Tsukuba Psychological Research
1998, **20**, 1-7

嗅周皮質の学習・記憶機能に関する研究の動向

筑波大学大学院(博)心理学研究科　安部　博史

筑波大学心理学系　岩崎　庸男

Functional roles of the perirhinal cortex on learning and memory: A review

Hiroshi Abe and Tsuneo Iwasaki *(Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305-8572, Japan)*

Recent research has focussed the role of the hippocampus and surrounding cortical regions on learning and memory. A convergence of findings from lesion, electrophysiological, and neuroanatomical studies has revealed that the perirhinal cortex within the hippocampus and surrounding cortical regions has a critical role in non-spatial recognition memory in all modalities. More recent data suggests that the perirhinal cortex might also contribute to spatial memory. The present paper reviews current advances in our understanding of the neuroanatomy, electrophysiology and behavioral functions of the perirhinal cortex in monkeys and rats.

Key words: perirhinal cortex, hippocampus, learning, memory, monkeys, rats.

Scoville & Milner(1957)は，てんかん発作の治療として行われた両側側頭葉内側面の切除後に，患者が事実や出来事についての新しい記憶に障害を示すことを報告した．その後，このような記憶は宣言的(陳述的)記憶と呼ばれる記憶の範疇に分類され，海馬(歯状回・CA1・CA2・CA3・CA4・海馬台複合)とその周辺領域である嗅周皮質(perirhinal cortex)，嗅内皮質(entorhinal cortex)や後部海馬傍回(parahippocampal cortex)がこの記憶に重要な役割を果たしていることが明らかになった．当初，海馬や扁桃体がこの記憶の神経基盤として最も重視されてきたが，現在サルやラットを用いた動物実験により，嗅周皮質や嗅内皮質，後部海馬傍回などの周辺皮質の役割の重要性に注目が寄せられるようになってきている．なかでも，嗅周皮質の果たす記憶機能は，その神経解剖学的研究や，電気生理学的研究，損傷法を用いた行動学的研究の各方面から特に注目を集めている．本稿では，まず，サルとラットにおける嗅周皮質の神経解剖学的知見を概観した後，電気生理学的手法や，損傷法によって明らかにされている嗅周皮質の記憶に果たす役割について概観する．

1．嗅周皮質の解剖

1.1．嗅周皮質の位置

サルやラットにおいて，嗅周皮質は細胞構築学的に異なる，Broadmanの35野と36野より成る．サルの脳において，嗅周皮質は側頭葉の腹内側面に存在する嗅溝の吻尾の全長に対して外側に接している．35野は，嗅溝の基底部や外側壁に主として位置する非顆粒皮質の細い帯状の領域である(Suzuki & Amaral, 1994a)．また，36野は，35野に対して外側に位置する顆粒皮質の太い帯状の領域であり，これより外側には，視覚連合野である下側頭皮質のTE野が存在する．さらに，細胞構築学的事実や神経線維の結合様式に基づいて，Suzuki & Amaral (1994a)は，側頭極の内側の半分(Von Bonin & Bailey, 1947によるTG野)を36野の中に含めている．

ラットの嗅周皮質は，現在文献によって様々に異なり確定していない(Burwell, Caballero, Witter & Amaral, 1994; Paxinos & Watson, 1986; Swanson,

1992)が，例えばBurwell, Witter, & Amaral(1995)は，脳の外側に存在する嗅溝の後部とこれに対して背側に存在する領域を嗅周皮質としている．サルの場合と同様に，腹側では嗅内皮質と接しており，背側では，側頭連合野であるTE野と接している．嗅周皮質の尾部は，サルにおいては後部海馬傍回(TH野・TF野; Von Bonin & Bailey, 1947)と接しており，ラットにおいてはそれと類似の神経線維の投射様式をもつ嗅後皮質(postrhinal cortex)と接している．

ラットとサルの嗅周皮質の間での明白な違いは，ラットにおいては，嗅周皮質が嗅溝の尾側部分のみを占めているのに対して，サルでは，嗅溝のすべての吻尾の範囲と境界を持つことである．それでもなお二つの種において，これらの領域の空間的位置関係は共通している．すなわち，嗅内皮質と嗅周皮質は，ラットでは腹背側の平面上に互いに隣接し，サルでは内外側の平面上に互いに隣接している．

1.2．嗅周皮質の神経線維連絡

サルにおいては，嗅周皮質が海馬や扁桃体だけでなく，大脳新皮質の様々な領域と密接かつ相互な線維連絡をもっていることが明らかにされている(Suzuki & Amaral, 1994a, 1994b)．一方，ラットの嗅周皮質についての神経解剖学的知見はいまだ少ないが，最近，サルと同様の線維連絡の様式が存在することが報告されるようになってきている(Burwell et al., 1995; Deacon, Eichenbaum, Rosenberg, & Eckmann, 1983; Naber, Caballerobleda, Jorritsmabyham, & Witter, 1997)．

サルとラットの嗅周皮質における神経線維の投射様式を整理してみると，記憶機能と関連して注目すべき特徴を二つ挙げることができる．それは，嗅周皮質が，①大脳新皮質の様々な領域から線維入力を受けていること，②嗅内皮質を介して海馬と相互な線維連絡を持つことである．

嗅周皮質への皮質性入力は，視覚，体性感覚，聴覚，嗅覚などの様々な感覚様相を扱う各感覚野や連合皮質からのものである(Burwell et al., 1995; Suzuki & Amaral, 1994a; Van Hoesen & Pandya, 1975)．サルにおいては，特に下部側頭領域を構成している視覚連合野のTE野と吻側TEO野からの入力が顕著である(Saleem & Tanaka, 1996; Suzuki & Amaral, 1994a)．これら側頭連合野は，視対象の認知に重要な役割を果たしていると考えられている(Gross, 1973)ことから，嗅周皮質が視対象についての情報の処理に密接に関与していることが示唆される．一方，ラットでは視覚関連領域からの入力はサルに比べると弱く，体性感覚野，聴覚野，嗅覚野などから等しい入力を受けている(Burwell et al., 1995)．

嗅周皮質・海馬間の神経線維連絡を調べた研究では，嗅周皮質が海馬のCA1と直接の線維連絡を持つ(Suzuki & Amaral, 1990; Yukie, 1993)他に，嗅内皮質を介し海馬と密接な線維連絡を持つことが明らかにされている．Insausti, Amaral, & Cowan (1987)は，逆行性標識法を用いて，マカクサルの嗅内皮質に対する皮質入力の全範囲を決定した．そこで彼等は，嗅周皮質と，後部海馬傍回(TF野・TH野)から嗅内皮質への入力が，嗅内皮質への全皮質入力の約3分の2を占めていることを示した．また，嗅内皮質と，嗅周皮質・後部海馬傍回間の投射関係が相互的であり，かつ，嗅内皮質内において，嗅周皮質と後部海馬傍回のそれぞれと連絡している領域が互いに異なっていることも明らかにされている(Suzuki & Amaral, 1994b)．海馬へ送られる皮質入力の大部分が，この嗅内皮質を介して伝えられることから，海馬における嗅周皮質からの情報の重要性が推測される．

以上の様に，嗅周皮質は新皮質からの様々な感覚情報を受け，海馬と情報をやり取りすることで学習・記憶機能を実現していることが推測される．上述した線維連絡の他に，嗅周皮質は，後部海馬傍回(ラットでは嗅後皮質)と相互な線維連絡を持っている．嗅周皮質は，対象の認知に関与している新皮質からの入力は強いものの，空間の認知に関与していると考えられている頭頂連合野や，前頭連合野からの新皮質入力が極めて弱い．それとは対照的に，後部海馬傍回は対象の認知に関与している側頭連合野からの入力は弱く，空間の認知に関与している新皮質からの入力が強い(Burwell et al., 1995; Suzuki & Amaral, 1994a)．嗅周皮質が，その後部海馬傍回や海馬と線維連絡をもつことから，嗅周皮質も空間属性の処理に何らかの関与をしていることが考えられる．

2．嗅周皮質ニューロンの生理学的特徴

嗅周皮質が，様々な感覚野からの入力を受けているという神経解剖学的特徴と一致して，嗅周皮質のニューロンが，視覚，体性感覚，聴覚刺激またはその組み合わせに応答することが麻酔下のサルで報告されている(Desimone & Gross, 1979)．また無麻酔下のサルにおいても，嗅周皮質ニューロンが下部側頭葉のTE野のニューロンと同様の視覚反応特性を示すことが明らかにされている(Nakamura, Matsumoto, Mikami, & Kubota, 1994)．ラットにおいても，嗅周皮質に視覚刺激応答性のニューロンが存

在していることが報告されている(Zhu, Brown, & Aggleton, 1995).

嗅周皮質ニューロンが持つこれらの感覚応答特性に加えて，記憶機能に関連していると考えられる応答特性を備えたニューロンも見い出されている．典型的には，これらのニューロンはより新奇な刺激に対して応答するという特性を持つ．さらに，このようなニューロンは，提示刺激が新奇性を失ってくるにつれて刺激選択的な反応を減弱させる(Fahy, Riches, & Brown, 1993; Li, Miller, & Desimone, 1993; Sobotka & Ringo, 1993)．このような刺激の反復提示による応答性の減少は，最長24時間間隔の反復提示によっても生じることが示されている(Fahy et al., 1993)．同様の応答特性をもつニューロンは，麻酔下または無麻酔下のラットの嗅周皮質においても見い出されている(Young, Otto, Fox, & Eichenbaum, 1997; Zhu & Brown, 1995; Zhu, Brown, & Aggleton, 1995)．このような応答特性をもつニューロンは，新奇刺激と以前に現われた刺激の弁別を要求する遅延非見本合わせ課題(再認記憶課題)の解決において中心的な役割を果たしていると推測される．

3．学習・記憶における嗅周皮質の役割

海馬とその周辺領域が記憶過程に密接に関与しているということが，いまや一般的に受け入れられている．しかしながら，これらの領域に含まれる個々の構造が，記憶機能に対してどのような役割を果たしているかはいまだ明らかにされていない．動物を用いた実験では，記憶における海馬やその周辺領域の果たしている役割が，遅延非見本合わせ課題(再認記憶課題)においてテストされ，その重要性が強調されてきた．同課題では，動物は様々に異なる遅延間隔で，実験の1試行のみに対して有効であるような特定の項目を覚えることが要求される．物体を用いた遅延非見本合わせ課題では，まずサルの前方にあけられた3つの穴の中央の穴の上に置いた刺激物体をサルに提示する．その物体を移動して穴の中に入っている報酬を取らせ，一定の遅延時間後，同じ物体およびそれとは異なる新奇物体をそれぞれ左右の穴の上におく．サルは新奇物体を選ぶと，その下の穴の中に入っている報酬を得られるのである．この課題では，サルは新奇な物体と直前に見た物体を識別することを要求されることから，視対象の再認記憶を評価する課題と考えられている．

サルを用いた研究では，統制群はこの課題をかなり速く獲得し，そして数分の遅延間隔があっても良い成績で遂行することができた．遅延非見本合わせ課題は，記憶機能に対する脳損傷の効果を評価するのに特に感度の良いテストと考えられており，ヒトの海馬，およびその周辺領域損傷の場合に対しても十分適用が可能であるということが証明されている(Squire, Zola-Morgan, & Chen, 1988)．

また，遅延非見本合わせ課題は，海馬とその周辺領域に含まれる様々な構造が再認記憶に対して相対的にどのようにかかわっているのかということを決定するときに有効である．サルやラットの海馬，またはその周辺領域や扁桃体を損傷すると，統制群に比較して，遅延非見本合わせ課題の学習に障害が見られることや，見本刺激の忘却が著しく促進されることが報告されている(Eacott, Gaffan, & Murray, 1994; Meunier, Bachevalier, Mishkin, & Murray, 1993; Mumby & Pinel, 1994; Gaffan, 1995; Murray & Mishkin, 1986; Zola-Morgan, Squire, Amaral, & Suzuki, 1989; Suzuki, Zola-Morgan, Squire, & Amaral, 1993; Zola-Morgan, Squire, Clower, & Rempel, 1993)．しかし，現在イボテン酸の注入によるサルの扁桃体および海馬に限局した損傷では，記憶障害が認められない(O'Boyle Jr., Murray, & Mishkin, 1993)ことや，ラットにおいてもサルの遅延非見本合わせ課題を模した課題において海馬と扁桃体の同時損傷群と統制群のテスト成績の間に，それほど差がないことも明らかにされている(Mumby, Wood, & Pinel, 1992)．一方，海馬の周辺領域である嗅周皮質や後部海馬傍回に対して両側性の損傷をもつサルは，海馬のみを損傷されたサルよりも，遅延非見本合わせ課題においてより重い障害を示すことが明らかにされている(Gaffan & Murray, 1992; Murray & Mishkin, 1984; Zola-Morgan, et al., 1989; Zola-Morgan et al., 1993)．

ラットにおいては，遅延非見本合わせ課題を用いた損傷実験の数がサルに比較すると少ない．しかし，海馬と扁桃体を同時損傷したラットに物体を用いた遅延非見本合わせ課題を課した実験で，最も大きな障害を示した動物が嗅内皮質や嗅周皮質に意図していない損傷を受けていた動物であったことが報告されている(Mumby et al., 1992)．これらの結果は，遅延非見本合わせ課題において適切に遂行するために必要とされるある特定の項目の短期間の貯蔵は，海馬の周辺皮質である嗅周皮質，嗅内皮質，後部海馬傍回などの領域に依存しているということを示唆している．

サルにおいて，海馬の周辺皮質の中でも特に嗅周皮質の損傷が他のどの構造の損傷よりも，遅延非見本合わせ課題または遅延見本合わせ課題において重篤な障害をもたらすことが知られている(Gaffan,

1995; Meunier et al., 1993). 嗅内皮質の損傷では，同課題において障害がみられるものの嗅周皮質ほどの障害は現れない(Meunier et al., 1993; Ramus et al., 1994). また，後部海馬傍回の損傷でも障害は現われない(Ramus, Zola-Morgan, & Squire, 1994). ラットにおいては，嗅周皮質と嗅内皮質を同時損傷した場合，統制群や，扁桃体損傷群，海馬と扁桃体の同時損傷群よりも，物体を用いた遅延非見本合わせ課題の遅延テストにおいて有意に成績が悪いことが報告されている(Mumby & Pinel, 1994). ラットにおいて物体を用いた遅延非見本合わせ課題における嗅周皮質単独損傷の効果はいまだ明らかにされていない. しかし，遅延非見本合わせ課題とほぼ同様の課題である自発的視対象再認記憶課題では，嗅周皮質の単独損傷で障害が現われることが示されている(Ennaceur, Neave, & Aggleton, 1995).

サルにおいては，主に視覚刺激を用いて再認記憶課題における嗅周皮質損傷の効果についての研究が行われてきたが，同様の記憶障害は視覚に限るものではない. 例えば，嗅周皮質を含む損傷がサルにおける触覚情報についての再認記憶を障害する(Suzuki et al., 1993)ことや，ラットにおいても嗅覚情報についての再認記憶を障害することが報告されている(Otto & Eichenbaum, 1992). さらに，このような様々な感覚情報についての再認記憶に限らず，近年，空間位置についての再認記憶についても嗅周皮質の損傷が同様の障害をもたらすことを示す知見が増えてきている.

ラットの空間的な記憶を評価する課題としては，放射状迷路学習課題，モリス型水迷路学習課題，T字型迷路学習課題などがある. 嗅周皮質を含む損傷の場合，T字型迷路やモリス型水迷路を用いた空間位置の遅延非見本合わせ課題において，遅延依存性の障害がみられることが明らかにされている. Wiig & Bilkey(1994)は，嗅周皮質に両側性の電気損傷をもつラットを遅延非見本あわせ課題の空間版でテストし，損傷を持つ被験体が同課題の獲得においては正常であるが，遅延依存性の遂行障害を示すことを明らかにした. また，Nagahara, Otto, & Gallagher (1995)は，嗅内皮質と嗅周皮質の同時損傷により，モリス型水迷路を用いた空間位置の再認記憶課題において遅延依存性の障害がみられることを報告している. しかし，これらの実験で示された障害の程度は，物体を用いた遅延非見本合わせ課題のときに見られた障害の程度(Mumby & Pinel, 1994; Otto & Eichenbaum, 1992)と比較すると小さい. また，嗅周皮質損傷が空間的再認記憶課題における障害をもたらさないという知見も存在している. 例えば，Ennaceur et al.(1995)は，NMDAの局所注入によって嗅周皮質を損傷されたラットが，T字型迷路を用いた遅延非見本合わせ課題で障害を示さないことを報告している. さらに，嗅周皮質と嗅内皮質，TE野の同時損傷が視覚刺激を用いた非空間的再認記憶課題でのパフォーマンスを障害するものの，T字型迷路を用いた空間的遅延非見本合わせ課題でのパフォーマンスを障害しないことが報告されている(Aggleton, Keen, Warburton, & Bussey, 1997). 現在のところ，嗅周皮質が空間的な再認記憶に関与しているかどうかについて吟味した研究は少なく，今後の検討が待たれる.

4. 嗅周皮質と海馬の記憶機能

嗅周皮質は，いまや大脳新皮質からの情報を海馬に転送する単なる経路として存在するのではなく，嗅内皮質や後部海馬傍回(ラットでは嗅後皮質)などの海馬周辺領域とともに一時的な記憶バッファーとして働き，遅延期間中に各々の試行に特異的な情報を保持するという役割を果たしていると考えられている(Eichenbaum, Otto, & Choen, 1994; 西条, 1995; Suzuki, 1996). そして，この保持されている情報が海馬に運ばれ，個々の情報が関係づけのような高次の処理を受ける(Eichenbaum et al., 1994; Sutherland & Rudy, 1989). この二つの段階，すなわち個々の刺激情報の一時的な記憶とそれらの記憶の関係づけこそが海馬とその周辺領域が果たす記憶機能を構成しているのである. 当然，海馬で関係づけされた記憶はその周辺領域での個々の刺激の一時的な記憶なくしてはありえないが，個々の刺激の一時的な記憶は海馬での関係づけされた記憶がなくとも成立する. それゆえ嗅周皮質等の海馬周辺領域の損傷が個々の刺激の一時的な記憶(例えば視対象の遅延非見本合わせ課題で要求される記憶)だけでなく，海馬の機能である記憶の関係づけ(例えば空間は，多数の環境刺激の位置関係として記憶される)までも障害してしまうと考えられる. 一方，海馬の損傷は関係づけされた記憶だけを障害し，視対象の遅延非見本合わせ課題は障害しない.

海馬の周辺領域である嗅周皮質，嗅内皮質，後部海馬傍回で単一ニューロン活動を記録した研究によれば，遅延非見本合わせ課題の遅延時間中に新奇刺激の提示に選択的に応答するニューロンが存在することがサルで示されている(Fuster & Jervey, 1981). 一方，海馬ニューロンはそのような特性をもたず(Brown, Wilson, & Riches, 1987)，むしろそれらの刺激の組み合わせに応答していることが，サル(Rolls, Miyashita, & Cahusac, 1989)や

ラット(Otto & Eichenbaum, 1992)でも示されており，上の仮説を支持している．

5．まとめ

海馬とその周辺領域が，記憶に密接に関与していることがよく知られている．それらの領域の中でも特に嗅周皮質は，様々な感覚様相についての非空間的な再認記憶に密接に関与していることが損傷実験や電気生理学的研究によって明らかにされてきている．また，それを支持するように神経解剖学的知見は，嗅周皮質が様々な感覚野や記憶に関連した領域と線維連絡を持つことを示している．さらに，嗅周皮質は，空間的な記憶と密接な関係がある海馬や後部海馬傍回と線維連絡をもつことが明らかにされており，嗅周皮質の空間的な記憶への関与も示唆されている．しかし，空間的な再認記憶課題における嗅周皮質損傷の効果については未だ統一した見解がなく，嗅周皮質の空間的な記憶への関与を決定づけるには不十分である．また，嗅周皮質の機能を考える上で，海馬やその周辺領域との関連について無視することはできない．嗅周皮質を含む海馬周辺領域と海馬との間の機能的な関係についての研究は増加の傾向にあり，今後の詳細な検討が待たれるところである．

引　用　文　献

Aggleton, J.P.J., Keen, S., Warburton, E.C., & Bussey, T.J. 1997 Extensive cytoxic lesions involving both the rhinal cortices and area TE impair recognition but spare spatial alternation in the rat. *Brain Research Bulletin*, **43**, 279-287.

Brown, M.W., Wilson, F.A.W., & Riches, I.P. 1987 Neuronal evidence that inferomedial temporal cortex is more important than hippocampus in certain processes underlying recognition memory. *Brain Research*, **409**, 158-162.

Burwell, R.D., Caballero, M., Witter, M.P., & Amaral, D.G. 1994 A PHA-L study of the perirhinal projection to the thalamus in the rat. *Society for Neuroscience Abstruct*, **20**, 1445.

Burwell, R.D., Witter, M.P., & Amaral, D.G. 1995 Perirhinal and postrhinal cortices of the rat: a review of the neuroanatomical literature and comparison with findings from the monkey brain. *Hippocampus*, **5**, 390-408.

Deacon, T.W., Eichenbaum, H., Rosenberg, P., & Eckmann, K.W. 1983 Afferent connections of the perirhinal cortex in the rat. *The Journal of Comparative Neurology*, **220**, 168-190.

Desimone, R., & Gross, C.G. 1979 Visual area in the temporal cortex of the macaque. *Brain Research*, **178**, 363-380.

Eacott, M.J., Gaffan, D., & Murray, E.A. 1994 Preserved recognition memory for small sets, and impaired stimulus identification for large sets, following rhinal cortex ablations in monkeys. *European Journal of Neuroscience*, **6**, 1466-1478.

Eichenbaum, H., Otto, T., & Cohen, N.J. 1994 Two functional components of the hippocampal memory system. *Behavioral and Brain sciences*, **17**, 449-518.

Ennaceur, A., Neave, N., & Aggleton, J.P. 1996 Neurotoxic lesions of the perirhinal cortex do not mimic the behavioural effects of fornix transection in the rat. *Behavioural Brain Research*, **80**, 9-25.

Fahy, F.L., Riches, I.P., & Brown, M.W. 1993 Neuronal activity related to visual recognition memory: long-term memory and the encoding of recency and familiarity information in the primate anterior and medial inferior temporal and rhinal cortex. *Experimental Brain Research*, **96**, 457-472.

Fuster, J.M., & Jervey, J.P. 1981 Inferotemporal neurons distinguish and retain behaviourally relevant features of visual stimuli. *Science*, **219**, 952-955.

Gaffan, D. 1995 Dissociated effects of perirhinal cortex ablation, fornix transection and amygdalectomy: evidence for multiple memory systems in the primate temporal lobe. *Experimental Brain Research*, **99**, 411-422.

Gaffan, D., & Murray, E.A. 1992 Monkeys (*Macaca fascicularis*) with rhinal cortex ablations succeed in object discrimination learning despite 24-hr intertrial intervals and fail at matching to sample despite double sample presentaions. *Behavioral Neuroscience*, **106**, 30-38.

Gross, C.G. 1973 Visual functions of inferotemporal cortex. In R. Jung (Ed.), *Handbook of Sensory Physiology*. Vol. 7. *Central Processing of Visual Information*. Berlin: Springer-Verlag.

Insauti, R., Amaral, D.G., & Cowan, W.M. 1987 The entorhinal cortex area of monkey: I. Cortical afferent. *The Journal of Comparative Neurology*, **264**, 356-397.

Li, L., Miller, E.K., & Desimone, R. 1993 The representation of stimulus familiarity in anterior inferior temporal cortex. *Journal of Neurophysiolology*, **69**, 1918-1929.

Meunier, M., Bachevalier, J., Mishkin, M. & Murray, E.A. 1993 Effects on visual recognition of combined and separate ablations of the entorhinal and perirhinal cortex in rhesus monkeys. *The Journal of Neuroscience*, **13**, 5418-5432.

Mumby, D.G., & Pinel, J.P.J. 1994 Rhinal cortex lesions and object recognition in rats. *Behavioral Neuroscience*, **108**, 11-18.

Mumby, D.G., Wood, E. R., & Pinel, J.P.J. 1992 Object-recognition memory is only mildly impaired in rats with lesions of the hippocampus and amygdala. *Psychobiology*, **20**, 18-27.

Murray, E.A., & Mishkin, M. 1984 Severe tactual as well as visual memory deficits follow combined removal of the amygdala and hippocampus in monkeys. *The Journal of Neuroscience*, **4**, 2565-2580.

Murray, E.A., & Mishkin, M. 1986 Visual recognition in monkeys following rhinal cortical ablations combined with either amygdalectomy or hippocampectomy. *The Journal of Neuroscience*, **6**, 1991-2003.

Naber, P.A., Caballerobleda, M., Jorritsmabyham, B., & Witter, M.P. 1997 Parallel input to the hippocampal memory system through peri- and postrhinal cortices. *Neuroreport*, **8**, 2617-2621.

Nagahara, A. H., Otto, T., & Gallagher, M. 1995 Entorhinal-perirhinal lesions impair performance of rats on two versions of place learning in the Morris water maze. *Behavioral Neuroscience*, **109**, 3-9.

Nakamura, K., Matsumoto, K., Mikami, A., & Kubota, K. 1994 Visual response properties of single neurons in the temporal pole of behaving monkeys. *Journal of Neurophysiology*, **71**, 1206-1221.

西条寿夫 1995 海馬体の構造と機能. 蛋白質 核酸 酵素, **40**, 814-828.

O'Boyle, V.J., Jr., Murray, E.A., & Mishkin, M. 1993 Effects of excitotoxic amygdalo-hippocampal lesions on visual recognition in rhesus monkeys. *Society for Neuroscience Abstract*, **19**, 438.

Otto, T., & Eichenbaum, H. 1992 Complementary roles of the orbital prefrontal cortex and the perirhinal-entorhinal cortices in an odor-guided delayed-nonmatching-to-sample task. *Behavioral Neuroscience*, **106**, 762-775.

Otto, T., & Eichenbaum, H. 1992 Neuronal activity in the hippocampus during delayed non-match to sample performance in rats: evidence for hippocampal processing in recognition memory. *Hippocampus*, **2**, 323-334.

Paxinos, G., & Watson, C. 1986 *The rat brain in stereotaxic coordinates.* San Diego: Academic Press.

Ramus, S.J., Zola-Morgan, S., & Squire, L.R. 1994 Effects of lesions of perirhinal cortex or parahippocampal cortex on memory in monkeys. *Society for Neuroscience Abstruct*, **20**, 1074.

Rolls, E.T., Miyashita, Y., Cahusac, P.M.B., Kesner, R.P., Niki, H., Feigenbaum, J.D., & Bach, L. 1989 Hippocampal Neurons in the monkey with activity related to the place in which a stimulus is shown. *The Journal of Neuroscience*, **9**, 1835-1845.

Saleem, K.S., & Tanaka, K. 1996 Divergent projections from the anterior inferotemporal area TE to the perirhinal and entorhinal cortices in the macaque monkey. *The Journal of Neuroscience*, **16**, 4757-4775.

Scoville, W.B., & Milner, B. 1957 Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, **20**, 11-17.

Sobotka, S., & Ringo, J.L. 1993 Investigation of long-term recognition and association memory in unit responses from inferotemporal cortex. *Experimental Brain Research*, **96**, 28-38.

Squire, L.R., Zola-Morgan, S., & Chen, K.S. 1988 Human amnesia and animal models of amnesia: performance of amnesic patients on tests designed for the monkey. *Behavioral Neuroscience*, **102**, 210-221.

Sutherland, R.J., & Rudy, J.W. 1989 Configural association theory: The role of the hippocampal formation in learning, memory, and amnesia. *Psychobiology*, **17**, 129-144.

Suzuki, W.A., 1996 The anatomy, physiology and functions of the perirhinal cortex. *Current Opinion in Neurobiology*, **6**, 179-186.

Suzuki, W.A., & Amaral, D.G. 1990 Cortical inputs to the CA1 field of the monkey hippocampus originate from the perirhinal and parahippocampal cortex but not from area TE. *Neuroscience Letters*, **115**, 43-48.

Suzuki, W.A., & Amaral, D.G. 1994a Perirhinal and parahippocampal cortices of the macaque monkey: cortical afferents. *The Journal of Comparative Neurology*, **350**, 497-533.

Suzuki, W.A., & Amaral, D.G. 1994b Topographic organization of the reciprocal connections between the monkey entorhinal cortex and the perirhinal and parahippocampal cortices. *The Journal of Neuroscience*, **14**, 1856-1877.

Suzuki, W.A., Zola-Morgan, S., Squire, L.R., & Amaral, D.G. 1993 Lesions of the perirhinal and parahippocampal cortices in the monkey produce long-lasting memory impairment in the visual and tactual modalities. *The Journal of Neuroscience*, **13**, 2430-2451.

Swanson, L.W. 1992 *Brain maps: structure of the rat brain.* Amsterdam: Elsevier.

Von Bonin, G., & Baily, P. 1947 *The Neocortex of Macaca Mulatta.* Urbana: University of Illinois Press.

Von Hoesen, G.W., & Pandya, D.N. 1975 Some connections of the entorhinal (area 28) and perirhinal (area 35) cortices of the rhesus monkey. I. Temporal lobe afferents. *Brain Research*, **95**, 1-24.

Wiig, K.A., & Bilkey, D.K. 1994 Perirhinal cortex lesions in rats disrupt performance in a spatial DNMS task. *Neuroreport*, **5**, 1405-1408.

Young, B.J., Otto, T., Fox, G.D., & Eichenbaum, H. 1997 Memory representation within the parahippocampal region. *The Journal of Neuroscience*, **17**, 5183-5195.

Yukie, M. 1993 Organization of the hippocampal projections to the parahippocampal and inferotemporal cortices in the macaque monkey. *Society for Neuroscience Abstract*, **19**, 357.

Zhu, X.O., & Brown, M.W. 1995 Changes in neuronal activity related to the repetition and relative familiarity of visual stimuli in rhinal and adjacent cortex of the anaesthetised rat. *Brain Research*, **689**, 101-110.

Zhu, X.O., Brown, M.W., & Aggleton, J.P.J. 1995 Neuronal signaling of information important to visual recognition memory in rat rhinal and neighbouring cortices. *European Journal of Neuroscience*, **7**, 753-765.

Zola-Morgan, S., Squire, L.R., Amaral, D.G., & Suzuki, W.A. 1989 Lesions of perirhinal and parahippocampal cortex that spare the amygdala and hippocampal formation produce severe memory impairment. *The Journal of Neuroscience*, **9**, 4355-4370.

Zola-Morgan, S., Squire, L.R., Clower, R.P., & Rampel, N.L. 1993 Damage to the perirhinal cortex exacerbates memory impairment following lesions to the hippocampal formation. *The Journal of Neuroscience*, **13**, 251-265.

－1997. 9. 30 受稿－