

皮質ニューロンの入出力機構

酒井 裕 , 篠本 滋

京都大学理学研究科物理学専攻

Spiking mechanisms of cortical neurons

Yutaka Sakai and Shigeru Shinomoto

Department of Physics, Kyoto University, Kyoto 606-01, Japan

E-mail : sakai@ton.scphys.kyoto-u.ac.jp

Abstract

Cortical neurons of behaving animals generate highly irregular spike sequences. Recently, Softky and Koch (1993) pointed out that the Leaky Integrate-and-Fire model on some feasible assumptions doesn't reproduce the irregularity. We examine whether this model is really inconsistent with real neuronal spike sequences. Using the higher order statistics of the inter-spike-intervals, it is found that the model is not perfectly consistent with the actual data. We add the effect of shunting inhibition to this model, but the inconsistency still remains.

1. INTRODUCTION

ニューロンは脳を構成している細胞である。各ニューロンは、多数の他のニューロンから入力を受け、それによりスパイクと呼ばれる電気的な衝撃波を出力し、その出力をまた他の多数のニューロンに分配する素子である。大脳皮質において各ニューロンに結合している他のニューロンの数は、入力側、出力側ともに、数千から数万個と考えられている。ニューロンの形態や電気的性質は様々であるが、皮質ニューロンの約7割が同種と思われるニューロンで占められている。従って、各々のニューロンはある程度単純な機能であるが、その複雑な回路網によって、様々な情報処理を実現している、と考えられる。

ここ数十年来、ニューラルネットワークという分野で、この回路網の性質に注目した理論的研究が行なわれてきた。そして、各々の素子は単純な規則に従っていても、それが複雑な回路網を形成することにより、学習や記憶の想起などの情報処理が可能であ

ることを示した。その素子が現実のニューロンとは程遠いものではあるが、回路網についての理解は非常に深まったといえる。では、実際の素子であるニューロンは一体どこまで単純化できるのだろうか？。

従来考えられてきた皮質ニューロンの単純化として 'Leaky Integrate-and-Fire' と呼ばれるモデルがある。Softky and Koch (1993) は、皮質ニューロンの出力するスパイク時系列が非常に不規則であることを指摘し、'Leaky Integrate-and-Fire' モデルと整合しないのではないかと疑問を投げかけた [1]。これに対し Shadlen and Newsome(1994) は、十分大きく不規則な抑制性入力の存在を仮定すれば、'Leaky Integrate-and-Fire' モデルと整合すると主張した [2]。これをきっかけにその後も様々な議論が交わされた。議論の対象となったのは、'Leaky Integrate-and-Fire' モデルに加え、各入力が統計的に定常、独立、無相関なランダム過程で近似できるという仮定をしたモデル群である。

キーワード : ニューロンモデル、スパイク時系列、統計解析

Keyword : neuron model , spike sequence , statistical analysis

これまでのところ、モデルのパラメータを適切に選べば、スパイク時系列の不規則性とは整合することがわかっている。

本研究では、これまでに議論の対象となったモデルが本当に不適切かどうかを検討する。これまでのを十分に含むモデルとして、全入力を白色ガウスノイズとした 'Ornstein-Uhlenbeck process' モデル (OUP モデル) を対象とする。生理学実験で実測されたスパイク時系列データの高次統計量に着目し、OUP モデルが適切かどうかを検討する。

2. OUP MODEL

V : 膜内電位 τ : 膜減衰の時定数
 μ : 平均入力 $\xi(t)$: 白色ガウスノイズ

$$\frac{dV}{dt} = -\frac{1}{\tau}V + (\mu + \xi(t))$$

$V \geq$ しきい電位
 \Rightarrow スパイク出力
 $\Rightarrow V = V_0$ にリセット

このモデルには、'Leaky Integrate-and-Fire' に従うという仮定と、数万個のニューロンからの入力の結果、生ずる膜内電位変化は、統計的に定常な白色ガウスノイズで近似できるという仮定が含まれている。

3. DATA and STATISTICS

用いるデータは、短期記憶保持中にサル前頭前野のニューロンが出力しているスパイク時系列データである [3]。短期記憶保持中にはニューロンの回路全体のダイナミクスとして、定常状態が実現していると想像できる。あるニューロンから見た入力側のニューロン群は、集団として定常的であると期待される。従って OUP モデルが適当と期待される系である。

スパイク時系列を特徴づける 3 つの無次元統計量を定義する。

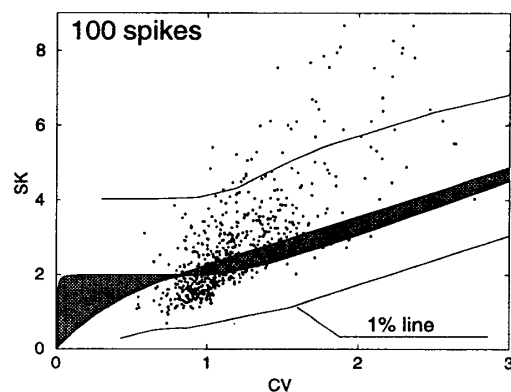
$\langle \dots \rangle$: サンプル平均 T : スパイク間隔

$$\begin{aligned} \text{1st.order} & \quad \frac{\langle T \rangle}{\tau} \\ \text{2nd.order} & \quad CV \equiv \frac{\sqrt{\langle (T - \langle T \rangle)^2 \rangle}}{\langle T \rangle} \\ \text{3rd.order} & \quad SK \equiv \frac{\langle (T - \langle T \rangle)^3 \rangle}{(\langle T - \langle T \rangle \rangle^2)^{\frac{3}{2}}} \end{aligned}$$

CV は、時系列の不規則性の指標であり、 SK は、ゆらぎの程度より長い沈黙の割合を示す指標である。この 3 つの統計量についてモデルと実験データを比較することにより、モデルが適切かどうか検討する。

4. STATISTICAL TEST

$\frac{\langle T \rangle}{\tau}$ は、実験で計測したわけではない内部パラメータ τ を含んでいる。従って生理学的に妥当な範囲 ($\tau < 20\text{msec}$) と実験データの $\langle T \rangle$ の範囲 ($20\text{msec} < \langle T \rangle$) から、モデルのパラメータの範囲を制限するのに用いる。 $CV - SK$ 平面で OUP モデルと実験データを比較した (下図)。



$\frac{\langle T \rangle}{\tau}$ で制限した OUP モデルの全パラメータ領域における (CV, SK) を灰色の領域で示している。有限データ数の実験データと比較するため、実験、モデル共に 100 スパイクにそろえ比較する。OUP モデルの各パラメータで 100 スパイクでの統計ゆらぎによ

て1%以内しか外に出ないような2次元分布の等高線が描ける。この等高線の全パラメータに関する包絡線を実線で示している。この上に100スパイクで計算した実験データの (CV, SK) 点をプロットした。

すると実験データの7.2%が1%包絡線の外に出た。この結果、OUPモデルの全パラメータ領域を考えても表現し得ない実験データが有意に存在することがわかった。したがってOUPモデルはこの実験データを与えたニューロンのモデルとして不適切であり、モデルに修正が必要であることが示唆される。

5. DISCUSSION

‘Leaky Integrate-and-Fire’の仮定、または定常白色ガウスノイズ入力の仮定が崩れていることがわかった。

‘Leaky Integrate-and-Fire’の仮定が成立しないとすれば、どのような可能性があるだろうか。イオンチャネルを考慮した非線形モデルを考えることが出来る。電位依存のチャネルのみを考えている限り、 (CV, SK) はOUPモデルとほぼ同じであることがわかっている。この実験データの (CV, SK) を説明するためには、少なくともスパイク後の時間に依存して長いタイムスケールで機能するチャネルの存在を考えなければならない。

定常白色ガウスノイズ入力の仮定が成立しないとすれば、どのような可能性があるだろうか。生理学的に妥当な範囲で非ガウスノイズを考えたとしても、ガウスノイズの場合と結果は変わらない。色付ノイズを考えれば、この結果を説明できるのではないかと予想している。その場合、入力的时间相関が生ずる源が何なのかという問題が生ずる。

現在のところ、この実験データの (CV, SK) を説明するモデルは、得られていない。考えられる可能性を全て試し、それでも説明できない場合、定常性の仮定が崩れているという結論が導かれる。定常的であろうと思われる

実験パラダイムで定常性が崩れているならば、それ以後の研究の術を失ってしまうだろう。その際には実験方法の発達に期待するべきである。

参考文献

- [1] Softky W.R. , and Koch C. (1993) ‘The highly irregular firing of cortical cells is inconsistent with temporal integration of random EPSPs.’ *J.Neurosci.* 13 : 334-350
- [2] Shadlen M.N. , and Newsome W.T. (1994) ‘Noise, neural codes and cortical organization.’ *Current Opinion in Neurobiology* 4 : 569-579
- [3] Funahashi S. , Bruce C.J. , and Goldman-Rakic P.S. (1989) ‘Mnemonic coding of visual space in the monkey’s dorsolateral prefrontal cortex.’ *J.Neurophysiology* 61 : 331-349
- [4] Shinomoto S. and Sakai Y. (1997) ‘Spiking mechanisms of cortical neurons.’ *Philosophical Magazine*, in the proceedings of the Minerva Workshop in Israel, 1997.