

Introduction of Cerebral Cortex 大脳皮質の紹介

1) 大脳皮質のマクロな構成

脊椎動物中枢神経系の発生初期に、脳は前脳胞・中脳胞・菱脳胞に分化し、3胞期と呼ばれます。次の5胞期になると前脳胞はさらに終脳と間脳に分化し、間脳からは視床 thalamus と視床下部が分化して来ます。終脳は大脳半球 cerebral hemisphere として左右二つに分かれ、それぞれの中に側脳室 lateral ventricle があります。大脳はその表面を覆う灰白質 grey mater の大脳皮質 cerebral cortex、その直下の皮質下白質 subcortical white mater あるいは大脳髄質 cerebral medulla、深部の灰白質である大脳基底核 cerebral basal ganglia (尾状核、被殻、淡蒼球)、そしてヒトでは相対的には小さくなってしまった嗅球 olfactory bulb を含む嗅脳 rhinencephalon の組織からなります。大脳皮質と皮質下白質を合わせて外套 pallium とも言いますが、左右の外套は脳梁 corpus callosum という白質によりつながり、左右の大脳皮質の情報を交換しています。

2) 大脳皮質の領域・領野

大脳皮質は発生学的に6層構造を有する新皮質 neocortex、6層構造を持たない古皮質 paleocortex (梨状前皮質 prepiriform cortex 等) と原皮質 archicortex (海馬 hippocampus、海馬台 subiculum、歯状回 dentate gyrus 等) とに分けられます。古皮質と原皮質は合わせて不等皮質 allocortex あるいは異種皮質 heterogenic cortex と呼ばれる。一方で新皮質は等皮質 isocortex あるいは同種皮質 homogenic cortex と呼ばれ、さらに亜型分類として1次感覚野と1次運動野のように発生学的には6層構造をもつが成熟すると6層構造を失う異型皮質 heterotypical cortex とそれ以外の領野からなり、成熟しても6層構造を失わない同型皮質 homotypical or eulaminate cortex に分類されます。また、等皮質と不等皮質の間に、中間皮質 mesocortex (帯状皮質 cingulate cortex、嗅内皮質 entorhinal cortex 等) を数えることもしばしばあります。

大脳新皮質は哺乳類になって特に発達した構造で、厚さ1.5～3mmのシートでヒトでは約2500cm²もの広がりを持ち、折り畳まれ頭蓋の中にしまい込まれています。この折り畳み構造のうち、表面に出っ張る部分を大脳回 cerebral gyrus、溝の部分を大脳溝 cerebral sulcus といひまして、ヒトの脳において大脳回と大脳溝にはある程度の個性が見られるものの、おおまかな構成はほぼ一定であります。これらの大脳回と大脳溝を目安にしてヒトの大脳皮質はいくつかの大きな大脳葉 lobe という領域に分けられまして、まず新皮質は前頭葉 frontal lobe、頭頂葉

parietal lobe、側頭葉 temporal lobe、後頭葉 occipital lobe の4つに分けられます。大脳皮質の前方に位置する前頭葉は中心溝 central sulcus (ローランド溝 Rolandic sulcus) により頭頂葉から、外側溝 lateral sulcus (シルビウス溝 Sylvian fissure) により側頭葉から境される部分です。中心溝から後ろで外側溝から上の部分には頭頂葉があり、それより後方に後頭葉があります。外側溝より下方は側頭葉で、やはりその後方は後頭葉になります。頭頂葉と後頭葉は大脳皮質内側面では頭頂後頭溝によって境されますが、外側面でははっきりした境はありません。また、側頭葉と後頭葉の間にもはっきりした脳溝による境はない。サルやネコの大脳皮質でも大まかに前頭葉・頭頂葉・側頭葉・後頭葉にわけられますが、ラットやマウスのような脳溝・脳回の無い大脳皮質では上手に分けられませんので、組織学的な分類に頼ることになります。

ヒトの大脳の側頭溝を開いてみますと、溝の奥には島 insula と呼ばれる大脳皮質が隠れています。島皮質 insular cortex は4つの大脳葉に分類されることはなく、単独に記述されることが多いようです。また、大脳皮質内側面の脳梁、間脳および第3脳室を囲む領域には新皮質に属さない皮質領野が分布していて、新皮質を大脳皮質の中心に見立てたときにその辺縁部にあたることから、辺縁葉 limbic lobe あるいは辺縁皮質 limbic cortex と総称されます。辺縁葉は終板傍回 paraterminal gyrus、帯状回 cingulate gyrus (帯状皮質 cingulate cortex、脳梁膨大後皮質 retrosplenial cortex 等)、海馬傍回 parahippocampal gyrus (嗅内皮質等)、海馬、歯状回、鈎 uncus、半月回 semilunar gyrus、梨状前皮質等の古皮質、原皮質、中間皮質から構成されます。

大脳皮質は組織学的にさらに細分されます。神経細胞体を染色するニッスル染色法を用いた細胞構築 cytoarchitecture を基にして、ブロードマン Korbinian Brodmann 等は大脳皮質を50以上の領野 cortical area に分類し、番号を振りました (Brodmann 1909)。その後、それぞれの領野は様々な機能と対応していることがわかり、大脳皮質に機能地図 functional map が描かれ、皮質機能の局在性が明らかになりました。例えば、中心溝より前の前頭葉には運動野 motor area (ブロードマンの4野)、運動前野 premotor area・補足運動野 supplementary motor area (6野)、前頭眼野 frontal eye field (8野)、運動性言語野 motor speech area (左半球の44・45野) を含む前頭連合野 frontal association cortex などが能動的側面の強い機能野が配置されています。頭頂葉の最吻側には運動野と鏡対象に一次体性感覚野 primary somatosensory area (3・1・2野)、味覚野 taste area (43野)、それより後方に頭頂連合野 parietal association area 等があり、後頭葉には視覚系に関係が深く一次視覚野 primary visual area (17野、線条皮質 striate cortex と呼ばれる)、二次視覚野 secondary visual area (18野)、三次視覚野 tertiary visual area (19野) 等が存在しています。側頭葉

には聴覚野 auditory area (41・42 野)、高次な視覚認知に関わる領域を含む側頭連合野 temporal association area 等があり、左半球の側頭葉後方上部には一部頭頂葉を含んで感覚性言語野 (22 野後部を中心にする領域) が含まれます。したがって側頭・頭頂・後頭葉には受動的側面の強い機能野が配置されて、感覚あるいは知覚機能を担っています。

3) 大脳皮質のカラム構造

上記のような 50 にも及ぶ大脳皮質の細かい領野はそれぞれあるユニークな機能を、例えば視覚、聴覚あるいは運動、言語などを司って機能分化しています。しかし、それぞれでまったく独立の作動原理を使っているというわけではなさそうで、その構成要素と構築(デザイン)についてはどこをとってもある程度共通のものが認められるということがあり、何らかの大脳皮質全体に一貫した基本作動原理が存在するであろうと想像されます。例えば、これらの領野はさらに分割されて、機能単位であろうと考えられる離散的な皮質カラム cortical column (皮質の拡がる平面に垂直な直径 300~500 μm 程度の円柱状構造) と呼ばれるモジュールから構成されています。このカラムというのは、動物の種が違って大脳皮質のサイズが大きく異なっても、その大きさをほぼ一定にとどめており、情報処理の最小機能単位であると考えられます。したがって、このカラムの総数が大脳皮質全体の能力を決めていると言えそうです。ただし、これらのカラムにミニカラムなどが埋め込まれているという議論も存在し、カラム内に錐体ニューロンの尖状樹状突起の束などの何らかのユニット構造が存在します。これらの束になった樹状突起は同質の軸索入力を受け入れる装置として機能しそうで、ニューロンとカラムとの中間にもう一つの単位構造が存在する可能性を示唆しています。しかし、ラットの一次体性感覚皮質にみられるカラム(その第IV層の形からバレル=樽と呼ばれている)内のほとんどのニューロンは、ラットの顔面の長いひげの内、特定の1本に対応して反応を示すことが明らかのために、やはり皮質の基本的機能単位はカラムで良いと考えられます。

4) 大脳皮質の層構造

大脳新皮質の各領野はその拡がる平面に垂直なカラムの集まりで出来ていることを述べましたが、各カラムはさらに水平方向に以下の6層に分割されます。

第I層、分子層 molecular layer: 最も皮質表層の軟膜直下に位置する層で、ニューロンの細胞体が少なく、主に樹状突起と軸索、その間のシナプス(ニューロピルという)から

なる組織で、抑制性介在ニューロンの細胞体がまばらに分布する。

第 II 層、外顆粒細胞層 external granular layer：小型の細胞体が比較的高密度に分布する層で、発達の良い尖状樹状突起をもつ小型の錐体ニューロンが主な構成要素である。

第 III 層、外錐体細胞層 external pyramidal layer：やや大型の錐体ニューロンが主な構成要素である。

第 IV 層、内顆粒細胞層 internal granular layer：小型の細胞体が高密度に分布する層で、有極星状ニューロンあるいは発達の良い尖状樹状突起をもつ小型の錐体ニューロンが主な構成要素である。一次感覚野はこの層が発達していて顆粒皮質 granular cortex と呼ばれ、反対に一次運動野はこの層が認められない、あるいは痕跡的であり無顆粒皮質 agranular cortex と呼ばれる。

第 V 層、内錐体細胞層 internal pyramidal layer：大型の錐体ニューロンからなる層である。特に、一次運動野にはベッツの巨細胞 Betz giant cell とよばれる巨大な錐体ニューロンが分布している。

第 VI 層、多形細胞層 multiform layer：この層でも主な構成要素は錐体ニューロンであるが、多くの錐体細胞で尖状樹状突起が第 I 層までとどかないという特徴がある。また、他の皮質層よりも非典型的な錐体ニューロンあるいは有棘ニューロン（紡錘型、逆立型など）が多い。

これらの 6 層は動物種あるいは皮質領野によってさらに亜層に分けられることも多くあります。

5) 大脳皮質の神経回路

ここでは大脳皮質をざっと紹介しただけですし、個々の内容はそれぞれの項目を参照していただきたいのですが、最後に大脳皮質とそこに強い関係をもつ神経核とが織りなす神経回路を強調したいと思います。すなわち、大脳皮質と皮質下の神経核との連絡にとって、原則となる以下の 3 つのことを視野に入れなくてはなりません。

(1) 大脳皮質の各領野はそれぞれ対応する視床核をもち、その視床核から強い興奮性入力を受ける。そして逆方向に、入力を送った視床核へ興奮性にフィードバック出力するという、極めて密な相互的神経連絡がある。したがって皮質視床核間には興奮性の反響的回路が存在することになる。

(2) ほとんどすべての大脳皮質領野は大脳基底核の線条体（尾状核、被殻、側坐核）に出力する。基底核での処理の結果は主として前頭葉皮質領野に視床を介して戻される。

(3) 多くの大脳皮質領域は脳幹の橋核を介して小脳に入力する。そしてその演算結果は、やはり視床を介して大脳皮質の運動領野に戻ってくる。

このような大脳皮質の連絡の一般原則は、皮質神経回路の特性を考えるとときに考慮から外してはいけません。というのは、皮質局所の情報処理がもし 40 Hz 程度の速度で行われていると仮定すると、こうした視床・線条体・小脳への入出力も同程度の時間（～25 ms）で十分可能になるからです。つまり、これらの皮質下部位は空間的には遠いのですが、時間的には皮質内と同程度の距離にあります。したがって、大脳皮質で情報処理がなされてその結果がこれらの皮質下部位に伝達され、またそれらの部位での情報処理が終ると皮質に戻されて次のステップに進むというシリアルな描像はあまり正しくないでしょう。反対に、皮質内で情報処理をしているまさにその時間スケールで、並行して皮質外で処理された情報が皮質情報処理に影響すると考えなくてはなりません。言い換えれば、皮質とそれに直結する皮質下部位とを、一塊となったダイナミカルなシステムとして捉えなくてはならないということになります。こういった描像は離れた皮質領野間でも同様に考慮しなければならないでありましょう。大脳皮質とそれに直結する神経構造が一塊として作用するからこそ、私達の脳は巨大なダイナミカルシステムとして統一されて、高次機能を実現しているのだと考えます。

References

Brodmann K (1909) Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde, in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues. Leipzig: Verlag von Johann Ambrosius Barth.