

数理モデルを用いた網膜錐体間結合の機能解析に関する研究

國枝 芽衣

指導教員：神山 齊己

1 はじめに

網膜に存在する錐体は外界の光刺激を受けとって電気信号に変換するセンサの役割を担い、視覚情報処理の入力部として機能している。錐体には波長感受性が異なる 3 種類のサブタイプ (L 錐体, M 錐体, S 錐体) が存在し、これらの働きによってヒトは色を識別する。S 錐体を除き、隣接した錐体同士は電気的に結合 (カップリング) していることが明らかにされている [1] が、このカップリング特性が視覚情報処理に及ぼす影響は未だ明らかにされていない。近年、錐体間カップリングに関して生理実験が行われた結果、カップリングは色情報のぼやけやノイズの減少を引き起こす可能性が示唆された [1, 2]。しかし、実験的な手法だけでは詳細な解析に限界がある。

本研究では、実験的知見に基づく錐体間カップリングの特性を導入した数理モデルを構築し、錐体間カップリングが視覚情報伝達に及ぼす影響を相互情報量により定量的に解析した。

2 錐体間結合のモデル化

従来研究の錐体視細胞モデル [4] でギャップ結合に相当する線形コンダクタンスで接続することにより、錐体カップリングモデルを構築した。錐体カップリングの構造は、1 つの錐体が隣接する上下左右 4 つの錐体と結合する正方格子状とした (図 1)。

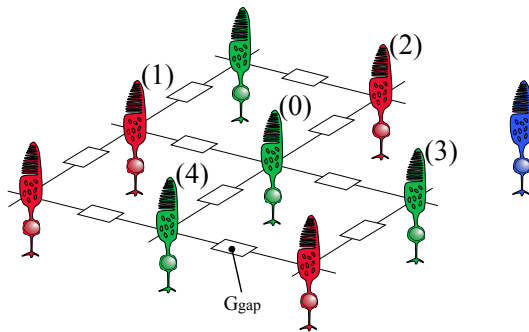


図 1 モデルの概要図

2.1 ギャップコンダクタンスの決定

生成した錐体モザイクで、ギャップコンダクタンス (G_{gap}) を決定する。カップリングしていない場合は値を 0 とした。図 2 は Hornstein らが測定したギャップコンダクタンス分布であり、(a) は L 錐体同士、(b) は M 錐体同士、(c) は L 錐体と M 錐体のカップリングである。結合タイプが異なってもヒストグラムの傾向は似ていることから、3 つのヒストグラムの平均値をとったグラフ (図 3, +) を指数分布の確率密度関数でフィッティング (図 3, 実線) し、この分布に従う乱数を用いてギャップコンダクタンスを決定した。図 4 は錐体数 5×5 の錐体モザイクを生成したときのギャップコンダクタンス分布の一例である。

2.2 カップリング電流の計算

膜電位 $V_{is}^{(i)}$ は式 (1) に示す微分方程式で表される。キルヒホッフの法則より、カップリング電流 I_{gap} は式 (2) のような隣

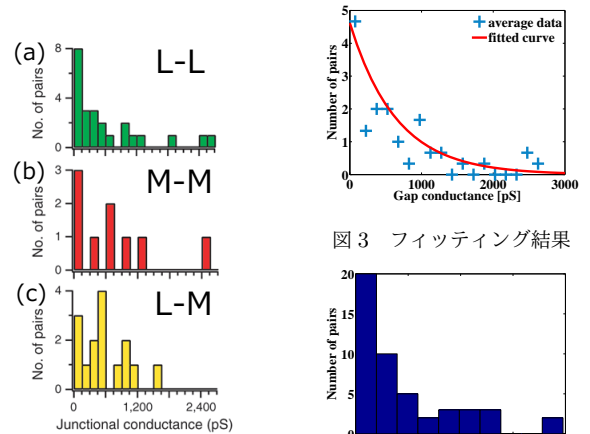


図 2 ギャップコンダクタンス分布 [1]

図 3 フィッティング結果

図 4 モデルのギャップコンダクタンス分布

接した 4 つの錐体から流れる電流の和となる。

$$\frac{dV_{is}^{(i)}}{dt} = \frac{(I_{os} + I_{gap})/g_i - V_{is}^{(i)}}{\tau_m} \quad (1)$$

$$I_{gap} = (V_{is}^{(1)} - V_{is}^{(0)})G_{gap}^{(0-1)} + (V_{is}^{(2)} - V_{is}^{(0)})G_{gap}^{(0-2)} + (V_{is}^{(3)} - V_{is}^{(0)})G_{gap}^{(0-3)} + (V_{is}^{(4)} - V_{is}^{(0)})G_{gap}^{(0-4)} \quad (2)$$

I_{os} : 外節電流 [pA], g_i : 膜コンダクタンス [nS], τ_m : 膜時定数 [ms]

式 (2) で、 $V_{is}^{(i)}$ の上付き数字は図 1 中の錐体の位置を表す。

3 シミュレーション結果

図 6 は視野角度を直径 1 度 (錐体数およそ 1 万個)、入力画像を図 5 (100×100 [pixel]) としてシミュレーションした錐体モザイクの応答の結果である。図 6 は応答の大きさによって色付けしている。

カップリングしていない錐体モザイクのシミュレーション応答 (図 6, 左図) に比べて、カップリングした錐体モザイクのシミュレーション応答 (図 6, 右図) は隣接した錐体の応答との差が小さくなり、全体的に応答が平滑化されていることがわかる。



図 5 入力画像

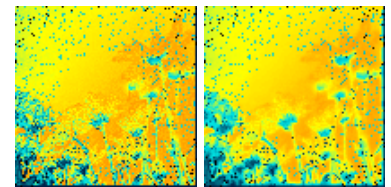


図 6 シミュレーション結果 (200msec 時, 左: カップリング無, 右: カップリング有)

4 相互情報量

相互情報量は通信分野において送信信号の情報が受信信号にどれだけ含まれるかを測る尺度である。本研究では、入力画像とモデル応答の相互情報量を求めることで、入力画像の情報が

どれだけ錐体モザイクに伝達されたかを解析する。本モデルにおける相互情報量のイメージ図を図 7 に示す。

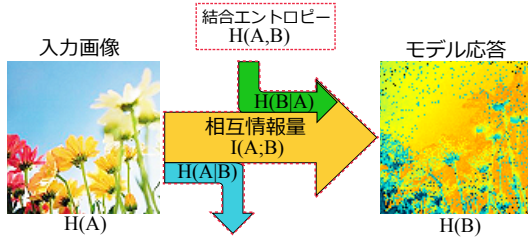


図 7 相互情報量のイメージ図 [3]

4.1 相互情報量計算方法

相互情報量の計算は以下の手順で行う。

1) 2次元ヒストグラム作成

まず、入力画像とモデル応答の値をレベル分けする。入力画像の輝度値 r, g, b をレベル X_r, Y_g, Z_b に、L 錐体, M 錐体, S 錐体のモデル応答をレベル X_L, Y_M, Z_S に分ける。入力画像のレベルを $a = (X_r, Y_g, Z_b)$ 、モデル応答のレベルを $b = (X_L, Y_M, Z_S)$ と表す。入力画像とモデル応答で同じ位置のレベルを一組として、組み合わせの数をカウントすることで 2 次元ヒストグラム $hist(a, b)$ を作成する。

2) 同時確率・周辺確率計算

次に、同時確率 $p(a_i \cap b_j)$ は式 (3)、周辺確率 $p(a_i)$ 及び $p(b_j)$ は式 (4) を用いて求める。

$$p(a_i \cap b_j) = \frac{hist(a_i, b_j)}{\sum_{i=1}^{bin^3} \sum_{j=1}^{bin^3} hist(a_i, b_j)} \quad (3)$$

$$p(a_i) = \sum_{j=1}^{bin^3} p(a_i \cap b_j), \quad p(b_j) = \sum_{i=1}^{bin^3} p(a_i \cap b_j) \quad (4)$$

3) 相互情報量計算

同時確率 $p(a_i \cap b_j)$ と周辺確率 $p(a_i)$ 、 $p(b_j)$ を用いて、式 (5) によって相互情報量 $I(A; B)$ を計算する。

$$I(A; B) = \sum_{i=1}^{bin^3} \sum_{j=1}^{bin^3} p(a_i \cap b_j) \log_2 \frac{p(a_i \cap b_j)}{p(a_i)p(b_j)} \quad (5)$$

4.2 相互情報量計算結果

情報量の計算にはモデルの膜電位応答を利用した。モデルシミュレーションには 100×100 [pixel] の入力画像を使用した。対応するモデルサイズは 300×300 (視角 3 度)、錐体の数はおおよそ 7 万個である。ギャップコンダクタンスの値の大きさによる情報量への影響を解析するために、すべての錐体間のギャップコンダクタンスを同じ値とした。

4.2.1 ノイズの影響解析

入力画像にノイズが加わった場合の相互情報量を求める。入力画像の各輝度値 (r, g, b) にそれぞれガウシアンノイズを加えた。また、ガウシアンノイズの標準偏差 σ を $\sigma = 10, 15, 20$ と変更することでノイズの量を変化させた。ガウシアンノイズの平均 μ は 1 とした。

図 8 は、 G_{gap} を 0–3000 [pS] まで 200 [pS] ずつ変更した場合のノイズが付加された入力画像とその時のモデル応答との相互情報量である。図の横軸がギャップコンダクタンス、縦軸が相互情報量の大きさである。ノイズがない場合 (図 8, 青線), カッ

プリングがないとき ($G_{gap} = 0$ [pS]) とカップリングがあるとき ($G_{gap} = 500\text{--}2000$ [pS]) の情報量を比較すると、カップリングしている方が情報量は大きく、コンダクタンスの値を大きくしていくと徐々に減少していく。これは、カップリングにより伝達される情報が小さくなることを表していると考えられる。また、ノイズがない場合と比べると、ノイズがある場合 (図 8, 緑, 赤, 水色の線) はカップリングがあるときとないときの情報量の差が小さくなっている。これは、カップリングによりノイズの影響が軽減していることが考えられる。

4.2.2 LM 錐体比の影響解析

L 錐体, M 錐体の比率を変えることによって、カップリングがカラーに及ぼす影響を解析する。モザイクに含まれる錐体は L 錐体と M 錐体の 2 種類とし、L 錐体の割合を 0–1 まで 0.1 ずつ変化させて相互情報量を求めた。

図 9 は $G_{gap} = 0, 1000, 2000, 3000$ [pS] の場合に LM 比を変更したときの相互情報量である。図の横軸が L 錐体の比率、縦軸が入力画像と各モデル応答の相互情報量である。カップリングがある場合 (図 9, 緑, 赤, ピンクの線) はカップリングがない場合 (図 9, 青線) と比べて全体的に相互情報量は小さくなっている。また、カップリングがない場合はゆるやかな放物線を描いているが、カップリングがある場合は相互情報量のグラフはほとんど平坦である。これは、カップリングにより色情報は低下するが、LM 比が異なっても伝達できる情報量はほとんど変わらないことを示唆している。

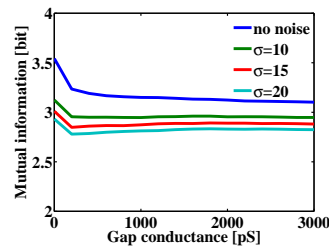


図 8 相互情報量 (ノイズ付加)

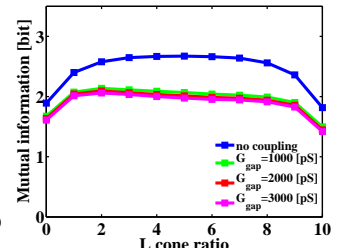


図 9 相互情報量 (LM 比変化)

5 まとめ

本研究では、従来モデルにカップリングを導入した新しい錐体視細胞モデルを構築した。そして、カップリングが錐体モザイクの情報表現に及ぼす影響を相互情報量を指標に定量的に解析した。その結果、カップリングによって伝わる情報は減少し、結合度合いが大きいほど失われる情報が増えるが、ノイズの影響を減少させる傾向があることが示唆された。また、LM 錐体モザイクにおいて、カップリングにより色情報は低下するが、LM 比が異なっても伝達できる情報量はほとんど変わらないことが分かった。

参考文献

- [1] Hornstein, E. P., Verweij, J. and Schnapf, J. L. (2004), Nature Neuroscience, 7, 745–750
- [2] DeVries, S. H. et al. (2002), Current Biology, 12, 1900–1907
- [3] 篠原広行ら (2006), 断層映像研究会雑誌, 33(3), 154–160
- [4] 曾根大樹 (2011), 電子情報通信学会技術研究報告, NC2011–83, 1–6