

# The retina's fancy tricks

Richard H. Masland *Nature*, 423:387-388 (news and views), 22 May 2003

「脊椎動物の目は受動的な視覚情報受容器にすぎない」なんていうのはとんでもない話である。それ以上の複雑な役割も担っている。網膜にある神経回路によって、運動する像のみを背景から抽出するというトリックすらやってのけることが今回解明された

アメーバの細胞が最初に光受容の機能を獲得したとき、最初の大きな問題に突き当たったであろう。外界の風景はけっして一定ではないからである。木々はそよ風にざわめき、草は風になびく、太陽や星は空を巡る。生物が光に対して行うもっと素朴な反応は定位反応であるが、アメーバは、変化する外界の光刺激に対して、どうやって対処しながら定位運動するのであろうか？

進化がさらに進み、眼を獲得した脊椎動物にとっては、さらに状況は悪くなる。たとえ周辺の景色が静止していても、動物が目を動かせば外界の景色が大きく変化するためである。また、たとえ一点を凝視しているつもりであっても、目線は振動し、それにつられて外界の像は動くことになる。なぜ我々はぼやけることもなく外界を視ることができるのだろうか？今週号の *Nature*(2003年5月22日号 p401)では、Ölveczky ら[1]が、そのしくみを一つ解明している。非常に巧妙な視覚情報処理のしくみであるが、驚くべき点は、それが網膜上の神経ネットワークによって達成されている点である。



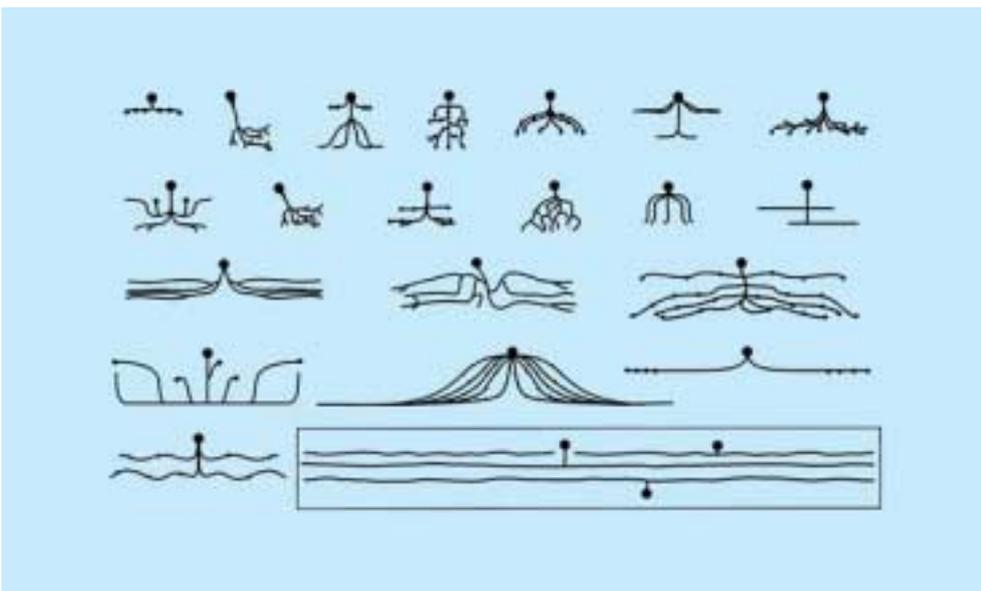
図1 動きを視る。視覚には、色や明るさの違いではなく、視野内での運動の違いによって、物体を浮き出させて感知できるしくみがある。その一つが今回解明された。ある物体の運動は、網膜上のひとまとまりの神経細胞に興奮を引き起こす。その興奮は、運動する物体全体で共通するひとまとまりのシグナルとなって、脳へ伝えられる。その結果、この合成写真で示したような視覚効果を引き起こす。

視覚処理で行うべき作業は、網膜の絶え間ない動き（眼球運動）によって生じる変動から、対象とする物体の実際の運動を識別することである。この2種類の視覚運動刺激を単離した網膜（サンショウウオとウサギを使用）に与えながら、神経節細胞（視神経繊維束を形成している細胞）からの電気的な信号を調べる実験が行われた。まず、単純に一定方向の運動をする大きな白黒縞模様のパターンを見せたときの反応を調べた。これは眼球運動が起こっている条件に相当する刺激である。次に、ある物体とその背景（それぞれ別々の格子模様）を別々に動かすような刺激を与え、その時の反応も調べた。

Ölveczky らは上の2条件での結果の比較を行った結果、非常に単純な結論を得た。対象物が背景と異なる運動をするときのみ、神経節細胞は視神経を通して信号を脳（視神経繊維束）へ送ったのである。しかし、背景と同じ運動をする場合には、信号は送られなかった。つまり、網膜は、眼球運動に由来するような視野全体の一様な動きをちゃんと区別し、脳にその信号が送られるのを抑制していることになる。この反応は、ある種の神経節細胞にのみに限られていた。特定の細胞が、このように部分的な運動情報をうまく抽出できるしくみは、まだよくわかっていない。さらに詳細を調べる必要はある。しかし、この研究で基本的な点は解明された。

さて、どうやってこのしくみは可能となるのか？過去2～3年の間に、網膜の神経ネットワークの構造が非常に複雑であることがわかって来ている[2]。双極細胞やアマクリン細胞などが、視細胞と神経節細胞との間を橋渡ししているが、この神経回路が視覚情報の成形や圧縮を行い、脳へ効率よく情報を伝えるしくみを達成しているらしい。双極細胞には十種類ほどのものがあり、視細胞から神経節細胞へ情報を送る並列回路を形成している。その途中で、さらに複雑な多様性をもつ抑制性のアマクリン細胞（29種類知られている）とシナプスを形成し視覚情報の処理が行われている。Ölveczky らは、その中で、polyaxonal 細胞（多軸索細胞）に着目した。網膜全体に広範に分布する神経突起を持っているからである[3,4]。この細胞は全体像の一様な運動刺激に対して神経節細胞が興奮することを抑える働きがある。

図2 網膜の情報処理装置。入力装置としての視細胞（錐体、桿体細胞）、出力装置としての神経節細胞の他に、網膜には非常に多様な神経細胞がある。それぞれの細胞は視覚情報処理において異なる独特の役割をしていると考えられている[9]。もっとも多様な細胞はここで示したアマクリン細胞である。形、サイズが大きく異なっている。Polyaxonal 細胞（右下の四角内、何種類かに分類されている）は、網膜内に広く突起を伸ばしている。Ölveczky らによって、このアマクリン細胞が、視野内の部分的な運動を検出するはたらきを持つことが示された（文献2の図版を改変）。



この研究は今後網膜の情報処理機構の詳細を調べる方向へと発展すると考えられる。他にも、網膜の信号の増幅度を変えるアマクリン細胞があることも知られている。これらは周囲の明るさやコントラストに応じて網膜の感度を調整しているらしい。Starburst細胞と呼ばれるものは、非対称的な刺激情報を処理するらしく、神経節細胞が物体の移動方向を感知するのに役立つとされている[5,6]。ある物体から別の物体へと我々が視線を移すとき、視野の動きを補正するしくみをもった細胞もある[7]。単に運動のみを抽出したり処理したりするのではなく、物体の空間的なパターン（形や模様）への網膜の反応を調節している細胞群である[8]。新世紀への転換期を迎えた解剖学者らにとっては、網膜は進化の行った最高傑作の一つという認識が高まりつつある。その多彩なしくみを知る手がかりの一つに我々はやっとたどり着くことができた。

#### 文献

1. Ölveczky, B. P., Baccus, S. A. & Meister, M. *Nature* **423**, 401-408 (2003).
2. Masland, R. H. *Nature Neurosci.* **4**, 877-886 (2001).
3. Vaney, D. I., Peichl, L. & Boycott, B. B. *Proc. R. Soc. Lond. B* **235**, 203-219 (1988).
4. Famiglietti, E. V. *J. Comp. Neurol.* **316**, 422-446 (1992).
5. Euler, T., Detwiler, P. B. & Denk, W. *Nature* **418**, 845-852 (2002).
6. Fried, S. I., M<sup>n</sup>ch, T. A. & Werblin, F. S. *Nature* **420**, 411-414 (2002).
7. Roska, B. & Werblin, F. *Nature Neurosci.* doi:10.1038/nn1061 (2003).
8. Chiao, C.-C & Masland, R. H. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci. Suppl.* 3255 (2003).
9. Masland, R. H. *Curr. Opin. Neurobiol.* **11**, 431-436 (2001).