

〈一般研究課題〉 環境の視知覚における微小眼球運動の寄与に関する
神経工学的研究

助成研究者 中部大学 稲垣 圭一郎



環境の視知覚における微小眼球運動の寄与に関する 神経工学的研究

稲垣 圭一郎
(中部大学)

Roles of fixational eye movements on the perception of external environments

Keiichiro Inagaki
(Chubu University)

Abstract :

Fixation, holding one's eyes on an object, plays a key role in the perception of visual scenes. The miniature fluctuation, microsaccades, drifts and tremors, are involved in the fixation even the eyes seem still. Although the functional roles of the miniature eye movements have gradually been uncovered, the detail of those still remains mysteries. Here, we constructed a large scale visual system model to investigate contribution of the miniature eye movement on the visual functions — especially focusing on the processing in the retinal photoreceptors. The model consists of brainstem (eye movement control), eye optics, and photoreceptors; and those models are constructed based on the known anatomical and physiological evidence. We simulated fixation of the several scenes using the constructed model and evaluated photoreceptor responses by information rate. We confirmed that the information rate for the photoreceptor responses was increased with the miniature eye movement, while it was decreased without miniature eye movement. We also confirmed that increasing of the information rate resulted from increasing the responses for the edges of objects by the miniature eye movement. These results suggest that visual information is already enhanced at the retina level by miniature eye movement.

1. はじめに

視覚系では、最適な認知や行動のために、非常に多くの情報がセンシングされ処理されている。外界情報をセンシングするためには、大別してサッカードと注視という2つの眼球運動が伴う。すなわち、サッカードにより外界の特徴的な対象へ視線をジャンプさせ、注視によりシーンのサンプリングを行う。これらを繰り返し行うことで、外界シーンの特徴点をスキャンし、得られた情報に基づいて認知・認識を行う。サンプリングされた外界像は、網膜視細胞層で電気信号に変換され網膜細胞層や大脳視覚皮質などで処理され、物体やシーンの認識や認知に至る。

注視には、マイクロサッカード、ドリフト、トレマーという微小な振動性の眼球運動(微小眼球運動)が付随することが知られている[1],[2],[3]。従来、微小眼球運動は、単なるノイズという説[4]や、null-pointへの視線の調整[5]、継続的な注視による網膜固定の回避[6]、微小物体に対する視えの向上[7]などの機能があるという報告がある。しかしながら、こうした機能がどのようなメカニズムによって実現されているかは、未だ明らかでない。一方で、微小眼球運動は、脳内に取り込まれる外界像に微小な振動を付加するものと考えられるが、我々はそうした振動を知覚していない。さらには、外界シーンの光情報が電気信号に変換される網膜の視細胞層は、Cone Mosaicと呼ばれるスパースな細胞配置を構成している[12],[13]。しかしながら、我々はCone Mosaicのスパースな構造で電気信号に変換された外界像からクリアな外界を知覚している。こうした外界シーンのサンプリングや認知・認識において、微小眼球運動や視細胞層のモザイク構造が与える影響については、その詳細の理解は未だ進んでいない。

本研究では、外界静止画シーンの注視時における微小眼球運動が視細胞層の情報処理に与える影響を探るため、眼球運動系—眼光学系—網膜視細胞層に至る神経経路を解剖ならびに生理学的知見に基づいて陽に記述した視覚系数理モデルを構築した。また、構築した数理モデルにより、複数のシーンを注視しているときの微小眼球運動をシミュレートし、視細胞層の応答を評価した。

2. 眼球運動—眼光学—網膜視細胞モデル

図1に構築した視覚系数理モデルの概要を示す。本研究では、眼球運動系(脳幹)、眼光学系、網膜視細胞層からなる視覚系数理モデルを構築した。視覚系数理モデルの構築に際して、まず視覚系脳部位ごとに解剖ならびに生理学的知見に基づく詳細なサブモデルを構築した。構築した数理モデルは、クラスタPCおよび「京」で高速な並列シミュレーションを行うため、高並列化を施したのち、PLATO[8]と呼ばれるソフトウェアにより統合した。PLATOによるモデル統合では、MPIベースのモデル接続インターフェースを用いており、統合後のモデルにおいても並列化性能を保持したまま並列シミュレーションが可能である。また、統合モデルのシミュレーションは、エージェントにより実施される。このときMPIベースのインターフェースで、接続されたすべてのサブモデルのシミュレーションステップや、データI/Oのタイミング、モデルの進行状況、出力データの保存などが管理される。したがって、PLATOでは、統合した全モデルが1つの大規模なシステムとしてシミュレーションされることとなる。以下に、モデル統合に用いたサブモデルの概要を示す。なお、それぞれのサブモデルの詳細については、各文献に譲る。

・眼球運動系サブモデル

眼球運動系の数理モデルでは、脳幹の神経回路網をコンダクタンスベースの細胞モデルにより記

述し構築した[9],[10]。構築したモデルでは、物体注視時に生じるマイクロサッカード、ドリフトといった微小眼球運動ならびに視野上の物体を反射的に捉えるサッカードの生成を可能としている。

・眼光学系サブモデル

眼光学系の数理モデルは、P. Artalが提案しているモデルを基に、眼球形状の特性、瞳孔系の特性など幾つかの新しい知見を追加し構築した[11]。構築したモデルは、視野直径60度に相当する1000x1000pixelの詳細な網膜像の生成を可能としている。

・網膜視細胞層サブモデル

網膜視細胞層は、視野直径60度、約3600万個の細胞から構成されるモデルとして構築した[12]。構築した視細胞層モデルのうち、錐体細胞は150万個に相当する。L型、M型、S型の3種類の錐体視細胞の配置ならびに存在比を解剖学的知見に基づいて詳細にモデル化し、Cone Mosaicを再現した。また、それら錐体視細胞の光応答についても、生理学的な知見に基づいて記述した。

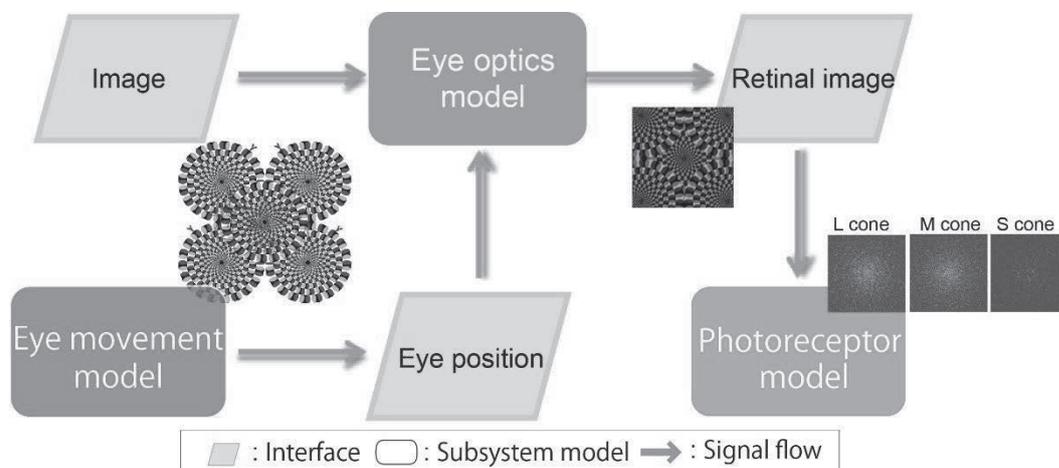


Fig.1 Architecture of constructed model which consists of eye movement model, eye optics model, and photoreceptor model (cone mosaic) and output of each model. All data are from Inagaki et al. 2014 [14]

3. モデルシミュレーション

本研究では、構築した統合モデルにより人物像や風景からなる8つの静止画シーンに対して、それらを注視している状況をシミュレートした。シミュレーションには、理化学研究所のPCクラスター(RICC: RIKEN Integrated Cluster of Clusters)ならびに「京」を用いた。静止画像注視のシミュレーションは、微小眼球運動の有無、2つの条件で実施した。それぞれのシミュレーション時間は、4節で述べる視細胞層応答に反映される静止画シーンの情報量が平坦域に達する4秒間とした。なお、刺激直後の視細胞応答の過渡応答区間を避けるため、微小眼球運動は1秒経過時から付加した。また、生成される微小眼球運動のばらつきが情報量の解析に反映されないように、微小眼球運動モデル内の乱数のシード値を固定し、すべての静止画像データに対するシミュレーションにおいて、同一の微小眼球運動を生成するようにした。各サブモデルのシミュレーションステップは、眼球運動モデル：0.1ms、眼光学系モデル：30ms、視細胞モデル：30msとした。

3.1. 静止画シーンに対するサブモデル応答

構築した数理モデルを用いて、異なる8つのシーンを注視している状況をそれぞれシミュレートした。図2に、構築した数理モデルの網膜像および網膜視細胞層の応答を示す。なお、網膜像および網膜視細胞層の応答は、それぞれ0.0~100cd, 0.0~32.0mVとなるように正規化した。眼光学系および網膜視細胞層の応答の強度は、疑似カラー(青~赤:網膜像(0.0~100.0cd), 網膜視細胞層(0.0~32.0mV))で表現した。図2からも確認されるように、網膜視細胞層の応答には、中心窩付近で密、周辺視野に推移するにつれスパースになるCone Mosaicに由来する応答が再現されていることがわかる。

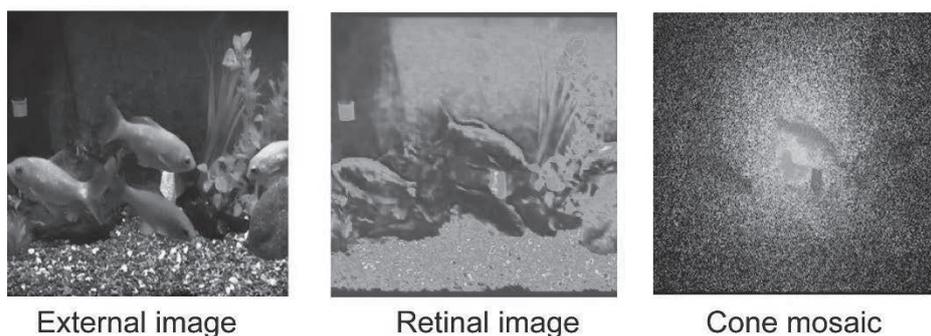


Fig.2 External image (left) and output of each model (middle: eye optics (retinal image), right: photoreceptor (cone mosaic)). All data are from Inagaki et al. 2014 [14]

3.2. 統合モデルによる静止画シーン注視のシミュレーション

視細胞層の情報処理に関する微小眼球運動の寄与を評価するために、静止画シーンを4秒間注視している状況を微小眼球運動の有無、2つの条件でシミュレートした。4秒間の注視時の視細胞層応答は、加算平均画像として計算した。また、それらの差分を計算することで、微小眼球運動の寄与を評価した。図3に、静止画シーンを微小眼球運動有り(A)と無し(B)の条件で4秒間注視した際の視細胞層応答とそれらの差分画像(C)を示す。微小眼球運動が伴うことにより、Cone Mosaicのスパースな応答が低減していることが確認できる。特に錐体が多く存在する中心窩付近においては、スパースな応答は大きく改善していることがわかる。微小眼球運動が無い場合、スパースな応答は、改善されなかった。また、微小眼球運動有りとなしとの注視により得られた視細胞層応答の差分を計算したところ、静止画シーンに存在するエッジに対して、応答が大きく増加していることが確認された。こうした結果から、微小眼球運動には、Cone Mosaicのようなスパースな構造を有している視細胞層により獲得される外界シーンの鮮明さを向上させるとともに、それらのシーンに含まれるエッジ成分を強調する機能があることが示唆された。



Fig.3 The image of photoreceptor response for the external stationary image during 4 seconds fixation. A: with miniature eye movement (MEM), B: without MEM, C: difference between cone mosaic output with MEM and without one (subtract B from A), D: original image (Lena). All data are from Inagaki et al. 2014 [14]

4. 視細胞層に反映される情報量の解析

Garriganら、および曾根と神山は、情報量という指標を用いて、視細胞層が構成するCone Mosaicに反映される外界情報の定量的な評価を報告している[12],[13]。本研究においても、静止画シーン注視時における視細胞層応答を評価するため、情報量を指標として用いる。なお、情報量の解析方法については、Garriganらの論文を参考にされたい。なお、本研究では、情報量の計算に、各時刻における視細胞の膜電位応答を用いた。

図4は、8つの静止画シーンを注視している際の、垂直および水平方向の微小眼球運動の状況と、視細胞層応答に反映される静止画シーンの情報量をまとめたものである。微小眼球運動が伴うことで、情報量が増加していくことが確認できる。一方で、微小眼球運動が無い注視の場合は、平坦域まで情報量が減衰することが確認できる。

本研究で再現している微小眼球運動は、マイクロサッカードとドリフトを含んでいる。微小眼球運動による情報量変化は、ドリフトが生じている区間では、滑らかに増加し、マイクロサッカードが生じた際に大きく増加していることがわかる。こうした微小眼球運動による情報量の増加は、ドリフトにより、Cone Mosaicに見られるスパースな応答が平滑化され、マイクロサッカードによって、エッジなどの情報が強化された結果であると考えられる。

最後に、微小眼球運動有りと無しの4秒間の注視によって視細胞層応答に反映される静止画シーンの情報量の有意差を、ウィルコクソンの符号順位検定を用いて評価した。図5は、8つの静止画シーンに対する情報量を微小眼球運動有りと無しの条件でまとめたものである。有意差検定の結果($p < 0.01$)より、微小眼球運動が視細胞層に反映される静止画シーンの情報量を優位に増加させてい

ることを確認した。

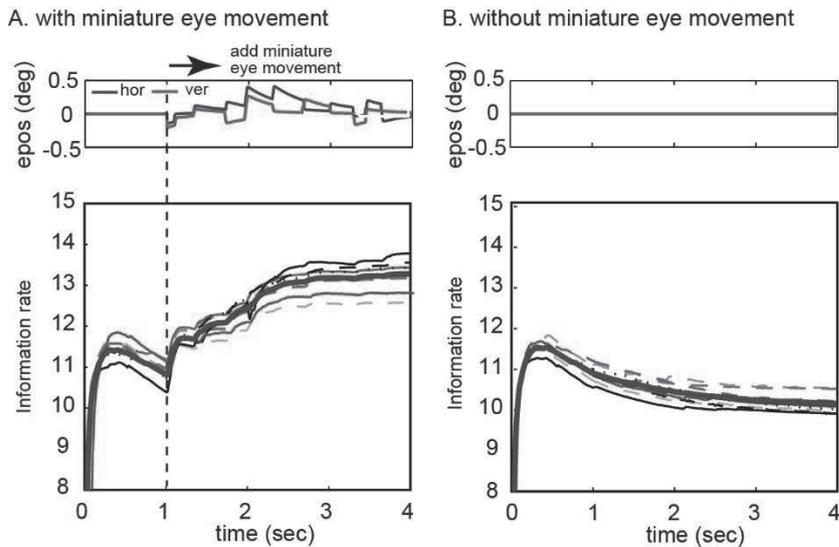


Fig.4 Time course of information rate for the external stationary image reflected on the photoreceptor layer with miniature eye movement (left) and without miniature eye movement (right). Top: Horizontal (blue) and vertical (red) miniature eye movement, Bottom; information rate. Bold line is averaged waveform of information rate for 8 external stationary images. In the panel, dashed line indicates an input timing of the miniature eye movement. All data are from Inagaki et al. 2014 [14]

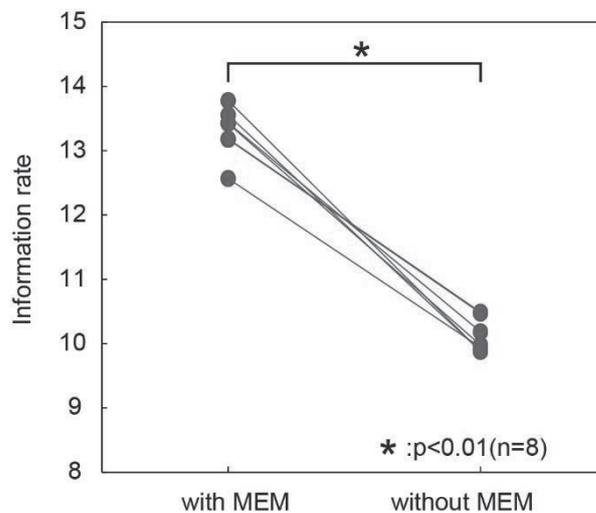


Fig.5 Difference of the information rate of the photoreceptor layer responses for 4 seconds fixation between with miniature eye movement (MEM) and without MEM. The significance is evaluated with Wilcoxon signed-rank test. Asterisk corresponds $p < 0.01$ ($n=8$). All data are from Inagaki et al. 2014 [14]

5. まとめ

本研究では、微小眼球運動が網膜視細胞層の情報処理に与える影響を評価するため、眼球運動系、眼光学系、網膜視細胞層を生理学・解剖学的な知見に基づいて詳細に記述した数理モデルを構築した。それら構築したサブモデルを、モデル統合およびそのシミュレーションを可能とするPLATOと呼ばれるソフトウェアにより統合することで、詳細な眼球運動ならびに眼光学系が反映された網膜視細胞応答を再現した。

このようにして構築した数理モデルを用いて、静止画シーンを微小眼球運動の有無2つの条件で4秒間注視した際の視細胞層応答をシミュレートした。その結果、微小眼球運動が伴うことで、視細胞層の特異的な細胞配置であるCone Mosaicに見られるスパースさが低減し、さらにエッジ成分に対する応答が増加することが確認された。次に、視細胞層応答に反映される静止画シーンの情報量を評価したところ、微小眼球運動により、情報量が増加することも明らかになった。こうした結果から、脳内に取り込まれる外界情報は、微小眼球運動により、網膜視細胞層の段階で増強されることが明らかになった。

今後の課題としては、微小眼球運動の方向と強調されるエッジ情報との関連性を調べるとともに、網膜の水平細胞、アマクリン細胞ならびに神経節細胞を詳細に記述した数理モデルを構築し、本モデルに統合することで、網膜全体で実現される情報処理における微小眼球運動の役割を評価することなどが挙げられる。

参考文献

- [1] H.B. Barlow, "Eye movements during fixation." *Journal of Neurophysiology*, vol.116, no.3, pp.290-306, 1952.
- [2] R.W. Ditchburn, B.L. Ginsborg, "Involuntary eye movements during fixation." *Journal of Neurophysiology*, vol. 119, no.1, pp.1-17, 1953.
- [3] S. Martinez-Conde, S.L. Macknik, D.H. Hubel, "The role of fixational eye movements in visual perception." *Nature Review Neuroscience*, vol.5, no.3, pp.229-240, 2004
- [4] E. Kowler, R.M. Steinman, "Small saccades serve no useful purpose: reply to a letter by R. W. Ditchburn." *Vision Research*, vol.20, no.3, pp.273-276, 1980.
- [5] T.N. Cornsweet, "Determination of the stimuli for involuntary drifts and saccadic eye movements." *Journal of the Optical Society of America*, vol.46, no.11, pp.987-993, 1956.
- [6] S. Martinez-Conde, S.L. Macknik, X.G. Troncoso, T.A. Dyar, "Microsaccades counteract visual fading during fixation." *Neuron*, vol.49, no.2, pp.297-305. 2006.
- [7] H.K. Ko, M. Poletti, M. Rucci "Microsaccades precisely relocate gaze in a high visual acuity task." *Nature Neuroscience*, vol.13, pp.1549-1553, 2010.
- [8] T. Kannon, K. Inagaki, N.L. Kamiji, K. Makimura, S. Usui, "PLATO: Data-oriented approach to collaborative large-scale brain system modeling." , *Neural Networks*, vol.24, no.9, pp.918-926, 2011.
- [9] K. Inagaki, Y. Hirata, S. Usui, "A model-based theory in the signal transformation for the microsaccade generation." , *Neural Networks*, vol.24, 9, pp.990-997, 2011.
- [10] 稲垣圭一郎, 白井支朗, "マイクロサカードを制御する神経機構について", *日本神経回路学会誌*, vol. 19, no.3, 135-144, 2012.
- [11] T. Kannon, S. Usui, "Generating realistic retinal image for whole visual system modeling." , *BMC Neuroscience*, vol.12, suppl.1, p.348, 2011.
- [12] 曾根大樹, 神山齊己, "霊長類網膜錐体モザイクの大規模数理モデル" , *信学技報*, NC2011-84, pp.1-6, 2011.

- [13] P. Garrigan, C.P. Ratliff, J.M. Klein, P. Sterling, D.H. Brainard, V. Balasubramanian, “Design of a trichromatic cone array.” , PLoS Comput. Biol., vol.12, no.6, pp.1-17, 2010.
- [14] 稲垣圭一郎, 観音隆幸, 神山齊己, 石原彰人, 臼井支朗, 微小眼球運動を伴う網膜視細胞層応答の情報量評価, 信学技法, HIP研究会, 信学技報, vol. 114, no. 226, HIP2014-54, pp. 61-65, 2014