解 説

ASCONE 2010 宇賀貴紀先生 講義録 「知覚判断のメカニズム」

松 嶋 藻 乃

Note of Lecture by Dr. Takanori Uka in ASCONE2010:
Neural Mechanism of Perceptual Decision

Ayano Matsushima

McGovern Institute for Brain Research, Department of Brain and Cognitive Sciences,
Massachusetts Institute of Technology*

概要

この講義録は、ASCONE2010 において順天堂大学の宇賀貴紀先生の講演の内容について、2010 年当時に筆者が考えたことをまとめたものです。単一ニューロン記録を日々行っている筆者にとって、宇賀先生の講演は、単一ニューロン記録という研究手法の意義・正当性・限界を、根本から考え直す機会を与えてくださりました。以下の内容は、宇賀先生の講演を忠実に再現するものではありませんが、基本的ながらも大変重要なことを示してくださったことに感銘を受け、触発されて、筆者自身が考察したものです。

1. 序 言

Hubel と Wiesel の時代から、単一ニューロン記録は、神経科学の発展に大きく貢献してきた。そして、それらの成果は、機能局在を明確にし、領野、コラム、ニューロンレベルにまで精緻にしてきたこと、と要約することができる。つまり、あるニューロン（群）の活動が、ある知覚や運動の生成と関連性を持つ、ということの一つ一つ明らかにしてきたのである。

では、「ニューロン（群）の活動と、知覚の生成の関連性」を主張するための基準とは、どのようなものであるべきか。Parker ら¹⁾は、以下のような提案をした。

1. 被験者の知覚と、ニューロン活動とは、直接比較できる条件で測定すべきである。
2. 記録したニューロンは、その個体が行っている知覚課題を解くのに関連する情報を持っていない。つまり、課題中呈示された異なる外的刺激に対して、異なる活動を示さなければならない。
3. 記録したニューロンの少なくともいくつかは、被

験者と同等の正確さでその知覚課題を解くのに、十分な情報量を持っていないなければならない。

4. 同一刺激に対するニューロン活動の変動から、被験者の答えを予測できないなければならない。
5. ニューロン活動を人工的に活性化すると、知覚を変化させることができないなければならない。
6. 被験者がどのような手段で答えを表現しようと、ニューロン活動に変化があらはれない。
7. ニューロン活動を一時的、あるいは永久的に不活性化した場合に、知覚能力に低下が見られなければならない。

これらの条件は、その後の研究を進める上で、また解釈する上での指針となった。しかし、技術的な制限があるため、厳密に同じニューロン群に対して、記録をし（条件 1~4）、刺激をし（条件 5）、不活化（条件 7）をすることはできない。よって、上記の条件をすべて満たすかどうかを検証できるのは、現時点では、解剖学的に近接したニューロン群であり、特定のニューロン（群）に対してはできていない。つまり、今日の研究は、ある解剖学的範囲を持った領域が、知覚に関連し（記録）、知覚を起こすのに十分であり（刺激）、知

* 46-6133, 43 Vassar Street, Cambridge, MA 20139, USA

図1 ROC 解析

a: 横軸にある変数 x (例えば, ニューロンの発火率) の値をとり, 状況 1 (赤線) と状況 2 (青線) のそれぞれにおける x の確率分布を示す. 変数 x が, 閾値 (黒の垂直線) 以上の場合には状況 1 にあり, 閾値以下の場合には状況 2 にある, という判断基準を用いた場合, 薄い赤で示された領域の面積が Hit 率となり, 薄い青で示された領域の面積が False alarm 率となる. 閾値を左右に移動させることで, Hit 率と False alarm 率の間の関数 (ROC カーブ) が描ける (d: a とラベルされた青の太線). この ROC カーブの下面積が, ideal observer が変数 x を知ることで, 状況が 1 であるか 2 であるかを正しく答えられる割合 (a の場合, 0.76) となる. b: 状況 1 と 2 において, 変数 x の確率分布が等しい場合, ROC カーブの下面積は 0.5 となる (d: b とラベルされた青の太線). c: 状況 1 と 2 において, 変数 x の確率分布がほとんど重ならない場合, ROC カーブの下面積は 1 に近くなる (d: c とラベルされた青の太線).

覚を起こすのに必要である (不活化), という証拠を蓄積することに終始している.

一方で, Parker ら自身が言っているように, これらの条件は絶対的なものではなく, 実験的に検証されるべきものである. また, 彼らは, これらの条件がそれぞれ必要条件なのか, 十分条件なのかを明言していない. しかし, 記録のみを行った場合, 何かひとつの条件が, 「ニューロン (群) の活動と, 知覚の生成の関連性」を主張するのに十分であるということは考えられない. よって, 分析・再考すべき点は, 条件 1~4 が必要であるかどうか, 全てを満たせば十分なのか, また, Parker らの提言のうち省くべきもの・追加すべきものがないか, である.

以下では, MT ニューロンと知覚との関係性を調べるために単一ニューロン記録を行った先行研究を概観することで, 条件 2~4 について考えてみたいと思う.

2. ROC 解析

これから紹介する先行研究では, 必ずと言ってよい

ほど ROC 解析が使われているため, ROC 解析について概説する.

二択問題において, ニューロンの発火率の持つ情報を測る方法の一つに, ROC 解析がある (図 1). 状況 1 における発火率の分布と, 状況 2 における発火率の分布の, 二つの分布に対して, ROC カーブを描く. その ROC カーブの下面積が, ideal observer がそのニューロンの発火率を 1 サンプルずつ測定した場合, 状況が 1 であるか 2 であるかを正しく答えられる割合 (正解率: 0 から 1 の値をとり得る) となる. その際, 「状況」として視覚入力をとれば, 視覚入力に対するニューロンの弁別能力の指標となり, 「状況」として被験者の行動をとれば, ニューロンと行動の相関性の指標 (choice probability) となる. 二択問題の chance level は 0.5 であるため, ROC 解析で出た値が 0.5 とは, ニューロン活動が情報を持っていないことを示し, 0.5 から離れた値を持つ程, 多くの情報を担っていることを示す.

数多くの光点がそれぞれ異なる方向に動くランダム

図2 Psychometric function と Neurometric function³⁾

ドットにおいて、同じ方向に動く光点の、全体に占める割合 (coherence level) を変えることで、視覚入力 of signal to noise ratio (SNR) を任意に変えることができる。視覚入力自体の SNR に伴って、ニューロンの発火率の持ち得る情報量も変化する。横軸に coherence level, 縦軸に各 coherence level におけるニューロンの発火率から ROC 解析で求めた, ideal observer の正解率をプロットすると, neurometric function を描くことができる。また, 被験者の各 coherence level における正解率をプロットすることで, psychometric function を描くことができる。この neurometric function と psychometric function を比べることで, 単一ニューロンと被験者の弁別能力を直接比較することができる (図 2)。

一方, choice probability は coherence level によって変化しないことが示されている²⁾。つまり, choice probability によって測られたニューロンと行動の相関性は, 視覚入力のパラメータに依存せずに規定されていると言える。

3. 弁別能力とノイズ相関

先に述べた, neurometric function と psychometric function を比較するために, 便宜的に, 82%の正解率に達するのに必要な coherence level を閾値と定義し, 弁別能力の指標とする。各実験における両者の閾値を比較すると, その間に相関があり, また, 全体として両者は同程度の弁別能力を持つことが示されている (図 3)^{3,4)}。しかし, 単一ニューロンの中には, サル自身よりも高い弁別能力を持つものが存在する。このことは, サルが弁別能力の高い単一ニューロンの反応 (情報) を, 直接行動に反映させることができない,

図3 サルの弁別閾値 (Psychophysical threshold) とニューロンの弁別閾値 (Neuronal threshold) の比較

各記録実験ごとの, サルの弁別閾値とニューロンの弁別閾値をプロットしている。両者には相関があり, 両者間の比は全体としてほぼ 1 に等しいことがわかる (右上のヒストグラム)。しかし, ニューロンの方が弁別閾値が有意に低い場合 (斜線より下の黒点) や, ニューロンの方が弁別閾値が有意に高い場合 (斜線より上の黒点) がある。

ということを示唆している。

単一ニューロンから行動への情報の劣化は, どうして起こっているのだろうか。一つは, 単一ニューロンの起こした spike 数を, その受け手が正確に数えられないという可能性がある。二つには, サルは複数のニューロンの反応 (情報) を pool することで行動を決定しており, その pool する過程で情報の劣化が起こる機構が存在する可能性がある。どちらの可能性も否定も肯定もされていないが, 今までの研究でより多く議論されてきた, 後者について考えたいと思う。

最も単純な pool の仕方は, 参考とする複数のニューロンの発火率の加算 (平均) をとることである。そして, どのニューロンも, 非常に多くのニューロンから入力を受けるという事実から, 脳内で加算 (平均) をしていると考えerことは理にかなっている。しかし, 各ニューロンの反応に含まれるノイズが独立な場合は, 加算することでノイズが相殺されるため, 単一ニューロンより pool したものの情報が落ちることがあり得

図4 単一ニューロン活動と pool された活動の相関

a: ノイズ相関のない 512 個のニューロンを含む集団内の単一ニューロン活動と、集団内の全てのニューロン活動を pool した (平均を取った) 反応の相関. 簡単のため, それぞれのニューロンは平均 100, 分散 150 で活動しているとして, 計算した. 両者に有意な相関が見られない (横軸と縦軸のスケールの違いに注意). b: 集団内の各ニューロン間のノイズ相関が 0.18 の場合の結果. 他の条件は, a と同じである. 単一ニューロン活動と, pool した反応との間に, 有意な相関が見られる ($p < 0.01$, ピアソンの相関係数 0.42). c: ノイズ相関と集団内のニューロン数を変えた場合の, 単一ニューロン活動と pool した反応との間の相関係数をカラーコードで表した. 赤のアスタリスクは, $p < 0.01$ の有意な相関を示した部分を示す.

ないばかりか, pool するニューロン数が増えれば増えるだけ, pool した反応の SNR が際限なく上がることとなる. Zohary ら⁵⁾は, 実際に MT ニューロン間でノイズ相関があること, つまり, ノイズが独立ではないことを示した. そして, そのノイズ相関の大きさが, 加算平均されるニューロン群内で最も高い弁別能力を持つ単一ニューロンから見て, 行動の弁別能力が低下するのを説明するのに, 適当な範囲にあることを示した.

4. Choice probability とノイズ相関

実際のニューロンの Choice probability のデータを知る前に, Choice probability とは, 何を表し, 何を示唆するかということを理解する必要がある. Choice probability は二択問題での, ニューロン活動と行動の相関を見ていたが, 行動が複数のニューロン活動を pool したものの結果を反映していると考えれば, 単一ニューロン活動と, そのニューロンを含むニューロン

集団の pool した活動との相関（以降、pseudo-choice probability とする）に置き換えることができる。図 4c は、横軸にニューロン集団内のノイズ相関の値をとり、縦軸に集団内のニューロン数をとり、カラーコードで pseudo-choice probability を表示している。この図から、pseudo-choice probability を高くするには、二つの方法があることがわかる；一つは、①ニューロン間のノイズ相関を大きくすること、もう一つは、②pool する集団に含まれるニューロン数を減らすこと、である。後者（②）は、pooling average を計算する場合に weight が 0 のニューロンを増やすこと（ここでは、集団に含まれるニューロンの weight は 1, 含まれないニューロンの weight は 0 とすること）で、置き換えることができる。また、この図から、128 個以上で互いにノイズ相関のないニューロン集団であれば、その集団内のどのニューロンも有意な pseudo-choice probability を持たないことがわかる。実際の脳では、pool する際にもノイズが入ると考えられるため、微小なノイズ相関の存在下でも、データ上有意な Choice probability が出ないと考えられる（図 5）⁶⁾。

さて、Choice probability を実際に MT ニューロンで計算すると、平均で 0.59²⁾、または 0.55⁷⁾と、いずれも 0.5 よりも有意に高いことが示されている。また、記録されたニューロンのうち半数以上 (62/104²⁾が 0.5 と有意に異なる Choice probability を示した。MT 野内には、数万、数十万のニューロンがあることを鑑みて、行動に反映されるべく pool された 128 個程度の限られたニューロン群のうち、62 個から記録できたと考えることは、どのような条件を考慮に入れても難しいと思われる。つまり、限られたニューロンの反応のみを pool した（②）と仮定するだけでは、これらの結果を説明できない。よって、この結果からも、ニューロン間にノイズ相関が存在する（①）であろうことが予測される訳である。

5. Choice probability の高いニューロン

単一ニューロンにおいて、弁別能力は視覚入力との相関を見ており、Choice probability は行動との相関を見ているため、二つは独立した指標であるにもかかわらず、各ニューロンの弁別能力（閾値）と Choice probability には、相関があることが知られている；弁別能力の高い（閾値の低い）ニューロンは、高い Choice probability を持つのである（図 6）^{2, 7, 8)}。

一方で、Uka ら²⁾は、弁別能力と Choice probability との相関とは別に、Disparity tuning curve が 0（固視点）に対して非対称であるニューロン程、高い Choice

図5 単一ニューロン活動と pool された活動の相関 (pooling noise のある場合)

図 4 と同じシミュレーションにおいて、pool する（平均をとる）際に、variance to mean ratio として 0.3 (Shadlen ら⁶⁾における成功モデルより)のノイズが入ると仮定したときの結果。0.3 は、しかし、実験データから予想される値 (1.5~2) に比べて、かなり小さいことに注意する必要がある⁶⁾。ノイズ相関が存在しても、多くのニューロンの平均をとる場合、単一ニューロン活動と、pool した反応との間に、有意な相関が見られなくなることをわかる。

図6 閾値と Choice probability の相関²⁾

閾値の低いニューロン程、Choice probability が高いことがわかる。

probability を持つことを示した（図 7）。この Disparity tuning curve の対称性と Choice probability の相

図7 Disparity tuning curve の対称性と Choice probability の相関²⁾

横軸は、Disparity tuning curve の対称性を示すが、値が小さいほど、固視点に対して対称であることを表す。Disparity tuning curve が 0 (固視点) に対して非対称であるニューロン程、高い Choice probability を持つ。

関は、弁別能力(閾値)や、tuning curve の幅、最大発火率などの他のパラメータと Choice probability の相関では説明できないものであるため、サルの課題を解くときの戦略を反映したものであろうと結論した。その戦略とは、トレーニング期間中、固視点レベルに対して対称の Disparity (例えば、 -1° と 1°) を持つ視覚刺激を用いたため、それらに対し異なる反応を示すニューロン(固視点レベルに対して非対称の Disparity tuning を持つもの)からの信号のみを pool し、それらに対して区別した反応を示さないニューロン(固視点レベルに対して対称の Disparity tuning を持つもの)からの信号を pool しなくなった、というものである。

そもそも、弁別能力の高いニューロンが高い Choice probability を示すという現象も、サルの戦略を反映したものなのかもしれない。つまり、課題を解く上で大きな情報を持つニューロンの活動ほど意思決定に反映させる、という戦略の表れである可能性がある。そうであるならば、ニューロン間の比較ではなく、単一ニューロン内においても、弁別能力の時間変化と、Choice probability の時間変化は相関するはずである。つまり、時点毎で、弁別能力の高い状態にあるニューロンは、Choice probability が高くなっているであろう。実際、Uka ら²⁾の結果(図8)では、単一ニューロンにおいて、閾値の低いときほど、Choice probability が

図8 単一ニューロンにおける Choice probability と弁別閾値の時間変移²⁾

ニューロンの弁別閾値(Neuronal threshold)が低い時、Choice probability が高い。また、このように Choice probability の高いニューロンにおいては、ニューロンの弁別閾値(Neuronal threshold)とサルの弁別閾値(Psychophysical threshold)が強く相関している。

高くなっており、記録されたニューロン全体でも、閾値の時間変化と Choice probability の時間変化は負の相関を持っていた(平均 $-0.15^{2)}$ 。しかし、その相関は決して強いものではないことに注意する必要がある。

6. Parker and Newsome 再考

ここで、改めて Parker ら¹⁾の掲げた条件 2~4 が「ニューロン(群)の活動と、知覚の生成の関連性」を主張するために、本当に必要であるかどうかを考えてみたい。

条件 2:「記録したニューロンは、その個体が行っている知覚課題を解くのに関連する情報を持っていないなければならない。つまり、課題中呈示された異なる外的刺激に対して、異なる活動を示さなければならない。」

単一ニューロンにおいて、少しでも課題に関連した反応を示さなければ、どれだけ多くのニューロン活動を pool したとしても、課題を解くのに必要なシグナルを取り出すことができない。

よって、この条件は必要であると考えられる。

条件 3:「記録したニューロンの少なくともいくつかは、被験者と同等の正確さでその知覚課題を解くのに、十分な情報量を持っていないなければならない。」

ノイズ相関のない多くのニューロンの反応を pool し

図9 ノイズ相関とシグナル相関

各プロットは、横軸にニューロン#1の、縦軸にニューロン#2の試行毎の活動を、入力1(赤点)・入力2(青点)に分けて表示している。行はシグナル相関の正負により、列はノイズ相関の正負により並べてある。シグナル相関とノイズ相関の符号の異なるとき、最も入力1と入力2の活動パターンの重なりが少ない。

たものを使って行動決定を行っている場合、単一ニューロンが被験者と同等の正確さでその知覚課題を解くのに、十分な情報量を持っている必要はない。なぜなら、単一ニューロン活動に含まれているノイズは、poolすることで相殺することができるからである。よって、必要とは思われない。

条件4:「同一刺激に対するニューロン活動の変動から、被験者の答えを予測できなければならない。」

これは、言い換えると、ニューロン活動が、0.5と有意に異なる Choice probability を示さなくてはならない、ということである。この条件も、条件3と同様に、ノイズ相関のない多くのニューロンの反応を pool して行動決定を行っている場合は、単一ニューロン活動と pool された活動との間、ひいては行動との間に相関が見出せなくなるため、単一ニューロン活動は0.5と有意に異なる Choice probability を示さない。よって、必要ではない。

条件3, 4を考える上で重要であった点は、ノイズ相関のない多くのニューロン活動の平均したものが知

覚を生成している、というシステムを考えることができ、そのシステムにおいては、各ニューロンが知覚の生成に紛れもなく関連しているにもかかわらず、条件3, 4を満たさない、ということであった。つまり、単一ニューロン活動が条件3, 4を満たさないからといって、それらのニューロンが知覚に関連していない、と主張することはできない、ということである。しかし、これはあくまで単一ニューロン活動のデータしかなく、ノイズ相関に関する知識がない場合に当てはまる。もし、生体を用いた実験におけるノイズを想定しても、データ上有意な結果が得られるべきであるほど大きな、ノイズ相関がニューロン間に存在するということがわかっているならば、条件3, 4が必要条件となってくる(図5)。

また、条件2さえ満たせば、「ニューロン(群)の活動と、知覚の生成の関連性」が理解できるわけではない。単一ニューロン活動が行動決定にいたるまでの計算過程について、事前知識がまったくない状態では、条件2しか必要条件として挙げられないということで

ある。

以上を考える過程で筆者が学んだことは、“単一ニューロン活動がどのようにして知覚を生成しているか”がわからなければ、“単一ニューロン活動がどうあれば、知覚の生成に関連しているか”も厳密に定義できないということである。極端な例で、“この領域内の、少なくともひとつのニューロンが 100 spikes/s で 1 秒以上発火すれば、知覚 A が生じる”ことが理論的にわかったとする。その上で、その領域内のあるニューロンが 100 spikes/s で 1 秒以上発火することがあると、実験的に示されれば、それだけの事実で、そのニューロンは知覚 A の生成に関与していると、それ以上にはない確実性をもって結論付けることができるのである。ニューロン活動がどうあれば、どういう知覚が生じる、というゴールが見えない状態では、何を実験的に示せば、『特定のニューロン活動パターン⇔知覚 A』が証明されたことになるのかわからないのである。

7. 補足：ノイズ相関の功罪

ノイズ相関は、pool されるニューロン群のなかの最も高い情報量を持つニューロンよりも、pool した結果の情報量が小さいことを説明するために発見された経緯をみてわかるように、シグナル伝達において、負の作用を持つように思われる。ノイズ相関がない状態、つまり、単一ニューロンの反応におけるノイズが互いに独立である場合は、単一ニューロン活動を pool することで、ノイズが相殺され、シグナルを正確に再現することが可能となる。そのようにシグナルを正確に再現できる状態では、ノイズがある状態より、シグナルの弁別能力も検出能力も上がるはずである。

そのような観点から、注意のメカニズムの一つとして、ノイズ相関の減少があるのではないかと Cohen ら⁹⁾は考えた。その理由は、注意のある場所に向けた場合、弁別能力・検出能力が上がるのが知られており、それは、ノイズ相関の減少を想定するとどちらも説明のつく現象だからである。実際に、V4 から多点電極を用いて、複数のニューロンを同時記録したところ、注意を向けていないときに比べて、注意を向けた場所に受容野を持つニューロン間で、ノイズ相関が減少していることが示された。そして、注意による弁別能力向上の 80% 以上は、このノイズ相関減少によるもので、今まで報告されてきた発火率の増加の寄与は少ないということをモデルにより示した。

さて、本当にノイズ相関はないほうがよいものなのだろうか。実は、そうとも限らないのである¹⁰⁾。簡潔に示すため、2 つのニューロンの反応から、2 つの入力

のどちらかであるかを答える問題を考える。各ニューロンは、それぞれの入力に対し、ある平均発火率の周りにノイズののった発火率で反応する。2 つのニューロンの入力に対する平均発火率の相関を、シグナル相関と呼ぶ。つまり、ニューロン#1 の反応が、入力 1 よりも入力 2 に対する方が大きいとき、ニューロン#2 の反応も入力 1 < 入力 2 であれば正のシグナル相関を、ニューロン#2 の反応が入力 1 > 入力 2 であれば負のシグナル相関を持つことになる。図 9 では、それぞれの入力に対する 2 つのニューロンの反応の分布を表している。二つの入力に対する反応分布が重なった部分では、入力が 1 か 2 かを弁別できない。よって、重なりが大きいほど、情報量が少ないことを意味する。図 9 から、ノイズ相関がないときより、シグナル相関とノイズ相関が互いに反対符号であれば、より多くの情報をコードできることがわかる。ということは、ノイズ相関が減少することでより多くの情報をコードできるようになるのは、シグナル相関とノイズ相関の符号が同じときに限られているのである。

もう一度、Cohen らの実験を考察してみると、実際に彼女らの記録したニューロン群は、すべて正のノイズ相関を持ち、92% が正のシグナル相関を持っていたのである(文献 9, Discussion)！なぜ、そのようなバイアスのかかったニューロン群のみ記録されたかということ、原因は彼女らの課題にある。課題では、ある傾きを持った Gabor パッチが繰り返し提示され(AAAA...)、予告なしにその傾きが変化する(AAAAB)。サルは、その傾きの変化を検出し、変化した Gabor パッチに向かってサッカードしなければならない。ほとんどのニューロンでは、繰り返し提示されることによって順応がおき、同じ入力に対する反応が減少する。よって、変化した刺激(B)に対する反応と、その直前に提示された刺激(A)に対する反応では、ほぼすべてのニューロンで前者が大きくなってしまふ。つまり、すべてのニューロンの反応が、入力 1(A) < 入力 2(B) となり、正のシグナル相関を持ったニューロン群しか記録できなかったのである。もし、負のシグナル相関を持ったニューロンを含んだ集団で解析したならば(この課題では、AAAAA に対する反応 > AAAAB に対する反応となるニューロンが約半数を占めていたなら)、たとえ注意によってノイズ相関が減少したとしても、弁別能力の向上には結びつかなかったであろう(図 10)。

実際、Cohen らの 2008 年の論文¹¹⁾では、二つの入力に対して負のシグナル相関を持ったニューロンのペアでは、それらの二つの入力を弁別する場合、弁別しない場合に比べて、正のノイズ相関がさらに上昇する

図 10 ニューロン集団内のシグナル相関とノイズ相関減少の影響

a: ニューロン集団内のシグナル相関が全て正のとき、ノイズ相関の減少は、全体の弁別能力 (ROC value) を向上させる。全てのプロットにおいて、横軸はニューロン集団内に含まれるニューロン数を表す。上段では、各ニューロン数におけるニューロン集団の弁別能力の推移を、ノイズ相関がある場合 (赤線) とノイズ相関が減少した場合 (青線) に分けて、描いている。下段では、ノイズ相関の減少による弁別能力の向上を示している。Cohen ら⁹⁾が示したように、ノイズ相関が減少したことにより、ニューロン集団の弁別能力が向上している。モデルの概要; ニューロン集団内のすべてのニューロンが、入力 1 に対しては平均 100 / 分散 150 で反応し、入力 2 に対しては平均 105 / 分散 158 で反応する。ノイズ相関はもともと 0.08 とし、減少した状態では 0.05 とする (文献 9), Fig. 2d)。入力 1 と 2 を N 個のニューロンを含むニューロン集団の反応がどれほど弁別するかは、以下のようにして定量化する。つまり、入力 1 と 2 に対する試行ごとの N 個のニューロンの反応を、 N 次元空間内の点としてプロットする。そして、それらの各点を、入力 1 に対するニューロン集団の反応の重心と、入力 2 に対するニューロン集団の反応の重心を結ぶ線に投影する (文献 9), Fig. 4)。そうすることで、線に入力 1 と 2 に対する反応の 1 次元分布が得られるため、ROC 解析を適用し、その結果 (ROC value) を弁別能力の指標とする。ノイズ相関の程度 $\times$ ニューロン数の各条件において、3000 回計算を繰り返し、実線で平均を、破線で標準偏差を表すこととする。

b: ニューロン集団内の半数が正のシグナル相関を持ち、半数が負のシグナル相関を持つとき、ノイズ相関減少の影響はほとんどなくなる。a のモデルと異なる点は二つある。一つは、半数のニューロンが入力 1 に対しては平均 105 / 分散 158 で反応し、入力 2 に対しては平均 100 / 分散 150 で反応する、としたこと。二つ目は、負のシグナル相関を持つニューロン間でのノイズ相関が、もともと 0.05、減少した状態で 0.02 としたことである。正負のシグナル相関が存在するニューロン集団で、ノイズ相関が減少しても、弁別能力向上には結びつかない (縦軸のスケールに注意して欲しい)。中程度のニューロン数では、ノイズ相関の減少はかえって、全体の弁別能力を減弱させる。

現象が認められている。しかし、二つの入力に対して、負のシグナル相関を持ったペアにおいても、その相関がそれほど大きくない場合は、二つの入力を弁別する場合、弁別しない場合に比べて、正のノイズ相関が減少した(文献 11), Fig. 4)。彼女らは、ノイズ相関の原因となっているのが、注意の fluctuation だと考えると、データを説明できるとしている。ちなみに、2009 年の論文⁹⁾では、ノイズ相関の原因は、ニューロン集団全体に共通の抑制性入力ではないか、と議論している。

一方で、ここまではニューロンが興奮性であるか抑制性であるかを問わずに議論してきたが(単一ニューロン記録では、どちらであるかを特定する手段がなく、やるとしても発火の波形から推測するしかない)、出力先への影響を考える場合、そのことが重要になってくる。マウスとサル網膜の神経節細胞を使った最近の研究¹²⁾では、興奮性入力と抑制性入力のノイズ相関が高いほど、出力である spike のばらつきが少なくなったという結果が示された。また、神経節細胞の示す方向選択性についても、non-preferred direction が提示されたときには興奮性入力と抑制性入力の相関が高く、相殺しあうために、tuning curve がより sharp になっていることが示された。興奮性入力と抑制性入力のノイズ相関が高ければ高いほど、ノイズが相殺されるため、Signal to noise ratio が高くなる、ということは、とてもストレートで納得のいく結果である。ここでも、ノイズ相関は高いほうが良いのである。この単純な論理は、大脳皮質でも成り立つであろうと考える。

8. あとがき

ノイズ相関の議論は、加算平均という線形演算を脳がしているという、大きな仮定のもとで行われている。線形演算は解析をするのにも簡便であるし、直感的にもわかりやすく、脳内でやっていないという証拠もないため、受け入れても良いのかもしれない。しかし、妥当であるとはいえ、仮定の上に議論を積み上げていくのは、少し心もとない感じを受けた。とはいえ、証明されていない仮定に基づいてでなければ、研究を進められないのも事実である。後々、仮定が否定されたとき、すべてを無駄にしないためにも、ひとつひとつの研究結果が、何を仮定したもとに成り立っているのかを整理しておく必要があると思う。

参 考 文 献

1) Parker, A.J., Newsome, W.T. (1998): Sense and the single neuron: probing the physiology

- of perception, *Annu. Rev. Neurosci.*, Vol.21, pp.227–277.
- 2) Uka, T., DeAngelis, G.C. (2004): Contribution of area MT to stereoscopic depth perception: choice-related response modulations reflect task strategy, *Neuron*, Vol.42, pp.297–310.
- 3) Uka, T., DeAngelis, G.C. (2003): Contribution of middle temporal area to coarse depth discrimination: comparison of neuronal and psychophysical sensitivity, *J. Neurosci.*, Vol.23, pp.3515–3530.
- 4) Britten, K.H., Shadlen, M.N., Newsome, W.T., Movshon, J.A. (1992): The analysis of visual motion: a comparison of neuronal and psychophysical performance, *J. Neurosci.*, Vol.12, pp.4745–4765.
- 5) Zohary, E., Shadlen, M.N., Newsome, W. T. (1994): Correlated neuronal discharge rate and its implications for psychophysical performance, *Nature*, Vol.370, p.140.
- 6) Shadlen, M.N., Britten, K.H., Newsome, W.T., Movshon, J.A. (1996): A computational analysis of the relationship between neuronal and behavioral responses to visual motion, *J. Neurosci.*, Vol.16, pp.1486–1510.
- 7) Britten, K.H., Newsome, W.T., Shadlen, M.N., Celebrini, S., Movshon, J.A. (1996): A relationship between behavioral choice and the visual responses of neurons in macaque MT, *Visual Neuroscience*, Vol.13, No.1, pp.87–100.
- 8) Parker, A.J., Krug, K., Cumming, B.G. (2002): Neuronal activity and its links with the perception of multi-stable figures. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, Vol.357, pp.1053–1062.
- 9) Cohen, M.R., Maunsell, J.H. (2009): Attention improves performance primarily by reducing interneuronal correlations, *Nat. Neurosci.*, Vol.12, pp.1594–1600.
- 10) Averbach, B.B., Latham, P.E., Pouget, A. (2006): Neural correlations, population coding and computation, *Nat. Rev. Neurosci.*, Vol.7, pp.358–366.
- 11) Cohen, M.R., Newsome, W.T. (2008): Context-dependent changes in functional circuitry in visual area MT, *Neuron*, Vol.60, pp.162–173.
- 12) Cafaro, J., Rieke, F. (2010): Noise correlations improve response fidelity and stimulus encoding, *Nature*, Vol.468, pp.964–967.