

第4章

双極細胞の情報処理^{[51],[52],[53]}

4.1 まえがき

網膜における視覚情報処理の理解のために、生理学的、形態学的な実験により神経回路の構造と電気的特性を調べ上げ、これを基にボトムアップ的に機能の類推する方法が精力的に行なわれて来た。しかしながら、過去の膨大な実験的蓄積により、網膜における情報経路の解明が分子レベルにいたる過程まで進んできているにもかかわらず、視覚機能の理解のレベルは、ここ十年来ほとんど進展していないのが現状である。

近年、生体の視覚が持つべき機能を、数理モデル等の方法を用いて計算論的に理解するという、トップダウン的な方法が盛んになりつつある。とりわけ、初期視覚を逆光学問題としてとらえる視点^[54]は、視覚機能の理解を標準正則化問題として定式化するという形で発展した^{[55], [56]}。この考え方にに基づき、実際の視覚の心理物理学的な実験データの意味付けを行う試みもなされている^[57]。このような生体機能の理解に向けたトップダウン的解析は、斬新かつきわめて重要なものである。また一方で、生体の視覚の解明とは、神経回路の構造から機能のレベルまでを横断的に理解することであるという立場からすれば、1) 上記の定式化に沿った情報処理が実際の神経回路網により実行されているのか、また、2) 実行されているとすれば具体的にどのような神経回路構造で行われているか、という疑問がクローズアップされてくる。このような課題に対し、具体的解答が得られた例は脊椎動物の視覚に関する限り見あたらない。

本章では、生体視覚系のなかでも最も末梢にある網膜の視細胞、水平細胞および

双極細胞が形成する神経回路に注目し、この回路網の構造および電気的特性と視覚機能の関係を、標準正則化問題の視点から明らかにする。双極細胞は、生体の視覚系において中心一周辺拮抗型受容野を示す最も末梢の神経細胞である。ここでは、3章において生理学的、形態学的な実験による知見を基にして構築された等価電気回路モデルを、双極細胞にまで発展させた等価電気回路モデルを提唱する。この等価電気回路モデルを用いて、モデルの物理的エネルギーが、双極細胞の視覚機能を表現した二次形式の評価関数と対応づけられることを示す。さらに双極細胞の空間的フィルタ特性が、Marr と Hildreth によるトップダウン的考察から提唱された視覚前処理フィルタである、ラプラシアン-ガウシアン ($\nabla^2 G$) オペレータ^[58] にきわめて近いものであることを定量的に示す。

4.2 外網膜神経回路と標準正則化問題

視細胞 (Photoreceptor)、水平細胞 (Horizontal cell)、双極細胞 (Bipolar cell) は、脊椎動物網膜において最も末梢に位置し、視覚系にある最初の神経回路網を形成する (図 4.1 (A))。この神経回路網を以下、外網膜神経回路網と呼ぶ。前章までで述べたように、視細胞には光に対する感度が非常に高い杆体とよばれる細胞と、比較的感度が低い錐体と呼ばれるものがあり、それぞれ並列した独立な視覚情報処理チャンネルを形成している。ここで扱う神経回路は、錐体経路のチャンネルであり、以下視細胞とは錐体を指し、水平細胞、双極細胞は錐体入力型の細胞を指すことにする。

生体の視覚情報処理経路において、外網膜神経回路は、パターン情報処理、速度情報処理等様々に分化した視覚チャンネルのすべてに共通した前処理フィルタとなっている。従って、外網膜神経回路は、高次の視覚情報処理機能を実現するために欠くことのできないものと考えられる。視細胞は眼球から入った光信号を電気信号に変換し、変換された電気信号は、これら3種類の細胞間の相互連絡により時空間的処理をうける。

脊椎動物の外網膜における生理学的、形態学的知見に基づき、外網膜神経回路網を等価電気回路により、図 4.1 (B) のように提案する^[51]。視細胞および水平細胞については、3章での二層シンシチウムの等価電気回路と同じである。光により惹起された電流を電流源 $U_k(s)$ により表現する。但し $s = j\omega$ ($j = \sqrt{-1}$, ω は周波数) で

第4章 双極細胞の情報処理

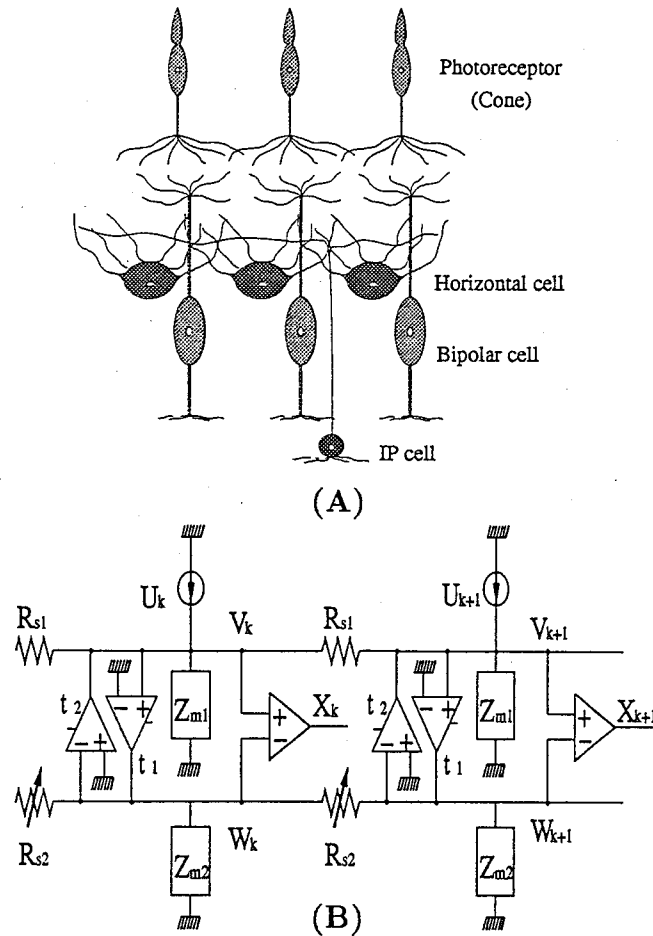


図 4.1 外網膜神経回路網

Fig. 4.1 Neural circuit of the outer retina.

- (A) A schematic diagram of the outer retina.
The outer retinal neural circuit consists of the photoreceptors, horizontal cells and bipolar cells. The interplexiform cells (IP cells) are centrifugal neurons which transfer feedback signals to the horizontal cells.
- (B) An equivalent electric circuit model of the outer retina.

ある。視細胞は膜インピーダンス $Z_{m1}(s)$ ，水平細胞は膜インピーダンス $Z_{m2}(s)$ により表わす。視細胞，水平細胞および双極細胞の応答電位をそれぞれ $V_k(s)$ ， $W_k(s)$ および $X_k(s)$ とする。視細胞から水平細胞へ，また，水平細胞から視細胞への化学シナプス入力を増幅器により表現する。これらの増幅器は入力電圧に比例した電流を出力するトランスコンダクタンス増幅器^[12]である。そのゲインは t_1 ， t_2 である。

ただし、水平細胞から視細胞への化学シナプスは抑制性であるため、 $t_2 < 0$ である^[1]。双極細胞は、視細胞と水平細胞の出力の差をとるとして^[20]、差動増幅器で表した。視細胞は、近隣の視細胞どうし電気シナプスにより結合していることが知られている^[3]。また水平細胞も、近隣の細胞どうし電気シナプスにより強く結合していることが知られている^{[4],[10]}。これら視細胞間、水平細胞間の電氣的結合を、モデルではそれぞれ R_{s1} , R_{s2} で表現した。水平細胞間の電気シナプス抵抗 R_{s2} は、後で述べるように網膜の明順応レベルにより変化するので可変とする。この等価電気回路において、視細胞と水平細胞の二層が相互干渉する部分の特性を表す解析解は、3章において次のように得られている^{[22],[23]} (3.2.2 節：二層シンシチウムの等価回路モデル)。

簡単のために細胞の配列を一次元とする。網膜がスリット光や縦縞模様などの一方向に均一な図形で刺激されたときは、このような一次元配列モデルの解析が直接有効である。各細胞を $1 \sim n$ と番号付けし、視細胞の光電流、視細胞の応答電位、水平細胞の応答電位をそれぞれベクトル、 u , v , w とする。この時 u , v , および w の満たす方程式は、キルヒホッフの電流法則から

$$(C_2 C_1 - t_1 t_2 R_{s1} R_{s2} E)v = -R_{s1} C_2 u \quad (4.1)$$

$$(C_1 C_2 - t_1 t_2 R_{s1} R_{s2} E)w = t_1 R_{s2} R_{s1} u \quad (4.2)$$

と表せる。但し、 E は単位行列であり

$$C_1 = \begin{pmatrix} c_1 + 1 & 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 1 & c_1 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 & c_1 & 1 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & 1 & c_1 & 1 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 1 & c_1 + 1 \end{pmatrix}, \quad C_2 = \begin{pmatrix} c_2 + 1 & 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 1 & c_2 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 & c_2 & 1 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & 1 & c_2 & 1 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 1 & c_2 + 1 \end{pmatrix}$$

$$c_1 = -\left(2 + \frac{R_{s1}}{Z_{m1}(s)}\right), \quad c_2 = -\left(2 + \frac{R_{s2}}{Z_{m2}(s)}\right).$$

$$v = \begin{pmatrix} V_1(s) \\ V_2(s) \\ \vdots \\ V_n(s) \end{pmatrix}, \quad w = \begin{pmatrix} W_1(s) \\ W_2(s) \\ \vdots \\ W_n(s) \end{pmatrix}, \quad u = \begin{pmatrix} U_1(s) \\ U_2(s) \\ \vdots \\ U_n(s) \end{pmatrix}.$$

第4章 双極細胞の情報処理

である。この方程式から、任意の光刺激パターンにより惹起される電流に対する視細胞および水平細胞の応答の時空間特性を表す解析解が求められている^{[22], [23]}(3章の式(3.17), (3.18))。以後、本章における一次元モデルによる計算機シミュレーションは、この解析解を利用している。

上記の等価電気回路モデルに対し、視細胞と水平細胞の機能的意味に関して、初期視覚における標準正則化問題との関連で、以下のような計算論的解析が行なわれている。

Marr はエッジ検出などの初期視覚問題が、数学的に不良設定問題となっていることを指摘した^[54]。さらに Poggio らはこの不良設定問題を標準正則化問題として定式化し、ノルム空間上の汎関数

$$J(\mathbf{x}, \mathbf{d}, \lambda) = \|\mathbf{A}\mathbf{x} - \mathbf{d}\|^2 + \sum_{r=1}^P \int \lambda_r(\xi) \left(\frac{d^r \mathbf{x}(\xi)}{d\xi^r} \right)^2 d\xi \quad (4.3)$$

を最小化する問題に帰着させた^{[55], [56]}。ここに、 A は正則化問題に固有の作用素、 \mathbf{d} は与えられるデータ、 $\|\cdot\|$ は問題に固有のノルム、そして第2項以下は滑らかさに対するペナルティである。この定式化は次のように離散表現することができる^{[14], [59]}。即ち、ノルムを二次形式かつ A が恒等写像の場合を考えたとき、式(4.3)は \mathbf{x} 、 $\mathbf{d} \in R^n$ として

$$J(\mathbf{x}, \mathbf{d}, \lambda) = \|\mathbf{x} - \mathbf{d}\|^2 + \sum_{r=1}^P \begin{cases} \lambda_r \|\mathbf{L}^{\frac{r}{2}} \mathbf{x}\|^2 & r : \text{even} \\ \lambda_r \|\mathbf{DL}^{\frac{r-1}{2}} \mathbf{x}\|^2 & r : \text{odd} \end{cases} \quad (4.4)$$

$$\mathbf{D} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ -1 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & -1 & 1 & 0 & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots \\ 0 & \dots & 0 & -1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & -1 & 1 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{L} = \begin{pmatrix} -2 & 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 1 & -2 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 & -2 & 1 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & 1 & -2 & 1 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 1 & -2 \end{pmatrix}.$$

と表すことができる。これは R^n 上の二次形式評価関数の最小化問題であって、解は次の Euler-Lagrange 方程式

$$\mathbf{x} - \mathbf{d} + \sum_{r=1}^P (-1)^r \lambda_r \mathbf{L}^r \mathbf{x} = 0 \quad (4.5)$$

により与えられる。これは P 次正則化問題の解と呼ばれ、前述の等価電気回路における視細胞、水平細胞の出力はそれぞれ一次、二次の標準正則化問題の解になっていると指摘されている^{[14], [59]}。

4.3 双極細胞のモデルと機能

4.3.1 双極細胞と標準正則化問題

上記の考察は、実際の網膜の視細胞と水平細胞が形成する神経回路網の構造と、初期視覚の計算論的解釈とを結び付けたもので、たいへん興味深い。本章ではこれを双極細胞に発展させ、視細胞から双極細胞に至る神経回路網の入出力関係を標準正則化問題として定式化し、その機能を計算論的立場から明らかにする。

先に述べたように、双極細胞の出力 (X_k) は、視細胞電位 (V_k) と水平細胞電位 (W_k) の差^[20] として

$$X_k = t_3 Z_{m3} V_k + t_4 Z_{m3} W_k \quad (4.6)$$

と定義する^[51]。但し、 Z_{m3} は双極細胞の膜インピーダンスであり、化学シナプス伝達係数 t_3 (視細胞から双極細胞へ)、 t_4 (水平細胞から双極細胞へ) は異符号である。

いま、回路の応答が定常値に達した時の応答の空間分布のみを考える。この時膜インピーダンス Z_{m1} 、 Z_{m2} および Z_{m3} は純抵抗 R_{m1} 、 R_{m2} および R_{m3} に置き換えられる。ここで、

$$g_{m1} = \frac{1}{R_{m1}}, \quad g_{m2} = \frac{1}{R_{m2}}, \quad g_{m3} = \frac{1}{R_{m3}},$$

$$g_{s1} = \frac{1}{R_{s1}}, \quad g_{s2} = \frac{1}{R_{s2}}.$$

とおき、さらに式(4.1)、(4.2)の C_1 および C_2 を式(4.4)の L を使って次式のようにおく。

$$C_1 = L - \frac{g_{m1}}{g_{s1}} E, \quad C_2 = L - \frac{g_{m2}}{g_{s2}} E$$

ここで、細胞の数は応答の空間的広がり比べて十分大きく、境界の影響がないと考え、双極細胞の応答電位 x は、式(4.1)、(4.2)、および(4.6)から

$$x - d - \lambda_1 Lx + \lambda_2 L^2 x = 0 \quad (4.7)$$

の形式に置き換えることができる。即ち、双極細胞の応答 x は

$$\lambda_1 = \frac{g_{m1}g_{s2} + g_{m2}g_{s1}}{g_{m1}g_{m2} - t_1t_2}, \quad \lambda_2 = \frac{g_{s1}g_{s2}}{g_{m1}g_{m2} - t_1t_2} \quad (4.8)$$

第4章 双極細胞の情報処理

$$\mathbf{d} = R_0(-\mathbf{L} + \nu\mathbf{E})\mathbf{u} \quad (4.9)$$

$$R_0 = \frac{g_{s2}}{g_{m1}g_{m2} - t_1t_2} \frac{t_3}{g_{m3}} \quad (4.10)$$

$$\nu = \frac{1}{g_{s2}} \left(g_{m2} + \frac{t_4}{t_3} t_1 \right) \quad (4.11)$$

とおいた時の、式(4.5)の二次の正則化問題の解に対応する。ここで、 λ_1 、 λ_2 、および ν は無次元量であるが、 R_0 は抵抗の次元を持つ。これは \mathbf{x} が電圧の次元を持つものに対して、 \mathbf{u} が電流の次元を持つことによるものである。

前述のMatsumotoらの視細胞と水平細胞の神経回路網の定式化では、式(4.4)における \mathbf{d} に水平細胞の応答電位が含まれており、回路への入力電流と正確には対応していなかった^{[14], [59]}。これに対し、式(4.9)では \mathbf{d} が回路網への入力電流 \mathbf{u} と回路のパラメータのみで表されている。従って、視細胞と水平細胞のみならず、双極細胞をも含めた外網膜神経回路の機能が、計算論的により鮮明に解釈できる。以下にこの解釈について説明する。

式(4.7)は、双極細胞の応答 \mathbf{x} が、次のようなエネルギー関数を最小にする解を与えていることを示している。

$$J = \sum_k [x_k - R_0(-u_{k-1} + 2u_k - u_{k+1}) - \nu R_0 u_k]^2 + \lambda_1 \sum_k (x_k - x_{k-1})^2 + \lambda_2 \sum_k (x_{k-1} - 2x_k + x_{k+1})^2 \quad (4.12)$$

上式(4.12)のエネルギー関数の第1項目について考えてみよう。小括弧(\cdot)で囲まれた項は、入力電流の空間分布 \mathbf{u} の二次差分である。即ちこの部分は、出力 \mathbf{x} が入力 \mathbf{u} にラプラシアンオペレータ(∇^2)をかけたものに近づくこと、を要請したものである。また、 ν の掛かった項は、雑音も含めてできるだけ忠実に入力電流の空間分布 \mathbf{u} を復元することを要請したものである。また、この項により、入力画像の直流空間周波数(以下DCとする)成分やランプ状の背景光(以下Trendとする)成分にどれだけ応答するかも決まる。従って、 $\nu = 0$ を満たす時、即ち、式(4.11)において

$$g_{m2} + \frac{t_4}{t_3} t_1 = 0 \quad (4.13)$$

の時, この双極細胞モデル神経回路網は *DC* および *Trend* 成分に零応答する.

次にエネルギー関数の第2, 3項目について考えてみる. 第2, 第3項目はそれぞれ, 応答の空間分布の一階差分が小さいこと, 二階差分が小さいこと, を要請している. 即ち, 第2, 3項目は共に画像の平滑化に関係する. どれだけ平滑化をかけるかは, λ_1, λ_2 により決定される. λ_1, λ_2 が大きくなることで平滑化を強調することになる. 逆に λ_1, λ_2 が小さくなることで平滑化を弱め, 入力電流の空間分布 u の二次微分に近付ける効果を強めることになる.

ここで, λ_1, λ_2 等と回路パラメータとの関連について考えてみる. λ_1, λ_2 は g_{s1} , および g_{s2} に比例する. 即ち, g_{s1} , あるいは g_{s2} を大きくすることは, λ_1, λ_2 を大きくし, 平滑化に重きをおくことになる. また, t_1 および t_2 は式(4.8), (4.10)中に積の形($t_1 t_2$)で現れる. 即ち, $\lambda_1, \lambda_2, R_0$ には, t_1, t_2 の及ぼす影響は等しいことがわかる. ここで $t_2 < 0$ であるので, 視細胞と水平細胞の間の化学シナプスゲインが高まると, λ_1, λ_2 は減少し, 画像入力に対する微分効果が高まる. 今回の定式化により, 双極細胞の機能のみでなく, 双極細胞の応答と回路パラメータとの関係も明確に示される.

4.3.2 双極細胞の受容野と $\nabla^2 G$ オペレータ

雑音を含まない入力画像に対する双極細胞応答の空間分布を, 等価電気回路モデルにより計算したのが図4.2である. *Trend* 成分に *DC* 成分が加わった入力図4.2(A)に対する双極細胞モデルの出力が, 図4.2(B)である. 図4.2(B)におけるシミュレーションでは, 水平細胞から双極細胞への化学シナプス入力のゲイン t_4 により ν を変化させている. t_4 は ν のみに含まれ, λ_1, λ_2 および R_0 には含まれないため, 図は ν のみの変化の影響を示している. 他のパラメータは, 過去の生理学的な知見を参考に推定した, 3章の表3.1をもとに表4.1のように選んだ. 図4.2(B)において, $\nu = 0$ の場合(実線), *DC* および *Trend* 成分に対して完全に零応答している. 一方, ν が正の場合(点線), バイアスは大きくなり *DC* および *Trend* 成分に応答している. 逆に, ν が負の場合(一点鎖線)も, *DC* および *Trend* 成分に対して負の方向に応答してしている.

第4章 双極細胞の情報処理

表 4.1 等価電気回路網のパラメータ

Table 4.1 Network parameters of the equivalent circuit model.

g_{m1}, g_{m2}, g_{m3}	1 <i>nSiemens</i>
g_{s1}	33 <i>nSiemens</i>
g_{s2}	10 , 0.2 μ <i>Siemens</i>
t_1, t_3	1 <i>nSiemens</i>
t_2, t_4	-1 <i>nSiemens</i>

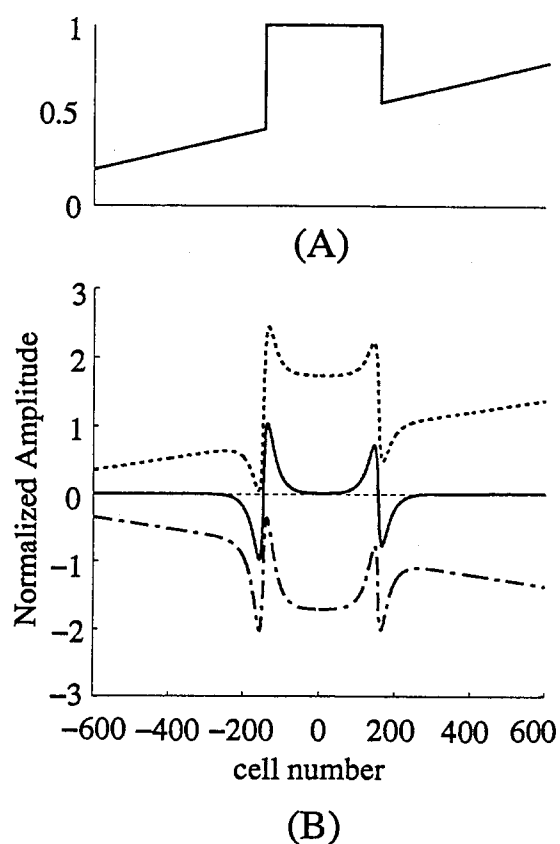


図 4.2 等価電気回路モデルから計算された一次元画像に対する双極細胞の応答

Fig. 4.2 Response of bipolar cells to a one dimensional image calculated with the equivalent circuit model.

- (A) Input image.
- (B) Responses of bipolar cells calculated with different values of ν .
 Solid line : $\nu = 0$ ($t_4 = -1.0$ nSiemens) .
 Dotted line : $\nu > 0$ ($t_4 = -0.5$ nSiemens) .
 Dot-dash-line : $\nu < 0$ ($t_4 = -1.5$ nSiemens) .

第4章 双極細胞の情報処理

我々がとらえる画像は、かなり広い範囲にその濃淡値が広がっている。画像の前処理フィルタを考えた場合、ダイナミックレンジを広くとるという観点からすれば、画像の特徴点、即ち、画像の濃淡値の急激な変化点に強く応答し、背景などの画像の濃淡値が変わらない *DC* 成分、あるいはその変化が非常にゆっくりとした *Trend* 成分にはあまり応答しないというフィルタが望ましいだろう。

Marr と Hildreth は、視覚のトップダウン的な考察から、画像の濃淡値に応答せず、平滑化とコントラスト強調を同時に行なう空間フィルタとして、 $\nabla^2 G$ オペレータを提唱した^[58]。次に $\nabla^2 G$ オペレータと双極細胞応答の空間特性の関係について調べてみる。

脊椎動物の視覚系経路において、網膜二次ニューロンである双極細胞は明らかな中心-周辺拮抗型の受容野を示す最初の細胞である。例えば双極細胞の一種であるオン中心型双極細胞の受容野中心部を、小スポット光により刺激すると脱分極応答を示すが、受容野中心部を外し、周辺部を円環光により刺激すると過分極性の応答を示す。また、受容野中心部と周辺部を同時に大スポット光により刺激した場合は、あまり応答を示さない^[59]。従って、双極細胞の受容野は、中心部と周辺部で符号が異なり、かつ過分極部分と脱分極部分の面積がほぼ等しくなると考えられる。

ここで、この双極細胞受容野に対し、次のような考察ができる。*DC* 成分、および *Trend* 成分に対して零応答する条件式 (4.13) が成り立つ時、式 (4.7) は次式のように表せる。

$$F_2 x = R_0(-L)u$$

ただし、

$$F_2 = E - \lambda_1 L + \lambda_2 L^2$$

である。また、右辺は入力電流の空間分布の二次微分である。ここで F_2 が正則であれば

$$x = R_0 F_2^{-1}(-L)u$$

と表せる。

第4章 双極細胞の情報処理

F_2^{-1} を有限要素 ($n = 101$) で計算し, 得られた行列の中心の行をプロットしたのが図 4.3 (実線) である. これはモデルの双極細胞が画像を平滑化するときの重み関数の形を示している. 比較のために, 図中の点線で標準偏差 $\sigma = 10$ の一次元ガウス関数を重ね書きした. 双極細胞では, ガウス関数に比べ多少広い範囲にわたって平滑化を行うが, 平滑化の影響が強い中心の近傍付近では, ガウス関数に近い形をしている. これらから, 双極細胞応答は入力電流の空間分布 u に対し, ラプラシアン型オペレータ ($-L$) と, ガウシアン型平滑化 F_2^{-1} を施したものであり, モデルは $\nabla^2 G$ オペレータを近似的に実現する回路であることが定量的に示される.

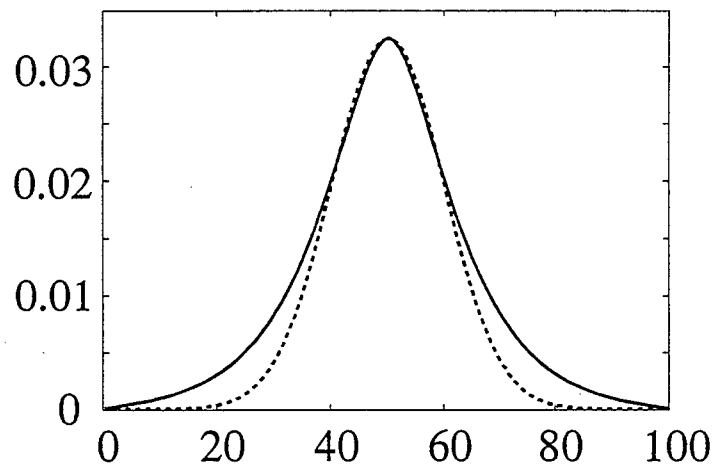


図 4.3 モデル双極細胞の平滑化関数とガウス関数の比較.

Fig. 4.3 Comparison between the smoothing function of the model bipolar cell and the Gaussian function.

Solid line : Smoothing function of the model bipolar cell.

Dotted line : One dimensional Gaussian function.

4.4 順応による変化

Teranishi らは、高次網膜神経細胞から外網膜に軸索を伸ばすインタープレキシフォルム細胞 (図 4.1 (A) の *IPcell*) が、生理活性物質ドーパミン (*DA*) を放出し、水平細胞の電気シナプスコンダクタンス g_{s2} を減少させていることを見いだした^[21]。また、その後の生理学的実験により、*DA* は網膜が全体的に輝度レベルの高い環境に置かれたときに放出されている可能性が、有力になってきた^{[41], [60]}。従って、水平細胞の電気シナプスコンダクタンス g_{s2} は、外界が全体に薄暗く錐体視細胞にとって光強度の低い、いわゆる中間明度視の環境で高い状態にある。反対に、全体に明るい明所視の環境にあるとき、低い状態にあると考えられる。そこで、4.3 節の結論に基づき *DA* による水平細胞電気シナプスの制御の機能的意味を、入力画像の信号対雑音比との関連で考えてみる。

生体の視覚は主として次の二つの雑音の影響を受ける。即ち、1) 光信号に内在する光量子雑音、2) 視細胞における光 - 電流変換にともなう雑音や神経回路網に内在するシナプス雑音、膜チャネル雑音など、である。1) の雑音は平均輝度が高くなるにつれて増加するが、その増え方は輝度の平方根に比例するため、信号対雑音比は外界が明るい時に高く、暗い時に低いことになる。2) の信号対雑音比についても生理学的実験により、網膜が明るい背景光により照らされた場合に高いことが知られている^[2]。

従って、*DA* による水平細胞の電気シナプス制御の機能的意味は、次のように解釈できる。外界が全体として明るく、光信号のコントラストが高い明所視では、*DA* の活性が上がり、水平細胞の電気シナプスコンダクタンス g_{s2} が下がる。これは正則化問題の視点からすれば、式 (4.7), (4.8), (4.12) により双極細胞の λ_1, λ_2 がともに減少し、入力データの二次微分 ($-Lu$) に忠実な出力を出そうとすることに対応する。これに対し、視覚信号の信号対雑音比が低い薄暗がりで見物を見る場合、*DA* の活性は下がり g_{s2} が大となる。その結果、 λ_1, λ_2 がともに増加し、双極細胞応答は、より平滑化を強調したものとなる。

生理学実験により実測されたパラメータの範囲 (表 4.1) を使って、等価電気回路モデルにより、双極細胞の受容野の変化を計算したのが図 4.4 である。ここでは *DC* 成分、および *Trend* 成分に対して零応答する条件式 (4.13) が成り立つ条件を採用

第4章 双極細胞の情報処理

しているので、これは正の領域と負の領域のバランスのとれた、いわゆる中心-周辺拮抗型の受容野となっている。

図においては DA 活性時を $g_{s2} = 0.2\mu\text{Siemens}$ にとり、 λ_1, λ_2 が小さい時の受容野を点線で示した。逆に、 DA 不活性時は $g_{s2} = 10\mu\text{Siemens}$ にとり、 λ_1, λ_2 が大きい時の受容野を実線で示した。このように λ_1, λ_2 が小さいときは、受容野は狭まり、平滑化よりも空間微分を強調している。逆に、 λ_1, λ_2 が大きいときは、受容野の周辺野が広がり、平滑化を強調していることがわかる。

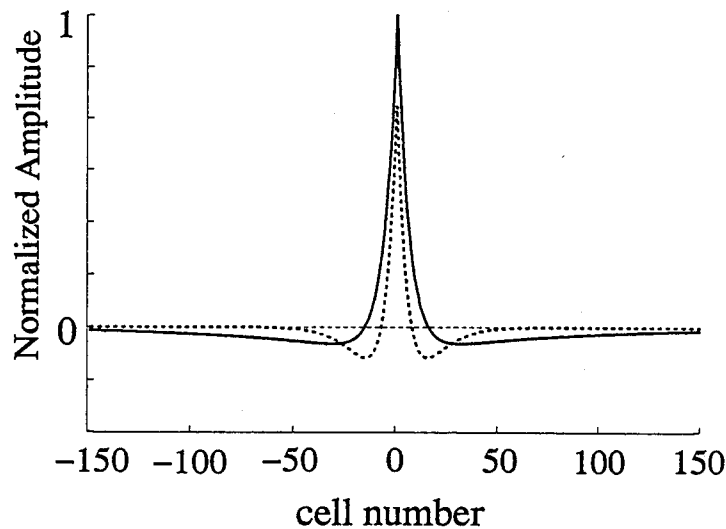


図 4.4 等価電気回路モデルの双極細胞受容野

Fig. 4.4 Receptive field of the bipolar cell of the equivalent circuit model.

Solid line : $g_{s2} = 10\mu\text{Siemens}$.
Dotted line : $g_{s2} = 0.2\mu\text{Siemens}$.

この受容野を用いて、上記の順応の状況をシミュレートした(図 4.5)。入力画像の信号と雑音の関係を、モデル的に表したのが図 4.5 (A),(C) である。縦軸は、視細胞により光-電流変換がなされた後の光電流の大きさであり、横軸は一次元的に配列された細胞の位置である。ここでは、もともと DC および $Trend$ 成分には応答しないパラメータを考えているため、背景に対応する光電流の平均を 0 とした。(A), (C) どちらも、 $-150 < n < 150$ の位置にある細胞に一定値の電流が与えられているとした。

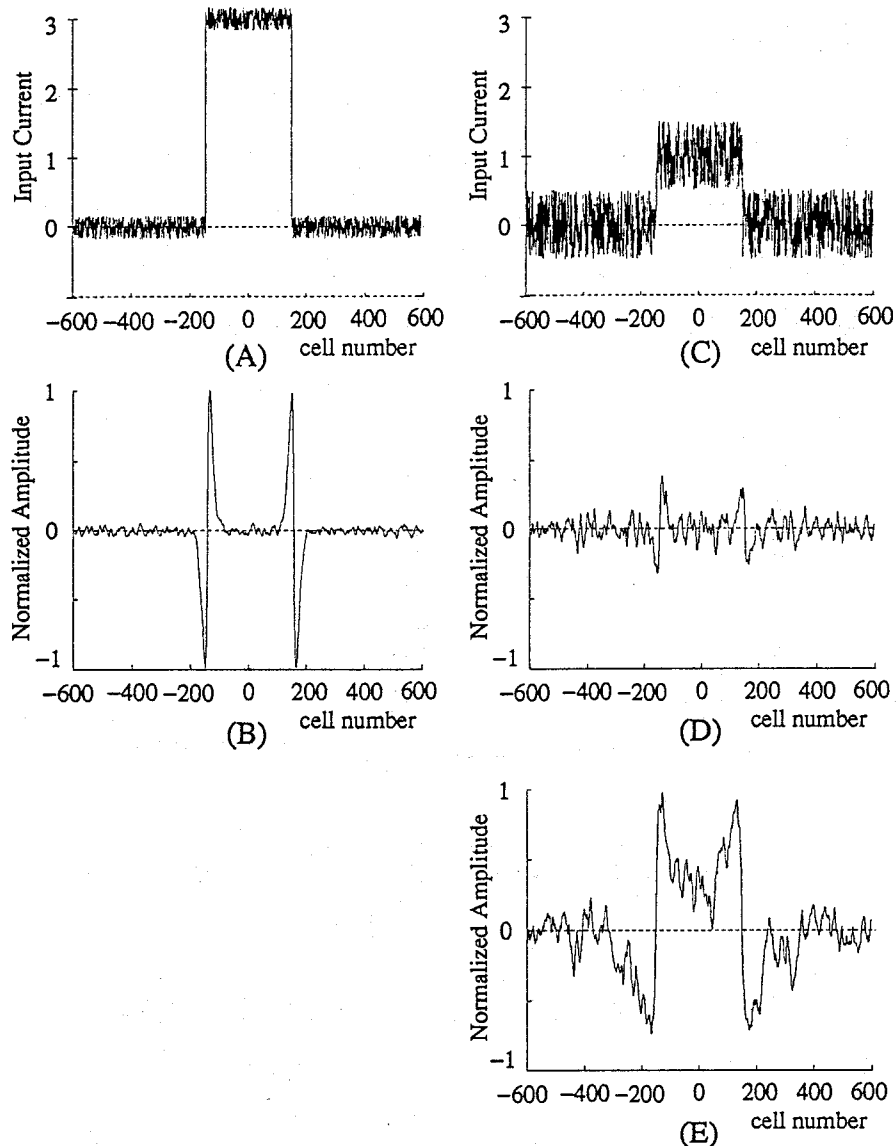


図 4.5 ノイズを含んだ一次元画像に対する等価電気回路モデルの応答

Fig. 4.5 Responses of the equivalent circuit model to noisy input images. (A) Input image with a high S/N. (B) Response to the high S/N image with low g_{s2} ($g_{s2} = 0.2 \mu\text{Siemens}$). (C) Input image with a low S/N. (D) Response to the low S/N image with the same g_{s2} as (B) ($g_{s2} = 0.2 \mu\text{Siemens}$). (E) Response to the low S/N image calculated with high g_{s2} ($g_{s2} = 10 \mu\text{Siemens}$).

(A) は、明るい環境で、信号対雑音比が高いときの入力電流を示したものである。信号の振幅 3 に対して、最大振幅 0.17 のノイズが付加されている。また (D) は、薄暗い環境で、信号対雑音比が低いときの入力電流を示したものである。信号の振幅 1 に対して、最大振幅 0.5 のノイズが付加されている。

(B) は (A) に対する応答であり, (D), (E) は (C) に対する応答である. (B), (D), (E) の応答値は (B) の最大振幅を 1 として, 規格化してある.

外界が全体として明るく信号対雑音比が高い入力画像 (A) の時, g_{s2} を小さくとした ($g_{s2} = 0.2\mu\text{Siemens}$) 場合の双極細胞は, 信号のエッジの両側で大きな応答を示し画像のコントラストを強調している (B). この時出力に現れた雑音は, コントラスト強調された画像に比べ問題にならない程小さい. これに対し, 全体として薄暗く信号対雑音比が低い入力画像 (C) の時, g_{s2} を小さくとしたままで双極細胞の応答を計算すると, 全体に応答は小さくかつ信号画像は雑音に埋もれてしまう ((D)). そこで g_{s2} を大きく ($g_{s2} = 10\mu\text{Siemens}$) とってみると, 全体に応答の振幅が増加し, より平滑化が強調された画像がとらえられることになる (E).

ここで特に注目すべき点は, 4.3.1 で示した DC および Trend 成分に反応しない条件式 (4.13) に, 水平細胞の電気シナプスのコンダクタンス g_{s2} が含まれないことである. 従って, 水平細胞の電気シナプスコンダクタンス g_{s2} を変化させても, 双極細胞は DC および Trend 成分に反応しないという性質を保ったまま, 受容野を変化させることができる.

本等価電気回路モデルのように, 視細胞間と水平細胞間の両方に電気的結合がある時, 高い空間周波数よりなる雑音を除去するには, 水平細胞の電気シナプス g_{s2} を変化させるのではなく, 視細胞間の電気シナプスコンダクタンス g_{s1} を変化させた方が合理的に思える. g_{s1} も g_{s2} と同様, DC および Trend 成分に反応しない条件式 (4.13) には含まれていないという点は同じである. それではなぜ生体では, 視細胞間の電気シナプス結合 g_{s1} ではなく, 水平細胞の電気シナプス g_{s2} を変化させるのか?

視覚情報処理の観点から, 空間的帯域フィルタの制御を考えると, 次のような通過帯域とゲインの関係を持ったフィルタが好ましいと考えられる. 外界が全体として明るく, 光信号のコントラストが高く入力画像の S/N も高い時は, 微分効果を強調する high-pass の特性を持ち, かつ, 入力のコントラストが大きいのでゲインが小さくなるようにする. 逆に, 視覚情報の S/N が低い薄暗がりの時は, 平滑化を強調する low-pass の特性を持ち, かつ, 入力のコントラストが小さいためゲインを大きくする. そこで, g_{s1} , g_{s2} それぞれの変化に対する双極細胞の空間周波数特性

を計算してみた。一般に周波数とゲインの関係を表すのにボード線図が用いられるが、ここでは横軸・縦軸に空間周波数とゲインを直接とった。 g_{s2} を変化させたのが図 4.6 (A) で、 g_{s1} を変化させたのが図 4.6 (B) である。図 4.6 (A), (B) とも縦軸を最大値で規格化してある。視細胞の電気シナプスコンダクタンス g_{s1} を変化させた図 4.6 (B) では、 g_{s1} の減少に伴いゲインの最大値をとる周波数が高周波側に移動するが、ゲインが高周波数側全体に大きくなっている。これは、入力信号のレベルが高い時にゲインを高くするという矛盾がある。一方、水平細胞の電気シナプスコンダクタンス g_{s2} を減少させた時は、周波数帯域とゲインの両方に関し、明順応の要求と合致した結果が得られている(図 4.6 (A))。生体の網膜で DA によって水平細胞の電気シナプス g_{s2} を変化させることにより受容野を制御しているのは、きわめて合理的な順応メカニズムであると考えられる。

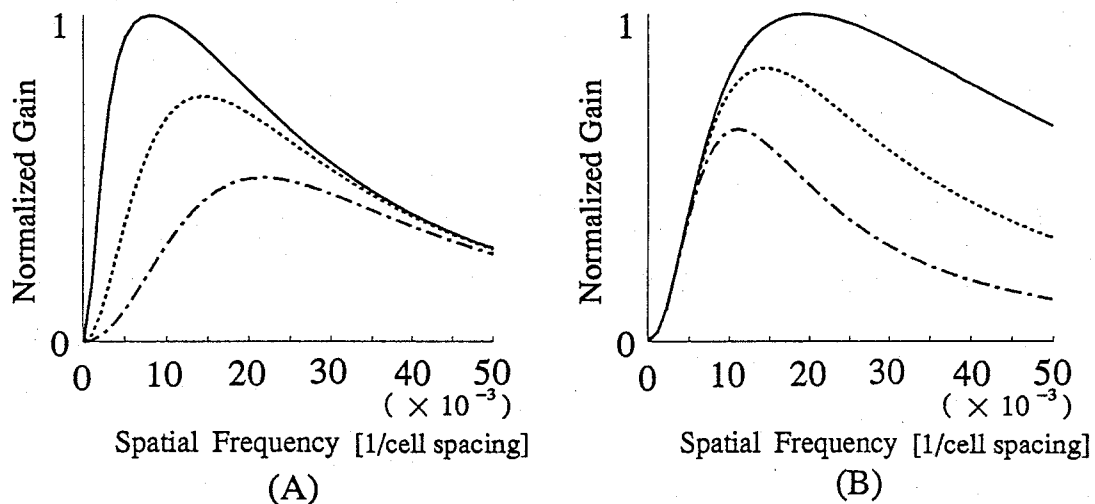


図 4.6 電気シナプスコンダクタンスを変化させた時のモデルの空間周波数特性への影響
 Fig. 4.6 Effects of electrical synaptic conductance on the spatial frequency properties of the model.

- (A) Spatial frequency properties calculated with different electrical synaptic conductances of the horizontal cell, g_{s2} .
 Solid line : $g_{s2} = 10 \mu\text{Siemens}$. Dotted line : $g_{s2} = 1 \mu\text{Siemens}$.
 Dot-dash-line : $g_{s2} = 0.2 \mu\text{Siemens}$.
- (B) Spatial frequency properties calculated with different electrical synaptic conductances of the photoreceptor, g_{s1} .
 Solid line : $g_{s1} = 100 \text{nSiemens}$. Dotted line : $g_{s1} = 33 \text{nSiemens}$.
 Dot-dash-line : $g_{s1} = 10 \text{nSiemens}$.

4.5 考察

網膜は生体視覚系のフロントエンドに位置し、強力な情報圧縮を行う。この網膜は、画像の前処理を実行するインテリジェントセンサーの格好のモデルである。近年この網膜の機能をアナログ CMOS 集積回路として実現し、人工網膜を開発するという画期的な試みが始まった^{[11],[12],[13],[14]}。なかでも本研究で解析された中心-周辺拮抗型受容野を実現するチップは、本章で示した外網膜の構造を取り入れたものも含め^[15]、既にいくつかのタイプのもものがインプレメントされている。

このようなチップのうち、Mead らが試作したものは、世界初の人工網膜として最も有名である^{[11],[12]}。このチップの構造を抵抗回路網により表現した場合、本章で検討された等価電気回路モデルと大きく異なる点は、一層目の視細胞間に電気的な結合が無いことである。そのため、本双極細胞モデルは $\nabla^2 G$ 型の特性を持つが、Mead らのチップは ∇^2 型である。両モデルの機能の違いは、空間周波数特性を比較するとはっきりする。図 4.7 (A) において、Mead のモデル (点線) が単に低周波成分をカットするのみの特性に対して、本双極細胞モデル (実線) は、帯域通過型の特性を示す。即ち、Mead のモデルでは、一般に高い空間周波数を持つノイズに対してほとんど無抵抗である。図 4.7 (B) は、図 4.5 (C) の入力に対する Mead のモデル

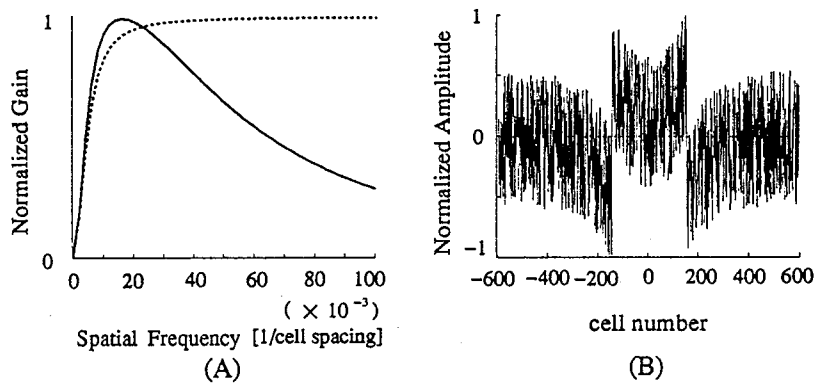


図 4.7 視細胞間の電気的カップリングの効果 : 等価電気回路モデルと Mead 型のモデルとの比較

Fig. 4.7 Effects of electrical coupling between the photoreceptors : a comparison between the electrical circuit model and a model proposed by Mead.

- (A) Spatial frequency properties of the equivalent circuit model (solid line) and the Mead-type model (dotted line).
- (B) Response to a noisy image obtained from the circuit without photoreceptor coupling. The input image is the same as Fig. 4.5 (C) .

の応答をシミュレートしたものである。双極細胞モデルの応答 図 4.5 (E) と比較するとその違いがよく分かる。本双極細胞モデルの応答がノイズを軽減しているのに対して、Mead のモデルではノイズに埋もれてしまっており、これからエッジを抽出するのは困難であろう。これに対し、本双極細胞モデルは、帯域通過型をしており、ノイズに強く、その周波数の通過帯域を入力に応じて変化させることもできる。

空間周波数の応答特性を帯域型にするために、異なる空間定数を持った一層の抵抗アレイを独立に2つ用意し、その差分をとることにより中心-周辺拮抗型の受容野を実現するチップも開発されている^[13]。このチップの構造を抵抗回路網で表現すると、過去に安田らが提唱したものにきわめて近い^[61]。

実際の集積回路化を目指したとき、本章で示した双極細胞モデルには、上記のモデルに比べて構造上の利点がある。即ち、中心-周辺拮抗型受容野を形作る時、独立した2層の差分をとる場合、それぞれの層の空間定数を大幅に変えるためには、細胞どうしを側方に結ぶ抵抗と細胞膜に対応する抵抗の比を、非常に違ったものに設計しなければならない。一方、本双極細胞モデルでは一旦視細胞層により空間的にならせた応答分布を、もう一度水平細胞層で平滑化するため、両層の側方抵抗と細胞膜抵抗の比は比較的近い値にとることができる。また、先に述べた受容野の大きさを制御する場合、独立した2層を用いたモデルでは、それぞれの層の側方抵抗値が近くなってくると、極端にゲインが小さくなってしまうなど、設計上の制約が多い。一般にアナログ CMOS VLSI は、各回路エレメントが比較的近いパラメータで構成されている方が、インプレメント上有利となる。

また、視細胞は水平細胞からの負帰還によって周辺野を表すことが知られており^[1]、この帰還の経路が、双極細胞および高次の細胞の中心-周辺拮抗型受容野を形成する、ということが推定されている^{[1],[48],[49]}。しかしながら、前3章において、負帰還が視細胞に双極細胞ほどのはっきりした周辺受容野を作り出すとは考えにくいということを推測した。そこで本章における双極細胞のモデルでは、双極細胞の周辺受容野を形作る別の可能性として、水平細胞から双極細胞へのフィードフォワードシナプスを考えた。即ち、水平細胞からの周辺信号が、水平細胞から双極細胞への符合反転性の直接シナプスにより伝達されるとしている。

第4章 双極細胞の情報処理

上記の点につき正則化の観点から次のような考察ができる。視細胞応答 (v) は

$$d = R_1(-L + \nu_1 E)u \quad (4.14)$$

$$R_1 = \frac{t_1}{g_{m1}g_{m2} - t_1t_2}, \quad \nu_1 = g_{m2}/g_{s2} .$$

とおき、さらに λ_1, λ_2 を式 (4.8) とおいた時の、式 (4.5) の二次の正則化問題の解に対応する。視細胞応答は、式 (4.14) で二階差分の演算子 L を含んでおり、一見入力 of 空間二次微分に近付けるような形はしているが、 $\nu_1 > 0$ であるため、周辺部より中心部を強調する形となっており、そのために入力の *DC* および *Trend* 成分に対して零応答できないことになる。即ち、その受容野は完全な中心-周辺拮抗型とはいえない。これに対し、本双極細胞モデルでは水平細胞からの符合反転性のシナプスを考えることにより $\nu = 0$ が実現でき、その受容野は完全な中心-周辺拮抗型となる。

また、帰還が無い場合 ($t_2 = 0$) を考えると視細胞応答 v は、

$$\lambda_1 = g_{s1}/g_{m1}, \quad d = 1/g_{m1}u .$$

とおいた時の次式の解となっている。

$$v - d - \lambda_1 Lv = 0$$

これは帰還があるとした場合の式 (4.14) の d にはあった L の項が消え、二階差分の要素が無くなってしまふ。このことは、 $t_2 \neq 0$ のとき見られた視細胞受容野の周辺領域が $t_2 = 0$ では無くなることを意味する。

以上のことから、視細胞の周辺野は水平細胞からの帰還によって形成されることが分かる。しかしながら視細胞は双極細胞に見られる完全な中心-周辺拮抗型の受容野を形作ることはできないと結論できる。

4.6 むすび

本章では外網膜神経回路網の構造と機能について、生理学的な知見に基づく等価電気回路モデルと標準正則化問題の対応において論じた。初期視覚を標準正則化問

第4章 双極細胞の情報処理

題の規範で論じる場合の二次形式評価関数を，アナログ電気回路網のもつ物理的エネルギーに帰着させて考える方法は，主として並列画像処理アルゴリズム，人工網膜の設計などの面で有効性が示されている^{[62], [63]}．このような初期視覚の計算論的な解析が，直接視覚神経回路網の構造と結びついて議論された例は脊椎動物の視覚系に関する限り初めてである．

第5章

双極細胞の六角格子モデル^[64]

5.1 まえがき

外界像は網膜に投射され、網膜面にそって二次元的に配列された視細胞により、各画素ごとの光強度情報として並列に電気信号へと変換される。変換された電気信号は網膜の神経回路網の特性により処理される。最近網膜の超並列的な画像処理が工学的に注目されるようになり^[12]、網膜の神経回路網を並列抵抗回路網によりモデル化し、画像処理特性を解析することが重要となっている^{[12],[65],[66]}。並列抵抗回路網は、神経回路における個々の細胞の離散性を反映しており、生理学実験との対応も容易でかつ工学的応用への発展性も高い^{[10],[22],[59],[67]}。

上記の抵抗回路網の画像処理特性は、受容野の形状によって特徴づけられる。この場合受容野を、モデルを記述する方程式の空間的なインパルス応答、すなわちポイントスプレディング関数として解析的に求めることは、回路の構造と入出力関係をシステム論的に見通しよくとらえることができる点において重要である。しかしながら、解析的な方法により二次元受容野を計算することは容易ではない。このような事情から、従来は抵抗回路網の二次元画像処理特性については、網膜の細胞配列を一次元として簡略的に取扱い、この一次元の計算結果から二次元受容野の性質を類推するにとどまっていた。本章では、前章で提案した網膜双極細胞の並列抵抗回路網モデルを例として、回路の二次元受容野を空間インパルス応答として求める方法について述べる。この手法は、反復計算による近似的な計算法と違い、一次元の受容野を解析的に求める方法の自然な拡張になっており、回路のダイナミクスを考慮した動的モデルの挙動を調べる時にも有効な手段である。

5.2 双極細胞の六角配列モデル

5.2.1 等価電気回路モデル

実際の網膜の細胞配列は、六角上にならんでいる場合が多い。これは空間的なサンプリングをできるだけ上げる点、また像の回転によるゆがみをできるだけ回避する点において有効である^[12]。そこで、モデルの細胞配列を(図 5.1(A))のように六角とした。図では格子点に細胞があるとしている。

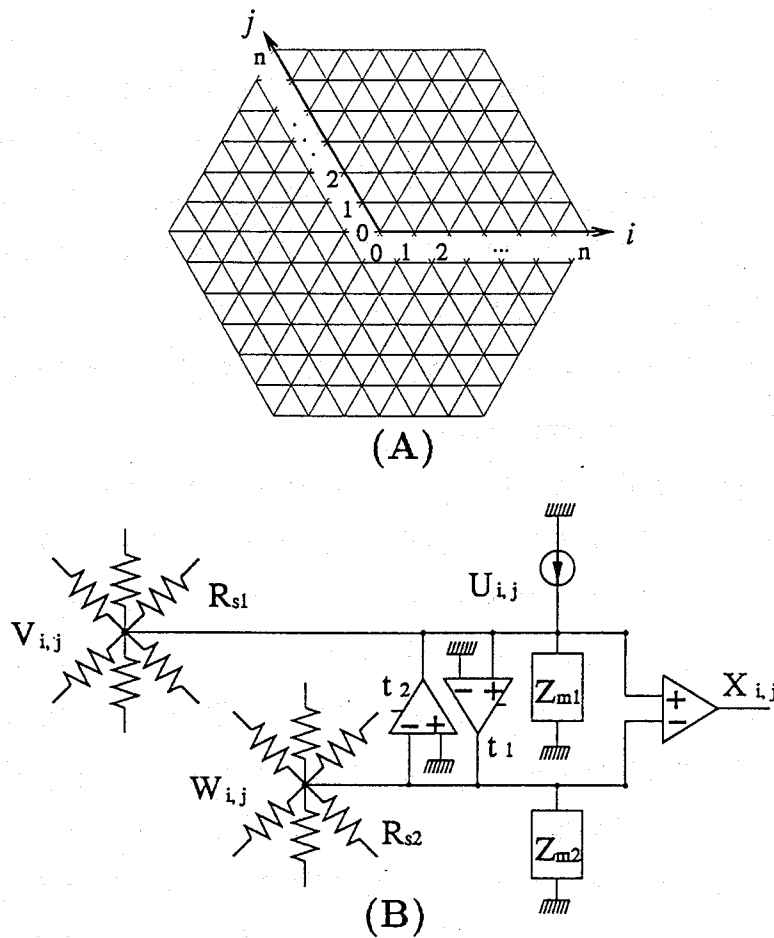


図 5.1 外網膜の六角格子モデル

Fig.5.1 A hexagonal grid model of the outer retina.
 (A) Labeling conventions for hexagonal grid.
 (B) A schematic diagram for a unit cell of the equivalent electric circuit model.

図 5.1(B) に各画素 (格子点) に対応した部分回路を示す. 光により惹起された電流を電流源 $U_{i,j}(s)$ により表現する. 視細胞, 水平細胞はそれぞれ膜インピーダンス $Z_{m1}(s)$, $Z_{m2}(s)$ により表わす. 視細胞, 水平細胞および双極細胞の応答電位をそれぞれ $V_{i,j}(s)$, $W_{i,j}(s)$ および $X_{i,j}(s)$ とする. 視細胞から水平細胞へ, また, 水平細胞から視細胞への化学シナプスを t_1 , t_2 で表す. 双極細胞は, 視細胞と水平細胞の出力の差をとるとした. 視細胞間, 水平細胞間の電氣的結合を, それぞれ抵抗 R_{s1} , R_{s2} で表現した.

5.2.2 モデルの定式化

図 5.1(A) のような有限個の六角の領域の配列を考え, 図のように番号付けする. その中心は, (0,0) と番号付けされている. 上記の等価回路モデルの視細胞層と水平細胞層に相当する二層が相互干渉する部分について, 各々の層の細胞にキルヒホッフの法則を適用し, (i, j) 細胞に注目すると以下ようになる.

$$\begin{aligned}
 & V_{i-1,j} - \left(2 + \frac{R_{s1}}{3Z_{m1}}\right)V_{i,j} + V_{i+1,j} \\
 & + V_{i,j-1} - \left(2 + \frac{R_{s1}}{3Z_{m1}}\right)V_{i,j} + V_{i,j+1} \\
 & + V_{i-1,j-1} - \left(2 + \frac{R_{s1}}{3Z_{m1}}\right)V_{i,j} + V_{i+1,j+1} \\
 & + R_{s1}t_2W_{i,j} \\
 = & -R_{s1}U_{i,j} \tag{5.1}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 & W_{i-1,j} - \left(2 + \frac{R_{s2}}{3Z_{m2}}\right)W_{i,j} + W_{i+1,j} \\
 & + W_{i,j-1} - \left(2 + \frac{R_{s2}}{3Z_{m2}}\right)W_{i,j} + W_{i,j+1} \\
 & + W_{i-1,j-1} - \left(2 + \frac{R_{s2}}{3Z_{m2}}\right)W_{i,j} + W_{i+1,j+1} \\
 & + R_{s2}t_1V_{i,j} \\
 = & 0 \tag{5.2}
 \end{aligned}$$

ここで, 中心の細胞 (0,0) にのみに光入力を与えられ, 光誘発電流 $U_0(s)$ が生じた場合を考える. 即ち,

$$U_{i,j}(s) = \begin{cases} U_0(s) & (i = j = 0) \\ 0 & (\text{otherwise}) \end{cases}$$

とする。さらに

$$c_1 = -\left(2 + \frac{R_{s1}}{3Z_{m1}(s)}\right), \quad c_2 = -\left(2 + \frac{R_{s2}}{3Z_{m2}(s)}\right).$$

とおく。これらの記号を用い、境界条件および対称性を考慮に入れて、第一象限 (*i.e.* $0 \leq i \leq n, 0 \leq j \leq n$) のみについて書けば次の行列方程式を得る (付録 5.A)。

$$\begin{aligned} & \mathbf{C}_1 \mathbf{V} + \mathbf{V} \mathbf{C}_1^T + \mathbf{J} \mathbf{V} \mathbf{J}^T + \mathbf{K} \mathbf{V} \mathbf{K}^T - 2\mathbf{E}_{0,1} \mathbf{V} \mathbf{E}_{1,0} \\ & + c_1 \mathbf{E}_{(n)} \mathbf{V} \mathbf{E}_{(n)} + (c_1 + 1)(\mathbf{E}_{n,n} \mathbf{V} \mathbf{E}_{(0)} + \mathbf{E}_{(0)} \mathbf{V} \mathbf{E}_{n,n} - \mathbf{E}_{n,n} \mathbf{V} \mathbf{E}_{n,n}) \\ & + t_2 R_{s1} \mathbf{W} \\ = & -R_{s1} U_0 \mathbf{E}_{0,0} \end{aligned} \quad (5.3)$$

$$\begin{aligned} & \mathbf{C}_2 \mathbf{W} + \mathbf{W} \mathbf{C}_2^T + \mathbf{J} \mathbf{W} \mathbf{J}^T + \mathbf{K} \mathbf{W} \mathbf{K}^T - 2\mathbf{E}_{0,1} \mathbf{W} \mathbf{E}_{1,0} \\ & + c_2 \mathbf{E}_{(n)} \mathbf{W} \mathbf{E}_{(n)} + (c_2 + 1)(\mathbf{E}_{n,n} \mathbf{W} \mathbf{E}_{(0)} + \mathbf{E}_{(0)} \mathbf{W} \mathbf{E}_{n,n} - \mathbf{E}_{n,n} \mathbf{W} \mathbf{E}_{n,n}) \\ & + t_1 R_{s2} \mathbf{V} \\ = & \mathbf{0} \end{aligned} \quad (5.4)$$

ここで、

$$\mathbf{C}_1 = \begin{pmatrix} c_1 & 2 & & & O \\ 1 & c_1 & 1 & & \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & 1 & c_1 & 1 \\ O & & & 1 & c_1 + 1 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{C}_2 = \begin{pmatrix} c_2 & 2 & & & O \\ 1 & c_2 & 1 & & \\ & \ddots & \ddots & \ddots & \\ & & 1 & c_2 & 1 \\ O & & & 1 & c_2 + 1 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{E}_{i,j} = i \begin{pmatrix} & & & & j \\ & & & & 1 \\ & & & & \\ & & & & \\ & & & & \end{pmatrix},$$

$$\mathbf{E}_{(0)} = \text{diag}\{0, \underbrace{1, 1, \dots, 1}_n\}, \quad \mathbf{E}_{(n)} = \text{diag}\{\underbrace{1, 1, \dots, 1}_n, 0\}$$

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} 0 & & & & O \\ 1 & 0 & & & \\ & \ddots & \ddots & & \\ & & 1 & 0 & \\ O & & & 1 & 0 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{K} = \begin{pmatrix} 0 & 2 & & & O \\ & 0 & 1 & & \\ & & \ddots & \ddots & \\ & & & 0 & 1 \\ O & & & & 0 \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{V} = \begin{pmatrix} V_{0,0} & V_{0,1} & \dots & V_{0,n} \\ V_{1,0} & V_{1,1} & \dots & V_{1,n} \\ V_{2,0} & V_{2,1} & \dots & V_{2,n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ V_{n,0} & V_{n,1} & \dots & V_{n,n} \end{pmatrix}, \quad \mathbf{W} = \begin{pmatrix} W_{0,0} & W_{0,1} & \dots & W_{0,n} \\ W_{1,0} & W_{1,1} & \dots & W_{1,n} \\ W_{2,0} & W_{2,1} & \dots & W_{2,n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ W_{n,0} & W_{n,1} & \dots & W_{n,n} \end{pmatrix}$$

である。

このマトリックス方程式を解くため、次のようなクロネッカー積を用いる。

5.2.3 クロネッカー積を用いた定式化

$$\mathbf{A} = [a_{ij}]_{i,j=1}^m \in \mathcal{F}^{m \times m}$$

$$\mathbf{B} = [b_{ij}]_{i,j=1}^n \in \mathcal{F}^{n \times n}$$

であるとき、 \mathbf{A} と \mathbf{B} の *right Kronecker product* $\mathbf{A} \otimes \mathbf{B} \in \mathcal{F}^{mn \times mn}$ は次のように定義される^[68]。

$$\mathbf{A} \otimes \mathbf{B} = \begin{pmatrix} a_{11}\mathbf{B} & a_{12}\mathbf{B} & \dots & a_{1m}\mathbf{B} \\ a_{21}\mathbf{B} & a_{22}\mathbf{B} & \dots & a_{2m}\mathbf{B} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ a_{m1}\mathbf{B} & a_{m2}\mathbf{B} & \dots & a_{mm}\mathbf{B} \end{pmatrix}.$$

また、行列 $\mathbf{Y} \in \mathcal{F}^{m \times n}$ を、

$$\mathbf{Y} = [Y_{*1} Y_{*2} \dots Y_{*n}]$$

$$Y_{*j} \in \mathcal{F}^m \quad j = 1, 2, \dots, n.$$

と書くものとする。この時、つぎのベクトルを \mathbf{Y} の *Vec-function* と呼ぶ。

$$\text{vec}\mathbf{Y} = \begin{pmatrix} Y_{*1} \\ Y_{*2} \\ \vdots \\ Y_{*n} \end{pmatrix} \in \mathcal{F}^{mn}.$$

この時、次の関係がある。

$$\text{vec}\mathbf{A}\mathbf{Y}\mathbf{B} = (\mathbf{B}^T \otimes \mathbf{A})\text{vec}\mathbf{Y}$$

$$\text{vec}\mathbf{A}\mathbf{Y} = (\mathbf{E}_n \otimes \mathbf{A})\text{vec}\mathbf{Y}$$

$$\text{vec}\mathbf{Y}\mathbf{B} = (\mathbf{B}^T \otimes \mathbf{E}_m)\text{vec}\mathbf{Y}$$

第5章 双極細胞の六角格子モデル

これらの関係を式 (5.3), (5.4) に適用すると,

$$\mathbf{G}_1 \text{vec} \mathbf{V} + t_2 R_{s1} \text{vec} \mathbf{W} = -R_{s1} U_0 \text{vec} \mathbf{E}_{0,0} \quad (5.5)$$

$$\mathbf{G}_2 \text{vec} \mathbf{W} + t_1 R_{s2} \text{vec} \mathbf{V} = 0 \quad (5.6)$$

が成り立つ。ここで, \mathbf{E} を $n+1$ 次の単位行列として

$$\begin{aligned} \mathbf{G}_i = & \mathbf{C}_i \otimes \mathbf{E} + \mathbf{E} \otimes \mathbf{C}_i + \mathbf{J} \otimes \mathbf{J} + \mathbf{K} \otimes \mathbf{K} - 2\mathbf{E}_{0,1} \otimes \mathbf{E}_{0,1} \\ & + c_i \mathbf{E}_{(n)} \otimes \mathbf{E}_{(n)} + (c_i + 1)(\mathbf{E}_{(0)} \otimes \mathbf{E}_{n,n} + \mathbf{E}_{n,n} \otimes \mathbf{E}_{(0)} - \mathbf{E}_{n,n} \otimes \mathbf{E}_{n,n}) \\ & (i = 1, 2) \end{aligned}$$

である。さらに, 式 (5.5), (5.6) から

$$[t_1 t_2 R_{s1} R_{s2} \mathbf{E} \otimes \mathbf{E} - \mathbf{G}_1 \mathbf{G}_2] \text{vec} \mathbf{W} = -t_1 R_{s1} R_{s2} U_0 \text{vec} \mathbf{E}_{0,0}$$

が得られる。ここで, 行列 $[t_1 t_2 R_{s1} R_{s2} \mathbf{E} \otimes \mathbf{E} - \mathbf{G}_1 \mathbf{G}_2]$ が正則ならば次式を得る。

$$\text{vec} \mathbf{W} = [t_1 t_2 R_{s1} R_{s2} \mathbf{E} \otimes \mathbf{E} - \mathbf{G}_1 \mathbf{G}_2]^{-1} \text{vec}(-t_1 R_{s1} R_{s2} U_0 \mathbf{E}_{0,0}) \quad (5.7)$$

$$\text{vec} \mathbf{V} = -\mathbf{G}_2 \text{vec} \mathbf{W} / (t_1 R_{s2}) \quad (5.8)$$

4章と同様に双極細胞の膜電位 \mathbf{X} は, 視細胞の膜電位と水平細胞の膜電位の差として行列 \mathbf{V} と行列 \mathbf{W} を用いて

$$\begin{aligned} \mathbf{X} &= t_3 Z_{m3} \mathbf{V} + t_4 Z_{m3} \mathbf{W} \quad (5.9) \\ \mathbf{X} &= \begin{pmatrix} X_{0,0} & X_{0,1} & \dots & X_{0,n} \\ X_{1,0} & X_{1,1} & \dots & X_{1,n} \\ X_{1,0} & X_{2,1} & \dots & X_{2,n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ X_{n,0} & X_{n,1} & \dots & X_{n,n} \end{pmatrix} \end{aligned}$$

と定義する。ここで Z_{m3} は双極細胞の膜インピーダンスであり, 化学シナプス t_3 (視細胞から双極細胞へ), t_4 (水平細胞から双極細胞へ) は異符号である。

さらにここで, $s = j\omega$ ($j = \sqrt{-1}$, ω は周波数) とおいて, 式 (5.7), (5.8), (5.9) から \mathbf{V} , \mathbf{W} , \mathbf{X} を二次元逆フーリエ変換すれば, 中心の細胞 (0,0) にのみに光誘発電流 $U_0(s)$ が与えられたときの, 電位分布の時空間応答が得られる。

5.3 シミュレーション

本章のシミュレーションでは、回路が定常値に達した時の電位の空間分布のみに注目するため、各膜インピーダンスが抵抗成分のみとした時の応答結果を示す。式(5.7), (5.8), (5.9)を計算機によって解けば、 V , W および X が得られる。こうして二次元六角モデルについて、双極細胞の空間インパルス応答が数値解として図5.2のように得られる。パラメータ値は生理学的知見を参考に推定した表4.1のように選んだ。この空間インパルス応答の正值と負値をとる部分の体積は水平細胞の電気シナプス抵抗 R_{s2} によらずほぼ等しく、中心部受容野と周辺部受容野は均衡が保たれている。即ち、画像の空間直流成分を拾わない中心-周辺拮抗型フィルタを実現する。モデルは光入力に対して線形であるから、この二次元空間インパルス応答と入力二次元画像のコンボリューションをとることで任意画像に対する双極細胞応答の空間分布が得られる。

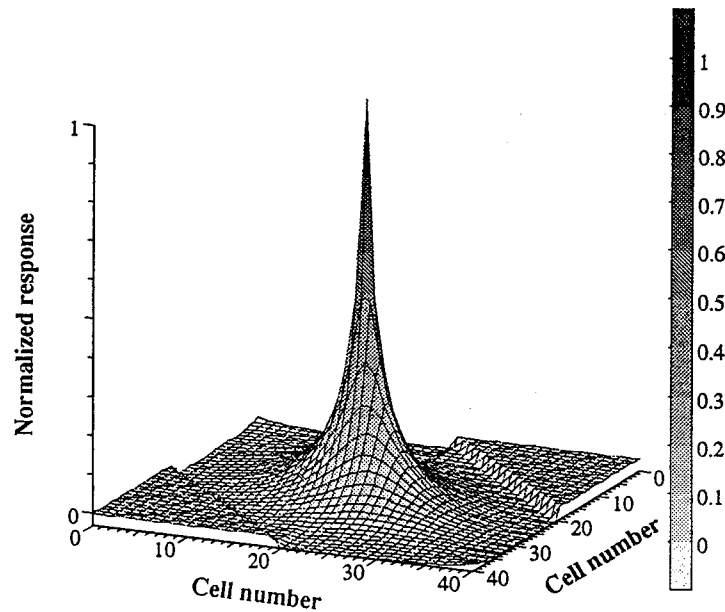


図 5.2 本手法から計算された双極細胞受容野

Fig.5.2 Receptive field of the bipolar cell calculated with the proposed algorithm.

第5章 双極細胞の六角格子モデル

図 5.3 に、画像に対するフィルター結果を示す。図 5.3(A) に入力画像を示す。中心から 50 個の円内の細胞に一定振幅の微光スポット光があり、背景には空間的に無相関の雑音がついている。スポット光信号と雑音の最大振幅は等しい。この画像を本手法で得られた双極細胞の受容野を通すと図 5.3(B) となる。スポット光の輪郭の両側でコントラストが強調され、高い空間周波数成分である雑音は平滑化されていることがわかる。ここで留意して欲しいのは、図を見る時には読者自身の持つ視覚機能により、入力画像からも明確な輪郭を捉えることができるかも知れないが、実際にはこの画像からしきい値操作などの演算により直接輪郭を抽出ことは極めて困難なことである。一方、出力画像から同様な操作により輪郭を捉えることは比較的たやすい。

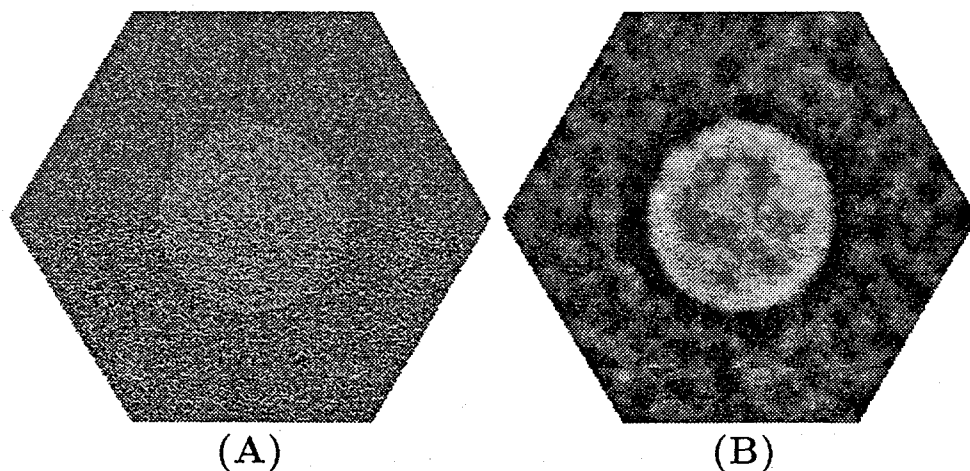


図 5.3 ノイズにうもれたスポット光に対する等価電気回路モデルの応答

Fig.5.3 Response of the equivalent circuit model to a noisy spot of light.
(A) Noisy input image.
(B) Response to noisy input image(A).

5.4 むすび

最近の集積回路技術の発展に伴い，網膜神経回路の構造を単純化し，アナログ VLSI によりその視覚機能を模倣した人工網膜が盛んに試作されている^[12]．実時間での視覚情報処理システムを目指したとき，このような人工網膜の開発は，今後も益々加速されると思われる．アナログ集積回路の設計にあたっては，その前段階である並列抵抗回路網の特性を詳細に検討することが必須となる．この並列抵抗回路網の特性は，一次元モデルによりかなりの定性的議論は可能なものの，実際にアナログ VLSI 回路設計に踏み出すためには，二次元モデルに対してもシステム論的な方法により特性を解析しておく手法が必要である．本章で示したアルゴリズムは，二次元モデルの入出力を見通しよく解析できるという点で，人工網膜の初歩的設計段階のみならず網膜の機能の解析においても有用な手法であると考えられる．

付録 5.A

< 式 (5.3)，(5.4) の導出 >

まず，式 (5.3) を求めるために，式 (5.1) に境界条件を代入していく．

1) 細胞 (i, j) ($1 \leq i \leq n-1, 1 \leq j \leq n-1$) については

$$\begin{aligned} V(i-1, j) + c_1 V(i, j) + V(i+1, j) &+ V(i, j-1) + c_1 V(i, j) + V(i, j+1) \\ + V(i-1, j-1) + c_1 V(i, j) + V(i+1, j+1) &+ t_2 R_{s1} W(i, j) = 0 \end{aligned}$$

2) 細胞 $(0, 0)$ については，

$$\begin{aligned} V(-1, 0) + c_1 V(0, 0) + V(1, 0) &+ V(0, -1) + c_1 V(0, 0) + V(0, 1) \\ V(-1, -1) + c_1 V(0, 0) + V(1, 1) &+ t_2 R_{s1} W(0, 0) = -R_{s1} U_0 \end{aligned}$$

対称性より

$$V(-1, 0) = V(1, 0) \quad , \quad V(0, -1) = V(0, 1) \quad , \quad V(-1, -1) = V(1, 1) \quad .$$

よって

$$\begin{aligned} c_1 V(0,0) + 2V(1,0) + c_1 V(0,0) + 2V(0,1) \\ + c_1 V(0,0) + 2V(1,1) + t_2 R_{s1} W(0,0) = -R_{s1} U_0 \end{aligned}$$

3) 細胞 $(0, j)$ ($1 \leq j \leq n-1$) については

$$\begin{aligned} V(-1, j) + c_1 V(0, j) + V(1, j) + V(0, j-1) + c_1 V(0, j) + V(0, j+1) \\ + V(-1, j-1) + c_1 V(0, j) + V(1, j+1) + t_2 R_{s1} W(0, j) = 0 \end{aligned}$$

対称性より

$$V(-1, j) = V(1, j) \quad , \quad V(-1, j-1) = V(1, j+1) \quad .$$

よって

$$\begin{aligned} c_1 V(0, j) + 2V(1, j) + V(0, j-1) + c_1 V(0, j) + V(0, j+1) \\ + c_1 V(0, j) + 2V(1, j+1) + t_2 R_{s1} W(0, j) = 0 \end{aligned}$$

4) 細胞 $(i, 0)$ ($1 \leq i \leq n-1$) については

$$\begin{aligned} V(i-1, 0) + c_1 V(i, 0) + V(i+1, 0) + V(i, -1) + c_1 V(i, 0) + V(i, 1) \\ + V(i-1, -1) + c_1 V(i, 0) + V(i+1, 1) + t_2 R_{s1} W(i, 0) = 0 \end{aligned}$$

対称性より

$$V(i, -1) = V(i, 1) \quad , \quad V(i-1, -1) = V(i+1, 1) \quad .$$

よって

$$\begin{aligned} V(i-1, 0) + c_1 V(i, 0) + V(i+1, 0) + c_1 V(i, 0) + 2V(i, 1) \\ + c_1 V(i, 0) + 2V(i+1, 1) + t_2 R_{s1} W(i, 0) = 0 \end{aligned}$$

5) 細胞 (i, n) ($1 \leq i \leq n-1$) については

$$\begin{aligned} V(i-1, n) + c_1 V(i, n) + V(i+1, n) + V(i, n-1) + (c_1 + 1)V(i, n) \\ + V(i-1, n-1) + (c_1 + 1)V(i, n) + t_2 R_{s1} W(i, n) = 0 \end{aligned}$$

6) 細胞 (n, j) ($1 \leq j \leq n-1$) については

$$\begin{aligned} &V(n-1, j) + (c_1 + 1)V(n, j) + V(n, j-1) + c_1V(n, j) + V(n, j+1) \\ &+ V(n-1, j-1) + (c_1 + 1)V(n, j) + t_2 R_{s1} W(n, j) = 0 \end{aligned}$$

7) 細胞 $(0, n)$ については

$$\begin{aligned} &c_1V(0, n) + V(1, n) + V(0, n-1) + (c_1 + 1)V(0, n) \\ &+ V(-1, n-1) + t_2 R_{s1} W(0, n) = 0 \end{aligned}$$

対称性より

$$V(-1, n-1) = V(1, n)$$

よって

$$\begin{aligned} &c_1V(0, n) + 2V(1, n) + V(0, n-1) + (c_1 + 1)V(0, n) \\ &+ t_2 R_{s1} W(0, n) = 0 \end{aligned}$$

8) 細胞 $(n, 0)$ については

$$\begin{aligned} &V(n-1, 0) + (c_1 + 1)V(n, 0) + c_1V(n, 0) + V(n, 1) \\ &+ V(n-1, -1) + t_2 R_{s1} W(n, 0) = 0 \end{aligned}$$

対称性より

$$V(n-1, -1) = V(n, 1)$$

よって

$$\begin{aligned} &V(n-1, 0) + (c_1 + 1)V(n, 0) + c_1V(n, 0) + 2V(n, 1) \\ &+ t_2 R_{s1} W(n, 0) = 0 \end{aligned}$$

9) 細胞 (n, n) については

$$\begin{aligned} &V(n-1, n) + (c_1 + 1)V(n, n) + V(n, n-1) + (c_1 + 1)V(n, n) \\ &+ V(n-1, n-1) + (c_1 + 1)V(n, n) + t_2 R_{s1} W(n, n) = 0 \end{aligned}$$

1) ~ 9) を行列を用いて表せば、次式を得、この式から式(5.3)を得る。

同様にして式(5.4)を得ることができる。

第5章 双極細胞の六角格子モデル

$$\begin{aligned}
 & \begin{pmatrix} c_1 & 2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 1 & c_1 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 & c_1 & 1 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & 1 & c_1 & 1 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 1 & c_1 + 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} V(0,0) & V(0,1) & \dots & V(0,n) \\ V(1,0) & V(1,1) & \dots & V(1,n) \\ V(1,0) & V(2,1) & \dots & V(2,n) \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ V(n-1,0) & V(n-1,1) & \dots & V(n-1,n) \\ V(n,0) & V(n,1) & \dots & V(n,n) \end{pmatrix} \\
 + & \begin{pmatrix} V(0,0) & V(0,1) & \dots & V(0,n) \\ V(1,0) & V(1,1) & \dots & V(1,n) \\ V(1,0) & V(2,1) & \dots & V(2,n) \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ V(n-1,0) & V(n-1,1) & \dots & V(n-1,n) \\ V(n,0) & V(n,1) & \dots & V(n,n) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} c_1 & 1 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 2 & c_1 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 1 & c_1 & 1 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & 1 & c_1 & 1 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 1 & c_1 + 1 \end{pmatrix} \\
 + & \begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & V(0,0) & V(0,1) & \dots & V(0,n-1) \\ 0 & V(1,0) & V(1,1) & \dots & V(1,n-1) \\ 0 & V(1,0) & V(2,1) & \dots & V(2,n-1) \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & V(n,0) & V(n,1) & \dots & V(n-1,n-1) \end{pmatrix} \\
 + & \begin{pmatrix} 2V(1,1) & 2V(1,2) & \dots & V(1,n) & 0 \\ 2V(2,1) & V(2,2) & \dots & V(2,n) & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & 0 \\ 2V(n,1) & V(n,2) & \dots & V(n,n) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix} \\
 + & \begin{pmatrix} c_1 V(0,0) & c_1 V(0,1) & \dots & c_1 V(0,n-1) & 0 \\ c_1 V(1,0) & c_1 V(1,1) & \dots & c_1 V(1,n-1) & (c_1+1)V(1,n) \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ c_1 V(n-1,0) & c_1 V(n-1,1) & \dots & c_1 V(n-1,n-1) & (c_1+1)V(n-1,n) \\ 0 & (c_1+1)V(n,1) & \dots & (c_1+1)V(n,n-1) & (c_1+1)V(n,n) \end{pmatrix} \\
 + & t_2 R_{s1} \begin{pmatrix} W(0,0) & W(0,1) & \dots & W(0,n) \\ W(1,0) & W(1,1) & \dots & W(1,n) \\ W(1,0) & W(2,1) & \dots & W(2,n) \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ W(n,0) & W(n,1) & \dots & W(n,n) \end{pmatrix} \\
 = & -R_{s1} U_0 \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & & & \\ \vdots & & O & \\ 0 & & & \end{pmatrix}
 \end{aligned}$$

第6章

結論

本論文は、初期視覚における網膜の情報処理に関する研究成果をまとめたものである。

現在、ロボットビジョン等において実時間での画像処理が要求されている。しかしながら、こうした実時間での処理の要求に対して、従来の直列演算型のデジタル画像処理に限界が見えている。本研究は、デジタル画像処理とは性格を異にする、生体の並列視覚情報処理を工学的に実現するための基礎を確立するものである。

大部分の脊椎動物にとって外界の情報を受容・認識する上で、視覚は五感の中でも最も重要な感覚・知覚系である。視覚情報は網膜により受容・処理され脳へと送られる。網膜は外界の複雑な視覚情報を並列に受容し、高次中枢での視覚発現に必要な情報を並列アナログ処理によって抽出する。このような高度の情報処理を行なう網膜には、長年の進化の過程で獲得した優れた計算様式(ソフトウェア)とともに、これを実現する神経回路構造(ハードウェア)が備わっている。従って、この網膜の情報処理特性および回路構造を解析することは、生体視覚情報処理の解明という基礎的な興味にとどまらず、インテリジェントイメージセンサやロボットの視覚などの開発という工学的応用の側面からも非常に興味深い。

網膜における視覚情報処理の理解のためには、

- 1) 個々の構成ニューロンの電氣的、化学的特性を解析し、情報処理のメカニズムのミクロな側面を細胞および分子レベルで明らかにする。
 - 2) マクロな視座から回路システムの計算原理、視覚機能を明らかにする。
- ことが重要である。しかしながら、これまでこの両者がうまく結び付いていない。

第6章 結論

このような背景から本研究では、生体視覚系のなかでも最も末梢にある網膜の視細胞、水平細胞および双極細胞が形成する神経回路に注目し、生理学的、形態学的な実験による知見を基にして等価電気回路モデルを構築した。このモデルを用いて、回路網の構造および電気的特性と視覚機能の関係を明らかにした。本論文では、これらの研究成果を以下の5章に分けて述べた。

第1章では、本研究の背景と目的について述べた。

第2章では、3章以降のための予備知識として、網膜の構造について概観を示した。

第3章では、下等な脊椎動物の網膜における視細胞シンシチウムと水平細胞シンシチウム間の相互作用を記述するため、個々の細胞の離散性を反映した離散的な等価電気回路モデルを、過去の生理学的実験データに基づき提唱した。モデルから二層シンシチウムの応答の時空間分布を解析解により求めた。従来の連続的モデルやシミュレーション解析等とは異なり、得られた解析解は、細胞膜インピーダンス、化学シナプス重み係数および近隣の細胞をつなぐ結合抵抗が、視細胞および水平細胞の光応答の特性に及ぼす効果を明らかにしている。また、その解を用いて生理学実験では計測が困難な化学シナプス伝達係数の値を推定した。推定値を用いて計算された細胞の光応答は、細胞内記録による実測データとよく一致し、網膜の情報処理様式の解明に有用なデータを供給することを示した。

第4章では、脊椎動物視覚系経路において中心-周辺拮抗型の受容野を示す網膜双極細胞を取りあげた。このとき3章で構築した視細胞と水平細胞のモデル構成法を双極細胞にまで発展させ、等価電気回路網モデルを構成した。さらにこの等価電気回路網モデルと初期視覚の標準正規化問題の視点から、双極細胞の機能は、画像の空間二次微分と画像の平滑化に関係した項からなる二次形式評価関数を最小化していることを示した。この等価電気回路は、ラプラシアン-ガウシアンオペレータを近似的に実現する回路であることも明らかにした。

このような初期視覚の計算論的な解析が、直接視覚神経回路網の構造と結びついて議論された例は脊椎動物の視覚系に関する限り初めてである。

第5章では、3章、4章において一次元モデルで論じた網膜神経回路網を、二次元六角格子配列を持った並列抵抗回路網に拡張した。六角配列は実際の網膜の細胞配列に多く見られ、空間的なサンプリングを上げる、像の回転によるゆがみをでき

第6章 結論

るだけ回避するなどの点において有効である。モデルを用いて、双極細胞の二次元受容野を解析的手法により計算する方法について示した。さらに求めた受容野により二次元画像を処理し、双極細胞が二次元画像に対し平滑化とコントラスト強調を行うことを確認した。

以上のように本論文は、これまでうまく結び付いていなかった網膜の神経回路の構造と初期視覚の視覚機能の関係を明らかにするものである。本研究の成果は、アナログ VLSI 等によるビジョンチップといった工学的応用に結び付くものである。

実際、最近の集積回路技術の発展に伴い、網膜神経回路の構造を単純化し、アナログ VLSI によりその視覚機能を模倣した人工網膜が盛んに試作されている^[12]。実時間での視覚情報処理システムを目指したとき、このような人工網膜の開発は、今後も益々加速されると思われる。実際にアナログ VLSI 回路設計に踏み出すためには、その前段階である並列抵抗回路網の特性を本研究で示したようなシステム論的な方法により解析しておく手法が必要である。

本論文において、今回の解析対象は視覚系のなかで最も末梢に位置する外網膜、即ち視細胞、水平細胞、双極細胞の成す神経回路である。2章で述べたように網膜にはこの他に高次の細胞としてアマクリン細胞および神経節細胞があり、外網膜により処理された情報はさらにこれら高次の細胞へと送られる。例えば、アマクリン細胞は動き検出や速度検出に重要な役割を果たしているとされており、これらを解析することは実時間での動画処理問題にも有用な指針を与えると考えられる。本モデルをさらにこれら高次の細胞へと拡張し、網膜初期視覚の特性を解明することが今後の課題である。

