

発火不規則性と集団振動現象を両立する神経回路モデルとその機能的意義

Coexistence of Spontaneous Firing and Population Oscillation and its Functional Role

長野祥大*¹
Yoshihiro Nagano

唐木田亮*¹
Ryo Karakida

渡邊紀文*²
Norifumi Watanabe

青山敦*³
Atsushi Aoyama

岡田真人*¹
Masato Okada

*¹東京大学新領域創成科学研究科
Graduate School of Frontier Sciences, The University of Tokyo

*²東京工科大学コンピュータサイエンス学部
School of Computer Science, Tokyo University of Technology

*³慶應義塾大学環境情報学部
Faculty of Environment and Information Studies, Keio University

Neural assemblies in the cortical microcircuit can sustain irregular low-firing rate spiking activity without any external inputs. On the other hand, neurons exhibit rich evoked activities driven by sensory stimulus and both activities are reported to contribute to cognitive functions. In this paper, we reveal the neural network model which can achieve these activities depending on the presence of external input. Coexistence of these activities indicates an efficient information processing with representing prior knowledge by spontaneous activity.

1. はじめに

皮質局所回路の神経細胞集団は、外界からの刺激を受けることなく発火率の低い不規則な活動を維持する [Hromádka 08]. Teramae らは神経細胞間の結合強度の分布が対数正規分布に従うという特徴を利用することで、皮質局所回路の不規則自発発火活動を再現する Strong sparse and weak dense (SSWD) モデルを提案した [Teramae 12].

一方で、感覚刺激やトップダウン信号など様々な入力に対し、皮質局所回路は多様な誘起活動を示す。第四次視覚野のニューロンは視覚刺激によっておよそ 40–100 Hz のガンマ波と呼ばれる集団的な振動発火を示す [Fries 01]. ガンマ波の集団振動は注意、記憶、知覚、物体認知における結びつけ問題など、様々な認知機能に関わっているとされる [Ray 15]. また、自発発火活動の発火パターンが入力による誘起活動のパターンを制限するというサンプリング仮説を支持する結果が多数報告されており [Berkes 11], 皮質局所回路が示す自発発火活動と誘起活動の関係を明らかにすることは重要である。しかし、外部入力の有無に対して自発発火活動と集団振動の 2 つの現象を両立できる単一の回路モデルは未だ明らかになっていない。

本研究では不規則自発発火活動を外部入力なしに維持できる SSWD モデルが外部入力駆動で前述の誘起活動を示すことを報告する。SSWD モデルにおいて興奮性の外部入力駆動でガンマ波に相当する集団振動が見られた。また、ニューロン毎の発火頻度は自発発火時の発火頻度を反映しており、サンプリング仮説を示唆する結果であった。以上の結果から、本モデルが自発発火時の発火特性を反映した同期発火活動を示すことを明らかにした。自発発火活動が外界に対する事前知識を表現することで、神経回路上の情報処理に影響を与えることができる。と示唆される。

2. モデル

本研究では自発発火活動を示す神経回路モデルとして以下の 2 式で表わされる SSWD モデル [Teramae 12] を用いた。

$$\begin{aligned} \frac{dv}{dt} &= -\frac{1}{\tau_m X} (v - V_L) - g_E (v - V_E) - g_I (v - V_I), \quad (1) \\ \frac{dg_X}{dt} &= -\frac{g_X}{\tau_S} + \sum_j G_{X,j} \sum_{s_j} \delta(t - s_j - d_j) \\ &\quad + G_{X,\text{ext}} \sum_{s_{\text{ext}}} \delta(t - s_{\text{ext}}). \quad (2) \end{aligned}$$

ここで Eq. 1 は電位変化であり、 τ_m は膜時定数、 V_L, V_E, V_I はそれぞれ漏洩、興奮性、抑制性シナプス後電位を表す。膜容量で正規化された興奮性と抑制性のシナプスコンダクタンス $g_E, g_I \text{ ms}^{-1}$ は Eq. 2 のダイナミクスに従う。ここで $\delta(t)$ はデルタ関数であり、 G_j, d_j, s_j はそれぞれ結合強度、シナプス伝達遅れ、 j 番目のニューロンからのシナプス入力のタイミングを表す。

興奮性-興奮性結合強度の値は静止膜電位から計測される EPSP (興奮性シナプス後電位) の値が対数正規分布に従うように決定した。簡単のため、それ以外の結合強度は定数とした。また外部結合の結合強度である $G_{X,\text{ext}}$ はシナプス後電位が 10 mV となるように定数で与えた。このように定義されたニューロンモデルを用いて、興奮性、抑制性ニューロンの数をそれぞれ 10000 と 2000、結合確率をそれぞれ 0.1, 0.5 としたランダムネットワークを構築した。

本研究では外部入力として各ニューロンに対して独立に興奮性、抑制性のスパイクを与えた。 i 番目のニューロンに対する外部入力の平均発火頻度 λ_i を独立にサンプルした。興奮性ニューロンの発火頻度分布は生理実験の報告 [Hromádka 08] から対数正規分布に従うことが知られているため、

$$p(\lambda_i; \mu, \sigma) = \frac{\exp(-(\log \lambda_i - \mu)^2 / 2\sigma^2)}{\sqrt{2\pi}\sigma\lambda_i},$$

を発火頻度分布として用いた。ここで示す対数正規分布のパラメーター μ, σ は λ_i の平均 $E[\lambda]$, 及び分散 $V[\lambda]$ を用いて、

$$\mu = \log \frac{(E[\lambda])^2}{\sqrt{V[\lambda] + (E[\lambda])^2}}, \quad (3)$$

$$\sigma = \sqrt{\log \left(\frac{V[\lambda]}{(E[\lambda])^2} + 1 \right)}, \quad (4)$$

連絡先: 岡田真人, 東京大学新領域創成科学研究科,
okada@k.u-tokyo.ac.jp

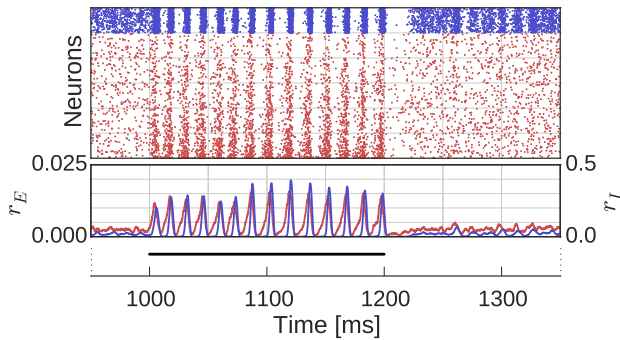


図 1: 入力駆動の集団振動。スパイクのラスタプロット (上段) とニューロン集団の同期発火率 (下段)。図中、赤は興奮性ニューロン、青は抑制性ニューロンを示す。

で表される。本研究では、 $E[\lambda], V[\lambda]$ をコントロールパラメータとして、Eq. 3, Eq. 4 に従って μ, σ を決定した。なお、 $V[\lambda]$ はすべての実験条件で 10.0 に固定した。前述の式で与えられる平均入力発火頻度を用いて、それぞれのニューロンについて独立にポアソン過程でスパイクを生成し与え続けた。外部入力のシナプス後電位は興奮性、抑制性に関わらず一様に 10 mV とした。

3. 結果

図 1 に SSWD モデルの外部入力に対する応答を示す。図下部 1000–1200 ms の黒線が示す時間に外部入力を与えている。図上段のラスタプロットより、SSWD モデルは外部入力がかく与えられない場合においてもまばらなスパイクが見られ、不規則な自発発火活動が維持されていた。これに対し、外部入力加わることによってニューロンの発火パターンに縦方向の縞模様が現れ、ニューロン集団のレベルで発火が振動していた。なお、外部入力のパラメータは発火頻度分布の平均発火頻度 $E[\lambda]$ を 6 Hz、分散 $V[\lambda]$ を 10 とした。ここで示した振動状態を定量化するために、単位時間あたりの発火しているニューロンの割合を表す同期発火率を計算した結果を図 1 下段に示す。自発発火時の同期発火率は興奮性集団・抑制性集団共に不規則に変動しているのに対し、入力条件では明確に特定の周期で変動していた。その周波数は 70–100 Hz にピークを持ち、ガンマ波に相当する周波数だった。また、その同期発火率は低く、特に興奮性ニューロンは同時に発火するニューロンの割合は 1 割に満たなかった。個々のニューロンの不規則性を維持したまま集団レベルの振動現象が現れることが明らかになった。外部入力によって複数のニューロンの発火タイミングが時間的に揃うことから、結びつけ問題を議論できるモデルであることが示唆された。

図 2 は SSWD モデルの発火頻度分布の外部入力に対する頑健性を検証した結果である。図 2(a) は興奮性ニューロン集団の発火頻度分布を対数軸上にヒストグラムで表している。自発発火状態でニューロン集団の発火頻度分布が対数正規分布に従うことが Teramae らによって報告されているが [Teramae 12]、図中赤いヒストグラムで示すように外部入力を与えた条件でも同様に対数正規分布が維持されていた。またこの時の個々のニューロンの平均発火頻度を散布図で図 2(b) に示す。図 2(b) では横軸に自発発火時の発火頻度、縦軸に外部入力を加えた際の発火頻度を取って個々のニューロンごとにプロットした。自発発火時の発火頻度と外部入力時の発火頻度には両対数軸上で強い線形関係があった。線形回帰を行ったところその傾きは

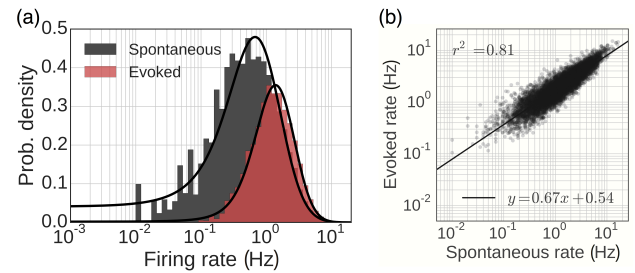


図 2: 発火頻度分布の入力に対する頑健性。(a): 自発発火時 (黒) と外部入力時 (赤) の興奮性ニューロンの発火頻度分布。図中黒線は対数正規分布のフィッティング。(b): 自発発火時と外部入力時のニューロン毎の発火頻度の関係。

0.67 であり、 $r^2 = 0.81$ であった。この結果から、SSWD モデルでは誘起活動時の発火頻度は自発発火時の発火頻度を反映していることが明らかになった。個々のニューロンへの平均入力発火頻度は回路内の発火頻度分布とは独立に与えたため、外部入力よりも回路の結合のランダムネスによって内生的に個々のニューロンの発火頻度が決定されていることが示唆された。この結果は自発発火時の発火パターンが誘起活動時の発火パターンを制約するサンプリング仮説を示唆していた。

4. 結論

本研究では、不規則自発発火活動を示すことで知られる SSWD モデルの外部入力に対する応答をシミュレーションから明らかにした。SSWD モデルにおいて、興奮性の外部入力駆動でガンマ波に相当する高周波の集団振動が誘起された。複数のニューロンの発火が自律的に揃う結果から、物体認知の結びつけ問題を解決する可能性が示唆された。また、その時の個々のニューロンの発火頻度は自発発火時の発火頻度を反映していた。これは自発発火時の発火パターンが誘起活動時の発火パターンを制約するサンプリング仮説を示唆する結果である。以上の結果から、SSWD モデルは自発発火の際には再帰結合の結合構造から決まるパターンでランダムに発火し、外部入力が入ることで、そのパターンを反映した同期発火で情報を表現することが可能であると考えられる。自発発火活動が外界に対する事前知識を表現することで、神経回路上の情報処理に影響を与えることができると示唆される。

参考文献

- [Berkes 11] Berkes, P., Orbán, G., Lengyel, M., and Fiser, J.: Spontaneous cortical activity reveals hallmarks of an optimal internal model of the environment, *Science*, Vol. 331, No. 6013, pp. 83–87 (2011)
- [Fries 01] Fries, P., Reynolds, J. H., Rorie, A. E., and Desimone, R.: Modulation of oscillatory neuronal synchronization by selective visual attention, *Science*, Vol. 291, No. 5508, pp. 1560–1563 (2001)
- [Hromádka 08] Hromádka, T., DeWeese, M. R., and Zador, A. M.: Sparse representation of sounds in the unanesthetized auditory cortex, *PLoS Biol.*, Vol. 6, No. 1, p. e16 (2008)
- [Ray 15] Ray, S. and Maunsell, J. H.: Do gamma oscillations play a role in cerebral cortex?, *Trends Cogn. Sci.*, Vol. 19, No. 2, pp. 78–85 (2015)
- [Teramae 12] Teramae, J., Tsubo, Y., and Fukai, T.: Optimal spike-based communication in excitable networks with strong-sparse and weak-dense links, *Sci. Rep.*, Vol. 2, pp. 1–6 (2012)