

論文 / 著書情報  
Article / Book Information

題目(和文)	ハエの動き視覚経路の情報表現の解明
Title(English)	Studies on Information Representation in Fly Motion Visual Pathways
著者(和文)	池田英彬
Author(English)	Hideaki Ikeda
出典(和文)	学位:博士(工学), 学位授与機関:東京工業大学, 報告番号:甲第10871号, 授与年月日:2018年3月26日, 学位の種別:課程博士, 審査員:青西 亨,中村 清彦,山村 雅幸,瀧ノ上 正浩,宮下 英三
Citation(English)	Degree:Doctor (Engineering), Conferring organization: Tokyo Institute of Technology, Report number:甲第10871号, Conferred date:2018/3/26, Degree Type:Course doctor, Examiner:,,,,,
学位種別(和文)	博士論文
Type(English)	Doctoral Thesis

学位論文

ハエの動き視覚経路の情報表現の解明

Studies on Information Representation  
in Fly Motion Visual Pathways

池田英彬

IKEDA Hideaki

2018年3月

## 概要

ハエの動き視覚経路の情報表現について二つの仮説が提案されている。これらの仮説に基づいて二つの相関型動き検知モデルが提案されている。それは six-detector (6D) モデル, two-detector (2D) モデルである。本研究はこれらのモデルを以下に示す二つの方法で比較することで、より尤もらしい仮説を選択する。第一に、ハエの初期視覚系の細胞の動き刺激に対する膜電位応答データに最適な応答をするモデルを選択する。第二に、白色ノイズに対するモデル応答を数学的に導出することにより、モデルの速度検知器としての性能を比較する。二つの方法で得られた結果はともに 2D モデルを支持する。したがって、本研究の結果はハエの動き視覚経路の情報表現は ON-ON 経路・OFF-OFF 経路のみをもつことを示唆している。

## Abstract

Two hypotheses have been proposed about information representation of motion visual pathways of fly. Corresponding to the hypotheses, two correlation-type elementary motion detectors have been proposed: the two-detector (2D) and six-detector (6D) models. This study selects the more plausible hypothesis by comparing the motion detectors by two following ways. Firstly, we select the most suitable model by fitting membrane potentials of a cell in fly visual ganglion in responses to motion stimuli. Secondly, we mathematically verify model performances as motion encoder to analyze the stationary responses of the typical motion detectors to white noise. The results show that the 2D model is more plausible. The results suggest that fly's motion visual pathways have only two pathways, the ON-ON and OFF-OFF pathways, to detect motion.

# 目次

第 1 章	導入	1
1.1	動き情報表現と、それを検知するアルゴリズム	1
1.2	ショウジョウバエの初期視覚神経節と動き検知細胞	3
1.3	L1・L2 経路における仮説の対立	6
1.4	対立する仮説に基づく動き検知モデル	8
1.4.1	共通する構造：Standard Reichardt Detector ユニット	8
1.4.2	Two-detector (2D) モデル	8
1.4.3	Six-detector (6D) モデル	9
1.4.4	Four-detector (4D) モデル	9
1.5	本論文の目的	10
1.6	本論文の構成	11
第 2 章	Lobula Plate Tangential Cell 膜電位応答データに基づくモデル選択	13
2.1	導入	13
2.2	モデルの詳細	14
2.3	Lobula Plate Tangential Cell 膜電位応答データ	17
2.4	モデル選択手法	19
2.5	モデル応答とデータとの誤差	21
2.6	各モデルの汎化能力	22
2.7	モデルの妥当性	23
2.8	Direct Connection 要素が膜電位応答データへの適合度に与える影響	26
2.9	先行研究との比較	27
第 3 章	白色正規ノイズに対するモデル応答の性能解析	30
3.1	導入	30

3.2	モデルの再定義 . . . . .	31
3.3	キュムラント展開 . . . . .	33
3.4	<b>Rectified Gaussian Distribution</b> . . . . .	35
3.5	定常応答のシミュレーション . . . . .	37
3.6	モデル性能の尺度 . . . . .	38
3.7	定常応答の解析解 . . . . .	38
	3.7.1 Hassenstein-Reichardt モデルの定常応答の解析解 . . . . .	38
	3.7.2 2D モデルの定常応答の解析解 . . . . .	40
3.8	解析解と数値シミュレーション結果の比較 . . . . .	41
3.9	モデルの性能と、それらの差 . . . . .	42
3.10	Signal-to-Fluctuation-Noise Ratio によるモデル性能の解釈 . . . . .	44
第 4 章	<b>結論と今後の展望</b> . . . . .	47
4.1	結論 . . . . .	47
4.2	今後の展望 . . . . .	48
付録 A	<b>Direct Connection 要素</b> . . . . .	51
付録 B	<b>Rectified Gaussian Distribution の結合キュムラント</b> . . . . .	53
付録 C	<b>2D モデルの白色正規ノイズに対する定常応答の評価方法</b> . . . . .	57
C.1	平均の評価 . . . . .	57
C.2	分散の評価 . . . . .	59
付録 D	<b>4D モデルの白色正規ノイズに対する定常応答の評価方法</b> . . . . .	66
D.1	4D モデルの再定義 . . . . .	66
D.2	平均の評価 . . . . .	68
D.3	分散の評価 . . . . .	70
	<b>謝辞</b> . . . . .	86
	<b>参考文献</b> . . . . .	87

# 目次

1.1	オプティカルフローと動き検知器 . . . . .	4
1.2	初期視覚系の動き情報表現 . . . . .	7
2.1	第 2 章で使用する動き検知モデル . . . . .	15
2.2	データ取得時に使用された視覚刺激 . . . . .	18
2.3	モデル応答とデータとの誤差のパラメータ依存性 . . . . .	21
2.4	推定パラメータを用いたモデル応答 . . . . .	23
2.5	LPTC 膜電位応答データに対する汎化能力 . . . . .	24
2.6	非選好方向に移動する単体刺激に対する 6D モデルの応答 . . . . .	29
3.1	第 3 章で使用する動き検知モデル . . . . .	33
3.2	Rectified Gaussian distribution . . . . .	35
3.3	HR モデルと 2D モデルの定常応答の解析解とシミュレーション . . . . .	42
3.4	HR モデルと 2D モデルの SFNR と, それらの差 . . . . .	43
4.1	今後の展望 . . . . .	50
A.1	DC 要素が膜電位応答データへの適合度に与える影響 . . . . .	52
D.1	4D モデルの再定義 . . . . .	66

# 表目次

2.1	Suzuki らの電気生理実験の試行回数 . . . . .	20
3.1	図 3.4 で引用した推定パラメータ . . . . .	44

# 第 1 章

## 導入

### 1.1 動き情報表現と，それを検知するアルゴリズム

脳は外界を認識し，行動を司る．多くの科学者が脳の高度な情報処理に注目してきた [1]．脳の機能の中でも視覚は最初の，そして主要な情報処理課題である [2]．脳は何らかの方法で，色や形，動きなどの豊富な情報を処理している [2]．脳が視覚情報をどのように処理しているのかを解明するためには，以下の二つを対象にする必要がある [2]．一つは画像から環境を構成する要素を取り出す方法であり，もう一つは取り出した情報の内部表現である．内部表現とは画像内に現れる情報を用いて外界の構造を推測する方法であり，思考や行動に関する決定の基礎となる．

視覚で得た情報は生存のために用いられる．動物の多くは周囲の物体の動きを視覚で検出し，獲物や天敵の発見する [3,4]．さらに，動きの情報は自分自身の動きの検出にも用いられる [3-5]．動物が物体の動きをどのように取得しているかについて，さまざまな研究がなされてきた．まず，1920 年代に Wertheimer らは二つのドットを交互に点滅させる刺激を人間の被験者に見せた時，被験者が「ドットが動いた」と認識することを示し

た [6,7]. これは仮現運動 (apparent motion) といい、動き検知の基本的な機能を解明するものとして注目を集めてきた。さらに、1950 年代に Gibson は視野の中の光景全体がどのような速度で動いているのかを表すオプティカルフロー (optical flow) を提案した [5,8]. オプティカルフローは視覚内の各点が移動する速さと方向をベクトル場として表現する (図 1.1A) [9]. オプティカルフローを取り出すには 2 個以上の光検知器を用いて明暗の連続的変化を検出する必要がある [5,8]

動物が動き検知を行う際に実行されているアルゴリズムについての仮説が提案されている。その代表が相関型動き検知器 (correlation-type elementary motion detector, correlation-type EMD) である (図 1.1 B) [3,4,10–17]. これは視覚刺激の遅延を介した自己相関を計算することにより刺激の方向と速さを検知する。相関型動き検知器はハエ [3,4,18–20] やトンボ [21] などの昆虫のみならず、ハト [22–25], ワラビー [26], ウサギ [27], 人間 [28,29] など多様な種が相関型動き検知器のアルゴリズムで動きを検知しているとの報告がある。これには収斂進化の可能性が示唆されており [28], 種を超えた共通の動き検知アルゴリズムであると考えられている。さらに、相関型動き検知器は画像処理にも有用であると考えられており、これを実装した VLSI の開発や自動操縦への応用が報告されている [30–34]. なお、相関型以外の方式の動き検知器に勾配型動き検知器がある。これは Limb らが 1975 年に提唱した画像処理法であり、視覚刺激の空間勾配と時間勾配の比を取ることで動き情報を取り出す [10,35,36]. 昆虫の動き検知アルゴリズムは視覚刺激のコントラストの Signal-to-noise ratio (SNR) が低い場合は相関型になり、SNR が高い場合は勾配型になるという仮説が Potters らにより提案されている [37]. しかし、相関型

動き検知器単体で昆虫の行動応答を説明できることが知られており、さらに、勾配型よりも相関型の方が電気生理データをよく再現できることを根拠に、この仮説は反論されている [10,38,39]. 加えて、勾配型モデルは空間勾配がゼロである場合に刺激の速度を決定不能という欠点がある [39]. 以上より、本研究は相関型動き検知器に注目する.

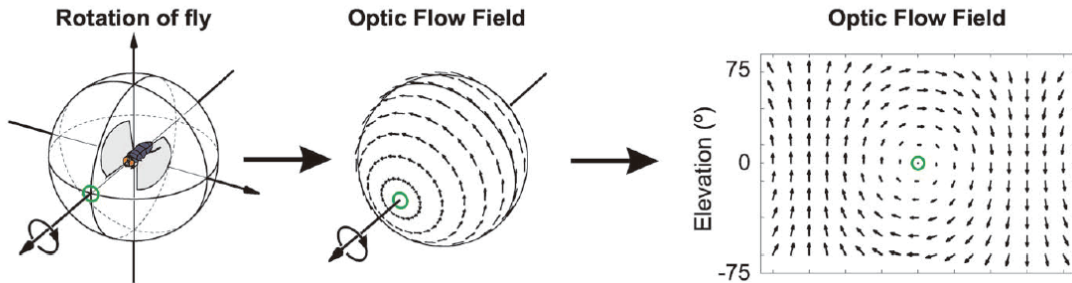
## 1.2 ショウジョウバエの初期視覚神経節と動き検知細胞

オプティカルフローを検出する手順、つまりアルゴリズムが生物の神経にどのように実装されているかが解明されつつある.

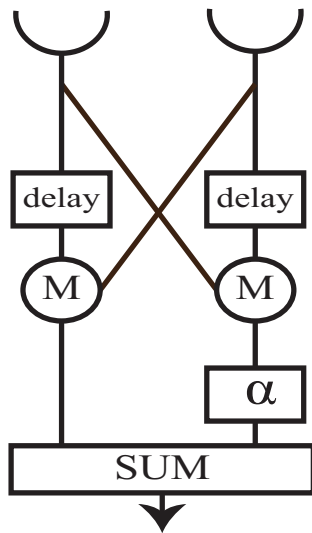
まず前提として、動物の神経細胞 (neuron) と細胞膜電位について簡単に説明する. 神経細胞は細胞体, 樹状突起, 軸索からなる [40]. 細胞は細胞膜内外に電位差をもち, 外部からの入力のない静止時に細胞内電位は細胞外電位に対して負であり, 内外の電位差が静止時より小さくなることを脱分極といい, 大きくなることを過分極という [40]. 神経細胞間には軸索から信号が出力し, 他の細胞の樹状突起に入力される情報を伝達する構造があり, シナプスと呼ばれる [40]. 神経細胞同士がシナプスにより結合されるとき, 情報伝達された神経細胞の膜電位を脱分極させる結合を興奮性シナプス結合, 過分極させる結合を抑制性シナプス結合とよぶ [40]. そして, 神経細胞の結合が積み重なり視覚神経系を構成し, 動き情報を伝達・処理する.

ショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) は視覚神経系の研究のモデル生物である [3,4]. ハエがモデル生物である理由はハエの神経系が数十万の神経細胞で構成されており, 数十億の神経細胞で構成される脊椎動物の神経系よりも単純であることと, 遺伝子

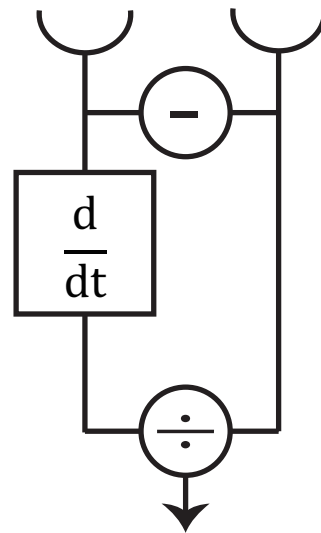
### A: optical flow



### B: correlation-type detector



### C: gradient-type detector



### D

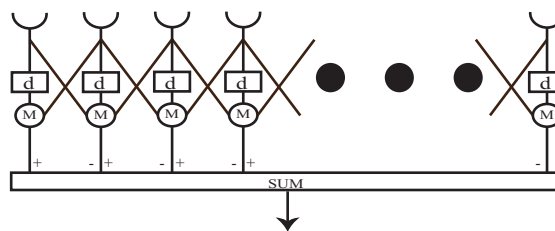


図 1.1 オプティカルフローと動き検知器. A, 周囲の光景が回転したときに昆虫の複眼上に生じるオプティカルフロー (see Fig. 1 in Huston and Krapp (2008) [9]). B, 相関型動き検知器の代表例である Hassenstein-Reichardt モデル. 入力信号の遅延を介した自己相関を用いる動き検知器. delay は信号を時間遅延させる要素. M は乗算要素.  $\alpha$  は抑制性シナプス結合の寄与率. SUM は加算要素. C, 勾配型動き検知器. 入力信号の時間勾配 (左の経路) と空間勾配 (右の経路) の比により動きを検知する. D, 動き検知器はアレイ上に配置される. delay は信号を時間遅延させる要素.

操作技術が発展していることである [3,4,41]. そのため, ハエの神経回路の効率的な解析が可能である [3,4]. このように単純であるにもかかわらず, ハエの視覚神経系はそのネットワークが担う機能において脊椎動物との類似性があるとの報告があり, ハエを対象とした研究は昆虫にとどまらず多くの種の視覚系の機能の解明につながると期待されている [28,29,42].

ハエに移動する視覚刺激 (動き刺激) を提示したとき, 刺激の動く方向にハエが頭を向ける視運動反応 (optomotor response) を示す [3]. これと神経細胞との関係がよく研究されている. ハエに動き刺激が提示されると, 複眼が動き刺激を受け取り, 個眼にある光受容器の電氣的応答が信号となり初期視覚神経節に伝達される (図 1.2 A) [3,4]. 一つの視覚神経節は lamina, medulla, lobula, lobula plate の 4 層に分かれている [3,4]. そして, 視運動反応と相関する膜電位を持つ細胞が初期視覚神経節内の lobula plate 内において発見されている [3,4,43–45]. これは Lobula Plate Tangential Cells (LPTCs) という. LPTC は動き刺激に対して選択的に細胞膜電位応答を行うことが知られており, ハエの動きの認知に大きな役割を果たしていると考えられている [3,4,46,47]. ある LPTC が脱分極する動き刺激の方向を選好方向 (Preference Direction, PD), また, これとは逆に過分極する方向を非選好方向 (Null direction または Non-preference Direction, ND) とよぶ. 選好方向や脱分極しやすい刺激の速さが異なる約 60 種類の LPTCs が発見されている [3,4,47]. さらに LPTC の応答は視運動反応との高い相関を持ち, オプティカルフローの情報を符号化 (coding) していると考えられている. その応答を相関型動き検知器のアルゴリズムで再現できることが報告されている [3,4]. さらに細胞レベルでどの機能を持っているか

が解明されつつある [3,4,47,48]. 時間遅れを作るフィルターは Mi1, Tm3, Tm1, Tm2 細胞に実装されており [49], 信号を加算・統合する要素は LPTC の樹状突起に実装されている [3,50,51].

### 1.3 L1・L2 経路における仮説の対立

ハエの初期視覚神経節内部にある情報伝達経路と、それがどのような情報を表現しているかに注目する. 視覚神経節内には二つの主要な視覚情報伝達経路がある [3,4,53,54]. これらの経路は lamina にある lamina monopolar cell である L1 細胞と L2 細胞から始まるため L1 経路・L2 経路と呼ばれる (図 1.2 A). L1 経路は medula を通過し, lobula plate へ到る経路である. L2 経路は medula, lobula を通過し lobula plate へ到る経路である. これら二つの経路で伝達される情報は lobula plate tangential cells (LPTCs) で統合される [3,4]. さらに, 明度が増加する視覚刺激 (ON 刺激) と明度が減少する刺激 (OFF 刺激) が順番に提示される視覚刺激 (ON-ON, ON-OFF, OFF-ON, OFF-OFF の 4 種, 図 1.2 B) を用いた実験により, ON, OFF の組み合わせを選択的に伝達することが明らかになっている [54,55]. 特に, ON と OFF のどの組み合わせが伝達されているかについて複数の仮説がある.

まず一つは, L1 経路は ON-ON 刺激による信号を伝達し, L2 経路は OFF-OFF 刺激による信号を伝達するという仮説である (図 1.2 C) [52,55]. もう一つは, L1 経路は ON-ON, OFF-ON, OFF-OFF 刺激による信号を伝達し, L2 経路は ON-ON, ON-OFF, OFF-OFF 刺激による信号を伝達するという仮説である (図 1.2 D) [56]. そして, それぞれの仮説

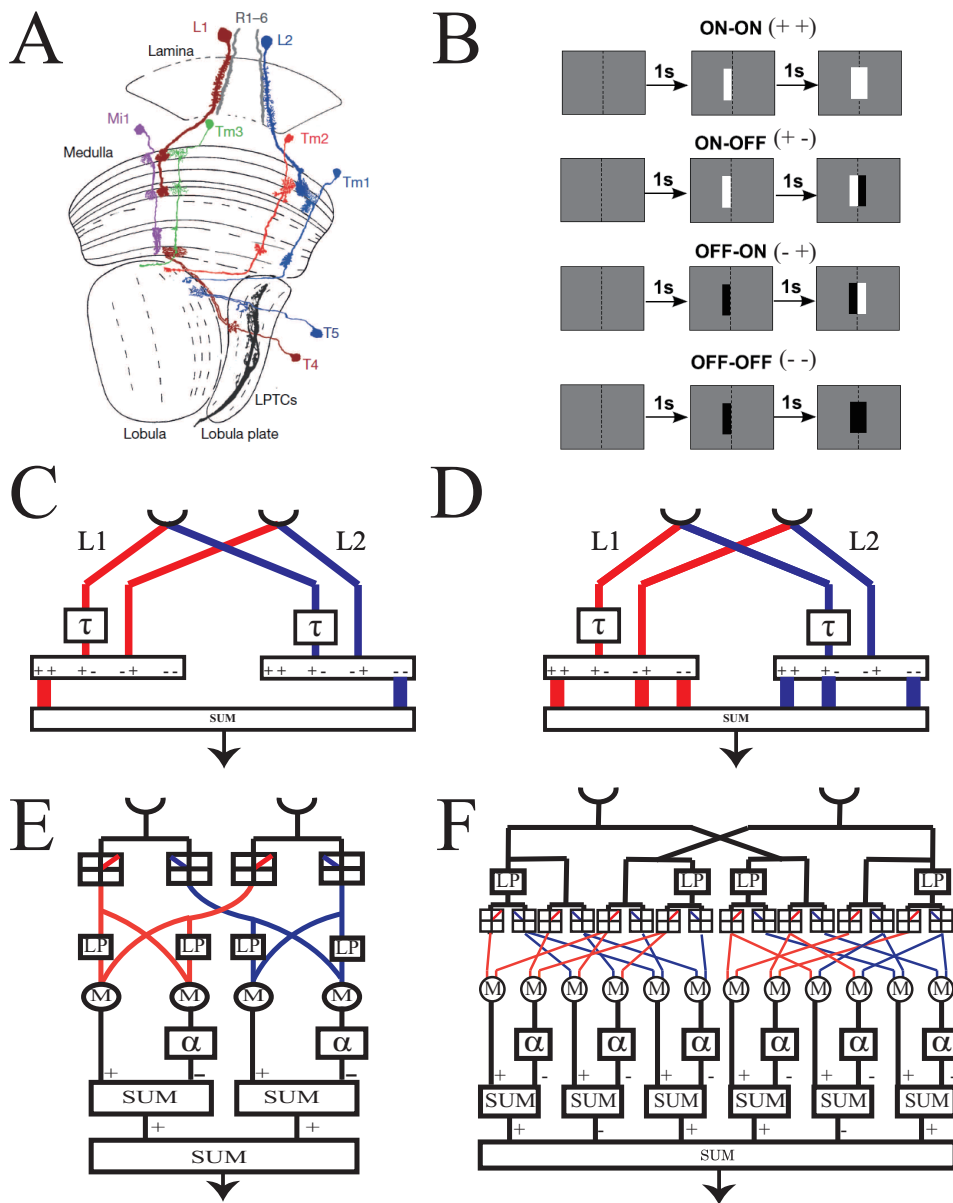


図 1.2 初期視覚系の動き情報表現. A, ハエの初期視覚神経節 (see Figure 1 in Behnia et al. (2014) [49]). B, 既存研究で使用された視覚刺激 (see Fig. 2 in Eichner et al. (2011) [52]). C, L1 経路が ON-ON (++) 信号を, L2 経路が OFF-OFF (- -) 信号を伝達する仮説. D, L1 経路が ON-ON (++) , OFF-OFF (- -) , OFF-ON (- +) 信号を, L2 経路が ON-ON (++) , OFF-OFF (- -) , ON-OFF (+ -) 信号を伝達する仮説. E, SRD ユニートを二つ持つ Two-detector (2D) モデル. F, SRD ユニートを六つ持つ Six-detector (6D) モデル. 各モデル図において M は乗算を, SUM は加算を表す. LP はローパスフィルター,  $\alpha$  は定数. 各モデルは半波整流器を持ち, 入力を ON 刺激による信号 (赤線), OFF 刺激による信号 (青線) に分離する.

に基づいた相関型動き検知モデルが提案されている。

## 1.4 対立する仮説に基づく動き検知モデル

### 1.4.1 共通する構造：Standard Reichardt Detector ユニット

1.3 節で述べた仮説に基づいた相関型動き検知モデルは Hassenstein-Reichardt (HR) モデルを拡張したものである。HR モデルは standard Reichardt detector unit (SRD ユニット) とも呼ばれ、すべての相関型動き検知モデルの基本となるモデルである。

SRD ユニットが入力信号の遅延を介した自己相関を取得する際のアルゴリズムを説明する [11,52,56]。SRD ユニットは二つのローパスフィルター、二つの乗算、一つの減算から構成される (図 1.1 B)。SRD ユニットは光受容器から送られた信号をローパスフィルターで遅延させる。そして、この遅延信号ともう片方の光受容器から非遅延の信号の積を取る。同時に、遅延と非遅延の組み合わせを入れ替えた信号同士の積を取る。最後にこれら二つの積の差を取る。このとき、片方は重み付けされる (図 1.1 B の  $\alpha$ )。これは興奮性シナプス結合に対する抑制性シナプス結合の寄与率を表している [19]。こうして、SRD ユニットは入力刺激の時間遅延を介した相関を取得し、刺激の方向と速さを検知する。

### 1.4.2 Two-detector (2D) モデル

Two-detector (2D) モデルは正負の半波整流器と SRD ユニートを二つ組み合わせたモデルである (図 1.2 E)。片方の SRD ユニットは ON-ON 刺激による信号を伝達し、もう片方の SRD ユニットは OFF-OFF 刺激による信号を伝達する。2D モデルは Franceschini らにより LPTCs の膜電位応答データに基づいて提案された [55]。さらに、Eichner らは L1

または L2 経路を遺伝的にブロックしたハエの LPTCs の膜電位応答データから、L1・L2 経路の情報表現を 2D モデルで説明できると主張した [52].

### 1.4.3 Six-detector (6D) モデル

Clark らはカルシウムイメージングおよび行動実験により L1・L2 経路は複雑な情報伝達構造を持つと主張し、その情報表現を 3 個の SRD ユニットによるブロックを二つもつ six-detector (6D) モデルで示した (図 1.2 F) [56]. 片方のブロックは L1 経路に相当し ON-ON, ON-OFF, OFF-OFF 刺激による信号を伝達する SRD ユニットを持つ. もう片方のブロックは L2 経路に相当し ON-ON, OFF-ON, OFF-OFF 刺激による信号を伝達する SRD ユニットを持つ.

特に 6D モデルと 2D モデルには大きく異なる点がある. それは、6D モデルは ON-OFF 刺激と OFF-ON 刺激が符号化され応答にその情報が含まれているが、2D モデルは両者が符号化されていないことである.

### 1.4.4 Four-detector (4D) モデル

本研究では比較対象として four-detector (4D) モデルを用いる. なぜなら、これは 2D モデルと 6D モデルの原型だからである.

4D モデルは Dale の原理 [57] を考慮して神経細胞内での符号が互いに異なる信号の乗算を回避するために提案された (第 2 章の図 2.1 C) [52]. SRD ユニットは信号の積を取り扱うが、Dale の原理に基づくと符号が互いに異なる信号の乗算を神経回路で行うことは難しい. そのため、SRD ユニットを入出力関係はそのままに符号が同一の信号の積の

み計算する 4D モデルが提案された [52,56]. 4D モデルは半波整流器と, その下流に四つの SRD ユニットを持っており, それぞれ ON-ON 刺激, OFF-OFF 刺激, ON-OFF 刺激, OFF-ON 刺激に応答する [52,56].

## 1.5 本論文の目的

1.3 節で述べたように, ハエの視覚系の研究の進展にともない, 動き視覚経路がどのような種類の情報を運ぶかで, 複数の仮説が提唱されている. これら仮説はモデル上のローパスフィルターで表現される時間遅れの後で, ON の信号と OFF の信号をどのように処理するかで対立している.

本論文の目的は対立する仮説に対して, 複数の相関型動き検知器を比較することにより, より妥当な仮説を選択することである.

具体的には以下の 2 つの手法を用いて 3 種のモデルを比較する.

第 1 に 2D モデル, 6D モデル, 4D モデルの中からデータに最適なモデルを選択する. これにより, 動き視覚経路の情報表現をデータへの汎化能力から考察する,

第 2 に相関型動き検知モデルの白色ノイズに対する定常応答の平均・分散を数学的に導出し, 速度検知における頑強性を比較する. これにより, 動き視覚経路の情報表現を動き符号器 (motion encoder) としての性能から考察する.

そして, これらの 2 つの異なる観点から得た結論を総合して各仮説の妥当性を検討する. つまり, 2D モデルが選択されるのなら, 情報表現として ON-ON 経路と OFF-OFF 経路のみを持つ可能性が高いことが分かる. 対して, 6D モデルが選択されるのなら, こ

の 2 経路に加えて、ON-OFF 経路と OFF-ON 経路をもつ可能性が高いことが分かる。

以上により、ハエの初期視覚系の情報処理方法の一端を明らかにする。

## 1.6 本論文の構成

本論文の構成と各章の概要を述べる。本論文は全 4 章である。

第 2 章は「Lobula Plate Tangential Cell 膜電位応答データに基づくモデル選択」である\*1。手法として、パラメータ探索手法、汎化誤差導出方法を説明する。結果として、最適パラメータ、並びに最適パラメータを用いた時の各モデルの応答例、そして汎化誤差を示す。加えて、各モデルの汎化誤差の大小関係を仮説検定し、2D モデルの汎化誤差は他のモデルよりも有意に小さいことを示す。結論として、4D モデルと 6D モデルの最適パラメータは LPTC のデータから推定されたが、LPTC の特性に一致しないことから、2D モデルを支持する結果を得る。

第 3 章は「白色正規ノイズによるモデル応答の性能解析」である\*2。手法として、比較するモデルの数学的再定義と、キュムラント展開の解説をする。キュムラント展開はモーメントをキュムラントの和に変換して計算する手法である。さらに半端整流器を通過した信号を取り扱うため、Rectified Gaussian distribution を導入する。モデル性能の尺度として、「ゆらぎ」に対する信号の強さを示す指標、Signal-to-fluctuation-noise ratio (SFNR) を導入する。結果として、両モデルの白色ノイズに対する定常応答の平均と分散を数学的に導出し、SFNR に基づく比較を行う。結論として、生理学的に妥当なパラメータでは

---

\*1 2016 年 12 月に論文誌上で発表 [58].

\*2 2017 年 11 月に国際会議で発表 [59].

2D モデルが選択されることを示す。

第 4 章は「結論と今後の展望」である。この章では、第 2 章と第 3 章での結果をまとめ、これらの結果から導かれる結論を示す。本章で動き視覚経路構造は ON-ON 刺激と OFF-OFF 刺激に応答する機能だけを持つ可能性が高いと結論づける。最後に、今後の展望として、どのようなデータを取得すべきかなどを議論している。

## 第 2 章

# Lobula Plate Tangential Cell 膜電位 応答データに基づくモデル選択

### 2.1 導入

L1 経路と L2 経路の情報表現を Eichner らは 2D モデルで, Clark らは 6D モデルで説明した. 彼らはモデルのパラメータとデータへの適合度をそれぞれの実験で検証した [52]. Eichner らは 2D モデルを VS 細胞の膜電位応答データにモデルパラメータを手動で合わせて検証した [52]. データ取得のために使われた刺激は ON・OFF 刺激の組み合わせによる 4 種類の仮現運動の動き視覚刺激である (図 1.2 B). 他方 Clark らは 6D モデルの妥当性を L1・L2 経路のカルシウムイメージングデータにより検証した [56]. モデルパラメータはハエの白色ノイズに対する行動応答から推定した [56].

この他にも視覚情報経路の情報表現のモデルを用いた研究がある. Joesch らは L1 経路または L2 経路を遺伝子操作によりブロックしたハエの VS 細胞の膜電位応答データを使用し, 2D モデルと 6D モデルを比較した [60]. 彼らが実験に使用した視覚刺激は Eichner らと同じ 4 種類の刺激である. 彼らはモデル応答と膜電位応答との定性的一致から, 2D

モデルの応答がより正確にデータを再現しているとした。Leonhardt らは相関型動き検知モデルの妥当性を検証するためにモデルのパラメータ探索をした [61]。モデルを自然画像のデータセットに対する動き検知性能を最大化するように調整し、2D モデルは定性的に LPTC 膜電位応答と一致すると主張した [61]。

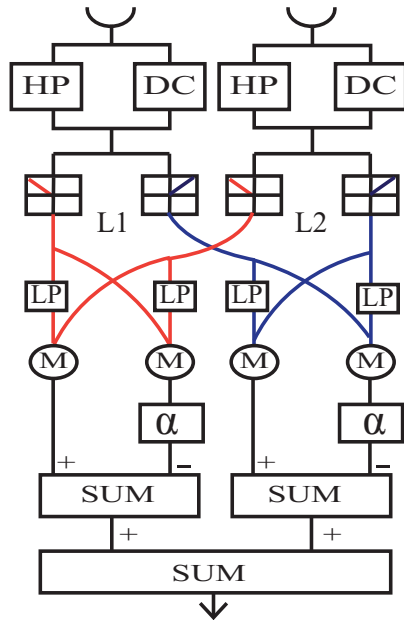
しかし、これら先行研究には問題点がある。第一に、統計的手法を用いて定量的に 2D モデルと 6D モデルを比較した例がないことである。第二に、Eichner らと Joesch らがデータ取得時に使用した刺激が ON・OFF の組み合わせと比較的少ないことである。最後に、Clark らの推定したパラメータは行動応答に基づくものであり、膜電位応答に基づいた先行研究とのズレが大きいことである [60]。

本章と先行研究との違いを述べる。第一に、パラメータ探索と交差検証によりモデルの汎化能力を導出し、どの仮説が動き視覚経路の情報表現をよりよく再現できているのかを定量的に検証する。第二に、本章で使用するデータ取得時に使用された視覚刺激は連続的に変化し、かつ、ノイズを付加しており既存研究より多様である。最後に、使用するデータは LPTC の膜電位応答データであるため、行動応答データのみを使用した場合より妥当な結果を得られる。

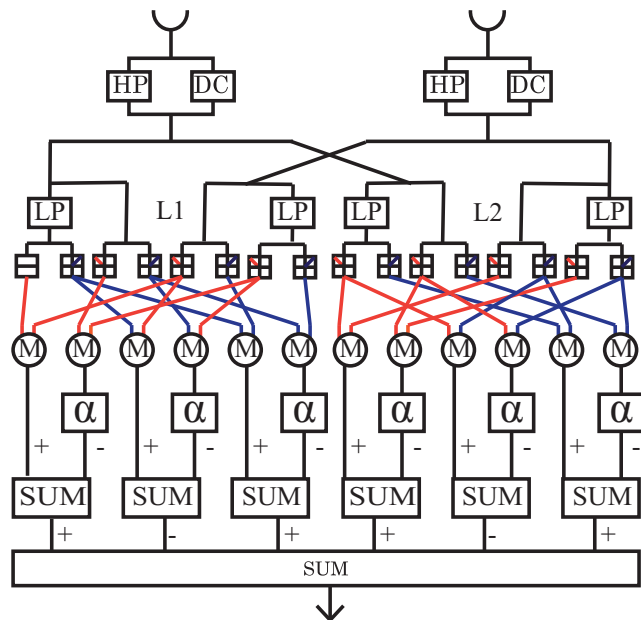
## 2.2 モデルの詳細

モデルの光受容器の直下にはハイパスフィルター (HP) と元信号の強度の 10% を通過させる直接結合 (direct connection: DC) が並列に配置されている (図 2.1)。この並列回路はバンドストップフィルターとして作用する。

A 2D model



B 6D model



C 4D model

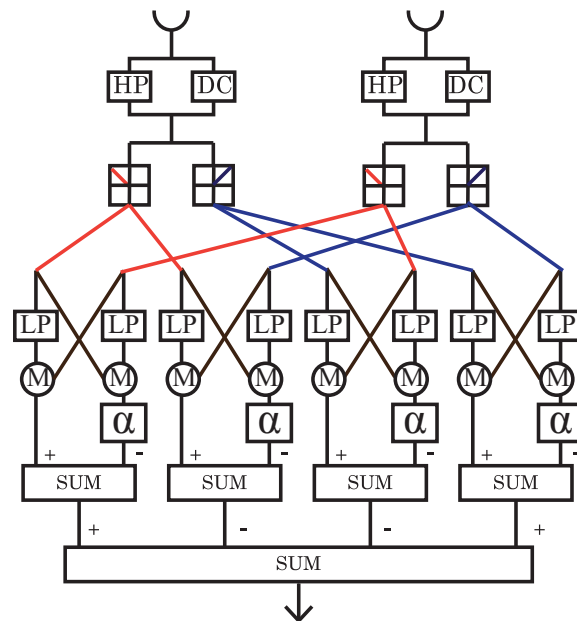


図 2.1 第 2 章で使用する動き検知モデル. A, 2D モデル. B, 6D モデル. C, 4D モデル, Dale の原理を考慮して提案された HR モデルと同等の能力を持つモデル. DC は直接結合 (Direct Connection) 要素, 入力刺激の強度の 10% を持つ信号を下流に伝える. HP はハイパスフィルタ, LP はローパスフィルタを表す.

ハイパスフィルターは既存研究で用いられている一次遅れ系を用いる [52,56]. ハイパスフィルターのインパルス応答  $f_h(t)$  とこれをラプラス変換した伝達関数  $H(s)$  を示す.

$$f_h(t) = -\frac{1}{\tau_h} \exp\left(-\frac{1}{\tau_h}t\right) + \delta(t) \quad (2.1)$$

$$H(s) = \frac{\tau_h s}{1 + \tau_h s} \quad (2.2)$$

ここで,  $\tau_h$  はハイパスフィルターの時定数である.  $\delta(t)$  は Dirac のデルタ関数である. 次に, モデル中で使用されるローパスフィルターのインパルス応答  $f_l(t)$  と伝達関数  $L(s)$  を以下に示す.

$$f_l(t) = \frac{1}{\tau_l} \exp\left(-\frac{1}{\tau_l}t\right) \quad (2.3)$$

$$L(s) = \frac{1}{1 + \tau_l s} \quad (2.4)$$

$\tau_l$  はハイパスフィルターの時定数である. ハイパス・ローパスフィルターの伝達関数は全モデルで共通とする. また, 簡単化のため, モデル中の全ハイパスフィルターは同一の  $\tau_h$  をもち, モデル中の全ローパスフィルターは同一の  $\tau_l$  を持つとする [52,56]. これら二つのフィルターを計算機上に実装する際に  $z$  変換を用いて高速化した [62]. 相対的な抑制性シナプス荷重  $\alpha$  は  $0 < \alpha \leq 1$  を満たす (図 2.1) [19,52].

本研究で使用する 2D モデルを図 2.1 A に示す. Eichner らの 2D モデルでは OFF-OFF 経路に出力する半波整流器のしきい値がゼロではなく, 小さな正の値を持つ [52]. しかし, 本研究は 4D モデル, 6D モデルと条件をそろえて性能を比較するため, このしきい値をゼロに設定し直した.

本研究で使用する 6D モデルを図 2.1 B に示す. 他モデルと条件をそろえて比較するため, DC を加えた.

本研究で使用する 4D モデルを図 2.1 C に示す。他モデルと条件をそろえて比較するため、ハイパスフィルターと DC を加えた。

Suzuki らの先行研究はハエの複眼の形状を反映させた空間フィルターをモデルに導入している [63, 64]。しかし、本章ではこの空間フィルターは用いなかった。なぜなら、このフィルターの影響は大きくないからである（著者と Suzuki との議論より）。加えて、空間フィルターにもまたパラメータが存在するため、これを導入すると考慮すべきパラメータが増え、過学習の可能性を増大させてしまう。そのため、必ずしも必要でない空間フィルターを排除することにより、パラメータ数を削減した。

## 2.3 Lobula Plate Tangential Cell 膜電位応答データ

本章では Suzuki が報告する LPTC 膜電位応答のデータをモデル選択に使用した [63]。このデータはショウジョウバエの右脳の LPTC 膜電位応答を whole-cell patch clamp 法により測定したものである。サンプリング周波数は 1 kHz である。実験に使用した個体数は 7 個体である。測定した LPTC は Horizontal System (HS) 細胞である。この一連の実験は個体ごと・刺激条件ごとに 8 回以上、合計 888 回膜電位を測定した（表 2.1）。

Suzuki らが使用した刺激は LED ランプが点滅することにより作られる仮現運動の動き刺激であり、HS 細胞の選好方向（preference direction, PD）と非選好方向（non-preferred direction, ND）に移動する。ノイズ強度、移動方向の違いを合わせて 12 種類の動き刺激が用いられた（図 2.2）。さらに Suzuki らは刺激にノイズを付加することにより、動き刺激の曖昧さを変化させた。具体的には、動き刺激を提示する LED アリーナの全ピクセ

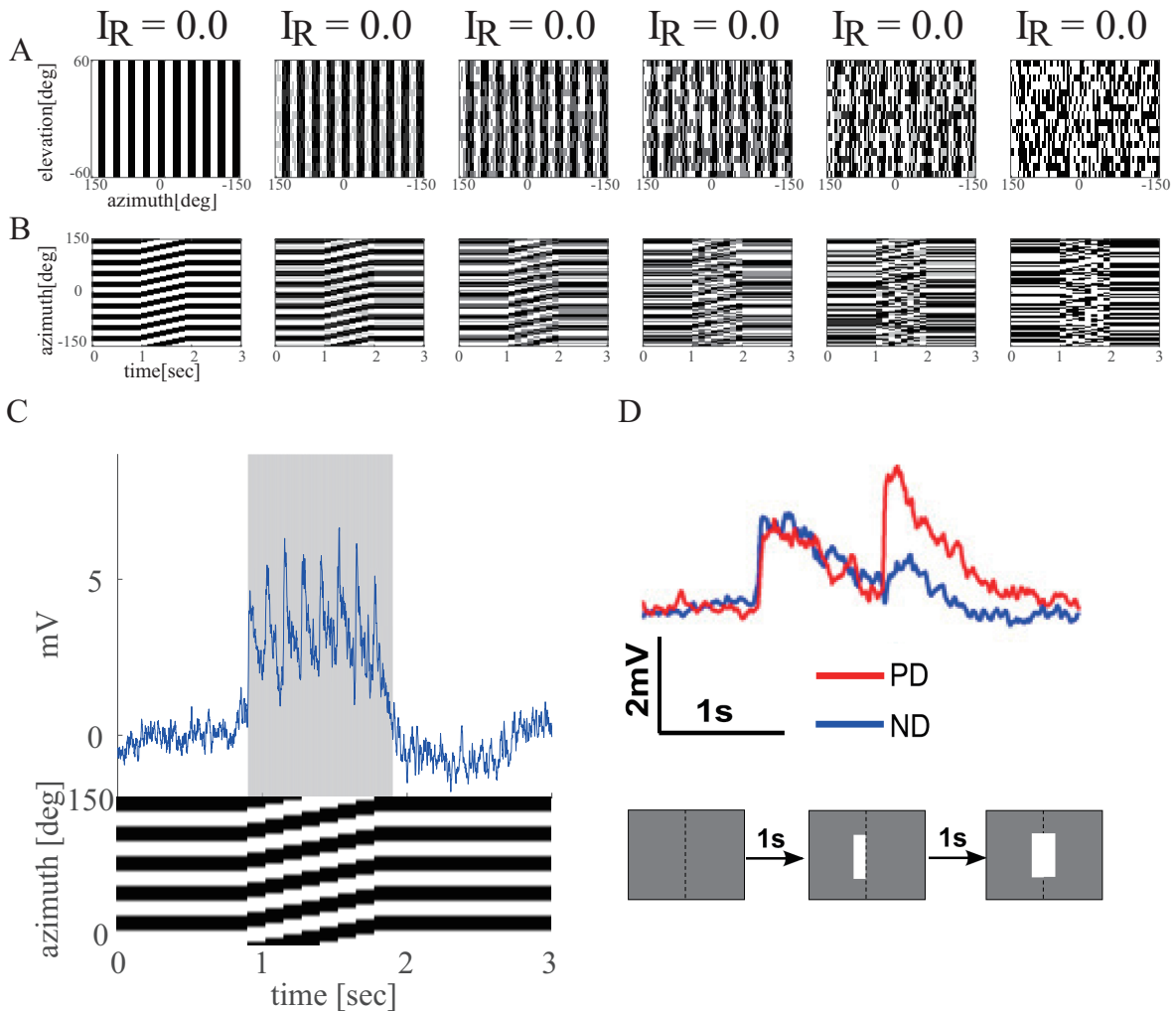


図 2.2 本章で使用するデータの取得時に使用された視覚刺激 [63]. A, 動き刺激の空間プロット (垂直方向 [deg] vs 水平方向 [deg]). B, 動き刺激の時空間プロット (水平方向 [deg] vs 時間 [sec]). 動き刺激を提示する LED アリーナは左右  $300^\circ$ , 上下  $\pm 60^\circ$  に  $80 \times 16$  ピクセルの刺激を表現できる. また刺激を時計回り・反時計回り (i.e. PD または ND) に 8Hz のフレームレートで移動させることができる. 刺激が回転する速さは  $30^\circ/\text{sec}$  であり, 刺激の持続時間は 1 秒である. 刺激に重畳したノイズの強度 ( $I_R$ ) をパネル上部に示した. なお, これらは同一 SNR を持つ刺激の代表例である. C, 動き刺激への LPTC 膜電位応答例. 下パネルはハエに提示した動き刺激 ( $I_R = 0.0$ ), 上パネルはその刺激に対する LPTC 膜電位応答の例 (cf. 図 2.4). この膜電位はある一個体について試行平均を取ったものである. 刺激が移動している期間をグレーで表示した. D, 既存研究における視覚刺激と LPTC 膜電位応答の例. *Drosophila* の LPTCs である V1-4 細胞の膜電位応答の記録であり, 使用された刺激は ON・ON 刺激である. (see Fig. 2 in Eichner et al. (2011) [52]).

ルの内 40% をランダムに選びノイズを挿入する。このとき挿入するノイズの強度を  $I_R$  (intensity of the random dot) とし、選択されたあるピクセルが元の刺激の明るい縞に割り当てられていた時は、その明度から  $I_R$  を引く。これに対して、選択されたピクセルが暗いバーに割り当てられていた場合はその明度に  $I_R$  を足す。 $I_R$  の具体値として、明るいバーの明度が 1.0 としたときに、 $I_R$ : 0.0, 0.2, 0.4, 0.6, 0.8, 1.0 の 6 種類を用いた。図 2.2 の各パネルの上部に使用した視覚刺激に対応する  $I_R$  を示す。数値シミュレーションのために、図 2.2 と同じ条件で入力信号 (1 フレームごとに  $80 \times 16$  ピクセル) を構成した。

本章では膜電位データのトライアル平均をとり、84 種類の膜電位のサンプル (12 刺激条件  $\times$  7 個体) をモデル応答との比較対象として使用する。

以上に加えて、図 2.2 C に示す膜電位応答データは尖ったトゲ状の応答が連続して発生している。このトゲはスパイクではなく膜電位応答である。このトゲ一つが刺激の連続する縞一つに対応している。図 2.2 D に縞一つ分の刺激と、それへの膜電位応答の例を示す。つまり、視覚刺激の時間的な構造が膜電位応答に反映されている。

## 2.4 モデル選択手法

数値シミュレーションの際に、本章では各モデルを  $80 \times 16$  の 2 次元グリッド上に配置した。グリッド上のモデルの出力を合計したものを最終的な出力として採用する。モデルの出力は無次元の任意単位であるため、膜電位応答データとスケールを合わせなければ両者を比較できない。そのため、本章では  $I_R = 0$  の PD 刺激提示中の膜電位応答データの時間平均とモデル出力の時間平均が一致するように、モデル出力のスケールを調整した。

表 2.1 本章で使用したデータを取得した際の電気生理実験の試行回数. このデータはである Suzuki らが報告したものである [63]. 表の値が試行回数であり, 表の横はハエの個体番号に, 縦はノイズの強度  $I_R$  に対応する. 試行回数を合計すると 444 になるが, Suzuki らは一回の試行で PD と ND に対する LPTC 膜電位応答を両方計測しているため, データ数は試行回数の二倍となる.

	no.1	no.2	no.3	no.4	no.5	no.6	no.7
$I_R = 0.0$	4	8	4	18	10	12	8
$I_R = 0.2$	4	8	4	14	10	10	8
$I_R = 0.4$	6	8	4	18	14	14	10
$I_R = 0.6$	10	8	7	16	14	14	10
$I_R = 0.8$	12	18	7	26	24	10	12
$I_R = 1.0$	12	6	8	10	10	8	6

4D モデル, 6D モデル, 2D モデルのパラメータをグリッドサーチで探索する. 探索するパラメータは 3 種類のモデルで共通でローパスフィルター (LP) 時定数  $\tau_l$ , ハイパスフィルター (HP) 時定数  $\tau_h$ , 抑制性シナプス荷重  $\alpha$  である. 探索する範囲は,  $\tau_h$  は 30[msec] から 600[msec] まで,  $\tau_l$  は 20[msec] から 1,000[msec] まで,  $\alpha$  は 0.0 から 1.0 までである. 各パラメータでのシミュレーション結果と膜電位応答データとの平均 2 乗誤差 (Mean Square Error, MSE) を計算し, 各モデルのデータ適合度の尺度とする.

モデルの汎化能力を求めるために 1 個抜き交差検証法 (Leave-One-Out Cross-Validation, LOOCV) を用いる. つまり, 84 サンプルの中から 1 サンプルを取り出しテスト事例とし, 残りを訓練事例とする. この訓練事例に対して MSE が最小となる各モデルのパラメータをグリッドサーチで探索する. モデルの出力とテスト事例との MSE がモデルの未知の事例への予測平均 2 乗誤差となるため, これを汎化誤差 (Generalization Error, GE) とし, モデルの汎化能力の尺度とする.

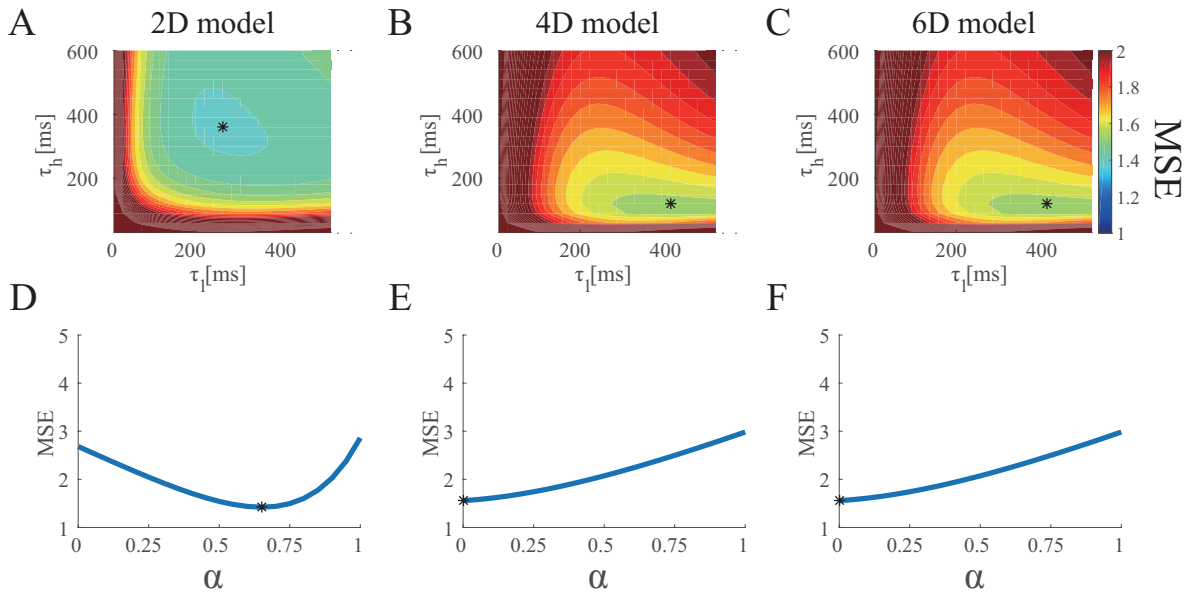


図 2.3 モデル応答とデータとの誤差のパラメータ依存性. A, D: 2D モデルのパラメータ探索結果. B, E: 4D モデルのパラメータ探索結果. C, F: 6D モデルのパラメータ探索結果. A, B, C は横軸がハイパスフィルターの時定数, 縦軸がローパスフィルターの時定数. D, E, F は横軸が  $\alpha$ , 縦軸は MSE. MSE が最小であったパラメータをアスタリスク (\*) で示した.

## 2.5 モデル応答とデータとの誤差

図 2.3 は 3 モデルの LPTC 膜電位応答データに対する MSE のパラメータ依存性を示す. 比較する 3 モデルは三つのパラメータを共通で持つ. 具体的には LP と HP の時定数  $\tau_h$ ,  $\tau_l$  と抑制性シナプス荷重  $\alpha$  である. 4D モデルと 6D モデルの MSE のパラメータ依存性は似通っている (図 2.3 B, C, E, F). 2D モデルの MSE のパラメータ依存性は他の二つと大きく異なり, かつ全体的に MSE が低い傾向にある (図 2.3 A, D). モデルの MSE はアスタリスク (\*) で示される点で最小値を取った (図 2.3). 最小値は, 2D モデルでは  $\tau_h = 360[\text{msec}]$ ,  $\tau_l = 260[\text{msec}]$ ,  $\alpha = 0.70$  であり, 4D モデルでは  $\tau_h = 120[\text{msec}]$ ,

$\tau_l = 400[\text{msec}]$ ,  $\alpha=0$  であり, そして 6D モデルでは  $\tau_h = 120[\text{msec}]$ ,  $\tau_l = 400[\text{msec}]$ ,  $\alpha=0$  であった. 特に, 4D モデルと 6D モデルのシナプス荷重の推定値がゼロであった (図 2.3E, F). これについては 2.7 節で考察する.

図 2.4 は 3 モデルの最適パラメータでの数値シミュレーション結果である. その上に HS 細胞の膜電位応答を重ねて表示した. 図 2.4 を見ると, 2D モデルと比べて, 4D モデルと 6D モデルの ND 刺激に対する応答は HS 細胞の膜電位とあまり一致しない. この傾向は他の個体から取得されたデータでも同様であった.

## 2.6 各モデルの汎化能力

モデルの汎化能力を比較するために交差検証を行った. この結果を図 2.5 に示す. 本章ではモデルの可能な組み合わせについて, ノンパラメトリック検定である Wilcoxon 符号付き順位検定を用いて GE 間の大小関係を検定した [65]. 1 個抜き交差検証においてはどのデータをテスト事例にするかによって推定されるパラメータが異なる. テスト事例によってパラメータの推定値がどの程度変化するのかを確かめるために 84 個のテスト事例における推定パラメータの変動係数 (標準偏差/平均) を求めた.

結果として, 2D モデルの GE が他のモデルのものよりも有意に小さかった. 3 モデルの各パラメータの中で変動係数が最大となったのは 4D モデルの HP 時定数であり, その値は 8.4% だった.

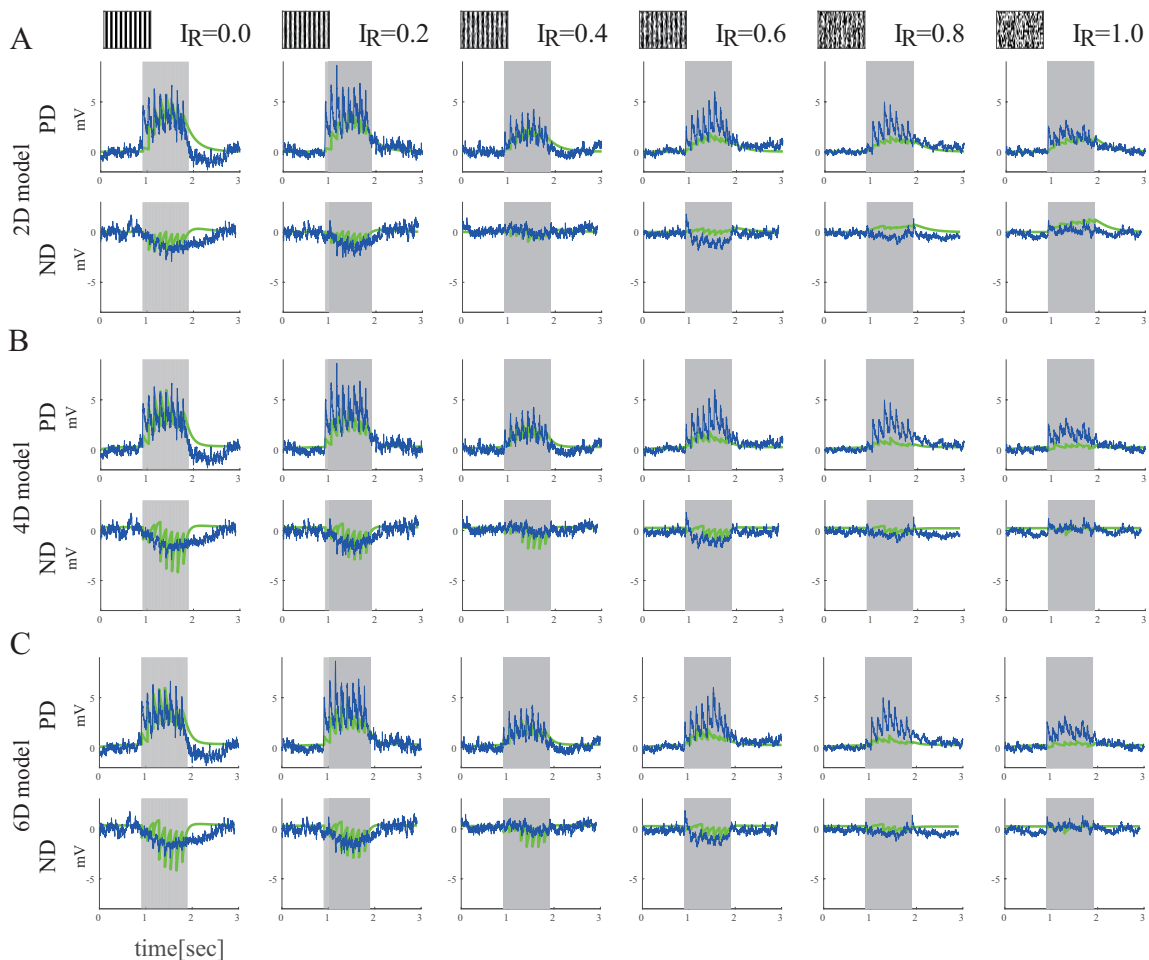


図 2.4 データから推定されたパラメータを用いた時のモデル応答. A: 2D モデルの応答 (緑線). B: 4D モデルの応答 (緑線). C: 6D モデルの応答 (緑線). 比較対象として, 同条件の刺激を提示した際の, ある個体の LPTC 膜電位応答を平均したものを示した (青線). 刺激提示期間はグレーで表示した.

## 2.7 モデルの妥当性

本章ではモデル選択のために 4D モデル, 6D モデル, 2D モデルを LPTC 膜電位応答データに照合して定量的に比較した. そして交差検証の結果, 2D モデルの汎化能力は他のモデルより有意に高いと言う結果を得た.

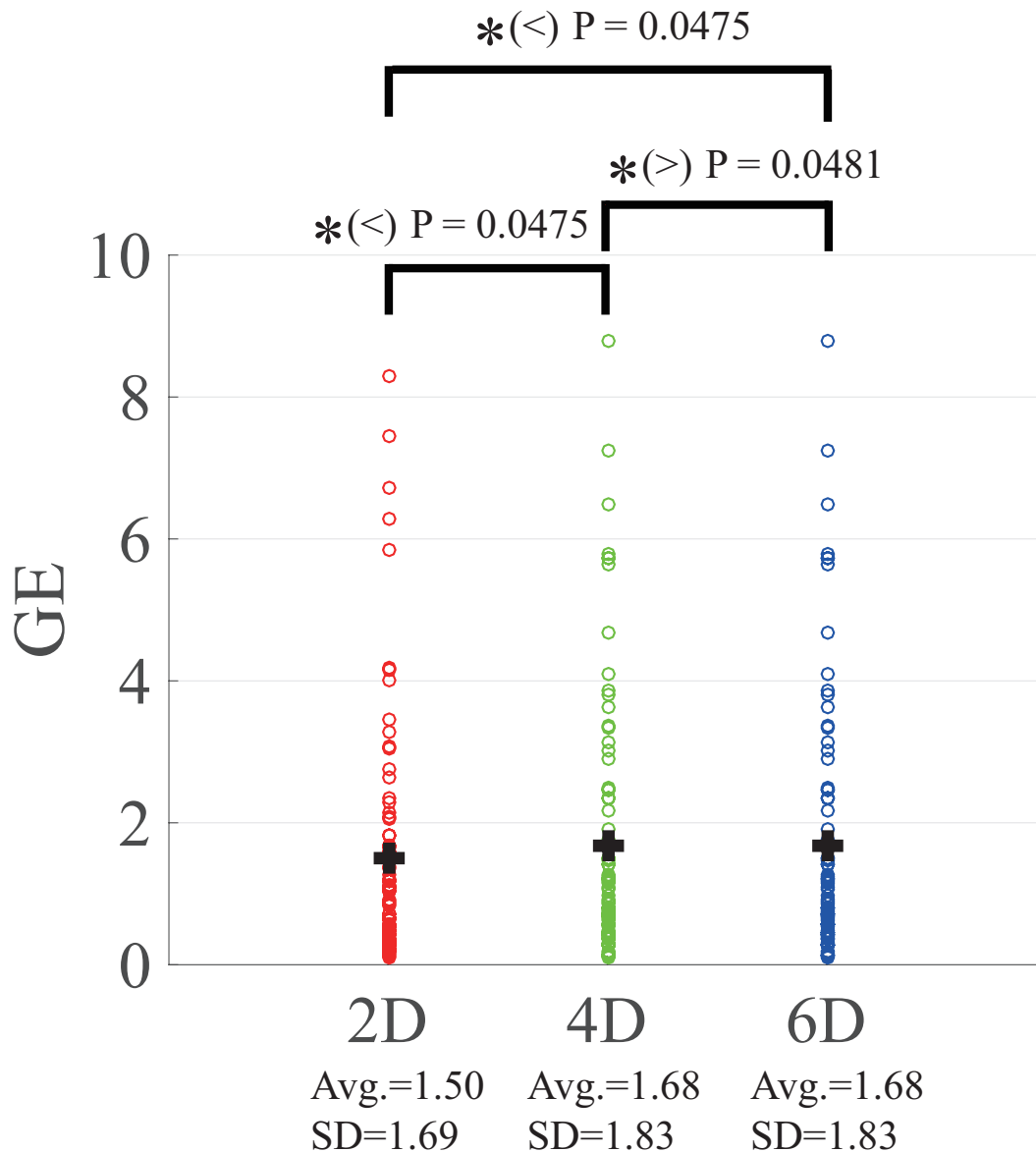


図 2.5 LPTC 膜電位応答データに対する汎化能力. MSE で定められる汎化誤差 (Generalization Error, GE) の散布図を示す. 本章では交差検証によって, 7 個体から得たすべてのデータ (84 サンプル) を検証した. Avg. は平均値を, SD は標準偏差を示す. また, GE の大小関係について Wilcoxon 符号付き順位検定を行った. 有意差がある場合, アスタリスク (\*) で表示した. 比較演算子 (<, >) はどちらの GE が有意に小さいかを示している

図 2.3 E, F に示したように, 4D モデルと 6D モデルのシナプス荷重  $\alpha$  の推定値はゼロであった。しかし, 相関型動き検知モデルは  $\alpha$  がゼロの場合, ND へ動く単体刺激への負の応答 (過分極応答) ができない。図 2.6 A に  $\alpha=0$  の 6D モデルが ND 単体刺激に対して過分極応答不能である例を挙げる。しかし,  $\alpha$  がゼロである場合でも 4D モデル・6D モデルは連続する ND 刺激へ過分極応答できる。本章では数値シミュレーションにより,  $\alpha$  がゼロである場合の 4D モデル・6D モデルの ND 刺激への応答 (図 2.4 B 下段, C 下段) は主に ON-OFF・OFF-ON の SRD ユニットにより発生することを確認する。これについて, 図 2.6 B で ON-OFF と OFF-ON の SRD ユニットが ND 縞刺激に応答する過程を模式的に説明する。もし  $\tau_I$  が縞刺激の期間に一致するなら, ON-OFF・OFF-ON の SRD ユニットはこのような周期的 ND 刺激に対して応答できる。なぜなら, 二つの連続するバーが OFF と ON の信号を連続的に ON-OFF・OFF-ON の SRD ユニットへ与えて, これら OFF 信号と ON 信号の相関が発生するからである。したがって, 4D・6D モデルの最適パラメータは LPTC 膜電位応答データをもとに推定されたにもかかわらず, そのパラメータでのモデル応答は LPTC の性質に反する。

この考察を元にモデル選択を行う。交差検証の結果, 並びに LPTC データに最適化したときの 4D モデル・6D モデルの応答が LPTC の性質に反することに依拠して, 本章では 2D モデルを選択する。

先行研究では 2D モデルと 6D モデルを定性的に比較しているが, 本章ではこれら二つと 4D モデルの中から統計的に最適なモデルを先行研究とは異なる条件で取得された実験データに基づいて選択した。結果として, 上記の先行研究と異なる観点から, Joesch らと

Leonhardt らの先行研究の結論を支持する.

## 2.8 Direct Connection 要素が膜電位応答データへの適合度を与える影響

Eichner ら L1 経路と L2 経路は刺激の明度変化の情報だけでなく絶対明度の情報もまた運んでいるという仮説を立て、相関型動き検知モデルに DC 要素を付け加えた [52]. DC 要素は膜電位応答データへの適合度にどのような影響を与えているだろうか. 4D モデル, 2D モデル, 6D モデルのシミュレーション結果は刺激提示直後の応答において電気生理データと異なる (図 2.4、刺激提示直後の応答). このときの各モデルのシミュレーション結果は電気生理データに比べて顕著に小さい. シミュレーションはグリッドサーチにより推定された最適なパラメータを使用して行われたにもかかわらず, 各モデルによるシミュレーション結果は動き刺激を入力した直後のデータを再現できていない. そのため, この現象は相関型モデルに共通した欠陥である. このことは 2D モデルを提案した Eichner ら, 6D モデルを提案した Clark らの報告していない現象である [52,56,60]. ただし, 本研究で使用した各モデルには DC 要素がある (図 2.1). DC 要素を削除すると刺激提示直後の小さな応答すらも消える (図 A.1). これは DC 要素が刺激提示直後の応答の大きさを決めるのに重要であることを示している. したがって, これは Eichner らが提唱した L1 経路と L2 経路は刺激の明度変化の情報だけでなく絶対明度の情報もまた運んでいるという仮説を支持する結果である [52].

## 2.9 先行研究との比較

2.1 節に記述した通り、2D モデルと 6D モデルを提案した二つの研究グループは各々のモデルのパラメータを各々の実験結果に基づいて推定した。そのため、たとえば LP 時定数の推定値が 2 グループの間で互いに異なっている。Eichner らは 2D モデルの LP 時定数を 50[msec] だと VS 細胞の膜電位応答から推定した [52]。Clark らは LP 時定数を 10,000[msec] だと行動応答データに基づいて推定した [56]。Behnia らは medulla の Mi1, Tm1, Tm2, Tm3 細胞が SRD ユニット中の LP の機能を果たすと報告した [49]。これら細胞によって媒介される時定数は 13 ~ 18[msec] だと報告した。Leonhardt らは 2D モデルを自然画像のデータセットに対する動き検知性能を最大化するように調整し、そのモデル応答と LPTC 膜電位応答データを比較しパラメータを推定した [61]。その結果、自然画像データセットに最適な時定数の LP 時定数が 20 ~ 120[msec] であると推定した。

他方、本章では 2D モデルの LP 時定数を 260[msec] であり、6D モデルおよび 4D モデルの時定数は 400[msec] であると推定した (図 2.3)。つまり、本章での 2D モデルの LP 時定数の推定値は Eichner らと Leonhardt らの推定値よりも大きく、また本章での 6D モデルの LP 時定数の推定値は Clark らのものよりも小さい。この違いの理由は本章で膜電位応答を計測する際に用いた視覚刺激が上記の先行研究のものと異なっているからである。特に、本章では膜電位応答データを使っているのに対して Clark らは行動応答データを使用しているため、推定パラメータの差が大きい。

上記のように推定パラメータにばらつきがある。ただし、本章ではモデルパラメータを

先行研究よりも多様な刺激条件で取得されたデータを使用して推定し、パラメータ推定における過学習（over-fitting）の可能性を先行研究よりも削減した。

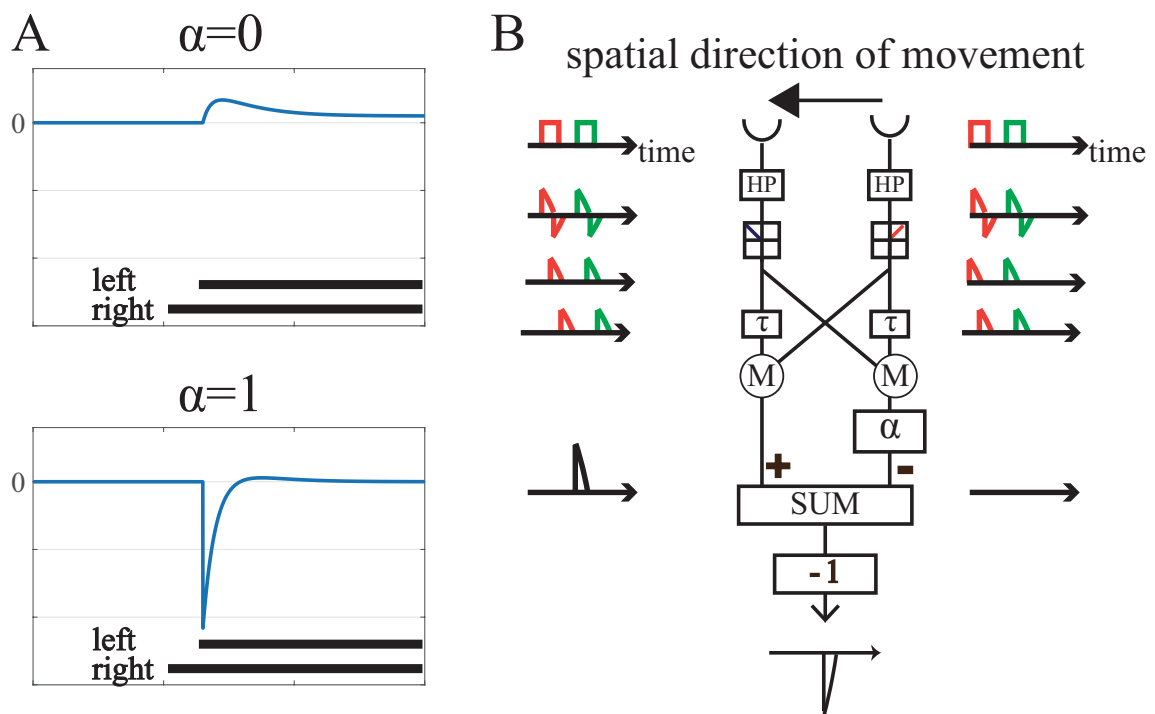


図 2.6 A:  $\alpha=0$  の場合で ND 方向に移動する単体刺激に対する 6D モデルの応答 (上パネル),  $\alpha=1$  の場合の 6D モデルの応答 (下パネル). B:  $\alpha=0$  であっても OFF-ON 経路が ND 方向に動く連続 (縞) 刺激に応答する. 二つの連続した縞が OFF 刺激と ON 刺激を OFF-ON 経路に与えるので, 刺激の相関が発生し OFF-ON 経路が応答する. ON-OFF 経路も同様の仕組みで応答する.

## 第 3 章

# 白色正規ノイズに対するモデル応答の性能解析

### 3.1 導入

相関型動き検知モデルのもつ動きの符号化性能 (coding ability), つまり, 入力刺激が選好方向に動いているのか非選好方向に動いているのかを弁別する性能をモデル構造から導出して評価することが行われている. すでに HR モデルの正弦波刺激や白色ノイズに対する応答が数学的に解析されている [15, 19, 28, 66–72]. しかし, 2D モデルのように半波整流器を含んだモデルの応答の数学的解析は報告されておらず, 数値シミュレーションによる性能評価のみ行われている [61]. 加えて, これらの先行研究は性能の尺度として主に振幅応答を使用している. 動き検知モデルの動き符号器 (motion encoder) としての頑強性を考慮した性能評価するためにはモデルの応答のゆらぎを取り扱う必要がある. しかし, 相関型動き検知器の応答のゆらぎを解析する場合, 高次モーメントを取り扱う必要がある. 特に 2D モデルの応答解析は正規分布に従わない確率変数の高次モーメントを取り扱う必要があるため困難である.

本章では白色正規ノイズに対する応答の平均と分散を数学的に導出し [73,74], モデルの動き符号器としての性能を評価する. 特に, 2D モデルの定常応答の平均と分散を導出する際には半波整流された白色正規ノイズの高次キュムラントを用いる. これにより今まで困難であった 2D モデルの応答解析を可能にした. 導出した解析解の正確さは数値シミュレーションで検証する. モデル性能の尺度として, ゆらぎに対する信号の割合 (signal-to-fluctuation-noise ratio, SFNR) を採用する [75]. そして, SFNR に基づきどのような情報表現であれば動き検知性能が高いのかを検証する.

### 3.2 モデルの再定義

本章では HR モデルと 2D モデルを比較する. 6D モデルと 4D モデルは簡略化すれば HR モデルと同じ入出力関係を持つように作られているため, HR モデルと 2D モデルを対象とすることで相関型動き検知器の大半を取り扱うことができる.

まず, モデル性能を導出するため HR モデルの仕組みを数式で表す (図 3.1 A).  $I$  を入力信号とする.  $I$  をフィルター  $f(t)$  と畳み込む. これにより入力信号を時間的に遅延させる.

$$x_L(t) = \int_0^{\infty} dt' f(t') I(t-t') \quad (3.1)$$

$$x_R(t) = \int_0^{\infty} dt' f(t') I(t+\Delta t-t') \quad (3.2)$$

$\Delta t$  は左右の光受容器への入力される信号の時間差を表す定数とする. ここでは  $f(t)$  の形状を問わない. ただし, 数学的な取り扱いを容易にするため,  $t \leq 0$  のとき,  $f(t) = 0$

とする。次に、一つとなりの受容器から送られた信号と乗算される。

$$y_L(t) = x_L(t) I(t + \Delta t) \quad (3.3)$$

$$y_R(t) = x_R(t) I(t) \quad (3.4)$$

最後に  $w_1$  と  $w_2$  の重みをかけて足し合わせた  $\mathcal{R}_{HR}$  を HR モデルの出力とする。

$$\mathcal{R}_{HR} = w_1 y_L + w_2 y_R \quad (3.5)$$

ここでは  $w_1$  と  $w_2$  を任意の実数とするが、これら重みが互いに異なる符号を持つことに注意すること。

モデル性能を導出するため 2D モデルの仕組みを数式で表す (図 3.1 B)。解析の都合上、DC とハイパスフィルターがない簡略化された 2D モデルを使用する。2D モデルは SRD ユニットの二つを持つ。最初の段階で入力信号  $I(t)$  が半波整流器を通り  $I_+(t)$  と  $I_-(t)$  に分割される (Fig. 3.1B)。左の SRD ユニットの  $I_+(t)$  と  $I_+(t + \Delta t)$  を処理する。右の SRD ユニットの  $I_-(t)$  と  $I_-(t + \Delta t)$  を処理する。 $x_{+L}$  と  $x_{+R}$  は左の SRD ユニットの左側と右側の信号である (Fig. 3.1 B)。これらはローパスフィルター  $f(t)$  との畳み込みによって遅延される。

$$x_{+L}(t) = \int_0^\infty dt' f(t') I_+(t - t') \quad (3.6)$$

$$x_{+R}(t) = \int_0^\infty dt' f(t') I_-(t + \Delta t - t') \quad (3.7)$$

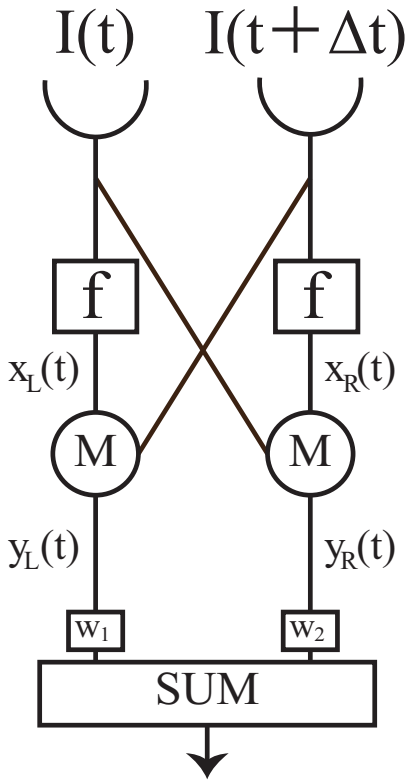
次に、一つとなりの受容器から送られた信号と乗算される。

$$y_{+L}(t) = x_{+L}(t) I_+(t + \Delta t) \quad (3.8)$$

$$y_{+R}(t) = x_{+R}(t) I_-(t) \quad (3.9)$$

次に、 $w_1$  と  $w_2$  の重みをかけて足し合わせて片方の SRD ユニットの出力とする。右の SRD ユニットも同様に定義し、左右の SRD ユニットの合計した  $\mathcal{R}_{2D}$  を 2D モデルの出力

### A: HR model



### B: 2D model

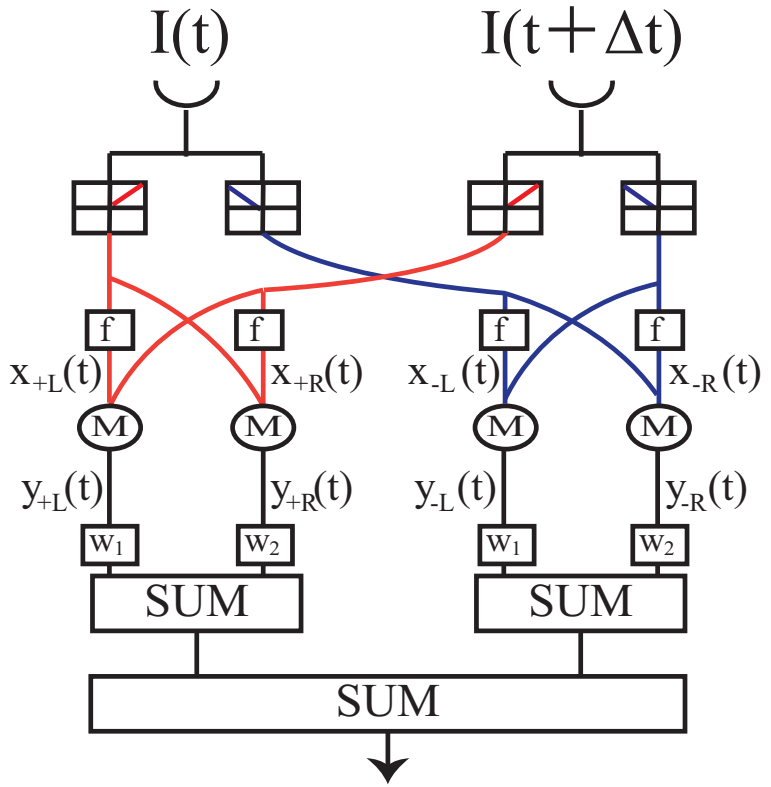


図 3.1 3章で使用する動き検知モデル. A, HR モデル. B, 簡略化した 2D モデル.  $f$  はフィルター,  $M$  は乗算,  $SUM$  は加算,  $w_1$  と  $w_2$  は信号加算時の重みを意味する.  $I(t)$  は入力信号を意味し, 片方の光受容器への入力信号は他方に対して  $\Delta t$  だけ遅れて入力される.

とする.

$$\mathcal{R}_{2D} = w_1 y_{+L} + w_2 y_{+R} + w_1 y_{-L} + w_2 y_{-R} \quad (3.10)$$

## 3.3 キュムラント展開

モデルの定常応答の解析解を導出するためにキュムラント展開を導入する.

HR モデルと 2D モデルの定常応答の平均値・分散を解析的に求めるには多変数モーメ

ントを評価する必要がある．そのために，多変数モーメントを多変数キュムラントの積和に変換する．独立した2変数にまたがる多変数キュムラントは必ずゼロになるため，キュムラントの積和の形に分解するとあつかい易い [76].

まず，HRモデルと2Dモデルの定常応答の平均値を解析的に求める際には2次多変数モーメントを評価する必要がある．2次多変数モーメントはキュムラントと以下の関係にある [76,77].

$$\langle XY \rangle = \langle XY \rangle_c + \langle X \rangle_c \langle Y \rangle_c \quad (3.11)$$

ここで， $\langle X \rangle$  は  $X$  のモーメントを求める演算， $\langle X \rangle_c$  は  $X$  のキュムラントを求める演算とする． $X, Y$  は任意の確率変数とする．次に，両モデルの定常応答の分散を求める際には4次多変数モーメントを評価する必要がある．4次多変数モーメントは4次以下の多変数キュムラントの積和で表すことができる [76,77].

$$\begin{aligned} \langle X_1 X_2 X_3 X_4 \rangle = & \langle X_1 X_2 X_3 X_4 \rangle_c + \sum_{P_1} \{ \langle X_i \rangle_c \langle X_j X_k X_l \rangle_c \} \\ & + \sum_{P_2} \{ \langle X_i X_j \rangle_c \langle X_k X_l \rangle_c \} + \sum_{P_3} \{ \langle X_i X_j \rangle_c \langle X_k \rangle_c \langle X_l \rangle_c \} \\ & + \langle X_1 \rangle_c \langle X_2 \rangle_c \langle X_3 \rangle_c \langle X_4 \rangle_c \quad (3.12) \end{aligned}$$

ここで， $X_n$  は任意の確率変数とする． $P_1, P_2, P_3$  は  $\Sigma$  の中のキュムラントの積が取りうるパターンである．具体的には， $P_1$  は4要素の中から1個取った組み合わせ， $P_2$  は3要素から1個取った組み合わせ， $P_3$  は4要素から2個取った組み合わせに対応する\*1.

---

\*1 これは以下の一般的な関係式に基づく [77].

$$\langle X_1 X_2 \cdots X_n \rangle = \sum_{P \in \mathcal{P}} \prod_{B \in P} \langle \prod_{i \in B} X_i \rangle_c \quad (3.13)$$

ここで， $X_n$  は任意の確率変数， $\mathcal{P} = \{P | P \text{ は } \{1, 2, 3, \dots, n\} \text{ の分割}\}$  とする．この式から Eq. (3.11) と Eq. (3.12) が導かれる．

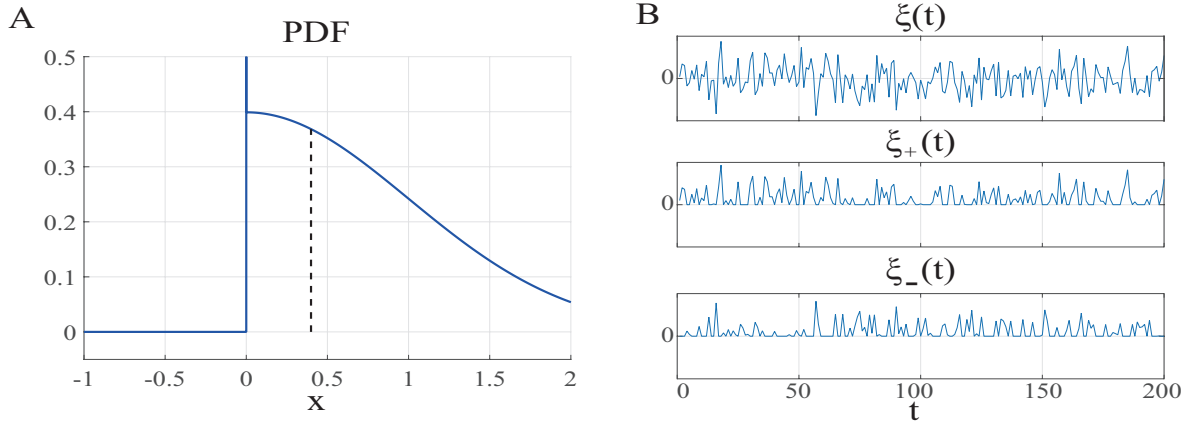


図 3.2 A: Rectified Gaussian distribution  $R^N(x|1^2)$  の確率密度関数 (Eq. (3.15)), 点線は期待値を示す. B: 白色正規ノイズ  $\xi(t)$  の実現値の例 (B 上), および半波整流された白色正規ノイズの実現値の例 ( $\xi_+(t)$  (B 中),  $\xi_-(t)$  (B 下)). これらは  $\xi(t)$  を分割することで得られる. また, これらは rectified Gaussian distribution の実現値である.

もしも  $X_n$  がすべて白色正規ノイズならば, 正規分布の性質より三次以上のキュムラントがゼロになるので, 以下のように簡略化できる.

$$\langle X_1 X_2 X_3 X_4 \rangle = \sum_{P_2} \{ \langle X_i X_j \rangle_c \langle X_k X_l \rangle_c \} \quad (3.14)$$

これは一般化すると Isserlis の定理<sup>\*2</sup>になる [78]. しかし, 確率変数が白色正規ノイズでない場合は Eq. (3.12) に現れる項をすべて評価する必要がある.

### 3.4 Rectified Gaussian Distribution

2D モデルに入力された白色正規ノイズ  $\xi(t)$  は半波整流器を通り  $\xi_+(t) = \max(\xi(t), 0)$  と  $\xi_-(t) = -\min(\xi(t), 0)$  に分けられる (図 3.2 B). これら確率変数はもはや正規分布に従わないため, 2D モデルの定常応答解析には別の確率密度分布を使用する必要がある. それは Rectified Gaussian distribution である [79–81]. 以降, 分散  $\sigma^2$  を持つ白色正規ノイズ

<sup>\*2</sup> Wick の定理としても知られる

を半波整流して得られる確率変数が従う Rectified Gaussian distribution を  $R^N(x|\sigma^2)$  と表記する [81].  $R^N(x|\sigma^2)$  の確率密度関数を次に示す.

$$R^N(x|\sigma^2) = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma^2}} \exp\left(-\frac{x^2}{2\sigma^2}\right)u(x) + \frac{1}{2}\delta(x) \quad (3.15)$$

$u(x)$  は単位ステップ関数であり,  $\delta(x)$  は Dirac の  $\delta$  関数である. 図 3.2 A に  $R^N(x|1^2)$  の確率密度分布を示す.  $\xi_+(t)$  と  $\xi_-(t)$  は以下の関係を満たす.

$$\xi_+(t)\xi_-(t) = 0 \quad (3.16)$$

Eq. (3.15) よりキュムラント母関数を計算することで  $\xi_+(t)$  と  $\xi_-(t)$  の具体的なキュムラントの値が得られる (付録 B). ただし, 同一の白色正規ノイズから生成されるため  $\xi_{\pm}(t_1)$  と  $\xi_{\pm}(t_2)$  が相関を持つのは  $t_1 = t_2$  の時のみである. 独立した 2 変数にまたがるキュムラントはゼロになるので, 相関を持つ場合のみ考えればよい.

$$\langle \xi_{\pm}(t) \rangle_c = \frac{1}{\sqrt{2\pi}}\sigma \quad (3.17)$$

$$\langle \xi_{\pm}^2(t) \rangle_c = \frac{\pi - 1}{2\pi}\sigma^2 \quad (3.18)$$

$$\langle \xi_+(t)\xi_-(t) \rangle_c = -\frac{1}{2\pi}\sigma^2 \quad (3.19)$$

$$\langle \xi_{\pm}^3(t) \rangle_c = \frac{\pi + 2}{2\pi\sqrt{2\pi}}\sigma^3 \quad (3.20)$$

$$\langle \xi_{\pm}^2(t)\xi_{\mp}(t) \rangle_c = \frac{-\pi + 2}{2\pi\sqrt{2\pi}}\sigma^3 \quad (3.21)$$

$$\langle \xi_{\pm}^4(t) \rangle_c = \frac{1}{4\pi^2}(3\pi^2 - 4\pi - 6)\sigma^4 \quad (3.22)$$

$$\langle \xi_{\pm}^3(t)\xi_{\mp}(t) \rangle_c = \frac{2}{4\pi^2}(\pi - 3)\sigma^4 \quad (3.23)$$

$$\langle \xi_+^2(t)\xi_-^2(t) \rangle_c = \frac{1}{4\pi^2}(-\pi^2 + 4\pi - 6)\sigma^4 \quad (3.24)$$

キュムラントの定義より  $\langle \xi_{\pm}(t) \rangle_c$  は平均値であり,  $\langle \xi_{\pm}^2(t) \rangle_c$  は分散であり,  $\langle \xi_+(t)\xi_-(t) \rangle_c$  は共分散である.

### 3.5 定常応答のシミュレーション

解析解が両モデルの定常応答の平均・分散を正しく表現できているかを検証したい。そこで、シミュレーションによる数値解と比較することで解析解の正確性を検証する。以下にシミュレーションの条件を述べる。

まず、入力信号は  $10^6$ [msec] 継続する標準偏差  $\sigma = 1$  の白色正規ノイズである。なお、左右の光受容器への入力時間差  $\Delta t = 1$ [msec] とする。

次に、HR モデル・2D モデルともに、 $w_1$  と  $w_2$  を新たなパラメータ  $\alpha$  を用いて再定義する [19,52].

$$w_2 = -\alpha w_1 \quad (3.25)$$

ただし、 $w_1 = 1$  に固定し、 $0 < \alpha \leq 1$  とする。

これまでは  $f(t)$  を一般的なフィルターとして扱ってきたが、シミュレーションを実行するためには  $f(t)$  を具体的に定義する必要がある。ここでは先行研究でよく用いられる一次遅れ系のローパスフィルターを使用する (Eq. (3.26)) [19,52,56]。ただし、数学的な取り扱いを容易にするため  $t \leq 0$  ならば  $f(t) = 0$  とする。

$$f(t) = \begin{cases} \frac{1}{\tau} \exp(-\frac{1}{\tau}t) & (0 < t) \\ 0 & (t \leq 0) \end{cases} \quad (3.26)$$

最後に、定常応答をシミュレーションし、時間平均と分散を取得する。シミュレーションする際の数値解法としてオイラー・丸山法を使用する [82]。刺激開始時より  $\tau$  の 3 倍の時間が経過したモデル応答は定常応答になったとみなす。この時、同条件のシミュレーションを 10 回独立して行い、平均・分散についてさらにアンサンブル平均を取る。なお、使用したソフトウェアは Matlab R2016a (The MathWorks, Inc) である。

## 3.6 モデル性能の尺度

HR モデルと 2D モデルの定常応答について信号の振幅と信号のゆらぎの大きさの比 (signal-to-fluctuation-noise ratio, SFNR) を求めて、両モデルの速度検知器としての性能を比較する。なお、フィルターおよび  $w_1, w_2$  の定義は 3.5 節に準ずる。SFNR を定義する [75].

$$SFNR_x = \sqrt{\frac{\langle \mathcal{R}_x \rangle^2}{V[\mathcal{R}_x]}} \quad (3.27)$$

$x$  は HR モデルまたは 2D モデルを意味する。SFNR <sub>$x$</sub>  は  $\sigma$  に依存しないため、白色正規ノイズのゆらぎの大小に影響されることなくモデルの速度検出器としての性能を評価できる。

## 3.7 定常応答の解析解

### 3.7.1 Hassenstein-Reichardt モデルの定常応答の解析解

最初に HR モデルの定常応答の平均値を求める。

$$\langle \mathcal{R}_{HR} \rangle = w_1 \langle y_L \rangle + w_2 \langle y_R \rangle \quad (3.28)$$

$$\begin{aligned} &= w_1 \int_0^\infty dt' f(t') \langle \xi(t-t') \xi(t+\Delta t) \rangle \\ &\quad + w_2 \int_0^\infty dt' f(t') \langle \xi(t+\Delta t-t') \xi(t) \rangle \end{aligned} \quad (3.29)$$

$$= (w_1 f(-\Delta t) + w_2 f(\Delta t)) \sigma^2 \quad (3.30)$$

これは  $w_1 = 1, w_2 = -1$  のとき先行研究の結果と一致する [28].

次に、HR モデルの定常応答の分散を求める。

$$V[\mathcal{R}_{HR}] = \langle (\mathcal{R}_{HR})^2 \rangle - \langle \mathcal{R}_{HR} \rangle^2 \quad (3.31)$$

$$= w_1^2 \langle y_L^2 \rangle + w_2^2 \langle y_R^2 \rangle + 2w_1 w_2 \langle y_L y_R \rangle - \langle \mathcal{R}_{HR} \rangle^2 \quad (3.32)$$

$V[\cdot]$  は分散を求める演算とする． 上式に現れる 4 個のモーメントをすべて評価する． ただし，  $\langle \mathcal{R}_{HR} \rangle$  は既に評価したので， 新たに評価すべきモーメントは  $\langle y_L^2 \rangle$ ，  $\langle y_R^2 \rangle$ ， そして  $\langle y_{LYR} \rangle$  である． まず，  $\langle y_L^2 \rangle$  は以下のように評価される．

$$\langle y_L^2 \rangle = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \langle \xi(t + \Delta t) \xi(t - t') \xi(t + \Delta t) \xi(t - t'') \rangle \quad (3.33)$$

4 次モーメントが現れる． Eq. (3.14) を用いて 2 次キュムラントの和の形に展開する．

$$\begin{aligned} \langle y_L^2 \rangle = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \{ & 2 \langle \xi(t + \Delta t) \xi(t - t') \rangle_c \langle \xi(t + \Delta t) \xi(t - t'') \rangle_c \\ & + \langle \xi(t - t') \xi(t - t'') \rangle_c \langle (\xi(t + \Delta t))^2 \rangle_c \} \quad (3.34) \end{aligned}$$

このとき， キュムラント内の確率変数に相関があれば  $\sigma^2$  を， 相関がなければゼロを代入する（これは Dirac のデルタ関数で表現できる）．

$$\langle y_L^2 \rangle = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \{ 2\sigma^4 \delta(t' + \Delta t) \delta(t'' + \Delta t) + \sigma^4 \delta(t' - t'') \} \quad (3.35)$$

積分を実行し， デルタ関数を消去する． これで，  $\langle y_L^2 \rangle$  が評価された．

$$\langle y_L^2 \rangle = \sigma^4 \{ 2(f(-\Delta t))^2 + \int_0^\infty (f(t'))^2 dt' \} \quad (3.36)$$

同様に， 残りのモーメントを評価すると， HR モデルの分散を得る．

$$\begin{aligned} V[\mathcal{R}_{HR}] &= (\mathcal{A}_1 + \mathcal{A}_2) \sigma^4 \\ \mathcal{A}_1 &= w_1^2 (f(-\Delta t))^2 + w_2^2 (f(\Delta t))^2 \\ \mathcal{A}_2 &= (w_1^2 + w_2^2) \int_0^\infty dt' (f(t'))^2 \end{aligned} \quad (3.37)$$

$f(0) = 0$  を用いた． この結果は先行研究には見られない<sup>\*3</sup>．

---

<sup>\*3</sup> HR モデルの定常応答の平均・分散の導出は筆者の指導教員である青西亨による．

### 3.7.2 2D モデルの定常応答の解析解

2D モデルに白色正規ノイズを入力した場合の定常応答の平均値を求める。

$$\langle \mathcal{R}_{2D} \rangle = w_1 \langle y_{+L} \rangle + w_2 \langle y_{+R} \rangle + w_1 \langle y_{-L} \rangle + w_2 \langle y_{-R} \rangle \quad (3.38)$$

$\langle y_{+L} \rangle, \langle y_{+R} \rangle, \langle y_{-L} \rangle, \langle y_{-R} \rangle$  の 4 項をそれぞれ計算する (付録 C)。まず,  $y_{+L}$  を評価する。

$$\langle y_{+L}(t) \rangle = \int_0^\infty dt' f(t') \langle \xi_+(t-t') \xi_+(t+\Delta t) \rangle \quad (3.39)$$

Eq. (3.11) を用いて積分中に現れた 2 次モーメントを分解する。ただし,  $t' = -\Delta t$  の時のみ  $\langle \xi_+(t-t') \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c$  は非ゼロ値を持つことに注意すること。同様に残りの項もキュムラントの和に分解し, 評価する。すると 2D モデルの定常応答の平均値を得る。

$$\begin{aligned} \langle \mathcal{R}_{2D} \rangle &= (\mathcal{B}_1 + \mathcal{B}_2) \sigma^2 \\ \mathcal{B}_1 &= \frac{\pi-1}{\pi} (w_1 f(-\Delta t) + w_2 f(\Delta t)) \\ \mathcal{B}_2 &= \frac{1}{\pi} (w_1 + w_2) \int_0^\infty dt' f(t') \end{aligned} \quad (3.40)$$

次に 2D モデルに白色正規ノイズを入力した場合の定常応答の分散を求める。

$$V[\mathcal{R}_{2D}] = \langle (\mathcal{R}_{2D})^2 \rangle - \langle \mathcal{R}_{2D} \rangle^2 \quad (3.41)$$

$$\begin{aligned} &= w_1^2 (\langle (y_{+L})^2 \rangle + \langle (y_{-L})^2 \rangle + 2 \langle y_{+L} y_{-L} \rangle) \\ &\quad + w_2^2 (\langle (y_{+R})^2 \rangle + \langle (y_{-R})^2 \rangle + 2 \langle y_{+R} y_{-R} \rangle) \\ &\quad + 2w_1 w_2 (\langle y_{+L} y_{+R} \rangle + \langle y_{-L} y_{-R} \rangle + \langle y_{+L} y_{-R} \rangle + \langle y_{+R} y_{-L} \rangle) \\ &\quad - \langle \mathcal{R}_{2D} \rangle^2 \end{aligned} \quad (3.42)$$

分散を評価するためには  $\langle \mathcal{R}_{2D} \rangle^2$  を除く 10 項を評価しなければならない。まず,  $\langle y_{+L} y_{-R} \rangle$  は以下のように評価される。

$$\langle y_{+L} y_{-R} \rangle = \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \langle \xi_+(t+\Delta t) \xi_+(t-t') \xi_-(t+\Delta t-t') \xi_-(t) \rangle. \quad (3.43)$$

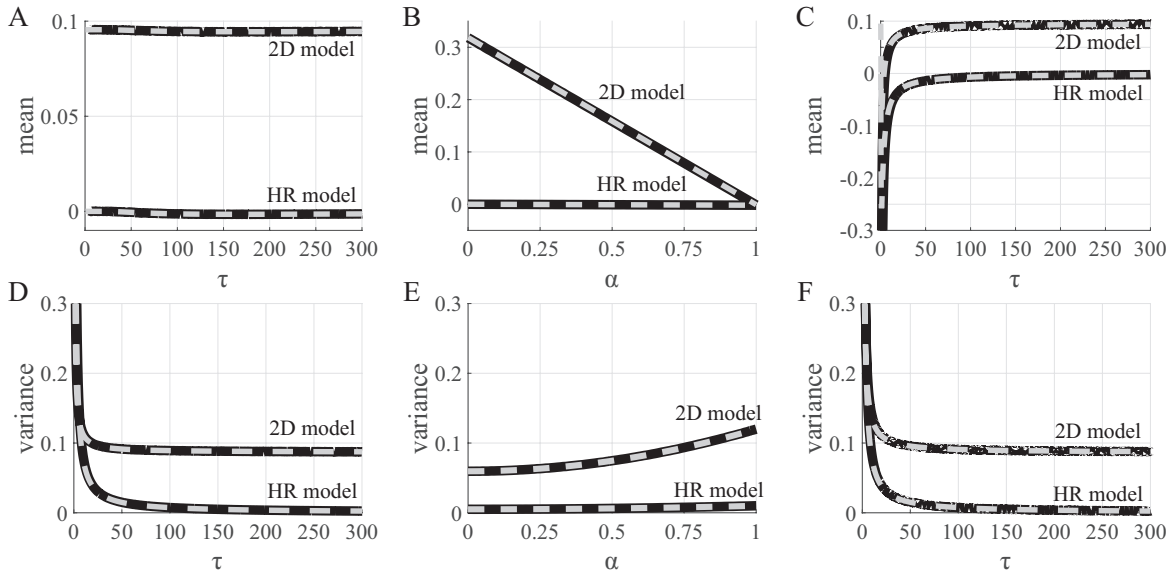
ここで積分中の 4 次結合モーメントを (Eq. 3.12) に従いキュムラントの積和に展開し、(Eq. 3.17) から (Eq. 3.24) までの値を対応するキュムラントに代入する (付録 C)。そして積分を実行すると  $\langle y_{+L}y_{-R} \rangle$  を評価できる。この他の項も同じ方法で評価する。すると 2D モデルの定常応答の分散を得る。

$$\begin{aligned}
V[\mathcal{R}_{2D}] &= (C_1 + C_2 + C_3 + C_4 + C_5)\sigma^4 \\
C_1 &= \frac{3\pi^2 - 2\pi - 2}{2\pi^2}(w_1^2(f(-\Delta t))^2 + w_2^2(f(\Delta t))^2) \\
C_2 &= \frac{\pi + 2}{\pi^2}(w_1^2 f(-\Delta t) + w_2^2 f(\Delta t)) \int_0^\infty dt' f(t') \\
C_3 &= \frac{\pi - 2}{\pi^2} w_1 w_2 \int_0^\infty dt' f(t' + \Delta t) f(t') \\
C_4 &= \frac{\pi - 1}{2\pi} (w_1^2 + w_2^2) \int_0^\infty dt' (f(t'))^2 \\
C_5 &= \frac{\pi - 2}{2\pi^2} (w_1^2 + w_2^2) \left( \int_0^\infty dt' f(t') \right)^2
\end{aligned} \tag{3.44}$$

$f(0) = 0$  を用いた。

### 3.8 解析解と数値シミュレーション結果の比較

ここまでに HR モデルと 2D モデルの白色正規ノイズに対する定常応答の平均・分散の解析解を導出した。ここでは解析解がモデル応答の平均・分散と一致していることを検証する。そのため、解析解とシミュレーションによる数値解と比較した。図 3.3 に定常応答の平均と分散を  $\tau$ 、または  $\alpha$  の関数として示す。結果として、両モデルで解析解と数値解はよく一致した。ただし、 $\tau$  が小さいとき ( $10[\text{msec}] \leq \tau$ ) に離散化誤差が発生した。



solid lines: numerical  
dashed lines: analytical

図 3.3 HR モデルと 2D モデルの白色正規ノイズに対する定常応答の解析解とシミュレーション結果の比較. 実線はシミュレーション結果を, 破線は解析解を表す. A と D は  $\alpha$  を 0.70 に,  $\Delta t$  を 167[msec] に固定したときの平均と分散を  $\tau$  の関数として表す. B と E は  $\tau$  を 100 [msec] に  $\Delta t$  を 167[msec] に固定した時の平均と分散を  $\alpha$  の関数として表す. C と F においては  $\alpha$  を 0.70 に,  $\Delta t$  を 1[msec] に固定した時の平均と分散を  $\tau$  の関数として表す. 白色正規ノイズの分散は  $\sigma = 1^2$  に設定した.

### 3.9 モデルの性能と, それらの差

図 3.4 A と B は HR モデルと 2D モデルの SFNR を  $\alpha$  または  $\tau$  の関数として示す. 図 3.4 A を見ると,  $\tau$  が約 20[msec] を超えると  $SFNR_{2D}$  は  $\tau$  に依存していない. このようなパラメータでは  $\alpha$  がゼロに近づくほど  $SFNR_{2D}$  が増大する. 対して, 図 3.4 B を見ると,  $SFNR_{HR}$  は,  $\tau$  と  $\alpha$  ともに依存して変化する. しかし,  $SFNR_{2D}$  と比べて値の変動が小さい.

図 3.4C, D は  $SFNR_{2D}$  から  $SFNR_{HR}$  を引いた差を示す. 図中の破線は  $SFNR_{2D}$  と

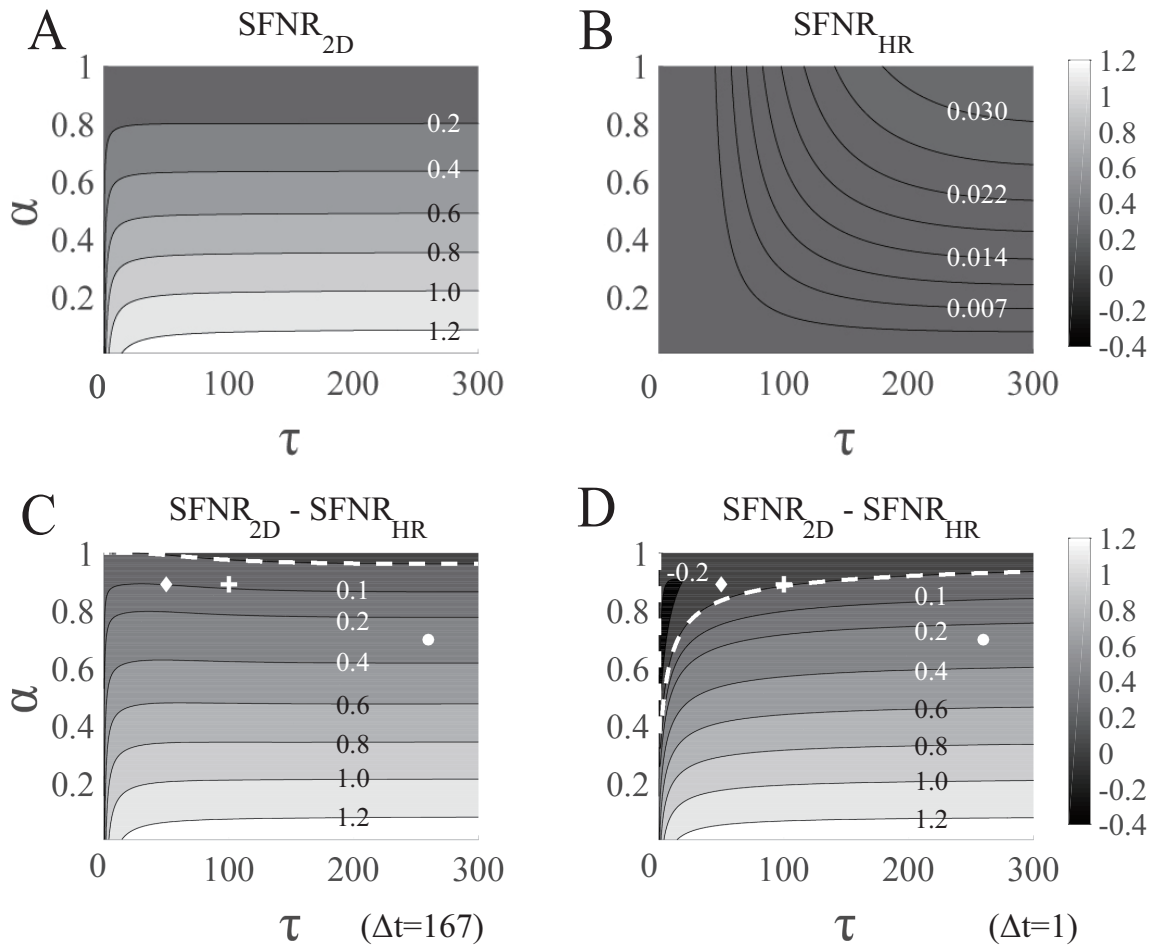


図 3.4 HR モデルと 2D モデルの SFNR と、それらの差の等高線図。A, 2D モデルの SFNRs. B, HR モデルの SFNRs. C, 2D モデルの SFNRs から対応する HR モデルの SFNRs を引いた差。破線は SFNR の差がゼロになるパラメータを示す。図上のマークは先行研究で推定されたパラメータを示す (ひし形 [52], 十字 [19])。丸印は 2.5 節で推定したパラメータ。パラメータの詳細は表 3.1 を参照。 $\Delta t$  は A, B, C では 167[msec] に、D では 1[msec] に設定した。

$SFNR_{HR}$  が等しくなるパラメータを示す。つまり、HR モデルと 2D モデルの SFNR の大小関係が入れ替わる境界線である。図 3.4C で使用した  $\Delta t$  の値は先行研究で使用された刺激の角速度に一致させた [63]\*4。図上のマークは先行研究で推定されたパラメータを示

\*4 ハエの個眼間角度は  $5^\circ$  とした [83]

表 3.1 図 3.4 で引用した推定パラメータと，それらが示す SFNR 差．パラメータは全て LPTC 膜電位データに基づいて推定された． $\tau$  の単位は [msec] である．

マーク	$\tau$	$\alpha$	図 3.4C 上の値	図 3.4D 上の値	使用モデル	Ref.
◇ (ひし形)	50	0.89	$9.966 \times 10^{-2}$	$-6.169 \times 10^{-2}$	2D モデル	[52]
+ (十字)	100	0.89	$8.567 \times 10^{-2}$	$-5.366 \times 10^{-3}$	HR モデル	[19]
○ (丸印)	260	0.70	$2.920 \times 10^{-1}$	$2.657 \times 10^{-1}$	2D モデル	2.5 節

す (ひし形 [52], 十字 [19]). ただし, 丸印は 2.5 節で推定したパラメータである. マークについての詳細は表 3.1 にまとめた. 図 3.4C 上のひし形と十字は, SFNR 差が 0.1 以下となる領域にある (表 3.1).

### 3.10 Signal-to-Fluctuation-Noise Ratio によるモデル性能の解釈

解析解は離散化誤差を除いてシミュレーションを正確に予測した (図 3.3). これは解析解がモデルの定常応答の平均・分散を正しく記述できていることを示している. そこで, これまでに得られた解析結果からモデル性能を解釈したい.

SFNR の差のグラフ (図 3.4C, D) を見ると,  $\alpha$  を変更したときの SFNR の変化が大きい. そのため,  $\alpha$  に注目して解釈する. まず,  $\alpha = 1$  の時に HR モデルが優位になる理由を考察する.  $\sigma$  が同一である場合,  $\langle R_{2D} \rangle$  (Eq.(3.40)) の第 1 項である  $\mathcal{B}_1$  は常に  $\langle R_{HR} \rangle$  (Eq.(3.30)) の約 0.68 倍小さい. そして  $\alpha = 1$  の場合は  $\langle R_{2D} \rangle$  の第 2 項  $\mathcal{B}_2$  が 0 になる. そのため,  $\langle R_{HR} \rangle$  が  $\langle R_{2D} \rangle$  より大きな値を取る. さらに,  $V[\mathcal{R}_{HR}]$  は  $V[\mathcal{R}_{2D}]$  より小さい. 常に平均値がより大きく, かつ分散がより小さいことから HR モデ

ルが優位になる。対して、 $\alpha < 1$  の場合は  $\mathcal{B}_2$  が無視できない正の値をもち、 $\langle R_{2D} \rangle$  が  $\langle R_{HR} \rangle$  を上回ることで 2D モデルが優位になる。これは  $\alpha$  は動き検知性能に深く関与することを示唆している。しかし、 $\alpha$  は近年の研究でもしばしば無視される [28, 61].

しかし、 $\mathcal{B}_2$  は動き検知から独立した定数値であり、バイアスとして機能するように見える。このようなバイアスは動き検知を困難にすると考えられる。なぜなら、神経応答における選好・非選好の差を相対的に小さくするからである。しかし、本章ではここまで計算を簡便にするためにハイパスフィルターと DC 要素を無視してきた（図 3.1, cf. 図 2.1）。ハエの視覚系にはハイパスフィルターがあると報告されている [84]。このような現実的な場合を想定すると、このバイアス項は入力信号が時間変化した時に現れる。信号の時間変化は環境中の動きの存在を示す。したがって、 $\mathcal{B}_2$  は環境中に動きが発生した時に 2D モデルの動き検知性能を拡大する効果がある。

図 3.4C と表 3.1 より、2.5 節で推定されたパラメータ（丸印）は 2D モデルの SFNR が高いことを示した。しかし、先行研究で推定された残りの二つ（ひし形と十字）は SFNR の優位性が変化する境界線上あり、HR モデルと 2D モデルの SFNR がほぼ同等であり、HR モデルと 2D モデルのどちらが優位であるのかを決定しがたい。この場合、どちらのモデルを選択すればよいのだろうか。ほぼ同じ能力のモデルならば、より単純な構造のモデルのほうが進化の過程で選択される可能性が高いだろう。この考えにもとづき、生物の細胞上に実装するコストを考察する。HR モデルの乗算要素について符号の違う信号の乗算を神経回路で行うのは困難であることが Dale の原理により指摘されている。そのため、この HR モデルと等価でありながら生理学的により妥当な構造である 4D モデル・6D モ

デルを比較対象とする [52,56]. なお, 4D モデルの SFNR が HR モデルの SFNR と一致することを確認した (付録 D). 2D モデルは 4D モデル・6D モデルよりも少ない SRD ユニットで構成できる. 以上より, ほぼ同じ能力をもつモデルの中から, 最も単純な構造を持つ 2D モデルが選択される. このことはハエの初期視覚系に 2D モデルが実装されている可能性を支持する.

## 第4章

# 結論と今後の展望

### 4.1 結論

第2章ではショウジョウバエの初期視覚系の情報処理経路の持つ特性について対立した仮説に基づいた動き検知モデルである4Dモデル、6Dモデル、2Dモデルの中からLPTC膜電位応答データに最も適合するモデルを選択した。そして交差検証の結果、2Dモデルの汎化能力は他のモデルより有意に高いという結果を得た(図2.5)。さらに、6Dモデル・4Dモデルの推定パラメータに不合理な点があることから、2Dモデルが選択された。

第3章ではHRモデルと2Dモデルの白色正規ノイズに対する定常応答を導出し、そのロバスト性を比較した。電気生理実験に基づいて推定されたパラメータにおいてHRモデルと2Dモデルの動き符号器としての性能はほぼ同等であるか、もしくは2Dモデルが優勢であった。

二つの方法で得られた結果はともに2Dモデルを支持する。そして2DモデルはON-ON・OFF-OFFのSRDユニットを持つモデルであるから、本研究の結果はハエの動き視覚経路の情報表現はON-ON経路・OFF-OFF経路のみを持つとする仮説を支持する。本

研究はこの仮説を先行研究とは異なる二つの観点から支持する.

## 4.2 今後の展望

今後の展望として, 次に解決すべき課題を五つあげる.

第一に, 第 2 章の枠組みでは L1 経路・L2 経路の応答を個別に評価することはできない. なぜなら, 本研究で用いた LPTC 膜電位応答データは L1 経路, L2 経路の応答が重畳しているため, データから両経路の寄与を分離することができないからである. 今後の課題として遺伝的操作技術 (e.g. GAL4/UAS [41]) を用いて L1 経路または L2 経路をブロックしたハエから計測したデータとモデルの応答とを比較する必要がある. さらに, LPTC の上流の細胞である T4, T5 細胞の応答から構築されたモデルがあるが [85, 86], このモデルの妥当性を調べることができない. そのためには T4, T5 細胞の応答の電気生理学的記録が必要である.

第二に, 既存モデルの中で 2D モデルが最も妥当なモデルであったが, データの再現性がより高いモデルが存在する可能性がある. そこで, 図 4.1A に示す冗長なモデルを作成し, データに適合させる. この際, データ再現に不要な SRD ユニットの削除することによってデータから最適なモデル構造を発見する. これにより, 2D モデル以上の妥当性を持つモデルが存在するかを検証する. この時, 上で述べた L1・L2 経路をブロックしたハエで取得したデータを使用することで, L1, L2 経路ごとのモデル構造をデータから推定する.

第三に, モデルに LPTC 回路を取り入れる必要がある. 先行研究において 2D モデル

に飽和特性を加えることにより 2D モデルのデータ再現性が向上すること，および LPTC は相関型モデルに比べてロバストに速度を検知していることが報告されており，これは LPTC が形成する回路により実現されている可能性がある [63]．先行研究で同定されている LPTC 回路に基づき（図 4.1B），モデル同士を相互結合させて回路を再現したモデルを構築し，LPTC 間の相互作用がロバスト性に寄与するかを検証する必要がある [87–91]．

第四に，LPTC の膜電位応答と視運動反応を繋げる定量的モデルを構築する必要がある．ハエの視運動反応系は刺激の入力から出力（ハエの筋肉の運動）に変換するシステムである．既存研究では視運動反応に関する神経機構全体のモデルはまだ存在せず，個別の要素のモデル化しかなされていない．個別の要素とは「LPTC を含む動き検出モデル（i.e. 相関型動き検知器）」と「運動生成モデル」である．これらモデルを統合することで刺激の入力から視運動反応をまで一貫して記述したモデルを構築する必要がある．視運動反応の制御方式は既存研究において PI 制御系（定数倍と時間積分を組み合わせた動的システム）であると示唆されている [71]．LPTC の膜電位応答データとハエの首振り運動のデータから運動生成機構を統計的に推定することで，刺激入力からモータ出力までを含む一貫した視運動反応系のモデルを構築することができる．

第五に，本研究で得た HR モデル・2D モデルの定常応答の解析結果を人工複眼の設計に応用する必要がある．第 1 章で述べたものに加えて，ハエの画像認識能力を応用したロボットが研究されている [92, 93]．自然画像の近似として白色正規ノイズを用いることができる [28]．本研究の結果に基づき適切な選好速度を与えることができるだろう．

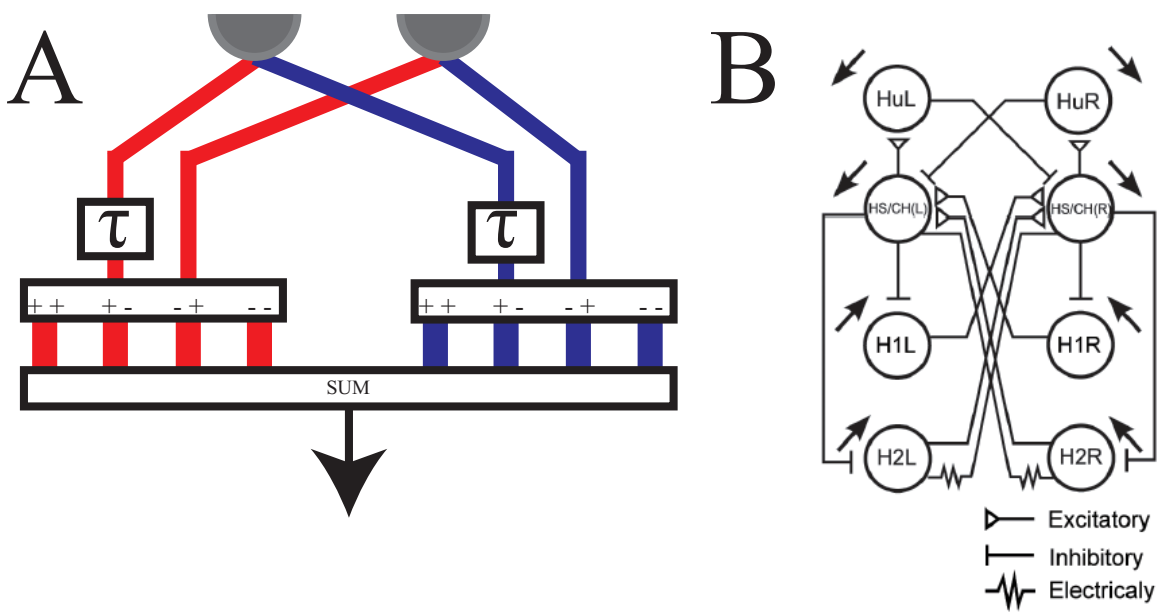


図 4.1 今後の展望. A, L1 経路と L2 経路についてあらゆる乗算の組み合わせを考慮した概念図. 各寄与を削除することでデータからモデルを推定する. B, LPTC のネットワーク図. 動き情報を処理するネットワークの内, 重要な部分を抜き出した図 (see Fig. 1 in Haag and Borst (2001) [87] and Fig. 6 in Suzuki et al. (2014) [91]).

## 付録 A

# Direct Connection 要素

Eichner らは L1 経路と L2 経路は刺激の明度変化の情報だけでなく絶対明度の情報もまた運んでいるという仮説を立て、相関型動き検知モデルに DC 要素を付け加えた [52]。本研究ではすべてのモデルに DC 要素を入れた (図 2.1)。そして、その場合の応答例を示した (図 2.4)。ここでは図 A.1A, B にモデルに DC 要素がない場合の応答例を示す。

A 2D model with no DC components

B 6D model with no DC components

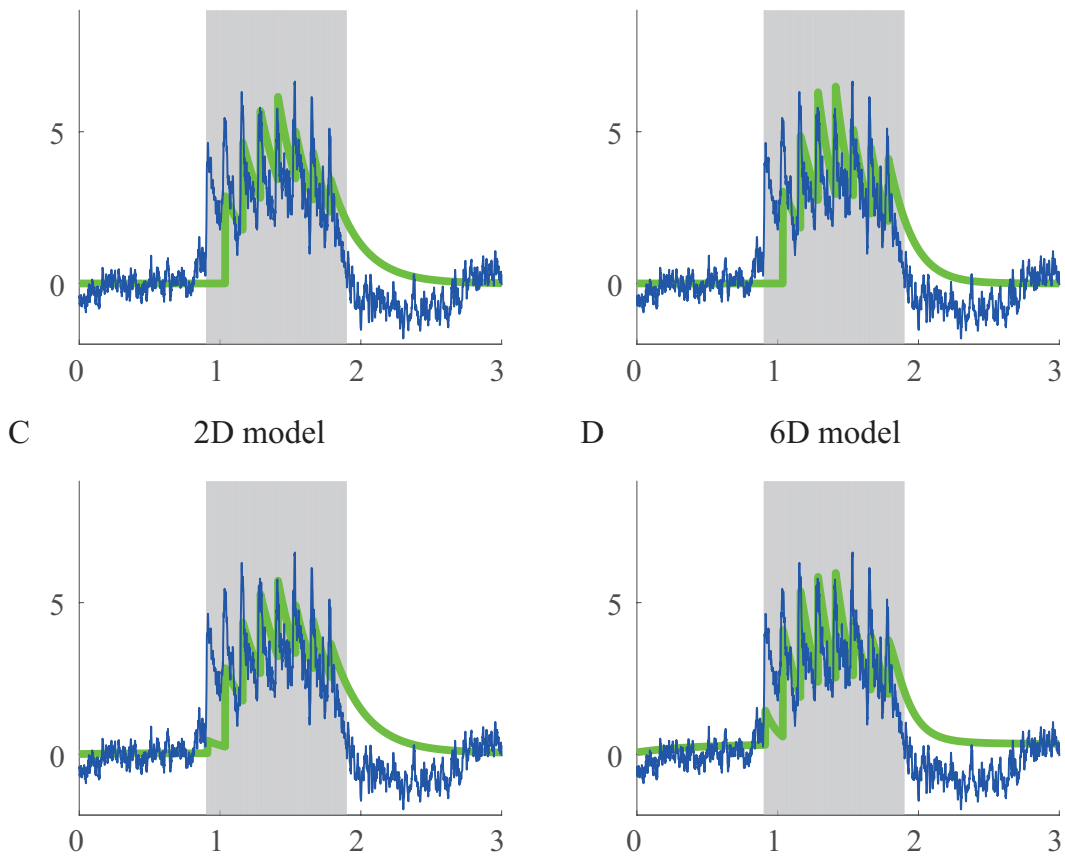


図 A.1 A. DC を持たない 2D モデルの応答. B. DC を持たない 6D モデルの応答. A, B ともに  $I_R = 0$  の刺激に対する応答 (図 2.2A, B) である. パラメータは 2 章で使用したのと同じ条件で LPTC 膜電位データから推定した. C. 2D モデルの応答 (図 2.4 A 左上と同一). D. 6D モデルの応答 (図 2.4 C 左上と同一). 刺激提示期間をグレーで示した.

## 付録 B

# Rectified Gaussian Distribution の結合 キュムラント

第 3 章で rectified Gaussian distribution のキュムラントを求めた (Eqs. (3.17) ~ (3.24)). これらキュムラントは  $R^N(x | \sigma^2)$  (Eq. (3.15)) のモーメント母関数 (moment generating function) とキュムラント母関数 (cumulant generating function) から求まる.

モーメント母関数とキュムラント母関数は特性関数  $\phi(s)$  から求まる. 特性関数は  $R^N(x | \sigma^2)$  のフーリエ変換である [94].

$$\phi(s) = \int_0^{\infty} \exp(isx) R^N(x | \sigma^2) dx \quad (\text{B.1})$$

$$= \exp\left(-\frac{\sigma^2 s^2}{2}\right) (1 - \Phi(-i\sigma s)) + \frac{1}{2} \quad (\text{B.2})$$

ここで,  $\Phi(\cdot)$  は標準正規分布の累積分布関数である [94]. 特性関数からモーメント母関

数  $M(s)$  とキユムラント母関数  $K(s)$  を求めることができる.

$$M(s) = \phi(-is) \quad (\text{B.3})$$

$$= \exp\left(\frac{\sigma^2 s^2}{2}\right)(1 - \Phi(\sigma s)) + \frac{1}{2} \quad (\text{B.4})$$

$$K(s) = \log\{M(s)\} \quad (\text{B.5})$$

$$= \log\left\{\exp\left(\frac{\sigma^2 s^2}{2}\right)(1 - \Phi(\sigma s)) + \frac{1}{2}\right\} \quad (\text{B.6})$$

$K(s)$  の多階微分からキユムラントが求まる. ただし,  $\xi_+(t)$  と  $\xi_-(t)$  を含む結合キユムラントを求める際には以下に示すモーメントの値が必要になる (cf. Eqs. (3.17), (3.18), (3.20), (3.22))

$$\langle \xi_{\pm} \rangle = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{2}{\pi}} \sigma \quad (\text{B.7})$$

$$\langle \xi_{\pm}^2 \rangle = \frac{1}{2} \sigma^2 \quad (\text{B.8})$$

$$\langle \xi_{\pm}^3 \rangle = \sqrt{\frac{2}{\pi}} \sigma^3 \quad (\text{B.9})$$

$$\langle \xi_{\pm}^4 \rangle = \frac{3}{2} \sigma^4 \quad (\text{B.10})$$

これらは  $M(s)$  の多階微分から求まる.  $\xi_+(t)$  と  $\xi_-(t)$  を含む結合キユムラントを求める際には結合キユムラントを結合モーメントの積和に変換する必要がある. 本論文はこれをモーメント展開と呼ぶ. 結合キユムラントは一般に以下の式で結合モーメントの積和に変換できる (cf. Eq. (3.13)) [76].

$$\langle X_1 X_2 \cdots X_n \rangle_c = \sum_{P \in \mathcal{P}} (-1)^{|P|-1} (|P|-1)! \prod_{B \in P} \langle \prod_{i \in B} X_i \rangle \quad (\text{B.11})$$

ここで,  $X_n$  は任意の確率変数,  $\mathcal{P} = \{P | P \text{ は } \{1, 2, 3, \dots, n\} \text{ の分割}\}$  とする. 具体的には  $\xi_+(t)$  と  $\xi_-(t)$  の間の共分散 (Eq. (3.19)) を求める際に以下のようにモーメント展開する.

$$\begin{aligned} \langle \xi_+(t) \xi_-(t) \rangle_c &= \langle \xi_+(t) \xi_-(t) \rangle - \langle \xi_+(t) \rangle \langle \xi_-(t) \rangle \\ &= -\frac{1}{2\pi} \sigma^2 \end{aligned} \quad (\text{B.12})$$

ここで, Eq. (3.16) を用いた. 次に,  $\langle \xi_+^2(t)\xi_-(t) \rangle_c$  と  $\langle \xi_+(t)\xi_-^2(t) \rangle$  の 3 次結合キュムラントを考える. まず  $\langle \xi_+^2(t)\xi_-(t) \rangle_c$  をモーメント展開し, 次に  $\xi_+(t)\xi_-(t) = 0$  と各モーメントの値を代入する.

$$\begin{aligned}
\langle \xi_+^2(t)\xi_-(t) \rangle_c &= \langle \xi_+^2(t)\xi_-(t) \rangle \\
&\quad - 2 \langle \xi_+(t) \rangle \langle \xi_+(t)\xi_-(t) \rangle \\
&\quad - \langle \xi_-(t) \rangle \langle \xi_+^2(t) \rangle \\
&\quad + 2 \langle \xi_+(t) \rangle^2 \langle \xi_-(t) \rangle \\
&= \frac{2 - \pi}{4\pi} \sqrt{\frac{2}{\pi}} \sigma^3
\end{aligned} \tag{B.13}$$

同様に,

$$\langle \xi_+(t)\xi_-^2(t) \rangle_c = \frac{2 - \pi}{4\pi} \sqrt{\frac{2}{\pi}} \sigma^3 \tag{B.14}$$

次に,  $\langle \xi_+^3(t)\xi_-(t) \rangle_c$  と  $\langle \xi_+(t)\xi_-^3(t) \rangle_c$  の 4 次結合キュムラントを考える. まず,  $\langle \xi_+^3(t)\xi_-(t) \rangle_c$  を結合モーメントの和に分解し, 次に  $\xi_+(t)\xi_-(t) = 0$  と各モーメントの値を代入する.

$$\begin{aligned}
\langle \xi_+^3(t_1)\xi_-(t_2) \rangle_c &= \langle \xi_+^3(t)\xi_-(t) \rangle \\
&\quad - \langle \xi_+^3(t) \rangle \langle \xi_-(t) \rangle \\
&\quad - 3 \langle \xi_+^2(t)\xi_-(t) \rangle \langle \xi_+(t) \rangle \\
&\quad - 3 \langle \xi_+^2(t) \rangle \langle \xi_+(t)\xi_-(t) \rangle \\
&\quad + 6 \langle \xi_+^2(t) \rangle \langle \xi_+(t) \rangle \langle \xi_-(t) \rangle \\
&\quad + 6 \langle \xi_+(t)\xi_-(t) \rangle \langle \xi_+(t) \rangle^2 \\
&\quad - 6 \langle \xi_+(t) \rangle^2 \langle \xi_-(t) \rangle^2 \\
&= \frac{2}{4\pi^2} (\pi - 3) \sigma^4
\end{aligned} \tag{B.15}$$

同様に,

$$\langle \xi_+(t)\xi_-^3(t) \rangle_c = \frac{2}{4\pi^2} (\pi - 3) \sigma^4 \tag{B.16}$$

最後に,  $\langle \xi_+^2(t)\xi_-^2(t) \rangle$  の 4 次結合キュムラントを考える. まず,  $\langle \xi_+^2(t)\xi_-^2(t) \rangle_c$  を結合

モーメントの和に分解し，各モーメントの値を代入する．

$$\begin{aligned}
\langle \xi_+^2(t_1)\xi_-^2(t_2) \rangle_c &= \langle \xi_+^2(t)\xi_-^2(t) \rangle \\
&\quad -2 \langle \xi_+(t) \rangle \langle \xi_+(t_1)\xi_-^2(t_2) \rangle \\
&\quad -2 \langle \xi_-(t) \rangle \langle \xi_+^2(t_1)\xi_-(t_2) \rangle \\
&\quad - \langle \xi_+^2(t) \rangle \langle \xi_-^2(t) \rangle \\
&\quad -2 \langle \xi_+(t)\xi_-(t) \rangle^2 \\
&\quad +2 \langle \xi_+^2(t) \rangle \langle \xi_-(t) \rangle \langle \xi_-(t) \rangle \\
&\quad +2 \langle \xi_+^2(t) \rangle \langle \xi_-(t) \rangle \langle \xi_-(t) \rangle \\
&\quad +8 \langle \xi_+(t)\xi_-(t) \rangle \langle \xi_+(t) \rangle \langle \xi_-(t) \rangle \\
&\quad -6 \langle \xi_+(t) \rangle^2 \langle \xi_-(t) \rangle^2 \\
&= \frac{1}{4\pi^2}(-\pi^2 + 4\pi - 6)\sigma^4 \tag{B.17}
\end{aligned}$$

以上で Eqs. (3.17) ~ (3.24) が導出された．

## 付録 C

# 2D モデルの白色正規ノイズに対する定常応答の評価方法

### C.1 平均の評価

2D モデルに白色正規ノイズを入力した場合の定常応答の平均値を求める.

$$\langle \mathcal{R}_{2D} \rangle = w_1 \langle y_{+L} \rangle + w_2 \langle y_{+R} \rangle + w_1 \langle y_{-L} \rangle + w_2 \langle y_{-R} \rangle \quad (\text{C.1})$$

$\langle y_{+L} \rangle, \langle y_{+R} \rangle, \langle y_{-L} \rangle, \langle y_{-R} \rangle$  の 4 項をそれぞれ計算する. まず,  $\langle y_{+L} \rangle$  を評価する.

$$\langle y_{+L}(t) \rangle = \int_0^\infty dt' f(t') \langle \xi_+(t-t') \xi_+(t+\Delta t) \rangle \quad (\text{C.2})$$

$$= \int_0^\infty dt' \{ \langle \xi_+(t-t') \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c + \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \} \quad (\text{C.3})$$

Eq. (3.11) を用いて積分中の二次モーメントを 2 次キュムラントの積和に分解した. そして, 各キュムラントに Eq. (3.17) と Eq. (3.18) を代入する. 二つ以上の独立した変数にまたがるキュムラントはゼロになるので注意すること (これは Dirac の  $\delta$  関数で表現で

きる).

$$\langle y_{+L}(t) \rangle = \int_0^\infty dt' f(t') \left\{ \frac{\pi-1}{2\pi} \sigma^2 \delta(t' + \Delta t) + \frac{\sigma^2}{2\pi} \right\} \quad (\text{C.4})$$

$$= \frac{\sigma^2}{2\pi} \left\{ (\pi-1) f(-\Delta t) + \int_0^\infty dt' f(t') \right\} \quad (\text{C.5})$$

これで  $\langle y_{+L}(t) \rangle$  を評価できた. 同様に残りの 3 項を評価する

$$\langle y_{+R}(t) \rangle = \int_0^\infty dt' f(t') \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \xi_+(t) \rangle \quad (\text{C.6})$$

$$= \int_0^\infty dt' f(t') \left\{ \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \xi_+(t) \rangle_c + \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \right\} \quad (\text{C.7})$$

$$= \sigma^2 \int_0^\infty dt' f(t') \left\{ \frac{\pi-1}{2\pi} \delta(t' - \Delta t) + \frac{1}{2\pi} \right\} \quad (\text{C.8})$$

$$= \frac{\sigma^2}{2\pi} \left\{ (\pi-1) f(\Delta t) + \int_0^\infty dt' f(t') \right\} \quad (\text{C.9})$$

$$\langle y_{-L}(t) \rangle = \int_0^\infty dt' f(t') \langle \xi_-(t - t') \xi_-(t + \Delta t) \rangle \quad (\text{C.10})$$

$$= \int_0^\infty dt' \left\{ \langle \xi_-(t - t') \xi_-(t + \Delta t) \rangle_c + \langle \xi_-(t - t') \rangle_c \langle \xi_-(t + \Delta t) \rangle_c \right\} \quad (\text{C.11})$$

$$= \int_0^\infty dt' f(t') \left\{ \frac{\pi-1}{2\pi} \sigma^2 \delta(t' + \Delta t) + \frac{\sigma^2}{2\pi} \right\} \quad (\text{C.12})$$

$$= \frac{\sigma^2}{2\pi} \left\{ (\pi-1) f(-\Delta t) + \int_0^\infty dt' f(t') \right\} \quad (\text{C.13})$$

$$\langle y_{-R}(t) \rangle = \int_0^\infty dt' f(t') \langle \xi_-(t - t') \xi_-(t + \Delta t) \rangle \quad (\text{C.14})$$

$$= \int_0^\infty dt' f(t') \left\{ \langle \xi_-(t + \Delta t - t') \xi_-(t) \rangle_c + \langle \xi_-(t + \Delta t - t') \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \right\} \quad (\text{C.15})$$

$$= \sigma^2 \int_0^\infty dt' f(t') \left\{ \frac{\pi-1}{2\pi} \delta(t' - \Delta t) + \frac{1}{2\pi} \right\} \quad (\text{C.16})$$

$$= \frac{\sigma^2}{2\pi} \left\{ (\pi-1) f(\Delta t) + \int_0^\infty dt' f(t') \right\} \quad (\text{C.17})$$

これら 4 項を (C.1) に代入すると, 2D モデルの定常応答の平均値 (Eq. (3.40)) を得る.

## C.2 分散の評価

2D モデルの白色ノイズに対する定常応答の分散  $V[\mathcal{R}_{2D}]$  を評価する方法を詳述する.

$$V[\mathcal{R}_{2D}] = \langle (\mathcal{R}_{2D})^2 \rangle - \langle \mathcal{R}_{2D} \rangle^2 \quad (\text{C.18})$$

これを展開する.

$$\begin{aligned} V[\mathcal{R}_{2D}] = & w_1^2 ( \langle (y_{+L})^2 \rangle + \langle (y_{-L})^2 \rangle + \langle y_{+L}y_{-L} \rangle ) \\ & + w_2^2 ( \langle (y_{+L})^2 \rangle + \langle (y_{-R})^2 \rangle + \langle y_{+R}y_{-R} \rangle ) \\ & + 2w_1w_2 ( \langle y_{+L}y_{+R} \rangle + \langle y_{-L}y_{-R} \rangle + \langle y_{+L}y_{-R} \rangle + \langle y_{+R}y_{-L} \rangle ) \\ & - \langle \mathcal{R}_{2D} \rangle^2 \quad (\text{C.19}) \end{aligned}$$

第一に, Eq. (C.19) 中の  $\langle y_{+L}^2 \rangle$  は以下のように与えられる.

$$\langle y_{+L}^2 \rangle = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \langle \xi_+^2(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \xi_+(t - t'') \rangle \quad (\text{C.20})$$

式中に現れた 4 次結合モーメントをキュムラント展開する.

$$\begin{aligned} \langle y_{+L}^2 \rangle = & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \\ & \times \{ \langle \xi_+^2(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \xi_+(t - t'') \rangle_c \\ & + 2 \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \xi_+(t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \\ & + \langle \xi_+^2(t + \Delta t) \xi(t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \\ & + \langle \xi_+^2(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t - t'') \rangle_c \\ & + \langle \xi_+^2(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \xi_+(t - t'') \rangle_c \\ & + 2 \langle \xi(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t - t'') \rangle_c \\ & + \langle \xi_+^2(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t - t'') \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t - t') \xi_+(t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c^2 \\ & + 2 \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t'') \rangle_c \\ & + 2 \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t - t'') \rangle_c \} \quad (\text{C.21}) \end{aligned}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17)~(3.24) を代入すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+L}^2 \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \\
& \times \left\{ \pi^2 \left( 3 - \frac{4}{\pi} - \frac{6}{\pi^2} \right) \delta(t' + \Delta t) \delta(t'' + \Delta t) \right. \\
& + 2(\pi + 2) \delta(t' + \Delta t) \delta(t'' + \Delta t) \\
& + (\pi + 2) \delta(t'' + \Delta t) \\
& + (\pi + 2) \delta(t' + \Delta t) \\
& + (\pi - 1)^2 \delta(t' - t'') \\
& + 2(\pi - 1)^2 \delta(t' + \Delta t) \delta(t'' + \Delta t) \\
& + (\pi - 1) \\
& + (\pi - 1) \delta(t' - t'') \\
& + 2(\pi - 1) \delta(t' + \Delta t) \\
& + 2(\pi - 1) \delta(t'' + \Delta t) \\
& \left. + 1 \right\} \tag{C.22}
\end{aligned}$$

二重積分を実行し, デルタ関数を消去する. これで,  $\langle y_{+L}^2 \rangle$  を評価した.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+L}^2 \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} [(5\pi^2 - 6\pi)(f(-\Delta t))^2 \\
& + \pi(\pi - 1) \int_0^\infty dt' (f(t'))^2 + 2(2\pi + 1)f(-\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') \\
& + \pi \left\{ \int_0^\infty dt' f(t') \right\}^2] \tag{C.23}
\end{aligned}$$

第二に, Eq. (C.19) 中の  $\langle y_{+R}^2 \rangle$  は以下のように与えられる

$$\langle y_{+R}^2 \rangle = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \langle \xi_+^2(t) \xi_+(t + \Delta t - t') \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle \tag{C.24}$$

式中に現れた4次結合モーメントをキュムラント展開する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+R}^2 \rangle = & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \\
& \times \left\{ \langle \xi_+^2(t) \xi_+(t + \Delta t - t') \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \right. \\
& + 2 \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \xi_+(t + \Delta t - t'') \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \xi_+^2(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \rangle_c \\
& \left. + \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \xi_+^2(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \right\}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& + \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \langle \xi_+^2(t) \rangle_c \\
& + 2 \langle \xi_+(t) \xi_+(t + \Delta t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t) \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+^2(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c^2 \\
& + 2 \langle \xi_+(t) \xi_+(t + \Delta t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + 2 \langle \xi_+(t) \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \} \quad (C.25)
\end{aligned}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17)~(3.24) を代入すると次の式を得る。

$$\begin{aligned}
\langle y_{+R}^2 \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \\
& \times \{ \pi^2 (3 - \frac{4}{\pi} - \frac{6}{\pi^2}) \delta(t - \Delta t) \delta(t'' - \Delta t) \\
& + 2(\pi + 2) \delta(t' - \Delta t) \delta(t'' - \Delta t) \\
& + (\pi + 2) \delta(t'' - \Delta t) \\
& + (\pi + 2) \delta(t' - \Delta t) \\
& + (\pi - 1)^2 \delta(t' - t'') \\
& + 2(\pi - 1)^2 \delta(t' - \Delta t) \delta(t'' - \Delta t) \\
& + (\pi - 1) \\
& + (\pi - 1) \delta(t' - t'') \\
& + 2(\pi - 1) \delta(t' - \Delta t) \\
& + 2(\pi - 1) \delta(t'' - \Delta t) \\
& + 1 \} \quad (C.26)
\end{aligned}$$

二重積分を実行し、デルタ関数を消去する。これで、 $\langle y_{+R}^2 \rangle$  を評価した。

$$\begin{aligned}
\langle y_{+R}^2 \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \{ (5\pi^2 - 6\pi) + \pi(\pi - 1) \int_0^\infty dt' (f(t'))^2 + 2(2\pi + 1) f(\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') \\
& + \pi [ \int_0^\infty dt' f(t') ]^2 \} \quad (C.27)
\end{aligned}$$

第三に、Eq. (C.19) 中の  $\langle y_{+L} y_{+R} \rangle$  は以下のように与えられる。

$$\langle y_{+L} y_{+R} \rangle = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \xi_+(t + \Delta t - t'') \xi_+(t) \rangle \quad (C.28)$$

式中に現れた4次結合モーメントをキュムラント展開する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+LY+R} \rangle = & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \\
& \times \{ \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \xi_+(t + \Delta t - t'') \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t') \xi_+(t + \Delta t - t'') \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t + \Delta t - t'') \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \xi_+(t - t') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t') \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t') \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t - t'') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \} \quad (C.29)
\end{aligned}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17)~(3.24) を代入すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+LY+R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \\
& \times \{ (\pi + 2) \delta(t') \delta(t'' - \Delta t) \\
& + (\pi + 2) \delta(t' + \Delta t) \delta(t'') \\
& + (\pi - 1)^2 \delta(t' + \Delta t) \delta(t'' - \Delta t) \\
& + (\pi - 1)^2 \delta(t') \delta(t'') \\
& + (\pi - 1) \delta(t'' + \Delta t) \\
& + (\pi - 1) \delta(t'') \\
& + (\pi - 1) \delta(t') \\
& + (\pi - 1) \delta(t'' - \Delta t) \\
& + (\pi - 1) \delta(t'' - (t' - \Delta t)) \\
& + 1 \} \quad (C.30)
\end{aligned}$$

二重積分を実行し，デルタ関数を消去する．これで， $\langle y_{+L}y_{+R} \rangle$  を評価した．

$$\begin{aligned} \langle y_{+L}y_{+R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \{(\pi-1)^2(f(0))^2 + (\pi+2)f(0)f(|\Delta t|) \\ & + (\pi-1)f(|\Delta t|) \int_0^\infty dt' f(t') + 2(\pi-1)f(0) \int_0^\infty dt' f(t') \\ & + (\pi-1) \int_0^\infty dt' f(t')f'(t'+\Delta t) + [\int_0^\infty dt' f(t')]^2\} \quad (\text{C.31}) \end{aligned}$$

第四に，Eq. (C.19) 中の  $\langle y_{+L}y_{-R} \rangle$  は以下のように与えられる．

$$\langle y_{+L}y_{-R} \rangle = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t')f(t'') \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t-t')\xi_-(t) \rangle \quad (\text{C.32})$$

式中に現れた4次結合モーメントをキュムラント展開する．

$$\begin{aligned} \langle y_{+L}y_{-R} \rangle = & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t')f(t'') \\ & \times \{ \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t-t'')\xi_-(t) \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t-t'')\xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_-(t+\Delta t-t'')\xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_+(t-t')\xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t-t'') \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t-t'') \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t-t'')\xi_-(t) \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_-(t+\Delta t-t'') \rangle_c \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t) \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t-t'') \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t-t'') \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_-(t+\Delta t-t'') \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t-t'') \rangle_c \\ & + \langle \xi_-(t+\Delta t-t'')\xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t-t'') \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t-t'') \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \\ & + \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t-t'') \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \}. \quad (\text{C.33}) \end{aligned}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17)~(3.24) を代入すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+LY-R} \rangle &= \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \\
&\times \{ (\pi - 1)^2 \delta(t' + \Delta t) \delta(t'' - \Delta t) \\
&\quad + \delta(t') \delta(t'') \\
&\quad + (2 - \pi) \delta(t') \delta(t'' - \Delta t) \\
&\quad + (2 - \pi) \delta(t' + \Delta t) \delta(t'') \\
&\quad + (\pi - 1) \delta(t' + \Delta t) \\
&\quad - \delta(t'') \\
&\quad + (\pi - 1) \delta(t'' - \Delta t) \\
&\quad - \delta(t') \\
&\quad - \delta(t'' - (t' + \Delta t)) \\
&\quad + 1 \}. \tag{C.34}
\end{aligned}$$

二重積分を実行し, デルタ関数を消去する. これで,  $\langle y_{+LY-R} \rangle$  を評価した.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+LY-R} \rangle &= \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \{ (f(0))^2 + (2 - \pi) f(0) f(|\Delta t|) + (\pi - 1) f(|\Delta t|) \int_0^\infty dt' f(t') - 2f(0) \int_0^\infty dt' f(t') \\
&\quad - \int_0^\infty dt' f(t') f(t' + \Delta t) + [\int_0^\infty dt' f(t')]^2 \} \tag{C.35}
\end{aligned}$$

ここで,  $t \leq 0$  ならば  $f(t) = 0$  だと仮定したことに注意すること (Eq.(3.26)). 第五に,

$\langle y_{+LY-L} \rangle$  と  $\langle y_{+RY-R} \rangle$  を評価する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+LY-L} \rangle &= \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \langle \xi_+(t + \Delta t) \xi_+(t - t') \xi_-(t + \Delta t) \xi_-(t - t') \rangle \\
&= 0 \tag{C.36}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\langle y_{+RY-R} \rangle &= \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \langle \xi_+(t + \Delta t - t') \xi_+(t) \xi_-(t + \Delta t - t'') \xi_-(t) \rangle \\
&= 0 \tag{C.37}
\end{aligned}$$

ここでは Eq. (3.16) を適用した. 最後に, 以下の関係が成り立つことを利用すれば残り

のモーメントを評価できる.

$$\langle y_{-L}^2 \rangle = \langle y_{+L}^2 \rangle \quad (\text{C.38})$$

$$\langle y_{-R}^2 \rangle = \langle y_{+R}^2 \rangle \quad (\text{C.39})$$

$$\langle y_{-L}y_{-R} \rangle = \langle y_{+L}y_{+R} \rangle \quad (\text{C.40})$$

$$\langle y_{-L}y_{+R} \rangle = \langle y_{+L}y_{-R} \rangle \quad (\text{C.41})$$

これで, すべてのモーメントが評価された. これらを (C.19) に代入すると 2D モデルの定常応答の分散 Eq.(3.44) を得る.

## 付録 D

# 4D モデルの白色正規ノイズに対する定常応答の評価方法

### D.1 4D モデルの再定義

4D モデルは HR モデルと入出力関係が一致するように設計された。そのため、4D モデルの白色ノイズへの定常応答の平均・分散は HR モデルのものと一致するはずである。しかし、これを数学的に確認した研究がない。そこで、第 3 章で使用した手法、キュムラン

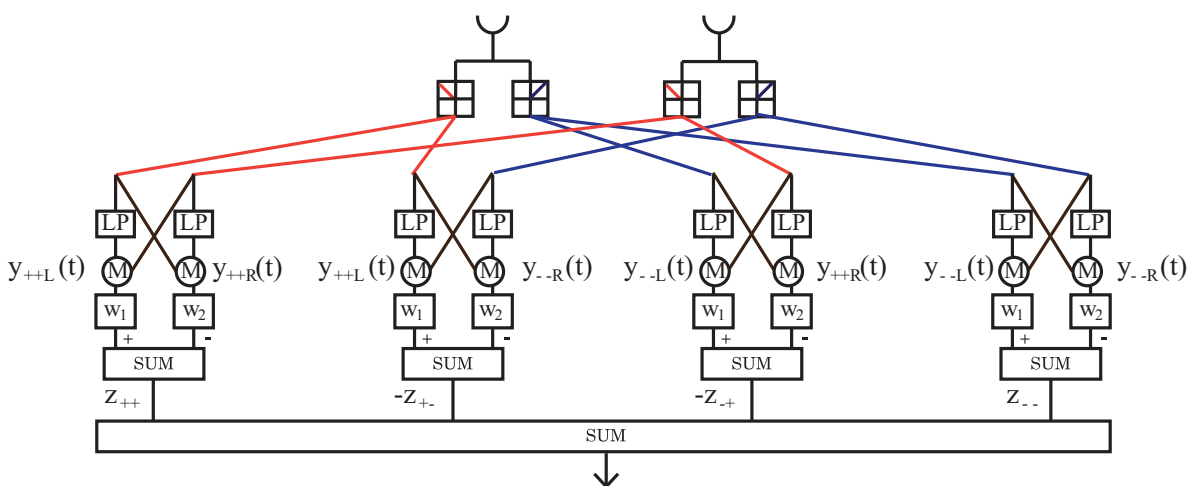


図 D.1 4D モデルの再定義

ト展開で 4D モデルの定常応答の平均・分散を評価する。

まず、4D モデルを再定義する。図 D.1 に示すとおり、4D モデルは四つの SRD ユニットの持つ。これら SRD ユニットの ON-ON (+ +), OFF-OFF (-), ON-OFF (- +), OFF-ON (+ -) 刺激に対応する。ここで、解析の都合上ハイパスフィルターと直接結合 (DC) 要素はあつかわない (cf. 図 2.1 C)。第一に、ON-ON 刺激に対応する SRD ユニットの出力  $z_{++}$  は以下のように定義する。

$$y_{++L} = \int_0^{\infty} dt' f(t') \xi_+(t - t') \xi_+(t + \Delta t) \quad (\text{D.1})$$

$$y_{++R} = \int_0^{\infty} dt' f(t') \xi_+(t + \Delta t - t') \xi_+(t) \quad (\text{D.2})$$

$$z_{++} = w_1 y_{++L} + w_2 y_{++R} \quad (\text{D.3})$$

$w_1$  と  $w_2$  は任意の実数である。第二に、 $z_{--}$  を OFF-OFF SRD ユニットの出力とする。

$$y_{--L} = \int_0^{\infty} dt' f(t') \xi_-(t - t') \xi_-(t + \Delta t) \quad (\text{D.4})$$

$$y_{--R} = \int_0^{\infty} dt' f(t') \xi_-(t + \Delta t - t') \xi_-(t) \quad (\text{D.5})$$

$$z_{--} = w_1 y_{--L} + w_2 y_{--R} \quad (\text{D.6})$$

第三に、 $z_{+-}$  を ON-OFF SRD ユニットの出力とする。

$$y_{+-L} = \int_0^{\infty} dt' f(t') \xi_+(t - t') \xi_-(t + \Delta t) \quad (\text{D.7})$$

$$y_{+-R} = \int_0^{\infty} dt' f(t') \xi_+(t + \Delta t - t') \xi_-(t) \quad (\text{D.8})$$

$$z_{+-} = w_1 y_{+-L} + w_2 y_{+-R} \quad (\text{D.9})$$

第四に、 $z_{-+}$  を OFF-ON SRD ユニットの出力とする。

$$y_{-+L} = \int_0^{\infty} dt' f(t') \xi_-(t - t') \xi_+(t + \Delta t) \quad (\text{D.10})$$

$$y_{-+R} = \int_0^{\infty} dt' f(t') \xi_-(t + \Delta t - t') \xi_+(t) \quad (\text{D.11})$$

$$z_{-+} = w_1 y_{-+L} + w_2 y_{-+R} \quad (\text{D.12})$$

以上をすべて足し合わせると 4D モデルの出力となる。これを  $\mathcal{R}_{4D}$  とする。

$$\mathcal{R}_{4D} = z_{++} + z_{--} - z_{+-} - z_{-+} \quad (\text{D.13})$$

ここで、非対称な符号の乗算である  $z_{+-}$  と  $z_{-+}$  を取り出し、 $\mathcal{R}_{\text{asymm}} = -z_{+-} - z_{-+}$  とおき、以下のように表記する。

$$\mathcal{R}_{4D} = \mathcal{R}_{2D} + \mathcal{R}_{\text{asymm}} \quad (\text{D.14})$$

Eq. 3.10 より  $\mathcal{R}_{2D} = z_{++} + z_{--}$  である。

## D.2 平均の評価

$\langle \mathcal{R}_{4D} \rangle$  を評価する。

$$\langle \mathcal{R}_{4D} \rangle = \langle \mathcal{R}_{2D} \rangle + \langle \mathcal{R}_{\text{asymm}} \rangle \quad (\text{D.15})$$

$\langle \mathcal{R}_{2D} \rangle$  はすでに評価した (Eq. 3.40)。そのため新たに求める必要があるのは  $\langle \mathcal{R}_{\text{asymm}} \rangle$  である。これは四つのモーメントの和である。

$$\mathcal{R}_{\text{asymm}} = -(w_1 \langle y_{+-L} \rangle + w_2 \langle y_{+-R} \rangle + w_1 \langle y_{-+L} \rangle + w_2 \langle y_{-+R} \rangle) \quad (\text{D.16})$$

よって、新たに  $\langle y_{+-L} \rangle$ ,  $\langle y_{+-R} \rangle$ ,  $\langle y_{-+R} \rangle$ ,  $\langle y_{-+L} \rangle$  を評価する必要がある。まず、 $\langle y_{+-L} \rangle$  と  $\langle y_{-+L} \rangle$  を計算する。

$$\langle y_{+-L} \rangle = \int_0^\infty dt' f(t') \langle \xi_+(t-t') \xi_-(t+\Delta t) \rangle \quad (\text{D.17})$$

$$= \int_0^\infty dt' f(t') \{ \langle \xi_+(t-t') \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c + \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \} \quad (\text{D.18})$$

$$= \sigma^2 \int_0^\infty dt' f(t') \left\{ -\frac{1}{2\pi} \delta(t'+\Delta t) + \frac{1}{2\pi} \right\} \quad (\text{D.19})$$

$$= \sigma^2 \left\{ -\frac{1}{2\pi} f(-\Delta t) + \frac{1}{2\pi} \int_0^\infty dt' f(t') \right\} \quad (\text{D.20})$$

同様に,

$$\langle y_{-+L} \rangle = \int_0^\infty dt' f(t') \langle \xi_-(t-t') \xi_+(t+\Delta t) \rangle \quad (\text{D.21})$$

$$= \int_0^\infty dt' f(t') \{ \langle \xi_-(t-t') \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c + \langle \xi_-(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \} \quad (\text{D.22})$$

$$= \sigma^2 \int_0^\infty dt' f(t') \left\{ -\frac{1}{2\pi} \delta(t'+\Delta t) + \frac{1}{2\pi} \right\} \quad (\text{D.23})$$

$$= \sigma^2 \left\{ -\frac{1}{2\pi} f(-\Delta t) + \frac{1}{2\pi} \int_0^\infty dt' f(t') \right\} \quad (\text{D.24})$$

次に,  $\langle y_{+-R} \rangle$  と  $\langle y_{-+R} \rangle$  を評価する.

$$\langle y_{+-R} \rangle = \int_0^\infty dt' f(t') \langle \xi_+(t+\Delta t-t') \xi_-(t) \rangle \quad (\text{D.25})$$

$$= \int_0^\infty dt' f(t') \{ \langle \xi_+(t+\Delta t-t') \xi_-(t) \rangle_c + \langle \xi_+(t+\Delta t-t') \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \} \quad (\text{D.26})$$

$$= \sigma^2 \int_0^\infty dt' f(t') \left\{ -\frac{1}{2\pi} \delta(t'-\Delta t) + \frac{1}{2\pi} \right\} \quad (\text{D.27})$$

$$= \sigma^2 \left\{ -\frac{1}{2\pi} f(\Delta t) + \frac{1}{2\pi} \int_0^\infty dt' f(t') \right\} \quad (\text{D.28})$$

同様に,

$$\langle y_{-+R} \rangle = \int_0^\infty dt' f(t') \langle \xi_-(t+\Delta t-t') \xi_+(t) \rangle \quad (\text{D.29})$$

$$= \int_0^\infty dt' f(t') \{ \langle \xi_-(t+\Delta t-t') \xi_+(t) \rangle_c + \langle \xi_-(t+\Delta t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \} \quad (\text{D.30})$$

$$= \sigma^2 \int_0^\infty dt' f(t') \left\{ -\frac{1}{2\pi} \delta(t'-\Delta t) + \frac{1}{2\pi} \right\} \quad (\text{D.31})$$

$$= \sigma^2 \left\{ -\frac{1}{2\pi} f(\Delta t) + \frac{1}{2\pi} \int_0^\infty dt' f(t') \right\} \quad (\text{D.32})$$

したがって,

$$\begin{aligned} \langle \mathcal{R}_{4D} \rangle &= \frac{\sigma^2}{\pi} \{(\pi - 1)[w_1 f(-\Delta t) + w_2 f(\Delta t)] + (w_1 + w_2) \int_0^\infty dt' f(t')\} \\ &\quad - \frac{\sigma^2}{\pi} \{[-(w_1 f(-\Delta t) + w_2 f(\Delta t))] + (w_1 + w_2) \int_0^\infty dt' f(t')\} \end{aligned} \quad (\text{D.33})$$

$$= \sigma^2 [w_1 f(-\Delta t) + w_2 f(\Delta t)] \quad (\text{D.34})$$

これは 4D モデルの定常応答の平均は HR モデルの定常応答の平均 (3.30) に一致することを示している.

### D.3 分散の評価

4D モデルの定常応答の分散を評価する. まず, 以下の式が成立する.

$$\begin{aligned} V[\mathcal{R}_{4D}] &= V[\mathcal{R}_{2D} + \mathcal{R}_{\text{asymm}}] \\ &= V[\mathcal{R}_{2D}] + V[\mathcal{R}_{\text{asymm}}] + 2\text{cov}[\mathcal{R}_{2D}, \mathcal{R}_{\text{asymm}}] \end{aligned} \quad (\text{D.35})$$

ここで,  $\text{cov}[X, Y]$  は  $X$  と  $Y$  の共分散を表す.  $V[\mathcal{R}_{2D}]$  はすでに評価したので, 新たに評価する必要がある項は  $V[\mathcal{R}_{\text{asymm}}]$  と  $\text{cov}[\mathcal{R}_{2D}, \mathcal{R}_{\text{asymm}}]$  である. まず,  $V[\mathcal{R}_{\text{asymm}}]$  を評価する.

$$V[\mathcal{R}_{\text{asymm}}] = \langle \mathcal{R}_{\text{asymm}}^2 \rangle - \langle \mathcal{R}_{\text{asymm}} \rangle^2 \quad (\text{D.36})$$

D.2 節で  $\langle \mathcal{R}_{\text{asymm}} \rangle$  はすでに求めた. そのため, 新たに評価する必要があるモーメントは  $\langle \mathcal{R}_{\text{asymm}}^2 \rangle$  である. 簡便のため, これを行列とベクトルの積で表す.

$$\langle \mathcal{R}_{\text{asymm}}^2 \rangle = \mathbf{v}^T \mathbf{M} \mathbf{v} \quad (\text{D.37})$$

ここで,  $\mathbf{v}$  は以下のようにおいた.

$$\mathbf{v} = (w_1 \quad w_2 \quad w_1 \quad w_2) \quad (\text{D.38})$$

さらに,  $\mathbf{M}$  は以下のようにおいた.

$$\mathbf{M} = \begin{pmatrix} \langle y_{+-L}^2 \rangle & \langle y_{+-L}y_{+-R} \rangle & \langle y_{+-L}y_{-+L} \rangle & \langle y_{+-L}y_{-+R} \rangle \\ \langle y_{+-R}y_{+-L} \rangle & \langle y_{+-R}^2 \rangle & \langle y_{+-R}y_{-+L} \rangle & \langle y_{+-R}y_{-+R} \rangle \\ \langle y_{-+L}y_{+-L} \rangle & \langle y_{-+L}y_{+-R} \rangle & \langle y_{-+L}^2 \rangle & \langle y_{-+L}y_{-+R} \rangle \\ \langle y_{-+R}y_{+-L} \rangle & \langle y_{-+R}y_{+-R} \rangle & \langle y_{-+R}y_{-+L} \rangle & \langle y_{-+R}^2 \rangle \end{pmatrix} \quad (\text{D.39})$$

$\mathbf{M}$  の要素を一つずつ評価する. 要素は一部重複しているので実質的に 10 個のモーメントを評価することになる. 最初に,  $\langle y_{+-L}^2 \rangle$  を評価する.

$$\langle y_{+-L}^2 \rangle = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \langle \xi_+(t-t')\xi_-^2(t+\Delta t)\xi_+(t-t'') \rangle \quad (\text{D.40})$$

これを Eq. 3.12 に基づいて展開する.

$$\begin{aligned} \langle y_{+-L}^2 \rangle &= \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ \langle \xi_+(t-t')\xi_-^2(t+\Delta t)\xi_+(t-t'') \rangle_c \\ &\quad + \langle \xi_+(t-t')\xi_-^2(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t'') \rangle_c \\ &\quad + \langle \xi_+(t-t'')\xi_-^2(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \\ &\quad + 2 \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t-t'') \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \\ &\quad + 2 \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t-t'') \rangle_c \\ &\quad + \langle \xi_-^2(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t')\xi_+(t-t'') \rangle_c \\ &\quad + 2 \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t'') \rangle_c \\ &\quad + 2 \langle \xi_+(t-t'')\xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \\ &\quad + \langle \xi_+(t-t')\xi_+(t-t'') \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c^2 \\ &\quad + \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c^2 \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t-t'') \rangle_c \\ &\quad + \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c^2 \langle \xi_+(t-t'') \rangle_c \} \end{aligned} \quad (\text{D.41})$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17)~(3.24) を代入する,

$$\begin{aligned} \langle y_{+-L}^2 \rangle &= \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ (-\pi^2 + 4\pi - 6)\delta(t'+\Delta t)\delta(t''+\Delta t) \\ &\quad + 2(2-\pi)\delta(t'+\Delta t)\delta(t''+\Delta t) \\ &\quad + (2-\pi)\delta(t'+\Delta t) \\ &\quad + (2-\pi)\delta(t''+\Delta t) \\ &\quad + (\pi-1)^2\delta(t'-t'') \\ &\quad + 2\delta(t'+\Delta t)\delta(t''+\Delta t) \} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& + (\pi - 1)\delta(t' - t'') \\
& + (\pi - 1) \\
& - 2\delta(t' + \Delta t) \\
& - 2\delta(t'' + \Delta t) \\
& + 1
\end{aligned} \tag{D.42}$$

積分を実行すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-L}^2 \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} [\pi(-\pi + 2)f^2(-\Delta t) + \pi(\pi - 1) \int_0^\infty dt' f^2(t') \\
& - 2\pi f(-\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') + \pi \{ \int_0^\infty dt' f(t') \}^2] \tag{D.43}
\end{aligned}$$

第2に,  $\langle y_{+-R}^2 \rangle$  を評価する.

$$\langle y_{+-R}^2 \rangle = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'') f(t') \langle \xi_+^2(t) \xi_-(t - t' + \Delta t) \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle \tag{D.44}$$

これを Eq. 3.12 に基づいて展開する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-R}^2 \rangle = & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'') f(t') \{ \langle \xi_+^2(t) \xi_-(t - t' + \Delta t) \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+^2(t) \xi_-(t - t' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+^2(t) \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t' + \Delta t) \rangle_c \\
& + 2 \langle \xi_+(t) \xi_-(t - t' + \Delta t) \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \\
& + 2 \langle \xi_+(t) \xi_-(t - t' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+^2(t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t' + \Delta t) \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + 2 \langle \xi_+(t) \xi_-(t - t' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + 2 \langle \xi_+(t) \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+^2(t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t - t' + \Delta t) \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c^2 \\
& + \langle \xi_+(t) \rangle_c^2 \langle \xi_-(t - t' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \} \tag{D.45}
\end{aligned}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17)~(3.24) を代入する.

$$\langle y_{+-R}^2 \rangle = \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'') f(t') \{ (-\pi^2 + 4\pi - 6) \delta(t' - \Delta t) \delta(t'' - \Delta t)$$

$$\begin{aligned}
& + 2(2 - \pi)\delta(t' - \Delta t)\delta(t'' - \Delta t) \\
& + (2 - \pi)\delta(t' - \Delta t) \\
& + (2 - \pi)\delta(t'' - \Delta t) \\
& + (\pi - 1)^2\delta(t' - t'') \\
& + 2\delta(t' - \Delta t)\delta(t'' - \Delta t) \\
& + (\pi - 1)\delta(t' - t'') \\
& + (\pi - 1) \\
& - 2\delta(t' - \Delta t) \\
& - 2\delta(t'' - \Delta t) \\
& + 1\} \tag{D.46}
\end{aligned}$$

積分を実行すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-R}^2 \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} [\pi(-\pi + 2)f^2(\Delta t) + \pi(\pi - 1) \int_0^\infty dt' f^2(t') - 2\pi f(\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') \\
& + \pi \{ \int_0^\infty dt' f(t') \}^2] \tag{D.47}
\end{aligned}$$

第 3 に,  $\langle y_{+-L}y_{+-R} \rangle$  を評価する.

$$\langle y_{+-L}y_{+-R} \rangle = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t + \Delta t)\xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle \tag{D.48}$$

これを Eq. 3.12 に基づいて展開する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-L}y_{+-R} \rangle = & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t + \Delta t)\xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t)\xi_+(t)\xi_-(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t - t'' + \Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t + \Delta t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t + \Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t + \Delta t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t + \Delta t)\xi_+(t) \rangle_c
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t)\xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t+\Delta t)\xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \}
\end{aligned} \tag{D.49}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17)~(3.24) を代入する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-L}y_{+-R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ (2-\pi)\delta(t'+\Delta t)\delta(t'') \\
& + (2-\pi)\delta(t')\delta(t''-\Delta t) \\
& + \delta(t')\delta(t''-\Delta t) \\
& + (\pi-1)^2\delta(t')\delta(t'') \\
& - \delta(t'+\Delta t) \\
& - \delta(t''-\Delta t) \\
& + (\pi-1)\delta(t') \\
& + (\pi-1)\delta(t'') \\
& + 1 \}
\end{aligned} \tag{D.50}$$

積分を実行すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-L}y_{+-R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} [(2-\pi)g(|\Delta t|)f(0) + (\pi^2 - 2\pi + 1)g^2(0) \\
& - g(|\Delta t|) \int_0^\infty dt' f(t') - \int_0^\infty dt' f(t')f(t'+\Delta t) \\
& + 2(\pi-1)f(0) \int_0^\infty dt' f(t') + \{ \int_0^\infty dt' f(t') \}^2]
\end{aligned} \tag{D.51}$$

第4に  $\langle y_{+-L}y_{-+R} \rangle$  を評価する.

$$\langle y_{+-L}y_{-+R} \rangle = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t')f(t'') \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t)\xi_-(t)\xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle \tag{D.52}$$

これを Eq. 3.12 に基づいて展開する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-L}y_{-+R} \rangle = & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t') f(t'') \{ \langle \xi_+(t-t') \xi_-(t+\Delta t) \xi_-(t) \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \\
& + \langle \xi_-(t+\Delta t) \xi_-(t) \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \xi_+(t-t') \rangle_c < \\
& + \langle \xi_+(t-t') \xi_-(t) \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c < \\
& + \langle \xi_+(t-t') \xi_-(t+\Delta t) \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \xi_-(t) \rangle_c < \\
& + \langle \xi_+(t-t') \xi_-(t+\Delta t) \xi_-(t) \rangle_c < \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \\
& + \langle \xi_+(t-t') \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c < \xi_-(t) \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \\
& + \langle \xi_+(t-t') \xi_-(t) \rangle_c < \xi_-(t+\Delta t) \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \\
& + \langle \xi_+(t-t') \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \xi_-(t) \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c < \\
& + \langle \xi_+(t-t') \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c < \xi_-(t) \rangle_c < \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \\
& + \langle \xi_+(t-t') \xi_-(t) \rangle_c < \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c < \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \\
& + \langle \xi_+(t-t') \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \xi_-(t) \rangle_c < \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c < \\
& + \langle \xi_-(t) \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \xi_+(t-t') \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c < \\
& + \langle \xi_-(t+\Delta t) \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \xi_+(t-t') \xi_-(t) \rangle_c < \\
& + \langle \xi_-(t) \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c < \xi_+(t-t') \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c < \\
& + \langle \xi_+(t-t') \rangle_c < \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c < \xi_-(t) \rangle_c < \xi_+(t+\Delta t-t'') \rangle_c \} \\
\end{aligned} \tag{D.53}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17)~(3.24) を代入する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-L}y_{-+R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'') f(t') \{ (2-\pi) \delta(t'+\Delta t) \delta(t'') \\
& + (2-\pi) \delta(t') \delta(t''-\Delta t) \\
& + \delta(t') \delta(t''-\Delta t) \\
& + \delta(t') \delta(t'') \\
& - \delta(t'+\Delta t) \\
& - \delta(t''-\Delta t) \\
& - \delta(t') \\
& - \delta(t'') \\
& + (\pi-1) \delta(t'-t''+\Delta t) \\
& + 1 \} \\
\end{aligned} \tag{D.54}$$

積分を実行すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-L}y_{-+R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} [(2 - \pi)f(|\Delta t|)f(0) + (f(0))^2 \\
& - f(|\Delta t|) \int_0^\infty dt' f(t') + (\pi - 1) \int_0^\infty dt' f(t')f(t' + \Delta t) \\
& - 2f(0) \int_0^\infty dt' f(t') + \{ \int_0^\infty dt' f(t') \}^2] \quad (D.55)
\end{aligned}$$

第 5 に, Eq.3.16 より以下の式が成立する.

$$\langle y_{+-L}y_{-+L} \rangle = 0 \quad (D.56)$$

$$\langle y_{+-R}y_{-+R} \rangle = 0 \quad (D.57)$$

最後に, 残りのモーメントは以下の式から得られる.

$$\langle y_{-+L}^2 \rangle = \langle y_{+-L}^2 \rangle \quad (D.58)$$

$$\langle y_{-+R}^2 \rangle = \langle y_{+-R}^2 \rangle \quad (D.59)$$

$$\langle y_{-+L}y_{-+R} \rangle = \langle y_{+-L}y_{+-R} \rangle \quad (D.60)$$

$$\langle y_{-+L}y_{+-R} \rangle = \langle y_{+-L}y_{-+R} \rangle \quad (D.61)$$

$M$  の要素をすべて評価したので,  $V[\mathcal{R}_{\text{asymm}}]$  を得る.

$$V[\mathcal{R}_{\text{asymm}}] = \sigma^4(D_1 + D_2 + D_3 + D_4 + D_5) \quad (D.62)$$

$$D_1 = \frac{-\pi^2 + 2\pi - 2}{2\pi^2} (w_1^2(f(-\Delta t))^2 + w_2^2(f(\Delta t))^2)$$

$$D_2 = -\frac{\pi - 2}{\pi^2} (w_1^2(f(-\Delta t)) + w_2^2(f(\Delta t))) \int_0^\infty dt' f(t')$$

$$D_3 = \frac{\pi - 1}{2\pi} (w_1^2 + w_2^2) \int_0^\infty dt' (f(t'))^2$$

$$D_4 = \frac{\pi - 2}{\pi^2} w_1 w_2 \int_0^\infty dt' f(t' + \Delta t) f(t')$$

$$D_5 = \frac{\pi - 2}{2\pi^2} (w_1^2 + w_2^2) \left( \int_0^\infty dt' f(t') \right)^2$$

$f(0) = 0$  を用いた.

次に,  $\text{cov}[\mathcal{R}_{2D}, \mathcal{R}_{\text{asymm}}]$  を評価する.

$$\begin{aligned}\text{cov}[\mathcal{R}_{2D}, \mathcal{R}_{\text{asymm}}] &= \langle (\mathcal{R}_{2D} - \langle \mathcal{R}_{2D} \rangle) \cdot (\mathcal{R}_{\text{asymm}} - \langle \mathcal{R}_{\text{asymm}} \rangle) \rangle \\ &= \langle \mathcal{R}_{2D} \cdot \mathcal{R}_{\text{asymm}} \rangle - \langle \mathcal{R}_{2D} \rangle \langle \mathcal{R}_{\text{asymm}} \rangle\end{aligned}\quad (\text{D.63})$$

$\langle \mathcal{R}_{2D} \rangle$  と  $\langle \mathcal{R}_{\text{asymm}} \rangle$  はすでに評価した. 新たに  $\langle \mathcal{R}_{2D} \cdot \mathcal{R}_{\text{asymm}} \rangle$  を評価する必要がある. 簡便のため, これを行列とベクトルの積で表す.

$$\langle \mathcal{R}_{2D} \cdot \mathcal{R}_{\text{asymm}} \rangle = \mathbf{v}^T \mathbf{N} \mathbf{v} \quad (\text{D.64})$$

ただし, 行列  $\mathbf{N}$  は以下のようにおいた.

$$\mathbf{N} = \begin{pmatrix} \langle y_{++LY+-L} \rangle & \langle y_{++LY+-R} \rangle & \langle y_{++LY-+L} \rangle & \langle y_{++LY-+R} \rangle \\ \langle y_{++RY+-L} \rangle & \langle y_{++RY+-R} \rangle & \langle y_{++RY-+L} \rangle & \langle y_{++RY-+R} \rangle \\ \langle y_{--LY+-L} \rangle & \langle y_{--LY+-R} \rangle & \langle y_{--LY-+L} \rangle & \langle y_{--LY-+R} \rangle \\ \langle y_{--RY+-L} \rangle & \langle y_{--RY+-R} \rangle & \langle y_{--RY-+L} \rangle & \langle y_{--RY-+R} \rangle \end{pmatrix} \quad (\text{D.65})$$

$\mathbf{v}$  は Eq. D.38 で定義した. これから,  $\mathbf{N}$  の要素を一つずつ評価する. つまり, 16 個のモーメントを評価する. 第 1 に,  $\langle y_{++LY-+L} \rangle$  を評価する.

$$\begin{aligned}\langle y_{++LY-+L} \rangle &= \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'') f(t') \langle \xi_+(t-t') \xi_+^2(t+\Delta t) \xi_-(t-t'') \rangle \quad (\text{D.66}) \\ &= \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'') f(t') \{ \langle \xi_+(t-t') \xi_+^2(t+\Delta t) \xi_+(t-t'') \rangle_c \\ &\quad + \langle \xi_+(t-t') \xi_+^2(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t'') \rangle_c \\ &\quad + 2 \langle \xi_+(t-t') \xi_+(t-t'') \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \\ &\quad + \langle \xi_+^2(t+\Delta t) \xi_+(t-t'') \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \\ &\quad + 2 \langle \xi_+(t-t') \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t'') \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \\ &\quad + \langle \xi_+(t-t') \xi_+(t-t'') \rangle_c \langle \xi_+^2(t+\Delta t) \rangle_c \\ &\quad + 2 \langle \xi_+(t-t') \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t'') \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \\ &\quad + 2 \langle \xi_+(t+\Delta t) \xi_+(t-t'') \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \\ &\quad + \langle \xi_+(t-t') \xi_+(t-t'') \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c^2 \\ &\quad + \langle \xi_+(t+\Delta t)^2 \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t-t'') \rangle_c \\ &\quad + \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c^2 \langle \xi_+(t-t'') \rangle_c \} \quad (\text{D.67})\end{aligned}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17) ~ (3.24) を代入する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{++L}y_{--L} \rangle &= \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ 2(\pi - 3)\delta(t' + \Delta t)\delta(t'' + \Delta t) \\
&\quad + (\pi + 2)\delta(t' + \Delta t) \\
&\quad + 2(2 - \pi)\delta(t' + \Delta t)\delta(t'' + \Delta t) \\
&\quad + (2 - \pi)\delta(t'' + \Delta t) \\
&\quad - 2(\pi - 1)\delta(t' + \Delta t)\delta(t'' + \Delta t) \\
&\quad - (\pi - 1)\delta(t' - t'') \\
&\quad + 2(\pi - 1)\delta(t' + \Delta t) \\
&\quad - 2\delta(t'' + \Delta t) \\
&\quad - \delta(t' - t'') \\
&\quad + (\pi - 1) \\
&\quad + 1
\end{aligned} \tag{D.68}$$

積分を実行すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{++L}y_{--L} \rangle &= \frac{\sigma^4}{4\pi^2} [-2\pi f^2(-\Delta t) + 2\pi f(-\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') - \pi \int_0^\infty dt' f(t' - t'' + \Delta t) \\
&\quad + \pi \{ \int_0^\infty dt' f(t') \}^2] \tag{D.69}
\end{aligned}$$

第 2 に,  $\langle y_{++R}y_{+-R} \rangle$  を評価する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{++R}y_{+-R} \rangle &= \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \langle \xi_+(t)\xi_+(t - t' + \Delta t)\xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle \\
&\tag{D.70} \\
&= \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ \langle \xi_+(t)\xi_+(t - t' + \Delta t)\xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
&\quad + \langle \xi_+(t - t' + \Delta t)\xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
&\quad + \langle \xi_+(t)\xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t' + \Delta t) \rangle_c \\
&\quad + \langle \xi_+(t)\xi_+(t - t' + \Delta t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
&\quad + \langle \xi_+(t)\xi_+(t - t' + \Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
&\quad + \langle \xi_+(t)\xi_+(t - t' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
&\quad + \langle \xi_+(t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t' + \Delta t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
&\quad + \langle \xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t)\xi_+(t - t' + \Delta t) \rangle_c
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& + \langle \xi_+(t)\xi_+(t-t'+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t'+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t)\xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t'+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t)\xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t'+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t'+\Delta t)\xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t)\xi_+(t-t'+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t'+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c \quad (\text{D.71})
\end{aligned}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17) ~ (3.24) を代入する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{++R}y_{+-R} \rangle & = \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ 2(\pi-3)\delta(t'-\Delta t)\delta(t''-\Delta t) \\
& + (\pi+2)\delta(t'-\Delta t) \\
& + 2(2-\pi)\delta(t'-\Delta t)\delta(t''-\Delta t) \\
& + (2-\pi)\delta(t''-\Delta t) \\
& - 2(\pi-1)\delta(t'-\Delta t)\delta(t''-\Delta t) \\
& - (\pi-1)\delta(t'-t'') \\
& + 2(\pi-1)\delta(t'-\Delta t) \\
& - 2\delta(t''-\Delta t) \\
& - \delta(t'-t'') \\
& + (\pi-1) \\
& + 1 \quad (\text{D.72})
\end{aligned}$$

積分を実行すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{++R}y_{+-R} \rangle & = \frac{\sigma^4}{4\pi^2} [-2\pi f^2(\Delta t) + 2\pi f(\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') - \pi \int_0^\infty dt' f(t'-t''+\Delta t) \\
& + \pi \{ \int_0^\infty dt' f(t') \}^2] \quad (\text{D.73})
\end{aligned}$$

第3に,  $\langle y_{++L}y_{+-R} \rangle$  を評価する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{++L}y_{+-R} \rangle & = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \langle \xi_+(t-t')\xi_+(t+\Delta t)\xi_+(t)\xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle \\
& \quad (\text{D.74}) \\
& = \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ \langle \xi_+(t-t')\xi_+(t+\Delta t)\xi_+(t)\xi_-(t-t''+\Delta t) \rangle_c
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& + \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t + \Delta t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \} \quad (\text{D.75})
\end{aligned}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17) ~ (3.24) を代入する。

$$\begin{aligned}
\langle y_{++L}y_{+-R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ (2 - \pi)\delta(t' + \Delta t)\delta(t'') \\
& + (2 - \pi)\delta(t')\delta(t'' - \Delta t) \\
& - (\pi - 1)\delta(t' + \Delta t)\delta(t'' - \Delta t) \\
& - (\pi - 1)\delta(t')\delta(t'') \\
& + (\pi - 1)\delta(t' + \Delta t) \\
& - \delta(t'' - \Delta t) \\
& + (\pi - 1)\delta(t') \\
& - \delta(t'') \\
& - \delta(t' - t'' + \Delta t) \\
& + 1 \} \quad (\text{D.76})
\end{aligned}$$

積分を実行すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{++L}y_{+-R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} [(2-\pi)f(|\Delta t|)f(0) - (\pi-1)f^2(0) + (\pi-1)f(-\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') \\
& - f(\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') + (\pi-2)f(0) \int_0^\infty dt' f(t') \\
& - \int_0^\infty dt' f(t' - t'' + \Delta t) + \{ \int_0^\infty dt' f(t') \}^2] \quad (D.77)
\end{aligned}$$

第4に,  $\langle y_{+-L}y_{++R} \rangle$  を評価する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-L}y_{++R} \rangle = & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle \\
& (D.78) \\
= & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t''+\Delta t)\xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_+(t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_-(t+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t-t')\xi_-(t+\Delta t)\xi_+(t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \} \quad (D.79)
\end{aligned}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17) ~ (3.24) を代入する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-L}y_{++R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ (2-\pi)\delta(t'+\Delta t)\delta(t'') \\
& + (\pi+2)\delta(t')\delta(t''-\Delta t) \\
& - (\pi-1)\delta(t'+\Delta t)\delta(t''-\Delta t) \\
& - (\pi-1)\delta(t')\delta(t'') \}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& -\delta(t' + \Delta t) \\
& + (\pi - 1)\delta(t'' - \Delta t) \\
& + (\pi - 1)\delta(t') \\
& - \delta(t'') \\
& + (\pi - 1)\delta(t' - t'' + \Delta t) \\
& + 1\} \tag{D.80}
\end{aligned}$$

積分を実行すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{+-L}y_{++R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} [(2 - \pi)f(-\Delta t)f(0) + (\pi + 2)f(0)f(\Delta t) - (\pi - 1)f^2(0) - f(-\Delta t) \\
& + (\pi - 1)f(\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') + (\pi - 1)f(0) \int_0^\infty dt' f(t') - f(0) \int_0^\infty dt' f(t') \\
& + (\pi - 1) \int_0^\infty dt' f(t' + \Delta t) + \{ \int_0^\infty dt' f(t') \}^2] \tag{D.81}
\end{aligned}$$

第 5 に,  $\langle y_{++L}y_{-+R} \rangle$  を評価する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{++L}y_{-+R} \rangle = & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t + \Delta t)\xi_-(t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle \\
= & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t + \Delta t)\xi_-(t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_-(t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t + \Delta t)\xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_-(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t')\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t - t') \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \} \tag{D.82}
\end{aligned}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17) ~ (3.24) を代入する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{++L}y_{-+R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \{ (\pi + 2)\delta(t' + \Delta t)\delta(t'') \\
& + (2 - \pi)\delta(t')\delta(t'' - \Delta t) \\
& - (\pi - 1)\delta(t' + \Delta t)\delta(t'' - \Delta t) \\
& - (\pi - 1)\delta(t')\delta(t'') \\
& + (\pi - 1)\delta(t' + \Delta t) \\
& - \delta(t'' - \Delta t) \\
& - \delta(t') \\
& + (\pi - 1)\delta(t'') \\
& + (\pi - 1)\delta(t' - t'' + \Delta t) \\
& + 1 \} \tag{D.83}
\end{aligned}$$

積分を実行すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{++L}y_{-+R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \{ (\pi + 2)f(-\Delta t)f(0) + (2 - \pi)f(0)f(\Delta t) - (\pi - 1)f(-\Delta t)f(\Delta t) \\
& - (\pi - 1)^2 f^2(0) + (\pi - 1)f(-\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') - f(\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') \\
& + (\pi - 2)f(0) + (\pi - 1) \int_0^\infty dt' f(t' + \Delta t) + \left( \int_0^\infty dt' f(t') \right)^2 \} \tag{D.84}
\end{aligned}$$

第 6 に,  $\langle y_{-+L}y_{++R} \rangle$  を評価する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{-+L}y_{++R} \rangle = & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \langle \xi_-(t - t')\xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle \\
& \tag{D.85} \\
= & \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ \langle \xi_-(t - t')\xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t - t') \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t - t')\xi_+(t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t - t')\xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t - t')\xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t - t')\xi_+(t + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t - t')\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t - t')\xi_+(t - t'' + \Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t + \Delta t)\xi_+(t) \rangle_c
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& + \langle \xi_-(t-t')\xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t-t')\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t-t')\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \langle \xi_-(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_+(t+\Delta t)\xi_+(t) \rangle_c \langle \xi_-(t-t') \rangle_c \langle \xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \\
& + \langle \xi_-(t-t')\xi_+(t+\Delta t)\xi_+(t)\xi_+(t-t''+\Delta t) \rangle_c \} \tag{D.86}
\end{aligned}$$

各キュムラントに対応する値 Eqs. (3.17) ~ (3.24) を代入する.

$$\begin{aligned}
\langle y_{-+L}y_{++R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \int_0^\infty \int_0^\infty dt' dt'' f(t'')f(t') \{ (2-\pi)\delta(t'+\Delta t)\delta(t'') \\
& + (2-\pi)\delta(t')\delta(t''-\Delta t) \\
& - (\pi-1)\delta(t'+\Delta t)\delta(t''-\Delta t) \\
& - (\pi-1)\delta(t')\delta(t'') \\
& - \delta(t'+\Delta t) \\
& + (\pi-1)\delta(t''-\Delta t) \\
& - \delta(t') \\
& + (\pi-1)\delta(t'') \\
& - \delta(t'-t''+\Delta t) \\
& + 1 \} \tag{D.87}
\end{aligned}$$

積分を実行すると次の式を得る.

$$\begin{aligned}
\langle y_{-+L}y_{++R} \rangle = & \frac{\sigma^4}{4\pi^2} \{ (2-\pi)f(|\Delta t|)f(0) - (\pi-1)f^2(0) - f(-\Delta t) \int_0^\infty dt' f(t') \\
& + (\pi-1)f(\Delta t) \int_0^\infty dt' + (\pi-2)f(0) \int_0^\infty dt' f(t') \\
& - \int_0^\infty dt' f(t'+\Delta t) + (\int_0^\infty dt' f(t'))^2 \} \tag{D.88}
\end{aligned}$$

第7に, Eq. (3.16) より以下の式が成立する.

$$\langle y_{++L}y_{+-L} \rangle = 0 \tag{D.89}$$

$$\langle y_{--L}y_{-+L} \rangle = 0 \tag{D.90}$$

$$\langle y_{++R}y_{-+R} \rangle = 0 \tag{D.91}$$

$$\langle y_{--R}y_{+-R} \rangle = 0 \quad (\text{D.92})$$

最後に、残りのモーメントが以下の式より得られる。

$$\langle y_{--L}y_{+-L} \rangle = \langle y_{++L}y_{-+L} \rangle \quad (\text{D.93})$$

$$\langle y_{--R}y_{-+R} \rangle = \langle y_{++R}y_{+-R} \rangle \quad (\text{D.94})$$

$$\langle y_{--L}y_{-+R} \rangle = \langle y_{++L}y_{+-R} \rangle \quad (\text{D.95})$$

$$\langle y_{--L}y_{+-R} \rangle = \langle y_{++L}y_{-+R} \rangle \quad (\text{D.96})$$

$$\langle y_{+-L}y_{--R} \rangle = \langle y_{-+L}y_{++R} \rangle \quad (\text{D.97})$$

$$\langle y_{-+L}y_{--R} \rangle = \langle y_{+-L}y_{++R} \rangle \quad (\text{D.98})$$

$N$  の要素を全て評価したので  $\text{cov}[\mathcal{R}_{2D}, \mathcal{R}_{\text{asymm}}]$  を得る。

$$\text{cov}[\mathcal{R}_{2D}, \mathcal{R}_{\text{asymm}}] = -\frac{\sigma^4}{2\pi^2}(E_1 + E_2 + E_3 + E_4 + E_5) \quad (\text{D.99})$$

$$E_1 = -2(w_1^2(f(-\Delta t))^2 + w_2^2(f(\Delta t))^2)$$

$$E_2 = 4(w_1^2(f(-\Delta t)) + w_2^2(f(\Delta t))) \int_0^\infty dt' f(t')$$

$$E_3 = -\pi(w_1^2 + w_2^2) \int_0^\infty dt' (f(t'))^2$$

$$E_4 = 2(\pi - 2)w_1w_2 \int_0^\infty dt' f(t' + \Delta t)f(t')$$

$$E_5 = (\pi - 2)(w_1^2 + w_2^2) \left( \int_0^\infty dt' f(t') \right)^2$$

$f(0) = 0$  を用いた。

ここまでの結果を用いて  $\mathcal{R}_{4D}$  の分散を求めることができる。

$$V[\mathcal{R}_{4D}] = V[\mathcal{R}_{2D}] + V[\mathcal{R}_{\text{asymm}}] + \text{cov}[\mathcal{R}_{2D}, \mathcal{R}_{\text{asymm}}] \quad (\text{D.100})$$

$$= \sigma^4 \{ w_1^2(f(-\Delta t))^2 + w_2^2(f(\Delta t))^2 + (w_1^2 + w_2^2) \int_0^\infty dt' (f(t'))^2 \} \quad (\text{D.101})$$

したがって、平均と同様に 4D モデルの定常応答の分散は HR モデルの分散 (Eq. 3.37)

と一致する。

# 謝辞

本論文第 2 章「Lobula Plate Tangential Cell 膜電位応答データに基づくモデル選択」は「Hideaki Ikeda, Yoshinori Suzuki, Takako Morimoto, and Toru Aonishi. Model selection of early vision system of *drosophila melanogaster*. IPSJ Transactions on Mathematical Modeling and Its Applications, Vol. 9, No. 3, pp. 24-31, dec 2016. [58]」に基づくものです。上記論文 [58] の著作権は情報処理学会に帰属します。また、共著者である鈴木力憲博士，東京薬科大学 生命科学部 森本高子准教授，および東京工業大学 情報理工学院 青西亨准教授に感謝します。

本論文第 3 章「白色正規ノイズに対するモデル応答の性能解析」は国際会議 ICONIP 2017 の予稿「Hideaki Ikeda and Toru Aonishi. Performance comparison of motion encoders: Hassenstein-Reichardt and Two-detector models. In Liu Derong, Xie Shengli, Li Yuanqing, Zhao Dongbin, and El-Sayed M. El-Alfy, editors, Neural Information Processing, No. 10636 in Lecture Notes in Computer Science, pp. 885-893. Springer International Publishing AG, Cham, 2017 ([https://doi.org/10.1007/978-3-319-70090-8\\_90](https://doi.org/10.1007/978-3-319-70090-8_90))」として発表されています [59]。本博士論文では生理学的データに基づいたより詳細なモデル性能の評価と解析解の詳しい導出過程を記述しています。上記論文 [59] の著作権は Springer International Publishing AG に帰属します。また、共著者である青西亨准教授に感謝します。

## 参考文献

- [1] Yoshinori Suzuki. *Studies on Neural Basis of Robust Motion Perception in Drosophila melanogaster*. PhD thesis, Tokyo Institute of Technology, 2015.
- [2] David Marr. *Vision*, pp. 3–38. The MIT Press, 2010. General Introduction and Chapter 1, originally published by W. H. Freeman, San Francisco in 1982.
- [3] Alexander Borst, Juergen Haag, and Dierk F Reiff. Fly motion vision. *Annual review of neuroscience*, Vol. 33, pp. 49–70, 2010.
- [4] Alexander Borst. In search of the holy grail of fly motion vision. *European Journal of Neuroscience*, Vol. 40, No. 9, pp. 3285–3293, 2014.
- [5] James J Gibson. 視覚ワールドの知覚. 新曜社, 2011. 原題: The Perception of the Visual World, 原書出版: The Riverside Press, 1950, 翻訳: 東山篤規, 竹沢智, 村上嵩至.
- [6] Max Wertheimer. On the phi phenomenon as an example of nativism in perception. In Richard j. Herrnstein and Edwin G. Boring, editors, *A Source Book in the History of Psychology*, pp. 163–168. Harvard university press, 1965. Translated by Don Cantor, originally published in *Zeitschrift für Psychologie* 61, pp. 162-163, pp. 221-227 (1912).
- [7] Max Wertheimer. On the isomorphic relation between seen movement and cortical short

- circuit. In Richard j. Herrnstein and Edwin G. Boring, editors, *A Source Book in the History of Psychology*, pp. 259–261. Harvard university press, 1965. Translated by Don Cantor, originally published in *Zeitschrift für Psychologie* 61, 247-250 (1912).
- [8] James J Gibson. 生態学的知覚システム：感性をとらえなおす. 東京大学出版会, 2011.  
原題: *The Senses Considered as Perceptual Systems*, 原書出版: Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts, USA, 1966, 翻訳: 佐々木正人, 古山宣洋, 三嶋博之.
- [9] Stephen J Huston and Holger G Krapp. Visuomotor transformation in the fly gaze stabilization system. *PLOS BIOLOGY*, Vol. 6, No. 7, pp. 1468–1478, JUL 2008.
- [10] Alexander Borst and Thomas Euler. Seeing things in motion: models, circuits, and mechanisms. *Neuron*, Vol. 71, No. 6, pp. 974–994, 2011.
- [11] B Hassenstein. A cross correlation process in the nervous center of an insect eye. *II Nuovo Cimento (1955-1965)*, Vol. 13, No. 2, pp. 617–619, 1959.
- [12] Tomaso Poggio and Werner Reichardt. Considerations on models of movement detection. *KYBERNETIK*, Vol. 13, No. 4, pp. 223–227, 1973.
- [13] Vincent Torre and Tomaso Poggio. A synaptic mechanism possibly underlying directional selectivity to motion. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 202, No. 1148, pp. 409–416, 1978.
- [14] E H Adelson and J R Bergen. Spatiotemporal energy models for the perception of motion. *JOURNAL OF THE OPTICAL SOCIETY OF AMERICA A-OPTICS IMAGE SCIENCE AND VISION*, Vol. 2, No. 2, pp. 284–299, 1985.

- [15] W Reichardt. Evaluation of optical motion information by movement detectors. *JOURNAL OF COMPARATIVE PHYSIOLOGY A-SENSORY NEURAL AND BEHAVIORAL PHYSIOLOGY*, Vol. 161, No. 4, pp. 533–547, 1987.
- [16] E C Hildreth and C Koch. The analysis of visual-motion - from computational theory to neuronal mechanisms. *ANNUAL REVIEW OF NEUROSCIENCE*, Vol. 10, pp. 477–533, 1987.
- [17] Alexander Borst and Martin Egelhaaf. Principles of visual-motion detection. *TRENDS IN NEUROSCIENCES*, Vol. 12, No. 8, pp. 297–306, AUG 1989.
- [18] W Reichardt and T Poggio. Figure-ground discrimination by relative movement in the visual-system of the fly .1. experimental results. *BIOLOGICAL CYBERNETICS*, Vol. 35, No. 2, pp. 81–100, 1979.
- [19] Martin Egelhaaf, Alexander Borst, and Werner Reichardt. Computational structure of a biological motion-detection system as revealed by local detector analysis in the fly nervous system. *JOSA A*, Vol. 6, No. 7, pp. 1070–1087, 1989.
- [20] M Egelhaaf and A BorsT. A look into the cockpit of the fly - visual orientation, algorithms, and identified neurons. *JOURNAL OF NEUROSCIENCE*, Vol. 13, No. 11, pp. 4563–4574, NOV 1993.
- [21] Steven D Wiederman, Patrick A Shoemaker, and David C O'Carroll. Correlation between off and on channels underlies dark target selectivity in an insect visual system. *Journal of Neuroscience*, Vol. 33, No. 32, pp. 13225–13232, 2013.

- [22] Humberto R Maturana and S Frenk. Directional movement and horizontal edge detectors in the pigeon retina. *Science*, Vol. 142, No. 3594, pp. 977–979, 1963.
- [23] David Marr. *Vision*, chapter 3.4, pp. 159–182. The MIT Press, 2010. originally published by W. H. Freeman, San Francisco in 1982.
- [24] F Wolf-Oberhollenzer and K Kirschfeld. Temporal frequency dependence in motion-sensitive neurons of the accessory optic system of the pigeon. *The Science of Nature, Naturwissenschaften*, Vol. 77, No. 6, pp. 296–298, Jun 1990.
- [25] F Wolf-Oberhollenzer and K Kirschfeld. Motion sensitivity in the nucleus of the basal optic root of the pigeon. *JOURNAL OF NEUROPHYSIOLOGY*, Vol. 71, No. 4, pp. 1559–1573, APR 1994.
- [26] M R Ibbotson and C W G Clifford. Interactions between on and off signals in directional motion detectors feeding the not of the wallaby. *JOURNAL OF NEUROPHYSIOLOGY*, Vol. 86, No. 2, pp. 997–1005, AUG 2001.
- [27] Horace B Barlow and William R Levick. The mechanism of directionally selective units in rabbit’s retina. *The Journal of physiology*, Vol. 178, No. 3, pp. 477–504, 1965.
- [28] Damon A. Clark, James E. Fitzgerald, Justin M. Ales, Daryl M. Gohl, Marion A. Silies, Anthony M. Norcia, and Thomas R. Clandinin. Flies and humans share a motion estimation strategy that exploits natural scene statistics. *NATURE NEUROSCIENCE*, Vol. 17, No. 2, pp. 296–303, FEB 2014.
- [29] Alexander Borst and Moritz Helmstaedter. Common circuit design in fly and mammalian

- motion vision. *NATURE NEUROSCIENCE*, Vol. 18, No. 8, pp. 1067–1076, AUG 2015.
- [30] Dario Floreano, Ramon Pericet-Camara, Stephane Viollet, Franck Ruffier, Andreas Brueckner, Robert Leitel, Wolfgang Buss, Mohsine Menouni, Fabien Expert, Raphael Juston, Michal Karol Dobrzynski, Geraud L'Eplattenier, Fabian Recktenwald, Hanspeter A. Mallot, and Nicolas Franceschini. Miniature curved artificial compound eyes. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA*, Vol. 110, No. 23, pp. 9267–9272, JUN 4 2013.
- [31] Stephane Viollet, Stephanie Godiot, Robert Leitel, Wolfgang Buss, Patrick Breugnon, Mohsine Menouni, Raphael Juston, Fabien Expert, Fabien Colonnier, Geraud L'Eplattenier, Andreas Brueckner, Felix Kraze, Hanspeter Mallot, Nicolas Franceschini, Ramon Pericet-Camara, Franck Ruffier, and Dario Floreano. Hardware Architecture and Cutting-Edge Assembly Process of a Tiny Curved Compound Eye. *SENSORS*, Vol. 14, No. 11, pp. 21702–21721, NOV 2014.
- [32] Nicolas Franceschini. Small brains, smart machines: From fly vision to robot vision and back again. *PROCEEDINGS OF THE IEEE*, Vol. 102, No. 5, SI, pp. 751–781, MAY 2014.
- [33] Franck Ruffier and Nicolas Franceschini. Optic flow regulation in unsteady environments: A tethered mav achieves terrain following and targeted landing over a moving platform. *Journal of Intelligent & Robotic Systems*, Vol. 79, No. 2, pp. 275–293, Aug 2015.

- [34] 秋間学尚, 佐藤茂雄. 運動視により局所運動を検出する神経回路網モデルの LSI 化. 日本神経回路学会誌, Vol. 22, No. 4, pp. 152–161, 2015.
- [35] John O Limb and John A Murphy. Estimating the velocity of moving images in television signals. *Computer graphics and image processing*, Vol. 4, No. 4, pp. 311–327, 1975.
- [36] M V Srinivasan. Generalized gradient schemes for the measurement of 2-dimensional image motion. *BIOLOGICAL CYBERNETICS*, Vol. 63, No. 6, pp. 421–431, 1990.
- [37] M Potters and W Bialek. Statistical-mechanics and visual signal-processing. *JOURNAL DE PHYSIQUE I*, Vol. 4, No. 11, pp. 1755–1775, NOV 1994.
- [38] Juergen Haag, Winfried Denk, and Alexander Borst. Fly motion vision is based on reichardt detectors regardless of the signal-to-noise ratio. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 101, No. 46, pp. 16333–16338, 2004.
- [39] Alexander Borst. Correlation versus gradient type motion detectors: the pros and cons. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 362, No. 1479, pp. 369–374, 2007.
- [40] 宮川博義, 井上雅司. ニューロンの生物物理 [第 2 版]. 丸善出版, 東京, 2014.
- [41] A H Brand and N Perrimon. Targeted gene-expression as a means of altering cell fates and generating dominant phenotypes. *DEVELOPMENT*, Vol. 118, No. 2, pp. 401–415, JUN 1993.
- [42] Joshua R. Sanes and S. Lawrence Zipursky. Design principles of insect and vertebrate

- visual systems. *NEURON*, Vol. 66, No. 1, pp. 15–36, APR 15 2010.
- [43] Alexander Borst and Juergen Haag. The intrinsic electrophysiological characteristics of fly lobula plate tangential cells: I. passive membrane properties. *Journal of Computational Neuroscience*, Vol. 3, No. 4, pp. 313–336, Dec 1996.
- [44] Juergen Haag, Frederic Theunissen, and Alexander Borst. The intrinsic electrophysiological characteristics of fly lobula plate tangential cells: II. active membrane properties. *Journal of Computational Neuroscience*, Vol. 4, No. 4, pp. 349–368, Nov 1997.
- [45] Juergen Haag, Arthur Vermeulen, and Alexander Borst. The intrinsic electrophysiological characteristics of fly lobula plate tangential cells: III. visual response properties. *Journal of Computational Neuroscience*, Vol. 7, No. 3, pp. 213–234, Nov 1999.
- [46] Maximilian Joesch, Johannes Plett, Alexander Borst, and Dierk F Reiff. Response properties of motion-sensitive visual interneurons in the lobula plate of *Drosophila melanogaster*. *Current Biology*, Vol. 18, No. 5, pp. 368 – 374, 2008.
- [47] Keisuke Yonehara and Botond Roska. Motion detection: neuronal circuit meets theory. *Cell*, Vol. 154, No. 6, pp. 1188–1189, 2013.
- [48] Alexander Borst. Fly visual course control: behaviour, algorithms and circuits. *Nature Reviews. Neuroscience*, Vol. 15, No. 9, pp. 590–599, 2014.
- [49] Rudy Behnia, Damon A. Clark, Adam G. Carter, Thomas R. Clandinin, and Claude Desplan. Processing properties of on and off pathways for *Drosophila* motion detection. *Nature*, Vol. 512, No. 7515, pp. 427 – 430, 2014.

- [50] Shamprasad Varija Raghu, Maximilian Joesch, Stephan J. Sigrist, Alexander Borst, and Dierk F. Reiff. Synaptic Organization of Lobula Plate Tangential Cells in *Drosophila*: D7 Cholinergic Receptors. *JOURNAL OF NEUROGENETICS*, Vol. 23, No. 1-2, pp. 200–209, 2009.
- [51] Kazunori Shinomiya, Thangavel Karuppudurai, Tzu-Yang Lin, Zhiyuan Lu, Chi-Hon Lee, and Ian A. Meinertzhagen. Candidate neural substrates for off-edge motion detection in *drosophila*. *Current Biology*, Vol. 24, No. 10, pp. 1062 – 1070, 2014.
- [52] Hubert Eichner, Maximilian Joesch, Bettina Schnell, Dierk F Reiff, and Alexander Borst. Internal structure of the fly elementary motion detector. *Neuron*, Vol. 70, No. 6, pp. 1155–1164, 2011.
- [53] Jens Rister, Dennis Pauls, Bettina Schnell, Chun-Yuan Ting, Chi-Hon Lee, Irina Sinakevitch, Javier Morante, Nicholas J. Strausfeld, Kei Ito, and Martin Heisenberg. Dissection of the peripheral motion channel in the visual system of *drosophila melanogaster*. *Neuron*, Vol. 56, No. 1, pp. 155 – 170, 2007.
- [54] Maximilian Joesch, Bettina Schnell, Shamprasad Varija Raghu, Dierk F. Reiff, and Alexander Borst. On and off pathways in *drosophila* motion vision. *Nature*, Vol. 468, No. 7321, pp. 300 – 304, 2010.
- [55] Nicolas Franceschini, Alexa Riehle, and Agnes Le Nestour. Directionally selective motion detection by insect neurons. In Doekele Gerben Stavenga and Roger Clayton Hardie, editors, *Facets of vision*, chapter 17, pp. 360–390. Springer, 1989. Softcover

reprint of the hardcover 1st edition.

- [56] Damon A Clark, Limor Bursztyn, Mark A Horowitz, Mark J Schnitzer, and Thomas R Clandinin. Defining the computational structure of the motion detector in drosophila. *Neuron*, Vol. 70, No. 6, pp. 1165–1177, 2011.
- [57] E G Gray. Synapse morphology. In George Adelman, editor, *Encyclopedia of Neuroscience*, pp. 1158–1162. Birkhäuser, 1987.
- [58] Hideaki Ikeda, Yoshinori Suzuki, Takako Morimoto, and Toru Aonishi. Model selection of early vision system of drosophila melanogaster. *IP SJ Transactions on Mathematical Modeling and Its Applications*, Vol. 9, No. 3, pp. 24–31, dec 2016. <http://id.nii.ac.jp/1001/00176303/>.
- [59] Hideaki Ikeda and Toru Aonishi. Performance comparison of motion encoders: Hassenstein–Reichardt and Two-detector models. In Liu Derong, Xie Shengli, Li Yuanqing, Zhao Dongbin, and El-Sayed M. El-Alfy, editors, *Neural Information Processing*, No. 10636 in Lecture Notes in Computer Science, pp. 885–893. Springer International Publishing AG, 2017. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-70090-8\\_90](https://doi.org/10.1007/978-3-319-70090-8_90).
- [60] Maximilian Joesch, Franz Weber, Hubert Eichner, and Alexander Borst. Functional specialization of parallel motion detection circuits in the fly. *The Journal of Neuroscience*, Vol. 33, No. 3, pp. 902–905, 2013.
- [61] Aljoscha Leonhardt, Georg Ammer, Matthias Meier, Etienne Serbe, Armin Bahl, and Alexander Borst. Asymmetry of drosophila on and off motion detectors enhances real-

- world velocity estimation. *NATURE NEUROSCIENCE*, Vol. 19, No. 5, pp. 706–715, MAY 2016.
- [62] 渡部英二. デジタル信号処理システムの基礎. 森北出版, 東京, 2008.
- [63] Yoshinori Suzuki, Hideaki Ikeda, Takuya Miyamoto, Hiroyoshi Miyakawa, Yoichi Seki, Toru Aonishi, and Takako Morimoto. Noise-robust recognition of wide-field motion direction and the underlying neural mechanisms in *Drosophila melanogaster*. *SCIENTIFIC REPORTS*, Vol. 5, p. srep10253, MAY 14 2015.
- [64] 鈴木力憲, 森本高子. ショウジョウバエの動き検知メカニズムにおけるノイズ頑強性: 実験と理論からのアプローチ. *生物物理*, Vol. 56, No. 2, pp. 102–105, 2016.
- [65] 村上秀俊. ノンパラメトリック法. 朝倉書店, 東京, 2015.
- [66] E Buchner. Elementary movement detectors in an insect visual system. *Biological Cybernetics*, Vol. 24, No. 2, pp. 85–101, Jun 1976.
- [67] Martin Egelhaaf and Alexander Borst. Transient and steady-state response properties of movement detectors. *Journal of the Optical Society of America A*, Vol. 6, No. 1, pp. 116–127, Jan 1989.
- [68] Alexander Borst. Modeling fly motion vision. In Feng Jianfeng, editor, *Computational Neuroscience A comprehensive approach*, pp. 375–396. Chapman and Hall/CRC, UK, 2004.
- [69] Johannes M Zanker, Mandyam V Srinivasan, and Martin Egelhaaf. Speed tuning in elementary motion detectors of the correlation type. *Biological cybernetics*, Vol. 80,

No. 2, pp. 109–116, 1999.

- [70] Egi Hidayat, Alexander Medvedev, and Karin Nordstrom. Identification of the Reichardt Elementary Motion Detector Model. In Sun, C and Bednarz, T and Pham, TD and Vallotton, P and Wang, D, editor, *SIGNAL AND IMAGE ANALYSIS FOR BIOMEDICAL AND LIFE SCIENCES*, Vol. 823 of *Advances in Experimental Medicine and Biology*, pp. 83–105. SPRINGER-VERLAG BERLIN, 2015.
- [71] Bettina Schnell, Peter T. Weir, Eatai Roth, Adrienne L. Fairhall, and Michael H. Dickinson. Cellular mechanisms for integral feedback in visually guided behavior. *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA*, Vol. 111, No. 15, pp. 5700–5705, APR 15 2014.
- [72] Suva Roy and Rob de Ruyter van Steveninck. Bilocal visual noise as a probe of wide field motion computation. *JOURNAL OF VISION*, Vol. 16, No. 7, p. Article Number 8, MAY 2016.
- [73] 飛田武幸. ホワイトノイズと関数解析, 第 60 卷 of *SEMINER on PROBABILITY*. 確率論セミナー, 東京, 2002.
- [74] 飛田武幸. ホワイトノイズ. 丸善書店, 東京, 2014.
- [75] Lee Friedman, Gary H Glover, Diana Krenz, Vince Magnotta, and The FIRST BIRN. Reducing inter-scanner variability of activation in a multicenter fmri study: role of smoothness equalization. *Neuroimage*, Vol. 32, No. 4, pp. 1656–1668, 2006.
- [76] Ryogo Kubo. Generalized cumulant expansion method. *Journal of the Physical Society*

- of Japan*, Vol. 17, No. 7, pp. 1100–1120, 1962.
- [77] Peter McCullagh. Cumulants and partition lattices. In Sandrine Dudoit, editor, *Selected Works of Terry Speede*, pp. 277–293. Springer, 2012.
- [78] J V Michalowicz, J M Nichols, F Bucholtz, and C C Olson. An Isserlis theorem for mixed Gaussian variables: application to the auto-bispectral density. *Journal of Statistical Physics*, Vol. 136, No. 1, pp. 89–102, 2009.
- [79] Geoffrey E Hinton and Zoubin Ghahramani. Generative models for discovering sparse distributed representations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, Vol. 352, No. 1358, pp. 1177–1190, 1997.
- [80] Zoubin Ghahramani and Geoffrey E Hinton. Hierarchical non-linear factor analysis and topographic maps. In M. I. Jordan, M. J. Kearns, and S. A. Solla, editors, *Advances in Neural Information Processing Systems 10*, pp. 486–492. MIT Press, 1998.
- [81] Markus Harva and Ata Kabán. Variational learning for rectified factor analysis. *Signal Processing*, Vol. 87, No. 3, pp. 509 – 527, 2007.
- [82] Desmond J. Higham. An algorithmic introduction to numerical simulation of stochastic differential equations. *SIAM Review*, Vol. 43, No. 3, pp. 525–546, 2001.
- [83] Michael F. L. Visual acuity in insects. *Annual Review of Entomology*, Vol. 42, No. 1, pp. 147–177, 1997.
- [84] James A Strother, Aljoscha Nern, and Michael B Reiser. Direct observation of on and off pathways in the drosophila visual system. *Current Biology*, Vol. 24, No. 9, pp. 976 –

983, 2014.

- [85] Juergen Haag, Alexander Arenz, Etienne Serbe, Fabrizio Gabbiani, and Alexander Borst. Complementary mechanisms create direction selectivity in the fly. *eLife*, Vol. 5, p. e17421, aug 2016.
- [86] Juergen Haag, Abhishek Mishra, and Alexander Borst. A common directional tuning mechanism of *Drosophila* motion-sensing neurons in the on and in the off pathway. *eLife*, Vol. 6, p. e29044, aug 2017.
- [87] Juergen Haag and Alexander Borst. Recurrent network interactions underlying flow-field selectivity of visual interneurons. *Journal of Neuroscience*, Vol. 21, No. 15, pp. 5685–5692, 2001.
- [88] Karl Farrow, Juergen Haag, and Alexander Borst. Nonlinear, binocular interactions underlying flow field selectivity of a motion-sensitive neuron. *Nature neuroscience*, Vol. 9, No. 10, pp. 1312–1320, 2006.
- [89] Alexander Borst and Franz Weber. Neural action fields for optic flow based navigation: A simulation study of the fly lobula plate network. *PLOS ONE*, Vol. 6, No. 1, pp. 1–19, 01 2011.
- [90] Patrick Hennig, Roland Kern, and Martin Egelhaaf. Binocular integration of visual information: A model study on naturalistic optic flow processing. *Frontiers in Neural Circuits*, Vol. 5, p. Article Number 4, 2011.
- [91] Yoshinori Suzuki, Takako Morimoto, Hiroyoshi Miyakawa, and Toru Aonishi. Cooper-

ative integration and representation underlying bilateral network of fly motion-sensitive neurons. *PloS one*, Vol. 9, No. 1, p. e85790, 2014.

[92] Naveed Ejaz, Holger Krapp, and Reiko Tanaka. Closed-loop response properties of a visual interneuron involved in fly optomotor control. *Frontiers in Neural Circuits*, Vol. 7, p. 50, 2013.

[93] Zhuhong Zhang, Shigang Yue, and Guopeng Zhang. Fly visual system inspired artificial neural network for collision detection. *Neurocomputing*, Vol. 153, pp. 221 – 234, 2015.

[94] Michail Tsagris, Christina Beneki, and Hossein Hassani. On the folded normal distribution. *Mathematics*, Vol. 2, No. 1, pp. 12–28, 2014.