

形の認識と下部側頭葉皮質

岩井榮一・渡辺譲二・阿山みよし

東京都神経科学総合研究所
〒183 東京都府中市武蔵台2-6

1. 認知・認識とは

認知も認識も cognition の訳語で同意語とみなされている。認知は主として、心理学や哲学の分野で、認識は生理学、情報工学の分野で使われたこともあった。また、認知と認識は、以下に述べるように、使い分けられたこともある。現在は、これらの用語の使い分けは厳密でなくなっている。それは、認知も認識も包括的用語で、その背景に、諸過程を包括しているが、これらの諸過程がより明確に定義され、区別されるようになったことによる。

認知・認識の概念は、もともとは、知覚の進展につれて、伝統的知覚過程との区別を明確にするという理論的要請から立てられた構成概念である。明確な定義づけは難しい。認知過程には、環境における知覚対象に対する再認、判断、記憶、概念化(範疇化)、推理、言語によるコミュニケーションなど知的諸過程が包括される。認知過程には、感情、情緒、動機づけ、意志などの諸過程は含まれないのが一般的である。

認識は認知よりもより包括的に使用されることもある。このような広範囲を網羅する定義では、客観的世界(環境)内の対象を知覚し、その結果、獲得された手段と目的・結果に対する期待内容や思考内容まで含めた構成概念である。受容した刺激対象に対する表出行動まで含めた合目的、統一的な全過程が含まれる(目標志向性行動; goal-directed behavior)。

以上のような定義に対し、対象が感覚受容器で受容され、神経系を経て中枢神経系に伝達されて生ずる生理学的過程に注目して、認知・認識を感覚、知覚との対応づけで、操作的に区別

する人々もある。本論文では、主としてこの定義に従った。感覚過程は対象の情報処理と特徴抽出過程、知覚過程は情報の再合成過程であり、雑音を除去した正規化過程と言い得よう。そして、認知過程は、過去の経験ないし学習による記憶、推理、判断、想像(補正と強調)などを包括するもので、知覚過程よりもさらに高次の思考過程である。

感覚、知覚、認知過程は、理論的に、操作的に分画化したものに過ぎない。實際上、三過程を明確に分断し得ない。感覚、知覚の成立なしに、認知は成立し得ない。反対に、認知過程を無視して、感覚、知覚を論じ得ない。

大脳皮質連合野は Flechsig (1896, 1920) 以来、高次思考過程の「座」と考えられてきたし、事実、それを裏付けるデータが、最近、数多く提供されるようになってきた。ここでは、認知過程のみならず、その前過程である知覚過程をも取り上げる。そして、筆者らの知見を中心として、視覚性知覚・認知過程の神経機序を下部側頭葉連合皮質の細分野との関連で概説する(詳細は岩井らの文献を参照されたい)。

2. 下部側頭葉連合皮質とは

高等霊長類の側頭葉は主として、側頭葉連合野で占められている。側頭葉連合野は上(第1)、中(第2)、下(第3)側頭葉皮質より成り立っている。この他、側頭極皮質、紡錘回皮質、シルヴィウス溝溝底皮質の島回や島傍回皮質(味覚皮質)なども入れられる。しかし、これらの脳回皮質領域は細胞構築学的には異型皮質、中間皮質であり、辺縁皮質に分類されている(小

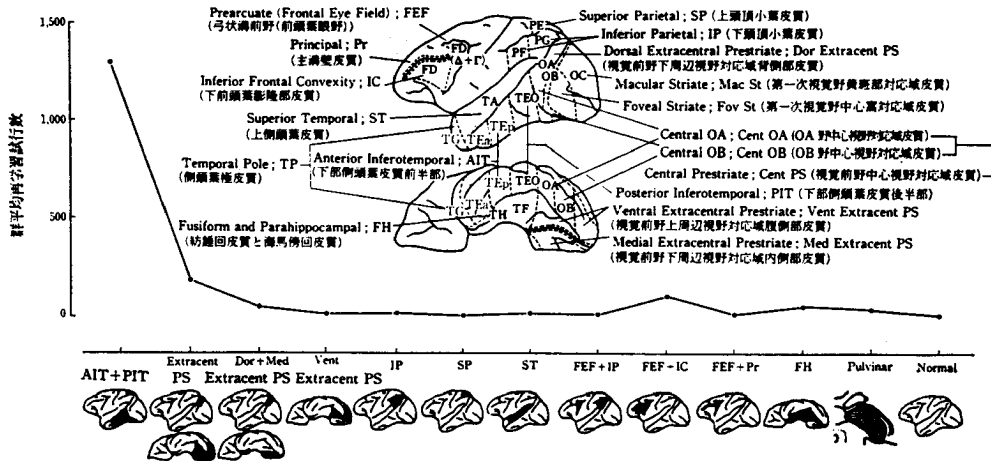


図1 図形(+と□)弁別学習に対する大脳皮質各領野剔除および皮質下諸核破壊の効果の比較検討(岩井)
 本結果はここ15余年間に施行した約100余頭のサルについての実験結果をまとめたものである。課題は+と□の図形の弁別再学習。+、陽性条件刺激。各群の剔除域は横軸下の小脳脳譜の黒色部位。右上の小脳脳譜と対比されたい。挿入脳図譜内の符号は細胞構築学的分類符号。脳図譜外符号は脳溝を基にした脳回名。皮質下核破壊効果は下部側頭葉皮質と密接な相互神経線維投射関係のある視床枕(Pulvinar, 右より2番目に図示)と扁桃核(図2の左端のTP+Amyg 剔除群)についてののみ掲載してある。すべてのサルは術前に課題を学習し、術後、その保持能と再学習能を検討したものである。下部側頭葉皮質のTE野とTEO(PH)野を含むような剔除を受けたサルのみが、顕著な学習保持能と再学習障害を示すことがわかるであろう。

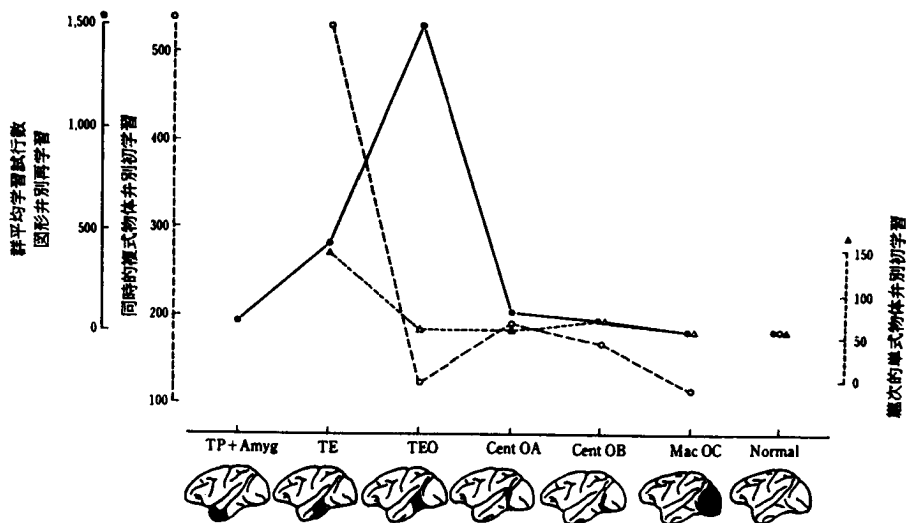


図2 図形弁別課題学習(知覚テスト)と同時的複式物体弁別課題学習(認知テスト)に対する後頭葉皮質と側頭葉皮質との細胞構築学的分類野別剔除効果(岩井)
 ●, +と□図形弁別再学習における群平均試行数。○, 同時的複式(12対)物体弁別の初学習における群平均試行数。△, 継次的単式(1対)物体弁別学習における12対課題についての群平均学習試行数。TG+Amyg, TG野(側頭葉極)と扁桃核破壊群。TE, TE野(下部側頭葉皮質前半部)剔除群。TEO, TEO野(同後半部)剔除群。Cent OA, OA野の中心視野対応域(視覚前野のうちOA野の外側および外腹側)剔除群。Cent OB, OB野の中心視野対応域剔除群。Mac OC, OC野の黄斑部視野対応域(約8°)剔除群。Normal, 非剔除正常サル群。

池上, 1981). また海馬傍回皮質は弓状葉 fornicate lobe に入られている (Crosby ら, 1962).

中側頭葉皮質と下側頭葉皮質との境界 (中側頭溝) は, ヒトでもサルでも, 上側頭葉皮質と中側頭葉皮質の境界 (上側頭溝) ほど明瞭でない. 特に, サルでは中側頭溝は前および後中側頭溝にわかれて存在しており, その各々は浅い脳溝である (図 3 A 参照). したがって, 中側頭葉皮質と下側頭葉皮質のその区別は明瞭でない, しかも, 中側頭葉皮質および下側頭葉皮質は解剖学的にも機能的にも類似している. これらをまとめて, 下部側頭葉皮質 inferotemporal cortex と呼ぶのが一般的である.

側頭葉連合野の機能について一言でいうと, 視聴覚の高次神経機序に関与するといえる. 高次思考過程とか高次機能とは, 言語, 学習, 知覚・識別, 認知・認識, 記憶, 行動のプログラム (プラン), さらに情動の調節など人間が社会の一員として行動するために必要な精神活動の便宜的な総称である. 現在, これらの高次思考過程のうち, 上側頭葉皮質は聴覚対象の知覚・認知過程に, 下部側頭葉皮質は視覚対象の知覚・認知過程に関与することが明らかになっている.

上側頭葉皮質と下部側頭葉皮質の境界である上側頭溝の溝壁溝底皮質が最近注目されている. 従来, 上壁皮質は上側頭葉皮質の一部で TA 野, 下壁は下部側頭葉の一部で TE 野と考えられてきた. 最近, この領域は解剖学的にも機能的にも, 上側頭葉皮質からも下部側頭葉からも独立した領野であると考えられるようになってきた. この領域で, 顔貌認識ニューロンも見い出されている (Bruce ら, 1981; Perrett ら, 1982).

紡錘回皮質については, 収斂野であるという解剖学的所見以外詳らかでない. 解剖学的観点から記憶の神経回路網の一領野であるという見解もあるが, 生理学的意義は詳らかでない. これらの領域についての記載は本論文の目的外なので省略する.

3. 下部側頭葉連合皮質と高次視覚機能の局在

下部側頭葉皮質 (図 1 と 2 参照) を剔除すると, 視覚弁別学習が顕著に障害されることは周知の事実となっている. この発見の源は, 前世紀の Brown と Schäfer (1888) の側頭葉広範切除実験にさかのぼる. その後, Klüver と Bucy も同様の実験を行ない, 側頭葉切除によって発現する諸症状をまとめて報告している (Klüver-Bucy 症候群: 1937, 1939. 表 1). Klüver-Bucy 症候群のうち, 精神盲, しかも視覚性精神盲 (視覚性対象の知覚と認知障害) が下部側頭葉皮質の損傷によってのみ発現するという所見は第二次世界大戦後にはじめて報告されたものである.

下部側頭葉皮質が視覚・認知に関与することは知り得たが, この領野が果して, 視覚・認知中枢 (最も密接に関与する領域) といえるかという疑問があろう. この問題解決のため, 大脳連合皮質の各領野を剔除し, 図形弁別学習に対する剔除効果を比較検討した. 結果は図 1 に示してある.

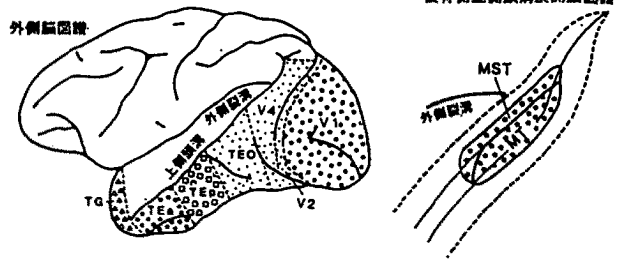
図からもわかるように, 下部側頭葉皮質剔除によってのみ図形弁別学習障害が発現する. 他の細胞構築学的分類野の剔除によっては顕著な障害が発現しない.

さらに, この領域内の小部分摘除によっても, 視覚弁別学習は顕著に障害されることや, この種の障害はいわゆる要素的視覚障害で説明されるものではないこと, この領域の剔除によって,

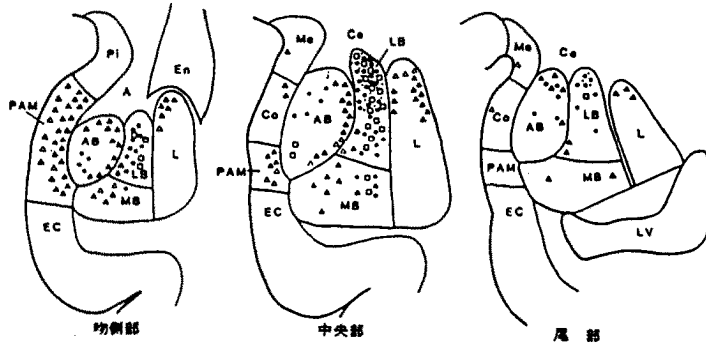
表 1 Klüver-Bucy 症候群 (1937, 1939)

-
- 1) Munk の記載概念にあたる精神盲
Psychic blindness
 - 2) 対象を口唇で触れようとする向口性
oral tendency
 - 3) 視覚刺激に対する強迫様反応
hypermetamorphosis
 - 4) 恐怖, 憤怒反応欠如と著明な馴化傾向
tameness and docility
 - 5) 性行為の亢進 hypersexuality
 - 6) 食物嗜好の変化 change in dietary habits と
食欲増進 increase of appetite
 - 7) その他
-

A 視覚皮質の分類脳図譜



B 扁桃核—視覚皮質投射系



C 視覚皮質—扁桃核投射系

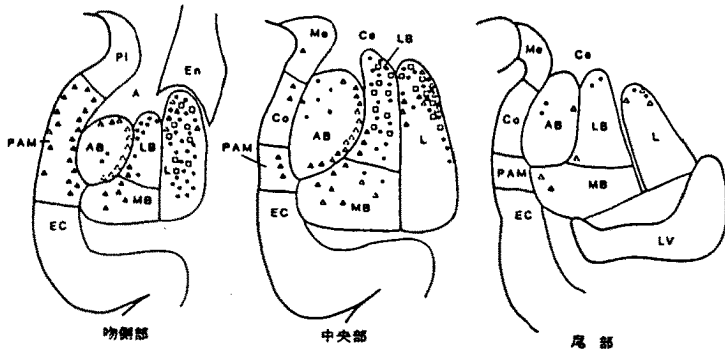


図 3 視覚皮質諸領野と扁桃核との神経線維投射についての図式的脳図譜 (岩井と靱負, 1987).

A. 視覚特異的皮質 9 領野の脳内部位とその範囲について模式的脳図譜。

左は左側大脳半球の外側脳図譜。右は上側頭溝後背側部の溝壁溝底皮質部位の展開図。

各領野は異なった記号で示されているが、TEO 野、V 4 野、V 2 野の 3 領野は小黑点で、MT 野と MST 野は星印で示してあるのは、これらの領野と扁桃核の投射様式に差異がないことによる。

B. 扁桃核—視覚皮質神経線維投射系における扁桃核内神経線維起始部の分布様式

C. 視覚皮質—扁桃核神経線維投射系における扁桃核内神経線維終末部の分布様式

扁桃核は次の 9 細分核に分類されている

外側核 (L), 外側基底核 (LB), 内側基底核 (MB), 副基底核 (AB), 中心核 (Ce), 前野 (A), 皮質核 (Co), と扁桃核周皮質 (PAM) の 9 核である。前 5 核はいわゆる扁桃核深部核群であり、後 3 核は扁桃核表層核群である。

扁桃核以外の省略語: EC, 嗅内野; En, 梨状内核; Pi, 梨状葉皮質; LV, 側脳室。

一般的行動異常も、要素的運動障害、後遺障害も発現しないなどの所見も得られている。

これらの所見から下部側頭葉皮質が視知覚・認知中枢と結論できよう。

4. 下部側頭葉連合皮質のTE野とTEO野

下部側頭葉皮質は細胞構築学的に、少なくとも2つの領野に分けられる。すなわち、TE野とTEO野（ヒトやチンパンジーのPH野に相同される）である。解剖学的に独立した領野は機能的にも差異があると考えられる。この問題を検討したのが、図2である。

TE野剔除群とTEO野剔除群、すなわち下部側頭葉前半と後半の剔除群は互いに課題に関して機能障害の程度の二重解離がある ($p < 0.001$)。したがって、両領野は、形態視成立上、互いに異なった役割を果していることに間違いない。課題のもつ意義から、TEO野は形態知覚に、TE野は視認知に関与するといえる。

これらの所見は心理学的に異なった意味づけをしうる課題（知覚と記憶課題）に関して、神経解剖学的に独立領野と分類されるTE野とTEO(PH)野の剔除によって、互いに異なった障害（生理学的機能障害の二重解離）を示したものである。ある意味で、生理学、解剖学、心理学的研究の対応関係を明示したものであり（三位一体の仮説）、注目されている。

5. TE野内の細分野

最近、TE野の再分類についての解剖学的、生理学的研究が進められている。研究はその緒についたばかりで、解剖学的所見と生理学的所見との対応づけは詳らかでない。

SeltzerとPandya(1978)はTE野を細胞構築学的に、TE1野、TE2野、TE3野、TE_m野の4細分野に分割しうると報告しているが、この分類との対応関係で生理学的研究所見の報告はみあたらない。

認知の神経機構を論ずるにあたっては、辺縁系との関連で、特に、側頭葉内側部に位置する扁桃核と海馬との関連で研究を進める必要がある。そこで、視覚特異的皮質領野（TE野、

TEO野、V4野、V3a野、V3野、V2野、V1野、MT野、MST野など視感覚種特異的領野）と扁桃核との神経線維の結合様式を検討した。図3は所見の要約である（岩井と靱負、1987）。

この所見から、TE野は、前後軸で、前方TE野（TE_a野）と後方TE野（TE_p野）にわけられることがわかるであろう。

さらに、最近の所見では、TE_a野もTE_p野も背側部TE野（TE_d野）と腹側部TE野（TE_v野）にわけられることがわかってきた。すなわち、TE野にTE_{ad}野、TE_{av}野、TE_{pd}野、TE_{pv}野の4細分野から構成されることになる。なお、TEO野が背側部と腹側部に細分化されるかの問題は現在の所、不明である。

この解剖学的4TE細分野が生理学的にも独立領野（比較上の問題にしか過ぎないが、各領野が独特の機能的役割を果している領野という意味）であることを示唆する所見が報告されている。

著者らは、TE_a野とTE_p野を剔除し、図形弁別学習と同時的複式物体弁別学習に対する剔除効果を比較検討した。図形弁別学習に対しては、TE_p野剔除群が、同時的複式物体弁別学習に対してはTE_a野がより顕著な障害を示すという結果を得ている。

最近、Horelら(1987)は下部側頭葉皮質のうち、中側頭回と下側頭回の各々を冷却または剔除し、次のような結果を得たと報告している。遅延照合課題（一種の記憶課題）に対しては下側頭回の冷却、剔除効果が顕著であるのに、中側頭回の冷却、剔除効果は著しくない、サル顔貌弁別学習に対しては両脳回の冷却・剔除効果とも見られるという所見である。

6. 下部側頭葉皮質ニューロンの基本的特性

最近、この領域の神経生理学について種々の興味ある研究が報告されている。現在のところ、神経行動学的研究から得られた下部側頭葉皮質についての機能の神経機序のすべてを、細胞レベルから解明しえるほどには進展していない。ここでは主な所見を述べるにとどめる。

下部側頭葉皮質のニューロンの基本的特性は

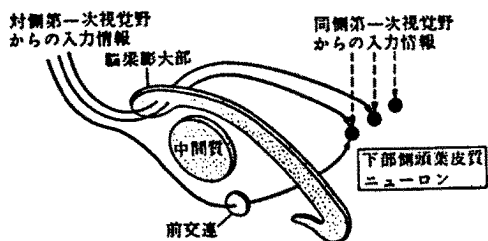


図4 下部側頭葉皮質ニューロンへの視覚情報の入力機構についてのモデル (Gross と Mishkin, 1977)

このモデルは下部側頭葉皮質における左右半視野の合成機序をも説明したものと考えられる。1つの黒丸は下部側頭葉皮質の全ニューロン数の約1/3のニューロンを表示している。説明、本文参照。

以下の通りである (Gross, 1977)。

- ①多くのニューロンの受容野は、一辺20~40°というように比較的大きい。これは、視覚前野のニューロンの受容野の面積に比較して約20—50倍以上に相当する。
- ②受容野は視野中心(凝視点)を含む。
- ③約2/3のニューロンの受容野は両側片視野にまたがっている。
- ④方向定位や運動方向選択性については明確でない。一方選択性ニューロンの存在の報告はない。
- ⑤それぞれ特有な刺激偏好性があるようである。しかし、刺激特性との関連は現在のところ明確ではない。多くのニューロンは、比較的単純なパターンから、より複雑なものにまで一様に反応する。(第8, 9項参照)。

7. 下部側頭葉皮質への視情報入力機構

下部側頭葉皮質ニューロンの特性で重要なことは下部側頭葉皮質ニューロンの多くは中心窩対応点(凝視点)を含み、偏在性はあるとしても、左右・上下の1/4中心視野を含んだ広受容野をもっているということである。この所見は、下部側頭葉皮質では中心視野のみが再現されていることを示している。第一次視覚野(V1野, OC野, 17野)や視覚前野(V2, V3, Va3, V4野)は対側の半側視野を再現しており上下視野の再現部位が明確にわかれている。従って、

下部側頭葉皮質における左右, 上下視野の合成機序についての疑念が提起されよう。

広受容野についての神経機構は、基本的には、収斂機序によるものである。網膜や外側膝状体のニューロンの受容野の大きさはせいぜい“分”の桁である。第一次視覚野のニューロンの受容野の大きさは0.2~1°であり、視覚前野のニューロンの受容野の大きさは、細分野によって異なっているが、だいたい5~15°である。したがって、各段階で収斂され、いくつもの段階を経るに従って収斂度が増幅される。この結果、下部側頭葉皮質では、微細な視野対応づけは消失するし、その受容野は大きくなる。しかし、この領野でも中心視野という視野構造をもっていることに留意するべきである。

収斂機序によるという説明は受容野の大きさについての説明である。これだけでは、上下・左右という1/4視野の合成機構をうまく説明できない。Rocha-Miranda (1975)は第一次視覚野全剔除や交連線維切断後の下部側頭葉皮質ニューロンの受容野の変化を検討した(説明省略)。その所見に基づいて、Gross と Mishkin (1977)は下部側頭葉皮質ニューロンへの視覚情報の入力機構についての次のようなモデル(図4)を提唱している。このモデルは下部側頭葉皮質ニューロンにおける左右半視野の合成モデルとも言えるものである。

すべてのニューロンは同側の第一次視覚野(下部側頭葉皮質記録側で、対側半視野の再現領野)から視覚情報の入力を受けている。これに対し、対側の第一次視覚野(記録側と同側の半視野の再現領野)からの視覚情報の入力受容様式については、約1/3ずつのニューロンが異なった機構によって、視覚情報を受けているというのが基本的見解である。

対側第一次視覚野からの入力機構については①約1/3のニューロンは対側の第一次視覚野からの入力を受けていない。同側第一次視覚野→同側視覚前野→記録側下部側頭葉皮質という経路によるもので、同側の第一次視覚野からの視覚情報だけに依存する。したがって、これらのニューロンは対側半視野の受容野のみを示すこ

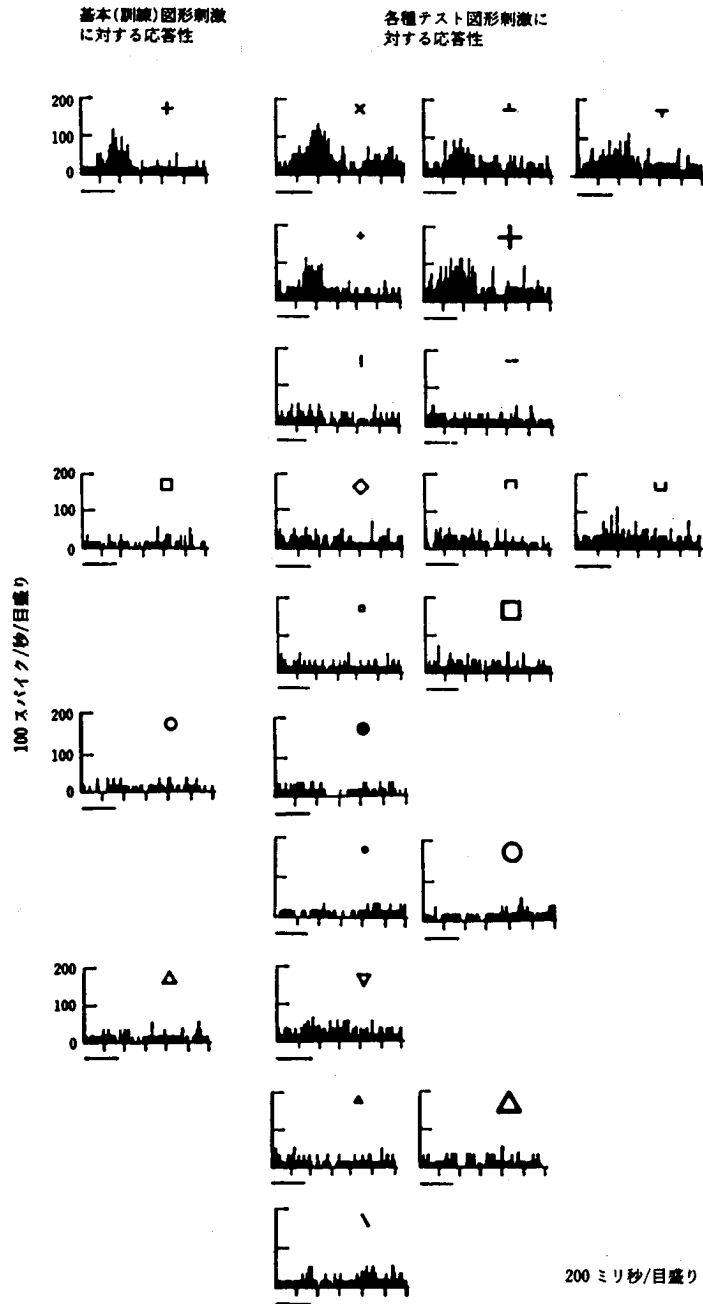


図 5 図形認知過程関与ニューロンの一例 (岩井)

このニューロンは下部側頭葉皮質前半部 (TE 野) から記録したもので、1 図形 (+ 図形) へのみ応答性を示し、他の 3 種図形 (Δ , \circ , \square) には無反応であった (1 図形特異的応答性ニューロン)。応答性は PSTH (peristimulus time histogram, 刺激前後時間ヒストグラム) によって表示。ビン幅 10 ミリ秒。各々の PSTH は 14~16 試行の加算平均法による。説明, 本文参照。

とになる。②第2の約1/3のニューロンは、対側第一次視覚野→対側視覚前野→(脳梁膨大部通過の交連線維経由)→同側視覚前野→記録側下部側頭葉皮質という経路によって同側半視野内の視覚情報を受けている。③残りの約1/3のニューロンは、第2のニューロン群と同様の経路(すなわち、脳梁膨大部経由)と前交連経由の投射経路との2経路から同側半視野内の視覚情報を受けている。

この機序により、下部側頭葉皮質の約2/3のニューロンは左右両側性の視野をもつことになる。

上下半視野の合成機構については不詳である。著者らは、最近の解剖学的所見から、左右大脳半球の下部側頭葉皮質ニューロンの多くがそれぞれ対側の半視野を反映しているように、基本的には中側頭回と下側頭回皮質がそれぞれ下半視野と上半視野を反映しており、これら脳回間の干渉機構で、TE野で、上下半視野の合成が成立するものと考えている。

下部側頭葉皮質のニューロンが中心視野のみを再現していることは次の筆者らの解剖学的、行動学的所見から説明される。即ち、下部側頭葉皮質への入力はほとんどが視覚前野の中心視野再現領域からの入力に依存し、中心視野外再現領域からは入力されていない(海津と岩井, 1980; 柳沼と岩井, 1983)。視覚前野で中心視野情報と中心視野外情報が分配されている。

8. 下部側頭葉皮質ニューロンの図形応答

—TE野ニューロンの応答特性—

前述したように、全皮質の内で、下部側頭葉皮質剔除によってのみ学習が顕著に障害される(図1, 2)。この所見は下部側頭葉皮質が視覚性図形の知覚・認知領域であることを示している。もし、たとえ少数でも、ある1つの視覚性対象刺激にのみ特異的に応答し、他の視覚性対象刺激に応答しないニューロンが下部側頭葉皮質で見出されれば、学習行動の実験所見に立脚した上記の仮説は強く支持されるものであろう。Grossらはこの問題を急性実験で検討したが、1視覚性対象に特異的に応答するニューロンを

見出すことはできなかった。しかし、1視覚性対象に特異的とはいえないが、例えば、サルの手を図形などある種の複雑な図形に比較的選択的に応答するニューロンがあることを報告している。

最近、著者らの研究によりこのようなニューロンが、約5~10%に過ぎないが、存在していることが明らかにされている。図5はその一例である。このニューロンは+図形にのみ特異的に応答性を示したが、他の3つの図形(△, ○, □)には応答性を示さない。しかも、図形の大きさを変化させても、明るさを変えても、さらには図形に彩色(赤, 緑)を施しても応答様式に変化はみられない。このことは、このニューロンの応答性が図形の物理的属性と無関係であることを示している。さらに重要なことは、図形の構成要素、例えば図形では—(横棒)や| (縦棒)にも応答性を示さないことである。また、この種のニューロンは応答図形の類似図形、回転図形、(×図形)、部分図形(⊥, T図形)、図地明暗逆転図形に対しても基本(訓練)図形に対する応答とほとんど同様の応答性を示す。しかし、非応答性図形の類似図形などに対しては応答性を全く示さない。

以上の所見はこのニューロンがある図形に選択的に応答するニューロンであり、図形の認知過程に重要な役割を果たしていることを示している。

下部側頭葉皮質で刺激と報酬の連合機能に関与するニューロンが見出されたという報告があった。しかし、その後同一実験者によってこれを否定する研究が報告されている。したがってこの種のニューロンが存在するか否かは不明である。下部側頭葉皮質が刺激—報酬の連合過程や連合記憶に関与するか否かの問題は、神経行動学的研究では証明されているが、神経生理学的には実証されていないのが現状である。

著者らの研究では、2種の図形に応答性を示す38個のニューロンのうち25個(約20%)は2つの陽性条件刺激か2つの陰性条件刺激に応答性を示すものであった。このニューロンのうちには、刺激と報酬との連合(連合記憶)に関与

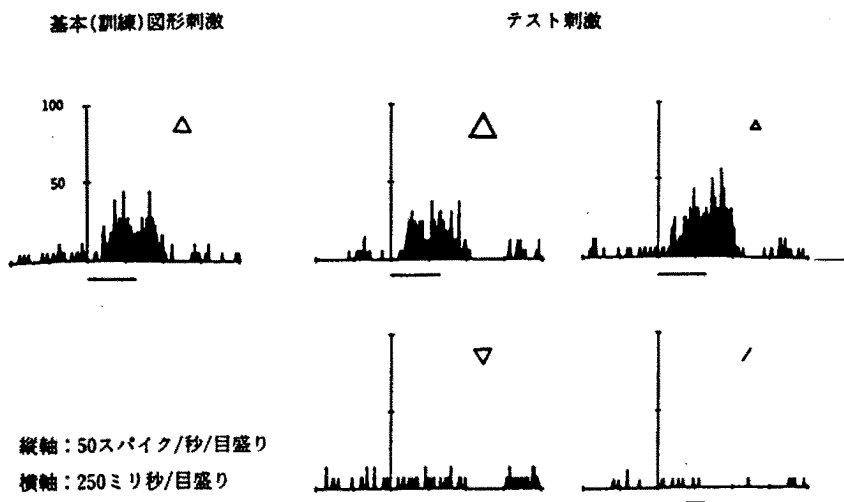


図 6 下部側頭葉皮質後半部 (TEO 野) から記録された 1 図形特異的応答性ニューロンの一例 (岩井)

このニューロンは△図形にのみ応答性を示し、他の 3 種図形 +, □, ○図形には無応答を示したものである。下部側頭葉皮質前半部 (TE 野) の 1 図形特異的応答性ニューロンと異なり、応答誘発標準図形 (このニューロンでは△図形) の同種異型図形刺激には異なった応答性を示している。+, □, ○形に対する応答 PSTH は省略。

するものも含まれているものと推定される。しかし、この種のニューロンの数も 1 図形特異的応答性ニューロンの数と同様、決して多いものではないであろう。連合過程関与ニューロンの存在の有無については、これらニューロンの特性を詳細に検討する必要がある。

9. TEO 野ニューロンの図形応答特性

神経行動学的実験は、下部側頭葉皮質が機能的に異なる 2 つの細分野、すなわち、TE 野 (前半部領域) と TEO (PH 野、後半部領域) とから構成されていることを示している。以下に述べるように、この 2 細分野の機能的差異はニューロンの応答特性についての神経生理学的研究からも支持される。

前述 (図 5) したような応答特性をもったニューロンは、主として、TE 野で見出されている。TEO 野でも、1 図形特異的応答性ニューロンが少数 (約 10%) 見出されている。しかし、その応答特性は TE 野の 1 図形特異的応答性ニューロンの特性と異なる。もちろん、大多数のニューロンは前半部領域のニューロンとその特性を区別できないことはいうまでもない。

図 6 と 7 はその例である。図 6 に示したニューロンは応答誘発図形の類似図形や部分図形にはほとんど応答性を示さない。したがって、後半部領域における 1 図形特異的応答性ニューロンは刺激の認知過程や記憶過程とは直接の関係がないといえよう。反面、この種のニューロンは、図形の寸法、明暗を変化させても、若干の差異はあっても、ほとんど同様の応答性を示す。すなわち、ある特殊な図形の知覚の恒常性を保っているように思われる。したがって、下部側頭葉皮質後半領域の 1 図形特異的応答性ニューロンは図形の形態知覚過程に関与すると考えられる。

図 7 のニューロンは 1 図形優勢応答性ニューロンとでもいうべき種類のものである。この種のニューロンはテスト図形のうち、1 図形に対し、優勢応答 (一過性の初期高頻度応答と中程度の持続性応答) を、他の刺激図形に対しては一過性の応答性を示すか、あるいは反応がない。また、この種のニューロンは優勢応答誘発図形の構成成分に対しても一過性の初期応答性を示す。1 図形特異的応答性を示さず、1 図形に対し顕著な反応を示し、他の図形には一過性の低頻度反応を示すのは、後者の図形の構成成分の

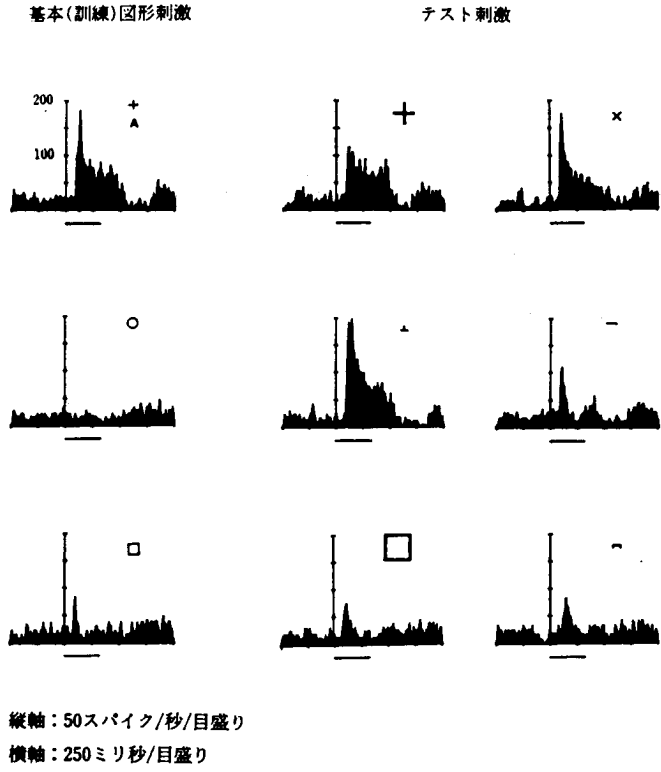


図 7 下部側頭葉皮質後半部 (TEO 野) における図形の形態知覚 (識別) 関与ニューロンの一例 (岩井)

図形刺激に対する応答性は PSTH (刺激前後時間ヒストグラム, ビン幅, 10 ミリ秒) で示してある。左列の 3 PSTH は 3 種基本 (訓練) 図形に対する, 刺激提示時点を基準とした PSTH (△図形刺激に対する応答性は □ 図形刺激に対する応答性と同等なので省略)。右 2 列の PSTH は各種テスト刺激に対する PSTH。刺激図形は各 PSTH 上の挿入図形。

このニューロンは, + 図形に対しては, 刺激提示後の初期段階 (約 150~200 ミリ秒まで) における一過性の高頻度発射と, それに続く比較的長持続性 (刺激提示後約 500 ミリ秒) の中程度の発射という応答パターンを示した。□ と △ 図形に対しては初期段階における一過性の応答のみを示した (左列)。しかも, + 図形の構成成分である縦棒 (|) と横棒 (—) にも, 一過性の初期応答性を示した。+ 図形の同種異型図形テスト刺激 (拡大, 縮小, 回転, 部分図形) に対する応答性は標準 (訓練) 図形に対する応答性とほとんど同じ。□ と △ 図形およびその同種異型テスト刺激に対する応答性は一過性初期応答のみ。したがって, これらの応答性は □ と △ 図形を構成している縦または横棒に対する応答を反映したものと考えられる。縦, 横棒を含まない ○ 図形には応答性なし。+ 図形に対する長持続性応答が単純にバー押し (運動反応) 過程や報酬獲得過程を直接反映しているものでないことは, + 図形と同じ陽性条件刺激である △ 図形に対する発射パターンとの差異から知りうる。このニューロンは, 縦, 横棒など方向定位線分の情報を受け, それらを合成し, + 図形という形態を知覚する過程に密接に関与しているニューロンと考えられる。

うちにも、前者の図形の構成成分の幾つかが含まれているからである。実際、応答誘発図形の構成成分を全く含んでいない図形（図7の例では○図形）に対しては応答がない。また、大きさに無関係であることから、知覚の恒常性は保っていると考えられる。したがって、この種のニューロンは複雑図形の形態知覚の過程（合成過程）に関与していると思われる。

この他、図形の大きさによって反応の大きさが変わるニューロンもある。ある大きさの図形に対しては強い反応を示すのに、その小さな図形には弱い応答性を示すニューロンがある。これと反対に、縮小図形には強い、拡大図には弱応答を示すニューロンもある。この所見はニューロンのもつ受容野の大きさだけでは説明できない。図形の形態知覚において大きさの知覚過程に関与していると考えられる。

10. 結語

以上、下部側頭葉皮質における視覚性対象知覚・認知機構を概述した。外界対象は視覚的のものみ扱えられるものではない。聴覚的・触覚的など多感覚種存在である。外界対象を正確に知覚し、認知するには、感覚種間連合機構が重要である。また、複雑で多様な世界からある特定の対象のみを知覚・認知するには、図地凝や選択的注意過程が重要な役割を果たす。これらの機構は、下部側頭葉皮質でのみ営まれているものではない。本論文では、下部側頭葉皮質の視覚性知覚・認知の役割を記述したものに過ぎない。視覚性知覚・認知が下部側頭葉皮質のみで成立するものでないことには注意すべきであろう。

文献

本章の内容及び引用文献の詳細については、拙著岩井榮一：「脳」—学習と記憶のメカニズム、東京、朝倉書店、（2版）1985年9月、pp. 1～269。（約500文献記載）を参照されたい。ここでは、主な文献のみを掲載する。

- 1) Brown, S. and Schäfer, E. A.: An investigation into the functions of the occipital and temporal lobes of the monkey's brain. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, 179: 303-327, 1888.
- 2) Bruce, C. J., Desimone, R. and Gross, C. G.: Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *J. Neurophysiol.*, 46: 369-384, 1981.
- 3) Gross, C. G.: Visual functions of inferotemporal cortex. In: *Handbook of Sensory Physiology*, VII/3B (ed. Jung, R.), pp.451-482, Springer-Verlag, Berlin, 1973.
- 4) Gross, C. G. and Mishkin, M.: The neural basis of stimulus equivalence across the retinal translation. In: *Lateralization in the Nervous System* (eds. Harnard, S., Doty, R., Jaynes, J., Goldstein, L. and Krauthamer, G.), pp.109-122, Academic Press, New York, 1977.
- 5) Horel, J. A., Pytko-Joiner, D. E., Voytko, M. D. and Salsbury, K.: The performance of visual tasks while segments of the inferotemporal cortex are suppressed by cold. *Behav. Brain Res.*, 23: 29-42, 1987.
- 6) Iwai, E.: Visual mechanisms in the temporal and prestriate association cortices of the monkey. In: *Adv. Physiol. Sci. Vol. 17, Brain and Behavior* (eds. G. Adams, I. Mészáros and E. I. Bányai), pp. 279-286, Pergamon Press, New York, and Akadémiai Kiadó, Budapest, 1980.
- 7) Iwai, E.: A model regarding system of information processing in visual goal-directed behavior of macaque monkeys. In: *Learning and Memory* (eds., S. Saito and J. L. McGaugh), pp. 39-58, Excerpta Medica, Amsterdam, 1982.
- 8) 岩井榮一：脳——学習・記憶のメカニズム。pp.1-269, 朝倉書店, 東京, 1984.
- 9) 岩井榮一：認知・認識の中枢機序—その形態視と空間視との成立機序。脳の構造と機能(下)。大村裕, 島津浩, 伊藤正男編。pp.515-552, 医学書院, 東京, 1984.

- 10) Iwai, E.: Neuropsychological basis of pattern vision in macaques. *Vision Res.*, 25: 425-439, 1985.
- 11) 岩井榮一：側頭葉. 生理学 (I) . 入来正躬, 外山敬介編. pp.415-448, 文光堂, 東京, 1986.
- 12) Iwai, E., Nishio, T. and Yamaguchi, K.: Neuropsychological basis of K-B sign in Klüver-Bucy syndrome produced following total removal of inferotemporal cortex of macaque monkeys. In: *Emotion-Neural and Chemical Control* (ed., Y. Oomura) , pp.417-429, Japan Press Center, Tokyo, 1986.
- 13) Iwai, E., Yaginuma, S. and Mishkin, M.: Acquisition of discrimination learning on patterns identical in configuration in macaques (*Macaca mulatta* and *M. Fuscata*). *J. Comp. Psychol.*, 100: 30-36, 1986.
- 14) Iwai, E. and Yukie, M.: Amygdal of ugaland amygdalopetal connections with modality-specific visual cortical areas in macaques (*Macaca fuscata*, *M. mulatta* and *M. fascicularis*) . *J. Comp. Neurol.*, 261: 362-387, 1987.
- 15) Kikuchi, R. and Iwai, E.: The locus of the posterior subdivision of the inferotemporal visual learning area in the monkey. *Brain Research*, 198: 347-360, 1980.
- 16) Klüver, H. and Bucy, P. C.: "Psychic blindness" and other symptoms following bilateral temporal lobectomy in rhesus monkeys. *Amer. J. Physiol.*, 119: 352-353, 1937.
- 17) Klüver, H. and Bucy, P. C.: Preliminary analysis of functions of the temporal lobes in monkeys. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 42: 979-1000, 1939.
- 18) Mishkin, M.: Visual mechanisms beyond the striate cortex. In: *Frontiers in Physiological Psychology* (ed. Russell, R. W.), pp.93-119, Academic Press, New York, 1966.
- 19) Mishkin, M.: Cortical visual areas and their interactions In: *Brain and Human Behavior* (eds. Karczmar, A. G. and Eccles, J. C.) , pp.187-208, Springer-Verlag, Berlin, 1972.
- 20) Perrett, D. I., Rolls, E. T. and Caan, W.: Visual neurons responsive to faces in the monkey temporal cortex. *Exp. Brain Res.*, 47: 329-342, 1982.
- 21) Rocha-Miranda, C. E., Bender, D. B., Gross, C. G. et al.: Visual activation of neurons in inferotemporal cortex depends on striate cortex and forebrain commissures. *J. Neurophysiol.*, 38: 475-491, 1975.
- 22) Seltzer, B. and Pandya, D. N.: Afferent cortical connections and architectonics of the superior temporal sulcus and surrounding cortex in the rhesus monkey. *Brain Res.*, 149: 1-24, 1978.
- 23) Umitsu, Y. and Iwai, E.: The posterior inferotemporal cortex in the monkey as an anatomically distinguishable area from adjacent cortical areas of the anterior inferotemporal cortex and the prestriate cortex. In: *Integrative Control Functions of the Brain* (ed. Ito, M.) , pp.384-387, Kodansha Scientific, Tokyo, 1980.
- 24) Von Bonin, G. and Bailey, P.: *The Neocortex of Macaca Mulatta*. Univ. Illinois Press, Urbana, Ill., 1947.
- 25) Yaginuma, S. and Iwai, E.: Visual impairment following removal of foveal prestriate in the monkey as a result of disconnection of visual information into inferotemporal learning area. In: *Psychophysiology* (ed. Sinz, R. and Rosenzweig, M. R.) , pp.499-503, 1983.
- 26) Yaginuma, S., Niihara, T. and Iwai, E.: Further evidence on elevated discrimination limens for reduced patterns in monkeys with inferotemporal lesions. *Neuropsychologia*, 20: 21-32, 1982.