

V1 細胞受容野の時空間特性を説明する数理モデル

A model of spatio-temporal dynamics of V1 receptive fields

佐々木 博昭 (PY)^{† ‡}, 佐藤 俊治[‡], 臼井 支朗[‡]

Hiroaki Sasaki(PY), Shunji Satoh, and Shiro Usui

[†] 東北大学工学研究科, [‡] 理化学研究所脳科学総合研究センター

sasaki@riec.tohoku.ac.jp

Abstract— Where does spatio-temporal dynamics of receptive fields in primary visual cortex originate? In this report, We propose a model in V1 which has short-range horizontal connection (SHC) to examine above problem. We show that a part of experimental data for spatio-temporal dynamics of receptive fields can be explained by SHC.

Keywords— short-range horizontal connection, receptive field, coarse-to-fine, primary visual cortex,

1 はじめに

V1 野の方位選択性細胞は古典的受容野 (CRF) 内の刺激だけではなく、CRF 外の刺激にも反応する。たとえば Ozeki らの実験結果は、大きな刺激パターンを呈示すると反応が相対的に抑制される (パターンの大きさに最適値がある: size tuning [1]) という、受容野の複雑な空間特性の一例を示した。

このような空間特性に加え、受容野の時間特性についても多くの興味深い報告がある。例えば Brian らは、V1 単純型細胞の受容野を測定し、受容野の空間的大きさと刺激の最適空間周期が、時間経過とともに小さくなるという現象を観測した [2]。すなわち、いくつかの V1 細胞は、初期時間では大きな受容野で粗い特徴を検出し、時間経過とともに小さな受容野で細かい特徴検出を行なっている。これは、coarse-to-fine と呼ばれる処理が V1 細胞でも行なわれることを意味する。

しかしながら、V1 細胞による coarse-to-fine な処理がどのように実現されているかについては明らかにされていない。そこで本研究では、数理モデルを構築することにより、coarse-to-fine が実体としてどのように実現され得るかについて考察した。また、size-tuning が同一の数理モデルで再現できるかどうか合わせて検討した。

2 モデルの概要

2.1 受容野モデル

CRF の時空間特性を $f(\vec{x}, t)$, $\vec{x} = (x, y)$ とすると、各時刻における CRF の空間分布は、Gabor 関数を用いて近似できる。簡単のため、V1 細胞の最適方位と直交する方向に x 軸を定義し、ある時刻における CRF の空間特性を $f(x)$ とすると、Gabor 関数 (CRF の空間

特性モデル) は以下のように書ける。

$$f(x) = c \cdot e^{-\frac{x^2}{2\sigma^2}} \cdot \sin(2\pi x/T + p). \quad (1)$$

ここで、 c は定数、 p は位相を示す。受容野の空間的大きさとパターンの最適周期は、 σ と T で定量化される。Brian らの結果は、 σ と T が定常的ではなく、時刻 t に依存する単調減少関数、すなわち、 $\sigma(t)$ または $T(t)$ と記号化すべきであることを示唆している。

2.2 V1 短距離水平結合の数理モデル

結論を先に述べると、coarse-to-fine と size-tuning はどちらも、我々が提案している V1 短距離水平結合のモデル [3] で実現・再現できる。以下、このモデルについて簡単に説明する。ただし本稿では 2.1 節で説明したように、空間を 1 次元に簡略化している。

網膜像を $J(x)$ と記す。CRF の中心位置が x である V1 野の細胞の反応 $u(x, t)$ と記す。また、V1 細胞への求心性入力を $u_0(x)$ とする。本研究では線形の入出力モデルを考え、

$$\frac{\partial}{\partial t} u(x, t) = u_0(x) - u(x, t), \quad (2)$$

$$u_0(x) = f * J(x), \quad (3)$$

とモデル化する。ただし、 $*$ は畳み込み演算である。CRF の空間分布は $f(x)$ であり、式 (1) で定義される定常的 Gabor モデルを用いる。

CRF は空間的な広がり (σ) を持つため、検出する特徴の位置には不確定性 (Δx) が残る ($\Delta x \propto \sigma$)。この場合、画像工学的には $u(x, t)$, $u(x \pm \Delta x, t)$, $u(x \pm 2\Delta x, t)$, ... のように、 Δx のオーダーで受容野間隔を設定すれば十分である。

しかし実際の受容野間隔は、 Δx よりも大幅に小さい間隔 [4]、例えば、 $\Delta \varepsilon_x \ll \Delta x$ であり、画像工学的には無駄な細胞が多数存在していることを意味する。しかしながら、 Δx を何らかの方法で $\Delta \varepsilon_x$ 程度に小さくすることができれば無駄はない。不確定性を $\Delta \varepsilon_x$ 程度に小さくする手法のひとつとして、逆拡散による超解像法がある。我々は、V1 野短距離水平結合 (SHC) によって逆拡散超解像法が実現され得ると考え、SHC 空間分布 $w(x)$ を導出した [3]。

SHC の効果を導入すると、式 (2) は次式のように修

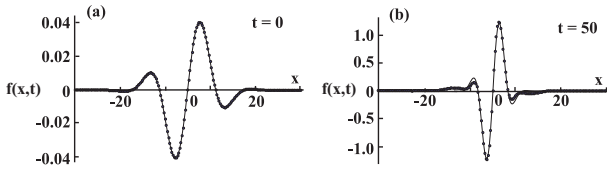


図 1: 実効的受容野 $f(x, t)$ 。(a) $t = 0$ 。(b) $t = 50$ 。

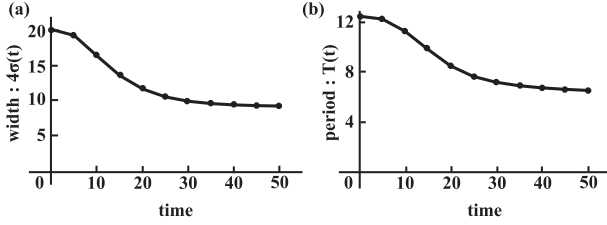


図 2: CRF パラメータの時間変化。(a) 実効的受容野の大きさ。(b) 最適周期。

正される。

$$\frac{\partial}{\partial t} u(x, t) = u_0(x) - u(x, t) + \int w(\xi) u(x - \xi, t) d\xi. \quad (4)$$

ただし、 $w(\xi) = c \left(1 - \frac{\xi^2}{2\sigma_x^2}\right) e^{-\frac{\xi^2}{2\sigma_x^2}}$ である。本研究では式 (4) を数値シミュレーションし、得られた結果を解析する。なお、本稿では $\{c, \sigma_x\} = \{0.15, 1.5\}$ とした。

2.3 実効的受容野

フーリエ変換を \mathcal{F} と記す。また本稿では、モデルの線形性を仮定する。すると、入力 $J(x)$ と出力 $u(x, t)$ の関係は $\mathcal{F}[u(x, t)] = \mathcal{F}[f(x, t)] \cdot \mathcal{F}[J(x)]$ と書けることから、

$$f(x, t) = \mathcal{F}^{-1} \left[\frac{\mathcal{F}[u(x, t)]}{\mathcal{F}[J(x)]} \right], \quad (5)$$

が得られる。すなわち、CRF の空間分布 $f(x)$ はあくまで式 (1) の定常的 Gabor 関数であるが、時刻 t における事実上の受容野は $f(x, t)$ であると考えられる。以降 $f(x, t)$ を「実効的受容野」と記すが、これは、式 (5) を用いて、 $J(x)$ と $u(x, t)$ から計算できる。

3 数値実験

3.1 実効的受容野幅と実効的周期

入力を $J(x) = 1/(1 + e^{-x/10})$ とし、初期値を $u(x, 0) = u_0(x)$ とした。式 (5) を用いて、実効的受容野 $f(x, t)$ を計算した結果を図 1 に示す。図 1(a) は $t = 0$ における実効的受容野 $f(x, 0)$ 、図 1(b) は $t = 50$ における実効的受容野 $f(x, 50)$ である。図 1 における黒点は式 (5) で計算された実際の $f(x, t)$ 、実線は Gabor 関数を用いてフィッティングした結果である。受容野の実効的広がりや実効的周期が、明らかに小さくなっていることが確認できる。

図 2(a) と (b) に、フィッティングして得られた Gabor 関数の分散 $\sigma(t)$ (実効的受容野の空間的広がり) と周期

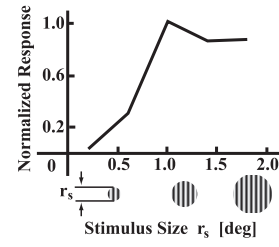


図 3: size-tuning の数値実験結果。

$T(t)$ (実効的受容野の最適周期) を示す。両者共に、時間に対して単調減少であることがわかる。すなわち我々のモデルは、Brian らの実験結果 [2] を定性的に再現することがわかった。

3.2 Size-tuning

入力画像 $J(x)$ の空間的周波数を最適周波数 $1/T$ に固定し、刺激の大きさ r_s を変化させた場合の、定常状態における出力 $u(x, t)$ を数値計算した。求心性入力 $u_0(x)$ の計算方法は、Okamoto らのモデル [5] に従った。結果を図 3 に示す。横軸は r_s を示す。我々のモデルにおいても、最大の反応を引き起す入力には最適なサイズがある (size-tuning) ことを確認した。

4 まとめと考察

本研究では、SHC を導入した数理モデルを用いて CRF の時間変化について数値実験を行い、神経生理学の実験結果を定性的に再現できることを示した。本モデルにおいて求心性入力における CRF パラメータは変化しない。すなわち、実効的受容野のサイズや最適周期の変化は、短距離水平結合による細胞間の相互作用の結果として表われることを示唆している。今後はフィードバック結合の影響、高次視覚野における coarse-to-fine 処理との関連、また、実際の 2 次元方位マップの数値実験について考察する予定である。

参考文献

- [1] H. Ozeki, O. Sadakane, T. Akasaki, T. Naito, S. Shimegi and H. Sato (2004) “Relationship between Excitation and Inhibition Underlying Size Tuning and Contextual Response Modulation in the Cat Primary Visual Cortex.” *J. Neurosci*, **24**, 1428–1438.
- [2] Brian J. Malone, Vikas R. Kumar and Dario L. Ringach (2007) “Dynamics of Receptive Fields Size in Primary Visual Cortex.” *J. Neurophysiol*, **97**, 407–414.
- [3] 佐々木 博昭, 佐藤 俊治 (2006) “V1 野における短距離水平結合の計算論。” 第 16 回日本神経回路学会全国大会, 論文講演集, 82–83.
- [4] P. Buzas, M. Volgushev, U. Eysel, Z. Kisvarday (2003) “Independence of Visuotopic Representation and Orientation Map in the Visual Cortex of the cat.” *Eur. J. Neurosci*, **18**, 957–968.
- [5] Okamoto T., Watanabe M., Aihara K. and Kondo S. (2004) “An explanation of contextual modulation by short-range isotropic connections and orientation map geometry in the primary visual cortex.” *Biological Cybernetics*, **91**, 396–407.