

끌개를 가지지 않는 순환 신경망을 이용한 방위 선택성 모델링

김훈희^{01,2}, 구본웅^{1,2}, 장병탁^{1,2}

서울대학교 바이오 지능 연구실¹

서울대학교 협동과정 뇌과학 전공²

{hhkim, bwku, btzhang}@bi.snu.ac.kr

Modeling Orientation-Selectivity using Recurrent Neural Networks without Attractors

Hoon-Hee Kim^{01,2}, Bon-Woong Ku^{1,2}, Byoung-Tak Zhang^{1,2}

Biointelligence Laboratory, Seoul National University¹

Interdisciplinary Program in Brain Science, Seoul National University²

요 약

방위 선택성(orientation selectivity)은 일차 시각 피질에 존재하는 심플 셀(simple cell)의 중요한 특성이다. 이 특성이 어떻게 구현되는가는 아직까지 정확하게 알려지지 않았다. 대표적인 기존 심플 셀의 이론 모델은 시각 자극의 인자마다 대응되는 끌개(attractor)를 가지는 순환 신경망(recurrent neural networks) 모델이 있다. 하지만 자극을 결정하는 인자의 범위는 무한대이므로 끌개 또한 무한대여야 한다는 문제점을 가지고 있다. 본 연구에서는 끌개를 가지지 않는 순환 신경망 모델을 이용하여 심플 셀의 특성을 보임으로서 기존 Recurrent 모델의 문제점을 해결하고 새로운 연구 방향을 제시하고자 한다.

1. 서 론

일차 시각 피질에 존재하는 신경 세포인 심플 셀(simple cells)들은 시각 자극의 방위에 따라 각기 다른 반응을 보인다 [1]. 예를 들어 어떤 심플 셀이 수직 방위에 튜닝(tuning) 되어 있다면, 이 신경세포는 수직 방위 막대 모양의 자극을 보여 주었을 때 가장 활발하게 발화(firing)하고, 수평 방위 막대 자극을 보여 주었을 때는 거의 발화 하지 않는다. 이런 심플 셀의 특성을 방위 선택 성(orientation selectivity) 이라고 한다.

시각 자극은 망막(retina)으로부터 시상(thalamus)의 LGN(lateral geniculate nucleus)을 거쳐 일차 시각 피질로 전달 된다. 이 LGN 뉴런의 수용영역(receptive field)은 심플 셀의 수용영역의 부영역(sub-region)이다. 또한 LGN 뉴런은 자극과 배경의 대비(contrast)가 클수록 크게 발화하는 특성을 가지고 있다. 비록 위와 같이 시각 자극이 뇌의 어떤 경로를 통해 일차 시각 피질로 전달 되는지는 잘 알려졌지만 어떻게 신경 회로가 구성되어 심플 셀이 방위 선택성을 가지는가는 아직도 문제로 남아있다.

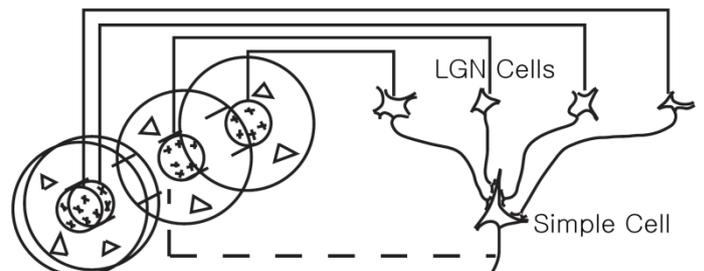


그림 1. Feed-Forward Model. [3].

지금까지 논의 되고 있는 심플 셀의 신경 회로 모델은 다음과 같이 크게 두 방향이다. 첫 번째는 Feed-Forward Model (FFM) 이다. FFM에서는 LGN 세포로부터 심플 셀로의 흥분성 시냅스(excitatory synapse) 연결이 방위 선택성을 가지도록 배열 되어 있다고 보았다 (그림 1). FFM은 심플 셀의 방위 선택성을 설명할 수 있지만 또 다른 특성인 대비 불변성(contrast invariance)을 설명하지 못한다. LGN 뉴런은 자극의 방위에 상관없이 자극의 대비가 클 수록 발화율이 높게 나타난다. 따라서 FFM에서의 심플 셀은 자극의 방위가 선호하지 않는 방위일지라도 대비가

높다면 LGN 뉴런으로부터 발화율이 높은 신호를 전달 받게 된다. 이런 전달로 인해 심플 셀이 전 방위에서 반응하게 되어 방위 선택성을 잃어 버리게 된다(그림 2).

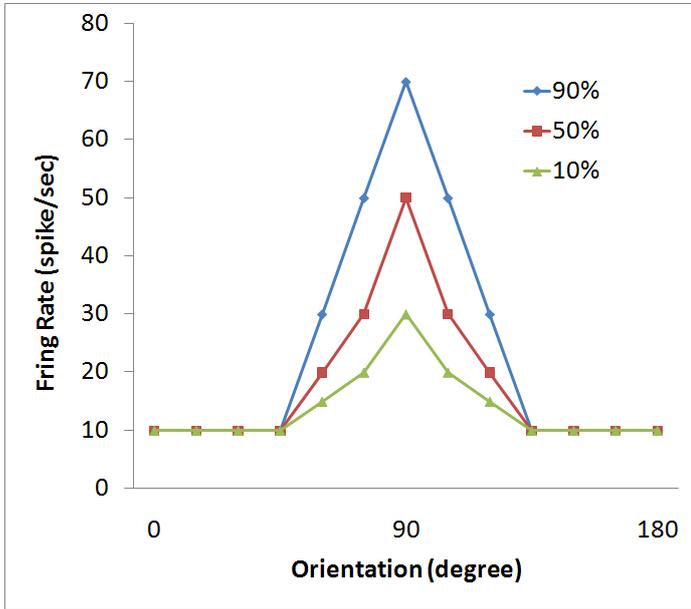


그림 2. Feed-forward model Tuning Curve. 선호 방위에서 멀리 벗어난 곳에서도 10Hz의 발화율을 유지한다 [3].

하지만 실제 심플 셀에서는 대비가 아무리 높더라도 방위 선택성을 잃어버리지 않게 되는 대비 불변성을 가지고 있다 (그림 3).

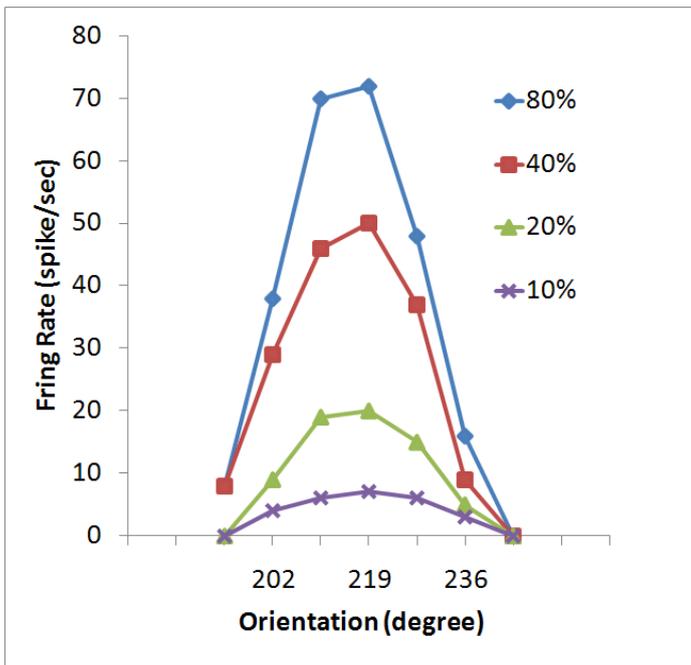


그림 3. Cat의 Simple Cell Tuning Curve. 선호 방위에서 어느 정도 벗어나면 발화율이 0이 된다 [3].

두 번째는 FFM의 대비 불변성 문제를 해결하기

위해서 나온 순환 모델(Recurrent Model (RM))이다 [2]. RM은 LGN 뉴런이 심플 셀을 포함한 일차시각 피질의 뉴런들에 연결되어 있을 뿐만 아니라 이 뉴런들이 feed-back 연결을 가진 순환 구조를 가지고 있다. RM의 핵심은 억제성 시냅스의 역할이다. 이 억제성 연결들은 LGN 뉴런으로부터 전달된 흥분성 신호가 일차시각 피질 내에서 퍼져나가다 끌개(attractor)로 수렴하게 하는 역할을 한다. 결국 이렇게 수렴된 끌개 하나하나가 자극의 방위를 나타내게 되어 방위 선택성과 대비 불변성을 가지도록 해준다. 하지만 RM에서는 시각 자극을 결정하는 인자(방위, 대비, 주파수 등)마다 대응되는 끌개를 가져야 하는 문제점이 있다. 자극을 결정하는 변수는 사실상 무한대이기 때문에 끌개도 무한대가 필요로 하게 된다. 또한 각 끌개마다 서로 다른 신경 회로를 필요로 하기 때문에 유한개인 뇌의 뉴런만으로는 설명이 불가능하다. 또한 서로 다른 두 방위의 자극이 동시에 주어졌을 때 두 끌개가 동시에 활성화 될 수는 없기 때문에 모호한 결과가 나타나게 된다 [3].

방위 선택성의 최신 연구들 위의 두 가지 큰 흐름을 따라가고 있다. FFM의 경우 Push-Pull 억제를 통해 대비 불변성 문제를 해결한 모델과 순수 흥분성 연결만으로 문제점을 해결한 모델을 제시하는 등 활발한 연구가 진행 중이다 [3,4]. RM은 대규모 스케일의 시뮬레이션을 통한 모델을 제안하고 심플 셀의 시간적 다이내믹스(temporal dynamics) 특성을 보여주는 모델 등을 제시하고 있다 [5,6]. 하지만 RM의 문제점으로 지적되었던 끌개에 관한 해결책은 아직까지 마련되지 않았다.

본 연구에서는 위와 같은 RM의 단점을 개선할 수 있도록 끌개를 가지지 않는 순환 신경망 모델로 방위 선택성과 대비 불변성 문제를 해결해 보았다. 기존 RM은 각 뉴런들간의 시냅스 연결이 끌개를 가지도록 상당히 인위적으로 조절되어 있었다. 하지만 본 모델에서는 신경망내의 뉴런간 연결을 임의로 하고 이 뉴런들로부터 입력 신호를 받는 시냅스만을 가진 외부 뉴런을 만들어 신경망이 끌개를 가지지 않도록 하였다. 신경망 내의 시냅스 가중치(synaptic weight) 및 연결은 정적으로 변하지 않고 외부 뉴런의 시냅스의 가중치만을 조절하여 심플 셀의 특성을 보이도록 하였다. 또한 제안하는 모델은 기존에 제안된 피질의 칼럼(Cortical Column)의 이론적 계산 모델인 순환 신경망 연구와 비슷한 구조를 가지고 있다 [7].

2. 실험 방법

방위 선택성 모델을 보여주기 위해서 다음과 같은 순서로 시뮬레이션 실험을 하였다. 우선 막대 모양(Bar) 자극이 주어졌을 때 LGN 뉴런의 발화율(Firing Rate)을 구하였다. 두 번째, 일차시각 피질에서 관찰한 뉴런과

시냅스의 통계적 특성을 반영한 순환신경망을 만들었다. 세 번째, 앞서 구한 LGN 뉴런의 반응이 입력으로 주어졌을 때 순환 신경망의 상태를 구하였다. 네 번째, 심플 셀 역할을 하는 외부 뉴런을 제작하여 신경망과 연결시킨 뒤, 방위 선택성과 대비 불변성을 가지도록 시냅스를 튜닝 시켰다.

2.1. 자극

자극은 막대 모양 자극을 사용 하였다. 격자(grid) 모양의 심플 셀의 수용장(receptive field)에 빛이 들어온 부분은 1로 안 들어 온 곳은 -1로 표현 하였다. 이 때 자극의 공간 주파수 (Spatial Frequency) ω 는 $\omega/2\pi = 0.8$ cycles/degree 로 하였다. 막대의 길이는 심플 셀의 수용장 길이와 같게 하였다. 각 자극의 대비 레벨 (contrast level)은 LGN 뉴런의 반응을 구할 때 고려 하였다.

2.2. LGN 반응

LGN 뉴런의 수용장은 심플 셀의 수용장에 격자 형태로 분포 시켰으며, 앞에서 구한 자극을 LGN 필터와 convolution 하여 총 242개의 LGN 뉴런의 발화율을 각각 구하였다. 이중 반은 On-Center LGN 뉴런이며 나머지 반은 Off-Center LGN 뉴런이다.

LGN 뉴런의 반응을 구하기 위해서 기존에 제시된 다음과 같은 LGN 뉴런 필터를 이용하였다 [8].

$$f(x,y) = \pm \left(\frac{17}{\sigma_{center}^2} \right) \exp\left(-\frac{x^2+y^2}{\sigma_{center}^2}\right) - \left(\frac{16}{\sigma_{surround}^2} \right) \exp\left(-\frac{x^2+y^2}{\sigma_{surround}^2}\right) \quad (1)$$

여기서 σ_{center} 와 $\sigma_{surround}$ 는 LGN 뉴런의 중심 크기와 과 가장자리의 크기를 결정하는 인자이다. 본 실험에서는 $\sigma_{center}=15'$, $\sigma_{surround}=60'$ 으로 하였다.

자극의 대비 레벨 C 를 반영하기 위하여 다음과 같은 LGN 뉴런의 실제 대비 반응 커브(contrast response curve)를 이용하여 앞서 구한 발화율을 스케일링 하였다 [8].

$$R = \frac{R_{max}C^n}{C_{50}^n + C^n} \quad (2)$$

On-Center LGN 뉴런을 위한 $R_{max}=53\text{Hz}$, $n=1.2$, $C_{50}=13.3\%$ 이고, Off-Center LGN 뉴런을 위한 $R_{max}=48.6\text{Hz}$, $n=1.29$, $C_{50}=7.18\%$ 로 하였다. On-Center LGN 뉴런과 Off-Center LGN 뉴런 각각의 base firing rate는 10Hz, 15Hz으로 하였다 [8]. 이 후 위에서 구한 발화율을 신경망의 입력으로 사용하기 위해서 Poisson Spike Train으로 변환 하였다.

2.3. 순환 신경망 구조

총 1000개의 뉴런이 서로 랜덤하게 연결된 순환 신경망은 Leaky Integrate & Fire (I&F) 뉴런 모델과 Dynamic 시냅스 모델을 이용하여 구성 하였다. 뉴런의 20%는 억제성 뉴런(Inhibitory Neuron)이며 나머지는 흥분성 뉴런(Excitatory Neuron)으로 하였다. 뉴런간의 랜덤연결 확률, 뉴런 모델과 시냅스 모델에 사용된 인자 값은 실제 쥐(rat)의 피질에서 관찰한 값을 이용하였다 [7, 9]. 또한 LGN 뉴런과 신경망 뉴런들간의 연결도 랜덤으로 구성되었으며 연결 확률은 쥐의 피질에서 관찰된 값인 0.3으로 하였다 [7].

위와 같이 구성된 순환 신경망에 LGN 뉴런의 Spike Train을 입력으로 주어 순환 신경망이 반응할 때 각 뉴런의 Spike Train을 구하도록 하였다.

2.4. 심플 셀 구성과 튜닝 과정

방위 선택성과 대비 불변성의 특성을 가지는 심플 셀 모델을 구현하기 위해서 순환 신경망 외부에 존재하는 외부 I&F 뉴런을 만들고, 순환 신경망의 뉴런들로부터 입력을 받도록 시냅스 연결을 구성 하였다.

이렇게 구성된 심플 셀이 원하는 특성을 가질 수 있도록 다음 과 같은 시냅스 가중치(synaptic weight) 튜닝(Tuning) 과정을 거쳤다.

우선 입력이 주어졌을 때 구한 순환 신경망 뉴런들의 spike train에 low-pass filter를 적용하여 각 뉴런의 시냅스후 전위(postsynaptic potential)을 구하였다. 여기에 외부 뉴런과 연결된 시냅스의 가중치 합을 구하여 외부 뉴런으로 입력되는 전류의 양을 구하였다. 이 입력 전류의 양을 방위 선택성과 대비 불변성을 가지도록 조절 하기 위해 시냅스 가중치들을 Linear Regression하여 원하는 값을 구하였다.

3. 결과

본 연구에서는 방위 선택성과 대비 불변성을 가지는 심플 셀 모델을 구현하기 위해서 순환 신경망과 연결된 시냅스의 가중치만을 튜닝 하였다. 튜닝에 이용된 막대 자극은 0° 부터 180° 까지의 방위를 가지고 대비 레벨은 10%, 50%, 80% 세 가지 경우를 이용하였다.

그림 4은 외부 뉴런으로의 입력 시냅스 가중치가 튜닝 된 후 시뮬레이션 한 결과 튜닝 커브 그래프이다. 이 뉴런은 0° 방위에 선택성을 가지도록 튜닝 하였다. 그 결과 0° 방위에서 가장 높은 발화율을 보이면서 방위 선택성 잘 나타내고 있다..

또한 각 대비 레벨이 커질수록 발화율이 높아지지만 일정한 방위 범위 밖에서는 발화율이 0에 가까웠다. 따라서 대비 불변성 또한 잘 나타내고 있다.

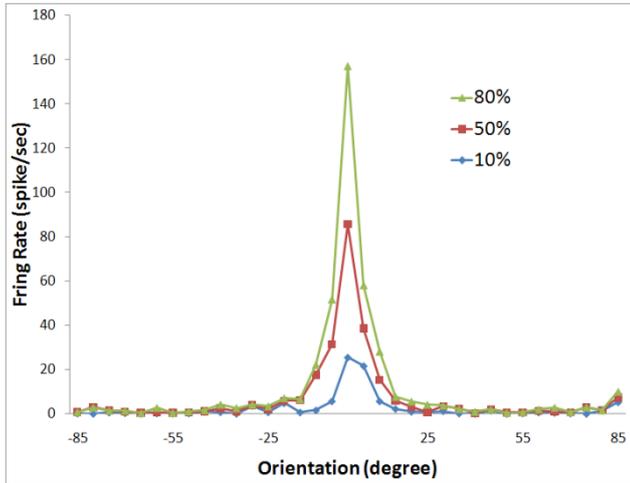


그림 4. Tuning Curve

본 실험에서 사용된 모델은 과거 RM 모델처럼 뉴런간의 연결구조를 세밀히 조절 하여 끌개를 생성하게 하는 것과 달리 실제 뇌의 피질 구조에서처럼 랜덤 연결 구조로도 심플 셀의 특성인 방향 선택성과 대비 불변성을 나타낼 수 있다는 것을 보여주었다.

4. 토 의

심플 셀의 대표적인 특징인 방위 선택성은 알려진지 약 반세기가 흘렀지만 아직까지도 정확한 구현 방법이 밝혀지지 않고 있다. 대표적인 구현 방법으로는 FFM과 RM이 있지만 이들 역시 단점을 가지고 있어 보완할 점이 많다. FFM의 경우 최근 연구의 경향은 LGN 뉴런과 심플 셀간의 순수 흥분성 연결만으로도 심플 셀의 특성을 나타낼 수 있다고 주장하고 있다 [4]. 하지만 이런 결과는 일차 시각피질에 존재하는 많은 억제성 뉴런의 역할을 너무 축소하고 피질의 구조적 특성을 반영하지 못하고 있다. 반면 RM의 경우는 끌개를 이용한다는 점에서 근본적인 문제점을 가지고 있다는 것을 앞서 살펴 보았다 [3].

이번 연구에서는 순환 신경망이 끌개를 가지지 않아도 방위 선택성과 대비 불변성을 가질 수 있음을 보였다. 또한 순환 신경망의 연결 구성을 기존의 RM 처럼 자세히 조정하지 않고 랜덤 연결을 이용하여 실제 피질내의 뉴런 연결 구조를 반영하였다. 결과적으로 끌개 때문에 생겼던 기존 RM의 제약 점을 제거 하여 심플 셀 순환 신경망 모델링 연구의 새로운 연구 방향을 선보였다.

5. 참 고 문 헌

- [1] Hubel DH and Wiesel TN. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol* 160: 106-154, 1962.
- [2] Ben-Yishai R, Bar-Or RL, and Sompolinsky H. Theory of orientation tuning in visual cortex. *Proc Natl Acad Sci USA* 92: 3844-3848, 1995.
- [3] Ferster D and Miller KD. Neural mechanisms of orientation selectivity in the visual cortex. *Annu Rev Neurosci* 23: 441-471, 2000.
- [4] Finn IM, Priebe NJ and Ferster D. The Emergence of Contrast-Invariant Orientation Tuning in Simple Cells of Cat Visual Cortex. *Neuron* 54:137-152, 2007.
- [5] McLaughlin D, Shapley R, Shelley M, and Wielaard DJ. A neuronal network model of macaque primary visual cortex (V1): orientation selectivity and dynamics in the input layer 4Calpha. *Proc Natl Acad Sci USA* 97:8087-8092, 2000.
- [6] Ringach DL, Hawken MJ, and Shapley R. Dynamics of orientation tuning in macaque V1: the role of global and tuned suppression. *J Neurophysiol* 90: 342-352, 2003.
- [7] Maass W, Natschlager T, Markram H. Realtime computing without stable states: a new framework for neural computation based on perturbations. *Neural Comput* 14(11):2531-2560. 2002.
- [8] Troyer TW, Krukowski AE, Priebe NJ, and Miller KD. Contrast-invariant orientation tuning in cat visual cortex: thalamocortical input tuning and correlation-based intracortical connectivity. *J Neurosci* 18: 5908-5927, 1998.
- [9] Markram H, Wang Y, Tsodyks M. Differential signaling via the same axon of neocortical pyramidal neurons. *Proc Natl Acad Sci USA* 95:5323-5328. 1998.