一次視覚野の機能構築とその役割

佐藤 宏道・勝山 成美

(大阪大学医学部バイオメディカルセンター神経生理)

Functional Organization and Roles of the Primary Visual Cortex

Hiromichi SATO, Narumi KATSUYAMA

*Department of Neurophysiology, Biomedical Research Center
Osaka University, Medical School*

サルの大脳皮質一次視覚野 (V1) の機能と構造の関連を理解する枠組を概説するとともに、V1が視覚中枢の中でどのように位置付けられるのかを最近の知見を交えて概説した。V1の機能構築を理解するには、網膜部位再現、層分化、ニューロン活動の刺激特異性、機能円柱などについて知ることが重要である。また視覚情報の流れとV1の役割を機能面および構造面から理解するには、視覚刺激の運動や立体視の情報を運ぶ大細胞系 (magnocellular system) と、形態や色などの情報を運ぶ小細胞系 (parvocellular system) というV1にいたるまで並列な2つの経路の違いを知ることが助けとなる。両系によってV1に入力された情報は、それぞれの刺激特徴を専門に処理する並列な計算モジュールである機能円柱内で層間の階層的な処理を経た後、高次視覚野に分配出力される。視野の一点の情報を処理している各々のV1ニューロンの活動が、視野全体の再構築のためにどのように統合されているかについては不明の点が多いが、光学的計測法など新技術を導入した研究によってこの問題について新たな発展が期待される。

Functional organization of the primary visual cortex (V1) was reviewed with particular reference to retinotopic representation of visual field, laminar organization, stimulus-specific response properties and functional columns in V1. The parallel information processing system consists of at least two channels, the magnocellular channel, dealing with brightness contrast and motion of visual stimuli, and parvocellular channel, dealing with color and form. These two channels are retinal in origin and meet in V1. Newly differentiated three pathways dealing color, form and motion carry information from V1 to distinct areas in V2. Columnar structures such as ocular dominance column, orientation column and cytochrome oxidase-rich blob are functional modules for processing particular kinds of information coming from a given point in the visual field. Even though it is not clear that how the locally processed information is integrated across the V1, an introduction of newly developed technique, in vivo optical recording of cortical activity, into the study is expected to make a marked progress in understanding of the temporal and spatial integration of functions in V1.

連絡先 (〒565) 吹田市山田丘 2-2
大阪大学医学部
バイオメディカルセンター神経生理
TEL (06) 879-3661 FAX (06) 879-3669

Key words: the primary visual cortex, retinotopic representation of visual field, laminar organization, stimulus-specific response property, functional column, magnocellular system, parvocellular system

I. 緒 言

大脳皮質一次視覚野 (17野あるいはV1) の構造および機能については1950年代末から1960年代初めのHubelとWieselの研究¹⁾⁻³⁾を端緒として、これまでに膨大な量の研究成果が蓄積されてきた。視覚系における生理学的、解剖学的実験は、用いる視覚刺激とニューロンの活動特性の関連、さらに形態学的な構造との対応を調べ

やすいため、V1を舞台として機能構築、可塑性、神経伝達物質、情報処理メカニズムなど様々の問題が検討されてきた。その成果は単に視覚の範疇にとどまらず、大脳皮質全体に普遍的に適用されることが多い。本稿では、主に、人に近い視覚をもつサル(V1)で明らかにされている機能と構造の関連を理解する枠組を概説すると共に、V1が視覚情報処理系の中でどのように位置付けられるかに触れる。本稿の主要な部分については最近の総説⁴⁾に詳述した。

II. 一次視覚野の機能構築

視覚情報の流れ

サルの大脳皮質一次視覚野は後頭葉皮質に属し(図1下)、視床の外側膝状体背側核(dorsal lateral Geniculate nucleus: LGN)から主要な入力を受けている。図1はLivingstoneとHubel⁵⁾の仮説の説明図を改変したものであるが、これによると視覚情報は、網膜のA細胞(パラソル細胞)を起源とし、LGNの大細胞層(magnocellular layers)で中継されてV1の4C α 層に入力する大細胞系(magnocellular system)と、網膜のB細胞(ミジェット細胞)を起源とし、LGNの小細胞層(parvocellular layers)で中継されV1の4C β 層に入力する小細胞系(parvocellular system)の2つの並列なチャンネルでV1に運ばれる。この2つの系の機能については後で触れるが、V1では両系の情報が必要な処理を受けた後、より高次の処理を行うV2、V4、MT野などに分配出力される(図1)。この際、刺激の色や形に関する情報はV2を経てV4へ、また動きや立体視に関する情報はV2を経て、あるいは直接MT野へというように、情報の内容によってそれを専門に処理する領野に情報が振り分けられる。大脳皮質の視覚領野には階層性があり、より高次の領野に進むほど情報は統合されていくが、高次の視覚野からはV1に対してフィードバックの神経結合があり⁶⁾、効率よく情報処理を行うようにV1の活動特性がコントロールされていると考えられる。またV1からは皮質下視覚中枢であるLGNや中脳の丘(superior colliculus)に対しても投射がある。

網膜部位再現、視野地図

外界は3次元空間であり、網膜上に投影された

図1 一次視覚野を経由する視覚投射路の分化と機能
白抜き矢印は大細胞系(Magnocellular System)、黒い矢印は小細胞系(Parvocellular System)の情報の流れを示す。V1は1層から6層までの模式図であるが、V2は皮質表面に対して平行な切片標本の模式図であり、チトクローム酸化酵素染色によるストライプパターンが示してある。右の枠内はサルの視覚野の位置、および後頭葉皮質の矢状断面図で視覚領野の分布と脳溝の位置関係を示す。LS: 月状溝, STS: 上側頭溝, V1~V4: 一次~四次視覚野, MT: 上側頭溝後壁視覚野。その他は本文参照。(文献5より改変)

情報は2次元である。個々のV1ニューロンは視野内のごく限られた範囲の情報を処理しており、視覚刺激が呈示されることによりニューロン活動が誘発される視野内の場所を受容野(receptive

図2 一次視覚野の機能円柱の配列模式図(文献12より改変)

field) という。通常、サル V1ニューロンの受容野の中心部分の大きさは視角にして1度以下である。V1では網膜上の情報がばらばらになって処理されるのではなく、網膜上の2次元的な位置の連続性が再現されている。これを網膜部位再現(retinotopic representation)という。そのためV1のどこに視野内のどの部分の情報が伝えられるかは決まっており、1941年⁷⁾にはサル V1の視野地図(visual field map)が作られている。一侧のV1には対側視野が再現されている。サルのV1は後頭葉表面に広く露出しているが、その主要な部分は中心視野の情報を処理するのに使われており、視野の中心から視覚にして8度以上偏位した視野部分(周辺視野)は、後頭葉皮質の正中内側面の狭い部分に再現されている。

層分化

サルのV1は、他の新皮質領野と同様に、表面から白質境界部分まで6つの層に分けることができる^{8),9)}(図1, 2)。層は横方向の機能的、構造的単位である。V1は新皮質でも最も4層が発達しており、4つの亜層からなる。4Cα, 4Cβ層はLGNからの入力を受ける層であり、2/3層は高次視覚野に出力する層である。5層は2/3層から入力を受け、上丘、視床枕などに出力するとともに6層に入力を与える。6層ニューロンはLGNに出力してフィードバック回路を作る。各層を構成するニューロンは種類が異なり、受容野の構造や光反応特性も異なる。即ちV1内部でも層による階層性が見られ、同一層内で視覚情報について同レベルの処理を行い、更に異なる

層の間を情報が受渡しされることにより処理が進む。但し、同一層が全く均一な細胞集団というわけではなく、たとえば、後述する2/3層は、刺激の色に選択的な反応を示すニューロンが集まっている場所(ブロップ、図1, 2)が、色に選択性をもたず、刺激の傾きに強い選択性をもつニューロン群の間に埋め込まれている。これは2/3層が他の領野への主な出力層であると共に、上述の大細胞系と小細胞系の情報がV1内での相互作用を経て再編されながらも、情報の種類についての並列性を保持していることに関連している。

刺激特異性と機能円柱

V1ニューロンは、受容野内の光刺激に常に同じ様に反応するわけではなく、刺激の特定の傾き、長さ、運動方向、色、空間周波数などに選択性を示す¹⁰⁾⁻¹²⁾(刺激特異性: stimulus specificity)。例えば、縦の線分刺激には反応するが、横向きの線分には反応しないというような傾き(方位)選択性(orientation selectivity)や、赤いスポットの点滅には反応するが、青いスポットには反応しないというような色選択性(color selectivity)などである。これは視覚刺激の特定の性質を抽出し、刺激の図形的特徴を検出するためのメカニズムと考えられる。

V1のほとんど全てのニューロンが視覚刺激の何らかの特徴についての選択的反応性を持っている。各々のニューロンの刺激特異性はニューロンによって全くランダムに決まっているわけではなく、視野内の共通の場所に受容野を持ち、共通の刺激特異性をもつニューロンが集まって、皮質の表層から深層まで灰白質を貫くように規則的に配列されている。このような機能的、構造的な情報処理のモジュールは機能円柱(functional column)と呼ばれる。図2に視野の共通の場所に受容野をもつニューロン群で形成される眼球優位性コラム(ocular dominance column)、色選択性コラム(ブロップ)(color-specific column, blob)、傾き(方位)選択性コラム(orientation column)がどのような位置関係で配列されているかを模式的に示した。

視床LGNからV1への入力は一側性であり、主に4C層に入るが、両方の眼に由来する入力線

維が4C層の同じ場所に重畳して終止するのではなく、両者は約 $350\mu\text{m}$ の幅で規則的に互い違いに配列される。V1内の情報は、機能円柱内を主に縦方向に流れるため、4C層以外のニューロンがどちらの眼からの入力により強く反応するか（眼球優位性）は、その直上あるいは直下の4C層ニューロンがどちらの眼に由来する入力を受けているかによって決まる。そのため、同一眼により強く反応するニューロン群が2層から6層までを貫通する柱状構造を形成するように分布することになる。このような眼球優位性を等しくするニューロン群の柱状分布が眼球優位性コラムである¹³⁾⁻¹⁵⁾。各々の眼球優位性コラムは幅が約 $350\mu\text{m}$ であるが長軸方向の長さは不特定であり、10mm以上の長さを持つものもある。

眼球優位性コラムの中央部には、ミトコンドリア内のチトクローム酸化酵素を酵素組織化学的に染色した場合に斑点状に濃染されるブロップと呼ばれる構造がある¹⁶⁾。このブロップ内のニューロンは刺激の傾き選択性を示さず、特定の色刺激に選択的に反応することが知られている¹⁵⁾。これに対してブロップの外側のニューロンは明瞭な傾き選択性を示し、ブロップ内のニューロンよりも空間周波数の高い刺激によく反応する。また色に選択性のない反応をするニューロンが多い。したがってブロップは色選択性ニューロンの機能円柱であるという考え方がこれまでのところ優勢である。このブロップは、染まり方に濃淡の差があるものの4B層以外の全ての層で見られ、やはり皮質の表層から深層まで灰白質を貫く構造である。

眼球優位性コラムの長軸方向に沿って記録されるニューロンの光刺激の傾きに対する選択性を調べると、その最適の傾き（最適方位）は連続的に変化し、約 $50\mu\text{m}$ で 10° ずれる¹⁷⁾。すなわち、図2に示したように、共通の方位に関する情報を処理するニューロン群が柱状に分布して機能単位（方位選択性コラム）になっており、長軸方向約1mmの皮質で全方位 180° がカバーされる。この長さ約1mm、幅約 $700\mu\text{m}$ の左右一対の眼球優位性コラムの中に視野内のある部位に与えられた刺激の方位および眼球優位性に関する情報がすべて含まれるとして、Hubelと

Wieselはこれを超円柱(hypercolumn)と名付けた。但し、このV1における機能円柱の配列様式の実体については最近注目を集めている光学的記録法(*in vivo* optical recording)によって、これまでの電気生理学的データの多くが再確認されているほか、新たな知見も見出されている¹⁸⁾⁻²¹⁾。たとえばBlasdel²¹⁾によると、図2の模式図に示したように、ブロップは各眼球優位性コラムの中央部分に位置するが、同一の眼球優位性コラム内のブロップを結ぶ部分（図2で左右方向にブロップで挟まれた部分）はニューロンの最適方位の変化が激しく、図2のような眼球優位性コラムの長軸方向に沿っての方位選択性の連続的な変化は認められないという。

III. V1の役割

視覚情報を高次視覚野に分配出力

大脳皮質視覚野において、視覚刺激に関する殆ど全ての情報が入力されるのは、視覚情報の大脳皮質への入口となっているV1のみである。V1からは刺激の様々の特徴に関する情報が、それを専門に処理する複数の視覚領野に分配されて出力される。図1に示したように、網膜からV1の4C層に入力されるまでは、大細胞系(magnocellular system)と小細胞系(parvocellular system)の2つの並列な経路で情報が運ばれ、前者は刺激の運動や立体視に関する情報を運び、後者は主に色や詳細な形を分析するのに必要な情報を運んでいる。これが2次視覚野(V2)に出力されるときには3つの経路に分かれ、色、形態、運動および立体視に関する情報が異なるチャンネルで扱われるようになる⁵⁾。色情報はもともと小細胞系で運ばれるが、それがV1の2/3層のブロップで大細胞系の情報と統合された後、V2のチトクローム染色で可視化される細いストライプ領域(thin stripe)に出力される。ブロップにおける小細胞系と大細胞系の合流の意義は明らかでない。小細胞系の形に関する情報はブロップ外領域に送られて、V2のチトクローム染色で染まらない領域(pale stripe)へと出力される。大細胞系の運動および立体視に関する情報は主に、4B層よりV2のチトクローム染色の太いストライプ領域(thick stripe)およびMT野に出力される。

従って、V1に入力された大細胞系と小細胞系の情報はV1で層間の流れの中で、あるいは機能円柱内、機能円柱間で必要な処理を受ける間に、色と形と動きおよび奥行きチャンネルに再編成されてV2, MT野に出力されることになる。

両眼からの情報の統合

網膜神経節細胞もLGNの細胞も単眼反応性であり、両眼どちらの眼の刺激にも反応するニューロンが初めて見られるのがV1である。両方の眼の視野にはズレ(視差)があり、それが奥行き知覚の重要な手がかりとなっているが、V1にいたるまでは各眼の視野に関する情報が別々に運ばれていることによって個々のニューロンが視差の情報を持つ必要がないが、V1では両眼の情報が同じニューロンに収束するので、その際、視差に関する情報もV1ニューロンに与えられているはずである。実際、ネコの一次視覚野で、複雑型細胞と呼ばれるニューロンに両眼視差に選択的に反応するグループが存在していることが報告されている²²⁾。即ち、視野の奥行きに関する情報はV1に来て初めて単一ニューロンレベルで扱われるようになる。

視野の統合

V1ニューロンの受容野は、その中心部分が視角にして1度以下のものが大半である。したがって個々のニューロンは広い視野の一点の情報を扱うに過ぎない。しかし通常多くのニューロンの受容野にまたがって存在している視覚刺激についての情報を処理するためにはそれらのニューロン活動を統合するメカニズムが必要である。V1の機能円柱が縦方向の情報伝達系であることは既に述べたが、一つの機能円柱内では受容野の位置は変わらない。視野地図はV1表面に対して2次元的に表現されているので、視野内の異なる場所の情報を統合するメカニズムは、V1表面に対して平行な方向の連絡によると考えられる。すなわち、機能円柱が縦方向の神経結合であるのに対し、これは横方向の連絡である。V1の2/3層の錐体細胞は、情報を出力するための神経軸索を白質経路で他の視覚野に伸ばすだけでなく、その分枝を皮質表面に平行に伸ばしており、その長さは6mm以上に及ぶ²³⁾。この水平軸索側枝は多数の受容野の位置を異にする

ニューロンと結合しており、視野統合のための形態学的基礎と考えられる。これによって一個のV1ニューロンには受容野外のかなり広い範囲の情報が収束しており、そのニューロンの反応特性に様々な影響を与えている。たとえば、ある特定の傾きを持った線分に選択的に反応する方位選択性ニューロンは、その受容野の周囲に呈示された刺激の傾きによって活動が抑制されたり、促進されたりする²⁴⁾。このような性質があるために、いわゆるティルトイリュージョン(tilt illusion: 錯視図形の一つで、ある線分が、その周囲の線分の傾きの影響を受けて正しい傾きとは異なった傾きにみえるもの)が生じると考えられる。また網膜上に人工的に限局した損傷を作ったり、視野に様なパターン刺激を呈示し、ごく一部だけを欠損させると、それによって入力を遮断されたニューロンが受容野の周囲の刺激にも反応するようになる^{25),26)}。これは埋めこみ現象(filling in: 錯覚の一種で、様なパターン内に小さな欠損部位が生じて、周囲のパターンがそれを埋めてしまい、欠損が知覚されない現象)の基礎となるメカニズムと考えられる。このようにV1のニューロンは、その受容野内の刺激にのみ依存して活動するわけではなく、そのニューロンの受容野の周囲に受容野をもつニューロン群の活動による影響を受けている。

視覚生理学で広く用いられている微小電極法では、脳内の一点あるいはせいぜい数点までのニューロン活動をとらえるのみであり、多くのニューロンの受容野にまたがって存在している視覚刺激の情報がどのように統合されて脳内に視野全体が表現されるのかという問題を扱うことは難しい。しかし最近、GrayとSingerら²⁷⁾⁻³⁰⁾は、ネコのV1で異なる場所に受容野を持つ複数のニューロンの発火に、特定の刺激によって誘発される律動的な振動現象(oscillation)が見られることを報告し、視野内の広い範囲の情報を統合的に処理することに関連した現象として注目を集めている。また前述の光学的記録法は、広い範囲のニューロン活動を同時に2次元的に計測し、可視化する方法であるが、この方法は既に、微小電極法に匹敵する時間分解能と空間

分解能に達しており、V1の広い領域に分布している機能円柱が全体としてどのように統合され情報処理を行っているか、また他の領野といかなる相互関係をもって活動しているかなどをシステムの見地から調べることを可能にするものとして、今後この方法を利用した研究の発展が期待される。

文 献

- 1) Hubel DH, Wiesel TN : Receptive fields of single neurones in the cat's striate cortex. *J Physiol (Lond)* 148: 574-591, 1959.
- 2) Hubel DH, Wiesel TN : Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol (Lond)* 160: 106-154, 1962.
- 3) Hubel DH, Wiesel TN : Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex. *J Physiol (Lond)* 195: 215-243, 1968.
- 4) 佐藤宏道, 津本忠治 : 一次視覚野の機能的構造. *神経研究の進歩* 35: 353-363, 1991.
- 5) Livingstone MS, Hubel DH : Segregation of form, color, movement, and depth: anatomy, physiology, and perception. *Science* 240: 740-749, 1988.
- 6) Felleman DJ, Van Essen DC : Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex* 1: 1-47, 1991.
- 7) Talbot SA, Marshall WH : Physiological studies on neuronal mechanisms of visual localization and discrimination. *Amer J Ophthalmol* 24: 1255-1264, 1941.
- 8) Van Essen DC : Functional organization of primate visual cortex. pp 259-329 (Peters A, Jones EG: *Cerebral Cortex*. 3. Visual Cortex, Plenum, New York and London, 1985).
- 9) Lund JS : Anatomical organization of macaque monkey striate visual cortex. *Ann Rev Neurosci* 11: 253-288, 1988.
- 10) Dow BM, Gouras P : Color and spatial specificity of single units in rhesus monkey foveal striate cortex. *J Neurophysiol* 36: 79-100, 1973.
- 11) Gouras P : Opponent-colour cells in different layers of foveal striate cortex. *J Physiol (Lond)* 238: 583-602, 1974.
- 12) Livingstone MS, Hubel DH : Anatomy and physiology of a color system in the primate visual cortex. *J Neurosci* 4: 309-356, 1984.
- 13) Wiesel TN, Hubel DH et al : Autoradiographic demonstration of ocular-dominance columns in the monkey striate cortex by means of transneuronal transport. *Brain Res* 79: 273-279, 1974.
- 14) LeVay S, Hubel DH et al : The pattern of ocular dominance columns in macaque visual cortex revealed by a reduced silver stain. *J Comp Neurol* 159: 559-576, 1975.
- 15) Tootell RBH, Hamilton SL et al : Functional anatomy of macaque striate cortex. I. Ocular dominance, binocular interactions, and baseline conditions. *J Neurosci* 8: 1500-1530, 1988.
- 16) Horton JC, Hubel DH : Regular patchy distribution of cytochrome oxidase staining in primary visual cortex of macaque monkey. *Nature* 292: 762-764, 1981.
- 17) Hubel DH, Wiesel TN : Functional architecture of macaque monkey visual cortex. Ferrier lecture. *Proc R Soc Lond (Biol)* 198: 1-59, 1977.
- 18) Grinvald A, Frostig RD et al : Optical imaging of neuronal activity. *Physiol Rev* 68: 1285-1366, 1988.
- 19) Blasdel GC : Visualization of neuronal activity in monkey striate cortex. *Ann Rev Physiol* 51: 561-581, 1989.
- 20) Blasdel GC : Differential imaging of ocular dominance and orientation selectivity in monkey striate cortex. *J Neurosci* 12: 3115-3138, 1992.
- 21) Blasdel GC : Orientation selectivity, preference, and continuity in monkey striate cortex. *J Neurosci* 12: 3139-3161, 1992.
- 22) Ohzawa I, DeAngelis GC et al : Stereoscopic depth discrimination in the visual cortex: Neurons ideally suited as disparity detectors. *Science* 249: 1037-1041, 1990.
- 23) Gilbert CD, Wiesel TN : Morphology and intracortical projections of functionally identified neurones in cat visual cortex. *Nature* 280: 120-125, 1979.
- 24) Gilbert CD, Wiesel TN : The influence of contextual stimuli on the orientation selectivity of cells in primary visual cortex of the cat. *Vision Res* 30: 1689-1701, 1990.
- 25) Gilbert CD : Horizontal integration and cortical dynamics. *Neuron* 9: 1-13, 1992.
- 26) Gilbert CD, Wiesel TN : Receptive field dynamics in adult primary visual cortex. *Nature* 356: 150-152, 1992.
- 27) Gray CM, König P et al : Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-

- columnner synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature* 338: 334–337, 1989.
- 28) Gray CM, Singer W : Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. *Proc Natl Acad Sci USA* 86: 1698–1702, 1989.
- 29) Engel AK, König P et al: Stimulus-dependent neuronal oscillations in cat visual cortex: intercolumnner interaction as determined by cross-correlation analysis. *Eur J Neurosci* 2: 588–606, 1990.
- 30) Engel AK, König P et al: Temporal coding in the visual cortex: new vistas on integration in the nervous system. *Trends Neurosci* 15: 218–226, 1992.