

神経細胞のパルス密度変調における ヒステリシスについて

神経情報研究分野 赤 沢 年 一, 清 水 利 伸, 馬 場 欣 哉, 下 澤 楯 夫

コオロギの気流感覚系にガウス白色雑音を刺激として与え、感覚神経細胞のパルス列を記録し、両者の相関計算をすると、この系は「線形なフィルタ」と「非線形なパルス密度変調器」が連なったモデルで表現できる。モデルの出力と実際の出力とを比較してみると、パルス密度変調特性は変調器入力の時値だけでなく、その時間微分にも依存すること、つまりヒステリシスを持つことが明らかとなった。また、ヒステリシスに見える原因は神経パルス発生の不応期であることも明らかとなった。

1. はじめに

我々は信号処理装置としての神経系を理解するために、神経系をいくつかの要素にわけて、その動作を再構成しようとしている。

まず、ある系(例えばある機械)を理解するとはどういうことを考えてみよう。ある人はその機械をバラバラにして歯車やカムを見つけ、それでもってわかったと言うであろう。確かに、「わかる」ためには、まず全体を部品に「分ける」ことが必要である。しかし、バラバラにただけでは不十分で、部品どうしの相互作用、つまり関係や「機能」に関する情報がなければ理解したとは言えない。

我々は、非線形性の強い神経系の動作について、それを構成する部品が何でできているかはひとまずおいて、機能だけに着目して系を解剖・再構成しようとしている。系を再構成できることが、対象を理解する第一歩であるから。

2. 材料と方法

動物の行動は複雑であるが、鍵となる刺激に対して特定の運動パターンを示すものがある。その一例は節足動物の逃避行動であり、突然の強い刺激が加わったとき、動物はそれを避ける向きに急な運動を示す^{[1][2]}。逃避行動は再現性がよく、行動を司る神経基盤の理解のための材料として適切である。その一例として、ク

ロコオロギ(*Gryllus bimaculatus*)の気流感覚系がある^[3]。コオロギの腹部後端には1対の突起(尾葉)があり、尾葉上には数百本の気流感覚毛がはえている^[4]。気流感覚毛の根元には感覚細胞があって、気流の情報を活動電位パルスの列に変換して中枢に伝えている^{[4][5]}。

非線形性を解析する道具としてWienerのガウス白色雑音法^[6]を用い、ガウス白色雑音を気流刺激とし、感覚細胞のパルス列を記録した。刺激波形とパルス列との相関計算を行うことで気流感覚系をモデル化できる^[7]。

ここで、モデルの出力はパルスの発射確率を与えるのに対し、実際の系の応答はパルス列であって、パルスの発射確率ではない。「推定したモデルが実際の系の別の刺激に対する応答を予言できるかどうか」を検証するためには、モデルの出力と比較できる実測値が必要である。そこで系にエルゴード性を仮定して、系に同一の刺激波形を与えたときの応答を多数回(具体的には250回)測定し、アンサンブル平均を取ることで発射確率の実測値とした。多数回の測定は、ガウス白色雑音の断片(長さ150ms)で繰り返し刺激することで実現した^[8]。

3. 結 果

ガウス白色雑音法を用いた結果、コオロギの気流感覚系は「線形フィルタ」と「非線形な入出力特性を持つ

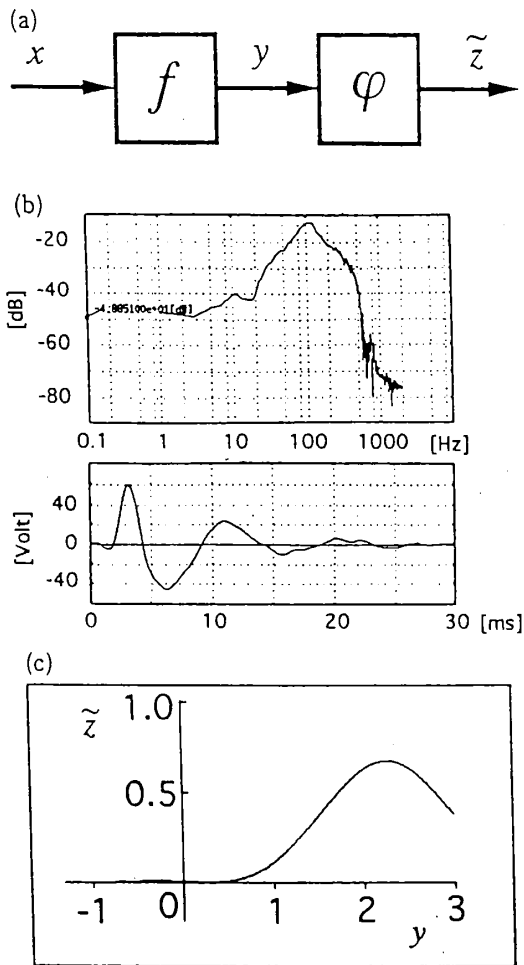


図1 (a)モデル, (b)線形フィルタ f ,
(c)パルス密度変調器 ϕ

たパルス密度変調器」が連なったモデル(図1)で書けることがわかった^{[7][8]}。パルス密度変調器の入出力特性は山形の曲線を描き、パルス発射確率の最大値は0.67であった(図1(c))。

モデルの出力と発射確率の実測値をそれぞれ図2の(c)と(d)に示す。(c)の(d)に対する平均自乗誤差は27.8%であった。(c)と(d)の波形を比べると、パルスが発射されるタイミングは一致するが、高さは一致しない部分も多い。特に、実測でのパルス発射確率が1になることがあるのに、モデルのパルス発射確率は最大0.67であった。これは、推定されたパルス密度変調器の特性が最大値0.67であったことに対応する。

パルス密度変調特性の最大値が1にならない原因を考えてみよう。図1(c)のパルス密度変調特性は、系の統計的性質を見たものである。実際にはパルスの発射確率が1になるにもかかわらず、統計的には0.67と推

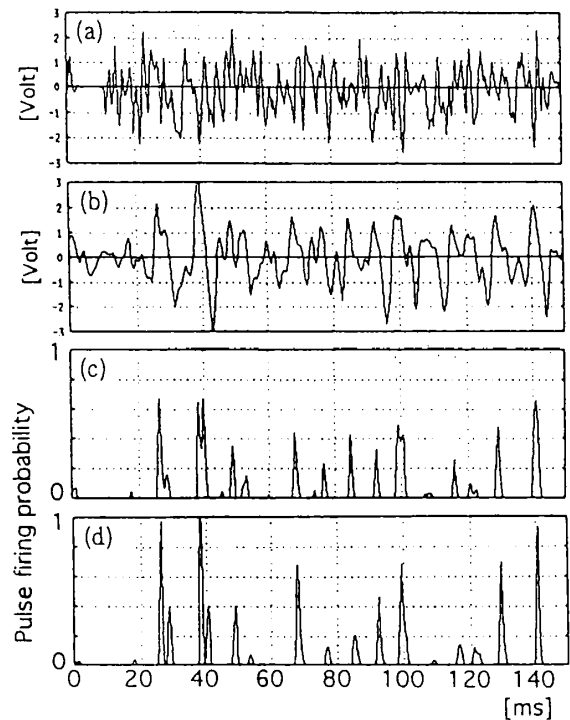


図2 (a)刺激波形, (b)パルス密度変調器への入力,
(c)モデルの出力, (d)発射確率の実測値

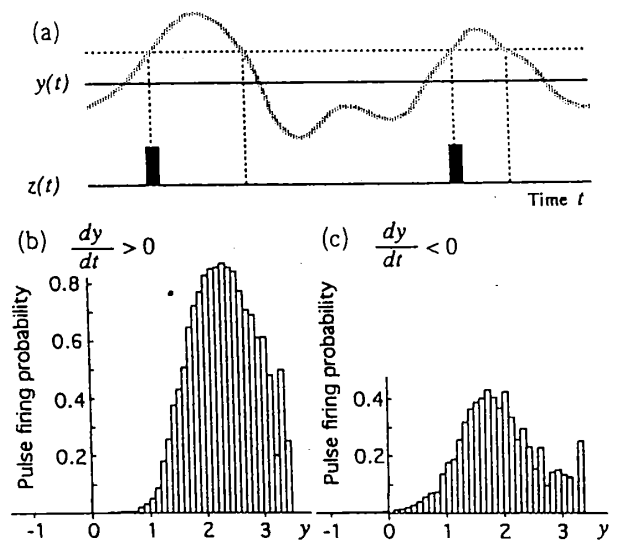


図3 (a)パルス密度変調器への入力 $y(t)$ とパルス列 $z(t)$,
(b)(c)パルス発射確率ヒストグラム

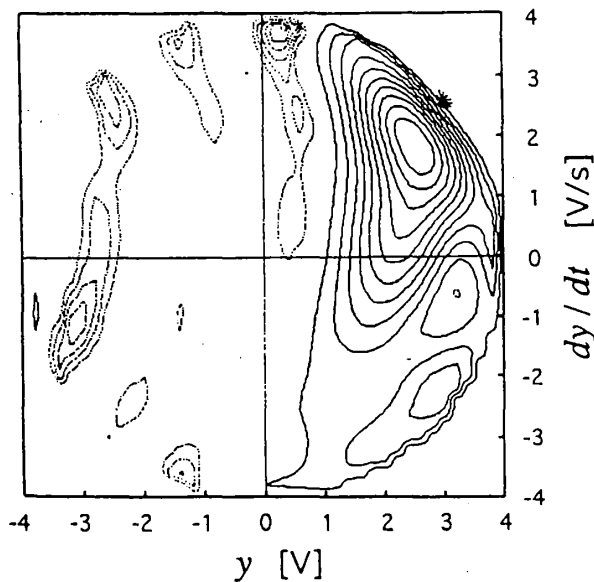
定されるということは、変調器へのある入力瞬時値に対しパルスが発射される場合が67%であり、発射されない場合が33%であることを示している。変調器への入力の瞬時値が同じでも、増大しているときと減少しているときとではパルス発射確率が異なるのかもしれ

ない (図 3(a))。

$y(t)$ の増大期 ($dy/dt > 0$) と減少期 ($dy/dt < 0$) について, y の瞬時値に対するパルス発射確率のヒストグラムを作ると, $dy/dt > 0$ のときは最大 0.8 以上になり, $dy/dt < 0$ のときは 0.4 程度であった (図 3(b)(c))。つまり, パルス密度変調器にはヒステリシスがあるということである。より一般化するために, dy/dt の符号だけでなく, 変調器への入力 y とその時間微分 dy/dt とを変数として, 入力の位相平面上で 2 変数エルミート多項式でパルス密度変調特性を近似してみると, パルス発射確率は dy/dt の値に依存することがわかった (図 4)^[9]。

この入力位相平面に表したパルス密度変調特性からモデルの出力 (図 5(a)) を求めると, 平均自乗誤差は 15.6% と改善された。したがって, パルス発射確率は変調器への入力振幅 y とその時間微分 dy/dt の両方で決まると言わなければならない。

次に, 神経細胞の不応期がヒステリシスの原因であることを示す。同一の神経細胞をそれぞれ帯域幅の異なる 4 種類のガウス白色雑音で気流刺激した (パルス密度変調特性: 図 6 の A1~A4)。また, 変調器への入力 y が, $y > 1$ (概ねこの領域でパルスが発射され



$$\varphi\left(y, \frac{dy}{dt}\right) = \sum_{n=0}^{15} \sum_{m=0}^{15} a_{nm} H_n(y) H_m\left(\frac{dy}{dt}\right)$$

図 4 パルス密度変調特性 $\varphi(y, dy/dt)$

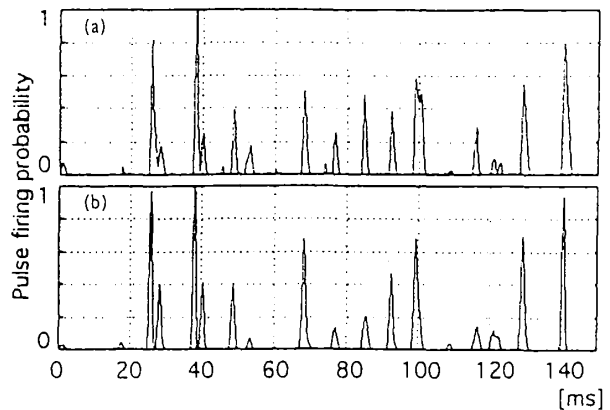


図 5 (a)モデルの出力, (b)発射確率の実測値

る) にいる時間は, ガウス白色雑音の帯域が低いほど長くなる (入力 y はゆっくり動く) (B3, B4)。入力 y が $y > 1$ の領域に入り, 最初のパルスが発射され (A3, A4 のピーク a), 続いて不応期があり, その後 2 番目のパルスが発射される (A3, A4 のピーク b) 様子がわかる。ガウス白色雑音の帯域が高ければ, 入力 y は不応期よりも短い時間で $y < 1$ の領域へと移動してしまうため (B1, B2 の*印), 2 番目のパルスはほとんど発射されない (A1, A2)。

ISI (Inter Spike Interval Histogram) を調べてみると, 狭帯域のときは約 2 ms の spike interval time が現れる (C3, C4 の*印)。2 ms は神経細胞のパルス発生の不応期に相当する。パルス発射確率の 2 つの山の間にある谷 (A3, A4) は, 不応期を表していると言える。

以上から, A1 と A2 で見られるパルス密度変調特性のヒステリシスは, 神経パルス発生の不応期がその原因となっていると言える。

4. 最後 に

コオロギの気流感覚系を Wiener のガウス白色雑音法で解析すると, 「線形フィルタ」と「非線形なパルス密度変調器」が連なったモデルで書ける。さらに, パルス密度変調特性はヒステリシスをもっていることがわかる。ヒステリシスを解析する一般的な方法はないが, Wiener の方法でもこれが可能なことを示している。また, 神経細胞の持つ不応期という性質も, ヒステリシス特性としてモデルに組み込めることもわかった。

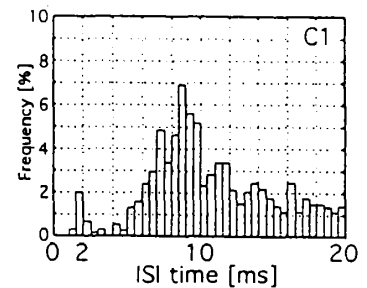
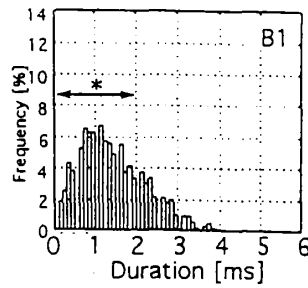
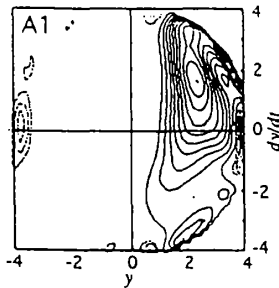
Cut off
frequency
of the GWN

Pulse density
encoder φ

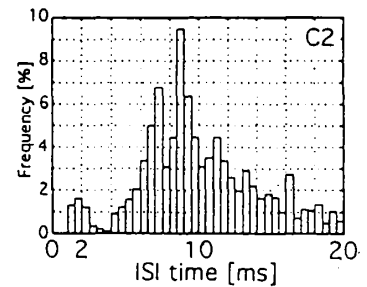
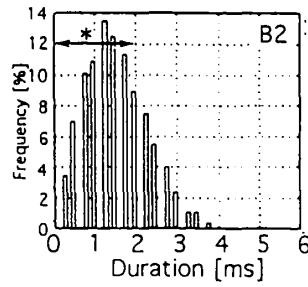
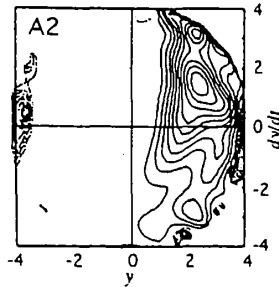
Time
duration
above y
threshold

ISIH
(Inter Spike Interval Histogram)

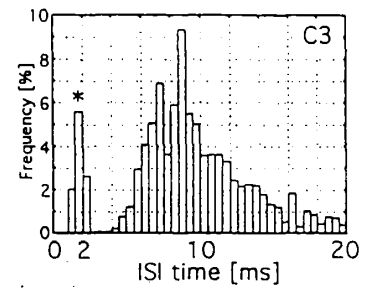
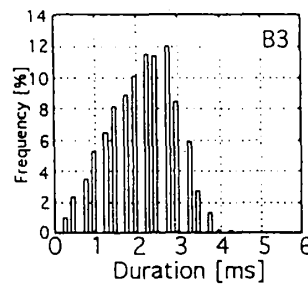
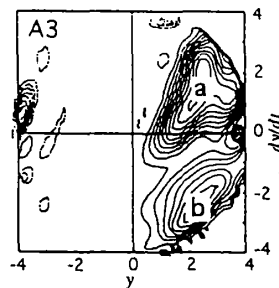
1000Hz



500Hz



200Hz



100Hz

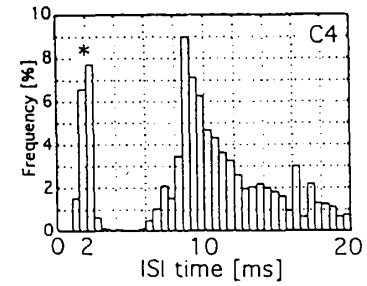
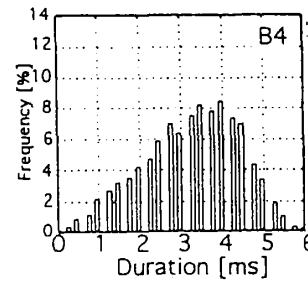
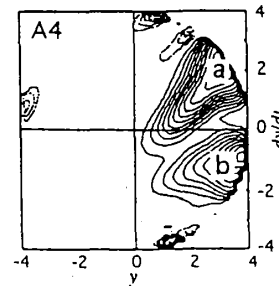


図 6

【参考文献】

- [1] 下澤橋夫, "逃避行動の神経学 — 感覚受容から運動出力まで —", 現代動物学の課題 8 行動, 107, 学会出版センター.
- [2] Camhi, J. M. et al., *J. Comp. Physiol.*, 128, 203 (1978).
- [3] Baba et al., *Zool. Sci.*, 10, 705-709 (1993).
- [4] 下澤橋夫, "動物の習性とその神経基盤, 計測と制御", 30, 426-435 (1991).
- [5] Shimozawa, T. and Kanou, M., *J. Comp. Physiol. A*, 155, 485 (1984).
- [6] Schetzen, M., "The Volterra and Wiener Theory of Nonlinear Systems", John Wiley & Sons, Inc. 1980.
- [7] 下澤橋夫 et al., 信学技報 MBE 93-140 (1994-03).
- [8] 赤沢年一 et al., 信学技報 MBE 94-26 (1994-06).
- [9] 赤沢年一, 1994 年度生体工学専攻修士論文に詳細を掲載予定.