

TR-A-0015

網膜モデルTAMITの計算機
シミュレーション

乾 敏郎

Toshio Inui

1987. 10. 16

A T R 視聴覚機構研究所

心理物理学的研究の目的は、刺激に対する被験者の反応を測定することによって視覚システムの内部状態を推測することにある。しかしながら、刺激-反応関係を単にシステム（たとえば視覚系）の特性として記述するのみならずシステムのミクロな生理機構までも推測することは、きわめてむずかしい問題である。70年代に入り、心理物理学的研究は生理学的知見と密接に関連し合いながら急速に進歩した。アカゲザルは視力、色覚、空間周波数特性のいずれも人間にきわめて類似しているため、心理物理学的数据はアカゲザルの単一ニューロンの特性と比較されることが多い。60年代に進歩した視覚神経細胞の受容野特性の研究に影響を受け、70年代にはさまざまな条件下で、（特に閾値測定法を用いて）人間の受容野特性が知られてきた。その結果、心理物理学的に得られたデータとアカゲザルの単一神経細胞の特性が比較的近いことが多かった。

しかし、なぜ心理物理学的方法を用いて得られたデータが単一神経細胞の特性とよく一致するのであろうか。本論文ではこの問題を解決する手がかりを得るため、できる限り神経生理学的数据に忠実な神経回路網モデルを構築し、それによって逆に心理物理学データをシミュレートすることを試みた。まず、これまでに報告した心理物理学的数据を紹介し（第I節）、生理学的数据との関連性を指摘（第II節）した上で、それらを説明可能な神経回路網モデル（TAMIT：Total Activity Model for Increment Threshold）を提案する。最後に本モデルから予測される人間の網膜構造について言及する。

I . 心理物理学的知見

被験者にスポット光を提示し、検出閾（光覚閾）を測定すると、スポット光の面積の増加とともに閾値が低下することが知られている。通常、検査光の面積と検出閾の関係は両対数グラフで示される。このようなグラフを閾値-面積曲線（Area-threshold curve）と呼ぶ。検査光が小さいときの閾値は面積の増加とともに（両対数グラフでは） -1 の傾きで低下する。これは閾値と刺激光の面積が逆比例してい

ることを意味する。すなわち

$$(\text{閾値}) \times (\text{検査光の面積}) = \text{一定}$$

という関係が成立しているのである。これは何らかの機構によって検査光のエネルギーが完全に加算され閾値が決定されていることを意味しており、空間加重が完全であるという(complete spatial summation)。完全な空間加重が成立する範囲は単に空間加重領域(spatial area)とも言われる。検査光をさらに大きくすれば、傾きは-1より小さくなる。しかし、傾きは0ではないので部分的に空間加重が成立していることを示している(partial summation)。さらに検査光の面積を大きくすると閾値は検査光面積によらず一定になる(non-summation)。Inuiら(1981,1982)は、空間加重領域の大きさが、網膜偏心率とともにどのように変化するかをしらべた。背景輝度は10asbであり、検査光は200ms間パルス状に提示された。その結果、空間加重領域の直径 d (min) は、網膜偏心率 E (deg) と直線関係にあり、

$$d = 0.76E + 4.2$$

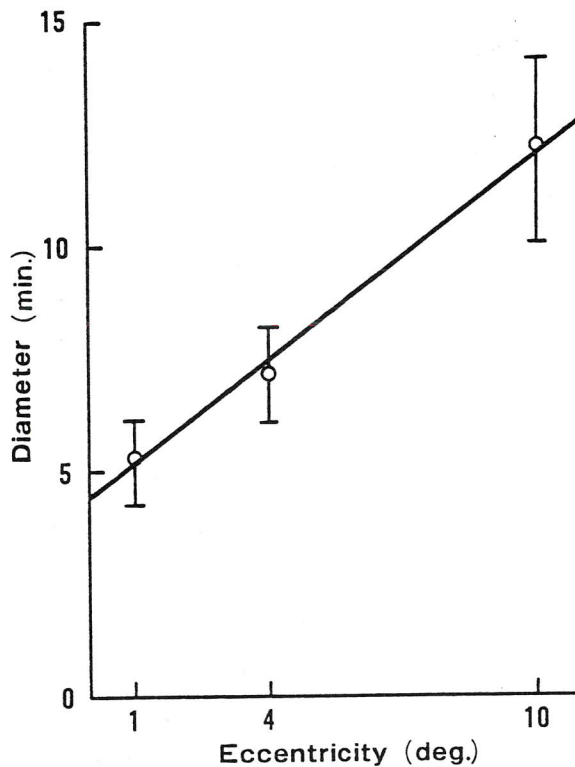


図1 空間加重領域の直径と網膜偏心率の関係 (Inuiら、1981)。

であった(図1)。すなわち、中心窩では直径約4′、網膜偏心率が10°の位置では直径12′の範囲で空間加重が成立した。

Okamotoら(1986)は、検査光の輝度の対数が時間とともに線形に増加するようにして同様の実験を行なった。この提示条件では時間的に急激な変化が見られない。その結果、空間加重領域の直径d(min)は、やはり網膜偏心率E(deg)と直線関係にあったが、その勾配は小さく

$$d = 0.2 E + 2.2$$

であった(図2)。前述のパルス状に提示した条件、およびゆっくりと輝度を上げる条件で得られた空間加重領域の直径はそれぞれ、サルの網膜神経節細胞のY型、X型の受容野中心部の直径にほぼ等しい(第II節参照)。

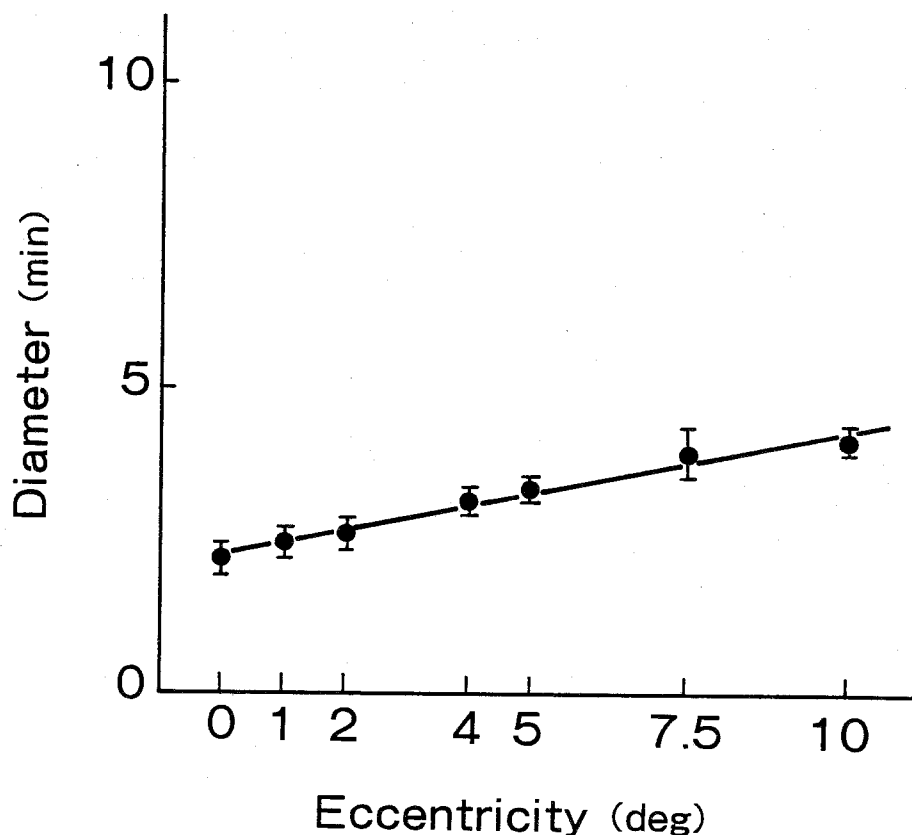


図2 空間加重領域の直径と網膜偏心率の関係(Okamotoら、1986)。

検査光の付近に別の刺激光があると検査光の光覚閾が単独に提示されたときよりも上昇する。BeyersteinとFreeman(1977)は、直径1.5′の検査光の近くに、直径

3.5' の誘導光を提示し、検査光に対する光覚閾を測定した。背景輝度は7 td、検査光は中心窩に150ms パルス状に提示され、誘導光の輝度は44tdで検査光の上または右、または斜め上に提示された。その結果、検査光と誘導光の間隔（外縁の間隔）が6' ~ 9' 以下では光覚閾が上昇した。これは、直径12' ~ 18' の範囲から検査光に抑制効果が働くことを意味している。乾ら(1982)は、抑制効果が働く範囲、すなわち抑制野(inhibitory field)の大きさと網膜偏心度の関係をしらべた。網膜の種々の位置に二本の平行な水平線分（幅2'、長さ16'）を提示し、その中央に提示された直径2.7' のスポット光に対する閾値を測定した。背景輝度は10 asb であり、スポット光は200ms 間パルス状に提示された。線分の間隔が大きいときは、スポット光に（線分からの）抑制はかからないが、間隔が狭いときはスポット光に抑制がかかり、閾値が上昇した。そこで抑制がかかり始める線分の間隔を測定した結果、抑制野の直径は、偏心度とともに増大することが明らかにされた（図3）。すなわち、中心窩では直径12'、網膜偏心度9° の位置では直径40' であった。この結果を、前述の空間加重領域の大きさと比較すると、偏心度によらず、抑制野の

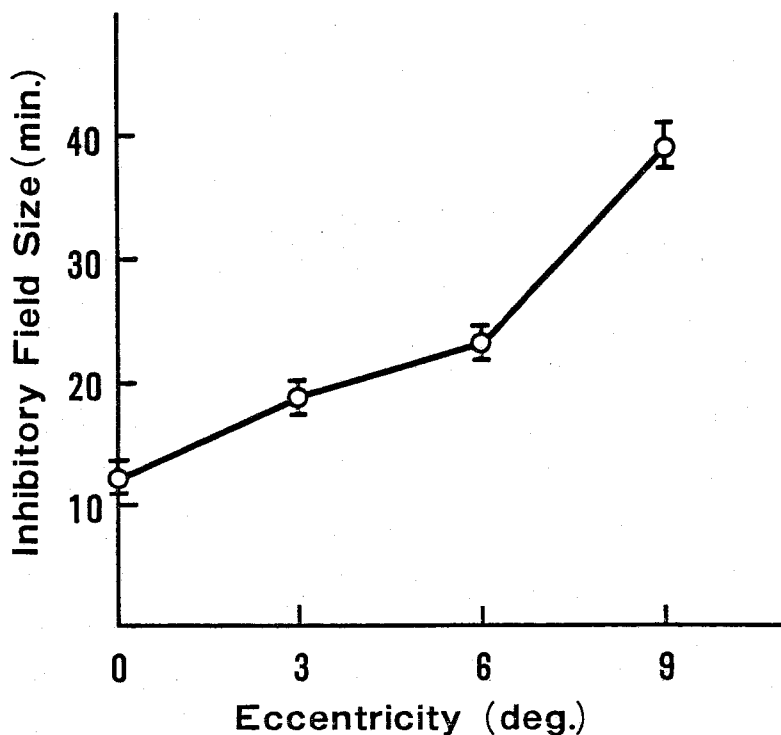


図3 抑制野の直径と網膜偏心度の関係（乾ら、1982）。

直径は空間加重領域の直径の約3倍であることがわかる。

以上から、検査光が提示されたごく近傍では、光エネルギーが加算され、その周辺部では逆に検査光に対し、抑制効果が生ずることがわかる。このことから次の3点が指摘される。

1. 局所的な刺激の検出に影響する領域が限定されている。
2. それは空間加重領域と抑制領域から成る。
3. この領域は網膜偏心度とともに大きくなる。

そこで、局所的な刺激検出に影響する領域を心理物理学的に得られた受容野(receptive field)と呼ぶことにする。

II. 生理学的知見との関連

網膜の出力細胞である神経節細胞や外側膝状体細胞の多くは、同心円型の受容野(concentric receptive field)をもっている。ここでの受容野は言うまでもなく単一細胞の受容野である。一般に受容野の感度分布は後述するようにDOG関数で近

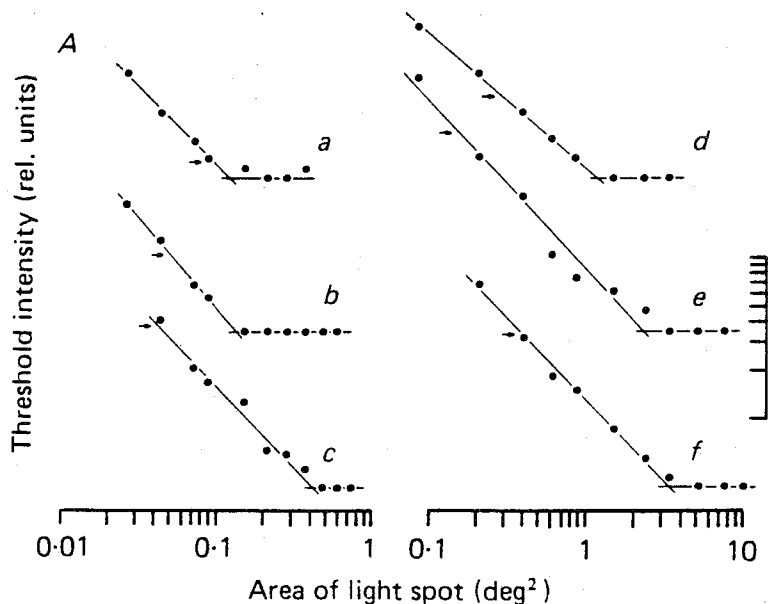


図4 ネコの網膜神経細胞の閾値-面積曲線(Peichl とWassle, 1979)。a~cはX型細胞であり、d~fはY型細胞である。各直線の横に示された矢印は 27.7 cd/m^2 の輝度を示す。

似できる（図7参照）。

オン中心型細胞の受容野中心部にスポット光を照射するとパルス放電が出力される。スポット光の面積を徐々に大きくしていくとパルス頻度が上昇する。すなわち大きい反応が得られる。これはスポット光の光エネルギーが加算されていることを意味している。そこで細胞の出力の閾値（すなわち出力が得られる最低輝度）を測定すると図4のようにスポット光の面積とともに閾値が低下する。

図のような曲線を神経細胞の閾値-面積曲線と呼ぶ。曲線の傾きが-1の部分は、閾値 ΔI が刺激光の面積に反比例していることを示しており、刺激エネルギーの加算が完全である。この範囲を空間加重領域と呼び、細胞の受容野中心部の大きさと一致している。ちなみに、図4では刺激光の面積を増加させて受容野周辺部に重な

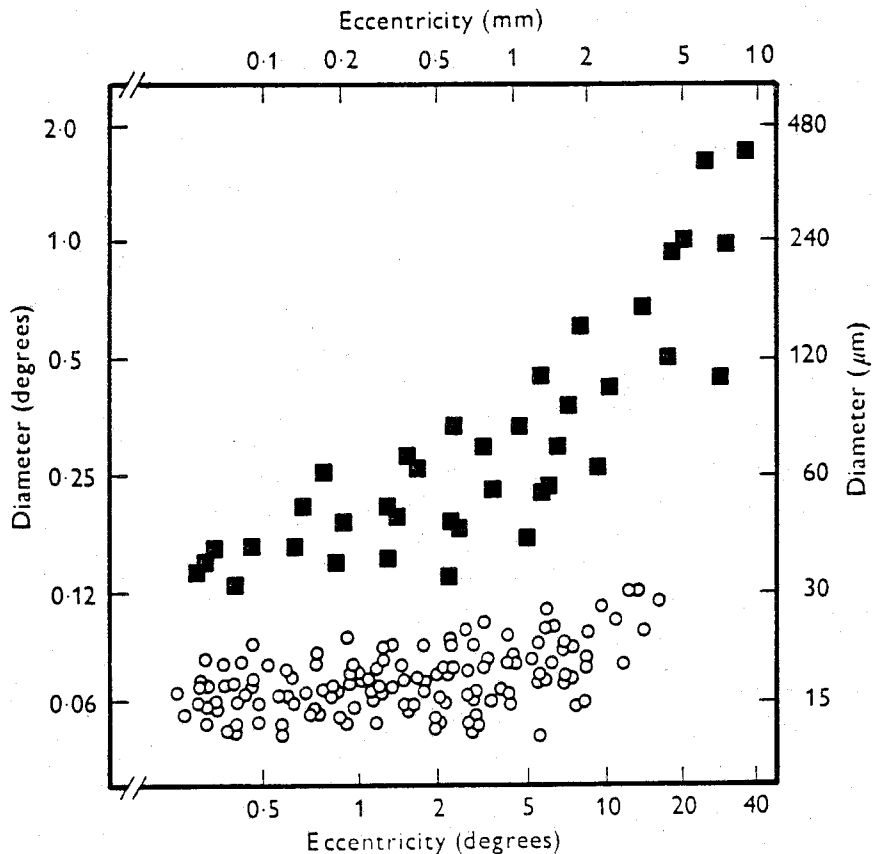


図5 アカゲザルの網膜神経節細胞の受容野中心部の直径と網膜偏心度の関係(De MonasterioとGouras, 1975)。

白丸がX細胞、黒四角がY細胞である。

っても抑制はかかっていない。これは閾付近の輝度では抑制がかからないか非常に弱いからである。アカゲザルの同心円型受容野をもつX型網膜神経節細胞およびY型網膜神経節細胞の受容野中心部の直径と網膜偏心度の関係を図5に示す(図は両対数グラフであることに注意)。

X型網膜神経節細胞の受容野中心部の大きさは網膜偏心度にあまり依存していないことがわかる。De Monasterio と Gouras(1975)によればこの型の細胞は1個の錐体から入力を受けているミジェット神経節細胞であり、色特異性を示し、持続的に応答する。一方Y型網膜神経節細胞は、色特異性を示さず、過渡的に応答する(De Monasterioら、1976)。

Ⅲ．活動度の重要性

このように心理物理学的に得られた受容野特性と単一神経細胞の受容野特性はきわめて類似している。しかしながら、心理物理学的に得られた光覚閾は単一神経細胞の応答で決まるのではなく、むしろ神経集合の活動度で決まると考えるのが自然である。

CampbellとMaffei(1970)はヒトの後頭部隆起点で記録したVEP(視覚誘発電位)の振幅から心理物理学的に得られた空間周波数応答特性が完全に予測できることを示した。彼らは種々の空間周波数の正弦波格子を用いて、正弦波のコントラストとVEPの振幅の関係をしらべた。その結果、VEPの振幅がコントラストの対数と直線関係にあることを見いだした。この直線を外挿して、VEPの振幅がゼロになるコントラストを求めると、心理物理学的に得られたコントラスト閾とよく一致していた。このことは、正弦波格子の閾値が視覚領のニューロン集団の活動で決まることを示すものである。ところで、Tolhurstら(1983)はサルの視覚ニューロンの「コントラスト-反応関係」とサルで心理物理学的に得られた「コントラスト-反応関係(いわゆる心理測定関数)」を比較することによって、閾値が少なくとも単一のニューロンの活動によって決まるのではなく、ニューロン集団の活動で決まることを示している。

一方、網膜と皮質の投射関係はヒトでも明らかにされており(CoweyとRolls,1974)、Drasdo(1977)は次のような関係式を導いている。

$$1/M = 0.087(1 + 0.59E)$$

ここに、Mは網膜-皮質拡大因子と呼ばれるもので、視角で 1° の情報が皮質で何mmの範囲の細胞によって処理されているかを示すものである。Eは網膜偏心率(度)である。この式は偏心率が大きくなればなるほどMの値が小さくなる、すなわち1度あたりの情報を処理する細胞数が少なくなることを示している。Rovamoら(1978)は、このような網膜-皮質拡大因子を考慮して周辺部では刺激を拡大して空間周波数応答特性を測定している。通常ディスプレイの大きさを固定して空間周波数応答特性をしらべると視野の周辺になればなるほど低域に移動し感度も低下する。しかしながら、網膜-皮質拡大因子を考慮して刺激を拡大し、皮質へ変換された刺激の大きさ(deg in visual space \rightarrow mm in cortex)を等しくすれば、偏心率によらず空間周波数応答特性は一致する。この事実からもニューロン集団の活動度によって閾値が決定されていることが示唆される。

このような心理物理学実験によって得られる受容野特性がなぜ単一神経細胞の受容野特性に近いものになるのであろうか。この問題を解決するには神経細胞密度等、視野の空間処理能力を考慮したモデルで、これまで述べた諸現象を把えなくてはならない。

IV. モデルTAMITの構成

モデルの構成

TAMIT (Total Activity Model for Increment Threshold) は大きく2つの処理から構成される。第一の処理は網膜神経節細胞(RGC)の情報処理に対応するもので、第二の処理はすべてのRGCの出力の加算を行なう部分である。TAMITの構成を図6に示す。RGCは網膜上に受容野をもつ閾素子であり、これらの出力の総和(全活動度)が心理的閾値を越えると光が検出されると仮定する。したがって、TAMITには2つの閾パラメータが存在する。以後、RGCの閾値を θ_n 、心理的閾値を θ_p と書くことにする。

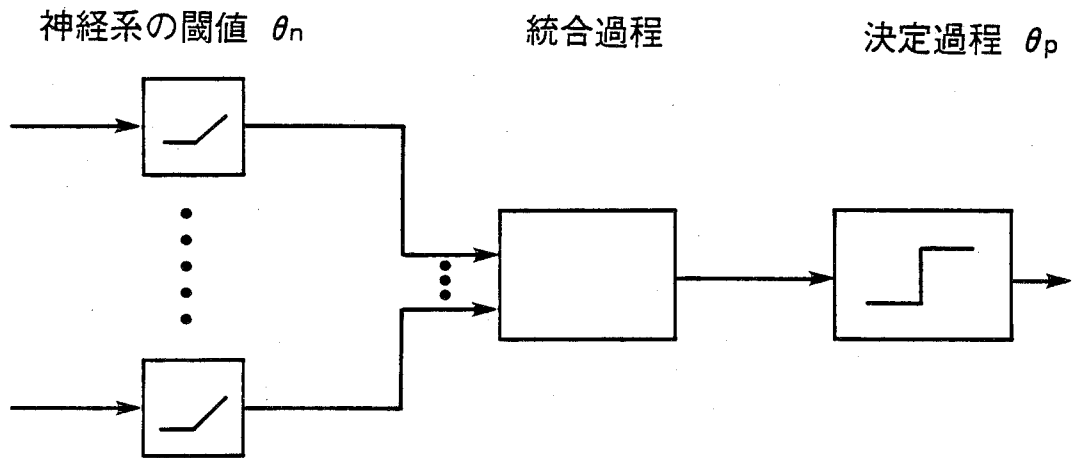


図6 TAMITの構成。

TAMITには表1に示すように8個のパラメータが存在する。以下ではこれらのパラメータについて説明する。

表1. モデルのパラメータ

Maximum center sensitivity	A
Maximum surround sensitivity	AQ
Radius of receptive field center	σ_e
Radius of receptive field surround	σ_i
Threshold of one neuron	θ_n
Psychological threshold	θ_p
receptive field density	D r
Retinal eccentricity	E

RGCのモデル

各RGCの受容野はDOG (Difference of Gaussian) 関数で記述することにし、それぞれのガウス関数の標準偏差を σ_e 、 σ_i 、ガウス関数のピーク値をA、AQとする(図7, 8)。

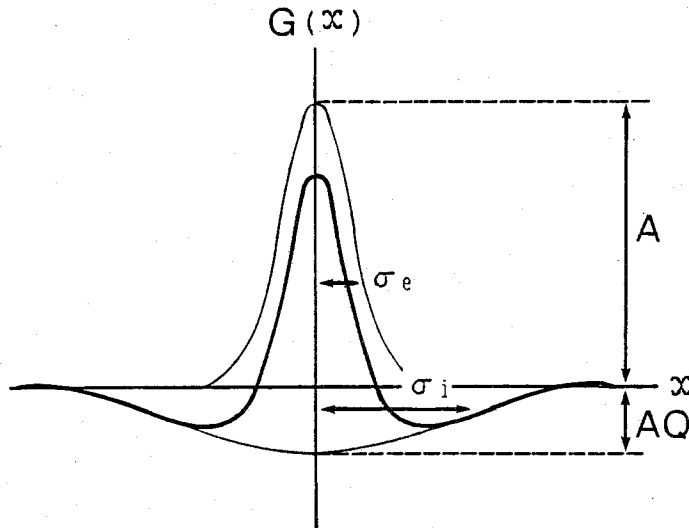


図7 受容野の感度分布。

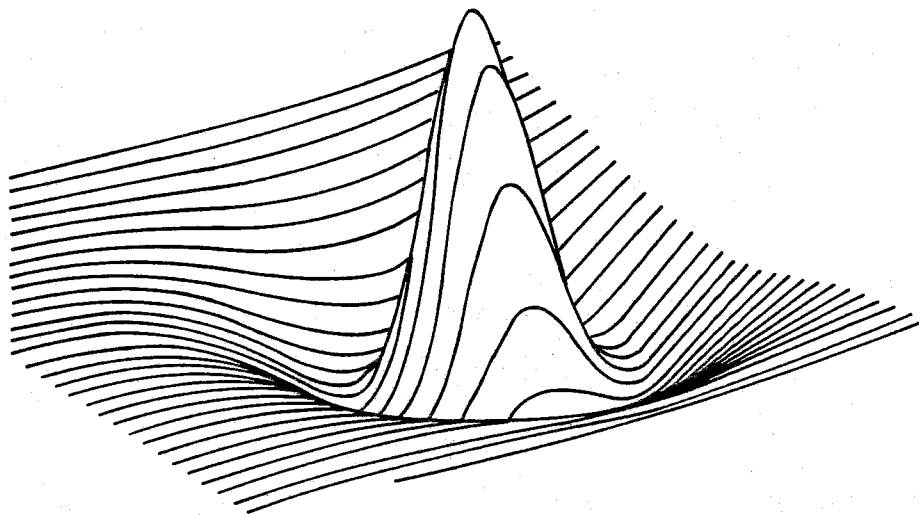


図8 2次元受容野の感度分布。この感度分布の断面は図7に示されたDOG関数である。

したがって、RGCの受容野の感度分布 $G(r)$ は

$$G(r) = A (\exp(-r^2/\sigma_e^2) - Q \cdot \exp(-r^2/\sigma_i^2)) \quad (1)$$

である。ここに r は受容野の中心からの距離である。

既に述べたように、受容野中心部の直径は網膜偏心率 E と直線関係にある(Inui et al, 1981; 乾ら, 1982)。ここでは被験者H.M.に関するデータを採用することにする。被験者H.M.の場合は、

$$2\sigma_e = 0.55E + 4.15 \quad (2)$$

ここで E の単位は度であり、 σ_e の単位は分である。また、受容野周辺部の直径は、網膜偏心率によらず受容野中心部の直径のほぼ3倍なので(乾ら, 1982)、

$$\sigma_i = 3\sigma_e \quad (3)$$

とする。また、 A の値はLinsenmeierら(1982)の生理学的データから

$$A = 2.13 / \sigma_e^{1.23} \quad (4)$$

とした。

RGCの受容野密度

中心窩付近では神経節細胞の細胞体はその受光部からずれているので、神経節細胞の密度(個/deg²)は、錐体の密度のように網膜部位の情報処理能力と必ずしも対応しない。しかしながら、偏心率が10°以上であれば網膜皮質拡大因子 M は神経節細胞密度の平方根 $\sqrt{D_c}$ に比例することがサルの研究から明らかにされている(DanielとWhitteridge, 1961; RollsとCowey, 1970)。DrasdoとFower(1974)はヒトの網膜神経節細胞密度のデータ(Van Buren, 1963; Oppel, 1967)から、組織の収縮(tissue shrinkage)によるエラーを修正して正しい密度を算出した。Drasdo(1977)は、このデータから、網膜情報処理能力を示す神経節細胞の受容野密度 D_r (1°あたりの受容野の数)を推測する式を計算した。それによると $1/\sqrt{D_r}$ と偏心率 E (deg)の関係は

$$\frac{1}{\sqrt{D_r}} = k [1 + sE(1 + 3E^2 \times 10^{-5} + 8(sE)^{5.5} \times 10^{-10})] \quad (5)$$

ここに $k = 0.0055$, $s = 0.59$ である。E が 30° 以下のときには

$$\frac{1}{\sqrt{Dr}} = 0.0055 (1 + 0.59E) \quad (6)$$

で近似できる。(5) 式を積分すると 1.5×10^6 となりほぼ全神経節細胞数と一致する。

Y型RGCの受容野密度

我々がパルス刺激を用いて測定した受容野((2)式)は、以下の理由でY型RGCの受容野であると考えられる。

- (1) 順応水準を変化させたときの閾値の変化を見ることにより、この受容野を持つシステムが、きわめて短いパルス刺激に応ずる(Okamotoら、1986)。
- (2) 臨界融合頻度(C.F.F.)を決定するシステムである(乾ら、1983)。
- (3) 測定された受容野の大きさがサルのY型RGCのそれにきわめて近い値である(De Monasterio と Gouras, 1975)。
- (4) 人間のY型RGCの樹状突起の広がり的大小と測定された受容野の大きさが近い値である(Rodieckら、1985)。

そこでTAMITではRGCの受容野密度 D_r ではなく、Y細胞の受容野密度 D_Y を考慮せねばならない。この点に関し、Perryら(1984)は、HRP注入法によって、サルのY型RGCの細胞密度をしらべた結果、 9.4° 以上の網膜偏心度においては偏心度によらずRGC全体の約10%であることを見い出している。網膜周辺部では細胞密度は受容野密度に一致している。それゆえ、周辺部のY型RGCの受容野密度 D_Y は上記のDrasdoの式から求めた D_r の10%であるとする。

V. シミュレーション

計算機シミュレーションでは、図9のように細胞は同心円上に分布しているものと仮定して行った。同心円の間隔 Δr は各位置における受容野密度の逆数に等しい

とした。すなわち

$$\Delta r (E) = 1 / \sqrt{D r} (E) \quad (7)$$

ここに、 E は網膜偏心度である。また、細胞はほぼ Δr で同心円上に等間隔に位置すると仮定した。座標 (x_0, y_0) にある細胞の出力 $O(x_0, y_0)$ は、

$$O(x_0, y_0) = \psi \left[\iint_{-\infty}^{\infty} S(x, y) \cdot G(x - x_0, y - y_0) dx dy - \theta_n \right] \quad (8)$$

で表わすことができる。ここに $S(x, y)$ は刺激パターンの輝度を、 $G(x, y)$ は式 (1) で表わされる受容野の感度分布である ($r = \sqrt{x^2 + y^2}$)。

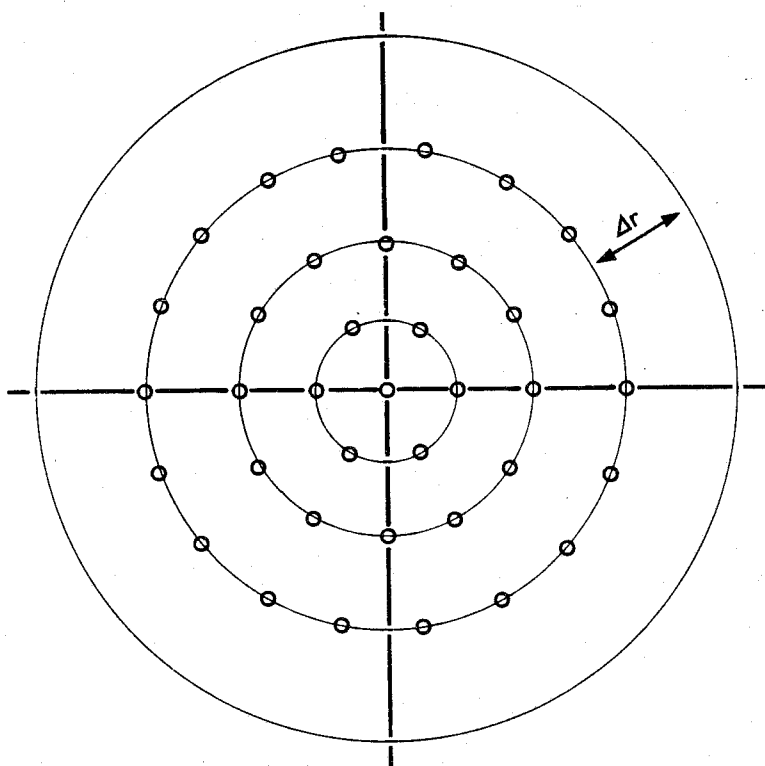


図9 RGC (の受容野の中心) の分布。

また、 ψ は次式で与えられる非線形関数である。

$$\psi(x) = \begin{cases} x & (x \geq 0) \\ 0 & (x < 0) \end{cases} \quad (9)$$

次にすべてのY型RGCの出力の総和GOを計算する。すなわち、

$$GO = \sum_{x, y = -\infty}^{\infty} O(x, y) \quad (10)$$

最後に全活動度GOを心理的閾値 θ_p と比較し、 $GO \geq \theta_p$ のときに光が検出されると仮定した。本シミュレーションでは、スポット光に対する閾輝度の決定を行なったので、閾輝度での $S(x, y)$ は直径 d 、高さ ΔI の円柱関数になる。したがって、シミュレーションでは

$$GO = \theta_p \quad (11)$$

となる ΔI を計算することになる。すなわち

$$\theta_p = \sum_{x_0, y_0 = -\infty}^{\infty} \psi \left[\Delta I \iint_{(x, y) \in S} G(x - x_0, y - y_0) dx dy - \theta_n \right] \quad (12)$$

なる ΔI を求めることが目的である。特に $\theta_n = 0$ のときは、

$$\theta_p = \sum_{x_0, y_0 = -\infty}^{\infty} \Delta I \psi \left[\iint_{(x, y) \in S} G(x - x_0, y - y_0) dx dy \right] \quad (13)$$

よって

$$\Delta I = \theta_p / \left(\sum_{x_0, y_0 = -\infty}^{\infty} \psi \left[\iint_{(x, y) \in S} G(x - x_0, y - y_0) dx dy \right] \right) \quad (14)$$

となる。

RGCが稠密に配列されている場合のスポット光に対する活動パターンの一例を、図10に示す。図はX-Y平面上に配列されたRGCの出力をZ軸に示している。ここで θ_n が0の場合、GOは図の正の部分の体積に対応する。しかし本シミュレーションでは、式(7)で決められるようにRGCが離散的に配列されている。シミュレーションで用いたプログラムの詳細は、付録のプログラムリストを参照されたい。

次にパラメータの決定方法について述べる。表1に示したようにTAMITは8個のパラメータから成る。しかし、 σ_e と σ_i は(2)式と(3)式で与えられ、Aは(4)式で与えられている。心理的閾値は同一被験者の場合、網膜偏心度Eによら

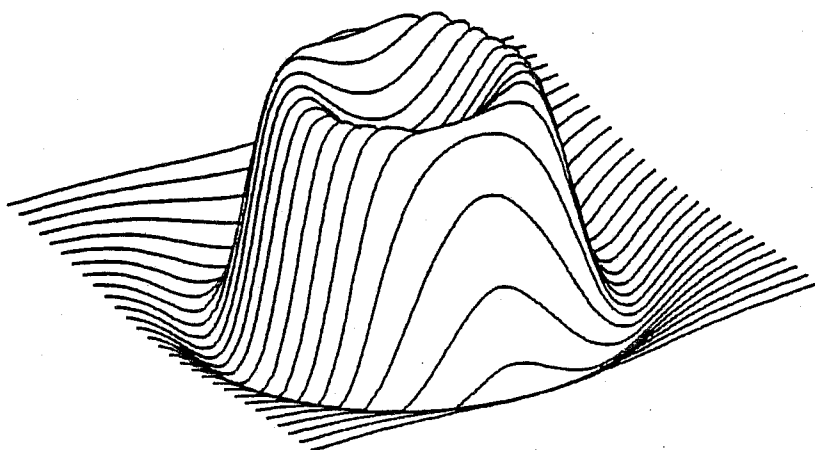


図10 スポット光に対する網膜の出力パターンの例。この図ではRGCが稠密に配列されていると仮定されている。

ず一定である。また、 Q 、 θ_n も E によらず一定であると仮定した。 D_r は既に述べたように、(6) 式から計算できるが、まず $E = 10(\text{deg})$ においては (6) 式から計算される D_r の10%が Y であるとした。すなわち

$$D_Y = 0.1 \cdot D_r \quad (E = 10)$$

VI. 結果

まず、中心窩すなわち $E = 0(\text{deg})$ において、付近のRGCの受容野密度が一定であると仮定しその密度を変えたときの閾値-面積曲線の変化をしらべた。その結果を図11に示す。RGCの受容野密度は、閾値-面積曲線を上下に移動させる効果をもつ。次に $D_Y = 0.04 \cdot D_r$ として、すなわちY型受容野が全体の4%であると仮定して、RGCの閾値の効果を調べた(図12)。 θ_n が小さいときは、刺激光の直径が $12'$ 以上で、閾値が上昇する。また抑制の強さ Q を大きくすると、刺激光の直径が $4'$ 以上で、閾値が上昇する(図13)。被験者H.M.の閾値-面積曲線から以下のようなパラメータの値が推定された。Y型RGC受容野の割合を表IIと図14に示す(心理物理学的データは、網膜偏心率が 0° 、 1° 、 2° 、 4° 、 5° 、 10° 、で得られている)。Y型受容野の割合は、網膜偏心率が 3° 以上であれば、約10%で一定であるが、それ以下の偏心率では図14のようにその割合は減少し中心窩では4%であ

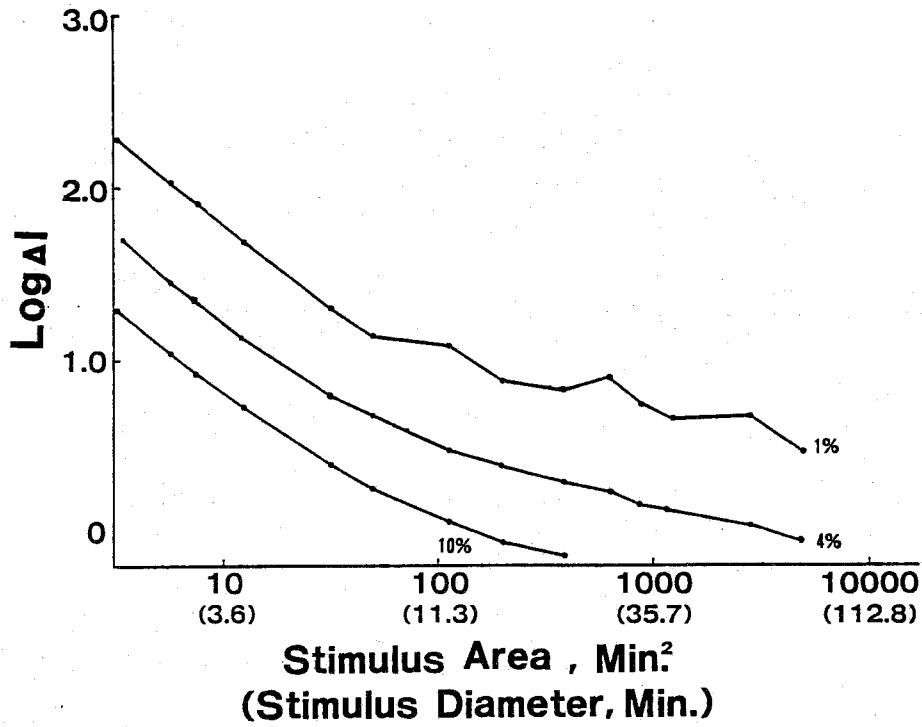


図 1 1 R G C の受容野密度の効果。 $E = 0$ 、
 $\theta_n = 0$ 、 $\theta_p = 480$ 、 $Q = 0.12$

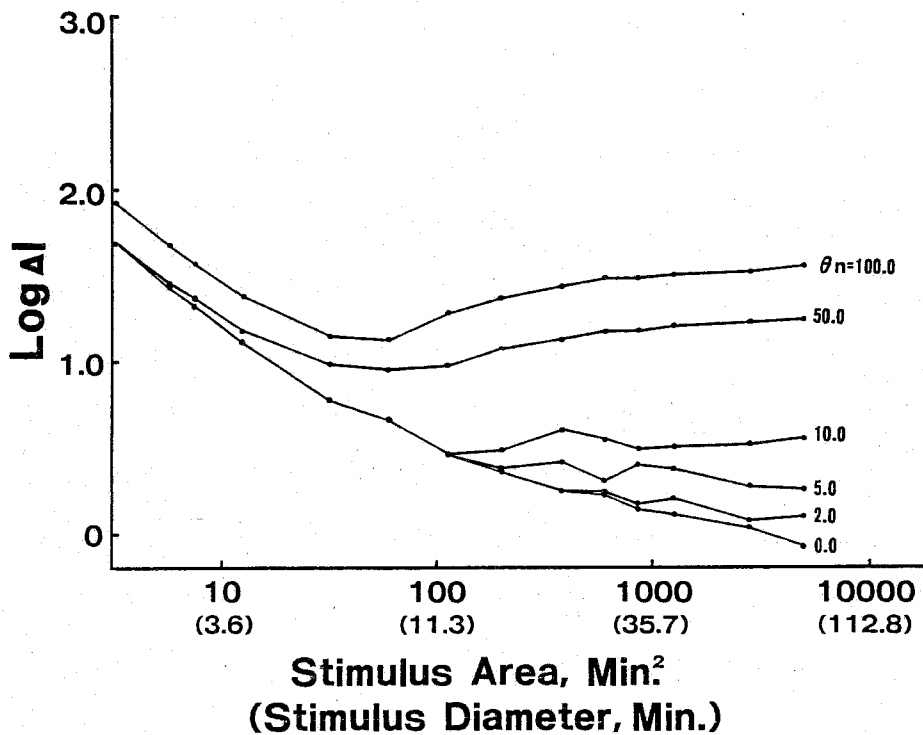


図 1 2 R G C の閾値の効果。 $E = 0$ 、 $\theta_p = 480$
 $Q = 0.12$ 、 $D Y = 0.04 D r$

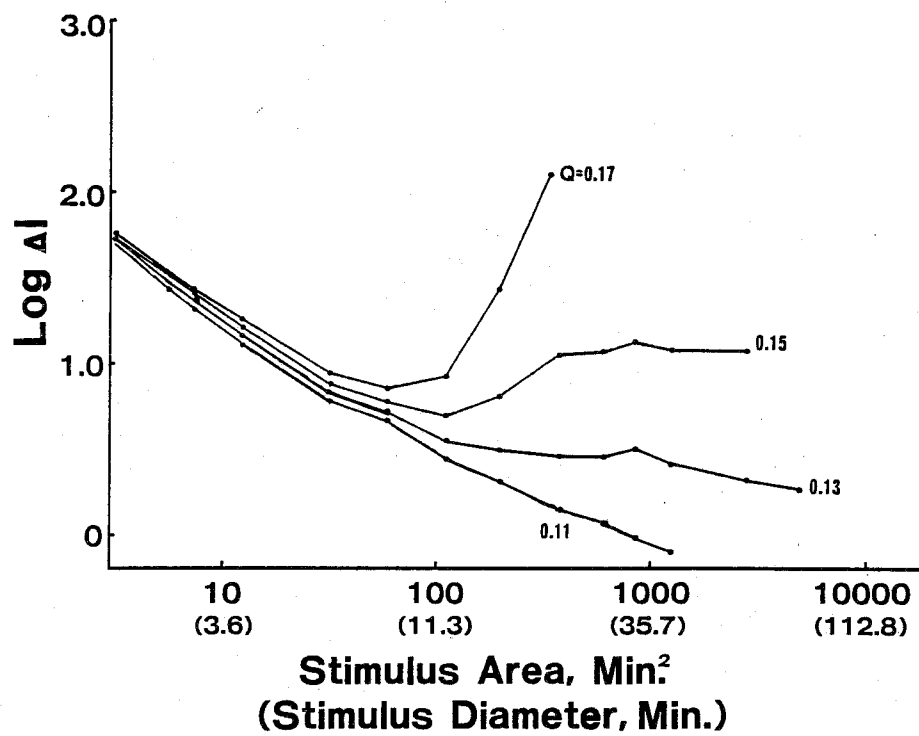


図 1 3 抑制の強さ Q の効果。 $E = 0$ 、 $\theta_n = 0$ 、
 $\theta_p = 480$ 、 $D_Y = 0.04 D_r$

表 II . Y 型 R G C 受容野の割合

網膜偏心率 E	0	1	2	4	5	10
Y 型の割合 (%)	4	8	9	10	14	10

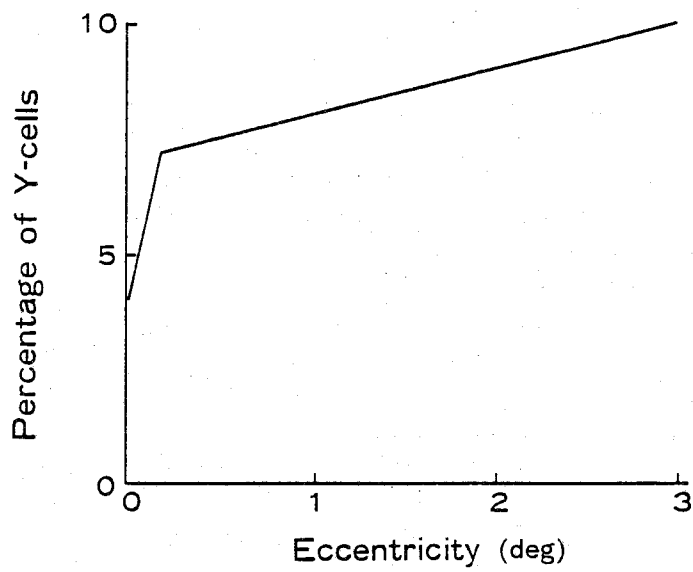


図 14 3°以下でのY型RGC受容野の割合。

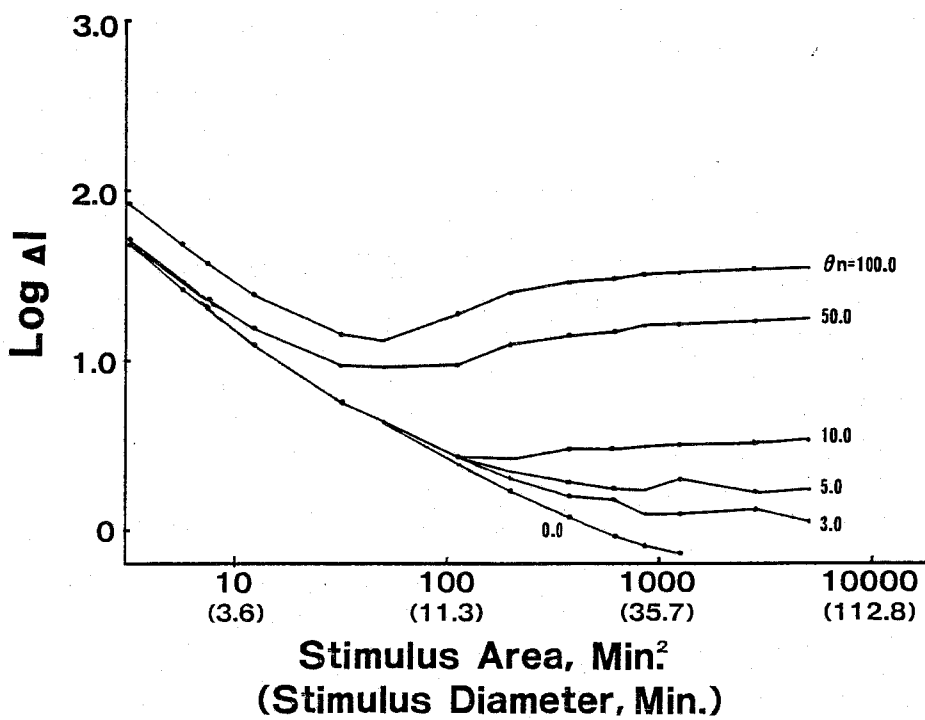


図 15 RGCの閾値の効果。E = 0、 $\theta_p = 480$
Q = 0.12

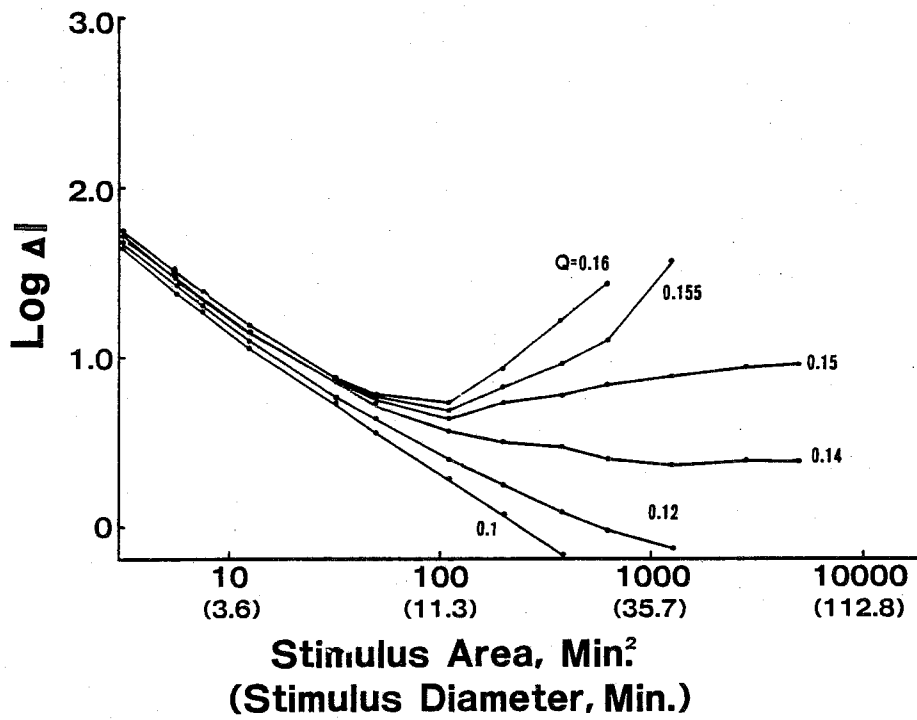


図 16 抑制の強さ Q の効果。 $E = 0$ 、 $\theta_n = 0$ 、
 $\theta_p = 480$

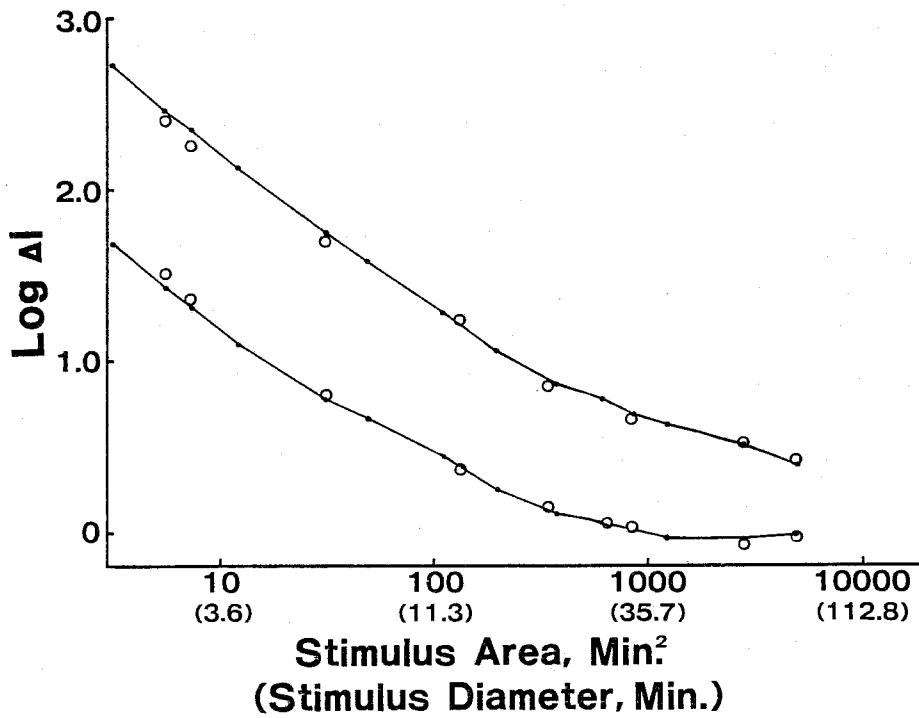


図 17 心理物理学の実験から得られたデータ (白丸) と
 TAMI T によるシュミレーションの結果 (実線)。

った。このようなY型受容野密度を仮定した場合の、 θ_n およびQの効果を図15と図16に示す。これらのパラメータ値によってデータにあてはめた結果が図17である。パラメータ値は $\theta_n = 2.0$ 、 $\theta_p = 480$ 、 $Q = 0.12$ であった。図中の上の曲線は網膜偏心率が 10° の閾値-面積曲線を、下の曲線は中心窩での閾値-面積曲線を示している。中心部に受容野をもつY型RGCの総数を求め、Y型RGCの割合を計算した(計算プログラムは付録を参照)。推定された密度分布から、網膜偏心率が 3° 以内であれば全体の8.8%が、 1° 以内であれば全体の8.0%がY型受容野であることが予想される(表Ⅲ)。

表Ⅲ. Y型RGCの受容野の数

	全 体	Y 型	%
3° 以内	228877	20231	8.8
1° 以内	56481	4493	8.0

Ⅶ. 考察

本研究では、網膜モデルTAMITを通して、心理物理学的データと単一神経細胞の出力との関係が詳細に検討された。すなわち、心理物理学的に得られた閾値は、Y型RGCの全活動度によって決定されることが示唆された。

つぎに推定された抑制の強さQの値は0.12であった。関数 $\exp(-r^2/\sigma^2)$ の体積は σ^2 に比例する。一方、受容野周辺部の半径 σ_i は受容野中心部の半径 σ_e の3倍であった。それゆえ、Qの値が0.11のとき、2つのガウス関数は同一の体積となり入力刺激に対する直流成分は遮断される。また(1)式をFourier変換すると

$$g(\omega) = \frac{\sqrt{\pi} A}{2} (\sigma_e \cdot \exp(-\sigma_e^2 \omega^2) - Q \sigma_i \cdot \exp(-\sigma_i^2 \omega^2))$$

となり

$$g(0) = \frac{\sqrt{\pi} A}{2} (\sigma_e - Q \sigma_i)$$

なのでやはり直流成分が遮断されていることがわかり、帯域通過チャンネルになっていることが理解される。網膜の情報処理能力を理解するためには、RGC受容野特性と受容野密度の両方を明らかにする必要がある。受容野密度は信号の標本化頻度 (sampling frequency) に対応する。人間のRGCの受容野密度は、既に述べたようにDrasdo(1977)により理論的に予測されている。しかし、X、Y、Wのそれぞれについての密度分布は明らかではない。最近、比較的周辺部においてY型細胞がRGC細胞の10%を占めていることが明らかにされた (perry ら、1984; fukuda ら、準備中) が、より中心部での密度分布はいまだ不明である。さらに、中心部では細胞体の位置と受容野の位置が異なるため、受容野密度を解剖学的に知ることは不可能である。我々は心理物理学実験データに網膜モデルTAMITを適用することによって、Y型RGCの受容野密度を推定した。その結果、網膜偏心度が3°以内の中心部ではY型の割合は低下し、平均すると8.8%であった。Fukudaら (準備中) は、中心部に受容野をもつRGCの軸索の太さからおよそ7%がY型であると推定している。なお我々が提案した網膜モデルTAMITの妥当性、モデルから推定されるX型RGCの受容野密度と中心外視力との関係等については別の機会に論じたい。

謝辞 本研究の機会を与えていただいたATR視聴覚機構研究所 梅田 三千雄
室長ならびに淀川英司社長に感謝する。

文 献

- Beyerstein, B. L. and Freeman, R. D. (1977) Lateral spatial interaction in humans with abnormal visual experience. *Vision Research*, 17, 1029-1036.
- Campbell, F. W. and Maffei, L. (1970) Electrophysiological evidence for existence of orientation and size detectors in the human visual system. *Journal of Physiology*, 207, 635-652.
- Cowey, A. and Rolls, E. T. (1974) Human cortical magnification factor and its relation to visual acuity. *Experimental Brain Research*, 21, 447-454.
- Daniel, P. M. and Whitteridge, D. (1961) The representation of the visual field on the cerebral cortex in monkeys. *Journal of Physiology*, 159, 203-221.
- De Monasterio, F. M. & Gouras, P. (1975) Functional properties of ganglion cells of the rhesus monkey retina. *Journal of Physiology*, 251, 167-195.
- De Monasterio, F. M., Gouras, P. & Tolhurst, D. J. (1976) Spatial summation, response pattern and conduction velocity of ganglion cells of the rhesus monkey retina. *Vision Research*, 16, 674-678.
- Drasdo, N. (1977) The neural representation of visual space. *Nature*, 266, 554-556.
- Drasdo, N. and Fower, C. W. (1974) Nonlinear projection of the retinal image in a wide-angle schematic eye. *British Journal of Ophthalmology*, 58, 709-714.
- Inui, T., Mimura, O. & Kani, K. (1981) Retinal sensitivity and spatial summation in the foveal and parafoveal region, *Journal of the Optical Society of America*. 71, 151-154.
- 乾 敏郎、三村 治、可見一孝 (1982) 点刺激による空間加重領域ならびに抑制領域の検討：網膜偏心度との関係。日本基礎心理学会誌、第1巻、77-84。
- 乾 敏郎、近江栄美子、可見一孝 (1983) フリッカー感度と受容野面積との関係について。眼科臨床医報、77、1126-1130。

- Linsenmeier, R. A., Frishman, L. J., Jakiela, H. G. and Enroth-Cugell, C. (1982) Receptive field properties of X and Y cells in the cat retina derived from contrast sensitivity measurements. *Vision Research*, 22, 1173-1183.
- Okamoto, Y., Mimura, O., Kani, K., & Inui, T. (1986) Characteristics of two systems of human vision using fundus perimetry. In: E. L. Gleeve (Ed.) *Documenta Ophthalmologica Proceeding Series*. Dr. W. Junk Publishers.
- Oppel, O. (1967) Untersuchungen über die Verteilung und Zahl der retinalen Ganglienzellen beim Menschen. *Albrecht v. Graefes Arch. Ophthalmol.*, 172, 1-22.
- Peichil, L. & Wassle, H. (1979) Size, scatter and coverage of ganglion cell receptive field centers in the cat retina. *Journal of Physiology* 291, 117-141.
- Perry, V. H., Oehler, R., and Cowey, A. (1984) Retinal ganglion cells that project to the dorsal lateral geniculate nucleus in the macaque monkey. *Neuroscience*, 12, 1101-1123.
- Rovamo, J., Virsu, V. and Nasanen, R. (1978) Cortical magnification factor predicts the photopic contrast sensitivity of peripheral vision. *Nature*, 271, 54-56.
- Rodieck, R. W., Binmoeller, K. F., and Dineen, J. (1985) Parasol and midget ganglion cells of the human retina. *Journal of comparative neurology*, 233, 115-132.
- Tolhurst, D. J., Movshon, J. A., & Dean, A. F. (1983) The statistical reliability of signals in single neurons in cat and monkey visual cortex. *Vision Research*, 23, 775-785.
- Van Buren, J. M. (1963) *The Retinal Ganglion Cell Layer*. Thomas, Springfield.

付 録

1. プログラム F F A S T

中心窩において、各刺激に対する各細胞の興奮性入力と抑制性入力の値をファイルにする。

2. プログラム F F A S T Q

F F A S T で作成したファイルを読み込み、指定された Q 値をもちいて閾値-面積曲線を計算する。

3. プログラム F F A S T T H

F F A S T で作成したファイルを読み込み、指定されたニューロンの閾値 T H をもちいて閾値-面積曲線を計算する。

4. プログラム D I D S

任意の網膜位置において、各刺激に対する各細胞の興奮性入力と抑制性入力の値をファイルにする。

5. プログラム Q V A R I A T I O N

D I D S で作成したファイルを読み込み、指定された Q 値をもちいて閾値-面積曲線を計算する。

6. プログラム T H V A R I A T I O N

D I D S で作成したファイルを読み込み、指定されたニューロンの閾値 T H をもちいて閾値-面積曲線を計算する。

```

program FFAST
c      1987.8.29
c      periphery deha nakute fovea only
c      x-axis jou no neuron nomi keisan
c      data file 'FOVEAFAST.DAT'
      real p(21)
      character*20 fl
      data (p(i), i=1,21)/0.5, 1.2, 1.8, 2.0, 2.7, 3.1, 4.0, 6.4,
1         8.0, 12.0, 13.0, 16.0, 21.0, 22.0, 28.0, 32.0, 33.0,
2         40.0, 60.0, 64.0, 79.0/
c      —p(k) stimulus diameter(min)
c
c      write (6,600)
c      read (5,*) e
c      write (6, 604)
c      read (5,*) q
c      write (6,605)
c      read (5,*) th
c
599     format (a)
600     format (' eccentricity (min)= ')
604     format (' inh/exc (q)= ')
605     format (' threshold= ')
c
      open(8, file='JK1', err=99, status='NEW',
1         access='SEQUENTIAL', form='FORMATTED')
c
c
      do 10 k=1,21
c
690     call lib$init_timer( )
        write (6,701) fl
701     format (' file name:', a1)
        write (6,702) p(k),q,th
702     format (' st diam=', f6.2,'min q=',f7.4,' threshold=',f7.3/)
c
703     format (' eccentricity= ',f7.4,'stimulus diameter= ',f7.4)
c
c
        write (8,*) e,p(k)
c
            pi=3.14159
            pntv=0.5/10.0
c
            in=0
            dist=0.0
            rdist=0.0
            go=0.0
            gmax=0.0
            nc1=0
            nc2=0
            nc=0
c
20     rdist=rdist+dist
        vrad=(0.55*rdist/60.0+4.15)/2.0
        wrad=vrad*3.0
        if (rdist .lt. e-p(k)/2.0-vrad*4.0) goto 23
        if (rdist .gt. e+p(k)/2.0+vrad*4.0) goto 22

```

```

a=(2.075/vrad)**1.23
if (in .eq. 0) then
    inr=1
else
    inr=2.0*3.1416*rdist/dist
endif

c
c
c      —fovea, neuron on the x-axis only
x1=rdist*cos(pi*2.0*kk/inr)
y1=rdist*sin(pi*2.0*kk/inr)
if (((x1-e)**2+y1**2).gt.((p(k)/2+vrad*4)**2)) goto 23

c
c      call OPNE1(e,p(k),vrad,pnintv,x1,y1,oex)
if (oex .lt. 0.1E-7) goto 21
c      call OPNE1(e,p(k),wrad,pnintv,x1,y1,oinh)

c
c      write (8,*) rdist,inr,kk,a,oex,oinh

c
c      gs=a*(oex-q*oinh)
gmax=max(gmax,gs)

c
c      if (gs .le. th) then
gs=0.0
else
ncl=ncl+1
endif
g=gs*inr
go=go+g
21  continue

c
c23  if (rdist.lt.10) then
c      dens=100/(0.3167*rdist+4)
c
c      else
c      dens=100/(0.0167*rdist+7)
c
c      endif
23  dist=0.33*(1.0+0.009833*rdist)*sqrt(25.0)
c      y-cell only (sqrt(10.0))
in=in+1
goto 20

c
22  write(8,*) -10000.0,-10000,-10000,-10000.0,-10000.0,-10000.0
gol=log10(go)
dil=2.68-gol
diisl=log10((10.0**dil+10.0)*3.14159*p(k)**2/4.0)

c
write(6,611) go
611  format(' ',g10.4)
write(6,705) go,gol,dil,diisl,gmax,nc
705  format(' go=',g10.4,' log go=',g10.4,' log di=',g10.4,
1      ' log(i+di)s=',g10.4,/,
2      ' gmax=',g10.4,' nc=',i4//)

c
10  continue

c
691  call lib$show_timer( )
99  close(8, status='KEEP')
stop
end

c
c

```

```

c
SUBROUTINE OPNE1 (e1,p,vwrad,vwintv,x1,y1,ops)
c
  sp=p*p/4.0
  svwrad=vwrad**2
  ops=0.0
c
  do 11 x=e1-p/2.0-vwintv, e1+p/2.0+vwintv, vwintv
    do 11 y=-p/2.0-vwintv, p/2.0+vwintv, vwintv
c
      dp=(x-e1)**2+y**2
c      —dp:distance from center of st. e1**2
      if (dp .gt. sp) then
        opt=0.0
      else
c      dc=(x-x1)**2+(y-y1)**2
c      —dc:distance from center of matrix **2
        opt=exp(-dc/svwrad)
        if (dc .gt. svwrad*12.25) opt=0.0
      endif
      ops=ops+opt
11  continue
c
  ops=ops*vwintv*vwintv
  return
  end

```

```

PROGRAM FFASTQ
c 1987.8.29
c       read FFAST data 'FOVEAFAST.DAT'
c       q-variation
c       real p(21)
c       character fl*20, flw*20
c       data (p(i), i=1,21)/0.5, 1.2, 1.8, 2.0, 2.7, 3.1, 4.0, 6.4,
c 1      8.0, 12.0, 13.0, 16.0, 21.0, 22.0, 28.0, 32.0, 33.0,
c 2      40.0, 40.0, 64.0, 79.0/
c       —p(k) stimulus diameter(min)
c
c       write (6,600)
c       read (5,*) e
c       write (6, 604)
c       read (5,*) q
c       write (6,605)
c       read (5,*) th
c       write (6,606)
c       read (5,*) fl
c       write (6,607)
c       read (5,*) flw
c
c 600  format (' eccentricity (min)= ')
c 604  format (' inh/exc (q)= ')
c 605  format (' threshold= ')
c 606  format (' read file name= ')
c 607  format (' write file name= ')
c
c       open (1, file=fl, err=99, status='OLD',
c 1      access='SEQUENTIAL', form='FORMATTED')
c       open (2, file=flw, err=99, status='NEW',
c 1      access='SEQUENTIAL', form='FORMATTED')
c
c
c
c       do 10 q=0.1, 0.3, 0.05
c       write (2,*) q, th
c       rewind 1
c       do 10 k=1,21
c
c         write (6,701) fl
c 701  format (' file name:', all)
c         write (6,702) p(k),q,th
c 702  format (' st diam=', f6.2,'min q=',f7.4,' threshold=',f7.3/)
c
c       read (1,*) e,p(k)
c 710  format (g10.5, g10.5,i5,g10.5)
c       write (2, *) e,p(k)
c
c         pi=3.14159
c         pntv=0.5/7.0
c
c         in=0
c         dist=0.0
c         rdist=0.0
c         go=0.0
c         gmax=0.0
c
c
c 20  read (1,*) rdist,inr,kk,a,oex,oinh

```

```

c          if (inr .lt. 0) goto 22
c
c          gs=a*(oex-q*oinh)
c          gmax=max(gmax,gs)
c
c          if (gs .lt. th) gs=0.0
c          g=gs*inr
c          go=go+g
c
c          goto 20
c
c          22  gol=log10(go)
c          dil=2.68-gol
c          diisl=log10((10.0**dil+10.0)*3.14159*p(k)**2/4.0)
c
c          write(2,*) go,gol,dil,diisl,gmax
c          write(6,705) go,gol,dil,diisl,gmax
705        format(' go=',g10.4,' log go=',g10.4,' log di=',g10.4,
1           ' log(i+di)s=',g10.4,/,
2           ' gmax=',g10.4//)
c
c          10  continue
c
c          c99  end file(1)
c          99  close (1, status='keep')
c          close (2, status='keep')
c          stop
c          end
c

```

```

PROGRAM FFASTIH
c 1987.8.29
c      read FFAST data
c      delta I wo keisan suru
real p(21)
real rdistm(1000), am(1000),oexm(1000),oinhm(1000)
integer inrm(1000),kkm(1000)
character fl*20, flw*20

c
write (6, 604)
read (5,*) q
write (6,605)
read (5,*) th
write (6,606)
read (5,*) fl
write (6,607)
read (5,*) flw

c
600 format (' eccentricity (min)= ')
604 format (' inh/exc (q)= ')
605 format (' threshold= ')
606 format (' read file name= ')
607 format (' write file name= ')
608 format (' log delta I = ')
c
open (1, file=fl, err=99, status='OLD',
1 access='SEQUENTIAL', form='FORMATTED')
open (2, file=flw, err=99, status='NEW',
1 access='SEQUENTIAL', form='FORMATTED')
c
c
write (2,*) q, th
c
do 10 k=1,21
c
read (1,*)e,p(k)
ii=1
30 read (1,*) rdist,inr,kk,a,oex,oinh
rdistm(ii)=rdist
inrm(ii)=inr
kkm(ii)=kk
am(ii)=a
oexm(ii)=oex
oinhm(ii)=oinh
c
if (inrm(ii).ge. 0) then
ii=ii+1
goto 30
endif
c
write (6,701) fl
701 format (' file name:', all)
write (6,702) p(k),q,th,de
702 format (' st diam=', f6.2,'min q=',f7.4,' threshold=',f7.3
1 ' delta I=', f7.4/)
c
write (2,*) e,p(k)
c
do 11 de=-0.3, 4.0, 0.002

```

```

c
    pi=3.14159
    pntv=0.5/7.0
    in=0
    dist=0.0
    rdist=0.0
    gobuf=go
    go=0.0
    gmax=0.0

c
c
do 29 iii=1, ii-1
c
    if (inrm(iii) .lt. 0) goto 22
c
    gs=am(iii)*(oexm(iii)-q*oinhm(iii))*(10**de)
    gmax=max(gmax,gs)

c
    if (gs .lt. th) gs=0.0
    g=gs*inrm(iii)
    go=go+g
29  continue
    if (go .ge. 480) then
c
        gol=log10(go)
        dil=3.05-gol
        diisl=log10((10.0**dil+10.0)*3.14159*p(k)**2/4.0)
c
        write(2,*) gobuf
        write(2,*) go,gol,dil,diisl,gmax,de
        write(6,705) go,gol,dil,diisl,gmax
705  format(' go=',g10.4,' log go=',g10.4,' log di=',g10.4,
1      ' log(i+di)s=',g10.4,/,
2      ' gmax=',g10.4//)
        goto 10
    endif

c
11  continue
10  continue
c
c99 end file(1)
99  close (1, status='keep')
    close (2, status='keep')
    stop
end
c

```



```

c      1987.5.2
      program dids
c
      real p(21)
      character fl*11
      data (p(i), i=1,21)/0.5, 1.0, 1.8, 2.0, 2.5, 3.1, 4.0, 6.4,
1         8.0, 12.0, 13.0, 16.0, 21.0, 22.0, 28.0, 32.0, 33.0,
2         40.0, 60.0, 64.0, 79.0/
c         -p(k) stimulus diameter(min)
c
      write (6,600)
      read (5,*) e
      write (6, 604)
      read (5,*) q
      write (6,605)
      read (5,*) th
      write (6,606)
      read (5,*) fl
c
600    format (' eccentricity (min)= ', $)
604    format (' inh/exc (q)= ', $)
605    format (' threshold= ', $)
606    format (' file name= ', $)
c
      open (1, file=fl, err=99, status='new',
1       access='sequential', form='formatted')
c
c
      do 10 k=1,21
          call vwset(e,p(k),vrad,vintv,nv,wrad,wintv,nw,a,f)
          pntv=vrad/2.0
          grid=p(k)/2.0+vrad
          pntv=max(pntv, grid/120.0)
          pntv=min(pntv, p(k)/4.0)
          krad=grid/pntv+0.5
c
          write (6,701) fl,e
701    format (' file name:', a1, ' eccentricity:', f6.2, 'min')
c          write (6,702) p(k),krad,vrad,wrad,vintv,wintv,pntv,q,th
c702    format (' st diam=', f6.2, 'min krad=', i3, ' vrad=', f6.2,
c          1       ' wrad=', f6.2, '/', ' vintv=', f7.4, ' wintv=', f7.4, 5, 'min'
c          2       ' pntv=', f7.4, ' q=', f7.4, ' threshold=', f7.3/)
c
          write (6,703) e,p(k)
703    format (' eccentricity= ', f7.4, 'stimulus diameter= ', f7.4)
c
c
          write (1,710) e,p(k),krad,pntv
710    format (g10.5, g10.5, i5, g10.5)
          go=0.0
          gmax=0.0
c
          do 11 i=-krad, krad
c
c              xl=e+pntv*i
c              write (6,608) i
c608    format (' i=', i4, /)
c
c

```

```

do 11 j=-krad,0
    y1=pnintv*j
c
c609    write (6,608) j
        format ('+ j=',i4)
        dfov=sqrt((e+pnintv*i)**2+(pnintv*j)**2)
c
c    call vwset(dfov,p(k),vrad,vintv,nv,wrad,wintv,nw,a,f)
c
c    call opne(e,p(k),vrad,vintv,x1,y1,oex)
c    call opne(e,p(k),wrad,wintv,x1,y1,oinh)
c
c        write (6,610) oex,oinh,oex-g*oinh
c610    format('+ ',g9.4,' ',g9.4,' ',g9.4)
c
c        write (1,710)oex,oinh
c
c    call gocalc(i,j,oex,oinh,th,q,a,f,g,gs)
c        gmax=max(gmax,gs)
c        go=go+g
11    continue
c
c    go=go*pnintv*pnintv
c    gol=log10(go)
c    dil=3.05-gol
c    diisl=log10((10.0**dil+10.0)*3.14159*p(k)**2/4.0)
c
c    write(6,611) go
611    format(' ',g10.4)
c    write(6,705) go,gol,dil,diisl,gmax
705    format(' go=',g10.4,' log go=',g10.4,' log di=',g10.4,
1      ' log(i+di)s=',g10.4,/,
2      ' gmax=',g10.4//)
c
c    continue
10
c
c99    end file(1)
99    close (1, status='keep')
c    stop
c    end
c
c
c
c    subroutine opne(e,p,vwrad,vwintv,x1,y1,ops)
c
c    ibx=(max(e-p/2.0, x1-vwrad*3.5)-x1)/vwintv-1
c    iex=(min(e+p/2.0, x1+vwrad*3.5)-x1)/vwintv+1
c    iby=(max(-p/2.0, y1-vwrad*3.5)-y1)/vwintv-1
c    iey=(min(p/2.0, y1+vwrad*3.5)-y1)/vwintv+1
c    sp=p*p/4.0
c    svwrad=vwrad**2
c    ops=0.0
c
c    do 11 ix=ibx, iex
c        do 11 iy=iby, iey
c            x=vwintv*ix+x1
c            y=vwintv*iy+y1
c            dp=(x-e)**2+y**2
c            —dp:distance from center of st. e**2
c            if (dp .gt. sp) then

```

```

                opt=0.0
            else
                dc=(x-x1)**2+(y-y1)**2
                —dc:distance from center of matrix **2
                opt=exp(-dc/svwrad)
            endif
            ops=ops+opt
11          continue
c
            ops=ops*vwintv*vwintv
            return
            end

c
c
            subroutine gocalc(i,j,oex,oinh,th,q,a,f,g,gs)
            gs=a*(oex-q*oinh)
            g=gs*f
c          if (j .eq. 0) write(7,701) oex, oinh, g
701        format (' ', g10.4, g10.4, g10.4, $)
            if (gs .lt. th) g=0.0
            if (j .ne. 0) g=g*2.0
            return
            end

c
c
            subroutine vwset(d,p,vrad,vintv,nv, wrad,wintv,nw,a,f)
            vrad=(0.55*d/60.0+4.15)/2.0
            wrad=vrad*3.0
            vintv=0.5/7.0
            vlimit=vrad*3.5
            nv=vrad*3.5/vintv+0.5
            wintv=0.5/7.0
            wlimit=wrad*3.5
            nw=wrad*3.5/wintv+0.5
            a=(2.075/vrad)**1.23
            f=0.92/((1.0+0.0098*d)**2)
            return
            end
c

```

```

PROGRAM QVARIATION
c      1987.8.29
c      read didsp data
c      real p(21)
c      character fl*11, flw*11
c      data (p(i), i=1,21)/0.5, 1.2, 1.8, 2.0, 2.7, 3.1, 4.0, 6.4,
1      8.0, 12.0, 13.0, 16.0, 21.0, 22.0, 28.0, 32.0, 33.0,
2      40.0, 40.0, 64.0, 79.0/
c      -p(k) stimulus diameter(min)
c
c      write (6,600)
c      read (5,*) e
c      write (6, 604)
c      read (5,*) q
c      write (6,605)
c      read (5,*) th
c      write (6,606)
c      read (5,*) fl
c      write (6,607)
c      read (5,*) flw
c
600    format (' eccentricity (min)= ')
604    format (' inh/exc (q)= ')
605    format (' threshold= ')
606    format (' read file name= ')
607    format (' write file name= ')
c
c      open (1, file=fl, err=99, status='OLD',
1      access='SEQUENTIAL', form='FORMATTED')
c      open (2, file=flw, err=99, status='NEW',
1      access='SEQUENTIAL', form='FORMATTED')
c
c
c      do 10 q=0.13, 0.154, 0.01
c      write (2,*) q, th
c      rewind 1
c      do 10 k=1,21
c
c      write (6,701) fl
701    format (' file name:', a11)
c      write (6,702) p(k),q,th
702    format (' st diam=', f6.2,'min q=',f7.4,' threshold=',f7.3/)
c
c      write (6,703) e,p(k)
703    format (' eccentricity= ',f7.4,'stimulus diameter= ',f7.4)
c
c      read (1,*) e,p(k)
710    format (g10.5, g10.5,i5,g10.5)
c      write (2, *) e,p(k)
c
c      pi=3.14159
c      pntv=0.5/7.0
c
c      in=0
c      dist=0.0
c      rdist=0.0
c      go=0.0
c      gmax=0.0

```

```

c
c
20      read (1,*) rdist,inr,kk,a,oex,oinh
        if (inr .lt. 0) goto 22
c
        gs=a*(oex-q*oinh)
        gmax=max(gmax,gs)
c
        if (gs .lt. th) gs=0.0
        if ((kk.eq.0).or.(kk.eq.inr/2)) then
            g=gs
        else
            g=gs*2.0
        endif
        go=go+g
c
        goto 20
c
22      gol=log10(go)
        dil=3.05-gol
        diisl=log10((10.0**dil+10.0)*3.14159*p(k)**2/4.0)
c
        write(2,*) go,gol,dil,diisl,gmax
        write(6,705) go,gol,dil,diisl,gmax
705     format(' go=',g10.4,' log go=',g10.4,' log di=',g10.4,
1         ' log(i+di)s=',g10.4,/,
2         ' gmax=',g10.4//)
c
10      continue
c
c99     end file(1)
99      close (1, status='keep')
        close (2, status='keep')
        stop
        end
c

```

```

PROGRAM THVARIATION
c 1987.8.29
c       read didsp data
c       log delta I
c       real p(21)
c       real rdistm(1000), am(1000), oexm(1000), oinhm(1000)
c       integer inrm(1000), kkm(1000)
c       character fl*20, flw*20
c 1     data (p(i), i=1,21)/0.5, 1.2, 1.8, 2.0, 2.7, 3.1, 4.0, 6.4,
c 2     8.0, 12.0, 13.0, 16.0, 21.0, 22.0, 28.0, 32.0, 33.0,
c 2     40.0, 40.0, 64.0, 79.0/
c       -p(k) stimulus diameter(min)
c
c       write (6,600)
c       read (5,*) e
c       write (6, 604)
c       read (5,*) q
c       write (6,605)
c       read (5,*) th
c       write (6,606)
c       read (5,*) fl
c       write (6,607)
c       read (5,*) flw
c       write (6,608)
c       read (5,*) de
c
c 600   format (' eccentricity (min)= ')
c 604   format (' inh/exc (q)= ')
c 605   format (' threshold= ')
c 606   format (' read file name= ')
c 607   format (' write file name= ')
c 608   format (' log delta I = ')
c
c       open (1, file=fl, err=99, status='OLD',
c 1     access='SEQUENTIAL', form='FORMATTED')
c       open (2, file=flw, err=99, status='NEW',
c 1     access='SEQUENTIAL', form='FORMATTED')
c
c
c       do 10 th=0.0, 50.0, 3.0
c       do 10 q=0.13, 0.154, 0.01
c         write (2,*) q, th
c       rewind 1
c       do 10 k=1,21
c
c         read (1,*)e,p(k)
c         ii=1
c 30    read (1,*) rdist,inr,kk,a,oex,oinh
c         rdistm(ii)=rdist
c         inrm(ii)=inr
c         kkm(ii)=kk
c         am(ii)=a
c         oexm(ii)=oex
c         oinhm(ii)=oinh
c
c         if (inrm(ii).ge. 0) then
c           ii=ii+1
c           goto 30
c         endif
c

```

```

write (6,701) fl
701 format (' file name:', a1)
write (6,702) p(k),q,th,de
702 format (' st diam=', f6.2,'min q=',f7.4,' threshold=',f7.3
1 ' delta I=', f7.4/)
c
write (2,*) e,p(k)
c
do 11 de=-0.2, 4.0, 0.01
c
pi=3.14159
pntv=0.5/7.0
c
in=0
dist=0.0
rdist=0.0
gobuf=go
go=0.0
gmax=0.0
c
c
do 29 iii=1, ii-1
c if (inrm(iii) .lt. 0) goto 22
c
gs=am(iii)*(oexm(iii)-q*oinhm(iii))*(10**de)
gmax=max(gmax,gs)
c
if (gs .lt. th) gs=0.0
if ((kkm(iii).eq.0).or.(kkm(iii).eq.inrm(iii)/2)) then
g=gs
else
g=gs*2.0
endif
go=go+g
29 continue
if (go .ge. 537) then
c
if (go .gt. 0.0) then
gol=log10(go)
dil=3.05-gol
diisl=log10((10.0**dil+10.0)*3.14159*p(k)**2/4.0)
else
gol=0.0
dil=0.0
diisl=0.0
endif
c
write(2,*) gobuf
write(2,*) go,gol,dil,diisl,gmax,de
write(6,705) go,gol,dil,diisl,gmax
705 format(' go=',g10.4,' log go=',g10.4,' log di=',g10.4,
1 ' log(i+di)s=',g10.4,/,
2 ' gmax=',g10.4//)
goto 10
endif
c
11 continue
10 continue
c
c99 end file(1)

```

```
99 close (1, status='keep')
    close (2, status='keep')
    stop
    end
```

c