

Neuron のケーブル性

阪大 基工 塚原 仲 晃

§ 1. 序

ニューロンの樹状突起の電氣的性質の理論的な取り扱いには、樹状突起の幾何学的な計測値や、電気生理学的測定をもとにして、複雑な数式的検討が必要であるので、古典的なニューロンモデルでは無視されてった。しかし、大脳や小脳のニューロンでは、樹状突起の表面積は細胞体のその 100 倍にも達するものがあり、その表面には多数のシナプスがあり、それらのニューロンでの情報処理に重要なものであることが想像される。また、同一種類の大脳や小脳のニューロンを、進化の過程で各種の動物で比較してみると、樹状突起は動物の進化とともに発達する。また成長の過程についても、成長とともに樹状突起が著しく発達してくる。

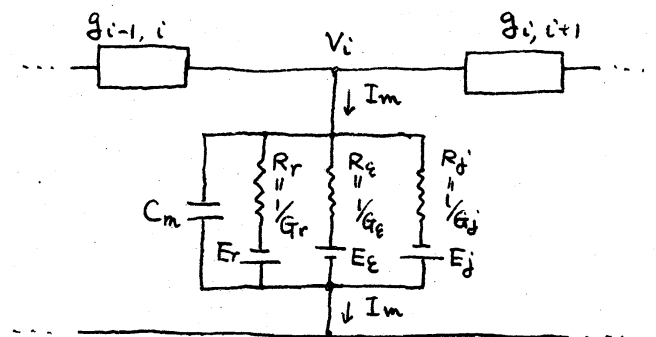
Rall は 1960 年以來、脊髄の運動ニューロンについて、樹状突起と考慮にいれた数学モデルについて研究と発展させた。

一方、電気生理実験で、特定の機能をもつ入力か、樹状突起に限局しているということが次々に明らかになってきた。

ここでは、Rallのモデルと電気生理データをもとに、脳幹ニューロンのケーブル性とその機能的意義について発表する。

§2. Rallのコンパートメント・モデル

Rallの理論のうち、最も適用範囲が広いのは、樹状突起に分布している定数(膜容量、コンダクタンス)が、いくつかのコンパートメントに集中していると近似して、このコンパートメントが相互コンダクタンスでいくつか結合したコンパートメントモデルといわれているものである。ここで1つのコンパートメントは目的に応じて、樹状突起の1つの枝、又は一群の枝に対応すると考える。



i番目のコンパートメント

I_m : 膜電流密度

V_i : i番目のコンパートメントの膜電位

C_m : 膜容量

$g_{i,i+1}$: iとi+1番目コンパートメントの相互コンダクタンス

R_r, R_e, R_i : 静止, 興奮性シナプス, 抑制性シナプス・チャンネルの電気抵抗

単一のコンパートメント内部では、次式が成立する。

$$I_m = C_m \dot{V}_i + G_r(V_i - E_r) + G_E(V_i - E_E) + G_f(V_i - E_f) \quad \dots (1)$$

ここで $\varepsilon_i = G_E/G_r$, $\theta_i = G_f/G_r$, $\tau = C_m/G_r$ とおいて。

$$\tau \dot{V}_i = -(1 + \varepsilon_i + \theta_i)(V_i - E_r) + I_m R_r + \varepsilon_i(E_E - E_r) + \theta_i(E_f - E_r) \quad \dots (2)$$

$$\begin{aligned} \therefore \text{ここでさらに, } \mu_i &= \frac{1 + \varepsilon_i + \theta_i}{\tau}, & v_i &= \frac{V_i - E_r}{E_E - E_r}, & \beta &= \frac{E_f - E_r}{E_E - E_r}, \\ \chi &= \frac{I_m R_r}{E_E - E_r}, & v_s &= \frac{\varepsilon_i + \beta \theta_i + \chi}{1 + \varepsilon_i + \theta_i} & \text{とあり} \end{aligned}$$

$$\dot{v}_i = -\mu_i(v - v_s) \quad \dots (3)$$

多コンパートメントの場合は他のコンパートメントからの電流をうける。j番目のコンパートメントからの影響は、 $g_{ij}(v_j - v_i)$ で、これをi番目のコンパートメントの C_m で割ったものを単一コンパートメントモデルの右辺に加えて、

$$\begin{aligned} \dot{v}_i &= -\mu_i(v - v_s) + \sum_{j \neq i} \frac{g_{ij}(v_j - v_i)}{C_m} \quad \dots (4) \\ &= -\frac{1 + \varepsilon_i + \theta_i}{\tau} v_i + \frac{\varepsilon_i + \beta \theta_i + \chi}{\tau} + \sum_{j \neq i} \mu_{ij} v_j - \sum_{j \neq i} \mu_{ij} v_j \quad (5) \end{aligned}$$

$$\text{但し } \mu_{ij} = \frac{g_{ij}}{C_m}$$

$$\therefore \text{ここで } f_i = \frac{\varepsilon_i + \beta \theta_i + \chi}{\tau}, \quad \mu_{ii} = -\frac{1 + \varepsilon_i + \theta_i}{\tau} - \sum_{j \neq i} \mu_{ij} \quad \text{とみると,}$$

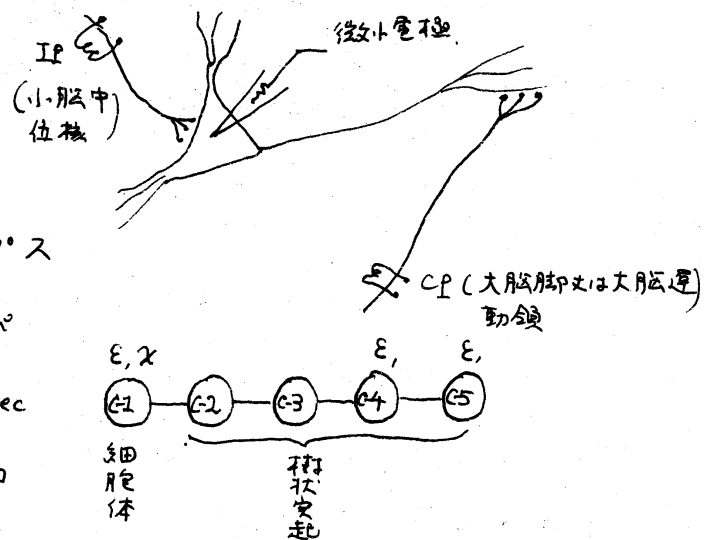
$$\dot{v}_i = f_i + \sum_j \mu_{ij} v_j \quad \dots (6)$$

ここで μ_{ij} は $j \neq i$ のとき正、 $j = i$ のときは負。また μ_{ij} は

と j が隣接しているなければ 0 となる。特別の場合として、性質の等しいコンパートメントが鎖状につながっている場合は $\mu_{ij} = \mu_{ji} = \tau^{-1}(\Delta x)^{-2}$ と書ける。以下このモデルを採用した。

§3 赤核ニューロンのケーブル性

赤核ニューロンは、脳幹部にある巨大ニューロンで、大脳と小脳核より興奮性シナプスをうける。5つのコンパートメントで E_i が 0.7 msec の矩形波状に、5つのコンパートメントにおこ



たときの C-1 での電位の波形、および C-1 で膜電位を変化させたときの上記の電位の変化、また C-1 に矩形波電流を流したときの C-1 での過渡応答を Δx と種々に変化させて、計算した。これは、微小電極を用いた実験にそれぞれ対応するもので、これらの実験結果はこのモデルで統一的に説明^説がわかった。本研究は、Hans Hultborn 博士、村上富士夫との共同研究の一部である。

[Discussion]

Q. 方程式は線型だが入力に対して出力が additive でないのはどういうわけか。

A. 方程式は conductance に対しては linear であるが、入力電位と conductance との関係は non-linear なので additive でなくなる。

Q. 1次元鎖状 compartments で取扱うには条件があると思うか。

A. 定性的には Rall の model に近似できる点もある。勿論定量的に条件を満たしているかどうかを判然とさせることはできないが、当面等価回路的な考え方で1次元的に取扱い、組織学的な data が細かく得られるようになれば、それに応じた compartment を採用する。

Q. 1次元鎖の compartments の代りに Cable equation 流の取扱いでされた方が簡単ではないか。

A. Compartment model では、いろいろな conductance の変化を自由な場所と時間に入れ易い。