

オドボール課題を用いたラットにおける事象関連電位の検討

小野田 慶一*・高橋 絵理佳*・坂田 省吾**

*: 広島大学生物圏科学研究科

** : 広島大学総合科学部

Event-related potentials of the rat during a passive auditory oddball task

Keiichi Onoda*, Erika Takahashi* and Shogo Sakata**

*: *Graduate School of Biosphere, Hiroshima University*

1-7-1 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima, JAPAN

** : *Faculty of Integrated Arts and Sciences, Hiroshima University*

1-7-1 Kagamiyama, Higashi-Hiroshima, JAPAN

Abstract : The purpose of this experiment was to examine event-related potentials (ERPs) recorded from the rat's hippocampus and cerebellum during a passive auditory oddball task. It has been predicted that mismatch negativity like (MMN-like) and P3-like components are elicited by the infrequent stimuli in the hippocampus. Further it was questioned that whether MMN-like and P3-like components can be observed at the cerebellum. ERPs recorded from those regions consisted of P1, N1, P2, N2, and P3-like components. P3-like component was obscurely elicited by infrequent stimuli at the hippocampus and the cerebellum. In both regions, a significant difference in N2 amplitude between infrequent and frequent stimuli was observed. N2 component of the rat may correspond with MMN of the human. No significant differences of these components amplitude between infrequent and frequent stimuli were found for other components. N1 latency at the cerebellum was significantly shorter than those in the hippocampus. Correlation analysis revealed that the maximal correlation coefficient between the cerebellum and the hippocampus was obtained at -20.0 ms (max:-56, min:-7). This finding suggests that information processing in the cerebellum may be carried out earlier than that in the hippocampus.

Keywords : event-related potentials, rat, hippocampus, cerebellum, passive oddball paradigm.

序 論

情報処理過程の分析の指標として、事象関連電位 (ERP: event-related potential) が多くの研究で用いられている。ERPは、外的または内的な事象に関連して生じる脳の一過性の電位変動である。ERPは、記録された脳内電気活動を刺激呈示時に対して時間軸を固定して加算平均することによって求められる。そのため、ERPは脳内の情報処理過程を直接的に反映した有効な指標と考えられて

2001年10月1日受付; 2001年11月1日受理

いる。ERPは従来、人の精神活動を研究するために多く用いられてきているが、近年になって動物を用い、皮質下の情報処理過程を検討しようとする試みがみられる。

ERPを指標とする実験でよく用いられるパラダイムの一つにオドボール課題 (oddball task) がある。オドボール課題では、同じ音刺激 (高頻度刺激) が繰り返し呈示される系列において、稀に異なった音刺激が呈示される。脳内では高頻度刺激に対する処理とは異なる処理が低頻度刺激に対して行われ、その情報処理過程の違いをERPによって検出できると考えられている。

動物を用いたオドボール課題においても、いくつかのERP成分が報告されている。ラットの大脳皮質 (前頭葉、頭頂葉、後頭葉) においてP1 (潜時15-40ms)、N1 (40~80ms)、P2 (100~200ms) が観察されている (Shinba, 1997)。これらの成分は、刺激の呈示頻度や標的刺激に対して反応を求めるとどうかに関わらず誘発されたことから、刺激に対する自動的な処理を反映していると考えられる。低頻度刺激に対して反応を求めない能動的オドボール課題を用いた実験で、海馬及び視床などの皮質下においてもこれらの成分は誘発されることが報告されている (Shinba et al., 1996)。低頻度刺激に対して反応を求めない受動的オドボール課題でも、皮質下 (本実験では海馬部位を測定対象とした) においてこれらの成分 (P1、N1、P2) が誘発されると考えられる。

ヒトを被験体としたオドボール課題ではERPにおける代表的な成分の一つであるミスマッチ陰性電位 (MMN: mismatch negativity) がみられる。ヒトではMMNの潜時は100~180msである。低頻度刺激に対するERP振幅は高頻度刺激に対するそれよりも大きくなる。MMNは反応や注意の有無に関わらず出現することから、高頻度で呈示される刺激と低頻度で呈示される刺激の自動的な処理を反映していると考えられている。動物を用いた研究でも、MMN様の成分が聴覚皮質において音刺激の変化により惹起されることが報告されている (Ruusuvirta et al., 1998)。動物においてもMMN様の成分がみられるが、その潜時に関しては一致した知見が得られていない。Ruusuvirtaら (1998) は、ネコヤウサギ、サルのMMN様成分は刺激開始から100msより前に観察されると述べている。しかし、Shinbaら (1996, 1997) のラットを用いた実験では低頻度刺激に対して潜時200msに陰性電位が惹起されている。MMN様成分の潜時が異なる要因については明らかではない。

さらにオドボール課題では、P3成分も同定される。P3成分はヒトにおいて幅広く研究がなされ、応用面でも最も広範に使用されてきている。ラットなどの動物においても、オドボール課題を用いた実験で、潜時240ms付近に出現する陽性成分が報告されている (Yamaguchi et al., 1993)。この成分はヒトにおいて観察されるP3と出現条件また波形の様相が近いことからP3様成分 (P3-like component) と呼ばれている。P3様成分は刺激に対して反応を要求する課題においても出現することが報告されている (Brenner & Mirmiran, 1988)。Shinbaら (1996) は潜時450msにP3様成分を報告している。しかし、先行研究 (Yamaguchi et al., 1993; Hurlbut et al., 1986; Brenner & Mirmiran, 1988) ではヒトのP3に対応するのはラットではP240であるとし、一見相反する知見にみえる。この差異は、オドボール課題に反応を求めるとどうか起因すると考えられる。低頻度刺激に対して反応を求めない能動的オドボール課題と、低頻度刺激に対して反応を求めない、または刺激を無視する受動的オドボール課題ではP3様成分の頂点潜時が皮質で異なる (Shinba, 1997)。能動的オドボール課題でのP3様成分の潜時は約450ms、受動的オドボール課題では250~300msであった。低頻度刺激に対して反応を求めるとどうかによって、ヒトのP3と同様にラットのP3様成分の潜時は異なることが示されている。

P3様成分は皮質下のERPにおいても観察される。Shinbaら (1996) はオドボール課題において、ラットの皮質、海馬及び視床からERPを求めた。海馬において、潜時450msに最も大きな陽性波 (P450) がみられた。このラットにおけるP450はヒトのP3に対応し、海馬はその発生源を内包す

る可能性が指摘されている (Shinba et al., 1996)。Shinba ら(1996, 1999)によって、能動的オドボール課題における海馬のERP、特にP3様成分について報告されている。しかし、受動的オドボール課題においても海馬でP3様成分がみられるかどうか明らかではない。

また近年、小脳の認知的機能についての関心が高まっている。小脳は従来、運動制御における役割が注目されてきたが、最近の研究では運動制御以外の認知、情動、記憶といった側面にも関与する可能性が示唆されている。小脳は聴覚情報の入力を受けているため(Azizi, Burne & Woodward, 1985)、聴覚刺激の情報処理に関与する可能性が考えられる。Astikainenら(2001)は体性感覚を用いたオドボール課題で、標準刺激と逸脱刺激に対するERPが異なることを示している。聴覚オドボール課題でも刺激の呈示確率によりERP波形が異なると予測される。小脳の脳波に運動性活動に関連した電位が混入することを防ぐため、本実験では受動的オドボール課題を選択した。

本実験では受動的オドボール課題を用い、海馬及び小脳において脳波を測定し、それらの部位での情報処理過程を検討する。海馬では、MMN様成分と、受動的オドボール課題を反映した短い潜時のP3様成分が観察されると予測される。さらに小脳において惹起されるERPについて検討する。

方 法

1. 被 験 体

生後約10週齢の雄のウィスター系アルビノラット8匹を用いた。実験期間中、ホームケージ内での摂食、摂水は自由であった。

2. 装 置

実験は防音シールド恒温槽内にあるアクリル製の実験箱(250×200×380mm)によって行われた。実験箱前面には音刺激呈示用のスピーカが設置された。実験の制御と音刺激の呈示は、防音シールド恒温槽外のパーソナルコンピューター(日本電気PC-9801DX)によって行った。呈示において、音刺激はオーディオアンプ(Sansui A-M9/DC SERVO)を用いて増幅した。実験中は、実験箱内の被験体から導出した脳波を脳波計(日本電気三栄360システム)によって増幅し、デジタルレコーダー(TEAC DR-M3)に記録した。

3. 手 術

被験体にチアミラールナトリウム(吉富製薬 イソゾール)50mg/kgの腹腔内投与による麻酔を行った。脳定位固定装置(成茂 SR-5)に固定し、海馬CA1と小脳半球皮質に電極を埋め込んだ。皮質部位には200 μ mの銀線の先端をボール状に加工した電極を、深部部位には100 μ mのエナメルコートを施したステンレス線の電極を使用した。これらの電極をプラスチック製コネクタ(Amphentol)に接続し、デンタルセメントで頭蓋に固定した。測定部位は海馬CA1(brema:-3.5, lateral: \pm 1.5, ventral:2.5mm)及び小脳半球皮質(bregma:-11.0, lateral:+3.0mm)であった。

4. 手 続 き

被験体に電極挿入手術を行い、3日間の回復期間をおいたあと、受動的オドボール課題を行った。1セッションは400回の1000Hzと2000Hzの純音の刺激系列から構成された。1回の刺激の持続時間は100msec、刺激間隔を4000msec、刺激強度80dBで呈示した。1000Hzの純音を高頻度刺激として90%の確率で、2000Hzの純音を低頻度刺激として10%の確率で呈示した。被験体は呈

示される音に対して反応する必要はなく、実験箱内で自由に行動することができた。1日1セッションで2セッション行われた。

5. ERP 分析

脳波の記録は時定数0.3sec、High-cut filterを100Hzとして行った。被験体より導出した脳波を、サンプリング間隔1msで刺激開始前1000msから開始後1000msの計2000msAD変換した。サンプリングした脳波を刺激開始前100msから開始後1000msまで刺激別に加算平均し、高頻度刺激と低頻度刺激に対する聴覚誘発電位を求めた。得られた電位成分の振幅と潜時について対応のあるt検定あるいは繰り返しのある分散分析を行った。自由度はGreenhouse-Geisserによる調整を行ったが、すべて $\epsilon=1.00$ であったので結果では省略した。さらに海馬と小脳から得られたERP波形について相互相関分析を、海馬を基準として行った。個体ごとに最大相関係数を示す時点を算出し、最大相関係数の平均値はz変換を施した後平均し、逆変換して求めた。

結 果

1. 総加算平均波形及び引き算波形

海馬及び小脳における総加算平均波形と引き算波形を Fig. 1. に示した。1匹の被験体において小脳の脳波が測定できなかったため、波形は海馬8匹、小脳7匹の平均を示している。両部位において刺激呈示前50msから呈示後300msまでの電位をプロットしている。部位及び高低頻度刺激に共通してみられた電位成分は潜時30ms付近の陽性成分（以下P1）、潜時50ms付近の陰性電位（N1）、潜時100ms前後の陽性電位（P2）であった。N1及びP2に関しては、小脳よりも海馬で大きな振幅を示していた。低頻度刺激に対して海馬では潜時200ms付近に、小脳では潜時150ms付近に陰性電位（N2）が惹起されていた。潜時250msから300msでは、受動的オドボール課題を用いた実験で皮質においてP3様成分が観察されている（Shinba, 1997）。本実験では海馬においてこの潜時帯にP3様成分が惹起されると予測されたが、両部位での緩やかな陽性への振れは不明瞭であった。引き算波形（低頻度刺激－高頻度刺激）では、海馬で潜時200ms付近に、小脳で潜時130ms付近に陰性電位(MMN-like)が現れ、小脳より海馬で大きな振幅を示した。

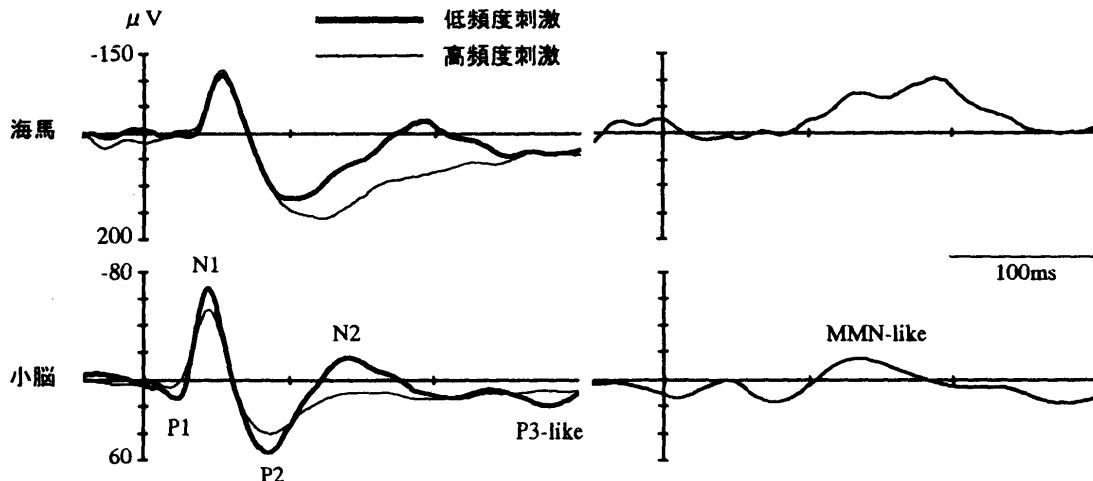


Fig.1. 海馬及び小脳における総加算平均波形及び引き算波形。海馬と小脳で縦軸の振幅値が異なることに注意。

2. 振 幅

Fig.2.に海馬及び小脳におけるP1、N1、P2、N2、P3-likeの振幅を刺激ごとに示した。P1、N1、P2成分は頂点振幅を、N2及びP3-like成分は頂点の同定が困難であったため区間平均振幅を求めた。海馬で150msから220ms、小脳で120msから180msの潜時帯の平均振幅をN2振幅として算出した。P3-like振幅は両部位で潜時250msから300msの平均振幅として求めた。海馬のP1、N1、P2、P3-like成分において刺激の呈示頻度による振幅の変化はみられなかった(それぞれ $t(7)=1.59, 0.11, 0.32, 0.21$, すべてn.s.)。しかし、N2成分では高頻度刺激より低頻度刺激に対して陰性方向に有意に大きな振幅を示していた($t(7)=2.85, p<.05$)。同様に、小脳においてもP1、N1、P2、P3-like成分の振幅に刺激の呈示頻度による有意な変化はみられなかったが(それぞれ $t(6)=1.65, 0.48, 1.48, 0.59$, すべてn.s.)、低頻度刺激に惹起されたN2成分の振幅は、高頻度刺激のそれよりも有意に大きかった($t(6)=4.45, p<.01$)。

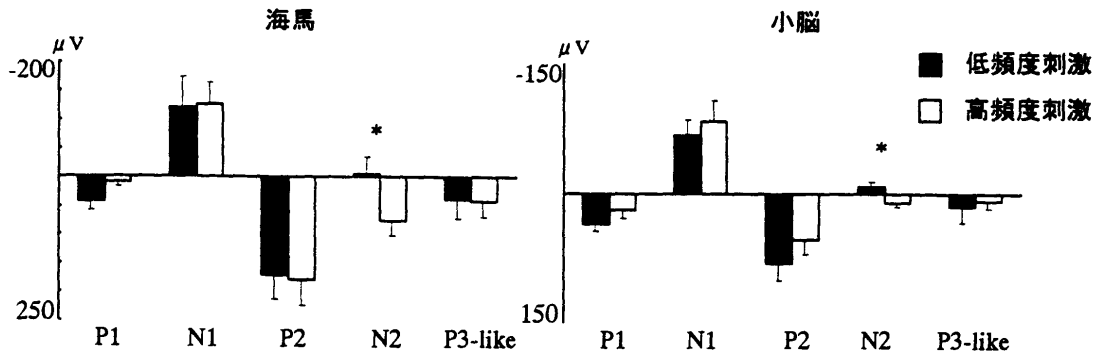


Fig.2. 海馬及び小脳における各成分の振幅(Mean ± SE)。P1, N1, P2成分は頂点振幅で、N2及びP3-like成分は区間平均振幅で示した。海馬と小脳で縦軸の振幅値が異なることに注意。 * $p<.05$

3. 潜 時

Table.1.にP1、N1、P2成分の潜時を示した。N2及びP3-like成分では頂点の同定が困難であったため、それらの成分の頂点の潜時は求めることができなかった。各成分について、部位(海馬、小脳)×刺激の呈示頻度(高、低)の繰り返しのある分散分析を行った。P1成分の潜時は14~38msに分布し、部位や刺激の呈示頻度の主効果はみられなかった。N1成分の潜時は39~58msに分布していた。分散分析をおこなったところ、部位($F(1, 6) = 65.65, p<.001$)の有意な主効果が認められ、海馬よりも小脳でN1成分の潜時は短かった。P2成分の潜時は62~120msに分布し、部位及び刺激の呈示頻度の有意な主効果はみられなかった。すべての成分で部位×刺激の交互作用はみられなかった。

Table.1. 海馬及び小脳における各成分の潜時

		P1	N1	P2
海馬	低頻度	22.1 (3.46)	55.8 (3.40)	108.6 (7.54)
	高頻度	29.8 (6.37)	59.9 (4.39)	106.9 (6.37)
小脳	低頻度	25.1 (1.06)	46.1 (1.55)	90.0 (2.29)
	高頻度	20.6 (1.38)	47.1 (1.12)	84.0 (4.20)

平均(標準誤差) 単位:ms

4. 相互相関

海馬と小脳における相互相関分析の結果をFig. 3.に示した。海馬を基準とし、小脳のERP波形と最も相関係数の高くなる時点を求めた。分析には刺激呈示時点から300msまでのデータを用いた。最大相関係数を示す時点の平均(標準誤差)は $-20.0 (\pm 6.0)$ msであった。最大相関係数を示す時点は $-56 \sim -7$ msに分布し、呈示頻度による差はみられなかった(低頻度: -21.5 ± 6.7 ms, 高頻度: -16.7 ± 4.8 ms)。最大相関係数を示す時点がマイナスの値を示したことは、小脳が海馬よりも処理が早く行われていることを意味する。最大相関係数は $0.40 \sim 0.85$ を示し、平均は 0.67 であった。

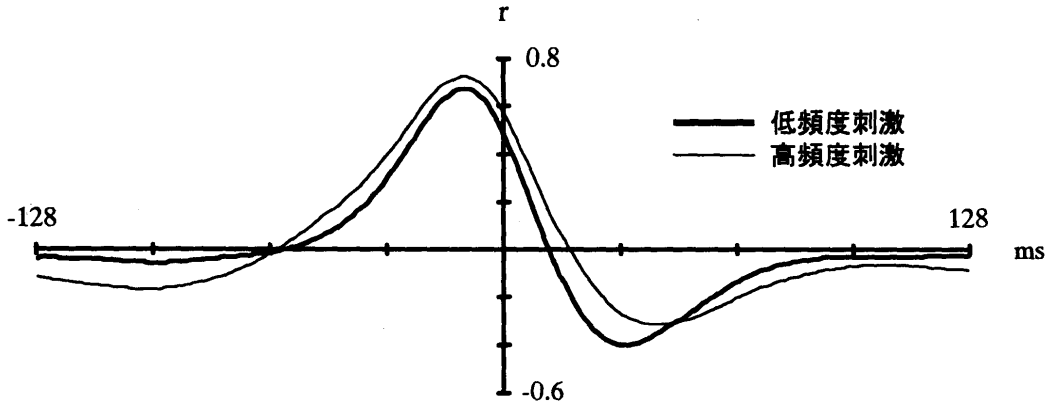


Fig.3. 相互相関分析。海馬ERP波形を基準とし小脳ERP波形との相関を遅延時間ごとに求めた。

考 察

本実験の目的は、受動的オドボール課題における海馬及び小脳の情報処理過程を検討することであった。海馬では低頻度刺激に対してP1、N1、P2、N2成分が惹起されていた。低頻度刺激と高頻度刺激においてP1、N1、P2成分の振幅に差はみられなかった。N2成分の振幅は高頻度刺激よりも低頻度刺激に対して大きくなり、引き算波形ではMMN様の成分が観察された。また、低頻度刺激に対して潜時250～300msに緩やかな陽性の振れがみられたが不明瞭であった。小脳ではP1、N1、P2、N2成分が惹起された。P1、N1、P2成分の振幅は低頻度刺激と高頻度刺激で差はみられなかったが、N2成分の振幅は刺激の呈示頻度によって異なっていた。引き算波形ではMMN様の成分が惹起されていた。小脳において明瞭なP3様成分は観察されなかった。

オドボール課題では、同じ音刺激(高頻度刺激)が繰り返し呈示される系列において、時々異なった音刺激(低頻度刺激)が挿入される。このような課題によって観察されるMMNと、その時生じている自動的な処理との対応について、Cowan, Winkler, Teder & Näätänen (1993)は以下のように言及している。高頻度刺激が繰り返し呈示されることにより、その高頻度刺激の記憶表象が脳内に形成される。刺激が呈示されたときに、その記憶表象と新たに入力された刺激の比較が自動的に行われる。そして、それらが異なっていることを検出した場合にMMNがみられる。これはSokolov (1960)によって提唱された神経モデルと定位反応の理論に基づいている。刺激の反復により、その刺激の神経モデルが形成され、呈示された刺激の物理的特性が神経モデルと異なった場合に定位反応がみられる(Sokolov, 1960)。高頻度刺激が繰り返し呈示されることにより、その刺激の記憶表象(神経モデル)は形成されるので、MMNは2つの刺激の呈示確率に大きく影響を受ける。さらに文脈を重視する見解もある。高頻度刺激が繰り返し呈示される必要性に関して、Cowanら(1993)は

反復呈示によって高頻度刺激の標準としての文脈が形成され、この文脈が存在することによって、低頻度刺激が標準から逸脱していると識別できると述べている。これは、MMNは一つ一つの高頻度刺激に対する記憶表象ではなく、刺激系列全体の文脈における表象からの逸脱を反映していることを意味する。

元来、MMNはヒトの聴覚モダリティーにおいて研究がなされてきた。動物を用いた研究でも、MMN様成分が聴覚皮質において音刺激の変化により惹起されている (Ruusuvirta et al., 1998)。さらに、MMN様成分は海馬、視床を含む皮質下においても観察されている (Astikainen et al., 2001)。本実験では、海馬及び小脳の両部位でMMN様の反応が観察された。このことは、海馬及び小脳が刺激情報の自動検出過程に関与していることを示唆する。海馬はPapezの回路を構成する一部位であり、記憶や学習に深く関与している。石川 (1992) は新奇刺激が入力されると皮質においてその識別がなされ、それについてPapezの回路でその情報が長期的に保存されるべきものであるか否かの判別が行われると述べている。それに対して佐藤・坂田 (1995) は、刺激情報は皮質部位とPapezの回路に並列的に入力され、新奇情報の識別はPapezの回路の方が早い段階でなされると述べている。海馬を含むPapezの回路と皮質における情報処理の関連については一致した見解が得られていない。小脳は従来から運動制御の機能を担っていると考えられてきた。本実験で用いた課題は受動的オドボール課題で刺激に対して反応を求めているので、小脳において惹起された成分は運動機能を反映したものではない。小脳におけるN2成分の振幅は刺激の呈示確率によって異なったが、これは小脳が新奇刺激に対する自動的な情報処理に関与する可能性を示す。海馬及び小脳の両部位で潜時100msまでに出現したP1、N1、P2成分に刺激の呈示頻度による振幅の違いは認められず、潜時150msから200msにN2成分が惹起され、その振幅は低頻度刺激において大きくなっていった。N2成分の潜時はヒトのMMNの出現潜時と類似することから、N2成分がヒトのMMNに対応する成分と考えられる。

本実験では、海馬部位で明瞭なP3様成分はみられなかったが、低頻度刺激に対してのみ潜時250ms付近に不明瞭なP3様成分が惹起されていた。このP3様成分はN2に引きずられ、振幅に刺激の呈示頻度による有意な違いはみられなかった。皮質におけるP3様成分は、能動的オドボール課題か受動的オドボール課題かによってその潜時と振幅が変わる (Shinba, 1997)。Shinba (1997)によれば、低頻度刺激に対して反応を求める能動的オドボール課題では潜時450ms付近に、刺激に対して注意を向けなくてもよい受動的オドボール課題では潜時250~300msに皮質におけるP3様成分は惹起された。その振幅は受動的課題よりも能動的課題において大きくなっていった。海馬においても同様の現象が観察されると考えられる。Shinbaら (1996) が能動的オドボール課題を用いて、海馬のERPを求めたところ、潜時450msに大きな陽性電位が観察されている。さらに本実験で不明瞭ではあるが、潜時250msに陽性電位が認められた。このことからオドボール課題において低頻度刺激に反応を求めるかどうかによって、海馬におけるP3様成分の出現潜時と振幅は変化するといえる。

海馬はP3様成分の発生源の1つである可能性が指摘されている (Shinba et al., 1996; Shinba, 1999)。本実験で得られた低頻度刺激に対して海馬におけるP3様成分の振幅(約50 μ V)は、Shinbaら (1997) の受動的オドボール課題で得られた皮質のP3様成分の振幅(約40 μ V)よりも大きかった。これは海馬がP3様成分の発生源の1つであるというShinbaら(1996)の主張を支持すると考えられる。

小脳でも明らかなP3様の成分は認められなかった。小脳では刺激に対する自動的な処理のみを行っている可能性が考えられる。それを確かめるためには能動的オドボール課題においてP3様の成

分が惹起されるかどうか確認する必要がある。しかし、小脳は運動機能を担っているため、低頻度刺激に対して反応を求めると身体運動に関連した電位が混入する恐れがある。その点を踏まえた上で検討していく必要がある。小脳のERPを測定した研究は非常に少ない。Astikainenら(2001)は体性感覚を刺激としたオドボール課題において小脳のERPを測定している。潜時30msに陰性電位、潜時100msから300msにかけて大きな陽性電位がみられたが、刺激モダリティーが異なるため本実験の結果と一致しなかった。今後、さらなる知見の蓄積が望まれる。

本実験では、海馬と小脳における情報処理の潜時についても検討した。N1成分の潜時は海馬よりも小脳で有意に短かった。さらに海馬と小脳から得られたERPから相互相関を求めたところ、海馬に対して-20.0msの時点が最も相関係数が高かった。この結果は比較的大きな電位であるN1及びP2電位の寄与が大きいと考えられる。これらのことから小脳は海馬よりも早くN1及びP2といった自動的な処理が行われている可能性が示唆された。Shinba(1997)は受動的オドボール課題における皮質部位のERPを記録し、P1、N1及びP2成分が惹起されていることを報告している。本実験で得られた海馬と小脳におけるそれらの潜時と振幅を比較すると、海馬より小脳の方が潜時は短く、振幅は大きくなっていった。このことはERPの初期成分も皮質下に発生源をもつ可能性を示唆している。ERP研究においては大脳皮質以外の部位も考慮して検討していく必要がある。

謝 辞

本研究の一部は、日本学術振興会から平成13年度科学研究費補助金基盤研究C代表坂田省吾(課題番号13610090)の補助を受けて実施されたものである。

引用文献

- Astikainen, P., Ruusuvirta, T., Korhonen, T. 2001 Somatosensory event-related potentials in the rabbit cerebral and cerebellar cortices: a correspondence with mismatch responses in humans. *Neuroscience letters*, 298, 222-224.
- Azizi, S. A., Burne, R. A., Woodward, D. J. 1985 The auditory corticopontocerebellar projection in the rat: Inputs to the paraflocculus and midvermis. An anatomical and physiological study. *Experimental Brain Research*, 59, 36-49.
- Brenner, E., Mirmiran, M. 1988 Event-related potentials recorded from rats performing a reaction-time task. *Physiology & Behavior*, 44, 241-245.
- Cowan, N., Winkler, I., Teder, W., Näätänen, R. 1993 Memory prerequisites of mismatch negativity in the auditory event-related potential (ERP). *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*. 19, 909-921.
- Hurlbut, B. J., Lubar, J. F., Satterfield, S. M. 1986 Auditory elicitation of the P300 event-related evoked potential in the rat. *Physiology & Behavior*, 39, 463-472.
- 石川紘一 1992 神経伝達と記憶 脳と精神の医学, 3, 463-472.
- Ruusuvirta, T., Penttonen, M., Korhonen, T. 1998 Auditory cortical event-related potentials to pitch deviances in rats. *Neuroscience*. 248, 45-48.
- 佐藤暢哉・坂田省吾 1995 刺激出現頻度がラットの聴覚誘発電位に及ぼす影響 広島大学総合科学部紀要IV理系編 21, 207-218.

- Shinba, T. 1997 Event-related potentials of the rat during active and passive auditory oddball paradigms. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, **104**, 447-452.
- Shinba, T. 1999 Neuronal firing activity in the dorsal hippocampus during the auditory discrimination oddball task in awake rats: relation to event-related potential generation. *Cognitive Brain Research*, **8**, 241-250.
- Shinba, T., Andow, Y., Shinozaki, T., Ozawa N., Yamamoto, K. 1996 Event-related potentials in the dorsal hippocampus of rats during an auditory discrimination paradigm. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, **100**, 563-568.
- Sokolove, E. N. 1960 Neural models and the orienting reflex. In Brazier, M. A. V. (Eds.). *The central nervous system and behavior*. New York : Josiah Macy, Jr. Foundation. Pp.187-276.
- Yamaguchi, S., Globus, H., Knight, R. T. 1993 P3-like potential in rats. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, **88**, 151-154.