1 総論：視覚情報の処理と利用

池田 文人 北海道大学大学院理学院
徳永 史生 大阪大学

視覚情報は生物の生存にとって意味のある光情報であり，生物は視覚情報の生成と知覚を通じて外界とインタラクションしながら生きている（図-1）．視覚情報の源となる光はさまざまな物理的特性を持ち，生物はそれぞれの生存環境に適した特性を最大限に知覚できるよう感覚器官を進化させてきた．その代表が眼である．我々人間の眼は小さな脳とも言われ，眼だけで高度な情報処理を行っている．眼の網膜で光刺激から神経刺激に変換されるとそれらの情報は圧縮されて脳に伝達されるが，そのメカニズムには謎も多い．また昆虫の眼は人間などの眼とは構造が異なり，人間には知覚できない光の情報を読み取っている．視覚情報は物理学から生物学，心理学，通信光学，芸術学などにまで及ぶ学際的な研究領域を形成している．

■眼とは何か

光を知覚できる最も単純な感覚器官を持った動物は軟体動物のイソアワモチだ．イソアワモチは，皮膚が光の感覚器官となっている皮膚光覚を持つ．実は我々人間の皮膚にも数種類の光受容タンパク質があり，光を感知できるが，知覚することはできない．

さて皮膚光覚よりもさらに多くの情報を取り込める感覚器官が眼である．眼は光の有無・強弱・方向・分布など，多くの物理情報を取り込めるようになった．また2つ以上の眼を持つことにより，ある物体から発せられる光の異なる角度（視差）を利用して物体の奥行きや距離を認識できるようになった（立体視）．さらに異なる波長の光に反応する細胞によって色の分布を知覚できるようになった（色覚）．

■多種多様な環世界

我々の眼は赤緑青（RGB）の3色を感知し，その配分によって色を知覚している．しかし，動物によってはさらに多色を感知できるものもいる．たとえば，アゲハチョウ（ナミアゲハ）は6色の光を感知でき，そのうちの1つは紫外線だ．また，昆虫の中には偏光を感知できる眼を持つ種もいる．ご存じの通り紫外線や偏光（図-2）は，人間には感知できない．

さらにタカやトンビは櫛膜（しつまく）と呼ばれる，人間などとは異なる眼球構造を持っている．櫛膜とは網膜の手前にあって，櫛のような突起のある膜である．これにより，高所を飛行しながら地面のきわめて微細な餌を見つけてついばむことができる．

以上のように人間が知覚できない視覚情報を産出したり知覚したりできる生物がたくさん存在し，それぞれ固有の知覚世界（環世界）を構築している．

多種多様な環世界との相互作用を通じて生きている我々人間が，他の環世界との共存を図るには，それらを構築している視覚情報を知る必要があろう．本稿では，それらの視覚情報への理解を深めていくこととする．

■光の特徴「波長」「振幅」「振動数」

さて，視覚情報の元になっているのは言うまでもなく「光」である．我々の眼は光を介して我々を取り巻く外界を知覚している．

光は波としての性質（光波）と粒子としての性質（光子）とを兼ね備えている．波としての光は「波長」「振幅」「振動数」という物理的特性によってその性質が決まる．

波長とは横波の場合（光は進行方向と垂直に振動する

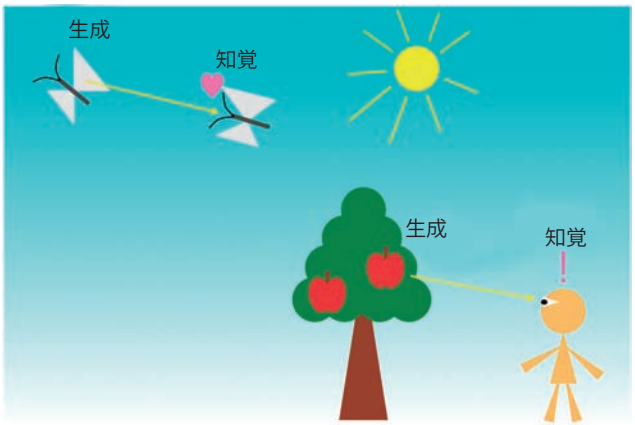


図 -1　視覚情報の生成と知覚

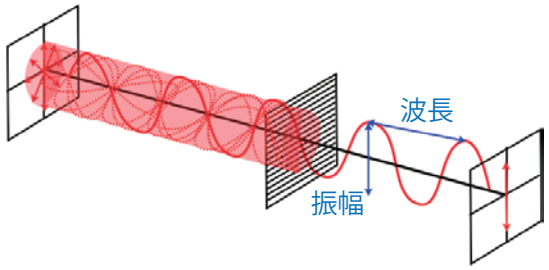


図 -2　光の波長・振幅および偏光

横波である），波の山から山まで，あるいは谷から谷までの距離である（図 -2）．この距離が長いほど私たちの眼には赤く感じられ，逆に短いほど青もしくは紫（正確にはスミレ色）に見える．

とはいえ我々の眼が感知できる光は，波長が 400nm から 700nm までのごく限られた範囲のものだ．「nm」は「ナノメートル」で 10 のマイナス 9 乗メートル，すなわち 10 億分の 1 メートルである．400nm よりも短い波長の光は紫外線や X 線，ガンマ線などで人間には見えないが，先述したとおりアゲハチョウは紫外線を知覚することができる．

また，振幅は波の山から谷までの高さ（図 -2）を，振動数はある一定の時間内，たとえば 1 秒間に，ある地点において光波の山と谷が何回通過するかを示している．

■「青い」方が「温かい」

光のエネルギーには 2 種類のものがある．すなわち振幅に依存するものと振動数に依存するものだ．この 2 つは異なる意味を持つ．

光の速さは同じ媒質中であれば振幅や波長にかかわらず一定であるため，振動数は波長が短いほど大きくなる．つまり振動数が大きいとは，波長が短いことを意味し，エネルギーが高いということだ．したがって青い光は赤い光よりもエネルギーが高い．

一般的に暖色は赤系統の色であり，寒色と言えば青系統の色である．ところが，暖かいという感覚はエネルギーが大きいことを意味するので，実は青系統の色の方が温かいのである．つまり，光の物理的特性と我々の光に対する感覚は逆になっている．

また，振動数のエネルギーの高さは「明るい」ことと同義ではない．明るさは，振幅の大きさに依存する．光波としての振幅が大きいということは，光子がたくさんあることだと解釈される．光子がたくさん眼に入ってくれば，1 つ 1 つの光子が持つエネルギーは小さくても，数の分だけエネルギーも大きくなる．つまり，青い光がたくさん降り注いでいる状態が最もエネルギーの高い状態なのである．

■ 光の吸収，反射，屈折

光波と光子という 2 つの物理的性質を持つ光は，さまざまな物体にぶつかって吸収されたり反射されたりして我々の眼に届く．こうした光が眼球の奥にある網膜によって感知されてはじめて視覚情報に変換され脳に伝達される．そして光が網膜に届くまでには「吸収」「反射」「屈折」という光学的現象が起こっている（**図 -3**）．

たとえば赤いものが赤く見えるのは，その物体が 700nm 付近の波長を持った光以外を「吸収」し，700nm 付近の波長を持った光を「反射」しているからである．こうして物体から反射してきた光を私たちの眼が知覚することによりその物体を見ることができる．

この物体から反射してきた光は私たちの眼の瞳孔から眼の中に入り網膜に達する．我々の眼の中で最初に光が通過するのは角膜（正確にはその表面にある涙液層）であり，この角膜は曲面を形成している．眼に入ってきた光はまずこの曲面を持った角膜で眼球の中心方向へ「屈折」させられた後，角膜の奥にあるレンズによっても屈折させられる．このレンズの厚みを調節することによって我々はさまざまな距離にある物体を知覚できる．ただし，このレンズの屈折率は角膜の 10 分の 1 にも満たない．すなわち眼に入ってきた光は角膜でほぼ収束させられ，レンズでは微調整をしている．

■ 回折と偏光

このほか，人間の視覚には関係しないが他の動物における視覚情報の産出や知覚に関係する光学的特性として

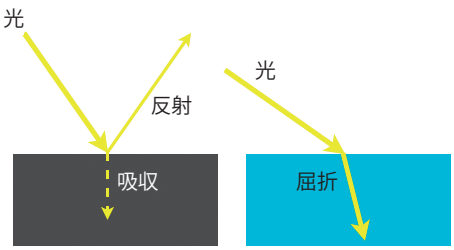


図 -3　光の吸収，反射，屈折

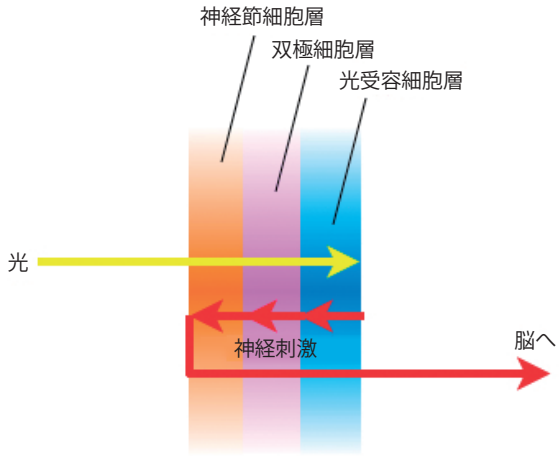


図 -4　網膜における神経情報の流れ

回折と偏光がある．回折とは波が障害物をまわり込んで進む性質である（ホイヘンスの原理）．この現象は障害物の大きさが光の波長よりも小さい場合に生じやすい．したがって我々が知覚できる光の場合にはきわめて小さな障害物に対してしか回折は起こらないため，我々が日常生活において光の回折を見ることは稀である．

また光には偏光という種類の光がある．図 -2 の左側のように通常の光は進行方向に対して垂直に 360 度全方向に振動しているが，特殊な結晶や光学フィルタ（図 -2 の中央のスリット）を通すことにより特定の角度にだけ振動する光を得ることができ，これは偏光と呼ばれる（図 -2 の右側）．

脊椎動物の光受容細胞ではこうした偏光をほとんど感知することはできないが，昆虫などの眼は偏光を感知できる．

■ どのようにして光を視覚情報に変換しているのか？

視覚，聴覚，嗅覚，触覚，味覚の五感がなければ我々を取り巻く外界を知覚できないばかりでなく，自分自身を知覚することもできない．これら五感の中でも最も重要とされる感覚が視覚である．

近年の神経科学の知見によれば，脳の半分以上，部位にすると 30 を超える脳部位が視覚の情報処理にかかわっており，我々が受け取る外界の情報の大半は視覚によって得られると言えるだろう．我々の脳は，眼の網膜で受け取った明暗や色という比較的単純な情報から，非常にリアルな世界を作り出しているのだ．

さて，情報処理研究は ON-OFF の単純な情報からきわめて複雑な情報処理の仕組みを作り上げてきた．こうした知見を応用することで，視覚情報処理のメカニズムを解明する，あるいは解明の糸口を提供できる可能性があろう．そこで本稿ではその第一歩として，外界からの光を神経情報（神経伝達物質の授受）に変換する網膜の仕組みを概観する．

■ 網膜の仕組み

さて瞳孔から入ってきた外界の光は我々の眼を構成している角膜やレンズ，硝子体などを通過して網膜に達する．**図 -4** に示すように網膜はいくつかの異なる種類の神経細胞の複数の層から構成されている．

網膜の最上層，すなわち入ってきた光が最初に到達する層が神経節細胞層である．神経節細胞層は視神経につながり，脳に達する．網膜の最下層にあるのが光受容細胞層であり，この層を形成している光受容細胞だけが光を感知し，光から視覚情報の元になる神経刺激へと変換することができる．

これら上下 2 つの層をつないでいるのが双極細胞層である．この層を形成している双極細胞が神経刺激のやりとりをする部位（極）を上下両方に持っているためにこの名がついている．

このような層構造を網膜が持っていることから，光および神経刺激の流れは図 -4 の矢印のように込み入ったものとなる．脳は眼球の奥，すなわち光受容細胞の方にあることから，眼に入ってきた光は神経節細胞や双極細胞を通過して最下層の光受容細胞で感知されて神経刺激に変換され，その後に神経刺激は外側にある双極細胞から神経節細胞へと上がっていき，視神経の束となって網膜を貫通して脳へとつながっている．

■ 水平細胞とアマクリン細胞

このような網膜に対して垂直方向の神経刺激の伝達のほかに，水平方向にも神経情報のやりとりが行われている．複数の光受容細胞から神経刺激を受け取り双極細胞に伝える水平細胞，そして複数の双極細胞から神経刺激



図 -5　神経節細胞における受容野の特徴

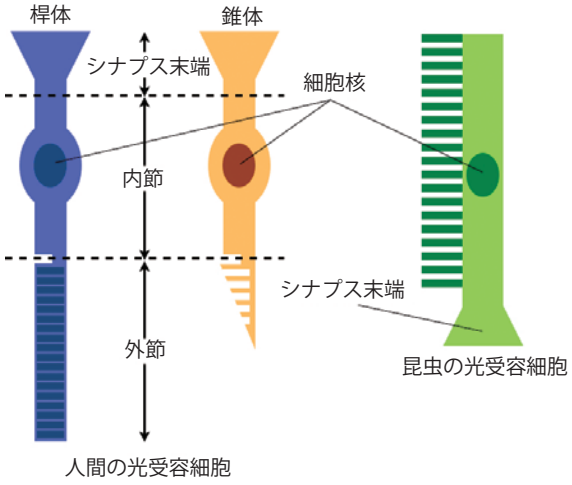


図 -6　人間と昆虫の光受容細胞

を受け取り神経節細胞に伝えるアマクリン細胞がその役割を担っている．

双極細胞は水平細胞とともに受容野と呼ばれる複合的な神経刺激の伝達システムを形成している．すなわち，双極細胞の真下付近の光受容細胞群を受容野中心，それを取り巻く光受容細胞群を受容野周辺と呼び，受容野周辺の光受容細胞は水平細胞を介して双極細胞とつながっている．

受容野中心に光が当たると活性化し受容野周辺に光が当たると不活性化する受容野（ON-center）と，その逆の特性を持つ受容野（OFF-center）とが存在する．神経節細胞もアマクリン細胞とともに同様の受容野を形成している．神経節細胞とアマクリン細胞には複数種類のものが存在することが発見されており，神経節細胞ではそれぞれが異なる役割を担っていることが分かってきているが，アマクリン細胞については未解明のことが多い．

図 -5 は神経節細胞における受容野の特徴を知るための図形である．左側の黒い四角形に囲まれた灰色の四角形よりも右側の薄い灰色の四角形に囲まれた灰色の四角形の方が色が濃く見えるであろう．しかし実際にはどちらも同じ濃さである．このことは周囲の四角形を隠して色を比較すれば分かるであろう．この現象は神経節細胞が持つ受容野の「側抑制」という働きによって生じる．すなわち受容野の中心と周辺が同じような明度である場合には反応が弱くなり，逆に異なる場合には反応が強くなる働きである．

図 -5 における赤い円が ON-center を持つ受容野を表している．薄い赤色の部分が受容野周辺であり，濃い円が ON-center の受容野中心である．左の場合，受容野中心は受容野周辺に比べて明るいためより強く反応する．すなわち周辺よりも明るさが強調される．逆に右側の場合，受容野中心と受容野周辺とにおいて明るさにあまり差がないため弱い反応となる．すなわち周辺よりも暗さが強調される．このため同じ灰色の四角形であるにもかかわらず左側は右側よりも明るく感じられる．このようにコントラストを強調する働きが側抑制であり，色に関しても側抑制が働いている．つまり私たちの眼は光の色をそのまま見ているのではなく周囲の光との相対的な関係を知覚しているのである．

■ 唯一光を感知できる光受容細胞

最後に光が神経刺激に変換される光受容細胞について説明する．光受容細胞は唯一光の知覚に結びつく細胞であり視覚情報処理における最初の入力を形成する．光受容細胞には 2 種類のものがある．主に暗い場所で働く「桿体（Rod）」と主に明るい場所で働く「錐体（Cone）」である．片眼あたり，桿体は約 1 億 2 千万個，錐体は約 650 万個存在する．桿体と錐体の大まかな形状は**図 -6** に示す通りである．

桿体と錐体は共に外節と内節そしてシナプス末端の 3 つの部分から構成されており，外節が円柱状をしているものが桿体，円錐形をしているものが錐体である．この外節には光受容タンパク質（桿体の場合はロドプシン，錐体の場合はオプシン）を含んだ膜構造を持った円盤が積み重なっている．光によって変化した光受容タンパク質が細胞内の電位を高め，それまでシナプス末端から放出されていた神経伝達物質の放出を止める．つまり光刺激のこない暗闇で神経伝達物質が放出され，興奮状態となる．他の感覚器官では，たとえば耳の場合，音という刺激が来たときに神経細胞は興奮状態になるので，眼の光受容細胞は逆の反応を示す．

桿体は錐体よりも光受容タンパク質を含む円盤を多数持っているため，光に対する感度がきわめて高く，たっ

た 1 つの光子を感知できる．その感度は錐体の約千倍である．しかし桿体の光受容タンパク質であるロドプシンには色に対する特性がないため，桿体は色を感知することはできない．暗い場所で色を知覚できない理由はこのためである．

これに対してオプシンは赤緑青（RGB）の各色に反応する 3 種類のものがあり，これら 3 種類のオプシンの相対的な反応の割合で色が知覚される．たとえばオレンジ色は赤色に反応するオプシンの量が多く緑色に反応するオプシンの量が少ないときに知覚される色である．人間が知覚できるあらゆる色をこの 3 色の光で表現できるのはこのためであり，液晶ディスプレイなどで RGB カラーモデルとして利用されている．

赤色に反応するオプシンの反応（感受性）が最大になるのは約 560nm の波長を持つ光に対してであり，緑色に反応するオプシンのそれは約 530nm，青色に反応するオプシンでは約 430nm である．赤と緑に反応するオプシンの感受性が最大となる波長はきわめて近く，それぞれを発現する遺伝子も近接していることが分かっている．

なお，ロドプシンの感受性が最大となる光の波長は約 500nm であり，これは明るい場所では青緑色に該当する．夜間の車のインジケータにこの色が多く使われている理由はこのためである．また赤色は波長が長いためロドプシンを反応させず，錐体の赤色に対応するオプシンだけを反応させる．つまり夜間の赤色も私たちにとって知覚しやすい色である．

■ 視覚研究の可能性

さて，これまで述べてきたように，網膜における視覚情報処理については，かなり分かってきている．そしてこれらの視覚情報処理は，現在さまざまな学問領域で研究されている．

まず物理学の光学，眼球や網膜を研究する動物学や生理医学，眼科学，解剖学，神経科学などが深くかかわってくる．また脳へ伝達された後の情報処理は，脳神経科学や脳生理学，認知科学，心理学などの分野で研究が進められている．そしてこれらの研究分野における知見が，工業デザインなどに応用されはじめている．たとえばヒューマンエラーを起こしづらいヒューマンコンピュータインタフェースの開発などだ．

また，視覚情報の光学的応用も盛んであり，情報工学，電気工学，通信工学，照明工学，画像処理，医療工学などにおいて多彩な研究がなされている．特に半導体技術や通信インフラの目覚ましい発達により，情報量の多い映像情報を高速で伝達することができ，さらには 3 次元ホログラムなどの立体映像を伝送する技術も開発が進んでいる．

一方，新しい流れとして，従来の半導体工学や通信工学などに，量子コンピューティングや分子コンピューティングなどの新しい計算原理や，フェムト秒パルス操作技術，微細加工技術，マイクロマシン技術等の新しい技術を融合した「情報フォトニクス」という新しい分野が形成されつつあり，今後の発展が期待されている．絵画や映画，演劇，放送，服飾など多彩な芸術分野もまた視覚情報にかかわる多彩な研究領域を形成している．

このように視覚情報処理の分野は大きな可能性を秘めており，その応用は無限大とも言える．まずは本特集で視覚の魅力を知っていただき，視覚情報処理研究の新たな展開に寄与できれば幸いである．

参考文献

1）ベアー・コノーズ・パラディーソ（著），加藤宏司，後藤　薫，藤井　聡，山崎良彦（監訳）：カラー版　神経科学 ―脳の探究―，西村書店（2007）．
2）内川恵二，篠森敬三（編）：視覚 I　視覚系の構造と初期機能，朝倉書店（2007）．
3）田沼靖一（監修）：脳と感覚のしくみ ―行動・記憶・心の基盤とその能力―，ニュートンプレス（2002）．

（平成 20 年 11 月 13 日受付）

池田文人（正会員）　fumike@mail.sci.hokudai.ac.jp

NTT データ勤務を経て 2001 年より北海道大学准教授．1994 年京都大学理学部卒業．工学博士（奈良先端大）．専門は認知科学．米国認知科学会会員．共著に「フィンランドの理科教育」（明石書店）など．

徳永史生　tokunaga@voice.ocn.ne.jp

1967 年阪大理生物卒業，1972 年同大学院理生物化学博士課程修了，同年京大理生物物理助手，1979 年東北大理物理助教授，1989 年阪大理生物教授，1996 年同大理宇宙地球教授，1998 年同大学院理宇宙地球教授．