

ニューロンカオスのノイズに対する挙動の情報理論的解析

東京大学工学部 田仲広明、合原一幸

神経細胞膜の電氣的興奮現象は、神経回路網での情報伝達や情報処理の要素過程である[1]。この要素過程には、ヤリイカ巨大軸索を正弦波電流刺激した実験で膜電位にカオスが発生することから、カオスが重要な役割を果たしている可能性が示唆されている。[2,3,4]。さらにこの現象が、Hodgkin-Huxley 方程式で再現できることも知られている。

一方、松本と津田は、カオスに対してノイズを加えるとその秩序性が増加することを明らかにした。彼らはこの現象を雑音誘起秩序 (Noise-Induced Order: NIO) と呼び、そのメカニズムを検討した[6]。実際の神経細胞の場合、熱的あるいは電氣的擾乱により無視できないノイズに曝されており、脳の情報処理におけるカオスがこのようなノイズの効果のもとで機能している可能性は高い。本研究ではそこで Hodgkin-Huxley 方程式を用い、正弦波電流刺激によるカオスにノイズがどのような影響を与えるかを検討した。

数値解析は、宇佐美ら[7]の方法に従い行った。白色ノイズ電流は計算精度を考慮して、分散が 10^{-10} から 10^1 までの大きさのものを、正弦波電流刺激に加算した。

膜電位波形は、既に報告されているような[2,3,4]不規則なカオス変化である。波形の比較から、 10^{-10} のノイズから何らかの影響を受けているが、定性的な印象は膜電位波形に認められない。明瞭な影響が見られるのは、 10^{-1} 程度より大きな領域である。似たようなピークが繰り返し、おおよそ同じ短い周期で出現することが頻繁に観察される。すなわち、マクロな周期性が生じている。

膜電位の時間変化のカオスの特徴を検討するため、波形中のピークの高さの分布を求めた。ノイズがない時には、-4.175, 7.275, 17.925, 77.275, 95.575mV 付近に 5 本の主要な分布のピーク (A-peak とする) が見られる。このほかに -3.675, 5.625, 9.75, 14.275, 17.325, 19.175, 75.925, 79.425, 81.975, 93.125, 94.925mV 付近に 11 本の小さな分布のピーク (B-peak) が見られる。ノイズを加えると、 10^{-10} から (目立った変化が波形に観察されないが)、B-peak が顕著に大きくなる。したがって、ある種の変化が軌道に起こっている (phase 1)。

phase 1 の特徴はノイズが 10^{-2} より大きな領域では見られなくなり、B-peak は消失する。一方、ノイズが 10^{-1} では、A-peak の一部 (-4.175 と 95.575mV 付近の 2 本) の高さがより高く、かつシャープになる。すなわち、phase 1 とは別の変化が起こっている (phase 2)。

ノイズが 1 以上では、いずれの分布のピークもブロードになり、ノイズによる揺らぎの影響を直接的に受けている。すなわち、軌道がノイズにより分散している (phase 3)。

ピーク高さのリターンマップを求めると、ノイズが特に 1 以上ではノイズの直接的効果によりばらつくものの、その基本構造は変わらない。A-peak, B-peak それぞれの写像関係には整合性がある。またノイズにより、B-peak が増加した理由が、リターンマップの中で対角線付近に点がある 17.925mV 付近の写像関係がノイズにより変わったことによる様に思われる。

膜電位波形の特徴はピーク出現の時系列で代表されるので、膜電位のピークの時系列がノイズの大きさによりどのように変化するかを検討した。この結果 phase 1 の領域では、B-peak の増大と関連するピークのシーケンスが増加した。逆に phase 2 ではこのシーケンスが減少し、A-peak の一部の増大と関連するシーケンスが増加した。phase 3 ではシーケンス全体がマクロ的に短周期化するとともに、多様になる。phase 1,2 は、ノイズによる軌道の選択・収束の結果と考えられ、後者はノイズの直接的な揺らぎの効果と思われる。

一般にカオスのストレンジアトラクタは位相空間の中を一回りする間に、軌道のずれが拡大するフェーズと縮小するフェーズがある。従って、ノイズによる軌道のずれが拡大し、縮小の効果を上回って本来経過すべき軌道から別の軌道へ移ってしまうと、ノイズによる軌道の逸脱が起こる。

この軌道の逸脱の頻度や、それが生じる位相空間内の位置をノイズのある時の軌道と無いときの軌道を同時に比較計算することにより求めた。軌道逸脱の頻度を両対数でプロットすると、ノイズサイズ依存性は 2 相性を示し、以下の 2 つの指数項で近似できることが分かった。

$$N \propto 6.4 r^{0.385} + r^{0.060}$$

このことは、ノイズはその大きさにより、空間的な細かさの異なる 2 種のフラクタル構造に対し影響を与えていることを示唆している。即ち、一つはスケーリング指数 0.060 でより細かな空間的構造を持ち、今一つは 0.385 でより粗い構造である。

実際、逸脱点の位相空間内での位置は、phase 1 の場合、位相空間内のある軌道に沿って局在しているのに対し、phase 2 以降では、空間的な広がりを持っているように見え、異なる構造に対応している様に見える。

膜電位のピークの時系列から、そのピーク高さの分布の情報量ならびに、ピーク相互間の相互情報量を計算することが出来る[8]。ピーク高さの区分方法は、(1) 区間を均一に 0.1mV の幅で分割した H-type、(2) A、B それぞれの各ピークを中心に前後 0.1mV の幅の区間とそれ以外のピーク間の区間に分割した P-type、それに (3) A の各ピークを中心に分割した M-type の 3 種である。

情報量は、H-type 分割の時 phase 3 で増加するが、P,M-type では逆に phase 2,3 で減少する。これは、細かい分割ではノイズによる揺らぎの現れるのに対し、主要ピークに関する分布およびマクロな分布では、NIO の効果が観察されているからと思われる。相互情報量は、M-type の分割の時に複数回の写像の後に、phase 3 で顕著に増加する。これは、phase 3 で波形に見られるマクロな周期性と関連しているものと思われる。

松本と津田らはNIOが起こるメカニズムとして、1) ノイズによる軌道発散と、2) ノイズによる軌道収束の相対的な関係を指摘している [6]。しかし、本シミュレーションの phase 1 では情報量が変わらないことから、phase 1 の原因は NOI ではない。Phase 2 では、ノイズサイズが 10^{-1} の時のピーク高さが高くなることと、P-type の情報量が減少することから、A-peak に関連する軌道収束が勝っており、NOI と思われる。Phase 3 では、軌道発散の効果が優勢であるが、その結果特定の短周期のピーク列を繰り返す頻度が増加し M-type の相互情報量が増加する。したがって、ミクロ的にはノイズの直接的な揺らぎの効果が増大しているが、マクロ的には別の秩序が生じている。

phase 1 でのノイズ感受性の構造のスケールングファクタと、phase 2,3 のそれとが異なることから、Hodgkin-Huxley 方程式の持つ力学構造には、空間的な細かさの異なる 2 つのノイズ感受性の構造が含まれている。より細かな構造は、phase 1 と対応し、粗い方は phase 2 の構造と対応する (下表)。

phase	ノイズの 大きさ	ピーク (軌道) 分布	ノイズ感受性の 構造	情報量					
				H		P		M	
				I	MI	I	MI	I	MI
1	$\leq 10^{-3}$	A+B	SF=0.06 優位						
2	$10^{-2} \sim 10^{-1}$	Aのみ	SF=0.385 優位		減少	減少	減少		減少
3	$\geq 10^0$	軌道発散		増加	減少	減少	減少	減少	増加

実際の脳の中の神経細胞の情報処理過程では、本シミュレーションで加えた正弦波と同じ様な、大きな振幅の繰り返し入力が増和として継続的に入力されることがしばしば起こりうると考えられる。一方、同時に無視できない大きさのノイズが加わっている。本シミュレーションの結果は、神経細胞から出力される発火パルス列がノイズにより様々に変調されうること示しており、神経回路網での情報処理過程を検討する上で考慮すべき事柄である。

ノイズ感受性の構造は本カオスにおいて初めて発見したものであるが、カオスの特徴付ける上で重要な現象である可能性があり、更に詳細な検討が必要である。

References

- [1] A.L. Hodgkin and A.F. Huxley, *J. Physiol.*, Vol. 117, 1952, pp. 500-544.
- [2] K. Aihara, G. Matsumoto, Y. Ikegaya, *J. theor. Biol.* Vol. 109, 1984, pp. 249-269.
- [3] K. Aihara, G. Matsumoto, M. Ichikawa, *Phys. Lett. A*, Vol. 111, 1985, pp. 251-255.
- [4] K. Aihara, T. Numajiri, G. Matsumoto, M. Kotani, *Phys. Lett. A*, Vol. 116, 1986, pp. 313-317.
- [5] K. Aihara, T. Takabe and M. Toyoda, *Phys. Lett. A*, Vol. 144, 1990, pp. 333-340.
- [6] K. Matsumoto and I. Tsuda, *J. Stat. Phys.* Vol. 31, 1983, pp. 87-106.
- [7] T. Usami, T. Yamada, N. Ichinose, K. Aihara, *J. SICE*, Vol. 34, 1995, pp. 769-774.
- [8] K. Matsumoto and I. Tsuda, *J. Phys. A, Math. Gen.*, Vol. 18, 1985, pp. 3561-3566.