

視覚前野と下部側頭回の視覚認識成立における機能細分

柳 沼 重 弥

(財) 東京都神経科学総合研究所 医学心理学研究部門

〒183 府中市武蔵台2-6

1. はじめに

近年日本ザルや赤毛ザルなどマカク属と呼ばれるサルを被験体とした研究によって、大脳における視覚情報処理の理解は急速に進んできた。その一つとして、脳内の視覚関連皮質はかつて考えられていたよりもはるかに数多くの細分領域に分けられ¹⁾、しかもこれらの細分領域がそれぞれ異なった属性の視覚情報を処理する比較的独立した情報処理経路を形成していることがわかってきた²⁾。本稿では著者らが行ってきた大脳皮質摘除実験の結果を中心に、視覚性認識成立における視覚前野と下部側頭回の機能細分について解説する。

2. 視覚前野に関する知見

2.1 下部側頭回への入力野としての視覚前野中心視野再現領域

現在視覚性認識は、色や形態に関しては、網膜、外側膝状体を経て視覚一次野に達した視覚情報が視覚前野を経て下部側頭回に至り、その間順次高次の情報処理を受けて成立すると考えられている。これに対し視覚対象の空間的特性の認識には視覚一次野、視覚前野、頭頂葉に至る経路が関与すると考えられている。脳内に空間視に関与する背側路と色や形態視にかかわる腹側路の2つの経路が存在するというこの主張は1982年UngerleiderとMishkinによってなされた³⁾。しかし腹側路はより長い研究の歴史を持つ。1966年Mishkinは視覚情報は視覚一次野から視覚前野経由で下部側頭回に達するという継時的情報処理モデルを提唱した⁴⁾。この説によ

れば視覚前野を摘除すると下部側頭回には視覚情報が到達せず、結果として下部側頭回摘除と同様の障害が生じるはずである。しかし多くの視覚前野摘除実験の結果はこの仮説に反し、陰性結果に終わった。最近視覚前野の視野再現様式が明らかになってきた⁵⁾が、それによればこれら陰性結果に終わった実験では視覚前野の中心視野再現域に皮質の取り残しが見られる。下部側頭回は主として視覚前野の中心視野再現域から神経投射を受ける。また下部側頭回ニューロンの受容野はその多くが中心窩を含むが、その5°以内に受容野の中心を持ち、受容野サイズの平方根は平均3°-14°と比較的狭い⁶⁾。これらの知見は下部側頭回機能にとって中心視情報が重要であることを示している。それ故、視覚前野中心視野再現域摘除の不完全さが、これら陰性結果の原因であった可能性が考えられる。

そこで我々は図1に示すような視覚前野皮質摘除を行い、下部側頭回摘除によって傷害される典型的な課題であるパターン弁別に対する効果を調べた^{7,8)}。視覚前野摘除群として、ほぼ中心視野10°を再現する領域(図中CP(s))とより広い領域(CPS(l))、手術統制群として下部側頭回(IT)の摘除をそれぞれ3-5頭のサルに行い、正常ザルも含めてその行動を比較した。

パターン弁別課題として、+図形と□図形の弁別を、手術前にウイスコンシン式一般テスト装置で訓練し、手術後の保持成績を調べた。訓練試行数は1日30試行、学習基準は100試行中90試行以上の正反応とした。

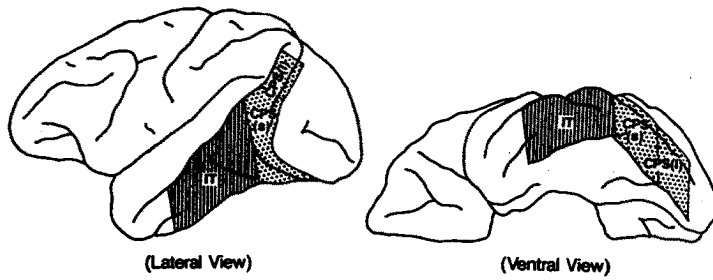


図1 サル視覚前野中心視野再現域摘除実験の皮質摘除域。CPS(s)はほぼ中心視野10°再現域に相当する領域を摘除、CPS(l)ではさらに背側、後方域に1cm摘除域を広げた。ITは下部側頭回皮質摘除域。

結果は図2に示した。CPS(s)、CPS(l)群共に、IT群に匹敵するパターン弁別障害を示しており、これにより、視覚前野の中心視野再現域の摘除が完全であれば下部側頭回摘除に匹敵す

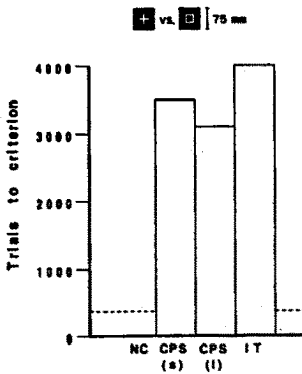


図2 十と□パターン弁別の手術後保持テストの基準達成試行数。横破線は手術前の学習基準達成平均試行数。NC；正常サル群。その他の群名称については図1参照。

る障害が生じることが分かった。この知見は視覚前野を下部側頭回への入力野とする考えを行動学的に支持するものである。

もう1つの重要な知見はCPS(s)群とCPS(l)群の間に、パターン弁別障害の度合いの差がまったく見られないことである。これはパターン弁別の遂行に中心視情報が重要であり、より周辺領域からの情報は関与しないことを示唆している。この可能性をさらに検討するために次の実験を行った。

2.2 視覚前野中心視野再現域と周辺視野再現域の機能差

図3に示したように、本実験では先のCPS(s)と同様の中心視野再現域(図中CPS)摘除の効果を、それ以外の視覚前野領域(Ext-CPS)の摘除効果と比較した。ただし本実験では、Ext-CPS域が広範で一段階摘除が困難なため、Ext-CPS腹内側面または背内側面を一段階目に摘除し、残りを二段階目に摘除した。これにあわ

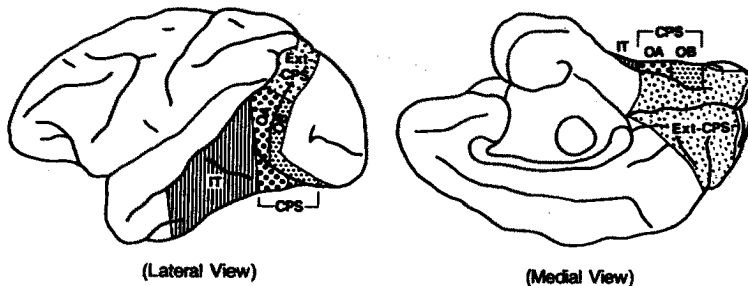


図3 サル視覚前野中心視野再現域(図中CPS)とそれ以外の視覚前野域(Ext-CPS)摘除実験の皮質摘除域。OA、OBはvon BoninとBaileyの細胞構築学的区分野。ITは下部側頭回皮質摘除域。

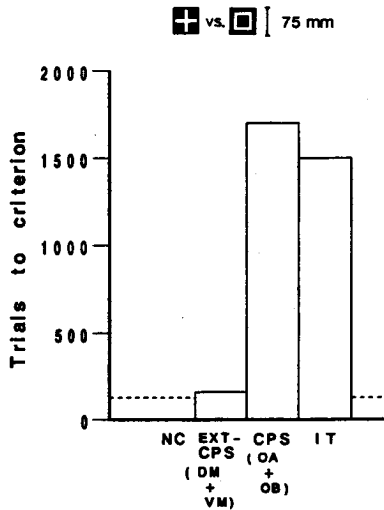


図4 十と□パターン弁別の手術後保持テストの基準達成試行数。横線は手術前の学習基準達成平均試行数。Ext-CPS (DM+VM): 摘除が2段階でおこなわれ、背内側部 (DM) も腹内側部 (VM) も摘除されていることを示す。CPS (OA+OB) についても同様。NC: 正常ザル群。IT: 下部側頭回皮質摘除群。

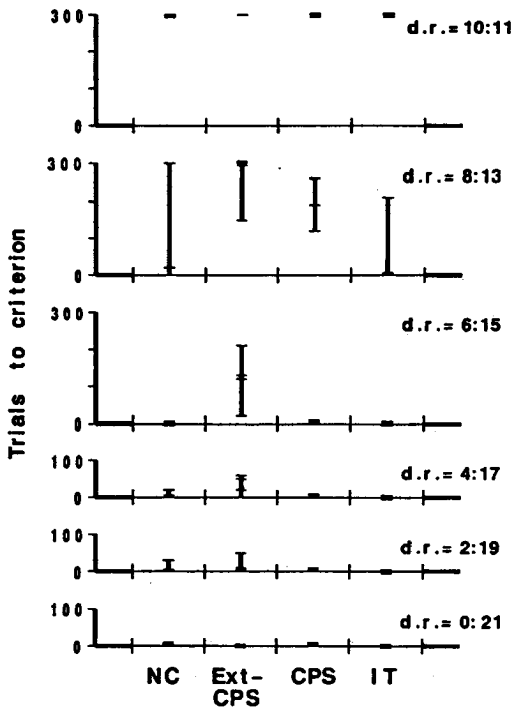


図5 境界標的課題での各段階基準達成試行数。d.r.: 境界標的円柱により近いカードとより離れたカードの円柱までの距離比。各群名称については図4参照。

せ、CPSもOAかOB野を一段階目に摘除し、残りは二段階目に摘除した。

課題はパターン弁別課題と境界標的課題を用いた。先に述べたようにパターン弁別は下部側頭回摘除により障害される。しかし頭頂葉摘除では障害されない。一方境界標的課題は下部側頭回摘除では障害されず、頭頂葉摘除で傷害され、空間視課題と考えられている⁹⁾。この課題では22.5cm離れて置かれた2枚のカードの間に直径、高さ共に1.5cmの小円柱を置き、サルがその円柱により近い方のカードを選べば正反応とした。第一段階では円柱は2枚のカードの何れかに接して置かれるが、30試行中27以上の正反応が達成される毎に、2cmさきみで中央に移された。従って、円柱に近いカードと遠いカードの円柱までの距離比は、第一段階では0:21で以後第六段階まで、2:19, 4:17, 6:15, 8:13, 10:11と変化した。各段階での訓練限界は300試行である。

パターン弁別の結果は図4に示した。ここでは使用されたパターンのサイズが前の実験のものとは異なり、大きいことに注意されたい。筆者らの正常ザルのパターン弁別行動の解析により、背景カードの大きさが同じ場合、パターンサイズが大きいほどサルにとって其の弁別が易しいことが分かっている¹⁰⁾。これが同じIT野摘除でも本実験の障害が前の実験の障害よりも大幅に軽い理由と思われる。いずれにしろ、CPS摘除はIT摘除と同様の重度障害をもたらすが、Ext-CPSによる障害はこれに比べて非常に軽い。この知見はパターン弁別に視覚前野中心視野再現域からの情報が不可欠であるのに対し、視覚前野の周辺視野再現域からの情報は不要であることを示している。

一方境界標的課題での障害パターンはこれとは逆であった。図5はこの課題での各段階での基準達成試行数を示している。CPS, IT群の成績は正常群と変わらないのに対し、Ext-CPS群は他の3群が殆ど試行数を要さずに基準を達成している比較的楽な第二, 三, 四段階から困難を示す。第一段階から第五段階までの基準達成

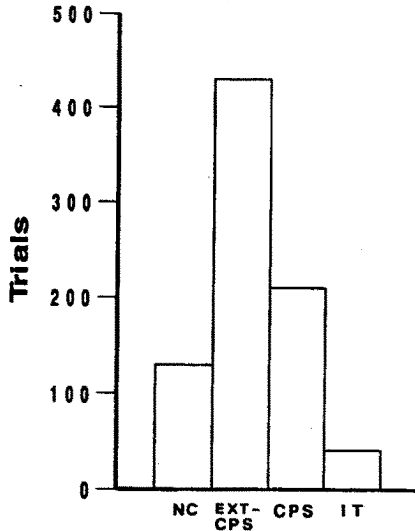


図6 境界標的課題での各段階での基準達成試行数合計（ただしd.r.=10:11段階をのぞく）。各群名称については図4参照。

試行数の合計もExt-CPS群は他の群に比べて多かった（図6）。この知見は、外界の物体の空間的位置関係の認識に中心視野情報は重要でないのに対し、周辺視野情報は不可欠であることを示している。

3. 下部側頭回に関する知見

従来下部側頭回は前部3分の2をしめるTE野と後部3分の1をしめるTEO野に二分されてきた¹¹⁾。しかし最近では、下部側頭回は前部（TE野の前半部にあたる）、中部（TE野の後半部にあたる）、後部（TEO野にあたる）に三分され、しかもそれぞれが背側部と腹側部に分けられている¹²⁾。従来の細胞構築学的分類基準に加え、他の領野との神経線維結合様式が考慮され始めたことがこうした細分化の大きな理由である。

その中で最も重要なのは海馬との線維結合様式である。現在、視覚性記憶機構として、海馬と下部側頭回を考え、その機能的な相互作用を重視する考えが有力になっている¹³⁾。海馬との神経線維結合は下部側頭回を通して一様ではなく、大きな部位差がある¹³⁾。TE野の前半部は後半部に比べて、間接的にも直接的にも海馬とより強い線維結合を持つ。一方TE野をその背側部と腹側部にわけてみると腹側部が海馬と直接的な線維結合を持つのに対し、背側部にはその

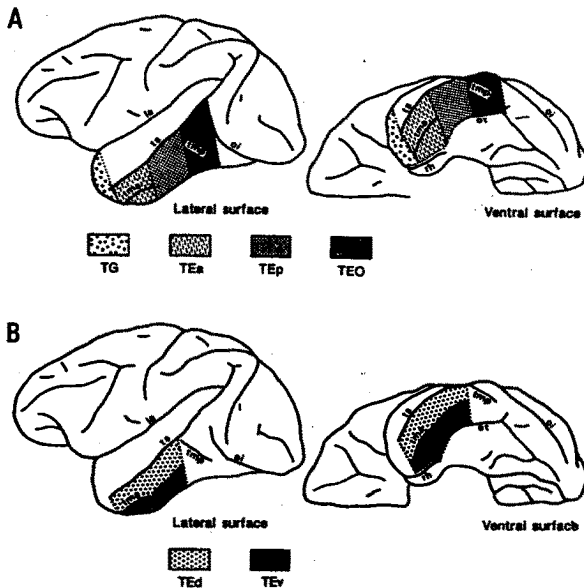


図7 サル下部側頭回内細分野の記憶機能に関する実験の皮質摘除域。図中A, TG: TG野, TEa: TE野前半部, TEp: TE野後半部, TEO: TEO野。図中B, TEd: TE野背側部, TEv: TE野腹側部。la: 外側溝, ts: 上側頭溝, tma: 前中側頭溝, tmp: 後中側頭溝, oi: 下後頭溝, l: 月状溝, ot: 後頭側頭溝, rh: 嗅脳裂溝。

ような直接結合は見られない。間接的結合に関しても腹側部の海馬との結合は背側部に比べて強い。

このような海馬との線維結合の差は実際にTE野内の細分野の記憶機能の差に反映しているのだろうか。筆者らはこの可能性を検討するためにサル下部側頭回に図7に示したような部分摘除をつくり、その効果を種々の記憶課題で調べている¹⁴⁾。

3.1 視覚性認知記憶におけるTE野前半部と後半部の機能差

視覚性認知記憶課題として、単式及び複式物体弁別課題と、遅延見本合わせ課題を使用した。

3.1.1 単式および複式物体弁別課題の結果

物体弁別課題ではそれぞれ2個の物体からなる12対の物体系列を4組使用し、うち2組は単式物体弁別に、他の2組は複式物体弁別に使用した。単式課題では、最初の物体対から、順次12番目の対まで学習してゆく。複式課題では、試行毎に異なった物体対が提示され、サルは12の物体対の弁別を同時に学習しなければならない。単式課題にくらべより困難な課題になっている。これらの課題をサルに手術前に学習させ、手術後の保持を調べた。学習基準は各対について10試行中9以上の正反応である。

結果は図8に示した。TE野前半部を摘除した

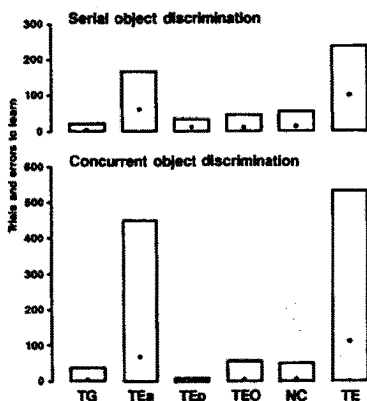


図8 単式及び複式物体弁別学習の手術後の保持テストの基準達成試行数(バー)と誤反応数(黒丸)。TE: TE野全摘除群, NC: 正常ザル群, その他の各群名称については図7A参照。

サルでは単式物体弁別課題でも複式物体弁別課題でも重度の障害がみられ、特に複式物体弁別課題での障害はTE野の全摘除による障害に匹敵した。これに対してTE野後半部の摘除ザルではまったく障害はみられず、その成績は正常ザルと同じであった。同様にTG野摘除ザル、TEO野摘除ザルでも障害はまったくみられなかった。

3.1.2 遅延見本合わせ課題の結果

この課題ではサルに短時間だけ見本物体を見せ(見本提示期)、10秒(遅延期)後、この見本物体と別の物体を対提示し、見本物体を選べば報酬を与えた(選択期)。サルは遅延期間中見本物体を憶えていなければならない。この課題の特徴は数百の物体を準備し、見本物体およびそれと対提示する物体を試行毎に替えていくことである。そのためサルが特定の物体がその前の試行で見本物体として使われたか対提示物体として使われたかを憶えている可能性は殆ど無く、サルはそうした要因に煩わされずに、単純に各試行の見本提示期に見た物体の記憶に基づき反応すればよい。

この課題を100試行中90以上の正反応を学習基準として、サルに手術後に学習させた。その後、記憶に対する負荷を増やすために、順次遅延時間を30秒、60秒、120秒、10分に延長し、各条件で100試行中の正反応率を調べた。さらにその後、今度は憶えていなければならない見本物体の数を3、5、10個と増やし、各条件で150試行中の正反応率を調べた。例えば見本物体3個の場合、20秒間隔で、各見本物体を次々に見せ、引き続きそれぞれの見本物体について次々に選択反応をさせた。

結果は図9に示してある。遅延時間10秒の基本課題の学習に、TE野前半部を摘除されたサルは、正常ザルの約3倍の試行数を要している。一方この課題でも、TE野後半部を摘除されたサルの成績は正常ザルとまったくかわらなかった。同様にTG野、TEO野摘除ザルの成績も正常ザルと同じであった。

遅延時間を延ばした条件でもTE野前半部摘除

ザルは著しい正反応率の低下を示した。30秒から10分までの各条件を通してのTE野前半部摘除ザルの平均正答率は73パーセントである。これに対してTG野、TE野後半部、TEO野摘除ザルの正反応率はそれぞれ、82, 90, 92パーセントであった。

見本物体数を増やす条件では、見本物体3個から10個の条件を通して、TE野前半部摘除ザルの平均正答率は70パーセントであった。これに対して、TG野、TE野後半部、TEO野摘除ザルの正答率は、それぞれ83, 85, 86パーセントであった。

これらの結果から下部側頭回でもTE野前半部摘除だけが重度の認知記憶障害をもたらし、TE野後半部の摘除ではまったく障害が生じないことがわかった。この知見はTE野でもその前半部が、後半部に比べより強い神経線維結合を海馬と持つという先に述べた解剖学的知見と良く対応する。

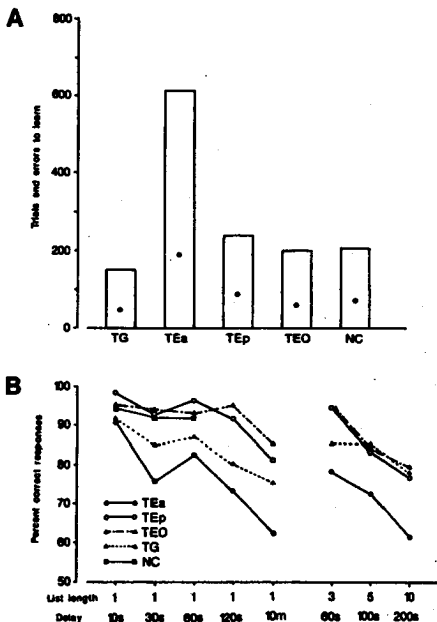


図9 遅延見本合わせ課題の手術後の学習成績。A: 遅延時間10秒の基本課題の学習基準達成試行数(バー)と誤反応数(黒丸)。B: 基本課題修得後、遅延時間を延ばした場合と一度に記憶している見本物体の数を増やした場合の平均正答率。NC: 正常ザル群, その他の各群名称については図7 A参照。

3.2 視覚性認知記憶に関するTE野背側部と腹側部の機能差

単式および複式物体弁別課題を用い、同様の比較をTE野背側部と腹側部摘除ザルについて行った。結果は図10に示した。この場合単式課題ではTE野背側部摘除ザルの成績は正常ザルとかわらなかった(正常ザルの成績は図8参照)。しかしより困難な複式課題では障害がみられた。一方TE野腹側部摘除ザルでは単式課題でも複式課題でも障害がみられ、かつその障害の程度はTE野背側部摘除ザルよりも強かった。この結果は視覚性認知記憶にTE野の腹側部が、背側部よりも、より密接に関与していることを示している。この知見も、TE野腹側部が海馬と直接的な神経線維結合を持ち、間接的な結合も強いものに対し、背側部は海馬との直接線維結合をもたず、間接的結合も弱いという解剖学的事実とよく符合する。

3.3 習慣記憶に関するTE野前半部と後半部、背側部と腹側部機能差

視覚前野についての実験で使用したパターン弁別課題は、従来視覚性知覚テストとして使用されてきたが、最近習慣記憶課題としての特性が指摘され始めた。人間の海馬損傷による健忘症患者では、視覚性認知記憶は障害されるが習慣記憶とか技能記憶と呼ばれる記憶は正常に保たれている。サルでもパターン弁別課題は海馬の損傷によっては障害されない。物体弁別の場

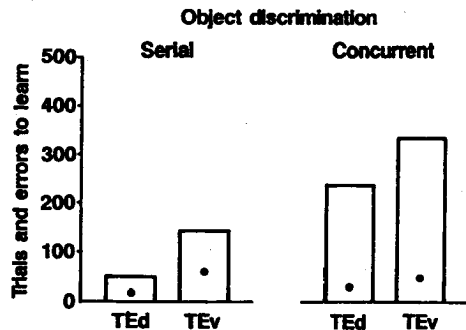


図10 単式及び複式物体弁別学習の手術後の保持テストの基準達成試行数(バー)と誤反応数(黒丸)。各群名称については図7 B参照。

合と異なりこの課題では、サルは1対の図形弁別の弁別学習完成まで数百試行を要する。このような多数回の試行を繰り返すうちに無意識的かつ自動的に正刺激図形を選ぶ習慣が形成され、その過程には海馬は関与しないのだと考えられている¹²⁾。

パターン弁別課題では視覚性認知記憶課題の場合とは逆に、より後方のTEO野の関与がTE野に比べて強いが、TE野の摘除によってもかなりの障害がでる¹³⁾。筆者らは最近、この課題に関してもTE野内に大きな機能差があることを見いだした。図11に、TE野前半部、後半部、背側部、腹側部摘除ザルのパターン弁別術後保持テストでの成績を示した。この課題では、視覚性認知記憶課題とは逆に、TE野前半部摘除では殆ど障害がなく、TE野後半部の摘除で障害がみられた。TE野の背側部と腹側部摘除の比較では腹側部摘除によってより重度の障害がでることがわかった。

4. まとめ

視覚前野は視覚一次野から空間視に関与する頭頂葉と、色、形態視に関与する下部側頭回へ

の中継領野をなす。視覚前野の中心視野再現域と周辺視野再現域は、それぞれ下部側頭回と頭頂葉への情報の中継路として、空間視機能と色、形態視機能に関与していると思われる。この考えは、下部側頭回が主として視覚前野の中心視野再現域から、頭頂葉は主として周辺視野再現域から、神経線維投射を受けるという最近の解剖学的知見¹⁰⁾ともよく一致する。

下部側頭回は、視覚性の認知記憶にも習慣記憶にも重要な役割を果たしていると思われるが、その関与の度合いには大きな部位差がある。視覚性認知記憶にはTE野の中でも前腹側部の関与が強い。解剖学的知見からみて、その役割の一つは、海馬を中心とする側頭葉内側部記憶関連部位と視覚連合野との機能的結合に関する物と思われる。同時にこの領域が長期記憶の貯蔵庫として他の下部側頭回領域に比べより重要な役割を果たしている可能性もある。

パターン弁別ではTEO野と、TE野の後部及び腹側部の摘除でより強い障害が見られる。その背景障害としては、パターン知覚障害と習慣記憶障害が考えられる。その分離評価が今後の課題である。

習慣記憶に関しては、下部側頭回と大脳基底核、とくに尾状核との機能的な相互作用が重視されている¹²⁾。パターン弁別に関する下部側頭回内の機能差が、これら細分野と尾状核との神経線維結合の強弱を反映するものかどうか今後の検討課題である。

文 献

- 1) D. J. Felleman and D. C. van Essen: Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 1, 1-47, 1991.
- 2) E. A. DeYoe and D. C. van Essen: Concurrent processing streams in monkey visual cortex. *Trends in Neurosciences*, 11, 219-226, 1988.
- 3) L. G. Ungerleider and M. Mishkin: Two cortical visual systems. *D. J. Ingle, M. A. Goodale and R. J. W. Mansfield (eds): Analysis of Visual Behavior*. MIT Press, 1982, pp. 549-586.
- 4) M. Mishkin: Visual mechanisms beyond the striate cortex. *R. W. Russell (ed): Frontiers in Physiological*

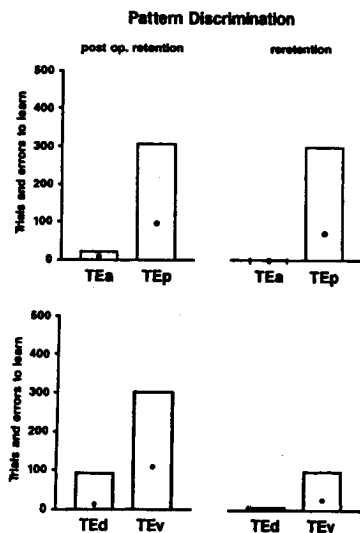


図11 十と□パターン弁別課題の手術後の保持テスト及び再保持テストの基準達成試行数(バー)と誤反応数(黒丸)。各群名称については図7参照。

- Psychology. Academic Press, 1966, pp. 93-119.
- 5) C. L. Colby, R. Gattass, C. R. Olson and C. G. Gross: Topographical organization of cortical afferents to extrastriate visual area PO in the macaque: A dual tracer study. *Journal of Comparative Neurology*, 269, 392-413, 1988.
 - 6) K. Tanaka, H. Saito, Y. Fukada and M. Moriya: Coding visual images of objects in the inferotemporal cortex of the macaque monkey. *Journal of Neurophysiology*, 66, 170-189, 1991.
 - 7) S. Yaginuma and E. Iwai: Visual impairment in monkeys following lesions of the central lateral portion of the prestriate cortex. A. Ehara, T. Kimura, O. Takenaka and M. Iwamoto (eds): *Primate Today*. Elsevier, 1991, pp. 365-366.
 - 8) S. Yaginuma, Y. Osawa, K. Yamaguchi and E. Iwai: Differential functions of central and peripheral visual field representations in monkey prestriate cortex. T. Ono, R. S. Squire, M. E. Raichle, D. I. Perrett and M. Fukuda (eds): *Brain Mechanisms of Perception and Memory: From Neuron to Behavior* Oxford University Press, in press, pp. 3-15.
 - 9) R. Latt: The role of inferior parietal cortex and the frontal eye-fields in visuospatial discriminations in the macaque monkey. *Behavioural Brain Research*, 22, 41-52, 1986.
 - 10) S. Yaginuma and E. Iwai: Effect of small cue-response separation on pattern discrimination in macaques (*Macaca fuscata* and *M. Mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, 100, 137-142, 1986.
 - 11) E. Iwai and M. Mishkin: Extrastriate visual focus in monkeys: Two visual foci in the temporal lobe of monkeys. N. Yoshii and N. A. Buchwald (eds): *Neurophysiological basis of learning and behavior*. Osaka University Press, 1968, pp. 23-33.
 - 12) L. R. Squire: Memory and the hippocampus: A synthesis from findings with rats, monkeys, and humans. *Psychological Review*, 99, 195-231, 1992.
 - 13) M. Yukie, T. Niida, H. Suyama and E. Iwai: Interaction of visual cortical areas with the hippocampus in monkeys. *Neurosciences*, 14, 297-302, 1988.
 - 14) S. Yaginuma: Functional subdivisions of area TE of the inferotemporal cortex in the monkey. E. Iwai and M. Mishkin (eds): *Vision, Memory, and the Temporal Lobe*. Elsevier, 1989, pp. 29-41.
 - 15) S. Yaginuma, T. Niihara and E. Iwai: Further evidence on elevated discrimination limens for reduced patterns in monkeys with inferotemporal lesions. *Neuropsychologia*, 20, 21-31, 1982.
 - 16) J. S. Baizer, L. G. Ungerleider and R. Desimone: Organization of visual inputs to the inferior temporal and posterior parietal cortex in macaques. *Journal of Neuroscience*, 11, 168-190, 1991.