

解 説 2

UDC 611.843+612.843.2

網 膜 の メ カ ニ ズ ム

槌 渡 涸 二

NHK 総合技術研究所 東京都世田谷区砧 1-10-11

(1970 年 12 月 23 日 受理)

1. ま え が き

1.1 視覚と工学

「網膜のメカニズム」という題の解説は本来生理学者が書くのが至当であって、電気工学出身の筆者が執筆を依頼されたのはそれなりの理由がなければならない。ここでは網膜の問題が工学（特に画像工学）応用とどうつながり、また少数の工学者が実際に網膜の機能あるいはそのシミュレーションの研究を現実に行なっている事実の意義を明らかにすることが本文の目的であると考えていただきたい。

網膜の問題をいきなり工学応用に結びつける前に、まず視覚の研究がいかに工学と関連してきたかについて反省してみたい¹⁾。視覚と工学との最も古い結びつきは照明工学であり²⁾、これは最近のトンネル内の照明はその照度の勾配を目の暗順応曲線に合わせて設計するといった応用例を挙げるだけで多言を要しまい、ついで写真とかテレビとかのいわゆる画像工学（画像の変換、伝送、記録、処理、再生に関する技術を扱う）が視覚の問題と深く関連してきた³⁾。映画やテレビの毎秒駒（像）数の決定に視覚の C. F. F. (critical fusion frequency, ちらつきがちょうど感じなくなる限界周波数) が関与することや、画像の鮮鋭さ (sharpness) と視覚の空間周波数特性との関係など、系の末端受容器としての視覚特性⁴⁾に整合された画像再現系を設計する問題などがその代表的な例である。

以上の二つの問題では視覚といっても感覚 (sensation) または知覚 (perception) に関する心理学⁵⁾の立場で視覚現象が定量化されれば一応ことがすんでいた。ところが最近の情報処理工学の分野では、たとえば人間の目の代行を果す識別装置の開発を企てようとする問題に対しては、人間の視覚系内の“からくり”が非常に参考になるのであって、そのために工学者は視覚系の組織解剖学や神経生理学⁶⁾を勉強するようになり、そのシミュレーション研究などいわゆる生体工学 (biological engineering) あるいは bionics⁷⁾と称する分野がにわかに脚光をあびるようになってきたのである。

視覚系といっても Fig. 1 にみられるように結像系から網膜 (retina) を経て大脳視覚領 (visual cortex) に至る情報の主経路、および眼球運動や瞳孔開閉などの付属機能が含まれ、そのすべてが生体のみに見られる巧妙なメカニズムに充ちており、生体工学の研究対象になりう

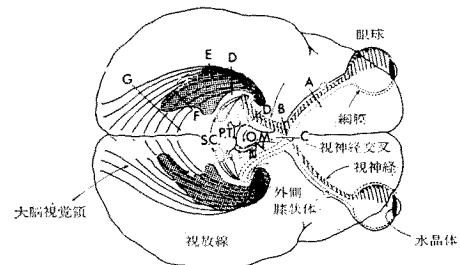


Fig. 1 人間の視覚系 (Homans, 1941)

るが、本文では特に網膜に話題を限定し、その構造と機能について概説し、ついで生体工学的な立場からの取扱い方についてできるだけ平易に解説したいと思う。

1.2 網膜のはたらき

Fig. 2 に人間の眼球の断面を示す。眼球内における網

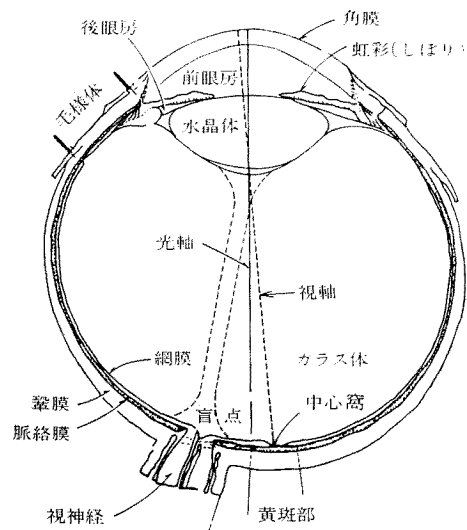


Fig. 2 眼球の構造

膜はよく写真カメラの乾板またはフィルムに対比される。たしかに網膜上には水晶体と称するレンズによって外景の実像が結ばれ、光学絞りや焦点調節さらにはフィルムの感度まで自動調節される高級カメラと考えられないでもないが実際の目はだいぶん話が違うのである。たとえば分解能はカメラと違って中心窩 (fovea, Fig. 2 参照) と呼ばれる網膜の中心部のみは高い (視力 1.0 の人は視角で 1 分が判別できる) が、中心から視角で 2.5° ずれると視力は $1/2$, 10° ずれると $1/5$ に急減してしまう。目は眼球運動により視線をたえず動かして細かい情報は中心窩でとらえようとし、一方分解能の悪い周辺視では、物の大まかなパターン、特にその中の特徴的な部分を検出するはたらきをすると共に、その部分と中心窩との距離を零にする自動制御系の一部となっている。

網膜にはまず光に感ずる視細胞があって、これに錐体 (cone, 昼間視用のもので色に感ずる) と杆体 (rod, 夜間視用で高感度、色に感じない) とがあることは衆知であるが、杆体の感度は光子 1 個にも感ずるといわれ、また目の光に対するダイナミック・レンジは 10^{10} 以上もあるのであるから驚異的な感光材料と思われるが、これは暗室内で光点をみたときの話で、写真やテレビの画像を見るときは話が全く違う。白地にかこまれた灰色視票の明るさの弁別力は 2^{6-8} 程度であって、周囲が白い程、視票の面積が小さい程弁別力はさらに低下してしまう。色に対する再現範囲や、波長の識別力はきわめて良いが、すべての色に感ずる網膜上の範囲は Fig. 3 に示すようにきわめて狭く、一方視票の面積が視角で分のオーダーになると色感度がきわめて低下し、やがて色覚を失う。

形や大きさの判別の精度は極めて良く、目は高精度の測定器として使われる位であるが、一方において直線が曲線に見えたり、同じ大きさの円が違った大きさに見えるなどの錯視現象 (illusion) がある。

このような例を挙げると枚挙にいとまがないが、要す

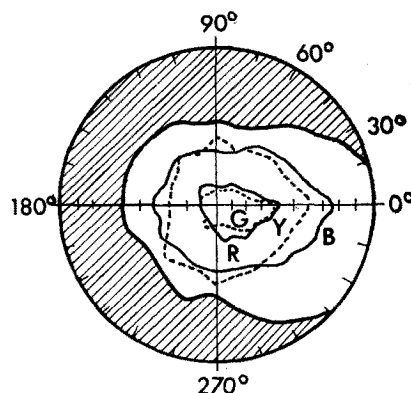


Fig. 3 網膜上の色覚の範囲
(O. S. A., The science of color, 1953 より)

るに目はカメラとはあまりに異なったものであることがわかる。

第 2 に網膜はパターン認識装置の入力装置 (観測機構) にたとえられる。衆知のようにパターン認識には一般に観測—正規化—特徴抽出—識別という一連の機構が必要とされている。この中で観測機構というのは外界の認識対象と物理的に相似な写像を行なう入力装置をいう。網膜上に結像されたパターンは少なくとも中心部においては外界と相似な写像が結ばれるが、網膜の出力側 (つまり視神経に伝えられる直前) においてはまったく相似ではない。白にかこまれた灰色視票は黒にかこまれた同一明度の灰色視票よりもはるかに黒く (対比効果)、赤に囲まれた灰色は緑色になる。明るさが急変するとしだいにそれに順応 (adaptation) するし、入力パターンの白と黒との境界部分のみは逆にそのコントラストが強調される。つまり網膜の出力側では入力の平均の明るさに鈍感に働き (順応)、明るさの変化分に対して鋭敏 (対比) である、このようなはたらき是一種の正規化作用 (normalization) と見なすことができる。

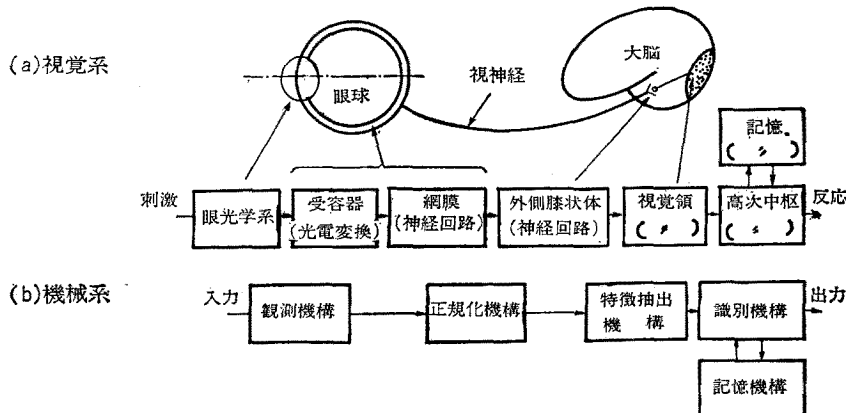


Fig. 4 視覚系 (a) と機械系 (b) の対比 (樋渡, 1968)

かえるとか鳩とかねずみのようにやや低級の動物になると網膜はさらに特徴抽出作用 (feature extraction) も行なうことが知られている。たとえばかえるの網膜の中には、視野の中心をめぐって動いて来る黒い凸体のみ反応するユニットが見出されている。これは虫を検出するためのものと考えられ “bug detector” と名付けられている。このはたらきは明らかに外景のパターンの中にある特徴部分を選別しているのであって、一種の特徴抽

出機能と考えられよう。Fig. 4 は視覚系をパターン認識装置と対比したもので、おおよそこのような関係にあるというモデルである。

2. 網膜の研究手法

前節にあげたいいくつかの例を考えただけで網膜のはたらきは単なる受光器ではないことが理解されたと思う。

事実網膜は脳の一部分が突出したものであるだけであって、単なる受光器ではなく、網膜に含まれる複雑な神経回路網によってかなりの情報処理がいとなまれているのである。Fig. 5 (a) は網膜内の神経回路を模式的に示した有名な Polyak (1957) の図⁸⁾であり、(b) は最近電子顕微鏡でしらべられた Dowling と Boycott (1966) の図⁹⁾である。これらはいずれも模式図であって実際の網膜の断面はこうわかり易くできてはいない。従来網膜のはたらきをしらべるのにその部位あるいは目的によりいくつかの研究手法がとられてきた。すなわち

(1) 物理的方法

特に視細胞に光が当たってから、何らかの化学反応を起こすまでに、物理光学的に波長選別が行なわれるのではないかということからそのメカニズムの研究が行なわれた。もう一つは視細胞がいかなる波長選別を行なうかをしらべるのに網膜からの反射光を分析する研究、特に Marks¹²⁾ (1964) が行なったような錐体1個の微少分光分析法があげられよう。

(2) 化学的方法

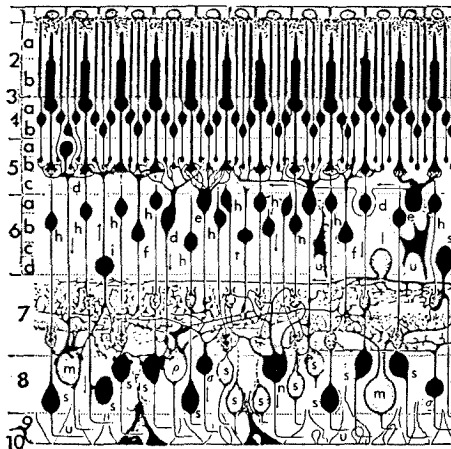
これはやはり視細胞内でいかなる物質が光化学変化を起こすか、色によって異なる視物質がいくつ存在するか、といった視物質の化学構造の決定に関する研究である。

(3) 組織解剖学的研究

網膜の標本を作って顕微鏡等により中の構造を明らかにする研究で、前に述べた Dowling ら⁹⁾ の最近の業績は見るべきものがある。

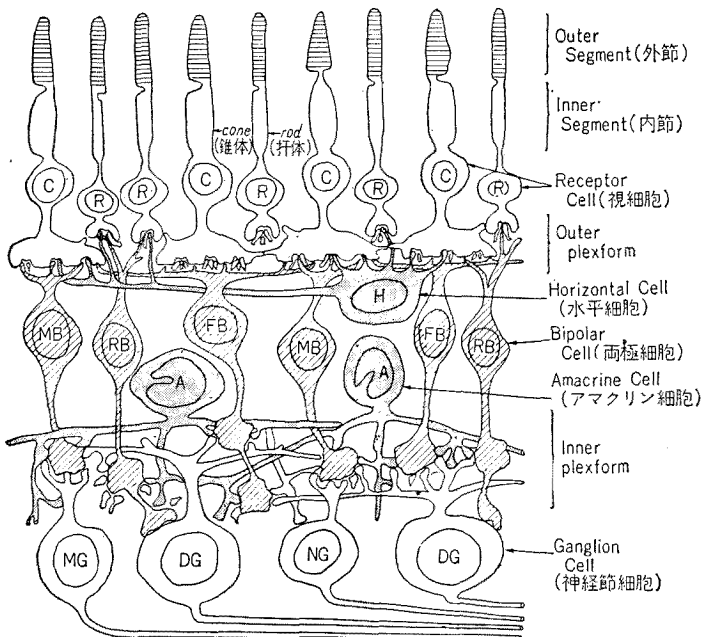
(4) 電気生理学的研究

視細胞をはじめとして網膜内の各種



1: 色素上皮層, 2: 錐体層 (細く長い方が桿体, 太く短い方が錐体), 3: 外境界膜, 4: 外顆粒層, 5: 外核層, 6: 内顆粒層, 7: 内網状層, 8: 神経節細胞層, 9: 視神経線維層, 10: 内境界膜, C: 水平細胞, u: Müller 細胞, l: アマクリン細胞, 2a—5a は視細胞層, また 5c—6d は両極細胞層に大略該当する。

(a) Polyak (1957) の模式図



(b) Dowling & Boycott (1966) の模式図 (ただし原著の図面を見易く修正してある)

Fig. 5 ひとの網膜の組織構造模式図

の細胞の内外に微小電極を挿入し、光刺激に対して生ずる電氣的活動を観測し、その処理機能を調べる方法で、鯉の1個の錐体から三色説を証明した富田教授の業績(1967)、網膜の出力側から反対色説的反応を発見したHubelら(1966)の業績は特記されよう。

(5) 心理物理学的研究*

人間の目に光刺激を与え、これに対する感覚知覚反応を求めて網膜のメカニズムを推定する方法。人間の正常時の反応がとれる点が有利であるが、反応の生ずる部位の同定ができない。色に対するStilesの2色閾法による π -メカニズムの研究がこの例である。

(6) シミュレーションによる研究

電気生理学的手法では局所的反応しか得られず、心理物理学的方法では機構が明確に与えられない。この両者の間においてシミュレーション研究は重要な意義がある。コンピュータ・シミュレーションによるソフトモデルや、電子回路などによるハードモデルの研究がある。

3. 網 膜 の 構 造⁶⁾

網膜はすでにFig. 5に示したような多層構造をなしており、各層のそれぞれの名称は同図(a)に示してあるが、この中で情報をはこぶ要素(ニューロン)は視細胞(receptor cell)、両極細胞(bipolar cell)および(視)神経節細胞(retinal ganglion cell)の三層である。視細胞の先端は外節、内節(outer-, inner-segment)からなり、外節はFig. 6に示すように積層した層枝体で占められている。視細胞は同図(a)のように両極細胞とシナプス**結合し、両極細胞の出力は神経節細胞にシナプス結合されている。以上は1:1の対応をしているのではなく、出力側細胞の数は少なくなる。以上の主経路のほかに視細胞と両極細胞の間には水平細胞(horizontal cell)が、両極細胞と神経節細胞の間にはアマクリン細胞(amacrine cell)があるが、この二つの細胞は形状が大きく、かつその性質がニューロンと本質的に異なるためグリア細胞***といわれてきた。しかしこれらの細胞は主経路の三つの細胞にかなり食い込んでシナプス(的)結合があるうえ、光に対して特異な反応をしめす(後述)

* この例として光覚閾、順応、対比、色覚、マッハ現象、網膜誘導で説明できる諸現象(錯視など)などがあるが、頁数の関係と、そのいくつかは本誌で池田氏が解説しておられるので本文では説明を省略する。

** 神経細胞(ニューロン, neuron)の出力は長い神経線維(アクソン, axon)を伝わってつぎのニューロンに中継される。この接触点をシナプス(synapse)という。

*** ニューロン網の間隙をうめる支持細胞で栄養の補給路にもなる。

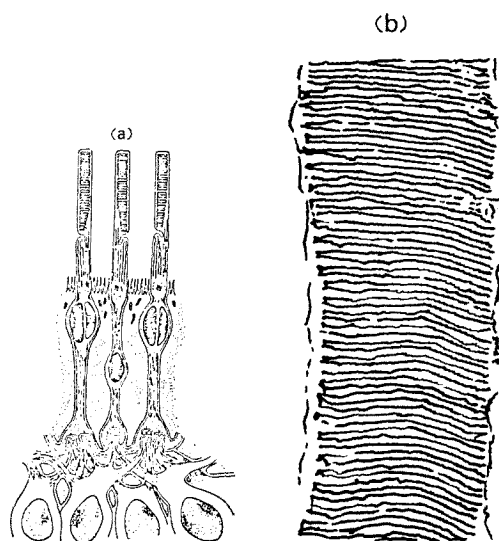


Fig. 6 (a) は視細胞の一例, guinea pig の杆体で杆体同志あるいは双極細胞との間にシナプス結合が見られる。(Sjostrand, 1961)

(b) はさるの錯体の外節部で積層した層板体で占められている。(Dowling)

ことや、組織学的観測によってもかなり情報処理に参画しているという見方がつよい。特にこの2種の細胞は、網膜内においてかなり広く横方向に広がっていることが、網膜を全体的に制御する機能があると考えられる。Dowlingらは以上五つの細胞の相互結線はFig. 7のモデルで示されるとした。

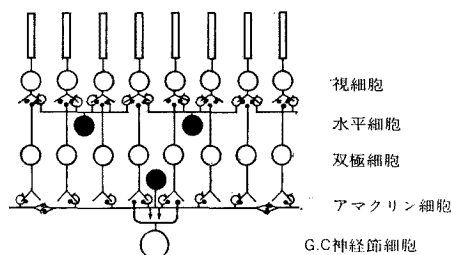


Fig. 7 網膜の5層モデル(Dowling & Boycott, 1966)

以上の話はひとを含む高等動物の場合であるが、視覚系に限らず感覚器の入力側には、外界の物理的、化学的な刺激を受けとめる受容器(細胞)が多数あって、その出力は並列に出ており、かつ各線路は途中の段階で横方向に相互結合があって、受容細胞の数とは異なった(より少ない)数の神経線維が脳につながっている。ここで重要な問題は、受容器のメカニズムと、さらに並列回路による情報処理機能はいかなるものかということであろう。

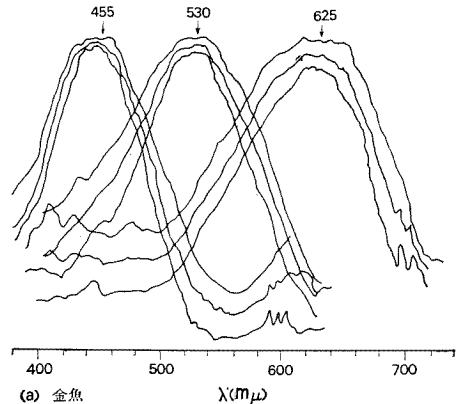
4. 網膜の機能—その1 視細胞

すでに述べたように、網膜の研究にはいくつかの方法が行なわれている。これらの方法と結果を述べるためには少なくとも一冊の著書が必要で、少ない邦書の中で中氏 (1967) は技術者に理解できる形にまとめられた⁶⁾。ここですべてを要約するには紙面と筆者の能力の点で不可能であるので、工学的な意味から興味のある問題を拾い出すことにしたい。

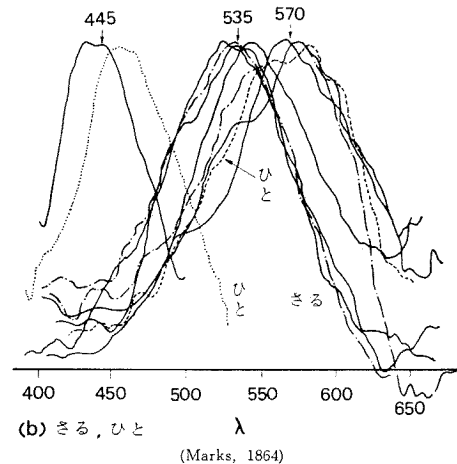
4.1 視細胞の物理学的研究

視細胞の外節には錐体 (網膜の中心部に多い) と杆体 (網膜の周辺部に多い) とがあるが、錐体の形状から光が入るとその中で干渉を起こす可能性がある。網膜に入る光の方向によって感度が著しく異なるという Stiles-Crawford 効果 (1933) の原因が長い間不明であったが、錐体は一種の誘電体導波管の作用をするというモデルが多くの人によって研究され¹⁰⁾ (O'Brien, 1946; Torald di Francia, 1949; Schroeder, 1960; Enoch, 1963; Biernson & Kinsley, 1965), Enoch は実際の網膜から光学的に導波管にみられるモードパターンを観測したことは有名である。錐体は外観上たとえば R, G, B 三種の形態上の相違は見られないことから、錐体における色選別には物理工学的な性質が一役買っているのではないかという single cone theory が問題にされた。

Campbell, Rushton (1952) および Weale (1953) ら¹¹⁾ は、人間の目に光を入れ、眼底からの反射光を再び瞳孔からとり出し、その分光分析を行なった。Rushton は色盲者の眼底反射光の分光分析から、緑色盲の中心窩からは 570 m μ に唯一つのピークをもつ特性を得、この反応をもつ感光色素を erythrolabe と名付け、赤色盲で同様のことを行ない 540 m μ にピークをもつ特性を求め chlorolabe と名付けた。しかし錐体にたとえば三色説を肯定するレスポンスを得るためには、single cone のレスポンスが得られなければならない。これには多くの研究 (例えば藤本, 花岡, 1956 あるいは Brown, Wald, 1964) があるが特記すべきは Marks (1964)¹²⁾ がコンピュータを併用した単一錐体の精密な微少分光分析を行ない、金魚の網膜から 455 \pm 15, 530 \pm 5, 625 \pm 5 m μ にほぼピークをもつ三原色説を肯定する結果を得たことである。彼らはひとやさるにも実験し、455, 535, 570 の三種の錐体の存在を明らかにした (1964)。これらの研究は後述する錐体の電気生理学的研究の結果と合わせて、高等動物の色覚は少なくとも視細胞 (網膜の中心付近) のレベルでは Young-Helmholtz の三色説 (1807) に従うことが確定的となった。この間実に 1 世紀半以上を経過している。Fig. 8 は Marks らの実測値を示す。



(a) 金魚
(Marks, W. B., doctoral dissertation, "Difference spectra of the visual pigments in single gold fish cones", Dept. of Biophysics, The Johns Hopkins Univ., 1963)



(b) さる, ひと
(Marks, 1964)

Fig. 8 微少分光分析による錐体の分光感度特性

4.2 感光色素⁶⁾

錐体や杆体内には感光色素 (visual pigment) があって、光によりこれが光化学反応を起こし、さらにこれが生理的興奮となって後方に伝えられていくわけであるが、感光色素の抽出と分析はきわめて困難な作業である。19世紀の末には動物の網膜から視紅 (visual purple) と視紫 (visual violet) が発見された。その後いろいろな色素が発見されて、発見者がそれぞれ命名しているが、脊椎動物の杆体外部に含まれるものをロドプシン (rhodopsin) といい、その吸収分光曲線には三つの山がある。ロドプシンは光によりレチナールとオプシンに分解し、さらにレチナールはビタミン A に還元される。暗黒中では再合成してもとのロドプシンに戻る。

一方魚類からはポルフィロプシン、雞からはアイオドプシンなどが発見されているが、高等動物の錐体の色素についてはあまりはっきりしていないようである。

4.3 錐体の電気生理学

錐体1個に電極を挿入し、そこから得られる電気的活動を光刺激との関係において求めることができれば錐体のはたらきを知る上に都合がよいのであるが、錐体はきわめて形が小さいことやその他の理由で錐体細胞内に挿入することは至難であった。

網膜の電気生理学で昔から行なわれたものに ERG (electroretinogram) の測定がある。これは網膜全体から得られる電位変化であって Granit は Fig. 9 のようにこれを PI, PII, PIII に分けた¹³⁾。ERG は網膜の両面に生ずるもので局部的反応ではないので、例えば富田はその部分的分析をこころみるために微少電極を網膜内に挿入し、その深さによって Fig. 10 のような変化があることを見出した。ERG の問題は未だ解決されていないが、ERG から網膜各部の機能を十分に分析することはできないと思われる。やはり各細胞内の活動電位を記録し、記録された細胞1個を染色等の方法で固定 (identification) するという面倒な作業によらねばならない。

富田 (1967) らは鯉の剝離網膜に超微少電極を挿入す

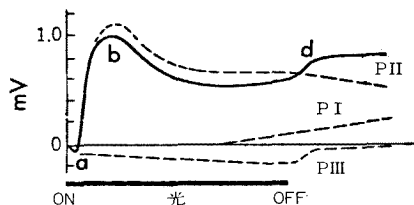


Fig. 9 ERG (実線) とその分解 (Granit, 1934)

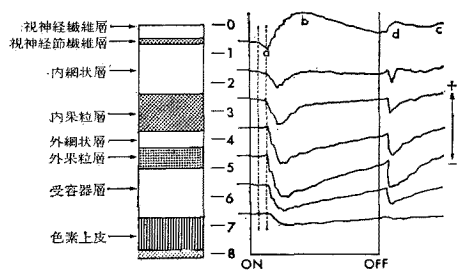


Fig. 10 網膜の各層からえられた ERG (富田, 1950)

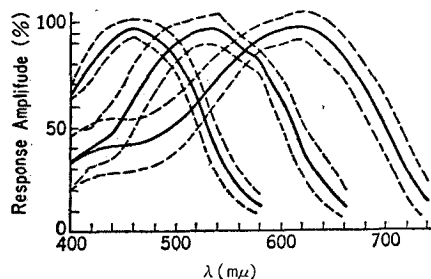


Fig. 11 生理学的方法で得られた鯉の錐体の分光特性 (富田, 1967)

ることに成功した¹⁴⁾。錐体の直径は $1\sim 2\mu$ のきわめて小さいものであるからこれに挿入する電極は 0.1μ 程度でなければならず、これを錐体に挿入するのに間かくの短い 10 KC の電流をコイルに与えその機械振動で網膜を叩き上げ法によって微少電極に挿入するという巧妙な方法ではじめて成功したものである。データを統計処理して Fig. 11 に示すような結果をえた。これによると R, G, B それぞれ 611 ± 23 , 529 ± 14 , $462\pm 15\text{ m}\mu$ に極大があることになる。この細胞の同定もなされており、錐体レベルにおける三色説肯定はほぼ確実となった¹⁵⁾。

5. 網膜の機能—その2 S 電位¹⁶⁾と受容域¹⁷⁾

はじめ Svaetichin (1953) が錐体電位を測るつもりで暗黒中の魚の網膜に 0.5μ の微少電極を挿入したところが、入力光に対応して変化する正負両極性の電位が記録された。ところがあとでこれは錐体電位ではなく、錐体よりもっと奥から発生していることがわかり、本川によって S-電位¹⁶⁾ と名付けられた。Svaetichin, MacNichol (1958) や Tomita (1965) らの研究によれば、S-電位は照射光波長に関係が深く、しかも前者2人の研究によれば $500\sim 600\text{ m}\mu$ に最大感度をもつ常に負電位 (脱分極) の視感度曲線に相当するような型 (これを L 型という) および赤に正電位、線に負電位の発生する型 (R-G 型)、黄に正電位、青に負電位の型 (Y-B 型) がある (後者の二つを C 型という)。また富田によれば鯉の網膜では C 型には R-G 型と R-Y-B 型が発見された。Fig. 12 にはここの S-電位を示す。

この3種の反応は Hering の反対色説を思わせ、しかも心理学的な方法で得られた Hurvich & Jameson (1960) の三つの基本曲線 (反対色説的立場から得たもの) に類似していることが Fig. 12 (b) を見ればわかると思う。この事実は前節の錐体における三色説肯定に反するものであるが、その後の研究によれば S-電位は水平細胞およびアクリン細胞から得られたものであることがほぼ確実となった。しかしながら双極細胞を含む網膜の中間部分の情報処理機能についてはまだわからない部分が多い。

しからば神経節 (視神経) 細胞 (以下 G. C と略す) についてはどうであろうか。微少電極を神経節細胞、視神経あるいは外側膝状体 (L. G. B) に挿入し、一方網膜上を小光点で走査し、それに対する何らかの反応を示す網膜上の部位を求めると、1個の G. C に関与する視細胞の数は多く、網膜上のある有限の範囲があることが Hartline (1938) により見出されこれを受容域¹⁷⁾ (または受容野, receptive field, 以下 r. f. と略す。) という。ここに“何らかの反応”の内訳としては、光が照射される

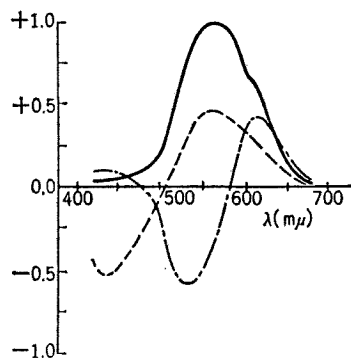
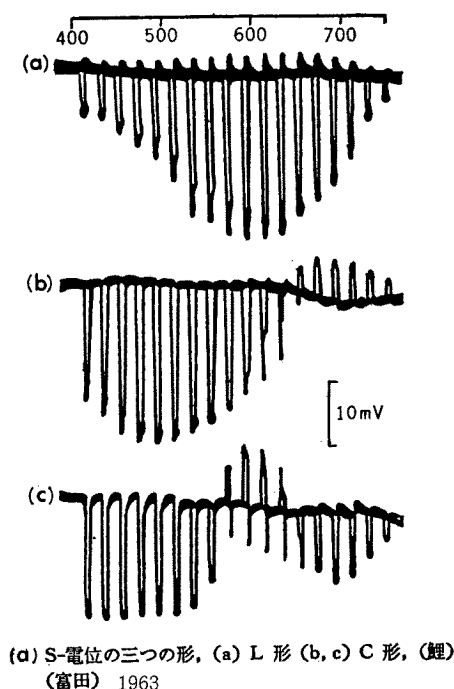


Fig. 12 S-電位と反対色説

とスパイク (活動電位のパルス) が生ずる (あるいは数が増す) 反応 (ON-反応という), 反応に光を照射すると

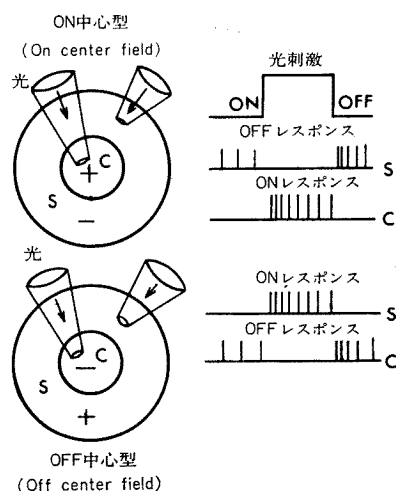


Fig. 13 2種類の網膜受容域の動作を示す

スパイクの発生が抑圧される反応 (OFF-反応という), あるいは光の照射直後と消滅直後の両方にスパイクを発生する反応 (ON-OFF 反応) がある。Kuffler (1953) はネコの網膜では r.f. はほぼ円形であるが、その中心部は ON-反応, 周辺部は OFF-反応のもの (これを ON-中心型受容域という) と, 反対に中心が OFF-反応, 周辺が ON-反応のもの (OFF-中心型受容域) の2種類あることを明らかにした, これを Fig. 13 にしめす。

このような r.f. についてつぎのような性質があることがわかった。

(1) r.f. に一様な光を与えた場合, その光の強さをしだいに減少すると r.f. の中心部が増大し, やがて周辺部は消失する。

(2) 暗所から急に光をあてると, はじめ大きかった中心部は次第に縮小する。

(3) 受容域の大きさは網膜中心部が小さく, 網膜周辺部ほど大きい。しかもすべて互いにオーバーラップして存在する。

Rodieck (1965) らによると, 円形 r.f. に白または黒の方形パターンを横切らせたときの G.C. の出力は Fig. 14 のように空間的要素と時間的要素に分解できるとし

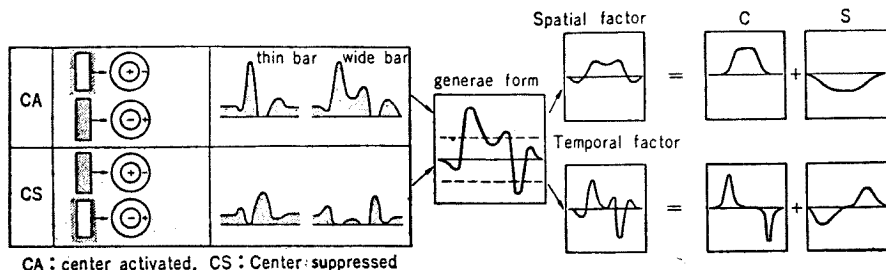


Fig. 14 網膜受容域の基本特性 (Rodieck, Stone, 1965)

た. そのほか r. f. に関する生理学的研究は非常に多い (Barlow, Lettvin, Schaffer, Wagner, Rodieck, Kozak など) が色に対する研究としては Hubel & Wiesel (1966) および De Valois *et al.* (1966) その他がある. De Valois らによれば r. f. の中心部が赤 (R) のみに対して ON-反応, 周辺部が緑のみに対して OFF-反応 (他の色に不感) のもの——これを $+R/-G$ と記すこととする. ——や, $+Y/-B$, $+G/-R$, $+B/-Y$ があり, このほかに白黒に対し2種あることをさるの L. G. B. で認めた. 一方 Hubel, Wiesel の研究では $+R/-G$, $-R/+G$, $+G/-R$, $-G/+R$ のほかに, 同心円状の構造を持たず r. f. 内のあらゆる部位で B に ON-反応, Y に OFF-反応を呈するもの——これを $+B/-Y$ と記す——, $+B/-G$, $+G/-R$ などが見出されたという. これらの事実は網膜の出力側では白-黒, R-G, Y-B といった反対色説的な信号に変換されていることを示している. 入力側で三色説, 出力側で反対色説であることはちょうど Judd らの段階説 (stage theory) に酷似している. ただ三色説から反対色説への変換は S-電位を含めいかなるメカニズムによるかはまだわかっておらず今後の魅力ある研究問題と言えよう.

6. 網膜の生体工学^{18,19)}

網膜の機能を研究する手段としてシミュレーションによる方法の意義の一つは, 心理物理学的方法によってかなりのことがわかるが, それが網膜の構造や生理機能と直接的に結びつかないまだるっこさを解消することと, 一方微小電極法を主体とする電気生理学が, きわめて局所的にしか現象を把握することができず, 人間の視聴機能という全体的把握との間をカバーすることにより, 要するに心理学と生理学との間の絶望的なギャップを埋める役割にある. もう一つのより重要な役割はバイオニクスの立場で, 生体現象の工学的応用 (例えば図形認識装置の開発) にあることはいままでもない.

網膜機能の研究におけるシミュレーション手法の意義が理解できる例として, 受容域のモデルがいくつかの心理物理現象, 図形視の説明に有力であることを示しておく.

6.1 網膜受容域で説明できる心理現象

(1) 古典法則: 光の強さを I , 照射面積を S とすると $IS^n = (\text{一定})$ という法則がある. S が視角で数10分までは $n=1$ (Ricco の法則), S がこれ以上になると $n=1/2$ (Piper の法則) である. 受容域 (ON中心型) の中心部以内では容易に $IS = (\text{一定})$ と考えられよう.

(2) 視力に関する諸性質: 視力を決定するのは r. f. の中心部の大きさであるが, 暗くなると視力が低下する

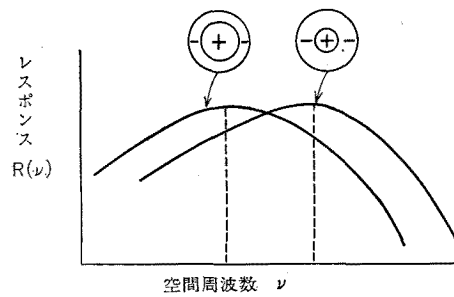


Fig. 15 視覚の空間周波数特性と受容域との関係を示すモデル

のは r. f. の中心部の直径が大きくなることに相当する.

(3) 視覚の空間周波数特性: これは空間周波数が低くなるとレスポンスが低下することは衆知であるが, r. f. の周辺部の抑制のはたらきによる (Fig. 15 参照).

(4) マッハ効果と明るさの対比: (3) と同様に説明できる.

(5) Bartley 効果, Broca-Sulzer 効果あるいは視覚の時間周波数特性: くりかえし点滅する光を与えると 10~20 c/s のあたりの点滅光が非常に明るく見えたり (Bartley 効果), 暗黒から急に光をあてると次第に目の明るさの印象は上昇し, 50~100 ms で最大になり, やがて再び低下する (Broca-Sulzer 効果) といった一連の時間特性については, 光刺激が与えられると r. f. の中心部の興奮がまず成長し, ついで周囲の抑制効果が徐々に成長することで説明できる.

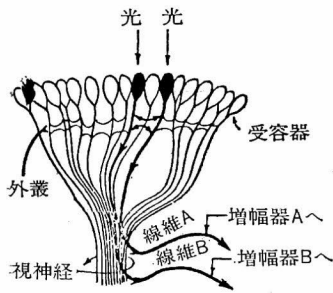
このほか図形残効, 錯視, 色対比などの心理現象についても同様に受容域との関連で説明可能である.

6.2 受容域のモデル

高等動物の r. f. のモデルを考える前に, 基本となる神経回路は“かぶとがに” (Limulus) にみられる側抑制回路である. これは Fig. 16 (a) のようにかぶとがにの各個眼の出力相互間に横方向に結合された回路があり, これが互に相手の興奮を抑制するような結合になっており, (b) のような2種類の空間回路の何れかを形成している. この回路ですでにマッハ現象やある種の錯視が説明できる¹⁸⁾.

高等動物の r. f. (ON-中心形) を考える¹⁹⁾のに, その中心部分の視細胞の出力は興奮性で出力細胞に結合し, 周囲の視細胞の出力は抑制的に結合していると考えればよい. ここに興奮性の結合時定数は抑制性のそれに比べて短くと仮定するのである.

Fig. 17 は網膜の受容域を3層のニューロン回路で模擬したものである. 各素子に適当な伝達関数を仮定すればこれらの回路は計算でき, その特性を心理データに近づけることができる. たとえば順方向抑制型の ON-中



(a)
(Ratliff, Hartline, 1956)

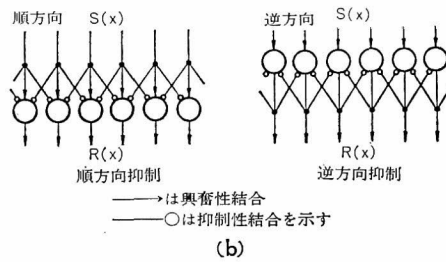
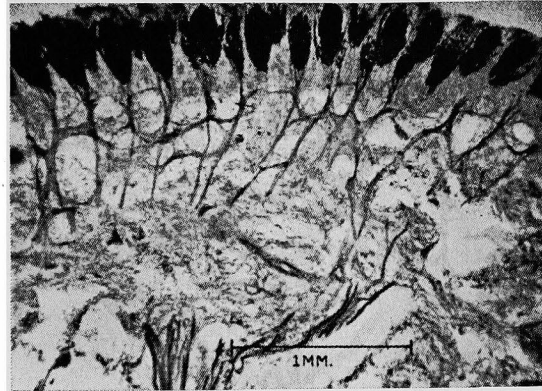


Fig. 16 “かぶとがに” の側抑制回路

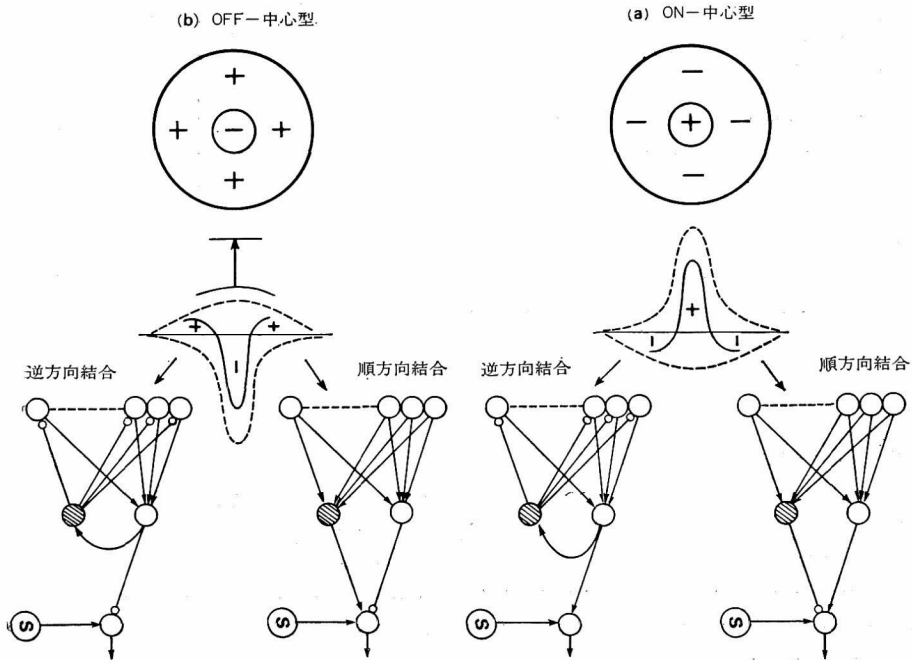


Fig. 17 網膜受容域の3層モデル (→は興奮性結合, —○は抑制性結合),
Ⓢはノイズ源 (樋渡, 1968)

心型受容域の場合，入力（視）細胞を時定数 θ の一時おくれの素子とし，中間細胞は興奮性は時間おくれが 0 で，抑制性の方は時間おくれを T として，入力刺激として空間的には矩形波，時間的にはステップ状のものを加えたときの出力特性は Fig. 18 のようになり，時空間的過渡現象（いわゆる Mach 現象と Broca-Sulzer 現象）の変化がわかる．

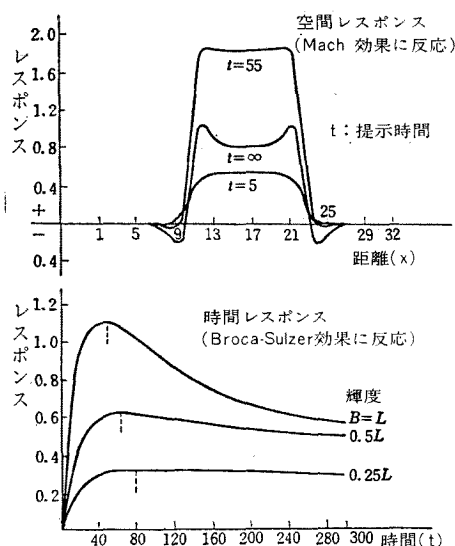


Fig. 18 時空間ステップ入力に対する Fig. 17 (a) のモデルの応答 (安田, 樋渡 1968)

さらに受容域モデルによっていくつかの知覚心理現象の説明ができることを示そう．いま網膜の空間的出力 $o(x, y)$ を入力 $i(x, y)$ に対し

$$o(x, y) = \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} w(\xi - x, \eta - y) i(\xi, \eta) d\xi d\eta \quad (1)$$

とする．ここに w として ON-中心型受容域の特性，例えば

$$w(x, y) = \frac{K_1}{2\pi\sigma_1} e^{-\frac{x^2+y^2}{2\sigma_1^2}} + \frac{K_2}{2\pi\sigma_2} e^{-\frac{x^2+y^2}{2\sigma_2^2}} \quad (2)$$

を与えると，入力図形に対し Fig. 19 のような図形のまわりに生ずる誘導の場が計算され，このパターンによって Müller-Lyer や Poggendorff などの錯視の説明ができる (森田, 藤井, 1966)．

また Fig. 17 に示した 3 層モデルのうち順方向抑制の ON-中心型において，Fig. 20 のような特性を各素子に与え，一方入力刺激として

$$A(x, t) = \delta(x) \cdot \delta(t+T), \quad B(x, t) = \delta(x-S) \cdot \delta(t) \quad (3)$$

のような 2 点 A, B を空間間隔 S ，時間間隔 T で与えたとその出力 $y(x, t)$ は

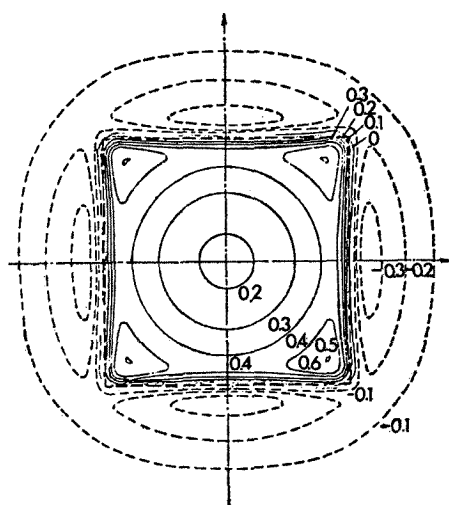


Fig. 19 ON-中心型受容域をもった相互抑制回路による正方形図形に対する反応 (藤井, 森田 1967)

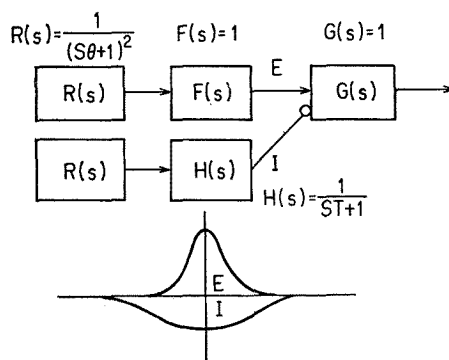


Fig. 20 網膜の 3 層モデル (安田 1968)

$$y(x, t) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}} \cdot \frac{t+T}{\theta} e^{-\frac{t+T}{\theta}} + \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{(x-S)^2}{2\sigma^2}} \cdot \frac{t}{\theta^2} e^{-\frac{t}{\theta}} \quad (4)$$

となる ((2), (4) における σ は受容域の空間結合をガウス曲線としその標準偏差である). (4) の特性を実際にしらべると仮現運動 (apparent movement) に似た現象が表われることがわかる (安田, 1968)．

以上は線形モデルであるが，神経系は一般に非線形であるのでたとえば網膜の特性 $z(x, t)$ (簡単のため空間的に一次元の場合を考える) を

$$\left. \begin{aligned} z(x, t) &= \Phi[y(x, t)] \\ y(x, t) &= \int_0^t \left\{ \int_{-\infty}^{\infty} W(x-x', y-y') \cdot v(x', t') dx' \right\} dt' \end{aligned} \right\} \quad (5)$$

ただし $v(x, t)$ は入力で

$$\phi[y] = \begin{cases} y - \theta & (y \geq \theta) \\ 0 & (y < \theta) \end{cases}$$

$$W(x, t) = \begin{cases} W(x, t) & (t \geq 0) \\ 0 & (t < 0) \end{cases}$$

とする。いま網膜の伝達関数 $W^*(x, s)$ を

$$\left. \begin{aligned} W^*(x, s) &= R^*(x, s) * S^*(x, s) \\ R^*(x, s) &= \delta(x)/(s\theta + 1) \\ S^*(x, s) &= F^*(x, s) - H^*(x, s) \end{aligned} \right\} \quad (6)$$

とする。ここに R^* は視細胞層の、 S^* は中間層の伝達関数で、 F^* は興奮性、 H^* は抑制性の回路の伝達関数である。安田ら (1970) は受容域の生理的応答と照し合わせると、 F^* 、 H^* の特性は

$$\left. \begin{aligned} F^*(x, s) &= \frac{1}{2V} \cdot \frac{1}{sD+1} e^{-\frac{|x|}{V} - s \cdot a|x|} \\ H^*(x, s) &= \frac{1}{2W} \cdot \frac{1}{sT+1} e^{-\frac{|x|}{W} - s \cdot b|x|} \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

で与えるのがよいとし、(7) を空間変数 x に関する部分としからざる部分に分離し、網膜全体のモデルを Fig. 21 のように描くと、網膜の方程式は

$$\begin{aligned} & \frac{\partial^2 f^+}{\partial x^2} - a^2 \frac{\partial^2 f^+}{\partial t^2} - 2 \frac{a}{V} \cdot \frac{\partial f^+}{\partial t} - \frac{1}{V^2} f^+ \\ &= -\frac{1}{V^2} g^+ - \frac{a}{V} \cdot \frac{\partial g^+}{\partial t} \\ & \theta D \frac{\partial^2 g^+}{\partial t^2} + (\theta + D) \frac{\partial g^+}{\partial t} + g^+ = v \end{aligned} \quad (8)$$

で表わされる。この関係は f^- 、 g^- に対してもまったく同様 (ただし $a \rightarrow b$ 、 $V \rightarrow W$ 、 $D \rightarrow T$ とすればよい) に成立つ。この方程式はかなり生理・心理両面の現象を説明するのに有望である。

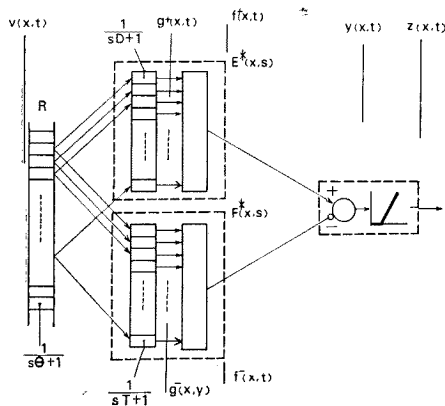


Fig. 21 網膜モデル (安田 1970)

以上述べたモデルのハードウェア化の研究もあり、発表されているが、頁数の関係で省略する。

6.3 網膜モデルと特徴抽出²⁰⁾

網膜が一種の特徴抽出回路であるのはさるやひとよりも比較的低級の動物の方に著しく、高等動物ではむしろ大脳視覚領の方に移行している。かえるや鳥類では大脳の発達がないため、網膜レベルですでにいくつかの図形の特徴抽出作用がある。かえるには“bug detector”があることはすでに述べたが、鳩などでも線分や方向の検知器がある。

かえるの目のモデルについては、RCA の Herscher, Kelley らの7層モデル、MIT の Sutro のテレビカメラとシフトレジスタを用いたモデルなどがあってよく知られているし、ハトの網膜モデルには Runge らの電子回路モデルがある。これらの紹介は紙数の関係でここには述べないが、他の論文²⁰⁾を参照されたい。

7. あとがき

高等動物の網膜の生理作用と、そのシミュレーションによる研究を二三の例を引いて解説した。生体内の神経回路による情報処理のメカニズムは、単に神経生理学のみでは解明しにくい。ちょうど物理学における理論物理学に相当するのがこの場合シミュレーション研究であり、応用物理あるいは電子工学者の役割である。一方 bionics という工学応用の立場から生体は無限の興味ある問題が内蔵しておりその研究はわが国でもその緒についたところである。本文がこの方面に心ざす若手研究者に少しでも益するところがあれば幸いである。なお頁数の制限から重要な問題をだいぶん省略してしまった。これは別の機会にゆづらざるを得ない。

文 献

- 1) 槇渡：電学誌，87-7，946；87-8，(1967) 947.
- 2) あたらしい明視論，照明学会 (1966).
- 3) 槇渡：視覚とテレビジョン (放送出版協会，1968).
- 4) 槇渡：テレビジョン，23，10 (1969) 755.
- 5) 例えばつぎの著書が教科書として参考になろう
S. S. Stevens: *Handbook of experimental psychology*, John Wiley (1951).
C. H. Graham (ed.): *Vision and visual perception*, John Wiley (1965).
S. H. Bartley: *Principle of perception*, Harper & Brothers (1958).
W. Metzger: *Gesetze des Sehens*, Verlag von Waldemar Krauer (1953) (盛永沢：視覚の法則，岩波，1968；大智，金沢訳：1962，白揚社).
芋阪編：感覚 (講座心理学 3) (1969)；大山編：知覚 (講座心理学 4) (1970) 東大出版。
和田，大山，今井編：感覚，知覚心理学ハンドブック，誠信書房 (1969).
- 6) 生理学の本は数が多いので、ここには特に網膜を勉強するのに適した邦書を 2, 3 かかげる。
本川：大脳生理学，中山書店。

- 富田：視覚の網膜機序，生理物理学講座 10 (1964) 吉岡書店。
 中：光受容，情報科学講座 B・6・1，感覚情報 I (1967)。
 田崎：視覚における情報処理，同上 B・8・2，中枢神経系制御 II (1968) 何れも共立出版。
- 7) バイオニクス入門書としては
 辻，杉江：バイオニクス，工業技術ライブラリー 16 (1969) 日刊工業新聞社。
 南雲：バイオニクス，情報科学講座 B・9・1，共立出版 (1966)。
 樋渡：生体情報工学 (未刊，1971 予定) コロナ社。
 L. D. Harmon, E. R. Lewis: *Neural modeling*, *Physiol. Rev.* **46**, 3 (1966) 513.
- 8) S. Polyak: *The vertebrate visual system*, Univ. of Chicago Press (1957).
- 9) J. E. Dowling, B. B. Boycott: *Proc. Roy. Soc. Biol.*, **B166** (1966) 80.
- 10) A. C. Schroeder: *JOSA*, **56** (1960) 945; J. M. Enoch: *JOSA*, **53** (1963) 71; G. Biernson, D. J. Kinsley: *IEEE, Trans.* **MTT-13** (1965) 345. など。
- 11) W. A. H. Rushton: *J. Physiol.*, **168** (1963) 345; **176** (1965) 24, R. A. Weale: *J. Physiol.* **119** (1953) 30.
- 12) W. B. Marks ほか: *Science*, **143** (1964) 1181; W. B. Marks: *J. Physiol.*, **178** (1965) 14.
- 13) R. Granit: *J. Physiol.* **77** (1933) 207 あるいは R. Granit: *Receptors and sensory perception*, Yale Univ. Press (1955).
- 14) T. Tomita *et al.*: *Vision Res.* **7** (1967) 519. および T. Tomita: *Proc. IEEE*, **56**, 6 (1968) 1015.
- 15) 色覚のメカニズムの研究を要領よくまとめたものにつぎのものがある，
 秋田：色覚と色覚理論，講座心理学 3，感覚，19～82 (1969) 東大出版。
 E. F. Mac Nichol: *Vision Res.* **4** (1964) 119.
 E. F. Mac Nichol: *Proc. Nat. Acad. Scie.* **55**, 6 (1966) 1331.
 御手洗：テレビジョン，**23**, 10 (1969) 765.
- 16) S-電位に関する文献として
 G. Svaetichin: *Actaphysiol. Scand.* **29** Suppl. 106 (1953) 565; T. Tomita: *Jap. J. Physiol.* **7** (1957) 80; G. Svaetichin & E. F. Mac Nichol: *Ann. N. Y. Acad. Scie.* **74** (1958) 385; T. Tomita: *JOSA*, **53** (1963) 49; 渡辺：生体の科学，**15** (1964) 234 ほか多数。
- 17) 網膜受容域の文献は数が多いが，二三拾ってみると
 H. K. Hartline: *J. Physiol.* **121** (1938) 400;
 S. W. Kuffler: *J. Neurophysiol.* **16** (1953) 37;
 H. G. Wagner, *et al.*: *Gen. Physiol.* **43** (1960) 6;
 J. O. S. A. **53** (1963) 66; D. H. Hubel: *J. Physiol.* **150** (1960) 91; D. H. Hubel, *et al.*: *J. Physiol.* **154** (1960) 572; R. W. Rodieck & J. Stone: *J. Neurophysiol.* **28** (1965) 833; R. W. Rodieck: *Vis. Res.* **5** (1965) 583; de Valois, *et al.*: *JOSA*, **56** (1966) 966; V. D. Glezer: *Vis. Res.* **5** (1965) 497 等々。
- 18) 樋渡：心理学評論 **11**, 1 (1968) 68.
 K. Kirschfeld, W. Reichardt: *Kybernetik*, **2** (1964) 43.
 D. Varju: *Kybernetik*, **1** (1962) 200.
 山下，岡本：電通誌，51-C (1968) 203.
 舟久保：情報の科学 I，ラテイス (1967) 63.
- 19) 網膜受容域モデルの文献も多いが，二三拾ってみると
 安田，樋渡：医用電子と生体工学，**6**, 1 (1968) 53.
 藤井，松岡，森田：医用電子と生体工学，**5** (1967) 117.
 樋渡，長田：医用電子と生体工学，**5** (1967) 376.
 森田，藤井：電通誌，**49** (1966) 1857.
 安田，樋渡：ME 全大，165 (1968).
 安田，樋渡：電通誌，**53-C** (1970) 823.
 福島，山口，安田，長田：電通学会インフォメーション研究会資料，11月 (1970) およびテレビ学会視覚研究委資料，9月 (1970).
 W. V. Seelen: *Kybernetik*, VII 2 および 3 (1970) I: 43, II: 89.
- 20) 福島：医用電子と生体工学，**2**, 3 (1969) 136 およびテレビジョン，**22** (1968) 866.
 M. B. Herscher, T. P. Kelley: *IEEE Trans.* **MIL-7** (1963) 98.
 L. L. Sutro: *Cybernetic problems in bionics—Bionics symp. 1966* (1968) 811.
 R. G. Runge, *et al.*: *IEEE Trans.* **BME-15** (1968) 138.