

脳ネットワークのコミュニティは非木型階層構造を持つ

Non-tree structure of hierarchical organization of communities in whole brain networks

岡本 洋^{*1 *2}
Hiroshi Okamoto

^{*1} 富士ゼロックス(株)研究技術開発本部
Research & Technology Group, Fuji Xerox Co., Ltd.

^{*2} 理化学研究所 脳科学総合研究センター[†]
RIKEN Brain Science Institute

ネットワークの中のリンクが密なかたまり部分のことをコミュニティと呼ぶ。コミュニティはネットワークが表現する複雑系の機能モジュールに対応する。ゆえに、脳情報処理の仕組みを理解するためには、全脳ネットワークのコミュニティ構造を知ることが重要である。サル皮質および *C. elegans* 神経細胞のネットワークのコミュニティが非木型の階層構造を持つことを見出した。これらは脳に特徴的な機能統合の様式を示唆する。

1. はじめに

脳情報処理は、多数の神経細胞のつながりがつくるネットワークを舞台として、その上を信号が伝搬することで演じられる。現在、この舞台の構造を記述する全脳ネットワーク地図-コネクトームの解明が活発に進められている[1]。電顕写真再構成法により、*C. elegans* (線虫)の302個の神経細胞の間の配線構造は完全に特定された[2, 3]。より高等な動物の脳の領野間接続の解明には古くから神経線維連絡解析(tract tracing)が用いられてきたが、近年の拡散テンソル画像法(diffusion tensor imaging, DTI)の発達により、生きたままで領野間の結線構造を一挙・包括的に明らかにすることが可能になった[4]。

ネットワーク科学では、ネットワークの中のノードが密につながったかたまり部分のことを「コミュニティ」と呼ぶ[5, 6]。全脳ネットワークの個々のコミュニティには脳情報処理を構成する個々の機能モジュールが対応すると考えられる。したがって、脳情報処理の過程・仕組みを明らかにするためには、全脳ネットワークに内在する個々のコミュニティを特定すること、および、これらのコミュニティがどう組織化されているかを知ることが本質的に重要である[1]。

階層性は全脳ネットワークのコミュニティ構造の基本的特徴である[7, 8]。ネットワーク科学ではすでに多くのコミュニティ検出方法が提案されている[6, 7]。しかしながら、そのほとんどは、階層構造から特定の解像度(コミュニティ検出の粒度)に対する一断面だけを取り出すものである[9]。様々な解像度で検出したコミュニティを無矛盾(consistent)につなげて階層構造を導く方法は、まだ確立されていない。

本研究では、我々が先に提案したコミュニティ検出方法を拡張して、ネットワークからコミュニティの階層構造を抽出する方法を構築する。この方法を用いて、*C. elegans*の神経細胞ネットワークおよびサル皮質ネットワークのコミュニティ階層構造を調べる。

2. 方法

2.1 マルコフ連鎖の枠組みに基づくコミュニティ検出

我々が先に提案したコミュニティ検出方法[10]を手短に振り返る。この方法はマルコフ連鎖の枠組みに基づく。マルコフ連

鎖とは、ネットワーク状の確率状態遷移である。マルコフ連鎖を、リンクをたどりながらネットワーク上をランダムに歩き回るエージェント(以下、 $Mr. X$ 呼ぶ)の動きにたとえることができる。 $Mr. X$ がノード n にいる確率を $p(n)$ とする。ただし、 $n=1, \dots, N$ であり、 N はネットワークを構成するノードの総数である。

ネットワークが複数のコミュニティを持つとする。 $Mr. X$ は、しばらくあるコミュニティに留まってその中を歩き回り、あるとき別のコミュニティに移ってからしばらくそこに留まってその中を歩き回り、さらにまた別のコミュニティに移ってからしばらくそこに留まってその中を歩き回り、... というように振る舞うであろう。 $Mr. X$ がコミュニティ k に滞在しているという条件の下で、彼がノード n にいる確率を $p(n|k)$ とする。すると、コミュニティ k を確率分布 $\{p(n|k)\} (n=1, \dots, N)$ で表わすことができる。そこで、 K 個のコミュニティ $\{p(n|1), \dots, p(n|K)\} = \{p(n|k)\}$ を用いて、 $p(n)$ が

$$p(n) = \sum_{k=1}^K \pi_k p(n|k) \quad (1)$$

と分解できたと考える。ただし、 $\pi_k \geq 0$, $\sum_{k=1}^K \pi_k = 1$ である。

式(1)の分解が解ければ、すなわち、 $\{p(n|k)\}$ および $\{\pi_k\}$ が求まれば、ネットワークのコミュニティへの分解が達成される。これらを求める式は、機械学習における標準手法である EM アルゴリズムの考え方に従って導くことができ、以下で与えられる。

E-step:

$$\tilde{\gamma}_k = \pi_k^{\text{old}} \prod_{n=1}^N [P^{\text{old}}(n|k)]^{\tilde{\tau}_n^{(k)}} / \sum_{k=1}^K \pi_k^{\text{old}} \prod_{n=1}^N [P^{\text{old}}(n|k)]^{\tilde{\tau}_n^{(k)}} \quad (2)$$

M-step:

$$p^{\text{new}}(n|k) = \frac{\tilde{\alpha}}{\tilde{\alpha} + \pi_k^{\text{old}}} \sum_{m=1}^N T_{nm} P^{\text{old}}(m|k) + \frac{1}{\tilde{\alpha} + \pi_k^{\text{old}}} \frac{1}{2} \sum_{l=1}^L \tilde{p}_l^{\text{stead}} \tilde{\gamma}_k \tilde{\tau}_n^{(l)} \quad (3)$$

$$\pi_k^{\text{new}} = \sum_{l=1}^L \tilde{p}_l^{\text{stead}} \tilde{\gamma}_k \quad (4)$$

ここで、 $T(n|m) \equiv A_{nm} / \sum_{n=1}^N A_{nm}$ は遷移確率行列の (n, m) 成分である。ただし、 A_{nm} はノード m からノード n へのリンクの重みである。

$\tilde{\tau}_n^{(l)} = \delta_{n, \text{terminal end of link } l} + \delta_{n, \text{initial end of link } l}$ ($l=1, \dots, L$) であり、 L はリンクの総数である。ノード n がコミュニティ k に帰属する確率を、ベイズの定理により、次式で求めることができる:

$$p(k|n) = \pi_k p(n|k) / \sum_{k=1}^K \pi_k p(n|k) \quad (5)$$

式(3)に登場する $\tilde{\alpha}$ は、提案方法が含む唯一のパラメタである。 $\tilde{\alpha}$ の値はコミュニティ検出の解像度を制御する。 $\tilde{\alpha}$ の値を大きく(小さく)とれば、ネットワークは粗い(細かい)コミュニティに分解される。

2.2 階層構造の抽出

前節で述べた方法を以下のように拡張する。

連絡先: 岡本洋, 富士ゼロックス(株)研究技術開発本部,
〒220-8668 神奈川県横浜市みなとみらい6丁目1番。

E-mail: hiroshi.okamoto@fuji-xerox.co.jp

[†] 客員研究員

(I) まず、 $\tilde{\alpha}$ を小さな値に固定して、EM アルゴリズムのステップ(2-4)を繰り返して定常状態を導く。

(II) 次に、 $\tilde{\alpha}$ の値を準静的に(すなわち、定常状態を乱さないようにゆっくりと)増加させる。

(III) 隣り合う層の間のコミュニティ親子関係を求める。第 $h-1$ 層における l 番目のコミュニティを $C_{h-1,l}$ 、一つ上の第 h 層における k 番目のコミュニティを $C_{h,k}$ とする。 $C_{h,k}$ と $C_{h-1,l}$ との関係

$$\sum_{n=1}^N p(C_{h,k} | n) p(C_{h-1,l} | n) p(n) / \pi_k \quad (6)$$

で定める。この値が非ゼロ正であることは、 $C_{h,k}$ が $C_{h-1,l}$ の親コミュニティであることを意味する。

3. 結果と議論

前節で提案した方法(I-III)で *C. elegans* の神経細胞ネットワーク[2, 3]のコミュニティ階層構造を調べた。

(I) まず、 $\tilde{\alpha}$ を 0.02 に固定して EM ステップを繰り返した。定常状態においてネットワークは九個のコミュニティに分かれた。

(II) 次に、 $\tilde{\alpha}$ を 0.02 から 1.0 まで準静的に増加させた。具体的には、 $\tilde{\alpha}(i) = 0.02 \times (1.0 / 0.02)^{i/10000}$ ($i=1, \dots, 10000$) として、 $\tilde{\alpha}$ を 10,000 回かけて増やした。 $\tilde{\alpha}$ を一回増やすたびに EM ステップを一つ進めた。 $\tilde{\alpha}$ の増加に伴い、 $\{\pi_k\}$ は不連続相転移様に変化した(図 1)。

すなわち、 $\tilde{\alpha}$ のある値において、一つ(あるいは複数)の π_k が突然ゼロに崩壊し、それと同時に一つ(あるいは複数)の π_k が突然値を増やした。これは π_k がゼロに崩壊したコミュニティと π_k の値を増やしたコミュニティとが合体して、より大きなコミュニティが形成されたことを示す。不連続変化点の間合では $\{\pi_k\}$ はほぼ定常である。そこで、不連続変化点を層の境目とみなし、隣り合う二つの不連続変化点の中点における $\{\{p(n|k)\}\}$ および $\{\pi_k\}$ でその層のコミュニティ構造を定めた。

(III) 隣り合う層間のコミュニティ親子関係を(6)式で定めて、図 2 に示す階層構造を得た。これは、*C. elegans* の神経系において、下位の機能が上位の機能に統合される様子を表わすと考えられる。

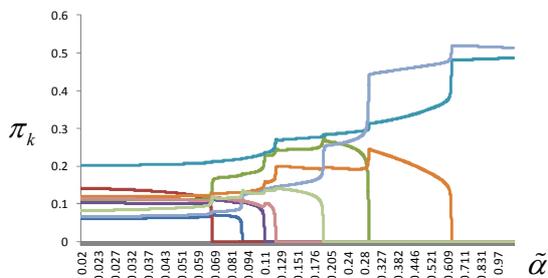


図 1: $\tilde{\alpha}$ の準静的増加に対する $\{\pi_k\}$ の不連続相転移様変化

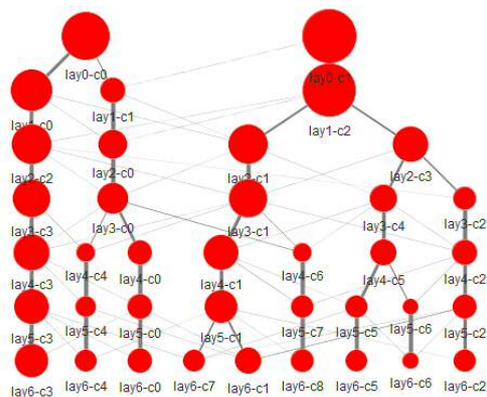


図 2: *C. elegans* 神経細胞ネットワークのコミュニティ階層構造

同様な解析をサル皮質ネットワーク[11]に対しても行った。 $\tilde{\alpha}$ の値を 0.002 から 1.0 まで準静的に変化させたところ、*C. elegans* の場合と同様、 $\{\pi_k\}$ が不連続相転移様に変化した(data not shown)。得られた階層構造を図 3 に示す。

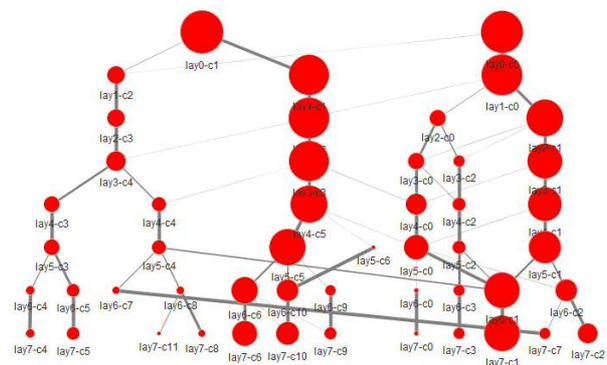


図 3: *C. elegans* 神経細胞ネットワークのコミュニティ階層構造

ここで注目すべきは、*C. elegans* 神経細胞ネットワークのコミュニティ階層構造(図 2)とサル皮質ネットワークのコミュニティ階層構造(図 3)とのいずれもが非木型になる、すなわち、どちらにおいても二つ以上の親コミュニティを持つ子コミュニティが多数存在することである。これは、脳情報処理においては、複数の上位機能の間で同一の下位機能が共有・再利用されることを示唆する。このように、提案方法が見出した非木型コミュニティ階層構造は、脳が効率的で柔軟な情報処理を実現する仕組みを暗示する。なお、二層の木型コミュニティ階層構造を持つことが明らかな合成ネットワークを提案方法で分析したところ、この二層階層構造が完全に再現され、二つ以上の親コミュニティを持つ子コミュニティは全く現れなかった(図 4)。

脳ネットワークのコミュニティ階層構造の検出に従来研究[7, 8]が主に用いてきた凝集的手法[12]は、各子コミュニティの親コミュニティがただ一つであることを前提とする。そのため、本研究が明らかにした非木型構造は、従来研究では見逃されてきた。今後は、非木型コミュニティ階層構造が実際の神経情報処理機能とどう対応するかどうかを調べる。

図 4: *C. elegans* 合成ネットワークの木型コミュニティ階層構造

参考文献

1. Bullmore, E. & Sporns, O. Nature Rev Neurosci 10, 186-198 (2009).
2. White, J.G. et al. Phil Trans R Soc London 314, 1-340 (1986).
3. Watts, D.J. & Strogatz, S.H. Nature 393, 440-442 (1998).
4. Hagmann, P. et al. PLoS ONE 2, e597 (2007).
5. Fortunato, S. Phys Rep 486, 75-174 (2010).
6. Newman, M.E. Nature Phys 8, 25-31 (2012).
7. Meunier, D. et al. Neuroimage 44, 715-723 (2009).
8. Meunier, D. et al. Front Neuroinformatics 3, 1-12 (2009).
9. Schaub, M.T. et al. PLoS ONE 7, e32210 (2012).
10. 岡本洋. マルコフ連鎖のモジュール分解. ネットワークが創発する知能研究会 (2014年8月21日~23日, 電通大).
11. <http://cocomac.g-node.org>
12. Blondel, V.D. et al. J Sta Mech Theory E10, P10008 (2008).