

尾状核の認知的機能について

益 田 良 子

- <目 次>
- 1 尾状核の脳内における位置
 - 2 内部構築
 - 3 線維連絡
 - 4 尾状核の「認知的」機能について
- まとめ

尾状核をふくむ線条体の機能については、すでに14世紀にMandiusによって論じられており、18世紀には、Swedenborg (1780) が体の盛覚器から「魂」への入力路とおよび意志の伝達路として注目していたという (Divac and Öberg, 1979)。しかしながら、本格的に尾状核の機能が注目を浴びようになったのは、パーキンソン病についての臨床病理的発見との関連においてであり、「錐体外路系」の誕生とともに線条体が重視されるようになった(水野, 1984)。このような歴史的背景もあり、現在でも多くの研究者や臨床家が、運動疾患との関連において、線条体に注目している。すなわち、パーキンソン病の強直や motor plan の傷害、ハンチングトン舞踏病などは、線条体に病変がみられるところから(植木と吉田, 1985)被殻とともに新線条体と呼ばれている尾状核についてもその機能は、運動・抑制という側面からとらえられてきた。しかし、現在では、運動機能に関しては、同じ線条体であっても、尾状核よりも被殻の果たす役割が大きく、姿勢保持、無動などには、黒質、淡蒼球の果たす役割が大きいことが明らかにされている(水野, 1984; 柳川, 1985)。

他方、尾状核についての多くの実験は、この脳内部位が単に運動・抑制の機能に関与しているだけではなく、さらにその他の機能を合わせ持つことを否定できないことを示している。運動・抑制機能説の起源ともなったパーキンソン病自体についても、知能障害や痴呆状態をふくむ認知的な障害が見られることが示唆されている(水野, 1984; 朝長, 1985)。運動・抑制以外の線条体の機能としては、古くから、感覚や注意、記憶や学習などを含む認知的な機能とが注目されてきた (Divac & Öberg, 1979)。本稿では、尾状核のそのような機能のうち、記憶、学習などをふくむ、広い意味での認知的機能について考察することにする。

1 尾状核の脳内における位置

尾状核 (nucleus caudatus) は、大脳基底核 (basal ganglia) に属する脳内の部位であり、ひとだまようの頭部とその名の由来となった尾のような部分から成る。大脳基底核は、大脳皮下の深い部分にあり、尾状核、レンズ核 (nucleus

len tiformis) と前障 (claustrum), 扁桃体 (corpus amygdaloideum) から成っている。レンズ核はさらに被殻 (putamen) と淡蒼球 (globus pallidus) とに分けられる。また、被殻と尾状核を合わせて新線条体 (neostriatum), あるいは単に線条体と呼ぶことも多い (Graybiel & Ragsdale, 1979; Carpenter, 1982)。

尾状核の大きさや脳内において占める位置は、種によって異なっており、鳥類や真骨類では、非常に大きい。ラットの尾状核も海馬 (hippocampus) とともに脳内において、大きな部分を占めている (Webster, 1979)。

2 内部構築

尾状核を含めた線条体がどのような細胞により構築されているかということについては、Ramomý Cajal (1911) 以来、ヒト、マウス、ウサギ、ラット、イヌ、サルなどについて多くの研究が行われてきたが、現在、5種類の細胞が、同定されているが、これについても種差があり (Pasik & DiFiglia, 1979), サルに関しては、Pasik (1979) が、長い軸索で樹状突起のある Spiny 1, 11 と樹状突起のない Aspiny 1, 11, 111 および Neurogliform に分類しているが、これは、Cajal (1911) の long axon, short axon という分類と一致する。ラットに関しては、Lu & Brown (1977) によれば中型で軸索の長く樹状突起のある細胞 (medium, long axon, medium spindery; Pasik の Spiny 1 に対応) と、中型で樹状突起のある細胞 (medium spindle: Pasik の Spiny 11 に対応), 大型細胞 (large, Spiny 11 に対応), 中型で瘤状の樹状突起のある細胞 (medium, varic. dendrites; Aspiny 1 に対応), 中型で細長い軸索の細胞 (medium, longslender dendrites; Aspiny 111 に対応) および小型細胞 (small; Neurogliform に対応) に分類されるという (Pasik, 1979)。現在のところ、Spiny 1 は GABA を伝達物質としており、線条体内で相互の側方抑制を行っており、Spiny 11 は、Substance P を放出し、興奮性の作用を示すといわれている。Aspiny 11 は、アセチルコリンを放出していることが知られているが、Aspiny 1, 111 に関しては、抑制性の作用を持つという実験例があるものの、その伝達物質は、明らかにされていない。

3 線維連絡

A 求心路

ラットの尾状核及び被殻は、主に、大脳皮質(cortex)、黒質(substantia nigra)、視床(thalamus)、中脳縫線核(midbrain raphe)から線維連絡を受けているが、そのほか、扁桃核からも入力を受けていることが、ゴルジ渡銀法による変性線維の観察やHRP(horseradish peroxidase)などの逆行性軸索輸送による標的細胞の同定による研究から明らかにされてきた。これらの研究結果によれば、同じ尾状核内であっても、まったく、等質(homogenous)な線維連絡があるのではなく、かなり異質(heterogenous)な分布をしており、同じ尾状核内あるいは、被殻内であっても部分により視床、黒質、縫線核の異なる部分から入力を受けていることは、以下に述べる通りである。

(1) 皮質線条体路

尾状核へは、前頭前野、頭頂葉、後頭葉、側頭野などほとんど全ての大脳皮質からの入力があるが、同じ線条体であっても被殻には、運動知覚野(4, 3, 1, 2野)および運動前野、補足運動野からの入力がある(Kemp & Powell, 1970)。この知見は、サルについてのものであるが、ラットについても同様のことが知られている。すなわち、Webster (1961)のゴルジ法を用いた研究によれば、大脳皮質のほぼ全体から尾状核への入力があり、しかもそれは皮質の第V層からであることがVeeningら(1980)のHRPを用いた研究によって明らかにされている。同側の皮質からの尾状核への投射は、異なる部分からの投射が重複していることがあるものの、全体的には単純な局在的配列が見られる。また前頭葉や後頭葉から反対側の尾状核への投射があることも認められている(Veening et al., 1980)。

(2) 扁桃核線条体路

この線維連絡については、あまり知られていないが、Veeningらによれば、扁桃核の基底外側群 (basolateral nucleus) から小規模な投射が、線条体の中心背側部 (centro dorsal) に認められるという。

(3) 視床線条体路

視床から線条体に入力があることは、ひろく知られていることであるが、同じ線条体であっても、その部位により、視床のどの核から、入力を受けているかは、同じではない。すなわち、尾状核の頭部は、髄板内核 (intralaminar nuclei) のうちの内側中心核 (centromedian nucleus)、傍中心核 (parafascicular nucleus)、菱形核 (rhomboid nucleus)、背内側核 (mediodorsal nucleus) からの入力を受けているが、尾状核の中心部は、中心外側核 (centrolateral nucleus) から投射がある (Sato et al., 1979)。

(4) 黒質線条体路

黒質からは、ドパミン系の線維が線条体に投射していることが知られている。黒質緻密体 (pars compacta) からは同側および反対側の線条体に、網様体 (pars reticulata) からは、小数ではあるが、同側の線条体に投射している (Veening et al., 1980)。黒質外側からは被殻の背側に、黒質の中心部からは、被殻の腹側部に投射がある (Carpenter & Peter, 1972)。

(5) 縫線核線条体路

線条体の尾側の腹側部は、縫線核からセロトニン系の線維連絡がある (Sato et al., 1979 ; Veening et al., 1980)。

B 遠心路

線条体からは、黒質と淡蒼球へ線維が投射しており局在性がはっきりしている。

(1) 線条体淡蒼球路

尾状核と被殻とでは、淡蒼球で線維が終止する部位が異なる。すなわち、尾状核の外側部からの線維は淡蒼球の外節にほとんどが終止するが、内節にはほとんど投射していない。しかし、尾状核の中心部からの線維は、内節にも外節にも等しく至っている。また、正中部からの線維はほとんどが内節に終る。被殻からの線維は淡蒼球の尾部に終止している (Szabo, 1962)。

(2) 線条体黒質路

黒質への投射も尾状核の頭部からは、黒質の頭部へ至っており、被殻からのものは、黒質の尾部へ向かっている。さらに、被殻の背側部は、黒質の外側部に、腹側部は、内側部に投射する (Carpenter & Peter, 1972 ; Szabo, 1962)。尾状核のほとんどの部分からも黒質に投射しているが、中心正中部だけは黒質に投射していないという報告がある (Bunney & Aghajanian, 1976)。

4 尾状核の「認知的」機能について

他の脳内部位について行われているように、尾状核についても、その機能と行動における役割について明らかにしようという実験的な試みが損傷、刺激、あるいは、ニューロンの電気活動の記録などの手法を用いて行われてきた。ごく初期の実験は、尾状核および被殻が、運動・抑制に関与していることの証拠となる結果を示そうとしたものが多い。例えば、Magendie(1840)は、線条体を広範囲にわたり大きく損傷したウサギは、抑えきれない衝動にかられているかのように前方へ飛び跳ねたという実験結果を得て、尾状核は、運動あるいはその抑制に関与していると考えた (Divac & Öberg, 1979)。最近では、損傷の効果として単純な運動反応だけを取り上げている報告は少ない。というのは、線条体、とくに尾状核には、大脳皮質からの投射があることが明らかになるにしがたい、記憶や学習などに関与していると考えられている前頭葉や海馬などと尾状核の行動における役割とが比較されることが多くなったからである。そのような比較検討を重ねることにより次第に尾状核の運動以外の機能が明らかに

なってきた。また、動物、とくに、ラットなどでは損傷により、ヒトのパーキンソン病にみられるような運動障害をつくりだすことが容易ではないことも、その一因であろうと考えられる。本稿では「認知」過程に含まれる記憶や学習における条件づけ、学習の習得あるいは保持などの尾状核の認知的機能を示すと考えられる実験のうちから、ラットについてのものを中心に概観する。

A 損傷実験

サルでは、前頭前野と尾状核の機能を比較する実験が、遅延交替課題 (Butters & Rosvold, 1968), go, no-go 課題 (Battig et al., 1962), 弁別課題 (Rosvold et al., 1958) などに尾状核損傷は阻害をもたらす。これらの課題は、いずれも単なる運動障害によって課題の遂行が、阻害されるとは考えられず、むしろ条件刺激や課題のパラダイムについての記憶が重要な役割を果たしていると考えられる。

ラットによっても多くの損傷実験が 1960 年代から行われている。まず、2 つに区切られた箱のいつも決まった片一方の区切りから、条件刺激の提示中にもう一方の区切りに逃げることにより、無条件刺激である電撃を回避するという一方向の回避学習に及ぼす尾状核損傷の効果については、阻害が認められない (Winocur & Mills, 1969) という報告と阻害効果が認められたという報告とがある (Micham & Thomas, 1972; Studelska & Beatty, 1978)。これらの一致した結果の得られなかった実験の尾状核損傷の部位はかならずしも同じではなく、Winocur (1974) はその後、同じ吻側の尾状核であっても背側部の損傷はこの課題を阻害しないが、腹側部の損傷は阻害効果をもたらすという結果を報告している。電撃を受けない安全な場所が試行ごとに 2 つの区切りのうちの片方からもう一方へと交互に変わる 2 方向の能動的回避学習については、海馬損傷とは異なり、尾状核損傷は、課題の習得に阻害効果を及ぼすという一致した結果が得られている (Green et al., 1967; Micham & Thomas, 1972; Winocur, 1974; Neil & Gross, 1970; Studelska & Beatty, 1978)。受動的回避学習では、ラットには、反応を行わないことが要求される。すなわちシャトル箱での受動的回避学習では、それまで電撃を受けなかった場所へ行くと今度は電撃を受けるので、じっ

と動かないことにより、それを受動的に回避することが要求される。このような課題にも尾状核損傷は阻害効果をもたらす (Winocur & Mills, 1969; Mitcham & Thomas, 1972)。しかし、受動的回避学習であってもラットがせまくて暗い場所に行く (通常、ラットはそのような場所を好む) と電撃をうけるという step-through 型の受動的回避学習では、阻害効果がみられないという報告がある (Winocur & Mills, 1969)。また、同じ尾状核であっても背側部の損傷は、受動的回避学習を阻害するが、腹側部の損傷は阻害しないという報告がある (Winocur, 1974; Studelska & Beatty, 1978)。以上の損傷実験はいずれも直流電流による損傷により行われたものであるが、尾状核の吻側にアトロピンをカニューレを通して投与し、一種の化学的損傷を行ったところ、受動的回避学習が阻害されたと報告されている (Prado-Alcala et al., 1984)。

動物実験において記憶に対する阻害効果をみるためには、しばしば迷路学習が用いられているが、嫌悪刺激による回避学習だけでなく、食物報酬による迷路学習も尾状核損傷は阻害する。すなわち、前背側 (anterodorsal) の尾状核損傷は、Hebb-williams 迷路の学習を阻害する。(Kirkby, 1978) また、最近とくに動物の記憶や環境についての認知的能力を測定するための装置として注目されている放射状迷路課題 (Olton, 1978) についてもその習得には阻害効果を及ぼさないが (益田, 1983)、課題の保持を阻害する (Winocur, 1980; Masuda & Iwasaki, 1984)。しかし、放射状迷路課題については、尾状核損傷は課題の保持を阻害しない (Becker et al., 1980) という報告もある。しかし、これは、一つには、迷路を囲む空間的環境が視覚刺激に富んでいるかどうか依存していると考えられる。視覚情報の少ない状況では、尾状核損傷の効果が増幅される傾向がみられる (Winocur, 1980; 益田, 1982)。反対に、視覚情報だけで遂行が可能な場所学習課題には、阻害効果が認められない (益田, 1984)。また、回避学習でも見られたように、同じ尾状核内であっても前背側への損傷は放射状課題の遂行を阻害するが、腹側の損傷は阻害をもたらさないという部位差によるとも考えられる (Masuda & Iwasaki, 1984)。

尾状核損傷は、迷路以外の空間課題の遂行を阻害する。体軸を中心とした、左右の位置 (ego centric) の弁別 (Potegal, 1972) や、受動的に運ばれた場所か

らのもとの場所への回帰 (passive transport) (Abraham et al., 1983), 放射状迷路を用いた左右の位置弁別 (益田, 1984) などに対して阻害効果をもたらすことが報告されている。また, 尾状核損傷は, 明暗弁別 (Kirkby, 1969), Grice 箱による位置空間の弁別学習や (Mitchell et al., 1984), その逆転学習を阻害する (Thompson & Young, 1982; Hannon & Bader, 1974; Mitchell et al., 1984), また, 廊下式の左右交替 DRL 課題の遂行にも阻害効果を及ぼす (Neil et al., 1974), そのほかスキナー箱における DRL にも阻害効果を及ぼす (Schmarz & Isaacson, 1968) ことが報告されている。

これらの尾状核損傷の効果については, 従来, すでに形成された反応に対する固着ないしは固執として捉えられてきたが, 実は空間記憶を中心とする認知機能の障害であるとも考えられる。最近では, 人間の記憶研究にならって, 動物の記憶についても参照記憶 (reference memory) と作業記憶 (working memory) という分類がされている。すなわち, 参照記憶とは同じ実験中であれば, 問題解決に必要な刺激情報は何試行にもわたって有効であるのに対し, 作業記憶とは同じ実験の中でも問題解決に必要な刺激情報は, ある一試行のみでしか有効でない記憶を指す (岩崎と平賀, 1982)。このような分類によるならば, 尾状核の前背側部の損傷は作業記憶に対する阻害を含んでいると考えられる。というのは, 同じ回避学習であっても参照記憶と視覚的手がかりによって遂行が可能な一方向の能動的回避学習では阻害が認められず, 安全で電撃を受けない場所が試行ごとに変わる 2 方向の能動的回避学習や, 前の試行で左右のどちらを選択したかという記憶の必要な左右交替課題, 直前置かれていた位置の記憶が必要な passive transport 課題などに阻害効果が認められるからである。この説明は, 作業記憶を測定する有力な装置として注目されている対射状迷路課題に対する阻害効果 (Winocur, 1980; Masuda & Iwasaki, 1984) や, 放射状迷路を用いた作業記憶課題において作業記憶の阻害に基づくと考えられる誤反応が増加するという事実を (益田, 1985) 納得できるものとする。

B 刺激実験

尾状核の電気刺激は, 学習課題の保持を阻害するという報告がある。水を報

酬としてレバー押しを訓練し、ある基準に達した後に足に電撃を与えると、24時間後の保持テストにおいて、通常、ラットは、電撃を受けたことを記憶しているためにレバー押しをしようとしなない。しかし、電撃を与えたのちに尾状核を刺激したラットは、保持テストにおいてなんのためらいもなく、レバー押しをしようとするという (Wyers et al., 1968; Wyers & Deadwyler, 1971)。同様な尾状核刺激による課題の保持に対する阻害効果が step-down, step-through 型の回避学習の保持についても見られる (Zornetzer & Chronister, 1973; Wyers et al., 1968)。また、損傷実験と同様に、Lashley 111 型の迷路学習や空間学習の逆転学習にも尾状核の刺激は阻害効果をもたらす。(Peeke & Herz, 1971; Liversey & Muter, 1976) 刺激による記憶の保持テストへの阻害の程度は、刺激の強度や (Deanwyler et al., 1974)、刺激が単発刺激であるのか集中的、連続的な刺激であるのかにもよる (Peeke & Herz, 1971)。一般的には、単発の刺激には阻害効果がないが課題の困難度が増せば阻害効果を現す (Peeke & Herz, 1971)。また、刺激を与える時間が、電撃の経験から5分以内であれば有効であるが、15分以上経過すると効果がないという報告もある (Wyers & Deadwyler, 1971)。したがって尾状核刺激は短期の連合学習の保持に阻害効果をもつものと考えられる。損傷の場合と同様に刺激の効果についても部位差が認められ、尾状核前頭部の背側部に対する刺激は、空間交替学習を阻害するが、尾部の腹側部に対する刺激は同じ課題を阻害しないこと (Liversey & Muter, 1976) や、尾状核の刺激中には、皮質の誘発電位が変化することなどから、尾状核刺激による保持の阻害は、皮質線条体路の線維連絡と関係があると考えられる。なお、尾状核と入出力のある黒質の刺激も電撃課題の保持を阻害する。しかし、黒質損傷では、受動的回避学習の習得や保持に影響しないところから (Fibiger & Phillips, 1976; Ruttenberg & Holzman, 1973) 黒質刺激の効果は、刺激が尾状核に及ぼす効果により二次的に生じると考えられる。

C 電気生理学的研究

尾状核、あるいは被殻を含む線条体についての電気生理学的研究が行われるようになったのは、1970年以降であり、初期の研究では、線条体のニューロン

活動と運動との関連が問題にされた (DeLong, 1974 ; Buser et al., 1974 ; DeLong & Strick, 1974)。しかし最近では、記憶やその他の認知的機能との関連が問題にされている。Rolls (1979) は、サル尾状核のニューロン活動を記録し、307 個のニューロンのうちに運動に関連して発火するのは全体の 6.8% であり、それ以外は、感覚 (5.2%)、課題の遂行に関連するユニット (17.5%)、課題の遂行とは関係なくテスト時に発火するユニット (13.4%)、予期反応を示すユニット (11.1%) などがあったと報告している。その後、さらに尾状核頭部に限局してユニット記録を行ったところ (Rolls, 1983)、運動に関連して応答するニューロンは 4.1% にすぎず、その他は視覚刺激 (9.6%)、聴覚刺激 (3.5%) に応答し、課題の条件づけとの関連で発火するニューロンが 14.5%、提示された刺激に反応 (31.1%)、報酬と関係のある刺激に反応 (24.3%) などがみられたことを報告している。彦坂 (1985) は、黒質を中心とする大脳基底核の定位行動との関連に注目し、空間的定位には視覚情報が重要であることから、眼球サッケードと基底核のニューロン活動に関連があることを見出した。Hikosaka & Sakamoto (1986) によれば、尾状核の細胞には、サッケード中に発火するものと、サッケード運動を始める前にターゲットを想起する段階で発火するものがあり、しかも、黒質の発火パターンとは、ミラーイメージをえがいているところから、尾状核のニューロンは、サッケードに直接関与する黒質のニューロン活動を抑制しているという結論を得ている。

これらの電気生理学的な研究は、尾状核の機能が四肢体幹の筋運動や姿勢の保持に関連しているだけでなく、学習課題における条件づけや、視覚情報の記憶というより複雑な認知機能ともいえるものに関与していることを示している。

まとめ

尾状核の記憶・学習などの認知的な機能について考察するため、尾状核の損傷、刺激の効果および電気生理学的な研究について概観した。これらの報告から、尾状核の前背側部は環境事象に対する認知や、空間的位置についての記憶

に何らかの関係があると考えられる。これはこの部位が皮質線条体路のいわゆる“complex loop”を形成していることによるだろう。従来強調されてきた運動・抑制の機能が尾状核、とくに、その後腹側部にあることは、否定できないが、本稿でとりあげた認知的機能についても今後は注目されるべきであろう。なお、今回は、薬理学的な研究については触れなかったが、尾状核における伝達物質と行動との関係について考察し今後はさらに、記憶と認知の中枢メカニズムに迫りたい。

〔引用文献〕

- (1) Abraham, L., Potegal, M and Muller, S., 1983, Evidence for caudate nucleus involvement in an egocentric spatial task : Return from passive transport. *Physiological Psychology*, 1, 11-17.
- (2) 朝長正徳, 1985, 病理からみた Parkinson 病. *Clinical Neuroscience*, 3, 30-33.
Battig, K., Rosvold, H. E., and Miskin, M., 1962, Comparison of the effects of frontal and caudate lesions on discrimination learning in monkeys. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 55, 458-463.
- (3) Becker, J. M., Walker, J. A. and Olton, D. S., 1980, Neuroanatomical bases of spatial memory. *Brain Research*, 200, 307-320.
- (4) Bunney, B. S. and Agahajanian, G. K., 1976, The Precise localization of nigral afferents, in the rat as determined by a retrograde tracing technique. *Brain Research*, 117, 423-435.
- (5) Buser, P., Pouderoux, G. and Mereaux, J., 1974, Single unit recording in the caudate nucleus during sessions with elaborate movements in the awake monkey. *Brain Research*, 71, 337-344.
- (6) Butters, N. and Rosvold, H. E., 1968, Effect of caudate and septal nuclei lesions on resistance to extinction and delayed-alternation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 65, 397-403.
- (7) Carpenter, M. B. and Peter, P., 1972, Nigrostriatal and nigrothalamic fibers in the rhesus monkey. *Journal of Comparative neurology*, 144, 93-116.
- (8) Carpenter, M. B., 1982, Core text of neuroanatomy. 249-250, 廣川書店, 東京. Deanwyler, S. A., Hirasuna, N. and Wyers 1974 Caudate stimulation and behavioral inhibition in the rat. 1974, *Brain Research*, 75, 59-70.
- (9) DeLong. M. R., 1972, Activity of basal ganglia neurons during movement.

- Brain Research*, 40, 127-135.
- (10) Delong, M. R. and Strick, P. 1974 Relation of basal ganglia, cerebellum and motor cortex units to ramp and ballistic limb movements. *Brain Research*, 71, 327-335.
 - (11) Divac, I. and Öberg, R. G. E., 1979, "Cognitive" function of the neostriatum In Divac, I. and Öberg R. G. E. (eds.) *The Neostriatum*, Pergamon, Oxford.
 - (12) Fibiger, H. C. and Phillips, A. G., 1976, Retrograde amnesia after electrical stimulation of the substantia nigra : Mediation by the dopaminergic nigro-neostriatal bundle. *Brain Research*, 116, 23-33.
 - (13) Graybiel A. M. and Ragsdale, C. W., 1979, Fiber connections of the basal ganglia. *Progress in Brain Research*, 51, 239-283.
 - (14) Green, R. H., Beatty, W. W. and Schwartzbaum, J. S., 1967, Comparative effects of septo-hippocampal and caudate lesions on avoidance behavior in rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 64, 444-452.
 - (15) Hannon, R. and Bader, A., 1974, A comparison of frontal pole, anterior median and caudate nucleus lesion in the rat. *Physiology and Behavior*, 13, 513-521.
 - (16) 彦坂興秀, 1985, 大脳基底核の機能, II. 科学, 55, 756-765.
 - (17) Hikosaka, O. and Sakamoto, M. 1986, Cell activity in monkey caudate nucleus preceding saccadic eye movements. *Experimental Brain Research*, 63, 659-662.
 - (18) 岩崎庸男・平賀義裕, 1982, 動物の空間記憶とその中枢メカニズム (その2), 筑波大学心理学研究, 4, 41-48.
 - (19) Kemp, J. M. and Powell, T. P. S., 1970, The cortico-striate projection in the monkey. *Brain Research*, 93, 525-546.
 - (20) Kirkby, R. J., 1978, Dorsal but not ventral of the caudate disrupt maze learning in the rat. *Physiology and Behavior*, 20, 669-671.
 - (21) Kirkby, J. M., 1969, Caudate nucleus lesions and perseverative behavior. *Physiology and Behavior*, 4, 451-454.
 - (22) Leversey, P. J. 194 Muter, V., 1976, Functional differentiation within the neostriatum of the rat using electrical stimulation during discrimination learning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 90, 203-211.
 - (23) Masuda, Y. and Iwasaki, T., 1984, Effects of caudate lesions on radial maze behavior, *Japanese Psychological Research*, 26, 42-49.

- (24) 益田良子, 1982, 空間記憶に及ぼす尾状核損傷の効果——照明条件による検討——, 日本動物心理学会第42回大会発表。
- (25) 益田良子, 1983, ラットの放射状迷路課題の獲得に及ぼす尾状核および海馬損傷の効果, 日本心理学会第47回大会発表論集。
- (26) 益田良子, 1984, ラットの尾状核および海馬損傷の放射状迷路における左右弁別に及ぼす効果, 日本動物心理学会第44回大会発表。
- (27) 益田良子, 1985, ラットの参照記憶と作業記憶に及ぼす尾状核損傷の効果, 日本動物心理学会第45回大会発表。
- (28) Mitchell, J. A., 1985, Response-reinforcer association after caudateputam lesions in the rat : Spatial discrimination and overshadowing-potential effects in instrumental learning. *Behavioral Neuroscience*, 99, 1074-1088.
- (29) Mitcham, J. C. and Thomas, R. K. Jr., 1972, Effects of substantia nigra and caudate lesions on avoidance learning in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 81, 101-107.
- (30) 水野美邦, 1984, 病候「パーキンソン病」pp. 99-102, 星和書店, 東京。
- (31) Neil, D. M. and Grossman, S. P., 1970, Behavioral effects of lesions or cholinergic blockade of the dorsal and ventral caudate of rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 71, 311-317.
- (32) Neil, D. M., Ross, J. F. and Grossman, S. P., 1974, Comparison of the effects of frontal, striatal, and septal lesions in paradigms thought to measure incentive modulation or behavioral inhibition. *Physiology and Behavior*, 13, 297-305.
- (33) Olton, D. S., 1978, Characteristics of spatial memory, In Stewart, H. H., Fowler, H. and Honig, W. K. (eds.) *Cognitive Processes in animal behavior*, Hillsdale, N. J. ; Erlbaum.
- (34) Pasik, P., Pasik, T. and DiFiglia, M., 1979, The internal organization of the neostriatum in mammals. In Divac, I. and Öberg, R. G. E. (eds.) *The Neostriatum*, pp. 5-36, Pergamon Press, Oxford.
- (35) Peeke, H. V. S., and Herz, M. J., 1971, Caudate nucleus stimulation retroactively impairs complex maze learning in the rat. *Science*, 173, 80-82.
- (36) Prado-alcala, R. A., Samblancat, F. S. and Herrera, M. S., 1985, Injection of atropin impairs the acquisition and maintenance of passive avoidance. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 22, 243-247.
- (37) Potegal, M., 1972, The caudate nucleus egocentric localization system. *Acta*

- Neurobiologiae Experimentalis*, 32, 479-494.
- (38) Rolls, E. T., Thorpe, S. J., Roper-Hall, A., Puerto, A. and Perrett, D., 1979, Activity of neurones in the neostriatum and related structures in the alert animal. In Divac, I and Öberg, R. G. E. (eds.) *The Neostriatum*, pp. 163-182, Pergamon Press, Oxford.
- (39) Rolls, E. T. and Maddison, S. P., 1983, Responses of striatal neurons in the behaving monkey, 1. Head of caudate nucleus. *Behavioural Brain Research*, 7, 179-210.
- (40) Rosvold, H. E., Mishkin, M. and Szwarcbart, M. K., 1958, Effects of subcortical lesions in monkeys on visual-discrimination and single-alternation performance. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 51, 437-444.
- (41) Routtenberg, A. and Holzman, N., 1973, Memory disruption by electrical stimulation of substantia nigra, pars compacta. *Science*, 181, 83-86.
- (42) Sato, M., Itoh, K. and Mizuno, N., 1979, Distribution of thalamo-caudal neurons in cat as demonstrated by horseradish peroxidase. *Experimental Brain Research*, 34, 143-153.
- (43) Schmaltz, L. W. and Isaacson, R. L., 1968, Effects of caudate and frontal lesions on retention and relearning of a DRL schedule. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 65, 343-348.
- (44) Studelska, D. R. and Beatty, W. W., 1978, Open-Field and avoidance behavior after neostriatal lesions in male and female rats. *Journal of Comparative Physiological and Psychology*, 92, 297-311.
- (45) Szabo, J., 1962, Topical distribution of the striatal efferents in monkey. *Experimental Neurology*, 5, 21-36.
- (46) Thompson, R. and Young, S., 1982, Retention of individual spatial reversal problem in rats with nigral, caudal, and reticular formation lesions. *Behavioral and Neural Biology*, 34, 98-103.
- (47) 植木彰・吉田充男, 1985, 基底核の構造と働き, *Clinical Neuroscience*, 3, 14-19.
- (48) Veening, J. G., Cornelissen, F. M. and Lieven, P. A. J. M., 1980, The topical organization of the afferents to the caudoputamen of rat. A horseradish peroxidase study. *Neuroscience*, 5, 1253-1268.
- (49) Webster, K. E., 1961, Cortico-striate interrelation in the albino rat. *Journal of Anatomy*, 95, 532-544.

- (50) Webster, K. E., 1979, Some aspects of the comparative study of the corpus striatum. In Divac, I. and Öberg, R. G. E. *The Neostriatum*, pp. 107-126, Pergamon Press, Oxford.
- (51) Winocur, G. and Mills, J. A., 1969, Effects of lesions on avoidance behavior in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 68, 552-557.
- (52) Winocur, G., 1980, The hippocampus and cue utilization. *Physiological Psychology*, 8, 280-288.
- (53) Winocur, G., 1974, Functional dissociation with the caudate nucleus of rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 86, 432-439.
- (54) Wyers, E. J., Peeke, H. V., Williston, J. S. and Herz, M. J., 1968, Retrograde impairment of passive avoidance by stimulation of the caudate nucleus. *Experimental Neurology*, 22, 350-366.
- (55) Wyers, E. J. and Deadwyler, S. A., 1971, Duration and nature of amnesia produced by stimulation of caudate nucleus. *Physiology and Behavior*, 6, 97-103.
- (56) 柳沢信夫, Parkinson 病の病体生理, 1985, *Clinical Neuroscience*, 3, 26-29.
- (57) Zornetzer, S. F. and Chronister, R. B., 1973, Neuroanatomical localization of memory disruption ; Relationship between brain structure and learning task. *Physiology and Behavior*, 10, 747-750.