

(3)

脊椎動物網膜の視覚センサ機能と構造

(その時空間・色覚過程)

(豊橋技術科学大学) 白井支朗・猿山秀一

(名古屋大学) 御手洗玄洋・榊原 学・八本哲也

1. はじめに

視覚は生体にとって重要な感覚の1つである。ロボットにもこうした高度な視覚機能を組み込む試みがイメージセンサの開発に伴って各方面で進められている。しかし、最新の半導体カラーTVカメラも原理的にみればカラスチール写真をフレームごとに写しているにすぎない。すなわち光学像を色・光電変換した三原色信号として正確にとらえ、貯え、あるいは伝送するものであり、特徴抽出のための前処理や論理処理などはすべて高次レベルの処理系でなされる。さらにセンサ感度設定や外部光環境の変化に伴う光量調節、色温度補正など、わずらわしさが伴う。

一方、脊椎動物の視覚系では網膜にこうした光順応や前処理機構が存在する。とくに外網状層を形成する視細胞、水平細胞および双極細胞は、光受容から色覚処理を含め非常に高級なイメージセンサとみることができる。もちろん、視覚生理・心理学で見出された成果を工学的に解釈した順応^{1),2)}、時空間^{3),4)}モデルなども提案されているが、われわれは、より生理学的な立場からそのメカニズム解明をめざして研究を進めている。

網膜は図1の模式図⁵⁾に示すように視細胞(C, R)、水平細胞(H)、双極細胞(B)、アマクリン細胞(A)、神経節細胞(G)の5種類の細胞が層構造に並ぶ3次元回路と考えられる。光受容は視細胞で行なわれ水平細胞で空間的修飾を受け双極細胞を介してさらにアマクリン細胞で時空間的修飾を受け神経節細胞により中枢へ伝達される。こうした網膜内細胞組織の複雑さは想像を絶するものがあるが、近年、ガラス微小電極の開発により単一細胞内電位の記録、双電極を用いた電流注入による電位固定法なども確立され、また最近で

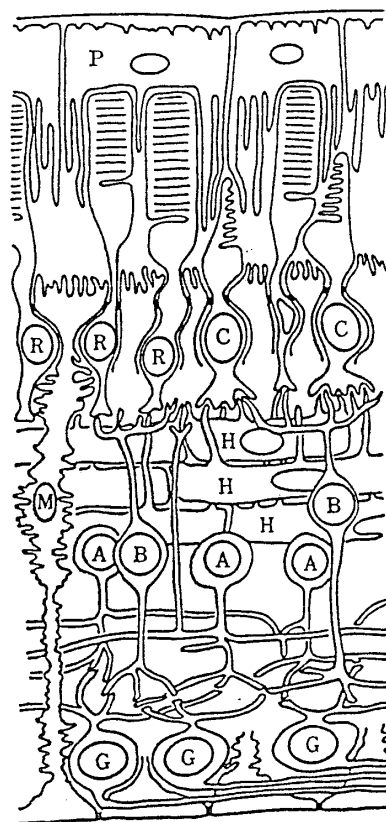


図1 脊椎動物網膜の模式図⁵⁾。

A : アマクリン細胞, B : 双極細胞, C : 錐体, G : 神経節細胞, H : 水平細胞, M : ミュラー細胞, P : 色素上皮細胞, R : 杆体。

はマルチ微小電極の開発も進められている。さらに細胞内染色技術により電位記録後の細胞形態の同定も可能となり、形態、生理の両面から研究が進められている。

本研究では網膜外網状層の基本的機構である水平細胞の空間メカニズムを記述するモデルと、これを基礎にした受容機構の考察を鯉の網膜から得た記録データについて行ない、その結果から、中心/周辺の空間対立および色対立的受容機構の所在が、視細胞、水平細胞

胞、双極細胞の相互結合の中にあることを示し、生体のこうした光受容機構の基本原理解が将来の視覚センサのあるべき方向として学ぶところの多いことを指摘するものである。

2. 実験方法

実験には鯉の遊離網膜を用いた。刺激方法、電極、応答の記録法などは、基本的に前報^{(6), (15)}のとおりであるが、本実験ではとくにスポット光による刺激面積を変え、あるいはパー刺激位置の移動などにより応答の空間特性の抽出を主体とした。また多くの場合、網膜には一定の背景光を与えて明調状態を保った。モデルの計算にはミニコンピュータ (Melcom 70/30) 上の連続系シミュレータを用いた。

3. 結果と考察

3.1. 空間特性

3.1.1. 視細胞の空間特性

視細胞は杆体と錐体の2元構造をもち、広い範囲の光強度にわたる受容を可能にしている。光受容はその外節部の視物質に光が吸収されることにより、光化学過程を経て視細胞膜のイオン透過性変化を引き起こし、その結果として視細胞内節部の電位変化(過分極)となって現われる。視物質は杆体と錐体で異なり、さらに錐体には赤、緑、青に分光ピークをもつ異なる3つのタイプがある。

さて、魚やカメの網膜では1個の錐体の過分極電位は刺激の面積がその外節部の直径の数10倍の範囲にわたって空間加重される。図2は今回測定した鯉網膜赤錐体応答の面積効果を示す一例でありスポット光半径100 μm 程度まで振幅(応答の定常レベルで測定)が増大している。しかしそれ以上刺激面積を大きくすると振幅は逆に小さくなる。この結果は1個の錐体が空間加算視野とその外側に拮抗的周辺視野をもつことを示している。現在のところ、前者は視細胞間結合、後者は水平細胞からのフィードバック結合によるものと解釈されている。こうした視細胞の空間特性は空間分解能からみて不合理にも思えるが、個々の錐体電位を平滑する意味においてS/N比向上に寄与しているものと考えられている。空間識別は次層の双極細胞レベ

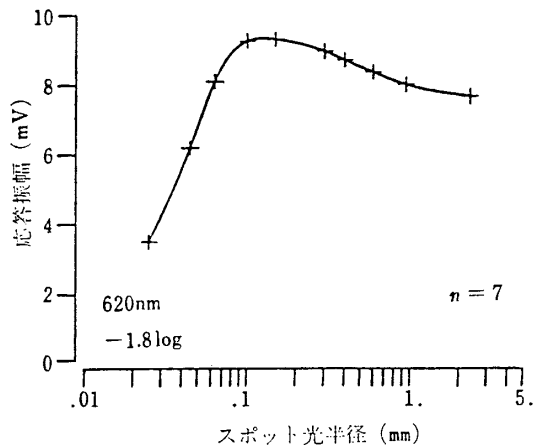


図2 赤錐体応答の面積効果 (500 ms フラッシュ光に対する応答振幅の定常レベルを測定。各点は7例の平均)。

ルで形成される空間対比機構により発現される。

このように視細胞は単に外節視物質における光受容だけでなく、近接細胞との結合、水平細胞干涉など光情報処理過程の基本的役割をすでに担っていると思われる。

3.1.2. 水平細胞の空間特性

水平細胞は視細胞間を結ぶ介在ニューロンで、鯉では3層ありL型 (Luminosity) と呼ばれる外水平細胞 (図9の H_1 , photopic L と呼ばれる) は赤錐体から、C型 (Chromatic) と呼ばれる中間水平細胞 (図9の H_2, H_3) は緑錐体あるいは青錐体から、内水平細胞 (scotopic L と呼ばれる) は杆体からそれぞれ選択的に入力を受けている。それぞれ直結する視細胞の光刺激により過分極応答する。水平細胞の大きな特徴は同層の細胞が Gap junction により相互に結合して

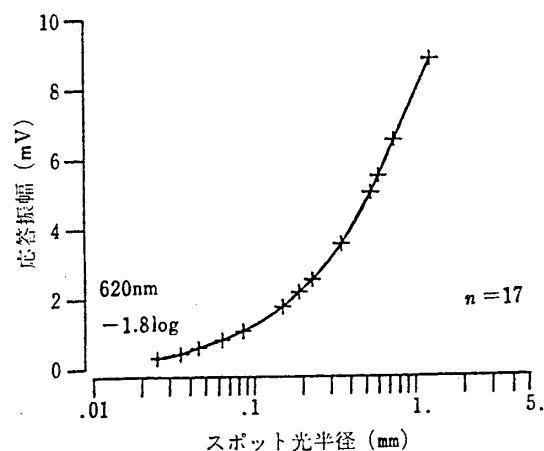


図3 L型水平細胞応答の面積効果 (500 ms フラッシュ光に対する応答振幅の定常レベルを測定。17例の平均)。

おり、非常に広い面積効果をもつこと¹⁰⁾、さらにその信号が視細胞に周辺抑制フィードバック結合していることにある。このフィードバック路が後述する色対立機構の初期過程を形成している。

図3は今回測定したL型水平細胞応答の面積効果を示すデータで、半径1mmのスポット光に対しても振幅はまだ飽和していない。通常4~5mmφ程度まで振幅は増大する。これは水平細胞の樹状突起の広がり50~100μmであることを考えると非常に特異な現象である。一方、細胞内染色法によると、水平細胞は隣接する約6個の細胞と相互に電気的に結合しており⁷⁾、Marmarelis & Naka⁸⁾はこのような水平細胞層を1つのFlat cellと見なして、2枚の高抵抗な薄膜で低抵抗な媒質をはさんだモデル化を行ない、その特性を理論的に解析している。しかし、小スポット光に対する特性が実験データをうまく説明できないこと、また計算上の近似があらゆるその特性を十分記述しているとはいえない。

さて、単一細胞への電流注入実験によれば、水平細胞の空間定数は約50μmであり⁹⁾、これはほぼ水平細胞1個の大きさに匹敵する。そこで水平細胞層を離散的な細胞が抵抗により結合した図4の2次元モデルを考える。いまスポット光を用いれば、同心円上にある

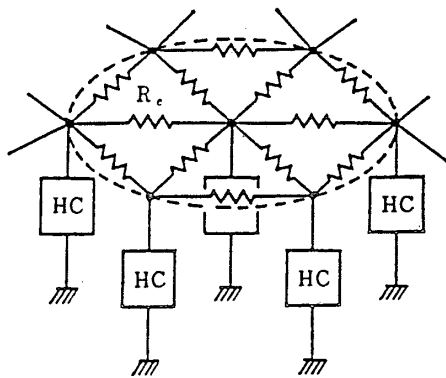


図4 2次元離散水平細胞層モデル¹⁰⁾。

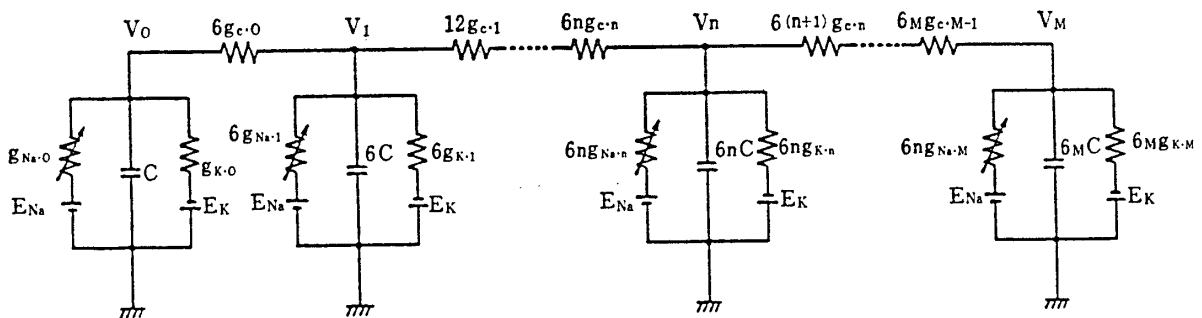


図5 膜モデルによる等価1次元離散モデル¹¹⁾。

水平細胞は等電位をもつことになり、これを1次元モデルに置換できる。

さて、1つの水平細胞をNaとKチャンネルからなる膜モデルで考えれば、水平細胞層は図5の等価1次元離散モデルとして記述できる¹¹⁾。ここでスポット光の中心にある水平細胞電位をV₀、境界端(M)細胞電位をV_Mとする。以下このモデルの定常空間特性を解析する。さて図5の等価回路から次式が導かれる。

$$C \frac{dV_0}{dt} + g_{Na,0}(V_0 - E_{Na}) + g_{K,0}(V_0 - E_K) = i_0 \quad (1)$$

$$6n \left[C \frac{dV_n}{dt} + g_{Na,n}(V_n - E_{Na}) + g_{K,n}(V_n - E_K) \right] = i_n - i_{n-1}, \text{ for } n=1, \dots, M-1 \quad (2)$$

$$6M \left[C \frac{dV_M}{dt} + g_{Na,M}(V_M - E_{Na}) + g_{K,M}(V_M - E_K) \right] = -i_{M-1} \quad (3)$$

$$i_n = 6(n+1)g_{c,n}(V_{n+1} - V_n), \text{ for } n=0, \dots, M-1 \quad (4)$$

ここで以下の行列を定義する。各行列の右下の数字は行列のサイズを示す。

$$V = \begin{bmatrix} V_0 \\ V_1 \\ \vdots \\ V_M \end{bmatrix}_{(M+1) \times 1} \quad E = \begin{bmatrix} E_{Na} \\ E_K \end{bmatrix}_{2 \times 1} \quad i = \begin{bmatrix} i_0 \\ i_1 \\ \vdots \\ i_{M-1} \end{bmatrix}_{M \times 1}$$

$$K_1 = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ -1 & 1 & & \vdots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & -1 \end{bmatrix}_{(M+1) \times M}$$

$$g_1 = \begin{bmatrix} g_{Na,0} + g_{K,0} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & g_{Na,1} + g_{K,1} & & \vdots \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & g_{Na,M} + g_{K,M} \end{bmatrix}_{(M+1) \times (M+1)}$$

$$K_2 = \begin{bmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 6 & & \\ \vdots & & \ddots & \\ 0 & \dots & \dots & 6M \end{bmatrix}_{(M+1) \times (M+1)}$$

$$g_2 = \begin{bmatrix} g_{Na \cdot 0} & g_{K \cdot 0} \\ g_{Na \cdot 1} & g_{K \cdot 1} \\ \vdots & \vdots \\ g_{Na \cdot M} & g_{K \cdot M} \end{bmatrix}_{(M+1) \times 2}$$

$$g_3 = \begin{bmatrix} g_{c \cdot 0} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & g_{c \cdot 1} & & \\ \vdots & & \ddots & \\ 0 & \dots & \dots & g_{c \cdot M-1} \end{bmatrix}_{M \times M}$$

$$K_3 = \begin{bmatrix} 6 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 12 & & \\ \vdots & & \ddots & \\ 0 & \dots & \dots & 6M \end{bmatrix}_{M \times M}$$

以上より (1) 式~(4) 式は次式で与えられる.

$$C\dot{V} = -g_1 V + g_2 E + K_2^{-1} K_1 i \quad (5)$$

$$i = -K_3 g_3 K_1^T V \quad (6)$$

さて、光刺激による視細胞応答は伝達物質放出の減少を引き起こし、その結果として Na チャネルの透過性の減少、すなわち g_{Na} の減少として水平細胞に影響を及ぼす.

表 1 定常解算出モデルパラメータ.

$\bar{R}_{Na} = 40 \text{ k}\Omega$	$\Delta R_{Na} = 2000 \text{ k}\Omega$
$g_{k \cdot n} = 0.02 \text{ m}\Omega$	for all n
$g_{c \cdot n} = 10 \text{ m}\Omega$	for all n
$E_{Na} = 10 \text{ mV}$	$E_k = -80 \text{ mV}$
$M = 100$	
resting potential: -30 mV	

すなわち n 番目の水平細胞の Na チャネルの透過性変化の定常値は次式で与えられると考える.

$$g_{Na \cdot n} = \frac{1}{R_{Na \cdot n}} \begin{cases} R_{Na \cdot n} = \bar{R}_{Na} & ; \text{ in dark} \\ R_{Na \cdot n} = \bar{R}_{Na} + \Delta R_{Na} & ; \text{ in light} \end{cases} \quad (\bar{R}_{Na}, \Delta R_{Na} : \text{ constant}) \quad (7)$$

これから種々の半径のスポット光に対する水平細胞応答の定常空間電位分布は (5), (6) 式で $\dot{V} = 0$ として解いた次式で与えられる.

$$V = (g_1 + K_2^{-1} K_1 K_3 g_3 K_1^T)^{-1} g_2 E \quad (8)$$

図 6 は表 1 のパラメータを用いて得られた空間電位分布の定常解である. 枠内右下の図は、刺入電極位置を基準に光エッジを空間的に移動させた時のフラッシュ光に対する応答をその位置に合わせ重ね書きしたものである. 応答ピークの包絡特性とモデルの特性がよく一致していることがわかる*.

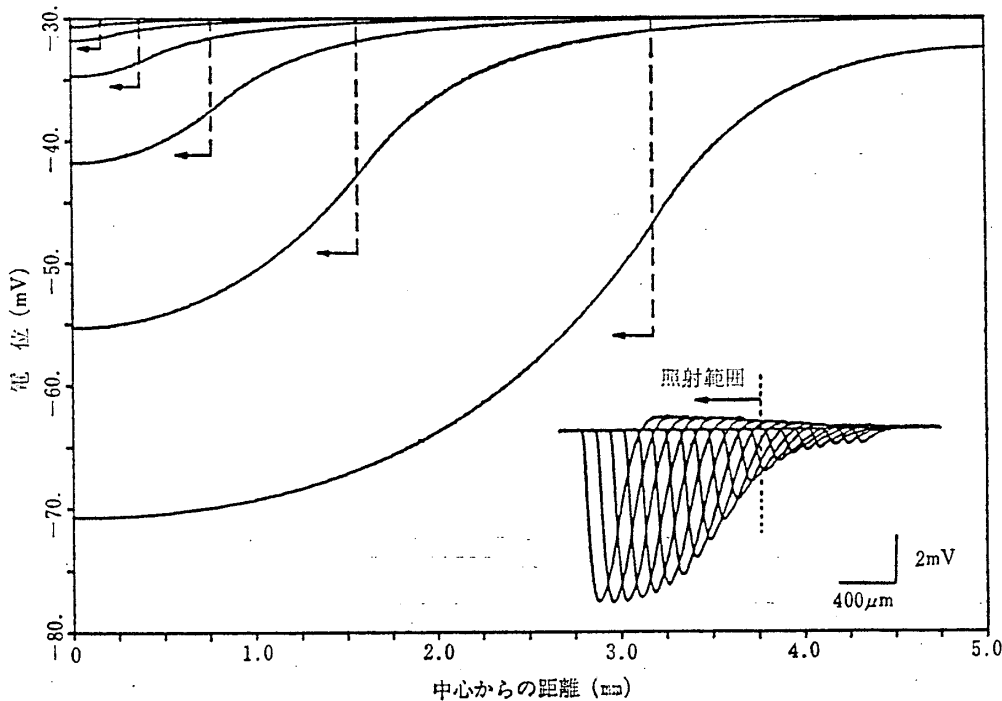


図 6 水平細胞モデルの空間電位分布定常解. 点線はスポット光の照射部位を示す.

* 本モデルは線形であり定常特性とピーク特性は相似関係にある.

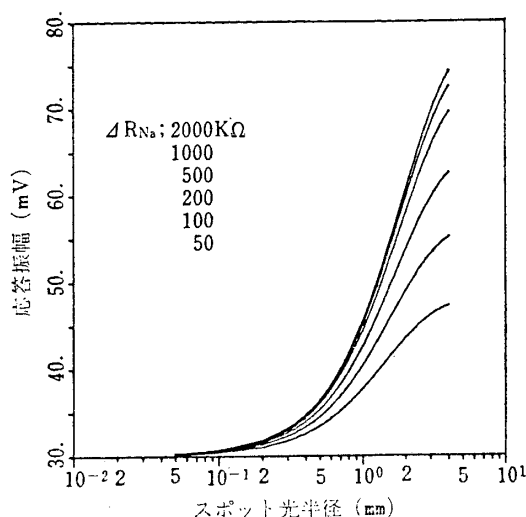


図7 水平細胞モデルの面積効果.
パラメータとして光強度を ΔR_{Na} で与えた.

図7はこの離散モデルで入力光強度をパラメータに(ここでは ΔR_{Na} で置きかえている)とり、定常スポット光の刺激面積に対する中心細胞の応答電位を求めたものである。図3の実験データに傾向としてよく一致する特性を示している。ここでモデル計算では中心細胞から端までの細胞数 M を100とした。したがって、いま水平細胞の大きさを $50\mu\text{m}$ とすれば全体として直径 10mm の網膜に相当し、ほぼ実際のサイズのモデルと考えられる。

以上、L型水平細胞についてその空間特性を解析したが、他の型の水平細胞も同種間の電気的結合が知られており⁹⁾、基本的には本モデルと同様に扱うことができる。

3.1.3. 双極細胞の空間特性

双極細胞は視細胞から化学伝達物質を介して信号を受け、それを神経節細胞に伝える主経路で ON 中心型(光で脱分極)と OFF 中心型(光で過分極)の2つの専用チャンネルをもつ。視細胞や水平細胞に似た持続的な緩電位応答を示し、アナログ的な情報処理を行っているが、それぞれ明瞭な中心/周辺の拮抗的受容野をもつことを特徴とする。中心野の広がりや双極細胞の樹状突起の広がりにはほぼ等しく、したがって中心応答は選択的に直結する視細胞入力によって決まる。これに対し周辺効果は水平細胞からの側抑制によるものと考えられている。

図8(a)は今回の実験により得られた赤錐体から直接中心入力を受けL型水平細胞から周辺側抑制を受けると考えられる色対立をもたない典型的な空間対比

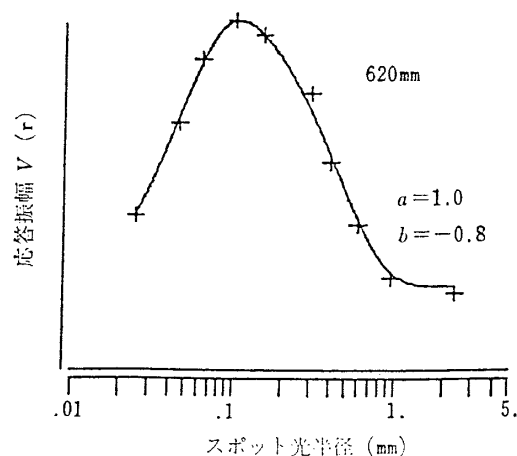
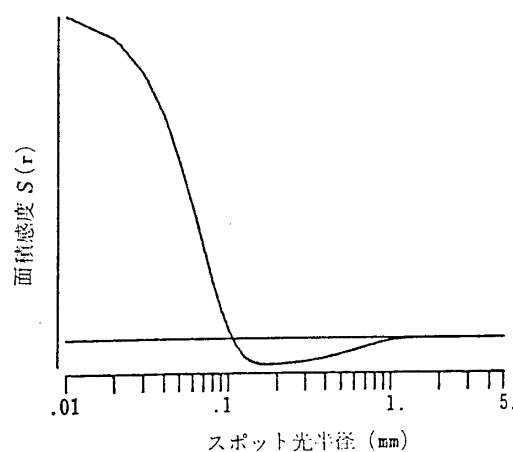


図8 (a) 空間対比型双極細胞の面積効果.



(b) (a)の空間インパルス応答.

型双極細胞応答の面積効果を示す一例である。+印が測定値でこれを結ぶ実線は図2(赤錐体)および図3(L型水平細胞)の面積効果実験データにスプライン関数をあてはめ(それぞれ図2, 図3の実線), それぞれを $V_R(r)$, $V_L(r)$ とした時, $V_R(r) - 0.8V_L(r)$ として計算により求めたもので、実験データとよく一致することがわかる。したがってこの双極細胞は $V_R : V_L$ を $1 : -0.8$ の割合で受けていると考えられる。

この面積効果 $V(r)$ は、スポット光の半径変化に対する中心細胞の応答電位であり、システムを線形と仮定すればその重み関数 $W(r)$ を積分したのと考えてよい。すなわち、半径 r の入力スポット光強度を I (一様強度) とすれば $V(r)$ は次式で与えられる。

$$V(r) = 2\pi \int_0^r I \cdot W(r') r' dr' \quad (9)$$

したがって2次元重み関数は

$$W(r) = \frac{1}{I \cdot 2\pi r} \frac{dV(r)}{dr} = \frac{1}{I \cdot 2\pi r} S(r) \quad (10)$$

として求めることができる。図8(b)はこうして求めた $S(r)$ で中心/周辺の空間対比効果そのものをよく表現している。また $S(r)$ のこうした関数系は、そのフーリエ変換から、帯域通過形の空間フィルタ特性をもつことがわかる。したがって、双極細胞は、視細胞信号から水平細胞による周辺の平均光レベル信号を取り除いたコントラストのよい空間情報を抽出していると考えられる。別の見方をすれば、双極細胞の動作曲線は網膜上の局所的平均輝度レベルに応じてシフトし、常に感度の最も高い動作曲線の中央を動作点とするように調節される²⁾。これは neural adaptation と呼ばれ、この動的空間拮抗メカニズムの結果として、いわゆるマッハ効果をもたらされる。同じ機構により次節に述べる反対色信号が形成される。

3.2. 色対立機構

色覚は3種の錐体による光の受容で始まるが、それが色を伝える信号となるには、各錐体間の比較信号となる必要がある。たとえば、赤錐体からの信号を正とし、緑錐体からのそれを負として両者を加算することが行なわれている。その結果としての信号を色対立型応答と呼び、色覚をもつ動物の視覚路には $R+G-$, $R-G+$, $Y+B-$, $Y-B+$ の4基本型が明らかにされている。赤、緑、青を λ_{max} とする3錐体の受容のうち、赤-緑、黄-青の対信号が生まれてはじめて色覚の条件が整う。その機構は、(A) 錐体-水平細胞-錐体と連なるフィードバック回路と、(B) 各錐体と双極細胞とのサイン反転性および非反転性シナプス結合の2つが仮定され、いずれかがその適合条件下で働くと考えられる。(A) には多くの実証があり、結局、錐体自身からすでに色対立応答が出る。つまりそこに比較器があることを示す。しかし、このフィードバック回路は広視野の刺激でしか機能しないと考えられ、小視野の場合を説明する(B)の機構も必要である。

双極細胞は受容野の中心と周辺が拮抗する明瞭な空間対比を示すことを特徴とするが、色信号は、ここにはっきりその空間信号と重なっている。さらにON, OFFの2元構成によって色対立信号も4型がそろふことになり、網膜の色伝達様式は一応ここで完成している。

3.2.1. 水平細胞の色対立機構

Fuortesら¹³⁾はカメの網膜で水平細胞が赤錐体だけ

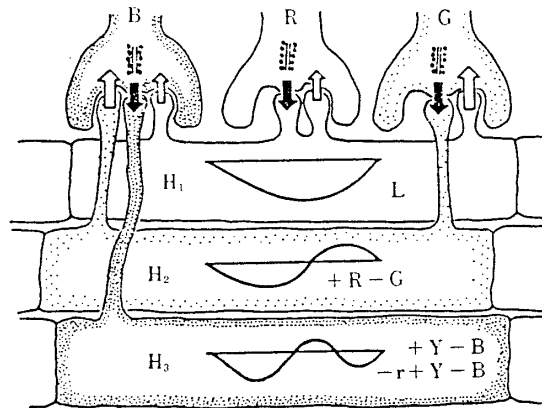


図9 水平細胞の色対立形成機構¹⁴⁾。

から入力を受けること、赤色の周辺刺激で緑錐体に脱分極応答が出ること、また水平細胞からのフィードバックは各錐体により特異的であることなどから、水平細胞-錐体関連を基礎に1つの色対立形成モデルを発表した。すなわち $R+G-$ 型の $-G$ は緑錐体からの直接入力、 $+R$ はL型水平細胞からの緑錐体への負フィードバックによるというものである。Stellら¹⁴⁾は金魚網膜の形態学的研究からこの仮定を支持し、 $R+G-$ 型は緑錐体だけと結合、 $Y+B-$ 型は青錐体だけと結合することを確かめ、図9の水平細胞層の色対立形成モデルを提案した。この回路で注目されることは、緑錐体と青錐体の応答は、すでに色対立成分をもつことを示唆している。すなわち視細胞は、単に3原色を受容するだけでなく、そこですでに色対立機構が始まっていることである。もちろん、網膜外網状層のシナプス結合のすべてが明らかにされたわけではなく、赤緑の対をなす双子錐体の存在、錐体間の結合なども形態的に明らかにされつつあり、それらがどのように色対立機構に関与するか、双極細胞の色受容野からさらに検討を加える。

3.2.2. 双極細胞の色受容野

水平細胞は広い面積効果をもつことを特徴とするが、これは逆に局所刺激の受容には不向きである。したがってこのような場合、水平細胞のフィードバックは働かず錐体の色対立信号は現われないことになる。しかし鯉では弱い小スポット光でも双極細胞から色対立応答がしばしばみられる¹⁵⁾。これは水平細胞の関与しない色対立機構が存在することを示しており、中心色対立型と呼ばれている。そのメカニズムは、異種の錐体間干渉あるいは双極細胞が異種の錐体から極性の異なる複数の信号を受ける、すなわち1つは錐体細胞

膜, 他は錐体-双極細胞結合という2つが考えられ, おそらくこの2つの機構がそれぞれの好適刺激に応じて機能していると思われる.

さて, 鯉水平細胞の色受容野は $R+G-$ と $Y+B-$ の2種だけであり, それらの鏡像タイプはない. 一方, ボラ水平細胞には $R+G-$ の反転である $R-G+$ が存在する¹⁶⁾. 双極細胞では ON, OFF 応答の発現機序から容易にわかるように水平細胞レベルの2種のそれぞれの鏡像型がみられる. 図10は, 現在鯉網膜双極細胞で見出されている中心色対立型, 空間分離型, 周辺色対立型, 二重対立型それぞれについて, 赤および

び緑錐体系に関するものをまとめたものである¹⁷⁾. なお, 錐体の分類, 錐体電位でみた推定上の色受容野, 水平細胞の色受容野も同時に示した. 図11は, 二重対立型を除く各型について実験データをもとに推定した機構を模式的に示したもので, とくに中心部が赤感受性をもつ ON 型についてのものである.

双極細胞がこのようにきわだった空間対立受容野をもつことは視覚情報伝達の基本形式がこの双極細胞で完成されていること, 色受容の基本機構がすべて外網状層にあること, を強く示唆するものであり, 視覚センサとしてみた時その重要性が知れよう.

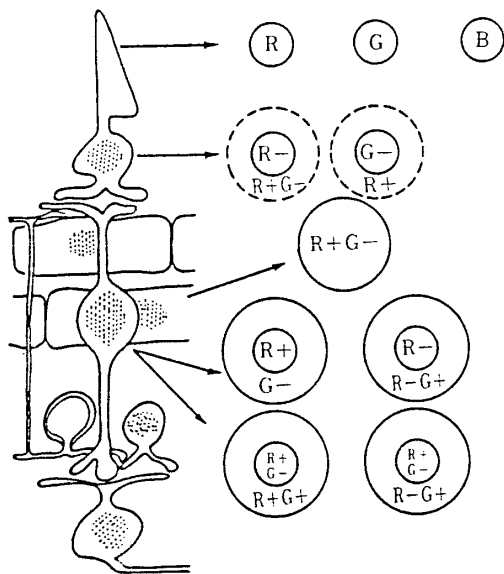


図10 錐体, 水平細胞, 双極細胞の色受容野¹⁷⁾.

4. むすび

網膜時空間・色対立機構の機能と構造を生理工学的アプローチから述べた. その基本はすべて外網状層回路における水平細胞の空間特性と双極細胞の独立した ON, OFF 2元チャンネルおよび中心/周辺拮抗性にあることを示した. とくに視覚情報の特徴抽出の仕組みまでが視細胞の信号発生メカニズムの中にすでに存在することは非常に興味深いことである. 光や色の受容の場は同時にこの選別機構の場でもある. この意味から外網状層のシナプス結合は網膜の機能というより, さらに視覚特性を理解するための重要な鍵を秘めていると考えられる. 今後こうした網膜に似た視覚センサの開発をめざした研究が一層進展することを期待して

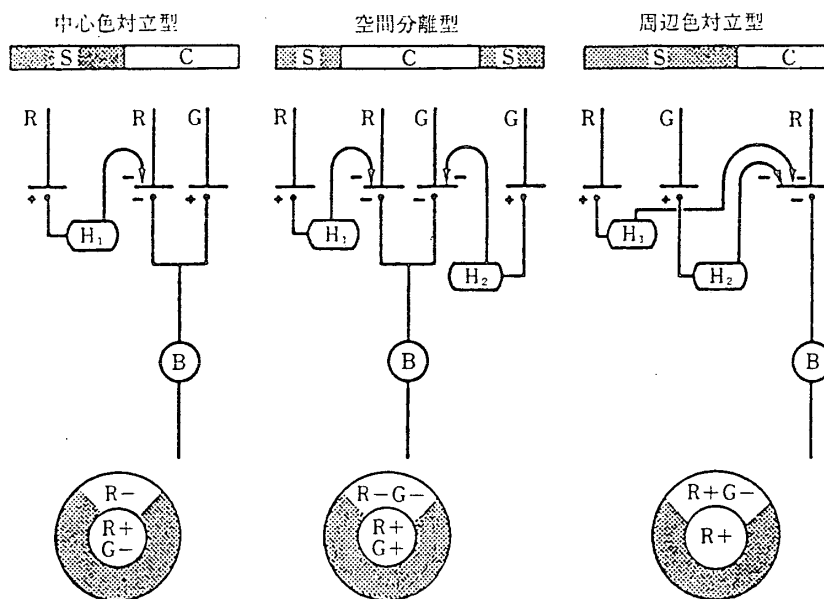


図11 双極細胞色受容野モデル (赤中心 ON 型).

いる。

本研究の一部は昭和 58 年度 科学研究費補助金 (一般研究 (C), 課題番号 58550280) によるものである。

参考文献

- 1) 山根 茂: 網膜内細胞の順応に関するモデル: 錐体, 水平細胞, 双極細胞, 医用電子と生体工学, 13-1, (1975-2), 18-25.
- 2) 安田 稔: 視細胞における強度情報処理機構のモデル, 電子通信学会論文誌, J59-D-9, (1976-9), 652-659.
- 3) 安田 稔, 樋渡潤二: 網膜神経回路のモデルと時空間特性, 医用電子と生体工学, 6-1, (1968-1), 53-62.
- 4) D. S. バブ, 駒井又二, 谷本正幸: 視覚の時空間周波数特性にもとづく網膜の基本電子回路モデル, テレビジョン学会誌, 35-9, (1981), 745-751.
- 5) 伊藤文雄, 富田忠雄, 御手洗玄洋: 生理学 (図説), (1983), 143, 東西医学社.
- 6) G. Mitarai, T. Asano & Y. Miyake: "Identification of five types of S-potential and their corresponding generation sites on the horizontal cells of the carp retina", *J. J. Ophthalmol.*, 18, (1974), 161-176.
- 7) A. Kaneko: "Electrical connections between horizontal cells in the dogfish retina", *J. Physiol. Lond.*, 213, (1971), 95-105.
- 8) P. Z. Marmarelis & K. I. Naka: "Spatial distribution of potential in a flat cell. Application to the catfish horizontal cell layers", *Biophys. J.*, 12, (1972), 1515-1532.
- 9) A. Takabayashi & G. Mitarai: "Electrical properties of the horizontal cell network in the carp retina studied by voltage clamp method", (in preparation).
- 10) S. Usui, G. Mitarai & M. Sakakibara: "Discrete non-linear reduction model for horizontal cell response in the carp retina", *Vis. Res.*, 23-4, (1983), 413-420.
- 11) 白井支朗, 猿山秀一, 八木哲也, 榊原 学, 高林 彰, 御手洗玄洋: 網膜 L 型水平細胞の非線形時空間メカニズム, 電子通信学会技術報告技報, MBE 82-80, (1983), 21-26.
- 12) F. S. Werblin: "Control of retinal sensitivity. II Lateral interactions at the outer plexiform layer", *J. G. Physiol.*, 63-1, (1974-1), 62-87.
- 13) M. G. F. Fuortes & E. J. Simon: "Interactions leading to horizontal cell responses in the turtle retina", *J. Physiol. Lond.*, 240, (1974), 177-189.
- 14) W. K. Stell, D. O. Lightfoot, T. G. Wheeler & H. F. Leeper: "Goldfish retina: functional polarization of cone horizontal cell dendrites and synapses", *Science*, 190, (1975), 989-990.
- 15) M. Sakakibara & G. Mitarai: "Chromatic properties of bipolar cells in the carp retina", *Color Res. & Appl.*, 7-2, (part 2), (1982), 178-181.
- 16) G. Mitarai, S. Usui & A. Takabayashi: "Particular type of chromatic responses and arrangement of all the horizontal cell types in the mugil retina", *Biomed. Res.*, Supple. (1982-12), 137-142.
- 17) 御手洗玄洋: 網膜の色覚生理, 眼科 MOOK (色覚異常), 16, (1982), 37-50.

IMAGE-SENSING MECHANISMS IN THE VERTEBRATE RETINA

Shiro USUI, Shu-ichi SARUYAMA*

Genyo MITARAI, Manabu SAKAKIBARA and Tetsuya YAGI**

* Dept. of Information and Computer Sci., Toyohashi Univ. of Tech.

** The Res. Inst. of Environment. Med., Nagoya Univ.

For image sensing, the solid-state image sensor is now the most popular device. However, such devices, including the videcon tube, merely transfer the optical image into an electrical signal with corresponding intensity and color profiles of the image without processing or discriminating signals for higher level uses, such as pattern recognition or robot eyes. In addition, the sensitivity and the aperture size must be adjusted according to the external optical environment.

In the vertebrate retina, on the other hand, the receptor can adapt its sensitivity automatically to an appropriate level. In the outer plexiform layer, re-

ceptors (rods and cones), horizontal cells, and bipolar cells make complex circuits including feedback mechanisms and center/surround organizations. These circuits and their functionings are studied widely in physiology and morphology by utilizing glass micro-electrode and intracellular dyeing techniques. The basic features of the outer plexiform layer are in (band-pass type) spatial filtering, which improves the contrast sensitivity, and in color-coding mechanisms. This paper discusses spatial characteristics and the opponent color mechanisms in this layer.

Spatial characteristics: Three types of cone with

a peak action spectrum at blue, green, and red were electrically connected by type, producing a spatial summation within 100 to 200 μm ranges. Enlarging the spot diameter caused increasing response amplitude within this range. However, further enlargement did not produce a more enlarged response, but a decrease due to the feedback signal from the horizontal cells. The horizontal cell exhibited tremendously wide spatial summation over a few mm due to the electrical coupling through the gap junctions. A two-dimensional discrete horizontal cell network model was proposed and analyzed. The model interpreted the experimental data with good results. Receptor and horizontal cell signals input to the bipolar cell with an opposite sign and thus form the center/surround organization at this stage. This was confirmed by matching the

subtraction of the two experimental data (R and H) with the bipolar cell area effect characteristics.

Opponent color mechanism: The three primary color signals were converted to the opponent color signals through the feedback path (H to cones) in the outer plexiform layer, that is, R/G/B to R+G- and Y+B-, in the carp retina horizontal cell. According to the center/surround organization described above and these chromatic type horizontal cells with the ON and OFF bipolar channels, all the opponent color signals are established at this level. Four types of opponent color receptive fields are found in the carp retina: center opponent, surround opponent, spatially segregated opponent, and double opponent. The possible wiring diagrams for each type are presented.