

論文の内容の要旨

論文題目

Nonlinear dynamics in a parsimonious structured neural network
(非一様な結合が神経回路の非線形ダイナミクスに及ぼす影響について)

氏名 五十嵐 康彦

脳内において知覚処理は、環境に素早く適応しつつ、非常にロバストにかつ高速に行われている。このような知覚情報処理を可能にするためには、個々のニューロン内の局所的な演算が不可欠だと考えられる。なぜならば、この局所的な演算はすべての情報を集めて処理する必要がなく、非常に高速な処理が可能であるからである。実際、我々のニューロンには様々な局所ダイナミクスがあり、情報処理に有効であると考えられる。しかし、これまで複数のニューロン間もしくは脳内のネットワーク全体に対してどのような影響があるのかを調べることは難しかった。そこで、我々はニューラルネットワークモデルに対して、主に二つの局所処理をそれぞれ組み込み、理論の構築を行った。この際、我々は一様な結合をもつネットワークモデルと、一次視覚野等で計測されているメキシカンハット型の結合構造を組み込んだネットワークモデルとの比較をおこなうことで、結合構造によってどのように局所演算による効果に変調され、機能的な意義を持つのか、理論研究を行った。

刺激情報の符号化と復号化

脳内の情報処理はニューロン集団のネットワーク内を発火と呼ばれる電気パルスを通じて伝達することで行われる。この情報処理は刺激情報をどう電気パルスによって符号化し、また復号するのかという観点から議論することができる。より具体的に言えば、ニューロン集団による符号化は、刺激情報や行動を、ニューロンの活動パターンすなわち発火系列のみから予測できるような、発火系列の生成アルゴリズムであると考えられる。我々は様々な刺激に対するニューロン集団の反応を分類することで、他の刺激に対してどのようにニューロン集団が反応するのかを予測する、モデルを構築することが可能であると考えられる。このようにニューロン集団による符号化は刺激とその対応をと

ることに言及するものである。一方、ニューロン集団による復号化は、逆にニューロン集団の発火系列からどのように刺激を対応付けられるかについて言及するものであり、与えられた刺激を再構築するアルゴリズムである。

脳内における刺激情報の符号化においてもっとも重要な性質は、ニューロンが刺激に対して確率的に反応するという点である。同一の刺激に対しても、各ニューロンは確率的な反応を行うため、脳内における情報処理において、神経回路に由来するノイズによる刺激情報の不確実性が生じる。そのため、感覚情報や運動変数などの情報を正確に得るために、ある程度のニューロン集団における活動の平均化が必ず必要になる。このように、個々のニューロンの確率的な挙動が与える影響は小さくなり、ニューロン集団全体の活動が重要になる。たとえば、眼球運動や腕の運動のコントロール、一次視覚野における線分刺激方位の分別能力において、ニューロン単体の反応よりもニューロン集団の活動平均を用いるほうがはるかに性能に優れており、情報伝達をニューロン集団の活動平均（平均発火率）によって行っていると考えられている[Georgopoulos et al. 1986]。もし符号化過程が不完全である場合、脳内における復号化過程も同様に不完全になり、確率的なニューロンの挙動に起因する知覚のズレによって、認識に影響が出る[Newsome et al. 1989]。

しかし、この平均発火率がどの程度脳内で行われ、とくにどの程度集団符号化が行われているかは十分に理解されていない。集団符号化において問題となっている課題の一つに、ニューロンの挙動におけるノイズ源がどのように生成されているのか、特に各ニューロン間のノイズが相関しているのかという問題がある。もし、このノイズが無相関、すなわち、一つのニューロンの平均値周りのノイズが、他のニューロンの平均値周りのノイズと無相関であれば、比較的よく理解できる[Averbeck et al. 2006]。平均化するニューロン数に反比例して、発火活動の分散が減少するからである。しかし、ニューロン同士の結合や共通入力に起因して、脳内のニューロン間のノイズは相関しており[Zohary et al. 1994]、我々は独立したノイズを仮定した結果を再考する必要性に迫られている。

発火を介して行われるニューラルネットワーク内の情報処理である、符号化と復号化は密接に関連している。なぜならば、効率的な符号化は復号化の性質に依存し、また効率的な復号化は符号化の性質に依存するからである。しかし、実際にはいまだ脳内の復号化がどのように行われているのかが明らかになっていない。そこで復号化の問題を回避する一つの手立てとして、情報が脳内において最適に復号化していると仮定し、ニューロン活動から最適な復号によって抽出できた情報量を評価することである。シャノンのフィッシャー情報量が情報量の評価として脳科学における電気生理実験および理論研究の両分野で広く用いられている[Averbeck et al. 2006]。このフィッシャー情報量を計算することで、特定の復号化について考えることなく、情報量について議論することができる。

シナプス抑圧による短時間のダイナミクス

脳内におけるニューロン同士の発火状態の伝達は化学伝達物質を介してシナプスにおいて行われる。この信号の伝達効率は短時間的に大きく変化し、その効率はそれまでの発火状態に依存することが知られている。この短時間ダイナミクスが環境に対する知覚の適応に影響すると考えられる。そこで本研究では特にニューロンが発火後にシナプスの伝達効率が減少させるシナプス抑圧に着目し、このシナプスにおける短時間の非線形ダイナミクスがどのように、系全体のダイナミクスに影響を及ぼすの

かについて、情報量符号化において重要な平均発火率および発火相関について調べ、フィッシャー情報量を用いることで定量的に評価した。

まず、2章ではシナプス抑圧が系の巨視的な性質にどのような影響を与えるのかを平均場理論によって解析し、系全体の発火状態への影響を調べた。我々は発火率とシナプス抑圧の効果との間に同時刻における独立性を示すことで、シナプス抑圧が系の巨視的な性質を平均場理論の適用を可能にし、ニューロン間の結合強度がメキシカンハット型であるニューラルネットワークモデルにおける系への影響を包括的に調べた。その結果、シナプス抑圧の影響により単に平均発火率が減少するだけでなく、振動状態が生じることがわかった。この振動状態は結合強度によっては変調され、メキシカンハット型結合をもつネットワークが3種類の振動状態を生じることがわかった。

短時間シナプス抑圧は、ニューロンの平均発火率に影響を与えるだけでなく、ニューロンペアのトライアルごとの反応のばらつきにある相関にも影響を与える。これまでの先行研究ではスパイクレスポンスモデルにおける相関の理論を平均場近似によって構築しているが、短時間シナプス抑圧については考慮されてこなかった。そこで3章において我々は先行研究を拡張し、短時間シナプス抑圧を組み込んだスパイクニューロンモデルにおける相関の理論を構築した。その結果、一次視覚野のモデルとして用いられているメキシカンハット型ネットワークにおいてシナプス抑圧がネットワーク全体の発火状態の無相関化を引き起こすことが分かった。さらに、この発火相関の和によって導出される発火率相関および平均発火率を用いることでフィッシャー情報量を計算し[Sompolinsky 2001]、結合強度のパラメータによっては、シナプス抑圧がニューロン集団の集団符号化効率を上昇し得ることを示す。

発火の非線形ダイナミクスと高次発火相関

知覚や運動指令といった脳内における情報が、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つのニューロン以上が同期して発火する高次発火相関によって伝達されてい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. 2010, 2011; Ganmor et al., 2011]。そこで我々は、各ニューロンへの共通入力によって生じる2次発火相関と発火・非発火の閾値によって生じる高次発火相関が生じるモデルを用いて[Amari et al. 2003]、高次発火相関の機能的役割を調べた。具体的には、4章において我々は一次視覚野モデルにおいてニューロン間のヘテロな結合[Ko et al. 2011]がこれらの高次相関構造、特に3次相関が情報処理に及ぼす影響を調べた。

我々は、まず Ohiorhenuan らの結果と比較するため、ランダム刺激に対して一次視覚野内のニューロンの発火状態をモデル化したところ、実験的に生じていた負の3次相関(同時不発火性、スパース性)を再現した。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の3次相関は負の3次相関(同時不発火性、スパース性)となる結果を得た。さらに、我々はこのような3次発火相関構造に閾値関数による非線形処理がどのように寄与するのか、理論的な解析を行ったところ、平均発火率によって閾値関数による3次相関への影響が決まることを解析的に得た。この結果から、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。このことは閾値関数の非線形性によって生じる3次発火相関が刺激に対するフィルターとしての役割をもつことを示唆する。

このように、我々は非一様な結合によって、短時間シナプス抑圧や閾値関数による非線形性が変調され、前者によって環境に適応的な機能的な役割をネットワークに寄与し、後者の非線形関数の変調によって高次発火相関が入力刺激情報を持つことを示した。