

解説

レーザー干渉法による視細胞配列の解析

関口 修利*、**・David R. WILLIAMS*

* ロチェスター大学視覚研究センター

** オリパス光学工業(株) 〒192 八王子市久保山町 2-3

(1989年6月12日受理)

Analyses of the Living Human Cone Mosaic with Laser Interferometry

Nobutoshi SEKIGUCHI*、** and David R. WILLIAMS*

* Center for Visual Science, University of Rochester, Rochester, New York 14627, U. S. A.

** Olympus Optical Co. Ltd., 2-3, Kuboyama-cho Hachioji, 192

1. はじめに

視覚情報処理は、外界の光情報が眼光学系を経て、網膜に分布する視細胞によってサンプリングされることから始まる。この段階で、一般のデジタル画像システムと同様、サンプリングによる artifact が発生する可能性がある。視細胞配列による artifact がどのように発生し、高次レベルでの処理とどのように関連しているのかを知ることは、視覚研究だけでなく、情報システムのデザインといった応用面でも興味深い。

従来、視細胞の配列に関する研究は解剖学を中心として行なわれてきた。しかし、網膜はきわめて繊細で、その摘出による組織破壊や収縮・変形などの問題があり、視細胞配列の精密な計測は熟練者にとってすら難しいものである。とくに人間の網膜の解剖所見となるとこれまで数件が掲げられるのみである¹⁻⁴⁾。

Bergmann⁵⁾ は網膜の錐体のモザイクと高空間周波数のグレーティングとの間にモアレ縞が発生することを報告し、続く数件の報告もそれについて記述している⁶⁻⁸⁾。その後レーザー干渉法の導入により、この現象は生きた人間の眼の錐体配列の解析手法として用いられるようになる。レーザー干渉法により、眼の光学特性をバイパスし、そのカットオフ周波数以上の空間周波数の干渉縞を網膜上に生成できる。これを応用し、Williams^{9,10)} は、錐体配列の aliasing により生成されるモアレパターンから、生きた人間の眼の錐体配列の測定に初めて成功した。

本稿では、近年の錐体配列に関する心理物理研究およびそれに関連したトピックスについてレビューする。

2. 視覚研究におけるレーザー干渉法

視覚研究における干渉法の応用は Le Grand¹¹⁾ によって、またレーザー干渉法は Campbell ら⁷⁾ によって初めて紹介された。レーザーから出た光は二つの光束に分割され、それぞれ眼の入射瞳面上に集光される。この二つの光束は入射瞳面上で点光源として作用し、網膜上にヤングの干渉縞を生成する。このとき干渉縞の空間周波数 f (c/deg) は、二つの点光源の距離 d (mm) に比例し、 λ (mm) を光源の波長とすれば、

$$f = \frac{\pi d}{180\lambda}$$

と近似的に表わされる。また、干渉縞の方向は二つの点光源の方向を変えることにより制御される。理論上、200 c/deg を越える空間周波数でも 100% に近いコントラストの正弦波形のグレーティングを網膜上に生成できる。

Williams⁹⁾ はこの原理に基づき、種々の改良を施して、生成される干渉縞のすべてのパラメーターをコンピューターで制御できる干渉計を報告している(図1)。

レーザーから出た光は、ビームスプリッター BS1 により二つに分割され、それぞれが音響光学素子 AOM により 500 Hz のパルス出力に変換される。この時間周波数は、人間の眼の時間的分解能よりはるかに高いため、被験者にちらつき感を生じさせることはない。コントラ

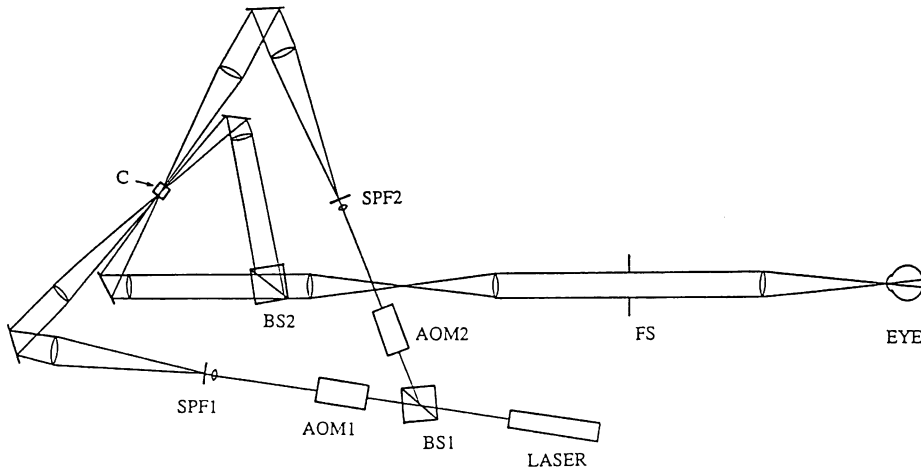


図 1 Williams⁹⁾ のレーザー干渉計の概略図

ストの制御はこれら二つのパルスの時間的なオーバーラップ量を制御して、見かけの可干渉性を変えることにより行なわれる。つまり二つのパルスが同時に網膜に達するときのコントラストは100%、そしてオーバーラップ量の減少とともにコントラストは低下し、オーバーラップがないときには0%となる。これにより、網膜に達する光量を一定に保ったままで縞のコントラストを制御することができる。また、干渉縞の時間周波数(縞のドリフト速度に対応)も AOM によって制御される。

二つの光束は AOM で変調を受けた後、空間フィルター SF で拡大され、相対する方向からガラスキューブ C に入射する。ガラスキューブ C は二つの直交する回転軸を有し、これらの周りの回転により、光束は平行移動され、被験眼の入射瞳面での点光源の2次元的な位置制御が可能となる。これにより干渉縞の空間周波数および方向が制御される。このとき、光束の平行移動は常に光軸に対称で、干渉縞の空間周波数および方向が変わっても被験眼のアライメントを変更する必要はない。なお、Stiles-Crawford 効果の影響を軽減するため、被験眼の Stiles-Crawford maximum は、干渉計の光軸と位置合せされる。また、とくに高い空間周波数の縞を生成する際には、二つの光束が虹彩により遮られるのを防ぐため、被験眼を散瞳する必要がある。

3. 中心窩における錐体の配列

網膜の中心窩と呼ばれる部分には錐体が最も密に配列されており、最も詳細な空間視を提供している。図 2 はマカク猿の中心窩の解剖写真²⁾で、人間と同様、錐体が規則正しく配列されており、六方最密構造をとっている

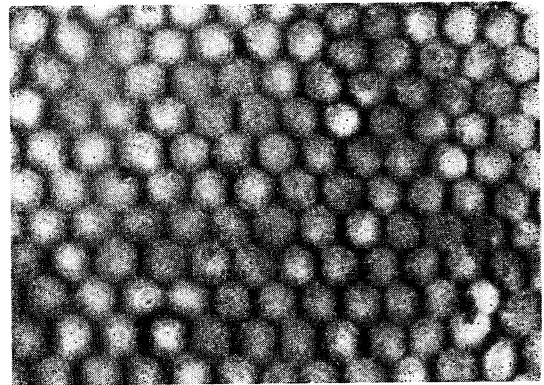


図 2 マカク猿の中心窩における錐体のモザイク (Miller²⁾ より転載)

ことがわかる。

サンプリング定理によれば、入力信号が忠実に再生されるためには、それに含まれる最も高い周波数成分がサンプリング周波数の半分(ナイキスト周波数)以下でなければならない。入力信号の周波数がナイキスト周波数を越えると aliasing が発生する。錐体配列による網膜像の2次元サンプリングの場合には、aliasing は低空間周波数のモアレパターンとして観測される。

Williams⁹⁾ は、人間の眼の干渉縞に対するコントラスト感度を測定し、解像限界と考えられている 60 c/deg 以上の空間周波数でも何らかのパターンが知覚されることを示した。事実、150~160 c/deg までの周波数に対して被験者は図 3 (110 c/deg における2人の被験者の観測例)のような“zebra stripes”を観測したと報告している。Williams¹⁰⁾はこの zebra stripes が規則正しく六方最密に配列された錐体の aliasing によって生成さ



図3 110 c/deg の干渉縞に対する2人の被験者の描写 (“zebra stripes”) スケールバーは視角にして1°に対応する。

れていると指摘し、次の二つの条件が満たされたときに最も粗い zebra stripes が観測できることを実証した。

- (1) 干渉縞の空間周波数がナイキスト周波数の2倍、つまり錐体列の間隔の逆数のとき(錐体列の間隔は隣接する錐体間距離の $\sqrt{3}/2$ 倍に対応する)
- (2) 干渉縞の方向が、六方最密構造における60°間隔3方向の錐体の列の方向と一致したとき

この考え方は、Williams ら¹²⁾によっても実証された。この実験では、被験者は最も粗い zebra stripes を得るように、干渉縞の空間周波数と方向の両方を同時に調節した(2次元調整法)。結果は図4(2次元空間周波数平面で表現される)の●で示されているように、被験者の設定値はほぼ一定の空間周波数領域(平均114 c/deg)に集中した。Williams のモデルによればこの周波数は錐体列の間隔の逆数に対応するはずである。Williams¹⁰⁾における8人の被験者の中心窩での錐体列の間隔は、平均0.54 min で Oesterberg¹¹⁾や Curcio ら⁴⁾の解剖所見と良く一致している。さらに図4の測定データ(●)は約60°間隔にグループを形成しており、これは錐体配列

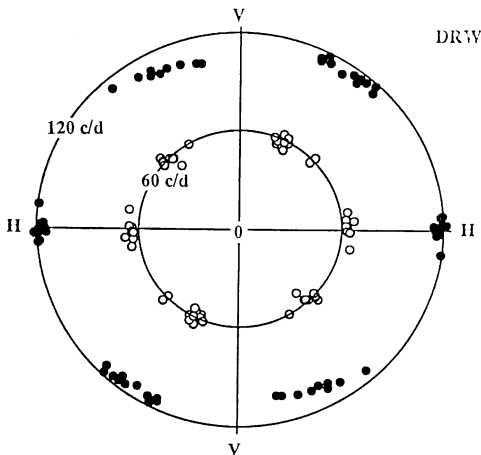


図4 2次元調整法における被験者の設定値 ●: achromatic zebra stripes, ○: red-green zebra stripes

の六方最密構造によく対応している。

4. 非線形効果と錐体のモザイク

ここまで述べてきた zebra stripes は明暗の輝度変化(achromatic)によって構成されるものだった。しかし、Williams ら¹²⁾は、数人の被験者が第2のタイプの zebra stripes を観測したと報告している。この zebra stripes はテスト刺激が He-Ne レーザー(632.8 nm)のみによって生成されているにもかかわらず、低彩度の緑と赤という色度変化をも有するものである。この red-green zebra stripes の特性も前述の2次元調整法によって測定された。

結果は図4の○で表わされている。特徴の一つとして、最も粗い achromatic zebra stripes が観測される空間周波数の約半分の周波数で最も粗い red-green zebra stripes が観測されたこと、そして red-green zebra stripes も60°の周期性を示し、それを最も粗くする干渉縞の方向は achromatic zebra stripes のそれとほぼ一致することが掲げられる。

Red-green zebra stripes の生成のメカニズムとして第一に思い浮かぶのは、中心窩に存在する M (middle-wavelength sensitive) あるいは L (long-) 錐体が形成する submosaic による aliasing かもしれない。しかし Williams ら¹²⁾は L, M 錐体の配列が red-green zebra stripes の生成に関与しないことを示し、次のような仮説(contrast hypothesis)を提唱した。

図5に示されるようにナイキスト周波数付近の干渉縞が錐体モザイク上に呈示された場合、明部と暗部が錐体の列とともに並んだとき(左図)には隣接する錐体が互いに全く異なる数の光子を捕獲するため、その領域でのコントラストはきわめて高くなる。ところが、90°位相がずれて錐体の各列が縞の輝度分布の中腹部を捕えたとすると(右図)、その領域でのコントラストはきわめて低くなる。中心窩では錐体配列に若干の不規則性が存在するため、図5下図に示されるように各部においてコントラストの違いが発生する。赤と緑の色度の変化については、現在のところまだ完全に理解されているわけではないが、“contrast-dependent hue shift”¹²⁾はこの仮説を支持するものである。この色覚効果は空間周波数あるいは方向がわずかに異なる二つの干渉縞(双方とも He-Ne レーザー(632.8 nm)により生成)を重ね合わせることによって干渉縞のコントラストを人工的に変調(図5下図に相当)したテスト刺激を用いて確認された。この光刺激に対して、被験者は網膜における harmonic

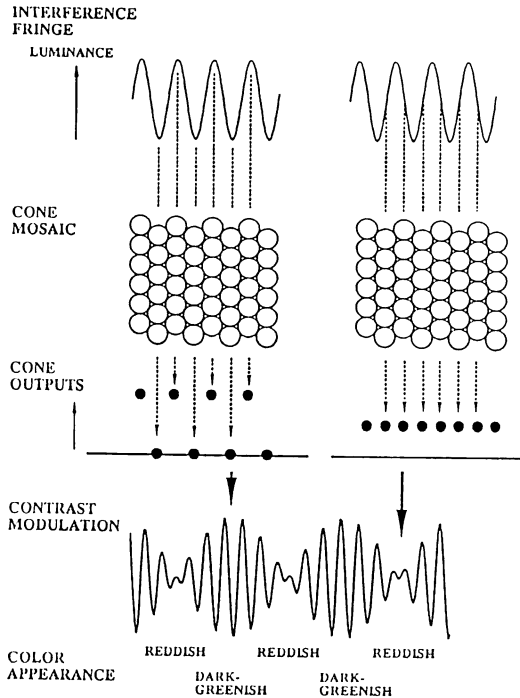


図 5 Red-green zebra stripes の生成メカニズム

distortion によって生成されたビート周波数の縞を知覚する¹³⁻¹⁵⁾。

Williams ら¹²⁾ はカラーマッチング法により、高コントラスト領域の等価波長は最大で 100 nm 短波長側にシフトし、低コントラスト領域はほぼ変化しないことを示した。この色覚現象のメカニズムの詳細はまだ明らかではないが、いずれにせよ、この contrast-dependent hue-shift が、錐体配列によってコントラストの変調を受けたナイキスト周波数の干渉縞の色度変化を説明する現象として有力視されている。

5. 中心窩周辺部 (傍・周中心窩) における錐体の配列

中心窩周辺部における錐体配列は種々の点で中心窩と異なる。第 1 に錐体の密度は周辺にいくに従って急激に低下する。第 2 に錐体の配列の規則性は中心窩の周辺で急激に低下する。第 3 に周辺部にいくに従い、neural resolution は眼の光学系の解像力と比べ、早く減衰する。

Coletta ら¹⁶⁾ は中心窩周辺部にその部分での解像限界より高い空間周波数の干渉縞を呈示したとき、その縞が元の方向と直交する方向の縞として知覚されることを観測した。図 6 の■は網膜周辺部 3.8° の部位に干渉縞を

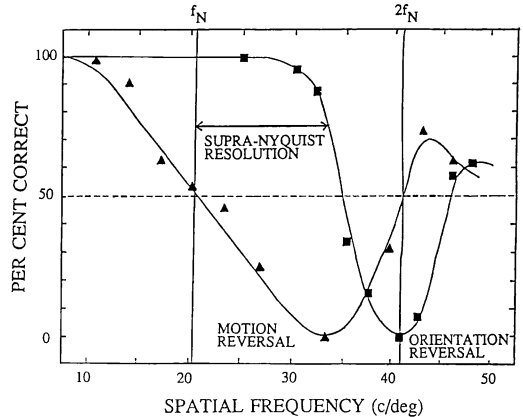


図 6 網膜周辺部 3.8° における 2 種の反転知覚現象

■ : 干渉縞の方向の反転知覚, ▲ : 干渉縞の運動方向の反転知覚. f_N はナイキスト周波数を表わす。

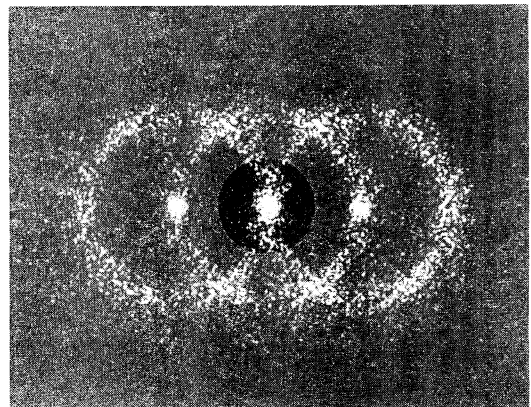


図 7 中心窩周辺部の錐体モザイクによる干渉縞 (ナイキスト周波数の 2 倍の周波数のサンプリングによって生じるパワースペクトラム。中央の円形の窓は、視細胞以降のレベルでのローパスフィルタリングを想定している。

呈示した場合の縞の方向弁別能をフォード・チョイス法で測定した結果で、正しい方向として知覚された確率が縞の空間周波数の関数として表現されている。縞の空間周波数がナイキスト周波数の約 2 倍のとき、知覚確率は chance level (50%) をはるかに下回っており、これは縞の方向が反転して知覚 (たとえば縦縞が横縞として知覚) されたことを示している。

この縞の方向の反転知覚は aliasing 現象によって説明される。図 7 は不規則性を有する中心窩周辺部での錐体のモザイクがそのナイキスト周波数の 2 倍の周波数の干渉縞 (図では縦縞) をサンプルした状態を空間周波数平面上にパワースペクトラムで表わしている。図の中央

にある小さな円形の窓は視細胞以降のレベル(たとえば ganglion cells)でのローパスフィルターを想定したものである。干渉縞の空間周波数がこの窓の領域を越えるとその縞は観測できなくなるはずである。しかし、図7はこの窓の領域内に aliasing noise が依然として残っていることを示しており、しかも、このノイズの方向は元の縞と直交する方向である。これにより縞の方向の反転知覚が説明される。この現象を基に中心窩周辺部の錐体の間隔が測定され、周辺 10° 以内の領域において解剖所見と良く一致した結果が得られている。

Coletta ら^{17,18)}はドリフトする干渉縞に対して、もう一つの aliasing 現象を報告した。図6の▲は網膜周辺部 3.8° における運動方向の弁別能に関するフォースド・チョイス法の結果である。高空間周波数領域において知覚確率は chance level をはるかに下回り、これが運動方向の反転知覚を示している。この反転知覚は映画などで車輪の回転方向が反転してみえる現象と本質的には同じであるが、ここで取り上げている問題は時間周波数ではなく空間周波数における aliasing であるという点異なる。運動方向の知覚があいまいになる点(知覚確率が50%の点)はちょうど解剖学で示されるところのナイキスト周波数およびその2倍の周波数と一致することが確かめられている。

6. Supra-Nyquist Resolution

図6は、干渉縞の空間周波数が中心窩周辺部における解像限界を越えても縞の方向弁別が可能であることを示している。Williams ら¹⁹⁾は、この現象を supra-Nyquist resolution と呼んでいる。この現象が示唆することはナイキスト周波数が心理物理測定における視覚分解能の理論的な上限を与えるものではないということ、つまり、被験者の干渉縞を解像(この場合には縞の方向弁別)する能力がサンプリング定理から推測される完全な alias-free の状態をもって記述できるほど厳密ではないということである。

最後に supra-Nyquist resolution のもう一つの例として、中心視における現象について述べる。Packer ら²⁰⁾はLあるいはM錐体を遊離した状態で中心視における視力を測定した。Stilesの増分閾法を応用し、He-Neレーザー(632.8 nm)あるいはArレーザー(514 nm)で生成された干渉縞をそれぞれ緑あるいは赤のインコヒーレント背景光とともに呈示し、干渉縞の解像限界を測定した。比較のために同色の背景光を使用した場合の解像限界も測定した。結果はどの条件下でも視力は変わら

ず、明らかに被験者はMあるいはL錐体が遊離された状態で、それぞれのナイキスト周波数以上の周波数の干渉縞を解像したわけである。この結果はインコヒーレント光を使用してLあるいはM錐体を遊離し、コントラスト感度を測定した結果、得られた感度曲線が両方の錐体メカニズムが作用している場合のコントラスト感度と一致したというこれまでの報告^{21,22)}とも一致する。中心視において、red-greenの色弁別機能に参与しているL、M2種の錐体の存在が空間視機能に何の犠牲も与えていないと考えることができる。

7. おわりに

本稿では、生きた人間の中心窩および中心窩周辺部における錐体配列の非接触測定について述べてきた。また、錐体出力の非線形性や supra-Nyquist resolution の例に見られるように、レーザー干渉法は網膜の特性を知るうえでも重要な手法と考えられている。ここまでの結果は、錐体のモザイクの空間視における役割を明らかにしてきた。今後もこの手法が視覚のさまざまな特性を解明する手法の一つとして発展していくことと思われる。

本稿を終えるにあたり、解剖写真(図2)を提供して下さったYale大学のMiller教授に感謝いたします。著者の一人(NS)は、オリンパス光学工業(株)の留学派遣制度により、この研究に携わる機会を得ました。また、ここで紹介した著者らの研究は、AFOSR-85-0019, AFOSR-88-0292, EY 00269, EY 01319, EY 04367, EY 06117のサポートのもとに行なわれたものです。

文 献

- 1) G. Oesterberg: "Topography of the layer of the rods and cones in the human retina," *Acta Ophthalmol., Suppl.* **6** (1935) 1-103.
- 2) W. H. Miller: "Ocular optical filtering," *Handbook of Sensory Physiology*, VII/6A (Springer, Berlin, 1979).
- 3) P. K. Ahnelt, H. Kolb and R. Pflug: "Identification of a subtype of cone photoreceptor, likely to be blue-sensitive, in the human retina," *J. Comp. Neurol.*, **255** (1987) 18-34.
- 4) C. A. Curcio, K. R. Sloan, Jr., O. Packer, A. E. Hendrickson and R. E. Kalina: "Distribution of cones in human and monkey retina: individual variability and radial asymmetry," *Science*, N. Y., **236** (1987) 579-582.
- 5) Bergmann: "Anatomisches und Physiologisches über die Netzhaut des Auges," *Zeitschrift für rationelle Medizin*, II(3), eds. J. Henle and C. Pfeuffer (1858) pp. 83-108.
- 6) G. M. Byram: "The physical and photochemical basis of visual resolving power. Part II. Visual acuity and the photochemistry of the retina," *J. Opt. Soc. Am.*, **34** (1944) 718-737.

- 7) F.W. Campbell and D.G. Green: "Optical and retinal factors affecting visual resolution," *J. Physiol.*, Lond., **181** (1965) 576-593.
- 8) H. Ohzu, J.M. Enoch and J.C. O'Hair: "Optical modulation by the isolated retina and retinal receptors," *Vision Res.*, **12** (1972) 231-244.
- 9) D.R. Williams: "Aliasing in human foveal vision," *Vision Res.*, **25** (1985) 195-205.
- 10) D.R. Williams: "Topography of the foveal cone mosaic in the living human eye," *Vision Res.*, **28** (1988) 433-454.
- 11) Y. Le Grand: "Sur la mesure de l'acuite visuelle au moyen de franges d'interference," *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **200** (1935) 490-491.
- 12) D.R. Williams and N. Sekiguchi: "Red-green zebra stripes in human foveal vision," *J. Opt. Soc. Am., Suppl.*, **11** (1988) 80.
- 13) G.J. Burton: "Evidence for non-linear response processes in human visual system from measurements on the thresholds of spatial beat frequencies," *Vision Res.*, **13** (1973) 1211-1225.
- 14) D.I.A. MacLeod, D.R. Williams and W. Makous: "Difference frequency gratings above the resolution limit," *Invest. Ophthalmol. Vision Sci., Suppl.*, **26** (1985) 11.
- 15) W. Makous, D.R. Williams and D.I.A. MacLeod: "Early visual nonlinearity and adaptation," in preparation.
- 16) N.J. Coletta and D.R. Williams: "Psychophysical estimate of extrafoveal cone spacing," *J. Opt. Soc. Am. A*, **4** (1987 a) 1503-1513.
- 17) N.J. Coletta and D.R. Williams: "Undersampling by cones reverses perceived direction of motion," *Invest. Ophthalmol. Vision Sci., Suppl.*, **28** (1987 b) 232.
- 18) N.J. Coletta and D.R. Williams: "Motion reversal in peripheral retina," *J. Opt. Soc. Am., Suppl.*, **22** (1987 c) 80.
- 19) D.R. Williams and N.J. Coletta: "Cone spacing and the visual resolution limit," *J. Opt. Soc. Am. A*, **4** (1987) 1514-1523.
- 20) O. Packer, D.R. Williams, N. Sekiguchi, N.J. Coletta and S. Galvin: "Effects of chromatic adaptation on foveal acuity and aliasing," *Invest. Ophthalmol. Vision Sci., Suppl.*, **30** (1989) 53.
- 21) D.G. Green: "The contrast sensitivity of the colour mechanisms of the human eye," *J. Physiol.*, **196** (1968) 415-429.
- 22) C.R. Cavonius and O. Esteves: "Contrast sensitivity of individual colour mechanics of human vision," *J. Physiol.*, **248** (1975) 649-662.