



# 多感覚ニューロン

酒田英夫

聖徳栄養短期大学



## はじめに

人工現実感（VR）で最も重んじられるのは臨場感とそれに基く操作性である。VRを知覚している被験者があたかも自分がその仮想的な空間の中にいるように感じて自由に動きまわったり、その中にある目標物をつかんだり操作したりできることが重要である。それには自己の身体とそれを取り囲む空間のイメージが眼や頭や身体や手足の動きにつれてダイナミックに変化しても、自分がその中にいるという感覚（知覚）を失わずにいられることが必要である。脳を研究する立場からいえば、自己の身体とその動きの脳内表現がどこでどのように営まれているか、そしてそれがどこでロコモーション（移動運動）やマニピュレーション（操作運動）の制御に結びついているかを知ることが人工現実感が現実感を産み出すメカニズムを知る鍵になるといえる。人間のように道具や機械を使う動物の場合にはロコモーションは歩行や走行に限らず自動車の運転や飛行機の操縦にまで及ぶ。また手の操作運動もハンマーやペンチなどの道具からマジックハンドの操作にまで広がる。その場合に道具や機械の操作に習熟するために必要なことは、使っている道具や機械が自分の身体の一部のように感じられるようになることであろう。最近入来らはサルに道具使用を訓練すると体性感覚と視覚の両方の刺激に反応するニューロンの視覚受容野が道具の先端まで広がるという興味深い結果を発表した [1]。これは道具や機械を身体と同化するプロセスで多感覚ニューロンが重要な役割を果たしていることを示唆する。

## 視覚と触覚の統合

大脳皮質の連合野にはいろいろな領域からの入力が集まるので異種感覚の統合が起きることが予想されていた。

特に頭頂連合野は前方が中心後部の体性感覚野に接し、後方が視覚前野に接していることから、視覚と体性感覚の両方に反応する多感覚ニューロンが多いと予想されていた。覚醒したサルで頭頂連合野の一部に相当する上頭頂小葉の Brodmann5 野または von Bonin, Bailey の PE 野のニューロン活動がはじめて記録されたところから実際に視覚と触覚の両方に反応するニューロンが見つかった [2]。たとえば胸の皮膚を左から右へ撫でた時に反応する皮膚方向選択性ニューロンが皮膚に触れなくても実験者の手を胸の近くで同じ方向に動かすと反応することから多感覚ニューロンであることがわかったのがはじめて、自分の手を口に近づけるような関節の動きに反応するだけでなく実験者の手をサルの口に近づけると同じように反応するニューロンや、手に皮膚の受容野があってそこに綿球を近づけると反応するニューロンなどが見ついている。Rizzolatti ら [3] は腹側運動前野で同じように視覚と体性感覚の両方に反応する多感覚ニューロンを見つけ、視覚の受容野が皮膚にごく近いものを皮膚周囲受容野、少し離れて手のとどく範囲にあるものを身体周囲受容野と名付けた。Graziano と Gross [4] は大脳基底核でも同様の多感覚ニューロンを記録しこれらが身体のある部分に中心を持つ座標軸で表わされる空間と考えて身体部位中心空間と呼んでいる。その起源は頭頂連合野にあるらしく、Leinonen, Hyvaerinen ら [5] が下頭頂小葉の外側部の Vogt の 7b 野で記録したニューロンの多くが身体のどこかに近づく視覚刺激に反応した。Graziano の記録した多感覚ニューロンで特に面白いのは手の周囲に受容野を持つニューロンの視覚受容野が手の位置を変えると手と共に移動するという性質を表わしたことである。

道具による身体像の変容

入来らはサルの中心後回の Brodmann の 5 野に相当する領域で記録される多感覚ニューロンの視覚的受容野が道具の使用に習熟すると変化することを発見した [1]。図 1 [6] はその一例で手掌全体にひろがる皮膚受容野を

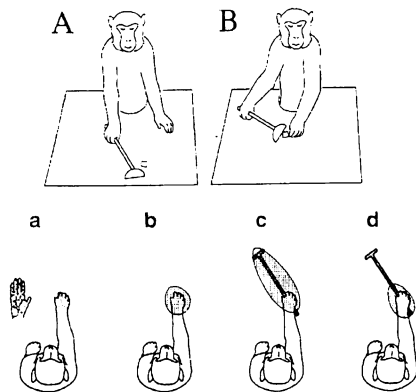


図 1 熊手を使って手の届かないところにあるリンゴ片を取る訓練をしたサルのスケッチ。 A. 熊手を揮う B. 熊手でエサを引き寄せて反対の手で掴む (Iriki et al.1996) a - d : 道具が同化して手が延長したイメージの符号化 a. 手に存在する体性感覚受容野 (挿入図) b. 手の周囲の視覚受容野 c. 道具使用直後に道具にそって拡大 d. 道具使用中止後縮小 (入来、2000)

持つニューロンが、エサの小片を手近づけて調べると、手の周囲に限られた視覚的受容野を持っていたが (図 1b) 熊手状の道具を使って遠くの餌を取るように訓練したあとでは受容野が道具に沿って延長して熊手の先にまで及んだ (図 1c)。しかし同じように熊手を持っていても道具として使わない条件におくと受容野は縮小して再び手の周囲に限られてしまう (図 1d)。したがってこれらの変化はサルが道具を使用しようとする意図に関連して引き起こされたものと考えられる。意図というやや漠然としているが、具体的な入力としては手を動かす運動指令が知覚系にフィードバックされる遠心性コピーが最も有力な候補である。このようなニューロン活動の変化は、道具使用によって身体像が変化して道具が手に同化するという心理学的経験に対応する神経生理学的現象であると解釈される。身体像という概念はヒトの頭頂葉破壊症状の一つである身体失認の原因を説明するために Head と Holmes [7] が立てた仮説で身体図式 (body schema) ともいう。筆者は 30 年近く前に無麻酔のサルの 5 野で身体図式に対応すると思われるニューロン群を見つけた。皮膚・関節組合せニューロンと名付けた細胞の中で特に複雑なものはサルの両手を擦り合わせるというような身体

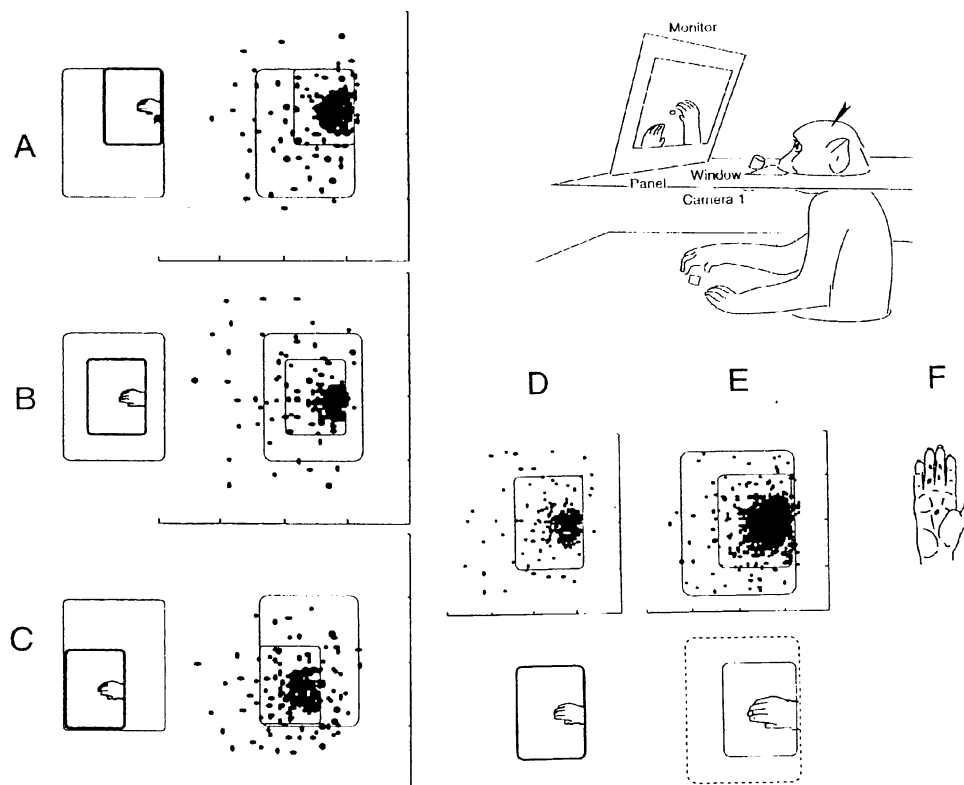


図 2 挿入図、実験のセットアップ。サルはリアルタイムのビデオモニターを見ながらエサを取る訓練を受け、場合によっては直接眼下の窓から見てエサを取る。矢印は対側の大脳皮質に刺入する電極の位置 A - C. 縮小して位置を変えたモニター上の手のまわりの視覚受容野。D. 原寸の手のイメージ E. 拡大した手のイメージのまわりの視覚受容野 (Iriki et al. 2001)

のあるポーズまたは姿勢パターンに選択的に反応した。5野の多感覚ニューロンはこの様な体性感覚の高次ニューロンから入力を受けていると思われる。

皮膚関節組合せニューロンの中には手が空間のある場所にある時だけ皮膚刺激に反応するという性質を示し、いわゆる触空間の脳内表現に対応するものもあった。5野の多感覚ニューロンの学習による変化は空間的な位置の脳内表現の変化を伴うものである。入来ら [8] は図2のようにサルが直接手元を見る代わりにビデオモニターに映った自分の手の映像を見ながらエサをつかむことができるように訓練して、多感覚ニューロンの視覚受容野を調べた。視覚刺激はクロマキーという映像効果装置を使って手の映像に重ねて表示した。手の画面を縮小してモニター上の位置を変えるとその位置に従って視覚受容野の位置も移動した (図2A-C)。また図2Eのように手の映像を拡大すると、視覚受容野も拡大した。これはモニター上の自己の手の画像を自己の手と認識し、その映像を基に操作運動を行う能力があることを反映する結果であると解釈される。次に道具を使って餌を取る行為をモニターで見ながら行くと、先に直視下で道具を使ったときと同様に手の映像の周囲にあった視覚受容野は道具に沿って延長し、さらに道具の先端のみを残して手の映像を消去すると視覚受容野は道具の先端を中心とした領域に移動した。これは手のイメージが画面上の手がかりの変化に従ってシフトしたことに対応すると考えられる。この間に体性感覚の受容野は全く変化しないからモニター

画面に移動した手のイメージを基に手の操作運動の視覚的制御を可能にするのは多感覚ニューロンの働きによると考えられる。

### 大脳皮質の多感覚領野

入来らが多感覚ニューロンを記録した領域は図3のように頭頂間溝の前壁の深部から底部にかけての領域で Brodmann5野とVIP野 (腹側頭頂間野) にかかっている。このような脳溝の深部の領域は他の大脳皮質領野からの入力を受け易い位置にあるので多感覚ニューロンの集まっている領域が多い。もう少し後の上側頭溝の深部にあるMST野 (上側頭溝野) という領域には視覚像の流れ (オプティカル・フロー) と平衡感覚刺激の両方に反応するニューロン群があり自己運動の知覚に対応するニューロン群と見られている [9]。また上側頭溝の後部周辺には後部STP野 (上側頭多感覚野) という領域があって、視覚と聴覚の空間的受容野の重なるニューロンやそれに体性感覚の受容野も加わって3種類の感覚の統合を示すニューロンも記録されている [10]。これらの多感覚ニューロンは視覚刺激だけで2種類またはそれ以上の感覚が合さった刺激に対する反応にかなり近い反応を示すので、あたかも現実に対象がそこにあり、動きがそこで起こったかのような知覚を引き起こすことができると考えられる。主に視覚的な映像に頼ることの多いVRシステムで生き生きとした現実感が得られるために多感覚ニューロン群は重要な役割を果しているといつてよいであろう。

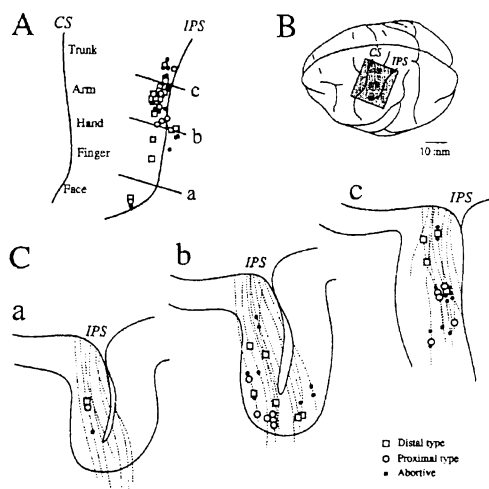


図3 視覚と体性感覚の2種感覚に反応するニューロンの記録部位 A. 中心後回の体部位局と電極刺入位置、CS: 中心溝 IPS: 頭頂間溝 C. Aに示したa-cの位置で切った組織図の上にプロットした記録部位、四角: 末端型 (手のまわり)、白丸: 中心型 (肩のまわり) (Iriki et al. 1996)

### 謝辞

本稿を書くにあたって東京医科歯科大学入来篤史教授の論文を大幅に引用させていただいたことを深く感謝いたします。

### 文献 (引用順)

- [1] Iriki A et al. Coding of modified body schema during tool use by macaque postcentral neurons. *Neuroreport*, 7:2325-2330, 1996
- [2] Sakata H. Somatic sensory response of neurons in the parietal association area (area 5) of monkeys. In: *The somatosensory system*. Kornhuber HH (ed.) pp250-261, Georg Thieme, Stuttgart, 1975
- [3] Rizzolatti G et al. Afferent properties of periarculate neurons in macaque monkeys, *Visual responses*. *Behav. Brain Res.* 2:147-163, 1981

- [4] Graziano MSA and Gross CG. A bimodal map of space: somatosensory receptive fields in the macaque putamen with corresponding visual receptive fields. *Exp.Brain Res.* 97:96-109, 1993
- [5] Leinonen L et al. Functional properties of cells in lateral part of associative area 7 in awake monkey. *Exp.Brain Res.* 34:299-320, 1979
- [6] 入来篤史、サルの道具使用を手掛かりに「知性の神経生物学」に挑む、認知リハビリテーション、1-18、2000
- [7] Head H and Holmes G. Sensory disturbances from cerebral lesions. *Brain*, 34:102-154, 1911
- [8] Iriki A et al. Self-images in the video monitor coded by monkey intraparietal neurons. *Neurosci. Res.* 40:163-173, 2001
- [9] Duffy CJ. MST neurons respond to optic flow and translational movement. *J.Neurophysiol.* 80:1816- 1827, 1998
- [10] Hikosaka K et al. Polisenory properties of neurons in the anterior bank of the caudal superior temporal sulcus of the macaque monkey. *J.Neurophysiol.* 60:1615-1637, 1988

**【略歴】**

1964年東京大学大学院生物系基礎医学博士課程（脳研究施設生理学部門）修了。1964 - 72年大阪市立大学医学部助手。1972 - 87年東京都神経科学総合研究所。副参事研究員、研究部長。1987 - 2000年日本大学医学部教授。2000 - 2001年日本大学総合科学研究所教授。2001年～現職

1970年から30年間サル頭頂連合野のニューロン活動を研究し、触空間と身体図式のニューロン機構、注視および追跡眼球運動と空間視の関係、回転感受性ニューロン、手操作関連ニューロン、立体視の高次情報処理等を研究。