

細胞が運ぶ情報量の計算法について

—またはニューロンの発火の情報コードについて—

最上 嗣生

理化学研究所, 351-0198 埼玉県和光市広沢2-1

e-mail: mogami@brain.riken.go.jp

平成17年 4月 5日

ここでは細胞の発火のデータからその情報量を計算する新しい方法を提案する。そしてその方法のどこが優れているのかを論じる。

外界には事象 s (典型的には感覚刺激) が S 種類あるものとする。ここでは2種類としよう。これについて発火が表現している情報を求めよう。

発火頻度の確率—現在通用している普通の定義

まず現在一般的になっている情報量の定義を説明する。最初に時間を Δt 幅に binning する。この時間のあいだの発火数を 0-2, 2-4, ... のように bin に分ける。(これは発火数や刺激数に応じて適宜変えなくてはならない。客観的な基準がなく恣意的である。) この bin を指す index を i とする。それぞれの s について発火数が bin i に落ちる確率を $p(i|s)$ と書く。このとき事象についてニューロンが運んでいる情報量は

$$I = \sum_s p(s) \sum_i p(i|s) \log p(i|s) - \sum_i p(i) \log p(i)$$

として定義される。ここで $p(s)$ は刺激 s が現れる確率である。

この定義は文献[1]によるものである。さらに遡って文献[2]あたりが起源らしい。(あまり自信無し。) この定義には発火数にガウシアンフィルタをかけて連続化したものや、時間方向にガウシアンフィルタをかけて連続化したものや、それをさらに binning したもののなどの多数の variant がある。

発火確率—ここで新しく提案する定義

発火 f は 0 または 1 をとり、刺激が s の時に単位時間 Δt の間にニューロンが発火する確率を $p(1|s)$ 、発火しない確率を $p(0|s)$ とする。 $p(s)$ を刺激 s が現れる確率とし、 $p(f) = \sum_s p(f|s)p(s)$ として以下のように定義する：

$$I \times \Delta t = \sum_s p(s) \sum_f p(f|s) \log p(f|s) - \sum_f p(f) \log p(f)$$

この定義の明らかな利点は、恣意的な発火数の binning に結果が依存しない事である。また発火数の binning が不要無いために一般に小さな trial 数で結果を計算する事ができる。また発火数を数える必要がない事から時間 binning をいくらでも小さくすることができる。つまり連続時間上で定義されている。コーディングにたくさんの階調を持た

ないこの方法は、一見、上の定義よりも情報量が少なそうに見えるが実際は多くの場合この方法のほうがより大きな情報量を与える。

我々の定義に対する反対意見

我々の定義は形式的には彼らの定義で $\Delta t \rightarrow 0$ として発火数の binning を 0 と 1 のみとした場合に当たる。しかし一般的に流通している用法ではそうしてはいけなないと考えられている。それは次のような理由である。二つの刺激があってその一つには 10Hz、もう一つには 12Hz でニューロンが発火しているものとしよう。しかしトライアル毎の発火数の変動すなわちノイズの大きさが 1Hz であるときと 5Hz である場合では話が違ふ。後者ならずと小さな決定力しかないから情報量が小さいはずだ。それに対して、我々の定義は良く見るとニューロンの平均発火率のみの関数であるのでこれは変だというのが我々の定義に対する反対意見である。

我々の定義の方がうまく行く場合

しかし、同様なニューロンが多数ある場合、そしてそれらの間のノイズが相関していない場合、それらのニューロン集合全体からエンコードできる情報量は我々の定義の情報量のニューロン和に一致する。ノイズが相関していなければ細胞数が増えるに従ってノイズの影響は無視できるようになる。細胞一つでは弁別が不能な時、ゼロに近い値を与えるコンベンショナルな方法は一見正しいように見えるが、複数の細胞が協調した時の情報量を正しく表しているのは我々の定義の方である。

反対に「ノイズ」に相関がある場合も我々の定義の方が正しい。たとえば全てのニューロンに同時に同じ値が足されている場合、エンコーダは容易にこれを検出して引き去る事ができる。あとに残る情報量は我々の定義通りである。従って、我々の定義が不適切になるのはノイズが複数のニューロンで相関しているにも関わらず、相関している事が検出不可能な場合である。これは特殊な場合と考える事ができる。

我々の定義が失敗し、彼らの定義の方がうまく行く場合

彼らの方法の方がよい値を与える場合もある。平均発火確率が事象によって変わらないが発火数の分布が異なるような場合だ。例えば事象 1 が起きてから 100ms の間に 10 回発火し、事象 2 のときは 9 または 11 回発火するような場合である。対して我々の方法ではこのようなとき情報量はゼロになる。

しかしエンコーダの立場からみるとこれは余りありそうもない。一般に cortex の一つの領野の反応潜時は 10 から 20ms 以下であることが知られている。一方、発火が 10Hz からずれているかどうかなどという決定をエンコーダがするためには 100ms よりも充分長い時間が必要である。これ

は現実的なニューロンが反応を決定するまでの時間にくらべて長過ぎる。だから発火数によるコーディングはあまりありそうではない。

コーディングスキーム

我々の情報量の定義はこれから述べるコーディング/デコーディングのスキームと等価である。彼らの定義を信じる事は spike 数を数えている何ものかが居ることを仮定することであるが、我々のスキームでは数を数えずに確率の見積もりを変更し続ける何ものかがいると考える。どちらの情報量の定義が正しいのかは、本当のニューロンがどちらのスキームを取っているかによって決着をつけるべきである。

刺激 1 の時は時間当たりの発火確率=0.02回/ms 刺激 2 の時は時間当たりの発火確率=0.01回/ms という例を考えてみよう。開始時点ではどちらが来るか分からないから、確率は刺激 1 と 2 に対して 1 対 1 である。1ms 経った時に発火がなければこの確率は (1-0.02) 対 (1-0.01) になる。10ms まで発火がなければ $(1-0.02)^{10}$ 対 $(1-0.01)^{10}$ で exponential で刺激 1 である可能性が下がっていく。11ms 目で一つ発火があると、これがいきなり不連続にはねあがり $(1-0.02)^{10} \times 2$ 対 $(1-0.01)^{10}$ になる。この比を $p_1 : p_2$ とする。我々の方法はこのような 1 トライアルごとの即時的で確率論的なデコーディングで刺激を判定するときの決定度 $\log p_1/(p_1 + p_2) + \log p_2/(p_1 + p_2)$ の平均値を求めているのである。

このデコーディングスキームは即時的な物であり発火数を数えるための時間を待つ必要がないので高速な応答が可能である。つまりデコーダ (次段のニューロン) から見て、入力されるスパイクの一つ一つが「証拠」のような物であり、充分証拠が集まれば確信度が高まり、その確信度がスパイクとしてさらに後段に出力されるという考え方である。このようなシステムは強い証拠がいくつもある時は latency が小さくなり強い証拠が集まらないときは latency が大きくなるだろう。それに近い現象は実際のニューロンで観測されている。(また、このコーディングスキームを仮定すると確率の計算は時間にそって、spike が来た時に不連続に跳ね上がり、それ以外の時は確率が exponential 的に decay するという性質がある。これはニューロンのシナプス後膜の性質を思わせる。)

このような理由から、実際の神経系で我々の方法に対応するようなコーディングが行われていると考えるのは理にかなっている。

文献

[1] Optican L.M. and Richmond B.J., Temporal Encoding of Two-Dimensional Patterns by Single Units in Primate Inferior Temporal Cortex. III. Information Theo-

retic Analysis, J. Neurophys. 57 (1987) pp.162

[2] Eckhorn R. and Pöpel B., Rigorous and extended application of information theory to the afferent visual system of the cat. II. Experimental results, Kybernetik 17 (1975) 7-17