

脳内コミュニケーション

野村 巖

Some Communications within the Brain

Sakashi NOMURA

Abstract : Although as far as I know there are no terms of “neuronal communications” or “communications within the brain” in the references, I applied the terms not only to the interactions between neurons, glial cells, or neuron and glial cell at cellular level, but also to the neuronal connections among neuron groups at system (circuit) level.

At cellular level the chemical synapses are naturally major sites of the communications between neurons, and the gap junctions are also the sites of the communication between neurons as well as major sites of the communication between glial cells. Some communications between neuron and glial cell have been suggested and re-estimated recently because of the fact that many receptors for transmitters such as glutamate, acetylcholine, GABA and so on were reported to be expressed in cultured glial cells.

The four different brain functions ; the voluntary movement, emotion, memory and language which play very important roles on the communications of human being, were selected and introduced briefly from the viewpoint of neuronal communication at system level.

Key words : Communication Within Brain, Chemical Synapse, Gap Junction, Receptor for Neurotransmitter, Voluntary Movement, Emotion, Memory, Language

はじめに

私達の日常のほとんど全ての活動は、多かれ少なかれ、脳の働きに依存している。従って脳の働きは、極めて多彩であるが、その働きを担っている細胞はニューロン（神経細胞）とグリア（神経膠細胞）の2種類しかない。ニューロンが神経情報を直接伝える主役であり、グリアはニューロンの働きを支える脇役である。全神経組織におけるグリアの数はニューロンの数をはるかに凌駕するが、体積はほぼ同程度である。

調べた限りでは、意外にも、「脳内コミュニケーション」という言葉を文献上見いだすことが出来なかった。ここではこの言葉を、①細胞レベルでのニューロン間相互作用、グリア間相互作用およびニューロンとグリア間の相互作用、および②システム（神経回路）レベルでのニューロン間あるいはニューロン集団間の相互作用の意味で用いることにする。

細胞レベルの相互作用

1. ニューロン間相互作用

ニューロン間の相互作用のほとんどはニュー

ロン間のつなぎ目であるシナプスを介して行われる神経情報の伝達である。シナプスは、情報伝達が化学的に、かつ一方方向性に行われる化学シナプスと、情報伝達が電気緊張性に、かつ両方向性に素速に行われる電気シナプスがある。電気シナプスは形態的にはギャップ結合(図1)であり、ギャップ結合は膜を貫通する微細な親水性管構造であるコネクソンを有するために細胞間の通路となっている¹⁾。電気シナプスは心筋細胞間や平滑筋細胞間には普通に見られるが、脳内では海馬や下オリブ核などの極めて限られた所にのみ見られる少数派である¹⁾。

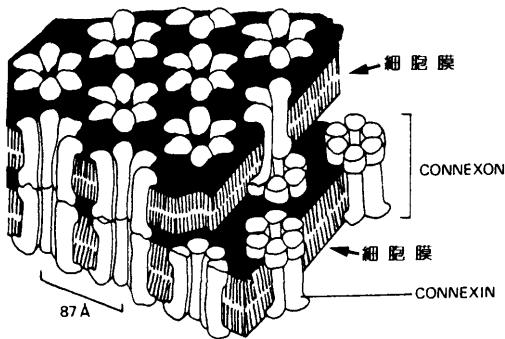


図1 ギャップ結合の模式図 (Dermietzel, Spray 1993¹⁾)

隣接する細胞膜上で二つのコネクソンが接してコネクソンチャネルを形成する。一つのコネクソンは六つのコネクシンから成る。

海馬ではてんかんの時に見られるニューロンの同期的活動にこれらの電気シナプスが関与するという報告もある¹⁾。

シナプスの中で圧倒的多数派である化学シナプスにおける情報伝達は一方方向性であるが故に、シナプスにおける情報伝達は、両方向性であるという意味を本来内在している「コミュニケーション」という言葉になじまないという見解もあろう。「脳内コミュニケーション」という言葉がこれまで使われていない理由の一つはそこにありそうである。それはさておき、化学シナプスは形態的に二つに、すなわち Gray の I 型と II 型に大別される(図2A, B)^{2,3)}。I 型シナプスは、シナプス前部に伝達物質を含む球型のシナプス小胞を有し、シナプス後膜に結合しているシナプス後部濃物質の厚みがシナプス前膜に結合している活性帯の厚みよりも大きい為に、非対称性シナプスと呼ばれ、機能的には興奮性シナプスと考えられている(図2A)。一方、II 型シナプスは、伝達物質を含むラグビーボール様の扁平型のシナプス小胞を有し、シナプス前膜に結合する活性帯とシナプス後膜に結合するシナプス後部濃物質の厚みに差が見られないために対称性シナプスと呼ばれ、機能的には抑制性シナプスと考えられている(図2B)。シナプス間隙は I 型のものが II 型のもの

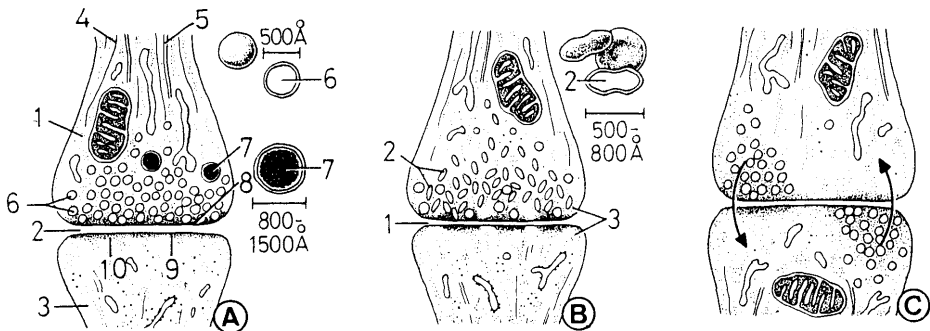


図2 化学シナプスの模式図 (Krstic 1978³⁾)

Aは Gray の I 型シナプス, Bは Gray の II 型シナプス, Cは相互シナプスをそれぞれ示す。A1: 終末ボタン, A2: シナプス間隙, A3: シナプス後部, A4: ニューロフィラメント, A5: 神経細管, A6: 球型シナプス小胞, A7: 有芯小胞, A8: シナプス前膜, A9: シナプス後膜, A10: シナプス後部濃物質, B1: シナプス間隙, B2: 扁平型シナプス小胞, B3: シナプス前部活性帯とシナプス後部濃物質, Cの矢印: 情報伝達方向

より少し広い。また、2つのニューロン間に情報伝達の方向性が異なる化学シナプスが共存している相互シナプスも少数ながら観察されている(図2C)³⁾。興奮性シナプスにおける代表的な伝達物質はグルタミン酸とアセチルコリンであり、抑制性シナプスではGABAとグリシンである。

2. グリア間相互作用

グリアはマクログリアとミクログリアに大別され、マクログリアはアストロサイト(星状膠細胞)とオリゴデンドロサイト(稀突起膠細胞)に分類される。アストロサイトは中枢神経系における立体構造の維持をしていることに加えて多彩な働きをしていることが明らかになりつつある。すなわち、アストロサイトはグリコーゲンの貯蔵部位であり、また細胞外 K^+ やグルタミン酸、GABAの取り込み機構を持ち細胞外の K^+ 濃度、グルタミン酸濃度およびGABA濃度の調節をしている^{4,5)}。さらにアストロサイトはサイトカイン分泌の中心的役割を果たしており、免疫系と神経系の接点と見なされている⁶⁾。

アストロサイト間にはギャップ結合が存在し、一つの細胞内で Ca^{++} 濃度が上昇すると Ca^{++} ウェーブとなってギャップ結合を介して隣接細胞内に信号が伝えられる⁷⁾。このようなギャップ結合を介しての情報伝達がアストロサイトの多彩な機能に関与している可能性がある。

3. ニューロンとグリア間の相互作用

a. ニューロンからグリアへの作用

ニューロンとグリア間にはシナプス様の特別な構造は存在せず、ニューロンからグリアへの働きが明確にされたものは未だないが、マクログリアなかでもアストロサイトではムスカリン性アセチルコリン受容体、グルタミン酸受容体やGABA受容体、ヒスタミン受容体などの各種神経伝達物質の受容体の発現が次々と確かめられているので⁸⁾、これらを介してのニューロンからグリアへの情報伝達の働きが強く示唆されている。

b. グリアからニューロンへの作用

アストロサイトが分泌する各種のサイトカインの受容体がニューロンに存在しており、これらの受容体を介してサイトカニンがニューロンの生存、分化に関与するとともに、病態においては防御あるいは傷害因子としても作用していることが明らかになりつつある⁶⁾。

脳におけるグリコーゲン貯蔵細胞であるアストロサイトはグリコーゲンを分解し、エネルギー源であるグルコースをニューロンへ供給していることはよく知られている。また、アストロサイトが、前述した様に主要な神経伝達物質であるグルタミン酸やGABAの取り込み機構および K^+ の取り込み機構を有することにより、ニューロンの活動に少なくない影響を及ぼす。さらにアストロサイトが産生する一酸化窒素(NO)⁹⁾およびエイコサノイド¹⁰⁾はニューロンの長期増強現象¹¹⁾を引き起こすことも考えられる。

システムレベルのニューロン間およびニューロン集団間の相互作用

脳内の情報伝達を行うニューロン集団は、一般に情報伝達の為の固有の神経回路を形成しており、その回路が閉回路であるものもあり、また回路がフィードフォワード系やフィードバック系を有するものも多い。このようなシステム(神経回路)の観点からすれば、ニューロン間およびニューロン集団間の情報伝達は両方向性を有すると見なし得るので、それらを脳内コミュニケーションの主要なものとし見なしても間違いではなからう。

以上の観点から、ここでは多彩なヒトの脳機能の中から個体間のコミュニケーションに深く関与している働きである①随意運動、②感情、③記憶、および④言語の4つの働きを取り上げて、各機能の発現に至る脳内コミュニケーションを考察する。

1. 随意運動における脳内コミュニケーション

随意運動の企画や遂行、およびその制御に関する脳の神経回路網の全体像は、未だ解明さ

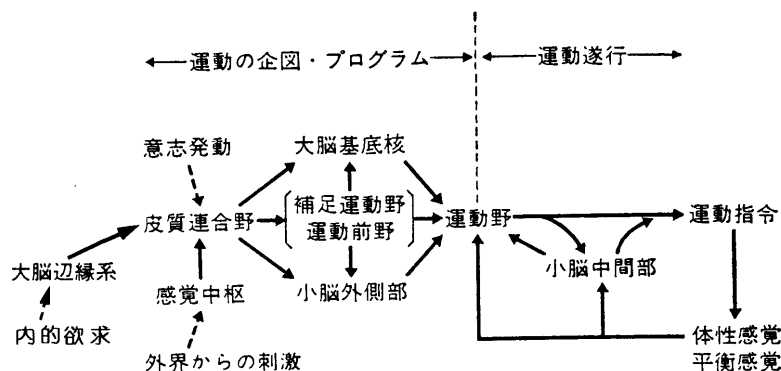


図3 随意運動に関与する脳内部位と神経回路 (丹治 1983¹²⁾を改変)

れたとはとても言えないが、現在それらに関与する脳内各部の位置づけはおおよそ図3の様に運動の計画、準備の過程と運動遂行の過程から成ると考えられている¹²⁾。

随意運動の動機は大脳辺縁系に生じた「お腹が空いた」、「喉が渴いた」などの内的欲求が生じた場合や大脳皮質感覚野で「ボールが飛んできた」、「名前を呼ばれた」などの外的情報を受けた場合、あるいは前頭前野に特定の行動をしようという意志が生じた場合の3つがある。どの場合においても、前頭葉皮質連合野においてどのような運動をするかという運動の大枠がまず決定される。次いでこれらの情報は前頭葉皮質の異なる二ヶ所である運動前野と補足運動野に伝えられると共に、大脳基底核と小脳外側部にも伝えられ、そこで、どの骨格筋をどのような順序でどの程度に活動させるかという運動の具体的なプログラムが作成される(フィードフォワード制御)。これらの運動プログラムの情報が運動野に達すると、運動野のニューロンはその情報に基づいた運動指令を主として脳幹と脊髄の運動ニューロンに直接または介在ニューロンを介して伝える。運動指令によって駆動された運動ニューロンにより運動が遂行される¹²⁾。

運動遂行中は、視覚や聴覚などの特殊感覚や触覚や痛覚などの皮膚感覚、および筋、腱、関節からの深部感覚の情報を受けて運動指令を修正・調節する、フィードバック回路が働く(フィードバック制御)。これらの運動指令の修

正・調節過程で中心的役割を果たしているのが小脳中間部のニューロンである¹²⁾。フィードバック回路を介して、運動遂行中刻々変化する運動の制御対象からの情報、設定された運動目標と遂行中の運動との差異および外界の変化などを正確に把握し、それらに基づいて運動が絶えず修正されることにより、合目的な随意運動が可能になるのである¹²⁾。

2. 感情における脳内コミュニケーション

「目は口ほどにものを言う」という諺がある様に、喜び、悲しみ、憎しみ、怒り、不安、恐れ、驚きなどに代表される人間の感情は個体間の非言語的なコミュニケーションの重要な手段である。また感情は、しばしば人間らしい「心」や「心の状態」を意味すると解されているが、これらも脳内のニューロン活動の所産であることに異論はない。

感情は、生体内外からの感覚刺激を受容する過程、次に感覚刺激が自分にとって有益か有害か、また自分にとってどのような意味を持つのかを過去の体験や記憶に基づいて判断する感覚刺激の価値評価と意味認知の過程、および感情の表出と主体的体験の過程の3つから成るとされている¹³⁾。感覚の表出とは、外に現れて目に見える変化のことであり、心拍数の変化などの自律神経反応やカテコールアミンの分泌亢進などの内分泌反応とある種の行動反応(顔の表情、声の調子、筋緊張の変化)などの不随的なものと、接近・攻撃・逃避行動などの随意的な

ものがある。前者の反応様式は定型的であり、学習や経験をほとんど必要としない生得的なものである。この種の反応はその表出を意志の力で押さえて隠そうとしても何らかの兆候が露見してしまうことが多い。生後2カ月半頃の人の赤ちゃんに現れる、人の顔に向けられた特異的笑いもこの一例である。一方、随意的な感情表出行動は非常に柔軟性があり、学習に依存するところが大きく、文化圏によって大きな違いが

見られる。多くの場合、随意的感情表出行動は個体間のコミュニケーションに用いられている。また、感情の主體的体験とは、感覚刺激により喚起された満足感、幸福感や精神的苦痛などで、感覚の表出とは逆に脳内でおこっている過程をいう¹⁴⁾。

感情が表出するまでにはどのような脳内コミュニケーションが存在しているであろうか。感情に最も重要な脳領域は、大脳半球の内側面に位置し、間脳と脳梁を取り囲む古い脳である大脳辺縁系である(図4)¹⁵⁾。大脳辺縁系の中でも特に扁桃体が感覚刺激の価値評価と意味認知に決定的役割を果たしていることが、刺激・破壊実験や臨床所見から明らかにされている。扁桃体は大脳皮質感覚連合野と嗅球から全ての感覚種の入力を受け、更に自律神経反応や内分泌反応に直接関与する視床下部や脳幹と相互連絡がある(図5)¹⁴⁾。ネコの扁桃体を電気刺激すると情動反応が表出する¹⁶⁾。弱い刺激の時は立毛や瞳孔散大が起り、頭を下げた姿勢で唸り声を発する。刺激を強くすると、唸り声が大きくなり、“シッ”という唸り声であるヒッシングを発し、攻撃や逃避行動が出てくる。また、サルにスイカやリングなどの好物や、ヘビ

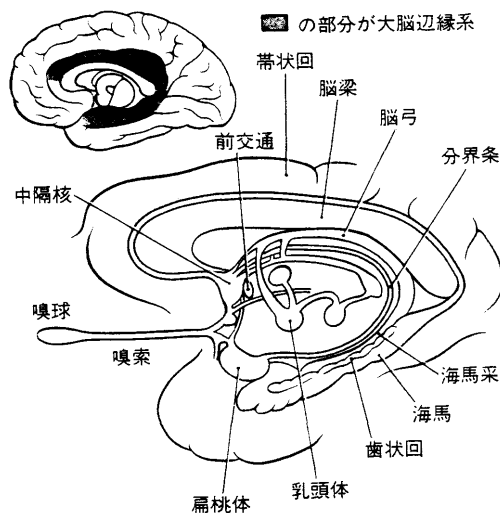


図4 大脳辺縁系の模式図(新井 1997¹⁵⁾)

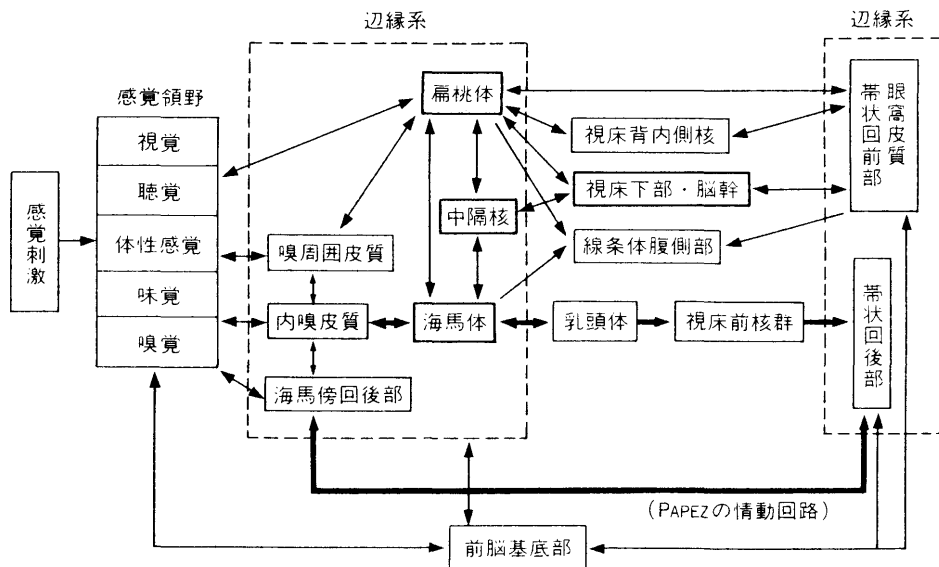


図5 大脳辺縁系の線維連絡(西条, 小野 1995¹⁴⁾)

ヤクモなどの大嫌いな物を見せた時の扁桃体ニューロンの活動を調べた結果、扁桃体には好物のスイカだけに反応する意味認知ニューロンや大嫌いなヘビヤクモだけに反応する、いわばヘビニューロンやクモニューロンが存在していることが明らかになった^{17,18)}。一方、サルは両側の扁桃体を壊すと、サルは精神盲の状態になり、それまで怖がっていたヘビを平気で口に入れようとする口唇傾向が出てくる¹⁴⁾。さらにサルの扁桃体には人の笑顔にだけ反応するニューロンの存在も明らかになった¹⁹⁾。このことは、扁桃体は物や人を認知、評価するだけではなく、相手の感情をも理解できることを示している。笑顔は、生後2カ月半頃の人の赤ちゃんに早くも現れる、人にとって大切なコミュニケーションの手段であるが、サルの扁桃体は既にその能力を備えていることになる。

感情に関する脳内回路モデルとして最もよく知られているものにパペッツ (Papez) の「情動回路」²⁰⁾がある(図5)。この回路モデルは発表当時新しい概念を導入し、その後の情動研究に大きな影響を与えたが、一部修正されて現在でも情動回路に組み込まれている。

3. 記憶における脳内コミュニケーション

記憶は、この瞬間、つまり消え去ろうとする現在を、過去の思い出として未来に留めようとする脳の営みであるということが出来る。もし記憶がないと、朝目覚めた時、ここは何処なのか、何故自分はここにいるのか、自分自身が誰なのかも判らなくなってしまう。勿論、個体間の正常なコミュニケーションも不可能になる。この様に我々が生きる上で不可欠な脳の機能である記憶には3つの過程がある。すなわち、新しい事柄を覚える「記録」の過程、覚えている状態を「保持」の過程、および覚えた内容を思い出す「想起」の過程である。また記憶保持の時間的な違いによって記憶は感覚(瞬間)記憶、短期記憶および長期記憶の3つに分類できる²¹⁾。注意を払わないような情報も非常に短い時間保持されるが、この様な記憶が感覚記憶であり、これは1秒以内に消えてしまう。これ

に対して、注意を払った情報は短期記憶として記録される。短期記憶は、電話帳で調べた電話番号を、電話をかけるまで保持されているような記憶である。短期記憶は、また日常の様々な作業をする際に、例えば読書や暗算などをする時に重要な役割を果たしている。短期記憶の特徴はおよそ20秒以内に忘却されること、記憶容量が 7 ± 2 と非常に少ないことおよび記憶内容が妨害でたやすく失われることなどである²¹⁾。短期記憶の情報を繰り返し唱えたり、その意味を考えたりすることによって、この情報は長く保持される長期記憶に固定される。長期記憶は陳述的記憶と手続的記憶に大別される²²⁾。陳述的記憶は、個人的経験の記憶であるエピソード記憶と、例えば「8月6日は広島に原爆が投下された日である。」のような客観的事実の記憶である意味記憶を含んでいるが、一般に記憶という場合は、記憶障害を起こしやすい陳述的記憶を意味している。一方、手続的記憶は自転車に乗る技術やスポーツにおける運動技能、職人の「技」などで、「習うより慣れる」の諺の様にその記録には長時間の反復練習が必要であり、その保持は「昔とった杵づか」の諺の様に半永久的に持続する。

陳述的記憶の記録や保持や想起に関与する記憶の座は何処であろうか。感覚領、海馬を中心とした側頭葉内側部、間脳、前脳基底核および前頭連合野などである(図6)²³⁾。これらの部位の記憶への関わり方はそれぞれ異なっており、なかでも記憶回路の要の位置を占めている海馬とその周囲の側頭葉内側部の切除によって最も重篤な記憶障害が起きる。てんかん患者の両側の海馬とその周囲の側頭葉皮質が切除された例では、知能指数や短期記憶は正常であり古い記憶は保持されているが新しい事柄を記憶でしてしまふことが多い。生後2カ月半頃の人の赤ちゃんに現れる、人の顔に向けられた特異的笑いもこの一例である。一方、随意的な感情表出行動は非常に柔軟性があり、学習に依存するところが大きく、文化圏によって大きな違いが役割を果たしていると想定されている。海馬内

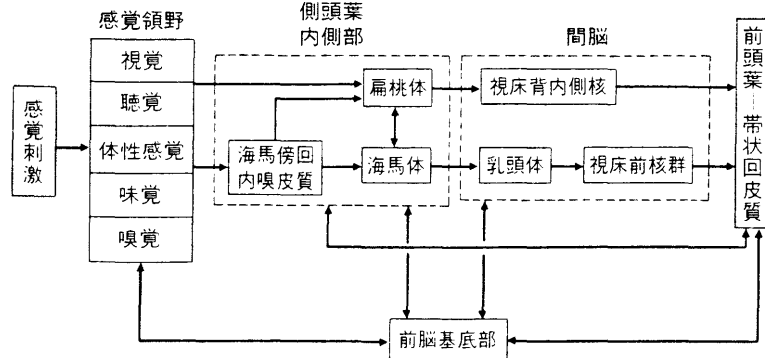


図6 記憶に関与する脳内部位と神経回路 (小野, 西条 1992²¹⁾)

の記憶回路として一時的に保持された記憶内容は、その性質に対応して異なる大脳皮質連合野に転送され、そこで遺伝子発現を伴うような変化であるシナプスの数や面積を増やすことにより安定した特定の記憶回路に転換され、長期間保持されると見なされている²⁵⁾。

最も鮮明に想起する記憶は勿論、個人個人で異なるが、一般には喜怒哀楽の激しい時の記憶ではなかろうか。大きな動揺を生じた時に脳は記憶を深く刻むという特性があることを「フラッシュバルブ・メモリー」と呼ばれているが、これは記憶の神経回路内にパペッツの情動回路が含まれていることに関係があるといわれている (図6)²⁵⁾。

両側の海馬を切除した患者が運動課題を訓練すると、正常な人と同じ経過で運動課題を学習でき、1週間後に同じ課題を行うと、その課題を以前に訓練したことを全く記憶していないにも関わらず、訓練の効果はそのまま残っていることが明らかになった²⁶⁾。このことより、手続的記憶は陳述的記憶とは別の脳内部位で行われていることは明らかである。複雑な指の屈伸を練習している時の脳の局所血流をPETで観ると、練習の最初は脳の様々な部位が総動員されるが、練習が進むと小脳と大脳基底核が中心に活動するようになる²⁵⁾。手続的記憶における小脳と大脳基底核は技を記憶・学習するとき働き、あたかも陳述的記憶における海馬のような役割を果たしているのではないかと想定し

ている人もいる。そして、技は最終的には補足運動野や運動前野に安定した記憶回路として長期間保持されると見なされている²⁵⁾。

4. 言語における脳内コミュニケーション

人の個人間のコミュニケーションの大部分は音声言語と文字言語で行われている。音声言語においても文字言語においても、その脳内機構を担う言語野のニューロン群はほとんど左半球に存在している。古典的な言語野は下前頭回後部のブローカ (Broca) 野と、上側頭回後部のウエルニケ (Wernicke) 野であり、両者を結ぶ連合線維が弓状束である。外側溝を囲むこれら全体が言語野としての中心的役割を果たす (図7)^{27, 28)}。ブローカ野が損傷されると意味のある音声言語の発音が不可能になるのに対して、ウエルニケ野が損傷されると知らない外国語を

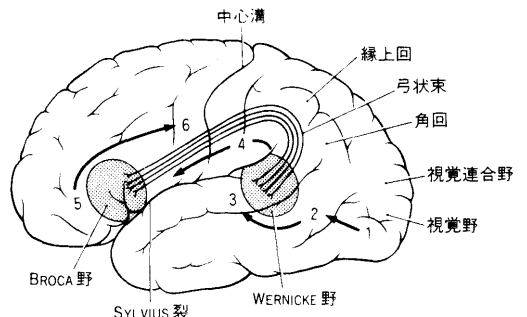


図7 言語野と音読の時の神経情報の流れ (永井, 岩田 1996²⁹⁾)

図中の矢印と番号は音読の時の神経情報の流れとその順序をそれぞれ示す。

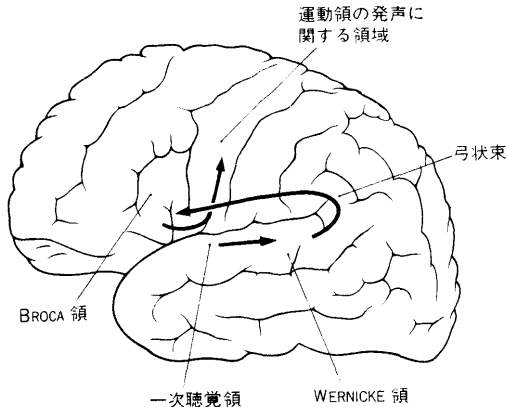


図8 復唱の時の神経情報の流れ(杉下1995²⁹⁾)

図中の矢印は復唱の時の神経情報の流れを示す。

聞いた時の様に音声言語の意味が理解できなくなる。一方、角回が損傷されると、音声言語の発声や理解は障害されないが文字言語(読むことと書くこと)が主に障害される²⁹⁾。

音声言語をオウム返しに繰り返すのが復唱であるが、この時音声言語の情報は聴覚系を介してまず側頭葉の聴覚野に達し、そこからウエルニケ野に伝えられた後に、弓状束を経てブローカ野に到達する。更に、運動野の発声器官の運動を司る領域にはいる。そして発声に関与する筋群が活動し復唱という行為が表出する(図8)²⁹⁾。一方、自発的に話す場合は発語の基礎はウエルニケ野のニューロン活動であり、その情報は弓状束を経てブローカ野に伝えられ、そこで音声化のためのプログラムが作成された後にそのプログラムは運動野に伝えられる²⁹⁾。

音読の場合は、まず文字の言語パターンが視覚系を介して後頭葉の視覚野にはいる。ついでその情報は角回に伝えられ、そこで言語の視覚形に変換される。さらに、言語の視覚形はウエルニケ野で対応する言語の聴覚形と結びつけられた後に弓状束を経てブローカ野に達する。そこから運動野に伝達されることによって音読が表出する(図7)²⁹⁾。

以上の様に、失語症の研究から考えられた左大脳半球内の言語の神経回路の特徴は、情報が

一方向性の継時的流れになっていることであり、この点は随意運動、感情、および記憶における場合とは大いに異なるが、PET や機能的MRI や脳磁図などの新しい研究法により現在再検討がなされている²⁹⁾。

おわりに

科学技術庁に設けられた「脳科学の推進に関する研究会」が一昨年(1996年)6月に発表した「脳科学の時代」と題する戦略計画は「脳を知る」、「脳を守る」および「脳を創る」という3つの方向についての20年計画であり³⁰⁾、昨年(1997年)からこの計画は実際に動き始めている。「脳を知る」という領域の戦略目的の一つに「コミュニケーションにおける脳機能の解明」というプロジェクトがあるので、言語機能や感情などの非言語によるコミュニケーションの脳内機構の解明が大きく進むことが期待される。

文 献

- 1) Dermietzel R, Spray DC: Gap junctions in the brain: where, what type, how many and why? *Trend Neurosci* 1993; 16, 186-192
- 2) Gray EG: Axo-somatic and axo-dendritic synapses of the cerebral cortex: An electron microscopic study. *J Anat Lond* 1959; 93, 420-443
- 3) Krstic RV: Ultrastruktur der Säugetierzelle. Ein Atlas zum studium für Mediziner und Biologen. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag 1978 (藤田恒夫監訳 立体組織学図譜 II 組織編 新潟 西村書店, 1984, 344-345)
- 4) Coles JA, Orkand RK, Yamate CL: Chloride enters glial cells and photoreceptors in response to light stimulation in the retina of the honey bee drone. *Glia* 1989; 2, 287-297
- 5) Barbour B, Szatkowski M, Ingledew N, Attwell D: Arachidonic acid induces a prolonged inhibition of glutamate uptake into glial cells. *Nature* 1989; 342, 918-920
- 6) 錫村明生: 脳とサイトカイン. *Clin neurosci* 1997; 15, 1208-1211
- 7) Cornell-Bell AH, Finkbeiner SM, Cooper M, Smith SJ: Glutamate induces calcium waves in

- cultured astrocytes: long-range glial signaling. *Science* 1990; 247, 470-473
- 8) 福井裕行, 和田 博: ニューロンの標的細胞としてのグリア細胞. *実験医学* 1992; 10, 1465-1470
 - 9) Schuman EM, Madison DV: A requirement for the intercellular messenger nitric oxide in long-term potentiation. *Science* 1991; 254, 1503-1506
 - 10) Williams JH, Errington ML, Lynch MA, Bliss TVP: Arachidonic acid induces a long-term activity-dependent enhancement of synaptic transmission in the hippocampus. *Nature* 1989; 341, 739-742
 - 11) Bliss TVP, Lomo T: Long-lasting potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anesthetized rabbit following stimulation of the perforant path. *J Physiol (London)* 1973; 232, 331-356
 - 12) 丹治順: 運動前野のはたらき. *科学* 1983; 53, 248-250
 - 13) LeDoux JE: Emotion. In: Mountcastle VB, ed. *Handbook of Physiology, Section 1: The nervous system*. Washington: American Physiological Society, 1987: 419-459
 - 14) 西条寿夫, 小野武年: 情動を司る脳. *Clin Neurosci* 1995; 13, 1025-1029
 - 15) 新井康允: 高次脳機能と大脳辺縁系・視床下部・自律神経系の関係. *Clin Neurosci* 1997; 15, 374-376
 - 16) Fernandes de Molina A, Hunsperger RW: Central representation of affective reaction in forebrain and brain stem: Electrical stimulation of amygdala, stria terminalis, and adjacent structures. *J Physiol* 1959; 145, 251-265
 - 17) Nishijo H, Ono T, Nishino H: Topographic distribution of modality-specific amygdalar neurons in alert monkey. *J Neurosci* 1988; 8, 3556-3569
 - 18) Nishijo H, Ono T, Nishino H: Single neuron responses in amygdala of alert monkey during complex sensory stimulation with affective significance. *J Neurosci* 1988; 8, 3570-3583
 - 19) NHK 取材班: 驚異の小宇宙・人体Ⅱ, 脳と心 4, 人はなぜ愛するか「感情」. 東京: 日本放送出版協会, 1994: 1-134
 - 20) Papez JW: A proposed mechanism of emotion. *Arch Neurol Psychiat* 1937; 38, 725-743
 - 21) Atkinson RC, Shiffrin RM: Human memory: A proposed system and its control processes. In: Spence KW, Spence JT, eds. *The Psychology of Learning and Motivation vol 2*, New York: Academic Press, 1968: 1-249
 - 22) Squire LR: *Memory and Brain*. New York: Oxford Univ Press, 1987: 1-315
 - 23) 小野武年, 西条寿夫: 感覚記憶とは. *Clin Neurosci* 1992; 10, 1228-1230
 - 24) Scoville WB, Milner B: Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *J Neurol Neurosurg Psychiat* 1957; 20, 11-21
 - 25) NHK 取材班: 驚異の小宇宙・人体Ⅱ, 脳と心 3, 人生をつむぐ臓器「記憶」. 東京: 日本放送出版協会, 1993: 1-134
 - 26) Corkin S: Acquisition of motor skill after bilateral medial temporal-lobe excision. *Neuropsychologia* 1968; 6, 255-265
 - 27) Noback CR, Strominger NL, Demarest RT: *The Human Nervous System*. Philadelphia: Lea and Fibiger, 1991: 408
 - 28) 永井知代子, 岩田 誠: 側頭葉と言語. *Clin Neurosci* 1996; 14, 1115-1118
 - 29) 杉下守弘: 言語の中樞機能. *Clin Neurosci* 1995; 13, 138-141
 - 30) 伊藤正男: 脳科学研究推進計画について. *生体の科学* 1997; 48, 2-4