

視覚野のニューロンの時空間特徴選択性

大澤五住（おおざわいずみ）

大阪大学大学院生命機能研究科 脳神経工学講座 視覚神経科学研究室

ohzawa@fbs.osaka-u.ac.jp

はじめに

視覚神経系における「受容野」とは視覚刺激提示により神経細胞の反応に影響を与えることができる視野内の領域である。この空間領域での受容野の定義は長く一般的に受け入れられてきたが、これからの研究において、受容野の概念をもっと拡張しておく都合がよい。ここでは、まず時間領域にも拡張した受容野をどう理解するかを説明し、さらにその概念を一般化する。

これまでの研究

フィルターとしての受容野の概念

初期の生理学者にとっての受容野は、必要に迫られて細胞の反応する視野領域を ON 反応を引き起こす領域、OFF 反応を引き起こる領域などと図示するためだけのものであった。その目的に変化が生じたのは、受容野から細胞の反応を予測したいという要求がでてきたからである。Rodieck ら(1965)や Enroth-Cugell & Robson(1966)によって、ネコの網膜の神経節細胞(特に X-cell)は DOG(difference of Gaussian)としてモデル化され、それによって視覚刺激から細胞の反応(点刺激や Sine 波刺激に対する)の予測が試みられた。

このような予測では、「視覚刺激-->受容野-->細胞の反応」の図式のとおり、線形システム理論が使われた。すなわち、受容野が決定されれば、線形であるという仮定のもとで任意の視覚刺激に対する細胞の反応が予測できることになる。ここでは、受容野は細胞というフィルターのインパルス応答であると考えることができ、線形システム理論がそのままの形で使える。

網膜では、この考え方により少なくとも線形な X-cell については、正確な理解が可能となった。

時空間受容野

脳の一次視覚野の単純型細胞についても、定量的な受容野の形の測定が望まれていたが、長い間それは実現しなかった。その最大の理由は小さな点状の光刺激に脳の細胞はなかなか反応しないためである。点刺激に対して反応が得られなければ、インパルス応答を求めることはできない。もう一つの理由は刺激が暗い背景に提示される明るい Bar 刺激だけだったことによる。OFF 領域は実は明るい背景に対して暗い刺激が提示されたとき興奮性の反応を見せるが、このような刺激は初期の光学的刺激装置では作ることが難しかった。

た。

受容野の定量的精密測定が可能になったのは、1987年の Jones & Palmer による逆相関法(reverse correlation method)の開発以後である。実は、逆相関法は元々は Jones & Palmer 以前にも聴覚系の研究で開発されていたのだが、視覚系で大きな成果が示されるまで、大きな役に立つとは考えられていなかった。Jones & Palmer 以後、同様の手法は急速に広まり、現在では図1に示すように単純型細胞の受容野が難なく得られる。

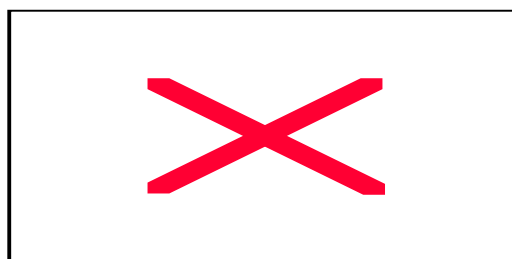


図1：逆相関法によって測定された一次視覚野ニューロンの受容野。緑（実線）がON領域、赤（破線）がOFF領域を示す。A,空間での受容野。B,時間と空間領域での受容野。(DeAngelis, Ohzawa, Freeman, 1995より)

図1Aは空間受容野であり、図1Bは時空間受容野である。図1BにおいてON領域とOFF領域が右に傾いていることにより、この受容野を持つ単純型細胞は刺激の運動方向に選択性を持つことになる。(Quiz:図1Bの受容野を持つ細胞はX軸の正負のどちらの運動方向により強い反応を示すか?)

Static or Dynamic

図1Bの受容野は元々3次元のデータである。そのデータを色々な時間遅れでの空間受容野としてみると、図2の通りである。空間受容野が時間とともに変化しているように

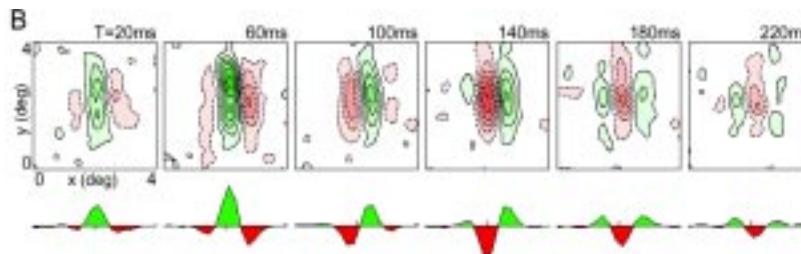


図2：空間受容野は時間とともに変化しているように見える。これをもって「Dynamicな受容野」と呼んでもよいだろうか。

見えることから、我々自身も含めて、これを「受容野の dynamics」と呼んでしまったが、これは実は適切な呼び方では無かったと反省している。残念ながら、Ringach(1997)らも、方位選択性について dynamics という記述をしているが、このような受容野に何も dynamic なところは無い。

3次元 FIR (Finite Impulse Response) フィルターとしての時空間受容野

Dynamic という言葉が適切であるためには、フィルターとしての受容野の特性が時間的に変化していなければならない。そのような受容野特性の時間的変化は図1B,図2の細胞にあるだろうか。(X, Y, T)の3次元での受容野を考えたとき、その3次元フィルターは何も時間的に変化していない。フィルターの特性を記述する係数はこのようなフィルターと

しての受容野にとって全く固定されている。その意味では、むしろ図1B や図2に示される受容野は **static** な特性を持つといわねばならない。

受容野はインパルス応答であると考えられると前に述べたが、もう一つの見方がある。空間受容野は色々な視野位置の視覚刺激の効果を、それぞれの重みを付けて加算する場合の重み分布を表している。同様の考えを時間にも拡張すれば、時間受容野とは様々な過去に存在した視覚刺激の効果を、それぞれの重みを付けて加算する場合の重み分布を表しているといえる。したがって、時空間受容野とは様々な空間点と様々な過去の時点からの視覚刺激の効果の重み付け係数であるといえることができる。

このような時空間受容野はデジタル信号処理の分野で使われる概念である、FIR (Finite Impulse Response) フィルターとして実現することができる。すなわち各空間点 (X, Y) についてある最大遅延時間 (高々1秒もあればよい) を持つ遅延線(delay line)に信号を流し、それらの遅延線に一定間隔で設けたタップ(tap)から信号を取り出し、重みを付けて加算すればよい。このときの3次元の重み係数が受容野に相当する。この3次元の重み係数は時間的に全く変化しない。つまり、このようなフィルターは完全に **static** なフィルターである。

最近の研究

上記で述べたような時空間受容野はもともとの空間での受容野の概念からそれほどかけ離れてはいない。時間が単に加えられ、3次元での記述が必要になっただけである。しかし、受容野は時間や空間のドメインだけに限定されなければならないものではない。例えば、色に関する細胞の時間特性を、一般化した「空間」において、受容野としてとらえることができる。

図3に示したのは Cottaris & DeValois の「色相-時間受容野」である。ここでは横軸が色相、縦軸が時間として細胞の色に関する時間特性が表現されている。また、図4には一次視覚野の複雑型細胞の「両眼視差-時間受容野」を同様に示した。最適両眼視差は時間的に一定であることがわかる。

おわりに

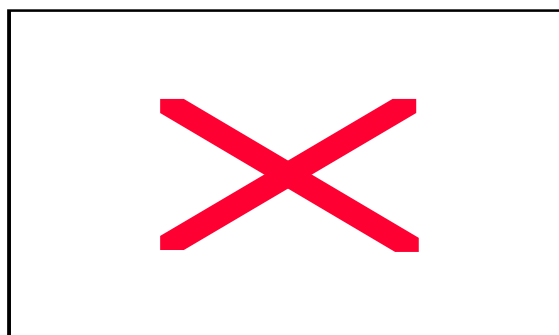


図3：色相-時間受容野 (Cottaris, DeValois, 1998 から)

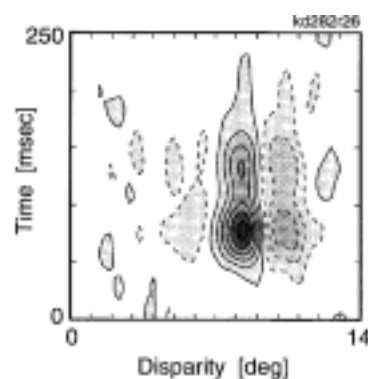


図4：両眼視差-時間受容野 (ohzawa et al. 1997 より)

上記のように、ほとんど考えられる全ての特徴パラメータをドメインとして「空間」を考え、その中で受容野を考えることができる。このように受容野の概念を一般化して、 (X, Y) という空間ドメインで我々に直感的にあきらかな形にとらわれずに、自由に特徴空間を考える自由度を我々にもたらす。「脳が採用している座標系」も、こうして我々が直感的に考える空間とは切り離して考えた方がよいのではないだろうか？脳を考えると、我々の日常世界での経験にもとづく直感は、妨げにしかならないと思うからである。

参考文献

- Cottaris NP, De Valois RL. Temporal dynamics of chromatic tuning in macaque primary visual cortex. *Nature*. 395(6705):896-900. 1998.
- DeAngelis GC, Ohzawa I, Freeman RD. Receptive-field dynamics in the central visual pathways. *Trends Neurosci*. 18(10):451-458. 1995.
- DeAngelis GC, Ohzawa I, Freeman RD. Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. I. General characteristics and postnatal development. *J Neurophysiol*. 69(4):1091-1117. 1993.
- DeAngelis GC, Ohzawa I, Freeman RD. Spatiotemporal organization of simple-cell receptive fields in the cat's striate cortex. II. Linearity of temporal and spatial summation. *J Neurophysiol*. 69(4):1118-1135. 1993.
- Enroth-Cugell, C. and Robson, J.G. The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. *J. Physiol. (London)* 187: 517-552, 1966.
- Jones JP, Palmer LA. The two-dimensional spatial structure of simple receptive fields in cat striate cortex. *J Neurophysiol*. 58(6):1187-1211. 1987.
- Ohzawa I, DeAngelis GC, Freeman RD. Encoding of binocular disparity by simple cells in the cat's visual cortex. *J Neurophysiol*. 75(5):1779-1805, 1996.
- Ohzawa I, DeAngelis GC, Freeman RD. Encoding of binocular disparity by complex cells in the cat's visual cortex. *J Neurophysiol*. 77(6):2879-2909, 1997.
- Ringach DL, Hawken MJ, Shapley R. Dynamics of orientation tuning in macaque primary visual cortex. *Nature*. 387(6630):281-284, 1997.
- Rodieck RW. Quantitative analysis of cat retinal ganglion cell response to visual stimuli. *Vision Res*. 5(11):583-601, 1965.
- Shapley R, Hawken M, Ringach DL. Dynamics of orientation selectivity in the primary visual cortex and the importance of cortical inhibition. *Neuron*. 38(5):689-699, 2003.