色 覚 の 神 経 機 構

名古屋大学環境医学研究所 御手洗 玄 洋

色覚の Young 説, Hering 説は, いま単一神経応答の中に捉えられている. その方法論と研究の現状をコイの網膜などの結果から紹介したが, 色覚は3錐体だけでなく, 継時色対比, 同時色対比の時空間的情報を伝える color cell の存在ではじめて成立つことを強調している. ヒトの複雑な色彩感覚とか色盲などの今後の研究に新しい基礎になるものと思われる.

1. ま え が き

色覚をもつヒトや動物の網膜には, 赤, 緑, 青のいずれかに感度の高い3種の錐体が存在する. これは, ヒト, サル, キンギョ, コイ, カメなどの網膜でつぎつぎに証明され¹⁵⁾¹⁶⁾³¹⁾, 3原色のセンサーとして, それぞれ赤錐体, 緑錐体, 青錐体とよばれるようになった. この証明は, 色覚学説の生理学的実証として高く評価されることはいままでもない. しかし, この証明は同時に, 3原色説即3受容器説とはいかないこともまた明確にすることになった.

それはまず, 各錐体の色光感曲線が, いずれも広い波長範囲を占め, とくに赤錐体のそれは全可視波長域におよんで, 緑にも赤と大差なく反応することである. もし赤錐体の興奮がそのまま赤シグナルであるなら, 色の識別はできないことになる. つまり3種の錐体は決して特定の色を選択受容するのではなく, ただその最大感度($\lambda_{\max}$)が3種に分けられるというだけである. つぎに, その $\lambda_{\max}$ をみると, ヒトの場合, 570 nm, 530 nm, 450 nm で¹⁶⁾,

図1 キンギョの3錐体の吸収スペクトル曲線 (A) (Marks, 1963 より), コイの3錐体電位の色光感曲線 (B) (Tomita ら, 1967 より) と3錐体の波長特性を強調した模式的曲線 (C)

これをもって名づけるなら最初の赤錐体はむしろ黄錐体とよばねばならないことである. 多くの魚では, 600 nm, 540 nm, 460 nm で, これでも赤錐体はむしろ橙錐体である (図1).

"Neural Mechanism of Color Vision" by Genyo Mitarai (The Research Institute of Environmental Medicine, Nagoya University, Nagoya)

“網膜の中に、赤、緑、青の光を選択的に吸収する3種の器官”を想定した Young 説は、その前提の正しさは証明されたが、“だから色がみえる”という結論には別のメカニズムの必要なことが3錐体の証明でむしろ強調されることになったわけである。そのメカニズムとは、Hering 説に対応した対色説の神経機構である。

すなわち3種のセンサーからの入力、つぎの神経回路で拮抗的に作用しあい、たとえば、赤錐体と緑錐体の2種の入力が、その符号を異にして $+R$ 、 $-G$ の形で受け入れられ、そこではじめて、色のシグナルが生れるということである。そこでは赤のシグナルを伝える細胞は、赤で興奮する一方、必ず緑によって抑制をうけるという特性をもち、2者の拮抗的情報としてはじめて赤色の情報が伝えられている。

他の色の場合も同様で、拮抗的に働く2者の組合せは、その反応型としてみた場合、 $+R-G$ 、 $-R+G$ 、 $+Y-B$ 、 $-Y+B$ の4対で、これはちょうど対色説での opponent color に対応する。したがって、このような特性をその反応形に示す神経細胞を opponent color cell とよび⁴⁾⁵⁾、実際、上記の4対に対応した4種の細胞が網膜や、視覚路の中につぎつぎに発見されている現状である。

では、その拮抗的な情報の組合せが、どこで、どのようにして作られるのか、これは最近の色覚神経生理研究で最も興味をひく問題といっても過言でない。私達の研究をもとに、その概要を紹介したい。

2. 色の情報を伝える網膜水平細胞*

網膜の神経細胞の中で、最初に発見された opponent color cell は水平細胞であった。水平細胞の反応は S 電位**としてよく知られているが、その中で、C 型の色光感曲線を示す細胞がこれにあたる。Svaetichin ら³⁰⁾によるこの発見もまた3錐体の証明とともに現代の色覚生理学の進歩に大きく貢献した。コイの網膜から得られる C 型の中には、 $+R-G$ 、 $+Y-B$ 、およびその異型としての $-R+Y-B$ 型の3種 (図2 C, D, E)²⁰⁾、またボラの網膜からはこれらの他に、 $-R+G$ 、 $-Y+B$ 、 $+R-Y+B$ の3型が発見されている²⁹⁾。これらの色光感曲線の型は、その後にもみられた視神経節細胞中の opponent color 細胞⁵⁾³²⁾のそれとよく一致し、少なくとも低位の脊椎動物では、この水平細胞のレベルに色覚発現の初期過程のあることが示された。

* 視細胞直下に水平に並び、情報を側方に伝え、主に視細胞-双極細胞結合部の修飾を果す細胞で、コイでは3層をなし、錐体性の L 型、C 型、桿体性の L 型 S 電位を示す。(図3参照)

** 水平細胞の反応で大きな負電位が特徴。1953年 Svaetichin がスズキの網膜で発見、御手洗が1954年コイ網膜で記録した。以来発見部位に議論多く、1958年頃、本川が発見者の頭文字をとって S 電位と名づけた。(図2参照)

図2 コイ網膜S電位の5種の色光感曲線(Mitarai ら, 1974)

その過程の説明の前に、まず水平細胞の構成や、それと錐体との結合様式について述べる。

コイは色覚をもつが、その網膜の水平細胞反応である S 電位は早くから研究され、上に述べた C 型のほかに、photopic L 型と、桿体系の性質を反映する scotopic L 型とが知られていた¹⁸⁾。一方、形態学的研究によって、外・内水平細胞の2層、あるいは外・中間・内の3層にわたる配列がみられていた³⁵⁾³⁶⁾。しかし、この形態学的分類と反応型との相関は不明のままであったので、最近私達は Procion 色素電極¹⁴⁾を使って、反応記録を行った細胞を同定、この点について次の結論を得た (図3)²⁰⁾。

(1) 視細胞の直下にならぶ外水平細胞からは L 型 S 電位だけが発現し、C 型を記録することはない。

(2) つぎの第2層をつくる中間水平細胞は、 $+R-G$ 、 $+Y-B$ 、 $-R+Y-B$ の C 型のどれかをだし、L 型をだすことはない。

(3) 第3層をつくる水平細胞は、細長い平滑な卵形で、この細胞からは暗順応時だけ scotopic L 型が得られる。桿体水平細胞で、動物によってその位置が異なっている²⁴⁾。

以前は水平細胞の分類の中に明らかにされず、したが

図3 コイ網膜内細胞の構成、とくに外水平細胞 (EHC)、中間水平細胞 (MHC)、桿体水平細胞 (RHC) および EHC からでる巨大な下行性突起の位置を示す。

EHC からは photopic L 型 (図2, B), MHC からは C 型 (図2, C, D, E), RHC からは scotopic L 型 (図2, A) が得られる。BC は双極細胞, AC は diffuse アマクリン, GC は視神経節細胞である。(Mitarai ら, 1974)

って上述の第1層、第2層の水平細胞を外水平細胞、内水平細胞とよんだ。しかし最近、形態学的にも明らかにされ²⁴⁾²⁶⁾、少なくともコイではそれが第3層をなすことを私達は上の実験で確かめたので、第1層を外水平細胞、第2層を中間水平細胞、そしてこの第3層を内水平細胞、あるいは桿体水平細胞とよんでいる (図3 EHC, MHC, RHC)。この実験ではじめて、桿体水平細胞とその scotopic L 型との相関が明確になった。

(4) 水平細胞の名称と分類をさらに混乱させていたもうひとつの理由は、この第3層の次に、水平細胞によく似た構造がはやくから知られ、これを内水平細胞とした人が多かったことにもよる。しかしそこには細胞核がみつからず、独立した細胞ではないという疑問も以前からあった²⁶⁾³⁶⁾。

それでもしばらく明確にされなかったのは、この構造からも S 電位が記録されるように思われていたからである。私達は最近、実際のこの構造から S 電位であることを確認したが、さらに、その S 電位はあるものでは C 型を、またあるものは L 型を示し、とくに、同定のために注入した色素がその構造から上行する細い線維に入り、さらに外あるいは中間水平細胞におよんでいることも時にみとめられた。この結果、これらの構造は、実は外・中間両水平細胞からでている下行性突起であることを指摘した²⁰⁾。その後 Stell²⁷⁾²⁸⁾ により、Golgi 染色で同様

な結論が得られている。

この巨大な下行性突起はアマクリン細胞層にまで達し、水平細胞-アマクリン細胞結合を推定させる有力な根拠となっている (図3)。これは色覚の網膜内機構を考えるうえにも重要な点である。

3. 錐体-水平細胞間結合と色覚情報処理

外・中間両水平細胞は、その色光感曲線などから錐体と結合することが明らかにされている⁸⁾²⁸⁾。その中で L 型を示す外水平細胞には3錐体すべてが直結すると思われることもあったが、その後、赤錐体からの入力だけをうけることが、単色光順応による変化から明らかにされた。1種の錐体だけの入力では色のシグナルを発現できないことは上述のとおりで、外水平細胞は明暗の伝達系といえる。

C 型をだす中間水平細胞には複数の錐体からの影響が入る。これも単色光順応によってその影響のひとつを選択的に消去できることからわかる (図4)。すなわち、+R-G 型は、赤錐体と緑錐体、+Y-B 型は、赤、緑、青の3錐体の影響をうけている。ではどのような機転によって、1種の錐体の影響は脱分極 (+) を、他は過分極反応 (-) をもたらすのか、これについては Fuortes⁹⁾¹⁰⁾ が最近、カメの網膜の実験で注目すべき結果をだした (図5)。

それはまず、直接の光刺激では過分極を示す錐体電位

図4 コイ網膜 S 電位 C 型 (R-G) の各背景光下の色光感曲線の変化

白色光下での長波長側の応答は 660 nm が頂点で、3原色の赤に一致している (上段) が、緑の背景光でその赤の成因を残すと、その頂点は L 型のそれと一致して赤錐体入力であることがわかる (中段)。

図5 C型S電位発現の神経回路 (Fuorters ら, 1974 より)
G, R, B はそれぞれ緑, 赤, 青錐体, L は外水平細胞, R-G, Y-B, r-Y-B は中間水平細胞とそれぞれの色光特性, また+は過分極を, -は脱分極をおこせる入力の意味, 下段の図形はS電位の色光感曲線を上図中の R-G などの符号に対応させて模式的に示したものである。

が, その錐体から離れた部位の刺激, とくに赤の刺激では脱分極電位を示すことを確認した点である。この実験には非常に弱い単色光刺激を用い, 反応は加算して記録されたが, その弱い色光によって, 3種の錐体をかなり選択的に刺激することができたわけで, この工夫は大変貴重な結果をもたらした。

遠隔部の赤刺激で何故錐体電位は脱分極するのか, これにはすでに彼ら自身の別の実験, すなわち外水平細胞を過分極させると, これによって全錐体が脱分極するという実験から赤錐体—外水平細胞—錐体, というフィードバック回路が上の説明として考えられた¹⁰⁾。図5にその模式図を示した。

さらにC型をだす水平細胞には, 緑錐体か, あるいは青錐体だけが直接結合していて, 赤錐体からの影響は外水平細胞を介したものとし, C型の発現機転をつぎのように説明した。たとえば +R-G型の中間水平細胞は, 緑錐体だけから入力を受け, したがって短波長側の色光では過分極電位を示すが, 長波長側の刺激では外水平細胞を介した赤錐体の影響で緑錐体が脱分極し, これを受けて脱分極

電位を示す, というのである。

さらに中間水平細胞相互間の干渉も推定され, このような回路で長い間不明のままであったC型S電位の発現機転は解明に向ってきた。もっとくわしい回路の特性はまだ今後に残されているが, 水平細胞が色覚情報処理の第一段階の役割を果していることは明らかになった。

4. 水平細胞の受容野*

水平細胞のひとつの特徴は, 広い受容野を持つことである。これは同層にならぶ細胞がたがいに密接に連絡し, 興奮が隣接の細胞に広く伝わるため, 魚類の網膜では電気緊張的な伝搬を可能にする特殊な膜間結合が明らかにされている³⁶⁾。したがって, 水平細胞では, 上に述べたような錐体を介しての間接的な拮抗作用のほかには細胞間の相互抑制はない。このためS電位は一般的には受容野中心の刺激でも, 周辺の刺激でも反応の極性は同じで, 以下に述べる双極細胞などのような極性の逆転はない。空間対比的な受容野の構成はみられないわけである。

このことをC型の受容野について模式的に表現すると, 図6左側ようになる。すなわち, 後述する視神経節細胞などの結果とくらべ, この水平細胞における色のシグナルは, 継時色対比的な内容として伝えられていると解釈される。

5. 双極細胞**

水平細胞について, 双極細胞, アマクリン細胞***とつぎつぎに網膜内神経細胞の反応が, Dowling⁸⁾³⁴⁾や金

図6 継時対比, 空間対比を示す受容野構成(上段)と, 興奮(実線), 抑制(点線)の関係(下段)

+, -は興奮, 抑制を, R, G は赤, 緑を示す。同心円の内外は受容野の中心, 外円は周辺の意。

* 感覚神経細胞が応答し得る刺激空間で, 視神経では円形, 視中枢では複雑な形を示す。多く興奮, 抑制野からなり, その構成により情報内容が推定される。

** 聴神経などと同種の感覚神経細胞で情報伝達の主経路であるが, 視覚系では網膜内に納まるのが特徴。インパルスは出さず緩電位だけで興奮を伝える。(図3参照)

*** アマクリンとは無軸索の意。形から3種に分けられ, 視神経節細胞入力部の側方からの修飾を果す。(図3参照)

図7 コイ網膜双極細胞の色光応答曲線の2例
400 nm から 720 nm までの 19 種の単色光を次々に与え、各反応を連続記録したもので、各例上段は受容野中心刺激、下段は周辺刺激の場合である(左側に図示)。右側は受容野の模式図 2 例とも色素電極で細胞は同定されている。(未発表)

子¹⁴⁾によって同定されたが、これは網膜の生理を一段と発展させることになった。

双極細胞の反応はS電位に似た緩電位であるが、その受容野の中心部の刺激の場合と、周辺部の場合とで反応の極性が逆になることが特徴である。受容野中心刺激で脱分極*し、周辺刺激*で過分極するものを on-center 双極細胞、その逆のものを off-center 双極細胞とよぶ。

図7上段に示したのは on-center 細胞の例で、このように受容野の中心と周辺刺激で反応の極性の相反するのは、視覚の空間対比に対応し、その基礎的な神経機構として知られているものである。

双極細胞のこの空間対比的な受容野の各中心、周辺での色光感性をみると、ときにそのおのおので λ_{max} が異なるものがあることが知られる。たとえば中心—緑—on, 周辺—赤—off というような受容野をもつものがある。しかし図6, 図12を参考にすればよくわかるが、この場合は決して色対比的構成とはいえない。

図7の下段の例は、同じ中心野だけで、短波長側の刺激では脱分極、長波長側では過分極性の反応が優勢である。あるいは中心野で継時色対比の特性をもっているものとみられる。これらが私達の得た双極細胞中の color cell と推定されたものの特性であったが、これ以上のものは他の人達の研究でも明らかでなく、この細胞の色覚関与についてはまだ検討を残している。

* 細胞はイオン機構により膜内外に電位差をもち分極状態にある。静止時のそれを静止膜電位という。興奮、抑制時、それぞれの分極が減少、増大する。前者を脱分極、後者を過分極という。

6. アマクリン細胞の色情報伝達

コイの網膜のアマクリン細胞からは図8のように各種の反応型が得られる。これらは刺激の on と off のときだけに反応する一過性反応型(Transient 型)と、刺激期間中緩電位の維持される持続性反応型(Sustained 型)、およびこれらの複合した中間型(Combined 型)とに大別される¹⁷⁾¹⁹⁾²²⁾²³⁾(図8)。

これまでの研究では、とくにこの中の Transient 型の反応を典型的なアマクリン細胞電位としてとらえ、機能的には側抑制の主役を果たすものとされてきた。しかし、この型の反応を示すものには、空間対比的な受容野の構成はみとめられず、最近 Naka²²⁾²³⁾らはナマズの網膜で、Transient 型を示すのはアマクリン細胞ではなくて、dislocate した視神経節細胞であることを指摘している。

アマクリン細胞の場合は図8のような電位を記録しても、また電極の位置からもただちにそれと決定することはむずかしく、必ず何らかの同定法を併用しなければならない。私達は色素電極で同定、確認したものだけをとっているが、これにより一部は Naka らと同じ結果が得られている。しかし Transient 型すべてが dislocate した視神経節細胞とはいえないようである。ただ Sustained

図8 コイ網膜アマクリン細胞の反応

A, D は displaced ganglion cell との指摘もある。B, C の形のものから、color cell が発見される。下段の数字は私達の記録頻度を示す。(Mitarai ら 1974)

型と中間型とは、梨状の diffuse アマクリンからでる。したがって、少なくともコイの網膜では、この両者は典型的なアマクリン細胞電位と思われる¹⁹⁾。

これらの多くの細胞は中心野刺激で脱分極する on-center 細胞で、周辺野の刺激では過分極を示す。すなわち空間対比的な受容野の構成をもっている。少数に、中心野刺激で過分極を示す off-centre 細胞がみられるが、これらは周辺野刺激でも同様に過分極し、つまり空間対比を示さない。前者では刺激の小光点をだんだん大きくしていくと、これにつれて振幅が増大するが、やがて光が周辺野におよぶほど大きくなると振幅は減少する。最大振幅の示す光点の直径が中心野の直径と考えられるので、こうして計測すると多くの細胞は 0.6 mm 前後であった。

この細胞の波長特性についてはあまり研究がなく、色覚伝達への関与はこれまで知られていなかった。しかし前述のように、外水平細胞や中間水平細胞の下行性突起がこの細胞までのびているという最近の知見は²⁰⁾、錐体一水平細胞—アマクリン細胞とつづく経路を強く暗示し、中間水平細胞から入力を受けるかぎり、アマクリン細胞中にも色覚の伝達に関与するものがあることが当然予想されることになった (図 3 参照)。私達は、コイの網膜でこれまで 200 個あまりのアマクリン細胞反応を同定したが、その中になんかの割合に color cell をみとめた¹⁹⁾。

この色伝達アマクリン細胞反応の特性は、受容野の中心野で継時色対比を示すことであった (図 9)。しかも、 $+R-G$ 、 $-R+G$ 、 $+Y-B$ 、 $-Y+B$ (図 10) という 4 対の基本的な色対比の組合せがみられ、この点、 $+R-G$ 、 $+Y-B$ の 2 対しかない水平細胞よりもさらに進んだ処理の場であることを示していた。ただ、受容野の周辺部ではこのような色対比反応はみられず、どの波長に対しても過分極性反応が記録された。以下に述べる視神経節細胞の 1 つ前の処理段階を示すものと考えることができる。

7. 視神経節細胞*の色覚伝達

視神経節細胞の色受容野構成は、以前から非常に多く

* 網膜で処理した情報をインパルスに変換して中枢に伝える細胞で、情報内容により 5 種に大別される。軸索は視神経束となり外側膝状体に至る。(図 3 参照)

図 9 アマクリン細胞の color cell (反応とその色光感曲線)
A は中心野刺激、B はそれと同大の背景光 (640 nm) 下の場合、C は周辺野刺激。A, B の結果は中心野では継時色対比のあることを示す。下の曲線は緩電位の部分だけの振幅変化による。(Mitarai ら, 1974)

の研究が行われ、中心、周辺の空間対比的な構成に重なる特異な色光特性が知られている^{4) 5) 25) 33)}。このような色光特性をもつ細胞は、持続性のインパルスを示す、いわゆる Sustained 型にみられる (図 11)。

色受容野構成については、キンギョの網膜を用いた Daw⁵⁾ の結果がまず最終的なものと思われるが、その中でも典型的なものは、たとえば、中心野で $-R+G$ 、周辺野で $+R-G$ のように、それぞれ中心、周辺の両野内で継時色対比をもつと同時に、各波長につき中心—周辺の空間対比を示すというものである。これを double opponent color cell とよぶ (図 6)。

上の例での空間対比は、中心野が赤で興奮に対し、周辺野は緑で興奮を示すようになり、ちょうど赤い紙片をみつめているとその周りに弱い緑がみえてくるという同時色対比の現象に対応している。水平細胞やアマクリン細胞などの場合ときわだった特徴で、受容野の同時色対比的構成は視神経節細胞ではじめてみられる。

この典型的なもののほか、中心野で $-G$ 、周辺野で $-R$ という不完全ながら同時色対比的な構成をもつものを本川らは²¹⁾コイの網膜で発見しており、また、その他種々の型のものが他の研究者によってみられている。ではどのくらいの割合にこのような color cell が視神経節細胞中に発見されるか、Spekreijse ら²⁵⁾はキンギョの網膜でその色光応答特性から視神経節細胞を 12 種に分

図 10 アマクリン細胞の受容野中心 (白丸, 実線) と周辺野 (黒丸, 点線) の色光感曲線 (Mitarai ら, 1974)

図 11 コイ網膜視神経節細胞 color cell の 2 例

いずれも中心野刺激で、左側のは細胞外記録、 $-Y+B$ 型を示し、右は細胞内記録、 $-R+G$ 型を示す。(未発表)

表 1 キンギョ網膜視神経細胞の反応型
(Spekreijse ら, 1972 より)
3~6, 9~12 の 8 型は color cell, 7, 8 型は空間対比を
もった spacial opponent cell である。

反応型	受容野中心刺激			受容野周辺刺激		
	赤	緑	青	赤	緑	青
1	on					
2	off					
3	on	off				
4	off	on				
5	on	off	on			
6	off	on	off			
7	on			off		
8	off			on		
9	on	off		off		
10	on	off		off	on	
11	off	on		on		
12	off	on		on	off	

類した。表 1 に示すが、この中で 3~6, 9~12 の 8 種はすべて color cell とよばれるものである。これらが全視神経細胞の 70% を占めていたという。

この割合とか、各種の分布の差は、おそらくその動物の色覚発達によるものであろう。また視神経細胞の中で color cell がこのように多数を占めていることは、これらが単に色情報の伝達だけに働いているのではなく、形や方向の伝達にも同時に関与していることを暗示している。

8. 網膜神経細胞における色受容野の概観

以上、網膜内各神経細胞の受容野について述べたが、その形をすべて同心円形として表現した。情報処理単位として、円形は理解し易いが、キンギョやコイなどの低位の動物では少なくとも視神経細胞のそれが円形であるという証明はまだない。Wagner ら³²⁾は、キンギョの網膜で複雑な形の受容野を報告している。

ネコやサルでは、視神経や外側膝状体*細胞では円形受容野で、大脳にきて複雑な形になることが明らかにされているが¹²⁾¹³⁾、キンギョやコイでも同様と考えることはできないかもしれない。ただここでは便宜上同心円形として、上述した網膜内各細胞のそれをまとめると図 12 のように表わされる。これから、色の情報はまず水平細胞に継時色対比的な構成をもって発現し、アマクリン細胞で空間対比的な構成にうつり、さらに、空間対比を主体とする双極細胞の入力とともに視神経細胞に接合して、そこに同時色対比構成をつくりだすと考えられる。段階的発達である。

* 視神経を伝わってきた情報が、ここでニューロンを乗換える中継核で、ヒトでは 6 層の構造をなし、左右からの入力を整理したり、他の感覚路や中枢からの修飾もうける。出力は視放線を経て視中枢に伝えられる。

図 12 コイ網膜各神経細胞の受容野構成 (説明本文)

視神経細胞のインパルスのパターンに、上記 3 種の反応型が強く関与することは当然考えられるので³⁾、そのかわりかもっと定量的にわかれば、色の情報処理はより明確にされるはずで、今後の興味ある問題である。

9. 色受容野の明暗順応変化

コイの視神経細胞の多くは、その色光感曲線が明暗順応によって Purkinje shift を示す。これらは桿・錐両系から入力を受けているわけである。中には錐体系だけから入力を受けられるものもあるが、color cell はそのどちらか興味のある点である。しかし、いずれにしても節前神経細胞のどこかのレベルで両系の干涉は考えられるところである。

Beauchamp ら¹¹⁾は、キンギョの視神経細胞で color cell の明暗にともなう変化をみた。それによれば、double opponent color cell の受容野が、暗順応によって単純な空間対比型にかわるという (図 13)。しかも注目されることは、図示のように、暗順応下の空間対比構成は、明順応下における色受容野の赤系列と同じ符号になっていることである。このことから、緑に感度の高い桿体の効果が推定されている。

同じ視神経細胞に桿・錐両系からの入力が入っていることは、すでに Gouras¹¹⁾ らの報告でも明らかにされているが、色の情報伝達にとって錐・桿両系の相互干涉

(Beauchamp & Daw 1972)

図 13 キンギョ網膜の double opponent color cell 2 例の明暗順応による受容野構成の変化 (Beauchamp ら, 1972 より)

がどんな意味をもつかは今後の課題と思われる。

10. 色覚の中樞過程

これまで、コイ、キンギョ、カメなどを使って研究された結果を述べたが、さまざまな color cell がそれらの網膜で発見されたのは、低位の脊椎動物だからであろう。サルでは外側膝状体ではじめて発見されている。高等な動物ほど神経情報処理の所在がより高次の中枢に移るため、したがって色覚の中樞過程の研究は、すぐれた色覚をもつと思われるマカクザルなどの実験にまたねばならない。

De Valois ら⁶⁾によれば、このサルの外側膝状体細胞中、約 70% が opponent color cell で、その色受容野の構成は、 $+R-G$ 、 $-R+G$ 、 $+Y-B$ 、 $-Y+B$ の 4 対にわけられた。コイなどの網膜内神経細胞の場合と同じである。魚からヒトまでこれが基本型であることは対色説のいうとおりである。

ところで、この対をつくる赤、緑、黄、青の基本感覚相互間には、3 錐体の感度、分布、波長特性の差などから、かなり差のあることが知られている。明るさの変化にともなう彩度の変化もそのひとつである。色覚の内容は、色受容野の構成という定性的なものだけでは説明できないほど、もっと fantastic で、深い。この深さに対応した神経機構がこれから求められていくことになる。

De Valois はサルの外側膝状体中の color cell の態度を、色覚の層性として知られる種々の現象と対応させた。詳細はその綜説に述べられているので、ここでは Boynton ら²⁾によってみられたヒトの color naming の曲線との比較を一例としてあげる (図 14)。

color naming 曲線とは、ヒトに各波長の色を示し、

図 14 マカクザル外側膝状体細胞中の多数の opponent color cell の色光特性(上)と人の color naming 曲線(下)との比較
詳細は本文で説明 (De Valois, 1972 より)

それを赤、黄、緑、青の 4 色だけの割合で答えさせ、その割合をプロットして得たものである。たとえば、610 nm の色光を赤、黄各 50% と答えれば、このおのおのをプロットする (図 14 b)。一方 color cell については、各波長に対する on 反応、off 反応の各インパルス数を、両者の総和の百分率で表わす。たとえば図 14 a の曲線で 500 nm の刺激の場合、on 反応は 85%、off は 15% であったことがわかる。こうして得た曲線は、color naming 曲線と同じ意味をもたずである。果して、両曲線はかなりよく似ていることがみられた。

De Valois は、このようにサルの外側膝状体の color cell の態度が、ヒトの色覚の特性とよく合うことから、サルでは、この外側膝状体ですでに色覚が成立していると考えた。しかしもちろん、図 14 の両曲線は決してよく一致してはいない。やはり色覚の完成はより高次の中枢に求められるべきことは多くの人達の同意するところである。

Zeki³⁷⁾ はマカクザルの総合中枢と思われる領野に、特定の色光だけに応答して、本来それを含む白色光にも反応しないような color specific cell の存在を報告した。

Dow や Gouras らは⁷⁾、サルの視中枢の中心窩領野

に、空間対比的受容野をもつ細胞、色対比的受容野をもつ細胞、両者の特性をかねそなえている細胞、と3種の存在をたしかめ、それぞれ皮質の異なった層に分布していることをみた。両者の特性をもつもののあることは、外側膝状体ではみられなかった double opponent color cell が視中枢で出現することを示すもので、高次の中枢になるにしたがって、より複雑な情報内容を特定の細胞が受持つことを示しているように思われる。

果してそのように細胞は特殊化されるのか、あくまで神経回路の所産として感覚が完成されているのかは、中枢の神経生理学研究の大きな問題であり、色覚の中枢過程もそのひとつである。

11. む す び

3種の錐体入力からどのようにして色の情報がうまれ、それを伝える color cell はどのような特性をもつかを述べたが、これらの色受容野構成が明暗の中間対比構成と重なっていることは、色覚の生態学を考えるひとつの手懸りにもなる。魚の中に色覚をもつものの多いのは、水の中という低い明暗のコントラストを色で補っているためと思われる。イヌやネコなどは空間対比だけで十分な視覚情報を得、ヒトはこの両者をそなえて豊かな世界に住む。

しかし、色覚にはなお複雑な心理現象が知られ、これの説明に定性的な色受容野だけではもちろん充分ではない。この高次の色覚に対応する神経機構の解明が今後の問題である。網膜でも視中枢でも、この方向をもった神経生理学的研究が、次々に非常に多く報告されている現状である。

(昭和50年7月12日受付)

(参 考 文 献)

- 1) R.D. Beauchamp and N.W. Daw: Rod and cone input to single goldfish optic nerve fibers, *Vision Res.*, **12** (1972) 1201-1212
- 2) R.M. Boynton and J. Gordon: Bezold-Brücke hue shift measured by color-naming techniques, *J. Opt. Soc. Amer.*, **55** (1965) 78-86
- 3) D.P. Copenhagen: Time course of threshold elevation in on-off ganglion cells of necturus retina; Effects of lateral interactions, *Vision Res.*, **15** (1975) 573-581
- 4) N.W. Daw: Goldfish retina; Organization for simultaneous color contrast, *Science*, **158** (1967) 942-944
- 5) N.W. Daw: Color-coded ganglion cells in the goldfish retina; extensions of their receptive fields by means of new stimuli, *J. Physiol.*, **197** (1968) 567-592
- 6) R.L. DeValois: Central Mechanisms of Color Vision, in *Handbook of Sensory Physiol.*, **713**, part A, ed by H. Autrum, R. Jung, W.R. Loewenstein, D.M. Mackay and H.L. Teuber, Springer-Verlag, Berlin (1973) 209-253
- 7) M.B. Dow and P. Gouras: Color and spatial specificity of single units in rhesus monkey foveal striate cortex, *J. Neurophysiol.*, **34** (1973) 79-100
- 8) J.E. Dowling: Organization of vertebrate retinas, *Invest. Ophthalmol.*, **9** (1970) 655-680
- 9) M.G.F. Fuortes, E.A. Schwartz and E.J. Simon: Colour-dependence of cone responses in the turtle retina, *J. Physiol.*, **234** (1973) 199-216
- 10) M.G.F. Fuortes and E.J. Simon: Interactions leading to horizontal cell responses in the turtle retina, *J. Physiol.*, **240** (1974) 177-198
- 11) P. Gouras and K. Link: Rod and cone interaction in dark-adapted monkey ganglion cells, *J. Physiol.*, **18** (1966) 499-510
- 12) D.H. Hubel and T.N. Wiesel: Receptive fields of optic nerve fibers in the spider monkey, *J. Physiol.*, **154** (1960) 572-580
- 13) D.H. Hubel and T.N. Wiesel: Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex, *J. Physiol.*, **195** (1968) 215-243
- 14) A. Kaneko: Physiological and morphological identification of horizontal, bipolar and amacrine cells in goldfish retina, *J. Physiol.*, **207** (1970) 623-633
- 15) W.B. Marks: Visual pigments of single goldfish cones, *J. Physiol.*, **178** (1965) 14-32
- 16) W.B. Marks, W.H. Dobbelle and E.F. MacNichol, Jr.: Visual pigments of single primate cones, *Science*, **143** (1964) 1181-1183
- 17) N. Matsumoto and K.I. Naka: Identification of intracellular responses in the frog retina, *Brain Res.*, **42** (1972) 59-71
- 18) G. Mitarai: Glia-neuron interaction in carp retina, glia potentials revealed by microelectrode with lithium carmine, In *Intracellular Membraneous Structure*, ed by S. Seno and E.V. Cowdry, Japan Soc. Cell. Biol., Okayama (1965) 549-558
- 19) G. Mitarai, T. Goto and S. Takagi: Receptive field organization of color-coded amacrine cell in carp retina, *26 I.U.P.S.*, **11** (1974) 673
- 20) G. Mitarai, T. Asano and Y. Miyake: Identification of five types of S-potential and their corresponding generating sites in the horizontal cells of the carp retina, *J.J. Ophthalmol.*, **18** (1974) 161-176
- 21) K. Motokawa, E. Yamashita, T. Ogawa: Studies on receptive field of single units with colored lights, *Tohoku J. exp. Med.*, **71** (1960) 261-272
- 22) K.I. Naka and T. Ohtsuka: Morphological and functional identifications of catfish retinal neurones, II, Morphological identification, *J. Neurophysiol.*, **38** (1975) 72-91
- 23) K.I. Naka, P.Z. Marmarelis and R.Y. Chan: Morphological and functional identifications of catfish retinal neurones, III, Functional identification, *J. Neurophysiol.*, **38** (1975) 92-131
- 24) V. Parthe: Horizontal, bipolar and oligopolar cells in the teleost retina, *Vision Res.*, **12** (1972) 395-406
- 25) H. Spekrijse, H.G. Wagner and M.L. Wolbarsht: Spectral and spatial coding of ganglion cell responses in goldfish retina, *J. Neurophysiol.*, **35** (1972) 73-86
- 26) W.K. Stell: The structure and relationship of horizontal cells and photoreceptor-bipolar synaptic complexes in goldfish retina, *Amer. J. Anat.*, **120**

- (1967) 401-423
- 27) W.K. Stell: Horizontal cell axons and axon terminals in goldfish retina, *J. Comp. Neurol.*, 159 (1975) 503-519
- 28) W.K. Stell and D.O. Lightfoot: Color-specific interconnections of cones and horizontal cells in the retina of the goldfish, *J. Comp. Neurol.*, 159 (1975) 473-501
- 29) G. Svaetichin, K. Negishi and R. Fatehchand: Cellular mechanisms of a Young-Hering visual system, in *Ciba Symp. on Color Vision*, ed by A.V.S. Reuck and J. Knight (1965) 178-207, Churchill, London
- 30) G. Svaetichin and E.F. MacNichol, Jr.: Retinal mechanisms for chromatic and achromatic vision, *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 74 (1958) 385-404
- 31) T. Tomita, A. Kaneko, M. Murakami and E.L. Pauter: Spectral response curves of single cones in the carp, *Vision Res.*, 7 (1967) 519-531
- 32) H.G. Wagner, E.F. MacNichol, Jr. and M.L. Wolbarsht: The response properties of single ganglion cells in the goldfish retina, *J. Gen. Physiol.*, 43, suppl. 6, part 2 (1960) 45-62
- 33) H.G. Wagner, E.F. MacNichol, Jr. and M.L. Wolbarsht: Functional basis for "on"-center and "off"-center receptive field in the retina, *J. Opt. Soc. Amer.*, 53 (1963) 66-70
- 34) F.S. Werblin and J.E. Dowling: Organization of the retina of the mudpuppy, *Necturus maculosus*, II, Intracellular recording, *J. Neurophysiol.*, 32 (1969) 339-355
- 35) P. Witkovsky and J. Dowling: Synaptic relationship in the plexiform layers of the carp retina, *Z. Zellforsch.*, 100 (1969) 60-82
- 36) E. Yamada and T. Ishikawa: The fine structure of the horizontal cells in the vertebrate retina, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 30 (1965) 383-392
- 37) S.M. Zeki: From R. Jung; Visual perception and neurophysiol. 7/3, ed by H. Autrum, R. Jung, W.R. Loewenstein, D.M. Mackay and H.L. Teuber, Springer-Verlag (1973) 3-152

テレビジョン1月号予定目次

- 【ふ お ー か す】 意識の変革.....電電公社 小口 文一
- 【技術解説Ⅰ】 番組制作技術からみた最近のテレビジョン特殊効果
.....NHK 伊藤 安雄・久保田泰雄・上原 吉男
- 【技術解説Ⅱ】 テレビ光学系における光ファイバーの応用.....キャノン 長尾 和美・徳原 満弘
- 【研究動向】 新しい画像記録材料.....東工大 小門 宏
- 【技術の話題】 4チャンネルステレオ放送.....NHK 遠藤 幸男・二階堂誠也
- 【新技術のページ】 テレビジョン方式回路の研究.....NHK 坂田 晴夫
- 【現場だより】 静岡大学電子工学研究所.....静岡大 西田 亮三
- 【国際会議レポート】 ルミネッセンス国際会議.....NHK 今村 舜仁
- 【論文】 電子透過記録管の解像特性.....松下技研 宇野 喜博
放送番組の音量計測.....中部日本放送 鬼頭定生・大矢 隆
- 【講座】 レーザーとその応用 (第1回)
1. 概説.....NHK 竜岡 静夫