

## 網膜-外側膝状体間における視覚情報のリマッピング

久保 賢典<sup>1</sup>, 小濱 剛<sup>2</sup>, 吉田 久<sup>2</sup>

## 要旨

大脳皮質で認知される感覚情報は、その大部分が視覚に依存することから、認知過程を理解するためには、視覚情報処理過程を明らかにする必要がある。しかしながら、網膜から大脳皮質に至る初期視覚系においても、その処理様式は未だ十分に理解されていない。本研究では、視神経および視索を経て網膜から大脳皮質へと中継する外側膝状体における視覚情報の投射像を得ることを目的として、神経節細胞の時空間応答特性を再現する網膜神経機構モデルに対し、網膜から外側膝状体への投射像を算出するためのリマッピング・アルゴリズムを提案した。提案アルゴリズムにより、網膜モデル出力の投射像を求めた結果、細胞間の位置関係が保たれたまま中心窩方向への細胞の寄せ集めが実現され、視神経束断面における視覚情報表現の可視化ならびに外側膝状体の入力情報を算出するための手段が得られた。

キーワード: 網膜, 外側膝状体, 数理モデル, リマッピングアルゴリズム, レチノトピー

## 1. 緒論

我々ヒトを含む霊長類は、視覚に依存して外界の状況を把握しており、大脳皮質が扱う感覚情報の大部分は視覚により占められているとされる。したがって、ヒトの認知過程を理解するためには、視覚情報の処理過程を明らかにすることが重要となる。

こうした背景のもと、昨今の認知科学においては、様々な分野からヒトの視覚情報処理過程に関する研究成果が報告されているが、そのごく初期段階における処理様式ですら、未だに十分に理解されていないことが多い。その1つに、外界の光情報を神経情報に符号化する網膜神経細胞の情報処理過程がある。生体内での網膜応答を実験的に観察しようとしても、眼球運動や瞳孔径変動が妨げとなるために、その実現は極めて困難である。そのために、数理モデルを用いた大規模なシミュレーション解析により、網膜神経細胞の応答特性や情報処理過程を理解しようとするアプローチがなされている<sup>(1)(2)(3)</sup>。

大脳皮質が受け取る視覚情報を把握するためには、網膜の応答を理解するだけでは不十分であり、視神経および視索を経て網膜から大脳皮質へと中継する外側膝状体における視覚情報の表現についても明らかにする必要がある。しかしながら、外側膝状体の情報処理過程に関する研究報告例は少なく、神経細胞単位およびネットワーク構造まで記述した数理モデルによるシミュレーション解析例はほとんど見られない。これを実現するためには、まず、外側膝状体へと入力される視覚情報を定式化する必要がある。外側膝状体では網膜上での座標位置が保存されており、網膜部位局在性が成立することから、網膜神経節細胞から視神経へと伝えられる際の幾何学的な座標変換を検討すればよい。

そこで本研究では、西野らが提案したリアルスケールに近い網膜数理モデル<sup>(3)</sup>の構造様式について精緻化を行ったモデルに対し<sup>(4)</sup>、網膜から外側膝状体への投射像を可視化することを目的として、神経節細胞分布に対してリマッピングを施し、視神経束における視覚情報の再現を行った。

---

原稿受付 2016 年 7 月 26 日

本研究は近畿大学生物理工学部戦略研究 No.15-III-24, 2016 の助成を受けた。

1. 近畿大学大学院生物理工学研究科 生体システム工学専攻, 〒 649-6493 和歌山県紀の川市西三谷 930

2. 近畿大学生物理工学部 システム生命科学科, 〒 649-6493 和歌山県紀の川市西三谷 930

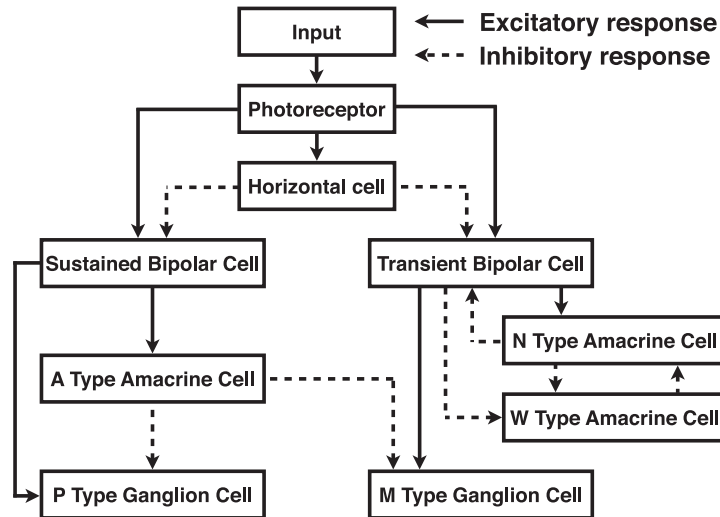


図 1 網膜数理モデルの概要

## 2. 網膜数理モデルの概要

本研究では、西野らが提案するリアルスケールに近い網膜数理モデル<sup>(3)</sup>の構造様式を精緻化したモデル<sup>(4)</sup>を対象にして、その出力の投射像を算出する。西野らのモデルは、Schnapfの錐体細胞応答モデル<sup>(5)</sup>に加えて、その他の網膜神経細胞（水平細胞、双極細胞、アマクリン細胞、網膜神経節細胞）の応答特性を一つのモデル式で表現した Hennig & Wörgötter<sup>(2)</sup>のモデル（図1）をベースとし、これに周辺視野における神経科学的な知見に基づいた拡張を施したものである。

Hennig & Wörgötterのモデルは、錐体細胞における光電変換過程と、その他の神経細胞の応答を定義したものであり、以下に示す6元の連立微分方程式で表される。モデルパラメータの値は、すべてHennigらの報告を踏襲した<sup>(1)(2)</sup>。まず、錐体細胞における光電変換過程を以下に示す。

$$\tau_{Casc} \frac{dS_i(t)}{dt} = S_{i-1}(t) - S_i \quad (i = 0 \sim 3) \quad (1)$$

$$\frac{d[cGMP](t)}{dt} = -\beta \cdot ([Ca^{2+}](t) - 1) - S_3(t) \cdot [cGMP](t) \quad (2)$$

$$\frac{d[Ca^{2+}](t)}{dt} = \gamma \cdot \{1 + c \cdot ([cGMP](t) - 1)\} - \alpha \cdot [Ca^{2+}](t) \quad (3)$$

$$\frac{d[H](t)}{dt} = \left\{ \frac{\lambda_H}{\exp(V_P(t) - A_H) \cdot S_H + 1} \right\} \cdot (1 - [H](t)) - \delta_H \cdot [H](t) \quad (4)$$

$$C_P \frac{dV_P(t)}{dt} = q_P \frac{d[Ca^{2+}](t)}{dt} + q_I \frac{d[H](t)}{dt} \quad (5)$$

錐体細胞の応答は光電圧  $V_P(t)$  として出力される。 $S_0(t)$  は網膜に入射される光信号であり、 $S_i(t)$  ( $i > 0$ ) は状態変数を、 $\tau_{Casc}$  はその時定数を表す。 $[cGMP](t)$  は、環状グアノシンーリン酸 (cGMP) の濃度であり、 $[Ca^{2+}](t)$  はカルシウムイオンの濃度、 $[H](t)$  は脱分極の強度を表わす。 $\alpha$  および  $\gamma$  は、イオンの流入率および流出率を表わし、 $\beta$  は cGMP の再合成反応に関する係数を、 $C_P$  は膜容量を表わす。 $\lambda_H$  および  $\delta_H$  はイオン濃度の増加率および減少率であり、 $S_H$  は光受容器の活動度合を、 $A_H$  は活動機能の勾配を示す。 $q_P$  は  $Ca^{2+}$  イオン電流によって運搬される単位電荷であり、 $q_I$  は  $I_H$  電流によって運搬される単位電荷である。

錐体細胞以外の細胞の応答は、以下に示す一般的な膜並列等価回路モデル（単純化 RC 回路モデル）を用い、神経細胞層間の神経連絡はシナプス接合により定義される。

$$C \frac{dV(t)}{dt} = \left\{ \sum_{i=0}^N g_i(t) \cdot (V(t) - E_i) \right\} + \frac{V_{rest} - V(t)}{R} \quad (6)$$

$$g_i(t) = \lambda f(V_{pre}) \quad (7)$$

$$f(V_{pre}) = \frac{V_{pre} - V_{rest}}{1 + \exp\left(-\frac{V_{pre} - V_{rest} - 3}{10}\right)} \quad (8)$$

ただし、 $C$  は細胞の膜容量であり、 $V(t)$  は各細胞の膜電位である。 $g_i(t)$  はシナプスコンダクタンスであり、 $E_i$  は、興奮性または抑制性シナプスの振る舞いを左右する反転電位である。 $\lambda$  はシナプスの接合強度を表し、過渡応答型の双極細胞のときに 0.4、それ以外の細胞では 0.3 の値を取る。また、 $V_{pre}$  はシナプス前細胞の膜電位を、 $V_{rest}$  は静止膜電位を示す。

錐体細胞の分布は、Österberg によって示された錐体密度分布<sup>(6)</sup>を定式化した Deering のモデル式<sup>(7)</sup>を修正し、視野角  $\pm 30$ deg 相当の錐体密度分布を次のように定義した<sup>(3)</sup>。

$$CD(\theta) = \begin{cases} 1000 \cdot \left(\frac{\theta}{300}\right)^{-\frac{2}{3}} & \text{if } |\theta| \geq 1 [\text{deg}] \\ \frac{\kappa}{\sqrt{\pi\mu}} \exp\left(-\frac{\theta^2}{\mu^2}\right) + \rho & \text{else} \end{cases} \quad (9)$$

ここで、 $CD$  は単位面積当たりの錐体密度 (cones/mm<sup>2</sup>) を表しており、 $\theta$  は中心窩からの偏角である。また、錐体細胞密度の最大数を  $\kappa = 170000$ 、中心窩から十分に離れた位置での密度を  $\rho = 4000$  とし、 $\mu = 1.8^{-1}$  として実測データに近似した。

次に、Watson<sup>(8)</sup>により提案された網膜神経節細胞の分布モデルを修正して、視野角  $\pm 30$  deg 相当の入力に対応する神経節細胞密度分布を定めた<sup>(4)</sup>。中心窩近傍では、光子を直接的に受け取れるよう視細胞が剥き出しになった構造となっており、この領域の視細胞に連結している神経節細胞は、中心窩の脇へと押し分けられている。そのために、実際の網膜上での神経節細胞の分布に対して、中心窩の錐体細胞から神経節細胞への接続関係に変換する必要がある。Curcio & Allen<sup>(9)</sup>によると、 $\pm 15$ deg 付近までは、神経節細胞と錐体細胞の累積数がほぼ同数であるとされることから、本研究では、 $\pm 15$ deg 以内は錐体細胞数と神経節細胞数は 1 対 1 で対応するものと仮定して錐体密度分布関数を用いて神経節細胞の分布を定義し、その周辺部では Watson のモデル式を用いることとした。各パラメータの値は、Watson の定義に従い、 $\alpha_g = 1.8938$ 、 $\beta_g = 2.4598$ 、 $\gamma = 0.91565$ 、 $\delta = 14.904$ 、 $\mu = -0.09386$  とした。

$$h(\theta) = \delta \frac{\gamma \exp\left(-\left(\frac{\theta - \mu}{\beta_g}\right)^\gamma\right) \left(\frac{\theta - \mu}{\beta_g}\right)^{\alpha_g \gamma - 1}}{\beta_g \Gamma(\alpha_g)} \quad (10)$$

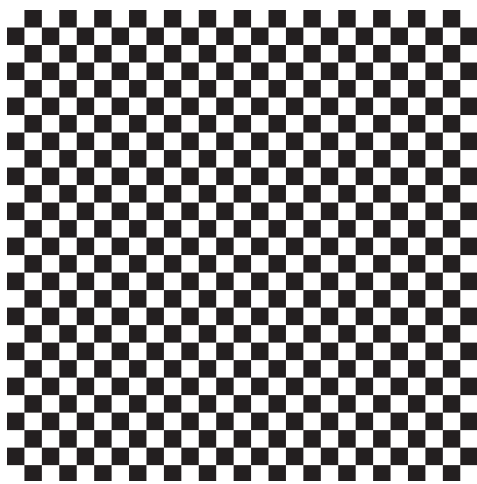
さらに、網膜神経節細胞の受容野と偏角との関係を次のように定義し、周辺視野における受容野の空間応答特性を記述した。なお、受容野とは、神経細胞応答をもたらす空間の範囲を表す。

$$RF_\eta(\theta) = \exp(\alpha_\eta \theta) - \beta_\eta \quad (11)$$

ただし、 $\eta \in \{HC, TBC, AAC, NAC, WAC\}$  とし、各パラメータを  $\alpha_{HC} = 0.05$ 、 $\beta_{HC} = 0.5$ 、 $\alpha_{TBC} = 0.05$ 、 $\beta_{TBC} = 0.8$ 、 $\alpha_{AAC} = 0.07$ 、 $\beta_{AAC} = 0.5$ 、 $\alpha_{NAC} = 0.03$ 、 $\beta_{NAC} = 0.8$ 、 $\alpha_{WAC} = 0.09$ 、 $\beta_{WAC} = 0.5$  とし

て網膜神経節細胞の受容野特性を再現した。ここで、*HC*, *TBC*, *AAC*, *NAC*, *WAC* は、それぞれ、Horizontal Cell, Transient Bipolar Cell, A-type Amacrine Cell, N-type Amacrine Cell, W-type Amacrine Cell を表している。

上記に示すような構造を持つモデルに対して、空間周波数 0.5 cyc/deg のチェッカーフラッグパターン (図 2 (a)) および標準画像 Lenna に対してグレースケール変換を施した画像 (図 2 (b)) をそれぞれ入力すると、以下の図 3 (a), (b) に示す出力が得られる。図中のカラーバーは網膜神経節細胞の膜電位を表しており、黄色に近くなるほど細胞の活動は高く、白に近くなるほど静止状態に近づくことを示している。網膜上では、視細胞の分布に依存して非線形な空間のサンプリングが成されており、中心窩近傍から周辺部に行くに従って急激に密度が低下する。図 3 (a), (b) に示した出力結果では、周辺部で細胞間の空隙が多くなる様子が確認できるが、実際の網膜神経節細胞の出力は、視神経で束ねられるために、こうした空隙は存在しない。

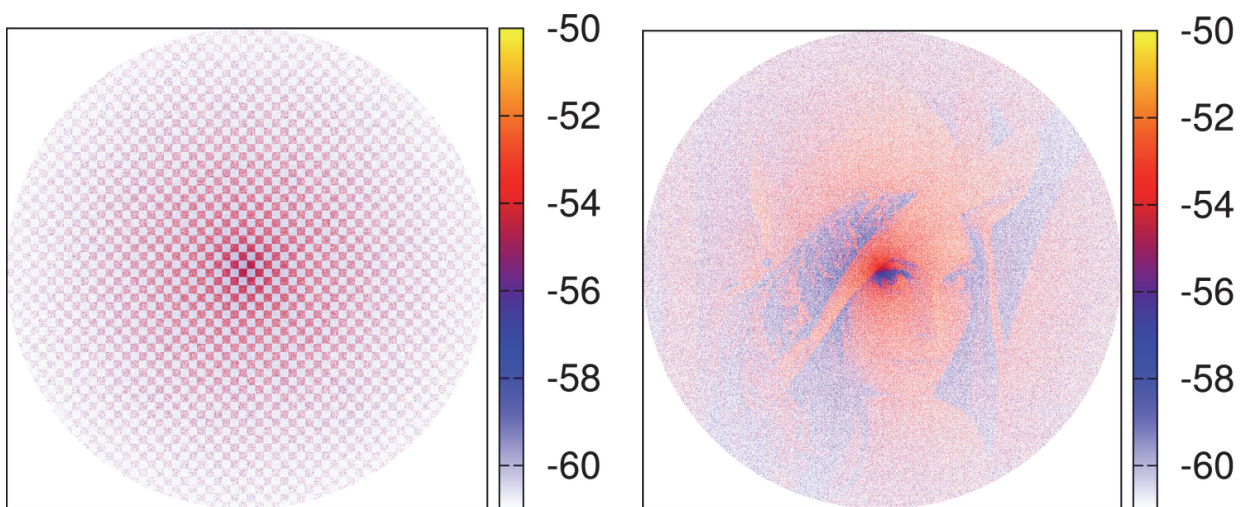


(a) チェッカーフラッグ



(b) Lenna

図 2 入力パターン



(a) チェッカーフラッグ

(b) Lenna

図 3 モデル出力

### 3. 神経節細胞分布のリマッピング

外側膝状体の数理モデルの構築を検討するにあたり、前述した既存の網膜数理モデルの出力形式と外側膝状体への入力形式とが対応しないという問題があるために、網膜出力のリマッピングを行う必要がある。

網膜神経節細胞の出力は、視神経において束ねられた状態となることから、網膜神経節細胞分布に対し、中心窩に向かう形で細胞の寄せ集め処理を行うことにより、外側膝状体への入力に相当するリマッピングが可能であると考えられる。しかしながら、単純に近隣の空隙を埋めるようにして寄せ集め処理を行った場合、視野の中心に向かって放射状のノイズが生じてしまう(図4(a),(b))。このような変換では細胞間の位置関係、すなわち、網膜部位局在性(レチノトピー)が失われてしまうために、外側膝状体が受け取る視覚情報を再現するためには、計画的に中心への寄せ集め処理を行い、細胞間の位置関係を保っておく必要がある。

そこで、網膜神経節細胞分布を階段状の構造に対応付けし、細胞の間引きを加えた寄せ集め処理を行うことにより、網膜から外側膝状体に向かう視神経束における視覚情報を可視化するためのアルゴリズムを提案する。

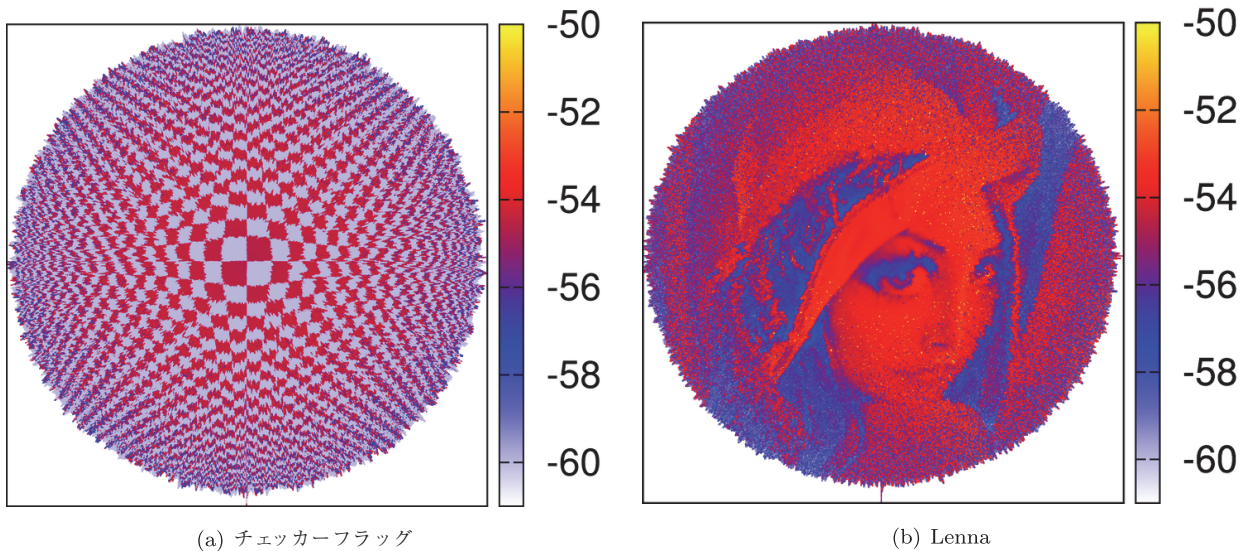


図4 無秩序な寄せ集めの例

#### 3.1. 階段構造への対応付け

寄せ集めのための前処理として、網膜神経節細胞分布を階段状の構造へと対応付ける。同心円状に存在するピクセルを抽出して段の1つとし、これを積み重ねることにより、階段状の構造を得る(Algorithm 1)。この対応付けの概要を図5に示す。

**Data:** Ganglion cell distribution  $G$

**Result:** Staircase structure( $S$ [Retinal radius])

**for**  $i \leftarrow 0$  to Retina radius **do**

$S[i] \leftarrow \frac{Link}{i}$  pixels in the concentric circle of length  $i$  from the fovea of  $G$

**end**

**Algorithm 1:** Ganglion cell distribution - Staircase structure conversion

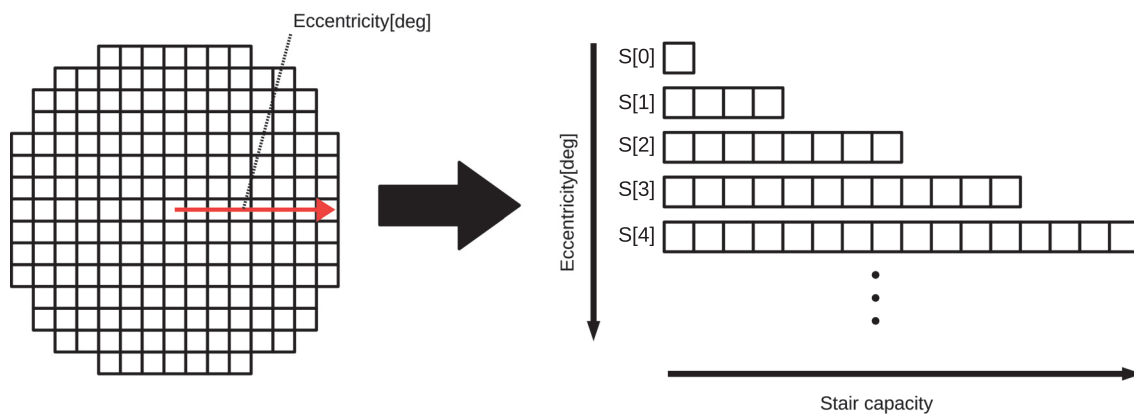


図5 対応付けアルゴリズムの概略図

### 3.2. 細胞の寄せ集め

次に、前述の階段構造に変換した後のデータに対して、細胞の寄せ集めの処理を行う。最初に、各段における空の要素 (Blank) が、その段の全要素の  $1/10$  以上を占めているか否かの判定を最上段から順に行う。この条件を満たす段を  $S[i-1]$  とすると、その1つ下の段  $S[i]$  を Target とし、次節で述べる要素の選別 (Cull) を行い、 $S[i-1]$  に挿入 (Insert) する。この操作を繰り返し行うことにより、細胞の寄せ集めを実現する (**Algorithm 2**)。この処理の具体的な例を図6に示す。なお、擬似コード内の capacity は、その段における要素の総数を意味している。

**Data:** Staircase structure( $S[\text{Retinal radius}]$ )

**Result:** Optic nerve structure (New  $S[\text{Retina radius}]$ )

```

for i ← 0 to Retinal radius do
  if Blank more than 1/10 of  $S[i-1]$  capacity then
    Target ← i;
    for j ← Target to Retinal radius do
      //Algorithm 3
      Temporary elements ←  $\xrightarrow{\text{Cull}}$   $S[j]$ ;
      //Algorithm 4
       $S[j-1]$  ←  $\xrightarrow{\text{Insert}}$  Temporary elements;
       $S[j]$  ← All Blank;
    end
  end
end
end

```

Algorithm 2: Gather of the cell

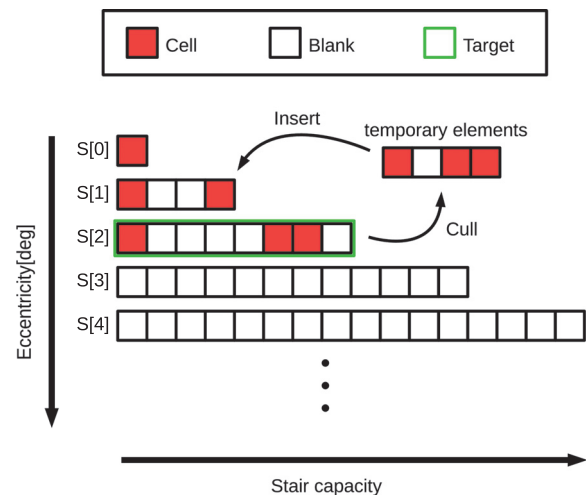


図6 寄せ集め処理の例

#### 3.2.1. 要素の選別

要素の選別は以下の手続きにより行う。まず処理対象となっている各段の容量についての最大公約数  $GCD$  を算出し、 $GCD$  の値によって選別対象の段を分割する。その後、挿入先の段の容量を  $GCD$  で除算することによって得られる数  $N$  だけ、分割後の小要素から細胞を抽出する。小要素内を1つずつ順に探索し、それが Blank ではなく細胞である場合に抽出を行い、抽出した細胞数 (cellcount) が  $N$  に達するまで繰り返す。細胞

数 cellcount が  $N$  に達しない場合、残りの要素 ( $N - \text{cellcount}$ ) は Blank となる。以上の操作を行うことにより、要素の選別を実現する。この処理の擬似コードを **Algorithm 3** に示す。また、具体的な処理例を図 7 に示す。

**Data:**  $S[j], S[j-1]$   
**Result:** Temporary elements ( $T[S[j-1] \text{ capacity}]$ )

$GCD \leftarrow$  Greatest common divisor of  $S[j]$  capacity and  $S[j-1]$  capacity; //Euclid's algorithm  
 $N \leftarrow (S[j-1] \text{ capacity}) / GCD$ ;

**for**  $k \leftarrow 0$  **to**  $GCD$  **do**  
  cellcount  $\leftarrow 0$ ;  
  **for**  $m \leftarrow (k * (S[j] \text{ capacity}) / GCD)$  **to**  $((k+1) * (S[j] \text{ capacity}) / GCD - 1)$  **do**  
    **if**  $S[m]$  is a cell **then**  
       $T[k * (S[j-1] \text{ capacity}) / GCD + \text{cellcount}] \leftarrow S[m]$ ;  
      cellcount  $\leftarrow \text{cellcount} + 1$ ;  
    **end**  
  **end**  
**end**

**Algorithm 3:** Cull

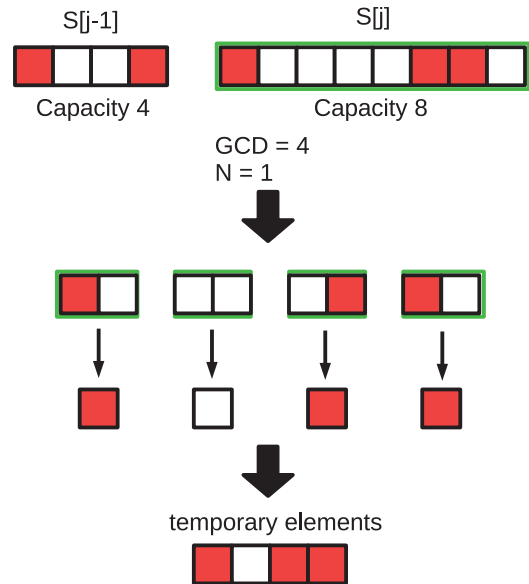


図 7 選別処理の例

### 3.2.2. 要素の挿入

先述した手続きにより選別された要素は、それぞれの要素にとって最も近隣の座標に対して上書きするように挿入される。ただし、挿入後に空隙が残ってしまう場合は、左右の要素を参照し、空隙が残らないように挿入先の要素をずらして挿入する (**Algorithm 4**)。具体的な処理例を図 8 に示す。

**Data:** Temporary elements ( $T[S[j-1] \text{ capacity}]$ )  
**Result:** New  $S[j-1]$  ( $Se[S[j-1] \text{ capacity}]$ )

$Se[S[j-1] \text{ capacity}] \leftarrow S[j-1]$  elements;  
**for**  $k \leftarrow 0$  **to**  $S[j-1] \text{ capacity}$  **do**  
  **if**  $T[k]$  is not Blank **then**  
     $Se[k] \leftarrow T[k]$ ;  
  **else**  
    **if**  $Se[k-1]$  and  $T[k-1]$  are not Blank **then**  
       $Se[k] \leftarrow T[k-1]$ ;  
    **else if**  $Se[k+1]$  and  $T[k+1]$  are not Blank **then**  
       $Se[k] \leftarrow T[k+1]$ ;  
    **else**  
      do nothing;  
    **end**  
  **end**  
**end**

**Algorithm 4:** Insert

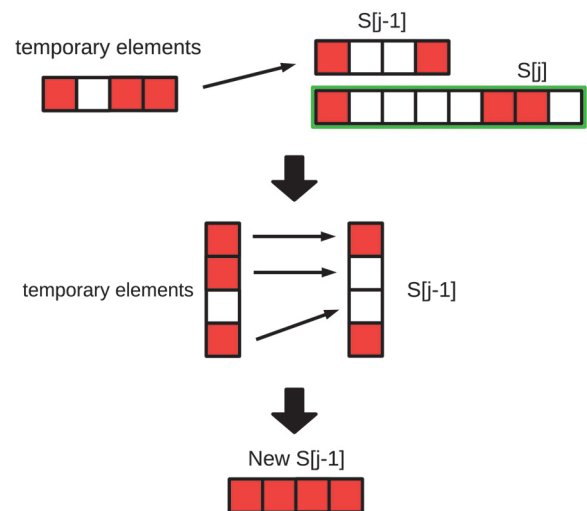


図 8 挿入処理の例

以上の処理を図3 (a), (b) それぞれに対して施した結果を図9 (a), (b) に示す. このように, 提案アルゴリズムは, 網膜神経節細胞のユークリッド空間における座標から, 一種の等角写像によって視神経束断面における視覚情報を可視化するものであり, 外側膝状体への入力情報を得るための手段となる.

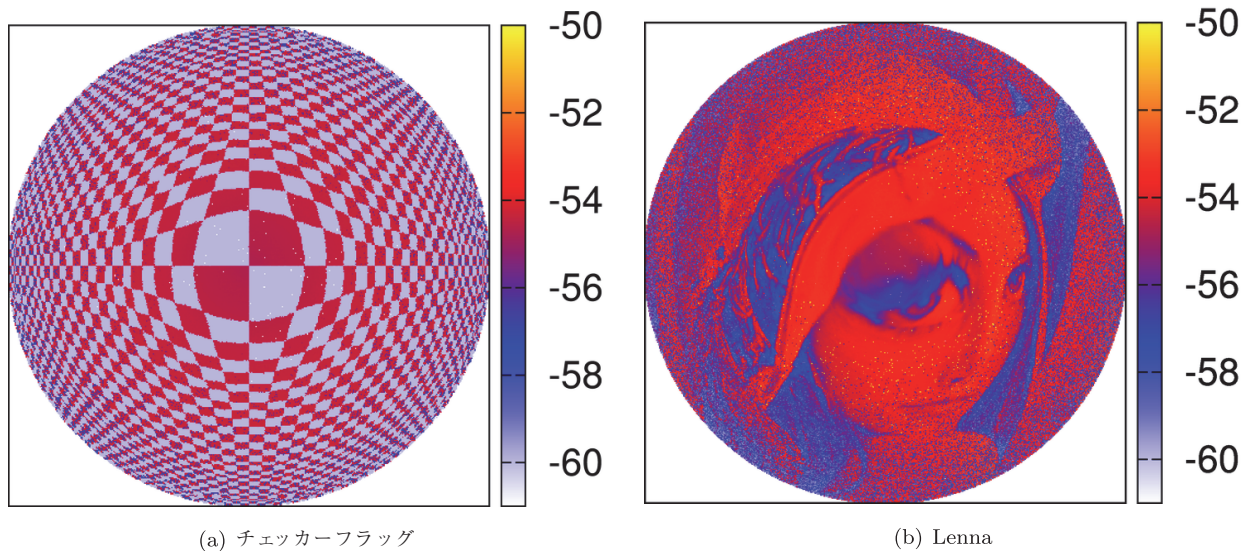


図9 提案アルゴリズム適用後の出力

#### 4. 考察

図9に示す結果から, 神経節細胞の密度が高い中心窩近傍では入力像の解像度が保たれており, 密度が粗となる周辺部においては解像度の低下により像が縮小されるような座標変換がなされていることが確認できる. また, 図4と比較した結果, 網膜部位局在性を逸脱するような中心窩方向への放射状のノイズは解消されており, 入力画像の各ピクセルの位置関係は保たれていることが示された.

本稿で用いたモデルにおける神経節細胞分布においては, 処理前の細胞数が1776758個であったのに対して, 提案アルゴリズム適用後には1541229個となり, 約8.7%の細胞が上書きされて消失した. 提案アルゴリズムを適用する前の出力には11891051個の空隙があったが, 処理後に残存した空隙は93個であった. これはアルゴリズム適用後の神経節細胞数の約0.006%にすぎず, ほぼすべての空隙が埋め尽くされたことになる. 一部の細胞の応答を失うものの, 提案アルゴリズムにより, 空隙を削除することでメモリ空間の浪費が圧縮され, 計算コストの大幅な削減が実現された.

これらのことから, 提案アルゴリズムによるリマッピングによって, 視神経束における視覚情報の表現ならびに外側膝状体の入力像を求めるための手段が得られた. 今後は, 網膜神経節細胞の応答の消失を解消するためにアルゴリズムを精査するとともに, 外側膝状体における神経細胞の分布や網膜神経節細胞との神経連絡の特性などの解剖学的知見に基づき, 外側膝状体の入力情報としての妥当性についても検討する予定である.

#### 5. 結論

本研究では, 視神経および視索を経て網膜から大脳皮質へと中継する外側膝状体における視覚情報の投射像を得ることを目的として, 神経節細胞分布に対して階段状のデータ構造を媒介とする寄せ集め処理によるリマッピング・アルゴリズムを提案し, これにより視神経束における視覚情報の算出を行った. その結果, 細胞間の位置関係が保たれたまま中心窩方向への細胞の寄せ集めが実現され, 視神経束断面における視覚情報表現の可視化ならびに外側膝状体の入力情報を算出するための手段が得られた.



## 参考文献

- (1) Hennig M., Funke K., Wörgötter F. (2002). The influence of different retinal subcircuits on the non-linearity of ganglion cell behavior. *Journal of Neuroscience*, 22, 19, pp.8726–8738.
- (2) Hennig M., Wörgötter F. (2007). Effects of fixational eye movements on retinal ganglion cell responses: A modelling study. *Frontier in Computational Neuroscience*, 1, pp.1–12.
- (3) 西野 誠, 小濱 剛, 吉田 久 (2015). 網膜数理モデルによる固視微動が視知覚に及ぼす影響の検証. 映像情報メディア学会技術報告, 39, 11, pp.17–20.
- (4) 久保 賢典, 小濱 剛, 吉田 久 (2015). 視細胞および神経節細胞の密度分布特性を考慮した網膜数理モデル. ヒューマンインフォメーション研究会技術報告, 115, 232, pp.55–60.
- (5) Schnapf J.L. (1990). Visual transduction in cones of the monkey macaca fascicularis. *Journal of Physiology*, 427, pp.681–713.
- (6) Österberg G. (1935). Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta Ophthalmologica*, Suppl. 6, pp.1–103.
- (7) Deering M.F. (2005). A photon accurate model of the human eye. *ACM Transactions on Graphics*, 24, 3, pp.649–658.
- (8) Watson A.B. (2014). A formula for human retinal ganglion cell receptive field density as a function of visual field location. *Journal of Vision*, 14, 7, pp.15–15.
- (9) Curcio C.A., Allen K.A. (1990). Topography of Ganglion Cells in Human Retina. *Journal of Comparative Neurology*, 300, pp.5–25.

## 英文抄録

## A remapping algorithm of visual information between retina and lateral geniculate nucleus

Kensuke Kubo<sup>1</sup>, Takeshi Kohama<sup>2</sup>, and Hisashi Yoshida<sup>2</sup>

Since the majority of the sensory information to the brain is visual information, it is necessary to elucidate the information processes of the visual system to understand the cognitive functions of the brain. However, the neural coding is not yet understood enough even in the early visual system, from retina to primary visual cortex. In this study, we developed a remapping algorithm to calculate the image projection from retina to lateral geniculate nucleus (LGN), in order to visualize the representation of visual information in the early visual system. We used a mathematical model which replicates the characteristics of the dynamics of retinal ganglion cells, and implemented the proposed algorithm to the output layer of this model. Simulation results suggest that the outputs of ganglion cells are gathered toward the central fovea while keeping the retinotopic representation of the visual field. This indicates that the proposed algorithm is able to visualize the responses of the optic nerve bundle, which is equivalent to the input of LGN.

**Keywords:**

Retina, Lateral geniculate nucleus, Mathematical model, Remapping algorithm, Retinotopy.

---

1. Graduate School of Biology-Oriented Science and Technology, Kindai University, Kinokawa, Wakayama 649-6493, Japan

2. Department of Computational Systems Biology, Faculty of Biology-Oriented Science and Technology, Kindai University, Kinokawa, Wakayama 649-6493, Japan