

サル下側頭葉視覚連合野の機能構造と物体像の表現

谷藤 学

理化学研究所・脳科学総合研究センター
脳統合機能研究チーム

Keywords: object representation, inferior temporal cortex, TE, brain functional imaging .

はじめに

サル下側頭葉視覚連合野（ここでは中でも特にTE野に着目しているので、以下TE野と表記）は視覚的に物体像を認識するために本質的な役割を担っていると考えられている。物体像の認識にこの領域がどのように関わっているのかを明らかにするために、私達はTE野の機能構造と物体像の表現を研究してきた。

TE野のカラム構造

機能構造についてはカラム構造があるかどうかが一つの話題である。カラムは同じ反応特性を持った細胞の集団（細胞数にしておよそ1万-10万個）で、大脳皮質の表面から白質に伸びる柱状の構造をしているのでカラム（円柱）と呼ばれる。HubelとWieselが第一次視覚野においてこのようなカラム構造を見出して以来、カラム構造は大脳皮質の基本的な構造基盤と考えられてきた。カラムが話題になっている一つの理由は、fMRIなどの機能イメージング技術によって可視化できる最小単位がカラム程度であることにある。

さて、TE野の細胞は一般に物体像によく反応するが、それは物体像そのものに反応しているというより、その物体像に含まれる比較的単純な図形特徴に対する応答を反映している。藤田、田中らはこのような図形特徴がカラム状の領域に含まれる細胞について共通していることから、カラム構造があると提案した。しかし、一方でそのようなカラム状の領域の中のあると考えられる隣接する細胞でも、よく応答する物体像がまったく異なるケースがしばしばある。つまり、視覚刺激が単純な図形特徴か物体像かに依存するのである。そういう意味で、TE野におけるカラム構造は確立されていなかった。私達は、物体像に対する応答を隣接する細胞について詳細に検討し、カラム状の領域に含まれる細胞が、その領域の細胞に共通な反応特性と個々の細胞に固有の反応特性の両方を持っていることを明らかにした。このカラム状の領域に共通する性質は、おそらく以前の研究で示された単純な図形特徴に相当し、カラムがTE野にあるという推測は誤りではなかった。物体像認識の問題を考える上で重要な点（で、かつ、新たな研究が必要となる点）は、カラムとしてある図形特徴を表現できると同時に、カラムの中の個々の細胞は物体像に対して違った風に応答できるという異なるレベルの物体像表現がありうるということにある。

複数のカラムを含む機能ドメイン

さて、脳機能のイメージング技術の一つに電位感受性色素によるイメージング法がある。この方法は神経細胞を特殊な色素（電位感受性色素）で染色することにより、視覚刺激が誘発するシナプス電位の空間的な分布を可視化する技術である。この技術を使って、TE野に視覚刺激（物体像）によって誘発されるシナプス電位の空間分布をみると、複数のカラムを含む広い領域に及ぶことを私達は見出した（Honma, Soc. Neurosci. Abstr. 2003）。シナプス電位は、細胞に対する入力である（いわゆる神経細胞の応答—例えば前節の物体像に対する応答—という場合には細胞の活動電位の頻度を指し、それは細胞の出力に相当する）から、異なるカラムの細胞が同じシナプス入力を受けるということは、異なるカラムの反応性の間に何らかの共通性があることになるのではないだろうか？しかも、シナプス電位の分布は刺激によって異なるのである。これらのことから、カラムを超える大きなサイズの「刺激に依存した領域（機能ドメイン）」が実はあって、それをこれまで見落としていたのではないかと私達は考えた。こうした考えの下に、私達は広い範囲の神経細胞の物体像に対する応答を記録し、（1）物体像に対する反応性の類似度に沿って細胞がTE野の広い範囲に配列されていること、また、（2）その類似度からカラムより大きなサイズの機能ドメインを作っていることを明らかにした。面白いことに、それぞれの機能ドメインの物体像に対する最適応答をみると、「顔」のドメインや「身体の姿・形」のドメインのような機能ドメインがあることが分かった。これらの機能ドメインが意味的なカテゴリーを反映しているのか、あるいは、意味的なカテゴリーがたまたま視覚的な類似性を持つために機能的なドメインを構成しているのかはまだ分からないが、物体像の認識の機構を考える上で重要であるに違いない。

これら2つの研究から、TE野の機能構造は、細胞、カラム、機能ドメインという階層性を持つと考えられる。

視覚的に提示された物体像はTE野にどのように表現されているか？

視覚的に提示された物体像のTE野上での表現を調べる方法に内因性信号による神経活動のイメージング法がある。

内因性信号は、神経活動の起こった部位で、血液中の酸化・脱酸化ヘモグロビンの濃度の割合が変化する、あるいは、局所的な充血が起こるなどによって起こる光の吸収変化をさし、露出した脳表面の明るさの変化（吸収の増減）を測ることで神経活動の部位を可視化することができる。この方法ではもちろん単一細胞レベルの活動を捉えることはできない。しかし、カラムレベルの集団の活動を捉えるのに優れた方法である。

私達はこの内因性信号のイメージング法と可視化されたスポット（活動スポット；その大きさからカラムに対応すると考えられる）に金属微小電極を刺入して細胞の活動を直接記録する方法を組み合わせることによって、（1）物体像はスポット状の活動の組み合わせとして表現されていて、（2）それぞれのスポットは物体像の持つ図形特徴を表わしていること、（3）それらの図形特徴には、物体像の局所的な特徴ばかりでなく、局所的な特徴の空間的な位置関係を表現するものがあること、を明らかにした。このような研究から、物体像のイメージはTE野においてカラムの組み合わせとして分散的に表現されていることが示唆された。

機能構造と物体像の表現

fMRIを使ったヒトの研究をみると、下側頭葉視覚連合野には顔に選択的に応答する領域(FFA)など、特定の Kategorie に選択的な活動を示す領域がある。fMRIによる Kategorie の局所表現と物体像のカラムの組み合わせによる物体像の分散的な表現は矛盾しないのだろうか？

まず、通常のMRIにはカラムレベルの空間分解能はないことを考えると、Kategorie に選択的な領域があるということは、必ずしもその領域に含まれるすべての細胞がその Kategorie の表現について同じ性質を持つことを意味しない。その領域の中でのカラムの組み合わせの活動パターンを空間フィルターを通してみているのかもしれない。次に、（2）に述べたような機

能ドメインがあることを考慮すると、一つの物体像の様々な図形特徴を表現するカラムはTE野の中にランダムに分布しているのではなくて、Kategorie に依存したカラムの分布の偏りがあることを示唆する。そう考えると、fMRIによる局所表現と光学計測による分散表現は矛盾しない。例えば、「顔」を提示すると、TE野のいろいろな場所のカラムを活動させるが、その割合は顔に関連した機能ドメインに多く、「身体の姿」を提示すると、同じようにTE野の様々な部位の活動が引き起こされるが、その割合は、身体の姿・形のドメインに多いだろう。fMRIは低分解能なので、この均一でない活動カラムの分布の偏りが、Kategorie 選択的な局所的な活動としてみえていて考えることができる。

残された諸問題

以上、下側頭葉視覚連合野の機能構造と物体像の表現の問題について述べてきたが、残された問題はいろいろある：

a. 物体像の表現は階層的であると述べた。異なる階層による表現は同関係しているのだろうか？例えば、細胞の活動の組み合わせによる物体像の表現とカラムの組み合わせによる表現はどのように使い分けられているのだろうか？

b. TE野で表現されているのは意味的 Kategorie なのか、視覚特徴による Kategorie なのか？これに関連して、意味的 Kategorie は視覚特徴による Kategorie と一致するのか？

c. 物体像がカラムの組み合わせとして分散的に表現されているとすると、特定の物体像に関係するカラム群をひとくくりにするメカニズムは何か（バインディング問題）？一つの考え方は分散的に表現されたものをわざわざバインドする必要はないという考え方である。そうであるとしても複数の物体像が同時に提示されているとき、それぞれのカラムがどの物体像に属するのかを判断するメカニズムは必要だ。

d. b と関連して、意識や注意の機構は、この物体像の表現にどのように関わっているのだろうか？