

モジュール構造に見る脳の笑顔

ふじたいちろう
藤田一郎

大阪大学大学院基礎工学研究科脳科学講座および科学技術振興事業団 CREST (〒560-8531 豊中市待兼山1-3)
大阪大学大学院医学研究科認知脳科学講座 (〒565-0871 吹田市山田丘2-2)
E-mail: ifujita@cogni.med.osaka-u.ac.jp

複雑にからみあい、ときほぐすことが困難に思える脳の神経回路。古典的染色法をほどこすだけでは、細胞が一様に並んでいるようにしか見えない脳部位。そのような脳組織の中に、驚くほど規則的な繰り返し構造が埋め込まれていることがある。そのような構造は、さまざまな動物のさまざまな脳部位に見いだされ、その規則性と個体を越えて現れる一定性は、実験的解析に有利な糸口を提供している。これらの規則的構造の単位、**モジュール構造**は、あたかも、研究者の挑戦をこぼんでいる脳が、ふと見せた「微笑み」のようであり、多くの研究者が、その構造、機能、発生の解析に取り組んでいる。本号の特集「脳におけるモジュール構造」では、そのような試みを紹介する。ここでは、特集で話題にのぼる構造のいくつかをカラー写真で見てみることにする。

眼優位性コラム

哺乳類の一次視覚野の4層では、右眼からの情報を伝える外側膝状体細胞の軸索と左眼からの情報を伝えるそれとが分離している。ネコでは、脳の表面から見ると皮質に平行な平面で、幅300-500 μ mのモザイク状に分離している。4層から他の層への投射は厳密にこ

の分離を守らないものの、4層以外の細胞も、片方の眼からの入力をより強く受ける性質を持っており、同じ優位眼を持つ細胞が皮質表面に垂直方向に並ぶ。このような構造を**眼優位性コラム**と呼ぶ。写真1は、左右の眼球に異なった神経軸索トレーサーを注入して可視化した、ネコの眼優位性コラムの皮質上分布を示す。同側眼からの入力を緑で、反対側眼からの入力を赤で表示してある (p. 15, 31 参照) (写真 畠義郎)。

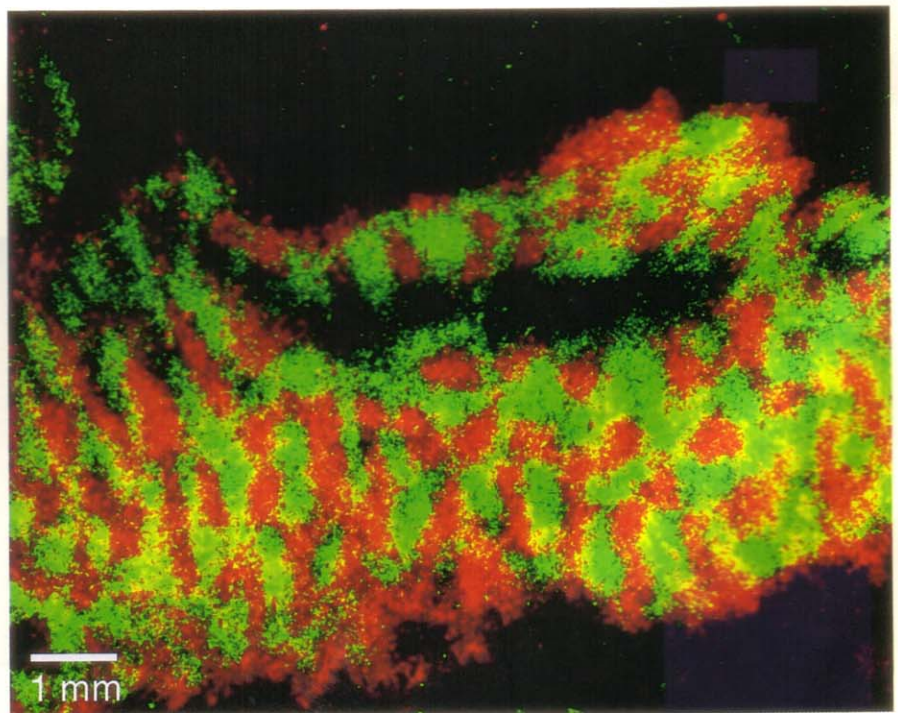
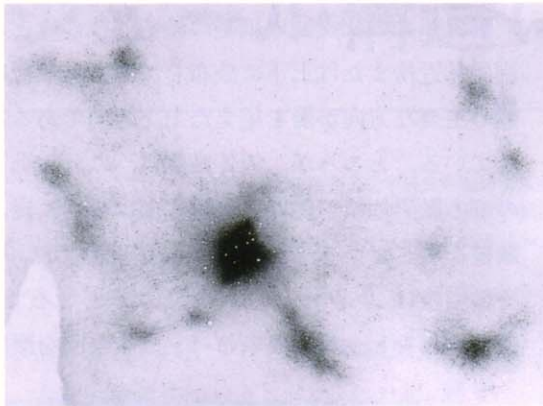


写真1

TE



V1

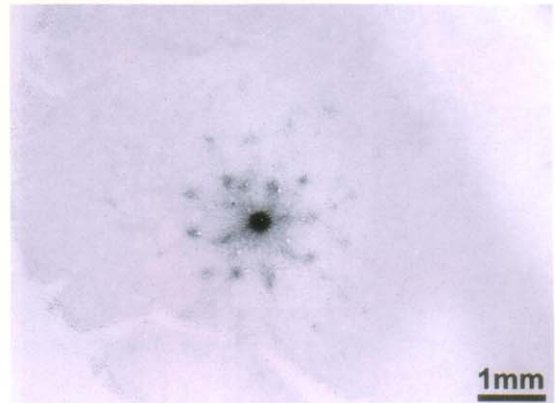


写真4

写真3は、例として、ネコの聴覚野3層の単一錘体細胞の水平軸索枝を示す。写真4は、サルのV1と側頭葉の高次視覚連合野(TE野)の水平軸索終末パッチの様子を示す。二つの領野における水平軸索の構成は、その走行距離、パッチの分布様式と個々のパッチの大きさ、シナプスボタンの分布様式が異なっており、2領野における情報表現のあり方の違いを反映している可能性がある(p. 39, 49 参照)(写真3 小島久幸, 写真4 王 全新 科学技術振興事業団)。

ページに、理論的に再構築された方位選択性コラムを示す(p. 23 参照)(写真 田中 繁)。

嗅球の糸球体

哺乳類の脳の中で、最もはっきりしたモジュール構造の一つは、嗅覚の一次中枢である嗅球に見られる糸球体である。糸球体は、嗅細胞軸索と嗅球の僧帽細胞や傍糸球細胞の樹状突起とが形成する直径50~200ミクロンの神経叢である。糸球体の入出力の解析と嗅物質受容体の分子的同定が相まって、嗅覚情報処理の初

方位選択性コラム

大脳皮質には、解剖学的にははっきりした構造は見いだされていないものの、機能的にはコラム構造が示されている場合がある。その最も有名なものは、V1の方位選択性コラムである。V1の細胞の多くは、特定の傾きを持った線分刺激に応答するが、似た傾きの応答する細胞が、皮質に垂直方向に集まり、コラム構造を形成する。このような機能的構築は、細胞活動を光学的に捉える手法いわゆるオプティカルレコーディングにより可視化できる。この構造の形成の自己組織化理論も活発な研究の対象となっている。8

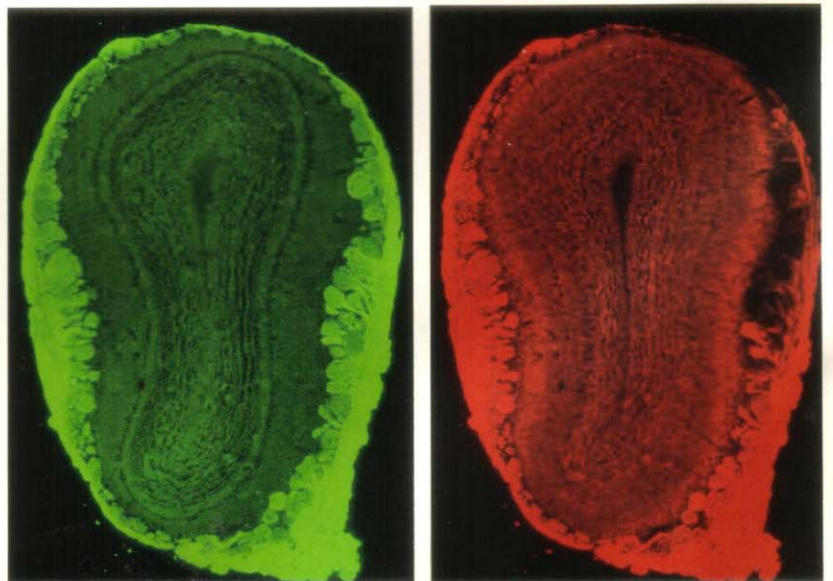


写真5

期段階における回路の定量的理解が大きく進展している。写真5は、マウス嗅球冠状切片の神経細胞接着因子NCAMおよびOCAMの免疫組織染色像（緑NCAM, 赤 OCAM）である。NCAM抗体によって全ての糸球体と嗅細胞軸索が染まるのに対し、OCAM抗体に対しては、背内側部にある糸球体が陰性である。写真6は、共焦点レーザー顕微鏡を用いて三次元再構成したOCAM抗体陽性糸球体の構造を示す。上面から入ってきたOCAM陽性の嗅細胞軸索が、球形の神経叢を形成している（p. 71 参照）（写真 三津井五智子 理化学研究所および Katoh et al., Neuroimage 1: 199-207, 1994 より）。

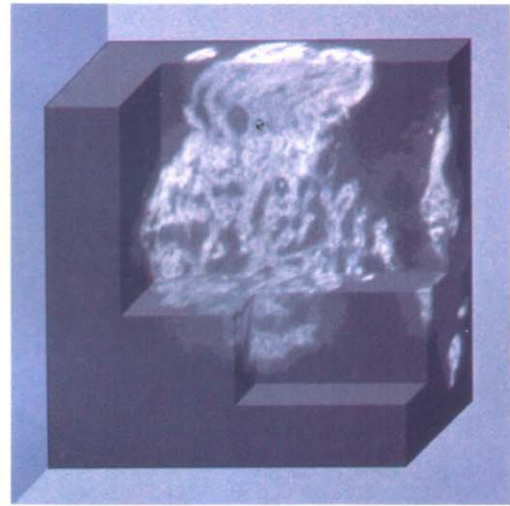


写真6

モンシロチョウの視葉のコラム構造

脳の神経回路のモジュール化は、哺乳類だけの専売特許ではない。例えば、嗅球の糸球体は、魚類にも存在し、脊椎動物の進化を通じて保存されている。驚くべきか、驚かざるべきか、まったく異なった中枢神経系を進化させてきた昆虫類の嗅覚受容に関わる中大脳触覚葉の中を見ると、そこに、脊椎動物の糸球体に良く似た構造がある。昆虫の脳の中には、その他にも、モジュール構造が見いだされる。その一例が、ここに示す視葉（視覚中枢）である。昆虫の複眼の網膜層（Re）で受容した視覚情報は、3層のニューロビル（La, Me, Lp, Lo）からなる視葉で処理されるが、視葉全体を通して華麗なモジュール構造が見られる。これらは、視野再現地図を形成する。視葉における形、色、動きの特徴抽出は、視

野再現地図を舞台に整然と進められ、第3ニューロビルで「空間視経路（Lp）」と「形態視経路（Lo）」の分化が起こる（p. 79 参照）（写真 下東美樹 福岡大学理学部）。

謝辞：写真を提供いただいた王全新、小島久幸、下東美樹、田中繁、昌義郎、三津井五智子の諸氏に感謝します。

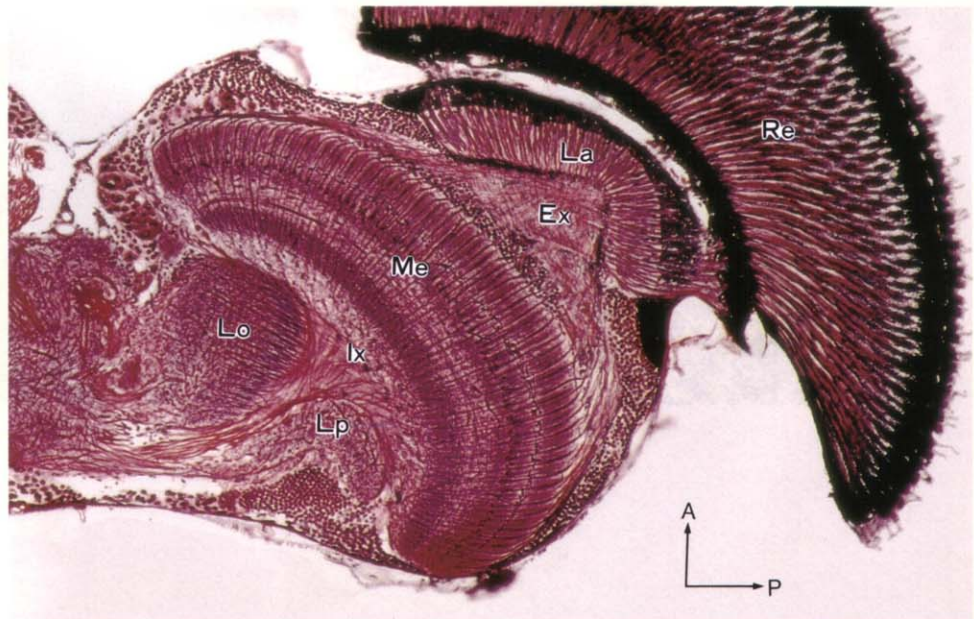


写真7

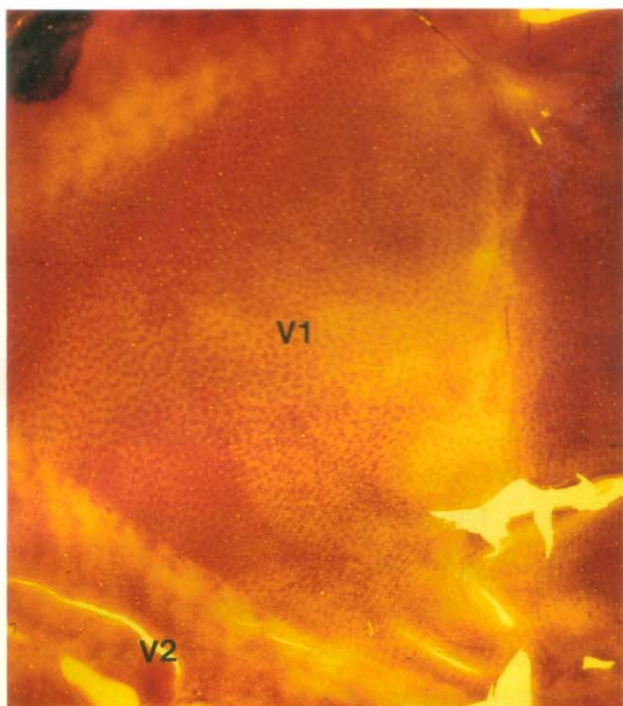


写真2

COプロブとストライプ

霊長類の第一次視覚野(V1)の2,3層を、皮質に平行に薄切しニッスル染色を施しても、一様に見え、単位構造があるようには思えない。ところが、チトクローム酸化酵素(CO)の組織化学を施すと、驚嘆すべき斑点模様、COプロブが現れてくる(写真2)。V1の投射先であるV2では、CO濃染部位は帯状になっている。これらの濃染帯には、太いストライプ、細いストライプがあり、淡いストライプを加えた3種類の帯からV2は成り立っている。1980年代初頭のこれらの構造の発見は、その後、プロブや帯の入出力関係、それぞれが含む細胞の性質、ヒトやサル心理物理学的知見との関連の追求など、1980年代の視覚生理学研究の大きな課題を産んだ(p.39参照)(写真 藤田一郎)。

水平軸索

哺乳類の大脳皮質の細胞の軸索側枝のほとんどは、細胞体近傍または上下に分布しており、領野内情報伝達の主要な方向が層を越えた上下方向であることを示している。ところが、錘体細胞は、これら上下方向へのびる軸索側枝の他に、皮質表面に平行に走る水平軸索枝を有している。2,3層の錘体細胞では、これら水平軸索枝は、2-7mm走行し、ところどころで、急激な枝分かれをし、軸索終末のパッチ状集団を形成する。

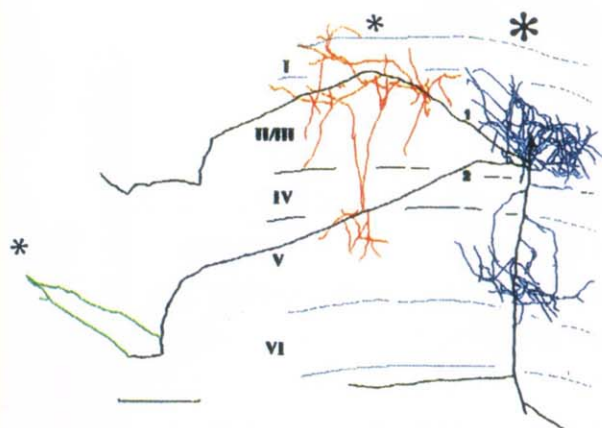
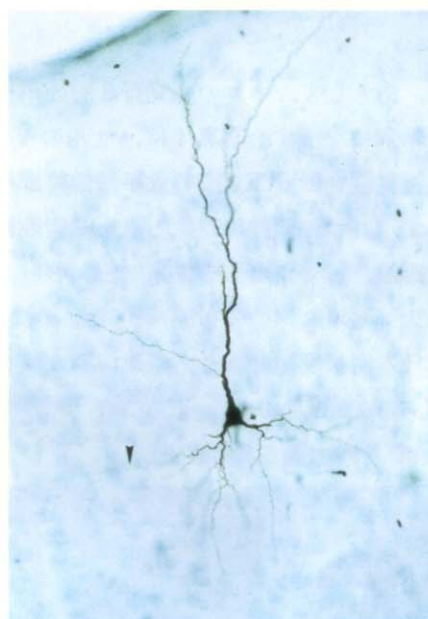


写真3