

視覚対象の三次元的軸方位に選択性をもつサル頭頂連合野ニューロン

大塚 宏之¹⁾, 田中 裕二²⁾, 楠 真琴²⁾, 酒田 英夫²⁾¹⁾日本大学医学部眼科学教室, ²⁾日本大学医学部第一生理学教室

要 約

覚醒したニホンザル2匹の頭頂連合野で、視覚性ニューロンの活動を記録し、方法選択性を調べた。後部頭頂間溝外側壁の周辺で細長い視覚刺激に反応し、軸の傾きに選択性のあるニューロンが23個記録された。これらは、長いものほど、また、幅の狭いものほどよく反応した。このうち、8個では奥行方向の傾きも調べ、三次元的な軸方位選択性があることが確認された。これらのうち、少なくとも2個のニューロンは単眼視刺激では反応せず、両眼視差が重要であることが示唆された。また、これらのニューロンの受容野は広く、両側性のものが

あった。奥行方向に限られた受容野を持つものが多く、受容野の中では刺激の位置を変えても方位選択性は変わらなかった。以上の結果から、頭頂連合野の軸方位選択性ニューロンは、物体の三次元的な傾きの識別に重要な役割を果たしていると推定される。(日眼会誌 99: 59-67, 1995)

キーワード：覚醒サル、頭頂連合野、視覚ニューロン、軸方位選択性、三次元的

Neurons in Monkey Parietal Association Cortex Sensitive to Axis Orientation

Hiroyuki Ohtsuka¹⁾, Yuji Tanaka²⁾, Makoto Kusunoki²⁾ and Hideo Sakata²⁾¹⁾Department of Ophthalmology, Nihon University School of Medicine²⁾Department of Physiology, Nihon University School of Medicine

Abstract

Patients with parietal lesions may fail to adjust the orientation of the hand to that of the target object or may make errors in judging the orientation of the bar. This suggests that the parietal cortex functions to discriminate the orientation of objects. Therefore, we studied orientation selectivity of the visual neurons of the posterior parietal association cortex of alert behaving monkeys. We recorded 23 neurons that showed selectivity in the axis orientation of visual stimulus in the lateral bank and fundus of the caudal part of the intraparietal sulcus (IPS). Almost all the neurons tested with a slit on the screen responded better to a longer or narrower stimulus. There were also neurons which

responded only to three-dimensional objects, such as a bar presented in the sagittal orientation tilted forward or backward. The majority of these neurons had wide receptive fields and their responses were position-invariant. These results suggest that the axis orientation selective neurons of the parietal cortex represent orientation of the longitudinal axis of objects in 3-dimensional space. (J Jpn Ophthalmol Soc 99: 59-67, 1995)

Key words: Alert monkeys, Parietal association cortex, Visual neuron, Axis orientation, 3-dimensional

I 緒 言

人間の頭頂連合野の損傷では、視空間失認の一症状として水平に持つべきものを斜めに持つなど視覚座標系の異常あるいは視軸の歪曲が起こること¹⁾、また、視覚性運

動失調の一症状として操作対象の傾きに手の傾きを合わせられなくなること²⁾が知られている。一方、サルにおいては、頭頂連合野において、視覚性入力と運動性入力を受ける手指運動関連ニューロンの中に操作対象の軸の傾きに選択性を持つものがあることが報告されている³⁾。

別刷請求先：101 東京都千代田区神田駿河台1-8-13 日本大学医学部附属駿河台病院眼科 大塚 宏之
(平成6年5月13日受付, 平成6年7月27日改訂受理)

Reprint requests to: Hiroyuki Ohtsuka, M.D. Department of Ophthalmology, Surugadai Hospital of Nihon University, 1-8-13, Surugadai, Kanda, Chiyoda-ku Tokyo 101, Japan

(Received May 13, 1994 and accepted in revised form July 27, 1994)

これらのことは、頭頂連合野に視覚対象の傾きを識別する働きがあることを示唆している。そこで、本研究では、視覚刺激の長軸の方向に選択性を持つニューロンを覚醒サルの頭頂連合野から記録し、その性質を調べた。

II 実験方法

実験には、ニホンザル2匹(Macaca fuscata 2匹：体重5.5, 6.0 kg)を用い、左右両半球から記録を行った。サルは実験に先立ち、小さなスポットを固視するよう訓練した。スポットが点灯したら、サルは手元にあるスイッチを押し、2~3秒後に暗くなったときにスイッチを離せば、サルは報酬として少量のジュースが得られる。スイッチを押してから暗くなるまでの時間はランダムなので、サルはスポットを固視しなければならない。このようなタスクの成功率が80%を超えた後、全身麻酔下に電磁誘導方式の眼位検出用コイルを角膜輪部近くの結膜下に埋め込み⁴⁾、頭部固定用のボルトを頭蓋骨に取り付けた。術後、眼位測定装置⁵⁾により眼位を観察しながら前述のタスクを行わせ、サルがスポットを固視していることを確認した。その後、全身麻酔下に頭蓋骨に直径2cmの

穴を開け、ニューロン活動記録用のシリンダーを脳定位固定装置を使って前額面に平行に斜め50°の角度に取り付けた。術後数日して、サルが回復してからニューロン

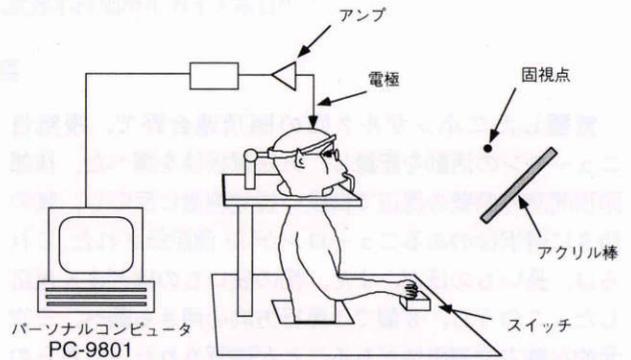


図1 視覚刺激装置の図。

サルは暗室内で眼前57cmの呈示されるスポットを固視する。その間に内部から照明されるアクリル棒によってさまざまな視覚刺激が呈示される。それぞれの視覚刺激に対する単一ニューロンを記録した。刺激の制御やニューロン活動の記録はパーソナルコンピュータで行った。

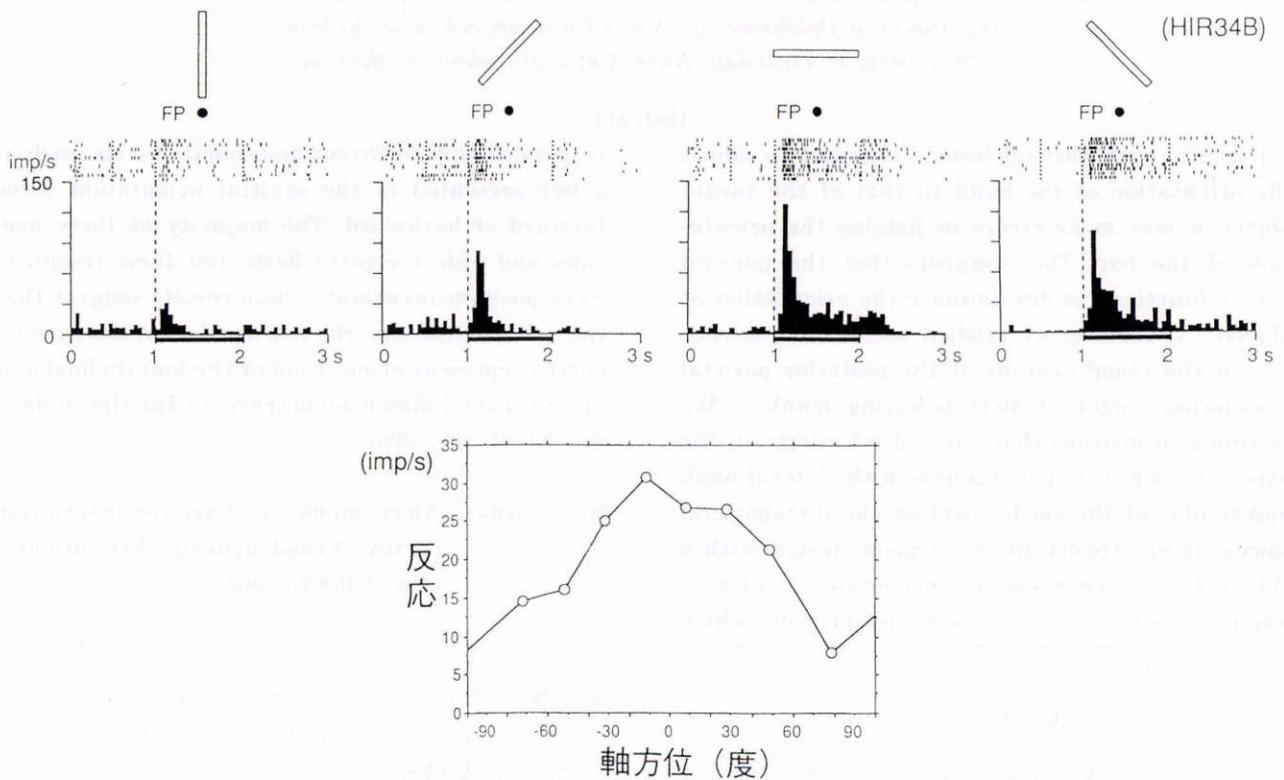


図2 前額平面内において軸方位選択性を示したニューロン。

このニューロンの場合、水平方向の傾きに最もよく反応し、そこから傾けると反応が弱くなった。各記録上の多数の点が10回の試行に対するニューロンの発火時点を示すラスタディスプレイで、下のヒストグラムはこれを加算平均したものである。縦軸がニューロンの発火頻度、横軸が時間である。時間軸の下の実線部で1秒間刺激を与えている。各記録の上の挿入図は与えた刺激を示す。今後示すニューロンの発火パターンは、すべて同様の表示方法をとる。このニューロンでは、20°~30°ごとに記録した。下に、このニューロンの方位同調曲線を示す。横軸は正弦曲線で近似したときのピークを中心(0°)とし、時計回りをプラスとした角度を示す。

活動の記録を始めた。サルはあらかじめ magnetic resonance imaging (MRI) で 2 mm 置きに脳の前額面の画像をとり、これによって刺入位置を決め、頭頂間溝後壁へ油圧式のマイクロマニピュレーターを用いてタングステン微小電極を刺入し、単一ニューロン活動を記録した。サルの眼前 57 cm に固視点を置き、サルがこれを固視している間に種々の視覚刺激を呈示し、ニューロンの反応を調べた。まず、サルの眼前 57 cm にスクリーンを置き、それにさまざまな向きのスリット光を投射し、前額平面内での方位選択性を調べた。スクリーン上に投射した刺激に反応するニューロンでは、最適方位の刺激の長さを 3~60 cm、幅を長さに対する相対比で 0.05~1 に変化させ、ニューロンの反応に及ぼす影響を調べた。さらに、発光ダイオードで内部から照明したアクリル棒をサルの前にさまざまな向きで呈示し、三次元的な方位選択性を調べた。また、最適方位の刺激を注視点より近い位置や遠い位置に呈示して、ニューロンの受容野の三次元的な広がりを調べた (図 1)。

III 結 果

2 匹のニホンザルの左右両半球の後部頭頂間溝外側壁と底部 posterior intra parietal area (PIP 野周辺) において細長い視覚刺激に反応し、長軸の方位に選択性を持

つニューロンが 23 個記録された。

1. 前額平面内での方位選択性

前額平面内で方位選択性を調べた視覚性ニューロン (23 個) のうち、15 個が前額平面内の特定の方位に最適の反応を示した。図 2 はこのようなニューロンの 1 例で、水平方向の棒に最もよく反応し、それからずれると反応が弱くなり、垂直方向にはほとんど反応しなかった。その方位選択性を示す方位同調曲線を図 2 の下に示す。15 個のニューロンについて前額平面内での最適の方位を調べると、水平のものが 5 個、垂直のものが 2 個、斜めのものが 8 個であった。15 個のニューロンのうち、方位同調曲線を描くことができた 12 個のニューロンにおいて、その半値幅 (中間値以上の反応を示す度数の範囲) を求めると 50° ~ 100° となり、方位選択性の幅は比較的広がった。

2. 三次元的な方位選択性

前額面、矢状面、水平面の 3 平面のうち、2 つ以上の面について方位選択性を調べたニューロンのうち、8 個が三次元空間内での方位選択性を示した。その 1 例を図 3 に示す。図 3 の上段は、アクリル棒を矢状面内でさまざまな傾きで呈示したときの反応である。このニューロンの場合、前後方向に水平な棒に最もよく反応し、前後に斜めに傾けると反応しなかった。図 3 の下段は、水平

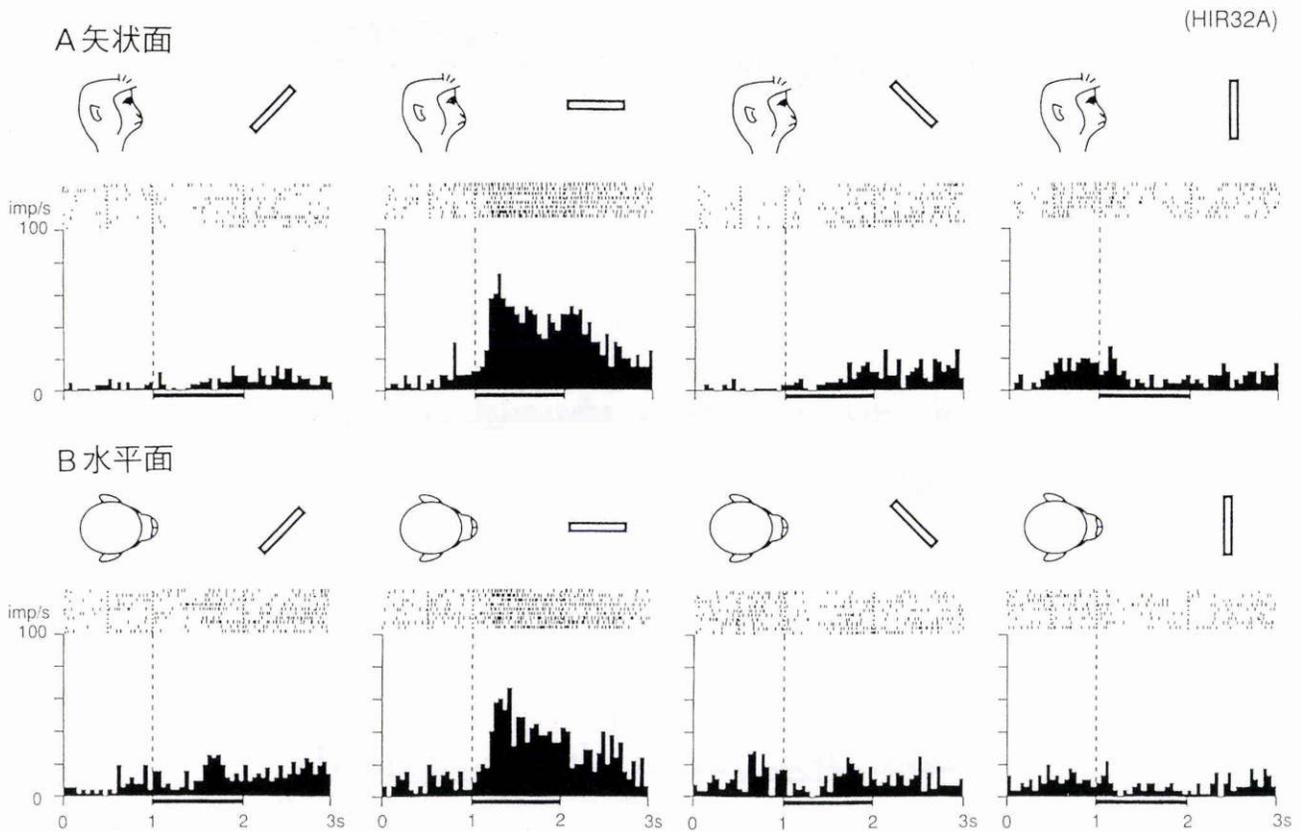


図 3 三次元的に軸方位選択性を示したニューロン。

上段 (A) では矢状面での視覚刺激。下段 (B) では水平面での視覚刺激。いずれも、サルからまっすぐな方向に最もよく反応した。棒の長さは 26 cm。

面で角度を変えたときの反応を示す。縦の方向で最もよく反応し、傾けると反応が弱くなり、横向きの棒には全く反応しなかった。このことから、このニューロンは矢状面で前後に水平な棒に対して選択的に反応することがわかった。8個のニューロンについて、このように最適の方位を調べてみると、前後に水平のものが3個、垂直のものが3個、また斜めに傾いた棒に反応するものが2個あった。

このような三次元的方位選択性を持つニューロンは、両眼視差に感受性があると考えられる。そこで、片方の眼を覆って、単眼視刺激のときの反応を両眼視刺激のものと比較してみた。図4に示すニューロンは、矢状面で後方に傾けたアクリル棒に最大の反応を示したニューロンであるが、左右とも単眼視ではこの刺激に反応しな

かった(図4 B, C)。両眼視と単眼視の反応を比較したのは2例であるが、いずれも単眼視では全く反応しなかった。したがって、これらのニューロンの反応には両眼立体視が必要であることが確認された。

これらのニューロンの活動は、その物体の三次元の空間内での長軸の傾きに選択性をもつと考えられる。そこで、長軸方位の識別に関係すると思われる長さや幅を変化させて、ニューロンの反応を調べた。

3. 刺激の長さや幅と反応の関係

23個のうち、8個のニューロンについて、最適の方位の刺激の長さを変化させて反応を調べた。図5のニューロンは、前後方向に傾いた棒に最もよく反応するニューロンである。最適の方位で長さを変化させると、図5左のように短いものには反応しないが、図5中央や右のよ

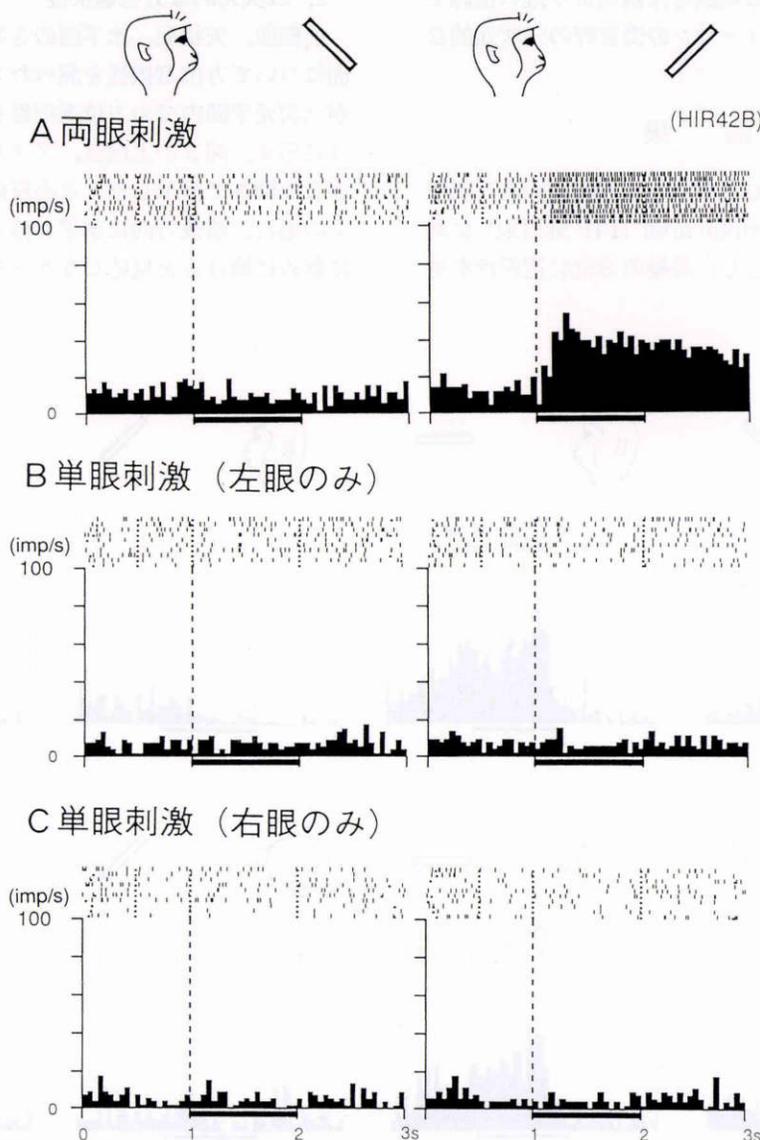


図4 両眼刺激と単眼視刺激をした例。

前後方向に傾いた方位に、最もよく反応するニューロンにおいて、サルのメガネをかけ、A 両眼刺激、B 左眼のみの刺激、C 右眼のみの刺激を行った。すると図のように単眼刺激では反応せず、両眼刺激でのみよく反応した。

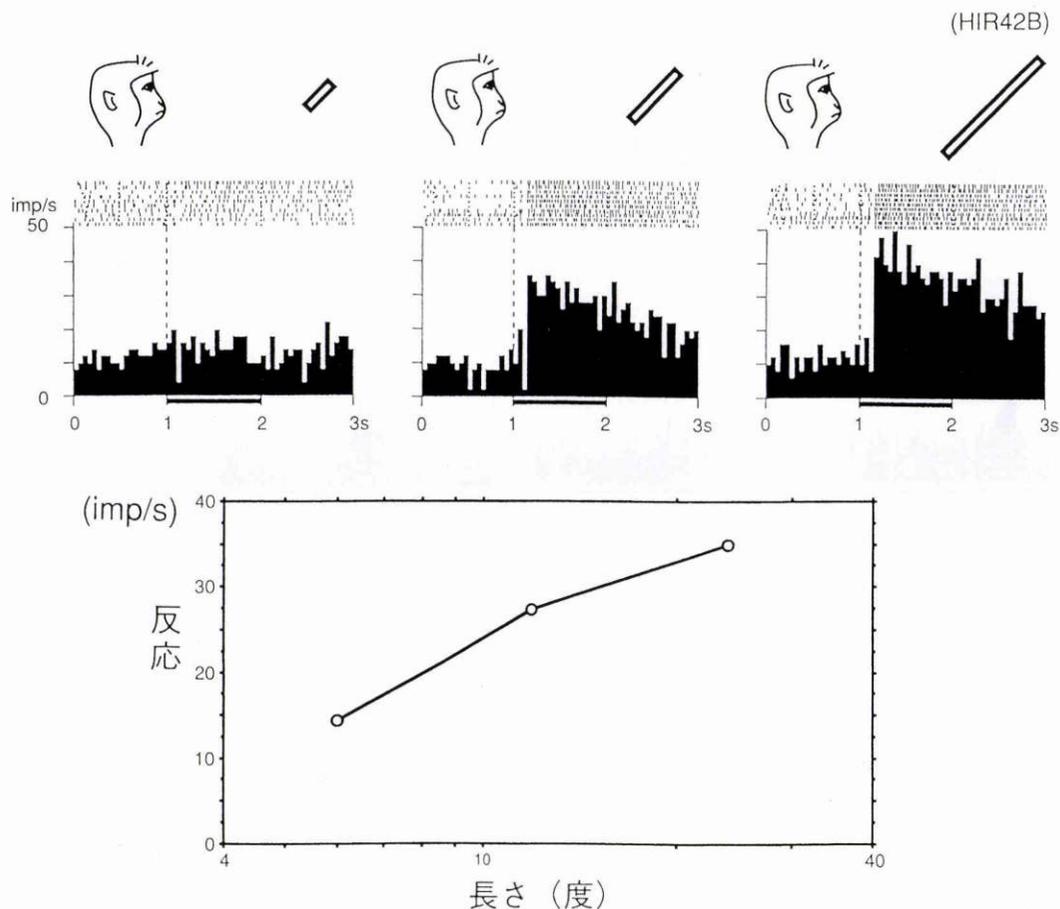


図5 長さを変化させた例.

最もよく反応する方位において長さのみ変化させた。棒の長さは、左から6 cm, 12 cm, 24 cm. このニューロンの場合、長いものほどよく反応した。図の下に、このニューロンの長さ反応曲線を示す。横軸は視角度の対数、縦軸は発火頻度を示す。

うに長いものほどよく反応した。図の下に長さ反応曲線を示す。8個のニューロンについて、このような長さ反応曲線を書くと、 $6^{\circ} \sim 25^{\circ}$ の範囲で単調増加関数になった。

4. 刺激の幅と反応の関係

前額平面内において、最適の方位を示した15個のうち3個のニューロンについて、スクリーン上に投射した最適方位の刺激の幅を変化させて反応を調べた。図6にその1例を示す。このニューロンの場合、長さを一定(40°)にして幅を変えて($2^{\circ} \sim 20^{\circ}$)調べると、最も幅の狭い刺激に最も良く反応し、幅を広げるにつれて反応が弱くなった。他の1例も同様の性質を示したが、残りの1例は中間の幅($40^{\circ} \times 20^{\circ}$)で最大の反応を示した。

5. 軸方位選択性ニューロンの受容野

これらのニューロンの視覚的受容野はかなり広く、その境界を決めることは難しかったが、11例については短いスリットまたはアクリル棒を使って受容野を調べた。図7にその1例を示す。この場合、受容野は正中線から対側に広がり、左に 20° 以上、下に 12° 以上であった。11個のニューロンの受容野は大きさが直径 $10^{\circ} \sim 60^{\circ}$ の範囲

で、大部分は対側性(7/11)であったが、両側性(3/11)のものもあり、まれに同側の受容野(1/11)もあった。一般に受容野の中では、刺激の位置を変化させても方位選択性は変わらなかった。さらに、奥行き方向の広がりをも4個のニューロンで調べてみると、注視点と相対的な距離によって反応が変化した。このうち、3個は注視点より手前でよく反応し、1個は注視点と同じ距離か遠くにある刺激によく反応し、近いものには反応しなかった。

6. 軸方位選択性ニューロンの記録部位

今回記録された軸方位選択性ニューロンの記録部位を、前額面のMRIの輪郭図の上にプロットしたのが図8である。記録部位は頭頂間溝外側壁の最後部で溝の深い部分に集中していた。この領域は下頭頂小葉の一部で、人間の角回の一部に相当し、Fellemanら⁹⁾の視覚野のマップでは、PIP野と名付けられている部分とその周辺である。この領域は、今までほとんど生理学的には調べられていない。

IV 考 按

本研究では、頭頂間溝外側壁の全長にわたって長い棒

(HIL28A)

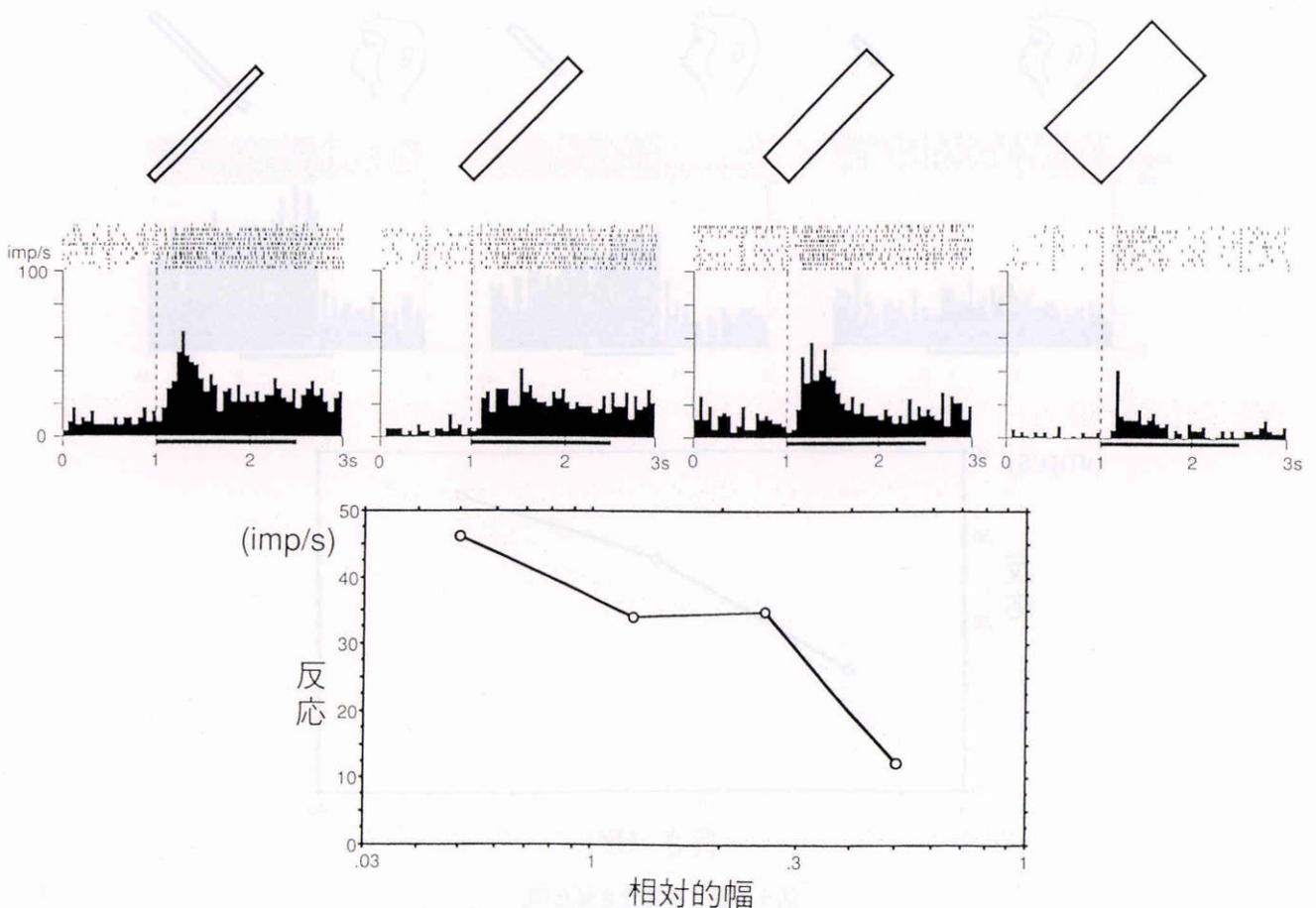


図6 幅を変化させた例。

最もよく反応する方位において幅のみを変化させた。幅は、左からそれぞれ2 cm, 5 cm, 10 cm, 20 cm。長さは、すべて40 cm。このニューロンの場合、幅のより狭いものによく反応した。図の下に縦、横の長さの相対比の対数に対する発火頻度のグラフを示す。このニューロンの場合、幅の狭いものによく反応した。

の傾きに選択性のある視覚ニューロンを探索し、その反応を調べた。方位選択性の強いニューロンは、主に頭頂間溝の最後部の底部で記録された。この領域は、Fellemanら⁶⁾によってPIP野と名付けられた領域に相当する。今回記録されたニューロンは、いずれも幅の狭いもの、また、長さの長いものによく反応した。このことは、これらのニューロンが視覚刺激の空間的要素のうちの長軸の傾き、すなわち方位を特異的に識別していることを示している。さらに、奥行方向の軸の傾きについて調べたニューロンは、ほとんど全部が三次元的方位選択性を示した。このようなニューロンは、単眼刺激ではその反応が消失したので、両眼視差を手がかりに反応したと推定される。また、これらのニューロンはいずれも視覚的受容野が広く、その中で呈示する位置を変えても、その方位選択性は変わらなかった。したがって、これらのニューロンの活動は位置に関係なく、視覚対象の長軸の三次元空間内の方位を表すと考えられる。

方位選択性は、第一次視覚野の単純細胞、複雑細胞⁷⁾を始め、視覚前野のV2, V3, V3A野のニューロンに共

通の基本的な性質である。Gallettiら⁸⁾によれば、このうち、特にV3A野および上頭頂小葉のV6野⁹⁾(PO野¹⁰⁾)に方位選択性ニューロンが多く存在する。このうち、V3A野については、Zeki¹¹⁾, Gallettiら¹²⁾によって、受容野が詳しく調べられているが、いずれも固視点の近くでは直径わずか $2^{\circ}\sim 3^{\circ}$ である。今回記録されたニューロンは、これら視覚前野の細胞に比べて大きい受容野(直径 $10^{\circ}\sim 60^{\circ}$)を持っており、より高次の視覚ニューロンであると考えられる。Gallettiら⁸⁾によると、V6野ニューロンの大部分は方位選択性があり、受容野が広い(中心付近でも直径 15° 前後)ので、我々が記録したPIP野周辺のニューロンと似たような性質を持っている。しかし、彼らはスクリーン上の刺激を使っていたので、方位選択性も二次元的なものであり、三次元的な方位選択性をもつニューロンを記録したのは本研究が初めてである。

三次元的方位を識別するには、両眼視差の信号が必要である。Hubelら¹³⁾はV2の太い縞において、また、Poggioら¹⁴⁾はV3A野においてそれぞれ両眼視差に感受性を持つ細胞を記録した。また、Fellemanら¹⁵⁾によれば、

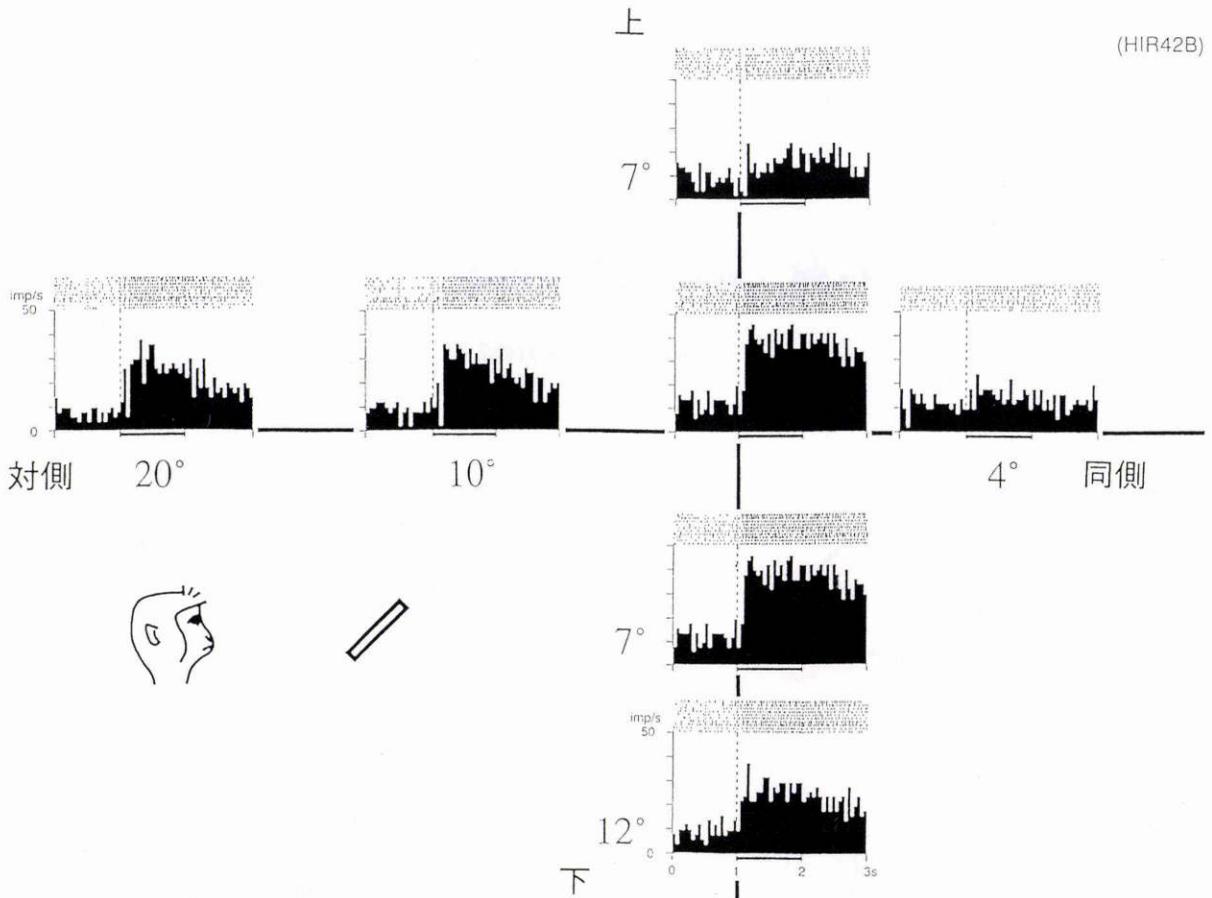
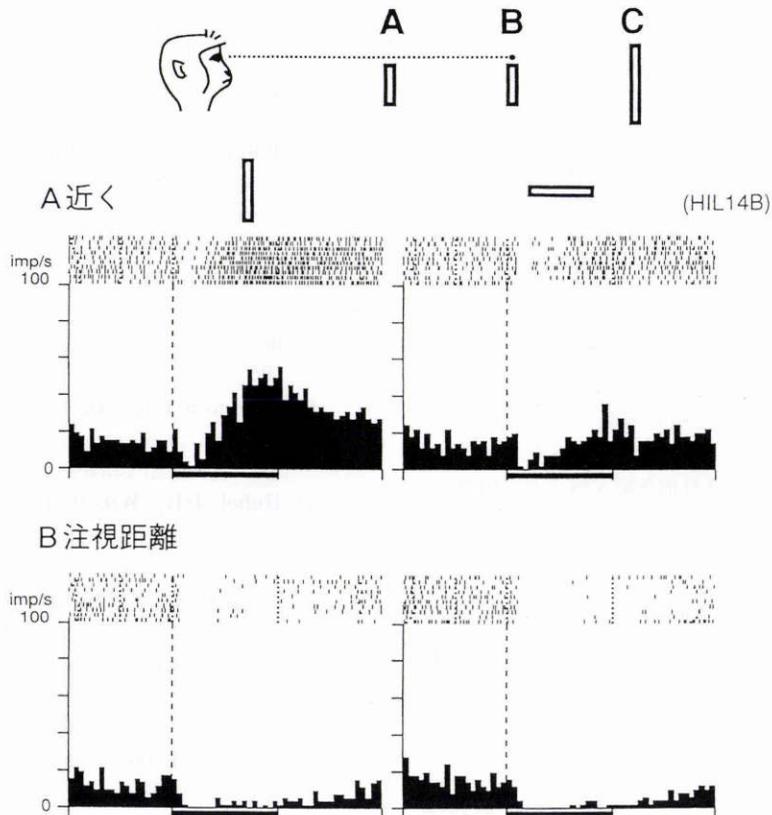


図7 前額平面内での受容野の広さ。

このニューロンの場合、左20°、下12°までの広い範囲で後方に45°傾いたアクリル棒に反応した。



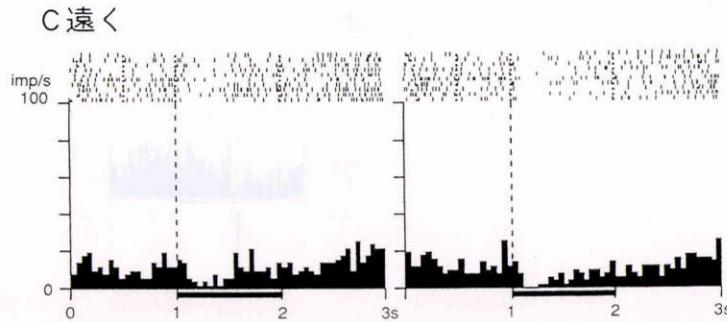


図8 前後方向での受容野の広さ。

このニューロンの場合、固視点より近くでよく反応し、固視点と同じ距離や遠くでは反応しなかった。

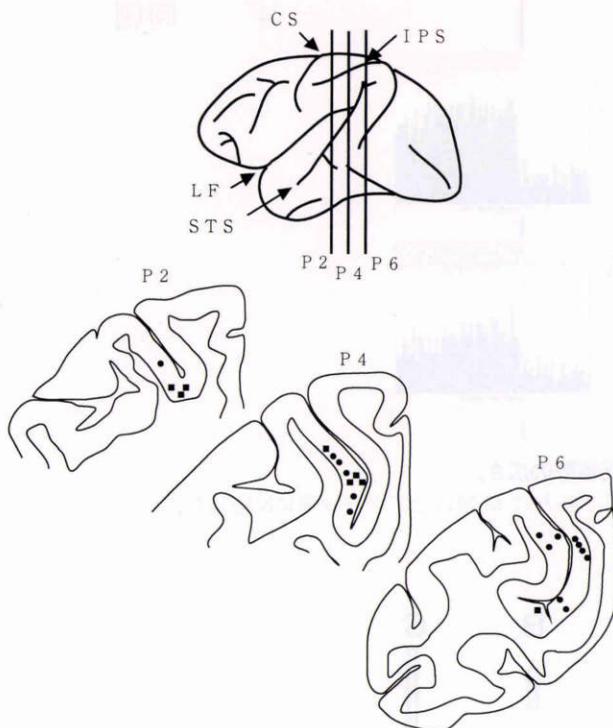


図9 軸方位選択性ニューロンの記録部位。

上の図は、サルの脳の左半球の側面像を示す。下の図は、サルの脳の前額断面図で、切断面は上の図の縦線(P2, P4, P6)で示す。2匹4半球からの結果を重ねて描いた。軸方位選択性ニューロンが記録された部位を、下の図に示す。黒丸が前額平面内で方位選択性を示したニューロンが記録された部位、黒四角が三次元的な方位選択性を示したニューロンが記録された部位を示す。いずれも頭頂間溝(IPS)の後部外側壁と周辺部であった。CS: 中心溝, LF: 側頭裂, STS: 上側頭溝, P2とは、脳定位座標で、外耳道を結ぶ線より2mm後方の面をさす。

V3野のニューロンの45%が両眼視差に感受性を持っていた。今回軸方位選択性ニューロンが記録されたPIP野と、その周辺はこれらの部位からの投射線維を受けており、それを介して両眼視差の信号を受けていると考えられる。

我々は、頭頂間溝外側壁の前部で、いろいろな形の物

体を操作したときに活動する手操作関連ニューロンを記録した³⁾。その中にレバーやプレートの傾きを選択性のあるものがあり、その一部は視覚性の反応を示した。したがって、今回記録されたPIP野周辺の軸方位選択性ニューロンは、手操作の制御に必要な操作対象の軸方位の情報前方(頭頂間溝外側壁の前部)に送っていると考えられる³⁾。

稿を終えるにあたり、御助力と御校閲を賜りました日本大学医学部眼科学教室松井瑞夫教授に深謝いたします。

本論文の要旨は第31回日本神経眼科学会で発表した。

文 献

- 1) Mcfie J, Piercy NF, Zangwill OL: Visual spatial agnosia associated with lesion of the right cerebral hemisphere. *Brain* 73: 167-190, 1950.
- 2) Perenin MT, Vighetto A: Optic ataxia: A specific disruption in visuomotor mechanisms. *Brain* 111: 643-674, 1988.
- 3) Taira M, Mine S, Georgopoulos AP, Murata A, Sakata H: Parietal cortex neurons of the monkey related to the visual guidance of hand movement. *Exp Brain Res* 83: 29-36, 1990.
- 4) Judge SJ, Richmond BJ, Chu FC: Implantation of magnetic search coils for measurement of eye position: An improved method. *Vision Res* 20: 535-538, 1980.
- 5) Robinson DA: A method of measuring eye movement using a scleral search coil in a magnetic field. *IEEE Trans Biomed Eng* 10: 137-145, 1963.
- 6) Felleman DJ, Van Essen DC: Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex* 1: 1-47, 1991.
- 7) Hubel DH, Wiesel TN: Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol Lond* 195: 215-243, 1968.
- 8) Galletti C, Battaglini PP, Fattori P: Functional properties of neurons in the anterior bank of the parieto-occipital sulcus of the macaque monkey. *Eur J Neurosci* 3: 452-461, 1991.
- 9) Zeki SM: The anatomy and physiology of area V6 of macaque monkey visual cortex. *J Physiol* 381: 62P, 1986.

- 10) **Colby CL, Gattass R, Olson CR, Gross CG**: Topographical organization of cortical afferents to extrastriate visual area PO in the macaque: A dual tracer study. *J Comp Neurol* 269: 392-413, 1988.
 - 11) **Zeki SM**: The third visual complex of the monkey prestriate cortex. *J Physiol* 277: 245-272, 1978.
 - 12) **Galletti C, Battaglini PP**: Gaze-dependent visual neurons in area V3A of monkey prestriate cortex. *J Neurosci* 9: 1112-1125, 1989.
 - 13) **Hubel DH, Livingstone MS**: Segregation of form, color, and stereopsis in primate area 18. *J Neurosci* 7: 3378-3415, 1987.
 - 14) **Poggio GF, Gonzalez F, Krause F**: Stereoscopic mechanisms in monkey visual cortex. Bino-ocular correlation and disparity selectivity. *J Neurosci* 8: 4531-4550, 1989.
 - 15) **Felleman DJ, Van Essen DC**: Receptive field properties of neurons in area V3 of macaque monkey extrastriate cortex. *J Neurophysiol* 57: 889-920, 1987.
-