

シヨウジョウバエ第一次嗅覚中枢における非線形変換の情報論的意義

The significance of the nonlinear transformation from an information theoretical viewpoint in the *Drosophila* primary olfactory center佐藤良太 (PY)¹, 大泉匡史^{1,2}, 風間北斗³, 岡田真人^{1,4}

Ryota Sato(PY), Masahumi Oizumi, Hokto Kazama, and Masato Okada

1 東京大学大学院新領域創成科学研究科, 2 日本学術振興会特別研究員 DC 1

3 Department of Neurobiology Harvard Medical School, 4 理化学研究所脳科学総合研究センター
satoh@mns.k.u-tokyo.ac.jp

Abstract—In the *Drosophila* antennal lobe, ORNs are comparatively narrowly tuned to odors while PNs are broadly tuned. That is, there is a nonlinear transformation between ORN and PN responses. To investigate the meaning of this nonlinear transformation from an information theoretical viewpoint, we modeled a neural circuit of *Drosophila* antennal lobe. We show that this transformation maximizes mutual information between stimuli and PN responses.

Keywords— *Drosophila*, olfactory processing, mutual information, McCulloch-Pitts model

1 はじめに

嗅覚情報処理の問題においては、匂い情報がどのようにコードされ、そしてそれがどのように変換されていくかが二つの重要な問いとなる [1]。シヨウジョウバエの嗅覚回路においては、マウスでは 1000 のオーダーで存在する糸球体の数が 50 個程度と極めて少なく、また同じ糸球体に属する入出力ニューロンが個体をこえて同定可能であるなど、上記問題を解明するにあたって非常に優れた系であるといえる。また、近年シヨウジョウバエの塩基配列解読が完了し、匂い受容タンパクの同定や、遺伝子操作による研究などが盛んに行われていることも相まって、急速にその知見が蓄積されつつある。

加えて、近年 Wilson らは、シヨウジョウバエの第一次嗅覚中枢の入出力細胞の匂い刺激に対する電気的応答を *in vivo* で記録する技術を開発し、入力細胞である嗅覚受容細胞 (ORN) は狭い範囲の刺激に反応するのに対し、出力細胞である投射ニューロン (PN) はより広い範囲の刺激に反応するということを発見した [2]。これはすなわち第一次嗅覚中枢で情報が伝達される際に、発火率に非線形変換がなされることをあらわす。そこで、我々はこの非線形変換の情報論的な意味を定量的に探るため、シヨウジョウバエの嗅覚神経回路をマカロピッツモデルでモデル化し、相互情報量による解析を行った。

2 モデル

2.1 シヨウジョウバエの嗅覚中枢回路

匂い分子の知覚は触覚上の感覚子内にある嗅覚受容細胞 (ORN) 上の匂い受容タンパクへの結合から始まる。

ORN の軸策末端は触覚葉内にある糸球体に収斂し、投射ニューロン (PN) を通して高次機能を担う前大脳に投射する。つまり高次中枢に至るまでに、基本的には ORN と PN の二層しか存在せず、入ってきた匂い情報は PN 発火率の空間的・時間的パターンとして前大脳へ伝えられるものと考えられる。糸球体は触覚葉内に数十個存在し、1200 個近くある ORN を有する受容タンパクごとに区画するため、基本的に一つの受容タンパクと一つの糸球体は一対一で対応するという構造をもつ。また一つの糸球体に対し、ORN は 40 個、PN は 4 個程度のオーダーで存在する (図 1 A)。

刺激に対する応答特性については、ORN は狭い範囲の匂い刺激に反応するのに対し、PN ではより広い範囲の匂い刺激に反応することが、近年 Wilson らによって示された。これはつまり ORN から PN へ情報伝達が行われる際に、弱い信号は強く増幅され、強い信号はあまり増幅されないという形の非線形変換がなされることをあらわす (図 2 左の実線)。

2.2 神経回路モデル

我々は、この非線形変換が匂いの選別を最適化するために獲得されたものであるという考えに基づき、匂い刺激と PN 出力の間の相互情報量を最大にする非線形変換の関数形がどのような形になるかを調べた。具体的には、まず相互情報量を計算するために、この嗅覚回路をマカロピッツモデルでモデル化し (図 1 B)、この関数形を PN の発火確率として以下の形で導入した。

$$P(y_{ki} = 1 | x_k) = 0.98 \frac{1 - \exp(-\frac{\alpha}{n_x} \sum_j x_{kj})}{1 - \exp(\alpha)} + 0.02 \quad (1)$$

ここで y は PN ニューロン、 x は ORN ニューロンをあらわし、 k は糸球体の種類、 i, j はその中でのニューロンの種類をあらわす。また n_x は 1 糸球体における ORN の個数をあらわし、結合定数は一様とした。PN の自発発火確率は 0.02 としてある。こうしておいて、以下で相互情報量を最大にする α の値を求める。 $\alpha < 0$ は、PN が ORN に比べてより広い範囲の刺激に反応することに対応し、 $\alpha > 0$ は、より狭い範囲の刺激に反応することに対応する。 $\alpha = 5, \alpha = -5$ の時

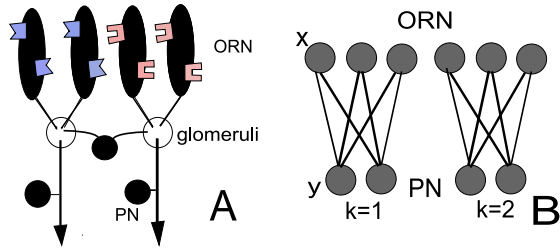


図 1: (A) ショウジョウバエの嗅覚回路の模式図.(B) 今回のモデル回路の模式図. 糸球体ごとに刺激に対する反応はかわる. ちなみにこの図では, $n_x = 3, n_y = 2, n_g = 2$ となっている.

の (1) 式を図 2 にプロットした.

ORN が発火する確率には, ORN が狭い範囲の刺激に反応するという (図 3 左) と, 一つの受容タンパクと一つの糸球体は対一対応するという知見 ($P_k(x_{ki} = 1|s) = P_k(x_{kj} = 1|s)$) を導入した. また, 異なる種類の匂いが来る確率は全て同じ ($P(s) = \frac{1}{n_s}$) とした.

計算すべき相互情報量は以下の式であらわされる.

$$I(\mathbf{y}; s) = - \sum_{\mathbf{y}} P(\mathbf{y}) \log_2 P(\mathbf{y}) + \sum_{\mathbf{y}, s} P(s) P(\mathbf{y}|s) \log_2 P(\mathbf{y}|s) \quad (2)$$

なお, $P(\mathbf{y}) = \sum_{\mathbf{x}} \sum_s P(\mathbf{y}|\mathbf{x}) P(\mathbf{x}|s) P(s)$, $P(\mathbf{y}|\mathbf{x}) = \prod_{k,i} P(y_{ki}|\mathbf{x}_k)$, $P(\mathbf{x}|s) = \prod_{k,i} P_k(x_{ki}|s)$ である.

匂い s が入力した時に糸球体 k の ORN x_{ki} が発火する確率 $P_k(x_{ki}|s)$ は, [2](Supplementary Fig. 5b) において得られている分布を真似たもの (図 3 左) から一様乱数で発生させた. また糸球体ごとにピークの位置を均等に循環させた.

ニューロンの数は, 現実の系に対応させるため, $n_x = 40, n_y = 4$ とした. また計算の都合上, 糸球体の数は $n_g = 5$, 匂いの数は $n_s = 200$ としたが, このモデルにおいてはこれらに α の値が大きく依存しないことが示されている.

3 結果

上記パラメータを代入し, (2) 式の計算を行った結果, $I_{max} = 2.650$, その時の α の値は $\alpha = -7.471$ となった. この時, ORN-PN 発火率間の変換関数は図 2 右のようになり, 弱い信号は強く増幅され, 強い信号はあまり増幅されないという, もとの実験結果をよく再現したものとなった. このことから実験で得られた非線形変換は, PN における情報量を最大にするものであること, すなわち匂いの選別を最適化するために獲得された情報処理機構であることが示唆される. またこの時, 各匂いに対する ORN 発火率の期待値と PN 発火率の期待値は, 図 3 のように PN の方がより広い範囲の匂いに

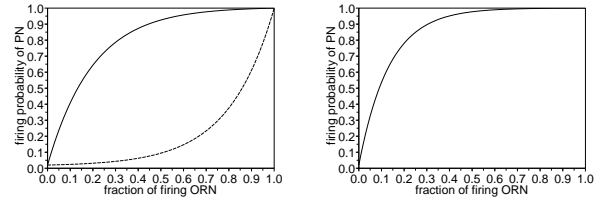


図 2: (左) 実線が (1) 式に $\alpha = -5$ を代入したもの. 破線が $\alpha = 5$ を代入したもの. 横軸は $\sum_j \frac{x_{kj}}{n_x}$, 縦軸は $P(y_{ki} = 1|\mathbf{x}_k)$ である. (右) 得られた非線形変換の図で, (1) 式に $\alpha = -7.471$ を代入したもの.

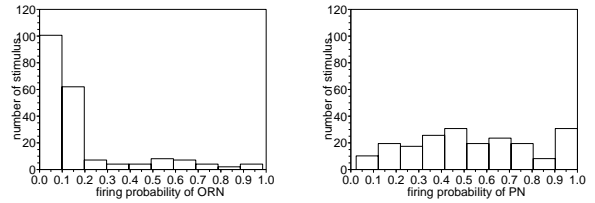


図 3: (左) ある糸球体 k に属する 1 ORN の, n_s 個ある全ての匂いに対する発火確率をヒストグラムにプロットしたもの. 横軸は $P_k(x_{ki} = 1|s)$, 縦軸はビンに含まれる刺激の数である. (右) 相互情報量最大の時の, 同じ糸球体 k に属する 1 PN の発火確率の期待値の分布をヒストグラムにプロットしたもの. この時, PN ではより広い範囲の刺激に反応し, かつ発火率帯をより均等に使うようになっていることが分かる.

対応するという結果になり, これらも現実の結果と対応していることが分かる.

ORN における情報量は $I_x = 5.324$ となり, 伝達過程において情報量がおちていることが分かるが, ニューロン 1 個あたりの情報量を比べると, $\frac{I_y}{n_y} = 0.1325, \frac{I_x}{n_x} = 0.02662$ となり, PN の方が情報量が大きいたことが分かる. ニューロン 1 個あたりの情報量に関しては, [2] においても議論されており, 今回の結果はそれらと定性的に一致した.

4 今後の展望

今回の解析においては, 局所介在ニューロン (図 1 A) の存在を無視し, この非線形変換を ORN-PN 間シナプス又は PN そのものの特性によるものとしてモデル化を行った. しかし, 局所介在ニューロンもこの変換処理に何らかの寄与をしていると考えられるため, 今後はその寄与について調べていきたい.

参考文献

- [1] R.I. Wilson and Z.F. Mainen (2006) Annual Review of Neuroscience, **29**, 163-201
- [2] V. Bhandawat S.R. Olsen N.W. Gouwens M.L. Schlieff and R.I. Wilson (2007) Nature Neuroscience, **10**, 1474-82.