

霊長類における海馬傍回の視覚機能に関する研究*

佐藤 暢哉

広島大学大学院生物圏科学研究科

Visual function of the parahippocampal cortex in primates

Nobuya Sato

*Graduate School of Biosphere Sciences, Hiroshima University,
Higashi-Hiroshima 739-8521, Japan*

要 旨

第1章 霊長類の海馬傍回に関する研究の現状と本研究の目的

私たちが日常生活を送る上で、ある地点から目的地まで迷わずに移動することは重要な能力の一つである。このようなナビゲーションに関する処理がどのようにおこなわれているかを理解することを通じて、迷いにくく快適で利用しやすい環境の設計や、しばしば道に迷ってしまう人が適切にナビゲーション行動をおこなうことに貢献することができるものと思われる。

さまざまな認知過程の解明へのアプローチの1つに、神経科学的なアプローチをあげることができる。このアプローチをナビゲーション過程の解明に適用することができる。ナビゲーション過程への神経科学的アプローチの1つである神経心理学的研究から、脳梗塞などが原因で特定の脳領域に損傷を受けた患者が、その他の認知的能力 (e.g. 物体の認識, 顔の認識など) は正常であるが、ナビゲーションに障害をきたす場合があることが知られている。このことから、ナビゲーションに関する処理過程はその他の認知過程とは独立しており、その処理に特化した脳領域が存在していることがわかる。その原因となる損傷部位の1つとして海馬傍回と呼ばれる脳領域があげられている (e.g., Habib & Sirigu, 1987)。ナビゲーション過程と海馬傍回の関わりは、健常者を対象にした脳機能画像による研究においても認められている (e.g., Aguirre & D'Esposito, 1997; Epstein & Kanwisher, 1998)。海馬傍回でおこなわれる情報処理を理解することは、ナビゲーションに関する処理過程の解明につながる。本研究は、海馬傍回の機能に注目するものである。

目的地まで迷わず移動するためには、現在いる地点から見た風景を認識し、今いるところがどこかを知ることがまず必要である。そして、現在いる地点からの目的地の方角を認識し、どちらに行けばいいかを判断することが必要である。脳に損傷を受け道に迷うようになった患者は、風景を認

識すること、目的地の方角の認識することのどちらかあるいは両方に障害が認められる。これらのうち、前者の風景を認識することの障害は、海馬傍回の損傷で生じると考えられている。海馬傍回は側頭葉の腹側のより内側に位置する領域で、海馬の周辺にあるために一般にそう呼ばれる。

風景の認識には、その風景に含まれる対象物（建物、木、川など）の認識と、その対象物の空間的配置の認識の両方が関与していると考えられる。眼から入力された視覚情報は、後頭葉の第一次視覚野に達した後、形・色などの形態的な情報が側頭葉に向かって、空間的な情報が頭頂葉に向かって分割して伝達・処理されていくと考えられている。海馬傍回は側頭葉の領域でありながら、頭頂葉とも結合しており、視覚対象の形態的な情報だけではなく空間的な情報も受け取っていると考えられる。

このように海馬傍回は、形態的な情報と空間的な情報が収斂する領域であり、風景の認識に関与することが示唆されているが、風景の認識においてどのような視覚的処理がおこなわれているのかは明らかにされていない。そこで、海馬傍回の視覚機能を明らかにすることを目的とし、二つのテーマで研究をおこなった。第一に、健常なヒトの脳のどの領域が風景の認識に関与し、どのような視覚的処理がおこなわれているのかについて検討した。第二に、サル海馬傍回の神経細胞の視覚刺激に対する応答特性について電気生理学的に調べ、風景認識の基礎となる視覚情報処理過程を検討した。

第2章 脳機能画像を用いた風景の視覚的処理の検討

健常者を対象に、どのように風景の視覚的処理がおこなわれているのかを明らかにするために、2つの脳機能画像の手法を用いて、風景（最寄りの駅、大学の建物など）および顔の画像に対するヒト脳の応答について調べた。顔の処理に関する研究は数多くなされているので、風景の脳内処理について、顔の脳内処理との共通点および相違点を通して明らかにしていくことが可能であると思われる。

空間的分解能に優れた陽電子放射断層撮影（positron emission tomography, PET）を用いて、風景および顔の画像の処理がおこなわれる脳領域について調べた。その結果、風景の画像に対しては海馬傍回が賦活され、顔の画像に対しては後頭-側頭領域（紡錘状回）が賦活されることがわかった。海馬傍回が風景の画像に対して特異的に応答したことから、健常者においても海馬傍回が風景の処理に関与していることを確認することができた。また、顔あるいは風景といった視覚対象によらず、なじみのある／ないといった判断をおこなう視覚的な再認過程に関係する脳領域として側頭極皮質の賦活が認められた。

次に、風景の処理の時間的な特性について検討するために、時間分解能に優れた脳磁図（magnetoencephalography, MEG）を用いて、風景および顔の画像が呈示されてから、それぞれに対する応答が現れるまでの時間を計測した。その結果、顔に対する応答が刺激呈示後150~200 msで両半球の舌状回・紡錘状回に認められたのに対し、風景に対する応答は刺激呈示後200~300 msで右半球の海馬傍回および右半球の頭頂-後頭領域に認められた。このことから風景の処理と顔の処理では、処理される脳領域ばかりでなく、処理の時間推移も異なっていることが示唆された。

第3章 サル海馬傍回の神経細胞の視覚刺激に対する応答性

第2章の脳機能画像を用いた実験によって、風景の処理に海馬傍回が関係しており、顔の処理が

おこなわれる領域とは異なっていることがわかった。さらに、風景の処理と顔の処理とでは処理される脳領域ばかりではなく、処理の時間推移も異なっていることがわかった。しかしながら、海馬傍回において「どのように」あるいは「どのような」風景の処理がおこなわれているのかということについてはいまだ明らかではない。この問題へのアプローチの1つとして、海馬傍回の特徴について神経細胞レベルで検討するという神経生理学的アプローチをあげることができる。海馬傍回が生理学的にあまり調べられていない現状では、海馬傍回においてどのように風景の処理がおこなわれているのかということに関する情報はほとんどないに等しい。そこで、海馬傍回がおこなっている視覚情報処理について理解するために、注視課題をおこなっているサルに対して、比較的単純な刺激（スリットや円や四角など）を呈示して、その刺激に対する海馬傍回の神経細胞の応答特性について調べた。その結果、(1) サル海馬傍回には単純な視覚刺激に反応する神経細胞が存在すること、(2) 特定のスリットの傾きや特定の色に選択的に反応し、視覚対象の形態的な情報をもっている神経細胞が存在すること、(3) 特定の方向に動くスリットに選択的に反応する神経細胞や眼球位置、つまりサルがどこに目を向けているのかによって活動性を変化させるような視覚対象の空間的な情報を持っている神経細胞の両方が存在することがわかった。

第4章 総合考察

一連の実験により得られた結果から、海馬傍回の視覚機能、風景の認識過程、およびナビゲーション過程について考察した。

風景という視覚対象を処理するためには、風景に含まれる対象物自体がなんであるかという形態的情報に関する処理と、その対象物がどこにあるのかという空間的配置に関する処理がなされなければならない。海馬傍回の神経細胞が示した、視覚対象の形態的情報と空間的情報の両方を持っているという特性は風景の処理に有益であると思われる。海馬傍回において、風景に含まれる形態的情報と空間位置情報の統合がおこなわれ、風景の処理に特異的な脳内表象が形成されると考えることができる。

海馬傍回の神経細胞が視覚対象の形態的な情報を持っていることがわかったが、それは対象物を同定するほどの詳細な情報ではないようである。このことは、海馬傍回を破壊しても物体の認識・記憶能力は損なわれないという先行研究 (Ramus, Zola-Morgan, & Squire, 1994) と一致する。このことから海馬傍回の神経細胞は個々の物体を同定できるほどの詳細な形態的情報はもっておらず、風景に含まれる主要な対象物、つまりランドマークの同定にはそれほど密接に関わっていないと推察することができる。

海馬傍回が風景の認識に重要な脳領域であることを前提とすると、風景の認識には、そこに含まれる対象物を正確に同定することまでは必要ではなく、対象物についてのある程度の形状や色といったおおまかな形態的な情報で十分なのかもしれない。そして、海馬傍回は、風景に含まれる対象物をおおまかな形状や色から識別し、主にそれらの空間的配置に関係した処理をおこなっているのかもしれない。

先行研究や本研究で得られた知見をもとに、現時点で考えられる風景の脳内処理過程について考察した。眼から入力された風景に関する視覚情報は、第一次視覚野を含む後頭領域や後部紡錘状回において特徴抽出がなされ、その情報をもとに海馬傍回において風景としての知覚が生じる。ここまでの処理には、200~300 msの時間を要する。そして、海馬傍回からの情報をもとに、側頭極において記憶表象とのマッチング、つまり再認がおこなわれると考えられる。

今後、より詳細に海馬傍回の機能を明らかにすることを通じて、風景の認識過程やナビゲーションの脳内処理機構のさらなる理解が進むことが期待される。

引用文献

- Aguirre, G. K., & D'Esposito, M. (1997). Environmental knowledge is subserved by separable dorsal/ventral neural areas. *Journal of Neuroscience*, 17, 2512-2518.
- Epstein, R., & Kanwisher, N. (1998). A cortical representation of the local visual environment. *Nature*, 392, 598-601.
- Habib, M., & Sirigu, A. (1987). Pure topographical disorientation: A definition and anatomical basis. *Cortex*, 23, 73-85.
- Ramus, S. J., Zola-Morgan, S., & Squire, L. R. (1994). Effects of lesions of perirhinal cortex or parahippocampal cortex on memory in monkeys. *Society of Neuroscience Abstract*, 20, 1074.