視覚情報処理における集団引き込み

京大・理　蔵本由紀　神大・自然科学　西川郁子
京大・理　青柳富誌生　奥田浩司　茶碗谷毅

近年報告されている生理学実験によると、哺乳類の大脳皮質視覚領におけるニューロン集団が、刺激応答として同期した膜電位の振動（発火）を示すことが観測される。本報告ではこの実験事実を踏まえ、視覚情報処理に対してある振動子結合系の数理モデルを提案し、これについて現在得られている結果を示す。

1.背景

Grey,SingerやEckhornらの近年の報告によると、哺乳類の視覚皮質17・18野において、外部刺激（ある方向を持って一定速度で受容野を横切る、光の線分或いは一定周期の光の濃淡縞）に対する多電極応答にある特徴的な振動が見られる。この振動は与える刺激によらずほぼ40-60Hzの周波数帯であり、多電極による膜電位計測で、単一ニューロンの発火応答(SUA)、その近傍の複数ニューロンの膜電位変化をみた応答(MUA)、更に多数の近接するニューロンについて空間平均をとったと見做せる電場の時間変化(LFP)のいずれにも共通に現われる。これはまず、単一の機能単位（カラム、網膜上の一つの受容野のある選択的方向にほぼ対応）内のニューロン集団の発火の同期を示しており、外部刺激と一致した方向選択性を持つカラムで最も顕著に見られる。更に、網膜上の異なる受容野に亘るような空間的に広がった外部刺激を与えた場合には（例えば、一本の長い線分或いは同時に見せる二本の短い線分）、それに応じた異なるカラム間でも互いに同期した振動が見られる。LFPにも同じく振動が見られるように、これらは位相的にも同期している。同期の有無や程度は、各カラムの持つ方向選択性の一致の度合いや空間的距離に依存しており、また外部刺激パターンの大域的特徴（一本の長い線分か途中で切れているか、或いは曲線であるか、といった各単一受容野のみからは得られない情報）によっても変わる。このためこういったニューロン集団の発火の同期が、受容野毎の刺激応答のみならず、大域的特徴の抽出・文節化の機構を担っていることが示唆される。

2.モデル

モデル化にあたっては、微視レベルの記述から出発し、次のようなパルス相互作用をした興奮素子系を考える。各ニューロンに対応する興奮素子（或いは外部刺激によっては振動素子）をintegrate-and-fire型の位相モデル；　$\dot{\phi} = a - \phi, \quad 0 \leqq \phi < 2\pi, \quad (\phi \mod 2\pi)$

で記述する。$a>2\pi$の場合には、単調に（指数的に）回転し$\phi=2\pi$で位相の跳びがあるという単純な一変数の振動子である。$a<2\pi$の場合は$\phi=a$が自明な安定固定点であり、外力を受けてそこからある幅以上ずれた時には位相を一回転してから再び固定点に戻る、ということからこれは興奮素子と呼ばれる。ここでϕは膜電位の関数とし、外部刺激に応じた膜電位の脱分極に対応するものとして、ニューロンが持つ唯一のパラメータa（振動/興奮を特徴付け、振動する場合の振動数を決める）が時間的に変化する。次にニューロン間の相互作用はパルス型とし、あるニューロンが発火するとそれに結合している全てのニューロンは等しいパルス入力を受け位相ϕが進む。即ち、ϕ_iからϕ_jへの入力は、ある時刻tにϕ_iが2πを通過し発火する:$\phi_i(t)=2\pi$と、ϕ_jは$\phi_j(t^+)=\phi_j(t)+\varepsilon \ (\mathrm{mod}\ 2\pi)$と一様に位相$\varepsilon$だけかせぐように叩かれる（以下では$\varepsilon>0$の興奮性結合のみを考えるが、$\varepsilon<0$により抑制性を考慮した場合に得られる結果も興味深い）。このパルス結合系に関しては、$a>2\pi$の振動系において全てが相互結合している場合には、殆ど全ての初期状態に対して有限時間内に系全体が完全に（位相も）同期することが証明されている。ここで考えるモデルでは更に、各素子に独立にランダムノイズが与えられる。これがパルス結合により引き込む効果と拮抗し、同期の有無が決められる。

以上により、まずNニューロンで構成される1カラムは、同一のa値を持ち相互に全結合した；

$$\dot{\phi}_i = a - \phi_i + K/N \ \Sigma_j \delta(t-t_j) + \eta_j,$$

但し、t_jは$\phi_j(t_j)=2\pi$で与えられるϕ_jの発火時刻であり

興奮性結合より$K>0$、ノイズη_jは$\langle\eta\rangle=0, \langle\eta_i(t)\eta_j(t')\rangle=2D\delta_{ij}\delta(t-t')$

で表される。aの値は、外部刺激を受けた場合に刺激の方向とカラム固有の選択的方向との一致の程度に応じて時間的に変化する。よってある受容野が一定の入力を受けている間は、カラム内では均一であり、異なる方向選択性を持つカラム毎に異なる値をとることになる。このように異なる方向選択性を持ったカ

ラムの組が一ハイパーカラムとして各受容野毎に備わっており、複数のハイパーカラムにより空間的に広がった視覚刺激に応じることになる。機能単位である一カラム内部にはそれ以上微細な構造を考えないという意味で、結合は内部では全結合、異なるカラムのニューロンともカラム毎に決められた強度で与える。

3.理論的解析

まず一カラム系に対する解析を行なった。系のパラメータは、孤立ニューロンの振動性を決めるa、パルス結合強度K、そしてノイズ強度Dの3つである。この場合は全結合であるためにある程度厳密な取り扱いが可能になる。N個の位相ϕ_i $(i=1,\cdots,N)$の分布関数$n(\phi,t)$に関する自己無撞着方程式を、Fokker-Planck方程式及び連続方程式を連立することで導くことができ、ある場合にはこの解を求めうる。

まず、$D\to 0$の弱ノイズ極限（ノイズのない$D=0$とは本質的に異なる）では定常解$n(\phi)$を容易に求められる。この時、a値に応じて異なる種類の定常解が得られることが解かり、小aでは全てのニューロンが静止している状態が、$a>2\pi$（個別にも全て振動系）では常に一定割合が次々と発火している状態がそれぞれ唯一の定常状態であるが、その中間には静止/定常発火の両状態が定常解として許されるa値の範囲が存在する。

また次に、これらの安定性や不安定化した場合の分岐の様子を見た。特に不安定化した定常発火状態の、振動発火状態（発火しているニューロンの数が時間的に振動する）への分岐を解析するために、$a>2\pi$の場合の$D\to 0,K\to 0$極限（弱ノイズ且つ弱い結合でともに$\dot{\phi}=a-\phi$に対する摂動項として扱える場合）での漸近形を求めた。その結果、定常解が振動解へHopf分岐を起こすことが示され、パラメータ（もとのDに比例する量）の臨界値や、臨界点近傍で求められる小振幅方程式から振動する分布関数の形を得た。分布関数の示すHopf分岐は、より一般的なパラメータにおいて、擬スペクトラム法による数値シュミレーションでも確かめられている。

このようにして得られた時間的に振動する分布関数の形状やその振動数（個別ニューロンの振動数とは僅かに異なる値になる）は、この系においては、ニューロン素子の振動を起源として導かれる巨視量であり、微視レベルのダイナミクスから実際に導出できる点がこのモデルの大きな特徴である。更にこれに基づき一カラムを一振動子で表現することで、記述をより巨視レベルに上げハイパーカラムレベルのダイナミクスを扱える。特に上記のHopf分岐直後の2個のカラムが弱く相互作用している状況では、結合した振幅方程式が得られる。これを更に大域的に拡張し連続的空間で考えた場合、ある種の複素Ginzbug-Landaw方程式を得る。

4.計算機シュミレーション

モデルを計算機シュミレーションで実行した。そこでは、各ニューロンの発火後に一定の不応期を導入する。不応期には他からの入力及びノイズの影響を受けずに自由回転をする。これにより、自身の発火の影響を受け再び発火するために系が爆発する、という非現実的なモデル上の問題点を回避できる。つまり、現時刻での発火数は以前の時刻の発火数から決まるわけであり、モデル方程式の上ではHeaviside関数を導入すれば良いため理論的解析にも大きな変更はない。次に、パルスの伝達には時間的遅延がないものとしているが、有限の伝達時間はある近似の範囲内で、ニューロンの発火地点を$\phi=2\pi$から適当な位相($\phi=0$)へずらせることで表現できる。今回のシュミレーションでは$\phi=2\pi$としたが、相互作用に時間遅延を含めても定性的な結果は変わらないと思われる。

ここでもまず一カラム系で行なった。a,D,Kのパラメータ空間におけるおおよその相図を捕えることを目指し、集団同期相やそこへの分岐のタイプ（Hopf分岐或いはSaddle-node分岐)を見た。また、集団振動の出現を特徴付けるための巨視的な量として、秩序変数；$\Omega=\langle X(t)\dot{Y}(t)-Y(t)\dot{X}(t)\rangle$，但し $X+iY=1/N\,\Sigma\exp(i\,\phi_j)$ を定義し、特に分岐点近傍での定量的評価に用いその有効性が確かめられた。

次に異なるa値を持つ、2つのNニューロンのカラム系を結合した。カラム間の結合定数K_{ex}はカラム内のKより弱く与え、またランダムノイズは全系に同等に加える。パラメータの値による同期の様子の変化を見ている。

5.今後の課題

更に複数のカラム結合系を扱い、ハイパーカラム構造を入れたシュミレーションによって、生理学的知見との比較を行なわねばならない。また、このように構築したモデルがどのような機能を持ちうるか興味深い。理論的には最も巨視的レベルで導出された複素GL方程式の解析も今後行なう予定である。