

視覚野神経細胞の方位選択的応答特性に及ぼす ノイズ入力の効果

早大理工^A, 理研フロンティア^B
片亀光行^{AB}, 田中繁^B

1、はじめに

視覚野神経細胞の膜電位を生体内において測定した場合には、視覚刺激に対する応答は大きなゆらぎを示すことが知られている⁽¹⁾。また、大脳皮質のほとんどの神経細胞は一定の強さの電気刺激に対して、生体内では非常に不規則なスパイク列を発生するが、スライスでは規則的に発火することわかっている⁽²⁾。これらの実験結果は、神経細胞が常にノイズを伴った入力を受けていることを示唆している。従来こういったノイズは、脳的作用にとって無益なものであると考えられていたが、弱い周期的な刺激の検出にノイズが役立っていることを示唆する確率共鳴と呼ばれる現象が中枢神経の神経回路⁽³⁾においても観測され、ノイズの役割が注目を浴びてきている。確率共鳴では、ノイズは信号の時間的な構造の識別を手助けしていると言えるが、形の識別や輪郭線の抽出などの視覚認識においては、入力の時間的な構造よりも空間的パターンの方がより重要な情報を含んでいる。これらの事実は、'空間的な情報の抽出においてもノイズは、本当に無益なものなのだろうか?' という問いを浮をび上がらせる。

視覚刺激における局所的な空間的パターンの識別は、大脳皮質視覚野神経細胞の選択的応答特性と非常に密接な関連があると考えられている。視覚野神経細胞は、視覚刺激における局所的な線分や輪郭線の方位に対して選択的に反応することが古くから知られており、視覚野神経細胞の最も大きな特徴となっている。また、生理実験により、この方位選択的応答特性は刺激の明るさのコントラストの変化に対して不変であることが示されている^(4,5)。しかし、低いコントラストの刺激によって引き起こされた応答は、ノイズに埋もれてしまう可能性があり、低いコントラストにおいても方位選択的応答特性が保持されていることは、自明な問題ではない。そこで、本研究では、ノイズ入力方位選択的応答特性に及ぼす影響を解析することにより、視覚情報処理におけるノイズの役割について調べる。

2、モデル

神経細胞モデルとしては、反転電位を考慮に入れた integrate-and-fire 型の神経細胞モデルを用いた。膜電位 $V(t)$ は以下の微分方程式に従うものとした。

$$\frac{d}{dt}V(t) = \frac{1}{C_m}[g_L(V_L - V(t)) + g_E(V_E - V(t)) + g_I(V_I - V(t))] + \zeta(t). \quad (1)$$

ここで、 C_m は膜のキャパシタンス、 V_E と V_I は、興奮性と抑制性の反転電位を表している。パラメータ g_L 、 g_E 、 g_I は、それぞれリークコンダクタンス、興奮性入力のコンダクタンス、抑制性入力のコンダクタンスである。ノイズ項 $\zeta(t)$ は、平均値0、分散 σ^2 のガウシアン・ホワイトノイズを仮定した。興奮性の入力は、以下のように、刺激の方位に依存した入力を仮定した。

$$g_E = g_E^{opt} \{(1 - \epsilon)\cos^4\theta + \epsilon\}. \quad (2)$$

g_E^{opt} は、最適な方位の刺激を提示した際の興奮性入力のコンダクタンスを示し、 ϵ の値は方位に依存しない成分と依存する成分の比を表している。 θ は、最適な刺激の方位と提示する刺激の方位の

差を示している。本研究では、方位選択的な入力が生じるメカニズムを扱っているのではなく、ノイズが選択的応答特性に対して及ぼす効果を調べているので、 ϵ の値は小さいと仮定した。また、抑制性の入力の方位依存性に関しては、単純化して刺激の方位に依存しない入力を仮定した。

$$g_I = \alpha g_E^{opt}. \quad (3)$$

α は、興奮性入力に対する抑制性入力の大きさの比を示している。これらのパラメーターが一定であることを仮定することによって、式(1)はOrnstein Uhlenbeck過程と等価になり、休止状態のレベル V_0 からスパイク発生閾値 S への平均初到達時刻の解析解を求めることができる。平均初到達時刻の逆数を平均発火率と考えることにより平均発火率を求めた^(6,7)。

3、結果

以下の解析では、パラメーターの値として次のような値を用いた： $V_0 = V_L = -65 \text{ mV}$, $V_E = 0 \text{ mV}$, $V_I = -75 \text{ mV}$, $C_m = 500 \text{ }\mu\text{F}$, $S = -50 \text{ mV}$, $g_L = 25 \text{ nS}$, $\epsilon = 0.1$. 閾値に到達するのに十分入力が大きいかどうかを明白にするため、入力の強さ I を新たに定義した。

$$I = \frac{g_E^{opt}}{g_E^S}, \quad (4)$$

g_E^S は、 $\alpha = 1$, $\theta = 0$, $\sigma^2 = 0$ の場合に $t \rightarrow \infty$ で膜電位が閾値に到達するようなコンダクタンスの値である。入力の大きさ I は、刺激の明るさのコントラストを表す。ノイズの強さ σ^2 に関しては、実験で観測している自発発火率から評価し、 $2 < \sigma^2 < 10$ とした。

方位選択的応答特性の評価には、方位選択性曲線の半値幅を用いた。半値幅は自発発火率を差し引いた発火率を用いて定義した。その結果、ノイズの存在下では、半値幅は入力の強さに依存せずほぼ一定であるのに対し、ノイズの非存在下では半値幅は入力の強さに非常に強く依存することがわかった(図1)。したがって、ノイズの効果を取り入れた本モデルから、方位選択的応答特性は刺激の明るさのコントラストに依存せず不変であるという生理実験の結果^(4,5)を再現できた。

さらに、スパイク発生過程に対するノイズの効果の詳細を調べるために、平均発火率よりもスパイク列の時間的な情報をより多く含んでいる初到達時刻の確率密度関数(生理実験ではスパイク間隔ヒストグラムに相当)を求めた⁽⁸⁾。その結果、ゆらぎなしでは閾値に到達できないような弱い入力の場合には初到達時刻の確率密度関数は長いテールを示すが、閾値に到達するのに十分大きい入力に対しては長いテールは見られないことがわかった(図2)。

4、考察

従来、刺激のコントラストに対する方位選択的応答特性の不変性は、大脳皮質内のネットワークの効果により実現されていると考えられてきたが^(9,10)、本研究では、コントラストに対する不変性は、ノイズの効果により実現し得ることを示すことができた。ノイズの効果がコントラストに対する不変性を実現するためのメカニズムであるとするならば、図2に示したように、低いコントラストの刺激に対してはスパイク間隔ヒストグラムにおいて長いテールが見られるが、高いコントラストの刺激に対してはシャープなピークだけが見られるはずである。したがって、本モデルの妥当性は、低いコントラストの刺激に対する応答から求められたスパイク間隔ヒストグラムにより検証することができる。

最後に、本研究では、方位選択的応答特性を扱ったが、本モデルは空間周波数応答特性に対しても適用可能であることについて簡単に述べる。空間周波数に対する応答特性もコントラストに

に対する不変性を示すことがわかっている⁽⁶⁾。したがって、刺激の方位の変わりに、空間周波数をモデルのパラメータとしてとり入れることにより、空間周波数応答特性に対しても適用できる。

5、結論

ノイズの非存在下では方位選択的応答特性は刺激の明るさのコントラストに強く依存するが、ノイズの存在下では方位選択的応答特性は刺激のコントラストにほとんど依存しなくなることがモデルの解析によりわかった。したがって、これらの結果は、ノイズは外界の変化に対して大脳皮質神経細胞の選択的応答特性をロバストにすることによって、大脳皮質における情報処理に貢献していることを示唆している。

謝辞

本研究における早稲田大学応用物理学科相沢洋二教授、並びに、RWTH Aachen 大学 Hans.E. Plesser 氏との議論に対して謝意を表します。

参考文献

- (1) Ferster D, Jagadeesh B (1992) EPSP-IPSP Interactions in cat visual cortex studied with *in vivo* whole-cell patch recording. *J Neurosci* 12:1262-1274
- (2) Holt GR, Softky WR, Koch C, Douglas RJ (1996) Comparison of discharge variability *in vitro* and *in vivo* in cat visual cortex neurons. *J Neurophysiol.* 75:1806-1814
- (3) Gluckman BJ, Netoff TI, Neel EJ, Ditto WL, Spano ML, Schiff SJ (1996) Stochastic resonance in a neuronal network from mammalian brain. *Phys Rev Lett* 77:4098-4101
- (4) Sclar G, Freeman RD (1982) Orientation selectivity in the cat's striate cortex is invariant with stimulus contrast. *Exp Brain Res* 46:457-461
- (5) Skottun BC, Bradley A, Sclar G, Ohzawa I, Freeman RD (1987) The effects of contrast on visual orientation and spatial frequency discrimination: A comparison of single cells and behavior. *J Neurophysiol* 57:773-786
- (6) Ricciardi LM, Sato S (1988) First-passage-time density and moments of the Ornstein-Uhlenbeck process. *J Appl Prob* 25:43-57
- (7) Keilson J, Ross HF (1975) Passage time distribution for Gaussian Markov (Ornstein-Uhlenbeck) statistical processes. *Selected Tables in Mathematical Statistics* 3:233-327
- (8) Plesser HE, Tanaka S (1996) Stochastic resonance in a model neuron with rest. *Phys letters A* in press
- (9) Ben-Yishai R, Bar-Or RL, Sompolinsky H (1995) Theory of orientation tuning in visual cortex. *Proc Natl Acad Sci USA* 92:3844-3848
- (10) Somers DS, Nelson SB, Sur M (1995) An emergent model of orientation selectivity in cat visual cortical simple cells. *J Neurosci* 15:5448-5465

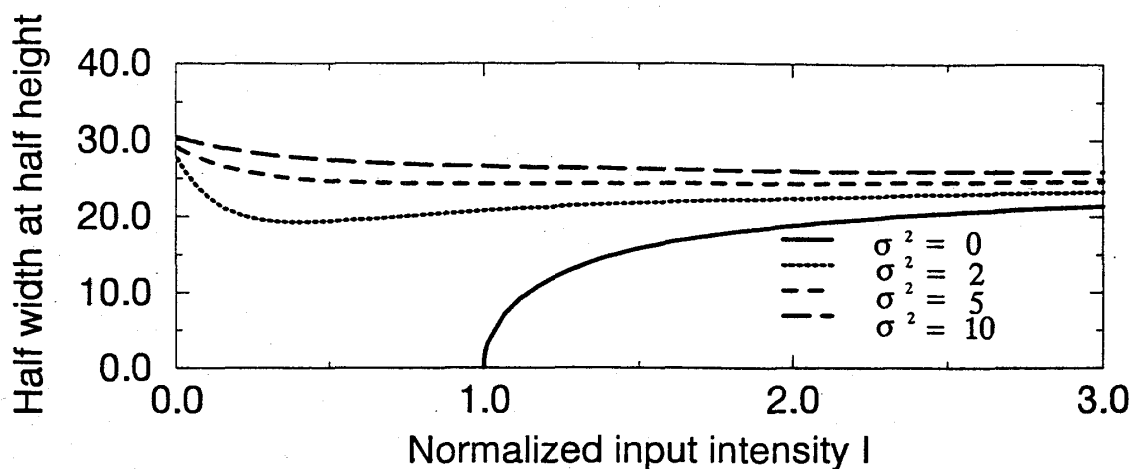


図1

方位選択性曲線の半値幅対入力の強さ ($\sigma^2 = 0, 2, 5, 10$)。方位選択性曲線の半値幅は、自発発火率を差し引いた発火率を用いて定義した。ノイズの非存在下では方位選択的応答特性は刺激の明るさのコントラストに強く依存するが、ノイズの存在下では方位選択的応答特性は刺激のコントラストにほとんど依存していない。

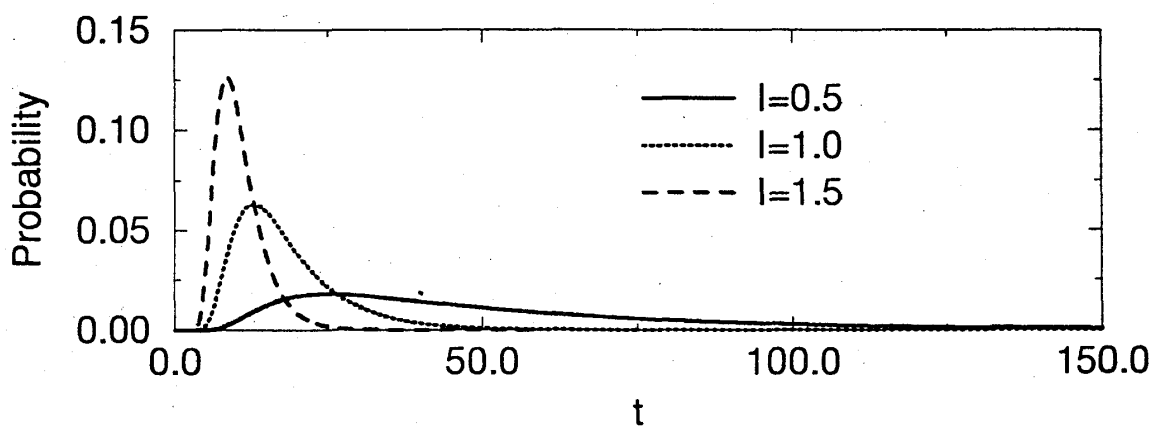


図2

異なる入力の大きさに対する初到達時刻の確率密度関数 ($\sigma^2 = 5$)。ノイズなしでは閾値に到達しえない弱い入力 ($I = 0.5$) に対しては、密度関数が長いテールを示しますが、ノイズなしでも閾値に到達するのに十分大きい入力 ($I = 1.5$) に対しては、鋭いピークだけを示した。