

## 下側頭葉皮質

### 細胞とコラム

藤田一郎

「見ているものが何であるか」を知るために必要な視覚経路の最終ステップである下側頭葉皮質 T E 野では、似た物体特徴に応答する細胞が皮質表面から底に向かって縦に並び、平均幅 0.4~0.5 mm の機能的コラム構造を形成している。一側の T E 野には、1300~2000 のコラムが存在するが、似た図形特徴に反応するコラムが複数存在し、異なった種類のコラムは数百である。見ている物体の画像的特定はこれらコラムの活動の組合せにより行なわれている可能性がある。T E 野コラムの性質、機能的意義、解剖学的側面を議論する。

**Key words** 【下側頭葉皮質】【コラム構造】【視覚認識】【水平軸索】

はじめに われわれが日常行なっている何気ない行動の背景には、脳のもつすばらしい機能とそれを支える未知のメカニズムがある。かつて聞いたメロディーを耳にして当時のできごとを思い出すこと、石につまづきそうになりながらもころばずに姿勢をたてなおすこと、カクテルパーティーのざわめきの中で遠くに立つ意中の人の会話を聞き取ることなど、人間にとって何でもないことを、現在のコンピュータや機械にうまく行なわせることができない。「ものを見る」ということもそうである。

ものを見ることのどこがそんなにすばらしいのか。たくさんの例をあげることができるが、その1つに対象物の識別がある。われわれは、この世の中に満ちあふれている無数の物体や図形をひとつずつ見分け、その一方で、似たものを似たものとして分類する。1つの物体をとってみても、それを見る角度やその物体のおかれている照明条件は刻一刻と変化しており、1つの物体が網膜の上に投影する像は無限にありうる。にもかかわらず、個々の物体を問題なく同定できる。

網膜に投影された物体像が、視覚経路の神経細胞により、どう処理されているのかを調べる生理学的研究

は、その経路に沿い、網膜から始まり視床外側膝状体を経て、大脳皮質へと進んできた。HubelとWieselは1960~70年代に、一次視覚野(V1)の研究を行ない、V1細胞が方位選択性(特定の傾きをもった線分に反応する性質)をもち、さらに似た方位に応じる細胞は、皮質表面に対して垂直方向に柱(コラム)状に並んでいることを見だし、この構造を方位選択性コラムとよんだ<sup>1)</sup>。隣り合う方位選択性コラムの間には一定の関係があり、大脳皮質の表面に平行な方向に沿って、細胞の好む線分の傾きが徐々に変化していく。また、眼優位性(右眼・左眼どちらからより強く入力を受けているかという性質)を共通にする細胞はV1を表面から見ると帯状に分布しわけており、それぞれの帯の中では、皮質表面から底にいたるまで、眼優位性を共通にする細胞が並び、この構造を眼優位性コラムとよんだ<sup>2)</sup>。

一次体性感覚野<sup>2)</sup>に続いて、V1でコラム構造の証拠が得られ、さらにその後、一次運動野でも機能的コラム構造があると主張されたとき<sup>3)</sup>、機能的コラム構造は大脳皮質に一般的な構成特徴であり、コラムの機能を追求していけば大脳の動作原理に到達できるのではないかという考えが生まれた<sup>4)</sup>。しかし、その後、一次体

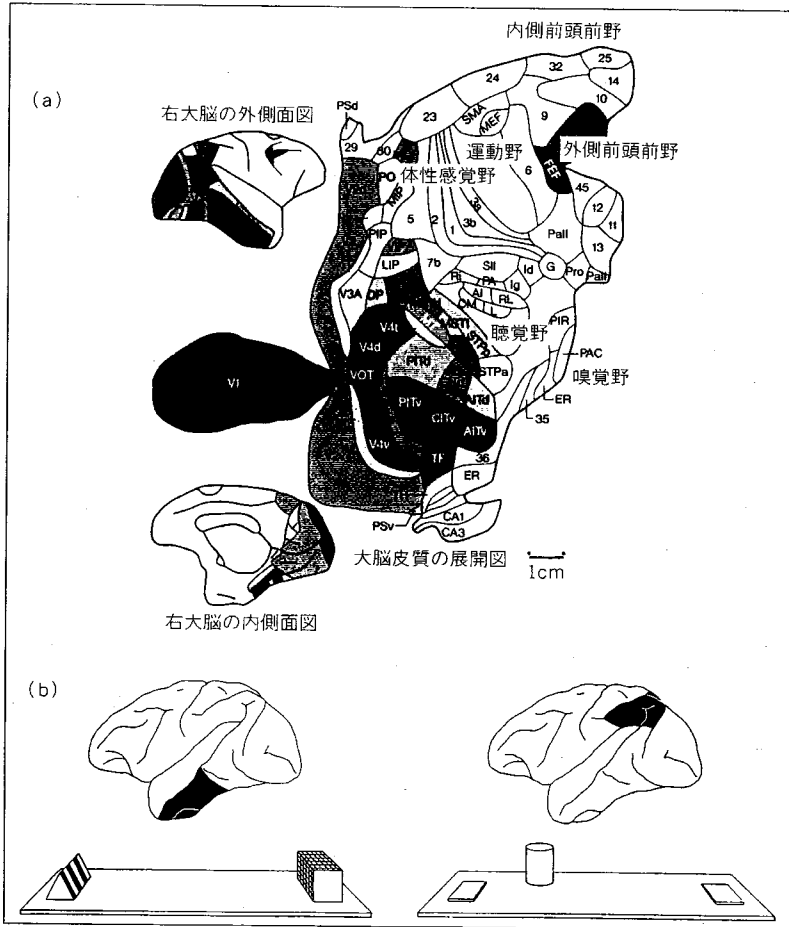


図1 (a) マカカ属サルの大脳皮質の領野区分<sup>9)</sup>。視覚関連領域にアミを施してある。V1 (一次視覚野), V2, V4, 下側頭葉皮質後半部 (PIT), 同前半部 (CIT, AIT) と進む経路が物体視経路, V1, V2, 上側頭溝の中の MT, MST, 頭頂葉の7a と進むのが空間視経路である。CIT, AIT が本文における TE 野にほぼ対応している。(b) 側頭葉と頭頂葉の機能分化を示す実験<sup>10,11)</sup>。異なった2つの物体を弁別・記憶できれば、そのどちらかの下に隠されている餌をとることができる課題 (左) と2枚の板のどちらが目印になる物体 (円筒) に距離的に近いかが判断できれば、板の下に餌を得ることができる課題 (右) をサルに訓練したのち、側頭葉を破壊すると前者の課題が、頭頂葉を破壊すると後者の課題が選択的に阻害される。

性感覚野や運動野のコラム構造の証拠には疑問や反証が生じ<sup>5,6)</sup>、またこの30年の間、連合野におけるコラム構造の証拠は得られなかった。この間、コラム構造が大脳皮質の機能構成単位になっているという考えには繰り返し批判が提出されてきている<sup>7,8)</sup>。

続く1980年代の視覚系の研究は、サルの大脳皮質のおよそ半分が視覚にかかわっており、視覚関連皮質が少なくとも30をこす異なった領域に分けられることを明らかにした<sup>9)</sup>(図1a)。これらの領域は、物体が何であるかを知る機能(物体視)に重要な役割を果たしている経路と、物体の位置関係を知るための機能(空間視)や視覚入力に基づいた運動にとって重要と考えら

れる経路の2つに大別できる<sup>10-12)</sup>。前者は物体視経路とよばれ、一次視覚野(V1)を出発し、V2, V4, 下側頭葉皮質後半部TEO(図1ではPIT)野などを経て、下側頭葉皮質前半部TE(図1のCITとAIT)野に到達する(図1a)。TE野を破壊すると、サルは形を見分けたり、数秒前に見た物体を再認識することができなくなる。このときサルは、視力障害や視野欠損を伴わず、また物体の位置関係を知ることはできる(図1b)。TE野の出力は、扁桃体などの辺縁系、尾状核・被殻などの大脳基底核、嗅周皮質・上側頭溝内皮質・前頭皮質などの他の皮質連合野に送られる。これら投射先の領域は多種感覚の入力を受けており、TE野は、視覚野としては、物体像処理の最終段階を占めている。

筆者らは、このTE野で、物体像にかかわる情報が、神経細胞によりどのように処理されているのかを問い、TE野のような高次連合野にも機能的コラム構造が存在する証拠を得た<sup>13,14)</sup>。本稿では、その

発見を軸に、TE野の細胞の性質とTE野の機能構築を述べる。記述は、マカカ属サル(以下サルとよぶ)で得られている知見に基づく。

## 1. TE野細胞の性質

TE野細胞の視覚反応性はV1など視覚経路初期段階の細胞と大きく異なる。本節では、TE野細胞の生理学的特徴を概説する<sup>15,16)</sup>。

### 1. 受容野と視野再現

視覚系の細胞は、視野の中の限られた範囲からやっ

てくる刺激に対して反応する。この空間範囲を受容野とよぶが、TE野細胞は受容野が大きい。平均直径20度ぐらいあり、細胞によっては40度からそれ以上に及ぶ(眼から57cmの距離の平面上で1cmが1度に対応する)。V1の中心視にたずさわる細胞の場合、受容野の大きさは0.2~0.5度であるから、個々のTE野細胞は圧倒的に広い範囲の情報を扱っている。TE野のほとんどの細胞の受容野が、中心視を含んでいる。このように、個々の細胞が、大きなしかも重なり合った受容野をもつことから、網膜からTEO野まで保存されていた視野再現構造は、TE野では失われている。

## 2. 刺激選択性

TE野細胞は、V1細胞を強く興奮させる線分刺激(スリット光)や特定色のスポット光などにはほとんど反応せず、ずっと複雑なある特定の物体群に対して反応する。よく知られている例では、ヒトやサルの顔に特異的に反応すると報告されている顔反応性細胞がある<sup>17,18)</sup>。しかし、多くの顔反応性細胞を含め、ある特定の物体に反応するようにみえる細胞は、その物体がもつ図形的な特徴、すなわち特定の形、色、テクスチャー、それらの組合せに応じているにすぎない<sup>13,19)</sup>。それは、以下のような方法でわかる。

まず、さまざまな2次元図形や3次元物体をさまざまな角度でサルに呈示し、細胞を興奮させる刺激を探す。麻酔条件下で、サルに数十~数百の物体を見せると、1つの細胞は、通常、その中の数個~数十個の物体に反応する<sup>13,19,20)</sup>。そこで、最も有効な刺激を、ビデオカメラで撮影し、コンピュータに送る。コンピュータグラフィックスシステムを用い、徐々に画像を単純化していき、どこまで単純化すると細胞応答が減弱または消失するかを調べる。そして、細胞の最大応答を引き起こす最も単純な図形を、その細胞の「最適」刺激と定義する(図2a)。もちろん、この世の中にあるすべての物体をサルに呈示したわけではないから、こうやって決めた図形がその細胞の真の最適刺激であるかどうかはわからない。しかし、以下に述べるように、このような操作的定義に基づいて解析を進めた結果、TE野の機能構築について重要な洞察が得られたことは、この解析法の有効性を示している。

図2bはこの方法で決めた12個のTE野細胞の最適図形特徴である。その中には、形(たとえばT字型、ドット線、星型)、色(純色、不飽和色、2色の組合せ)、テクスチャー(縞模様、ドット模様、明暗の勾配)、も

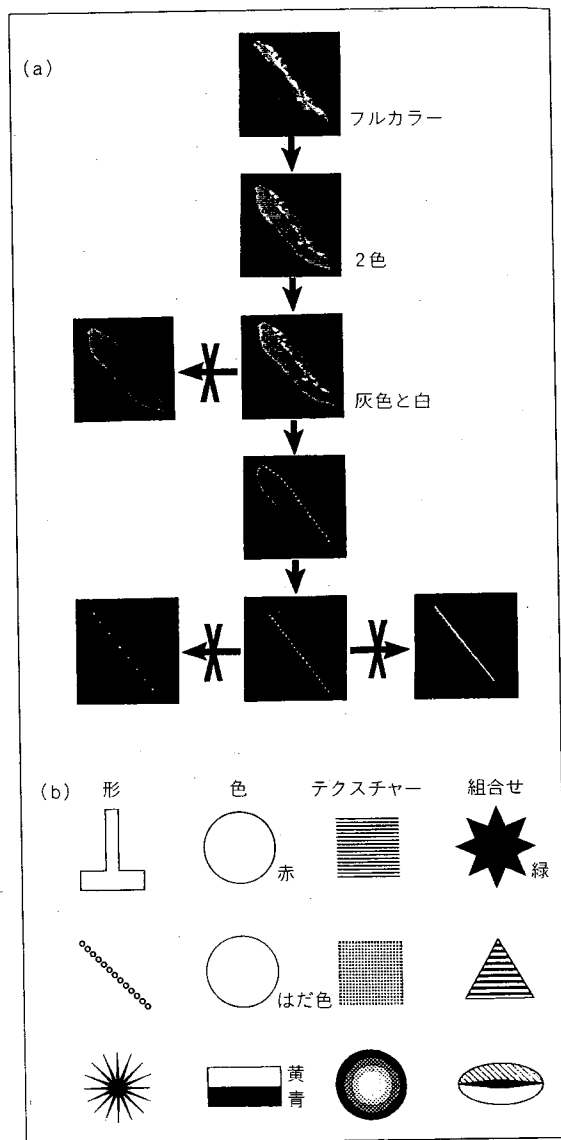


図2 (a)TE野細胞の図形特徴選択性を調べるプロセスの例。この細胞に強い反応を引き起こしたニンジンのプラスチック模型の像を、その場でビデオカメラを通してコンピュータに送り、コンピュータ画像処理装置を用いて、徐々に像を単純化することにより、細胞が元の図形のどのような要素に反応していたかを調べる。この細胞は、特定の傾き・間隔・コントラストをもつドットラインに応じていた。このような図形特徴は、ニンジンの模型の表面のハイライトに含まれていた。(b)aに示した方法で決定した有効刺激図形特徴の12の例<sup>4)</sup>。

しくはこれらの組合せ(緑色の星型、水平縞の入った三角形、上半分が暗く下半分が明るく中央が最も暗い横長の図形)などが含まれる。

これらの図形特徴の多くは、V1の細胞を興奮させることのできる線分やスポットに比べて、はるかに複雑

である。しかし、特定の物体に1対1対応するほどには複雑でない。したがって、2つの物体が共通の図形特徴をもつ場合には、その特徴に選択性をもつ細胞は両方の物体に反応してしまう。たとえば、図2の最後に示した図形特徴（上半分が暗く下半分が明るく、真ん中が最も暗い横長の図形）に反応する細胞は、少女の顔にも赤ピーマンにも反応してしまう。それは、唇と赤ピーマンが共通にこの図形特徴をそのイメージの中にもっているからである。個々のTE野細胞の活動は、特定物体の概念を表出しているのではなく、物体の部分特徴を伝えているのである。

このような複雑な刺激選択性の形成機構は明らかでない。実際、V1細胞の方位選択性の形成機構ですら、発見以来30年以上を経た現在でも、十分に説明されているとはいえず、活発な研究の対象となっている<sup>21,22)</sup>。ところで、複雑な図形特徴に選択的に反応する性質は、V1、V2ではほとんどみられない。しかし、V4やTEOでは、刺激輪郭の傾き、色、大きさという特徴にだけ反応する細胞に混じって、複雑な特徴に最大応答を示すがその要素である傾き、色などにもある程度反応する細胞や、複雑な図形特徴にだけ応じる細胞が混在している<sup>20)</sup>。小島と田中<sup>20)</sup>は、この結果から、要素的な特徴の情報を統合し、複雑な図形特徴をコードしていく過程が、V4とTEOで行なわれ、続いて、同じ選択性を持ちながら異なった位置に受容野をもつTEO野細胞の出力がTE野で収斂して、広い受容野をもつTE野細胞ができるのだと提唱している。

### 3. 刺激パラメータへの反応依存性

われわれの対象認識は、多くの場合、対象物の位置、大きさによって影響されない。また、対象物の傾き(回転)やコントラストの方向(地と図のどちらが明るい)には、影響を受ける場合と受けない場合がある。TE野の個々の細胞の性質がこのような刺激パラメータにどう影響を受けるかを調べてみると、TE野細胞の多くは、視覚刺激をその広い受容野の中で動かしても刺激選択性が変化しない性質、すなわち位置不変性をもつ<sup>23,24)</sup>。大きさの2~4倍の変化に対しても、刺激選択性を保存する細胞が多い<sup>24)</sup>。一方、傾きに対しては、少なくともTE背側部の細胞は感受性をもっており、有効刺激をその最適の傾きからずらしていくと反応は非常に弱くなる<sup>19)</sup>。

コントラストの方向を変えた場合には、反応が残る細胞と、消失する細胞がある(図3a, b)<sup>25)</sup>。図3cに

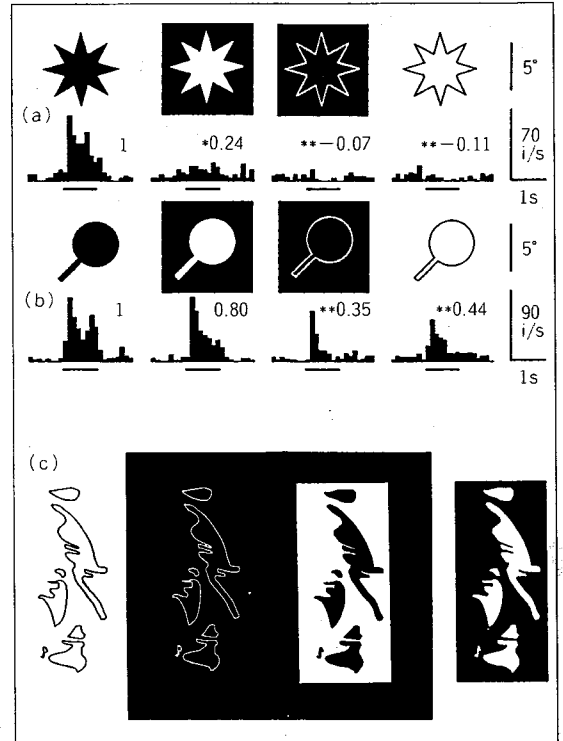


図3 (a)コントラストの反転に感受性をもつTE野細胞。(b)コントラストの反転や輪郭線化に対して比較的寛容な細胞<sup>25)</sup>。(c)対象認識が輪郭線の内外のコントラストの方向により強く影響を受ける図形。4つの図形のうち、一番右側の図からのみ、右側を向き光を受けている中年の男性の顔が、鮮明に浮かび上がってくる。詳細は本文参照。

示す絵のように、コントラストの方向が、対象の認識に重要な役割を果たす場合がある。多くの物体(たとえば顔)は凹凸をもっており、その視覚像は、明るく光る部分、暗い影になる部分、陰影の勾配のできる部分からなる。物体の特定部分が明るくなるか影になるかは、その部分の局所平面と光の方向の角度によって決まる。つまり、光の方向が決まっていれば、ハイライトと影の分布から、物体の凹凸構造を再構成することができる。TE野の細胞が、輪郭の形だけでなく、輪郭線の内外のコントラストの方向に関する情報を伝えていることは、TE野がこの再構成過程にかかわっていることを示唆している。

## II. TE野の機能構築

### 1. コラム構造を示す証拠

図2bにいくつかの例を示したように、個々のTE野細胞の好む図形特徴はさまざまである。次の問題は、こ

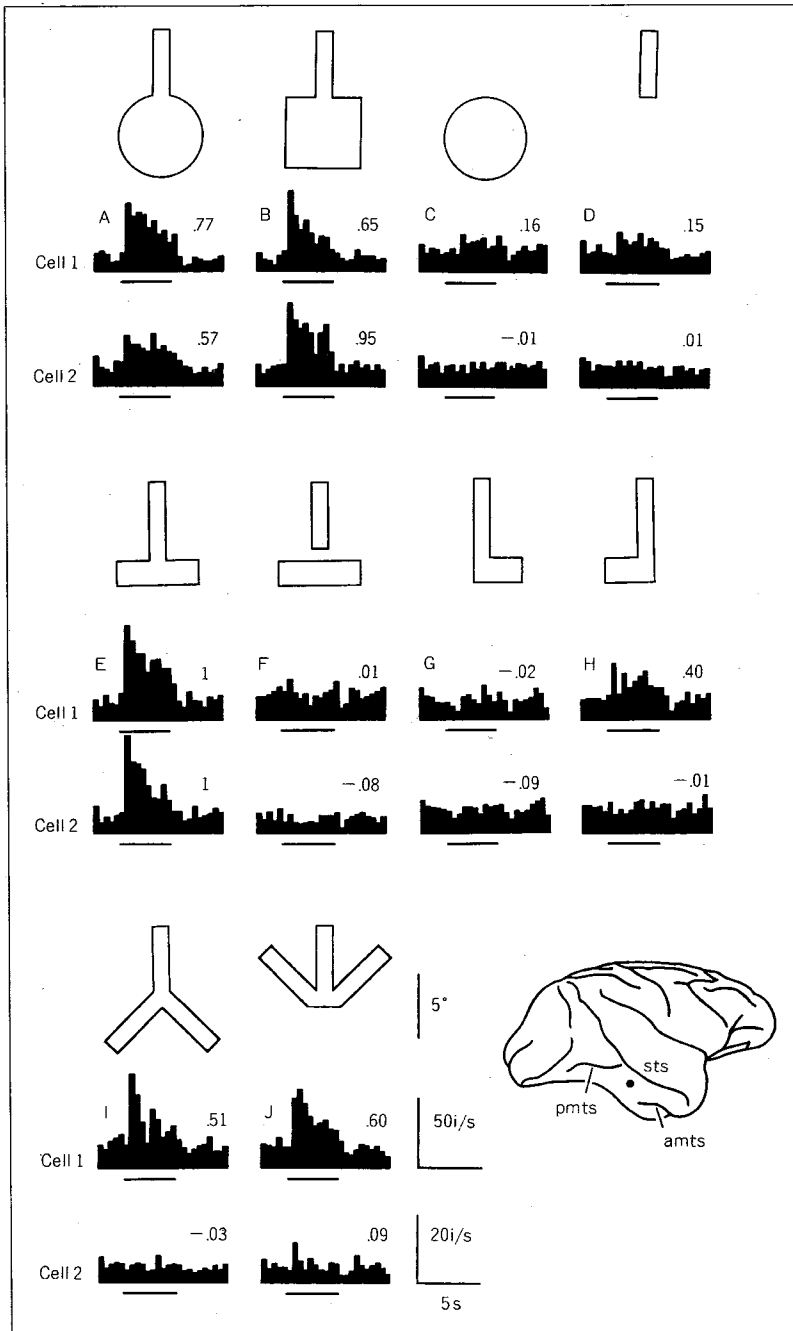


図4 隣り合うTE野細胞は似ているが、わずかに異なる図形特徴選択性をもつ<sup>13)</sup>  
 ここに示す細胞2つ(Cell 1, Cell 2)は基部から突起が出ている図形に反応し、基部や突起自身には反応しない。基部の形は円、正方形、長方形のどれでもよいが、基部と突起の接点にある2つの角(かど)が必須である。しかし、2つの細胞は接点の角度に対して異なった感受性をもっている(Cell 1は逆T字型、逆Y字型、矢印に応じるのに対し、Cell 2は逆T字型にのみ反応)。ヒストグラムの下横線の間、図形がサルに呈示されている。数字は反応の強さの相対値を示す。脳表に記録部位をドットで示してある(右下)。sts: 上側頭溝、amts、pmnts: 前および後中側頭溝。

のような多様な図形特徴選択性をもつ細胞の並び方で

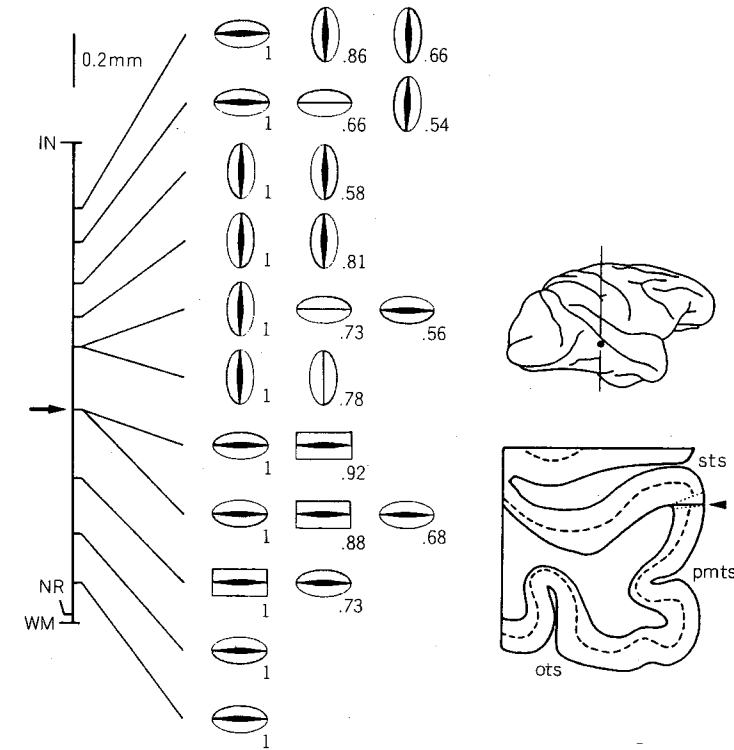
この細胞は、先に例として述べた少女の唇と赤ピーマ

ある。

隣り合う2つの細胞から細胞外活動電位を同時記録し、両者の性質を比べてみると、ほとんどの記録部位で、隣接細胞は同じ刺激に対してともに最大または最大に近い応答を示す<sup>13)</sup>。その4分の1の場合、2つの細胞の間に刺激選択性に違いを見いだすことはできないが、残りの4分の3の場合には、2つの細胞の図形特徴選択性は似ているものの同一ではなく、何らかの違いが見つかる。図4に示す例では、1つの細胞は逆T字型に応じるものの逆Y字型や矢印には応じなかった。その隣の細胞は、3つの図形ともに応じた。両者とも、L字や鏡像L字、縦線や丸には反応しない。すなわち、2つの細胞は、線分の交わりに応じるといふ点ではよく似ているが、その交わりの角度については、異なった感受性をもっている。

隣り合う細胞が似た図形に応じるといふことは、言い換えれば、図形特徴選択性の似た細胞がかたまっているということである。この塊は、どのような形をし、どの程度の大きさであろうか。そこで、記録電極を皮質に垂直または平行に近い角度で刺し、刺入路に沿って得られる細胞の性質を調べることで、似た性質をもつ細胞がどのように分布するかを調べてみた。

図5は、電極を皮質表面に垂直に進めた場合の一例である。最初に調べたのは矢印で示した位置にある細胞である。



刺激図形セット

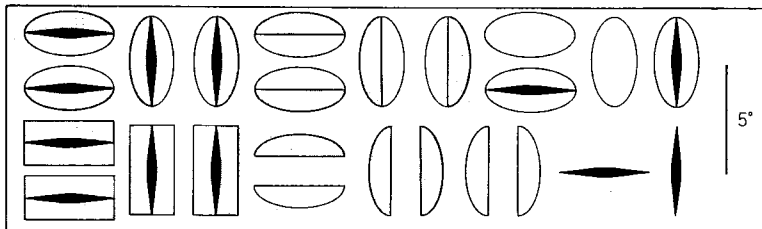


図5 垂直電極路に似た性質をもつ細胞がTE野皮質の表面から白質に向かい並んでいる<sup>19)</sup>。詳細は本文参照。IN：脳表面、WM：白質との境界、NR：無反応の細胞、ots：後側頭溝、数字はそれぞれの図形がひき起こした反応の強さ。

ンに反応した細胞で、その最適図形特徴は、上半分が暗く、下半分が明るく、中央部分が一番暗いというコントラストの分布パターンをもつ横長の図形である。そこで、図5下に示すような24個の図形をつくり、この細胞の上下に位置する細胞の反応を調べてみると、ほとんどの細胞が、半分暗く、半分明るく、真ん中が一番暗い図形に最大応答を示した(ただし、コントラストの向きや図形の傾きは細胞により異なる)。すなわち、似た図形に反応する細胞が、TE野の中で、灰白質の浅い方から深い方へ並んでいた。

一方、電極を皮質表面に平行に進めると、全く異なった結果が得られる(図6)。似た図形に反応する細胞

は、平均幅0.4mmの間に集まっており、その外側の細胞は用意した図形セットには反応しない。これらの細胞の最適特徴を調べてみると最初の塊の細胞とは全く異なる図形である(図示していない)<sup>20)</sup>。ところがさらに電極を0.4mmから1mm進めると、再び、最初の細胞群と似た図形特徴選択性をもつ細胞群が現われてくる。

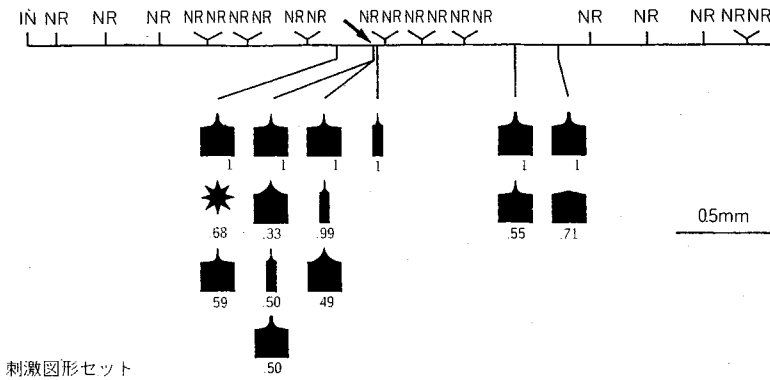
すなわち、TE野では似ているが、しかし多くの場合わずかに異なる図形特徴に反応する細胞が、皮質表面に垂直方向におそらく2層~6層にわたって並び、直径0.4mm前後のコラム構造を形成している。しかも似た図形に反応するコラムは複数存在する(図7)。

## 2. TE野における図形特徴の地図

個々のコラムが、ある特定の図形特徴へ選択性をもってしているとすると、異なった図形特徴はTEの中でどう分布しているかが問題になる。TE野の中を広範囲にわたって細胞の性質を調べた研究<sup>19,20)</sup>は、細胞の選択性がTE野の中で

規則的に変化する様子を見いだしていない。形という高次元の情報を2次元の皮質表面に「投射」するのであるから、そのマップは不連続線を多く含む複雑なものになっているはずである。したがって、この結果は不思議ではない。

図7の模式図は、コラムの境界がきちんとひけるような印象を与えているが、もちろん、隣り合うTE野コラム間の境界の分離はそれほどよくはないだろう。一つの極端な可能性としては、隣り合うコラムの境界線上にある細胞は、2つのコラムの応じる図形特徴の中間の性質をもつ図形に反応し、横方向に見てみれば、コラムというのは連続的であるという考えもありうる。し



刺激図形セット



図 6 TE 野皮質表面に対して平行に近い角度で電極を刺入した例  
似た図形特徴に応じる細胞は、幅 0.2 mm の 2 つのパッチに局限して現われた。その外側の細胞は、用意した刺激セットに対しては反応を示さなかった (NR)。

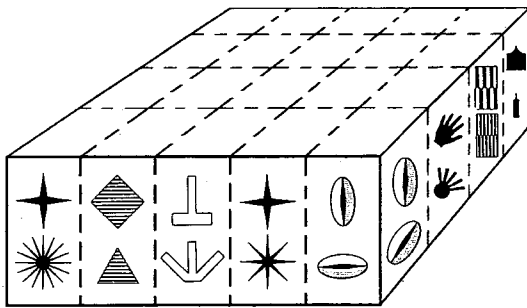


図 7 TE 野の図形特徴選択性コラム<sup>14)</sup>  
似た図形に応じる細胞が集まり、幅 0.4~0.5 mm の幅の柱構造 (コラム) を形成している。1 つのコラムの中の細胞は、似ているが少しずつ異なる図形に反応する。隣のコラムには全く異なる図形に反応する細胞が集まっている。ある図形に反応するコラムは複数ある (ここでは星型に応じるコラムが 2 つ示してある)。

かし、隣り合う 2 つのコラムの性質を決定することに成功した例では、隣り合うコラムは非常に異なった図形に反応しており (星型と楕円)、境界付近の細胞はそのどちらかにしか応じない。また境界付近で 50 μm ほど電極を動かすと、細胞の性質はがらっと変わる。したがって、隣り合うコラムはかなり機能的に分離しているのである<sup>26)</sup>。TE 野における図形特徴選択性の地図は、V1 の方位選択性の地図のように連続的ではない。

さて、知覚や認識の動的性質に対応して、脳の機能構築も刻一刻と変化しているという考えがある。そこで TE 野コラムが時間的にどの程度安定したものであるかを知るために、あるコラムの性質を決めたのち、1 週間に一度ずつ、その場所に電極を刺入し反応を調べ

てみると、コラムの性質は少なくとも、1 カ月は保たれている<sup>26)</sup>。TE 野の細胞が必要に応じて、その性質を柔軟に変えることを否定はしないが (後述)、コラム構造は、この程度には安定した構造である。

### 3. TE 野コラムの解剖学的側面

TE 野の局所回路は、他の大脳皮質領域と共通の 2 つの特徴をもっている<sup>27)</sup> (図 8)。第 1 は、層を越えて、皮質表面に対して垂直方向に強い線維結合があることである。第 2

は、神経細胞が、水平方向に軸索をのぼし、それらの軸索終末がパッチ状の集団を形成していることである。この内在性の水平軸索終末パッチは、II, III 層で最も顕著であるが、さらに I 層から IV, V 層にも及ぶことが多く、パッチは円柱状の形態を示す。垂直方向に強い層間連絡があることと、水平軸索の終末パッチが層をまたがる円柱状であることは、TEO からの軸索投射が TE 野の中で円柱状の形態をとること<sup>28)</sup> とあわせて、TE 野の中で皮質に垂直方向に並ぶ細胞が似た性質をもつことに貢献していると考えられる。

TE 野のパッチの幅は、平均  $0.5 \pm 0.1$  mm である。パッチは V1, V2, V4 と徐々に大きくなっていくが、V4 のパッチに比べても、TE 野のパッチはさらに大きい<sup>27, 29-31)</sup>。一方、この値は生理学的に求めたコラムの幅  $0.4 \text{ mm} \pm 0.2 \text{ mm}$ <sup>13)</sup> にほぼ対応している。またパッチ間の距離は、似た図形特徴に反応する複数のコラム間の距離に対応している。この結果は、この水平軸索の終末パッチと機能的コラム構造の間に何らかの関係があることを示唆している。しかし、水平軸索が似た図形特徴をコードする複数のコラムを結びつけているかどうかは、実験的に検証する必要がある。さらに、水平軸索がコラム間の相互作用にどう関与しているかを考えるには、水平軸索を出している起始細胞の種類が何であるかをおさえる必要があるが、TE 野でのこの点の検討はなされていない。また、隣り合うコラムの水平軸索の投射先がやはり隣り合うようになっていくかを知ることができれば、前項で述べた、図形特徴の地図が分

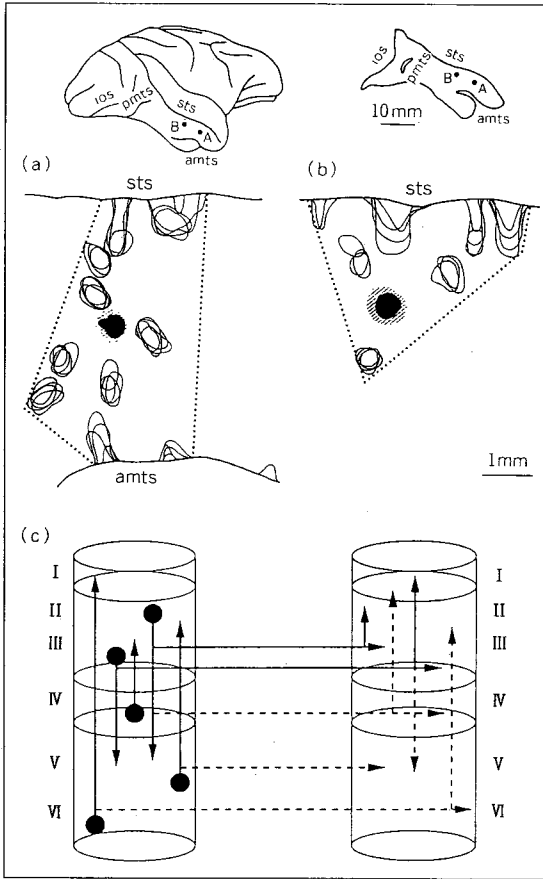


図 8 TE 野内在性水平軸索のパッチ状軸索終末集団 (a, b) と TE における局所神経回路の模式図 (c)

上図, A, B の位置にバイオサイチンを注入して標識された水平軸索パッチの分布を a, b にそれぞれ示す。a・b: 黒くぬりつぶしてある部分は、バイオサイチンの注入部位, 斜線は注入部位周囲の濃く線維の染まっている部分 (いわゆるハロ), 実線で囲んだ部分が水平軸索のパッチである。パッチの分布している領域 (点線) の中でのパッチの密度を計算してみると, 0.75~0.85 パッチ/mm<sup>2</sup> である。c: 黒丸は細胞体, 矢印は軸索終末を示す。水平軸索で結ばれている 2 つのコラムについて図示してある。ios: 下後頭溝。(文献 27 より)

離性か連続性かという問題にヒントを与えるであろう。

水平軸索のパッチの大きさのほかにも, 物体視経路に沿って徐々に変化する解剖学的特徴があるので言及しておく。視覚経路前段からの入力線維の分布がトポグラフィーを崩すこと<sup>32)</sup>, 反対側の脳との連絡が強く広範になっていくこと<sup>33)</sup>, 扁桃体との結合が強くなること<sup>34,35)</sup>などがその例である。また, 経路に沿った分布勾配を示す物質も知られている。 $\mu$  型オピエート受容体の密度<sup>36)</sup>, プロテインキナーゼ C の基質 (F1 蛋白質と 81 K 蛋白質) のリン酸化のレベル<sup>37)</sup>, カルビンディン免疫陽性の錐体細胞の数<sup>38)</sup> が, V1 から TE に向けて

徐々に増加することが知られている。これらの性質の変化は, 受容野の大きさや刺激選択性の複雑さ, 注意や学習による神経活動の変容が, 経路前方にいくにつれて増大することと関係があると思われる。

#### 4. TE 野コラム構造と学習

TE 野細胞の性質やコラム構造が, 生まれたときから備わっているのか, それとも個体発生の過程で学習により形成されるのか, という問いに答える十分な実験はなされていない。特定の視覚環境下で幼若サルを飼育し, 成熟後の細胞の性質を調べるなどの実験が必要であろう。一方, 成体のサルの TE 野細胞の性質が学習により変化するかどうかは検討が始まっており, 人工刺激の弁別学習を 1 年以上に渡って続けたサルの TE 野細胞の刺激選択性が変化すると報告がある<sup>39)</sup>。さらに, TE 野腹側から嗅周皮質にかけての細胞が視覚図形の記憶を反映した活動をすることが示されている<sup>40,41)</sup>。

#### 5. TE 野コラム構造の機能

TE 野が, その図形特徴選択性に従ってコラム構造を形成していることは, 物体像の処理にとってどのような意味をもつだろうか。図形特徴選択性が, 提唱されているように, V4 や TEO で形成されている<sup>20)</sup>のであれば, TE 野のコラム構造は選択性形成のための構造ではなく, 何らかの別の利点をもっているに違いない。

TE 野コラムが, 隣りどうしある程度分離しており, しかも時間的に安定した存在であることから, その数を見積ることには意味がある。生理実験で得た幅 0.4 mm という値をもとに計算すると 1 つの TE 野は 2000 のコラムを有することになる。コラムを横切るように刺した電極がたまたまコラムの最大幅を (円筒形とするその直径部分を) 通過する可能性は低く, 0.4 mm というのは過小評価, 2000 は過大評価である可能性が強い。軸索水平枝の円柱状軸索終末パッチの平均直径 0.5mm で計算してみると, コラムの数は 1300 となる。先に述べたように, これらのコラムの中には似た図形に反応するものが複数存在するので, TE 野の中でコラムの活動として表示できる要素図形特徴は数百という数になる。

個々の TE 野細胞は何にでも反応するわけではなく, 図 2 に示すような複雑な図形特徴に対して, 比較的鋭い選択性をもって応答する。複雑といっても, これらの図形特徴は, 実世界の物体に比べれば単純であり, 1 つの特徴が 1 つの物体を特定できることはほとんどない。



AlPの支かほ?  
MSTの支かほ?  
ヒトは?

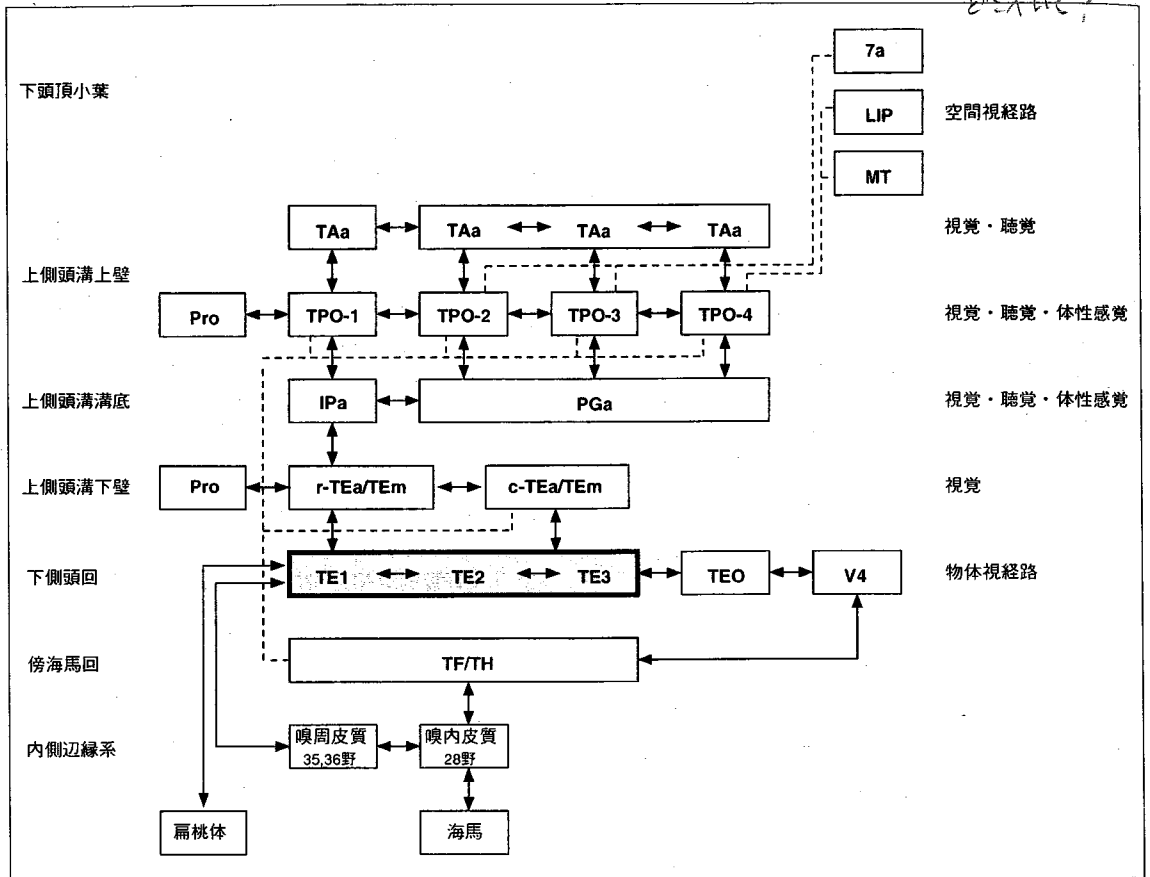


図 9 側頭葉視覚連合野および周辺領域の神経結合図

本稿で議論したのはこの図の TE 1~3 (太枠で囲んだ部分) である。TE の出力は上側頭溝内で、空間視経路からの情報や他の感覚種経路 (聴覚、体性感覚) からの情報と収斂する。TA, Pro, IPa, TPO, PGa, TEa, TEem : 上側頭溝内皮質の領域, TF, TH : 海馬傍回。

したがって、サルがある物体を眼にしたとき、特定のコラム群が TE 野の中で反応する。1つの物体の異なった側面は、異なったコラムを興奮させ、1つの物体の全体像は、これら活性化されたコラム群の組合せによって表現されていると考えられる。TE 野コラムは 1300~2000 しかなく、コードできる図形特徴がその 10 分の 1 であったとしても、その組合せの数は膨大であり、このことが、サルやわれわれの視覚識別能力の容量を保証しているのだらう<sup>14)</sup>。

1つの TE 野コラムの中に含まれる細胞はその刺激選択性が互いに似ているものの、同一というわけではなく、その最適刺激の微細や準最適刺激に対する反応性が少しずつ異なっていた。この多様性は一体何のためにあるのだらうか。一つの可能性は、物体の部分特徴を、距離・見る角度・照明条件などの変化による視覚像の変化によらずに、検知するのに役立っているのかもしれない。もしくは、その全く逆に、そのような視

覚像の変化を捉えるための構造かもしれない<sup>12)</sup>。何らかの仕組みによりこの 2つの機能が1つのコラムの中で両立している可能性もある。

個々の (もしくは少数の) コラムの活動を可逆的にブロックして、視覚弁別行動への影響をみる実験、図形を単独で見せたときとその図形特徴を含む物体を見せたときの TE 野の活動を光学的測定法で観測するなどの、技術的には非常に困難な実験がもしうまくいかならば、この項で述べた議論を検証するのに役立つだろう。

おわりに 脳は多くの領域とその間の結合からなるシステムである。最初に述べたように TE 野もまた多様な部位と神経結合を有し、複雑なネットワークの中の一員である。TE 野の働き、コラム構造の機能的意義もネットワーク全体の解析が進む中で初めてはっきりし

てくるだろう。現在 TE 野の機能は、嗅周皮質、嗅内皮質を経て海馬にいたる経路や前頭葉にいたる経路に関して議論されることが多いが<sup>43,44)</sup>、扁桃体や上側頭溝皮質へも強い投射がある。今後、たとえば、図9における TEa/TEm, IPa, PGa の領野の神経細胞の反応選択性を調べ、TE 野コラム構造の出力が、これらの領域においてどのような変換を受けるかを知ることは、TE 野コラムの機能的意義についての理解を進めるだろう。

## 文 献

- 1) Hubel, D. H., Wiesel, T. N. : *J. Physiol.*, **160**, 106-154 (1962)
- 2) Mountcastle, V. B. : *J. Neurophysiol.*, **20**, 408-434 (1957)
- 3) Asanuma, H., Rosen, I. : *Exp. Brain Res.*, **14**, 243-256 (1972)
- 4) Mountcastle, V. B. : in *The Mindful Brain* (ed. Edelman, G. M., Mountcastle, V. B.), pp. 7-50, MIT Press, Cambridge, MA (1978)
- 5) Iwamura, Y., Tanaka, M., Sakamoto, M., Hikosaka, O. : *Exp. Brain Res.*, **58**, 400-411 (1985)
- 6) Shieber, M. H., Hibbard, L. S. : *Science*, **262**, 489-492 (1993)
- 7) Swindale, N. V. : *Trends Neurosci.*, **13**, 487-492 (1990)
- 8) Purves, D., Riddle, D. R., LaMantia, A.-S. : *Trends Neurosci.*, **15**, 362-368 (1992)
- 9) Felleman, D. J., Van Essen, D. C. : *Cerebral Cortex*, **1**, 1-47 (1991)
- 10) Ungerleider, L. G., Mishkin, M. : in *Analysis of Visual Behavior* (ed. Goodale, M. A., Mansfield, R. J. W.), pp. 549-586, MIT Press, Cambridge, MA (1982)
- 11) Mishkin, M., Ungerleider, L. G., Macko, K. A. : *Trends Neurosci.*, **6**, 414-417 (1983)
- 12) Goodale, M. A., Milner, A. D. : *Trends Neurosci.*, **15**, 20-25 (1992)
- 13) Fujita, I., Tanaka, K., Ito, M., Cheng, K. : *Nature*, **360**, 343-346 (1992)
- 14) Fujita, I. : *Biomed. Res.*, **14**(Suppl. 4), 21-27 (1993)
- 15) Tanaka, K. : *Curr. Opinion Neurobiol.*, **2**, 502-505 (1992)
- 16) 藤田一郎 : 岩波認知科学講座 3 視覚と聴覚(伊藤他編) p. 41, 岩波書店 (1994)
- 17) Perrett, K. I., Mistlin, A. J., Chitty, A. J. : *Trends Neurosci.*, **10**, 358-364 (1987)
- 18) Desimone, R. : *J. Cogn. Neurosci.*, **3**, 1-8 (1991)
- 19) Tanaka, K., Saito, H.-A., Fukada, Y., Moriya, M. : *J. Neurophysiol.*, **66**, 170-189 (1991)
- 20) Kobatake, E., Tanaka, K. : *J. Neurophysiol.*, **71**, 856-867 (1994)
- 21) Chapman, B., Stryker, M. P. : *Curr. Biol.*, **2**, 498-501 (1992)
- 22) Sillito, A. M., Jone, H. E., Gerstein, G. L., West, D. C. : *Nature*, **369**, 479-482 (1994)
- 23) Gross, C. G., Mishkin, M. : in *Lateralization in the Nervous System* (ed. Harnad, S. et al.), pp. 109-122, Academic Press (1977)
- 24) Ito, M., Tamura, H., Fujita, I., Tanaka, K. : *J. Neurophysiol.*, 印刷中
- 25) Ito, M., Fujita, I., Tamura, H., Tanaka, K. : *Cerebral Cortex*, **5**, 499-508 (1994)
- 26) Fujita, I. : *Neurosci. Res.* (Suppl.), **18**, s13 (1993)
- 27) Fujita, I., Fujita, T. : *J. Comp. Neurol.*, 印刷中
- 28) Saleem, K. S., Tanaka, K., Rockland, K. S. : *Cerebral Cortex*, **3**, 454-464 (1993)
- 29) Yoshioka, T., Levitt, J. B., Lund, J. S. : *J. Neurosci.*, **12**, 2785-2802 (1992)
- 30) Lund, J. S., Yoshioka, T., Levitt, J. B. : *Cerebral Cortex*, **3**, 148-162 (1993)
- 31) Amir, Y., Harel, M., Malach, R. : *J. Comp. Neurol.*, **334**, 19-46 (1993)
- 32) Fenstermaker, S. B., Saucedo, A. M., Albright, T. D., Gross, C. G. : *Soc. Neurosci. Abstr.*, **12**, 1364 (1986)
- 33) Van Essen, D. C., Newsome, W. T., Bixby, J. L. : *J. Neurosci.*, **2**, 265-283 (1982)
- 34) Turner, B. H., Mishkin, M., Knapp, M. : *J. Comp. Neurol.*, **191**, 515-543 (1980)
- 35) Iwai, E., Yukie, M. : *J. Comp. Neurol.*, **261**, 362-387 (1987)
- 36) Lewis, M. E., Mishkin, M., Bragin, E., Brown, R. M., Pert, C. B., Pert, A. : *Science*, **211**, 1166-1169 (1981)
- 37) Nelson, M., Friedman, D. P., O'Neill, J. B., Mishkin, M., Routtenberg, A. : *Brain Res.*, **416**, 387-392 (1987)
- 38) Kondo, H., Hashikawa, T., Tanada, K., Jones, E. G. : *NeuroRep.*, **5**, 613-616 (1994)
- 39) Kobatake, E., Tanaka, K., Wang, G., Tamori, Y. : *Soc. Neurosci. Abstr.*, **19**, 97A (1993) <sup>5</sup>
- 40) Miyashita, Y., Chang, H. S. : *Nature*, **331**, 68-70 (1988)
- 41) Miyashita, Y. : *Nature*, **335**, 817-820 (1988)
- 42) Tanaka, K. : *Science*, **262**, 685-688 (1993)
- 43) Squire, L. R., Zola-Morgan, S. : *Science*, **253**, 1380-1386 (1991)
- 44) Wilson, F. A. W., Scalaidhe, S. P. O., Goldman-Rakic, P. S. : *Science*, **260**, 1955-1958 (1993)