脳内情報の復号化はどれだけ簡略化され得るのか？
How far the decoding process in the brain can be simplified?

大泉 匡史 (PY)[1,2], 石井 俊行[3], 石橋 和也[1], 細谷 俊彦[3], 岡田 真人[1,3]
Masafumi Oizumi(PY), Toshiyuki Ishii, Kazuya Ishibashi, Toshihiko Hosoya, Masato Okada
1 東京大学大学院新領域創成科学研究科, 2 日本学術振興会特別研究員 DC1, 3 理化学研究所脳科学総合研究センター
oizumi@mns.k.u-tokyo.ac.jp

Abstract—We have developed a general framework for investigating how far the decoding process in the brain can be simplified. We compute how much information is lost when information is decoded using simplified probabilistic models, i.e., "mismatched decoders". We applied our proposed framework to spike data for vertebrate retina.

Keywords— **Neural Correlation, Mutual Information, Mismatched Decoder, Retina**

1 はじめに

神経科学における究極の目標の一つは神経細胞の活動によって外界の情報がどのように" 符号化 "され，そしてどのように" 復号化 "されるのかを明らかにすることにある．神経細胞の活動がどのような情報を符号化しているのかを明らかにするためには，刺激と神経細胞の応答の間の相互情報量がしばしば実験的に計算される．相互情報量の解析では，符号化の過程が完全に分かっている上で最適な復号化をすると仮定した時に得られる情報量が求まる．しかしながら，最適な復号化を行うために必要なデータ量が一般には神経細胞の数に対し指数関数的に増加すること，複雑な計算が必要であることから，脳内において最適な復号化が行われているかどうかは疑問視されている．むしろ，脳内においては簡略化された復号化が行われていると考える方がより自然である．このような考えに基づくと，簡略化された復号化によってどれだけの情報が引き出せるか？という問題を考えることが脳の情報処理を理解する上で本質的であることが分かる [1, 2]．

Nirenberg らは網膜の神経節細胞ペアの活動において，相関を無視した復号化によって失われる情報量は彼らが解析した全ての神経細胞ペアについて 11%以下であったことを報告した [2]．しかしながら，神経細胞ペアではなく，多数の神経細胞集団の活動において相関を無視した復号化を行った場合に情報量の損失が少ないかどうかは未だ明らかになっていない [4]．我々は本研究において，神経細胞集団活動に含まれる情報の復号化がどれだけ簡略化され得るかを調べる一般的な枠組みを提案する．提案した枠組みはサンショウウオの網膜神経節細胞のスパイクデータに適用する．

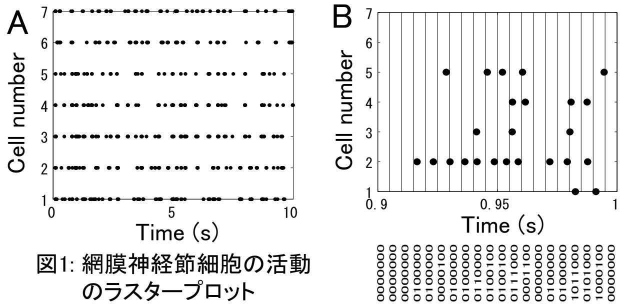

図1: 網膜神経節細胞の活動のラスタープロット

2 ミスマッチな復号化によって得られる情報量

ある刺激 s に対し，神経細胞の応答 $\mathbf{r}$ が得られる条件付確率を $p(\mathbf{r}|s)$ とする．脳内における復号化が，符号化の過程 $p(\mathbf{r}|s)$ を完全に分かった上で行われていると仮定した時に得られる情報量の最大値は相互情報量 I
$I = -\int d\mathbf{r} p(\mathbf{r}) \log_2 p(\mathbf{r}) + \int d\mathbf{r} \sum_s p(s) p(\mathbf{r}|s) \log_2 p(\mathbf{r}|s)$,
によって計算できる．ここで，$p(s)$ は刺激の事前確率，$p(\mathbf{r}) = \sum_s p(s)p(\mathbf{r}|s)$ である．一方脳内における復号化が，符号化の過程 $p(\mathbf{r}|s)$ とミスマッチな復号化モデル $q(\mathbf{r}|s)$ によって行われているとした時に得られる情報量の最大値は Merhav らによって導出された情報量 I^*[3]

$$I^*(\beta) = -\int d\mathbf{r} p(\mathbf{r}) \log_2 \sum_s p(s) q(\mathbf{r}|s)^\beta + \int d\mathbf{r} \sum_s p(s) p(\mathbf{r}|s) \log_2 q(\mathbf{r}|s)^\beta, \quad (1)$$

によって計算できる．ここで，β は $I^*(\beta)$ を最大にする値である．Nirenberg らが [2] において用いている情報量 I^{NL} は式 (1) において $\beta = 1$ としたものである．$I^*(\beta) \geq I^*(1) = I^{NL}$ なので，Nirenberg らが用いた情報量 I^{NL} は正しい情報量 I^* の下限である．我々は神経活動の相関が大きい時，もしくは解析する細胞の数が大きい時，I^{NL} と真の情報量 I^* との差は非常に大きくなり，I^{NL} は負の値も取り得るということを解析計算により示した [5]．従って神経細胞集団の活動の情報量を解析する際に I^* を近似した量として I^{NL} を使うことは間違った結論を導く可能性があるので避けた方が良い．

3 網膜神経節細胞の集団活動における情報量解析

3.1 方法

我々はサンショウウオの網膜神経節細胞を多電極アレイを用いて同時記録したデータを解析した．刺激は 200s の長さの natural movie で 45 回繰り返した．我々は 200s の長さの natural movie を短い長さ，例えば 10s

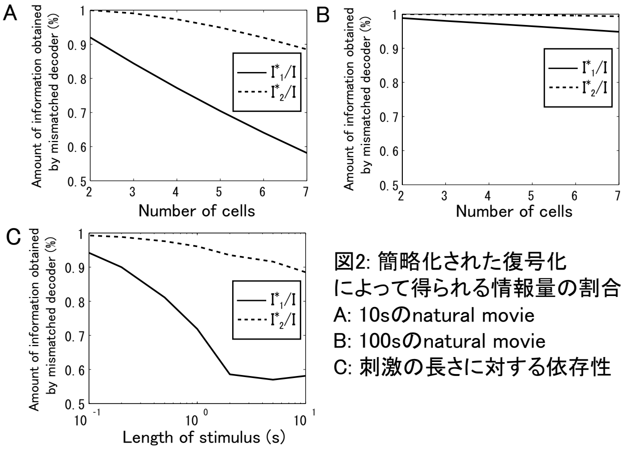

図2: 簡略化された復号化によって得られる情報量の割合.
A: 10sのnatural movie
B: 100sのnatural movie
C: 刺激の長さに対する依存性

ずつに区切り，それぞれを一つの刺激と考えた．図 1A は 7 つの網膜神経節細胞の natural movie に対する応答を示す．我々は時間を短い時間ビン $\Delta\tau$ ごとに区切り，その時間ビンの中で神経細胞が発火したかどうかを二値変数 σ を用いて表す．$\sigma_i = 1$ は細胞 i がある時間ビンの中で発火したことを表し，$\sigma_i = 0$ は発火しなかったことを表す．時間ビンの長さは，スパイクが同じ時間ビンの中に二発以上入ることを避けるために $\Delta\tau = 5$ ms とした．このようにすると図 1B のように，神経細胞の活動は 0,1 列，$\boldsymbol{\sigma} = \{\sigma_1, \sigma_2, ..., \sigma_N\}$ へと変換される．我々は実験データから，ある刺激 s が与えられた時神経細胞の活動パターン $\boldsymbol{\sigma}$ が起こる条件付確率 $p_{\mathrm{data}}(\boldsymbol{\sigma}|s)$ を求め，これを基に $\boldsymbol{\sigma}$ に含まれる刺激の情報量を計算した．

脳内での情報の復号化がどれだけ簡略化されるかを調べるために，実験から得られた確率分布 $p_{\mathrm{data}}(\boldsymbol{\sigma})$ を最大エントロピー法を用いて階層的に簡略化していくことを考える [4]．最も簡単な確率モデル $p_1(\boldsymbol{\sigma})$ は実験データから得られる σ_i の平均値 $\langle\sigma_i\rangle_{p_{\mathrm{data}}(\boldsymbol{\sigma})}$ と確率モデル $p_1(\boldsymbol{\sigma})$ のもとでの σ_i の平均値 $\langle\sigma_i\rangle_{p_1(\boldsymbol{\sigma})}$ が一致するという条件のもとで，エントロピーを最大化することで求まる．最大エントロピー法によって得られる確率分布は以下の式のような形で表される．

$$p_1(\boldsymbol{\sigma}) = \exp[\textstyle\sum_i \theta_i^{(1)}\sigma_i - \Psi^{(1)}], \qquad (2)$$

ここで，パラメータ $\theta_i^{(1)}$ は制約条件 $\langle\sigma_i\rangle_{p_1(\boldsymbol{\sigma})} = \langle\sigma_i\rangle_{p_{\mathrm{data}}(\boldsymbol{\sigma})}$ を満たすように決める．$\Psi^{(1)}$ は規格化定数．$p_1(\boldsymbol{\sigma})$ はニューロンが独立に発火するモデルである．同様に，σ_i の平均だけでなく，$\sigma_i\sigma_j$ の平均が等しい確率モデルの中でエントロピーが最大となるものを選ぶと，二次までの相関を考慮した確率モデル

$$p_2(\boldsymbol{\sigma}) = \exp[\textstyle\sum_i \theta_i^{(2)}\sigma_i + \sum_{i,j}\theta_{ij}^{(2)}\sigma_i\sigma_j - \Psi^{(2)}], \qquad (3)$$

が得られる．同様にして，一般には K 次までの相関を考慮した確率モデル $p_K(\boldsymbol{\sigma})$ を構築することが可能である．K 次までの相関を考慮した確率モデル $p_K(\boldsymbol{\sigma})$ を用いて復号化を行った際に得られる情報量 I_K^* は式 (1) の $q(\mathbf{r}|s)$ に $p_K(\boldsymbol{\sigma}|s)$ を代入することにより求まる．

3.2 結果

我々はまず，一つの刺激の長さを 10s とした時，簡略化された復号化によって得られる情報量 I_K^* が全体の情報量 I に対し何%であるかを調べた．先行研究においても，同程度の長さの natural movie が一つの刺激として扱われている ([2] では 7s，[4] では 20s)．簡略化された復号化のモデルとしては独立モデル $p_1(\boldsymbol{\sigma})$(式 (2)) と二次相関モデル $p_2(\boldsymbol{\sigma})$(式 (3)) を考えた．図 2A は解析する細胞の数を変えた時の I_1^*/I と I_2^*/I を示す．用いたスパイクデータは 7 つの神経細胞の活動が同時記録されたものであるが，解析する細胞が 2 つの時は 7 つの中から 2 つを選び出し全ての組み合わせについて平均を取った値を図 2A に示してある．図 2A から，解析する細胞の数が 2 つだけの時は独立モデルで復号化したとしても全体の情報量の 90%以上を取り出すことが可能であることが分かる．この結果は Nirenberg らの結果と一致した結果となっている [2]．しかしながら，7 つ全ての細胞を解析した時は I_1^*/I は 60%程度まで落ちる．従って，神経細胞集団 (N=7) の活動の情報復号化においては相関を考慮することが重要であるように見える．

しかしながら，図 2A から情報復号化において相関が重要であると結論することは注意を要する．図 2A においては一つの刺激の長さを 10s とし，その間神経細胞の応答は定常であると仮定されている．しかし，natural movie に対する神経細胞の応答は 10s という時間スケールより遥かに速く変化するので，10s 間の定常性の仮定は無理な仮定である．そこで，我々は一つの刺激の長さを 100ms とした時に図 2A と同様の解析を行った．結果を図 2B に示す．図 2B を見ると，7 つ全ての細胞を解析した場合でも I_1^*/I は 90%以上であることが分かる．刺激の長さを変化させた時の I_1^*/I と I_2^*/I の値を図 2C に示す．図 2C より刺激が長過ぎると，神経細胞応答の定常性の仮定によって見かけ上生じた相関が情報を運んでいるように見えてしまうことが分かる．Schneidman らは [4] においてニューロン集団の発火パターンを記述するためには二次相関を考慮することが必要であると主張しているが，これも定常性の仮定によって見かけ上の相関が生じることが原因と考えられる．

我々は定常性の仮定が十分短い時には，網膜神経節細胞集団 (N=7) の活動が独立だと思って情報を復号化したとしても 90%以上の情報量が引き出せることを示した．今回解析したより多くの神経細胞集団の活動を解析した場合においても I_1^* が十分多くの情報量を運び得るかどうかを調べることは今後の重要な課題と言える．

参考文献

[1] Wu *et al*. (2001) Neural Comput., **13**, 775-797.
[2] Nirenberg *et al*. (2001) Nature, **411**, 698-701.
[3] Merhav *et al*. (1994) IEEE Trans. Inform. Theory, **40**, 1953-1967.
[4] Schneidman *et al*. (2006) Nature, **440**, 1007-1012.
[5] Oizumi *et al*., in preparation.