

大脳皮質視覚領細胞の特徴抽出
機能とその神経回路

NHK 基礎研 外 山 敬介

§ 1. 序

眼球のレンズを通して網膜に投影される視覚情報は網膜の神経節細胞のインパルスの放電パターンの変換され、視神経を通じて脳に伝達される。視神経のインパルスは外側膝状体で中継され、大脳皮質視覚中枢に伝えられる。心理学的研究によれば、図形の認識はそれを構成する英の集合として(そのままでの形で機械的に)に行われる。図形の特徴の集合として行われる事が解っている。図形の特徴を抽出する作業は大脳皮質視覚中枢の神経細胞が行う事が神経生理学により明らかになった。光図形に対する反応は網膜の神経節と外側膝状体細胞では図形の形、大きさに関係なく細胞が代表する網膜上の英で光が英滅した時に得られる。即ち神経節細胞と外側膝状体細胞のレベルでは図形はそれを構成する英の集合とし

て認識されている。これに対して大脳皮質の視覚細胞には最大の反応を示す図形があり、この図形に類似する図形のみに関与する。かくして図形の特徴が視覚細胞により抽出され、この特徴により図形が認識される事を示している。大脳皮質視覚細胞は一般に直線図形としての特徴を抽出すると考えられているが、その特徴抽出の程度により、単純型、複雑型、超複雑型の3型に分類されている (Hubel & Wiesel, 1962, 1965)。

筆者等は二の大脳皮質視覚細胞による図形の特徴抽出について、この大脳による“認識”の原型と見做し得ると考え、その神経生理学的機序の研究を行って来た。

2. 大脳皮質視覚領の神経連鎖

研究の第一段階として、如何なる神経連鎖を通じて大脳皮質視覚細胞が外側膝状体細胞より視覚情報を受けているかという問題が視覚経路の種々の英に電気刺激を加え視覚細胞の反応を調べることにより究明された。一般に大脳皮質は6層の細胞配列より構成されているが、第III層からV層に存在する視覚細胞は外側膝状体細胞より単シナプス性興奮を受け、更に1個の介在ニューロンを介して双シナプス性抑制を受け、更に上記の抑制介在ニューロンはもう1個の抑制介在ニューロンを介して抑制を受けている(第1図参照。Toyama &

Matsumami, 1968)。上記2つの抑制性介在ニューロンは、Ⅲ-Ⅴ層に存在すると推定されている。これに対してⅡ, Ⅳ層の細胞はやはりⅢ-Ⅴ層にあると推定される興奮性介在ニューロンを通してシナプス性に興奮を受け、Ⅱ, Ⅳ層にあると推定される抑制性介在ニューロンを通して、シナプス性抑制を受けている (Matsumami, Ohno, Togashiki & Toyama, unpublished)。

3. 網膜受容野の光刺激が電気刺激に対する視覚細胞の反応

研究の第2段階として、外側膝状体細胞より直接興奮を受けるⅢ-Ⅴ層の視覚細胞の図形の特徴抽出機能を調べ、これと神経回路との関連を調べる。Ⅲ-Ⅴ層の視覚細胞は Hubel & Wiesel の単純型と複雑型に対応するものと思われる2型の反応を示した。

1) I型細胞

I型の細胞では光スリットを網膜受容野に入れた場合、網膜受容野の一部から ON の時に反応が得られ、他の部分からは OFF 反応が得られた。しかし受容野の如何なる部分からか同時に ON, OFF の反応が得られることはなかった。光スリットを英滅した後、視覚細胞の発火確率を計算して ON 反応、OFF 反応の際に起こる視覚細胞の興奮性の変化を求めた。

ると、ON, OFF 反応は共に光スリットの尖、或は減の後潜時約24 msecで起こる強い興奮次いで抑制その後の反跳性興奮の3要素から成っている。網膜受容野に電気刺激を与えて、受容野^中の神経節細胞を直接興奮させた場合にも、同様の興奮-抑制-反跳性興奮から成る反応が見られるが、最初の興奮の潜時は4 msecに短縮され、抑制は約1 msec遅れて興奮に続く。この短かい潜時からみて、興奮は第一段階の研究で明らかとされた神経節細胞-外側膝状体細胞-視覚細胞の最短経路を通してひき起こされ、抑制は外側膝状体細胞と視覚細胞の間に挿入された1個の介在ニューロンを通して1個のシナプス分だけ遅れてひき起こされるものと推定される。更に抑制に続く反跳性興奮は上記抑制介在ニューロンの抑制即ち脱抑制により説明する事が出来る(第1図B参照)。

網膜受容野の各部に細い光スリットを与えてみると、それによってひき起こされるON反応或はOFF反応の興奮-抑制-反跳性興奮の各要素の大きさはスリット的位置或は角度によって変化する。スリットの角度を最大の反応が得られる値に固定して、位置をこれと直角方向に移動させ興奮-抑制-反跳性興奮の各要素の大きさ(自然放電の頻度さりの放電の増加或は減少分)を測定し、スリット的位置に対してプロットした。第2図Ia, Eに示される様に多数のI型細胞(Ia型

)では、ONの興奮(黒線)とOFFの興奮(白線)が受容野の別々の英で、山形の分布を形成する。又図Ia, Iで抑制も同様のONとOFFの別々の山を形成している。しかしながらONの抑制の山はOFFの興奮の山に一致して存在し、OFFの抑制の山はONの興奮の山に一致して形成されている。即ち又図Iaの網膜受容野の左半側は強いONの興奮とOFFの抑制をひき起し、右半側からは反対に強いOFFの興奮とONの興奮をひき起される。この意味で受容野の左右半側はIa型の視覚領細胞に拮抗的に作用している。又図Ia, Rに於いて反跳性興奮は受容野のほぼ中央部即ち拮抗的に作用する左右両半側の受容野の境界部にON, OFFの山を形成する。第一近似としてON反応の興奮-抑制-反跳^性興奮の3要素の大きさはON中心型の神経節細胞から外側膝状体細胞を通じてのIa型細胞に収斂する興奮性接続、抑制介在 $\Sigma - \rho >$ を通じての抑制^性接続、抑制介在 $\Sigma - \rho >$ に対する抑制性接続の量とみられ得る。したがってON反応の3要素の分布は、網膜受容野内の各英に於けるON中心型神経節細胞からそれに関与する神経回路への神経接続の分布とみられる。同様にOFFの3要素の分布もOFF中心型神経節細胞からそれそれの神経回路への神経^性接続の分布とみられる。

少数のI型細胞(Ia型)では又図Ib, Eに示される様に

1. OFFの興奮が優勢に網膜受容野の全域からひき起こされ、反対に第2図Ib, IではOFFの興奮の山に一致してONの抑制が優勢に見られる。第2図のIb, RではOFFの反跳性興奮の山はONの興奮の山やOFFの抑制の山からややずれた位置にある。即ち第2図のIb型の細胞はIR型の細胞の亜型で右半側の網膜受容野より投射を受けているものとみられている(ON型)。同様に左半側の網膜受容野を持ち、OFFの興奮のONの抑制が優勢なIb型の細胞(OR型)もある。

2) II型細胞

II型の細胞の網膜受容野に細い光スリットを与えると受容野の大部分から優勢なONとOFFの反応の両者が得られる。ON反応とOFF反応はI型細胞と同様に潜時的約24msecで興奮-抑制-反跳性興奮がみられる。網膜受容野に電気刺激を与えた場合にも、I型の細胞と同様に約4msecの潜時で興奮-抑制-反跳性興奮がみられる。したがってI型細胞と同じ神経回路を通じて上記の反応がひき起こされていると思われる(第2図II参照)。I型細胞について行った様に、II型細胞の網膜受容野の各部に細いスリットを与えて、ON, OFF反応の興奮-抑制-反跳性興奮の要素の消長をプロットしてみると第2図IIの如くである。OFFの興奮(第2図II, Eの実線)は高原形の分布を、ONの興奮はOFFの高原の中心部に

重なりて山形の分布を示す。抑制(第2図II, I)も興奮の分布と同じく, OFFは高原形, ONは山形の分布を示す。ON, OFFの反跳性興奮は受容野の中心部から, やや外れる位置に山形の分布を形成する。以上のON, OFFの3要素の分布はON或はOFF中心型の神経節細胞からII型の視覚領細胞に至る神経接続はI型にみられた様な単純な規則性がないことを示唆している。

II, I型, II型細胞の特徴抽出機能

1) 静止図形

視覚細胞の最大の反応をひき起す"最適図形"は通常スリット図形であるが, これを規定する要因として位置, 中, 角度等がある。第2図に示されるI型細胞に対する"最適図形"は受容野の左半側, 或は右半側に限局され, 両半側の境界に沿って走る。即ち一定の位置, 中, 角度を持つスリットである。この図に示される興奮と抑制の分布によって良く説明される。左側半全体にわたるスリットではONの時に最大の興奮, OFFの時に最大の抑制が得られる。逆に右半側にスリットを与えるとも最大のOFFの興奮と最大のONの抑制が得られる。左右両半側にまたがってスリットを与えると, ONの時に興奮と抑制が同時に起り, 興奮は抑制により打消される。OFFの時にも同様に興奮は抑制によって打消される。最

適のスリットの角度を変えた場合も同様にして、興奮と抑制の干渉が起り、視覚細胞の反応は減少する。これ等の推定は実験により確かめられている。

Ia型細胞の最適図形の条件は受容野をスリットが全て覆うことであって、Ia型のそれと比して、はるかにゆるやかである。これも第2図Iaの分布から良く説明される。第2図Ia, Iに見られるONとOFFの抑制はその分布からみて、Ia型或はIa型の細胞から、で中継されているものと思われる。Ia型細胞の抑制はIa型の細胞が反応しない条件（解は第2図のIa型の細胞の受容野の両半側全域に広がる）を持つスリットから強く引き起こされる。したがって第2図Ia, Iに見られるONとOFFの抑制はON型とOFF型のIa型細胞から、で中継されるものと考えられる（第3図A）

II型細胞の最適図形は受容野の境界に沿って走る一定の中のスリットである。ON或はOFFの反応の少くとも一方（第2図IIに示される細胞ではOFF反応）は位置については条件がゆるく、受容野の中央部のかなり広い部分において、最大の反応を示す。即ち最適刺激の条件はスリットの角度、中について厳しく、位置については比較的ゆるやかである。この様な最適刺激の条件は第2図IIの分布より直ちに導くことは出来ない。II型細胞についての実験ではスリット中の最

適値を超えると、ON 又は OFF の興奮を次いで強い抑制が生じ、ON 興奮が打消される。このスリットの中を広げることによって起こる抑制の増強は I 型細胞が II 型への抑制を介していることと仮定し、II 型細胞の入出力特性に“閾値”等の非直線性を導入すれば説明出来る。スリット中を一定に保ち、スリットの角度を最適値より変えた場合にも、スリット中を増加させた時と同様の抑制の増強が見られる。このことは II 型細胞が角度に対して厳しい感受性を持つ細胞即ち Ia 型又は II 型細胞から抑制を受けていること、更しこれらの抑制介在ニューロンの最適角度はその抑制の対象である II 型細胞の最適角度からずれていることを示している。かくして II 型細胞は少く I 型と Ia 型又は II 型のいずれか一方或はその両者から抑制を受けていると考えられる（参照図 B）。

2) 運動図形

I, II 型細胞の最適運動図形を規定する要因として、静止スリット図形としての要因に加え運動方向、速度がある。これに関する研究は未だ初期の段階にあるが、静止図形としての要因は上述の通りであり、最適運動方向は興奮、抑制、反跳性興奮の相対的位置関係により規定され、速度は興奮-抑制-反跳性興奮の時間経過により定まる様に見える。

以上の如く I 型, II 型の視覚領細胞の特徴抽出機能は研究

の第一段階で明らかである3種の神経細胞よりなる神経連鎖によってほぼ完全に説明される様に見える。

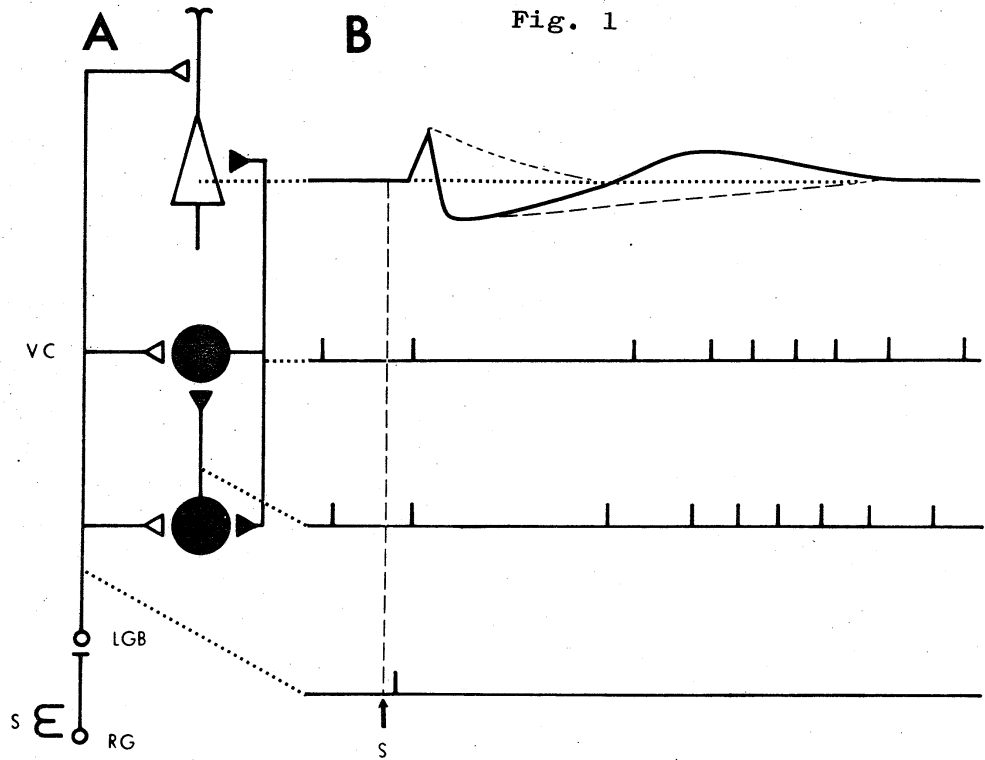


Fig. 2

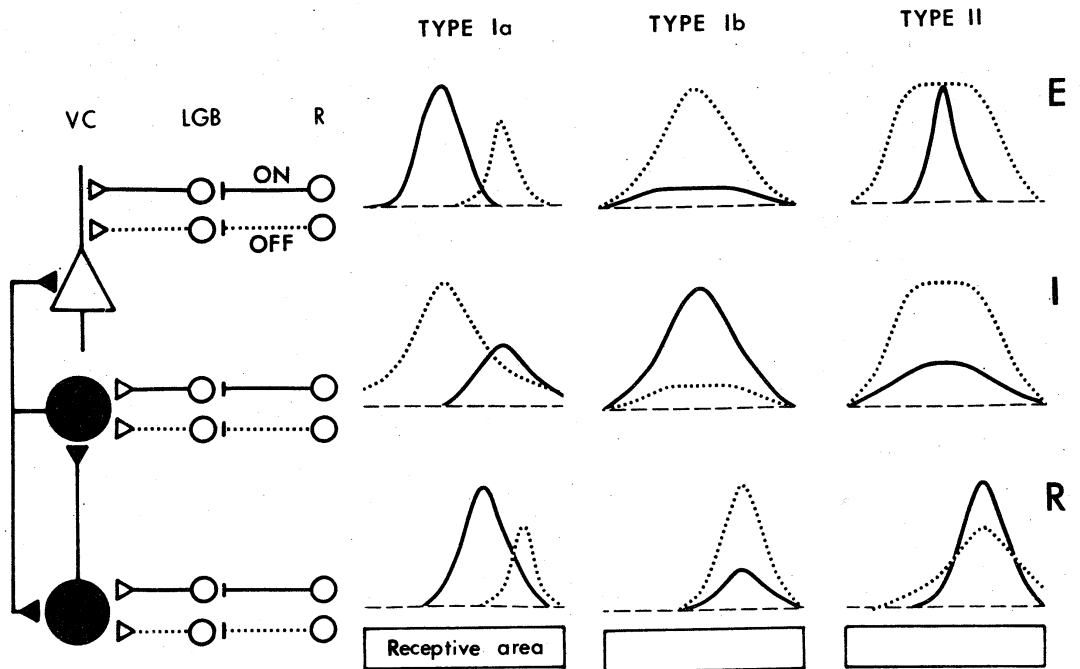
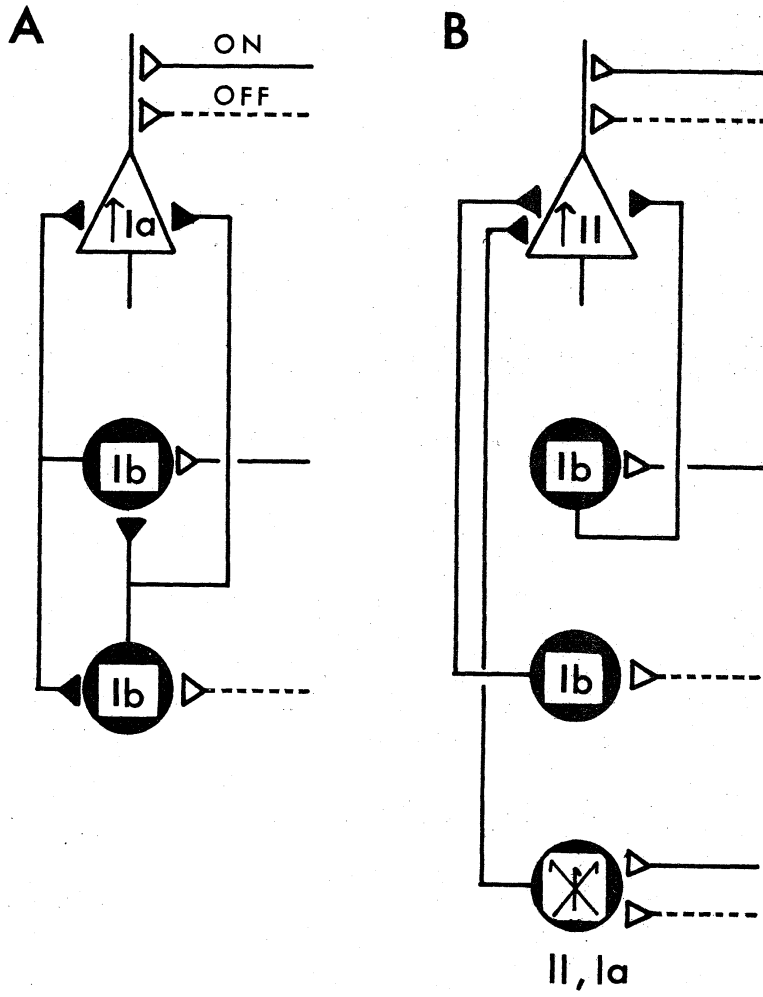


Fig. 3



[Discussion]

Q. 網膜上での on, off の領域の大きさは.

A. Fig.2 のカーブで上から $\frac{1}{3}$ のところの中で on, off の領域と定義すると、ばらつきはあるが、Type Ia では on および off の領域は $2^{\circ} \sim 3^{\circ}$, on, off の peak のずれは 4° , 脱抑制での on と off の peak のずれは Ia, Ib とも 2° である。

この 2° のずれは運動の方向をみるのに大事な factor である。運動図形で最大の反応をするのは $14^{\circ}/\text{sec}$ であるが、これはこの 2° のずれによって興奮の peak と反跳性の peak を一致させ大きな興奮を得るからである。逆の方向に動かせば興奮は小さい。

Q. 1° と云うのは網膜上でどの位か。

A. 1.5 m 離れた Screen 上で 1° は 2.7 cm 位である。

Q. 1° はかなり粗いが、これは猫が細かい図形を認識しないことになるのか。

A. 1点を見る時でも常に眼球運動があり、その点を中心に scan しており、on, off の時に反応する。したがって解像力は、on, off のカーブの中ではなく peak の高さによるものだと理解される。

Q. Rebound と云うのは運動図形に対して役に立つのか。

A. 静止図形を点滅して角度や中の感受性をみる時は、興

興奮と抑制の干渉によって感受性が決まる。運動方向、運動速度に対する感受性をみるときは、Reboundのずれと中、およびその潜時によって決まる。

Q. 脳の各部分で興奮、抑制、Reboundの3つの細胞が組になって働いていると考えられるのですか。

A. 皮質は6層に分れており、3~5層の中ではそうなっている。localに出力を出している4層の細胞が抑制性であると考えている。

Q. 光による潜時が24 msecで、電気刺激で4 msecというのは。

A. 光によるものはreceptor cell, bipolar cell, ganglion cellの三つを通り、この時間が20 msecかかる。電気刺激ではこの三つの細胞の後の部位に加えているのでこの時間が短縮されている。

Q. 光刺激によってもFig.1の興奮、抑制、reboundの電位変化ができるのか。

A. 大略この様になるが、場所によって抑制が小さくなったりすることがある。電気刺激では全部をたばにして刺激するので必ずFig.1の様になる。