

氏 名	まさ き しげ き 正 木 茂 樹
授 与 学 位	工 学 博 士
学位授与年月日	昭和 55 年 3 月 25 日
学位授与の根拠法規	学位規則第 5 条第 1 項
研究科，専攻の名称	東北大学大学院工学研究科 (博士課程) 情報工学専攻
学 位 論 文 題 目	網膜神経細胞の視覚情報処理機構に関する研究
指 導 教 官	東北大学教授 佐藤利三郎
論 文 審 査 委 員	東北大学教授 佐藤利三郎 東北大学教授 松尾 正之 東北大学教授 木村 正行 東北大学助教授 長沢 庸二

論 文 内 容 要 旨

第 1 章 緒 論

生体の視覚系では、パターン認識，色覚，感度調節をはじめ非常に優れた機能を数多く有しており，高度の情報処理が行なわれている。このような優れた生体機能を解明することは，生理学的には生体のメカニズムを明らかにし理解するのに役立つだけでなく，工学的にはこの優れた性質を応用することによって既存の技術を超えるような情報処理装置等の開発に示唆を与えてくれるものと考えられる。この意味において，生体の視覚系における情報処理機構を明らかにすることは生理学のみならず工学的分野でも重要な課題であり，近年両分野を含めた多方面の相互密接な協力のもとに研究が進められつつある。

生体の視覚系は網膜や大脳視覚領に見られるように非常に多くの神経細胞が結合した神経回路網により構成されており，この神経回路網の中の神経細胞一つ一つが互いに影響し合って複雑な情報処理を行なっている。視覚系の高度の情報処理機能を解明するためには，まず網膜神経回路網の情報処理機能を明らかにする必要がある。これまで，網膜における情報処理に関する研究は生理学や心理学の分野を中心に行なわれてきたが，それらの結果は現象的あるいは定性的なものが多い。

本研究では，網膜の情報処理機能を解明するための端緒として，網膜の水平細胞を対象としてその応答をシステム論的に取り扱い，さらにモデル化を行なうことによって，水平細胞の主要な

機能の一つである受容野における加算特性を定量的総合的に解明することを目的としている。従来、水平細胞の受容野は線形加算特性あるいは非線形加算特性を示すことが明らかにされているが、これらの結果はある限られた条件のもとでしか行なわれておらず、不明な点が多くまた必ずしも定量的に示されていない。

第2章 水平細胞の受容野の加算特性に関する実験方法およびデータ処理方法

水平細胞は多数の視細胞とシナプス結合あるいは他の水平細胞と電氣的に結合して神経回路網を構成している。この水平細胞を含む神経回路網の情報処理機能を知ることは、視覚系全体を把握するうえで非常に重要である。本研究ではこの点を考慮して、網膜水平細胞を含む神経回路網をブラックボックス的に取り扱い、その入力と出力の関係から水平細胞の受容野における加算特性を定量的に明らかにしようとしている。そのために鯉の網膜を用いた生物実験を行ない、L型水平細胞およびR/G型水平細胞の受容野の空間的に異なる領域あるいは同一領域に、二つの静的または動的な単色刺激光を照射して、それらに対する応答の加算特性を調べる。

本章では、鯉の網膜を用いて水平細胞の受容野における加算特性に関する実験を行なうに際し、標本の作製方法、光刺激方法、刺激光強度信号や水平細胞の応答の記録方法、実験の手順およびデータの処理方法について述べている。

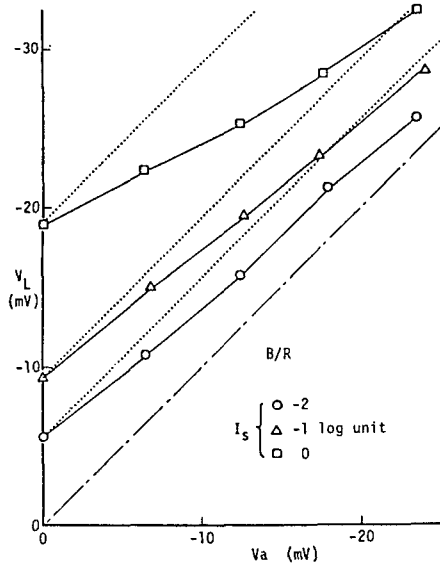
第3章 水平細胞の受容野における静特性

本章では、スポットあるいは円環の刺激パターンを用いてL型水平細胞およびR/G型水平細胞の受容野の中心部と周辺部（または中心部）に二つの異なる刺激光を照射して、それぞれの刺激に対する応答の加算特性を調べている。その結果、L型およびR/G型水平細胞は、二つの刺激光が同時に照射されたときの応答がそれぞれ単独に照射されたときの応答の和にならず、非線形加算特性を示すことを明らかにしている。

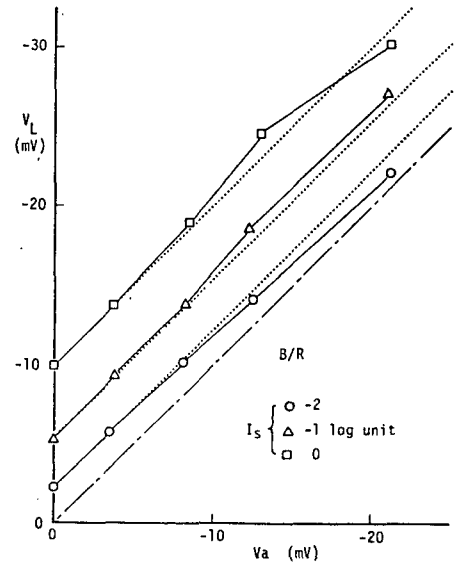
L型水平細胞は非線形加算特性の違いからType I またはType II L型水平細胞に分類される（図1）。Type I L型水平細胞は赤、緑、青の全ての刺激光の色の組み合わせにおいて、同時照射に対する応答は線形和よりも減少するような非線形加算特性を示し、一方、Type II L型水平細胞はスポット光と円環光が共に赤色光のときにはType Iと同様に線形和より小さくなるが、その他の刺激光の色の組み合わせでは線形和よりも部分的に増大する特性を示す。また、L型水平細胞の受容野における非線形加算特性は、刺激光の強度が強い場合、赤と赤の刺激光の組み合わせ、刺激光の照射面積が大きい場合および重畳刺激に対して強く現われる。

R/G型水平細胞はL型水平細胞と異なり、赤色スポット光と緑色円環光を用いた場合、赤色スポット光に対する脱分極応答が見かけ上増大した形で非線形加算される。また、R/G型水平細胞の受容野における非線形加算特性は、赤と緑の刺激光の組み合わせ、刺激光の強度が強い場合および重畳刺激に対して一層強く現われる。

これらの結果は、L型およびR/G型水平細胞の受容野の加算特性が刺激光の色や強度、照射位置や面積によって大きく異なることを意味している。このようなL型またはR/G型水平細胞



(a) Type I



(b) Type II

図1. L型水平細胞の非線形加算特性 (B/R刺激条件の場合)

の非線形加算特性はそれぞれ視覚における感度調節または色覚の機能に大きく貢献しているものと考えられる。

第4章 水平細胞の受容野における動特性

本章では、L型水平細胞およびR/G型水平細胞の受容野の中心部と周辺部（または中心部）にそれぞれ独立な二つの白色雑音状刺激光を照射し、Wienerの非線形システム理論を適用して動的応答特性を調べている。

その結果、L型水平細胞の受容野では赤と赤の刺激光の組み合わせおよび刺激光が重畳された場合に動的応答の非線形性が増大し、この非線形性においては2次のcross-kernelの寄与が大きいかを明らかにしている。また、重畳刺激に対しては1次のWiener核の振幅が減少し、さらに刺激光の強度を変化させた場合、1次のWiener核 h_{1s} と h_{1a} の振幅の変化は一方が大きくなると他方が減少するような逆特性をもつことを示している。

一方、R/G型水平細胞の受容野の動特性においてはL型水平細胞に比べて非線形性およびcross-kernelの寄与が一層大きく、さらにL型水平細胞の場合と異なり、重畳刺激に対して1次のWiener核の応答振幅が増大し、また刺激光の強度を大きくすると h_{1s} と h_{1a} の振幅は共に増大することを明らかにしている。

受容野の動特性を解析した結果、上に述べたようにL型水平細胞とR/G型水平細胞では大きく性質を異にする。これらの違いは、L型およびR/G型水平細胞の神経回路網において結合の仕方や回路網の複雑さ等によって起こるものと考えられ、本質的に異なる視覚機能に関係してい

るためと推測される。実際、L型水平細胞では二つの異なる動的刺激を行なうと、明暗に対する動作領域を拡大するような動的応答特性を示す。これに対して、R/G型水平細胞では赤色光と緑色光を照射すると、それぞれに対する応答が互いに他を増大させるような動的応答特性を示し、人間が日常経験する心理現象の一つである色覚の対比効果に深い関係があることを示唆している。

第5章 水平細胞の受容野のモデル

3章で示した実験結果によれば、鯉の網膜のL型水平細胞およびR/G型水平細胞の受容野においてスポット光と円環光（あるいはスポット光）を同時に照射したとき、L型およびR/G型水平細胞の応答はそれぞれの刺激光が単独に照射されたときの応答の和にならず、非線形加算に基づく応答を示すことが明らかとなった。本章では、3章で示した実験結果に基づいて非線形加算特性を示すL型水平細胞およびR/G型水平細胞の受容野のモデルを構成し、従来明らかにされている研究結果をもとに受容野の非線形加算特性のメカニズムを機能的に考察する。

ここでは、スポット光に対する応答の変化率 R_s を定義し、これをL型およびR/G型水平細胞の加算特性に関する実験結果に適用して受容野のモデルを導出する。得られたモデルは次のようになる。

L型水平細胞では、スポット光と円環光を用いた実験の場合

$$V_L = V_s + V_a + K V_s V_a \quad (K > 0) \quad (1)$$

R/G型水平細胞では、赤色スポット光と緑色円環光を用いた実験の場合

$$V_{R/G} = V_s + V_a + k_1 V_s V_a \quad (0 \geq V_a \geq V_{a0}, k_1 < 0) \quad (2)$$

$$V_{R/G} = C V_s + V_a + k_2 V_s V_a \quad (V_{a0} \geq V_a, k_2 > 0)$$

となる。ここに、 V_s 、 V_a はそれぞれスポット光あるいは円環光に対する応答、 V_L 、 $V_{R/G}$ はスポット光と円環光を同時に照射したときのそれぞれL型水平細胞あるいはR/G型水平細胞の応答を示し、また、 K 、 k_1 、 k_2 、 C 、 V_{a0} は定数である。式(1)、(2)からわかるように、単色光刺激に対する水平細胞の応答はスポット光に対する応答と円環光に対する応答の線形和に、両者の積の形で与えられる相互作用の項が加わった非線形加算特性によって表わされる。従って、L型およびR/G型水平細胞の受容野における相互作用が非線形加算特性に重要な寄与をしていることが推測される。

受容野の中心部と周辺部に刺激光が照射された場合についてL型水平細胞とR/G型水平細胞の非線形加算モデルによる計算結果の例を図2に示す。これから、水平細胞の応答 V_L 、 $V_{R/G}$ の測定値（○、△、□、▽）と非線形加算モデルによる計算値（実線）が、線形和（点線）に比べてよく一致しているのがわかる。

また、式(1)、(2)からスポット光と円環光の強度が変化したときのL型およびR/G型水平細胞の受容野のモデルを導出し、これが4章で示した動的刺激光の強度が変化したときのL型およびR/G型水平細胞の1次のWiener核の変化と定性的に一致することを示している。

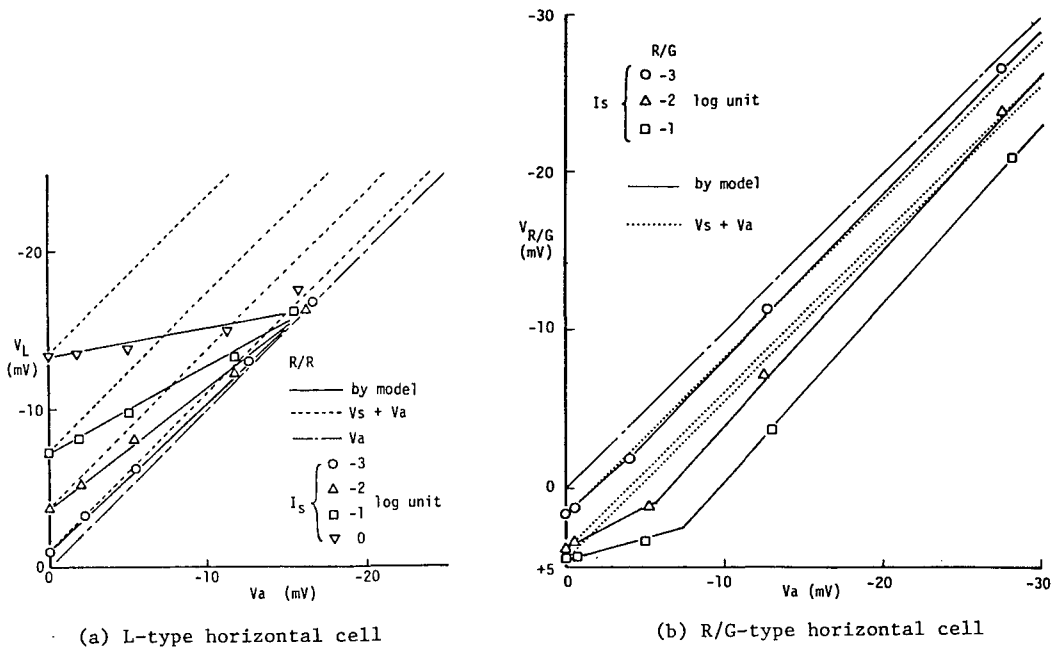


図 2. 非線形加算モデルによる水平細胞の応答の計算例

さらに、種々の刺激条件について水平細胞の非線形加算特性の度合を明らかにし、このような非線形加算特性のメカニズムを生理学的事実をもとに推察している。

第 6 章 結 論

この章では、本研究で明らかになった結果を総括して述べている。

審査結果の要旨

生体の有する優れた情報処理機能の一つに視覚系情報処理機能がある。視覚系は、網膜や大脳視覚領に見られるように、非常に複雑な構成となっており、その情報処理機構を明らかにすることは、生理学的分野のみならず、工学的分野からも重要な課題となっている。網膜における情報処理機能については、生理学的あるいは心理学的分野を中心として研究が行われて来たが、それらは現象論的あるいは定性的なものが多い。著者はこの点に鑑み、網膜の情報処理機能を総合的かつ定量的に解明するため、網膜の水平細胞を対象として、システム論の観点から研究を行った。本論文はそれらの成果をまとめたもので、全文6章より成る。

第1章は緒論である。第2章では、本研究で用いた、鯉の網膜の水平細胞の受容野に関する実験手法について詳述している。網膜の刺激には、自然日光に近いキセノンランプを使用し、単色光刺激を行う場合は、干渉フィルタを用いて希望する波長光を抽出している。光刺激の強度、単色光の組合せ等を実現するため、2チャンネルの光源を用い、種々な刺激パターンが構成できるよう配慮されている。

第3章では、水平細胞のうち、L型及びR/G型水平細胞の受容野の、静的光応答特性について述べている。L型及びR/G型水平細胞では、二つの光刺激が同時に加えられたときの応答が、それぞれ単独に加えられたときの応答の線形和にならず、非線形加算特性を示すことを実験的に明らかにしている。この非線形加算特性は、視覚における感度調節及び色覚機能に大きく貢献していると考えられる。

第4章では、L型及びR/G型水平細胞の動的応答特性について述べている。動的な応答特性を求めるのに、ここでは二つの独立なランダム雑音で変調した単色刺激光を、それぞれの細胞の受容野に指定したパターンで照射し、動的応答の加算特性を実験的に求めている。さらに、この加算特性の非線形性に対し、ウィナーの非線形理論を用いて検討を加えている。

第5章では、前章までの結果より、L型及びR/G型水平細胞の受容野の数学的モデルを提案している。このモデルにより、従来得られている生理学的あるいは形態学的な、光刺激パターンに対する非線形加算特性の結果をも、説明できることを述べている。

第6章は結論である。

以上要するに、本論文は鯉の網膜の水平細胞を対象とし、光刺激を用いて、刺激パターン、強度及び光波長をそれぞれ変化させ、受容野の加算特性を明らかにし、それらを考慮した受容野の数学的モデルを提案したもので、生体情報工学に寄与するところが少なくない。

よって、本論文は工学博士の学位論文として合格と認める。