

霊長類の聴覚と音声の脳研究

小嶋祥三

ヒト以外の霊長類の聴覚と音声を脳から研究した論文を紹介する。Hominization の視点からの紹介であり、網羅的ではないことをお断りしておく。部分的にチンパンジー中心になるのをお許しいただきたい。

I. 大型類人猿の言語関連相同野の解剖学的研究

A. 聴覚皮質とその周辺

チンパンジーの脳にヒト的な左右差があるという報告がある。たとえば、Yeni-Komshian & Benson (1976) は左のシルヴィウス溝が右よりも長いことを報告した。側頭平面 planum temporal (PT) は一次聴覚野のある Heschl 回の後方にあり、ヒトの Wernicke 野の一部である。Gannon et al. (1998) はチンパンジーの PT の面積の左右差を検討したが、左の方が広いことを見出した。これはヒトでみられた現象であり (Geschwind & Levitsky, 1968)、音声言語の受容に関連すると考えられている。これらは標本に基づく研究であるが、MRI を用いた計測も同じ結果だった。MRI では灰白質、白質に分けて計測できるが (Hopkins et al., 2007; 2008)、灰白質は左半球の容積が大きかった。白質に関しては大まかな領域設定だが、同様な傾向を報告している。このように、聴覚皮質周辺の結果は大まかに一致している。Hopkins & Nir (2010) は灰白質の容積がジェスチャーに使う利き手に関係し、右利きでこの傾向が顕著だと報告している。興味深い結果だが、さらに研究が必要だろう。

頭頂平面 planum parietale は読字やコミュニケーションに関係すると思われるが、チンパンジーの脳標本を用いて、シルヴィウス溝の枝分かれした後部上行枝の長さにより検討した (Gannon et al., 2005)。その結果、チンパンジーでは右の方が左半球よりも長く、これはヒトと同じ結果だった。Tagliatela et al. (2007) は MRI で検討したが、性差が顕著で、メスでは右半球の方が長く、オスではそのような傾向はなかった。Gilissen & Hopkins (2013) は頭頂弁蓋部 parietal operculum の左右差を検討したが、PT と同様に左の方が右半球より大きく、それは道具使用の利き手と正の相関がみられたという。

B. Broca 野相同領域

PT に関して結果は一致しているが、チンパンジーの Broca 野 (下前頭回弁蓋部、BA44) の相同領域に関しては、結果はバラバラである。さらに困惑するのは、それらの研究の多くに一人の研究者 Hopkins が関わっていることである。Cantalupo & Hopkins (2001) はチンパンジーの BA44 は左半球の方が大きいと報告した。しかし、Sherwood et al. (2003) はチンパンジーの脳溝の変異が大きく、細胞構築と脳表の特徴は一致せず、gross な解剖学では領域を同定することは難しいとした (なお、これは Gannon や Holloway らとの共著


論文である。また、以下の論文では断りがない場合 Hopkins が共著者となっている)。Tagliabue et al. (2006) は下前頭回の左右差がジェスチャの利き手と関係し、右利きほど左半球が大きいとした。なお、運動野の上肢領域、PT はそのような傾向はないという。上記のように、Hopkins et al. (2007; 2008) は灰白質、白質に分けて検討した。下前頭回の灰白質は左の方が大きく、白質に関しては同様な傾向と報告した。Cantalupo et al. (2009) も下前頭回の灰白質の容積がジェスチャや道具使用の利き手と関係し、右利きほど、左半球が大きいとした。しかし、Keller et al. (2009) は脳溝に個体差が大きく、チンパンジーもヒトも左右差はない！とし、細胞構築に基づく方がよいと結論している（これは Sherwood らと同じ）。さらに、Shenker et al. (2010) は BA44, BA45 の容積、細胞数、細胞密度の左右差を検討したが、いずれもヒトと異なり、チンパンジーでは左右差はなく、利き手も関係しない！とした。なお、チンパンジーにおいて、ヒトの Wernicke 野の一部である Tpt 野の細胞数は広義の Broca 野の一部である BA45 の細胞数と正の相関があるという (Spocter et al., 2010)。Hopkins には言い分があるかもしれないが、読む方は混乱、困惑せざるを得ない。

II. 機能の研究

A. 損傷、ニューロン活動による研究

1. 聴覚皮質の機能構造

霊長類（マカク）の聴覚皮質の機能構造に関しては Merzenich & Brugge (1973) の研究が有名である。かれらはシルヴィウス溝の中および周辺に一次聴覚野を含む 7 つの領域を同定した。その後 Rauschecker et al. (1995) は外側領域 lateral belt の研究をしたが、シルヴィウス溝の外にある上側頭回のニューロンは純音よりもバンドパス・ノイズに反応した。周波数の mapping によると、逆転が前後方向の 2 か所で起こり、3 つの領域があると推定された。前外側 anterolateral、中外側 middle lateral、尾外側 caudolateral 領域である。バンドパス・ノイズのバンド幅は内側－外側軸で変化し、外側に行くほどバンド幅が増大した。この領域は複雑な音響刺激の処理に関係すると考えられた。

その後、Kaas と Hackett らがマカクザルで core, belt, parabelt の 3 領域を記述し、現在この区分が定着している (Hackett et al., 1998; Kaas & Hackett, 2000; Hackett et al., 2001)。それを模式的に  1 に示すが、core 領域は一次聴覚野 (AI) とその吻側領域 (R)、さらに前方の吻側側頭領域 (RT) よりなる。core 領域の内側、外側にはそれぞれ belt 領域がある。belt 領域は後ろから前へ、内外の尾側部 (CM, CL)、中央部 (MM, ML)、前部 (RM, AL)、吻側側頭部 (RTM, RTL) に分けられている。外側 belt 領域の外側の外側 (シルヴィウス溝から上側頭溝 (STS) までの部分が parabelt 領域で尾側部 (CPB) と吻側部 (RPB) に分けられる。なお、core 領域の周波数再現、core, belt, parabelt 領域の線維連絡に関して Kaas & Hackett (2000) が図示している。また、Hackett et al. (1998) はこの区分と他の研究者の区分を比較している。参照されたい。Hackett et al. (2001) はマカクザルで同定

された core 領域がヒトやチンパンジーでも同定できることを示した。

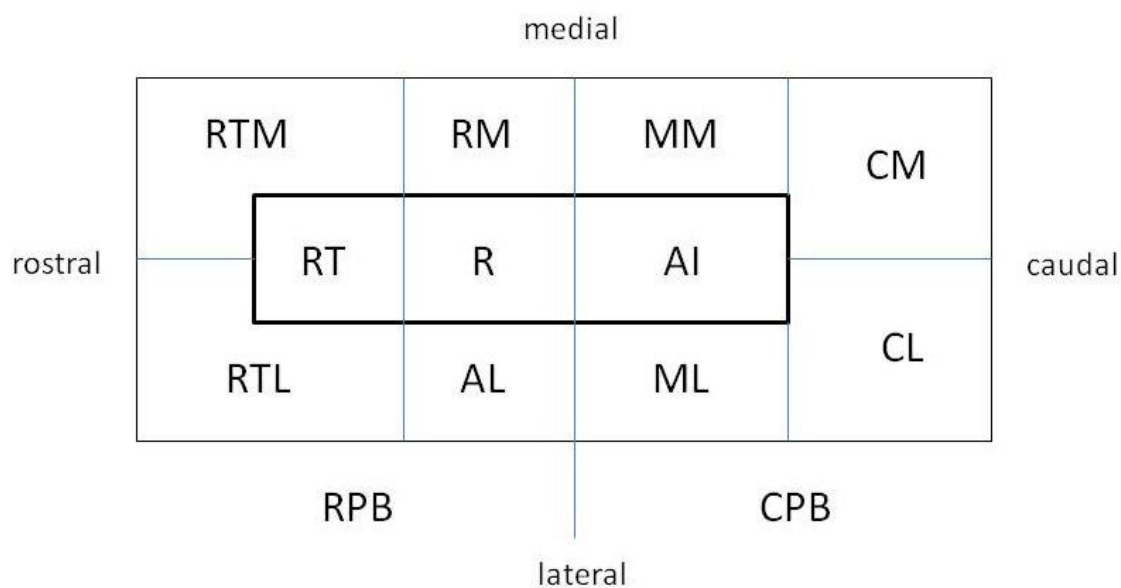


図1 Kaas と Hackett らの聴覚皮質の区分。詳しくは本文参照。

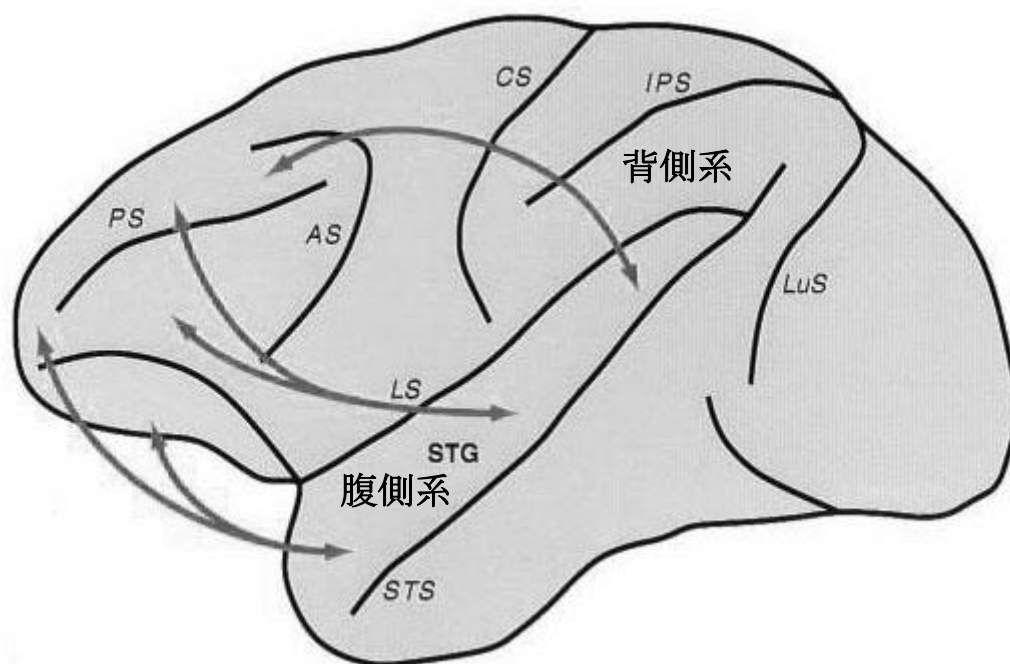



図2 聴覚の背側と腹側系 (Kaas & Hackett, 2000 を改変)。LS:外側溝、STS:上側頭溝、IPS:頭頂間溝、CS:中心溝、PS:主溝、AS:弓状溝、STG: 上側頭回

2. 背側系、腹側系

中枢視覚系では空間視、運動視に関わる背側系と形態視、色彩視に関わる腹側系の区分がある（このホームページの『脳と心：認知神経科学入門』第2章を参照されたい）。聴覚系にも同じような二重経路を主張する研究がある。Romanski et al. (1999) はサルの外側 belt にトレーサーを注入し、前頭前野 (PFC) との線維連絡を調べた。その結果、前方部 (AL) は前頭極 (BA10)、主溝吻側部 (BA46)、腹側 PFC (BA12, BA45) と双方向的に、後方部 (CL) は主溝中央部 (BA46)、前頭眼野 (BA8a) と双方向的に連絡していた。Rauschecker ら (Rauschecker & Tian, 2000; Tian et al., 2001) は AL のニューロンがサルの音声に対する特異性が高く、CL のニューロンは声の空間位置への感度が高いことから、前方部が腹側 **what** 系、後方部が背側 **where** 系であるとした。なお、Rauschecker & Scott (2009) はこの二重経路説に基づいて、音声言語の脳内システムを論じている。なお、 2 に背側、腹側系の簡略図を示す。

3. 音声知覚と左右差

二重経路説は研究者を聴覚領域や PFC における音声知覚の研究に向かわせた。それを紹介する前にサルの種特異的音声の知覚におけるラテラリティについて述べる。ヒトの音声言語は左半球優位なので、それをヒト以外の霊長類で検討する試みは多い。I で述べた解剖学的研究もその一環である。行動研究では Petersen et al. (1978) ニホンザルの **early high coo** と **late high coo** を左右の耳で弁別させた実験がある。その結果、ニホンザルでは右耳で弁別させた方が成績がよく、左半球優位が示唆された。他の種のサルではこのような結果にはならなかった。Petersen et al. (1984) はこの結果を再確認するとともに、ニホンザルも他の種のサルも **coo** のピーク位置を弁別の手掛かりにしていることから、音声のもつ機能が重要と結論した。この左半球優位の結果はニホンザルの聴覚領野の切除実験からも支持された。Heffner & Heffner (1984) は左右の聴覚領野を含む上側頭回を切除した。右半球切除では **coo** の弁別に影響がなかったが、左半球切除では弁別が低下し、その後回復した。その後、対側の切除を行い両側の聴覚領野がない状態では弁別は回復しなかった。Heffner & Heffner (1989a, b) は切除部位を変化させて聴力低下 **hearing loss** と音声弁別障害 **aphasic-like** 障害の関係を検討した。その結果、上側頭回の中央部の切除が一次、高次の聴覚野を含むと **hearing loss** と音声弁別の障害が生じた。しかし、**hearing loss** に合わせたフィルターで音声を加工したが、健常なサルは弁別が可能だった。逆に **hearing loss** を音圧レベルを上げることで音声を補正したが、切除されたサルは弁別ができなかった。これらの結果は **hearing loss** が音声弁別障害の原因でないことを示している。さらに、Harrington et al. (2001) は、複数の周波数範囲の定常音と FM 音の弁別ができないことが音声弁別障害の基盤にあることを明らかにした。

なお、純音ーノイズの弁別、音の **sequence** の弁別、聴覚野ワーキングメモリに聴覚領野の損傷が障害を与えることを Dewson et al. (1969, 1970)、Colombo et al. (1990, 1996) な

どが報告している。

これらの音声の実験結果に関連するサルのニューロン活動記録の実験がある。Tian & Rauschecker (2004) はサルの外側 belt 領域の FM 音への反応を検討した。この領域のニューロンは定常音よりも FM 音によく反応した。belt 領域の前後軸で差が出たのは FM の変化率で、AL は緩やかな変化、CL は急激な変化に応答する傾向があった。これは AL がサルの音声知覚、CL が多くの周波数を含むことから音源定位に関係することを示唆し、上記の背側、腹側系の区分と整合的である。Romanski et al. (2005) はサルの PFC の腹外側部（腹側系関連領域）ニューロンの音声応答を検討した。ニューロンは複数の音声に応答したが、それは音声の機能や意味に基づくものではなく、acoustic morphology を含む他の特徴に基づいていた。Averbeck & Romanski (2006) はこの点をさらに検討し、ニューロンの反応は Hidden Markov Model の確率的な出力の線形関数として有効に予測できることを明らかにした。

Sugihara et al. (2006) はサルの PFC のこの領域のニューロンが、声と顔の統合を行っていることをニューロン活動の記録で明らかにした。声と顔の統合に関して Ghazanfer et al. (2008) の研究がある。かれらは聴覚皮質と表情に関連する上側頭溝 (STS) の間の相互関係の増大が声と顔の統合の基盤にあることを両領域の field potential の記録から明らかにした。聴覚皮質のニューロンの発射が STS の振動と関係し、相互関係が強まることを示した。なお、情動研究の立場から、Kuraoka & Nakamura (2007) がサルの扁桃核のニューロンの表情と音声に対する反応を検討した。このような研究も統合的に把握、理解されるべきだろう。

この他に、Remedios et al. (2009) はサルの島皮質の尾側部で音に反応するニューロンが多いこと、同種のサルの音声への選択性が高いこと、同種のサルの音声に関しても特定の音声に反応する選択性が高いことを見出した。また、Bendor & Wang (2005) は新世界ザルのマーモセットの一次聴覚野の前方外側部にピッチの検出を行うニューロンの存在を報告している。

B. 脳機能画像研究

最近の脳機能画像研究の進展は眼を見張るものがある（このホームページの『脳と心：認知神経科学入門』を参照されたい）。サルの脳にもこの方法が適用され、新しい知見が報告されている。

Petkov et al. (2006) は fMRI を用いて、Kaas や Hackett の聴覚系の区分を検討し、ほぼ一致する結果を得た。これは fMRI の有効性を示すものでもある。

Poremba et al. (2003) はサルに様々な聴覚刺激を与えて、グルコース代謝から聴覚応答領域を決定した。聴覚野のある側頭葉は当然として、頭頂葉、前頭葉に反応がみられた。Poremba et al. (2004) はサルに種特異音声を含む様々な聴覚刺激を与えて、PET により脳活性を計測した。上側頭回を後ろから前へ 5 つの領域に分けたが、第 5 の側頭極領域を除

くと、すべての種類の聴覚刺激は右半球に大きな反応を引き起こした。側頭極のみで種特異的音声は左半球で大きな反応を引き起こした。Gil-da-Costa et al. (2004) はサルに *coo* や *scream* を与え、PET により活性を検討した。その結果、側頭葉の聴覚領野（上側頭回）に活性がみられた。非生物音を統制刺激として音声刺激と比較すると、下側頭皮質等の高次視覚野、記憶関連の海馬、情動関連の扁桃核、さらには前頭葉の高次の認知領野（BA32）で活性がみられた。Gil-da-Costa et al. (2006) は同様の刺激を提示して音声への反応を調べた。音声で強い活性を示したのは腹側運動前野（vPMC）、上側頭回後部（Tpt）、後部頭頂皮質（PPC）だった。前二者はそれぞれヒトの Broca 野、Wernicke 野に関係する領域である。Petkov et al. (2008) はサルの音声刺激に対する反応を fMRI で検討したが、安定して反応がみられたのは Hackett らの聴覚関連領野のさらに前方の Ts1, Ts2 で、他には腹側 PFC、眼窩前頭部（OFC）、後部頭頂皮質（PPT）だった。興味深いことに、音声による個体識別を示す結果が右半球の聴覚野の前方部で得られた（サルは音声により個体識別することは容易に予想されるが、実験的に証明するのが難しい。本ホームページ参照されたい）。Joly et al. (2012a) は fMRI でサルやヒトの音声を提示し、サルとヒトの脳活性の同異を検討した。音声刺激に関して、サルではヒトとサルの声で相違はないが、ヒトではヒトの音声で STS 領域が活性化した。これはこの領域が聴覚的語形領域かもしれないことを示す（このホームページの『脳と心：認知神経科学入門』第 4 章を参照されたい）。Joly et al. (2012b) は fMRI でサルやヒトの音声刺激に対する脳活性を計測している。通常の音声刺激とそれを scramble した刺激の比較では belt, parabelt の領域で左半球優位の反応がみられた。ただし、ヒトの声の方がサルの声よりも左優位が強いので、音声刺激の複雑さが関係すると考えている。この結果は II.A. 3 で述べた行動実験の結果と整合的である。

最後に Tagliabata et al. (2009) はチンパンジーに同種の音声、逆再生の音声を提示し、PET により脳活性を計測した。その結果、PT を含む後部側頭葉で右優位の反応がみられることがあった。著者らはチンパンジーとマカクザルで音声処理が異なると考えているが、Poremba et al. (2004) のサルの結果と類似している。

以上、脳機能画像の研究をまとめてみたが、統制条件の選択などで結果も変わり、必ずしも一致した結果になっていない。興味深い結果が得られており、今後、さらに多くの研究が期待される。

文献

- Averbeck, B.B. & Romanski, L.M. (2006) JNS, 26:11023-11033
Bendor, D. & Wang, X. (2005) Nature, 436:1161-1165
Cantalupo, C. & Hopkins, W.D. (2001) Nature, 414:505
Cantalupo, C. et al. (2009) EJNS, 30:431-438
Colombo, M. et al. (1990) Science, 247:336-338

Colombo, M. et al. (1996) JNS, 16:4501-4517
Dewson, J.H.III et al. (1969) EN, 24:579-591
Dewson, J.H.III et al. (1970) EN, 28:529-548
Gannon, P.J. et al. (1998) Science, 279:220-222
Gannon, P.J. et al. (2005) ARA, 287A:1128-1141
Geschwind, N. & Levitsky, W. (1968) Science, 161:186-187
Ghazanfer, A.A. et al. (2008) JNS, 28:4457-4469
Gil-da-Costa, R. et al. (2004) PNAS, 101:17516-17521
Gil-da-Costa, R. et al. (2006) NNS, 9:1064-1070
Gilissen, E.P. & Hopkins, W.D. (2013) CC, 23:411-422
Hackett, T.A. et al. (1998) JCN, 394:475-495
Hackett, T.A. et al. (2001) JCN, 441:197-222
Harrington, I.A. et al. (2001) NRep, 12:1217-1221
Heffner, H.E. & Heffner, R.S. (1984) Science, 226:75-76
Heffner, H.E. & Heffner, R.S. (1989a) BNS, 103:158-169
Heffner, H.E. & Heffner, R.S. (1989b) BL, 36:275-285
Hopkins, W.D. et al. (2007) EJNS, 25:2565-2570
Hopkins, W.D. et al. (2008) NI, 42:491-497
Hopkins, W.D. & Nir, T.M. (2010) BBR, 208:436-443
Joly, O. et al. (2012a) CC, 22:838-853
Joly, O. et al. (2012b) NI, 62:1376-1389
Kaas, J.H. & Hackett, T.A. (2000) PNAS, 97:11793-11799
Keller, S.S. et al. (2009) JNS, 29:14607-14616
Kuraoka, K. & Nakamura, K. (2007) JNP, 97:1379-1387
Merzenich, M.M. & Brugge, J.F. (1973) BR, 50:275-296
Petersen, M.R. et al. (1978) Science, 202:324-327
Petersen, M.R. et al. (1984) BNS, 98:779-790
Petkov, C.I. et al. (2006) PBIol, 4:e215
Petkov, C.I. et al. (2008) NNS, 11:367-374
Poremba, A. et al. (2003) Science, 299:568-572
Poremba, A. et al. (2004) Nature, 427:448-451
Rauschecker, J.P. et al. (1995) Science, 268:111-114
Rauschecker, J.P. & Tian, B. (2000) PNAS, 97:11800-11806
Rauschecker, J.P. & Scott, S.K. (2009) NNS, 12:718-724
Remedios, R. et al. (2009) JNS, 29:1034-1045
Romanski, L.M. et al. (1999) NNS, 2:1131-1136

Romanski, L.M. et al. (2005) JNP, 93:734-747
Shenker, N.M. et al. (2010) CC, 20:730-742
Sherwood, C.C. et al. (2003) ARA, 271A:276-285
Spocter, M.A. et al. (2010) PRSB, 277:2165-2174
Sugihara, T. et al. (2006) JNS, 26:11138-11147
Taglialatela, J.P. et al. (2006) NRep, 17:293-297
Taglialatela, J.P. et al. (2007) BBR, 184:185-191
Taglialatela, J.P. et al. (2009) CC, 19:1151-1157
Tian, B. et al. (2001) Science, 292:290-293
Tian, B. & Rauschecker, J.P. (2004) JNP, 92:2993-3013
Yeni-Komshian, G.H. & Benson, D.A. (1976) Science, 192:387-389

雑誌の略称

ARA: Anatomical record, A
BBR: Behavioral brain research
BL: Brain and language
BNS: Behavioral neuroscience
BR: Brain research
CC: Cerebral cortex
EJNS: European Journal of neuroscience
EN: Experimental neurology
JCN: Journal of comparative neurology
JNP: Journal of neurophysiology
JNS: Journal of neuroscience
NI: Neuroimage
NNS: Nature neuroscience
NRep: Neuroreport
PBiol: Plos biology
PNAS: Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America
PRSB: Proceedings of the Royal Society B-biological sciences