

X型網膜神経節細胞の空間情報処理モデルに関する研究 A model of spatio-temporal processing in X retinal ganglion cell

古澤 優希 神山 斉己
Yuki Furusawa Yoshimi Kamiyama

愛知県立大学大学院情報科学研究科

1 はじめに

網膜神経節細胞は、網膜内の様々なニューロンによってアナログ的に処理された視覚情報をスパイクパターンへと統合・変換し、脳中枢へと伝達する網膜の出力ニューロンである。本研究で対象とする X 型神経節細胞は受容野内の光刺激に対して、空間的線形性を示すことが知られている [1]。こうした X 型神経節細胞の時空間特性を表現する数理モデル [2] が提案されたが、従来モデルは実際の網膜の特性を単純化しているため、実験的な特性を十分再現できないという問題点がある。そこで、本研究では、従来モデルの問題点を解決する新しいモデルを構築し、シミュレーションによって神経節細胞がもつ空間特性やコントラスト感度を解析する。

2 網膜神経節細胞のモデル化

従来の網膜神経節細胞モデルは、X 型神経節細胞の特性と神経節細胞へ入力信号を送る視細胞および双極細胞の特性をマクロ的に表現した数理モデルで構成される。入力刺激の明暗が正弦波状に変化するパターンを用いた場合、従来モデルは生理実験データとある程度同様なるふるまいを実現している。しかし、従来モデルには次のような問題点が挙げられる。(I) 1次元の外界情報しか受け取れない。(II) コントラストがはっきりした光刺激にのみ反応する。(III) 時間スケールが小さい。(IV) ニューロンが持つ確率的発火特性を持たない。本研究では、これらの問題を解決するため、次の改良を行った。

(I) 1次元の空間特性を2次元へ拡張して2次元の外界情報を扱えるようにした。空間特性は、2次元のDOG関数で表現した。DOG関数は双極細胞が持つ興奮性の中心領域 $c(x, y)$ と抑制性の周辺領域 $s(x, y)$ の差分モデルであり、神経節細胞が持つ受容野の特性を表現する。式(1)は、空間特性を表現する2次元のDOG関数である。DOG関数はピーク大きさ (C, S) と標準偏差 (σ_c, σ_s) で特徴づけられている。ここで、 (x, y) は受容野での位置、 (x_0, y_0) は受容野中心を示す。

$$\begin{aligned} c(x, y) &= C \exp\left(-\frac{(x-x_0)^2 + (y-y_0)^2}{2\sigma_c^2}\right) \\ s(x, y) &= S \exp\left(-\frac{(x-x_0)^2 + (y-y_0)^2}{2\sigma_s^2}\right) \end{aligned} \quad (1)$$

(II), (III) コントラストの感度特性及び時間スケールが生理実験データと一致するように、コントラスト感度に関わる視細胞および空間特性のモデルパラメータを修正した。コントラスト感度は明暗をどこまで見分けられるかの割合を示し、コントラスト感度が高い場合は、はっきりしない明暗でも見分けることができる。本モデルはコントラスト感度が高くなるように視細胞モデルの光刺激の増幅率を上げる必要があった。また、時間スケールについては視細胞モデルの反応を遅れさせ、スケールが大きくなるようにした。式(2)は、視細胞のモデル記述である。ここで、 $r(t)$ は視細胞電位を、 $l(t)$ は入力光刺激、 $z(t)$ は入力光刺激に線形的に変化する増幅率を示す。 G は光刺激の増幅率の最大値、 F は視細胞電位が G に近づく割合、 H は離れる割合を示す。

$$\begin{aligned} r(x, y, t) &= l(x, y, t)z(x, y, t) \\ \frac{dz(x, y, t)}{dt} &= F(G - z(x, y, t)) - Hr(x, y, t) \end{aligned} \quad (2)$$

(IV) 確率的発火特性を持たせるため、ポアソンスパイクジェネレータを導入した。ポアソンスパイクジェネレータは、モデル応答と時間が一定の条件を満たした時に、確率的にスパイクを発生させるものである [3]。式(3)はその発火条件を示す。 r_{est} はスパイク発火頻度を、 r_{max} はスパイク発火頻度の最大値、 r_{min} はその最小値、 X_{rand} はスパイクがランダムに発火するための一様乱数を示し、この一様乱数は0から1までの値を取る。 t_i は現在の発火時刻、 t_{i+1} は次の発火時刻を示す。

$$\begin{aligned} \frac{r_{est}(t_i) - r_{min}}{r_{max} - r_{min}} &> X_{rand} \\ t_{i+1} &= t_i - \frac{\ln(X_{rand})}{r_{max}} \end{aligned} \quad (3)$$

シミュレーションでは、ポアソンスパイクジェネレータにより生成された複数のスパイクパターンから、生理実験と同様に単位時間あたりのスパイク発火頻度を求めた。

図1は上記の改良を行ったモデルの構成図を示す。モデルは受容野への光刺激を入力とし、視細胞、空間特性、双極細胞及び神経節細胞の数理モデル、ポアソンスパイクジェネレータによって構成されている。

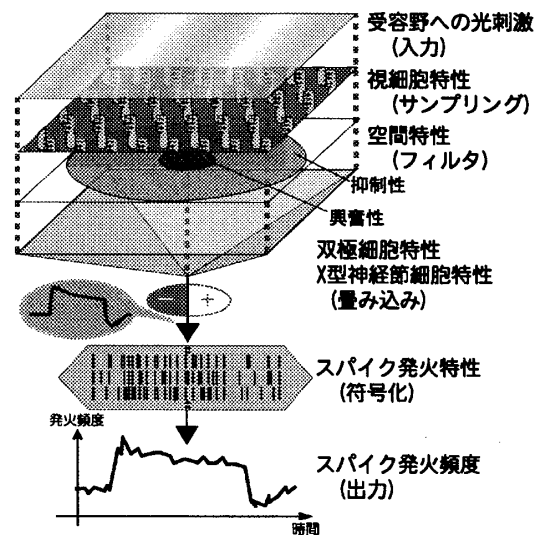


図1 モデル構成

3 シミュレーション結果

シミュレーションにおけるモデルへの入力光刺激は生理実験と同様に、明暗が正弦波状に変化する2次元の画像パターンを用いた。図2は左から受容野中心に対する位相を 0° から 90° ずつずらした場合の入力光刺激を示す。

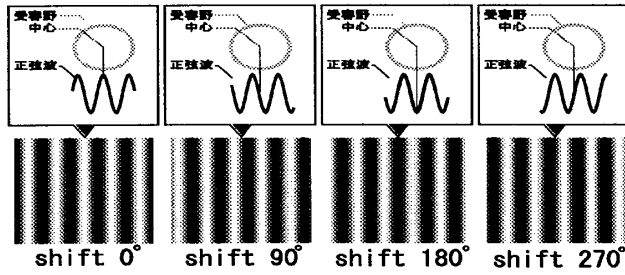


図2 正弦波状に明暗が変化する入力光刺激

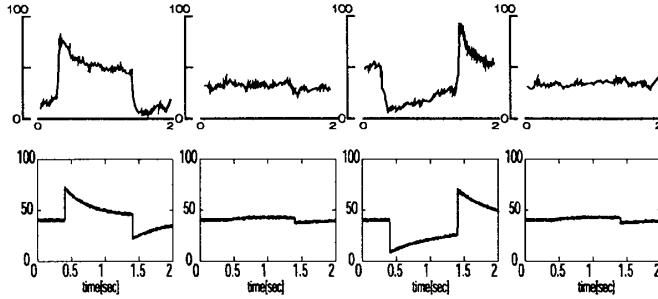


図3 神経節細胞モデルのスパイク発火頻度

(上: 生理実験データ [1]; 下: 2次元モデル)

X型神経節細胞は空間的線形性を有するため、受容野中心に対する正弦波の位相のずれが90°または270°(光刺激の右半分と左半分が非対称)の場合、スパイク発火頻度がほとんど変化しない null 応答を示す。

図3は、図2のような光刺激を0.4[sec]から1.4[sec]まで入力した際の網膜神経節細胞の実験データ [1]と構築した2次元モデルのスパイク発火頻度である。本モデルは、入力光刺激の正弦波の位相のずれが90°または270°の時、null 応答を示し、X型神経節細胞の特性を再現しているといえる。

図4は、入力光刺激の空間周波数に対するコントラスト感度である。それぞれ、従来の1次元モデル、構築した2次元モデル、生理実験データ [1]の特性を示す。なお、図中の実線はコントラスト感度の関数近似であり、生理実験データやモデルから求めたコントラスト感度にフィットさせたものである。式(4)はコントラスト感度関数を示す [1]。

$$S(v) = K\pi (C\sigma_c^2 \exp(-(\pi\sigma_c v)^2) - S\sigma_s^2 \exp(-(\pi\sigma_s v)^2)) \quad (4)$$

ここで、 v は空間周波数、 K は平均照度レベルを示す。生理実験データから求めた神経節細胞のコントラスト感度はバンドパス型を示し、コントラスト感度が最大となる空間周波数(ピーク周波数)は約0.35[c/deg]であった。

従来モデルでは実験データより低いコントラスト感度のバンドパス型を示した。このことから、従来モデルは実際の細胞が反応するコントラストよりも高いコントラストを持つ刺激にしか反応しないことが分かる。視細胞モデルの特性を修正した2次元モデルでは実験データと同様なバンドパス型を示した。本モデルは実際の神経節細胞が反応するコントラストに対して同様な反応をするといえる。ピーク周波数は1次元、2次元モデルとも生理実験データと一致する約0.35[c/deg]となった。

コントラスト感度に変化を与える要因を調べるため、視細胞モデルのパラメータ F と H を変更した。図5はモデルのパラメータを変更した際のコントラスト感度の移動である。各パラメータが異なっても F/H が等しい時、コントラスト感度は等しいといえる。

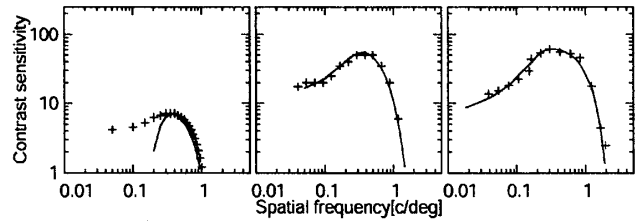


図4 コントラスト感度

(左: 1次元モデル; 中: 2次元モデル; 右: 生理実験データ [1])

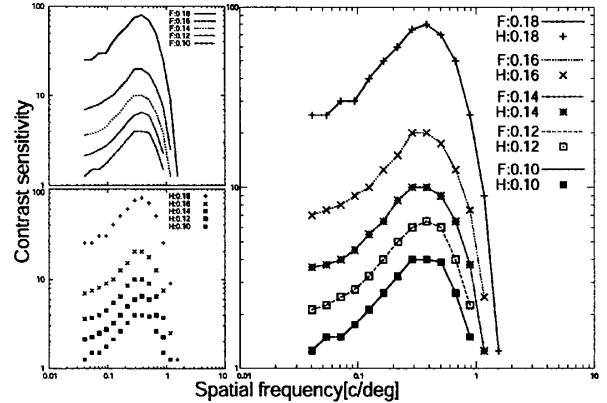


図5 視細胞パラメータを変更させたコントラスト感度

(左上: H 固定, F 変更; 左下: F 固定, H 変更; 右: F, H を変更)

4 まとめと考察

本研究では、網膜神経節細胞における生理学的知見に基づき、網膜細胞の主要な特徴を組み込んだX型神経節細胞の2次元モデルを構築し、シミュレーションによって神経節細胞がもつ空間特性やコントラスト感度を解析した。

明暗が正弦波上に変化する入力を与えた場合、本研究で構築した2次元モデルはX型神経節細胞特有の null 応答特性を再現し、X型神経節細胞が持つ空間的線形性を持っていることが確認できた。

コントラスト感度特性とピーク周波数において、本モデルは実験データの特徴を良く再現した。モデルのコントラスト感度は視細胞のモデルのパラメータ(増幅率 F , 減衰率 H)によって調整され、 F/H に関係することが分かった。光刺激に対する視細胞応答が増大または減少することによって、神経節細胞のコントラスト感度特性が決定することが確認できた。

構築した神経節細胞モデルは、従来モデルの4つの問題点を解決すると共に、X型神経節細胞の応答の特徴を十分再現しており、改良モデルとして評価できる。

今後の課題として、視細胞の他のパラメータが神経節細胞の実験的特性に及ぼす影響の解析、X型神経節細胞の平均発火頻度の解析やY型神経節細胞など他のタイプのモデリング等が挙げられる。

謝辞 本研究の一部は科研費(17500195)によるものである。

参考文献

[1] Enroth-Cugell, C. & Robson, J. G. (1966), "The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat", J. Physiol., 187, 517-552.
 [2] Gaudiano, P. (1994), "Simulations of X and Y retinal ganglion cell behavior with a nonlinear push-pull model of spatiotemporal retinal processing", Vision Research, 34, 1767-1784.
 [3] Dayan, P. and Abbott, L. F. (2001), "Theoretical Neuroscience", The MIT Press