

Reaching 行動の神経機構

山口清子・柳沼重弥

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

対象の方向に腕を伸ばし、手を対象に到達させて把握する行動をここでは reaching 行動と呼ぶ。

この reaching 行動はヒトやサルでは大脳の頭頂連合野というところが損傷を受けると障害されることが知られている。サルでは頭頂連合野を細胞構築学的分類にもとづいてさらに細分した小領野の摘除が行われ、reaching 行動に関与する領野が詳細に調べられた。そして何人かの研究者は^{1,2)}下頭頂小葉 (Brodmann の分類では 7 野, Von Bonin と Bailey の分類では PG 野) のみの摘除でも reaching 行動の障害が生じることを報告した。しかし他方、下頭頂小葉のみの摘除では reaching 行動の障害は見られなかったとする報告もある³⁾。一見類似した摘除でありながら結果が食い違うため、我々は両者の摘除域を比較してみた。その結果 reaching 行動の障害を報告する研究では摘除域に下頭頂小葉の外側表面だけでなく前方に隣接する頭頂間溝の外側壁および溝底部と後方に隣接する上側頭溝の後半部を含んでいること、他方 reaching 行動の障害を観察しなかった研究での摘除域はほぼ下頭頂小葉の外側表面のみであり、頭頂間溝や上側頭溝の溝の中の皮質はほとんど含まれていないことがわかった。このことは頭頂間溝あるいは上側頭溝の溝の中の皮質が reaching 行動に重要であることを示唆している。そこで我々は reaching 行動に最も重要な領野を明らかにするため、図 1 に示したようにサルに (1) 頭頂間溝外側壁および溝底部 (IPS), (2) 下頭頂小葉外

側表面 (IPG), (3) 上側頭溝後半部 (cSTS) の摘除を行い、reaching 行動に及ぼす影響を調べた⁴⁾。

2. Reaching 行動の測定

図 2 に、我々が reaching 行動の測定に用いた装置を示した。この装置は、乳白色プラスチック製半球 (直径 129 cm) を鉄骨材に固定して垂直に立てたものであり、半球内は均一視野になっている。Reaching 行動の正確さは図のように半球の上部に吸盤をはりつけて釣り糸でレーズンをつるし、サルに取らせることによって測

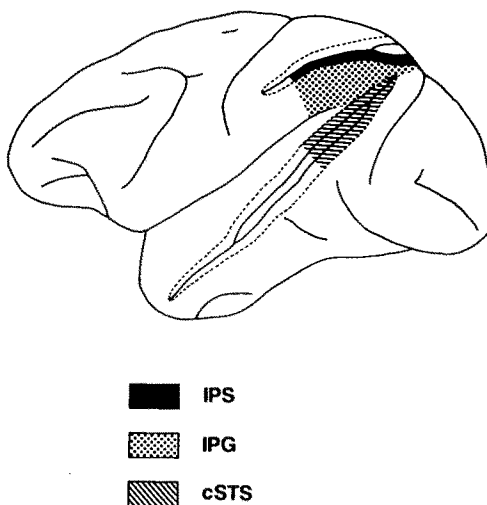


図 1 マカクサルの左半球側面図上に示した摘除域。IPS: 頭頂間溝外側壁及び溝底部摘除域, IPG: 下頭頂小葉外側表面摘除域, cSTS: 上側頭溝後半部摘除域。図中、頭頂間溝と上側頭溝は溝を開いた状態に描いてある。摘除はいずれも左右両側摘除。

定した。測定に先だって、サルの手が届く距離範囲が調べられ、奥行き方向に2 cm 間隔で10カ所（手の届く位置5カ所、手の届かない位置5カ所）のレーズン提示位置が決められた。測定においては、10試行を1ブロックとし、1ブロック内では各位置に1回ずつランダムな順序でレーズンが提示された。1日に8ブロック、すなわち各位置においては8回ずつ測定がおこなわれた。

サルの reaching 行動は、4段階にランクづけされた。すなわち手の届く距離に提示されたレーズンを5秒以内に手ずれなく正確に把握した場合がA、レーズンには触れたがはじくなどして正確に取れなかった場合がB、手の届く距離内であってもレーズンからずれた所に手を出したり、手の届かない距離に提示されたレーズンに対して5秒以内に手を出した場合がC、レーズンに対して5秒間手を出さなかった場合がFであった。なお各試行のサルの reaching 行動は実験者が観察記録すると同時に、ビデオ・テープに録画して後の分析に役立てた。反応時間は、ビデオ・タイマーにより計測した。Reaching 行動の測定は手術前と手術後に行い、

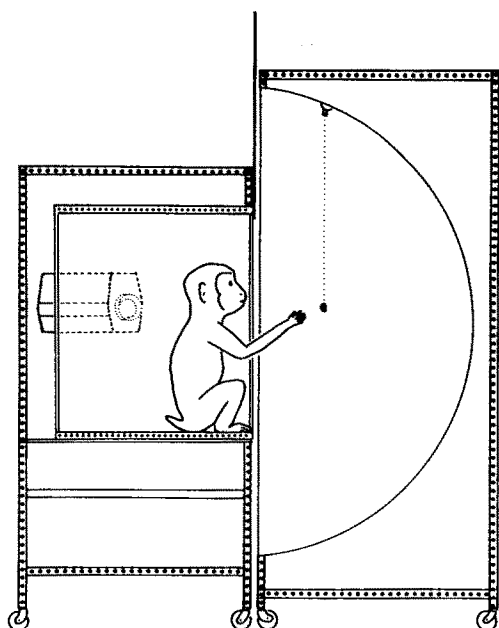


図2 Reaching 行動の測定に用いた装置

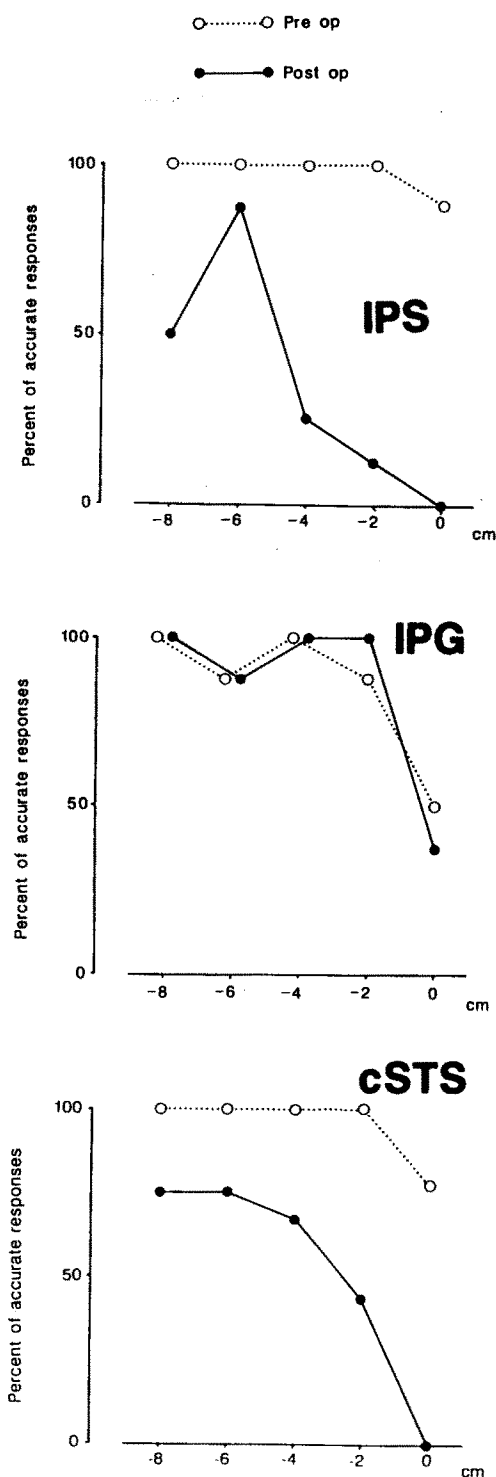


図3 手の届く位置5カ所に提示されたレーズンに対して5秒以内に正確に reaching 反応した試行数の割合。0は手の届く最大距離を示し、左にいくほど近距離となる。

その成績を比較することによって摘除の効果を検討した。

3. 下頭頂小葉内小領野摘除サルの reaching 行動

図3は、頭頂間溝外側壁および溝底部 (IPS) 摘除群, 下頭頂小葉外側表面 (IPG) 摘

除群, 上側頭溝後半部 (cSTS) 摘除群内の各1頭のサルが, 術前, 術後において, 手の届く位置に提示されたレーズンを手ずれなく正確に把握した (Aランクの反応) 試行数の割合を示す。図の横軸は, 手の届く位置5カ所を示す。0は手の届く最大距離を示し, 2cm 間隔で左に行くほど近距離となる。縦軸は, 各位置にお

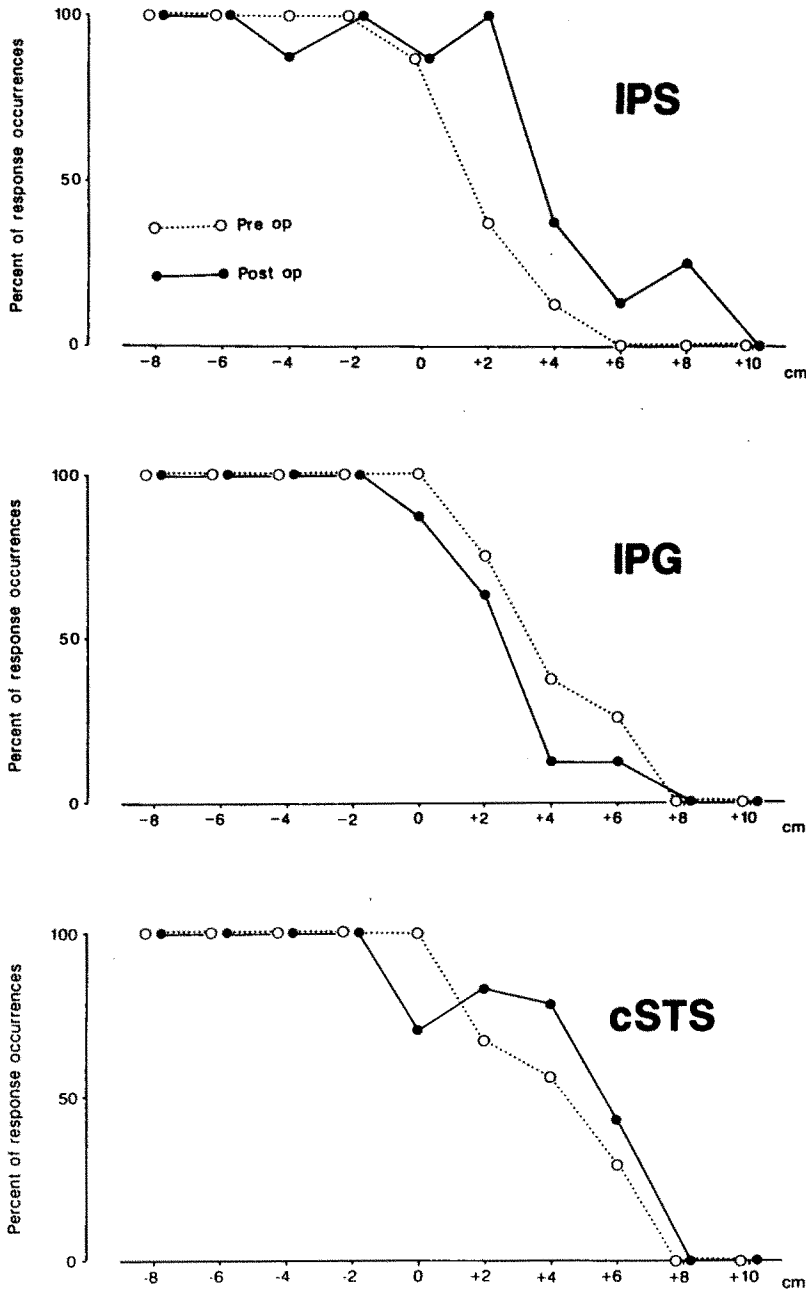


図4 手の届く位置5カ所, 手の届かない位置5カ所に提示されたレーズンに対して5秒以内に手を出して反応した試行数の割合

ける8回の試行中、Aランクでレーズンを把握した試行数の割合を示す。白丸は術前の、黒丸は術後の各摘除サルの成績を示す。術前の成績と比較してIPS摘除サル、cSTS摘除サルでは術後、Aランクの反応（正確なreaching反応）が顕著に減少した。IPS摘除サルで-8cmと-6cmの距離での成績が逆転しているもののIPS摘除サル、cSTS摘除サルとも遠距離でAランクの反応の低下がより大であった。これに対してIPG摘除サルの術後のAランクの反応の割合は術前とほぼ同程度であった。

次に図4は、各摘除サルが手の届く位置5カ所、手の届かない位置5カ所の計10カ所の各々の位置に提示されたレーズンに対して5秒以内に手を出して反応した試行数（A、B、Cランクの反応の合計）の割合を示す。IPS摘除サルとcSTS摘除サルでは術後、手の届かない位置に提示されたレーズンに対して手を出してしまう反応、すなわち距離の過小評価が多くなった。しかし両被験体とも手の届く位置に提示されたレーズンに対して手を出さない反応、すなわち距離の過大評価は少なかった。他方IPG摘除サルも手の届く位置に提示されたレーズンに対する反応は術後も正常であり、また手の届かない位置に提示されたレーズンに対して手を出してしまう反応は術前より減少し、術後のほうが術前よりもむしろ成績がよくなった。これは練習効果によるものと思われる。

4. Reaching 行動における頭頂間溝外側壁および溝底部、上側頭溝後半部の役割

我々の実験によって、頭頂間溝外側壁および溝底部のみの摘除によっても、また上側頭溝後半部のみの摘除によってもreaching行動が障害されることが示された。言い換えれば、これらの領野はreaching行動において重要な役割を果たしていることが示された。それではこれらの領野はreaching行動においてどのような役割を果たしているのだろうか。

目の前にある視覚対象に対してreaching行動する時の過程を大ざっぱにたどってみると、ま

ず対象が存在する位置の方向や対象までの距離が認知され、続いて対象に到達するように腕を動かせという命令が腕の筋肉に出されて腕が対象の方向に動く。動いていく腕と手の視覚情報と筋肉や関節からの体性感覚情報がフィードバックされて腕の動きの微調整が行われる。そして手が対象に触れるとそれをつかめという命令が出されて手は対象をつかみreaching行動が完了する。このように視覚対象に対するreaching行動の中には多数の神経過程が存在するが、頭頂間溝外側壁および溝底部を摘除されたサルも上側頭溝後半部を摘除されたサルもレーズンをつかんだあとはそれを正確に口に運ぶことができた。したがってこれらの領野の摘除によるreaching行動の障害は、運動機能そのものの障害ではないと考えられる。近年、上側頭溝後半部には髄鞘構築学的に分類されるMT、MSTとよばれる領野があり、この領野には視覚対象の運動の方向、スピードや両眼視差に選択的反応を示す神経細胞が多数存在することが見いだされている^{5,6)}。また神経解剖学的研究により上側頭溝後半部から頭頂間溝外側壁と溝底部に神経投射があることが明らかにされている⁷⁾。そしてさらに頭頂間溝の溝底部にはMT野の神経細胞と類似の反応特性をもつ神経細胞が多数存在し、これらの細胞の多くが視覚反応と同時に体性感覚反応を示すことが報告されている⁸⁾。これらの知見にもとづくと、reaching行動においては上側頭溝後半部は視覚対象までの距離の情報を頭頂間溝に送り、頭頂間溝は視覚情報と腕の筋肉や関節からの体性感覚情報とを結合する役割をしていると推測される。

我々の実験では、下頭頂小葉外側表面を摘除されたサルはreaching行動の障害を示さなかったが、この領野もreaching行動に関与していないわけではない。この領野からreaching行動に伴って活動する神経細胞が見つかるからである⁹⁾。しかしこの領野が損傷されても頭頂間溝や上側頭溝後半部が無傷であればreaching行動の障害は起こらないようである。

文 献

- 1) S. Faugier-Grimaud, C. Frenois and F. Peronnet: Effects of posterior parietal lesions on visually guided movements in monkeys. *Experimental Brain Research*, **59**, 125-138, 1985.
- 2) R. K. Duell and D. J. Regan: Parietal hemineglect and motor deficits in the monkey. *Neuropsychologia*, **23**, 305-314, 1985.
- 3) M. Petrides and S. D. Iversen: Restricted posterior parietal lesions in the rhesus monkey and performance on visuospatial tasks. *Brain Research*, **161**, 63-77, 1979.
- 4) K. Yamaguchi and E. Iwai: Misreaching following restricted lesions of the inferior parietal cortex in monkeys. M. Shimamura, S. Grillner and V. R. Edgerton (eds): *Neurobiological basis of human locomotion*. Japan Scientific Societies Press, Tokyo, 1991, 235-239.
- 5) J. H. R. Maunsell and D. C. Van Essen: Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. I. Selectivity for stimulus direction, speed, and orientation. *Journal of Neurophysiology*, **49**, 1127-1147, 1983.
- 6) J. H. R. Maunsell and D. C. Van Essen: Functional properties of neurons in middle temporal visual area of the macaque monkey. II. Binocular interactions and sensitivity to binocular disparity. *Journal of Neurophysiology*, **49**, 1148-1167, 1983.
- 7) L. G. Ungerleider and R. Desimone: Cortical connections of visual area MT in the macaque. *The Journal of Comparative Neurology*, **248**, 190-222, 1986.
- 8) C. L. Colby, J.-R. Duhamel and M. E. Goldberg: Ventral intraparietal area of the macaque: Anatomic location and visual response properties. *Journal of Neurophysiology*, **69**, 902-914, 1993.
- 9) W. A. MacKay: Properties of reach-related neuronal activity in cortical area 7A. *Journal of Neurophysiology*, **67**, 1335-1345, 1992.