

## 顎顔面の運動神経細胞の脳内分布, および味覚の神経回路

植村 正憲・園村 貴弘・岩井 治樹・山中 淳之

鹿児島大学大学院医歯学総合研究科  
先進治療科学専攻 神経病学講座  
歯科機能形態学分野

### Representation of motoneurons innervating the orofacial muscles in the motor nuclei, and a neural circuit of the gustatory sense

Masanori Uemura, Takahiro Sonomura, Haruki Iwai, Atsusi Yamanaka

Department of Anatomy for Oral Sciences,  
Field of Neurology, Advanced Therapeutics Course,  
Kagoshima University Graduate School of Medical and Dental Sciences, 8-35-1 Sakuragaoka,  
Kagoshima 890-8544, Japan

#### Abstract

The present article is described that the somatotopical relationships between the orofacial muscles and neuronal nuclei innervating them, and the innervation ratio (IR) of the masticatory system, and also that neuronal circuits about the taste sense in a neural system, as a memorial to retirement of prof. Uemura, Kagoshima University. In the relationships, the comparative anatomical investigations of many mammals generally shown as follow: A lateral-medial arrangements of the motoneurons in the trigeminal motor nucleus, the facial nucleus, and the hypoglossal nucleus somatotopically corresponded to lateral-medial position in the masticatory muscles, anterior-posterior in the facial mimetic muscles, and medial-lateral in the lingual muscles. This positional contradiction among such relations is remained as a question. The IR in the shrew masticatory muscles appeared larger values in the larger muscles. In the gustatory system in our study, the posteromedial ventral nucleus (VPMpc), which is the thalamic taste area, mainly projected to the insula cortex, the amigdala and the fundus of striata (FStr). The striatum also receive input from the cortex, the reward system and the nucleus accumbens. And, the nucleus accumbens has input from the amygdala. Therefore, The taste sense would directly and indirectly involve the accumulated action programs (striata) through the reward system and the evasion system (amygdala).

**Key words:** trigeminal motor nucleus, facial nucleus, hypoglossal nucleus, innervation ratio, taste sense

## 目次

- はじめに  
 顎顔面の運動ニューロンの局在配列
- A 三叉神経系
- 1 咀嚼筋群  
 【神経支配比 innervation ratio (IR)】
  - 2 張筋群
  - 3 下顎横筋
- B 顔面神経系
- 1 浅顔面筋群 (いわゆる表情筋と耳介筋)
  - 2 深顔面筋群 (顎二腹筋前腹, 茎突舌骨筋, アブミ骨筋)
- C 舌下神経系
- D 運動系のまとめ

## 味覚の神経回路

- A 視床後内側腹側部の小細胞部 (VPMpc) からの投射
- B 大脳基底核と報酬系
- C 味感覚回路のまとめ

## I はじめに

本論文は、植村の研究者在職中 (昭和49年 (1974) から平成25年 (2013) まで) に係った主な研究の総説である。前半の運動核に関する項は、本紀要13巻に出筆した総説<sup>1)</sup> にほぼ記載しているが、これに併せ、それ以後の成果を追加して述べる。研究の多くは、運動の原理を探る手がかりとして始めた顎顔面部の筋の運動ニューロンの局在配列とその比較解剖 (動物間の比較), およびその後始めた味覚回路の研究である。

運動系から感覚系、とくに味覚の研究に移行した動機は以下の様であった。前記の頭部および顔面部の筋の運動ニューロンの配列の傾向が比較解剖学的にほぼ明らかになり、次の研究へ進むため、その運動ニューロンへの入力回路の探索を期した予備実験で、筋を支配する運動ニューロンに直接投射する脳内ニューロン前運動ニューロン (premotor neuron) は、ほとんどその運動核の周辺の網様体に散在することが判明した。さらにそれへの入力ニューロンへと遡って探求することは研究手技上困難であり、このアプローチでは運動の脳内メカニズムを明らかにすることは、当時の形態的方法では限界と判断し、別の切り口を目指したためである。

運動は当然の事ながら入力、すなわち感覚の脳内処理の結果としての反映と考え、感覚系の情報処理の機構から運動の考察することを目標とした。歯科領域の

研究者として、嗅覚と味覚の相互関係およびそれらと情動や行動の關係に個人的興味もあり、また、歯科領域で実感できる感覚である味覚の神経回路網に研究の中心を置くこととした。従って、本稿は、前半が顎顔面の筋の運動ニューロンの配列に関する事、後半は味覚の神経回路網とその考察を中心に記載した。

## II 顎顔面の運動ニューロンの局在配列

この領域に関する筋を支配する運動神経は三叉神経 (同運動核), 顔面神経 (同核) および舌下神経 (同核) である。方法は西洋わさび過酸化酵素 horseradish peroxidase (HRP) の逆行性軸索輸送を利用した。すなわち、筋または支配神経に HRP を注入または浸漬し、支配運動ニューロンを標識した。この領域に本方法を導入したのは Mizuno et al. (1975)<sup>2)</sup> でネコとラットの三叉神経運動核の研究であった。

## A 三叉神経 (同運動核)

## 1 咀嚼筋群

三叉神経が支配する筋は咀嚼筋群 (閉口筋 (側頭筋, 咬筋, 内側翼突筋, 外側翼突筋), 開口筋 (顎舌骨筋, 顎二腹筋前腹)) と張筋群 (鼓膜張筋, 口蓋帆張筋) の8筋であるが、動物によってはもう一つ下顎横筋がある。

これまでの研究は、ラット<sup>2-4)</sup>, モルモット<sup>5, 6)</sup>, ウ

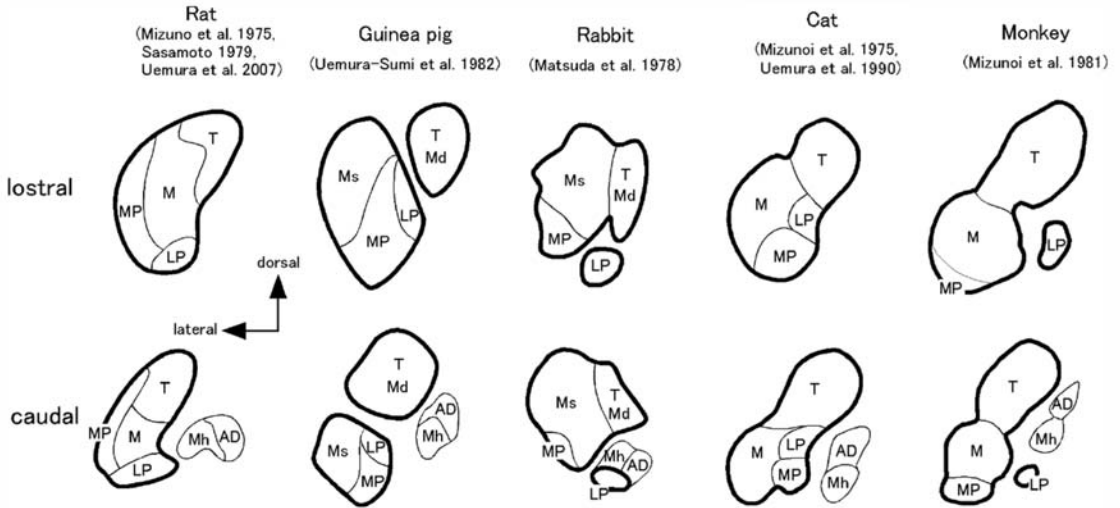


Fig. 1 各動物の咀嚼筋運動ニューロンの三叉神経運動核における局在配列の模式図。左側三叉神経運動核の吻側部(caudal)および尾側部(caudal)レベルの横断面。AD：顎二腹筋前腹，LP：外側翼突筋，M：咬筋，Md：咬筋深部，Mh：顎舌骨筋，MP：内側翼突筋，Ms：咬筋浅部，T：側頭筋。dorsal：背側方向，lateral：外側方向。(ラット：文献2, 3, 21)，モルモット：文献6)，ウサギ：文献7)，ネコ：文献2, 8, 24)，サル：文献6) 改変)

サギ<sup>7)</sup>，ネコ<sup>2, 8)</sup> およびサル<sup>9)</sup>であったが (Fig. 1)，さらにスクス (ジャコウネズミ) とブタ (偶蹄類) の知見も加えた (未発表資料) (Fig. 2)。結論からいうと，各動物種間で多少の種差は見られるものの，この8筋の支配運動ニューロンの配列様式はよく似ている。以下，例としてネコを中心に述べる。咀嚼筋は Fig. 3a のように位置しており，三叉神経運動核の横断面 (Fig. 3b) でもほぼ筋配列と同じような位置関係に運動ニューロンも三叉神経運動核内に分布する。

閉口筋群 (Fig. 3a, 赤線) は三叉神経運動核の背外側部 (Fig. 3b, 赤太線) の中で背側から順に側頭筋，咬筋，外側翼突筋，内側翼突筋の運動ニューロンの集団が配置される。また，開口筋群 (Fig. 3a, 青線) は核の腹内側部 (Fig. 3b, 青細線) に筋の配置とは背腹逆の位置関係である。咀嚼筋の運動ニューロンは他の動物もほぼ同様の対応配列をするが (Fig. 1 and 2)，細かく見ると，外側翼突筋に関しては，他の筋よりも動物種による違い (種差) をみとめた。ウサギ，サル，ジャコウネズミ，サルの本筋ニューロンは核の背外側部 (閉口筋群ニューロン群) だけに位置するのではなく，開口筋群の腹内側部 (開口筋群ニューロン群) に部分

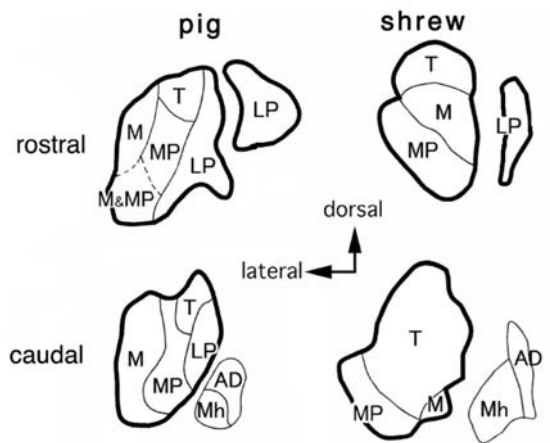


Fig. 2 咀嚼筋の三叉神経運動核における各ブタとジャコウネズミの局在配列の模式図。以下は Fig. 1 に同じ。(未発表資料)

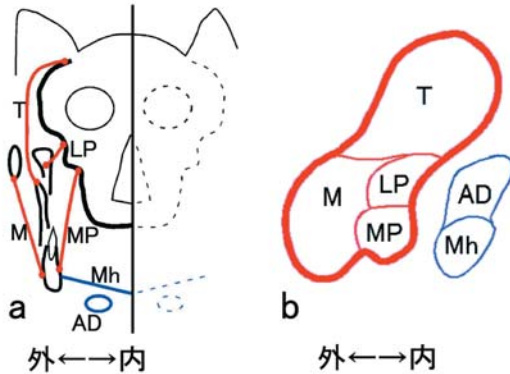


Fig. 3 a: ネコの頭部前頭断面で、咀嚼筋の配置を示す模式図。b: ネコの左三叉神経運動核の断面で、各咀嚼筋の筋局在配列を示す模式図。外: 外側方向, 内: 内側方向。他の略号は Fig. 1 参照。

的に接近する傾向が強い。このことは、本筋が発生的には閉口筋群でありながら<sup>10)</sup>、閉口筋群と機能的に協調することを想像させる。McNamara (1973)<sup>11)</sup>は電気生理学的方法を用いたサルの実験で、外側翼突筋の上頭は閉口時と嚥下時に働き、下頭は閉口時と嚥下時に働くとして報告しており、このことから外側翼突筋ニューロンのうち核の背外側部に密接するものは上頭ニューロンで、腹内側部に接するニューロンは下頭ニューロンであると推測される。また、ブタでは各閉口筋群運

動ニューロン集団の境界は重複性が強く不明確であった。このことは雑食性のブタの咀嚼運動の複雑性を示唆しているのかもしれない。このような運動ニューロン局在配列の種差は、各動物の食性や咀嚼運動の相違を現している可能性を示した。

#### 【神経支配比 innervation ratio (IR)】

1ヶの運動ニューロンが支配する筋線維数を神経支配比 innervation ratio (IR)と定義されている<sup>12)</sup>(ちなみに、運動単位 motor unit とは、1ヶの運動ニューロンと、それが支配する筋線維の両方を併せた全体を1 unit とする用語)。ジャコウネズミはマウスより僅かに大きい程度(メス約30g, オス約50-60g)で、筋線維を計測するのに適している小型であるため、本動物で三叉神経支配筋9筋について計測した。(本動物を選んだ理由のもう一つの理由は、ジャコウネズミ(*Suncus murinus*)の属する食虫類は霊長類の原始型とされており<sup>13)</sup>、比較解剖学的に重要と考えたためであるが、食虫類の分類は不安定でしばしば変更され、現在では食虫類という分類そのものが多様化しているようである。

取り出した各筋を塩酸希釈溶液に浸漬し、筋を筋線維に分解して、筋線維を数えた(塩酸浸軟法)。また、各筋にHRPを注入し各筋の支配運動ニューロン数を確定し、ニューロンの大きさも計測した。Table 1は計測値の平均の概数を示している。計測結果から以下の傾向が導かれた: 大きな筋(重い筋)ほど筋線維数は多い、支配ニューロン数は多い、支配ニュー

Table 1 ジャコウネズミの各咀嚼筋と支配運動ニューロンの計測値

	筋名	筋重量 (mg)	筋線維数	1ヶの筋線維の重量 (ng)	支配ニューロン数	1ヶのニューロンの容積 ( $\mu\text{m}^3$ )	神経筋支配比 (IR)
咀嚼筋群	側頭筋	790	63513	12.4	197	6742	322
	咬筋	256	25937	9.9	77	7021	337
	内側翼突筋	56	19970	2.8	182	3601	110
	外側翼突筋	10	5193	1.9	66	3528	79
	顎舌骨筋	11	2137	5.1	51	2922	42
開口筋群	顎二腹筋前腹	45	5749	7.8	42	5174	137
	下顎横筋	1.4	406	3.5	26	3509	16
張筋群	口蓋帆張筋	2.7	1258	2.1	30	1681	42
	鼓膜張筋	0.6	486	1.3	92	1010	5

ロン1ヶの平均大きさ(容積)は大きい, 神経支配比(IR)は大きい。Burke et al.(1981)<sup>14)</sup>は, それまでの報告をまとめ, 支配ニューロンが大きい筋ほど最大張力 maximum tetanic force は大きく, また支配ニューロンが大きい順に筋タイプは  $FF > FR > S$  (FF: 速筋易疲労型, FR: 速筋抗疲労型, S: 遅筋) であるとしている。従って, 大型の側頭筋, 咬筋および顎二腹筋などニューロンの大きな筋は咀嚼力を発揮する主筋で, 他のニューロンの小さな咀嚼筋は調節的な役を負うと考えられる。このことは, 前者の大きな IR 値は大まかな運動を示し, 後者の小さな IR 値は繊細な運動を示すと考えられることから裏付けられる。また, 大きな筋ほど, 一本の筋線維が大きいことも Table 1 から分かる。

## 2 張筋群

・鼓膜張筋ニューロンは, 三叉神経運動核から腹外側方向へ大きく離れた外側毛帯に密接して存在する<sup>15-22)</sup> (Fig. 4a)。外側毛帯は, 聴感覚が脳に入って直ぐに連絡する聴神経核や台形体などから下丘への聴覚系の投射神経路である。ツチ骨に付着して音圧調節をする本筋ニューロンが, 聴感覚の入力に反射的に働くのに有利な位置に存在する。すなわち, 第一鰓弓から由来する三叉神経筋群とはいえ, 咀嚼筋群を支配する

三叉神経運動核に位置せず, むしろ聴覚系に位置することから, 脳内ニューロンは発生学的よりも機能的に配置されている事を強く示唆する。

・口蓋帆張筋は, 軟口蓋の上昇時に左右に緊張し, かつ耳管咽頭口を開く, すなわち, 咽頭鼻部を咽頭下部から軟口蓋の上昇により処断し, 鼻腔および耳管への食片の侵入を防ぐように働く。本筋は, McNamara<sup>10)</sup>によると, 閉口時と嚥下時に働くという。本筋運動ニューロンは, 外側翼突筋ニューロンの分布域内のやや内側部, すなわち外側翼突筋下頭ニューロン分布と推察される領域とほぼ重なって, また開口筋群ニューロン群に一部接近して, 分布した<sup>20, 23, 24)</sup> (Fig. 4b)。これらのことや前述の外側翼突筋の記載と, 嚥下運動は閉口運動と連動して起こることを考え合わせると, 本筋運動ニューロンが外側翼突筋下頭(開口筋)ニューロンの分布域と推測される領域に密接することや, 三叉神経運動核の腹内側部の開口筋群ニューロンに接近することは矛盾する。予想しない他の機能との関連も考える必要があるのかもしれない。

## 3 下顎横筋

ラットやブタなど, 下顎正中部が骨化せず線維性結合織で結合し, 整骨した時に左右の下顎骨が分離する動物に存する筋で, ヒトなどには存在しない。三叉神

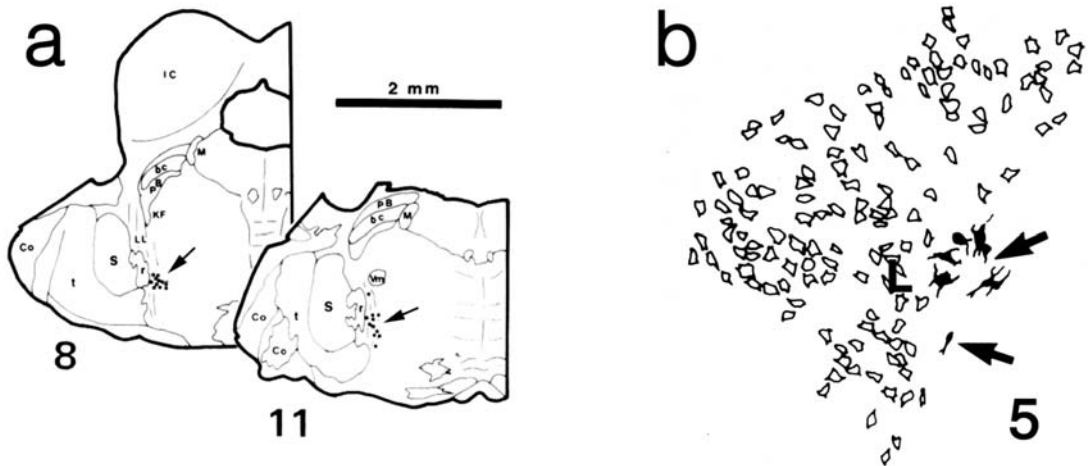


Fig. 4 a: 鼓膜張筋運動ニューロンの分布を示す左側橋レベルの横断模式図。矢印で示した黒丸が1ヶの標識ニューロンを示す(ネコ)(文献19)改変)。b: 口蓋帆張筋運動ニューロンの分布を示す左側三叉神経運動核の横断模式図(ネコ)(文献23)改変), 黒ニューロンは標識ニューロン(矢印), Lで示した位置の未標識ニューロン群は外側翼突筋ニューロンを示す。



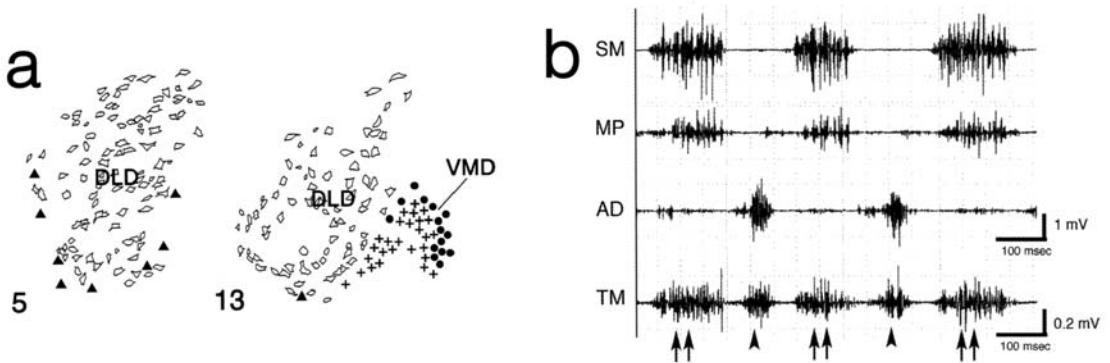


Fig. 5 ラット下顎横筋に関する図。a: 下顎横筋運動ニューロン (○) の分布を示す。印: 顎二腹筋前腹運動ニューロン, +: 顎舌骨筋運動ニューロンの分布を示す。b: 米粒咀嚼時の、閉口筋 (咬筋浅部 SM, 内側翼突筋 MP), 開口筋 (顎二腹筋前腹 AD) および下顎横筋 TM の筋電図。二矢印: 閉口時, 矢頭: 開口時。TM は閉口時および開口時の両方で働いている。(文献24) 引用)

経支配筋としては第9番目の筋である。この筋は、顎舌骨筋の吻側部が分離した様に位置し、顎舌骨筋から由来する<sup>10)</sup>。この筋の運動ニューロンは、ラットでは、三叉神経運動核の吻側半の背外側部 (閉口筋ニューロン群) の腹側縁に沿って分布し、開口筋の顎舌骨筋ニューロン分域に続いている様に見える (Fig. 5a)。この下顎横筋は閉口時および開口時の両方で動き<sup>25)</sup> (Fig. 5b)、左右の下顎骨が開かないよう調整している様である。

## B 顔面神経 (同核)

顔面神経の支配する筋は頭顔部の表面に存在する浅顔面筋群 (皮筋) と、深部に存在する深顔面筋群 (3筋) に大きく分類される。モルモット<sup>26)</sup>、ネコ<sup>27)</sup> およびサル<sup>28)</sup> で研究を行い、多少の種差はみとめたが、ほぼ同様な傾向が示したので、ネコでの研究を中心に以下に記載する。

### 1 浅顔面筋群 (いわゆる表情筋、と耳介筋)

浅表情筋群は、ヒトなどの顔の表情を作る顔面表面の筋 (皮筋) と、一般動物で発達している耳介筋から構成される。皮筋は極めて薄く筋膜はほとんど無いに等しく、HRP を筋に注入しても拡散して留まりにくく、一定の傾向しか把握できなかったため、さらに明確にするため顔面神経の各枝 (Fig. 6a) を切断し、ポリエチレンチューブに HRP 溶液を入れ、切断中枢端をチューブ内に導いて溶液に浸漬して、各枝に軸索を

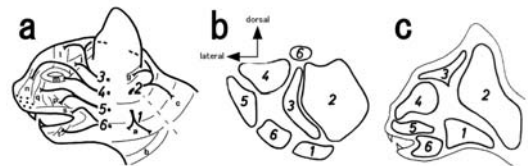


Fig. 6 ネコ顔面神経各枝 (a) の左側顔面神経核内 (b) の体部位局在 (c) を示す模式図。顔面神経の各枝 (a, 1-6) は、顔面神経核各部 (b, 1-6) の運動ニューロンに各々支配される。この配置は、ネコ顔面を核の外側に向けた位置関係にほぼ一致する (c)。c: 顔面神経の各枝が支配する筋の分布域。(文献24) 引用)

送る運動ニューロンを確定した<sup>26-28)</sup>。

その結果、顔面の前方に位置する筋は顔面神経核の外側部に、また後方の筋は核の内側部から支配されることが判明した。すなわち、顔面神経核内に顔を外側に向けた形にほぼ一致した体部位局在がみられた (Fig. 6b and 6c)。

### 2 深顔面筋群 (顎二腹筋後腹、茎突舌骨筋、アブミ骨筋)

深顔面筋群は顎二腹筋後腹、茎突舌骨筋およびアブミ骨筋の3筋である。これらの筋の運動ニューロンは、

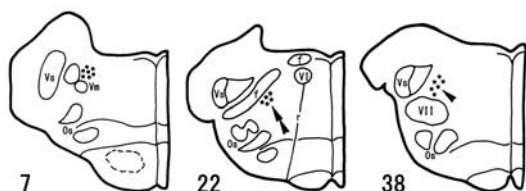


Fig. 7 ネコ顎二腹筋後腹の運動ニューロンの分布を示した左側橋レベル横断模式図。顎二腹筋前腹の運動ニューロンは、三叉神経運動核腹内側部 (Vm) に位置し (7の黒丸)、尾側延長上に後腹の運動ニューロン (22と38の星印) が続いている。切片番号は、三叉神経運動核最吻側部の切片を1として、尾側に順に付けられている。f: 顔面神経根, Os: 下オリーブ核, Vs: 三叉神経脊髄核, VI: 外転神経核, VII: 顔面神経核。(文献29) 改変)

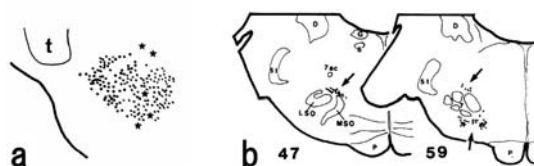


Fig. 8 a: ネコ茎突舌骨筋の運動ニューロン (星印) の分布を示した左側顔面神経核レベル横断模式図。他の顔面神経核運動ニューロンは点で示されている。b: ネコのアブミ骨筋の運動ニューロン (矢印: 点印) の分布を示した顔面神経核レベル横断模式図。切片番号は、尾側から尾側に順に付けられている。5t: 三叉神経脊髄路, 6: 外転神経核, 7ac: 顔面神経副核, D: ダイテルス核, t: 三叉神経脊髄路, G: LSO, MSO, P: 錐体, st: 三叉神経脊髄路。(文献30) 改変)

茎突舌骨筋ニューロン以外は顔面神経核の外に位置する。

・顎二腹筋後腹の運動ニューロンは、三叉神経運動核腹内側部と顔面神経核を橋のように連ねる細胞群である顔面神経副核に認められる (Fig. 7)<sup>29)</sup>。この細胞群は三叉神経運動核腹内側部に位置する顎二腹筋前腹ニューロンから顔面神経核の背側まで連らねている。この筋は顔の下部に存するにもかかわらず、上記B-1の原則と異なり、顔面神経核の背側に連らなるが、本後腹が前腹と協働することを考えれば、納得できる配置である。

・茎突舌骨筋は、顎二腹筋後腹と接近して走行する位置にあるが、顎二腹筋後腹の運動ニューロンの局在と異なり、Fig. 7の顔面神経核の耳介筋運動ニューロンの外側に接して存在するニューロン群の分布域 (Fig. 6b-3) に位置する (Fig. 8a)<sup>30)</sup>。この筋の存する位置と体部位局在関係がほぼ同じ位置の顔面神経核内に運動ニューロンも分布する。従って、意外にも、同じ舌骨に付着し走行も似ている顎二腹筋後腹よりも顔面皮筋との協調性が想起される。

・アブミ骨筋の収縮は、大きな音に反応してアブミ骨を牽引し内耳への伝音を弱めると考えられている。本筋運動ニューロンは、顔面神経の背側と腹側に位置し<sup>31-34)</sup>、顔面神経核を包むように、吻側方向に伸びて、下オリーブ核の背側にまで分布する (Fig. 8b)。下オリーブ核は、赤核から入力を受け小脳へ投射する。これらの近隣の核の機能と本筋の分布状態を関連づけて解説することは困難であるが、あえて本筋運動ニュー

ロンの分布状態を解釈すれば、運動系 (オリーブ・小脳系、または顔面神経核) ないしは聴覚と関連する網様体が近傍に存在するか、などが想像される。

### C 舌下神経 (同核)

数種の動物で実験を行ったが<sup>35, 36)</sup>、ネコの実験結果をもとに記載する<sup>35)</sup>。舌筋は、外舌筋群 (舌外に起始し、舌内に停止する) と内舌筋群 (舌内に起始し、舌内に停止する) に大別できる。舌筋は舌牽引筋群 (舌を後方へ牽引する: 外舌筋 (舌骨舌筋、茎突舌筋) と内舌筋 (上および下縦舌筋)) と、舌突出筋群 (舌を前方へ突き出す: 外舌筋 (オトガイ舌筋、オトガイ舌骨筋) と内舌筋 (垂直舌筋および横舌筋)) に機能的に分類できる (Fig. 9a-9c)。舌下神経核は、細胞構築的に、背外側部と腹内側部に区分できる (Fig. 9d)。舌下神経は、舌骨舌筋と茎突舌筋に終止する外側枝と、オトガイ舌筋、オトガイ舌骨筋を支配する内側枝に大きく分岐する (Fig. 9a)。

左側の舌下神経外側枝を切断して、舌全体にHRPを注入した場合、左側の舌下神経核背外側部のみが未標識のままとなる (Fig. 9e)。すなわち、外側枝へは背外側部から、内側枝へは腹内側部からの軸索が通る。舌骨舌筋と茎突舌筋の運動ニューロンは舌下神経背外側部の外側部に、オトガイ舌筋とオトガイ舌骨筋ニューロンは腹内側部の外側部に存在した (Fig. 9d)。このことから、核の区分を機能的に考察すると、舌下神経核背外側部は舌牽引筋を、腹内側部は舌突出筋を支配

すると推測される。従って、舌下神経核背外側部は舌下神経外側枝を通じて舌牽引筋を、同核腹内側部は内側枝を通じて舌突出筋群を支配すると考えられる。ほぼ同様の結果は、他の数種の動物でもラット、ウサギ、イヌおよびサルでも確認された<sup>36)</sup>。以上の対応関係をTable 2 に示した。

HRP を舌根部と舌尖部に注入した場合、おのおの舌下神経核の外側部 (Fig. 9f) と内側部 (Fig. 9g) に局限して標識細胞がみられた。これは舌の前部が核の

内側部から、また舌の後部が核の外側部から支配されていることを意味する。

Table 2 ネコの舌下神経核、舌下神経および舌筋の支配関係

舌下神経核	舌下神経	舌筋
背外側部	外側枝	舌牽引筋 retractor 外舌筋(茎突舌筋, 舌骨舌筋) 内舌筋(上縦舌筋, 下縦舌筋)
腹内側部	内側枝	舌突出筋 protrusor 外舌筋(オトガイ舌筋, オトガイ舌骨) 内舌筋(垂直舌筋, 横舌筋)

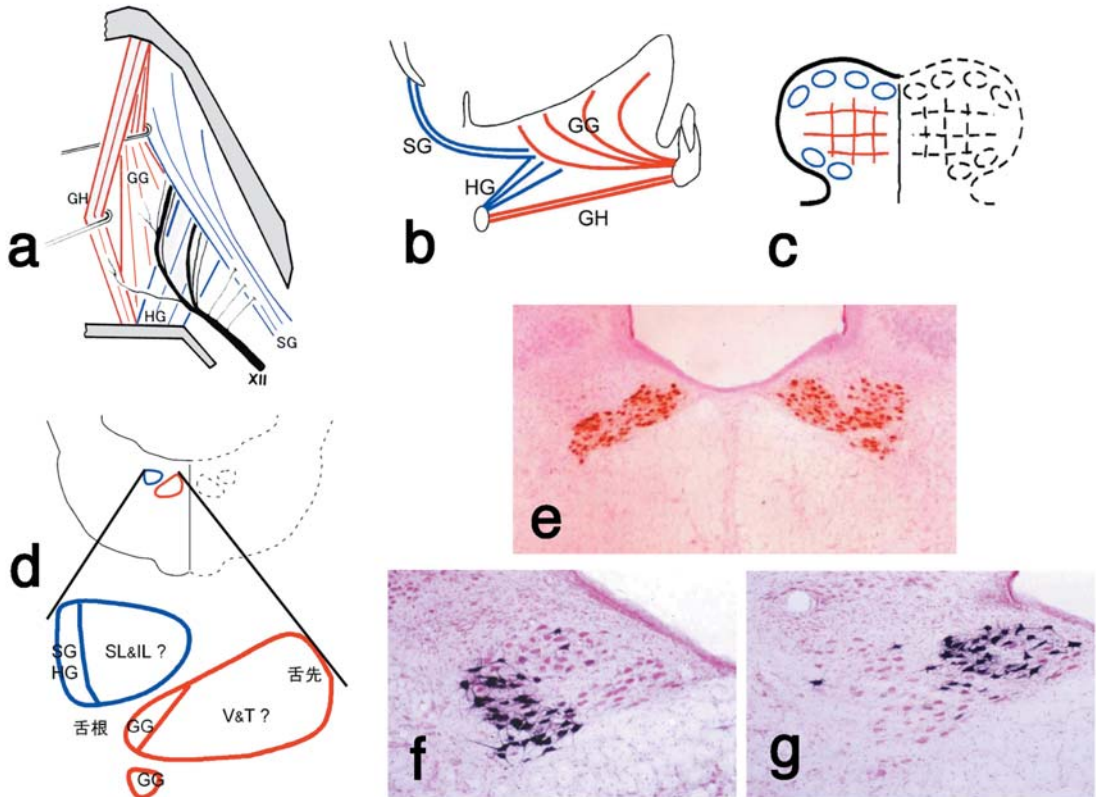


Fig. 9 a: 舌下神経の内・外側枝を示した左側舌下面の模式図(赤: 舌突出筋, 青: 舌牽引筋)。b: 外舌筋を示したが舌の矢状断模式図。c: 内舌筋を示したが舌の横断模式図。d: 上図は舌下神経核の位置を示した下位脳幹横断模式図, 下図は舌下神経核内の支配筋局在配列を示した模式図。e: 右側舌下神経は無傷, 左側は舌下神経外側枝を切断し, 舌全体に HRP を注入した場合に, 標識された左右の舌下神経核の写真。右側は核の全運動ニューロンが標識され, 左側は背外側部が非標識である。舌根部(f)および舌尖部(g)に HRP を注入した場合にみられた舌下神経核の写真。f では核の外側部が, g では核の内側部の運動ニューロンが標識されている。GG: オトガイ舌筋, GH: オトガイ舌骨筋, HG: 舌骨舌筋, IL: 下縦舌筋, SG: 茎突舌筋, SL: 上縦舌筋, T: 横舌筋, V: 垂直舌筋, ?: 推測を示す。



D 運動系のまとめ

顎顔面の筋を支配する脳内の運動核である三叉神経運動核、顔面神経核および舌下神経核の筋局在配列と末梢の支配関係（体部位局在配列）のまとめを Fig. 10 に示す。各核の内側および外側 (Fig. 10a 1-c 1) に対応する末梢の関係は、三叉神経ではそのまま内外関係は一致するが (Fig. 10a 2), 顔面神経では前後 (Fig. 10b 2) および舌下神経では前後 (Fig. 10c 2) に対応する。この不一致は、機能的な配列なのか、発生学的に顔面筋の配列の前方が実は外側で、後方が内側なのか、舌筋の前方が実は外側で、後方が内側なのか、などと考察するが明確な結論はえられなかった。

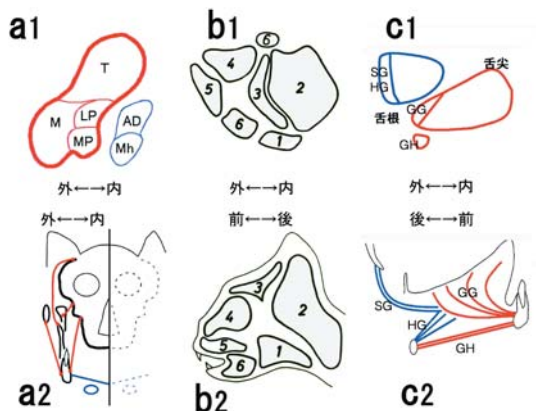


Fig. 10 顎顔面の筋と支配神経核の相関を示すまとめ模式図。上段は三叉神経運動核(a1), 顔面神経核(b1) および舌下神経核(c1), 下段は咀嚼筋(a2), 顔面表情筋(b2)および舌筋(c2)の配置を示す。a列: 咀嚼筋の内外関係は(三叉神経運動)核の内外関係に一致, b列: 表情筋の前後関係は(顔面神経)核の内外関係に一致, c列: 舌筋の前後関係は(舌下神経)核の内外関係に一致。この様に運動核と末梢との体部位関係はそれぞれ異なる。

III 味覚の神経回路

味覚は、舌(味蕾) 孤束核 結合腕傍核 視床後内側腹側核小細胞部(VPMpc) 大脳皮質味覚野、と教科書的には記載されている<sup>37)</sup>。Fig. 11 は教科書の記事と当教室の研究結果を中心に模式化したものである。味蕾からの情報は顔面神経、舌咽神経および迷走神経

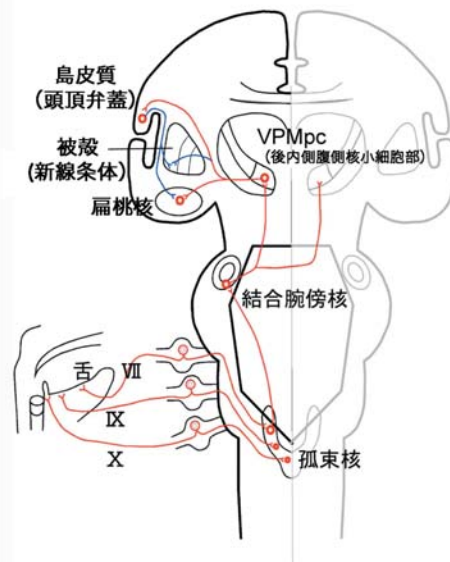


Fig. 11 味覚の投射経路を示す模式図。 : 顔面神経, : 舌咽神経, : 迷走神経。

(味覚の第一次ニューロン) から脳内に入り、孤束核のニューロン(第二次ニューロン)に投射される。上記の各神経の投射先は、孤束核の吻側部から尾側部に順に投射する<sup>38-40)</sup>。迷走神経は味覚と内臓感覚の両方をこの核に投射する。次に孤束核から結合腕傍核(第三次ニューロン)に投射する。この核の腹側部・内側部に味覚は投射され、内臓感覚は背側部・外側部に投射している<sup>41, 42)</sup>。この味覚領域から、次の視床への投射は視床の後内側腹側核の最内側部にある VPMpc(第四次ニューロン)に投射し、その他に扁桃核にも投射する<sup>43)</sup>。当教室の研究は、味覚の脳内機構・作用を探るため、VPMpc からの投射を中心に味覚の脳内ネットワークを検索している。

以下、Nakashima et al. (2000)<sup>44)</sup> のラットでの所見を中心に述べていく。

A 視床後内側腹側核の小細胞部 (VPMpc) からの投射関係

VPMpc からは、主に島皮質、扁桃核および大脳基底核へ投射する<sup>44)</sup>。以下、順に記述する。

①島皮質への投射: VPMpc 全域からは主に顆粒性および貧顆粒性島皮質の第 ~ 層に、また少数では

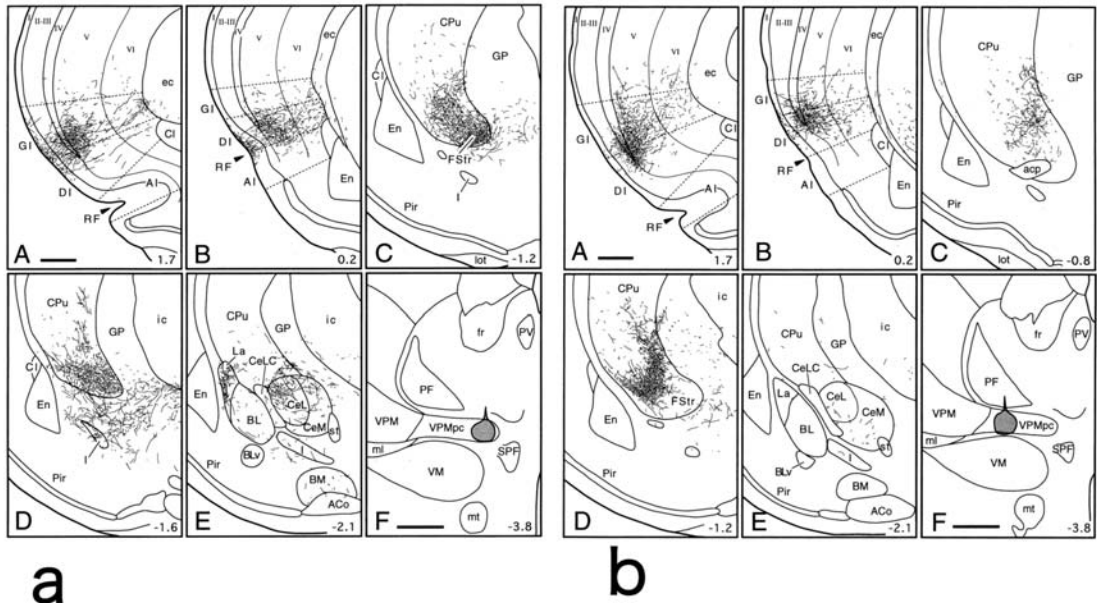


Fig. 12 視床後内側腹側核小細胞部 (VPMpc) の内側部(a), および外側部(b)に biotinylated dextranamine (BDA)注入した時の標識投射線維の模式図。A-Fの順は脳断面を吻側から尾側への順に列べている。aとbの大きな相違は、前者には扁桃核への投射があったが、後者では見られないことである。(文献44引用)

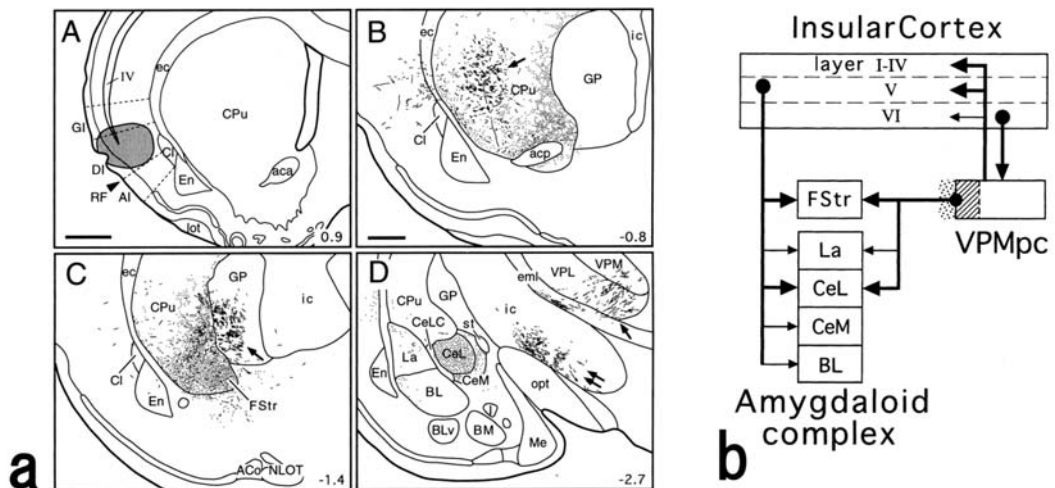


Fig. 13 a: 島皮質(GI, DI)に biotinylated dextranamine (BDA)注入した時(A)の標識投射線維の模式図, 扁桃核の中心核外側部(D: CeL)と大脳基底核基底部(C: FStr)に大量の投射終末が標識されている(文献44引用)。b: 視床後内側腹側核小細胞部 (VPMpc), 扁桃核および島皮質の投射関係の模式図。扁桃核は中心核外側部(CeL)を中心に, VPMpc 内側部およびその内側領域からと, 島皮質第5層から, 投射受ける, また, VPMpcと島皮質は往復的投射が見られる(文献44引用)。

あるが第 層にも投射する (Fig. 12a and 12b)。

島皮質からの投射：信号を返すかのように、この島皮質第 層から VPMpc 全域にも投射が見られる。また、島皮質第 層からは、主に扁桃核の中心核外側部 (CeL) と尾状核被殻複合体 (CPu) の腹側部 (線条体基底部：FStr) に主に投射し、その他、扁桃核の外側核 (La)，中心核内側部 (CeM) および基底外側核 (BL) にも投射がみられる (Fig. 13a and 13b)。

②扁桃核への投射：VPMpc の内側部とそれに続く内側域から、主に扁桃核の中心核外側部 (CeL) へ、また外側核 (La) にも投射がみられる (Fig. 12a, 13b)。

③大脳基底核への投射：扁桃核の場合と同様に VPMpc の内側部とそれに連続する内側域から、大脳基底核の FStr にも投射線維様の標識も見られた (Fig. 12a, 13b)。2000年の論文発表<sup>44)</sup>の時点では投射終末が通過線維かの判別が難しかったが、のちに当教室の岩井ら (未発表資料) が終末を確認した。FStr には上記のように、島皮質第 層からも投射がみとめられた。

島皮質への投射は、一般的に意識レベルの感覚とされ<sup>45-47)</sup>、他方、扁桃核や大脳基底核への投射は無意識レベルの感覚と考えられる。すなわち、La や CeL を

中心とした扁桃核の広範な領域は味覚刺激に反応し<sup>48)</sup>、La や Ce は味覚嫌悪学習の獲得に重要とされ<sup>49)</sup>、また、La は聴覚・内臓感覚・口腔感覚の情報が集中するとされる<sup>50)</sup>。条件付け味覚嫌悪の獲得や保持は、La から投射を受ける<sup>51)</sup> BL の損傷により、傷害されるとされる<sup>52)</sup>。扁桃核の損傷・破壊が恐怖心や嫌悪感の欠如を惹起し、他人を疑うことなく騙されやすい事や、何でも口に持ってきて食べようとするなどの症状が現れるクリューヴァー・ビューシー症候群 (Kluver-Bucy syndrome) はよく知られている。

この様に生理学的に扁桃核は恐怖や嫌悪 (不快) の学習に重要とされ、さらに、側坐核を通じて大脳基底核に投射する (Fig. 14)。また、次に述べるように、大脳基底核は報酬系や運動制御に係わるとされているため、扁桃核への VPLpc からの味覚投射は、これらの機能との関係が強く示唆される。

## B 大脳基底核と報酬系

一般に、視床に入った情報 (感覚) 入力は大脳皮質に投射され、その情報は統合処理されて、最終的に皮質脊髄路 (いわゆる錐体路) や皮質球路 (皮質延髄路)

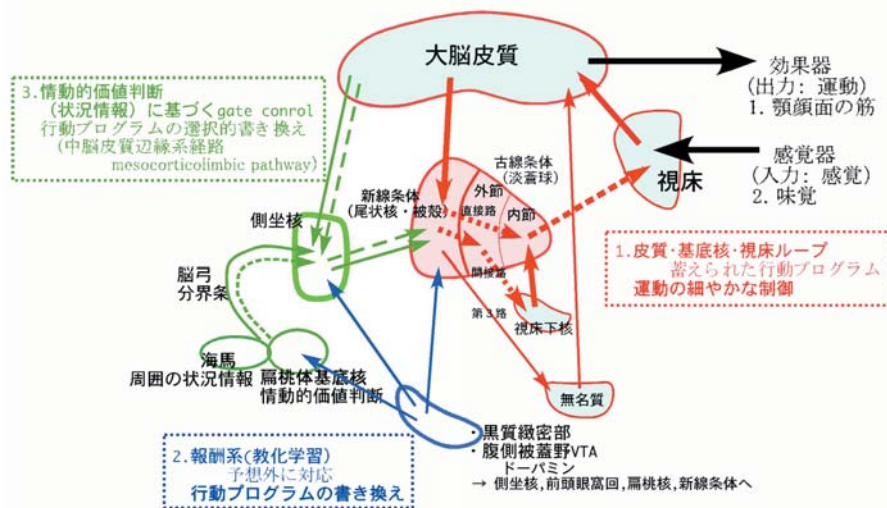


Fig. 14 感覚 (黒矢印) が中枢神経系 (脳：視床) に入力し、最終的に運動として出力するまでの模式図。皮質・基底核・視床ループ：赤の矢印や赤で囲まれた脳部は、行動プログラムが蓄えられており、運動の細かな制御をおこなう。大脳基底核には直接路、間接路および第3路などで情報処理をへて、視床に抑制信号を出力する。報酬系：青で描かれたドーパミン神経細胞の黒質と腹側被蓋野を指す。側坐核系：報酬系からの入力の他に情動系情報の海馬や扁桃核、および大脳皮質から投射を受けて、情動的価値判断を gate control とよばれる機構で制御し<sup>56)</sup>、新線条体へ出力する。実線：促進性投射、破線：抑制性投射



で運動細胞（前角運動細胞など）を通じて筋運動として発現する。しかし、この過程で多くの修飾回路、特に大脳皮質と皮質下の諸構造が働き、情報の価値などを、学習等の蓄えられた情報（プログラム化された機構）と照合（価値判断）しながら運動を細かく制御する（Fig. 14）。特に報酬系 the reward system と呼ばれる系は有名である<sup>53)</sup>。

①報酬系 the reward system（教化学習）：Olds and Milner (1954)<sup>54)</sup> が中脳網様体を刺激した時に、ポジティブ情動（快）が誘発された（ある行動後にその部を刺激すると行動が強化された）。すなわち、当該部の刺激が報酬を与えられた時と同様の効果のあったことから、この部は報酬系とされた。現在、この部位は中脳のドーパミン系、すなわち黒質と腹側被蓋野のニューロンと考えられ、それらは線条体、扁桃核、側坐核、および前頭前野に軸索を送ることが分かっている<sup>55)</sup>。このドーパミン細胞は、予想されたことより良い状況だと発火し、同じ状況が続くと良い状況が常態となるため発火しなくなる。すなわち「教化学習：行動プログラムの書き換え」を行う回路といわれている。扁桃核が恐怖や嫌悪に反応するネガティブ情動（不快）に関連するのに対する回路とも言える。

②側坐核のゲートコントロール gate control：側坐核へは海馬（周囲の状況情報、短期記憶）や扁桃核（情動的価値判断）から、および大脳皮質から促通および抑制信号が入力する。また、中脳腹側被蓋野（報酬系）からも促通的信号が入る。側坐核は、これらの入力を受け、「状況情報の情動的価値判断」をコントロールし、大脳基底核外節に投射する信号のゲートとなって調節しているとされている（ゲートコントロール gate control）<sup>56)</sup>。側坐核は近年うつ病に関連する可能性が指摘されている<sup>53)</sup>。

③皮質・基底核・視床ループ（蓄えられた行動プログラム）：これら3脳部には行動プログラムが蓄えられており、プログラムに沿って感覚入力に応じた行動を起こすためのループ回路である。まず、大脳皮質から大脳基底核の尾状核被殻複合体（CPu）（新線条体）へ投射がある（Fig. 14）。CPuからは、大脳基底核の淡蒼球（古線条体）の外節と内節へ抑制性の投射がある。また外節からは視床下核へ抑制性投射があり、この視床下核からは促通性投射が内節に帰ってくる。従って、CPu から内節への投射は、内節に直接に抑制性に投射する（直接路）と共に、視床下核を経由した促通性の内節への投射路（間接路）もある。最終的に、内節から視床へは抑制性に投射するから、CPu から視床

への投射は、CPu からすると直接路は抑制回路を2回を経るため全体として促通性として、間接路は抑制回路3回と促通回路1回の4回経由することになり全体として抑制性として働く。結果的には、視床は大脳基底核から抑制信号と促通信号を受けることになる。次に、視床からは大脳皮質へ促通的に信号は返される<sup>57)</sup>。

④その他：扁桃核は、ネガティブな情報（不快）、とくに恐怖条件付けに関係するとされている。（-Aを参照）。中脳報酬系から投射を受ける前頭前野は眼窩野とされ報酬価に関連し、内側眼窩野は報酬刺激により活動し、外側眼窩野は罰刺激に反応するという<sup>58)</sup>。

### C 味感覚回路のまとめ

当教室では、現在、大脳基底核<sup>59)</sup> および扁桃核に関して解析を進めている。味感覚が大脳基底核や扁桃核へ投射することは、前者は報酬系（「積極的（ポジティブ）行動」と関連した運動制御への、後者は情動的価値判断（恐怖・嫌悪経験から「逃避的（ネガティブ）行動」）に関連する運動制御への、関連性が強く示唆される。従って、大脳皮質へのVPMpcからの投射は意識レベル、すなわちヒトの食品に対する感覚「旨い、不味い」すなわち「好き、嫌い」は、扁桃核など通じた嫌悪学習や基底核などに蓄えられた経験則（プログラム）に、現有の感覚の価値と照合しながら起こるものと考えられる。

以上のことより、食べる・食べない（好き・嫌い）ことは生命維持にかかわり本能的に安全・危険を意味すると考えられる。また、食品に対する生来備わっている本能（安全・危険）とともに幼少時の食教育すなわち「食育」は上記回路等によりプログラム化され（刷り込み imprinting も含む）、無意識のうちに「おふくろの味」は「旨い」=「安全」と意識され、帰巢行動まで影響するのではないかと思う次第である。すなわち、親が幼少期に与える食品は極めて重要な「食育」と考える昨今である。

### 引用文献

- 1) 植村正憲, 和田薫, 田畑正志: 下位脳幹運動核における筋支配対応配列 - とくに咀嚼筋, 顔面筋および舌筋支配について - . 鹿嶋紀, 13, 1-17, 2012
- 2) Mizuno, N., Konishi, A., and Sato, M.: Localization of masticatory motoneurons in the cat and rat by means of retrograde axonal transport of horseradish peroxidase, J. Comp. Neurol. 164: 105-116, 1975
- 3) Lynch, R.: A quantitative investigation of the



- topographical representation of masticatory muscles within the motor trigeminal nucleus of the rat: a horseradish peroxidase study, *Brain Res.* 327, 354-358, 1985
- 4) Sasamoto, K.: Motor nuclear representation of masticatory muscles in the rat, *Jpn. J. Physiol.* 29, 739-747, 1979
  - 5) Tal, M.: Representation of some masticatory muscles in the trigeminal motor nucleus of the guinea pig: horseradish peroxidase study, *Exp. Neurol.* 70, 726-730, 1980
  - 6) Uemura-Sumi, M., Takahashi, O., Matsushima, R., Takata, M., Yasui, Y., and Mizuno, N.: Localization of masticatory motoneurons in the trigeminal motor nucleus of the guinea pig, *Neurosci. Lett.* 29, 219-224, 1982
  - 7) Matsuda, K., Uemura, M., Kume, M., Matsushima, R., and Mizuno, N.: Topographical representation of masticatory muscles in the motor trigeminal nucleus in the rabbit: A HRP study, *Neurosci. Lett.* 8, 1-4, 1978
  - 8) Batini, C., Buisseret-Delmas, C., and Corvisier, J.: Horseradish peroxidase localization of masticatory muscle motoneurons in cat, *J. Physiol. Paris* 72, 301-309, 1976
  - 9) Mizuno, N., Matsuda, K., Iwahori, N., Uemura-Sumi, M., Kume, N., and Matsushima, R.: Representation of the masticatory muscles in the motor trigeminal nucleus of the macaque monkey, *Neurosci. Lett.* 21, 19-22, 1981
  - 10) Edgeworth, F. H.: *The cranial muscles of vertebrates*, London, Cambridge Univ. Press, 1935.
  - 11) McNamara, J. A. Jr.: The independent functions of the two heads of the lateral pterygoid muscle, *Am. J. Anat.* 138, 197-206, 1973
  - 12) Eccles, J. C., and Sherrington, C. S.: Numbers and contraction-values of individual motor-units examined in some muscles of the limb. *Proc. Roy. Soc. B.* 106, 326-356 (with plate 28-30), 1930
  - 13) Romer, A.S., and Parsons, T. S.: *The vertebrate body*. 6th ed. Philadelphia: HBJ Saunders College Pub; 1990.
  - 14) Burke, R. E.: Motor units: anatomy, physiology, and functional organization. In: Brookhart JM, Mountcastle VB, section editors. Brooks, V. B., volume editor. Geiger, S. R., executive editor. *Handbook of physiology*, Section 1: Nervous system (Formerly section 1: Neurophysiology), Vol. 11) Motor control, Part 1, Bethesda: Am. Physiol. Soc., p. 345-422, 1981.
  - 15) Friauf, E., and Baker, R.: An intracellular HRP-study of cat tensor tympani motoneurons, *Exp. Brain Res.* 57, 499-511, 1985
  - 16) Gannon, P. J., and Eden, A.: A specialized innervation of the tensor tympani muscle in *Macaca fascicularis*, *Brain Res.* 404, 257-262
  - 17) Itoh, K., Nomura, S., Konishi, A., Yasui, Y., Sugimoto, T., and Mizuno, N.: A morphological evidence of direct connections from the cochlear nuclei to tensor tympani motoneurons in the cat: a possible afferent limb of the acoustic middle ear reflex pathways, *Brain Res.* 375, 214-219, 1986
  - 18) Keller, J. T., Saunders, M. C., Ongkiko, C. M., Johnson, J., Frank, E., Van Loveren, H., and Tew, J. M. Jr.: Identification of motoneurons innervating the tensor tympani and tensor veli palatini muscles in the cat, *Brain Res.* 270, 209-215, 1983
  - 17) Lyon, M. J.: Localization of the efferent neurons of the tensor tympani muscle of the newborn kitten using horseradish peroxidase, *Exp. Neurol.* 49, 439-455, 1975
  - 19) Mizuno, N., Nomura, S., Konishi, A., Uemura-Sumi, M., Takahashi, O., Yasui, Y., Takada, M., and Matsushima, R.: Localization of motoneurons innervating the tensor tympani muscles: an horseradish peroxidase study in the guinea pig and cat, *Neurosci. Lett.* 31, 205-208, 1982
  - 20) Shaw, M. D., and Baker, R.: The locations stapedius and tensor tympani motoneurons in the cat, *J. Comp. Neurol.* 216, 10-19, 1983
  - 21) Spangler, K. M., Henkel, C. K., and Miller, I. J.: Localization of the motoneurons to the tensor tympani muscle, *Neurosci. Lett.* 32, 23-27, 1982
  - 22) Takahashi, O., Mizuno, N., Mitani, A., Takeuchi, Y., and Matsushima, R.: Identification of motoneurons innervating the tensor tympani muscle in the rabbit: a retrograde horseradish peroxidase study, *Neurosci. Lett.* 49, 19-23, 1984
  - 23) Mizuno, N., Uemura-Sumi, M., Takahashi, O., Takada, M., Yasui, Y., Kume, M., and Matsushima, R.: Identification of motoneurons supplying the tensor

- veli palatini muscle in the guinea pig and cat: an horseradish peroxidase study, *Neurosci. Lett.* 32, 17-21, 1982
- 24) Uemura-Sumi, M., Itoh, M., Satoda, T., Tashiro, T., Takahashi, O., and Mizuno, N.: Representation of the tensor veli palatini muscle in the trigeminal motor nucleus of the Japanese monkey (*Macaca fuscata*). *Neurosci. Lett.* 113, 7-11, 1990
- 25) Uemura, M., Sonomura, T., Iwai, H., and Yamanaka, A.: Topographical representation of motoneurons innervating the transverse mandibular muscle in the trigeminal motor nucleus, with special reference to rats, *J. Oral Biol.* 49, 136-142, 2007
- 26) Uemura-Sumi, M., Ivlanabe, Y., Matsushima, R., and Mizuno, N.: Correlation of the main peripheral branches of the facial nerve with the cytoarchitectonic subdivisions of the facial nucleus in the guinea pig, *Anat. Embryol.* 174, 161-166, 1986
- 27) Kume, M., Uemura, M., Matsuda, K., Matsushima, R. and Mizuno, N.: Topographical representation of peripheral branches of the facial nerve within the facial nucleus: A HRP study in the cat. *Neurosci. Lett.* 8, 5-8, 1978
- 28) Satoda, T., Takahashi, O., Tashiro, T., Matsushima, R., Uemura-Sumi, M. and Mizuno, N.: Somatotopic organization of facial nucleus of rabbit. With particular refernce to intranuclear representation of peripheral branches of the facial nerve, *Anat. Anz.* 165, 83-90, 1988
- 29) Matsuda, K., Uemura, M., Takeuchi, Y., Kume, M., Matsushima, R., and Mizuno, N.: Localization of motoneurons innervating the posterior belly of the digastric muscle: A comparative anatomical study by the HRP method, *Neurosci. Lett.* 12, 47-52, 1979
- 30) Satoda, T., Uemura-Sumi, M., Tashiro, T., Takahashi, O., Matsushima, R. and Mizuno, N.: Localization of motoneurons innervating the stylohyoid muscle in the monkey, cat, rabbit, rat and shrew, *J. Hirnforsch.* 31, 731-737, 1990
- 31) Joseph, M. P., Guinan, J. J. Jr., Fullerton, B. C., Noris, B. E. and Kiang, N. Y. S.: Number and distribution of stapedius motoneurons in cats, *J. Comp. Neurol.* 232, 43-54, 1985
- 32) Lyon, M. J.: The central location of the motor neurons to the stapedius muscle in the cat. *Brain Res.* 143, 437-444, 1978
- 33) Shibayama, H., Sakai, T. and Yohro, T.: Central distribution of the stapedius motoneurons in the rat - a study of topographical anatomy and HRP transport experiments, *Acta Anat. Nippon* 65, 120-133, 1990
- 34) Thompson, G. C., Igarashi, M. and Stach, B. D.: Identification of stapedius muscle motoneurons in squirrel monkey and bush baby. *J. Comp. Neurol.* 231, 270-279, 1985
- 35) Uemura, M., Matsuda, K., Kume, M., Takeuchi, Y., Matsushima, R. and Mizuno, N.: Topographical arrangement of hypoglossal motoneurons: An HRP study in the cat. *Neurosci. Lett.* 13, 99-104, 1979
- 36) Uemura-Sumi, M., Itoh, M. and Mizuno, N.: The distribution of hypoglossal motoneurons the dog, rabbit and rat. *Anat. Embryol.* 177, 389-394, 1988
- 37) Martin, J. H.: *Neuroanatomy: Text and Atlas*, 4th ed. New York, McGraw-Hill, 2012
- 38) Altschuler, S. M., Bao, X., Bieger, D., Hopkins, D. A., and Meselis, R. R.: Viscerotopic representation of the upper alimentary tract in the rat. Sensory ganglia and nuclei of the solitary and spinal trigeminal tracts, *J. Comp. Neurol.* 283, 248-268, 1989
- 39) Hamilton, R. B., and Norgren, R.: Central projections of gustatory nerves in the rat, *J. Comp. Neurol.* 222, 560-577, 1984
- 40) Travers, S. P.: Orosensory processing in neural systems of the nucleus of the solitary tract. In *Mechanism of Taste Transduction*, Simon, S., and Roper, S., eds., CRC Press, Boca Raton, FL, 1993
- 41) Herbert, H., Moga, M. M. and Saper, C. B.: Connections of the parabrachial nucleus with the nucleus of the solitary tract and the mudullary reticular formation int the rat. *J. Comp. Neurol.* 293, 540-580, 1990
- 42) Herbert, H. and Saper, C. B.: Cholesystokinin-, galanin-, and corticotropin-releasing factor-like immunoreactive projections from the nucleus solitary tract to the parabrachial nucleus in the rat. *J. Comp. Neurol.* 293, 581-598, 1990
- 43) Paxinos, G., and Watson, G.: "The rat Brain in Stereotaxic Coordination", 4th ed. Academic Press, New York, 1998
- 44) Nakashima, M., Uemura, M., Yasui, K., Ozaki, S. H., Tabata, S., and Taen, A.: An anterograde and

- retrograde tract-tracing study on the projections from the thalamic gustatory area in the rat: distribution of neurons projecting to the insular cortex and amigdala complex, *Neurosci. Res.* 36, 297-309, 2000
- 45) Kosar, E., Grill, H. J., and Norgren, R.: Gustatory cortex in the rat. I. Physiological properties and cytoarchitecture, *Brain Res.* 379, 329-341, 1986
- 46) Kosar, E., Grill, H. J., and Norgren, R.: Gustatory cortex in the rat. II. Thalamocortical projections, *Brain Res.* 379, 342-352, 1986
- 47) Allen, G. V., Saper, C. B., Hurley, K. M., and Cechetto, D. F.: Organization of visceral and limbic connections in the insula cortex of the rat, *J. Comp. Neurol.* 311, 1-16, 1991
- 48) Azuma, S., Yamamoto, T., and Kawamura, Y.: Studies on gustatory responses of amygdaloid neurons in rats, *Exp. Brain Res.* 56, 12-22, 1984
- 49) Lasitera, P., S., and Glanzman, D. L.: Cortical substrates of taste aversion learning: Involvement of dorsolateral amygdaloid nuclei and temporal neocortex in taste aversion learning, *Behav. Neurosci.* 99, 257-276, 1985
- 50) Turner, B. H., and Herkenham, M.: Thalamoamygdaloid projections in the rat: a test of the amygdala's role in sensory processing, *J. Comp. Neurol.* 313, 295-325, 1991
- 51) Stefanacci, L., Farb, C. R., Pitkanen, A., Go, G., LeDoux, J. E., and Amaral, D., G.: Projections from the lateral nucleus to the basal nucleus of the amygdala: A light and electron microscopic PHA-L study in the rat, *J. Comp. Neurol.* 323, 586-601, 1992
- 52) Rolls, B. J., and Rolls, E. T.: Effects of lesions in the basolateral amygdala on fluid intake in the rat, *J. Comp. Physiol. Psychol.* 83, 240-247, 1973
- 53) 国里愛彦・山口陽弘・鈴木伸一：うつ病において報酬系の機能は阻害されるか？ うつ病と報酬系に関する認知神経科学的検討，群馬大学教育学部紀要 人文・社会科学編 57巻，219-234，2008
- 54) Olds, J., and Milner, P.: Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of rat brain, *J. Comp. Physiol. Psychol.* 47, 419-427, 1954
- 55) Pinel, J. J.: Biopsychology Pearson Education Inc., 2003, (ピネル, J. J., 佐藤敬, 若林孝一, 泉井亮, 飛鳥井望(訳)：バイオサイコロジ脳 心と行動の神経科学, 西村書店, 2005
- 56) Grace, A. A.: Gating of information flow within the limbic system and the pathophysiology of schizophrenia. *Brain Res. Rev.* 31, 330-341, 2000
- 57) 理化学研究所 脳科学総合研究センター：脳研究の最前線 上 脳の認知と進化，講談社，2008
- 58) O'Doherty, J., Kringelbach, M. L., Rolls, E. T., Hornak, J., and Andrews, C.: Abstract reward and punishment representations in the human orbitofrontal cortex. *Nature Neurosci.* 4, 95-102, 2001
- 59) Sonomura, T., Nakamura, K., Furuta, T., Hioki, H., Nishi, A., Yamanaka, A., Uemura, M., and Kaneko, T.: Expression of D1 but not D2 dopamine receptors in striatal neurons producing neurokinin B in rats, *Exp. J. Neurosci.* 26, 3093-3103, 2007