解 説

ポピュレーションコーディングにおけるノイズ相関の影響

三 浦 佳 二^{*1,*2}

東北大学 大学院情報科学研究科 数学連携推進室^{*1},
 科学技術振興機構 さきがけ「数学と諸分野の協働によるブレークスルーの探索」領域^{*2}

Effects of Noise Correlations on Population Coding

Keiji Miura^{*1,*2}

Collaborative Mathematics Research Unit, Graduate School of Information Sciences, Tohoku University^{*1}
 Alliance for Breakthrough between Mathematics and Sciences, PRESTO, JST^{*2}

概要

同じ感覚刺激を提示しても、脳の神経細胞の応答は、試行毎のばらつき（＝ノイズ）を示す。そのため、脳は、多くの神経細胞の活動を足し合わせてノイズを低減することで、感覚情報表現を正確にしていると考えられる。しかしながら、Zohary らは、極めて単純なモデル計算により、ノイズに細胞間の相関がわずかでも存在する場合には、足し合わせてもノイズを低減できなくなることを示した。ここでは、計算が煩雑にならない程度に一般化したモデルを考察することで、ノイズ相関がポピュレーションコーディングに悪影響を及ぼすメカニズムを考察する。

1. は じ め に

脳が感覚刺激の情報を正確に表現するためには、異なる刺激に対して、神経細胞が異なる応答をすればよい。ところが、同じ感覚刺激を提示しても、応答には、試行毎のばらつき（＝ノイズ）が見られる¹⁾。そのため、脳は、多くの神経細胞の活動を足し合わせてノイズを低減することで、感覚情報表現を正確にしていると考えられる。なお、本稿においては、ノイズを、試行毎の応答から、同じ刺激を繰り返し提示した場合の応答の期待値を引いた残りとして定義する。

神経細胞群による情報表現の正確さは刺激-応答の枠組みで、定量化されている^{2,3)}。多くの場合、S/N (Signal-to-Noise ratio) やそれに類似の指標が用いられるが、共通して言えることは、

1. 異なる刺激に対する応答の期待値がなるべく異なる
2. ノイズが小さい、すなわち、再現性が高い

の2点が精度の向上にとって重要だということである。S/N はシグナル（＝応答の期待値の差）をノイズの振

幅で割った指標である。例えば、ある神経細胞の2つの刺激に対する応答の期待値が異なっている、試行毎のノイズが大きければ、図1左上のように、応答の確率分布はオーバーラップしてしまい、刺激の判別を精度良く行なうことができない。

これまでの研究で、さまざまなモデルに対して神経表現の正確さが計算されており、様々な因子が影響を与えることが示されてきた⁴⁻⁶⁾。そのような因子の中でも特に、細胞間のノイズの相関の影響が大きいことが指摘されてきた。Zohary らは、ガウス分布で応答する様なポピュレーションという最も単純なモデルの計算から、ノイズに細胞間の相関が存在する場合には、たとえそれがどんなに小さくても足し合わせによってノイズを低減することができなくなり、神経表現が著しく悪化することを予言した⁶⁾。ここでノイズ相関は、同じ刺激を繰り返し提示した時の、2つの神経細胞の試行毎の応答の相関係数として定義される。なお、相関係数の定義として、応答の期待値は最初に試行毎の応答から引かれるため、ノイズ部分の類似度を計算したのがノイズ相関ということになる。

Zohary らの計算結果は、神経科学において極めて重要な意味をもつ。そこで、

1. どのようなメカニズムがエッセンスとして効くのか

^{*1} 〒 980-8579 宮城県仙台市青葉区荒巻字青葉 6-3-09

^{*2} 〒 332-0012 埼玉県川口市本町 4-1-8 川口センタービル

図1 Zohary らのモデル

単一神経細胞の応答は確率的で、刺激によって期待値が異なる (± 1) ガウス分布とする (左上). ノイズの相関係数が 0 の場合 (右上) と, 0.1 の場合 (左下) の, 10 細胞の活動の平均値の確率分布. 平均応答は細胞に依存せず, 相関係数も細胞ペアに依存しないという, 一様性を仮定している.

2. 本当に脳で起こっているのか

といった問題を, しっかりと考えていく必要がある.

本稿では, より一般化した数理モデルを用いて, ポピュレーションコーディングにおいて, ノイズ相関が悪影響を及ぼすメカニズムを考察する. 特に, 幅広い読者を想定して, Fisher 情報量など高度な数学を避けて, それらを用いた研究成果はふまえつつも, エッセンスのみをとりだしたなるべく平易な計算のみにより考察を行う.

2. Zohary らのモデル

まず, きわめてシンプルでありながら, 洞察に富んでいる Zohary らのモデルを紹介する⁶⁾.

図 1 の左上のように, ある細胞の, 2 つの異なる感覚刺激に対する応答が, 期待値が異なる (± 1) ガウス分布に従うとする. 確率分布で応答を記述しているのは, 試行毎のばらつきもモデル化しているためである

(ここでは分散 $\sigma = 1$ とした).

この 2 つの分布が重なりあっているということは, この単一ニューロンの応答だけを見て感覚刺激を完全に判別することは困難であることを示している. しかしながら, もし 10 個の神経細胞の活動の総和あるいは平均をとれば, 2 つの刺激に対する分布が分離して, 感覚刺激が判別可能となる (図 1 右上).

しかしながら, この判別精度の向上は, 試行毎のばらつきが細胞毎に独立である場合にのみ起こる. もし, 試行毎のばらつきに, 細胞間の (一様な正の) 相関係数 ρ が見られる場合には, 平均によってノイズを打ち消すことができない. このことは, 平均をとっても分布の幅が広いままであることに対応している (図 1 左下). 直感的には, ある試行で, ある細胞が期待値よりも大きな値をとった時に, 他の細胞も一斉に大きな値をとることから, 試行毎の分散が大きくなるとして理解することもできる.

数式で以上のことを表現するために, x_i を i 番目の

細胞の応答として、

$$s = \sum_{i=1}^N x_i \quad (1)$$

を決定変数とする．これが正か負かで、刺激を判別すれば良い．判別率に直結するのは「分布間の距離」，あるいは S/N である．まず、シグナル S を考える．2 つの刺激に対して、 s の期待値がどれだけ離れているかという、1 つの細胞の応答の期待値が 2 だけ離れており、 s は N 細胞の和なので、 $\Delta \bar{s} = 2N$ 離れていることになる．また、

$$\begin{aligned} \text{Var}(s) &= \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N \overline{(x_i - \bar{x}_i)(x_j - \bar{x}_j)} \\ &= \sum_{i=1}^N \overline{(x_i - \bar{x}_i)^2} + \sum_{i \neq j} \overline{(x_i - \bar{x}_i)(x_j - \bar{x}_j)} \\ &= N\sigma^2 + N(N-1)\rho\sigma^2 \end{aligned} \quad (2)$$

なので、結局、S/N は

$$\begin{aligned} \frac{\Delta \bar{s}}{\sqrt{\text{Var}(s)}} &= \frac{2N}{\sqrt{N\sigma^2 + N(N-1)\rho\sigma^2}} \\ &\rightarrow \frac{2}{\sqrt{\rho\sigma^2}} \quad (N \rightarrow \infty) \end{aligned} \quad (3)$$

と求められる．この値は、細胞数 N を増やしても飽和してしまい、望んでいたように細胞数 N に比例することはない．大脳皮質で観測されてきた $0.1^{6-8)}$ という相関係数 ρ を用いれば、10 個の細胞で実はほぼすでに飽和していることがわかる (図 2)．このことは、刺激を判別するために十分な情報を脳が表現できていないことを意味する．したがって、このノイズの相関が引き起こす情報表現の飽和は、極めて重要な問題である．さらに、このモデルから予言される重要な点として、どんな小さな相関でも S/N を飽和させてしまうという悪さをすることも見逃せない．

重要なことは、はたして現実の脳において本当にノイズの相関が悪さをしているかであるが、Zohary らのモデルは極めて単純であるので、それなりに一般性がありそうに思える一方で、神経細胞の応答が一樣であるという特別な場合だけを考えているのも事実である．そこで、以下においては、どこまで一般性があるかという重要な問いに答えるために、非一樣性も取り入れたより一般的なモデルを考察していく．

3. 一般化した場合

ここでは、Zohary らのモデルを特別な場合として含む形で、数学的に一般化したモデルを考える．具体的

図2 Zohary らのモデルで細胞数を変えたときの S/N (Signal-to-Noise Ratio, 分布間の距離)

には、これまでは一樣と仮定した神経細胞の応答の期待値に、非一樣性を持たせた場合を考えて、S/N がどうなるかを、いくつかの例を通して考察していきたい．なお、簡単のため、相関係数 ρ については、Zohary らのモデルと同じく、一樣で正 ($0 < \rho < 1$) であり、刺激には依存しないと仮定する．

ここで注意が必要なのは、細胞の応答の期待値が非一樣である場合には、Zohary らが行なったように、単純に細胞の活動の総和をとるだけでは、必ずしも最適な決定変数は得られないことである．すなわち、適切な重みをつけた和をとった方が、刺激の判別がうまくいく可能性がでてくる．そこで、まずはじめに、確率に基づく最適な決定変数を定式化しておく．

試行毎のばらつきとしてガウス分布を仮定して、刺激 $S (= A \text{ または } B)$ が提示されたときの、 N 個の神経細胞の応答 $\vec{x} = (x_1, x_2, \dots, x_N)$ が

$$P^S(\vec{x}) = \frac{1}{(2\pi)^{\frac{N}{2}} |\Sigma|^{\frac{1}{2}}} e^{-\frac{1}{2}(\vec{x} - \vec{m}^S)^T \Sigma^{-1} (\vec{x} - \vec{m}^S)},$$

に従うとする．ここで、共分散行列は、

$$\Sigma = \begin{pmatrix} \sigma^2 & \rho\sigma^2 & \dots & \rho\sigma^2 \\ \rho\sigma^2 & \sigma^2 & \dots & \rho\sigma^2 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \rho\sigma^2 & \rho\sigma^2 & \dots & \sigma^2 \end{pmatrix} \quad (4)$$

と一樣すなわち細胞のインデックス i, j に依存しないとする．簡単のため、刺激 $S (= A \text{ または } B)$ に依存するのは、期待値ベクトル $\vec{m}$ のみとする．

刺激を判別するためには、神経活動 $\vec{x}$ を観測した時に、その活動を生み出す確率の高い刺激を選べばよい．すなわち、 $P^A(\vec{x})$ と $P^B(\vec{x})$ のうちどちらが大きいかを比べればよい．一般性を失わずに、log をと

ることができるので、結局、決定変数

$$s \equiv \log \left(\frac{P^A}{P^B} \right) \quad (5)$$

$$= -2\overrightarrow{\Delta m}\Sigma^{-1} \left(\overrightarrow{x} - \frac{\overrightarrow{m}^A + \overrightarrow{m}^B}{2} \right)' \quad (6)$$

が正か負かで判定するのが、最適な刺激の判別方法となる。ただしここで、

$$\Delta \overrightarrow{m} \equiv \overrightarrow{m}^B - \overrightarrow{m}^A \quad (7)$$

と定義した。また、一般性を失わずに、

$$\overrightarrow{m}^B + \overrightarrow{m}^A = 0 \quad (8)$$

となるよう単位を線形変換したと思えば、定数項は消去できる。なお、上で定めたような共分散行列 Σ の場合における逆行列 Σ^{-1} の成分は次のように書ける。

$$(\Sigma^{-1})_{ij} = \frac{1}{N\sigma^2} \left[\frac{1}{1 + (N-1)\rho} + \frac{-1 + N\delta_{i=j}}{1 - \rho} \right]$$

特に、 N が十分大きい場合には、

$$\Sigma^{-1} = \frac{1}{\sigma^2(1-\rho)} \begin{pmatrix} 1 & -\frac{1}{N} & \cdots & -\frac{1}{N} \\ -\frac{1}{N} & 1 & \cdots & -\frac{1}{N} \\ -\frac{1}{N} & -\frac{1}{N} & \ddots & -\frac{1}{N} \\ -\frac{1}{N} & -\frac{1}{N} & \cdots & 1 \end{pmatrix} + O\left(\frac{1}{N^2}\right) \quad (9)$$

と近似でき、これを用いると、決定変数は、

$$s = \sum_{i=1}^N (\Delta m_i - \overline{\Delta m}) x_i \quad (10)$$

となり、 S/N も

$$\frac{\Delta \bar{s}}{\sqrt{\text{Var}(s)}} = \sqrt{\frac{N \text{Var}(\Delta m)}{\sigma^2(1-\rho)}} \quad (11)$$

と比較的簡単となる。ただしここで、細胞の非一様性を特徴付ける指標として、平均応答の差の細胞間の分散を

$$\text{Var}(\Delta m) = \overline{(\Delta m_i - \overline{\Delta m})^2} \quad (12)$$

と定義した。ここでは $\overline{\cdot}$ は (試行平均ではなく) 細胞平均を表すことに注意。

以下では、これらの公式を利用して、具体的な例について考察していく。

3.1 2 ポピュレーションモデル

まず、もっとも単純な一般化として、細胞の平均応答の違いにより、対称な 2 種類のポピュレーションがある場合を考える。 N 個の神経細胞があるとして、そのうち半分の $\frac{N}{2}$ 個が

$$\Delta m_i = 1 \quad \left(i = 1, \dots, \frac{N}{2} \right) \quad (13)$$

という平均応答を持つとし、残る半分に対しては

$$\Delta m_i = -1 \quad \left(i = \frac{N}{2} + 1, \dots, N \right) \quad (14)$$

とする。ここで $\Delta m_i = m_i^B - m_i^A$ は 2 つの刺激に対する平均応答の差である。決定変数 s はこの場合、

$$s = \sum_{i=1}^{\frac{N}{2}} x_i - \sum_{i=\frac{N}{2}+1}^N x_i \quad (15)$$

となる。 $\text{Var}(\Delta m) = 1$ なので、式 (11) から、

$$S/N = \frac{\Delta \bar{s}}{\sqrt{\text{Var}(s)}} = \sqrt{\frac{N}{\sigma^2(1-\rho)}} \quad (16)$$

となる。

さて、分母に出てきた $1-\rho$ は、ノイズ相関 ρ が大きいほど情報表現が良くなることを示しているが、果たしてこれは、直感的にはどのように理解できるであろうか？ 今、「+1 細胞」の活動を足して、「-1 細胞」の活動は引くのが最適な決定変数となっている。この引き算により、シグナルを最大化すると同時に、相関ノイズを符号反転によって「キャンセル」している。ノイズ相関が大きいほど、引き算によってノイズが打ち消せるために、決定変数 s の分散を抑えることができる。例えば、極端な場合として、 $\rho = 1$ で全ての細胞のノイズが一致する時には、引き算によって、ノイズは完全にキャンセルできて、決定変数 s の分散は 0 となる。そして、 S/N は、分母が 0 なので無限大をとる。

3.2 3 ポピュレーションモデル

次に、3 つのポピュレーションがあり、

- 1 割の細胞が、 $\Delta m_i = 1 \quad (i = 1, \dots, \frac{N}{10})$
- 8 割の細胞が、 $\Delta m_i = 0 \quad (i = \frac{N}{10} + 1, \dots, \frac{9N}{10})$
- 1 割の細胞が、 $\Delta m_i = -1 \quad (i = \frac{9N}{10} + 1, \dots, N)$

となっている場合を考える。この場合、決定変数には、8 割の役立たずの細胞の活動は一切用いられず、残る 2 割の活動を、前の例と同様に引き算することになる：

$$s = \sum_{i=1}^{0.1N} x_i - \sum_{i=0.9N}^N x_i \quad (17)$$

8 割の役立たずの細胞を足さないほうがよい理由は、 S/N

のシグナル S には全く貢献しないが、ノイズ N だけ増やしてしまうため、結果的に S/N を小さくしてしまうためである。 S/N は、上のモデルよりも、 $\text{Var}(\Delta m) = 0.2$ と小さくなる分、小さくなる。

$$S/N = \frac{\Delta \bar{s}}{\sqrt{\text{Var}(s)}} = \sqrt{\frac{0.2N}{\sigma^2(1-\rho)}} \quad (18)$$

このように、式 (11) に含まれる $\text{Var}(\Delta m)$ が重要な因子であることがわかる。一般に、 S/N は細胞数 N とともに増加するが、Zohary らのモデルでは、全てのニューロンが一樣なために $\text{Var}(\Delta m) = 0$ であるため、 N の比例係数がたまたま 0 になり、 S/N には定数項しか残らない。この意味で、Zohary らのモデルは、モデルのパラメタ空間の中でむしろ特別な点であると言える。

3.3 「興奮だけ」の 2 ポピュレーションモデル

これまで、「+1 細胞」と「-1 細胞」という、対称なポピュレーションを考えた。はたして、非対称な場合にも、相関ノイズを打ち消すことができるであろうか？ そこで、2 つのポピュレーションがあり、

- 半分の細胞が、 $\Delta m_i = 1$ ($i = 1, \dots, \frac{N}{2}$)
 - 半分の細胞が、 $\Delta m_i = 0.9$ ($i = \frac{N}{2} + 1, \dots, N$)
- という場合を考える。最適な決定変数は、

$$s = \sum_{i=1}^{N/2} x_i - \sum_{i=N/2+1}^N x_i \quad (19)$$

となる。この場合は、 $\text{Var}(\Delta m) = 1/400$ が極端に小さいため、 S/N も小さくなる。

$$S/N = \frac{\Delta \bar{s}}{\sqrt{\text{Var}(s)}} = \sqrt{\frac{N}{400\sigma^2(1-\rho)}} \quad (20)$$

$\text{Var}(\Delta m)$ が小さくなる理由は、相関ノイズをキャンセルするために、引き算を行なうと、シグナルの残りも $0.1 = 1 - 0.9$ と小さくなってしまふことである。だからといって、異なる重みで引き算を行なうと、相関ノイズがキャンセルされずに、Zohary と同じ、 S/N の飽和が起こってしまうことになる。式 (10) の重みをかけるからこそ、相関ノイズがキャンセルできるのであって、他の重みでは、 S/N は細胞数 $\sqrt{N}$ に比例して増えず、定数止まりになってしまう。決定変数において、ノイズを最適にキャンセルした後に残るシグナルが、 $\text{Var}(\Delta m)$ に比例するのである。

この例では、かろうじて相関ノイズはキャンセルできるものの、残ったシグナル ($\propto \text{Var}(\Delta m)$) は小さいものとなる。Zohary らのモデルでは S/N が飽和するが、このモデルに近いモデルにおいては、連続性から、

S/N はかろうじて $\sqrt{N}$ に比例するものの、その係数が極めて 0 に近くなる。「空間的に近くの細胞同士が、応答の期待値がよく似ており、かつ、ノイズにも正の相関がある」という、より現実的なモデルにおいても、この非効率性が、広いモデルパラメタ領域でロバストに観測されている⁹⁾。この意味では、Zohary らの指摘した S/N の飽和現象は、比較的一般性があると言える。

3.4 サイズが非対称な 2 ポピュレーションモデル

次に、サイズが非対称な 2 つのポピュレーションがある場合にも、相関ノイズを打ち消すことができるのかを考える。細胞のうち、

- Np 個が、 $\Delta m_i = 1$ ($i = 1, \dots, Np$)
 - $N(1-p)$ 個が、 $\Delta m_i = -1$ ($i = Np + 1, \dots, N$)
- という場合を考える。最適な決定変数は、

$$s = \frac{1}{p} \sum_{i=1}^{pN} x_i - \frac{1}{1-p} \sum_{i=pN+1}^N x_i \quad (21)$$

となる。このように重みをつけることで、相関ノイズを完全にキャンセルできることになり、 S/N が細胞数 N とともに増加できることになる。 $\text{Var}(\Delta m) = 4p(1-p)$ なので、

$$S/N = \frac{\Delta \bar{s}}{\sqrt{\text{Var}(s)}} = \sqrt{\frac{4Np(1-p)}{\sigma^2(1-\rho)}} \quad (22)$$

となる。この例は、サイズが非対称なポピュレーションがあっても、適切な重みをとれば、相関ノイズをキャンセルすることができ、 S/N の飽和は起こらないことを示している。

実は、 S/N が飽和しないような重みの選び方はいくらでも考えられる。極端な例としては、それぞれのポピュレーションにおいて、半分の細胞の重みを 0 としても、相関ノイズはキャンセルできる。すなわち、決定変数 s の分散 $\text{Var}(s)$ は、あたかも独立な N 変数を足したかのように、 N^2 ではなく N に比例する (図 1 右上の状況)。結果として、シグナル S は N に比例して、ノイズ $N (= \sqrt{\text{Var}(s)})$ は $\sqrt{N}$ に比例するため、 S/N は $\sqrt{N}$ とともに増加して、飽和は起こらない。しかしながら、半分の細胞しか使っていないために、 S/N の $\sqrt{N}$ の前につく比例係数が、最適な決定変数の場合よりも小さくなることとなる。実際、細胞数を $N \rightarrow \frac{N}{2}$ と置き換えた場合に相当する。最適な決定変数においては、同じポピュレーションのなかの細胞は、対称性から同じ重みで足し合わせることで、ノイズの分散を最小化しており、結果として S/N を最大化している。

4. さ い ご に

Zohary らのモデルは、どんなに小さなノイズ相関でも、ポピュレーションコーディングに悪影響を及ぼしうると予言した。これは、実験データを解釈する際にも、耳を傾けざるを得ない重要な予言に思える。そこで、Zohary らの結論が、十分に一般性がある、現実の脳で起こっているかを調べる目的で、Zohary らのモデルを含む、より一般的なモデルを考察した。特に、本稿においては、難しい数学をなるべく避けながら、具体的な次の問いかけを考えていくことで、「何がエッセンスか」を考えたいつもりである。

本稿におけるモデルの一般化は、実はノイズ相関は一樣のままにして、応答の期待値のみに非一樣性を持たせる形で一般化である。考察の結果、ノイズ相関のポピュレーションコーディングへの影響は、細胞の平均応答の差（＝シグナル）の分散 ($\text{Var}(\Delta m)$) に大きく依存することがわかった。しかしながら、他にも多くのモデルパラメタが存在するので、それらのパラメタにどのように依存するかを理論的に調べて行くことは、今後の重要な課題である。

ノイズ相関が悪さをするメカニズムは、ノイズの打ち消しという「キャンセル描像」で捉えることが出来そうである。すなわち、情報の飽和を引き起こす相関ノイズをキャンセルした後に、残ったシグナルの大きさが重要となる。特に、「似た平均応答をする神経細胞同士が正のノイズ相関を持つ」場合は、ノイズをキャンセルできない、あるいは、ノイズをキャンセルするとシグナルもキャンセルしてしまうために、情報表現に甚大な悪影響を及ぼす傾向がある。たしかに、数学的には、Zohary らのモデルで見られたような、細胞数を増やしても S/N は飽和する現象は、モデルパラメタ空間のたった一点のみで起こる現象である。しかしながら、その点に近いパラメタの場合には、 S/N はたとえ $\sqrt{N}$ に比例しても、比例係数が連続性から 0 に近くなり非効率となる⁹⁾。現実には、大脳皮質にはコラム構造があることが知られており、コラム内にあるよく似た平均応答をする神経細胞同士は、ノイズにも 0.1 程度の相関係数が観測されている⁶⁻⁸⁾。したがって、Zohary のモデルに比較的近いといえるため、ノイズ相関が悪さをしている可能性は否定できない。

最新の論文でも、以上の「キャンセル描像」のアイデアが使われている^{10,11)}。「キャンセル描像」が重要

であることを考えると、脳で引き算を行なうためにも、抑制性の神経細胞の役割が、神経回路において実は鍵となっているのかもしれない。また、そもそもノイズ相関など存在せず、0 であるという報告も最近できて論争となっており、ノイズ相関の問題はホットな分野となっている¹²⁻¹⁴⁾。

謝辞 東北大学をはじめ東日本大震災の被災地に支援をしてくださった世界中の皆様へ感謝します。

参 考 文 献

- 1) Shadlen, M.N. and Newsome, W.T. (1994): *Curr. Opin. Neurobiol.*, Vol.4, p.569
- 2) Rieke, F., Warland, D., de Ruyter van Steveninck, R. and Bialek, W. (1999): *Spikes: Exploring the Neural Code*. Cambridge: MIT Press
- 3) Dayan, P. and Abbott, L.F. (2001): *Theoretical Neuroscience*. Cambridge: MIT Press
- 4) Oram, M.W., Foldiak, P., Perrett, D.I. and Sengpiel, F. (1998): *Trends Neurosci.*, Vol.21, p.259
- 5) Averbeck, B.B., Latham, P.E. and Pouget, A. (2006): *Nat. Rev. Neurosci.*, Vol.7, p.358
- 6) Zohary, E., Shadlen, M.N. and Newsome, W.T. (1994): *Nature*, Vol.370, p.140
- 7) Kohn, A., Zandvakili, A. and Smith, M.A. (2009): *Curr. Opin. Neurobiol.*, Vol.19, p.434
- 8) Cohen, M.R. and Kohn, A.: “Measuring and interpreting neuronal correlations”, submitted.
- 9) Sompolinsky, H., Yoon, H., Kang, K. and Shamir, M. (2001): *Phys. Rev. E*, Vol.64, 051904
- 10) Cafaro, J. and Rieke, F. (2010): *Nature*, Vol.468, p.964
- 11) Doiron, B., Litwin-Kumar, A. and Chacron, M.: “Feedback cancelation of correlated spiking activity” presented at Computational and Systems Neuroscience, 2011
- 12) Miura, K., Mainen, Z.F. and Uchida, N.: “Near zero noise correlations and fast population codes in olfactory cortex” presented at Society for Neuroscience, 2009
- 13) Ecker, A.S., Berens, P., Keliris, G.A., Bethge, M., Logothetis, N.K. and Tolias, A.S. (2010): *Science*, Vol.327, p.584
- 14) Renart, A., de la Rocha, J., Bartho, P., Hollender, L., Parga, N., Reyes, A. and Harris, K.D. (2010): *Science*, Vol.327, p.587