

10章 触圧覚

140815

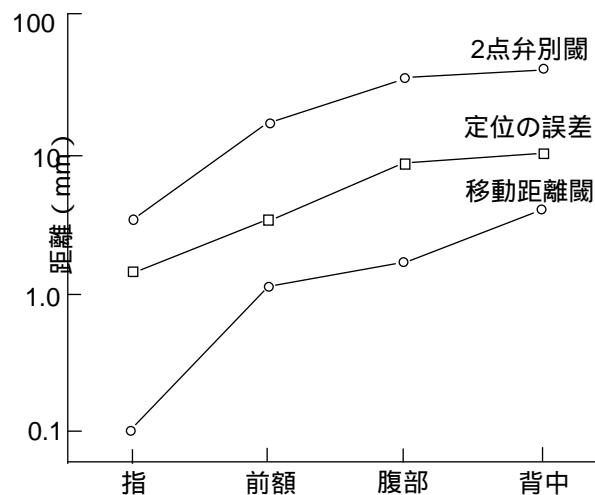
10.2 触圧覚受容器の構造と応答特性

皮膚，筋，腱，関節などには種々の受容器があり，熱的刺激や機械的刺激などに反応する．体性感覚である．触覚，圧覚はその一部である．”さわった”という触覚と”おされた”という圧覚では，異なる感覚として区別されるが，厳密には区別は難しい．ここでは触圧覚として、まとめて取り扱う．触圧覚の形成に關与する機械的受容器

mechanoreceptor は皮膚（上皮、真皮）および皮下組織に分布する．皮膚面に物体がふれ、機械的な刺激が加わると、皮膚および皮下組織が歪んだり，変形し、これに対して数種類の機械的受容器が刺激される．機械的刺激の強さおよび動きの速さが検出され、符号化された感覚情報が中枢に送られる．それらの複合した感覚情報に基づいて、物体の大きさ、形状、テクスチャーや動きを認識することができる．

触圧覚の閾値は加えられた刺激、力 (g/mm^2)、皮膚の変位 (μm)、皮膚圧迫の速度 (mm/s)などで表される．小さな断面積の毛で、身体各部の感覚点の閾値が調べられており、口唇や指先が閾値が低く、 $0.3-0.5g/mm^2$ であり、腕や体幹では閾値は指先の10-30倍である．また振動刺激 ($200Hz$)を用いた刺激閾値を求めると、身体部位によって同様に差がある．

触圧覚の空間的な解像力を求めるために、2点弁別閾と局在能（体表面に加えられた刺激の位置をどの程度正確に認識できるかという能力）が調べられている．図s10.1に結果(Weinstein,1968)を示す．2点弁別閾は、2点を継時的に刺激し、その空間的距離を変えて、2点に感じる最小の距離である（2点を同時に刺激する方法で求めた2点弁別閾



図s10.1 身体各部の空間的な解像力

は、継時的な方法の3-4倍である．この理解には、受容野の重なりを考慮すること）．定位の誤差は、局在能を示し、実験者がある点を刺激し、次いで第2の点を刺激して、同一点であると指示した2点間の最小距離である．ルーミスら(Loomis & Collins, 1978)は、1点刺激を左右に動かして、異なる皮膚の位置が刺激されたと知覚される最小の距離

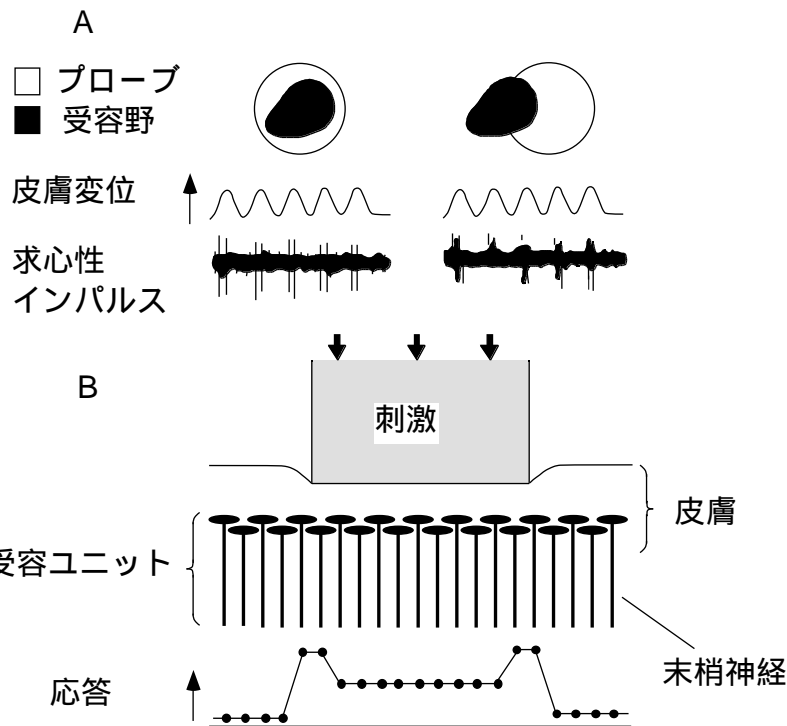


図 s 1 0 . 2 エッジ (Johansson and Vallbo 1983、一部改変)

を計測した．図の移動距離閾（75%の正答率）である．図に示すように、身体の空間的な解像力は指が最も高く、腹部、背中順に減少する．

10.2.2 触圧覚の感覚ユニットの応答特性

触圧覚の感覚ユニットは対象物の境界，輪郭に選択的に強く反応する．図 s 1 0 . 2 Aは，円柱（プローブ）を皮膚表面に0.5mmだけ押し当て，正弦波状の変位（16 Hz、0.2 mm）を与えたときのSAIユニットの求心性線維のパルス発射を示す．左は円柱が受容野を覆い，右は円柱のエッジが受容野を横断している場合である．エッジが受容野にある右の場合，応答が大きいことがわかる．図Bは，皮膚に円柱を当てたときの個々の求心性線維（末梢神経）の応答の大きさを模式的に示している．対象物のエッジ情報を抽出していることが分かる，空間的なコントラストの強調を説明できるメカニズムは側抑制の中樞神経回路だけではなく，触圧覚の求心性ユニットのレベルにも存在することが示されている．このような空間的情報処理はFAI，SAIについて見られる．

空間的分解能は受容器ユニットが分布する密度に大きく依存し、場所によって大きく異なる．図 s 1 0 . 3 (a)に、手掌、指の中間部、指の先端における空間分解能を示す．このうち指先は分解能が最も高い．(b)はFAI，SAIの分布密度を示す．指先がユニットの密度が最も高く、空間分解能と分布密度の間に強い相関があることが分かる．ユニットの中心間の距離は指先でFAIで0.9 mm，SAIで1.3 mm、手掌ではそれぞれ、2.2 mm、3.8 mmである．受容野は重なりがあり、平均のオーバーラップはFAIユニットでは指先で約20、指中間部と掌で9であり、SAIではそれぞれ、16、

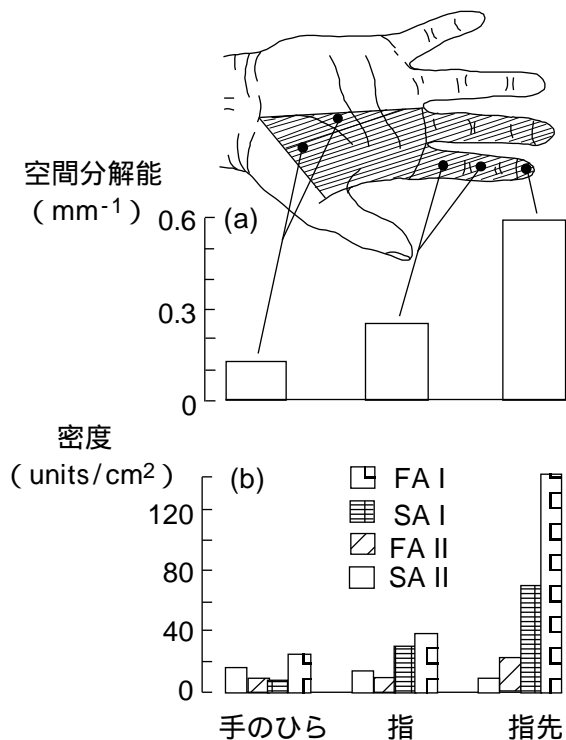


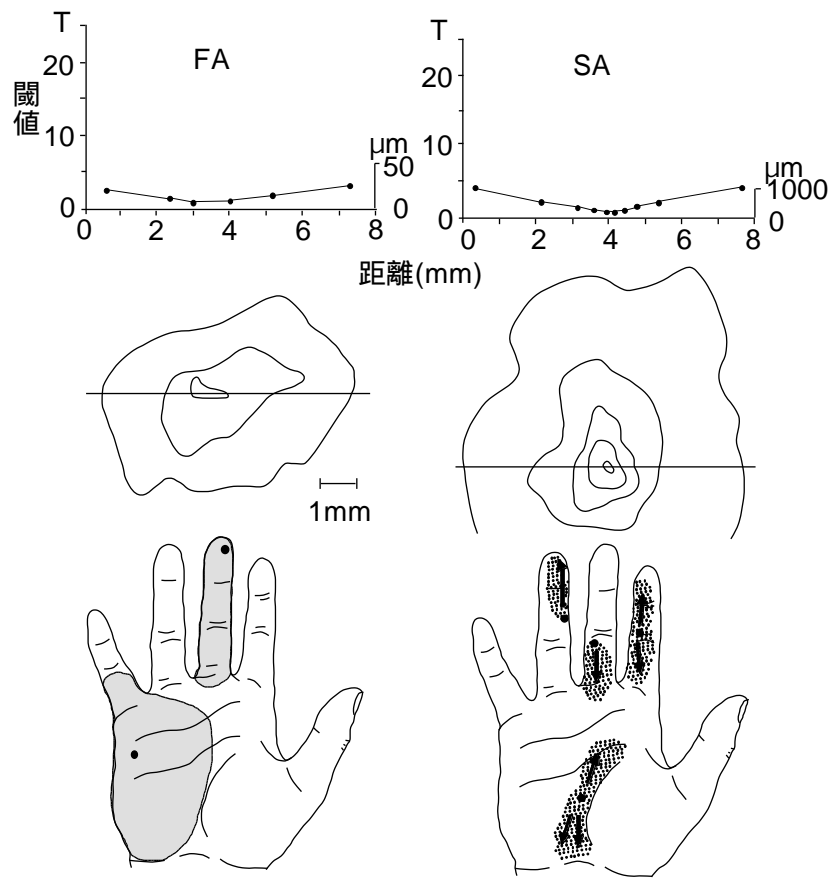
図 10.3 2点識別の閾値と機械受容器ユニットの分布密度 (Roland & Vallbo, 1983 一部 改変)

6、2である。

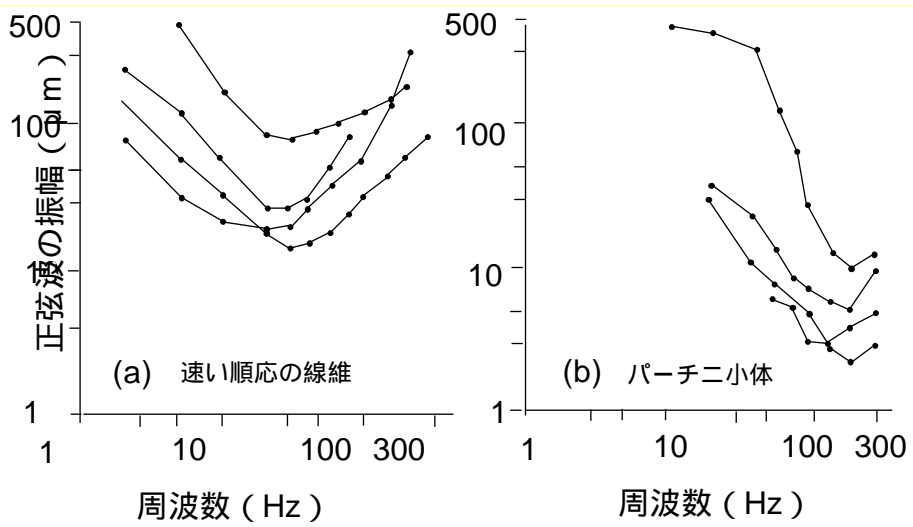
FA はパーチニ小体に、SA はルフィニ終末に対応する受容ユニットとされている。いずれも、皮下の深部に存在する(本の図10.2参照)。FA とSA のユニットの受容野は、図S10.4に示すように、単調な様相を示し、広い周辺領域をもつ。ユニットの分布密度は低く、手首から指先までほぼ一様に分布している(図s10.3参照)。FA は比較的遠くに与えられた過渡的な機械刺激に敏感である。鉛筆や指で皮膚を軽く叩いて受容野を調べると、1つの指全体あるいは掌の約半分といった広い領域である。皮膚を機械的に振動する刺激に敏感で、周波数が100-300 Hzの刺激に対して、感度は最も高い。この周波数帯域では、1 μm の振動にも1対1で神経インパルスを発射する。FA、SA は振動の検出や側方への皮膚の変位の検出において機能し、空間的な位置情報の認識には大きくは貢献していない。

アカゲザルの指、掌での振動刺激に対するFA およびFA Iのユニットの神経インパルス発射を計測し、振幅の閾値を各周波数で求めている(Talbot ら、1968)。特有のチューニング曲線を示し、FA Iは振幅の最低閾値が30-40 Hzの周波数となり、FA は約200 Hzになっている(図S10.5参照)。ヒトの指および前腕について心理物理実験により正弦波振動に対する閾値が測定されており、ほぼ同様の結果が得られている。約200 Hzに閾値が最小となっている。このような結果は、皮膚振動を用いた感覚代行のシステムの設計において重要である。

振動刺激の検出において、変位が大きい場合、ほぼ全てのユニットが関与するが、変位



図S10.4 FA とSA の 受容野 (Johansson and Vallbo 1983、一部改変)



図S10.5 皮膚振動の周波数と閾値の関係

が小さいときには個別のユニットが選択的に貢献する。40 Hz以上では、主としてF Aにより、5 Hz - 40 Hzの間では主としてF A Iユニットにより、5 Hz以下ではS A I, S A が検出に関わる決定的な情報を提供しているとされている。

S A は自発的な発射がしばしば認められ、また刺激に対して規則的な発射をする。特徴は、皮膚をある方向またはその逆方向に伸展したとき敏感に反応する。図S 10 . 4右下図で、黒丸は受容野の中心で、矢印は皮膚をその方向に伸展したときそのユニットのインパルス発射頻度が増大する。逆方向に矢印が無い場合、その方向の伸展はインパルス発射を減少させる。S A の主たる機能は、皮膚内部あるいは皮膚と深部との間の側方への力の大きさ、その方向に関する詳細な情報を提供することである。

基本的には、触圧覚の受容器は外部からの刺激に反応するものであるが、これらの受容器の多くは手や指の関節運動の際に、外部からの刺激が無い場合でも応答を示すことが報告されている。特にS A ユニットは、皮膚内の張力変化に敏感であるため、指を屈伸させたり、またある位置に維持するとき、その角度変化の大きさや角度に対応して顕著に反応する。つまり、触圧覚の受容器、特にS A, F A は外受容器としてのみならず、自己受容器としての情報を提供する働きを持っている。

10 . 3 高位中枢における触圧覚の情報伝達と情報処理

2 体性感覚野の構造

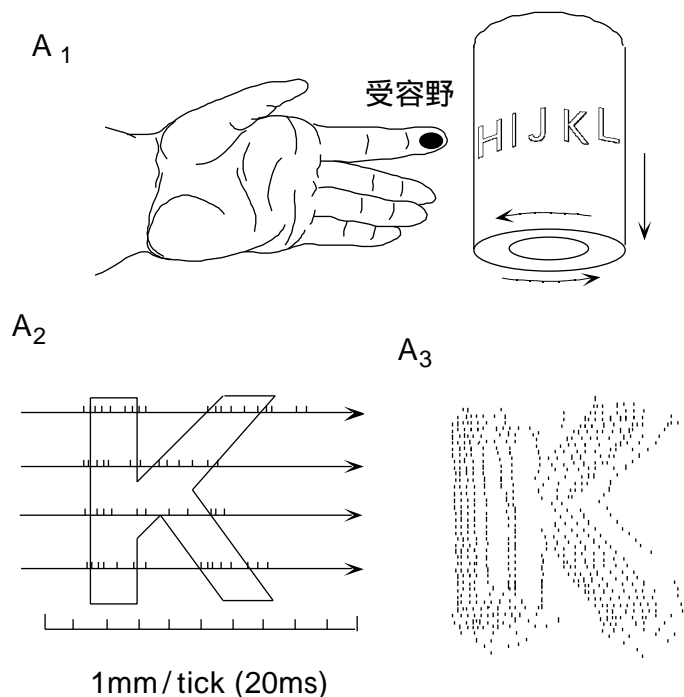
第1体性感覚野(注10 . 1)は、細胞の構築が均一ではなく、部位によって視床からの投射、皮質間結合などに顕著な違いがあり、また機能的にも部位による違いがある。ブロードマン分類による3野は顆粒細胞が多く、1野、2野は錐体細胞が多い。

大脳皮質の一次の感覚中枢では比較的局所の情報が処理され、高次の感覚中枢ではより広い範囲の情報を取り扱う。感覚中枢細胞は受容野が広がるが、一方で、ある刺激の特徴に対してのみ反応する(反応選択性)。そして感覚中枢には、類似した働きを持つニューロンが垂直に並ぶ**機能円柱**がある。なお機能円柱は生得的に備わっているものではなく、生後の感覚の体験によって形成されるものである。

感覚における情報処理の過程には、感覚器により外界の刺激を知覚神経のインパルスの発火パターンに変換し、大脳皮質の感覚中枢に伝達することである。2つの重要な側面を持つ。1つは、外界情報の忠実な写像である。第2は、情報の変換であり、必要な情報のみを取り出される。情報変換の第一ステップは感覚情報の特徴抽出である。第二ステップは高次感覚中枢によるより広範囲な情報の統合である。

大脳皮質体性感覚野の機能円柱を本の図10 . 8に示す。表面に垂直に並んだ神経細胞群が共通の性質を持ち、1つの機能単位を構成しているという考えを機能円柱 functional column仮説という。図(a)の数字はブロードマン領野の番号を示す。体性感覚野の各領域への入力は、基本的には、皮膚に存在する一つのタイプの受容器からであ

注10 . 1 視床からは第一体性感覚野(第一次体性感覚野 The first somatosensory area 頭頂様中心後回)と第二体性感覚野(第二次体性感覚野 The second somatosensory area 中心後回から頭頂側頭弁蓋に及ぶ領域)に投射している。ここではよく調べられている第一体性感覚野について述べる。



図S10.6 空間的な刺激から神経活動への情報変換。(詳細は本文参照)。(Phillis et al., 1988を一部改変)

る。例えば、3a野への主たる入力は筋の伸展受容器からで、3b野は皮質受容器、領域2は深部にある圧受容器、領域1は順応の速い皮膚受容器からである。これらの種々の皮膚受容器から大脳皮質体性感覚野への入力の分布についてはマウントキャスル(V.B.Mountcastle, 1984)らによる研究に負うところが多い。

図(b)は、3b野を例にして、機能円柱が表面から白質に走行し、6層からなることを示す。各層は脳の他の部位と連絡しており、層6からは視床へ信号を送り返し、層5は大脳基底核などの皮質下の組織に信号を送り、層4は視床からの入力を受け、層2、3は皮質の他の領域に投射する。各々の円柱は、第2、3、4、5の各指に対応し、そして、それぞれ順応の速い皮膚受容器からと遅いそれからとの入力を受ける部に分かれている。このような機能円柱は視覚野においても見られる。

3 大脳皮質での第一体性感覚野の情報処理

刺激の詳細な特徴が大脳皮質では、どのように表現されているか。対象物の表面の様相が、神経活動としてどのように表現されているかをフィリップスら(1988)はサルを用いて明らかにした。つまり、空間的な刺激から神経活動への情報変換の過程である。図S10.6、A1に示すように、指を固定し、文字を浮き彫りにしたドラムを回転させる。文字の高さは6mm、浮き彫りは0.5mm、ドラムの回転により1mm/20msの速度で走査する。メルケル小体とマイスナー細胞終末からの求心性のインパルスを計測す

る．図A 2に文字Kについて行った神経活動の空間的プロットの結果の一例を示す．短い縦線は活動電位が現れた点である．矢印がある水平線が1回の走査である．次に、ドラムを垂直方向に0.2 mm下げる（受容野内での走査）．1文字について、走査は50回行う．図A 2は4走査の結果を示す．

図A 3は文字Kについての実際の求心性神経（順応の遅い）の活動の空間的プロットである．同様の実験を大脳皮質体性感覚野3b野の順応の遅いニューロンについても行い、神経活動の空間的プロットを行っている．

4 高次感覚野の情報処理

視覚系では、一次の大脳皮質視覚野17野の他に18野、19野の高次の視覚野があり、視覚情報はまず17野で、次に18、19野と逐次的に処理される．体性感覚野においても、同様な仕組みが示唆されている．3a野、3b野の感覚野で比較的局所の情報が処理され、次に2野、1野の順に、高次の感覚中枢でより広範囲で、より複雑な情報が処理される．皮質間結合では、3野 1野 2野と順序性があり、さらに、これが2野 5野 7野と後方の連合野に、そして2野 4野へと続く．実際に、対象物の *texture*、形状、動きなどを知覚するには、様々な機械的受容器からの触圧覚の情報や、指や手の位置などの広範囲な情報を集約する必要がある．3a野、3b野のニューロンは比較的単純な刺激に応答するが、1野、2野は広い受容野を持ち、3b野、3a野からの情報をも受け、複雑な応答特性を示す（Hyvarinen and Poranen, 1978; Y. Iwamura et al., 1983）．現在、指の皮膚状を小さな回転体で刺激するとき、その運動に感ずる3種類のニューロンが1野、2野で見つかっている．運動、運動方向、方位に感度の高いニューロンである（Warren et al., 1986）．

運動に感度の高いニューロンは、あらゆる方向の運動に反応するが、ある1つの方向のうんどうにのみ選択的に反応はしない．方位に感度の高いニューロンは、ある方向の運動には反応するが、他の方向の運動には反応しない．方位に選択的なニューロンは、受容野のある軸に沿った運動に良く反応する．さて、運動や他の特徴を検出することは高位の皮質ニューロンの性質である．この性質は、後索路、視床、あるいは3a野、3b野のニューロンでは顕著ではない．刺激の方位や方向に感度の高い特徴抽出のニューロンは1野やそして2野に見られ、皮質内での高度な処理によりこのような複雑な性質が認識されているわけである．そして、1野は対象物の *texture* の知覚に、2野は対象物の大きさや形状の知覚に、関与しているされている．

5 特徴抽出ニューロンとアクティブタッチ

刺激のある特徴をとらえ、これに選択的に反応するニューロンを特徴抽出ニューロンという．体性感覚野で見いだされている代表的なものを挙げる．

(a) 対象物の形について．

エッジ、細長いものに反応するもの；面に反応；四角か球に選択的に反応；固さ、柔らかさを識別．

(b) 対象物の動きの方向に選択性．

(c) 運動や姿勢について．手の動き；多関節組み合わせ

などである．そして、体性感覚野の手の領域で行われている情報処理はつぎのようにまと

められている。

1) 抹消からの情報は3野に投射される。ここで体の部位および受容器の別に情報が分類され、登録される。

2) 3野の情報が1野、2野に送られ、異なった部位や受容器からの情報が統合される。

3) 2野のニューロンのあるものは、姿勢や運動、対象物の特徴に選択的に反応し、識別する。

日常生活の触圧覚の重要な役割は身の回りのものに触れ、これを認知することである。積極的に手を動かし、探索をするので、能動的触覚アクティブタッチといわれる。物体の固さや表面の滑らかさなどは自ら手を動かして初めて認識できるものであり、運動とも大きく関係する。ブロック図ではあるが、この神経機構のモデルも提案されている。

10.5 課題

課題10.1 ヒント：図10.5の中段のしきい値の等高線図から、約2mmの範囲にしきい値が低い点が3個存在する。

課題 10.2

式(10.1)に代入し、計算せよ。 1.5ビット

課題10.3 ヒント：皮膚への有効な刺激を調べる。具体的には、皮膚振動刺激あるいは電気刺激である。刺激の波形、周波数、振幅値、を種々変更し、しきい値、痛覚を与える刺激値などを計測し、最適な刺激を検討する。また刺激のチャンネルも1チャンネルか、多チャンネルか決定する必要がある。刺激と与える情報との対応を予め被験者には伝える必要がある。

参考文献

1) R.S. Johansson and A. B. Vallbo; Tactile sensory coding in the glabrous skin of the human hand, TINS-January, pp.27-32,1983.

2) V.B.Mountcastle; Central Nervous mechanisms in mechanoreceptive sensitivity, in Handbook of Physiology (Darian-Smith, ed), Bethesda, American Physiological Society, 789-878, 1984.

3) 岩村吉晃; D. 体性感覚、生理学(入来、外山編)、文光堂、311-327、1986。

4) J.R.Phillips, K.O.Johnson and S.S.Hsiao; Spatial pattern representation and transformation in monkey somatosensory cortex, Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 85, pp.1317-1321, 1988.

5) 青木藩; 体性感覚、感覚の生理学(田崎京二、小川哲朗編)、第2章、新生理科学体系9, pp.290-308、1989。

6) E.R.Kandel and T.M.Jessell; Touch in Chapter 26, Principle of Neuroscience, pp.367-384,1991.