1F4-OS-06a-7

一次視覚野の高次発火相関モデルについて

*1五十嵐康彦　*1*2岡田真人
Yasuhiko Igarashi　Masato Okada

*1東京大学 大学院新領域創成科学研究科
Graduate School of Frontier Sciences, The University of Tokyo

*2独立行政法人理化学研究所 脳科学総合研究センター
RIKEN Brain Science Institute

We investigated a inhomogeneous network structure with common inputs and spiking nonlinearities. Similar to a homogeneous network, a network with heterogeneous connections can provide not only a firing rate tuning curve but also the relationship among the statistics gathered from neuronal response of primary visual cortex to a random stimulus. We found that the heterogeneous structure of this network can dynamically control the structure of the higher-order correlations and can generate both sparse and synchronized neural activity. The 3rd-order correlations resulting from visual stimulation can carry stimulus-specific information these dynamics based on these dynamics.

1. はじめに

知覚や運動指令といった脳内における情報は，ニューロン集団の発火パターンによって伝達されている．これらの発火パターンには，従来議論されてきた平均発火率や 2 つのニューロン間の 2 次発火相関だけでなく，3 ニューロン以上が相関して発火する高次発火相関が有意に存在することが網膜や視覚野での同時計測において報告されている [Ohiorhenuan et al., 10, Ohiorhenuan and Victor 11]．これまで，この高次発火相関は，各ニューロンへの共通ノイズによって生じる入力の 2 次相関に対し非線形処理 (閾値関数) を行うことによって生じることが理論的に示唆されてきた [Amari et al., 03, Macke et al., 11]．しかし，脳内のネットワークにおいて近年報告されているニューロン間のヘテロな結合 [Ko et al., 11] がこれらの高次相関構造に対してどのような影響があるのかは明らかではない．

そこで我々は一次視覚野のモデルを用い，ネットワーク構造と高次相関構造との関係を調べ，高次発火相関，特に 3 次相関が情報処理に及ぼす影響を調べた．我々は Ohiorhenuan らの一次視覚野におけるランダム刺激に対する高次発火相関の結果を再現する一次視覚野ネットワークモデルを用い [Ohiorhenuan and Victor 11, Macke et al., 11]，一次視覚野の結合構造が 3 次発火相関にどのように寄与するのかを調べた．その結果，一次視覚野ネットワークモデルの 3 次統計量を生成する数理機構と，その 3 次統計量が外界の情報のキャリアになりうることがわかった．

2. モデル

我々は，各層が N 個のニューロンからなる，2 層のフィードフォワードネットワークモデルを用いる (図1)．1層と2層のニューロンの状態を $s_i = \{0, 1\}$,　$x_i = \{0, 1\}$ とする．2 層のニューロン状態は，1 層からの入力 u_i によって決まり，$x_i = \Theta(u_i)$, $u_i = \sum_j^N J_{ij}s_j + \eta + z_i - h$ となる．ここで $\Theta(u_i) = \{0(u_i < 0), 1(u_i \leq 1)\}$ であり，Linear Non-linear(LN) モデルである．J_{ij} は結合強度であり，η, z はそれぞれは平均 0，分散 λ および $1-\lambda$ のガウス分布に従う．η は共通ノイズであり，共通ノイズによる入力相関を生み，LN モデルによって，高次発火相関が生成される [Amari et al., 03].

連絡先: 岡田真人:okada@k.u-tokyo.ac.jp

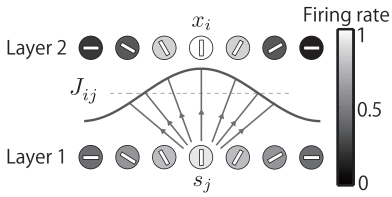

図 1: 2層のフィードフォワードネットワークモデル．層間の結合は J_{ij} 非一様であり，線分の角度が各ニューロンの最適方位を表す.

また，各層のニューロンは最適刺激の線分の最適方位 ϕ をもち，その最適方位の差分によって，層間の結合強度を $J_{ij} = J(\phi_i - \phi_j) = \frac{J_0}{N} + \frac{J_2}{N}\cos 2k(\phi_i - \phi_j)$，として決める．$J_0$ は一様な結合強度，J_1 は非一様な結合強度である．ここで，各ニューロンの最適方位は，各層は，同じ最適方位をもつ，N_G 個のニューロンからなる副集団を G 種類からなるとして（各層のニューロン数 $N = N_G \times G$），$\phi_i = -\pi/2 + g_i\pi/G$，$g_i = \lfloor i/N_G \rfloor$ とした．本モデルを一次視覚野のフィードフォワードネットワークモデルとして用い [Hamaguchi et al. 05, Priebe and Ferster 08]，結合構造や入力刺激と，高次発火相関の関係について調べる．

3. 同時確率分布の理論

我々は，まず $N \to \infty$ 下での熱力学極限をとり，出力層のニューロンへの入力の平均と分散を解析的に導出する．2 層のニューロン i への入力 u_i の平均 γ_i を，1 層の発火パターン $\{s_1, \ldots, s_i, \ldots, s_N\}$ によって決まる三つの秩序変数 r_0, r_{2c}, r_{2s} によって表す．まず，ニューロン i への入力 u_i は,$N \to \infty$ 下熱力学極限の下において，1 層における平均発火率 $r_0 = \frac{1}{N}\sum_i s_i$，1 層における平均発火状態の 2 次のフーリエ係数 $r_{2c} = \frac{1}{N}\sum_i \cos(2\phi_i)s_i$ および $r_{2s} = \frac{1}{N}\sum_i \sin(2\phi_i)s_i$ を用いて以下のように表すことができる．

$$u_i = \gamma_i + z_i + \eta \quad (1)$$

$$\gamma_i = -J_0 r_0 + J_2(r_{2c}\cos(2\phi_i) + r_{2s}\sin(2\phi_i)) - h \quad (2)$$

となる．

ニューロン間の高次相関を導出するために，各ニューロンへ

の入力 u_i の確率分布を用いてニューロンの同時発火率分布を導出する．N 個のニューロンの中から任意の 3 つのニューロン i, j, k を選んだ時，このニューロンの同時発火確率分布は，

$$
\begin{aligned}
P(x_i,x_j,x_k) &= \int_{\infty}^{\infty} d\eta p(\eta) L(x_i|\eta) L(x_j|\eta) L(x_k|\eta) \quad (3) \\
L(x|\eta) &= (P(u<0|\eta))^{(1-x)} (P(u>0|\eta))^{x} \quad (4)
\end{aligned}
$$

となる．共通ノイズ η を固定したときと，入力 u の分散 z はガウス分布に従っていることから，$P(u>0|\eta) = \mathrm{erfc}\left(-\frac{\gamma+\eta}{\sqrt{1-\lambda}}\right)$ となる．ここで我々は誤差関数，$\mathrm{erfc}(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_x^{\infty} \exp(-u^2) du$ を用いた．共通ノイズ η の確率分布 $(p(\eta))$ も平均 0，分散 λ のガウス分布に従うことから，式 (3) を解析的に計算し，同時確率分布 $P(x_i,x_j,x_k)$ を導出できる．

同時確率分布 $P(x_i,x_j,x_k)$ を以下の対数線形モデルとして記述したとき，この係数としてニューロン間の相関を表す．パラメータ $\boldsymbol{\theta}$ が下記のように定義される [Amari 01]．

$$
\begin{aligned}
\log P(x_i,x_j,x_k) = \theta_i x_i + \theta_j x_j + \theta_k x_k + \theta_{ij} x_i x_j \\
+ \theta_{ik} x_i x_k + \theta_{jk} x_j x_k + \theta_{ijk} x_i x_j x_k - \Psi \quad (5)
\end{aligned}
$$

ここで Ψ は正規化項である．パラメータ $\boldsymbol{\theta} = (\theta_i, \theta_j, \theta_k, \theta_{ij}, \theta_{ik}, \theta_{jk}, \theta_{ijk})$ は同時確率分布の座標の正準パラメータであり，θ_{ijk} がニューロン間の 3 次発火相関を表す．

4. 結果

共通ノイズと層間結合 (側抑制) によって生じる高次相関構造の機能的な利点は何であろうか．我々は，一次視覚野のニューロンが側抑制結合によって生み出す，方位選択性へ 3 次相関構造が与える影響を調べるため，入力としてランダム刺激ではなく構造を持たせた線分刺激を用いた場合に，相関構造がどう変化するのかを調べた．具体的には，側抑制結合の強度 $J_2 = 3$ としたときに刺激方位 $\psi = 0$ がメキシカンハット型ネットワークに入力したときを想定し，入力の秩序変数 r_{2c} を 0 から 0.3 まで増加させ構造のないランダムな発火刺激から線分刺激へ入力を変化させた．

まず，平均発火率は，図 2(a) が示すように，刺激方位 $\psi = 0$ と同じ最適方位をもつニューロン i で最も大きくなっており，この一次視覚野ネットワークモデルが方位選択性をもつことがわかる [Priebe and Ferster 08]．また，2 次相関 θ_{ij} は共通ノイズ η および層間結合強度 J_{ij} の影響によって，すべてのニューロンペアで正の 2 次相関 θ_{ij} を生じかつ最適方位の差分によって相関構造が生じていることがわかる (図 2(b))．このとき，刺激方位と同じ最適方位のペア $\phi_i = \phi_j = 0$ の 2 次相関 θ_{ij} が最小となった．

次に入力がランダム刺激ではなく構造を持たせた線分刺激を用いた場合に，3 次相関 θ_{ijk} がどう変化するのかを調べた．最適方位 $\phi_i = \phi_j = \phi_k = 0$ における 3 次相関 θ_{ijk} と入力の秩序変数 r_{2c} との関係をプロットしたのが図 2(d) である．ランダム刺激に近いときには ($r_{2c} < 0.15$) 電気整理実験で観測されているように負の値であるが [Ohiorhenuan and Victor 11]，十分に大きな r_{2c} の線分刺激に対しては正の 3 次相関 θ_{ijk} が生じることがわかった (図 2(d))．面白いことに，実験では報告されていない線分刺激を入力としたとき，線分刺激方向を最適方位にもつニューロン（$\theta = 0$）同士の 3 次相関が正になる結果（同期発火性）となり，刺激方位と直交するニューロン同士（$\phi = \pm\pi/2$）の 3 次相関は負の 3 次相関 (同時不発火性，

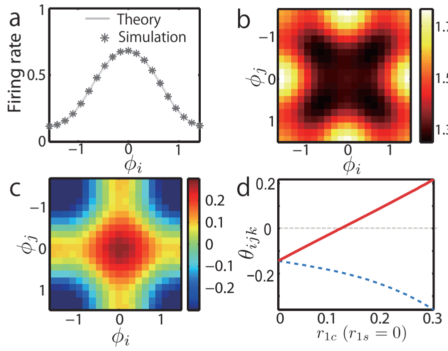

図 2: 方位 $\psi = 0$ の線分刺激 ($r_{2c} = 0.27$, $r_{2s} = 0$) への一次視覚野ネットワークの応答 ($J_0 = 0.2$, $J_2 = 3$)．(a) 平均発火率．(b)2 次相関 θ_{ij}．(c) 入力刺激 (r_{2c}) と，$\theta_i = \theta_j = \theta_k = \phi = 0$ における 3 次相関 θ_{ijk}(実線) および $\theta_i = \theta_j = \frac{\pi}{2}$, $\theta_k = 0$ における 3 次相関 θ_{ijk}(点線) との関係.(d)3 次相関 θ_{ijk} ここで，$\theta_k = \phi = 0$ とした．

スパース性) となる結果を得た (図 2(c))．一次視覚野のネットワーク構造によって変化する 3 次相関構造が，平均発火率の増減を通して理解できることわかった．このことは層間の結合によるフィルタリング後の LN モデルによるニューロン発火の 3 次統計量を生成する数理機構と，その 3 次統計量が外界の情報のキャリアになりうることを示唆している．

参考文献

[Amari 01] S. Amari, Information geometry on hierarchy of probability distributions. Information Theory, IEEE Trans. Inf. Theory, **47**(5), 1701 (2001).

[Amari et al., 03] Amari, S.-I., Nakahara, H., Wu, S., and Sakai, Y. (2003). Synchronous firing and higher-order interactions in neuron pool. Neural comput., **15**(1), 127-42.

[Ganmor et al., 11] Ganmor, E., Segev, R., and Schneidman, E. (2011). Sparse low-order interaction network underlies a highly correlated and learnable neural population code. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, **108**(23), 9679-84.

[Hamaguchi et al. 05] Hamaguchi, K., Okada, M., Yamana, M., and Aihara, K. (2005). Correlated firing in a feedforward network with Mexican-hat-type connectivity. Neural comput., **17**(9), 2034-2059.

[Ko et al., 11] Ko Ho, Hofer Sonja, Pichler Bruno, Buchanan Katherine, Sjostrom Jesper, Mrsic-Flogel Thomas D. T D, xcitatory cortical neurons form fine-scale functional networks, Nature, **1**(473), 7345 (2011).

[Macke et al., 11] Macke, J., Opper, M., and Bethge, M. (2011). Common Input Explains Higher-Order Correlations and Entropy in a Simple Model of Neural Population Activity. Phys. Rev. Lett., **106**, 1-4.

[Ohiorhenuan et al., 10] Ohiorhenuan, I. E., Mechler, F., Purpura, K. P., Schmid, A. M., Hu, Q., and Victor, J. D. (2010). Sparse coding and high-order correlations in fine-scale cortical networks. Nature, **466**(7306), 617-621.

[Ohiorhenuan and Victor 11] Ohiorhenuan, I. E., and Victor, J. D. (2011). Information-geometric measure of 3-neuron firing patterns characterizes scale-dependence in cortical networks. Journal of computational neuroscience, **30**(1), 125-41.

[Priebe and Ferster 08] N. J. Priebe and D. Ferster, Inhibition, spike threshold, and stimulus selectivity in primary visual cortex Neuron, **57**(4), 482-97.