皮質における匂い情報のコーディング

金沢医科大学第一生理 小野田 法彦

Olfactory information may be tuned along the vertical axis in the olfactory bulb by means of synaptic interactions. The mitral cells have a relatively narrow odor spectrum. In addition, odors may be separated into individual chemical components in the deep olfactory bulb. A further tune of odors may be carried out in the superficial layer of the piriform cortex, whereas the tuned information would be reconstituted in the deep piriform cortex. The fact that neocortical neurons responded exclusively to biological odors could be speculated that selective olfactory information for animal's life needs would be in the neocortex during passing the thalamus.

odor/olfactory bulb/piriform cortex/mediodorsal thalamic nucleus/neocortical olfactory area.

はじめに

まず、嗅覚中枢とはどこから始まると考えたら良いであろうか。Shpherd (1974年)によれば、嗅細胞—嗅球は視覚系では網膜に相当し、嗅球の主細胞である僧帽細胞は節細胞に見立てることができると述べている。そこで、嗅覚中枢とは梨状皮質から始まると考えられる。視覚系については飛躍的に研究が進んでいるが、嗅覚系は「点と点」の対応に乏しく、嗅覚中枢の研究は遅々としており、特にニオイを用いた研究結果はわずかである。そこで、主に筆者らの成果を中心に述べる。1980年以前の文献は省略する。

1 嗅覚中枢経路

嗅球を出た外側嗅索は梨状皮質に達する。その後の経路は多岐にわたる。(1)梨状皮質→傍梨状核→視床背内側核→大脳皮質、(2)梨状皮質→大脳皮質、(3)梨状皮質→扁桃核→視床背内側核→大脳皮質、(4)梨状皮質→内嗅皮質→大脳皮質、(5)その他。いずれにしても梨状皮質で処理されたニオイ情報は色々の領域を経て大脳皮質に達する。解剖学的には前頭葉眼窩回に達する^{12), 15)}。

1. 梨状皮質

ヒトの梨状皮質は側頭葉におおわれ、外側側方からはみえない。腹側よりみると、側頭葉の内側に前後に広い西洋梨の形にみえる。3層の皮質構造を形成して

いるが(図1~3)、胎生期を通して6層構造を示さない旧皮質である。

a. 梨状皮質の層構造

1) 浅叢状層 superficial plexiform layer, I 層

Ia, Ibに分けられ、Iaには外側嗅索の終末が終わり、Ibには連合線維終末が終わる。

2) 浅錐体細胞層 superficial pyramidal cell layer, II 層

小型錐体細胞が半月型細胞が密に並んだ薄い層である。これらの細胞の樹状突起はIa層で外側嗅索終末とシナプス結合する。

3) 深錐体細胞層 deep pyramidal cell layer, III 層

図1. 梨状皮質の誘発電位と細胞結合。

左図：外側嗅索刺激に対する誘発電位の変化。浅層：梨状皮質表面より記録した電位、深層：梨状皮質III層より記録した電位、期間1, 2の区分は誘発電位が0 mVをよぎる点を境とした。(Haberly, 1973年)

右図：梨状皮質内細胞結合の略図

LOT：外側嗅索、SP：浅錐体細胞、DP：深錐体細胞、IN：抑制性介在細胞、AC：前交連、OB：嗅球、DPC：梨状皮質より深部の領域、右側のローマ数字は層区分をあらわす¹⁴⁾。

central processing of odor discrimination

Norihiko ONODA

Department of Physiology, Kanazawa Medical University

図2. 梨状皮質 I, II 層の局所回路

浅錐体細胞の細胞体は II 層にあり、樹状突起は I 層にある。外側嗅索 (LOT) の分枝は樹状突起の遠位部で興奮性のシナプス結合し、連合線維 (assoc) は樹状突起の近位部にシナプス結合する。

ff: フィードフォワード経路, fb: フィードバック経路。

主に II 層の細胞から入力を受け、やや大型の細胞が粗に分布する厚い層である。細胞の樹状突起は Ib 層まで枝を延ばしているものと、層内にとどまっているものがある。浅層は錐体細胞であるが、深層になると、錐体型ではない細胞が増えるため、以前はこの深層と傍梨状核を含めて IV 層として分類したが、現在は傍梨状核を独立した核として梨状皮質の層構造と分離している。

b. 梨状皮質に生ずる誘発電位

嗅球および外側嗅索 (LOT) を電気刺激すると、図 1 左に示したように、皮質表層と深層では極性が逆の電位が得られる。まず、鋭い陰性波がみえるが、これは LOT を伝わる活動電位で、層に関係なくみられる。その後、表層では大きな陰性波が 2 つ (A_1 , B_1)、深層では大きな陽性波が 2 つ (A_2 , B_2) 出現する。 A_1 と A_2 および B_1 と B_2 の時間経過はそれぞれ同じである。20msec 後には、表層ではゆるやかな陽性波 C_1 、深層ではゆるやかな陰性波 C_2 が得られる。 A は Ia と Ib 層の境で逆転し、 B は Ib と II 層の境で逆転する。さらに、 C は II と III 層の境で逆転する。 A は II 層の細胞が LOT からの入力を受けて生ずる EPSP を、 B

は連合線維からの入力を受けて生ずる EPSP を、 C は III 層の細胞に生ずる EPSP を反映している。

梨状皮質の細胞間結合は図 1 右及び図 2 に示した。LOT によって運ばれた嗅覚情報は浅錐体 (SP) 細胞へ伝えられ、SP 細胞から直接深錐体 (DP) 細胞へ、一部は抑制性介在細胞 (IN) を介して DP 細胞へ伝わる。また、DP 細胞から IN を介して SP 細胞に戻されるものもある。一方、ほかの組織からは、すべて、IN を介して SP および DP 細胞へ伝えられる¹⁴⁾。SP 細胞の樹状突起への入力に関しては図 2 に示すように明確な区分分離が知られている。すなわち、樹状突起の遠位部位には LOT の枝分れがシナプス結合し、近位部位には連合線維がシナプス結合する。さらに近位部位の中、細胞体に近い樹状突起へは後部梨状皮質から来る連合線維がシナプス結合する。

c. 梨状皮質細胞のニオイ応答

Adrian (1942 年) は梨状皮質に、周波数約 20 Hz (嗅球誘起脳波の半分) の律動的電位変動を報告したが、ニオイの質との相関はない。

Haberly (1969 年) はラットの梨状皮質細胞のニオイ応答を調べた結果、ニオイ投与により神経発射頻度が減少する。すなわち、抑制的に応答すると報告したが、最近の電気生理学的結果では、抑制型は少なく、興奮型応答 (ニオイ投与により神経発射頻度が増加する) を示す細胞が圧倒的に多いことがわかった^{11), 8)}。梨状皮質は広い領域を占めるので記録された細胞の局在と反応性の関係について、三次元的解析が待たれる。我々のイヌを用いた結果では、II 層の細胞は単体純化学物質のニオイによく応答するが、III 層の細胞は、動物の生活にとって重要であると思われる複雑なニオイ (フン、尿、固形餌料) によく応答する¹⁾。これは層構造の縦軸方向において、ニオイの情報処理が行われていることを示す。一方、tufted cell の軸索は主に梨状皮質の嗅球に近い領域に投射することが知られているので、梨状皮質の情報処理機序が梨状皮質の前後方向で異なる可能性も考えられる。

最近、Haberly らは梨状皮質をニューロンコンピュータのモデルと見立てて研究を進めているが、梨状皮質におけるニオイ情報処理機構の解明にはまだ手がかりを得ていないようである。

d. Ia 刺激と Ib 刺激の反応

梨状皮質を含むスライス標本では、図 3 に示すように、Ia のみあるいは Ib のみを別々に選択的に刺激できる。Ia, Ib の単一刺激に対して、II 層の浅錐体細胞より EPSP が得られるが、二発続けて刺激すると二発

図3. 梨状皮質の層構造と層別選択的刺激²⁾.

黒い電極は刺激電極; Ia 刺激 (LOT axon stim), Ib 刺激 (association axon stim). 白い電極は記録電極. assoc. axon: 連合線維, LOT: 外側嗅索, P: 浅錐体細胞.

目の刺激によって得られる EPSP の振幅の大きさに差が生ずることが判明した²⁾. Ia を二発続けて刺激すると、二発目の刺激に対する EPSP の振幅が大きくなる。すなわち、促進効果が見られるが、Ib の二発刺激では促進効果が現れない。そして、Ia 刺激による促進は AP4 で減少あるいは消失する。したがって、Ia 促進は NMDA 型グルタメイト受容部位を介して生じていることが判った³⁾。一方、Ib 刺激に対する反応はカルバコールにより減少するので、ムスカリン作動性アセチルコリンが関与していることが判った³⁾。

梨状皮質は *in vivo* 標本では単シナプス性の長期増強 (LTP) を引き起こさない部位の代表例であるが、*in vitro* スライス標本で GABA の拮抗剤を併用すると、LTP を引き起こす⁶⁾。動物の梨状皮質深層に GABA 拮抗剤を投与すると痙攣発作を引き起こすので、梨状皮質がテンカン発作の源ではないかと提唱されている¹³⁾。GABA 拮抗剤脳内投与により痙攣発作を引き起こす部位は非常に限局しており、傍梨状核及び、その前方で、Area tempestas と呼ばれている。したがって、梨状皮質に生ずる LTP は海馬で期待されている記憶や学習の発現機序に関わる基本的現象とは異なるかもしれない。

2. 視床背内側核 thalamic mediodorsal nucleus のニオイ応答

嗅覚は視床を経由しない唯一の感覚であると信じられてきたが、鎗田らはサルの視床背内側核 (MD) の細胞がニオイ刺激に応答を示すことを見出した¹⁶⁾。

さらに、今村らはウサギ MD において、ニオイに応答する細胞が脳皮質嗅覚野の電気刺激に対して逆行性応答を示すことを確認した⁴⁾。すなわち、ニオイ

図4. ウサギ視床背内側核のニオイ応答のまとめ⁴⁾.

上の数字は神経細胞番号。*は大脳皮質嗅覚野に軸索が投射していることを電気生理学的に証明された細胞。

に応じた MD の細胞は大脳皮質嗅覚野にその軸索を送っていることが証明されたことになる。

ニオイに応答を示した48個の MD 細胞を図4にまとめてあるが、13個の MD 細胞は促進的の反応を示し、2個の MD 細胞は抑制的に反応し、13個は混合的の反応を示した。個々の細胞は色々とバラエティーに富んでいるが、次項で述べる大脳皮質嗅覚野のニオイ応答 (図7) と比較すると、その違いがはっきりする。MD 細胞は動物産生物のニオイによく応ずるとともに、単体純化学物質のニオイにもよく応ずることが判明した⁴⁾。

2 大脳皮質嗅覚野のニオイ応答

1. 大脳皮質嗅覚野

田辺ら (1975年) はサルを用いて、前頭葉眼窩回においてニオイに応ずる細胞を世界で初めて見出した¹⁵⁾。外側後部 LPOF の細胞は一種類のニオイに応ずる傾向がある。一方、中心後部 CPOF の細胞は多種類のニオイに応答を示し、視床背内側核経由と推量されている。LPOF は多分、梨状皮質からの直接投与と考えられる。

霊長類より嗅覚がより重要な位置を占めると考えられる哺乳動物では、ウサギ^{9), 12)}、ネコ⁷⁾、イヌ¹⁰⁾ について、大脳皮質への嗅覚投射が明らかにされている。ここでは、主に著者の成果を中心に述べる。

2. ウサギの嗅覚野単一神経活動

ウサギの新皮質より記録した例を図5に示した。A は仲間のウサギの尿臭を3回試みているが、刺激前には吸気に同期せずランダムに神経発射が見られる。ニオイを与えると、3回とも (図5A, 1-3) 吸気に同期

図5. ウサギ新皮質におけるニオイに対する単一神経応答¹²⁾.

A1-3: 単一神経活動, 周期的な吸気 (上向き), 水平な横線はニオイ投与のタイミングと期間を示す。
Strange urine: 記録している仲間の尿臭。

B: Aと同じ神経細胞であるが, 純化学物 (CLT, シクロテン, 焦臭) に対しては応答を示していない。

して神経発射頻度が増加している。この細胞は単純な化学構造をもつシクロテン (CLT, 焦臭) のようなニオイには応答を示さなかった (図5B)。

ウサギより得られた単一神経細胞活動の様子を図6に示した。Aは仲間のウサギの尿臭を試みているが, 刺激前には呼吸のリズムの全く同期しないで神経発射しており, ニオイを与えると発射頻度が周期的に増加している。Bはバナナ臭 (AA) を与えた例で, 刺激にかかわらず呼吸に同期して発射が見られるが, ニオイを与えると, さらに発射頻度が増加するのが判る。

図6. 前頭葉眼窩回の単一神経細胞の活動¹²⁾.

各トレースの上は神経細胞発射, 中は呼吸のリズム上方の方向が吸気, 下はニオイ投与期間を表す。
strange urine: 仲間の尿, AA: アミルアセテート (バナナ臭), strange feces: 仲間のフン, dry food pellets: ウサギ用固形飼料, own urine: 記録した動物の尿, CL: シネオール (カンファー臭)

Cは仲間のウサギのフン臭に応じた例であるが, ニオイ投与前には発射は見られないが, ニオイ投与により呼吸に同期した発射が出現する。Dはウサギ用の固形飼料をニオイ刺激として用いた例であるが, ニオイ投与前では, Aと同様に呼吸に対する同期性はない。ニオイを与えると発射が消失し, 再び元の発射パターンに戻る。Eは同一細胞の神経活動がニオイによって異なる例で, 自分の尿臭に対しては発射頻度の増加を,

図7. ウサギ嗅覚野よりえられたニオイ応答のまとめ¹²⁾.

興奮的応答: ニオイにより神経発射頻度が増す型。抑制的応答: ニオイにより頻度が減る型。"自分の..."とは"記録した動物の..."という意味である。一番上の数字は神経細胞番号。AA: 酢酸イソアミル, CLT: シクロテン, VA: イソ吉草酸, DE: エチレンジクロライド, BL: ボルネオール, CM: カンファー, CL: シネオール, UDL: ガンマーウンデカラクトン。

図 8. ウサギの嗅覚野¹²⁾.

A: 前額断切片上に記録された細胞の位置を小さい黒点として示した。切片上の数字 (1-5) は前頭極からの距離 (mm) Rh. S.: 嗅溝, LOT: 外側嗅索
B: 背側よりみたウサギの脳。太い矢印で示した点々が嗅覚領, 細長い黒くぬったところが味覚領 (TA)。APO: プレグマを境とした前後ゼロを示す。Br: プレグマ, OB: 嗅球

カンファー臭 (CL) に対しては発射頻度の減少を来した。ウサギの前頭葉では、ニオイにより神経発射頻度が増加する興奮型、発射頻度が減少する抑制型、あるニオイでは頻度が増加し、他のニオイでは頻度が減少する混合型の3型に分類された。

ウサギの実験にて得られたニオイに対する応答を図7にまとめて示した。まず一目でわかることは、13種類のニオイ刺激のうち、構造が簡単な純化学物質 (以下、化学物質と略す) に対して約78%の細胞は応答を示さなかったが、動物産生物のニオイには良く応答した。しかも、一種類のニオイに反応した細胞が8個見られた。タイプ別にみると、興奮型が52.2%, 抑制型が39.1%, 混合型が8.7%であった。

すなわち、前頭葉の細胞にとっては、純化学物質のニオイはあまり有効な刺激ではない。それに対して、尿臭、フン臭、固形飼料のニオイは前頭葉の細胞によく応答を引き起こすと結論された¹²⁾。

3. 記録部位—嗅覚野

図7にまとめた細胞それぞれの記録部位を図示する

図 9. 各嗅覚中枢のニオイ応答¹¹⁾.

A: ネズミ嗅球, B: イヌ梨状皮質, 左が浅層, 右が深層, C: ウサギ視床背内側核, D: 大脳皮質嗅覚投射領域, 左がウサギ, 中が子犬, 右が成犬, E: 主な嗅覚中枢経路の模式図。AON: 前嗅核, OIT: 嗅結節, EC: 内嗅皮質, EPN: 傍梨状核, MDmc: 視床背内側内側部。NOA: 嗅覚野。

各棒グラフの横軸: P, 単体の純化学物質のニオイ群。A, 動物産生物のニオイ群。B, PとAの両方のニオイ群 縦軸: 横軸のニオイ群に応じた細胞の相対的出現頻度 (%)⁹⁾。

と、図8となる。Aは前額断切片を0.5mmおきに並べてあるが、黒点一つ一つが記録部位である。前頭葉の外側で嗅溝 (Rh. S.) の上に並んでいることが判る。Bは右半球前方半分を背側よりみた図で、太い矢印で示した大小の黒点が記録部位である。前頭極 (X=0) に近く、半球の右半分より外側 (Y>0) に局在した非常に限局した場所であることがわかる。さらに、APOに近く細長い黒くぬった部分は山本と河村 (1975年) が記録した味覚野であるが、我々の記録部位はそれよりはるか前方に位置していることが明らかである。

以上のように、嗅覚が前頭葉眼窩回へ投射し、しかも、他の感覚中枢とは異なった領域に位置しているの、「嗅覚野」と命名した¹²⁾。

以上の結果からウサギ、イヌの新皮質にもサルと同様に嗅覚野を見出すことができたが、サルの場合とは異なり、化学物質のニオイにはよく応答を示さず、動

物の生活にとって重要であると思われるニオイに選択的に応ずることにより、ニオイの識別に役立っていると考えられる。

3 嗅覚中枢のニオイ情報処理

ニオイ応答曲線の横軸に選ぶべき刺激は限りなくある。そのために、嗅覚の研究は未だ遅々としている。しかし、ウサギ新皮質細胞のニオイのパターンに対する選択性の発見により、横軸に動物産生物のニオイ(A), 単体の純化学物質のニオイ(P), AとP(B)を選び、各嗅覚中枢の応答性をA, P, Bに応ずる細胞数の割合によって比較すると、動物種は異なるが、図9に示したように興味深いことがわかる¹¹⁾。

嗅球(OB)はPに応ずるが、Aには応じない。一方、新皮質嗅覚野 neocortical olfactory area (NOA) はAに応ずるが、Pには応じない。各グラフの包絡線をみると、OBでは左上がりの負の直線となり、NOAでは右上がりの正の直線となる。この包絡線の傾きがOBとNOAで逆となる。すなわち、OB細胞は構造が簡単な化学物質を適刺激とし、NOA細胞はニオイの特異なパターンを適刺激とする。この傾きの逆転はどこで起きるのであろうか。梨状皮質(PC)浅層ではOBと同じ傾きの包絡線を描き、深層ではV字型となり、Aに対してよく応ずるようになる。視床背内側核(MD)では逆V字型となる。PC深層とMDの差分がNOAとなるようである。ところで、OBはAに応じないと前述したが、PC深層、NOAでAに応ずる事実をどう説明すればよいか。なぜなら、Aに関する情報は必ずOBを通過しているに違いない。多種のニオイを含むAを1つ1つの純化学物質に単体分離することが可能であると仮定すると、OBはそれぞれの純化学物質には応ずると推量される。事実、OBはPに応じている。それなら、なぜ、OBはAに応じないのであろうか。多分、Aの中に含まれる個々のニオイ濃度が低く、1つのOB細胞の活動変化がわずかであるため、実験的に検出できないのであろう。ほんのわずかな活動の変化を引き起こした細胞が、繰り返し収束することが可能なら、深層PCにてAに応ずるようになるであろう。また、さらに抑制性介在細胞が積極的に働いて、Aにのみ応ずるようにする機構が存在するかもしれない。以上のことから、包絡線の逆転はPCで生ずると考えられる。そして、NOAのニオイの選択性はPC→NOAとPC→MD→NOAの両経路における役割分担および、両者のNOAで統合されることが重要であろう。

4 生物学的意義

純化学物質のニオイは霊長類以下の動物の嗅覚野にとって、適刺激とは考えにくく、むしろ複雑なニオイ物質が適していることがわかった。このニオイ刺激に対して選択性を持っている嗅覚野の細胞は、視覚野での複雑型細胞に類似している。我々の嗅覚野における複雑型細胞の発見は、ニオイ刺激の探索によって初めて可能になった。

サル嗅覚野では純化学物質のニオイによく応ずることは知られている¹²⁾が複雑型細胞の発見はいまだない。

各動物の嗅覚野の化学物質に対する反応性を比較してみると、ウサギでは記録した78%の細胞は化学物質に応答しない。イヌでは、ウサギより化学物質に応ずる細胞が増えており、サルの場合と同様に1つの化学物質のみに応ずる細胞も出現している。このような反応性の差を、視覚野の結果と比べると、動物が下等になるにしたがって、複雑型細胞が下位の視覚中枢に出現してくる事実に似ている。系統発生学的に感覚中枢をみたとき、高等動物ほど外界の出来事を途中で抽象化することなく、できる限り高位中枢に伝え、詳細な分析を皮質に任せるような構造になっていると考えられる。このように考えると、感覚領はその動物の最低生きて行くのに必要な刺激に応ずるように、親から子へと、先天的に組み込まれており、動物の発育・成長とともに、あるいは動物が進化するに従って、分析的な面が顕著になってくるように思われる。

一般に、感覚系上位中枢は、意味のある刺激のパターンに選択的に応ずる性質をもつことが知られているが、嗅覚においても同様なことが明らかにされた。しかし、嗅覚野は前頭葉に属し、多種の入力を受けているので、単に、ニオイの分析器として働いているとは考えにくい。事実、その領域を破壊すると、ニオイの識別は可能であるが、新しいニオイによる学習ができなくなったり、それに伴う行動に異常をきたしたり、性行動に異常をきたすことから、嗅覚に伴う行動の意味付けや、行動発現に関与していると推量される。

5 ヒトの嗅覚野

Zatorreらは被験者にO¹⁵-H₂Oを静注し、ニオイをかがせて、ポジトロン断層法(PET)を用いて脳血流を測定した¹⁷⁾。ニオイ投与により、脳内の血流量が増加する領域がみられることを見出した。ニオイにより脳血流が増加するのは、梨状皮質と前頭葉眼窩回

であることが判明した。したがって、ウサギ^{9), 12)}, イヌ¹⁰⁾, サル^{15), 16)}と同様に、ヒトでもニオイ情報は前頭葉眼窩回へ送られていることが証明された。しかしながら、ヒトの場合、梨状皮質では、ニオイにより両側的に左右対称に血流量が増加するが、前頭葉眼窩回では、右側のみ増加し、左側では増加しなかった。したがって、Zatorreらは「嗅覚は右半球優位である」と提唱している¹⁴⁾。筆者らによる動物実験では、右側の前頭葉眼窩回にある神経細胞だけがニオイに反応し、左側の細胞は反応を示さないという経験をしたことはないで、別のことを考えなければならないであろう。最近、Jonidesらはある一つの課題を遂行するのに必要な記憶と脳血流量との関連を調べた⁵⁾。サルを用いた実験では、この記憶 (working memory) に関連する脳の領域は左右両半球に分散しているが、ヒトでの結果は脳の右半球にだけ血流量が増加する領域が見られる。

ZatorreらとJonidesらとは刺激方法を異にしているが、被験者に言語を用いて実験の主旨や目的を伝えた後、測定したであろうと推測されるので、たとえ、「ニオイを与える」と伝えただけでも、被験者がニオイを感じて、何を考え、何を思い出し、何を自問自答したか不明であるので、working memory について調べたことになるのか、あるいは、前頭葉眼窩回は単にニオイの分析器として働いているのではなく、記憶に

関連する機能を持っているのかもしれない。

PET や NMR による今後の追求に期待したい。

文 献

- 1) Ariki, T., Onoda, N. (1982) *J. Physiol. Soc. Jpn.*, **44**, 390.
- 2) Bower, J. M., Haberly, L. B. (1986) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **38**, 1115-1119.
- 3) Hasselmo, M. E., Bower, J. M. (1991) *Brain Res.*, **548**, 248-255.
- 4) Imamura, K. et al. (1984) *Jpn. J. Physiol.*, **34**, 55-73.
- 5) Jonides, J. et al. (1993) *Nature*, **363**, 623-625.
- 6) Kanter, E. D., Haberly, L. B. (1993) *J. Neurosci.*, **13**, 2477-2482.
- 7) Motokizawa, J., Ino, Y. (1981) *Neurosci.*, **6**, 39-46.
- 8) Nemitz, J. W., Goldberg, S. J. (1983) *J. Neurophysiol.*, **49**, 188-203.
- 9) Onoda, N., Iino, M. (1980) *Proc. Jpn. Acad.*, **56**, 300-305.
- 10) Onoda, N. et al. (1981) *Proc. Acad.*, **57**, 355-358.
- 11) Onoda, N., Imamura, K. (1983) *Ann. Neurosci. Abstract*, vol. 9.
- 12) Onoda, N. et al. (1984) *J. Neurophysiol.*, **52**, 638-652.
- 13) Piredda, S., Gale, K. (1985) *Nature*, **317**, 623-625.
- 14) Satou, M. et al. (1983) *J. Neurophysiol.*, **50**, 89-101.
- 15) Takagi, S. F. (1986) *Prog. Neurobiol.*, **27**, 195-249.
- 16) Yarita, H. et al. (1980) *J. Neurophysiol.*, **43**, 69-85.
- 17) Zatorre, R. J. et al. (1992) *Nature*, **360**, 339-340.

おのだ のりひこ

1940年生、昭和42年福島医大卒。47年東京医歯大大学院修。51年群馬大学・助教授。平成4年金沢医大・教授。

〒920-02 石川県河北郡内灘町大学1-1 金沢医科大学第一生理

Tel 0762-86-2211 内線3631