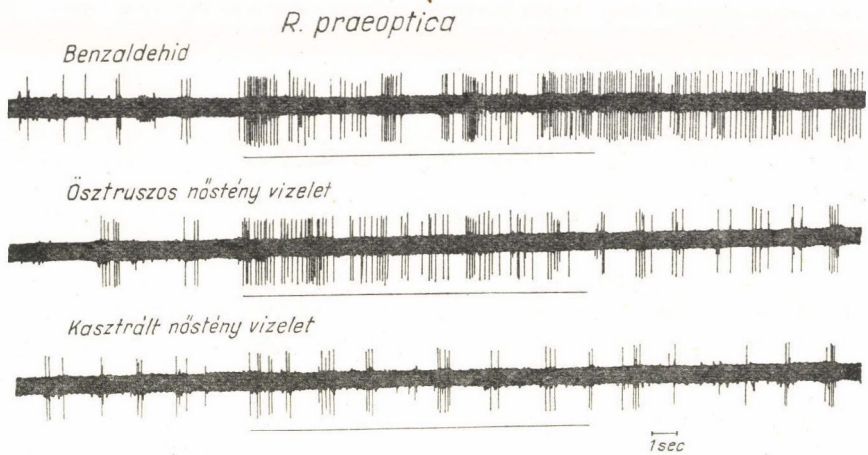
csolatokban fontos szerepet játszó stria terminalis kiemelkedő ösztradiol és tesztoszteron akkumulációja az elmúlt években több szerző által megerősítést nyert (STUMPF 1970, McEWEN és munkatársai 1972). A biokémiai és autoradiográfiai megfigyelések összhangban vannak a magatartási és elektrofiziológiai vizsgálatok eredményeivel. Így, az anterior hypothalamus területére implantált ösztradiol nemcsak fokozza a mesencephalonból érkező és a hypothalamus középvonali magcsoportjaiban elvezetett elektromos válaszokat, hanem magatartási ösztrozszt is eredményez (10. ábra). A specifikus hormonreceptorok jelenléte ezen idegrendszeri struktúrában tehát szoros kapcsolatban áll a nemi magatartás, illetve a hypophysis-gonadműködés szabályozásával. Hasonló megfigyelést lehetett tenni tesztoszteron implantáció esetében is így a regio preoptica területére injiciált kis mennyiségű tesztoszteron facilitálja az ösztrozszt állapotában levő nőstény patkány vizeletszaga által kiváltott



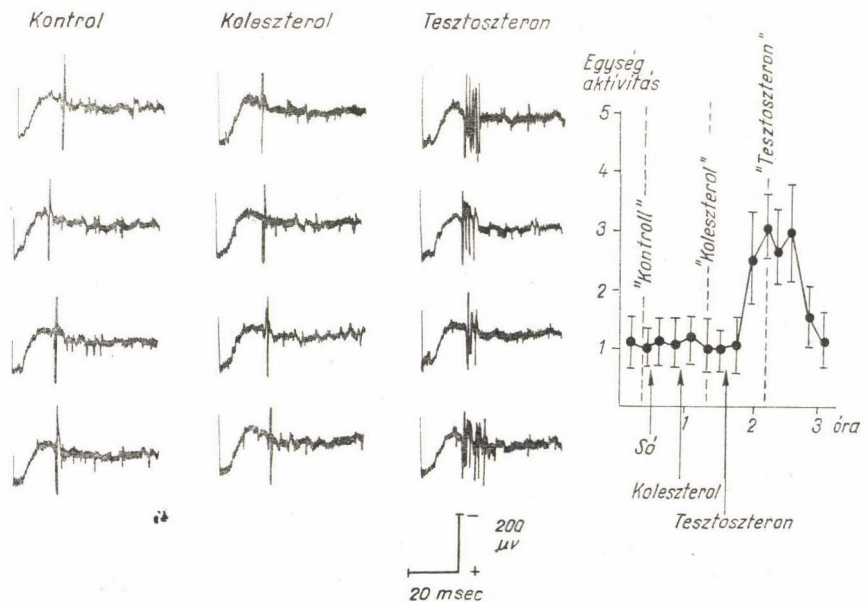
10. ábra. A felső ábra mutatja a jelzett ösztadiol beépülést a hypothalamus magcsoportjaiba, míg az alsó ábra a hypothalamusba implantált ösztadiol hatását a lordózis kialakulására illetve a hypophysis-gonád működésére (STUMPF, 1970)

egység-aktivitást a hypothalamusban. Megemlíthető, hogy a petefészekirtott nőstény állat vizeletének szaga nem vált ki egység-aktivitás fokozódást (11. ábra). Hasonlóan, a tesztoszteron implantáció facilitálja a bulbus olfactorius elektromos ingerlésével kiváltott válaszokat, amelyeket hím patkányok hypothalamusából lehetett elvezetni (12. ábra). Mindezen megfigyelések arra utalnak, hogy a nemi hormonok hatása jelentősen elősegíti a nemi magatartási reakciók kialakításában fontos szerepet játszó szagingerek érvényesülését. Másrészt azt is mutatják, hogy a regio preoptica szteroidhormon érzékeny neuronhalmazt tartalmaz, amely mind a női, mind a hím nemi hormonokat specifikusan képes felvenni és az ennek révén a rostralis és bazális előagyi és limbikus struktúrák tevékenységét komplex magatartási reakció szerveződésére facilitálni.

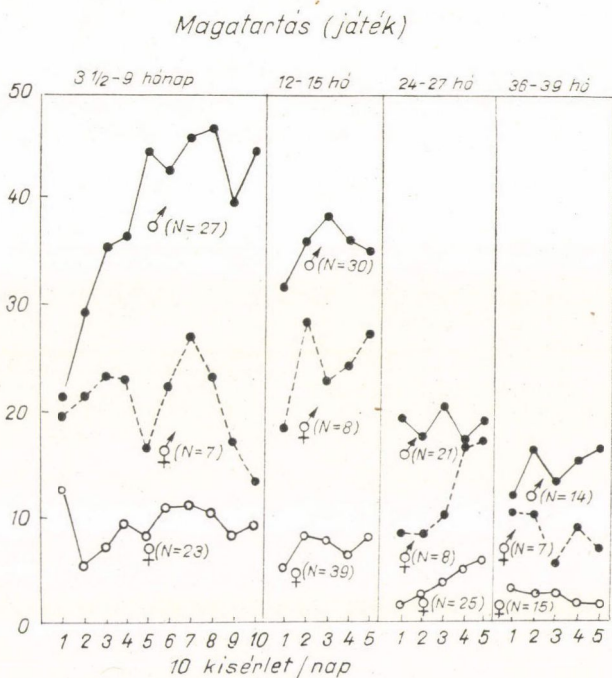
A hím és a nőstény állatok nemi magatartási reakciójának szerveződése részben genetikailag determinált, részben az ontogenetikai fejlődés folyamán kialakuló hypophysis-gonadműködés szabályozás sajátosságai miatt különböző



11. ábra. A regio preoptica területéről elvezetett egység-aktivitás alakulása ösztroszban és anösztroszban levő nőstény patkány vizelet szagingerére hím patkányban (PFAFF és GREGORY 1971)



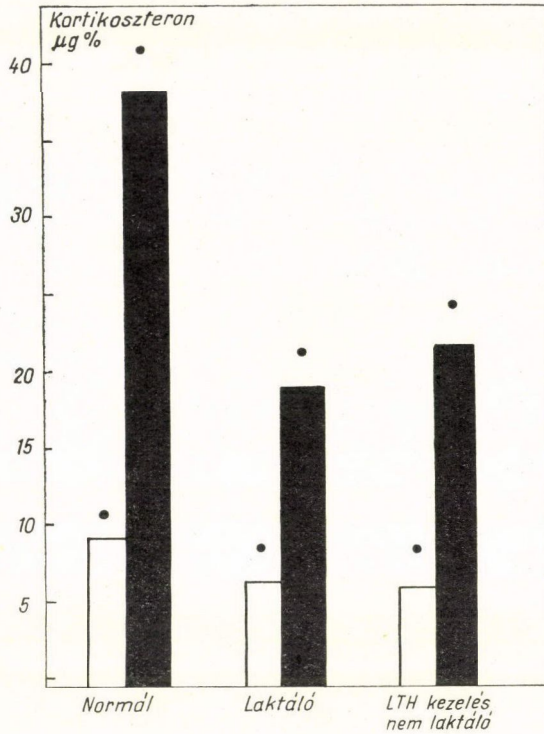
12. ábra. Tesztoszteron adás hatása a bulbus olfactoriusból kiváltott és a hypothalamusban elvezetett egység-aktivitásra gonádektomizált hím patkányokon. Sóldat és koleszterin adása kontrollként szintén a regio preoptica területére történt (KAWAKAMI és munkatársai 1973)



13. ábra. Tesztoszteron kezelés hatása Rhesus majmon a pubertás előtti játékos magatartásra. Az androgén kezelés a terhesség utolsó harmadában történt (pseudohermaphrodita nőtények) (GOY és PHOENIX, 1971)

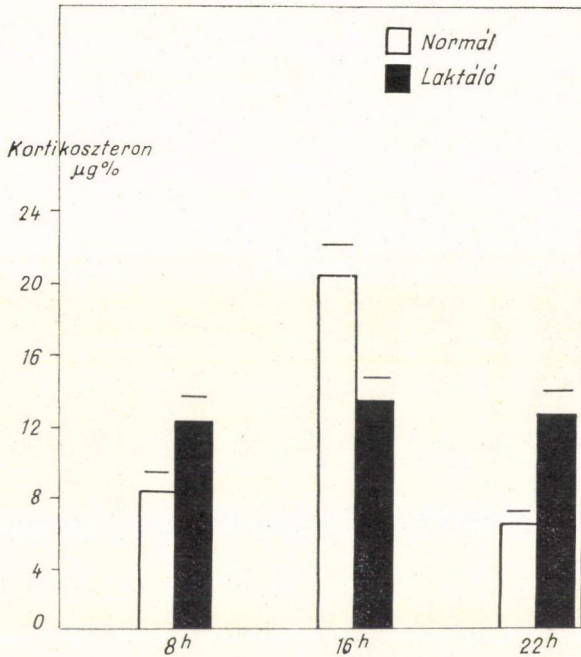
törvényszerűséget követ. Az ontogenetikai fejlődés „kritikus” szakaszában, így egyes állatfajoknál a születés utáni napokban, míg más fajoknál az intrauterin életben, a nemi hormonok hatása maradandóan befolyásolja a nemi magatartási reakciók szerveződését, de módosítja a többi motivált magatartási reakciót is. Így, az intrauterin életben adott tesztoszteron nőstény majmokon nemcsak a nemi magatartásban hoz létre „masculinizáló” hatást, hanem pseudohermaphrodita jelleget eredményez a szociális magatartási folyamatokban is (13. ábra). A „kritikus” időszakban érvényesülő nemi hormonhatás, amelynek egyik eredménye az „androgen sterilizáció”, az előadássorozat bevezető előadásán részletes ismertetést nyert (FLERKÓ 1974), és felhívja a figyelmet arra, hogy a hypophysis-gonadműködés agyi szabályozásában bekövetkező változásokkal a magatartási változások is létrejönnek, továbbá mutatja, hogy a „kritikus időszak” mintegy determinálja az egyed nemi magatartásának felnőttkori megjelenését.

A nemi magatartás egyik sajátos formája, amelyet sokan elkülönülten tárgyalnak a motivált magatartási reakciók között, az anyai magatartás. A laktáció folyamán részben az endokrin környezet, másrészt az újszülöttek jelenléte és szopási ingere alakítja ki és tartja fenn az anyai magatartást. Amíg



14. ábra. 50 mikrogram/100 g adrenalin adás hatása a plazma kortikoszteron tartalomra normál és laktáló nőstény patkányokon

az elmúlt évtizedekben a hypophysis prolactin termelésével hozták összefüggésbe az anyai magatartás kialakulását, addig az utóbbi években mind több adat azt mutatja, hogy az emlő afferensei felől érkező idegrendszeri hatások játszanak vezető szerepet. Természetesen az endokrin szabályozás az idegrendszeri hatástól elválaszthatatlan, de a prolactin csak az emlőmirigy állomány kiépülésével és a tejelválasztás útján képes hozzájárulni az anyai magatartás kialakulásához. Az elmúlt években végzett vizsgálatok azt mutatják, hogy a laktáció folyamán az állat magatartása mélyreható változáson megy keresztül. Így, a környezeti terhelő ingerek hatására bekövetkező hypophysis-mellékvesekéreg válasz kisebb, mint a nem-laktáló nőstény állatokban (14. ábra). A csökkent mellékvesekéreg válasz mind idegi, mind humorális ingerekre kimutatható (ENDRŐCZI és NYAKAS 1972). Ugyancsak megfigyelhető, hogy az anyapatkányok testhőmérséklet csökkenése alacsony környezeti hőmérsékleten kisebb és lassabban alakul ki, mint a nem-laktáló nőstényeknél (LEVINE 1972). Az anyai magatartás alatt megváltozik a neuroendokrin rendszer napi ritmusa is. Így, a fény és sötétség szinkronizációja folyamán megfigyelhető napi ritmus a hypophysis-mellékvesekéreg működésben a laktáció



15. ábra. A hypophysis-mellékvesekéreg napi ritmusának alakulása normál és laktáló nőstény patkányokon

alatt megszűnik; a patkányokra jellemző délutáni emelkedés elmarad (15. ábra). A napi ritmus hiánya — amelynek a vezérlésében a hippocampus játszik fontos szerepet — arra enged következtetni, hogy a limbikus rendszer működésében mélyreható biokémiai és funkcionális változások következnek be (ENDRŐCZI 1972). Igen valószínű, hogy a „stressz-válasz” csökkenése, továbbá a napi ritmusban látható magas plazma kortikoszteron ingadozás hiánya a laktáció alatt, összefüggésben van azzal a ténnyel, hogy az anyatej mellékvesekéreg hormontartalma a vér hormontartalom változásának függvénye és a magas kortikoszteroid tartalom az újszülöttek fejlődését károsan befolyásolja (LEVINE 1972). Arra vonatkozólag, hogy az anyai magatartás fenntartásában a szopási ingerek alapvető szerepet játszanak, megemlíthető, hogy az emlő érzéstelenítése vagy az idegi afferentáció megszűntetése, gátolja a magatartási reakciót. További vizsgálatok szükségesek ahhoz, hogy az emlő felől érkező ingerek hatásmechanizmusát az agytörzs-limbikus rendszer szintjén tisztázzuk.

A nemi magatartás a reprodukció szolgálatában áll, de a nemi hormonok hatása befolyásolja a motivált magatartási formákat és a tanulási folyamatokat is. Anélkül, hogy számos részletadatra utalnánk, érdemes megemlíteni, hogy a petefészek ösztrogén szekréciójának ciklusos változása a napi motoros aktivitás jelentős fokozódásához vezet az ösztruszban (BEACH 1951). Ezzel szorosan összefügg, hogy ösztrusz alatt az exploratio fokozódik, míg a passzív

elhárító tanulás csökken (ENDRŐCZI 1968, 1972). Tekintettel arra, hogy a nemi hormonok nemcsak a hypophysis-gonádműködés szabályozásában játszanak fontos szerepet, de hatásukra változások következnek be a hypophysis-mellékvesekéreg és pajzsmirigy működésben is, így a szervezet adaptációjára gyakorolt befolyásuk egy része közvetett úton érvényesül.

A filogenetikai fejlődés folyamán a nemi magatartás szerveződésében mind több „tanult” elem figyelhető meg és a nemi hormonok aktuális jelenléte magasabbrendű emlősöknél felnőttkorban már alárendelt szerepet játszik. Ez természetesen nem azt jelenti, hogy a nemi hormonok hatása a pubertás előtti és körüli időszakban elhanyagolható, sőt „kondicionáló” hatásukkal messzemenően meghatározzák a felnőttkori magatartás kialakulását. A magasabb idegműködés és a motivált magatartási reakciók nem választhatók el egymástól: így azok a hormonhatások, amelyek patkányokon még csak egy motivált magatartási mintázat kialakítását segítik elő, a magasabbrendű állatoknál vagy embernél már a psychés funkciókat is alapvetően meghatározzák.

IRODALOM

- BEACH, F. A.: Analysis of the stimuli adequate to elicit mating behavior in the sexually inexperienced male rat. *J. comp. Psychol.* **33**, 163—207 (1942).
- BEACH, F. A.: Hormones and behavior. Paul B. Hoeber, New York (1948).
- BEACH, F. A.: Instinctive Behavior: Reproductive activities. *In: Handbook of Experimental Psychology.* Setens S. S. (Ed.), John Wiley and Sons, New York chapter 12, 387—422 (1951).
- BROOKS, C. MC., The role of cerebral cortex and various sense organs in the excitation and execution of mating behavior in the rabbit. *Amer. J. Physiol.* **120**, 544—553 (1937).
- BROOKS, C. MC.: A study of the mechanism whereby coitus excites the ovulation producing activity of the rabbit pituitary. *Amer. J. Physiol.* **121**, 157—177 (1938).
- BUNN, J. P., EVERETT, J. W.: Ovulation in persistent estrous rats after electrical stimulation of the brain. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med. (N. Y.)* **96**, 369—371 (1957).
- DAVIS, C. D.: The effect of ablation of necortex on mating, maternal behavior and the production of pseudopregnancy in the female rat and on copulatory activity in the male. *Amer. J. Physiol.* **124**, 374—380 (1939).
- ENDRŐCZI, E.: Pavlovian conditioning and adaptive hormones. *In: S. Levine (Ed.) Hormones and Behavior* Academic Press, New York pp. 173—204 (1972).
- ENDRŐCZI, E.: Brain stem and hypothalamic substrate of motivated behavioral reactions. *In: K. Lissák (Ed.) Recent Development of Neurobiology in Hungary.* vol. 2. Akadémiai Kiadó, Budapest (1968).
- ENDRŐCZI, E., NYAKAS, Cs.: Pituitary-adrenal function during lactation and after LTH (prolactin) administration in the rat. *Acta physiol. Avad. Sci. Hung.* **41**, 49—45 (1972).
- FAURE, J. M. A.: (1957) idézve FAURE, J. M. A. Hormones in relation to sleep-wakefulness mechanisms. *Excerpta Medica Congr. Series* **83**/ 606—611 (1965).
- FEE and PARKES: (1929) idézve BROOKS, C. MC. A study of the mechanism coitus excites the ovulation activity of the rabbit pituitary. *Amer. J. Physiol.* **121**, 157—177 (1938).
- FLERKÓ, B.: Brain mechanisms controlling gonadotrophin in secretion and their sexual differentiation. *In: Symposium on Reproduction.* (K. Lissák, Ed.) Akadémiai Kiadó, Budapest 1—37 (1967).
- FLERKÓ, B.: Szaporodásbiológiai szabályozási mechanizmusok néhány alapkérdése. *Orvostudomány (megj. alatt)* (1974).
- GOY, R. W., PHOENIX, C. H.: The effects of testosterone propionate before birth on the development of behavior in genetic female rhesus monkeys. *In: R. A. GORSKI (Eds.) Steroid Hormones and Brain Function.* UCLA Forum Medical Sciences 123—132 (1971).

- ISHIZUKA, N., KURACHI, K., SUGITA, N., Yos II, N.: Studies on the relationship between EEG of the hypothalamus and sexual function. *Med. J. Osaka Univ.* **5**, 729—740 (1954).
- KAWAKAMI, M., SAWYER, C. H.: Neuroendocrine correlates of changes in brain activity thresholds by sex steroids and pituitary hormones. *Endocrinology* **65**, 652—668 (1959).
- KAWAKAMI, M., TERASAWA, E., KIMURA, F., KUBO, K.: Correlated changes in gonadotropin release and electrical activity of the hypothalamus induced by electrical stimulation of the hippocampus in immature and mature rats. *In: Hormones and Brain Function*. K. Lissák (Ed.), Akadémiai Kiadó, Budapest 347—374 (1973).
- KOIKEGAMI és munkatársai: (1954) idézve BUNN, J. P. és EVERETT, J. W. Ovulation in persistent rats after electrical stimulation of the brains. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med. (N. Y.)* **96**, 369—371 (1957).
- KOMISARUK, B.: (1972) *In: C. H. SAWYER, R. A. GORSKI (Eds.) Steroid Hormones and Brain Function, UCLA MEDICAL Forum, Los Angeles pp. 127—129 (1972).*
- LEVINE, S.: *Hormones and Behavior*. Academic Press, New York (1972).
- LISSÁK, K., ENDRŐCZI, E.: A magatartási folyamatok idegi és hormonális szabályozása. *Medicina, Budapest* (1965).
- LOUTTIT: (1929) idézve BEACH, F. A. *Hormones and Behavior*. Paul B. Hoeber p. 122 (1948).
- MC EWEN, B. S., PFAFF, D. W., ZIGMUND, R. E.: Factors influencing sex hormone uptake by rat brain regions. *Brain. Res.* **23**, 17—28 (1972).
- NISSEN, H.: Instinct as seen by a psychologist. *Psychol. Review* **60**, 287—297 (1954).
- PFAFF, D. W., PFAFFMANN, C.: Olfactory and hormonal influences on the basal forebrain of male rat. *Brains Res.* **15**, 137—156 (1969).
- PFAFF, D. W., GREGORY, E.: Coding olfactory input to the olfactory bulb and medial forebrain bundle in normal and castrated male rats. *In: C. H. Sawyer and R. A. Gorski (Eds.) Steroid Hormones and Brain Function. UCLA Forum Medical Sciences 109—111 (1971).*
- ROSENBLATT, J. S., ARONSON, L. R.: The decline of sexual behavior in male cats after castration with special reference to the role of prior sexual experience. *Behavior* **12**, 285—338 (1958).
- SAWYER, C. H.: Effects of brain lesions on oestrus behavior and reflexogenous ovulation in the rabbit. *J. Exptl. Zool.* **142**, 227—246 (1959).
- SCHREINER, L., KLING, A.: Behavior changes following rhinencephalic injury in cats. *J. Neurophysiol.* **16**, 643—659 (1954).
- SCHWARTZ, M., BEACH, F. A.: Effects of adrenalectomy on mating behavior in castrated male dogs. *Amer. Psychologist* **9**, 467—468 (1954).
- SZENTÁGOTHAI, J., FLERKÓ, B., MESS, B., HALÁSZ, B.: Hypothalamic control of the anterior pituitary. Akadémiai Kiadó, Budapest (1962).
- STONE, C. P.: The congenital sexual behavior of the young male albino rat. *J. comp. Psychol.* **2**, 95—153 (1922).
- STUMPF, W. E.: Estrogen neurons and estrogen-neuron system in the periventricular brain. *Amer. J. Anat.* **129**, 207—218 (1970).
- VALENSTEIN, E. S.: YOUNG, W. C.: Experimental and genetic factors in the organization of sexual behavior in male guinea pigs. *J. Comp. Physiol. Psychol.* **48**, 397—403 (1955).
- WARREN, R. P., ARONSON, L. R.: Sexual behavior in adult male hamsters castrated-adrenalectomized prior to puberty. *J. comp. Physiol. Psychol.* **50**, 475—480 (1956).
- VELASCO, M. E., TALEISMİK, S.: Release of gonadotropins induced by amygdaloid stimulation in the rat. *Endocrinology* **84**, 132—139 (1969).