

## 総説特集Ⅱ：食べ物のおいしさを引き出すうま味とコクを考えるー7

## うま味と情動

西条 寿夫\*・小野 武年

(富山大学・医学薬学研究部・システム情動科学、JSPS アジア研究教育事業)

うま味は、主にアミノ酸であるグルタミン酸や核酸構成物質のヌクレオチドであるイノシン酸やグアニル酸などなどによって生じる味覚であり、食物の美味しさに関与する重要な成分の一つである。一方、食物の「美味しさ」は、食物摂取（摂食行動）を促進する感情（情動）の一種である。すなわち、食物を摂取したときの美味しさの感覚は、単純な味覚（味覚識別）ではなく、報酬（快情動）と結びついた主観的な味覚である。本稿では、うま味が味覚物質としてどのように識別され、どのように美味しさとして捉えられるのか、その神経機構について概説したい。

キーワード：うま味、情動、橋結合腕傍核、扁桃体、眼窩皮質、海馬体

## はじめに

うま味は、主にアミノ酸であるグルタミン酸や、核酸構成物質のヌクレオチドであるイノシン酸やグアニル酸などなどによって生じる味覚であり、これらの物質は魚、肉、トマト、ミルク、あるいは野菜など多くの食品に含まれている。主なうま味成分であるグルタミン酸は、食品のフレーバー（味覚と嗅覚が一体となった感覚：風味）として重要な役割を果たしているが、その多くは腸管で様々な代謝作用を受ける。いずれの過程も栄養調節という観点からは重要ではあるが、味覚やフレーバーを識別する脳内過程は、食物摂取を直接制御する最も重要な機能であり、とくに味覚識別と食物摂取行動は密接に結びついている。例えば、風味のある美味しい食物により快い気持ち（快情動）になり、食欲が増進する。一方、苦くて不味い食物により不機嫌な気持ち（不快情動）になり、食物を吐き出すことさえ起こる。これらのことから、食物を摂取したときの美味しさの感覚は、単純な味覚（味覚識別）ではなく、報酬（快情動）と結びついた主観的な味覚であると考えられる。最近のヒトを用いた研究によると、グルタミン酸はこれらの過程に影響を与えることによ

り食欲を増進させる可能性が示唆されている。本稿ではグルタミン酸をはじめとするうま味が味覚物質としてどのように識別され、食物の美味しさに反映されるのか、主にラットを用いた味覚応答ニューロンの研究からその神経機構について概説したい。

## 味覚識別と食物の美味しさの神経機構

食物中の味覚物質は口腔内の味覚受容器（味蕾）を刺激することにより味覚情報に変換されるが、中枢神経系（脳）ではこれらの味覚情報がどのように処理され、味覚識別や食物摂取の調節がなされるのであろうか。下位脳幹には口腔内に分布する末梢神経系からの味覚情報を統合する味覚識別機構（下位脳幹味覚中枢：延髄孤束核および橋結合腕傍核）および食物摂取に関する基本的な神経機構が存在する。Grillらは、ラットの口腔内にカニューレを慢性的に埋め込み、様々な味覚溶液を口腔内に直接注入して種々の味覚溶液に対する行動学的反応を解析した<sup>1-3)</sup>。正常ラットに対して蔗糖液や食塩水などの報酬性味覚溶液を注入すると、まず規則的に顎を動かす律動性顎運動が起こり、ついで舌の突出や舌の側方運動が起こった。一方、キニーネなどの嫌悪

Received May 5, 2012; Accepted May 26, 2012

Umami and emotion.

\* Hisao Nishijo: System Emotional Science, Graduate School of Medicine and Pharmaceutical Sciences, University of Toyama, Sugitani 2630, Toyama 930-0194; nishijo@med.u-toyama.ac.jp; Fax: +81-76-434-5012

西条 寿夫・小野 武年

性味覚溶液に対しては、ラットは注入された瞬間に口を大きく開け、下顎をこすったり、前肢を振ったりする嫌悪反応を示した。一方、中脳と視床下部の間で脳を切断して前脳を下位脳幹から離断した除脳ラットでも、これら味覚溶液に対する行動学的反応が、正常ラットと全く同様に起こった。この除脳ラットの吻側部の脳には視床下部や視床、および扁桃体などが含まれていた。一方、尾側部の下位脳幹には橋結合腕傍核や延髄孤束核が含まれていた。このような除脳ラットでも味覚溶液に対する特徴的な行動が起こることから、下位脳幹には基本的な味覚識別ならびに摂取行動を可能にする基本的な神経回路網が含まれていると考えられる。

味覚情報は、味覚受容器である味蕾より第 VII、IX、X 脳神経を介して延髄孤束核 (NTS) に入力される。孤束核からは、ヒトでは直接に、ラットなどの齧歯類では橋結合腕傍核 (PBN) を介して前脳に味覚情報が伝達される。さらに、近年の神経解剖学的研究によると、これら下位脳幹味覚中枢から、下位脳幹に存在し摂取行動 (顎運動) に関与する運動領域に直接線維投射が存在することが明らかにされている。これらのことから下位脳幹に存在する摂取機構は味覚-顎運動系間の多シナプス性の反射的調節によるものであると推察される。これらの神経経路により、下位脳幹しかない除脳ラットでも上述の味覚誘発性摂取行動が可能になると考えられる。一方、上位味覚中枢である前脳 (扁桃体、視床下部、前頭葉眼窩皮質など) へは、下位脳幹から視床後内側腹側核小細胞部 (VPMpc) を介して大脳皮質の第一次味覚野や島に、あるいは視床下部および扁桃体へ直接投射する神経経路が存在する<sup>4)</sup>。さらに、前脳には、下位脳幹味覚中枢からの味覚情報だけでなく、それ以外のすべての感覚 (視覚、聴覚、内臓感覚など) 情報も入力されており、これら多感覚情報はさらに過去の体験や知識 (記憶情報) と合わせて統合される。たとえば、ラットでは味覚溶液摂取後、LiCl などを腹腔内に注射して不快感を起こすと、以後その味覚溶液を摂取しなくなる味覚嫌悪条件付けという現象が知られているが、これは特定の味覚と不快感の連合学習によりその味覚に対する食欲が減少したからであると考えられている。下位脳幹味覚中枢は正常であるが、前脳を欠く除脳ラットでは、この味覚嫌悪条件付けを含めて味覚に関する

種々の連合学習が障害されることが判明している。また、脳を切断しなくても橋結合腕傍核の破壊により味覚嫌悪条件付け学習が障害されることから、連合学習では前脳から下位脳幹味覚中枢へ向かう下行性経路が重要な役割を果たしていると考えられる。さらに、扁桃体や前頭葉眼窩皮質など前脳の破壊により食物に対する動物の嗜好性が変化することが知られている<sup>5)</sup>。以上のことから、統合された情報をもとに快・不快の感情が起こるのは前脳であり、食物の美味しさは、上位味覚中枢である前脳における神経ネットワークにより形成されることが考えられる。

### 橋結合腕傍核における味覚情報処理

味覚受容器は、舌先部や舌側方部の葉状乳頭および舌後部の有郭乳頭だけでなく、頬壁、硬口蓋の切歯管、および軟口蓋など、口腔内に広く存在する。覚醒行動下のラットはこれらすべての味覚受容器を用い、舌および顎運動により能動的に味覚識別を行っている。さらに、味覚溶液の摂取時に応答する味覚ニューロンは麻酔薬に感受性が高く、味覚応答が麻酔薬により抑制されることが知られている。以上のような理由で、われわれは動物に慢性口腔内カニューレを設置し、麻酔下ではなく覚醒行動下で動物の口腔内に味覚溶液を注入することにより味覚ニューロンの応答性を解析した<sup>6-8)</sup>。

上記の方法を用いて、1) 代表的な 4 基本味物質である塩化ナトリウム (食塩)、蔗糖、クエン酸、および塩酸キニーネ、2) 食塩と同じ Na 塩であるグルタミン酸ナトリウムおよび硝酸ナトリウム、3) 食塩と同様に塩素イオンを含む Cl 塩である塩化カリウム、塩化アンモニウム、および塩化マグネシウム、4) 蔗糖と同じ甘味物質である果糖、麦芽糖、グリシン、およびブドウ糖のポリマーを多く含むポリコース、および 5) クエン酸と同じ酸味物質である塩酸およびリンゴ酸に対する橋結合腕傍核ニューロンの味覚応答を記録した<sup>8)</sup>。図 1 には、これらの味覚応答を、多次元尺度分析 (MDS) を用いて解析した結果 (味覚空間) を示してある。MDS による味覚空間では、同じ味の味覚物質は互いに近接して存在するよう表現される。その結果、甘味物質、Na 塩、Cl 塩、酸味物質、および苦味物質 (キニーネ) はそれぞれ分離して存在し、グルタミン酸ナトリウムは食塩と甘味物質の中間に位置することが判

## うま味と情動

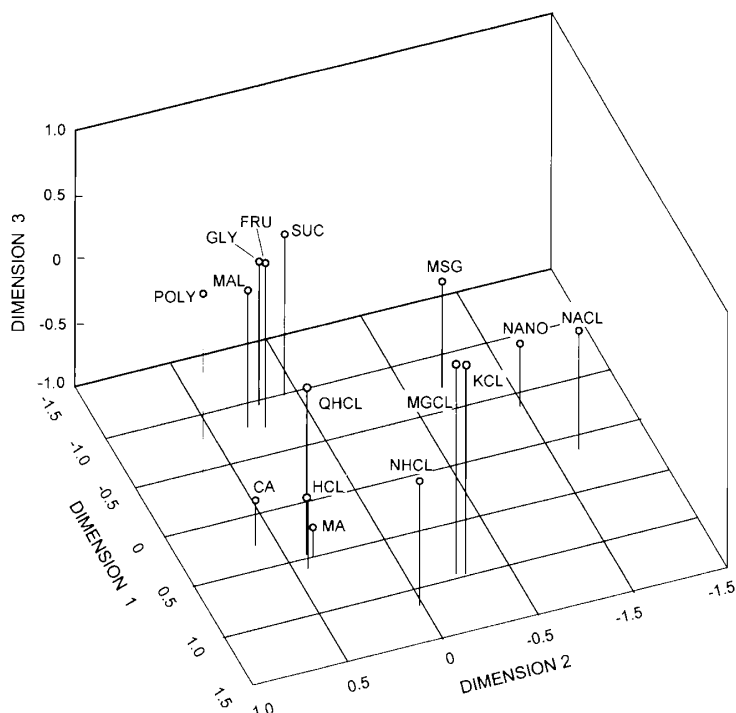


図1 橋結合腕傍核ニューロンの味覚応答から多次元尺度分析を用いて再現した味覚空間（文献8より引用）甘味物質、Na塩、Cl塩、酸味物質および苦味物質（キニーネ）はそれぞれ分離して存在し、グルタミン酸ナトリウムは食塩と甘味物質の中間に位置している。

SUC：蔗糖；FRU：果糖；GLY：グリシン；MAL：麦芽糖；POLY：ポリコース；NACL：食塩；NANO：硝酸ナトリウム；MSG：グルタミン酸ナトリウム；CA：クエン酸；MA：リンゴ酸；HCL：塩酸；QHCL：塩酸キニーネ；KCL：塩化カリウム；MGCL：塩化マグネシウム；NHCL：塩化アンモニウム

明した。以上の結果は、橋結合腕傍核において味覚の Quality（4基本味の識別）がよく再現されていることを意味している。このことから、橋結合腕傍核ニューロンの応答性とラットの味覚識別行動が非常によく一致していることが分かる。すなわち、橋結合腕傍核ニューロンの味覚応答性からラットの味覚識別行動を再現することが可能であり、下位脳幹に基本的な味覚識別機構が存在することが強く示唆された。

### 扁桃体における味覚情報処理

扁桃体は、味覚情報だけでなく、視覚、聴覚、体性感覚、嗅覚などすべての感覚情報を視床や大脳皮質を介して受ける。また、扁桃体は、学習と快・不快の感情、あるいは情動に重要な領域であり、扁桃体が障害されると、感覚刺激の情動的価値評価が障害されることが明らかにされている。ここでは味覚の情動的価値評価および多感覚連合学習における扁桃体の役割について述べる。

図2には、4基本味間の相関係数を用いて、ラット扁桃体ニューロンの味覚応答性を、前述した橋結合腕傍核ニューロンの味覚応答性と比較して示している<sup>9)</sup>。相関係数の値が1の場合には二つの味覚溶液に対する味覚ニューロンの応答パターン（すなわち、味覚溶液の味）が非常に類似しており、0の場合は全く異なることを意味している。横軸には4基本味を左から蔗糖、食塩、クエン酸、およびキニーネと報酬価の高い順に並べてある。まず、報酬価の最も高い蔗糖溶液と他の味覚溶液との間の相関係数を比較すると、橋結合腕傍核では、蔗糖とそれぞれ食塩、クエン酸、およびキニーネの間の相関係数はほぼ0であり、識別性が非常に高いことが分かる。一方、扁桃体では、報酬価の高い蔗糖溶液と嫌悪性の度合いが強いキニーネ間の相関係数は0であるが、報酬価がキニーネよりも蔗糖溶液に近い食塩と蔗糖溶液間の相関係数は約0.5であり橋結合腕傍核より有意に大きい値を示している。次に食塩に注目すると、橋結合腕傍核では食塩と蔗糖、クエン酸、

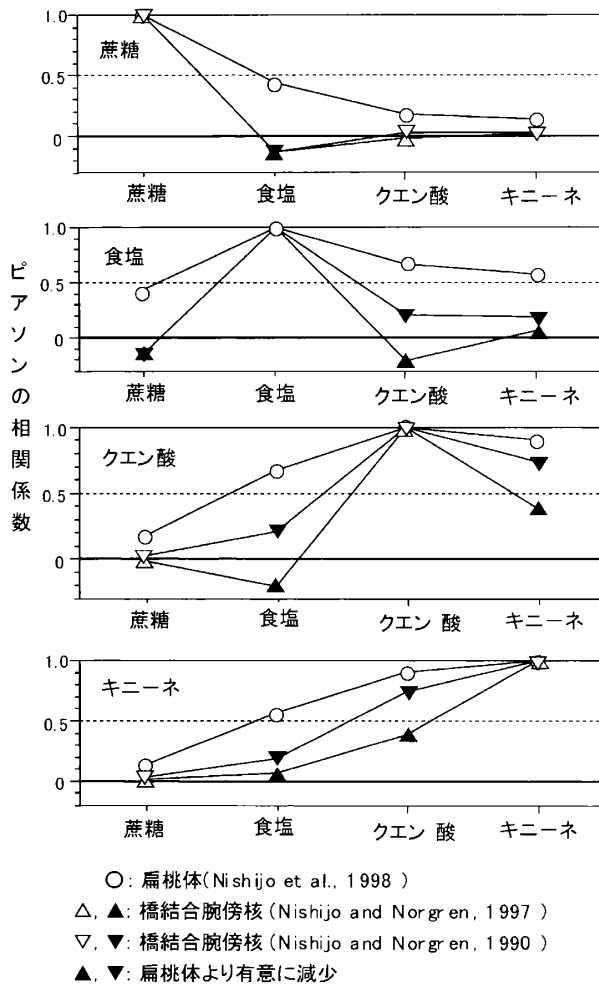


図2 ラット橋結合腕傍核および扁桃体における4基本味間の相関係数の比較(文献9より引用) それぞれ蔗糖、食塩、クエン酸およびキニーネと4基本味溶液との相関係数を示す。横軸には4基本味を左から報酬価の高い順、すなわち蔗糖、食塩、クエン酸およびキニーネの順に並べてある。橋結合腕傍核では、味覚刺激の報酬価に関わらず相関係数が低く、味覚識別性が高いが、扁桃体では報酬価と相関係数の間に一定の関係があり、報酬価が近い味覚刺激に対しては相関係数が高く、報酬価に差がある味覚刺激に対しては相関係数が低いことに注目。

およびキニーネの間の相関係数はほとんど0であり識別性が非常に高いが、扁桃体では、食塩と報酬価が近い(すなわち、横軸において両隣に存在する)蔗糖およびクエン酸に対する相関係数が橋結合腕傍核よりも有意に高くなっている。また、クエン酸およびキニーネに関しても同様に、報酬価の異なる蔗糖との相関係数は橋結合腕傍核だけでなく扁桃体で

も0に近い値を示しているが、報酬価が近い味覚刺激に対しては相関係数が扁桃体では橋結合腕傍核より有意に高くなっている。以上から、1) 橋結合腕傍核では、味覚刺激の報酬価に関わらず味覚間の相関係数が低く、味覚識別性が高い、2) 扁桃体では報酬価と相関係数の間に一定の関係がある、すなわち、報酬価が近い味覚刺激に対しては相関係数が高く、報酬価の差が大きい味覚刺激に対しては相関係数が低いことが判明した。これらのことから、橋結合腕傍核では味覚識別を、扁桃体では味覚刺激の報酬価の評価(情動的評価)を行っていることが示唆された。

一方、一般に食物を味わうときには、味覚だけでなく、匂いを嗅ぎ、きれいな盛りつけを見たり、あるいは焼き肉の焼ける音を聞いたりして多感覚性に味わうことが重要である。このような食物と結びついた味覚以外の感覚により、食物を摂取する前に快情動が誘発され、唾液や胃液あるいはインスリン分泌が促進される。これは、視覚と味覚、あるいは聴覚と味覚間の連合学習により、食物を見たり焼き肉の音を聞いたりしただけで実際に食物を味わったときと同じ反応が起こると考えられる。扁桃体は、前述のように味覚情報だけでなく、視覚、聴覚、全身と口腔内の体性感覚、嗅覚などすべての感覚情報を受ける。扁桃体は、これら感覚刺激の統合による連合学習とそれに基づいた情動(快・不快の感情)発現に重要な役割を果たしている。情動発現は、自己に有益のものには快情動が、有害なものには不快情動が起こるので、一種の価値評価システム(生物学的価値評価)として機能している。これら扁桃体の機能はすべての感覚種に及ぶが、とくに食物認知では視覚-味覚間の連合学習により食物を食べたときの美味しさが食物の外見と結びつき、食物を食べなくてもそれを見ただけで食物であると認識される。したがって、扁桃体が損傷されると対象物の生物学的価値判断が障害され、食物と非食物の識別障害や嫌悪物体に何のためらいもなく近づく異常行動が起こる。筆者らは、視覚-味覚間の連合学習を行っているサル扁桃体からニューロン活動を記録し、これら感覚刺激の情動的価値評価ならびに視覚-味覚間の連合学習における扁桃体の役割について検討した<sup>10,11)</sup>。

図3は、総数30種類の物体および各種感覚刺激

## うま味と情動

を呈示したうちで、スイカだけに視覚識別期および摂取期にかけて選択的に応答したニューロン（スイカ選択応答ニューロン）の例である。さらに、このスイカ特異的な視覚および摂取応答は、外観を変えずにスイカの後面に塩をつけてスイカの意味を報酬性から嫌悪性に逆転させると、数回の試行で消失する。すなわち、スイカの味が甘味（報酬性）から塩味（嫌悪性）に変わると、視覚応答も消失し、レバー押し行動も停止した。このことは、このスイカ選択応答ニューロンの応答は、視覚と口腔内感覚応答の単なる総和ではなく、視覚-味覚間の感覚連合（このニューロンでは、スイカの外観-報酬性甘味の連合）記憶に基づく応答であることを示唆している。簡単にいえば、このニューロンはスイカが報酬性であるときだけに応答するニューロンである。このようなニューロンにより、サルはスイカを見ただけで他の物体や食物とは異なり、水っぽく甘い味がする食物であると認知することが可能になると推察される。すなわち、このニューロンは、スイカの認知と快情動の発現に関与していると考えられる。

また、扁桃体だけでなく、前頭葉眼窩皮質も多感覚性入力を受け、同様に連合学習に関与していることが示唆されている。以上の結果と、扁桃体や眼窩皮質が脳幹部味覚中枢と相互の密接な線維連絡を有することを考え合わせると、扁桃体や眼窩皮質は、生物学的に意味のある感覚情報（例えば、美味しい食物か否か）を検出し、その検出された感覚情報を下位領域に送ることにより、食物摂取機構を調節していると考えられる。

## 眼窩皮質におけるうま味の認知機構

眼窩皮質は、味覚の連合野であるが、扁桃体と同様に多感覚性の入力を受け、食物中にどのような味覚要素が含まれているか分析する下位脳幹味覚中枢とは異なり、個々の食物の一体となった味の識別に関係していると推測される。

図4Aに、結合腕傍核と同様の方法でラット眼窩皮質からニューロン活動を記録し、0.1Mのグルタミン酸Na (MSG) など種々の味覚溶液に対する応答例を示してある。このニューロンはMSGに反応するが、結合腕傍核ニューロンとは異なり食塩や蔗糖には反応していない。これらのことから、眼窩皮質ニューロンの情報処理様式は、下位脳幹味覚中枢

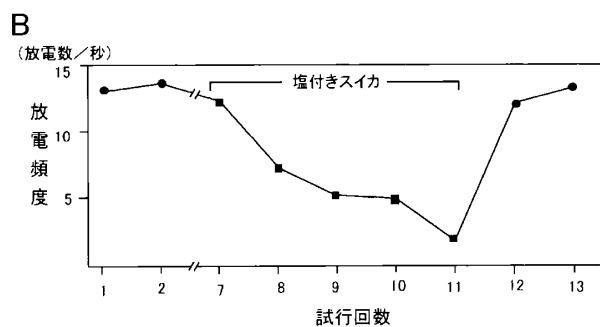
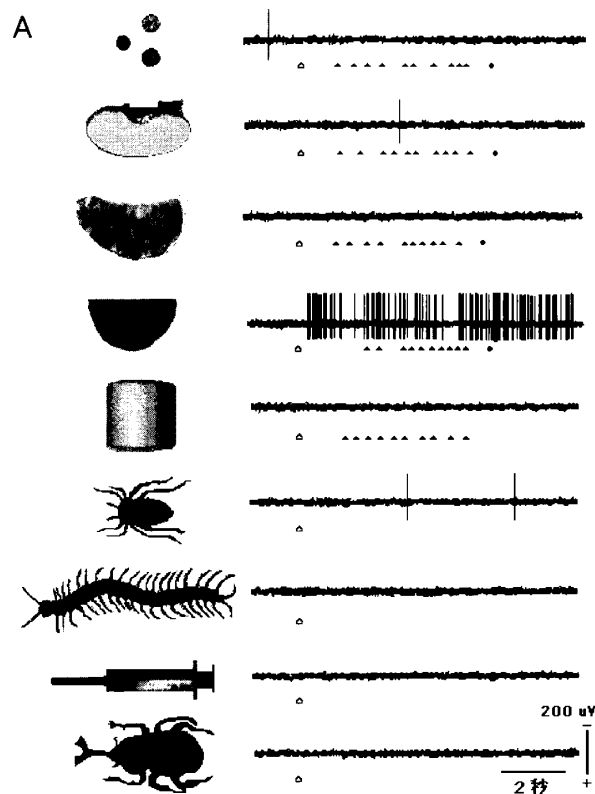


図3 サル扁桃体のスイカ選択応答型ニューロン (文献10、11より引用)

A: 視覚識別課題遂行中のサル扁桃体ニューロンの応答。種々の報酬性および嫌悪性物体の中でスイカに選択的に促進応答。△: 視覚刺激の開始時点; ▲: 各レバー押し時点; ●: 食物を口に入れた時点

B: 逆転学習における可塑的応答。縦軸は物体呈示後5秒間の視覚応答強度を、横軸は試行回数を示す。試行1、2: 通常のスイカに対する促進応答; 試行7-11: スイカの外観を変えずに後面に塩をつけると、促進応答が次第に消失; 試行12、13: 通常のスイカに戻すと再び促進応答出現

西条 寿夫・小野 武年

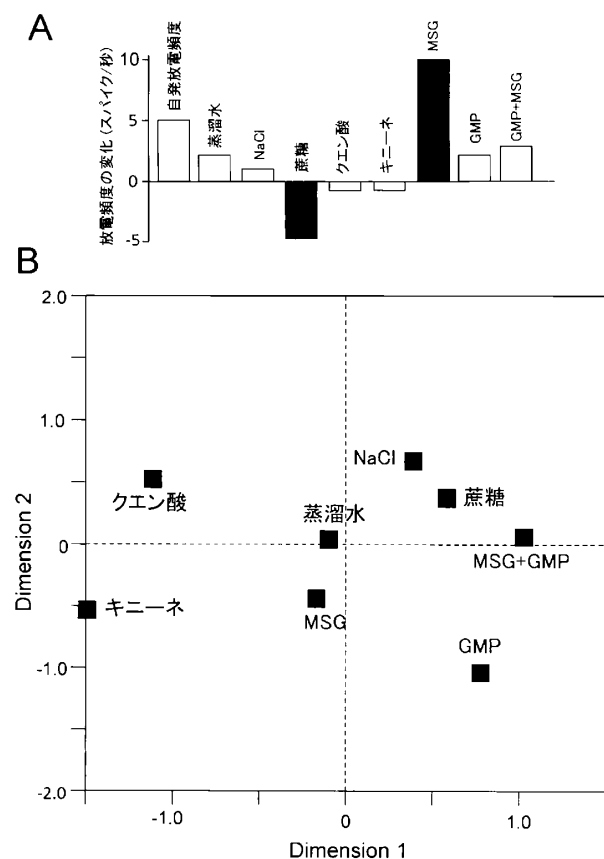


図4 ラット眼窩皮質におけるうま味の認知機構

A: ラット眼窩皮質ニューロンの基本味およびうま味に対する応答性。各味覚物質に対する応答は、蒸留水に対する反応で補正してある。MSG: 0.1M グルタミン酸 Na; GMP: 0.5mM グアニル酸

B: 21個の眼窩皮質ニューロンの味覚応答から多次元尺度分析を用いて再現した味覚空間。

とは異なり、グルタミン酸あるいは Na イオンに個別に応答するのではなく、各味覚要素の組合せパターン (グルタミン酸 + Na) に応答している可能性がある。図 4B には、21 個のこれら眼窩皮質味覚ニューロンの応答を用いて、多次元尺度分析を行った結果を示してある。各味覚物質が左からほぼ一直線上に並んでおり、最も嫌悪性のキニーネが左端に位置し、ついでクエン酸、食塩および蔗糖の順で並んでいる。また、MSG は蒸留水や食塩の近傍に位置し、さらにその右側に、蔗糖、うま味であるグアニル酸 (GMP)、および MSG と GMP の混合液が位置している。これらの順番はラットの各味覚物質に対する嗜好性とほぼ一致していると考えられる。以

上のことから、ラットの眼窩皮質は、実際の食物の味覚パターンに応答し、その好き嫌いの程度 (嗜好度) を評価していると考えられる。

## 海馬体におけるうま味の記憶機構

海馬体は、記憶と空間認知に重要な役割を果たし、動物では、食物の貯蔵場所の記憶に関与している。例えば食物を貯蔵する鳥とそうでない鳥の海馬体を比較すると、食物を貯蔵する鳥では海馬体が大きいことが報告されている<sup>12)</sup>。これらのことは海馬体が、食物報酬と場所の連合記憶に関与することを示唆している。また、味覚物質を摂取し、その後不快感もなく無事であった場合、その味覚物質を摂取したときの状況が海馬体で符号化されることも示唆されている<sup>13)</sup>。これら味覚情報は、解剖学的には、島皮質および眼窩皮質から内嗅皮質を介して海馬体へ<sup>14)</sup>、あるいは扁桃体から海馬体へ送られることが示唆されている<sup>15,16)</sup>。このような海馬体の味覚溶液摂取における役割を調べるため、ラットに異なる 2 つのチャンバー (箱) 内で、味覚溶液 [4 基本味、MSG、イノシン酸 (IMP)、MSG と IMP の混合溶液、および蒸留水] を摂取させ、海馬体ニューロンの応答性を解析した<sup>17)</sup>。その結果、海馬体 CA1 領域から 51 個の味覚応答錐体ニューロンの活動を記録できたが、ほとんどの海馬体ニューロンがいずれかのチャンバー内でのみ味覚応答を示した。図 5 には、味覚応答をチャンバー毎に多次元尺度分析を行った結果を示してある。結果は、眼窩皮質と非常に類似しており、いずれのチャンバーにおいても、最も嫌悪性のクエン酸やキニーネが左端に位置し、報酬性の蔗糖、およびうま味である MSG や MSG + IMP が右側に位置していた。これらの結果は、海馬体で扁桃体や眼窩皮質からの食物報酬情報と空間情報を連合させて符号化していることを示唆する。

## おわりに

以上の結果をまとめると、延髄孤束核および橋結合腕傍核を含む下位脳幹には、体性感覚、内臓感覚および味覚などの入力があり、食物摂取のための基本的な神経回路網 (味覚物質摂取機構) が存在すると考えられる。この機構により、基本的な味覚識別や満腹による摂取調節が可能になると推測される。

## うま味と情動

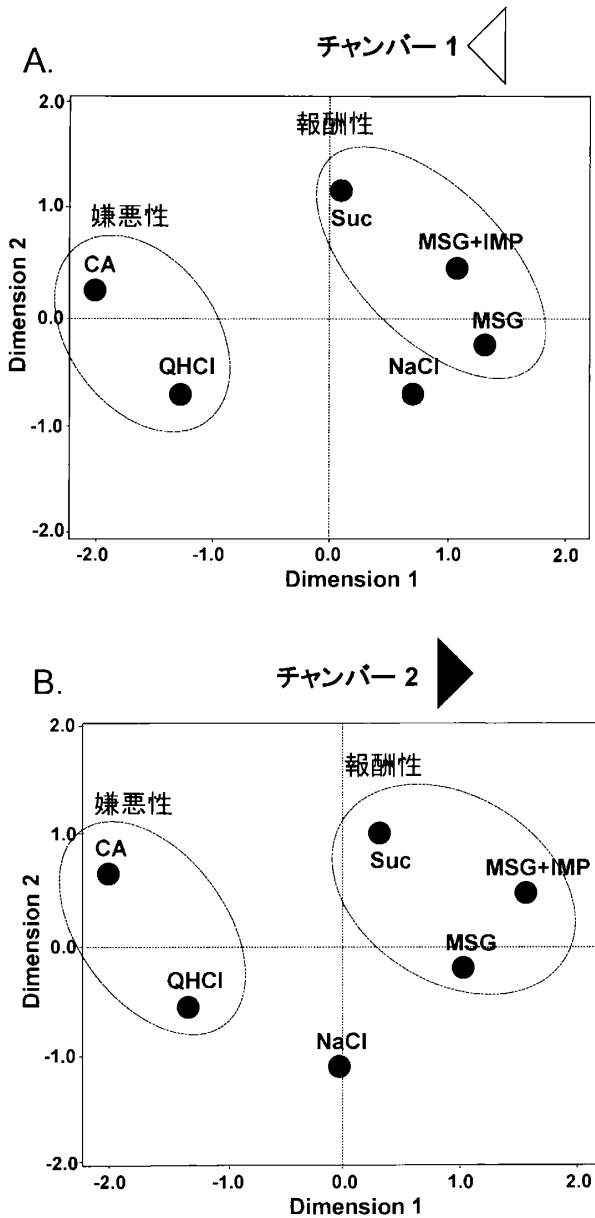


図5 海馬体ニューロンの味覚応答から多次元尺度分析を用いて再現した味覚空間（文献17より引用）

それぞれチャンパー1 (A) およびチャンパー2 (B) において応答した味覚応答ニューロンを用いて味覚空間を再現した。SUC：蔗糖；MSG：グルタミン酸ナトリウム；CA：クエン酸；QHCL：塩酸キニーネ；IMP：イノシン酸

一方、扁桃体、視床下部、および視床-味覚野を含む前脳には、視覚、聴覚および嗅覚などの入力があり、感覚刺激の情動的価値評価や種々の連合学習に重要な役割を果たしている。これら高次機能を有する前脳は、下位脳幹に向かう下行性投射により下位

脳幹の味覚物質摂取機構を調節していると考えられる。

一方、遠足で食べるおにぎりや湯上がりのビール一杯のおいしさはまた格別であるが、満腹状態や腹痛時には、どんなにすばらしい料理でも色褪せてしまう。また、日本では魚の刺し身やおでんに日本酒で一杯ということになるが、フランスではチーズとパンにワインであり、ドイツではサワークラウやソーセージにビールのジョッキがよく見かけられる風景である。さらには、豚や牛肉のように宗教的な理由によりタブーになっているものもある。このように食物の美味しさには、食物の味覚だけでなく、食物を摂取する人の体調や空腹の度合い、あるいは各国固有の文化や個人的な味覚体験など非常に複雑な要素が関与している。上述のような前脳と下位脳幹の味覚物質摂取機構による神経機構により、このような複雑で繊細な食物摂取の調節が可能になると考えられる。

## 文 献

- 1) Grill HJ and Norgren R: The taste reactivity test. I. Mimetic responses to gustatory stimuli in neurologically normal rats. *Brain Res* 143, 263-279 (1978a)
- 2) Grill HJ and Norgren R: The taste reactivity test. II. Mimetic responses to gustatory stimuli in chronic thalamic and chronic decerebrate rats. *Brain Res* 143, 281-297 (1978b)
- 3) Grill HJ and Norgren R: Chronically decerebrate rats demonstrate satiation but not bait shyness. *Science* 201, 267-269 (1978c)
- 4) Norgren R: Gustatory System. In: *The Rat Nervous System*, 2nd ed. (Paxinos G ed), Academic Press, Inc, San Diego, pp. 751-771 (1995)
- 5) Baylis LL and Gaffan D: Amygdectomy and ventromedial prefrontal ablation produce similar deficits in food choice and in simple object discrimination learning for an unseen reward. *Exp Brain Res* 86, 617-622 (1991)
- 6) Nishijo H and Norgren R: Responses from parabrachial gustatory neurons in behaving rats. *J Neurophysiol* 63, 707-724 (1990)
- 7) Nishijo H and Norgren R: Parabrachial gustatory neural activity during licking by rats. *J Neurophysi-*

西条 寿夫・小野 武年

- ol 66, 974-985 (1991)
- 8) Nishijo H and Norgren R: Parabrachial neural coding of taste stimuli in awake rats. *J Neurophysiol* 78, 2254-2268 (1997)
- 9) Nishijo H, Uwano T, Tamura R and Ono T: Gustatory and multimodal neuronal responses in the amygdala during licking and discrimination of sensory stimuli in awake rats. *J Neurophysiol* 79, 21-36 (1998)
- 10) Nishijo H, Ono T and Nishino H: Topographic distribution of modality-specific amygdalar neurons in alert monkey. *J Neurosci* 8, 3556-3569 (1988a)
- 11) Nishijo H, Ono T and Nishino H: Single neuron responses in amygdala of alert monkey during complex sensory stimulation with affective significance. *J Neurosci* 8, 3570-3583 (1988b)
- 12) Clayton NS: Development of memory and the hippocampus: Comparison of food-storing and nonstoring birds on a one-trial associative memory task. *J Neurosci* 15, 2796-2807 (1995)
- 13) Gallo M: Hippocampus, temporal context and taste memories. *Chem Senses* 30, 160-161 (2005)
- 14) Suzuki WA and Amaral DG: Perirhinal and parahippocampal cortices of the macaque monkey: Cortical afferent. *J Comp Neurol* 235, 604-607 (1994)
- 15) Halbach OB and Albrecht D: Reciprocal connections of the hippocampal area CA1, the lateral nucleus of the amygdala and cortical areas in a combined horizontal slice preparation. *Neurosci Res* 44, 91-100 (2002)
- 16) Pitkänen A, Pikkarainen M, Nurminen N and Ylinen A: Reciprocal connections between the amygdala and the hippocampal formation, perirhinal cortex, and postrhinal cortex in rat: A review. *Ann NY Acad Sci* 911, 369-391 (2000)
- 17) Ho SA, Hori E, Nguyen PHT, Urakawa S, Kondoh T, Torii K, Ono T, and Nishijo H: Hippocampal neuronal responses during signaled licking of gustatory stimuli in different contexts. *Hippocampus* 21, 502-519 (2011)

## <著者紹介>

西条 寿夫 (にしじょう ひさお) 氏略歴

- 1986年3月 富山医科薬科大学医学部大学院修了  
 1986年4月 富山医科薬科大学医学部同大学第二生理学助手  
 1986年4月 富山医科薬科大学医学部同大学第二生理学助教授  
 1998年6月 富山医科薬科大学医学部第一生理学 (現・富山大学システム情動科学) 教授  
 1987年10月 米国ペンシルバニア州立大学医学部行動科学 Visiting Assistant  
 ~1989年10月 Professor (主任Ralph Norgren教授)



小野 武年 (おの たけとし) 氏略歴

- 1969年3月 金沢大学医学部大学院修了  
 1969年4月 金沢大学医学部生理学助手  
 1973年10月 金沢大学医学部生理学助教授  
 1977年4月 富山医科薬科大学医学部第二生理学教授  
 2003年4月 富山医科薬科大学長  
 2005年10月 富山大学特任教授  
 1970~1972年 ニューヨーク州立大学 (バッファロー)  
 医学部生理学助教授 (主任 J.C. Eccles 教授)  
 1972~1973年 シラキウス大学脳研究所 客員教授 (主任 M.J. Wayner 教授)

