

刺激出現頻度がラットの聴覚誘発電位に及ぼす影響

佐藤暢哉*・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人間行動研究講座

The effects of the appearance rate of stimulus on the rats' auditory evoked potentials

Nobuya SATO* and Shogo SAKATA**

**Graduate School of Biosphere Sciences, Hiroshima University,
Higashi-Hiroshima 739, Japan*

***Department of Behavioral Sciences, Faculty of Integrated Arts and Sciences,
Hiroshima University, Higashi-Hiroshima 739, Japan*

Abstract : The mismatch negativity (MMN) is a component of the auditory event-related brain potential which is elicited by the infrequent stimuli within the repeated frequent stimuli. The stimulus sequence which generates the MMN has the property which elicit following two automatic processes: (1) the neural model for frequent stimulus is established, and difference between incoming stimulus and the model is detected (Cowan, Winkler, Teder, & Näätänen, 1993) and/or (2) the neural model for the context, infrequent as figure and frequent as ground, is established, and the attention to figure is called.

The Papez circuit is known to be critical for memory because the damage of these regions cause the memory deficit. In this study, auditory evoked potentials for frequent and infrequent tones in the above stimulus sequence were recorded from the regions of the Papez circuit (dentate gyrus, mammillary body, anterior thalamus) and cortices (auditory and entorhinal).

The purpose of this study is to examine following three: (1) whether the components which correspond to the automatic processes appear or not in the regions of the Papez circuit; and if these components appear, (2) the temporal relation between the information processing in the Papez circuit and that in cortical area by comparing the latencies of components; (3) the effects of stimulus appearance rate on those components in the Papez circuit.

In the regions of the Papez circuit, the amplitudes of the positive component peaking at about 30 and 70msec for infrequent tones were higher than those for frequent tones. But in the cortical area, only the amplitude of positive component peaking at about 70msec for

infrequent tones was higher than those for frequent tones. These phenomenon disappeared as frequent and infrequent tones came to be more equal in the stimulus appearance rate. The results suggested that the information processing which based on the neural model of the frequent standard stimulus and/or on the context of global stimulus sequence occurred in the cortical area and the Papez circuit in parallel.

Key words : auditory evoked potentials, Papez circuit, rats, stimulus appearance rate, neural model

序 論

近年、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) が多く用いられている。ERP は、記録した脳内電気活動を、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得られる。そのため、脳内における情報処理過程を直接的に反映する有効な時間的指標になり得る。ERP の利用によって、特定の情報処理過程の頭皮上分布、つまり大脳皮質のどの辺りが関与するかが明らかになってきた。しかし、そのような情報処理過程への皮質下の関与についてはあまり考慮されていないように思える。

ERP 成分の一つにミスマッチ陰性電位 (MMN; mismatch negativity) がある。MMN は高頻度で出現する刺激の系列中において、低頻度で出現する刺激によって誘発される。また MMN は、潜時が100~180msec の陰性電位であり、注意や反応の有無に関わらず認められる。つまり MMN は、高頻度刺激と低頻度刺激の自動的処理を反映するものである。

そのようなパラダイムによって認められる MMN と、その際生じている自動的処理との対応について、Cowan, Winkler, Teder, & Näätänen (1993) は以下のように述べている。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形成される。そして、その記憶表象と入力された刺激の比較が自動的に行われ、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。彼らも述べているが、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と同様のものである。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)。また彼らは、高頻度刺激を繰り返し呈示する必要性について、そうすることにより高頻度刺激の標準としての文脈が形成され、その文脈が存在することによってはじめて低頻度刺激が標準から離脱することができると述べている (Cowan et al., 1993)。つまり MMN の前提となる記憶表象は、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関する表象である、とするのである。このことは高頻度刺激を地、低頻度刺激を図とするような時系列パタンの神経モデルが形成され、図に対する自動的注意によって MMN のような ERP 成分がもたらされる、と捉えることもできる。MMN を誘発するような刺激系列は、(a) 高頻度刺激の神経モデルが形成され、呈示された刺激とその神経モデルとを比較する、(b) 高頻度刺激を地、低頻度刺激を図とするような時系列パタンの文脈的神経モデルを形成し、図に対して自動的注意を喚起する、といった自動的処理のどちらか、または両方を生体に生じさせるような特性を内在しているといえる。

ERP 研究は、ラットといった動物においてもなされており、ヒトの場合と同様の成分 (特に P3 成分) が同定されている (Yamaguchi, Globus, & Knight, 1993; Brenner & Mirmiran, 1988; Hurlbut, Lubar, & Satterfield, 1986)。Yamaguchi et al. (1993) は、高頻度音と低頻度音の MMN

を誘発するような刺激系列を用いて、自由行動下のラットからERPを導出した。ラットの頭蓋に埋め込んだねじ電極からERPを記録し、低頻度刺激に対して振幅の増大する潜時100msec (P100)と240msec (P240)の二つの陽性成分を同定した。彼らは、P240成分とP3aの関連を特に強調しているが、P100成分とMMNの関連も述べている(Yamaguchi et al., 1993)。刺激系列の性質からも、これらの成分の振幅の増大は、上述の自動的処理に対応するものであると思われる。

大脳辺縁系の部位である海馬、帯状回、及び間脳の部位である乳頭体、視床前核に障害があると健忘症が発生するといわれている(例えばSquire, 1987)。これらの部位はPapezの回路として知られている(Papez, 1937)。MMNと記憶に基づく自動的情報処理との関連から、MMNを誘発するような刺激系列を用いると、上述の自動的処理を反映するようなERP成分をPapezの回路においても記録できると思われる。

しかし、Papezの回路における電位成分は、MMNと比べると潜時や極性において異なった現れ方をするであろう。MMNは頭皮上から記録されるので、おそらく皮質活動を反映したものである。大脳辺縁系、間脳の部位から構成されるPapezの回路においては、情報の伝達、処理のされ方が皮質とは異なっていると思われる。石川(1992)は、皮質の一次感覚野や知覚連合野において新奇情報の識別がなされ、それに次いでPapezの回路では、脳内に入力された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ているとしている。このことから、上述のような刺激系列の情報処理において、Papezの回路の部位では皮質よりも時間的に後期に情報処理がなされ、MMNと対応するようなERP成分は皮質よりも遅い潜時で認められると思われる。

MMNを誘発するような刺激系列は、(a)高頻度刺激の神経モデルの形成と、呈示された刺激とその神経モデルとの比較；(b)高頻度刺激を地、低頻度刺激を図とするような時系列パタンの文脈的神経モデルを形成し、図に対する注意の喚起—といった記憶表象に基づく自動的処理を生体に生じさせるような特性を内在している。

本研究は、以下の3点を目的とする。(1)上述のような刺激系列を用い、低頻度刺激に対する、MMNと対応するような電位成分が、ラットのPapezの回路の部位においてみられるかどうか、もし認められた場合、その成分がどの位の潜時で生じるかを検討する。さらに、Papezの回路の部位に加えて、皮質部位(聴覚皮質、嗅内皮質)の記録も行い、(2)Papezの回路と皮質の自動的情報処理における時間関係を、その電位成分の潜時から推察する。

また、高頻度刺激と低頻度刺激の出現頻度を同じ割合に近づけることは、高頻度刺激を地、低頻度刺激を図とするような時系列パタンの文脈的神経モデルの形成を弱めるように影響を与えると思われる。実際にMMNはそうすることにより振幅が小さくなる。もし、Papezの回路において同様のERP成分がみられた場合、(3)そのERP成分も同様に振幅の減少が生じるかどうかを、刺激出現頻度を操作することによって検討する。

なお、本研究では、上述の(a)と(b)の二つの自動的処理の仮説のうち、どちらが妥当であるかといった検討を行うことは目的としない。どちらも記憶に基づく自動的処理がなされているという点は共通していると考ええる。

方 法

1. 被験体

約150日齢の雄のウィスター系アルビノラット13匹を用いた。水、食餌は、ホームケージ内で自由摂取とした。

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 (200×250×380mm) によって行った (Fig.1)。

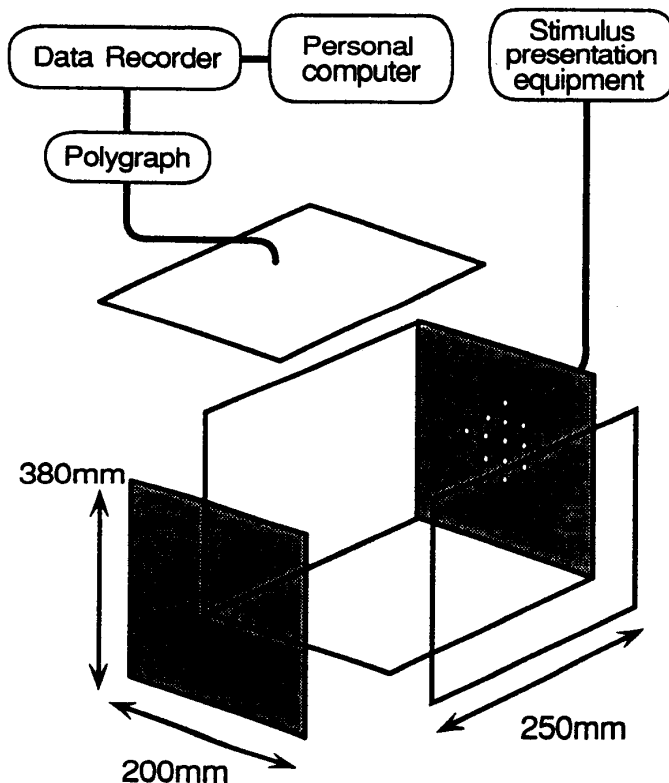


Fig.1. Experimental apparatus.

箱前面にはスピーカがあり、これを通して刺激として用いた音刺激を呈示した。音刺激は、恒温槽外のパーソナルコンピュータ (日本電気 PC-9801DX) の FM 音源によって合成し、その呈示の制御もこれによって行った。その際、合成した音はオーディオアンプ (YAMAHA CA700) によって増幅した。実験セッション中は、箱の中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) により増幅し、データレコーダ (TEAC SR-50) に記録した。脳波計からの出力はデータレコーダを介し、A/D コンバータボード (CANOPUS ADX-98E) を装着したパーソナルコンピュータ (NEC PC-9801RA2) にも接続されており、オンラインで脳波のサンプリングを行った。

3. 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後にテストセッションを行った。電極挿入部位を Table 1 に示す。

Table 1 Anatomical areas and stereotaxic coordinates

Anatomical area	Stereotaxic coordinates		
	Bregma	Lateral	Ventral
Auditory cortex	-5.0	6.0	4.0
Entorhinal cortex	-8.0	5.0	6.0
Hippocampus	-3.5	1.5	2.5
Medial mammillary nuc.	-5.0	0.1	9.0
Anteroventral thalamic nuc.	-2.0	1.5	5.0

各被験体は、5ブロックからなるテストセッションを行った。1ブロックは、400回の2 kHzと8 kHzの純音(80dB)の刺激系列から構成されており、持続時間を50msec、刺激間隔を2秒~2.5秒としてランダム呈示した。1~5の各ブロックでは、2 kHzと8 kHzの2種類の音の系列内での出現頻度が違っていた(Table 2)。このことにより、各ブロックにおいて、高頻度で呈示される刺激音が高頻度刺激、低頻度のものが低頻度刺激となった。被験体によって1~5のブロックを行う順序は変え、1日1ブロック行った。被験体は呈示されている音に対して注意を払う必要はなく、実験箱内で自由に行動することができた。

Table 2 Stimulus appearance rate in each block

Block	Stimulus appearance rate	
	2kHz	8kHz
1	10%	90%
2	30%	70%
3	50%	50%
4	70%	30%
5	90%	10%

4. ERP分析

脳波の記録は、時定数0.3sec、high-cutを30Hzとして行った。被験体より導出した脳波を、刺激呈示100msec前よりサンプリング間隔1msec、ポイント数1024ポイントとしてサンプリングを行った。サンプリングした脳波を刺激別に加算平均し、2 kHzと8 kHzの純音による聴覚誘発電位を求めた。その際、刺激呈示前100msecの平均電位を求め、それをベースラインとした。なお、各ERP成分のピーク振幅値は、以下のウインドウ内における最大(最小)電位とした。

N20 : 10~40msec

N30 : 10~40msec

P30 : 20~50msec

P70 : 50~100msec

P240 : 200~300msec

5. 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) 30~50mg/kgの腹腔内投与による麻酔を行った。その後、脳定位固定装置(成茂 SR-5)に固定し、bregmaを基準に、Table 1に示した部位に直径100 μ mのエナメルコートをしたステンレス線の電極を埋め込んだ。不関電極、アースには、直径200 μ mのニクロム線の先端をボール状にした電極を使用した。これらの電極をプラスチック製コネクタ(Amphenol)に接続し、デンタルセメントによって頭蓋に固定した。

6. 組織学的検索

実験終了後、各被験体をチアミラールナトリウムによる深麻酔下(約200mg/kg)におき、10%ホルマリン溶液によって灌流した。そして、脳を取り出し、10%ホルマリン溶液により数日間固定した後、マイクロスライサー(堂阪イーエム DTK-3000)により50 μ m厚に薄切し、Paxinos & Watson (1986)のラットの脳アトラスにより電極挿入部位の確認を行った。

結 果

1. 組織学的結果

電極が挿入されていた箇所を脳アトラス上にプロットしたものが Fig. 2 である。組織学的検索により、海馬を標的とした電極の多くが歯状回まで挿入されていたことが分かった。よって、実際に海馬に電極が挿入されていた 2 個体は分析から除外し、分析対象の部位を聴覚皮質 (AC; n = 7)、嗅内皮質 (EC; n = 6)、歯状回 (DG; n = 9)、乳頭体 (MAM; n = 4)、視床前核 (AT; n = 6) の 5 部位とした。

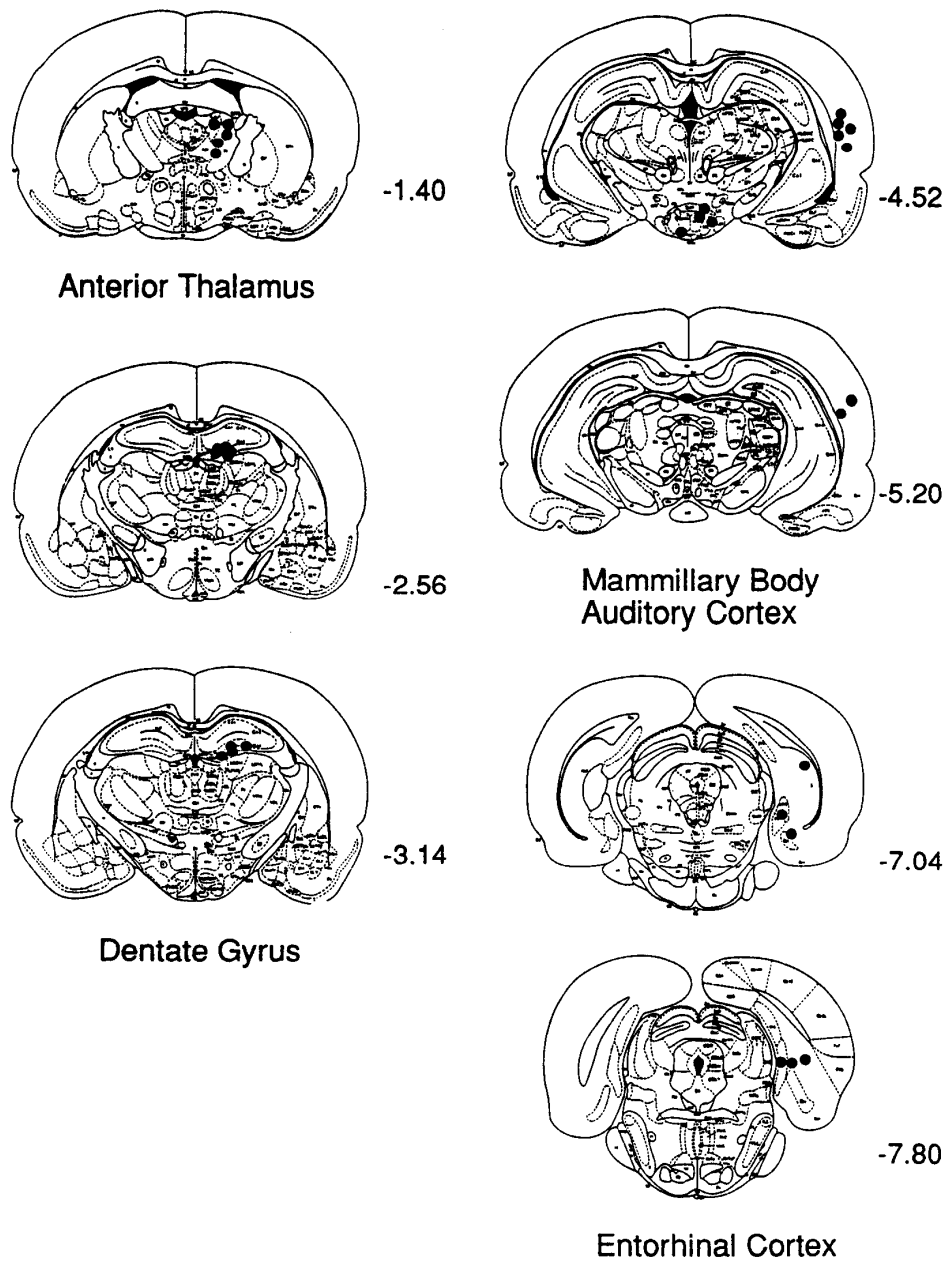


Fig.2. Anatomical location of tips of electrodes plotted on transverse section outlines. The numbers of beside each section indicate the distance from bregma in millimeter. The sections were adapted from Paxinos and Watson (1986).

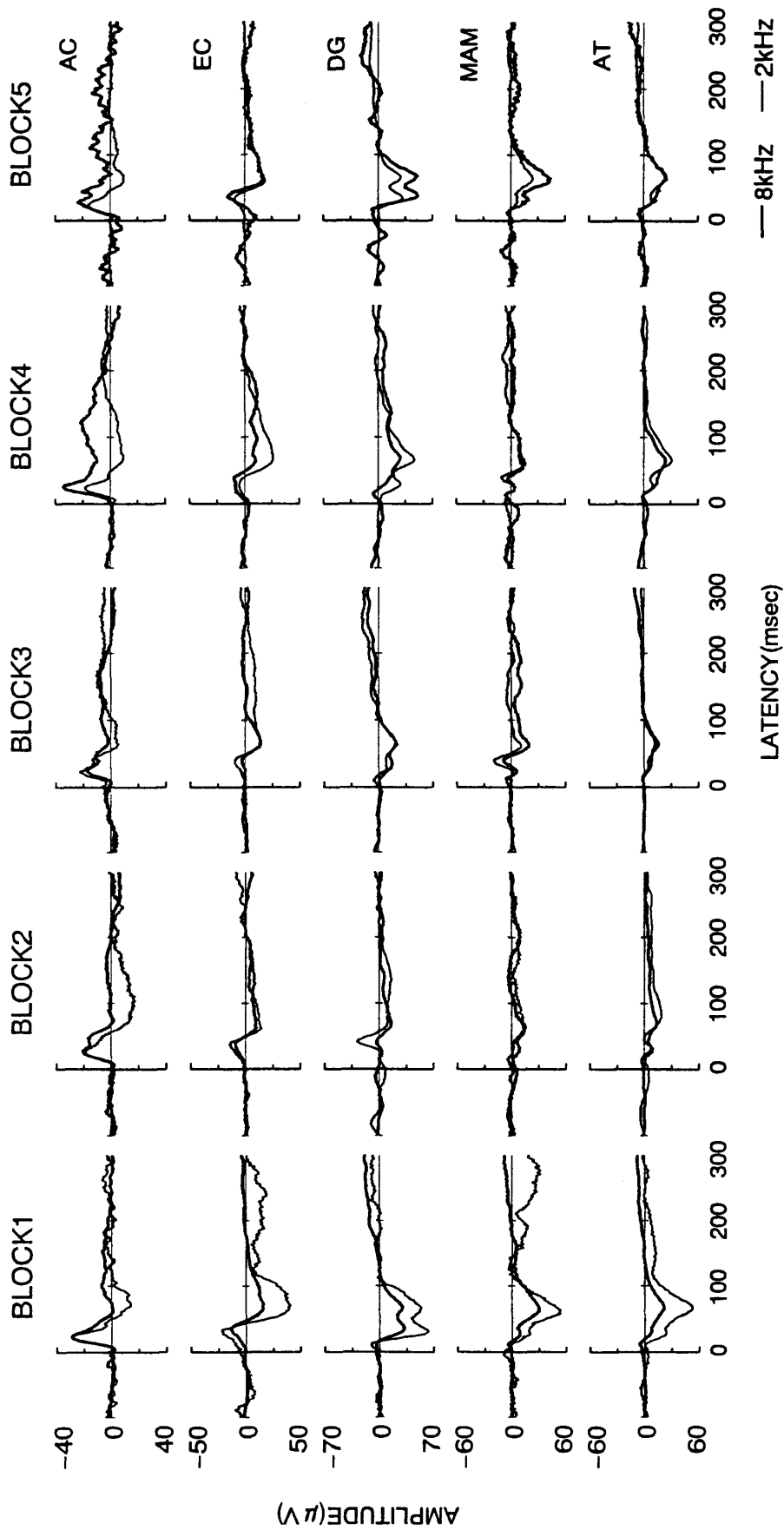


Fig. 3. Grand average auditory evoked potentials to 2kHz (10% in BLOCK1, 30% in BLOCK2, 50% in BLOCK3, 70% in BLOCK4, 90% in BLOCK5) and 8kHz (90% in BLOCK1, 70% in BLOCK2, 50% in BLOCK3, 30% in BLOCK4, 10% in BLOCK5) tones. AC, auditory cortex; EC, entorhinal cortex; DG, dentate gyrus; MAM, mammillary body; AT, anterior thalamus.

2. ERP

1～5の各ブロックにおいて、各部位から記録された誘発電位を Fig. 3 に示した。各部位とも刺激呈示後300msec以降に明確なERP成分はみられなかったため、Fig. 3では刺激呈示前100msecより呈示後300msecまでの電位をプロットしてある。すべての部位に共通してみられた電位成分は、70msec位の潜時の陽性成分（P70と呼ぶこととする、以下同様）であった。聴覚皮質、嗅内皮質においては、その前に陰性成分（聴覚皮質ではN20、嗅内皮質ではN30）がみられ、歯状回、乳頭体、視床前核では、二つの陰性成分（N10、N40）と陽性成分（P30）がみられた（Fig. 3）。

陽性成分

Fig. 4は、各部位におけるブロックごとのP70成分の振幅の平均と標準偏差を表している。ブロック1、つまり2kHzが10%、8kHzが90%の出現頻度の際、P70成分は、嗅内皮質は有意差傾向に留まったが、その他すべての部位で有意に低頻度刺激（2kHz）の方が、高頻度刺激（8kHz）の振幅より大きかった（AC： $t(6)=3.58, p<.05$ ；EC： $t(5)=2.47, p=.06$ ；DG： $t(8)=2.59, p<.05$ ；MAM： $t(3)=9.67, p<.01$ ；AT： $t(5)=6.55, p<.01$ ；Fig. 4）。ブロック1と逆

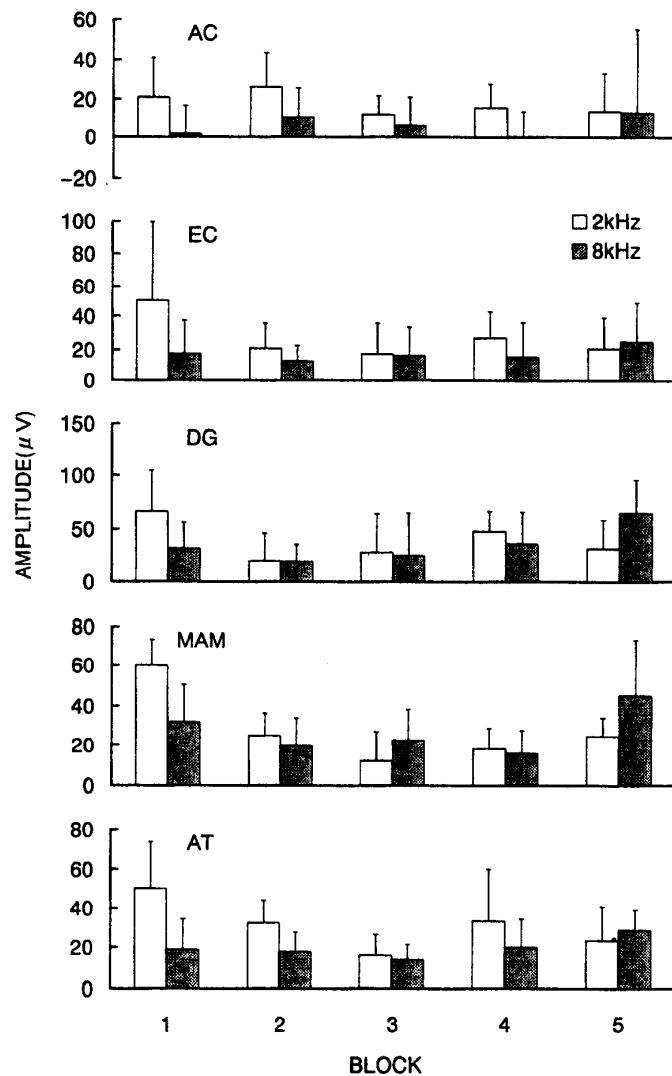


Fig.4. Mean P70 amplitudes to 2kHz and 8kHz tones. Abbreviations as in Fig.3. Vertical bars represent standard deviations.

の条件であるブロック5（2 kHzが90%、8 kHzが10%の出現頻度）では、歯状回でのみ有意差がみられた（ $t(8)=2.49$, $p<.05$; Fig. 4）。また、ブロック2では聴覚皮質と視床前核において有意に低頻度の刺激（30%、2kHz）に対する振幅の方が、高頻度（70%、8 kHz）で呈示されたものよりも大きかった（AC： $t(6)=3.13$, $p<.05$; AT： $t(5)=4.50$, $p<.01$; Fig. 4）。その逆の条件であるブロック4では聴覚皮質において高頻度（70%）で呈示された2 kHzの方が、低頻度で呈示された8kHzの刺激に対する振幅よりも大きかった（ $t(6)=2.74$, $p<.05$; Fig. 4）。2 kHz、8 kHzのどちらの刺激も同じ割合で出現したブロック3では、すべての部位に有意な差は認められなかった（Fig. 4）。

歯状回、乳頭体、視床前核でみられたP30は、ブロック1における、歯状回、視床前核で、低頻度刺激（2 kHz）に対する振幅の方が高頻度刺激（8 kHz）に対するものよりも大きかった（DG： $t(8)=3.07$, $p<.05$; AT： $t(5)=4.63$, $p<.01$; Fig. 5）。

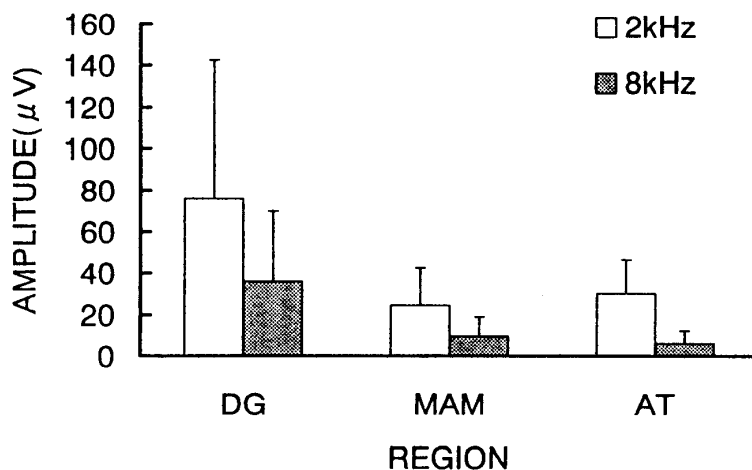


Fig.5. Mean P30 amplitudes to 2kHz and 8kHz tones in DG, MAM, and AT during BLOCK1. Abbreviations as in Fig.3. Vertical bars represent standard deviations.

ブロック1において、嗅内皮質と乳頭体に、潜時240msec近辺の後期陽性成分がみられた（Fig. 3）。このうち乳頭体で、有意に低頻度で出現した2 kHzに対する誘発電位の振幅が、高頻度の8 kHzに対するものより大きかった（ $t(3)=10.25$, $p<.001$; Fig. 6）。しかし、その他のブロック、部位では、このような後期陽性電位は認められなかった（Fig. 3）。

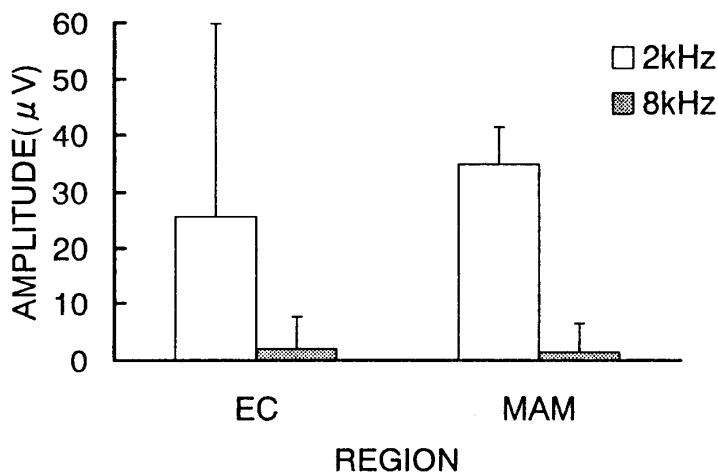


Fig.6. Mean P240 amplitudes to 2kHz and 8kHz tones in EC and MAM during BLOCK1. Abbreviations as in Fig.3. Vertical bars represent standard deviations.

陰性成分

聴覚皮質でみられた N20成分については、ブロック4において有意に低頻度刺激（8 kHz）に対する振幅の方が高頻度刺激（2 kHz）に対するものよりも大きかった ($t(6)=3.41, p<.05$; Fig. 7)。ブロック5では、低頻度刺激（8 kHz）と高頻度刺激（2 kHz）の振幅の間に有意差傾向が認められた ($t(6)=2.29, p=.06$; Fig. 7)。

嗅内皮質でみられた N30成分については、ブロック5において有意に低頻度刺激（8 kHz）に対する振幅が高頻度刺激（2 kHz）に対するものよりも大きかった ($t(5)=3.36, p<.05$; Fig. 8)。

Papez の回路の部位でみられた陰性成分については、その前後の陽性成分の影響があるため、検討は行わなかった。

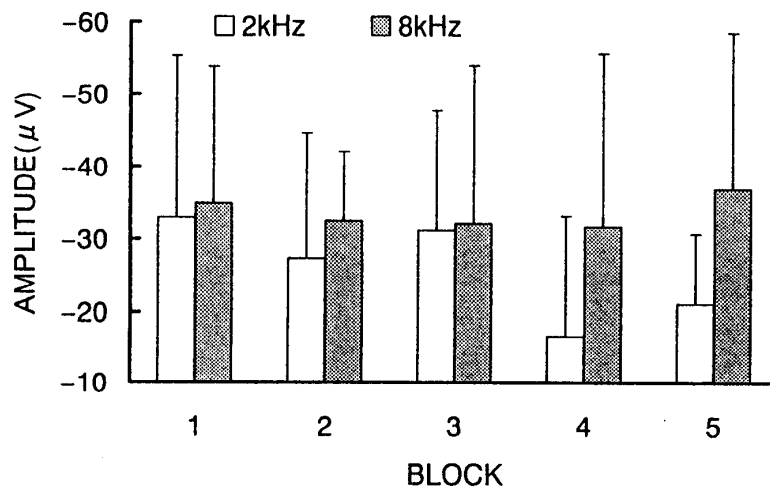


Fig.7. Mean N20 amplitudes to 2kHz and 8kHz tones in AC. Abbreviations as in Fig.3. Vertical bars represent standard deviations.

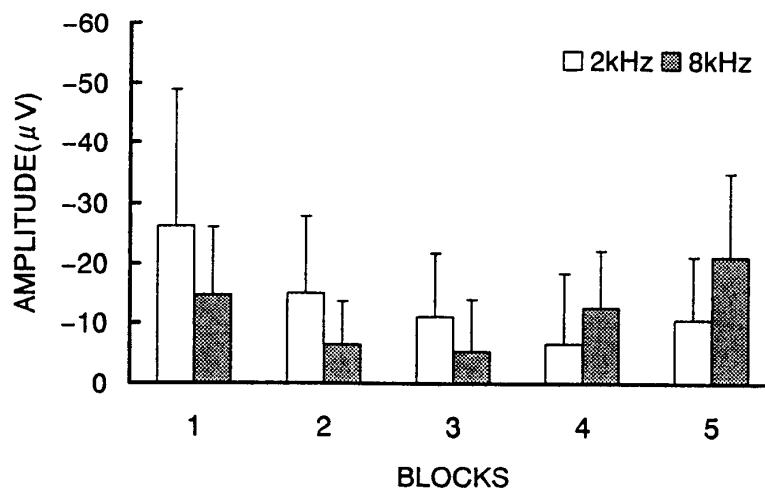


Fig.8. Mean N30 amplitudes to 2kHz and 8kHz tones in EC. Abbreviations as in Fig.3. Vertical bars represent standard deviations.

考 察

本実験の目的は以下に述べるとおりであった。(1)高頻度音と低頻度音の刺激系列によって形成される神経モデルによって、低頻度刺激に対する ERP 成分の振幅が高頻度刺激と比して増大する

ということがラットの Papez の回路の部位においてみられるかどうかを検討する。(2)もし認められた場合、その成分の潜時から、Papez の回路の部位と皮質部位との情報処理の時間関係を推察する。(3) Papez の回路でみられた ERP 成分に刺激出現頻度による効果がみられるかを検討する。

本研究のブロック 1 の結果から、ラットの Papez の回路の部位においても低頻度刺激に対する ERP 成分 (特に陽性成分) が高頻度刺激のものよりも増大することが認められた (Fig. 3, 4, 5)。このことは、Papez の回路において、記憶表象に基づく情報の自動的処理過程が作用していることを示唆する。低頻度刺激に対する振幅増大が認められた潜時は、聴覚皮質、嗅内皮質が 70msec であったのに対して、歯状回、視床前核では 30msec の潜時においてもみられた。このことから、皮質部位よりも Papez の回路の部位において、自動的処理が早い段階から作用していると考えられる。刺激呈示直後の初発の電位成分が Papez の回路の部位が 10msec の潜時であるのに対して、聴覚皮質で 20msec、嗅内皮質では 30msec の潜時であったということから、刺激入力に際しても Papez の回路の部位の方が、皮質部位よりも速く情報が伝達されていたと思われる。これは石川 (1992) の、皮質において新奇情報の識別がなされ、それに次いで 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いう知見に反するものである。本研究のブロック 1 の結果からは、刺激情報は皮質部位と Papez の回路の部位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ているといえる。このことは、皮質において、そのような新奇情報の識別といった処理がなされないとするのではない。Papez の回路では神経モデルに基づく前処理的な処理がなされ、それと並列して詳細な入力情報の分析が皮質部位においてなされていると思われる。このことは、Papez の回路が皮質で行われる情報処理にとって、文脈的な役割を担っていると言い換えることができる。

しかし、ブロック 1、つまり 2 kHz が低頻度刺激の場合では、低頻度刺激に対する P 30、P 70 の振幅に増大が認められたのだが、8 kHz が低頻度刺激であったブロック 5 では歯状回の P70 を除き、頻度差に対応する振幅の差は認められなかった (Fig. 3, 4, 5)。その代わりに、聴覚皮質、嗅内皮質の ERP における初期の陰性成分 (N 20、N 30) には、低頻度刺激に対する振幅の増大が認められた (Fig. 3, 7, 8)。このことから、Papez の回路よりも前に皮質部位において情報伝達が行われていたように思えるが、ブロック 5 においても刺激呈示直後の初発の電位成分は Papez の回路の部位の陰性成分の方が速い (Fig. 3)。このようなことが生じた原因として、ラットにとって 2 kHz と 8 kHz の刺激が、その周波数特性においてかけ離れ過ぎていたという可能性が考えられる。この点は、今回用いた 2 kHz と 8 kHz の刺激音の周波数について、その心理的な刺激間距離を調整して検討する必要があるかもしれない。

本研究のブロック 1 においては、嗅内皮質と乳頭体に潜時 240msec 位の後期陽性電位成分がみられ (Fig. 3)、そのうち乳頭体のものは低頻度刺激と高頻度刺激の間の電位に有意な差が認められた (Fig. 6)。この陽性電位は、本研究と同様の刺激系列を用いた Yamaguchi et al. (1993) でみられた P240 成分との関連が考えられる。しかし、Yamaguchi et al. (1993) の P240 は頭蓋上からの記録より得られたもので、その ERP 成分は皮質の活動によるところが多いものと思われる。本研究の P240 成分は、乳頭体以外の部位、つまり皮質部位においても認められなかった (嗅内皮質にも認められたが、その振幅に有意な刺激出現頻度の効果は認められなかった)。このことから、本研究で認められた乳頭体の P240 成分と Yamaguchi et al. (1993) の P240 成分の関連は不明であるとせざるを得ない。

本研究の目的の一つに、Papez の回路でみられた ERP 成分に刺激出現頻度による効果がみられるかを検討することがあった。高頻度刺激と低頻度刺激の出現頻度を同じ割合に近づけることは、

(a) 高頻度刺激の神経モデルを形成し、呈示された刺激とその神経モデルとの比較；(b) 高頻度刺激を地、低頻度刺激を図とするような時系列パタンの文脈的神経モデルを形成し、図に対して注意を喚起する、という二つの自動的処理に以下のような影響を与えると思われる。(a) に対しては、強固な高頻度刺激の神経モデルが形成される前に低頻度刺激が呈示されるために、その効果が弱くなる。(b) に対しては、高頻度刺激を地、低頻度刺激を図とするような時系列パタンの文脈的神経モデル自体の形成が弱められる。ブロック 2、及びブロック 3 の結果は、この知見を支持するものである (Fig. 3, 4)。ブロック 2、3 における P 30、P 70 成分は、いずれの部位においても 2 kHz と 8 kHz の刺激の間で有意な差は認められなかった。これは、標準刺激 (高頻度刺激) を繰り返し呈示する必要があるという点で MMN (Cowan et al., 1993) と一致する。つまり、本研究において Papez の回路の部位でみられた電位成分が、記憶に基づく自動的情報処理と対応する電位成分であることを示唆する。

また、ブロック 4 においても、8 kHz が低頻度刺激の場合、聴覚皮質において N 20 成分の低頻度刺激に対する振幅に増大 (ブロック 4 では有意に、ブロック 5 では傾向) が認められた (Fig. 7)。嗅内皮質の N 30 成分においても、ブロック 5 において低頻度刺激に対する振幅の増大が認められた (Fig. 8)。このことも上述の、2 kHz と 8 kHz の刺激特性の要因によるものであると思われる。

今回の実験では、Papez の回路の中で海馬と帯状回の記録を行えなかった。特に海馬は、構造的にも機能的にも Papez の回路の中心的な部位であり、記憶との関連も多くの研究によって示唆されている (例えば Squire, 1987)。上述した刺激音の周波数と共に、この点も今後の課題として残された問題である。

文 献

- 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, 483-487.
- 石川絃一 (1992). 神経伝達と記憶 脳と精神の医学, 3, 463-472.
- Papez, J. W. (1937). A proposed mechanism of emotion. *Archives of Neurology and Psychiatry*, 38, 725-743.
- Paxinos, G. & Watson, C. (1986). *The rat brain in stereotaxic coordinates*, 2nd ed. San Diego: Academic Press.
- Sokolov, E. N. (1960). Neural models and the orienting reflex. In Brazier, M. A. B. (Eds.), *The central nervous system and behavior*. New York: Josiah Macy, Jr. Foundation. Pp. 187-276.
- Squire, L. R. (1987). *Memory and the Brain*. New York: Oxford University Press. [河内十郎 (訳) 1989 記憶と脳 医学書院]
- Yamaguchi, S., Globus, H., & Knight, R. T. (1993). P3-like potential in rats. *Electroencephalography and clinical Neurophysiology*, 88, 151-154.