

一次視覚野の特徴抽出性の形成メカニズムと

ニューロン活動の統合

佐藤宏道

大阪大学健康体育部

1、はじめに

一次視覚野は、脳がどのような構造と神経回路の動作特性によって情報処理を実現しているのかを理解するのに有用な、きわめて多くの情報をもたらしてきた。Hubel と Wiesel により提出された V1 ニューロンの受容野構造および特徴抽出性の形成メカニズムや、機能カラムの配列様式など、V1 の局所的な構造と機能についての問題は、これまでに大筋で答えを得たようにみえる。現在の主要な問題は、ニューロンの活動性・応答特性の空間的・時間的な統合メカニズム、上位・下位視覚中枢との双方向性の情報伝達の役割、皮質ニューロンの情報表現・コーディングの様式などである。ここでは、実験的研究がどのような問題意識で進められてきたのか歴史的背景を含めて解説し、さらに、近年再び非常に熱をおびてきている V1 研究の現状について解説する。

2、特徴抽出性の形成メカニズムに関する研究

a. 興奮性入力 of 収束パターンによるもの

Hubel と Wiesel によるネコの V1 ニューロンの受容野タイプ、反応特性についての報告と入力モデルの提案。方位選択性については単純型細胞に入力する外側膝状体細胞の受容野が特定の傾きをなすように配列していることにより、特定の方位（刺激の傾き）にバイアスをもつ興奮性入力を与えられることが原因とした。

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N. (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol. (Lond.)*, 160: 106-154.

b. 皮質内抑制の役割を重視するもの

興奮性入力特定の刺激特徴にバイアスをもつという考え方ではなく、不適當刺激によって誘発される抑制性入力、バイアスのない興奮性応答を特異的に抑えることが特徴抽出性の原因であるとする考え方。

ネコ V 1 で、抑制性神経伝達物質である GABA の A 型受容体拮抗薬であるピククリンをイオン泳動的に局所投与することにより皮質内抑制をブロックしたときに、本来は反応しない方位（傾き）の刺激にも反応が出現したことから、皮質内抑制が不適當方位の刺激に対する反応を抑えることで方位選択性が形成される、という cross-orientation inhibition 説が強く印象づけられた。

Sillito, A. M. (1975) The contribution of inhibitory mechanisms to the receptive field properties of neurones in the striate cortex of the cat. *J. Physiol. (Lond.)*, 250: 305-329.

c. 細胞内記録実験

ネコ V 1 で in vivo の細胞内記録。電流注入法により、興奮性応答と抑制性応答を分離して記録したところ、興奮性応答・抑制性応答ともに最適方位の刺激に対して最大となり、不適當方位に選択的な抑制性応答は観察されず cross-orientation inhibition の証拠はない、とした。

Ferster, D. (1986) Orientation selectivity of synaptic potentials in neurons of cat primary visual cortex. *J. Neurosci.* 6: 1284-1301.

Sato, H., Daw, N.W. and Fox, K. (1991) An intracellular recording study of stimulus-specific response properties in cat area 17. *Brain Res.*, 544: 156-161.

d. LGN afferent の入力にみられるバイアス

イタチ（Chapman ら）またはネコ（Ferster ら）の V 1 で、皮質ニューロンを不活性化したときに、ある局所に与えられている入力そのものに特定の方位に対する選択性が存在していることを報告し、Hubel と Wiesel のモデルを支持。

Chapman, B., Zahs, K.R. and Stryker, M.P. (1991) Relation of cortical cell orientation selectivity to alignment of receptive fields of the geniculocortical afferents that arborize within a single orientation column in ferret visual cortex. *J. Neurosci.* 11: 1347-1358.

Ferster, D., Chung, S. and Wheat, H. (1996) Orientation selectivity of thalamic input to simple cells of cat visual cortex. *Nature* 380: 249-252.

e. 特徴抽出性の入力メカニズム最近の話

サル V 1 で bicuculline のイオン泳動投与により皮質内抑制をブロックした実験では、方位選択性、方向選択性、色選択性の形成メカニズムとして最適刺激にバイアスのある興奮性入力に対して皮質内抑制が閾値を設定する働きをもつことで出力レ

ベルでのチューニングがシャープになることが示唆された。(Sato ら)。Ringach ら (1997) はサル(V1)で reverse correlation 法による実験を行い、V1ニューロンの方位選択性が時間とともに変化することを見出した。このことからV1が単に static な方位フィルターではないこと、皮質内の半壊性興奮経路による方位チューニングの増強メカニズムが示唆された (Sompolinsky ら)。

Sato,H., Katsuyama,N., Tamura,H., Hata,Y. & Tsumoto,T. (1994) Broad-tuned chromatic inputs to color-selective neurons in the monkey visual cortex. *J. Neurophysiol.* 72: 163 - 168.

Sato,H., Katsuyama,N., Tamura,H., Hata,Y. & Tsumoto,T. (1996) Mechanisms underlying orientation selectivity of neurones in the primary visual cortex of the macaque. *J. Physiol.(Lond.)* 494: 757-771.

Ringach, D.L., Hawken, M.J. & Shapley, R. (1997) Dynamics of orientation tuning in macaque primary visual cortex. *Nature* 387: 281-284.

Sompolinsky, H. and Shapley, R. (1997) New perspectives on the mechanisms for orientation selectivity. *Curr. Opin. Neurobiol.* 7: 514-522.

3、受容野刺激に対する反応の背景刺激による修飾作用：刺激文脈依存的な活動のコントロール

a. 受容野周囲刺激による反応修飾の特徴

麻酔下のV1ニューロンにおいて、受容野の背景に呈示した grating 刺激は、受容野に呈示した grating 刺激への反応に対して促進性・抑制性の修飾作用を及ぼす。その修飾は刺激の方位、空間周波数などについての依存性が認められ、共通の刺激選択性をもつ機能ドメイン間の神経結合を背景としていることが示唆される。また背景刺激は受容野刺激に対する応答のコントラストゲインを低下させ、低コントラストの受容野刺激に対しては反応の増強、高コントラストの刺激に対しては反応の抑制を生じる。さらに高コントラストの grating 刺激を数十秒呈示すると、その grating の傾きに特異的な adaptation が生じる。すなわち、特定の機能ドメインのネットワークに活動の低下が生じる。これらは、個々のV1ニューロンの活動が受容野の周囲の刺激布置に依存して調節されていることを意味しており、視覚情報処理の効率化のための出力調整のメカニズムと考えられる。

Li, C.-Y. and Li, W. (1994) Extensive integration field beyond the classical receptive field of cat's striate cortical neurons: classification and tuning properties. *Vision Res.*, 34: 2337-2355.

Sengpiel, F., Sen, A. and Blakemore, C. (1997) Characteristics of surround inhibition in cat area 17. *Exp. Brain Res.*, 116: 216-228.

Polat, U., Mizobe, K., Pettet, M.W., Kasamatsu, T. and Norcia, A.M. (1998) Collinear stimuli regulate visual responses depending on cell's contrast threshold. *Nature* 391: 580-584.

Movshon, J.A. and Lennie, P. (1979) Pattern-selective adaptation in visual cortical neurones. *Nature* 278: 850-852.

Carandini, M. and Ferster, D. (1997) A tonic hyperpolarization underlying contrast adaptation in cat visual cortex. *Science* 276: 949-952.

b. 押さえどころ

上述の現象を含めて、V1の統合的理解のために検討しておかなくてはならないことは、

- ・ 特徴抽出性のメカニズム
- ・ 特徴抽出性ドメインと結合
- ・ 興奮性細胞と抑制性細胞の反応特性と結合様式
- ・ 入力に依存した興奮 / 抑制のバランス変化
- ・ V1内の神経回路：層間結合および水平結合
- ・ 並列投射と反応時間の差
- ・ 活動の時空間統合
- ・ ボトムアップ・トップダウン制御

などであろう。

Gilbert, C.D. (1992) : horizontal integration and cortical dynamics. *neuron* 9: 1-13.

Blasdel, G. and Obermayer, K. (1994) Putative strategies of scene segmentation in monkey visual cortex. *Neural Networks* 7: 865-881.

Kisvarday, Z.F., Toth, E., Rausch, M. and Eysel, U.T. (1997) Orientation-specific relationship between populations of excitatory and inhibitory lateral connections in the visual cortex of the cat. *Cerebral Cortex* 7: 605-618.

Varela, J.A., Song, S., Turrigiano, G. G. and Nelson, S. (1999) : Differential depression at excitatory and inhibitory synapses in visual cortex. *J. Neurosci.* 19: 4293-4304.

他、多数

Somers らのモデルは、これまでのV1研究の知見をかなりうまくまとめあげていると思われる

Somers, D.C., Todorov, E. V., Siapas, A.G., Toth, L.J., Kim, D.-S. and Sur, M. (1998) A local circuit approach to understanding integration of long-range inputs in primary visual cortex. *Cerebral Cortex* 8: 204-217.