

空間内の立体を見る脳： 後頭葉から頭頂葉への情報の流れ

中村 浩幸

■研究のねらい

我々の周りの世界はいろいろな色や形、大きさ、質感を持った立体的な物体によって構成されている。こうした立体的な物体の情報は左右の目の網膜で受け取られ、大脳皮質に送られる。最初に視覚情報を受け取る大脳皮質は後頭葉にある第一次視覚野（サルの V1 野、ヒトでは 17 野）と第二次視覚野（サルの V2 野、ヒトの 18 野の一部）で、そこではある傾きを持った線分に良く反応するニューロンやある色に良く反応するニューロンのあることが知られている。さらに形や色に関する視覚情報は V4 野を経由して側頭葉に送られ、側頭葉では複雑な形、例えばヒトの顔に

反応するニューロンなどが知られている。また、空間内の位置に関する視覚情報は頭頂葉で処理されていることが知られている。しかし、空間内の立体に関する視覚情報が処理されている神経回路はわかっていない。

本研究では空間内の立体に反応するニューロンを記録し、その皮質への視覚入力がどの皮質から送られてくるのかを生理学的な手法と形態学的な手法を組み合わせで検討した。

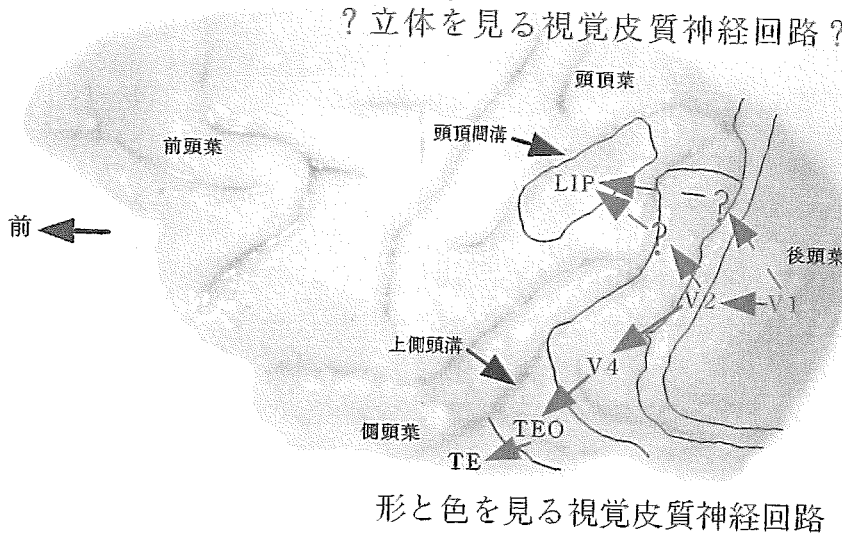


図1 ニホンザルの大脳半球を左から見た写真と視覚皮質神経回路

後頭葉から側頭葉に向かう形と色を見る神経回路は詳しく調べられている。立体を見る神経回路は良くわかっていない

■研究成果

1. 空間内の立体に反応するニューロン

グラフィックワークステーションのモニター画面に液晶パネルを付け、二方向の偏光シャッターを 60 サイクルで切り替えることによって、二つの位置のずれた像を同時に提示した。左右の目に直交する偏光レンズを入れたメガネをかけてこの像を見ると、

モニター上の画像が手前あるいは奥に浮かんで見える。この画像をサルに見せて反応するニューロン活動を記録した。

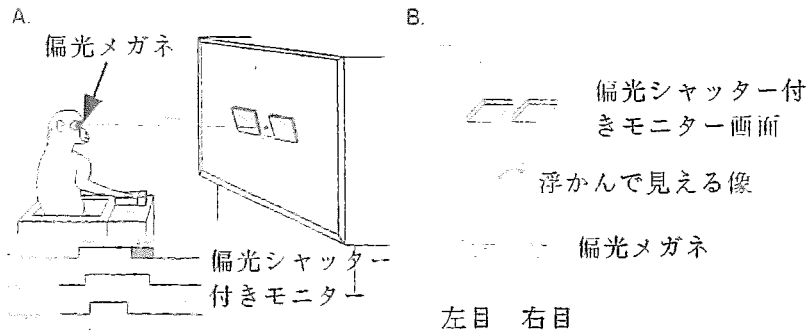


図2 グラフィックワークステーションを用いて立体画像を見せる模式図

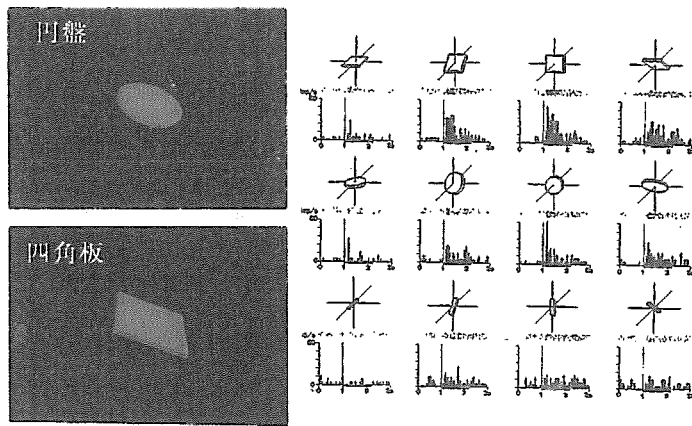


図3 左：実際にモニターで見た画像の例。片方の目に見える像のみ示してある。右：空間内の立体に反応したニューロンの例。正面向きの四角い板に良く反応している。

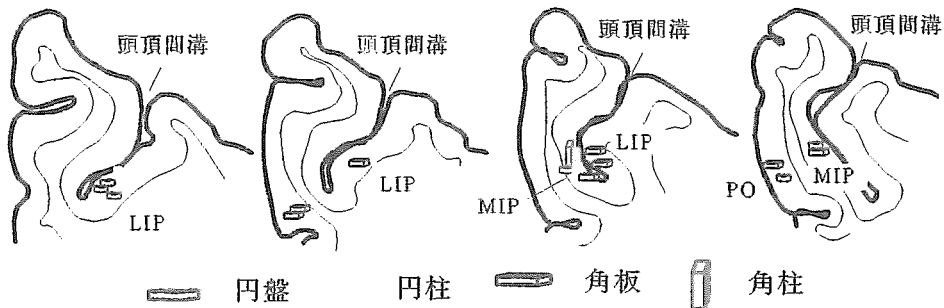


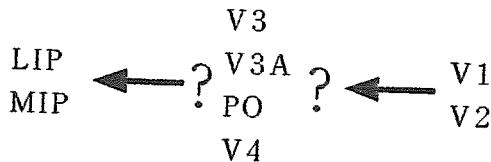
図4 空間内の立体に反応したニューロンの分布
頭頂間溝に面したMIP野とLIP野に分布していた

空間内の立体に反応するニューロンは頭頂間溝に面した皮質から記録され、ある形の立体に反応が強く、しかもある傾きに特に強い反応を示した。また大きさや厚さによって反応の強さが変わった。しかもその立体が空間内のある位置に出現したときに強い反応を示し、反応野の周辺に抑制野を持つニューロンもあった。

2. 空間内の立体に反応するニューロンはどこにあるか

空間内の立体に反応するニューロンは頭頂間溝の後部のMIP野とLIP野から記録された。

3. MIP野とLIP野へ入ってくる視覚情報はどこを經由して送られてくるのか



それでは、MIP野とLIP野の立体視覚に必要な情報はどこから送られてくるのだろうか。目から入ってきた視覚情報は、大脳皮質ではV1野とV2野にまず送られる。V1/V2野とMIP/LIP野の間にはV3野、V3A野、PO野、そしてV4野が存在する。本研究ではV3/V3A野からの入力について検討した。

4. V3A野を電気生理学的に同定する

V3A野の記録実験は少ないが、これまでに左右の目の視差に反応するニューロンや眼位（視線の方向）によって反応が変わるニューロンが報告されている。そこで眼位の影響を指標にしてニューロン活動を電氣的に記録し、これまでわかっていなかったV3/V3A野の受容野のマップを初めて明らかにした。

さらにこのマップに基づいて、生理記録下で神経トレーサーを注入した。V3A野に順行性と逆行性に神経の終末と細胞体の両方がトレースできるWGA-HRPとビオチン化デキストラミン(BDA)を、V3野に逆行性に細胞体のみトレースされる蛍光色素ファーストブルー(FB)で、WGA-HRPとBDAをV3A野にFBをV3野に注入した。

5. WGA-HRPをV3A野外側部に注入

順行性および逆行性の神経トレーサーであるWGA-HRPをV3A野の外側部に注入し、軸索輸送によって細胞体あるいは軸索終末に移動したWGA-HRPをテトラメチルベンジジンを

を基質として反応させ、ツァイス社製アキシオフォトとニューロルシダを用いて観察した。

その結果、空間内の立体に反応するニューロンが見られたMIP野とLIP野の後部に多数の終末とニューロンが認められた。これはV3A野からMIP野とLIP野の後部の立体を見ている皮質に視覚情報が送られている事を示している。またV2野とV3野に多数の逆行性に標識されたニューロンが見られた。

以上の結果から、視覚情報はV2野とV3野からV3A野を經由してMIP野

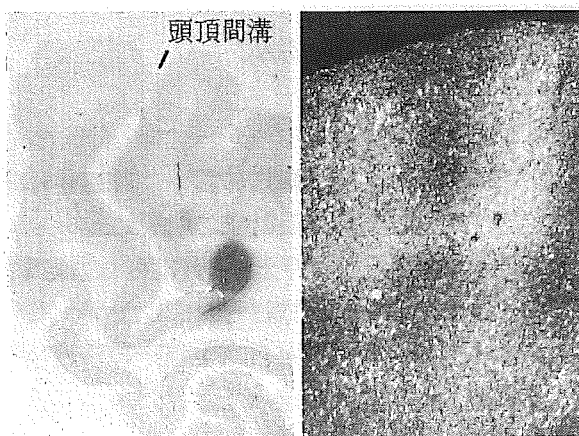


図5 左：V3A野外側部にWGA-HRPを注入、右：LIP野尾側部の空間内の立体に反応するニューロンが存在する部位に見られた標識されたニューロンと終末。カラム構造をつくっている

と LIP 野に送られていることを明らかにした。これは本研究で初めて明らかになったことである。

6. BDA を V3A 野内側部に注入

順行性および逆行性の神経トレーサーである BDA を V3A 野の内側部に注入し、軸索輸送によって細胞体あるいは軸索終末に移動した BDA をアビジン-ビオチン-HRP 複合体で反応させ DAB を基質として可視化し観察した。

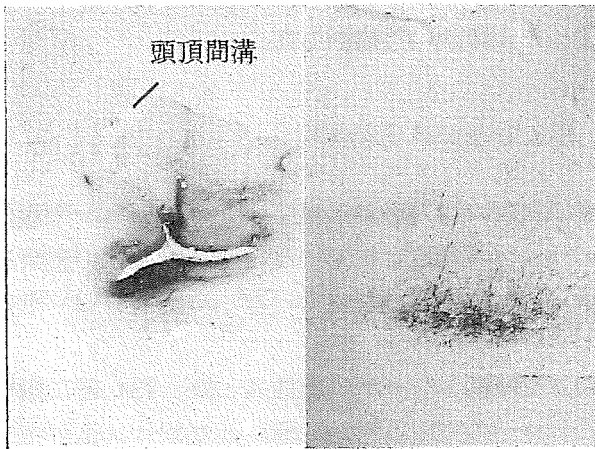


図6 左：V3A 野の内側部にビオチン化デキストランアミン (BDA) を注入。右：空間内の立体に反応するニューロンが存在する MIP 野に見られた終末。4 層を中心に分布している

その結果、空間内の立体に反応するニューロンが見られた MIP 野に多数の終末とニューロンが認められた。前述した 5 の V3A 野外側部注入例とは異なり LIP 野の後部には標識が認められなかった。しかし LIP 野の前部には終末が認められた。このことは V3A 野内側部からは主に MIP 野に視覚情報が送られていることを示している。また V3 野と V2 野にも標識されたニューロンが見られた。

以上の結果から、V3A 野の内外で投射が異なることが明らかになった。このことはこれまで全く知られていなかったことである。

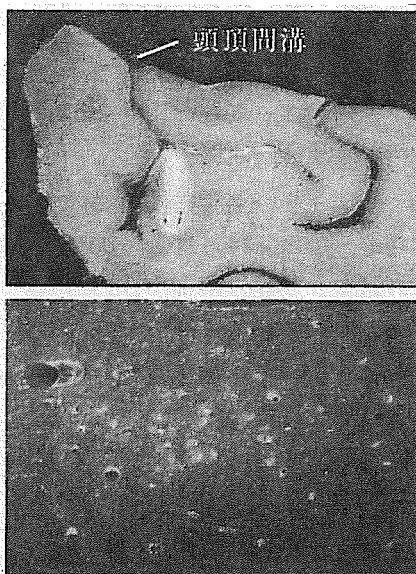


図7 上：V3 野に FB を注入。下：空間内の立体に反応するニューロンが存在する MIP 野に見られたニューロン

7. FB を V3 野に注入

逆行性の神経トレーサーである FB を V3 野に注入し、軸索輸送によって細胞体に移動した FB を蛍光顕微鏡で観察した。

その結果、V1 野と V2 野に多数の標識されたニューロンが見られた。したがって V3 野は V1 野と V2 野から V3A 野への視覚情報を經由する事がわかった。

8. まとめ

本研究の結果、これまでに良くわかっていなかった頭頂葉視覚連合野への視覚入力、V3 野と V3A 野を経由していることを明らかにし、立体を見る大脳皮質の視覚路は V1 野から V2 野、V3 野、V3A 野さらに MIP 野、LIP 野に到る後頭葉から頭頂葉に向かう経路であることを本研究によって初めて示した。

■今後の展開

本研究により、これまでにわかっていなかった頭頂葉への視覚入力経路が明らかになった。しかし、空間内の立体を見るために必要な視覚情報は、奥行きや空間内の位置だけといった単純なものではなく、形の情報や表面のきめ細かさ、陰の濃さの変化や色合いの変化、近くと遠くの動きの変化など複雑で、その情報処理にあたる皮質の回路も複雑であることが予想される。今後、このような複雑な経路を明らかにし脳の情報処理の理解に役立てたい。

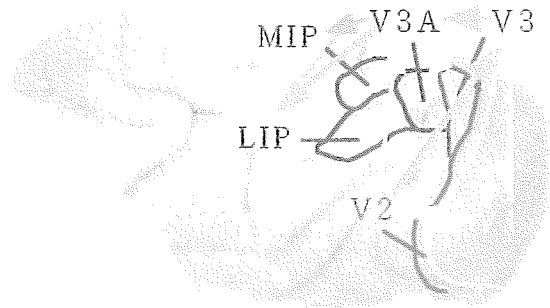


図8 立体を見る視覚経路

■発表論文リスト

- Hiroyuki Nakamura (1997) NADPH-diaphorase and cytosolic urea cycle enzymes in the rat spinal cord. *J. Comp. Neurol.* 385: 616-626.
- Hiroyuki Isayama, Hiroyuki Nakamura, Hideki Kanemaru, Keiko Kobayashi, Piers C. Emson, Masaru Kawabuchi, and Nobutada Tashiro (1997) Distribution and co-localization of nitric oxide synthase and argininosuccinate synthetase in the cat hypothalamus. *Arch. Hist. Cytol.* (in press)
- Hideki Kanemaru, Hiroyuki Isayama, Hiroyuki Nakamura, Masaru Kawabuchi, and Nobutada Tashiro (1997) Efferent projections from the anterior hypothalamic nucleus in the cat. *Soc. Neurosci. Abstr.* 23:773.
- Elisa Shikata, Yuji Tanaka, Hiroyuki Nakamura, Masato Taira, and Hideo Sakata (1996) Selectivity of the parietal visual neurones in 3D orientation of surface of stereoscopic stimuli. *Neuroreport* 7: 2389-2394.
- Makoto Kusunoki, Yuji Tanaka, Elisa Shikata, Hiroyuki Nakamura, and Hideo Sakata (1996) Response properties of axis orientataion selective neurons of the paietal

association cortex of the monkey studied by 3D computer graphics. Soc. Neurosci. Abstr. 22: 398.

- 志方えりさ、高須俊明、田中裕二、泰羅雅登、酒田英夫、中村浩 (1996) サル頭頂連合野の両眼視ニューロンの平面方位選択性 日大医誌 55:316-323.
- Elisa Shikata, Yuji Tanaka, Hiroyuki Nakamura, Masato Taira, and Hideo Sakata (1995) Selectivity of the parietal visual neurons in 3D orientation of surface of stereoscopic stimuli. Soc. Neurosci. Abstr. 21:665.